

DOI:10.13332/j.1000-1522.20190170

油松地理种群针叶形态解剖与生理指标遗传变异分析

陈新宇¹ 孟景祥¹ 周先清² 袁虎威³ 钮世辉¹ 李悦¹

(1. 北京林业大学林木育种国家工程实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 河北省平泉县国有七沟林场, 河北 平泉 067509; 3. 浙江农林大学, 浙江 临安 311300)

摘要:【目的】针叶作为松树生命活动的重要器官,其不同地理种群的形态解剖特征与生理指标的关联尚待阐明,两者间联系可以为认识油松适应性变异提供新的视角。【方法】本研究在对来自油松全分布区不同生境的8个地理种群田间对比试验基础上,分析了4年生苗木次生针叶形态解剖指标、蒸腾与光合生理指标变异及两类指标间的相关关系。【结果】(1)针叶粗细、维管束、气孔和树脂道指标在地理群体间存在显著遗传变异;(2)各生理指标在地理种群间有极显著遗传差异;(3)针叶的净光合速率、蒸腾速率和胞间CO₂浓度与形态解剖指标均存在不同紧密程度的正相关;(4)种群的胞间CO₂浓度与产地年降水和1月均温与年降水比值呈显著正相关,气孔限制值与年降水量和1月均温/年降水量成显著负相关;(5)种群针叶的气孔线数与经度成显著正相关,而树脂道数与经度显著负相关,但与海拔成显著正相关;树脂道面积和叶肉面积比值与经度和纬度成显著负相关。【结论】遗传相对稳定的针叶形态解剖指标差异可在一定程度上反映地理种群间的光合生理差异,种群间存在针叶气孔量和调节能力随降水量及其维持力减低而提高趋势,树脂道数量及相对截面积随降水量降低而降低的适应性进化趋势。该发现为认识针叶形态解剖特性与光合生理指标关系,松种的适应性进化以及遗传改良提供了理论参考。

关键词: 地理种群; 针叶形态解剖; 光合生理; 遗传变异; 适应性; 油松

中图分类号: S791.254 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2019)07-0019-12

引文格式: 陈新宇, 孟景祥, 周先清, 等. 油松地理种群针叶形态解剖与生理指标遗传变异分析[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(7):19-30. Chen Xinyu, Meng Jingxiang, Zhou Xianqing, et al. Genetic variation of needle morphology and anatomical traits and physiological traits among *Pinus tabulaeformis* geographic populations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(7): 19-30.

Genetic variation of needle morphology and anatomical traits and physiological traits among *Pinus tabulaeformis* geographic populations

Chen Xinyu¹ Meng Jingxiang¹ Zhou Xianqing² Yuan Huwei³ Niu Shihui¹ Li Yue¹

(1. National Engineering Laboratory for Forest Tree Breeding, College of Biological Sciences and Biotechnology, Key Laboratory of Genetic and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education,

Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Qigou State-Owned Forest Farm in Hebei Province, Pingquan 067509, Hebei, China;

3. Zhejiang A&F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] Needles are the important organs of physiological activities in pine species, but the relationship between morphological and anatomical characteristics and physiological traits of different geographical populations are still unclarified. Thus, assessing the association between the two kinds of traits could provide a new perspective for understanding the adaptive variation of *Pinus tabulaeformis*.

收稿日期: 2019-04-01 修回日期: 2019-04-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31600535), 中央高校基本科研业务费专项(2015ZCQ-SW-02)。

第一作者: 陈新宇。主要研究方向: 森林遗传学与针叶树遗传改良。Email: chenxinyu2014@hotmail.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学生物科学与技术学院。

责任作者: 李悦, 博士, 教授。主要研究方向: 森林遗传学与针叶树遗传改良。Email: liyue@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

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

[Method] Based on the common garden test of 8 geographic populations which collected in different habitats from the whole distribution area of *Pinus tabulaeformis*, we assessed the variation of morphological and anatomical traits, transpiration and photosynthetic physiological traits of secondary needles of 4-year-old seedlings, and evaluated the correlation between traits. **[Result]** (1) Significant genetic variations were found among geographical populations in needle thickness, vascular bundle, stomatal and resin canal traits; (2) significant genetic diversity of physiological traits was found among geographical populations, except for water use efficiency; (3) the net photosynthetic rate, transpiration rate and intercellular CO₂ concentration were positively correlated with morphological and anatomical traits; (4) the intercellular CO₂ concentration of populations was significantly positively correlated with the annual precipitation and the average temperature of January/ annual precipitation, the stomatal limitation value was significantly negatively correlated with annual precipitation and average temperature of January/annual precipitation; (5) the number of stomatal lines was significantly positively correlated with longitude, while resin canal number was significantly negatively correlated with the longitude but was significantly positively correlated with the altitude. Resin canal area/mesophyll area was significantly negatively correlated with longitude and latitude. **[Conclusion]** Variation of needle traits could reflect the photosynthetic physiological diversity among geographical populations. The number of needle stomata and regulation capacity of stomata would increase with the decreased precipitation, and the change of the number of resin canal mesophyll area. This study provided a theoretical reference for understanding the relationship between the anatomical and anatomical characteristics of the needles and photosynthetic physiological traits, and adaptive evolution of the pine species and genetic improvement.

Key words: geographical population; needle morphology and anatomical trait; photosynthetic physiological trait; genetic variation; adaptation; *Pinus tabulaeformis*

针叶是松科(Pinaceae)植物进行光合作用的最主要器官,也是最易受环境波动影响的有机体^[1]。针叶的表型和解剖特征在不同地理种群之间产生明显的变异,被认为是种群间适应性分化的结果^[2-3]。早期研究表明,位于温带和寒带地区的针叶长度常常表现为随纬度增高而减小,而厚度则随纬度的增加而增加,表现出针叶性状对于冬季寒冷气候的适应性^[4]。针叶的气孔密度则往往随海拔的升高减小,与CO₂和温度的变化趋势一致,说明环境气候的变化可能对针叶的气体交换产生影响^[2,5]。针叶形态和解剖性状的地理变异广泛存在于多种松、杉科(Taxodiaceae)植物中,但这些性状变异的生理基础还不清楚,在解释物种适应性时也缺乏生理试验的理论支持,这在很大程度上限制了针叶形态和解剖指标在更加精细的科学研究中的应用。针叶是光合作用和蒸腾作用的主要执行器官,其形态和解剖特性从理论上能够影响植物的光合作用和蒸腾作用^[6-7]。然而关于松树针叶形态结构特性与光合生理指标的相互关系研究较少,两类生物学特性在松树地理种群的适应性进化过程是否有一定关联还有待阐明。

油松(*Pinus tabulaeformis*)是中国北方地区广泛分布的乡土树种,主要分布于海拔100~2 800 m的

山地,对于中国北方干旱和半干旱山地具有重要的生态价值^[8]。油松的分布区跨度较大,其分布范围内气候条件存在明显的变异,研究表明,油松不同的地理种群间在基因、表型、生理生化以及物候指标上有明显的变异^[9]。油松针叶的形态和解剖指标存在地理变异,并已被广泛的应用于遗传进化、胁迫响应、以及可塑性变异研究^[2-3]。本研究以油松多地理种群的田间对比试验为基础,解剖分析植株次生针叶形态结构特征和测定其光合生理指标,以揭示不同针叶形态解剖指标在油松地理种群间的遗传变异和不同光合生理指标在地理种群间遗传变异状况;解析针叶形态解剖指标与光合生理指标间的相关性;分析两类生物学特性指标变异与油松地理种群进化生境的主导气象因子和地理位置间的关系与变异规律。该研究将有助于从光合生理角度验证针叶形态解剖指标的科学性并解释针叶性状变异的适应性意义。

1 材料与方法

1.1 研究群体与试验地基本环境

参试苗木种子来自于油松自然分布区内的8个不同地理种群,每个地理种群在分子系统学上有明显区别^[10]。在各种群所在林区的面积较大天然林分内随机选取30个单株(单株间距大于50 m)采集球

果并调制种子, 每株 300 粒以上, 各地理种群内单株的种子混合使用。群体地理位置与主要气象因子见

表 1。气象因子来自 WorldClim(<http://www.worldclim.org/>)。

表 1 油松种群采集地点
Tab. 1 Sampling population of *P. tabuliformis*

	采集地点 Collection site	缩写 Abbreviation	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation/m
1	九寨沟, 四川 Jiuzhaigou, Sichuan	JZGPT	103°47'E	33°18'N	2 393
2	宁陕, 陕西 Ningshan, Shaanxi	NSPT	108°23'E	33°29'N	1 423
3	卢氏, 河南 Lushi, Henan	LSPT	110°49'E	33°44'N	1 713
4	灵空山, 山西 Lingkongshan, Shanxi	LKSPT	112°20'E	36°37'N	1 664
5	互助, 青海 Huzhu, Qinghai	HZPT	102°58'E	36°58'N	2 299
6	方山, 陕西 Fangshan, Shaanxi	FSPT	111°33'E	37°56'N	1 941
7	松山, 北京 Songshan, Beijing	SSPT	115°49'E	40°31'N	885
8	宁城, 内蒙古 Ningcheng, Inner Mongolia	NCPT	118°58'E	42°17'N	1 300

试验地点选择在油松主要栽培区的河北省平泉县七沟国有林场(40°59'N、118°26'E), 半湿润半干旱的大陆性季风气候, 试验地为苗圃地, 土壤为淋溶褐土, 土层厚度大于 30 cm。

1.2 田间试验设计

田间试验采用完全随机区组设计, 4 个区组, 每区组包含 8 个地理种群小区, 每小区播 60 粒种子, 播种间距为 5 cm × 15 cm。2011 年 4 月播种, 所有区组和小区的田间管理措施一致。

1.3 生理指标测定

针叶生理指标测定于 2014 年 4 月底。每个区组的各群体小区中随机选择 3 个样株, 每种群样株数 12 株。各样株选取 1 年生主干中部的 6 根针叶, 测量使用 LI-6400 光合仪 (LiCor, Inc., Lincoln, NE, USA)。测量时间选择在晴朗天气的 10:00、12:00、14:00、16:00 进行, 并重复 3 日(2014 年 4 月 27 日, 28 日和 29 日)。测量期间 CO₂ 浓度、温度和相对湿度随自然波动而变化, 以尽可能获得油松高生长阶段的实际生理状况。

光合指标包括: 净光合速率(P_n), 蒸腾速率(T_r), 气孔导度(G_s), 胞间 CO₂ 浓度(C_i), 气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)。气孔限制值 $L_s = 1 - C_i/C_a$ (C_a 为样品室 CO₂ 浓度)^[6]。水分利用效率 $WUE = P_n / T_r$ ^[6]。

1.4 针叶形态与解剖指标测定

将以上各种群光合测定样株的 6 根针叶采集并按株分装, 标明来源种群与测定单株, 用于形态解剖分析。测定和分析 23 个指标见表 2。

针叶长 (NL, 1 mm) 使用直尺进行测量。

针叶解剖指标测定采用徒手切片的方法, 切取针叶中部。所有切片均在光学显微镜下观察并使用

细胞分析软件 (Motic Images Plus 2.0) 读取精确数值, 针叶解剖指标包括针叶宽 (NW, 0.01 mm), 针叶厚 (NT, 0.01 mm), 维管束面积 (VBA, 0.001 mm²), 维管束宽 (VBW, 0.001 mm), 维管束厚 (VBT, 0.001 mm), 维管束周长 (VBP, 0.001 mm), 树脂道面积 (RCA, 0.001 mm²), 树脂道个数 (RCN), 树脂道周长 (RCP, 0.001 mm), 针叶截面积 (NSA, 0.001 mm²), 针叶截面周长 (NSP, 0.001 mm), 叶肉面积 (MA, 0.001 mm²)。

针叶的气孔性状使用解剖镜直接观察, 气孔指标包括针叶背面气孔线 (CSRN), 针叶腹面气孔线数 (FSRN), 针叶背面 2 mm 内气孔数 (CSR2N), 针叶腹面 2 mm 内气孔数 (FSR2N), 针叶背面 2 mm 内气孔密度 (CSD), 针叶腹面 2 mm 内气孔密度 (FSD), 针叶 2 mm 内平均气孔密度 (MSD)(图 1)。

1.5 统计分析

为了评估针叶性状的遗传变异水平, 使用线性模型对所有针叶性状进行了多因素方差分析 (ANOVA), 方差:

$$y_{ijk} = \mu + P_i + I_{ji} + e_{ijk}$$

式中: y_{ijk} 代表第 i 个群体内第 j 个体的第 k 根针叶效应值; μ 代表试验均值; P_i 代表第 i 个群体效应值 (随机), I_{ji} 代表第 i 群体中第 j 个体效应值 (随机), e_{ijk} 代表剩余效应。测定数据统计前先进行正态分布检验, 以确保数据符合正态分布。分析采用 R-2.13.0 软件的 Vegan 包进行统计。

针叶生理变异使用单因素方差分析进行计算, 分析以群体为固定项, 采用一般线性模型。调查指标以每个个体平均值为统计值, 代表了个体高生长时期的生理状态。一般性统计包含了每个群体的均值和群体间生理指标变异的标准差。各性状在群体间的遗传力(H^2)根据续九如等^[11]所描述的方法计算。

表 2 油松针叶形态解剖指标

Tab. 2 Needle morphological and anatomical traits in *P. tabuliformis*

指标 Trait	测量性状 Measured trait
形态指标 Morphological trait	针叶长 Needle long (NL)/cm
	针叶厚 Needle thickness (NT)/mm
	针叶宽 Needle width (NW)/mm
	针叶截面积 Needle section area (NSA)/mm ²
	针叶截面周长 Needle section perimeter (NSP)/mm
	叶肉面积 Mesophyll area (MA)/mm ²
	针叶背面气孔线数 Number of stomatal rows on convex side of needle (CSRN)
	针叶腹面气孔线数 Number of stomatal rows on flat side of needle (FSRN)
	针叶背面2 mm内气孔数 Number of stomata in a 2 mm depth on convex side of needle (CSR2N)
	针叶腹面2 mm内气孔数 Number of stomata in a 2 mm depth on flat side of needle (FSR2N)
	针叶背面2 mm内气孔密度 Stomata density in a 2 mm depth on convex side of needle (CSD)
	针叶腹面2 mm内气孔密度 Stomata density in a 2 mm depth on flat side of needle (FSD)
	针叶2 mm内平均气孔密度 Mean stomata density in a 2 mm depth of needle (MSD)
解剖指标 Anatomical trait	维管束宽 Vascular bundle width (VBW)/mm
	维管束厚 Vascular bundle thickness (VBT)/mm
	维管束周长 Vascular bundle perimeter (VBP)/mm
	维管束面积 Vascular bundle area (VBA)/mm ²
	树脂道个数 Resin canals number (RCN)
	树脂道面积 Resin canals area (RCA)/mm ²
	树脂道周长 Resin canals perimeter (RCP)/mm
	树脂道面积/叶肉面积 Resin canals area/Mesophyll area (RCA/MA)
	叶肉面积/维管束面积 Mesophyll area/Vascular bundle area (MA/VBA)
	叶肉面积/树脂道面积 + 叶肉面积 Mesophyll area/Resin canals area + Vascular bundle area (MA/RCA + VBA)

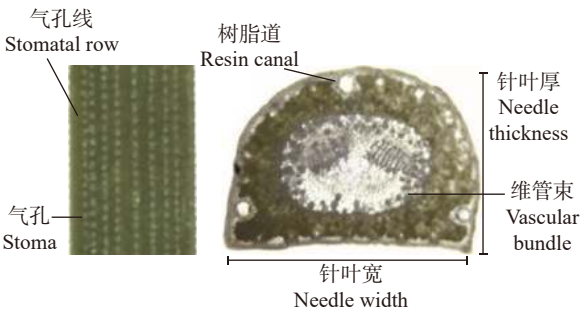


图 1 针叶背面气孔线,徒手切片针叶截面

Fig. 1 Stomal rows on convex side of needle, cross-section of the needle by unarmed slice

针叶形态和解剖指标与生理指标的相关性检验使用统计软件 R-2.13.0 进行计算。分析在个体水平进行上,共计有 96 个个体参与分析。其中生理指标为 3 个测量日共计 12 次测量结果的平均值(反映了油松高生长期白天的平均生理状态)。

针叶形态和解剖指标与地理环境因子相关分析使用 Pearson 相关,每个研究地点的气象和地理数据从 WorldClim(<http://www.worldclim.org/>)上获得,包

括 3 个地理信息(经度、纬度和海拔),3 个气象数据(年均温、年降水量、1 月份的平均温度)。统计分析使用 SPSS 18.0 软件进行。

2 结果与分析

2.1 针叶形态与解剖指标在不同群体间的遗传变异

在所有 23 个针叶形态与解剖指标中(表 3、4),有 20 个针叶形态解剖指标(CSRN、FSRN、CSR2N、FSR2N、CSD、FSD、MSD、NL、NW、NT、NSA、NSP、MA、VBA、VBW、VBT、VBP、RCN、RCA、RCA/MA)在群体间存在显著变异($P < 0.05$),说明这些针叶指标在不同地理群体间存在遗传差异。其中 FSRN、NL、NT、VBT、VBP、VBW、RCN 在群体间方差分量较大($> 15\%$),说明这 7 个指标的群体间差异较大。在测定的针叶指标中有 17 个指标(CSRN、FSRN、FSD、MSD、NL、NW、NT、NSA、NSP、MA、VBA、VBW、VBT、VBP、RCN、RCA、RCA/MA)的群体间遗传力大于 0.85,说明这些指标具有较好的

表 3 针叶形态解剖指标方差分析表

Tab. 3 ANOVA of morphological and anatomical traits among populations

性状 Trait	均方 Mean square			方差分量 Variance component/%			群体遗传力(H^2)
	群体(7) Population (7)	群体内个体(88) Individuals in population (88)	残差(179) Residual (179)	群体(7) Population (7)	群体内个体(88) Individuals in population (88)	残差(179) Residual (179)	
CSRN	11.037	4.756	0.946	11.422**	61.869**	26.709	0.910
FSRN	14.056	3.538	0.653	18.411**	58.261**	23.328	0.950
CSR2N	8.427	8.163	4.243	3.706*	45.121**	51.173	0.500
FSR2N	7.936	7.151	3.483	4.104*	46.492**	49.404	0.560
CSD	0.001	3.79×10^{-4}	1.75×10^{-4}	5.642*	47.374**	46.984	0.690
FSD	0.001	2.42×10^{-4}	8.40×10^{-5}	13.404**	49.576**	37.020	0.900
MSD	0.001	2.41×10^{-4}	7.36×10^{-5}	10.624**	53.961**	35.415	0.880
NL	55.497	15.648	1.061	20.017**	70.148**	9.836	0.980
NW	0.212	0.091	0.006	14.062**	75.887**	10.051	0.970
NT	0.114	0.030	0.003	20.158**	66.020**	13.822	0.970
NSA	0.241	0.103	0.009	13.460**	72.203**	14.337	0.960
NSP	1.436	0.727	0.147	9.866**	62.794**	27.339	0.900
MA	0.102	0.044	0.007	12.118**	65.788**	22.094	0.930
VBA	0.031	0.014	0.001	13.255**	76.229**	10.516	0.970
VBW	0.086	0.031	0.003	15.662**	71.914**	12.424	0.970
VBT	0.044	0.013	0.001	17.931**	68.005**	14.065	0.970
VBP	0.556	0.211	0.014	15.486**	73.834**	10.680	0.970
RCN	14.056	3.538	0.653	18.078**	65.690**	16.232	0.970
RCA	5.63×10^{-6}	2.50×10^{-6}	4.38×10^{-7}	11.482**	64.242**	24.276	0.970
RCP	0.072	0.0617	0.058	2.961	32.072	64.967	0.190
RCA/MA	2.84×10^{-4}	1.66×10^{-4}	3.45×10^{-5}	8.604**	63.408**	27.988	0.870
MA/VBA + RCA	0.157	0.154	0.115	1.473	28.151	70.376	0.200
VBA/RCA	410.920	642.240	381.510	1.775	21.547	76.678	0.230

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。Notes: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

群体间遗传稳定性。

2.2 针叶光合生理指标在不同群体间的遗传变异

所测量的 6 个光合指标在不同群体间均存在极显著变异(表 5、6), 说明不同地理群体在高生长期每日的实际光合效率存在明显的遗传差异。其中 P_n 、 T_r 和 C_i 在群体间的方差分量大于 25%, 说明上述指标在群体间的变异较大, 此外 C_i 和 WUE 在群体内个体间的方差分量大于 30%, 且具有显著差异, 说明群体内不同个体间也存在较大的变异。从群体遗传力上可以看出 P_n 、 T_r 、 C_i 和 WUE 指标的群体遗传力较高(> 0.8), 说明这些指标有较好的个体遗传稳定性。

比较不同群体间光合指标发现(表 6), SSPT、LSPT、FSPT 群体的 P_n 、 G_s 、 T_r 较高, 而 NSPT、JZGPT

群体的 P_n 、 G_s 、 T_r 则较低。FSPT、LSPT、LKSPT、SSPT 群体具有较高的 C_i , NSPT 具有较大 L_s , 而 NSPT、HZPT 的 WUE 较大。

2.3 针叶光合指标与形态解剖指标相关性

针叶形态与解剖指标与光合指标的关联分析表明(表 7), CSRN、FSRN 与 P_n 、 G_s 、 T_r 呈极显著正相关。CSR2N 与 P_n 、 G_s 呈极显著正相关, 与 T_r 呈显著正相关, 而 FSR2N 与 P_n 呈显著正相关。NL 与 P_n 、 G_s 呈极显著正相关, 与 T_r 呈显著正相关。NT、NW、NSA、NSP、MA 与 P_n 、 G_s 、 T_r 呈极显著正相关。VBA、VBP、VBT 与 P_n 、 G_s 、 T_r 呈极显著正相关。RCA 与 P_n 、 G_s 、 T_r 呈极显著正相关, RCP 仅与 T_r 表现显著相关性, 而 RCN 与 6 个光合生理指标没有表现出显著相关性。

表 4 不同种群间形态解剖指标的差异

Tab. 4 Difference of morphology and anatomical traits among populations

项目 Item	FSPT	HZPT	JZGPT	LKSPT	LSPT	NCPT	NSPT	SSPT
CSRN	7.830±1.790	6.360±1.355	6.970±1.082	7.690±1.636	7.640±1.397	8.060±1.391	7.200±1.346	7.830±1.630
FSRN	5.740±1.502	5.060±1.194	4.890±0.854	6.170±1.276	6.610±1.202	6.330±1.216	5.290±1.017	6.060±1.603
CSR2N	21.340±2.363	21.690±2.012	21.830±2.524	21.860±2.38	22.330±2.330	22.390±2.193	21.140±2.158	22.110±2.681
FSR2N	20.89±1.728	20.810±2.584	21.140±2.127	20.970±1.647	21.080±2.322	21.940±1.836	20.460±2.513	20.360±2.180
CSD	0.078±0.021	0.071±0.015	0.071±0.014	0.080±0.015	0.071±0.016	0.078±0.014	0.071±0.014	0.074±0.014
FSD	0.056±0.014	0.054±0.013	0.048±0.009	0.062±0.014	0.058±0.013	0.059±0.009	0.050±0.009	0.052±0.009
MSD	0.067±0.016	0.063±0.011	0.060±0.009	0.071±0.011	0.064±0.012	0.068±0.010	0.061±0.009	0.063±0.009
NL	144.030±22.481	123.030±26.691	146.610±21.459	134.640±20.913	164.580±13.586	141.840±29.551	132.660±30.076	150.030±24.685
NW	1.096±0.224	0.977±0.134	1.078±0.143	1.052±0.204	1.217±0.142	1.172±0.181	1.082±0.167	1.173±0.218
NT	0.683±0.136	0.610±0.066	0.723±0.088	0.660±0.110	0.759±0.083	0.777±0.097	0.671±0.106	0.749±0.136
NSP	3.035±1.026	2.636±0.343	2.990±0.413	2.891±0.508	3.268±0.318	3.187±0.454	2.918±0.412	3.151±0.739
NSA	0.611±0.292	0.447±0.110	0.593±0.165	0.544±0.210	0.681±0.134	0.672±0.190	0.541±0.155	0.672±0.237
MA	4.032±2.435	2.961±0.774	3.656±0.907	3.489±1.403	4.399±0.983	4.312±1.234	3.386±1.020	4.344±1.326
VBW	0.61±0.103	0.508±0.091	0.596±0.099	0.585±0.119	0.663±0.075	0.632±0.101	0.589±0.100	0.654±0.148
VBT	0.395±0.076	0.338±0.048	0.437±0.064	0.385±0.072	0.427±0.067	0.447±0.066	0.398±0.071	0.426±0.089
VBP	1.643±0.271	1.396±0.206	1.675±0.272	1.587±0.295	1.784±0.200	1.756±0.273	1.615±0.254	1.749±0.371
VBA	0.198±0.067	0.144±0.041	0.214±0.071	0.188±0.075	0.231±0.053	0.233±0.074	0.192±0.061	0.227±0.104
RCN	4.600±1.802	6.330±1.549	5.810±3.106	3.970±1.082	4.250±1.628	4.150±1.349	5.000±1.831	3.970±1.108
RCP	0.257±0.56	0.131±0.021	0.183±0.042	0.160±0.035	0.179±0.036	0.169±0.042	0.162±0.036	0.251±0.396
RCA	0.01±0.007	0.007±0.003	0.014±0.011	0.007±0.004	0.010±0.008	0.009±0.006	0.010±0.006	0.010±0.006
RCA/MA	0.002±0.001	0.003±0.001	0.004±0.002	0.002±0.001	0.002±0.002	0.002±0.001	0.003±0.002	0.002±0.001
MA/VBA	20.142±8.609	21.320±5.298	17.724±3.130	19.048±4.247	19.687±4.902	19.077±3.831	18.139±3.734	20.135±3.021
MA/RCA+VBA	19.262±8.195	20.204±4.803	16.768±3.152	18.340±4.162	18.903±4.870	18.371±3.604	17.294±3.676	19.285±2.851

表 5 油松地理种群间针叶光合生理指标方差分析表

Tab. 5 ANOVA of photosynthesis traits among populations

性状 Trait	均方 Mean square			方差分量 Variance component/%			群体 遗传力 (H^2)
	群体(7) Population (7)	群体内个体(88) Individuals in population (88)	残差(192) Residual (192)	群体(7) Population (7)	群体内个体(88) Individuals in population (88)	残差(192) Residual (192)	
P_n	2.672	0.215	0.129	29.563**	22.819	47.618	0.940
T_r	0.600	0.068	0.012	42.231**	20.941	36.828	0.970
G_s	0.001	2.91×10^{-5}	1.05×10^{-5}	8.282**	26.311	65.407	0.710
C_i	3 2476	7 577	8 701	33.922**	37.048**	29.030	0.970
L_s	0.221	0.051	0.058	8.401**	26.386	65.214	0.710
WUE	5.572	1.470	0.987	9.521**	39.297**	51.182	0.810

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。Notes: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

除 FSR2N、NL、RCN、RCA/MA、VBA/RCA 外, 各形态解剖指标与 C_i 表现负相关, 除 FSRN、CSD、FSD、MSD、NT、VBT、RCA/MA、MA/VBA、MA/VBA+RCA 外, 各形态解剖指标与 L_s 表现负相关, 除 CSD、FSD、MSD、MA/VBA、MA/VBA+RCA 外, 各形态解剖指标均与 WUE 表现负相关。

2.4 环境因子与针叶光合指标、形态解剖指标相关性

针叶光合指标、形态解剖指标与生境环境因子相关性如表 8。对于针叶形态和解剖指标而言, 气孔指标 (FSRN、CSRN、FSR2N、CSR2N、FSD、CSD、MSD) 与经纬度以及 AT/AP 呈正相关, 与海拔呈负

表 6 不同种群间光合与蒸腾指标的差异

Tab. 6 Difference of photosynthesis and transpiration traits among populations

项目 Item	P_n	G_s	C_i	T_r	L_s	WUE
FSPT	2.041 ± 0.864	0.02 ± 0.009	193.907 ± 67.662	0.83 ± 0.273	0.496 ± 0.175	2.552 ± 0.99
HZPT	1.838 ± 0.756	0.017 ± 0.007	168.596 ± 115.99	0.686 ± 0.217	0.562 ± 0.3	2.919 ± 1.609
JZGPT	1.682 ± 0.651	0.015 ± 0.006	182.781 ± 54.292	0.692 ± 0.241	0.526 ± 0.14	2.569 ± 0.984
LKSPT	1.918 ± 0.755	0.019 ± 0.008	194.091 ± 48.804	0.788 ± 0.286	0.496 ± 0.125	2.646 ± 1.103
LSPT	2.372 ± 0.858	0.024 ± 0.01	196.833 ± 46.789	0.935 ± 0.283	0.488 ± 0.121	2.625 ± 0.847
NCPT	1.844 ± 0.678	0.017 ± 0.007	181.829 ± 60.644	0.692 ± 0.221	0.528 ± 0.157	2.863 ± 1.232
NSPT	1.454 ± 0.676	0.012 ± 0.006	108.102 ± 453.737	0.533 ± 0.249	0.719 ± 1.173	3.692 ± 4.469
SSPT	2.039 ± 0.801	0.022 ± 0.011	201.971 ± 52.490	0.835 ± 0.311	0.474 ± 0.136	2.62 ± 1.163

表 7 光合指标与形态解剖指标相关性分析表

Tab. 7 Pearson correlation analysis between photosynthesis traits and needle morphological traits

项目 Item	P_n	G_s	C_i	T_r	L_s	WUE
FSRN	0.635**	0.561**	-0.205	0.570**	0.026	-0.159
CSRN	0.587**	0.529**	-0.197	0.575**	-0.002	-0.220
FSR2N	0.317*	0.267	0.009	0.250	-0.161	-0.190
CSR2N	0.490**	0.415**	-0.055	0.371*	-0.149	-0.215
CSD	0.326	0.284	-0.308	0.362	0.162	0.520
FSD	0.459	0.441	-0.206	0.460	0.132	0.722*
MSD	0.428	0.397	-0.268	0.447	0.153	0.674*
NL	0.417**	0.475**	0.068	0.349*	-0.162	-0.003
NW	0.525**	0.489**	-0.113	0.561**	-0.060	-0.261
NT	0.514**	0.429**	-0.199	0.503**	0.047	-0.234
MA	0.510**	0.458**	-0.117	0.546**	-0.033	-0.244
NSA	0.531**	0.482**	-0.122	0.553**	-0.036	-0.249
NSP	0.545**	0.509**	-0.106	0.538**	-0.070	-0.219
VBA	0.526**	0.485**	-0.125	0.520**	-0.032	-0.227
VBТ	0.451**	0.386**	-0.180	0.436**	0.041	-0.213
VBП	0.565**	0.516**	-0.141	0.550**	-0.033	-0.249
VBW	0.611**	0.555**	-0.140	0.585**	-0.054	-0.268
RCA	0.484**	0.444**	-0.051	0.485**	-0.095	-0.245
RCN	-0.136	0.031	0.009	0.039	-0.044	-0.055
RCP	0.224	0.182	-0.050	0.293*	-0.038	-0.209
MA/VBA	0.395	0.378	-0.031	0.390	0.215	0.119
RCA/MA	0.020	0.042	0.093	0.108	0.080	-0.224
MA/VBA + RCA	0.389	0.372	-0.031	0.383	0.216	0.118
VBA/TRCA	0.206	0.368	0.383	0.481	-0.482	-0.285

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。 $n=40$ 。 Notes: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。 $n=40$ 。

相关及 AP、AJP、ATJ/AP 呈负相关。其中 FSRN 和 CSRN 与经度呈显著的正相关,说明维度增加对油松的气孔线束有显著的促进作用,CSD 与 ATJ 有显著的负相关,说明最冷月温度降低对气孔密度有显著的促进作用。针叶形态截面指标(NW、NT、MA、

NSP、NSA)和维管束指标(VBW、VBТ、VBA、VBП)与经纬度、年均温以及 AT/AP 呈正相关,与海拔 AP、ATJ 和 ATJ/AP 呈负相关,说明经纬度和年均温的增加有利于针叶和维管束变粗,而降水、最冷月均温的增加则有利于针叶和维管束变细。树脂指标的

表 8 光合指标、形态解剖指标与地理环境、生长因子间相关性分析表

Tab. 8 Pearson correlation analysis among photosynthesis traits, morphological needle traits and environmental factors

项目 Item	Longitude	Latitude	Elevation	AT	AP	ATJ	AT/AP	ATJ/AP
P_n	0.409	0.419	-0.376	-0.226	-0.261	-0.593	-0.039	-0.472
G_s	0.462	0.276	-0.359	-0.037	-0.046	-0.421	-0.040	-0.251
C_i	-0.192	-0.721*	0.372	0.443	0.804**	0.716*	-0.303	0.870**
L_s	0.007	0.653	-0.205	-0.623	-0.831**	-0.674*	0.160	-0.833**
T_r	0.504	0.306	-0.336	-0.042	-0.058	-0.456	-0.030	-0.263
WUE	0.406	0.565	-0.465	-0.127	-0.525	-0.558	0.350	-0.598
FSRN	0.797*	0.506	-0.606	0.245	-0.168	-0.479	0.427	-0.412
CSRN	0.845**	0.575	-0.664	0.343	-0.213	-0.523	0.529	-0.452
FSR2N	0.259	0.376	0.031	0.030	-0.419	-0.281	0.495	-0.426
CSR2N	0.378	0.547	-0.415	-0.089	-0.494	-0.510	0.381	-0.607
FSD	0.546	0.462	-0.208	0.021	-0.344	-0.474	0.383	-0.441
CSD	0.581	0.659	-0.332	-0.013	-0.566	-0.673*	0.488	-0.638
MSD	0.599	0.586	-0.281	0.008	-0.473	-0.600	0.460	-0.564
NT	0.551	0.351	-0.504	0.344	-0.088	-0.215	0.448	-0.239
NW	0.593	0.287	-0.575	0.335	0.058	-0.227	0.290	-0.196
NL	0.313	-0.195	-0.255	0.496	0.497	0.214	0.020	0.309
MA	0.627	0.428	-0.510	0.192	-0.120	-0.398	0.307	-0.333
NSP	0.594	0.298	-0.502	0.337	0.026	-0.248	0.315	-0.207
NSA	0.597	0.357	-0.511	0.293	-0.049	-0.297	0.338	-0.253
RCP	0.438	0.269	-0.391	0.119	-0.011	-0.322	0.057	-0.150
RCA	0.446	0.090	-0.480	0.507	0.205	-0.039	0.257	0.010
RCN	-0.910**	-0.474	0.720*	-0.517	0.066	0.337	-0.595	0.233
VBW	0.614	0.273	-0.590	0.399	0.083	-0.227	0.301	-0.170
VBW	0.468	0.205	-0.430	0.499	0.040	-0.037	0.471	-0.076
VBA	0.557	0.252	-0.513	0.454	0.055	-0.140	0.401	-0.131
VBP	0.576	0.243	-0.532	0.454	0.084	-0.151	0.370	-0.129
RCA/MA	-0.849**	-0.746*	0.527	-0.031	0.475	0.641	-0.557	0.560
MA/VBA + RCA	0.037	0.017	0.019	-0.369	0.045	-0.185	0.003	-0.012
MA/VBA	0.039	0.019	0.013	-0.368	0.044	-0.188	0.002	-0.007

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。 $n = 8$ 。 Longitude为 经度(E), Latitude为纬度(N), Elevation为海拔(m), AT为年均温(℃), AP为年降水量(mm), ATJ为1月均温(℃), AT/AP为年均温/年降水量的值, ATJ/AP为1月均温/年降水量的值。 Notes: * means $P < 0.05$; ** means $P < 0.01$; $n = 8$. Longitude, longitude (E); latitude, latitude (N); elevation, elevation (m); AT, annual temperature (℃); AP, annual precipitation (mm); ATJ, average temperature of January; AT/AP, annual temperature/annual precipitation; ATJ/AP, average temperature of January/annual precipitation.

变异较为复杂,其中树脂道数量变化与树脂道面积变化趋势相反,其中树脂道数量与经度呈显著负相关,与海拔呈显著正相关,说明经度减小海拔增加有利于树脂道数量的增加。比例指标中,RCA/MA与经纬度呈显著的负相关,说明树脂道面积在针叶中的比例会随经纬度的增加而显著的减小。

光合指标(除 C_i 外)与经纬度呈正相关,与海拔呈负相关,反映出油松地理种群的实际光合生理随经纬增加而增加,随海拔增加而减小的趋势。 C_i 与经度负相关,且与纬度显著负相关,说明海拔对于油

松的 C_i 有较强的选择效应。此外, C_i 与 AP、ATJ 和 ATJ/AP 呈显著正相关,说明年降水、最冷月均温以及最冷月均温/年降水的增加对植物 C_i 有显著的促进作用,而 L_s 与 AP、ATJ 和 ATJ/AP 呈显著负相关,说明年降水、最冷月均温以及最冷月均温/年降水的减少对油松 L_s 有促进作用。

3 讨 论

3.1 油松针叶形态解剖性状地理变异

针叶形态解剖性状的地理变异广泛存在于多种

松杉科植物中。本研究利用田间对比试验揭示针叶形态解剖指标在油松地理种群间的遗传变异, 将为探讨针叶形态解剖指标的遗传基础与适应性变异规律提供有力参考。

本研究发现, 针叶的粗细指标(NT、NW、NSA、NSP), 维管束指标(VBW、VBT、VBP、VBA), 气孔指标(FSRN、FSD、CSRN、MSD)和树脂道指标(RCA、RCN)在地理群体间均存在显著遗传变异, 说明不同种群针叶的形态解剖性状有明显的遗传分化, 同时大部分指标表现出较高的遗传力, 说明遗传因素对针叶形态变异的影响较高。其中, 针叶形态粗细指标反映了针叶性状的物质总量, 也体现了植物体参与光合蒸腾等作用的总器官大小^[12-13]。而维管束指标则反映出针叶器官的物质运输能力^[14-16]。有研究表明, 针叶粗细的增加可以有效提高植物的抗旱和抗寒能力, 并常随纬度和海拔的增加而变化^[17]; 而维管束的增加则有利于植物的水分利用和营养运输, 反映了植物对水分条件的适应性^[18]。一般来讲, 经纬度变异往往与水热分布有关, 而海拔因素的影响还包含了光周期、CO₂ 浓度、以及风力影响的综合作用^[2]。本研究中, 针叶形态截面指标(NW、NT、MA、NSP、NSA)和维管束指标(VBW、VBT、VBA、VBP)存在随经纬度减小、海拔升高而降低的变异规律, 反映出植物对水热条件的适应性。

气孔是植物与外界进行气体交换的通道, 常常被用作反映植物对干旱和温度适应性的重要指标^[16,19]。与阔叶不同, 针叶的气孔呈有序的线状排列, 因此气孔线数的小幅变异可能对单位面积内的气孔的密度产生非常重要的影响^[20]。本研究中, 气孔指标与经纬度以及 AT/AP 呈正相关, 说明经纬度的变化有利于气孔指标的增加, 其中 FSRN 和 CSRN 与经度的相关达到显著水平, 说明气孔线数指标较单纯的气孔密度变异在反应油松经度水平变异上更为有效。此外气孔指标与 AP、ATJ 以及 ATJ/AP 指标负相关, 说明干旱和冷害对于针叶气孔指标有促进作用, 反映出气孔指标在植物适应性逆境下可能存在的作用。

树脂道是针叶树分泌树脂, 转运次生代谢物质, 防止植物产生机械损伤的重要组织^[21-23]。因此, 树脂道性状常常被用作标识环境压力和植物抗性的重要指标^[15]。本研究中, 树脂道的两个指标 RCN 和 RCA 的地理变异规律相反, 说明两者对植物之间存在相互拮抗的关系。筛管形成的假设机制认为筛管是由多个细胞融合形成的, 融合细胞越多, 单个筛管的截面越大, 数量越少^[2]。树脂道数量和面积的拮抗关系与筛管相似, 也是由于融合形成的但还需要进一步

的验证。此外, 树脂道数量与经度呈显著负相关, 与海拔呈显著正相关, 说明较低的水热条件和较高的海拔有利于树脂道数量的增加, 一般来说, 海拔的改变伴随温度、湿度、二氧化碳和其他气候因素的变化。尤其是在高海拔地区, 蓝光和紫外线的增多可能对植物的细胞产生破坏并刺激次级代谢产物的合成^[24]。因此树脂道数量的增加有可能反映出植物对极端逆境的适应性。

3.2 油松针叶光和生理性状地理变异

光合作用是植物的重要生理机制, 也是针叶器官承载的主要功能^[25]。本研究发现 6 个光合指标在不同群体间均存在极显著变异, 说明不同地理群体在高生长时期每日光合总量可能存在明显的变异, 也证明了不同的地理生境对于不同种群间存在强烈的适应性选择效应。

针叶的生理特性通常可以从净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i), 气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)等指标得到反映。其中净光合速率代表了植物对于有机物的积累速度, 净光合速率越快, 植物利用光能产生的有机物越多, 对于植物的生长、发育以及抗逆能力越有利^[26]。而蒸腾速率代表了植物蒸腾作用的强弱, 反映了植物体内蒸腾拉力的大小以及植物体内物质径向运输动力的大小^[27]。水分利用效率可以表示植物对水分的利用能力^[28]。通常情况下, 水分利用效率可以反映出植物对于干旱环境的抵抗性, 在早期的油松研究中, 分布于干旱地区的油松种群往往具有更高的水分利用效率。气孔导度、气孔限制值和胞间 CO₂ 浓度的变化趋势共同决定了影响植物与外界气体交换速率^[29]。气孔导度较大, 有利于植物气体交换和蒸腾, 植物的生命活动旺盛。

本研究中, 大部分的光合指标随经纬度增加而增加, 随海拔增加而减小。其变化趋势与中国北方地区的水热变化相一致^[2], 说明生境变异能够对油松种群生理活性产生选择, 从而促进不同地理种群的适应性分化。此外, 种群的胞间 CO₂ 浓度与产地年降水(AP)和 1 月均温与年降水比值(ATJ/AP)呈显著正相关, 说明年降水、最冷月均温以及 1 月均温/年降水的增加对植物 C_i 有显著的促进作用。而气孔限制值(L_s)与 AP 和 ATJ/AP 成显著负相关, 说明年降水(AP)和 1 月均温与年降水比值对油松的 CO₂ 交换构成显著的影响。细胞间的 CO₂ 是直接参与植物光合作用的 CO₂, 在光合作用的暗反应阶段被乙酰辅酶A捕获, 从而最终形成有机物, 并可能转化为其他物质的前体^[30]。因此, 调节和提高 CO₂ 浓度有利于植物光合生理的正常运转。早期的研究中指

出,影响细胞间 CO_2 浓度可能因素有3个,即大气 CO_2 浓度、植物的光合速率、气孔限制值^[29]。而这3个因素均有可能受到环境因子的调节,并在长期的进化过程中,产生新的适应分化。

3.3 油松针叶形态解剖与光和生理指标相关性及其适应性意义

针叶形态解剖性状已被广泛应用于针叶树的遗传变异、种群进化、环境响应以及可塑性变异等研究^[2-3,10]。光合作用是针叶最重要的功能之一^[31-33],分析油松针叶形态与解剖特征与光合生理指标的关联性,将有可能从光合生理角度验证针叶形态解剖指标的科学性并解释针叶性状变异的适应性意义。

本研究中,针叶形态粗细和维管束指标与 P_n 、 G_s 和 T_r 这3个指标有显著的正相关,说明针叶形态和维管大小对于物质积累和运输速度有非常重要的影响。早期的研究认为,针叶的形态和维管束粗细决定着针叶参与光合生理的总质量,并从理论上影响植物的适应性^[15]。但在本研究中,上述的针叶性状与 C_i 、 L_s 、WUE 的相关性并不显著,说明针叶组织的增加对于胞间二氧化碳浓度、气孔限制值和水分利用效率的影响较小,而这3个指标对于植物的抗性具有非常重要的意义。因此,针叶形态粗细和维管束不太可能与植物的抗逆能力存在直接关联,而有可能通过影响植物代谢和物质积累影响植物的适应性。

本研究还发现,气孔线数指标与光合指标中的 P_n 、 G_s 和 T_r 显著正相关,且关联系数高于气孔密度指标与光合指标的关联系数。早期研究针叶形态和解剖变异常以气孔密度作为植物适应性研究指标,并认为气孔密度会影响植物的蒸腾效率和光合效率^[34-35];然而气孔密度易受针叶发育程度的影响,在反映植物适应性上往往有较大的偏差^[3]。本研究结果显示,气孔线数指标有较高的遗传力,较气孔密度指标更能反映植物的适应性。

树脂道性状常被用作标识环境压力和植物抗性的重要指标^[3]。早期研究表明,树脂道指标变异往往与温度和降水变化有关^[17],但并没有报道说明树脂道指标会对植物的光合生理产生影响。本研究中,树脂道面积与 P_n 、 G_s 和 T_r 这3个指标有显著的正相关,说明了树脂道的面积与植物的光合能力存在显著的关联。对于此现象,我们推测植物的积累速度可能会对树脂的生产和代谢产生影响,在生境适宜的条件下,植物的物质积累旺盛,代谢速度快,其树脂的产量可能也越高。因此,树脂道面积指标反映植物的适应性有可能是与植物的生长协同的。

4 结 论

综上所述,针叶形态和解剖性状的地理变异在松、杉科(Cupressaceae)植物中已获得广泛报道,然而,不同种群间的地理变异趋势是否反映了植物的适应性分化规律还有待验证。利用光合生理变异作为参照,比较针叶形态和解剖指标的遗传变异趋势,将有助于了解针叶性状变异与群体适应性分化的联系。研究说明,遗传相对稳定的针叶形态解剖指标差异可在一定程度上反映地理种群间的光合生理差异,种群间存在针叶气孔量和调节能力随降水量及其维持力减低而提高,树脂道数量的增加有可能反映出植物对极端逆境的适应性增强的进化趋势。该发现为认识针叶形态解剖特性与光合生理指标关系,松种的适应性进化以及遗传改良提供了理论参考。

参 考 文 献

- [1] 张凯. 油松各器官功能性状及其对环境因子响应的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
Zhang K. The functional traits of different organs of *Pinus tabulaeformis* and their response to environment[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2016.
- [2] Meng J X, Chen X Y, Huang Y J, et al. Environmental contribution to needle variation among natural populations of *Pinus tabulaeformis*[J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(4): 1311-1322.
- [3] Xing F Q, Mao J F, Meng J X, et al. Needle morphological evidence of the homoploid hybrid origin of *Pinus densata* based on analysis of artificial hybrids and the putative parents, *Pinus tabulaeformis* and *Pinus yunnanensis*[J]. Ecology & Evolution, 2014, 4(10): 1890-1902.
- [4] McKown A D, Guy R D, Klápště J, et al. Geographical and environmental gradients shape phenotypic trait variation and genetic structure in *Populus trichocarpa*[J]. New Phytologist, 2014, 201(4): 1263-1276.
- [5] Lande R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2010, 22(7): 1435-1446.
- [6] 高琼, 王维有, 孟景祥, 等. 油松 × 云南松杂种与亲本种和高山松的光合特性比较[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(2): 37-43.
Gao Q, Wang W Y, Meng J X, et al. Comparison of growth traits and photosynthetic physiology in *Pinus tabulaeformis* from eight provenances of China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(2): 37-43.
- [7] 蒋万杰, 欧晓岚, 刘艳红. 北京松山油松当年生与往年生针叶光合生理特性[J]. 生态科学, 2018, 37(1): 121-127.
Jiang W J, Ou X L, Liu Y H. Photosynthetic characteristics in current and previous-year needles of *Pinus tabulaeformis* in the

- Songshan, Beijing, China[J]. *Ecological Science*, 2018, 37(1): 121–127.
- [8] Wang M B, Gao F Q. Genetic variation in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*), a woody species endemic to China[J]. *Biochemical Genetics*, 2009, 47(1-2): 154–164.
- [9] Li W, Wang X, Li Y. Stability in and correlation between factors influencing genetic quality of seed lots in seed orchard of *Pinus tabulaeformis* Carr. over a 12-year span[J/OL]. *PLoS One*, 2011, 6(8) (2011–08–24) [2018–10–20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023544>.
- [10] Wang B S, Mao J F, Gao J, et al. Colonization of the Tibetan Plateau by the homoploid hybrid pine *Pinus densata*[J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20: 3796–3811.
- [11] 续九如, 李颖岳. 林业试验设计 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- Xu J R, Li Y Y. Experiments design in forestry[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2014.
- [12] Sultan S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants[M]. New York: Springer, 1987: 127–178.
- [13] Körner C, Neumayer M, Menendez-Riedl S P, et al. Functional morphology of mountain plants[J]. *Flora*, 1989, 182(5–6): 353–383.
- [14] Beerling D, Kelly C. Evolutionary comparative analyses of the relationship between leaf structure and function[J]. *New Phytologist*, 1996, 134(1): 35–51.
- [15] 黄雨洁. 云南松针叶与油松种实性状的种群变异研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- Huang Y J. Population genetic variation of *Pinus yunnanensis* needle and *Pinus tabulaeformis* cone and seed traits[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015.
- [16] 郭丽丽, 张茜茜, 郝立华, 等. 大气 CO₂ 倍增条件下冬小麦气体交换对高温干旱及复水过程的响应 [J]. 作物学报, 2019, 45(6): 949–956.
- Guo L L, Zhang X X, Hao L H, et al. Responses of leaf gas exchange to high temperature and drought combination as well as re-watering of winter wheat under doubling atmospheric CO₂ concentration[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(6): 949–956.
- [17] 张明明. 不同地区日本落叶松叶片解剖结构比较研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
- Zhang M M. Comparative study on leaf anatomical structure of Japanese larch in different areas[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2012.
- [18] Xie Z S, Du H R, Xiang D F, et al. The changes of anatomical structure of vascular bundles and water transport in blueberry fruit during different growth and development stages[J]. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(1): 45–53.
- [19] Peak D, Mott K A. A new, vapour-phase mechanism for stomatal responses to humidity and temperature[J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, 34(1): 162–178.
- [20] Hultine K R, Marshall J D. A comparison of three methods for determining the stomatal density of pine needles[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(355): 369–373.
- [21] Gilbert M E, Zwieniecki M A, Holbrook N M. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2875–2887.
- [22] Pensa M, Aalto T, Jalkanen R. Variation in needle-trace diameter in respect of needle morphology in five conifer species[J]. *Trees*, 2004, 18(3): 307–311.
- [23] Cole K L, Fisher J, Arundel S T, et al. Geographical and climatic limits of needle types of one-and two-needled pinyon pines[J]. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(2): 257–269.
- [24] 代剑峰, 高琼, 刘灏, 等. 高山松与亲本种多种群在高海拔生境下的苗期适应性研究 [J]. 北京林业大学学报, 2012, 34(5): 15–24.
- Dai J F, Gao Q, Liu H, et al. Seedling adaptation of hybrid pine *Pinus densata* and its parental species in the high elevation habitat[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2012, 34(5): 15–24.
- [25] Roberntz P, Stockfors J. Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees[J]. *Tree Physiology*, 1998, 18(4): 233–241.
- [26] Lin Y S, Medlyn B E, Ellsworth D S. Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes[J]. *Tree Physiology*, 2012, 32(2): 219–231.
- [27] Caird M A, Richards J H, Donovan L A. Nighttime stomatal conductance and transpiration in C₃ and C₄ plants[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 4–10.
- [28] 罗彬莹, 刘卫东, 吴际友, 等. 干旱胁迫对樟树幼苗光合特性和水分利用的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(5): 49–55.
- Luo B Y, Liu W D, Wu J Y, et al. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics and water use of *Cinnamomum camphora* seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, 39(5): 49–55.
- [29] 叶子飘, 郑卓, 康华靖, 等. 自然条件下中熟籼稻初穗期剑叶光合的气孔和非气孔限制特征 [J]. 生态学报, 2019, 38(4): 1004–1012.
- Ye Z P, Zheng Z, Kang H J, et al. Stomatal and non-stomatal limitations on photosynthesis of flag leaf of medium mature indica rice at early earing stage under natural conditions[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(4): 1004–1012.
- [30] 潘瑞炽, 王晓菁, 李娘辉, 等. 植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- Pan R C, Wang X J, Li N H, et al. *Plant physiology*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2012.
- [31] Sultan S. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. *Acta botanica neerlandica*, 1995, 44(4): 363–383.
- [32] 张丹. 环境因子对红松光合作用及次生代谢产物的影响 [D]. 哈

- 尔滨: 东北林业大学, 2016.
- Zhang D. Effects of environment on photosynthesis and secondary metabolites of Korean pine[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016.
- [33] 赵海燕, 魏宁, 孙聪聪, 等. NaCl 胁迫对银杏幼树组织解剖结构和光合作用的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(11): 28-41.
- Zhao H Y, Wei N, Sun C C, et al. Effects of salt stress on anatomic structure of tissue and photosynthesis in *Ginkgo biloba* seedlings[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(11): 28-41.
- [34] 江慧欣, 王嘉琪, 黄春岩, 等. 8 种绿化树种光合特性及叶片解剖结构比较 [J]. 植物研究, 2019, 39(1): 10-16.
- Jiang H X, Wang J Q, Huang C Y, et al. Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of eight tree species[J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(1): 10-16.
- [35] 刘力铭, 孙志虎, 李开隆, 等. 养分添加对白桦叶片气孔和气体交换异质性影响研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(4): 72-78.
- Liu L M, Sun Z H, Li K L, et al. Effects of nutrient addition on stomata and gas exchange heterogeneity of *Betula platyphylla* leaves[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2019, 39(4): 72-78.
- (责任编辑 赵 勃
责任编辑 康向阳)