

# 华北落叶松全分布区天然群体的球果变异分析研究

范英明<sup>1</sup>, 董明亮<sup>1</sup>, 党磊<sup>2</sup>, 张鸿景<sup>2</sup>, 齐帅征<sup>1</sup>, 赵健<sup>1</sup>, 张金凤<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>北京林业大学林木分子设计育种高精尖创新中心/林木育种国家工程实验室, 北京 100083;

<sup>2</sup>河北省林业和草原科学研究院, 石家庄 050061)

**摘要:** 华北落叶松是华北地区重要的生态和造林树种, 对其球果表型的研究, 对指导良种生产和生态适应性研究具有重要意义。本研究对采自华北落叶松全分布区 13 个天然群体的 7800 个球果的 12 个表型数据进行分析。结果表明, 华北落叶松球果表型存在广泛的遗传变异, 群体内 (45.3%) 变异大于群体间 (12.38%) 的变异。球果质量的变异系数最大, 在整个群体中变异幅度高, 可育种鳞率的变异系数最小。球果的质量与经度表现出极显著的负相关性, 球果长、总种鳞数和高径比与经度呈现显著负相关, 质量与纬度也有显著的负相关。主成分分析表明, 前 4 个主成分对总变量累计贡献率为 84.7%。通过欧氏距离聚类分析, 可将 13 个群体划分为 3 个类群。相关性分析表明, 基于表型的欧氏距离和地理距离不存在显著的相关性,  $r$  值较小。本研究对华北落叶松优良遗传资源收集和利用具有一定的指导意义, 为今后的良种生产实践提供了理论支持。

**关键词:** 华北落叶松; 球果; 变异

## Phenotypic Variation Analysis on Cone in Entire Natural Populations of *Larix principis-rupprechtii* Mayr

FAN Ying-ming<sup>1</sup>, DONG Ming-liang<sup>1</sup>, DANG Lei<sup>2</sup>, ZHANG Hong-jing<sup>2</sup>,

QI Shuai-zheng<sup>1</sup>, ZHAO Jian<sup>1</sup>, ZHANG Jin-feng<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Beijing Forestry University Advanced Innovation Center for Tree breeding By Molecular

Design/National Engineering Laboratory For Tree Breeding, Beijing 100083;

<sup>2</sup>Hebei Academy of Forestry and Grassland Sciences, Shijiazhuang 050061)

**Abstract:** *Larix principis-rupprechtii* Mayr is an important ecological and afforestation tree species that is distributed in North China. Unlocking the phenotypic variation of its cone is of great significance to provide insights on the production of improved varieties and the study of ecological adaptability. In this study, 12 phenotypic traits of 7800 cones, which were collected from 13 natural populations in the entire distribution area of *Larix principis-rupprechtii* Mayr, were analyzed. Extensive genetic variation was observed, while the intra-population variation (45.3%) was higher than that among the populations (12.38%). The coefficient of variation on cone weight was highest with broad variation range in population, whereas the coefficient of variation on breeding scale rate was lowest. The cone weight showed very significantly negative correlation with longitude, the length of cones, the number of scales and the ratio of length to diameter were significantly negatively correlated with longitude, and the weight was also significantly negatively correlated with latitude. Principal component

收稿日期: 2021-03-25 修回日期: 2021-04-25 网络出版日期: 2021-07-09

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210325002>

第一作者研究方向为种质资源收集和传统育种, E-mail: yingming\_1130@163.com

通信作者: 张金凤, 研究方向为林木高效繁殖技术和现代育种技术, E-mail: zjf@bjfu.edu.cn

**基金项目:** 中央高校基本科研业务费专项资金资助 (2019ZY39); 国家重点研发计划 (2017YFD0600404-1); 河北省重点研发计划 (20326333D)

**Foundation projects:** Fundamental Research Funds for the Central Universities (2019ZY39), National Key R&D Program of China (2017YFD0600404-1), Key R&D Program of Hebei Province, China (20326333D)

analysis showed that the first four principal components contributed to 84.7% of phenotypic variations. Thirteen natural populations were classified into three clusters based on Euclidean distance using cluster analysis. No significant correlation was detected between phenotypic distance and geographic distance. Collectively, this work provided information valuable on collection and utilization of excellent genetic resources of *Larix principis-rupprechtii* Mayr, which has implications for the production of improved varieties in the future.

**Key words:** *Larix principis-rupprechtii* Mayr; cones; variation

木本植物的表型性状是环境与基因互作的具体体现,通过不同地理区域林木表型的多样性研究来揭示林木群体的遗传多样性特征是数量和群体遗传研究的经典方法。对于一个广布树种来说,表型性状变异的丰富度,往往反映了该树种的适应性特征和演化趋势<sup>[1-2]</sup>。针叶树的球果性状同样是长期遗传演化的结果和生殖适应性的主要体现。通过对不同地理来源的松树球果性状的表型变异分析,对了解球果不同性状受遗传与环境效应影响的作用模式,探讨树种生殖适应性的形成机制等均有重要意义。我国的松科树种,先后有油松<sup>[3]</sup>、白皮松<sup>[4-5]</sup>、云南松<sup>[1]</sup>、思茅松<sup>[2]</sup>和青海云杉<sup>[6-7]</sup>等树种,报道了种群球果表型多样性做过相关研究。有关华北落叶松球果性状的研究报道较少,仅见李旦等<sup>[8]</sup>、李文荣等<sup>[9]</sup>涉及华北落叶松的研究中,涉及部分华北落叶松球果和种子性状变异的报道,未有华北落叶松全分布区球果变异的报道。

落叶松属(*Larix* Mill.)是松科唯一具有冬季落叶特点的种属,属内约有15个种,广泛分布于北半球寒温带、寒带地区以及温带的高山地区,是世界上重要的林木资源<sup>[10]</sup>。我国有10个种和1个变种。其中,华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr)是我国特有树种,天然群体主要分布于山西和河北两省的太行山山脉,北京和内蒙古最南部的燕山山脉也有少量分布,一般生长在海拔较高的山地阴坡。华北落叶松树势高大而挺拔,冠形美观。落叶松更是重要的用材树种,其木材坚实且厚重,耐腐朽,抗压能力强,是电杆、枕木、造船、桥梁、矿柱、车辆、水下工程建筑等优良用材。同时,由于其根系发达,抗逆能力强,不仅是华北地区的主要造林树种,也是重要的生态保护树种<sup>[11-14]</sup>。华北落叶松的主要繁殖方式为种子繁殖,球果是其重要的繁殖器官,华北落叶松球果的表型指标,如球果尺寸、质量、种鳞数等众多指标在不同的群体中存在差异,导致不同群体的产种量存在差异。此外,球果也是受遗传控制较强的一个特征,对于比较不同天然群体的球果表型数据具有重要意义。开展落叶松球果的表型多样性

研究,对充分了解华北落叶松的种群特点、生态适应性、遗传变异和指导生产都有重要意义。

本研究按照林木种源试验规范布点取样,对来自华北落叶松自然分布区的13个天然群体的260个单株共7800个球果的表型数据进行了详细测量,并结合地理因子数据进行系统的分析。旨在深入了解华北落叶松天然群体的球果地理变异的大小、变异模式和变异趋势,为华北落叶松种质资源的有效保护、评价和利用,落叶松优良品种的培育以及落叶松的良种生产提供理论和应用基础,研究结果对其他针叶树的相关研究亦有重要参考价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

华北落叶松天然群体的分布从燕山山脉东段向西——偏西南方向一直延伸到太行山脉,按照树种分布特点和山脉走向选取13个群体,样本覆盖了分布区的主要山脉。每个群体选取20个样株,在球果成熟的9月初采果,不同样株间隔100 m以上,每株采集球果30个,总共260棵样株,共计7800个球果。采集回来的球果置于阳光下晒干,球果表型数据由人工进行测量。群体分布区域的地理数据见表1。

### 1.2 表型数据的测量

对球果质量(干重)、球果直径(球果裂开取种后)、球果长、总种鳞数、可育种鳞数、种鳞宽、种鳞长、球果高径比(球果长/球果直径)、种鳞长宽比(种鳞长/种鳞宽)、可育种鳞率(可育种鳞数/总种鳞数)、总种鳞密度(总种鳞数/球果长)、可育种鳞密度(可育种鳞数/球果长)12个性状进行测量。对于5个比值的表型性状,球果高径比、种鳞长宽比反映了球果和种鳞的形态特征,可育种鳞率反映了球果的产种效率。可育种鳞密度和总种鳞密度分别是可育种鳞数、总种鳞数与球果长度的比值,反映了球果长度和育性的关系。采用天平和游标卡尺进行人工测量。球果质量精确到0.001 g,球果长度、直径、种鳞长、种鳞宽精确到0.1 cm。

表 1 采样地点地理数据  
Table 1 Geographical data of sampling locations

群体 Populations	经度 ( °E ) Longitude	纬度 ( °N ) Latitude	海拔 ( m ) Altitude	年均温 ( °C ) Annual average temperature	1 月均温 ( °C ) Average temperature in January	7 月均温 ( °C ) Average temperature in July	年降水量 ( mm ) Annual precipitation	年热湿比 Annual heat moisture	夏季 热湿比 Summer heat moisture
涿鹿 ZL	115.20	40.18	1723	9.4	-7.5	24.0	362.8	53.47	96.41
阳高 YG	113.77	39.88	1420	7.2	-10.1	21.9	381.1	45.13	87.82
娄烦 LF	111.62	37.88	2388	8.1	-7.7	22.2	421.6	42.93	82.06
交城 JC	111.49	37.82	1998	10.5	-5.3	24.2	402.5	50.93	98.30
蔚县 YX	115.08	39.94	1691	7.6	-11.0	23.0	400.1	43.99	89.14
围场 WC	117.53	42.20	1358	5.6	-12.3	21.4	435.3	35.84	70.48
阜平 FP	113.82	38.72	2239	12.6	-3.5	26.1	571.8	39.52	62.63
岢岚 KL	111.57	38.70	2013	6.4	-10.2	20.9	444.6	36.89	71.38
介休 JX	111.98	37.98	2265	11.2	-4.0	24.6	415.5	51.02	100.74
浑源 HY	113.69	39.69	1844	6.9	-11.1	22.0	407.0	41.52	85.32
沁源 QY	112.04	36.73	2170	8.8	-6.2	21.9	585.4	32.11	60.70
静乐 JL	112.14	38.57	2192	7.3	-8.7	21.5	447.6	38.65	74.02
繁峙 FZ	113.62	39.14	2096	8.3	-8.4	22.8	397.1	46.08	86.23

ZL: Zhuolu, YG: Yanggao, LF: Loufan, JC: Jiaocheng, YX: Yuxian, WC: Weichang, FP: Fuping, KL: Kelan, JX: Jiexiu, HY: Hunyuan, QY: Qinyuan, JL: Jingle, FZ: Fanzhi. The same as below

1.3 数据分析

华北落叶松球果性状变异分析采用巢式线性模型<sup>[1]</sup>, 模型为:  $Y_{ijk}=u+P_i+T_{i(j)}+e_{(ij)k}$ , 式中:  $Y_{ijk}$  为第 i 种群第 j 个体第 k 个测定值,  $u$  为总平均值,  $P_i$  为第 i 个种群的效应值,  $T_{i(j)}$  为第 i 个种群内的第 j 个个体的效应值(随机效应),  $e_{(ij)k}$  为随机误差。采用 R 软件进行计算。采用  $P_{ST}$  估算群体间的表型分化系数。按照公式  $P_{ST}=\delta_B^2/(\delta_B^2+2\delta_W^2)$  计算种群间表型分化的值,  $\delta_B^2$  为群体间方差分量,  $\delta_W^2$  为群体内方差分量。采用 R 软件包对华北落叶松球果各表型性状群体均值之间和表型与地理数据之间的相关性进行分析。依据球果表型数据计算欧氏距离, 对 13 个群体按非加权配对算术平均法(UPGMA, un-weighted pair-group method using arithmetic averages)进行聚类分析。采用 R 语言软件包(factoextra 软件包、psych 软件包、ggtree 软件包)进行主成分分析以及全部 260 个样株的聚类分析。对基于表型的欧氏距离和地理距离的关系进行 Mantel test 检验。

2 结果与分析

2.1 华北落叶松天然群体球果表型性状变异范围

对不同群体的落叶松球果进行多重比较。由

表 2 可知, 12 个表型指标在 13 个群体中, 相互之间存在差异。位于山西中南部的岢岚群体、交城群体和沁源群体, 球果质量、球果长和球果直径的数值均较大, 与其他群体存在显著差异, 其中, 岢岚群体的球果质量和球果长数值最大, 沁源群体的球果直径最大。位于河北中部的涿鹿群体在球果质量、球果长和球果直径上数值均较小。可育种鳞数和可育种鳞率是种子产种能力的重要指标, 阳高群体和岢岚群体数值较大, 表明球果的产种能力强、效率高。此外, 娄烦和阜平群体 2 个产种能力指标均较低。

2.2 各性状指标在群体内和群体间的变异

采用巢式方差分析, 对 12 个华北落叶松表型性状进行分析。方差分析表明(表 3), 华北落叶松球果的 12 个表型性状在群体间和群体内存在极显著差异。华北落叶松球果存在丰富的遗传变异, 群体内的变异(45.30%)大于群体间的变异(12.38%), 表明球果的变异来源主要是来自群体内(表 3), 球果质量、可育种鳞数、总种鳞数在群体间的方差分量占比较大, 表明此表型指标在群体间变异幅度大。分析结果表明, 种群表型分化系数变异幅度为 3%~29%(表 3)。12 个性状中表型分化系数最大的

表 2 华北落叶松球果表型性状变异范围

Table 2 Variation of cone phenotypic characters of *Larix principisrupprechtii* Mayr

群体 Populations	球果质量 (g) CW	球果长 (cm) CL	球果直径 (cm) CD	总种鳞数 TNS	可育种鳞数 NFS	种鳞宽 (cm) SW	种鳞长 (cm) SL	球果高径比 CL/CD	种鳞长宽比 SL/SW	可育种鳞率 NFS/TNS	总种鳞密度 TSD	可育种鳞密度 FSD
涿鹿 ZL	1.07 ± 0.31 a	2.37 ± 0.38 a	2.26 ± 0.38 a	32.19 ± 7.74 c	26.22 ± 7.92 b	0.87 ± 0.12 b	1.01 ± 0.17 b	1.07 ± 0.21 a	1.17 ± 0.18 c	0.81 ± 0.12 c	13.63 ± 2.76 e	11.08 ± 2.95 e
阳高 YG	1.47 ± 0.45 d	2.78 ± 0.40 e	2.51 ± 0.43 de	40.65 ± 7.33 i	36.20 ± 7.63 h	0.85 ± 0.15 a	0.98 ± 0.20 a	1.13 ± 0.21 c	1.17 ± 0.20 c	0.89 ± 0.06 g	14.74 ± 2.38 g	13.08 ± 2.34 h
娄烦 LF	1.49 ± 0.60 d	2.57 ± 0.48 b	2.25 ± 0.56 a	34.36 ± 8.80 d	25.81 ± 11.00 b	0.87 ± 0.15 b	1.07 ± 0.21 cd	1.18 ± 0.24 e	1.24 ± 0.20 e	0.73 ± 0.18 a	13.34 ± 2.10 d	9.83 ± 3.19 b
交城 JC	2.03 ± 0.54 h	3.01 ± 0.39 g	2.65 ± 0.34 g	38.20 ± 6.52 g	33.68 ± 7.62 f	0.95 ± 0.13 ef	1.11 ± 0.18 e	1.14 ± 0.15 cd	1.17 ± 0.17 c	0.88 ± 0.09 fg	12.73 ± 1.72 c	11.19 ± 2.08 e
蔚县 YX	1.36 ± 0.38 bc	2.61 ± 0.33 bc	2.48 ± 0.39 cd	32.30 ± 6.03 c	27.71 ± 6.27 c	0.94 ± 0.15 def	1.13 ± 0.18 f	1.07 ± 0.17 a	1.22 ± 0.20 d	0.85 ± 0.08 e	12.41 ± 1.95 b	10.63 ± 2.05 d
围场 WC	1.30 ± 0.39 b	2.58 ± 0.36 bc	2.46 ± 0.34 c	31.25 ± 6.88 b	26.58 ± 6.88 b	0.96 ± 0.14 ef	1.06 ± 0.19 c	1.06 ± 0.15 a	1.11 ± 0.16 ab	0.84 ± 0.06 d	12.18 ± 2.42 b	10.34 ± 2.41 c
阜平 FP	1.50 ± 0.47 de	2.63 ± 0.37 c	2.36 ± 0.32 b	29.54 ± 5.25 a	22.9 ± 5.96 a	0.93 ± 0.19 d	1.01 ± 0.15 b	1.13 ± 0.21 c	1.10 ± 0.17 a	0.77 ± 0.14 b	11.31 ± 1.76 a	8.79 ± 2.20 a
岢岚 KL	2.20 ± 0.61 i	3.08 ± 1.10 h	2.57 ± 0.36 f	42.11 ± 9.34 j	37.71 ± 9.86 i	0.96 ± 0.12 fg	1.08 ± 0.15 d	1.21 ± 0.52 f	1.13 ± 0.15 b	0.89 ± 0.07 g	13.93 ± 2.92 f	12.44 ± 3.04 g
介休 JX	1.56 ± 0.52 e	2.69 ± 0.44 d	2.53 ± 0.37 ef	36.67 ± 6.87 f	31.96 ± 7.23 e	0.93 ± 0.14 d	1.07 ± 0.17 cd	1.07 ± 0.15 a	1.16 ± 0.18 c	0.87 ± 0.09 f	13.73 ± 2.12 ef	11.93 ± 2.26 f
浑源 HY	1.51 ± 0.44 de	2.73 ± 0.32 de	2.49 ± 0.28 cde	35.87 ± 6.81 e	30.92 ± 7.43 d	0.93 ± 0.14 d	1.13 ± 0.14 f	1.10 ± 0.11 b	1.23 ± 0.20 de	0.86 ± 0.09 e	13.18 ± 2.09 d	11.36 ± 2.46 e
沁源 QY	1.90 ± 0.55 g	2.85 ± 0.35 f	2.70 ± 0.35 h	39.21 ± 5.95 h	34.70 ± 6.39 g	0.97 ± 0.15 g	1.19 ± 0.16 g	1.06 ± 0.13 a	1.25 ± 0.20 e	0.88 ± 0.07 g	13.82 ± 1.98 ef	12.22 ± 2.09 fg
静乐 JL	1.75 ± 0.48 f	2.72 ± 0.35 de	2.40 ± 0.44 b	37.50 ± 6.80 g	30.41 ± 8.33 d	0.94 ± 0.13 de	1.08 ± 0.16 d	1.16 ± 0.21 de	1.17 ± 0.20 c	0.81 ± 0.15 c	13.80 ± 2.10 ef	11.18 ± 2.86 e
伯强 BQ	1.39 ± 0.45 c	2.56 ± 0.38 b	2.47 ± 0.33 c	33.57 ± 5.68 d	28.25 ± 6.23 c	0.89 ± 0.15 c	1.03 ± 0.16 b	1.05 ± 0.15 a	1.17 ± 0.20 c	0.84 ± 0.09 d	13.22 ± 1.96 d	11.08 ± 2.12 e
平均值 Mean	1.58 ± 0.48	2.71 ± 0.43	2.47 ± 0.38	35.65 ± 6.92	30.23 ± 7.59	0.92 ± 0.14	1.07 ± 0.17	1.11 ± 0.20	1.18 ± 0.19	0.84 ± 0.10	13.23 ± 2.17	11.16 ± 2.46

表格中数据为群体平均值 ± 标准差, 表格中同列不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同

The data in the table represents the group mean ± standard deviation, and the different letters in the same column in the table indicate significant difference ( $P < 0.05$ ). CW: Cone weight, CL: Cone length, CD: Cone diameter, TNS: Total number of scales, NFS: Number of fertile scales, SW: Seed scale width, SL: Seed scale length, CL/CD: The ratio of cone length to cone diameter, SL/SW: The ratio of seed scale length to seed scale width, NFS/TNS: The ratio of the number of fertile scales to total number of scales, TSD: The ratio of the total number of scales to cone length, FSD: The ratio of number of fertile scales to cone length, the same as below



为球果质量,其次为可育种鳞数、总种鳞数以及球果长,种鳞宽、球果高径比、种鳞长宽比等表型分化较小。表明华北落叶松的球果整体形态比例均匀,各个群体差异较小。华北落叶松不同群体的球果呈现出不同的变异特点(表 4),球果 12 个表型性状的变异系数变化幅度为 12.1%~30.3%,球果质量变异系数最大,可育种鳞率的变异系数最小。各个群体中,沁源群体的变异幅度最小,娄烦的变异系数最大。

表 3 华北落叶松群体间、群体内球果表型性状方差分析结果  
Table 3 Variance analysis of cone phenotypic traits among and within provenances of *Larix principis-rupprechtii* Mayr

性状 Traits	均方 Mean square			F 值 F value		方差分量占比(%) Variance component percentage			种群表型 分化系数 (%) $P_{ST}$
	群体间 Among populations	群体内 Within populations	误差 Error	群体间 Among populations	群体内 Within populations	群体间 Among populations	群体内 Within populations	误差 Error	
球果质量 CW	58.271	3.555	0.125	16.392**	28.553**	27.63	34.65	37.72	29
球果直径 CD	10.340	2.856	0.057	3.621**	50.080**	7.66	57.31	35.06	6
球果长 CL	21.933	2.290	0.159	9.580**	14.413**	12.47	27.04	60.49	19
总种鳞数 TNS	8820.952	805.398	24.413	10.952**	32.991**	20.94	40.80	38.26	20
可育种鳞数 NFS	12000.228	1038.601	27.597	11.554**	37.635**	22.96	42.35	34.68	21
种鳞宽 SW	0.938	0.396	0.009	2.367**	45.254**	4.00	57.21	38.79	3
种鳞长 SL	2.052	0.534	0.013	3.845**	40.963**	7.69	52.73	39.58	7
球果高径比 CL/CD	1.643	0.624	0.031	2.632**	20.115**	3.23	37.66	59.58	4
种鳞长宽比 SL/SW	1.267	0.506	0.019	2.503**	26.121**	3.44	44.01	52.55	4
可育种鳞率 NFS/TNS	3.573	0.602	0.015	5.937**	39.690**	12.48	49.29	38.22	11
总种鳞密度 TSD	478.165	86.587	2.168	5.522**	39.944**	11.58	49.94	38.47	10
可育种鳞密度 FSD	771.464	116.594	2.609	6.617**	44.684**	14.55	50.66	34.79	13
平均值 Mean	—	—	—	—	—	12.38	45.30	42.34	12

自由度(群体间)=12,自由度(群体内)=247,自由度(误差)=7540,\*\*表明在 0.01 水平上差异显著,下同  
Degrees of freedom( among groups )=12, degrees of freedom( within groups )= 247, degrees of freedom( error )= 7540, \*\*indicates a statistically significant correlation at  $P<0.01$  level, the same as below

表 4 华北落叶松球果表型性状变异系数  
Table 4 Coefficient of variation of cone phenotypic traits of *Larix principis-rupprechtii* Mayr (%)

群体 Population	球果质 量 CW	球果长 CL	球果直 径 CD	总种鳞 数 TNS	可育种 鳞数 NFS	种鳞宽 SW	种鳞长 SL	球果高 径比 CL/CD	种鳞长 宽比 SL/SW	可育种 鳞率 NFS/ TNS	总种鳞 密度 TSD	可育种 鳞密度 FSD	平均值 Mean
涿鹿 ZL	28.5	16.1	16.9	24.0	30.2	14.0	16.7	19.6	15.4	14.9	20.3	26.6	20.3
阳高 YG	30.5	14.3	17.1	18.0	21.1	17.6	20.5	19.0	16.9	6.5	16.1	17.9	18.0
娄烦 LF	40.1	18.5	24.8	25.6	42.6	17.3	19.6	20.0	16.4	24.9	15.7	32.4	24.8
交城 JC	26.8	12.8	12.8	17.1	22.6	13.4	16.1	12.8	14.9	10.2	13.5	18.6	16.0
蔚县 YX	28.4	12.6	15.7	18.7	22.6	16.0	15.5	15.6	16.5	9.1	15.7	19.3	17.1
围场 WC	29.9	13.8	13.8	22.0	25.9	15.1	17.7	13.8	14.4	7.3	19.9	23.3	18.1
阜平 FP	31.5	14.2	13.3	17.8	26.0	20.9	14.8	18.3	15.1	17.5	15.5	25.1	19.2
岢岚 KL	27.7	35.8	14.0	22.2	26.2	12.8	13.8	43.0	12.9	7.6	20.9	24.4	21.8
介休 JX	33.1	16.2	14.4	18.7	22.6	15.1	16.4	14.3	15.8	9.9	15.4	18.9	17.6
浑源 HY	29.1	11.7	11.2	19.0	24.0	15.0	12.4	10.1	15.9	10.7	15.9	21.7	16.4
沁源 QY	29.0	12.3	12.8	15.2	18.4	15.4	13.5	11.8	16.2	8.3	14.3	17.1	15.3
静乐 JL	27.3	12.7	18.5	18.1	27.4	13.8	15.0	17.9	17.5	18.7	15.2	25.5	19.0
伯强 BQ	32.6	14.8	13.6	16.9	22.0	16.9	15.9	14.5	16.9	11.1	14.8	19.1	17.4
平均值 Mean	30.3	15.8	15.3	19.5	25.5	15.6	16.0	17.7	15.8	12.1	16.4	22.3	18.5

2.3 球果表型性状之间的相关性分析

对 13 个群体球果的 12 个表型性状分别比较,相关性分析表明(表 5),在 66 个比较中,17 个呈现出极显著正相关,9 个呈现显著正相关。与球果直

径、总种鳞数、可育种鳞数具有显著或极显著相关性的性状最多,各有 7 个性状。球果质量、球果长、球果直径、总种鳞数、可育种鳞数相互之间具有显著或极显著相关性,相关系数也较大。

表 5 华北落叶松球果表型性状间的相关分析  
Table 5 Correlation analysis of cone phenotypic traits of *Larix principis-rupprechtii* Mayr

性状 Traits	球果质 量 CW	球果直 径 CD	球果长 CL	总种鳞 数 TNS	可育种 鳞数 NFS	种鳞宽 SW	种鳞长 SL	球果高 径比 CL/CD	种鳞长 宽比 SL/SW	可育 种鳞率 NFS/TNS	总种鳞 密度 TSD
球果直径 CD	0.680*										
球果长 CL	0.948**	0.782**									
总种鳞数 TNS	0.748**	0.626*	0.802**								
可育种鳞数 NFS	0.710**	0.763**	0.818**	0.963**							
种鳞宽 SW	0.568*	0.601*	0.513	0.105	0.204						
种鳞长 SL	0.458	0.549	0.396	0.260	0.290	0.700**					
球果高径比 CL/CD	0.614*	-0.082	0.550	0.479	0.304	-0.012	-0.064				
种鳞长宽比 SL/SW	0.006	0.093	-0.029	0.209	0.139	-0.110	0.629*	-0.089			
可育种鳞率 NFS/TNS	0.410	0.855**	0.603*	0.612*	0.799**	0.378	0.295	-0.203	-0.039		
总种鳞密度 TSD	0.222	0.199	0.255	0.781**	0.710**	-0.364	-0.011	0.192	0.338	0.377	
可育种鳞密 度 FSD	0.380	0.599*	0.510	0.855**	0.910**	-0.033	0.144	0.032	0.189	0.794**	0.861**

\* 表明在 0.05 水平上显著相关,下同  
\*indicates significantly correlated at the 0.05 level, the same as below

2.4 球果表型与地理因子的相关性分析

球果表型均值与地理因子的相关性分析表明(表 6),经度与球果质量极显著负相关,与球果长、总种鳞数、球果高径比呈现显著负相关,其中,经度和球果质量相关性最高。这表明球果的质量、长等指标随着分布区向西有增大的趋势。球果的纬度与球果的质量呈现显著负相关,表明随着分布区的向北,球果的质量有减小的趋势。此外,海拔、年降水量、1 月均温、7 月均温、年热湿比、夏季热湿比对落叶松球果的影响不显著。

2.5 主成分分析

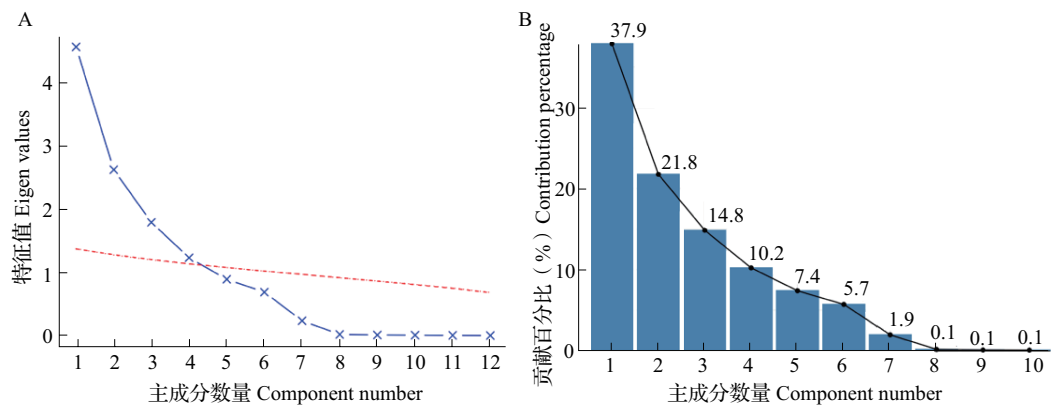
由图 1A 可知,位于平行分析值之上点的个

数,且特征值大于 1,即为需要引入分析的主成分个数,本研究引入 4 个主成分。由图 1B 可知,前 4 个主成分累计贡献率为 84.7%,说明前 4 个主成分可以代表原始变量大部分信息。其中,第 1 主成分总种鳞数、可育种鳞数、总种鳞密度以及可育种鳞密度的荷载值均较大(表 7),表明第 1 主成分主要反映了种鳞特定指标。第 2 主成分中,球果长、球果直径、球果质量等指标荷载值较大,表明第 2 主成分反映了球果的整体形态指标。第 3 主成分和第 4 主成分中,分别为球果高径比和种鳞长宽比的荷载值较大,也整体反映了球果的主要形态。

表 6 球果表型性状均值与地理因子的相关分析

Table 6 Correlation analysis between cone phenotypic traits and geographical factors

性状 Trait	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude	年均温 Annual temperature	1 月均温 Average temperature in January	7 月均温 Average temperature in July	年降水量 Annual precipitation	年热 湿比 Annual heat moisture	夏季 热湿比 Summer heat moisture
球果质量 CW	-0.739**	-0.621*	0.389	-0.001	0.189	-0.248	0.363	-0.358	-0.278
球果直径 CD	-0.313	-0.344	-0.060	-0.043	0.045	-0.194	0.265	-0.256	-0.091
球果长 CL	-0.606*	-0.453	0.132	-0.089	0.045	-0.279	0.232	-0.300	-0.174
总种鳞数 TNS	-0.651*	-0.451	0.069	-0.273	-0.071	-0.506	-0.043	-0.138	0.029
可育种鳞数 NFS	-0.503	-0.331	-0.094	-0.283	-0.128	-0.470	-0.064	-0.119	0.070
种鳞宽 SW	-0.085	-0.172	0.135	-0.022	0.026	-0.092	0.518	-0.519	-0.419
种鳞长 SL	-0.289	-0.418	0.230	-0.168	-0.074	-0.302	0.335	-0.412	-0.203
球果高径比 CL/CD	-0.589*	-0.317	0.315	-0.104	0.015	-0.230	0.045	-0.175	-0.184
种鳞长宽比 SL/SW	-0.314	-0.414	0.215	-0.178	-0.108	-0.288	-0.051	-0.033	0.138
可育种鳞率 NFS/TNS	-0.030	0.027	-0.424	-0.236	-0.224	-0.272	-0.104	-0.038	0.153
总种鳞密度 TSD	-0.416	-0.249	-0.031	-0.336	-0.154	-0.513	-0.324	0.112	0.244
可育种鳞密度 FSD	-0.295	-0.152	-0.251	-0.345	-0.219	-0.483	-0.254	0.040	0.227



A: 碎石图确定最佳主成分数量, 蓝线为主成分分析的特征值, 红虚线为平行分析的特征值; B: 主成分贡献率图

A: Scree plot determines the optimal number of principal component, the blue line is the eigen value of principal component analysis, and the red dotted line is the eigen value of parallel analysis, B: Contribution rate of principal components

图 1 球果表型性状主成分分析的结果

Fig.1 The result of principal component analysis of phenotypic traits of cones

表 7 球果各性状的主成分荷载

Table 7 Factor loading matrix of phenotypic traits of cones

性状 Traits	第 1 主成分 The first principal component	第 2 主成分 The second principal component	第 3 主成分 The third principal component	第 4 主成分 The fourth principal component
球果质量 CW	0.29	0.83	0.13	-0.12
球果直径 CD	0.15	0.60	-0.65	0.09
球果长 CL	0.21	0.88	0.24	0.07
总种鳞数 TNS	0.85	0.39	0.19	-0.03
可育种鳞数 NFS	0.91	0.39	0.05	0.07

表 7(续)

性状 Traits	第 1 主成分 The first principal component	第 2 主成分 The second principal component	第 3 主成分 The third principal component	第 4 主成分 The fourth principal component
种鳞宽 SW	-0.13	0.67	-0.21	-0.52
种鳞长 SL	-0.08	0.70	-0.31	0.32
球果高径比 CL/CD	0.02	0.17	0.96	-0.03
种鳞长宽比 SL/SW	0.05	0.05	-0.10	0.97
可育种鳞率 NFS/TNS	0.65	0.24	-0.23	0.22
总种鳞密度 TSD	0.87	-0.26	0.05	-0.09
可育种鳞密度 FSD	0.97	-0.06	-0.08	0.05

2.6 聚类分析

根据华北落叶松球果的表型数据,计算出欧氏距离矩阵,使用 UPGMA 方法进行聚类。以欧氏距离 2.2 为划分阈值,结果表明,华北落叶松根据球果特征可分为 3 个分组(图 2A)。阳高群体被单独划分为一类,岢岚、沁源、交城群体被划分为一类,这 3 个群体分布于山西中南部。河北群体、山西北部群体等为一类。由图 2B 可知,260 个样株可被划分为 5 个类群,除去图中 II 类群包含较多的来自阜平和娄烦的样株,其余 4 个类群难以区分群体来源,这也进一步表明华北落叶松的遗传分化较小。相关性分析表明,基于球果表型均值的欧氏距离和地理距离不存在较强的相关性, $r$  值较小(图 3)。

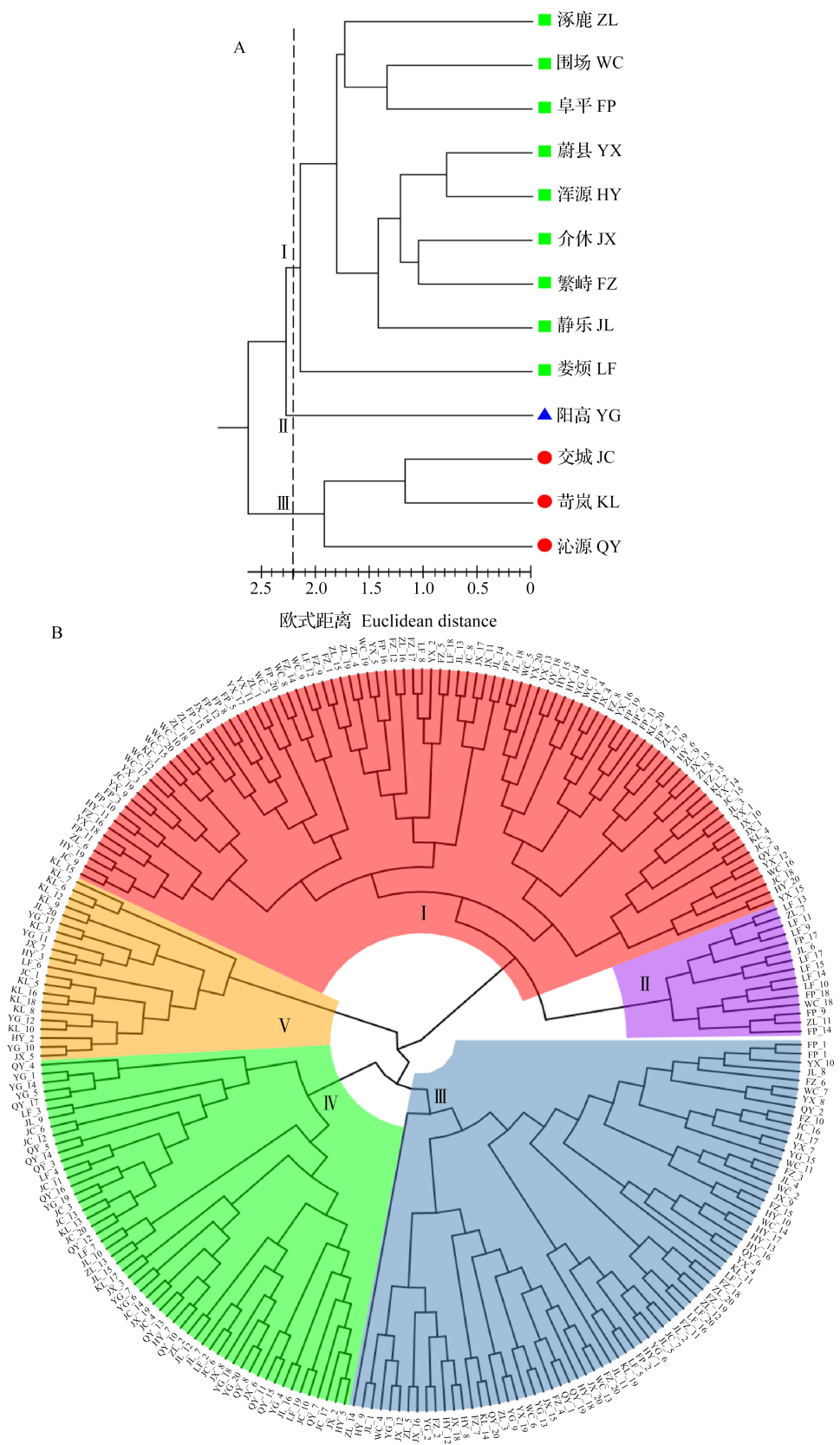
3 讨论

植物的表型性状直接反映了植物的遗传变异大小和对环境变化的适应能力,表型经过长时间的选择压力,属于不可逆的变化,表型的变异对进化和生态研究具有重要的意义<sup>[15-16]</sup>。对华北落叶松天然群体的球果变异研究有助于了解华北落叶松的生殖生态特点以及群体变异特征,有助于更好地评价和利用其天然群体。华北落叶松天然群体球果平均质量为 1.58 g,平均长为 2.71 cm,平均直径 2.47 cm,平均总种鳞数 35.65 个。在我国本土的落叶松属中,齐立志等<sup>[17]</sup>测量了长白落叶松一个天然母树林的长白落叶松球果性状,球果长度平均值为 1.94 cm,直径(宽度)平均值为 1.036 cm,种鳞数 27.7568 个,均小于华北落叶松平均值。王孝安等<sup>[18]</sup>测量了 6 个落叶松属的太白红杉种群的球果表型数据,太白红杉球果的长度为 3.73 cm,大于华北落叶松球果,但太白红杉球果的宽度 2.25 cm 小于华北落叶松。

从结果得知,华北落叶松的球果的 13 个表型性状在群体间存在极显著差异,方差分析表明,变异来源更多的是群体内的变异,群体内的变异方差分量平均值达到 45.30%。此外,表型分化系数平均值为 12%,与球果质量有关的表型分化值较大。在其他针叶树的球果变异特征研究中,云南松<sup>[1]</sup>、高山松<sup>[19]</sup>、白皮松<sup>[5]</sup>、红松<sup>[15]</sup>、思茅松<sup>[2]</sup>等松属针叶树的球果变异中,均发现球果的遗传变异模式主要来源于群体内。此外,也有研究发现,方差分析表明,油松<sup>[3]</sup>、青海云杉<sup>[7]</sup>的球果变异主要来源于群体间。华北落叶松的球果变异来源主要来自群体内,这可能是因为华北落叶松主要分布于海拔较高地区,种子小且具有种翅,传播能力强,导致基因交流广泛,基因流大。球果作为针叶树重要的生殖器官,这些丰富的表型变异是华北落叶松适应性广、生态抗性强的宝贵遗传基础。Hamrick 等<sup>[20]</sup>总结了 322 种木本植物的遗传结构,认为寿命长、分布区域广而且遗传物质传播力强的木本植物,群体的遗传分化一般较小,遗传变异组分主要来自群体的内部。虽然华北落叶松的群体间变异小于群体内的变异,但是球果的表型性状已经在不同群体间出现了明显的变异,比如山西的岢岚群体和交城群体球果的表型特征明显,与其他群体相比质量、尺寸较大。

表型变异系数是表型性状变异程度的直接反映,也表明了表型多样性的丰富程度。变异系数作为性状的离散程度,变异系数的数值越大,性状离散程度就越大,其表型多样性越丰富。12 个表型指标的变异程度不同,球果质量的变异系数最大,为 30.3%,其次是可育种鳞数(25.5%);可育种鳞率的变异系数最小(12.1%)。在球果整体形态的变异中,结果表明,球果质量的遗传变异最为丰富,多样





A: 基于球果表型的 13 个群体的聚类分析; B: 260 个样株的聚类分析, 样株名称为群体简写 - 样品号 (样品号为 1~20)  
A: Cluster analysis of 13 populations based on cone phenotypic traits, B: Cluster analysis of 260 sample individuals, the name of sample individuals is population abbreviation-sample number ( sample number is 1-20 )

图 2 13 个群体的聚类图和单株聚类图  
Fig.2 Clustering graph of 13 populations and 260 individuals

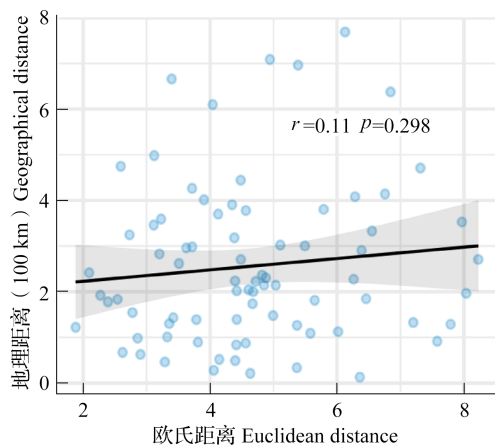


图3 表型欧氏距离与地理距离相关性检测

Fig.3 Correlation analysis of phenotypic Euclidean distance with geographic distance

性水平最高,球果宽的变异幅度最小。这与云南松、细叶云南松、红松十分类似<sup>[1, 21-22]</sup>,均发现球果质量在群体中的变异幅度大,球果宽在整体群体中较为稳定。

评价华北落叶松的球果变异模式对本物种的良种生产具有重要的指导意义。产种能力是良种生产的重要指标,可育种鳞数是每枚球果产种能力的重要衡量指标。本研究结果得知,岢岚群体、阳高群体和沁源群体的可育种鳞数较多,在今后的种质资源收集以及华北落叶松的种子园营建工作中,要注意收集产种能力高的群体单株。此外,阳高群体的球果质量低于群体平均值,但是其产种能力强,这表明阳高群体存在特殊性,通过表型聚类也可以看出,阳高群体单独聚为一类,在今后的资源收集和利用工作中,要注重对其的保护和开发利用。

在华北落叶松球果性状与地理生态因子的相关分析中,得知球果的质量、长度、总种鳞数和高径比与经度表现出极显著或显著的负相关性,表明随着群体向西的方向,球果质量等指标有上升的趋势。质量与纬度也有显著的负相关,随着地理纬度的降低,球果质量有增大的趋势。其他生态因子与球果表型性状呈正相关或负相关,但均达不到显著。经纬度是影响球果变异的重要因素,在高山松<sup>[19]</sup>、白皮松<sup>[5]</sup>、林芝云杉<sup>[23]</sup>等中均发现球果表型与经度或纬度呈现显著相关性。聚类分析以及群体的分布特征表明,群体聚类的结果并不完全与地理分布格局符合,相关性检测得知基于表型的欧氏距离与地理距离之间,相关性不强,不存在显著相关性。这是由于生殖遗传变异的影响因素是多方面的,其变异规律也极为复杂,是基因和环境综合影响的结果。但

是,环境对华北落叶松球果的影响也是显而易见的,球果的个别表型指标与经纬度呈现显著的相关性,性状随地理分布的变异趋势而变化。

综上所述,华北落叶松 13 个群体球果性状在群体间和群体内均存在显著差异,球果变异程度丰富,变异来源大多来自群体内。表明华北落叶松球果的遗传分化程度不高,在保护和收集利用其遗传资源时,要侧重对各个群体进行广泛的收集。地理因子相关分析证实了球果的遗传变异与经纬度呈显著相关。本研究对华北落叶松的良种生产实践与种质资源利用打下了坚实基础。

**致谢:**感谢课题组全体成员不辞辛苦协助落叶松种质资源的收集工作。感谢山西、河北等地林业部门的大力支持。

#### 参考文献

- [1] 许玉兰,蔡年辉,陈诗,王大玮,段安安,康向阳. 云南松天然群体球果表型变异研究. 种子, 2018, 37(1): 62-67  
Xu Y L, Cai N H, Chen S, Wang D W, Duan A A, Kang X Y. Study on the phenotypic differentiation of cone traits among *Pinus yunnanensis* Franch. natural populations. Seed, 2018, 37(1): 62-67
- [2] 李帅锋,苏建荣,刘万德,郎学东,张志钧,苏磊,贾呈鑫卓,杨华景. 思茅松天然群体种实表型变异. 植物生态学报, 2013, 37(11): 998-1009  
Li S F, Su J R, Liu W D, Lang X D, Zhang Z J, Su L, Jia C X Z, Yang H J. Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Pinus kesiya* var. *langbianensis* populations in Yunnan province, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(11): 998-1009
- [3] 刘永红,高桂琴,程春红,杨培华,樊军锋. 油松天然群体种实性状表型多样性分析. 种子, 2010, 29(9): 44-49  
Li Y H, Gao G Q, Cheng C H, Yang P H, Fan J F. Phenotypic diversity of seed and fruit traits in natural populations of *Pinus tabulaeformis*. Seed, 2010, 29(9): 44-49
- [4] 王小平,刘晶岚,王九龄,刘春江. 白皮松种子及球果形态特征的地理变异. 北京林业大学学报, 1998, 20(3): 25-30  
Wang X P, Liu J L, Wang J L, Liu C J. Geographical variation of morphologic characteristics of *Pinus bungeana* seeds and cones. Journal of Beijing Forestry University, 1998, 20(3): 25-30
- [5] 李斌,卢宝明,顾万春. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究. 生物多样性, 2002, 10(2): 181-188  
Li B, Lu B M, Gu W C. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*. Biodiversity Science, 2002, 10(2): 181-188
- [6] 王娅丽,李毅. 祁连山青海云杉天然群体的种实性状表型多样性. 植物生态学报, 2008, 32(2): 355-362  
Wang Y L, Li Y. Study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountain, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008, 32(2): 355-362
- [7] 赵祐,吕东,刘贤德,张宏斌,赵兴鹏,赵明,赵国生,陈刚,许

- 延昭. 基于球果和种子的青海云杉无性系表型性状多样性研究. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(11): 44-51
- Zhao H, Lv D, Liu X D, Zhang H B, Zhao X P, Zhao M, Zhao G S, Chen G, Xu Y Z. Phenotypic diversity of *Picea crassifolia* clones based on cones and seeds. Journal of Central South Forestry University, 2020, 40(11): 44-51
- [8] 李旦, 肖宁, 夏昶, 闫斌, 张金凤. 华北、日本落叶松球果不同发育时期特性比较. 中国农学通报, 2012, 28(16): 12-17
- Li D, Xiao N, Xia C, Yan B, Zhang J F. Characteristics comparison of different development periods of cones between *Larix principis-rupprechtii* Mayr. and *L. kaempferi* (Lamb.). Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(16): 12-17
- [9] 李文荣, 齐力旺. 山西华北落叶松天然林的地理分布和种群变异规律的研究. 林业科学, 1992, 28(6): 493-501
- Li W R, Qi L W. Study on geographical distribution and population variation of *Larix principis rupprechtii* natural forest in Shanxi province. Scientia Silvae Sinicae, 1992, 28(6): 493-501
- [10] Wei X X, Wang X Q. Recolonization and radiation in *Larix* (*Pinaceae*): evidence from nuclear ribosomal DNA paralogues. Molecular Ecology, 2010, 13(10): 3115-3123
- [11] 马常耕. 落叶松种和种源选择. 北京: 北京农业大学出版社, 1992: 30-35
- Ma C G. Larch species and provenance selection. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1992: 30-35
- [12] 董明亮, 高嘉玥, 孙文婷, 范英明, 袁定昌, 张金凤. 北京市华北落叶松优树群体遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2016, 17(4): 616-624
- Dong M L, Gao J Y, Sun W T, Fan Y M, Yuan D C, Zhang J F. Genetic diversity and population structure of Elite *Larix principis-rupprechtii* Mayr in Beijing. Journal of Plant Genetic Resources, 2016, 17(4): 616-624
- [13] 范英明, 张登荣, 于大德, 张炎, 董明亮, 张鸿景, 张金凤. 河北省华北落叶松天然群体遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2014, 15(3): 465-471
- Fan Y M, Zhang D R, Yu D D, Zhang Y, Dong M L, Zhang H J, Zhang J F. Genetic diversity and population structure of *Larix principis rupprechtii* Mayr in Hebei province. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(3): 465-471
- [14] 于大德, 袁定昌, 张登荣, 范英明, 李旦, 张鸿景, 张金凤. 华北落叶松种子园不同世代间遗传多样性变化. 植物遗传资源学报, 2014, 15(5): 940-947
- Yu D D, Yuan D C, Zhang D R, Fan Y M, Li D, Zhang H J, Zhang J F. Genetic diversity of *Larix principis-rupprechtii* Mayr. seed orchard among generations. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(5): 940-947
- [15] 张振, 张含国, 周宇, 刘灵, 于宏影, 王绪, 冯万举. 红松多无性系群体的种实性状变异研究. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 67-78
- Zhang Z, Zhang H G, Zhou Y, Liu L, Yu H Y, Wang X, Feng W J. Variation of seed characters in Korean pine (*Pinus koraiensis*) multi-clonal populations. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 67-78
- [16] 许倬卉, 杨绍兵, 杨天梅, 杨维泽, 王元忠, 张金渝. 草果地理分布特征及表型变异分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22(4): 1009-1020
- Xu Z H, Yang S B, Yang T M, Yang W Z, Wang Y Z, Zhang J Y. Analysis on geographical distribution and phenotypic variation of *Amomum tsaoko* Crevost & Lemarié. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(4): 1009-1020
- [17] 齐立志, 刘吉雨. 长白落叶松雌雄花及球果、种子性状的变异. 东北林业大学学报, 1995, 23(2): 7-13
- Qi L Z, Liu J Y. Variation of male and female flowers, cones and seeds of *Larix olgensis*. Journal of Northeast Forestry University, 1995, 23(2): 7-13
- [18] 王孝安, 王志高, 肖娅萍, 段仁燕, 赵相健. 秦岭山地太白红杉种群种实性状的生态可塑性研究. 应用生态学报, 2005, 16(1): 29-32
- Wang X A, Wang Z G, Xiao Y P, Duan R Y, Zhao X J. Ecological plasticity of *Larix chinensis* population cones and seeds in Qinglin Mountain. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(1): 29-32
- [19] 毛建丰, 李悦, 刘玉军, 刘灏, 王晓茹. 高山松种实性状与生殖适应性. 植物生态学报, 2007, 31(2): 291-299
- Mao J F, Li Y, Liu Y J, Liu H, Wang X R. Cone and seed characteristics of *Pinus densata* and their adaptive fitness implications. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(2): 291-299
- [20] Hamrick J L, Sherman-Broyles G. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forests, 1992(6): 95-124
- [21] 张恒庆, 安利佳, 祖元刚. 天然红松种群形态特征地理变异的研究. 生态学报, 1999, 19(6): 932-938
- Zhang H Q, An L J, Zu Y G. Geographical variation of morphology characters for natural populations of *Pinus koraiensis*. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(6): 932-938
- [22] 白天道, 余春兰, 甘泽朝, 赖海荣, 杨隐超, 黄厚宸, 蒋维昕. 细叶云南松种实性状变异与地理气象因子的关联. 植物生态学报, 2020, 44(12): 1224-1235
- Bai T D, Yu C L, Gan Z C, Lai H R, Yang Y C, Huang H C, Jiang W X. Association of cone and seed traits of *Pinus yunnanensis* var. *tenuifolia* with geo-meteorological factors. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(12): 1224-1235
- [23] 贾子瑞, 张守攻, 王军辉. 林芝云杉天然群体针叶与种实的变异及其地理趋势. 林业科学研究, 2011, 11(4): 428-436
- Jia Z R, Zhang S G, Wang J H. Genetic variation and spatial geographical trend of needles, cones and seeds traits for natural populations of *Picea linzhinensis*. Forest Research, 2011, 11(4): 428-436