

油松天然群体的种实性状表型多样性研究

姬明飞^{1,2}, 张晓玮², 韩 瑾², 丁东粮¹

(1 南阳师范学院 生命科学与技术学院, 河南南阳 473061; 2 兰州大学 生命科学学院, 兰州 730000)

摘 要: 为了揭示油松天然种群在不同地理环境条件下表型变异的程度和规律, 在油松整个天然分布范围内选择了 12 个具有代表性的居群作为研究对象, 对其球果、种子、种翅等 12 个种实性状的变异程度及其与环境因子间关系进行了比较分析。结果显示: (1) 各个性状在居群内和居群间均存在较大的变异 ($CV > 12\%$)。其中千山 (QS), 曾家镇 (ZJ) 和互助 (HZ) 3 个居群表现出了较高的变异 ($CV > 20\%$), 而球果干重 (CDW) 和种子长 (CL) 是所有表型性状中变异幅度最大的 (CV 分别为 31% 和 21%), 但种翅性状与其他性状相比具有较高的稳定性。 (2) 巢式设计方差分析表明, 在居群内表型分化系数 (V_{st}) 变化在 $3.18\% \sim 89.86\%$ 之间, 而群体间的 V_{st} 为 38.97% ; 与其他针叶树种相比, 油松拥有较高的表型分化系数, 且居群内的变异程度远高于居群间的变异, 尤其是千山 (QS)、曾家镇 (ZJ) 和互助 (HZ) 3 个居群, 这说明油松具有较高的环境异质性适应能力或恶劣环境耐受能力。 (3) 相关性分析表明, 该研究的各形态特征与潜在蒸发量均为负相关, 且大部分形态指标间及它们与潜在蒸发量间存在显著相关性, 表明潜在蒸发量是油松形态特征变化的最重要环境影响因子, 预示油松最适宜生长于温暖潮湿的环境中; 并表明因各形态特征间相互紧密关联, 所以它们受环境条件影响而共变。

关键词: 环境异质性; 表型性状; 表型多样性; 油松; 潜在蒸发量; 降雨; 温度

中图分类号: Q346⁺.4

文献标志码: A

Phenotypic Diversity of Cone and Seed in Natural *Pinus tabulaeformis* Populations in China

Ji Mingfei^{1,2}, ZHANG Xiaowei², HAN Jin², DING Dongliang¹

(1 School of Life Science and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang, Henan 473061, China; 2 School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Our objectives were to investigate phenotypic variations of cone and seed of *Pinus tabulaeformis* in natural populations and to describe the relationship between morphological variations and geographic and climatic variables. Our field investigation of *P. tabulaeformis* included four cone characters, four seed characters and four seed wing characters with 148 trees from 12 populations covering its entire natural distributional regions. We examined morphological diversity among/within populations based on the 12 life history traits. Variance analysis, correlation analysis, principal component analysis were used to analyze experimental results. Our results showed that each morphological character presented a large variation both within and among populations. Moreover, analysis of the coefficient of variation were higher in QS, HZ and ZJ ($CV > 20\%$). Furthermore, the cone dry weight (CDW) and cone length (CL) showed larger CV than that of other morphological traits. The wing traits were the lowest among all traits. Although the mean proportion of phenotypic variations of all measured traits was about 38.97% among populations of this species, it was much higher than those of other conifers, which further suggested that this species held the higher a-

收稿日期: 2013-05-15; 修改稿收到日期: 2013-07-04

基金项目: 河南省教育厅科学技术重点研究项目 (13A180817); 南阳师范学院科研项目 (zx2012015)

作者简介: 姬明飞 (1984—), 男, 博士, 讲师, 主要从事植物生理生态学和化学计量学研究工作。E-mail: jimfdy@gmail.com

daptive phenotypic variations or stress-tolerance ability under varying environmental conditions. According to the correlations between morphological traits and climatic factors, the significant negative correlations between potential evapotranspiration(PET) and most of morphological traits were detected. This study indicates that our research will provide important information for the reforestation and genetic conservation for this species in the changing climate.

Key words: environmental heterogeneity; morphological traits; phenotypic diversity; *Pinus tabulaeformis*; potential evapotranspiration; precipitation; temperature

自然选择和遗传变异被认为是表型多样性形成的重要驱动力之一^[1]。天然种群在不同地理环境条件下的表型变异的程度和变化规律研究,是揭示生物对不同环境适应性的有效途径之一^[2-6]。尽管由于目前条件所限,我们难以对天然种群表型性状的变异研究进行严密的实验设计^[7],但是用表型变异与地理环境因子的关系来揭示天然居群适应性的方法仍然被许多学者采用^[8-12]。尤其作为植物繁殖系统重要组成的球果和种子性状在不同环境选择压力下的变异模式,常常被研究人员作为预测种群遗传分化的有效工具^[12-15]。

油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)是中国森林群落中典型的特有种和温带针叶林的主要建群种。其自然群落主要分布在经度 102°~122°,纬度 32°~43°以及海拔 125~2 800 m 的范围内^[16]。由于油松拥有发达的根系,其水分利用和抗旱能力很强;在干旱半干旱地区的生态恢复和水土保持方面发挥了重要作用,因此在城市绿化和植树造林过程中通常为人们所喜爱。以前学者们通常利用控制对比实验,在生理^[17]、细胞学结构和蛋白质的水平,探讨该物种对极端环境的响应过程及有关机理^[18]。然而,这对于油松种群在复杂多变的自然环境条件下,其表型特征如何变化及其响应机制,进而最终应用于筛选抗逆性和适应性强以及对其自然种群的合理保护和科学经营等方面还远远不够。因此,油松天然种群形态特征变异模式的研究,可以更好了解该物种对于环境因子的响应策略,进而为油松天然种群保护、优良种源选育及合理利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 采样和测量过程

于 2007 年 9 月对油松天然种群的 12 个不同居群(148 棵树)进行了样本采集,这些样本涵盖了油松的主要天然分布范围(表 1)。在采样时,选择每个居群内每个个体之间相距至少 50 m^[19],这既能确保取样的均匀性,又能最大限度地维持样品的多样性。样品(球果)都采自树冠的中间部位;所采集

球果数量的多少依照居群大小而定,但每棵树的球果均不少于 20 个。为了更好地检验油松的表型变异,我们选择了易于获得和测定的 12 个表型性状,包括:种子长(SL)、种子宽(SW)、种子长宽比(SLW)、20 粒种子的重量(STW)、球果长(CL)、球果宽(CW)、球果长宽比(CLW)、球果的干重(CDW)、种翅长(SWL)和宽(SWW)、种翅长宽比(SWLW)以及 20 片种翅的总重量(SWTW)。首先从每个个体上采下球果分别装入尼龙袋子里并在室温下风干。然后拨出所有的种子,用游标卡尺测量球果的长和宽。接下来,球果在 70 °C 条件下用烘箱进行 72 h 烘干至恒重后,进行 CDW 的测量。每棵树上所采集球果的种子被混合在一起,然后随机选取 20 个带种翅的种子进行形态指标测量。具体步骤为:先将种翅与种子分开,SWL、SWW、SL 和 SW 分别用游标卡尺测量。在所测定的表型性状基础上,分别计算长宽比。最后,用 1/10 000 天平(Precisa XT120A, Precisa instruments. Ltd., Switzerland)称量种子的 STW 以及 SWTW。

1.2 气象数据的收集

收集样点当地年平均降雨量(MAP)、潜在蒸发量(PET)和温度(MAT)等主要气象数据。这些气象数据来自国际交换站气候标准年值数据集(<http://www.iwmi.cgiar.org/WAtlas/>)。

1.3 统计分析

首先,考虑空间自相关的存在可能导致关于回归分析的结果发生偏离,本研究采用 Moran's I (with 1000 Monte Carlo simulations)来检验居群之间的种实性状是否存在空间自相关性。此外,采用了 T 检验比较在 12 个居群之间的环境指标是否存在显著的差异。对于各个种实性状在居群内和居群间的变异情况,我们利用了巢式设计方差分析以及变异系数等分析方法,而居群内和居群间的方差分量以及表型分化系数的计算,则参照了葛颂等^[20]和李斌等^[21]所使用的方法,其线性模型为: $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \delta_{j(i)} + \epsilon_{k(ij)}$ 。式中, Y_{ijk} 为第 i 个群体第 j 个家系第 k 个观测值, μ 为总平均值, τ_i 为群体间效应值, $\delta_{j(i)}$

表 1 油松采集样点主要的地理和环境因素

Table 1 The main geographical and climatic conditions of the 12 sampling sites in China

编号 No.	居群代码 Population code	样点名称 Site name	取样株数 No. of trees	纬度 Latitude/N	经度 Longitude/E	海拔 Altitude/m	年均温 MAT/℃	年降雨量 MAR/mm	潜在蒸发量 PET/mm
1	千山, 辽宁 Qianshan, Liaoning	QS	12	41.02°	123.12°	450	7.0	723.84	948
2	朝阳, 辽宁 Chaoyang, Liaoning	CY	17	41.04°	120.02°	125	7.4	482.63	1 041.87
3	雾灵山, 河北 Wulingshan, Hebei	WLS	14	40.65°	117.37°	550	6.3	536.08	1 008.78
4	小五台山, 河北 Xiaowutaishan, Hebei	XWTS	13	40.00°	115.01°	1 370	1.8	530.77	870.74
5	五台山, 山西 Wutaishan, Shanxi	WTS	13	39.15°	113.62°	1 730	3.0	566.8	896.51
6	包头, 内蒙古 Baotou, Inner mongolia	BT	10	40.78°	110.03°	1 510	4.4	307.44	1 009.93
7	曾家镇, 四川 Zengjiazhen, Sichuan	ZJ	12	32.06°	106.01°	1 400	12.2	840.98	843.82
8	天水, 甘肃 Tianshui, Gansu	TS	11	34.33°	106.01°	1 350	8.6	594.47	847.45
9	贺兰山, 宁夏 Helanshan, Ningxia	HLS	14	38.50°	106.47°	2 018	8.9	133.33	1 068.25
10	迭部, 甘肃 Diebu, Gansu	DB	10	33.32°	108.32°	2 147	3.8	601.48	836.4
11	互助, 青海 Huzhu, Qinghai	HZ	12	36.95°	102.45°	2 468	0.5	407.03	834.38
12	坎布拉, 青海 Kanbula, Qinghai	KBL	10	36.01°	101.72°	2 581	8.8	312.76	906.68

为群体内家系效应值, $\epsilon_{k(ij)}$ 为随机误差。

群体间表型分化系数 (V_{st}) 反映群体间表型分化的值, 即群体间变异占遗传总变异的百分比, 具体表达式如下:

$$V_{st} = \frac{\sigma_{t/s}^2}{(\sigma_{t/s}^2 + \sigma_s^2)}$$

式中, $\sigma_{t/s}^2$ 为群体间的方差分量, σ_s^2 为群体内的方差分量。

我们也对 12 个种实特征与地理、气候等因子进行了相关性分析, 并探讨了油松天然种群种实变异格局的驱动因素。空间自相关性和典型对应分析 (CCA 分析) 在 R 语言软件下进行, 相关性使用 SPSS 16.0 进行分析, 巢式方差分析和变异系数则采用了 SAS 8.0 软件。

2 结果与分析

2.1 性状变异和变异来源

通过空间自相关的检测显示, 油松的种实性状的地理变异结果不存在显著的空间相关性 (Monte Carlo permutation test, $P > 0.05$), 预示着油松天然种群各个居群具有独特的响应模式。为定量分析油松天然居种群实性状的变异来源, 按照巢式设计方差分析将各个种实性状的变异分解为群体间变异和群体内变异, 各层次上的方差分量百分比是说明性

状变异来源的一个重要指标 (图 1)。结果显示, 12 个表型性状在居群内和居群间的平均方差分量百分比分别为 44.68% 和 30.92%, 其中 SWTW 在居群间平均方差分量最小 (3.18%), CLW 在居群间平均方差分量最大 (89.86%)。各性状的表型分化系数 (i. e. V_{st}) 的变异范围为 3.18% ~ 89.86%, 所有的表型性状在居群间平均表型分化系数为 38.97%, 这意味着油松天然种群种实性状变异在居群间的贡献是 38.97%, 而居群内的贡献为 61.03%; 并进一步说明了居群内的变异是油松天然种群表型变异的主要来源, 且居群内的表型多样性高于居群间的多样性。此外, 部分性状的表型分化系数的变化规律有所不同, 如 CL、CW 以及 CLW、SWL 这 4 个性状的 V_{st} 都超过了 50%, 表明这些性状变异的主要来源是居群间的变化 (图 1)。

表型变异系数 (CV) 常常被用来反映表型性状的离散程度, 以及表型指标在居群内和居群间的差异, 从而揭示种群变异格局。表 2 结果显示, 绝大部分种实性状指标的变异系数都高于 10%, 并且各表型性状在居群内的变异大小因性状而异。居群内各个种实性状的平均变异系数变幅为 10.84% ~ 30.12%, 其中, 天水 (TS) 这个居群的 CL、CLW 以及 SWL 的变异程度在所有的研究居群内最低; 五

台山(WTS)、互助(HZ)和朝阳(CY)分别在 CDW、STW 和 SWTW 表现出了较低的变异幅度。此外,SW、SWW、SWLW、SL、SW 以及 SLW 分别在五台山(WTS)、互助(HZ)、迭部(DB)、贺兰山(HLS)、小五台山(XWTS)和贺兰山(HLS)呈现出了较低的变化幅度。综合分析所有的种实性状可以看出,千山(QS)、曾家镇(ZJ)和互助(HZ)3 个居群变异最为丰富($CV > 20\%$),五台山(WTS)居群变异最小($CV = 13.47\%$)。居群间各种实性状的 CV 是基于居群的平均值计算而来的,它代表着各种实性状居群间的变异程度。通过分析发现,CDW 和 SL 是所有种实性状中变化幅度最大的(CV 分别为 31% 和 21%),这可能是对环境变异响应比较敏感的性状指标。相反,种翅的总重(SWTW)仅仅表现出 2.33% 的变化幅度,是所有性状里最稳定的。通过比较分析居群内和居群间的变异程度发现,12 个种实性状在种群内的变异($CV = 17.97\%$)略高于在居群间的变异($CV = 12.35\%$),这样的结果与上述方差分析的结果一致。

2.2 表型性状之间的关系

球果的所有表型性状特征之间都表现出了较强的相关性(表 3),而作为形状指数的 CLW 仅仅与 CW 表现出一定的较强的负相关,相关系数为 -0.664 (表 3)。SWL 和 SWW 除了与 CW 和 STW 相关性表现不一致之外,相关系数分别为 0.648 和 0.667 ;与 CL、CDW、SWLW、SWTW、SL 和 SW 都呈现出显著的正相关性。作为重要的适应性指标的 STW,仅仅与种

子的 SL、SW、SWTW 和 SWW 表现出了较强的正

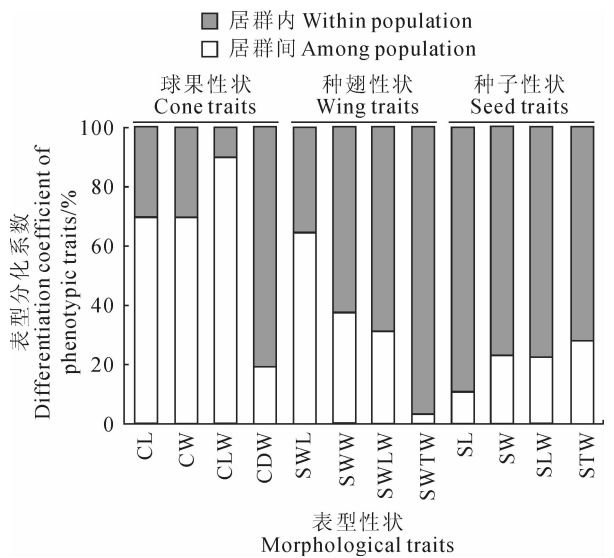


图 1 12 个天然油松居群各个表型性状的表型分化系数
CL. 球果长;CW. 球果宽;CLW. 球果长宽比;CDW. 球果的干重;
SWL. 种翅长;SWW. 种翅宽;SWLW. 种翅长宽比;SWTW. 20 片
种翅的总重量;SL. 种子长;SW. 种子宽;SLW. 种子长宽比;
STW. 20 粒种子的重量。下同

Fig. 1 The differentiation coefficient of phenotypic traits estimated from the nest ANOVA model expressed as percentage of total variance
CL. Cone length;CW. Cone width;CLW. Cone length-width ratio;
CDW. Cone dry weight;SWL. Seed wing length;SWW. Seed wing width;SWLW. Seed wing length-width ratio;SWTW. Seed wing total weight;SL. Seed length;SW. Seed width;SLW. Seed length-width ratio;STW. Seed total weight. The same as below

表 2 12 个油松天然居群的表型变异系数

Table 2 Coefficients of variations (CV %) for cone,seed and wing characters among and within 12 populations

性状 Trait	居群内 Within population													居群间 Among population
	QS	CY	WLS	XWTS	WTS	BT	ZJ	TS	HLS	DB	HZ	KBL	平均值 Mean	
球果长 CL	17.33	10.76	12.92	11.50	14.21	13.28	15.52	8.45	20.23	12.37	13.73	10.89	13.43	11.94
球果宽 CW	18.39	12.14	13.22	13.74	6.91	15.51	17.12	8.53	16.54	15.20	11.45	10.88	13.30	16.36
球果长宽比 CLW	10.34	9.90	10.46	14.63	13.02	13.48	15.21	7.35	17.08	13.19	10.33	11.49	12.21	17.84
球果干重 CDW	43.14	31.19	33.61	21.97	19.34	31.71	34.42	25.86	43.96	21.98	31.12	23.19	30.12	30.67
种翅长 SWL	20.58	22.44	13.43	11.41	10.69	15.87	15.40	10.66	12.74	14.23	69.22	11.70	19.03	11.74
种翅宽 SWW	16.25	15.28	13.55	10.58	10.42	13.87	13.26	11.30	12.50	11.01	10.40	11.51	12.49	6.31
种翅长宽比 SWLW	17.98	25.53	16.51	15.66	14.27	17.25	16.87	30.13	17.70	14.70	74.82	15.13	23.05	6.08
种翅重 SWTW	57.09	21.33	24.13	32.83	23.75	41.96	39.92	23.21	37.71	34.86	22.11	37.38	33.02	2.33
种子长 SL	15.59	11.82	9.33	9.66	10.22	14.30	15.40	12.05	8.50	10.53	9.20	10.38	11.42	20.45
种子宽 SW	15.74	11.17	11.14	8.46	9.57	12.21	14.80	10.51	9.85	10.08	8.53	8.02	10.84	5.76
种子长宽比 SLW	9.87	11.63	13.29	9.68	10.60	13.77	11.14	11.71	8.61	10.73	10.99	9.59	10.97	4.93
种子重 STW	34.80	22.71	22.80	23.30	18.62	29.73	44.10	26.21	20.47	23.55	13.39	30.04	25.81	13.73
均值 Mean	23.09	17.16	16.20	15.29	13.47	19.41	21.10	15.5	18.82	16.04	23.77	15.85	17.97	12.35

注:居群代码同表 1。
Note:Codes of populations are same as Table 1.

相关性,相关系数为0.894、0.875、0.623 和 0.667。种实性状间的显著性说明,CL、CDW、SWL、SWW 和 SL 这五个性状是影响种实性状测定的主要因素,这与前人对于粗枝云杉的研究结果略有不同^[22],他们认为 CL、CW 和 STW 应视为粗枝云杉重要和关键的表型性状。

2.3 表型性状和环境因子之间的关系

油松天然种群所处的生境(降雨、温度、潜在蒸发量)具有显著的差异性(Leven's test, $P<0.05$),典型对应分析(CCA)结果也显示(72%),小五台山(XWTS)和包头(BT)居群则表现出受到较高潜在蒸发量(PET)的影响,曾家镇(ZJ)和贺兰山(HLS)居群则受到年均降雨量(MAP)的影响(图 2)。由于本研究地理范围跨度大,环境因子复杂,我们采用皮尔逊(Pearson)相关性分析 12 个表型性状与环境 and 地理因子之间的相关性。从表 3 可以看出,球果长 CL 和 CDW、SWL、SWW、SWLW 和 SWTW 指标都随着潜在蒸发量的上升而显著下降(相关系数分别为 -0.645^* 、 -0.628^* 、 -0.718^{**} 、 -0.628^* 、 -0.648^* 和 -0.756^{**})。种子相关的 4 个表型指标虽然没有呈现出显著的变化,但是仍然能看出随着潜在蒸发量的增大而呈逐渐减小的趋势。除此之外,本研究结果还显示种实性状与经纬度以及海拔

之间没有显著的相关性,但是从东到西,球果和种翅的所有指标均表现出随海拔升高而呈现变大的趋势,而种子的 SL 和 STW 则随海拔上升而下降;同时,球果和种翅的所有种实指标呈现随纬度和经度

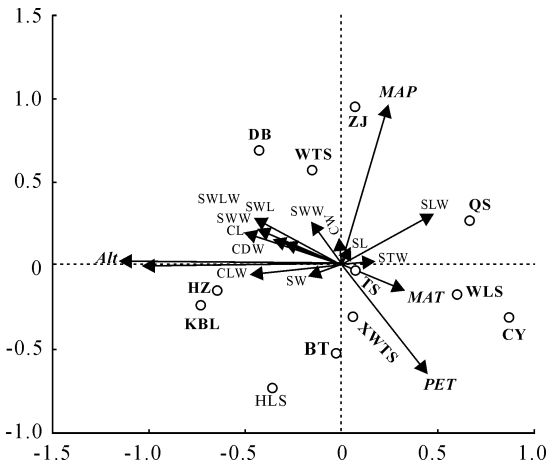


图 2 油松 12 个天然居群种实表型性状与环境
和地理因子的典型对应分析

图中代码同表 3

Fig. 2 *P. tabulaeformis* populations and climate or
geographic parameters (MAP,Alt,MAT,PET)
on the plans formed by the CCA
The black circle represents each population;
The code of Fig. 2 same as Table 3

表 3 表型性状间及其与地理和环境因子间的相关性
Table 3 Coefficients of correlation between pairs of geographical
parameters and morphological characters of *P. tabulaeformis*

性状 Trait	球果长 CL	球果宽 CW	球果长宽比 CLW	球果干重 CDW	种翅长 SWL	种翅宽 SWW	种翅长宽比 SWLW	种翅重 SWTW	种子长 SL	种子宽 SW	种子长宽比 SLW	种子重 STW
球果长 CL	1.000	0.609 [*]	0.179	0.953 ^{***}	0.947 ^{***}	0.873 ^{***}	0.900 ^{***}	0.776 ^{**}	0.616 [*]	0.622 [*]	0.161	0.403
球果宽 CW		1.000	-0.664 [*]	0.691 [*]	0.648 [*]	0.529	0.595 [*]	0.621 [*]	0.568	0.450	0.402	0.383
球果长宽比 CLW			1.000	0.044	0.103	0.181	0.100	-0.058	0.130	0.028	-0.366	-0.091
球果干重 CDW				1.000	0.950 ^{***}	0.898 ^{***}	0.849 ^{***}	0.850 ^{***}	0.729 ^{**}	0.673 ^{**}	0.321	0.551
种翅长 SWL					1.000	0.919 ^{***}	0.910 ^{***}	0.800 ^{**}	0.719 ^{**}	0.688 [*]	0.278	0.486
种翅宽 SWW						1.000	0.708 ^{**}	0.709 ^{**}	0.808 ^{***}	0.844 ^{***}	0.164	0.667 [*]
种翅长宽比 SWLW							1.000	0.739 ^{**}	0.511	0.419	0.367	0.218
种翅重 SWTW								1.000	0.712 ^{**}	0.598 [*]	0.456	0.623 [*]
种子长 SL									1.000	0.923 ^{***}	0.496	0.894 ^{***}
种子宽 SW										1.000	0.128	0.875 ^{***}
种子长宽比 SLW											1.000	0.332
种子重 STW												1.000
海拔 ALT	0.534	0.013	0.468	0.352	0.429	0.310	0.458	0.278	-0.019	0.178	-0.480	-0.180
年均温 MAT	-0.198	0.330	-0.573	-0.173	-0.203	-0.292	-0.169	-0.249	-0.408	-0.488	-0.001	-0.506
年降雨量 MAP	0.070	0.206	-0.188	0.166	0.185	0.180	0.172	0.413	0.212	-0.005	0.566	0.240
潜在蒸发量 PET	-0.645 [*]	-0.257	-0.307	-0.628 [*]	-0.718 ^{**}	-0.628 [*]	-0.648 [*]	-0.756 ^{**}	-0.393	-0.366	-0.162	-0.318
纬度 N	-0.466	-0.317	-0.062	-0.375	-0.421	-0.187	-0.507	-0.464	0.162	0.178	0.069	0.272
经度 E	-0.446	-0.053	-0.377	-0.277	-0.369	-0.212	-0.386	-0.183	0.211	0.014	0.553	0.336

升高而逐渐减小的趋势。综上所述,油松天然种群的种实变异与环境 and 地理因素存在一定的相关性,反映了较明显的地理变异趋势。

3 讨 论

自然选择是植物的适应进化的动力,进而导致表型发生分化,植物表型的变异对促使植物适应当地环境具有重要意义^[23]。本研究通过对油松 12 个天然居群的种实性状变异分析,发现油松的种实性状在居群间和居群内存在较显著的差异。油松种子、种翅和球果的平均表型分化系数为 38.97%,说明油松天然种群的种实变异在种群间的贡献占 38.97%,种群内的变异占 61.03%。这一结果基本与先前对油松分子水平遗传多样性研究结果一致(i. e. 39%)^[24]。与其他的针叶树种相比,油松的表型分化程度(V_{st})属于中等偏高水平,与云南松(*Pinus yunnanensis*)的 36%^[25],川西云杉(*Picea balfouriana*)的 36.5%基本持平^[22],略高于云杉的 31.1%^[26]和林芝云杉的 29.5%^[12],显著高于北美云杉(*Picea sitchensis*) (10%)^[27],Douglas-fir (11%)^[28]以及 *Pinus uncinata* (13%)^[29]。说明油松居群内变异大于居群间变异,且油松种实特征变异主要来源于居群内的变异;这可能是不同自然选择压力作用的结果。变异系数(CV)表示表型性状的离散程度,通过计算各性状之间以及不同居群的变异系数都能够清晰反映出油松种群的变化模式。结果显示,不同的油松居群在表型的变异程度上存在一定的差异,在分布区域东部和西部边缘的居群比中部地区具有更高的表型变异幅度(CV)^[30-31],类似的地理变化模式在 *Pinus banksiana*^[32] 以及 *Pinus strobus*^[33] 也有类似发现。对于这种现象的产生,我们认为主要由于边缘的居群可能承受着较强的环境选择压力,即环境异质性较高,加速了表型的变异过程;同时,较强的环境选择压力抑制了基因流的发生,导致在分布的核心区域有更多的机会发生基因流事件,进而产生表型多样性的差异^[34-38]。

本研究的分布区域自东向西,经度、纬度和海拔跨度分别为 20°、9°和 2 600 m,且温度、降雨等环境

指标在居群之间存在显著的差异,以上的多种因素都可能是造成表型多样性维持在较高水平的原因。先前对于其他松科植物的研究发现,温度和降雨对种实性状的变异起到主要的影响作用^[39-40]。本研究的相关性分析结果显示,降雨和温度对于表型的变异没有显著性影响,该结果与先前研究的结果并不一致。考虑到环境异质性在不同居群间有差异,推断可能具有多因素综合效应的环境因子对油松的表型变异产生更大的影响,因此我们将潜在蒸发量(PET)作为主要的环境因子分析指标。正如预测的一样,油松 12 个表型性状几乎都与潜在蒸发量表现出了显著的负相关性,展现了油松天然种群对于水热条件的响应趋势。在众多影响物种种群结构的因素中,繁殖系统一直是人们关注的焦点,因为其表型多样性的程度直接体现了种群对于环境适应能力的程度^[41-44]。本研究发现油松的繁殖系统的表型变异虽然属于较高的水平,但是在不同的表型性状存在不同响应趋势。首先,大部分球果性状指标的表型分化程度(V_{st})高于 50%,意味着球果的变异大部分来自于居群间变异。而种子的重量和种翅大小的指标变异主要来自居群内部的变化,意味着对原生境的适应性可能是其变化的主要原因。种子的重量和种翅大小均与海拔呈现出较弱的相关性,Guo 等^[45]认为这是因为在较高海拔地区,自然选择对种子重量和数量综合作用影响的结果所导致的。这样的结果肯定了前人关于遗传变异和环境变化作用,在不同的种间甚至是种内不同性状间存在着差异的结论^[46-51]。

综上所述,油松的形态特征多样性研究对于我们开展优良品种的选育、种质资源的保存以及天然林的保护和经营都具有重要的指导意义。油松作为主要的绿化和营造生态林的重要树种,往往要求具有较高的适应性或是对恶劣环境的耐受能力,鉴于此,我们认为优先选择较为耐旱的居群,如小五台山(XWTS)和包头(BT)居群;而当考虑种质资源保存时,则可以考虑变异较为丰富的居群,如千山(QS)、曾家镇(ZJ)和互助(HZ)3 个居群。另外,油松与各环境因子相关性的分析揭示了该树木分布范围局限于温带低-中海拔的湿润的原因^[52]。

参考文献:

- [1] CHALCOFF V R, AIZEN M A, GALETTO L. Nectar concentration and composition in 26 species from the temperate forest of South America[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97: 413-421.
- [2] DONOHUE K, PYLE E H, MESSQUA D, et al. Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its

- consequences for performance in novel habitats[J]. *Evolution*, 2001, 55: 692—702.
- [3] ETTERSON J R. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. I. Clinal patterns of selection along an environmental gradient in the Great Plains[J]. *Evolution*, 2004, 58: 1 446—1 458.
- [4] RICHARDS C L, PENNINGS S C, DONOVAN L A. Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants[J]. *Plant Ecology*, 2005, 176: 263—273.
- [5] RICHARDS C L, BOSSDORF O, MUTH N Z, *et al.* Jack of all trades master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions[J]. *Ecology Letter*, 2006, 9: 981—993.
- [6] GHALAMBOR C K, MCKAY J K, CARROLL S P, *et al.* Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments[J]. *Function Ecology*, 2007, 21: 394—407.
- [7] 葛 颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法[M]//钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的理论与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 123—140.
- [8] XIE C Y, YING C C. Genetic architecture and adaptive landscape of interior lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) in Canada[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1995, 25: 2 010—2 021.
- [9] DAEHLER C C, YORKSTON M, SUN W, *et al.* Genetic variation in morphology and growth characters of *Acacia koa* in the Hawaiian Islands[J]. *International Journal of Plant Science*, 1999, 160: 767—773.
- [10] CHEN Y T(陈益泰), LI G Y(李桂英), WANG H X(王惠雄). Study on phenotypic variation in natural range of long peduncled alder (*Alnus cremastogyne*) [J]. *Forest Research* (林业科学研究), 1999, 12: 379—385 (in Chinese).
- [11] XIANG ZH Q(向志强), FU Y CH(付永川), LIU Y CH(刘玉成), *et al.* Study on the morphological variations of *Cephalotaxus mannii* in different populations[J]. *Guihaia* (广西植物), 1999, 19: 131—135 (in Chinese).
- [12] JIA Z R(贾子瑞), ZHANG SH G(张守攻), WANG J H(王军辉). Genetic variation and spatial geographical trend of needles, cones and seeds traits for natural populations of *Picea linzhinesis* [J]. *Forest Research* (林业科学研究), 2011, 24: 428—436 (in Chinese).
- [13] KHALIL M A K. Genetics of cone morphology of black spruce (*Picea mariana* Mill B. S. P) in Newfoundland Canada[J]. *Silvae Genetica*, 1984, 33: 101—109.
- [14] BORGHETTI M, GIANNINI R, MENOZZO P. Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* L.) Karst. *Silvae* [J]. *Genetica*, 1988, 37: 178—184.
- [15] CARLSON C E, THEROUX L J. Cone and seed morphology of western larch (*Larix occidentalis*) alpine larch (*Larix lyallii*) and their hybrids[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23: 1 264—1 269.
- [16] 吴征镒. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1995.
- [17] MA F, ZHAO C M, MILNE R, *et al.* Enhanced drought-tolerance in the homoploid hybrid species *Pinus densata*: implication for its habitat divergence from two progenitors[J]. *New Phytologist*, 2010, 185: 204—216.
- [18] GAO D H, GAO Q, XU H Y, *et al.* Physiological responses to gradual drought stress in the diploid hybrid *Pinus densata* and its two parental species[J]. *Trees Structure and Function*, 2009, 23: 717—728.
- [19] CHEN K M, ABBOTT R J, MILNE R I, *et al.* Phylogeography of *Pinus tabulaeformis* Carr. (Pinaceae) a dominant species of coniferous forest in Northern China[J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17: 4 276—4 288.
- [20] GE S(葛 颂), WANG M X(王明麻), CHEN Y W(陈岳武). An analysis of population genetic structure of Masson pine by isozyme technique[J]. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 1988, 24: 399—409 (in Chinese).
- [21] LI B(李 斌), GU W CH(顾万春), LU B M(卢宝明). A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2002, 10: 181—188 (in Chinese).
- [22] GU Y J, LUO J X, WU Y W, *et al.* Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2009, 33: 291—301.
- [23] RIESEBERG L H, WIDMER A, ARNTZ M A, *et al.* Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2002, 99: 12 242—12 245.
- [24] LI C, CHAI B F, WANG M B. Population genetic structure of *Pinus tabulaeformis* in Shanxi Plateau China[J]. *Russian Journal of Ecology*, 2008, 39: 36—42.
- [25] 虞 泓. 云南松遗传多样性与分化研究[D]. 昆明: 云南大学, 1996: 1—20.
- [26] LUO J X(罗建勋), GU W CH(顾万春), CHEN SH Y(陈少瑜). Allozyme variation in 10 natural populations of *Picea asperata* [J]. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version) (植物生态学报), 2006, 30: 165—173 (in Chinese).
- [27] YEH F C, EL-KASSABY Y A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1980, 10: 415—422.
- [28] EL-KASSABY Y A, SZIKLAIO O. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected douglas-fir population[J]. *Forest Ecology and Management*, 1982, 4: 115—126.
- [29] MARCYSIAK K. Interpopulational variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. in Lam. & DC. (Pinaceae) cone characters[J]. *Dendro-*

- biology*, 2004, 51: 43—51.
- [30] ZHOU Y F, ABBOTT R J, JIANG Z Y, *et al.* Gene flow and species delimitation: a case study of two pine species with overlapping distributions in Southeast China[J]. *Evolution*, 2010, 64: 2 342—2 352.
- [31] WANG M B, HAO Z Z. Range wide genetic diversity in natural populations of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) [J]. *Biochemical Genetics*, 2010, 48: 590—602.
- [32] MISENTI T L, DEHAYES D H. Genetic diversity of marginal vs. central populations of pitch pine and jack pine[M]//DEMERITT M E J. Proceedings of the thirty-first northeastern forest tree improvement conference and the sixth north central tree improvement association Pennsylvania State University University Park USA, 1989: 63—67.
- [33] BEAULIEU J, SIMON J P. Genetic structure and variability in *Pinus strobus* L. in Quebec[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24: 1 726—1 733.
- [34] NIENSTAEDT H, RIEMENSCHNEIDER D E. Changes in heritability estimates with age and site in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss[J]. *Silvae Genetica*, 1985, 34: 21—30.
- [35] LI P, BEAULIEU J, DAOUST G, *et al.* Patterns of adaptive genetic variation in eastern white pine (*Pinus strobus*) from Quebec[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27: 199—206.
- [36] BOULLI A, BAAZIZ M, M'HIRIT O. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters[J]. *Euphytica*, 2001, 119: 309—316.
- [37] SANOU H, PICARD N, LOVETT P N, *et al.* Phenotypic variation of agromorphological traits of the shea tree *Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn. in Mali[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2009, 53: 145—161.
- [38] LINHART Y B, GRANT M C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 1996, 27: 237—277.
- [39] SCHOENIKE R E. Natural variation in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) Ph. D. Dissertation University of Minnesota Minneapolis [M]. 1962.
- [40] WANG Y L(王娅丽), LI Y(李 毅). Study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountain, China[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2008, 32: 355—362(in Chinese).
- [41] GE S(葛 颂), WANG H Q(王海群), ZHANG C M(张灿明), *et al.* Genetic diversity and population differentiation of *Cathaya argyrophylla* in Bamian Mountain[J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 1997, 39: 266—271(in Chinese).
- [42] ROACH D A. Variation in seed and seedling size in *Anthoxanthum odoratum* [J]. *The American Midland Naturalist Journal*, 1986, 117: 258—264.
- [43] KHALIL M A K. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1974, 52: 15—21.
- [44] SCHAAL B A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis* [J]. *American Journal of Botany*, 1980, 67: 703—709.
- [45] GUO H, MAZER S J, DU G Z. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation plant size and seed number per fruit[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 5: 1 232—1 242.
- [46] MADDOX G D, ROOT R B. Resistance to 16 diverse species of herbivorous insects within a population of goldenrod, *Solidago altissima*: genetic variation and heritability[J]. *Oecologia*, 1987, 72: 8—14.
- [47] REHFELDT J. A model of genetic variation for applications in gene resource management[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, 21: 1 491—1 500.
- [48] GIL L, CLIMENT J, NANONS N, *et al.* Cone morphologic variation in *Pinus canariensis* SM[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2002, 235: 35—51.
- [49] XIAO Y. Variation in needle longevity of *Pinus tabulaeformis* forests at different geographic scales[J]. *Tree Physiology*, 2003, 23: 463—471.
- [50] CARUSO C M, MAHERALI H, MIKULYUK A, *et al.* Genetic variance and covariance for physiological traits in *Lobelia*: are there constraints on adaptive evolution[J]. *Evolution*, 2005, 59: 826—837.
- [51] MITCHELL-OLDS T, WILLIS J H, GOLDSTEIN D B. Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2007, 8: 845—856.
- [52] JI M F, ZHANG X W, WANG Z Q, *et al.* Intra-versus inter-population variation of cone and seed morphological traits of *Pinus tabulaeformis* Carr. in Northern China: impact of climate-related conditions[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2011, 59: 381—389.