

濒危植物马蹄参枝叶形态变异 与环境因子的相关性分析

王丽¹, 吴敏¹, 徐翊², 游章平³, 张定亨⁴

(1. 中南大学 生物科学与技术学院, 长沙 410013; 2. 鹅凰嶂自然保护区管理局, 广东 阳春 529600; 3. 南岭
国家级自然保护区管理局, 广东 乳源 512727; 4. 花坪国家级自然保护区管理局, 广西 临桂 541100)

摘要: 调查马蹄参在湖南、广东、广西、云南4省9个天然种群20项枝叶的形态指标在种群内和种群间的表型变异, 运用相关分析揭示枝叶形态指标间以及与环境因子之间的相关性, 并进行聚类分析(UPGMA)和主成分分析。结果表明: 各性状在种群内和种群间均存在一定变异性。广西花坪自然保护区两个种群(HP1, HP2)枝叶形态性状(尤其是枝)的平均观测值高于其它7个种群; 枝叶形态性状变异系数的平均值从大到小排列为南岭2、莽山2、法斗、莽山1、鹅凰嶂、花坪2、花坪1、大瑶山和南岭1。方差分析显示, 在调查的20项形态性状中, 13项性状在种群间的差异达显著($P < 0.05$)或极显著水平($P < 0.01, 0.001$), 种群间F值在0.184~31.788之间。相关性分析显示, 营养器官间的相关性较高; 1月均温、极端最低温、年均温、土壤有机质等环境因子对马蹄参的生长影响较大。聚类分析表明, 形态分化不与种群间的地理距离相关联。主成分分析显示, 所有个体在前三个主分量中占总信息量的66%。

关键词: 马蹄参; 濒危物种; 形态变异; 环境因子; 相关性分析

中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)03-0349-08

Studies on the correlation between the branch and leaf morphological variation of *Diplopanax stachyanthus* and the environmental factors

WANG Li¹, WU Min¹, XU Yi², YOU Zhang-Ping³, ZHANG Ding-Heng⁴

(1. School of Biological Science and Technology, Central South University, Changsha 410013, China; 2. Administration Bureau of Ehuangzhang Nature Reserve, Yangchun 529600, China; 3. Administration Bureau of Nanling State Nature Reserve, Ruyuan 512727, China; 4. Administration Bureau of Huaping State Nature Reserve, Lingui 541100, China)

Abstract: Nine natural populations of *Diplopanax stachyanthus*, which belongs to the Grade II state-protected endangered plants, were sampled from Hunan, Guangdong, Guangxi, and Yunnan provinces. Variation of 20 morphological characters within and between populations was measured, and the correlations among morphological characters, and between these characters and environmental factors, were investigated. In addition, UPGMA-based cluster analysis and principal components analysis (PCA) were performed using the phenotypic data. The results revealed morphological variation within and among the populations of *D. stachyanthus*. Among the nine populations, the highest mean value of all measured morphological traits, especially that of branch traits, occurred in the two *Huaping* populations (HP1, HP2). The mean variation coefficients also varied among populations, with the ordering of NL2 > MS2 > FD > MS1 > EH2 > HP2 > HP1 > DYS & NL1. The variance analysis revealed significant among-population variation in 13

收稿日期: 2010-07-24 修回日期: 2010-12-16

基金项目: 国家自然科学基金(30800088)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30800088)]

作者简介: 王丽(1976-), 女, 新疆奇台人, 博士, 副教授, 从事濒危植物保护方面的研究工作, (E-mail) wangli61@yahoo.com.cn.

morphological characters ($P < 0.05, 0.01$ or 0.001 , respectively), with F values ranging from 0.184 to 31.788. Pearson correlation analysis showed that the correlation was high among vegetative organs. The environmental factors, including average temperature in January, minimum temperature, annual average temperature and soil organic matter, could significantly affect the growth of *D. stachyanthus*. Cluster analysis showed that the morphological differentiation was not correlated with the geographic isolation among populations. PCA analysis resolved three principal components that explained 66% of the total variation.

Key words: *Diplopanax stachyanthus*; endangered species; morphological variation; environmental factors; correlation analysis

植物的形态特征是基因型与环境共同作用的结果,可在一定程度上反映遗传变异的程度,是理解物种适应机制的重要方法(Hjalmarsson等,2000; Shepar等,2002)。从形态学或表型性状上来检测遗传变异是最古老也是最简便易行的方法(Schaal等,1991;葛颂等,1994)。不同地区植物种群表型变异的研究是其遗传变异格局、适应机制和环境可塑性研究的前提(Hedrick等,2006;Ohsawa等,2007)。

马蹄参(*Diplopanax stachyanthus*)隶属于五加科(Araliaceae)马蹄参属,又名大果五加、白花树、大果树参、野枇杷等。最初被置于五加科中,但由于其核果大型,外果皮坚硬,1室,仅1粒种子,胚弯曲等特征与五加科不同,而与山茱萸科(Cornaceae)中的单室茱萸属(*Mastixia*)较为接近或相似,故有学者建议将其归入山茱萸科(曾沧江,1983;朱伟华等,1998a,b)。因此,马蹄参是研究五加科、山茱萸科的系统发育、形态演化和我国南部植物地理区系的重要材料,同时,它是第四纪冰川幸存的古老孑遗植物之一(武素功,1997),对研究古地理、古气候具有重要的科学研究价值。随着森林的破坏,乱砍滥伐,毁林开荒,该种现存数量有限,濒于灭绝,被列为国家Ⅱ级重点保护植物和活化石植物(武素功,1997;中国国家林业局等,1999)。对马蹄参的研究仅见于20世纪末有限的报道,如,对其起源(朱伟华等,2001)、解剖学特征(朱伟华等,1998a)、植物化学(朱伟华等,1998b)、古植物学(Eyde,1990,1997)等进行的初步研究,而马蹄参形态变异和濒危机制的研究尚属空白,因此本文主要分析马蹄参种群内和种群间枝叶的形态变异,以及它们与环境因子的相关性,旨在为马蹄参的生物多样性保护提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料采集和形态指标的测定

野外调查工作分别于2008年10月和2009年

6~8月进行,在湖南、广东、广西、云南各省马蹄参的分布范围内,每省选择具有代表性的1~2个分布区,由于马蹄参的个体数在各分布区(除鹅凰嶂保护区之外)较少,因此每个分布区选择4~8个马蹄参成年植株(胸径20cm以上,间隔50m以上)作为形态学调查的对象。每个被调查个体共测量20项形态指标,用卷尺测量以下指标:一级枝长(取树干基部第一个分枝的长度)、二级枝长(取一级枝上近基部3个分枝的平均值)、一年生枝长、二年生枝长、三年生枝长。用游标卡尺测量一级枝粗、二级枝粗、一年生枝粗、二年生枝粗、三年生枝粗。用量角器测量一级分枝分枝角度、二级分枝分枝角度、主侧脉夹角(选近叶基部3~6条主侧脉夹角的平均值)。用直尺测量叶长、叶宽(取叶中部位置)、叶柄长,并计算叶形系数(叶长/叶宽)。统计叶脉数和一年生枝上叶片数。光学显微镜下(40×10倍)观察统计叶下表皮单位视野内气孔数(取叶基部、叶中部和叶尖部3个视野的平均值)。

1.2 环境因子测定

野外调查海拔、坡度、坡向、坡位、土壤厚度等立地因子,并采除去腐殖质后距地面10cm处的土壤样品,每个分布点采三份等量样品混匀(每份约200g,共600g),带回实验室后自然风干测量土壤含水量。土壤pH值、有机质、全氮、全磷、全钾和电导率等因子由湖南省农业科学院农化检测中心测定(表1)。另外,根据文献和当地气象站、邻近气象站调查研究区域的1月平均温度、7月平均温度、极端最低温、极端最高温、年均温、 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温、年均降雨量、相对湿度等气象因子(王丽等,2010)。

1.3 数据处理

计算各表型性状的平均值、标准差和变异系数(CV,标准差/平均值),分析环境因子和枝叶形态指标的相关性,用单因素方差分析F检验分析各性状在种群间的变异水平,用配对样本显著性t检验讨论种群间形态总体差异显著性水平,同时进行基于

形态学性状欧式距离的种群间聚类分析(UPGMA)和主成分分析(PCA)。以上分析均为“R”软件完成。

2 结果和分析

2.1 枝叶性状特征

从表 2 看出,20 项形态性状中,13 项为枝的性状,7 项为叶的性状。花坪两个种群(HP1,HP2)的形态性状尤其是枝的性状平均值要大于其它种群。叶的性状在 9 个种群间较为稳定。

2.2 枝叶变异

2.2.1 种群内形态变异 变异系数反映了表型性状的变异幅度。从表 3 看出,9 个种群中均体现出枝的变异大于叶的趋势,枝变异系数值范围为 0.083~0.971,叶为 0.076~0.481。一年生枝长(变异范围 0.388~0.924,平均 0.633)比枝的其它性状变异

大,一级分枝角度(变异范围 0.094~0.182,平均 0.119)变异较小,叶柄长(变异范围 0.192~0.481,平均 0.320)比叶的其它性状变异大,叶脉数(变异范围 0.095~0.156,平均 0.114)变异较小。形态性状的变异系数最大值出现在三年生枝长,为 0.971,最小值出现在主侧脉夹角,为 0.076。同一种群内部,形态性状的变异系数值不等,如广东鹅凰嶂种群的一年生枝长的变异系数最大,为 0.919,叶脉数的变异系数最小,为 0.095。不同种群中同一形态性状变异系数值存在一定差异,如叶柄长的变异系数在云南法斗种群中最大,为 0.481,在广西金秀大瑶山种群中最小,为 0.192。各种群形态性状变异系数的平均值从大到小依次为 NL2(0.343)、MS2(0.308)、FD(0.304)、MS1(0.295)、EHZ(0.279)、HP2(0.263)、HP1(0.262)、DYS(0.258)和 NL1(0.258)。

表 1 马蹄参自然种群的环境因子

Table 1 The environmental factors of *Diplopanax stachyanthus* populations

种群 Pop.	湖南莽山 Mangshan		广东南岭 Nanling		广东鹅凰嶂 Ehuangzhang	广西花坪 Huaping		广西大瑶山 Dayaoshan	云南法斗 Fadou
	莽山 1 MS1	莽山 2 MS2	南岭 1 NL1	南岭 2 NL2	鹅凰嶂 EHZ	花坪 1 HP1	花坪 2 HP2	大瑶山 DYS	法斗 FD
1	112°57'078"	112°59'314"	113°00'738"	112°59'542"	111°25'435"	109°54'486"	109°55'479"	110°14'144"	104°47'005"
2	24°55'986"	24°55'693"	24°55'762"	24°55'199"	21°52'246"	25°35'878"	25°37'309"	24°09'664"	23°22'240"
3	1 292	1 757	1 030	1 650	866	759	770	1 432	1 432
4	0	50	0	45	45	10	5	40	30
5	平地	南坡	平地	北坡	北坡	西坡	西南坡	北坡	北坡
6	平地	上	平地	中	中	下	中	中上	中上
7	75	60	80	58	85	70	55	65	65
8	0.3410	0.1314	0.3265	0.1536	0.2077	0.2668	0.2392	0.2892	0.3596
9	5.2	4.7	5.6	3.9	4.2	4.5	4.5	4.3	4.8
10	68.6	96.1	66.3	160.0	28.5	89.4	63.0	45.5	69.1
11	3.09	4.61	3.25	6.94	0.89	5.17	3.57	2.25	4.00
12	0.18	0.32	0.24	0.52	—	1.08	0.63	0.26	0.63
13	34.1	32.5	35.2	22.4	—	28.7	24.6	21.0	28.5
14	88.8	118.4	89.6	133.3	—	72.6	73.7	59.6	101.6

注: 1. 经度; 2. 纬度; 3. 海拔(m); 4. 坡度; 5. 坡向; 6. 坡位; 7. 土壤厚度(cm); 8. 土壤含水量; 9. 土壤 pH 值; 10. 土壤有机质 ($g \cdot kg^{-1}$); 11. 土壤全氮($g \cdot kg^{-1}$); 12. 土壤全磷($g \cdot kg^{-1}$); 13. 土壤全钾($g \cdot kg^{-1}$); 14. 土壤电导率($\mu S \cdot cm^{-1}$)。

2.2.2 种群间形态变异 单因素方差分析 F 检验的结果表明(表 4),在调查的 20 个形态性状中,13 个性状在种群间的差异达到显著($P < 0.05$)或极显著水平($P < 0.01, 0.001$)。比较 F 值发现,二级枝粗在种群间的差异程度最大($F = 31.788$),一年生枝上叶片数在种群间的差异程度最小($F = 0.184$)。

种群间形态总体差异显著性配对 t 检验的结果显示,除 NL1 和 NL2 间有显著差异外($t = -2.129, P < 0.05$),其它种群间的差异均未达到显著水平。

说明马蹄参形态总体差异不大,形态性状与地理距离间无显著相关关系。

2.3 相关性分析

20 项形态性状间的相关性分析表明,78 对枝的性状(枝长、枝粗、分枝角度、枝上叶片数)组合中有 32 对性状具有显著的正相关性,其中 26 对的相关性达到极显著水平($P < 0.01$)(表 5)。另外,叶宽、叶形系数、叶柄长和枝粗之间具有显著(WL-TTB: 0.758, CLF-TBB: -0.787, LP-TAB: 0.737, LP-

TBB:0.681; $P < 0.05$)或极显著的相关性(WL-TAB:0.859, WL-TBB:0.857, CLF-TTB:-0.865; $P < 0.01$);叶柄长与叶长间具有显著的正相关性(LP-LL:0.77, $P < 0.05$);叶形系数与叶脉数、气孔数间具有显著的负相关性(NN-CLF:-0.702, NS-CLF:-0.75; $P < 0.05$)。

20项形态性状的平均值和22个环境因子的相关性分析表明(表6),土壤有机质与一年生枝粗和叶宽($r=0.775, 0.697; P < 0.05$)、二年生枝粗和三年生枝粗间($r=0.892, 0.898; P < 0.01$)存在显著或极显著的正相关关系。土壤全氮、全钾与叶长($r=0.723, 0.729; P < 0.05$)和叶柄长($r=0.881, 0.881$;

表2 马蹄参各种群枝叶指标的平均值及多重比较

Table 2 Mean value±standard deviation and multiple comparisons of branch and leaf characters within *D. stachyanthus* populations

项目 Item	莽山1 MS1	莽山2 MS2	南岭1 NL1	南岭2 NL2	鹅凰嶂 EHZ	花坪1 HP1	花坪2 HP2	大瑶山 DYS	法斗 FD
LFB(cm)	70.63± 20.50c	53.88± 28.07c	91.75± 8.29c	49.60± 13.46c	140.00± 39.16bc	321.50± 217.86ab	386.67± 32.15a	98.80± 26.20c	94.17± 18.82c
DFB(cm)	1.44± 0.68c	1.06± 0.32c	2.37± 0.47bc	0.92± 0.53c	1.30± 0.34c	6.05± 2.71a	4.77± 1.03ab	1.16± 0.36c	0.88± 0.12c
LSB(cm)	17.13± 4.44b	19.13± 7.73b	27.88± 9.99b	16.90± 6.09b	27.63± 7.79b	75.75± 19.77b	153.33± 92.92a	51.20± 12.40b	41.25± 16.85b
DSB(cm)	0.73± 0.12b	0.73± 0.14b	1.31± 0.57b	0.64± 0.13b	0.64± 0.13b	3.38± 0.93a	3.10± 0.46a	0.72± 0.15b	0.59± 0.14b
AFB(°)	36.00± 3.37b	36.00± 3.37b	35.25± 3.95b	35.20± 3.42b	44.75± 4.43b	66.25± 8.54a	73.33± 10.41a	44.00± 5.48b	33.33± 6.06b
ASB(°)	38.75± 7.50c	35.00± 12.25c	32.50± 10.41c	35.00± 10.61c	50.75± 11.79bc	67.50± 6.45ab	83.33± 7.64a	38.00± 4.47c	39.17± 12.42c
LAB(cm)	4.08± 1.93a	3.10± 1.20a	4.60± 1.86a	2.68± 1.40a	9.98± 9.16a	12.18± 6.81a	10.93± 7.76a	4.52± 3.60a	5.77± 5.33a
DAB(cm)	0.62± 0.14abc	0.63± 0.13abc	0.79± 0.12a	0.59± 0.14abc	0.65± 0.23ab	0.39± 0.09bc	0.45± 0.12abc	0.53± 0.15abc	0.28± 0.05c
LBB(cm)	4.65± 2.17b	5.38± 3.01b	6.75± 1.87b	4.56± 3.18b	3.75± 2.98b	9.60± 4.96ab	18.23± 2.40a	5.40± 4.87b	6.87± 5.90b
DBB(cm)	0.71± 0.18a	0.71± 0.18a	0.73± 0.17a	0.67± 0.18ab	0.72± 0.21a	0.53± 0.07ab	0.51± 0.13ab	0.68± 0.13ab	0.323± 0.05b
LTB(cm)	5.05± 2.79a	11.50± 9.16a	14.93± 5.46a	9.44± 9.17a	6.00± 2.69a	14.08± 1.94a	8.80± 7.20a	3.54± 0.94a	2.23± 0.83a
DTB(cm)	0.72± 0.22a	0.73± 0.21a	0.69± 0.15a	0.70± 0.20a	0.73± 0.33a	0.64± 0.08a	0.55± 0.17a	0.72± 0.21a	0.36± 0.04a
LNB	10.75± 5.12a	11.00± 4.83a	10.00± 5.48a	10.00± 4.74a	12.00± 3.46a	12.00± 2.45a	12.00± 2.00a	10.40± 3.58a	11.83± 3.71a
LL(cm)	11.08± 3.17a	12.60± 3.78a	13.05± 3.37a	12.10± 3.59a	13.96± 2.40a	9.47± 2.00a	12.35± 3.73a	12.39± 1.31a	12.21± 2.82a
WL(cm)	4.19± 1.35a	4.67± 1.37a	4.83± 1.18a	4.40± 1.34a	4.48± 0.60a	3.48± 0.78a	4.33± 1.24a	4.68± 0.82a	3.19± 0.82a
CLF	2.71± 0.38b	2.73± 0.38b	2.72± 0.37b	2.77± 0.37b	3.14± 0.51ab	2.77± 0.45b	2.97± 0.70b	2.7± 0.39b	3.88± 0.59a
LP(cm)	2.34± 0.90b	2.77± 0.95ab	2.84± 0.86ab	2.60± 0.95ab	3.93± 0.79a	1.47± 0.45b	1.77± 0.53b	2.28± 0.44b	1.84± 0.88b
NN	9.75± 1.02a	9.90± 1.12a	9.55± 1.00ab	9.80± 1.04a	8.60± 0.82abc	9.13± 1.16abc	8.98± 1.00abc	8.20± 0.91bc	7.85± 1.23c
AN(°)	50.20± 6.95a	49.20± 7.19a	47.45± 3.59a	49.48± 6.45a	50.40± 6.26a	52.25± 10.22a	45.83± 8.31a	45.48± 4.32a	45.75± 6.26a
NS	27.81± 8.11b	39.84± 8.52ab	29.96± 8.29cd	32.60± 10.15d	20.12± 2.43b	28.53± 7.34a	28.72± 4.09ab	34.55± 5.98bc	19.28± 5.67bcd

LFB:一级枝长;DFB:一级枝粗;LSB:二级枝长;DSB:二级枝粗;AFB:一级分枝角度;ASB:二级分枝角度;LAB:一年生枝长;DAB:一年生枝粗;LBB:二年生枝长;DBB:二年生枝粗;LTB:三年生枝长;DTB:三年生枝粗;LNB:一年生枝上叶片数;LL:叶长;WL:叶宽;CLF:叶形系数;LP:叶柄长;NN:叶脉数;AN:主侧脉夹角;NS:气孔数。表中数值分别为各性状的平均值±标准差(SD);同一行中标注相同字母的均值差异不显著($P > 0.05$),标注不同字母的均值差异显著($P < 0.05$)。

表 3 马蹄参各种群枝叶指标的变异系数

Table 3 Coefficients of variation(CV)of branch and leaf characters within *D. stachyanthus* populations

项目 Item	莽山 1 MS1	莽山 2 MS2	南岭 1 NL1	南岭 2 NL2	鹅凰嶂 EHZ	花坪 1 HP1	花坪 2 HP2	大瑶山 DYS	法斗 FD	平均值 Mean
LFB(cm)	0.290	0.521	0.090	0.271	0.280	0.678	0.083	0.265	0.200	0.298
DFB(cm)	0.475	0.299	0.200	0.573	0.259	0.448	0.215	0.314	0.132	0.324
LSB(cm)	0.259	0.404	0.358	0.360	0.282	0.261	0.606	0.242	0.408	0.354
DSB(cm)	0.165	0.198	0.433	0.210	0.196	0.275	0.148	0.206	0.241	0.230
AFB(°)	0.094	0.094	0.112	0.097	0.099	0.129	0.142	0.124	0.182	0.119
ASB(°)	0.194	0.350	0.320	0.303	0.232	0.096	0.092	0.118	0.317	0.225
LAB(cm)	0.475	0.388	0.404	0.523	0.919	0.560	0.710	0.795	0.924	0.633
DAB(cm)	0.234	0.212	0.155	0.236	0.357	0.227	0.274	0.292	0.162	0.239
LBB(cm)	0.466	0.560	0.278	0.697	0.795	0.517	0.132	0.903	0.859	0.578
DBB(cm)	0.259	0.259	0.231	0.271	0.288	0.125	0.251	0.195	0.168	0.227
LTB(cm)	0.552	0.796	0.366	0.971	0.448	0.138	0.818	0.265	0.370	0.525
DTB(cm)	0.305	0.282	0.218	0.283	0.446	0.119	0.308	0.289	0.106	0.262
LNB	0.477	0.439	0.548	0.474	0.289	0.204	0.167	0.344	0.314	0.362
LL(cm)	0.286	0.300	0.258	0.297	0.172	0.211	0.302	0.105	0.231	0.240
WL(cm)	0.323	0.293	0.245	0.303	0.134	0.224	0.285	0.174	0.256	0.249
CLF	0.139	0.138	0.137	0.132	0.164	0.164	0.237	0.143	0.152	0.156
LP(cm)	0.383	0.342	0.304	0.373	0.200	0.308	0.299	0.192	0.481	0.320
NN	0.105	0.113	0.105	0.106	0.095	0.127	0.111	0.111	0.156	0.114
AN(°)	0.138	0.146	0.076	0.130	0.124	0.196	0.181	0.095	0.137	0.136
NS	0.292	0.214	0.277	0.311	0.121	0.257	0.142	0.173	0.294	0.231
枝 Branch (平均值 mean)	0.326	0.369	0.286	0.405	0.376	0.290	0.304	0.335	0.337	0.336
叶 Leaf (平均值 mean)	0.254	0.219	0.224	0.259	0.137	0.225	0.198	0.151	0.260	0.214
总体 Total (平均值 mean)	0.295	0.308	0.258	0.343	0.279	0.262	0.263	0.258	0.304	0.286

表 4 单因素方差分析 F 检验

Table 4 F-test of one-factor analysis of variance

性状 Characters	F	P	性状 Characters	F	P	性状 Characters	F	P
LFB	9.267	4.748E-6***	DAB	4.08	0.003**	WL	0.973	0.478
DFB	12.812	2.081E-7***	LBB	4.366	0.002**	CLF	3.04	0.014*
LSB	13.434	1.284E-7***	DBB	2.51	0.035*	LP	4.174	0.002**
DSB	31.788	8.486E-12***	LTB	1.993	0.086	NN	6.183	0.00015***
AFB	24.563	1.753E-10***	DTB	1.565	0.182	AN	0.975	0.476
ASB	13.355	1.364E-7***	LNB	0.184	0.991	NS	12.913	1.922E-7***
LAB	1.766	0.128	LL	0.565	0.797			

* < 0.05; ** < 0.01; *** < 0.001.

$P < 0.01$)间存在显著或极显著的正相关关系。1 月均温与一级枝长、一级枝粗、二级枝长、二级枝粗、一级分枝角度、二级分枝角度、一年生枝长、二年生枝长、一年生枝上叶片数、叶形系数间存在负相关关系,但相关性未达到显著性水平($P > 0.05$),而与叶形系数间存在极显著的负相关关系($r = -0.856, P < 0.01$),与叶宽间存在显著的正相关关系($r = 0.775, P < 0.05$),与一年生枝粗、二年生枝粗、三年生枝粗、叶脉数间存在极显著的正相关关系($r = 0.871,$

$0.921, 0.902, 0.850; P < 0.01$)。极端最低温与大部分形态性状成负相关关系,其中与一级枝长、一级枝粗、二级枝粗、一级分枝角度、二级分枝角度的负相关性达到显著水平($r = -0.793, -0.762, -0.706, -0.738, -0.756; P < 0.05$),与一年生枝长间的负相关性达到极显著水平($r = -0.882, P < 0.01$)。年均温与大部分形态性状成正相关关系,其中与一级枝长、一级枝粗、二级枝粗、一级分枝角度、二级分枝角度间的相关性达到显著水平($r = 0.735, 0.716,$

0.775, 0.769, 0.729; $P < 0.05$)。坡度与一级枝长、一级枝粗、二级枝粗、一年生枝长间存在显著的正相关关系 ($r = 0.694, 0.719, 0.768, 0.722; P < 0.05$)，与叶宽间存在显著的负相关关系 ($r = -0.707, P < 0.05$)。

2.4 聚类分析

基于 20 项形态性状特征值, 对所调查的 9 个种

群进行 UPGMA 聚类分析, 结果显示: 9 个种群归并为两大支, 花坪国家级自然保护区的两个种群形成单独的一支, 其它 7 个种群归为一支, 其中广东南岭和湖南莽山的较低海拔种群 (NL1 和 MS1) 和较高海拔种群 (NL2 和 MS2) 分别聚类, 云南法斗种群和广西大瑶山种群聚为一类, 鹅凰嶂种群独立成支后与这 6 个种群聚为一大支 (图 1)。

表 5 马蹄参各种群枝性状间的相关性

Table 5 Correlation analysis among branch characters of *D. stachyanthus* populations

	LFB	DFB	LSB	DSB	AFB	ASB	LAB	DAB	LBB	DBB	LTB	DTB
DFB	0.914**											
LSB	0.918**	0.742*										
DSB	0.939**	0.991**	0.811**									
AFB	0.980**	0.892**	0.903**	0.918**								
ASB	0.978**	0.835**	0.908**	0.868**	0.968**							
LAB	0.889**	0.797*	0.695*	0.777*	0.855**	0.885**						
DAB	-0.443	-0.322	-0.470	-0.355	-0.392	-0.445	-0.406					
LBB	0.877**	0.744*	0.965**	0.820**	0.833**	0.857**	0.603	-0.403				
DBB	-0.404	-0.280	-0.464	-0.322	-0.285	-0.388	-0.360	0.919**	-0.469			
LTB	0.263	0.540	0.078	0.516	0.257	0.153	0.161	0.385	0.212	0.307		
DTB	-0.272	-0.127	-0.384	-0.175	-0.125	-0.257	-0.233	0.787*	-0.422	0.961**	0.344	
LNB	0.666	0.483	0.538	0.485	0.607	0.726*	0.822**	-0.622	0.467	-0.591	-0.168	-0.491

* < 0.05, ** < 0.01

表 6 枝叶指标和环境因子的相关性

Table 6 Correlation analysis between the morphological variation and the environmental factors

	LFB	DFB	LSB	DSB	AFB	ASB	LAB	DAB	LBB	DBB
1	-0.150	0.032	-0.129	-0.046	-0.262	-0.250	-0.222	0.307	0.010	0.068
2	-0.206	-0.044	-0.185	0.013	-0.182	-0.208	-0.437	-0.026	-0.094	-0.003
3	-0.017	0.159	-0.038	0.223	-0.019	-0.051	-0.282	-0.241	0.094	-0.228
4	0.694*	0.719*	0.370	0.768*	0.651	0.660	0.722*	-0.689*	0.449	-0.619
5	-0.227	-0.016	-0.343	-0.086	-0.322	-0.269	-0.181	0.410	-0.207	0.219
6	-0.566	-0.520	-0.456	-0.484	-0.586	-0.492	-0.610	0.211	-0.414	0.104
7	-0.451	-0.574	-0.434	-0.598	-0.471	-0.424	-0.124	0.241	-0.539	0.147
8	-0.137	-0.082	-0.183	-0.130	-0.131	-0.160	-0.044	0.596	-0.211	0.478
9	0.368	0.236	0.252	0.233	0.303	0.338	0.542	-0.268	0.219	-0.371
10	-0.168	-0.129	-0.235	-0.178	-0.055	-0.090	-0.048	0.775*	-0.335	0.892**
11	-0.640	-0.747*	-0.610	-0.779*	-0.627	-0.558	-0.284	0.444	-0.736*	0.403
12	0.305	0.229	0.116	0.194	0.372	0.403	0.509	0.357	0.008	0.474
13	-0.524	-0.597	-0.526	-0.639	-0.517	-0.469	-0.203	0.542	-0.636	0.462
14	0.277	0.420	0.186	0.378	0.342	0.235	0.150	0.569	0.196	0.583
15	-0.267	-0.096	-0.258	-0.144	-0.166	-0.251	-0.346	0.871**	-0.275	0.921**
16	0.341	0.552	0.353	0.561	0.363	0.251	-0.054	-0.028	0.486	0.007
17	-0.793*	-0.762*	-0.551	-0.706*	-0.738*	-0.756*	-0.882**	0.085	-0.556	0.132
18	-0.461	-0.592	-0.392	-0.525	-0.368	-0.374	-0.294	-0.005	-0.502	0.132
19	0.735*	0.716*	0.586	0.775*	0.769*	0.729*	0.598	-0.474	0.634	-0.340
20	-0.056	-0.299	0.116	-0.208	0.005	0.023	-0.038	-0.392	0.021	-0.285
21	-0.205	-0.099	-0.467	-0.192	-0.250	-0.232	0.150	0.466	-0.474	0.391
22	0.029	0.074	-0.004	0.024	-0.084	-0.059	0.080	-0.250	0.056	-0.374

续表 6

	LTB	DTB	LNB	LL	WL	CLF	LP	NN	AN	NS
1	0.348	-0.083	-0.204	-0.038	0.047	-0.039	-0.079	0.216	-0.113	-0.044
2	0.356	0.057	-0.414	-0.340	-0.074	-0.226	-0.222	0.575	0.276	0.431
3	0.390	-0.140	-0.252	-0.507	-0.270	-0.129	-0.467	0.465	0.218	0.389
4	0.176	-0.435	0.659	-0.562	-0.707*	0.285	-0.518	-0.238	0.326	-0.307
5	0.479	0.109	-0.034	-0.024	0.022	-0.060	0.201	0.433	0.339	-0.071
6	0.112	0.030	-0.302	0.226	0.051	0.117	0.337	0.480	0.233	0.146
7	-0.439	0.019	-0.139	0.688*	0.167	0.376	0.679*	-0.448	-0.162	-0.465
8	0.327	0.392	-0.404	0.432	0.468	-0.242	0.573	0.228	0.165	-0.070
9	-0.178	-0.383	0.327	0.235	-0.250	0.467	0.061	-0.593	-0.176	-0.610
10	0.315	0.898**	-0.192	0.292	0.697*	-0.650	0.725	0.551	0.537	0.286
11	-0.416	0.273	-0.151	0.723*	0.314	0.221	0.881**	-0.206	0.046	-0.329
12	0.187	0.540	0.407	0.195	0.301	-0.287	0.552	0.193	0.565	-0.126
13	-0.218	0.330	-0.233	0.729*	0.394	0.116	0.897**	-0.110	0.092	-0.319
14	0.726*	0.620	-0.339	-0.034	0.545	-0.739*	0.189	0.613	0.362	0.372
15	0.600	0.902**	-0.583	0.128	0.775*	-0.856**	0.500	0.850**	0.453	0.584
16	0.632	0.097	-0.259	-0.638	0.034	-0.567	-0.656	0.574	0.074	0.611
17	-0.261	0.087	-0.562	0.141	0.164	-0.019	0.102	0.204	-0.178	0.494
18	-0.405	0.163	-0.059	0.428	0.172	0.148	0.456	-0.169	-0.007	0.200
19	0.315	-0.145	0.593	-0.422	-0.268	-0.076	-0.473	0.040	0.193	0.252
20	-0.506	-0.234	0.257	0.326	-0.033	0.354	0.044	-0.395	-0.350	0.174
21	0.106	0.311	0.020	0.214	0.106	-0.009	0.569	-0.063	0.383	-0.481
22	-0.249	-0.454	0.038	-0.225	-0.408	0.341	-0.372	-0.451	-0.323	-0.509

1-14 含义同表 1。15. 1 月均温(°C); 16. 7 月均温(°C); 17. 极端最低温(°C); 18. 极端最高温(°C); 19. 年均温(°C); 20. 年均降雨量(mm); 21. ≥ 10 °C 的年积温(°C); 22. 相对湿度(%).

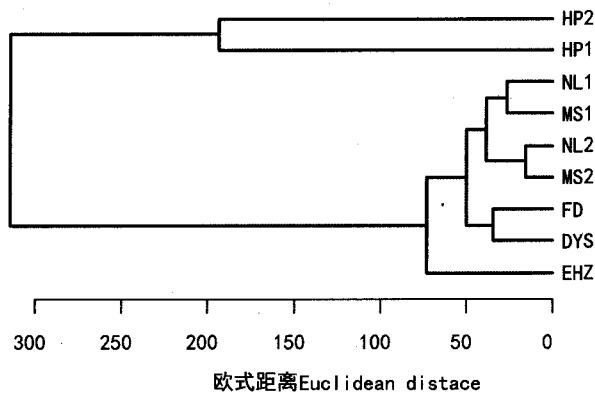


图 1 基于形态特征的马蹄参种群聚类图

Fig. 1 Dendrogram of *D. stachyanthus* populations based on phenotypic characters

2.5 主成分分析

PCA 排序中,前几个主分量所含信息百分比是反映排序顺序效果优劣的主要标志之一。本研究结果表明,所有个体在前三个主分量中占总信息量的 66%。第一主分量(Component 1)包含的信息量为 30.66%(X 轴),第二主分量(Component 2)包含的信息量为 22.45%(Y 轴)。

由图 2 看出,在 X 轴上马蹄参个体投射点在 2

~0 区间集中了绝大多数个体,2~6 区间则包括花坪两个种群的个体;在 Y 轴上马蹄参斗种群的个体多集中在 3~5 区间,而其它种群则集中在 -4~3 区间,这与前面的聚类分析结果(图 1)基本一致。

3 结论与讨论

马蹄参形态性状在种群水平存在丰富的变异性,9 个种群变异系数平均值变动于 0.114(叶脉数)-0.633(一年生枝长)之间,且 9 个种群中均体现出枝的变异(CV 平均值为 0.336)大于叶(CV 平均值为 0.214)的趋势(表 3)。枝的性状变异大,说明枝受外界条件,特别是温度、坡度和土壤等环境因子的影响较大。13 项枝的性状中,枝长的变异较大,而分枝角度变异较小,在对海南粗榧的研究中,也发现枝性状中分枝角度的变异小,这可能是影响分枝角度的环境因子比影响枝其它性状的环境因子少(向志强等,1999),通过分析发现,马蹄参的一、二级分枝角度仅与极端最低温和年均温有显著的相关关系(表 6)。叶的变异较小,说明叶的性状在种群内和种群间都比较稳定。从 9 个种群变异系数值可

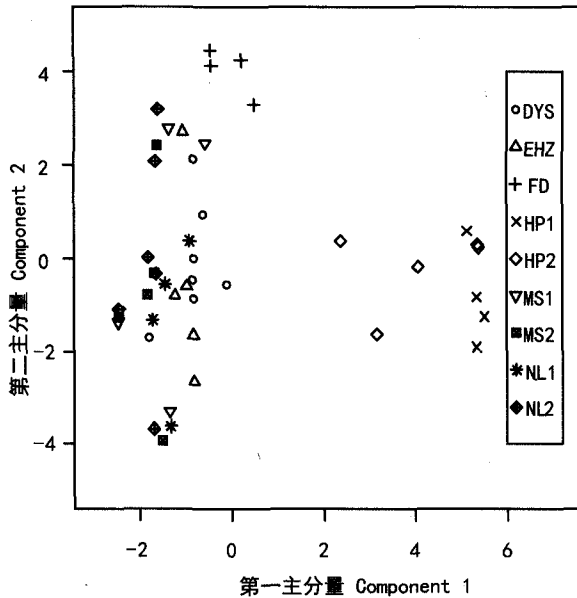


图 2 马蹄参种群个体 PCA 分析中的 X-Y 二维分布图
Fig. 2 The 2D[X-Y] distribution of PCA analysis of *D. stachyanthus* populations

以看出,较高海拔种群(NL2, MS2, FD, MS1)的变异大于较低海拔种群(EHZ, HP1, HP2, NL1),说明随着海拔升高形态性状的变异在增加。

对野生早樱形态变异的研究发现,14 个形态指标中有 11 项在种群间的差异达到显著或极显著水平(王贤荣等,2007),对福建山樱花的研究也发现 17 个性状中有 12 项在种群间的差异达到显著或极显著水平(陈璋,2008)。马蹄参 20 个形态指标中有 13 项在种群间的差异达显著或极显著水平,但种群间形态总体差异不显著,表明尽管种群间各性状存在一定程度的差异,但这些差异没有引起马蹄参产生物种分化,在所调查的 9 个种群间形态总体上表现出一定程度的稳定性。这与向志强等(1999)研究结果一致。

枝叶性状和环境因子的相关性分析表明,马蹄参枝叶性状受环境因子中的温度和土壤影响比较大,低温和少水的环境不利于其生长发育,土壤有机质含量高有利于枝条的增粗生长,年均温高有利于枝条的伸长和增粗生长。22 个环境因子中除 1 月均温、极端最低温、年均温、坡度、坡向、土壤有机质、土壤全氮、土壤全钾 8 个因子与枝叶性状有显著或极显著相关性外,其它 14 个环境因子对枝叶性状没有显著影响,表明马蹄参对外界环境条件的反应不够敏感,环境适应能力低下,生存力较弱,这也可能是其濒危的主要原因之一。这与我们野外的观察一

致,马蹄参在阴坡湿润地和肥沃的沟谷长势良好,枝繁叶茂,而在水湿条件差的地段,枝叶稀疏,叶片上锈斑和啃食情况也多。

致谢 感谢中国科学院植物研究所张金龙博士在数据处理方面的指导和帮助。

参考文献:

- 中国国家林业局,农业部. 1999. 中国珍稀濒危植物保护名录(第一册)[J]. 植物杂志,5:7
- 葛颂,洪德元. 1994. 遗传多样性及其检测[M]//钱迎情,马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京:中国科学技术出版社:123-140
- Chen Z(陈璋). 2008. Phenotypic variation in natural populations of *Cerasus campanulata* (福建山樱花天然居群表型变异研究)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 16(1):61-68
- Eyde RH. 1997. Fossil Record and Ecology of *Nyssa*(Cornaceae)[J]. *Bot Rev*,63(2):97-123
- Eyde RH, Xiang QY. 1990. Fossil mastixioid(Cornaceae)alive in eastern Asia[J]. *Amer J Bot*,77:689-692
- Hedrick PW. 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments; The age of genomics[J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 37:67-93
- Hjalmarsson I, Ortiz R. 2000. In situ and ex situ assessment of morphological and fruit variation in Scandinavian sweet cherry[J]. *Sci Hort*,85(1):37-49
- Ohsawa T, Ide Y. 2007. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients in mountains[J]. *Global Ecol Biogeogr*,17(2):152-163
- Shepar KA, Purugganan MD. 2002. The genetics of plant morphological evolution[J]. *Plant Biol*,5(1):49-55
- Schaal BA, Leverich WJ, Rogstad SH. 1991. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology [M]//Falk DA, Holsinger KE. Genetics and Conservation of Rare Plants, New York: Oxford University Press, 123-134
- Wang L(王丽), You ZP(游章平), Xu Y(徐翊), et al. 2010. The research status quo and endangered causes of *Diplopanax stachyanthus* (濒危植物马蹄参的研究现状和濒危原因分析)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), 30(3):344-348
- Wang XR(王贤荣), Xie CP(谢春平), Yi XG(伊贤贵), et al. 2007. Study on the morphological variations of *Cerasus subhirtella* var. *ascendens* in different populations(不同居群野生早樱形态变异研究)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), 27(6):746-752
- Wu SG(武素功). 1997. A living fossil plant—*Diplopanax stachyanthus* Hand.-Mazz. (活化石植物—马蹄参)[J]. *Plant J* (植物杂志), 97(1):23
- Xiang ZQ(向志强), Fu YC(付永川), Liu YC(刘玉成). 1999. Studies on the morphological variation of *Cephalotaxus mami* in different populations(不同种群中海南粗榧形态变异研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), 19(2):131-135
- Yan XH(严小红), Guo YW(郭跃伟). 2004. Studies on chemical constituents from leaves of *Diplopanax stachyanthus*(马蹄参化

(下转第 369 页 Continue on page 369)

参考文献:

- 陕西省林业手册. 1964. 陕西省林业厅[M]. 22-53
- Chen ZP(陈智平), Wang H(王辉), Yuan HB(袁宏波). 2005. Studies on soil seed bank and seed fate of *Quercus liaotungensis* forest in the Ziwu Mountains(子午岭辽东栎林土壤种子库及种子命运研究)[J]. *J Gansu Agric Univ*(甘肃农业大学学报), **40**(1):7-12
- Cheng JM(程积民), Zhao LP(赵凌平), Cheng J(程杰). 2009. Seed quality and forest regeneration of a 60-year *Quercus liaotungensis* forest in the Ziwuling region, northwestern China(子午岭 60 年辽东栎林种子质量与森林更新)[J]. *J Beijing For Univ*(北京林业大学学报), **31**(2):10-16
- Clark JS, Beckage B, Camill P, et al. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests[J]. *Amer J Bot*, **84**(1):17-31
- Clark JS, Ladeau S, Ibanez I. 2004. Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis [J]. *Ecol Monogr*, **74**(3):393-414
- Crawley MJ, Long CR. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*[J]. *J Ecol*, **83**:683-696
- Duan RY, Wang C, Wang X, et al. 2009. Differences in plant species between conifer(*Pinus tabulaeformis*) plantations and natural forests in middle of the Loess Plateau[J]. *Russ J Ecol*, **40**(7):501-509
- Ehrlén J, Münzbergova Z, Diekmann M, et al. 2006. Long-term assessment of seed limitation in plants; results from an 11-year experiment[J]. *J Ecol*, **94**(6):1 224-1 232
- Eriksson O, Ehrlén J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations[J]. *Oecologia*, **91**:360-364
- Fan WY(范玮熠), Wang XA(王孝安), Guo H(郭华). 2006. Analysis of plant community successional series in the Ziwuling area on the Loess Plateau(黄土高原子午岭植物群落演替系列分析)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **26**(3):706-714
- Gao XM(高贤明), Du XJ(杜晓军), Wang ZL(王中磊). 2003. Comparison of seedling recruitment and establishment of *Quercus wutaishanica* in two habitats in Dongling Mountainous Area, Beijing(北京东灵山两种生境条件下辽东栎幼苗补充与建立的比较)[J]. *Acta Phytocol Sin*(生态学报), **27**(3):404-411
- Gómez JM. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment; non-additive effects on multiple demographic processes[J]. *Plant Ecol*, **172**:287-297
- Han HR(韩海荣), He SQ(贺顺钦), Zhang XP(张学培), et al. 2000. The effect of light intensity on the growth and development of *Quercus liaotungensis* seedlings(辽东栎苗木早期生长与光的关系)[J]. *J Beijing For Univ*(北京林业大学学报), **22**(4):97-100
- Li QK, Ma KP. 2003. Factors affecting establishment of *Quercus wutaishanica* under mature mixed oak forest over story and in shrubland[J]. *For Ecol Manag*, **176**:133-146
- Münzbergová Z, Herben T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations[J]. *Oecologia*, **145**:1-8
- Tanouchi H, Sato T, Takeshita K. 1994. Comparative studies on acorn and seedling dynamics of four *Quercus* species in an evergreen broad-leaved forest[J]. *J Plant Res*, **107**:153-159
- Tian L(田丽), Wang XA(王孝安), Guo H(郭华), et al. 2007. Studies on the regenerative characteristics of *Quercus wutaishanica* in Malan Forest Region on the Loess Plateau(黄土高原马兰林区辽东栎更新特性研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **27**(2):191-196
- Turnbull LA, Crawley MJ, Rees M. 2000. Are plant populations seed-limited A review of seed sowing experiments[J]. *Oikos*, **88**:225-238
- Willson M, Traveset A. 2000. The ecology of seed dispersal [M]//Fenner M(ed). *Seeds* (2nd ed). New York: CABI Publishing; 85-110
- Zhang LZ(张吕醉), Wang XA(王孝安), Guo H(郭华), et al. 2008. Gap characteristics and its effects on community regeneration of *Quercus liaotungensis* forest on Loess Plateau(辽东栎林林隙特征及其对群落更新的影响)[J]. *Chin J Ecol*(生态学报), **27**(11):1 835-1 840
- Zhang ZB(张知彬). 2001. Effect of burial and environmental factors on seedling recruitment of *Quercus liaotungensis* (埋藏和环境因子对辽东栎种子更新的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **21**(3):375-384
- Zhu ZC(朱志诚). 1991. The type and succession of the *Quereus liaotungensis* forests on woodland of Loess Plateau in North Shaanxi Province(陕北黄土高原辽东栎林的类型和演替)[J]. *J Northwest Univ*(西北大学学报), **21**(1):57-71
- 学成分的研究)[J]. *Chin Trad Herb Drugs*(中草药), **35**(2):125-127
- Zeng CJ(曾沧江). 1983. The systematic position of *Diplopanax* (马蹄参属的系统位置)[J]. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报), **21**(2):151-152
- Zhu WH(朱伟华), Xiang QB(向其柏). 1998a. Wood anatomy of *Diplopanax stachyanthus* Hand. -Mazz. and its systematic implication(马蹄参属木材解剖特征及其系统学意义)[J]. *J Sichuan Agric Univ*(四川农业大学学报), **16**(1):106-109
- Zhu WH(朱伟华), Xiang QB(向其柏), Ou HY(欧惠英). 1998b. Seed oil fatty acids in the *Diplopanax* and its systematic significance(马蹄参属种子油脂脂肪酸的特征及其分类学意义)[J]. *J Plant Res Environ*(植物资源与环境), **7**(1):27-30
- Zhu WH(朱伟华), Xiang QB(向其柏). 2001. The origin and distribution of genus *Diplopanax*(马蹄参属的起源和地理分布)[J]. *J Nanjing Fore Univ*(南京林业大学学报), **25**(1):35-38

(上接第 356 页 Continue from page 356)