

云南松及其近缘种间遗传关系研究现状

许玉兰^{1,2}, 蔡年辉¹, 康向阳², 李根前¹, 何承忠¹, 段安安^{1*}

(1. 西南林业大学 西南山地森林保育与利用省部共建教育部重点实验室, 云南 昆明 650224;
2. 北京林业大学 林木育种国家工程实验室; 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要:种质资源研究是育种工作的基础,云南松与其近缘种间的遗传关系一直深受林木育种工作者的重视,其研究结果可为探讨起源、进化、分类、育种和资源保护与利用提供科学依据。本文从形态学、细胞学、同工酶和分子生物学等方面综述其遗传关系研究现状,并对今后进一步开展这方面的研究进行了探讨。

关键词:云南松;种质资源;遗传关系;分类

中图分类号:S791.257 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2012)01-0098-05

Advances in the Study on the Genetic Relationships of *Pinus yunnanensis* and Its Related Species

XU Yu-lan^{1,2}, CAI Nian-hui¹, KANG Xiang-yang², LI Gen-qian¹, HE Cheng-zhong¹, DUAN An-an^{1*}

(1. Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Use in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224, China; 2. National Engineering Laboratory for Tree Breeding; Key Laboratory for Genetics and Breeding of Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Germplasm resources are very important for the breeding study. Research on the genetic relationships of *Pinus yunnanensis* and its related species can provide scientific basis for exploring the origin, evolution, classification, breeding and application. The research advances in genetic relationship of *P. yunnanensis* and its related species, including the morphological, cytological characters, isozyme and molecular biology, were reviewed in this paper. And the prospect of study about the genetic relationships between *Pinus yunnanensis* and its related species was discussed.

Key words: *Pinus yunnanensis*; germplasm resources; genetic relationship; classification

云南松(*Pinus yunnanensis*)是分布于我国西南季风影响下的亚热带山地暖性气候条件下的重要树种,以云南高原为起源中心和分布中心^[1-3],东部与马尾松(*P. massoniana*)林地接壤,西北横断山区与高山松(*P. densata*)林地毗连,西南部与思茅松(*P. kesiya* var. *langbianensis*)林地邻接^[2,4]。云南松分布区生态环境的复杂多样,种群间发生趋异分化和适应,分割成许多相对独立的亚群^[5-7],形成生态小种地盘松(*P. yunnanensis* var. *pygmaea*)、地理小种细叶云南松(*P. yunnanensis* var. *tenuifolia*)^[2,5]及其变型扭松^[8-10]。云南松与分布

区相邻或相间的近缘种间的遗传关系屡有研究报道,其研究结果为探讨云南松及其近缘种的起源、进化、分类、研究与利用提供科学依据。本文从形态学、细胞学、同工酶、DNA 方面对其遗传关系的研究进行了综述,供今后研究提供参考。

1 形态学分析

生物的形态是基因型最易观察到的表现形式^[11],早期对云南松及其近缘种间的遗传关系主要集中在形态学方面,包括针叶、球果、球花等方面。王昌命等^[6-7,12-13]以云南松、地盘松、细叶云南松、高

收稿日期:2011-05-13 修回日期:2011-06-26

基金项目:云南省自然科学基金项目(2010CD065),北京林业大学林木育种国家工程实验室开放基金(FOP2010-10),云南省教育厅重点项目(2010Z042)

作者简介:许玉兰,在读博士、副教授,主要从事林木遗传育种的研究. E-mail: xuyulan@swfu.edu.cn

* 通讯作者:段安安,博士,博士生导师,教授,主要从事林木遗传育种的研究。

山松以及思茅松为对象,从芽和针叶比较形态解剖学以及茎干形态结构特征等方面进行研究,结果表明从滇东南—滇中—滇西北呈现出“小型化”的变化趋势,针叶长度逐渐减少,3 针 1 束的比例,短枝上的针叶数目,针叶断面积表现出“小型化”的趋势。地盘松和高山松以 2 针一束为主,而云南松、细叶云南松和思茅松以 3 针一束为主,偶见 4 针一束,甚至细叶云南松出现有 5 针一束,细叶云南松、云南松、高山松形态特征呈明显的地理替代梯度变化,滇东南分布的细叶云南松在形态上和思茅松很相似。对花粉的显微形态结构进行观察,均属于气囊类型,花粉粒结构主要由本体(中央体)与气囊两部分组成,轮廓形态特征基本一致^[14],但花粉粒形态、气囊形态以及体长等方面均存在一定的差异^[15-16],其中云南松花粉粒较马尾松和地盘松大,体下两侧气囊云南松呈长圆形,马尾松和地盘松的为圆形或卵圆形^[14]。云南松和地盘松相比,在雄球花出现百分率以及雄球花的长度和直径等方面有差异,地盘松居群球花大小的变异幅度较大,可能与地盘松居群的遗传多样性和杂合度高于云南松居群有关,同时也增强适应能力^[16-17];从木材结构观察比较可知地盘松是一种遗传型矮生松树而非表现型矮化^[18-19],即使在人为破坏活动少和生境良好的情况下仍无主干且盘地^[20]。而与之相反的报道认为它们除了有明显的遗传趋异之外,还存在非遗传的环境饰变^[5],生长在云南的云南松,如果生长在比较贫瘠的山区,树干往往有一些不同程度变劣,如果将云南松栽培在土壤肥沃、气候湿润的地区,主干就比较明显^[21]。因此,从形态学方面来分析遗传关系存在的分歧较多,虽然以形态特征作为分类依据比较简单易行,但形态状易受环境影响而发生变化,对揭示遗传关系还需寻求其它方面,才能达到统一。

2 细胞学分析

染色体核型分析是细胞遗传学、现代分类学和进化理论的重要手段^[11],云南松及其近缘种间遗传关系在染色体核型分析方面也开展了相应的研究。虞泓等^[16,22]进行染色体组型分析可知,云南松、地盘松、细叶云南松、以及云南松×思茅松的核型公式和核型类型一致,即都为 $K=2n=24=24m$ 和 1A 型^[22],这与整个松属植物核型变异趋势相同^[23-24],但各居群间的分化有所不同,滇东南居群与细叶云南松居群间的染色体分化相对最小, $V_{ST}=6.30\%$;而滇西北居群与细叶云南松居群的分化相对很大, $V_{ST}=16.51\%$;细叶云南松居群与地盘松居群的染

色体分化相对最大, $V_{ST}=19.15\%$,这表明分化大小与分布远近有关,云南松居群分布越近,其间的分化越小,遗传距离越近;反之分布越远的居群,其间的分化越大,遗传距离越大;细叶云南松居群和地盘松居群是分布在两种非常不同的生态环境中,两种互为相反的极端生态环境形成了两种强大的定向选择压力,导致两种不同的趋异进化,形成两种不同的特化居群^[22]。云南松和思茅松相比,染色体数目相同,均由具中部着丝点染色体所组成,但在次溢痕、杂合性、整齐性等方面有所差异,表现在云南松 3 对染色体(No. 2、5、8)具有次溢痕,而思茅松仅第 3 对染色体(No. 3)具有次溢痕;云南松未发现杂合现象,而思茅松的第 1 对染色体则存在有明显的杂合现象;思茅松的组型显得更不及云南松整齐^[25]。与 Saylor^[24]的研究相比,马尾松染色体组型有 2 对染色体具次溢痕(N0. 1,4),组型的对称整齐也较思茅松整齐。根据其它研究,染色体的不整齐性和杂合性也是染色体进化的一种趋势^[23,25-26],思茅松的不及云南松整齐,马尾松的较思茅松整齐,且思茅松较云南松杂合^[25]。因此,云南松和思茅松之间的亲缘关系是比较疏远的,思茅松应是更为进化的类型,马尾松应较思茅松原始而与云南松的亲缘关系更近些^[25]。从带型来看,徐进和陈天华^[27]利用 CMA 和 DAPI 研究油松(*P. tabulaeformis*)及云南松染色体的荧光带型,发现二者的核型较为相似,但它们的 CMA 带型和 DAPI 带型之间存在着明显差异,云南松染色体组的第 11 对和第 12 对的 CMA 带较为特殊,与松属中的赤松亚组的如马尾松、油松、黑松(*P. thunbergii*)及赤松(*P. densiflora*)等松树的 CMA 带纹有着显著的差异^[28]。这似乎表明在赤松亚组中,云南松与其它松树之间的亲缘关系可能远一些^[27]。

3 同工酶分析

生化分析用于云南松及其近缘种的研究主要是同工酶研究,涉及有过氧化物酶、酯酶和酸性磷酸酶等。李启任等^[8,29]以过氧化物酶同工酶分析:云南松与思茅松、马尾松、细叶云南松、地盘松、扭松间的相似度分别为:57%、87.5%、62.5%~70.5%、87.5%、85%。分类上认为细叶云南松是云南松的地理变种,其亲缘关系很近,是云南松长期适应于云南松分布区东南部潮湿炎热地区而形成的一个地理变种^[4,5,9],两者的酶谱也确实相似;地盘松被认为是云南松的一个生态变种^[4,5,9,30],是云南松长期适应干燥瘠薄而多风生境条件下产生的变异,两者的

过氧化物酶酶谱很相似;扭松被认为是云南松的一个生态变型^[9],其中不同扭曲程度的扭松与云南松的过氧化物酶酶谱相似度不同,茎干扭曲愈大,差异愈大,一般扭曲的与云南松相似为 85%,严重扭曲的相似度为 57.1%~71.4%;而云南松与思茅松过氧化物酶酶谱差异也明显;对云南松和马尾松在分类学上,有人认为亲缘关系较远^[4],而过氧化物酶酶谱很相似,有待进一步研究。但陈坤荣等^[31]对云南松和地盘松的过氧化物酶、酯酶和酸性磷酸酶同工酶谱分析,其相似度都在 70%以下,表明亲缘关系并不密切,与李启任^[8,29]的研究结果不一致;云南松与思茅松两者间氧化物酶和酯酶的同工酶谱相似度却高达 70%;而酸性磷酸酶同工酶谱相似度只有 50%。思茅松与地盘松,地植物学家很少讨论其亲缘关系,酯酶同工酶谱相似度高达 72.7%,两者的亲缘关系似乎较密切,而过氧化物酶和酸性磷酸酶同工酶谱相似度分别只有 47%和 58.3%,亲缘关系又显得很密切^[8,29]。同工酶有明显的器官、组织和发育阶段的异质性^[32],同种植物同龄植株的不同器官的同工酶谱是不相同的,即使是同龄植株上不同发育期的同一器官其酶谱带也不相同,对于不同的同工酶,酶谱有所差异^[8]。虞泓等^[16,33]以云南松、高山松、思茅松为对象,对同工酶方面研究其遗传关系,等位酶变异以思茅松水平最高、高山松次之、云南松最低;遗传分化系数以云南松最大,高山松次之,而思茅松最小,根据 Nei 的遗传距离聚类,云南松、高山松和思茅松 3 个种居群间的遗传距离较小,最大的遗传距离也未超过 7.5%,3 个种的居群相互聚在一起,说明这 3 个种的遗传分化并不显著,根据以往形态和地理分布以及本研究的等位酶证据,认为将这 3 个种作为种下等级的分类处理较为适宜^[33]。玉宝荣等^[34]研究表明云南中 3 种类型中血管细皮型较多地接近地盘松,所以地盘松和云南松 3 种类型之间的关系有待进一步研究。黄瑞复^[5]也认为它们之间的关系还缺乏深入的实验资料。

4 分子生物学

随着研究手段的深入,利用分子生物学探讨云南松及其近缘种间的遗传关系也不断涉及。云南松与高山松的关系早在上世纪中就提出,认为高山松是云南松和油松的杂交起源,吴中伦^[35]对中国松属进行初步整理时指出,这一推测有许多形态学性状和地理分布方面的证据^[35-37]。从现今的地理分布上看,油松和云南松分布区不重叠,高山松的分布正好

在它们之间。因此,一些学者认为高山松可能是云南松和油松的祖先,向南演变为云南松,向北演变为油松,但大多数学者认为高山松是油松和云南松于第三纪相遇在云南北部时形成的杂交种^[35-37]。随着研究的深入,Wang^[36-38]等用分子生物学技术研究高山松、云南松和油松的起源,从分子水平证实了高山松是起源于第三纪云南松与油松的杂交种。张浩^[39]利用 cpDNA(matK, rbcL, rpl20 - rps18, trnV, rpoC2 - rps2, psaB - prs14 and rrn5 - trnN)、mtDNA(nad1, nad5, matR, ssu rRNA)和 nDNA(ifgl1934)基因组在内的 12 种 DNA 序列分析,马尾松与其他松树的亲缘关系较远,而巴山松与黄山松、油松、云南松的之间的相互关系较近,其中油松和云南松的亲缘关系最近,巴山松(*P. henryi*)、黄山松(*P. taiwanensis*)、云南松与油松分别向着不同的方向分化,利用分子钟及其改进方法对巴山松及其近缘种的起源和分化时间进行了估测,发现马尾松是这几个近缘种中分化最早的一个类群,在 2 800 万 a 前的渐新世的时候已经分化出来,但一直进化缓慢,因此拥有更多的祖先类型的基因组成,油松和云南松则在最近的 340 万 a 前上新世才分化出来。而云南松与种内变种或变型间的关系未见有 DNA 水平的研究报道。

5 小结与展望

松属是松科中最进化的属之一,不同种类适应不同的生态环境而分布很广,我国松属双维管束亚属有 10 种 9 变种,分布于云南省的有 3 种 3 变种(云南松、高山松、马尾松、思茅松、地盘松、细叶云南松)^[40]以及 1 变型(扭松)^[8,29],其中以云南松的分布较为集中。云南松与相邻近的高山松、思茅松、马尾松以及种内变种或变型细叶云南松、地盘松和扭松间的基因渗入也存在,关于它们之间的相互关系,认识上是有分歧的,从形态学、细胞学、同工酶和 DNA 水平揭示出来的关系也比较模糊。系统分类和细胞学方面认为云南松与高山松较亲近而与思茅松较疏远^[4,25,41],高山松和思茅松的染色体组型分析参数差异较小,与云南松的差异较大^[23-25],认为思茅松比较进化^[23-24]。而生态方面认为他们之间存在地理替代关系,高山松、云南松和马尾松属于东西向的地理替代种,思茅松从西南方向楔入以哀牢山和云南松划地为界^[42-43],吴兆录等^[21,40,43]也认为它们间有着地理替代关系,原始云南松适应寒冷或干燥生境而分别演化出高山松与地盘松,适应湿热生境形成细叶云南松(与思茅松有相似之处)^[43],高山

松、云南松、细叶云南松成明显的地理替代,形态特征也随之有规律的变化^[41],而思茅松与云南松的关系可能是原始松树趋同适应的结果^[43]。云南松、高山松和思茅松均属双维管束松亚属,这 3 个种的形态特征有许多相似之处,尤其在云南松与思茅松或云南松与高山松的相邻或交错地带,种的划分标准越来越模糊^[33],有认为云南松、卡西亚松(*P. kesiya*)即为岛松(*P. insularis*)^[4,35],而思茅松为卡西松的地理变种^[4,44]。这些研究从不同角度揭示其遗传关系,同时也使得它们间的关系变得错综复杂,主要存在的问题是:(1)不同的研究侧重于不同方面,取材、方法以及条件不一致,从而所得结果也有出入;(2)从 DNA 水平去研究遗传关系较少,从而很难得到验证;(3)云南松与种内变种或变型间的关系揭示不够,为生产上的用种带来一定障碍。因此,对于云南松及其近缘种间的遗传关系有必要更深入、系统开展研究。随着现代分子生物学的发展,DNA 分子标记技术和基因组测序技术将是今后研究遗传关系的主要方向,尤其需要揭示云南松及其变种间的关系,可为云南松的退化机制提供直接证据,也为系统发育和分子系统学的研究奠定基础。

参考文献:

[1] 中国森林编辑委员会. 中国森林(第 2 卷): 针叶林[M]. 北京: 中国林业出版社,1999:985-971.

[2] 金振洲,彭鉴. 云南松[M]. 昆明: 云南科技出版社,2004:1-66.

[3] 贺庆棠,袁嘉祖,陈志泊. 气候变化对马尾松和云南松分布的可能影响[J]. 北京林业大学学报,1996,18(1):22-28.

HE Q T, YUAN J Z, CHEN Z B. Possible effects of the climate changes on the distribution of *Pinus massoniana* and *Pinus yunnanensis* in South China[J]. Journal of Beijing Forestry University,1996,18(1):22-28.

[4] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第 7 卷)[M]. 北京: 科学出版社,1978:211-282.

[5] 黄瑞复. 云南松的种群遗传与进化[J]. 云南大学学报: 自然科学版,1993,15(1):50-63.

HUANG R F. The population genetics and evolution of *Pinus yunnanensis*[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon,1993,15(1):50-63.

[6] 王昌命,王锦,姜汉侨. 云南松针叶的比较形态学研究[J]. 西南林学院学报,2003,23(4):4-7.

WANG C M, WANG J, JIANG H Q. A study on the comparative morphology of *Pinus yunnanensis* needles under different habitats[J]. Journal of Southwest Forestry College,2003,23(4):4-7.

[7] 王昌命,王锦,姜汉侨. 云南松针叶的比较解剖学研究[J]. 西南林学院学报,2004,24(1):1-5.

WANG C M, WANG J, JIANG H Q. A study on the comparative anatomy of *Pinus yunnanensis* needles under different

habitats[J]. Journal of Southwest Forestry College, 2004,24(1):1-5.

[8] 李启任,魏蓉城. 云南松不同类型及近缘种的过氧化物酶同工酶[J]. 云南大学学报,1984,6(1):114-127.

LI Q R, WEI R C. Peroxidase isozyme of *Pinus yunnanensis* and species related it[J]. Journal of Yunnan University, 1984,6(1):114-127.

[9] 管中天. 四川松杉植物地理[M]. 成都:四川人民出版社,1982:58-67.

[10] 杨貌仙,李坤季,徐正尧,等. 云南松种子的萌发和幼苗的形成[J]. 云南大学学报:自然科学版,1984,(1):67-81.

YANG M X, LI K J, XU Z Y, *et al.* Germination of seed and formation of seedling in *Pinus yunnanensis* Fr[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon,1984,(1):67-81.

[11] 周延清,杨清香,张改娜. 生物遗传标记与应用[M]. 北京:化学工业出版社,2008:16,28.

[12] 王昌命,王锦,姜汉侨. 不同生境中云南松及其近缘种芽的比较形态解剖学研究[J]. 广西植物,2009,29(4):433-437.

WANG C M, WANG J, JIANG H Q. Shoot apex comparative morphology of *Pinus yunnanensis* and its closely related species under different habitats[J]. Guihaia, 2009,29(4):433-437.

[13] 王昌命,王锦,姜汉侨. 不同生境下云南松及其近缘种林木茎干的形态结构特征[J]. 西部林业科学,2009,38(1):23-27.

WANG C M, WANG J, JIANG H Q. Morphological characteristics of stem of *Pinus yunnanensis* and its related species in different habitats[J]. Journal of West China Forestry Science,2009,38(1):23-27.

[14] 何玉友,秦国峰,高爱新. 马尾松等松属树种花粉形态研究[J]. 林业科学研究,2008,21(4):456-463.

HE Y Y, QIN G F, GAO A X, *et al.* Study on the pollen morphology of Masson Pine and other pine species and varieties[J]. Forest Research,2008,21(4):456-463.

[15] 虞泓,杨彩云,徐正尧. 云南松居群花粉形态多态性[J]. 云南大学学报:自然科学版,1999,21(2):86-89.

YU H, YANG C Y, XU Z Y. Study on polymorphism of pollen morphology in populations of *Pinus yunnanensis* Franch[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon,1999,21(2):86-89.

[16] 虞泓. 云南松遗传多样性与进化研究[D]. 昆明: 云南大学,1996.

[17] 虞泓,郑树松,黄瑞复. 云南松居群内雄球花多态性[J]. 生物多样性,1998,6(4):267-271.

YU H, ZHENG S S, HUANG R F. Polymorphism of male cones in populations of *Pinus yunnanensis* Franch[J]. Biodiversity,1998,6(4):267-271.

[18] 李正理,樊拥军,崔克明. 云南松与地盘松木材结构比较观察[J]. 植物学报,1994,36(7):502-505.

LI Z L, FAN Y J, CUI K M. Comparative anatomical observations of wood structures of *Pinus yunnanensis* and *P. yunnanensis* Var. *pygmaea* [J]. Acta Botanica Sinica, 1994,36(7):502-505.

[19] BAAS P, LEE C L, ZHANG X Y, *et al.* Some effects of dwarf growth on wood structure[J]. IAWA Bullns,1984,5:

- 45-63.
- [20] 彭鉴. 昆明地区地盘松群落的研究[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1984, 6(1): 21-34.
- PENG J. A Study of The *Pinus yunnanensis* var *pygmaea* community of the Kuming Region[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon, 1984, 6(1): 21-34.
- [21] 姜汉侨. 关于云南松研究的若干问题[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1984, 6(1): 1-5.
- JIANG H Q. Some problems concerning the study of *Pinus yunnanensis*[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon, 1984, 6(1): 1-5.
- [22] 虞泓, 黄瑞复. 云南松居群核型变异及其分化研究[J]. 植物分类学报, 1998, 36(3): 222-231.
- YU H, HUANG R F. Study on karyotypical variation and differentiation in populations of *Pinus yunnanensis* franch[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1998, 36(3): 222-231.
- [23] 李林初, 钱吉. 两种中国特有松属植物核型的研究兼论松属的系统位置[J]. 云南植物研究, 1993, 15(1): 47-56.
- LI L C, QIAN J. A contribution to the karyotypes of two endemic species of *Pinus* in china with a discussion on the systematic position of the genus[J]. Aeta Botanica Yunnanica, 1993, 15(1): 47-56.
- [24] SAYLOR L C. Karyotype analysis of *Pinus*-group lariciones [J]. Silvae Genet, 1964; 13(6): 165-170.
- [25] 顾志建, 李懋学. 云南松和思茅松的染色体组型研究[J]. 云南植物研究, 1982, 4(2): 185-190.
- GU Z J, LI M X. A Study on the karyotype in *Pinus yunnanensis* and *P. kesiya* var. *langbianensis*[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1982, 4(2): 185-190.
- [26] 吴若菁, 卢芳作. 松属 51 个种间的核型进化初探[J]. 福建林学院学报, 1994, 14(1): 73-76.
- WU R J, LU F Z. Preliminary research into the karyotype evolution among 51 species of genus *Pinus*[J]. Journal of Fujian College of Forestry, 1994, 14(1): 73-76.)
- [27] 徐进, 陈天华. 油松及云南松染色体的荧光带型[J]. 南京林业大学学报, 1999, 23(1): 49-52.
- XU J, CHEN T H. A Study on chromosome fluorescent banding pattern in *Pinus tabulaeformis* and *P. yunnanensis*[J]. Journal of Nanjing Forestry Unversity, 1999, 23(1): 49-52.
- [28] HIZUME M., SHIBATA F., MATSUSAKI Y., *et al.* Chromosome identification and comparative karyotypic analyses of four *Pinus* species[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105: 491-497.
- [29] 李启任, 魏蓉城, 武全安. 昆明地区松科植物的过氧化物酶同工酶[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1984, 6(1): 128-138.
- LI Q R, WEI R C, WU Q A. Peroxidase isozyme of pinaceae plant in Kunming[J]. Journal of Yunnan University: Natural Science Editon, 1984, 6(1): 128-138.
- [30] 中国科学院昆明植物研究所编著. 云南植物志(第 4 卷): 种子植物[M]. 北京: 科学出版社, 1986: 54-57.
- [31] 陈坤荣, 文方德, 马芳莲, 等. 云南松思茅松地盘松种子同工酶谱研究[J]. 西南林学院学报, 1994, 14(2): 96-102.
- CHEN K R, WEN F D, MA F L, *et al.* Studies on the isozyme patterns of the seeds of *Pinus yunnanensis*, *P. kesiya* var. *langbianensis* and, *P. yunnanensis* var. *pygmaea*[J]. Journal of Southwest Forestry College, 1994, 14(2): 96-102.
- [32] SCANDALIOS J G. Isozymes in development and differentiation[J]. Ann. Rew. Plant Physiol, 1974, 25: 225-258.
- [33] 虞泓, 葛颂, 黄瑞复, 等. 云南松及其近缘种的遗传变异与亲缘关系[J]. 植物学报, 2000, 42(1): 107-110.
- YU H, GE S, HUANG R F, *et al.* A preliminary study on genetic variation and relationships of *Pinus yunnanensis* and its closely related species[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(1): 107-110.
- [34] 玉宝荣, 党承林, 李限之. 云南松个体类型的初步研究[J]. 云南林业科技, 1987(2): 11-14, 10.
- [35] 吴中伦. 中国松属的分类与分布[J]. 植物分类学报, 1956, 5(3): 131-167.
- WU C L. The taxonomic revision and phytogeographical study of chinese pines[J]. Acta Phytotaxon Sinica, 1956, 5(3): 131-167.
- [36] WANG X R, SZMIDT A E. Evolutionary analysis of *Pinus densata* masters, a purative tertiary hybrid. allozyme variation[J]. Theor Appl Genet, 1990a, 80: 635-640.
- [37] WANG X R, SZMIDT A E. Evolutionary analysis of *Pinus densata* masters, a purative tertiary hybrid. A study using species-specific chloroplast DNA markers [J]. Theor Appl Genet, 1990b, 80: 641-647.
- [38] WANG X R, SZMIDT A E. Hybridization and chloroplast DNA variation in a *Pinus* species complex from Asia[J]. Evolution, 1994, 8(4): 1020-1031.
- [39] 张浩. 基于 DNA 序列的巴山松及其近缘种系统发育关系研究[D]. 西安: 西北大学, 2008.
- [40] 吴兆录. 云南松属植物地理分布及叶形变化[J]. 云南林业科技, 1990(1): 19-22.
- [41] 桂耀林, 李正理. 中国松属(*Pinus*) 针叶的比较解剖观察[J]. 植物学报, 1963, 11(1): 44-58.
- GUI Y L, LI Z L. Anatomical studies of the leaf structure of chinese pines[J]. Acta Botanica Sinica, 1963, 11(1): 44-58.
- [42] 吴征镒. 云南植被[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 417-441.
- [43] 吴兆录. 云南松、高山松、思茅松相互关系的初步分析[J]. 山西师范大学报: 自然科学版, 1993, 2(增刊): 45-49.
- WU Z L. The preliminary study on the relationships of *Pinus yunnanensis*, *P. densata* and *P. kesiya* var. *langbianensis* [J]. Journal of Shanxi Normal University: Natural Science Edition, 1993, 2(sep): 45-49.
- [44] ARMITAGE F B, BURLEY J. *Pinus kesiya*. royle exgordon. unit of tropical silviculture [M]. England: Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford, 1980.