

分类号: Q94
学 号: 20212006040

密 级: 公开
单位代码: 10759

石河子大学

硕 士 学 位 论 文



基于叶绿体微卫星 (cpSSR) 的 额尔齐斯河流域垂枝桦遗传多样性研究

学 位 申 请 人	李艳明
指 导 教 师	刘彤 教授
申请学位门类级别	理学硕士
学 科、专 业 名 称	生物学
研 究 方 向	干旱区生物多样性科学
所 在 学 院	生命科学学院

中国·新疆·石河子
2024年3月

分类号: Q94
学号: 20212006040

密级: 公开
单位代码: 10759

石河子大学

硕士学位论文



基于叶绿体微卫星 (cpSSR) 的 额尔齐斯河流域垂枝桦遗传多样性研究

学位申请人	李艳明
指导教师	刘彤 教授
申请学位门类级别	理学硕士
学科、专业名称	生物学
研究方向	干旱区生物多样性科学
所在学院	生命科学学院

中国·新疆·石河子
2024年3月

**Genetic diversity of *Betula pendula* in the Irtys River basin
based on chloroplast microsatellite (cpSSR)**

A Dissertation Submitted to

Shihezi University

In Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of

Master of Natural Science

By

Li Yan-Ming

(Biodiversity science in Arid areas)

Dissertation Supervisor: Prof. Liu Tong

March, 2022

石河子大学学位论文独创性声明及使用授权声明

学位论文独创性声明

本人所呈交的学位论文是在我导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确的说明并表示谢意。

研究生签名：李艳明

时间：2024年5月14日

使用授权声明

本人完全了解石河子大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文在学校图书馆保存并允许被查阅。有权自行或许可他人将学位论文编入有关数据库提供检索服务。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

研究生签名：李艳明

时间：2024年5月14日

导师签名：刘影

时间：2024年5月14日

摘要

额尔齐斯河流域河谷林是我国三北防护林建设的重要部分，具有涵养水源、保持水土等重要作用，但由于气候变化和当地水利工程建设，导致该流域河谷林面积退化问题日益严重，林分质量下降。因此急需进行河谷林森林树种资源的保护和恢复研究。垂枝桦 (*Betula pendula* Roth.) 隶属于桦木科桦木属，是额尔齐斯河流域主要支流河谷林优势树种，生态地位突出，研究遗传多样性将为其种质资源保护奠定基础。

本研究在野外实际调查的基础上，采用叶绿体微卫星分子标记技术，并结合叶片表型分析作为辅助方法进行验证，分析了额尔齐斯河流域 5 条支流（喀依尔特斯河，克兰河，布尔津河，哈巴河，别列则克河）垂枝桦遗传多样性和遗传变异，探究了垂枝桦谱系分类，并对叶绿体微卫星分子标记和叶片表型变异这两种分析水平下遗传多样性特征进行了比较。主要研究结果如下：

(1) 筛选的 4 对引物在 198 份样本中共检测到 9 个等位基因，引物的多态信息含量 PIC 为 0~0.4253。垂枝桦遗传多样性水平中等，不同支流间遗传差异明显，各支流的 Shannon 多样性指数 I 为 0.216~0.546，平均为 0.371；遗传分化水平较低，除了别列则克河的遗传分化系数 $F_{st}=0.308$ ，其余四条支流的遗传分化系数范围为 0.018~0.055。各支流内部种群间基因交流较频繁 ($Nm=0.563\sim 13.519$)。其中最下游支流（别列则克河）的遗传多样性和遗传分化最高，最上游支流（喀依尔特斯河）的遗传多样性水平最低，布尔津河的遗传分化水平最低。

额尔齐斯河流域下游垂枝桦的有效等位基因数 ($N_e=1.534$)、非等位基因数 ($N_a=1.778$)、香浓多样性指数 ($I=0.415$) 都明显高于上游（三个指标分别为 1.248, 1.375, 0.203）。从上游到下游遗传多样性增加，该趋势与河流方向表现出一致性。同时对上下游支流以及各支流内部的上下游做了同样的分析，都发现下游的遗传多样性更高一些，这也说明了河流对垂枝桦遗传多样性产生了影响。

(2) 垂枝桦遗传变异的主要来源是种群内，占总遗传变异的 62%，种群间遗传变异占 38%。垂枝桦遗传距离和地理距离呈显著正相关 ($p<0.001$)。主成分分析和 Structure 分析显示 25 个种群分为上游支流类群（包括喀依尔特斯河、克兰河、布尔津河）和下游支流类群（哈巴河、别列则克河）两大类。

(3) 额尔齐斯河流域垂枝桦共确定了 12 种单倍型，流域下游支流的垂枝桦主要单倍型是 1 型和 3 型，而上游支流则是 2 型和 4 型，别列则克河是原始单倍型所在地。越位于流域下游的支流，单倍型种类越丰富，在支流内部同样也是下游种群的单倍型种类相比上游更多。

(4) 垂枝桦叶片表型变异分析发现，种群间的叶片表型变异比较丰富，表型变异系数 CV 的范围为 11.8%~28.4%；支流间表型变异系数表现出明显的规律性变化，从上游支流到下游支流，变异系数逐渐增加，说明下游支流的多样性更丰富，这与结果 (1) 中分子水平支流间遗传多样性变化特征一致。在 7 个性状中，比叶面积的变异系数是最高的 ($CV=32.9\%$)，侧脉数的变异系数最低 (

CV=8.5%)。不同性状的可塑大小也不同, 叶面积的可塑性最高 (PPI=0.53), 侧脉数的可塑性最低 (PPI=0.23), 并且上游群体的叶表型可塑性整体上高于下游。在各支流内部, 上游群体的比叶面积大于下游。上游支流 (喀依尔特斯河, 克兰河和布尔津河) 的表型极端差异高于下游支流 (哈巴河和别列则克河)。基于叶片表型的垂枝桦聚类分析, 总共可以分为两大类, 一类以喀依尔特斯河、克兰河、布尔津河群体为主要代表, 另一类以哈巴河、别列则克河为代表。聚类分析显示了在整个流域, 叶绿体微卫星分子标记下的遗传分类和叶片表型变异的分类结果具有一定的相似性。

结论: 本研究对额尔齐斯河流域 5 条支流的垂枝桦从分子水平确定了遗传多样性丰富和遗传变异的来源, 同时也发现垂枝桦遗传多样性在下游群体中更高。叶片表型形态变异与遗传多样性特征在支流间多样性变化规律和聚类分析结果上, 两者具有相似性。基于以上结果, 本研究建议对遗传多样性更高的下游垂枝桦种群种质资源实施优先保护, 以促进额尔齐斯河流域垂枝桦资源的可持续利用和生态功能发挥。

关键词: 垂枝桦; 遗传多样性; 遗传结构; 表型变异; 河流

Abstract

River valley forests in the Irtysh River basin are an important part of China's Three North Protective Forest construction, which have important roles such as water conservation, soil conservation, etc. Nevertheless, the forest area in the river basin is experiencing worsening degradation as a result of climate change and the development of nearby water conservation projects, leading to a decline in the quality of the forest stands. Therefore, there is an urgent need to conduct research on the conservation and restoration of forest species resources in river valley forests. *Betula pendula* is a tree species in the genus *Betula*, family *Betulaceae*, and is a dominant species in the valley forests of the main tributaries of the Irtysh River Basin, with an outstanding ecological status, but there are signs of degradation, so the study of genetic diversity will lay the foundation for the conservation of its germplasm resources.

In this study, we analyzed the genetic diversity and genetic variation of *Betula pendula* in five tributaries of the Irtysh River Basin based on field investigations, using chloroplast microsatellite molecular markers and leaf phenotyping as a complementary method, and investigated the genetic classification, and comparing the similarity of genetic diversity characteristics under the two levels of analysis: chloroplast microsatellite molecular markers and leaf phenotypic variation. We also investigated the genealogical classification of *Betula pendula*, clarified the influence of river and gene flow factors on the genetic diversity and genetic variation, and compared the similarity of the genetic diversity characteristics under the two levels of analysis, namely, microsatellite molecular markers for chloroplasts and phenotypic variations of leaves. The main research results are as follows:

(1) In 198 samples, four sets of primers were tested and found to have identified a combined total of nine alleles, with the level of polymorphic information content (*PIC*) varying from 0 to 0.4253. The level of genetic diversity of *Betula pendula* was medium, with obvious genetic differences among tributaries. The genetic differentiation level was low, except for the Berezek River, where the differentiation coefficient $F_{st}=0.308$, and the genetic differentiation coefficients of the other four tributaries were in the range of 0.018~0.055. The gene exchange among populations within each tributary was more frequent ($Nm=0.563\sim 13.519$). The Berezek River displayed the greatest genetic diversity and genetic differentiation out of all the tributaries, with the Kayertes River showing the least genetic diversity and the Burgin River demonstrating the least genetic differentiation.

Betula pendula in the lower part of the Irtysh River Basin had significantly greater effective alleles ($N_e=1.534$), non-alleles ($N_a=1.778$) and Shannon diversity index ($I=0.415$) than those in the upper region, with the three indices being 1.248, 1.375 and 0.203 respectively. Genetic diversity increased from upstream to downstream, and the trend showed consistency with river direction. The same analysis was also done for the upstream and downstream tributaries and the upstream and downstream of each tributary, and it was found that the genetic diversity in the downstream was a bit higher, which also indicated that the river had influenced the genetic diversity of *Betula pendula*.

(2) *Betula pendula*'s genetic variation is mainly sourced from populations, with 62% of the total being within them and 38% between them. There was a strong positive correlation between genetic distance and

geographic distance ($p < 0.001$). Analysis using principal components and Structure demonstrated that 25 populations could be divided into two primary clusters based on their location: one group consisted of the Kayertes, Crane, and Burgin Rivers in the upstream tributaries, while the other group consisted of the Haba and Berezek Rivers in the downstream tributaries.

(3) A total of 12 haplotypes of *Betula pendula* were identified in the Irtysh River basin, and the main haplotypes of pitcher birches in the lower tributaries of the basin were types 1 and 3, whereas in the upper tributaries they were types 2 and 4, with the Berezek River being the site of the original haplotype. Haplotypes were more abundant in the tributaries further downstream in the basin, and within the tributaries also the haplotypes were generally more abundant in the downstream than in the upstream populations.

(4) The analysis of leaf phenotypic variation of *Betula pendula* revealed that leaf phenotypic variation among populations was relatively rich, and the range of phenotypic coefficient of variation CV was 11.8% to 28.4%; the phenotypic coefficient of variation among tributaries showed obvious regular changes, and the coefficient of variation gradually increased from upstream tributaries to downstream tributaries, indicating that the downstream tributaries were more diverse, which was consistent with the characteristics of the change of genetic diversity among tributaries at the molecular level. The *Betula pendula* population upstream had a higher specific leaf area than downstream, with the highest coefficient of variation being 32.9% and the lowest 8.5%. The magnitude of plasticity also varied across traits, with leaf area being the most plastic (PPI=0.53), number of lateral veins being the least plastic (PPI=0.23), and leaf phenotypic plasticity being higher overall in the upstream group than in the downstream. Within tributaries, the specific leaf area of the upstream group was greater than that of the downstream. Extreme phenotypic variability was higher in the upstream tributaries (Kayertes, Crane and Burgin Rivers) than in the downstream tributaries (Haba and Berezek Rivers). Cluster analysis of *Betula pendula* based on leaf phenotypes also classified all populations into two main groups, one dominated by the groups of the Kayertes, Crane, and Burgin Rivers, and the other by the Haba and Berezek Rivers. Cluster analysis showed some similarity in genetic classification under chloroplast microsatellite molecular markers and classification of leaf phenotypic variation throughout the watershed.

Conclusion: In this study, we identified the sources of diversity richness and genetic variation at the molecular level of *Betula pendula* in five tributaries of the Irtysh River basin, and the genetic diversity of *Betula pendula* was also found to be higher in downstream populations. Leaf phenotypic variation and genetic diversity characteristics are similar in terms of patterns of change in diversity among tributaries and the results of cluster analysis. Therefore, this study suggests to implement priority conservation of germplasm resources of downstream populations of *Betula pendula* with higher genetic diversity to promote the sustainable use of its resources and ecological functions in the Irtysh River Basin.

Key words: *Betula pendula*; genetic diversity; genetic structure; phenotypic variation; rivers

目录

摘要.....	I
Abstract.....	III
第 1 章 绪论.....	1
1.1 研究背景.....	1
1.2 额尔齐斯河流域河谷林资源.....	2
1.3 桦木植物分类与分布.....	3
1.4 垂枝桦林木资源.....	4
1.5 遗传多样性研究方法 with 现状.....	7
1.5.1 遗传多样性的概念.....	7
1.5.2 遗传多样性的影响因素.....	7
1.6 遗传学 DNA 分子标记方法.....	10
1.7 表型变异研究概述.....	11
1.7.1 表型变异的概念和地位.....	11
1.7.2 叶片表型变异与遗传多样性研究进展.....	12
1.8 研究目的与意义.....	14
1.9 研究内容.....	14
1.10 技术路线.....	15
第 2 章 材料与 method.....	16
2.1 研究区概况与取样方法.....	16
2.1.1 研究区自然地理特征.....	17
2.1.2 遗传多样性研究材料采集方法.....	17
2.1.3 叶片表型研究材料采集.....	18
2.2 研究方法.....	19
2.2.1 DNA 提取.....	19
2.2.2 叶绿体微卫星分子标记试验.....	19
2.2.3 叶片表型特征测定.....	20
2.3 数据统计分析方法.....	21
2.3.1 遗传多样性分析.....	21
2.3.2 遗传结构和单倍型地理分布分析.....	21
2.3.3 叶片表型变异分析.....	22
第 3 章 结果与分析.....	24

3.1 垂枝桦遗传多样性特征分析	24
3.1.1 叶绿体微卫星引物检测结果	24
3.1.2 额尔齐斯河 5 条支流垂枝桦的遗传多样性	25
3.1.3 额尔齐斯河流域上下游垂枝桦的遗传多样性	26
3.1.4 额尔齐斯河流域上下游支流垂枝桦的遗传多样性	26
3.1.5 各支流上中下游垂枝桦的遗传多样性	27
3.2 遗传聚类和谱系地理分布	28
3.2.1 遗传结构分析	28
3.2.2 叶绿体单倍型的地理分布特征	32
3.3 叶片表型变异特征和聚类分析	33
3.3.1 群体间叶片表型变异大小	33
3.3.2 叶片性状主成分分析	35
3.3.3 叶片性状的相对极差	36
3.3.4 叶片性状的可塑性指数	38
3.3.5 叶片表型变异特征	40
3.3.6 表型聚类分析	43
第 4 章 讨论	44
4.1 额尔齐斯河流域垂枝桦具有高遗传多样性和低遗传分化特点	44
4.2 垂枝桦遗传结构水平低	45
4.3 单倍型地理分布预示额尔齐斯河流域存在垂枝桦冰期避难所	46
4.4 叶片表型多样性高，种群间差异明显	47
4.5 叶片表型可塑性高，支流间存在明显差异	48
第 5 章 结论与展望	49
5.1 结论	49
5.2 创新点	50
5.3 工作展望	50
参考文献	52
附录	64
致谢	66
作者简介	67

第1章 绪论

1.1 研究背景

额尔齐斯河（后文简称为“额河”）是我国唯一一条流向北冰洋的国际性河流，源出我国阿尔泰山西南坡，在生态与环保的时代主题下，该流域的绿色生态建设与保护对于树立我国生态文明大国形象具有重要意义。在中国境内长 633 公里，面积 5.7 万平方公里，由喀依尔特斯河、克兰河、布尔津河、哈巴河、别列则克河等主要支流构成。该流域分布有大片天然森林和草地，生态环境优美，是我国重要的水源涵养区和生态保护区^[1,2]，也是农业用水的主要来源。额河流经的地方，比如布尔津县、北屯市、阿勒泰市等，是新疆重要的农牧业生产地区，也设有国家级旅游景区，对于提升当地经济发挥着重要作用。

额河流域森林植被类型主要为寒温性针叶林和落叶阔叶林，在河流两岸及低滩地分布着大面积的森林，呈现带状或片状分布，称为“河谷林”。河谷林是该流域珍贵的天然林森林资源，主要由杨柳科和桦树科的多个树种组成，形成天然纯林或混交林。这里分布的特有杨柳科树种是我国唯一的天然资源库，美国林学专家称这里是“世界上唯一的黑杨纯林在此”^[3,4]，该流域杨树天然林种群分布格局非常独特，白杨派，青杨派和黑杨派的各树种共同分布在这里，这在国内外都是比较罕见的^[5]，吸引了国内外专家的研究目光。然而，在过去几十年里，由于气候变化以及人类活动如水利工程建设等的干扰，该地区的河谷林已经开始退化，生态环境受到了严重的影响^[6-9]。因此，急需加强该流域天然林的保护和管理工作。

森林遗传多样性的保护是可持续森林管理的基石^[10]。早在 1990 年，欧洲森林保护部长级会议（MCPFE）就已经讨论了有关森林遗传资源保护的重要性，当今世界，随着社会经济的高速发展、全球气候的变化，森林的养护和可持续利用是森林管理的重大挑战^[11]，森林遗传多样性和遗传资源在森林保护工作显得更为重要。在欧洲，由于人类活动影响，已有 90% 的河岸森林遭到破坏^[12]，河岸生态系统的保护恢复工作受到广泛关注^[13]。确定具有高遗传变异价值和最值得关注的优先保护群体是林木遗传保护的重要内容^[11]，特别是森林优势种和建群种的遗传多样性保护工作具有非常重要的林木资源保护意义。因此，鉴于额尔齐斯河流域河谷林在维持当地生态，经济和人民生活需求方面发挥着重要作用，面对当前退化现状有必要进行森林优势种和建群种的研究与保护。

垂枝桦（*Betula pendula*）是额河支流的河谷林优势树种^[14]，尤其在布尔津河和哈巴河植被的乔木层中重要值达到了 50% 左右，是雌雄同株的风媒传粉、异花授粉的二倍体

乔木。垂枝桦喜光，生长在偏酸性土壤，在全球分布于蒙古、俄罗斯的西伯利亚、巴尔干、地中海以及中国新疆北部至阿尔泰山区。它具有生长速度快、环境适应能力强的特点，在植被演替和火灾后森林重建中是优良的先锋物种。它的花粉量巨大，远超欧洲其他乔木树种^[15]，种子具膜翅，种壳坚硬，可远距离传播^[16,17]。它是维持该流域林区生态稳定性和发展林产经济的重要树种，对其遗传多样性和遗传变异进行研究是制定遗传资源保护的重要依据^[18]。

叶片作为植物与环境接触最面积大的器官，其特性是评估其重要性的关键因素之一^[19,20]。叶片表型变异是遗传变异的具体体现^[21]，此外，叶片不仅是光合作用的器官，而且具有易测量的特性，故多用于表型研究^[22]。表型分析是最简单易行，也是最古典的研究遗传变异的方法。植物表型特征是进行植物分类鉴定的重要依据^[23,24]，尤其是在种质选育、入侵种野外鉴定工作中。

基因型和表型之间的差距也是植物遗传育种中存在的重要问题^[25,26]，植物表型不仅受遗传物质的影响，还有环境因素的作用^[27]，而分子标记遗传多样性结果不受环境因素的影响。因此通过进行表型变异研究，可以和分子水平遗传多样性进行对比验证，确保研究的准确性和严谨性，也有助于及时了解环境和遗传物质对植物表型的影响。本研究基于叶绿体微卫星分子标记和叶片表型对垂枝桦种群进行遗传多样性和遗传变异研究，明确垂枝桦遗传资源的分布特征，并比较叶绿体微卫星分子标记和叶片表型研究这两种方法下垂枝桦遗传多样性和遗传结构是否具有相似性，以期为河谷林植物的遗传多样性保护和河谷林生态的可持续发展提供科学依据。

1.2 额尔齐斯河流域河谷林资源

额河是新疆第二大河流，盛行西北风，流域内全年降水量丰富，又有冰川融水补给，水资源供应充沛，给乔木、灌木和各类草本植物在夏季和秋季快速生长提供了良好的水分条件，因而河谷中有多种植物共存，为河谷增添了大面积的绿色。除了珍贵的杨树和桦树资源，有研究统计，河谷林中其他树种，灌木和草本约 50 科 380 余种^[28]，灌木种类比较少，主要有油柴柳，毛枝柳和阿尔泰山楂，刺蔷薇和铃铛刺等^[29]，草本植物有细叶早熟禾、甘草、苦豆子、早熟禾和赖草等^[30]。薛志方等对额河流域主要支流平原河谷林的物种多样性进行调查发现，林区内共计 34 科 91 属 121 种植物，其中垂枝桦为支流河谷林的优势树种^[30]。

额河流域河谷林分为平原河谷林和山地河谷林，其中杨柳科树种主要分布在平原河谷林，多为额河杨，苦杨，欧洲黑杨，银灰杨，银白杨和垂枝桦，山地河谷林多为针叶林为主，比如新疆冷杉和西伯利亚杉等，也分布有垂枝桦等树种。山区降水较多，形成了山地草甸、草原以及森林景观，平原区由于人类活动对植被用水的影响，故而形成

了主要以温带荒漠为主的景观类型，而在河流两岸以及洪水漫溢的低滩地有较多植物生长，形成了该流域珍贵独特的河谷林资源，增加了当地的植被覆盖度，有非常好的水土保持作用。然而从二十世纪五十年代开始，额河流域的天然草地已经面临着诸如退化等环境问题^[31]，到了2018年，我国把新疆额河流域生态保护修复工程列入了第三批“山水林田湖草”生态保护修复工程项目中。因此，必须加强对河谷林林木资源的保护与植被修复工作，对优势种桦树林木资源的有效保护和经营，其生态和经济意义深远^[32]，有助于实现河谷林生态功能的持续稳定发挥。

1.3 桦木植物分类与分布

桦木属植物 (*Betula* spp) 广泛分布于温带和暖温带，是这里的重要树种。在植物分类上，桦木植物归属于桦木科 (*Betulaceae*) 桦木属 (*Betula* L.)。全球范围内，该属包含约一百多种不同的树种，主要分为桦木组 (*Sect. Betula*) 和西桦组 (*Sect. Betulaster (Spach) Regel*)，Wang 等^[33]认为桦木由大约65种和其他亚种组成。据统计，我国分布的桦树有31种6变种，几乎遍布全国，但它主要长在温带、暖温带和热带的较高海拔。《中国植物志》将我国的桦木划分成两组：桦木组 (*Sect. Betula*) 和西桦组 (*Sect. Betulaster (Spach) Regel*)，其中，桦木组包括五亚组：桦木亚组 (*Subsect. Betula*)、黑桦亚组 (*Subsect. Dahuricae Regel*)、硕桦亚组 (*Subsect. Costatae Regel*)、柴桦亚组 (*Subsect. Fruticosae Regel*) 和坚桦亚组 (*Subsect. Chinenses Schneid*)^[34]，分布区主要位于北半球的温带和寒温带地区。

我国桦木属植物的起源中心之一在西南地区^[32]，该地区的桦木属植物发生了基因变异之后，它们便开始沿着横断山脉和青藏高原内陆迁移并形成了一些独特的新种：比如红桦 (*Betula albosinensis*)、岩桦 (*Betula calcicola*)、贡山桦 (*Betula gynoterminalis*) 等；接着，这些新种类又继续向东扩展到了陕西秦岭一带，甚至有些已经抵达了新疆的天山温带沙漠及阿尔泰山的温带草原，从而产生了一系列新变种，这使得桦木在中国西北地区的分化中心产生了，而新疆则是我国西北地区桦木属植被地理分化中心^[34]。

中国植物志第21卷 (桦木属)，将新疆桦木属 (*Betula* L.) 分为1组 (*Sect.*) 4亚组 (*Subsect.*) 8种5变种。《新疆植物志》记录新疆桦木属分布有6种，垂枝桦 (*Betula pendula* Roth.)、圆叶桦 (*Betula rotundifolia* Spach)、沼泽桦 (*Betula humilis* Schrenk)、盐生桦 (*Betula halophila* Ching ex P.C.Li)、小叶桦 (*Betula microphylla* Bge.)、天山桦 (*Betula tianschanica* Rupr.)^[35]，据《新疆树木志》，新疆还分布有列氏桦 (*Betula reznichenkoana* (Litv.) Schischk.) 和土曼特桦 (*Betula tumantica* C.Y. Yang et Wang)。

桦木属植物的分类存在诸多争议，因为基于不同的分类方法对桦木属植物的分类结果可能有所不同。新疆著名植物分类学家杨昌友先生通过形态学特征研究，认为艾比湖

小叶桦 (*Betula microphylla* Bunge var. *Ebinurica*) 是小叶桦 (*Betula microphylla*) 的新变种, 同时也提出该变种的叶片和果苞形似天山的天山桦^[36]。Ding 等^[37]认为艾比湖小叶桦 (*Betula microphylla* Bunge var. *Ebinurica*) 在植物系统分类上不属于小叶桦的亚种, 而应归于天山桦 (*Betula tianchanica*)。杨梅花等^[38]对新疆分布的桦木属进行了分类研究, 其结果与《新疆植物志》记载结果相似, 并表明桦木属植物分类的只要依据是叶片性状、果苞片背部背毛等性状。

1.4 垂枝桦林木资源

垂枝桦 (*Betula pendula* Roth.), 俗称银桦、疣枝桦、欧洲白桦或东亚白桦, 原产于欧洲, 是桦木科桦木属的一种雌雄同株、风媒传粉的二倍体乔木树种, 也是桦木属的模式植物, 常生于低山地河谷、河滩等湿润地带^[39]。垂枝桦树皮呈白色, 树干笔直, 甚至常被誉为“森林皇后”、“白衣使者”^[36]。《中国植物志》第 21 卷记录垂枝桦在我国分布于新疆北部至阿尔泰山区, 长在海拔 500-2000 米的河滩、山谷、山脚湿润地带或向阳的石山坡, 也有人工栽培植株, 是一种耐寒的先驱树种。垂枝桦在国外广泛分布于欧洲和西西伯利亚, 已被引入北美, 被称为欧洲白桦或垂枝桦, 由于其强大的生长能力, 甚至在美国的一些州和加拿大的部分地区被认为是入侵性的, 这种树在澳大利亚气候更温暖的地区也可以生长。

垂枝桦树皮常有黄色皮孔, 可以分多层剥落为纸质薄片, 树干笔直, 树冠形状多为圆锥形; 枝条红褐色, 常常下垂, 故名“垂枝桦”, 小枝无毛; 叶菱状卵圆形或三角卵形, 叶互生, 厚纸质, 基部宽楔形或截形, 先端渐尖, 叶两面光滑, 边缘有粗重锯齿或缺刻状重锯齿, 少单齿, 侧脉常 6~8 对, 长约 3~8 厘米, 宽约 2~6 厘米; 雌雄花同株, 花絮长圆形或长圆状圆柱形, 长 2~5 厘米, 序梗长 1-5 厘米, 花期 4-5 月, 雄花是在上一年发育成熟但并不脱落, 等到第二年雌花开花后, 才会授粉; 花苞片密被柔毛; 果序圆柱状, 长约 1~3cm, 直径 8~10, 果期 7-9 月, 垂枝桦的果是在上一年完成坐果, 到第二年才能发育成熟; 果实是小坚果, 形态长倒卵形, 扁而小, 长约 2mm, 宽 1mm 左右, 果带有膜质翅, 可随风散播, 翅稍长于果, 为 2 倍果宽; 种子单生, 具膜质种皮, 垂枝桦种子较小, 千粒种子重约 0.6g, 种子发芽力可保持 2~3 年, 种子结实有大小年现象。

垂枝桦是一种喜光的阔叶乔木树种, 生态幅较宽、抗逆性强^[34], 耐严寒、耐贫瘠, 根系较深, 对土壤的要求不严格, 在海拔 500-2000 的地方都可以生长, 喜酸性土壤, 在我国早有栽培引种记录。垂枝桦适应性强, 在干旱的阳坡和低洼地带也可以成活。它的繁殖方式可以是种子繁殖也可以是天然萌芽更新繁殖, 生长速度快, 甚至在遭采伐和火烧后的空地也可以快速占领生境生长, 是森林中良好的先锋树种。

垂枝桦用途广泛，具有很高的利用价值。树形优美，极具观赏价值，经常被用作公园、庭院、城市道路绿化、河畔的园林风景树种。垂枝桦同时具有很高的木材价值，被认为是价值最高的木材，它的木材白至淡棕色，材质坚硬，心材不明显，纹理直，结构细，刨削平滑有光泽，易干燥，因而常用于家具、建筑用品以及其它木制品生产。

垂枝桦树的各个部分都可用于传统医学，已被证明具有一定的药用价值。《本草汇言》中记载垂枝桦的树皮清热解毒、止咳祛痰的药学功效，树皮中含有白桦脂酸，是一种萜类化合物，具有抗炎、抗病毒和疟疾活性等药理学活性^[40,41]。桦树皮也是一种重要的林业化学原料，树皮可提取焦油和润滑油，“桦树皮文化”甚至是我国北方游牧民族历史的重要组成部分^[42]。垂枝桦汁液含有丰富的多糖成分和其他有机物，是一种营养丰富的生理活性水，得到了全世界范围的广泛认可，被誉为“森林滴露”，可饮用，具有非常好的保健功效^[43]，也是一种良好的重要药材成分，也可以用于美容行业；国外早有研究报道了桦树精油具有利尿剂和蠕虫粉的特性^[44]。

垂枝桦林天然更新良好，是一种耐寒的先驱树种，成为寒温带地区重要的先锋物种^[45]。垂枝桦树种不易产生病虫害，容易生长连片成林，有纯林，也有与杨树、落叶松等树种形成的混交林，可以有效的增加森林覆盖面积，在水土保持、水源涵养以及生物多样性保护中发挥着重要作用。其次，垂枝桦对污染的耐受性使其适合在工业区和裸露地点种植，这将有助于工业污染地的生态恢复工作。因此，垂枝桦是一种很好的森林生态树种，在维护森林生态平衡方面具有重要作用^[43]。

森林虽然只有全球陆地总面积的30%多一点，但是它却为已知的绝大多数陆生动植物提供了栖息环境。然而，森林资源以及所蕴含的生物多样性却持续受到来自人类和环境变化带来的威胁，栖息地丧失，林分质量下降。遗传多样性在林立的适应性进化过程中发挥着重要作用，也是在不断变化的环境中提高适应能力的重要基础。森林遗传资源将是未来特有且不可替代的资源，因此必须将森林遗传资源的研究与管理纳入到未来森林可持续管理的总体布局中。

森林树种的可持续发展与保护受到了全世界的关注，也是急需解决的问题。一个物种的保护和管理需要了解有关其生态和种群内部及种群之间的遗传多样性信息^[46,47]。树木是森林生态系统中的关键物种。树木的遗传多样性在适应气候变化带来的挑战以及维持森林中其他物种和整个森林生态系统中发挥着重要作用^[48-50]。森林遗传多样性的保护是实施森林管理的重要内容，《2022 世界森林状况》指出“没有一个健康的地球，就没有一个健康的经济”，人类应该更好地利用森林和树木，从而保护生物多样性，让森林更好地为人类服务，发挥更多生态服务效用。在当今气候变化日益加剧的时代背景下，我国也加强了对森林树种的遗传学研究，主要有谱系地理等方面^[51]。

截止目前，我国对桦木遗传多样性方面的研究多集中于青藏高原生态区、西南和东北地区的桦木。Wu 等人对长白山两种不同生境的岳桦 (*Betula ermanii*) 遗传多样性和

表观遗传分化研究发现,环境在岳桦的进化中发挥了重要的作用^[52]。基于 RAPD 分子标记技术显示广西黄桦遗传多样性高,遗传变异主要来源于种群内^[53]。光皮桦种群的遗传多样性与其遗传距离并无明显关联,反而与两个群体所处地区的平均温度差异有着重要关系^[54]。由此可见,物种遗传多样性和遗传结构不仅与自身分布、种子特性等有关,还与栖息地环境条件等有关。谢一青等^[55,56]基于 RAPD 技术对福建武夷山国家级自然保护区的光皮桦研究,发现遗传变异主要来源于种群内,而且其遗传多样性与环境因子存在极显著相关。陈天翌和娄安如对青藏高原白桦(birch)种群遗传多样性研究发现由于地理隔离造成了白桦特殊的遗传结构^[57]。这说明不同生境的环境因子和低基因流可能是影响物种遗传分化的重要因素。

桦树的系统发育和遗传分类的研究也引其了学者的广泛关注。ISSR 标记的结果揭示了新疆小叶桦及其新变种在 DNA 层面上的遗传多样性和形态特征相当匹配,这为区分小叶桦类群提供了理论支持^[58]。王年等基于分子系统发育对桦树进行了分类研究,分析了不同桦树枝间的系统发生关系,提出白桦(*Betula corylifolia*)可能是中国桦木科异源多倍体的亲本种^[33]。盐桦和小叶桦属于同一种,而且盐桦同时含有来自垂枝桦的遗传成分^[59]。

我国国内对垂枝桦的相关研究主要集中在基因扩繁、苗木选育栽培、生理、物种多样性和植物分类等方面^[39,60-62]。张丽杰等^[63]对垂枝桦幼苗的抗旱性进行研究,发现对于干旱环境的响应与内源激素含量变化有重要关系;额河流域垂枝桦天然林物种多样性的影响因素主要有乔木枝下高、灌木冠幅、草本高度^[39]。研究揭示,由于近几十年社会经济的进步和自然环境的改变,阿勒泰山林边缘地区的垂枝桦种群受到了恶劣生态环境以及非自然因素的干扰,导致了较大树龄层次的生存波动^[45]。但是目前还没有关于额尔齐斯河流域垂枝桦遗传多样性的研究报道。

垂枝桦的花粉量很大,远超欧洲其他乔木树种^[15],花粉可以随风远距离传播。Malouchenko 等^[64]对欧洲两种桦木:垂枝桦(*Betula pendula*)和毛桦(*Betula pubescens*),通过 AFLP 和 SSR 标记分析,证实了物种间存在叶绿体单倍型共享这一事实,并且预测它们各自在冰期后具有不同的动态历史,存在冰期避难所。另外,之前就有研究发现垂枝遗传结构较低^[65]。这一结论也反应了垂枝桦小种子有利于广泛传播的特性,从而使得在 LGM 期间可以在高纬度地区存活。Yousefzadeh 等^[66]对来自伊朗北部四个碎片化生境中的垂枝桦做了遗传多样性和群体分化研究,结果显示垂枝桦遗传多样性高,群体分化主要来自种群内部,预测种群间显著的遗传分化与栖息地碎片化导致的基因流动减少有关。

长期以来诸多学者通过分子标记、形态学方法对桦树的种间和种内杂交做了大量研究,证实了桦木属植物内部存在广泛的杂交和基因渐渗现象^[67]。桦木在自然界经常聚集生长,并且是风媒传粉植物,这使得其种间杂交更容易,因此其物种多样性普遍较高,