

云杉属 7 个种针叶性状种间和种内变异分析

胡勐鸿^{1,2}, 贾子瑞¹, 李青粉¹, 王军辉^{1*}, 雷曙光², 王海仓²

(1 中国林业科学院林业科学研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 2 甘肃省小陇山林业实验局林业科学研究所, 甘肃天水 741022)

摘 要:以沙坝国家云杉/落叶松良种基地苗圃的云杉属 7 个种(2007 年移栽的欧洲云杉、西加云杉、红皮云杉、黑云杉、蓝云杉、白云杉和恩氏云杉)实生苗 1 a 针叶为对象, 研究种间和种内针叶性状的遗传差异, 为云杉苗期识别和进行适应性评价提供依据。结果表明: (1) 云杉种间针叶长、宽、长/宽、鲜重、干重、冬季含水率差异达显著水平, 且云杉针叶性状种间和种内都存在着丰富的遗传变异。(2) 7 个云杉种间针叶性状的变异系数从大到小依次为鲜重(47.65%)>干重(40.94%)>宽(24.98%)>长(22.39%)>长/宽(21.32%)>冬季含水率(12.75%), 鲜重的变异系数最大, 冬季含水率是最稳定的性状。(3) 种内白云杉的鲜重、干重的变异系数最大, 分别为 50.85% 和 38.01%, 蓝云杉针叶冬季含水率变异系数最小, 为 2.11%。(4) 针叶性状间除长/宽与鲜重、干重、冬季含水率不相关外, 其余性状间呈极显著相关关系; 除针叶长/宽与苗高、当年高生长量不相关外, 其余针叶性状与树高、当年高生长量呈显著或极显著正相关关系。(5) 种间针叶干重与针叶长、宽回归方程的决定系数在 0.793~0.993 间, 根据针叶长指标将 7 个云杉种划分为 3 类, 并可根据云杉针叶长、宽、长/宽、鲜重、干重、颜色和气孔带等性状进行苗期识别和选择。

关键词: 云杉属; 种间; 种内; 针叶性状

中图分类号: Q348

文献标志码: A

Interspecific and Intraspecific Variation of Needle Character of Seven *Picea* Species

HU Menghong^{1,2}, JIA Zirui¹, LI Qingfen¹, WANG Junhui^{1*}, LEI Shuguang², WANG Haicang²

(1 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2 Forestry Research Institute of Xiaolongshan Experiment Bureau of Gansu Province, Tianshui, Gansu 741022, China)

Abstract: In order to build foundation for spruce identification in seedling stage and evaluation of adaptability, one year old seedlings from seven species of *Picea* were selected to study the interspecific and intraspecific genetic variation of basic needle morphological characters. The results showed that: (1) Needle length, needle width, needle length/width, fresh weight, dry weight and moisture content in winter differed significantly among species. There were abundant genetic variations within and among the seven species. (2) The coefficient of variation of needle characters as follows: the fresh weight (47.65%)>dry weight (40.94%)>needle width (24.98%)>needle length (22.39%)>needle width/length (21.32%)>moisture content in winter (12.75%), the coefficient of variation of fresh weight was the largest, and the moisture content in winter was the most stable character. (3) To white spruce, the intraspecific variation coefficient of fresh

收稿日期: 2013-03-04; 修改稿收到日期: 2013-10-30

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划课题(2012BAD01B01)

作者简介: 胡勐鸿(1965—), 男, 工程师, 主要从事林木良种选育研究。E-mail: hmh831125@163.com

* 通信作者: 王军辉, 研究员, 博士生导师, 主要从事云杉、楸树遗传育种研究。E-mail: wangjh808@sina.com

weight and dry weight was the largest, was 50.85% and 38.01%, respectively. The coefficient variation of needle moisture content in winter of blue spruce was the smallest (2.11%). (4) There were very significant correlations among the six indices mentioned above except for needle length/width with fresh weight, dry weight and moisture content in winter. The relationship of each needle character and height, seedling height growth were significant or very significant excepting needle length/width. (5) The determination coefficients of needle dry weight and needle length, needle width were between 0.793~0.993. Seven species could be divided into three categories according to the needle length, and their seedlings could be identified and selected according to needle length, width and length/width, fresh weight, color and stomatal band.

Key words: *Picea*; interspecific; intraspecific; needle trait

云杉针叶是树体的主要构件,是进行光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的主要器官,是完成能量合成与代谢的主要场所。云杉属(*Picea*)的针叶到目前为止已经做过许多研究,例如针叶化学成分的提取^[1-7]、群体间营养元素的变异^[8]、群体间表型性状的地理变异模式^[9-11]、显微结构的观察^[12]以及生物量、光合特性、抗污染和分类学特征等^[13-18],但是种间针叶性状的比较研究未见报道。针叶作为树体的一个表型器官,虽受外界环境影响较大,但形态特征在属内相对稳定,云杉针叶长、宽、长/宽等性状可作为苗期识别的主要依据。植物的表型多样性是遗传多样性和环境多样性的综合体现^[19],表型性状是环境与遗传因素共同作用的结果,植物形态特征的变异有其固有的遗传基础,受遗传与环境的综合作用,形态特征变化常常可作为遗传变异的表征之一。许多针叶树种研究者通过分析针叶、球果和种子的表型性状来探讨性状变异、分化及其与环境因子的关系^[20-22]。利用表型性状研究植物遗传多样性具有简便、快速和节省费用等优点,至今仍然是重要而且有效的方法^[23]。针叶是对环境因子最敏感的器官,环境因子通过对针叶长、宽、鲜重等性状大小的影响,就影响到苗木根系发育和生长。因此,对云杉种间、种内针叶性状的研究,可以初步了解环境因子对云杉种间、种内生长性状的影响。与过去各地分散取材不同,本研究以沙坝国家云杉/落叶松良种基地苗圃的云杉属7个种为对象,研究种间和种内针叶性状的遗传差异,为云杉苗期识别和进行适应性评价提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验地自然概况

沙坝国家云杉/落叶松林木良种基地隶属甘肃省天水市秦州区娘娘坝镇。海拔1560~2019 m,年均气温7.2℃、极端最高气温32℃、极端最低气温-27℃、年均降水量1012.2 mm,≥10℃的有效

积温2480℃,无霜期154~185 d。

试验地设在沙坝国家云杉/落叶松良种基地苗圃,苗圃地势平坦、开阔、光照充足。土壤为山地褐土,肥力中等。土壤有机质2.07%~4.36%,含N 0.16%~0.32%,含P 0.18%~0.24%,有效N 8.86~15.45 mg/100g土,有效P₂O₅ 6.15~30.90 mg/kg,有效K₂O>100 mg/kg,pH 6.5左右。

1.2 试验材料

试验材料取自沙坝国家落叶松/云杉良种基地的2007年移栽的欧洲云杉(*P. abies*)、西加云杉(*P. sitchensis*)、红皮云杉(*P. koraiensis* Nakai)、黑云杉(*P. mariana*)、蓝云杉(*P. pungens*)、白云杉(*P. glauca*)、恩氏云杉(*P. englensis*)等7个种实生苗1 a针叶,苗龄9 a。

1.3 试验方法

为减少环境误差,试验地选在地势平坦,水、肥、光照等条件基本一致的沙坝苗圃。参试云杉种按种随机布置,株行距50 cm×50 cm,适时锄草,不做施肥、灌水处理。观察在自然状态下云杉针叶性状的变异及其适应性。

2011年12月22~23日,随机选取无机械损伤和病虫害、正常生长的欧洲云杉、白云杉各12个单株,蓝云杉6个单株、其余云杉种9个单株,共计66个单株作为取样的单株。取样的单株平均高和当年高生长量分别为欧洲云杉2.27 m、68.3 cm,白云杉1.31 m、41.2 cm,黑云杉1.08 m、32.6 cm,恩氏云杉0.89 m、24.9 cm,红皮云杉1.01 m、33.7 cm,西加云杉1.42 m、36.6 cm,蓝云杉1.27 m、35.7 cm。

针叶取样部位和方法:每个单株从当年高生长量1/2处10~15 cm范围内,用单面刀片从每株苗木枝条上削取完整的90枚针叶(每30枚针叶为1次重复),针叶采取后立即装入自封袋内防止水分散失。

数据采集:采用电子游标卡尺测量每枚针叶长和宽(最宽处),精度0.01 mm。用电子天平称取每

个重复(30 枚)针叶的鲜重和干重,精度 0.001 g。在烘干箱中 105 ℃烘干 3 h,然后 75 ℃恒温烘干 72 h 后测定每个重复针叶的干重。计算针叶长/宽和含水率。

1.4 统计分析方法

数据采用 SPSS 16.0 进行方差分析(ANOVA)、多重比较(Tukey HSD^{*})、相关分析(Person Correlation)和聚类分析。对针叶干重 y_i (i 为云杉种)与针叶长 x_l 、针叶宽 x_w 进行了线性回归。方差分析时百分率做了反正弦转换。

2 结果与分析

2.1 云杉种间针叶基本形态特征

欧洲云杉针叶呈黄绿色、柔软、先端钝、6~7 条白色连续气孔线;西加云杉针叶白绿色、较硬、先端极尖、针叶背被白粉、气孔线明显,有 8~10 条;红皮云杉针叶呈暗红色、坚硬,先端较尖,有 5~6 条不连续气孔线;蓝云杉针叶呈蓝绿色、柔软、先端较尖、气孔线 8 条;黑云杉针叶呈墨绿色、针叶软、先端钝、有 2~3 条不连续的气孔线;白云杉和恩氏云杉针叶颜色接近,呈灰绿色,恩氏云杉针叶先端较尖、有 6 条气孔线,白云杉先端钝、有 4 条气孔线。

2.2 云杉针叶性状的种间和种内变异

经方差分析,7 个云杉种间针叶长($F=942.222$, $P<0.05$)、宽($F=709.351$, $P<0.05$)、长/宽($F=114.273$, $P<0.05$)差异均达到显著水平。

多重比较结果(表 1)表明,针叶长除在欧洲云杉、西加云杉和蓝云杉间差异不显著外,在其余种间差异均达显著水平。针叶长从大到小依次为:红皮云杉>西加云杉>蓝云杉>欧洲云杉>白云杉>恩氏云杉>黑云杉。针叶宽从大到小依次为:欧洲云杉>蓝云杉>红皮云杉>西加云杉>白云杉>恩氏云杉>黑云杉,西加云杉和红皮云杉针叶宽差异不显著外,其余种间针叶宽均差异显著。针叶长/宽从大到小依次为:红皮云杉>西加云杉>黑云杉>恩氏云杉>蓝云杉>白云杉>欧洲云杉,并在西加云杉和红皮云杉差异不显著,黑云杉、蓝云杉、恩氏云杉差异不显著,其余种间长/宽均差异显著。

红皮云杉针叶最长,平均为 19.22 mm,欧洲云杉针叶最宽,平均为 0.904 mm,黑云杉针叶长、宽最小,平均分别为 11.510 mm 和 0.515 mm。蓝云杉针叶长/宽最小,平均为 21.327。针叶长、宽、长/宽表征了云杉针叶的基本形态特征,不同云杉种针叶长、宽、长/宽在同一环境条件下差异显著,表明不

同云杉针叶形态特征除环境影响外主要受遗传控制。

变异系数的大小表明了性状的离散程度,变异系数越大,表示其值的离散程度越大,具有丰富的遗传变异,变异系数越小,表明性状较稳定。从表 1 可以看出,7 个云杉种间针叶长、宽、长/宽 3 个性状总体变异系数表现为针叶宽(24.98%)>针叶长(22.39%)>针叶长/宽(21.32%),变幅分别为 0.29~1.91 mm、5.60~28.88 mm、7.18~57.13。针叶长、宽的变异系数较大,表明云杉针叶在生长过程中,环境因子对针叶长、宽的影响较大,而针叶长/宽的变异系数最小,不论云杉种间针叶长、宽的大小如何变化,但是针叶长/宽具有稳定性,能够表征云杉针叶基本形态特征,是比较稳定的性状。

7 个云杉种内针叶长、宽的变异系数均小于总体变异系数,红皮云杉、黑云杉和恩氏云杉针叶长/宽的变异系数大于总体变异系数,分别为 24.19%、22.67%和 21.69%。其中针叶长的变异系数以白云杉和黑云杉最大,分别为 21.56%和 17.58%。西加云杉和红皮云杉的针叶宽变异系数最大,分别为 23.28%和 23.20%。而蓝云杉针叶长、长/宽的变异系数最小,分别为 7.79%和 13.76%,针叶宽的变异系数为 14.42%,仅大于恩氏云杉(13.61%)。蓝云杉针叶性状是 7 个云杉种中最稳定的。表明针叶长、宽、长/宽丰富的遗传变异不仅存在于种间,而且存在于种内。不同种针叶长、宽、长/宽变异系数大小次序不同。7 个云杉种中恩氏云杉和白云杉针叶长的变异系数大于针叶宽,表明针叶长的遗传变异较针叶宽丰富;欧洲云杉、西加云杉、红皮云杉、黑云杉和蓝云杉针叶宽的变异系数大于针叶长,表明针叶宽的遗传变异比针叶长丰富。

2.3 云杉针叶鲜重、干重及含水率性状的种间和种内变异

方差分析结果(表 2)表明:7 个云杉种间针叶鲜重($F=34.096$, $P<0.05$)、干重($F=34.709$, $P<0.05$)、冬季含水率($F=25.465$, $P<0.05$)差异达显著水平。

针叶鲜重从大到小分别依次为:蓝云杉>欧洲云杉>红皮云杉>白云杉>西加云杉>恩氏云杉>黑云杉,针叶干重从大到小分别依次为蓝云杉>红皮云杉>欧洲云杉>白云杉>西加云杉>恩氏云杉>黑云杉;针叶冬季含水率从大到小依次分别为欧洲云杉>蓝云杉>西加云杉>红皮云杉>恩氏云杉>白云杉>黑云杉。多重比较结果表明欧洲云杉、

表 1 云杉种间针叶长、宽、长/宽多重比较

Table 1 Multiple comparison of the length,width and the ration of length to width among seven *Picea* species

种 Species	样本数 Number of samples	长 Length/mm			宽 Width/mm			长/宽 Length/width		
		均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%	均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%	均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%
欧洲云杉 <i>P. abies</i>	1 080	18.189±2.675b	10.41~28.88	14.70	0.904±0.138a	0.57~1.91	15.24	20.479±3.910d	10.06~37.16	19.09
西加云杉 <i>P. sitchensis</i>	810	18.504±2.669b	9.76~25.24	14.43	0.779±0.181b	0.32~1.50	23.28	24.491±4.408a	11.22~57.13	18.00
红皮云杉 <i>P. koraiensis</i> Nakai	811	19.222±2.959a	12.07~24.83	15.39	0.799±0.185b	0.41~1.45	23.20	25.003±6.049a	12.85~53.17	24.19
黑云杉 <i>P. mariana</i>	810	11.510±2.023e	7.99~17.31	17.58	0.515±0.094c	0.29~0.88	18.31	22.971±5.208b	12.25~38.86	22.67
蓝云杉 <i>P. pungens</i>	540	18.322±1.428b	13.71~23.14	7.79	0.827±0.119d	0.52~1.39	14.42	22.516±3.099b	13.66~34.17	13.76
恩氏云杉 <i>P. englensis</i>	812	14.117±2.211d	9.77~20.24	15.66	0.637±0.087e	0.40~0.90	13.61	22.644±4.911b	12.89~36.27	21.69
白云杉 <i>P. glauca</i>	1 080	15.783±3.402c	5.60~28.78	21.56	0.750±0.152f	0.36~1.32	20.27	21.327±3.767c	7.18~38.36	17.66
总体 Total	5 943	16.481±3.690	5.60~28.88	22.39	0.748±0.187	0.29~1.91	24.98	22.918±4.822	7.18~57.13	21.32

注:性状值标有不同小写字母者表示种间差异显著($P<0.05$);下同。
Note:Character value with the different lowercase letters indicates significant difference among species ($P<0.05$); The same as below.

表 2 云杉种间针叶鲜重、干重和含水率

Table 2 The fresh weight,dry weight,moisture content analysis of seven *Picea* species

种 Species	样本数 Number of samples	鲜重 Fresh weight/g			干重 Dry weight/g			含水率 Moisture content/%		
		均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%	均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%	均值±标准差 Mean±Std	变幅 Min. ~Max.	变异系数 CV/%
欧洲云杉 <i>P. abies</i>	36	0.387±0.090a	0.24~0.54	23.32	0.165±0.037ab	0.11~0.22	22.34	56.888±6.000a	42.24~70.72	10.55
西加云杉 <i>P. sitchensis</i>	27	0.291±0.085b	0.16~0.45	29.17	0.1362±0.040b	0.08~0.21	28.98	53.125±3.074ab	48.80~62.96	5.79
红皮云杉 <i>P. koraiensis</i> Nakai	27	0.383±0.124a	0.20~0.66	32.39	0.177±0.050a	0.10~0.29	28.04	52.886±3.588ab	44.83~59.59	6.78
黑云杉 <i>P. mariana</i>	27	0.102±0.030c	0.06~0.16	29.14	0.057±0.0130d	0.04~0.08	22.45	42.594±7.780c	23.50~53.56	18.27
蓝云杉 <i>P. pungens</i>	18	0.401±0.087a	0.30~0.58	21.61	0.182±0.038a	0.15~0.26	20.64	54.509±1.151a	51.40~56.22	2.11
恩氏云杉 <i>P. englensis</i>	27	0.197±0.042d	0.13~0.28	21.20	0.099±0.020c	0.07~0.14	20.28	49.334±3.951b	42.15~60.13	8.01
白云杉 <i>P. glauca</i>	36	0.295±0.150b	0.17~0.71	50.85	0.143±0.054b	0.09~0.28	38.01	49.295±4.821b	41.60~60.01	9.78
总体 Toal	198	0.293±0.140	0.06~0.71	47.65	0.137±0.0569	0.04~0.29	40.94	51.253±6.537	23.50~70.72	12.75

红皮云杉、蓝云杉间针叶鲜重差异不显著,西加云杉和白云杉针叶鲜重差异不显著;其余种间针叶鲜重差异均达显著水平。针叶干重欧洲云杉、红皮云杉、蓝云杉间差异不显著,欧洲云杉、西加云杉和白云杉间差异不显著;其余种间差异均显著。云杉种间针叶鲜重和干重大小的次序不同,是由于不同云杉种针叶含水率不同的缘故,针叶冬季含水率欧洲云杉、西加云杉、红皮云杉、蓝云杉间差异不显著,西加云杉、红皮云杉、恩氏云杉、白云杉间差异不显著,黑云杉针叶冬季含水率与其他种间均存在显著差异。

表 2 显示,针叶鲜重、干重和冬季含水率总体变异系数依次为:鲜重(47.65%)>干重(40.94%)>冬季含水率(12.75%)。变幅分别为 0.06~0.71 g、0.04~0.29 g 和 23.50~70.72。白云杉鲜重和干重的变异系数是 7 个种中最大的,鲜重的变异系数为 50.85% 大于总体变异系数,干重的变异系数为 38.01%,表明白云杉针叶鲜重、干重的遗传变异较其他种丰富。恩氏云杉针叶鲜重和干重的变异系数分别为 21.20% 和 20.28%,在 7 个种中变异系数最小,表明环境因子对恩氏云杉针叶鲜重和干重的影响较其他种小。冬季含水率的变异系数与其他性状相比较最小,表明冬季含水率是最稳定的遗传性状。其中蓝云杉和西加云杉针叶冬季含水率的变异系数分别是 2.11% 和 5.79%,是 7 个种中变异系数最小的,黑云杉针叶冬季含水率的变异系数为 18.27% 大于总体变异系数,说明黑云杉针叶冬季含水率的遗传变异较其他种丰富。

可见,云杉针叶鲜重、干重丰富的遗传变异不仅存在于种间,也存在种内,且冬季针叶含水率是最稳定的性状。

2.4 性状间的相关分析

2.4.1 针叶性状间的相关分析 对云杉种间针叶长、宽、干重、含水率等性状经相关分析;结果显示:云杉种间针叶长、宽、干重、冬季含水率间呈极显著正相关关系(表 3)。对 7 个云杉种内针叶长、宽、干重、含水率等性状相关分析结果显示:欧洲云杉、黑云杉、恩氏云杉、蓝云杉、西加云杉、红皮云杉针叶冬

季含水率与针叶长、宽不相关。表明云杉针叶冬季含水率的大小是受遗传和环境因子影响,是长期自然选择的结果,与针叶的大小无关。而白云杉针叶冬季含水率与针叶长($r=0.0832, P<0.05$)、宽($r=0.886, P<0.05$)呈极显著正相关关系。黑云杉针叶长与干重不相关,而针叶宽与干重($r=0.7431, P<0.05$)呈显著相关关系,表明黑云杉针叶干重的大小主要取决于针叶宽。

2.4.2 针叶性状与树种生长性状的相关分析 针叶性状大小的变化除受遗传因子控制外还受环境因子影响,如土壤肥力、光照、水分等因子的影响。针叶又是光合产物合成、能量转换的主要场所,针叶性状大小的变化,影响苗木生长和根系发育。因此研究针叶性状与生长量的相关性,为云杉苗期适应性评价提供参考。经相关分析,7 个云杉种间苗高、当年高生长量与针叶平均长、宽、干重、冬季含水率间呈极显著正相关关系(表 4)。表明云杉针叶含水率的大小与光合产物的形成和运输有关,针叶干物质的多少决定云杉的生长状况。

种内针叶性状与生长性状相关分析结果显示:黑云杉苗高与针叶长($r=0.684, P<0.05$)呈显著正相关关系,西加云杉苗高与针叶/宽($r=0.826, P<0.05$)呈极显著正相关关系。欧洲云杉当年高生长与针叶长($r=0.579, P<0.05$)呈显著正相关关系,蓝云杉当年高生长量与针叶宽($r=0.929, P<0.05$)呈极显著正相关关系。恩氏云杉干重($r=0.799, P<0.05$)与苗高、当年高生长量($r=0.833, P<0.05$)呈极显著相关。

表 3 针叶性状间的相关分析

Table 3 Correlation analysis among needle traits

针叶性状 Needle traits	宽 Width	干重 Dry weight	冬季含水率 Moisture content in winter
长 Length	0.733**	0.873**	0.647**
宽 Width		0.890**	0.738**
干重 Dry weight			0.647**

注: **, 0.01 水平极显著相关; *, 0.05 水平显著相关;下表同。
Note: **, Correlation is significant at 0.01 level; *, Correlation is significant at 0.05 level; The same as below.

表 4 云杉树种生长性状与针叶性状间的相关分析

Table 4 Correlation analysis between the growth traits and needle traits

性状 Traits	针叶长 Length	针叶宽 Width	针叶干重 Dry weight	针叶冬季含水率 Moisture content in winter
苗高 Seedling height	0.328**	0.498**	0.314*	0.479**
当年高生长量 High growth	0.331**	0.493**	0.333**	0.454**

黑云杉当年高生长量与干重($r=0.707, P<0.05$)呈极显著相关关系。欧洲云杉当年高生长量与干重($r=0.707, P<0.05$)呈显著正相关。其余种内苗高、当年高生长量与针叶性状间不相关。表明不同云杉种间,影响苗木生长发育的主导性状不同。

针叶是云杉树体的主要构件,是进行光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的主要表型器官,针叶是对环境最敏感的组织器官,环境因子通过影响针叶性状的变化进而影响到苗木生长。针叶着生密度、光和能力都影响最终生长量。因此通过云杉针叶对环境的适应情况,就可初步了解不同云杉种对环境的适应性。通过对引种试验的7个云杉种连续6a的观察,西加云杉针叶越冬后,下年春季部分针叶干枯脱落引起母树部分干梢,其他云杉种越冬后针叶正常。

2.4.3 回归分析 针叶干重是干物质的积累,针叶干重的大小与光合产物的合成、呼吸、蒸腾有关,对树体的生长发育起到至关重要的作用。7个云杉种间针叶干重与针叶长、宽的线性回归方程为 $y_i = b_0 + b_1x_l + b_2x_w$, 其中 x_l 和 x_w 分别为针叶长和宽, b_0 为常数项、 b_1 、 b_2 为系数,回归方程的决定系数在0.793~0.993;其中恩氏云杉的决定系数最低,其次

表5 云杉针叶干重和针叶长、宽的回归分析

Table 5 Regression analysis of dry weight, needle length and width

云杉种 Species of <i>Picea</i>	回归方程 Regression equation	R^2
欧洲云杉 <i>P. abies</i>	$y = -0.182 + 0.009x_l + 0.207x_w$	0.928
西加云杉 <i>P. sitchensis</i>	$y = -0.127 + 0.007x_l + 0.161x_w$	0.961
蓝云杉 <i>P. pungens</i>	$y = -0.342 + 0.019x_l + 0.216x_w$	0.990
红皮云杉 <i>P. koraiensis</i> Nakai	$y = -0.159 + 0.008x_l + 0.218x_w$	0.993
白云杉 <i>P. gluca</i>	$y = -0.151 + 0.009x_l + 0.192x_w$	0.981
恩氏云杉 <i>P. englensis</i>	$y = -0.114 + 0.007x_l + 0.170x_w$	0.793
黑云杉 <i>P. mariana</i>	$y = -0.041 + 0.003x_l + 0.127x_w$	0.853

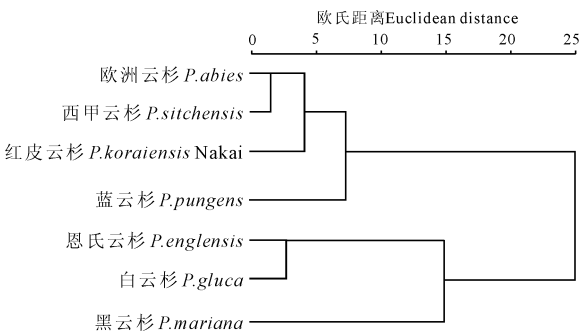


图1 云杉种间针叶长聚类分析

Fig. 1 The cluster analysis of needle length among seven of species of *Picea*

为黑云杉,决定系数最高的是红皮云杉(表5)。从回归方程中可以看出蓝云杉针叶长对干重的贡献大于其他种,红皮云杉针叶宽对干重的贡献较其他种大。

2.5 聚类分析

对7个云杉种针叶长经聚类分析,结果(图1)以欧氏距离10为阈值,针叶长划分为3类,其中欧洲云杉、西加云杉、红皮云杉和蓝云杉为一类,恩氏云杉和白云杉为一类,黑云杉为一类。根据表观形态学针叶横截面形态云杉属进行分类,可以把欧洲云杉、红皮云杉、白云杉和黑云杉划为一类,叶片横截面为四棱型;西加云杉、蓝云杉和恩氏云杉划为一类,叶片横截面为扁平型或扁四棱型^[24-26],与我们用针叶长度进行聚类的结果有所偏差。应用cpDNA序列对云杉属进行聚类^[27],可以把欧洲云杉、红皮云杉、兰云杉和黑云杉聚为一个进化分支,而西加云杉被单独聚为一个进化分支,恩氏云杉和白云杉被聚为一个进化分支。通过根据针叶长度对以上7个云杉属树种进行分类与传统的分类方式针叶横截面形态进行比较发现,针叶长度指标建立的亲缘群的拓扑结构,更接近cpDNA建立的系统进化树的拓扑结构。

3 讨论与结论

云杉针叶作为树体重要的表型器官,其形态的差异反映了对环境的适应,目前对云杉针叶性状地理变异模式的研究较多,普遍认为云杉针叶性状随海拔和纬度梯度的变化而变化,群体内的变异大于群体间^[9-11,24]。但对同一条件下种间、种内针叶性状变异的研究较少。本研究在同一条件下取材,来研究同一针叶性状种间和种内的变异。云杉针叶性状是环境和遗传因子相互作用的结果,既表现出对环境的适应与响应特征,又表现出其固有的形态特征。如7个云杉种针叶颜色、坚硬或柔软、气孔带的多少、气孔带连续或间断、先端尖或钝等性状受种间强的遗传控制,表现出固有的形态特征,是长期适应自然的结果。种间针叶长、宽、鲜重、干重和冬季含水率差异达显著水平,6个性状的种间变异大小依次为:鲜重(47.65%)>干重(40.94%)>针叶宽(24.98%)>针叶长(22.39%)>长/宽(21.32%)>冬季含水率(12.75%)。种间针叶鲜重和干重的变异系数最大,含水率的变异系数最小。表明针叶6个性状中冬季含水率是最稳定的性状。其中:蓝云杉针叶冬季含水率的变异系数仅为2.11%,白云杉

鲜重和干重的变异系数分别为 50.85% 和 38.01%, 红皮云杉长/宽的变异系数为 24.19%, 由于受到遗传和环境双重因子影响, 云杉针叶性状丰富的遗传多样性不仅存在于种间, 而且种内也存在丰富的遗传变异。有必要对种内甚至个体间针叶性状的变异规律进行研究。

云杉种间针叶长、宽、鲜重、干重和冬季含水率与树体生长性状呈极显著或显著正相关关系, 而且针叶性状间呈极显著相关关系。种间针叶干重与针叶长、宽回归方程的决定系数在 0.793~0.993 间。针叶长、宽的大小决定针叶干重的大小, 针叶干重的大小与光合产物的合成、呼吸、蒸腾有关; 针叶作为树体主要的营养器官与茎、根等器官间受生理和系统发育的共同影响, 不同器官间功能性状表现趋同^[20-21]。环境因子通过影响针叶性状的变化从而影响树木的生长性状, 因此一些针叶树研究者通过针叶、球果和种子等性状的变异和分化, 研究环境因子影响及适应性^[22-26]。通过云杉种间针叶性状变异和

适应性的研究就可了解种间母树生长性状的遗传变异及适应性。如黑云杉针叶最小, 母树树体也是 7 个云杉种中最小的, 西加云杉针叶越冬后干枯脱落, 会使母树产生部分干梢。

云杉针叶由于受遗传和环境因子影响, 既有丰富的遗传变异, 但是种间又具有相对稳定性, 具有比较和区分的意义。如有研究表明红皮云杉针叶长在东北齐齐哈尔平均在 12~22 mm 间^[14] (本研究针叶平长为 19.222 ± 2.959 mm), 粗枝云杉针叶长 14.43 mm, 青海云杉针叶长 16.80 mm, 林芝云杉针叶长 14.62 mm^[9-11]。7 个云杉种针叶长在欧氏距离阈值大于 10 处可划分为 3 类, 针叶长度指标建立的亲缘群的拓扑结构, 更接近 cpDNA 建立的系统进化树的拓扑结构。因此可根据云杉针叶长、宽、长/宽、鲜重、干重、冬季含水率、颜色、柔软或坚硬、气孔带的多少, 气孔带连续或间断、先端尖或钝等性状进行苗期识别和选择。

参考文献:

- [1] PAN C D(潘存德), WANG Q(王 强), RUAN X(阮 晓), *et al.* Biological activity and quantification of potential autotoxins from the leaves of *Picea schrenkinian*[J]. *Chinese Journal Plant Ecology*(植物生态学报), 2009, **33**(1): 186—190(in Chinese).
- [2] HUANG M M(黄闽敏), PAN C D(潘存德), LUO X(罗 侠), *et al.* Floristic characteristics of wild seed plants in the middle Tianshan Mountains of Xinjiang[J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*(新疆农业大学学报), 2005, **28**(3): 30—34(in Chinese).
- [3] WANG L X(王良性). Gastroic protective effects of needle *Pinus sylvestris* and *Picea abies* crude extract[J]. *Plant Medical*, 2002, **17**(1): 26(in Chinese).
- [4] LI P(李 萍), LI Y(李 毅). Genetic structure of *Picea crassifolia* populations[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*(甘肃农业大学学报), 2005, **3**(40): 363—367(in Chinese).
- [5] LUO J X(罗建勋), GU W CH(顾万春), CHENG X Y(陈少瑜). Allozyme variation in 10 natural populations of *Picea asperata*[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2006, **30**(1): 165—173(in Chinese).
- [6] SHI R J(史睿杰), XIE SH A(谢寿安), ZHAO W(赵 薇), *et al.* Analysis of volatile components in the needle and branch of *Picea crassifolia* by SPME/GC/MS[J]. *Journal of Northwest Forestry University*(西北林学院学报), 2011, **26**(6): 95—99(in Chinese).
- [7] ZHAO W(赵 薇), SHI R J(史睿杰), XIE SH A(谢寿安), *et al.* Analysis of volatile compound in branch and needle of *Picea obovata* by SPME-GC-MS[J]. *Hubei Agricultural Sciences*(湖北农业科学), 2011, **50**(14): 2 950—2 953(in Chinese).
- [8] JIA Z R(贾子瑞), WANG J H(王军辉), ZHANG J F(张金凤), *et al.* The element content of needles among population in linzhi spruce[J]. *Prapctical Forestry Technology*(林业实用技术), 2008, **9**: 4—6(in Chinese).
- [9] JIA Z R(贾子瑞), ZHANG SH G(张守攻), WANG J H(王军辉). Genetic variation and spatial geographical trend of needles, cones and seeds traits for natural populations of *Picea linzhiensis*[J]. *Forest Research*(林业科学研究), 2011, **24**(4): 428—436(in Chinese).
- [10] LUO J X(罗建勋), LI X Q(李晓清), SUN P(孙 鹏), *et al.* Phenotypic variation in natural population of *Picea asperata*[J]. *Journal of Norheast Forestry University*(东北林业大学学报), 2003, **31**(1): 9—11(in Chinese).
- [11] LUO J X(罗建勋), GU W CH(顾万春). Study on phenotypic diversity of natural population in *Picea asperata*[J]. *Scientia Silvae Sini-cae*(林业科学), 2005, **41**(5): 66—73(in Chinese).
- [12] JIA J L(贾敬鸾), CHEN X S(陈晓松), CHEN ZH H(陈正华). Scanning electron microscopic observation of the needle leaves in *Picea* [J]. *Hereditas*(遗传), 1996, **18**(2): 25—27(in Chinese).

- [13] WEI SH Y(韦淑英), MA H W(马华文), HUANG Q X(黄青新). *et al.* On population diversity of seedling biomass of Korean spruce [J]. *Journal of Beihua University* (Nat. Sci. Edi.) (北华大学学报·自然科学版), 2001, **2**(3): 246—256 (in Chinese).
- [14] CHEN X(陈霞), LI D SH(李东升), DU B CH(杜宝昌), *et al.* The morphology, biological characters and techniques of main pest and disease contro of *Picea koraiensis* [J]. *Science and Technology of West China* (中国西部科技), 2011, **10**(33): 42—44 (in Chinese).
- [15] ZHOU X(周霞), YU G(余刚), HUANG J(黄俊). *et al.* Residues and distribution characters of chlorobenzenes in soil and plants from Beijing southeast chemical industry zone [J]. *Environmental Science* (环境科学), 2007, **28**(2): 249—254 (in Chinese).
- [16] 鸟弘奇. 中国东北云杉林及其动态的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 1987.
- [17] 徐文铎, 等. 沙地云杉新种的鉴别与形成, 内蒙古白音自然保护区沙地云杉林生态系统研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1998: 24—33.
- [18] WANG L G(王力刚), ZHAO L(赵岭), XU CH Q(许成启). *et al.* Photosynthetic characteristics and ecological adaptability of four species of Conifers in Nenjiang River sandy soil [J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2010, **38**(6): 17—19 (in Chinese).
- [19] YAN A M(阎爱民), CHEN W X(陈文新). Phenotypic feature diversity of Rhizobia isolated from *Medicago* sp., *Melilotus* sp. and *Cara-gana* sp. [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 1999, **7**(2): 1—8 (in Chinese).
- [20] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZ E D. A global budget for fine root biomass, suface area and nutrient contents [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**(14): 7 362—7 366.
- [21] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, *et al.* Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants [J]. *American Naturalist*, 2006, **168**(4): 103—122.
- [20] DONAHUE J K, UPTON J L. Geographic variation in leaf, cone and seed morphology of *Pinus greggii* in navite forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 1996, **82**(1—3): 145—157.
- [22] GE S(葛颂). Isozymes and studies on population genetic variation in fotrstr trees [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Nat. Sci. Edi.) (南京林业大学学报·自然科学版), 1988, **12**(1): 68—77 (in Chinese).
- [23] KLIMKO M, BORATYNSKA K, MONTSERRAT J M, *et al.* Morphological variation of *Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean region [J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2007, **202**(2): 133—147.
- [24] 郑万均. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1978.
- [25] LIU T S. A new proposal for the classification of the genus *Picea* [J]. *Acta Phyt. Geobot*, 1982, **33**: 227—244.
- [26] SCHMIDT P A. Contributions to the taxonomy and evolution of the genus *Picea* A. DIETR [J]. *Flora*, 1989, **182**(5—6): 435—461.
- [27] RAN J H, WEI X X, WANG X Q. Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, **41**(2): 405—419.
- [28] DANGASUK O G, PANETSOS K P. Altitudinal and longitudinal variations in *Pinus brutia* (Ten.) of Crete Island, Greece; some needle. Cone and seed traits under natural habitats [J]. *New Forests*, 2004, **27**(3): 269—284.
- [29] LAGERCRANTZ U, RYMALL N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation [J]. *Evolution*, 1990, **44**(1): 38—53.
- [30] WEI SH Y(韦淑英), LU W L(陆卫林), DUAN X H(段喜华). *et al.* Population diversity of parental feature of *Picea koraiensis* [J]. *Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2001, **29**(5): 5—10 (in Chinese).