

刺五加 10 个居群叶片表型性状多样性分析

任玲芸, 王新莹, 徐源, 郭一凡, 李军, 王安琪, 李晴, 王洪政*

(东北林业大学 化学化工与资源利用学院, 哈尔滨 150040)

摘 要: 刺五加是一种良好的药食同源植物, 其叶的开发利用价值巨大。为全面了解黑龙江省刺五加表型性状多样性, 从黑龙江省的 10 个种源收集到 281 棵天然植株并移植到同一苗圃, 统一培养; 通过测定、计算得到 2 个相对表型性状、9 个表型性状, 对其进行变异、方差、相关性和聚类分析等。结果表明, 1) 刺五加的 11 个叶片表型性状在居群间和居群内均存在极显著差异 ($P < 0.01$), 并且居群间差异大于居群内差异, 其中叶柄绒毛密度 (petiole hair, PH)、叶柄皮刺密度 (prickle on petiole, PP)、叶柄皮刺长度 (prickle on petiole length, PPL)、叶脉绒毛密度 (leaf vein hairs, LVH)、叶脉皮刺密度 (prickle vein density, PV) 和叶脉皮刺长度 (prickle on leaf vein length, PVL) 变异系数极大, 变异性高; 2) 刺五加多样性指数均值为 1.615, 其中, 4 个表型性状在 1.9 以上, 8 个表型性状的重复力皆在 0.7 以上, 表明刺五加叶片表型性状多样性丰富, 遗传比较稳定; 3) 叶片表型之间具有相关性, 其中, 叶柄、叶脉的皮刺特征相互关联, 共同变异; 叶片表型与地理气候因子相关性高, 经度是主要影响表型性状的环境因子; 4) 10 个居群通过聚类分析划分为 3 个类群, 并在 3 个类群中各有占比, 占比情况各不相同, 表现出一定的居群性。研究结果为进一步解析叶片性状的遗传机制奠定基础, 为后期建立刺五加保护策略、种质资源收集和品种改良提供参考, 为构建可靠的表型鉴别方法提供理论基础。

关键词: 刺五加; 居群; 遗传变异; 表型性状多样性; 聚类分析; 相关性分析

中图分类号: S718.3; S718.43

文献标识码: A

DOI: 10.7525/j.issn.1006-8023.2025.06.012

Analysis of Leaf Phenotypic Trait Diversity Among 10 Populations of *Acanthopanax senticosus*

REN Lingyun, WANG Xinying, XU Yuan, GUO Yifan, LI Jun, WANG Anqi, LI Qing, WANG Hongzheng*

(College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: *Acanthopanax senticosus* is a valuable medicinal and edible plant, with significant potential for leaf utilization. To comprehensively investigate the phenotypic diversity of *A. senticosus* in Heilongjiang Province, 281 natural individuals from the 10 provenances were transplanted into a common nursery garden under uniform cultivation. Two relative phenotypic traits and nine phenotypic traits were measured and calculated, followed by variation, variance, correlation, and cluster analyses. Key findings include: (1) Significant differences ($P < 0.01$) were observed in 11 leaf phenotypic traits both among and within populations, with inter-population variation exceeding intra-population variation. Traits such as petiole hair density (PH), prickles on petiole (PP), prickle on petiole length (PPL), leaf vein hair density (LVH), prickle vein density (PV), and prickle on leaf vein length (PVL) exhibited extremely high coefficients of variation (CV), indicating substantial variability. (2) The average diversity index of *A. senticosus* reached 1.615, with four phenotypic traits exceeding 1.9. Eight traits showed repeatability above 0.7, reflecting rich leaf phenotypic diversity and relatively stable genetic inheritance of *A. senticosus*. (3) Leaf phenotypic traits were strongly correlated, among which the prickle-related characteristics of petioles and veins were interrelated and vary together. Leaf phenotypic traits also correlated with geographic and climatic factors, with longitude identified as the primary environmental driver. (4)

收稿日期: 2025-03-07

基金项目: 国家科学基础资源调查专项 (2019FY10050603)。

第一作者简介: 任玲芸, 硕士研究生。研究方向为植物生理生态。E-mail: lingyun@nefu.edu.cn

* 通信作者: 王洪政, 博士, 副教授。研究方向为植物学。E-mail: 371833781@qq.com

引文格式: 任玲芸, 王新莹, 徐源, 等. 刺五加 10 个居群叶片表型性状多样性分析 [J]. 森林工程, 2025, 41 (6): 1218-1229.

REN L Y, WANG X Y, XU Y, et al. Analysis of leaf phenotypic trait diversity among 10 populations of *Acanthopanax senticosus* [J]. Forest Engineering, 2025, 41 (6): 1218-1229.

Cluster analysis classified the 10 provenances into three distinct groups with varying proportions, highlighting population-specific divergence. This study establishes a foundation for elucidating the genetic mechanisms of leaf traits, informs conservation strategies, germplasm collection, and breeding programs for *A. senticosus*, and provides a theoretical framework for developing reliable phenotypic identification methods.

Keywords: *Acanthopanax senticosus*; population; genetic variation; phenotypic diversity; cluster analysis; correlation analysis

0 引言

遗传多样性是物种内个体遗传变异的综合体现^[1],既可以反映物种内基因的丰富程度,也能体现物种应对环境变化的潜力^[2]。植物表型多样性是遗传物质与所处环境相互作用的结果,使居群在不同分布区的压力选择中发生不可逆变异,并经稳定遗传产生表型变异^[3],因此表型变异在植物适应性进化中具有重要意义^[4-6]。在林木中,天然居群因对所在环境的响应而拥有更加丰富的变异,是进行遗传多样性分析的优良材料,可为遗传改良和引种驯化奠定基础^[7]。

叶片是植物蒸腾、光合和呼吸作用的主要器官,能直接影响植物的光能、水分利用和物质积累^[8]。叶片在植物进化过程中对环境变化比较敏感且可塑性较大,其叶形指数、叶片皮刺等是植物长期适应环境的结果,其多样性丰富,常作为种间分类和分析的依据^[9-10]。有研究已对叶片长度、宽度等性状在不同生长环境中的多样性特征进行了研究^[11-13],利用其进行分类和选择优良性状的叶片作为遗传材料。但这种分析是基于植物原产地的环境条件与遗传物质共同的作用,所以引种栽培后仍然面临性状变异程度大的问题,具有一定局限性。本研究是将不同种源的植株引种栽培在环境因素相对一致的同基地、保持其生境一致性的同质园试验^[14-15]。

刺五加(*Acanthopanax senticosus*),又名一百针、老虎潦子和西伯利亚人参等,多年生落叶灌木,常生密刺,五叶相交^[16]。据记载,刺五加具有益气健脾、补肾安神之效^[17]。其茎、叶、花和果实皆可作药用,具有多种药用功能^[18]。刺五加作为一种药食两用的野生资源,其叶的开发利用价值巨大。目前,因为刺五加市场巨大的消费需求,不合理的采伐,导致其自然资源遭到毁灭性破坏,再加上刺五加本身繁育困难,使其变成渐危物种^[19]。利用叶表型多样性的分析探究能更好地建立刺五加的保护策略,对选取优良品种具有重要现实意义。

目前,国内外学者对刺五加根及根茎的质量控制^[17,20]和叶片对环境胁迫的响应^[21-22]的研究相对较多,对叶表型性状的多样性分析较少。本研究主要从刺五加叶的表型性状多样性方面来探索,从10个种源

收集的281棵天然植株,对其15个叶片表型特征测定和调查统计,最终利用2个相对表型性状和9个表型性状,对刺五加不同居群在同一环境中的表型多样性和变异程度进行分析和聚类,探明叶表型与种源地地理气候因子的相关关系,为解析刺五加适应性的生态遗传机制和叶片性状的分子遗传机制奠定基础,为刺五加良种开发和研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

在黑龙江省内10个不同采集地点采集刺五加,将采集的刺五加种植于鸡西市刺五加种植基地内(130.96E, 45.29N)。基地为平地,周围无高大建筑物,全日照,种植土统一为鸡西市天然土壤暗棕壤,人工定期除草、浇水,以利于刺五加正常生长。2024年7—8月,每个样地居群随机选取16株以上成熟植株,每植株采摘位于中部发育成熟且无遮挡的健康叶片,本研究参试样本共281棵林木。采集地点地理信息以及在中国气象数据网(1981—2010年)查询的各居群种源所在地气候因子、Advanced converter网站所查询的海拔信息,见表1。

1.2 表型性状测定

选取正常生长、健康的完整复叶,利用扫描仪扫描叶片形成电子图像信息,并通过Image J软件进行叶片表型性状的测定^[23]。

所涉及计算得到的叶表型性状类型及编码,见表2。叶面积(leaf area, LA)为单叶面积,叶周长(leaf circumference, LC)为单叶周长,叶片长度(leaf length, LL)为单叶叶尖到叶基部的距离,叶片宽度(leaf width, LW)为单叶叶最宽处的长度,叶尖夹角(leaf tip angle, TA)为叶片顶角的角度,叶缘夹角(leaf serrated angle, SA)为叶边缘锯齿的角度,叶缘裂深(serrated length, SL)为叶边缘锯齿的开裂的深度,叶柄绒毛密度(petiole hair, PH)、叶脉的绒毛(prickle on petiole, PP)、叶脉绒毛密度(leaf vein hairs, LVH)和叶脉皮刺密度(pinnate vein density, PV)为单位长度上绒毛或刺的数量,叶柄皮刺长度(prickle on petiole length, PPL)、叶柄皮刺长度(prickle on leaf vein length, PVL)为叶脉、叶柄上皮刺平均长度,如图1所示。

表1 试验材料
Tab. 1 Material information in the experiment

序号 No.	编码 Code	种源 Provenance	经度/(°) Longitude (E)	纬度/(°) Latitude (N)	年平均降水量 (MAR)/mm Mean annual rainfall	年平均气温 (MAT)/°C Mean annual temperature	年平均湿度 (MAH)/% Mean annual humidity	海拔 (ELE)/m Elevation
1	HL	鸡西市虎林市 Hulin, Jixi city	133.01	45.81	585.72	3.79	70.08	92
2	HA	牡丹江市海林市海林镇 Hailin Town, Hailin, Mudanjiang City	129.30	44.61	531.36	4.25	65.83	312
3	SZ	哈尔滨市尚志市 Sahngzhi, Harbin City	127.95	45.24	656.40	3.42	71.83	187
4	SY	双鸭山市岭东区 Lingdong District, Shuangyashan City	131.20	46.56	551.50	4.46	62.25	376
5	CH	牡丹江市海林市柴河市 Chaihe Town, Hailin, Mudanjiang City	129.51	45.21	531.36	4.25	65.83	522
6	QA	绥化市庆安县 Qing'an, Suihua City	127.51	46.65	560.00	3.78	72.33	207
7	YC	伊春市友好区 Youhao District, Yichun City	129.16	47.87	626.10	1.59	69.00	391
8	HG	鹤岗市东山区 Dongshan District, Hegang City	129.92	47.76	651.50	3.79	61.58	423
9	SU	牡丹江市东宁市 Dongning, Mudanjiang City	130.62	44.09	510.00	5.78	62.17	505
10	HM	伊春市嘉荫县 Jiayin, Yichun City	130.90	49.82	626.10	1.59	69.00	221

表2 刺五加表型性状编码
Tab. 2 The code of phenotypic trait of *Acanthopanax senticosus*

序号 No.	性状(单位) Trait(Unit)	编码 Code	序号 No.	性状(单位) Trait(Unit)	编码 Code
1	叶尖夹角(°) Leaf tip angle	TA	9	叶缘因子 Leaf margin factor	LMF
2	叶缘夹角(°) Leaf serrated angle	SA	10	叶脉绒毛密度(个/cm) Leaf vein hairs	LVH
3	叶缘裂深(cm) Serrated length	SL	11	叶脉皮刺密度(个/cm) Prickle vein density	PV
4	叶长(cm) Leaf length	LL	12	叶脉皮刺长度(cm) Prickle on leaf vein length	PVL
5	叶宽(cm) Leaf width	LW	13	叶柄绒毛密度(个/cm) Petiole hair	PH
6	叶形指数 Leaf index	LI	14	叶柄皮刺密度(个/cm) Prickle on petiole	PP
7	叶周长(cm) Leaf circumference	LC	15	叶柄皮刺长度(cm) Prickle on petiole length	PPL
8	叶面积(cm ²) Leaf area	LA			

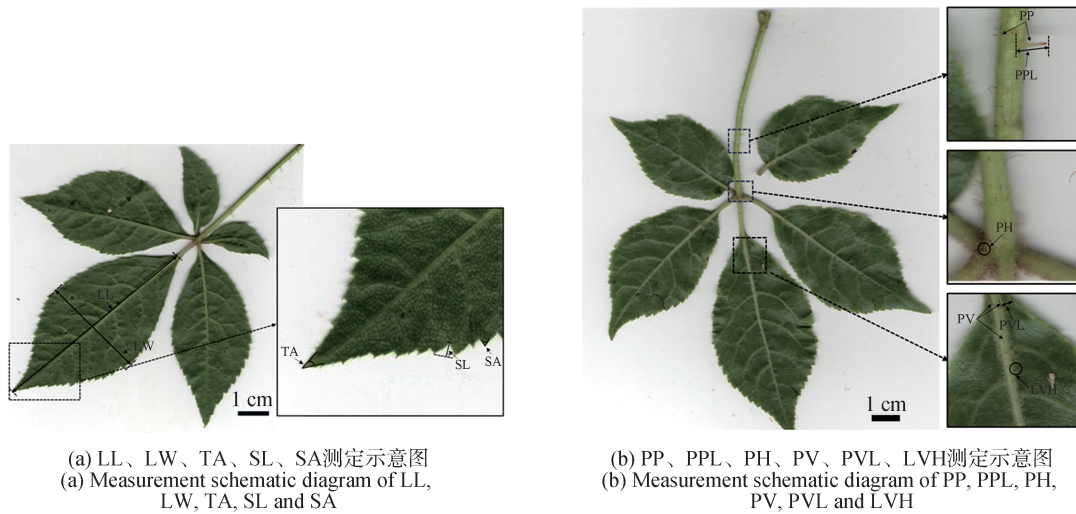


图1 刺五加叶表型性状测定示意图

Fig. 1 Leaf phenotypic traits research method of *Acanthopanax senticosus*

1.3 数据处理与统计分析

对所测得的数据进行处理分析,计算叶形指数(leaf index, LI, 式中为 L_l)、叶缘因子(leaf margin factor, LMF, 式中为 L_{MF})^[24],公式分别为

$$L_l = \frac{L_l}{L_w} \quad (1)$$

$$L_{MF} = \frac{4\pi L_A}{L_l^2} \quad (2)$$

式中: L_l 为叶长,cm; L_A 为叶面积,cm²; L_w 为叶宽。

使用Shannon-Wiener多样性指数(H)衡量性状的丰富性^[25]。在计算前,将表型性状测量数据根据均值和标准差分成十级,将测量数据转换为质量性状。令小于均值与2倍标准差差值的测量数据为第一级,介于均值与2倍标准差到1.5倍标准差差值的测量数据为第二级。以此类推,每级相差0.5倍标准差。

Shannon-Wiener多样性指数(H)的计算公式为

$$H = -\sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

式中: P_i 为某表型性状第*i*级代码出现的频率,为出现次数与总数的商。

根据各性状的均值和标准差计算居群间变异系数和居群内变异系数。计算公式为

$$C_v = \frac{\sigma}{\bar{x}} \quad (4)$$

式中: σ 为性状的标准差; \bar{x} 为性状的均值; C_v 为表型变异系数。

采用巢式方差分析进行方差分析,以比较居群间和居群内的差异。表型分化系数(V_{st})计算公式为

$$V_{st} = \frac{\sigma_{us}^2}{(\sigma_{us}^2 + \sigma_s^2)} \quad (5)$$

式中: σ_{us}^2 为居群间的方差值; σ_s^2 为居群内的方差值,通过方差分析获得。

居群重复力(R_{ep})计算公式为

$$R_{ep} = 1 - 1/F \quad (6)$$

式中: F 为方差分析中居群间的F值^[26]。

以上计算在SPSS25.0软件和Excel2021中完成。

为检验数据是否适合进行主成分分析,事先对数据进行KMO(Kaiser meyer olkin)检验和Barlett球形检验。KMO统计量越接近于1,Barlett球形检验小于0.05(即 $P < 0.05$)时,数据适合进行主成分分析^[27]。提取主成分载荷量大的相关性状,剔除相关性分析中关联程度大的性状,减小使用同类性状对分析结果造成影响^[28],进行聚类分析。统计分析、相关性分析、数据检验、主成分分析以及聚类分析在SPSS25.0软件中完成,并利用Origin2024b软件绘制图形。

2 结果与分析

2.1 刺五加叶片不同居群表型性状变异性分析

不同居群间叶片表型具有差异,如图2所示,对10个居群的11个表型性状进行统计分析,结果见表3。各表型性状在居群间变异较大,而在居群内变异较小。居群间变异系数为10.555%~323.379%,平均为111.373%。其中变异系数最大的性状为PVL,达到323.379%,最小的性状为LI,为10.555%。这表明10个居群间遗传分化明显,居群的选择潜力较大。居群内变异系数为10.017%~190.415%,平均为93.097%,低

于居群间的变异系数,这表明表型变异更多地来源于居群间。在居群内变异系数中,变异系数最小的性状为LI,为10.017%,变异系数最大的性状为PH,为190.415%。其中,PH、PP、PPL、LVH、PV和PVL居群间平均变异系数高达172.48%,种内平均变异系数高达149.89%,这表明无论是在居群内还是居群间,这6种性状均变异程度较大。性状的多样性指数(H)为0.896~2.073,平均值为1.615。PVL、SL、PH、PV和PP的多样性指数较小,低于平均值。其他性状的多样性指数较为接近,均处于较高水平。LI的多样性指数最高,为2.073。这表明,LI性状的分级更丰富些,即LI性状的值分布更均衡,在正态分布上跨越区间更长;而

PVL、SL、PH、PV和PP等性状的分级更集中。

重复力分析表明,除PVL的重复力0.286明显低于其他性状外,其余各性状的重复力均处于较高水平。这表明刺五加的叶表型性状受到遗传因素控制的可能性大于环境因素的影响。LI的变异系数低于15%,表明这个性状更稳定,受到遗传因素的控制更强;SL、PH、PP、PPL和PV等性状变异系数大于100%,重复力在0.742~0.937,表明这5个性状变异大、重复力高,更有助于优良居群的选择。PVL的变异系数最大,达到323.379%,但重复力低,这表明该性状容易发生突变,受遗传因素的控制较弱。

表3 刺五加叶片表型性状变异

Tab. 3 Variation of leaf phenotypic traits in *Acanthopanax senticosus*

性状 Traits	均值 ± 标准差 Mean ± SD	极差 Range	居群间变异系数/% Coefficient of variation among populations	居群内变异系数/% Coefficient of variation within populations	多样性指数(H) Shannon-Wiener index	重复力(R_{ep}) Repeatability
TA	47.908 ± 15.878	111.270	33.142	32.522	1.925	0.701
SA	75.082 ± 15.219	89.294	20.270	16.813	2.040	0.911
SL	0.094 ± 0.094	1.497	100.175	49.996	1.186	0.647
LI	1.990 ± 0.210	1.275	10.555	10.017	2.073	0.692
LMF	0.576 ± 0.150	0.606	26.095	15.551	1.779	0.968
PH	2.890 ± 5.403	28.214	186.960	190.415	1.337	0.808
PP	1.995 ± 3.199	19.584	160.371	158.406	1.516	0.742
PPL	0.063 ± 0.070	0.298	111.300	113.274	1.631	0.774
LVH	26.879 ± 25.770	95.379	95.874	105.202	1.945	0.937
PV	2.635 ± 4.137	28.758	156.979	161.205	1.433	0.755
PVL	0.032 ± 0.102	1.637	323.379	170.661	0.896	0.286
均值 Mean	—	—	111.373	93.097	1.615	0.747

注:SD为标准差。

Note: SD stands for standard deviation.

方差分析结果与上述结果基本一致,见表4。TA、SA、SL、LI、LMF、PH、PP、PPL、LVH、PV的性状在居群间变异达到显著水平($P < 0.01$)。SA、LMF、PH、LVH的性状在居群内变异达到极显著水平($P < 0.01$),TA、PPL、PV的性状在居群内变异达到较为显著水平($P < 0.05$)。这说明各类表型性状在居群间和居群内的遗传变异较为丰富。居群表型分化系数在53.571%~91.026%,平均为74.985%,所以,刺五加叶表型在居群间和居群内均存在差异,居群间的遗传分化大于居群内的遗传分化,表型变异更多地来源于居群间。

2.2 刺五加叶片表型性状间及与种源地地理气候因子间的相关性

11个叶表型性状之间的相关性通过斯皮尔曼相关性系数展现,如图3(a)所示,研究发现,LI与SL、LMF、LVH之间存在极显著负相关($P < 0.01$),说明在叶形指数越大,叶缘裂深越浅、叶片形状越狭长且叶脉绒毛越少;SA与LVH呈极显著负相关($P < 0.01$);PH与LMF、SL间呈现显著负相关($P < 0.05$),即叶片越趋近于圆形,叶柄绒毛密度越小,叶柄绒毛密度越小,叶缘裂深越大;PH、PV、PVL彼此之间呈现极显著相关

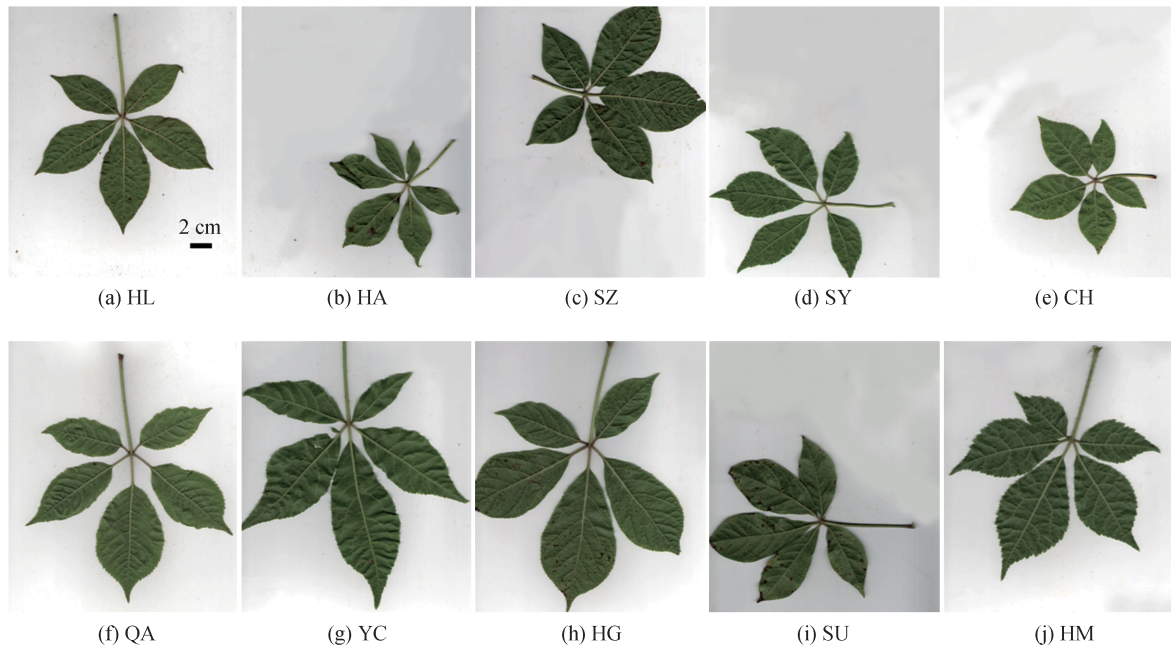


图 2 10 个种源刺五加居群的叶表型性状代表

Fig. 2 Leaf phenotypic traits of 10 provenances of *Acanthopanax senticosus* populations

表 4 刺五加表型性状的方差分析

Tab. 4 Analysis of variance of leaf phenotypic traits in *Acanthopanax senticosus*

性状 Traits	方差分量 Variance component			表型分化系数(V_{st})/% Differentiation coefficient of phenotypic traits	F	
	居群间 Among populations	居群内 Within population	随机误差 Random errors		居群间 Among populations	居群内 Within population
TA	783.347	420.862	234.401	65.051	3.342**	1.852*
SA	1 956.717	502.514	174.127	79.566	11.237**	3.112**
SL	0.024	0.011	0.008	68.571	2.833**	1.288
LI	0.134	0.034	0.041	79.762	3.246**	0.819
LMF	0.355	0.035	0.012	91.026	30.851**	3.301**
PH	133.760	61.779	25.706	68.406	5.204**	2.540**
PP	36.257	6.648	9.365	84.505	3.871**	0.702
PPL	0.020	0.008	0.004	71.429	4.420**	1.828*
LVH	7 145.925	954.588	448.029	88.216	15.950**	2.228**
PV	63.548	21.485	15.563	74.733	4.083**	1.401*
PVL	0.015	0.013	0.010	53.571	1.401	1.249
均值 Mean	—	—	—	74.985	—	—

注: V_{st} 为表型分化系数; * 差异显著性检验水平 $P < 0.05$; ** 差异显著性检验水平 $P < 0.01$ 。

Note: V_{st} stands for differentiation coefficient of phenotypic traits; * indicates significant difference level $P < 0.05$; ** indicates significant difference level $P < 0.01$.

性($P < 0.01$),其中,叶柄绒毛密度与其他2种性状之间呈现负相关性,叶脉皮刺密度和叶脉皮刺长度之间呈现正相关性,即叶柄绒毛密度越大,叶脉皮刺密度越小,叶脉皮刺长度越短。

PP、PPL、PV、PVL彼此之间的相关性系数在0.61~0.9,呈现极显著正相关性($P < 0.01$),说明这4个表型特征之间是相互促进、共同变异的关系。

刺五加不同居群叶片表型性状与种源地地理气候因子的相关关系,如图3(b)所示。由图3(b)可知,刺五加叶片表型性状与地理生态因子的相关性较强。经度上,除了TA、LI外,其他10个性状和经度之间均存在相关性,其中SA、SL、LMF、PH、PPL、PV、PVL都与经

度呈现极显著相关性($P < 0.01$)。在纬度上,纬度与叶顶夹角极显著正相关,与叶脉绒毛密度呈极显著负相关($P < 0.01$)。年降水量与SA、LVH呈现极显著负相关,与LMF呈极显著正相关($P < 0.01$),与LI、PV之间存在显著正相关。年平均气温与TA、LMF、PV、PVL之间存在显著负相关,与SA、LVH之间存在极显著正相关($P < 0.01$)。年平均湿度与SL、LVH存在正相关性,与SA、LI之间存在负相关性。在海拔上,SA与海拔呈极显著正相关($P < 0.01$);与LMF呈极显著负相关($P < 0.01$);与PH呈显著正相关($P < 0.05$),说明随着海拔的升高,叶缘夹角增大,叶柄绒毛增多,但叶片越狭长。

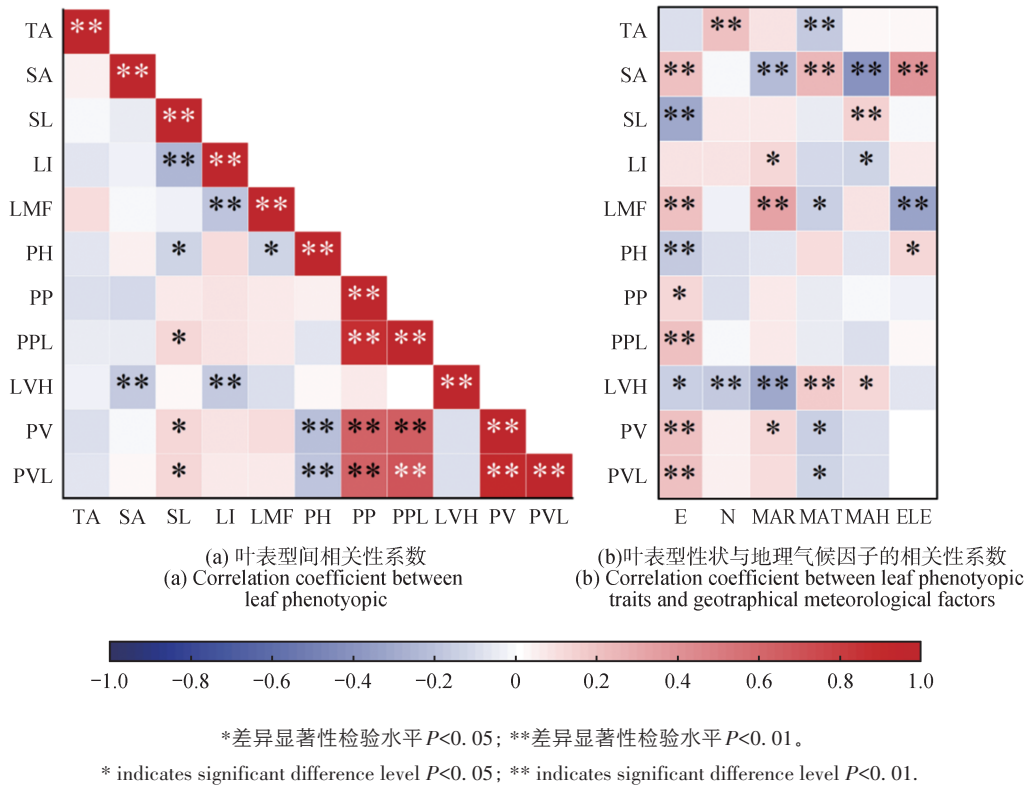


图3 刺五加叶片表型性状的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of leaf phenotypic traits in *Acanthopanax senticosus*

2.3 刺五加不同居群表型性状主成分分析及聚类分析

数据经检验得到KMO值为0.69,大于0.6; Bartlee检验的 $P=0(P < 0.05)$,变量间存在显著相关性,因此可以进行主成分分析。对刺五加的11个表型性状进行主成分分析,见表5,得到5个主成分,累计贡献率65.53%。主成分1中的PP、PPL、主成分2中的LI、主成分3中的SA、LVH、主成分4中的SA、SL和主成分5中的SL,其载荷量的绝对值均大于0.5,与评价结果有

显著相关,是刺五加叶表型性状的重要指标。

基于所提取的主成分以及2.1中表型性状之间的相关性,最终利用SA、LI、PP3个表型性状对刺五加进行聚类分析,结果如图4所示,分为3个类群。根据表6聚类中心的划分,可以发现,类群1为叶缘锯齿的角度较大、叶形指数较小、叶柄皮刺密度高的类群;类群2为叶缘锯齿角度大,叶形偏圆、叶柄皮刺数量近无的类群;类群3为叶缘角度较小、叶形偏狭长、皮刺密度较低的类群。

表 5 刺五加叶表型性状主成分分析
Tab. 5 Principal component analysis of leaf phenotype traits in *Acanthopanax senticosus*

性状 Trait	主成分载荷量 Principal component loading				
	主成分 1 PC1	主成分 2 PC2	主成分 3 PC3	主成分 4 PC4	主成分 5 PC5
TA	-0.068	-0.400	0.394	-0.156	0.206
SA	-0.041	0.222	0.555	0.603	0.153
SL	0.022	-0.153	-0.282	0.520	-0.645
LI	0.026	0.510	-0.035	-0.473	-0.349
LMF	0.160	-0.486	0.268	-0.301	-0.182
PH	-0.174	0.483	0.137	-0.027	0.180
PP	0.504	0.094	-0.142	-0.011	0.226
PPL	0.516	0.057	-0.038	0.078	0.108
LVH	-0.193	-0.148	-0.569	0.115	0.496
PV	0.494	0.052	0.105	0.085	-0.045
PVL	0.366	0.008	-0.092	0.012	0.142
特征值 Eigenvalue	2.53	1.43	1.20	1.05	1.00
贡献率/% Proportion	23.00	13.03	10.90	9.52	9.08
累计贡献率/% Cumulative	23.00	36.03	46.93	56.45	65.53

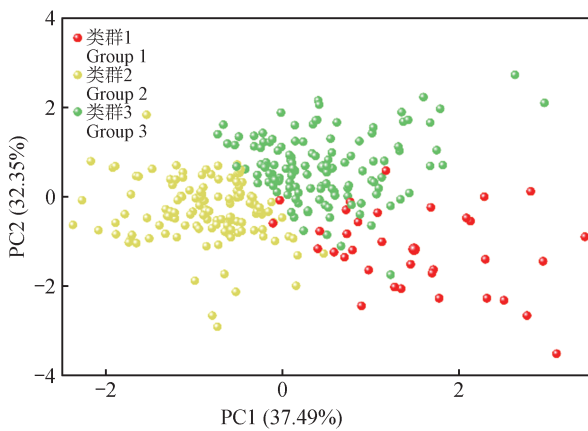


图 4 不同居群叶表型性状聚类结果
Fig. 4 Cluster results of leaf phenotype traits in different populations

由表 7 不同居群分别在 3 种聚类结果中的占比发现,表型性状具有一定的居群性。类群 1 在刺五加居群中综合占比都不高,甚至在种源为 SY、HG 的刺五加居群中没有分布。类群 2 在 SY、CH、QA、YC、HG 所代表的刺五加居群中占比达到一半及以上,其中,在 SY 中占比高达 75.00%,这也说明,在 SY 中,表型性状的

表 6 刺五加不同居群表型性状聚类中心
Tab. 6 Cluster centers of phenotypic traits in different populations of *Acanthopanax senticosus*

性状 Trait	类群 1 Group 1	类群 2 Group 2	类群 3 Group 3
SA	71.403	82.314	68.991
LI	1.994	1.842	2.137
PP	9.136	0.769	1.247

特征比较集中。在类群 3 中,HA、SZ、HG、HM 所占比例达到或超过 50.00%。

3 讨论

对黑龙江省 10 个刺五加种源地的 11 个叶表型性状的研究发现,刺五加不同居群间及居群内叶片表型性状,存在显著遗传变异(表 3 和表 4),居群间变异大于居群内。其中 PH、PP、PPL、LVH、PV、PVL 的极端值较多,存在无此性状表达的情况,因此数据离散程度较大,变异系数远超其他性状,同时也体现出野生刺五加的表型性状多样性丰富,并且表型性状重复力较高,表

表7 3个聚群中不同居群的占比情况
Tab. 7 Composition of distinct populations in three clusters

序号 No.	编码 Code	类群1占比/% Composition of Group 1	类群2占比/% Composition of Group 2	类群3占比/% Composition of Group 3
1	HL	15.38	38.46	46.15
2	HA	4.35	43.48	52.17
3	SZ	28.57	21.43	50.00
4	SY	0	75.00	25.00
5	CH	4.00	64.00	32.00
6	QA	3.70	51.85	44.44
7	YC	8.33	50.00	41.67
8	HG	0	50.00	50.00
9	SU	29.17	37.50	33.33
10	HM	23.68	23.68	52.63

明其表型可塑性较强,遗传相对稳定且遗传多样性水平较高^[29]。

探究叶片各性状间的相关性有利于了解叶片在不同环境中的适应策略^[30]。由图3(a)可知,刺五加的叶形越狭长,叶缘裂深越浅、叶脉绒毛越少;叶片越趋近于圆形,叶柄绒毛越少;叶柄绒毛密度越大,叶裂深度越浅,叶脉皮刺越少、越短;叶柄皮刺密度、叶柄皮刺长度、叶脉皮刺密度、叶脉皮刺长度这4个表型特征彼此之间存在极显著正相关性($P < 0.01$),说明这些性状之间关联性极强,互为促进、共变异。

同时在前人研究中,叶片形状的变化直观地反映植物对环境变化的适应性,与披针形叶片相比,椭圆形叶片表现出更高的光合效率和水分利用效率^[31-32]。目前,在对刺五加生境的研究发现,不同海拔对刺五加群落的 α 多样性有影响,对刺五加性状表达的影响研究较少^[19]。不同的植物,对环境因子的敏感度和响应也各不相同^[33-34],西伯利亚杏产生的变异以经度为主^[6];对青杨叶片表型性状的研究发现,影响主要因素是海拔^[26];而影响苦楝果核长度和种子宽度的主要因素是纬度^[35]。由图3(b)可知,叶片表型性状的表达与经度的变化有着密切的关系,除了TA、LI外,其他9个性状和经度之间均存在显著相关性。年降水量与SL、LVH呈现极显著负相关性($P < 0.01$),而已有的研究表明,叶缘具齿或裂片的叶片能够对干旱等逆境产生一定的抗性^[36];叶被毛可以减少水分过度蒸发^[28,37]。年平均湿度与SL、LVH存在正相关性,与SA、LI之间存在负相关性,其中SL和LVH表现出与年平均降水量相

反的情况,年平均湿度无法体现出一个地方的干旱情况,出现此种情况的原因可能是种源地年平均湿度较高,但降水量少而导致的。SA还与海拔的高度密切相关,同时LMF也展现出与海拔的显著负相关。

性状表现是遗传物质与环境共同作用的结果^[38-39]。本试验中,将来自10个种源地中的刺五加植株,移栽至同一环境培养,所受环境因素的影响几乎相同,其叶表型性状的表达也更偏于受遗传因子的控制^[37]。在表型性状与地理气候因子的相关性分析中,叶表型性状与种源地环境因子间存在强烈的相关性;在聚类分析中(图4和表7),叶形偏圆、叶缘夹角角度大,叶柄皮刺数量近无的类群在SY、CH、QA、YC、HG所代表的刺五加居群中占据优势;叶缘角度较小,叶形偏狭长,皮刺密度较低的类群在HA、SZ、HG、HM中占比较高;而叶缘夹角角度较大,叶形指数较小,叶柄皮刺密度高的类群在10个刺五加居群中皆分布较少。叶表型性状表现出一定的居群特征。由此推测经过长期环境因素的影响,不同居群逐渐适应其生长环境,遗传物质发生变化,从而使得刺五加叶性状的表达多样性丰富。

4 结论

本研究在不同居群刺五加的基础上,探究刺五加叶片的表型性状遗传与变异,天然刺五加的11个叶片表型性状变异程度大,并且居群间的叶片表型差异大于居群内差异,尤其是PH、PP、PPL、LVH、PV、PVL这6个表型性状。其叶表型性状多样性丰富,且遗传较为

稳定,是良好的育种材料。叶片表型性状大多受经度的影响,因此,经度的高低是筛选刺五加叶表型性状类型的主要地理因子。聚类分析将10个居群刺五加划分为3个类群,结合居群分布,发现刺五加叶表型性状的分布具有一定的居群性。本研究丰富了林木天然居群叶表型研究,为进一步解析叶片性状的遗传机制奠定基础,为后期建立刺五加保护策略、种质资源收集和品种改良提供参考。

参 考 文 献

- [1] 陈日红,刘学松,沈素娟,等. 毛红椿天然种群种实性状表型多样性研究[J]. 南方林业科学, 2018, 46(5): 31-36.
CHEN R H, LIU X S, SHEN S J, et al. Study on phenotypic diversity of cone and seed in natural populations of *Toona ciliata* var. *pubescens* [J]. South China Forestry Science, 2018, 46(5): 31-36.
- [2] 张腾驹,陈小红,康喜坤,等. 四川省珙桐天然种群叶表型多样性[J]. 生态学杂志, 2019, 38(1): 35-43.
ZHANG T J, CHEN X H, KANG X K, et al. Phenotypic diversity of leaf morphologic traits of *Davidia involucrata* natural populations in Sichuan Province [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(1): 35-43.
- [3] 尚帅斌,郭俊杰,王春胜,等. 海南岛青梅天然居群表型变异[J]. 林业科学, 2015, 51(2): 154-162.
SHANG S B, GUO J J, WANG C S, et al. Phenotypic variations in natural populations of *Vatica mangachapoi* in Hainan, China [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(2): 154-162.
- [4] LI Y G, LIU X H, MA J W, et al. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area [J]. Journal of Forestry Research, 2018, 29: 35-44.
- [5] 文珊珊,仲崇禄,姜清彬,等. 灰木莲种源幼苗叶片性状表型多样性分析[J]. 植物研究, 2017, 37(2): 288-297.
WEN S N, ZHONG C L, JIANG Q B, et al. Phenotypic diversity analysis of seedling leaf traits of *Manglietia conifera* Dandy [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(2): 288-297.
- [6] 尹明宇,姜仲茂,朱绪春,等. 内蒙古山杏种群表型变异[J]. 植物生态学报, 2016, 40(10): 1090-1099.
YIN M Y, JIANG Z M, ZHU X C, et al. High-level phenotypic variations in populations of *Armeniaca sibirica* in Nei Mongol, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(10): 1090-1099.
- [7] WANG J Y, YUAN J H, MEI F D, et al. Assessment of genetic diversity and relationships among *Osmanthus fragrans* cultivars using AFLP markers [J]. Electronic Journal of Biotechnology, 2011, 14(1): 2-3.
- [8] 杨艳,刘强,尹翔,等. 湖南白檀居群形态多样性及与环境的相关性[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1): 80-86.
YANG Y, LIU Q, YIN X, et al. Phenotypic diversity and environment relations in *Symplocos paniculata* of Hunan [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(1): 80-86.
- [9] PENGELLY J J, SIRAUULT X R, TAZOE Y, et al. Growth of the C4 dicot *Flaveria bidentis*: Photosynthetic acclimation to low light through shifts in leaf anatomy and biochemistry [J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(14): 4109-4122.
- [10] JIANG C D, WANG X, GAO H Y, et al. Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in *Sorghum* [J]. Plant Physiology, 2011, 155(3): 1416-1424.
- [11] 郭卫红,王华,虞木奎,等. 沿海地区水杉叶片性状的纬度变化机制[J]. 应用生态学报, 2017, 28(3): 772-778.
GUO W H, WANG H, YU M K, et al. Latitude variation mechanism of leaf traits of *Metasequoia glyptostroboides* in eastern coastal China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(3): 772-778.
- [12] 蒋艾平,姜景民,刘军. 檫木叶片性状沿海拔梯度的响应特征[J]. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1467-1474.
JIANG A P, JIANG J M, LIU J. Responses of leaf traits of *Sassafras tsumu* (Hemsl.) Hemsl. along an altitudinal gradient [J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(6): 1467-1474.
- [13] 武瑞鑫,邵新庆,钟梦莹,等. 青藏高原东缘披针叶黄华叶片形态特征对海拔变化的响应[J]. 草原与草坪, 2016, 36(2): 1-7.
WU R X, SHAO X Q, ZHONG M Y, et al. Response of leaf morphology traits of *Thermopsis lanceolata* elevation gradient in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Grassland and Turf, 2016, 36(2): 1-7.
- [14] 徐艳琴,蔡婉珍,胡生福,等. 箭叶淫羊藿同质园栽培居群非腺毛多样性及其分类学启示[J]. 生物多样性, 2013, 21(2): 185-196.
XU Y Q, CAI W Z, HU S F, et al. Morphological variation of non-glandular hairs in cultivated *Epimedium sagittatum* (Berberidaceae) populations and implications for taxonomy [J]. Biodiversity Science, 2013, 21(2): 185-196.
- [15] 李超,赵广东,王兵,等. 中亚热带樟科3种植物幼苗叶结构型性状的种间差异及其相关性[J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 27-37.
LI C, ZHAO G D, WANG B, et al. Interspecific differ-

- ences and correlation among leaf structural traits of three plant seedlings of lauraceae in the Mid-Subtropical Zone of China[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 27-37.
- [16] 孙通泽. 微量元素叶面肥对刺五加生长与品质影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
SUN T Z. Effect of microelement foliar fertilizer on growth and quality of *Acanthopanax senticosus* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.
- [17] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015.
Chinese Pharmacopoeia Commission. Pharmacopoeia of the People's Republic of China [M]. Beijing: China Medical Science Press, 2015.
- [18] 叶强, 张阳, 张玉姣, 等. 国内五加属植物资源人工栽培的研究现状及展望[J]. *黑龙江农业科学*, 2018(11): 163-166.
YE Q, ZHANG Y, ZHANG Y J, et al. Research status and development direction of artificial cultivation in plant resources of *Acanthopanax* Miq [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2018(11): 163-166.
- [19] 高金辉, 韩家永, 张厚良, 等. 刺五加群落多样性海拔梯度变化及相似性[J]. *森林工程*, 2022, 38(4): 53-60.
GAO J H, HAN J Y, ZHANG H L, et al. Elevational changes in community diversity and similarity analysis of an *Acanthopanax senticosus* community [J]. *Forest Engineering*, 2022, 38(4): 53-60.
- [20] 粟杰, 冯艳, 林炳锋, 等. 刺五加化学成分的分离与鉴定[J]. *中草药*, 2021, 52(16): 4783-4788.
SU J, FENG Y, LIN B F, et al. Isolation and identification of chemical constituents from *Acanthopanax senticosus* [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2021, 52(16): 4783-4788.
- [21] 宋莹. 不同光质对刺五加生理代谢影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
SONG Y. Effects of different light quality on physiological metabolism of *Acanthopanax Senticosus* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.
- [22] 孙菲阳. 光质调控刺五加叶片生理代谢的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023.
SUN F Y. Regulation of light quality on physiological metabolism of *Acanthopanax Senticosus* (Rupr. & Maxim.) Harms leaves [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.
- [23] 戴志聪, 杜道林, 司春灿, 等. 用扫描仪及 Image J 软件精确测量叶片形态数量特征的方法[J]. *广西植物*, 2009, 29(3): 342-347.
DAI Z C, DU D L, SI C C, et al. A method to exactly measure the morphological quantity of leaf using scanner and Image J software [J]. *Guihaia*, 2009, 29(3): 342-347.
- [24] 成星奇, 贾会霞, 孙佩, 等. 丹红杨×通辽1号杨杂交子代叶形性状的遗传变异分析[J]. *林业科学研究*, 2019(2): 100-110.
CHENG X Q, JIA H X, SUN P, et al. Genetic variation analysis of leaf morphological traits in *Populus deltoides* cl. 'Danhong' × *P. simonii* cl. 'Tongliao 1' hybrid progenies [J]. *Forest Research*, 2019(2): 100-110.
- [25] MAUGHAN P J, SAGHI MAROOF M A, BUSS G R. Microsatellite and amplified sequence length polymorphisms in cultivated and wild soybean [J]. *Genome*, 1995, 38(4): 715-723.
- [26] 曹德美, 张亚红, 成星奇, 等. 青杨不同种群叶片表型性状的遗传变异[J]. *林业科学*, 2021, 57(8): 56-67.
CAO D M, ZHANG Y H, CHENG X Q, et al. Genetic variation of leaf phenotypic traits in different populations of *Populus cathayana* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(8): 56-67.
- [27] 张根生. 对 Yr5 致病小麦条锈菌新菌系生物学特性及其有性遗传变异研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
ZHANG G S. The study on biological characteristics of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici isolates virulent to Yr5 and its sexual genetic variation [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.
- [28] 张捷, 李蓉蓉, 孟景祥, 等. 我国风铃木类植物叶性状表型变异与遗传多样性研究[J]. *植物研究*, 2021, 41(6): 851-861.
ZHANG J, LI R R, MENG J X, et al. Phenotypic variation and genetic diversity of leaves traits of *Tabebuia* and *Handroanthus* (Bignoniaceae) in China [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(6): 851-861.
- [29] ZHENG Y, FENG M S, LI X, et al. Phenotypic variation analysis and excellent clone selection of *Alnus cremastogyne* from different provenances [J]. *Plants*, 2023, 12(18): 3259.
- [30] MEENA M L, RAM R B, LATA R, et al. Inter-trait association and genetic variability assessment in cabbage under Lucknow conditions [J]. *Indian Journal of Horticulture*, 2014, 71(2): 202-206.
- [31] PEPPE D J, ROYER D L, CARIGLINO B, et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate: Global patterns and paleoclimatic applications [J]. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 724-739.
- [32] 曾明. 胡杨异形叶性的环境适应分子机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
ZENG M. Molecular mechanism of environmental adaptation of heterophylly in *Populus Euphratica* Oliv [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.

- [33] ZENG Y F, ZHANG J G, ABUDUHAMITI B, et al. Phylogeographic patterns of the desert poplar in Northwest China shaped by both geology and climatic oscillations [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2018, 18: 75.
- [34] 方玉凤, 徐连峰, 崔琳, 等. 黑龙江地区山杏表型性状与营养成分多样性[J]. *东北林业大学学报*, 2024, 52(12): 124-132.
- FANG Y F, XU L F, CUI L, et al. Phenotypic traits and nutritional component diversity in *Prunus sibirica* L. from Heilongjiang Region [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2024, 52(12): 124-132.
- [35] 陈丽君, 邓小梅, 丁美美, 等. 苦楝种源果核及种子性状地理变异的研究[J]. *北京林业大学学报*, 2014(1): 15-20.
- CHEN L J, DENG X M, DING M M, et al. Geographic variation in traits of fruit stones and seeds of *Melia azedarach* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014(1): 15-20.
- [36] SISÓ S, CAMARERO J, GIL-PELEGRÍN E. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broad-leaf *Quercus* species: A new interpretation of leaf lobation [J]. *Trees*, 2001, 15: 341-345.
- [37] 邵清松, 郭巧生, 李育川, 等. 药用菊花种质资源形态变异的数量分析[J]. *中国中药杂志*, 2011, 36(10): 1261-1265.
- SHAO Q S, GUO Q S, LI Y C, et al. Numerical analysis of morphological variation of germplasm resources of *Chrysanthemum morifolium* for medicine [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2011, 36(10): 1261-1265.
- [38] 李爱民, 吕敏丽, 周春鸣. 同质园栽培下的湖南鱼腥草居群叶表型性状多样性分析[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(1): 73-85.
- LI A M, LYU M L, ZHOU C M. Phenotypic diversity analysis of leaf traits in cultivated *Houttuynia cordata* Thunb. populations from Hunan Province [J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(1): 73-85.
- [39] 魏立志, 叶尔江·拜克吐尔汉, 唐努尔·叶尔肯, 等. 地理环境因素对天山云杉球果和针叶表型多样性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2024, 52(4): 23-28.
- WEI L Z, YE E J·B T, TANG N·Y, et al. The effects of geographical environmental factors on cone and needle phenotypic diversity of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2024, 52(4): 23-28.