

湖北红椿天然种群小叶表型性状变异研究

汪 洋¹, 陈文学², 明安觉³, 雍 军¹, 宋丛文^{1,①}, 付秋生^{1,①}

(1. 湖北生态工程职业技术学院, 湖北 武汉 430200; 2. 竹山县林业局, 湖北 竹山 442200;
3. 竹山县国土资源局, 湖北 竹山 442200)

摘要:为揭示湖北红椿(*Toona ciliata* Roem.)种群间及种群内小叶表型性状的变异规律,对湖北16个红椿天然种群的10个小叶表型性状进行了比较;在此基础上,对各小叶表型性状进行了巢式方差分析、多重比较、变异系数分析、表型分化分析、相关性分析和聚类分析。结果表明:红椿10个小叶表型性状在种群间存在显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)差异。红椿种群内小叶表型性状变异系数的均值为12.13%,变化范围为9.32%~17.59%。红椿种群间小叶表型性状表型分化系数的均值为80.73%,说明红椿小叶表型性状变异主要来源于种群间。相关性分析结果显示:红椿小叶长、小叶柄长、小叶宽、宽基距、脉左宽和小叶柄长小叶长比间的相关性总体上较高,小叶表型性状与经度、无霜期和年日照时数的相关性较高。聚类分析结果显示:在遗传距离3.892处,通山九宫山(P13)种群与黄石黄荆山(P14)种群聚为一类,其他14个种群聚为另一类;在遗传距离2.018处,后一类中来凤三寨坪(P4)种群和崇阳庙圃(P12)种群聚为一个亚类,其他12个种群聚为另一个亚类。说明红椿小叶表型性状变异为局部区域化变异和连续变异以及鄂西南与鄂东南种群间的随机变异。Mantel检验结果表明:湖北红椿种群小叶表型性状变异无明显地理隔离模式。研究结果显示:对红椿进行种质资源保护、遗传改良和建立种质资源收集圃时,应尽可能增加不同种群以及变异较丰富的种群内个体的取样量。

关键词:红椿;湖北;天然种群;小叶表型性状;表型变异

中图分类号: Q944.3; S718.42; S792 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2019)02-0096-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2019.02.13

Study on variation of leaflet phenotypic traits of natural populations of *Toona ciliata* in Hubei Province WANG Yang¹, CHEN Wenxue², MING Anjue³, YONG Jun¹, SONG Congwen^{1,①}, FU Qiusheng^{1,①} (1. Hubei Ecology Polytechnic College, Wuhan 430200, China; 2. Zhushan Forestry Bureau, Zhushan 442200, China; 3. Zhushan Land Resources Bureau, Zhushan 442200, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2019, 28(2): 96-105

Abstract: In order to reveal the variation law of leaflet phenotypic traits of *Toona ciliata* Roem. among populations and within population in Hubei Province, 10 leaflet phenotypic traits of 16 natural populations of *T. ciliata* in Hubei Province were compared. On the basis, nested variance analysis, multiple comparison, coefficient of variation analysis, phenotypic differentiation analysis, correlation analysis, and cluster analysis were conducted on each leaflet phenotypic trait. The results show that there are significant ($P < 0.05$) or extremely significant ($P < 0.01$) differences in 10 leaflet phenotypic traits of *T. ciliata* among populations. Mean of coefficients of variation of leaflet phenotypic traits within population is 12.13%, with a range of 9.32%–17.59%. Mean of phenotypic differentiation coefficients of leaflet phenotypic traits among populations is 80.73%, indicating that the variation of leaflet phenotypic traits of *T. ciliata* is mainly among populations. The correlation analysis result shows that the correlations of leaflet length, leaflet petiole length, leaflet width, length between the maximum width and leaflet base, width between left blade edge and midrib, and ratio of leaflet petiole length to leaflet length

收稿日期: 2018-08-07

基金项目: 湖北省科学技术厅公益性研究项目(402012DBA40001); 湖北省教育厅科研项目(B20160555)

作者简介: 汪 洋(1968—),男,湖北武汉人,硕士,教授,主要从事植物生态学教学与科研工作。

①通信作者 E-mail: songcongwen@126.com; 835837548@qq.com

are relatively high in general, and correlations of leaflet phenotypic traits with longitude, frostless period, and annual sunshine hours are relatively high. The cluster analysis result shows that at genetic distance of 3.892, populations of Jiugongshan of Tongshan (P13) and Huangjingshan of Huangshi (P14) are clustered into one group, and other 14 populations are clustered into another group; at genetic distance of 2.018, populations of Sanzhaiping of Laifeng (P4) and Miaopu of Chongyang (P12) in the latter group are clustered into one sub-group, and other 12 populations are clustered into another sub-group. This indicates that the variation of leaflet phenotypic traits of *T. ciliata* covers regional variation and continuous variation, and random variation between populations in Southwest Hubei and Southeast Hubei. The Mantel test result shows that the variation of leaflet phenotypic traits of *T. ciliata* populations in Hubei Province doesn't have an obvious geographical isolation pattern. It is suggested that in germplasm protection, genetic improvement, and establishment of germplasm nursery of *T. ciliata*, sampling numbers of different populations and individuals in populations with abundant variation should be increased as high as possible.

Key words: *Toona ciliata* Roem.; Hubei Province; natural population; leaflet phenotypic traits; phenotypic variation

植物表型性状反映了基因型对环境变化的适应性^[1]。植物在漫长的进化过程中,应对环境差异产生的表型变异体现了植物的生存智慧,其表型变异往往在适应和进化上有重要意义^[1],是遗传多样性研究的重要内容^[2]。植物表型研究主要关注植物在其分布区内各种环境下的表型变异^[3],被广泛用于揭示天然种群的遗传变异及其与地理格局的关系^[4-8]。

红椿 (*Toona ciliata* Roem.) 隶属于 楝 科 (Meliaceae) 香椿属 (*Toona* Roem.), 为落叶或半落叶乔木,其木材优良,是珍贵用材树种^[9]。由于过度开发且天然更新较慢,红椿天然分布区日益减少^[10],其天然种群内植株数量也随之减少,目前红椿已被列为国家二级重点保护野生植物^[11]。鉴于红椿的濒危现状,研究人员已对其生理^[12-15]、生长特性^[16-17]、造林^[18]、种群生态学^[19-20]、优树选择^[21-23]、表型遗传研究的取样技术^[24]以及红椿提取物抗癌能力^[25]等方面进行了深入研究。然而,对红椿的科学保护应结合其现存种群规模与遗传多样性水平进行^[26]。李培等^[27]利用 SRAP 标记对来自中国的 29 个种源和来自澳大利亚的 1 个种源的红椿进行系统地遗传多样性分析,结果表明红椿不同种源间的分化程度较高。叶片是植物进化过程中对环境变化比较敏感且可塑性较大的器官^[28],植物叶片的形态与其营养和其他生理、生态因子以及繁殖密切相关^[29],因此,不同程度的环境异质性,影响植物叶片表型的可塑性或植物对环境的适应性。红椿为强阳性植物,叶片是光合作用的主要器官,研究红椿叶片的性状和功能,有助于分析其种群内和种群间的表型变异多样性水平,了

解其生长发育和逆境响应具有重要意义。

在湖北地区,红椿主要分布于西南部、西北部和东南部的山区以及中北部的荆山山脉,中南部的江汉平原尚未发现有分布。由于红椿分布区生境差异较大,地理分断特征明显,研究红椿天然种群的表型变异及其地理变异格局具有重要意义。本文对湖北 16 个红椿天然种群的 10 个小叶表型性状进行分析,探讨了种群间和种群内小叶表型性状的变异状况及其与地理环境间的关系,以期为湖北红椿种质资源保护、种源选择和开发利用提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 材料

在全面系统普查湖北红椿种质资源的基础上,综合考虑种群位置和大小等实际情况,尽量覆盖湖北红椿天然分布区,最终确定 16 个红椿天然种群为采样点,其基本概况见表 1,表中气象数据来源于中国气象数据网 (<https://data.cma.cn/data/cdindex.html>)、地方气象站和部分种群所在自然保护区官网。

1.2 小叶表型性状的选取及测定

红椿复叶特征较为稳定,其表型差异及变种间鉴别主要依据小叶的叶长、叶宽、叶柄长与叶尖角等指标的差异^[9]。于 2015 年 11 月,在 16 个红椿种群中分别选择 10 株无病虫害且生长正常的成年植株,株间距大于等于 35 m,按东、西、南、北 4 个方向均匀采集各植株树冠中部的枝条。每株采集 20 枝复叶,在叶轴右侧中部取 1 枚小叶,每个种群 200 枚小叶。用

表 1 湖北 16 个红椿天然种群的基本概况

Table 1 Basic situation of 16 natural populations of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province

种群 ¹⁾ Population ¹⁾	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔/m Elevation	年均温/℃ Annual mean temperature	年均降水量/mm Annual mean precipitation	无霜期/d Frostless period	年日照时数/h Annual sunshine hours	空气相对湿度/% Relative air humidity	土壤类型 ²⁾ Soil type ²⁾
P1	N29°51'	E108°33'	440	16.7	1 450	247	1 409	81	YS
P2	N29°57'	E109°05'	635	14.9	1 472	255	1 299	83	MYS
P3	N30°01'	E109°14'	772	16.4	1 700	265	1 350	83	YS
P4	N29°26'	E109°16'	526	15.9	1 394	256	1 300	81	YS
P5	N29°50'	E109°41'	700	15.8	1 491	294	1 136	80	YS
P6	N30°02'	E109°42'	1 074	13.7	1 635	263	1 212	80	YS
P7	N30°05'	E109°43'	744	15.8	1 491	294	1 136	80	YS
P8	N29°39'	E109°36'	599	15.8	1 491	294	1 136	80	YS
P9	N30°19'	E110°06'	541	16.0	1 516	260	1 500	81	YS
P10	N30°10'	E110°12'	620	15.5	1 734	270	1 342	82	YS
P11	N30°36'	E110°23'	720	13.1	1 270	234	1 370	82	YBS
P12	N29°26'	E113°46'	341	17.0	1 313	259	1 669	80	RS
P13	N29°25'	E114°29'	497	14.4	1 485	218	1 600	82	MYRS
P14	N30°11'	E115°05'	358	17.0	1 383	264	1 699	77	RS
P15	N31°40'	E110°02'	663	12.9	>1 000	219	1 650	73	MYBS
P16	N32°01'	E111°15'	314	13.1	962	234	1 894	78	YBS

¹⁾ P1: 利川堡上 Baoshang of Lichuan; P2: 咸丰横石梁 Hengshiliang of Xianfeng; P3: 恩施马鹿河 Maluhe of Enshi; P4: 来凤三寨坪 Sanzhaiping of Laifeng; P5: 宣恩金盆村 Jinpencun of Xuan'en; P6: 宣恩肖家湾 Xiaojiawan of Xuan'en; P7: 宣恩大卧龙 Dawolong of Xuan'en; P8: 宣恩红旗坪 Hongqiping of Xuan'en; P9: 建始青龙河 Qinglonghe of Jianshi; P10: 鹤峰彭家湾 Pengjiawan of Hefeng; P11: 巴东野三关 Yesanguan of Badong; P12: 崇阳庙圃 Miaopu of Chongyang; P13: 通山九宫山 Jiugongshan of Tongshan; P14: 黄石黄荆山 Huangjingshan of Huangshi; P15: 竹山洪坪 Hongping of Zhushan; P16: 谷城玛瑙观 Ma'naoguan of Gucheng.

²⁾ YS: 黄壤 Yellow soil; MYS: 山地黄壤 Mountainous yellow soil; YBS: 黄棕壤 Yellow-brown soil; RS: 红壤 Red soil; MYRS: 山地黄红壤 Mountainous yellow-red soil; MYBS: 山地黄棕壤 Mountainous yellow-brown soil.

电子游标卡尺(精度 0.01 mm)测量小叶柄长、小叶长(含小叶柄)、小叶宽、宽基距(小叶最宽处距小叶基的距离)和脉左宽(小叶最宽处左缘到中脉的距离),用量角器(精度 0.1°)测量小叶尖角(小叶尖与叶片边缘的夹角)^[2,6,30],并计算小叶长小叶宽比、小叶柄长小叶长比、脉左宽小叶宽比和宽基距小叶长比^[30]。

1.3 数据统计分析

对 16 个红椿种群小叶表型性状在种群间和种群内的差异显著性进行巢式方差分析^[31],线性模型为 $Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{(i)j} + \varepsilon_{(ij)k}$ 。式中, Y_{ijk} 为第 i 个种群第 j 个单株第 k 个观测值, μ 为总体均值, S_i 为第 i 个种群的效应值, $T_{(i)j}$ 为第 i 个种群第 j 个单株的效应值, $\varepsilon_{(ij)k}$ 为随机误差。表型分化系数 (V_{st}) 可以近似解释种群间表型分化程度,计算公式为 $V_{st} = [\delta_{vs}^2 / (\delta_{vs}^2 + \delta_s^2)] \times 100\%$ 。式中, δ_{vs}^2 为种群间方差分量, δ_s^2 为种群内方差分量^[32]。计算各小叶表型性状的均值、标准差和变异系数。采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较。对小叶表型性状间以及其与采样点环境因子进行相关性分析。用非加权平均法(UPGMA)进行系统聚类分析,运用 Mantel 检验^[33]研究地理距离的

自然对数与遗传距离间的相关性。巢式方差和表型分化系数采用 SAS 9.4 软件计算,多重比较和相关性分析采用 SPSS 22.0 软件,聚类分析采用 NTSYS-pc2.1 软件。

2 结果和分析

2.1 不同红椿种群小叶表型性状的比较

湖北红椿种群间及种群内小叶表型性状的方差分析结果见表 2。由表 2 可以看出:红椿 10 个小叶表型性状在种群间存在显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 差异,表明红椿小叶表型性状在种群间变异程度较高。小叶长、小叶柄长、小叶宽、宽基距、小叶长小叶宽比和小叶柄长小叶长比在种群内存在极显著差异,其余 4 个小叶表型性状在种群内差异不显著。总体来看,湖北红椿小叶表型性状在种群间的变异大于种群内。

湖北 16 个红椿天然种群小叶表型性状的比较结果见表 3。由表 3 可以看出:红椿 10 个小叶表型性状在种群间存在显著差异。小叶长的变化范围为 15.070~22.221 cm,均值为 18.794 cm,其中,黄石黄

荆山(P14)种群的小叶最长,宣恩金盆村(P5)种群的小叶最短。小叶柄长的变化范围为 5.35~8.53 mm,均值为 7.09 mm,其中,宣恩大卧龙(P7)种群的小叶柄最长,通山九宫山(P13)种群的小叶柄最短。小叶宽的变化范围为 5.827~7.828 cm,均值为 7.044 cm,其中,宣恩肖家湾(P6)种群的小叶最宽,P7 种群的小叶最窄。宽基距的变化范围为 4.345~6.477 cm,均值为 5.736 cm,其中,P14 种群的宽基距最大,P5 种群的宽基距最小。脉左宽的变化范围为

3.106~4.158 cm,均值为 3.769 cm,其中,P6 种群的脉左宽最大,P7 种群的脉左宽最小。小叶尖角的变化范围为 19.70°~38.35°,均值为 30.69°,其中,利川堡上(P1)种群的小叶尖角最大,P14 种群的小叶尖角最小。小叶长小叶宽比的变化范围为 2.455~3.374,均值为 2.690,其中,P14 种群的小叶长小叶宽比最大,P13 种群的小叶长小叶宽比最小。小叶柄长小叶长比的变化范围为 0.028~0.054,均值为 0.038,其中,P7 种群的小叶柄长小叶长比最大,竹山

表 2 湖北红椿种群间及种群内小叶表型性状的方差分析结果¹⁾

Table 2 Result of variance analysis on leaflet phenotypic traits of *Toona ciliata* Roem. among populations and within population in Hubei Province¹⁾

表型性状 Phenotypic trait	均方 Mean square			F 值 F value	
	AP	WP	RE	AP	WP
小叶长 Leaflet length	70.823	3.917	1.931	18.08**	2.03**
小叶柄长 Leaflet petiole length	25.744	3.312	1.955	7.77**	1.69**
小叶宽 Leaflet width	7.517	0.761	0.415	9.88**	1.83**
宽基距 Length between the maximum width and leaflet base	6.805	1.089	0.662	6.25**	1.65**
脉左宽 Width between left blade edge and midrib	1.897	0.222	0.174	8.55**	1.27
小叶尖角 Leaflet apex angle	431.393	33.131	31.402	13.02**	1.06
小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width	0.925	0.119	0.066	7.79**	1.79**
小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length	0.001	0.000	0.000	10.17**	1.89**
脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width	0.002	0.001	0.001	2.12*	0.86
宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length	0.006	0.002	0.002	2.96**	1.39

¹⁾ AP: 种群间 Among populations; WP: 种群内 Within population; RE: 随机误差 Random error. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

表 3 湖北红椿 16 个天然种群小叶表型性状的比较 ($\bar{X} \pm SD$)

Table 3 Comparison on leaflet phenotypic traits of 16 natural populations of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province ($\bar{X} \pm SD$)

种群 ¹⁾ Population ¹⁾	小叶表型性状 ²⁾ Leaflet phenotypic traits ²⁾				
	L_L/cm	L_{LP}/mm	W_L/cm	L_{MWLB}/cm	W_{LBEM}/cm
P1	16.891±1.011d	7.99±1.25a	6.680±0.583ef	5.052±0.443gh	3.668±0.306de
P2	19.186±1.065c	8.16±3.04a	6.959±0.749def	5.508±0.834fgh	3.837±0.613bcd
P3	17.449±1.786d	5.98±1.11cde	6.736±0.988ef	5.626±0.829defg	3.429±0.435efg
P4	19.242±2.044bc	8.28±1.06a	7.497±1.000abc	5.575±0.990efgh	3.970±0.558abc
P5	15.070±0.110f	7.50±1.40ab	5.837±0.580g	4.345±0.656i	3.239±0.361gh
P6	19.564±1.332bc	8.05±0.94a	7.828±0.443a	6.263±0.770abc	4.158±0.218a
P7	15.862±1.726ef	8.53±1.42a	5.827±0.730g	4.984±0.978h	3.106±0.387h
P8	20.311±2.348b	8.50±1.75a	7.335±0.829bc	6.271±1.061abc	4.109±0.554ab
P9	19.492±1.693bc	6.27±1.19cde	7.152±0.894cde	5.788±0.758bcdef	3.869±0.435abcd
P10	19.903±1.051bc	6.53±1.43cd	7.653±0.662ab	6.221±0.707abcd	4.092±0.270ab
P11	19.540±0.768bc	5.61±1.50de	7.317±0.464bc	6.054±0.834abcd	3.949±0.590abc
P12	19.304±1.284bc	7.78±1.30ab	7.721±0.780ab	6.139±1.097abcde	4.056±0.335ab
P13	16.639±1.107de	5.35±0.89e	6.790±0.485ef	5.682±0.978cdef	3.362±0.296fgh
P14	22.221±1.751a	6.49±1.36cd	6.597±0.466f	6.477±1.149a	3.615±0.258def
P15	20.158±1.673bc	5.51±1.38de	7.123±0.450cde	5.464±0.537fgh	3.772±0.242cd
P16	19.885±1.264bc	6.98±1.32bc	7.658±0.407ab	6.329±0.683ab	4.079±0.179ab
均值 Mean	18.794±2.339	7.09±1.81	7.044±0.895	5.736±1.008	3.769±0.508

续表3 Table 3 (Continued)

种群 ¹⁾ Population ¹⁾	小叶表型性状 ²⁾ Leaflet phenotypic traits ²⁾				
	$A_{LA}/(^{\circ})$	L_L/W_L	L_{LP}/L_L	W_{LBEM}/W_L	L_{MWLB}/L_L
P1	38.35±8.64bcd	2.540±0.190ef	0.048±0.008bc	0.549±0.017abc	0.299±0.019bcde
P2	34.95±10.52gh	2.781±0.283bcd	0.043±0.016cd	0.552±0.074abc	0.287±0.043de
P3	30.75±2.86h	2.641±0.428cdef	0.035±0.007ef	0.511±0.042de	0.323±0.046ab
P4	30.05±4.49fg	2.585±0.240def	0.044±0.008cd	0.529±0.021bed	0.290±0.047cde
P5	34.05±4.88fg	2.603±0.291cdef	0.050±0.010ab	0.554±0.017ab	0.288±0.031de
P6	36.00±6.42abc	2.506±0.206ef	0.041±0.006d	0.532±0.018bcd	0.319±0.025abc
P7	28.35±8.15def	2.765±0.453bcd	0.054±0.011a	0.534±0.035abcd	0.314±0.048bcd
P8	30.05±5.03def	2.790±0.357bc	0.043±0.011cd	0.559±0.022a	0.308±0.037bcd
P9	31.90±8.18i	2.740±0.185bcd	0.032±0.007efg	0.542±0.023abc	0.297±0.028cde
P10	31.50±3.62def	2.616±0.234cdef	0.033±0.008efg	0.536±0.021abcd	0.313±0.031bcd
P11	34.25±2.61bcd	2.678±0.153bcde	0.029±0.007fg	0.540±0.077abc	0.310±0.041bcd
P12	28.85±2.37ab	2.514±0.191ef	0.041±0.008d	0.527±0.023cd	0.317±0.044abcd
P13	24.60±4.15cdef	2.455±0.142f	0.032±0.006efg	0.496±0.037e	0.344±0.066a
P14	19.70±1.59cdef	3.374±0.226a	0.029±0.006efg	0.548±0.016abc	0.293±0.052cde
P15	25.85±3.76cdef	2.844±0.336b	0.028±0.008g	0.530±0.013bcd	0.272±0.027e
P16	31.90±3.21a	2.603±0.207cdef	0.035±0.006e	0.533±0.015bcd	0.318±0.027abc
均值 Mean	30.69±7.10	2.690±0.339	0.038±0.012	0.536±0.038	0.306±0.043

¹⁾ P1: 利川堡上 Baoshang of Lichuan; P2: 咸丰横石梁 Hengshiliang of Xianfeng; P3: 恩施马鹿河 Maluhe of Enshi; P4: 来凤三寨坪 Sanzhaiping of Laifeng; P5: 宣恩金盆村 Jinpencun of Xuan'en; P6: 宣恩肖家湾 Xiaojiawan of Xuan'en; P7: 宣恩大卧龙 Dawolong of Xuan'en; P8: 宣恩红旗坪 Hongqiping of Xuan'en; P9: 建始青龙河 Qinglonghe of Jiashi; P10: 鹤峰彭家湾 Pengjiawan of Hefeng; P11: 巴东野三关 Yesanguan of Badong; P12: 崇阳庙圃 Miaopu of Chongyang; P13: 通山九宫山 Jiugongshan of Tongshan; P14: 黄石黄荆山 Huangjingshan of Huangshi; P15: 竹山洪坪 Hongping of Zhushan; P16: 谷城玛瑙观 Ma'naoguan of Gucheng.

²⁾ L_L : 小叶长 Leaflet length; L_{LP} : 小叶柄长 Leaflet petiole length; W_L : 小叶宽 Leaflet width; L_{MWLB} : 宽基距 Length between the maximum width and leaflet base; W_{LBEM} : 脉左宽 Width between left blade edge and midrib; A_{LA} : 小叶尖角 Leaflet apex angle; L_L/W_L : 小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width; L_{LP}/L_L : 小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length; W_{LBEM}/W_L : 脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width; L_{MWLB}/L_L : 宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length. 同列中不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) difference.

洪坪(P15)种群的小叶柄长小叶长比最小。脉左宽小叶宽比的变化范围为 0.496 ~ 0.559, 均值为 0.536, 其中, 宣恩红旗坪(P8)种群的脉左宽小叶宽比最大, P13 种群的脉左宽小叶宽比最小。宽基距小叶长比的变化范围为 0.272 ~ 0.344, 均值为 0.306, 其中, P13 种群的宽基距小叶长比最大, P15 种群的宽基距小叶长比最小。

2.2 不同红椿种群小叶表型性状的变异分析

湖北 16 个红椿天然种群小叶表型性状的变异系数见表 4。由表 4 可以看出: 红椿 10 个小叶表型性状变异系数的均值在 3.31% ~ 21.99% 之间, 由大到小依次为小叶柄长小叶长比 (21.99%)、小叶柄长 (19.84%)、小叶尖角 (15.35%)、宽基距 (13.44%)、宽基距小叶长比 (11.28%)、脉左宽 (9.64%)、小叶长小叶宽比 (9.51%)、小叶宽 (9.40%)、小叶长 (7.56%)、脉左宽小叶宽比 (3.31%), 其中, 小叶柄长和小叶尖角变异系数的均值较大, 小叶长变异系数的均值较小。

由表 4 还可以看出: 16 个红椿种群内小叶表型

性状变异系数的均值从大到小依次为咸丰横石梁 (P2) 种群 (17.59%)、宣恩大卧龙 (P7) 种群 (14.52%)、宣恩红旗坪 (P8) 种群 (14.34%)、恩施马鹿河 (P3) 种群 (14.14%)、建始青龙河 (P9) 种群 (13.33%)、来凤三寨坪 (P4) 种群 (13.01%)、宣恩金盆村 (P5) 种群 (12.15%)、竹山洪坪 (P15) 种群 (11.85%)、崇阳庙圃 (P12) 种群 (11.37%)、鹤峰彭家湾 (P10) 种群 (11.22%)、巴东野三关 (P11) 种群 (11.10%)、通山九宫山 (P13) 种群 (10.95%)、利川堡上 (P1) 种群 (10.41%)、黄石黄荆山 (P14) 种群 (9.45%)、宣恩肖家湾 (P6) 种群 (9.37%)、谷城玛瑙观 (P16) 种群 (9.32%)。红椿种群内小叶表型性状变异系数的均值大多未达到 15%, 变异水平较低。

2.3 红椿小叶表型性状的表型分化分析

湖北 16 个红椿天然种群小叶表型性状的方差分量和表型分化系数见表 5。由表 5 可以看出: 红椿种群间 10 个小叶表型性状方差分量百分比的均值为 32.36%, 种群内 10 个小叶表型性状方差分量百分比的均值为 6.27%, 种群间 10 个小叶表型性状的方差

表 4 湖北 16 个红椿天然种群小叶表型性状的变异系数
Table 4 Coefficient of variation of leaflet phenotypic traits of 16 natural populations of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province

种群 ¹⁾ Population ¹⁾	小叶表型性状的变异系数/% ²⁾ Coefficient of variation of leaflet phenotypic traits ²⁾										均值 Mean
	L _L	L _{LP}	W _L	L _{MWLB}	W _{LBEM}	A _{LA}	L _L /W _L	L _{LP} /L _L	W _{LBEM} /W _L	L _{MWLB} /L _L	
P1	5.99	15.61	8.73	8.76	8.34	22.50	7.50	17.31	3.05	6.26	10.41
P2	5.55	37.21	10.76	15.14	9.99	30.09	10.19	38.15	3.84	14.97	17.59
P3	10.23	18.52	14.66	14.74	18.31	8.20	16.22	20.67	5.49	14.32	14.14
P4	10.62	12.80	13.34	17.75	13.90	14.94	9.29	18.06	3.39	16.03	13.01
P5	7.37	18.68	9.93	15.10	11.15	14.34	11.17	19.73	3.08	10.95	12.15
P6	6.81	11.66	5.66	12.29	6.09	17.84	8.23	15.17	2.00	7.90	9.37
P7	10.88	16.64	12.53	17.47	12.15	23.00	16.39	20.58	3.62	11.94	14.52
P8	11.56	20.62	11.30	16.92	13.49	15.20	12.81	25.68	3.88	11.94	14.34
P9	8.69	18.90	12.50	13.10	11.26	25.63	6.75	22.79	4.17	9.53	13.33
P10	5.28	21.96	8.65	11.37	7.89	11.10	8.95	23.68	3.30	10.03	11.22
P11	3.93	26.66	6.34	13.78	5.88	7.63	5.70	25.91	2.09	13.12	11.10
P12	6.65	16.67	10.10	17.86	10.25	8.80	7.58	18.78	3.18	13.80	11.37
P13	5.90	16.62	7.15	11.62	7.59	17.60	5.77	19.17	3.68	14.40	10.95
P14	6.88	20.91	7.06	8.56	7.15	8.09	5.90	20.24	2.90	6.76	9.45
P15	8.30	25.04	6.32	9.83	6.41	10.50	11.81	27.94	2.43	9.96	11.85
P16	6.35	18.92	5.31	10.79	4.38	10.06	7.97	17.90	2.89	8.59	9.32
均值 Mean	7.56	19.84	9.40	13.44	9.64	15.35	9.51	21.99	3.31	11.28	12.13

¹⁾ P1: 利川堡上 Baoshang of Lichuan; P2: 咸丰横石梁 Hengshiliang of Xianfeng; P3: 恩施马鹿河 Maluhe of Enshi; P4: 来凤三寨坪 Sanzhaiping of Laifeng; P5: 宣恩金盆村 Jinpencun of Xuan'en; P6: 宣恩肖家湾 Xiaojiawan of Xuan'en; P7: 宣恩大卧龙 Dawolong of Xuan'en; P8: 宣恩红旗坪 Hongqiping of Xuan'en; P9: 建始青龙河 Qinglonghe of Jianshi; P10: 鹤峰彭家湾 Pengjiawan of Hefeng; P11: 巴东野三关 Yesanguan of Badong; P12: 崇阳庙圃 Miaopu of Chongyang; P13: 通山九宫山 Jiugongshan of Tongshan; P14: 黄石黄荆山 Huangjingshan of Huangshi; P15: 竹山洪坪 Hongping of Zhushan; P16: 谷城玛瑙观 Ma'naoguan of Gucheng.

²⁾ L_L: 小叶长 Leaflet length; L_{LP}: 小叶柄长 Leaflet petiole length; W_L: 小叶宽 Leaflet width; L_{MWLB}: 宽基距 Length between the maximum width and leaflet base; W_{LBEM}: 脉左宽 Width between left blade edge and midrib; A_{LA}: 小叶尖角 Leaflet apex angle; L_L/W_L: 小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width; L_{LP}/L_L: 小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length; W_{LBEM}/W_L: 脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width; L_{MWLB}/L_L: 宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length.

表 5 湖北 16 个红椿天然种群小叶表型性状的方差分量和表型分化系数¹⁾
Table 5 Variance component and phenotypic differentiation coefficient of leaflet phenotypic traits of 16 natural populations of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province¹⁾

表型性状 Phenotypic trait	方差分量 Variance component			方差分量百分比/% Percentage of variance component			种群间表型分化系数/% Phenotypic differentiation coefficient among populations
	AP	WP	RE	AP	WP	RE	
L _L	3.345	0.397	1.931	58.96	7.00	34.04	89.39
L _{LP}	1.122	0.271	1.955	33.50	8.10	58.40	80.53
W _L	0.338	0.069	0.415	41.11	8.43	50.46	82.98
L _{MWLB}	0.286	0.086	0.662	27.66	8.28	64.06	76.96
W _{LBEM}	0.084	0.010	0.174	31.30	3.55	65.15	89.81
A _{LA}	19.913	0.346	31.402	38.55	0.67	60.78	98.29
L _L /W _L	0.040	0.011	0.066	34.43	8.97	56.60	79.33
L _{LP} /L _L	0.000	0.000	0.000	42.37	8.69	48.95	82.98
W _{LBEM} /W _L	0.000	0.000	0.001	4.49	2.58	92.93	63.51
L _{MWLB} /L _L	0.000	0.000	0.002	11.23	6.45	82.32	63.52
均值 Mean	—	—	—	32.36	6.27	61.40	80.73

¹⁾ L_L: 小叶长 Leaflet length; L_{LP}: 小叶柄长 Leaflet petiole length; W_L: 小叶宽 Leaflet width; L_{MWLB}: 宽基距 Length between the maximum width and leaflet base; W_{LBEM}: 脉左宽 Width between left blade edge and midrib; A_{LA}: 小叶尖角 Leaflet apex angle; L_L/W_L: 小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width; L_{LP}/L_L: 小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length; W_{LBEM}/W_L: 脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width; L_{MWLB}/L_L: 宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length. AP: 种群间 Among populations; WP: 种群内 Within population; RE: 随机误差 Random error.

分量明显大于种群内。种群间 10 个小叶表型性状的表型分化系数在 63.51% ~ 98.29% 之间, 均值为 80.73%, 其中, 种群间小叶尖角的表型分化系数最大, 为 98.29%, 种群间脉左宽小叶宽比的表型分化系数最小, 为 63.51%, 说明红椿小叶表型变异主要来源于种群间。

2.4 红椿小叶表型性状间及其与环境因子的相关性分析

湖北红椿小叶表型性状间及其与环境因子的相关系数分别见表 6 和表 7。

由表 6 可以看出: 红椿小叶长与小叶宽、宽基距和脉左宽呈极显著 ($P < 0.01$) 正相关, 与小叶柄长小叶长比呈极显著负相关; 小叶柄长与小叶柄长小叶长比呈极显著正相关, 与脉左宽小叶宽比呈显著 ($P < 0.05$) 正相关; 小叶宽与宽基距和脉左宽呈极显著正相关; 宽基距与脉左宽呈极显著正相关, 与小叶尖角和小叶柄长小叶长比呈显著负相关; 小叶柄长小叶长比与脉左宽小叶宽比呈显著正相关。小叶尖角、小叶长小叶宽比和宽基距小叶长比与其他小叶表型性状相关性较低, 表现为相对独立的性状。

表 6 湖北红椿小叶表型性状间的相关系数¹⁾

Table 6 Correlation coefficient among leaflet phenotypic traits of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province¹⁾

表型性状 Phenotypic trait	相关系数 Correlation coefficient									
	L_L	L_{LP}	W_L	L_{MWLB}	W_{LBEM}	A_{LA}	L_L/W_L	L_{LP}/L_L	W_{LBEM}/W_L	L_{MWLB}/L_L
L_L	1.000									
L_{LP}	-0.268	1.000								
W_L	0.689**	-0.096	1.000							
L_{MWLB}	0.882**	-0.205	0.673**	1.000						
W_{LBEM}	0.686**	0.063	0.944**	0.699**	1.000					
A_{LA}	-0.480	0.281	0.036	-0.513*	-0.038	1.000				
L_L/W_L	0.469	-0.111	-0.219	0.298	-0.218	-0.380	1.000			
L_{LP}/L_L	-0.718**	0.855**	-0.473	-0.623*	-0.361	0.411	-0.291	1.000		
W_{LBEM}/W_L	-0.225	0.505*	-0.432	-0.248	-0.279	0.072	0.332	0.515*	1.000	
L_{MWLB}/L_L	-0.044	-0.208	0.024	0.345	0.017	-0.387	-0.345	-0.112	-0.238	1.000

¹⁾ L_L : 小叶长 Leaflet length; L_{LP} : 小叶柄长 Leaflet petiole length; W_L : 小叶宽 Leaflet width; L_{MWLB} : 宽基距 Length between the maximum width and leaflet base; W_{LBEM} : 脉左宽 Width between left blade edge and midrib; A_{LA} : 小叶尖角 Leaflet apex angle; L_L/W_L : 小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width; L_{LP}/L_L : 小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length; W_{LBEM}/W_L : 脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width; L_{MWLB}/L_L : 宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

表 7 湖北红椿小叶表型性状与环境因子的相关系数¹⁾

Table 7 Correlation coefficient of leaflet phenotypic traits of *Toona ciliata* Roem. with environmental factors in Hubei Province¹⁾

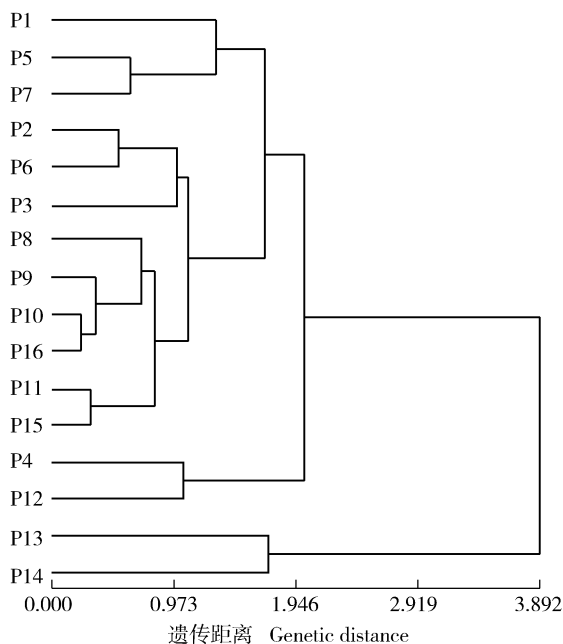
表型性状 Phenotypic trait	相关系数 Correlation coefficient							
	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Elevation	年均温 Annual mean temperature	年均降水量 Annual mean precipitation	无霜期 Frostless period	年日照时数 Annual sunshine hours	空气相对湿度 Relative air humidity
L_L	0.270	0.426	-0.280	-0.208	-0.281	-0.358	0.508*	-0.325
L_{LP}	-0.391	-0.388	0.078	0.367	0.195	0.633**	-0.516*	0.173
W_L	0.259	-0.066	0.029	-0.439	-0.131	-0.387	0.251	0.004
L_{MWLB}	0.161	0.513*	-0.221	-0.126	-0.093	-0.217	0.460	-0.103
W_{LBEM}	0.121	0.020	-0.094	-0.231	-0.108	-0.233	0.253	-0.009
A_{LA}	0.237	-0.917**	0.565*	-0.287	0.076	0.147	-0.510*	0.103
L_L/W_L	0.216	0.277	-0.197	0.198	-0.159	0.163	0.170	-0.458
L_{LP}/L_L	-0.439	-0.464	0.182	0.373	0.275	0.638**	-0.640**	0.265
W_{LBEM}/W_L	-0.262	-0.174	-0.078	0.507**	0.269	0.700**	-0.411	-0.049
L_{MWLB}/L_L	-0.266	0.502*	-0.025	-0.006	0.288	-0.115	0.137	0.397

¹⁾ L_L : 小叶长 Leaflet length; L_{LP} : 小叶柄长 Leaflet petiole length; W_L : 小叶宽 Leaflet width; L_{MWLB} : 宽基距 Length between the maximum width and leaflet base; W_{LBEM} : 脉左宽 Width between left blade edge and midrib; A_{LA} : 小叶尖角 Leaflet apex angle; L_L/W_L : 小叶长小叶宽比 Ratio of leaflet length to leaflet width; L_{LP}/L_L : 小叶柄长小叶长比 Ratio of leaflet petiole length to leaflet length; W_{LBEM}/W_L : 脉左宽小叶宽比 Ratio of width between left blade edge and midrib to leaflet width; L_{MWLB}/L_L : 宽基距小叶长比 Ratio of length between the maximum width and leaflet base to leaflet length. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

由表7可以看出:红椿小叶长与年日照时数呈显著正相关;小叶柄长与无霜期呈极显著正相关,与年日照时数呈显著负相关;宽基距与经度呈显著正相关;小叶尖角与经度和年日照时数分别呈极显著和显著负相关,与海拔呈显著正相关;小叶柄长小叶长比与无霜期呈极显著正相关,与年日照时数呈极显著负相关;脉左宽小叶宽比与年均温和无霜期呈极显著正相关;宽基距小叶长比与经度呈显著正相关。各小叶表型性状与纬度、年均降水量和空气相对湿度的相关性均不显著。

2.5 不同红椿种群的聚类分析

基于供试的10个小叶表型性状,采用非加权平均法(UPGMA)对湖北16个红椿天然种群进行聚类分析,结果见图1。由图1可以看出:在遗传距离3.892处,通山九宫山(P13)种群与黄石黄荆山(P14)种群聚为一类,其他14个种群聚为另一类。在



P1: 利川堡上 Baoshang of Lichuan; P2: 咸丰横石梁 Hengshiliang of Xianfeng; P3: 恩施马鹿河 Maluhe of Enshi; P4: 来凤三寨坪 Sanzhaiping of Laifeng; P5: 宣恩金盆村 Jinpencun of Xuan'en; P6: 宣恩肖家湾 Xiaojiawan of Xuan'en; P7: 宣恩大卧龙 Dawolong of Xuan'en; P8: 宣恩红旗坪 Hongqiping of Xuan'en; P9: 建始青龙河 Qinglonghe of Jianshi; P10: 鹤峰彭家湾 Pengjiawan of Hefeng; P11: 巴东野三关 Yesanguan of Badong; P12: 崇阳庙圃 Miaopu of Chongyang; P13: 通山九宫山 Jiugongshan of Tongshan; P14: 黄石黄荆山 Huangjingshan of Huangshi; P15: 竹山洪坪 Hongping of Zhushan; P16: 谷城玛瑙观 Ma'naoguan of Gucheng.

图1 基于小叶表型性状的湖北16个红椿天然种群的聚类图
Fig. 1 Dendrogram of 16 natural populations of *Toona ciliata* Roem. in Hubei Province based on leaflet phenotypic traits

遗传距离2.018处,后一类可划分为2个亚类,其中,鄂西南的来凤三寨坪(P4)种群和鄂东南的崇阳庙圃(P12)种群聚为一个亚类,鄂西南的利川堡上(P1)种群、宣恩金盆村(P5)种群、宣恩大卧龙(P7)种群、咸丰横石梁(P2)种群、宣恩肖家湾(P6)种群、恩施马鹿河(P3)种群、宣恩红旗坪(P8)种群、建始青龙河(P9)种群、鹤峰彭家湾(P10)种群和巴东野三关(P11)种群以及鄂西北的竹山洪坪(P15)种群和谷城玛瑙观(P16)种群聚为另一个亚类。16个种群间的地理距离的自然对数与遗传距离的 Mantel 检验结果表明:二者间的相关性不显著($R = 0.205$, $P = 0.120$)。

3 讨论和结论

3.1 红椿种群表型变异来源

本研究中,红椿种群间小叶表型性状表型分化系数的均值为80.73%,高于无患子(*Sapindus saponaria* Linn.) (62.21%)^[34]、蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) (53.97%)^[35]、长柄扁桃(*Amygdalus pedunculata* Pall.) (45.90%)^[7]、白皮松(*Pinus bungeana* Zucc. ex Endl.) (22.86%)^[31]和青梅(*Vatica mangachapoi* Blanco) (18.31%)^[6],与滇龙胆(*Gentiana rigescens* Franch. ex Hemsl.) (73.14%)^[36]和山杏[*Armeniaca sibirica* (Linn.) Lam.] (73.03%)^[37]接近,但低于夏蜡梅(*Calycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang) (89.30%)^[38],说明红椿种群间表型分化水平较高。为了应对不同地区的环境差异,红椿小叶形成了稳定的表型遗传特征。首先,湖北整体为西部高于东部、中部为平原和丘陵,地貌差异较大。红椿主要分布在湖北东、西两端,中部江汉平原地区尚未发现天然分布,种群间的环境异质性差异程度远大于种群内,因此,种群间遗传变异的可能性高于种群内。其次,地理隔离会造成种群间基因交流不频繁,红椿小叶表型性状种群间表型分化系数达到80.73%,远高于种群内表型分化系数,说明红椿天然种群小叶表型性状变异主要源自种群间,也反映出红椿不同天然种群基因与环境互作的复杂性及其适应环境选择压力的广泛程度,是不同环境选择的结果,也是种群分化的源泉^[39]。

3.2 红椿小叶表型性状的变异特征

本研究中,红椿小叶表型性状变异系数均值的变

化范围较大(3.31%~21.99%),变异主要表现在小叶柄长(19.84%)、小叶尖角(15.35%)和宽基距(13.44%)上。湖北16个红椿种群中,仅咸丰横石梁(P2)种群内小叶表型性状变异系数的均值(17.59%)大于15%,其他种群均低于15%,表明湖北红椿种群内小叶表型性状变异水平平均较低。推测造成该结果的原因包括2个方面:其一,虽然研究选择时尽量考虑了取样距离的最大化,但香椿属植物的小种群特征会造成种群内遗传水平下降,使种群内表型性状变异水平较低;其二,种群内较低变异水平较低可能与大部分种群内微生物多样性较低有关^[40]。

3.3 红椿小叶表型性状间及其与环境因子的关系

红椿小叶表型性状间的相关性分析结果表明:小叶越长,宽基距越长,小叶柄越短,小叶尖角越小,小叶面由卵形向披针形变化;经度与红椿小叶长呈正相关,与宽基距呈显著正相关,但与小叶尖角呈极显著负相关,进一步说明小叶型向披针形变化的显著程度与地理经度变化密切相关。随经度增大,鄂西南、鄂西北种群与鄂东南种群所处地区海拔的差异较大(鄂东南3个种群的平均海拔低于400 m,而鄂西南和鄂西北地区平均海拔为640 m),鄂东南种群的年均温明显高于鄂西南和鄂西北种群,同时年日照时数也明显变长。在日照时数较短时,小叶可能通过增大叶尖角和增长小叶柄来获取较大光合面积以提高光合效率。红椿小叶表型性状与环境因子的相关性很可能与湖北地区的纬度跨度远小于经度跨度以致行政区划内取样不足有关,因此,应增加采样点,以获得更准确可靠的研究结果。

3.4 红椿表型变异趋势及种质资源的利用

由于分布和环境条件等因子的综合作用,植物会形成连续变异、不连续变异以及随机变异等多种地理变异模式^[41]。红椿小叶表型性状变异既有连续性又有随机性,如通山九宫山(P13)种群与黄石黄荆山(14)种群聚为一类,鄂西南种群[利川堡上(P1)种群、咸丰横石梁(P2)种群、恩施马鹿河(P3)种群、宣恩金盆村(P5)种群、宣恩肖家湾(P6)种群、宣恩大卧龙(P7)种群、宣恩红旗坪(P8)种群、建始青龙河(P9)种群、鹤峰彭家湾(P10)种群和巴东野三关(P11)种群]与鄂西北种群[竹山洪坪(P15)种群和谷城玛瑙观(P16)种群]聚为一类,均为相邻地理种群聚类,表现为局部区域化变异和连续变异。而鄂西南的来凤三寨坪(P4)种群与鄂东南的崇阳庙圃

(P12)种群聚为一类,表现出种群间较高的变异水平,但 Mantel 检验结果表明:红椿种群间的变异与地理距离相关性不显著,地理变异中存在随机或不连续性。小叶尖角和宽基距等小叶表型性状与经度显著相关,说明虽然红椿种群间没有严格按照地理距离聚类,但湖北红椿小叶表型性状变异仍存在沿经度梯度变异的规律性。

逐步累积的随机变异和连续变异是较大分布区域上红椿显著地理隔离模式的基础,因此,在红椿种质资源保护与遗传资源改良研究时,对于变异较小的种群,收集种质材料时应尽可能增加种群的数量,减少种群内的取样数;如果种群内的变异较为丰富,应尽量增加该种群内个体的取样数,如在 P2 种群的种质资源收集时,应尽量多考虑不同个体的选择。P14 种群作为鄂东南红椿种质保存的“孤岛”,处于较为独特的地理位置,是连接湖北东南部和周边省份红椿天然种群之间的“驿站”,对于减少居留种灭亡的风险和物种保护有重要意义,应该重点保护。

参考文献:

- [1] PIGLIUCCI M, MURREN C J, SCHLICHTING C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(12): 2362-2367.
- [2] 贾春红, 张利, 魏晓, 等. 川西地区毛叶木姜子的表型多样性研究[J]. *林业科学研究*, 2015, 28(6): 844-850.
- [3] 魏宗贤, 宋满珍, 牛艳丽, 等. 庐山地区野生藤本植物区系与生活型[J]. *浙江农林大学学报*, 2013, 30(4): 505-510.
- [4] 曾杰, 郑海水, 甘四明, 等. 广西南丹桫欏天然居群的表型变异[J]. *林业科学*, 2005, 41(2): 59-65.
- [5] JAMES E A, BROWN A J. Morphological and genetic variation in the endangered Victorian endemic grass *Agrostis adamsonii* Vickery (Poaceae)[J]. *Australian Journal of Botany*, 2000, 48(3): 383-395.
- [6] 尚帅斌, 郭俊杰, 王春胜, 等. 海南岛青梅天然居群表型变异[J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 154-162.
- [7] 柳江群, 尹明宇, 左丝雨, 等. 长柄扁桃天然种群表型变异[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(10): 1091-1102.
- [8] 邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 等. 自然干旱梯度下的酸枣表型变异[J]. *生态学报*, 2016, 36(10): 2954-2961.
- [9] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第四十三卷第三分册[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 36-37.
- [10] 吴际友, 程勇, 王旭军, 等. 红椿无性系嫩枝扦插繁殖试验[J]. *湖南林业科技*, 2011, 38(4): 5-7, 60.
- [11] 于永福. 中国野生植物保护工作的里程碑——《国家重点保护野生植物名录(第一批)》出台[J]. *植物杂志*, 1999(4): 3-11.
- [12] MORETTI B D S, NETO A E F, BENATTI B P, et al.

- Characterization of micronutrient deficiency in Australian red cedar (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis*) [J]. *International Journal of Forestry Research*, 2012; 587094.
- [13] 胡方洁, 张 健, 杨万勤, 等. Pb 胁迫对红椿(*Toona ciliata* Roem.) 生长发育及 Pb 富集特性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2012, 31(2): 284-291.
- [14] 吴际友, 李志辉, 刘 球, 等. 干旱胁迫对红椿无性系幼苗叶片相对含水量和叶绿素含量的影响[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(4): 19-22.
- [15] 刘 球, 陈彩霞, 吴际友, 等. 红椿无性系幼苗叶片抗氧化酶指标对干旱胁迫的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(11): 73-76, 82.
- [16] 龙汉利, 冯 毅, 向 青, 等. 四川盆周山地红椿生长特性研究[J]. *四川林业科技*, 2011, 32(3): 37-41, 68.
- [17] 宋 鹏, 张懿琳, 辜云杰, 等. 红椿半同胞家系苗期特性分析[J]. *浙江林业科技*, 2013, 33(4): 74-78.
- [18] 李晓清, 贾廷彬, 张 炜, 等. 红椿人工林密度试验研究[J]. *四川林业科技*, 2013, 34(1): 33-36.
- [19] 汪 洋, 冷艳芝, 苏长江, 等. 恩施天然红椿种群结构及空间分布格局[J]. *浙江农林大学学报*, 2016, 33(1): 17-25.
- [20] 汪 洋, 闫魁星, 滕家喜, 等. 鄂西北濒危植物红椿天然种群动态分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2016, 25(3): 96-102.
- [21] 汪 洋, 闵水发, 江雄波, 等. 红椿天然林优树选择[J]. *浙江农林大学学报*, 2016, 33(5): 841-848.
- [22] 冯立新, 陈 荣, 朱昌叁, 等. 红椿天然林优树选择[J]. *福建林业科技*, 2015, 42(1): 111-114.
- [23] 汪 洋, 郑德国, 汪林波, 等. 鄂西北红椿天然林优树选择研究[J]. *河南农业科学*, 2016, 45(9): 102-106.
- [24] FERREIRA R T, VIANA A P, BARROSO D G, et al. *Toona ciliata* genotype selection with the use of individual BLUP with repeated measures [J]. *Scientia Agricola*, 2012, 69(3): 210-216.
- [25] NISA S, BIBI Y, ZIA M, et al. Anticancer investigations on *Carissa opaca* and *Toona ciliata* extracts against human breast carcinoma cell line [J]. *Pakistan Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2013, 26(5): 1009-1012.
- [26] LEE S L, NG K K S, SAW L G, et al. Linking the gaps between conservation research and conservation management of rare dipterocarps: a case study of *Shorea lumutensis* [J]. *Biological Conservation*, 2006, 131(1): 72-92.
- [27] 李 培, 阙青敏, 欧阳昆晞, 等. 不同种源红椿 SRAP 标记的遗传多样性分析[J]. *林业科学*, 2016, 52(1): 62-70.
- [28] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. *植物学通报*, 2005, 22(增刊): 118-127.
- [29] CHECHOWITZ N, CHAPPELL D M, GUTTMAN S I, et al. Morphological, electrophoretic, and ecological analysis of *Quercus macrocarpa* populations in the Black Hills of South Dakota and Wyoming [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1990, 68(10): 2185-2194.
- [30] 何承忠, 张 晏, 段安安, 等. 滇杨优树无性系苗期叶片性状变异分析[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(6): 28-32.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] MANTEL N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach [J]. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209-220.
- [34] 刁松锋, 邵文豪, 姜景民, 等. 基于种实性状的无患子天然群体表型多样性研究[J]. *生态学报*, 2014, 34(6): 1451-1460.
- [35] 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.
- [36] 杨维泽, 金 航, 杨美权, 等. 云南滇龙胆居群表型多样性及其与环境关系研究[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(7): 1326-1334.
- [37] 尹明宇, 姜仲茂, 朱绪春, 等. 内蒙古山杏种群表型变异[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 1090-1099.
- [38] 金则新, 顾婧婧, 李钧敏. 基于形态及分子标记的濒危植物夏蜡梅自然居群的遗传变异研究[J]. *生态学报*, 2012, 32(12): 3849-3858.
- [39] 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.
- [40] HAMRICK J L, ALLARD R W. Microgeographical variation in allozyme frequencies in *Avena barbata* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1972, 69(8): 2100-2104.
- [41] 陈晓阳, 沈熙环. *林木育种学* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2005: 57-59.

(责任编辑: 张明霞)