

宁夏贺兰山杜松天然群体的表型多样性

刘 雨¹, 李登武², 秦廷松², 刘 伟²

(1.西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2.西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 为了研究杜松 *Juniperus rigida* 天然群体在宁夏贺兰山自然保护区内的表型变异程度和变异规律, 共调查了6个杜松天然群体, 对针叶、球果、种子、树高、胸径和树干通直度等20个表型性状进行了比较分析, 并采用方差分析、多重比较、相关分析和聚类分析等多种分析方法, 对群体间和群体内的表型多样性进行了讨论。结果表明: 杜松表型性状在群体间和群体内存在极其丰富的变异, 群体间共有11个性状指标达到极显著水平($P < 0.01$), 群体内共有7个性状指标达到极显著水平($P < 0.01$)。表型分化系数即群体间变异为66.63%, 大于群体内的变异(33.37%), 群体间变异是杜松表型变异的主要部分。20个表型性状间多数呈极显著($P < 0.01$)或显著($P < 0.05$)相关。杜松表型性状与生态因子相关分析表明, 其表型变异呈梯度规律性, 随着海拔的升高, 针叶宽逐渐增大; 随着郁闭度的增加, 针叶长和一级侧枝总数都逐渐增大; 枝下高随着坡度的增大而增大。通过表型性状的聚类分析可以将杜松6个群体划分为4类。图1表7参19

关键词: 林木育种学; 杜松; 天然群体; 表型多样性; 贺兰山

中图分类号: S722.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2011)04-0619-09

Phenotypic diversity for natural populations of *Juniperus rigida* in the Helan Mountains of Ningxia

LIU Yu¹, LI Deng-wu², QIN Ting-song², LIU Wei²

(1. College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; 2. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: To determine the phenotypic variation for natural populations of *Juniperus rigida* and the relationship between phenotypic variation and different population distribution areas, six populations and 120 families were sampled in the Helan Mountain Nature Reserve of Ningxia. Twenty phenotypic traits were analyzed, including needles, cones, seeds, height, diameter at breast height (DBH), crown diameter, height-diameter ratio, crown-diameter ratio, density of primary branches, height of stem under branch, stem straightness, total number of primary branches and length, and diameter of primary branches using variance analysis, correlation analysis, and the Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA) hierarchical cluster analysis. Results showed that significant differences ($P < 0.01$) among populations for 11 characteristic indices, such as needle length/needle width, cone length, cone width, cone length/cone width, seed length, seed width, seed length/seed width, DBH, stem straightness, height-diameter ratio, crown-diameter ratio, total number of primary branches, diameter of primary branches, and height of stem under branch. Also within populations, seven characteristic indices were significantly different ($P < 0.01$), such as needle length, needle width, needle length/needle width, cone length, cone width, seed width, and seed length/seed width. Variation among populations mainly contributed to phenotypic variation with a mean phenotypic differentiation coefficient (V_{st}) of 66.63%; whereas within populations, V_{st} was 33.37%. For correlations between needle length and total number of primary branches, canopy density was positively and significantly ($P < 0.05$) corre-

收稿日期: 2010-11-18; 修回日期: 2011-02-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30671672); 西北农林科技大学青年学术骨干支持计划项目(01140304)

作者简介: 刘雨, 从事植物水分与抗旱分子生物学研究。E-mail: liuyu0373@126.com。通信作者: 李登武, 副教授, 博士, 从事植物生物多样性、植物地理学和植物群落生态学等研究。E-mail: dengwuli@163.com

lated; for needle width, altitude was significant ($P < 0.01$) positive correlated; for height of stem under branch, gradient was significant ($P < 0.05$) positive correlated; for needle width, slope direction was significant ($P < 0.05$) negative correlated; In addition, six populations gathered into four groups by cluster analysis, which inconsistent with the geographic distribution and altitude gradient of *Juniperus rigida* in the Helan Mountains. There were significant differences in phenotypic variation among and within populations. Utilizing of variation within and among populations is important significance for genetic improvement of *Juniperus rigida*. [Ch, 1 fig. 7 tab. 19 ref.]

Key words: forest tree breeding; *Juniperus rigida*; natural population; phenotypic diversity; Helan Mountains

杜松 *Juniperus rigida* 是一种耐寒耐旱适应性强的优良树种, 对土壤要求不严, 在土层瘠薄的山坡甚至岩石缝隙间都能生长, 具有改良土壤、改善气候、水土保持等作用。在中国主要分布于黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北北部、山西、陕西、甘肃及宁夏等省区^[1-2], 是贺兰山水源涵养林的主要组成群系, 也是陕西省重点保护植物, 目前处于濒危状态^[3]。长期以来, 由于人为干扰、生境变化以及自身生长缓慢的生物学特性^[4], 其天然群体的分布地区和分布面积日益缩小, 现存的天然林已不多。遗传多样性是生物多样性的基本组成部分, 表型多样性又是遗传多样性研究的重要内容之一, 表型性状的变异往往具有适应和进化上的意义^[5], 也有助于了解生物适应和进化的方式、机制及其影响因素^[6]。利用表型性状研究群体的遗传多样性具有简便、快速和节省费用等优点^[7], 可直接在野外观测并进行分析, 尤其是当需要在短期内对变异性有所了解或在其他方法无法开展时, 形态学手段不失为一种有价值的选择^[8]。目前, 对杜松的研究多集中于资源开发利用、群落生态学、种群动态和群落特征等方面, 对其群体的遗传多样性研究较少, 而对杜松天然林群体间和群体内的表型多样性研究报道极少。本研究通过对贺兰山自然保护区内 6 个杜松天然群体表型性状的研究, 旨在揭示保护区内杜松的表型变异程度与变异规律, 为其遗传多样性研究提供丰富的基础数据, 也为杜松的种质资源保护及合理利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 群体选择与材料采集

研究地区自然概况见文献[9]。在实地调查的基础上, 按不同的经纬度和海拔梯度, 分别于 2009 年秋和 2010 年夏完成了所有性状的采集工作。在宁夏贺兰山自然保护区内, 共调查了 6 个杜松天然群体(表 1), 群体入选条件是: 必须保存基本完好, 郁闭度在 50% 以上, 林内卫生状况良好, 林相整齐, 以杜松为主要组成树种(杜松占 90% 以上); 群体内单株中选条件见文献[8]。由于杜松天然群体内的个体数有限, 每个群体随机选取 20 株作为采种母株, 株间距离大于 5 倍树高, 尽量避免采种株间的亲缘关系^[10]。在每个植株中部朝南方向随机采取 30 ~ 40 枚 2 年生针叶和成熟球果。

表 1 杜松天然群体生境

Table 1 Habitats of natural populations of *Juniperus rigida*

群体	株数	海拔/m	坡向/(°)	坡度/(°)	郁闭度/%	分布规模	群落类型
I	20	1 800	SW30	80	65	小斑块	杜松纯林
II	20	1 915	ES20	20	55	零星	杜松-灰榆混交林
III	20	2 010	W	60	85	小斑块	杜松纯林
IV	20	2 120	WS45	25	80	连片	杜松-油松混交林
V	20	2 200	E	30	75	零星	杜松-油松混交林
VI	20	2 350	W	60	65	连片	杜松纯林

1.2 性状测定方法

树高、胸径等生长性状, 冠幅、树干通直度、枝下高、一级侧枝总数、一级侧枝密度(主干平均 1 m

长度内的一级侧枝数)、最大侧枝长、最大侧枝粗等形质性状按常规方法调查, 树干通直度按通直、较通直、一般、弯曲、严重弯曲等 5 级, 分别记分为 5, 4, 3, 2 和 1, 分数越高越通直^[11-12]。针叶、球果及种子的测定参照文献[7,13-14]的方法, 用游标卡尺分别测定球果长度、宽度(即中央直径), 针叶长度、宽度(即最宽端), 种子长度、宽度(即最宽端)。各个群体测定 20 个单株, 随机测定针叶 30 枚·株⁻¹, 球果 30 个·株⁻¹ 和种子 30 粒·株⁻¹(测量精度为 0.01 cm)。

1.3 统计分析

对生长性状和形质性状采用单因素方差分析, 针叶、球果和种子的各性状依照巢式设计方差分析方法进行^[10]。线性模型为: $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \delta_j(i) + \varepsilon_k(ij)$ 。其中, Y_{ijk} 为第 i 个群体第 j 个单株第 k 个观测值, μ 为总平均值, τ_i 为群体间效应值, $\delta_j(i)$ 为群体内个体效应值, $\varepsilon_k(ij)$ 为随机误差。为了与基因分化系数 (G_{st}) 相对应, 葛颂等^[15]用表型分化系数 (V_{st}) 来反映群体间表型分化的值, 即群体间方差分量 (σ_{vs}^2) 除以它与群体内方差分量 (σ_s^2) 之和。采用常规统计方法, 计算各个形态性状的平均值和标准差, 用变异系数表示性状离散程度。利用 SPSS 13.0 软件进行相关分析, 用 SAS 9.1 软件包提供的相关程序进行聚类分析和计算表型分化系数等数据, 其他统计运算按照常规方法, 并利用 Excel 2003 提供的有关程序进行。

2 结果与分析

2.1 杜松群体间和群体内的形态变异特征

对杜松 6 个天然群体的针叶、球果和种子的 9 个表型性状进行巢式设计方差分析, 树高、胸径、通直度等 11 个生长与形质性状进行单因素方差分析 (表 2)。结果表明: 球果、种子、胸径、通直度、高

表 2 杜松群体间和群体内表型性状方差分析结果

Table 2 Variance analysis of phenotypic traits among populations and within population of *Juniperus rigida*

性状	均方			F 值	
	群体间	群体内	机误	群体间	群体内
针叶长	68.673 699	56.682 304	4.025 011	1.21	14.08**
针叶宽	0.233 733	0.083 822	0.016 149	2.79*	5.19**
针叶长/针叶宽	206.926 508	52.570 354	10.092 698	3.94**	5.21**
球果长	69.511 527	1.186 234	0.765 811	58.60**	1.55**
球果宽	63.832 472	0.821 704	0.500 451	77.68**	1.64**
球果长/球果宽	1.089 133	0.022 319	0.021 397	48.80**	1.04
种子长	64.691 297	0.385 833	0.294 012	167.67**	1.31
种子宽	17.746 520	0.823 872	0.184 158	21.54**	4.47**
种子长/种子宽	5.244 284	0.073 743	0.034 751	71.12**	2.12**
树高	1.770 015	1.631 421		1.09	
胸径	147.985 867	14.343 704		10.32**	
通直度	4.856 667	0.998 148		4.87**	
冠幅	0.694 352	0.592 663		1.17	
高径比	2 283.785 284	142.297 201		16.05**	
冠径比	861.812 806	50.388 722		17.10**	
一级侧枝总数	944.190 000	361.827 778		2.61*	
侧枝密度	146.216 667	132.501 852		1.10	
枝下高	3 310.020 167	1 258.343 130		2.63*	
最大侧枝长	0.536 982	1.257 755		0.43	
最大侧枝粗	23.930 967	8.507 167		2.81*	

说明: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

径比、冠径比和针叶长/针叶宽等 11 个表型性状在群体间均存在极显著差异($P<0.01$), 针叶宽、一级侧枝总数、枝下高、最大侧枝粗等 4 个表型性状在群体间都存在显著差异($P<0.05$), 其余性状在群体间差异均不显著。除了球果长/球果宽和种子长外, 其余 7 个性状在群体内都存在极显著差异($P<0.01$)。

对上述群体间差异显著的性状进行多重比较以计算各性状平均值(表 3)。由表 3 可知: 群体中 15 个

表 3 杜松天然群体表型性状的平均值及标准差

Table 3 The mean value and standard deviation of phenotypic traits of natural populations of *Juniperus rigida*

群体	针叶长/ mm	针叶宽/ mm	针叶长/ 针叶宽	球果长/ mm	球果宽/ mm	球果长/ 球果宽	种子长/ mm	种子宽/ mm	种子长/ 种子宽	树高/m
I	16.41±1.63 ab	0.90±0.08 b	18.93±2.58 a	8.89±0.24 b	7.30±0.19 b	1.23±0.03 b	6.04±0.17 c	3.40±0.05 b	1.76±0.12 c	2.79±0.78
II	15.01±1.98 b	0.93±0.05 b	16.50±1.66 b	8.41±0.15 c	7.52±0.21 b	1.12±0.03 d	5.95±0.19 c	3.99±0.03 a	1.50±0.04d	3.64±2.64
III	17.08±1.14 a	0.93±0.04 b	18.61±1.25 a	8.11±0.20 d	6.57±0.38 c	1.25±0.06 b	5.66±0.12 d	3.06±0.09 c	1.86±0.05 b	2.77±0.76
IV	16.39±2.10 ab	0.95±0.11 b	17.62±1.36 ab	9.13±0.15 b	7.82±0.10 a	1.17±0.02 c	6.60±0.14 b	3.88±0.33 a	1.74±0.06 c	3.76±0.65
V	16.12±2.21 ab	0.95±0.07 b	17.25±1.90 ab	8.01±0.32 d	6.08±0.25 d	1.33±0.02 a	5.69±0.16 d	3.37±0.07 b	1.69±0.05 c	3.09±0.68
VI	16.07±2.35 ab	1.02±0.07 a	15.90±2.15 b	9.79±0.48 a	7.37±0.17 b	1.34±0.05 a	7.37±0.17 a	3.47±0.45 b	2.07±0.06 a	3.33±0.85
总计	16.18±1.96	0.95±0.08	17.47±2.09	8.72±0.68	7.11±0.64	1.24±0.09	6.22±0.62	3.53±0.39	1.77±0.19	3.23±1.28

群体	胸径/ cm	通直度	冠幅/ cm	高径比	冠径比	一级侧 枝总数	侧枝密 度	枝下高/ cm	最大侧 枝长/m	最大侧 枝粗/cm
I	7.17±2.89 bc	1.90±0.74 b	2.36±0.81	41.49±9.27 b	35.65±12.73 a	27.00±14.24 ab	13.30±4.90	24.30±26.14 bc	2.00±0.78	5.78±3.17 ab
II	17.39±5.88 a	2.20±1.32 b	2.04±0.99	21.13±12.48 d	12.36±5.62 c	13.50±12.11 b	8.90±5.26	60.84±60.12 a	2.10±2.14	8.02±4.76 a
III	10.56±2.88 b	1.70±0.82 b	2.38±0.68	27.74±8.86 cd	23.73±8.21 b	37.00±27.96 a	20.50±24.15	31.00±16.90 abc	1.77±0.72	5.83±2.62 ab
IV	6.57±2.82 c	3.10±1.29 a	2.08±0.78	64.13±20.62 a	32.54±4.76 a	39.00±21.31 a	12.40±6.22	51.90±46.53 ab	1.45±0.94	3.41±2.07 b
V	10.48±2.64 b	2.00±0.94 b	1.74±0.32	30.81±8.19 bcd	17.10±2.75 bc	37.30±18.39 a	14.80±6.29	11.65±11.78 c	1.69±0.67	5.82±2.47 ab
VI	10.51±4.47 b	3.40±0.70 a	1.83±0.88	33.61±6.41 bc	17.39±3.32 bc	34.30±15.74 a	12.80±9.05	29.90±25.74 abc	1.74±0.72	4.51±1.01 b
总计	10.45±5.07	2.38±1.15	2.07±0.78	36.48±17.99	23.13±10.92	31.35±20.28	13.78±11.56	34.93±37.84	1.79±1.09	5.56±3.13

说明: a, b, c, d, e 为表型性状多重比较的 Duncan grouping 表示值, 其中字母相同者为相互间差异不显著。

表型性状间存在显著差异($P<0.05$)。针叶长最大的群体是 III, 最小的是 II; 针叶宽最大的群体是 VI, 其他群体间差异不显著; 针叶长/针叶宽最大的群体是 I, 最小的是 VI。球果长最大的群体是 VI, 较小为 III 和 V; 球果宽最大的群体是 IV, 最小的是 V; 球果长/球果宽较大的群体为 V 和 VI, 最小的为 II。种子长最大的群体是 VI, 较小的是 III, V; 种子宽较大的群体是 II, IV, 最小的为 III; 种子长/种子宽最大的群体为 VI, 最小的是 II。胸径最大的群体为 II, 最小的是 IV。通直度较大的群体是 IV 和 VI, 其他几个群体间无差异显著。高径比最大的群体为 IV, 最较小的群体是 II。冠径比较大的群体是 I 和 IV, 最小的为 II。一级侧枝总数较小的群体是 I, II。枝下高最大的群体是 II, 最小为 V。最大侧枝粗最大的群体为 II, 最小的是 IV。

2.2 杜松各形态性状变异来源及群体间的表型分化

用群体间方差分量占遗传总变异(群体间群体内方差分量之和)的百分比表示群体间的表型分化系数(V_{st}), 分析结果见表 4。从表 4 中可看出: 针叶、球果、种子等 9 个表型性状的表型分化系数的变异幅度为 2.23%~99.14%, 其中最大的是球果长/球果宽, 最小为针叶长。表型分化系数达到 90% 以上的有 5 个表型性状, 分别是种子长、种子长/种子宽、球果长、球果宽和球果长/球果宽, 说明这 5 个性状在群体间的变异大于群体内的变异, 群体间的变异占优势。针叶的 3 个表型性状的 V_{st} 相对较小, 说明它们与其他性状相比, 在群体间比较稳定, 以群体内变异为主。9 个性状的平均表型分化系数为 66.63%, 说明群体间的变异大于群体内的变异, 杜松天然群体表型分化的变异以群体间变异为主。

杜松的表型分化系数与蒙古栎 *Quercus mongolica*^[8]($V_{st} = 53.97%$)接近, 高于白皮松 *Pinus bungeana*^[10]

表 4 方差分量与群体间表型分化系数

Table 4 Variance portion and phenotypic differentiation coefficient (V_{st}) among populations

性状	方差分量/%			方差分量/%			表型分化系数 $V_{st}/%$
	群体间 δ_{bs}^2	群体内 δ_s^2	机误 ε_c^2	群体间 P_{bs}	群体内 P_s	机误 P_c	
针叶长	0.079 943	3.510 486	4.025 011	1.049 7	46.097 0	52.853 3	2.226 5
针叶宽	0.000 999	0.004 512	0.016 149	4.614 1	20.829 1	74.556 8	18.134 9
针叶长/针叶宽	1.029 041	2.831 844	10.092 698	7.374 7	20.294 7	72.330 5	26.652 9
球果长	0.455 502	0.028 028	0.765 811	36.459 4	2.243 4	61.297 2	94.203 5
球果宽	0.420 072	0.021 417	0.500 451	44.596 5	2.273 7	53.129 9	95.148 9
球果长/球果宽	0.007 112	0.000 061	0.021 397	24.892 8	0.215 0	74.892 2	99.143 7
种子长	0.428 703	0.006 121	0.294 012	58.820 2	0.839 9	40.339 9	98.592 3
种子宽	0.112 818	0.042 648	0.184 158	33.218 5	12.557 3	54.224 2	72.567 8
种子长/种子宽	0.034 470	0.002 599	0.034 751	47.994 8	3.619 3	48.385 9	92.987 8

($V_{st} = 22.8%$)，川西云杉 *Picea balfouriana*^[13]($V_{st} = 36.53%$)，马尾松 *Pinus massoniana*^[15]($V_{st} = 6.44%$)，红松 *Pinus koraiensis*^[16]($V_{st} = 22.7%$)，长白落叶松 *Larix olgensis*^[17]($V_{st} = 26.2%$)，青海云杉 *Picea crassifolia*^[18]($V_{st} = 27.18%$)等。与上述树种相比，杜松群体间表型变异已达到较高水平。

2.3 杜松表型的形态变异特征

从表 5 中可看出：20 个表型性状平均变异系数为 39.050%，变异幅度 12.419%~108.339%。其中最大的是枝下高(108.339%)，最小的是球果长(12.419%)。这表明枝下高较其他性状变异大，球果长的稳

表 5 杜松天然群体表型性状的变异系数

Table 5 Variation coefficients of phenotypic traits of natural populations of *Juniperus rigida*

性状	变异系数/%						总计
	I	II	III	IV	V	VI	
针叶长	16.461	17.057	12.055	15.983	18.051	19.497	16.980
针叶宽	18.678	14.684	11.678	16.701	15.604	12.230	15.464
针叶长/针叶宽	27.656	18.375	15.723	16.911	19.940	19.983	21.221
球果长	8.526	9.232	12.612	6.472	10.194	12.549	12.419
球果宽	8.487	9.204	13.385	4.287	12.555	12.046	13.134
球果长/球果宽	12.510	9.135	15.821	5.882	7.812	14.939	13.357
种子长	9.864	10.610	8.068	7.770	7.668	8.392	13.045
种子宽	9.678	8.499	7.636	20.853	6.775	17.152	16.049
种子长/种子宽	14.239	13.283	9.420	9.350	8.956	9.702	14.525
树高	27.958	72.605	27.343	17.409	22.165	25.624	39.707
胸径	40.305	33.798	27.279	42.853	25.209	42.510	48.499
通直度	38.835	59.844	48.428	41.506	47.140	20.565	48.300
冠幅	34.280	48.400	28.494	37.214	18.142	47.965	37.442
高径比	22.341	59.078	31.934	32.160	26.594	19.081	49.321
冠径比	35.709	45.481	34.591	14.638	16.074	19.106	47.197
一级侧枝总数	52.726	89.725	75.558	54.647	49.290	45.893	64.681
侧枝密度	36.843	59.088	117.799	50.176	42.472	70.726	83.879
枝下高	107.576	98.815	54.511	89.661	101.080	86.101	108.339
最大侧枝长	38.929	102.076	40.786	64.823	39.541	41.361	61.107
最大侧枝粗	54.861	59.354	45.020	60.771	42.497	22.478	56.328
平均	30.823	41.917	31.907	30.503	26.888	28.395	39.050

定性较高。从表5还可以看出,同一性状在不同群体内的变异幅度也有差异,说明不同地区的环境异质性导致群体表型变异的差异。杜松6个天然群体所有表型性状的平均变异系数从大到小排序为:Ⅱ(41.917%)>Ⅲ(31.907%)>Ⅰ(30.823%)>Ⅳ(30.503%)>Ⅵ(28.395%)>Ⅴ(26.888%)。这6个群体的变异系数都比较大,说明它们的表型多样性较丰富。

2.4 杜松表型性状间的相关关系

对杜松的20个表型性状平均值进行了双变量相关分析和检验(表6)。从表6中看出:表型性状间相关系数较大的是种子长和球果长(0.964**),种子长和树高(0.942**),说明上述性状之间有着极强的相关性($P<0.01$)。20个表型性状中与4个其他性状有显著相关性的性状是最大侧枝粗,与2个其他性状存在

表6 杜松表型性状间的相关分析

Table 6 Correlation coefficients matrix among phenotypic traits of *Juniperus rigida*

性状	相关系数									
	种子长	种子宽	种子长/ 种子宽	球果长	球果宽	球果长/ 球果宽	针叶 长	针叶宽	针叶长/ 针叶宽	树高
种子宽	0.276									
种子长/种子宽	0.650	-0.542								
球果长	0.964**	0.273	0.611							
球果宽	0.594	0.719	-0.033	0.694						
球果长/球果宽	0.260	-0.677	0.722	0.160	-0.599					
针叶长	-0.109	-0.767	0.561	-0.061	-0.330	0.376				
针叶宽	0.796	0.028	0.670	0.120	0.073	0.595	-0.120			
针叶长/针叶宽	-0.588	-0.491	-0.107	-0.406	-0.210	-0.172	0.681	-0.794		
树高	0.443	0.914*	-0.298	0.355	0.641	-0.478	-0.622	0.327	-0.652	
胸径	-0.216	0.333	-0.470	-0.328	-0.051	-0.289	-0.738	0.053	-0.533	0.271
枝下高	0.170	0.797	-0.428	0.176	0.765	-0.851*	-0.498	-0.095	-0.275	0.755
冠幅	-0.366	-0.273	-0.073	-0.173	0.189	-0.461	0.478	-0.704	0.812*	-0.452
一级侧枝总数	0.171	-0.518	0.613	0.101	-0.349	0.587	0.788	0.313	0.220	-0.222
最大侧枝长	-0.320	0.049	-0.396	-0.222	0.021	-0.275	-0.496	-0.379	0.027	-0.268
侧枝密度	-0.363	-0.849*	0.437	-0.389	-0.640	0.439	0.880*	-0.117	0.570	-0.730
通直度	0.942**	0.459	0.477	0.865*	0.603	0.138	-0.189	0.786	-0.663	0.672
高径比	0.366	0.271	0.154	0.453	0.491	-0.173	0.348	-0.026	0.248	0.335
冠径比	0.015	-0.146	0.147	0.223	0.300	-0.172	0.605	-0.457	0.753	-0.254
性状	胸径	枝下高	冠幅	一级侧 枝总数	最大 侧枝长	最大 侧枝粗	侧枝 密度	通直度	高径比	
枝下高	0.421									
冠幅	-0.232	0.174								
一级侧枝总数	-0.740	-0.523	-0.123							
最大侧枝长	0.622	0.117	0.279	-0.875*						
最大侧枝粗	0.829*	0.164	0.107	-0.816*	0.872*					
侧枝密度	-0.357	-0.546	0.389	0.645	-0.292	-0.204				
通直度	-0.186	0.300	0.498	0.228	-0.502	-0.640	-0.438			
高径比	-0.797	0.145	0.107	0.507	-0.704	-0.829*	0.095	0.483		
冠径比	-0.856*	-0.101	0.621	0.355	-0.285	-0.548	0.209	-0.039	0.760	

显著相关性的性状有种子长、种子宽、球果长、通直度、侧枝密度、胸径、最大侧枝长和一级侧枝总数，与 1 个其他性状有显著相关性的性状有树高、球果长/球果宽、枝下高、针叶长、针叶长/针叶宽、冠径比和高径比($P < 0.05$)。综上所述，为了在今后的研究中提高杜松表型性状测定效率，球果长、种子长和树高应视为关键的表型性状。

2.5 杜松表型性状和生态因子相关关系

为了研究杜松表型性状与生态因子间的相关性，计算了它们之间的相关系数(表 7)。从表 7 可以看出，针叶长与郁闭度呈显著正相关(0.855*)($P < 0.05$)；针叶宽与海拔呈极显著正相关(0.919**)($P < 0.01$)；一级侧枝总数与郁闭度呈显著正相关(0.860*)；枝下高与坡度呈显著正相关(0.905*)；种子长/种子宽与坡向呈显著负相关(-0.859*)。

表 7 杜松表型性状与生态因子的相关关系

Table 7 Correlation coefficients between the phenotypic traits and ecological factors of *Juniperus rigida*

性状	种子长	种子宽	种子长 /种子宽	球果长	球果宽	球果长 /球果宽	针叶长	针叶宽	针叶长 /针叶宽	树高
海拔	0.602	-0.076	0.604	0.394	-0.166	0.670	0.056	0.919**	-0.662	0.283
坡向	-0.341	0.653	-0.859*	-0.214	0.336	-0.695	-0.652	-0.606	0.078	0.310
坡度	0.099	0.677	-0.410	0.029	0.521	-0.678	-0.634	-0.060	-0.487	0.672
郁闭度	-0.222	-0.532	0.314	-0.270	-0.398	0.240	0.855*	-0.076	0.497	-0.290
性状	胸径	枝下高	冠幅	一级侧 枝总数	最大侧 枝长	最大侧 枝粗	侧枝 密度	通直度	高径比	冠径比
海拔	-0.097	-0.248	-0.771	0.577	-0.636	-0.535	-0.071	0.678	0.093	-0.397
坡向	0.293	0.410	0.098	-0.734	0.524	0.517	-0.705	-0.267	0.012	0.073
坡度	0.744	0.905*	-0.004	-0.631	0.292	0.424	-0.489	0.203	-0.255	-0.492
郁闭度	-0.583	-0.312	0.227	0.860*	-0.744	-0.567	0.810	-0.127	0.400	0.388

说明：坡向规定正东方向为 0°，按顺时针方向依次求角度，再求其正弦值。

2.6 杜松天然群体表型聚类分析

利用欧氏平均距离法，对杜松 6 个群体的 20 个表型数据进行聚类分析(图 1)。以欧氏平均距离 0.75 为阈值，6 个群体明显分为 4 组，其中群体 III 与群体 V 表型特征相似，群体 I 与它们距离相近，这 3 个群体归为一类；群体 II，群体 IV 和群体 VI 均单独归为一类。

3 结论与讨论

通过对宁夏贺兰山 6 个杜松天然群体的 20 个表型性状的调查研究，发现保护区内杜松表型变异极其丰富，多数性状在群体间和群体内存在广泛变异且差异显著。这些差异是其自身遗传因素和环境因素共同影响的结果。方差分析表明：球果、种子、胸径等 15 个表型性状在群体间都存在显著差异($P < 0.05$)；除了球果长/球果宽和种子长外，其余性状在群体内都存在极显著差异($P < 0.01$)。说明这些性状稳定性较差，且受到一定环境压力的影响^[19]，导致这些差异的因素一方面是其自身遗传因素，另一方面可能是受环境因素的影响。经相关性分析还发现，针叶长和一级侧枝总数随郁闭度的增大而变大；针叶宽则随海拔的升高而增大，针叶变宽可能与间接地造成维管组织的加粗而增强水分供应有关^[7]；枝下高随着坡度的增大而增大；种子长/种子宽与坡向有着极密切关系，即朝阳面的种子长/种子宽比朝阴面的要小。杜松与油松 *Pinus tabulaeformis* 混交的群体，其郁闭度均较高，或株间距较小，或位于油松林下及林缘。一般来说，不同群体以及同一群体不同个体所处生境不同，其所受的光照、风力、水分等的影响则不同，有关其适应机制还有待继续研究。

群体间变异越大，说明该生物适应的环境越广，它与地理、生殖隔离也有关^[19]，这显然对选育杜松优质种质资源具有重要意义。杜松 20 个表型性状的平均表型分化系数为 66.63%，群体内的变异为 33.37%，说明群体间变异显著高于群体内变异，群体间变异是杜松的主要变异来源。不同海拔显著的光

照、水分等差异,致使不同海拔群体的生长、发育和繁殖等均有所差别,野外调查中发现,低海拔群体枝叶较嫩绿,而高海拔群体枝叶已部分老化呈暗绿色。群体间的多样性程度大于群体内的多样性,这主要是杜松为了适应贺兰山复杂多变的生态地理环境所致,也是杜松抗逆性强,适应性广的原因,因此,可以推断杜松的遗传改良前景是广阔的。在日后遗传改良工作中除了进行优良种源、优良群体选择和利用外,还应加大优良个体选择和利用的力度。

在20个调查的表型性状中,枝下高的变异系数最大,球果长的变异最小,平均变异系数为39.050%,这表明枝下高较其他性状变异大,球果长的稳定性较高。杜松6个天然群体所有表型性状的平均变异系数为12.419%~108.339%。其中种群II的变异系数最大,该群体与灰榆 *Ulmus glaucescens* 混交,且分布较稀疏。

在野外调查中我们还发现,该群体位于路旁,易受到野生动物的啃食和人为干扰,不同个体以及同一个体不同部位所处的光照、风力、水分等条件差别明显,因而表型性状在此群体内的变异幅度最大。杜松表型性状间相关分析还表明,球果长、种子长和树高是杜松较为关键和重要的表型性状,对表型性状的测定效率有极为重要的影响,而这些表型性状与海拔、坡度、坡向和郁闭度的相关性较弱,可能受气候因子、土壤质地、基岩类型等的影响更大些,有关其适应机制还有待于进一步研究。杜松群体表型特征既没有按地理距离,也没有按海拔梯度而聚类,这进一步说明了群体间表型性状的多样性以及变异的不连续性,同时也表明了生物多样性保护任务的艰巨性。罗建勋等^[7]认为利用云杉 *Picea asperata* 群体表型性状进行群体的初步区划是可行的。因此,我们认为依据杜松天然群体主要表型性状聚类分析结果进行种源划分也是可行的。

参考文献:

- [1] 褚胜利,李登武,李景侠. 陕西府谷杜松自然保护区杜松群落特征研究[J]. 干旱地区农业研究, 2008, **26** (2): 165 - 170.
CHU Shengli, LI Dengwu, LI Jingxia. Study on the feature of *Juniperus rigida* community in Fugu Nature Reserve in Shaanxi Province [J]. *Agric Res Arid Area*, 2008, **26** (2): 165 - 170.
- [2] 褚胜利,李登武,李景侠. 陕西府谷杜松自然保护区杜松种群结构与生命表分析[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2008, **45** (1): 176 - 180.
CHU Shengli, LI Dengwu, LI Jingxia. Study on the population structure and life table of the endangered population of *Juniperus rigida* in Fugu Nature Reserve in Shaanxi Province [J]. *J Sichuan Univ Nat Sci Ed*, 2008, **45** (1): 176 - 180.
- [3] 李景侠,张文辉,杨赵洁. 陕西省地方重点保护植物及保护对策[J]. 西北林学院学报, 1999, **14** (3): 6 - 12.
LI Jingxia, ZHANG Wenhui, YANG Zhaojie. On the important native conservative plants in Shaanxi province and strategies of conservation [J]. *J Northwest For Univ*, 1999, **14** (3): 6 - 12.
- [4] 高艳平,胡玉山. 干旱寒冷地区园林绿化优良树种——杜松[J]. 河北林业科技, 2005(4): 108.
GAO Yanping, HU Yushan. An excellent species for landscape greening on arid and cold region: *Juniperus rigida* [J]. *J Hebei For Sci Technol*, 2005(4): 108.
- [5] 曾杰,白嘉雨. 植物天然居群表型变异研究的几个热点问题[J]. 广西林业科学, 2007, **36** (2): 65 - 70.
ZENG Jie, BAI Jiayu. Some hot issues on phenotypic variation of natural plant populations [J]. *Guangxi For Sci*, 2007, **36** (2): 65 - 70.
- [6] 葛颂,洪德元. 遗传多样性及其检测方法[G]//钱迎倩,马克平. 生物多样性研究的理论与方法. 北京: 中国科学技

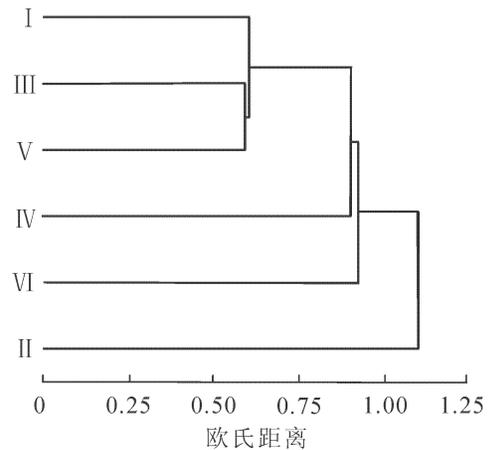


图1 杜松6个天然群体表型性状的聚类结果
Figure 1 UPGMA cluster based on the phenotypic traits of 6 populations of *Juniperus rigida*

- 术出版社, 1994: 123 - 140.
- [7] 罗建勋, 李晓清, 孙鹏, 等. 云杉天然群体的表型变异[J]. 东北林业大学学报, 2003, **31** (1): 9 - 11.
LUO Jianxun, LI Xiaoqing, SUN Peng, *et al.* Phenotypic variation in natural population of *Picea asperata* [J]. *J Northeast For Univ*, 2003, **31** (1): 9 - 11.
- [8] 李文英, 顾万春. 蒙古栎天然群体表型多样性研究[J]. 林业科学, 2005, **41** (1): 49 - 56.
LI Wenyong, GU Wanchun. Study on genetic diversity of natural populations in *Quercus mongolica* [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, **41** (1): 49 - 56.
- [9] 胡天华, 王继飞, 周全良. 宁夏贺兰山野生木本观赏植物资源及开发利用[J]. 农业科学研究, 2009, **30** (2): 39 - 43.
HU Tianhua, WANG Jifei, ZHOU Quanliang. Wild woody ornamental plant resources and their utilization in Helan Mountain in Ningxia [J]. *J Agric Sci*, 2009, **30** (2): 39 - 43.
- [10] 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.
LI Bin, GU Wanchun, LU Baoming. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. *Biodiversity Sci*, 2002, **10** (2): 181 - 188.
- [11] 刘青华, 金国庆, 张蕊, 等. 24年生马尾松生长、形质和木材基本密度的种源变异与种源区划[J]. 林业科学, 2009, **45** (10): 55 - 61.
LIU Qinghua, JIN Guoqing, ZHANG Rui, *et al.* Provenance variation in growth, stem-form and wood density of masson pine at 24-year-old and the provenance division [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, **45** (10): 55 - 61.
- [12] 季孔庶, 樊民亮, 徐立安. 马尾松无性系种子园半同胞子代变异分析和家系选择[J]. 林业科学, 2005, **41** (6): 43 - 49.
JI Kongshu, FAN Minliang, XU Li'an. Variation analysis and plus family selection of half-sib progenies from clonal seed orchard of *Pinus massoniana* [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, **41** (6): 43 - 49.
- [13] 辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 等. 川西云杉天然种群表型多样性[J]. 植物生态学报, 2009, **33** (2): 291 - 301.
GU Yunjie, LUO Jianxun, WU Yuanwei, *et al.* Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* Sichuan, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2009, **33** (2): 291 - 301.
- [14] FALKENHAGEN E R, NASH S W. Multivariate classification in provenance research [J]. *Silv Gen*, 1978, **27** (1): 14 - 23.
- [15] 葛颂, 王明麻, 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.
GE Song, WANG Mingxiu, CHEN Yuewu. An analysis of populations genetic structure of masson pine by isozyme technique [J]. *Sci Silv Sin*, 1988, **24** (4): 399 - 409.
- [16] 张恒庆, 安丽佳, 祖元刚. 天然红松种群形态特征地理变异的研究[J]. 生态学报, 1999, **19** (6): 932 - 938.
ZHANG Hengqing, AN Lijia, ZU Yuangang. Geographical variation of morphology characters for natural populations of *Pinus koraiensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 1999, **19** (6): 932 - 938.
- [17] 张含国, 高士新, 张敏莉, 等. 长白落叶松天然群体遗传结构的研究[J]. 东北林业大学学报, 1995, **23** (6): 21 - 31.
ZHANG Hanguo, GAO Shixin, ZHANG Minli, *et al.* Study on natural population genetic structure of *Larix olgensis* Henry [J]. *J Northeast For Univ*, 1995, **23** (6): 21 - 31.
- [18] 王娅丽, 李毅. 祁连山青海云杉天然群体的种实性状表型多样性[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (2): 355 - 362.
WANG Yali, LI Yi. Study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountain, China [J]. *J Plant Ecol*, 2008, **32** (2): 355 - 362.
- [19] 周连第, 兰彦平, 曹庆昌, 等. 板栗叶片性状表型多样性研究[J]. 中国农学通报, 2005, **21** (9): 136 - 139.
ZHOU Liandi, LAN Yanping, CAO Qingchang, *et al.* Geographical variation of morphologic characteristics of *Castanea mollissima* seeds and legumes [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, **21** (9): 136 - 139.