

南京椴天然居群的表型性状多样性及变异分析

严灵君, 黄 犀, 岳远灏, 汤诗杰^①, 王欢利^①

[江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园)江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏 南京 210014]

摘要:以江苏省和安徽省的南京椴(*Tilia miqueliana* Maxim.) 5个天然居群为研究对象,对其叶片、种子和果实的11个表型性状进行测定,比较各居群表型性状的差异、多样性水平和变异程度;并据此进行相关性分析、主成分分析和聚类分析,以期揭示南京椴天然居群表型性状的多样性特征和变异规律。结果显示:南京椴的叶柄长、叶片长、叶片宽、种柄长、种子横径、种子纵径、苞片柄长、苞片长、苞片宽、苞果合生长度和果序柄长的均值依次为42.23、86.36、75.22、9.72、8.61、9.46、1.75、107.46、17.82、53.34和37.51 mm,不同居群间各表型性状均存在极显著($P < 0.01$)差异,但在居群内仅叶片长、叶片宽、苞片长和苞片宽存在极显著或显著($P < 0.05$)差异。11个表型性状的变异系数(CV)和Shannon-Wiener多样性指数(H')均不同,其中,种子横径的CV值(10.80%)最小,苞片柄长的CV值(70.29%)最大,且仅种子横径和种子纵径的CV值小于15%;种柄长的 H' 值(1.74)最小,叶片宽和果序柄长的 H' 值(2.10)最大,表明南京椴种子表型性状的变异程度和多样性水平相对较低。11个表型性状的方差分量百分比在居群间的均值(43.50%)明显大于居群内(14.16%);各表型性状的居群间表型分化系数为66.12%~86.09%,其中,仅果序柄长的表型分化系数为66.12%,其他表型性状的表型分化系数均在70%以上。进一步分析结果表明:3个叶片表型性状间呈极显著正相关;在3个种子表型性状中,仅种子横径与种子纵径呈极显著正相关;在5个果序表型性状中,苞片长、苞片宽、苞果合生长度和果序柄长间呈极显著正相关。总体上看,种子表型性状与叶片和果序表型性状间大多无显著相关性,而叶片表型性状与果序表型性状间大多具有极显著或显著相关性。前5个主成分的累计贡献率达82.96%,可基本反映南京椴表型性状的大部分信息,其中,第3主成分主要反映种子特征,而第1、第2、第4和第5主成分主要反映叶片和果序的特征。基于表型性状进行聚类分析,可将5个居群分为3组,江苏省南京市牛首山和江苏省镇江市宝华山以及安徽省滁州市琅琊山3个居群聚为一组,其他2个居群各自独立成组,聚类结果与居群间的地理分布有一定关联。综合分析结果表明:南京椴天然居群的表型性状变异较为丰富,表型性状多样性水平较高,且居群间的变异是其表型性状变异的主要来源。

关键词:南京椴; 表型性状; 变异系数; 表型分化系数; Shannon-Wiener多样性指数; 相关性分析

中图分类号: Q944.5; S792.36 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)03-0029-09
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.03.04

Analyses on diversity and variation of phenotypic traits of natural populations of *Tilia miqueliana* YAN Lingjun, HUANG Xi, YUE Yuanhao, TANG Shijie^①, WANG Huanli^① (Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(3): 29-37

Abstract: Based on 5 natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim. in Jiangsu and Anhui provinces, difference, diversity level and variation degree of phenotypic traits of each population were investigated by using 11 phenotypic traits of leaf, seed and infructescence. The subsequent analyses are used to address

收稿日期: 2021-01-25

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(31700477); 江苏省自然科学基金项目(BK20170619); 江苏省林业科技创新与推广项目(LYKJ[2019]06)

作者简介: 严灵君(1995—),女,江苏无锡人,硕士研究生,主要从事南京椴亲缘地理学方面的研究。

^①通信作者 E-mail: tangshijie69@aliyun.com; wanghuanli@cnbg.net

引用格式: 严灵君, 黄 犀, 岳远灏, 等. 南京椴天然居群的表型性状多样性及变异分析[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(3): 29-37.

diversity pattern and variation law of phenotypic traits of natural populations of *T. miqueliana*, i.e., correlation analysis, principal component analysis and cluster analysis. The results show that the averages of leaf petiole length, leaf length, leaf width, seed petiole length, seed horizontal diameter, seed vertical diameter, bract petiole length, bract length, bract width, bract and infructescence connate length and infructescence petiole length are 42.23, 86.36, 75.22, 9.72, 8.61, 9.46, 1.75, 107.46, 17.82, 53.34 and 37.51 mm, respectively. Each phenotypic trait shows extremely significant ($P < 0.01$) difference among populations, whereas leaf length, leaf width, bract length and bract width show extremely significant or significant ($P < 0.05$) difference within population. The coefficient of variation (CV) and Shannon-Wiener diversity index (H') of 11 phenotypic traits are different, in which, CV value of seed horizontal diameter (10.80%) is the smallest, and that of bract petiole length (70.29%) is the largest, only that of seed horizontal diameter and seed vertical diameter are lower than 15%. H' value of seed petiole length (1.74) is the smallest, that of leaf width and infructescence petiole length (2.10) are the largest. The CV and H' values show that variation degree and diversity level of seed phenetic traits of *T. miqueliana* are lower. The average of percentage of variance component of 11 phenotypic traits among populations (43.50%) is obviously higher than that within population (14.16%). The phenotypic differentiation coefficient of each phenotypic trait is 66.12% - 86.09%, in which, only that of infructescence petiole length is 66.12%, that of other phenotypic traits are above 70%. Furthermore, there are extremely significantly positive correlations among 3 leaf phenotypic traits; among 3 seed phenotypic traits, only seed horizontal diameter shows an extremely significantly positive correlation with seed vertical diameter; among 5 infructescence phenotypic traits, there are extremely significantly positive correlations among bract length, bract width, bract and infructescence connate length and infructescence petiole length. In general, most of seed phenotypic traits have no significant correlation with leaf and infructescence phenotypic traits, while most of leaf phenotypic traits have extremely significant or significant correlation with infructescence phenotypic traits. The cumulative contribution rate of the first 5 principal components is 82.96%, which can basically reflect most informations of phenotypic traits of *T. miqueliana*, in which, the third principal component mainly reflects the seed characteristics, while the first, second, fourth and fifth principal components mainly reflect characteristics of leaf and infructescence. Cluster analysis based on phenotypic traits shows that 5 populations are divided into 3 groups, 3 populations of Niushou Mountain of Nanjing City in Jiangsu Province, Baohua Mountain of Zhenjiang City in Jiangsu Province and Langya Mountain of Chuzhou City in Anhui Province are grouped into one group, and the other 2 populations are grouped independently, the cluster result is related to the geographical distribution of the populations. The results of comprehensive analysis shows that the phenotypic trait variation of natural populations of *T. miqueliana* is relatively abundant, and the diversity level of phenotypic traits is relatively high, and the variation among populations is the main source of its phenotypic trait variation.

Key words: *Tilia miqueliana* Maxim.; phenotypic trait; coefficient of variation; phenotypic differentiation coefficient; Shannon-Wiener diversity index; correlation analysis

南京椴 (*Tilia miqueliana* Maxim.) 隶属于椴树科 (Tiliaceae) 椴树属 (*Tilia* Linn.), 为落叶大乔木, 株高可达 20 m^[1-2]。南京椴的主干挺拔、枝繁叶茂、花香馥郁, 既是优良的行道和材用树种, 也是良好的编织和造纸材料及蜜源植物; 其花、叶中含有类黄酮、内酯类和芳香油等成分, 具有治疗呼吸和消化疾病的药用功效^[3-5]。南京椴天然居群主要分布于江苏、浙江、安徽和江西等地, 相对集中或散生于落叶或常绿阔叶林中^[3], 是江苏省重要的乡土树种。研究结果^[6-8]表明: 南京椴天然居群处于生长衰退期, 自然更新缺乏, 生境破坏严重, 个体数量不断减少, 加之现有天然居

群的遗传背景和多样性水平不清晰, 南京椴种质资源的保护及遗传改良受到制约, 因此, 对南京椴种质资源进行收集和保护对其可持续应用具有重要的意义^[9]。

植物的表型性状由遗传因子决定, 但同时具有环境可塑性, 反映了植物对环境因子的适应程度。经过长期的自然选择, 植物表型性状发生不可逆的改变, 并能稳定地遗传给后代, 因此, 对表型性状变异的研究是探究植物遗传多样性的重要途径之一。目前, 对南京椴的相关研究主要集中在群落结构^[6-8]、生态学^[10]、个体生长规律^[11]以及繁殖技术^[12-15]等方面,

但关于其种群表型性状多样性和遗传关系尚缺乏全面且深入的探究。

鉴于此,作者以南京椴的5个天然居群为研究对象,对叶片、种子和果序的11个表型性状进行测定,并在此基础上采用方差分析、相关性分析、主成分分析和聚类分析等多种分析方法,揭示南京椴天然居群的表型性状多样性特征和变异规律,同时在一定程度上解析南京椴的遗传多样性水平和变异状况,为南京椴种质资源的保护、评价及遗传改良奠定基础。

表1 供试南京椴5个天然居群的生境概况

Table 1 Habitat status of 5 natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim. tested

居群 ¹⁾ Population ¹⁾	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	年均温/°C Annual mean temperature	年均 降水量/mm Annual mean precipitation	坡度/(°) Slope	坡向 Slope aspect	土壤类型 Soil type
P1	E118°41'	N31°53'	180	15.5	1 006	22	东北 Northeast	黄棕壤 Yellow-brown soil
P2	E119°03'	N32°08'	220	15.4	961	28	西 West	黄棕壤 Yellow-brown soil
P3	E118°15'	N32°18'	280	15.4	1 035	20	西北 Northwest	褐色石灰土 Brown calcareous soil
P4	E116°04'	N30°53'	950	12.7	1 600	30	西北 Northwest	棕壤 Brown soil
P5	E117°04'	N34°03'	230	14.3	875	32	东北 Northeast	褐色石灰土 Brown calcareous soil

¹⁾ P1: 江苏省南京市牛首山 Niushou Mountain of Nanjing City in Jiangsu Province; P2: 江苏省镇江市宝华山 Baohua Mountain of Zhenjiang City in Jiangsu Province; P3: 安徽省滁州市琅琊山 Langya Mountain of Chuzhou City in Anhui Province; P4: 安徽省安庆市鹞落坪 Yaoluoping of Anqing City in Anhui Province; P5: 安徽省宿州市皇藏峪 Huangcangyu of Suzhou City in Anhui Province.

在每个居群中选取10株生长正常、无严重缺陷、无病虫害的南京椴个体作为样株,样株树龄15~30 a、树高10 m以上、胸径18 cm以上,样株间距30 m以上。于2018年8月至10月采集样株树冠中上部南向叶片和结果小枝,用于各项表型性状的测定。

1.2 方法

从南京椴的叶片、种子和果序的形态指标中选择11个表型性状,并参照童跃伟等^[16]的方法,使用游标卡尺(精度0.01 mm)对各表型性状进行精确测量。其中,叶片表型性状包括叶柄长(叶柄基部至叶片基部的长度)、叶片长(叶片基部至顶端的长度)和叶片宽(叶片最宽处的宽度);种子表型性状包括种柄长(种柄基部至种子基部的长度)、种子横径(种子横轴长度)和种子纵径(种子纵轴长度);果序表型性状包括苞片柄长(苞片柄基部至苞片基部的长度)、苞片长(苞片基部至顶端的长度)、苞片宽(苞片最宽处的宽度)、苞果合生长度(苞片上果序着生点至苞片柄顶部的长度)和果序柄长(果序柄基部至果序基部的长度)。

每个居群10株样株,采集各样株树冠中上部南向枝条5支,在枝条中上部随机采集完整的叶片、种

1 材料和方法

1.1 材料

在江苏省和安徽省南京椴的自然分布区选择5个天然居群供试。供试居群分别位于江苏省南京市牛首山、江苏省镇江市宝华山、安徽省滁州市琅琊山、安徽省安庆市鹞落坪和安徽省宿州市皇藏峪。各样地的基本概况见表1。

子、苞片及果序样本各30个,每个样本各表型性状分别测量3次,结果取平均值。

1.3 数据处理和统计分析

采用EXCEL 2010软件对实验数据进行整理;并采用R3.3.3软件进行数据分析。采用箱式图进行离群值的检测,对分组数据进行正态分布和方差齐性检测。

分别对各表型性状的均值和标准差进行计算和单因素方差分析,并采用Fisher最小显著性差异法(LSD)对5个天然居群11个表型性状均值进行多重比较。

分别计算各表型性状的均值和标准差,采用变异系数(CV)分析各表型性状的离散程度^[17];采用Shannon-Wiener多样性指数(H')分析5个天然居群表型性状的多样性程度^[18];参考苏泽春等^[19]的方法对各表型性状进行巢式方差分析,并计算表型分化系数;采用Pearson相关系数分析各表型性状的相关性,同时采用corr.test函数对相关系数进行显著性检验;采用rda函数进行表型性状的主成分分析;将数据进行Z-score标准化处理,并采用Ward法对5个天然居群进行聚类分析。

2 结果和分析

2.1 南京椴天然居群表型性状的差异性和多样性分析

南京椴 5 个天然居群的叶片、种子和果序表型性状的差异、变异系数和 Shannon-Wiener 多样性指数的比较见表 2, 各表型性状的方差分析结果见表 3, 各表型性状的方差分量和表型分化系数见表 4。

2.1.1 表型性状的差异 由表 2 可见: 南京椴的叶柄长、叶片长、叶片宽、种柄长、种子横径、种子纵径、苞片柄长、苞片长、苞片宽、苞果合生长度和果序柄长的

均值依次为 42.23、86.36、75.22、9.72、8.61、9.46、1.75、107.46、17.82、53.34 和 37.51 mm, 不同居群间各表型性状均存在不同程度的差异。

在 3 个叶片表型性状中, 安徽省宿州市皇藏峪 (P5) 居群的叶柄长 (52.51 mm) 最大, 显著 ($P < 0.05$) 大于安徽省滁州市琅琊山 (P3)、江苏省镇江市宝华山 (P2) 和江苏省南京市牛首山 (P1) 3 个居群; 安徽省安庆市鹤落坪 (P4) 居群的叶片长 (102.15 mm) 和叶片宽 (91.72 mm) 均最大, 且总体与其他 4 个居群差异显著; P1 居群的叶柄长 (30.48 mm)、叶片长 (65.84 mm) 和叶片宽 (53.81 mm) 均最小, 且与其他 4 个居群差异显著。

表 2 南京椴 5 个天然居群叶片、种子和果序表型性状的差异、变异系数和 Shannon-Wiener 多样性指数的比较¹⁾

Table 2 Comparison on difference, coefficient of variation and Shannon-Wiener diversity index of phenotypic traits of leaf, seed and infructescence of 5 natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim.¹⁾

居群 ²⁾ Population ²⁾	叶柄长/mm Leaf petiole length	叶片长/mm Leaf length	叶片宽/mm Leaf width	种柄长/mm Seed petiole length	种子横径/mm Seed horizontal diameter	种子纵径/mm Seed vertical diameter
P1	30.48±5.60c	65.84±13.00c	53.81±7.20c	8.08±1.38c	8.30±0.53b	8.49±0.56c
P2	38.85±6.81b	83.22±13.74b	78.23±10.90b	8.59±1.79bc	9.02±0.90a	10.16±0.91a
P3	38.68±6.58b	82.82±13.25b	77.32±10.86b	8.75±1.90bc	8.28±1.02b	9.48±1.07b
P4	50.63±12.09a	102.15±16.78a	91.72±11.19a	14.00±2.97a	8.04±0.63b	8.59±0.64c
P5	52.51±10.19a	97.77±13.81a	75.01±9.72b	9.17±1.40b	9.40±0.74a	10.60±1.22a
均值 Average	42.23±11.90	86.36±19.01	75.22±15.70	9.72±2.92	8.61±0.93	9.46±1.23
CV/%	28.06	19.64	20.87	30.04	10.80	13.00
H'	2.04	2.08	2.10	1.74	2.03	1.99

居群 ²⁾ Population ²⁾	苞片柄长/mm Bract petiole length	苞片长/mm Bract length	苞片宽/mm Bract width	苞果合生长度/mm Bract and infructescence connate length	果序柄长/mm Infructescence petiole length
P1	2.13±0.69a	103.34±12.30c	12.74±1.76c	52.45±7.73bc	30.61±6.44c
P2	1.13±1.07c	86.30±11.69d	15.11±2.38b	43.85±7.65d	37.41±8.43b
P3	2.70±1.81a	109.28±12.47bc	20.53±3.16a	51.18±6.72c	36.12±8.61b
P4	1.15±0.81bc	110.63±11.41b	20.04±2.98a	55.92±6.90ab	39.07±7.76b
P5	1.65±0.55b	127.73±15.74a	20.67±2.61a	63.32±11.10a	44.35±7.44a
均值 Average	1.75±1.23	107.46±18.41	17.82±4.18	53.34±10.28	37.51±8.87
CV/%	70.29	17.13	23.46	19.27	23.65
H'	1.80	2.05	2.07	2.05	2.10

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示同一指标在不同居群间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index among different populations.

²⁾ P1: 江苏省南京市牛首山 Niushou Mountain of Nanjing City in Jiangsu Province; P2: 江苏省镇江市宝华山 Baohua Mountain of Zhenjiang City in Jiangsu Province; P3: 安徽省滁州市琅琊山 Langya Mountain of Chuzhou City in Anhui Province; P4: 安徽省安庆市鹤落坪 Yaoluoping of Anqing City in Anhui Province; P5: 安徽省宿州市皇藏峪 Huangcangyu of Suzhou City in Anhui Province. CV: 变异系数 Coefficient of variation; H': Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index.

在 3 个种子表型性状中, P4 居群的种柄长 (14.00 mm) 最大, 且与其他 4 个居群差异显著; P5 居群的种子横径 (9.40 mm) 和种子纵径 (10.60 mm) 均最大, 与 P2 居群无显著差异, 但二者的种子横径和

种子纵径均显著大于其他 3 个居群。

在 5 个果序表型性状中, P3 居群的苞片柄长 (2.70 mm) 最大, 与 P1 居群无显著差异, 但二者的苞片柄长均显著大于其他 3 个居群; P5 居群的苞片长

(127.73 mm)、苞果合生长度(63.32 mm)和果序柄长(44.35 mm)均最大,且总体上与其他 4 个居群差异显著;P5、P4 和 P3 居群的苞片宽分别为 20.67、20.04 和 20.53 mm,三者无显著差异,但均显著大于 P2 和 P1 居群。

方差分析结果(表 3)显示:南京椴的 11 个表型性状的差异在居群间均达极显著($P < 0.01$)水平;但在居群内仅叶片长这一表型性状的差异达极显著水

平,叶片宽、苞片长和苞片宽 3 个表型性状的差异达显著水平,其他 7 个表型性状在居群内均无显著差异。

2.1.2 表型性状的变异性 由 11 个表型性状的变异系数(表 2)可见:南京椴天然居群 11 个表型性状的变异系数(CV)存在较大差异,其中,种子横径的 CV 值最小,仅为 10.80%;苞片柄长的 CV 值最大,达到 70.29%,且总体上看,叶柄长、种柄长和苞片柄长的

表 3 南京椴居群间和居群内叶片、种子和果序表型性状的方差分析结果

Table 3 Result of variance analysis on phenotypic traits of leaf, seed and infructescence among populations and within population of *Tilia miqueliana* Maxim.

表型性状 Phenotypic trait	均方 Mean square			F 值 ¹⁾ F value ¹⁾	
	居群间 Among populations	居群内 Within population	随机误差 Random error	居群间 Among populations	居群内 Within population
叶柄长 Leaf petiole length	2 537.70	92.41	66.03	27.46**	1.40
叶片长 Leaf length	6 257.21	192.95	93.94	32.43**	2.05**
叶片宽 Leaf width	5 581.84	137.23	82.11	40.68**	1.67*
种柄长 Seed petiole length	176.64	4.70	3.52	37.58**	1.33
种子横径 Seed horizontal diameter	9.87	0.72	0.57	13.79**	1.25
种子纵径 Seed vertical diameter	26.06	0.89	0.82	29.36**	1.08
苞片柄长 Bract petiole length	13.44	1.23	1.15	10.94**	1.07
苞片长 Bract length	6 668.94	221.72	138.46	30.08**	1.60*
苞片宽 Bract width	401.46	9.00	5.95	44.61**	1.51*
苞果合生长度 Bract and infructescence connate length	1 513.19	80.90	60.57	18.70**	1.34
果序柄长 Infructescence petiole length	740.94	72.54	54.99	10.21**	1.31

¹⁾ **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

表 4 南京椴天然居群叶片、种子和果序表型性状的方差分量和表型分化系数

Table 4 Variance component and phenotypic differentiation coefficient of phenotypic traits of leaf, seed and infructescence of natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim.

表型性状 ¹⁾ Phenotypic trait ¹⁾	方差分量 Variance component			方差分量百分比/% Percentage of variance component			表型分化系数/% Phenotypic differentiation coefficient
	居群间 Among populations	居群内 Within population	机误 Random error	居群间 Among populations	居群内 Within population	机误 Random error	
叶柄长 Leaf petiole length	9.03	2.97	8.13	44.87	14.74	40.39	75.28
叶片长 Leaf length	14.22	5.75	9.69	47.94	19.37	32.68	71.22
叶片宽 Leaf width	13.47	4.29	9.06	50.23	15.98	33.79	75.86
种柄长 Seed petiole length	2.39	0.63	1.88	48.88	12.76	38.36	79.30
种子横径 Seed horizontal diameter	0.55	0.22	0.76	36.13	14.40	49.48	71.50
种子纵径 Seed vertical diameter	0.92	0.15	0.91	46.47	7.51	46.02	86.09
苞片柄长 Bract petiole length	0.64	0.16	1.07	34.11	8.50	57.38	80.05
苞片长 Bract length	14.66	5.27	11.77	46.25	16.62	37.13	73.56
苞片宽 Bract width	3.62	1.01	2.44	51.20	14.27	34.53	78.21
L_{BI}	6.91	2.60	7.78	39.96	15.04	45.00	72.65
L_{IP}	4.72	2.42	7.42	32.43	16.62	50.95	66.12
均值 Average				43.50	14.16	42.34	75.44

¹⁾ L_{BI} : 苞果合生长度 Bract and infructescence connate length; L_{IP} : 果序柄长 Infructescence petiole length.

变异系数在各自对应的器官表型性状中均最大。

在3个叶片表型性状中,叶柄长的CV值(28.06%)最大,叶片长的CV值(19.64%)最小。在3个种子表型性状中,种柄长的CV值(30.04%)最大,种子横径的CV值(10.80%)最小。在5个果序表型性状中,苞片柄长的CV值(70.29%)最大,苞片长的CV值(17.13%)最小,果序柄长、苞片宽和苞果合生长度的CV值均在24%以下。

总体上看,在南京椴天然居群的11个表型性状中,仅种子横径和种子纵径的CV值小于15%,其他9个表型性状的CV值均在15%以上,说明南京椴天然居群表型性状的变异较为丰富,但种子表型性状的变异程度小于其他器官。

2.1.3 表型性状的多样性 由Shannon-Wiener多样性指数(表2)可见:南京椴5个天然居群11个表型性状的Shannon-Wiener多样性指数(H')存在一定差异,其中,种柄长的 H' 值(1.74)最小,叶片宽和果序柄长的 H' 值(2.10)最大,且总体上叶片性状的 H' 较大且变化幅度较小。

在3个叶片表型性状中,叶片宽的 H' 值(2.10)最大,叶柄长的 H' 值(2.04)最小。在3个种子表型性状中,种子横径的 H' 值(2.03)最大,种柄长的 H' 值(1.74)最小。在5个果序表型性状中,果序柄长的 H' 值(2.10)最大,苞片宽、苞片长和苞果合生长度的 H' 值均在2.05及以上,而苞片柄长的 H' 值(1.80)最低。说明供试南京椴天然居群的种子表型性状的多样性较低,叶片和果序的表型性状多样性较高。

2.1.4 表型性状的变异来源 由表4可见:在南京椴天然居群11个表型性状的居群间方差分量百分比的均值(43.50%)明显大于居群内方差分量百分比的均值(14.16%)。各表型性状的居群间表型分化系数为66.12%~86.09%,均值为75.44%;其中,仅果序柄长的表型分化系数为66.12%,其他表型性状的表型分化系数均在70%以上。说明居群间的变异是供试南京椴表型性状变异的主要来源。

2.2 南京椴天然居群表型性状的相关性分析

南京椴天然居群的叶片、种子和果序表型性状间的相关系数见表5。

表5 南京椴天然居群的叶片、种子和果序表型性状间的相关系数¹⁾

Table 5 Correlation coefficients among phenotypic traits of leaf, seed and infructescence of natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim.¹⁾

表型性状 Phenotypic trait	相关系数 Correlation coefficient										
	L_P	L_L	b_L	L_{SP}	D_{SH}	D_{SV}	L_{BP}	L_B	b_B	L_{BI}	L_{IP}
L_P	1.00										
L_L	0.78**	1.00									
b_L	0.64**	0.86**	1.00								
L_{SP}	0.32**	0.48**	0.49	1.00							
D_{SH}	0.10	0.12	0.03	-0.08	1.00						
D_{SV}	0.17*	0.16	0.10	-0.04	0.65**	1.00					
L_{BP}	-0.20*	-0.25**	-0.20*	-0.14	-0.04	-0.02	1.00				
L_B	0.36**	0.33**	0.11	0.15	0.06	0.06	0.11	1.00			
b_B	0.44**	0.53**	0.50**	0.30**	0.06	0.21*	0.00	0.57**	1.00		
L_{BI}	0.34**	0.30**	0.09	0.14	0.02	0.04	0.04	0.92**	0.37**	1.00	
L_{IP}	0.32**	0.33**	0.24**	0.16	0.18*	0.32**	-0.04	0.42**	0.47**	0.34**	1.00

¹⁾ L_P : 叶柄长 Leaf petiole length; L_L : 叶片长 Leaf length; b_L : 叶片宽 Leaf width; L_{SP} : 种柄长 Seed petiole length; D_{SH} : 种子横径 Seed horizontal diameter; D_{SV} : 种子纵径 Seed vertical diameter; L_{BP} : 苞片柄长 Bract petiole length; L_B : 苞片长 Bract length; b_B : 苞片宽 Bract width; L_{BI} : 苞果合生长度 Bract and infructescence connate length; L_{IP} : 果序柄长 Infructescence petiole length. **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

由表5可见:3个叶片表型性状(叶柄长、叶片长和叶片宽)间均呈极显著($P < 0.01$)正相关;而在3个种子表型性状中,仅种子横径与种子纵径呈极显著正相关;在5个果序表型性状中,苞片长、苞片宽、苞果合生长度和果序柄长4个表型性状间呈极显著正相关。而在供试的11个表型性状中,叶柄长仅与种子

横径无显著相关性,叶片长仅与种子横径和种子纵径无显著相关性,且种子的3个表型性状与多数果序表型性状间均无显著相关性;另外,苞片柄长与3个叶片表型性状呈显著($P < 0.05$)或极显著负相关,与所有种子表型性状和果序表型性状均无显著相关性。

总体上看,种子表型性状与叶片和果序表型性状

间大多无显著相关性,而叶片表型性状与果序表型性状间大多具有极显著或显著相关性。

2.3 南京椴天然居群表型性状的主成分分析

对南京椴天然居群 11 个表型性状进行主成分分析,结果见表 6。结果显示:前 5 个主成分的累计贡献率达 82.96%,表明前 5 个主成分可基本反映南京椴表型性状的大部分信息。

第 1 主成分的贡献率为 36.35%,以叶柄长、叶片

长、叶片宽、苞片长、苞片宽、苞果合生长度和果序柄长特征向量的绝对值较大,均在 1.0 以上;第 2 主成分的贡献率为 16.58%,以叶片宽、苞片长和苞果合生长度特征向量的绝对值较大,均在 1.0 以上,说明第 1 和第 2 主成分主要反映南京椴叶片和苞片等器官的特征。第 3 主成分的贡献率为 15.21%,以种子纵径和种子横径特征向量的绝对值较大,均在 1.5 以上,说明该主成分主要反映南京椴种子的特征。第 4 主

表 6 南京椴天然居群叶片、种子和果序表型性状的主成分分析结果

Table 6 Result of principal component analysis on phenotypic traits of leaf, seed and infructescence of natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim.

主成分 Principal component	特征向量 Eigenvector						
	叶柄长 Leaf petiole length	叶片长 Leaf length	叶片宽 Leaf width	种柄长 Seed petiole length	种子横径 Seed horizontal diameter	种子纵径 Seed vertical diameter	苞片柄长 Bract petiole length
1	1.512	1.662	1.420	0.973	0.360	0.549	-0.348
2	0.427	0.696	1.005	0.795	-0.607	-0.611	-0.818
3	0.071	0.107	0.149	-0.313	1.530	1.529	-0.338
4	0.118	-0.043	-0.377	-0.307	0.097	-0.126	-1.590
5	-0.576	-0.351	-0.193	0.442	-0.380	0.026	-0.398

主成分 Principal component	特征向量 ¹⁾ Eigenvector ¹⁾				特征值 Eigenvalue	贡献率/% Contribution rate	累计贡献率/% Cumulative contribution rate
	苞片长 Bract length	苞片宽 Bract width	L_{BI}	L_{IP}			
1	1.244	1.448	1.116	1.126	3.999	36.35	36.35
2	1.166	-0.258	-1.086	-0.621	1.824	16.58	52.93
3	0.735	-0.141	-0.778	0.254	1.674	15.21	68.14
4	0.257	-0.439	0.513	-0.043	0.904	8.22	76.36
5	-0.185	0.436	-0.369	1.149	0.726	6.60	82.96

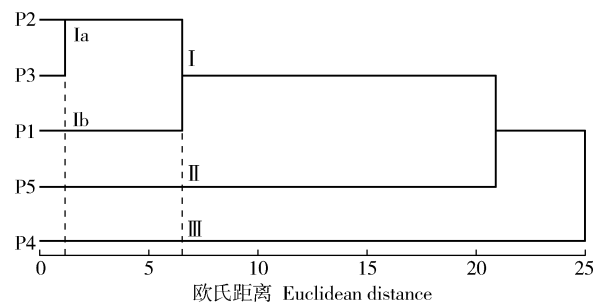
¹⁾ L_{BI} : 苞果合生长度 Bract and infructescence connate length; L_{IP} : 果序柄长 Infructescence petiole length.

成分的贡献率为 8.22%,以苞片柄长特征向量的绝对值较大(大于 1.5),说明该主成分主要反映南京椴苞片柄的特征。第 5 主成分的贡献率为 6.60%,以果序柄长特征向量的绝对值较大(大于 1.0),说明该主成分主要反映南京椴果序柄的特征。

2.4 南京椴天然居群的聚类分析

基于叶片、种子和果序 11 个表型性状对南京椴 5 个天然居群进行聚类分析,结果见图 1。

在欧氏距离 6.0 处,供试的 5 个天然居群可分为 3 组,其中,江苏省镇江市宝华山(P2)、安徽省滁州市琅琊山(P3)和江苏省南京市牛首山(P1)3 个居群聚在一起,为组 I;安徽省宿州市皇藏峪(P5)和安徽省安庆市鹞落坪(P4)居群各自单独成组,分别为组 II 和组 III。在欧氏距离 1.0 处,组 I 又可分为 2 个亚组,其中,P2 和 P3 居群聚为亚组 I a,P1 居群单独成



P1: 江苏省南京市牛首山 Niushou Mountain of Nanjing City in Jiangsu Province; P2: 江苏省镇江市宝华山 Baohua Mountain of Zhenjiang City in Jiangsu Province; P3: 安徽省滁州市琅琊山 Langya Mountain of Chuzhou City in Anhui Province; P4: 安徽省安庆市鹞落坪 Yaoluoping of Anqing City in Anhui Province; P5: 安徽省宿州市皇藏峪 Huangcangyu of Suzhou City in Anhui Province.

图 1 基于叶片、种子和果序表型性状的南京椴 5 个天然居群的聚类图

Fig. 1 Dendrogram of 5 natural populations of *Tilia miqueliana* Maxim. based on phenotypic traits of leaf, seed and infructescence

亚组 I b。从表型性状看, P2 和 P3 居群的叶柄长、叶片长、叶片宽、种柄长、种子横径、种子纵径以及果序柄长的测定值均较为相近; P1 居群的叶柄长、叶片长、叶片宽和种柄长均明显小于 P2 和 P3 居群; P4 和 P5 居群的叶片表型性状(叶柄长、叶片长和叶片宽)以及种柄长均明显大于其他居群。

供试南京椴 5 个居群的聚类分析结果与各居群的地理距离有一定关系。江苏省南京市牛首山、江苏省镇江市宝华山和安徽省滁州市琅琊山 3 个居群的地理距离较近, 在聚类图上聚为一组; 而安徽省安庆市鹤落坪和安徽省宿州市皇藏峪 2 个居群与上述 3 个居群的地理距离较远, 在聚类图中各自成组。

3 讨论和结论

植物的表型性状既具有变异性又具有稳定性, 受其自身的遗传组成和外部环境两方面的影响, 可在一定程度上直观地反映物种的遗传多样性^[20-21]。南京椴 5 个天然居群的叶片、种子和果序的表型性状在居群内和居群间均存在一定的差异, 其中, 居群间 11 个表型性状的差异达到极显著水平, 而在居群内仅叶片长、叶片宽、苞片长和苞片宽存在极显著或显著差异, 且 11 个表型性状的居群间表型分化系数均值为 75.44%, 表明南京椴天然居群的表型性状变异较大, 且变异主要来自居群间; 而汤诗杰等^[22-23]基于 ISSR 和 RAPD 遗传标记对南京椴天然居群的遗传变异状况进行了分析, 认为居群内变异是南京椴遗传分化的主要来源。南京椴的表型性状分析与遗传标记分析的结果存在差异, 这一现象说明表型性状不仅由遗传因子决定, 同时还存在一定的可塑性, 尤其是营养器官的形态, 受不同区域内土壤、水分和植被类型等因子影响, 是植物适应环境因子的一种表现。

南京椴 11 个表型性状的变异系数为 10.80% ~ 70.29%, 表明南京椴表型性状的变异丰富; 且除种子横径和种子纵径外, 其他表型性状的变异系数均在 15% 以上, 表明与营养器官相比, 种子等繁殖器官受环境变化的影响较小, 性状的稳定性相对较强。11 个表型性状的 Shannon-Wiener 多样性指数为 1.74 ~ 2.10, 表明南京椴的表型性状具有丰富的多样性; 其中, 果柄长和叶片宽的 Shannon-Wiener 多样性指数最高, 种柄长的 Shannon-Wiener 多样性指数最低, 与各自变异系数的分析结果存在一定差异。形成这种

差异的原因可能与这 2 类数据蕴涵的意义不同有关。变异系数反映了表型性状数据的离散程度; 而 Shannon-Wiener 多样性指数则是对表型性状丰富度和均匀度的综合评价, 表型性状越丰富且分布越均匀, 多样性指数越高^[24]。

相关性分析结果表明: 南京椴的叶片、种子和果序 3 类器官的各表型性状间存在不同程度的相关性, 叶片和果序表型性状与种子横径和纵径总体无显著相关性, 但叶片表型性状与果序表型性状大多呈极显著或显著相关性, 说明同类器官的表型性状存在一定的相关性, 但不同类器官间的表型性状关联度不高, 特别是种子表型性状与其他 2 类器官多数表型性状均无显著相关性, 而叶片表型性状与果序表型性状(特别是苞片表型性状)大多存在一定的相关性, 这与苞片(变态叶)与叶片的器官属性一致有关。

对南京椴表型性状的主成分分析结果表明: 前 5 个主成分的累计贡献值达 82.96%, 其中第 1、第 2、第 4 和第 5 主成分主要反映南京椴叶片和果序的特征, 第 3 主成分主要反映其种子的特征。前 5 个主成分中绝对值较大的表型性状均为反映南京椴表型性状差异的主要因子, 也是南京椴多样性保护和选育研究中的主要观测性状。聚类分析结果表明: 在欧氏距离 6.0 处, 可将供试的 5 个南京椴天然居群分为 3 组, 其中, 地理分布较近的 P1、P2 和 P3 居群聚为一组, 这 3 个居群分别分布于江苏省南京市牛首山、江苏省镇江市宝华山和安徽省滁州市琅琊山, 而地理距离相对较远的 P4 和 P5 居群则各自独立成组, 这 2 个居群分别分布于安徽省安庆市鹤落坪和安徽省宿州市皇藏峪, 表明基于表型性状的聚类结果与各居群的地理分布基本一致。而汤诗杰等^[22-23]基于分子标记对南京椴天然居群进行的聚类分析结果并未表现出居群遗传因子和地理分布的一致性。植物的表型特征不仅由其基因型决定, 也受环境压力的影响^[25], 这是导致南京椴居群遗传分化与表型分化规律不一致的原因之一。

综上所述, 南京椴天然居群的表型性状变异丰富, 不同居群的种子及叶片等器官的形态存在丰富的多样性; 居群间的表型分化是其变异的主要来源。植物的表型性状存在一定环境可塑性, 是其适应环境因子的一种表现。植物的天然居群保持较高的遗传多样性水平有利于其居群的发展^[26], 因此, 在南京椴种质资源的保护过程中, 可选取表型差异较大的个体

进行重点保护,通过对表型性状的聚类分组阐明不同居群表型性状的差异,并依据育种目标筛选出适宜的育种材料。

本研究选取的5个天然居群主要分布于江苏省和安徽省,地理位置相近且生境条件相似,获得的研究数据不能充分解析环境因子对表型性状的影响,因而,后续可进一步根据南京椴的分布区域扩大取样范围,通过分析不同分布区的气候和土壤因子与表型性状的相关性,解析其表型性状的遗传稳定性和环境可塑性。此外,本研究仅对南京椴的叶片、种子和果序等器官的表型性状进行了1年定点测量,存在表型性状较少、观察和测量连续性和重复性不足等问题,因而,后续可以通过连年取样或建立同质园实验,扩大样本数量并增加不同组织和器官表型性状的数量,以期更全面地反映南京椴天然居群的表型特征差异。在今后的研究中,还可以对南京椴分布区域的环境因子进行动态监测,结合不同居群的表型特征建立相关矩阵,进一步阐述表型特征对环境因子的响应;同时,采用分子生物学技术深入系统地揭示南京椴天然居群的遗传变异规律,以期推动南京椴天然居群的遗传多样性研究及其野生资源的保护、评价和利用。

参考文献:

- [1] 诸葛仁,唐亚.椴树属形态演化与生物地理学[J].西南林学院学报,1995,15(4):1-14.
- [2] 史锋厚,卢芳,沈永宝,等.椴树属植物研究进展[J].林业科技开发,2006,20(1):12-15.
- [3] 汤诗杰,汤庚国.南京椴的资源现状及园林应用前景[J].江苏农业科学,2007(1):234-236.
- [4] 蔡杰.锦葵科椴树属(*Tilia* L.)的叶绿体系统发育基因组学研究[D].昆明:云南大学生命科学学院,2016:1-2.
- [5] PIGOTT D. Lime-trees and Basswoods: a Biological Monograph of the Genus *Tilia* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2012: 1-3.
- [6] 汤诗杰,彭志,汤庚国.宝华山南京椴群落的特征分析[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2008,29(1):90-94.
- [7] 汤诗杰,汤庚国.安徽皇藏峪自然保护区南京椴种群结构分析[J].植物资源与环境学报,2007,16(3):58-63.
- [8] 童丽丽,汤庚国,许晓岗.南京牛首山南京椴群落的结构分析[J].南京林业大学学报(自然科学版),2006,30(5):42-46.
- [9] 史锋厚,沈永宝,施季森.南京椴资源的保护和开发利用[J].林业科技开发,2012,26(3):11-14.
- [10] 汤诗杰.南京椴生态学及园林应用研究[D].南京:南京林业大学森林资源与环境学院,2008:1-12.
- [11] 王欢利,王仲伟,李乃伟,等.不同地理种源南京椴个体生长规律[J].福建林业科技,2018,45(1):20-24.
- [12] 束晓春,汤诗杰,李乃伟,等.南京椴组织培养快繁体系的优化[J].分子植物育种,2019,17(5):1605-1610.
- [13] 束晓春,汤诗杰,秦亚龙,等.一种设施化扦插南京椴的方法:201710200135.6[P].2019-08-02.
- [14] 史锋厚,朱灿灿,沈永宝,等.南京椴种子的萌发与休眠[J].福建林学院学报,2008,28(1):48-51.
- [15] 史锋厚,沈永宝,施季森.南京椴种子发芽抑制物研究[J].福建林学院学报,2007,27(3):222-225.
- [16] 童跃伟,唐杨,陈红,等.红松种子园种群表型多样性研究[J].生态学报,2019,39(17):6341-6348.
- [17] 刘济铭,陈仲,孙操稳,等.无患子属种质资源种实性状变异及综合评价[J].林业科学,2019,55(6):44-54.
- [18] 李伟,王攀,其其格,等.蓝莓种质资源表型多样性研究[J].北京林业大学学报,2020,42(2):124-134.
- [19] 苏泽春,赵菊,李兆光,等.滇西北野生牡丹天然居群的表型多样性[J].中国农学通报,2018,34(7):65-71.
- [20] 张晓晓,宋超,张延龙,等.秦岭与子午岭地区紫斑牡丹居群表型多样性研究[J].园艺学报,2017,44(1):139-150.
- [21] 罗建勋,赵福培,刘邵谋,等.紫果云杉天然种群种实性状表型多样性研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2021,49(9):1-8.
- [22] 汤诗杰,郑玉红,汤庚国.基于ISSR标记的5个南京椴种群的遗传多样性分析[J].南京林业大学学报(自然科学版),2009,33(5):51-54.
- [23] 汤诗杰,郑玉红,汤庚国.基于RAPD标记的5个南京椴居群遗传多样性分析[J].植物资源与环境学报,2013,22(3):70-74.
- [24] 许晴,张放,许中旗,等.Simpson指数和Shannon-Wiener指数若干特征的分析及“稀释效应”[J].草业科学,2011,28(4):527-531.
- [25] 董胜君,王若溪,张皓凯,等.不同种源东北杏果实表型性状多样性分析[J].植物资源与环境学报,2020,29(6):42-50.
- [26] 江锡兵,龚榜初,刘庆忠,等.中国板栗地方品种重要农艺性状的表型多样性[J].园艺学报,2014,41(4):641-652.

(责任编辑:郭严冬)