

网络出版时间:2021-03-12 09:48 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2021.09.009
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20210311.1458.007.html

紫果云杉天然种群种实性状表型多样性研究

罗建勋^{1,2},赵福培³,刘邵谋⁴,辜云杰²,孙志鹏²,贾晨²

(1 西华师范大学 生命科学学院,四川 南充 637002;2 四川省林业科学研究院,四川 成都 610081;

3 四川勿角自然保护区管理处,四川 九寨沟 623400;4 九寨沟县林业和草原局,四川 九寨沟 623400)

【摘要】【目的】系统揭示紫果云杉(*Picea purpurea*)天然种群种实表型分化程度和地理变异规律,为其种质资源保存和遗传改良提供科学依据。【方法】以青海泽库、甘肃天水及四川省若尔盖、九寨沟、阿坝、红原、壤塘、理县、小金和松潘县境内的 10 个紫果云杉天然种群为研究对象,每个种群选择 30 个单株,每个单株采集 60 枚球果,测定其中 30 枚球果的球果长、球果宽(中央直径)、种鳞长、种鳞宽、种翅长、种翅宽(最宽端),并计算球果长宽比、种鳞长宽比和种翅长宽比,采用巢式方差分析比较种实表型性状在群体间和群体内单株性状值的差异;通过计算变异系数和分化系数,分析种实表型性状的离散程度和分化程度;采用相关性分析检验各种种群种实表型性状间的相关关系,最后依据平均欧氏距离对 10 个种群进行聚类分析。【结果】紫果云杉 9 个种实性状在种群间、种群内均存在极显著差异($P<0.01$);10 个种群各种种实表型平均变异系数从大到小依次为:壤塘(29.45%)>阿坝(22.48%)>九寨沟(17.93%)>松潘(17.76%)>红原(17.39%)>小金(17.03%)>泽库(16.48%)>若尔盖(15.66%)>理县(15.10%)>天水(13.95%);紫果云杉球果、种鳞、种翅的表型分化系数均值分别为 46.17%、27.06%和 40.42%,变异系数分别为 15.11%、19.70%和 21.02%,其中以种鳞的变异系数和表型分化系数均相对较小,表明其性状最为稳定;种实表型性状在种群间和种群内均具有丰富的多样性,种群间表型分化系数均值小于种群内变异(62.12%),为 37.88%;除球果宽与种鳞长宽比以及种翅长宽比与球果长宽比、种鳞长、种鳞宽、种鳞长宽比的相关性不显著外,紫果云杉其余种实性状间均呈极显著相关关系;通过聚类分析可以将紫果云杉的 10 个种群大致划分为 3 组:壤塘、阿坝和小金种群为一组,天水、理县、若尔盖、松潘、九寨沟和泽库种群为一组,红原种群单独为一组。【结论】紫果云杉种实表型多样性较高,各个性状均存在丰富的遗传变异。

【关键词】紫果云杉;天然群体;种实性状;表型多样性

【中图分类号】S791.180.1

【文献标志码】A

【文章编号】1671-9387(2021)09-0077-08

Phenotypic diversity of seeds and fruits characteristics in natural population of *Picea purpurea*

LUO Jianxun^{1,2}, ZHAO Fupei³, LIU Shaomou⁴, GU Yunjie²,
SUN Zhipeng², JIA Chen²

(1 College of Life Sciences, Xihua Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China;

2 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu, Sichuan 610081, China;

3 Management Office of Sichuan Wujiao Nature Reserve, Jiuzhaigou, Sichuan 623400, China;

4 Jiuzhaigou County Forestry and Grassland Bureau, Jiuzhaigou, Sichuan 623400, China)

Abstract: 【Objective】The phenotypic differentiation and geographic variation of *Picea purpurea* natural population were systematically revealed to provide scientific basis for the conservation and genetic improvement of its germplasm resources. 【Method】Ten natural populations of *P. purpurea* in Zeku of Qinghai, Tianshui of Gansu, and Ruoergai, Jiuzhaigou, Aba, Hongyuan, Rangtang, Lixian, Xiaojin and Songpan

【收稿日期】2020-08-25

【基金项目】四川省发改委 8.8 九寨沟地震灾后重建项目“九寨沟县林木种质资源数据库建设”(5132252018000204)

【作者简介】罗建勋(1964—),男,四川成都人,研究员,博士,硕士生导师,主要从事林木种质资源研究。E-mail: jianxunl@163.com

of Sichuan were studied, and 30 individual plants were selected for each population and 60 cones were collected for each plant. Cone length, cone width (central diameter), seed scale length, seed scale width, seed wing length and seed wing width (widest end) were measured, and ratios of cone length to width, seed scale length to width and seed wing length to width were calculated. The differences in phenotypic traits between and within populations were compared by nested analysis of variance. The dispersion and differentiation of phenotypic traits were analyzed by calculating coefficients of variation and differentiation. Correlation among phenotypic traits of different populations were examined and the Euclidean average distance was used to cluster these populations. **【Result】** The 9 seed characters of *P. purpurea* showed significant difference between and within populations ($P < 0.01$). The average coefficients of variation of 10 populations were in the order of Rangtang (29.45%) > Aba (22.48%) > Jiuzhaigou (17.93%) > Songpan (17.76%) > Hongyuan (17.39%) > Xiaojin (17.03%) > Zeku (16.48%) > Ruorgai (15.66%) > Lixian (15.10%) > Tianshui (13.95%). The mean phenotypic differentiation coefficients of spruce cones, species scales and species wings were 46.17%, 27.06% and 40.42%, and their coefficients of variation were 15.11%, 19.70% and 21.02%, respectively. The variation coefficient and phenotypic differentiation coefficient of scale were the smallest, indicating that its characters were the most stable. The phenotypic traits of species showed rich diversity both between and within populations, and mean phenotypic differentiation coefficient between populations (37.88%) was smaller than within populations (62.12%). Correlations between ratios of cone width and seed scale length to width, ratios of seed wing length to seed cone length to width, seed scale length, seed scale width and seed scale length to width were insignificant, while correlations between all other traits were very significant. Ten populations can be divided into 3 groups by cluster analysis. The populations of Rangtang, Aba and Xiaojin are one group, Tianshui, Lixian, Ruorgai, Songpan, Jiuzhaigou and Zeku are one group, Hongyuan is one group. **【Conclusion】** The phenotypic diversity of spruce was high and there were abundant genetic variations in all characters.

Key words: *Picea purpurea*; natural population; seeds and cones characteristics; phenotypic diversity

紫果云杉(*Picea purpurea*)是中国西部特有树种,天然分布于四川西部、青海和甘肃南部的高山林区,水平分布大致位于东经 $100^{\circ}30' - 104^{\circ}30'$ 和北纬 $30^{\circ} - 32^{\circ}$,垂直分布于海拔 2 500~3 800 m,在大渡河中、上游可能分布更高^[1]。紫果云杉林是中国西部亚高山暗针叶林的主要类型,也是西部高原地区组成森林草原过渡地带的连缘森林,其分布区是长江、黄河主要支流的源头或上游,生态地位十分重要^[2]。由于紫果云杉木材为云杉属(*Picea*)树种中最优良的木材,历史上曾大量采伐,加之紫果云杉天然更新不良,导致其天然林破坏严重。

表型多样性的形成,是物种在长期压力选择中发生的不可逆变化经稳定遗传后产生了新的表型,是物种应对环境多样性变化的综合体现^[3-4]。植物表型形态主要受遗传控制,但不同分布区在不同生境中也会产生分化,气候及纬度梯度往往在大尺度上影响变化格局^[5-7]。由于长期的地理隔离和生境片段化导致基因流隔离,因而紫果云杉个体间产生了一定变异,对其种实形态进行研究将有助于了解

环境和遗传因素对群体的影响。目前,对于紫果云杉的研究主要集中在种群结构特征^[8]、种子萌发^[9]以及育苗技术^[10-11]等方面,对其保护生物学的研究甚少。贾子瑞等^[12]对紫果云杉花粉形态进行了研究,而作为遗传研究基础的表型多样性的研究还未见报道,这极大地限制了人们对紫果云杉种群保护策略的制定。因此研究紫果云杉天然群体种实表型分化程度和地理变异规律,探究紫果云杉种群间和种群内的种实表型多样性,对其种群的保护和经营尤为重要。鉴于此,本研究以紫果云杉 10 个天然群体为对象,系统测定了种实的 9 个数量性状,旨在揭示紫果云杉的种实表型变异程度及规律,为中国西部这一特有树种的种质资源保存和遗传改良提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 紫果云杉天然种群的选择及其立地气候条件

2019 年 9—10 月在紫果云杉全分布区内,选取青海泽库、甘肃天水以及四川省若尔盖、九寨沟、阿坝、红原、壤塘、理县、小金和松潘县境内共 10 个天

然种群,涵盖了紫果云杉天然分布区的“四界”和中心区域。入选种群林分保存基本完好,林相整齐,紫果云杉为建群种。在各种群中分别选择 30 株紫果云杉,在每个单株的树冠中上部采集 60 个球果。采样单株生长健壮,无明显病虫害和其他缺陷,且单株

间隔在 100 m 以上,以保证降低单株间的亲缘性。观测并记录种群所处的经度、纬度和海拔因子,从气象部门查阅相关气象因子,各紫果云杉天然种群的立地气候条件见表 1。

表 1 10 个紫果云杉天然种群的立地气候条件
Table 1 Site climatic conditions of ten natural populations of *Picea purpurea*

种群 Population	海拔/m Altitude	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	年均温/℃ Annual average temperature	1 月均温/℃ Average temperature of January	7 月均温/℃ Average temperature of July	极端最低温/℃ Absolute minimum temperature
RT	3 320	32°18′	100°58′	5.2	−22.3	27.4	−34.1
TS	2 157	34°06′	105°25′	11.0	−2.0	22.8	−19.6
HY	4 345	32°08′	102°30′	1.4	−10.3	10.9	−36.2
JZG	2 800	33°28′	103°40′	12.7	−1.7	22.2	−10.3
AB	3 523	32°33′	101°27′	3.3	−7.9	12.5	−33.9
SP	2 839	32°23′	103°26′	5.7	−4.5	14.5	−21.1
XJ	3 146	31°30′	102°27′	12.0	−2.2	19.9	−16.1
LX	3 268	31°38′	102°39′	6.5	−3.2	15.1	−16.1
ZK	3 142	35°07′	101°33′	2.8	−10.1	14.1	−19.5
REG	3 024	34°07′	103°08′	7.0	−10.5	10.7	−33.7

群体 Population	极端最高温/℃ Absolute maximum temperature	≥10 ℃ 积温/℃ Accumulation of the daily temperature higher than 10 ℃	年均相对湿度/% Annual average relative humidity	年日照 时数/h Annual light hours	年降雨量/mm Annual precipitation	年蒸发量/mm Annual evaporation	无霜期/d Frost-free duration
RT	23.5	2 292.20	73.0	1 978.2	763.1	1 125.5	89
TS	38.9	2 853.54	74.0	2 090.0	491.7	1 277.3	237
HY	25.6	352.00	70.0	2 417.0	749.1	1 232.0	19
JZG	35.8	3 877.00	64.0	1 609.5	552.9	1 475.9	194
AB	27.8	3 493.80	65.0	2 305.7	712.0	1 920.3	177
SP	34.4	1 321.90	68.0	1 827.5	729.5	1 136.4	65
XJ	31.2	3 493.80	67.0	1 690.7	613.9	1 920.3	224
LX	31.5	1 295.00	70.0	2 358.0	857.5	1 342.0	152
ZK	32.1	1 045.00	68.3	2 614.7	53.4	1 431.5	135
REG	24.6	3 06.90	68.0	2 293.0	570.0	1 228.4	149

注:RT. 壤塘; TS. 天水; HY. 红原; JZG. 九寨沟; AB. 阿坝; SP. 松潘; XJ. 小金; LX. 理县; ZK. 泽库; REG. 若尔盖。表 3、表 4 和图 1 同。
Note: RT. Rangtang; TS. Tianshui; HY. Hongyuan; JZG. Jiuzhaigou; AB. Aba; SP. Songpan; XJ. Xiaojin; LX. Lixian; ZK. Zeku; REG. Ruergai. The same for Table 3, Table 4 and Fig. 1.

1.2 种实性状测算方法

待球果自然阴干后,参照 Li 等^[13]和 Wang 等^[14]的方法,对紫果云杉球果的各项性状指标进行测定。每个单株从采集的 60 个球果中随机选择 30 个完整的球果测定球果长、球果宽(中央直径),再从每个球果的中部随机抽取一个完整种鳞(种翅)测定种鳞长、种鳞宽、种翅长、种翅宽(最宽端),测量精度为 0.01 cm。并计算球果长宽比、种鳞长宽比和种翅长宽比。

1.3 种实性状在种群间和种群内变异的巢氏方差分析

分别计算种群内各单株以及不同种群各种实性状的平均值,采用 SAS 9.0 软件对各种实性状在种

群内和种群间的变异特征进行巢氏方差分析^[15-16],其线性模型为:

$$Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \delta_{j(i)} + \epsilon_{k(ij)}。$$

式中:Y_{ijk}表示第 i 个群体第 j 个家系的第 k 个观测值,μ 表示总平均值,τ_i 表示群体间效应值,δ_{j(i)} 表示群体内家系效应值,ε_{k(ij)} 表示随机误差。

对不同种群各种实性状进行差异显著性多重比较。

1.4 种群间各种实性状变异系数的计算

采用变异系数分析种实表型性状的离散程度。变异系数(CV)的计算公式为:

$$CV(\%) = s/\bar{X} \times 100\%。$$

式中: $\bar{X}$ 为性状平均值, s 为标准差。

1.5 种群间各种实性状表型分化系数的计算

表型分化系数(V_{ST})表示种群间变异占遗传总变异的百分比,其计算公式为:

$$V_{ST}(\%) = [(\delta_{2t}/S)/(\delta_{2t}/S + \delta_{2s})] \times 100\%$$

式中: δ_{2t}/S 为群体间方差分量, δ_{2s} 为群体内方差分量。

1.6 种实性状间相关系数的计算

基于不同种群各种实性状数据,采用 SAS 分析软件进行表型性状间的相关关系分析。

1.7 基于表型性状的种群聚类分析

采用 SPSS 软件的类平均法,以平均欧氏距离

为依据,对 10 个种群的各种实性状进行变量聚类。

2 结果与分析

2.1 紫果云杉种实性状在种群间和种群内的变异特征

对紫果云杉种实 9 个表型性状在 10 个种群间和群体内的差异进行方差分析,结果(表 2)显示,紫果云杉的 9 个种实表型性状在种群间、种群内均存在极显著差异($P<0.01$),表明其性状在种群间、种群内的稳定性均较差,存在着较大的变异。

10 个紫果云杉种群各种实表型性状的均值及标准差见表 3。

表 2 紫果云杉天然种群间和种群内种实表型性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of phenotypic traits within and between populations of *Picea purpurea*

性状 Trait	均方 M_s			F 值 F value	
	种群间	种群内	机误	种群间	种群内
	Among populations	Within populations	Random error	Among populations	Within populations
CL	587.654 6	12.108 6	0.291 1	48.53**	41.60**
CW	28.995 2	2.569 4	0.076 4	11.28**	33.61**
CLW	33.438 0	1.101 8	0.046 4	30.35**	23.74**
SSL	20.684 7	0.854 9	0.027 5	24.19**	31.05**
SSW	5.214 3	0.582 5	0.016 8	8.95**	34.74**
SSLW	5.152 1	0.909 5	0.127 8	5.66**	7.12**
SWL	3.229 9	0.228 3	0.010 3	14.15**	22.20**
SWW	1.468 5	0.060 9	0.004 7	24.10**	13.04**
SWLW	26.383 3	1.302 7	0.252 9	20.25**	5.15**

注:CL.球果长;CW.球果宽;CLW.球果长宽比;SSL.种鳞长;SSW.种鳞宽;SSLW.种鳞长宽比;SWL.种翅长;SWW.种翅宽;SWLW.种翅长宽比;表 3~6 同。* * 表示差异极显著($P<0.01$)。

Note:CL. Cone length;CW. Cone width;CLW. The ratio of cone length to cone width;SSL. Seed scale length;SSW. Seed scale width;SSLW. The ratio of seed scale length to seed scale width;SWL. Seed wing length;SWW. Seed wing width;SWLW. Ratio of seed wing length to seed wing width. The same for Tables 3—6. * * indicates significant correlation at $P<0.01$ level.

表 3 紫果云杉天然种群种实表型性状的平均值及标准差

Table 3 Mean value and standard deviation of phenotypic traits of 10 populations in *Picea purpurea*

种群 Population	CL/cm	CW/cm	CLW	SSL/cm	SSW/cm	SSLW	SWL/cm	SWW/cm	SWLW
RT	5.25±0.66 c	2.79±0.44 c	1.91±0.32 c	1.25±0.32 g	0.91±0.31 e	1.53±0.82 a	0.63±0.20 f	0.30±0.11 g	2.24±0.90 b
TS	4.54±0.58 e	2.50±0.30 e	1.83±0.26 d	1.38±0.17 d	0.96±0.12 d	1.46±0.22 b	0.80±0.11 b	0.39±0.06 cd	2.06±0.36 d
HY	6.98±1.51 a	3.05±0.53 a	2.30±0.35 a	1.70±0.26 a	1.11±0.18 b	1.55±0.24 a	0.78±0.13 c	0.39±0.07 bc	2.01±0.40 de
JZG	4.60±0.46 e	2.80±0.25 c	1.65±0.16 g	1.25±0.25 g	0.92±0.18 e	1.38±0.31 c	0.71±0.15 de	0.36±0.10 f	2.05±0.49 de
AB	5.17±0.88 c	2.93±0.45 b	1.78±0.26 e	1.31±0.28 e	0.98±0.21 d	1.38±0.40 c	0.70±0.16 e	0.29±0.10 h	2.54±0.69 a
SP	4.38±0.68 f	2.65±0.39 d	1.68±0.30 f	1.38±0.19 d	0.96±0.14 d	1.45±0.21 b	0.78±0.09 c	0.38±0.08 e	2.13±0.78 c
XJ	5.73±0.84 b	2.81±0.33 c	2.05±0.28 b	1.62±0.22 b	1.15±0.16 a	1.45±0.57 b	0.83±0.11 a	0.39±0.06 d	2.20±0.35 b
LX	4.54±0.67 e	2.54±0.40 e	1.81±0.28 d	1.43±0.19 c	1.00±0.16 c	1.45±0.21 b	0.72±0.10 d	0.36±0.06 f	2.05±0.30 de
ZK	4.85±0.69 d	2.78±0.35 c	1.76±0.23 e	1.28±0.24 f	1.00±0.19 c	1.30±0.20 d	0.80±0.13 b	0.41±0.08 a	2.00±0.36 ef
REG	4.42±0.77 f	2.53±0.45 e	1.78±0.34 e	1.38±0.17 d	1.00±0.14 c	1.39±0.22 c	0.77±0.09 c	0.40±0.06 b	1.96±0.33 f
平均 Average	5.05±1.12	2.74±0.43	1.85±0.34	1.40±0.27	1.00±0.20	1.43±0.40	0.75±0.14	0.37±0.09	2.12±0.56

注:同列数据后标不同小写字母表示不同种群间差异显著($P<0.05$)。

Note:Different lowercase letters at the end of same column indicate significant differences among populations ($P<0.05$).

由表 3 可知,各种群球果长(CL)均值为 4.38~6.98 cm,以红原(HY)种群的球果长最大,松潘

(SP)种群最小;球果宽(CW)均值为 2.50~3.05 cm;球果长宽比(CLW)反映球果形状变异,其均值

为 1.65~2.30,最大值为红原(HY)种群,最小值为九寨沟(JZG)种群。种鳞长(SSL)均值为 1.25~1.70 cm,最大值为红原(HY)种群,最小值为九寨沟(JZG)和壤塘(RT)种群;而种鳞宽(SSW)均值为 0.91~1.15 cm,最大值为小金(XJ)种群,最小值为壤塘(RT)种群;种鳞长宽比(SSLW)反映种鳞形状变异,均值为 1.30~1.55 cm,最大值为红原(HY)种群,最小值为青海泽库(ZK)种群。种翅长(SWL)均值为 0.63~0.83 cm,最大值为小金(XJ)种群,最小值为壤塘(RT)种群;种翅宽(SWW)均值为 0.29~0.41 cm,最大值为青海泽库(ZK)种群,最小值为阿坝(AB)种群;种翅长宽比(SWLW)反映种翅形状变异,均值为 1.96~2.54,最大值为阿坝(AB)种群,最小值为若尔盖(REG)种群。综上所述,紫果云杉大多数球果长度变异模式基本呈现出中心种群最大、南部种群次之、北部种群最小的趋势。

2.2 紫果云杉种实表型性状的形态变异特征

植物表型性状的离散程度可用变异系数值来反映,变异系数值越大表明表型性状的离散程度越大^[17]。紫果云杉 10 个种群的 9 个种实表型性状变异系数见表 4。由表 4 可以看出,各种群球果、种鳞和种翅性状的平均变异系数存在差异,其中种翅的平均变异系数最大,为 21.02%;种鳞的变异系数次之,为 19.7%;球果的变异系数最小,为 15.11%;表明在种群内球果、种鳞和种翅的性状稳定性依次减

弱。9 个种实表型性状在不同种群间的平均变异系数为 14.32%~23.85%,总平均变异系数为 18.61%,其中种鳞长宽的比变异系数最大(23.85%),其次是种翅长宽比(23.29%),表明种鳞和种翅性状指数(长宽比)的变异系数较其单个性状的(长或宽)变异大。本次调查和采种的 10 个种群各种实表型平均变异系数从大到小依次为:壤塘(29.45%)>阿坝(22.48%)>九寨沟(17.93%)>松潘(17.76%)>红原(17.39%)>小金(17.03%)>泽库(16.48%)>若尔盖(15.66%)>理县(15.10%)>天水(13.95%),这表明不同种群的环境异质性会导致种群表型的变异。

由表 4 还可看出,西部的壤塘和阿坝种群紫果云杉种鳞和种翅表型性状的变异系数高于其他种群,表明这 2 个种群(特别是壤塘种群)的种鳞和种翅表型变异很丰富,表型多样性也很高;但红原和若尔盖种群紫果云杉球果表型性状的变异系数高于其他种群。另外,壤塘和阿坝种群的 9 个表型性状中,有 8 个性状的变异系数高于同一性状不同种群间的平均变异系数,占总性状的 88.89%。天水、理县、若尔盖和泽库种群各种实表型性状的平均变异系数较小,说明这 4 个种群特别是甘肃天水种群的种实表型多样性较低。上述结果表明,本次紫果云杉采样区以西部地区种实表型多样性较高,可能是紫果云杉种实表型多样性的中心。

表 4 紫果云杉天然种群种实表型性状的变异系数

Table 4 Coefficients of variation of seed phenotypic characters in natural populations of <i>Picea purpurea</i>										%
种群 Population	CL	CW	CLW	SSL	SSW	SSLW	SWL	SWW	SWLW	平均 Average
RT	12.55	15.60	16.63	25.43	34.32	53.24	31.75	35.32	40.22	29.45
TS	12.80	11.96	14.09	12.17	12.14	14.80	14.02	16.14	17.40	13.95
HY	21.64	17.52	15.28	15.36	15.99	15.49	17.18	18.35	19.68	17.39
JZG	10.03	9.05	9.65	19.74	19.60	22.34	20.65	26.70	23.65	17.93
AB	17.03	15.23	14.73	21.26	21.83	29.05	22.18	33.69	27.34	22.48
SP	15.44	14.55	18.06	13.44	15.00	14.48	11.69	20.60	36.55	17.76
XJ	14.69	11.89	13.65	13.72	14.20	39.57	13.27	16.59	15.73	17.03
LX	14.70	15.71	15.49	13.53	16.40	14.27	13.71	17.67	14.43	15.10
ZK	14.22	12.62	13.38	18.75	18.90	15.19	16.77	20.33	18.13	16.48
REG	17.43	17.62	19.13	12.40	13.95	16.15	11.85	15.64	16.75	15.66
平均 Average	15.71	14.32	15.30	16.85	18.40	23.85	17.46	22.30	23.29	18.61

2.3 紫果云杉天然种群间种实性状的表型分化

由表 5 可知,紫果云杉天然种群球果、种鳞和种翅的表型分化系数变异幅度较大,为 15.319 8%~61.882 0%;从方差分量百分比可知,种群内表型变异大于种群间表型变异;球果、种鳞、种翅的表型分化系数均值分别为 46.17%,27.06%和 40.42%,可

以看出种鳞性状最稳定。球果、种鳞和种翅等 9 个表型性状的平均表型分化系数为 37.883 0%,说明紫果云杉天然种群种实表型变异在种群间的贡献占比为 37.88%,在种群内贡献占比为 62.12%,表明紫果云杉天然种群表型性状在种群内的多样性大于种群间的多样性。

表 5 紫果云杉种实表型性状的方差分量及表型分化系数

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 (VST)/% Differentiation coefficient of phenotypic traits
	种群间 Among populations	种群内 Within populations	机误 Random error	种群间 Among populations	种群内 Within populations	机误 Random error	
CL	0.639 5	0.393 9	0.291 1	48.281 7	29.740 5	21.977 7	61.882 0
CW	0.029 4	0.083 1	0.076 4	15.543 3	43.990 2	40.466 4	26.108 5
CLW	0.035 9	0.035 2	0.046 2	30.569 7	29.932 7	39.497 6	50.526 4
SSL	0.022 0	0.027 6	0.027 5	28.559 4	35.749 5	35.691 1	44.409 7
SSW	0.005 1	0.018 9	0.016 8	12.623 9	46.252 8	41.123 3	21.441 2
SSLW	0.004 7	0.026 1	0.127 8	2.972 8	16.432 2	80.595 1	15.319 8
SWL	0.003 3	0.007 3	0.010 3	15.970 3	34.795 4	49.234 3	31.458 8
SWW	0.001 6	0.001 9	0.004 7	19.281 0	23.122 7	57.596 4	45.470 1
SWLW	0.027 9	0.035 0	0.252 8	8.825 5	11.082 9	80.091 6	44.330 5
平均 Average	—	—	—	20.292 0	30.122 1	49.585 9	37.883 0

2.4 紫果云杉种实表型性状间的相关关系

表 6 显示,除球果宽与种鳞长宽比以及种翅长宽比与球果长宽比、种鳞长、种鳞宽、种鳞长宽比的相关性不显著外,紫果云杉其余种实性状间均呈极

显著相关关系,其中仅球果宽与球果长宽比、种翅宽与种翅长宽比以及种鳞长宽比与种鳞宽、种翅长、种翅宽呈极显著负相关关系。

表 6 紫果云杉种实表型性状间的相关系数

Table 6 Correlation coefficient among phenotypic characters of seed and fruit of *Picea purpurea*

性状 Trait	CL	CW	CLW	SS	SSW	SSLW	SWL	SWW
CW	0.567**							
CLW	0.672**	−0.200**						
SSL	0.500**	0.383**	0.240**					
SSW	0.368**	0.327**	0.139**	0.644**				
SSLW	0.080**	0.017	0.076**	0.189**	−0.451**			
SWL	0.222**	0.229**	0.054**	0.418**	0.405**	−0.087**		
SWW	0.125**	0.111**	0.042**	0.262**	0.266**	−0.069**	0.553**	
SWLW	0.042**	0.068**	−0.005	−0.001	−0.009	0.011	0.165**	−0.574**

注: ** 表示在 $P<0.01$ 水平上显著相关。
Note: ** Significantly correlated at $P<0.01$ level.

2.5 紫果云杉种群基于种实表型性状的聚类分析

图 1 显示,以平均距离 0.75 为阈值,10 个紫果云杉种群明显可分为 3 组,其中壤塘、阿坝和小金种群为一组,天水、理县、若尔盖、松潘、九寨沟和泽库种群为一组,红原种群单独为一组,初步表明紫果云杉边缘种群和中心种群表型性状具有明显差异。

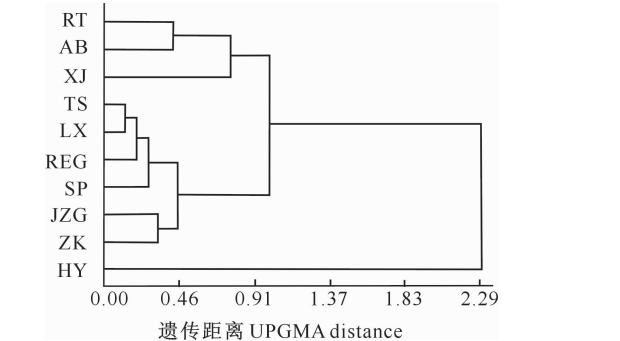


图 1 紫果云杉 10 个天然种群基于种实表型性状的聚类结果
Fig.1 Cluster analysis of 10 natural populations of *Picea purpurea* based on phenotypic traits

3 讨论与结论

3.1 紫果云杉变异类型丰富

通过对紫果云杉 10 个天然种群 9 个种实性状(球果长、球果宽、球果长宽比、种鳞长、种鳞宽、种鳞长宽比、种翅长、种翅宽、种翅长宽比)的调查发现,紫果云杉天然种群种实表型性状在种群间和种群内均存在极显著差异($P<0.01$),表明紫果云杉种实表型多样性较高,各个性状均存在丰富的遗传变异^[18],这与前人对浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)^[19]、白花树(*Styrax tonkinensis*)^[20]、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)^[21]的研究结果相同。另外,紫果云杉种实性状在种群间的多样性小于种群内多样性,表明紫果云杉种群变化的主要原因可能是对原生境的适应性差异。紫果云杉种群内具有较高的遗传变异可能是由于其属于风媒传粉植物,结实率较高,因此种群内随机交配程度相当高^[22],这与罗

建勋等^[23]对云杉(*Picea asperata*)的研究结果一致。紫果云杉球果、种鳞和种翅性状的平均表型分化系数为 37.883 0%,说明紫果云杉天然种群种实性状的离散程度较低,是今后表型研究中可利用的较为稳定的性状^[24]。种鳞性状较球果性状和种翅性状稳定,这说明种鳞性状是较稳定的遗传特征,这与罗建勋^[25]对粗枝云杉的研究结果相似。

3.2 紫果云杉种实表型性状在种群内的变异趋势

本研究发现,位于调查区西部区域的紫果云杉种实表型性状多样性较高,该区域可能是紫果云杉种实表型多样性的中心区域。阿坝种群的种翅长宽比和小金种群的种鳞宽、种翅长最大,壤塘种群的种鳞长和种翅长最小,红原种群的球果长、球果宽、球果长宽比、种鳞长和种鳞长宽比均最大。阿坝和小金处于所有种群的中心区域,是四川省紫果云杉资源生长的北部边界,地势起伏大,因海拔高而气温较低;壤塘位于调查区的西部,与甘孜州交界,地域和环境的差异是影响不同区域种群种实表型性状的重要原因。进一步的聚类分析结果显示,紫果云杉边缘种群和中心种群的表型性状有明显差异,变异大小在某种程度上说明了物种对不同环境适应能力的强弱^[26],一方面可能是因为基因遗传上的差异,有些种质由于长期引种驯化、变异或本身就与其他种质存在极大差别,或有些种质为遗传变异较大的野生种质^[27];另一方面,有些地理位置相同或相似的生境条件及栽培耕种史、品种间的频繁交换,都有可能 导致这些区域的种质在遗传组成上趋同^[28]。

3.3 紫果云杉天然种群种质资源的保存

紫果云杉林是四川省主要的森林类型,也是青藏高原东部地区特有森林植物群落,因其自然分布区垂直跨度大,且水系不同,环境条件复杂,通过长期的地理隔离、自然选择和人工选择,导致紫果云杉产生了极其丰富的种类变异,这对紫果云杉种群的发展非常有利。紫果云杉种实丰富的表型变异为其资源良种化提供了广阔的前景,本研究结果对紫果云杉的种质资源收集、遗传多样性保护以及遗传改良工作具有积极的指导意义。

[参考文献]

[1] 四川森林编辑委员会. 四川森林 [M]. 北京:中国林业出版社, 1990:324-325.
Sichuan Forest Editor Committee. Sichuan forest [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1990:324-325.
[2] 刘 庆,吴 彦,何 海. 中国西南亚高山针叶林的生态学问题 [J]. 世界科技研究与发展, 2001(2):63-69.

Liu Q, Wu Y, He H. Ecological problems of subalpine coniferous forest in the southwest of China [J]. World Sci-tech R & D, 2001(2):63-69.
[3] 刁松锋,邵文豪,姜景民,等. 基于种实性状的无患子天然群体表型多样性研究 [J]. 生态学报, 2014, 34(6):1451-1460.
Diao S F, Shao W H, Jiang J M, et al. Phenotypic diversity in natural populations of *Sapindus mukorossi* based on fruit and seed traits [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(6):1451-1460.
[4] Pigliucci M, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation [J]. Journal of Experimental Biology, 2006, 209(12):2362-2367.
[5] García D, Zamora R, Gómez J M. Oographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe [J]. Journal of Ecology, 2000, 88(3):435-446.
[6] 邓荣华,高瑞如,刘后鑫,等. 自然干旱梯度下的酸枣表型变异 [J]. 生态学报, 2016, 36(10):2954-2961.
Deng R H, Gao R R, Liu H X, et al. Phenotypic variation in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* along a natural drought gradient [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10):2954-2961.
[7] 何念鹏,张佳慧,刘聪聪,等. 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展:基于中国东部样带的整合分析 [J]. 生态学报, 2018, 38(18):6359-6382.
He N P, Zhang J H, Liu C C, et al. Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north-east transect of eastern China (NETEC) [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18):6359-6382.
[8] 赵 阳. 洮河上游紫果云杉种群结构与动态特征 [D]. 兰州:甘肃农业大学, 2018.
Zhao Y. The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* in the Taohe river upstream [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
[9] 王桔红,张 勇,崔现亮,等. 不同海拔梯度糙皮桦和紫果云杉种子的萌发变异 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(4):589-594.
Wang J H, Zhang Y, Cui X L, et al. Variations of *Betula utilis* and *Picea purpurea* seed germination at different altitudes [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(4):589-594.
[10] 殷显森,东国玲. 青海省大通河流域紫果云杉播种育苗技术 [J]. 青海农林科技, 2017(1):86-88.
Yin X S, Dong G L. Technique on sow and seedling of *Picea purpurea* in Datong River Valley Qinghai Province [J]. Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry, 2017(1):86-88.
[11] 严 明,张慧娟,李俊臻,等. 甘南州高寒地区紫果云杉育苗技术 [J]. 甘肃林业科技, 2015, 40(1):42-46.
Yan M, Zhang H J, Li J Z, et al. Breeding technique of *Picea purpurea* in high latitude area of Gannan Tibetan Autonomous Prefecture [J]. Journal of Gansu Forestry Science and Technology, 2015, 40(1):42-46
[12] 贾子瑞,王军辉,张守攻,等. 云杉属花粉形态的电镜扫描研究 [J]. 林业科学, 2014, 50(5):49-61.

- Jia Z R, Wang J H, Zhang S G, et al. Pollen morphology of 20 species in *Picea* by scanning electron microscope [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(5): 49-61.
- [13] Li P, Beaulieu J, Bousquet J. Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (*Picea glauca*) [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27(2): 189-198.
- [14] Wang X R, Chhatre V E, Nilsson M C. Island population structure of norway spruce (*Picea abies*) in Northern Sweden [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: 711-717.
- [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(2): 181-188.
- Li B, Gu W C, Lu B M. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. *Chinese Biodiversity*, 2002(2): 181-188.
- [16] 李文英, 顾万春. 蒙古栎天然群体表型多样性研究 [J]. *林业科学*, 2005(1): 49-56.
- Li W Y, Gu W C. Study on phenotypic diversity of natural population in *Quercus mongolica* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005(1): 49-56.
- [17] 乔 谦, 丰 震, 任红剑, 等. 元宝枫天然种群种实表型多样性 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2707-2715.
- Qiao Q, Feng Z, Ren H J, et al. Phenotypic diversity of wing fruits and seeds in natural populations of *Acer truncatum* Bunge in China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(10): 2707-2715.
- [18] 李洪果, 陈达镇, 许靖诗, 等. 濒危植物格木天然种群的表型多样性及变异 [J]. *林业科学*, 2019, 55(4): 69-83.
- Li H G, Chen D Z, Xu J S, et al. Phenotypic diversity and variation in natural populations of *Erythrophloeum fordii*, an endangered plant species [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(4): 69-83.
- [19] 李因刚, 柳新红, 马俊伟, 等. 浙江楠种群表型变异 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(12): 1315-1324.
- Li Y G, Liu X H, Ma J W, et al. Phenotypic variations in populations of *Phoebe chekiangensis* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(12): 1315-1324.
- [20] 柳新红, 李因刚, 赵 勋, 等. 白花树天然群体表型多样性研究 [J]. *林业科学研究*, 2011, 24(6): 694-700.
- Liu X H, Li Y G, Zhao X, et al. Phenotypic diversity in natural populations of *Styrax tonkinensis* [J]. *Forest Research*, 2011, 24(6): 694-700.
- [21] 余诚棋, 杨万霞, 方升佐, 等. 青钱柳天然群体种子性状表型多样性 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(10): 2351-2356.
- She C Q, Yang W X, Fang S Z, et al. Phenotypic diversity of natural *Cyclocarya paliurus* populations seed traits [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(10): 2351-2356.
- [22] 俞 靓, 井赵斌, 程积民. 陕西省本氏针茅自然种群遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. *草地学报*, 2012, 20(3): 512-517.
- Yu L, Jing Z B, Chen J M. Genetic diversity of *Stipa bungeana* trinitatis populations in Shaanxi analyzed by ISSR markers [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(3): 512-517.
- [23] 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(2): 66-73.
- Luo J X, Gu W C. Study on phenotypic diversity of natural population in *Picea asperata* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005(2): 66-73.
- [24] 张腾驹, 陈小红, 康喜坤, 等. 四川省珙桐天然种群叶表型多样性 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(1): 35-43.
- Zhang T J, Chen X H, Kang X K, et al. Phenotypic diversity of leaf morphologic traits of *Davidia involucreata* natural populations in Sichuan Province [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(1): 35-43.
- [25] 罗建勋. 云杉天然群体遗传多样性研究 [D]. 北京: 中国林科院, 2004.
- Luo J X. Topic of the dissertation genetic diversity of natural population in *Picea asperata* Mast [D]. Beijing: China Academy of Forestry Sciences, 2004.
- [26] 罗建勋, 顾万春. 云杉天然群体种实性状变异研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2004, 32(8): 60-66.
- Luo J X, Gu W C. Cone and seed variation of natural population in *Picea asperata* [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2004, 32(8): 60-66.
- [27] 陈天翌, 刘增辉, 娄安如. 刺萼龙葵种群在中国不同分布地区的表型变异 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 344-353.
- Chen T Y, Liu Z H, Lou A R. Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(4): 344-353.
- [28] 李 颖, 张树航, 郭 燕, 等. 中国板栗 9 个结果母枝相关表型性状遗传多样性研究 [J]. *园艺学报*, 2019, 46(3): 453-463.
- Li Y, Zhang S H, Guo Y, et al. Genetic diversity analysis of several phenotypic traits related to biennial bearing branch in Chinese chestnut [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, 46(3): 453-463.