

核桃楸种群果核形态及地理变异*

高张莹¹ 张海峰² 陈国平¹ 冯小梅³ 赵铁建³ 高鑫⁴ 石福臣^{1**}

¹南开大学生命科学学院 天津 300071

²黑龙江省林业科学研究所 哈尔滨 150040

³天津八仙山国家级自然保护区管理局 天津 301900

⁴天津市野生动植物保护管理站 天津 300074

摘要 为揭示核桃楸种群果核形态变异及其与地理环境要素间的关系,以东北到华北天然分布的9个核桃楸种群为研究对象,采用相关、回归和聚类等数据处理方法分析其果核长度、横径、棱径、体积和果形指数。结果显示:不同种群间果核性状均存在极显著差异,且各性状的遗传力均大于0.9,表明核桃楸果核形态性状存在着丰富的变异,且受到很强的遗传控制。在种群间和种群内果核体积的变异系数与相对极差均最大,果核宽度值最小,表明体积的变异最大。相关分析表明,果核形态变异主要受经度、温度和相对湿度的影响。基于果核形态指标9个种群的聚类分析表明,各表型性状并未完全按地理距离而聚类。总的来说,果核性状的变异是核桃楸适应不同生境条件的方式之一,且这种变异是不连续的。(图4 表6 参39)

关键词 核桃楸;天然种群;果核形态;地理变异;聚类分析

CLC Q949.735.08

Fruit stone morphology and geographic variation in *Juglans mandshurica* populations*

GAO Zhangying¹, ZHANG Haifeng², CHEN Guoping¹, FENG Xiaomei³, ZHAO Tiejian³, GAO Xin⁴ & SHI Fuchen^{1**}

¹College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

²Heilongjiang Forestry Science Institute, Harbin 150040, China

³Baxian Mountain National Nature Reserve, Tianjin 301900, China

⁴Tianjin Management Station of Wild Animal and Plant, Tianjin 300074, China

Abstract The variations in fruit stone morphology of *Juglans mandshurica* populations, and their response to environment factors were studied. The fruit stones of nine natural populations distributed from the northeast to the north China region were collected, and their length, diameter, ridge, volume of fruit stones, and fruit shape index were analyzed using mathematical methods of correlation analysis, regression analysis and cluster analysis. The morphological characteristics of *J. mandshurica* fruit stones had highly significant differences among different populations, and their heritability were higher than 0.9, which indicated abundant variation of morphological traits subjected to strong genetic control. Both, among populations and within populations, the variation coefficients and relative range of fruit stone volume were the maximum, while the fruit stone width was minimal, indicating that the volume variation was the largest. Correlation analysis showed that the variation of fruit stone morphology was mainly affected by longitude, temperature and relative humidity. The cluster analysis of the fruit stone morphological traits of nine populations indicated that phenotypic traits were not completely in accordance with the geographic distance and clustering. Generally, the variation of fruit stone traits is one of the means for *J. mandshurica* to adapt to different habitat conditions, and this variation is discontinuous.

Keywords *Juglans mandshurica*; natural population; fruit stone morphology; geographic variation; clustering analysis

核桃楸 (*Juglans mandshurica* Maxim) 为胡桃科 (Juglandaceae) 胡桃属 (*Juglans* L.) 落叶阔叶乔木, 与水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、黄檗 (*Phellodendron amurense*) 并

称“东北三大硬阔”^[1]。核桃楸材质优良, 果实营养丰富, 具有极高的经济价值^[2]。《神农本草经》曾记载核桃楸是延年益寿的上品^[3], 其树皮、青皮、叶和果实内含有的胡桃醌和酚类化合物具有抗氧化、抗电离辐射、抗肿瘤以及抑制癌细胞增殖的作用^[4-7]。核桃楸在我国小兴安岭、完达山脉、长白山及辽宁东部广泛分布, 同时在大兴安岭林区、河北、天津、河南、山西和甘肃等地有少量分布^[8-10]。由于人类过量砍伐, 核

收稿日期 Received: 2016-09-30 接受日期 Accepted: 2016-11-07

*国家林业局全国重点保护野生植物资源调查项目 (20120024002) 资助 Supported by the Investigation Project of State Forestry Administration of China for National Key Protected Wild Plants (20120024002)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: fcschi@nankai.edu.cn)

核桃天然林树木接近枯竭,已列为国家三级渐危种。果实是物种繁殖的载体,是较稳定的繁殖特征,它们能在复杂多变的环境下表现出很强的适应性^[11],这种对环境选择压力的适应性,使不同种群果实形态存在着明显的变异。一个种群变异越大,对生境的适应能力就越强,越容易占据更多的生存空间。种群在不同分布区域的表型变异是生物系统学与生物多样性的研究内容^[12]。有研究发现,种群间、种群内甚至个体间,果实形态都存在一定程度的变异^[13-17]。

目前,对核桃楸生长性状和形态性状的地理变异已有研究,杨书文等发现核桃楸树高、地径、冠幅、侧枝数和侧芽数的变异主要受经纬度的双重控制,经度影响较大,呈现出由西南到东北冠幅变小、侧枝变细的趋势^[18]。袁显磊等在核桃楸种源选择试验及其环境因子的影响中,发现核桃楸苗高和基径与温度呈负相关,而与年降雨量呈正相关^[19]。陈思羽等分析长白山核桃楸结实性状变异中,发现不同地理位置的核桃楸单株产量、干果质量、干果长和干果宽等变异明显^[20]。尽管有关核桃楸地理变异方面已有研究,但关于核桃楸果核性状变异及其与地理环境要素间关系的研究相对较少。本研究以我国自然分布的核桃楸种群为依据,选取9个地理种群,分析其果核形态特征,揭示果核形态变异规律及其与地理环境要素的关系,探究自然因素在物种的生态适应和分化过程中的作用,以期对核桃楸种群分类、保护、良种选育及合理利用提供科学理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试材料来自于东北到华北天然分布的9个核桃楸种群,分别为黑龙江省的郎乡(P1)、兴隆(P2)、帽儿山(P3)、江山娇(P4),吉林省的松江河(P5),辽宁省的新宾(P6)、本溪(P7),天津市北部山区的八仙山黑水河(P8)、八仙山松林浴场(P9),种质资源分布区情况见表1和图1。果实于2014年9月下旬采收,果实采回后,先放在水中沤去果皮,经水冲洗,除去杂质后晒干,进行果核形态指标的测定。

1.2 研究方法

用游标卡尺测定果核长度(果核纵轴的长度)、果核棱径(垂直于纵轴的2条显著纵棱之间的直径)和果核横径(垂直于纵轴无棱处最大横截面的直径),果核棱径和果核横径合称为果核宽度,精确到0.01 mm;用排水法测定果核体积,并统计果形指数,每个种群随机选取40粒果核为一个重复

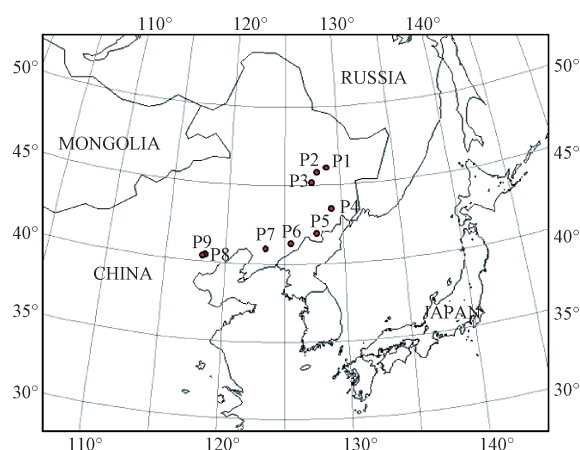


图1 核桃楸种群供试材料分布示意图。

Fig. 1 Distribution of tested materials of *Juglans mandshurica* populations.

进行测量,设3个重复,120粒果核。

果形指数=果核长度/果核横径

变异系数=性状标准差/性状平均值×100%

相对极差: $RR = R/X \times 100\%$

其中 $R = X_{\max} - X_{\min}$, X 为样本平均值^[21]。

种群遗传力: $H_2 = 1 - 1/F$

其中 H_2 为性状遗传力, F 为方差分析中的 F 检验值^[22]。

1.3 数据处理

采用Excel 2010、SPSS 19.0、R语言和Origin 8.0统计软件对实验数据进行分析。采用最小显著差异法(Duncan)进行果核形态在种群间的单因素方差分析,显著性水平设为 $\alpha = 0.05$,以探究果核形态指标在种群间表型变异特征;采用Pearson相关分析对各个表型性状和地理环境因子进行相关性分析,有助于了解核桃楸应对环境因子变化的可塑性;对不同种群的果核性状采用欧氏距离类平均法聚类分析,以探讨9个种群间果核性状的整体相似性。

2 结果与分析

2.1 不同种群核桃楸果核形态变异

对9个种群的果核性状进行统计分析,结果见表2。单因素方差分析 F 检验表明,果核长度、果核棱径、果核横径、果核体积和果形指数在黑龙江种群、吉林种群、辽宁种群和八仙山种群间的差异均达到极显著水平($P < 0.01$)。果核长度、

表1 核桃楸种群的地理气候概况

Table 1 Geography and climate conditions of *Juglans mandshurica* populations

种群 Population	经度 Longitude	纬度 Latitude	年均温 Annual mean temperature (°C)	1月均温 Mean temperature of January (°C)	7月均温 Mean temperature of July (°C)	相对湿度 Relative humidity (RH/%)	年降雨量 Annual precipitation (h/mm)	6-8月降水量 June-August annual precipitation (h/mm)
P1	128°52'34"	46°57'	2.3	-21.7	21.9	70	609.1	385.2
P2	127°58'55"	46°25'	3.3	-20.4	22.2	71	588.2	407.0
P3	127°30'	45°20'	3.4	-19.2	22.0	72	656.4	425.8
P4	128°57'54"	43°51'43"	4.4	-17.7	21.8	67	530.2	322.1
P5	127°29'49"	42°10'30"	4.7	-15.2	21.4	70	859.6	510.2
P6	125°01'44"	41°38'35"	5.6	-15.1	22.4	72	776.6	495.3
P7	123°46'12"	41°17'56"	8.1	-11.4	24.0	64	789.9	491.2
P8	117°33'38"	40°11'34"	12.6	-4.1	26.6	58	615.4	433.3
P9	117°33'44"	40°11'59"	12.7	-4.0	26.7	59	615.5	433.4

表2 不同核桃楸群体果核的形态指标

Table 2 Morphological traits of fruit stones from different populations of *Juglans mandshurica*

种群 Population	果核长度 Fruit stone length	果核横径 Fruit stone diameter	果核棱径 Fruit stone ridge diameter	果核体积 Fruit stone volume	果形指数 Fruit shape index
P1	4.54 ± 0.09b	3.01 ± 0.06b	2.84 ± 0.06b	15.16 ± 0.73c	1.52 ± 0.03bc
P2	4.44 ± 0.24b	3.21 ± 0.07a	3.07 ± 0.05a	16.37 ± 0.61b	1.40 ± 0.08d
P3	4.16 ± 0.07c	2.87 ± 0.04c	2.69 ± 0.03c	11.63 ± 0.35d	1.46 ± 0.03bcd
P4	4.16 ± 0.07c	2.95 ± 0.06bc	2.84 ± 0.05b	12.79 ± 0.52d	1.42 ± 0.03cd
P5	4.87 ± 0.29a	3.19 ± 0.05a	3.04 ± 0.04a	18.36 ± 0.55a	1.63 ± 0.04a
P6	4.61 ± 0.09b	2.97 ± 0.04bc	2.93 ± 0.04b	14.43 ± 0.54c	1.56 ± 0.03ab
P7	3.78 ± 0.05d	2.71 ± 0.03d	2.58 ± 0.02d	10.36 ± 0.27e	1.40 ± 0.02d
P8	3.50 ± 0.05e	2.28 ± 0.02e	2.26 ± 0.02e	6.54 ± 0.15g	1.54 ± 0.19ab
P9	3.36 ± 0.07e	2.67 ± 0.03d	2.65 ± 0.03cd	9.10 ± 0.32f	1.26 ± 0.02e
均值 Mean	3.96	2.77	2.73	12.75	1.47
F	43.26**	66.85**	66.83**	93.51**	11.87**
遗传力 Heritability	0.98	0.99	0.99	0.99	0.92
变异系数 Coefficient of variation	16.92	12.10	13.53	36.70	13.57

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$. 不同字母表示差异显著. Different letters indicate significant difference among populations.

果核棱径、果核横径、果核体积和果形指数的遗传力分别为0.98、0.99、0.99、0.99和0.92,表明这些性状均受到较强的遗传控制,且在种群间的差异相当稳定,可作为变异研究的主要性状。

果核性状的平均值和Duncan多重比较结果显示,5个果核性状在种群间存在不同程度的差异.不同种群果核长度的变异幅度为3.36-4.54 cm,平均果核长为3.96 cm,其中产于郎乡的果核长度最大,达4.54 cm;而八仙山松林浴场果核长度最小,为3.36 cm.果核棱径的变异幅度为2.26-3.07 cm,平均值为2.77 cm.果核横径的变异幅度为2.28-3.21 cm,平均值为2.73 cm.果形指数的变异幅度为1.26-1.52,总的来看,松江河和新宾种群的果形指数比较大,略呈椭圆形;本溪和八仙山松林浴场的果形指数比较小,偏向圆形.果核体积的变异幅度为6.54-18.36 cm³,平均值为12.75 cm³,郎乡、兴隆、松江河和新宾的果核普遍较大;帽儿山、江山娇的果核中等;本溪、八仙山的果核相对较小。

种群内变异系数反映了各种群内果核性状的变异程度.种群间变异系数反映了果核性状在种群间的离散性,值越大,果核性状的离散程度越高.由图2可看出,核桃楸种群内不同性状的平均变异程度由大到小依次为体积(18.7%)>果形指数(12.09%)>果核长(11.22%)>横径(8.06%)>棱径(7.11%),体积的平均变异系数最大,说明体积最不稳定.种群间各表型性状的变异系数由大到小依次为体积(36.70%)>种长(16.92%)>横径(13.53%)>棱径(12.10%),而且这些性状的变异系数均大于10%,说明核桃楸种群间果核形态不稳定,变幅较大,且体积变异最明显,可见种群内各果核性状的变异模式与种群间的变异模式基本一致。

通常用相对极差来表示各种群内的极端变异程度,由图3可知,果核性状的平均相对极差从大到小依次为果核体积(72.63%)>果形指数(51.75%)>果核长(50.77%)>果核横径(36.03%)>果核棱径(30.56%).可见种群内果核性状相对极差的变化趋势与其变异系数的变化趋势相吻合,具有较强的规律性。

不同种群各果核性状的变异系数由大到小依次为P2(14.59%)>P3(13.26%)>P4(12.41%)>P1(12.10%)>P8

(11.57%)>P7(10.88%)>P9(10.84%)>P6(9.79%)>P5(7.51%),不同种群各果核性状的相对极差由大到小依次为P3(63.08%)>P2(61.35%)>P7(55.99%)>P8(53.84%)>P4(45.97%)>P1(44.97%)>P9(10.84%)>P6(35.71%)>P5(24.54%).可见,P2和P3种群的平均变异系数和相对极差均较大,说明这两个种群果核形态多样性程度高,P5和P6种群的值均较小,说明这2个群体果核形态多样性程度低。

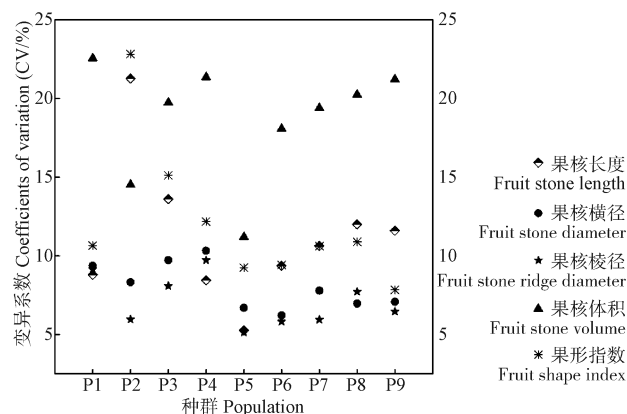


图2 各核桃楸种群果核性状的变异系数。

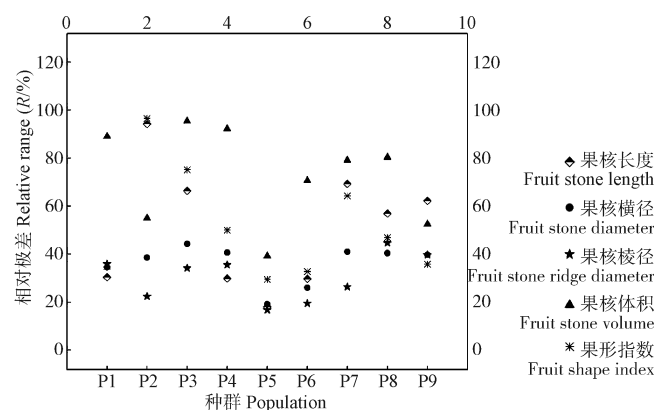
Fig. 2 Coefficients of variation of fruit stone traits in *Juglans mandshurica* populations.

图3 各核桃楸种群果核性状的相对极差。

Fig. 3 Relative range of fruit stone traits in *Juglans mandshurica* populations.

表3 核桃楸果核形态指标相关性
Table 3 Correlation analysis on morphological traits of *Juglans mandshurica* fruit stones

形态指标 Morphological trait	果核长度 Fruit stone length	果核横径 Fruit stone diameter	果核棱径 Fruit stone ridge diameter	果核体积 Fruit stone volume	果形指数 Fruit shape index
果核长度 Fruit stone length	1	0.841**	0.852**	0.943**	0.693**
果核横径 Fruit stone diameter		1	0.981**	0.958**	-0.26**
果核纵径 Fruit stone ridge diameter			1	0.948**	-0.12*
果核体积 Fruit stone volume				1	0.433
果形指数 Fruit shape index					1

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

2.2 核桃楸果核形态性状的相关分析

探讨果核性状间的相关关系,可以用来指导选择育种和林木种质资源保存中样本策略的制定^[23].由表3看出,核桃楸果核长度与棱径、横径、体积以及果形指数都呈极显著的正相关,果核长度和棱径、横径的变异具有互相适应的协同变化特征;果核棱径、横径之间呈极显著正相关,相关系数达到0.981,且都与果形指数达到显著或极显著的负相关;果核体积与长度、棱径和横径均达到极显著相关关系,而且有随着种长、果核棱径、横径的增大而显著递增的趋势.因此,可以利用果核体积作为选择果核的间接指标.

以果核长度、横径、棱径、果形指数为自变量(x),果核体积为因变量(y)作回归分析.从表4可看出,核桃楸果核长度、横径、棱径与体积拟合效果好,均达到极显著水平,拟合度分别为0.893、0.924和0.908.由于不同方程相关指数 R^2 不同,对果核体积预测的精确度亦不同,其中果核横径与体积的相关指数 R^2 最大,选择其进行果核体积的预测精确度会更高.

表4 核桃楸果核长、宽与体积的回归分析
Table 4 Regression analysis of length and width with volume of fruit stones of *Juglans mandshurica*

形态指标 Morphological trait	回归方程 Regression equation	拟合度 R-squared	P
果核长度 Fruit stone length	$y = 6.147x - 12.999$	0.893%	0.001**
果核横径 Fruit stone diameter	$y = 12.682x - 23.686$	0.924%	0.001**
果核纵径 Fruit stone ridge diameter	$y = 13.954x - 25.832$	0.908%	0.001**
果形指数 Fruit shape index	$y = 14.032x - 7.835$	0.167%	0.675

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

表5 核桃楸果核形态特征与地理—气候因子相关性
Table 5 Correlation coefficients between morphological traits of fruit stones of *Juglans mandshurica* and geographical-meteorological factors

形态指标 Morphological trait	经度 Longitude	纬度 Latitude	年均温 Annual mean temperature ($^{\circ}\text{C}$)	1月均温 Mean temperature of January ($^{\circ}\text{C}$)	7月均温 Mean temperature of July ($^{\circ}\text{C}$)	相对湿度 Relative humidity (RH/%)	年降雨量 Annual precipitation (h/mm)	6-8月降水量 June-August annual precipitation (h/mm)
果核长度 Fruit stone length	0.779*	0.488	-0.792*	-0.726*	-0.873**	0.843**	0.444	0.209
果核横径 Fruit stone diameter	0.845**	0.665	-0.893**	-0.812**	-0.860**	0.844**	0.175	0.032
果核纵径 Fruit stone ridge diameter	0.763*	0.557	-0.747*	-0.716*	-0.790*	0.790*	0.190	0.010
果核体积 Fruit stone volume	0.795*	0.576	-0.800**	-0.754*	-0.849**	0.818**	0.320	0.106
果形指数 Fruit shape index	0.289	0.040	-0.359	-0.284	-0.462	0.429	0.505	0.358

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

2.3 核桃楸果核形态变异与地理环境要素的相关性分析

2.3.1 果核形态指标与地理—气候因子的相关性 由表5可知,除果形指数外,核桃楸果核各表型性状与经度呈显著或极显著正相关,即越往西果核越小,越往东果核越大;果核各性状与纬度相关性未达到显著水平,说明纬度对果核性状影响不明显;果核长度、宽度和体积与年均温、1月均温、7月均温均呈负相关,且果核横径和体积与温度呈极显著负相关;果核长度、棱径、横径、体积与相对湿度呈显著或极显著正相关;果核各形态特征与年降雨量和6-8月降雨量无显著的相关性.根据以往的研究报道,核桃楸的地理变异受温度与湿度的影响大^[17-18].

2.3.2 核桃楸果核形态地理变异趋势 不同种群的地理因子会影响果核形态变异,为全面了解核桃楸果核形态变异规律,分别以经、纬度为自变量(经度、纬度分别记作 x_1 、 x_2),以果核长度、棱径、横径、体积和果形指数为因变量(y)作二元一次地理变异趋势分析.从表6中可看出,果核长度、横径和体积与经度和纬度的拟合效果较好,均达到显著水平.说明果核长度、横径和体积可通过种群的经、纬度来预测,果核棱径和果形指数的回归方程的拟合度较低且未达显著水平,表示这两个方程没有意义.

2.4 不同种群核桃楸果核聚类分析

根据果核长度、棱径、横径、体积和果形指数,采用欧氏距离类平均法对核桃楸果核进行聚类.由图4可知,在欧氏距离为16.7处,可将核桃楸种群分为2大类群,第一类为黑龙江朗乡、黑龙江兴隆、吉林松江河、辽宁新宾,其余为另一类,第一类果核各形态值都较大.可看出第一类中郎乡、兴隆地理位置较近,呈现典型的区域板块化特征;而第二类中有黑

表6 核桃楸果核形态地理变异趋势

Table 6 Trend analysis of geographic variation on fruit stone morphology of *Juglans mandshurica*

形态指标 Morphological trait	变异趋势方程 Trend equation of variation	拟合度 R-squared	P
果核长度 Fruit stone length	$y = 0.142x_1 - 0.92x_2 - 9.44$	0.667%	0.037*
果核横径 Fruit stone diameter	$y = 0.55x_1 - 0.06x_2 - 3.789$	0.715%	0.023*
果核纵径 Fruit stone ridge diameter	$y = 0.51x_1 - 0.17x_2 - 2.838$	0.593%	0.067
果核体积 Fruit stone volume	$y = 0.784x_1 - 0.284x_2 - 73.006$	0.646%	0.044*
果形指数 Fruit shape index	$y = 0.18x_1 - 0.24x_2 + 0.264$	0.192%	0.582

* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

龙江帽儿山和天津八仙山松林浴场, 两者地理位置相差较远, 且其年均温、相对湿度、降雨量等气候因子相差也较大, 呈现随机变异的特征. 以上结果说明, 核桃楸果核形态特征在部分地区呈现典型的区域板块化特征, 部分地区呈现随机变异的特征.

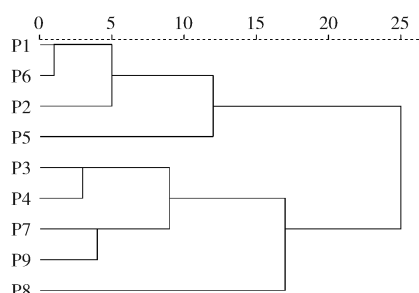


图4 各核桃楸种群果核形态特征聚类图.

Fig 4 Cluster dendrogram of 9 populations based on morphological traits of fruit stone of *Juglans mandshurica*.

3 讨论与结论

3.1 不同核桃楸种群果核形态变异特征

广布物种在长期进化过程中为适应复杂的生态环境会产生与之相适应的遗传变异, 并将变异通过相对稳定的性状(果实)传给下一代. 因此广布种的不同地理种群果实的形态特征会存在不同程度的变异^[24]. 核桃楸为广布树种, 从亚热带北缘到温带都有分布, 由于各分布区的环境条件复杂, 生态气候类型不同, 再加上长期的地理隔离和自然选择, 种群间在某些性状上会存在一定的变异. 研究表明, 不同种群的核桃楸树高、胸径、冠幅、材积、叶片光合速率等均存在一定程度的遗传变异^[25-27]. 一般来说, 植物在天然种群中保持丰富的遗传变异对其是有利的. 本研究9个核桃楸种群间果核表型性状均达到极显著差异水平, 可见核桃楸种群间果核形态变异较大, 这可能是植物对不同生存环境所采取的适应性策略. 这种现象与伯尔硬胡桃(*Sclerocarya birrea*)、猴面包树(*Adansonia digitata*)、雷公藤(*Tripterygium wilfordii*)和石蒜(*Lycoris radiata*)等变异的情况^[28-31]比较类似.

本研究中, 9个种群的核桃楸果核形态特征的变异系数结果表明果核各表型性状在种群间的变异模式与种群内较

为一致, 均表现为体积>长度>横径>棱径, 说明果核体积对不同生境反映更敏感, 更容易发生变异. 果核体积越大, 对苗期的建成越有利, 在一定程度上说明核桃楸在优良种群选择上的潜力较大, 可为其优良种群的选择提供指导. 蔡永立等对青冈(*Cylcobalanopsis glauca*)果实形态变异的研究中也发现, 果实体积的变异系数较其它性状变异系数大^[32]. 不同种群各果核性状的变异系数和相对极差也存在一定的差异, 黑龙江兴隆和帽儿山种群变异相对较大, 吉林松江河和辽宁新宾种群相对稳定, 可以重点选择兴隆、帽儿山种群内的优良单株, 从而获得更大的遗传增益及较好的优良性状.

3.2 核桃楸果核性状的变异格局

果核形态变异受其本身的遗传组成和所处生态环境的影响, 其中生态环境指植物个体发育所处的环境条件, 如温度、湿度、降雨量、无霜期等^[33]. 本研究中, 从核桃楸果核形态与其所在地的地理气候因子相关分析中发现, 经度、温度、相对湿度是引起核桃楸果核大小变异的主要因子, 其中果核长度、宽度、体积与经度呈显著或极显著正相关, 与纬度呈正相关, 可见核桃楸果核形态变异受经度影响大. 这与肉桂(*Cinnamomum cassia*)果实形态存在明显的经向变异的结果^[34]相一致. 果核长度、宽度、体积都与年均温、1月均温、7月均温呈显著或极显著负相关, 而与相对湿度呈显著或极显著正相关, 这与野扁桃(*Amygdalus ledebouriana*)果核的变异规律^[35]非常相似. 果形指数与地理、生态因子无显著的相关性, 说明果形指数受环境的影响较小.

广布植物种群地理变异的形成与自然选择、基因流和基因飘动等多种因素有关. 变异的形式有连续变异、区域板块变异以及随机变异等多种变异模式^[36]. 核桃楸果核形态特征的聚类分析结果表明, 核桃楸9个种群可分为2大类别, 其中既存在地理距离较近的种群聚为一类的情况, 也存在地理距离较远的种群聚为一类的情况. 八仙山的2个种群所处的经纬度几乎相同, 但果核性状仍表现出较大的差异, 由于地理环境因子和气候都比较相似, 所以小环境的局域差异有可能是核桃楸种群果核变异的主要原因. 松林浴场种群生境为针阔混交林, 人为干扰较小, 黑水河种群生境为公路两侧, 人为干扰较大, 其伴生种、土壤条件和海拔高度也都不同, 因此, 可能是以上小环境因素促使核桃楸果核性状变异的不连续性. 综合来看, 聚类结果与种群的实际地理分布水平不完全吻合, 这与野扁桃、五角枫(*Acer mono*)、印楝(*Azadirachta indica*)的表现模式^[37-39]一致.

总之, 果核性状在核桃楸种群间存在着明显的变异, 且这种变异是稳定遗传的; 核桃楸果核变异主要受温度和湿度两个环境主导因子的影响, 其中果核体积对环境的反应最为敏感. 种群亲代表型性状的变异是自身遗传变异和外界环境共同作用的结果, 因此, 核桃楸遗传结构的变异模式还有待于通过同质生物园实验和分子标记手段进一步深入探究.

参考文献 [References]

- 1 王东娜, 牟长城, 高卓, 冯富娟. 胡桃楸天然种群遗传多样性的ISSR分析[J]. 经济林研究, 2011, 29 (2): 22-29 [Wang DN, Mou CC, Gao Z, Feng FJ. ISSR analysis of genetic diversity of *Juglans mandshurica*

- Maxim populations [J]. *Nonwood For Res*, 2011, **29** (2): 22-29]
- 2 王凯, 朱较君, 于立忠, 孙一荣, 张金鑫. 光环境对胡桃楸幼苗生长与光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2010, **21** (4): 821-826 [Wang K, Zhu JJ, Yu LZ, Sun YR, Zhang JX. Effects of light environment on *Juglans mandshurica* seedlings growth and photosynthesis [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, **21** (4): 821-826]
 - 3 赵志刚. 山核桃仁油中脂肪酸组成的分析及评价[J]. 安徽农业科学, 2009, **37** (6): 2473-2474 [Zhao ZG. Analysis and evaluation on fatty acid composition of hickory nut oil [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2009, **37** (6): 2473-2474]
 - 4 张巍, 李妍, 李罗军, 芦晓静, 陈默然, 朱文赫, 姜艳霞. 胡桃醌抑制宫颈鳞癌SiHa细胞增殖并诱导其凋亡[J]. 细胞与分子免疫学杂志, 2015, **31** (2): 186-189 [Zhang W, Li LJ, Lu XJ, Chen MR, Zhu WH, Jiang YX. Juglone inhibits proliferation and induces apoptosis of human cervical squamous cancer SiHa cells [J]. *Chin J Cell Mol Immunol*, 2015, **31** (2): 186-189]
 - 5 管志惠, 高艳梅, 孙墨珑. 核桃楸单宁提取及其抗氧化性[J]. 植物研究, 2015, **35** (3): 431-435 [Zan ZH, Gao YM, Sun ML. Extraction and antioxidant activity of tannic in *Juglans mandshurica* Maxim [J]. *Bull Bot Res*, 2015, **35** (3): 431-435]
 - 6 王莲萍, 张莲珠. 胡桃楸树皮的研究进展[J]. 西北药学杂志, 2010, **3** (25): 321-232
 - 7 Guo LN, Zhang R. Identification of new naphthalenones from *Juglans mandshurica* and evaluation of their anticancer activities [J]. *Chin J Nat Med*, 2015, **13** (9): 0707-0710
 - 8 张淑媛, 杜凤国. 胡桃楸研究现状及保育对策[J]. 北方园艺, 2014 (9): 199-202 [Zhang SY, Du FG. The research situation and conservation strategies of *Juglans mandshurica* [J]. *North Horticult*, 2014 (9): 199-202]
 - 9 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 21-32
 - 10 陈国平, 程珊珊, 丛明畅, 刘静, 高鑫, 王晖, 石福臣. 三种阔叶林凋落物对下层土壤养分的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33** (4): 874-879 [Chen GP, Cheng SS, Cong MY, Liu J, Gao X, Wang H, Shi FC. Effects of litter decomposition on soil nutrients in three broad-leaved forests [J]. *Chin J Ecol*, 2014, **33** (4): 874-879]
 - 11 郑光华. 种子生理研究[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 39 [Zheng GH. Seed Physiology Research [M]. Beijing: Science Press, 2004: 39]
 - 12 许靖诗, 乌云塔娜, 王广军. 中国野生秋子梨果实形态变异研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, **35** (8): 64-68 [Xu JS, Wuyun TN, Wang GJ. Study on morphological variation of Chinese wild *Pyrus ussuriensis* Maxim. [J]. *J Central South Univ For Technol*, 2015, **35** (8): 64-68]
 - 13 陈丽君, 邓小梅, 丁美美, 刘明骞, 李俊成, 惠文凯, 廖柏勇, 陈晓阳. 苦楝种源果核及种子性状地理变异的研究[J]. 东北林业大学学报, 2014, **36** (1): 15-19 [Chen LJ, Deng XM, Ding MM, Liu MQ, Li JC, Li JC, Hui WK, Liao BY, Chen XY. Geographic variation in traits of fruit stones and seeds of *Melia azedarach* [J]. *J Beijing For Univ*, 2014, **36** (1): 15-19]
 - 14 徐亮, 包维楷, 何永华. 4个岷江柏种群的球果和种子形态特征及其地理空间差异[J]. 应用与环境生物学报, 2004, **10** (6): 707-711 [Xu L, Bao WK, He YH. Morphological characters and geographical variation of cone and seeds of four *Cupressus chengiana* populations [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2004, **10** (6): 707-711]
 - 15 李永荣, 李晓储, 吴文龙, 翟敏, 郭忠仁. 66个薄壳山核桃实生单株果实性状变异选择研究[J]. 林业科学研究, 2013, **26** (4): 438-446 [Li YR, Li XC, Wu WL, Zhai M, Guo ZR. Study on Nut characteristics variation and superior tree selection of *Carya illinoensis* [J]. *For Res*, 2013, **26** (4): 438-446]
 - 16 Leakey R, Shackleton S. Characterization of phenotypic variation in marula (*Sclerocarya birrea*) fruits, nuts and kernels in South Africa and Namibia [J]. *Intern Migration Rev*, 2002, **39** (2): 381-406
 - 17 Shen L, Xu R, Liu S, Jun C, Xu CQ, Xie CX, Liu TN. Phenotypic variation of seed traits of *Haloxylon ammodendron* and its affecting factors [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2015, **60**: 81-87
 - 18 杨书文, 刘桂丰, 张世英, 王会仁. 胡桃楸地理变异规律及最佳种源的初步选择[J]. 东北林业大学学报, 1990, **18**: 72-76 [Yang SW, Liu GF, Zhang SY, Wang HR. A study on the geographic variation and preliminary selection for the best provenances of *Juglans mandshurica* [J]. *J Beijing For Univ*, 1990, **18**: 72-76]
 - 19 袁磊磊, 祁永会, 刘忠玲, 周志军, 毛子军. 胡桃楸种源选择试验及其环境因子的影响[J]. 植物研究, 2013, **33** (4): 468-476 [Yuan XL, Qi YH, Liu ZL, Zhou ZJ, Mao ZJ. Provenance selection of *Juglans mandshurica* and the effect of environmental factors [J]. *Bull Bot Res*, 2013, **33** (4): 468-476]
 - 20 陈思羽, 杨辉, 韩姣, 张大伟, 赵珊珊, 张忠辉, 郭忠玲, 杨雨春. 长白山区胡桃楸结实性状种源变异分析[J]. 东北林业大学学报, 2015, **37** (12): 32-40 [Chen SY, Yang H, Han J, Zhang DW, Zhao SS, Zhang ZH, Guo ZL, Yang YC. Provenance variation of seed traits of *Juglans mandshurica* in Changbai mountains northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2015, **37** (12): 32-40]
 - 21 吴裕, 张凤良, 毛常丽, 曾建生, 何美莹. 野生硬核种子的表型变异[J]. 东北林业大学学报, 2015, **43** (8): 29-33 [Wu Y, Zhang FL, Mao CL, Zeng JS, He MY. Phenotype variations of seed in wilding *Scleropyrum wallichianum* [J]. *J Beijing For Univ*, 2015, **43** (8): 29-33]
 - 22 王旭军, 张日清, 许忠坤, 程勇, 吴际友, 张玖荣. 红桦不同种源种子形态性状变异[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, **35** (1): 1-7 [Wang XJ, Zhang RQ, Xu ZK, Cheng Y, Wu JY, Zhang JR. Seed morphological trait variation of *Zelkova schneideriana* from different provenances [J]. *J Central South Univ For Technol*, 2015, **35** (1): 1-7]
 - 23 王军辉, 顾万春, 万军, 干少雄, 高俊岭. 桤木不同种源球果及种子性状的遗传变异[J]. 东北林业大学学报, 2006, **34** (2): 1-4 [Wang JH, Gu WJ, Wan C, Gan SX, Gao JL. Phenotypic variation of seeds and cones in natural populations of *Alnus cremastogyne* [J]. *J Beijing For Univ*, 2006, **34** (2): 1-4]
 - 24 岳华峰, 邵文豪, 井振华, 卢萍, 黄琳, 姜景民. 苦楝种子形态性状的地理变异分析[J]. 林业科学研究, 2010, **23** (3): 453-456 [Yue HF, Shao WH, Jing ZH, Lu P, Huang L, Jiang JM. Geographic variation of seed characters of *Castanopsis sclerophylla* [J]. *For Res*, 2010, **23** (3): 453-456]
 - 25 夏德安, 许忠志, 侯丹, 周佳, 王会仁. 胡桃楸种源遗传变异规律的研究[J]. 安徽农业科学, 2014, **42** (31): 10956-10958 [Xia DA, Xu ZZ, Hou D, Zhou J, Wang HR. Study on genetic variation law of *Juglans mandshurica* provenances [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2014, **42** (31): 10956-10958]
 - 26 褚宪丽, 朱航勇, 张含国, 张磊, 张振. 胡桃楸种源家系变异与选择[J]. 东北林业大学学报, 2010, **38** (11): 5-7 [Chu XL, Zhu HY, Zhang HG, Zhang L, Zhang Z. Variation among provenances and families of *Juglans mandshurica* and preliminary selection [J]. *J Beijing For Univ*, 2010, **38** (11): 5-7]
 - 27 杨书文, 刘桂丰, 王会仁, 彭宏梅, 于海滨. 胡桃楸地理变异规律的再研究[J]. 东北林业大学学报, 1991, **19**: 183-188 [Yang SW, Liu GF,

- Wang HR, Yu HB. The further study on the geographic variation of *Juglans mandshurica* [J]. *J Beijing For Univ*, 1991, **19**: 183-188]
- 28 Gouwakinnou GN, Assogbadjo AE, Lykke AM, Sinsin B. Phenotypic variations in fruits and selection potential in *Sclerocarya birrea* subsp. *birrea* [J]. *Sci Horticult*, 2011, **129** (129): 777-783
 - 29 Munthali CRY, Chirwa PW, Akinnifesi FK. Phenotypic variation in fruit and seed morphology of *Adansonia digitata* L. (baobab) in five selected wild populations in Malawi [J]. *Agrofor Syst*, 2012, **85** (2): 279-290
 - 30 杨志玲, 杨旭, 谭梓峰, 于华会, 舒泉, 刘若楠, 王洁. 不同野生居群石蒜表型变异及物候期差异 [J]. *应用与环境生物学报*, 2010, **16** (3): 369-375 [Yang ZL, Yang X, Tan ZF, Yu HH, Shu X, Liu RN, Wang J. Variation in phenotypic characteristics and difference in phenological phases of different wild populations of *Lycoris radiata* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2010, **16** (3): 369-375]
 - 31 龙凤, 余传琼, 吴承祯, 涂育合, 林照授, 洪伟, 李键. 不同种源雷公藤叶物候特征比较[J]. *应用与环境生物学报*, 2016, **22** (4): 660-666 [Long F, Wu CQ, Wu CZ, Tu YH, Lin ZS, Hong W, Li J. Phenological characteristics of *Tripterygium wilfordii* Hook. f. of different provenances [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22** (4): 660-666]
 - 32 蔡永立, 王希华, 宋永昌. 中国东部亚热带青冈果实形态变异的研究[J]. *生态学报*, 1999, **19** (4): 581-586 [Cai YL, Wang XH, Song YC. Variation of fruit size and its shape of *Cyclobalanopsis glauca* in the eastern subtropical zone, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 1999, **19** (4): 581-586]
 - 33 张世挺, 杜国祯, 陈家宽. 种子大小变异的进化生态学研究现状与展望[J]. *生态学报*, 2003, **23** (2): 353-364 [Zhang ST, Du JZ, Chen JK. The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **23** (2): 353-364]
 - 34 梁晓静, 韦晓娟, 李开祥, 梁文汇, 李建林. 肉桂果实、种子形态特征的研究[J]. *中南林业科技大学学报*, 2012, **32** (9): 65-68 [Liang XJ, Wei XJ, Li KX, Liang WH, Li JL. Morphological characteristics of fruits and seeds of *Cinnamomum cassia* Presl [J]. *J Central South Univ For Technol*, 2012, **32** (9): 65-68]
 - 35 吾买尔夏提·塔汗, 热依拉·艾司开尔, 罗淑萍. 新疆野扁桃果实与种子形态变异的初步研究[J]. *新疆农业科学*, 2011, **48** (3): 405-409 [Wumaierxiati TH, Reyila A, Luo SP. Preliminary study on morphological variation of fruits and seeds of *Amygdalus Ledebouriana* in Xinjiang [J]. *Xinjiang Agric Sci*, 2011, **48** (3): 405-409]
 - 36 舒泉, 杨志玲, 杨旭, 段红平, 甘光标, 于华会. 不同种源厚朴叶片性状变异及幼苗生长量研究[J]. *生态与农村环境学报*, 2009, **25** (4): 19-25 [Shu X, Yang ZL, Yang X, Duan HP, Gan GB, Yu HH. Variation of leaf character sand seedling growth of *magnolia officinalis* with different provenances [J]. *J Ecol Rural Environ*, 2009, **25** (4): 19-25]
 - 37 曾斌, 罗淑萍, 李疆, 聂文魁, 张峰, 李海龙. 新疆野扁桃天然居群形态变异的研究[J]. *生物多样性*, 2008, **16** (5): 484-491 [Zeng B, Luo SP, Li J, Nie WK, Zhang F, Li HL. Morphological variations in natural populations of *Amygdalus ledebouriana* [J]. *Biodiv Sci*, 2008, **16** (5): 484-491]
 - 38 张翠琴, 姬志峰, 林丽丽, 赵瑞华, 王祎玲. 五角枫种群表型多样性研究[J]. *生态学报*, 2015, **35** (16): 1-14 [Zhang CQ, Ji ZF, Lin LL, Zhao RH, Wang WL. Phenotypic diversity of *Acer mono* Maxim population [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (16): 1-14]
 - 39 彭兴民, 吴疆翀, 郑益兴, 张燕平, 李根前. 云南引种印楝实生种群的表型变异研究[J]. *植物生态学报*, 2012, **36** (6): 560-571 [Peng XM, Wu JC, Zheng YX, Zhang YP, Li GQ. Phenotypic variation in cultivated populations of *Azadirachta indica* in Yunnan, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, **36** (6): 560-571]