

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.03.006

招礼军,朱栗琼,黄寿先,等.不同种源鹅掌楸苗木叶解剖性状的遗传多样性[J].广西植物,2014,34(3):308—314

Zhao L.J., Zhu L.Q., Huang S.X., et al. Genetic diversity of leaves anatomical traits in different provenances of *Liriodendron chinense* seedlings[J]. *Guihaia*, 2014, 34(3): 308—314

不同种源鹅掌楸苗木叶解剖性状的遗传多样性

招礼军*, 朱栗琼, 黄寿先, 文祥凤

(广西大学林学院, 国家林业局中南速生材繁育重点实验室, 南宁 530004)

摘要:以5个鹅掌楸种源的1年生苗木成熟叶片为材料,对叶表皮、叶片横切面及主脉横切面的16个解剖性状进行观察和变异性分析。结果表明:鹅掌楸叶解剖性状在种源间及种源内存在极丰富的变异,除下表皮密度在种源间差异不显著外,其余性状在种源间及种源内(包括下表皮密度)均存在极显著差异。种源间的平均表型分化系数为27.5%,说明鹅掌楸叶片结构的主要性状存在于种源内的变异(72.5%)远大于种源间的变异。鹅掌楸叶的解剖性状与地理生态因子的相关分析表明,其种源间的变异呈现梯度规律性,表皮各性状与经度、年均温呈负相关关系,叶片和主脉横切面各性状与经度、纬度大部分呈正相关关系,而与年降水量、年均温大都呈负相关关系。用种源间欧式距离进行UPGMA聚类,可将5个种源的鹅掌楸划分为3个类群。

关键词: 鹅掌楸; 种源; 叶解剖性状; 遗传多样性

中图分类号: Q944.56 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2014)03-0308-07

Genetic diversity of leaves anatomical traits in different provenances of *Liriodendron chinense* seedlings

ZHAO Li-Jun*, ZHU Li-Qiong, HUANG Shou-Xian, WEN Xiang-Feng

(College of Forestry, Guangxi University, Key Laboratory of Fast-growing Wood Breeding in Central South China of State Forestry Administration, Nanning 530004, China)

Abstract: Using the mature leaves of one-year old seedlings of five *Liriodendron chinense* provenances as materials, the 16 anatomical traits of leaf epidermis, leaf cross section and main vein cross section were observed and variance analyzed. The results showed that there were abundant variances in leaves anatomical traits among/within *L. chinense* provenances. Highly significant differences existed in all anatomical traits among/within provenances except the lower epidermis density among provenances. The mean phenotypic differentiation coefficient was 27.5%; this indicated the variation of main leaves anatomical traits within provenances (72.5%) was obviously higher than that of traits among provenances. The correlations among the anatomical features, geography and climate were also analyzed. The results indicated that the variations among provenances had the gradient regularity, and there were negative correlations between all epidermis traits and longitude and mean annual temperature. Most of traits of leaves and main vein cross section there were positive correlations with longitude and latitude, however, most of them had negative correlations with mean annual precipitation and mean annual temperature. According to the UPGMA cluster analysis based on the Euclidean distance, the five *L. chinense* provenances could be divided into three groups.

Key words: *Liriodendron chinense*; provenance; leaf anatomical traits; genetic diversity

收稿日期: 2013-12-24 修回日期: 2014-01-25

基金项目: 广西科技攻关项目(桂科攻10100012-2); 广西“十一五”林业科技项目(林科学2009[16]); 广西大学科研基金(X071053)。

作者简介: 招礼军(1970-), 男, 广东广州市人, 博士, 副教授, 主要从事树木生理生态学研究, (E-mail) zhlj-70@163.com。

* 通讯作者

木兰科(Magnoliaceae)的鹅掌楸属(*Liriodendron*), 现仅存鹅掌楸(*L. chinense*)和北美鹅掌楸(*L. tulipifera*)2个种, 其中鹅掌楸的分类地位特殊, 且日渐濒危, 被列为国家Ⅱ级保护植物。鹅掌楸属落叶乔木, 高可达40 m, 树干通直, 生长较快, 材质细致, 不易干裂和变形, 可供建筑、家具等多种用途, 是优良的园林绿化和速生用材树种(王章荣, 2005)。目前国内对鹅掌楸的研究主要集中在系统发育及分类地位(郝日明等, 1995)、保护生物学(黄双全等, 2000)、生殖生物学(黄坚钦, 1998)、杂交育种(李周岐等, 2001)和种源试验(李火根等, 2005)等方面。朱晓琴等(1997)采用等位酶分析了鹅掌楸居群的遗传结构; 李建民等(2002)和刘丹等(2006)从DNA分子水平上揭示了鹅掌楸的群体遗传多样性及变异规律; 黎明等(1993)对采自信阳鸡公山林场的鹅掌楸的营养器官进行了系统的解剖学研究。但对不同种源间及种源内的鹅掌楸叶片解剖结构性状变异的研究报道极少。

植物器官的形态结构对环境影响的响应经过长期的适应累积而形成, 短时间的环境变化不会发生改变, 而且这些性状可以通过遗传在后代中体现出来, 因此通过研究植物器官的形态结构特征能在一定程度上说明其对环境的适应性和进化机制, 以及种源地环境对植物结构的影响程度(Bosabalidis *et al.*, 2002)。叶是光合作用、气体交换及蒸腾最重要的营养器官, 与周围环境有密切联系, 其形态结构对生境的变化反应最为敏锐, 可塑性也最大(Joesting *et al.*, 2009)。因而, 植物对不同环境的适应性改变易反映在叶的形态结构上(Jackson, 1967), 主要表现在形态的变化、叶片厚度及解剖结构的差异(洪亚平等, 2001; 朱栗琼等, 2007)。本文通过对5个不同种源鹅掌楸叶解剖性状进行数量测定, 研究其遗传多样性, 旨在为鹅掌楸的种质资源收集、保护和遗传改良提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

2009年分别在云南金平(YNJP)、贵州黎平(GZLP)、广西全州(GXQZ)、福建武夷山(FJWY)和浙江安吉(ZJAJ)(种源地地理位置及年降水量、年平均温度资料见表1)5个自然居群采集5株成熟、发育正常的种子各100粒, 分别混合后, 于2010

年春在广西大学林学院苗圃内育苗, 苗木全光照常规管理, 于2011年5月在每个种源各选择10株长势中等的植株, 分别取第5~7节成熟、正常叶片各一片, 每个种源共取30片叶, 置于FAA液中固定、保存, 带回室内供解剖。

表 1 鹅掌楸不同种源地概况

Table 1 The main geographic and environmental factors in different provenances of *L. chinense*

种源 Provenance	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	年降水量	年均温度
			Annual precipitation (mm)	Mean annual- temperature (°C)
云南金平 Jingping of Yunnan, YNJP	103°24'	23°17'	2 330	18.0
贵州黎平 Liping of Guizhou, GZLP	109°14'	26°24'	1 267	16.0
广西全州 Quanzhou of Guangxi, GXQZ	111°06'	26°36'	1 492	17.7
福建武夷山 Wuyishan of Fujian, FJWY	118°12'	29°03'	1 864	17.6
浙江安吉 Anji of Zhejiang, ZJAJ	120°08'	31°08'	1 509	15.5

1.2 方 法

1.2.1 制片方法 叶横切面参考李正理(1996)的方法: 取叶近中部主脉两侧各0.5 cm材料, 酒精梯度脱水, TO生物制片剂透明, 切片厚10~15 μm, 番红—固绿对染, 加拿大树胶封藏。叶表皮制片参照孙同等(2002)的方法: 取成熟叶片中部组织, 浸泡于体积等量的30%浓度的过氧化氢和醋酸溶液中, 60℃温箱中放置12~24 h, 直至叶片发白起泡, 取出经蒸馏水冲洗, 剥离表皮, 番红染色, 1%甘油封片。

1.2.2 图片采集和数据测定 用Nikon E100显微镜观察拍片, 江苏捷达生产的JD801图像分析软件采集图片、测定数据, 每个观测部位采集30个视野, 每个性状测量30个数值。

1.2.3 观测指标 观测指标包括: 叶片厚度、叶上、下表皮细胞密度、叶上、下表皮细胞厚度、气孔密度、气孔长度、气孔宽度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、主脉厚度、主脉维管束长度、主脉下表皮处凸起长度及个数, 并计算。公式如下:

$$\text{栅海比(PSR)} = \text{栅栏组织厚度} / \text{海绵组织厚度}$$

$$\text{叶脉突起度(VPD)} = \text{叶脉厚度} / \text{叶片厚度}$$

1.2.4 统计分析方法 用常规统计方法, 统计各个形态性状的平均值, 标准差, 用变异系数CV表示性状离散程度, 用双因素方差分析及其线性模型(葛颂等, 1988), 了解不同性状在群体间和群体内的变异状况。采用双变量相关分析法分析性状间以及各性状与种

源地的地理生态因子的相关关系。应用各表型性状求算种源间欧式距离,进行聚类分析。利用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS19.0 软件进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 鹅掌楸种源间叶解剖性状变异特征

从表 2 的方差分析及表 3 的多重比较结果来看,鹅掌楸叶表皮、叶片横切面及主脉横切面的 16 个解剖性状在种源内均存在极显著差异,在种源间除叶下表皮密度外,其余 15 个性状也存在极显著差异。

叶表皮的 5 个形态特征,以贵州种源的气孔密度最大,浙江种源的其次,而广西和福建种源的偏小,云

南种源的居中,表现为年降水量及年平均温度偏低的种源地鹅掌楸叶表皮气孔密度和气孔偏大。

叶片横切面上的 6 个解剖性状,以福建种源的叶片最厚,贵州与广西种源的其次,叶片最薄的是云南和浙江种源的,表现为中部地区的种源叶片偏厚,向东及向西地区的鹅掌楸叶片偏薄的趋势;上、下表皮细胞厚度均以福建种源的最厚,广西种源的偏小,其它种源地的居中;叶肉组织的栅海比以贵州和浙江种源的较大,广西与云南种源的其次,最小的是福建种源的,基本上与年降水量呈反比关系,即降水量越少的种源地,鹅掌楸叶片的栅海比越大。

主脉横切面上的 5 个观测指标中,主脉厚度以福建种源的最大,云南种源的最小,而主脉突起度及维

表 2 鹅掌楸种源间及种源内叶解剖性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of leaves anatomical traits among/within provenances of *L. chinense*

性状 Traits	均方(自由度) MS(df)			F 值 F value	
	种源间 Among provenance	种源内 Within provenance	机误 Random errors	种源间 Among provenance	种源内 Within provenance
UED	0.160	4.248	0.015	10.809 * *	286.240 * *
LED	0.035	5.713	0.026	1.362	222.717 * *
SD	0.180	1.420	0.006	32.346 * *	255.290 * *
SL	105.463	476.300	2.427	43.445 * *	196.211 * *
SW	20.621	70.897	0.482	42.805 * *	147.165 * *
LT	518.167	842.390	3.401	152.364 * *	247.700 * *
UET	0.331	1.232	0.007	49.313 * *	183.520 * *
PTT	0.888	3.983	0.016	54.184 * *	243.063 * *
STT	26.075	96.462	0.479	54.434 * *	201.372 * *
PSR	438.742	860.236	5.202	84.336 * *	165.356 * *
LET	12 562.240	37 898.754	147.362	85.248 * *	257.181 * *
MVT	1 253 114.000	3 189 967.700	15 112.410	82.920 * *	211.083 * *
VPD	2.932	140.337	0.621	4.721 * *	225.995 * *
MVL	120 925.100	1 299 526.800	4 654.159	25.982 * *	279.218 * *
MLSL	57 593.700	188 413.480	900.061	63.989 * *	209.334 * *
MLSN	1.294	2.091	0.020	64.407 * *	104.080 * *

注: * * 表示 $\alpha=0.01$ 水平差异显著; UED=叶上表皮细胞密度; LED=下表皮细胞密度; SD=气孔密度; SL=气孔长度; SW=气孔宽度; LT=叶片厚度; UET=叶上表皮细胞厚度; PTT=栅栏组织厚度; STT=海绵组织厚度; PRS=栅海比; LET=叶下表皮细胞厚度; MVT=主脉厚度; VPD=叶脉突起度; MVL=主脉维管束长度; MLSL=主脉下表皮处凸起长度; MLSN=主脉下表皮处凸起个数。下同。

Note: * * Significantly different at 0.01 level. UED=Upper epidermis cell density; LED=Lower epidermis cell density; SD=Stomata density; SL=Stomata length; SW=Stomata width; LT=Leaf thickness; UET=Upper epidermis cell thickness; PTT=Palisade tissue thickness; STT=Spongy tissue thickness; PRS=The ratio of palisade to spongy tissue; LET=Lower epidermis cell thickness; MVT=Main vein thickness; VPD=Vein protuberant degree; MVL=Main vein vascular bundle length; MLSL=Main vein lower epidermis length; MLSN=Main vein lower epidermis. The same below.

管束长度均以广西种源的最大,贵州种源地鹅掌楸主脉突起度最小,维管束长度排第 2 位,表现出维管束长度随年平均降水量的减少而增大的趋势。另一个特殊的结构特征,即主脉下表面处的角状凸起长度和个数,与种源地的经度呈显著负相关,即越往东的种源幼苗叶片主脉下的凸起个数明显减少,凸起也越不明显,最西边的云南种源凸起长度是最东边浙江种源的 3 倍左右。此凸起结构的作用尚不清楚,从解剖构造来看,是主脉下表皮内的薄壁组织增

生向外凸出形成。

2.2 鹅掌楸种源内叶解剖性状变异特征

从表 4 看出,鹅掌楸各种源的叶表皮、叶片横切面及主脉横切面解剖性状的平均变异系数有一定的差异,其中主脉的平均变异系数最大(30.19%),叶表皮性状其次(26.32%),叶片横切面的解剖性状变异系数最小(21.70%),说明叶当中叶片横切面性状较叶表皮性状的稳定性高,尤以叶片厚度的变异系数最小、最稳定(11.45%),而以主脉下表皮处形成

表 3 鹅掌楸 5 个种源叶解剖性状
Table 3 Leaves anatomical traits of 5 *L. chinense* provenances

性状 Traits	YNJP	GZLP	GXQZ	FJWY	ZJAJ
UED	710.5±177.2a	638.2±161.4ab	633.1±173.2ab	585.7±165.6b	667.5±191.7ab
LED	679.7±186.8a	668.8±265.7a	697.9±344.2a	677.9±480.8a	710.1±221.7a
SD	192.6±29.4abc	209.6±30.2b	179.6±31.3ac	174.7±23.2a	202.7±35.4bc
SL	15.63±3.54a	18.79±3.75b	13.79±2.22a	14.78±2.79a	15.92±2.35a
SW	5.05±1.61a	4.86±1.27a	3.08±0.97b	3.68±0.57b	4.50±1.33a
LT	200.91±21.30a	226.99±22.05b	211.36±25.85ab	247.47±36.78c	198.13±19.48a
UET	16.83±4.66a	15.40±4.43ab	13.41±2.18b	24.39±3.96c	17.69±3.62a
PTT	104.53±15.66a	138.24±15.85b	123.50±17.86c	119.01±20.94c	114.10±17.65ac
STT	65.59±13.03a	57.30±17.24ab	59.03±17.65ab	80.52±20.99c	51.06±11.77b
PSR	1.59±0.48a	2.41±1.05b	2.09±0.79b	1.48±0.43a	2.23±0.65b
LET	13.95±3.18a	16.05±3.41a	15.41±3.08a	23.55±6.73b	15.28±2.90a
MVT	1 846.63±59.11a	2 124.30±276.94b	2 107.74±140.32b	2 343.19±319.47c	1 873.06±273.49a
VPD	9.29±1.21a	6.36±1.60b	9.97±1.38b	9.47±2.01b	9.45±1.65b
MVL	585.03±30.12ab	669.11±194.71b	707.96±106.19b	590.61±149.62c	557.48±155.12c
MLSL	154.28±81.66a	124.27±59.47a	74.49±62.11b	64.85±48.91b	50.41±31.27b
MLSN	2.60±0.50a	2.53±0.78a	2.10±0.61b	1.33±0.48c	1.57±0.73c

注: ±符号后为标准差; 同行间小写字母的不同表示差异极显著($\alpha=0.01$)。

Note: Standard deviation is after symbol±; the differences of small letters means different significantly at 0.01 level.

的指状凸起的长度变异幅度最大(64.32%)。在不同种源内每一性状的变异系数均有一定的差异,说明不同地区的环境异质性导致种源内叶解剖性状变异的差异。

进一步对各种源叶性状变异系数的比较表明,福建种源的叶表皮、叶片及主脉横切面性状的变异系数最大,平均变异系数为 28.18%,表明该种源叶解剖性状多样性最丰富,最小的是云南种源,变异系数为 23.06%,该种源叶解剖性状的多样性相对较低。总体来说,各种源间叶性状变异系数的差异幅度相差不是太大。

2.3 鹅掌楸种源间表型分化

用表型分化系数(V_{ST})分析了不同种源间鹅掌楸叶片的解剖性状分化程度, V_{ST} 用种源间的方差分量占遗传总变异(种源间、种源内方差分量之和)的百分比表示。从表 5 看出,叶表皮、叶片横切面及主脉横切面各性状 V_{ST} 的变异幅度为 0.3%~50.6%,其中以上表皮细胞厚度、主脉凸起个数、下表皮细胞厚度的 V_{ST} 较大, V_{ST} 均超过 45%,但各解剖性状指数(上、下表皮细胞密度、栅海比、叶脉突起度)的 V_{ST} 相对较小,除栅海比外,其余三者的 V_{ST} 均小于 6%,说明各指数性状较其它单个性状在种源间稳定,以种源内的变异为主。鹅掌楸各种源的叶表皮、叶片横切面及主脉横切面 16 个解剖性状的平均表型分化系数为 27.5%,说明种源间的变异明显低于平均表型分化系数(72.5%)的种内变异。

表 4 鹅掌楸 5 个种源叶解剖性状的变异系数(CV)
Table 4 Coefficients of variation (CV) of leaves anatomical traits of 5 *L. chinense* provenances

性状 Traits	YNJP	GZLP	GXQZ	FJWY	ZJAJ	总体 Total
UED	24.94	25.29	27.36	28.27	28.72	26.92
LED	27.48	39.73	49.32	70.92	31.22	43.74
SD	15.26	14.41	17.43	13.28	17.46	15.57
SL	22.65	19.96	16.10	18.88	14.76	18.47
SW	31.88	26.13	31.49	15.49	29.56	26.91
平均 Mean	24.44	25.10	28.34	29.37	24.34	26.32
LT	10.60	9.71	12.23	14.86	9.83	11.45
UET	27.69	28.77	16.26	16.24	20.46	21.88
PTT	14.98	11.47	14.46	17.60	15.47	14.79
STT	19.87	30.09	29.90	26.07	23.05	25.79
PSR	30.19	43.57	37.80	29.05	29.15	33.95
LET	22.80	21.25	19.99	28.58	18.98	22.32
平均 Mean	21.02	24.14	21.77	22.07	19.49	21.70
MVT	13.20	13.04	6.66	13.63	14.60	12.23
VPD	13.02	25.16	13.84	21.22	17.46	18.14
MVL	22.24	29.10	15.00	25.33	27.83	23.90
MLSL	52.93	47.86	83.38	75.42	62.03	64.32
MLSN	19.23	30.83	29.05	36.09	46.50	32.34
平均 Mean	24.12	29.20	29.59	34.34	33.68	30.19
总平均 Total average	23.06	26.02	26.27	28.18	25.14	25.80

2.4 鹅掌楸叶解剖性状与地理、气候因子间的相关性

对各解剖性状与种源地理、气候因子作相关分析,从表 6 看出,鹅掌楸的叶解剖性状中只有主脉维管束长度与年降水量($r=-0.893$)、主脉下表皮处的指状凸起个数与经度值呈显著负相关($r=-0.930$),即随着年降水量的增加,主脉维管束长度减小;凸起

表 5 叶解剖性状方差分量及种源间表型分化系数
Table 5 Variance portions and differentiation coefficient of leaves anatomical traits among/within provenances of *L. chinense*

性状 Traits	方差分量 Variance portion		表型分化系数 Differentiation coefficient of anatomical traits (V_{st}) (%)
	种源间 Among provenance	种源内 Within provenance	
UED	0.049	0.847	5.4
LED	0.003	1.137	0.3
SD	0.058	0.283	17.0
SL	34.345	94.775	26.6
SW	6.713	14.083	32.3
LT	171.589	167.798	50.6
UET	0.108	0.245	30.6
PTT	0.290	0.793	26.8
STT	8.532	19.197	30.8
PSR	144.513	171.007	45.8
LET	4 138.292	7 550.278	35.4
MVT	412 667.248	634 971.065	39.4
VPD	0.770	27.943	2.7
MVL	38 756.993	258 974.531	13.0
MLSL	18 897.879	37 502.685	33.5
MLSN	0.425	0.414	50.6
Mean			27.5

表 6 叶解剖性状与地理、气候因子间的相关关系

Table 6 Correlation coefficients between the geo-ecological factors and leaves anatomical traits of 5 *L. chinense* provenances

性状 Traits	经度 Longitude	纬度 Latitude	年降水量 Annual precipitation	年平均温度 Annual average temperature
UED	-0.58	-0.412	0.436	-0.019
LED	-0.216	0.025	-0.254	-0.364
SD	-0.151	0.141	-0.391	-0.782
SL	-0.203	0.008	-0.376	-0.632
SW	-0.405	-0.225	0.247	-0.359
LT	0.511	0.303	0.352	0.129
UET	0.088	0.177	-0.841	-0.41
PTT	0.02	-0.264	0.54	0.669
STT	0.107	0.37	-0.867	-0.776
PSR	0.543	0.306	0.034	0.189
LET	0.27	0.081	-0.138	0.179
MT	0.692	0.636	-0.754	-0.332
VPD	0.73	0.732	-0.852	-0.463
MVL	0.519	0.534	-0.893 *	-0.371
MLSL	-0.842	-0.846	0.796	0.577
MLSN	-0.930 *	-0.779	0.107	0.152

* 表示 $\alpha=0.05$ 水平差异显著。

* Showed significantly different at 0.05 level.

个数随着种源地理位置由西往东而减少。

其余性状与种源地的地理、气候因子的相关性均不显著,但表皮各性状与经度、年平均温度都呈负相关,而叶片横切面各性状与经度均呈正相关,其余性状与纬度大部分呈正相关关系,不同种源的鹅掌

楸叶解剖性状与种源的地理、气候因子均表现出一定规律性。

2.5 不同种源鹅掌楸叶片解剖性状的聚类分析

利用欧氏平均距离和 UPGMA 对 5 个种源鹅掌楸叶表皮、叶片及主脉横切面各性状数据进行聚类分析(图 1)。以欧式距离为阈值,可将 5 个种源分为 3 个类群,其中贵州与广西种源的叶解剖特征基本接近(年降水量最少的 2 个种源),归为一类,云南与福建的较接近(年降水量最多的 2 个种源),浙江(年降水量居中的种源)的单独形成一个类群。从叶解剖性状上测得的欧式距离基本上和各种源的年降水量相关。进一步对各种源叶解剖性状的欧式距离与经度和纬度作相关分析,相关系数分别为 0.614 和 0.708,表明性状欧式距离与地理因子间呈正相关;用性状欧式距离与种源地年降水量和年均温度作相关分析,相关系数分别为-0.001和-0.581,均呈负相关关系,经检验相关性均不显著。

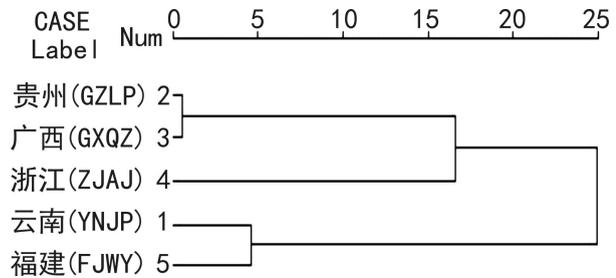


图 1 鹅掌楸 5 个种源叶解剖性状 UPGMA 聚类结果
Fig. 1 UPGMA cluster based on leaves anatomical traits of 5 *L. chinense* provenances

3 讨论与结论

3.1 鹅掌楸的叶解剖性状变异丰富

鹅掌楸种源间及种源内变异丰富,其 5 个种源内叶的 16 个解剖性状中有 15 个存在显著差异,变异系数为 11.45%~64.32%,变异幅度较大,其中以主脉下表皮处的角状凸起度变异最大,下表皮细胞密度其次,变异系数为 43.74%。

鹅掌楸的叶表皮、叶片横切面和主脉横切面的各解剖性状中,虽然主脉横切面的 5 个观测性状的平均变异系数最大,为 30.19%,而叶表皮 5 个性状的平均变异系数为 26.32%,最小的是叶片横切面的 6 个性状平均变异系数,为 21.70%;但若除去主脉下表皮处的角状凸起长度和凸起个数 2 个特异性性

状外,则主脉的3个常规解剖性状的平均变异系数只有19.09%,反而是最小的,说明主脉的常规性状是较稳定的遗传特征。

3.2 鹅掌楸的表型变异呈现一定的梯度规律

环境因子中对植物的生长和分布起主导作用的是温度与水分(严寒静等,2009)。伴随着生态因子的梯度变化,鹅掌楸种源内表型变异呈一定的梯度变异,如主脉维管束长度随年降水量的减少呈加长的显著趋势。维管束在叶片中起到输导和机械支持的作用,在受水分胁迫的环境中,发达的输导组织能提供有效的功能满足植物生长的需求。叶片厚度、栅栏组织及栅海比,也是植物抗性衡量的重要指标,在本研究中,这3个指标均与年降水量呈正比,这与Quarrie *et al.*(1977)和蒋志荣(2000)的研究报道相反,可能与种源地的降水具体情况有关,如是否存在明显的干湿季等状况。

气孔密度在评价植物对环境的适应性中也是一个重要的参考指标(Ashton *et al.*, 1992)。本研究结果表明,鹅掌楸的气孔密度与年降水量和年均温度均呈负相关关系。叶金山等(1997)的研究只在北美鹅掌楸主脉处观察到二处明显不规则角状凸起,而本研究却发现鹅掌楸各种源中均存在这种角状凸起,而且其个数和凸起长度与种源经度呈负相关,这说明该结构特征普遍存在于该属植物,但其具体功能还需进一步研究。在聚类分析中发现,鹅掌楸从叶的解剖性状上测得的欧式距离基本上和各种源的年降水量相关,这与刘丹等(2006)从分子水平上测得的遗传距离基本上和各种源的纬度分布相关有所差异,应与采样和分析方法不同有关。

3.3 鹅掌楸群体的遗传分化

鹅掌楸各种源的叶表皮、叶片横切面及主脉横切面16个解剖性状的平均分化系数为27.5%,表明鹅掌楸叶解剖性状的遗传变异27.5%存在于种源间,72.5%的变异存在于种源内,说明在叶片解剖性状上,鹅掌楸具有丰富的遗传变异,遗传多样性高。在对鹅掌楸遗传基因的研究上,发现其种源内的变异大于种源间的变异,如朱晓琴等(1997)的研究结果显示鹅掌楸其种群内变异占总变异量的86%,种群间变异占总变异量的14%;罗光佐等(2000)的研究结果显示其种群内变异占总变异量的89%,而种群间变异仅占变异量的11%;刘丹等(2006)的研究结果显示鹅掌楸群体间遗传变异分量平均占33.03%,群体内占66.97%。本研究结果表现出较

好的一致性,也表明了鹅掌楸的遗传变异主要来源于种源内,种内和种源间均存在选择的遗传基础。

3.4 鹅掌楸的遗传改良前景

综合各方面的研究可以看出,鹅掌楸自然分布零散,种源地的地形、气候因子复杂多变,小环境因子差异明显,生境较破碎脆弱,以及通过长期的自然、人为选择和地理隔离,使其产生了极其丰富的种内变异,特别是叶的变异尤为突出,包括叶片表皮、叶片横切面及主脉横切面各解剖性状。虽然本文研究的都是解剖结构的变异,但它们却都是遗传因子和环境因子共同作用的结果,作为包含于表型变异的微观解剖构造差异,必然隐藏着遗传变异,并且这种变异越大,可能存在的遗传变异也越大。

通过本研究得知鹅掌楸解剖构造性状存在丰富的自然变异情况,可推断鹅掌楸的改良前景广阔。鹅掌楸的种源内的变异大于种源间的变异,种源内的分化较高。因此,在遗传改良工作中,优良种源、优良群体及优良个体的选择和利用均应加以利用。

参考文献:

- Ashton, PMS, Berlyn, GP. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade[J]. *New Phytol.*, **121**(4): 587-596
- Bosabalidis AM, Kofidis G. 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars[J]. *Plant Sci.*, **163**(2): 375-379
- Ge SC(葛颀), Wang MX(王明麻), Chen YW(陈岳武). 1988. An analysis of population genetic structure of masson pine by isozyme technique(用同工酶研究马尾松群体的遗传结构)[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), **24**(4): 399-409
- Hao RM(郝日明), He SA(贺善安), Tang SJ(汤诗杰), *et al.* 1995. Geographical distribution of *Liriodendron chinense* in China and its significance(鹅掌楸在中国的自然分布及其特点)[J]. *J Plant Res Environ*(植物资源与环境), **4**(1): 1-6
- Hong YP(洪亚平), Pan KY(潘开玉), Chen ZD(陈之端), *et al.* 2001. Characters of leaf epidermis and their systematic significance in Menispermaceae(防己科植物的叶表皮特征及其系统学意义)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **43**(6): 615-623
- Huang JQ(黄坚钦). 1998. Embryology reasons for lower seed-setting in *Liriodendron chinense*(鹅掌楸结籽率低的胚胎学原因探讨)[J]. *J Zhejiang For Coll*(浙江林学院学报), **15**(3): 267-273
- Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好). 2000. Pollination environment and sex allocation in *Liriodendron chinense*(鹅掌楸的传粉环境与性配置)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **20**(1): 49-52
- Jackson LWR. 1967. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species[J]. *Ecology*, **48**(3): 498-499
- Jiang ZR(蒋志荣). 2000. Probe into drought-resisting mechanism of *Ammopitanthus mongolicus* (Maxim) Cheng F(沙冬青抗旱机理的探讨)[J]. *J Desert Res*(中国沙漠), **20**(1): 71-74

- Joesting HM, McCarthy BC, Brown KJ. 2009. Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters[J]. *For Ecol Manag*, **257**(1):280-286
- Li HG(李火根), Chen L(陈龙), Liang CY(梁呈元), et al. 2005. A case study on provenance testing of tulip tree (*Liriodendron* spp)(鹅掌楸属树种源试验研究)[J]. *Chin For Sci & Technol* (林业科技开发), **19**(5):13-16
- Li JM(李建民), Zhou ZC(周志春), Wu KY(吴开云), et al. 2002. Genetic differentiation of geographic populations in *Liriodendron chinense* using RAPD markers(RAPD 标记研究马褂木地理种群的遗传分化)[J]. *Sci Silv Sin* (林业科学), **38**(4):61-66
- Li MC(黎明), He YR(和严然). 1993. Anatomic study on the nutritive organs of Chinese tulip tree(珍贵树种鹅掌楸营养器官解剖学研究)[J]. *Henan Sci* (河南科学), **11**(1):64-69
- Li ZL(李正理). 1996. Plant Tissue Production(植物组织制片学)[M]. Beijing(北京):Peking University Press(北京大学出版社):130-139
- Li ZQ(李周岐), Wang ZR(王章荣). 2001. Crossability and heterosis for seed-traits in *Liriodendron*(鹅掌楸属种间杂交可配性与杂种优势的早期表现)[J]. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), **25**(2):34-38
- Liu D(刘丹), Gu WC(顾万春), Yang CP(杨传平). 2006. Genetic diversity of *Liriodendron chinense* in China(中国鹅掌楸遗传多样性研究)[J]. *Sci Silv Sin* (林业科学), **42**(2):116-119
- Quarrie SA, Jones, HG. 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat[J]. *J Experimental Bot*, **28**(1):192-203
- Sun TX(孙同兴), Wu H(吴鸿), Li BT(李秉滔), et al. 2002. Leaf anatomy of *Desmos* and *Dasymaschalon* (Annonaceae) from China in relation to taxonomic significance(中国假鹰爪属和皂帽花属植物叶的形态结构及其分类学意义)[J]. *Acta Phytotaxonomica Sin* (植物分类学报), **40**(5):385-395
- Wang ZR(王章荣). 2005. Hybrid Breeding and Utilization of *Liriodendron*(鹅掌楸属树种杂交育种与利用)[M]. Beijing(北京):Chinese Forestry Press(中国林业出版社):70-73
- Yan HJ(严寒静), Liang LJ(梁路娇), Fang ZJ(房志坚). 2009. Anatomical characteristics of leaf epidermis of *Fallopia multiflora* and relationships to climate factors(不同产地何首乌叶表皮结构的解剖学特征与气候因子的关系)[J]. *Guihaia* (广西植物), **29**(1):120-124
- Ye JS(叶金山), Zhou SB(周守标), Wang ZR(王章荣). 1997. Discrimination of leaf anatomic structure of the Chinese tulip tree hybrids(杂种鹅掌楸叶解剖结构特征的识别)[J]. *J Plant Resour & Environ* (植物资源与环境), **6**(4):58-60
- Zhu LQ(朱栗琼), Li JY(李吉跃), Zhao LJ(招礼军). 2007. Comparison on leaf anatomical structures and drought resistance of six broad-leaved plant species(六种阔叶树叶解剖结构特征及其耐旱性比较)[J]. *Guihaia* (广西植物), **27**(3):431-434
- Zhu XQ(朱晓琴), He SA(贺善安), Yao QJ(姚青菊), et al. 1997. Population genetic structure and conservation strategy of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. (鹅掌楸居群遗传结构及其保护对策)[J]. *J Plant Resour & Environ* (植物资源与环境), **6**(4):7-14
- (上接第 343 页 Continue from page 343)
- Carbon pool of tropical mountain rain forests in Jianfengling and effect of clear-cutting on it(尖峰岭热带山地雨林 C 素库及皆伐影响的初步研究)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **9**(4):341-344
- Wu ZM(吴泽民), Sun QX(孙启祥), Chen MG(陈美工). 2001. Biomass and nutrient accumulation of poplar plantation on beach land in Yangtze River in Anhui province(安徽长江滩地杨树人工林生物量和养分积累)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **12**(6):806-810
- Xiaver B. 2009. Allometric estimation of the aboveground biomass and carbon in *Metasequoia glyptostroboide* plantations in Shanghai[D]. Bedfordshire: Cranfield University
- Yan T(闫婷), Yan DR(闫德仁), Yuan LM(袁立敏), et al. 2012. Carbon fixation characteristics of *Populus L.* plantation and *Pinus sylvesrtris* var. *mongolica* Litv. plantation in sandy land(沙地杨树、樟子松人工林固碳特征研究)[J]. *J Inner Mongolia For Sci & Technol* (内蒙古林业科技), **38**(2):14-18
- Zhan ZQ(詹自强), Wang Z(王哲), Wu Y(吴尧), et al. 2011. Carbon storage of moso bamboo plantation ecosystem in the Sheshan Region, Shanghai(上海佘山地区毛竹林生态系统碳储量研究)[J]. *Acta Agric Shanghai* (上海农业学报), **27**(增刊):1-5
- Zhao D(赵栋), Ma Xu(马旭). 2012. Carbon storage and density of Poplar plantation in Jiangsu Province(江苏省杨树林碳储量及碳密度研究)[J]. *Jilin Agri* (吉林农业), (5):139-140
- Zhou YR(周玉荣), Yu ZL(于振良), Zhao SD(赵士洞). 2000. Carbon storage and budget of major Chinese forest types(我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡)[J]. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **24**(5):518-522
- Zhuang HL(庄红蕾), Xiao CB(肖春波), Wang YH(王月华), et al. 2012. Allometric equation-based estimation of biomass carbon sequestration in Chongming Island, Shanghai(上海崇明岛水杉人工林生物量方程构建及固碳潜力研究)[J]. *J Shanghai Jiaotong Univ; Agric Sci Edit* (上海交通大学学报:农业科学版), **30**(2):48-55
- Zianis D, Mencuccini, M. 2004. On simplifying allometric analyses of forest biomass[J]. *For Ecol Manag*, **187**(2-3):311-322