

文章编号:1001-1498(2004)02-0255-08

云杉表型与同工酶遗传多样性研究进展

罗建勋^{1,2}, 顾万春^{2**}

(1. 四川省林科院林业研究所,四川 成都 610081; 2. 中国林业科学研究院林业研究所,北京 100091)

摘要:综述国内外 30 多年主要云杉属植物的表型与同工酶遗传多样性研究进展、存在问题和发展趋势。群体间(内)表型多样性丰富,群体间性状表型变异一般均呈一定的地理变异模式。同工酶主要遗传多样性参数为:多态位点百分数,平均每个位点的等位基因数目,平均每个位点期望杂合度,有效的等位基因数目和基因分化系数的变幅分别为 23%~84.6%,1.33~2.70,0.016~0.306,0.230~1.32 和 0.022~0.11。群体间的变异量只占总变异量的 2%~13%,约 87%~98%变异存在于群体内。从表型、同工酶和 DNA 水平等多层次对云杉的遗传多样性进行耦合研究,同时加强对影响遗传多样性及其结构的外因探讨,及该研究在基因资源保护策略上的应用是云杉遗传多样性研究的发展趋势。

关键词:云杉;表型;同工酶;遗传多样性;研究进展

中图分类号:S791.18 **文献标识码:**A

云杉属(*Picea* Dietr.)植物全世界约 40 种,主要分布于 50°~60°N 的寒温带或冻原地带,少数分布在温带和亚热带的湿冷亚高山带上,而我国和美国可到 30°N 左右,成为低热量地区的重要建群树种。由于单位面积年生长量大、材积高、木材品质好,用途广泛,已成为西欧、北欧、波罗的海沿岸国家、俄罗斯和加拿大的重要的生态林与工业用材林树种。近 30 a 来国外在遗传多样性研究方面做了大量卓有成效的工作,主要包括表型、生化成份、同工酶(酶表型基因标记或蛋白表型基因标记)、DNA 水平和碱基序列等水平的研究,为该属树种森林遗传改良、种质资源保存提供了大量科学依据^[1~52]。1970—2001 年国外报道有关云杉属植物遗传多样性研究论文中,同工酶研究占 50%以上,其中挪威云杉(*P. abies* (L.) Karst.)等位酶研究也占 50%以上。研究的树种包括黑云杉(*P. mariana* (Mill.) B. S. P.),红果云杉(*P. rubens* Sarg.)、塞尔维亚云杉(*P. omorika* (Pancic) Purkyne)、恩氏云杉(*P. engelmannii* (Parry) Engelm.)、西伯利亚云杉(新疆云杉)(*P. obovata* Ledeb.)、雪岭云杉(*P. schrenkinana* Fish. et Mey.)、西加云杉(*P. sitchensis* (Bong.) Carr.)、白云杉(*P. glauca* (Moench) Voss.)、东方云杉(*P. orientalis* (L.) Link.)、萨哈林云杉(*P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast.)等。尽管表型性状易受环境的影响,且形态性状很难从表型推断基因型,故不能作为好的遗传标记,但国外也十分重视云杉表型多样性研究,认为它是遗传多样性和环境多样性综合作用的结果,也是遗传多样性研究的重要内容之一。

收稿日期:2003-07-02

基金项目:“十五”国家科技攻关“林木种质资源保存技术创新与利用研究”(编号:2001BA511B10)和“青海云杉和粗枝云杉良种选育及高效利用的研究”(编号:2002BA515B0403)的部分内容。

作者简介:罗建勋(1964—),男,四川人,硕士,博士生,研究员。

** 通讯作者

1 表型多样性

1.1 国外表型多样性研究

Khalil 等^[1]利用 20 a 的田间试验观测数据讨论东部白云杉遗传变异的大小和趋势,种源呈由东向西渐变趋势,种源内变异大。在苗圃内表现优良的种源,在田间试验同样表现优良。Khalil 等^[2]对加拿大纽芬兰黑云杉球果的 9 个表型性状的表型遗传学进行了研究,球果性状变异的地理趋势不明显,球果长度、宽和干质量以及种子千粒质量的遗传控制程度高。Putenikhin^[3]研究俄罗斯乌拉尔南部塞尔维亚云杉 36 个群体球果、种鳞和种子等 19 个数量性状表型变异,把当地群体分为四个表型上有明显差异的群体:(1)高山群体;(2)中山群体;(3)高原群体;(4)乌拉尔平原小丘陵的前沿群体。乌拉尔平原小丘陵的前沿群体表型变异最大,高山群体的表型变异最小。Li 等^[4]分析了白云杉 63 个群体的遗传结构和分化,其中表型性状包括各年的苗高、1 年生分枝数量、3 年生芽的物候期,种源间和种源内家系间每个性状都存在显著差异,种源间和种源内家系间遗传变异几乎各占一半,所有性状在种源水平上呈中度和强度相关,种源的变异模式以南北变异为主,东西变异为辅。Kurakin-BN^[5]研究欧洲云杉和西北利亚云杉不同群体苗期子叶数量的变异,子叶数量和千粒质量、亲本林分的地位级、纬度和经度呈相关性。从北向南和从东向西,群体的子叶数量增加,子叶数量与千粒质量呈中度正相关,与亲本林分的地位级呈负相关。

1.2 国内表型多样性研究

罗建勋等^[6]认为云杉(*Picea asperata* Mast.)种内表型变异丰富,群体间和群体内表型性状存在显著差异。江洪^[7]通过对云杉自然分布区内 33 个群体 14 个表型性状的研究,初步提出了水平地带性和垂直地带性对云杉群体适应性的双重压力。乌弘奇^[8]对大、小兴安岭和长白山鱼鳞云杉针叶、球果地理变异规律进行研究,随纬度增加,球果增大,针叶长度增加。大、小兴安岭之间球果直径和长度的差异大于小兴安岭和长白山之间的差异,叶长度的差异则相反。郑元润等^[9]通过 33 个沙地云杉(*P. mongolica*)群体的针叶、球果、球果的鳞片等 12 个变量进行定性和定量分析,认为群体间(内)存在明显的性状变异并找出了影响沙地云杉群体性状变异的主要因子。

2 同工酶多样性

同工酶遗传标记通常是选择中性,因此遗传标记所反映的变异是中性(无选择性)的变异。可用来直接推导基因型,所以是比较可靠的遗传标记。这些变异有助于了解群体的历史,进而推断群体所经历过的诸如遗传瓶颈,自然分布区内群体间隔等,依此为育种项目制定合适的抽样策略。尽管在林木遗传多样性和群体遗传结构研究方面已有大量的方法,其中最经济和有效的方法仍属同工酶分析。

2.1 国外同工酶水平遗传多样性研究

2.1.1 群体间的水平变异 Modrzynaki 等^[10]研究波兰 9 个欧洲云杉群体的同工酶变异。群体间观测杂合度(H_0)为 0.194~0.221,有效的等位基因数目(A/L)为 2.22~2.34,林分间存在相当大的遗传变异,提出该树种在波兰有两个基因库,一个在波兰南部,另一个在波兰北部,形成于冰川期,以后南部群体进一步分化为两个亚基因库。Yanhaev 等^[11]研究俄罗斯乌拉尔南

部地区塞尔维亚云杉7个天然群体同工酶位点的遗传变异。5个位点上等位基因的杂合度差异显著,尽管群体间遗传距离($D = 0.016$)和群体间遗传多样性($F_{ST} = 3.9\%$)相对较低,但俄罗斯乌拉尔地区中部山区、高原和平原群体间仍然存在分化。Wang等^[40]研究日本北海道萨哈林云杉10个天然群体的遗传多样性,尽管群体间遗传多样性小,但一些群体仍然显著不同于其它群体,有些等位基因的频率与经度、纬度和海拔显著相关,提出萨哈林云杉的遗传变异是地理变异和群体特异性的共同结果。Goncharenko等^[13]研究拉脱维亚5个相互隔离很远的欧洲云杉天然群体遗传结构和分化。拉脱维亚群体有较高的遗传多样性,群体间存在强烈的基因流。Goncharenko等^[14]次年研究结果进一步表明,属于群体间的遗传变异的贡献仅有 $1.7\% \sim 1.8\%$,其余是群体内单株(家系)间变异,群体间遗传距离为 $0.003 \sim 0.012$,认为拉脱维亚的欧洲云杉群体具有非常低的分化和强烈的基因流。Hawley等^[15]研究北美东部红云杉(*P. rubens*)全分布区19个群体36个基因位点的同工酶变异。天然群体遗传变异的93%存在于群体内,不同地理分布区的 H_0 差异显著,寒温带群体的 H_0 最高,其次为中部山地群体,南部隔离群体的 H_0 最低。Potenko等^[16]研究高加索西北部东方云杉两个天然群体同工酶的变异和连锁。群体遗传变异的98%以上存在于群体内,东方云杉有高的遗传多样性和低的群体间分化。Goncharenko等^[17]研究俄罗斯远东不同森林亚带4个白云杉园艺栽培种(*P. ajanensis* Fish.)天然群体的变异和分化,75%的基因位点是多态,每单株(家系)的实际杂合体频率为20%,大陆和岛屿群体间存在自由的基因流。Goncharenko等^[18]同年还研究萨哈林云杉的遗传结构和分化,96%以上的变异存在于群体内,仅3.5%变异存在于群体间,群体间没有明显的遗传分化,群体间也存在自由的基因交流。这些研究结果与Yeh等^[19]在西加云杉的研究结论相异。他们较系统研究了阿拉斯加、华盛顿和俄勒冈的10个天然群体遗传变异,认为地理种源间几乎没有分化。

2.1.2 群体间的垂直变异 Breitenbach等^[20]研究欧洲云杉边缘区阿尔卑斯山脉石灰岩区三个海拔梯度(1 030 m、1 220 m和1 686 m)的遗传变异。虽然在高海拔多态位点数目减少,但遗传多样性没有明显减少,在接近森林线(海拔高线),边缘区群体的适应性无明显降低。Muller^[51]研究瑞典的挪威云杉高海拔群体的遗传变异,认为高海拔群体内的变异并不小于阿尔卑斯山脉南北走向的低海拔群体。Tigerstedt^[52]认为欧洲云杉分布边缘区杂合度有微不足道的减少,在遗传水平上杂合度沿着生态梯度几乎没有渐变趋势发生;但Wolfgang^[21]发现欧洲云杉在ACP-B位点的等位基因频率呈明显的海拔梯度变异趋势。

2.1.3 极端群体的变异 塞尔维亚云杉的自然分布区仅局限于南斯拉夫中部,总面积不足 60 hm^2 ,是有名的自花授粉和表型一致树种,这就导致推测该树种有较低水平的遗传变异。Kuittinen等^[22]研究该树种两个群体19个同工酶位点上的遗传变异,一个南斯拉夫群体和一个栽培的芬兰群体,两群体平均期望杂合度(H_e)分别为0.13和0.15,与其它针叶树相似。Innes等^[23]研究纽芬兰东部两个白云杉极端群体的交配系统和遗传结构。一个为内陆群体,另一个是相邻的海岸群体。尽管存在生境差异,两个群体母树等位基因频率、子代性状和估算的花粉库仅存在小的差异。Tigerstedt等^[24]研究芬兰的挪威云杉的中心群体(60°N)和边缘群体(68°N)(每群体50个家系)的遗传变异,认为即使边缘群体,同工酶遗传变异仍然很丰富,边缘群体的杂合度低于中心群体。

2.1.4 群体内单株变异 Ruetz等^[25]认为高海拔群体内健康单株的杂合体基因型频率要高一

些。Grant 等^[26]研究大量相距几百米单株(家系)的同工酶变异模式,揭示恩氏云杉 3 个表型变异体和同工酶变异的关系,3 个表型变异体的同工酶基因频率分别为 0.67、0.40 和 0.25。

2.1.5 等位酶多样性与群体遗传分化 1980—2001 年报道的主要云杉属植物遗传多样性及遗传分化见表 1。从表 1 可知,研究群体数量的变幅为 2~70 个,群体家系数量的变幅为 10~50 个,检测的等位基因的位点数的变幅为 5~37 个,多态位点百分数(P)的变幅为 23.0%~84.6%,平均每个位点的等位基因数目(A)的变幅为 1.33~2.70,欧洲云杉 12 个研究结果是: (A) 均值为:2.68 \pm 0.87,变幅为 1.6~4.3,平均每个位点期望杂合度(H_e)的变幅为 0.016~0.306,有效的等位基因数目(N_A)的变幅为 0.230~1.320,基因分化系数(G_{st})的变幅为 0.022~0.110,观测到的遗传变异约 2%~13%存在于群体间,约 87%~98%遗传变异存在于群体内。这与 Hamrick 等^[27]的结论相似,他们分析了 1968—1990 年发表的被子、裸子植物,包括代表 220 个属,662 个种的酶变异数据,认为木本植物(特别是裸子植物)种内和群体内遗传多样性水平高,而群体间遗传多样性则低。张含国等^[28]认为红皮云杉的 G_{st} 群体间的变异大于落叶松,与松类相似。

表 1 主要云杉属植物的遗传多样性及遗传分化

树种	群体数	位点数	$P_{0.05}$	A	H_e	G_{st}	参考文献
欧洲云杉	70	22	73	-	-	0.017 5	[40]
欧洲云杉	5	25	70	2.12	-	0.029	[43]
欧洲云杉	7	27	70	-	-	-	[42]
欧洲云杉	40	5	-	-	-	-	[45]
欧洲云杉	9	21	45.5	1.831	0.165	0.042	[44]
欧洲云杉	5	26	70	2.262	0.186	0.017 5	[14]
欧洲云杉	3	5	-	-	-	0.039	[49]
塞尔维亚云杉	2	19	-	-	0.13~0.15	-	[22]
塞尔维亚云杉	2	7	-	-	0.15	0.039	[11]
萨哈林云杉	10	12	75	1.98	0.088	0.022	[40]
红云杉	10	37	29.1	1.60	0.100	0.047	[47]
红云杉	19	36	23	-	0.078 9	0.017	[15]
东方云杉	2	24	57	1.77	0.016	0.02	[16]
雪岭云杉	4	44	44	-	-	-	[50]
雪岭云杉	6	24	45	1.88	-	0.039	[41]
黑云杉	21	23	38	1.44	0.107	-	[27]
白云杉	7	27	76.2	-	0.140	0.110	[48]
白云杉	22	6	-	0.306	-	0.038	[31]
西加云杉	10	24	51	-	0.512	0.08	[19]
西加云杉	1(SO)	13	84.6	2.70	0.238	0.022	[33]
马蒂尼云杉	2	22	-	-	0.101	0.024	[39]
青海云杉	4	8	49.95	2.38	0.212	0.023	[38]
红皮云杉	4	6	50.00	2.50	0.316	0.005 9	[39]
红皮云杉	12	21	27.20	1.33	0.086	0.152	[28]

注:青海云杉和红皮云杉为国内研究

2.2 国内同工酶水平遗传多样性研究

国内云杉同工酶研究进展见表 1。从表 1 看出,群体数量,检测的位点数及酶系统等因素

对红皮云杉的遗传多样性参数影响很大。

3 表型和等位酶遗传多样性的关系

Isabel 等^[29]采用同工酶和 RAPD 方法分别对加拿大魁北克省黑云杉 5 个天然群体(每群体 15 个单株)进行遗传多样性研究。两种方法得到的杂合度和固定指数完全一致。Lagercrantz 等^[30]分析欧洲云杉自然分布区 70 个天然群体的 22 个蛋白位点的遗传变异。在蛋白位点上的分化模式与观测的 7 个表型性状十分相似,这种相似性暗示相同的进化力量同时作用于两类性状。Furnier 等^[30]研究了白云杉 22 个天然群体在明尼苏州营建子代试验林 9 年生、19 年生树高性状和群体 6 个多态同工酶位点变异模式。群体间高生长差异显著,子代 9 年生和 19 年生的遗传变异分别为 48%和 54.1%, H_0 和 H_e 分别为 0.306 和 0.290,与高生长数据相对应,群体间变异仅占 3.8%。高生长的地理变异趋势是明显的,北部和西部群体表现最差。

4 影响遗传多样性及其结构的外因

Hosius^[32]研究德国 12~13 地位级的 70 年生欧洲云杉的遗传结构。认为高强度和弱强度的疏伐都会影响疏伐林分的遗传结构。Chaisurisri 等^[33]分析英格兰哥伦比亚一个种子园和从阿拉斯加到俄勒冈的 10 个挪威云杉天然群体同工酶遗传变异和分化。种子园和天然群体有较高的遗传多样性和观测杂合度,就 A 和 P 两个遗传参数而言,种子园比天然群体高。种子园群体的遗传结构与 3 个种子园选优林分相似。Gomory^[34]研究群体起源对欧洲云杉群体遗传结构的影响。原始林和天然次生林间没有本质差异,但人工林遗传变异通常较低,人工群体 H_0 变幅为 0.247~0.338,均值比原始林和天然次生林低(变幅为 0.318~0.422)。Tremblay 等^[35]采用 PAGE 法研究白云杉分布北限边缘群体遗传结构。 P 和 H_0 分别为 76.2%和 0.319,结合所有群体球果中饱满种子百分率低的特点,认为一定水平的近交或相邻亲缘关系群体的基因流影响这些群体遗传结构。群体内遗传分化相对较高($F_{st} = 0.11$),同时与地理距离不相关,树木年龄在 400 a 内受气候变化影响,对群体的遗传结构没有影响。Leonardi 等^[36]采用同工酶基因标记,研究意大利阿尔卑斯山脉东部欧洲云杉天然更新异龄林群体同工酶性状的空间分布。多数情况下基因型的空间分布呈随机模式。挪威云杉花粉和种子长距离传播形成广泛的基因流是造成上述基本型分布的主要原因。马蒂尼云杉(*P. martinii*)是墨西哥兼自交和冰川期幸存的极其稀有的乡土树种,是一个存在严重瓶颈效应,退化总株数不足 800 株的残余群体。Ledig 等^[37]用等位酶标记分析该种两个群体的遗传多样性。交配系统具有自交频率高的特性,最小群体多态位点异交率(tm) (95%置信度)仅为 0.399(0.197 < tm < 0.601),最大群体依据年份为 0.589(0.475 < tm < 0.703)或 0.685(0.465 < tm < 0.905),这是针叶树中观测到的最低异交率。两个群体的固定指数为 -0.058 和 0.121,小于高水平自交的预期值。两群体的 H_e 分别为 0.121 和 0.101,群体间杂合性基因遗传多样性的比率(F_{st})为 2.4%。

5 存在的问题和发展趋势

综观国内外云杉表型和同工酶的遗传多样性研究,主要存在以下不足:(1)表型受环境和观测者的主观性的影响,其性状确定、评价和统计分析方法不完善;(2)天然群体全分布区、主要分布区的群体的代表性与遗传参数的关系不太清楚;(3)群体和家系数量、观测的位点数目

和不同的酶系统对同一树种的遗传多样性参数的影响大;(4)有关云杉表型、同工酶及 DNA 标记的多层次偶合研究甚少,这是一个很有争议的问题,但一般认为表型性状和同工酶所反映的变异具有不同的含义;(5)云杉遗传多样性研究结果在该属植物保护策略上应用也鲜见报道。要准确全面了解其遗传多样性,也应该从表型到 DNA 水平进行多层次的偶合研究;同时加强对影响遗传多样性及其结构的外因探讨,及遗传多样性研究在该属植物基因资源保护策略,特别是样本策略研究是云杉遗传多样性研究的发展趋势。

参考文献:

- [1] Khalil M A K. Genetic variation in eastern white spruce (*Picea glauca* (Mbench) Voss) populations[J]. Can J For Res, 1985, 15:444 ~ 452
- [2] Khalil M A K. Genetic of cone morphology of black spruce (*picea mariana* (Mill) B S P.) in Newfoundland, Canada[J]. Silvae Genetica, 1984, 33:101 ~ 109
- [3] Putenikhin V P. Phenotype analysis of *Picea obovata* in the southern Urals population structure[J]. Lesovedenie, 1997(6): 37 ~ 49
- [4] Li-peng, Beaulieu J, Bousquet J. Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (*picea glauca*) [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1997, 27(2): 189 ~ 198
- [5] Kurakin B N. Variation in the number of cotyledons in seedling of spruce of different geographical origin[J]. Lesnoe Khozyaistvo, 1990(9): 39 ~ 40
- [6] 罗建勋,李晓清,孙鹏,等. 云杉天然群体表型变异研究[J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(1): 9 ~ 11
- [7] 江洪. 云杉群体生态学[M]. 北京:中国林业出版社, 1992
- [8] 乌弘奇. 中国东北云杉林及其动态的研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 1987
- [9] 郑元润,徐文铎,齐淑艳. 沙地云杉种群性状变异研究[A]. 见:徐文铎. 沙地云杉生态系统研究[M]. 北京:中国林业出版社, 1998. 87 ~ 92
- [10] Mdrzynski J, Prus Glowacki W. Isoenzymatic variation in some of the polish populations of Norway spruce (*Picea abies*) in the IUFRO-1972 province trial[J]. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 1998, 67(1): 75 ~ 82
- [11] Yanbaev Yu A, Shigapov Z Kh, Putenikhin V P, et al. Differentiation of populations of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in the Southern Urals[J]. Genetika Moskva, 1997, 33(9): 1244 ~ 1249
- [12] Barzdajn W. An assessment of diagnostic value morphological traits of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) cones for discrimination of spruce provenances[J]. Sylwan, 1996, 140(9): 61 ~ 75
- [13] Gnccharenko G G, Zadeika I V, Birgelis Ya Ya. Genetic structure, diversity and differentiation of *Picea abies* in Latvia[J]. Lesovedenie, 1994(1): 55 ~ 64
- [14] Gnccharenko G G, Zaeika I V, Birgelis J J, et al. Genetic structure, diversity and differentiation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in natural populations of Latvia[J]. Forest Ecology and Management, 1995, 72(1): 31 ~ 38
- [15] Hawley G J, Dehayws D H. Genetic diversity and population structure of red spruce (*Picea rubens*) [J]. Canadian Journal of Botany, 1994, 72(12): 1778 ~ 1786
- [16] Potenko V V, Krivko V G. Variability and linkage of isoenzyme loci in *Picea orientalis* (L.) Link[J]. Genetica Moskva, 1993, 29(4): 632 ~ 638
- [17] Gnccharenko G G, Potenko V V. Variability and differentiation in Jeddo spruce (*Picea ajanensis* Fish.) in natural populations of Sakhatin and the southern Khabarovsk[J]. Doklady Biological Sciences, 1992, 325: 1 ~ 6, 326 ~ 330
- [18] Gnccharenko G G, Potenko V V. Genetic structure, variation, and differentiation of Sakhalin spruce (*Picea glehnii* Mast.) on Sakhalin[J]. Doklady, Biology Sciences, 1992, 321: 684 ~ 689
- [19] Yeh F C, El-Kassaby Y A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1980, 10(3): 415 ~ 422
- [20] Bbreitenbach-Dorfer M, Sniid S, Herman F et al. Genetic analysis of spruce stands in the Limestone Alps—a pilot study[J]. Special issues. Studies of ecosystems in the Limestone Alps Achenkirch altitude profiles. II. Rhizosphere. Phytot-Hörn, 1996, 36(4): 23 ~ 32

- [21] Wolfgang F R. Forest resource conservation based on genetic variation as determined by isozymes markers[J]. Conservation and manipulation of genetic resources in forestry, Seoul: Kwang Moon Kag, 1994, 36(4): 285 ~ 293
- [22] Kuittinen H, Borzan Z. Serbian spruce, a narrow endemic, contains much genetic variation[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991, 21(3): 363 ~ 367
- [23] Innes D J, Ringius G G. Mating system and genetic structure of two populations of white spruce (*Picea glauca*) in eastern Newfoundland[J]. Canadian Journal of Botany, 1990, 68(8): 1661 ~ 1666
- [24] Tigerstedt P G M. Studies on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies*[J]. Hereditas, 1973, 75(3): 47 ~ 59
- [25] Ruetz W F, Bergmann F. possibilities of identifying autochthonous high-altitude stands of Norway spruce (*Picea abies*) in the Berchtesgaden Alps[J]. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 1989, 108(3): 164 ~ 174
- [26] Grant M C, Mitton J B. Genetic variation associated with morphological in the Engelmann spruce at tree line[J]. Genetics, 1976, 83(3): 28 ~ 31
- [27] Hamrick J C, Godt M J W, Sherman-Broyles S L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species[J]. New Forest, 1992(6): 95 ~ 124
- [28] 张含国, 王辉, 肖彦利, 等. 红皮云杉等位酶群体遗传的多样性分析[J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(6): 21 ~ 25
- [29] Isabel N, Beaulieu L, Bousquet J. Complete congruence between gene diversity estimates derived from genotypic data at enzyme and random amplified polymorphic DNA loci in black spruce[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(14): 6369 ~ 6373
- [30] Lagercrantz U, Ryman N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation[J]. Evolution, 1990, 44(1): 38 ~ 53
- [31] Furnier G R, Stine M, Mohn C A, et al. Geographic patterns of variation in allozymes and height growth in white spruce[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991, 21(5): 707 ~ 712
- [32] Hosijs B. Is the genetic structure of a Norway spruce stand influenced by thinning? [J]. Forst- und Holz, 1993, 48(11): 306 ~ 308
- [33] Chai-surisri K, El Kassaby Ya. Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka spruce[J]. Biodiversity and Conservation, 1994, 3(6): 512 ~ 523
- [34] Gomory D. Effect of stand origin on the genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations[J]. Forest Ecology and Management, 1992, 54(1 ~ 4): 215 ~ 223
- [35] Tremblay M, Simon J P. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouvelle-Québec[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1989, 19(11): 1371 ~ 1379
- [36] Leonardi S, Raddi S, Borghetti M. Spatial autocorrelation of allozyme traits in a Norway spruce (*Picea abies*) population[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1996, 26(1): 63 ~ 71
- [37] Ledig F L, Ledig F T, Bermejo Velazquez B, et al. The mating system and genetic diversity in Martínez spruce, an extremely rare endemic of Mexico's Sierra Madre Oriental: an example of facultative selfing and survival in interglacial refugia[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(7): 1156 ~ 1164
- [38] 孙雪新, 查天山, 陶毅. 青海云杉群体同工酶变异的研究[J]. 甘肃林业科技, 1990(2): 11 ~ 15
- [39] 杨一平, 尹瑞雪, 张军丽. 红皮云杉自然群体遗传多样性及遗传分化的研究[J]. 植物学报, 1993, 35(6): 458 ~ 465
- [40] Wang Z M, Nagasaka. Allozyme variation in natural populations of *Picea glehnii* in Hokkaido Japan[J]. Hereditas, 1997, 78(5): 470 ~ 475
- [41] Goncharenko G G, Potenko V V, Abdyganyev N. Variation and differentiation in natural populations of *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey. [J]. Genetika Moskva, 1992, 28(11): 83 ~ 96
- [42] Goncharenko G G, Potenko V V. Parameter of genetic variation and differentiation in populations of *Picea abies* (L.) Karst. and *Picea obovata* Lebed[J]. Genetika Moskva, 1991, 27(10): 1759 ~ 1772
- [43] Goncharenko G G, Potenko V V. Mutability and differentiation among Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst in Ukrainian, Belorussian, and Latvian populations[J]. Doklady Biological Sciences, 1990, 314: 1 ~ 6, 581 ~ 585
- [44] Gannini R, Morgante M, Vendramin G G. Allozyme variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst [J]. Silvae Genetica,

- 1991 (3) :160 ~ 166
- [45] Könnert M, Franke A. Norway spruce (*Picea abies*) in the Black Forest genetic differentiation of stands [J]. Allgemeine Forst und jagdzeitung, 1991, 162 (5) : 100 ~ 106
- [46] Lagercrantz U, Ryman N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation [J]. Evolution, 1990, 44 (1) : 38 ~ 53
- [47] Rajora O P, Müsseler A, Major J E. Indicators of population viability in red spruce *Picea rubens*. Genetic diversity, population structure and mating behaviour [J]. Canadian Journal of Botany, 2000, 78 (7) : 947 ~ 956
- [48] Furnier G R, Stine M, Mohn C A, et al. Geographic patterns of variation in allozymes and height growth in white spruce [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991, 21 (5) : 707 ~ 712
- [49] Breitenbach D M, Geburek T. Genetic modifies eletrophoretic properties of malate dehydrogenase in Norway spruce (*Picea abies*) [J]. Hereditas Landskrona, 1995, 122 (2) : 103 ~ 108
- [50] Goncharenko G G, Potenko V V, Abdyganyev N, et al. Parameters of genetic variation in natural populations of *Picea schrenkiana* Fish. et Mey [J]. Doklady Akademii Nauk BSSR, 1991, 35 (8) : 740 ~ 744
- [51] Müller Starch G. Genetic variation in high elevated populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Switzerland [J]. Silvae Genetica, 1995, 4 (5) : 356 ~ 352
- [52] Tigerstedt P M A. Genetic variation in natural populations of *Picea abies* (L.) Karst. — some ecogenetic aspects [J]. Hereditas, 1974, 78 (2) : 330 ~ 334

Progress in Genetic Diversity of *Picea* at Phenotype and Allozyme Level

LUO Jianxun^{1,2}, GU Wanchun²

(1. The Research Institute of Forestry, Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China;

2. The Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract: The progress, problems existed and development trends in genetic diversity of phenotype and allozyme in the past 30 years were reviewed. The phenotype diversity was rich, and the variation of morphological characteristics among populations followed certain geographical variation pattern. The genetic parameters at allozyme were as follows: polymorphic loci percentage 23% ~ 84.6%, mean number of alleles per locus 1.33 ~ 2.70, expected heterozygosity 0.016 ~ 0.306, number of effective alleles 0.23 ~ 1.32, gene differentiation coefficient 0.022 ~ 0.110. The variation among populations was 2% ~ 13% of the total while the variation within population was 87% ~ 98%. The coupling study was conducted on the genetic diversity of *Picea* at phenotype, allozyme and DNA levels. The further studies would be focused on the research on the factors influencing genetic diversity and its structure as well as its application in gene resource conservation strategies.

Key words: *Picea*; phenotype; allozyme; genetic diversity; research progress