

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201512005

引文格式: 刘雄盛, 蒋焱, 黄荣林, 等. 江南油杉种实性状变异及其与环境因子的关系 [J]. 广西植物, 2017, 37(1):118-126.

LIU XS, JIANG Y, HUANG RL, et al. Variation in traits of cone and seed of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* and its relationship with environmental factors [J]. *Guihaia*, 2017, 37(1):118-126.

## 江南油杉种实性状变异及其与环境因子的关系

刘雄盛, 蒋焱\*, 黄荣林, 刘菲, 肖玉菲, 姜英, 韦铄星

(广西壮族自治区林业科学研究院, 广西优质用材林资源培育重点实验室,  
国家林业局中南速生材繁育重点实验室, 南宁 530002)

**摘要:** 该研究以广西低海拔盆地到云贵高原过渡的连续地理区域内江南油杉 (*Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*) 林为对象, 采用方差分析、多重比较、相关分析、逐步回归分析等方法, 对 4 省(区) 9 个江南油杉天然种群的 16 个种实表型性状进行比较研究, 探讨种群间种实表型性状多样性及其与地理环境因子的关系。结果表明: 江南油杉种实表型性状在种群间存在丰富变异, 16 个种实性状在种群间均达到显著或极显著差异; 9 个种群中望谟种群变异最大(2.54%), 16 个种实表型性状中种子宽变异最大(9.04%), 种群间种子性状的变异高于球果的变异, 说明球果性状变异稳定性高; 种实部分表型性状间呈显著或极显著相关, 其中种子宽、种子厚、种子长宽比、种鳞长宽比、苞鳞长宽比是较为关键的性状, 能在一定程度上反映种实质量; 种子性状受地理环境因子的影响比球果大, 表现为西部种源种子更趋于圆形, 饱满, 种翅较长, 较宽; 地理环境因子中, 海拔与多数种实性状间呈显著相关性, 是种实表型性状变异的主要来源, 因此, 海拔是影响种实表型性状变异的主要因素。该研究结果对进一步保护、利用江南油杉种质资源具有一定的指导意义。

**关键词:** 遗传变异, 相关性, 江南油杉, 种实, 表型性状, 地理环境因子

**中图分类号:** Q944.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)01-0118-10

## Variation in traits of cone and seed of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* and its relationship with environmental factors

LIU Xiong-Sheng, JIANG Yi\*, HUANG Rong-Lin, LIU Fei,  
XIAO Yu-Fei, JIANG Ying, WEI Shuo-Xing

(Guangxi Academy of Forestry, Guangxi Key Laboratory of Superior Trees Resource Cultivation, Key Laboratory of Central South Fast-growing Timber Cultivation of Forestry Ministry of China, Nanning 530002, China)

**Abstract:** This study focused on the research of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* in transitional regions from low-lying basin of Guangxi to the Yunnan-Guizhou plateau. The purpose was to discuss the diversity in phenotypic traits of cone and seed among populations of *K. fortunei* var. *cyclolepis* and its relationship with geographical environmental factors. We

收稿日期: 2016-03-14 修回日期: 2016-05-04

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201304108); 广西林业科技项目(桂林科学[2014]第05号); 广西优良用材林资源培育重点实验室自主研究课题(14-A-03-02)[Supported by the Industry of National Public Welfare (Forestry) Scientific Research(201304108); Guangxi Forestry Science and Technology Program ([2014] 05); Independent Research Topic in Key Laboratory of Central South Fast-Growing Timber Cultivation of Forestry Ministry of Guangxi (14-A-03-02)].

作者简介: 刘雄盛(1988-), 男, 湖南邵阳人, 硕士, 助理工程师, 从事林木遗传育种研究, (E-mail)517261654@qq.com。

\*通信作者: 蒋焱, 博士, 教授级高级工程师, 主要研究方向为森林培育和森林生态, (E-mail)jy68@163.com。

made a comparative study on sixteen phenotypic traits of cone and seed in nine natural populations of *K. fortunei* var. *cyclolepis* from four provinces. To analyze the experiment data, the main mathematical statistical methods were used including variance analysis, multiple comparison, correlation analysis, and stepwise regression analysis. The results showed that there were abundant variations in phenotypic traits of cone and seed among populations of *K. fortunei* var. *cyclolepis*. And there were significant or extremely significant differences in sixteen phenotypic traits of cone and seed among populations. The variation coefficient of natural population in Wangmo was the highest (2.54%) among nine natural populations. The variation coefficient of seed width was the highest (9.04%) among sixteen phenotypic traits. The variation of seed traits was higher than that of cone among populations. It meant that the cone has higher stability. There were significant or extremely significant correlations among part of phenotypic traits of cone and seed. The following phenotypic traits including seed width, seed thickness, seed aspect ratio, seed scale aspect ratio and bract aspect ratio were more important traits. To some extent, they could reflect the quality of cone and seed. Seed traits were more largely influenced by geographical environmental factors compared to cone traits. The seeds in west area were near oval and more satiate. And the seed wings were longer and wider of the seeds in the west than the seeds in other areas. There were significant correlations between elevation and majority traits of cone and seed. Analyzing the outcomes of these experiments, we can draw the conclusion that elevation as a major variation source is the main factor affecting variation in phenotypic traits of cone and seed of *K. fortunei* var. *cyclolepis* among geographical environmental factors. These results offer information in protecting and taking advantage of germplasm resources of *K. fortunei* var. *cyclolepis*.

**Key words:** genetic variation, correlation, *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*, cone and seed, phenotypic traits, geographical environmental factor

江南油杉(*Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*)隶属松科(Pinaceae)油杉属,是我国特有常绿大乔木,花期1~3月,果期6~9月,球果圆柱形或椭圆状圆柱形,长7~15 cm,径3~6 cm,种子椭圆形,正面褐色有光泽,背面淡黄色,10月中旬至11月中旬成熟,某些热量较高的地区10月初成熟(林建勇等,2014)。江南油杉现散生于我国广西、云南、贵州、广东、湖南、福建、浙江、江西等省区海拔1 000 m以下的丘陵和低山(翁闲,2008),具有很强的抗逆性和生态适应性,加之其树干高大通直,材质优良,是山地造林、用材林和园林绿化的理想树种。由于长期人为砍伐和自生自灭过程,江南油杉天然种质资源丢失严重,现处于渐危状态(蒋燚等,2014)。

植物种实是受遗传控制较强的特征,最具区分和比较的意义(李长喜,1998;Sanou et al,2006)。选用种实进行表型性状研究,可在一定程度上反映种群间变异大小和遗传多样性水平,还能反映表型性状变异与环境间的关系,对林木改良和育种也具有一定意义(林玲等,2014; Greipsson & Davy,1995)。目前,对江南油杉的研究主要集中在系统分类(陈剑英,2007)、地理分布(翁闲,2008;王崇云等,2012)、群落结构特征(何国生,2011;王德水,2003)、引种造林(王勇等,2014)、细胞生物学(李林初和徐炳声,1984)、育苗技术(杨广文等,2014)等

方面,迄今未见有关江南油杉种实表型性状变异的研究报道。本研究选择广西低海拔盆地向云贵高原过渡的连续地理区域为研究地点,该区域为我国第二阶梯和第三阶梯交界处,为典型的喀斯特地貌,环境容量低,生物量小,群落易被替代,生态环境系统变异敏感度高。通过分析该区域内江南油杉种群种实表型性状及其生态地理变异,以期为江南油杉核心种质资源构建、优良种源选育及其合理利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

实验材料分别来源于广西、云南、贵州、湖南4省(区)的9个江南油杉天然种群,其中云南富宁、贵州望谟、湖南江永各1个,广西6个。球果采收于2014年10月,球果采回后堆放在室内数天,待种子充分成熟后摊晒于阳光下,种鳞自然开裂脱出种子,种子晾干后放入4℃冰箱保存。江南油杉样本采集地的地理位置见表1。

### 1.2 研究方法

球果采下后,从每个种群中随机选取形态完整的10个球果作为样本,重复3次,测量每个球果的长度、宽度,从每个球果样品中部随机选取1个完整

表 1 江南油杉样本采集地地理位置

Table 1 Sample locations of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* collection data

地点 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	年降水 Annual rainfall (mm)	年均温 Mean temperature (°C)	坡度 Slope degree (°)	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect	采种株数 No. of collected cones
BB	109°55'40" E	22°01'32" N	111	1 865	21.9	10	2	2	9
LY	106°34'16" E	24°18'17" N	607	1 235	19.1	20	3	5	7
JX	110°07'05" E	24°15'30" N	339	1 547	20.5	30	1	8	7
TL	106°17'30" E	24°14'12" N	294	1 204	20.7	25	1	3	9
LL	105°34'24" E	24°45'07" N	920	1 599	17.6	10	2	3	12
TE	106°51'07" E	24°42'39" N	656	1 119	19.2	25	3	4	10
FN	105°53'40" E	23°21'22" N	748	1 104	19.8	20	2	4	9
JY	111°31'26" E	25°06'36" N	356	1 490	18.1	5	1	6	4
WM	106°09'09" E	24°58'14" N	481	1 251	19.0	20	1	5	8

(1) 采样地: BB. 广西博白, LY. 广西凌云, JX. 广西金秀, TL. 广西田林, LL. 广西隆林, TE. 广西天峨, FN. 云南富宁, JY. 湖南江永, WM. 贵州望谟; (2) 坡向: 1. 东(半阳坡), 2. 东南(半阳坡), 3. 南(阳坡), 4. 西南(半阳坡), 5. 西(半阴坡), 6. 西北(半阴坡), 7. 北(阴坡), 8. 东北(半阴坡); (3) 坡位: 1. 下坡位, 2. 中坡位, 3. 上坡位; 括号内为样地代号。下同。

(1) Sampling site: BB. Bobai in Guangxi, LY. Lingyun in Guangxi, JX. Jinxiu in Guangxi, TL. Tianlin in Guangxi, LL. Longlin in Guangxi, TE. Tianer in Guangxi, FN. Funing in Yunnan, JY. Jiangyong in Hunan, WM. Wangmo in Guizhou; (2) Slope aspect: 1. East (semi-sunny slope), 2. Southeast (semi-sunny slope), 3. South (sunny slope), 4. Southwest (semi-sunny slope), 5. West (semi-cloudy slope), 6. Northwest (semi-cloudy slope), 7. North (cloudy slope), 8. North (semi-cloudy slope); (3) Slope position: 1. Lower slope, 2. Middle slope, 3. Upper slope; Sample site codes are within parentheses. The same below.

的种鳞测量种鳞长、种鳞宽、苞鳞长、苞鳞宽,并计算球果长宽比、种鳞长宽比、苞鳞长宽比。到种子脱出,室内晾干后,每个种群随机选取 30 粒种翅完整的饱满种子,重复 3 次,测量每粒种子的种翅长、种翅宽、种子长、种子宽、种子厚 5 个形态指标,并计算种翅长宽比、种子长宽比。长度、宽度、厚度均选在样品的最长、最宽、最厚处测量,11 项形态指标均用精度为 0.01 mm 的游标卡尺测量。

### 1.3 数据处理

采用常规方法计算各种种群种实性状的平均值和变异系数,以衡量种群间种实性状的变异程度。利用方差分析检验种实性状的差异性,并用邓肯氏新复极差法进行多重比较。利用相关分析法计算种实性状之间以及种实性状与海拔、经纬度、年均温、年降水量、坡度、坡向、坡位等地理生态因子的 pearson 相关系数,探讨种实性状与地理生态因子的关系。通过逐步回归分析建立以地理生态因子为自变量,种实性状为因变量的线性回归模型,以计算各地理生态因子对种实性状变异的贡献率。所有分析均在 Excel 2007 和 SPSS19.0 软件中进行,显著性水平均设定为  $\alpha = 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 江南油杉不同种群种实性状

从表 2 可以看出,江南油杉球果和种子性状在种群间存在显著差异。广西隆林(LL)的种子宽、种子厚、种翅长、种翅宽、苞鳞长、球果长、球果长宽比最大;种子长宽比最小。广西凌云(LY)的种子长、种鳞宽最大;种鳞长、种鳞长宽比最小。广西博白(BB)的种子长宽比、苞鳞长宽比最大;种子宽、种翅长、种翅宽、苞鳞宽、球果宽最小。云南富宁(FN)的种翅长宽比、种鳞长最大;种子长最小。贵州望谟(WM)的种鳞长宽比、球果宽最大;种鳞宽、球果长、球果长宽比最小。广西田林(TL)的苞鳞宽最大;种子厚、苞鳞长宽比最小。湖南江永(JY)的种翅长宽比最小。广西金秀(JX)的苞鳞长最小。

变异系数可反映表型性状的变异幅度,变异系数的数值越大,表型性状的离散程度越大,数值越小表型性状越稳定。从表 3 可知,9 个种群种实性状平均变异系数在 1.26%~2.50%之间,其中,望谟种源变异系数数值最大为 2.54%,其余依次为隆林(1.98%)、

表 2 不同种群江南油杉种实表型性状

Table 2 Seed phenotypic traits of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* in different populations ( $\bar{x} \pm s$ )

性状 Trait	地点 Site									平均 Mean	F	P
	BB	LY	JX	TL	LL	TE	FN	JY	WM			
SL	15.043 ± 0.026d	15.987 ± 0.092e	13.770 ± 0.015b	14.000 ± 0.041b	14.593 ± 0.073c	14.687 ± 0.081c	12.973 ± 0.072a	15.067 ± 0.085d	14.453 ± 0.266c	14.508 ± 0.163	63.396	**
SW	4.993 ± 0.055a	6.130 ± 0.032c	5.127 ± 0.052a	5.177 ± 0.022a	6.433 ± 0.132d	5.607 ± 0.012b	5.603 ± 0.046b	6.267 ± 0.038cd	5.563 ± 0.151b	5.656 ± 0.098	47.73	**
SLW	3.013 ± 0.035c	2.607 ± 0.027b	2.683 ± 0.026b	2.707 ± 0.003b	2.270 ± 0.036a	2.620 ± 0.020b	2.317 ± 0.030a	2.407 ± 0.022a	2.603 ± 0.119b	2.581 ± 0.044	23.483	**
ST	4.327 ± 0.059b	4.980 ± 0.040d	4.257 ± 0.073b	4.050 ± 0.056a	5.223 ± 0.049e	4.560 ± 0.049c	5.170 ± 0.012e	4.710 ± 0.076c	4.630 ± 0.040c	4.656 ± 0.077	57.938	**
SWL	14.187 ± 0.018a	14.870 ± 0.025cd	14.303 ± 0.099a	14.257 ± 0.072a	15.910 ± 0.029f	14.953 ± 0.015d	15.343 ± 0.012e	14.557 ± 0.075b	14.723 ± 0.065c	14.789 ± 0.105	105.31	**
SWW	10.110 ± 0.017a	11.563 ± 0.050c	11.267 ± 0.087c	10.443 ± 0.048ab	12.733 ± 0.150d	11.283 ± 0.115c	10.507 ± 0.302ab	12.493 ± 0.140d	10.773 ± 0.139b	11.242 ± 0.172	41.489	**
SWLW	1.403 ± 0.003e	1.287 ± 0.009bc	1.270 ± 0.006bc	1.363 ± 0.012de	1.250 ± 0.017b	1.323 ± 0.012cd	1.463 ± 0.042f	1.167 ± 0.019a	1.367 ± 0.023de	1.322 ± 0.017	21.38	**
SSL	30.423 ± 0.292ab	29.857 ± 0.335a	31.187 ± 0.035bc	30.770 ± 0.623abc	30.880 ± 0.376bc	30.440 ± 0.160ab	31.487 ± 0.061c	30.270 ± 0.072ab	30.897 ± 0.023bc	30.690 ± 0.122	2.908	*
SSW	27.640 ± 0.295b	29.697 ± 0.049d	27.563 ± 0.070b	28.720 ± 0.010c	29.640 ± 0.060cd	27.620 ± 0.186b	27.683 ± 0.417b	28.790 ± 0.525cd	26.587 ± 0.492a	28.216 ± 0.212	12.077	**
SSLW	1.103 ± 0.017cd	1.007 ± 0.009a	1.133 ± 0.003de	1.070 ± 0.021bc	1.040 ± 0.015ab	1.103 ± 0.012cd	1.137 ± 0.017de	1.053 ± 0.023abc	1.163 ± 0.022e	1.090 ± 0.011	9.398	**
BSL	20.773 ± 0.067ab	21.027 ± 0.009b	20.613 ± 0.156a	20.803 ± 0.090ab	21.830 ± 0.030d	21.367 ± 0.107c	21.500 ± 0.095c	20.937 ± 0.103b	20.830 ± 0.017ab	21.076 ± 0.078	20.985	**
BSW	4.157 ± 0.020a	4.697 ± 0.134bc	4.783 ± 0.064bc	5.267 ± 0.070d	4.727 ± 0.154bc	4.637 ± 0.124b	4.327 ± 0.059a	4.983 ± 0.044c	4.207 ± 0.080a	4.643 ± 0.072	15.243	**
BSLW	4.997 ± 0.041d	4.487 ± 0.132bc	4.310 ± 0.056b	3.953 ± 0.064a	4.630 ± 0.160c	4.613 ± 0.102c	4.970 ± 0.046d	4.203 ± 0.035ab	4.957 ± 0.098d	4.569 ± 0.073	16.194	**
CL	145.073 ± 1.414ab	143.333 ± 0.306a	157.087 ± 0.635d	147.413 ± 0.309bc	159.640 ± 0.330d	147.043 ± 1.169bc	149.100 ± 0.036c	144.193 ± 1.486a	142.923 ± 0.973a	148.423 ± 1.140	45.092	**
CW	30.677 ± 0.133a	31.723 ± 0.118bc	35.413 ± 0.217e	31.537 ± 0.057b	31.433 ± 0.073b	33.100 ± 0.144d	32.147 ± 0.044b	33.327 ± 0.223d	35.580 ± 0.186e	32.771 ± 0.326	141.805	**
CLW	4.730 ± 0.060d	4.517 ± 0.018c	4.440 ± 0.036c	4.673 ± 0.003d	5.077 ± 0.018e	4.443 ± 0.049c	4.640 ± 0.006d	4.327 ± 0.020b	4.020 ± 0.044a	4.541 ± 0.055	75.192	**

注：SL. 种子长；SW. 种子宽；SLW. 种子长宽比；ST. 种子厚；SWL. 种翅长；SWW. 种翅宽；SWLW. 种翅长宽比；SSL. 种鳞长；SSW. 种鳞宽；SSLW. 种鳞长宽比；BSL. 苞鳞长；BSW. 苞鳞宽；BSLW. 苞鳞长宽比；CL. 球果长；CW. 球果宽；CLW. 球果长宽比。同行数据后不同字母表示差异显著。下同。

Note: SL. Seed length; SW. Seed width; SLW. Seed length/Seed width; ST. Seed thick; SWL. Seed wing length; SWW. Seed wing width; SWLW. Seed wing length/Seed wing width; SSL. Seed scale length; SSW. Seed scale width; SSLW. Seed scale length/Seed scale width; BSL. Bract length; BSW. Bract width; BSLW. Bract length/Bract width; CL. Cone length; CW. Cone width; CLW. Cone length/Cone width. The row data marked with different letters indicated that significant differences. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ . The same below.

江永(1.69%)、富宁(1.61%)、天峨(1.59%)、凌云(1.43%)、博白(1.33%)、田林(1.29%)、金秀种源变异系数最小(1.26%)。江南油杉 16 个种实性状, 平均变异系数在 1.93%~9.04%之间, 变异系数最大的是种子宽(9.04%), 其余依次是种子长宽比(8.85)、种子厚(8.59)、苞鳞长宽比(8.27)、苞鳞宽(8.08)、种翅宽(7.96)、种翅长宽比(6.81)、球果长宽比(6.30)、种子长(5.83)、球果宽(5.17)、种鳞长宽比(5.03)、球果长(3.99)、种鳞宽(3.90)、种翅长(3.70)、种翅长宽比(2.07)、苞鳞长变异系数最小

(1.93)。

## 2.2 种实性状指标间的相关性

从表 4 可知, 江南油杉种子长与种鳞长、种鳞长宽比分别呈极显著、显著负相关; 种子宽与种子厚、种翅长呈显著正相关, 与种子长宽比呈显著负相关, 与种翅宽呈极显著正相关; 种子长宽比与种子厚、苞鳞长呈显著负相关, 与种翅长呈极显著负相关; 种子厚与种翅长、苞鳞长呈极显著正相关; 种翅长与苞鳞长呈极显著正相关; 种翅宽与种翅长宽比呈极显著负相关; 种鳞长与种鳞长宽比呈显著正相关; 种鳞宽

表 3 江南油杉不同种群种实表型性状的变异系数 (%)

Table 3 Coefficient of the variation in phenotypic traits of seeds from different populations in *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*

性状 Trait	地点 Site									平均 Mean
	BB	LY	JX	TL	LL	TE	FN	JY	WM	
SL	0.30	1.00	0.19	0.52	0.86	0.95	0.96	0.98	3.19	5.83
SW	1.90	0.91	1.77	0.73	3.55	0.37	1.43	1.04	4.69	9.04
SLW	2.00	1.81	1.68	0.21	2.75	1.38	2.22	1.57	7.89	8.85
ST	2.36	1.41	2.98	2.38	1.63	1.87	0.39	2.81	1.51	8.59
SWL	0.22	0.29	1.20	0.88	0.31	0.17	0.14	0.90	0.76	3.70
SWW	0.30	0.76	1.33	0.80	2.05	1.76	4.98	1.94	2.23	7.96
SWLW	0.41	1.19	0.79	1.53	2.40	1.57	4.94	2.76	2.96	6.81
SSL	1.66	1.94	0.20	3.51	2.11	0.91	0.34	0.41	0.13	2.07
SSW	1.85	0.29	0.44	0.06	0.35	1.17	2.61	3.16	3.21	3.90
SSLW	2.77	1.52	0.51	3.37	2.54	1.89	2.54	3.84	3.25	5.03
BSL	0.56	0.07	1.31	0.75	0.24	0.87	0.77	0.86	0.14	1.93
BSW	0.85	4.96	2.31	2.29	5.64	4.65	2.36	1.52	3.30	8.08
BSLW	1.41	4.97	2.24	2.82	6.00	3.83	1.60	1.45	3.41	8.27
CL	1.69	0.37	0.70	0.36	0.36	1.38	0.04	1.79	1.18	3.99
CW	0.75	0.64	1.06	0.31	0.40	0.76	0.24	1.16	0.91	5.17
CLW	2.20	0.68	1.41	0.12	0.60	1.91	0.22	0.81	1.88	6.30
平均 Mean	1.33	1.43	1.26	1.29	1.98	1.59	1.61	1.69	2.54	5.97

与种鳞长宽比呈极显著负相关;苞鳞宽与苞鳞长宽比呈极显著负相关;球果宽与球果长宽比呈显著负相关;球果长与其它性状无显著相关性。由此可知,球果外部形态性状与其内部的种子、种鳞、苞鳞的性状均无显著相关性,这说明种子、种鳞、苞鳞的大小长短对球果整体形态特征影响不大。

### 2.3 种实性状指标与地理因子的相关性

由表 5 可知,纬度与种翅宽(SWW)呈显著正相关;海拔与种子宽(SW)呈显著正相关,与种子长宽比(SLW)呈极显著负相关,与种子厚(ST)、种翅长(SWL)、苞鳞长(BSL)呈极显著正相关;年均温与种子长宽比(SLW)呈显著正相关,与种翅宽(SWW)呈极显著负相关;球果宽(CW)与坡向呈显著正相关。由此可知,随着纬度的增加,种翅变宽;海拔增大,有利于种子变宽、加厚,种翅、苞鳞增长;年均温升高,种子长宽比值增大,种翅变窄。16 个性状与经度、年降水量、坡度、坡位均无显著相关性。

对种实表型性状与进行双重筛选逐步回归分析,结果见表 6。从表中可知,在这 16 个种实表型

性状中,种子宽(SW)主要受地点、纬度、海拔和坡度影响,这 4 个因子分别解释了种子宽 10%、19%、37.5%和 26.7%的变异;种子长宽比(SLW)主要受海拔(59.6%)和坡位(17.8%)的影响;种子厚(ST)和种翅长(SWL)均主要受海拔和坡度的影响,这 2 个因子分别解释了种子厚 65.7%、15%和种翅长 91.3%、5.6%的变异;年均温则成为解释种翅宽变异的唯一因子(59.9%);苞鳞长(BSL)主要受经度(8.8%)、海拔(78.6%)、坡向(10.3%)的影响;坡向也成为解释球果宽变异的唯一因子(58.4%);地理气候因子对其余的 9 个性状影响均不显著而未能生成模型。综上所述,海拔是影响江南油杉种实表型性状变异的主要环境因子。

## 3 讨论

### 3.1 种实表型性状变异的多样性

9 个江南油杉种群的种实表型性状方差分析表明,种群间的种实表型性状存在较大变异,稳定性较

表 4 江南油杉种实表型性状间的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients between different seed phenotypic traits of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*

性状 Trait	SL	SW	SLW	ST	SWL	SWW	SWLW	SSL	SSW	SSLW	BSL	BSW	BSLW	CL	CW
SW	0.408	1													
SLW	0.261	-0.772 *	1												
ST	0.063	0.776 *	-0.770 *	1											
SWL	-0.108	0.702 *	-0.802 **	0.886 **	1										
SWW	0.357	0.870 **	-0.655	0.530	0.524	1									
SWLW	-0.490	-0.613	0.297	-0.081	-0.058	-0.878 **	1								
SSL	-0.955 **	-0.328	-0.304	0.054	0.225	-0.262	0.442	1							
SSW	0.462	0.653	-0.355	0.373	0.360	0.613	-0.507	-0.467	1						
SSLW	-0.686 *	-0.621	0.170	-0.247	-0.195	-0.587	0.574	0.711 *	-0.952 **	1					
BSL	-0.124	0.623	-0.725 *	0.798 **	0.952 **	0.448	0.004	0.175	0.373	-0.234	1				
BSW	0.044	0.206	-0.199	-0.287	-0.139	0.399	-0.541	-0.183	0.582	-0.551	-0.084	1			
BSLW	-0.090	-0.095	0.053	0.423	0.320	-0.330	0.563	0.227	-0.489	0.492	0.286	-0.977 **	1		
CL	-0.423	0.095	-0.350	0.170	0.442	0.383	-0.220	0.544	0.220	0.007	0.400	0.207	-0.133	1	
CW	-0.242	-0.117	-0.077	-0.193	-0.201	0.075	-0.217	0.313	-0.593	0.581	-0.380	-0.082	-0.032	0.033	1
CLW	-0.067	0.158	-0.158	0.272	0.449	0.179	0.044	0.096	0.604	-0.460	0.559	0.170	-0.032	0.600	-0.779 *

差。江南油杉种群种子表型性状平均变异系数为 7.25%，球果表型性状平均变异系数为 4.97%，表明球果表型性状比种子表型性状稳定，说明种子对环境的适应性比球果强，种群易于繁殖(辜云杰等, 2014)。这与对青海云杉(*Picea crassifolia*) (王娅丽和李毅, 2008)、无患子(*Sapindus mukorossi*) (刁松锋等, 2014) 种实表型性状的研究结果一致; 与对白皮松(*Pinus bungeana*) (李斌等, 2012)、皂荚(*Gleditsia sinensis*) (李伟等, 2013)、毛柞(*Cornus walteri*) (康永祥等, 2011)、思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis*) (李帅锋等, 2013) 的研究结果正好相反。球果和种子间表型性状稳定性差异可能与物种天然种群分布区的地理和生态有关, 不同的环境中受外界选择压力不同, 表型性状变异方向不同 (Businsk et al, 2014)。由种群间平均变异系数可知, 种群间种实表型性状分化大小与分布区距离远近并不相关联, 而主要受环境因子的影响, 这与对金花茶(*Camellia nitidissima*) (柴胜丰等, 2008)、缙云卫矛(*Euonymus chloranthoides*) (窦全丽等, 2005) 的研究结果一致。

### 3.2 种实表型性状地理变异规律

植物种实表型性状的地理变异规律比较复杂,

因物种而异。川西云杉(*Picea likiangensis*) (辜云杰等, 2014)、山茱萸(*Cornus officinalis*) (湫香香等, 2013) 的种实表型性状变异以经纬度为主。青海云杉(王娅丽和李毅, 2008)、麻栎(*Quercus acutissima*) (刘志龙等, 2011) 以经度变异为主。山苍子(*Litsea cubeba*) 则以年平均降雨量和海拔高度为主(田胜平等, 2012), 无患子(刁松锋等, 2014)、乌桕(*Sapium sebiferum*) (黄雪方等, 2011) 以纬度和年平均气温两个因子为主。胡杨(*Populus euphratica*) (Soleimani et al, 2014) 以年平均气温为主。天山云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*) (刘贵峰等, 2012)、急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*) (罗大庆等, 2010)、太白红杉(*Larix chinensis*) (王孝安等, 2005)、秦岭冷杉(*Abies chensiensis*) (孙玉玲等, 2005) 均呈现以海拔为主的地理变异规律。

江南油杉分布广泛, 宽泛的环境异质性造就了不同的分布区域内气候条件和土壤条件差异, 长期以来江南油杉得到了适应性的进化。江南油杉种翅宽, 种翅长与纬度呈显著正相关和正相关, 与海拔呈正相关和极显著正相关, 与年均温呈极显著负相关和负相关。相关研究表明, 种翅大的种子拥有更强

表 5 种实表型性状与地理气候因子的相关关系  
Table 5 Correlation between seed phenotypic traits and the geographic climate factors

性状 Trait	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude	年降水量 Annual rainfall	年均温 Mean temperature	坡度 Slope degree	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect
SL	0.203	0.126	-0.127	0.264	0.138	-0.410	0.416	-0.083
SW	-0.176	0.595	0.673 *	-0.110	-0.615	-0.527	0.263	0.071
SLW	0.347	-0.573	-0.804 **	0.368	0.739 *	0.226	0.000	-0.165
ST	-0.413	0.176	0.837 **	-0.176	-0.397	-0.394	0.443	-0.082
SWL	-0.615	0.285	0.961 **	-0.220	-0.515	-0.228	0.416	-0.221
SWW	0.121	0.672 *	0.497	0.142	-0.806 **	-0.430	0.058	0.308
SWLW	-0.469	-0.638	-0.060	-0.280	0.660	0.332	0.127	-0.494
SSL	-0.241	-0.101	0.213	-0.125	-0.250	0.342	-0.437	0.112
SSW	-0.112	0.196	0.330	0.090	-0.127	-0.345	0.298	-0.157
SSLW	-0.019	-0.196	-0.171	-0.136	0.029	0.401	-0.366	0.171
BSL	-0.575	0.166	0.901 **	-0.219	-0.389	-0.262	0.510	-0.392
BSW	0.101	0.489	-0.053	-0.174	-0.253	0.142	-0.252	0.208
BSLW	-0.238	-0.462	0.221	0.115	0.199	-0.197	0.330	-0.330
CL	-0.102	0.087	0.405	0.290	-0.524	0.149	-0.110	0.139
CW	0.197	0.531	-0.076	-0.196	-0.523	0.412	-0.471	0.797 *
CLW	-0.234	-0.373	0.318	0.356	0.088	-0.256	0.297	-0.568

的扩散能力(Gil et al, 2002), 因此, 随着纬度和海拔的升高, 年均温降低, 江南油杉种翅增长变宽, 其种子扩散能力增强, 可能是江南油杉种子为适应纬度和海拔高的地区较干旱, 风速大, 气温较低的气候特征, 维持种群繁衍的表现(Benkman, 1995)。江南油杉种子长宽比与海拔呈极显著负相关, 与年均温呈显著正相关, 种子宽与海拔呈显著正相关, 种子厚与海拔呈极显著正相关, 种子长与海拔呈负相关且相关性不显著, 随着分布区海拔的升高, 年均温逐渐降低, 江南油杉种子变宽加厚, 形状由椭圆形趋于圆形, 形态逐渐饱满。江南油杉在我国长江以南随海拔梯度由东向西分布, 东起浙江, 西至云贵高原, 由此可见, 在本研究的 9 个自然种群中, 云南富宁、贵州望谟以及广西西北部地区的凌云、天峨、田林、隆林 6 个种群的种子较广西中部的博白、金秀以及湖南江永的种子宽、厚, 形状更接近圆形, 形态更饱满。这可能是对于干旱条件的适应性响应, 种子形态饱满有利于于贮存更多的能量在胚乳和子叶中, 为其日后萌发提供更多的营养物质(Milberg & Lamont,

1997; 徐亮等, 2004; Singh et al, 2006; 周旋等, 2013)。江南油杉的球果性状中除了苞鳞长与海拔呈极显著正相关, 球果宽与坡向呈显著正相关外, 其他的表型性状与环境因子均无显著相关性, 说明江南油杉球果表型性状变异受环境因子影响不大, 主要受自身遗传因素影响, 这与对秦岭冷杉的研究结果相一致(孙玉玲等, 2005)。

综上所述, 海拔是影响江南油杉种实表型性状变异的主要环境因子, 不同海拔地区温度和水分差异导致江南油杉种群间产生物候隔离。而且, 江南油杉分布区从东南丘陵过渡到云贵高原, 生境发生显著转变, 山系等机械隔离在空间上影响了其花粉和种子的传播, 种群间基因交流受阻, 增加了种群间分化的可能性(Widmer et al, 2009)。因此, 江南油杉种群在时间和空间上的隔离造成了种实表型性状变异丰富。

### 3.3 江南油杉种质资源的保存与利用

综上所述, 由于复杂多样的环境变化、长期的适应以及自然选择, 江南油杉种实表现出丰富的变异,

表 6 种实表型性状与地理气候因子间的逐步回归结果  
Table 6 Stepwise multiple regression on relating seed phenotypic traits to geographic climate factors

性状 Trait	参数 Parameter	地点 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude	年降水量 Annual rainfall	年均温 Mean temperature	坡度 Slope degree	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect	模型 Model
SW	b	-0.08	-	0.408	0.001	-	-	-0.042	-	-	-3.574
	$R^2$	0.100	-	0.190	0.375	-	-	0.267	-	-	0.932
	$P$	*	-	**	**	-	-	**	-	-	**
SLW	b	-	-	-	-0.001	-	-	-	0.132	-	2.808
	$R^2$	-	-	-	0.596	-	-	-	0.178	-	0.774
	$P$	-	-	-	**	-	-	-	*	-	**
ST	b	-	-	-	0.001	-	-	-0.019	-	-	4.337
	$R^2$	-	-	-	0.657	-	-	0.150	-	-	0.807
	$P$	-	-	-	**	-	-	*	-	-	**
SWL	b	-	-	-	0.002	-	-	-0.016	-	-	14.005
	$R^2$	-	-	-	0.913	-	-	0.056	-	-	0.969
	$P$	-	-	-	***	-	-	**	-	-	***
SWW	b	-	-	-	-	-	-0.533	-	-	-	21.611
	$R^2$	-	-	-	-	-	0.599	-	-	-	0.599
	$P$	-	-	-	-	-	**	-	-	-	**
BSL	b	-	0.076	-	0.002	-	-	-	-	-0.108	12.443
	$R^2$	-	0.088	-	0.786	-	-	-	-	0.103	0.977
	$P$	-	**	-	***	-	-	-	-	***	***
CW	b	-	-	-	-	-	-	-	-	0.770	29.346
	$R^2$	-	-	-	-	-	-	-	-	0.584	0.584
	$P$	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**

注：“-”表示自变量不显著而在最终的模型中排除； $R^2$ 为调整后的判定系数；b为非标准化回归系数。

Note: a dash indicates that independent variables were not significant and were excluded from the final model;  $R^2$ . Adjusted  $R^2$ ; b. Unstandardized regression coefficients. \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ ; \*\*\*  $P<0.001$ .

物种表型变异越大,可能存在的遗传变异越大(林玲等,2014)。因此,江南油杉种实表型性状的变异为其资源良种化和产业化提供了广阔的前景。目前,对于江南油杉没有系统地开展种质资源收集保存、引种驯化、种源试验以及个体选择研究,应开展江南油杉种质资源收集保存,建立江南油杉种质资源库,结合前人研究基础以及现在生物技术,选育江南油杉优良种源、优良家系、优良无性系,促进江南油杉资源保护和利用的持续有效发展。

## 参考文献:

BENKMAN CW, 1995. Wind dispersal capacity of pine seeds and

the evolution of different seed dispersal modes in pines [J]. *Oikos*, 73(2): 221-224.

BUSINSKY R, FRANTIK T, VIT P, 2014. Morphological evaluation of the *Pinus kesiya* complex(Pinaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 300(2): 273-285.

CHAI SF, WEI X, JIANG YS, et al, 2008. Morphological differentiation of fruits and seeds of endangered plant *Camellia nitidissima* [J]. *Sin J Acta Ecol*, 27(11): 1847-1852. [柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 等, 2008. 濒危植物金花茶果实、种子形态分化 [J]. *生态学杂志*, 27(11): 1847-1852.]

CHEN JY, 2007. On peroxidase isoenzymes of plants in genus of *Keteleeria* [J]. *J SW For Univ*, 27(2): 46-49. [陈剑英, 2007. 油杉属植物过氧化物同工酶研究 [J]. *西南林业大学学报*, 27(2): 46-49.]

DIAO SF, SHAO WH, JIANG JM, et al, 2014. Phenotypic



- diversity in natural populations of *Sapindus mukorossi* based on fruit and seed traits [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(6): 1451–1460. [刁松峰, 邵文豪, 姜景民, 等, 2014. 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*, 34(6): 1451–1460.]
- DOU QL, HE P, XIAO YA, 2005. Morphological differentiation of fruits and seeds of the endangered plant *Euonymus chloranthoides* [J]. *Guihaia*, 25(3): 219–225. [窦全丽, 何平, 肖宜安, 2005. 濒危植物缙云卫矛果实、种子形态分化研究 [J]. *广西植物*, 25(3): 219–225.]
- FU XX, LIU HN, ZHOU XD, et al, 2013. Morphological variation of *Cornus officinalis* seeds in relation to environmental factors [J]. *Sin J Acta Ecol*, 32(1): 27–32. [伏香香, 刘红娜, 周晓东, 等, 2013. 山茱萸种子形态变异及与环境因子的相关性 [J]. *生态学杂志*, 32(1): 27–32.]
- GIL L, CLIMENT J, NANOS N, et al, 2002. Cone morphology variation in *Pinus canariensis* Sm [J]. *Plant Syst Evol*, 235(1–4): 35–51.
- GREIPSSON S, DAVY AJ, 1995. Seed mass and germination behavior in populations of the dune-building grass *Leymus arenarius* [J]. *Ann Bot-London*, 76(5): 493–501.
- GU YJ, LUO JX, WU YW, et al, 2009. Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China [J]. *Acta Phytocool Sin*, 33(2): 291–301. [辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 等, 2009. 川西云杉天然种群表型多样性 [J]. *植物生态学报*, 33(2): 291–301.]
- HE GS, 2011. Community species structure characteristics of four types of *Keteleeria cyclolepis* natural forests in Fujian Province [J]. *J SW For Univ*, 31(5): 1–5. [何国生, 2011. 福建江南油杉 4 种天然林群落物种结构特征 [J]. *西南林业大学学报*, 31(5): 1–5.]
- HUANG XF, JIN YQ, LI DL, 2011. Geographic variations in seed characters among different provenances of *Sapium sebiferum* [J]. *J SW For Univ*, 31(4): 44–48. [黄雪方, 金雅琴, 李冬林, 2011. 乌桕不同种源种子性状的地理变异 [J]. *西南林业大学学报*, 31(4): 44–48.]
- JIANG Y, WANG Y, LIU F, et al, 2014. Study trends and prospect on germplasm resource and seedling propagation of *Keteleeria cyclolepis* [J]. *Guangxi For Sci*, 43(3): 301–305. [蒋焱, 王勇, 刘菲, 等, 2014. 江南油杉种质资源与苗木繁殖研究动态与展望 [J]. *广西林业科学*, 43(3): 301–305.]
- KANG YX, ZHAO BX, YUN YJ, et al, 2011. Study on phenotypic diversity of seeds and fruits characteristics in *Cornus walteri* [J]. *J NW A & F Univ*, 39(9): 107–117. [康永祥, 赵宝鑫, 贡玉洁, 等, 2011. 毛茛天然群体种实表型多样性研究 [J]. *西北农林科技大学学报*, 39(9): 107–117.]
- LI B, GU WC, LU BM, 2002. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. *Biodiv Sci*, 10(2): 181–188. [李斌, 顾万春, 卢宝明, 2002. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究 [J]. *生物多样性*, 10(2): 181–188.]
- LI CX, 1988. A review of the studies on the phenotypic variation of forest trees in natural stands [J]. *For Res*, 1(6): 657–664. [李长喜, 1988. 林木天然群体表型变异研究概述 [J]. *林业科学研究*, 1(6): 657–664.]
- LI LC, XU BS, 1984. A comparative karyotype analysis of *Keteleeria cyclolepis* Flous and *Keteleeria formosona* Hayata [J]. *Guihaia*, 4(4): 277–280. [李林初, 徐炳声, 1984. 江南油杉和台湾油杉核型的比较研究 [J]. *广西植物*, 4(4): 277–280.]
- LI SF, SU JR, LIU WD, et al, 2013. Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Pinus kesiya* var. *langbianensis* populations in Yunnan Province, China [J]. *Acta Phytocool Sin*, 37(11): 998–1009. [李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 等, 2013. 思茅松天然群体种实表型变异 [J]. *植物生态学报*, 37(11): 998–1009.]
- LI W, LIN FR, ZHENG YQ, et al, 2013. Phenotypic diversity of pods and seeds in natural populations of *Gleditsia sinensis* in southern China [J]. *Acta Phytocool Sin*, 37(1): 61–69. [李伟, 林富荣, 郑勇奇, 等, 2013. 皂荚南方天然群体种实表型多样性 [J]. *植物生态学报*, 37(1): 61–69.]
- LIN J, JIANG Y, LIANG RL, 2014. Morphological characteristics recognition of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* and Chinese *Keteleeria* [J]. *Guangxi For Sci*, (4): 431–434. [林建勇, 蒋焱, 梁瑞龙, 2014. 江南油杉及中国油杉属植物的形态特征识别 [J]. *广西林业科学*, (4): 431–434.]
- LIN L, WANG JH, LUO J, et al, 2014. Phenotypic diversity of seed and fruit traits in natural populations of *Sophora moorcroftiana* [J]. *Sci Silv Sin*, 50(4): 137–143. [林玲, 王军辉, 罗建, 等, 2014. 砂生槐天然群体种实性状的表型多样性 [J]. *林业科学*, 50(4): 137–143.]
- LIU GF, ZANG RG, LIU H, et al, 2012. Geographic variation of seed morphological traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* in Tianshan mountains, Xinjiang of northwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(6): 1455–1461. [刘贵峰, 臧润国, 刘华, 等, 2012. 天山云杉种子形态性状的地理变异 [J]. *应用生态学报*, 23(6): 1455–1461.]
- LIU ZL, YU MK, MA Y, et al, 2011. A trend surface analysis of geographic variation in the traits of seeds and seedlings from different *Quercus acutissima* provenances [J]. *Acta Ecol Sin*, 31(22): 6796–6714. [刘志龙, 虞木奎, 马跃, 等, 2011. 不同种源麻栎种子和苗木性状地理变异趋势面分析 [J]. *生态学报*, 31(22): 6796–6714.]
- LUO DQ, WANG JH, REN YH, et al, 2010. Fruiting characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* forest on the eastern slope of the Sejila Mountain in Tibet [J]. *Sci Silv Sin*, 46(7): 29–35. [罗大庆, 王军辉, 任毅华, 等, 2010. 西藏季拉山东坡急尖长苞冷杉林的结实特性 [J]. *林业科学*, 46(7): 29–35.]
- MILBERG P, LAMONT BB, 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils [J]. *New Phytol*, 137(4): 665–672.
- SANOU H, PICARD N, LOVETT PN, et al, 2006. Phenotypic variation of agromorphological traits of the shea tree, *Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn., in Mali [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 53(1): 145–161.
- SINGH B, BHATT BP, PRASAD P, 2006. Variation in seed and seedling traits of *Celtis australis*, a multipurpose tree, in central Himalaya, India [J]. *Agrofor Syst*, 67(2): 115–122.
- SOLEIMANI A, ETEMAD V, CALAGARI M, et al, 2014. Influence of climatic factors on fruit morphological traits in *Populus euphratica* Oliv [J]. *Ann For Res*, 57(1): 31–38.
- SUN YL, LI QM, YANG JY, et al, 2005. Morphological variation in cones and seeds in *Abies chensiensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 25(1): 176–181. [孙玉玲, 李庆梅, 杨敬元, 等, 2005. 秦岭冷杉球果与种子的形态变异 [J]. *生态学报*, 25(1): 176–181.]
- TIAN SP, WANG YD, CHEN YC, et al, 2012. Phenotypic diver-