

种群内和种群间小拟南芥植株营养含量的变化及协变格局研究

刘彤^{1,2}, 李学禹², 向其柏¹, 任丽彤², 潘志斌²

(1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037; 2. 石河子大学生物工程学院, 新疆石河子 832003)

摘要: 以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)近缘种小拟南芥(*A. pumila*)为试材,研究了新疆玛河流域 6 个种群内和种群间植株 N、P、K、Na、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu、Mn 含量的变化格局。发现 10 种元素含量在种群间达到极显著差异, Na、Ca、Mg、Fe、Zn 含量在种群内和种群间均变化较大,是小拟南芥适应异质环境变化较大的一类元素,而 N、P、K、Cu、Mn 含量在种群内变化较稳定;种群内植株营养成分含量的双重协变数量 3~6 对, K 与 Ca、Na, Na 与 Zn 在 6 个种群内均表现出正相关,其中 K 与 Ca 在 5 个种群中相关显著;主成分分析发现 6 个种群的植株营养成分含量都是由 3 个较大载荷构成,占原变量总方差的 83.9%~91.4%, K 与 Ca、Na 在 5 个种群统一表现出相似的整合格局,但共同主成分分析发现种群间营养成分含量协方差矩阵彼此独立,缺乏共性。认为 K 与 Ca、Na 的整合性可能是小拟南芥在新疆土壤类型多样条件下广布的重要原因,但这种整合格局是否是小拟南芥营养元素的普遍整合特点有待在更大尺度下进一步验证。

关键词: 小拟南芥; 植株营养含量; 可塑性; 生理整合; 共同主成分分析

中图分类号: Q941+.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2004)03-0251-08

Study on Variation and Covariation Pattern of Seedling Nutrient Concentrations within and between Populations of *Arabidopsis pumila*

LIU Tong^{1,2}, LI Xue-Yu², XIANG Qi-Bo¹, REN Li-Tong², PAN Zhi-Bin²

(1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

2. College of Biological Engineering, Shihezi University, Shihezi 832003, China)

Abstract: Patterns of within and between populations variation in concentrations of nutrients(N, P, K, Na, Ca, Mg, Fe, Cu, Mn, Zn) are reported in mature individual seedling of *Arabidopsis pumila*, the phylogenetic neighbourhood of *A. thaliana* from six populations in Mahe drainage basin Xingjiang Autonomous Region. Results show that difference of ten element concentrations of between-population is significant. There are various difference traits within and between populations in concentrations of nutrients because *A. pumila* has strong phenotypic plasticity to respond to the stress of a vary of habitants and local water, light and salina in soil, concentrations of Na, Ca, Mg, Fe, Zn show similar variation pattern within and between populations, which are key changeable elements to respond to heterogeneous environment for *A. pumila*. Differences of N, P, K, Cu, Mn concentration are stable relatively within population. The power for detecting significant correlations within population is limited, merely attain 3-6 pairs. The positive correlation between Na and Zn, K and Ca, K and Na concentrations consistently occur in all populations, and K and Ca is significant correlation in five populations. Principle component analysis discovers the number of explanatory PCs are all compose of three loadings, account for supplementary 83.9%-91.4%. K, Ca and Na consistently indicate the positive correlation with PCs in

收稿日期: 2003-08-26, 修回日期: 2004-03-14。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30160009, 300360017)。

作者简介: 刘彤(1968-), 男, 博士生, 副研究员, 从事进化植物学的表型可塑性研究。

five populations. From these results, it is inferred that this integration pattern may be main reason that *A. pumila* is abundance in Xinjiang area which is salina and drought. However, common principal component analysis indicates that nutrient covariance matrices were unrelated among populations, this multivariate pattern isn't regarded as common integration characters of *A. pumila* in all populations until research in larger scale.

Key words: *Arabidopsis pumila*; Nutrient concentrations of seedling; Physiological integration; Plasticity; Common principal component analysis

植物发育的一个最显著特点是植物的根固着于土壤中,不能像动物一样随意移动,这决定了植物为了完成其生长发育过程必须对环境变化作出多种适应性反应。特定基因型随环境变化而产生不同表型的能力称为表型可塑性(schmalhausen,1949)。异质环境可诱导植物产生不同表型,然而那些受相似遗传物质控制(或基因加性效应)及经历相似自然选择的系列特征可互相协调而发生协变,Schlichting(1989)将植物在不同条件下反应范式(reaction norms)的相关程度称为可塑性整合^[1]。可塑性整合的程度和大小决定着植物表型适应性特征、影响着进化方向,是物种多样性和进化生物学研究的基本问题^[2-7]。Fink(1996)认为既然发育和功能化的过程被认为一个系统发育间协调方式的变化,整合就可看做表型变化的约束^[8],Pigliucci(2002)进一步提出假设:遗传组成相似的类群应有相似的整合格局^[6]。然而目前整合研究多集中在表型方面,对生理整合研究不多,特别是复合生态因子对植物系列整合格局的影响^[9,10]。

植株营养成分含量与土壤等生态因子有明显的相关性^[11],存在明显的物种及地理分布差异^[9,12],是基因调控与环境共同作用的结果,是长期进化的产物,与植物生理功能、个体发育状况密切相关^[1,13,14]。而同一物种种群间和种群内营养成分含量差异以及整合格局在一定程度下可反映植物的形态特征和生长发育状况,以及内在的遗传调控机制,因此其整合研究对深入了解植物响应环境的表型与功能变化中的生理适应机制有着重要意义。

近年来,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)已成为进化生态学研究的模式植物^[15],其近缘种小拟南芥(又称鼠耳芥, *A. pumila*)的研究为深入揭示拟南芥系统发育、适应性进化能起到相辅相成作用^[16-18]。我国的喜马拉雅山脉和天山山脉是世界拟南芥及其近缘种重要的起源和多样性分布中心^[19],小拟南芥在新疆石河子、玛纳斯、伊犁等地分布较广^[20]。对于这种自交的‘机会型’一年生草本植

物在新疆这种典型的大陆性干旱、半干旱气候,山区、平原、戈壁交错、土壤类型多样的极端环境下,无疑经历了“残酷”的自然选择,研究其适应机理极有必要。因此我们对新疆石河子和玛纳斯地区 5 个种群小拟南芥植株 N、P、K、Ca、Mg、Na、Fe、Cu、Mn、Zn 等元素含量进行分析,试图研究:①小拟南芥植株平均营养含量在种群间和种群内是否有差异?是否存在共性?②种群内植株营养含量是否存在双重和多重协变格局?如果存在,在种群间是否保持一致?最后对能否将植株营养含量的协变格局作为种群间普遍的整合特征等问题进行了讨论。

1 研究区自然概况

在新疆天山北坡中段玛河流域附近的婆罗科努山浅山地带和准噶尔盆地的平原地带分别选 6 个地点,进行小拟南芥植株采集。其中玛纳斯平原苗圃(MMP)(44°15'N,86°21'E)和玛纳斯水库(MSK)(44°18'N,86°21'E);玛纳斯新户平水库(XHP)(44°23'N;86°19'E);玛纳斯塔西河山区(TXH)(44°15'N,86°21'E);石河子陵园(SLY)(44°11'N,86°02'E)和石河子南山(SNS)(44°09'N,86°03'E)等山地和戈壁处,最低海拔 424 m,最高海拔 925 m。由最北边的玛纳斯水库洪沟至南部山区土壤类型由灰钙土、沙壤土向山区棕钙土过渡(土壤成分分析见表 1)。北部样点年均温 6.7℃,年降雨量 212 mm 以下,其中小拟南芥生育期 4~6 月降水占全年降水的 69.8%,由北至南随海拔升高年均温降低,年降雨量明显增多。

样地植物种类较为单一,群落结构简单,盖度低。伴生植物主要是鹤虱(*Lappula echinata* Gilib)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)、树锦鸡儿(*Caragra arborescens*)、红柳(*Tamarix ramosissima*)和梭梭(*Haloxyloam ammodendron*)等。调查发现小拟南芥在山区多分布于面朝西北半避阴、积雨的山沟和山角地带,平原处分布于山洪溢出带以及林缘树冠下,无动物取食现象,分布的主要限制因子为水份和光照。

表 1 6 个采样地区的土壤肥力性状
Table 1 Soil fertility properties of six sampling locations

样地 Location	全氮 N (%)	全磷 P (%)	速效钠 aNa(mg/100g)	速效钙 aCa(mg/100g)	速效镁 aMg(mg/100g)	电导度 OE(ms/cm)	酸碱度 pH	有机质 OM(%)
TXH	0.21	0.283	39.26	11.00	4.05	0.49	9.04	2.822
SLY	0.09	0.178	4.82	12.18	1.25	0.82	8.00	1.414
XHP	0.09	0.196	46.73	9.30	2.25	0.39	9.23	1.189
MSK	0.14	0.197	27.55	21.00	6.25	0.76	7.17	2.533
MMP	0.15	0.169	13.62	13.48	2.03	0.56	8.44	2.472
SNS	0.12	0.164	25.56	11.51	4.26	0.29	7.74	1.564

注：表内数据为样地内随机抽取地表下10 cm处样土分析得出；TXH、SLY、XHP、MSK、MMP、SNS 分别是6个种群取材地点的缩写(下同)。
Notes: Values in figure were obtained from analysed soil of sampling location underground 10 cm; TXH、SLY、XHP、MSK、MMP and SNS is abbreviation of location of each population respectively (the same below).

2 取样及分析方法

为研究小拟南芥在较大环境(种群间)以及微环境(种群内样点间)不同元素含量可塑性变化的差异和共性,深入分析营养元素间的整合特征,我们采用典型、多点重复取样方法,分别在平原、山区和洪水溢出带等生境差异较大的 6 个地区,根据小拟南芥植株分布和地势,选定具代表性的 6 个 2 m² 样地,共 36 个样点(6 地区×6 重复样点/地区),分不同时期采集成熟期一致(角果大量形成,但未开裂)的植株,每个样点各采集 60 株材料,将整株材料统一进行干燥称重,然后进行营养成分含量分析。N 含量测定采用凯氏法,P 采用钼兰比色法,K、Na、Ca、Mg、Cu、Fe、Mn、Zn 采用火焰原子吸收法,分析步骤按照国家统一标准进行。

本文的研究重点是植株营养成分间的可塑性整合,分析不同植株生长状态下的营养元素含量变化下

的相互协同关系,因此我们用单株元素含量(各分析样点的植株干重×元素百分含量)进行数据分析,因为它比仅用元素的百分含量获得的信息更为丰富。

由于采用田间植物的随机取样,所以为避免方差分析过程中方差同质性差等问题,我们在种群间进行营养成分方差同质性的 Levene 检验,差异不显著的用 Bonferron、差异显著的用 Tamhane 进行方差比较。用相关和主成分分析来考察小拟南芥不同种群的养分含量间的协变、整合特征,进而探讨该物种元素含量变化下的遗传特性变化。

3 结果与分析

3.1 小拟南芥植株营养成分含量的种群间与种群内差异

如表 2 所示,植株营养成分含量在种群间达到极显著差异($P<0.001$),反映了小拟南芥生长发育随种群大环境和种群内微环境变化下(主要是局部

表 2 小拟南芥种群间与种群内植株营养含量(变异系数)差异性分析
Table 2 Analysis of differences among and within populations of *A. Pumila* for mean(CV) concentration of nutrients

Nutrient	种 群 Population						P	P _{Levene}
	TXH	SLY	XHP	MSK	MMP	SNS		
N(mg·株 ⁻¹)	258.28(0.27) ^{bc}	399.68(0.27) ^b	173.07(0.32) ^c	310.94(0.51) ^{bc}	394.59(0.11) ^b	852.35(0.13) ^a	<0.001	0.17
P(mg·株 ⁻¹)	29.12(0.03) ^d	42.12(0.03) ^a	31.09(0.05) ^{cd}	30.63(0.08) ^c	43.36(0.07) ^a	37.82(0.06) ^b	<0.001	0.11
K(mg·株 ⁻¹)	172.63(0.04) ^c	266.09(0.04) ^a	127.16(0.04) ^d	171.57(0.05) ^c	179.94(0.04) ^c	208.12(0.04) ^b	<0.001	0.698
Na(mg·株 ⁻¹)	78.32(0.35) ^{bc}	87.82(0.19) ^{ab}	38.03(0.66) ^c	65.99(0.36) ^b	39.75(0.08) ^{bc}	96.29(0.11) ^{ab}	<0.001	<0.001
Ca(mg·株 ⁻¹)	156.57(0.03) ^c	188.88(0.02) ^b	91.86(0.06) ^d	169.87(0.31) ^c	164.72(0.07) ^c	266.05(0.04) ^a	<0.001	<0.001
Mg(mg·株 ⁻¹)	27.42(0.74) ^c	38.85(0.156) ^b	23.17(0.13) ^d	36.69(0.35) ^b	25.19(0.03) ^c	61.82(0.22) ^a	<0.001	<0.001
Fe(mg·株 ⁻¹)	13.9(0.28) ^c	27.94(0.266) ^{ab}	27.04(0.23) ^b	12.63(0.09) ^c	31.32(0.12) ^a	9.49(0.13) ^d	<0.001	<0.001
Cu(μg·株 ⁻¹)	5.04(0.15) ^a	3.93(0.15) ^d	1.56(0.18) ^c	3.75(0.14) ^b	4.45(0.10) ^a	4.76(0.05) ^a	<0.001	0.091
Mn(μg·株 ⁻¹)	4.3(0.06) ^d	8.11(0.08) ^a	6.5(0.04) ^b	4.49(0.08) ^d	7.95(0.06) ^a	4.89(0.05) ^c	<0.001	0.107
Zn(μg·株 ⁻¹)	3.54(0.23) ^b	2.42(0.03) ^c	1.95(0.06) ^d	5.86(0.39) ^a	6.28(0.17) ^a	2.78(0.11) ^b	<0.001	<0.001

注：1. 第一列中植株营养含量为平均每株营养成分的积累量；2. N、P、K、Cu 和 Mn 为 Bonferroni 检验,Na、Ca、Mg、Fe、Zn 为 Tamhane 检验；3. P_{Levene}为种群间营养成分含量方差齐次性 Levene 检验 P 值。
Notes: 1. Various concentrations of nutrients in first column is mean accumulated concentrations per seedling; 2. N、P、K、Cu and Mn were tested by Bonferroni, Na, Ca, Mg, Fe and Zn were tested by Tamhane; 3. P_{Levene} is significant value of homogeneity of variances test.

光照、水份、土壤盐碱化)形态适应的生理特点。其中 SNS 的 N、Na、Ca、Mg、Cu 含量和 MMP 的 P、Fe、Cu、Mn、Zn 含量处于 6 个种群的最高点,而 TXH 元素含量都处于较低水平,不仅说明小拟南芥生境对植株营养成分含量产生重要影响,而且表明种群内不同营养成分含量间的变化具有一定的协调性,需要进一步进行相关性分析。

变异系数显示 Ca、Mg、Na、Fe 和 Zn,特别是 Na 和 Zn 在种群内变化较大,这些变化通过 Levene 方差齐次性检验也进一步得到了证明,表明 Ca、Mg、Na、Fe 和 Zn 等元素含量在小拟南芥种群内和种群间变化较为一致,是小拟南芥适应异质环境较为活跃的一类元素。虽然 3 种植物新陈代谢的关键元素 N、P、K 和微量元素 Cu、Mn 在种群间达到极

显著差异,但这种变化在种群内重复间变化不大(变异系数较低, $P_{Levene}>0.001$),表明在特定小环境下小拟南芥生长发育对这 5 种元素的需求比较稳定。

3.2 种群内植株营养成分含量的整合特征

植株养分及含量多少是由基因调控的,但植物表型(形态、生理)变化与单个基因之间不总是呈一一对应关系,存在着基因连锁、多效性等因素,涉及外遗传变化,通过多个特征的协调整合共同影响适合度,所以分析拟南芥不同种群养分含量间二次(相关)和高次(主成分)相关性特点可以帮助我们了解调控养分含量变化下遗传物质之间的作用特点^[4,5],为进一步分析种群间的遗传变化提供帮助。

从植株营养成分含量间相关矩阵可以看出(表 3):种群内营养成分含量双重协变数量较少,

表 3 小拟南芥种群内营养含量的相关矩阵
Table 3 Correlation matrix among nutrient concentrations of *A. pumila* seedlings within population

种 群	营养成分										种 群
Population	N	P	K	Na	Ca	Mg	Fe	Cu	Mn	Zn	Population
TXH	N	1	0.191	0.74	0.966	0.183	0.002	0.543	-0.117	0.946	0.888
	P	-0.519	1	0.551	0.342	0.565	0.716	-0.551	0.61	-0.087	0.324
	K	0.216	0.432	1	0.765	0.727	-0.034	0.383	0.007	0.545	0.513
	Na	0.76	0.124	0.602	1	0.277	0.181	0.414	-0.066	0.881	0.866
	Ca	-0.237	0.786	0.834	0.281	1	0.028	0.138	-0.201	0.04	-0.019
	Mg	0.974	-0.515	0.336	0.724	-0.135	1	-0.777	0.548	-0.12	0.35
	Fe	-0.52	0.75	-0.231	-0.1	0.218	-0.628	1	-0.745	0.676	0.181
	Cu	-0.194	0.433	0.279	0.028	0.577	-0.22	0.246	1	-0.363	0.131
	Mn	0.828	-0.66	0.243	0.532	-0.321	0.875	-0.784	-0.562	1	0.835
	Zn	0.618	0.226	0.24	0.796	0.187	0.524	0.297	0.258	0.134	1
											MSK
SLY	N	1	-0.655	-0.237	-0.279	-0.428	0.314	-0.683	0.256	-0.641	-0.337
	P	0.572	1	0.685	0.715	0.762	0.105	0.648	0.068	0.653	0.312
	K	0.922	0.393	1	0.631	0.908	0.196	-0.083	0.168	0.4	0.623
	Na	0.477	-0.163	0.603	1	0.479	0.725	0.259	0.695	0.841	0.66
	Ca	0.862	0.729	0.877	0.334	1	-0.001	0.196	0	0.387	0.422
	Mg	-0.422	0.387	-0.417	-0.797	-0.07	1	-0.099	0.988	0.523	0.426
	Fe	0.03	0.572	-0.179	0.031	0.155	0.157	1	-0.094	0.472	-0.239
	Cu	-0.891	-0.638	-0.706	-0.267	-0.653	0.264	-0.115	1	0.567	0.474
	Mn	-0.547	-0.123	-0.28	-0.393	-0.16	0.73	-0.263	0.584	1	0.706
	Zn	0.17	-0.268	0.254	0.898	0.08	-0.742	0.284	0.033	-0.395	1
											MMP
XHP	N	1	-0.74	0.464	-0.247	0.611	-0.239	-0.311	0.281	-0.533	-0.374
	P	0.572	1	0.124	0.706	-0.425	0.104	-0.006	0.237	0.118	0.805
	K	0.922	0.393	1	0.596	0.854	-0.191	-0.223	-0.224	-0.317	0.261
	Na	0.477	-0.163	0.603	1	0.295	0.055	-0.083	0.048	-0.089	0.884
	Ca	0.862	0.729	0.877	0.334	1	0.203	0.186	-0.285	0.008	0.119
	Mg	-0.422	0.387	-0.417	-0.797	-0.07	1	0.954	-0.148	0.846	0.408
	Fe	0.03	0.572	-0.179	0.031	0.155	0.157	1	-0.385	0.952	0.218
	Cu	-0.891	-0.638	-0.706	-0.267	-0.653	0.264	-0.115	1	-0.496	0.237
	Mn	-0.547	-0.123	-0.28	-0.393	-0.16	0.73	-0.263	0.584	1	0.175
	Zn	0.17	-0.268	0.253	0.898	0.08	-0.42	0.284	0.033	-0.395	1
											SNS

注: 1. 黑体字表明 Pearson 相关检测显著($P<0.05$); 2. 种群 TXH、SLY、XHP 的相关系数位于斜线的下部, 种群 MSK、MMP、SNS 的相关系数位于斜线的上部。
Notes: 1. Bold type indicates statistically significant effects after Pearson correction ($P<0.05$); 2. Population of TXH, SLY, XHP are below diagonal, and MSK, MMP, SNS are above diagonal.

除 MMP 的 3 对元素相关外,其它 5 个种群元素间的相关数在 4~6 个。N 与其它 9 种元素变化联系较为紧密,但关系复杂,例如 N 在 TXH、SLY、MSK 种群与 Na 表现出正相关性,而在 MMP 和 SNS 种群呈不显著负相关,N 与 Mg 元素之间也类似。K 与 Ca 在 6 个种群呈正相关,其中有 5 个种群达到显著性水平,Na 与 Zn 之间也出现相似特点。K 与 Na 在 6 个种群都表现正相关,但差异不显著。

主成分分析发现 6 个种群的植株营养成分含量都是由 3 个主成分构成,占原变量总方差的 83.9%~91.4%,这一现象与 Pigilucci^[16]进行小拟南芥表型整

合发现的、由 3 个载荷共同构成主成分的结果相同,反映了植物表型可塑性整合与植物营养成分生理整合的相关性。

N、K、P、Ca、Mg 在 6 个种群的第一、二主成分中特征向量较高(≥ 0.60) (图 1),但协同性较差,没有发现互相协调同时出现于同一主成分现象。然而 K、Na 和 Ca 元素除 SNS 种群外,在 5 个种群同一主成分占具有较高特征向量,并且作用方向相同,是种群间营养成分含量协同变化的重要成分。同时发现 Mn 元素在 6 个种群第一主成分占有很高的特征向量,与其它元素作用关系复杂。

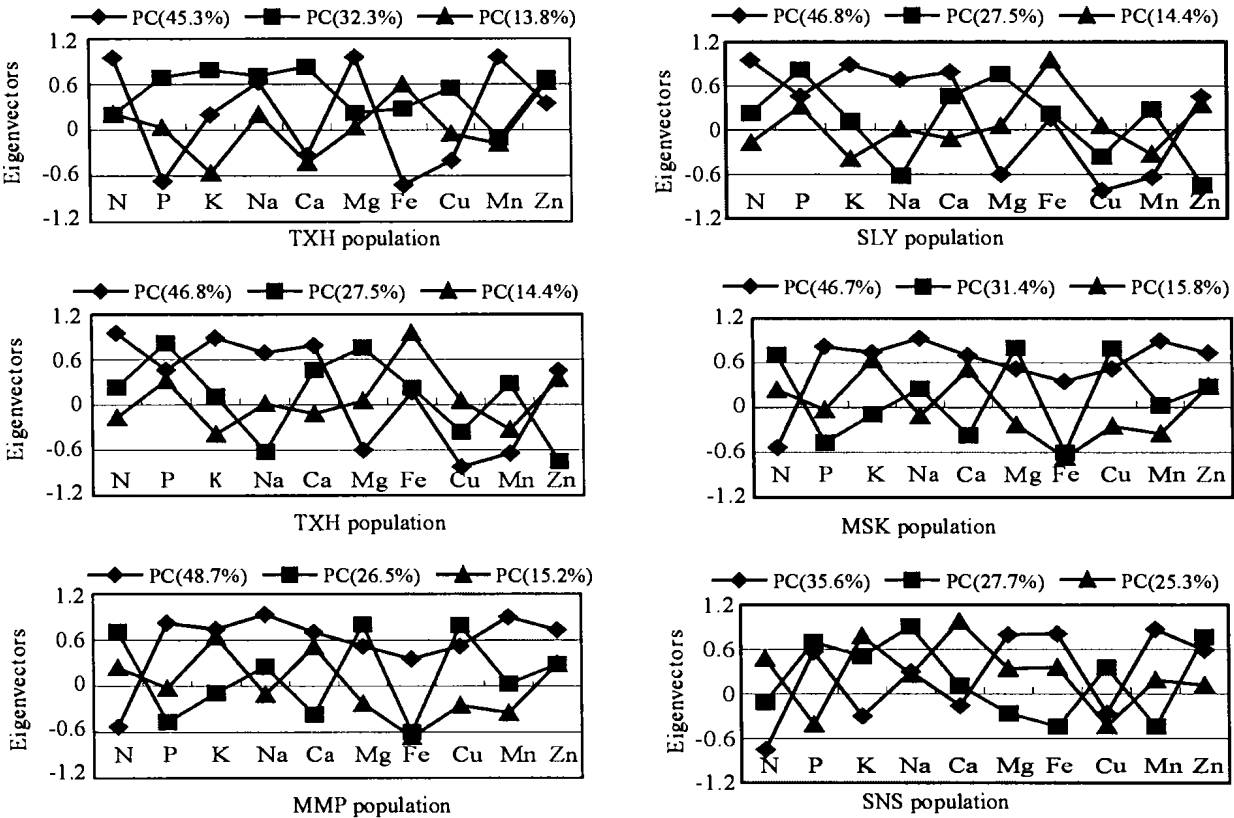


图 1 不同种群植株营养成分主成分分析
Fig. 1 Principle component analysis of nutrient concentrations for six populations of *A. thumalis*

3.3 种群间植株营养成分整合格局的一致性分析

我们用共同主成分分析方法 (common principal component, CPC) 比较了 6 个种群植株营养成分含量整合格局的差异性。CPC 分析是由 Flury^[4] (1988) 发明的用于比较一个等级内两个或多个协方差矩阵相似性的软件 (<http://wbar.uta.edu/software/cpc.htm> 免费下载), 目前在形态进化研究中应用较多^[6,9,10]。通过 CPC 分析, 我们可以定量了解特征协方差矩阵的比例性、共同主成分结构、偏共同

主成分结构, 直到完全独立的特征。本研究根据我们 3.2 中种群内植株营养成分含量整合分析结果和 Alonso^[10] 的方法, 将种群间协变程度较大的 N、P、K、Na 和 Ca 5 个成分进行 CPC 分析, 其零假设是来自不同 *P. thumalis* 种群植株营养成分的协方差矩阵共有 1 个主成分, 分析结果 (表 4) 发现 CPC(1) 检验 *P* 值小于 0.001, 假设被拒绝, 因此我们从统计学角度得出 6 个小拟南芥种群植株营养成分含量的协方差矩阵彼此不相关。

表 4 共同主成分分析结果
Table 4 Results of common principal component analysis

Model		Decomposition of log-likelihood ratio				
Higher(H0)	Lower(H1)	X^2	df	P	CS/df	AIC
Equality	Proportionality	32.247	5	<0.001	6.449	258.538
Proport	CPC	65.304	20	<0.001	3.265	236.291
CPC	CPC(3)	3.55	5	0.6159	0.71	210.987
CPC(3)	CPC(2)	45.784	10	<0.001	4.578	217.437
CPC(2)	CPC(1)	46.486	15	<0.001	3.099	191.653
CPC(1)	Unrelated	65.168	20	<0.001	3.258	175.168
Unrelated						150

4 讨论

Thompson^[9]通过对 83 种落叶植物叶营养成分的分析,得出种内 Ca、N、Mg、P 变化范围分别比种间大 10.4%、12.9%、25.3%、13.3%,孔令韶^[12]对荒漠植物的研究中也出现个别植物种内变异大于种间的现象。特别是 Scarascia^[21]对杨属二个树种的研究发现:具可塑性的后发枝在树冠形成的一、二年中发挥着主导作用,C 的分配明显高于先发枝,由此我们推测植物为响应异质环境变化、满足其生长发育需要可产生形态、生理、功能和发育等多方面适应可塑性^[22],在种群内产生植株营养元素差异是完全可能的。小拟南芥是浅根类的一年生植物,在其完成个体发育过程中不仅受到气候、土壤等大环境影响,也受到局部土壤盐碱化、光照、水分等微环境作用,其莲座叶大小和数量、茎生叶和分枝等诸多性状可发生多种可塑性变化,并且可塑性可在短期内迅速进化^[7,23],因此植株营养含量在种群内和种群间都产生显著差异,这种情况与 Alonso^[10]对 *Prunus mahaleb* 种群间和种群内叶营养含量研究的结果相似。同时发现 Ca、Mg、Na、Fe 和 Zn 等是小拟南芥适应异质环境的主要变化元素,而三种关键的生命元素 N、P、K 和微量元素 Cu、Mn 成分在种群间、大环境下变化极显著,在种群内重复间变化比较稳定。

虽然本研究发现小拟南芥种群内营养元素间的相关数量虽然较少,营养成分含量的双重、多重协变格局在种间一致性较强,其中 K、Na 和 Ca 元素在 5 个种群同一主成分占有较高载荷,作用方向相同。这一结果与 Alonso^[10]进行叶营养成分分析时发现的种群内营养元素间的相关数量非常少、相关性变化格局在种间缺乏一致性的结论不同。我们认为这种差异与分析取样部位有很大关系,因为叶片尽管营养成分含量较高,但仅占植株整体含量的 20%左

右^[12,24,25],植物可塑性表现在植株根、茎、叶等多方面,并且各特征之间存在着整合^[16,26,27],所以植株营养含量的协变问题是植株作为一个生物学整体(包括根、茎、叶、花和果)对自然选择所进行的一种系统调节,仅从叶片营养含量来反映植株营养元素的协变格局有很大局限。

Sultan^[28]认为植物适应环境通常采用两种对策:基因型的多样性和表型的可塑性。一个具备高可塑性的基因型可产生适应于环境的表现型,它就不需要经历自然选择的遗传特化,所以这种高可塑性基因型类群可能在种群水平上不表现适应性的多样化。相反,有限可塑性的物种可能表现出更大的选择性趋异,成为区域生态型的遗传类型(除非这些个体出现非可塑性的多种表型)。类群间个体适应可塑性差别可形成大尺度下的种群差异,最终导致物种分离^[20]。小拟南芥与拟南芥在新疆都有分布,然而与小拟南芥广布特点相比,拟南芥虽有时与小拟南芥伴生,但仅分布于狭窄的浅山和丘陵地带,二者形成不同的地理分布特点。其原因除了小拟南芥的具有更强的干旱地区可塑性适应能力和表型整合特性外^[17],本试验发现在土壤类型差异较大的种群间,其植株内 K 和 Na、Ca 元素都存在很强的整合特性,这种抗盐植物所具有的特征^[29],可能是该种在新疆土壤类型多样环境下广布的重要原因。

拟南芥和小拟南芥都为全自交植物,通常认为植物自交容易造成“不利”基因的纯化,无论自然选择还是随机漂变都可导致种群衰退,然而 Bergelson^[30]、Breyne^[31]、Erschadi^[32]等人用 AFLP、RFLP 等分子手段研究拟南芥(*A. thaliana*)不同生态型的遗传变异时,发现种间和种内变异非常低。对于这种现象,Futuyma 认为是由于长期高度自交的群体大部分不利突变被自然选择淘汰的结果^[33],然而种群在增长、扩散等过程中环境变化频繁,没有充分的

适应可塑性来缓冲新的选择压力,种群衰退和变异不可避免。小拟南芥不仅有较高的形态可塑性、很强的表型和生理整合能力,而且以S型生活史可塑性来减少经历自然选择时间^[34],所以推测其变异程度可能与拟南芥相似甚至更低。

种群内和种群间特征间的相关性研究一方面能使我们根据目前约束和选择力来推测将来表型进化轨迹,另一方面为我们分析特定有机体形成目前表型选择和历史偶然性提供线索^[35]。Pigliucci(2002)研究发现拟南芥在正常和水淹条件下的主要性状相关性非常相似,初步表明环境并不能显著改变植物内在的相关机制,但从综合性状来考察这种表型整合又很不相同^[6]。共同主成分分析尽管为研究类群间以及同一类群对不同环境变化反应特征方差和协方差矩阵差异提供了较为有效的方法,但是该方法引入的特征变量仅有5个,而植物存在多种表型特征,特征相关性不稳定,随有机体的个体发育而变化,受环境的强烈影响,因此对于物种间整合格局的检验标准和研究方法都有待提高和完善^[4,6,36]。作为植株营养成分含量的生理整合也同样存在以上问题,由于植物细胞代谢过程中内在化学特性和生物化学功能的相似性,以及营养反应的系统性可能导致不同营养元素在物种间经常出现相似的非随机性协变^[9],例如植物侧根局部增殖常发生于 NO_3^- 和P富集部位^[37],根毛发育与Fe和P的摄取有关^[38],包括根茎之间长距离信号传导^[39]等,但至今人们对不同物种营养成分含量协变的内在机制了解不多。尽管本研究发现在小拟南芥6个种群中5个种群内K、Na和Ca元素含量呈现出相似的整合格局,然而共同主成分分析发现种群间营养成分含量协方差矩阵彼此独立,缺乏一致性,这种观测现象与统计结果的矛盾在Pigliucci等人的研究中也曾发现^[16]。

本文所用数据是各种群个体作为生物学功能单位的单株养分含量,是对种群植株生长状态和元素含量的综合考察,通过研究营养元素间整合格局变化来揭示小拟南芥各种群各元素间的协同适应特点以及进化内涵。限于本研究目的,我们并未进一步分析植株百分含量和植株干重对各种群单株营养元素差异的影响。由于植株营养元素含量受局部生境、特别是土壤因素等作用,本试验营养元素的整合研究虽然通过多点重复取样来减少和消除局部生境(包括土壤的物理、化学状况等)对结果造成的影响,但若提高结果可靠性有必要增加取样的数量,在更大尺度下进行研究。

致谢:本文承蒙美国田纳西州立大学 M. Pigliucci 博士和卫斯理大学 S. E. Sultan 博士提供大量珍贵资料,深表感谢!

参考文献:

- [1] Schlichting C D. Phenotypic integration and environmental change[J]. *Bioscience*, 1989, **39**: 460 - 464.
- [2] 徐炳声. 中国植物分类学中的物种问题[J]. 植物分类学报, 1998, **36**(5): 470 - 480.
- [3] Via S, Lande R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity[J]. *Evolution*, 1985, **39**: 505 - 522.
- [4] Phillips P C, Arnold S J. Hierarchical comparison of genetic variance-covariance matrices. I. Using the Flury hierarchy [J]. *Evolution*, 1999, **53**: 1506 - 1515.
- [5] Stepan S J. Phylogenetic analysis of phenotypic covariance structure. I. Contrasting results from matrix correlation and common principal component analysis[J]. *Evolution*, 1997, **51**: 571 - 586.
- [6] Pigliucci M, Kolodyska A. Phenotypic plasticity and integration in response to flooded conditions in natural Accessions of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae) [J]. *Ann Bot*, 2002, **90**: 1 - 9.
- [7] Sultan S E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development[J]. *Evolution & development*, 2003, **5**(1): 25 - 33.
- [8] Fink W L, Zelditch M L. Historical pattern of developmental integration in Piranhas [J]. *Am Zool*, 1996, **147**: 445 - 465.
- [9] Thompson K, Parkinson J A, Band S R. A comparative study of leaf nutrient concentrations in regional herbaceous flora[J]. *New Phytol*, 1997, **136**: 679 - 689.
- [10] Alonso C, Carlos M H. Pattern made of patterns: variation and covariation of leaf nutrient concentrations within and between populations of *Prunus mahaleb*[J]. *New Phytol*, 2000, **150**: 629 - 640.
- [11] 侯学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分[M]. 北京: 科学出版社, 1982. 316 - 321.
- [12] 孔令韶, 王其兵, 郭柯. 内蒙古阿拉善地区植物元素含量特征及数量分析[J]. 植物学报, 2001, **43**(5): 534 - 540.
- [13] Wagner G P, Altenberg L. Complex adaptations and the evolution of evolvability[J]. *Evolution*, 1996, **50**: 967 - 976.
- [14] Anten N P R, Miyazawa K, Hikosaka K, Nagashima H, Hirose T. Leaf nitrogen distribution in relation to leaf age and photon flux density in dominant and subordinate plants in dense stands of a dicotyledonous herb[J]. *Oecologia*, 1998, **113**: 314 - 324.

- [15] Pigliucci M. Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis* [J]. *Trends in Plant Science*, 1998, **3**: 485 – 489.
- [16] Pigliucci M, Cammell K, Schmitt J. Evolution of phenotypic plasticity a comparative approach in the phylogenetic neighbourhood of *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Evolutionary Biology*, 1999, **12**: 779 – 791.
- [17] Koch M, Haubold B, Mitchell-Olds T. Comparative evolutionary analysis of chalcone synthase and alcohol dehydrogenase loci in *Arabidopsis*, *Arabis*, and related genera (Brassicaceae) [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, **17**: 1 483 – 1 498.
- [18] Kamm A, Galasso I, Schmidt T. Analysis of a repetitive DNA family from *Arabidopsis arenosa* and relationships between *Arabidopsis* species [J]. *Plant Mol Biol*, 1995, **27**: 853 – 862.
- [19] Price R A, Palmer J A, Al-Shehbaz I A. Systematic relationships of *Arabidopsis*: a molecular and morphological perspective [A]. In: Meyerowitz E M, Somerville C R eds. *Arabidopsis* [M]. Cold Spring Harbour: Cold Spring Harbour Laboratory Press, 1994. 7 – 1.
- [20] 安争夕, 沈观冕, 李学禹. 新疆植物志(第2卷, 第2分册) [M]. 乌鲁木齐: 新疆科学与卫生出版社, 1995. 144 – 146.
- [21] Scarascia-Mugnozza G. Physiological and morphological determinants of yield in intensively culture poplar (*Populus* spp.) [D]. Washington: University of Washington Seattle, 1991.
- [22] Sultan E S. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trends plant science*, 2000, **5**: 537 – 542.
- [23] Pollard H, Mitchell Cruzan, Pigliucci M. Comparative studies of reaction norms in *Arabidopsis*. I. Evolution of response to daylength [J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2001, **3**: 129 – 155.
- [24] 马茂华, 孔令韶. 新疆呼图壁绿洲外缘的琵琶柴生物生态学特性研究 [J]. 植物生态学报, 1998, **22**(3): 237 – 241.
- [25] 何斌, 温远光, 梁宏温, 李志先, 刘世荣. 英罗港红树植物群落不同演替阶段植物元素分布及其与土壤肥力的关系 [J]. 植物生态学报, 2002, **26**(5): 518 – 524.
- [26] Pigliucci M, Whitton J, Schlichting C D. Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients [J]. *J Evolutionary Biology*, 1995, **8**: 421 – 438.
- [27] Pigliucci M, Byrd N. Genetics and evolution of phenotypic plasticity to nutrient stress in *Arabidopsis*: drift, constraints or selection? [J]. *Biol J Linn Soci*, 1998, **64**: 17 – 40.
- [28] Sultan S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants [J]. *J Evolutionary Biology*, 1987, **21**: 127 – 178.
- [29] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants [M]. 2nd ed. London: Academic Press, 1995.
- [30] Bergelson J, Stahl E, Dudek S, Kreitman M. Genetic variation within and among populations of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Genetics*, 1998, **148**: 1 311 – 1 323.
- [31] Breyne P, Rombaut D, Van Gysel A, Van Montagu M, Gerats T. AFLP analysis of genetic diversity within and between *Arabidopsis thaliana* ecotypes [J]. *Mol Gen Genet*, 1999, **261**: 627 – 634.
- [32] Erschadi S, Haberer G, Schoniger M, Torres-Ruiz R A. Estimating genetic diversity of *Arabidopsis thaliana* ecotypes with amplified fragment length polymorphism (AFLP) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, **100**: 633 – 640.
- [33] Futuyma D J 著. Evolutionary Biology [M]. 彭奕欣, 黄诗笺译. 武汉: 武汉大学出版社, 1995. 184 – 204.
- [34] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 于景华, 曹建国, 赵则海. 植物生活史型的多样性及动态分析 [J]. 生态学报, 2002, **22**: 1 811 – 1 818.
- [35] Cheverud J M. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus Oedipus*) cranium [J]. *American Naturalist*, 1995, **145**: 63 – 8.
- [36] Waldmann P, Andersson S. Comparison of genetic (co) variance matrices within and between *Scabiosa canescens* and *S. columbaria* [J]. *J Evolutionary Biology*, 2000, **13**: 826 – 835.
- [37] Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients [J]. *New Phytol*, 1994, **127**: 635 – 674.
- [38] Schikora A, Schmidt W. Iron stress-induced changes in root epidermal cell fate are regulated independently from physiological responses to low iron availability [J]. *Plant Physiol*, 2001, **125**: 1 679 – 1 687.
- [39] Forde B G. The role of long-distance signalling in plant responses to nitrate and other nutrients [J]. *J Experimental Botany*, 2002, **53**(366): 39 – 43.