

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.05.004

韦范,张广荣,覃永贤,等. 梵净山冷杉和元宝山冷杉的叶绿体微卫星遗传多样性分析[J]. 广西植物, 2014, 34(5):596-600

Wei F, Zhang GR, Qin YX, et al. Genetic diversity at chloroplast microsatellites(cpSSR) in *Abies fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis*[J]. *Guihaia*, 2014, 34(5):596-600

梵净山冷杉和元宝山冷杉的叶绿体 微卫星遗传多样性分析

韦 范^{1,2}, 张广荣¹, 覃永贤¹, 刘付永清¹, 唐绍清^{1*}

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 珍稀濒危动植物生态与环境保护省部共建教育部重点实验室,

广西 桂林 541004; 2. 广西壮族自治区药用植物园, 南宁 530023)

摘 要: 梵净山冷杉和元宝山冷杉是极度濒危的国家一级重点保护植物。应用叶绿体微卫星标记(cpSSR)研究它们的遗传多样性,并与同属的广布种岷江冷杉的一个种群进行比较。结果表明:3对cpSSR引物(Pt63718、Pt30204和Pt71936)在这3种冷杉的249个个体中共检测到21个等位基因,组成35种单倍型;它们的单倍型数和有效单倍型数分别为梵净山冷杉($No=12, Ne=3.92$),元宝山冷杉($No=9, Ne=3.28$),两者均低于广布种岷江冷杉($No=14, Ne=11.57$);梵净山冷杉和元宝山冷杉的稀有单倍型较少,其频率最高的单倍型分别出现在该种群的46.0%和44.1%的个体中;梵净山冷杉($He=0.75$)和元宝山冷杉($He=0.70$)的单倍型多样性也低于岷江冷杉($He=0.97$)。梵净山冷杉和元宝山冷杉的叶绿体微卫星遗传多样性水平低。

关键词: 梵净山冷杉; 元宝山冷杉; 叶绿体微卫星; 遗传多样性**中图分类号:** Q948.12; Q16 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)05-0596-05

Genetic diversity at chloroplast microsatellites(cpSSR) in *Abies fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis*

WEI Fan^{1,2}, ZHANG Guang-Rong¹, QIN Yong-Xian¹,
LIUFU Yong-Qing¹, TANG Shao-Qing^{1*}(1. Key Laboratory for Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection Co-established by Guangxi
and the Ministry of Education, College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004,

China; 2. Guangxi Botanical Garden of Medicinal Plants, Nanning 530023, China)

Abstract: *Abies fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis* are critically endangered plants. We used chloroplast microsatellite marker to compare the genetic diversity of *A. yuanbaoshanensis* and *A. fanjingshanensis* with a widely distributed species *A. fargesii* var. *faxoniana*. A total of 21 alleles and 35 haplotypes was detected in 249 individuals from 3 pairs of primer(Pt63718, Pt30204 and Pt71936). The number of haplotypes(No), effective number of haplotypes(Ne) of *A. fanjingshanensis* ($No=12, Ne=3.92$) and *A. yuanbaoshanensis* ($No=9, Ne=3.28$) were lower than *A. fargesii* var. *faxoniana*. *A. fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis* had less rare haplotypes. The haplotype diversity(He) of *A. fanjingshanensis* ($He=0.75$) and *A. yuanbaoshanensis* ($He=0.70$) were also lower than *A. fargesii* var. *faxoniana* ($He=0.97$). *A. fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis* had a relatively low level of genetic diversity at chloroplast microsatellite.

Key words: *Abies fanjingshanensis*; *A. yuanbaoshanensis*; chloroplast microsatellite; genetic diversity

收稿日期: 2013-11-30 修回日期: 2013-12-25

基金项目: 国家自然科学基金(31060034, 30760029)

作者简介: 韦范(1984-), 女, 广西南宁人, 硕士, 助理研究员, 研究方向为植物种群遗传, (E-mail) fanfanmeister@gmail.com.

*通讯作者: 唐绍清, 博士, 教授, 主要从事植物学教学和研究, (E-mail) shaoqing@mailbox.gxnu.edu.cn.

冷杉属是松科(Pinaceae)的第二大属,冷杉属植物是北半球阴暗针叶林的优势种和建群种,第三纪时在中国有着广阔的分布范围。第四纪冰期过后,随着全球气候变暖,冷杉属植物形成了现在的南北间断分布,集中分布在横断山地区的现代分布格局(向小果等,2006)。梵净山冷杉(*Abies fanjingshanensis*)分布于贵州省的梵净山,呈小面积的斑块,种群数量在不断减少(黄威廉,2001)。元宝山冷杉(*A. yuanbaoshanensis*)分布于广西融水县的元宝山(傅立国等,1980),分布区域极其狭小,种群数量不足 900 株(李先琨等,2002)。岷江冷杉(*A. fargesii* var. *faxoniana*)为我国特有树种,分布于甘肃南部洮河流域及白龙江流域、四川岷江流域上游及大、小金川流域以及康定折多山等高山地带(郑万均等,1978),是典型的广布种。梵净山冷杉和元宝山冷杉属珍稀濒危孑遗植物,在系统演化、植物地理、全球气候变化等研究领域中有重要意义,它们均被收录在《中国植物红皮书》第一卷中(傅立国,1992);并且在 1998 年 IUCN 拟订的“针叶树行动计划”中被列为全球重点保护的针叶树种(向巧萍等,2001);在国务院 1999 年批准公布的与《野生植物保护条例》配套的《国家重点保护野生植物名录(第一批)》中,这 2 种冷杉被列为一级重点保护植物(于永

福,1999);在中国环境与发展国际合作委员会生物多样性工作组编写的《中国物种红色名录》中,被定为极危种(CR)(汪松等,2004)。

叶绿体微卫星标记(Chloroplast microsatellite, cpSSR)是一种高效的分子标记,它既有 SSR 的优点,又有叶绿体独立的进化特点。在叶绿体 SSR 分析中,单倍型具有重要意义,可揭示群体叶绿体遗传多态性(张新叶等,2004)。叶绿体微卫星标记已被应用于多种植物的研究工作,其中包括冷杉属植物的研究(代文娟等,2006;Hansen *et al.*, 2005)。本研究采用 cpSSR 标记对梵净山冷杉和元宝山冷杉的遗传多样性进行了分析,并与广布种岷江冷杉一个种群进行了比较分析,以期对梵净山冷杉和元宝山冷杉保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 取样

本研究采集分析了梵净山冷杉 113 个个体、元宝山冷杉 118 个个体及岷江冷杉的 1 个种群 18 个个体,其来源及样本数见表 1。每株植物采集幼嫩叶片约 0.1 g,置于含变色硅胶的封口袋中,带回实验室后置于-20 °C 保存待用。

表 1 采样的地理位置和样本量

Table 1 Geographical parameters and individual numbers sampled

物种 Species	采样地 Locality	样本量 Samples	海拔 Altitude (m)	经度 Latitude (N)	纬度 Longitude (E)
梵净山冷杉 <i>Abies fanjingshanensis</i>	贵州梵净山 Fanjingshan, Guizhou	113	2 250	27°55'	108°42'
元宝山冷杉 <i>A. yuanbaoshanensis</i>	广西融水县元宝山 Yuanbaoshan, Guangxi	118	1 970	25°25'	109°10'
岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	四川理县米亚罗镇 Miyaluozhen, Sichuan	18	3 300	31°34'	102°38'
总计 Total		249			

1.2 DNA 的提取及纯化

采用改良的 CTAB 法(Doyle, 1987)提取叶片的总 DNA,用 DNA 快速纯化试剂盒纯化总 DNA(鼎国生物技术有限公司,北京)。

1.3 引物、PCR 反应条件及 DNA 测序

参照 Vendramin *et al.*(1996)报道的 20 对 cpSSR 引物,共筛选到 3 对具有多态性的引物,用这 3 对多态性引物对全部 DNA 样品进行扩增,引物序列、退火温度见表 2。PCR 反应体系及反应程序参照 Vendramin *et al.*(1996)的方法。扩增产物检测依照代文娟等(2006)的方法。为确定这 3 个多态性位点在梵净山冷杉种群和元宝山冷杉种群中是否存

在具有同等长度但属于不同谱系现象(homoplasy),先对这 3 个种各取 10 个个体,3 个位点的 PCR 产物连接到 pMD-18T 质粒载体上进行克隆测序。结果(GenBank No. GU564547-GU564563)表明,位点 Pt71936 在梵净山冷杉叶绿体微星外存在 1 个突变点。因此,我们对其余梵净山冷杉全部个体 Pt71936 的 PCR 产物进行直接测序。

1.4 数据统计分析

用 10 bp DNA ladder 确定各等位基因的分子量大小,记录各个体在各引物的 PCR 产物长度。用 Arlequin ver 3.01 软件(Excoffier *et al.*, 2005)计算各物种的单倍型的频率(frequency of haplotypes)、

表 2 引物序列和退火温度

Table 2 Sequence and annealing temperature of the primers

引物名称 Primer	引物序列(5'-3') Sequence(5'-3')	退火温度(°C) Annealing temperature
Pt63718	F: CACAAAAGGATTTTTTTTCAGTG R: CGACGTGAGTAAGAATGGTTG	55
Pt30204	F: TCATAGCGGAAGATCCTCTTT R: CGAATTGATCCTAACCATACC	55
Pt71936	F: TTCATTGAAAATACACTAGCCC R: AAAACCGTACATGAGATTCCC	55

单倍型数量 No (number of haplotypes), 有效单倍型数量 Ne (effective number of haplotypes) 和单倍型多样性 He (haplotypic diversity) (Nei, 1978)。

2 结果与分析

2.1 单倍型的种类

采用 3 对具有多态性的 cpSSR 引物分别对所有样品的总 DNA 进行扩增, 梵净山冷杉、元宝山冷杉和岷江冷杉在 3 个位点上的等位基因片段大小范围和数量见表 3。3 个位点分别有 6 个、8 个和 7 个等位基因。

表 3 三种冷杉在 3 个位点上的等位基因片段大小范围和数量

Table 3 Allele size range and No. of allele at the three loci in 3 *Abies* species

位点 Locus	等位基因大小 Allele size (bp)			等位基因 数量 No. of alleles
	梵净山冷杉 <i>A. fanjingshanensis</i>	元宝山冷杉 <i>A. yuanshanensis</i>	岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	
Pt63718	95~96	93~95	96~99	6
Pt30204	139~142	137~140	136~147	8
Pt71936	147~149	145~148	146~152	7

在梵净山冷杉 113 个植株中, Pt71936 的扩增产物有 45 个个体在重复序列的一端外侧存在 1 个点突变即碱基 A 突变为 C。根据测序结果和分子量大小, 共定义了 35 种单倍型, 各种群的单倍型数量及频率见表 4。在 35 种单倍型中, 各单倍型为各物种所特有, 没有种间共享的单倍型; 梵净山冷杉和元宝山冷杉的稀有单倍型较少, 其频率最高的两种单倍型分别出现在该种群的 46.0% 和 44.1% 的个体中; 岷江冷杉的单倍型以稀有单倍型为主, 只出现在 1 个个体的单倍型占总样品的 61.1%。

2.2 遗传多样性

梵净山冷杉、元宝山冷杉和岷江冷杉在 3 个多

表 4 cpSSR 单倍型定义和频率分布情况

Table 4 Definition and distribution of haplotypes

类型 Type	单倍型 (bp) Haplotype (Pt63718\ Pt30204\ Pt71936)	数量 Counts(频率 Frequency)		
		梵净山冷杉 <i>A. fanjingshanensis</i>	元宝山冷杉 <i>A. yuanshanensis</i>	岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>
h1	96\142\149a	52(0.4600)		
h2	96\142\149c	4(0.0354)		
h3	95\142\149a	6(0.0531)		
h4	95\142\147a	2(0.0177)		
h5	95\142\147c	4(0.0354)		
h6	96\140\149a	7(0.0619)		
h7	96\140\149c	1(0.0089)		
h8	95\140\149c	5(0.0442)		
h9	95\140\147a	1(0.0089)		
h10	95\140\147c	15(0.1330)		
h11	95\139\149c	13(0.1150)		
h12	95\139\147c	3(0.0265)		
h13	95\140\148		1(0.0085)	
h14	95\140\146		2(0.0169)	
h15	95\140\145		13(0.1100)	
h16	95\138\148		52(0.4410)	
h17	95\138\146		1(0.0085)	
h18	95\137\148		35(0.2970)	
h19	93\140\148		1(0.0085)	
h20	93\140\146		12(0.1020)	
h21	93\138\148		1(0.0085)	
h22	96/136/149			1(0.0556)
h23	96/136/148			1(0.0556)
h24	96/137/150			2(0.1112)
h25	96/139/147			1(0.0556)
h26	96/138/150			3(0.1670)
h27	96/141/152			2(0.1112)
h28	98/142/149			1(0.0556)
h29	96/139/148			1(0.0556)
h30	98/147/149			1(0.0556)
h31	97/139/148			1(0.0556)
h32	96/137/146			1(0.0556)
h33	96/138/146			1(0.0556)
h34	99/140/147			1(0.0556)
h35	96/139/149			1(0.0556)
总计 Total		12	9	14

态位点的遗传多样性参数见表 5。梵净山冷杉和元宝山冷杉的单倍型数和有效单倍型数量分别为梵净山冷杉 ($No = 12, Ne = 3.92$) 和元宝山冷杉 ($No = 9, Ne = 3.28$), 两者均低于广布种岷江冷杉 ($No = 14, Ne = 11.57$); 梵净山冷杉 ($He = 0.75$) 和元宝山冷杉 ($He = 0.70$) 的单倍型多样性也低于岷江冷杉 ($He = 0.97$)。梵净山冷杉和元宝山冷杉的叶绿体遗传

多样性低于广布种岷江冷杉。

表 5 三种冷杉的遗传多样性参数

Table 5 Haplotypes genetic parameters in 3 *Abies* species

种 Species	单倍型数量 <i>N_o</i>	有效单倍型数量 <i>N_e</i>	单倍型多样性 <i>H_e</i>
梵净山冷杉 <i>Abies fanjingshanensis</i>	12	3.92	0.75 (0.0364)
元宝山冷杉 <i>A. yuanbaoshanensis</i>	9	3.28	0.70 (0.0271)
岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	14	11.57	0.97 (0.0298)

注：括号中数值为标准差

Note: Standard deviations in parenthesis

3 讨论

基于叶绿体微卫星标记,梵净山冷杉和元宝山冷杉与其他冷杉属物种的遗传多样性比较见表 6。与广布种相比,梵净山冷杉和元宝山冷杉的单倍型数和单倍型多样性明显低于岷江冷杉、树脂冷杉

(*A. cephalonica*) (Clark *et al.*, 2000)、欧洲冷杉(*A. alba*)和希腊冷杉(*A. cephalonica*) (Parducci *et al.*, 2001)。与同是狭域分布的其他冷杉属物种相比较,梵净山冷杉和元宝山冷杉与西西里冷杉(*A. nebrodensis*)等其他冷杉的种群平均单倍型数相近(Terrab *et al.*, 2007; Jaramillo-Correa *et al.*, 2008),但梵净山冷杉和元宝山冷杉略低于其他狭域分布冷杉的种群平均有效单倍型数和单倍型多样性(表 6)。梵净山冷杉和元宝山冷杉的单倍型数低于资源冷杉(*A. ziyuanensis*)总单倍型数(18 种),但资源冷杉有三个地理分布点(代文娟等, 2006)。可见,梵净山冷杉和元宝冷杉具有较低的叶绿体单倍型多样性。

在 35 种单倍型中,各单倍型为各物种所特有,无种间共享的单倍型;梵净山冷杉和元宝山冷杉的稀有单倍型较少,其频率最高的两种单倍型分别出现在该种群 46.0% 和 44.1% 的个体中。Parducci *et al.* (2001) 采用 cpSSR 标记对西西里冷杉的研究

表 6 基于 cpSSR 标记的梵净山冷杉和元宝山冷杉与其他冷杉属的物种的遗传多样性比较

Table 6 Comparison of genetic diversity of *A. fanjingshanensis* and *A. yuanbaoshanensis* with values from other *Abies* species based on cpSSR marker

物种 Species	平均单倍型数量 Average number of haplotypes	平均有效单倍型数量 Average effective number of haplotypes	平均单倍型多样性 Average haplotypic diversity	参考文献 Reference
广布种 Pinaceae species with broad distribution				
岷江冷杉 <i>Abies fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	14	11.57	0.97	本研究 This study
希腊冷杉 <i>A. cephalonica</i>	18.3	17.93	0.99	Parducci <i>et al.</i> , 2001
欧洲冷杉 <i>A. alba</i>	15.5	13.5	0.96	Parducci <i>et al.</i> , 2001
树脂冷杉 <i>A. balsamea</i>	20	—	0.95	Clark <i>et al.</i> , 2000
狭域分布种 Pinaceae species with narrow distribution				
梵净山冷杉 <i>A. fanjingshanensis</i>	12	3.92	0.75	本研究 This study
元宝山冷杉 <i>A. yuanbaoshanensis</i>	9	3.28	0.70	本研究 This study
西西里冷杉 <i>A. nebrodensis</i>	11	4.90	0.85	Parducci <i>et al.</i> , 2001
南树脂冷杉 <i>A. fraseri</i>	16	—	0.84	Clark <i>et al.</i> , 2000
树脂冷杉的变种 <i>A. balsamea</i> var. <i>phanerolepis</i>	9	—	0.78	Clark <i>et al.</i> , 2000
西班牙冷杉 <i>A. pinsapo</i>	9.7	6.00	0.83	Terrab <i>et al.</i> , 2007
摩洛哥冷杉 <i>A. marocana</i>	9	5.20	0.83	Terrab <i>et al.</i> , 2007
危地马拉冷杉 <i>A. guatemalensis</i>	11.2	—	0.93	Jaramillo-Correa <i>et al.</i> , 2008
海克尔冷杉 <i>A. hickeli</i>	10.7	—	0.94	Jaramillo-Correa <i>et al.</i> , 2008
神圣冷杉 <i>A. religiosa</i>	9.2	—	0.91	Jaramillo-Correa <i>et al.</i> , 2008
<i>A. flinckii</i>	8	—	0.80	Jaramillo-Correa <i>et al.</i> , 2008

中有类似发现,西西里冷杉种群 41% 个体拥有同一种单倍型。从单倍型组成可推测,梵净山冷杉和元宝山冷杉可能在近期经历了遗传瓶颈效应。通过比较梵净山冷杉、元宝山冷杉、岷江冷杉和其他冷杉属

植物的叶绿体微卫星遗传多样性,结果显示梵净山冷杉和元宝山冷杉的遗传多样性较低。梵净山冷杉和元宝山冷杉曾繁盛一时,因气候变化不利于他们的生长而只残存在特殊、局限的小生境中(向巧萍

等,2001)。小种群分布的物种会使遗传漂变加剧,近亲繁殖增加,物种的遗传多样性降低,从而使物种遗传多样性逐渐丧失,对环境的适应能力变差(Young *et al.*,1996)。现存的梵净山冷杉和元宝山冷杉均仅剩一个孤立种群,不存在种群间的基因流,由于瓶颈效应、遗传漂变和近亲繁殖造成这两个物种较低的多样性水平。遗传多样性降低,使种群的适应能力变差,进化潜力衰弱,这必然导致种群生长不良,使之处于极度濒危状态。因此,为了不丧失梵净山冷杉和元宝山冷杉对环境的适应能力和进化潜力,加强对这2种冷杉的保护十分迫切和重要。

参考文献:

- Dai WJ(代文娟), Tang SQ(唐绍清), Liu YH(刘燕华). 2006. Study on genetic diversity of the endangered plant *Abies ziyuanensis* by using chloroplast SSR marker(叶绿体微卫星分析濒危植物资源冷杉的遗传多样性)[J]. *Guangxi Sci*(广西科学), **13**(2):151-155
- Doyle JJ. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue[J]. *Phytochem Bull*, **19**(1):11-15
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin(Version 3. 0): an integrated software package for population genetics data analysis[J]. *Evol Bioinform Online*, **1**:47
- Fu LG(傅立国). 1992. China Plant Red Data Book(中国植物红皮书)[M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社):56-62
- Fu LG(傅立国), Lu YJ(吕庸浚), Mo XP(莫新平). 1980. The genus *Abies* discovered for the first time in Guangxi and Hunan(冷杉属植物在广西与湖南首次发现)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **18**(2):205-210
- Hansen OK, Vendramin GG, Sebastiani, *et al.* 2005. Development of microsatellite markers in *Abies nordmanniana* (stev.) Spach and cross-species amplification in the *Abies* genus[J]. *Mol Ecol*, **5**:784-787
- Huang WL(黄威廉). 2001. The discovery of *Abies fanjingshanensis* forests and their scientific significance(梵净山冷杉林的发现及其科学意义)[J]. *Guizhou Sci*(贵州科学), **19**(1):1-9
- Jaramillo-Correa JP, Aguirre-planter E, Khasa DP, *et al.* 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala[J]. *Mol Ecol*, **17**(10):2476-2490
- Li XK(李先琨), Su ZM(苏宗明), Xiang WS(向悟生), *et al.* 2002. Study on the structure and spatical pattern of endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis* (濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **22**(12):2246-2253
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals[J]. *Genetics*, **89**:583-590
- Parducci L, Szmidi AE, Madaghie A. 2001. Genetic variation at microsatellites (cpSSR) in *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei and three neighboring *Abies* species[J]. *Theore App Gen*, **10**(2):733-740
- Terrab A, Talavera S, Arista M, *et al.* 2007. Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae)[J]. *Taxon*, **56**(2):409-416
- Vendramin GG, Lelli L, Rossi P. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae[J]. *Mol Ecol*, **5**(4):595-598
- Wang S(汪松), Xie Y(解炎). 2004. China Species Red List(中国物种红色名录)[M]. Beijing(北京): Higher Education Press(高等教育出版社):301
- Xiang QP(向巧萍). 2001. A preliminary survey on the distribution of rare and endangered plants of *Abies* in China(中国的几种珍稀濒危冷杉属植物及其地理分布成因的探讨)[J]. *Guihaia*(广西植物), **21**(2):113-117
- Xiang XG(向小果), Cao MC(曹明), Zhou ZK(周浙昆). 2006. Fossil history and modern distribution of the genus *Abies* (Pinaceae) (松科冷杉属植物的化石历史和现代分布)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **28**(5):439-452
- Young A, Boyle T, Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants[J]. *Trend Ecol Evol*, **11**(10):413-418
- Yu YF(于永福). 1999. A milestone in the protection of wild plants in China-national key protected wild plants (first batch) introduced(中国野生植物保护工作的里程碑——《国家重点保护野生植物名录(第1批)》出台)[J]. *Plants*(植物杂志), **5**:3-11
- Zhang XY(张新叶), Bai SJ(白石进), Hang MR(黄敏仁). 2004. Analysis of genetic structure in population of *Larix kaempferi* by chloroplast SSR markers(日本落叶松群体的叶绿体 SSR 分析)[J]. *Hereditas*(遗传), **26**(4):486-49
- Zheng WJ(郑万均), Fu LG(傅立国). 1978. Flora of China(中国植物志)[M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社), **7**:62-64