

# 不同种源秋茄胚轴和幼苗生长性状的地理变异

杨升 刘星 邓瑞娟 陈秋夏\* 王金旺 卢翔

(浙江省亚热带作物研究所, 浙江温州 325005)

**摘要** 胚轴是显胎生红树植物秋茄的特殊繁殖体。分析不同种源胚轴和幼苗的表型性状变异规律,以及胚轴营养元素差异,对秋茄种质资源保护利用和遗传育种具有重要意义。本研究收集了5个省11个种源秋茄的胚轴,测定了形态参数和营养元素含量,在浙江省温州市景山试验基地开展种源生长试验,测定幼苗生长指标,并利用方差分析、相关性分析和聚类分析等方法探讨了地理变异特性。结果表明:不同秋茄种源间胚轴表型性状和营养元素含量均存在极显著差异,除碳含量和基径外,各性状种源间变异系数大于种源内,且重复力均在85%以上;胚轴长度、生长高、生物量与纬度、经度呈显著负相关,而与年平均气温呈显著正相关,但胚轴氮、磷含量与纬度、经度呈显著正相关,与年平均气温呈显著负相关;年平均气温与顶径、基径呈显著正相关,年平均降雨量仅与长度显著正相关;通过聚类分析可将11个秋茄种源分为3类:海南海口(HK)和广东湛江(ZJ)为1类,浙江乐清(YQ)、浙江苍南(CN)和福建福鼎(FD)聚为1类,广西北海(BH)、广西防城港(FCG)、广东深圳(SZ)、福建云霄(YX)、福建龙海(LH)和福建泉州(QZ)6个种源聚为1类。因此,不同种源秋茄胚轴表型性状存在丰富的变异,各性状受较高水平的遗传力控制,并且11个种源划分成3个类群,具有明显的地理区域性,但胚轴大小、幼苗生长与胚轴氮、磷含量呈显著负相关,其机制值得进一步探索。

**关键词** 秋茄; 胚轴; 表型性状; 营养元素; 地理变异

**Geographic variations of hypocotyl and seedling growth traits for *Kandelia obovata* with different provenances.** YANG Sheng, LIU Xing, DENG Rui-juan, CHEN Qiu-xia\*, WANG Jin-wang, LU Xiang (Zhejiang Institute of Subtropical Crops, Wenzhou 325005, Zhejiang, China).

**Abstract:** Hypocotyl is a unique propagator of viviparous mangrove species such as *Kandelia obovata*. Understanding the geographical variations in the phenotypic traits of hypocotyls and seedlings of *K. obovata* with different provenances, as well as the differences in nutrition requirements is critical for both conservation and genetic breeding of this valuable mangrove species. In this study, we collected mature hypocotyls of *K. obovata* of 11 provenances from five provinces in China. Based on their hypocotyl traits, we planted seedlings from 11 provenances at the Jingshan experimental testing site in Zhejiang Province, and monitored their growth traits. Geographic variations of hypocotyls and seedlings were quantitatively analyzed through ANOVA, correlation analysis, and cluster analysis. We found that the phenotypic traits and nutrient contents of hypocotyls among the provenances were significantly different. In addition to carbon content and basal diameter, the coefficient of variations for various traits among the provenances was higher than those within the provenances, with the repeatability of the trait being higher than 85%. Hypocotyl length, height growth and biomass showed significant negative correlations with latitude and longitude, while they were positively correlated with mean annual temperature. Nitrogen and phosphorus contents showed opposite trends. There were positive correlations between: top diameter of hypocotyl and annual mean temperature, basal diameter of hypocotyl and annual mean tempera-

ture, and hypocotyl length and mean annual rainfall. Hierarchical cluster analysis further revealed that the 11 provenances could be classified into three groups: (1) HK and ZJ; (2) FD, YQ and CN; (3) BH, FCG, SZ, YX, LH and QZ. Clearly, there were large variations in phenotypic traits in *K. obovata* provenances, with each trait being subjected to strong genetic control. The 11 provenances of *K. obovata* were also clustered into three groups with distinct geographic features. The hypocotyl size and seedling growth were negatively correlated with the nitrogen and phosphorus contents of hypocotyl.

**Key words:** *Kandelia obovata*; hypocotyl; phenotypic trait; nutrient element; geographic variation.

红树林是生长在热带和亚热带沿海潮间带一个独特的濒危生态系统,在防风固堤、促淤造陆、抵御自然灾害、净化海域环境、为海洋动物提供栖息地、维持生物多样性等方面发挥着重要的作用(王文卿等,2007;Srikanth *et al.*,2016)。秋茄(*Kandelia obovata*)为红树科(Rhizophoraceae)秋茄属(*Kandelia*)常绿灌木或小乔木,是我国自然分布最广的红树植物,从海南一直到福建的福鼎均有自然分布,并通过人工引种,在浙江乐清成功繁衍,成为秋茄在我国分布的北界(陈月琴等,1995;王文卿等,2007)。秋茄为适应潮间带生境,也发育形成了独特的胎生现象,其繁殖体称作胚轴。目前,对秋茄胚轴的研究很多,主要集中在结构解剖(陈月琴等,1995;周晓璇,2017)、发育机制(傅梅萍,2018;Hong *et al.*,2018)、遗传多样性(Chiang *et al.*,2001;赵鹏等,2009)等方面,而对秋茄胚轴和幼苗表型性状的地理变异研究还未见报道。

植物遗传变异最直接的体现是表型变异,是基因型对环境的适应(Pigliucci *et al.*,2006)。植物的球果和种子形态主要受遗传控制,由于适应不同环境条件,其表型性状发生分化和变异,如天山云杉

(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*) (刘贵峰等,2012)、苦楝(*Melia azedarach*) (何霞等,2016)、核桃楸(*Juglans mandshurica*) (高张莹等,2017)等。一般认为,种子大,其发芽率高,幼苗生长更好,对环境适应性更强(郝海坤等,2017;谢英赞等,2017;张金峰等,2019),但也有研究发现,种子大小与萌发、幼苗发育无显著相关性,甚至呈显著负相关(Moles *et al.*,2004;王桔红等,2007;于丹等,2019),而变异规律与分布地点的降雨量、海拔、日照时数和气温的综合作用有关(赵志刚等,2009;Rawat *et al.*,2011;刘贵峰等,2012)。因此,为了探究红树植物秋茄繁殖体胚轴是否具有类似的地理变异特性,收集了11个种源秋茄胚轴,通过调查胚轴形态、营养元素以及幼苗生长的基础上,分析了胚轴和幼苗性状的变异规律及其生态地理变异特征,以期秋茄种质资源保护利用和遗传育种提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与培育方法

2017年1月下旬至5月上旬,从11个种源地采集到秋茄繁殖体胚轴,详见表1。轻摇树枝,收集

表1 秋茄11个种源的地理位置和气候因子状况

Table 1 Geography and climate conditions of 11 *Kandelia obovata* provenances

种源 Provenance	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	年平均气温 Annual average temperature (°C)	年平均 降雨量 Mean annual rainfall (mm)	采集时间 Acquisition time	种源缩写 Abbreviations of provenances
海南海口 Haikou, Hainan	19°57'	110°34'	23.8	1676	2017-02-06	HK
广东湛江 Zhanjiang, Guangdong	21°34'	109°45'	23.0	1535	2017-03-30	ZJ
广西北海 Beihai, Guangxi	21°34'	109°40'	22.9	1670	2017-04-04	BH
广西防城港 Fangchenggang, Guangxi	21°36'	108°13'	21.6	2466	2017-04-13	FCG
广东深圳 Shenzhen, Guangdong	22°31'	114°00'	22.5	1926	2017-04-11	SZ
福建云霄 Yunxiao, Fujian	23°55'	117°24'	21.2	1714	2017-04-18	YX
福建龙海 Longhai, Fujian	24°26'	117°54'	21.5	1563	2017-04-19	LH
福建泉州 Quanzhou, Fujian	24°56'	118°41'	20.7	1607	2017-04-24	QZ
福建福鼎 Fuding, Fujian	27°30'	120°32'	18.5	1710	2017-04-29	FD
浙江苍南 Cangnan, Zhejiang	27°34'	120°34'	18.0	1670	2017-05-15	CN
浙江乐清 Yueqing, Zhejiang	28°20'	121°10'	17.7	1532	2017-05-16	YQ

掉落下来的胚轴,每个种源 30~40 株母树,约 10 kg 胚轴,剔除掉虫害和断头胚轴,剩余胚轴作为试验材料,先采集的胚轴保存在 8 ℃ 冰柜中,每周喷水 1 次,保持胚轴水分。2017 年 5 月 18 日,用 13 cm×15 cm 的无纺布育苗袋装满河口淤泥,将胚轴插在育苗袋中,深度约为胚轴长度的 1/3~1/2,放置在培养水池中,水面高于育苗袋 3~5 cm,每个种源种植 120 株,用瓯江河口淤泥浸提水进行培养,水体含盐量为 7.44‰,每周更换 1 次。

### 1.2 胚轴形态特征测量

对每个种源采集的秋茄胚轴采用四分法,选择其中 1 份,从中随机测量 60 根胚轴的长度、横径(最粗区域)和顶径(胚轴顶端),并称取每根胚轴的重量。

### 1.3 胚轴营养元素检测

将测量完形态指标的 60 根秋茄胚轴分成 5 份,先剪成 2 cm 长的小段,在 105 ℃ 下,杀青 30 min,然后 80 ℃ 烘干置恒重。粉碎后,采用元素分析法测定氮、磷含量, HNO<sub>3</sub> 消解-ICP 法测定 P、K 含量。

### 1.4 幼苗生长高、基径及生物量测量

种植 5 个月后,测量每一植株的生长高(胚轴高度除外)和基径(胚轴顶端生长点的茎径),计算高径比(高径比=生长高/基径),并且每个种源随机

采集 5 株,将根、茎、叶和胚轴分开采集,计算生物量(生物量=根干重+茎干重+叶干重)。

### 1.5 数据分析

利用 Microsoft Excel 2007 软件进行数据处理。方差分析、相关分析与聚类分析使用 SPSS 19.0 软件。聚类分析的数据为种源平均值,并对数据采用全局-1~1 标准化处理最后,采用欧氏距离离差平方和法进行聚类分析为了解各性状在种源间的差异遗传稳定性,计算变异系数(CV)和重复力(R)(林玮等,2016):

$$CV = SD / \text{MIN} \times 100\%$$

$$R = 1 - 1/F$$

式中:SD 为性状标准差,MIN 为性状平均数,F 为方差分析中种源间与种源内的均方比。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同种源秋茄胚轴形态特征

从表 1 和表 2 可知,不同种源秋茄胚轴的长度、重量、横径和顶径均表现出随纬度的增加呈现先增加后降低的趋势。广西防城港(FCG)种源秋茄胚轴最长,其次是广西北海(BH)种源,分别达到 26.97 和 24.88 cm,显著高于其他种源,而福建福鼎(FD)、浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)种源秋茄胚轴相对

表 2 不同秋茄种源胚轴形态指标

Table 2 Morphological traits of hypocotyls from different provenances of *Kandelia obovata*

种源 Provenance	长度 Length (cm)	重量 Weight (g)	横径 Transverse diameter (mm)	顶径 Top diameter (mm)
HK	21.29±0.23 ef	8.20±0.20 e	9.18±0.11 f	5.05±0.08 e
ZJ	20.57±0.34 f	9.56±0.38 d	10.05±0.19 e	5.41±0.10 d
BH	24.88±0.40 b	16.01±0.47 a	11.39±0.15 c	6.27±0.08 b
FCG	26.97±0.37 a	15.02±0.50 abc	10.92±0.15 d	6.02±0.11 c
SZ	21.70±0.30 e	15.63±0.43 ab	12.62±0.16 a	6.64±0.09 a
YX	22.62±0.41 cd	14.17±0.47 c	11.87±0.19 b	5.80±0.09 c
LH	21.99±0.34 de	15.39±0.45 ab	12.42±0.13 a	6.29±0.08 b
QZ	22.95±0.33 c	14.73±0.48 bc	12.34±0.15 a	5.86±0.07 c
FD	18.54±0.24 g	8.86±0.25 de	10.51±0.12 d	5.06±0.06 e
CN	17.80±0.26 g	6.83±0.22 f	9.07±0.12 f	4.50±0.07 f
YQ	15.31±0.22 h	5.76±0.18 f	9.22±0.14 f	4.70±0.05 f
平均值 Mean value	21.33	11.83	10.87	5.60
标准差 Standard deviation	3.96	4.81	1.73	0.92
F 值 F value	104.52 **	105.45 **	83.55 **	73.98 **
种源内变异系数 Variation coefficients within provenances (%)	8.54~13.88	18.90~30.92	7.96~14.35	8.59~13.82
种源间变异系数 Variation coefficients among provenances (%)	18.58	40.69	15.90	16.40
重复力 Repeatability (%)	99.04	99.05	98.80	98.65

注: 同列不同小写字母表示各源间差异显著( $P < 0.05$ )。\*, \*\*,  $P < 0.01$ 。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between provenances ( $P < 0.05$ ).

较短,分别为 18.54、17.80 和 15.31 cm。广东深圳 (SZ)、广西北海 (BH)、广西防城港 (FCG) 和福建龙海 (LH) 种源秋茄胚轴重量均超过 15.00 g, 浙江苍南 (CN) 和浙江乐清 (YQ) 种源分别仅有 6.83 和 5.76 g, 显著低于其他种源。不同秋茄种源间胚轴的横径和顶径也存在显著性差异, 其中, 横径最大和最小的分别为福建龙海 (LH) 种源 (12.42 mm) 和浙江苍南 (CN) 种源 (9.02 mm), 而顶径最大和最小的种源分别是广东深圳 (SZ) 种源 (6.64 mm) 和浙江苍南 (CN) 种源 (4.50 mm)。

秋茄胚轴形态性状的差异分析结果显示, 种源内各性状的变异幅度均小于种源间, 其中, 重量的变异幅度在种内和种间均较大, 种内为 18.90~30.92, 种间为 40.69% (表 2)。秋茄胚轴 4 个形态性状的重复力变动范围 98.65%~99.05%, 说明这 4 个性状在种源间的差异稳定, 可以作为秋茄胚轴地理变异研究的主要性状 (表 2)。

## 2.2 不同种源秋茄胚轴营养元素含量

不同种源秋茄胚轴的碳 (C) 元素含量随纬度的增加变化规律不明显 (表 1, 表 3)。不同种源秋茄胚轴的 C 元素平均含量为 43.04%~46.20%, 变化幅度不大, 但福建云霄 (YX) 种源的 C 元素含量显著低于其他种源。秋茄胚轴氮 (N) 元素含量表现为福建福鼎 (FD) 和浙江苍南 (CN) 种源最高, 分别为

0.81% 和 0.84%, BH 种源则最低, 为 0.45%, 而其他种源胚轴 N 元素含量为 0.53%~0.64%。随纬度的增加, 不同种源秋茄胚轴的磷 (P) 元素和钾 (K) 元素呈先降后升的规律。福建泉州 (QZ) 和浙江乐清 (YQ) 种源的 P 元素含量最高, 分别达到 1.35 和 1.34  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 浙江苍南 (CN) 和福建福鼎 (FD) 种源次之, 分别为 1.29 和 1.25  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 而广西北海 (BH)、广西防城港 (FCG) 和福建龙海 (LH) 种源的胚轴 P 元素较低, 分别为 0.96、0.96 和 0.95  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。福建龙海 (LH) 种源秋茄胚轴 K 元素含量最低, 为 7.39  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 其次为福建泉州 (QZ) 种源 (8.64  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ), 而广东湛江 (ZJ) 和浙江苍南 (CN) 种源相对较高, 分别为 10.41 和 10.71  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

秋茄胚轴营养元素的差异分析结果显示, N、P 和 K 含量的种源内各性状的变异幅度均小于种源间变异幅度, 而 C 含量在部分种源内的变异幅度大于种源间 (表 3)。秋茄胚轴 4 个营养元素的重复力变动范围 85.12%~99.05%, 其中, N、P 和 K 含量的重复力较高, 均超过 95%, 而 C 含量的重复力为 85.12%, 说明 N、P 和 K 含量在种源间的差异稳定, 可以作为秋茄胚轴地理变异研究的主要性状 (表 3)。

## 2.3 不同种源秋茄幼苗生长表现

由表 1 和表 4 可以看出, 随着纬度的增加, 秋茄

表 3 不同种源秋茄胚轴的营养元素含量

Table 3 Nutrient element content of hypocotyls from different provenances of *Kandelia obovata*

种源 Provenance	C (%)	N (%)	P ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	K ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )
HK	45.04±0.26 bcd	0.65±0.01 b	1.13±0.04 d	8.85±0.29 f
ZJ	46.20±0.19 a	0.64±0.01 bc	1.16±0.00 cd	10.41±0.17 ab
BH	45.28±0.01 abcd	0.45±0.00 f	0.96±0.01 e	9.09±0.03 ef
FCG	45.38±0.30 abcd	0.53±0.00 e	0.96±0.01 e	9.13±0.26 ef
SZ	45.83±0.50 ab	0.62±0.02 cd	1.12±0.02 d	10.16±0.22 bc
YX	43.04±0.04 e	0.53±0.01 e	1.20±0.00 c	9.38±0.07 de
LH	44.72±0.23 cd	0.62±0.01 bcd	0.95±0.01 e	7.39±0.17 g
QZ	44.47±0.23 d	0.64±0.02 bc	1.35±0.03 a	10.00±0.20 bc
FD	45.51±0.08 abc	0.81±0.02 a	1.25±0.02 b	9.43±0.05 de
CN	45.70±0.04 abc	0.84±0.00 a	1.29±0.00 b	10.71±0.01 a
YQ	45.79±0.01 ab	0.60±0.01 d	1.34±0.01 a	9.80±0.06 cd
平均值 Mean value	45.18	0.63	1.16	9.49
标准差 Standard deviation	0.97	0.11	0.15	0.91
F 值 F value	6.72 **	105.10 **	65.60 **	29.28 **
种源内变异系数 Variation coefficients within provenances (%)	0.05~3.33	0~5.21	0~6.78	0.14~5.68
种源间变异系数 Variation coefficients among provenances (%)	2.15	17.93	12.60	9.62
重复力 Repeatability (%)	85.12	99.05	98.48	96.58

注: 同列不同小写字母表示各源间差异显著 ( $P < 0.05$ )。\*\*,  $P < 0.01$ 。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between provenances ( $P < 0.05$ ).

表 4 不同秋茄种源幼苗生长指标

Table 4 Growing traits of seedlings from different provenances of *Kandelia obovata*

种源 Provenance	生长高 Growth height (cm)	基径 Basal diameter (mm)	生物量 Biomass (g)	高径比 Height-diameter ratio
HK	32.12±0.89 d	5.02±0.15 ef	3.46±0.27 bc	64.71±2.15 bc
ZJ	35.26±0.80 bc	5.31±0.18 de	4.26±0.25 a	68.15±3.05 b
BH	37.30±1.31 b	6.29±0.14 a	4.68±0.36 a	59.58±2.01 cd
FCG	40.02±1.23 a	5.33±0.15 de	4.15±0.35 ab	75.84±2.48 a
SZ	33.47±1.00 cd	5.57±0.09 bcd	4.10±0.13 ab	60.32±1.98 cd
YX	36.53±1.08 b	5.75±0.10 bc	4.27±0.32 a	64.06±2.43 bcd
LH	33.87±0.79 cd	5.84±0.13 b	4.37±0.19 a	58.33±1.49 d
QZ	31.60±0.98 d	5.42±0.12 cd	4.19±0.29 a	58.65±1.93 d
FD	23.55±0.74 e	4.86±0.15 f	3.35±0.12 cd	49.04±1.86 e
CN	23.55±0.55 e	4.69±0.14 f	2.62±0.07 e	51.22±2.07 e
YQ	23.99±0.64 e	4.67±0.11 f	2.68±0.16 de	51.83±1.84 e
平均值 Mean value	31.93	5.34	3.82	60.16
标准差 Standard deviation	6.89	0.76	0.83	12.06
F 值 F value	38.36 **	14.17 **	7.86 **	13.47 **
种源内变异系数 Variation coefficients within provenances (%)	10.15~15.71	7.28~15.39	5.80~19.03	11.39~20.05
种源间变异系数 Variation coefficients among provenances (%)	21.58	14.31	21.73	20.05
重复力 Repeatability (%)	97.39	92.94	87.28	92.58

注: 同列不同小写字母表示各源间差异显著( $P<0.05$ )。\*\*,  $P<0.01$ 。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between provenances ( $P<0.05$ ).

幼苗各生长指标均呈现出先增加后降低的趋势,其中,广西防城港(FCG)种源秋茄生长高显著高于其他种源,达到 40.02 cm,而福建福鼎(FD)、浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)种源显著低于其他种源,分别为 23.55、23.55 和 23.99 cm;广西北海(BH)种源的基径最大,达到 6.29 mm,而海南海口(HK)、福建福鼎(FD)、浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)种源的基径显著低于其他种源,分别为 5.02、4.86、4.69 和 4.67 mm;广东湛江(ZJ)、广西北海(BH)、广西防城港(FCG)、广东深圳(SZ)、福建云霄(YX)、福建龙海(LH)和福建泉州(QZ)秋茄的生物积累量种源间差异不显著,但显著高于其他种源,海南海口(HK)和福建福鼎(FD)种源次之,而浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)种源的生物积累量最低,分别仅有 2.62 和 2.68 g;广西防城港(FCG)种源秋茄幼苗的高径比最大,为 75.84,而福建福鼎(FD)、浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)种源显著低于其他种源。

秋茄幼苗生长指标的差异分析结果显示,除基径外,种源内各性状的变异幅度均小于种源间,其中,生长高在种源内的变异系数最大为 15.71%,而种源间达到 21.58%。秋茄幼苗生长高、基径和高径比的重复力分别为 97.39%、95.51%和 92.58%,高于生物量的 87.28%,说明生长高、基径和高径比可以

作为变异研究的主要性状。

## 2.4 秋茄胚轴和幼苗性状间的相关性

由表 5 可知,除胚轴长度与横径间相关性不显著外,其他指标相互间均达到了极显著正相关( $P<0.01$ )。胚轴营养元素元素间的相关性均未达到显著性水平( $P<0.05$ ),但是氮(N)和磷(P)元素与生长指标(生长高、生物量和基径),以及胚轴长度间呈显著负相关,P 元素含量与胚轴重量、顶径也呈显著负相关。秋茄幼苗生长指标生长高、生物量和基径相互间的相关性均达到了极显著性正相关( $P<0.01$ )。除生长高和横径相关性不显著外,秋茄幼苗生长指标与胚轴特征指标间的相关性均达到显著水平,并且仅长度和基径为显著水平( $P<0.05$ ),其他均为极显著水平( $P<0.01$ )。

## 2.5 秋茄胚轴、幼苗性状与地理因子的相关性

因为中国东南沿海地区的经度和纬度是正相关,所以经度与各秋茄性状的相关系数仅选取湛江(ZJ)、北海(BH)和防城港(FCG)进行分析,结果如表 6 所示,秋茄胚轴形态指标与纬度、经度均呈负相关,而与年平均气温、年平均降雨量呈正相关,其中,胚轴长度与各地理-气候因子达到显著水平( $P<0.05$ ),顶径与年平均气温也达显著水平,即随着经纬度增加、气温和降雨量下降,秋茄胚轴变小,尤其

表5 秋茄胚轴和幼苗性状间的相关系数

Table 5 Correlation coefficients between different hypocotyl and seedling traits of *Kandelia obovata*

性状 Traits	长度 Length	重量 Weight	横径 Transverse diameter	顶径 Top diameter	C	N	P	K	生长高 Growth height	基径 Basal diameter	生物量 Biomass
长度 Length	1	0.839 **	0.574	0.752 **	-0.311	-0.641 *	-0.779 **	-0.430	0.900 **	0.729 *	0.823 **
重量 Weight		1	0.910 **	0.959 **	-0.359	-0.578	-0.701 *	-0.526	0.771 **	0.880 **	0.882 **
横径 Transverse diameter			1	0.898 **	-0.368	-0.353	-0.440	-0.523	0.522	0.753 **	0.763 **
顶径 Top diameter				1	-0.221	-0.594	-0.722 *	-0.464	0.759 **	0.861 **	0.874 **
C					1	0.359	0.124	0.442	-0.333	-0.407	-0.313
N						1	0.585	0.362	-0.794 **	-0.699 *	-0.653 *
P							1	0.526	-0.775 **	-0.729 *	-0.713 *
K								1	-0.331	-0.489	-0.468
生长高 Growth height									1	0.774 **	0.873 **
基径 Basal diameter										1	0.912 **
生物量 Biomass											1

注: \* :表示在  $P=0.05$  水平显著相关; \*\* :表示在  $P=0.01$  水平显著相关。

Note: \* , Correlation is significant at the 0.05 level; \*\* , Correlation is significant at the 0.01 level.

表6 秋茄胚轴和幼苗性状与地理-气候因子的相关系数

Table 6 Correlation coefficients between hypocotyl and seedling traits of *Kandelia obovata* and geographic factors

性状 Traits	长度 Length	重量 Weight	横径 Transverse diameter	顶径 Top diameter	C	N	P	K	生长高 Growth height	基径 Basal diameter	生物量 Biomass
纬度 Latitude	-0.726 *	-0.475	-0.206	-0.533	0.094	0.641 *	0.671 *	0.148	-0.830 **	-0.546	-0.671 *
经度 Longitude	-0.782 *	-0.416	-0.218	-0.282	0.456	0.139	0.542	0.519	-0.924 **	0.441	0.626
年平均气温 Annual average temperature	0.677 *	0.533	0.332	0.613 *	-0.129	-0.626 *	-0.660 *	-0.231	0.807 **	0.639 *	0.744 **
年平均降雨量 Mean annual rainfall	0.608 *	0.383	0.161	0.344	0.012	-0.237	-0.444	0.024	0.463	0.063	0.189

注: \* :表示在  $P=0.05$  水平显著相关; \*\* :表示在  $P=0.01$  水平显著相关。

Note: \* , Correlation is significant at the 0.05 level; \*\* , Correlation is significant at the 0.01 level.

是长度减少;秋茄胚轴氮(N)、磷(P)含量与纬度呈显著正相关,与年平均气温呈显著负相关;胚轴变小,营养元素增加,这可能是其适应环境的一种机制,作为热带起源的秋茄越往北,面临的环境压力相对越大,加大营养物质的储备有利于子代个体存活。秋茄幼苗生长高与纬度、经度呈极显著负相关( $P<0.01$ ),而与年平均气温极显著正相关;秋茄幼苗生物量与纬度呈显著负相关,而基径和生物量与年平均气温呈显著负相关,这些规律是一致的,即随着纬度增加,气温下降,秋茄幼苗的生长量减少,这可能是对温度条件的一种适应。

## 2.6 秋茄种源的聚类分析

依据胚轴和幼苗表型性状,以及胚轴主要营养元素含量,采用欧式距离离差平方和法对11个秋茄种源进行聚类分析(图1)。当欧式距离为5时,可将其分为3类:福建福鼎(FD)、浙江苍南(CN)和浙江乐清(YQ)聚为1类,处于分布区的北部,代表浙江和福建北部,这类主要表型特征为胚轴形状小,幼苗生长量少;海南海口(HK)和广东湛江(ZJ)聚为1类,处于分布区的南部,代表海南和广东雷州半岛,这类主要表型特征为胚轴形状相对较小,幼苗生长

量大;广西北海(BH)、广西防城港(FCG)、广东深圳(SZ)、福建云霄(YX)、福建龙海(LH)和福建泉州(QZ)聚为1类,处于分布区的中部,代表广西、广东和福建南部、中部,这类主要表型特征为胚轴形状大,幼苗生长量大。从聚类分析结果可以看出,北部群体与南部、中部群体差异较大,而南部群体与中部群体差异相对较小。

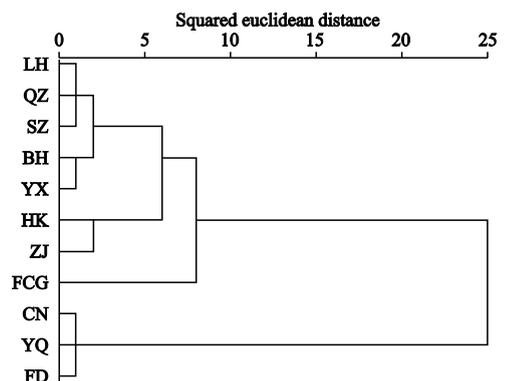


图1 11个秋茄种源聚类分析

Fig.1 Dendrogram of eleven provenances of *Kandelia obovata* based on phenotypic traits of hypocotyls and seedlings and nutrient element content of hypocotyls

### 3 讨论

经过长期的地理隔离和自然选择,分布范围广的树种自身会发生一些可以遗传的变异,以此适应各种生境,并且将这种变异稳定的遗传给下一代(岳华峰等,2010;高张莹等,2017;赵阳等,2019)。本研究中,秋茄胚轴和幼苗生长性状在11个种源间均表现出极显著的差异性,这说明种源间表型性状存在丰富的变异和多样性,这与文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)(于丹等,2019;赵阳等,2019)、任豆(*Zenia insignis*)(林玮等,2016)、苦楝(*Melia azedarach*)(陈丽君等,2014)等植物种子研究结果相似。除胚轴碳(C)含量、基径和高径比外,其他表型性状变异系数均表现为种源间大于种源内。各表形性状的重复力均超过85.12%,并且除胚轴C含量和生物量外,其他性状的重复力在92.58%以上。由此表明,秋茄胚轴和苗期性状在种源间差异稳定,可以作为秋茄胚轴地理变异研究的主要性状。但是胚轴实际是种子萌发生长后幼苗的一种形态,其表型性状受到遗传和环境的双重影响,因此,种源间差异的主要控制因子还有待进一步探索。

植物种子和苗木表型性状的地理变异规律与纬度、经度、海拔、气温、降雨量等诸多因素有关(赵志刚等,2009;刘志龙等,2011;刘贵峰等,2012)。在本研究中,秋茄胚轴长度、生长高、生物量与纬度呈显著负相关,与年平均气温、年平均降雨量呈显著正相关,但是胚轴中的氮(N)、磷(P)含量与纬度呈显著正相关,与年平均气温呈显著负相关,胚轴顶径、幼苗基径与年平均气温也呈显著正相关。这表明随着纬度增加、气温和降雨量减少,秋茄胚轴变小,苗期生长高、基径、生物量也下降,但胚轴N、P含量增加,并且表型性状与年平均气温关系更加密切。另外,一般认为,大种子所含营养物质多,可以更好地保证早期根系生长,从而促进幼苗建成(Merouani *et al.*, 2001; Garcia-Cebrian *et al.*, 2003; Murray *et al.*, 2003),并且在幼苗中也普遍表现出低温抑制N、P等矿质元素代谢(Awal *et al.*, 2003; 闫秋艳等, 2013; 郑春芳等, 2013)。也有研究显示,低温处理能够增加根系、茎或叶片中的N、P含量(任志雨等, 2003; 白青华, 2009; 徐菲等, 2013)。研究发现,秋茄胚轴N、P含量与胚轴大小、年平均气温均存在显著负相关,这可能与植物器官(任志雨等, 2003),以及其特殊生境中的盐度、光照、温度、养分等有关(包杰等,

2008;徐智广等,2011),具体机制还有待进一步深入研究。

秋茄主要分布于越南北部、中国南海东南部及日本南部,生态位狭窄,呈带状分布,并且种群遗传结构复杂,多样性丰富(Sheue *et al.*, 2003; Giang *et al.*, 2006; 阮宇, 2014)。有研究认为,地理隔离或高密度个体远交率可以提升秋茄种群大小和遗传多样性(Geng *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2010),我国南方福建漳江口、深圳福田、广西钦州湾、海南东寨港种源间差异小,但与北方种源福建宁德的差异大(阮宇, 2014)。赵鹏等(2009)以胚轴为材料,基于SRAP的扩增结果,对东南沿海15个秋茄种源的聚类分析,发现湛江高桥(湛江种源)和福田2(深圳种源)属于不同类群,东寨港3(海口种源)与高桥(湛江种源)属于同类群。在本研究中,根据秋茄胚轴和幼苗生长性状的聚类分析,可将11个种源分为3大类,不同类群胚轴性状和生长表现差异明显,福建福鼎、浙江苍南和浙江乐清是秋茄分布最北的3个种源,胚轴小而且幼苗生长缓慢,而广西北海、广西防城港、广东深圳、福建云霄、福建龙海和福建泉州种源秋茄胚轴大,并且幼苗生长较快,海南海口和广东湛江种源处于两者之间。因此,秋茄种源类群划分结果具有较为明显的地理区域性,可以为秋茄种质资源区划和选育提供一定的依据。

### 4 结论

红树植物秋茄繁殖体胚轴的表型性状和主要营养元素含量,以及幼苗生长性状在种源间存在丰富的遗传多样性,并且这些差异在种源间比较稳定(重复力均大于85%)。胚轴长度、顶径、氮含量、磷含量、生长高、基径、生物量与地理-气候因子存在显著相关性,其中与年平均气温相关性更加密切。根据这些性状,11个秋茄种源可以划分为3个类群:福建福鼎、浙江苍南和浙江乐清聚为1类,海南海口和广东湛江聚为1类,剩余6个种源聚为1类,划分具有明显的地理区域性。

### 参考文献

- 白青华. 2009. 低温对辣椒幼苗生长和大中量营养元素吸收的影响(硕士学位论文). 兰州: 甘肃农业大学. [ Bai QH. 2009. The Effects of Low temperature on the Growth and Macro and Middle-nutrient Elements Absorption of Pepper (*Capsicum annuum* L.) Seedlings (Master Thesis). Lanzhou: Gansu Agriculture University. ]

- 包杰, 田相利, 董双林, 等. 2008. 温度、盐度和光照强度对鼠尾藻氮、磷吸收的影响. *中国水产科学*, **15**(2): 294-300. [Bao J, Tian XK, Dong SL, *et al.* 2008. Effect of temperature, salinity and light intensity on nitrogen and phosphorus uptake by *Sargassum thunbergii*. *Journal of Fishery Sciences of China*, **15**(2): 294-300.]
- 陈丽君, 邓小梅, 丁美美, 等. 2014. 苦楝种源果核及种子性状地理变异的研究. *北京林业大学学报*, **36**(1): 15-20. [Chen LJ, Deng XM, Ding MM, *et al.* 2014. Geographic variation in traits of fruit stones and seeds of *Melia azedarach*. *Journal of Beijing Forestry University*, **36**(1): 15-20.]
- 陈月琴, 蓝崇钰, 黄玉山, 等. 1995. 秋茄木榄繁殖体的结构及其生态特异性. *中山大学学报(自然科学版)*, **34**(4): 70-75. [Chen YQ, Lan CY, Huang YS, *et al.* 1995. Anatomical structures and ecological adaptations of mangroves propagules. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, **34**(4): 70-75.]
- 傅梅萍. 2018. 植物激素 ABA/GA 代谢与响应通路基因表达在秋茄 (*Kandelia obovata*) 显胎生过程中的调控作用(硕士学位论文). 厦门: 厦门大学. [Fu MP. 2018. Gene Expression Analysis of ABA/GA Pathway and Their Impact on Vivipary process in *Kandelia obovata* (Master thesis). Xiamen: Xiamen University.]
- 高张莹, 张海峰, 陈国平, 等. 2017. 核桃楸种群果核形态及地理变异. *应用与环境生物学报*, **23**(4): 609-615. [Gao ZY, Zhang HF, Chen GP, *et al.* 2017. Fruit stone morphology and geographic variation in *Juglans mandshurica* populations. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, **23**(4): 609-615.]
- 郝海坤, 黄志玲, 彭玉华, 等. 2017. 柚木种子大小变异及小苗生长特性. *种子*, **36**(1): 104-107. [Hao HK, Huang ZL, Peng YH, *et al.* 2017. Size variation and seedling growth characteristic of teak seed. *Seed*, **36**(1): 104-107.]
- 何霞, 廖柏勇, 王芳, 等. 2016. 苦楝种源幼林期生长性状地理变异的研究. *华南农业大学学报*, **37**(4): 75-81. [He X, Liao BY, Wang F, *et al.* 2016. Geographic variation in growth traits of different *Melia azedarach* provenances in the young forest period. *Journal of South China Agricultural University*, **37**(4): 75-81.]
- 林玮, 周鹏, 周祥斌, 等. 2016. 任豆种源种子性状地理变异研究. *华南农业大学学报*, **37**(4): 69-74. [Lin W, Zhou P, Zhou XB, *et al.* 2016. Geographic variation in seed traits of different *Zenia insignis* provenances. *Journal of South China Agricultural University*, **37**(4): 69-74.]
- 刘贵峰, 臧润国, 刘华, 等. 2012. 天山云杉种子形态性状的地理变异. *应用生态学报*, **23**(6): 1455-1461. [Liu GF, Zang RG, Liu H, *et al.* 2012. Geographic variation of seed morphological traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* in Tianshan Mountains, Xinjiang of Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **23**(6): 1455-1461.]
- 刘志龙, 虞木奎, 马跃, 等. 2011. 不同种源麻栎种子和苗木性状地理变异趋势面分析. *生态学报*, **31**(22): 6796-6804. [Liu ZL, Yu MK, Ma Y, *et al.* 2011. A trend surface analysis of geographic variation in the traits of seeds and seedlings from different *Quercus acutissima* provenances. *Acta Ecologica Sinica*, **31**(22): 6796-6804.]
- 任志雨, 王秀峰, 魏珉. 2003. 不同根区温度对黄瓜幼苗矿质元素含量及根系吸收功能. *山东农业大学学报(自然科学版)*, **34**(3): 351-355. [Ren ZY, Wang XF, Wei M. 2003. Root zone temperatures affect the contents of mineral elements and the absorbent functions of cucumber seedlings roots. *Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science)*, **34**(3): 351-355.]
- 阮宇. 2014. 秋茄种群遗传结构特征及亲缘地理关系的研究(博士学位论文). 北京: 北京林业大学. [Ruan Y. 2014. Studies on Population Genetics Structure and Phylogeography Relationship of *Kandelia obovata* (PhD thesis). Beijing: Beijing Forestry University.]
- 王桔红, 崔现亮, 陈学林, 等. 2007. 中、旱生植物萌发特性及其与种子大小关系的比较. *植物生态学报*, **31**(6): 1037-1045. [Wang JH, Cui XL, Chen XL, *et al.* 2007. Comparative study of seed germination, seed size and their relationships in mesad and siccocolous. *Journal of Plant Ecology*, **31**(6): 1037-1045.]
- 王文卿, 王瑁. 2007. 中国红树林. 北京: 科学出版社. [Wang WQ, Wang M. 2007. The Mangroves of China. Beijing: Science Press.]
- 谢英赞, 王朝英, 马立辉, 等. 2017. 不同种源区桢楠种子形态、发芽特征及幼苗生长情况研究. *西北林学院学报*, **32**(4): 92-99. [Xie YZ, Wang CY, Ma LH, *et al.* 2017. Seed traits and seedling growth of *Phoebe zhenam* from different provenances. *Journal of Northwest Forestry University*, **32**(4): 92-99.]
- 徐菲, 李建明, 吴普特, 等. 2013. 亚低温下水分对番茄幼苗干物质积累与养分吸收的影响. *中国农业科学*, **46**(2): 3293-3304. [Xu F, Li JM, Wu PT, *et al.* 2013. Effects of water on dry matter accumulation and nutrition absorption of tomato seedling under sub-low temperature. *Scientia Agricultura Sinica*, **46**(2): 3293-3304.]
- 徐智广, 邹定辉, 高坤山, 等. 2011. 不同温度、光照强度和硝氮浓度下龙须菜对无机磷吸收的影响. *水产学报*, **35**(7): 1024-1029. [Xu ZG, Zou DH, Gao KS, *et al.* 2011. Effects of temperature, irradiance level and nitrate concentration on the uptake of inorganic phosphorus in *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta). *Journal of Fisheries of China*, **35**(7): 1024-1029.]
- 闫秋艳, 段增强, 李汛, 等. 2013. 根区温度对黄瓜生长和土壤养分利用的影响. *土壤学报*, **50**(4): 752-760. [Yan QY, Duan ZQ, Li X, *et al.* 2013. Effect of root zone temperature on growth of cucumber and nutrient utilization in soils. *Acta Pedologica Sinica*, **50**(4): 752-760.]
- 于丹, 毕泉鑫, 赵阳, 等. 2019. 文冠果地理种源变异及优良种源筛选. *东北林业大学学报*, **47**(2): 12-16. [Yu D, Bi QX, Zhao Y, *et al.* 2019. Geographic variation and excellent provenance selection in *Xanthoceras sorbifoli-*

- um. *Journal of Northeast Forestry University*, **47**(2): 12–16.]
- 岳华峰, 邵文豪, 井振华, 等. 2010. 苦楮种子形态性状的地理变异分析. *林业科学研究*, **23**(3): 453–456. [Yue HF, Shao WH, Jin ZH, et al. 2010. Geographic variation of seed characters of *Castanopsis sclerophylla*. *Forest Research*, **23**(3): 453–456.]
- 张金峰, 程继铭, 闫兴富, 等. 2019. 种子特征和播种深度对辽东栎种子萌发和幼苗生长的影响. *广西植物*, DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201812045. [Zhang JF, Cheng JM, Yan XF, et al. 2019. Effects of seed characteristics and sowing depth on the seed germination and seedling growth of *Quercus wutaishanica*. *Guihaia*, DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201812045.]
- 赵鹏, 韩维栋. 2009. 中国东南沿海 15 个秋茄种群遗传多样性的 SRAP 分析. *基因组学与应用生物学*, **28**(6): 1151–1156. [Zhao P, Han WD. 2009. Genetic diversity of fifteen *Kandelia candel* populations distributed in southeast coast of China by using SRAP. *Genomics and Applied Biology*, **28**(6): 1151–1156.]
- 赵阳, 毕泉鑫, 句娇, 等. 2019. 文冠果种子及苗期生长性状地理种源变异. *林业科学研究*, **32**(1): 160–168. [Zhao Y, Bi QX, Ju J, et al. 2019. Geographic variation of seed and seedling growing traits in *Xanthoceras sorbifolium*. *Forest Research*, **32**(1): 160–168.]
- 赵志刚, 郭俊杰, 沙二, 等. 2009. 我国格木的地理分布与种实表现变异. *植物学报*, **44**(3): 338–344. [Zhao ZG, Guo JJ, Sha E, et al. 2009. Geographic distribution and phenotypic variation of fruit and seed of *Erythrophleum fordii* in China. *Chinese Bulletin of Botany*, **44**(3): 338–344.]
- 郑春芳, 刘伟成, 陈少波, 等. 2013. 短期夜间低温胁迫对秋茄幼苗碳氮代谢及其相关酶活性的影响. *生态学报*, **33**(21): 6853–6862. [Zheng CF, Liu WC, Chen SB, et al. 2013. Effects of short-term dark chilling on leaves carbon and nitrogen metabolism and involved activities of enzymes in mangrove *Kandelia obovata* seedling. *Acta Ecologica Sinica*, **33**(21): 6853–6862.]
- 周晓璇. 2017. 红树植物秋茄 (*Kandelia obovata*) 显胎生发育过程形态学观察及转录组分析研究 (硕士学位论文). 厦门: 厦门大学. [Zhou XX. 2017. Morphological Observation and Transcriptome Analysis during true-vivipary Development in Mangrove *Kandelia obovata* (Master thesis). Xiamen: Xiamen University.]
- Awal MA, Ikeda T, Itoh R. 2003. The effect of soil temperature on source/sink economy in peanut (*Arachis hypogaea*). *Environmental and Experimental Botany*, **50**: 41–50.
- Chen SB, Ding WY, Qiu JB, et al. 2010. The genetic diversity of the mangrove *Kandelia obovata* in China revealed by ISSR analysis. *Pakistan Journal of Botany*, **42**: 3755–3764.
- Chiang TY, Chiang YC, Chen YJ, et al. 2001. Phylogeography of *Kandelia candel* in East Asiatic mangroves based on nucleotide variation of chloroplast and mitochondria DNAs. *Molecular Ecology*, **10**: 2697–2710.
- Garcia-Cebrian F, Esteso-Matinez J, Gil-Pelegrin E. 2003. Influence of cotyledon removal on early seedling growth in *Quercus robur* L. *Annals of Forest Science*, **60**: 69–73.
- Geng Q, Lian C, Goto S, et al. 2008. Mating system, polyploidy and propagule dispersal, and spatial genetic structure in a high-density population of the mangrove tree *Kandelia candel*. *Molecular Ecology*, **17**: 4724–4739.
- Giang LH, Geada GL, Hong PN, et al. 2006. Genetic variation of two mangrove species in *Kandelia* (Rhizophoraceae) in Vietnam and surrounding area revealed by microsatellite markers. *International Journal of Plant Sciences*, **167**: 291–298.
- Hong L, Su W, Zhang Y, et al. 2018. Transcriptome profiling during mangrove viviparity in response to abscisic acid. *Scientific Reports*, **8**: 770 [DOI: 10.1038/s41598-018-19236-x].
- Merouani H, Branco C, Almeida MH, et al. 2001. Effects of acorn storage duration and parental tree on emergence and physiological status of Cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Annals of Forest Science*, **58**: 543–554.
- Moles AT, Westoby M. 2004. Seed mass and seedling establishment after fire in Ku-ring-gai Chase National Park, Sydney, Australia. *Austral Ecology*, **29**: 383–390.
- Murray BR, Brown AHD, Grace JP. 2003. Geographic gradients in seed size among and within perennial Australian *Glycine* species. *Australian Journal of Botany*, **51**: 47–56.
- Pigliucci M, Kolodnynska A. 2006. Phenotypic integration and response to stress in *Arabidopsis thaliana*: A path analytical approach. *Evolutionary Ecology Research*, **8**: 415–433.
- Rawat K, Bakshi M. 2011. Provenance variation in cone, seed and seedling characteristics in natural populations of *Pinus wallichiana* A.B. (Blue Pine) in India. *Annals of Forest Research*, **54**: 39–55.
- Sheue CR, Liu HY, Yong JWH. 2003. *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. *Taxon*, **52**: 287–294.
- Srikanth S, Lum SKY, Chen Z. 2016. Mangrove root: Adaptations and ecological importance. *Trees*, **30**: 451–465.

作者简介 杨升,男,1983年生,助理研究员,主要从事红树植物种质资源收集和抗寒育种研究。E-mail: yangsheng0072001@sina.com

责任编辑 魏中青