

DOI: 10.5846/stxb201805161087

童跃伟,唐杨,陈红,张涛,左江,吴健,周莉,周旺明,于大炮,代力民.红松种子园种群的表型多样性研究.生态学报,2019,39(17): - .

Tong Y W, Tang Y, Chen H, Zhang T, Zuo J, Wu J, Zhou L, Zhou W M, Yu D P, Dai L M. Phenotypic diversity of *Pinus koraiensis* populations in a seed orchard. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): - .

红松种子园种群的表型多样性研究

童跃伟^{1,2}, 唐 杨^{1,2}, 陈 红^{1,2}, 张 涛³, 左 江⁴, 吴 健^{1,2}, 周 莉¹, 周旺明¹,
于大炮¹, 代力民^{1,*}

1 中国科学院森林生态与管理重点实验室(沈阳应用生态研究所), 沈阳 110016

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 黑龙江省重点国有林管理局, 虎林 158402

4 吉林省林业勘察设计院, 长春 130022

摘要: 为揭示红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)不同种群的表型分化程度和变异规律,以吉林省露水河红松种子园 6 个种群红松为研究对象,采用巢式方差分析、多重比较、变异系数和聚类分析等方法对红松的叶片、球果和种子共 15 个表型性状进行了系统分析。结果表明:(1) 红松 15 个表型性状在种群间和种群内均存在着极显著的差异,红松种群遗传变异比较丰富,在松属植物中属于中等水平,其中纬度最低的露水河种群在其中 10 个表型性状均值上表现出最高值;(2) 红松种群间的表型分化系数(V_{st})均值为 12.39%,种群内的变异(87.61%)大于种群间的变异(12.39%),种群内的变异是主要变异来源;(3) 各表型性状平均变异系数为 13.28%,变幅为 6.16%—31.48%,叶片、球果、种子的平均变异系数依次为:球果 17.86% > 针叶 11.19% > 种子 9.87%,种子性状最小,成为最稳定的表型性状,带岭和丰林种群表型性状遗传多样性要高于其他种群;(4) 利用欧氏平均距离对红松种群进行 UPGMA 聚类分析,红松种群的表型性状按照地理距离而聚类,可将红松种子园 6 个种群分为 4 类,其表型性状跟地形(东北山脉)有一定的契合。红松种群具有中等水平的表型遗传多样性,种群间和种群内均存在丰富的表型变异,研究结果为顺利开展红松种质资源收集、保存,以及良种选育等工作提供依据。

关键词: 红松;种子园;种群;表型性状;表型分化

Phenotypic diversity of *Pinus koraiensis* populations in a seed orchard

TONG Yuewei^{1,2}, TANG Yang^{1,2}, CHEN Hong^{1,2}, ZHANG Tao³, ZUO Jiang⁴, WU Jian^{1,2}, ZHOU Li¹,
ZHOU Wangming¹, YU Dapao¹, DAI Limin^{1,*}

1 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Shenyang 110016, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Heilongjiang Key State administration of Forest Management, Hulin 158402, China

4 Jilin Forestry Survey and Design Institute, Changchun 130022, China

Abstract: *Pinus koraiensis* is a rare and protected species in China. In this study, our objectives were to determine the phenotypic variation, distribution mechanisms and patterns of different *P. koraiensis* populations in a seed orchard. We studied morphological variation among and within six populations of *P. koraiensis* based on analysis of 15 phenotypic traits (including needle, cone, and seed traits). Nested analysis of variance, coefficient of variation, multi-comparison, and the unweighted pair-group method with arithmetic means (UPGMA) cluster analysis were used to analyse the data. The results showed that: (1) there were significant differences in all 15 traits among and within populations of *P. koraiensis*, revealing

基金项目:科技基础性工作专项资助项目(2015FY210200-9)

收稿日期:2018-05-16; 网络出版日期:2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lmdai@iae.ac.cn

a large variation. Within the genus *Pinus*, *P. koraiensis* shows intermediate levels of variation. The most southern population showed the highest mean value in 10 of the 15 traits; (2) mean phenotypic differentiation coefficient (V_{st}) within populations was 87.61%, higher than that among population (12.39%), indicating that the largest part of phenotypic variation is retained within populations in *P. koraiensis*; (3) the average value of coefficient of variation (CV) was 13.28%, and ranged from 6.16% to 31.48% among traits. Among traits, the CV decreased from cone (17.86%) to needle (11.19%) to seed traits (9.87%), which were the most stable traits. The phenotypic diversity of DL and FL populations was higher than that of other populations; (4) according to UPGMA cluster analysis, the phenotypic traits of *P. koraiensis* populations clustered by geographical distance. The six populations *P. koraiensis* used in this study can be divided into four groups, which are significantly related in topography (mountains in northeast of China). Overall, we observed abundant phenotypic variation among and within populations, which provides critical information for resource collection, conservation, and breeding of this ecologically important species.

Key Words: *Pinus koraiensis*; seed orchard; populations; phenotypic traits; phenotypic differentiation

遗传多样性为物种涵盖的种群间和种群内个体间遗传变异的总和,包括表型、细胞学、生化和分子等多层次遗传变异^[1]。其中表型是各种形态特征的组合,是生物受制于生态环境条件的遗传变异的表征^[2],其表型变异是遗传多样性研究的重要内容^[3-4]。同时,利用表型性状研究遗传多样性也最为简便、快速和经济,可以直观的揭示种群的遗传结构与变异大小,是遗传育种工作的基础^[5-6]。国内外学者利用表型性状对思茅松^[7]、五角枫^[8]、云南松^[9]、闽楠^[10]、拟南芥^[11]等植物种群进行了遗传多样性分析与评价,阐明了种群变异结构、来源和规律,为相关树种的资源收集、保护或遗传改良奠定了基础。

红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)隶属于松科(Pinaceae)松属(*Pinus*),是我国东北珍贵而稀少的常绿乔木^[12]。近百年来,由于过量采伐红松天然林,致使红松资源锐减^[13],已被国家二级保护植物^[14]。因此,为保护红松种质资源,国家从上个世纪80年代中期开始在东北地区不同区域建立红松种子园(例如露水河红松种子园)^[15],然而,这批种子园的建园材料是只经过表型性状初选的优树,其选育的遗传基础鲜有报道。以往有人利用分子技术从遗传多样性方面进行了这方面的研究^[16-18],但从表型性状方面还未开展过相关研究。因此,本研究采用表型性状,针对种子园收集的不同区域红松的遗传多样性进行评估,为以后红松种子园资源收集和育种策略提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

吉林省露水河红松种子园,位于东经127°47',北纬42°28',海拔760—800 m,属季风性中温带气候类型。该红松种子园于1988年定植,种子园内红松由小兴安岭、完达山、张广才岭和长白山地区共17个种源地的优良无性系组成。采用完全随机排列设计,株行距3m×3m,建成红松无性系种子园1个大区,17个小区,共660个无性系,面积16.33 hm²。

1.2 材料来源和样品采集

于2017年8月和10月对种子园内6个种群红松的完整叶片和成熟球果进行采集和形态数据测定工作。采样种群的原产地分别为:吉林省露水河(LSH)和黄泥河(HNH);黑龙江省大海林(DHL)、东方红(DFH)、带岭(DL)和丰林(FL),该6个种群代表了我国红松不同的自然分布区,而且能反映出分布区的特点(图1)。每种群选取30个单株进行调查和采样,单株间距50m以上,保证取样均匀性,最大限度降低母树间的亲缘关系。

1.3 表型性状的测定

从采样单株上随机采集并测量无病虫害、生长旺盛、完整的两年生针叶10束和成熟的球果10个,选择了

15 个易于获取和测定的遗传上相对稳定的表型性状,用游标卡尺(精确到 0.01 mm)分别测定并记录红松的针叶长(NL)、针叶粗(NW)、针叶束粗(FW)、球果长(CL)、球果宽(CD)、种子长(SL)、种子宽(SD),用电子天平(精确到 0.01g)分别称量单个球果重量(CW)、单果产种量(CSY)和百粒重(HSW),其中百粒重随机 3 次重复测量 100 粒种子,然后计算出针叶长/针叶粗(NL/NW)、针叶束粗/针叶粗(FW/NW)、球果长/球果宽(CL/CD)、产种率(CSY/CW)和种子长/种子宽(SL/SD),精确到 0.01。

1.4 数据处理与分析

红松种群的表型变异特征采用巢式设计方差分析^[1,3],线形模型为: $Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{(ij)} + \varepsilon_{(ij)k}$,式中 Y_{ijk} 为第 i 个种群第 j 个个体第 k 个观测值, μ 为总均值, S_i 为种群效应(固定), $T_{(ij)}$ 为种群内个体效应(随机), $\varepsilon_{(ij)k}$ 为试验误差。同时进行多重比较和差异性检验,分别计算 6 个种群各个性状的平均值($\bar{X}$)、标准偏差(SD)、和变异系数

(CV), $CV = SD / \bar{X}$ 。为了与基因分化系数(G_{st})相对应,按下式计算出了反映种群间表型分化的值定义: $V_{st} = (\delta^2 t/s) / (\delta^2 t/s + \delta^2 s)$,式中 $\delta^2 t/s$ 为种群间方差分量、 $\delta^2 s$ 为种群内方差分量, V_{st} 为表型分化系数,表示种群间变异占遗传总变异的百分比,表明表型变异在种群间贡献的大小^[19]。基于 15 个性状数据,对 6 个红松种群进行非加权组平均法(UPGMA)聚类分析^[20]。

数据经 Excel 2016 整理后,巢式方差分析、表型性状的平均值、标准差和变异系数、差异性检验和多重比较和表型分化系数均在 R 3.2.5 中完成,聚类分析在 SPSS19.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 种群间和种群内的表型变异

对种子园红松 6 个种群 15 个表型性状进行巢式设计方差分析(表 1),红松 15 个表型性状在种群间和种群内均差异显著($P < 0.01$),表明红松的表型性状在种群间和种群内存在广泛的变异。对各种群均值进行 Turkey's 多重比较,发现红松 15 个表型性状在种群间存在广泛的变异,但不同性状在各种群间变异式样不同(表 2)。针叶性状中 NL、NW 和 FW 在种群间差异显著,露水河种群最大,分别为 12.65mm、0.99 mm、2.02mm;东方红种群 NL 最小,仅为 11.1mm;带岭种群的 NW 和 FW 最小。NL/NW 和 FW/NW 代表针叶的叶型指数,这两种性状最大的是带岭种群,分别为 14.24 和 2.08。6 个球果性状中 CL、CD 和 CL/CD 在种群间的差异都较小,变异的范围分别为 14.27—15.35cm、9.46—10.04cm 和 1.42—1.56;然而 CW 和 CSY 这两个球果的质量性状在种群间的差异较大,露水河种群最大,分别为 298.33g 和 89.13g;带岭种群最小,分别为 235.99g 和 68.9g。CSY/CW 变异范围为 28.77—34.03。同时,红松 4 个种子性状在种群间的差异也较小,SL、SD 和 HSW 均值最大的是露水河种群(17.29mm、11.29mm 和 69.93g)。

从各种群的地理分布来看,不同性状在种群间多表现为显著性差异。在所测的 15 个表型性状中,露水河种群在其中 10 个表型性状均值上表现出最高值,其位置为最南端,即纬度最低;而在 6 个种群中出现低值的种群则比较分散。

2.2 表型性状的分化

根据巢式方差分析结果,各性状方差分量和表型分化系数分析见表 3,15 个表型性状种群间的方差分量占总变异的百分比波动于 0.62%—29.95%,平均为 9.28%;种群内的方差分量占总变异的百分比为 31.81%—

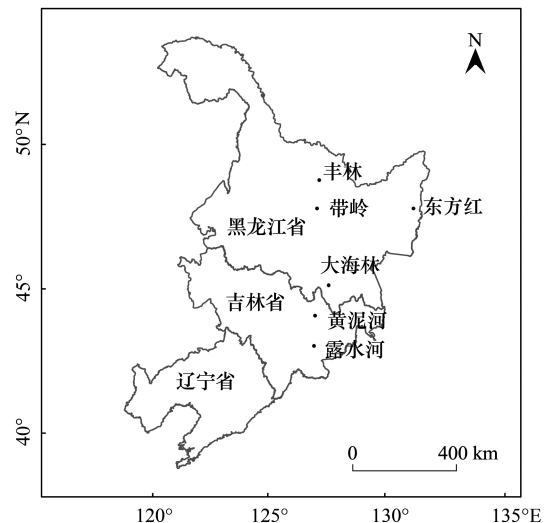


图 1 种子园红松 6 个种群的原产地分布图

Fig.1 Map illustrating the original location of six *Pinus koraiensis* populations in the seed orchard

89.07%, 平均为 65.11%; 随机误差的方差分量百分比为 9.03%—67.57%, 平均为 25.61%。各性状种群内的方差分量均大于种群间的方差分量, 说明种群内的变异是红松表型总变异的主要部分。

表 1 红松种子园种群间和种群内方差分析结果

Table 1 Variance analysis of phenotypic traits among/within *P. koraiensis* population.

表型性状 phenotypic traits	均方 (自由度) MS (df)			F 值 F value	
	种群间 Among populations	种群内 Within population	机误 Error	种群间 Among populations	种群内 Within population
针叶长 (NL)	88.42 (5)	17.01 (171)	0.36 (1593)	243.23 ***	46.78 ***
针叶粗 (NW)	1.3366 (5)	0.0880 (171)	0.0045 (1593)	294.03 ***	19.36 ***
针叶束粗 (FW)	5.568 (5)	0.324 (171)	0.009 (1593)	595.00 ***	34.65 ***
针叶长/针叶粗 (NL/NW)	231.28 (5)	16.37 (171)	1.29 (1593)	178.80 ***	12.66 ***
针叶束粗/针叶粗 (FW/NW)	0.08300 (5)	0.06324 (171)	0.02627 (1593)	3.159 ***	2.407 ***
球果长 (CL)	12.654 (5)	6.985 (172)	0.699 (356)	18.1 ***	10 ***
球果宽 (CD)	3.201 (5)	1.675 (172)	0.141 (356)	22.76 ***	11.91 ***
球果长/球果宽 (CL/CD)	0.19303 (5)	0.03677 (172)	0.00466 (356)	41.446 ***	7.896 ***
球果重 (CW)	57412 (5)	13021 (172)	863 (356)	66.52 ***	15.09 ***
单果产种量 (CSY)	4279 (5)	1734 (172)	129 (356)	33.24 ***	13.47 ***
产种率 (CSY/CW)	339 (5)	117.9 (172)	7.2 (356)	47.11 ***	16.38 ***
种长 (SL)	20.694 (5)	3.174 (161)	0.325 (337)	63.685 ***	9.766 ***
种厚 (SD)	2.7119 (5)	1.1851 (161)	0.3761 (337)	7.211 ***	3.151 ***
种长/种宽 (SL/SD)	0.17601 (5)	0.02232 (161)	0.01269 (337)	13.865 ***	1.758 ***
百粒重 (HSW)	485.8 (5)	309 (161)	10.1 (337)	48.2 ***	30.66 ***

表 2 种子园 6 个红松种群间表型性状的平均值及其多重比较 (Turkey, $\alpha=0.05$)

Table 2 The mean value, standard deviation and multi-comparison of phenotypic traits among six *P. koraiensis* populations in seed orchard (Turkey, $\alpha=0.05$)

表型性状 Phenotypic traits	露水河 (LSH)	黄泥河 (HNH)	大海林 (DHL)	东方红 (DFH)	带岭 (DL)	丰林 (FL)
针叶长 (NL)/cm	12.65±1.36 c	11.41±1.11 ab	11.33±1.33 ab	11.1±1.36 a	11.47±1.62 b	11.52±1.56 b
针叶粗 (NW)/mm	0.99±0.12 d	0.91±0.11 b	0.94±0.12 c	0.91±0.1 b	0.81±0.11 a	0.83±0.11 a
针叶束粗 (FW)/mm	2.02±0.21 d	1.87±0.2 b	1.95±0.23 c	1.87±0.19 b	1.68±0.17 a	1.69±0.2 a
针叶长/针叶粗 (NL/NW)	12.84±1.33 c	12.66±1.53 bc	12.11±1.31 a	12.34±1.46 ab	14.24±2.05 d	13.97±2.08 d
针叶束粗/针叶粗 (FW/NW)	2.04±0.13 a	2.07±0.17 ab	2.07±0.14 ab	2.08±0.16 ab	2.08±0.22 b	2.05±0.2 ab
球果长 (CL)/cm	15.35±1.55 b	14.7±1.74 ab	14.59±1.45 a	14.67±1.55 a	14.27±1.92 a	14.63±1.76 a
球果宽 (CD)/cm	10.04±0.6 b	9.46±1.06 a	9.88±0.62 b	9.97±0.76 b	10.03±0.87 b	9.96±0.92 b
球果长/球果宽 (CL/CD)	1.53±0.13 c	1.56±0.14 c	1.48±0.11 b	1.47±0.1 b	1.42±0.12 a	1.47±0.14 ab
球果重 (CW)/g	298.33±65.74 c	250.83±72.6 ab	245.92±62.15 ab	269.29±66.21 b	235.99±78.62 a	237.01±72.57 a
单果产种量 (CSY)/g	89.13±27.82 b	77.62±21.68 ab	81.82±18.33 bc	83.65±22.14 bc	68.9±29.27 a	78.35±30.09 ac
产种率 (CSY/CW)	29.48±5.76 a	31.23±3.96 ab	34.03±6.44 b	31.45±5.79 ab	28.77±8.48 a	32.45±7.62 b
种长 (SL)/mm	17.29±0.92 b	16.31±1.4 a	17.07±1.05 b	16.11±0.11 a	16.9±1.31 b	17.25±1.46 b
种宽 (SD)/mm	11.29±0.85 b	11.21±0.88 ab	10.96±0.88 a	10.93±0.9 a	11.0±0.93 a	10.94±1.06 a
种长/种宽 (SL/SD)	1.54±0.13 b	1.46±0.12 a	1.56±0.12 b	1.48±0.12 a	1.54±0.14 b	1.58±0.13 b
百粒重 (HSW)/g	69.93±7.25 b	62.65±11.84 a	64.63±8.8 a	65.32±9.24 a	65.64±10.7 ab	64.43±13.49 a.

同时, 针叶、球果和种子性状 V_{st} 的变异幅度为 0.95%—35.67%, 15 个表型性状的平均表型分化系数为 12.39%, 说明红松种子园种群表型变异在种群间的贡献占 12.39%, 种群内贡献占 87.61%, 种群内多样性大于种群间多样性。其中表型分化系数最大的性状为 FW, 为 35.67%; 其次为 NW, 为 33.27%, 最小的为 FW/NW,

为 0.95%,15 个表型性状均表现为种群间的表型分化系数低于 50%,说明红松种子园种群表型变异主要存在于种群内。

表 3 红松种子园种群表型性的方差分量及表型分化系数

Table 3 Variance component and differentiation coefficient of phenotypic traits among and within populations in <i>P. koraiensis</i>							
表型性状 phenotypic traits	方差分量 Variance component			方差分量百分比 Percentage of variance component			表型分化系数 Differentiation coefficient of phenotypic traits (Vst)
	种源间 Among populations	种源内 Within population	机误 Error	种源间 Among populations	种源内 Within population	机误 Error	
针叶长 (NL)	0.2394	1.6643	0.3635	10.5581	73.4069	16.0349	12.5744
针叶粗 (NW)	0.0042	0.0083	0.0045	24.3995	48.9405	26.6600	33.2691
针叶束粗 (FW)	0.0175	0.0315	0.0094	29.9471	54.0023	16.0506	35.6728
针叶长/针叶粗 (NL/NW)	0.7157	1.5078	1.2935	20.3495	42.8716	36.7790	32.1878
针叶束粗/ 针叶粗 (FW/NW)	0.0001	0.0060	0.0007	0.8442	88.4307	10.7251	0.9456
球果长 (CL)	0.0658	2.0910	0.6985	2.3057	73.2310	24.4633	3.0525
球果宽 (CD)	0.0155	0.5144	0.1407	2.3139	76.7122	20.9739	2.9280
球果长/球果宽 (CL/CD)	0.0019	0.0107	0.0047	11.1362	61.9404	26.9234	15.2390
球果重 (CW)	461.0733	4048.3569	863.0357	8.5822	75.3538	16.0641	10.2246
单果产种量 (CSY)	28.5169	534.7741	128.7242	4.1208	77.2778	18.6014	5.0626
产种率 (CSY/CW)	0.0002	0.0037	0.0007	5.3153	79.2246	15.4601	6.2873
种长 (SL)	0.2094	0.9484	0.3250	14.1214	63.9614	21.9173	18.0851
种厚 (SD)	0.0181	0.2676	0.3761	2.7417	40.4368	56.8215	6.3496
种长/种宽 (SL/SD)	0.0004	0.0213	0.0452	0.6227	31.8079	67.5694	1.9202
百粒重 (HSW)	2.1256	99.4593	10.0780	1.9036	89.0710	9.0254	2.0924

2.3 表型性状的变异特征

不同性状在 6 个种群中的变异情况有显著差别(表 4),各性状在种群内的总平均变异系数为 13.28%,变幅为 6.16%—31.48%,在 15 个表型性状中球果单果产种量的变异系数最大(CV = 31.48%),其次为单果的球

表 4 红松 6 个种群表型性状的变异系数(CV)

Table 4 The coefficient of variation of phenotypic traits in six <i>P. koraiensis</i> populations							
表型性状 phenotypic traits	露水河 (LSH)	黄泥河 (HNH)	大海林 (DHL)	东方红 (DFH)	带岭 (DL)	丰林 (FL)	Mean
针叶长(NL)	10.75	9.73	11.74	12.25	14.12	13.54	12.02
针叶粗(NW)	12.12	12.09	12.77	10.99	13.58	13.25	12.47
针叶束粗(FW)	10.4	10.7	11.79	10.16	10.12	11.83	10.83
针叶长/针叶粗(NL/NW)	10.36	12.09	10.82	11.83	14.4	14.89	12.4
针叶束粗/针叶粗(FW/NW)	6.37	8.21	6.76	7.69	10.58	9.76	8.23
球果长(CL)	10.1	11.84	9.94	10.57	13.45	12.03	11.32
球果宽(CD)	5.98	11.21	6.28	7.62	8.67	9.24	8.17
球果长/球果宽(CL/CD)	8.5	8.97	7.43	6.8	8.45	9.52	8.28
球果重(CW)	22.04	28.94	25.27	24.59	33.31	30.62	27.46
单果产种量(CSY)	31.21	27.93	22.4	26.47	42.48	38.4	31.48
产种率(CSY/CW)	19.54	12.68	18.92	18.41	29.48	23.48	20.42
种长(SL)	5.32	8.58	6.15	0.68	7.75	8.46	6.16
种厚(SD)	7.53	7.85	8.03	8.23	8.45	9.69	8.3
种长/种宽(SL/SD)	8.44	8.22	7.69	8.11	9.09	8.23	8.32
百粒重(HSW)	10.37	18.9	13.62	14.15	16.3	20.94	15.71
Mean	11.79	13.06	11.79	11.84	15.77	15.41	13.28

果重和出种率,变异系数分布为 27.46% 和 20.42%,这三个性状变异程度明显高于其他性状,表明球果性状的质量性状变异较其他性状变异大,较其他性状的稳定性差。此外,分别计算红松种群内针叶、球果和种子 3 个生物学性状的平均变异系数,得出球果的平均变异系数最大($CV=17.86\%$)、其次为针叶性状($CV=11.19\%$)、种子性状的变异系数最小($CV=9.87\%$),进一步说明种子性状较其他性状的稳定性高,而球果性状的稳定性最差。

此外,种子园红松同一性状在不同种群间的变异系数也有一定差异,平均变异系数范围为 11.79%—15.77%,带岭和丰林种群的性状平均变异系数要高于其他种群,说明带岭和丰林种群的表型多样性程度高于其他种群。由于种子园地处相同的环境,因此可以说明的是种子园不同种群的基因型不同,从而导致了种群表型变异的差异。因此,可以推断出带岭和丰林地区的红松基因型的多样性也高于其他种群。

2.4 表型性状的聚类分析

采用欧式平均距离 UPGMA 聚类方法对 6 个种群的 15 个表型性状数据进行聚类分析(图 2),当欧式平均距离的阈值为 2 时,6 个种群明显分化为 4 类,第一类为露水河种群,第二类为东方红种群,第三类为黄泥河种群和大海林种群,第四类为带岭和丰林种群。聚类结果与种子园 6 个种群的地理距离相一致,聚类出 4 大类群与我国东北地区地形有一定程度的契合,露水河种群隶属长白山山脉,东方红种群为完达山山脉,黄泥河和大海林种群属于张广才岭山脉,而带岭和丰林种群坐落于小兴安岭山脉,当从而验证了山脉形成地理隔离,从而导致物种遗传变异和分化的理论。

3 结论与讨论

3.1 红松不同种群表型变异来源

通过对露水河种子园的 6 个种群的针叶、球果和种子的 15 个表型性状的研究发现,红松的表型性状在种群间和种群内都存在极显著的差异。这种变异在松树中广泛存在,如海岸松^[21]、欧洲赤松^[22]、思茅松^[7]等,显著的表型差异暗示红松存在丰富的遗传变异。表型变异的结论与诸多遗传多样性的分析结论一致,即红松种群遗传多样性比较丰富^[23-25],李斌等对松属植物遗传分化进展的研究得出了相似的结果^[4]。

红松 15 个表型性状的平均分化系数 $V_{st}=12.39\%$,说明种群内变异(87.61%)显著高于种群间变异(12.39%),种群内变异是红松的主要变异来源,这反映了种群 $G \times E$ 的复杂性及其适应特殊环境选择压的广泛程度,由于种子园 6 个红松种群地处相同的生态环境,故其表型性状之间的变异主要是来源于遗传方面所造成。与其他针叶树种的分化比较,红松表型性状的分化处于中等水平,高于西特喀云杉(10.1%)^[26]、花旗松(11.1%)^[27]和马尾松(6.44%)^[19],却低于油松(38.97%)^[28]、云南松(25.27%)^[9]和白皮松(22.86%)^[3]等。有研究表明,红松的繁育系统可能是红松种群内变异的主要来源,繁育系统是影响物种种群遗传结构的关键因素,尤其是交配系统和基因流^[29]。例如,针叶树花粉的迁移距离很大,外部花粉(基因)的迁入减少了种群间的差异^[30];典型的异花授粉植物的交配系统可以促进种群间的基因交流,增加有效种群大小,减少基因漂变对遗传结构的影响^[29];红松为风媒异花授粉的裸子植物,具备远距离扩散种子的可能,可以促进基因流的流动,从而减少种群间的差异^[31]。尽管种群内的变异远远大于种群间的变异,但种群间变异的意义却大于种群内变异,因为存在于种群间的变异反映了地理、生殖隔离上的变异,种群间的多样性变异是种内多样性的重要组成部分^[32]。

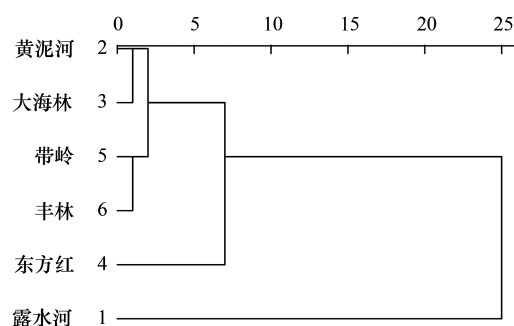


图 2 种子园红松 6 个种群 15 表型性状的聚类树形图

Fig.2 UPGMA cluster based on 15 phenotypic traits of six *P. koraiensis* populations

3.2 红松不同种群表型变异特征

植物种群中变异系数是衡量各观测值离散程度的统计量,变异系数的大小可间接反映出种群的表型多样性丰富程度,即变异系数大说明该种群的性状变异幅度高,表型多样性丰富,可能存在的遗传变异越丰富,种群内多种基因型所对应的表型范围越广,可以使种群整体更加适应环境的变化^[33]。本研究中红松 15 个表型性状中的变异系数幅度为 6.16%—31.48%,平均 13.28%,变化范围较大,说明红松种群内表型性状遗传变异较丰富。其中球果变异系数(17.86%)>针叶变异系数(11.19%)>种子变异系数(9.87%),可以看出营养性状的变异水平大于繁殖性状的变异水平,营养性状变异更丰富。研究表明,环境变化容易引起植株的高矮、叶片的长短等营养性状的变化,而繁殖器官的变异则经历了较为复杂的发育分化后改变较少,环境的不同是导致营养器官变异的主要原因^[8]。红松种子的稳定性最大,在一定程度上可以反映红松遗传变异的程度越小,红松种子是传递遗传物质的载体,变异较小,稳定性较高,受到环境影响较小。同时,单个球果重量、单果产种量和百粒重的变异幅度明显大于其他表型性状,这 3 个表型性状有可能主导红松发生表型变异的方向,球果质量和千粒重对植物的成功定居有重要的影响^[34]。

3.3 红松不同种群表型分化的地理变异规律

种群的分布以及 UPGMA 聚类结果表明,红松表型按照地理距离而聚类,聚类出的 4 四大类群与我国东北地区地形有一定程度的契合,带岭和丰林种群、黄泥河和大海林种群分布区域距离较近,且分别属于小兴安岭山脉和张广才岭山脉,东方红种群属于完达山山脉,露水河种群属于长白山山脉,因而利用地理区划对红松表型进行划分是可行的。一般来说植物表型性状的地理变异规律比较复杂,几乎都是由环境和基因型共同决定的,因物种的不同而异,如野生玫瑰表型性状主要依地理位置而聚类^[35],而五角枫性状的表型特征没有依地理距离而聚类^[8];川西云杉表现出以经度和纬度并存的变异模式^[36],而浙江楠却呈现出以海拔变异为主的梯度规律性^[5]。但本研究所选的 6 个种群已经排除了环境因素的干扰,其山脉划分的依据主要是遗传方面即基因型不同导致的原因。种子园 6 个红松种群的产地中,地处相同山脉的水热条件极为相似,基因交流还能正常进行;而在不同山脉间已经产生地理隔离,造成基因交流障碍,突变成不同的基因型,因此红松表型性状表现出以山脉变异的规律性。另外,本研究结果在利用分子手段研究红松的遗传变异方面得到了验证,如红松各种源在遗传多样性方面的差异与其地理分布明显相关,其中小兴安岭种群的遗传多样性较高,且与张广才岭种群遗传距离较近,而与长白山种群和老爷岭种群遗传距离较远^[24, 37]。但也有研究认为红松不同种源的遗传距离和地理距离相关性不明显,造成这一现象的原因是与红松不同种群分布区特定的地理、气候等因素有关,地理距离相近的种群之间可能存在某种特定的隔离机制,阻碍基因交流;此外,还可能与种群之间不同的形成机制和演化历史有关^[17, 25]。因此,有待进一步验证。

3.4 红松保护对策与建议

红松为我国二级保护珍贵用材树种,通过长期的地理隔离、自然选择和人工选择,产生了极其丰富的表型变异,这些表型性状的变异都是基因型和环境因子共同作用的结果,表型变异越大,可能存在的遗传变异就越大。目前,由于红松天然林面积不断减少,破坏极为严重,因此就红松的保护和发展提出如下建议:(1) 本文结论之一就是红松种群遗传变异比较丰富,在松属植物中属于中等水平。因此加强现有天然林的保护,禁止采伐天然林保留林木,同时保护其生境,对维持红松遗传多样性水平至关重要;(2) 根据本文中红松 15 个表型性状在种群间和种群内均存在着极显著的差异,并且遗传变异主要存在于种群内的结论,应以种群为单位,开展红松种群生态遗传学研究,分析红松种群的遗传多样性,结合分子生物学分析红松濒危的关键因子和濒危过程;(3) 带岭和丰林种群表型性状遗传多样性要高于其他种群,因此可选择一定数量的林分优先进行原地保存,同时利用与异地保存相结合的手段,营建红松母树林、种子园和收集圃等,从而对红松基因库保存提供有利保障。

参考文献 (References):

[1] 顾万春. 统计遗传学. 北京: 科学出版社, 2004.

- [2] Pigliucci M, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(12): 2362-2367.
- [3] 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. *生物多样性*, 2002, 10(2): 181-188.
- [4] 李斌, 顾万春. 松属植物遗传多样性研究进展. *遗传*, 2003, 25(6): 740-748.
- [5] 李因刚, 柳新红, 马俊伟, 石从广, 朱光权. 浙江楠种群表型变异. *植物生态学报*, 2014, 38(12): 1315-1324.
- [6] 李长喜. 林木天然群体表型变异研究概述. *林业科学研究*, 1988, 1(6): 657-664.
- [7] 李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 郎学东, 张志钧, 苏磊, 贾星鑫卓, 杨华景. 思茅松天然群体种实表型变异. *植物生态学报*, 2013, 37(11): 998-1009.
- [8] 张翠琴, 姬志峰, 林丽丽, 赵瑞华, 王祎玲. 五角枫种群表型多样性. *生态学报*, 2015, 35(16): 5343-5352.
- [9] Xu Y L, Woeste K, Cai N H, Kang X Y, Li G Q, Chen S, Duan A A. Variation in needle and cone traits in natural populations of *Pinus yunnanensis*. *Journal of Forestry Research*, 2016, 27(1): 41-49.
- [10] Li Y G, Liu X H, Ma J W, Zhang X M, Xu L A. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area. *Journal of Forestry Research*, 2018, 29(1): 35-44.
- [11] Kooke R, Johannes F, Wardenaar R, Becker F, Etcheverry M, Colot V, Vreugdenhil D, Keurentjes J J B. Epigenetic basis of morphological variation and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 2015, 27(2): 337-348.
- [12] 傅俊卿. 东北天然红松林资源现状与保护经营对策. *东北林业大学学报*, 2009, 37(2): 75-78.
- [13] 于大炮, 周旺明, 包也, 齐麟, 周莉, 代力民. 天保工程实施以来东北阔叶红松林的可持续经营. *生态学报*, 2015, 35(1): 10-17.
- [14] 傅立国. 中国植物红皮书. 北京: 科学出版社, 1991.
- [15] 杨建国, 王元兴, 王永凡, 周春艳, 王焕章. 红松优良种源的选择. *吉林林业科技*, 1998, 5(5): 12-14.
- [16] Sui X, Feng F J, Zhao D, Xing M, Sun X Y, Han S J, Li M H. Mating system patterns of natural populations of *Pinus koraiensis* along its post-glacial colonization route in northeastern China. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(2): 4113-4124.
- [17] Feng F J, Han S J, Wang H M. Genetic diversity and genetic differentiation of natural *Pinus koraiensis* population. *Journal of Forestry Research*, 2006, 17(1): 21-24.
- [18] Potenko V V, Velikov A V. Genetic diversity and differentiation of natural populations of *Pinus koraiensis* (SIEB. et Zucc.) in Russia. *Silvae Genetica*, 1998, 47(4): 202-208.
- [19] 葛颂, 王明庥, 陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. *林业科学*, 1988, 24(4): 399-409.
- [20] 罗建勋, 顾万春. 云杉天然群体表型多样性研究. *林业科学*, 2005, 41(2): 66-73.
- [21] Zas R, Sampedro L. Heritability of seed weight in Maritime pine, a relevant trait in the transmission of environmental maternal effects. *Heredity*, 2015, 114(1): 116-124.
- [22] Jasińska A K, Boratyńska K, Dering M, Sobierajska K I, Ok T, Romo A, Boratyński A. Distance between south-European and south-west Asiatic refugial areas involved morphological differentiation: *Pinus sylvestris* case study. *Plant Systematics and Evolution*, 2014, 300(6): 1487-1502.
- [23] 张振. 红松无性系种子形态及营养成分变异研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [24] 陈常美. 东北林区主要珍贵用材树种种质遗传多样性评价与保护策略[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [25] 冯富娟, 隋心, 张冬东. 不同种源红松遗传多样性的研究. *林业科技*, 2008, 33(1): 1-4.
- [26] Yeh F C, El-Kassaby Y A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). 1. Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances. *Canadian Journal of Forest Research*, 1980, 10(3): 415-422.
- [27] El-Kassaby Y A, Sziklai O. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco] population. *Forest Ecology and Management*, 1982, 4(2): 115-126.
- [28] 姬明飞, 张晓玮, 韩瑾, 丁东粮. 油松天然群体的种实性状表型多样性研究. *西北植物学报*, 2013, 33(9): 1898-1905.
- [29] Hamrick J L, Godt M J W, Sherman-Broyles S L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 1992, 6(1/4): 95-124.
- [30] 葛颂. 同工酶与林木群体遗传变异研究. *南京林业大学学报*, 1988, 1(1): 68-77.
- [31] 邢猛. 天然红松种群交配系统变化规律的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [32] Hartl D L, Clark A G. *Principles of Population Genetics*. Sunderland, USA: Sinauer Associates, Inc., 1997.
- [33] 杜荣骞. 生物统计学(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [34] Sorensen F C, Miles R S. Cone and seed weight relationships in douglas-fir from western and central oregon. *Ecology*, 1978, 59(4): 641-644.
- [35] 童冉, 吴小姜, 姜丽娜, 司倩倩, 臧德奎. 野生玫瑰种群表型变异. *生态学报*, 2017, 37(11): 3706-3715.
- [36] 辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 曹小军. 川西云杉天然种群表型多样性. *植物生态学报*, 2009, 33(2): 291-301.
- [37] 张巍, 王清君, 郭兴. 红松不同种源的遗传多样性分析. *森林工程*, 2017, 33(2): 17-21.