

山东鹊山省级自然保护区胡桃楸的 居群结构及遗传多样性分析

张浩¹, 胡德昌^{1,①}, 解孝满², 刘丹², 张萍¹, 王仲礼¹

(1. 鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025; 2. 山东省林木种质资源中心, 山东济南 250014)

摘要: 在实地调查基础上,在山东鹊山省级自然保护区山体下部、山体中部和山体上部样地中分别划分 1、3 和 2 个样方,采用径级代替龄级的方法编制静态生命表,分析胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)居群的径级结构和居群特征,同时采用 SRAP 分子标记研究胡桃楸个体的遗传多样性和遗传关系,并据此探讨其致危原因。结果表明:6 个样方的胡桃楸个体总数为 135 株,其中,Ⅰ级(DBH<2 cm)和Ⅱ级(2 cm≤DBH<5 cm)个体数占个体总数的 58.5%,而Ⅵ级(20 cm≤DBH<25 cm)和Ⅶ级(25 cm≤DBH<30 cm)个体数仅占个体总数的 6.0%;在样地内幼苗和幼树的数量差异明显,其中山体下部样地缺失中高径级个体。由静态生命表可见:随径级增加,胡桃楸个体的存活数(a_x)和期望寿命(e_x)总体上逐级递减,而死亡率(q_x)则呈先逐渐升高然后降低的趋势,但不同坡位的样地及居群的 a_x 、 e_x 和 q_x 值略有差异,居群的 q_x 值在Ⅴ级(15 cm≤DBH<20 cm)达到峰值;该居群的个体存活曲线总体符合 Deevey II 型。SRAP 分子标记结果显示:从供试的 10 份样本中共获得 104 个扩增位点,其中多态性位点 51 个,占扩增位点总数的 49.0%;供试胡桃楸样本的遗传相似系数为 0.654~0.904。UPGMA 聚类分析结果显示:在遗传相似系数 0.762 处,供试的 10 份样本被分为 3 组 2 亚组,其中,栽培胡桃(*J. regia* Linn.)为一组,而 9 份胡桃楸样本聚为 2 组,其中采自同一地点(宋山)的 3 份胡桃楸样本聚为 1 个亚组。综合分析结果表明:该胡桃楸居群总体表现为增长型,径级结构相对完整;居群内个体间遗传变异较为丰富,且个体间的遗传关系与其地理分布有一定的关联。根据研究结果,认为人为干扰(山体下部样地)、环境筛选和种内竞争(山体中部和上部样地)是影响该胡桃楸居群更新的主要原因。

关键词: 胡桃楸; 径级结构; 静态生命表; 存活曲线; SRAP 分子标记; 遗传相似性

中图分类号: Q948.15; S718.54 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)03-0034-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.03.05

Analyses on population structure and genetic diversity of *Juglans mandshurica* in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong ZHANG Hao¹, HU Dechang^{1,①}, XIE Xiaoman², LIU Dan², ZHANG Ping¹, WANG Zhongli¹ (1. School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China; 2. Shandong Forest Germplasm Resource Center, Jinan 250014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(3): 34-42

Abstract: Based on field investigation, 1, 3 and 2 quadrats were divided in plots at lower, middle, and upper parts of the mountain in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong, respectively, and diameter class structure and population characteristics of *Juglans mandshurica* Maxim. population were analyzed by making static life table with diameter class in place of age class, meanwhile, genetic diversity and relationship of *J. mandshurica* individual in this reserve were studied by using SRAP molecular marker, and its endangered reason was discussed on the basis. The results show that total number of *J. mandshurica* individuals in 6 quadrats is 135, in which, number of individuals of class I (DBH<2 cm)

收稿日期: 2019-04-17

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目(31000308); 山东省自然科学基金资助项目(ZR2019MC055); 山东省林业科技创新项目(LYCX01-2018-01); 烟台市科技发展计划项目(2016ZH064); 山东省农业良种工程子课题(2019LZGC01805)

作者简介: 张浩(1995—),男,山东章丘人,硕士研究生,主要从事植物生态方面的研究工作。

①通信作者 E-mail: hudch78@163.com

and class II ($2\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$) accounts for 58.5% of the total number of individuals, while that of class VI ($20\text{ cm} \leq \text{DBH} < 25\text{ cm}$) and class VIII ($25\text{ cm} \leq \text{DBH} < 30\text{ cm}$) does only 6.0% of the total number of individuals; numbers of seedlings and saplings in each quadrat are evidently different, in which, quadrat at lower part of the mountain lacks mid-high diameter class individuals. It can be seen from the static life table that with the increase of diameter class, survival number (a_x) and life expectancy (e_x) of *J. mandshurica* individuals decrease step by step in general, while their mortality rate (q_x) shows a tendency of first gradually increase and then decrease, but a_x , e_x and q_x values of plots and population at different slope positions are slightly different, and the peak of q_x value of population appears at class V ($15\text{ cm} \leq \text{DBH} < 20\text{ cm}$); the survival curve of individuals of this population is of Deevey II type in general. The SRAP molecular marker result shows that 104 amplification loci are obtained from 10 samples tested, in which, there are 51 polymorphic loci, accounting for 49.0% of the total amplification loci; the genetic similarity coefficient of *J. mandshurica* samples tested is 0.654–0.904. The UPGMA cluster analysis result shows that at the genetic similarity coefficient of 0.762, 10 samples tested can be classified into 3 groups and 2 subgroups, in which, cultivated *J. regia* Linn. is one group, while other 9 *J. mandshurica* samples cluster into 2 groups, in which, 3 *J. mandshurica* samples collected from the same location (Songshan) cluster into one subgroup. The comprehensive analysis result shows that this *J. mandshurica* population shows a growth type in general, and diameter class structure is relatively complete; genetic variations among individuals within population are relatively abundant, and there are some associations between genetic relationship among individuals and their geographic distribution. Based on the research result, artificial interference (plot at lower part of the mountain), environment selection and intraspecific competition (plots at middle and upper parts of the mountain) are considered as the main reasons affecting the regeneration of this *J. mandshurica* population.

Key words: *Juglans mandshurica* Maxim.; diameter class structure; static life table; survival curve; SRAP molecular marker; genetic similarity

胡桃楸 (*Juglans mandshurica* Maxim.) 为落叶乔木,具有耐寒和抗风等优良特性,经济价值较高。由于栖息地受到不同程度破坏,生境退化或丧失,其居群数量急剧减少,存在濒危风险,目前在中国珍稀濒危植物信息系统 (ISCREP) (<http://www.iplant.cn/rep/>) 中该种已被列为吉林、河北和北京的地方保护野生植物。通过近5年的调查,作者发现在胶东半岛胡桃楸野生居群数量较少,呈现片断化分布特点,人为采挖和生境变化等问题导致胡桃楸野生居群减少甚至消失的风险,因而亟需加大其野生资源的保护力度。

已有研究者对新疆、河北及东北等地的胡桃属种类开展了居群特征和遗传多样性等研究^{[1-3],[4]19-33}。王东升等^[5]基于 AFLP 标记对山东分布的5个胡桃属群体进行了遗传多样性分析,发现这5个群体的遗传关系与其地理分布不完全一致。作者的实地调查结果显示:山东地区生长的胡桃楸个体的叶片和果型等部分生物学性状存在差异,但这些性状的遗传变异程度及其遗传关系尚不清楚,其个体变异及居群规模减小的原因有待分析和探讨。

作者在前期调查的基础上对山东鹊山省级自然保护区不同坡位样方进行居群生态学调查,并通过径

级结构、静态生命表、期望寿命曲线、存活曲线和死亡率曲线探讨胡桃楸的居群结构和特征,并采用 SRAP 分子标记探讨胡桃楸个体间的遗传关系,以期对胡桃楸的居群结构变化、遗传变异和致危因子研究以及胡桃楸保护策略的制定奠定基础。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

鹊山省级自然保护区在山东半岛中北部(东经 $121^{\circ}16'39'' \sim 121^{\circ}24'21''$ 、北纬 $37^{\circ}07'47'' \sim 37^{\circ}14'57''$), 总面积约 $1\,485.2\text{ hm}^2$; 属长白山系崂山山脉,主峰北垞海拔 653.8 m ,为典型的胶东低山丘陵地貌。该研究区属暖温带季风型大陆性气候,四季分明、季风显著,雨热同期、空气湿润,温差较小、光照充足;年平均气温 $11.6\text{ }^{\circ}\text{C}$, 年均降水量 736.6 mm , 年均蒸发量 $1\,693.2\text{ mm}$, 空气相对湿度 71% 。土壤以棕壤为主。

该保护区林地面积 $1\,358.5\text{ hm}^2$, 研究区内植被既有暖温带阔叶林特征,又有温带针阔混交林特征,主要为赤松 (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 纯林 (640.4 hm^2) 和赤松-麻栎 (*Quercus acutissima*

Carruth.)混交林(475.5 hm²)。研究区内植物垂直特征明显,海拔300 m以下多为农田、果林、灌丛和落叶阔叶林,海拔300 m以上则多为针阔混交林和温带针叶林。

据不完全统计,该保护区共有维管植物115科435属786种,包括国家重点保护野生植物野大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc.)和中华结缕草(*Zoysia sinica* Hance),山东珍稀植物长冬草[*Clematis hexapetala* var. *tchefouensis* (Debeaux) S. Y. Hu]、宽蕊地榆(*Sanguisorba applanata* Yu et Li)、滨海前胡[*Peucedanum wawrae* (Wolff) Su]、泰山韭(*Allium taishanense* J. M. Xu)、坚桦(*Betula chinensis* Maxim.)和迎红杜鹃(*Rhododendron mucronulatum*

Turcz.)等^[6]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和样品采集 于2016年5月至9月,采用样方法在该保护区内设置东、西2条样线,并在东样线划分2个样方,在西样线划分4个样方,共6个样方;样方间距均大于500 m,样方面积20 m×20 m。根据海拔,将6个样方分为山体上部、中部和下部3组不同坡位的样地。其中,山体下部样地仅西山采石场(P1)1个样方,山体中部样地包含高顶后(P2)、黑石畝西沟东大梁(P3)和黑石里沟(P4)3个样方,山体上部样地包含黄泥洼(P5)和西山上部(P6)2个样方,基本涵盖了该保护区内胡桃楸的所有片状分布点。6个胡桃楸样方的基本信息见表1。

表1 山东鹊山省级自然保护区6个胡桃楸样方的基本信息

Table 1 Basic informations of six quadrats of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong

样方编号 ¹⁾ No. of quadrat ¹⁾	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position
P1	E121°21'01"	N37°14'27"	284	阴坡 Shady slope	山体下部 Lower part of the mountain
P2	E121°22'45"	N37°14'08"	378	阴坡 Shady slope	山体中部 Middle part of the mountain
P3	E121°22'41"	N37°14'31"	414	阴坡 Shady slope	山体中部 Middle part of the mountain
P4	E121°22'43"	N37°14'14"	427	半阴坡 Semi-shady slope	山体中部 Middle part of the mountain
P5	E121°22'51"	N37°14'20"	447	阴坡 Shady slope	山体上部 Upper part of the mountain
P6	E121°23'29"	N37°13'47"	451	阴坡 Shady slope	山体上部 Upper part of the mountain

¹⁾P1: 西山采石场 Quarry of Xishan Hill; P2: 高顶后 Gaodinghou; P3: 黑石畝西沟东大梁 Dongdaliang in Xigou of Heishikuang; P4: 黑石里沟 Heishiligou; P5: 黄泥洼 Huangniwa; P6: 西山上部 Upper part of Xishan Hill.

于2016年春季在该保护区的西山采石场(E121°21'01"、N37°14'27")、椴树洼(E121°22'26"、N37°13'40")、狼畝(E121°23'18"、N37°13'52")、高顶后(E121°22'45"、N37°14'08")、黑石里沟(E121°22'42"、N37°14'14")、虎龙头(E121°22'49"、N37°15'02")和宋山(E121°22'51"、N37°14'20")采集9份胡桃楸样本,前6个采样点各采集样本1份,最后1个采样点采集3份样本,依次编号1~9;另在西山采石场采集1份栽培胡桃(*J. regia* Linn.)样本,作为外类群,编号10。采样点的确定综合考虑了胡桃楸的分布状况以及地理位置、株龄和生长状况等因子,且为了避免克隆单株,样株间隔大于30 m。在多样株的中部枝条上分别采集完整无斑的叶片3~5枚,硅胶干燥,供试。

1.2.2 居群生态学调查和居群径级结构分析 记录2条样线的生境条件、坡度、坡向、坡位和土壤类型,以及植被的种类、密度和盖度。对6个样方内的所有

胡桃楸进行每木调查,记录个体数和生长状况等基本信息。对于成年树,记录其胸径、株高和冠幅,胸径用围尺(精度1 mm)测量,株高用测高仪(精度10 cm)测量,冠幅用直尺(精度1 mm)测量;对于幼苗和幼树,记录基径和株高,基径用游标卡尺(精度0.1 mm)测量,株高用测高仪测量。

参照文献[7],根据胸径(DBH)将胡桃楸划分为7个径级:Ⅰ级(DBH<2 cm)、Ⅱ级(2 cm≤DBH<5 cm)、Ⅲ级(5 cm≤DBH<10 cm)、Ⅳ级(10 cm≤DBH<15 cm)、Ⅴ级(15 cm≤DBH<20 cm)、Ⅵ级(20 cm≤DBH<25 cm)和Ⅶ级(25 cm≤DBH<30 cm),其中,Ⅰ级和Ⅱ级为幼苗和幼树,Ⅲ级至Ⅶ级为成年树。以多样方胡桃楸的径级为横坐标、个体数为纵坐标绘制径级结构图。

1.2.3 静态生命表编制及曲线绘制 采用径级代替龄级的方法编制不同坡位样地胡桃楸的静态生命表以及胡桃楸居群的整体静态生命表^[7]。

在静态生命表编制过程中,部分样方中胡桃楸的死亡率呈现负值,因而,参考江洪^[8]和张维等^[1]的数据分析方法,采用匀滑处理进行校正。静态生命表编制完成后,以径级为横坐标,期望寿命(e_x)、标准化存活数(l_x)和死亡率(q_x)为纵坐标,分别绘制各样地胡桃楸的期望寿命曲线、存活曲线和死亡率曲线。

1.2.4 SRAP 分子标记分析 采用 CTAB^[9]法提取叶片 DNA 并进行质量检测, $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存。根据文献^[10]中的 SRAP 引物序列及扩增程序,采用 BIO-RAD 伯乐 S1000 梯度 PCR 仪(美国 Bio-Rad 公司)进行 PCR 扩增,从 77 对 SRAP 引物中,筛选出 14 对扩增结果稳定、谱带清晰、多态性丰富的引物(M1E3、M1E11、M1E6、M2E2、M2E5、M3E9、M4E2、M4E8、M5E10、M6E6、M6E7、M7E9、M7E10 和 M7E11)用于 SRAP 扩增,扩增产物经质量体积分数 2% 琼脂糖凝胶电泳检测,用 Tanon 2500R 凝胶成像系统(上海天能科技有限公司)观察并记录谱带。

1.3 数据处理和分析

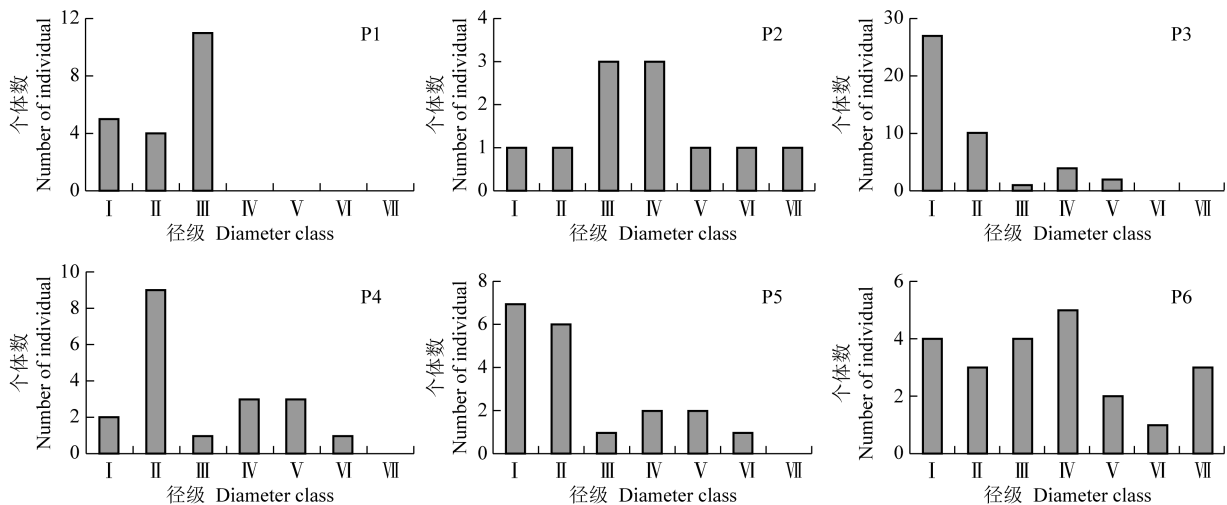
采用 EXCEL 2007 软件处理数据。根据 SRAP 扩增条带“有”或“无”生成“1”、“0”原始矩阵,采用 NTSYSpc2.10 软件计算遗传相似系数,采用 UPGMA 法进行聚类分析并绘制树状图。

2 结果和分析

2.1 胡桃楸居群的径级结构分析

山东鹊山省级自然保护区 6 个胡桃楸样方的径级结构见图 1;胡桃楸居群的径级结构见图 2。

由图 1 可见:P2 样方(高顶后)内个体数最少,占 6 个样方个体总数的 8.1%;P3 样方(黑石沓西沟东大梁)内个体数最多,占 6 个样方个体总数的 32.6%。位于山体下部的 P1 样方(西山采石场)中, I 级($\text{DBH}<2\text{ cm}$)至 III 级($5\text{ cm}\leq\text{DBH}<10\text{ cm}$)的个体数为 20,其中 I 级和 II 级($2\text{ cm}\leq\text{DBH}<5\text{ cm}$)的个体数占该样方个体总数的 45.0%, IV 级($10\text{ cm}\leq\text{DBH}<15\text{ cm}$)及以上径级个体缺失,该样方内胡桃楸整体表现为增长型。在山体中部及上部样方中,位于山体中部的 P3 样方缺失 VI 级($20\text{ cm}\leq\text{DBH}<25\text{ cm}$)和 VII 级($25\text{ cm}\leq\text{DBH}<30\text{ cm}$)个体,位于山体中部的 P4 样方(黑石里沟)和位于山体上部的 P5 样方(黄泥洼)缺失 VII 级个体,位于山体中部的 P2 样方和位于山体上部的 P6 样方(西山上部)内各径级个体均有分布;其中,各样方中 I 级至 IV 级的个体数均高于 V 级($15\text{ cm}\leq\text{DBH}<20\text{ cm}$)至 VII 级的个体数,这 5 个样方

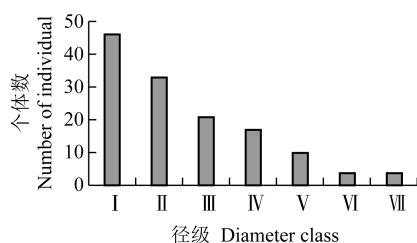


I: $\text{DBH}<2\text{ cm}$; II: $2\text{ cm}\leq\text{DBH}<5\text{ cm}$; III: $5\text{ cm}\leq\text{DBH}<10\text{ cm}$; IV: $10\text{ cm}\leq\text{DBH}<15\text{ cm}$; V: $15\text{ cm}\leq\text{DBH}<20\text{ cm}$; VI: $20\text{ cm}\leq\text{DBH}<25\text{ cm}$; VII: $25\text{ cm}\leq\text{DBH}<30\text{ cm}$. DBH: 胸径 Diameter at breast height.

P1: 西山采石场(山体下部样地) Quarry of Xishan Hill (plot at lower part of the mountain); P2, P3, P4: 分别为高顶后、黑石沓西沟东大梁和黑石里沟(山体中部样地) Gaodinghou, Dongdaliang in Xigou of Heishikuang and Heishiligou, respectively (plot at middle part of the mountain); P5, P6: 分别为黄泥洼和西山上部(山体上部样地) Huangniwa and upper part of Xishan Hill, respectively (plot at upper part of the mountain).

图 1 山东鹊山省级自然保护区 6 个胡桃楸样方的径级结构

Fig. 1 Diameter class structure of six quadrats of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong



I : DBH<2 cm; II : 2 cm≤DBH<5 cm; III : 5 cm≤DBH<10 cm; IV : 10 cm≤DBH<15 cm; V : 15 cm≤DBH<20 cm; VI : 20 cm≤DBH<25 cm; VII : 25 cm≤DBH<30 cm. DBH: 胸径 Diameter at breast height.

图2 山东鹊山省级自然保护区胡桃楸居群的径级结构
Fig. 2 Diameter class structure of *Juglans mandshurica* Maxim. population in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong

的胡桃楸整体表现为稳定型。

由图2可见,6个样方的胡桃楸个体总数为135株,I级至VII级的个体数分别占个体总数的34.1%、24.4%、15.5%、12.6%、7.4%、3.0%和3.0%。其中,I级和II级的个体数占个体总数的58.5%,而III级至VII级的个体数占个体总数的41.5%,其中VI级和VII级的个体数占个体总数的6.0%,表现出增长型居群的径级结构特征。

2.2 胡桃楸居群静态生命表及生命过程分析

山东鹊山省级自然保护区胡桃楸居群和居群内不同样地的静态生命表见表2;胡桃楸的期望寿命曲线、存活曲线和死亡率曲线见图3。

由表2可见:山体上部、中部和下部样地内以及整个居群中不同径级胡桃楸个体存活数(a_x)总体变化较平稳,从低径级到高径级依次减少,但山体中部

样地的胡桃楸个体存活数波动较大,表明在大多数情况下,核桃楸个体可以通过环境的筛选进入下一阶段的生长发育,以完成居群的天然更新。山体上部、中部和下部样地内以及整个居群中不同径级胡桃楸个体的期望寿命(e_x)总体均随径级增加而逐级递减,而死亡率(q_x)总体随径级增加小幅波动,仅山体中部样地的V级(15 cm≤DBH<20 cm)胡桃楸个体的死亡率最高(0.835),导致整个居群该径级的胡桃楸个体死亡率也较高(0.599),表明胡桃楸在该阶段由中等大树向大树过渡,是其生活史中较为脆弱的阶段。

由图3-A可见:胡桃楸居群和居群内不同样地中胡桃楸个体的 e_x 值总体上均随径级增加而逐渐降低,仅山体中部样地中V级和VI级(20 cm≤DBH<25 cm)的 e_x 值有小幅波动。小径级个体的 e_x 值均高于大径级个体,山体中部和上部样地的胡桃楸个体的 e_x 值明显高于山体下部样地,且胡桃楸整个居群的 e_x 值总体上高于山体下部和中部样地,但低于山体上部样地。

由图3-B可见:胡桃楸整个居群的存活曲线呈直线型,根据Deevey^[11]的划分标准,该胡桃楸居群的存活曲线基本符合Deevey II型。山体上部、中部和下部样地的胡桃楸存活曲线分别属于直线型、直线型和凹型,其中,山体中部和上部样地的胡桃楸存活曲线均符合Deevey II型,随径级增加,个体标准化存活数逐渐下降;而山体下部样地的胡桃楸存活曲线则接近Deevey III型,前期干扰因子导致IV级(10 cm≤DBH<15 cm)及以上个体标准化存活数急剧减少。

表2 山东鹊山省级自然保护区胡桃楸居群和居群内不同样地的静态生命表¹⁾

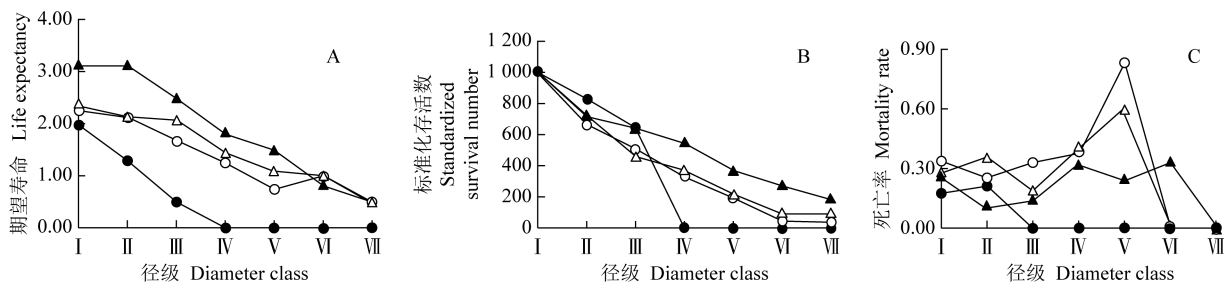
Table 2 Static life tables of population and different plots in population of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong¹⁾

径级 Diameter class	a_x	a_x'	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x
山体下部样地 Plot at lower part of the mountain									
I (DBH<2 cm)	5	17	1 000	177	0.177	912	1 971	1.971	0.195
II (2 cm≤DBH<5 cm)	4	14	823	176	0.214	735	1 059	1.287	0.241
III (5 cm≤DBH<10 cm)	11	11	647	—	—	324	324	0.500	—
山体中部样地 Plot at middle part of the mountain									
I (DBH<2 cm)	30	30	1 000	333	0.333	834	2 252	2.252	0.405
II (2 cm≤DBH<5 cm)	20	20	667	167	0.250	584	1418	2.126	0.288
III (5 cm≤DBH<10 cm)	5	15	500	167	0.334	417	834	1.668	0.407
IV (10 cm≤DBH<15 cm)	10	10	333	133	0.399	267	417	1.252	0.510
V (15 cm≤DBH<20 cm)	6	6	200	167	0.835	117	150	0.750	1.801
VI (20 cm≤DBH<25 cm)	1	1	33	0	0.000	33	33	1.000	0.000
VII (25 cm≤DBH<30 cm)	1	1	33	—	—	17	17	0.500	—

续表2 Table 2 (Continued)

径级 Diameter class	a_x	a_x'	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x
山体上部样地 Plot at upper part of the mountain									
I (DBH<2 cm)	11	11	1 000	272	0.272	864	3 139	3.139	0.319
II (2 cm≤DBH<5 cm)	9	8	727	91	0.125	682	2 275	3.129	0.134
III (5 cm≤DBH<10 cm)	5	7	636	91	0.143	591	1 593	2.505	0.154
IV (10 cm≤DBH<15 cm)	7	6	545	181	0.332	455	1 002	1.839	0.404
V (15 cm≤DBH<20 cm)	4	4	364	91	0.250	319	547	1.503	0.288
VI (20 cm≤DBH<25 cm)	2	3	273	91	0.333	228	228	0.835	0.405
VII (25 cm≤DBH<30 cm)	3	2	182	—	—	114	114	0.500	—
居群 Population									
I (DBH<2 cm)	46	46	1 000	283	0.283	859	2 393	2.393	0.333
II (2 cm≤DBH<5 cm)	33	33	717	260	0.362	587	1 534	2.139	0.450
III (5 cm≤DBH<10 cm)	21	21	457	87	0.190	414	947	2.072	0.211
IV (10 cm≤DBH<15 cm)	17	17	370	153	0.414	294	533	1.441	0.534
V (15 cm≤DBH<20 cm)	10	10	217	130	0.599	152	239	1.101	0.914
VI (20 cm≤DBH<25 cm)	4	4	87	0	0.000	87	87	1.000	0.000
VII (25 cm≤DBH<30 cm)	4	4	87	—	—	44	44	0.500	—

¹⁾ a_x : x 径级的个体存活数 Survival number of individual in x diameter class; a_x' : 平滑修正的 x 径级的个体数 Number of individual in x diameter class by smoothing correction; l_x : x 径级开始时的个体标准化存活数 Standardized survival number of individual at the beginning of x diameter class; d_x : 从 x 径级到 $x+1$ 径级的个体标准化死亡数 Standardized death number of individual from x diameter class to $x+1$ diameter class; q_x : 从 x 径级到 $x+1$ 径级的个体死亡率 Mortality rate of individual from x diameter class to $x+1$ diameter class; L_x : 从 x 径级到 $x+1$ 径级的个体区间寿命 Span life of individual from x diameter class to $x+1$ diameter class; T_x : x 径级及以上各径级的个体总寿命 Total life of individual from x diameter class to higher diameter class; e_x : x 径级的个体期望寿命 Life expectancy of individual in x diameter class; k_x : x 径级的个体消失率 Disappearance rate of individual in x diameter class. DBH: 胸径 Diameter at breast height. —: 无数据 No datum.



●: 山体下部样地 Plot at lower part of the mountain; ○: 山体中部样地 Plot at middle part of the mountain; ▲: 山体上部样地 Plot at upper part of the mountain; △: 居群 Population.

I: DBH<2 cm; II: 2 cm≤DBH<5 cm; III: 5 cm≤DBH<10 cm; IV: 10 cm≤DBH<15 cm; V: 15 cm≤DBH<20 cm; VI: 20 cm≤DBH<25 cm; VII: 25 cm≤DBH<30 cm. DBH: 胸径 Diameter at breast height.

图 3 山东鹊山省级自然保护区胡桃楸的居群和居群内不同样地的期望寿命曲线(A)、存活曲线(B)和死亡率曲线(C)

Fig. 3 Life expectancy curve (A), survival curve (B) and mortality rate curve (C) of population and different plots in the population of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong

由图 3-C 可见: 在 山体中部样地以及整个居群中, 胡桃楸个体死亡率随径级增加呈逐渐升高然后降低的趋势, 并均在 V 级达到峰值, 死亡率分别为 0.835 和 0.599, 而山体上部样地的胡桃楸个体死亡率随径级增加小幅波动。总体上看, 山体中部样地的胡桃楸个体死亡率相对偏高。从 I 级 (DBH<2 cm) 和 II 级 (2 cm≤DBH<5 cm) 以及从 V 级和 VI 级, 胡桃楸个体

的生长易受人为干扰、环境筛选或种内竞争等因子影响, 生存压力较大; III 级 (5 cm≤DBH<10 cm) 的个体死亡率较低, 说明此径级的胡桃楸存活能力较强。

2.3 胡桃楸 SRAP 分子标记和遗传关系分析

采用 14 对 SRAP 引物, 对采自山东鹊山省级自然保护区的 9 份胡桃楸样本及 1 份外类群样本 (胡桃栽培样本) 进行遗传分析, 其中 4 对引物 M2E5、

M3E9、M6E7 和 M1E3 的 SRAP 扩增图谱见图 4。依据 SRAP 分子标记分析结果计算供试样本的遗传相似系数,结果见表 3;依据表 3 的结果,采用 UPGMA 法进行聚类分析,结果见图 5。

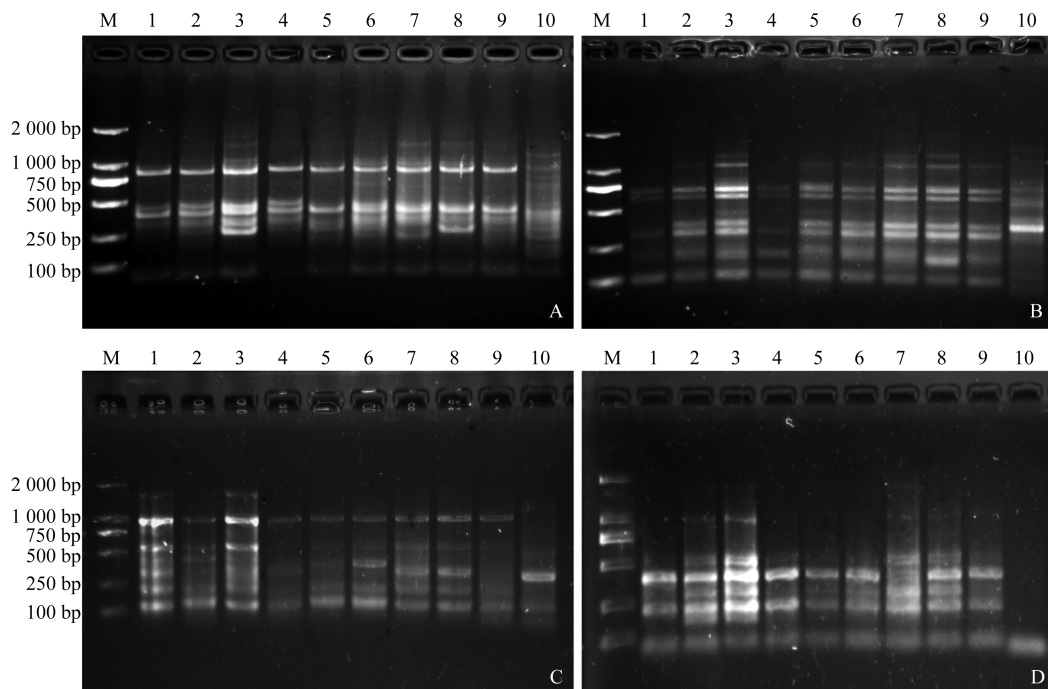
2.3.1 遗传多样性和遗传相似性 SRAP 分子标记分析结果表明:10 份样本中共扩增 104 个位点,其中遗传多态性位点占 49.0%。9 份胡桃楸样本的多态性位点数差异较大,其中,采自狼夙的 3 号样本多态性位点最多(41),采自黑石里沟的 5 号样本多态性位点最少(11)。在引物 M2E5 扩增图谱的 280 bp 位点(图 4-A),采自狼夙的 3 号样本和采自宋山的 8 号样本差异明显;在引物 M6E7 扩增图谱的 350 和 400 bp 位点(图 4-C),不同样本差异明显。

由表 3 可见,9 份胡桃楸样本间遗传相似系数均较高,平均值为 0.786;其中,采自宋山的 7 号和 8 号样本间的遗传相似系数最大,达到 0.904;采自狼夙的 3 号与采自黑石里沟的 5 号样本间以及采自高顶后的 4 号与采自宋山的 7 号样本间的遗传相似系数最小,均为 0.654,表明胡桃楸居群内个体间的遗传变异

较为丰富。而 9 份胡桃楸样本与栽培胡桃(外类群)间的遗传相似系数为 0.394~0.510,表明胡桃楸与胡桃的种间遗传差异较大。

2.3.2 遗传关系 聚类分析结果(图 5)显示:在遗传相似系数 0.762 处,供试的 10 份样本分为 3 组,其中,栽培胡桃单独成为第 1 组,9 份胡桃楸样本聚为第 2 组和第 3 组。第 2 组包括 4 号、5 号和 6 号样本;第 3 组由其余 6 份样本聚成。在遗传相似系数 0.804 处,还可将第 3 组分为 2 个亚组,Ⅰ亚组包括采自西山采石场的 1 号样本、采自椴树洼的 2 号样本和采自狼夙的 3 号样本,Ⅱ亚组则由采自宋山的 7 号、8 号和 9 号样本聚成。

在Ⅰ亚组中,2 号和 3 号样本间的遗传关系较近,二者分布于相邻的沟谷中;而 1 号样本与其他样本间的遗传关系较远,且采自该保护区最西侧(西山采石场),地理距离相对较远。在Ⅱ亚组中,3 份样本间的遗传相似系数为 0.827~0.904,均采自同一区域,地理分布相对集中。说明胡桃楸各样本间的遗传关系与其地理分布有一定的关联。



A, B, C, D: 分别为引物 M2E5、M3E9、M6E7 和 M1E3 的扩增图谱 Being amplification patterns of primers M2E5, M3E9, M6E7 and M1E3, respectively. M: DNA marker. 1-10: 供试样本 Samples tested; 1. 采自西山采石场 Collected from Quarry of Xishan Hill; 2. 采自椴树洼 Collected from Duanshuwa; 3. 采自狼夙 Collected from Langkuang; 4. 采自高顶后 Collected from Gaodinghou; 5. 采自黑石里沟 Collected from Heishiligou; 6. 采自虎龙头 Collected from Hulontou; 7, 8, 9. 采自宋山 Collected from Songshan; 10. 栽培胡桃(外类群) Cultivated *J. regia* Linn. (outgroup).

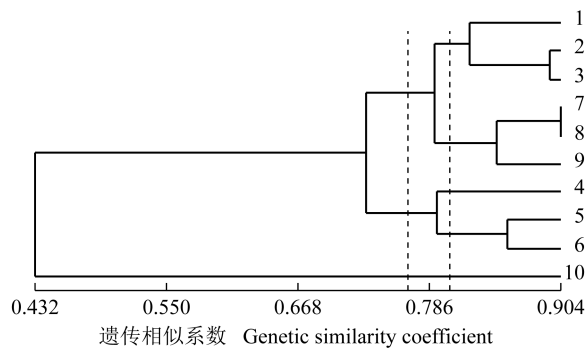
图 4 山东鹤山省级自然保护区胡桃楸不同样本的 SRAP 扩增图谱

Fig. 4 SRAP amplification patterns of different samples of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong

表3 山东鹊山省级自然保护区胡桃楸不同样本间的遗传相似系数¹⁾Table 3 Genetic similarity coefficient among different samples of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong¹⁾

样本 Sample	不同样本间的遗传相似系数 Genetic similarity coefficient among different samples									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1.000									
2	0.817	1.000								
3	0.827	0.894	1.000							
4	0.798	0.712	0.702	1.000						
5	0.750	0.740	0.654	0.817	1.000					
6	0.779	0.789	0.721	0.769	0.856	1.000				
7	0.740	0.808	0.837	0.654	0.664	0.769	1.000			
8	0.779	0.808	0.856	0.692	0.683	0.712	0.904	1.000		
9	0.760	0.769	0.760	0.750	0.760	0.789	0.827	0.865	1.000	
10	0.462	0.394	0.404	0.510	0.423	0.433	0.433	0.414	0.414	1.000

¹⁾ 1-10: 供试样品 Samples tested; 1. 采自西山采石场 Collected from Quarry of Xishan Hill; 2. 采自榎树洼 Collected from Duanshuwa; 3. 采自狼夤 Collected from Langkuang; 4. 采自高顶后 Collected from Gaodinghou; 5. 采自黑石里沟 Collected from Heishiligou; 6. 采自虎龙头 Collected from Hulongtou; 7,8,9. 采自宋山 Collected from Songshan; 10. 栽培胡桃(外类群) Cultivated *J. regia* Linn. (outgroup).



1-10: 供试样品 Samples tested; 1. 采自西山采石场 Collected from Quarry of Xishan Hill; 2. 采自榎树洼 Collected from Duanshuwa; 3. 采自狼夤 Collected from Langkuang; 4. 采自高顶后 Collected from Gaodinghou; 5. 采自黑石里沟 Collected from Heishiligou; 6. 采自虎龙头 Collected from Hulongtou; 7,8,9. 采自宋山 Collected from Songshan; 10. 栽培胡桃(外类群) Cultivated *J. regia* Linn. (outgroup).

图5 山东鹊山省级自然保护区胡桃楸不同样本的 UPGMA 聚类图
Fig. 5 UPGMA clustering dendrogram of different samples of *Juglans mandshurica* Maxim. in Queshan Provincial Nature Reserve of Shandong

3 讨论和结论

野生濒危植物渐少的主要原因是天然植被屡遭破坏、生境恶化^[12-14]。调查结果显示:山东鹊山省级自然保护区内的胡桃楸居群呈现片状分布,其中,山体下部样地中Ⅳ级(10 cm ≤ DBH < 15 cm)及以上的个体缺失,而中部和上部样地的径级结构相对完整,表明该居群的实生繁殖受生存环境影响较大。调查区域内Ⅲ级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)及以上径级的胡桃

楸成年树共 56 株,最大胸径为 27.2 cm;胡桃楸幼苗和幼树数量较多(共 79 株,平均每个样方 13 株),但各样方间幼苗和幼树的数量差异较大,有部分样方内的幼苗和幼树相对较少,如 P1 样方(西山采石场)仅 5 株、P2 样方(高顶后)仅 1 株、P4 样方(黑石里沟)仅 2 株。造成这种现象的原因主要有 2 个方面:一方面是胡桃楸结实率较低,且果实易被采食,可萌发的种子数量较少;另一方面则是生境条件的影响,胡桃楸多生长于沟底乱石间,土壤贫瘠,只有少量落在裸岩间潮湿土壤中的成熟种子能顺利萌发,且只有少量幼苗能存活。

在鹊山省级自然保护区山体下部样地中,Ⅳ级及以上的胡桃楸个体缺失,且Ⅱ级(2 cm ≤ DBH < 5 cm)的个体死亡率高于Ⅰ级(DBH < 2 cm),说明至少在 5 年前山体下部样地的胡桃楸幼苗可能因环境影响和人为干扰而难以存活;山体中部样地受人为干扰较少、生境较为稳定,前期各径级胡桃楸个体死亡率相对平稳,而Ⅴ级(15 cm ≤ DBH < 20 cm)的个体死亡率最高;山体上部样地胡桃楸个体死亡率总体较低,与其受人为干扰较少有关。从Ⅲ级开始,胡桃楸个体数明显减少,表明该胡桃楸居群在发育初期自然繁殖能力相对正常,幼苗和幼树较为丰富,然后以高死亡率为代价从幼龄植株发育为成年植株,进而完成整个生活史;而胡桃楸成年个体的适应能力较强,其生长主要受种内竞争和自疏作用的影响。

由于群落处于不同的演替阶段,分布于不同地区、不同坡位的植物可能呈现不同的分布格局^[15-16]。

在鹊山省级自然保护区不同坡位的样地中,山体中部和上部样地胡桃楸个体的生存状况明显优于山体下部样地,其存活曲线符合 Deevey II型,而山体下部样地胡桃楸存活曲线则接近 Deevey III型。闫娜等^[3]的研究结果表明:雾灵山国家级自然保护区胡桃楸居群中幼树和中龄树所占比例较大,存活曲线接近 Deevey III型。造成这种差异的原因可能有2个:一是研究区域的自然环境不同;二是人为干扰程度以及种间对生存资源的竞争压力差异明显。

在群落内部,不同植物居群为争夺有限的生存资源而相互竞争,导致个体死亡率明显上升。在鹊山省级自然保护区,当胡桃楸的幼苗或幼树生长发育形成中龄树后,群落的结构、郁闭度和盖度发生变化,受光照和营养条件以及伴生树种的影响,Ⅲ级至V级胡桃楸个体死亡率呈现上升趋势。总体上看,研究区域内胡桃楸个体期望寿命(e_x)波动较小,其中,低径级的 e_x 值相对较高,高径级的 e_x 值相对较低。这是由于低径级的胡桃楸个体生存空间比较充裕,且对养分和水分的需求量较小,对资源和生存空间的竞争不强;而高径级的胡桃楸个体从环境中获得的生存资源均不能满足其生长需求,种间和种内竞争较强,导致自疏作用和他疏作用增强,因此,高径级的胡桃楸个体期望寿命下降。

王东娜^[4]²⁵⁻²⁷的研究结果表明:以 ISSR 分子标记为基础,分布于东北地区的6个胡桃楸居群的遗传多样性均较高,且不同居群的亲缘关系与其地理距离基本相一致。本研究中,通过 SRAP 分子标记分析,显示鹊山省级自然保护区的胡桃楸居群内存在丰富的遗传变异,且居群内各样本间的遗传关系与其地理分布有一定的关联。考虑到生态环境的同质性,研究区域内胡桃楸个体间叶片和果形等表型性状的差异可能与其遗传特性相关。

虽然鹊山省级自然保护区的胡桃楸居群属于增长型,但该居群易受人为干扰、生境条件、繁殖特性以及种内竞争等因子的影响,其中,人为干扰是关键的致危因子。由于该保护区内胡桃楸居群的遗传多样性较高,因而,应制定相应的保护策略以维持现有的遗传多样性水平。根据居群的生境特点,建议采用人工扰动的方式使种子能落入适宜的土壤环境中萌发生成幼苗,维持该居群的天然更新。另外,建议强化

退耕还林、幼林抚育等措施,提高幼林成活率,扩大成林覆盖面积,从而保持群落结构稳定。

参考文献:

- [1] 张维,焦子伟,任艳利,等.新疆野核桃自然保护区不同坡向野核桃种群生命表与波动周期[J].西北植物学报,2015,35(6):1229-1237.
- [2] 张维,李海燕,崔东,等.新疆野核桃自然保护区不同坡向野核桃幼苗种群年龄结构及生长特征[J].应用生态学报,2017,28(2):382-390.
- [3] 闫娜,陈彤,陈云丽,等.雾灵山自然保护区胡桃楸种群结构特征分析[J].首都师范大学学报(自然科学版),2014,35(6):64-67,81.
- [4] 王东娜.胡桃楸天然种群遗传多样性和遗传结构的研究[D].哈尔滨:东北林业大学林学院,2011.
- [5] 王东升,辛红,邢世岩,等.基于 AFLP 标记的山东省5个野核桃群体的遗传多样性分析[J].植物资源与环境学报,2013,22(3):63-69.
- [6] 臧德奎.山东珍稀濒危植物[M].北京:中国林业出版社,2017:3-8.
- [7] 易雪梅,张悦,姬兰柱.长白山黄栗种群结构[J].生态学杂志,2013,32(9):2257-2262.
- [8] 江洪.云杉种群生态学[M].北京:中国林业出版社,1992:8-26.
- [9] DOYLE J J, DOYLE J L. Isolation of plant DNA from fresh tissue[J]. Focus, 1990, 12: 13-15.
- [10] HU D C, ZHANG P, HAO W, et al. SRAP analysis on the genetic relationships of 24 mulberry (*Morus L.*) accessions in the lower regions of the Yellow River[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2015, 62(1): 13-19.
- [11] DEEVEY E S. Life tables for natural populations of animals[J]. Quarterly Review of Biology, 1947, 22: 283-314.
- [12] XU X X, CHENG F Y, XIAN H L, et al. Genetic diversity and population structure of endangered endemic *Paeonia jishanensis* in China and conservation implications[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2016, 66: 319-325.
- [13] 袁在翔,金雪梅,马婷瑶,等.南京灵谷寺栓皮栎种群结构与动态[J].生态学杂志,2017,36(6):1488-1494.
- [14] 王立龙,王亮,张丽芳,等.不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征[J].植物生态学报,2015,39(10):980-989.
- [15] 于大炮,周莉,董百丽,等.长白山北坡岳桦种群结构及动态分析[J].生态学杂志,2004,23(5):30-34.
- [16] 张育新,马克明,祁建,等.北京东灵山海拔梯度上辽东栎种群结构和空间分布[J].生态学报,2009,29(6):2789-2796.

(责任编辑:郭严冬)