

脱皮榆山西天然居群叶性状表型多样性研究

郑 昕, 孟 超, 姬志峰, 王祎玲*

(山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041000)

摘 要: 采用巢式方差分析、主成分分析、聚类分析等方法, 对山西脱皮榆 (*Ulmus lamellosa*) 6 个天然居群 150 个个体的叶片 14 个表型性状进行多样性分析。结果表明: (1) 脱皮榆 14 个表型性状在居群内和居群间均呈显著或极显著差异, 说明不同居群表型性状存在着丰富的变异; (2) 脱皮榆叶脉、最宽处锯齿、叶片、叶柄 4 个形态指标的变异系数 (CV) 分别为 15.425%、23.731%、25.446% 和 45.168%, 叶脉性状较其他性状稳定性高, 叶柄性状稳定性较低; (3) 居群间表型分化系数 V_{ST} 均值为 28.104%, 远远小于居群内变异 (71.896%), 居群内变异是其主要变异来源; (4) 脱皮榆居群表型变异呈纬度梯度规律性, 随着纬度的增加, 叶片逐渐变小, 叶柄宽和叶厚也呈现递减的趋势; (5) 利用居群间欧式距离进行聚类分析, 将 6 个脱皮榆居群分为 3 大类。

关键词: 脱皮榆; 表型多样性; 天然居群

中图分类号: S 68

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 10-1951-10

Phenotypic Diversity of Leaves Morphologic Characteristics of *Ulmus lamellosa* Natural Populations in Shanxi

ZHENG Xin, MENG Chao, JI Zhi-feng, and WANG Yi-ling*

(College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041000, China)

Abstract: The method of the nested analysis, principal component analysis, cluster analysis and other statistical methods were adopted to reveal the pattern and degree of morphological variation of 14 leaves phenotypic characters from 150 individuals of 6 *Ulmus lamellosa* natural populations. The results showed:

(1) All the 14 phenotypic characters showed a significant or very significant differentiation within and among populations, indicating there is a wealth of variation. (2) The coefficient of variation CV of 4 morphological indexes (vein, tooth of the widest part, blade and petiole) were 15.425%, 23.731%, 25.446% and 45.168% respectively. The stability of leaf veins was the highest, while the leaf petiole was the lowest. (3) The mean phenotypic differentiation coefficient V_{ST} among populations was 28.104%, far less than that of within populations (71.896%), which indicated that the variation mainly occurred within populations. (4) The phenotypic characters of *Ulmus lamellosa* showed gradient regularity. The leaves, petiole width and leaf thickness became smaller gradually with the increase of latitude. (5) The 6 populations of *Ulmus lamellosa* gathered into 3 clustes based on Euclidean distance.

Key words: *Ulmus lamellosa*; phenotypic diversity; natural population

收稿日期: 2013-06-03; 修回日期: 2013-09-02

基金项目: 山西省 2013 年国家级大学生创新创业训练计划立项项目 (2013101180042)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: 364546535@qq.com)

脱皮榆 (*Ulmus lamellosa*) 为榆科 (Ulmaceae) 榆属 (*Ulmus* L.) 植物, 落叶乔木, 为中国特有, 系国家二级保护珍稀濒危植物。其树干经常脱皮, 颜色富于变化, 故而可栽培观赏; 其木材坚硬结实, 可用于制造家具, 也是较贵重的木材。脱皮榆零散分布于黄土高原东部边缘和华北平原交界处, 山西省是其分布中心 (毕润成 等, 2002)。长期以来人类对自然的破坏, 导致现存脱皮榆天然居群部分资源丢失。目前, 恢复和保护脱皮榆物种资源的研究工作主要集中在居群结构、分布格局 (茹文明 等, 2007)、群落生态特征 (毕润成 等, 2003a)、生态位 (毕润成 等, 2003b)、地理分布与气候条件关系 (古松和杜钢, 1994)、离体培养 (杜盛和闫美杰, 1996) 等方面, 而鲜有遗传多样性, 特别是表型多样性方面的研究报道。本试验中以山西省 6 个脱皮榆天然居群为研究对象, 对其进行叶片表型多样性的调查与分析, 旨在揭示其表型变异程度、多样性分布格局, 为制定山西脱皮榆居群保护策略提供科学的参考依据。

居群生物学 (Population biology) 是在居群遗传学和居群生态学的基础上发展的一门新兴学科 (Alan, 1997)。居群是物种进化的基本单元。当环境条件在空间上有所不同时, 居群内和居群间的变异是一个有效的适应对策 (闻爱民和陈文新, 1999)。植物形态特征的变异有其自己的遗传基础, 受遗传与环境、结构基因与调控基因的综合作用。形态特征变化常常作为遗传变异的表征 (Brochmann & Soltis, 1992)。叶片形态是一个重要的形态特征, 其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, 因而具有一定的研究价值 (Chechowitz et al., 1990)。

1 材料与方法

1.1 居群选择与试验材料采集

2012 年 6—7 月, 选取山西脱皮榆自然分布区内的 6 个居群 (表 1, 表 2), 各居群随机取 20~30 株个体进行野外调查和采样, 要求株间距离 30 m 以上, 以尽量降低母树间的亲缘关系。选择生长正常, 无严重缺陷, 无明显病虫害的单株, 取树冠中部向南的当年生枝条 (李文英和顾万春, 2005)。

表 1 山西脱皮榆居群地理生态因子
Table 1 Geological ecology factors of the investigated mother trees of *Ulmus lamellosa* populations

| 居群 Population | 经度 Latitude (E) | 纬度 Longitude (N) | 海拔/m Altitude | 坡度/° Slope | 坡向/° Aspect | 地形 Topography |
|------------------|--------------------|------------------------|------------------|---------------|----------------|---|
| 陈村林场 CCLC | 35°25' | 111°46' | 1 170 | 34 | 0.06 | 沟谷底部, 土壤覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of soil |
| 介庙林场 JMLC | 36°48' | 111°45' | 1 450 | 44 | 0.95 | 沟谷底部, 岩石覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of rock |
| 石膏山 SGS | 36°44' | 111°56' | 1 200 | 35 | 0.88 | 沟谷底部, 溪流旁土壤覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of rock beside the stream |
| 兴唐寺 XTS | 36°24' | 110°50' | 1 530 | 53 | 0.85 | 沟谷底部, 岩石覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of rock |
| 大河林场 DHLC | 35°28' | 111°56' | 1 542 | 34 | 0.79 | 沟谷底部, 溪流旁土壤覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of rock beside the stream |
| 七里峪 QLY | 36°37' | 111°59' | 1 560 | 41 | 0.11 | 沟谷底部, 土壤覆盖率较高 Bottom of the valley with high coverage of soil |

表 2 脱皮榆居群调查母树的生长状况
Table 2 Growth status of the investigated mother trees of *Ulmus lamellosa* populations

| 居群 Population | 调查样数 Number of individual | 平均树高/m Mean height | 平均胸径/cm Mean DBH | 平均冠幅/m Mean crown height | 平均枝下高/cm Mean under branch |
|------------------|---------------------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| 陈村林场 CCLC | 20 | 11.79 | 20.29 | 10.16 | 110.58 |
| 介庙林场 JMLC | 27 | 9.30 | 20.07 | 10.73 | 181.14 |
| 石膏山 SGS | 20 | 11.83 | 18.29 | 10.04 | 253.85 |
| 兴唐寺 XTS | 30 | 8.98 | 19.62 | 10.12 | 145.81 |
| 大河林场 DHLC | 23 | 15.73 | 28.18 | 12.71 | 162.23 |
| 七里峪 QLY QLY | 29 | 12.02 | 20.55 | 8.59 | 157.03 |

1.2 性状测定方法

根据 Falkenhagen (1978) 等提出的叶形态参数测定方法测量叶片的所有表型参数。每株分别取 15 枚完好成龄叶片，用直尺测定其叶片长、叶片宽（叶片最宽处）、叶柄长、叶尖至左侧最宽处锯齿距离。用游标卡尺（精度 0.1 mm）测定叶柄宽、最宽处锯齿深、叶厚。用量角仪测定最宽处锯齿角（叶片最宽处锯齿顶尖部所成的角）、叶脉角（叶尖朝上，叶背朝上放置，离叶片最宽处左侧脉与主脉所成的角）。用叶面积仪测定每枚叶片面积，并测定叶片的叶脉数（到锯齿顶尖的左右两侧叶脉总数）。计算叶片长/宽、叶柄长/叶柄宽、叶片长/叶柄长和叶脉密度（叶脉数/2 倍叶片长）。

1.3 统计分析

对以上 14 个性状采用巢式设计方差分析，运用 SPSS 软件进行相关分析、主成分分析等。葛颂等 (1988) 定义居群的表型分化系数 $V_{ST} = (\sigma^2_{vs}) / (\sigma^2_{vs} + \sigma^2_s)$ ，为用居群间方差分量除以它与居群内方差分量之和。应用 NTSYSpc-2102a 软件 (Rohlf, 2000) 对表型数据采用非加权配对算术平均法 (UPGMA) 进行聚类分析 (明军和顾万春, 2006)。其它统计运算依照常规方法并利用 Excel 5.0 等提供的有关程序进行。

坡度转换方法为取其正弦值，对于群落所处位置的坡面朝向采用将 0~360° 的方位角转换为 0~1 之间的 *TRASP* (transformation of aspect) 指数 (刘秋锋 等, 2006)。*TRASP* 指数越大表明坡向越向阳，反之越背阴，其中 1 代表南偏西 30°，0 代表北偏东 30°。

坡向指数 $TRASP = \{1 - \cos[\pi (aspect - 30) / 180]\} / 2$ ，*aspect* 表示坡向度。

2 结果与分析

2.1 山西脱皮榆居群间表型性状变异特征

山西脱皮榆表型性状方差分析结果 (表 3) 表明，14 个表型性状在居群间和居群内均存在显著或极显著差异。最宽处锯齿角与叶脉角，均以兴唐寺 (XTS) 居群的均值最大 (分别为 97.871、50.560)；介庙林场 (JMLC) 居群的均值为最小 (分别为 85.099、46.233)。叶片长、叶片宽、叶面积、叶柄宽、叶厚，均以大河林场 (DHLC) 居群的均值最大 (分别为 91.130、54.598、30.450、1.931、0.441)，在石膏山 (SGS) 居群的均值为最小 (分别为 71.947、41.395、27.017、0.360)。

石膏山 (SGS)、兴唐寺 (XTS)、七里峪 (QLY) 位于太岳山脉北段，脱皮榆叶形明显较大，叶片较厚。陈村林场 (CCLC)、大河林场 (DHLC) 位于中条山脉中段，脱皮榆叶形明显较小，叶片较薄。山西 6 个脱皮榆居群叶形态特征基本表现为随着纬度的增加，叶片、叶柄宽和叶厚等性状呈现逐渐递减的趋势。

表 3 山西脱皮榆 6 个天然居群表型性状
Table 3 The variance analysis based on phenotypic traits of 6 *Ulmus lamellosa* populations

| 居群 Population | 叶片形态指标 Indexes of leaf shape | | | | 叶柄形态指标 Indexes of petiole shape | | |
|---|---------------------------------|----------------------|--------------------------------------|--|------------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | 叶片长/mm Leaf length | 叶片宽/mm Leaf width | 叶面积/cm ² The leaf area | 叶片长/叶片宽 Length/width ratio of leaf | 叶柄长/mm Petiole length | 叶柄宽/mm Petiole width | 叶柄长/叶柄宽 Length/width |
| CCLC | 87.165±13.038 | 52.632±7.899 | 28.660±10.570 | 1.664±0.162 | 8.008±2.491 | 1.573±0.422 | 5.367±2.387 |
| JMLC | 79.167±15.672 | 50.176±8.694 | 27.658±8.890 | 1.754±0.188 | 6.276±1.530 | 1.489±0.343 | 3.587±0.920 |
| SGS | 71.947±14.207 | 41.395±10.416 | 27.017±17.732 | 1.738±1.364 | 5.278±2.582 | 1.313±0.455 | 4.096±5.675 |
| XTS | 73.783±16.689 | 44.331±9.308 | 27.924±15.972 | 1.670±0.192 | 5.336±2.152 | 1.344±0.473 | 4.381±2.533 |
| DHLC | 91.130±22.823 | 54.598±11.261 | 30.450±14.504 | 1.630±0.217 | 5.515±2.032 | 1.931±0.550 | 2.963±1.113 |
| QLY | 79.126±17.749 | 49.540±10.705 | 27.121±13.780 | 1.609±0.245 | 4.029±1.369 | 1.479±0.488 | 3.563±4.134 |
| 居群间 <i>F</i> 值 Among populations <i>F</i> value | 37.971** | 46.267** | 0.761* | 15.936** | 121.236** | 47.699** | 24.450** |
| 居群内 <i>F</i> 值 Within populations <i>F</i> value | 4.03** | 4.977** | 1.806** | 4.126** | 8.144** | 5.141** | 7.511** |

| 居群 Population | 叶片最宽处锯齿形态指标 Indexes of tooth shape of the leaf | | 叶脉形态指标 Indexes of the vein | | 其他 Other indexes | | |
|---|---|--|-------------------------------|-------------------------------|--|-------------------------|---|
| | 最宽处锯齿角/° Tooth angle of the widest part | 最宽处锯齿深/mm Tooth depth of the widest part | 叶脉数/ Number of the vein | 叶脉角/° Angle of the vein | 叶脉密度/ (条·mm ⁻¹) Vein density | 叶厚/mm Leaf thickness | 叶片长/叶柄长 Leaf length to leaf petiole |
| CCLC | 90.451±6.723 | 1.853±0.431 | 24.180±2.486 | 48.568±4.165 | 0.141±0.020 | 0.372±0.109 | 11.742±3.644 |
| JMLC | 85.099±15.488 | 1.903±0.786 | 23.795±2.660 | 46.233±5.111 | 0.134±0.023 | 0.389±0.111 | 15.287±4.408 |
| SGS | 93.160±15.239 | 1.312±0.465 | 21.211±3.613 | 47.268±5.279 | 0.147±0.028 | 0.360±0.124 | 13.631±5.502 |
| XTS | 97.871±15.516 | 1.595±0.490 | 20.658±3.362 | 50.560±6.366 | 0.145±0.033 | 0.370±0.082 | 17.131±7.621 |
| DHLC | 94.157±11.755 | 2.352±0.565 | 23.873±3.858 | 46.913±6.360 | 0.140±0.033 | 0.441±0.103 | 17.616±5.990 |
| QLY | 87.942±15.597 | 1.987±0.744 | 22.669±3.546 | 49.577±5.922 | 0.150±0.039 | 0.361±0.062 | 21.358±7.017 |
| 居群间 <i>F</i> 值 Among populations <i>F</i> value | 23.656** | 42.959** | 42.879** | 15.880** | 12.619** | 2.723* | 31.351** |
| 居群内 <i>F</i> 值 Within populations <i>F</i> value | 3.788** | 2.785** | 5.636** | 3.102** | 4.958** | 1.111* | 24.810** |

注：*表示在 0.05 水平上差异达到显著性；**表示在 0.01 差异达到显著性。
Note: * mean significant difference at 0.05 level; ** mean significant difference at 0.01 level.

2.2 山西脱皮榆居群内表型性状变异特征

用变异系数表示性状值离散性特征，变异系数越大，则性状值离散程度越大。由表 4 可见，脱皮榆居群内各表型性状的变异大小不同，平均变异系数为 28.701%，变异幅度为 11.492%~70.018%。此外，叶柄性状的平均变异系数最大（45.168%），其次为叶片性状的平均变异系数（25.446%）、叶片最宽处锯齿性状的平均变异系数（23.731%），叶脉性状的平均变异系数最小（15.425%），说明叶脉性状较其他性状的稳定性高。向志强（1999）在研究海南粗榧（*Cephalotaxus hainanensis*）形态变异中也有类似的结论。在 14 个表型性状中，除叶面积、叶柄长/叶柄宽、叶片长/叶柄长的平均变

异系数较大，其余 11 个表型性状平均变异系数均较为稳定。因而这 11 个表型性状，特别是叶脉、最宽处锯齿和叶片的形态指标可用于今后叶性状表型多样性的研究当中。

同一表型性状在不同居群内的变异系数差异显著，叶片性状指数（叶片长/宽）在石膏山（SGS）中最大（18.481%），在陈村林场（CCLC）中最小（9.716%）；叶柄长在石膏山（SGS）中最大（48.920%），在介庙林场（JMLC）中最小（24.379%），说明不同地区的环境异质性导致居群表型变异的差异。同一居群内不同性状的变异系数也有一定的差异，在陈村林场（CCLC）中叶柄长/宽最大（44.485%），叶脉角最小（8.575%）。

从表 4 还可以看出，石膏山（SGS）居群、七里峪（QLY）居群和兴唐寺（XTS）居群的平均变异系数较大，分别为 37.500%、32.244%和 33.519%，说明这 3 个居群，特别是石膏山（SGS）居群的表型变异丰富，表型多样性较高；而大河林场（DHLC）居群、陈村林场（CCLC）居群和介庙林场（JMLC）居群的平均变异系数较小，分别为 26.246%、21.782%和 20.916%，这说明了这 3 个居群特别是介庙林场（JMLC）居群的表型多样性较低。

表 4 山西脱皮榆 6 个天然居群各表型性状的变异系数
Table 4 Variation coefficient of phenotypic traits in 6 *Ulmus lamellosa* populations %

| 居群 Population | 叶片形态指标 Indexes of leaf shape | | | | 叶柄形态指标 Indexes of petiole shape | | |
|------------------|---------------------------------|-------------------|----------------------|--|------------------------------------|----------------------|--------------------------|
| | 叶片长 Leaf length | 叶片宽 Leaf width | 叶面积 The leaf area | 叶片长/叶片宽 Length/width ratio of leaf | 叶柄长 Petiole length | 叶柄宽 Petiole width | 叶柄长/叶柄宽 Length /width |
| CCLC | 14.958 | 15.009 | 36.870 | 9.716 | 31.099 | 26.849 | 44.485 |
| JMLC | 17.197 | 16.662 | 31.022 | 10.700 | 24.379 | 19.172 | 25.651 |
| SGS | 19.746 | 25.162 | 65.633 | 18.481 | 48.92 | 34.653 | 138.550 |
| XTS | 22.619 | 20.996 | 57.198 | 11.497 | 40.328 | 35.209 | 57.818 |
| DHLC | 25.595 | 20.626 | 47.633 | 13.327 | 36.856 | 28.49 | 37.582 |
| QLY | 22.431 | 21.609 | 50.808 | 15.200 | 33.968 | 32.996 | 116.023 |
| 平均值 Mean | 20.424 | 20.011 | 48.194 | 13.154 | 35.925 | 29.562 | 70.018 |

| 居群 Population | 叶片最宽处锯齿形态指标 Indexes of tooth shape of the widest part | | 叶脉形态指标 Indexes of the vein | | 其他 Other indexes | | |
|------------------|---|---|-------------------------------|-------------------------------|----------------------|----------------------|---|
| | 最宽处锯齿角 Tooth angle of the widest part | 最宽处锯齿深 Tooth depth of the widest part | 叶脉数 Number of the vein | 叶脉角/° Angle of the vein | 叶脉密度 Vein density | 叶厚 Leaf thickness | 叶片长/叶柄长 Leaf length to leaf petiole |
| CCLC | 14.185 | 23.279 | 10.280 | 8.575 | 13.962 | 24.654 | 31.031 |
| JMLC | 18.200 | 33.401 | 11.179 | 10.895 | 16.869 | 28.665 | 28.838 |
| SGS | 16.358 | 35.442 | 17.034 | 11.168 | 19.048 | 34.444 | 40.364 |
| XTS | 15.854 | 30.713 | 16.276 | 12.841 | 22.759 | 22.292 | 102.86 |
| DHLC | 12.484 | 29.667 | 16.161 | 13.757 | 23.672 | 27.585 | 34.002 |
| QLY | 17.735 | 37.444 | 15.64 | 11.713 | 25.825 | 17.172 | 32.857 |
| 平均值 Mean | 15.803 | 31.658 | 14.428 | 11.492 | 20.356 | 25.802 | 44.992 |

2.3 山西脱皮榆天然居群间表型分化

按巢式设计方差分量比组成，进一步分析各方差分量占变异的比例（表 5）。用居群间方差分量占遗传总变异（居群间和居群内方差分量之和）的百分比表示居群间的分化系数，脱皮榆平均表型分化系数为 28.104%，居群间方差分量占总变异的 11.657%，居群内的占 34.096%。表明表型性状在

居群内的多样性大于居群间的多样性，山西脱皮榆天然居群表型性状变异以居群内变异为主。山西脱皮榆天然居群叶片表型性状指数主要受居群内环境条件和个体发育差异的影响较大。

由表 5 还可以看出各性状大小的表型分化系数变异幅度为 1.800%~76.269%，其平均分化系数为 32.620%。而各性状的形状指数的表型分化系数相对较小，变异幅度为 5.675%~15.538%，其平均分化系数为 11.545%，说明各性状的形状指数较单个性状在居群间稳定，以居群内的变异为主要变异来源。

表 5 山西脱皮榆各表型性状的方差分量与居群间表型分化系数
Table 5 Variance portions and differentiation coefficients of phenotypic traits among and within populations of *Ulmus lamellosa*

| 表型性状 Phenotypic traits | 方差分量/% Variance components | | | 方差分量百分比/% Percentage of variance portion | | 表型分化 系数/% V _{ST} |
|--|-------------------------------|-----------------------------|------------------------|---|------------------------------|---------------------------------|
| | 居群间 Within populations | 居群内 Among populations | 机误 Random errors | 居群间 Among populations | 居群内 Within populations | |
| 叶片长 Leaf length | 0.389 | 0.868 | 1.522 | 14.011 | 31.230 | 30.970 |
| 叶片宽 Leaf width | 0.134 | 0.302 | 0.428 | 15.464 | 34.936 | 30.682 |
| 叶面积 The leaf area | 0.007 | 0.380 | 1.402 | 0.390 | 21.265 | 1.800 |
| 叶片长/叶片宽 Length/width ratio of leaf | 0.002 | 0.012 | 2.121 | 6.351 | 34.522 | 15.538 |
| 叶柄长 Petiole length | 0.013 | 0.018 | 0.015 | 27.509 | 38.815 | 41.477 |
| 叶柄宽 Petiole width | 0.034 | 0.077 | 0.106 | 15.687 | 35.509 | 30.641 |
| 叶柄长/叶柄宽 Length/width ratio of petiole | 0.048 | 0.307 | 2889.000 | 7.398 | 47.715 | 13.423 |
| 最宽处锯齿角 Tooth angle of the widest part | 0.229 | 0.176 | 1.596 | 11.459 | 8.807 | 56.545 |
| 最宽处锯齿深 Tooth depth of the widest part | 0.076 | 0.024 | 0.290 | 19.445 | 6.050 | 76.269 |
| 叶脉数 Number of the vein | 0.015 | 0.042 | 0.052 | 13.844 | 38.227 | 26.587 |
| 叶脉角 Angle of the vein | 0.096 | 0.429 | 0.489 | 9.421 | 42.337 | 18.202 |
| 叶脉密度 Vein density | 0.004 | 0.034 | 0.480 | 4.779 | 39.277 | 10.847 |
| 叶厚 Leaf thickness | 0.001 | 0.002 | 0.537 | 12.967 | 24.299 | 34.796 |
| 叶片长/叶柄长 Leaf length/petiole length | 0.009 | 0.141 | 0.040 | 4.473 | 74.350 | 5.675 |
| 平均值 Mean | | | | 11.657 | 34.096 | 28.104 |

2.4 山西脱皮榆天然居群叶片表型性状聚类分析

利用欧式平均距离，采用 UPGMA 方法对脱皮榆 6 个居群的 14 个叶片表型性状数据进行聚类分析（图 1）。

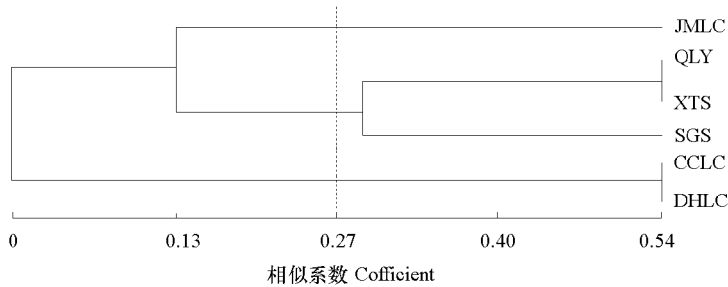


图 1 基于 14 个表型性状的脱皮榆居群的欧式距离 UPGMA 聚类树形图
Fig. 1 UPGMA-derived dendrogram based on Euclidean distances showing the clustering of the 14 phenotype traits of *Ulmus lamellosa*

从图 1 可知以遗传距离系数 0.27 为分界线, 6 个居群可以分为 3 大类。其中七里峪 (QLY)、兴唐寺 (XTS) 居群表型特征基本相近, 石膏山 (SGS) 居群表型特征与其较近, 这 3 个居群聚为一类; 介庙林场 (JMLC) 居群单独聚为一类; 陈村林场 (CCLC)、大河林场 (DHLC) 距离相近, 这两个居群聚为一类。从总体上看, 6 个居群叶性状表型特征基本依地理而聚类。

2.5 山西脱皮榆表型变异与地理因子间相关分析

对脱皮榆 14 个叶表型性状与采集地的地理因子进行了相关分析, 结果见表 6。脱皮榆叶片长与叶柄长的变化趋势相似, 均与纬度、海拔、坡度呈显著或极显著负相关, 相关系数分别为 -0.138 , -0.085 , -0.211 和 -0.340 , -0.341 , -0.154 ; 叶片宽的变异与叶柄宽相似, 均与经度呈极显著正相关 ($r = 0.343$, $r = 0.300$), 与纬度、坡度、坡向呈显著或极显著负相关, 其相关系数分别为 -0.222 , -0.247 , -0.120 和 -0.080 , -0.208 , -0.107 ; 叶片性状指数与纬度呈显著正相关 ($r = 0.118$), 与海拔呈显著负相关 ($r = -0.105$); 最宽处锯齿角与经度呈极显著负相关 ($r = -0.284$), 与坡度呈极显著正相关 ($r = 0.114$); 与之相反, 最宽处锯齿深与经度呈极显著正相关 ($r = 0.347$), 与坡度呈极显著负相关 ($r = -0.088$); 叶脉数与纬度、坡度呈极显著负相关 ($r = -0.234$, $r = -0.179$); 叶脉密度与海拔、坡度呈极显著相关 ($r = 0.123$, $r = 0.123$), 与坡向呈显著负相关 ($r = -0.073$)。

表 6 山西脱皮榆表型性状与地理因子间的相关系数

Table 6 Correlation coefficient between phenotypic characters and geographical factors of *Ulmus lamellosa*

| 表型性状 Phenotypic traits | 经度 Longitude | 纬度 Latitude | 海拔 Altitude | 坡度 Slope | 坡向 Aspect |
|---------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 叶片长 Leaf length | 0.294 | -0.138^{**} | -0.085^{*} | -0.211^{**} | -0.007 |
| 叶片宽 Leaf width | 0.343^{**} | -0.222^{**} | -0.033 | -0.247^{**} | -0.120^{**} |
| 叶面积 The leaf area | -0.003 | -0.010 | -0.005 | -0.031 | -0.075^{*} |
| 叶片长/叶片宽 Length/width ratio of leaf | -0.042 | 0.118^{**} | -0.105^{**} | 0.027 | 0.063 |
| 叶柄长 Petiole length | 0.060 | -0.340^{**} | -0.341^{**} | -0.154^{**} | -0.018 |
| 叶柄宽 Petiole width | 0.300^{**} | -0.080^{*} | 0.016 | -0.208^{**} | -0.107^{**} |
| 叶柄长/叶柄宽 Length/width ratio of petiole | -0.127 | -0.134^{**} | -0.147^{**} | 0.041 | -0.032 |
| 最宽处锯齿角 Tooth angle of the widest part | -0.284^{**} | 0.060 | 0.013 | 0.114^{**} | -0.138^{**} |
| 最宽处锯齿深 Tooth depth of the widest part | 0.347^{**} | -0.027 | 0.070^{*} | -0.088^{**} | -0.159^{*} |
| 叶脉数 Number of the vein | 0.293 | -0.234^{**} | -0.033 | -0.179^{**} | -0.081 |
| 叶脉角 Angle of the vein | 0.018 | -0.039 | 0.019 | 0.038 | 0.075 |
| 叶脉密度 Vein density | -0.103 | -0.004 | 0.123^{**} | 0.123^{**} | -0.073^{*} |
| 叶厚 Leaf thickness | 0.054 | -0.277^{**} | -0.176 | -0.080 | 0.034 |
| 叶片长/叶柄长 Leaf length to leaf petiole | -0.075 | 0.129 | 0.171 | 0.120 | -0.254^{**} |

以上结果说明, 叶片、叶柄宽度, 最宽处锯齿的角度和深度受经度的影响, 自东向西, 随着降水量逐渐减少, 这些性状指标呈现增加趋势; 随着纬度增加, 从南到北, 相对温度逐渐减小, 蒸发量逐渐增加, 为减小水分散失, 叶片、叶柄长度随之呈减小趋势, 叶脉数逐渐减小, 叶片逐渐变薄, 叶性状呈长椭圆形向宽椭圆形变异; 海拔从高到低, 温度逐渐升高, 说明气温高的地区叶片、叶柄长度较大, 叶脉密度较小; 与坡度、坡向的相关分析表明, 生长在阴坡、陡坡的脱皮榆叶片长、叶柄长、叶片宽、叶柄宽、最宽处锯齿深, 这 5 项性状指标较阳坡、缓坡的小。这一结果与 Zhao 等 (2011) 的研究结果相同, 他们认为小叶锦鸡 (*Caragana microphylla* Lam.) 表型性状与坡度坡向显著相关, 庇荫、陡峭的山坡土壤含水量较小、土壤碳磷比值较大, 叶片最大净光合速率较小。因而其小叶长度、复叶大小均小于生长在向阳、平缓山坡上的小叶锦鸡叶片。

从表 6 中还可以看出, 叶片长、叶片宽及叶柄相关性状受环境的影响较大, 变异较不稳定, 与变异系数的研究结果基本吻合。

3 讨论

表型多样性主要研究居群在其分布区域内环境条件下的表型变异,是基因型和环境互作的结果,表型变异必然蕴涵着遗传变异,表型变异越大,可能存在的遗传变异越大,也是进行遗传多样性研究最基本的组成部分(刘维等,2010)。通过对山西省脱皮榆6个天然居群叶片14个表型性状的调查研究发现,脱皮榆叶片性状存在较高的遗传多样性变异。表现为14个表型性状在居群间和居群内均存在显著或极显著的差异。其中,叶片长、叶片宽、叶面积、叶柄宽、叶厚这5个性状均值随着纬度的增加而呈递减趋势。叶表型性状与地理因子间的相关系数分析结果也显示,由南向北,叶片、叶柄的长度和宽度均呈递减趋势;叶片逐渐变薄,叶脉数逐渐减小;叶形状呈长椭圆形向宽椭圆形变异的趋势。从地理分布上来看,脱皮榆的自然分布区内,太行山脉的脱皮榆叶片较大,较厚;太岳山脉的脱皮榆叶片较小较薄。

脱皮榆叶片14个表型性状平均变异系数较高(28.701%),变异幅度为11.492%~70.018%,叶柄性状的平均变异系数(45.168%)>叶片性状的平均变异系数(25.446%)>叶片最宽处锯齿性状的平均变异系数(23.731%)>叶脉性状的平均变异系数(15.425%),说明脱皮榆居群内表型性状离散程度较高,且叶脉性状是叶表型性状中较稳定的遗传特征。山西省脱皮榆自然分布区中,太岳山脉、太行山脉脱皮榆叶性状表型变异系数均值差异较大,分别为31.045%、24.014%。说明太岳山北段可能是山西脱皮榆表型多样性的中心。

居群间的变异能够反映地理与生殖隔离上的差异,同时也是种内多样性的重要组成部分。其值大小在一定程度上反映该生物对不同环境的适应程度,值越大则适应环境的能力越强(李斌等,2002)。脱皮榆居群间的平均表型分化系数水平偏低(28.104%),低于蒙古栎(53.97%)(李文英和顾万春,2005)、苦楝(54.47%)(程诗明,2005)、紫丁香(43.93%)(明军和顾万春,2006)、五角枫(42.61%)(姬志峰等,2012)、浙江柿(40.15%)(井振华等,2010)、川西云杉(36.53%)(辜云杰等,2009)、皂荚(29.58%)(兰彦平,2003),高于青海云杉(27.18%)(王娅丽和李毅,2008)、白皮松(22.86%)(李斌等,2002)、小叶锦鸡儿(16.90%)(徐博等,2009)、茶条槭(13.79%)(闫女等,2010)。表明脱皮榆对生存环境的适应范围相对来说较窄,适应环境的能力较弱。脱皮榆居群内平均表型分化系数为71.896%,这与变异系数的分析结果基本一致。说明居群内变异是脱皮榆的主要变异来源,其变异主要受居群内环境条件的影响较大,其生长受环境因子的影响较大,体现了表型变异是遗传因素和环境因子共同作用的结果。

本研究中对脱皮榆6个居群14个叶片表型性状进行聚类分析,结果显示,以遗传距离系数0.27为分界线,6个居群可分为3大支。七里峪、兴唐寺居群与石膏山居群聚为一大类;介庙林场居群单独聚为一类;陈村林场、大河林场居群聚为一大类。其性状的表型特征基本按照地理距离而聚类。

野外考察时发现,兴唐寺(XTS)地区脱皮榆居群附近的河道已经干涸,干旱较为严重。然而叶片表型性状平均值及标准差研究结果显示,兴唐寺(XTS)居群纬度最低,但不少形态指标并不是最大的。可能是该区域脱皮榆生境的干旱化,引起了叶片表型形态变小(包括叶片长、宽,叶面积,叶柄长、宽),为适应生境变化,叶片表型形态变小有利于减少水分损失(Picotte et al., 2007)。结合聚类结果与表型性状的变异系数结果发现,介庙林场的平均变异系数(20.916%)明显小于地理距离相近的石膏山居群(37.500%)、七里峪居群(32.244%)和兴唐寺居群(33.519%)的平均变异系数;并且介庙林场居群单独聚为一支。野外调查显示,近些年来介庙林场居群受人为因素的干扰较大。这可能是由于在生境相似条件下,脱皮榆居群在进化的过程中,长期受当地村民的砍伐及人为干扰,造成很大程度的近亲繁殖,增加了群体遗传上的同源性,使得遗传变异幅度变小(姬

志峰 等, 2012)。进一步表明脱皮榆的变异是遗传因素和环境选择压互作的结果。

由此可见, 山西脱皮榆居群生存环境不容乐观。当自然因素与人为因素造成的生境恶劣程度超过物种对生境压力适应的最大极限时, 必将导致该物种多样性的丧失。因而了解该物种的多样性状况和分布格局, 制定有效的保护策略和措施就显得十分必要。山西脱皮榆叶片表型存在着丰富的种内变异, 可能是其突变, 重组, 基因流和自然选择的结果, 其中必然蕴藏着一定的遗传变异。山西脱皮榆适应环境的能力较弱, 且 71.896% 的变异存在于种内, 因此在脱皮榆的遗传改良工作中, 建议适当减少抽样居群数, 可以把工作重心放在居群内的优良单株选择和保护一个居群的完整性上。

References

- Alan H. 1997. Population biology: Concepts and models. New York: Springer Verlag: 1 - 2.
- Brochmann C, Soltis P S. 1992. Recurrent formation and polyphly of Nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Amer J Bot*, 79 (6): 673 - 688.
- Bi Run-cheng, Chen Li-fang, Li Pei-yu. 2003a. Study on *Ulmus lamellosa* community characteristic sand species diversity in the south of Shanxi. *Wuhan Botanical Research*, 13 (1): 14 - 17. (in Chinese)
- 毕润成, 陈李芳, 李培玉. 2003a. 山西南部脱皮榆群落生态特征及其物种多样性的研究. *武汉植物学研究*, 13 (1): 14 - 17.
- Bi Run-cheng, Yi Wen-bing, Li Yan-ni. 2003b. Study on niche of population of *Ulmus lamellosa* in the south area of Shanxi Province. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 23 (7): 1266 - 1271. (in Chinese)
- 毕润成, 尹文兵, 王艳妮. 2003b. 山西南部脱皮榆种群生态位的研究. *西北植物学报*, 23 (7): 1266 - 1271.
- Bi Run-cheng, Zhang Jie, Su Jun-xia. 2002. Ecological characters of rare-endangered plant *Ulmus lamellosa* in Shanxi Province. *Plant Resources and Environment*, 11 (4): 46. (in Chinese)
- 毕润成, 张 杰, 苏俊霞. 2002. 山西稀有濒危植物脱皮榆的生态学特征. *植物资源与环境学报*, 11 (4): 46.
- Chechowitz N, Chappell D M, Guttman S I. 1990. Morphological, electrophoretic, and ecological analysis of *Quercus macrocarpa* population in the Black Hills of South Dakota and Wyoming. *Can J Bot*, (68): 2185 - 2194.
- Cheng Shi-ming. 2005. Study on genetic diversity of multitudinous populations and construction of core germplasm in *Melia azedarach* [Ph. D. dissertation]. Beijing: Chinese Forestry Institute: 27 - 61. (in Chinese)
- 程诗明. 2005. 苦楝聚合群体遗传多样性研究与核心种质构建[博士学位论文]. 北京: 中国林业科学院: 27 - 61.
- Du Sheng, Yan Mei-jie. 1996. Plantlet formation of *Ulmus lamellosa* cultured *in vitro*. *Inner Mongolia Forestry College*, 18 (4): 15 - 17. (in Chinese)
- 杜 盛, 闫美杰. 1996. 脱皮榆离体培养再生植株的研究. *内蒙古林学院学报*, 18 (4): 15 - 17.
- Falkenhagen E R. 1978. Multivariate classification in provenance reearch. *Silvae Genetica*, 27 (1): 14 - 23.
- Ge Song, Wang Ming-xiu, Chen Yue-wu. 1998. Population genetic structure of *Pinus massoniana* were studied with isozyme. *Forest Research*, 24 (4): 399 - 409. (in Chinese)
- 葛 颂, 王明麻, 陈岳武. 1998. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. *林业科学*, 24 (4): 399 - 409.
- Gu Song, Du Gang. 1994. Relationships between geographical distribution of *Ulmus lamellosa* and climate in China. *Inner Mongolia Forestry College*, 16 (1): 28 - 32. (in Chinese)
- 古 松, 杜 钢. 1994. 脱皮榆的地理分布与气候条件的关系. *内蒙古林学院学报*, 16 (1): 28 - 32.
- Gu Yun-jie, Luo Jian-xun, Wu Yuan-wei, Cao Xiao-jun. 2009. Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33 (2): 291 - 301. (in Chinese)
- 辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 曹小军. 2009. 川西云杉天然种群表型多样性. *植物生态学报*, 33 (2): 291 - 301.
- Ji Zhi-feng, Gao Ya-hui, Li Le, Mao Si-xue, Zhao Liang, Geng Quan-ying, Wang Yi-ling. 2012. Phenotypic diversity of populations of *Acer mono* in Huoshan Mountain of Shanxi at different altitude. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (11): 2217 - 2228. (in Chinese)
- 姬志峰, 高亚卉, 李 乐, 毛思雪, 赵 亮, 耿全英, 王祎玲. 2012. 山西霍山五角枫不同海拔种群的表型多样性研究. *园艺学报*, 39 (11): 2217 - 2228.
- Jing Zhen-hua, Li hao, Shao Wen-hao, Yue Hua-feng, Jiang Jing-min. 2010. Phenotypic diversity of natural populations in *Diospyros glaucifolia*. *Bulletin of Botanical Research*, 30 (3): 325 - 331. (in Chinese)

- 井振华, 李 皓, 邵文豪, 岳华峰, 姜景民. 2010. 浙江柿天然群体表型多样性研究. 植物研究, 30 (3): 325 - 331.
- Lan Yan-ping. 2003. Phenotypic diversity and its propagation technology research of Chinese honey locust [The Outbound Report of Post doctorate]. China Forestry Institute: 17 - 41. (in Chinese)
- 兰彦平. 2003. 皂荚表型多样性及其扩繁技术研究 [博士后出站报告]. 中国林业科学院: 17 - 41.
- Li Bin, Gu Wan-chun, Lu Bao-ming. 2002. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*. Biodiversity Science, 10 (2): 181 - 188. (in Chinese)
- 李 斌, 顾万春, 卢宝明. 2002. 白皮松天然居群种实性状表型多样性研究. 生物多样性, 10 (2): 181 - 188.
- Li Wen-ying, Gu Wan-chun. 2005. Study on phenotypic diversity of natural population in *Quercus mongolica*. Scientia Silvae Sinicae, 41 (1): 49 - 56. (in Chinese)
- 李文英, 顾万春. 2005. 蒙古栎天然居群表型多样性研究. 林业科学, 41 (1): 49 - 56.
- Liu Qiu-feng, Kang Mu-yi, Liu Quan-ru. 2006. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain. Plant Ecology: Chinese Version, 30: 383 - 391. (in Chinese)
- 刘秋峰, 康慕谊, 刘全儒. 2006. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. 植物生态学报, 30: 383 - 391.
- Liu Wei, Chen Fen, Chen Yu, Pan Da-jian, Fan Zhi-lan, Chen Jian-qiu, Li Chen. 2010. Phenotype diversity of ordinary wild rice in north of Guangdong. Guangdong Agricultural Sciences, 37 (8): 21 - 24. (in Chinese)
- 刘 维, 陈 芬, 陈 雨, 潘大建, 范芝兰, 陈建西, 李 晨. 2010. 粤北普通野生稻表型多样性研究. 广东农业科学, 37 (8): 21 - 24.
- Ming Jun, Gu Wan-chun. 2006. Phenotypic variation of *Syringa oblata* Lindl. Forest Research, 19 (2): 199 - 204. (in Chinese)
- 明 军, 顾万春. 2006. 紫丁香表型多样性研究. 林业科学研究, 19 (2): 199 - 204.
- Picotte J J, Rosenthal D M, Rhode J M, Cruzan M B. 2007. Plastic responses to temporal variation in moisture availability: Consequences for water use efficiency and plant performance. Oecologia, 153: 821 - 832.
- Rohlf F J. 2000. Numerical taxonomy and multivariate analysis system version 2.1t. Applied Biostatistics Inc: 6 - 83.
- Ru Wen-ming, Zhang Gui-ping, Bi Run-cheng, Zhang Feng, Zhang Jin-tun. 2007. Population structure and pattern of endangered *Ulmus lamellosa* in Shanxi. Applied & Environmental Biology, 13 (1): 14 - 17. (in Chinese)
- 茹文明, 张桂萍, 毕润成, 张 峰, 张金屯. 2007. 濒危植物脱皮榆种群结构与分布格局研究. 应用与环境生物学报, 13 (1): 14 - 17.
- Wang Ya-li, Li Yi. 2008. Study on phenotype diversity of cone and seed in natural populations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountain, China. Journal of Plant Ecology, 32 (2): 355 - 362. (in Chinese)
- 王娅丽, 李 毅. 2008. 祁连山青海云杉天然群体的种实性状表型多样性. 植物生态学报, 32 (2): 355 - 362.
- Wen Ai-min, Chen Wen-xin. 1999. Phenotypic feature diversity of rhizobia isolated from *Medicago* sp., *Melilotus* sp. and *Caragana* sp. Chinese Biodiversity, 7 (2): 1 - 8. (in Chinese)
- 闻爱民, 陈文新. 1999. 苜蓿、草木樨、锦鸡儿根瘤菌的表型多样性分析. 生物多样性, 7 (2): 1 - 8.
- Xiang Zhi-qiang. 1999. Study on the morphological variations of *Cephalotaxus mannii* in different popuations. Guihaia, 19 (2): 131 - 135. (in Chinese)
- 向志强. 1999. 不同种群中海南粗榧形态变异研究. 广西植物, 19 (2): 131 - 135.
- Xu Bo, Wang Zan, Lu Jing-wei, Gao Hong-wen. 2009. Morphological variation of *Caragana Microphylla* in the east part of Inner Mongolia. Bulletin of Botanical, 29 (3): 276 - 281. (in Chinese)
- 徐 博, 王 赞, 陆景伟, 高洪文. 2009. 内蒙古东部地区小叶锦鸡儿表型变异研究. 植物研究, 29 (3): 276 - 281.
- Yan Nü, Wang Dan, Gao Ya-hui, Hao Xiao-jie, Wang Yi-ling. 2010. Genetic diversity of *Acer ginnala* populations at different elevation in Qiliyu based on ISSR markers. Scientia Silvae Sinicae, 46 (10): 50 - 56. (in Chinese)
- 闫 女, 王 丹, 高亚卉, 郝晓杰, 王伟玲. 2010. 七里峪不同海拔茶条槭种群的遗传多样性. 林业科学, 46 (10): 50 - 56.
- Zhao Tingting, Li Junpeng, Zhang Xinjun, Zhao Nianxi, Gao Yubao. 2011. Photosynthetic and morphological characters of *Caragana microphylla* in different slope aspects and positions. Acta Ecologica Sinica, 31: 163 - 168.