

白皮松天然群体种实性状表型多样性研究

李 斌 顾万春

卢宝明

(中国林业科学研究院林业所, 北京 100091) (北京市林业局种苗站, 北京 100029)

摘要: 在白皮松天然林分布区共抽取了 13 个群体, 分别测量了 5 个种实性状。方差分析表明: 白皮松种实性状在群体间和群体内存在广泛的变异, 5 个性状在群体间的 F 值为 2.44 ~ 14.68, 群体内的 F 值为 7.48 ~ 44.53, 差异均达显著或极显著水平。群体内的方差分量接近 80%, 是白皮松表型遗传变异的主要部分。群体间的表型分化系数 $V_{ST} = 22.8\%$, 与其他松类树种相比, 分化水平处于中等偏上。各群体内变异系数和相对极差存在显著或极显著差异, 根据二者的多重比较, 可将 13 个群体按群体内表型变异程度分为 4 组。种子性状地理梯度变异明显, 呈东北—西南走向。种子 3 个性状(亲代) 的表型变异系数与子代的 2 年生苗高和地径、1 年生苗的全干重之间达到或接近显著相关。

关键词: 白皮松, 天然群体, 种实性状, 表型多样性

中图分类号: S791.243.04 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2002)02-0181-08

A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*

LI Bin, GU Wan-Chun

Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

LU Bao-Ming

Seed and Seedling Administration, Beijing Forestry Bureau, Beijing 100029

Abstract: Totally 13 natural populations of *Pinus bungeana* were collected. Five characteristics, including seed length (SL), seed width (SW), cone length (FL), cone width (FW) and weight (WT) of 1000 seeds, were measured. The variance analysis of the five characteristics showed that there were significant differences among populations with the F value from 2.44 to 14.68, and there were also significant differences among families within a population with the F value from 7.48 to 44.53. The variance factors analysis indicated that the variation within a population was the main part of the phenotypic variation in *Pinus bungeana*, which stood four out of totally five, but the phenotypic differentiation among populations were very obvious ($V_{ST} = 22.8\%$), which meant that there was a strong adaptability to environment pressure in *Pinus bungeana*. The variation coefficients (CV) and relative extreme value (R_i') within each population show similar tendency. Based on Duncan's Multi-comparison analysis, all the 13 populations were divided into four groups. The populations in groups A and B have higher phenotypic diversity while the populations in group C and group D have lower phenotypic diversity. Seed characteristics display a significant ecological gradient variation. There is close relationship between phenotypic diversity of seeds and economic characteristics of progeny.

Key words: *Pinus bungeana*, natural population, morphological characteristics of seeds and cones, phenotypic diversity

白皮松 (*Pinus bungeana*) 天然林主要分布于陕西、山西、甘肃、河南 4 省, 在四川北部、湖北西部及湖南西北角有少量分布(王小平等, 1999; 鑫森,

1998), 为我国特有的优良园林及荒山绿化树种, 树高可达 38.5 m, 胸径达 2 m(吴中伦, 1956; 赵焱等, 1995)。据报道山东省有白皮松天然林(Fu et al.,

1999),但也有记载认为山东白皮松为历史上人工引种(潘玉兴,1998;王小平等,1999)。北京、沈阳、上海、杭州等市均有引种栽培。多年的研究实践表明,白皮松具有一定的抗寒性,能耐-30℃的低温,对SO₂和烟尘污染有较强的抗性,而且具有很强的抗旱性,为“高水势延迟脱水耐旱树种”(李吉跃,张建国,1993)。因此白皮松不仅在城市园林绿化中的地位得到进一步加强,而且在我国北方和西部地区将成为极有前途的生态环境林树种。近年来对白皮松的研究主要集中在地理分布、育苗技术、形成层的生理活动等方面,王小平等(1999)曾对白皮松的气候区划、种子成份、地理变异及打破种子休眠等作过较系统的报道,但对白皮松天然林群体间和群体内的表型多样性研究未见报道^①。表型多样性是遗传多样性与环境多样性的综合体现,主要研究种群在其分布区内各种环境下的表型变异,是生物多样性与生物系统学的重要研究内容(阎爱民,陈文新,1999),表型多样性研究在国内外也一直比较活跃(Bagchi *et al.*, 1990; King *et al.*, 1998),并且随着遗传多样性研究的加强而逐步成为热点。开展白皮松群体的表型多样性研究是白皮松遗传多样性研究的

一部分,有利于进一步开展种质资源的收集、保存、评价与利用研究。

1 材料与方法

1.1 种实抽样与采集

分别于1997年秋和2000年秋完成了全部种实样本的采集,其中1997年采集了8个群体,2000年采集了8个群体(部分群体与1997年重合),2次采集白皮松天然群体共13个(非重合),分别为:川·江油(P1)、陕·西乡(P2)、甘·徽县(P3)、陕·蓝田(P4)、甘·两当(P5)、晋·临汾(P6)、豫·沁阳(P7)、陕·洛南(P8)、陕·陇县(P9)、甘·天水(P10)、晋·孝义(P11)、甘·左家A(P12)、甘·左家B(P13)(表1),所采的群体样本基本覆盖了白皮松天然分布区(图1)。在2次采集的群体中有3个重合的群体,分别为P4、P5、P6(表1),用于分析年代间差异。选择白皮松纯林作为采种群体,群体内随机选择30株采种株,每株结实球果不少于10个,株间距离大于5倍树高,尽量避免采种株间的亲缘关系。其中川·江油(P1)、陕·西乡(P2)和豫·沁阳(P7)群体,因单株采种困难,按混合群体采集球果。

表1 白皮松采种群体原产地的地理、生态因子及分布情况
Table 1 Geographical and ecological factors and distribution scales of collection localities of seeds and cones of *Pinus bungeana*

群体编号 Population number	北纬 Latitude	东经 Longitude	海拔 Altitude (m)	年均温 Mean annual temperature (℃)	年降水量 Annual precipitation (mm)	土壤 Soil type	分布规模 Distribution scale	数量(百株) Number (×100)
P1 #	31°48'N	104°57'E	950	15.9	1143.4	Slight acid	零星 Spare	6.5
P2 #	32°58'N	107°51'E	1050	13.4	880	Slight alkaline	块状 Lump	550
P3 #	33°30'N	106°10'E	1170	12.1	939	Slight alkaline	块状 Lump	850
P4 # *	33°53'N	109°27'E	1200	13.1	883.3	Slight alkaline	连片 Larger lump	3000
P5 # *	33°55'N	106°15'E	1530	11.4	650.5	Slight alkaline	连片 Larger lump	5500
P6 # *	36°12'N	111°21'E	1160	10.1	550	Middle	大块状 Larger lump	900
P7 *	35°10'N	113°02'E	1450	14.3	620	Slight acid	小块状 Smaller lump	150
P8 *	33°24'N	110°12'E	742	13.2	735	Slight alkaline	块状 Lump	200
P9 *	34°54'N	106°54'E	916	10.8	646	Slight alkaline	块状 Lump	120
P10 *	34°36'N	106°12'E	1031	8.5	636	Slight alkaline	块状 Lump	250
P11 *	37°12'N	111°48'E	950	8.3	493	Slight alkaline	块状 Lump	250
P12 #	34°06'N	106°02'E	950	9.5	630	Slight alkaline	小块状 Smaller lump	200
P13 #	34°05'N	105°58'E	1130	8.2	630	Slight alkaline	小块状 Smaller lump	200

注: # 为2000年采种, * 为1997年采种, #* 为两次都采种的群体。
Note: the populations with # means that the seeds and cones were collected in 2000, and those with * were collected in 1997, and those with #* were collected both in 1997 and 2000.
P1—川·江油(Jiangyou, Sichuan); P2—陕·西乡(Xixiang, Shaanxi); P3—甘·徽县(Huixian, Gansu); P4—陕·蓝田(Lantian, Shaanxi); P5—甘·两当(Liangdang, Gansu); P6—晋·临汾(Linfen, Shanxi); P7—豫·沁阳(Qinyang, Henan); P8—陕·洛南(Luonan, Shaanxi); P9—陕·陇县(Longxian, Shaanxi); P10—甘·天水(Tianshui, Gansu); P11—晋·孝义(Xiaoyi, Shanxi); P12—甘·左家A(Zuoja A, Gansu), P13—甘·左家B(Zuoja B, Gansu)

①李斌,顾万春.《白皮松天然分布特点与研究进展综述》.林业科学研究(2002,待发表)

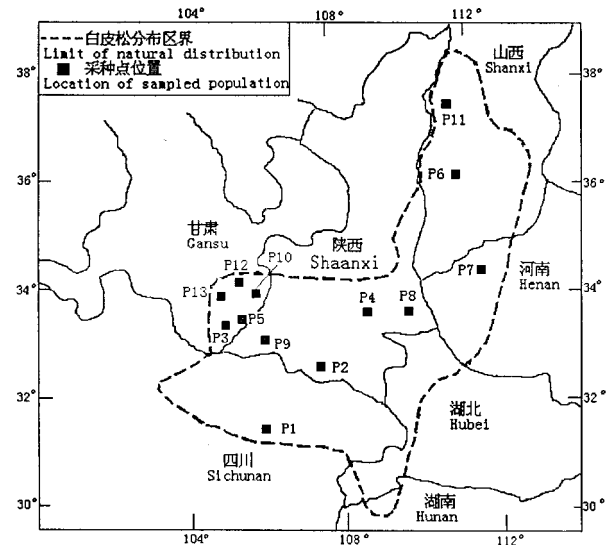


图1 白皮松天然分布区与种实采集地点示意图
Fig.1 Collection localities of seeds and cones and natural distribution of *Pinus bungeana*

1.2 性状测定方法

用游标卡尺测定种子、果实的最长和最宽处作为种子长(SL)、种子宽(SW)、球果长(FL)、球果宽(FW),每群体测定 30 个家系,每家系随机测定 10 个球果,30 粒种子,球果测量精度为 0.1 cm,种子测量精度为 0.1 mm。千粒重(WT)测定按种子检验标准实施,每群体 30 个家系,每家系重复测定 3~5 次,测量精度为 0.01 g。混合群体分别测定 5 次重复,每重复各测定 20 个球果,120 粒种子。其中部分群体仅种子的 3 个性状数据齐全(表 2)。

1.3 育苗与子代性状测定

1997 年采集的 8 个群体于 1998 年春在北京十三陵林场育苗和保存,田间育苗和保存采取完全随机区组设计,重复 3 次。于 1999 年 4 月,分家系抽样测定了 1 年生苗的生物量(DW),每家系测量 30 个样本,1999 年底测量了 2 年生苗高(H)和地径(D_0)。苗期测量与分析结果,具体参见何燕等(2001)。

1.4 统计分析

1.4.1 种实性状方差分析模型和表型分化系数
对 SL、SW、FL、FW、WT 采用巢式设计方差分析,线性模型为: $Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{(i)j} + \varepsilon_{(ij)k}$, Y_{ijk} 是第 i 群体第 j 个家系第 k 个观测值, μ = 总均值, S_i = 群体效应(固定), $T_{(i)j}$ = 群体内家系效应(随机), $\varepsilon_{(ij)k}$ = 实验误差。方差分析时暂未包含混合群体在内。

为了与基因分化系数 G_{ST} 相对应,葛颂等

(1988)按下式计算出了反映群体间表型分化的值:
 $V_{ST} = \sigma_{t/s}^2 / (\sigma_{t/s}^2 + \sigma_s^2)$,并将其定义为表型分化系数。

表 2 13 个群体的分性状均值统计
Table 2 Mean of characteristics for 13 populations

群体 Population	种子长 SL (mm)	种子宽 SW (mm)	千粒重 WT (g)	球果长 FL (cm)	球果宽 FW (cm)
P1 #	9.34	6.18	143	5.37	4.66
P2 #	8.68	6.19	127.8	4.79	4.34
P3 #	8.99	5.39	127.4	4.62	4.9
P4 #	9.22	6.15	141.2	5.52	4.46
P5 #	9.16	5.86	131.3	4.6	4.76
P6 #	7.71	4.61	110.9	4.55	3.83
P7 *	8.97	5.48	128.1	4.73	4.71
P8 *	9.2	6.2	138.9		
P9 *	8.88	5.21	128.1		
P10 *	8.7	5.6	119.5		
P11 *	8.39	5.17	123.1		
P12 #	8.7	6.3	123.5		
P13 #	8.5	6.3	118.2		
Average	8.803	5.741	128.6	4.88	4.52

注: # 为 2000 年采种群体数据, * 为 1997 年采种群体数据
Note: The populations with # means that the seed and cones were collected in 2000 and those with * in 1997

1.4.2 性状变异特征 用变异系数 CV 表示表型性状离散程度,用相对极差 R'_i 表示极端差异程度。

$R'_i = R_i / R_0$, 其中 R_i 为群体内的极差, R_0 为性状总极差。

其他统计运算按照常规方法和 EXCEL、SAS7.0 软件包提供的有关程序进行。

1.4.3 生态梯度综合值(EGA)的求算 根据顾万春等(1997), EGA 是 17 个生态因子经过 CA、PCA 降维综合值。为了计算方便,李斌对其进行了简化,其简易计算方法参见李斌(1998)。以下给出根据纬度(X_1)、经度(X_2)和海拔高(X_3)求算 $EGA(y)$ 的 2 次回归公式(回归精度为 83.4%):

$$y = \begin{bmatrix} b_0 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_3 \\ b_4 \\ b_5 \\ b_6 \\ b_7 \\ b_8 \\ b_9 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ X_1 \\ X_2 \\ X_3 \\ X_1^2 \\ X_1 X_2 \\ X_2^2 \\ X_1 X_3 \\ X_2 X_3 \\ X_3^2 \end{bmatrix} + \text{Error}, \begin{bmatrix} b_0 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_3 \\ b_4 \\ b_5 \\ b_6 \\ b_7 \\ b_8 \\ b_9 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -7.011093 \\ 9.928E \\ 2.41E \\ 6.939E \\ 3.236E \\ 2.393E \\ -8.4E \\ 1.52E \\ -2.38E \\ 2.12E \end{bmatrix}$$

2 结果分析与讨论

2.1 种实形态在群体间和群体内的差异

2.1.1 2 次采种重合群体的变异系数与均值的年代差异性 t 检验 分别求算 1997 和 2000 年 2 次都采集的 3 个重合群体 P4、P5 和 P6 的均值和变异系数,然后对共有的 3 个性状 SL、SW、WT 的均值和变异系数在年代间的差异性进行 t 检验, $T = 1.099 \sim 1.52$, 检验结果差异均不显著, $P(|T| \leq t_{0.05}) = 0.071 \sim 0.198$, 这为两批采种的群体间变异分析提供了可比性。在此分析的基础上,为了使群体内样本数一致,在以后的统计分析中,凡有重合的样本均采用 2000 年所采集群体的数据。

2.1.2 种实形态在群体间和群体内差异 采用巢式设计方差分析研究白皮松在群体间和群体内两个层次上的差异显著性(表 3)。可以看到 5 个种实性状群体内的差异均达极显著水平, F 值分别为: $F_{SL} = 40.03$, $F_{SW} = 44.53$, $F_{FL} = 9.26$, $F_{FW} = 7.48$, $F_{WT} = 34.78$ 。群体间的差异除了 SW 仅达到 $\alpha = 0.05$ 显著差异外, SL、FL、FW、WT 等 4 性状均达到 $\alpha = 0.01$ 极显著差异。群体间差异 F 检验值分别为: $F_{SL} = 9.71$, $F_{SW} = 2.44$, $F_{FL} = 14.69$, $F_{FW} = 10.45$, $F_{WT} = 10.76$ 。方差分析结果表明,白皮松种实形态在群体间和群体内存在广泛差异,这与青冈果实形态变异研究结果一致,说明白皮松群体间和群体内受到较大的生态环境压影响(蔡永立等,1999)。另外,有关桤木(*Alnus cremastogyne*) (王军辉等,2000) 和鹅掌楸(*Liriodendron chinense*) (李斌等,2001a, 2001b) 等的种源遗传变异在群体间和群体内的方差分量分析结果也与上述结果类似。这种差异一方面来自遗传,另一方面更可能来自生态环境。然而,无论如何,这种多层次的变异一方面成为优异种质选择的源泉,同时给多样性保护提供了物质基础,也表明了生物多样性保护任务的艰巨性。

表 3 白皮松群体间和群体内种实形态方差分析结果
Table 3 Variance analysis result of five characteristics of seeds and cones in *Pinus bungeana*

性状 Characteristics	均方(自由度) MS(df)			F Value	
	群体间 Among populations	群体内 Within population	机误 Errors	群体间 Among populations	群体内 Within population
SL	144.4(9)	14.87(290)	0.3715(5700)	9.71 **	40.03 **
SW	8.23(9)	3.37(290)	0.0756(5700)	2.44 *	44.53 **
FL	38.48(3)	2.62(116)	0.283(1080)	14.69 **	9.26 **
FW	13.13(3)	1.257(116)	0.168(1080)	10.45 **	7.48 **
WT	957.1(9)	88.97(290)	2.558(1200)	10.76 **	34.78 **

Note: * $\alpha = 0.05$; ** $\alpha = 0.01$

2.2 群体间表型分化

按巢式设计方差分量比组成,进一步分析出各方差分量占总变异的比例(表 4)。根据 5 个性状的平均,群体间的方差分量占总变异的 13.97%,群体内的占 40.05%,机误占 45.97%。群体间的表型分化系数用 V_{ST} (群体间的方差分量占群体间和群体内方差分量之和的比例)表示,5 个性状的 V_{ST} 变异范围为 5.79% ~ 33.84%(表 4),其中群体间表型分化最大的性状是 FL($V_{ST} = 33.84\%$),分化系数最小的是 SW($V_{ST} = 5.79\%$)。5 个性状的平均表型分化系数为 22.86%,约为 1/5,也即群体内的平均表型变异约占 4/5,说明群体内变异是白皮松的主要变异来源,群体内的多样性程度大于群体间的多样性。这往往反映了群体 $G \times E$ 的复杂性及其适应环境压的广泛程度,这是不同环境选择的结果,是群体分化的源泉(庞广昌,姜冬梅,1995)。尽管群体内的变异远远大于群体间的变异,但群体间变异的意义却大于群体内变异,因为存在于群体间的变异反映了地理、生殖隔离上的变异,群体间的多样性变异是种内多样性的重要组成部分(Daniel & Andrew, 1989)。与其他针叶树相比,白皮松群体间的表型分化系数为中等偏上,与我国长白落叶松(*Larix olgensis*)($V_{ST} = 26.2\%$)接近(张含国等,1995),高于西特喀云杉(*Picea sitchensis*)($V_{ST} = 10.1\%$) (Yeh & El-kassaby, 1980)、花旗松(*Pseudotsuga menziesii*) ($V_{ST} = 11.1\%$) (El-kassaby & Sziklai, 1982)、马尾松(*Pinus massoniana*) ($V_{ST} = 6.44\%$) (葛颂等,1988)。尽管上述 V_{ST} 在树种间存在差异,但是对于异花授粉的针叶树种而言,群体内的表型多样性变异程度大于群体间的,这一点与同工酶等遗传标记分析的结果是类似的。这不难理解,因为表型多样性是在形态水平上对遗传多样性进行的阐述(King et al., 1998)。

表 4 方差分量与群体间表型分化系数

Table 4 Variance portion and phenotypic differentiation coefficient (V_{ST}) among populations

性状 Characteristics	方差分量 Variance portion			方差分量百分比(%) Percentage of variance portion			表型分化系数 V_{ST} (%)
	群体间 Among populations	群体内 Within population (σ_e^2)	机误 Error (σ_e^2)	群体间 Among populations ($\sigma_{L/A}^2$)	群体内 Within population (P_s)	机误 Error (P_{se})	
	($\sigma_{L/A}^2$)						
SL	14.3963	48.3317	37.150	14.41	48.39	37.20	22.95
SW	0.5394	8.7750	74.410	0.64	10.48	88.87	5.79
FL	0.1195	0.2337	0.283	18.79	36.73	44.48	33.84
FW	0.0396	0.1089	0.168	12.51	34.41	53.08	26.66
WT	964.5556	2880.5933	255.820	23.52	70.24	6.24	25.08
Average				13.97	40.05	45.97	22.86

表 5 白皮松群体种实形态性状变异系数和相对极差

Table 5 Variation coefficients and relative extreme value differences of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*

群体 Population	变异系数 (CV)(%)					相对极差 (R'_i)(%)				
	SL	SW	WT	FL	FW	SL	SW	WT	FL	FW
P1 #	3.033	3.165	7.712	5.843	5.255	43.1	35.4	65.8	70.3	85.7
P2 #	6.599	6.055	20.251	7.389	9.325	67.0	74.0	47.2	89.2	67.9
P3 #	6.729	7.392	13.969	8.726	6.81	59.8	40.9	70.3	47.3	50.7
P4 #	5.324	7.129	17.786	11.1	17.803	93.3	83.6	69.9	29.2	63.4
P5 #	10.172	12.923	17.597	12.017	10.088	76.6	67.6	74.4	49.2	57.7
P6 #	8.328	9.879	16.717	14.728	9.748	74.2	83.6	74.9	30.7	32.9
P7 *	2.833	4.016	11.756	6.595	4.604	57.2	56.3	57.8	51.5	47.9
P8 *	5.077	6.103	15.863			64.6	51.5	66.9		
P9 *	3.971	5.605	8.559			46.9	56.6	55.0		
P10 *	6.426	5.106	15.075			26.3	29.0	61.4		
P11 *	3.48	3.253	11.013			43.1	48.3	42.0		
P12#	6.323	5.435	16.122			28.5	31.7	66.3		
P13#	5.889	5.343	11.942			33.6	28.8	52.1		
Total	10.711	16.504	19.897	12.645	11.630	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

2.3 表型变异特征多重比较

2.3.1 性状值离散性特征 用变异系数(欧式距离相对值)表示性状值离散性特征 ,变异系数越大则性状值离散程度越大。从表 5 可以看出 ,白皮松 13 个群体 5 个种实性状(SL、SW、WT、FL、FW)变异系数最大的是千粒重 , $CV = 19.897\%$;其余依次为种子宽($CV = 16.504\%$)、球果长($CV = 12.645\%$)、球果宽($CV = 11.63\%$) ,种子长的性状变异最小($CV = 10.711\%$)。在白皮松种实性状中 ,种子宽的变异大于种子长是一个重要特点 ,说明白皮松种子在横向的粗扁变异程度远远大于纵向的长短变异 ,这与王小平等(1998)观测分析结果完全吻合。

各群体内的变异见表 5 , P4、P5 和 P6 群体的种实形态 5 个性状的变异系数都较大 ,平均变异系数为 12.089% ,说明该 3 个群体种实形态多样性丰富 ,而 P1 和 P11、P9 群体的 5 个性状变异系数都较小 ,只有 5.512% ,这 3 个群体内种实形态多样性程

度较低。变异较大的前 3 个群体与变异较小的后 3 个群体的平均变异系数相差 2 倍多。

2.3.2 性状值极差变异特征 13 个群体种子长的总极差为 4.18 mm 、种子宽的总极差为 3.11 mm 、千粒重的总极差为 99.3 g ,7 个群体球果长总极差为 3.7 cm 、球果宽为 2.8 cm 。为了消除量纲使性状间具有可比性 ,采用极差值百分比或相对极差 R'_i 表示各群体内的极端变异程度。从各群体内的极差变异特征(表 5)来看 :1) 13 个群体的 3 个种子性状(SL、SW、WT)的趋势比较一致 ,相对极差 R'_i 变化最大的 3 个群体分别为 P4、P5、P6 ,相对极差 R'_i 变化最小的群体为 P9、P1、P11。由此可以看出种子 3 个性状相对极差的变异情形与变异系数比较吻合 ,规律性较强 ;2) 7 个群体球果性状(FL、FW)的 R'_i 变化趋势比较一致 ,其中较大的是群体 P1 和 P2 ,较小的为 P4 和 P6 ,球果性状与种子 3 个性状的相对极差变化趋势不完全一致 ,与其变异系数的情形也

不甚吻合,说明球果性状的稳定性较差。

2.3.3 各群体变异系数和相对极差的多重比较

以种子3个性状的变异系数和相对极差进行群体间差异性检验,结果显示变异系数和相对极差(均经过正弦变换)在群体间分别存在极显著和显著差异, F 值分别为7.06和4.24。进一步多重比较,结合变异系数和相对极差两种分组结果,可根据种子性状将13个群体分为4类:I类的变异系数和相对极差值最大,即性状值离散程度和极端差异程度最大,包括P5、P6两群体;II类的变异系数和相对极差次之,包括P2、P4、P3、P8共4个群体;III类的变异系数和相对极差均偏小,包括P10、P12、P13共3个群体;IV类的变异系数和相对极差最小,包括P11、P1、P9、P7共4个群体(表6)。结合各取样群体的分布规模分析(表1),不难看出属于I类与II类的群体其分布规模较大,而属于III类和IV类的群体其分布规模较小。或许这一结果暗示了这样一个道理:对于一个非近亲繁殖起源的随机交配的群体来说,群体越大其多样性可能越丰富。

表6 群体间变异系数和相对极差多重检验
Table 6 Duncan's test of CV and R'_i among populations

$CV(\%)$			R'_i		
群体 Population	均值 Means	多重比较 Duncan's	群体 Population	均值 Means	多重比较 Duncan's
P5	13.56	A	P4	82.27	A
P6	11.64	A	P6	77.56	A
P2	10.97	AB	P5	72.87	A
P4	10.08	AB	P2	62.73	AB
P3	9.363	AB	P8	61	AB
P8	9.293	AB	P7	57.1	B
P12	9.014	B	P13	57	B
P10	8.869	B	P12	52.83	B
P13	7.725	BC	P3	48.1	BC
P7	6.202	C	P10	44.47	C
P9	6.045	C	P9	42.17	C
P11	5.915	CD	P1	38.9	D
P1	4.637	D	P11	38.17	D

注:字母相同表示差异不显著,字母不同表示差异并不都显著,需依临界值而定
Note: Similar letter means the variations between populations are not significant at 0.05 level, while different letter indicates the variations between populations are possibly significant, depending on the critical value.

2.4 种实性状与生态因子间的相关分析

与地理生态因子间的相关分析结果表明,种子性状在水平分布方向与地理坐标密切相关,同时受温度和湿度影响(表7),其中种子宽性状比种子长和千粒重对生态因子的反映更灵敏(与 EGA 相关值

$r=0.614$)。 EGA 值因为综合了17个生态地理因子(顾万春等,1997),因此能够反映地理生态诸因素的综合效应。从表7可以看出,球果性状与生态因子间相关弱,而种子性状与生态因子间则相关较密切。从表7还可以看出,白皮松种实与海拔高度基本不相关,这与有些针叶树如云杉(*Picea asperata*)不同,这主要因为白皮松在垂直方向的分布范围不如云杉大。根据以往研究报道,白皮松的天然分布受土壤质地、基岩类型等的影响较大(赵焱等,1995)。

表7 白皮松种实性状与生态因子间的相关分析
Table 7 Correlation coefficient between phenotypic characteristics and ecological factors

	种子性状 Seed characteristics			球果性状 Cone characteristics	
	SL	SW	WT	FL	FW
生态梯度值 EGA	-0.436	-0.641	-0.469	-0.355	0.091
纬度 Latitude	-0.701	-0.816	-0.712	-0.769	0.157
经度 Longitude	-0.501	-0.512	-0.561	-0.004	-0.047
海拔高 Altitude	0.109	-0.197	0.065	-0.433	-0.004
年均温 Mean annual temperature	0.668	0.678	0.584	0.152	-0.104
年降水 Annual precipitation	0.601	0.661	0.57	0.328	-0.124

Note: $r_{0.05(12)}=0.5324$

总的来说,白皮松的种子性状呈现西南—东北地理变异走向,这与 EGA 的地理走向相似,而球果性状的梯度变异不很明显,这与王小平等(1998)的报道基本吻合。

2.5 变异系数与其亲-子代性状均值的相关分析

将1997年采种育苗的8个共有种源的苗期抽样调查数据与上述3个种子性状的均值、变异系数(CV)进行相关分析与检验。结果表明,3个性状的变异系数与其性状均值(亲代)不存在紧密相关,与子代的2年生苗高和地径、1年生苗干重之间基本上达到显著相关,亲代的种子3个性状的均值与子代3性状的均值间存在微弱的正相关,但相关均不显著(表8)。相对极差的相关分析结果(略)与上述变异系数的基本一致。这种相关性结果到底是一种巧合现象还是有某种内在原因,有待进一步探索。如果该结果是由某种内在的因素引起的,那将对探讨和揭示多样性保护与发展生产力的关系具有十分重要的启迪作用。事实上,Simons *et al.* (2000)在对*Lobelia inflata*种子性状变异研究中曾指出,种粒的大小影响种子的发芽率及发芽时间,而种子的发芽

表 8 白皮松种子多样性与亲-子代性状均值的相关分析
Table 8 Correlation analysis between seed phenotypic diversity and characteristics means of seed and seedling of *Pinus bungeana*

种子性状均值				变异系数			子代经济性状均值		
Means of seed characteristics				Coefficient of variation of seed characteristics			Means of seedling characteristics of progeny		
	SL	SW	WT	SL	SW	WT	H	D ₀	DW
Mean	SL	1							
	SW	0.904	1						
	WT	0.907	0.894	1					
CV	SL	-0.16	-0.02	-0.21	1				
	SW	-0.02	0.05	-0.02	0.93	1			
	WT	0.082	0.409	0.173	0.729	0.675	1		
Mean	H	0.13	0.111	-0.11	0.657	0.539	0.35	1	
	D ₀		0.308	0.277	0.22	0.504	0.60	0.393	0.357
	DW	0.27	0.084	0.083	0.593	0.736	0.205	0.537	0.815

Note $n = 8$, $r(0.05) = 0.63$, $r(0.1) = 0.55$

率及发芽时间又显著地影响芽苗存活率。Simons 等进一步研究指出,种子大小的变异与长成的植株变异及其适应性之间具有显著的联系。当然,应该明确的是,较大的种实变异可能为未来生长发育提供了更多的选择潜力(自然的或人工的选择)或具有更大的适应环境的能力,但它本身并不可能直接反映性状的优劣。

3 结论

1) 在年代差异检验的基础上,将 13 个群体种子的 3 个性状进行合并方差分析,结果群体间和群体内差异均达极显著($\alpha = 0.01$)或显著($\alpha = 0.05$),说明其群体间和群体内存在广泛的变异。

群体内的方差分量接近 80%,是白皮松表型变异的主要部分,但白皮松天然群体间的表型分化也十分明显, $V_{ST} = 22.86\%$ 。

2) 从白皮松表型变异特征分析结果来看,种子 3 个性状的变异系数(CV)与相对极差(R'_i)的变异基本一致。依据种子 3 个性状的 CV 和 R'_i 的方差分析结果显示,群体间存在显著或极显著差异。Duncan's 多重比较将 13 个群体按群体内表型变异程度高低分为 I、II、III、IV 共 4 组,其中 I 和 II 组群体的表型多样性程度高于 III 和 IV 组群体。

3) 种子性状呈东北—西南向梯度变异,而球果性状无明显的梯度变异趋势。

4) 种实性状的变异与长成植株的变异之间可能存在某些联系,但还需要进一步深入研究。上述分析为白皮松天然资源遗传多样性保护评价和开展种质利用提供了可用的信息。

致谢 衷心感谢陈英歌、姜英淑、何燕、穆吕钦、罗军民、王襄平、郑欣民、任本才、党小明、曾平安、曹敏、张中山、杨宏藩、白凡、王志平、任真、舒永宏、刘小军、崔本义、刘跃进、贾玉虎、吴里安、张超英、张凤歧、封集体、李军、郑子青等在白皮松种实采集中的鼎力协助。

参考文献

蔡立立,王希华,宋永昌,1999. 中国东部亚热带青冈果实形态变异的研究. 生态学报,19(4): 581 ~ 586
崔克明,张仲鸣,李举怀,1997. 白皮松形成层活动周期中过氧化物酶和脂酶同工酶的变化. 北京大学学报(自然科学版),33(2): 189 ~ 196
葛颂,王明庥,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
顾万春,李斌,游应天,郭文英,胡新生,阎洪,国丰富,1997. 生态梯度轴(EGA)区划林木育种区的研究. 生态学报,17(2): 159 ~ 169
何燕,李斌,姜淑英,卢宝明,王荣川,2001. 白皮松种源苗期变异与选择. 林业科技通讯,(6): 5 ~ 8
李斌,顾万春,夏良放,谭德仁,封建文,2001a. 鹅掌楸种源材性遗传变异与选择. 林业科学,37(2): 42 ~ 50
李斌,顾万春,夏良放,李锡泉,干少雄,2001b. 鹅掌楸种源遗传变异与选择评价. 林业科学研究,14(3): 237 ~ 244
李吉跃,张建国,1993. 我国北方主要造林树种耐寒机理及分类模型的研究(I). 北京林业大学学报,15(3): 1 ~ 13
潘玉兴,1998. 饱经沧桑的于林白皮松. 中国林业,(6): 44
庞广昌,姜冬梅,1995. 群体遗传多样性和数据分析. 林业科学,31(6): 543 ~ 550
王军辉,顾万春,李斌,郭文英,夏良放,2000. 桉木优良种源/家系的选择研究. 林业科学,36(3): 59 ~ 66
王小平,刘晶岚,王九龄,刘春江,1998. 白皮松种子及球果形态特征的地理变异. 北京林业大学学报,20(3): 25 ~

31

王小平,王九龄,刘晶岚,王国治,1999. 白皮松分布区的气候区划. 林业科学,35(4):101~106

吴中伦,1956. 中国松树的分类与分布. 植物分类学报,5(3):131~278

鑫森,1998. 最南界的野生白皮松. 湖南林业,(10):28

阎爱民,陈文新,1999. 苜蓿、草木樨、锦鸡儿根瘤菌的表型多样性分析. 生物多样性,7(2):1~8

张含国,高士新,张敏莉,1995. 长白落叶松天然群体遗传结构的研究. 东北林业大学学报,23(6):21~31

赵焱,张学忠,王孝安,1995. 白皮松天然林地理分布规律. 西北植物学报,15(2):161~166

Simons A M and M O Johnston, 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. *American Journal of Botany*, 87(1):124~132

Bagchi S K, D N Joshi and D S Rrwat, 1990. Variation in seed size of *Acacia* spp. *Silvae Genetica*, 39(3~4):107~110

Daniel L H and G C Andrew, 1989. Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Inc USA, 1~670

El-Kassaby Y A and O Sziklai, 1982. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected Douglas-fir population. *Forestry Ecology and Management*, (4):115~126

Farmer R E, 1993. Latitudinal variation in height and phenology of Balsam Poplar. *Silvae Genetica*, 42(2~3):148~153

Fu L, N Li and R R Mill, 1999. Pinaceae. In: Wu Z-Y, P H Raven (eds.), *Flora of China* (4). Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 11~52

King J N, F C Yeh and J C Heaman, 1998. Selection of growth and yield traits in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, 37(3~4):158~164

Nei M, 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, 70(12):3321~3323

Yeh F C and Y A El-Kassaby, 1980. Enzyme variations in natural populations of Sitka Spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, (10):415~422

(责任审稿人 :黄敏仁 ;责任编辑 :时意专)