

岷江柏天然种群种实表型变异特征

冯秋红¹ 史作民^{2*} 徐峥静茹^{1,3} 缪宁⁴ 唐敬超² 刘兴良¹ 张雷⁵

(¹四川省林业科学研究院, 成都 610081; ²中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所/国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; ³成都理工大学, 成都 610059; ⁴四川大学生命科学学院生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610064; ⁵中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要 运用巢式方差分析、变异系数、表型分化系数和聚类分析等多种分析方法,研究了11个岷江柏种群的13个种实表型性状在种群内和种群间的变异及其与环境因子间的关系,并对其进行了类群划分.结果表明:岷江柏种实表型性状在种群间和种群内均存在显著差异,种群内的变异(49.7%)大于种群间的变异(28.6%),种间平均分化系数为43.4%,分化程度相对较大.球果质量的平均变异系数最高(37.2%),其次是单个球果种子质量,球果长的平均变异系数最小(8.0%),是最稳定的种实性状.康定县的表型多样性最丰富,武都县的最小.在岷江柏的研究区内,最热月的平均气温和生长季的水分条件是其种实表型的主要限制因子.依据13个种实表型性状将11个岷江柏天然种群分为2类3亚类,基本上代表了3个流域的种群分布情况.大渡河流域种群种实表型性状最佳,岷江流域最差.

关键词 种实; 表型性状; 环境因子; 天然种群; 岷江柏

Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Cupressus chengiana* populations in China. FENG Qiu-hong¹, SHI Zuo-min^{2*}, XU Zheng-jing-ru^{1,3}, MIAO Ning⁴, TANG Jing-chao², LIU Xing-liang¹, ZHANG Lei⁵ (¹*Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China*; ²*Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Beijing 100091, China*; ³*Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China*; ⁴*Ministry of Education Key Laboratory of Bio-resource and Eco-environment, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China*; ⁵*Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*).

Abstract: A total of 13 phenotypic traits from 11 natural populations of *Cupressus chengiana* were investigated by using nested analysis, variation coefficient, phenotypic traits differentiation coefficient, and un-weighted pair-group method by arithmetic averages (UPGMA) cluster analysis. Phenotypic variations among and within populations of *C. chengiana* were discussed, the relationship among phenotypic traits and that between phenotypic traits and environmental factors were analyzed, and the 11 populations were divided. The results showed that there was significant difference in phenotypic variation both between and within populations. Variation within populations (49.7%) was greater than that between populations (28.6%). The mean coefficient of phenotypic differentiation between populations was 43.4% suggesting the differentiation between populations was relatively larger. The average variation coefficient of cone mass was the highest (37.2%), followed by seed mass in single cone, and that of cone length was the smallest (8.0%) indicating the cone length was the most stable phenotypic trait. The phenotypic diversity was greatest in Kangding County and smallest in Wudu County. The mean annual temperature of the hottest month and mean annual precipitation of growing season were the main environmental factors on phenotypic diversity in cones and seeds of

本文由国家科技支撑计划项目(2012BAD22B0102)资助 This work was supported by National Science & Technology Support Plan (2012BAD22B0102).

2016-07-19 Received, 2016-11-29 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shizm@caf.ac.cn

C. chengiana in the study region. According to the 13 phenotypic traits, the 11 populations could be divided into two groups and three subgroups, which showed how *C. chengiana* distributed in three watersheds. Phenotypic traits in cones and seeds of *C. chengiana* populations were the best in Daduhe River watershed, and those were the worst in Minjiang River watershed.

Key words: cone and seed; phenotypic trait; environmental factor; natural population; *Cupressus chengiana*.

岷江柏(*Cupressus chengiana*)为柏科柏属乔木,国家二级保护植物,我国特有珍稀树种,广泛分布于岷江流域、大渡河流域和白龙江流域,生于海拔1200~2900 m 干燥阳坡^[1-2],适应性强,在土层瘠薄的山坡甚至石灰岩峭壁上也能生长,极耐干旱瘠薄,水土保持和水源涵养作用良好,是长江上游干旱河谷地区水土保持的重要树种和高山峡谷地区干旱河谷地带荒山造林的先锋树种之一.由于其材质致密、坚硬且具香气,是制作建筑、家具和器具的优质木材,也可用于熏制腊肉等食品,故曾遭受长期大量的采伐^[3-4].加之生境变化、植株更新、生长缓慢,导致其自然种群分布地区和面积日益缩小,现存天然种群不多.然而,因为岷江柏较好的耐干旱瘠薄能力,作为长江上游,尤其是岷江上游干旱河谷地区的造林树种早已得到广泛推广,也带动了岷江柏育苗、造林等科研技术的发展^[5-7].目前,已从生物保护学和遗传学的角度对岷江柏天然种群进行了研究^[4,8],但关于表型多样性和变异的研究尚未见报道.

植物的表型是由遗传因素和环境因素共同决定的.表型变异是同种植物适应不同环境条件的结果,所以表型变异在物种适应环境和系统进化上具有重要意义^[9].球果和种子作为裸子植物繁殖系统的重要特征,是植物种群生殖生态学研究的主要内容之一^[10].球果和种子的表型性状不仅决定了物种的扩散方式和能力,也影响到物种的萌发和幼苗的定居,进而影响到种群的分布格局^[11].分布在不同区域的同种植物,其表型因适应不同的环境条件而发生分化,而种子形态学性状的地带性变化规律已成为种子地理学研究的重要内容之一^[12],目前,对松、杉科等裸子植物种实表型多样性的研究较多,但针对柏科尤其是岷江柏的研究较少.本文以岷江柏的11个天然种群为对象,测定了球果、种子的13个性状,研究岷江柏种实的表型变异程度与变异规律及其与环境因子间的相关关系,并以种实表型特征为依据,将我国主要分布区的岷江柏种群进行了聚类划分,以为岷江柏的种子资源保存和遗传改良提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

岷江柏分布于四川省境内的岷江流域、大渡河流域和甘肃省境内的白龙江流域.具体地点包括岷江流域的理县、汶川和茂县,大渡河流域的马尔康、金川、小金、丹巴和康定,白龙江流域的武都、舟曲和文县(图1).研究地点的地理和环境信息见表1,取样当年无极端天气发生.

1.2 试验设计

2013年11—12月在岷江柏的天然分布区内,取理县、汶川、茂县、马尔康、金川、小金、丹巴、康定、武都、舟曲和文县共11个天然种群,每个种群采集20株,即20个家系,共计220个植株,株间间距20 m以上,以降低母树间的亲缘关系.选择生长良好、无严重缺陷且无病虫害单株.采样地理生态因子^[1]、母树生长情况见表1和表2.入选种群林相整齐,保存基本完好,郁闭度0.5以上.每株随机选取5个球果进行表型性状的测定.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 表型性状的测定 选择遗传性状较为稳定,且易于获取的表型性状.具体包括:球果长、球果宽、球果长宽比、球果周长、球果质量、球果总种鳞数、球

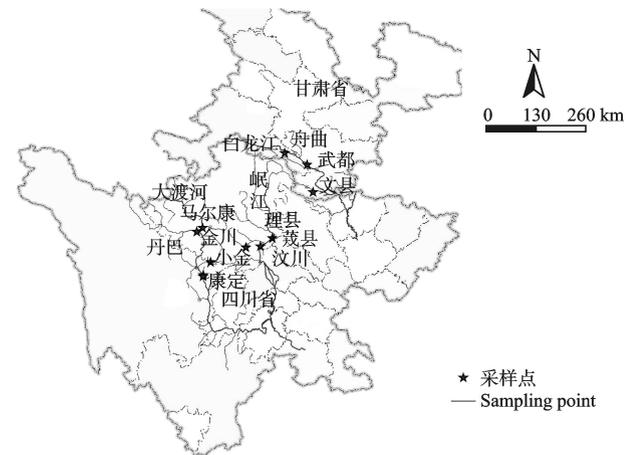


图1 岷江柏种群采样点分布

Fig.1 Sampling location of *Cupressus chengiana* populations.

表 1 岷江柏种群研究样地的地理及环境信息

Table 1 Geographical and environmental information of sampling plots for *Cupressus chengiana* populations

流域 Watershed	地点 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)	年均气温 Mean annual temperature (°C)	年均降水量 Mean annual precipitation (mm)
岷江	理县 Lixian	31°24'14"	103°08'02"	2100	10.0	632
Minjiang River	汶川 Wenchuan	31°25'59"	103°30'11"	1533	13.1	743
	茂县 Maoxian	31°38'25"	103°48'22"	1700	9.7	581
大渡河	马尔康 Maerkang	31°54'16"	102°02'13"	2500	7.8	764
Daduhe River	金川 Jinchuan	31°48'24"	101°53'05"	2300	8.8	743
	小金 Xiaojin	31°01'43"	102°14'17"	2200	9.6	678
	丹巴 Danba	30°42'01"	102°03'10"	1800	11.9	628
	康定 Kangding	30°39'33"	102°02'56"	1750	11.9	627
白龙江	武都 Wudu	33°31'30"	104°41'21"	1100	11.6	576
Bailong River	舟曲 Zhouqu	33°52'46"	104°07'10"	1600	7.4	537
	文县 Wenxian	32°47'31"	104°49'23"	1100	11.7	590

果总种子数、单个球果种子质量、种子长、种子宽、种子长宽比、种子厚度和种子千粒重,共计 13 个种实表型性状。球果的长、宽通过游标卡尺进行测量,精度为 0.01 mm;球果质量通过电子天平测定,精度为 0.01 g,每单株随机对 100 粒种子进行称量,并换算成千粒重,重复 5 次,取平均值,千粒重测量精度为 0.0001 g。

1.3.2 环境因子 利用 Climate-China (V4.4) 对 1961—2004 年的 PRISM 数据进行降尺度处理,提取相应地理坐标和海拔的气象信息^[13-14]。具体包括:年均气温、年均降水量、年均最暖月和最冷月气温、年均生长季(5—9月)降水量。

1.4 数据处理

利用 SPSS 13.0 软件和 Excel 2010 对数据进行

表 2 采样地点的地形地貌及调查岷江柏种群母树信息

Table 2 Geomorphologic information of sites and information of investigated seed trees in *Cupressus chengiana* populations ($n=20$)

地点 Site	坡度 Gradient (°)	坡向 Direction	地貌类型 Geomorphologic type	土壤类型 Soil type	平均树高 Mean height	平均胸径 Mean DBH
I	10	东北	高山峡谷	山地褐土	12.33	30.21
II	15	西北	高山峡谷	山地褐土	18.67	41.21
III	40	西北	山地	山地褐土	10.69	24.46
IV	30	阳山	高山峡谷	山地棕褐土	11.83	31.50
V	25	西北	高山峡谷	山地褐土	11.30	32.45
VI	30	西南	高山峡谷	山地褐土	10.97	22.89
VII	35	东北	高山峡谷	山地褐土	11.03	55.80
VIII	30	东北	高山峡谷	山地褐土	6.17	17.90
IX	20	西南	高山峡谷	山地褐土	21.00	85.80
X	32	西南	高山峡谷	山地褐土	16.50	33.59
XI	25	东北	山地	山地褐土	11.28	19.72

I: 理县 Lixian; II: 汶川 Wenchuan; III: 茂县 Maoxian; IV: 马尔康 Maerkang; V: 金川 Jinchuan; VI: 小金 Xiaojin; VII: 丹巴 Danba; VIII: 康定 Kangding; IX: 武都 Wudu; X: 舟曲 Zhouqu; XI: 文县 Wenxian. 下同 The same below.

统计分析。对各种群不同单株的 13 个表型性状依照巢式方差分析方法^[14]进行分析。采用欧氏距离的非加权配对算术平均法(UPGMA),依据 13 个种实表型性状数据对 11 个种群进行聚类分析。对各表型性状的平均值、标准差和变异系数(CV)进行分析,并对表型性状进行差异显著性检验和 LSD 多重比较分析($\alpha=0.05$)。表型分化系数是指某性状在种群间的方差占种群合计方差的比例,指示了表型变异在种群间贡献的大小,计算公式如下^[15]:表型分化系数=种群间方差值/(种群间方差值+种群内方差值)。

2 结果与分析

2.1 岷江柏天然种群的表型性状变异特征

岷江柏的球果和种子的 11 种表型性状在种群间和种群内均存在显著差异,且不同种源地间存在不同程度的差异(表 3、表 4)。球果最长、最宽和球果质量最大的是金川种群,球果长宽比、总种鳞数和总种子数最多的是康定种群,单个球果种子质量最大的是小金种群,种子最长、最宽的是舟曲种群,种子长宽比最大的是丹巴种群,种子厚度最大的是文县种群,种子千粒重最高的是舟曲种群。除球果长宽比和种子长宽比外,汶川种群的其他种实性状均最小。

2.2 岷江柏天然种群种实表型性状的变异特征

变异系数可以在一定程度上表征性状的离散特征,变异系数越大,性状值的离散程度越大,表型多样性越高;相反,变异系数越小,说明该种群的性状离散程度越低。岷江柏各性状平均变异系数为 15.7%,变异幅度为 8.0%~37.2%(表 5)。球果形态、球果质量、球果种鳞数量、单个球果种子数量、单个

表 3 岷江柏各种群间及种群内球果、种子表型性状的方差分析

Table 3 Variance analysis of phenotypic traits in cones and seeds between and within *Cupressus hengiana* populations

表型性状 Phenotypic trait	均方 Mean square			F 值 F value	
	种群间 Between populations	种群内 Within population	随机误差 Random error	种群间 Between populations	种群内 Within population
球果长 Cone length	2.64	0.36	0.02	43.38 **	15.59 **
球果宽 Cone width	1.47	0.26	0.05	18.97 **	4.99 **
球果长宽比 Ratio of cone length to cone width	0.13	0.03	0.01	8.14 **	2.69 **
球果周长 Cone perimeter	20.28	3.10	0.14	40.37 **	22.85 **
球果质量 Cone mass	32.57	6.24	0.22	30.28 **	29.06 **
球果总种鳞数 Number of total scale per one cone	22.03	3.27	0.62	24.37 **	5.30 **
球果总种子数 Total seeds in single cone	12648.01	799.15	217.71	60.16 **	3.67 **
单个球果种子质量 Seeds mass in single cone	0.12	0.01	0.01	20.97 **	2.68 **
种子长 Seed length	5.15	0.37	0.10	45.50 **	3.82 **
种子宽 Seed width	5.22	0.45	0.16	28.54 **	2.77 **
种子长宽比 Ratio of seed length to width	0.19	0.04	0.02	7.97 **	1.81 **
种子厚度 Seed thickness	1.69	0.12	0.04	40.28 **	3.11 **
种子千粒重 Thousand-seed mass	9.89	4.82	0.36	29.91 **	13.36 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below.

表 4 岷江柏天然种群间表型性状

Table 4 Phenotypic traits in cones and seeds between and within *Cupressus chengiana* populations ($n = 100$)

种群 Popula- tion	球果长 Cone length	球果宽 Cone width	球果 长宽比 Ratio of cone length to width	球果周长 Cone perimeter	球果质量 Cone mass	球果总 种鳞数 Total scales per cone	球果总 种子数 Total seeds per cone	单个球果 种子质量 Seed mass in single cone	种子长 Seed length	种子宽 Seed width	种子 长宽比 Ratio of seed length to width	种子厚度 Seed thickness	种子 千粒重 Thousand seed mass
I	1.59± 0.22de	1.48± 0.17c	1.08± 0.11b	6.04± 0.61d	1.85± 0.56d	9.35± 0.90cd	39.57± 7.67be	0.18± 0.06d	4.16± 0.29d	3.54± 0.39c	1.19± 0.18b	0.37± 0.15c	0.51± 0.05b
II	0.35± 0.19h	1.30± 0.18c	1.05± 0.11b	5.45± 0.55d	1.4± 0.48d	9.07± 0.85cd	41.13± 7.57bde	0.09± 0.02e	3.62± 0.33e	3.23± 0.41de	1.14± 0.15cde	1.17± 0.19e	0.22± 0.01d
III	1.48± 0.22efg	1.42± 0.19c	1.05± 0.10cd	5.71± 0.66d	1.81± 0.62e	9.06± 1.08cd	49.40± 9.10d	0.19± 0.04cd	4.23± 0.31cd	3.40± 0.36de	1.26± 0.16a	1.36± 0.22bc	0.39± 0.05cd
IV	1.83± 0.26bc	1.71± 0.26a	1.09± 0.15abd	6.73± 0.73bc	2.88± 1.05b	9.67± 1.03b	58.63± 11.85c	0.26± 0.08a	4.19± 0.37d	3.55± 0.39c	1.19± 0.14bc	1.25± 0.18e	0.45± 0.04bc
V	1.95± 0.23a	1.80± 0.57a	1.12± 0.17ab	7.06± 0.54a	3.37± 0.90a	10.20± 0.81a	57.21± 14.72c	0.26± 0.09a	4.19± 0.30d	3.55± 0.39c	1.19± 0.15b	1.27± 0.19d	0.48± 0.05b
VI	1.82± 0.34abc	1.63± 0.25ab	1.12± 0.12ac	6.70± 0.95abc	3.00± 1.87abc	10.13± 0.98abc	65.0± 10.38a	0.28± 0.08a	4.35± 0.38c	3.68± 0.45b	1.19± 0.13bc	1.27± 0.21d	0.51± 0.08b
VII	1.76± 0.29bc	1.64± 0.25ab	1.08± 0.17abcd	6.72± 0.96abc	3.02± 1.41ab	9.98± 0.77a	61.7± 14.6ac	0.25± 0.07ab	4.04± 0.32e	3.17± 0.48e	1.31± 0.23a	1.35± 0.17c	0.46± 0.04bc
VIII	1.93± 0.23ab	1.68± 0.18a	1.15± 0.08a	6.94± 0.66b	3.05± 1.04abc	10.25± 0.89ab	72.58± 33.76a	0.23± 0.13ac	3.82± 0.38e	3.47± 0.46d	1.12± 0.16e	1.25± 0.18d	0.37± 0.07d
IX	1.73± 0.19cd	1.57± 0.12abc	1.10± 0.08abcd	6.25± 0.60cd	2.27± 0.64cd	9.28± 0.83cd	39.23± 6.45b	0.22± 0.05b	4.47± 0.33b	3.88± 0.54b	1.17± 0.17bd	1.62± 0.24a	0.63± 0.03a
X	1.58± 0.21def	1.54± 0.22c	1.03± 0.08cd	6.06± 0.66d	1.89± 0.80d	8.81± 0.97c	42.79± 6.52e	0.27± 0.07a	4.69± 0.34a	4.21± 0.43a	1.12± 0.10de	1.58± 0.21b	0.66± 0.07a
XI	1.56± 0.21efg	1.54± 0.17c	1.02± 0.10c	6.07± 0.60d	2.09± 0.71d	9.11± 1.02cd	42.30± 6.90be	0.27± 0.05a	4.34± 0.30c	3.74± 0.30bc	1.17± 0.10bcde	1.66± 0.27a	0.64± 0.06a

同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

球果种子质量、种子性状和种子千粒重 7 类种实表型性状的平均变异系数有一定的差异,其平均变异系数分别为 12.5%、37.2%、9.7%、21.5%、28.8%、11.8%和 10.2%。其中,球果质量最大,其次是单个球果种子质量,球果种鳞数量最小。所以,球果种鳞数量的稳定性最高,而球果质量的稳定性最差。11 个种群 13 个性状的平均变异为 13.0%~19.4%,康定

岷江柏种群的表型多样性最丰富,可能是岷江柏表型多样性的中心所在,武都种群的表型多样性程度则最低。

2.3 岷江柏天然种群间种实表型分化特征

13 个表型性状在种群间的平均方差分量百分比为 28.6%,种群内为 49.7%,具有一定的差异(表 6)。表型分化系数的变异为 13.5%~90.9%,种子千

表 5 岷江柏天然种群表型性状的变异系数

Table 5 Variation coefficients of phenotypic traits in *Cupressus hengiana* populations (%)

种群 Population	球果长 Cone length	球果宽 Cone width	球果 长宽比 Ratio of cone length to width	球果 周长 Cone perimeter	球果 质量 Cone mass	球果总 种鳞数 Total scale per cone	球果总 种子数 Total seeds per cone	单个球 果种子 质量 Seed mass in single cone	种子长 Seed length	种子宽 Seed width	种子 长宽比 Ratio of seed length to width	种子 厚度 Seed thickness	种子 千粒重 Thousand- seed mass	平均值 Mean value
I	14.0	11.4	10.2	10.2	30.3	9.6	19.4	32.5	6.9	11.1	15.1	11.2	9.9	14.8
II	14.1	13.5	10.5	10.2	34.4	9.3	18.4	17.8	9.1	12.8	13.2	16.3	6.2	14.3
III	14.9	13.3	9.5	11.5	34.1	11.9	18.4	18.3	7.4	10.7	12.7	15.9	11.8	14.6
IV	14.0	15.5	13.8	10.9	36.3	10.7	20.2	31.7	8.8	11.1	11.8	14.1	9.0	16.0
V	12.0	31.7	15.2	7.7	26.8	8.0	25.7	35.7	7.2	11.1	12.6	15.3	9.7	16.8
VI	18.8	15.2	10.8	14.1	62.3	9.7	16.0	30.3	8.8	12.1	11.0	16.5	15.0	18.5
VII	16.5	15.2	15.7	14.3	46.8	7.8	23.7	28.7	8.0	15.2	17.6	12.4	8.0	17.7
VIII	11.9	10.7	7.0	9.5	34.1	8.7	46.5	54.4	9.9	13.3	14.3	14.7	17.8	19.4
IX	10.8	7.6	7.3	9.6	28.0	8.9	16.4	24.0	7.3	14.0	14.5	14.5	5.2	13.0
X	13.5	14.2	7.8	10.9	42.4	11.0	15.3	24.8	7.3	10.2	8.9	13.3	10.4	14.6
XI	13.2	11.2	9.8	9.9	34.1	11.2	16.3	18.1	7.0	7.9	8.6	16.4	9.6	13.3
平均值 Mean	14.0	14.5	10.7	10.8	37.2	9.7	21.5	28.7	8.0	11.8	12.7	14.6	10.2	15.7

表 6 岷江柏表型性状的方差分量及种群间表型分化系数

Table 6 Variance component and phenotypic traits differentiation coefficients between and within *Cupressus chengiana* populations

性状 Trait	方差分量 Variance component			方差分量百分比 Percentage of variance portion (%)			表型分化系数 Phenotypic differentiation coefficient
	种群间 Between populations	种群内 Within population	随机误差 Random error	种群间 Between populations	种群内 Within population	随机误差 Random error	
	球果长 Cone length	0.03	0.07	0.02	27.3	55.9	
球果宽 Cone width	0.02	0.04	0.02	23.2	54.3	22.5	30.21
球果长宽比 Ratio of cone length to width	0.00	0.00	0.01	11.9	35.6	52.5	13.52
球果周长 Cone perimeter	0.25	0.60	0.06	27.8	65.6	6.6	38.58
球果质量 Cone mass	0.42	1.24	0.09	23.9	71.2	5.0	31.34
球果总种鳞数 Total scalea per cone	0.27	0.53	0.06	31.3	61.6	7.1	45.50
球果总种子数 Total seeds per cone	36.87	116.52	32.89	19.8	62.6	17.7	24.68
单个球果种子质量 Seed mass in single cone	0.00	0.00	0.00	18.8	26.0	55.2	23.22
种子长 Seed length	0.08	0.09	0.02	42.0	46.1	11.9	72.46
种子宽 Seed width	0.08	0.10	0.03	40.7	46.7	12.7	68.52
种子长宽比 Ratio of seed length to width	0.00	0.01	0.01	17.4	35.3	47.3	21.08
种子厚度 Seed thickness	0.03	0.03	0.01	40.0	40.2	19.8	66.56
种子千粒重 Thousand-seed mass	1.67	1.56	0.28	47.6	44.4	7.9	90.92
平均 Average	-	-	-	28.6	49.7	21.8	43.39

粒重的表型分化系数最大,其次是种子长度和宽度,球果长宽比的表型分化系数最小.种群间平均表型分化系数为 43.4%,说明岷江柏不同天然种群间种实表型变异占总变异的 43.4%,即种群内部变异是岷江柏种实表型变异的主要来源,种群内的多样性程度大于种群间.

2.4 岷江柏种实表型性状间的相关关系

由表 7 可以看出,岷江柏球果长、球果宽、球果长宽比、球果周长、球果质量、球果总种鳞数、球果总种子数和单个球果种子质量等球果性状之间存在显著的相关关系,且以正相关关系为主;仅球果宽和球

果长宽比之间为显著负相关,单个球果种子质量与球果长宽比、球果总种鳞数之间无显著相关关系.种子长、种子宽、种子长宽比、种子厚度和千粒重等种子性状之间存在显著的相关关系,以正相关为主;种子宽度与千粒重呈显著正相关,而与种子长宽比、种子厚度呈显著负相关.球果性状与种子性状间存在显著的相关关系,以负相关为主,仅球果总种子数与种子长、种子宽和种子千粒重之间呈显著正相关.

2.5 岷江柏天然种群的种实表型性状的聚类分析

如图 2 所示,岷江柏种群间的欧氏距离为 1.6~24.8,以 10 为欧氏距离的阈值,将 11 个种群分为 A、

表 7 岷江柏天然种群 13 个种实表型性状间的相关系数

Table 7 Correlation coefficients between 13 cones and seeds phenotypic traits in *Cupressus chengiana* populations

	球果长 Cone length	球果宽 Cone width	球果 长宽比 Ratio of cone length to width	球果周长 Cone perimeter	球果质量 Cone mass	球果总 种鳞数 Total scalea per cone	球果总 种子数 Total seeds per cone	单个球果 种子质量 Seed mass in single cone	种子长 Seed length	种子宽 Seed width	种子 长宽比 Ratio of seed length to width	种子 厚度 Seed thickness	种子千粒重 Thousand-seed mass
球果宽 Cone width	0.640 **												
球果长宽比 Ratio of cone length to width	0.512 **	-0.242 **											
球果周长 Cone perimeter	0.882 **	0.671 **	0.252 **										
球果质量 Cone mass	0.837 **	0.624 **	0.230 **	0.895 **									
球果总种鳞数 Total scalea per cone	0.440 **	0.225 **	0.287 **	0.466 **	0.396 **								
球果总种子数 Total seeds per cone	0.296 **	0.198 **	0.144 **	0.294 **	0.305 **	0.258 **							
单个球果种子质量 Seed mass in single cone	0.126 **	0.107 **	0.040	0.127 **	0.114 **	0.046	0.555 **						
种子长 Seed length	-0.033	0.006 **	-0.051	-0.026	-0.060	-0.064	-0.126 **	0.384 **					
种子宽 Seed width	-0.075	-0.032	-0.078	-0.067	-0.116 **	-0.101 *	-0.187 **	0.246 **	0.473 **				
种子长宽比 Ratio of seed length to width	0.068	0.058	0.036	0.072	0.097 *	0.066	0.111 **	0.012	0.276 **	-0.697 **			
种子厚度 Seed thickness	-0.144	-0.050	-0.153 **	-0.112 *	-0.127 **	-0.150 **	-0.301 **	0.079	0.418 **	-0.393 **	-0.085 *		
种子千粒重 Thousand-seed mass	0.236	0.118	0.214	0.169	0.052	0.039	-0.352 **	0.263 *	0.592 **	0.521 **	-0.184	0.610 **	

表 8 岷江柏表型性状与环境因子间的相关系数

Table 8 Correlation coefficients between phenotypic traits and environmental factors in *Cupressus chengiana* populations

	海拔 Altitude	年均气温 Mean annual temperature	年均最暖月气温 Mean annual temperature of the warmest month	年均最冷月气温 Mean annual temperature of the coldest month	年均降水量 Mean annual precipitation	年均生长期 (5—9月)降水量 Mean annual precipitation of growing season
球果宽 Cone width	0.360 *	-0.167 *	-0.319 *	-0.010	0.320 **	0.388 **
球果长宽比 Ratio of cone length to width	0.233 *	-0.157 *	-0.235 *	-0.062	0.216 **	0.276 **
球果周长 Cone perimeter	0.196 *	-0.028	-0.135 *	0.065	0.166 **	0.174 **
球果质量 Cone mass	0.338 *	-0.138 *	-0.292 *	0.015	0.310 **	0.381 **
球果总种鳞数 Total scalea per cone	0.302 *	-0.083 *	-0.245 *	0.071 *	0.317 **	0.385 **
球果总种子数 Total seeds per cone	0.292 *	0.017	-0.178 *	0.174 **	0.297 **	0.331 **
单个球果种子质量 Seed mass in single cone	0.311 *	0.054	-0.210 *	0.265 **	0.304 **	0.378 **
种子长 Seed length	0.034	-0.110 *	-0.092 *	-0.092 *	0.069 *	0.130 **
种子宽 Seed width	-0.087 *	-0.403 *	-0.156 *	-0.516 **	-0.357 **	-0.318 **
种子长宽比 Ratio of seed length to width	-0.140 *	-0.289 *	-0.059	-0.411 **	-0.281 **	-0.265 **
种子厚度 Seed thickness	0.074	0.005	-0.049	0.046	0.004	0.022
种子千粒重 Thousand-seed mass	-0.439 *	-0.016	0.256 *	-0.221 **	-0.482 **	-0.450 **
球果宽 Cone width	-0.260 *	-0.379 *	-0.037	-0.570 **	-0.568 **	-0.501 **

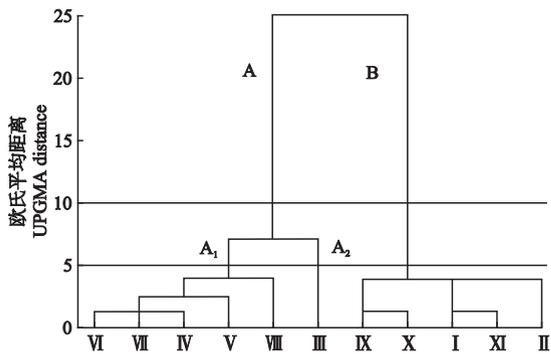


图 2 岷江柏 11 个天然种群种实表型性状聚类图

Fig. 2 UPGMA cluster based on phenotypic traits of cone and seed of 11 *Cupressus chengiana* populations.

I: 理县 Lixian; II: 汶川 Wenchuan; III: 茂县 Maoxian; IV: 马尔康 Maerkang; V: 金川 Jinchuan; VI: 小金 Xiaojin; VII: 丹巴 Danba; VIII: 康定 Kangding; IX: 武都 Wudu; X: 舟曲 Zhouqu; XI: 文县 Wenxian. 下同 The same below.

B 两类; 以 5 为欧式距离的阈值, 将 A 类分为 2 个亚类 (A_1 和 A_2), A_1 包括小金、丹巴、马尔康、金川和康定, A_2 为茂县.

2.6 岷江柏种实表型性状与环境因子的相关关系

由表 8 可以看出, 岷江柏球果长、球果宽、球果长宽比、球果周长、球果质量、球果总种鳞数、球果总种子数随着海拔升高而显著增加, 种子长、种子宽、种子厚度和千粒重随着海拔升高而显著降低. 随年均气温的升高, 岷江柏球果长、球果宽、球果周长、球果质量、球果总种子数、种子长、种子宽和千粒重显著降低; 随年均最暖月气温的升高, 球果长、球果宽、球果长宽比、球果周长、球果质量、球果总种鳞数、球果总种子数、单个球果种子质量、种子长显著降低, 而种子厚度显著增加; 随年均最冷月气温的升高, 球

果质量、球果总种鳞数和球果总种子数显著增加,而单个球果种子质量、种子长、种子宽、种子厚度和千粒重显著降低;随年均降水量和年均生长季降水量的增加,球果长、球果宽、球果长宽比、球果周长、球果质量、球果总种鳞数、球果总种子数和单个球果种子质量显著增加,而种子长、种子宽、种子厚度和千粒重显著降低。

3 讨论

3.1 岷江柏天然种群种实表型的变异来源

通过对岷江柏 11 个天然种群的球果、种子、种鳞数量和球果总种子数等 13 个种实表型性状的研究发现,岷江柏的种实表型性状无论在种群间还是种群内均存在显著差异,而种群内的变异略高于种群间的变异,占据了更主要的位置,其中起主要作用的是球果质量、球果周长、球果总种子数和球果总种鳞数等。

大量研究表明,物种的表型变异程度往往与其分布范围的大小呈正比^[16-19]。虽然岷江柏天然分布范围不大,但因人类长期过度采伐,导致其天然种群的不连续性,以致个别地区出现种群间基因交流受阻,在一定程度上促进了种群间的表型变异。然而本研究表明,岷江柏天然种群种实表型性状的主要来源是种群内的变异,这与姚莉^[8]对四川省 8 个岷江柏天然种群的遗传多样性研究结果一致。其原因可能与种群内环境差异有关,尤其是人为干扰导致的天然种群隔离,是不同环境选择的结果^[20],如种群内土壤、伴生物种情况等;其次,种间变异可能主要与其繁殖系统和种群结构有关。有研究认为,典型异花授粉的植物,其交配系统可以促进种群间的基因交流,扩大有效种群规模,减弱基因漂变对遗传结构的影响^[17]。岷江柏为风媒异花授粉的裸子植物,授粉能力强,种子具膜质翅,可以进行远距离扩散,从而促进了种群间的基因流动,并在一定程度上限制了种群间的表型分化;并且岷江柏的种群多以纯林为主,在自然情况下,与近缘物种混交的现象也比较少见,所以基因渗入或是重组的现象很少,进一步限制了种群间的表型变异。

3.2 岷江柏天然种群的表型变异特征

表型变异系数在一定程度上反映了植物对环境的适应程度,即表型变异系数越大,植物对环境的适应能力越强,适应的范围越广^[11]。岷江柏平均表型分化系数为 15.7%,在濒危裸子植物中,其表型分化相对较低^[9,11,21-22],但分子学研究表明,岷江柏在物

种水平上表现出了相对较高的遗传多样性^[4,15,17]。人类长期的过伐干扰和破坏引起的种群个体数量减少,以及人工混交造林导致的近交程度增加、遗传漂变等,可能是导致其在种群水平的遗传多样性下降,进而成为表型分化程度降低的主要原因。

种群中表型变异较大的性状反映出更多种群生长的信息,就此可以对不同种群进行区分^[23]。对岷江柏 11 个种群表型性状变异系数的分析发现,球果质量、球果总种子数和单个球果种子质量的变异程度较大,这 3 个性状可能是岷江柏表型变异的主要来源。球果质量、种子质量以及一个球果内种子数量是影响植物能否成功定居的主要因素^[24],上述 3 个性状较大的变异程度也体现了岷江柏灵活多变的生殖繁育策略,即较强的环境适应能力。此外,种子表型性状的变异程度较球果的小,可能是因为种子被种鳞包被其中,受外界环境干扰相对较小。

3.3 岷江柏不同种群间的表型与环境因子的关系

从表 8 可以看出,球果表型性状随着海拔的升高、温度的降低和降水量的增加而增加;而种子表型性状基本上与海拔、温度和降水均呈反比关系。在温度因子中,对岷江柏种实表型性状影响最大的是年均最暖月气温,也就是说,全年中高温时段的温度是影响岷江柏种实表型性状的主要温度限制因子。而在降水因子中,年均生长季降水量对岷江柏表型性状的影响最大,说明生长季的水分状况是影响岷江柏生长的关键因子。综上所述,在岷江柏的适生范围内,生长季节适宜的水热条件(相对较低的极端高温和良好的降水)是球果表型及质量的重要保证,所以,较高海拔环境更能保证球果的优良表型和质量。但种子表型及质量性状往往在低海拔、适宜的水热环境中表现更优良。其原因可能是在高海拔地区,相对较低的极端高温以及较好的降水量是球果生长的重要保证,但高海拔的球果可能会将更多的能量用于抵御外界恶劣环境(冬天的极端低温、大风等)^[25],进而限制种子的生长;而在低海拔地区,良好的环境条件使球果将更多的能量投入在种子上,进而促进种子的生长。

结合种群的分布情况进行 UPGMA 聚类分析,结果表明,岷江柏表型变异可按照地理或是流域进行聚类。其中,大渡河流域为 A 类的主要成分,而白龙江流域种群是 B 类的主要成分,这与前人的研究结果类似^[26-28],岷江流域的 3 个种群则分散于 2 个类群之间,这可能是因为该流域种群退化较为严重,尤其是汶川种群均为百年古树,种子已不具备繁殖

能力。而理县和茂县因处于岷江上游干旱河谷的典型地带,本是岷江柏资源丰富地区,但因 20 世纪的大规模人为过伐干扰,导致岷江柏资源遭严重破坏,加之恶劣的生态环境条件,致使这 2 个种群的林龄较小,种实性状的稳定性较差。

综上所述,在岷江柏分布的 3 个流域、11 个种群中,岷江柏种实表型性状在种群间和种群内均存在显著差异,且种群内的变异(49.7%)大于种群间的变异(28.6%),种群间平均表型分化系数为 43.4%,表明岷江柏种实表型变异主要来源于种群内部;种子千粒重的平均分化系数最高(90.9%),球果长宽比的平均分化系数最小(13.5%),是最稳定的种实性状;康定县的表型多样性最丰富,武都县的最小;最热月的平均温度和生长季的水分条件是种实表型的主要限制因子。利用非加权配对算数平均法(UPGMA)对 11 个岷江柏天然种群进行了种群间聚类分析,依据 13 种种实表型性状将其分为 2 类 3 亚类,基本上代表了 3 个流域的种群分布情况。就种实表型性状而言,大渡河流域种群最佳,其次是白龙江流域,岷江流域最差。原因可能在于该地区干旱河谷的气候特点,在受人为强烈干扰后极难自我恢复。虽然近年来干旱河谷地区开展了大规模的岷江柏造林工程,但造林效果不佳,这可能与岷江柏种群变异多样性较高有关。通过对天然种群分布地区岷江柏表型性状,尤其是代表其繁育特性、耐干旱、耐寒冷、耐瘠薄等优良特性的表型性状的全面评价,进而筛选出优良种子资源,为干旱河谷地区绿化树种选择奠定坚实的基础。此外,应运用现代分子生物学技术,开展天然岷江柏种群的遗传多样性研究工作,为进一步开发利用岷江柏资源奠定科学基础。

参考文献

- [1] Editorial Board of Sichuan Vegetation (四川植物编辑组). Sichuan Vegetation. Chengdu: Sichuan People's Press, 1980: 154-155 (in Chinese)
- [2] Qiu Z-Q (邱祖青), Yang Y-H (杨永宏), Cao X-W (曹秀文). Species diversity and floristic characteristics of woody plants in the dry valley of the Bailong River, China. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), 2007, **10**(5): 119-125 (in Chinese)
- [3] Liu X (刘鑫), Bao W-K (包维楷). Community classification and structure of *Cupressus chenegiana* forest. *Guihaia* (广西植物), 2011, **31**(5): 608-613 (in Chinese)
- [4] Hao B-Q (郝冰清). Studies on Conservation Genetics in *Cupressus chengiana* S. Y. Hu, an Endangered Species. Master Thesis. Chengdu: Sichuan University, 2006 (in Chinese)
- [5] Yang Z-M (杨忠明), Chen J-H (陈俊华), Cui Y (崔勇). Technology of raising seedlings of *Cupressus chengiana* by the nutrient bag. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 2011, **32**(2): 126-127 (in Chinese)
- [6] Bai K-S (白昆声), Mei J-J (梅炯杰), Wu Z-B (吴中北), et al. Study on the afforestation techniques of *Cupressus chengiana*. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 1990, **11**(4): 69-74 (in Chinese)
- [7] Luo D (罗达), Feng Q-H (冯秋红), Shi Z-M (史作民), et al. Dynamics of carbon and nitrogen storage of *Cupressus chengiana* plantations in the arid valley of Minjiang River, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(4): 1099-1105 (in Chinese)
- [8] Yao L (姚莉). Studies on Genetic Diversity of an Endangered Species, *Cupressus chengiana* S. Y. Hu. Master Thesis. Chengdu: Sichuan University, 2005 (in Chinese)
- [9] Li B (李斌), Gu W-C (顾万春), Lu B-M (卢宝明). A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2002, **10**(2): 181-188 (in Chinese)
- [10] Liu G-F (刘贵峰), Zang R-G (臧润国), Liu H (刘华), et al. Geographic variation of seed morphological traits of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* in Tianshan Mountains, Xinjiang of Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(6): 1455-1461 (in Chinese)
- [11] Li S-F (李帅锋), Su J-R (苏建荣), Liu W-D (刘万德), et al. Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Pinus kesiya* var. *langbianensis* populations in Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(11): 998-1009 (in Chinese)
- [12] Yu S-L (余顺利), Fang W-W (方伟伟). New advances in seed geography. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(8): 918-922 (in Chinese)
- [13] Daly C, Gibson WP, Taylor GH, et al. A knowledge-based approach to the statistical mapping of climate. *Climate Research*, 2002, **22**: 99-113
- [14] Zhang L (张雷), Liu S-R (刘世荣), Sun P-S (孙鹏森), et al. Comparative evaluation of multiple models of the effects of climate change on the potential distribution of *Pinus massoniana*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(11): 1091-1105 (in Chinese)
- [15] Ge S (葛颂), Wang M-X (王明麻), Chen Y-W (陈岳武). A analysis of population genetic structure of masson pine by isozyme technique. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 1988, **24**(4): 399-410 (in Chinese)
- [16] Loveless MD, Hamrick JL. Ecological determinant of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, **15**: 65-95

- [17] Hamrick JL, Godt MJW. Allozyme diversity in plant species// Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, eds. *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1990: 43–63
- [18] Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002: 120–149
- [19] She C-Q (余诚棋), Yang W-X (杨万霞), Fang S-Z (方升佐), *et al.* Phenotypic diversity of natural *Cyclocarya paliurus* populations seed traits. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(10): 2351–2356 (in Chinese)
- [20] Pang G-C (庞广昌), Jiang D-M (姜冬梅). Population genetic diversity data analysis. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 1995, **31**(6): 543–550 (in Chinese)
- [21] Gu Y-J (辜云杰), Luo J-X (罗建勋), Wu Y-W (吴远伟), *et al.* Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(2): 291–301 (in Chinese)
- [22] Mao J-F (毛建丰), Li Y (李悦), Liu Y-J (刘玉军), *et al.* Cone and seed characteristics of *Pinus densata* and their adaptive fitness implications. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(2): 291–299 (in Chinese)
- [23] Chen T-Y (陈天翼), Liu Z-H (刘增辉), Lou A-R (娄安如). Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(4): 344–353 (in Chinese)
- [24] Sorensen FC, Miles RS. Cone and seed weight relationship in Douglas-fir from western and central Oregon. *Ecology*, 1978, **59**: 641–644
- [25] Kogami H, Hanba YT, Kibe T, *et al.* CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 529–538
- [26] Silba J. The Trans-Pacific relationship of *Cupressus* in India and North America. *Journal of the International Conifer Preservation Society*, 1994, **1**: 1–28
- [27] Farjon A. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, 2005
- [28] Lu X, Xu H, Li Z, *et al.* Genetic diversity and conservation implications of four *Cupressus* species in China as revealed by microsatellite markers. *Biochemical Genetics*, 2014, **52**: 181–202

作者简介 冯秋红, 女, 1982年生, 博士研究生, 副研究员. 主要从事森林生态学、植物生理生态学研究. E-mail: fqihong@163.com

责任编辑 孙菊
