林业科学研究 2011,24(4):428～436
Forest Research

文章编号:1001-1498(2011)04-0428-09

林芝云杉天然群体针叶与种实的变异及其地理趋势*

贾子瑞, 张守攻, 王军辉**

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室,北京 100091)

摘要:在西藏地区 11 个有代表性的林芝云杉天然群体内分别随机抽取 15～30 个个体为试材, 测量了针叶与种实共 9 个表型性状,采用统计分析方法研究了在群体内和群体间的变异和分化趋势。结果显示:林芝云杉 9 个表型性状在群体内和群体间的差异显著。群体间表型分化系数均值为 29.55%,与云杉属其他树种相比处于中等水平;群体内的方差分量占 70.45%,说明群体内的变异是林芝云杉变异的主要来源。计算群体内的变异系数发现:针叶、球果、种鳞的 3 个性状变异系数在种级水平上的均值分别为 20.39%、15.65%、10.79%,针叶的变异程度最大;11 个天然群体的 9 个表型性状变异系数均值为:11.80%～19.80%,在郎县的金东沟群体中最大,表明内部遗传多样性最丰富。9 个表型性状与地理和气候因子进行相关分析,结果显示:在空间分布上,球果直径和针叶长度呈现由西向东逐渐变大和变长的地理变异趋势;在气候方面,球果直径、针叶长度和针叶形状随年均气温的升高逐渐变粗、变长和变得细长的趋势。最后对 9 个性状均值进行聚类分析的结果表明:西藏 11 个林芝云杉天然群体可以划分为 4 类。

关键词:林芝云杉;天然群体;表型性状;地理变异

中图分类号:S791.18　　**文献标识**:A

Genetic Variation and Spatial Geographical Trend of Needles, Cones and Seeds Traits for Natural Populations of *Picea linzhinesis*

JIA Zi-rui, *ZHANG Shou-gong*, *WANG Jun-hui*

(Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory for Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Based on field investigations and analysis of whole natural distribution of *Picea linzhinensis*, three cone characters, three needle traits and three seed wing characters of 15 – 30 trees from each of 11 populations in Tibet were selected and measured, in order to make clear population genetic differentiation within the species by statistical analysis. The results showed that it was significantly different in genetic variation among populations and among individuals within populations. The mean phenotypic differentiation among populations (V_{ST}) was 29.55%, that was at middle level in spruce species. The variation within populations was the main part of phenotypic variation, which stood 70.45%. The special variation of phenotypic traits within populations was studied by variation coefficient (*CV*), it showed that the mean *CV* of three variation indications of needle, cone, and seed wing at species level were 20.39%, 15.65%, and 10.79% respectively, and the variation indication of needle was the highest. By studying Mean *CV* of 9 phenotypic traits in 11 natural populations, the *CV* in Jindonggou of Langxian County was the highest, where has the most abundant diversity. Furthermore, The correlations between nine phenotypic traits and

收稿日期: 2011-01-04

基金项目: 中央级公益性科研院所基金科研业务费专项基金"云杉属种质资源收集和分子进化系统学研究(CAFYBB2007041)";科研院所社会公益研究专项"藏东南特有林木资源的评价与共享技术研究(2004DIB3J097)"课题资助

作者简介: 贾子瑞(1982—),女,在读博士生,电话: 13466764774,Email: jiazirui646@163.com

*感谢西藏农牧学院高原生态研究所的罗大庆博士在实验材料收集方面给予的真诚帮助!

**通讯作者:博士,研究员,主要从事林木遗传改良,电话: 13671255827, Email: wangjh808@sina.com

location factors and climate factors was analyzed, the results showed that in geographical distribution, the needle length and cone diameter became longer and wider from west to east; and in the influence of climate, the crown diameter, needle length, and needle shape became wider, longer and the more stretched-out with annual mean temperature rising. The 11 populations of *P. linzhinensis* investigated could be divided into four groups according to the cluster analysis.

Key words: *Picea linzhinensis*; natural population; phenotypic trait; geographic variation

林芝云杉(*Picea linzhinensis* (Cheng et L. K. Fu))为西藏地区的特有乡土树种,位于丽江云杉(*P. likiangensis* (Franch.) Pritz.)以西,主要分布于林芝、米林、波密、错那、朗县、洛扎、隆孜、贡布江达等地,即喜马拉雅北侧和念青唐古拉山脉的东段,形成大片的森林,垂直分布最低海拔为 2 700 m,最高海拔为 4 000 m,而以海拔 3 000～3 500 m 为最多,在工业和民用用材及维护生态环境方面均发挥着重要的作用[1-2]。1995 年,对波密林区的林芝云杉林的研究结果显示,其层次结构完整、组成结构丰富、生长量和生物量巨大,蓄积量达到 3 831 $m^3 \cdot hm^{-2}$ 的罕见水平[3];2002 年调查一些处于过渡期的林芝云杉幼林,发现林芝云杉幼林的总体生物多样性指数是比较高的,天然更新良好,林芝云杉占更新幼树的 89%[4],但到 2005 年对西藏林芝云杉林全分布区进行调查发现,一些天然资源被破坏严重。例如波密林区的松宗乡 91 道班和松宗乡龙亚村群体,洛扎县拉康镇卡久寺群体和隆孜县斗玉乡旺来村群体,大树已被砍伐,林相不整齐;林芝县布久乡截面村和八一镇麻风沟群体,米林县红卫林场、南伊沟乡才召村、里龙乡皮单嘎村群体和贡布江达县仲沙乡林朗沟群体也遭破坏,但破坏程度较轻。

要对现有的林芝云杉天然群体进行合理保存和利用,必须制定一个长期、有效的实施方案,弄清群体内和群体间的遗传分化和地理变异是必不可少的基础性研究;但近年来对西藏高原林芝云杉群体的研究主要是在核型和元素含量的地理变异方面[5-6]:迄今为止,在林芝云杉群体的遗传分化和空间格局的地理趋势方面的研究还没有报道。表型变异是遗传变异与环境变异的综合体现,研究群体在其分布区内各种环境下的表型变异,是遗传多样性和生物系统学研究的重要内容;同时通过表型来检测群体的变异和分化又是一种快捷,有效的方法。本研究在西藏高原的林芝地区和山南地区共确定 11 个林芝云杉天然群体,通过测定球果、针叶和种鳞共 9 个性状指标,探讨表型特征的遗传分化和在西藏高原空间格局的地理趋势,为林芝云杉基因资源的遗传多样性保存和改良提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　群体选择与试验材料

2005 年 9 月,在西藏的林芝地区和山南地区选择确定 255 株林芝云杉母树,对其针叶、球果和种子的表型性状进行了地理变异研究,具体情况见表 1。该区位于 92°56′～96°00′E、28°24′～29°52′N,海拔 3 000～3 530 m。年均气温 5.1～8.9 ℃,7 月平均气温为 13.4～16.6 ℃,1 月平均气温为 -4.5～5.3 ℃,年降水量为 278.3～812 mm,无霜期为 118～167 d。在林芝地区的波密县、林芝县、米林县、朗县和工布江达 5 个县共确定了 9 个采样群体;在山南地区的隆孜县确定了 2 个采样群体;最后确定了 11 个群体,取样群体基本覆盖了林芝云杉林的天然分布区。根据取样群体的林芝云杉分布和生长的实际情况,每个群体抽取 15～30 株球果在 30 个以上的母树,并且采种母树间的距离在 50 m 以上。在每株母树上分别摘取树冠上方朝阳面的 30 个球果、30 枚针叶进行球果、种子、针叶的表型性状分析。

1.2　性状测定方法

利用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测球果长度(CL)、最宽部直径(CD),并计算球果长度与最宽部直径的比值(CL/CD);测种子的种鳞长度(SL)、最宽端宽度(SW),并计算其种鳞长度与最宽端宽度的比值(SL/SW);测针叶的长度(NL)、中央宽度(NW),并计算其针叶长度与中央宽度的比值(NL/NW)。

1.3　统计分析方法

(1)通过性状均值检测各性状的特点。

(2)用双因素巢式方差分析研究群体间、群体内的差异显著性,线性模型为:$Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{(i)j} + \varepsilon_{(ij)k}$。式中:$Y_{ijk}$ 为第 i 群体第 j 个家系第 k 个观测值;μ 为总均值,S_i 为群体效应(固定),$T_{(i)j}$ 为群体内个体效应(随机),$\varepsilon_{(ij)k}$ 为实际误差[7]。

(3)为了与基因分化系数 G_{ST} 对应,用表型形态分化系数(V_{ST})来反映群体间/群体内的表型分化:$V_{ST}=\sigma^2_{t/s}/(\sigma^2_{t/s}+\sigma^2_s)$。式中:$\sigma^2_{t/s}$ 代表群体间效应方差,σ^2_s 代表群体内效应方差[8]。

表 1 西藏林芝云杉采样区地理位置及采样母树概况

群体编号	采样地点	取样株数/株	气候因子			地理位置			采样母树概况		林分状况	
			年均气温/℃	无霜期/d	年降水量/mm	海拔/m	经度(N)	纬度(E)	树高/m	胸径/cm	树种组成	林相状况
1	波密县松宗乡91道班	26	8.9	157	812	3 000	96°00′	29°44′	17.45	34.62	6云杉+3华山松+1阔叶	林相不整,单层林,大树已被砍伐。
2	林芝县色季拉山西坡	20	8.6	167	647	3 100	94°32′	29°34′	21.53	32.82	6云杉+4阔叶	云杉分布分散,为散生木,株间相距100 m以上
3	林芝县布久乡截面村	20	8.6	167	647	3 070	94°23′	29°35′	23.22	43.06	云杉纯林,少量蔷薇	郁闭度0.1,林相不整,单层林
4	米林县红卫林场	22	8.2	167	683	3 190	94°19′	29°21′	19.08	45.08	8云杉+2高山栎	林相整齐,复层林,人为破坏较轻
5	林芝县八一镇麻风沟	20	8.6	167	647	3 030	94°18′	29°43′	19.19	36.19	7高山栎+2山杨+1云杉	林相不整,单层林,人为破坏较轻
6	米林县南伊沟乡才召村	26	8.2	167	683	3 160	94°12′	29°09′	23.24	44.52	7高山栎+3云杉	林相整齐,复层林,人为破坏较轻
7	米林县里龙乡皮单嘎村	30	8.2	167	683	3 010	93°56′	29°11′	12.12	34.43	7忍冬+3云杉	林相整齐,复层林,人为破坏较轻
8	贡布江达县仲沙乡林朗沟	25	7.2	137	398	3 570	93°25′	29°52′	31.46	63.36	5云杉+3山杨+1高山栎	林相整齐,单层林,人为破坏较轻
9	朗县金东沟	30	5.1	118	278.3	3 280	93°07′	29°04′	18.56	43.33	6山杨+3云杉+1落叶松	林相不整,郁闭度0.2
10	隆孜县斗玉乡	15	5.1	118	278.3	3 460	92°59′	28°24′	10.92	27.38	7云杉+3山杨	林相不整,单层林,大树已被砍伐
11	隆孜县准巴乡	21	5.1	118	278.3	3 530	92°56′	28°33′	9.89	26.05	7云杉+3山杨	林相整齐,复层林,人为破坏较轻

(4)用变异系数(CV)来检测群体内表型形态的变异分化程度[7]:$CV=\sigma/\bar{X}$。式中:σ 为标准差;$\bar{X}$ 为各性状平均值。

(5)利用欧式平均距离,采用群体内部平均连锁聚类分析对林芝云杉表型性状的数据进行分析。

双因素巢式方差分析是采用 SAS 9.0 软件完成[9],其他统计分析都是用 SPSS 13.0 结合 EXCEL 完成。

2 结果与分析

2.1 针叶与种实性状均值

由表2可知:球果长度(CL)的均值为87.89 mm;群体间的变动范围为73.18～110.14 mm;1号群体最大,8号群体最小。球果直径(CD)的均值为31.60 mm;群体间的变动范围为25.96～34.47 mm;1号群体最大,10号群体最小。球果长度/球果直径(CL/CD)的均值为2.82;群体间的变动范围为2.36～3.48;10号群体最大,8号群体最小。

针叶长度(NL)的均值为14.62 mm;群体间的变动范围为12.46～16.87 mm;2号群体最大,11号群体最小。针叶宽度(NW)的均值为1.44 mm;群体间的变动范围为1.27～1.60 mm;9号群体最大,5号群体最小。针叶长度/针叶宽度(NL/NW)的均值为10.48;群体间的变动范围为8.59～13.27;5号群体最大,11号群体最小。

种鳞长度(SL)的均值为21.06 mm;群体间的变动范围为19.03～23.72 mm;1号群体最大,7号群体最小。种鳞宽度(SW)的均值为13.97 mm;群体间的变动范围为12.42～16.05 mm;1号群体最大,7号群体最小。种鳞长度/种鳞宽度(SL/SW)的均值为1.52;群体间的变动范围为1.42～1.61;8号群体最大,11号群体最小。

表 2　林芝云杉 11 个天然群体针叶和种实形态的均值和多重比较

群体编号	样本数/个	球果			针叶			种鳞		
		CL/mm	*CD*/mm	*CL/CD*	*NL*/mm	*NW*/mm	*NL/NW*	*SL*/mm	*SW*/mm	*SL/SW*
1	780	110.14h	34.47h	3.30f	14.33d	1.43cd	10.31d	23.72h	16.05e	1.49bcde
2	600	105.46g	33.27fg	3.24f	16.87g	1.34b	12.86f	21.75g	14.32d	1.54def
3	600	91.65ef	33.66fg	2.76c	16.03f	1.42c	11.58e	21.66fg	14.50d	1.50bcd
4	660	85.14c	27.57b	3.13e	15.73ef	1.42c	11.51e	19.50b	13.06b	1.50def
5	600	88.35d	31.89e	2.78c	16.05f	1.27a	13.27g	21.55ef	13.69c	1.60ef
6	780	89.33de	30.63d	2.95d	13.88bc	1.48e	9.58b	19.76c	13.83c	1.44ab
7	900	74.76a	29.35d	2.58b	13.39b	1.46de	9.45b	19.03a	12.42a	1.55cdef
8	750	73.18a	31.87e	2.36a	14.01cd	1.43cd	10.29cd	20.01c	12.53a	1.61ef
9	900	80.55b	32.54f	2.50b	15.59e	1.60f	9.84bcd	20.93d	13.47c	1.56f
10	450	89.76def	25.96a	3.48g	13.00a	1.42b	9.30bc	22.67e	15.04d	1.51bc
11	630	91.30f	28.26c	3.26f	12.46a	1.48f	8.59a	22.11fg	15.65e	1.42a
种级水平	7 650	87.89	31.6	2.82	14.62	1.44	10.48	21.06	13.97	1.52

注:字母相同者为差异不显著,字母不同者为差异显著;*CL* 为球果长度,*CD* 为球果直径,*CL/CD* 为球果长度/球果直径,*NL* 为针叶长度,*NW* 为针叶宽度,*NL/NW* 为针叶长度/针叶宽度,*SL* 为种鳞长度,*SW* 为种鳞宽度,*SL/SW* 为种鳞长度/种鳞宽度。

2.2　针叶与种实性状在群体内与群体间的变异

2.2.1　*针叶与种实性状在群体内与群体间的差异检验*　由表 3 可以看到:9 个表型性状在群体内、群体间的差异均到达 $\alpha=0.001$ 的极显著水平,表明林芝云杉天然群体在群体间和群体内都存在丰富的变异。9 个表型性状的 *F* 值:在群体内的变动范围为 3.41 ～59.76,其顺序为针叶长度(59.76) > 种鳞长度(57.30) > 种鳞宽度(50.83) > 针叶宽度(48.10) > 球果直径(35.85) > 针叶长度/针叶宽度(31.09) > 球果长度/球果直径(20.52) > 球果长度(13.72) > 种鳞长度/种鳞宽度(3.41);在群体间的变动范围为 5.94 ～867.49,其顺序为种鳞宽度(867.49) > 种鳞长度(719.05) > 球果长度(412.28) > 针叶长度(323.62) > 球果长度/球果直径(303.33) > 针叶长度/针叶宽度(230.96) > 针叶宽度(227.00) > 球果直径(190.95) > 种鳞长度/种鳞宽度(5.94)。各性状在群体间的 *F* 值都明显高于群体内的 *F* 值,表明林芝云杉天然群体间的变异高于各群体内的变异。

表 3　林芝云杉群体间和群体内表型性状的方差分析

性状		均方(自由度)			*F* 值	
		群体间	群体内	机误	群体间	群体内
球果	*CL*	98 893.00(10)	3 290.90(244)	239.87(6069)	412.28**	13.72**
	CD	2 425.36(10)	455.311 0(244)	12.701 5(6069)	190.95**	35.85**
	CL/CD	70.97(10)	4.80(244)	0.233 981(6069)	303.33**	20.52**
针叶	*NL*	911.89(10)	168.39(244)	2.82(6069)	323.62**	59.76**
	NW	5.158(10)	242.62(244)	0.022 7(6069)	227.00**	48.10**
	NL/NW	1 222.58(10)	164.58(244)	5.294(6069)	230.96**	31.09**
种鳞	*SL*	1 231.17(10)	98.11 (244)	1.712(6069)	719.05**	57.30**
	SW	783.39(10)	45.90(244)	0.903 1(6069)	867.49**	50.83**
	SL/SW	1.855(10)	1.064 (244)	0.312 1 (6069)	5.94**	3.41**

注:$\alpha<0.01$ 为 **;*CL* 为球果长度,*CD* 为球果直径,*CL/CD* 为球果长度/球果直径,*NL* 为针叶长度,*NW* 为针叶宽度,*NL/NW* 为针叶长度/针叶宽度,*SL* 为种鳞长度,*SW* 为种鳞宽度,*SL/SW* 为种鳞长度/种鳞宽度。

2.2.2　*针叶与种实性状在群体间的表型分化*　按双因素巢式设计方差分量比组成,进一步分析出各方差分量占总变异的比例(表 4)。9 个性状群体间的表型分化系数为 7.28% ～57.51%,其排列次序为:球果长度(57.51%) > 种鳞宽度(43.46%) > 球果长度/球果直径(39.97%) > 种鳞长度(36.11%) > 针叶长度/针叶宽度(25.07%) > 针叶长度(19.61%) > 球果直径(19.35%) > 针叶宽度(17.53%) > 种鳞长度/种鳞宽度(7.28%)。说明球果长度在群体间的分化最大,其次是种鳞宽度;种

鳞的形状(种鳞长度/宽度)在群体间的变异相对稳定。

9个性状在群体间表型分化系数的均值为29.55%,表明29.55%的变异来自于群体间,而有70.45%的变异来自于群体内部,说明群体内部的变异是林芝云杉群体表型性状变异的主要来源。

表4 11个林芝云杉天然群体方差分量与群体间表型分化系数

性状		方差分量			方差分量百分比/%			表型分化系数(V_{ST})/%
		群体间 $\sigma^2_{t/s}$	群体内 σ^2_s	机误 σ^2_e	群体间 $p_{t/s}$	群体内 p_s	机误 p_e	
球果	*CL*	988 929.98	730 579.66	1 455 745.68	31.14	23.01	45.85	57.51
	CD	24 253.64	101 079.03	77 085.67	11.98	49.94	38.08	19.35
	CL/CD	709.73	1 066.02	1 420.03	22.21	33.36	44.43	39.97
针叶	*NL*	9118.91	37 382.09	17 100.88	14.34	58.78	26.89	19.61
	NW	51.58	242.62	137.91	11.94	56.15	31.92	17.53
	NL/NW	12 225.83	36 537.14	32 126.28	15.11	45.17	39.72	25.07
种鳞	*SL*	12 311.69	21 780.36	10 391.43	27.68	48.96	23.36	36.11
	SW	7 833.90	10 190.18	5 480.65	33.33	43.35	23.32	43.46
	SL/SW	18.55	236.16	1 894.30	0.86	10.99	88.15	7.28
性状均值		—	—	—	—	—	—	29.55

注:*CL*为球果长度,*CD*为球果直径,*CL/CD*为球果长度/球果直径,*NL*为针叶长度,*NW*为针叶宽度,*NL/NW*为针叶长度/针叶宽度,*SL*为种鳞长度,*SW*为种鳞宽度,*SL/SW*为种鳞长度/种鳞宽度。

2.2.3 *针叶与种实性状在群体内的变异* 用变异系数(*CV*)来表示性状值离散性特征,它反映了偏离性状平均值的程度,其值越大,则性状离散程度越大(表5)。林芝云杉群体9个表型性状群体间变异系数均值的大小顺序为:针叶长度/针叶宽度(25.99%)>针叶长度(18.65%)>球果长度/球果直径(17.06%)>针叶宽度(16.53%)>球果直径(15.09%)>球果长度(14.80%)>种鳞长度/种鳞宽度(12.19%)>种鳞宽度(10.28%)>种鳞长度(9.90%)。变异系数最大的是针叶形状指标(25.99%),最小的是种鳞长度(9.90%),其中,球果、针叶和种鳞3个性状指标的变异系数均值分别是15.65%、20.39%、10.79%,这表明在林芝云杉群体中针叶在群体内的变异最大,球果次之,而种鳞的变异和分化相对比较稳定。

在11个林芝云杉群体内部,表型性状的变异系数为11.80%~19.80%,排列顺序为群体9>群体7>群体2>群体8>群体3>群体5>群体1>群体6>群体4>群体10>群体11。说明在郎县的金东沟群体(群体9)和密林县里龙乡皮单嘎村群体(群体7)内部表型变异分化大,遗传多样性丰富。在隆孜县的斗玉乡(群体10)和准巴乡(群体11)内部表型的变异分化较小。

表5 林芝云杉11个天然群体表型性状的变异系数 %

群体编号	球果			针叶			种鳞			性状均值
	CL	*CD*	*CL/CD*	*NL*	*NW*	*NL/NW*	*SL*	*SW*	*SL/SW*	
1	13.26	16.75	18.41	16.00	13.02	21.19	11.53	9.57	16.29	15.11
2	19.87	14.06	16.88	18.69	19.59	30.40	9.78	12.92	14.55	17.42
3	14.71	15.77	16.00	18.51	20.37	23.99	11.44	12.62	12.73	16.24
4	13.39	14.10	14.55	16.83	13.93	23.32	9.35	9.18	11.13	13.98
5	12.89	12.60	15.65	22.92	16.50	30.74	8.99	7.83	9.55	15.30
6	13.93	12.60	15.05	21.71	13.99	24.39	9.09	10.87	12.94	14.95
7	16.81	16.69	21.65	19.19	20.56	32.58	10.77	9.11	11.55	17.66
8	14.23	18.93	23.96	13.61	15.31	24.17	10.70	11.57	14.26	16.30
9	20.01	23.09	21.69	21.51	20.80	33.62	12.55	12.49	12.43	19.80
10	12.00	11.98	10.02	21.41	13.93	25.26	5.60	8.91	9.51	13.18
11	11.75	9.39	13.84	14.80	13.78	16.27	9.09	8.05	9.19	11.80
均值	14.80	15.09	17.06	18.65	16.53	25.99	9.90	10.28	12.19	15.61

注:*CL*为球果长度,*CD*为球果直径,*CL/CD*为球果长度/球果直径,*NL*为针叶长度,*NW*为针叶宽度,*NL/NW*为针叶长度/针叶宽度,*SL*为种鳞长度,*SW*为种鳞宽度,*SL/SW*为种鳞长度/种鳞宽度。

2.3　针叶与种实性状的变异与生境因子的相关性

从表 6 可知:球果直径与经度、纬度和年均气温呈显著正相关,相关系数分别为 0.664*、0.609* 和 0.683*,说明林芝云杉球果直径随着经纬度的升高和年均气温的升高逐渐变大;在地理上的变异趋势表现为由西向东逐渐变大;在气候上的变异趋势是随着年均气温(5.1 ～ 8.9 ℃)的升高而逐渐变大。

表 6　林芝云杉 11 个天然种群表型性状均值与生境因子的相关分析

生境因子	球果			针叶			种鳞		
	CL	*CD*	*CL/CD*	*NL*	*NW*	*NL/NW*	*SL*	*SW*	*SL/SW*
海拔	-0.345	-0.527	-0.073	-0.400	0.286	-0.455	-0.009	-0.082	0.059
经度	0.491	0.664*	0.118	0.727*	-0.516	0.782**	0.082	0.136	-0.096
纬度	0.009	0.609*	-0.309	0.573	-0.479	0.727*	-0.027	-0.173	0.410
年均气温	0.496	0.683*	0.103	0.654*	-0.545	0.757**	0.131	0.178	-0.061
无霜期	0.050	0.215	-0.175	0.566	-0.470	0.616*	-0.476	-0.321	0.010
年降水量	0.159	0.262	0.075	0.234	-0.133	0.337	-0.290	-0.103	-0.258

注:** 在 0.01 水平显著相关(双尾);* 在 0.05 水平显著相关(双尾)。*CL* 为球果长度,*CD* 为球果直径,*CL/CD* 为球果长度/球果直径,*NL* 为针叶长度,*NW* 为针叶宽度,*NL/NW* 为针叶长度/针叶宽度,*SL* 为种鳞长度,*SW* 为种鳞宽度,*SL/SW* 为种鳞长度/种鳞宽度。

针叶长度与经度和年均气温呈显著正相关,相关系数分别为 0.727* 和 0.654*;针叶长度/针叶宽度与经度、纬度、年均气温和无霜期呈显著正相关,相关系数分别为 0.782**、0.727*、0.757** 和 0.616*;说明林芝云杉针叶的长度随经度和年均气温的升高而变长;而针叶的形状随经纬度和年均气温的升高、无霜期的延长而变的细长;在地理上的变异趋势是由西向东针叶逐渐变大,形状逐渐变得细长;在气候上的变异趋势是随着年均气温的升高针叶逐渐变长,而针叶形状随着年均气温的升高和无霜期的延长变得细长。

种鳞各性状的变异与生境因子的相关性均不显著。

林芝云杉 11 个群体分布区的海拔高度和年降水量分别为 3 000 ～ 3 530 m、118 ～ 167 mm,其 9 个表型性状与这 2 个环境因子的相关性均不显著。

2.4　针叶与种实性状在群体间的聚类

利用欧式平均距离,采用群体间的平均连锁聚类法对林芝云杉 11 个天然群体的球果、针叶、种鳞共 9 个表型性状经过 Z-score 标准化后的数据进行聚类分析,结果见图 1。以欧氏距离的 10 为阈值进行划分,将 11 个群体分成 4 类,各类群体内的均值和变异系数见表 7。

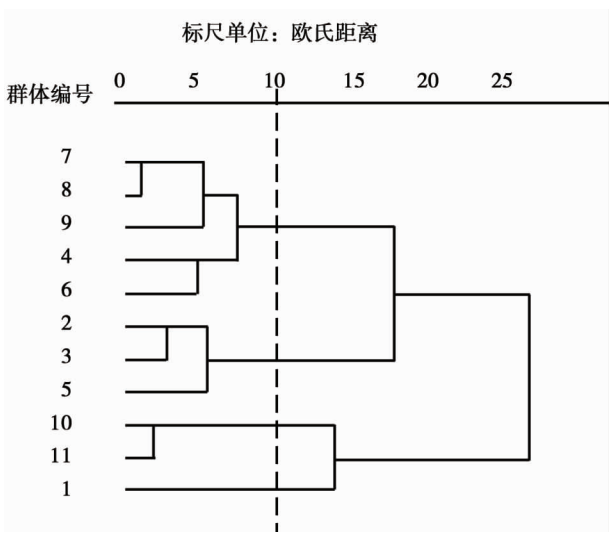

图 1　林芝云杉 11 个天然群体针叶与种实形态的聚类

表 7　林芝云杉群体 4 个类群针叶与种实形态的均值和变异系数(*CV*)

类群	指标	球果			针叶			种鳞			均值
		CL	*CD*	*CL/CD*	*NL*	*NW*	*NL/NW*	*SL*	*SW*	*SL/SW*	
1	均值/mm	79.68	30.68	2.64	14.46	1.49	10.03	19.88	13.05	1.54	—
	CV/%	16.80	17.22	19.18	24.33	17.93	29.68	10.96	11.70	12.68	17.83
2	均值/mm	95.12	32.95	2.92	16.29	1.34	12.54	21.65	14.17	1.54	—
	CV/%	18.12	15.55	19.32	18.87	16.55	27.99	10.24	11.10	14.20	16.88
3	均值/mm	90.68	27.34	3.35	12.69	1.45	8.90	22.34	15.40	1.46	—
	CV/%	11.29	10.47	14.55	17.50	14.23	21.49	9.29	9.33	11.43	13.29
4	均值/mm	109.73	34.47	3.29	14.33	1.43	10.31	23.72	16.05	1.49	—
	CV/%	13.38	18.86	23.04	13.61	15.33	24.17	10.69	11.56	14.24	16.10

注:*CL* 为球果长度,*CD* 为球果直径,*CL/CD* 为球果长度/球果直径,*NL* 为针叶长度,*NW* 为针叶宽度,*NL/NW* 为针叶长度/针叶宽度,*SL* 为种鳞长度,*SW* 为种鳞宽度,*SL/SW* 为种鳞长度/种鳞宽度。

第1类:4、6、7、8、9号群体分别是米林县的红卫林场、南伊沟乡才召村和里龙乡皮单嘎村,贡布江达县仲沙乡林郎沟和郎县金东沟。

第2类:2、3、5号群体分别是林芝县的色季拉山西坡、布久乡截面村和八一镇麻风沟。

第3类:10、11号群体分别是隆孜县斗玉乡和准巴乡。

第4类:只包括1号群体,波密县松宗乡91道班,它与其他10个群体的地理距离也较远。

在这4类群体中,9个表型性状的变异系数均值的排列顺序为1(17.83%)>2(16.88%)>4(16.10%)>3(13.29%)。

第1类群体的变异系数最大,内部遗传多样性水平最高。第4类群体中由于它的年均气温(8.9℃)高、无霜期(157 d)长、降水量(812 mm)大,存在一些性状表现优良的优势个体,它的球果长度(109.73 mm)、球果直径(34.47 mm)、种鳞长度(23.72 mm)和种鳞宽度(16.05 mm)在4类群体中都居于最高水平。第3类群体,由于年均气温(5.1℃)低、无霜期(118 d)短、降水量(278.3 mm)少,所以一些性状表现较差,它的球果直径(27.34 mm)和针叶长度(12.69 mm)在4类群体中都最小。

3 结论与讨论

对林芝云杉11个群体259个个体的球果、针叶和种鳞9个表型性状进行统计分析,结果显示:在林芝云杉群体内和群体间均存在广泛的变异,这种变异是该树种保存和遗传改良的物质基础;同时也发现多数性状的变异在空间格局和气候因子方面呈现随机模式,说明林芝云杉的变异是复杂的,是遗传因素和多种环境因素共同作用的结果。

3.1 林芝云杉针叶和种实性状的评估

与国内云杉属其他树种相比,林芝云杉的球果长度处于中等水平,球果直径较大,形状趋于短粗型;针叶长度较短,宽度较宽,形状趋于宽叶型;种鳞长度、宽度都处于中等水平。三者当中针叶形态指标在群体内的变异最大,球果次之,而种鳞形态指标的分化相对比较稳定,但三者都可以用作检测林芝云杉群体内部遗传分化的表型指标。

红皮云杉(*P. koraiensis* Nakai)球果长度为62.53 mm,球果直径为18.49 mm[10];粗枝云杉(*P. asperata* Mast.)球果长度为94.51 mm,球果直径为22.00 mm,球果长度/直径为4.328[11]。青海云杉(*P. crassifolia* Kom)球果长度为90.0 mm,球果直径为22.4 mm,球果长度/直径为4.02[12]。林芝云杉球果长度大于红皮云杉,小于粗枝云杉和青海云杉;球果直径比红皮云杉、粗枝云杉和青海云杉都大。球果形状与青海云杉、红皮云杉和粗枝云杉相比偏向短粗型。

红皮云杉针叶长度为17.56 mm,针叶宽度为1.55 mm;粗枝云杉针叶长度为14.43 mm,针叶宽度为1.24 mm,针叶长度/宽度为12.413;青海云杉针叶长度为16.80 mm,针叶宽度为1.30 mm,针叶长度/宽度为13.22[10-12]。林芝云杉针叶长度与粗枝云杉接近,比红皮云杉和青海云杉短;针叶宽度比红皮云杉窄,宽于粗枝云杉和青海云杉。针叶形状在云杉属树种中与红皮云杉、粗枝云杉和青海云杉相比较,属于宽叶型。

青海云杉种鳞长度为17.7 mm,种鳞宽度为13.50 mm,种鳞长度/宽度为1.32[12]。林芝云杉种鳞的长度、宽度和二者的比值都比青海云杉略大。

对粗枝云杉的研究发现,球果、针叶、种鳞、种翅和种子5个表型性状的变异系数分别为19.14%、26.46%、13.58%、19.78%和17.40%,针叶变异最大,种鳞变异最小[11]。青海云杉的针叶、球果、种鳞、种翅和种子性状的平均变异幅度由大到小的顺序是针叶(13.79%)>球果(11.21%)>种子(11.03%)>种翅(10.60%)>种鳞(8.84%)[12]。由此可见,在云杉属树种中,粗枝云杉、青海云杉和林芝云杉的针叶和球果的变异都比种鳞的变异分化大。

3.2 林芝云杉表型性状在群体内和群体间的变异

林芝云杉在群体内和群体间均存在广泛的变异,为树种的生物多样性保护、改良和利用提供丰富的物质源泉,同时也体现了林芝云杉群体的变异,是环境和遗传共同作用的结果。这种变异与红皮云杉群体、粗枝云杉群体、青海云杉群体,以及通过同工酶和DNA标记分析检测的欧洲云杉(*P. abies*(L.) Karst)群体、白云杉(*P. glauca*(Moench) Voss)群体和黑云杉(*P. mariana*(Mill.) Britt.)群体等相近[10-18]。

林芝云杉的表型分化系数(29.55%)与其它云杉属树种相比较处于中等偏低水平。红皮云杉群体、粗枝云杉群体、青海云杉群体的表型分化系数分别为33.57%、30.99%和31.20%[10-12];林芝云杉略小于红皮云杉、青海云杉和粗枝云杉。远小于黑

云杉(49.41% ～57.04%)[19]和白云杉(50%)[20]。

群体内的表型分化程度(70.45%)远大于群体间,这反映了环境因子与遗传因素对林芝云杉群体变异影响的互作性,同时也反映了林芝云杉群体对环境适应具有广泛性,因为群体内的变异是群体间分化的动力和源泉。尽管群体间遗传分化低于群体内部,但它代表的是地理和生殖隔离上的变异,是物种变异和新物种形成的动力,是种内遗传多样性的重要组成部分。

3.3　表型性状与空间格局的地理趋势

林芝云杉球果直径逐渐变大,针叶变长,和针叶形状变的细长,由西向东;并且三者与年均气温均呈显著的正相关,表明林芝云杉群体球果和针叶的形态对气候因素中的温度指标反应较敏感。这与前人的研究,温度是欧洲云杉地理变异的主要选择因子的研究结论相似[21]。对国内青海云杉的研究也发现,球果呈现随着年均气温升高,逐渐向长增长、宽增大的粗圆柱形变异、种鳞和针叶受年均气温影响不明显[12];粗枝云杉球果长度、种鳞长度和种鳞宽度都与年均气温呈显著正相关[11];而东方云杉(*P. orientalis* (L.) Link)25 个群体的取样地点海拔的变动范围为 900 ～2 100 m,其球果的宽度与海拔呈显著负相关[22]。通过对以上云杉属树种的分析估测,温度可能是云杉属树种表型变异的重要影响因子。

林芝云杉 11 个群体表型特征的聚类是按地理距离被聚成 4 类,在地理位置上距离较近的群体被划分为一类,这体现了林芝云杉群体表型性状变异在地理趋势上呈现渐变性。

3.4　林芝云杉群体内部的遗传分化

在林芝云杉 11 个群体内部,郎县的金东沟群体(群体 9)和密林县里龙乡皮单嘎村群体(群体 7)变异系数最大,表型多样性最丰富。通过对聚类分析划分的 4 个类群进行分析也发现,第 1 类群体内部的变异最丰富,其中包括朗县金东沟群体(群体 9)和米林县里龙乡皮单嘎村群体(群体 7);群体 9 林相不整齐,郁闭度较低,而群体 7 为复层林,林相整齐,人为破坏较轻;所以可根据群体的实际情况,在 2 个群体内部划分出一定区域作为林芝云杉遗传多样性保护和种质资源保存的区域。

聚类分析划分的第 3 类群体(群体 10:林相不整,单层林,大树已被砍伐;群体 11:林相整齐,复层林,人为破坏较轻)和第 4 类群体(群体 1:林相不整,单层林,大树已被砍伐)处于分布区的边缘,为分布区的边缘群体。通过西加云杉(*P. sithensis* (Bong.) Carr)和白云杉的空间遗传结构的研究发现,虽然中心区域一些连续分布的群体的遗传多样性要高于边缘不连续分布的群体,但由于不连续分布的边缘群体内部遗传结构复杂,存在一些稀有基因,在进行林木遗传改良的取材和种质资源的生物多样性保存方面,边缘群体比中心群体更为重要[23-26]。处于林芝云杉林分布区边缘特殊生境中的第 3 类波密群体,林芝云杉林蓄积量达到 3 831 $m^3 \cdot hm^{-2}$的罕见水平,生长量巨大[3],里面蕴藏着许多优势个体;第 4 类群体,生境条件相对较差,群体内部可能存在适应性较强的基因资源;但现存的 2 类群体已遭人为破坏,建议在两类群体中各划分一定的区域作为绝对保护区,进行林芝云杉群体遗传多样性保护和林木遗传改良的宝贵资源,对其如何进行保护和利用还需进一步研究。

考考文献:

[1] 周　正,陈喜军,薛茂贤. 世界主要用材树种概论[M]. 北京:中国林业出版社,1997:208 -209

[2] 郑万钧. 中国植物志[M]. 北京:科学出版社,1978(7):127 -166

[3] 徐凤翔. 西藏波密林区高蓄积量云杉林的结构、生长与生物量研究,西藏高原森林生态研究[M]. 沈阳:辽宁大学出版社,1995:44 -58

[4] 韩景军,肖文发,郭泉水,等. 西藏林芝县林芝云杉幼林更新与物种多样性指数研究[J]. 林业科学, 2002, 38(5):166 -168

[5] 李林初,王　刚,苏　苏,等. 四种云杉的核型分析[J], 广西植物,2001, 21 (1):43 -46

[6] 贾子瑞,王军辉,张金凤,等. 林芝云杉针叶中元素含量的群体变异[J]. 科技园地, 2008(9): 4 -6

[7] 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[J]. 生物多样性,2002, 10(2):181 -188

[8] 葛　颂,王明庥,陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构[J]. 林业科学,1988, 24(4):399 -409

[9] 王军辉, 顾万春, 万　军,等. 桤木不同种源球果及种子性状的遗传变异[J]. 东北林业大学, 2006, 34(2):1 -4

[10] 韦淑英, 陆卫林, 段喜华. 红皮云杉亲代特征群体的多样性[J]. 东北林业大学学报,2001, 29(5):5 -10

[11] 罗建勋,顾万春. 云杉天然群体表型多样性研究[J]. 林业科学, 2005, 41(2):66 -73

[12] 王娅丽, 李　毅, 陈晓阳. 祁连山青海云杉天然群体表型性状遗传多样性分析[J]. 林业科学, 2008, 44(2):70 -77

[13] Tian S, Luo L C, Ge S. Clear genetic structure of *Pinus kwangtungensis* (Pinaceae) revealed by a plastid DNA fragment with a novel minisatellite [J]. Annals of Botany, 2008, 102(1): 69 -78

[14] Collignon A M, Sype H V, Favre J M. Geographical variation in random amplified polymorphic DNA and quantitative Norway spruce [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2002,32(2):266 -282

[15] Jaramillo-Correa J P, Beaulleu J, Bousquet J. Contrasting evolutionary forces driving population structure at expressed sequence tag polymorphisms, allozymes and quantitative traits in white spruce [J]. Molecular Ecology, 2001, 10(11):2729 – 2740

[16] Perry D J, Bousquet J. Genetic diversity and mating system of post-fire and post – harvest black spruce: an investigation using codominant sequence – tagged – site(STS) maker[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(1):32 – 40

[17] Ribeiro M M, Mariette S, Vendramin G G. Comparison of genetic diversity estimates within and among populations of maritime pine using chloroplast simple-sequence repeat and amplified fragment length polymorphism data[J]. Molecular Ecology, 2002, 11(5): 869 – 877

[18] Meloni M, Perini D , Binelli G. The distribution of genetic variation in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) populations in the western Alps[J]. Journal of Biogeography, 2007,34(6):929 – 938

[19] Khalil M A K. Genetic of cone morphology of black spruce(*Pice mariana*(Mill). B. S. P.) in Newfound – land, Canada[J]. Silvae Genetica,1984,33(1):101 – 109

[20] Khalil M A K. Genetic varation in eastern white spruce(*Picea glauca*(Moench) Voss) population[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1985, 15(2):444 – 452

[21] Bergmann F. The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce(*Picea abies*) along similar climatic gradients[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1978, 52(2):57 – 64

[22] Turna I. Variation of morphological characters of Oriental spruce (*Picea orientalis*) in Turkey[J]. Biologia (Bratislava), 2004, 59 (4): 519 – 526

[23] Gapare W J, Aitken S N. Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce (Picea sitchensis (Bong.) Carr.)[J]. Molecular Ecology, 2005, 14(9): 2659 – 2667

[24] Gapare W J, Yanchuk A D, Aitken S N. Optimal sampling strategies for capture of genetic diversity differ between core and peripheral populations of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr[J] . Conserv Genet, 2008, 9(2):411 – 418

[25] Chen J, Kallman T, Gyllenstrand N. New insights on the speciation history and nucleotide diversity of three boreal spruce species and a Tertiary relict[J]. Heredity, 2010, 104(1): 3 – 14

[26] Rajora O P, Mann I K , Shi Y Z. Genetic diversity and population structure of boreal white spruce(*Picea glauce*) in pristine conifer – dominate and mixedwood forest stands[J]. Canadian Journal of Botany, 2005, 83(9):1096 – 1115