

硬叶兜兰居群表型变异研究

李宗艳¹, 李明扬²

(¹西南林业大学园林学院, 昆明 650224; ²西南大学园艺园林学院, 重庆 400715)

摘要: 为了揭示硬叶兜兰表型变异的规律, 以滇东南核心分布地区 7 个硬叶兜兰居群 113 个体的 18 个表型数量性状进行研究, 通过变异系数、巢式方差分析、相关性和聚类分析, 结果显示: 除了叶长、叶宽、花梗粗、苞片长和苞片宽 5 个数量性状不存在显著差异外, 其余数量性状在居群水平上都存在显著差异。各性状变异系数在 0.088 ~ 0.189 之间, 花梗长、叶长、叶长宽比、附毛长的变异系数较大, 而中萼高、花囊高和宽、花梗粗、合萼高、花瓣宽和长相对变异不大; 18 个性状表型分化系数 (V_{st}) 在 2.05% ~ 50.62% 之间, 平均值达到 22.02%, 暗示有 77.98% 表型变异存在于居群内。除雄蕊长和宽表现居群内和居群间的变异相当外, 果蒴长、花瓣长和宽、中萼高和宽、合萼高和宽的分化系数分别为 36.03%、23.74%、24.55%、28.13%、18.00%、20.56% 和 18.12%, 叶长最小, 为 2.05%, 居群间的变异明显小于居群内。性状关联性研究表明: 花瓣、合萼、中萼高、花梗长和叶长宽比高度相关, 而叶宽、苞片长、雄蕊性状和中萼高与其余性状关联性不密切, 这些性状相对独立, 稳定性较高; 基于数量指标的欧氏距离聚类表明: 7 个居群可分为 2 大类: 杨柳井居群和马固居群为近缘支; 其余 5 个居群 (斗咀、小坝子、夹寒箐、古林箐和田坝) 为一类。

关键词: 硬叶兜兰; 表型变异; 变异系数; 性状关联性; 亲缘关系

Study on Phenotypic Variation of *Paphiopedilum micranthum* Population

LI Zong-yan¹, LI Ming-yang²

(¹College of Architecture and Landscape, Southwest Forestry University, Kunming 650224;

²College of Horticulture and Landscape, Southwest University, Chongqing 400715)

Abstract: A research on phenotypic characters of 113 individuals from seven populations of *P. micranthum* was investigated to reveal its variation by the methods of coefficients of variation, the nested analysis, principal component analysis, correlation and cluster analysis. The results indicated that coefficients of variation of all characters were ranged from 0.088 to 0.189, moreover, there were the large values of variation coefficient in pedicel length, leaf length, ratio of leaf length and leaf width, and length of epidermal fibers. 18 quantitative characters involved in leaf and flower traits revealed that there were only 5 characters, for instance, leaf length and its width, bract length and its width, pedicel width, which had no significant difference at population level. Phenotypic differentiation coefficient of 18 characters varied from 2.05% to 50.62%. All characters attained to a mean value of 22.02% and that suggested that 77.98% of variability came within population level. Pearson coefficient revealed that there were higher correlations not only in sepal, synsepal, dorsal width, pedicel length and ratio of leaf length and width, but also in pouch and fruit length. Nevertheless, leaf width, bract length, staminode size and synsepal height had low relevance to other characters. Seven populations were divided into two groups based on Euclidean distance cluster dendrogram. Population Yangliujin and Magu had closer relationship. Other five populations belonged to one group, among which

收稿日期: 2014-07-04 修回日期: 2014-08-12 网络出版日期: 2015-06-10

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150610.1612.013.html>

基金项目: 云南省优势特色重点学科生物学一级学科建设项目 (50097401); 云南省风景园林学重点学科建设 (5009750201); 云南省园林植物与观赏园艺重点实验室基金项目 (50097501); 云南省高校优势特色生态学重点学科建设 (05000511311)

第一作者研究方向为园林植物资源研究。E-mail: lizyan74@sina.com

通信作者: 李明扬, 研究方向为花卉生物技术。E-mail: limy@swu.edu.cn

population Douzui, Jiahanqing and Tianba were close.

Key words: *Paphiopedilum micranthum*; phenotypic variation; variation coefficient; character correlations; blood relationship

植物形态变异是遗传基因和环境作用的综合结果,但其差异在一定程度上亦反映出遗传的异质性,因此,表型变异常常作为研究物种遗传变异的手段。表型变异作为最直观的遗传标记,易于观察,形态上的变异水平可以体现亚种群个体结构水平的差异,群体形态变异往往作为呈现群体生活史、生理生态适应和形态遗传分化研究的有效手段^[1-3]。表型变异研究有助于了解自然选择、基因流动和遗传漂变对表型空间格局形成的影响程度^[4-5]。已有学者对华南黑桫欏、东兴金花茶、云南黄连、夏蜡梅等珍稀濒危植物的表型变异进行了研究^[6-9]。

硬叶兜兰 (*Paphiopedilum micranthum*) 属于珍稀濒危一级保护植物,花形奇特且有较高的观赏价值。硬叶兜兰分布于我国云南东南部、贵州西南和广西石灰岩地区,在山腰或近山顶背阴处林下树脚、石壁或石窝中生长^[10];在石灰岩地区呈间断性分布。目前,已从植物地理学、传粉生物学、繁殖特性、居群遗传结构等角度开展了相关研究^[11-13]。李昂等^[13]对硬叶兜兰小尺度范围的遗传变异分布格局进行研究,结果表明,硬叶兜兰群体中分子遗传变异在空间上的分布呈斑块状,遗传变异在短距离(3~4 m)内表现出显著的正相关性,在较大距离内表现出显著的负相关性。而近距离地理居群间的分子遗传多样性研究显示,有 66.27% 的遗传变异来源于居群内,居群间遗传变异占总变异的 33.73%;居群间存在较高的遗传分化水平^[14]。硬叶兜兰生长周期长,野外开花率较低,目前尚无居群表型变异的相关报道。

本研究对滇东南分布区进行种质收集,从居群角度对硬叶兜兰表型性状进行研究,旨在通过研究其形态性状分化水平及不同性状变异差异,分析性状变异的关联性,为种质资源的保护和利用提供基础信息。

1 材料与方法

1.1 样本及来源

选取滇东南文山、马关、麻栗坡 3 县 7 个天然居群:文山斗咀、小坝子和杨柳井居群;马关马固、夹寒箐和古林箐居群;麻栗坡田坝居群。从野外选取带

花蕾植株,取样过程避免克隆株重复取样,因居群大小的差异,居群开花个体数量从 10~25 个不等,将采回的个体样本种植于盆中待开花后进行表型性状观察。

1.2 研究的性状指标

选用叶长、叶宽、叶长宽比 3 个叶的数量性状指标;花梗长、花梗粗、附毛长、苞片长和宽、合萼高和宽、中萼高和宽、花瓣长和宽、退化雄蕊高和宽、果蒴长等 16 个花部性状指标。

1.3 指标测定和数据处理

叶片数量性状以从叶基开始向上数的第 2 对叶为测量对象,花瓣长和宽是对每朵花的左右 2 个花瓣测量的平均值,待花开放后用直尺测量各数量性状指标。

用 SPSS 13.0 软件进行各居群不同性状间的巢式方差分析、指标 Pearson 系数相关性和主成分分析和基于欧氏距离亲缘关系聚类分析;用 EXCEL 进行不同性状的变异系数和标准差分析。变异系数为标准差与平均值的比值;表型分化系数是每个性状居群间方差分量占总方差量的百分比^[15]。

2 结果与分析

2.1 居群水平各性状的形态差异

硬叶兜兰 7 个居群 19 个数量性状均值见表 1。19 个数量指标的标准差最大的是花梗长,物种水平上的变幅为 3.47,居群水平上的变幅为 2.81;花梗粗的变幅变小,物种水平的标准差仅有 0.01,居群水平的标准差为 0.03。中萼宽、中萼高、合萼高、合萼宽、花瓣长、花瓣宽、果蒴长在居群水平和物种水平上标准差接近。而叶长、叶宽、叶长宽比、花囊高、花囊宽则表现出物种水平的变幅低于居群内平均变幅,说明这些指标在居群内数量变幅差异较大。

经巢式方差分析结果表明:除了叶长和宽、花梗粗、苞片长和苞片宽这 5 个数量性状上不存在显著差异外,其余 14 个数量性状在居群水平上都存在显著差异。经 Duncan's 多重比较,相比之下,果蒴长、花梗长、附毛长、退化雄蕊宽、中萼高、叶长宽比这些数量性状指标在居群间的差异是较显著的(表 1)。

表 1 硬叶兜兰居群数量性状的均值与多重比较

Table 1 Mean value and multiple comparisons of quantitative characters of *P. micranthum* populations

居群 Population	样本 数量 SN	叶长 LL	叶宽 LW	叶长/ LL/LW	中萼		合萼		花瓣		花囊			退化雄蕊			花梗		附毛长 EFL	苞片		果蒴长 FL
					高 DSH	宽 DSW	高 SH	宽 SW	长 PL	宽 PW	宽 PW1	高 PH	宽 SW	高 SH	长 PL	粗 PD	长 BL	宽 BW				
田坝	24	8.90	2.16	4.02	2.30	2.10	2.04	1.47	2.95	2.71	4.06	5.13	1.51	1.28	15.54	0.28	0.62	1.82	0.70	4.10		
TB		±1.53	±0.31	±0.02	±0.32	±0.32	±0.22	±0.16	±0.30	±0.36	±0.40	±0.39	±0.21	±0.13	±2.80	±0.03	±0.11	±0.22	±0.06	±0.63		
斗咀	10	8.07	2.56	3.17	2.60	2.18	2.24	1.59	3.18	3.00	4.03	5.29	1.23	0.88	21.69	0.27	0.64	1.79	0.69	4.69		
DZ		±1.35	±0.18	±0.59	±0.23	±0.39	±0.20	0.24	±0.39	±0.38	±0.28	±0.46	±0.20	±0.11	±2.15	±0.02	±0.09	±0.16	±0.07	±0.07		
			cdef		a	abc	ab	ab	a	a	a	ab	cde	bcd	a		cdefg			a		
小坝子	25	8.45	2.58	3.30	2.88	2.29	2.32	1.74	3.30	2.99	4.15	5.42	1.24	0.87	21.72	0.29	0.79	1.90	0.80	4.20		
XBZ		±0.92	±0.33	±0.37	±0.29	±0.26	±0.23	±0.20	±0.24	±0.30	±0.33	±0.57	±0.16	±0.11	±2.74	±0.03	±0.16	±0.21	±0.10	±0.70		
			abdef		a	a	a	a	a	ab	a	a	bcd	cd	a		a			bc		
杨柳井	24	7.71	2.51	3.09	2.28	1.84	1.87	1.36	2.72	2.37	3.45	4.57	1.07	0.80	15.13	0.27	0.59	1.77	0.67	3.31		
YLJ		±1.37	±0.37	±0.50	±0.24	±0.27	±0.22	±0.20	±0.25	±0.30	±0.47	±0.52	±0.12	±0.12	±3.92	±0.03	±0.08	±0.23	±0.11	±0.61		
			ef		f	cde	cde	bc	e	e	e	e	defg	def	ef		fg			fg		
夹寒管	10	8.00	2.26	3.30	2.38	1.93	1.97	1.45	2.87	2.63	3.65	4.75	1.03	0.73	16.62	0.27	0.70	1.82	0.69	3.51		
JHQ		±2.26	±0.26	±1.01	±0.26	±0.30	±0.21	±0.20	±0.23	±0.32	±0.46	±0.51	±0.01	±0.12	±2.53	±0.02	±0.28	±0.18	±0.07	±0.51		
			bcd		bcd	bcd	bcd	abc	bcd	bcd	bcd	bcd	fg	fg	bcd		bcd			defg		
古林管	10	7.82	2.46	3.16	2.31	1.82	1.84	1.40	2.80	2.42	3.59	4.58	1.04	0.71	13.10	0.25	0.62	1.72	0.71	3.17		
GLQ		±2.17	±0.31	±0.75	±0.16	±0.21	±0.24	±0.28	±0.18	±0.23	±0.51	±0.60	±0.13	±0.13	±2.81	±0.03	±0.07	±0.18	±0.08	±0.55		
			def		def	de	e	abc	cde	de	de	de	efg	g	f		defg			g		
马固	10	7.18	2.47	2.96	2.34	1.80	1.86	1.30	2.77	2.43	3.60	4.61	1.01	0.75	16.04	0.27	0.57	1.77	0.68	3.36		
MG		±0.93	±0.36	±0.53	±0.25	±0.16	±0.30	±0.14	±0.24	±0.22	±0.28	±0.42	±0.08	±0.08	±2.23	±0.04	±0.08	±0.18	±0.08	±0.52		
			f		cdef	e	de	c	de	cde	cde	cde	g	efg	cde		g			efg		
居群均值		8.02	2.43	3.31	2.45	1.99	2.02	1.47	2.94	2.65	3.79	4.91	1.16	0.86	17.12	0.27	0.65	1.80	0.70	3.76		
居群标准差 Sd		±0.71	±0.18	±0.34	±0.23	±0.23	±0.22	±0.16	±0.25	±0.29	±0.28	±0.39	±0.16	±0.17	±3.47	±0.01	±0.07	±0.07	±0.06	±0.52		
物种标准差 Sd		±1.33	±0.29	±0.55	±0.22	±0.22	±0.25	±0.20	±0.23	±0.26	±0.37	±0.48	±0.13	±0.12	±2.81	±0.03	±0.09	±0.16	±0.08	±0.53		

小写字母表示 0.05 水平差异显著, Sd 为标准差 Lowercases represent significance at 0.05 level, Sd: Standard deviation, SN: Numbers of samples, LL: Leaf Length, LW: Leaf Width, DSH: Dorsal sepal height, DSW: Dorsal sepal width, SH: Synsepal height, SW: Synsepal width, PL: Petal length, PW: Petal width, PW1: Pouch width, PH: Pouch height, SW: Staminate width, SH: Staminate height, PL: Pedicel length, PD: Pedicel diameter, EFL: Length of epidermal fibers, BL: Bract length, BW: Bract width, FL: Fruit length

2.2 性状变异系数和表型分化

变异系数越大,性状的离散程度越大,代表个体间的差异越大,性状越不稳定。19 个数量指标中,变异系数从大到小的依次为花梗长(PL) > 叶长(LL) > 叶长宽比(LL/LW) > 附毛长(EFL) > 果蒴长(FL) > 退化雄蕊高(SH) > 合萼宽(SW) > 中萼宽(DSW) > 叶片宽(LW) > 苞片宽(BW) > 花瓣宽(PW) > 合萼高(SH) > 苞片长(BL) > 退化雄蕊宽(SW) > 花梗粗(PD) > 花囊宽(PW1) > 花囊高(PH) > 中萼高(DSH) > 花瓣长(PL)。所有性状变异系数在 0.088 ~ 0.189,均值达到 0.129。花梗长、叶长、叶长宽比、附毛长变异系数分别为 0.189、0.188、0.169 和 0.167;变异系数最小的为花瓣长,其他中萼高、花囊高和宽、花梗粗、合萼高和花瓣宽等花部性状变异系数亦不大。7 个居群中,所有性状的变异系数均值从大到小为:夹寒箐(0.1455) > 古林箐(0.1441) > 杨柳井(0.1432) > 田坝(0.1206) > 马固(0.1184) > 小坝子(0.1175) > 斗咀(0.1136)。

表型分化系数从大至小为退化雄蕊高(50.62%) > 退化雄蕊宽(45.91%) > 果蒴长(36.03%) > 花梗长(35.32%) > 中萼高(28.13%) > 花瓣宽(24.55%) > 花瓣长(23.74%) > 合萼高(20.56%) > 花囊宽(19.69%) > 合萼宽(18.12%) > 中萼宽(18.00%) > 苞片宽(17.63%) > 花囊高(17.21%) > 叶宽(14.77%) > 花梗粗(9.38%) > 附毛长(8.13%) > 苞片长(6.58%) > 叶长(2.05%)。仅有退化雄蕊高和宽表现在居群内和居群间的变异相当。其余性状居群间的变异明显小于居群内,叶长在居群内的变异占到近 98%。18 个性状表型分化系数平均值达到 22.02%,暗示有 77.98% 表型变异存在于居群内。

2.3 各性状间的关联性

作为虫媒植物,花形态性状的变化关系到植物生殖策略能否成功。花各部分性状的稳定性受环境饰变和适应性进化的综合影响。从 Pearson 相关系数的结果显示(表 2),叶长与绝大多数的花部形态指标密切相关,除了与叶宽、退化雄蕊高、花梗长、附毛长和果蒴长无显著相关外,与其余指标呈正相关性,都达到显著或极显著水平;而叶宽则只与中萼高、花梗长呈显著正相关性。这些结果反映了硬叶兜兰的大多数花器官数量性状的表现受植株营养器官性状叶长的影响,表现营养生长与生殖生长的高

相关性;在花瓣器官各性状中,退化雄蕊高表现与其他性状关联性较低,仅与退化雄蕊宽、叶长宽比呈极显著正相关。

通过 19 个数量值的 R 型聚类,各性状的相关性如图 1 所示,花部各性状间的关联度不同,花瓣长和宽、合萼高和宽、中萼高、花梗长和叶长宽比高度相关;花囊宽和高与果蒴长有较高相关性;退化雄蕊高和宽与中萼高亦高度相关,暗示了这些数量性状可能为连锁性状。所有性状中,叶宽、苞片长、退化雄蕊性状和中萼高与其余性状关联性不密切,说明它们相对独立,受其他性状的影响不大,稳定性较高。

2.4 主成分分析

对硬叶兜兰居群 19 个数量指标的数据进行主成分分析,结果显示:前 3 个主成分的累积贡献率达到了 93.51%。第 1、2 和 3 主成分的贡献率依次为 66.88%、19.95% 和 6.68%。从第 1 主成分的累积贡献率所占的百分率说明,以第一主成分各性状特征根值能较好地代表各性状变异的贡献。第 1 主成分中特征向量前 10 名的性状依次为:中萼宽 > 花囊高 > 合萼高 > 花瓣长 > 花囊宽 > 花瓣宽 > 合萼宽 > 中萼高 > 果蒴长 > 苞片长 > 花梗长,中萼宽特征向量最大,为 0.99,特征向量值最小的性状是叶宽,仅为 0.11(表 3)。通过第 1、2 和 3 主成分的累积贡献率综合分析,花性状变异贡献较大的主要性状依次为花梗长、退化雄蕊宽、中萼高、花瓣长、附毛长、合萼高和宽、苞片宽和花囊宽,而花梗粗、中萼宽、苞片长、花囊高性状变异的贡献率不大;叶长变异贡献率较大,而叶宽的变异贡献率最小。

2.5 基于表型性状的居群亲缘关系

以硬叶兜兰的 19 个性状数量值为参数,运用欧氏距离对 7 个居群进行聚类,结果表明:在欧氏距离的阈值为 46.230 时,硬叶兜兰 7 个居群聚为 2 个类群,第 I 类群由杨柳井居群和马固居群组成,在欧氏距离为 0.618 时聚在一起;第 II 类群由斗咀居群、夹寒箐居群、田坝居群、小坝子居群和古林箐居群组成,其中有 3 个分支组成,其中斗咀、夹寒箐和田坝居群为近缘支,在欧氏距离为 1.994 时聚为一支;在欧氏距离分别为 5.235 和 9.119 时,分别与小坝子居群、古林箐居群聚在一起。近距离的杨柳井居群和斗咀居群没有聚为一支,居群间亲缘关系显示其与地理距离无明显的关联性。

表 2 硬叶兜兰两性状指标的 Pearson 系数

Table 2 Pearson coefficient correlations between two characters of *P. micranthum* populations

居群 Population	叶长 LL	叶宽 LW	叶长 宽比 LL/LW	中萼 高 MSH	中萼 宽 MSW	合萼 高 GCH	合萼 宽 GCW	花瓣长 PL	花瓣宽 PW	花囊宽 LPW	花囊高 LPH	退化 雄蕊 宽 SW	退化 雄蕊 高 SH	花梗 长 PL1	花梗 粗 PD	附毛 长 EFL	苞片 长 BL	苞片 宽 BW	果蒴 长 FL
叶长 LL	1																		
叶宽 LW	0.331	1																	
叶长宽比 L/W	0.655 *	-0.441	1																
中萼高 MSH	0.711 *	0.671 *	0.122	1															
中萼宽 MSW	0.868 **	0.494	0.404	0.922 **	1														
合萼高 GCH	0.814 **	0.604	0.264	0.955 **	0.981 **	1													
合萼宽 GCW	0.778 **	0.567	0.248	0.949 **	0.939 **	0.959 **	1												
花瓣长 PL	0.795 **	0.608	0.243	0.972 **	0.973 **	0.990 **	0.962 **	1											
花瓣宽 PW	0.793 **	0.506	0.308	0.915 **	0.973 **	0.985 **	0.938 **	0.978 **	1										
花囊宽 LPW	0.787 **	0.284	0.533	0.813 **	0.929 **	0.891 **	0.874 **	0.889 **	0.922 **	1									
花囊高 LPH	0.718 *	0.331	.0.406	0.794 **	0.917 **	0.887 **	0.874 **	0.868 **	0.916 **	0.966 **	1								
退化雄蕊宽 SW	0.788 **	-0.052	0.861 **	0.461	0.722 *	0.613	0.566	0.585	0.646 *	0.831 **	0.760 *	1							
退化雄蕊高 SH	0.553	-0.331	0.892 **	0.133	0.426	0.304	0.262	0.256	0.349	0.617	0.549	0.923 **	1						
花梗长 PL1	0.620	0.641 *	0.044	0.931 **	0.903 **	0.948 **	0.871 **	0.940 **	0.937 **	0.783 **	0.809 **	0.434	0.123	1					
花梗粗 PD	0.803 **	0.402	0.439	0.786 **	0.857 **	0.826 **	0.763 *	0.779 **	0.772 **	0.781 **	0.781 **	0.678 *	0.496	0.742 *	1				
附毛长 EFL	0.546	0.252	0.170	0.782 **	0.737 *	0.717 *	0.809 **	0.746 *	0.710 *	0.661 *	0.688 *	0.322	0.053	0.683 *	0.622	1			
苞片长 BL	0.647 *	0.463	0.236	0.735 *	0.651 *	0.721 *	0.741 *	0.683 *	0.655 *	.0.579	0.521	0.374	0.216	0.628	0.737 *	.0.506	1		
苞片宽 BW	0.760 *	0.606	0.209	0.926 **	0.846 **	0.842 **	0.870 **	0.881 **	0.779 **	.0.722 *	0.669 *	0.440	0.113	0.753 *	0.761 *	.0.797 **	0.660 *	1	
果蒴长 FL	0.587	0.218	.0.391	0.689 *	0.838 **	0.808 **	0.735 *	0.795 **	0.872 **	.0.880 **	0.896 **	0.733 *	.0.531	0.811 **	0.598	.0.533	0.339	0.482	1

** 表示在 0.01 水平上的差异及显著 ** Correlation is significant at the 0.01 level

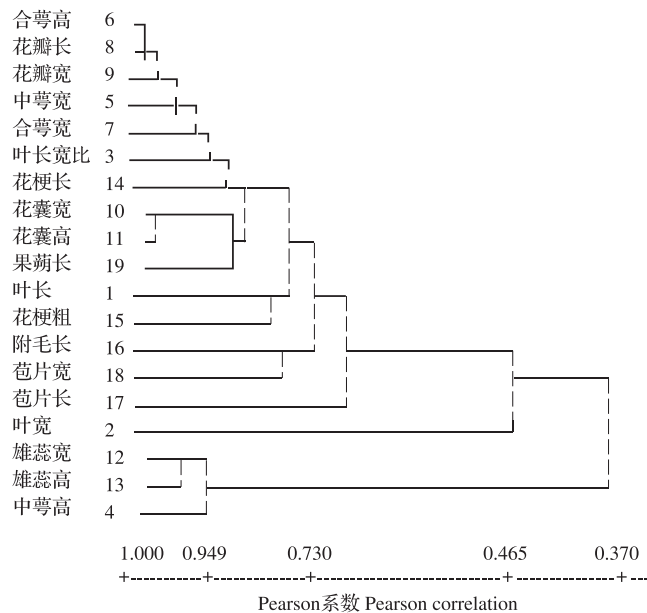


图 1 硬叶兜兰各性状间关联性聚类

Fig. 1 Correlation clustering of different characters of *P. micranthum*

表 3 硬叶兜兰表型性状变异的主成分分析

Table 3 Principal component analysis of characters variance of *P. micranthum*

主成分 PC	特征向量 Eigenvector																			
	叶长 LL	叶宽 LW	叶长宽比 LL/LW	中萼高 MSH	中萼宽 MSW	合萼高 GCH	合萼宽 GCW	花瓣长 PL	花瓣宽 PW	花囊宽 LPW	花囊高 LPH	退化雄蕊宽 SW	退化雄蕊高 SH	花梗长 PL1	花梗粗 PD	附毛长 EFL	苞片长 BL	苞片宽 BW	果蒴长 FL	特征根 IE
1	0.74	0.11	0.42	0.91	0.99	0.97	0.94	0.96	0.95	0.96	0.99	0.68	0.50	0.83	0.76	0.75	0.85	0.77	0.87	12.71
2	0.58	-0.85	0.90	-0.40	0.00	-0.19	-0.24	-0.24	-0.12	0.17	0.03	0.69	0.83	-0.42	0.18	-0.32	-0.06	-0.28	0.06	3.79
3	0.14	-0.26	0.11	0.08	-0.07	-0.13	0.08	-0.10	-0.22	-0.12	-0.16	-0.16	-0.14	-0.24	0.30	0.52	0.40	0.44	-0.47	1.27
CP	5.32	3.49	4.78	5.40	4.57	5.13	5.08	5.18	4.95	4.99	4.75	5.41	4.96	5.41	4.46	5.16	4.62	5.00	4.83	17.77

CP 为第 1,2 和 3 主成分累积贡献率 CP is contribution percentage of pricipal component 1,2 and 3

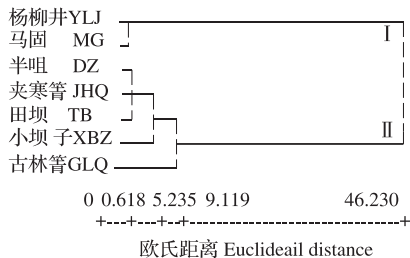


图 2 7 个硬叶兜兰居群间亲缘关系

Fig. 2 Relationship dendrogram of seven populations of *P. micranthum*

3 讨论

植物形态性状的变异受环境和遗传调控的共同作用,形态变异往往具有适应性意义^[16]。目前形态变异和分子水平上的遗传变异研究,也反映形态变异易受环境影响,尽管如此,其性状变异的稳定性和贡献对研究物种的适应性进化有一定意义。物种形态

结构与功能相适应,性状的变异动力来源于不同的方面,如遗传异质性,物种在居群水平的遗传差异能在性状上产生明显分化;其次,非生物因子如生态因子的选择,在不同选择压的环境中生长,植物产生性状分化以适应环境变化^[17-18];再有,虫媒植物花部器官的性状分化还来源于协同进化,同一物种可能存在不同的授粉者,为保证生殖成功,产生花器官性状分化吸引主要传粉者,成为物种生活史策略中重要部分。

研究各部分器官的性状变异的差异在一定程度上反映了器官性状稳定性。当然,物种不同器官性状上的分化有可能对物种产生不同的贡献。有的学者研究认为:两侧对称花的变异性往往要小于辐射对称性花的变异性;两侧对称性花的花部性状的变异性往往要小于营养性状的变异性^[19]。孙海芹等^[16]对独花兰的 13 个性状变异研究表明,叶形态变异明显高于花形态变异,不同性状变异系数在 0.02 ~ 0.30 之

间。本研究结果显示,硬叶兜兰的所有性状变异系数在 0.088~0.189 之间,叶性状变异大于花部。变异系数最大的为花梗长,其次为叶长、叶长宽比、附毛长,在花部性状中变异系数较大的有退化雄蕊高、合萼宽和中萼宽;变异系数最小的为花瓣长,其他花部性状中萼高、花囊高和宽、花梗粗、合萼高和花瓣宽变异不大。叶性状的变异性较高反映出其表型可塑性较强,性状稳定性较差。而对不同性状变异来源的进一步分析表明:除了退化雄蕊性状外,其余性状变异平均超过 70% 以上的是来源于居群内,说明了硬叶兜兰表型遗传变异主要来源于居群内,居群间的表型变异不大。性状变异大并不代表其在物种适应性进化中就有重要的地位,因为不同器官在相同选择压下的可塑性存在差异,性状变异能力可以有所不同^[20-21],对物种而言,性状变异的贡献对物种功能的进化可能更有实质性的意义。

硬叶兜兰的主要传粉者是蜂类,主要依靠颜色来吸引传粉者,其传粉通道的大小是适应传粉雄蜂协同进化产生的结果^[22],硬叶兜兰的花信号传递主要依赖于花展示,花瓣、中萼、花囊色泽和大小对吸引蜂类至关重要。19 个数量指标变异的贡献率研究表明,性状变异贡献最大的为花器官(花梗、退化雄蕊、中萼、花瓣、合萼和花囊),依次为花梗长>退化雄蕊宽>中萼高>花瓣长>附毛长>合萼高>合萼宽>苞片宽和花囊宽;叶性状:叶长、叶宽和叶长宽比变异系数较大,叶长变异的贡献率最大,贡献率最小的是叶宽。在花器官中花梗粗性状变异的贡献最低。兰科植物传粉主要依靠食源性回报和欺骗性传粉,硬叶兜兰依赖花展示后,利用退化雄蕊拟态蜂类腹部形态进行欺骗性传粉,退化雄蕊形态是长期与传粉者协同进化产生的结果,其进化速率慢于其他性状,从物种水平和居群水平其数量性状的标准差反映出数量变幅小,说明其数量特征较稳定。从花器官组成的功能和各性状的关联度上分析,退化雄蕊与中萼高的性状与其他性状关联度较低,性状相对独立和稳定,其进化驱动力主要依赖于生物因素,而花展示的主要构件(花瓣组成)性状的可塑性受非生物因子,如环境影响应更大。

表型变异的数量性状通常是由多基因控制,数量性状间也存在一定的连锁遗传效应。各性状间存在的关联度有助于了解表型性状进化的方向。花部各性状的关联性有明显分化,花瓣长和宽、合萼高和宽、中萼高、花梗长和叶长宽比 7 个数量性状高度相关;

花囊宽和高与果蒴长、退化雄蕊高和宽与中萼高也都表现出较高关联性,通过 Pearson 相关系数和 R 型聚类分析,可以理解为叶片越长、叶长宽比越大的植株,花梗越长、花瓣越宽大、中萼较高、合萼较宽大,花囊大且果蒴长。花部主要性状与叶长有一定关联,反映了营养生长在一定程度上关系到生殖生长。

参考文献

- [1] 董鸣,张淑敏,陈玉福. 匍匐茎草本蛇莓对基质养分条件的克隆可塑性[J]. 植物学报,2000,42(5):518-522
- [2] Weber E, Schmidt B. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe[J]. Am J Bot, 1998, 85(8):1110-1121
- [3] 杨树华,郭宁,葛维亚,等. 新疆东天山无区宽刺蔷薇居群表型多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(3):455-461
- [4] Kleunen M V, Fischer M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants[J]. New Phytol, 2005, 166(1):49-60
- [5] Schaal B A, Leverich W J, Rogstad S H. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology[M]// Falk D A, Holsinger K E. Genetics and conservation of rare plants. New York: Oxford University Press, 1991:123-134
- [6] 李桂强,何平,刘庆军. 华南黑桫欏天然居群表型多样性分析[J]. 西南大学学报:自然科学版,2007,29(2):80-85
- [7] 农月香,蒋运生,韦霄,等. 东兴金花茶表型变异研究[J]. 热带亚热带植物学报,2010,18(4):372-378
- [8] 杨维泽,金航,李晚谊,等. 濒危植物云南黄连不同居群表型多样性研究[J]. 云南大学学报:自然科学版,2013,35(5):719-726
- [9] 陈香波,叶文国,田旗,等. 夏蜡梅天然群体表型变异及分布特征[J]. 北京林业大学学报,2010,32(2):133-140
- [10] 陈心启,吉占和. 中国兰花全书[M]. 北京:中国林业出版社,2000:123-124
- [11] Banziger H. Studies on the natural pollination of three species of wild lady-slipper orchids (*Paphiopedilum*) in Southeast Asia [M]//Pridgeon A. Proceedings of the 14th World Orchid Conference. Edinburgh: HMSO, 1994:201-202
- [12] 曾宋君,陈之林,吴坤林,等. 兜兰无菌播种和组织培养研究进展[J]. 园艺学报,2007,34(3):793-796
- [13] 李昂,罗毅波,葛颂. 采用空间自相关分析研究两种兰科植物的群体遗传结构[J]. 生物多样性,2002,10(3):249-257
- [14] 李宗艳,李静,曾万标,等. 滇东南硬叶兜兰核心种质区群体遗传结构[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(3):407-415
- [15] 郭平毅. 生物统计学[M]. 北京:中国林业出版社,2006:14
- [16] 孙海芹,李昂,班玮,等. 濒危植物独花兰的形态变异及其适应意义[J]. 生物多样性,2005,13(5):376-386
- [17] Ryser P, Eek L. Consequences of phenotypic plasticity interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources[J]. Am J Bot, 2000, 87(3):402-411
- [18] Wright S D, McConnaughay K D. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny[J]. Plant Spec Biol, 2002, 17(2):119-131
- [19] Wolfe L M, Krstolc J L. Floral symmetry and its influence on variance in flower size[J]. Am Nat, 1999, 154(4):484-488
- [20] Herrera J. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats[J]. Ann Bot, 2005, 95(3):431-437
- [21] Olsson K, Agren J. Latitudinal population differentiation in phenology, life history and flower morphology in the perennial herb *Lythrum salicaria*[J]. J Evol Biol, 2002, 15(6):983-996
- [22] Shi J, Luo Y B, Bernhardt P, et al. Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbigerrum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae) [J]. Plant Biol, 2009, 11(1):17-28