

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第10期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.10.002

论文标题： 基于叶功能性状的红锥子代家系基因型与环境互作

作　　者： 孔 乐，何 江，滕维超，等

收稿日期： 2025-09-23

引文格式： 孔乐,何江,滕维超,等.基于叶功能性状的红锥子代家系基因型与环境互作[J].中南林业科技大学学报,2026,46(10):21-36.

Kong L, He J, Teng W C, et al. Genotype by environment interaction of progeny families of *Castanopsis hystrix* based on leaf functional traits[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):21-36.

相关论文推荐

Recommended articles

红锥优树无性系群体表型变异研究及综合选择

Phenotypic variation study and comprehensive selection of elite clonal populations of *Castanopsis hystrix*

广西红锥成熟林土壤的理化特征

Soil physical and chemical characteristics of *Castanopsis hystrix* mature forests in Guangxi

不同混交比例马尾松和红锥人工混交林水土流失特征和土壤理化性质

Quality evaluation of mixed plantations of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* based on the soil erosion characteristics and soil physical and chemical properties

混交比例对西南桦和红锥早期生长与竞争的影响

Effects of mixing ratio on early growth and competition of *Betula alnoides* and *Castanopsis hystrix*

红锥树干径向水分亏缺对饱和水汽压差的时滞响应

Time lag of stem water deficit in response to vapor pressure deficit of *Castanopsis hystrix*

南亚热带栲树与红锥的生长规律及主要材性的比较

Comparative analysis on the growth law and main wood properties of *Castanopsis fargesii* and *Castanopsis hystrix* in the southern subtropical region of China

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.10.002
http: //qks.csuft.edu.cn

基于叶功能性状的红锥子代家系基因型与环境互作

孔　乐[1, 2]，何　江[1]，滕维超[3]，白天道[3]，申文辉[2]，钟　瑜[2]，谭长强[2]

（1. 广西壮族自治区国有六万林场，广西 玉林 537024；2. 广西壮族自治区林业科学研究院
a. 广西红锥良种培育中心；b. 广西林业实验室；c. 广西优良用材林资源培育重点实验室，广西 南宁 530002；
3. 广西大学 林学院，广西 南宁 530004）

摘　要：【目的】解析红锥种子园自由授粉子代家系叶功能性状的遗传变异规律及基因型与环境互作效应（G×E），筛选出关键环境驱动因子，为红锥精准遗传改良与推广提供理论依据。【方法】以广西玉林、柳州和南宁 3 个试验点的 33 个 5.5 年生红锥自由授粉子代家系（母本源自 5 个地理种源）为材料，测定叶功能（形态、生理）性状，采用巢式方差、因子分析、BLUP-GGE 联合分析，系统解析红锥叶功能性状遗传变异规律和 G×E 效应。【结果】1）单环境试验中，子代叶功能性状在家系水平变异更显著，呈“种源内家系间变异为主、种源间低分化”特征；叶形态、生理性状家系遗传力范围分别为 0.02 ～ 0.85、0.12 ～ 0.92，具备家系选择潜力；2）多环境试验中，叶功能性状显示出显著的点位效应，且跨地点遗传力降至 0.03 ～ 0.25（形态）、0.10 ～ 0.14（生理），表明 G×E 显著影响红锥叶形态构建和生理代谢过程，并影响生长性状和叶功能性状协同改良；3）因子分析可筛选出各试验点特异适应性优良家系，BLUP-GGE 联合分析进一步识别出兼具高产、稳产的广适性优良家系；4）热量因子是驱动红锥叶功能性状空间变异的关键环境因子。【结论】红锥种子园自由授粉子代家系叶功能性状遗传变异主要存在于家系层次，且受G×E效应影响显著。在人工良种选育及推广中，应确立以家系选择为核心、G×E 作用规律为指导的育种策略，并根据目标环境和用途精准部署特异或广适性基因型，以优化育种效率与推广效果。

关键词：红锥；遗传参数；基因型与环境互作；适应性；叶功能性状
中图分类号：S722.8+3；S718.46　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)10-0021-16

Genotype by environment interaction of progeny families of *Castanopsis hystrix* based on leaf functional traits

Kong Le[1,2], He Jiang[1], Teng Weichao[3], Bai Tiandao[3], Shen Wenhui[2], Zhong Yu[2], Tan Zhangqiang[2]

(1.Guangxi Zhuang Autonomous Region State-owned Liuwan Forest Farm, Yulin 537024, Guangxi, China;
2.a. Guangxi Superior *Castanopsis hystrix* Breeding Center; b. Guangxi Laboratory of Forestry;
c. Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation, Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute, Nanning 530002, Guangxi, China; 3. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China)

Abstract:【Objective】To support the breeding of superior germplasm of *Castanopsis hystrix*, this study investigated the genetic variation patterns in leaf functional traits and genotype by environment (G×E) interactions among open-pollinated progeny families from *C. hystrix* seed orchards, with the aim of identifying key environmental drivers and providing a theoretical basis for precision breeding and effective deployment.【Method】The study used thirty-three 5.5-year-old open-pollinated progeny families (with female parents from five geographical provenances) from three test sites—Yulin, Liuzhou, and Nanning in Guangxi. Leaf functional traits, including morphological and physiological characteristics, were measured. Nested ANOVA, factor analysis, and BLUP-GGE joint analysis were applied to systematically assess genetic variation patterns and G×E effects on leaf functional traits.【Result】1) In single-environment

收稿日期（Received）：2025-09-23　　**修订日期**（Revised）：2026-01-17
基金项目：国家重点研发计划项目（2024YFD2200304-05）；广西自筹经费林业科技项目（2023GXZCLK21）；广西林业科技计划项目（2023GXLK26）。
第一作者：孔乐（1321103893@qq.com），硕士。　　**通信作者：**谭长强（315990730@qq.com）高级工程师，硕士。
引文格式：孔乐 , 何江 , 滕维超 , 等 . 基于叶功能性状的红锥子代家系基因型与环境互作 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(10):21-36.
Kong L, He J, Teng W C, et al. Genotype by environment interaction of progeny families of *Castanopsis hystrix* based on leaf functional traits[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):21-36.

tests, leaf functional traits exhibited significant variation at the family level, showing a pattern of “high variation among families within provenances and low differentiation between provenances.” Family heritability ranged from 0.02-0.85 for morphological traits and 0.12-0.92 for physiological traits, supporting the potential for family selection; 2) Multi-environment tests revealed significant site effects and a notable decrease in across-site heritability—0.03-0.25 for morphological and 0.10-0.14 for physiological traits—indicating a strong G×E influence on leaf development and metabolism, and its role in the coordinated improvement of growth and leaf functional traits; 3) Factor analysis identified site-specific elite families, while BLUP-GGE analysis further discerned widely adapted families with both high performance and stability. Thermal factors were identified as key environmental drivers of spatial variation in leaf functional traits. 【Conclusion】In *C. hystrix* seed orchard progenies, genetic variation in leaf functional traits occurs predominantly at the family level and is significantly shaped by G×E. A family-based breeding strategy guided by G×E patterns is recommended to enhance genetic gain. Deployment of site-specific or broadly adapted genotypes according to target environments will help optimize breeding efficiency and promotion outcomes.

Keywords: *Castanopsis hystrix*; genetic parameter; genotype by environment interaction; adaptability; leaf functional traits

广西珍贵乡土树种资源丰富，包括许多材性优良、速生丰产的树种，如木荷 *Schima superba*、火力楠 *Michelia macclurei*、红锥 *Castanopsis hystrix* 等，但我国林业生产存在珍贵用材缺乏、优良珍贵树种遗传改良滞后等问题 [1]。同时，工业用材林中长期大面积的单一连栽马尾松 *Pinus massoniana*[2]、杉木 *Cunninghamia lanceolata*[3] 等针叶树种，导致了一系列生产和生态问题，以红锥为主要代表的南方优良珍贵乡土阔叶树逐步受到林业工作者的重视 [4]。

红锥 *C. hystrix* 是华南地区广泛分布的优良速生乡土树种，兼具经济与生态效益。其树干高大通直、冠形优美、种实可食，不仅是重要的高端硬材来源，也广泛应用于观光采摘、自然教育等主题森林休闲旅游，开发潜力显著。目前，红锥良种繁育研究主要聚焦于生长性状的单一环境种源与家系筛选 [5-6]；叶功能方面，局限于单一环境下的形态特征 [7]、生理生化特性 [8-10] 分析，尚未系统揭示叶片性状在异质环境中的响应规律和适应机制。

然而，叶作为林木光合作用、水分蒸腾及抗逆防御的核心器官，其性状直接关联光合效率与环境抗逆能力 [11-12]，在育种体系中具有重要的选择价值。Li 等 [13] 对栎属 *Quercus* 杂交个体的研究证实，其叶形态性状存在丰富的种内与种间遗传变异，光合、渗透调节等生理性状变异与环境梯度（如水分、光照）高度相关，且高适应性基因型往往具备优化的生理性状组合。Sauvadet 等 [14] 通过解析可可 *Theobroma cacao* 在温和旱季（近最优生长环境）与严酷旱季（水分胁迫环境）环境梯度下叶功能性状变异，实现广适性基因型筛选，突破了传统育种仅关注病害抗性或产量性状的局限。

而林木遗传评估中，因子分析（FA）[15]、AMMI 模型 [16] 和 GGE 双标图 [17] 等统计工具与模型常被用于解析林木育种推广过程中普遍存在的基因型与环境交互效应（G×E）。尽管 GGE 双标图在林木育种领域关注度逐步提升，但受林木多点试验场景中的环境异质性、子代群体规模及保存条件的不稳定性等多重因素制约，易产生大量不平衡数据 [18]。因此，有研究者提出在多点试验中结合空间分析与因子分析，以基因型 BLUP 值替代表型值构建 GGE 双标图，从而有效校正环境因素对试验结果的干扰和突破不平衡数据约束，实现育种值的无偏精准估算 [19]。

本研究拟通过多环境试验，系统评估红锥叶功能性状在异质环境下的生长表现和适应潜力，试图探明：1）红锥叶功能性状种源和家系的遗传变异程度；2）评价并筛选具有特异适应性、广适性的优质红锥遗传材料；3）不同环境条件对红锥叶生长的影响及适应机制。本研究结果可填补红锥叶功能层面多环境互作研究的缺口，并为叶功能性状整合进综合育种值指标体系及完善良种选育技术理论提供支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地分别为广西玉林（YL）、柳州（LZ）和南宁（NN）3 个试验点（表 1）。玉林试验点位于六万林场河嵩分场（109°50′ E，22°50′ N），属丘陵山地地貌，海拔 350 m，平均坡度为 21°；柳州试验点位于龙母分场（109°41′ E，24°18′ N），属丘陵山地地貌，海拔 250 m，平均坡度为 18°；南宁试验点位于南宁树木园连山管理区（108°21′ E，22°40′ N），属低丘地形地貌，海拔 170 m，平均坡度为 20°。以上试验点均属于亚热带季风气候，温暖潮湿，降水和高温同时发生，土壤性质均为砖红壤，有效土层厚度大于 100 cm。

表 1　试验点与种源地的地理气候特征及家系配置 †

Table 1　Geographical and climatic characteristics of the test sites and the provenances, as well as the family configurations

类型 Type	试验点 / 种源 Site/provenance	家系 Family	数量 Number / 个	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude / m	年均气温 Annual mean temperature /℃	年均降水量 Average annual precipitation / mm
试验点 Test site	玉林 YL	1 ～ 33(缺 3)	32	109°50′	22°50′	350	20.2	1 302
	柳州 LZ	1 ～ 33(缺 6、11、13、14、16、18、24、26、32)	24	109°41′	24°18′	250	19.4	1 344
	南宁 NN	1 ～ 33(缺 6、26)	32	108°21′	22°40′	170	21.6	1 251
种源 Provenance	博白 BB	3、12、16、20、27、33	6	110°25′	22°22′	290	21.4	1 991
	东兰 DL	1、8、25、31	4	107°22′	24°20′	294	18.6	1 666
	浦北 PB	2、4、6、7、11、13、18、19、24、26	10	109°14′	22°27′	230	21.0	1 736
	凭祥 PX	5、9、10、15、17、23、29、30	8	106°50′	22°03′	300	21.6	1 484
	容县 RX	14、21、22、28、32	5	110°34′	22°48′	214	21.4	1 720

† 后续家系编号采用“种源字母 + 家系数字形式表述，与正文表述保持一致，下同。
Subsequent family numbers follow the format of “provenance letter + family number”, consistent with descriptions in the main text; the same below.

1.2　试验材料

红锥自由授粉子代家系种子来源于广西凭祥（106°51′ E，22°02′ N）的红锥实生种子园（广西壮族自治区林业科学研究院 2016 年 11—12 月采集），共 33 个家系，家系按母本原始地理来源划分为博白（BB）、东兰（DL）、浦北（PB）、凭祥（PX）和容县（RX）5 个种源（表 1）。沤晒去壳后，筛选健壮饱满的种子，撒于沙床中催芽，待 60% ～ 70% 的种子胚芽出土时即可开始移植，选取长出胚芽或叶子的小苗移植至规格为 18 cm×18 cm 的育苗袋中，基质为黄心土。育苗采取相同的水肥和杀虫等管理措施，出圃标准为苗高 60 ～ 80 cm，地径 0.5 ～ 0.8 cm。

3 片试验林于 2018 年春季建立，采用随机完全区组设计，每个试验点设置 3 个区组，每个区组每个家系单列 10 株，造林株行距 2 m×3 m，采取相同的抚育管理。造林当年 6 月（200 g/ 株）和 10 月（300 g/ 株）各追肥一次林木专用肥（$N∶P_2O_5∶K_2O$ 为 15∶6∶8），第 2 和第 3 年每年追肥 500 g 红锥配方肥（$N∶P_2O_5∶K_2O$ 为 14∶8∶8，含 30% 有机质）。玉林、柳州、南宁试验点分别种植了 32、24、31 个家系，3 个试验点有 23 个共同家系（表 1）。试验点的环境因子利用奥维互动地图 [20]、ClimateAP[21] 软件获取。

1.3　性状测定方法

2023 年 7 月，在 3 片试验林中，对各家系随机采集 3 株生长健壮、光照条件一致的林木，各采集其当年生成熟叶 50 片，随后分流用于形态测定（30 片）与生理分析（超低温冰箱 -80 ℃下保存，20 片）。

1.3.1　叶形态性状测定方法

每个家系测量 3 株林木的成熟叶片各 30 片并取均值。使用 CI-203 叶面积仪进行测量，测量性状包括：叶面积（LA）、叶长（LL）、叶宽（LW）、叶周长（LP）和叶形指数（LI，LI=LL/LW）。

1.3.2　叶生理性状测定方法

渗透调节物质中，可溶性糖含量（SS）采用蒽酮比色法测定，可溶性蛋白（SP）含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定；丙二醛（MDA）含量采用硫代巴比妥酸（TBA）比色法测定；抗氧化酶中，过氧化物酶（POD）活性采用愈创木酚法测定，超氧化物歧化酶（SOD）活性采用氮蓝四唑（NBT）法测定，过氧化氢酶（CAT）活性采用紫外线吸收法测定。

1.3.3　生长性状

本研究所使用的红锥家系生长数据（胸径、树高、东西冠幅、南北冠幅、单株材积）引自前期研究 [22]。该数据均基于同一多地点试验背景、采用最佳线性无偏预测（BLUP）方法估算的家系水平育种值，将作为已知参数用于与叶功能性状的关联分析。

1.4　数据统计分析

采用 Excel 2021 软件进行数据整理与预处理，应用 SPSS 26.0 软件构建混合线性模型开展巢式方差分析，并通过限制性最大似然（REML）法估算方差分量进行遗传参数估算，应用 R 4.4.2 软件进行 BLUP 预测、因子分析和 BLUP-GGE 联合分析；使用 Origin 2024 进行图表绘制。

2 叶功能性状变异结果与分析

2.1 叶功能性状概述

子代家系叶功能性状显示出显著的试验点差异，玉林试验点的叶形态较南宁、柳州试验点更为宽大，且超氧化物歧化酶、过氧化氢酶活性最高，丙二醛含量最低；柳州试验点的可溶性蛋白含量最高；南宁试验点的可溶性糖最高，过氧化物酶活性最高（表 2）。叶功能性状家系间变异系数（6.08% ～ 35.68%）大于种源间变异系数

表 2 叶功能性状概述
Table 2 Overview of leaf functional traits

试验点 Site	性状 Trait	均值 ± 标准差 Mean±SD	范围 Rank	种间表型变异系数 CV_{Pb} /%	种内表型变异系数 CV_{Fb} /%
玉林 YL	叶面积 LA /cm^2	11.40±3.14	5.06 ～ 21.35	7.74	25.84
	叶长 LL /cm	7.92±1.15	5.19 ～ 12.31	6.67	19.23
	叶宽 LW /cm	2.36±0.39	1.54 ～ 3.92	3.40	14.38
	叶周长 LP /cm	17.29±4.07	11.14 ～ 37.25	8.96	27.11
	叶形指数 LI	3.52±0.48	2.80 ～ 5.61	4.00	20.36
	可溶性糖 SS /%	3.18±0.81	2.07 ～ 8.48	11.78	19.66
	可溶性蛋白 SP /(mg·g^{-1})	26.14±3.66	15.74 ～ 37.35	4.13	12.62
	丙二醛 MDA /(U·g^{-1} FW)	16.49±7.51	7.56 ～ 41.73	17.92	35.68
	过氧化物酶 POD /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	16.45±3.95	11.40 ～ 28.69	11.11	15.87
	SOD /(U·h^{-1}·g^{-1} FW)	624.94±164.54	146.22 ～ 846.04	13.86	23.82
	CAT /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	457.81±125.28	178.35 ～ 757.29	5.12	24.73
柳州 LZ	叶面积 LA /cm^2	8.68±1.88	5.16 ～ 12.75	6.17	20.66
	叶长 LL /cm	6.86±0.86	5.26 ～ 8.59	3.51	12.21
	叶宽 LW /cm	2.12±0.25	1.59 ～ 2.67	3.58	11.77
	叶周长 LP /cm	16.86±1.91	13.14 ～ 21.06	3.62	10.92
	叶形指数 LI	3.30±0.36	2.52 ～ 4.30	4.08	10.79
	可溶性糖 SS /%	2.89±0.80	1.83 ～ 8.77	11.97	21.14
	可溶性蛋白 SP /(mg·g^{-1})	30.52±2.73	18.69 ～ 37.98	3.18	7.78
	丙二醛 MDA /(U·g^{-1} FW)	17.39±6.92	6.70 ～ 34.47	22.86	32.80
	过氧化物酶 POD /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	18.62±4.61	9.45 ～ 28.98	14.26	21.97
	SOD /(U·h^{-1}·g^{-1} FW)	611.96±135.67	272.24 ～ 817.34	5.93	21.21
	CAT /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	451.00±135.62	193.90 ～ 769.99	8.61	29.53
南宁 NN	叶面积 LA /cm^2	8.21±2.04	5.13 ～ 18.14	6.80	22.61
	叶长 LL /cm	6.50±0.85	4.28 ～ 8.92	2.23	12.81
	叶宽 LW /cm	2.08±0.35	1.52 ～ 3.58	6.76	14.57
	叶周长 LP /cm	14.11±2.74	10.14 ～ 23.77	3.30	19.04
	叶形指数 LI	3.27±0.41	1.89 ～ 4.28	5.83	10.74
	可溶性糖 SS /%	3.83±0.90	2.62 ～ 8.72	7.37	21.63
	可溶性蛋白 SP /(mg·g^{-1})	29.66±6.85	18.11 ～ 52.64	9.66	20.62
	丙二醛 MDA /(U·g^{-1} FW)	19.52±6.42	8.10 ～ 33.27	11.76	30.07
	过氧化物酶 POD /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	22.29±5.43	10.20 ～ 35.50	3.67	24.14
	SOD /(U·h^{-1}·g^{-1} FW)	547.95±127.55	182.71 ～ 781.35	6.76	22.83
	CAT /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	416.71±146.02	167.50 ～ 938.98	15.22	33.31
多点 Multisite	叶面积 LA /cm^2	9.51±2.86	5.06 ～ 21.35	1.68	12.30
	叶长 LL /cm	7.12±1.15	4.28 ～ 12.31	1.19	6.32
	叶宽 LW /cm	2.19±0.37	1.52 ～ 3.92	2.95	6.08
	叶周长 LP /cm	16.04±3.44	10.14 ～ 37.25	1.41	7.84
	叶形指数 LI	3.37±0.44	1.89 ～ 5.61	3.14	6.50
	可溶性糖 SS /%	3.33±0.92	1.83 ～ 8.77	4.49	9.56
	可溶性蛋白 SP /(mg·g^{-1})	28.60±5.21	15.74 ～ 52.64	4.43	9.71
	丙二醛 MDA /(U·g^{-1} FW)	17.82±7.07	6.70 ～ 41.73	14.76	17.49
	过氧化物酶 POD /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	19.13±5.31	9.45 ～ 35.50	1.26	10.67
	SOD /(U·h^{-1}·g^{-1} FW)	593.93±147.91	146.22 ～ 846.04	5.42	12.75
	CAT /(U·min^{-1}·g^{-1} FW)	441.29±136.55	167.50 ～ 938.98	4.56	14.45

（1.19% ～ 22.86%），家系间变异更为丰富，种源间变异相对较小。

2.2　叶功能性状方差分析

单环境试验中，叶功能性状在各试验点和种源、家系 / 种源不同层次中的表现存在差异。叶形态性状方面，玉林试验点的种源、家系 / 种源（叶形指数除外）间差异不显著；柳州试验点的种源差异不显著（叶形指数除外），家系 / 种源间存在显著差异（$P < 0.05$）；南宁试验点的种源（叶长、叶周长除外）、家系 / 种源（叶周长除外）间差异显著（$P < 0.05$）。

生理性状方面，玉林试验点的种源（可溶性蛋白、过氧化氢酶除外）、家系 / 种源（可溶性糖、过氧化物酶、过氧化氢酶除外）间差异显著（$P < 0.05$）；柳州试验点的种源仅丙二醛、过氧化物酶差异极显著（$P < 0.01$），家系 / 种源（可溶性糖除外）间差异显著（$P < 0.05$）；南宁试验点的种源（过氧化物酶、超氧化物歧化酶除外）、家系 / 种源间存在显著差异（$P < 0.05$，表 3）。这些结果表明，基于遗传评价的人工选择可以有效改善红锥的叶片形态和生理生长表现。

表 3　单环境试验中叶功能性状的巢式方差分析 †

Table 3　Nested ANOVA of leaf functional traits in a single-environment test

试验点 Site	源 Source	*df*	*F* 值 *F* value										
			LA	LL	LW	LP	LI	SS	SP	MDA	POD	SOD	CAT
玉林 YL	种源	4	0.40	0.56	1.27	0.73	0.85	7.50**	1.38	3.71**	13.37**	14.82**	1.12
	家系 / 种源	27	1.04	1.05	1.17	0.85	1.70*	2.16	4.32**	13.44**	1.03	3.38*	0.85
柳州 LZ	种源	4	1.50	1.43	1.48	1.83	3.14*	2.46	3.41*	7.64**	16.65**	1.32	1.42
	家系 / 种源	19	1.93*	2.26*	2.05*	2.25*	3.43**	1.08	3.96**	3.01**	11.08**	3.60**	2.29*
南宁 NN	种源	4	3.65**	0.96	4.60**	0.68	8.62**	2.70*	10.14**	6.89**	0.87	2.44	6.26**
	家系 / 种源	26	5.86**	3.32**	2.17**	1.17	3.40**	2.37**	8.04**	8.21**	5.31**	2.28**	3.65**

† ** 表示 $P < 0.01$，* 表示 $P < 0.05$，下同。** indicates $P < 0.01$, * indicates $P < 0.05$, the same below.

多环境试验中，叶形态性状在地点、家系 / 种源（叶周长除外）、地点 × 家系 / 种源（叶周长除外）间差异显著（$P < 0.05$）；在种源（叶宽、叶形指数除外）、地点 × 种源间不存在差异；生理性状在地点、家系 / 种源（可溶性糖除外）及其之间的交互作用间差异极显著（$P < 0.01$，表 4）；表明不同立地条件显著影响受试家系叶功能性状，存在 G×E 效应，且家系水平的 G×E（地点 × 家系 / 种源）比种源水平（地点 × 种源）更普遍。

表 4　多环境试验中叶功能性状的巢式方差分析

Table 4　Nested ANOVA of leaf functional traits in the multi-environment test

源 Source	*df*	*F* 值 *F* value										
		LA	LL	LW	LP	LI	SS	SP	MDA	POD	SOD	CAT
地点 Site	2	47.97**	52.71**	19.06**	25.81**	10.08**	37.84**	35.30**	9.91**	106.23**	12.69**	5.86**
种源 Prov	4	0.66	0.31	3.28*	0.24	4.51**	2.16	4.33**	13.44**	1.03	3.38*	0.85
家系 / 种源 Fam/Prov	28	1.94**	1.54*	1.61*	1.04	2.96**	1.39	4.91**	3.42**	6.49**	4.01**	2.70**
地点 × 种源 Site×Prov	8	1.02	1.01	1.42	0.93	1.91	3.92**	5.14**	4.26**	14.16**	5.32**	3.75**
地点 × 家系 / 种源 Site×Fam/Prov	44	1.65*	1.83**	1.61*	1.05	2.07**	3.14**	4.23**	4.03**	7.02**	3.65**	2.88**

2.3　叶功能性状遗传参数估算

单环境试验中，叶形态、生理性状家系遗传力范围分别为 0.02 ～ 0.85、0.12 ～ 0.92，说明这些叶功能性状受遗传控制；多环境试验中，跨地点家系遗传力分别降至 0.03 ～ 0.25（形态）、0.10 ～ 0.14（生理，表 5），出现明显下降，说明存在显著 G×E 效应。

2.4　叶功能性状聚类和相关性分析

层次聚类树将 33 个家系分为 3 组，Ⅰ组家系属于浦北、容县种源，Ⅱ组家系属于容县种源，Ⅲ组家系中五大种源均有分布。将 11 个叶功能性状分为 3 组，Ⅰ组为渗透调节物质和丙二醛，Ⅱ组为抗氧化酶，Ⅲ组为叶形态性状和过氧化氢酶（图 1a）。叶功能性状的相关性分析结果表明，叶形态

表 5 单环境和多环境试验中叶功能性状遗传参数估算 †

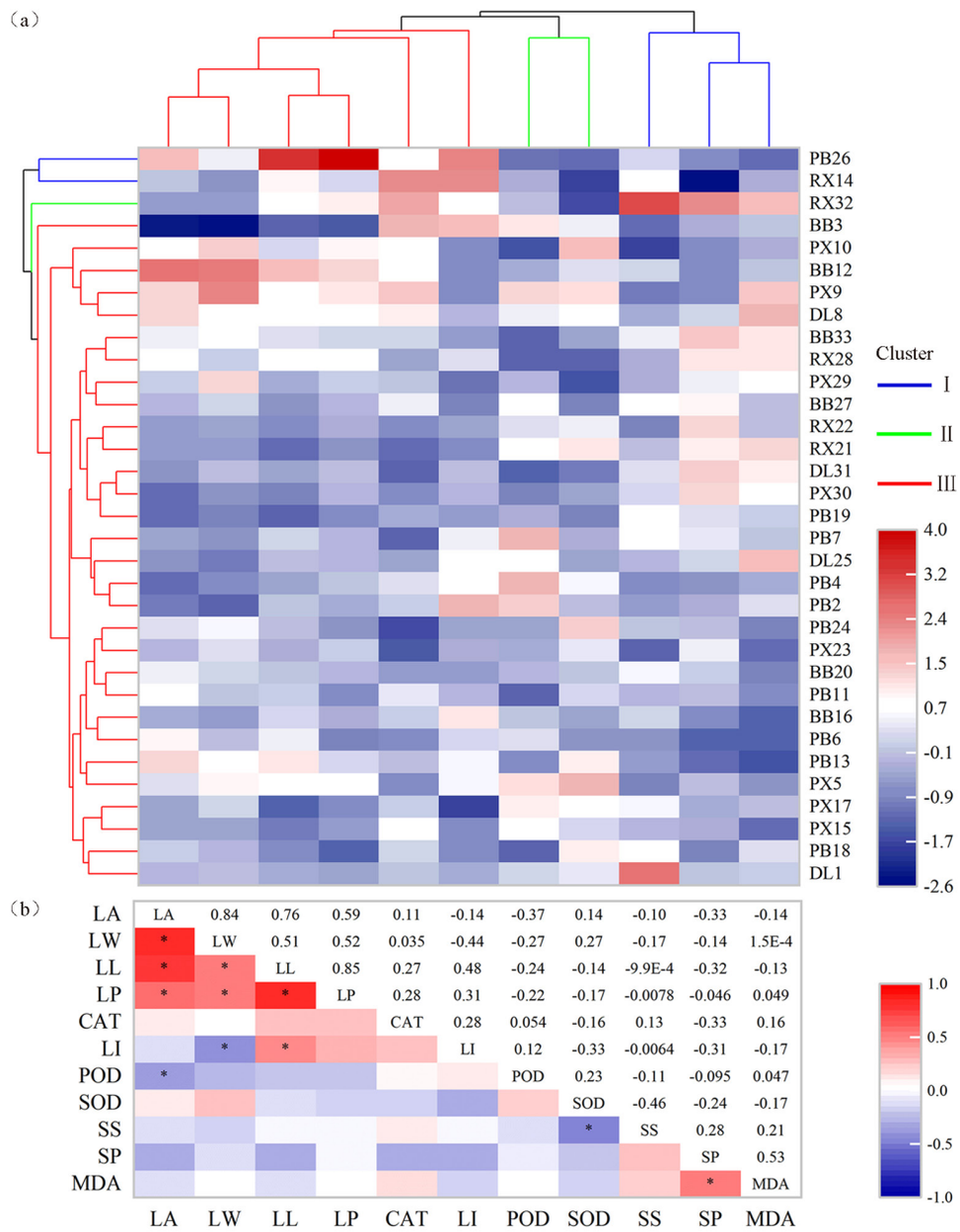
Table 5 Estimates of genetic parameters of leaf functional traits in single-environment and multi-environment tests

试验点 Site	性状 Trait	δ_P^2	$\delta_{F(P)}^2$	δ_{PS}^2	$\delta_{FS(P)}^2$	δ_E^2	h_F^2	CV_g(%)	CV_e(%)
玉林 YL	LA	0.000	0.048	-	-	9.435	0.02	1.93	26.95
	LL	0.000	0.000	-	-	1.325	NSF	NSF	14.54
	LW	0.003	0.012	-	-	0.131	0.22	4.67	15.33
	LP	0.000	0.000	-	-	15.591	NSF	NSF	22.84
	LI	0.000	0.040	-	-	0.182	0.40	5.68	12.10
	SS	0.031	0.357	-	-	0.284	0.79	18.81	16.76
	SP	0.202	0.000	-	-	13.211	NSF	NSF	13.91
	MDA	0.977	21.647	-	-	32.354	0.67	28.21	34.48
	POD	1.365	10.281	-	-	4.242	0.88	19.49	12.52
	SOD	4 549.567	14 567.943	-	-	9 227.861	0.83	19.31	15.37
	CAT	0.000	4 908.720	-	-	10 693.004	0.58	15.30	22.59
柳州 LZ	LA	1.4E-9	0.787	-	-	2.756	0.46	10.22	19.13
	LL	0.000	0.203	-	-	0.546	0.53	6.56	10.77
	LW	0.000	0.015	-	-	0.050	0.48	5.86	10.50
	LP	0.000	1.034	-	-	2.639	0.54	6.03	9.64
	LI	0.000	0.060	-	-	0.074	0.71	7.40	8.27
	SS	0.059	0.025	-	-	0.562	0.12	5.42	25.91
	SP	0.000	3.681	-	-	3.858	0.74	6.29	6.44
	MDA	8.824	17.160	-	-	25.075	0.67	23.82	28.79
	POD	1.074	16.275	-	-	4.506	0.92	21.67	11.40
	SOD	0.000	0.000	-	-	10 366.571	NSF	NSF	16.64
	CAT	0.000	5088.293	-	-	13 447.545	0.53	15.82	25.71
南宁 NN	LA	0.000	2.651	-	-	1.392	0.85	19.84	14.38
	LL	3.6E-10	0.321	-	-	0.340	0.74	8.72	8.96
	LW	0.011	0.039	-	-	0.064	0.65	9.48	12.13
	LP	0.000	1.280	-	-	4.206	0.48	8.02	14.54
	LI	0.023	0.066	-	-	0.084	0.70	7.86	8.86
	SS	0.013	0.259	-	-	0.538	0.59	13.30	19.16
	SP	1.100	32.879	-	-	13.829	0.88	19.33	12.54
	MDA	0.000	29.299	-	-	12.497	0.88	27.73	18.11
	POD	0.000	16.486	-	-	13.315	0.79	18.21	16.37
	SOD	269.855	4 727.196	-	-	11 424.865	0.55	12.55	19.51
	CAT	1 508.766	9 574.764	-	-	10 786.093	0.73	23.48	24.92
多点 Multisite	LA	0.121	0.273	0.160	0.568	5.845	0.25	5.51	25.49
	LL	0.000	0.000	0.096	0.243	1.993	NSF	NSF	19.95
	LW	0.004	0.001	0.001	0.016	0.088	0.03	1.05	13.44
	LP	0.198	0.000	0.852	2.491	27.945	NSF	NSF	32.84
	LI	0.000	0.002	0.005	0.069	0.315	0.04	1.42	16.90
	SS	0.000	0.000	0.027	0.230	0.464	NSF	NSF	20.58
	SP	1.5E-7	0.609	0.456	12.112	10.897	0.10	2.68	11.35
	MDA	3.113	0.000	3.5E-9	22.468	24.400	NSF	NSF	26.82
	POD	0.000	0.000	0.000	14.735	7.674	NSF	NSF	14.29
	SOD	0.000	692.696	1 456.302	8 781.441	10 428.884	0.14	4.41	17.12
	CAT	0.000	0.000	28.880	6 977.219	11 593.647	NSF	NSF	24.88

† δ_P^2，种源间方差分量；$\delta_{F(P)}^2$，种源内家系方差分量；δ_{PS}^2，种源 × 地点方差分量；$\delta_{FS(P)}^2$，种源内家系 × 地点方差分量；δ_E^2，环境方差分量；h_F^2，家系遗传力；CV_g，遗传变异系数；CV_e，环境变异系数；NSF，因方差分量近于 0.000，相关参数未能估算；Multisite，多环境试验。

δ_P^2, interprovenance variance component; $\delta_{F(P)}^2$ within-provenance family variance component; δ_{PS}^2, provenance×site variance component; $\delta_{FS(P)}^2$, family/provenance×site variance component; δ_E^2, environmental variance component; h_F^2, family heritability; CV_g, coefficient of genetic variation; CV_e, coefficient of environmental variation; NSF, indicates that the variance component was close to 0.000, and the relevant parameters couldn't be estimated; Multisite, multi-environment test.

性状间呈正相关 [r=0.31 ～ 0.84，叶形指数与叶面积（r=-0.14）、叶宽（r=-0.44，P < 0.05）除外]；叶生理性状中可溶性糖与超氧化物歧化酶呈显著负相关（r=-0.46，P < 0.05），可溶性蛋白与丙二醛呈显著正相关（r=0.53，P < 0.05），其他生理性状间存在不同程度的相关关系（r=-0.33 ～ 0.28，图 1b）。



* 表示 P < 0.05。* indicates P < 0.05.

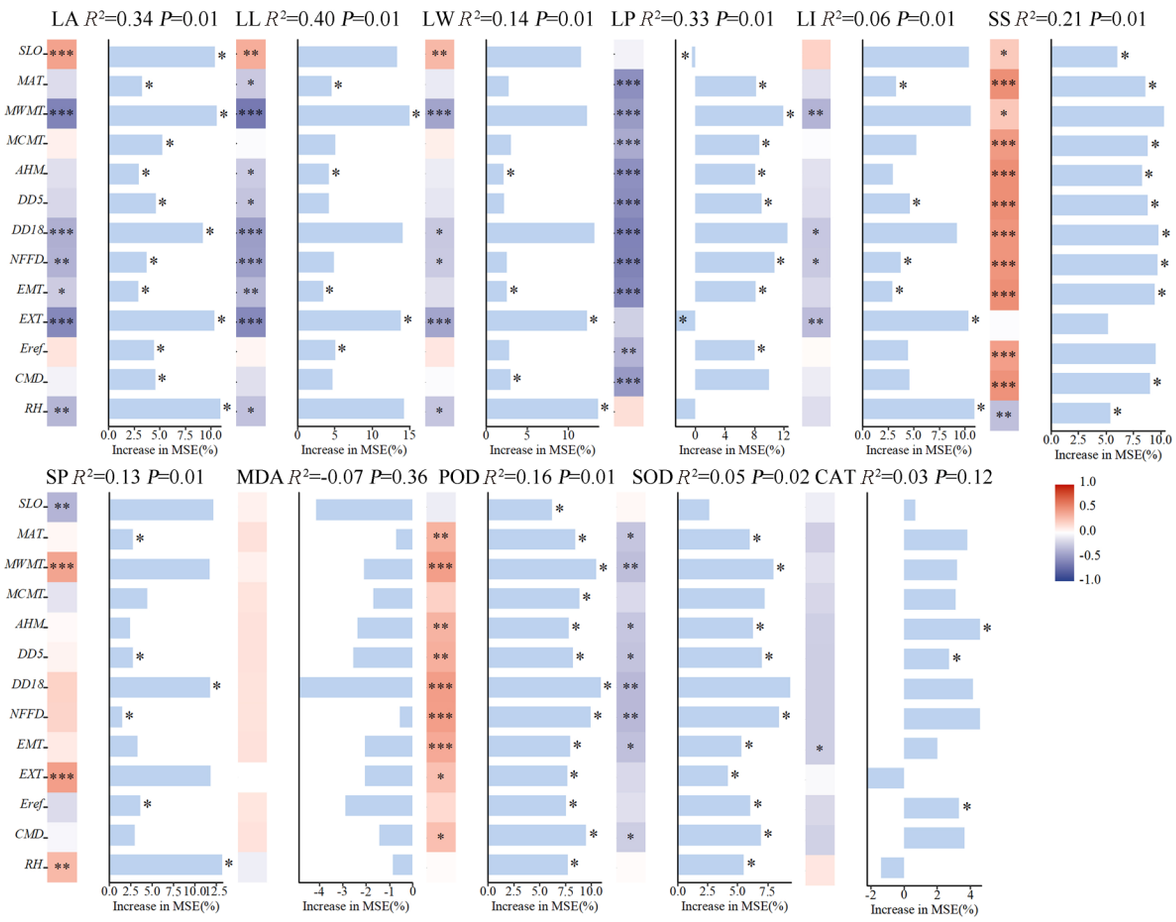
图 1　叶功能性状层次聚类树（a）、Pearson 分析 (b)

Fig. 1　Leaf functional traits hierarchical clustering tree (a) and Pearson analysis (b)

2.5　叶功能性状基因型与环境互作分析

2.5.1　环境因子对叶功能性状的影响

基于前期研究[22]的主成分分析结果，将 13 个环境因子作为环境变量，11 个叶功能性状作为响应变量进行相关性分析和相对重要性分析。各性状相对重要性前三位依次是：叶面积（RH、MWMT、EXT）、叶长（MWMT、EMT、Eref）、叶宽（RH、EXT、CMD）、叶周长（MWMT、NEED、DD5）、叶形指数（RH、EXT、DD5）、可溶性糖（DD18、NEED、EMT）、可溶性蛋白（RH、DD18、Eref）、丙二醛（DD18、SLO、Eref）、过氧化物酶（DD18、MWMT、NEED）、超氧化物歧化酶（NEED、MWMT、DD5）、过氧化氢酶（AHM、Eref、DD5）。形态性状中，与环境因子相关性最高的是叶周长，最低的是叶形指数；生理性状中，与环境因子相关性较高的是可溶性糖，较低的是丙二醛（图 2）。



SLO(°)，平均坡度(°)；MAT(℃)，年均温(℃)；MWMT(℃)，最暖月平均气温(℃)；MCMT(℃)，最冷月平均气温(℃)；AHM，热湿指数；DD5，5 ℃以上的天数；DD18，18 ℃以上的天数；NFFD，无霜期天数；EMT(℃)，近 30 年极端最低气温(℃)；EXT(℃)，近 30 年极端最高气温(℃)；Eref，哈格里夫斯相对蒸发；CMD，哈格里夫斯气候水分亏缺；RH(%)，相对湿度(%)；下同。*** 表示 $P < 0.001$，** 表示 $P < 0.01$，* 表示 $P < 0.05$。

SLO(°), average slope(°); MAT(℃), mean annual temperature(℃); MWMT(℃), mean temperature of warmest month(℃); MCMT(℃), mean temperature of coldest month(℃); AHM, annual heat-moisture index; DD5, days above 5 ℃; DD18, days above 18 ℃; NFFD, frost-free period; EMT(℃), extreme minimum temperature in recent 30 years(℃); EXT(℃), extreme maximum temperature in recent 30 years(℃); Eref, Hargreaves reference evaporation; CMD, Hargreaves climatic moisture deficit; RH(%), relative humidity(%); same below. *** indicates $P < 0.001$, ** indicates $P < 0.01$, * indicates $P < 0.05$.

图 2　叶功能性状相关性分析和相对重要性分析

Fig. 2　Correlation analysis and relative importance analysis of leaf functional traits

2.5.2　因子分析

为综合评价参试家系叶功能性状表现，对受试性状 BLUP 值进行因子分析。提取特征值＞ 1 的公共因子（累计贡献率 72.40% 以上，表 6），反映了叶功能性状变异的绝大多数信息。

对受试家系性状综合得分（CS）进行排序，各试点排名前 20% 的家系是特异性适应该地点的优良家系。玉林试验点家系综合育种值范围为 -1.33 ～ 2.31，大于 0 的家系数是 14 个；柳州试验点家系综合育种值范围为 -1.81 ～ 1.91，大于 0 的家系数是 11 个；南宁试验点家系综合育种值范围为 -1.81 ～ 2.69，大于 0 的家系数是 14 个（表 7）。其中，玉林和柳州试验点有 DL8 共 1 个共同优良家系，玉林和南宁试验点有 PX29 和 RX28 共 2 个共同优良家系，柳州和南宁试验点有 BB12 共 1 个共同优良家系。

将基于叶功能与生长性状筛选的优良家系进行对比，发现二者存在一定的遗传协同性。叶功能与生长性状的协同选择效率因环境而异，整体呈玉林＞柳州＞南宁（表 8）。

2.5.3　叶功能性状 BLUP-GGE 联合分析

以 3 个试验点的 23 个共同家系叶功能性状（叶面积、叶长、叶宽、叶周长、叶形指数、可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛、过氧化物酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶，下同）BLUP 值制作 BLUP-GGE 图。各性状 GGE 双标图 AXIS1 和 AXIS2 解释了 75.29% 以上的 G 和 G×E 变异信息（图 3 ～ 6）。

在 11 个叶功能性状中，叶面积最优家系为 BB12（柳州、南宁试验点联合区组）；叶长最优家系为 BB12（柳州、南宁联合区组）和 PX29（玉林区组）；叶宽最优家系为 BB12（玉林、南宁联合区组）和 PX17（柳州区组）；叶周长最优家系为 PX29（玉林区组）和 DL31（柳州区组）；叶形指数最优家系为 PB4（玉林区组）和 PB2（柳

表 6　基于叶功能性状的因子荷载矩阵和方差贡献率
Table 6　Factor load matrix and variance contribution rate based on leaf functional traits

试验点 Site	因子 FAC	LA BLUP	LL BLUP	LW BLUP	LP BLUP	LI BLUP	SS BLUP	SP BLUP
玉林 YL	FAC1	0.83	0.58	0.91	0.55	-0.41	-0.28	0.26
	FAC2	-0.07	0.71	-0.25	0.71	0.55	-0.13	-0.53
	FAC3	-0.21	0.26	-0.09	0.27	0.38	0.32	0.38
	FAC4	0.20	0.16	0.05	0.11	-0.13	0.77	0.31
柳州 LZ	FAC1	0.81	0.94	0.47	0.79	0.50	0.36	-0.70
	FAC2	0.51	0.12	0.79	0.48	-0.60	-0.38	0.36
	FAC3	0.20	-0.11	0.35	-0.24	-0.46	0.42	-0.01
	FAC4	0.02	-0.15	0.02	-0.17	-0.20	-0.49	-0.14
南宁 NN	FAC1	0.97	0.84	0.86	0.97	-0.20	-0.02	0.04
	FAC2	-0.04	-0.29	0.13	-0.09	-0.61	0.83	0.69
	FAC3	0.05	0.01	0.13	0.00	-0.01	0.26	-0.48
	FAC4	-0.07	0.39	-0.41	0.09	0.74	0.35	0.32

试验点 Site	因子 FAC	MDA BLUP	POD BLUP	SOD BLUP	CAT BLUP	特征值 Eig	贡献率 Var /%	累计贡献率 Cum /%
玉林 YL	FAC1	0.40	0.25	0.32	0.23	2.86	25.97	25.97
	FAC2	-0.09	-0.34	-0.58	0.48	2.35	21.36	47.33
	FAC3	0.32	0.76	-0.27	-0.50	1.57	14.29	61.62
	FAC4	-0.62	-0.14	-0.05	0.09	1.19	10.78	72.40
柳州 LZ	FAC1	-0.29	-0.69	0.36	0.58	4.28	38.88	38.88
	FAC2	0.53	0.23	-0.34	-0.29	2.30	20.93	59.80
	FAC3	-0.58	0.36	0.45	-0.05	1.28	11.67	71.47
	FAC4	0.31	0.01	0.55	0.57	1.08	9.77	81.24
南宁 NN	FAC1	-0.41	-0.54	-0.11	-0.15	3.86	35.08	35.08
	FAC2	0.44	-0.42	-0.21	-0.35	2.18	19.81	54.89
	FAC3	0.39	-0.09	-0.77	0.77	1.66	15.04	69.94
	FAC4	0.03	-0.35	0.03	0.14	1.25	11.39	81.32

州、南宁联合区组）；可溶性糖在玉林、柳州、南宁区组的最优家系分别为 DL1、PB7、PX30；可溶性蛋白在柳州、南宁区组的最优家系分别为 BB33、PX30；丙二醛在玉林、柳州、南宁区组的最优家系分别为 PB7、DL31、PX9；过氧化物酶在柳州、南宁区组的最优家系分别为 DL25、PB4；超氧化物歧化酶在柳州、南宁区组的最优家系分别为 PX9、PX30；过氧化氢酶在玉林、柳州、南宁区组的最优家系分别为 DL25、DL8、BB27（图 3）。

区分力方面，南宁试验点在叶面积、叶长、叶宽、叶形指数、可溶性蛋白、丙二醛、过氧化氢酶上最强；玉林试验点在叶周长、可溶性糖、超氧化物歧化酶上最强；柳州试验点在过氧化物酶上最强。代表性方面，玉林试验点在叶面积、叶周长、可溶性糖、可溶性蛋白、超氧化物歧化酶上最强；南宁试验点在叶长、叶宽、丙二醛、过氧化物酶、过氧化氢酶上最强；柳州试验点在叶形指数上最强（图 4）。

在高产性方面，家系 BB12、PX29、DL25、BB33、PX30、PB4、PX9、BB27 在各叶功能性状上优于其他家系；在稳产性方面，BB20、RX21、PX10、PX30、DL8、RX22、PX29、PX9、DL1、RX28 在各叶功能性状上优于其他家系（图 5）。

家系 BB12、PX29、PB2、DL1、PX30、PX9、PB4、PX5、BB27 分别在各叶功能性状中具有广适性，是兼具高产性和稳产性的理想家系（图 6）。

3　讨论与结论

3.1　讨　论

3.1.1　叶功能性状的遗传变异与环境响应特征

叶作为植物光合作用、水分蒸腾及抗逆防御的核心器官，其形态特征是解析植物环境适应策略与遗传潜力的关键依据 [23]。通过对红锥种子园自由授粉子代家系多点测定，发现其叶功能性状在不同地点间存在显著差异。玉林试验点的叶形态更为宽大，同时超氧化物歧化酶、过氧化氢酶

表 7 叶功能性状综合得分（CS）†
Table 7 Composite scores of leaf functional traits (CS)

排名 Rank	玉林 YL		柳州 LZ		南宁 NN	
	家系	综合得分	家系	综合得分	家系	综合得分
1	**PX9**	**2.31**	**BB12**	**1.91**	**BB12**	**2.69**
2	**PX29**	**2.05**	**DL1**	**1.62**	**RX28**	**1.43**
3	**RX32**	**0.76**	**DL8**	**1.51**	**BB33**	**1.17**
4	**DL25**	**0.70**	**PB2**	**1.38**	**PX29**	**1.10**
5	**RX28**	**0.59**	**DL31**	**1.21**	**PX23**	**1.06**
6	**DL8**	**0.52**	PX10	0.99	**PX30**	**0.77**
7	BB20	0.51	PX9	0.79	PB13	0.65
8	PB26	0.47	PX17	0.62	PB24	0.64
9	PX10	0.42	PB7	0.22	BB27	0.55
10	BB33	0.39	PX5	0.21	RX32	0.42
11	DL1	0.28	RX22	0.07	PX15	0.41
12	PX17	0.28	PB4	-0.18	DL25	0.16
13	PB7	0.12	BB20	-0.26	PB11	0.11
14	PB4	0.11	PX29	-0.26	PX5	0.07
15	PB18	-0.03	BB33	-0.26	PX10	-0.04
16	PX5	-0.06	BB27	-0.36	RX22	-0.07
17	RX14	-0.08	BB3	-0.49	RX14	-0.12
18	BB16	-0.09	RX28	-0.54	DL31	-0.13
19	PX30	-0.12	RX21	-0.72	PX9	-0.15
20	RX21	-0.25	PX23	-1.03	DL8	-0.19
21	PB19	-0.30	PX30	-1.23	PB19	-0.21
22	PB2	-0.32	DL25	-1.64	BB20	-0.27
23	BB27	-0.40	PB19	-1.74	BB16	-0.53
24	BB12	-0.48	PX15	-1.81	PX17	-0.70
25	PX15	-0.57			DL1	-0.73
26	PB13	-0.64			PB18	-1.03
27	PB11	-0.64			PB7	-1.11
28	PX23	-0.80			RX21	-1.12
29	DL31	-0.85			PB4	-1.41
30	PB6	-1.24			PB2	-1.59
31	RX22	-1.32			BB3	-1.81
32	PB24	-1.33				

† 表中加粗数据是各试点排名前 20% 的家系。The bolded data in the table represent the families ranked in the top 20% among all trial families.

表 8 基于叶功能性状与生长性状选择的优良家系重叠率 †
Table 8 Overlap rate of elite families selected based on leaf functional traits and growth traits

试验点 Site	入选家系 Elite families		共同优良家系 Overlapping elite families	重叠率 Overlap rate /%
	叶功能性状 Leaf functional traits	生长性状 Growth traits		
玉林 YL	PX9、PX29、RX32、DL25、RX28、DL8	PX17、PB26、RX32、PX23、DL8、RX28	RX32、RX28、DL8	50.00
柳州 LZ	BB12、DL1、DL8、PB2、DL31	PX23、DL31、PX5、RX28、BB27	DL31	20.00
南宁 NN	BB12、RX28、BB33、PX29、PX23、PX30	PX5、PB11、BB20、DL1、PB26、RX32	-	0.00

† 本表数据改编自前期研究 [22]。The data in this table is adapted from previous research[22].

活性最高，丙二醛含量最低；柳州试验点为可溶性蛋白含量最高；南宁试验点则表现出最高的过氧化物酶活性。这一结果表明，红锥叶功能性状表达受到遗传基础与外部环境共同调控，这与陈金磊等 [24] 观察到的桉树叶片形质变异现象一致。

从性状响应角度来看，叶片中渗透调节物质含量的积累与抗氧化酶活性的增强是植物应对环境胁迫、维持细胞稳定的重要策略，通常与植物抗性呈正相关 [25-26]；丙二醛作为膜脂过氧化的关键产物，其含量与植物抗性呈负相关 [27]。本研究中，

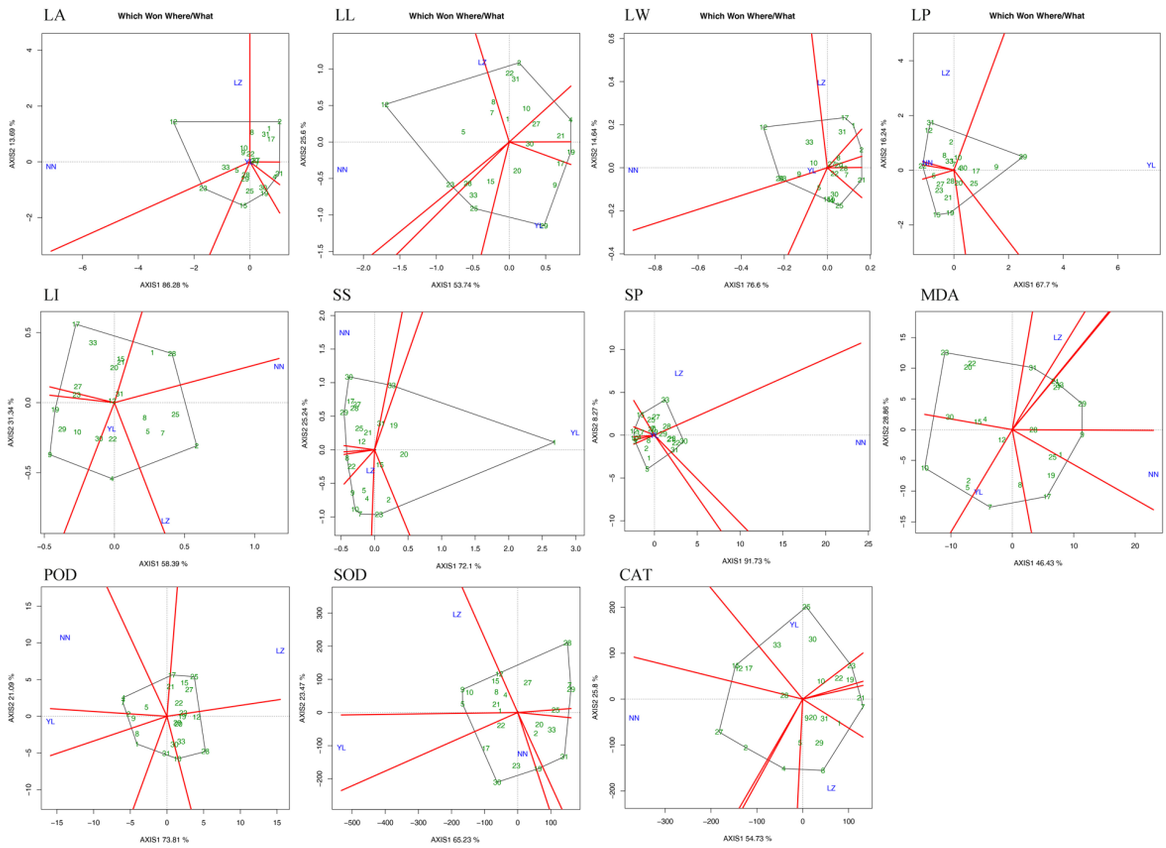


图 3　Which Won Where/What 双标图

Fig. 3　Which Won Where/What double plot

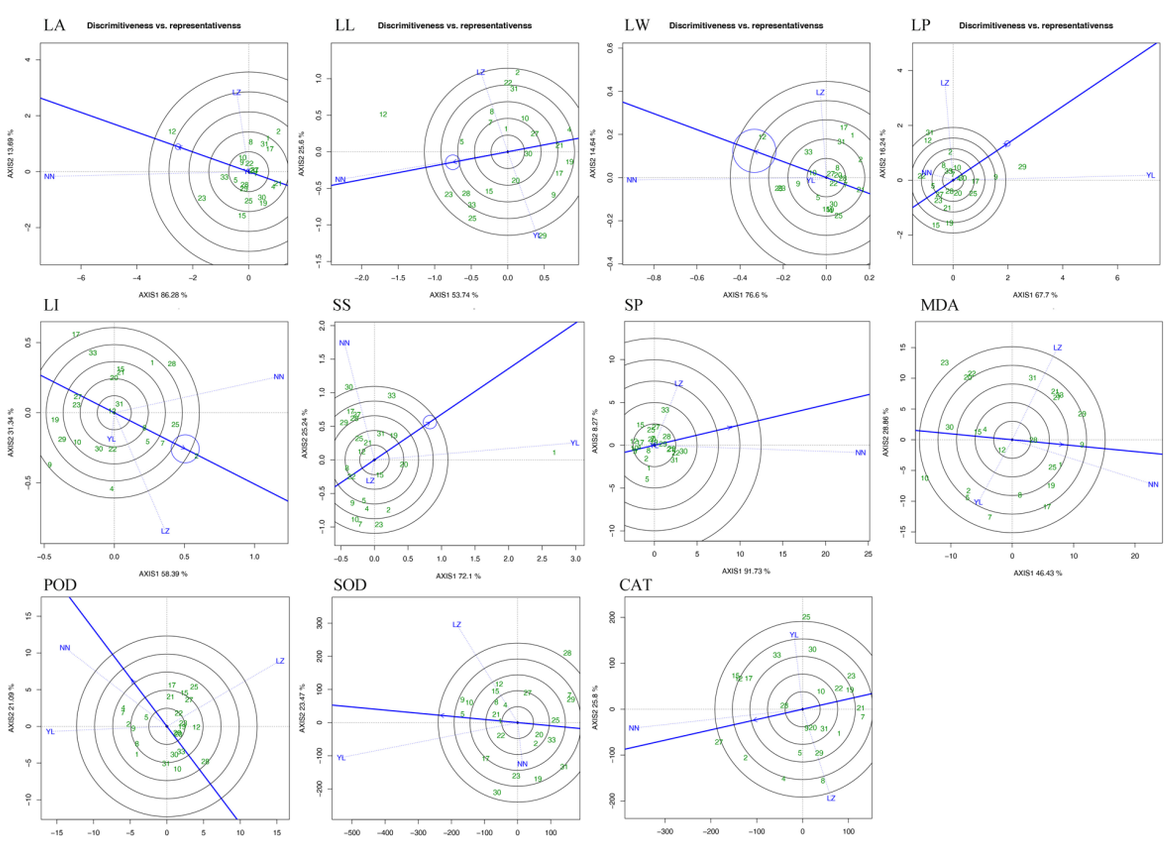


图 4　Discrimination vs Representativeness 双标图

Fig. 4　Discrimination vs. Representativeness biplot

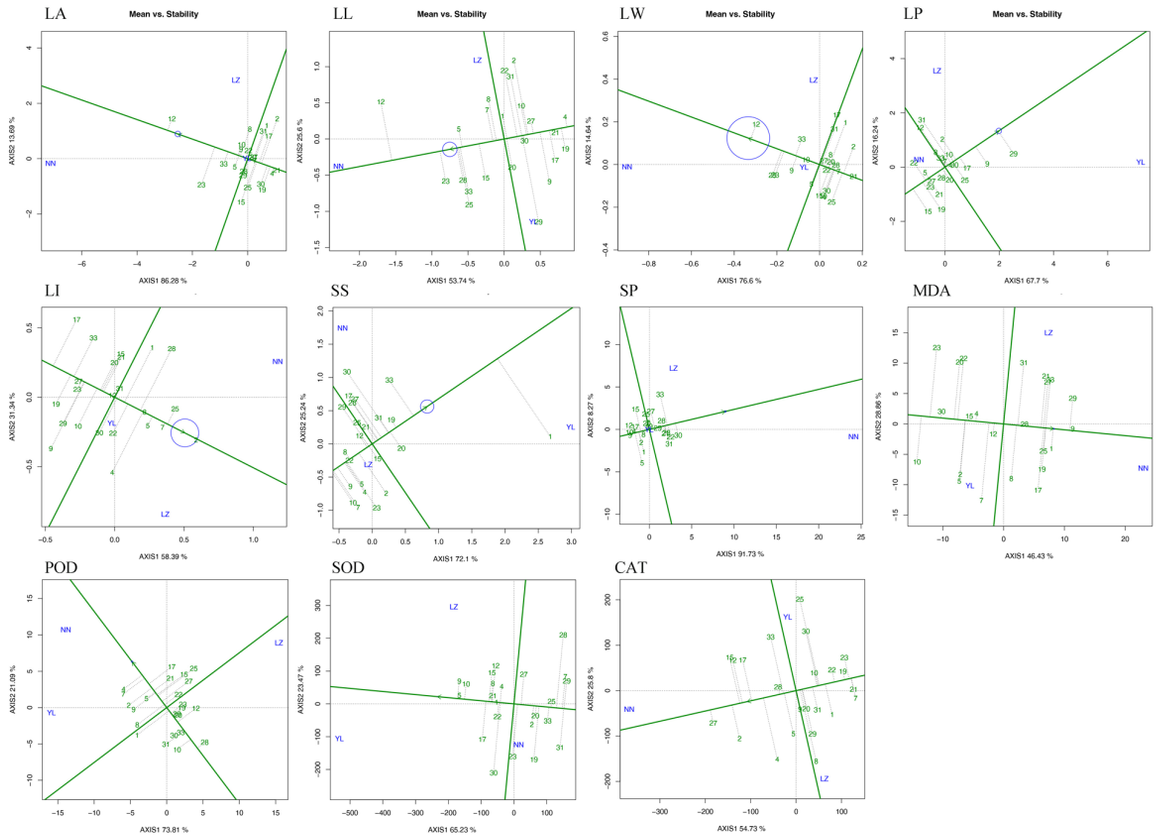


图 5 Mean vs Stability 双标图

Fig. 5 Mean vs Stability biplot

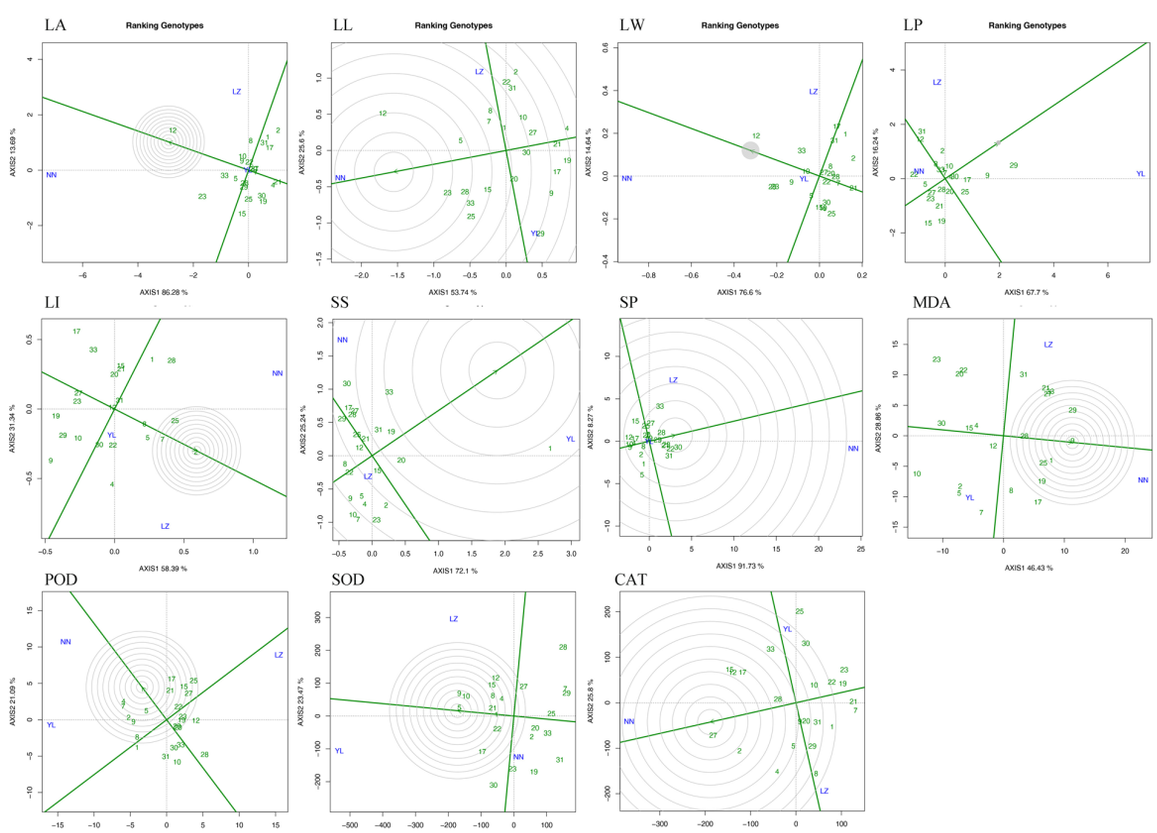


图 6 Ranking Genotypes 双标图

Fig. 6 Ranking Genotypes biplot

不同试点的叶功能性状分化，正是红锥通过调整自身叶形态、优化保护酶系统活性以及调节渗透调节物质含量等策略来应对环境胁迫，维持正常生理代谢功能，这符合林木抗逆型的“表型可塑性”调节机制。

从遗传变异特征来看，红锥叶功能性状呈典型的“种源内变异为主、种源间低分化”群体特征。叶形态性状方面，种源间变异系数为3.30% ～ 8.96%，略低于15年生成熟林（3.20% ～ 15.60%）[7]；而种源内家系间变异系数为10.79% ～ 27.11%，虽低于15月龄幼苗（11.30% ～ 40.80%）[28]，但仍显著高于其种源水平变异。叶生理性状同样表现相近趋势，种源内家系间变异幅度（7.78% ～ 35.68%）明显大于种源间（3.18% ～ 24.04%），且整体低于1年生幼苗（11.58% ～ 52.97%）[9]。这一变异模式与厉启国等[29]、张凤良等[30]基于遗传方差分量估计的研究结论一致，即红锥叶功能性状的遗传方差主要来源于家系间。综上，在种子园自由授粉子代群体中，红锥叶功能性状遗传改良潜力主要蕴藏于家系层次，将家系作为红锥叶功能性状遗传改良的基本单元，不仅能充分利用其丰富的遗传变异，还可借助其表型可塑性增强对不同推广环境的适应能力，对构建兼具高光效与强抗逆性的红锥良种选育具有重要意义。

环境驱动因子分析表明，热量条件是调控红锥叶功能性状变异的关键环境因子。EXT在多数叶形态性状（叶周长除外）的环境因子相对重要性排序中位列前三，MWMT、RH也在多个叶形态性状中排序靠前，共同反映热量因子对红锥叶片形态构建的主导作用。DD18则在多数生理性状（超氧化物歧化酶、过氧化氢酶除外）中具有较高排序。考虑到各试验点水热均满足红锥生长基本需求（MAP= 1 200 ～ 2 000 mm，MAT=18 ～ 24 ℃[31]），说明在非水热限制环境中，热量因子对红锥叶形态构建和生理代谢的调控作用更突出。

3.1.2 基因型与环境互作育种应用价值

林木生长表现受多因素协同调控，除了受遗传基础、环境因子（地形、气候、土壤等）影响外，G×E同样发挥关键作用。在G×E影响下，不同种源和家系的各项生长表现和环境适应机制存在显著差异。环境因子相对重要性结果与张方秋等[32]的研究结论一致，红锥叶片特性呈现与经度、海拔显著相关的地理变异模式：来源于经度偏西、海拔较高、温度较低的种源叶片较为宽大。这种地理变异可能源于两方面，一是因经度、海拔差异导致的水热条件异质性，直接调控叶片功能性状；二是海拔差异显著影响土壤根际的微生物群落，间接影响根系养分吸收效率[33]。红锥通过调控自身叶功能性状来适应环境的变化，这是其表型可塑性在生态适应中的重要表现。此外，有些环境因子虽然不直接作用于植物叶的生长过程，但可以通过“因子链”间接影响其生长。不同叶功能性状间的协同作用和环境因子间的协同调控，共同塑造了红锥叶特定的生态适应策略。

叶形态性状遗传力分析中，单环境试验家系遗传力为0.02 ～ 0.85，与前人研究的近龄杜仲*Eucommia ulmoides*[34]遗传力水平相当，多环境试验家系遗传力为0.03 ～ 0.25，出现明显下降；叶生理性状的单环境试验家系遗传力为0.12～0.92，多环境试验家系遗传力范围为0.10 ～ 0.14，同样出现显著下降。上述规律表明，红锥叶功能性状在多环境试验中存在G×E效应，高环境（E）、G×E方差显著降低了跨地点叶功能性状的遗传力[35]。这一结果与木本植物G×E效应的普遍研究规律一致，高山栎*Quercus brantii*叶形态特征在6个环境差异显著的样地中显示出遗传、海拔、气候等因素及其相互作用的显著影响[36]；曹羊[37]测定水曲柳*Fraxinus mandshurica*杂交种生理性状同样发现，不同无性系在不同试验点的抗寒能力存在明显差异。上述研究进一步证明，G×E直接干扰了植物育种目标性状（资源利用效率、抗逆性等）选择的精准估算。

众多研究表明，因子分析模型对于做出育种群体的选择和生产群体的部署决策十分有效[35]，BLUP-GGE双标图克服了环境异质性问题，被逐渐应用于林木育种推广的G×E分析。两者结合，基于BLUP值的因子分析筛选出的各试点排名前20%的家系是特异性适应该地点的优良家系；BLUP-GGE双标图进一步识别兼具高产、稳产的广适性优良基因型。因此，基于因子分析和BLUP-GGE联合分析的多环境试验种植计划，能够最大程度揭示特定地点的最佳遗传（即特异适应性基因型以适应目标种植区域）和广适性基因型，并根据育种需求选择合适的基因型[38]。

叶功能与生长性状的联合分析证实二者存在遗传协同性，但该协同关系受到G×E的强烈调控，表明不同类别性状同时改良存在一定难度[39-40]。然而，各试点普遍存在两类性状重叠的优良家系，证实部分家系将高光效与强抗逆的叶功能稳定转化为速生潜力，这为多性状协同改良提供了遗传基础。性状间的协同选择效率呈现明显的环境梯

度（玉林＞柳州＞南宁），玉林点的高重叠率（50.00%）反映该环境更有利于叶功能向生长转化；而南宁点的低重叠率（0.00%）则暗示该环境可能存在其他未测定的逆境胁迫（如土壤条件或周期性高温），导致家系在适应策略上出现分化。

此外，本研究观测到红锥自由授粉子代间种源信号微弱的现象（种源、种源与地点交互效应方差分量近于 0.000），原因可能在于其自身生殖生物学特性与种子园的人工环境共同作用。红锥为雌雄同株异花的风媒异交树种 [41]，具有花期集中 [42]、近亲抑制且缺乏花粉特异性选择 [43-44] 等特征，天然具有高效基因流。而种子园将不同地理来源的红锥亲本汇集，彻底打破了自然状态下的地理隔离，形成了高度随机交配的授粉环境，促使父本花粉贡献高度均质化，从而在子代家系水平上显著稀释了母本（种源）的固有遗传差异。李娜 [45]、杨袁木 [46] 的 SSR、ISSR 分子标记研究，也从基因层面印证了红锥种群间的广泛基因流。因此，本研究观测到的“种源间低分化”恰是种子园自由授粉子代的典型遗传特征，它并非否定种源的价值，而是揭示了在优化的人工育种体系中，家系选择比种源选择更具效率。

3.2 结 论

1）红锥种子园自由授粉子代叶功能性状存在显著地点差异，遗传变异主要存在于家系层次，种源间分化较弱，表明在家系水平进行选择可获得良好改良效果。

2）基于 BLUP 值的因子分析及 GGE 分析，可分别筛选出各试验点特异适应性与多地点广适性的优良家系；南宁试验点是鉴定红锥叶功能性状优良基因型的理想场所。

3）基因型与环境交互作用（G×E）显著影响红锥叶功能性状，显著降低了其跨地点的遗传力，且影响叶功能与生长性状的遗传协同性；热量因子为驱动叶形态构建与生理代谢空间变异的关键环境因子。

3.3 展望与建议

本研究主要存在两方面局限：一方面，缺少实地气候观测数据与土壤指标支持，难以系统解析环境因子对红锥叶片功能性状的协同调控机制；另一方面，本研究虽然分析了叶功能与生长性状的关联，但尚未构建包含二者的综合选择指数，限制了多性状协同育种策略的优化。后续研究应加强环境因子的实地监测，并构建叶功能性状与生长性状的综合评价体系，为红锥高世代育种提供更精准的理论依据与材料支撑。

参考文献：

[1] 任雲雲 , 李雪 , 崔自杰 , 等 . 中国大径材人工林培育研究进展 [J]. 世界林业研究 ,2024,37(3):86-93.
Ren Y Y, Li X, Cui Z J, et al. Research progress in cultivation of large-diameter timber plantation in China[J]. World Forestry Research,2024,37(3):86-93.

[2] Yan L, Wen Y G, Zhou X G, et al. Adding *Castanopsis hystrix* to a *Pinus massoniana* plantation changed leaf phosphorus and nitrogen investment and soil nitrogen concentrations[J]. Plant and Soil,2024,496:31-49.

[3] Chen B H, Zhang J, Xie W W, et al. *Betula alnoides* admixed with *Castanopsis hystrix* or *Cunninghamia lanceolata* from two reforestation case studies in southeast China[J]. Indian Journal of Agricultural Research,2022,56(5):557-561.

[4] 黄彩枝 . 不同混交比例对马尾松 - 红锥混交林生长特性和生物生产力的影响 [D]. 南宁 : 广西大学 ,2019:4-7.
Huang C Z. Effect of different mixing ratio on growth characteristics and biomass productivity of *Pinus massoniana-Castanopsis hystrix* mixed forest[D]. Nanning: Guangxi University,2019:4-7.

[5] 李娜 , 杨袁木 , 徐放 , 等 . 红锥优树无性系群体表型变异研究及综合选择 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(8):73-84.
Li N, Yang Y M, Xu F, et al. Phenotypic variation study and comprehensive selection of elite clonal populations of *Castanopsis hystrix*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(8):73-84.

[6] 易敬林 , 韦长江 , 吴木军 , 等 . 红锥地理种源在桂中的生长表现 [J]. 林业与环境科学 ,2019,35(1):29-35.
Yi J L, Wei C J, Wu M J, et al. Growth performance of *Castanopsis hystrix* geographical provenance in central Guangxi[J]. Forestry and Environmental Science,2019,35(1):29-35.

[7] 李娜 , 杨袁木 , 李子玥 , 等 . 不同种源红锥叶片表型变异分析 [J]. 亚热带植物科学 ,2023,52(4):318-326.
Li N, Yang Y M, Li Z Y, et al. Variation analysis of leaf phenotypic in different provenance of *Castanopsis hystrix*[J]. Subtropical Plant Science,2023,52(4):318-326.

[8] 谭长强 , 申文辉 , 刘秀 , 等 . 基于生理生化指标选择红锥二代优良家系 [J]. 广西植物 ,2019,39(10):1342-1349.
Tan Z Q, Shen W H, Liu X, et al. Seedling selection of the second superior families of *Castanopsis hystrix* based on the analysis of physiological indices[J]. Guihaia,2019,39(10):1342-1349.

[9] 申文辉 , 谭长强 , 劳庆祥 , 等 . 红锥优树二代家系抗逆性苗期选择研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学),2019,39(2):11-17.

Shen W H, Tan Z Q, Lao Q X, et al. Seedling selection of stress resistance in the 2nd superior families of *Castanopsis hystrix*[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 2019,39(2):11-17.

[10] Li X, Aguila L C R, Luo J C, et al. Carbon storage capacity of *Castanopsis hystrix* plantations at different stand-ages in south China[J]. Science of the Total Environment,2023,894:164974.

[11] 付文琦 . 银杏半同胞家系苗期生长、生理生化特性分析及速生家系选择 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2018:10-37.
Fu W Q. The analysis of seedling growth, physiological, biochemical characteristics and fast-growing families selection of *Ginkgo biloba* half-sib families[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University,2018:10-37.

[12] 曹峰 . 添加外源硅酸钠对红锥幼苗铅胁迫的影响 [D]. 南宁 : 广西大学 ,2020:18-30,36-38.
Cao F. Effect of exogenous sodium silicate on lead stress in *Castanopsis hystrix* Mig. seedlings[D]. Nanning: Guangxi University,2020:18-30,36-38.

[13] Li X, Li Y F, El-Kassaby Y A, et al. Diverse leaf functional and phenotypic traits in hybrid oak individuals: unveiling genetic variation, adaptation, and evolutionary potential within *Quercus* species[J]. Forest Ecology and Management,2024,561:121830.

[14] Sauvadet M, Dickinson A K, Somarriba E, et al. Genotype-environment interactions shape leaf functional traits of cacao in agroforests[J]. Agronomy for Sustainable Development,2021,41:31.

[15] Cullis B R, Jefferson P, Thompson R, et al. Factor analytic and reduced animal models for the investigation of additive genotype-by-environment interaction in outcrossing plant species with application to a *Pinus radiata* breeding programme[J]. Theoretical and Applied Genetics,2014,127(10):2193-2210.

[16] Gauch H G, Piepho H P, Annicchiarico P. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE: further considerations[J]. Crop Science,2008,48(3):866-889.

[17] Yan W K, Hunt L A, Sheng Q L, et al. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE Biplot[J]. Crop Science,2000,40(3):597-605.

[18] Ling J J, Xiao Y, Hu J W, et al. Genotype by environment interaction analysis of growth of *Picea koraiensis* families at different sites using BLUP-GGE[J]. New Forests,2021,52:113-127.

[19] 黄帆 , 徐少东 , 肖明军 , 等 .11 年生马尾松自由授粉家系生长变异及优树选择 [J]. 湖南林业科技 ,2026,53(2):92-99.
Huang F, Xu S D, Xiao M J, et al. Growth variation and elite tree selection of 11-year-old open-pollinated families of *Pinus massoniana*[J]. Hunan Forestry Science & Technology, 2026,53(2):92-99.

[20] 何妙玲 , 朱昱桦 , 刘建中 , 等 . 奥维互动地图与 MapGIS 数据交互技巧及其应用 [J]. 贵州地质 ,2023,40(3):273-283.
He M L, Zhu Y H, Liu J Z, et al. Interaction skill of Ovital map and MapGIS and its application[J]. Guizhou Geology,2023,40(3): 273-283.

[21] Wang T L, Wang G Y, Innes J L, et al. ClimateAP: an application for dynamic local downscaling of historical and future climate data in Asia Pacific[J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2017,4(4):448-458.

[22] Kong L, Tan Z Q, Chen L J, et al. The contribution of open pollination between seed trees to the maternally inherited adaptation and growth of progeny in the first-generation seed orchard of *Castanopsis hystrix*[J]. Genetic Resources and Crop Evolution,2025,72(7):8335-8354.

[23] 林上平 , 柯宇鑫 , 邓先俊 , 等 . 板栗林不同生境下八月竹叶片形态可塑性分析 [J]. 世界竹藤通讯 ,2022,20(3):43-48.
Lin S P, Ke Y X, Deng X J, et al. Morphological plasticity of *Chimonobambusa szechuanensis* leaf in different habitats of *Castanea mollissima* forests[J]. World Bamboo and Rattan,2022, 20(3):43-48.

[24] 陈金磊 , 许峻模 , 温远光 , 等 . 不同来源桉树人工林叶片性状与林分蓄积量研究 [J]. 安徽农业科学 ,2025,53(2):109-116.
Chen J L, Xu J M, Wen Y G, et al. Study on leaf traits and stand volume of different *Eucalyptus* plantations from different sources[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences,2025,53(2): 109-116.

[25] 李佩佩 . 红砂 *Reaumuria soongorica* 抗旱家系早期选择方法研究 [D]. 兰州 : 甘肃农业大学 ,2020:2-3.
Li P P. Study on early selection of drought-resistant families of *Reaumuria soongorica*[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University,2020:2-3.

[26] 谢飞 , 郭星 , 曹秀文 , 等 . 白龙江干热河谷华西小石积抗旱性优良家系的早期选择 [J]. 分子植物育种 ,2024,22(1):258-267.
Xie F, Guo X, Cao X W, et al. Early selection of drought resisting superior families of *Osteomeles schwerinae* in the Bailongjiang river[J]. Molecular Plant Breeding,2024,22(1): 258-267.

[27] He Z Q, He C X, Zhang Z B, et al. Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress[J]. Colloids Surfaces B: Biointerfaces,2007,59(2):128-133.

[28] 徐放 , 张卫华 , 杨晓慧 , 等 . 红锥 2 代种子园半同胞子代苗生长差异分析 [J]. 林业与环境科学 ,2020,36(5):28-33.
Xu F, Zhang W H, Yang X H, et al. Growth difference analysis of half-sib progeny seedlings on the 2nd generation seed orchard for *Castanopsis hystrix*[J]. Forestry and Environmental Science, 2020,36(5):28-33.

[29] 厉启国 , 蒋维昕 , 谭长强 , 等 . 红锥叶片功能性状对地理环境因子的响应 [J]. 广西植物 ,2025,45(4):773-786.
Li Q G, Jiang W X, Tan Z Q, et al. Response of functional traits of *Castanopsis hystrix* leaves to geographic environmental factors[J]. Guihaia,2025,45(4):773-786.

[30] 张凤良 , 张方秋 , 潘文 , 等 .17 个红锥种源叶片性状变异分析 [J]. 广东林业科技 ,2011,27(3):20-26.
Zhang F L, Zhang F Q, Pan W, et al. Variation analysis on leaf traits of 17 *Castanopsis hystrix* provenances[J]. Guangdong Forestry Science and Technology,2011,27(3):20-26.

[31] 丘小军 , 朱积余 , 蒋燚 , 等 . 红锥的天然分布与适生条件研究 [J]. 广西农业生物科学 ,2006,25(2):175-179.
Qiu X J, Zhu J Y, Jiang Y, et al. Study on natural distribution and adaptability of *Castanopsis hystrix*[J]. Journal of Guangxi Agricultural and Biological Science,2006,25(2):175-179.

[32] 张方秋 , 梁东成 , 杨胜强 , 等 . 红锥天然分布区表型变异研究 [J]. 浙江林业科技 ,2006,26(1):1-9.
Zhang F Q, Liang D C, Yang S Q, et al. Study on phenotype variation of *Castanopsis hystrix* at natural distribution[J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology,2006,26(1):1-9.

[33] Xue G Y, Xiong J F, Tang L, et al. Effects of different altitudes on *Castanopsis hystrix*, the top community-building species in southern subtropical China: rhizospheric soil chemical properties and soil microbiota[J]. Forests,2024,15:187.

[34] 邓鹏 . 杜仲重要性状遗传参数估算与多目标育种研究 [D]. 杨凌 : 西北农林科技大学 ,2022:37-39.
Deng P. Estimation of genetic parameters of important traits and investigation of multi-objective breeding of *Eucommia ulmoides* Oliver[D]. Yangling: Northwest A & F University,2022:37-39.

[35] Li Y J, Suontama M, Burdon R D, et al. Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application[J]. Tree Genetics & Genomes,2017,13:60.

[36] Soheili F, Heydari M, Woodward S, et al. Adaptive plasticity of morphological and anatomical traits of Brant's oak (*Quercus brantii* Lindl.) leaves under different climates and elevation gradients[J]. Forest Science and Technology,2023,19(2):96-104.

[37] 曹羊 . 水曲柳 × 大叶白蜡优良 F_1 选择及 *FmTCP21* 基因抗寒机制研究 [D]. 哈尔滨 : 东北林业大学 ,2024:49-60.
Cao Y. Study on the F_1 selection of *Fraxinus mandshurica* Rupr.×*Fraxinus americana* Linn. and the cold resistance mechanism of *FmTCP21* gene[D]. Harbin: Northeast Forestry University,2024:49-60.

[38] Deng B, Cao Y N, Fang S Z, et al. Variation and stability of growth and leaf flavonoid content in *Cyclocarya paliurus* across environments[J]. Industrial Crops & Products,2015,76:386-393.

[39] Hong Z, Fries A, Wu H X. High negative genetic correlations between growth traits and wood properties suggest incorporating multiple traits selection including economic weights for the future *Scots pine* breeding programs[J]. Annals of Forest Science, 2014,71:463-472.

[40] Ismael A, Klápště J, Stovold G T, et al. Genetic Variation for Economically Important Traits in *Cupressus lusitanica* in New Zealand[J]. Frontiers in Plant Science,2021,12:651729.

[41] Gao J, Liu Z L, Zhao W, et al. Combined genotype and phenotype analyses reveal patterns of genomic adaptation to local environments in the subtropical oak *Quercus acutissima*[J]. Journal of Systematics and Evolution,2020,59(3):541-556.

[42] Araye Q, Yahara T, Satake A. Latitudinal cline of flowering and fruiting phenology in Fagaceae in Asia[J]. Biotropica,2023,55: 227-285.

[43] Gerber S, Chadœuf J, Gugerli F, et al. High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe[J]. PLoS one, 2014,9(1):e85130.

[44] Ke M, Si H Y, Qi Y L, et al. Characterization of pollen tube development in distant hybridization of Chinese cork oak (*Quercus variabilis* L.)[J]. Planta,2023,258:110.

[45] 李娜 . 红锥重要性状全基因组关联分析及核心种质构建 [D]. 广州 : 仲恺农业工程学院 ,2023:14-25.
Li N. Genome-wide association analysis of important traits of *Castanopsis hystrix* and construction of core collection[D]. Guangzhou: Zhongkai University of Agriculture and Engineering, 2023:14-25.

[46] 杨袁木 . 红锥种质资源 SSR 遗传多样性及其与表型性状的关联分析 [D]. 广州 : 华南农业大学 ,2023:9-28.
Yang Y M. Genetic diversity based on SSR and its association analysis with phenotypic traits in germplasm resources of *Castanopsis hystrix*[D]. Guangzhou: South China Agricultural University,2023:9-28.

[本文编校：吴 彬]