

落羽杉属种类、栽培变种及杂种的外部形态变异及亲缘关系研究

杨美凌^{1,2}, 殷云龙², 方炎明^{1,①}, 於朝广²

[1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037;

2. 江苏省·中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014]

摘要: 根据树冠形状、针叶形状、脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式、针叶在脱落性小枝上的排列与着生方式、生长期叶色、秋冬叶色、干色、生长特性和是否结球果等9类定性指标以及脱落性小枝长度和宽度、针叶长度、叶夹角角度和脱落性小枝上每厘米的叶片数等5个定量指标,对27个落羽杉属(*Taxodium* Rich.)树种(包括种类、栽培变种及杂种)外部形态特征的变异状况进行了观察和比较,在此基础上进行了聚类分析,并根据外部形态特征编制了供试27个树种的检索表。研究结果表明,不同杂种的外部形态特征既综合了亲本的形态特征,也表现出一定程度的变异,其中,9类定性指标中,秋冬叶色和生长特性等指标变异较大,针叶形状及脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式等指标变异较小。27个树种的5个定量指标差异均极显著($P < 0.01$),脱落性小枝长度为4.68~11.19 cm、宽度为0.59~2.38 cm;针叶长度为0.84~1.84 cm;叶夹角的角为24.1°~52.9°;脱落性小枝上每厘米的叶片数为6.3~16.0片。通过聚类分析可将27个树种分成5组:落羽杉[*T. distichum* (L.) Rich.]、墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore)和中山杉9分别各自独立成组,池杉(*T. ascendens* Brongn.)、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉91、中山杉102和中山杉401聚为一组;落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、中山杉1、中山杉24、中山杉27、中山杉46、中山杉86、中山杉118、中山杉136、中山杉140、中山杉146、中山杉149、中山杉302、中山杉405、中山杉406、中山杉407、中山杉501、中山杉502以及中山杉503聚为一组。研究结果显示,基于外部形态变异的聚类分析结果能在一定程度上反映落羽杉属种类、栽培变种及杂种间的亲缘关系。

关键词: 落羽杉属; 杂种; 外部形态变异; 聚类分析; 检索表

中图分类号: S791.34; S718.49 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2010)02-0040-08

Study on external morphological variation and relationship of species, cultivars and hybrids of *Taxodium* YANG Mei-ling^{1,2}, YIN Yun-long², FANG Yan-ming^{1,①}, YU Chao-guang² (1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2010, 19(2): 40-47

Abstract: According to nine qualitative indexes including canopy shape, needle shape, arrangement and attachment modes of deciduous sprig on lateral branch, arrangement and attachment modes of needle on deciduous sprig, leaf color in growing stage, leaf color in fall and winter, trunk color, growth characteristics and having cone or not, as well as five quantitative indexes including length and width of deciduous sprig, needle length, leaf angle and leaf number per centimeter on deciduous sprig, the variation status of external morphological characters of twenty-seven tree species (including species, cultivars and hybrids) of *Taxodium* Rich. were observed and compared. On the basis, the cluster analysis was carried on, and a key of the twenty-seven tree species of *Taxodium* was compiled based on the external morphological characters. The results show that different hybrids not only possess parent's external morphological characters, but also vary in some degrees. In nine qualitative indexes, variation of

收稿日期: 2010-01-04

基金项目: 国家林业局植物新品种保护办公室植物新品种测试指南及已知品种数据库项目(2007010); 江苏省林业三项工程项目(lysx200947)

作者简介: 杨美凌(1984—),女,浙江瑞安人,硕士研究生,主要研究方向为植物资源学。

①通信作者 E-mail: jwu4@njfu.edu.cn

some indexes (such as leaf color in fall and winter, growth characteristics, etc.) is greater, but that of needle shape, arrangement and attachment modes of deciduous sprig on lateral branch, etc. is smaller. The five quantitative indexes among twenty-seven tree species have significant differences ($P < 0.01$) with 4.68–11.19 cm of deciduous sprig length, 0.59–2.38 cm of deciduous sprig width, 0.84–1.84 cm of needle length, 24.1° – 52.9° of leaf angle and 6.3–16.0 of leaf number per centimeter on deciduous sprig. The twenty-seven tree species have been divided into five groups by cluster analysis: *T. distichum* (L.) Rich., *T. mucronatum* Tenore and *T. 'Zhongshansha 9'* are independent groups, respectively; *T. ascendens* Brongn., *T. ascendens 'Nutans'*, *T. 'Zhongshansha 91'*, *T. 'Zhongshansha 102'* and *T. 'Zhongshansha 401'* are clustered together; *T. distichum 'Pendens'*, *T. distichum 'Fastigiata'*, *T. 'Zhongshansha 1'*, *T. 'Zhongshansha 24'*, *T. 'Zhongshansha 27'*, *T. 'Zhongshansha 46'*, *T. 'Zhongshansha 86'*, *T. 'Zhongshansha 118'*, *T. 'Zhongshansha 136'*, *T. 'Zhongshansha 140'*, *T. 'Zhongshansha 146'*, *T. 'Zhongshansha 149'*, *T. 'Zhongshansha 302'*, *T. 'Zhongshansha 405'*, *T. 'Zhongshansha 406'*, *T. 'Zhongshansha 407'*, *T. 'Zhongshansha 501'*, *T. 'Zhongshansha 502'* and *T. 'Zhongshansha 503'* are clustered as another group. It is suggested that the result of cluster analysis based on external morphological variation can reflex the relationship among species, cultivars and hybrids of *Taxodium* to a certain extent.

Key words: *Taxodium* Rich.; hybrid; external morphological variation; cluster analysis; key

落羽杉属(*Taxodium* Rich.)植物原产北美以及墨西哥,包括落羽杉[*T. distichum* (L.) Rich.]、墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore)和池杉(*T. ascendens* Brongn.)3个种。该属树种具有生长快、干形直、材质好、耐腐朽、耐水湿和适应性广等优点,在美国被称为“永不腐朽之木”^[1];落羽杉属树种被引种到欧洲、亚洲、非洲和大洋洲后,已成为生态环境建设和用材林营造的重要树种^[2]。中国于1917年开始引种落羽杉属树种,最先引种的区域是江苏南京,后推广到河南鸡公山、江苏南通、湖北武汉和浙江杭州等区域^[3]。近30年来该属树种在中国发展较快,其中落羽杉的种植范围已涵盖北至山东泰安、东至上海、西到四川的广大地区,池杉在湖北、湖南、江苏、浙江和广东等地的平原广泛栽培,落羽杉和池杉在中国的推广面积已累计达 $10 \times 10^4 \text{ hm}^2$;墨西哥落羽杉仅在中国南方部分省市有引种^[4]。落羽杉属树种的遗传改良几乎与引种栽培同步进行。20世纪60年代初,叶培忠教授以墨西哥落羽杉为母本,以柳杉(*Cryptomeria fortunei* Hooibrenk ex Otto et Dietr.)为父本开展了杂交育种试验^[5];20世纪70年代初以来,江苏省·中国科学院植物研究所的研究人员进行了落羽杉(♀)与墨西哥落羽杉(♂)的杂交育种试验和回交选育试验^[1,6],以及墨西哥落羽杉(♀)与落羽杉(♂)的杂交选育研究^[7]。经过长期的林木育种研究工作,已经培育出一批抗逆性强、生长优势突出的优良品种,并广泛应用于林业生产。

虽然落羽杉属树种在园林绿化工程及造林工程

方面已得到广泛应用,但由于苗木生产者和使用者对落羽杉属树种的原始种和品种的生物特性缺乏了解,在生产实践中往往存在品种混杂、真假难分的问题,影响了该属树种的高效利用和新品种推广,因此,种及品种的识别就成为落羽杉属植物推广种植过程中需要解决的重要课题。近年来,尽管已有许多学者应用SRAP和RAPD等分子标记技术进行落羽杉属植物的杂种鉴定^[7-9],但是植物形态特征分类仍然是最基础、最直接的分类识别方法。

作者以27个落羽杉属树种(包括种类、栽培变种及杂种)为研究对象,选定14类15个外部形态性状进行观察和统计分析,揭示它们之间的形态差异。在此基础上,利用数量分类方法进行种类、栽培变种与杂种间的聚类分析并归纳出相应的检索表,以期落羽杉属树种的鉴定及分类、种质资源的保存和合理利用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试落羽杉属树种(包括种类、栽培变种及杂种)均种植于南京中山植物园落羽杉属植物种质资源圃,包括5大类:①作为杂交后代亲本的落羽杉、墨西哥落羽杉和池杉;引自美国的落羽杉栽培变种‘Pendens’(*T. distichum* ‘Pendens’)和‘Fastigiata’(*T. distichum* ‘Fastigiata’)以及池杉栽培变种‘Nutans’(*T. ascendens* ‘Nutans’);②落羽杉×墨西

哥落羽杉(*T. distichum*×*T. mucronatum*)的 F1 代;中山杉 302 无性系;③中山杉 302×墨西哥落羽杉(*T. 'Zhongshansha 302'*×*T. mucronatum*)的回交后代;中山杉 1、中山杉 9、中山杉 24、中山杉 27、中山杉 46、中山杉 86、中山杉 91、中山杉 102、中山杉 118、中山杉 136、中山杉 140、中山杉 146 和中山杉 149,共 13 个无性系;④墨西哥落羽杉×落羽杉(*T. mucronatum*×*T. distichum*)的 F1 代:中山杉 405、中山杉 406、中山杉 407、中山杉 501、中山杉 502 和中山杉 503,共 6 个无性系;⑤池杉×墨西哥落羽杉(*T. ascendens*×*T. mucronatum*)的 F1 代:中山杉 401 无性系。合计 27 个树种。

亲本来源:落羽杉原种植于南京中山植物园植物博览园;中山杉 302 和中山杉 401 的父本墨西哥落羽杉原生长于东南大学科学馆前,为树龄在 90 a 以上的大树;回交一代的父本墨西哥落羽杉原种植于南京中山植物园落羽杉属植物种质资源圃;池杉原种植于南京中山植物园松柏园;中山杉 302 原种植于南京中山植物园松柏园。

1.2 方法

观测指标包括定量指标和定性指标。定量指标共 5 项,分别是脱落性小枝长度、脱落性小枝宽度、针叶长度、叶夹角(针叶在脱落性小枝上生长的夹角)角度以及脱落性小枝上每厘米的叶片数。定性指标 9 类共 10 项,分别是针叶形状、针叶在脱落性小枝上的排列与着生方式、脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式、树冠形状、生长期叶色、秋冬叶色(包含 10 月份叶色和 11 月份至 12 月份叶色 2 项指标)、干色、生长特性和是否结球果。

每一性状选择 30 个小枝进行测量和统计,计算平均值。脱落性小枝的长度和宽度的测量分别定位于脱落性小枝的最长处和最宽处,针叶长度的测量则选择脱落性小枝最宽处的叶片,被测量的叶片均为当年成熟定型叶。

分别按以下标准对各定性和定量指标进行赋值,然后进行进一步的聚类分析。1)针叶形状:条形(0),钻形(1);2)针叶在脱落性小枝上的排列与着生方式:羽状排列在同一平面(0),羽状排列在非同一平面(1),螺旋状伸展(2);3)脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式:螺旋状散生并呈短簇状(0),螺旋状散生并呈 2 列(1);4)树冠形状:阔圆锥形或不规则形(0),圆锥形(1),直立帚形(2),开张形(3),尖

塔形或塔形(4);5)生长期叶色:墨绿色(0),青绿色(1),绿色(2),淡绿色(3),黄绿色(4);6)10 月份叶色:墨绿色(0),青绿色(1),绿色(2),淡绿色(3),黄绿色(4),棕红色(5);7)11 月份至 12 月份叶色:绿色(0),黄绿色(1),灰绿色(2),棕黄色(3),棕灰色(4),棕红色(5),棕紫色(6);8)干色:棕色(0),褐色(1),棕褐色(2),灰白色(3),棕红色(4);9)生长特性:树干较直且高径生长量大(0),树干较直且高径生长量中等(1),树干通直且高径生长量大(2),树干通直且高径生长量中等(3);10)是否结球果:是(0),否(1);11)脱落性小枝长度(LB): $4\text{ cm}<\text{LB}<7\text{ cm}$ (0), $7\text{ cm}\leq\text{LB}<9\text{ cm}$ (1), $\text{LB}\geq 9\text{ cm}$ (2);12)脱落性小枝宽度(W): $W<1\text{ cm}$ (0), $1\text{ cm}\leq W<2\text{ cm}$ (1), $W\geq 2\text{ cm}$ (2);13)针叶长度(LL): $\text{LL}<1\text{ cm}$ (0), $\text{LL}\geq 1\text{ cm}$ (1);14)叶夹角角度(A): $A\leq 44^\circ$ (0), $44^\circ<A<46^\circ$ (1), $A\geq 46^\circ$ (2);15)脱落性小枝上每厘米的叶片数(N): $6\text{ 片}<N<9\text{ 片}$ (0), $9\text{ 片}\leq N<12\text{ 片}$ (1), $N\geq 12\text{ 片}$ (2)。

1.3 数据分析

采用 SPSS 11.5 统计分析软件对测量数据进行方差分析;按照各指标的赋值采用 MrBayes 3.2 软件进行聚类分析。

2 结果和分析

2.1 落羽杉属树种形态定性指标的变异式样分析

对供试的 27 个落羽杉属树种外部形态特征的 9 类共 10 项定性指标进行观察和分析,结果表明,10 项形态指标的变异式样丰富,杂交后代无性系各指标的变异状况各不相同,既综合了双亲的特征也各自产生了不同的变异,特别是秋冬叶色和生长特性等指标的变异较大,但针叶形状及脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式等指标变异较小。

1)针叶形状:池杉和池杉栽培变种‘Nutans’的针叶为钻形叶;其余树种的针叶均为条形叶。

2)针叶在脱落性小枝上的排列与着生方式:池杉和落羽杉栽培变种‘Pendens’的针叶在脱落性小枝上呈螺旋状伸展的排列方式;中山杉 9、中山杉 91、中山杉 102、中山杉 401、中山杉 405 和中山杉 501 的针叶在脱落性小枝上则呈羽状排列在非同一平面的方式;其余树种的针叶在脱落性小枝上均呈羽状排列在同一平面的方式。

3) 脱落性小枝在侧枝上的排列与着生方式:墨西哥落羽杉和中山杉 401 的脱落性小枝在侧枝上螺旋状散生并呈短簇状;其余树种的脱落性小枝在侧枝上则为螺旋状散生并呈 2 列。

4) 树冠形状:墨西哥落羽杉的树冠为阔圆锥形或不规则形;中山杉 91 的树冠为直立帚形;落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’的树冠为开张形;树冠为尖塔形的有池杉、中山杉 1、中山杉 27 和中山杉 118;其余树种的树冠均为圆锥形。

5) 生长期叶色:生长期墨西哥落羽杉的叶色为墨绿色;中山杉 406 的叶色为淡绿色;落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、中山杉 136、中山杉 149 和中山杉 501 的叶色为黄绿色;其余树种的叶色均为青绿色或绿色。

6) 秋冬叶色:在 10 月份,墨西哥落羽杉的叶色仍为墨绿色;中山杉 406 的叶色仍为淡绿色;中山杉 501 的叶色呈棕红色;中山杉 1、中山杉 91、中山杉 118、中山杉 302、中山杉 140、中山杉 146、中山杉 405、中山杉 407、中山杉 502、中山杉 503、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉 86 和中山杉 102 的叶色均为青绿色或绿色;落羽杉、落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、池杉、中山杉 9、中山杉 24、中山杉 27、中山杉 46、中山杉 136、中山杉 149 和中山杉 401 的叶色则均为黄绿色。

在 11 月份至 12 月份,墨西哥落羽杉的叶色转变为绿色;中山杉 118 的叶色转变为黄绿色;中山杉 501 的叶色仍为棕红色;落羽杉、中山杉 149 和中山杉 503 的叶色转变为棕红色;中山杉 24、中山杉 46、中山杉 86、中山杉 136、中山杉 302、中山杉 405 和中山杉 502 的叶色转变为棕灰色;落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、池杉、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉 1、中山杉 27、中山杉 9、中山杉 91、中山杉 102 和中山杉 401 的叶色转变为棕黄色;其余树种的叶色转变为灰绿色,其中,中山杉 140 的叶色在 12 月中下旬呈棕紫色。

7) 干色:落羽杉和墨西哥落羽杉的树干呈棕色;池杉和池杉栽培变种‘Nutans’的树干呈褐色;中山杉 91、中山杉 118 和中山杉 401 的树干呈灰白色;中山杉 405、中山杉 406、中山杉 407、中山杉 501、中山杉 502 和中山杉 503 的树干呈棕红色;其余树种的树干均呈棕褐色。

8) 生长特性:属于树干较直、高径生长量大的树

种有落羽杉、墨西哥落羽杉、中山杉 9、中山杉 102 和中山杉 502;属于树干较直、高径生长量中等的树种有落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉 86、中山杉 146、中山杉 501 和中山杉 503;属于树干通直、高径生长量中等的树种有中山杉 1 和中山杉 149;属于树干通直、高径生长量较大的树种有池杉、中山杉 24、中山杉 27、中山杉 46、中山杉 91、中山杉 118、中山杉 136、中山杉 140、中山杉 302、中山杉 401、中山杉 405、中山杉 406 和中山杉 407。

9) 是否结球果:结球果的树种包括落羽杉、落羽杉栽培变种‘Pendens’、墨西哥落羽杉、池杉、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉 9、中山杉 46 和中山杉 302,其余树种均未结球果。

2.2 落羽杉属树种形态定量指标的变异式样分析

落羽杉属树种 5 项外部形态特征定量指标的测定结果见表 1。由表 1 可见,落羽杉属 27 个树种脱落性小枝的长度为 4.68 ~ 11.19 cm,其中,墨西哥落羽杉的脱落性小枝最长,中山杉 1 的脱落性小枝最短,前者是后者的 2.4 倍;27 个树种脱落性小枝的宽度为 0.59 ~ 2.38 cm,其中,中山杉 24 的脱落性小枝最宽,池杉的脱落性小枝最窄,两者相差 1.79 cm;27 个树种的针叶长度为 0.84 ~ 1.84 cm,其中,中山杉 24 的针叶最长,中山杉 401 的针叶最短,两者相差 1.00 cm;27 个树种叶夹角的角度为 24.1° ~ 52.9°,其中,中山杉 86 的叶夹角最大,池杉的叶夹角最小,这与池杉针叶在小枝上螺旋伸展、上部微向外伸展或近直、下部通常贴近小枝有关;27 个树种脱落性小枝上每厘米的叶片数为 6.3 ~ 16.0 片,其中,中山杉 1 的针叶最为密集,池杉的针叶最稀疏。

方差分析结果表明:脱落性小枝长度及宽度、针叶长度、叶夹角、脱落性小枝上每厘米的叶片数在供试的 27 个树种间均存在极显著差异($P < 0.01$)。

2.3 基于外部形态特征的落羽杉属树种的聚类分析

以外部形态特征的 10 项定性指标和 5 项定量指标为依据,对供试的 27 个落羽杉属树种进行聚类分析,结果见图 1。根据聚类图,可将供试的 27 个树种划分为 5 组:落羽杉、墨西哥落羽杉和中山杉 9 分别单独成组;池杉、池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉 91、中山杉 102 和中山杉 401 聚为一组;其余的 19 个树种聚为一组。其中,在后两组中,落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、中山杉 1 和中山杉 118、中

表 1 27 个落羽杉属树种 (包括种类、栽培变种和杂种) 外部形态定量指标的比较¹⁾

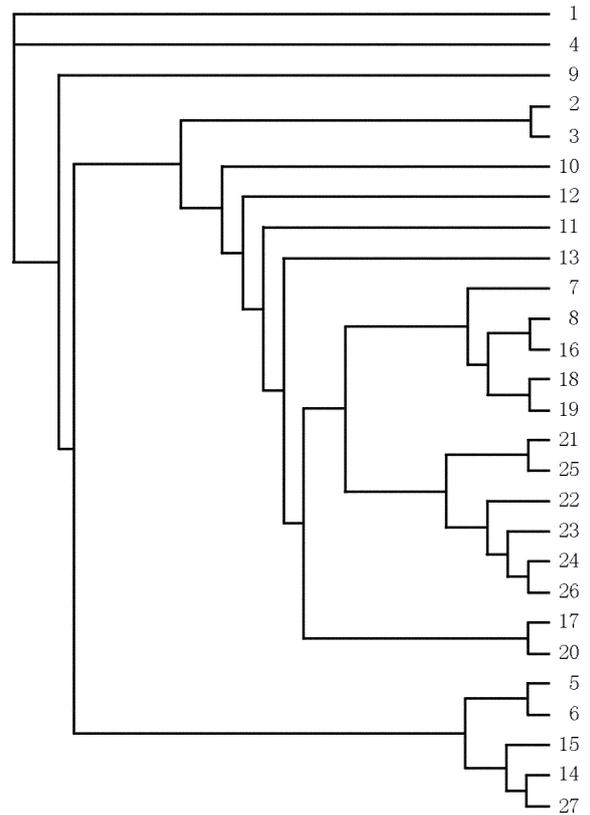
Table 1 Comparison of quantitative indexes of external morphology of twenty-seven tree species (including species, cultivars and hybrids) of *Taxodium* Rich.¹⁾

| 编号 ²⁾ No. ²⁾ | 脱落性小枝特征 Character of deciduous sprig | | | 针叶 长度/cm Needle length | 叶夹角 角度/(°) Leaf angle |
|---------------------------------------|---|----------------|--|---------------------------------|--------------------------------|
| | 长度/cm Length | 宽度/cm Width | 叶片 数/cm ⁻¹ Leaf number | | |
| 1 | 8.90CDE | 1.98CDEF | 9.3K | 1.24EFG | 45.6FGHIJ |
| 2 | 10.24B | 2.05BCD | 10.2HIJ | 1.41CD | 46.9EFG |
| 3 | 8.23EF | 1.58HIJK | 10.5HI | 1.22FGH | 40.1L |
| 4 | 11.19A | 1.66GHIJ | 11.8DEF | 1.23EFGH | 44.9FGHIJ |
| 5 | 9.93BC | 0.59M | 6.3M | 0.85M | 24.1O |
| 6 | 10.08B | 0.72M | 7.9L | 1.04JK | 30.0N |
| 7 | 7.85EFGHI | 2.09BC | 12.5CD | 1.51BC | 50.8ABCD |
| 8 | 4.68M | 1.44JK | 16.0A | 0.88LM | 49.8ABCDEF |
| 9 | 9.79BC | 1.37K | 9.3K | 1.09IJ | 36.5M |
| 10 | 9.58BCD | 2.38A | 9.7IJ | 1.84A | 42.8HIJKL |
| 11 | 7.00GHIGK | 1.45JK | 14.4B | 1.01JK | 51.2ABC |
| 12 | 9.43BCD | 2.20ABC | 10.6GHI | 1.61B | 48.5BCDEF |
| 13 | 7.98EFGH | 2.27AB | 12.4CD | 1.49C | 52.9A |
| 14 | 9.34BCD | 1.69GHIJ | 10.4HI | 1.19FGHI | 41.8JKL |
| 15 | 7.95EFGH | 1.51IJK | 9.8IJ | 1.10HIJ | 35.8M |
| 16 | 6.29KL | 1.73GHI | 13.3C | 1.05IJK | 48.0CDEFG |
| 17 | 6.38KL | 1.79FGH | 10.7FGHI | 1.17FGHI | 47.1EFG |
| 18 | 6.89IJK | 1.83DEFG | 11.6DEFG | 1.25EF | 51.9AB |
| 19 | 6.94HIJK | 1.66GHIJ | 13.1C | 1.11GHIJ | 46.2EFGHI |
| 20 | 6.66JKL | 2.21ABC | 12.2CDE | 1.36DE | 52.7A |
| 21 | 7.67FGHIJ | 1.45JK | 13.0C | 0.94LM | 42.7IJKL |
| 22 | 8.65DEF | 1.48IJK | 11.7DEF | 0.99JKL | 47.4DEFG |
| 23 | 9.45BCD | 2.03BCDE | 10.4HI | 1.30DEF | 44.9FGHIJ |
| 24 | 8.00EFG | 1.81EFGH | 11.2EFGH | 1.17FGHI | 46.6EFGH |
| 25 | 6.46KL | 1.53IJK | 12.6CD | 0.98JKL | 44.4GHIJK |
| 26 | 7.96EFGH | 1.55IJK | 11.0FGH | 1.00JKL | 45.1FGHIJ |
| 27 | 5.76L | 1.11L | 13.1C | 0.84M | 40.9KL |
| <i>F</i> ³⁾ | 38.768 ** | 55.020 ** | 58.578 ** | 55.850 ** | 55.490 ** |

¹⁾ 同列中不同的大写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$) Different capitals in same column indicate the highly significant difference ($P < 0.01$).

²⁾ 1. 落羽杉 *T. distichum* (L.) Rich.; 2. 落羽杉栽培变种 'Pendens' *T. distichum* 'Pendens'; 3. 落羽杉栽培变种 'Fastigiata' *T. distichum* 'Fastigiata'; 4. 墨西哥落羽杉 *T. mucronatum* Tenore; 5. 池杉 *T. ascendens* Brongn.; 6. 池杉栽培变种 'Nutans' *T. ascendens* 'Nutans'; 7. 中山杉 302 *T. 'Zhongshansha 302'*; 8. 中山杉 1 *T. 'Zhongshansha 1'*; 9. 中山杉 9 *T. 'Zhongshansha 9'*; 10. 中山杉 24 *T. 'Zhongshansha 24'*; 11. 中山杉 27 *T. 'Zhongshansha 27'*; 12. 中山杉 46 *T. 'Zhongshansha 46'*; 13. 中山杉 86 *T. 'Zhongshansha 86'*; 14. 中山杉 91 *T. 'Zhongshansha 91'*; 15. 中山杉 102 *T. 'Zhongshansha 102'*; 16. 中山杉 118 *T. 'Zhongshansha 118'*; 17. 中山杉 136 *T. 'Zhongshansha 136'*; 18. 中山杉 140 *T. 'Zhongshansha 140'*; 19. 中山杉 146 *T. 'Zhongshansha 146'*; 20. 中山杉 149 *T. 'Zhongshansha 149'*; 21. 中山杉 405 *T. 'Zhongshansha 405'*; 22. 中山杉 406 *T. 'Zhongshansha 406'*; 23. 中山杉 407 *T. 'Zhongshansha 407'*; 24. 中山杉 501 *T. 'Zhongshansha 501'*; 25. 中山杉 502 *T. 'Zhongshansha 502'*; 26. 中山杉 503 *T. 'Zhongshansha 503'*; 27. 中山杉 401 *T. 'Zhongshansha 401'*.

³⁾ **: $P < 0.01$.



1. 落羽杉 *T. distichum* (L.) Rich.; 2. 落羽杉栽培变种 'Pendens' *T. distichum* 'Pendens'; 3. 落羽杉栽培变种 'Fastigiata' *T. distichum* 'Fastigiata'; 4. 墨西哥落羽杉 *T. mucronatum* Tenore; 5. 池杉 *T. ascendens* Brongn.; 6. 池杉栽培变种 'Nutans' *T. ascendens* 'Nutans'; 7. 中山杉 302 *T. 'Zhongshansha 302'*; 8. 中山杉 1 *T. 'Zhongshansha 1'*; 9. 中山杉 9 *T. 'Zhongshansha 9'*; 10. 中山杉 24 *T. 'Zhongshansha 24'*; 11. 中山杉 27 *T. 'Zhongshansha 27'*; 12. 中山杉 46 *T. 'Zhongshansha 46'*; 13. 中山杉 86 *T. 'Zhongshansha 86'*; 14. 中山杉 91 *T. 'Zhongshansha 91'*; 15. 中山杉 102 *T. 'Zhongshansha 102'*; 16. 中山杉 118 *T. 'Zhongshansha 118'*; 17. 中山杉 136 *T. 'Zhongshansha 136'*; 18. 中山杉 140 *T. 'Zhongshansha 140'*; 19. 中山杉 146 *T. 'Zhongshansha 146'*; 20. 中山杉 149 *T. 'Zhongshansha 149'*; 21. 中山杉 405 *T. 'Zhongshansha 405'*; 22. 中山杉 406 *T. 'Zhongshansha 406'*; 23. 中山杉 407 *T. 'Zhongshansha 407'*; 24. 中山杉 501 *T. 'Zhongshansha 501'*; 25. 中山杉 502 *T. 'Zhongshansha 502'*; 26. 中山杉 503 *T. 'Zhongshansha 503'*; 27. 中山杉 401 *T. 'Zhongshansha 401'*.

图 1 基于外部形态变异的 27 个落羽杉属树种的聚类图
Fig. 1 Cluster dendrogram of twenty-seven tree species of *Taxodium* Rich. based on external morphological variation

中山杉 140 和中山杉 146、中山杉 405 和中山杉 502、中山杉 501 和中山杉 503、中山杉 136 和中山杉 149、池杉和池杉栽培变种 'Nutans'、中山杉 91 和中山杉 401 这几对树种又各自分别聚在一起,在形态特征上有着很高的相似性。中山杉 405、中山杉 406、中山杉 407、中山杉 501、中山杉 502 和中山杉 503 都是以墨西哥落羽杉为母本、落羽杉为父本获得的无性系,在

这个聚类图中它们被划分在同一组中。

聚类分析结果表明,落羽杉属树种间在表征上的相似度也能较明确地说明它们之间亲缘关系的远近。除了本身的遗传特性外,导致落羽杉属树种表征差异的因素还包括环境因素,因此,要证明落羽杉属树种间的亲缘关系还需要结合分子标记以及地理分布做

进一步的研究分析。

2.4 供试落羽杉属树种的检索表

以10项定性指标为主要指标、5项定量指标为次要指标对27个供试的落羽杉属树种(包括种类、栽培变种及杂种)进行分类,并编制了检索表。

落羽杉属27个树种的检索表

- 1. 叶钻形,不成2列;大枝向上伸展
 - 2. 树冠圆锥形,脱落性小枝宽0.72 cm,针叶长1.04 cm,叶夹角30.0°,展叶期在4月上旬 池杉栽培变种‘Nutans’
 - 2. 树冠尖塔形,脱落性小枝宽0.59 cm,针叶长0.85 cm,叶夹角24.1°,展叶期在4月中旬 池杉
- 1. 叶条形,扁平羽状,2列
 - 3. 脱落性小枝螺旋状散生,短簇状
 - 4. 半绿性或常绿性,脱落性小枝基部针叶长并向梢部渐短,生长期叶色墨绿色,树冠阔圆锥形或不规则形,树干棕色 墨西哥落羽杉
 - 4. 落叶性,生长期叶色青绿色,树冠圆锥形,树干灰白色 中山杉 401
 - 3. 脱落性小枝螺旋状散生,2列
 - 5. 针叶在脱落性小枝上羽状排列在非同一平面
 - 6. 针叶在脱落性小枝上的着生角大于45°,生长期叶色黄绿色,10月份叶色棕红色 中山杉 501
 - 6. 针叶在脱落性小枝上的着生角小于45°,生长期叶色青绿色或绿色
 - 7. 树干灰白色,树冠扫帚状,基部针叶长到中上部后突然变短 中山杉 91
 - 7. 树干非灰白色,树冠圆锥形
 - 8. 树干棕红色,侧枝斜伸,分枝少,冠层松散 中山杉 405
 - 8. 树干棕褐色
 - 9. 生长期叶色青绿色,叶条形或锥形,顶端生长优势强,中上部易产生双干或多干现象 中山杉 102
 - 9. 生长期叶色绿色,叶条形或锥形,一级分枝角较大因而枝梢呈下垂状态,针叶短小且脱落性小枝下垂 中山杉 9
- 5. 针叶在脱落性小枝上羽状排列在同一平面
 - 10. 针叶在脱落性小枝上的着生角小于或等于45°
 - 11. 针叶在脱落性小枝上的着生角小于45°
 - 12. 树冠圆锥形,11月份至12月份叶色棕灰色,脱落性小枝下垂,针叶镰刀状上翘,落叶较晚 中山杉 24
 - 12. 树冠开张形,11月份至12月份叶色棕黄色,落叶较早 落羽杉栽培变种‘Fastigiata’
 - 11. 针叶在脱落性小枝上的着生角约为45°
 - 13. 11月份至12月份叶色棕红色
 - 14. 树干棕色,10月份叶色黄绿色,11月份叶片枯黄脱落,侧枝较粗,大枝近平展,1年生小枝褐色,落叶较早 落羽杉
 - 14. 树干棕红色,10月份叶色青绿色,分枝多,枝叶浓密 中山杉 503
 - 13. 11月份至12月份叶色非棕红色
 - 15. 11月份至12月份叶色灰绿色,侧枝平伸略下垂,多分枝 中山杉 407
 - 15. 11月份至12月份叶色棕灰色,侧枝平伸 中山杉 502
- 10. 针叶在脱落性小枝上的着生角大于45°
 - 16. 树冠塔形
 - 17. 树干灰白色,部分脱落性小枝斜向上生长,针叶在脱落性小枝上等长 中山杉 118
 - 17. 树干棕褐色

18. 生长期叶色青绿色,10 月份叶色青绿色并在 11 月份至 12 月份转变为绿色,脱落性小枝短,针叶短,针叶密生,高径生长量中等 中山杉 1
18. 生长期叶色绿色,10 月份叶色黄绿色并在 11 月份至 12 月份转变为棕灰色,高径生长量大 中山杉 27
16. 树冠圆锥形或开张形
19. 树冠开张形,生长期叶色黄绿色,秋冬叶色棕红色,落叶较早 落羽杉栽培变种 'Pendens'
19. 树冠圆锥形
20. 树干棕红色,侧枝略下垂,多分枝 中山杉 406
20. 树干棕褐色
21. 脱落性小枝在枝端密生且形如菊花,针叶稀疏 中山杉 149
21. 脱落性小枝在枝端不密生
22. 生长期叶色黄绿色,侧枝较短 中山杉 136
22. 生长期叶色青绿色或绿色
23. 生长期叶色青绿色,脱落性小枝基部针叶长且向梢部渐短 中山杉 302
23. 生长期叶色青绿色或绿色,脱落性小枝基部和梢部针叶无明显区别
24. 生长期叶色青绿色
25. 脱落性小枝基部和梢部针叶几等长,11 月份至 12 月份叶色棕紫色 中山杉 140
25. 脱落性小枝基部和梢部针叶不等长,11 月份至 12 月份叶色灰绿色,形体矮胖,枝叶浓密 中山杉 146
24. 生长期叶色绿色
26. 10 月份叶色黄绿色,树干通直,高径生长量较大 中山杉 46
26. 10 月份叶色绿色,树干较通直,高径生长量中等,枝叶浓密 中山杉 86

3 讨论和结论

落羽杉属 3 个种之间的外部形态特征区别较明显^[10-12],但是杂种的形态往往综合了双亲的特征,在形态上很难区分。从本文的聚类分析结果来看,不同杂交组合和同一杂交组合内不同的杂种之间既存在遗传上的相似性又存在一定的形态变异。因此,可以从亲缘关系入手,对落羽杉属种类、栽培变种及杂种的形态变异进行研究。

杂交落羽杉中山杉 302 的表型介于落羽杉和墨西哥落羽杉 2 个亲本之间,其所具有的生长期叶色青绿色、小枝稍短、叶片较长但排列较紧密等表型特征与父本墨西哥落羽杉相近,而脱落性小枝在侧枝上的排列和着生方式与母本落羽杉相同;中山杉 401 的表型则更接近于父本墨西哥落羽杉,其生长期叶色青绿色、小枝短、叶条形、基部扭转呈水平状排列于脱落性小枝 2 侧,而其母本池杉的叶片则呈钻形并以螺旋状着生于脱落性小枝上,中山杉 401 的脱落性小枝在主枝上的着生方式也与父本墨西哥落羽杉一致,为螺旋状散生且不排除 2 列;这 2 个杂交后代在常绿性上也继承了父本墨西哥落羽杉半常绿的性状。RAPD 标

记分析结果表明^[13],中山杉 302 与墨西哥落羽杉的相似指数达到 73.3%,而与落羽杉的相似指数只有 54.5%;中山杉 401 与墨西哥落羽杉的相似指数达 60.9%,而与池杉差异较大,相似指数只有 42.8%。作者根据外部形态特征所得出的研究结果与 RAPD 标记分析结果基本一致。

对中山杉 302 和墨西哥落羽杉回交一代的主要形态特征的观察结果表明,回交一代杂种外部形态变异较大。大部分回交一代的干型较圆满通直,倾向于母本中山杉 302;冠幅介于 2 个亲本之间;脱落性小枝的形态及其绿色期较长,更多地倾向于父本墨西哥落羽杉的遗传特性。另外,回交一代各无性系在针叶长度、脱落性小枝长度、针叶在脱落性小枝上的排列与着生方式、叶夹角角度、枝叶绿色期长短以及秋冬叶色等特征上也都存在极显著差异,也验证了陈永辉等^[14]的研究结果。

墨西哥落羽杉(♀)与落羽杉(♂)杂种无性系的外部形态变异较小。其中,中山杉 405、中山杉 407、中山杉 502 和中山杉 503 的叶色和绿色期倾向于母本墨西哥落羽杉;中山杉 406 叶色接近于父本落羽杉,但其绿色期则兼具有母本墨西哥落羽杉的遗传特性;中山杉 501 树干微弯、侧枝短,在 8 月下旬叶色就

开始出现变化,到9月份就转变成棕红色,但由于在育苗过程中虫害较重,这种变异在个体发育过程中表现不稳定。

引种自美国的落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’以及池杉栽培变种‘Nutans’与中国本地长期栽培的落羽杉和池杉在树冠形状、叶色、脱落性小枝长度和宽度、针叶长度、针叶在脱落性小枝上的夹角和脱落性小枝上每厘米的叶片数等性状上存在一定的变异。

此外,供试的27个树种中仅有8个树种结球果,其余19个没有结球果。其原因可能是一部分树种的树龄未达到结实年龄,另外杂交后代本身也可能出现不结果的现象。

从聚类分析结果看,落羽杉栽培变种‘Pendens’和‘Fastigiata’、中山杉1和中山杉118、中山杉140和中山杉146、中山杉405和中山杉502、中山杉501和中山杉503、中山杉136和中山杉149、池杉和池杉栽培变种‘Nutans’、中山杉91和中山杉401这几对树种在外部形态特征上相似度较高。李涵等^[8]利用RAPD标记对落羽杉属原种及其杂交后代的亲缘关系进行了分析,其研究结果与作者根据外部形态特征得出的研究结论基本一致,但也存在着一定的差异。李涵等的研究结果显示,中山杉149和中山杉102各自为一类;中山杉1、中山杉27、中山杉118、中山杉140、中山杉86和中山杉136聚为一类,其中,中山杉118与中山杉140的相似系数最大。而作者的研究结果显示,中山杉102单独为一类;中山杉149、中山杉1、中山杉27、中山杉118、中山杉140、中山杉86和中山杉136聚在一起,其中,中山杉118与中山杉1、中山杉140与中山杉146这2对杂种在外部形态特征上分别具有较高的相似度。

植物的形态特征除与自身的遗传因素相关外,还与环境因素也紧密相关。表征相似度虽然能在一定

程度上说明落羽杉属种类、栽培变种及杂种间的亲缘关系,但要明确它们之间亲缘关系的远近还需要借助于分子标记等手段进行进一步的研究。

参考文献:

- [1] 陈永辉,王名金,伍寿彭,等.落羽杉属树木速生耐碱类型的杂交选育[M]//南京中山植物园研究论文集编辑组.南京中山植物园研究论文集:1987.南京:江苏科学技术出版社,1988:92-98.
- [2] 汪企明,江泽平,吕祥生,等.落羽杉属种源研究:树种生物学特性[J].江苏林业科技,1995,22(2):14-18.
- [3] 陈永辉,王名金,伍寿彭.落羽杉属的引种和选育[J].江苏林业科技,1988,15(2):43-47,49.
- [4] 於朝广,殷云龙.落羽杉属树木种间杂交选育研究进展[J].江苏林业科技,2008,35(2):39-46.
- [5] 张建军,潘士华,沈烈英,等.东方杉的树种特征与生态价值[J].上海农业学报,2003,19(3):56-59.
- [6] 殷云龙,尹晓明,於朝广,等.中山杉302回交一代的早期选育[J].植物资源与环境学报,2003,12(2):22-27.
- [7] 於朝广,殷云龙,徐建华.用SRAP标记鉴定落羽杉属植物杂种[J].林业科学,2009,45(2):142-146.
- [8] 李涵,殷云龙,徐朗莱,等.落羽杉属树种及其杂交后代亲缘关系的RAPD分析[J].林业科学,2007,43(2):48-51.
- [9] 周康.落羽杉属种间杂种的遗传分析及耐碱生理[D].南京:江苏省·中国科学院植物研究所,1998.
- [10] 郑万均.中国树木志:第一卷[M].北京:中国林业出版社,1983:318-320.
- [11] 马清温,李凤兰,李承森.落羽杉属(杉科)叶表皮结构及气孔参数[J].植物分类学报,2005,43(6):517-525.
- [12] Watson F D. Taxodiaceae[M]//Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America: North of Mexico (Vol. 2): Pteridophytes and Gymnosperms. Oxford: Oxford University Press, 1993: 403-404.
- [13] 殷云龙,於朝广.中山杉——落羽杉属树木杂交选育[M].北京:中国林业出版社,2005:140-144.
- [14] 陈永辉,伍寿彭,李永荣,等.落羽杉中山杉系列新品种选育初报[J].江苏林业科技,2006,33(4):1-5.