

323-332

5791492

中国红豆杉属及其近缘植物的遗传变异和 亲缘关系分析

2943

¹周其兴 ²葛颂 ¹顾志建 ¹岳中枢

2949.666

¹(中国科学院昆明植物研究所 昆明 650204)²(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

GENETIC VARIATION AND RELATIONSHIPS WITHIN TAXUS AND BETWEEN THE GENUS AND PSEUDOTAXUS IN CHINA

¹ZHOU Qi-Xing ²GE Song ¹GU Zhi-Jian ¹YUE Zhong-Shu¹(Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204)²(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract In the present paper, genetic diversity of 12 populations of four *Taxus* taxa and one species of monotypic genus *Pseudotaxus* in China were studied by horizontal starch gel electrophoresis. Seven enzymes encoded by nine loci were assessed. Genetic diversity within 5 taxa were relatively high with the proportion of polymorphic loci (P) ranging from 44.4% to 77.8%, average number of alleles per locus (A) from 1.6 to 2.1; mean expected and observed heterozygosity (H_e , H_o) per locus from 0.065 to 0.152 and 0.068 to 0.111, respectively. Combined with the analysis of other characters, the results from allozyme analysis suggest that there be very close relationships between the three species and one variety in *Taxus*, with high genetic identities (I) between them (from 0.727 to 0.995) except those between *T. yunnanensis* and other taxa in *Taxus* (0.727~0.804). Consequently, we propose that these taxa in *Taxus* be treated as different geographical races within a single species. Also the taxonomic position of *Pseudotaxus* as a distinct genus is supported by our allozyme data.

Key words *Taxus*; *Pseudotaxus*; Genetic variation; Interspecific relationship

摘要 采用水平式淀粉凝胶电泳技术,对中国产红豆杉属 *Taxus* 3种1变种以及白豆杉 *Pseudotaxus chienii* 共12个居群的遗传多样性进行了检测。对7个酶系统9个酶位点的分析结果表明,红豆杉属和白豆杉的种内遗传多样性水平较高,各类群的多态位点比率(P)为44.4%~77.8%,等位基因平均数(A)为1.6~2.1,平均期望杂合度(H_e)和实际观察杂合度(H_o)分别为0.065~0.152和0.068~0.111。根据对等位酶实验结果的分析,结果表明除云南红豆杉 *T. yunnanensis* 与红豆杉属其它几个种的遗传一致度稍低($I=0.727\sim0.804$)外,红豆杉属的其它几个种的遗传一致度较高(0.906~0.995),体现其亲缘关系很近。笔者建议将红豆杉属的这几个种合并为一个种,并根据地理分布及不同生境发生的变异在种下设地理宗。同时根据等位酶的实验分析结果,白豆杉和红豆杉属各种的比较有显著差异,支持白豆杉作为单独属 *Pseudotaxus* 的处理。

关键词 红豆杉属; 白豆杉属; 遗传变异; 种间关系

* 云南省自然科学基金项目 95C084M。
1997-08-03 收稿, 1998-01-12 收修改稿。

红豆杉属 *Taxus* 有 11 种, 广布于欧洲、北美洲以及东亚等北半球地区。我国有 4 种 1 变种, 呈散分布于东北、西南、华中和华南(郑万钧等, 1978)。在这群孑遗植物中, 红豆杉 *T. chinensis* (Pilger) Rehd. 为我国特有, 西藏红豆杉 *T. wallichiana* Zucc. 为濒危种, 白豆杉 *Pseudotaxus chienii* (Cheng) Cheng 为我国特有的单种属稀有植物(傅立国主编, 1989)。随着对珍稀濒危物种研究和保护的日益重视, 加上近年来在红豆杉科植物中发现天然抗癌药物紫杉醇, 有关红豆杉科植物的研究受到广泛重视, 在形态解剖学、系统学、胚胎学、孢粉学、生化系统学等方面都进行过研究(张君增等, 1996; 叶能干等, 1996; 席以珍, 1986; 胡志昂等, 1986; 王伏雄等, 1979; 陈祖铿, 王伏雄, 1978; 桂耀林, 胡玉熹, 1974; Florin, 1948)。然而, 迄今对红豆杉属内种间亲缘关系的讨论不多, 对遗传变异的探讨也仅在红豆杉属少数几个种的细胞学研究方面(陈可咏, 1996, 1990; 管启良, 1993; 黄少甫, 1986)。据观察, 东北红豆杉 *T. cuspidata* Sieb. et Zucc.、红豆杉 *T. chinensis* 和南方红豆杉 *T. chinensis* var. *mairei* (Lemée et Lévl.) Cheng et L. K. Fu 以及云南红豆杉 *T. yunnanensis* Cheng et L. K. Fu 表型特征差异较小。通过对上述红豆杉属 3 种 1 变种和白豆杉进行系统的核形态学的比较研究, 发现红豆杉属内各种的核形态结构较为相似, 差异甚微, 与白豆杉的同类性状虽有一些变异, 但也很相近(待发表)。

等位酶技术是探讨种内居群遗传结构十分有效的方法, 利用等位酶基因频率数据, 可以通过对相关参数(等位基因频率和多态位点百分数等)的精确估算推断种内居群遗传多样性水平和分化大小。而且酶位点上等位基因共显性表达可以作为一种可靠的基因标记探讨种间亲缘关系(王中仁, 1996, 1994; 葛颂, 1994)。为了进一步阐明红豆杉属植物的遗传变异和种属间的亲缘关系, 本文采用水平式淀粉凝胶电泳技术, 对上述红豆杉属植物以及白豆杉进行了遗传多样性检测, 并在此基础上探讨了红豆杉属内各分类群的亲缘关系, 同时尝试采用酶电泳技术并结合形态学等方面的资料进一步探讨白豆杉与红豆杉属在系统发育上的联系。

1 材料和方法

1.1 材料来源

本实验材料为中国产红豆杉属 3 种 1 变种和白豆杉。12 个居群 111 个个体的实验材料均从野外采回, 栽培于昆明植物园内。由于红豆杉科植物在我国呈星散分布, 数量极少。少数几个居群仅收集到有限的个体, 但大多数居群取样个体数仍保证在 9~20。上述 12 个居群的来源、样本大小等详见表 1。

1.2 酶电泳实验

取每个单株幼嫩叶片 1~2 片, 剪碎, 用 Tris-HCl 提取缓冲液(pH 7.5)冰镇研磨提取酶液, 再用 6 mm×2 mm 滤纸小条蘸吸匀浆液, 置于 -70℃ 超低温箱保存备用。电泳时取出滤纸小条上胶, 于 40 mA 稳流电源条件下电泳 6~8 h。采用水平式淀粉凝胶电泳技术, 所用水解淀粉为美国 Sigma 公司产品(S-4501), 淀粉凝胶浓度为 12.75%。用 2 种凝胶缓冲液系统对 10 个酶系统进行了检测。所用凝胶缓冲液系统为 I: 0.02 mol/L 柠檬酸组氨酸(pH7.0)缓冲液和 II: 0.01 mol/L 柠檬酸组氨酸(pH7.0)缓冲液(据 Gottlieb (1981)稍加调整)。酶的组织化学染色法参考 Soltis *et al.* (1983)的方法。

表 1 材料来源
Table 1 Origin of the materials

种类 Species	序号 Population number	居群代号 Code of populations	个体数量 Numbers of individuals	采集地 Locality	海拔(m) Altitude	凭证标本 Voucheres
东北红豆杉 <i>T. cuspidata</i>	1	SY	10	辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning	200	950802
	2	CBS	8	辽宁长白山 Changbaishan, Liaoning	500	950801
云南红豆杉 <i>T. yunnanensis</i>	3	LJ	4	云南丽江 Lijiang, Yunnan	2600	950201
	4	NL	20	云南宁蒗 Ninglang, Yunnan	2100	9681001
	5	LP	3	云南兰坪 Lanping, Yunnan	2100	9609002
红豆杉 <i>T. chinensis</i>	6	GH	3	贵州贵阳 Guiyang, Guizhou	1200	96101601
	7	WX	13	云南昭通威信 Weixin, Yunnan	1200	9691402
	8	KM	20	云南昆明植物园 Kunming, Yunnan	1900	96111401
南方红豆杉 <i>T. chinensis</i> var. <i>mairei</i>	9	SZ	12	湖南桑植天平山 Sangzhi, Hunan	1800	96102301
	10	GL	4	广西桂林 Guilin, Guangxi	300	9691001
	11	GN	5	贵州贵阳 Guiyang, Guizhou	1280	96101602
白豆杉 <i>P. chuenii</i>	12	ZHU	9	浙江龙泉 Longquan, Zhejiang	700	95-04

1.3 等位酶分析及数据处理

本研究共检测 10 个酶系统, 根据获得的清晰酶谱确定每一居群每个个体每一酶位点的基因型。等位酶和等位基因的命名如下: 酶的缩写字母代表不同的位点, 连字符号后的数字代表不同的位点, 愈靠正极的位点以愈小的数字表示。遗传多样性以常规的多态位点比率(P) (Proportion of polymorphic loci)、等位基因平均数(A) (Average number of alleles per locus)、平均期望杂合度(H_e)和观察杂合度(H_o) (average expected and observed heterozygosity) 来度量(葛颂, 1989; Nei, 1975), 用 Nei(1975)的遗传一致度(I) (genetic identity) 来衡量各居群之间遗传分化的大小。并进行聚类分析, 得到各类群植物的聚类分支图。上述各项指标的计算均用 BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1989) 软件完成。

2 实验结果

本文对红豆杉属 3 种 1 变种和白豆杉共 12 个居群 111 个个体进行了 10 个酶系统的检测, 共获得 7 个酶系统 9 个酶位点清晰稳定的酶谱(图 1)。其余 3 个酶位点 $Mdh-2$ 、 $Mdh-3$ 和 $Pgd-2$ 因分离效果较差, 不做进一步分析。本文进行实验分析所依据的 7 个酶系统 9 个酶位点的名称、代码及缓冲系统详见表 2。

2.1 种内居群间和种间的遗传多样性

对所有 12 个居群的实验检测结果表明, 除 $Pgm-2$ 为单态位点(仅有 1 个等位基因)外, 其余 7 个酶系统 8 个位点均为多态位点(等位基因在 2~6 个之间), 多态位点的等位基因较为丰富, 各酶位点等位基因频率见表 3。若以居群为单位遗传多样性在各居群间差异较大, 但普遍较低。特别是少数居群由于个体数偏少, 其遗传多样性的结果也偏低。若以物种为单位, 各类群的遗传多样性略有不同, 但同裸子植物的大多数种相近, 变异水平较高。多态位点比率(P)为 44.4%~77.8%, 等位基因平均数(A)为 1.6~2.1, 平均期望杂合度(H_e)和观察杂合度(H_o)分别为 0.065~0.152 和 0.068~0.111(表 4)。

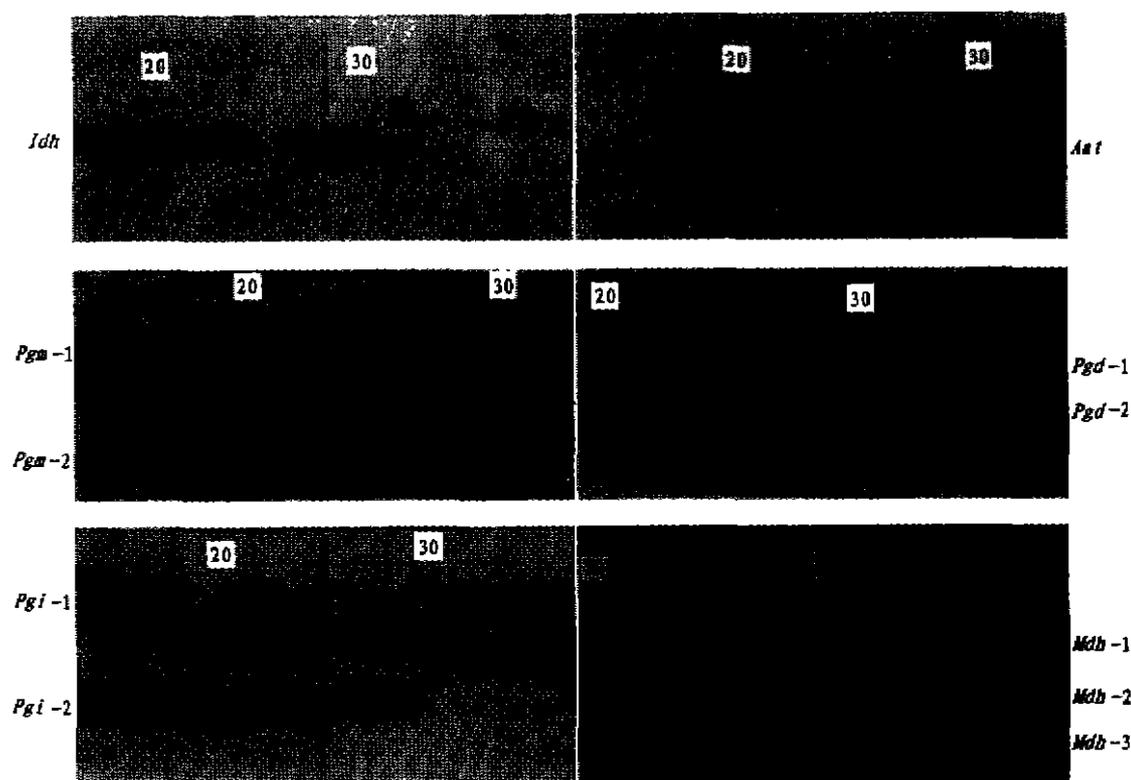


图1 红豆杉属植物和白豆杉的酶谱式样 *Idh*, *Pgi* 中泳道1~29为红豆杉属各居群,30~37为白豆杉居群; 其余酶系统中1~27为红豆杉属,28以后为白豆杉居群。
 Fig.1 Banding patterns of enzymes in the species of *Taxus* and *Pseudotsaxus chienti* No. 1~29 were bands of *Taxus* in *Idh* and *Pgi*, 30~37 were *Pseudotsaxus*; NO. 1~27 were bands of *Taxus* in other allozyme systems except *Idh* and *Pgi*, while No. after 28 were *Pseudotsaxus*.

表2 酶电泳检测得到的酶系统及酶位点数目
 Table 2 The enzyme systems and electrophoretic data

酶系统 Enzyme system	缩写 Abbreviation	酶分类编码 EC No.	缓冲系统 Gel Buffer	位点数目 No. of loci
天冬氨酸转氨酶 Aspartate aminotransferase	AAT	EC 2.6.1.1	I	1
异柠檬酸脱氢酶 Isocitrate dehydrogenase	IDH	EC 1.1.1.42	II	1
亮氨酸氨基肽酶 Leucine-amino peptidase	LAP	EC 3.4.11.1	II	1
苹果酸脱氢酶 Malate dehydrogenase	MDH	EC 1.1.1.37	II	3
磷酸葡萄糖脱氢酶 Phosphogluconate dehydrogenase	PGD	EC 1.1.1.44	I	2
磷酸葡萄糖异构酶 Phosphoglucosomerase	PGI	EC 5.3.1.9	I	2
磷酸葡萄糖变位酶 Phosphoglucomutase	PGM	EC 2.7.5.1	I	2

表4 12个居群9个酶位点的遗传变异性
Table 4 Genetic variability at 9 loci in 12 populations (standard errors in parentheses)

居群 Population	个体数 Mean sample size per Locus	等位基因		多态位点 百分比 Percentage of loci polymorphic *	平均杂合度 Mean heterozygosity	
		平均数	Mean no. of alleles per locus		观察 Direct-count	期望 HdyWbg expected **
1. SY	10.0	1.4	(.2)	44.4	.111 (.045)	.102 (.041)
2. CBS	8.0	1.1	(.1)	11.1	.014 (.014)	.014 (.014)
东北红豆杉 <i>T. cuspidata</i>	18.0	1.6	(.2)	55.6	.068 (.024)	.065 (.023)
3. LJ	4.0	1.3	(.2)	33.3	.056 (.037)	.103 (.054)
4. NL	20.0	1.7	(.2)	55.6	.089 (.030)	.084 (.028)
5. LP	3.0	1.2	(.1)	22.2	.074 (.049)	.074 (.049)
云南红豆杉 <i>T. yunnanensis</i>	27.0	2.1	(.3)	66.7	.082 (.024)	.135 (.051)
6. GH	3.0	1.2	(.1)	22.2	.074 (.049)	.074 (.049)
7. WX	13.0	1.9	(.3)	66.7	.085 (.027)	.126 (.045)
8. KM	20.0	1.4	(.2)	44.4	.061 (.026)	.058 (.024)
红豆杉 <i>T. chinensis</i>	36.0	2.1	(.3)	77.8	.071 (.017)	.085 (.025)
9. SZ	12.0	1.8	(.3)	55.6	.130 (.046)	.173 (.064)
10. GL	4.0	1.2	(.1)	22.2	.056 (.037)	.087 (.062)
11. GN	5.0	1.3	(.2)	33.3	.111 (.059)	.101 (.053)
南方红豆杉 <i>T. chinensis</i> var. <i>mairii</i>	21.0	1.9	(.3)	66.7	.111 (.040)	.150 (.056)
12. ZHJ	9.0	1.6		44.4	.086	.152
白豆杉 <i>P. chienii</i>			(.2)		(.048)	(.070)

* A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.99

** Unbiased estimate (Nei, 1978)

2.2 种内居群间及种间遗传一致度

根据各居群基因频率算出各居群间的遗传一致度大小(表5)。从表5可以看出,红豆杉属中除云南红豆杉3个居群(LJ, NL, LP)与其它各居群的遗传一致度稍低(0.644~0.844)外,其余各居群间的遗传一致度都在0.800以上,红豆杉各居群和南方红豆杉的居群间的遗传一致度最高,几乎很难将这2个分类群分开。白豆杉居群与红豆杉属各居群的遗传一致度很低,仅为0.242~0.365。从种的水平上看,红豆杉属内各分类群之间的

遗传一致度比较高, 为 0.727~0.995; 云南红豆杉与红豆杉属其它分类群的关系稍远, 仅为 0.727~0.804; 红豆杉和南方红豆杉的遗传一致度最高, 为 0.995; 白豆杉与红豆杉属各分类群的遗传一致度比较小, 为 0.243~0.355。

表 5 各居群间遗传相似性(即遗传一致度 I)
Table 5 Genetic similarity (or identity) coefficients of 12 populations in 5 taxa

Population	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 SY	—	.996	.726	.787	.847	.912	.922	.909	.911	.875	.914	.242
2 CBS		—	.701	.787	.807	.904	.913	.901	.900	.871	.902	.243
3 LJ			—	.915	.894	.721	.736	.725	.739	.672	.777	.269
4 NL	.804			—	.815	.674	.700	.682	.703	.644	.726	.243
5 LP					—	.800	.815	.795	.824	.753	.844	.251
6 GH						—	1.000	1.000	1.000	.972	1.000	.351
7 WX	.912			.727			—	.997	1.000	.975	1.000	.352
8 KM								—	.987	.958	.996	.357
9 SZ									—	.976	.995	.338
10 GL	.906			.740			.995			—	.954	.357
11 GN											—	.365
12 ZHU	.243			.254			.355			.350		—

对角线上为居群水平的计算值, 对角线下为以物种为单位的平均值。

The values calculated at population levels are above the diagonal, the average values at taxon level are below.

2.3 聚类分析结果

根据居群间的遗传一致度和遗传距离, 按照 Nei (1978) 的方法进行不加权平均聚类分析, 结果可见(图 2), 红豆杉属各居群间的关系较近, 红豆杉和南方红豆杉的几个居群几乎完全一致, 仅南方红豆杉的桂林居群 (GL) 略有差异。此外, 东北红豆杉与红豆杉和南方红豆杉的亲缘关系最近, 云南红豆杉和红豆杉属其它类群的遗传一致度相对较低。白豆杉和红豆杉属各居群的遗传距离很远。

3 讨 论

通过上述对红豆杉属 3 种 1 变种和白豆杉进行的等位酶实验分析, 在检测其遗传多样性水平的基础上, 探讨了红豆杉属内几种植物的亲缘关系; 同时也对红豆杉属和白豆杉属在系统发育上的地位和关系作了讨论, 现分述如下:

3.1 红豆杉属内几种植物的亲缘关系

迄今对红豆杉科植物进行了许多方面的研究, 包括对其系统演化和种属间关系作了探讨。如形态学方面, Florin (1948) 根据雌球花和雄球花的特征, 尤其是假种皮的特征, 认为红豆杉属、澳洲红豆杉属和白豆杉属是较原始的, 榧树属和穗花杉属较进化; 胚胎学方面, 王伏雄等 (1979)、陈祖镗和王伏雄 (1978) 分别对红豆杉科和白豆杉属作了研究, 探讨了红豆杉科内属间的演化关系; 孢粉学方面, 席以珍 (1986) 发现红豆杉属和白豆杉属的花粉形态差异很大, 主张将白豆杉上升为族, 红豆杉属内各种间的花粉形态也有细微变异。但这些报道多为探讨红豆杉科内属间的系统演化或系统位置, 且不同作者多从自己学科

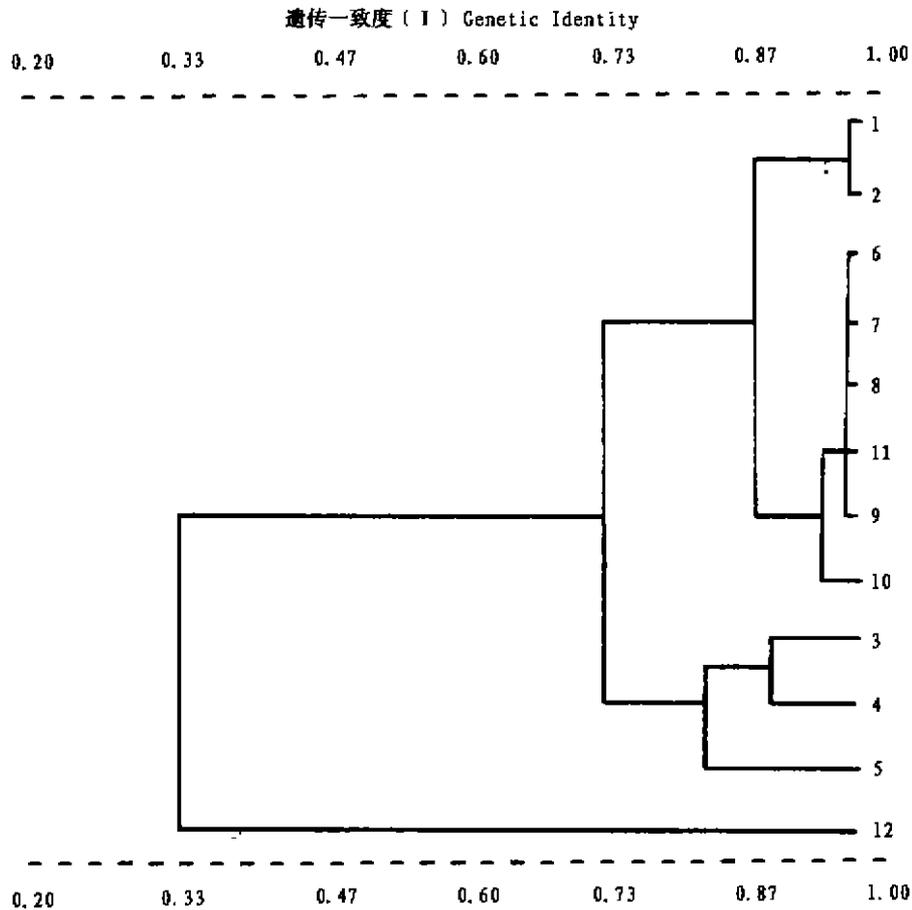


图2 12个居群的聚类分析分支图

Fig. 2 Cladogram of 12 populations based on cluster analysis of allozymes

1, 2. *T. cuspidata* (1. SY, 2. CBS); 3-5. *T. yunnanensis* (3. LJ, 4. NL, 5. LP) 6-8. *T. chinensis* (6. GH, 7. WX, 8. KM); 9-11. *T. chinensis* var. *mairei* (9. SZ, 10. GL, 11. GN); 12. *Pseudotsuga chienii* (ZHJ)

的角度去提出见解,因而存在着不同程度的分歧。红豆杉属内种间亲缘关系的探讨目前进行得不多,对我们收集并栽培的东北红豆杉、红豆杉、南方红豆杉和云南红豆杉幼苗形态的比较分析表明,这些类群间几乎没有什么差异,十分相近。然而先前的分类依据是以标本上的成熟叶片边缘是否反卷、质地厚薄、叶片背面气孔带上是否具有成片或密布的角质乳头点等特征(郑万钧等,1978)进行种的分类处理。从我们大量的野外调查和栽培中的实际观察,认为这些作为分类的特征的差异与地理分布和不同生境有关,而且是交叉和不稳定的(桂耀林,胡玉熹,1974)。在对红豆杉属的叶片表皮结构进行研究之后亦认为叶表皮结构的角质乳头点特征不能作为红豆杉属定种的唯一依据,而只能作为辅助特征。我们已完成的细胞学研究也发现红豆杉属的上述几个种的核形态较为相近(待发表)。上述报道中可以看出属内种间的差异较小。等位酶的实验分析表明红豆杉属各种在居群水平上其遗传一致度除云南红豆杉与其它种之间较低(0.644~0.844)以外,东北红豆杉,红豆杉与南方红豆杉在居群水平上遗传一致度均较高(>0.800),尤其是红豆杉和南方红豆杉之间(平均 $I=0.995$)(图2)。在种一级的水平上其遗传上的分化非常小,从聚类分析

的结果更清楚地看到这一点。可见,除云南红豆杉外,红豆杉属植物的种间遗传差异在等位酶水平上并不明显。根据上述资料及实验结果,我们建议将红豆杉属这几个种(和变种)合并为一个种,并根据地理分布在种下划分地理宗。

3.2 白豆杉的分类地位探讨

白豆杉最初由郑万钧(1934)作为一个新种放在红豆杉属内,1947年他又根据白豆杉假种皮为白色,叶片背后气孔带为白粉状等与红豆杉属有明显区别的特征将其另立为属。席以珍(1986)在进行了白豆杉和红豆杉属的孢粉研究后根据它们之间的显著差异将白豆杉上升为族;同样,张君增等(1996)根据白豆杉和红豆杉属的化学成份有很大差别支持席以珍把白豆杉上升为族的观点。但是最近在日本北海道发现有成熟种子具有黄色(红色和白色的过渡颜色)假种皮的东北红豆杉 *T. cuspidata* f. *luteobaccata*。我们在对白豆杉和红豆杉属各种的核形态学进行了比较研究之后发现,白豆杉与红豆杉属各种的结构特征虽有差异但也较相近(待发表)。幼苗形态也十分接近(叶能干等,1996)。上述假种皮颜色以及孢粉学等性状是否支持白豆杉属的成立产生了质疑。为此,我们对红豆杉和白豆杉进行了等位酶分析,尽管我们仅分析了一个白豆杉居群(9个个体),但发现白豆杉和红豆杉属各分类群在几乎所有酶位点上都存在明显的差异,计算白豆杉同红豆杉属各分类群的遗传一致度仅为0.243~0.355。聚类分析更清晰地看到白豆杉的一支离红豆杉属很远。可见,尽管白豆杉属和红豆杉属各分类群之间在染色体水平上遗传差异不大,但在等位酶水平上却已有了十分明显的遗传分化。因此,等位酶证据至少仍支持将白豆杉作为一个属的分类处理。

3.3 红豆杉属和白豆杉的遗传多样性

目前采用酶电泳技术已对裸子植物的大多数类群进行了遗传多样性研究,不同的物种其变异水平不同,多态位点比率从0.0%到100.0%不等,等位基因平均数也从1.00到3.87不等(葛颂,1988)。Hamrick & Godt(1990)总结了80种裸子植物的研究报告发现,裸子植物的遗传变异性较高,平均而言,多态位点比率为0.709,平均期望杂合度为0.173。对一些珍稀濒危物种而言,遗传多样性水平可能要低一些,如银杉 *Cathaya argyrophylla* 3个居群的多态位点仅为0.200~0.280,平均期望杂合度为0.059~0.084(葛颂等,1997);北美脂松 *Pinus resinosa* 的遗传多样性则更低,多态位点比率仅为0.111(Al-lendorf *et al.*, 1982)。而松杉类的一些物种因其繁育体系具有优势,遗传变异水平较高,如花旗松 *Pseudotsuga menziesii* $P=0.540$, $He=0.171$ (El-Kassaby *et al.*, 1982);马尾松 *Pinus massoniana* $P=0.645$, $He=0.216$ (葛颂等,1988)。本研究对红豆杉属3种1变种和白豆杉的检测结果表明,白豆杉在居群内的变异较低,多态位点比率(P)为44.4%,等位基因平均数(A)为1.6,平均期望杂合度 He 为0.152。红豆杉属各分类群在居群间的水平上有一定的变异,但普遍较低($P=11.1\% \sim 66.77\%$; $A=1.1 \sim 1.9$),而种水平上变异相对较高,多态位点比率 $P=55.6\% \sim 77.8\%$,等位基因平均数 $A=1.6 \sim 2.1$,平均期望杂合度为0.065~0.150。可见,种间遗传多样性比较丰富,但杂合度仍在较低水平。

致谢 本研究的具体实验得到了王可青的热情帮助,谨致谢意!

参 考 文 献

- 王中仁, 1994. 植物遗传多样性和系统学研究中的等位酶分析. 生物多样性, 2(1): 38~43. 2(2): 91~95
- 王中仁, 1996. 植物等位酶分析. 北京: 科学出版社
- 王伏雄, 陈祖铿, 胡玉熹, 1979. 从胚胎发育和解剖结构讨论红豆杉科的系统位置. 植物分类学报, 17(3): 1~7
- 叶能干, 廖海民, 李淑久, 1996. 从幼苗形态学特征探讨红豆杉科各属间的系统演化. 植物分类学报, 34(2): 142~151
- 陈可咏, 1990. 白豆杉属的染色体. 植物学通报, 7(3): 54~55
- 陈可咏, 1996. 东北红豆杉的核型分析. 植物学通报, 13(专辑): 46~47
- 陈祖铿, 王伏雄, 1978. 白豆杉的胚胎发育及其系统位置的商榷. 植物分类学报, 16(2): 1~10
- 张君增, 方起程, 梁晓天等, 1996. 从化学成份探讨白豆杉属的系统位置. 植物分类学报, 34(3): 282~287
- 郑万钧, 傅立国, 朱政德等, 1978. 中国植物志. 第7卷. 北京: 科学出版社
- 胡志昂, 王洪新, 刘长江等, 1986. 裸子植物的生化系统学(三)——从种子蛋白多肽和针叶过氧化物酶探讨红豆杉科的系统位置. 植物分类学报, 24(4): 260~263
- 席以珍, 1986. 中国红豆杉科花粉形态的研究. 植物分类学报, 24(4): 247~252
- 桂耀林, 胡玉熹, 1974. 红豆杉属叶子的表皮特征与分类的关系. 植物分类学报, 12(3): 329~334
- 黄少甫, 1986. 植物染色体计数(三). 亚林科技, (4): 50~56
- 傅立国主编, 1989. 中国珍稀濒危植物. 上海: 上海教育出版社. 66~67
- 葛颂, 1988. 同工酶与林木群体遗传变异研究. 南京林业大学学报, 10(1): 68~77
- 葛颂, 王明床, 陈岳武, 1988. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. 林业科学, 24(4): 399~409
- 葛颂, 1989. 用同工酶定量分析林木群体变异和分化的方法. 西南林学院学报, 9(1): 84~90
- 葛颂, 1994. 酶电泳资料和系统与进化植物学研究综述. 武汉植物学研究, 12(1): 71~84
- 葛颂, 王海群, 张灿明等, 1997. 八面山银杉林的遗传多样性和群体分化. 植物学报, 39(3): 266~271
- 管启良, 林立, 俞仲裕, 1993. 白豆杉的核型和性染色体的研究. 遗传学报, 20(2): 155~158
- Allendorf F W, Knudsen K L, Balk G M, 1982. Frequencies of null alleles at enzyme loci in natural populations of ponderosa and red pine. Genetics, 100: 497~504
- El-Kassaby Y A, Sziklai O, 1982. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected Douglas-fir population. Forest Ecol Management, 4: 115~126
- Florin, 1948. On the morphology and relationships of the Taxaceae. Bot Gaz, 110: 31~39
- Gottlieb L D, 1981. Gene numbers in species of Astereae that have different chromosome numbers. Proc Nat Acad Sci USA, 78: 3726~3729
- Hamrick J L, Godt M J W, 1990. Allozyme diversity in plant species. In: Brown A D H, Clegg M T, Kahler A C *et al.* eds. Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Sunderland. Mass: Sinauer. 43~63
- Nei M, 1975. Molecular Population Genetics and Evolution. New York: Elsevier
- Nei M, 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics, 89: 583~590
- Soltis D E, Hafler C H, Darrow D C *et al.* . 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of gridding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. Amer Fern J, 73(1): 9~29
- Swofford D L, Selander R B, 1989. BIOSYS-1, a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics, release 1.7.-D. L. Swofford, Illinois Natural History Survey, IL. USA