

文章编号: 100F 1498(2002) 06 0654 06

毛竹天然林表型特征的地理变异研究*

李正才, 傅懋毅, 姜景民, 杨校生, 肖基泮

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 调查研究了我国 17 个天然毛竹林的胸径、中央直径、杆高、枝下高、全杆节数、枝下节数、叶片长度和宽度、叶片侧脉数、胸高处竹壁厚度、竹腔径、壁腔比等表型特征。研究表明, 胸径、杆高、叶片长度和宽度、叶片侧脉数、竹腔径、壁腔比呈现随纬度变化的地理模式, 与经度无关; 全杆节数受经度和纬度的双重影响; 所调查的表型特征均没有表现随海拔的变化而变化的地理变异模式。研究还表明部分表型特征与气候条件具有显著或极显著的相关性。

关键词: 毛竹; 天然林; 表型特征; 地理模式; 相关性

中图分类号: S795

文献标识码: A

一个自然分布区较大的树种, 在树种分布区的不同区域, 由于地理—气候条件的差异和树种所承受的选择压力的不同, 在自然选择过程中会形成具有不同遗传结构的种群。这种地理变异与种的形成和进化过程有密切的关系^[1]。毛竹(*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie) 起源于我国, 在我国广泛分布, 东起台湾西至云南, 南起广东和广西中部, 北至江苏和安徽北部、河南南部, 从平原到海拔 1 300 m 高山都有大面积的毛竹天然林和人工林分布^[2-5]。毛竹开花周期长, 种子储藏寿命短, 靠竹鞭无性繁殖是其繁衍和扩散的主要方式。但依靠这种途径的群体自然扩张必然是有限的, 隔离群体间的基因流动的可能性也应是较小的。有性繁殖方式仍应有其实质性的意义, 促成基因重组, 从而丰富群体内的遗传构成, 这应是毛竹群体多样性的遗传基础。人工调运竹种促进了较大空间隔离群体间的基因交流, 但这种活动产生的实质性影响并不会久远。而人为经营竹林的方式又使得林分内的遗传组成相对简单化。

国内外已经对广泛分布的湿地松(*Pinus elliottii* Engelm.)、火炬松(*P. taeda* Linn.)、马尾松(*P. massoniana* Lamb.)、油松(*P. tabulaeformis* Carr.) 等重要针叶树种和部分阔叶树种的天然林表型变异(亲代变异)和后代变异(种源实验)进行了研究, 有些还深入研究了树种的理化性质和纸浆性能^[6-8]。由于毛竹的独特生长习性, 目前的研究仍局限于在毛竹丰产理论等方面的研究, 对毛竹天然林的表型变异尚未进行过研究。本文通过对不同生态条件下 17 个天然毛竹林的表型变异的研究, 探求毛竹主要表型性状的地理变异模式, 为毛竹的遗传改良和生产上的应用提供科学依据和理论参考。

收稿日期: 2001-06-29

基金项目: 国际合作项目(IPGRI)“毛竹和麻竹群体调查和遗传分析”(9885401)内容

作者简介: 李正才(1965), 男, 江苏扬州人, 助理研究员, 硕士。

* 外业调查得到了 17 个调查市、县林业局的大力支持, 内业统计计算工作得到了本所孙海菁同志的大力协助, 在此一并致谢!

1 材料与amp;方法

1.1 试验地点选择

基于毛竹的扩增方式和其多样性的推断,主要依山系水系因素来界定群体林分的范围,以主要江河流域为扩散途径,主要山系为限制因子。实际选择毛竹适生区域 10 个省区的天然毛竹林分共 17 个。各天然毛竹林所处的地理位置及其主要气象因子如表 1。

表 1 17 个天然毛竹林的地理经度、纬度及主要气象因子

地点	地理位置		年均温/ ℃	年降水量/ mm	无霜期/ d	年积温/ ℃	海拔/ m
	(°)E	(°)N					
贵州赤水	105.90	28.51	17.3	1 286.8	297	5 450.0	720
贵州黎平	102.33	26.20	16.4	1 222.8	284	4 887.5	710
湖南会同	109.89	26.08	16.6	1 304.2	303	4 765.0	410
广西灵川	112.33	25.18	19.5	1 783.3	286	5 808.4	230
湖南桃江	112.20	28.52	16.6	1 553.0	562	5 271.5	290
湖南衡阳	112.52	27.12	16.7	1 315.0	279	5 420.0	250
广东仁化	113.77	25.11	19.6	1 648.3	297	7 179.0	313
湖北蒲圻	113.95	29.53	16.9	1 547.0	254	5 360.2	360
江西遂川	114.72	26.40	18.6	1 437.2	287	5 395.4	110
江西宜丰	114.52	28.51	15.8	1 954.6	255	4 713.3	390
安徽霍山	116.08	31.40	15.1	1 391.2	220	4 814.1	400
福建南靖	117.18	24.59	21.2	1 702.8	320	7 476.0	120
江西铅山	117.40	27.90	18.7	1 753.4	259	5 416.1	180
福建建阳	118.05	27.33	18.1	1 748.8	282	5 663.8	331
江苏宜兴	119.68	31.17	15.7	1 189.1	239	5 016.4	35
浙江富阳	119.95	30.05	16.1	1 441.9	232	5 094.0	85
浙江奉化	121.44	29.67	18.9	1 416.8	239	5 100.0	35

1.2 样地选择、调查

1.2.1 林分选择 要求天然毛竹林为当地起源,能够代表当地一般条件的毛竹纯林,立地条件尽量力求一致。毛竹林选择材用林分,年龄结构合理,经营水平中等,未经钩梢,非衰退状态,生长发育正常,无明显的病虫害危害,毛竹林不进行施肥和垦复作业,只进行一般的削草等经营措施,立竹密度 1 800—3 000 株·hm⁻²。

1.2.2 调查方法 在每个天然毛竹林中间隔 50 m 以上各选择 5 株平均木(3 度竹),伐倒调查各项因子。竹秆:量测平均胸径、中央直径、秆长、全秆节数、枝下高、枝下节数;竹叶:分树冠的顶部、中部和底部,取 50 片叶片测量其长度、宽度和叶脉数;竹壁:测量胸径处竹材厚度。

2 结果与分析

2.1 毛竹天然林表型特征的地理变异

17 个天然群体毛竹林分布区气温、降水量、湿度以及最高(最低)温度差异较大,毛竹自然分布区内的自然条件的复杂多变,反映出毛竹对气候的适应性较强。不同的自然生长条件下,毛竹林的表型特征是不一样的(见表 2)。

本文采用多元线性回归分析的方法研究毛竹表型特征地理变异^[7]。在建立多元线性回归

表2 天然群体毛竹林表型性状的特征

地点	胸径/	1/2 处直	秆长/	全秆节	枝下	枝下节	叶片	叶片	叶片长	胸径处竹	竹腔	壁腔	侧脉数
	cm	径/cm	m	数/个	高/m	数/个	长/cm	宽/cm	宽比	壁厚/cm	径/cm	比	
贵州赤水	10.56	6.18	16.01	66.20	7.56	27.00	9.22	1.17	7.88	1.10	8.37	0.131	3.87
贵州黎平	9.00	5.32	13.27	59.80	4.98	23.60	11.07	1.48	7.44	0.95	7.10	0.134	4.30
湖南会同	9.70	5.68	14.69	60.00	6.78	28.00	8.92	1.10	8.08	0.96	7.78	0.124	3.82
广西灵川	9.16	5.92	12.56	57.60	5.50	26.40	8.87	1.11	7.96	0.73	7.18	0.138	3.11
湖南桃江	8.68	5.06	11.16	67.20	4.34	24.60	8.64	1.09	7.95	0.86	6.95	0.124	3.85
湖南衡阳	9.50	5.94	11.01	57.00	5.79	26.60	10.85	1.37	7.93	0.91	7.67	0.119	4.35
广东仁化	8.24	5.06	12.00	56.40	5.08	27.20	9.06	1.19	7.63	1.01	6.22	0.162	3.78
湖北蒲圻	10.04	5.82	12.56	62.00	5.90	27.40	10.31	1.33	7.72	0.98	8.07	0.122	4.57
江西遂川	8.60	5.58	11.62	66.00	4.74	25.60	10.24	1.30	7.90	0.88	6.83	0.129	4.20
江西宜丰	11.14	7.16	16.32	51.80	8.24	30.40	10.33	1.31	7.90	1.09	8.96	0.122	4.44
安徽霍山	10.10	5.76	15.40	64.40	7.06	27.00	10.94	1.57	6.94	1.08	7.94	0.136	4.96
福建南靖	6.14	4.22	9.60	57.80	3.94	25.00	6.71	0.79	8.54	1.02	4.10	0.248	3.08
江西铅山	7.00	4.36	10.37	52.80	3.42	19.60	8.46	1.11	7.60	0.83	5.33	0.156	3.80
福建建阳	10.98	6.88	15.22	62.60	6.44	28.20	9.55	1.29	7.41	1.02	8.95	0.114	3.92
江苏宜兴	10.66	6.62	15.54	67.40	6.88	29.60	10.34	1.31	7.91	1.03	8.59	0.120	4.11
浙江富阳	9.78	5.68	13.78	63.00	5.06	24.20	9.65	1.35	7.15	1.04	7.71	0.134	4.10
浙江奉化	9.32	6.22	12.78	55.00	4.52	20.80	9.99	1.21	8.22	1.00	7.31	0.137	3.96

方程时包括3个自变量,即天然林所处的地理纬度、经度和海拔。毛竹天然林表型特征与3个自变量的偏回归系数、回归的 F 值和决定系数见表3。由表3可知:胸径、秆长、叶片长和宽、竹腔胸径和壁腔比同地理经度、纬度和海拔的回归分析达到了10%的显著水平,而侧脉数同地理经度、纬度和海拔的回归分析更达到了1%的极显著水平。进一步根据偏回归系数可以发现除了1/2处直径、枝下节数、枝下高、叶片长宽比、胸径处竹壁厚度同纬度的偏回归系数达不到显著水平外,其他几个因子同纬度的偏回归系数都达到了显著或极显著水平;而全秆节数同纬度的偏回归系数也达到了10%的显著水平;所调查测定的因子同海拔的偏回归系数均达不到显著水平;而这些表型因子只有全秆节数同经度的偏相关系数达到显著水平,其他因子同经度的相关性都达不到显著水平。进一步根据偏相关分析,就能够清楚地说明毛竹天然林表

表3 天然群体毛竹林表型特征与所处的地理经度、纬度、海拔的回归和偏回归分析

性状	偏回归系数			F 值	决定系数 R^2
	经度	纬度	海拔		
胸径	-0.052 1	0.408 04*	0.000 69	2.570 99+	0.610 2
1/2 处直径	-0.002 4	0.163 4	0.000 12	0.957 92	0.425 5
秆长	0.064 81	0.492 41+	0.005 2	2.745 38+	0.622 7
全秆节数	-0.971 1+	1.546 48*	-0.018	2.059 34	0.567 5
枝下高	-0.011 1	0.261 5	0.002 3	1.556 1	0.514 0
枝下节数	-0.121	0.168 97	-0.001 2	0.084 16	0.138 0
叶片长	-0.157 5	0.390 39*	-0.001 8	2.904 49+	0.633 4
叶片宽	-0.013 3	0.058 55*	2.7E-06	2.979 08+	0.638 3
叶片长宽比	-0.037	-0.062 6	-0.001 4	2.374 13	0.594 9
侧脉数	-0.020 7	0.170 25**	0.000 31	4.846 14*	0.726 6
胸径处竹壁厚	0.013 22	0.012 94	0.000 36	2.003 24	0.562 3
竹腔径	-0.068 2	0.395 73*	0.000 27	2.604 68+	0.612 7
壁腔比	0.004 04	-0.010 2*	4E-05	2.455 38+	0.610 4

注: + ——10%水平显著, * ——5%水平显著, ** ——1%水平显著。表4、5同。

型特征的变异模式(见表4):毛竹胸径、秆长、枝下高、叶片长、叶片宽、侧脉数、竹腔径同纬度存在着显著或极显著的正相关变异模式,即随着纬度的增加这些因子的测定值增加,而壁腔比则呈现随着纬度的增加而减小的变异模式;全秆节数受经度和纬度的双重影响,呈现从南到北全秆节数增加,从西到东全秆节数减小的变异模式,其他因子随着经度的变化无明显规律性;所调查测定的因子中,同海拔高度的关系均没有显著的地理变异模式。因此,可以认为与经度、海拔效应相比较,纬度对毛竹天然林表型性状的变异贡献较大。

2.2 毛竹天然林表型特征与气象因子的关系

毛竹在长期自然选择的作用下,形成了喜

温、湿的习性。其适生的年平均温度 12—22 °C, 极端最低温度-20—2 °C, 1月平均温度-4—10 °C, 年降水量 500—2000 mm, 年平均相对湿度 65%—80%。毛竹是阳性植物, 具有明显的趋光性。在毛竹分布的北缘地带, 年降水量少而集中, 干旱期长, 蒸发量大, 冬季寒冷而风大, 但由于毛竹地下竹鞭入土较深, 鞭根和笋芽得到了有效的保护, 而且在春季笋期, 入冬前新竹竹秆已经木质化, 对干旱的气候具有较强的适应性; 从北往南, 温度逐渐增加, 雨量增多, 湿度渐高, 气候环境为毛竹的生长提供了优越的条件。但是, 毛竹生长过程也需要适当的低温, 使毛竹地下和地上部分进入正常的休眠状态, 积聚足够的养分满足第2年发笋长竹的需求, 冬季温度过高, 呼吸消耗大, 或春季气温逐步回升, 发笋时遇到倒春寒或春旱, 则不利于毛竹的生长, 产生大量的退笋, 毛竹林生长也受影响, 所以毛竹有其天然分布的界限, 超过这个界限(往北或南)毛竹生长就受到抑制。

本次调查研究的17个天然毛竹林分均处于毛竹生长的适生区域(最适宜区, 适宜区和较适宜区)^[2], 尚未涉及到毛竹零星分布区(毛竹自然分布的边界区)。在毛竹适生区范围内气候条件适宜于毛竹的生长, 而东部与西部相比较, 因东部地处沿海地区, 具有海洋性气候的特点, 东部的气温、降水量均比西部略高。由表5可以看出, 秆径和秆长性状表现出与气温因子(包括出笋期平均温度、孕笋期平均温度、年积温等)呈较大的负相关(分布在南亚热带地区平均胸径7.85 cm, 分布在中亚热带地区平均胸径9.50 cm, 而分布在北亚热带地区平均胸径达到9.95 cm), 大多达到显著或极显著水平, 其中秆径性状与年积温和出笋期平均温度的负相关性较为明显, 秆长性状与孕笋期和出笋期的平均温度负相关较为密切, 表明随着温度的增加, 虽然为竹林的生长创造了良好的气候条件, 但是, 由于毛竹得不到适当的休眠期, 未能积聚足够的养分, 以满足第2年发笋长竹的需求从而影响毛竹的生长。毛竹的全秆节数和枝下节数性状除了全秆节数主要与孕笋期的降水量呈较明显的负相关外(相关系数为-0.5017), 与其他气象因子的相关性较小。叶片的长和宽、侧脉数与气温因子呈显著或极显著的负相关, 而它们的比值同年平均气温的正相关性都达到了显著的水平, 四者同降水量因子的相关性都较弱。竹壁厚度同气象因子的相关性很小。竹腔径、壁腔比主要受温度因子的影响, 其中竹腔径同温度因

表4 天然群体毛竹林表型特征与所处的地理经度、纬度、海拔的偏相关分析

性状	偏相关系数		
	经度	纬度	海拔
胸径	-0.1089	0.5563 ⁺	0.0644
1/2处直径	-0.0076	0.3700	0.0174
秆长	0.0883	0.4650 ⁺	0.3018
全秆节数	-0.4682 ⁺	0.5498 [*]	-0.4009
枝下高	-0.0215	0.3680	0.1967
枝下节数	-0.0962	0.1047	-0.0413
叶片长	-0.3789	0.6207 [*]	-0.2054
叶片宽	-0.2112	0.5970 [*]	0.0019
叶片长宽比	-0.2550	-0.3285	-0.4085
侧脉数	-0.1413	0.6757 [*]	0.0939
胸径处竹壁厚	0.3347	0.2618	0.3937
竹腔径	-0.1509	0.5684 [*]	0.0272
壁腔比	0.3413	-0.5807 [*]	0.1564

子呈现负相关关系, 壁腔比同温度因子呈现极明显的正相关关系, 而同出笋期降水量达到了极显著的相关关系。

表5 天然群体毛竹林表型特征与气象因子的相关分析

性状	气温	出笋期 气温	孕笋期 气温	降水	孕笋期 降水	出笋期 降水	相对 湿度	最高 温度	最低 温度	无霜期	年积温
胸径	-0.451 ³	-0.629 ^{3*}	-0.293 ⁶	-0.026 ⁵	-0.120 ⁷	-0.262 ⁴	0.340 ⁵	-0.128 ¹	-0.174 ⁷	-0.238 ¹	-0.541 ^{8*}
1/2处直径	-0.243 ⁹	-0.461 ³	-0.080 ⁸	0.140 ⁷	-0.004 ¹	-0.205 ²	0.240 ⁴	-0.196 ⁴	-0.019 ⁶	-0.166 ⁴	-0.430 ⁴
秆长	-0.434 ⁰	-0.366 ^{6*}	-0.489 ^{9*}	-0.052 ⁵	-0.218 ⁸	0.042 ⁹	0.442 ⁵	-0.088 ⁴	-0.085 ⁴	-0.187 ⁵	-0.488 ^{0*}
全秆节数	-0.153 ⁰	-0.309 ⁰	-0.210 ²	-0.411 ⁰	-0.501 ^{7*}	-0.072 ⁹	0.220 ⁵	-0.097 ⁰	-0.097 ⁹	0.010 ⁰	-0.113 ⁹
枝下高	-0.361 ⁰	-0.464 ²	-0.485 ^{9*}	0.058 ⁰	-0.120 ²	-0.054 ⁵	0.367 ³	-0.017 ⁹	0.060 ³	-0.000 ⁴	-0.343 ⁶
枝下节数	-0.061 ⁶	-0.236 ⁵	-0.421 ³	0.267 ²	0.089 ⁸	-0.186 ⁹	0.347 ³	-0.116 ⁹	0.225 ¹	0.278 ²	0.052 ⁰
叶片长	-0.540 ⁵	-0.629 ^{5*}	-0.166 ²	-0.345 ³	-0.250 ⁴	-0.456 ¹	0.060 ⁰	-0.161 ⁴	-0.343 ³	-0.412 ¹	-0.611 ^{5*}
叶片宽	-0.607 ^{3*}	-0.648 ^{4*}	-0.302 ⁹	-0.314 ³	-0.202 ²	-0.369 ⁶	0.021 ⁸	0.025 ⁶	-0.448 ³	-0.496 ^{9*}	-0.384 ^{8*}
叶片长宽比	0.562 ^{3*}	0.450 ⁴	0.468 ^{9*}	0.150 ⁴	-0.030 ²	0.151 ²	0.028 ⁵	-0.400 ⁷	0.529 ^{6*}	0.516 ^{7*}	0.363 ⁴
侧脉数	-0.691 ^{5*}	-0.735 ^{8*}	-0.271 ⁶	-0.300 ⁴	-0.224 ¹	-0.263 ³	0.102 ⁵	0.162 ⁵	-0.572 ^{6*}	-0.542 ^{1*}	-0.399 ^{8*}
胸径处竹壁厚	-0.153 ⁹	-0.345 ³	-0.181 ⁷	-0.045 ³	-0.396 ⁵	0.372 ⁶	0.179 ⁷	0.011 ⁹	0.023 ⁸	-0.078 ⁹	0.005 ³
竹腔径	-0.486 ^{3*}	-0.647 ^{4*}	-0.288 ¹	-0.054 ⁷	-0.097 ³	-0.339 ³	0.355 ⁴	-0.133 ⁶	-0.213 ³	-0.254 ⁰	-0.587 ^{5*}
壁腔比	0.597 ^{6*}	0.631 ^{2*}	0.211 ¹	0.228 ⁶	0.000 ⁷	0.642 ^{9*}	-0.336 ⁸	0.133 ¹	0.393 ²	0.353 ²	0.738 ^{8*}

3 讨论

(1) 毛竹天然林表型特征部分因子呈现随机变异的趋势。Wright 曾经指出, 这种随机变异几乎在每一个树种当中都存在, 而这与由于树种分布的不连续性而造成的遗传漂移有关。

(2) 研究表明, 随着气温的升高, 纬度的降低, 竹林林分的总体生长趋势西南部要小于东部沿海。可能的原因是东部地区由于长期的集约栽培和较西部地区更适宜的生长环境, 使得竹林产生较为适生的生态型。

(3) 毛竹林生长的生态环境是由气候、地貌、土壤、植被、水文和人为活动等多种因素综合作用而形成的, 其中任一因素的变化都会对竹林的生长产生影响。环境因素对毛竹的分布和生长的作用并非等同, 它们在组合时都以量的大小决定对毛竹作用的大小和主次。尽管选择的材用毛竹林生长环境相对比较一致, 但毛竹林生长环境客观上会存在或多或少局部的差异, 对毛竹林的生长产生影响, 从而增加了研究的难度。表现型变异是基因型因子与环境因子交互作用的结果, 因此需进一步进行毛竹种源试验的研究。

(4) 本研究项目需要结合采集毛竹叶片进行 RAPD 分析, 而根据 RAPD 预备试验, 采集毛竹叶片进行 RAPD 分析的最佳时期在 7—8 月份, 此时毛竹出笋期已过, 竹笋笋壳也因腐烂而残缺不全, 故未能收集到竹笋的性状, 有待今后进行补充。

参考文献:

- [1] 徐化成, 郭广荣. 油松生物系统学的研究[J]. 林业科学, 1982, 18(3): 225—236
- [2] 林业部林业区划办公室, 林业部中南林业调查规划设计院, 中国毛竹区划协作组. 中国毛竹生态经济区划与发展战略研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992
- [3] 梁泰然. 中国竹林类型与地理分布特征[J]. 竹子研究汇刊, 1990, 9(4): 1—16
- [4] 毛竹区划课题组. 浙江省毛竹区划研究[J]. 竹子研究汇刊, 1992, 11(3): 65—75
- [5] 刘继平. 毛竹产区气候区划的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1987, 6(3): 1—11

- [6] 陈益泰, 李桂英, 王惠雄. 桫欏自然分布区内表型变异的研究[J]. 林业科学研究, 1999, 12(4): 379-385
- [7] 徐化成. 油松[M]. 北京: 中国林业出版社, 1993
- [8] 周志春, 秦国峰, 李光荣, 等. 马尾松天然林木材化学组分和浆纸性能的地理模式[J]. 林业科学研究, 1995, 8(1): 1-6
- [9] 唐守正. 多元统计分析方法[M]. 北京: 中国林业出版社, 1984. 379-385
- [10] 周芳纯. 毛竹秆形结构的研究[J]. 竹类研究, 1984, (2): 71-74

Geographic Pattern of Phenotypic Features of *Phyllostachys pubescens* in Natural Stands

LI Zheng-cai, FU Mao-yi, JIANG Jing-min, YANG Xiao-sheng, XIAO Ji-hu

(Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: Seventeen *Phyllostachys pubescens* natural stands were selected to study the phenotypic features, such as DBH, center DBH, culm length, clear bole height, the node number of the culm, node number of clear bole, thickness of bamboo culm, the length and width of the leave, the number of vein, diameter of bamboo cavity, the ratio between diameter of bamboo cavity and thickness of bamboo culm. It is found that there exist longitude trends for DBH, culm length, the length and width of the leave, the number of vein, diameter of bamboo cavity, ratio between diameter of bamboo cavity and thickness of bamboo culm and less effected by latitude; that the node number of the culm is affected by both longitude and latitude; that other phenotypic features are less effected by longitude or latitude; that all surveying factors have no relations with altitude. Some phenotypic features have distinct relations with atmospheric condition.

Key words: *Phyllostachys pubescens*; natural stands; phenotypic features; geographic pattern; relativity