

# 中国榛属植物资源培育与利用研究( I )

## ——榛种质资源研究\*

王贵禧

(中国林业科学研究院林业研究所,国家林业局林木培育实验室,国家林业局榛子工程技术研究中心,北京 100091)

**摘要:**原产中国的榛属植物有8个种和2个变种,约占全世界种数的一半。榛子是传统的木本粮油树种,中国先民自古以来就采集野生榛子食用。中国榛属植物种质资源分布经纬跨度较大(24°31'~51°42' N,85°55'~132°12' E),从“东北—华北山区、秦岭和甘肃南部及河南—华中—云贵高原”呈斜带状,海拔从100~4 000 m都有分布,行政地域范围涉及25个省(自治区、直辖市)。通过地理分布生态适应性研究,建立了榛属植物分布种数与气候因子间的回归方程: $Y = 11.883 - 0.051X_1 + 0.131X_2 - 0.003X_4 - 0.004X_5 - 0.001X_6 + 0.051X_8$ 。初步提出了榛属植物资源描述与评价体系,开展了榛坚果、花粉形态及雄花序等形态多样性研究,并且在分子水平上对榛属植物遗传多样性和系统进化进行了研究,明确了川榛应该作为一个独立的种,平榛与欧洲榛尽管地理位置较远,但是遗传距离较近,这既说明了平榛和欧洲榛杂交成功的原因,同时也为进一步研究榛树植物地理距离和遗传距离的不一致性提出了新的课题。

**关键词:**榛;种质资源;生态适应性;遗传多样性;遗传距离

中图分类号:S727.3

文献标识码:A

文章编号:1001-1498(2018)01-0105-08

# Progress in Cultivation and Utilization of *Corylus* L. Resources in China ( I )

## ——*Corylus* Germplasm Resources

WANG Gui-xi

(Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration; Hazelnut Engineering and Technical Research Center, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

**Abstract:** There are 8 species and 2 varieties of *Corylus* plants originated in China, accounting for about half of the world's *Corylus* species. Hazelnut is a traditional woody crop species. Chinese people collected wild hazelnuts as food since the ancient times. The distribution of *Corylus* germplasm resources in China is quite large, ranging from 24°31' N to 51°42' N and 85°55' E to 132°12' E, covering a belt-shaped area from the northeastern-northern mountainous regions, the Qinling Mountains, the southern Gansu regions, the Henan to China-Southwest (Yunnan-Kweichow Plateau). *Corylus* distributes in the altitudes from 100 m to 4 000 m. The range of *Corylus* covers 25 provinces (autonomous regions and municipalities). Based on the study of the ecological adaptability of geographical distribution, the regression equation between the distribution of *Corylus* species and the climatic factors was established:  $Y = 11.883 - 0.051X_1 + 0.131X_2 - 0.003X_4 - 0.004X_5 - 0.001X_6 + 0.051X_8$ . The description and e-

收稿日期:2017-11-27

基金项目:中央级科研院所基本科研业务费资金项目:“川榛种质资源评价及育种群体的核心种质构建”和“榛子提质增效关键技术研究”(CAFYBB2017ZA004-9)

作者简介:王贵禧(1962—),男,研究员,主要从事经济林资源培育与利用研究。E-mail:wanggx0114@126.com

\* 致谢:赵天田、马庆华、宗建伟、陈新、王陆军等提出修改意见。

valuation system of *Corylus* resources was preliminarily established. The morphological diversity of hazelnut, pollen morphology and male inflorescence were carried out. The genetic diversity and phylogeny of *Corylus* species were studied at the molecular level. It is clear that *Corylus kweichowensis* should be a distinct species. However, despite the geographic isolation between *C. heterophylla* and *C. avellana*, their genetic distance is relatively close, which not only illustrates the success of their hybridization but also put forward a new topic for further research on the inconsistency between geographic distance and genetic distance of *Corylus* species.

**Keywords:** *Corylus* L.; germplasm resources; ecological adaptability; genetic diversity; genetic distance

## 1 中国野生榛资源及利用的历史

### 1.1 考古发现

榛树(*Corylus* L.)是中国古老的树木之一,大致起源于晚古生代。20世纪70年代初期,于华北燕辽地区东段(40°58' N, 120°21' E)在中侏罗纪海防沟组中发现的榛属植物坚果化石,鉴定为辽西榛(*Corylus liaoxiensis*. sp. nov.),距今约1.5亿年<sup>[1]</sup>。1975年在云南禄丰县石灰坝煤窑中发现了腊马古猿牙齿和下颌骨,从出土古猿的剖面上采集到了榛子孢粉样品,经对孢粉化石分析,断定年代为1000多万年前上的中新世上部到上新世底部,孢粉沉积时期剖面附近为森林边缘的杂木林带,在杂木林中和水边有草地<sup>[2]</sup>。1981年在云南剑川县龙门邑村西南角的石灰华晶洞中发现了堆积的榛子坚果化石,其时代为第四纪晚期,距今约10万年<sup>[3]</sup>。在陕西西安半坡村新石器时代遗址中发掘出已经炭化的榛子和榛壳,表明距今6000年前先民已经采集并食用榛子<sup>[4]</sup>。以上发现的榛属植物化石,从东北到西南地区、从几千年到上亿年都有,而且有些如辽西榛目前已经消失了,说明榛属植物在我国分布既广且久远。

### 1.2 古籍记载

早在3000年前就有关于榛的记载,《诗经》中许多诗篇记载了榛子。《邶风》记“山有榛”<sup>[5]</sup>;《山海经》记“又北百二十里,曰上申之山,上无草木,而多砾石,下多榛楛”<sup>[6]</sup>。宋朝《开宝本草》记“榛子味甘……生辽东山谷,树高丈许,子如小栗,军行食之当粮”<sup>[7]</sup>。可以看出,自有文字以来就有关于榛的记载,古代中国野生榛树生长甚多,并采摘食之。

在榛树种植方面,《诗经》中的《鄘风》记述有卫文公徙居楚丘“树之榛栗”以娱晚年的故事<sup>[8]</sup>。公元5世纪的《齐民要术》中记载:“榛……栽种与栗同”<sup>[9]</sup>。明代的《群芳谱》记载了榛树的嫁接方法:“……选榛子实方而扁者,他日结子丰满,树高四五

尺,取生子树枝接之”<sup>[10]</sup>。《群芳谱》还记载了食用榛子的益处,“益气力,实肠胃,调中不饥,健行其验,辽东榛军行食之当粮,榛之为利亦大矣”<sup>[11]</sup>。有史以来,榛树即在宗庙、官府等庭院种植,榛子采集利用自古即为一种农事活动,世代相传,一直延续至今,与人民的生活密不可分。

## 2 中国榛种质资源及其分布

### 2.1 榛种质资源概况

原产中国的榛属植物有平榛(*C. heterophylla* Fisch.)、毛榛(*C. mandshurica* Maxim.)、川榛(*C. kweichowensis* Hu)、华榛(*C. chinensis* Franch.)、刺榛(*C. ferox* Wall.)、滇榛(*C. yunnanensis* A. Camus)、绒苞榛(*C. fargesii* Schneid.)、维西榛(*C. wangii* Hu)等8个种和短柄川榛(*C. kweichowensis* Hu var. *dievipis*. W. J. Liang)、藏刺榛(*C. ferox* Wall. var. *thibetica* (Batal.) Franch.)2个变种<sup>[12]</sup>。中国榛属植物分布纬度跨度较大,纬度范围为24°31'~51°42' N,北起黑龙江的呼玛县,南至云南省的安宁市;经度范围为85°55'~132°12' E,西起西藏的聂拉木县,东达黑龙江省东部宝清县,从东北—华北山区、秦岭和甘肃南部及河南—华中—西南云贵高原呈斜带状分布。海拔100~4000 m都有榛属植物的分布。平榛和毛榛在东北三省、内蒙古地区分布,海拔范围为100~1200 m,而在太行山区的河北、山西地界则主要分布在海拔1000 m以上的山区<sup>[13]</sup>。笔者在调查中发现,尽管平榛和毛榛的水平分布区域范围基本一致,但是垂直分布则有明显差异,平榛一般分布在低海拔位置,而毛榛分布在高海拔位置。川榛、华榛、刺榛和绒苞榛主要分布在甘肃南部的祁连山和岷山、陕西的秦岭、河南的伏牛山和大别山区、四川的大巴山和乐山、湖南的衡山和天门山、湖北的神农架及贵州的梵净山等地,纬度为24.92°~36.78° N;滇榛主要分布在四川和云南1500 m以上的高海拔区,维西榛主要分布在滇西北海拔3000~4000 m深山

林地。甘肃南部和秦岭沿线海拔 1 000 ~ 3 000 m 间榛属植物资源丰富、分布集中,四川有 7 个种、陕西和甘肃有 6 个种。榛属植物分布的省份包括:黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北、北京、天津、山东、山西、陕西、河南、湖北、安徽、湖南、四川、重庆、贵州、江苏、江西、浙江、云南、甘肃、宁夏、青海和西藏等 25 省(自治区、直辖市)<sup>[13]</sup>。

## 2.2 平榛和川榛种质资源

在我国榛属植物中,已经得到开发利用的是平榛,具有重要潜在利用价值的是川榛。平榛主要分布在 36.78°~51.73°N、100.57°~132.2°E 区域内,推算分布面积 160 万 hm<sup>2</sup>,包括大兴安岭、小兴安岭、张广才岭、完达山、长白山、燕山、太行山、吕梁山、中条山和伏牛山等地。平榛分布的行政区划包括黑龙江、吉林、内蒙古、辽宁、河北、北京、天津、山西、河南、陕西和山东等省(市)<sup>[13]</sup>。据笔者观察,平榛在东北地区主要分布在阳坡,这些地区的主要限制因子是低温;在华北地区主要分布在阴坡,这些地区的主要限制因子是水分。川榛分布于全国 15 个省、直辖市和自治区,自然分布以山坡地为主,跨越温带、暖温带和亚热带,具有广泛的生态适应性。川榛水平分布范围是 25°11'~37°38'N,102°06'~121°59'E,最北端和最东端均位于山东省烟台市的牟平区,最南端和最西端分别位于贵州省安龙县和四川省泸定县;垂直分布范围为 300~2 500 m,集中分布区在 500~1 000 m,主要分布于秦岭、伏牛山、大别山和大巴山等山系。分布范围、生态习性、植物学性状、孢粉学和遗传关系等方面的资料表明:川榛与平榛存在明显的差别,二者应为各自独立的种(有些分类学家认为川榛是平榛的变种)。川榛具有较高的经济价值和育种价值,但其开发利用进展缓慢,其遗传资源的调查与保护、种群多样性及杂交利用等研究工作亟待开展<sup>[14-15]</sup>。

## 2.3 欧洲榛种质资源在我国的引种情况

欧洲榛(*C. avellana* L.)是世界上除中国以外的榛子生产国的栽培种,原始分布在葡萄牙和爱尔兰到乌拉尔山脉、高加索山脉、伊朗、叙利亚、黎巴嫩等地。我国引种欧洲榛有 100 多年的历史,其引种、评价和利用等情况如下<sup>[16]</sup>:

2.3.1 引种过程 从 19 世纪末开始,我国通过各种途径陆续从国外引进了一些国外的榛种质资源,引种过程大致分为 3 个阶段。

2.3.1.1 初期零星引种 19 世纪末,入侵的德国

人将欧洲榛传到山东青岛种植,1948 年庐山植物园从荷兰引进欧洲榛,北京植物园和南京林学院分别于 20 世纪 50 年代和 60 年代从前苏联引进欧洲榛和大果榛(*C. maxima* Mill.),1967 年陕西林业科学研究所从意大利引进欧洲榛子 3 个品种,上海植物园从加拿大引进了尖榛(*C. cornuta* Marshall)。上述引进的榛种仅作为资源保存在引种单位植物园中,没有栽培生产。

2.3.1.2 第二阶段引种 1972—1975 年,辽宁省经济林研究所许万英等<sup>[17]</sup>先后从保加利亚、阿尔巴尼亚、意大利等国家共引进 10 个品种的欧洲榛种子在大连播种,在有越冬保护的条件下,树势生长发育良好,并开花结实,对其生态适应性、生物学特性、坚果经济性状、遗传特性等方面进行了观察研究,为进一步利用积累了丰富的资料。

2.3.1.3 第三阶段有计划的引种 1996 年,由辽宁省经济林研究所梁维坚主持、河北省林科所和山东省林科所等单位参加的引进国外先进农业科学技术项目,于 1996—1998 年间相继从意大利、美国引进欧洲榛优良品种、品系 37 个。引进的品种包括世界上榛子主产国土耳其、意大利、西班牙、美国等国的主栽品种、新培育的品种及杂交系,分别在河北省邢台和山东省莒县建立了引种试验园,但由于存在气候不适应问题,没有扩大推广,之后部分资源被转移到中国林科院林业所等科研单位保存。2006 年以后,中国林科院林业所等单位科研人员利用出国交流的机会,又从美国、意大利、土耳其等国家带回了一些具有特殊形状的欧洲榛品种(系)种子,播种保存在资源圃内作为科研实验材料。

2.3.2 欧洲榛实生选种与适生性评价 许万英等<sup>[17]</sup>引进意大利和保加利亚的欧洲榛种子(1972—1975 年),在大连播种获得 300 余株欧洲榛实生植株,并进行了实生选种。根据果实大小、出仁率、丰产性等选出了 20 个优良品系,并命名了‘连丰’、‘意丰’和‘泰丰’等品种。经过 10 多年的试验证明,欧洲榛在大连可以完成开花、结实的生长发育过程,但不能露地安全越冬,主要原因是冬季的低温及空气干燥使枝条抽干。于是进行南移栽培试验,1985 年第一批欧洲榛优良品系引种到山东泰安(暖温带)试栽。经山东果树研究所观察,欧洲榛多数品系在泰安可以安全越冬,结实饱满且产量较高。1990 年,把优良品系引种到安徽省的肥西县、六安县(北亚热带)和湖北省宜昌市(中亚热带北缘)试

栽。这样就形成了欧洲榛在暖温带北部(大连)、暖温带南部(泰安)、北亚热带(安徽六安、肥西)、中亚热带北缘(湖北宜昌)不同气候带梯度的试验,主要观察欧洲榛在我国不同气候区的适应性,同时对欧洲榛的选优品系进行比较试验。欧洲榛在安徽省六安、肥西地区可以安全露地越冬和完成全年生长发育过程,树体生长旺盛,可以开花结实,但花芽形成少、产量不高、空壳和霉仁现象严重。欧洲榛在宜昌可以正常越冬和完成年生长发育过程,树势生长旺盛,花芽形成较安徽六安迟2~3年,有雌雄异熟现象和有二次梢生长现象,结果较少,产量不高。因此,欧洲榛在北亚热带和中亚热带北缘地区可以生长,但是结实性状较差,达不到经济栽培要求。

尽管个别地方如山东泰安、河南鲁山和宜阳等地栽植的欧洲榛能够生长、结果,但到目前为止欧洲榛没能在中国作为产业栽培推广,主要问题是在北方不抗寒、在南方产量低。然而,我国不同地区气候类型丰富,不排除欧洲榛在个别小气候条件下的局部地区发展的可能性,今后还需要进一步试验研究。

### 3 榛种质资源描述与评价体系研究

榛属植物资源描述与评价体系的建立,有利于规范资源的收集、整理、保存、鉴定、评价和利用,在度量遗传多样性和丰富度、确保资源的遗传完整性、提高资源共享和利用效率等方面具有重要意义。王明启等<sup>[18]</sup>采用平榛、毛榛、华榛、滇榛、藏刺榛、欧洲榛及平欧杂种榛等58个株系为试材,确定了一般情况、枝条和叶片、花和果实等方面的84个性状指标,并认为无论是数值性状还是非数值性状,分级级差以3、5、7、9为好,且不超过9级,研究提出了适合我国东北地区特点的榛属种质资源性状描述与评价系统。解明等<sup>[19]</sup>对国内外榛种质资源评价体系涉及的100余个评价项目进行了筛选和增补,最终确定其中56个记载项目作为平欧杂种榛的种质资源描述和评价指标内容,并对主要性状指标的调查方法、样本的取样时间、取样方法、记载标准进行了定义和限定,并初步提出了平欧杂种榛种质资源评价系统。李作轩等<sup>[20]</sup>结合国家农作物种质资源平台建设的需要,出版了《榛种质资源描述规范和数据标准》,规定了榛种质资源描述符及其分级标准,以便对榛种质资源进行标准化整理和数字化表达,数据标准规定了描述符的字段、名称、类型、长度、小数位、代码等,数据质量控制规范规定了数据采集全过程的

质量控制内容和方法,从而保证了数据的系统性、可比性和可靠性。此外,在榛新品种测试方面,制定了“植物新品种特异性、一致性、稳定性测试指南(榛属)”国家标准<sup>[21]</sup>,确定了33个性状作为测试标准,使新品种的研究、测试和保护更加规范统一、有法可依。

### 4 榛种质资源形态多样性研究

榛属植物种间在形态上具有很大的差异,平榛、毛榛、川榛与滇榛等属于灌木类型,而华榛、刺榛、绒苞榛与维西榛等属于乔木类型,平欧杂种榛属于小乔木或大灌木。叶片形状特征各异且叶脉数、叶表柔毛分布情况各不相同,叶片在冬季有落叶和宿存之分;果苞有刺状、喙状(管状)、钟状等多种形态。

#### 4.1 平榛、川榛及平欧杂种榛坚果性状形态多样性研究

李京璟等<sup>[22-23]</sup>根据99份平榛坚果的24个表型性状遗传变异的研究结果,建立了平榛坚果主要数量性状的分级标准。10个数量性状的主成分分析表明:产量、大小、加工、形状等4个因子影响坚果的品质评价。聚类分析将99份平榛坚果材料聚为5大类群,第I类群可作为选育果面光滑的栽培及杂交亲本材料,第II类群可作为选育大果型和机械化加工型的育种和亲本材料,第III类群坚果商品特性较好,第IV类群可作为选育圆形和果面无条纹的育种及杂交亲本材料,第V类群可作为选育高丰产品的育种及杂交亲本材料。基于平榛坚果性状的丰富变异及植物学性状的多样性,建立的分级标准及获得的优良育种材料,为榛属植物的生产实践及良种选育工作鉴定了基础。

王陆军等<sup>[24]</sup>研究了大别山地区96份川榛种质资源坚果16项数量性状和9项质量性状指标,数量性状的变异较丰富,变异幅度为5.49%~111.18%,其中,与产量直接相关的壳仁间隙(111.18%)、果仁质量(32.61%)、坚果质量(32.22%)、出仁率(26.60%)及壳厚度(25.46%)性状变异较大。性状指标除了果仁形状指数( $P=0.007$ )和壳仁间隙( $P=0.003$ )2项指标外,其他14项性状指标均符合正态分布。因子分析法提取了坚果大小、坚果出仁率及坚果饱满度等因素,初步构建了川榛坚果性状综合评价指标。

张罡等<sup>[25]</sup>对16个平欧杂种榛品种(系)坚果的三径、果质量、果壳厚和出仁率等表型性状进行了研

究,大果型品种的果质量与欧洲榛类似,有些品种の出仁率也接近欧洲榛,但各品种(系)出仁率均不到50%,单果质量总体小于欧洲榛。艾吉尔·阿不拉等<sup>[26]</sup>对43个平欧杂种榛品种(系)的坚果仁用加工性状进行了研究,坚果质量1.45~3.30 g,果形指数0.67~1.08,果仁质量0.76~1.44 g,壳厚度0.90~1.76 mm、出仁率35.06%~56.00%,各指标在榛子坚果的等级评价中较优,说明该群体的可选择性较强。各品种(系)有重复指标间的差异均极显著,性状变异系数为5.30%~70.31%,群体内变异丰富,性状间存在不同程度的相关性,可在品种筛选时进行综合分析。43个品种(系)群体中,圆形坚果类型较少,成为筛选仁用加工型品种的限制因素。研究还提出了仁用加工型榛子坚果的主要性状指标:坚果质量 $\geq 2.00$  g,出仁率 $\geq 40\%$ ,果腔系数0.80~0.90,果仁质量 $\geq 0.80$  g,坚果圆形(形状指数0.90~1.00),这些指标可作为仁用加工型平欧杂种榛品种选育的参考依据。根据上述研究结果,初步筛选出4个适于仁用加工的品种(系):‘辽榛2号’、‘平欧30号’、‘平欧90号’和‘平欧28号’。

#### 4.2 榛种质资源花粉形态多样性研究

1995年,彭立新等<sup>[27]</sup>通过对花粉形态的分析来探讨榛属种质的亲缘关系,认为不同种、优系和品种间花粉粒的形状、大小和外壁纹饰等存在差异,可作为榛属植物分类和亲缘关系研究的依据,并根据外壁纹饰将17份种质分成两大类,第一类为微刺纹饰,包括欧洲榛、川榛和几个杂交品系;第二类为细的皱波纹饰上有微刺纹饰,包括平榛、毛榛、藏刺榛、刺榛和几个杂交品系。川榛花粉形状、外壁纹饰均与平榛有很大差别,说明二者亲缘关系较远。李京璟等<sup>[28]</sup>采用扫描电镜对平榛、毛榛、川榛、华榛、绒苞榛、刺榛、欧洲榛及平欧杂种榛等14份榛属植物花粉观察表明:榛属植物花粉为单粒花粉,形状为近扁球形,大小为中等偏小,极面观为三角形,赤道面观为椭圆形,多具3个萌发孔,属于 $N_3P_4C_4$ 类型,花粉外壁纹饰为皱波状,且有刺分布于表面。根据花粉形态特征聚为3大类,第I类包括华榛、绒苞榛、川榛、‘辽榛3号’、‘达维’、‘Casina’和‘Ennis’,其花粉大小除川榛外均属中等花粉,皱波均不明显;第II类包括平榛(品系‘JMS’、‘HLP’、‘WC’)和毛榛,其花粉表面皱波不明显,刺较小且致密;第III类包括藏刺榛、‘Maria’、‘辽榛7号’,其花粉表面皱波明显,刺的分布密度较疏。榛属植物在花粉的大小、外

壁表面皱波纹饰、刺的密度和大小方面差异较显著,可作为榛属植物品种分类的孢粉学依据。

#### 4.3 榛种质染色体核型分析及雄花序形态多样性研究

郭媛媛等<sup>[29]</sup>研究了1份平榛、1份欧洲榛和13份平欧杂种榛共15份种质的染色体核型,所有种质染色体均为二倍体,可分为 $2n = 2x = 22 = 22m$ 、 $2n = 2x = 22 = 20n + 2sm$ 和 $2n = 2x = 22 = 16m + 6sm$ 三种类型;所有种质染色体绝对长度平均值为 $1.5 \mu m$ ,属小染色体,除欧洲榛和平欧杂种榛‘7#’为1A型、‘平欧23号’为2B型外,其余种质皆为1B型。结果表明,榛种质间的核型具有很大的相似性。

平欧杂种榛雄花序粗度和长度存在显著差异,雄花序最粗的是‘平欧48号’,相对较粗的有‘辽榛4号’、‘平欧21号’、‘辽榛9号’、‘辽榛2号’和‘平欧545号’。雄花序长度差异更大,平榛和‘玉坠’较短,‘达维’最长,可达5.26 cm,其他各品种(系)雄花花序长度介于二者之间。伸长后与原始雄花序的长度比较,‘辽榛3号’伸长倍数最大,伸长了3.23倍。散粉量与雄花序粗度、雄花序长度和雄花序伸长后长度显著正相关,Pearson相关性系数分别为0.722、0.764和0.701;散粉量与雄花序数量显著正相关,Pearson相关性系数为0.615<sup>[30]</sup>。雄花序的多样性与坚果的某些性状存在相关性,据李秀霞等<sup>[31]</sup>研究报道,平欧杂种榛柔荑花序越大的品种(系),其坚果也越大,而柔荑花序越细长的品种(系),其坚果的壳越薄。尽管这些研究结果还需要通过加大样本量进行进一步验证,但这种方法为杂交后代的早期选择提供了一定的指导。

### 5 榛属植物地理分布生态适应性

国内榛属植物从东北、华北、华中到西南呈斜带状分布,其中,华中地区分布种数最多。垂直分布自东至西随经度降低海拔逐渐升高,纬度对各种质分布海拔影响存在显著差异。温度与榛属植物的分布呈极显著相关,尤其是年均气温和冷温是影响榛属植物分布的关键气候因子。榛属植物分布种数与各气候因子间的回归方程为: $Y = 11.883 - 0.051X_1 + 0.131X_2 - 0.003X_4 - 0.004X_5 - 0.001X_6 + 0.051X_8$ (式中:Y为种数, $X_1$ 为年均气温, $X_2$ 为1月均温, $X_4$ 为年均降水量, $X_5$ 为无霜期, $X_6$ 为日照时数, $X_8$ 为极端低温)。根据分布区气候相似性进行聚类分析,将我国榛属植物分为3类,北方种平榛和毛榛聚为

一类,适生区气候极相似;川榛、华榛、刺榛、绒苞榛和滇榛为一类(其中,川榛和华榛更加相似,刺榛和绒苞榛更加相似),维西榛为一类<sup>[13]</sup>。

川榛属于暖温带和亚热带湿润森林中的树种,分布区的年均气温、Kira 温暖指数、年降水量和 Holdrige 生物温度的最适范围分别为 11.24 ~ 17.72℃、91.53 ~ 149.24℃·月<sup>-1</sup>、596.38 ~ 1601.75 mm 和 11.66 ~ 17.54℃,Kira 寒冷指数、徐文铎湿度指数、年空气相对湿度、Holdrige 可能蒸散量和 Holdrige 可能蒸散率分别为 -6.73℃·月<sup>-1</sup>、9.11、74.81%、860.25 mm 和 0.89,其分布北界和南界的 Kira 温暖指数、Kira 寒冷指数、年降水量的范围分别为 62.90 ~ 169.10℃·月<sup>-1</sup>、-39.90 ~ -1.10℃·月<sup>-1</sup>和 425.50 ~ 2058.20 mm。影响川榛地理分布的气候因子按作用大小依次为低温、高温和湿度,因此,园艺化栽培川榛地点首先考虑 1 月均温、寒冷指数、年均温和极端低温等因素<sup>[15]</sup>。

## 6 榛属植物遗传多样性与系统进化

### 6.1 主要榛属植物遗传多样性

利用 SSR 分子标记对 21 个平榛居群和 13 个川榛居群的遗传多样性和遗传结构进行分析,发现 11 个 SSR 位点在平榛居群 ( $N_a = 14.4545$ 、 $H_o = 0.7272$ 、 $H_e = 0.8216$ 、 $PI_C = 0.8212$ )、川榛居群 ( $N_a = 14.7273$ 、 $H_o = 0.6687$ 、 $H_e = 0.8218$ 、 $PI_C = 0.8016$ )均表现出较高的遗传多样性。遗传分化系数 ( $F_{ST}$ ) 和 AMOVA 分析均表明:平榛居群、川榛居群的遗传变异主要发生在居群内个体间,居群间遗传变异较低。居群间存在较高的基因流 ( $Nm$ ) (平榛  $Nm = 4.0103$ 、川榛  $Nm = 2.6194$ )。UPGMA、PCoA 以及 STRUCTURE ( $K = 2$ ) 的聚类结果显示:34 个平榛和川榛居群被清楚地划分成 2 组,即平榛居群组和川榛居群组,其中,平榛居群被划分为东北和华北 2 个组<sup>[32]</sup>。结合前人在形态学<sup>[33]</sup>、孢粉学<sup>[27]</sup>、川榛分布范围及适生环境上的研究<sup>[14]</sup>,也支持将川榛划分为一个独立的种。

利用 AFLP 和 SSR 两种分子标记对 12 个毛榛居群的遗传多样性进行分析,发现毛榛居群具有较高的遗传多样性水平。毛榛居群遗传分化系数 ( $F_{ST}$ ) (SSR,  $F_{ST} = 0.1215$ ; AFLP,  $F_{ST} = 0.1064$ ) 表明:毛榛遗传变异主要存在于居群内部,SSR 和 AFLP 分子标记的 AMOVA 分析也支持上述结果。毛榛较高的基因流 ( $Nm > 1$ ) 有效抵消遗传漂变的影响。

SSR 和 AFLP 分子标记的 UPGMA、STRUCTURE 和 PCoA 结果均表明,12 个毛榛居群可划分为东北和华北 2 个组。Barrier 分析结果检测到 12 个毛榛居群存在 3 个主要遗传障碍,其中,第一遗传障碍正好位于 SSR 所划分的第 1 组和第 2 组之间。Mantel 检测表明,毛榛居群地理距离与遗传距离之间具有显著的正相关性 ( $r = 0.419$ ,  $P = 0.005$ )<sup>[32,34]</sup>。

王艳梅等<sup>[35]</sup>利用欧洲榛、藏刺榛、滇榛、华榛、川榛、毛榛和平榛等 7 个种的 43 份 DNA 样本进行 SSR 分析,各居群间的遗传距离为 0.5858 ~ 2.3184,遗传一致度为 0.0984 ~ 0.5567,其中,以华榛和川榛的一致性最高(0.5567),遗传距离最近(0.5858),藏刺榛和毛榛的遗传一致性最低(0.0984),遗传距离最远(2.3184)。基于 Nei's 的遗传距离和聚类分析结果,将 7 个种分为 4 个组,其中,华榛、川榛与滇榛为第 1 组,平榛和欧榛为第 2 组,毛榛为第 3 组,藏刺榛为第 4 组。7 个种最后按照地理分布划分为东北部(平榛、毛榛和欧洲榛)和西南部(华榛、川榛、滇榛和藏刺榛)2 大类,地理较近的种遗传相似性较大。较中国榛属其他种,平榛和欧洲榛的遗传一致度较高、遗传距离更接近,这从分子水平佐证了平榛与欧洲榛进行杂交获得成功的几率最大。

### 6.2 榛属植物系统进化研究

宗建伟<sup>[32]</sup>基于 SSR 榛属植物种间 UPGMA 聚类结果表明,17 个榛种可以划分成 8 个组,第 1 组由 8 个中国榛种或变种(平榛、川榛、华榛、滇榛、维西榛、刺榛、藏刺榛和短柄川榛)组成,第 2 组由美洲地区的尖榛和加州榛组成,第 3 组由东北亚的角榛和毛榛组成,第 4 组均由欧洲榛组成,第 5 组由美洲榛组成,第 6 组仅包括绒苞榛,第 7 组由土耳其榛组成,第 8 组仅含有喜马拉雅榛。UPGMA 和 STRUCTURE 聚类结果均揭示绒苞榛与中国境内其它榛种亲缘关系较远。毛榛不仅与同域的平榛遗传距离较远,也与川榛、滇榛、维西榛、刺榛和藏刺榛遗传关系较远,但与角榛遗传关系较近。利用 5 个 cpDNA 和 1 个 ITS 序列分析 17 个榛种的系统发育关系,分别获得了 11 和 12 个单倍型。通过 Network 网络图分析发现,美洲榛、滇榛和川榛与其他榛种相比是更原始的种,其中,川榛比平榛更原始,这再次颠覆了之前对于川榛是平榛变种的认识。

由于不同研究者掌握的材料和使用的研究方法不同,对于进化关系的研究结果也不完全相同,有些

结论还需要通过叶绿体全基因组测序等相关技术进一步的研究证明,但就目前的研究结果看,基本可以明确以下几点:一是川榛确实不是平榛的变种,而应该作为一个独立的种;二是尽管平榛与欧洲榛的地理位置较远,但遗传距离较近,这既说明了为什么平榛和欧洲榛杂交能够成功,同时也为进一步研究地理距离和遗传距离的不一致性提出了新的课题。

### 6.3 平欧杂种榛主栽品种的遗传多样性和分子鉴定

应用 FISH - AFLP 技术对‘达维’等 10 个平欧杂种榛主栽品种的遗传多样性进行研究,结果表明,平欧杂种榛主栽品种的相似性系数为 0.755 6 ~ 0.854 3,当阈值为 0.839 8 时,可分成 4 个 AFLP 群,其中,‘玉坠’、‘辽榛 4 号’和‘辽榛 9 号’单独为 1 群,其它品种为 1 群。平欧杂种榛主栽品种的有效等位基因数、基因多样性、Shannon 信息指数分别为 1.392 1、0.248 2 和 0.395 7,具有较高的遗传多样性;研究获得的特征条带可用于平欧杂种榛主栽品种的快速鉴别<sup>[36]</sup>。

马庆华等<sup>[37]</sup>收集了国内平欧杂种榛品种(品系)43 个,选用已开发的 12 对 EST-SSR 引物进行品种鉴定方法的研究,结果表明:不同引物在供试样品中的 PIC 值为 0.380 0 ~ 0.783 9,平均为 0.511 3,各引物组合经毛细管电泳均显示出了良好的扩增效果;平欧杂种榛品种(系)间的亲缘关系较复杂,其中‘薄壳红’和‘平欧 62 号’、‘平欧 3 号’和‘平欧 7 号’、‘平欧 30 号’和‘平欧 48 号’的遗传距离最近;引物 CAF-2、CAF-3、CAF-12 和 CAF-13 组合使用,可完全区分 43 个平欧杂种榛品种(系),其中,引物 CAF-2 与 CAF-13 组合使用,可鉴定目前生产上主要推广的 15 个主栽品种(系)<sup>[38]</sup>。上述研究结果为平欧杂种榛的品种鉴定提供了便捷、有效的方法,也可为其他榛属植物研究提供参考。

## 7 问题与展望

我国榛属植物地理分布范围广,南北相差 27 个纬度、东西相差 47 个经度、高低海拔相差 4 000 m,从东北寒地到云贵和川藏高原,气候类型多样,因此,研究榛属植物的地理分布具有十分重要的意义。榛属植物遗传多样性丰富,不同榛种之间从树形到器官千差万别,有好多特殊类型基因资源值得开发利用,如平榛和毛榛的高抗寒能力、毛榛独特的种仁香气、华榛的无萌蘖特性以及川榛优良的坚果经济

性状及其在秦岭以南和长江中下游地区广泛的适应性等,都是极好的育种目标性状。榛属植物间的遗传进化关系至今没有完全理清,现有结果既有同一分布区遗传距离近的如川榛、华榛、刺榛和滇榛,也有同一区域遗传距离远的如毛榛和平榛、滇榛和绒苞榛,还有地理距离远但是遗传距离近的如平榛和欧洲榛,因此,探讨榛属植物的亲缘关系及演化路线仍然是挑战性课题。

### 参考文献:

- [1] 潘广. 华北燕辽地区侏罗纪柔荑花序植物[J]. 辽宁地质, 1993(4): 354, 376.
- [2] 孙湘君, 吴玉书. 根据孢粉推论禄丰腊玛古猿生活时期的自然环境[J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18(3): 247-255.
- [3] 苏民. 云南发现榛子化石[J]. 植物杂志, 1982(2): 10.
- [4] 张宇和, 柳 夔, 梁维坚, 等. 中国果树志·板栗榛子卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005: 200.
- [5] 赵 征. 诗经[M]. 北京: 线装书局, 2013: 129.
- [6] 无名氏. 山海经[M]. 王海燕译. 北京: 中央编译出版社, 2009.
- [7] 卢多逊, 李 昉. 开宝本草(辑复本)[M]. 尚志钧辑校. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1998.
- [8] 赵 征. 诗经[M]. 北京: 线装书局, 2013: 153.
- [9] 繆敬愉. 齐民要术校译[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 295-296.
- [10] 王象晋. 《二如亭群芳谱》亨部·第6册·果部卷之三[M]. 出版地、出版社不详, 1621.
- [11] 王象晋. 群芳谱诠释(增补订正)[M]. 伊钦恒诠释. 北京: 农业出版社, 1985: 117.
- [12] 张宇和, 柳 夔, 梁维坚, 等. 中国果树志·板栗榛子卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005: 205-211.
- [13] 霍洪亮, 马庆华, 李京璟, 等. 中国榛属植物种质资源分布格局及其适生区气候评价[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(5): 801-808.
- [14] 马庆华, 霍宏亮, 陈 新, 等. 川榛遗传资源分类、分布及其研究利用现状分析[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(6): 1223-1231.
- [15] 王陆军, 赵天田, 马庆华, 等. 中国特有种川榛的地理分布格局与气候环境因子的关系研究[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(1): 77-83.
- [16] 梁维坚. 中国果树科学与实践·榛[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 2015: 6-7.
- [17] 许万英, 姚振枝. 欧洲榛子引种的研究[J]. 辽宁林业科技, 1981(3): 2-8.
- [18] 王明启, 彭立新, 吴榜华, 等. 榛属种质资源性状描述系统研究[J]. 林业科学, 1999, 35(6): 52-57.
- [19] 解 明, 郑金利. 平欧杂种榛资源评价评估系统研究[J]. 辽宁林业科技, 2009(2): 16-18.
- [20] 李作轩, 周传生, 董文轩, 等. 榛种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2013.
- [21] 中华人民共和国国家标准. GB/T 24886-2010 植物新品种特

- 异性、一致性、稳定性测试指南 榛属[S].
- [22] 李京璟, 马庆华, 陈 新, 等. 平榛种质资源坚果农艺性状鉴定与评价研究[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(3): 483-490.
- [23] 李京璟, 梁丽松, 王贵禧, 等. 平榛种质资源坚果主要数量性状评价与分级研究[J]. 塔里木大学学报, 2016, 29(3): 96-102.
- [24] 王陆军, 赵天田, 马庆华, 等. 大别山野生川榛坚果主要性状分析及评价[J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(4): 629-637.
- [25] 张 罡, 崔建国, 邸 霜, 等. 不同品种杂交榛果实表型性状的变异研究[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(6): 75-78.
- [26] 艾吉尔·阿不拉, 马庆华, 王贵禧, 等. 仁用加工型平欧杂种榛品种(系)的坚果经济性状[J]. 林业科学, 2013, 49(7): 175-182.
- [27] 彭立新、王明启. 榛属种质亲缘关系的探讨—花粉形态分析[J]. 吉林林学院学报, 1995, 11(1): 21-25.
- [28] 李京璟, 张日清, 马庆华, 等. 榛属植物花粉形态扫描电镜观察[J]. 电子显微学报, 2017, 36(4): 404-413.
- [29] 郭媛媛, 邢世岩, 马颖敏, 等. 15 种榛子种质和染色体核型分析[J]. 园艺学报, 2009, 36(1): 27-32.
- [30] 霍宏亮. 中国榛属植物分布及杂交亲和性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2014.
- [31] 李秀霞, 杨永年, 马军亭. 平欧杂种榛坚果与柔荑花序的相关性[J]. 林业科学, 2009, 45(1): 62-66.
- [32] 宗建伟. 中国三个主要榛种居群遗传多样性及榛属植物间亲缘关系研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 1996: 46-58.
- [33] 梁维坚. 关于川榛分类地位的商榷及新变种[J]. 植物研究, 1988, 8(4): 115-119.
- [34] Zong Jian-wei, Zhao Tian-tian, Ma Qing-hua, et al. Assessment of Genetic Diversity and Population Genetic Structure of *Corylus mandshurica* in China Using SSR Markers[J]. PLoS One, 2015, 10(9): 1-12.
- [35] 王艳梅, 苏淑钗, 翟明普, 等. 中国榛属植物遗传关系的 SSR 分析[J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(11): 48-51.
- [36] 马庆华, 陈 新, 赵天田, 等. 应用 FISH-AFLP 技术分析平欧杂种榛主栽品种的遗传关系[J]. 中国农业科学, 2013, 46(23): 5003-5011.
- [37] 马庆华, 李京璟, 赵天田, 等. 基于 EST-SSR 标记的平欧杂种榛品种鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(5): 952-959.
- [38] 中华人民共和国林业行业标准. LY/T 2205-2013 平欧杂种榛栽培技术规程[S].

(责任编辑:徐玉秀)