

南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量特征的变异规律

罗芊芊^{1,2}, 周志春^{1,①}, 邓宗付³, 喻龙华³, 孙建军³, 徐刚标²

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江省林木育种技术研究重点实验室, 浙江 杭州 311400;
2. 中南林业科技大学林学院, 湖南 长沙 410004; 3. 中国林业科学研究院 亚热带林业实验中心, 江西 分宜 336600)

摘要:以南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li) 18个天然居群为研究对象,对叶片的5个表型性状和3个氮磷化学计量指标进行了比较,对各性状和指标及地理-气候因子间的相关性进行了分析,并基于叶片表型性状对18个居群进行了聚类分析。结果显示:南方红豆杉的叶长、叶宽、叶面积、叶周长和叶宽长比的变幅分别为2.32~3.00 cm、0.33~0.48 cm、0.64~1.12 cm²、5.43~7.03 cm和0.14~0.17;各性状的变异系数为12.79%~29.56%,以叶宽长比的变异系数最大,且在居群间和居群内差异极显著($P<0.01$)。叶片的氮含量、磷含量和氮磷比的变幅分别为14.30~20.83 g·kg⁻¹、0.96~1.61 g·kg⁻¹和10.62~22.28;各指标的变异系数为11.13%~20.90%,以氮磷比的变异系数最大,且在居群间差异极显著。5个表型性状在居群内的方差分量百分比均值(51.54%)明显大于居群间(22.88%)。叶长与叶宽长比无显著相关性,其他表型性状间均极显著或显著($P<0.05$)正相关;氮磷比与氮含量显著正相关,与磷含量极显著负相关;氮磷比与叶长显著负相关,与叶面积和叶周长显著正相关;叶长、叶面积和叶周长与经度显著负相关,叶宽长比与最热月最高温极显著负相关。在欧氏距离15处,18个居群可聚为2类,其中,第1类的居群大部分位于浙江省和福建省,第2类的居群大部分位于江西省。综合分析结果表明:南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量指标存在明显的地理变异,且大多为随机变异;叶长、叶面积和叶周长在地理空间上呈现以经度为主的单一变异模式;随经度增大叶片趋于短小,叶片氮磷比越大叶片越宽大;叶片表型性状的变异主要来源于居群内,是遗传和环境共同作用的结果。

关键词: 南方红豆杉; 天然居群; 叶片表型性状; 氮磷化学计量; 地理变异

中图分类号: Q944.56; S791.49 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)01-0027-09
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.01.04

Variation law of phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of leaf of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* LUO Qianqian^{1,2}, ZHOU Zhichun^{1,①}, DENG Zongfu³, YU Longhua³, SUN Jianjun³, XU Gangbiao² (1. Key Laboratory of Tree Breeding of Zhejiang Province, Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; 2. College of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 3. Experimental Center of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fenyi 336600, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(1): 27-35

Abstract: Taking 18 natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li as research objects, 5 phenotypic traits and 3 nitrogen and phosphorus stoichiometric indexes of leaf were compared, the correlations among each trait and index and geographical-climatic factors were analyzed, and cluster analysis of 18 populations was conducted based on leaf phenotypic traits. The

收稿日期: 2020-05-08

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2018ZB010)

作者简介: 罗芊芊(1995—),女,湖南衡阳人,硕士,主要从事林木遗传育种与培育研究。

①通信作者 E-mail: zczhou_risf@163.com

引用格式: 罗芊芊, 周志春, 邓宗付, 等. 南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量特征的变异规律[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(1): 27-35.

results show that the variation ranges of leaf length, leaf width, leaf area, leaf perimeter and ratio of leaf width to leaf length of *T. wallichiana* var. *mairei* are 2.32–3.00 cm, 0.33–0.48 cm, 0.64–1.12 cm², 5.43–7.03 cm and 0.14–0.17, respectively; the coefficient of variation of each trait is 12.79%–29.56%, among which that of ratio of leaf width to leaf length is the largest, and the differences are extremely significant ($P < 0.01$) among populations and within population. The variation ranges of nitrogen content, phosphorus content and ratio of nitrogen content to phosphorus content in leaf are 14.30–20.83 g · kg⁻¹, 0.96–1.61 g · kg⁻¹ and 10.62–22.28, respectively; the coefficient of variation of each index is 11.13%–20.90%, among which that of ratio of nitrogen content to phosphorus content is the largest, and the difference is extremely significant among populations. The average of percentage of variance component of 5 phenotypic traits within population (51.54%) is evidently greater than that among populations (22.88%). There is no significant correlation of leaf length with ratio of leaf width to leaf length, but there are extremely significant or significant ($P < 0.05$) positive correlations among other phenotypic traits; ratio of nitrogen content to phosphorus content shows a positive correlation with nitrogen content and an extremely significant negative correlation with phosphorus content; ratio of nitrogen content to phosphorus content shows a significant negative correlation with leaf length and significant positive correlations with leaf area and leaf perimeter; leaf length, leaf area and leaf perimeter show significant negative correlations with longitude, meanwhile ratio of leaf width to leaf length shows an extremely significant negative correlation with maximum temperature of the warmest month. At the Euclidean distance of 15, 18 populations can be clustered into 2 groups, in which, most populations of group 1 are located in Zhejiang Province and Fujian Province, and most populations of group 2 are located in Jiangxi Province. The comprehensive analysis result shows that there are evident geographical variations in phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric indexes of leaf of natural populations of *T. wallichiana* var. *mairei*, and most variations are random variations; leaf length, leaf area and leaf perimeter show longitude-dominated single variation pattern in geographic space; leaf tends to be smaller and shorter with the increase of longitude, and leaf is wider and bigger with the increase of ratio of nitrogen content to phosphorus content in leaf; the variations of leaf phenotypic traits are mainly from within population, which is the combined action result of heredity and environment.

Key words: *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li; natural population; leaf phenotypic trait; nitrogen and phosphorus stoichiometry; geographical variation

在长期的自然生长过程中,植物通过调节自身的资源配置适应特定的生境,在不同生境下演化出各自特有的生长特性和物质分配规律^[1]。植物的表型性状反映了基因型对环境变化的适应性,分析植物表型性状变异对研究植物的环境适应性和演化有重要意义^[2],是植物遗传多样性研究的重要内容之一^[3],并广泛用于揭示植物天然居群的遗传变异规律及地理分布格局^[4-5]。植物叶片形态与其营养元素组成等一系列生理生态因子密切相关^[6],研究叶片氮磷化学计量特征有助于了解植物对外界环境的生长适应策略^[7],其中,叶片氮磷比在指示生态系统限制性元素方面应用广泛^[8]。

南方红豆杉 [*Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li]是集药用、材用和观赏于一体的珍稀濒危树种^[9-11],主要分布于中国东部和南部地区,其中,浙江、湖南、江西、福建和广东等省的南方红豆杉天然资源蕴藏量较多。南方红

豆杉幼树生长需要特定的温度、湿度和光照条件,但由于群落中乔木层郁闭度大、林内光照有限,导致南方红豆杉易出现小范围聚集分布现象,其天然居群的个体多以老龄为主、幼龄为辅,幼龄个体的数量和生长速度难以支撑居群的扩展进程^[12-13]。迄今为止,研究者已对南方红豆杉的濒危机制^[14]、生理生态特征^[15-16]、基因流^[17]、基因克隆^[18]和遗传多样性^[19]等方面进行了深入研究。谢伟东^[19]对南岭山地南方红豆杉天然居群遗传多样性的研究表明:南方红豆杉不同居群间的分化程度较高,且叶片性状在不同居群间存在显著差异,这种差异可能与地理位置和气候等因子有关,加之居群间和居群内存在自然杂交,导致不同居群产生了不同程度的分化。

植物叶片的可塑性较大且对生境变化较敏感,生境的改变常导致叶片形态及氮磷化学计量特征的变化^[20]。南方红豆杉为典型的阴性树种,对生境变化较为敏感。费永俊等^[21]的观察结果表明:当南方红

豆杉由高海拔山地引种至低海拔平原湖区后,一些个体的叶片和孢子形态发生了变化,但其化学计量特征是否存在显著差异仍没有明确的研究结论。Du 等^[22]对全球 171 个地点优势树种的叶片进行了研究,发现全球自然陆地生态系统(农田、城市和冰川除外)中有 18% 的区域受到较强的氮限制,而 43% 的区域受到较强的磷限制,其他 39% 的区域则受氮和磷的共同限制或氮与磷任一元素的微弱限制。总体上看,氮限制在苔原、北方针叶林、温带针叶林以及山地草原和灌丛较为普遍;磷限制在热带及亚热带森林、温带阔叶林、沙漠和地中海植被,热带、亚热带和温带草原,以及稀树草原和灌丛较为常见^[22]。植物生长的限制性元素是否会随生长环境不同而改变?这种变化在不同居群间是否具有普遍性?这些疑问均有待进一步研究。

对南方红豆杉不同居群间叶片的表型性状及氮磷化学计量特征的变异进行研究,不仅可以揭示环境变化对南方红豆杉分布的影响,还可以为其生长的限制性元素研究提供参考依据,从而为南方红豆杉天然居群的繁衍和保护提供帮助。作者以中国东部和南部地区分布的南方红豆杉天然居群为研究对象,对叶片的表型性状和氮磷化学计量指标进行比较,从形态学、数量学和生态化学计量学等方面揭示叶片表型性状在居群间和居群内的变异状况以及叶片氮磷化学计量指标在居群间的差异,分析叶片的表型性状和氮磷化学计量指标以及地理-气候因子间的相关关系,以期对南方红豆杉种质资源遗传保育和开发利用提供基础研究数据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国东部和南部,包括浙江省的临安、丽水、江山和龙泉,湖南省的桑植、浏阳、新晃和桂阳,江西省的婺源、铜鼓、分宜和信丰,福建省的南平、明溪、福州和武平,以及广东省的乐昌和连州,共 18 个南方红豆杉天然居群。地理位置为东经 109°05'~119°56'、北纬 24°55'~30°01',海拔 300~990 m,供试各居群的地理-气候概况见表 1,各居群的经度、纬度和海拔采用 GPS 记录,气象数据提取自 DIVA-GIS 的数据包。

研究区的地带性植被为常绿及落叶阔叶林,土壤

多为红黄壤;居群内的主要伴生树种为毛竹 [*Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houzeau]、杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 和枫香树 (*Liquidambar formosana* Hance) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 样株选择和样品采集 于 2018 年 6 月至 7 月,在 18 个南方红豆杉天然居群中选择株龄 80~100 a 的成年个体为样株;为防止样株间存在半胞亲缘关系,样株间距均大于 30 m。根据居群的规模确定样株数;若居群中成年植株数量少于或等于 50 株,全部作为样株;若居群中成年植株数量多于 50 株,则随机选择 50 株作为样株。18 个居群共选择样株 670 株,各居群的样株数见表 1。

在各样株冠层中部的向阳面,随机采集无病虫害的 2 年生叶片 50 g,装入塑封袋并置于冰盒中,带回实验室,于 4 °C 保存、备用。因各居群的样株分布较为分散,故未采集土样。

1.2.2 表型性状测定 每株随机选取 90 枚完整叶片,分成 3 组,记为 3 次重复。采用 Epson Perfection LA2400 扫描仪[爱普生(中国)有限公司]扫描叶片,并采用 WinRHIZO 软件测定叶片的叶长(叶基至叶尖的距离)、叶宽(叶片最宽处的宽度)、叶面积和叶周长,测量精度为 0.01 cm;根据叶长和叶宽计算叶宽长比。

1.2.3 氮和磷含量测定 将扫描后的叶片以居群为单位混合,置于 105 °C 下杀青 30 min,然后于 80 °C 烘干至恒质量;冷却后研磨,过 2 mm 筛,备用。

分别称取各居群叶片干粉 3 份,每份 2.0 g,共计 54 份样品,采用凯氏定氮法^[8]和电感耦合等离子体发射光谱法^[23]检测叶片中的氮和磷含量;根据叶片的氮和磷含量计算氮磷比。

1.3 数据处理

采用 EXCEL 2016 软件对实验数据进行整理;参照文献^[24],采用 SAS 8.0 软件中的 GLM 过程进行表型性状方差分析;参照文献^[25]中的方法计算表型分化系数。

对叶片的表型性状和氮磷化学计量指标间以及叶片表型性状与地理-气候因子间的相关性进行分析,并依据叶片表型性状对 18 个居群进行聚类分析。采用 SPSS 10.0 软件进行多重比较(Duncan's 新复极差法)、相关性分析和聚类分析(中位数聚类法),并计算各性状的均值、标准差和变异系数。

表1 南方红豆杉18个天然居群的地理-气候概况和样株数

Table 1 Geographical-climatic situation and number of sampling trees of 18 natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li

居群 ¹⁾ Population ¹⁾	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	年均温/℃ Annual mean temperature	最热月 最高温/℃ Maximum temperature of the warmest month	最冷月 最低温/℃ Minimum temperature of the coldest month	年均 降水量/mm Annual mean precipitation	最湿月 降水量/mm Precipitation of the wettest month	最干月 降水量/mm Precipitation of the driest month	样株数 Number of sampling trees
P1	E119°02'30"	N30°00'54"	629	12.2	27.1	-3.2	1 725	277	48	26
P2	E119°55'42"	N28°31'11"	791	16.4	31.9	0.8	1 571	257	38	21
P3	E118°33'17"	N28°17'47"	713	14.8	28.7	-0.1	2 027	344	50	22
P4	E118°47'48"	N28°00'36"	629	13.0	26.2	-1.1	2 096	344	48	24
P5	E109°48'03"	N29°44'00"	640	11.5	25.7	-2.4	1 540	224	32	49
P6	E114°10'10"	N28°21'56"	300	14.2	29.6	-1.3	1 716	265	50	51
P7	E109°05'40"	N27°17'10"	683	16.1	31.1	1.2	1 195	204	31	48
P8	E112°39'45"	N25°33'10"	610	16.7	31.1	1.8	1 493	240	51	52
P9	E117°36'36"	N29°23'47"	350	16.2	31.7	0.0	1 809	306	50	31
P10	E114°08'41"	N28°40'49"	475	15.4	31.3	-0.5	1 626	254	47	49
P11	E114°32'39"	N27°37'17"	626	15.3	30.6	0.0	1 691	258	52	50
P12	E114°55'39"	N25°24'07"	530	19.9	33.8	4.9	1 568	261	38	50
P13	E118°04'01"	N26°41'32"	790	16.8	29.7	3.4	1 845	310	43	35
P14	E116°52'08"	N26°29'27"	704	16.9	30.8	2.1	1 837	322	46	37
P15	E119°06'45"	N25°58'21"	708	16.5	28.3	4.6	1 643	263	38	14
P16	E116°11'00"	N25°11'18"	990	16.3	28.2	2.5	1 865	314	39	23
P17	E113°13'06"	N25°06'33"	658	16.1	29.3	1.7	1 584	268	45	49
P18	E112°43'10"	N24°55'47"	607	15.8	28.7	1.6	1 568	281	42	39

¹⁾ P1: 浙江临安 Lin'an of Zhejiang; P2: 浙江丽水 Lishui of Zhejiang; P3: 浙江江山 Jiangshan of Zhejiang; P4: 浙江龙泉 Longquan of Zhejiang; P5: 湖南桑植 Sangzhi of Hunan; P6: 湖南浏阳 Liuyang of Hunan; P7: 湖南新晃 Xinhuang of Hunan; P8: 湖南桂阳 Guiyang of Hunan; P9: 江西婺源 Wuyuan of Jiangxi; P10: 江西铜鼓 Tonggu of Jiangxi; P11: 江西分宜 Fenyi of Jiangxi; P12: 江西信丰 Xinfeng of Jiangxi; P13: 福建南平 Nanping of Fujian; P14: 福建明溪 Mingxi of Fujian; P15: 福建福州 Fuzhou of Fujian; P16: 福建武平 Wuping of Fujian; P17: 广东乐昌 Lechang of Guangdong; P18: 广东连州 Lianzhou of Guangdong.

2 结果和分析

2.1 南方红豆杉各居群间叶片的表型性状和氮磷化学计量指标的差异

南方红豆杉18个天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量指标的比较结果见表2;各表型性状和氮磷化学计量指标的方差分析结果见表3;各表型性状的方差分量和表型分化系数见表4。

2.1.1 叶片表型性状的比较 由表2可见:南方红豆杉不同居群间叶片表型性状差异明显,叶长、叶宽、叶面积、叶周长和叶宽长比的变幅分别为2.32~3.00 cm、0.33~0.48 cm、0.64~1.12 cm²、5.43~7.03 cm和0.14~0.17,均值分别为2.62 cm、0.38 cm、0.81 cm²、6.11 cm和0.15;各性状的变异系数为12.79%~29.56%,其中,叶宽的变异系数最小,叶宽长比的变异系数最大。

在供试的南方红豆杉18个天然居群中,福建武平居群的叶长(3.00 cm)、叶宽(0.48 cm)、叶面积(1.12 cm²)和叶周长(7.03 cm)总体上显著($P<0.05$)

大于其他17个居群,该居群的叶宽长比(0.16)也较大;浙江龙泉居群的叶长和叶周长最小(分别为2.32和5.43 cm),浙江丽水居群的叶宽最小(0.33 cm),湖南桂阳居群的叶面积最小(0.64 cm²),浙江丽水、浙江江山、湖南浏阳、江西婺源、江西分宜和江西信丰居群的叶宽长比最小(均为0.14)。

方差分析结果(表3)显示:南方红豆杉的叶长、叶宽、叶面积、叶周长和叶宽长比在居群间和居群内的差异均达到极显著($P<0.01$)水平。

2.1.2 叶片氮磷化学计量指标的比较 由表2还可见:南方红豆杉不同居群间叶片氮磷化学计量指标也存在明显差异,氮含量、磷含量和氮磷比的变幅分别为14.30~20.83 g·kg⁻¹、0.96~1.61 g·kg⁻¹和10.62~22.28,均值分别为17.81 g·kg⁻¹、1.22 g·kg⁻¹和14.94;各指标的变异系数为11.13%~20.90%,其中,氮含量的变异系数最小,氮磷比的变异系数最大。

在供试的南方红豆杉18个天然居群中,浙江临安、江西分宜、江西信丰和广东连州居群的叶片氮含量均在20.00 g·kg⁻¹以上,且显著高于除江西婺源外的其他居群;而福建明溪居群的叶片氮含量最低

(14.30 g · kg⁻¹), 且与其他居群差异显著。江西婺源居群的叶片磷含量最高(1.61 g · kg⁻¹), 且与其他居群差异显著; 而江西分宜和福建武平居群的叶片磷含量最低(0.96 g · kg⁻¹), 且与多数居群差异显著。江西分宜居群的叶片氮磷比最大, 且与其他居群差异显

著; 而浙江丽水居群的叶片氮磷比最小, 且与多数居群差异显著。

方差分析结果(表 3)显示: 南方红豆杉的叶片氮含量、磷含量和氮磷计量比在居群间的差异均达到极显著水平。

表 2 南方红豆杉 18 个天然居群间叶片的表型性状和氮磷化学计量指标的比较 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Comparison on phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric indexes of leaf among 18 natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairai* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

居群 ²⁾ Population ²⁾	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width	叶面积/cm ² Leaf area	叶周长/cm Leaf perimeter	叶宽长比 Ratio of leaf width to leaf length	氮含量/(g · kg ⁻¹) Nitrogen content	磷含量/(g · kg ⁻¹) Phosphorus content	氮磷比 Ratio of nitrogen content to phosphorus content
P1	2.51±0.33efgh	0.39±0.06cde	0.78±0.20efghi	5.88±0.77efg	0.16±0.02abcd	20.73±0.29ab	1.48±0.10b	14.04±0.81ef
P2	2.46±0.28fgh	0.33±0.03j	0.66±0.09kl	5.72±0.64fgh	0.14±0.02e	15.50±0.35h	1.46±0.04bc	10.62±0.46h
P3	2.46±0.30fgh	0.35±0.03hij	0.69±0.12jkl	5.74±0.69fgh	0.14±0.02de	15.97±0.06gh	1.16±0.02fg	13.81±0.14ef
P4	2.32±0.26h	0.39±0.04cde	0.72±0.13hijkl	5.43±0.59h	0.17±0.02a	16.57±0.15fg	1.23±0.03ef	13.47±0.27efg
P5	2.71±0.39cd	0.40±0.04cd	0.88±0.18cd	6.35±0.88cd	0.15±0.02cde	17.93±0.25e	1.26±0.02ef	14.23±0.12def
P6	2.57±0.25def	0.36±0.03fgh	0.76±0.12ghij	5.99±0.59def	0.14±0.02cde	18.93±0.31d	1.03±0.03hi	18.39±0.65b
P7	2.82±0.41bc	0.43±0.04b	0.98±0.23b	6.59±0.95bc	0.16±0.02abcde	17.90±0.53e	1.24±0.02ef	14.48±0.64def
P8	2.35±0.33gh	0.34±0.03ij	0.64±0.14l	5.47±0.77gh	0.15±0.02bcde	16.33±0.45g	1.22±0.06ef	13.38±0.96efg
P9	2.69±0.42cde	0.37±0.04fg	0.80±0.19defgh	6.25±0.96cde	0.14±0.02e	19.87±0.55c	1.61±0.01a	12.31±0.36fgh
P10	2.66±0.37cde	0.38±0.03def	0.82±0.17defg	6.18±0.86cde	0.15±0.02bcde	18.10±0.44e	1.07±0.02ghi	16.97±0.46bcd
P11	2.77±0.34bc	0.39±0.04cde	0.86±0.18cde	6.45±0.78bc	0.14±0.02bcde	20.47±0.55abc	0.96±0.22i	22.28±5.84a
P12	2.92±0.41ab	0.41±0.03c	0.94±0.17bc	6.77±0.94ab	0.14±0.02de	20.17±0.64bc	1.08±0.02gh	18.68±0.93b
P13	2.44±0.34fgh	0.35±0.03ghij	0.70±0.14ijkl	5.69±0.78fgh	0.15±0.02bcde	17.97±0.12e	1.19±0.04ef	15.10±0.64cde
P14	2.58±0.36def	0.38±0.04ef	0.77±0.16fghij	6.01±0.84def	0.15±0.02bcde	14.30±0.26i	1.30±0.02de	11.00±0.18gh
P15	2.36±0.36gh	0.35±0.04ghi	0.69±0.16jkl	5.47±0.81gh	0.15±0.02bcde	16.67±0.06f	1.37±0.01cd	12.14±0.05fgh
P16	3.00±0.31a	0.48±0.04a	1.12±0.19a	7.03±0.72a	0.16±0.01ab	16.73±0.31f	0.96±0.02i	17.38±0.41bc
P17	2.52±0.37efg	0.36±0.04fgh	0.75±0.16ghijk	5.84±0.87fgh	0.16±0.15abc	15.63±0.21h	1.02±0.01hi	15.33±0.28cde
P18	2.67±0.32cde	0.40±0.04cd	0.85±0.16def	6.21±0.75cde	0.15±0.02bcde	20.83±0.21a	1.37±0.04cd	15.21±0.35cde
均值 Average	2.62±0.39	0.38±0.05	0.81±0.20	6.11±0.91	0.15±0.04	17.81±1.98	1.22±0.19	14.94±3.12
CV/%	15.00	12.79	24.61	14.89	29.56	11.13	15.55	20.90

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference.

²⁾ P1: 浙江临安 Lin'an of Zhejiang; P2: 浙江丽水 Lishui of Zhejiang; P3: 浙江江山 Jiangshan of Zhejiang; P4: 浙江龙泉 Longquan of Zhejiang; P5: 湖南桑植 Sangzhi of Hunan; P6: 湖南浏阳 Liuyang of Hunan; P7: 湖南新晃 Xinhuang of Hunan; P8: 湖南桂阳 Guiyang of Hunan; P9: 江西婺源 Wuyuan of Jiangxi; P10: 江西铜鼓 Tonggu of Jiangxi; P11: 江西分宜 Fenyi of Jiangxi; P12: 江西信丰 Xinfeng of Jiangxi; P13: 福建南平 Nanping of Fujian; P14: 福建明溪 Mingxi of Fujian; P15: 福建福州 Fuzhou of Fujian; P16: 福建武平 Wuping of Fujian; P17: 广东乐昌 Lechang of Guangdong; P18: 广东连州 Lianzhou of Guangdong. CV: 变异系数 Coefficient of variation.

表 3 南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量指标的方差分析结果¹⁾

Table 3 Results of variance analysis on phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric indexes of leaf of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairai* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li¹⁾

性状和指标 Trait and index	均方 Mean square			F 值 F value	
	居群间 Among populations	居群内 Within population	机误 Error	居群间 Among populations	居群内 Within population
叶长 Leaf length	3.84	0.34	0.02	208.94**	18.43**
叶宽 Leaf width	0.11	0.00	0.00	665.67**	23.73**
叶面积 Leaf area	1.49	0.08	0.00	368.90**	18.63**
叶周长 Leaf perimeter	21.02	1.80	0.10	209.70**	17.91**
叶宽长比 Ratio of leaf width to leaf length	0.01	0.00	0.00	3.72**	1.37**
氮含量 Nitrogen content	11.98	—	0.13	91.92**	—
磷含量 Phosphorus content	0.10	—	0.00	28.06**	—
氮磷比 Ratio of nitrogen content to phosphorus content	25.82	—	2.16	11.97**	—

¹⁾** : $P < 0.01$. —: 无数据 No datum.

表4 南方红豆杉天然居群叶片表型性状的方差分量和表型分化系数

Table 4 Variance component and phenotypic differentiation coefficient of leaf phenotypic traits of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li

性状 Trait	方差分量 ¹⁾ Variance component ¹⁾			方差分量百分比/% Percentage of variance component			居群间表型分化 系数/% Phenotypic differentiation coefficient among populations
	居群间 Among populations	居群内 Within population	机误 Error	居群间 Among populations	居群内 Within population	机误 Error	
叶长 Leaf length	0.03	0.11	0.02	20.15	68.13	11.73	22.85
叶宽 Leaf width	0.00	0.00	0.00	40.29	52.75	6.96	43.48
叶面积 Leaf area	0.01	0.02	0.00	31.47	58.57	9.96	34.89
叶周长 Leaf perimeter	0.17	0.57	0.10	20.67	67.38	11.95	23.47
叶宽长比 Ratio of leaf width to leaf length	0.00	0.00	0.00	1.85	10.85	87.30	15.25
均值 Average	—	—	—	22.88	51.54	25.58	24.94

¹⁾—: 未统计 No statistical.

2.1.3 叶片表型性状的方差分量和表型分化系数由表4可见:南方红豆杉天然居群叶片的5个表型性状在居群间和居群内的方差分量百分比均值分别为22.88%和51.54%,居群内的方差分量百分比明显大于居群间,说明南方红豆杉叶片表型性状的变异主要来源于居群内。

从叶片5个表型性状的居群间表型分化系数看,叶宽的居群间表型分化系数最大,为43.48%;而叶宽长比的居群间表型分化系数最小,仅为15.25%;各表型性状的居群间表型分化系数均值为24.94%,说明南方红豆杉天然居群叶片表型性状的变异约25%来自居群间。

2.2 南方红豆杉叶片的表型性状和氮磷化学计量指标以及地理-气候因子间的相关性

南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化

学计量指标间的相关系数见表5;叶片表型性状与地理-气候因子间的相关系数见表6。

由表5可见:在南方红豆杉叶片的5个表型性状中,仅叶长与叶宽长比无显著相关性,其他表型性状间均极显著($P<0.01$)或显著($P<0.05$)正相关,说明叶片较长,叶片的宽度和面积也较大。在3个氮磷化学计量指标中,氮磷比与氮含量显著正相关,与磷含量极显著负相关,但氮含量与磷含量无显著相关性。在表型性状和氮磷化学计量指标间,仅氮磷比与叶长显著负相关,并与叶面积和叶周长显著正相关,氮含量和磷含量与各表型性状均无显著相关性,说明叶片氮磷比越大叶片越宽大。

由表6可见:叶片各表型性状与年均温、最冷月最低温、年均降水量、最湿月降水量和最干月降水量无显著相关性,与纬度和海拔也无显著相关性,但叶

表5 南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量指标间的相关系数¹⁾Table 5 Correlation coefficient among phenotypic traits and nitrogen and phosphorus stoichiometric indexes of leaf of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li¹⁾

性状和指标 Trait and index	相关系数 Correlation coefficient							
	LL	LW	LA	LP	LW/LL	N	P	N/P
LL	1.000							
LW	0.805**	1.000						
LA	0.938**	0.956**	1.000					
LP	0.999**	0.823**	0.948**	1.000				
LW/LL	-0.084	0.485*	0.236**	-0.058	1.000			
N	0.415	0.275	0.342	0.405	-0.186	1.000		
P	-0.339	-0.335	-0.354	-0.338	-0.169	0.087	1.000	
N/P	-0.565*	0.441	0.512*	0.557*	-0.029	0.553*	-0.772**	1.000

¹⁾ LL: 叶长 Leaf length; LW: 叶宽 Leaf width; LA: 叶面积 Leaf area; LP: 叶周长 Leaf perimeter; LW/LL: 叶宽长比 Ratio of leaf width to leaf length; N: 氮含量 Nitrogen content; P: 磷含量 Phosphorus content; N/P: 氮磷比 Ratio of nitrogen content to phosphorus content. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

表 6 南方红豆杉天然居群叶片表型性状与地理-气候因子间的相关系数¹⁾Table 6 Correlation coefficient of leaf phenotypic traits of natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li with geographical-climatic factors¹⁾

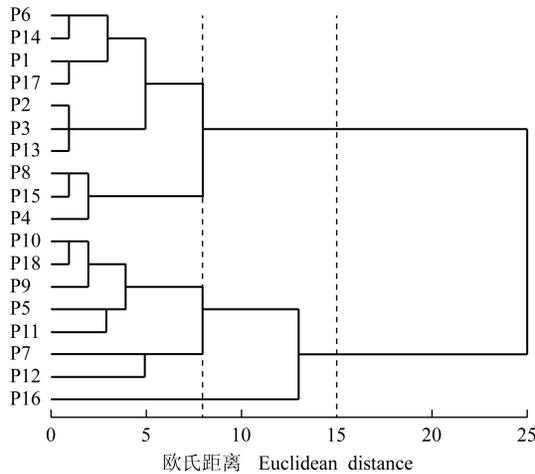
性状 Trait	相关系数 Correlation coefficient								
	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude	年均温 Annual mean temperature	最热月最高温 Maximum temperature of the warmest month	最冷月最低温 Minimum temperature of the coldest month	年均降水量 Annual mean precipitation	最湿月降水量 Precipitation of the wettest month	最干月降水量 Precipitation of the driest month
LL	-0.451*	-0.134	0.024	0.255	0.283	0.122	-0.290	-0.243	-0.374
LW	-0.366	-0.174	0.272	-0.043	-0.181	0.010	-0.106	-0.072	-0.423
LA	-0.450*	-0.185	0.181	0.110	0.033	0.087	-0.232	-0.185	-0.448
LP	-0.452*	-0.116	0.049	0.222	0.250	0.095	-0.281	-0.239	-0.381
LW/LL	-0.056	-0.196	0.346	-0.385	-0.672**	-0.117	0.174	0.181	-0.174

¹⁾ LL: 叶长 Leaf length; LW: 叶宽 Leaf width; LA: 叶面积 Leaf area; LP: 叶周长 Leaf perimeter; LW/LL: 叶宽长比 Ratio of leaf width to leaf length.
*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

长、叶面积和叶周长与经度显著负相关,说明随经度增大叶片趋于短小;叶宽长比与最热月最高温极显著负相关,说明随最热月最高温增高叶片趋于细长。

2.3 南方红豆杉天然居群的聚类分析结果

基于南方红豆杉 18 个天然居群的 5 个叶片表型性状进行聚类分析,结果见图 1。由图 1 可见:在欧氏距离 15 处,可将 18 个居群分为 2 类,第 1 类包含 10 个居群,第 2 类包含 8 个居群;在欧氏距离 8 处,



P1: 浙江临安 Lin'an of Zhejiang; P2: 浙江丽水 Lishui of Zhejiang; P3: 浙江江山 Jiangshan of Zhejiang; P4: 浙江龙泉 Longquan of Zhejiang; P5: 湖南桑植 Sangzhi of Hunan; P6: 湖南浏阳 Liuyang of Hunan; P7: 湖南新晃 Xinhuang of Hunan; P8: 湖南桂阳 Guiyang of Hunan; P9: 江西婺源 Wuyuan of Jiangxi; P10: 江西铜鼓 Tonggu of Jiangxi; P11: 江西分宜 Fenyi of Jiangxi; P12: 江西信丰 Xinfeng of Jiangxi; P13: 福建南平 Nanping of Fujian; P14: 福建明溪 Mingxi of Fujian; P15: 福建福州 Fuzhou of Fujian; P16: 福建武平 Wuping of Fujian; P17: 广东乐昌 Lechang of Guangdong; P18: 广东连州 Lianzhou of Guangdong.

图 1 基于叶片表型性状的南方红豆杉 18 个天然居群的聚类图

Fig. 1 Dendrogram of 18 natural populations of *Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée et H. Lév.) L. K. Fu et Nan Li based on leaf phenotypic traits

可进一步将第 1 类分为 2 个亚类(第 1 和第 2 亚类),第 2 类分为 3 个亚类(第 3、第 4 和第 5 亚类)。

第 1 亚类包括湖南浏阳、福建明溪、浙江临安、广东乐昌、浙江丽水、浙江江山和福建南平 7 个居群;第 2 亚类包括湖南桂阳、福建福州和浙江龙泉 3 个居群;第 3 亚类包括江西铜鼓、广东连州、江西婺源、湖南桑植和江西分宜 5 个居群;第 4 亚类包括湖南新晃和江西信丰 2 个居群;第 5 亚类仅包含福建武平 1 个居群。地理位置相邻的居群不能完全聚在一起,但总体上看,第 1 类中的居群大多位于浙江省和福建省,第 2 类中的居群大多位于江西省。

3 讨论和结论

上述研究结果显示:南方红豆杉天然居群的叶片表型性状无论是在居群间还是居群内均存在极显著($P < 0.01$)差异,其叶片氮磷化学计量指标在居群间也存在极显著差异,表明南方红豆杉叶片的表型性状和氮磷化学计量存在丰富的地理变异。福建武平居群的南方红豆杉叶长、叶宽、叶面积和叶周长总体上显著($P < 0.05$)大于其他居群,这可能与该居群的生境有关。该居群位于福建省梁野山国家级自然保护区内海拔 800~1 050 m 的区域,土壤类型为山地黄红壤,林地土层、腐殖质层和地表枯枝落叶层较厚,林下土壤自然肥力高,且该区域雨量充沛、水力资源较为丰富,这些立地条件均有利于南方红豆杉叶片生长。南方红豆杉叶片的表型性状和氮磷化学计量指标的变异系数变幅较大(11.13%~29.56%),且以叶宽长比的变异系数最大,表明该性状可塑性最大,易受到个体发育和生境的双重影响。

南方红豆杉叶片表型性状的表型分化系数均值为24.94%,居群内方差分量百分比明显大于居群间,说明居群内变异是其表型性状变异的主要来源。陈洁^[26]认为,异花授粉有利于植物居群间基因流动和遗传物质交换,南方红豆杉以风媒传粉、异交为主,种子有红色肉质假种皮,对鸟类、啮齿动物有一定吸引作用,这些繁殖特性推进了其基因流动,从而降低了遗传漂变对居群遗传结构的影响,而频繁的基因交流有助于维持居群内较高的遗传变异水平。南方红豆杉叶片的表型性状在居群间和居群内都存在极显著差异,这些差异是遗传和环境共同作用的结果。

基于居群水平的表型变异分析,在空间尺度上研究特定植物类群的表型性状与地理-气候因子间的关系,往往可以更准确地揭示植物变异格局^[27]。通常情况下,经纬度和海拔的梯度变化能够综合反映气温、降水和植被等环境因子的作用^[28]。本研究结果显示:南方红豆杉的叶长、叶面积和叶周长在地理空间上呈现以经度为主的单一变异模式,浙江省和福建省内的居群叶片较江西省内的居群叶片短小,这种在北半球随内陆向海洋过渡引起的地理经向变异规律在尾叶樱桃〔*Cerasus dielsiana* (Schneid.) Yü et Li〕^[25]和红椿(*Toona ciliata* Roem.)^[29]等植物种类中也有过报道,通常反映了水分和温度的梯度变化。刘从等^[1]认为,植物体通常能够通过改变生物量分配和形态变化来适应环境的改变,即形态可塑性。植株叶片变短小,有利于削弱植物自身的边界阻力,增强叶片边缘对光热和CO₂的传导能力,进而降低呼吸和蒸腾的成本,使较小的叶片对生境中光热的变化适应性更强^[30]。在南方红豆杉5个叶片表型性状中,叶宽长比与最热月最高温极显著负相关,而与年均温、最冷月最低温、年均降水量、最湿月降水量和最干月降水量均无显著相关性,表明最热月最高温是推动南方红豆杉叶片表型性状变异的主要气候因子,也进一步验证了气温对植株叶片的生长具有较大影响。南方红豆杉各叶片表型性状与纬度均无显著相关性,可能与居群分布地的纬度跨度远小于经度跨度且涉及的叶片表型性状数量较少有关。此外,本研究仅进行了1个年份的采样分析,没有年份间重复采样,因此,需适当增加采样点和表型性状数量并进行年份间的重复研究,以获得更为可靠的研究结果。

除气候因子外,氮、磷元素对植株叶片生长也有较大影响^[28]。研究表明:在供试的南方红豆杉

18个天然居群中,浙江省和福建省内的居群叶片较江西省内的居群叶片短小,且浙江丽水、浙江江山、浙江龙泉、湖南桂阳、江西婺源、福建明溪和福建福州居群的叶片氮磷比均小于14,表明这些居群的植株叶片生长主要受氮元素限制^[31]。而湖南浏阳、江西铜鼓、江西分宜、江西信丰和福建武平居群的叶片氮磷比均大于16,表明这些居群的植株叶片生长主要受磷元素限制。

由于地理位置和环境因子的影响,植物会形成连续变异、区域板块变异以及随机变异等多种地理变异模式^[29]。聚类分析结果显示:在供试的南方红豆杉18个天然居群中,湖南新晃、江西信丰和福建武平3个居群的叶长、叶宽、叶面积和叶周长均大于其他居群,聚在第2类的第4和第5亚类;而湖南桂阳、福建福州和浙江龙泉3个居群的叶长、叶宽、叶面积和叶周长较小,且他们的地理位置不相邻,聚在第1类的第2亚类,这2类居群基本上都是地理距离较远的间隔居群。湖南浏阳、福建明溪、浙江临安、广东乐昌、浙江丽水、浙江江山和福建南平7个居群的叶片表型性状值均较小,聚在第1类的第1亚类;而江西铜鼓、广东连州、江西婺源、湖南桑植和江西分宜5个居群的叶片表型性状值均较大,聚在第2类的第3亚类,这2类居群中既有地理位置相邻的居群,也有地理不相邻的居群。因而,南方红豆杉叶片表型性状的地理变异既存在区域板块变异也存在随机变异,且大多为随机变异,形成这一现象的原因与居群分布的地理隔离有关,地理隔离导致种子和花粉难以在居群间传播,即使居群间地理距离较近,但基因交流较少;此外,居群的局部小气候复杂多变,环境的异质性也增大了居群间的分化程度。

综上所述,南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量指标存在明显的地理变异,这些地理变异大多为随机变异。叶长、叶面积和叶周长这3个叶片表型性状在地理空间上呈现以经度为主的单一变异模式。随经度增大叶片趋于短小,叶片氮磷比越大叶片越宽大。叶片表型性状的变异主要来源于居群内,以叶宽长比的可塑性最大,易受到个体发育和生境的双重影响。

致谢:感谢中国林业科学研究院亚热带林业实验中心曾平生高级工程师、姚甲宝高级工程师、厉月桥高级工程师、刘素贞助理工程师和张利利工程师等对本研究提供的帮助!

参考文献:

- [1] 刘从,田甜,李珊,等.中国木本植物幼苗生长对光照强度的响应[J].生态学报,2018,38(2):518-527.
- [2] PIGLIUCCI M, MURREN C J, SCHLICHTING C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. The Journal of Experimental Biology, 2006, 209: 2362-2367.
- [3] 贾春红,张利,魏晓,等.川西地区毛叶木姜子的表型多样性研究[J].林业科学研究,2015,28(6):844-850.
- [4] 邓荣华,高瑞如,刘后鑫,等.自然干旱梯度下的酸枣表型变异[J].生态学报,2016,36(10):2954-2961.
- [5] 柳江群,尹明宇,左丝雨,等.长柄扁桃天然种群表型变异[J].植物生态学报,2017,41(10):1091-1102.
- [6] CHECHOWITZ N, CHAPPELL D M, GUTTMAN S I, et al. Morphological, electrophoretic, and ecological analysis of *Quercus macrocarpa* populations in the Black Hills of South Dakota and Wyoming[J]. Canadian Journal of Botany, 1990, 68(10): 2185-2194.
- [7] 王凯博,上官周平.黄土丘陵区燕沟流域典型植物叶片C、N、P化学计量特征季节变化[J].生态学报,2011,31(17):4985-4991.
- [8] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408: 578-580.
- [9] ZHOU Y, CHEN G, SU Y, et al. Microsatellite loci from *Taxus chinensis* var. *mairei* (Taxaceae), an endangered and economically important tree species in China[J]. Frontiers in Biology, 2009, 4(2): 214-216.
- [10] VU D D, BUI T T X, NGUYEN M T, et al. Genetic diversity in two threatened species in Vietnam: *Taxus chinensis* and *Taxus wallichiana* [J]. Journal of Forestry Research, 2017, 28: 265-272.
- [11] 欧建德,吴志庄.幼龄南方红豆杉人工林树冠形态特征与生长形质通径分析[J].南京林业大学学报(自然科学版),2019,43(4):185-191.
- [12] 李先琨,向悟生,欧祖兰,等.濒危植物南方红豆杉种群克隆生长空间格局与动态[J].植物分类与资源学报,2003,25(6):625-632.
- [13] 孙启武,王磊,张小平,等.皖南山区南方红豆杉种群动态研究[J].林业科学研究,2009,22(4):579-585.
- [14] 邓亚婷,刘雄盛,肖玉菲,等.南方红豆杉濒危原因及保育技术[J].广西林业科学,2016,45(4):442-446.
- [15] AGUILAR R, ASHWORTH L, GALETTO L, et al. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis [J]. Ecology Letters, 2006, 9: 968-980.
- [16] 鲁定伟,周要全,李曙波,等.南方红豆杉生物学、生态学特性及培育技术[J].经济林研究,2014,32(4):159-164.
- [17] 王敏求,武星彤,王利宝,等.南方红豆杉群体基因流比较分析[J].分子植物育种,2019,17(19):6269-6275.
- [18] 周华,朱祺,杨艳芳,等.南方红豆杉 *bHLH* 基因克隆与序列分析[J].植物研究,2015,35(1):52-59.
- [19] 谢伟东.南岭山地南方红豆杉遗传变异与气候因子相关性研究[D].长沙:中南林业科技大学林学院,2017:76-77.
- [20] 李芳兰,包维楷.植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J].植物学通报,2005,22(增刊):118-127.
- [21] 费永俊,龚秀红.南方红豆杉表型多样性及变异[J].湖北农学院学报,2001,21(4):310-313.
- [22] DU E, TERRER C, PELLEGRINI A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation [J]. Nature Geoscience, 2020, 13: 221-226.
- [23] 肖爱玲,平秋婷,郭剑雄,等.电感耦合等离子体发射光谱法(ICP-AES)测定生榨甘蔗汁中的微量元素[J].广东微量元素科学,2013,20(9):1-4.
- [24] 李斌,顾万春,卢宝明.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):181-188.
- [25] 朱弘,朱淑霞,李涌福,等.尾叶樱桃天然种群叶表型性状变异研究[J].植物生态学报,2018,42(12):1168-1178.
- [26] 陈洁.山樱花居群遗传多样性的SSR分析[D].南京:南京林业大学森林资源与环境学院,2016:26.
- [27] MENG H, WEI X, FRANKLIN S B, et al. Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relict tree species across its distribution in China[J]. Plant Biology, 2017, 19: 552-561.
- [28] 杨蕾,孙晗,樊艳文,等.长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子[J].植物生态学报,2017,41(12):1228-1238.
- [29] 汪洋,陈文学,明安觉,等.湖北红椿天然种群小叶表型性状变异研究[J].植物资源与环境学报,2019,28(2):96-105.
- [30] NIINEMETS L, PORTSMOUTH A, TOBIAS M. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants[J]. New Phytologist, 2006, 171(1): 91-104.
- [31] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.

(责任编辑:郭严冬)