

932-938

第19卷第6期
1999年11月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 6
Nov., 1999

天然红松种群形态特征地理变异的研究

张恒庆¹, 安利佳², 祖元刚¹

S 711.247

(1. 东北林业大学森林植物生态学开放研究实验室, 哈尔滨 150040; 2. 大连理工大学化工学院, 大连 116021)

摘要:在我国红松天然分布区内,根据纬度和海拔的差异,选取了凉水、小北湖和长白山3个地区具有典型代表性生境下的天然红松林,进行了形态结构的观测分析。分单株采样,测量了一级枝针叶的长度,球果长度、宽度、每球果含种子数目,种子的重量,树皮的形态。结果表明:红松平均针叶长度在我国分布区内呈现中间长、南北短的趋势。种群内针叶的变异幅度凉水地区最大(0.1486),长白山地区最小(0.1056);种群间针叶长度变异较大,分化明显,变异相对量为53.216%。红松球果的各表型性状的变异幅度和变异来源差异很大,只有球果宽度性状较稳定。在红松表型性状的遗传变异中,平均有22.7%来自种群间,77.3%来自种群内,随分布区纬度增加,粗皮类型红松个体出现的频率明显增加。

关键词:红松;形态特征;地理变异 种群

Geographical variation of morphology characters for natural populations of *Pinus koraiensis*

ZHANG Heng-Qing¹, AN Li-Jia², ZU Yuan-Gang¹ (1. Open Research Laboratory of Forestry Plant Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Dalian Science and Technology University, Dalian 116012, China)

Abstract: Three typical habitats of Liangshui, Xiaobeihu and Changbai Mountain were selected according to the difference of altitude and latitude in natural distributive of *Pinus koraiensis* area of China. The needles length of the first class branches, the length and width of cones, the seed number of per cone, the weight per 1000 grains of seeds and the morphology of bark were measured. The results indicate that the average length of needles of Korean pine distributing in the middle part is longer than that in the Northern and Southern of China. The length of needles, has the highest variation (0.1486) within the Liangshui population, and lowest variation (0.1056) in Changbai Mountain population. There is an evident differentiation among the populations. For the morphological characters of cones, there is a big variation range and variation source. The width of cones has quite stable characters. The variation of morphological characters is 22.7% among the population and 77.3% within population. The frequency of individuals of *F. pachy-aermis* Wang et Chi increase as the latitude rises.

Key words: *Pinus koraiensis*; morphology characters; geographical variation

文章编号:1000-0933(1999)06-0932-07 中图分类号:Q145.1 文献标识码:A

在组成每个物种的个体、群体之间都存在着各种程度不同的形态差异。这些性状上的变异,有的来源于基因重组或突变、有的则是因为个体或群体间生态环境不同而发育的结果有所差异。人们所看到的某种植物个体的表型,是由其生活的特定环境对具有特定遗传物质基础的该个体作用的结果。结合个体、群体间生存环境的差异,对这些形态性状变异进行研究,有助于了解环境因子对物种形态作用的程度及方式,揭示自然因素在物种的生态适应和分化过程中的作用^[1]。

在许多针叶树种中,不少研究以采自天然种群或林分的针叶、球果和种子为材料,研究群体的变异、分化及其与环境因子的关系^[2]。通过按种群、分单株采样调查,结合统计分析,许多研究获得了某些性状受环

收稿日期:1999-02-04;修订日期:1999-06-10

境影响的强度及其随环境变异的模式^[5-6]。本研究对凉水国家自然保护区、牡丹江小北湖红松母树林和长白山国家自然保护区的天然红松种群进行了个体形状特征的变异研究,测量统计了红松的针叶、球果、种子、树皮的形态差异,定量分析了这些表型性状变异在种群内和种群间的分布规律。

1 取样及测量方法

1.1 红松针叶的采样及测量 根据凉水国家自然保护区、牡丹江小北湖红松母树林和长白山国家自然保护区 3 个不同地区内红松生境的特点,以海拔高度差异为标准设置样地,样地内两个个体间海拔高度差别小于 2m,样本间距离大于 10m。样本均为成年树,树龄在 80~120a 之间。本研究于 1996 年 9 月~10 月份和 1997 年 5 月份分两次分别调查了 3 个地区 26 个样地中红松的一级枝上不同部位针叶的长度。其中凉水地区(ZHQL)设置 10 个样地,样本数为 96 个,共测量了 514 束针叶长度;小北湖地区(ZHQB)设 8 个样地,样本数为 92 个,共测量了 506 束针叶的长度;长白山地区(ZHQC)设 8 个样地,样本数为 112,共测量了 494 束针叶长度。采用常规统计方法^[7],统计了每个样地内针叶长度的平均值,标准差和变异系数,结果列于表 1,3 个地区内针叶长度平均值列于表 2。

表 1 3 个天然种群红松针叶长度统计

Table 1 Statistic on length of needle in three natural populations of *Pinus koraiensis*

样地号 No.	海拔 Altitude(m)	样本数 Sample numbers	观察数 Obs.	平均值 Mean(cm)	标准差 Std	变异系数 Cv
ZHQL-01	300	12	417	8.16	0.6780	0.0831
ZHQL-02	360	5	138	9.97	0.9563	0.0959
ZHQL-03	372	7	236	7.43	0.8895	0.1197
ZHQL-04	405	8	165	8.35	1.6432	0.1968
ZHQL-05	410	9	242	11.23	1.1585	0.1032
ZHQL-06	415	15	285	7.57	1.2563	0.1659
ZHQL-07	424	16	385	8.30	1.9361	0.2333
ZHQL-08	443	11	321	8.80	1.1045	0.1255
ZHQL-09	450	6	184	8.82	1.6680	0.1891
ZHQL-10	455	7	192	7.93	1.3742	0.1733
ZHQB-01	597	12	325	11.69	0.8800	0.0750
ZHQB-02	675	7	211	11.73	0.8117	0.0691
ZHQB-03	690	18	562	10.94	1.3224	0.1214
ZHQB-04	700	15	425	10.59	1.2741	0.1204
ZHQB-05	712	11	351	10.68	1.2437	0.1163
ZHQB-06	823	13	267	10.10	0.9735	0.0963
ZHQB-07	835	10	223	10.26	1.4370	0.1401
ZHQB-08	842	6	165	10.47	1.5574	0.1621
ZHQC-01	750	15	367	12.07	0.7834	0.0649
ZHQC-02	780	22	535	11.70	1.0925	0.0934
ZHQC-03	1000	21	429	9.46	0.7322	0.0774
ZHQC-04	1050	13	307	9.30	0.3263	0.0351
ZHQC-05	1100	6	154	8.95	0.7238	0.0809
ZHQC-06	1180	17	286	9.07	1.3046	0.1438
ZHQC-07	1230	11	217	8.71	1.1904	0.1367
ZHQC-08	1350	7	16	8.45	1.7928	0.2122

ZHQL:凉水种群,ZHQB,小北湖种群,ZHQC,长白山种群

表 2 3 个天然红松种群中针叶长度平均值

Table 2 Mean length of needle in three natural populations of *P. koraiensis*

种群 Population	样本数 Samples number	观察数 Obs.	平均值 Mean(cm)
ZHQL	96	514	8.565
ZHQB	92	506	10.8075
ZHQC	112	494	9.7138

1.2 红松球果、种子采样及测量 1996 年 9 月至 10 月期间,共采集了凉水地区,32 株个体,179 个球果;小北湖地区 27 株个体,123 个球果;长白山地区 29 株个体,152 个球果。选取成熟、形态完整的球果进行测量,记录了每个球果的长度(CL)、宽度(CD)和重量(CW)。同时统计了每个球果所含种子的个数(SN),每球果种子的重量(SW),计算种子

的千粒重(KW')。球果的形态性状统计结果见表 3, 种子统计结果见表 4。

表 3 3 个天然红松种群球果形态统计表

Table 3 Statistics on cone shape in three natural populations of *P. koraiensis*

种群 Population	样本数 No.	观察数 Obs.	变量 Variable	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	标准差 Std	变异系数 Cv
ZHQL	32	179	CL	19.50	8.50	13.2993	2.0018	0.1505
			CD	10.20	6.50	8.2668	3.7314	0.0885
			CW	256.08	58.67	140.3442	4.8134	0.2908
ZHQB	27	123	CL	17.00	8.40	12.9991	2.2577	0.1737
			CD	10.50	6.50	8.6271	0.9638	0.1117
			CW	327.33	38.85	191.4983	51.812	0.2706
ZBQC	29	152	CL	16.22	9.00	15.0154	1.6148	0.1241
			CD	9.5	5.40	7.6465	0.9007	0.1178
			CW	321.49	78.24	150.5586	54.4658	0.3618

CD, 球果宽(cm) CL, 球果长度(cm) CW, 球果重量(g)

表 4 3 个天然种群红松种子统计结果

Table 4 Statistics on seeds in three population of *P. koraiensis*

种群 Population	变量 Variable	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	标准差 Std	变异系数 Cv
ZHQL	SN	188	17	93.5153	36.2224	0.3873
	SW	116.23	10.28	55.7526	22.7900	0.4088
	KW	800.61	255.16	597.6124	98.3208	0.165
ZHQB	SN	179	7	91.5575	4.2347	0.4831
	SW	111.38	3.18	56.7291	29.750	0.5241
	KW	855.69	532.86	605.3427	114.2021	0.1887
ZHQC	SN	161	50	107.7535	29.593	0.2746
	SW	86.67	22.16	48.5623	17.9534	0.3712
	KW	656.58	276.89	450.3144	116.8742	0.2595

SN, 每球果所含种子的个数(g); SW, 每球果种子的重量(g); KW, 种子千粒重

1.3 红松树皮的形态观测 野外调查中发现红松树皮的形态在个体之间存在着很大的差异。本研究根据树皮开裂的程度及裂块形状的不同将其划分为最粗(+++), 较粗(+), 中间(+), 较细(-), 最细(---) 5 个等级。根据海拔和坡向的差异, 在凉水地区设立了 11 个样地, 调查了 214 株个体; 小北湖地区设置了 10 个样地, 调查了 190 株个体; 长白山地区设置了 11 个样地, 调查了 238 株个体。在上述 3 个地区内, 统计了不同生境条件下各种类型树皮的个体出现的频率, 结果见表 5。

2 结果与讨论

2.1 红松树形态特征变异的程度

对红松针叶长度(NL)、球果长度(CL)、球果宽度(CD)、球果重量(CW)、每球果所含种子的数目(SN)、每球果含种子重(SW)及种子的千粒重(KW) 7 个表型性状的测量统计表明, 红松在这些表型性状上都存在着程度不同的变异。为了解表型性状的变异幅度, 本研究计算了每个表型性状在各种群内变异系数的平均值, 见表 6。

从表 6 看出, 不同性状变异系数的平均值差别很大, 从 0.1060(CD)到 0.4347(SW)不等, 按变异幅度由大小顺序排列的 7 个性状是 $SW > SN > CW > KW > CL > NL > CD$ 。同一表型性状在不同地区间的变异幅度也有差异, 7 个性状在 3 个地区间变异从大到小的排列顺序为 $SN > SW > KW > CW > CL > NL > CD$ 。由此可见, SN 在地区间变异最大, SW 在 7 个性状中变异最大, CD 在 7 个性状中变异最小。

表 5 3个天然红松种群不同样地中各类型树皮出现的频率

Table 5 The frequency of difference bark in three natural populations of *P. koraiensis*

样地号 No.	海拔 Altitude	坡向 Exposure	坡度 Slope (°)	个体数 Sample number	树皮类型(频率%) Type of bark				
					++	+	+-	-	--
ZHQL Population									
1	290~295	台地		18	11.11	33.33	44.44	5.56	5.56
2	345~360	NW	8	17	11.76	11.76	58.82	5.88	11.76
3	360~380	SW	8	24	25.00	29.17	20.83	12.50	12.50
4	365~380	NE	12	32	15.63	43.75	37.50	3.13	0.00
5	380~400	E	30	16	18.75	37.50	37.50	6.25	0.00
6	400~410	N	6	19	31.58	10.53	36.84	15.79	5.26
7	400~420	S	5	22	13.64	36.36	27.27	22.73	0.00
8	400~430	NE	10	21	23.81	14.28	57.14	4.76	0.00
9	420~425	山脊		8	12.50	50.00	12.50	25.00	0.00
10	430~480	W	60	25	28.00	56.00	4.00	12.00	0.00
11	440~460	SE	65	12	41.67	25	16.67	16.67	0.00
ZHQB Population									
1	430~465	S	11	21	4.76	14.29	9.52	38.10	33.33
2	660~672	SW	7	18	11.11	11.11	55.56	11.11	11.11
3	700~708	S	5	23	4.35	17.39	47.83	21.74	8.69
4	680~690	SE	25	35	8.57	14.29	71.43	5.71	0.00
5	730~750	N	18	17	0.00	11.76	52.94	11.76	23.53
6	760~774	NE	14	20	15.00	15.00	40.00	10.00	20.00
7	770~785	E	15	18	33.33	22.22	11.11	27.78	5.56
8	700~720	山脊		10	10.00	20.00	20.00	50.00	0.00
9	820~830	NW	67	15	26.67	13.33	46.67	13.30	0.00
10	822~835	SW	54	13	23.08	7.69	61.54	7.69	0.00
ZHQC Population									
1	750	台地		24	0.00	8.33	29.17	37.50	25.00
2	800	台地		23	0.00	4.35	21.74	52.17	21.74
3	1000~1020	W	7	22	4.55	13.64	27.27	18.18	36.36
4	1100~1120	SW	10	16	6.25	31.25	18.75	31.25	12.50
5	1220~1235	E	6	15	20.00	13.33	26.67	40.00	0.00
6	1250~1280	SW	8	21	19.05	38.10	14.29	23.81	4.76
7	1285~1300	S	15	22	4.55	4.55	22.73	36.36	31.82
8	1300~1315	N	10	15	0.00	33.33	26.67	33.33	6.67
9	1320~1350	SE	16	19	5.26	21.05	15.79	31.58	26.32
10	1350~1375	NE	7	40	12.50	5.00	42.50	27.50	12.50
11	1360~1380	NW	12	21	23.81	14.29	47.62	14.29	0.00

S: 南坡 SW: 西南坡 SE: 东南坡 N: 北坡 NE: 东北坡 NW: 西北坡 E: 东坡 W: 西坡.

++: 最粗型树皮 +: 较粗型树皮 +-: 中间型树皮 -: 较细型树皮 --: 最细型树皮

2.2 红松各形态特征变异来源及变异样式

利用方差分析方法^[6],对红松7个表型性状的变异进行了方差分析。为了定量分析这些性状变异的来源,将红松各表型性状的变异分解为个体内变异、种群内变异和种群间变异,各层次上的方差分量百分比是说明变异来源的一个重要指标。本研究计算了各变异分量的百分比,并用 V_{st} 求出了地区间变异的相对值,结果见表7。

2.2.1 红松针叶长度的变异 红松针叶5针一束,叶长一般在6~14cm之间,根据测量中红松针叶长度

的变化范围(6.3~15.4cm),将针叶划分6~8cm、8~10cm、10~12cm、12~16cm 4个长度级别,各长度级别在不同种群出现的频率见表8。由表2中,可看出,红松针叶长度的平均值在3个地区间分布规律是:小北湖地区最长,长白山地区次之,凉水地区最短,即在我国天然分布区内,形成了红松针叶长度南北短,中间长的变化趋势。对针叶长度的方差分析表明,在全部变异中,平均有23.72%来自种群内,26.83%来自种群间,49.45%来自个体内。其中种群内方差分布小北湖地区最小,长白山地区最大。本研究在长白山和小北湖地区发现红松针叶长度有随海拔的升高而逐渐变短的趋势。在凉水地区,由于地势处于低山丘陵地区,海拔高度变化不大,叶长与海拔的关系不明显(图1)。

2.2.2 红松球果、种子的变异 红松球果是松科树种中最大的一类球果,呈卵状圆锥形,一般长为6.5~20cm。从表3中可以发现,球果的平均长度小北湖种群最小(12.9991cm),而平均宽度小北湖种群最大(8.6271cm),这说明在现代红松分布区内,分布于中部地区的球果更圆些。测量中发现,红松球果、种子的各表型性状都有着较丰富的变异,表7详细的统计了各性状差异的来源。在3个地区内,球果平均长度差异不大,而球果的宽度平均值呈中间长,两端低的与针叶长度相似的变化趋势。红松种子的千粒重,小北湖与凉水地区差异不大,而长白山种群较低。有资料表明,影响松科球果形态变化的因素,除遗传和生态因子以外,还有受精状况、受精状况好、球果发育就大。

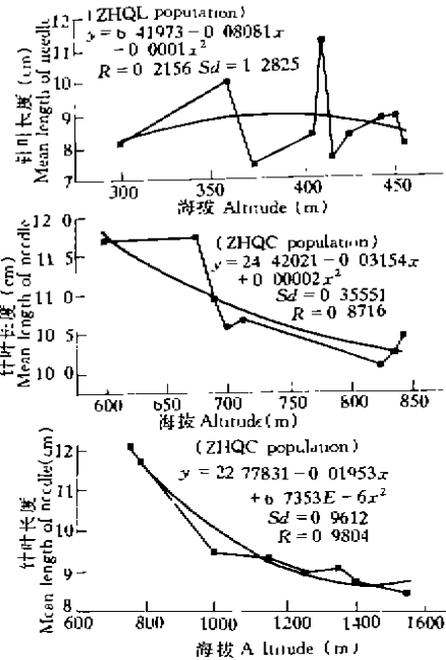


图1 红松针叶长与海拔的关系

Fig. 1 The relationship between the mean length of needle and the altitude of *P. koraiensis*

表6 红松表型性状变异系数的平均值

Table 6 The mean value of phenotypic Cv of *P. koraiensis*

种群 Population	NL	CL	CD	CW	SN	SW	KW
ZHQL	0.1486	0.1595	0.0885	0.2908	0.3873	0.4088	0.1645
ZHQB	0.1126	0.1737	0.1117	0.2706	0.4831	0.5241	0.1887
ZHQC	0.1056	0.1241	0.1178	0.3618	0.2746	0.3712	0.2595
平均值 Mean	0.1223	0.1494	0.1060	0.3077	0.3817	0.4347	0.2042

2.2.3 红松树皮的变异 红松树皮的形态差异较大而且普遍存在于各种群内,王战和戚长顺曾根据树皮开裂的程度不同将红松分为2个变型,即粗皮红松(*F. pachiaermis* Wang et Chi)和细皮红松(*F. lepedermis* Wang et Chi)^[9]。通过调查发现,红松树皮形态是连续渐变的,图2给出了不同纬度下红松各类型树皮出现的频率。从图中可以看出,在红松现代分布区内,随纬度的增加,最粗和较粗类型树皮的个体出现的频率明显增加,较细和最细类型树皮的个体出现的频率明显降低。在同一地区内,随海拔高度的增加,粗皮类型的个体数量略有增加,但规律性不强。在各地区,树皮的类型与坡向、坡度无明显的关系。粗皮类型树皮可能是红松对寒冷气候的一种生态适应,但其具体生态学意义还有待于更进一步研究。

2.3 红松种群的表型分化及其与气候因子的关系

利用形态性状来研究物种的遗传变异是简便易行而且快速的手段,可以直接利用野外采集的样本进行分析^[10]。由于表型性状的变异是环境差异与遗传差异共同作用的结果,因此,对表型性状进行研究不仅能初步了解种群遗传变异的大小,更有助于了解生物适应和进化的方式、机制及其影响因素^[11]。对红松7

表 7 红松种群方差分析及变异相对量

Table 7 Variation analysis and its relative variable quantities of *P. koraiensis*

种群 Population	变量 Ver	平均值 Mean	种群内方差分量 $\sigma_{i_s}^2(\%)$	种群间方差分量 $\sigma_{i_b}^2(\%)$	个体内方差分量 $\sigma_{i_c}^2(\%)$	变异相对量 $V_{st}(\%)$
ZHQL	NL	8.6560	28.85	24.89	46.26	46.32
	CL	13.2993	64.30	0.46	35.24	0.71
	CD	8.2668	42.58	28.33	29.01	39.95
	CW	140.3442	54.89	24.15	20.96	30.55
	SN	93.5153	75.37	4.49	20.14	5.96
	SW	55.7526	77.57	3.13	19.30	3.88
	KW	597.6124	43.39	34.26	22.35	44.12
ZHQB	NL	10.8075	12.06	37.22	50.72	75.52
	CL	12.9991	82.20	0.46	17.34	0.56
	CD	8.6271	54.49	20.87	24.64	27.70
	CW	191.4983	60.04	16.39	23.58	21.44
	SN	91.5575	74.85	2.99	22.16	3.84
	SW	56.7291	77.47	1.83	20.70	2.31
	KW	605.3427	42.89	25.10	32.01	36.92
ZHQC	NL	9.7135	30.26	18.39	51.35	37.81
	CL	13.0514	59.01	0.64	40.35	1.07
	CD	7.6465	55.68	24.42	19.90	30.49
	CW	150.5586	59.83	14.78	25.39	19.81
	SN	107.7535	63.58	5.67	30.75	8.19
	SW	48.3626	66.81	3.04	30.15	4.35
	KW	450.3144	45.46	25.40	29.14	35.85
平均			55.79	15.09	29.12	22.70

定义 $V_{st} = \frac{\sigma_{i_b}^2}{\sigma_{i_b}^2 + \sigma_{i_c}^2} \times 100\%$. $\sigma_{i_b}^2$: 种群间方差分量的百分比 $\sigma_{i_s}^2$: 种群内方差分量的百分比 $\sigma_{i_c}^2$: 个体内方差分量百分比

个表型性状与 3 个地区气候因子中的年降水量、无霜期、年日照时数、大于 10℃ 年积温的相关分析(表 9)表明,除球果宽度(CD)和每球果所含种子数(SN)与气候因子相关性不大外,其余 5 个性状都表现出与气候因子的一定相关性。其中针叶长度(NL)与无霜期、日照时数和大于 10℃ 年积温都表现出很强的正相关,而球果长度(CL)和种子重量(SW)与各气候因子表现出了明显的负相关。

对松属树种的表型数据的分析已被许多研究者应用于遗传变化规律的研究中。Maley 根据球果、种子和针叶的形态差异对 *Pinus banksiana* 的天然种群进行了遗传学分析,发现大部分变异存在于种群内部有 1.6%~18.9% 的遗传变异存在于种群间^[9]。葛颂利用 *Pinus massoniana* 的球果、种子及苗期 5 个表型性状对其进行遗传变异研究中也发现只有 6.5% 的变异来自种群间,大部分变异(93.5%)发生在种群内的个之间。这些研究都是针对松属树种的,与红松具有较强的可比性。本研究对红松 7 个表型性状不同层次的方差分析表明,种

表 8 针叶各长度级别在红松 3 个种群中的分布频率

Table 8 The frequency of difference length needle class in three opulations of *P. koraiensis*

种群 Population	长度(cm) Length			
	6~8	8~10	10~12	12~16
ZHQL	18.32	58.48	14.55	8.65
ZHQB	7.53	13.72	66.29	11.86
ZHQC	6.82	48.67	30.00	14.51

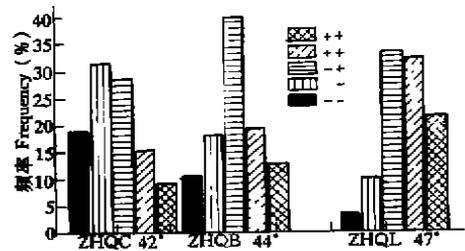


图 2 不同纬度下红松各类型树皮出现的频率
Fig. 2 The relationship between the types of bark and latitude in three natural populations of *P. koraiensis*

群内方差分量百分比平均值最高(55.97%),种群间方差分量的百分比平均值最低(15.09%),种群间变异的相对量(V_{st})平均22.7%。说明在7个红松表型性状反映出的遗传变异中,有大约23%是来自群体间,其余大部分变异(大约77%)来自群体内的个体间。与上述研究结果相比,红松表型性状的种群间遗传分化水平是较高的。其原因可能是因为受第四纪冰川气候变化的影响,现代我国境内红松分布区是第四纪冰川结束后,红松从其南部的避难中心朝鲜半岛向北回迁形成的。由于红松回迁过程发生的是跳跃式的迁移方式,即种子靠跳跃式长距离传播方式迁往北方,随后由地方种群扩散而形成了现代的分佈格局^[12]。由此产生的建群者效应加剧了红松种群间的遗传分化,使红松形态性状上反映的遗传分化在松属树种中居于较高水平。

表9 红松表型性状与气候因子的相关分析(相关系数)

Table 9 The correlation analysis for phenotypes and climate factors of different populations of *P. koraiensis*

性状 Character	相关系数 Correlation coefficient			
	年降水量(mm) L:676;B:529;C:800	无霜期(d) L:110;B:138;C:120	日照时数(h) L:1849;B:2639;C:2463	>10℃年积温(℃) L:1700;B:2611;C:2200
NL	0.5499	0.9882	0.9494	0.9978
CL	-0.8847	-0.8847	-0.8847	-0.8847
CD	0.1034	0.1034	0.1034	0.1034
CW	0.6484	0.6484	0.6484	0.6484
SN	-0.4302	-0.4302	-0.4302	-0.4302
SW	-0.9999	-0.9999	-0.9999	-0.9999
KW	0.9980	0.9980	0.9980	0.9980

L:ZHQL;B:ZHQB;C:ZHQC

参考文献

- [1] 杨继. 植物种内形态变异的机制及其研究方法. 武汉植物学研究, 1991, 2: 186~195.
- [2] 葛颂. 同工酶与林木群体遗传变异研究. 南京林业大学学报, 1998, 12: 68~77.
- [3] Lester D T. Variation in con morphology of Balsam fir. *Abies balsamea* (Mills) B.S.P. 1968, 70: 83~94.
- [4] Khalil M A K. Genetics of con morphology of white spruce. *Can J. Bot.* 1974, 52: 15~21.
- [5] Maley M L and Parker W H. Phenotypic variation in con and needle characters of *Pinus banksiana* in northwestern Ontario. *Can. J. Bot.* 1993, 71: 43~51.
- [6] Parker M H and Maze J. Intraspecific variation in *Abies lasiocarpa* from British Columbia and Washington. *Am. J. Bot.* 1984, 71: 1051~1055.
- [7] Du Qian Rong. Biological Statistics. Beijing: Higher Education Press, 1990.
- [8] 葛颂, 等. Isozyme study on the genetic structure of *Pinus massoniana*. 林业科学, 1988, 24: 339~409.
- [9] 郑万钧, 傅立国. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1978.
- [10] 葛颂, 洪德元. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 科学出版社, 1994.
- [11] Schaal A B et al. Comparison of for assessing genetic variation in plant conservation biology. In Falk D. A and K. E Holsinger, eds. *Genetics and conservation of rare plants* New York: Oxford University press, 1991 123~124.
- [12] 马建路. 天然红松混交林的演化史. 东北林业大学学报, 1997, 25(5): 40~46.