

夏蜡梅天然群体表型变异及分布特征

陈香波^{1,2} 叶文国³ 田旗⁴ 张启翔¹

(1 北京林业大学园林学院 国家花卉工程技术研究中心 2 上海市园林科学研究所
3 浙江省天台县林业局 4 上海辰山植物园)

摘要:选取夏蜡梅自然分布区8个群体,对花部、叶部、果部和种子的22个性状进行了系统调查与分析,以揭示夏蜡梅天然群体的表型变异特征及变异规律。结果显示:夏蜡梅天然群体存在丰富的表型变异,20个表型性状在群体间与群体内差异均达到极显著水平($P < 0.01$),平均变异系数为12.15%(6.40%~45.87%),平均表型分化系数为41.87%(1.14%~85.07%)。群体内变异(58.13%)大于群体间变异(41.87%);夏蜡梅花色(外被片颜色)表现为白、浅粉、粉、粉红4种类型,不同群体间各花色比例各有不同;各表型性状与生态因子间相关性分析结果显示,22个表型性状中有8个和生态因子呈显著相关。通过表型性状UPGMA聚类分析可以将8个群体划分为4个类群,表型性状分化体现为连续性的地理分布格局。

关键词: 夏蜡梅; 天然群体; 表型变异; 地理变异格局

中图分类号: S685.99 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2010)02-0133-08

CHEN Xiang-bo^{1,2}; YE Wen-guo³; TIAN Qi⁴; ZHANG Qi-xiang¹. **Phenotypic variation and distribution pattern of natural populations of *Sinocalycanthus chinensis*.** *Journal of Beijing Forestry University* (2010) 32(2) 133-140 [Ch, 37 ref.]

1 National Engineering Research Center for Floriculture, College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, 100083 P. R. China;

2 Shanghai Landscape Gardening Research Institute 200232 P. R. China;

3 Tiantai Forestry Bureau Zhejiang Province 317200 P. R. China;

4 Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602 P. R. China.

In order to show the phenotypic variation of eight natural populations of *Sinocalycanthus chinensis*, 22 phenotypic traits including flowers, leaves, fruits and seeds were investigated. Significant variations among and within populations were found ($P < 0.01$). The average coefficient of variation (CVs) was 12.15% (ranging from 6.40% to 45.87%), while the average phenotypic differentiation coefficient (V_{st}) was 41.87% (ranging from 1.14%~85.07%). The variation within eight populations (58.13%) was larger than that among populations (41.87%). The outer-perianth color of *S. chinensis* varied from white, baby pink, pink to dark pink and the proportion of outer-perianth color varied among different populations. Among the 22 phenotypic traits, eight showed a significant relation with ecological factors. According to a UPGMA cluster analysis, the eight populations were divided into four groups. The differentiation of phenotypic traits was consistent with the geological distribution of *S. chinensis* populations.

Key words *Sinocalycanthus chinensis*; natural population; phenotypic variation; geological variation pattern

收稿日期:2009-01-18

基金项目:国家环保部重大项目(物种08一二三一)、上海市绿化和市容管理局项目(G060208)。

第一作者:陈香波,博士,高级工程师。主要研究方向:园林植物资源与生物技术。电话:021-54357597 Email:cxb666@hotmail.com 地址:200232 上海市园林科学研究所。

责任作者:张启翔,教授,博士生导师。主要研究方向:园林植物资源与育种。电话:010-62338005 Email:zqx@bjfu.edu.cn 地址:100083 北京市清华东路35号北京林业大学园林学院。

(本刊网址:<http://www.bjfujournal.cn>, <http://journal.bjfu.edu.cn>) All rights reserved. <http://www.cnki.net>

植物经过长期自然选择,必将在形态与生理适应方面产生不同的分化,特别在不同环境作用下,形态变异更趋具有适应特征^[1],形态变异可以一定程度上反映遗传变异的大小^[2]。对于广布种来说,可能产生不同的地理生态型,而对种群个体数量少、分布区狭小的某些濒危植物,尽管可能遗传多样性水平较低^[3],但表型变异依然存在,从种群进化与保育的角度考虑这类变异具有更重要的意义^[4]。

夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)为蜡梅科(Calycanthaceae)夏蜡梅属(*Sinocalycanthus*)落叶灌木,花型独特观赏价值高,是一种中国特有的珍稀野生花卉,在蜡梅科中具有特殊的分类地位及系统进化研究价值。作为夏蜡梅属的唯一代表,夏蜡梅自20世纪60年代在我国浙江被首次发现以来,受到国内外学者的广泛关注^[5-6]。夏蜡梅的发现为世界蜡梅科增加了新的成员,同时其独特的花型、花期(5—6月)又与蜡梅科其他种显著区别^[7],由于其较高的观赏价值被用来作杂交亲本,与分布于北美的美国蜡梅(*Calycanthus floridus*)杂交育成新品种^[8-9]。迄今在夏蜡梅种群群落学、形态解剖、生理生态、植物化学等方面已经做了大量基础性研究^[10-13]。

夏蜡梅分布区狭小,仅在浙江临安、天台等地呈片断化分布,群体间基因流受阻导致遗传分化明显,群体总的遗传多样性偏低,从生化(等位酶)与分子标记的研究结果中已得到证实^[14-17],而作为最直观、也是最能体现变异特点的形态性状(表型)变异分析在夏蜡梅中只有个别针对不同生境夏蜡梅果实、种子形态变异的研究^[18],对主要观赏部位的花部,包括花色、花径以及花被片形态、大小等表型变异还未有系统、针对全分布区的调查与分析。

全面调查夏蜡梅野生资源表型变异,了解其群体种质遗传多样性,对于开发夏蜡梅这一珍稀野生

观赏植物具有重要意义。本研究选取夏蜡梅典型分布地8个群体,对其22个表型性状进行了系统调查与分析,揭示出夏蜡梅自然群体的表型变异特征及变异规律,为进一步进行种质创新及合理开发利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 群体选取及试验材料的采集

夏蜡梅主要分布地在浙江西北部及东部,集中于临安县的顺溪、颊口、龙岗及天台龙溪乡一带^[19-20],分布地植被类型以亚热带常绿阔叶林为主,位置较集中于海拔600~900 m的中山溪沟两侧。顺溪是夏蜡梅种群的分布中心之一,数量多、群落保存较为完整,大明山风景旅游因夏蜡梅而闻名,该地专门辟有夏蜡梅保护区。实地调查中,在与天目山清凉峰东坡相接壤的安徽绩溪龙须山附近发现有夏蜡梅群落分布^[21]。汇总所有有关夏蜡梅分布的具体资料,选取全分布地8个有代表性群体,分别于2008年5月夏蜡梅花期、9—10月果期对花部、果部以及种子性状进行了系统调查与采集。各群体相对地理位置见图1,群落基本情况见表1。

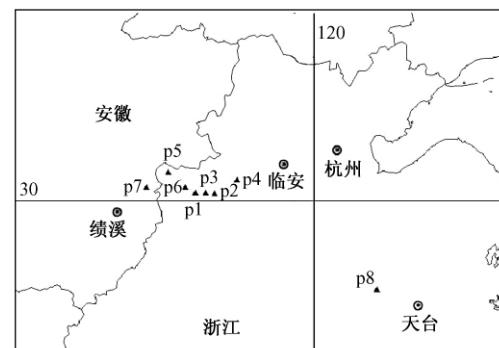


图1 夏蜡梅调查群体位置示意图

Fig. 1 Map of the location of sampled populations of *S. chinensis*

表1 夏蜡梅采样群落基本情况

Tab. 1 Geographic location and community types of the sampled populations of *S. chinensis*

群体编号	地点	经纬度	海拔/m	坡向	坡度/(°)	群落类型
P1	浙江临安大明山西坑	30°02'N, 118°58'E	459~659	东北坡	30	檫木—夏蜡梅群落
P2	浙江临安大明山景区	30°02'N, 118°59'E	664~929	东北坡	30	夏蜡梅灌丛
P3	浙江临安顺溪乡横源	30°02'N, 118°57'E	822~830	北坡	45	化香—夏蜡梅群落
P4	浙江临安颊口镇前坑	30°05'N, 119°01'E	599~626	西北坡	50	杉木—夏蜡梅群落
P5	浙江临安清凉峰马嘶	30°08'N, 118°54'E	747~767	东北坡	50	杉木—夏蜡梅群落
P6	浙江临安顺溪乡直源	30°03'N, 118°56'E	715~864	东北坡	30	小叶青冈—夏蜡梅群落
P7	安徽绩溪龙须山	30°03'N, 118°41'E	854~908	东北坡	30	化香—夏蜡梅群落
P8	浙江天台大雷山	28°59'N, 120°46'E	714~725	东北坡	25	杉木—夏蜡梅群落

注:檫木(*Sassafras tzumu*)、化香(*Platycarya strobilacea*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、小叶青冈(*Quercus myrsinaefolia*)。

夏蜡梅花期自5月下旬一直延续至6月初,但同一植株花基本是顺次开放的,为达到观测的准确

性,尽量避免因花开放时期不同造成花径大小差异,确定选择完全开放的花朵测定花径、花被片各项指

标;叶片测定选用枝条顶部以下第3~4片叶,以达到测量标准的统一。此外,夏蜡梅外被片分3轮,测定时选取最内轮3片测定长、宽分别取平均值,内被片测定选取中等大小的3片测定长、宽取平均值。

1.2 测定方法

每群体选取10株个体采样,株间距大于10 m,每株采集5朵完全开放的花朵测量花径、花梗长、花被片(外被片、内被片)长、宽等各项数据指标,计数外被片、内被片以及可育雄蕊数目,同时记录花色并拍照;每株采取枝条顶部以下第3~4片叶共5片叶,测定叶长、叶宽;果实采集每群体选取20株,每株采集3个果实测定果长、果宽,称取果实重量;将每株采集的3个果实种子取出混合后随机采取3粒种子测定种长、种宽,称量单粒种子重。以上测定中,长度测量均采用电子游标卡尺(测量精度0.01 mm),果实重量、单粒种子重以电子天平进行测定(测量精度0.01 g)。

采集群体内5个地点0~20 cm土样带回,混合后测试土壤有机质含量、水解氮、速效磷、土壤pH值、土壤电导值、含盐量及田间持水量等土壤指标^[22]。

1.3 统计分析方法

对各性状采用巢式设计方差分析比较群体内和群体间的差异显著性^[23~25],线性模型为: $Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{i(j)} + \varepsilon_{ij(k)}$,式中: 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, S_i 为群体间效应值, $T_{i(j)}$ 为群体内单株效应值, $\varepsilon_{ij(k)}$ 为随机误差。以表型分化系数(V_{st})反映群体间表型分化^[26]。 $V_{st} = \sigma_{t/s}^2 / (\sigma_{t/s}^2 + \sigma_s^2)$,式中: $\sigma_{t/s}^2$ 为群体间的方差分量, σ_s^2 为群体内的方差分量。

利用EXCEL2003计算各表型性状的平均值及变异系数CV。采用DPS软件,对夏蜡梅各表型性状之间以及各表型性状和采集点的地理生态因子进行相关分析,同时采用欧氏距离系数,非加权配对算术平均法(UPGMA)进行聚类分析^[27]。

2 结果与分析

2.1 花色表型变异

夏蜡梅花被片具有二型性,外被片稍大呈花瓣状,白色边缘淡紫红色;内被片肉质较厚,白色,中部以下淡黄色,基部散生有紫色斑点。外被片无论从大小或是形态与内被片均显著不同,而夏蜡梅花色一般指的是外被片颜色。调查中发现夏蜡梅花色在同一群体呈现自纯白至粉红多种颜色的过渡,大体由浅至深可划分4种基本颜色:白、浅粉、粉、粉红。在不同群体间各花色比例各有不同(图2)。如大明

山2个群体与天台大雷山群体未见有粉红色花出现,而以白色花(天台大雷山)与浅粉色花(大明山群体)居多;在顺溪直源、横源、前坑、清凉峰马啸以及安徽龙须山群体的夏蜡梅花覆盖由白至粉红的所有花色类型,清凉峰马啸群体夏蜡梅以粉红色花占的比例最大(45%),龙须山群体的夏蜡梅仅有个别粉红色花植株存在(5%)。花色在同一植株上基本表现为同一种花色,因此应该作为稳定的表型性状代表个体间差异。

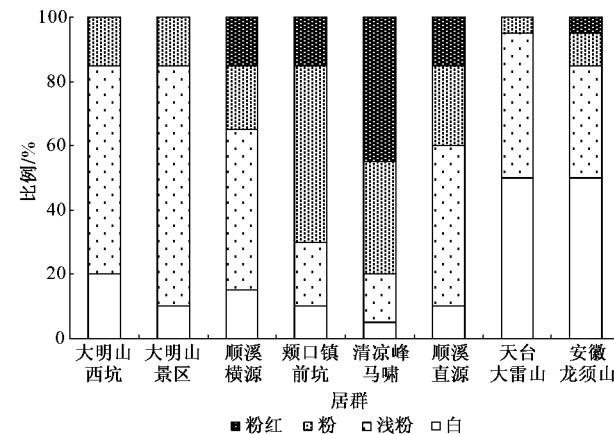


图2 夏蜡梅不同群体花色比例分布

Fig. 2 Distribution pattern of outer-perianth color among populations of *S. chinensis*

2.2 表型数量变异特征

夏蜡梅花部、叶部、果实、种子等表型性状在群体间和群体内的差异分析见表2。22个表型性状中,除外被片数目在群体间与果实长宽比在群体内差异不显著外,其余20个性状在群体间与群体内差异均达到了极显著水平,表明夏蜡梅表型性状无论在群体间或是群体内均存在广泛的变异。

各性状平均值及变异系数见表3。天台大雷山群体(P8)夏蜡梅在花梗长、内被片数、内被片形状指数(长宽比)以及叶宽、叶柄长、果宽、单粒种子重、种长、种宽等性状数值平均值均为最大,而在花径、外被片长、外被片宽、外被片形状指数(长宽比)、内被片宽、果长、果实形状(长宽比)等性状数值最小,与其他群体显著区别,表明该群体花小、外被片稍圆,果实形状趋短(果实长宽比小),种子个体最大、重量最重。花径最大的群体为浙江清凉峰夏蜡梅群体,平均值达到69.40 mm,与天台群体相差12.54 mm,可知夏蜡梅群体间花大小差别非常显著。

从群体间各性状变异系数的平均值看:天台大雷山群体(P8)夏蜡梅群体变异系数最大,说明该群体性状值离散程度大,变异最为丰富;其次为临安大明山2个群体(P1、P2),变异系数在13.00%以上;

而性状变异幅度最小的为安徽龙须山群体(P7),仅为9.76%。该群体表型多样性相对较低。

表 2 夏蜡梅群体间群体内表型性状方差分析结果

Tab. 2 Analysis of variance of phenotypic traits among and within populations of *S. chinensis*

性状	均方(自由度)			F	
	群体间	群体内	机误	群体间	群体内
花径 F _W	849. 41(7)	155. 85(72)	24. 12(320)	5. 45 **	6. 46 **
花梗长 F _P	517. 45(7)	267. 36(72)	89. 74(320)	1. 94 **	2. 98 **
外被片数 O _N	3. 23(7)	2. 99(72)	0. 92(320)	1. 08	3. 29 **
外被片长 O _L	167. 82(7)	32. 28(72)	5. 91(320)	5. 20 **	5. 47 **
外被片宽 O _W	103. 91(7)	24. 10(72)	4. 54(320)	4. 31 **	5. 30 **
外被片长宽比 O _R	0. 13(7)	0. 02(72)	0. 01(320)	6. 20 **	2. 02 **
内被片数 I _N	20. 88(7)	1. 67(72)	0. 75(320)	12. 48 **	2. 23 **
内被片长 I _L	6. 15(7)	3. 36(72)	0. 96(320)	1. 83 *	3. 49 **
内被片宽 I _W	22. 28(7)	4. 41(72)	0. 75(320)	5. 06 **	5. 91 **
内被片长宽比 I _R	0. 23(7)	0. 03(72)	0. 01(320)	7. 10 **	3. 05 **
可育雄蕊数 F _N	127. 95(7)	6. 54(72)	2. 09(320)	19. 56 **	3. 14 **
叶长 L _L	1 811. 21(7)	682. 36(72)	188. 35(320)	2. 65 **	3. 62 **
叶宽 L _W	1 048. 62(7)	237. 93(72)	92. 96(320)	4. 41 **	2. 56 **
叶长宽比 L _R	0. 21(7)	0. 04(72)	0. 02(320)	5. 57 **	1. 88 **
叶柄长 L _P	31. 37(7)	6. 33(72)	1. 88(320)	4. 95 **	3. 37 **
果长 G _L	226. 66(7)	28. 24(152)	15. 99(320)	8. 02 **	1. 76 **
果宽 G _W	93. 59(7)	13. 37(152)	9. 35(320)	7. 00 **	1. 43 **
果实长宽比 G _R	2. 37(7)	0. 09(152)	0. 07(320)	25. 71 **	1. 24
种子重 S _T	0. 039 0(7)	0. 003 1(152)	0. 000 5(320)	12. 64 **	5. 96 **
种子长 S _L	30. 31(7)	1. 73(152)	0. 33(320)	17. 49 **	5. 29 **
种子宽 S _W	7. 53(7)	0. 36(152)	0. 18(320)	20. 81 **	2. 00 **
种子长宽比 S _R	0. 62(7)	0. 05(152)	0. 02(320)	13. 25 **	2. 15 **

注：**表示差异极显著($P < 0.01$)，*表示差异显著($P < 0.05$) 表5 同此。

表 3 夏蜡梅表型性状平均值及变异系数

Tab. 3 Mean values and coefficients of variation of phenotypic traits of *S. chinensis* populations

性状	群体														$\bar{CV}/\%$		
	P1		P2		P3		P4		P5		P6		P7		P8		
	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	\bar{x}	CV/%	
F_W	62.10 ^{ABC}	10.70	61.87 ^{BC}	16.10	63.70 ^{ABC}	8.42	65.48 ^{AB}	7.90	69.40 ^A	6.23	65.82 ^{AB}	7.02	69.07 ^{AB}	6.00	56.86 ^C	20.25	10.33
F_P	24.79 ^{AB}	56.80	20.78 ^{AB}	55.50	22.58 ^{AB}	63.50	24.57 ^{AB}	51.20	20.70 ^{AB}	37.53	22.90 ^{AB}	31.50	18.52 ^B	30.05	29.03 ^A	40.81	45.87
O_N	12.30 ^A	12.30	12.30 ^A	12.40	12.00 ^A	8.99	12.10 ^A	7.85	12.60 ^A	6.99	12.40 ^A	6.72	12.60 ^A	4.77	12.70 ^A	10.73	8.85
O_L	29.03 ^{BCDE}	11.20	29.20 ^{BCDE}	15.50	29.45 ^{ABCD}	8.69	29.45 ^{ABC}	9.37	30.43 ^{AB}	5.91	30.82 ^{AB}	7.32	32.62 ^A	6.86	26.18 ^{CE}	18.57	10.43
O_W	22.07 ^C	11.30	22.35 ^{BC}	17.40	22.05 ^C	11.10	23.40 ^{ABC}	10.10	25.48 ^A	9.87	22.45 ^{BC}	10.52	25.08 ^{AB}	8.62	21.78 ^C	18.29	12.14
O_R	1.32 ^{AB}	5.30	1.32 ^{AB}	8.36	1.35 ^{AB}	11.10	1.30 ^{AB}	6.15	1.27 ^{BC}	8.33	1.38 ^A	8.86	1.30 ^{AB}	5.38	1.21 ^C	11.97	8.18
I_N	10.12 ^{AB}	7.37	9.34 ^C	10.30	9.20 ^C	9.35	8.30 ^D	11.20	9.56 ^{BC}	10.81	8.84 ^{CD}	12.17	9.16 ^C	10.19	10.28 ^A	10.41	10.22
I_L	13.79 ^A	12.90	13.06 ^A	8.19	13.76 ^A	7.85	13.53 ^A	5.69	13.71 ^A	6.25	13.44 ^A	4.29	14.01 ^A	4.62	13.02 ^A	14.61	8.06
I_W	11.69 ^{AB}	16.90	10.69 ^{AB}	13.80	10.78 ^{AB}	6.52	9.92 ^B	6.85	10.32 ^B	8.66	9.84 ^B	8.38	10.60 ^{AB}	7.84	9.59 ^B	15.04	10.49
I_R	1.18 ^C	13.60	1.24 ^{BC}	9.71	1.28 ^{ABC}	7.81	1.37 ^A	5.84	1.33 ^{AB}	7.80	1.37 ^A	7.43	1.33 ^{AB}	6.77	1.37 ^A	13.45	9.05
F_N	19.48 ^A	9.74	18.94 ^A	9.56	16.32 ^B	7.66	14.42 ^C	8.95	17.10 ^B	8.46	16.16 ^B	9.87	16.70 ^B	6.65	16.72 ^B	16.17	9.63
L_L	134.80 ^B	13.90	142.20 ^{AB}	12.30	151.50 ^A	9.81	153.00 ^A	9.22	146.60 ^{AB}	11.26	149.40 ^{AB}	9.55	143.30 ^{AB}	12.28	149.70 ^{AB}	12.87	11.40
L_W	86.58 ^B	13.90	87.83 ^B	14.40	93.14 ^{AB}	11.00	95.04 ^{AB}	10.40	91.51 ^{AB}	11.19	92.45 ^{AB}	9.50	97.93 ^A	10.85	99.92 ^A	12.51	11.71
L_R	1.56 ^{AB}	10.70	1.63 ^A	9.00	1.64 ^A	9.14	1.62 ^A	8.61	1.61 ^A	12.53	1.62 ^A	8.72	1.46 ^B	7.20	1.50 ^B	9.62	9.44
L_P	10.10 ^{ABC}	18.00	9.97 ^{ABC}	15.60	9.57 ^{BC}	12.70	10.60 ^{ABC}	12.80	9.27 ^C	15.63	9.12 ^C	16.24	10.82 ^{AB}	15.33	11.40 ^A	20.51	15.85
G_L	37.74 ^B	12.40	39.57 ^{AB}	13.40	37.73 ^B	11.90	40.70 ^A	11.30	37.78 ^B	8.82	40.17 ^{AB}	12.62	40.08 ^{AB}	10.02	34.82 ^C	11.30	11.46
G_W	19.32 ^C	15.00	19.75 ^{BC}	16.90	18.73 ^C	17.60	19.01 ^C	18.10	21.14 ^{AB}	12.58	18.31 ^C	21.01	21.21 ^{AB}	16.22	21.84 ^A	13.33	16.35
G_R	1.97 ^C	10.20	2.03 ^C	13.10	2.05 ^{BC}	15.30	2.19 ^{AB}	14.90	1.81 ^D	11.31	2.21 ^A	17.65	1.93 ^{CD}	16.33	1.61 ^E	10.36	13.65
S_T	0.26 ^{BCD}	14.20	0.29 ^{ABC}	9.46	0.29 ^D	13.70	0.31 ^{BCD}	13.20	0.27 ^{CD}	10.80	0.29 ^{AB}	12.60	0.27 ^{CD}	10.00	0.34 ^A	14.40	12.30
S_L	13.19 ^C	6.86	13.87 ^B	6.34	13.48 ^C	6.84	14.17 ^B	6.68	12.74 ^B	5.15	13.46 ^A	7.76	13.53 ^B	5.73	15.10 ^A	5.85	6.40
S_W	6.13 ^D	9.87	6.70 ^{AB}	6.28	6.70 ^{AB}	9.48	7.16 ^{BC}	6.81	6.99 ^{ABC}	7.06	6.88 ^D	4.94	6.89 ^{CD}	5.47	7.29 ^A	6.50	7.05
S_R	2.17 ^A	10.50	2.08 ^{AB}	6.97	2.03 ^{BC}	10.70	1.99 ^{BC}	7.95	1.83 ^D	7.27	1.96 ^C	7.76	1.97 ^{BC}	7.62	2.08 ^{AB}	8.41	8.40
$\bar{CV}/\%$		13.81		13.66		12.68		11.41		10.47		11.02		9.76		14.36	12.15

注: F_W 、 F_P 、 O_{LW} 、 O_W 、 I_L 、 I_W 、 L_L 、 L_W 、 L_P 、 G_L 、 G_W 、 S_L 、 S_W 单位为 mm; S_T 单位为 g; 表中 A ~ D 表示经邓肯氏新复极差法检验在 0.01 水平上差异显著性, 有相同字母代表差异不显著, 反之则差异极显著。

所有 22 个表型性状变异幅度在 6.40% ~ 45.87%; 内、外被片性状的变异幅度相当(平均变
45.87% 之间, 平均为 12.15%; 最大的花梗长为 45.87% 之间, 平均为 12.15%; 最大的花梗长为
异系数分别为 9.45% 与 9.90%); 叶部性状变异较

大, 平均变异系数为 12.10%; 果实变异平均值为 13.82%; 种子性状变异最小, 平均变异系数为 8.54%。综合分析, 夏蜡梅表型性状变异排序为花梗长 > 果实 > 叶部 > 花径 > 内外花被片 > 种子, 种子性状相对较为稳定, 而花梗长与果部性状变异较大, 无论在群体间或是群体内个体间差异均较大, 性状最不稳定。这与张文标等^[18]对不同生境夏蜡梅果实、种子形态变异调查结果基本一致。种子形态性状的表型变异较果实小, 夏蜡梅种子表型相对较为稳定。

2.3 群体间表型分化

按巢式设计将表型变异加以分解, 分别计算群

体间、群体内方差分量占总变异的百分比, 结果见表 4。22 个表型性状平均, 群体间表型方差分量占总变异的 19.34%, 群体内方差分量占总变异的 25.67%。群体间表型分化系数在 1.14% ~ 85.07%, 最大的是果实形状指数(长宽比), 最小的为外被片数目, 其中群体间变异大于群体内变异 ($V_{st} > 50\%$) 的性状有内被片数目、可育雄蕊数、果实形状指数(长宽比)、种宽等, 其余性状均是群体间变异小于群体内变异或相当。群体间平均表型分化系数为 41.87%, 小于群体内变异(58.13%), 群体内变异是夏蜡梅表型变异的主要来源。

表 4 夏蜡梅表型性状方差分量及群体间表型分化系数

Tab. 4 Variance components and differentiation coefficients of phenotypic traits among populations of *S. chinensis*

性状	方差分量			方差分量百分比/%			$V_{st} / \%$
	群体间	群体内	机误	群体间	群体内	机误	
F_w	13.871 2	26.350 0	24.120	21.56	40.95	37.49	34.49
F_p	5.001 8	35.524 0	89.740	3.84	27.27	68.89	12.34
O_n	0.004 8	0.415 0	0.915	0.36	31.09	68.55	1.14
O_l	2.710 8	5.274 0	5.910	19.51	37.96	42.53	33.95
O_w	1.596 2	3.912 0	4.540	15.89	38.93	45.18	28.98
O_r	0.002 2	0.002 2	0.010	15.04	15.32	69.64	49.54
I_n	0.384 2	0.184 0	0.750	29.15	13.96	56.90	67.62
I_l	0.055 8	0.480 0	0.960	3.73	32.09	64.18	10.41
I_w	0.357 4	0.732 8	0.746	19.46	39.91	40.63	32.78
I_r	0.003 9	0.004 4	0.010	21.23	24.07	54.70	46.86
F_n	2.428 2	0.891 0	2.085	44.93	16.49	38.58	73.16
L_l	22.577 0	98.802 0	188.350	7.29	31.90	60.81	18.60
L_w	16.213 8	28.994 0	92.960	11.73	20.98	67.28	35.87
L_r	0.003 4	0.003 6	0.019	12.94	13.87	73.19	48.28
L_p	0.500 8	0.890 2	1.879	15.31	27.22	57.46	36.00
G_l	3.307 0	4.083 0	15.990	14.14	17.46	68.39	44.75
G_w	1.337 0	1.340 0	9.350	11.12	11.14	77.74	49.94
G_r	0.038 0	0.006 7	0.070	33.14	5.81	61.05	85.07
S_t	0.000 6	0.000 9	0.000 5	30.45	44.11	25.45	40.84
S_l	0.476 3	0.466 7	0.330	37.42	36.66	25.92	50.51
S_w	0.119 5	0.060 0	0.180	33.24	16.69	50.07	66.57
S_r	0.009 6	0.008 3	0.022	23.94	20.89	55.16	53.40
平均				19.34	25.67	54.99	41.87

2.4 表型性状与生态因子间相关性

夏蜡梅各表型性状与分布地经度、纬度、海拔等地理因子以及实测土壤因子(土壤有机质、水解氮、速效磷、速效钾、pH、电导值、盐分含量、田间持水量)进行相关性分析, 结果见表 5。表型性状中, 花部性状及果部、种子性状与经度、纬度相关明显。其中花径(F_w)与外被片长(O_l)及外被片长宽比(O_r)变化趋势一致, 分别与经度呈显著负相关, 与纬度呈显著正相关; 花梗长正相反, 与经度呈极显著正相关, 与纬度呈显著负相关。种子性状中, 种长和种子重与经度呈极显著正相关, 与纬度呈显著负相关。显示由西向东、由北向南夏蜡梅花逐渐变小, 外被片

变得短而圆, 花梗则变长, 种子变长且重量偏重。花的重要组成部分外被片与花径最为相关(结果未列出), 其变化趋势与花径变化一致, 同时外被片形状(长宽比)也随之发生相应变化。经度、纬度对表型变异的影响归根结底是与当地气候, 特别是温度、光照、水分状况等密切相关的, 在低纬度地区(天台)夏蜡梅种子生长、成熟所接受的积温显然高于高纬度地区, 种子积累的干物质质量多, 因而该地种子也最重, 当然也有可能受遗传因素影响。各地理因子中海拔对表型变异的影响不明显, 这可能与夏蜡梅分布基本在海拔 600 m 以上, 各群体海拔梯度不很明显有关。

与分布地土壤因子的相关性分析结果表明,与夏蜡梅生殖有关的可育雄蕊数随土壤有机质、水解氮含量等增加呈减少的趋势,而植株营养生长叶片

则随之增加,说明土壤氮素营养水平促进营养生长而抑制生殖生长,这与普遍的土壤营养与植株生长关系结论一致^[28]。

表5 夏蜡梅表型性状与地理土壤因子间相关分析
Tab. 5 Correlation coefficients of phenotypic traits and geo-soil factors of *S. chinensis*

性状	经度	纬度	海拔	有机质	水解氮	速效磷	速效钾	pH	电导值	盐分含量	田间持水量
F _W	-0.741 7*	0.745 9*	0.357 5	0.482 0	0.623 3	0.466 6	-0.180 1	-0.047 6	0.511 2	0.511 3	0.322 3
F _P	0.844 5 **	-0.762 0*	-0.617 6	-0.065 8	-0.291 0	-0.375 6	0.520 5	-0.381 7	-0.471 6	-0.471 8	0.103 1
O _N	0.401 2	-0.539 3	0.259 7	-0.326 4	-0.246 2	0.078 1	0.122 3	0.191 2	-0.106 9	-0.106 4	-0.531 7
O _L	-0.778 7*	0.770 6*	0.383 3	0.391 1	0.563 5	0.471 7	-0.274 9	-0.013 7	0.448 5	0.448 7	0.222 2
O _W	-0.399 6	0.393 0	0.292 3	0.332 0	0.361 2	0.186 0	-0.135 3	0.244 8	0.483 8	0.484 0	0.168 2
O _R	-0.752 9*	0.740 8*	0.237 1	0.147 4	0.410 4	0.531 6	-0.255 9	-0.386 8	0.048 5	0.048 4	0.126 2
I _N	0.435 0	-0.585 9	-0.155 2	-0.656 9	-0.744 3*	-0.535 2	-0.054 1	0.335 6	-0.110 9	-0.110 6	-0.504 4
I _L	-0.641 9	0.599 3	0.155 0	0.258 1	0.301 1	0.167 8	-0.324 8	-0.068 0	0.527 8	0.527 9	0.235 8
I _W	-0.553 0	0.472 0	-0.035 7	-0.322 5	-0.331 3	-0.349 0	-0.601 4	0.311 0	0.281 6	0.281 5	-0.085 9
I _R	0.408 2	-0.333 8	0.235 5	0.654 9	0.656 0	0.559 2	0.734 3*	-0.389 7	0.100 3	0.100 4	0.347 8
F _N	-0.198 4	0.050 8	-0.088 2	-0.869 0 **	-0.789 9*	-0.475 3	-0.641 9	0.459 9	-0.243 5	-0.243 3	-0.663 1
L _L	0.339 5	-0.217 6	0.184 2	0.829 6*	0.734 6*	0.430 3	0.822 9*	-0.317 3	0.316 8	0.316 6	0.649 4
L _W	0.597 1	-0.598 4	0.300 9	0.353 9	0.281 6	0.301 1	0.542 7	-0.079 4	0.164 7	0.164 8	0.051 4
L _R	-0.361 9	0.486 2	-0.161 8	0.407 3	0.389 7	0.053 2	0.178 3	-0.181 5	0.138 7	0.138 3	0.589 0
L _P	0.688 5	-0.670 1	-0.188 0	-0.309 3	-0.484 2	-0.380 4	-0.043 0	0.237 1	-0.344 9	-0.344 9	-0.365 2
G _L	-0.692 4	0.777 8*	0.159 1	0.245 4	0.449 1	0.462 2	-0.410 1	-0.210 0	-0.095 2	-0.095 2	0.119 9
G _W	0.488 7	-0.590 5	0.197 4	-0.250 2	-0.330 4	-0.212 0	0.099 2	0.494 5	0.111 1	0.111 4	-0.392 7
G _R	-0.624 8	0.736 4*	-0.022 4	0.330 5	0.493 0	0.431 7	-0.205 7	-0.475 0	-0.126 6	-0.126 9	0.329 1
S _T	0.884 3 **	-0.793 4*	-0.137 2	0.188 4	0.023 9	-0.033 0	0.691 1	-0.149 7	-0.269 4	-0.269 5	0.111 6
S _L	0.869 7 **	-0.810 4*	-0.159 1	-0.130 2	-0.270 7	-0.164 9	0.358 2	-0.009 6	-0.460 9	-0.461 0	-0.202 7
S _W	0.574 8	-0.490 3	0.187 3	0.530 1	0.433 7	0.278 3	0.697 0	-0.064 0	0.110 2	0.110 2	0.277 3
S _R	0.270 8	-0.294 7	-0.406 1	-0.701 9	-0.759 4*	-0.510 0	-0.391 5	0.059 8	-0.586 1	-0.586 3	-0.481 6

2.5 表型聚类分析

利用欧式平均距离及非加权算术平均法(UPGMA)对夏蜡梅22个表型性状进行了聚类分析(图3)。根据聚类结果,8个夏蜡梅群体可分为4大类群,分别是大明山两群体距离较近,聚为一类;颊口前坑与顺溪直源群体最先聚在一起并与顺溪横源群体聚为一类;分别位于天目山清凉峰东、西坡的马啸与龙须山群体聚为一类;而距离上述群体最远的天台大雷山群体被单独聚为一类。总体聚类显

示,天台大雷山群体与近临安群体(包括安徽龙须山群体)距离最远。

3 讨论

3.1 表型分析与其他遗传标记结果的比较

利用表型(形态)性状研究遗传变异方法简便易行,能够快速检测群体遗传多样性水平^[24],因此被广泛应用于多种植物天然群体的变异研究中^[25-29]。已有采用生化(等位酶)及分子标记(RAPD、ISSR)手段对夏蜡梅种内遗传变异进行了部分揭示^[14-17,30],而表型作为基因型的外部表现,可以与其他标记互为补充、相互印证,但结果并不完全一致。生化(等位酶)分析或是RAPD分子标记结果均显示夏蜡梅物种水平上的遗传多样性非常之低^[14-15],而利用ISSR标记分析的结果却相反,认为夏蜡梅物种水平存在较高的遗传多样性^[30],多态性位点百分率高达73.08%。产生不同结果的原因一方面可能与采样群体数及研究方法不同有关,RAPD分析了3个群体(临安大明山、顺溪与天台大雷山

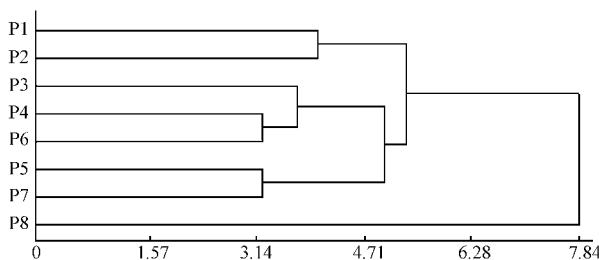


图3 夏蜡梅天然群体表型性状聚类结果

群体),而ISSR对10个群体(包括大明山、前坑、双石边在内的临安8个群体与天台大雷山2个群体)遗传多样性进行了分析,群体数少则导致种的遗传多样性偏低;此外,与等位酶、RAPD标记相比较,ISSR标记显示的多态性位点更为丰富^[31]。另一方面,作为第三纪孑遗植物,夏蜡梅经历长期的历史演化,其本身种内遗传变异及分布就比较复杂,甚至微小生境差异都有可能导致遗传多样性分布水平的不同^[32]。本研究结果显示夏蜡梅天然群体表型变异丰富(CV值变动于6.40%~45.87%),但形态变异易受环境影响,不一定代表真正的遗传变异,由于群体内取样数偏少,测得的群体内变异水平可能偏大,造成表型与遗传变异水平的不一致^[4]。然而不同标记所揭示的夏蜡梅群体间分化结果基本一致,临安分布的群体间距离相对较近,群体间分化水平不高;而对于距离较远的天台与临安群体间的遗传分化,不同遗传标记得出了相似的结论。生境的片段化阻碍了两地间夏蜡梅基因的交流,由基因突变、遗传漂变以及长期的自然选择使得两地间夏蜡梅发生强烈的遗传分化^[30],无论在表型性状或是其他遗传标记变异分析都得到了反映。

3.2 表型变异与繁育系统的关系

在群体水平上影响遗传变异大小的因素包括:繁育体系、分布范围、生活型、传粉机制和种子散播机制等^[33]。异花授粉植物的遗传多样性显著高于自花授粉植物^[34]。夏蜡梅的自然繁育系统以异交为主、自交亲合,为混合交配系统^[35]。异交主要依赖昆虫传粉,单花产花粉数多,采用“集中开花模式”以吸引更多昆虫在不同植株间传递花粉,在缺少有效传粉者时也可自花授粉,作为繁殖的后备保障。数据显示夏蜡梅异交授粉结实率(65.06%)远高于自花授粉结实率(24.62%),较高的异交率使得夏蜡梅群体内个体间频繁的基因交流,保证一定的遗传杂合度,促成其广泛的变异,于外在表型与内在分子标记所揭示的基因多样度上都有所反映^[30];另一方面,从种群适应与进化的角度,夏蜡梅能够自第三纪保留至今,与其天然异交保存丰富的变异,防止因自交衰退而导致种群生活力下降有一定关系^[36]。因此,夏蜡梅表型变异与其繁育系统是密切相关的,其变异的保持对于维持种群稳定也是必须的。

3.3 表型变异的适应特征

植物表型具有一定的可塑性,称为环境饰变,即因环境条件的改变而使植物产生相应变化,表型可塑性是植物适应环境的一种重要方式。区分表型变异有多大程度上是由遗传因子决定的,这具有一定

难度,可能需要经过有性世代或者将不同来源个体置于同一环境中加以比较才能够得出可信的结论。夏蜡梅表型变异呈现一定的梯度变化,体现了不同环境(光照、温度、降雨量以及土壤养分状况等)下夏蜡梅的一种适应特征,分布于不同群体间的表型变化很大程度上与环境作用直接相关,反映了群体在不同环境中的适应状况^[37]。由于地理与生殖隔离,群体间基因交流不频繁而使不同群体间发生遗传分化,反映在表型上出现差异;而同一群体内夏蜡梅变异也同样体现了适应环境的特征,因为复杂的环境变化下只有保证群体内足够多的遗传变异才能够维持群体稳定。相比较而言,群体内个体间的生境差异相对群体间小得多,其差异中环境影响所占的比例极其微小,而更多可能受植株内在遗传因子所决定,但还需进一步研究群体内部遗传变异的模式与空间分布格局,以及与表型性状的关系,才能够充分揭示群体内表型变异产生的真正原因。

3.4 表型变异的分布特征

通过对夏蜡梅8个分布地表型聚类分析,夏蜡梅表型变异分布依地理距离而聚类,与其他遗传标记的聚类结果基本吻合^[14~15,30],从形态的角度再一次证明了夏蜡梅天然变异连续性分布的特征。天台群体距离最远单独成为一类,而临安周边的7个群体组成另一大类,生境的片段化阻碍了基因交流,各群体内部由于遗传漂变、自然选择而导致不同的遗传分化,距离近的群体因昆虫或风力传粉群体间基因交流可能性较大,因而遗传关系也相对较近。

虽然表型是遗传型与环境共同作用的结果,但丰富的表型必然与遗传变异有一定联系。夏蜡梅天然群体表型变异,特别是花色、花径等重要园艺性状的广泛变异为进一步进行品种选育奠定了物质基础。充分利用夏蜡梅天然群体的表型变异,选育不同观赏类型的品种将是开发夏蜡梅这一我国特有珍稀野生花卉、扩大其园林应用的下一个目标。

参 考 文 献

- [1] SCHaal B A, LEVERICH W J, ROGSTAD S H. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology [M]// FALK D A, HOLSINGER K E. *Genetics and conservation of rare plants*. New York: Oxford University Press, 1991:123~134.
- [2] 葛颂. 遗传多样性[M]//蒋志刚,马克平,韩兴国. 保护生物学. 杭州:浙江科学技术出版社,1997:1~19.
- [3] 葛颂,洪德元. 濒危物种裂叶沙参及其近缘广布种泡沙参的遗传多样性研究[J]. 遗传学报,1999,26(4):410~417.
- [4] 孙海芹,李昂,班玮等. 濒危植物独花兰的形态变异及其适应意义[J]. 生物多样性,2005,13(5):376~386.
- [5] 郑万钧,章绍尧. 蜡梅科的新属——夏蜡梅属[J]. 植物分类学报,1964,9(2):135~139.

- [6] 刘茂春.浙江植物志:第2卷 [M].杭州:浙江科学技术出版社,1992:343-344.
- [7] 张若蕙,沈湘林.蜡梅科的分类及地理分布与演化 [J].北京林业大学学报,1999,21(2):7-11.
- [8] LASSEIGNE F T, FANTZ P R, RAULSTON J C, et al. *× Sinocalycanthus raulstonii* (Calycanthaceae): A new intergeneric hybrid between *Sinocalycanthus chinensis* and *Calycanthus floridus* [J]. *HotScience*, 2001, 36(4):765-767.
- [9] 姚青菊,夏冰,任全进,等.夏蜡梅与美国蜡梅属间杂种的优势表现 [J].江苏林业科技,2007,34(4):24-26.
- [10] 徐耀良,张若蕙,周骋.夏蜡梅的群落学研究 [J].浙江林学院学报,1997,14(4):355-362.
- [11] 黄坚钦,何小春,金水虎,等.夏蜡梅的双受精和种子形成 [J].浙江林学院学报,1999,16(3):219-223.
- [12] 柯世省.水分胁迫下夏蜡梅光合作用的气孔和非气孔限制 [J].浙江林业科技,2006,26(6):1-5.
- [13] 金则新,李均敏,朱小燕.珍稀濒危植物夏蜡梅总生物碱含量分析 [J].福建林业科技,2006,33(2):7-10.
- [14] 周世良,叶文国.夏蜡梅的遗传多样性及其保护 [J].生物多样性,2002,10(1):1-6.
- [15] 范楚川.利用RAPD标记分析夏蜡梅自然居群的遗传变异 [D].武汉:华中农业大学,2001.
- [16] LI J M, JIN Z X. High genetic differentiation revealed by RAPD analysis of narrowly endemic *Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang, an endangered species of China [J]. *Biochemical Systematic and Ecology*, 2006, 34(10):725-735.
- [17] FAN C C, PECCHIONI N, CHEN L Q. Genetic structure and proposed conservation strategy for natural populations of *Calycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang (Calycanthaceae) [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2008, 88(1):179-186.
- [18] 张文标,金则新.夏蜡梅果实和种子形态变异及其与环境因子相关性 [J].浙江大学学报(理学版),2007,34(6):689-695.
- [19] 张方钢,陈征海,邱瑶德,等.夏蜡梅种群的分布数量及其主要群落类型 [J].植物研究,2001,21(4):620-623.
- [20] 程渭山,陈国富,叶胜荣,等.浙江林业自然资源:野生植物卷 [M].北京:中国农业科学技术出版社,2002.
- [21] 陈香波,张丽萍,王伟,等.夏蜡梅在安徽首次发现 [J].热带亚热带植物学报,2008,16(3):277-278.
- [22] 鲁如坤.土壤农业化学分析方法 [M].北京:中国农业科学出版社,2000.
- [23] KHALIL M A K. Genetics of cone morphology of black spruce in Newfoundland [J]. *Canada Sil Genet*, 1984, 33:101-109.
- [24] 葛颂,洪德元.遗传多样性及其检测方法 [M]//钱迎倩,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,1994.
- [25] 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.
- [26] 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,1998,24(11):399-409.
- [27] 唐启义,冯明光.DPS数据处理系统——实验设计、统计分析及数据挖掘 [M].北京:科学出版社,2007.
- [28] 鲁如坤.土壤营养学原理与施肥 [M].北京:化学工业出版社,1998.
- [29] 明军,顾万春.紫丁香表型多样性研究 [J].林业科学研究,2006,19(2):199-204.
- [30] 金则新,李均敏.珍稀濒危植物夏蜡梅遗传多样性的ISSR分析 [J].应用生态学报,2007,18(2):247-253.
- [31] HOGBIN P M, PEAKALL R. Evaluation of the contribution of genetic research to the management of the endangered plant *Zieria prostrata* [J]. *Conservation Biology*, 1999, 13:514-522.
- [32] 张文标,金则新,李均敏.不同生境夏蜡梅群体遗传多样性的RAPD分析 [J].植物研究,2007,27(3):313-318.
- [33] HAMRICK J L, GODT M J W. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species [J]. *New Forest*, 1992, 6:95-124.
- [34] HAMRICK J L, GODT M J W. Allozyme diversity in plant species [M]// BROWN A H D, CLEGG M T, KAHLER A L. *Plant population genetics breeding and genetic resources*. Massachusetts: Sinauer Association Inc, 1990:43-63.
- [35] 张文标,金则新.濒危植物夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)繁殖生态与遗传分化研究 [D].重庆:西南大学,2007.
- [36] SILVERTOWN J W, CHARLESWORTH D. *Introduction to plant population biology* [M]. 5th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2001:215-216.
- [37] 庞广昌,姜冬梅.群体遗传多样性和数据分析 [J].林业科学,1995,31(6):543-550.

(责任编辑 董晓燕)