

DOI:CNKI:61-1390/S. 20110810. 1017. 007

网络出版时间:2011-08-10 10:17:00

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20110810.1017.007.html>

毛榉天然群体种实表型多样性研究

康永祥,赵宝鑫,负玉洁,陈 绵

(西北农林科技大学 林学院,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 【目的】通过对全国毛榉主要自然分布区种实性状的大量调查及测算,研究毛榉种实性状的自然变异特点和地理变化规律,为毛榉全国选优策略和栽培区划的制定提供科学依据。【方法】以毛榉主要分布区的 9 个具有代表性的群体为研究对象,对种子直径、种壳厚度、百果质量等 9 个种实性状进行了系统比较分析,采用巢式设计方差分析、多重比较、相关分析、聚类分析等数学方法,探讨毛榉种实在群体间及群体内的表型多样性。【结果】毛榉种实性状在群体间及群体内存在丰富的变异,群体间平均表型分化系数为 23%。果皮厚度、种壳厚度、实壳比的变异系数分别为 27.42%,25.03%和 25.19%,而种子直径的变异系数仅为 9.61%。9 个表型性状之间多数呈极显著或显著相关。果皮厚度与纬度呈显著正相关($R=0.808$),种壳厚度与纬度、降水量均有显著相关性($R=-0.892,0.787$),实壳比则与经、纬度呈显著相关($R=0.815,0.850$)。利用群体间欧氏距离进行 UPGMA 聚类分析表明,毛榉群体可以划分为 3 类。【结论】群体间种实性状变异小于群体内变异,果皮与种壳的变异较大,而种子直径的稳定性较强。杨凌和青州的变异程度较其他群体高且杨凌种子的综合品质最好,边缘群体与中心群体差异较为明显。在空间分布上,实壳比与经、纬度呈双向变异模式,果皮厚度、种壳厚度与纬度显著相关,种壳厚度与年降水量呈显著正相关。

【关键词】 毛榉;天然群体;表型多样性;种实性状

【中图分类号】 Q949.763.408

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2011)09-0107-11

Study on phenotypic diversity of seeds and fruits' characteristics in *Cornus walteri*

KANG Yong-xiang,ZHAO Bao-xin,YUN Yu-jie,CHEN Mian

(College of Forestry,Northwest A&F University,Yangling,Shaanxi 712100,China)

Abstract: 【Objective】 In order to provide scientific basis for the national strategy and development of cultural division of *Cornus walteri*,morphological characteristics of seeds and fruits were investigated and determined in major natural distribution,which also can reveal natural variation and geographic evolution. 【Method】 The subjects of the study were 9 representative populations of *C. walteri* from main natural distributions in china. Phenotypic diversities among/within population were discussed by comparing and analyzing 9 morphological characteristics of seeds and fruits such as seed diameter,shell thickness,the weight per 100 fruits and so on. The methods of nest design,multi-comparison,related analysis and hierarchical cluster analysis were used for analysis of experimental results. 【Result】 There were significant differences in phenotypic variation among populations and among individuals within populations. The mean phenotypic differentiation coefficient V_{ST} between populations was 23%. In different individuals within populations,the CV of three phenotypic traits (pericarp thickness,shell thickness,solid-shell ratio) was 27.42%,25.03% and 25.19%,respectively,while the CV of seed diameter was only 9.61%. Most phenotypic traits were

* [收稿日期] 2011-03-14

[基金项目] 林业公益性行业科研专项(200804010)

[作者简介] 康永祥(1963—),男,陕西乾县人,副教授,硕士生导师,主要从事树木学和能源植物研究。

E-mail:kangchenj@yahoo.com.cn

highly significantly or significantly correlated. Pericarp thickness and the latitude had a significantly positive correlation ($R = 0.808$), shell thickness, latitude and rainfall were significantly correlated ($R = -0.892, 0.787$), fruit-shell ratio was significantly correlated with the latitude and longitude simultaneously ($R = 0.850, 0.815$). The 10 populations of *C. walteri* investigated could be divided into three groups according to the UPGMA cluster analysis. 【Conclusion】 Phenotypic variation of seeds and fruits between populations was greatly smaller than that within populations. The traits stability of seed diameter was higher than that of other traits, compared to other characters, there was a big variation in pericarp and shell. The degree of variation of Yangling and Qingzhou was higher than that of other populations, moreover, the integrated quality of seeds from Yangling was the best. The solid-shell ratio of natural populations within *C. walteri* species was affected mainly by latitude and longitude in spatial distribution. Pericarp thickness and shell thickness were significantly related to latitude, while shell thickness was positively related to precipitation.

Key words: *Cornus walteri*; natural population; phenotypic diversity; morphological characteristics of seeds and fruits

毛榉(*Cornus walteri*)为山茱萸科(Cornaceae) 榉木属落叶乔木,树皮块状或条状剥落;花期在 5 月,果熟期 8—10 月^[1];30 年左右进入盛果期,寿命长达 300 年以上,4—6 年即可开花结果^[2];果肉和种仁富含油脂,果实含油量为 31.8%~41.3%,其食用价值高于豆油和花生油^[3]。毛榉既是优良的用材树种,也可用于荒山造林和营造水土保持林,同时也是优良的园林绿化树种^[4]。毛榉天然分布较为广泛,东北起辽宁,南至湖南,西南到云南、贵州,东至江苏、浙江,西至甘肃、宁夏,以山东、山西、陕西、河南等省分布较为集中。毛榉为中性偏阳树种,耐干旱瘠薄,在中性、酸性和石灰岩微碱性土壤中均能生长,多呈散生或团块状分布,散生于针阔叶混交林或杂灌林中^[5-6]。

毛榉由于其分布范围广,栖居环境条件差异大,在长期进化过程中,为了适应环境而形成了与之相适应的复杂的遗传变异^[5,7]。果实及种子变异是物种变异的重要性状之一^[8],不仅决定着物种的扩散能力和种群的分布格局^[9],而且也是人类开发利用的重要经济性状之一。目前,对毛榉的研究多集中于栽培方面^[1-2,10-11],而有关其果实及种子表型多样性变异的研究尚未见报道。因此,项目组对全国主要自然分布区内毛榉的形态变异数据进行了为期 2 年的调查,以果实的经济性状为基础,对毛榉果实及种子的形态变异多样性进行了系统研究,旨在探索毛榉种源(产地)之间、群体之间和个体之间的变异模式,揭示毛榉的种实形态变异规律和遗传分布格局,为毛榉选优策略的制定和人工栽培区划提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

在对全国毛榉资源进行广泛调查的基础上,从毛榉主要自然分布区所在的山东、陕西、山西、河南、河北、江西 6 个省份选定 10 个具有代表性的群体进行采种,采种区域见图 1。

于 2009 和 2010 年连续 2 次进行毛榉果实采集,其中 2009 年采集了 3 个群体,2010 年采集了 9 个群体(含 3 个重复采样的群体),分别为陕·杨凌、豫·卢氏、鲁·博山、鲁·沂源、鲁·青州、冀·井陉、晋·阳城、赣·庐山、陕·千阳,各群体的相关地理位置、生态条件及分布状况见表 1。由于庐山和千阳群体资源较少且采种困难,种实性状数据较少,因此仅参与了部分统计分析。在 2 次采集的重复群体中进行定株采集,用于年际间果实变化和种实性状的差异分析。

1.2 毛榉种实性状的测定方法

在已选定的 7 个毛榉天然群体(庐山、千阳除外)内,选取正常结实的单株进行调查和采种,每个群体测定 30 个单株,要求株间距离至少在 50 m 以上,尽量避免采种株间的亲缘关系。群体内单株按照东、南、西、北 4 个方向于树冠中部均匀采种,每个方向 100 粒,每株共 400 粒,混匀。

1) 形态性状测定。将每个单株的果实混匀并随机挑选 30 粒,用游标卡尺逐粒测定种孔方向中轴长度及其垂直方向长度,分别作为果实纵径(Fruit vertical diameter, FV)和果实横径(Fruit horizontal diameter, FH);同时剥去果皮,分别测量种子直径

(Seed diameter,SD)与种壳厚度(Seed shell thickness,ST),测量精度均为 0.01 mm。最后,对以上实测数据进行整理,计算出果实纵横径比作为果形指数(Fruit shape index,FS),并将果实直径(纵横径平均值)与种壳厚度的比值定义为实壳比(Fruit-shell ratio,SR),以果实直径与种子直径差值的一半作为果皮厚度(Pericarp thickness,PT),精度为

0.001 mm。

2) 质量测定。对群体内按单株随机挑选 100 粒新鲜果实进行百果质量(100-fruit weight,FW)测定,称量精度 0.001 g,重复 10 次;采集每个群体混合果实大约 500 g,经去皮、清洗和干燥后,随机取 100 粒种子,称量种子百粒质量(100-seed weight,SW),每个群体重复 10 次,称量精度 0.001 g。

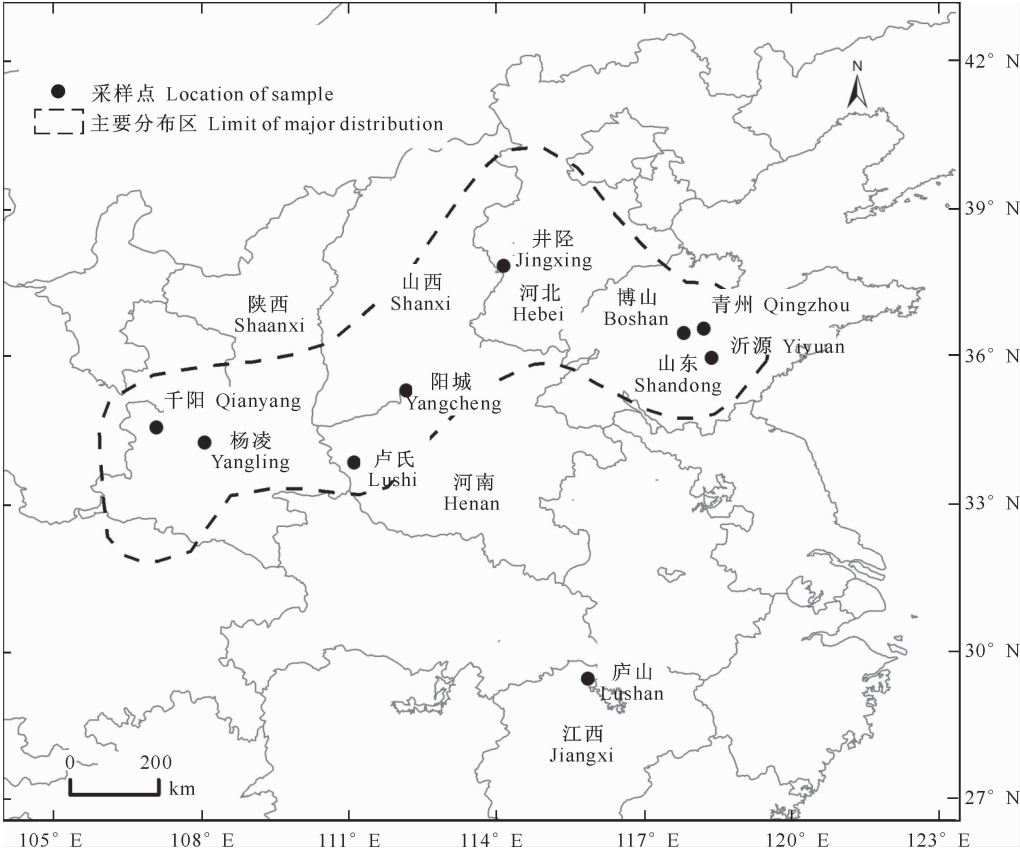


图 1 毛栎天然分布区与种实采集点示意图

Fig. 1 Collection localities of seeds and fruits and natural distribution of *C. walteri*

表 1 毛栎采集群体的地理位置、生态条件及分布状况

Table 1 Geographical and related ecological factors and distribution of the sampled populations in *C. walteri*

群体 Population	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	海拔/m Altitude	年降水量/ mm Annual precipitation	均温/℃ Average temperature			分布特点 Distribution characteristics	土壤 Soil
					全年 Annual	1月 January	7月 July		
杨凌 # Yangling	34°17′	108°04′	514	660	12.9	−0.1	26.6	块状 Lump	棕壤土 Brown soil
卢氏 # Lushi	33°52′	111°06′	1 172	622.3	12.5	−9.0	25.0	零星 Spare	褐土、黄棕壤土 Cinnamon, yellow brown soil
博山 # Boshan	36°31′	117°48′	430	694	12.8	−3.9	25.6	小块状 Small lump	棕壤土、褐土 Brown soil, cinnamon
沂源 # Yiyuan	36°00′	118°22′	442	698.4	11.9	−3.5	25.2	连片 Larger lump	棕壤土 Brown soil
青州 # Qinzhou	36°36′	118°13′	256	641.3	13.1	−2.2	26.5	块状 Lump	棕壤土、褐土 Brown soil, cinnamon
井陘 # Jingxing	37°52′	114°08′	602	530	12.8	−2.6	26.2	连片 Larger lump	褐土 Cinnamon

续表 1 Continued table 1

群体 Population	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	海拔/m Altitude	年降水量/ mm Annual precipitation	均温/℃ Average temperature			分布特点 Distribution characteristics	土壤 Soil
					全年 Annual	1 月 January	7 月 July		
阳城 # Yangcheng	35°20′	112°10′	1 475	738	9.8	−14.6	28.0	块状 Lump	褐土 Cinnamon
庐山 # Lushan	29°29′	115°52′	1 100	1 917	1.0	4.6	21.9	零星 Spare	红壤土、黄壤土 Red soil,yellow soil
千阳 # Qianyang	34°35′	107°05′	1 082	627.4	11.8	−1.6	24.5	小块状 Small lump	黄棕壤土 Yellow brown soil

注:## 为 2009 和 2010 年 2 次均采种的重复群体,# 为 2010 年采种群体。
Note:The populations with ## were collected both in 2009 and 2010,those with # were collected in 2010.

1.3 毛榛种实性状的统计分析

1.3.1 种实性状变异的方差分析及表型分化系数

对 2010 年调查的 7 个群体(庐山、千阳除外)的种实性状数据进行巢式设计方差分析^[12],其线性模型为: $Y_{ijk}=\mu+P_i+T_{j(i)}+e_{ijk}$ 。其中, Y_{ijk} 为第 i 个群体第 j 个单株第 k 个观测值, μ 为总均值, P_i 为第 i 个群体的效应值, $T_{j(i)}$ 为第 i 个群体内第 j 个单株的效应值, e_{ijk} 为实验误差。群体间表型分化系数则参照葛颂等^[13]的方法计算,公式为 $V_{st}=\delta_{t/s}^2/(\delta_{t/s}^2+\delta_s^2)$;式中 $\delta_{t/s}^2$ 为群体间方差分量, δ_s^2 为群体内方差分量。

1.3.2 各性状均值、标准差、相对极差及变异系数

对不同群体的种实性状指标分别计算均值、标准差、相对极差(R'_i)和变异系数(CV)。用变异系数(CV)表示表型性状的离散程度,用相对极差(R'_i)表示极端差异程度,其公式为 $R'_i=R_i/R_0$,其中 R_i 为群体内极差, R_0 为性状总极差。

1.3.3 群体种实性状的聚类分析 利用欧氏平均距离,采用类间平均连锁法^[14],依据 8 个种实性状

数据(未包括百粒质量)对 7 个群体(庐山、千阳除外)进行聚类分析。

1.3.4 种实性状与地理生态因子的相关分析 统计整理各群体种实性状的平均值,利用相关分析计算种实性状间的相关性及其与地理生态因子间的相关性(Perason 系数)。

以上数据均采用 SPSS18.0 及 SAS9.1 统计学软件的相关程序进行分析。

2 结果与分析

2.1 2 次采种重合毛榛群体种实性状的年际差异

对毛榛重合群体共有的 5 个种实性状数据(FH、PT、ST、SD、SR)的年际差异进行独立样本 T 检验,结果见表 2。由表 2 可知,在 5 个种实性状中,大多数性状年际间无明显差异,而部分性状(ST、SD)在年际之间存在显著或极显著差异($P<0.05$ 或 0.01)。因此,为了避免不同时期部分性状差异可能造成的干扰,以下所有统计分析数据均统一采用 2010 年的表型调查数据。

表 2 3 个毛榛群体种实性状的年际 T 检验

Table 2 T -test of morphological characteristics of seeds and fruits among 3 populations in *C. walteri*

群体 Population	果实横径/mm FH	果皮厚度/mm PT	种子直径/mm SD	种壳厚度/mm ST	实壳比 SR
杨凌 Yangling	−1.640	0.579	−3.367 *	−4.267 * *	1.647
沂源 Yiyuan	−2.952	−0.504	−4.511 * *	−4.066 * *	1.947
青州 Qingzhou	−0.207	0.425	−1.152	−1.769	1.750

注:* 表示在 $P<0.05$ 水平上差异显著,** 表示在 $P<0.01$ 水平上差异显著。表 3 同。
Note:* represents significant difference at $P<0.05$ probability level,** represents significant difference at $P<0.01$ probability level. Table 3 is the same.

2.2 种实形态在毛榛群体间(内)差异水平的方差分析

对 7 个毛榛群体的种实性状进行巢式方差分析,研究毛榛种实性状在群体间及群体内的差异性,结果见表 3。由表 3 可以看出,7 个种实性状在群体间和群体内的差异均达到极显著水平,而仅有种子直径在群体间的差异不明显。方差分析结果表明,

毛榛的种实性状不论是在群体内还是群体间,均存在广泛差异,这与目前国内学者对大多数植物种实性状表型多样性的研究结果一致^[9,13-17]。这种差异既来源于群体间与群体内遗传基础的差异,也与立地环境差异有关,这些广泛的变异为优良类型的选育提供了丰富的物质基础,也为栽培区划提供了参考依据。

表 3 毛柞群体间或群体内种实性状的方差分析结果

性状 Trait	均方 Mean Square			F 值 F value	
	群体间 Among populations	群体内 Within population	误差 Error	群体间 Among populations	群体内 Within population
果实横径 FH	65.177 6(6)	6.859 8(203)	0.594 5(6 090)	9.50 * *	11.54 * *
果实纵径 FV	47.460 3(6)	8.306 0(203)	0.749 4(6 090)	5.71 * *	11.08 * *
果形指数 FS	2.147 4(6)	0.134 8(203)	0.019 1(6 090)	15.93 * *	7.05 * *
果皮厚度 PT	9.505 2(6)	0.917 9(203)	0.070 1(6 090)	10.36 * *	13.09 * *
种子直径 SD	48.614 6(6)	35.575 3(203)	1.224 9(6 090)	1.37	29.04 * *
实壳比 SR	534.337 2(6)	44.027 1(203)	4.093 8(6 090)	12.14 * *	10.75 * *
种壳厚度 ST	2.440 7(6)	0.354 9(203)	0.039 0(6 090)	6.88 * *	9.09 * *
百果质量 FW	2 342.483 7 (6)	134.651 1(203)	0.413 2(1 890)	17.40 * *	325.87 * *

注:括号中数据代表自由度。
Note:The number in parentheses represent degrees of freedom.

2.3 毛柞种实性状的变异特征

2.3.1 平均值与多重比较 对不同毛柞群体种实性状均值的多重比较(表 4)可知,毛柞的种实形态特征在群体间存在显著差异。果实百果质量、种子百粒质量均为西部群体杨凌最大,西南部卢氏最小;果实横径为北部群体井陉最大,西南部卢氏最小;果

实纵径为东北部博山群体最大,西南部卢氏最小;果形指数最大的为东北部博山,北部井陉最小;果皮厚度以北部井陉最大,西南部卢氏最小;西部杨凌的种子直径最大,东北部博山最小;种壳厚度为南部庐山最大,东北部群体青州最小;实壳比以青州最大,西南部卢氏最小。

表 4 毛柞 9 个天然群体种实性状的均值和标准差

群体 Population	果实横径/mm FH	果实纵径/mm FV	果形指数 FS	果皮厚度/mm PT	种子直径/mm SD
杨凌 Yangling	6.741±0.739 bc	6.698±0.733 bc	0.998±0.089 bc	0.857±0.271 c	5.007±0.486 a
卢氏 Lushi	6.247±0.525 d	6.209±0.535 d	0.997±0.097 bc	0.815±0.270 c	4.599±0.471 def
博山 Boshan	6.257±0.554 d	6.928±0.608 a	1.111±0.092 a	1.059±0.234 ab	4.474±0.465 f
沂源 Yiyuan	6.794±0.643 b	6.713±0.662 abc	0.990±0.075 c	1.018±0.245 b	4.718±0.373 bcd
青州 Qingzhou	6.641±0.657 bc	6.732±0.611 abc	1.019±0.092 bc	1.030±0.262 ab	4.628±0.471 cde
井陉 Jingxing	7.017±0.448 a	6.664±0.713 bc	0.953±0.103 d	1.105±0.232 a	4.630±0.285 cde
阳城 Yangcheng	6.664±0.535 bc	6.832±0.702 ab	1.029±0.107 b	0.997±0.238 b	4.755±0.374 bc
庐山 Lushan	—	—	—	—	4.816±0.424 b
千阳 Qianyang	6.559±0.379 c	6.597±0.290 c	1.007±0.023 bc	1.012±0.163 b	4.509±0.216 ef
平均 Mean	6.622±0.646	6.682±0.688	1.015±0.105	0.983±0.269	4.689±0.451

群体 Population	种壳厚度/mm ST	实壳比 SR	百果质量/g FW	百粒质量/g SW
杨凌 Yangling	0.860±0.186 b	8.151±1.807 d	22.389±5.216 a	8.211±0.119 a
卢氏 Lushi	0.804±0.178 bc	8.111±1.827 d	15.103±1.566 e	4.684±0.148 e
博山 Boshan	0.727±0.180 de	9.630±2.465 abc	15.114±2.054 e	6.784±0.143b
沂源 Yiyuan	0.729±0.174 de	9.733±2.222 ab	17.548±3.719 d	5.751±0.177 c
青州 Qingzhou	0.705±0.233 e	10.157±2.476 a	18.035±4.700 d	5.758±0.132 c
井陉 Jingxing	0.743±0.156 de	9.612±2.235 abc	20.904±2.281 b	5.858±0.022 c
阳城 Yangcheng	0.779±0.169 cd	9.084±2.271 bc	19.730±4.029 c	5.436±0.086 d
庐山 Lushan	0.944±0.227 a	—	—	6.765±0.214 b
千阳 Qianyang	0.741±0.074 de	8.950±0.810 c	—	—
平均 Mean	0.766±0.192	9.211±2.320	18.403±4.432	6.156±1.020

注:—代表未调查的种实数据,其中每个种实指标的平均项并没有统计此项,表 5 同。同列数据后标不同字母者表示差异显著($P<0.05$)。
Note:—represents morphological characteristics data of seeds and fruits that is not investigated,meanwhile,the table do not have counted those data in mean of each of traits,Table 5 is the same. The column data marked with different letters indicated that significant differences($P<0.05$).

综上所述,毛柞种实性状均不同程度地表现出 边缘群体易于分化的特点。对百粒质量、百果质量

和种子直径比较后发现,西部边缘群体杨凌的上述性状值均显著大于其他群体,这说明杨凌种子大小与饱满程度相对较好,这一结论也与野外调查及田间育苗的出苗率相一致。从各群体的地理分布来看,多数性状的地理变化规律不连续,然而,不同性状在群体间的差异较明显,在边缘群体和中心群体中表现尤为突出。毛桃作为重要的木本油料作物,其果皮和种仁为主要含油部位,而果皮厚度与实壳比均在一定程度上反映了含油潜力,东北部群体青州的这 2 个性状值均较大且种壳较薄,因此可以作为选择高效油用毛桃的种质资源区。

2.3.2 性状的离散特征 变异系数是统计学上表示变异程度的重要指标,可以反映性状值的离散性特征,数值越大说明性状的离散度越大。毛桃各群体种实性状变异系数差异(表 5)表明,果皮厚度、实壳比、种壳厚度、百果质量的变异系数均可达 25% 左右,较其他性状变异程度大,这说明在毛桃的果实结构中,外部果皮和中部种壳变异较大,而种子直径变异系数最小,仅为 9.61%,可见种子直径较其他

性状的稳定性高。通过对各群体种实性状变异系数的平均值进行对比发现,青州和杨凌群体的平均变异较大(16.61%,15.61%),并陘的平均变异最小(12.30%)。同时,群体间及群体内不同种实性状差异较大且表现不一致,其中杨凌群体的果实横、纵径变异系数均较其他群体大(10.96%,10.95%),而百粒质量最小(1.5%),果皮厚度是杨凌毛桃群体种实性状中变异系数最大的指标,说明杨凌群体的果皮厚度变异是影响果实整体形态变异的主要来源;卢氏的果皮厚度和种子百粒质量变异均较其他群体大(33.13%,3.16%),且种子直径的变异也较大(10.23%),而百果质量变异却最小(10.37%),这反映了卢氏群体的果皮和种子直径反向协调变异的特点;青州的百果质量和种壳厚度变异系数较其他群体大,分别为 26.06%和 33.06%,这说明该群体果实整体变异较大且种壳厚度极为不均;北部并陘的果形指数变异系数在各群体中最大(CV=10.85%),而果皮厚度、种子直径、种壳厚度却较小(CV=21.02%,6.16%,21.03%)。

表 5 毛桃 9 个天然群体种实性状的变异系数

Table 5 Coefficient of variation of morphological characteristics of seeds and fruits of 9 populations in *C. walteri*

群体 Population	变异系数/% CV									平均 Mean
	果实横径 FH	果实纵径 FV	果形指数 FS	果皮厚度 PT	种子直径 SD	种壳厚度 ST	实壳比 SR	百果质量 FW	百粒质量 SW	
杨凌 Yangling	10.96	10.95	8.94	31.66	9.71	21.64	22.18	22.99	1.50	15.61
卢氏 Lushi	8.40	8.61	9.73	33.13	10.23	22.17	22.52	10.37	3.16	14.26
博山 Boshan	8.85	8.78	8.24	22.11	10.40	24.75	25.60	13.59	2.11	13.83
沂源 Yiyuan	9.46	9.86	7.54	24.07	7.90	23.80	22.83	21.19	3.08	14.42
青州 Qingzhou	9.89	9.07	9.07	25.48	10.18	33.06	24.38	26.06	2.29	16.61
并陘 Jingxing	6.39	10.70	10.85	21.02	6.16	21.03	23.26	10.91	1.53	12.30
阳城 Yangcheng	8.03	10.28	10.45	23.86	7.87	21.65	25.00	20.42	1.58	14.35
庐山 Lushan	—	—	—	—	8.81	24.01	—	—	3.16	—
千阳 Qianyang	5.78	4.40	2.27	16.15	4.80	10.01	9.06	—	—	—
平均 Mean	9.75	10.29	10.31	27.42	9.61	25.03	25.19	24.08	16.58	17.58

注:千阳群体由于采样数量较少,因此变异系数较小,但不影响各性状的平均结果,仅作为群体内各性状间变异程度差异的参考。

Note: Because the sampled fruit number of Qianyang population was small relatively, so the CV was small, but those won't affect the average results for erch trait, they were only as a reference value of difference variation between characters within populations.

2.3.3 性状极差变异特征 为了消除量纲不同的差异而使性状间具有可比性,特采用相对极差(R_i')表示各群体内性状的极端变异程度。通过对 9 个毛桃群体性状间的总极差分析(表 6)可知,果形指数的总极差最小,仅为 1.39,总极差较大的性状为实壳比和百果质量,分别为 32.51 和 28.96 g。进一步对比相对极差可知,群体的性状间极端变异程度多数表现为不一致,仅有果实横径和百果质量比较一致,杨凌与青州相对极差变化较大,变化较小的群体为并陘和卢氏,这 2 个性状相对极差的变异情形与变异系数也较为吻合,规律性较强;同一性状在

群体间变化也很大,有的甚至可相差 50%,其中青州群体有 3 个性状(SD、FW、ST)的相对极差均达到了 90%以上,而并陘地区的果实纵径相对极差更是达到了 100%,可见青州和并陘群体部分性状的极端变异程度很高。由此可以看出,受各地区群体遗传及环境差异的影响,各性状在群体间的极端变异差异较大,从而使群体间性状的极端变异规律不一致。总之,毛桃的地理种源变异复杂而且群体内变异也相当丰富,这些无疑是优良种源和单株选择的基础。

表 6 毛栎 9 个天然群体种实性状的相对极差

Table 6 Relative extreme value difference of seeds and fruits characteristics of 9 populations in *C. walteri*

群体 Population	相对极差/% Relative extreme value								
	果实横径 FH	果实纵径 FV	果形指数 FS	果皮厚度 PT	种子直径 SD	种壳厚度 ST	实壳比 SR	百果质量 FW	百粒质量 SW
杨凌 Yangling	88.01	71.53	54.64	67.62	47.56	71.01	36.68	79.43	0.37
卢氏 Lushi	63.62	56.12	88.10	73.45	55.75	55.07	38.78	27.70	0.80
博山 Boshan	60.57	55.57	46.08	43.03	55.23	45.89	45.20	30.18	0.53
沂源 Yiyuan	93.09	53.09	49.88	64.40	44.25	47.34	38.25	53.82	0.78
青州 Qingzhou	88.01	60.25	46.60	78.12	95.82	94.20	59.84	94.58	0.58
井陘 Jingxing	54.27	100.00	75.91	62.92	28.75	56.52	93.18	37.37	1.71
阳城 Yangcheng	71.75	44.02	48.13	39.90	39.90	63.29	81.89	53.39	0.40
庐山 Lushan	—	—	—	—	40.77	54.11	—	—	0.80
千阳 Qianyang	24.18	13.96	4.80	14.43	11.14	14.30	9.57	—	—
总极差 Total extreme value	4.92	7.27	1.39	2.89	5.74	2.07	32.51	28.96	—

注：—代表未调查的种实数据，其中每个种实指标的总计项并没有统计此项；千阳群体由于采种数量较少，因此相对极差较小，仅作为地区内各性状间变异程度差异参考。

Note:—represents morphological characteristics data of seeds and fruits that was not investigated, meanwhile, we did not have counted those data in total of each of traits. Because the number sampled fruit of Qianyang population was small relatively, so the R_i' was small, but those won't affect the average results for each trait, they were only as a reference value of difference variation between characters within populations.

2.4 种实形态性状在毛栎群体间的表型分化

表型分化系数与遗传分化系数相对应，表示群体间变异占遗传总变异的百分比，反应群体间表型分化值的大小，其值越大，表明群体间的遗传分化越

大，群体间的遗传变异也越大^[18]。本研究在巢式方差分析的基础上，按照各性状的方差分量组成，计算出各分量占总变异的比例，结果见表 7。

表 7 毛栎种实性状的方差分量及群体间(内)的表型分化系数

Table 7 Variance portions and differentiation coefficients of morphological characteristics of seeds and fruits among/within populations in *C. walteri*

性状 Trait	方差分量 Variance portion			方差分量百分比/% Percentage of variance portion			表型分化 系数/% Differentiation coefficient of phenotypic traits V_{ST}
	群体间 Among population ($\delta_{t/s}^2$)	群体内 Within populations (δ_e^2)	误差 Error (δ_e^2)	群体间 Among population ($P_{t/s}$)	群体内 Within populations (P_e)	误差 Error (P_e)	
果实横径 FH	0.064 8	0.208 8	0.594 5	7.46	24.06	68.48	23.68
果实纵径 FV	0.043 5	0.251 9	0.749 4	4.16	24.11	71.73	14.73
果形指数 FS	0.002 2	0.003 9	0.019 1	8.86	15.29	75.85	36.70
果皮厚度 PT	0.009 5	0.028 3	0.070 1	8.84	26.19	64.97	25.24
种子直径 SD	0.014 5	1.145 0	1.224 9	0.61	48.02	51.37	1.25
实壳比 SR	0.544 8	1.331 1	4.093 8	9.13	22.30	68.58	29.04
种壳厚度 ST	0.002 3	0.010 5	0.039 0	4.67	20.29	75.24	17.97
百果质量 FW	7.359 4	13.423 8	0.413 2	34.72	63.33	1.95	35.41
平均 Mean				9.81	30.45	59.77	23.00

从表 7 可以看出，8 个性状的方差分量百分比均值，在群体间的方差分量占总变异的 9.81%，在群体内的方差分量占总变异的 30.45%；8 个种实性状群体间的表型分化系数为 1.25%~36.70%，其中果形指数表型分化系数最大，种子直径表型分化系数最小。各性状群体间的平均表型分化系数为 23%，约占总变异的 1/5，这说明毛栎种实性状的群体内变异大于群体间变异，反映了群体遗传与环境交互效应的复杂关系及其适应环境的程度差异，是

不同环境长期选择的结果，是群体分化的源泉^[19]。虽然毛栎群体间的变异小于群体内变异，但就物种分化来讲，群体间变异更为重要，因为它反映了地理与生殖隔离的作用，同时也是种内多样性的重要组成部分^[20]。与其他树种相比，毛栎群体间的表型分化系数属中等水平，低于油松^[21] ($V_{st}=51.86\%$) 和花楸^[18] ($V_{st}=45.76\%$)，而高于马尾松^[13] 和花旗松 ($V_{st}=6.44\%, 11.1\%$)^[17]。调查发现，毛栎为两性花植物，花粉常成粘块状，以虫媒传粉为主，复杂的

授粉方式使得遗传分化程度相对较高,这也与较低的表型分化系数相符合,反映了群体内变异程度较大的特点。

2.5 毛榛种实性状间的相关关系

对毛榛种实表型性状间的相关分析结果(表 8)表明,大多数性状之间存在极显著的相关性。其中,果实横径与百果质量呈极显著正相关性,相关系数为 0.824,故可考虑将果实横径作为间接反映百果

质量的重要选优指标;实壳比则与种壳厚度极显著负相关($R=-0.863^{**}$),而与果实横径相关性不强,这说明种壳厚度相对于果实横径变异更大,这也与变异系数反映的结果一致。其他种实性状间不同程度地也具有显著的相关性,但是相关系数并不大。总之,性状间的相关关系反映了果实生长过程中各部位差异化协调发育的特点。

表 8 毛榛种实性状间的相关系数
Table 8 Correlation analysis of seeds and fruits characteristics of *C. walteri*

性状 Trait	百果质量 FW	果实横径 FH	果实纵径 FV	果形指数 FS	果皮厚度 PT	种子直径 SD	种壳厚度 FT	实壳比 SR
百果质量 FW	1							
果实横径 FH	0.824**	1						
果实纵径 FV	0.533**	0.540**	1					
果形指数 FS	-0.252**	-0.421**	0.534**	1				
果皮厚度 PT	0.594**	0.517**	0.415**	-0.079	1			
种子直径 SD	0.425**	0.603**	0.702**	0.156*	-0.171*	1		
种壳厚度(ST)	0.399**	0.308**	0.183*	-0.116	0.380**	0.023	1	
实壳比(RS)	-0.056	0.105	0.226**	0.144*	-0.174*	0.358**	-0.863**	1

注: ** 表示极显著相关($P<0.01$), * 表示显著相关($P<0.05$)。表 9 同。
Note: ** represents very significant correlation at $P=0.01$ probability level, * represents very significant correlation at $P=0.05$ probability level($P<0.05$). Table 9 is the same.

2.6 毛榛群体间种实性状的聚类分析

进行聚类分析,结果见图 2。

依据 8 个种实性状(百粒质量除外)对毛榛群体

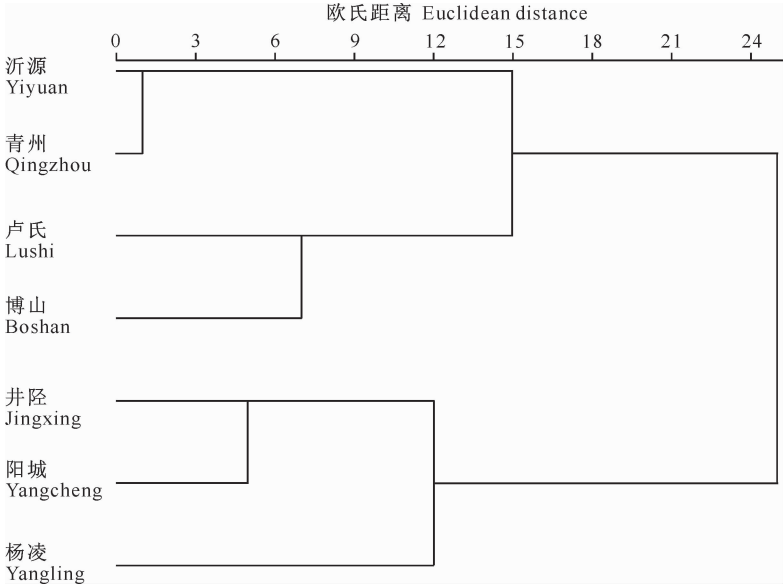


图 2 毛榛 7 个天然群体的种实性状聚类树状图

Fig. 2 UPGMA cluster based on the morphological characteristics of seeds and fruits of 7 populations in *C. walteri*

以欧氏距离 12~15 为阈值时,7 个毛榛群体可聚为 3 类,杨凌、井陘、阳城为第 1 类,该群体果实横径和百果质量为群体中最大,果实纵径变异大而种子百粒质量变异小,同时,该群体的果实成熟较早,因此,该地区为毛榛天然早熟区。卢氏、博山聚为 1

类,其果实大小、百果质量和种子直径均偏小,种子直径变异较大。青州、沂源聚为第 3 类,该类群实壳比较大,果皮较厚。总体而言,这种分类格局与群体的地理位置契合较好,呈现东北至西南带状的分类格局,其中,杨凌作为一个边缘群体与其他群体间有

明显差异;西南部群体(卢氏)与北部群体(井陉)也存在较大差异,这表明毛榛的边缘群体和中心群体的表型性状有明显差异,此聚类分析结果与种实性状的多重比较结果较为一致。

2.7 毛榛种实性状与采集地气候指标的关系

结合各群体的地理生态因子,进一步分析其种实性状与地理生态因子的相关关系,结果(表 9)表

表 9 毛榛种实性状与生态因子间的相关分析

Table 9 Correlation coefficient between phenotypic characteristics and ecological factors

性状	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude	年降水量 Annual Precipitation	年均温 Annual average Temperature	1 月均温 January average temperature	7 月均温 July average temperature
种子直径 SD	-0.409	-0.22	0.059	0.331	-0.124	0.514	0.048
种壳厚度 FT	-0.892**	-0.266	0.468	0.787*	-0.651	0.575	-0.549
果实横径 FH	0.481	0.024	-0.226	-0.334	-0.061	0.607	0.319
果实纵经 FV	0.538	0.418	-0.359	0.453	-0.177	0.674	0.519
果形指数 FS	-0.002	0.303	-0.086	0.606	-0.047	-0.068	0.107
果皮厚度 PT	0.808*	0.422	-0.283	-0.166	-0.051	0.439	0.031
实壳比(SR)	0.850**	0.815*	-0.532	0.007	0.093	0.249	0.112
百果质量 FW	-0.088	-0.504	-0.033	-0.209	-0.101	-0.241	0.595
百粒质量 SW	-0.226	-0.232	-0.351	0.241	-0.133	0.623	-0.097

3 结论与讨论

3.1 毛榛种实性状变异丰富

形态变异是物种遗传变异的表现形式,也是基因型和环境条件共同作用的结果^[22]。毛榛的平均表型分化系数为 23%,群体间变异小于群体内变异。其中,果形指数、百果质量表型分化系数较大($V_{ST}=36.7\%,35.41\%$),说明这 2 个性状相对于其他性状在群体间有较高的表型分化程度;而种子直径的表型分化系数最小($V_{ST}=1.25\%$),群体间较为稳定。种实性状表型分化系数的差异表明,一方面可能由于群体间地理隔离和环境选择压不同^[18],加之群体间基因交换的几率减少,逐渐形成各自相对比较稳定的群体表型特征;另一方面,由于不同表型性状受不同基因型控制,最终引起了不同程度的表型分化差异^[23]。对毛榛种实性状变异特征的分析表明,种壳厚度、果皮厚度、实壳比和百果质量变异程度较大,而种子直径、果实横纵径变异较小,这说明毛榛果实的结构性状变异较大,而形状上则相对稳定,这可能与性状间发育程度不同有关。通过性状间的对比发现,毛榛群体间(内)种实性状差异较大且表现不一致,变化较为复杂而不稳定。以上分析表明,毛榛种实指标在群体间和群体内均有较高变异程度,其中种壳厚度、果皮厚度、实壳比、百果质量在群体间和群体内均存在较大变异,这充分反映出果皮与种壳是种实形态变异的主要来源。

明,大多数种实性状与地理生态因子间的相关性不大,仅有 3 个种实指标(FT、PT、SR)与地理生态因子有显著相关性,其中,种壳厚度不仅与纬度呈极显著负相关($R=-0.892^{**}$),也与年降水量存在显著相关关系($R=0.787^{*}$);果皮厚度与纬度之间有极显著的相关性($R=0.808^{*}$);实壳比与经度和纬度均有显著相关性($R=0.815^{*},0.850^{**}$)。

3.2 毛榛种实性状的变异规律

通过种实性状相关性分析发现,毛榛种实性状间均存在较为密切的联系。种壳厚度与实壳比以及果实横径与百果质量之间相关性均较高,这说明果实横径可以作为反映百果质量的重要指标,而种壳分隔了果皮和种仁,其厚度决定二者的相对比例,进而间接影响果实含油量;实壳比是果实直径与种壳厚度的比值,反映了果实含油部位体积的大小,然而却只与种壳厚度存在极强的相关性,这与种壳厚度相对较高的变异系数相一致,为选择薄壳的优良类型提供了丰富的物质基础。

毛榛广泛分布于我国温带地区,复杂的地理环境造成了毛榛自然分布的不连续性,因此局部地区的地理隔离很可能造成基因交流障碍,形成毛榛不同群体间较为丰富的种实表型变异^[16]。相关分析结果表明,毛榛的大部分种实指标与生态因子间的相关性并不强,这可能与发育及遗传效应有关,因为特定的表型是基因型和发育所处的特定环境条件相互作用的结果。与此同时,部分种实性状则呈现一定的梯度变化规律性:随着纬度的增加,种壳变薄而果皮变厚,而实壳比更是呈现随纬度和经度双向变化的趋势,同时种壳厚度还与降水量有显著正相关性,这一点与王小平等^[24]对白皮松的研究结果一致。据此分析可知,随着纬度增加温度逐渐降低,而较厚的果皮含有更多的油脂,有利于抵御低温环境^[25-26];同时,只有薄壳才能在厚果皮缓慢分解的基

础上更易打破种壳的束缚并增强透气性^[27-30],从而快速促进种子萌发;因此,经过长期的自然选择,保留了果皮较厚而种壳较薄的这一变异特性。种壳厚度与降水量的相关关系说明,湿润的土壤环境更易滋生霉菌而致使种子霉变,从而影响种子自然更新能力,因此最终保留了种壳相对较厚的变异特征。由聚类分析结果可知,毛榉形态特征具有明显的地理区域特征,基本能够反映区域间的形态差异和地理分布格局,同时也反映了毛榉形态变异的地理不连续变化,这对于种源的区划和优良种源的选择具有积极意义。

3.3 毛榉种质资源的保存和遗传改良策略

毛榉丰富的形态变异为其资源良种化和产业化提供了广阔的前景。其群体内的分化程度远远高于群体间,因此,在遗传改良工作中既要重视群体和种源的优良选择,确定种子调拨区和调拨范围,以便为造林提供最适种源,同时又要考虑子代遗传的稳定性,从而提高优良个体的选择力度。对于选择育种而言,性状变异几率越大,变异幅度越大,选择效果越好。毛榉的种壳、果皮和百果质量的变异程度较高,这对毛榉果实性状的优良品种选择具有较好的效果。同时,对于变异相对丰富的群体和个体,积极开展原地或异地遗传资源的多样性保护也显得尤为重要。

[参考文献]

[1] 夏小岗. 黑棕子栽培技术及经济价值研究 [J]. 山西林业, 2009 (3): 19-40.
Xia X G. Cultivation techniques and study of economic value of *Cornus walteri* [J]. Forestry of Shanxi, 2009 (3): 19-40. (in Chinese)

[2] 高道花, 王玉欣. 毛榉及其栽培 [J]. 特种经济动植物, 2002 (9): 31-32.
Gao D H, Wang Y X. *Cornus walteri* and its cultivation [J]. Special Economic Animal and Plant, 2002 (9): 31-32. (in Chinese)

[3] 李秀全, 徐有明. 我国主要木本油料树种资源开发与林业生物能源林建设的探讨 [J]. 生物质化学工程, 2006, 40 (z1): 229-234.
Li X Q, Xu Y M. Discussion and development of major oleiferous tree species in China and their energy forest construction [J]. Biomass Chemical Engineering, 2006, 40 (z1): 229-234. (in Chinese)

[4] Edward F G, Dennis G W. *Cornus walteri* [R]. University of Florida; Institute of Food and Agricultural Sciences, 1993.

[5] 谭运德, 朱延林, 沈植国, 等. 河南省毛榉种质资源的自然分布与变异类型 [J]. 河南林业科技, 2010, 30 (2): 1-25.

Tan Y D, Zhu Y L, Shen Z G, et al. Natural distribution and variation type of *Cornus walteri* Wang, germplasm resources of Henan Province [J]. Henan Forestry Science and Technology, 2010, 30 (2): 1-25. (in Chinese)

[6] 王传贵, 柯曙华, 刘秀梅, 等. 毛榉的木材材性及用途 [J]. 安徽农业大学学报, 1994, 21 (3): 366-369.
Wang C G, Ke S H, Liu X M, et al. Wood qualities and uses of long-petioled dogwood (*Cornus walteri*) [J]. Anhui Agricultural University, 1994, 21 (3): 366-369. (in Chinese)

[7] 岳华峰, 邵文豪, 井振华, 等. 苦槠种子形态性状的地理变异分析 [J]. 林业科学研究, 2010, 23 (3): 453-456.
Yue H F, Shao W H, Jing Z H, et al. Geographic variation of seed characters of *Castanopsis sclerophylla* [J]. Forest Research, 2010, 23 (3): 453-456. (in Chinese)

[8] Leishman M R, Westoby M, Jurado E. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras [J]. The Journal of Ecology, 1995, 83 (3): 517-530.

[9] Greipsson S, Davy A J. Seed mass and germination behaviour in populations of the dune-building grass *Leymus arenarius* [J]. Annual of Botany, 1995, 76: 493-501.

[10] 王华玺. 毛榉育苗技术 [J]. 陕西农业科学, 2009 (4): 223-224.
Wang H X. Seedling technology of *Cornus walteri* [J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2009 (4): 223-224. (in Chinese)

[11] 张源润, 韩彩萍, 任友邦, 等. 毛榉育苗技术 [J]. 陕西林业科技, 2000 (1): 76-77.
Zhang Y Y, Han C P, Ren Y B, et al. Seedling technology of *Cornus walteri* [J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 2000 (1): 76-77. (in Chinese)

[12] 刘德金, 肖承和. 农业试验设计与分析 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2005: 1-608.
Liu D J, Xiao C H. Agricultural experiment design and analysis [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2005: 1-608. (in Chinese)

[13] 葛 颂, 王明寐, 陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构 [J]. 林业科学, 1988, 24 (4): 399-409.
Ge S, Wang M M, Chen Y W. Study on the genetic structure of *Pinus* by isozyme [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1988, 24 (4): 399-409. (in Chinese)

[14] 罗建勋, 顾万春. 云杉天然群体表型多样性研究 [J]. 林业科学, 2005, 41 (2): 66-73.
Luo J X, Gu W C. Study on phenotypic diversity of natural population in *Picea asperata* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41 (2): 66-73. (in Chinese)

[15] 李 斌, 顾万春, 卢宝明. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究 [J]. 生物多样性, 2002, 10 (2): 181.
Li B, Gu W C, Lu B M. A study on phenotypic diversity of seeds and fruits characteristics in *Pinus bungeana* [J]. Biodiversity Science, 2002, 10 (2): 181. (in Chinese)

[16] 陈 辉, 左丹丹. 蜡梅天然群体的表型多样性研究 [J]. 安徽农业科学, 2008, 36 (22): 9496-9499.
Chen H, Zuo D D. Study on phenotypic diversity of natural

population *Chimonanthus Praecox* (L.) Link [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36 (22): 9496-9499. (in Chinese)

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

[18] 郑 健,郑勇奇,宗以尘,等. 花椒树天然群体种实多样性研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(3): 385-391.

Zheng J, Zheng Y Q, Zong Y C, et al. Phenotypic diversity of fruits and seeds in natural populations of *Sorbus pohuashanensis* [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2009, 10(3): 385-391. (in Chinese)

[19] 庞广昌,姜冬梅. 群体遗传多样性和数据分析 [J]. 林业科学, 1995, 31(6): 543-550.

Pang G C, Jiang D M. Population genetic diversity and data analysis [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1995, 31(6): 543-550. (in Chinese)

[20] Daniel L H, Andrew G C. Principles of population genetics [J]. Sunderland: Sinauer Associates, 1989: 1-670.

[21] 刘永红,高桂琴,崔 崑,等. 油松天然群体种实性状表型多样性分析 [J]. 种子, 2001, 29(9): 44-49.

Liu Y H, Gao G Q, Cui W, et al. Study on phenotypic diversity of seeds and fruits characteristics in *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. Seed, 2001, 29(9): 44-49. (in Chinese)

[22] Merrell D J. Ecological genetics [M]. London: Longman, 1981.

[23] 关 锰,白成科,刘 娇,等. 不同山茱萸种质资源形态和 ISSR 遗传多样性研究 [J]. 分子植物育种, 2008, 6(5): 912-920.

Guan M, Bai C K, Liu J, et al. Genetic diversity of *Cornus officinalis* accessions based on morphological and ISSR analysis [J]. Molecular Plant Breeding, 2008, 6(5): 912-920. (in Chinese)

[24] 王小平,刘晶岚,王九龄,等. 白皮松种子及球果形态特征的地理变异 [J]. 北京林业大学学报, 1998, 20(3): 25-31.

Wang X P, Liu J L, Wang J L, et al. Geographical variation of morphologic characteristics of *Pinus bungeana* seeds and fruits [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1998, 20(3): 25-31. (in Chinese)

[25] 李育军,赵玉田,常汝镇,等. 大豆萌发期对 6 ℃ 低温的反应 [J]. 大豆科学, 1990, 9(2): 136-144.

Li Y J, Zhao Y T, Chang R Z, et al. Germination phase of soybean responses to temperature stress at 6 ℃ [J]. Soybean Science, 1990, 9(2): 136-144. (in Chinese)

[26] Jack Levitt. Responses of plants to environment stress: Chilling, freezing and high temperature stress [M]. 2nd edition. New York: Academic Press, 1980.

[27] 施和平,陶少飏. 三裂叶野葛种子的休眠及萌发(简报) [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 29-30.

Shi H P, Tao S B. Dormancy and germination of *Pueraria phaseoloides* seeds [J]. Plant Physiology Communications, 2001, 37(1): 29-30. (in Chinese)

[28] 冯毓琴,曹致中. 天蓝苜蓿种子休眠特性的研究 [J]. 草业科学, 2003, 20(1): 20-23.

Feng Y Q, Cao Z Z. Research on seed dormant of *Medicago Lupulina* [J]. Pratacultural Science, 2003, 20(1): 20-23. (in Chinese)

[29] 斯琴巴特尔,满 良. 蒙古扁桃种子萌发生理研究 [J]. 广西植物, 2002, 22(4): 564-566.

Siqin B T E, Man L. Study on seed germination's physiology of *Prunus mongolica* Maxim [J]. Guihaia, 2002, 22(4): 564-566. (in Chinese)

[30] 白柯君,郭素娟,石青莲. 燕山红栗种子休眠与种胚形态、种皮及内含物的关系 [J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 106-109.

Bai K J, Guo S J, Shi Q L. Relation between seed dormancy and embryo form, testa and inclusion of *Castanea mollissima* cv. 'Yanshanhong' [J]. Journal of Southwest Forestry College, 2005, 25(4): 106-109. (in Chinese)

(上接第 106 页)

[15] Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K. Plant cellular and molecular responses to high salinity [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51: 1463-1499.

[16] 赵可夫,王韶唐. 作物抗性生理 [M]. 北京: 农业出版社, 1990.

Zhao K F, Wang S T. Crop resistance physiology [M]. Beijing: Agriculture Press, 1990. (in Chinese)

[17] 王 娟,李健全. 逆境条件下植物体内渗透调节物质的积累与活性氧代谢 [J]. 植物学通报, 2001, 18(4): 459-465.

Wang J, Li J Q. Accumulation of plant osmoticum and activated oxygen metabolism under stress [J]. Chinese Bulletin Botany, 2001, 18(4): 459-465. (in Chinese)