

我国东北及华北地区小叶杨形态及 生理性状遗传多样性研究

卫尊征 潘 炜 赵 杏 张金凤 李百炼 张德强

(北京林业大学林木育种国家工程实验室 林木花卉遗传育种教育部重点实验室)

摘要:以东北和华北地区 5 个种源的小叶杨为材料,分别对 17 个表型及生理性状进行了比较分析。结果表明:小叶杨各性状在种源间和种源内均存在广泛的遗传变异;平均表型分化系数(V_{ST})为 47.11%,种源内变异大于种源间变异;小叶杨群体各性状变异呈梯度变化规律,高海拔的种源表现为苗高、叶大,而低海拔的种源表现则相反;利用种源间欧氏距离进行 UPGMA 聚类,结果显示 5 个小叶杨种源可以划分为 3 类。研究结果将为天然小叶杨遗传资源的保存和利用提供理论依据。

关键词:小叶杨;形态性状;生理性状;遗传多样性

中图分类号:S718.46;S792.116 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2010)05-0008-07

WEI Zun-zheng; PAN Wei; ZHAO Xing; ZHANG Jin-feng; LI Bai-lian; ZHANG De-qiang.

Morphological and physiological genetic diversity of *Populus simonii* in northeastern and north China. *Journal of Beijing Forestry University* (2010) 32(5) 8-14 [Ch, 19 ref.] National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

Seventeen morphological and physiological traits of *Populus simonii* were analyzed among and within five provenances distributed in northeastern and the North China. Analysis of variance for all traits showed that there were significant differences among provenances and individuals within provenances. The mean phenotypic differentiation coefficient (V_{ST}) for all traits was 47.11%, which meant that the variation within provenances was slightly higher than that among provenances. The analysis of correlation between the morphological and physiological traits of *P. simonii* and the geographical and climatic factors indicated that the variations among populations presented gradient regularity. In contrast to the low-elevation provenances, individuals from high-altitude provenances displayed high trees and large leaves. According to the UPGMA cluster analysis based on the Euclidean distance, five provenances of *P. simonii* investigated could be divided into three groups. The results provide theoretical basis for conservation and utilization of natural *P. simonii* genetic resources.

Key words *Populus simonii*; morphological traits; physiological traits; genetic diversity

小叶杨(*Populus simonii*)是我国重要的林木遗传资源,我国现有杨树人工林 660 万 hm^2 ,其中小叶杨的面积约 64 万 hm^2 。因具有抗旱、耐瘠薄、适应性广、生长优良、寿命长等特性,小叶杨已成为开展

抗逆育种工作中优质的种质资源和优良抗逆基因的宝库,是中国最早开展人工栽培和杂交育种的树种之一。此外,小叶杨杂交可配性强这一特性使通过杂交育种创造优良无性系成为可能,因此,杨树育种

收稿日期:2010-03-21

基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划专项基金项目(NCET-07-0084)、人事部留学回国人员优秀类专项基金、国家自然科学基金项目(30600479、30872042)、教育部科学技术研究重大项目(307006)、“948”国家林业局引进项目(2009-4-22)。

第一作者:卫尊征,博士生。主要研究方向:林木遗传育种。电话:010-82380499 Email: weizunzheng@163.com 地址:100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。

责任作者:张德强,教授,博士生导师。主要研究方向:分子遗传学与功能基因组学。电话:010-62336007 Email: deqiangzhang@bjfu.edu.cn 地址:同上。

本刊网址: <http://www.bjfujournal.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

者曾采用小叶杨作为亲本,成功培育出一系列富含耐旱、耐寒、耐热、耐盐碱及耐瘠薄等特性的优良杂种无性系^[1-3],从而为我国的林产工业提供了充足的原料,创造了巨大的经济效益。同时,小叶杨作为我国三北防护林的主要造林树种,在阻止沙化侵蚀,减少水土流失以及防风固沙等生态建设方面发挥着重要作用。为进一步加速小叶杨的遗传改良进程、保存有限的乡土基因资源,很有必要对我国北方地区小叶杨资源进行表型及生理遗传多样性研究。

遗传多样性是同一物种群体间和群体内个体间遗传变异的总和,主要包括表型、生化、染色体、蛋白质及DNA等多层次的遗传变异^[4]。表型是各种形态特征的组合,是生物遗传变异的表征,表型变异是遗传多样性研究的重要内容^[5]。叶形态是一个重要的形态特征,与植物的营养和其他生理、生态因子以及植物的繁殖密切相关,因而具有重要的研究价值^[6]。采用遗传上较为稳定、不易受环境影响的性状研究表型多样性,可以揭示群体的遗传规律及变异大小。本文以我国东北及华北地区5个省份小叶杨资源的17个形态、生理及生长特征为研究内容,

探索了小叶杨现有资源的遗传变异规律、多样性以及与环境的相关性等方面的内容,为系统、科学地评价现存小叶杨资源提供理论依据,同时为筛选优良无性系变异材料、建立核心种质资源及制定遗传改良策略奠定了坚实的基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料的收集与保存

2007年冬季从11个分布区中共选择出5个小叶杨分布地点(山西宁武、河北张家口、吉林通榆、内蒙通辽、辽宁朝阳)进行资源的收集。其中,每个省市(自治区)选1~3个取样地点,每个取样点取枝条在30个单株以上,单株间隔在50 m以上。枝条的中选条件是:生长正常,无严重缺陷及明显的病虫害。采样地自然概况见表1。于2008年春季对取样后沙藏的枝条进行扦插,按照完全随机区组试验设计,6次重复,40株小区,株行距10 cm×20 cm。秋季落叶后统计成活率,成苗率在85%以上,共计192株,对其进行测定。

表1 小叶杨采样地点的地理位置与气候条件

Tab. 1 Sampling location and climatic conditions of *P. simonii*

地点	海拔/m	纬度	经度	年均降雨量/mm	年均气温/℃	无霜期/d
山西宁武	1 392	39°00'00" N	112°11'48" E	620.0	6.2	120
河北张家口	1 015	40°34'12" N	115°34'36" E	480.0	5.7	123
吉林通榆	147	44°29'48" N	123°03'00" E	332.4	6.6	162
内蒙通辽	313	43°05'48" N	120°30'00" E	366.0	6.3	150
辽宁朝阳	90	41°21'00" N	120°17'24" E	485.0	8.9	160

1.2 形态与生理性状的测定方法

形态性状测定:于7—8月份,取从枝条顶端向下的第4片叶,分别测量其叶长、叶宽、叶长/宽、叶面积、节间距、叶柄长、侧脉长、侧脉角、叶基角、叶缘齿数、叶厚11个性状。每个基因型调查6株。

生长性状测定:于秋季落叶后从每个基因型中随机挑选出3株苗木,利用卷尺和游标卡尺测量其苗高和地径。

生理性状测定:叶绿素含量等采用分光光度法,用普析通用TU-1900紫外可见分光光度计测定。相对电导率依照对小叶杨无性系进行植物组织抗逆性测定的电导法进行。每个基因型均随机选取3株苗木。

1.3 数据处理及统计分析方法

对各性状采用双因素巢式设计进行方差分析^[7],线性模型为:

$$X_{ijk} = \mu + P_i + C/P_{j(i)} + e_{ijk}$$

式中: X_{ijk} 为第*i*个群体第*j*个家系第*k*个观测值, C 为所有观测无性系数, μ 为总体平均值, P_i 为第*i*个

种源的效应值, $C/P_{j(i)}$ 为第*i*个种源中第*j*个无性系某性状的效应值, e_{ijk} 为取样误差。

在方差分析的基础上,采用Duncan新复极差法^[8]作多重比较。为了与基因分化系数(G_{ST})相对应,葛颂等^[9]按下式计算出了反映群体间表型分化的值:

$$V_{ST} = \sigma_{t/s}^2 / (\sigma_{t/s}^2 + \sigma_s^2)$$

式中: $\sigma_{t/s}^2$ 为群体间方差分量; σ_s^2 为群体内方差分量; V_{ST} 为表型分化系数,表示群体间变异占遗传总变异的百分比。

利用Spearson积矩法计算性状的相关系数,样本相关矩阵做主成分分析,类平均法进行聚类分析^[10]。所有统计分析用SAS软件进行。

2 结果与分析

2.1 小叶杨不同种源间的形态及生理变异分析

由表2显示的方差分析结果可知,研究的5个种源内,小叶杨叶长、叶宽、叶厚、叶柄长等17个性状中,除了叶柄长和叶缘齿数在种源内的差异未达

到极显著水平外,其余 15 个性状在种源间及种源内 差异均达到极显著水平。

表 2 小叶杨各形态及生理性状的方差分析结果
Tab.2 Variance analysis of phenotypic and physiological traits among and within provenances of *P. simonii*

性状	均方(自由度)			F 值	
	种源间	种源内	机误	种源间	种源内
叶长	3 412.168 3(4)	244.928 9(187)	96.782 0(960)	35.26 **	2.53 **
叶宽	398.425 5(4)	114.127 3(187)	47.350 6(960)	8.41 **	2.41 **
叶长/宽	1.435 3(4)	0.207 2(187)	0.043 2(960)	33.25 **	4.80 **
叶面积	863.267 8(4)	63.127 3(187)	20.496 2(960)	42.12 **	3.08 **
侧脉长	314.349 4(4)	68.227 1(187)	25.294 1(960)	12.43 **	2.70 **
侧脉角	1 829.555 9(4)	98.313 1(187)	41.712 7(960)	43.86 **	2.36 **
叶基角	1 677.334 2(4)	169.376 4(187)	36.044 8(960)	46.53 **	4.70 **
叶缘齿数	84.813 0(4)	7.474 8(187)	3.846 7(960)	22.05 **	1.94
叶厚	0.099 1(4)	0.003 3(187)	0.001 1(960)	93.49 **	3.10 **
叶柄长	20 394.264 5(4)	65.974 0(187)	37.850 3(960)	538.81 **	1.74
节间距	7 404.161 2(4)	112.352 1(187)	48.916 2(960)	151.36 **	2.30 **
苗高	5 825.471 1(4)	785.761 2(187)	346.877 6(384)	16.79 **	2.27 **
地径	0.074 9(4)	0.006 0(187)	0.002 7(384)	27.74 **	2.24 **
叶绿素 a	379.212 5(4)	10.566 1(194)	0.702 0(398)	540.20 **	15.05 **
叶绿素 b	121.790 1(4)	3.338 5(194)	0.239 2(398)	509.21 **	13.96 **
类胡萝卜素	5.955 9(4)	0.193 9(194)	0.018 5(398)	321.39 **	10.46 **
相对电导率	167.608 7(4)	19.677 9(194)	6.042 2(398)	27.74 **	3.26 **

注: **表示 $\alpha=0.01$ 水平上差异极显著。

由表 3 所列小叶杨各性状的均值及均值的多重比较结果可见:小叶杨叶片形态性状在种源间差异显著,叶长、叶宽、叶面积和侧脉长 4 个性状指标值均为山西宁武种源最大,辽宁朝阳种源最小,表现为华北地区的叶片较大,东北地区的叶片较小;叶片形状指数(叶长/宽)及叶缘齿数性状均值均为山西宁武

种源最大,吉林通榆最小,表现为随着地理经纬度的增加叶片形状逐渐变宽变短,叶缘齿数逐渐减少;侧脉角及叶基角性状指标值均为河北张家口种源最大,山西宁武种源最小,差异显著;叶厚均值以内蒙通辽种源最大,表现为叶片较厚,吉林通榆种源最小,表现为叶片较薄。

表 3 小叶杨各形态及生理性状的平均值、标准差及多重比较结果
Tab.3 Multiple contrast of morphological and physiological traits among provenances of *P. simonii*

种源	样本	叶长/mm	叶宽/mm	叶长/宽	叶面积/mm ²	侧脉长/mm	侧脉角/(°)
山西宁武	26	57.410 ± 12.453 ^A	31.856 ± 8.560 ^A	1.864 ± 0.419 ^A	14.484 ± 6.945 ^A	23.831 ± 6.210 ^A	39.628 ± 7.605 ^D
河北张家口	50	51.606 ± 11.204 ^B	30.159 ± 8.020 ^B	1.744 ± 0.218 ^B	11.285 ± 4.980 ^B	22.539 ± 5.548 ^B	47.367 ± 7.827 ^A
辽宁朝阳	36	46.280 ± 10.955 ^D	27.951 ± 7.094 ^C	1.679 ± 0.237 ^C	9.028 ± 4.844 ^D	20.340 ± 5.636 ^C	42.204 ± 6.794 ^C
内蒙通辽	35	47.795 ± 11.436 ^{DC}	29.089 ± 7.85 ^{CB}	1.672 ± 0.264 ^C	9.995 ± 5.324 ^C	21.775 ± 6.202 ^B	42.700 ± 6.578 ^{CB}
吉林通榆	45	48.934 ± 9.446 ^C	30.234 ± 6.813 ^B	1.644 ± 0.213 ^C	9.462 ± 4.571 ^{DC}	21.590 ± 5.098 ^B	43.844 ± 6.729 ^B
总计	192	50.405 ± 11.099	29.858 ± 7.669	1.720 ± 0.270	10.851 ± 5.333	22.015 ± 5.739	43.149 ± 7.107

种源	样本	叶基角/(°)	叶缘齿数	叶厚/mm	叶柄长/mm	节间距/mm	苗高/cm
山西宁武	26	28.449 ± 7.094 ^D	8.026 ± 2.590 ^A	0.286 ± 0.036 ^C	7.777 ± 3.700 ^B	21.361 ± 7.147 ^C	77.827 ± 24.076 ^A
河北张家口	50	36.167 ± 8.498 ^A	6.630 ± 2.237 ^B	0.290 ± 0.036 ^{CB}	27.232 ± 11.283 ^A	12.884 ± 4.461 ^D	65.627 ± 24.631 ^B
辽宁朝阳	36	33.954 ± 6.726 ^B	6.532 ± 2.082 ^B	0.293 ± 0.043 ^B	8.358 ± 4.241 ^B	24.040 ± 7.030 ^B	57.250 ± 22.476 ^C
内蒙通辽	35	33.057 ± 7.485 ^{CB}	6.410 ± 1.847 ^B	0.307 ± 0.043 ^A	7.976 ± 3.415 ^B	24.389 ± 6.725 ^{BA}	59.395 ± 19.394 ^C
吉林通榆	45	31.948 ± 7.578 ^C	6.315 ± 1.840 ^B	0.253 ± 0.032 ^D	8.054 ± 2.852 ^B	25.498 ± 7.008 ^A	67.156 ± 19.688 ^B
总计	192	32.715 ± 7.476	6.783 ± 2.119	0.286 ± 0.038	11.880 ± 5.097	21.634 ± 7.474	65.451 ± 22.053

种源	样本	地径/mm	叶绿素 a/%	叶绿素 b/%	类胡萝卜素/%	相对电导率/%
山西宁武	26	0.226 ± 0.083 ^A	21.935 ± 2.264 ^A	10.012 ± 2.119 ^A	3.510 ± 0.264 ^A	32.315 ± 5.354 ^A
河北张家口	50	0.221 ± 0.058 ^{BA}	12.680 ± 1.756 ^D	4.675 ± 0.673 ^C	2.474 ± 0.231 ^D	29.857 ± 2.691 ^B
辽宁朝阳	36	0.211 ± 0.076 ^B	16.729 ± 2.244 ^B	6.378 ± 1.067 ^B	3.207 ± 0.320 ^B	27.198 ± 3.277 ^C
内蒙通辽	35	0.178 ± 0.056 ^C	16.536 ± 1.915 ^{CB}	6.281 ± 0.953 ^B	3.118 ± 0.225 ^C	27.698 ± 2.832 ^C
吉林通榆	45	0.171 ± 0.038 ^C	16.167 ± 1.840 ^C	6.187 ± 0.820 ^B	3.192 ± 0.300 ^B	27.684 ± 2.343 ^C
总计	192	0.201 ± 0.062	16.809 ± 2.004	6.706 ± 1.126	3.100 ± 0.274	28.950 ± 3.299

注:表中数据为平均值 ± 标准差;A、B、C、D为 Duncan grouping 表示值,其中字母相同者相互间差异不显著。

小叶杨茎生长性状在种源间也存在显著差异, 口种源,差异显著。苗高和地径性状指标值最大均为山西宁武种源,最小分别为辽宁朝阳和吉林通榆节间距最大的为吉林通榆种源,最小的为河北张家

种源,地径均值的变化表现为随着地理经纬度的增加小叶杨的地径逐渐变细。

小叶杨的生理性状在种源间也存在显著差异,叶绿素 a、叶绿素 b 及类胡萝卜素性状指标值均以山西宁武种源最大,河北张家口种源最小。不同种源植株光合色素和类胡萝卜素含量的差异可能是由于其分布的海拔高度不同而导致的太阳辐射和抵抗紫外辐射能力的差异性引起的,说明高海拔地区的小叶杨植株在吸收太阳光能以及防止紫外线辐射等方面要优于低海拔地区。相对电导率均值以山西宁武种源最大,辽宁朝阳种源最小,显示出华北地区种源忍受外界极端环境的能力可能会低于东北地区种源。

2.2 小叶杨种源内形态及生理变异特征

由表 4 可知,小叶杨叶片性状中,叶柄长变异系

数最大,叶面积次之,叶厚度最低。叶与茎形态性状及生理性状的平均变异系数均有一定差异,形态性状中,茎生长性状的平均变异系数(48.27%)较大,叶生长性状的平均变异系数(25.72%)较小,说明叶生长相关性状较稳定,受较高的遗传控制。形态性状的平均变异系数为 32.66%,较生理性状的平均变异系数(26.60%)大,说明生理性状稳定性高,形态性状虽稳定性差,但变异较丰富。

对各种源的变异系数进行比较可以得出,山西宁武种源的叶、茎生长性状及生理性状的变异系数较大,平均变异系数为 28.17%,说明该种源的表型多样性较丰富,而吉林通榆种源的变异系数较小,平均变异系数为 23.28%,此种源的表型多样性程度较低。

表 4 小叶杨种源形态及生理性状的变异系数

Tab. 4 Variation coefficients among provenances of morphological and physiological traits of *P. simonii*

性状	山西宁武	河北张家口	吉林通榆	内蒙通辽	辽宁朝阳	变异系数 %
叶长	21.69	21.71	19.30	23.93	23.67	22.98
叶宽	26.87	26.59	22.53	27.01	25.38	25.87
叶长/宽	22.48	12.52	12.93	15.76	14.10	15.97
叶面积	47.95	44.13	48.31	53.26	53.65	51.81
侧脉长	26.06	24.62	23.61	28.48	27.71	26.29
侧脉角	19.19	16.52	15.35	15.41	16.10	17.31
叶基角	24.94	23.50	23.72	22.64	19.81	24.02
叶缘齿数	32.27	33.74	29.13	28.81	31.87	32.48
叶厚	12.72	12.30	12.60	13.97	14.58	14.77
叶柄长	47.54	41.43	35.40	42.81	50.74	81.49
节间距	33.46	73.44	27.48	27.57	29.24	43.48
苗高	30.94	37.53	29.31	32.65	39.26	35.38
地径	36.68	26.26	22.18	31.54	36.05	32.73
叶绿素 a	17.85	24.09	19.76	20.11	23.28	27.17
叶绿素 b	36.85	25.13	23.12	26.45	29.18	39.36
类胡萝卜素	13.11	16.30	16.28	14.28	17.43	19.49
相对电导率	28.30	15.50	14.64	17.66	20.79	20.39
平均	28.17	27.96	23.28	26.02	27.81	31.23

2.3 小叶杨种源间形态及生理分化

按巢式设计方差分量比分析了各方差分量占总变异的比例(表 5)。用种源间方差分量占遗传总变异(种源间、种源内方差分量之和)的百分比表示种源间的表型分化系数 V_{ST} 。由表 5 可知,叶和茎形态性状的变异幅度为 12.25% ~ 95.95%,其中叶宽性状的 V_{ST} 最小,叶柄长性状的 V_{ST} 最大,平均分化系数为 39.99%,说明形态性状在种源间变异低于种源内变异。生理性状的变异幅度为 14.38% ~ 37.66%,平均分化系数为 30.80%,说明生理性状在种源间的变异也低于种源内的变异,种源内变异占优势。17 个性状的平均 V_{ST} 为 47.11%,说明东北及华北地区小叶杨在种源间的变异略低于种源内的变异,主要变异来源为种源内变异。

2.4 小叶杨形态及生理性状变异与地理、气候因子间的相关性

表 6 列出了小叶杨形态及生理性状与地理生态因子间的相关性。由表 6 可以看出:海拔与小叶杨大部分性状呈显著正相关,与节间距、类胡萝卜素呈显著负相关。高海拔地区温度较低,叶片较大,苗木高大粗壮。经度与叶长、叶长/宽、叶面积、叶柄长、叶缘齿数、叶厚、地径、叶绿素 b 及相对电导率呈极显著负相关,与节间距呈极显著负相关;纬度与叶长、叶长/宽、叶面积、叶柄长、侧脉长、叶缘齿数、叶厚、地径、叶绿素 b、相对电导率呈极显著负相关,与苗高呈显著负相关,与节间距呈极显著正相关。这一结果显示,低经纬度地区叶片较大,苗木较高大粗壮,由南向北、由西向东,叶形状指数越来越小,叶片逐渐变窄变短。

表 5 东北及华北小叶杨形态及生理性状分化系数表
Tab. 5 Variance portions and differentiation coefficients of morphological and physiological traits among provenances of *P. simonii*

性状	方差分量			方差分量百分比/%			表型分化系数/%
	种源间	种源内	机误	种源间	种源内	机误	
叶长	17.307 3	24.691 2	96.782 0	12.47	17.79	69.74	41.21
叶宽	1.553 5	11.129 5	47.350 6	2.59	18.54	78.87	12.25
叶长/宽	0.006 7	0.027 3	0.043 2	8.69	35.41	55.90	19.71
叶面积	4.372 4	7.105 2	20.496 2	13.67	22.22	64.10	38.09
侧脉长	1.344 9	7.155 5	25.294 1	3.98	21.17	74.85	15.82
侧脉角	9.460 3	9.433 4	41.712 7	15.61	15.57	68.83	50.07
叶基角	8.240 2	22.221 9	36.044 8	12.39	33.41	54.20	27.05
叶缘齿数	0.422 6	0.604 7	3.846 7	8.67	12.41	78.92	41.14
叶厚	0.000 5	0.000 4	0.001 1	26.79	18.98	54.23	58.53
叶柄长	111.083 6	4.687 3	37.850 3	72.31	3.05	24.64	95.95
节间距	39.846 0	10.572 6	48.916 2	40.11	10.64	49.24	79.03
苗高	27.539 4	146.294 5	346.877 6	5.29	28.10	66.62	15.84
地径	0.000 4	0.001 1	0.002 7	8.98	26.60	64.42	25.23
叶绿素 a	1.940 2	3.288 0	0.702 0	32.72	55.45	11.84	36.99
叶绿素 b	0.623 4	1.033 1	0.239 2	32.89	54.50	12.62	37.66
类胡萝卜素	0.030 3	0.058 5	0.018 5	28.26	54.47	17.27	34.16
相对电导率	0.778 6	4.545 2	6.042 2	6.85	39.99	53.16	14.38
平均				19.17	21.52	59.31	47.11

表 6 东北及华北小叶杨形态及生理性状与地理生态因子相关分析
Tab. 6 Correlation coefficients between geo-ecological factors and morphological and physiological traits of *P. simonii*

性状	地理生态因子					
	海拔	经度	纬度	年均降雨量	年均气温	无霜期
叶长	0.276 **	-0.196 **	-0.252 **	0.205 **	-0.178 **	-0.246 **
叶宽	0.113 *	-0.044	-0.086	0.051	-0.111 *	-0.095
叶片长/宽	0.241 **	-0.231 **	-0.249 **	0.234 **	-0.092	-0.224 **
叶面积	0.294 **	-0.236 **	-0.284 **	0.241 **	-0.167 **	-0.268
侧脉长	0.165 **	-0.096	-0.142 **	0.092	-0.144 **	-0.153 **
侧脉角	0.037	0.025	-0.001	-0.090	-0.146	-0.087
叶基角	-0.031	-0.002	0.023	-0.060	-0.011	-0.028
叶缘齿数	0.194 **	-0.192 **	-0.205 **	0.214 **	-0.046	-0.163 **
叶厚	0.104 *	-0.225 **	-0.180 **	0.166 **	0.020	-0.157 **
叶柄长	0.424 **	-0.327 **	-0.382 **	0.174 **	-0.405 **	-0.529 **
节间距	-0.394 **	0.339 **	0.378 **	-0.242 **	0.293 **	0.454 **
苗高	0.200 **	-0.098	-0.157 *	0.127	-0.152 *	-0.046
地径	0.260 **	-0.332 **	-0.300 **	0.321 **	-0.008	0.066
叶绿素 a	0.076	-0.125	-0.117	0.250 **	0.144 *	0.447 **
叶绿素 b	0.183 **	-0.203 **	-0.214 **	0.321 **	0.070	0.406 **
类胡萝卜素	-0.166 **	0.090	0.128	0.040	0.263 **	0.404 **
相对电导率	0.303 **	-0.234 **	-0.286 **	0.239 **	-0.174 **	-0.007

注：“**”表示 $\alpha=0.01$ 水平上差异极显著；“*”表示 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著。

年均降雨量与叶长、叶长/宽、叶面积、叶柄长、叶缘齿数、叶厚、地径、叶绿素 a、叶绿素 b 和相对电导率成极显著正相关,说明气候湿润的地区,叶片更大更厚,叶绿素含量较高。无霜期与叶长、叶长/宽、叶柄长、侧脉长、叶缘齿数、叶厚呈极显著负相关,与节间距、叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素呈极显著正相关。

2.5 小叶杨群体形态及生理性状聚类分析

利用欧式平均距离,采用 UPGMA 方法对 5 个小叶杨群体的叶、茎生长性状和生理性状数据进行聚类分析,结果如图 1 所示。根据聚类结果可以将小叶杨种源分为 3 个类群,其中,河北张家口种源为

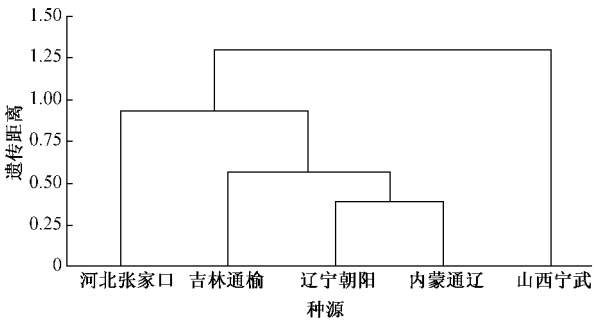


图 1 东北及华北 5 个小叶杨种源形态及生理性状聚类分析图
Fig. 1 Cluster analysis of morphological and physiological characters for provenances of *P. simonii*

第一类群,具有侧脉角和叶基角大以及叶柄长等特点;辽宁朝阳、内蒙通辽与吉林通榆种源聚为第二类,具有叶片小、节间距大和忍受极端环境能力强等特点;山西宁武种源为第三类,此类种源叶片大、苗高、地径粗、遗传多样性较丰富。

3 结论与讨论

小叶杨的表型变异极为丰富。付贵生等^[11]分别从东北、西北和华北收集了小叶杨各类资源,并对其苗期的物候期和形态特征进行了较为详细的观察和分析。结果显示:1)在物候期变异方面,东北和华北地区的大部分小叶杨落叶期、变色期、萌动期和展叶期比较集中且趋于一致,西北地区小叶杨物候期持续时间长且同步性差。2)在干形变异上,东北和华北地区小叶杨干形比较直或弯,西北地区均很弯;3个地区树种的皮孔性状均有椭圆形和圆形两种形状,分布类型包括无规律、成群和规律分布等;侧枝角度为 $40^{\circ} \sim 70^{\circ}$;东北地区小叶杨侧枝形态具有上弯、直及下弯3种类型,华北和西北地区仅有直和下弯两种类型;东北地区小叶杨叶芽性状呈宽卵形、窄卵形及卵形,叶芽尖形状呈窄锐尖、锐尖和钝尖,西北和华北地区叶芽性状则仅有窄卵形和卵形,叶芽尖形状仅有锐尖和钝尖;芽与干位置包含紧贴干和尖离干两种。3)在叶形变异上,3个地区叶基部性状包括楔平线形、宽楔凹形、宽楔平线和宽楔凸形等;叶尖有窄短渐尖、宽短渐尖和短尖等;叶表面形状有碗形、凹形和平形等;叶缘起伏形状均无波纹及腺点。此外,包头市园林科技研究所对内蒙古乡土树种进行的调查也显示小叶杨表型变异极为丰富,且叶片性状随其发生部位及存在位置的不同有显著差别^[12]。与上述的研究相符,本文的研究也证实东北及华北地区小叶杨种内存在着极其丰富的种源间和种源内变异,并且小叶杨5个群体的17个叶、茎形态性状和生理性状差异显著,变异系数变化较大(14.77%~81.49%)。其中,形态性状的平均变异系数(32.66%)大于生理性状的变异系数(26.60%),说明生理性状是较稳定的遗传特征;而形态性状中的茎相关性状的平均变异系数(48.27%)大于叶相关性状的平均变异系数(25.72%),说明叶形态性状的稳定性最高。

小叶杨叶、茎形态性状和生理性状的平均分化系数 V_{ST} 为47.11%,说明种源内的变异略高于种源间的变异,即种源内的多样性程度大于种源间的多样性。尽管群体内变异大于群体间变异,但群体间变异的意义却大于群体内变异,因为分布在群体间的变异反映了地理、生殖隔离上的变异,群体间的多

样性变异是种内多样性的重要组成部分^[13]。分布在群体间的变异真正反映了群体间在不同环境中的适应状况,其大小在某种程度上说明了该生物对不同环境适应的广泛程度,数值越大,适应的环境越广^[14]。小叶杨为我国乡土树种,分布极为广泛,西起青海,北至黑龙江,南达长江流域的区域均有天然分布,且海拔高度、地形、土壤条件、温度、降水、日照长度、生长期等综合生态因子存在着梯度变化。伴随着生态因子的梯度变异,东北及华北地区小叶杨种内群体表型变异呈梯度规律性^[9,15-17]。其中,受环境选择影响的形态或生理表型性状在表达上将呈现梯度变异,如随着纬度与经度的增加,叶片形状逐渐变窄变短,叶缘齿数逐渐减少,地径逐渐变细;随着年均气温增大,叶片逐渐变小等。形态特征的变异往往具有适应意义,自然种群保持较大的多样性对种群是有利的,种群内多种基因型所对应的表型范围很多,从而使种群在整体上适应可能遇到的大多数环境条件^[15],因此小叶杨丰富的表型变异是其抗逆性强、适应性广的原因。

小叶杨是我国重要的乡土树种,主要分布在东北、华北、华中、西北以及西南等地区。其适应性非常强,由于分布区内地形、地貌以及气候环境条件的复杂性,使得小叶杨在长期的自然选择进化过程中,形成许多适合不同气候的地理生态类型。徐纬英^[18]调查发现小叶杨有5个变种3个变型;而吕文^[19]则认为除此之外,还有另外2个变种。丰富的种源间及种源内遗传变异是研究小叶杨种质遗传资源多样性的基础和保证,而其有很强的杂交亲和力,更被育种学家们视为培育新栽培无性系的最佳亲本之一。

参 考 文 献

- [1] 李宽钰,黄敏仁,王明麻,等. 白杨派、青杨派和黑杨派 DNA 多态性及系统进化研究[J]. 南京林业大学学报, 1996, 20(1): 6-11.
- [2] 王明麻,黄敏仁,吕士行,等. 黑杨派新无性系研究——II. 生长的适应性和遗传稳定性分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1987, 11(4): 1-13.
- [3] 李善文,张志毅,何承忠,等. 中国杨树杂交育种研究进展[J]. 世界林业研究, 2004, 17(2): 37-41.
- [4] HAMRICK J L, GODT M J W, SHERMAN-BROYLES S L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species [J]. *New Forests*, 1992, 6: 95-124.
- [5] FINKELDEY R, LEINEMANN L, GAILING O. Molecular genetic tools to infer the origin of forest plants and wood [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2010, 85: 1251-1258.
- [6] CHECHOWITZ N, CHAPPELL D M, GUTTMAN S I, et al. Morphological, electrophoretic, and ecological analysis of *Quercus macrocarpa* population in the Black Hills of South Dakota and Wyoming [J]. *Can J Bot*, 1990 (68): 2185-2194.

- [7] 李斌, 顾万春, 卢宝铭. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究[J]. 生物多样性, 2002, 10(2): 181-187.
- [8] DUNCAN D B. *Multiple range and multiple F tests* [J]. *Biometrics*, 1955, 11(1): 1-42.
- [9] 葛颂, 王明庥, 陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构[J]. 林业科学, 1988, 24(4): 399-409.
- [10] 黄少伟, 谢维辉. 实用 SAS 编程与林业试验数据分析[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2001.
- [11] 付贵生, 杨自湘, 冯金昌, 等. 小叶杨基因资源异地保存及苗期生物学特性分析[J]. 林业科技, 2005, 30(1): 1-4.
- [12] 包头市园林科技研究所. 内蒙古乡土杨树的研究[M]. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1988.
- [13] DANIEL L H, ANDREW G C. *Principles of population genetics* [M]. Sunderland: Sinauer Associates Inc, 1989.
- [14] 庞广昌, 姜冬梅. 群体遗传多样性和数据分析[J]. 林业科学, 1995, 31(6): 543-550.
- [15] 顾万春, 李斌, 游应天. 生态梯度(EGA)区划林木育种区的研究[J]. 生态学报, 1997, 17(2): 5-8.
- [16] 庞广昌, 姜冬梅. 群体遗传多样性和数据分析[J]. 林业科学, 1995, 31(6): 543-550.
- [17] 李文英, 顾万春. 蒙古栎天然群体表型多样性研究[J]. 林业科学, 2005, 41(1): 49-56.
- [18] 徐纬英. 杨树[M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988.
- [19] 吕文. 中国北方小叶杨[M]. 银川: 宁夏人民出版社, 2002.

(责任编辑 冯秀兰)

《中国林学(英文版)》征稿启事

《中国林学(英文版)》(Forestry Studies in China)始创于1992年,是一份由北京林业大学主办的全英文刊物,目前为季刊,大16开本。主要发表经同行评议的研究论文、简报、综述。内容包括森林生态学、森林培育学、森林经理学、林木遗传与育种、林木生理学、森林病虫害防治、森林资源信息管理、林业经济学,以及林业相关学科如水土保持科学、木材科学与技术、林产品加工等,面向国内外征稿和发行。

《中国林学(英文版)》致力于促进国内外林业领域科研人员的学术交流,缩短中国与其他国家在相关领域的差距。本刊从2007年开始与全球著名的学术出版机构——德国Springer出版社正式合作出版,全文链接于SpringerLink数据库,并委托其代理本刊在中国大陆以外地区的发行权,进一步加快了本刊的国际化步伐。详细信息请登录<http://www.springer.com/journal/11632>。

《中国林学(英文版)》为中国科学技术信息所核心刊物、中国期刊网全文数据库、万方数据库刊源期刊。目前收录、检索本刊的国外著名的检索机构、数据库有CA(美国化学文摘)、JA(俄罗斯文摘杂志)、CABI(国际农业与生物科学中心)等。

地址:北京市清华东路35号北京林业大学148信箱《中国林学(英文版)》编辑部

邮编:100083

电话:010-62337915

Email:lihui@bjfu.edu.cn