

文章编号:1001-1498(2013)06-0781-05

丽江云杉天然种群针叶功能性状及其随海拔的变异

李青粉¹, 王军辉^{1*}, 贾子瑞¹, 齐秀兰², 齐德新², 侯晓柱², 安三平³

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 林木遗传育种国家重点实验室, 北京 100091; 2. 云南迪庆州香格里拉县林业局, 云南 香格里拉 674400; 3. 甘肃小陇山林业科学研究所, 甘肃 天水 741022)

关键词: 丽江云杉; 天然种群; 针叶性状; 元素; 海拔

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

Altitudinal Variation of Needle Functional Traits in Natural Population of *Picea likiangensis*

LI Qing-fen¹, WANG Jun-hui¹, JIA Zi-rui¹, QI Xiu-lan²,
QI De-xin², HOU Xiao-zhu², AN San-ping³

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Beijing 100091, China; 2. Forestry Station of Xianggelila Country in Yunnan Province, Xianggelila 674400, Yunnan, China; 3. Xiaolongshan Forestry Research Institute, Tianshui 741022, Gansu, China)

Abstract: This research investigated and selected 4 natural populations of *Picea likiangensis* in Yunnan province, based on its natural distribution. The length, width, dry weight and C, N, P contents in needles of the 4 populations were measured to survey the phenotypic variation of natural populations and the relationship between the phenotypic variation and their altitude of distribution areas. The methods of ANOVA analysis, multi-comparison and correlation analysis were used for analyzing the data measured. The results showed that, there were remarkable ($P < 0.01$) variations in needle length, width and dry weight among populations, with component of variance 15.05% - 28.03%, but no variation of them within populations. The dry weight was significantly ($P < 0.01$) positively correlated to the needle length and width, and their correlation coefficients were 0.466 39 and 0.665 67, respectively. Regarding to element content in needles, there were significant ($P < 0.05$) variations of N and P contents, and C/N ratio among populations, excepting C content. Moreover, the component of variance among populations was higher (29.98% - 37.56%) when compared with that within populations, and there was distinctly ($P < 0.01$) variance of N/P ratio among populations, and its component of variance was 60.44%. For correlations between needle length and N/P ratio, altitude was negatively and significantly ($P < 0.01$) correlated; for needle width, altitude was significant ($P < 0.01$) positive correlated, for C content and C/N ratio, altitude was significantly ($P < 0.05$) positively correlated.

Key words: *Picea likiangensis*; natural population; phenotype of needle; element; altitude

收稿日期: 2012-03-27

项目基金: “十二·五”国家科技支撑计划课题“北方针叶树种高世代育种技术研究及示范”课题(2012BAD01B01)。

作者简介: 李青粉(1987—),女,河南人,博士研究生,主要从事云杉体细胞胚胎发生技术研究工作。E-mail: li63757416@163.com.

* 通讯作者: 研究员,博士生导师,主要从事云杉、槲树遗传育种研究,以及林木高产新品种选育和基因组分子进化方面的研究。

早在19世纪,生态学家及植物学家们即开始关注植物性状,并发现部分植物性状对环境变化具有很好的响应和适应表现。Diaz等^[1]在总结前人研究工作的基础上提出植物功能性状的概念,且越来越受到研究者的重视。叶片是与环境接触面积最大,且对环境变化最为敏感的植物器官,在众多的植物性状中,叶片功能性状,如长度和宽度、干质量、叶片氮和叶片磷含量等是决定其在群落中地位的重要因素,这些叶片性状共同体现了植物为获取最大碳收获所采取的生存适应策略,在生态学和生物进化上有重要意义^[2-8]。海拔变化引起的环境条件变异必然形成叶功能特性的适应性变化,即海拔能通过影响光照、温度、降水等因子的分布,进而对植物的生长和分布产生间接作用^[9]。叶片适应于环境的变化往往表现出外部形态和内部结构的改变等^[10-12],进而产生种群间甚至是种群内的变异。对于波兰的挪威云杉来说,由于高海拔低温的影响,造成叶氮含量都增加^[5]。云杉天然种群的针叶宽度与生态梯度值呈极显著正相关,针叶长与生态梯度值呈显著负相关^[13]。

丽江云杉具有生长快、材质优良的特点,在其分布区被人们选为主要的造林树种,也被作为庭园观赏树种普遍栽培^[14]。本文以云南省的4个丽江云杉天然种群为研究对象,选择针叶的长度和宽度、含碳量、含氮量和含磷量等指标,从针叶的形态以及元素含量的角度研究分析不同种群间是否存在遗传变异,而这些变异与海拔是否有相关性;同时,分析这些叶片功能性状之间是否存在内在的关系,研究不同海拔梯度的丽江云杉种群间是否存在丰富的自然变异,以便推断云杉的改良前景是否广阔。最后在遗传改良工作中进行优良种源、优良群体选择和利用。

1 研究区域概况

丽江云杉(*Picea likiangensis* (Franch.) Pritz.)是我国西南地区重要的寒温带针叶树种,其自然分布区主要在云南西北部及四川西南部。最低可分布于海拔2 300 m的阴坡,最高可分布于海拔4 000 m的阳坡,其集中分布在海拔2 800~3 500 m的垂直带上,形成大面积纯林或与其它针叶树种组成混交林。研究地点以云南省香格里拉县为起点,27°37'17"N, 100°0'25"E。采集样品的4个地点分布和海拔情况见表1。

表1 不同地点采样单株的年龄及生长情况

地点	距香格里拉县 的距离/km	海拔/m	年龄/a
德钦县奔子栏镇书松村	136	3 100	40~45
维西县塔城镇川达村多哪阁	150	3 200	35~40
三坝乡安南村的吉丁坝	76	3 380	30~35
香格里拉县咱乡拉嘎村	40	3 700	35~40

2 研究方法

2008年10月选取不同地点丽江云杉的4个天然种群,单株之间距离50 m,每个种群采集30个母株,在每个母株中上部随机采集当年生枝条的50~100枚针叶。

2.1 针叶功能性状的测定

2.1.1 长宽及干质量的测定 每个种群测定30个单株,每个单株随机测定30枚针叶,用电子游标卡尺测定针叶的长度和宽度(选针叶中部),取其平均值作为每个单株的针叶长度和宽度,并计算叶长/叶宽。测定后将每个种群的30个单株的针叶在105℃下杀青5 min,再在70℃下烘干至恒质量,之后用电子天平测其干质量,测定的干质量为30枚针叶的干质量总和。

2.1.2 针叶养分含量的测定 选取上述烘干的针叶,用研钵进行研磨,并用0.3 mm筛子过筛。每个种群的30个单株各取一部分针叶样品进行等量混合,然后再将混合样品分为3份(3个重复)。全碳、全氮和全磷含量的测定中,采用Vario MACRO碳氮分析仪(Elementar Inc., Hanau, Germany)分析碳和氮的含量,直接读取数据;全磷的测定则采用硝酸-高氯酸消煮法。养分含量取3次重复的平均值,并计算碳氮比和氮磷比。养分测定由北京华测公司完成。

2.2 数据处理方法

采用SAS统计软件GLM模型和CORR模型进行针叶的长度、宽度、长宽比、碳含量、氮含量、磷含量、碳氮比和氮磷比的方差分析和相关分析,其中,对针叶长宽比、碳氮比和氮磷比数据进行反正弦转换。采用VARCOMP模型进行方差分量的估算,采用Duncan方法进行多重比较;并用Pearson相关系数初步分析叶特征参数之间及其与海拔间的相关关系。各性状方差分析采用线性固定模型计算:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + F_{(j)i} + e_{ijk}$$

式中: Y_{ijk} 为第*i*个种群内第*j*个单株的第*k*个观

测值; μ 为总体平均值; P_i 表示第 i 个种群; $F_{(j)i}$ 表示第 i 个种群内的第 j 个单株; e_{ijk} 表示误差。

3 结果与分析

3.1 针叶功能性状的海拔差异性

3.1.1 不同海拔间针叶长度、宽度和干质量的方差分析和多重比较 表2表明:针叶长度、宽度以及干质量在不同海拔种群间都存在极显著性的差异,而在海拔内则差异不显著。此外,为定量分析不同丽

江云杉海拔间表型性状变异来源,按照巢式设计将各表型性状的变异分解为种群间变异、种群内变异和个体内变异(机误),各层次上的方差分量百分比是说明变异来源的一个重要指标^[15]。各方差分量占总变异的比表明:种群间所占的方差分量百分比为15.05%~28.03%,仅次于个体内变异所占的比例,说明丽江云杉针叶性状在不同海拔种群间和个体内存在着较广泛的变异。

表2 丽江云杉种群针叶性状的方差分析结果

针叶性状	变异来源	Df	MS	方差分量	方差分量百分比/%	F	Pr > F
长度	种群间	3	0.767 0	0.023 59	28.03	12.92	<0.000 1**
	种群内	29	0.107 4	0.001 20	1.43	1.81	1.683
	误差	87	0.059 4	0.059 36	70.54		
宽度	种群间	3	0.564 5	0.017 76	35.81	17.62	<0.000 1**
	种群内	29	0.020 2	0.000 00	0.00	0.63	0.535 0
	误差	87	0.032 0	0.031 84	64.19		
干质量	种群间	3	0.007 0	0.000 20	15.05	6.36	0.000 5**
	种群内	29	0.001 5	0.000 00	0.69	1.33	0.269 8
	误差	87	0.001 1	0.001 10	84.26		

注:**表示差异极显著($P < 0.01$)。

为深入了解丽江云杉不同海拔种群之间的生长差异,对种群间差异显著的针叶长度、宽度和干质量进行多重比较。结果(表3)表明:德钦的针叶最长,为1.49 cm,与其它3个种群的差异极显著,其次是维西和格咱,二者间的差异极显著,三坝的针叶最短;三坝的针叶宽最大(1.69 cm),极显著的大于格咱,而宽度最小的为低海拔的德钦和维西种群,且二者间宽度差异不显著;针叶干质量最小的是维西(0.000 30 g),极显著的小于其它3个种群,且三者的干质量差异不显著,其中平均干质量最大的是三坝(0.004 03 g·枚⁻¹)。

3.1.2 针叶功能性状之间的相关性 表4表明:针叶长和宽之间存在不显著的负相关,而二者与针叶干质量均呈极显著正相关,其中,针叶宽度和干质量间的相关系数较针叶长度与干质量间的相关系数大,为0.665 67。此结果与丽江云杉种群间生长差异的多重比较结果相吻合,三坝的针叶长虽最小,但其针叶宽和干质量均为最大。

3.2 针叶全碳、氮、磷含量随海拔的变化

表5表明:除全碳以外,丽江云杉4个天然种群

表3 丽江云杉种群间的生长差异及多重比较

种群	针叶长度	针叶宽度	针叶干质量
	平均值/cm	平均值/mm	平均值/(g·枚 ⁻¹)
德钦	1.49A	1.49C	0.003 97A
维西	1.31B	1.37C	0.000 30B
格咱	1.27C	1.58B	0.003 97A
三坝	1.11C	1.69A	0.004 03A

注:不同大写字母表示0.01水平差异显著性。

表4 丽江云杉针叶性状间的相关系数

性状	针叶宽度	针叶干质量
针叶长度	-0.160 06	0.466 39
	0.080 8	<0.000 1**
针叶宽度		0.665 67
		<0.000 1**

注:**表示差异极显著($P < 0.01$)。

的针叶中,全氮、全磷以及碳氮比在不同海拔种群间均存在显著差异,且种群间所占的方差分量比较高(29.98%~37.56%),而氮磷比在种群间则差异极显著,且种群间所占的方差分量高达60.44%,说明丽江云杉种群间的主要变异来源于海拔。

表5 丽江云杉种群针叶养分含量的方差分析

养分	变异来源	Df	MS	方差分量	方差分量百分比/%	F	Pr > F
全碳	种群间	3	42.006 2	2.442 6	6.49	1.54	0.246 2
	种群内	5	58.829 6	7.869 8	20.89	2.15	0.115 0
	误差	15	27.350 6	27.350 6	72.62		
全氮	种群间	3	6.572 0	0.857 7	37.56	4.27	0.022 9*
	种群内	5	1.085 6	0.000 0	0.00	0.71	0.628 4
	误差	15	1.539 4	1.426 0	62.44		
全磷	种群间	3	0.430 2	0.051 6	29.98	3.48	0.042 6*
	种群内	5	0.111 3	0.000 0	0.00	0.90	0.505 7
	误差	15	0.123 5	0.120 5	70.02		
碳氮比	种群间	3	171.819 2	22.211 6	36.56	3.80	0.032 9*
	种群内	5	18.552 7	0.000 0	0.00	0.41	0.834 2
	误差	15	45.215 4	38.549 8	63.44		
氮磷比	种群间	3	14.424 0	2.167 6	60.44	8.82	0.001 3**
	种群内	5	0.768 4	0.000 0	0.00	0.47	0.792 9
	误差	15	1.635 3	1.418 6	39.56		

注: **表示差异极显著($P < 0.01$); *表示差异显著($0.01 < P < 0.05$)。

表6显示:针叶全碳的含量在4个种群间没有显著性差异,其中,格咱种群针叶中的全碳含量最高,为 $473.500 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$;针叶中全氮含量最高的是维西种群($10.9517 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),与德钦种群的针叶中全氮含量($9.8122 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)间无显著性差异,但其含量高于格咱和三坝2个高海拔种群;针叶中的全磷含量随海拔的变化与全氮的变化趋势相反,即高海拔种群针叶中全磷含量较低海拔的大,三坝种群的最高($1.8833 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),与格咱和维西种群的差异不显著,海拔最低的德钦种群针叶中全磷含量最低($1.2522 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$);碳氮比较高的也是高海拔的三坝和格咱种群,但与最低海拔的德钦种群针叶中的碳氮比差异不显著,与维西种群的差异则极显著,2个低海拔种群针叶中碳氮比的差异不显著;低海拔种群针叶氮磷比较高海拔种群的高,德钦和维西

的种群针叶的氮磷比极显著大于格咱和三坝种群。

表6 丽江云杉种群养分含量及多重比较结果

种群	全 C/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全 N/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全 P/ ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C/N	N/P
德钦	469.222ns	9.812 2AB	1.252 2B	47.82AB	7.836 8A
维西	469.556ns	10.951 7AB	1.494 4AB	43.540B	7.663 2A
格咱	473.500ns	8.827 2B	1.671 7A	54.274A	5.357 6B
三坝	467.167ns	8.694 4B	1.883 3A	54.717A	4.829 3B

注:不同字母表示0.01水平差异显著,ns表示差异不显著。

3.3 针叶性状与海拔的相关性

表7表明:海拔与针叶长度和氮磷比均呈极显著负相关,而海拔与针叶宽度极显著正相关,全氮和碳氮比与海拔相关显著,而海拔和针叶干质量、全碳以及全磷之间相关均不显著。

表7 丽江云杉4个天然种群的针叶性状与种群海拔的相关关系

项目	长度	宽度	干质量	全碳	全氮	全磷	碳氮比	氮磷比
海拔	-0.252 1	0.322 1	0.133 5	0.260 4	-0.428 1	0.379 1	0.462 9	-0.608 8
显著性	0.005 5**	0.000 3**	0.146 2	0.219 0	0.036 9*	0.067 7	0.022 8*	0.001 6**

注: *表示差异显著, **表示差异极显著。

4 结论与讨论

丽江云杉针叶的各性状在种群间的变异差异极显著,但种群内的差异不显著,表明其性状稳定性较差并受到一定环境压力的影响^[16-18]。Craine等^[3]的研究表明,海拔与针叶中的N含量呈负相关。王娅丽等^[19]研究发现,不同海拔青海云杉种群的针叶长度和宽度随着海拔的升高而减小。此外,从丽江

云杉的4个天然种群间的变异可知:低海拔种群的针叶长而窄,而高海拔种群的针叶短而宽,不同海拔种群的干质量存在广泛的变异。针叶长度随海拔的增高而减小,而宽度则随海拔的增高而增大^[20]。

除全碳以外丽江云杉针叶的全氮、全磷以及碳氮比和氮磷比在种群间也存在极显著或显著差异,全氮和氮磷比随着海拔的升高而降低,但全磷和碳氮比随着海拔的升高而升高;氮磷比与海拔呈极显

著负相关,而碳氮比则与海拔呈显著的正相关关系。有研究表明,新西兰南的118种植物随着海拔的升高,叶的氮含量降低、厚度增加^[3]。磷和氮磷比的变化趋势分别与张慧文等^[21]关于天山云杉(*Picea schrenkiana* var)和庄亚珍^[22]关于马尾松(*Pinus massoniana* Lamb)的研究结论相一致。针叶中的磷含量受土壤pH值和土壤含水量的共同影响,随海拔的升高,土壤pH值降低,但土壤含水量升高了,这可以促进土壤中磷酸钙的溶解,进而提高土壤的供磷强度^[23],因此促进了云杉磷的吸收。氮磷比的变化趋势则反映了随着立地条件的变化,丽江云杉氮磷比发生变化可能是其对于不同海拔导致的土壤可利用的氮磷比供应变化的一个重要适应。植物体内碳和氮代谢是植物正常生长发育和产量形成的物质基础,组织中的碳和氮含量及其生态化学计量比(碳氮比)是反映植株体内生理代谢状态的重要指标^[24]。植物碳氮比代表其吸收氮时同化碳的能力,反映了其氮利用效率和固碳效率的高低,因此,植物碳氮比是碳积累速率和存储能力与限制其生长的氮供应耦联的结果^[25]。

参考文献:

- [1] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(11): 646–655
- [2] Cornelissen J H C, Lavorel S, Gamier E, et al. A hand book of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335–380
- [3] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand [J]. *Oecologia*, 2003, 134: 471–478
- [4] Wright I J, Reich P B, Cornelissen H C, et al. Modulation of leaf economic traits and traits relationships by climate [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 1(4): 411–421
- [5] Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker M G, et al. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation [J]. *Functional Ecology*, 1998, 12(4): 573–590
- [6] Prior L D, Bowman D M J S, Emus D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18(5): 707–718
- [7] 刘全宏,王孝安,田先华,等. 太白红杉(*Larix chinensis*)叶的形态解剖学特征与环境因子的关系 [J]. *西北植物学报*, 2001, 21(5): 885–893
- [8] 杨利民,韩梅,周广胜,等. 中国东北样带关键种羊草水分利用效率与气孔密度 [J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 16–24
- [9] Rôças G, Scarano F R. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes [J]. *Bot J Linn Soc*, 2001, 136: 231–238
- [10] Anyia A O, Herzog H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought [J]. *Europ J Agron*, 2004, 20: 327–339
- [11] Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, et al. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars [J]. *Sci Hort*, 2002, 95: 39–50
- [12] 贺金生,陈伟烈,王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系 [J]. *植物生态学报*, 1994, 18(3): 219–227
- [13] 罗建勋,顾万春. 云杉天然群体表型多样性研究 [J]. *林业科学*, 2005, 41(2): 67–73
- [14] 中国森林编辑委员会. 中国森林, 针叶林第2卷 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 731–743
- [15] 张恒庆,安利佳,祖元刚. 天然红松种群形态特征地理变异的研究 [J]. *生态学报*, 1999, 19(6): 932–938
- [16] Wilson P, Thompson K, Hodgson J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytologist*, 1999, 143: 155–162
- [17] 李梅,韩海荣,康峰峰,等. 辽东栎天然种群表型多样性研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2005, 27(5): 10–16
- [18] 周连第,兰彦平,曹庆昌,等. 板栗叶片性状表型多样性研究 [J]. *林业科学*, 2005, 21(9): 136–139
- [19] 王娅丽,李毅,陈晓阳. 祁连山青海云杉天然种群表型性状遗传多样性分析 [J]. *林业科学*, 2008, 44(2): 70–76
- [20] 刘雨,李登武,秦廷松,等. 宁夏贺兰山杜松天然种群的表型多样性 [J]. *浙江农林大学学报*, 2011, 28(4): 619–627
- [21] 张慧文,马剑英,孙伟,等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系 [J]. *生态学报*, 2010, 30(21): 5747–5758
- [22] 庄亚珍. 不同海拔马尾松针叶养分含量及其再吸收效率 [J]. *现代农业科技*, 2010, 20: 219–220
- [23] 沈善敏. 中国土壤肥力 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1998
- [24] 王勋,朱练峰,戴廷波,等. 不同环境和基因型条件下水稻植株的碳氮比变化及其与产量形成的关系 [J]. *中国稻米*, 2008(6): 11–15
- [25] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment [J]. *Biogeochemistry*, 2003, 65(1): 121–150