

高山松及其亲本种群在油松生境下的苗期性状

梁冬¹ 毛建丰² 赵伟² 周先清³ 袁虎威¹ 王黎明² 邢芳倩¹ 王晓茹¹
李悦^{1*}

¹北京林业大学教育部林木花卉遗传育种重点实验室, 林木育种国家工程实验室, 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; ²中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; ³河北省平泉县国有七沟林场, 河北平泉 067509

摘要 高山松(*Pinus densata*)是油松(*P. tabuliformis*)和云南松(*P. yunnanensis*)的天然二倍体杂交种, 是为数不多的与亲本种没有严格生殖隔离的同倍体杂交种。为了检测3个种在油松生境下的苗期适应性和生长发育特点, 为高山松成种机制提供数据, 选取了代表高山松及其亲本种遗传多样性的25个种群, 在油松生境下对比分析了苗期11个适应性指标和3个生长发育指标。结果表明, 大部分适应性指标和生长发育指标在种间和种内群体间差异显著, 主要变异存在于种间及种内群体间; 出苗率、2011年11月和2012年10月的封顶率、二年生苗在2012年10月的保存率等指标的种间方差分量较大, 种内变异较小, 是体现种间苗期适应性和生长发育状况的重要指标。油松在大部分适应性指标和3个生长发育指标上均表现最好, 总体适合度高于云南松和高山松; 云南松在封顶率和保存率上都居于最低值, 大部分一年生苗木到11月底仍未出现封顶现象且黄苗比例最高, 二年生苗的存活率为0, 表明云南松在油松生境下适合度最低; 高山松除了在紫苗比例上表现出超亲优势外, 大部分性状居于亲本种之间。此外, 位于青藏高原东北部的高山松祖先种群在适应性上表现较好, 具有在油松生境下发展的潜力; 而位于青藏高原西部的高山松种群及东南部的康定种群对油松生境的适应性较差。研究揭示出生态选择在高山松的同倍性杂交物种形成中起到了关键作用。

关键词 生长发育, 高山松, 油松, 云南松, 适应性

Seedling performance of *Pinus densata* and its parental population in the habitat of *P. tabuliformis*

LIANG Dong¹, MAO Jian-Feng², ZHAO Wei², ZHOU Xian-Qing³, YUAN Hu-Wei¹, WANG Li-Ming¹, XING Fang-Qian¹, WANG Xiao-Ru¹, and LI Yue^{1*}

¹Key Laboratory of Genetic and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, National Engineering Laboratory for Tree Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ³Qigou State-owned Forest Farm in Hebei Province, Pingquan, Hebei 067509, China

Abstract

Aims *Pinus densata* is the natural diploid hybrid of *P. tabuliformis* and *P. yunnanensis*, and is one of a few known examples of homoploid hybrid speciation. In order to describe the adaptive and growth characteristics among the three pine species at seedling stage and clarify the role of ecological selection in interspecific isolation between hybrid and parental species, we conducted a common garden comparative analysis of fitness traits at seedling stage in this species complex.

Methods We investigated 14 adaptive and growth characters in seedlings from 25 representative populations of the three pine species in a typical habit of *P. tabuliformis*. The 14 traits are germination rate, seedling survival in Aug., Sept. and Nov. 2011, winter survival rate of one-year old seedlings, seedling survival rate in Oct. 2012, rates of bud-set in Nov. 2011 and Oct. 2012, the proportion of yellow, green and purple seedlings, seedling height, ground diameter and crown height of seedlings. Patterns of the variation of these characters were analyzed using multi-factor nested analysis of variance and correlated to geographical factors of each population.

Important findings Most of the traits were significantly differentiated among species and among populations at seedling stage, and the large amount of variance were partitioned among species or among populations. Germination rate, the rates of bud-set in two years, and the survival rate in Oct. 2012 of two-year old seedlings were the best indicators of among-species divergence. *P. tabuliformis* showed the highest values in most of the traits and

appeared as more fit in its native habits than the other two pines. *P. yunnanensis* was at disadvantage in several critical traits, e.g. the survival rates of Aug., Sept., Nov. 2011 and rates of bud-set in two years. Most of one-year old seedlings of *P. yunnanensis* have not bud-set at the end of Nov. and the proportion of yellow seedlings were highest and its survival rate in Oct. 2012 was zero, which illustrates its low fitness in *P. tabuliformis* habitat. The hybrid pine, *P. densata* was intermediate between the parental species in most of traits except indice of the proportion of purple seedlings. The populations from the ancestry hybrid zone in the northeast of *P. densata* range coped with the test site environment better than the populations from the western range. Our study highlights the role of ecological selection in speciation of this homoploid hybrid pine.

Key words growth and development, *Pinus densata*, *Pinus tabuliformis*, *Pinus yunnanensis*, adaptation

高山松(*Pinus densata*)是我国横断山脉重要的森林建群种,也是我国松属双维管束亚属松树中海拔分布最高的种(吴中伦, 1956; 管中天, 1981)。来自形态解剖学、同工酶、cpDNA、mtDNA和染色体结构相等多方面的证据已经表明,高山松是油松(*P. tabuliformis*)和云南松(*P. yunnanensis*)的天然同倍性杂交种(Wang *et al.*, 1990, 2001, 2011; Szmids & Wang, 1993; Song *et al.*, 2002, 2003; Liu *et al.*, 2003a, 2003b),然而,3个种的自然分布区各不相同,且在地理分布上形成一个油松在北部、云南松在南部、高山松居中的替代模式,其中,高山松主要分布在青藏高原东南缘海拔2 700–4 200 m的广大地域(吴中伦, 1956; 管中天, 1981);油松自然分布于海拔2 200 m以下的中国西北至华北的暖温带广大山区;云南松则分布于海拔1 000–2 800 m的中国西南亚热带地域(吴中伦, 1956; 郑万钧, 1983)。对3个树种生殖性状的研究还表明:高山松在亲本种不能正常生长繁殖的高海拔生境中能够正常生长和更新并形成大面积稳定的纯林(Mao *et al.*, 2009),这些研究反映出3个种已有明显的地理隔离和生态分化。

作为与亲本种没有严格生殖隔离的同倍性杂交起源物种,高山松的这种成种方式还代表着一种同域物种形成方式(Rieseberg, 1997)。以往的理论推测,生境差异可能在同域物种形成过程中起到了至关重要的推动作用(McCarthy *et al.*, 1995; Buerkle *et al.*, 2000)。Mao和Wang (2011)对高山松特殊生境的研究证实了这一理论,他们的研究表明:尽管3个种之间存在着明显的地理隔离,但生境差异可能是导致物种分化的主要驱动力。实际上,所有经过大量文献证明的同倍性杂交植物所占有的生态位点都与其亲本种具有显著差异(Rieseberg, 1991, 1997; Wang & Szmids, 1990)。Gross和

Rieseberg (2005)认为同倍性杂交物种和亲本种之间的生态差异主要表现在对歧异生境的适应性上。Ma等(2010)通过人工控制试验对3个种在不同程度干旱胁迫下的耐旱性研究表明,高山松的耐旱性更强并且表现出一些超亲性状。然而,普通的人工控制试验消除了某些重要的选择压力并不能很好地揭示生境变化对物种的影响(Aronld & Hondges, 1995)。既然高山松源于油松,在亲本种油松的生境下,高山松能否正常生存,云南松是否也有生存的可能,其种间的适应性差异如何,种内不同地理起源种群是否存在适应性差异和生长发育差异,而这些种及地理种群间的差异对探索高山松特殊生境成种的适应性遗传基础,回答为什么高山松不能在亲本种油松的生境下发展具有积极意义,是揭示杂种与亲本种在不同生境下适应性差异的一种行之有效的办法。本研究拟在田间试验基础上,揭示3个种群间及种内不同地理起源种群在油松生境下的适应性和生长发育差异,为所研究松种分布的适应性基础与高山松适应性进化成种机制提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验地基本情况

试验地点设置在油松自然分布区内的河北省平泉县(118°27' E, 40°00' N, 海拔526 m),属半湿润半干旱的大陆性季风区,年降水量520–540 mm,年平均气温7.3 °C,年相对湿度55%,年日照时数2 800–2 900 h,年日照率为65%,全年无霜期115–150天。

1.2 试验材料

参试树种样本为来自油松、高山松、云南松自然分布区内具有区域生境代表性的不同地理起源的25个天然种群,其中油松10个种群(以平泉油松为对照种群),高山松8个种群,云南松7个种群。

3个种各主要生境气象数据见毛建丰(2008)的文献。

从每个地理种群内规模最大的天然林分中,以相隔5倍树高的距离随机抽取结实植株30株,每株随机采集10个左右球果(种子为300–1 000粒),供试种子为各种群内样株的混合种子。3个种各样本种群地理位置的具体信息见表1。

1.3 苗期试验

苗期试验地点在平泉县国有七沟林场的试验苗圃。苗圃地位于低山山麓,地势平缓,海拔500 m。土壤为淋溶褐土,壤质,土层厚度大于50 cm。

供试种子均为饱满种子,播种前进行了12天浸种处理,播种时所有种子均未萌芽。

采用高床育苗,每重复的苗床长3.2 m(南北向),宽1.2 m,条播,行距13 cm,株距1.5–2.0 cm,2011年4月中旬播种。田间试验采用完全随机区组

设计,重复4次,每种群小区播种60粒。所有试验重复和种群处理的苗期管理一致。

1.4 测定指标

适应性指标的调查以各种群试验小区为单元,各重复全面调查场圃出苗率(% ,种子破土出苗数与播种总数的百分比),2011年8月、9月和11月的苗木保存率(% ,每个小区当月的苗木存活数与出苗数的百分比),2011年越冬保存率(% ,一年生苗春季越冬后的存活数占总出苗数的百分比),2012年10月份的苗木保存率(%),2011年11月和2012年10月的封顶率(% ,分别在苗木越冬之前的11月份和10月份调查每个小区出现顶芽的苗木数与当月苗木存活数的百分比),2011年11月份的黄苗比例(% ,指黄色苗叶占全株苗木的50%以上),紫苗比例(%)和绿苗比例(%)等指标。

表1 高山松、油松和云南松的样本种群地理位置

Table 1 Geographic location of the sampling populations of *Pinus densata*, *P. tabuliformis* and *P. yunnanensis*

物种 Species	采集地点 Collection site	缩写 Abbreviation	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Elevation (m)
油松 <i>P. tabuliformis</i>	a 山西方山 Fangshan, Shanxi	FSPt	37°56' N	111°33' E	1 855
	b 青海互助 Huzhu, Qinghai	HZPt	36°58' N	102°58' E	2 299
	c 四川九寨沟 Jiuzhaigou, Sichuan	JZGpt	33°18' N	103°47' E	2 281
	d 山西灵空山 Lingkongshan, Shanxi	LKSPt	36°37' N	112°20' E	1 654
	e 河南卢氏 Lushi, Henan	LSPt	33°44' N	110°49' E	1 908
	f 内蒙古宁城 Ningcheng, Nei Mongol	NCpt	42°17' N	118°58' E	1 200
	g 陕西安宁 Ningshan, Shaanxi	NSPt	33°29' N	108°23' E	1 423
	h 北京松山 Songshan, Beijing	SSPt	40°31' N	115°49' E	803
	i 内蒙古土默特 Tumed, Nei Mongol	TMTPt	40°47' N	111°13' E	1 195
	j 河北平泉 Pingquan, Hebei	PQPt	41°00' N	118°16' E	526
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	k 云南保山 Baoshan, Yunnan	BSPy	24°28' N	99°08' E
l 云南贡山 Gongshan, Yunnan		GSPy	25°58' N	98°49' E	1 689
m 云南昆明 Kunming, Yunnan		KMPy	24°58' N	102°38' E	2 240
n 云南丽江 Lijiang, Yunnan		LJPy	26°53' N	100°14' E	2 449
o 云南宜良 Yiliang, Yunnan		YLPy	24°43' N	103°10' E	1 837
p 云南玉溪 Yuxi, Yunnan		YXPy	24°15' N	102°10' E	1 832
q 云南中甸 Zhongdian, Yunnan		ZDPy	28°01' N	99°32' E	3 054
r 四川宝兴 Baoxing, Sichuan		BXPd	30°49' N	102°44' E	2 452
s 西藏察隅 Zayü, Xizang		CYPd	29°80' N	97°13' E	3 261
高山松 <i>P. densata</i>	t 四川康定 Kangding, Sichuan	KDPd	30°11' N	101°55' E	2 900
	u 四川理县 Lixian, Sichuan	LXPd	31°40' N	102°48' E	2 762
	v 四川马尔康 Barkam, Sichuan	MKPD	31°55' N	102°12' E	2 678
	w 西藏八一 Bayi, Xizang	BYPd	29°44' N	94°05' E	3 107
	x 西藏帕隆藏布 Parlunzangbo, Xizang	PLPd	29°55' N	95°30' E	2 658
	y 西藏米林县 Mainling, Xizang	MLPd	29°14' N	94°14' E	2 966

生长发育指标以各种群试验小区内苗木为单元,在2011年生长结束的11月份调查,调查时在每个小区随机抽取10株苗木,测定苗高(cm)、苗冠高(cm)和地径(mm,苗木靠近地面1-1.5 cm处的直径)等指标。

1.5 统计分析

分别统计了各苗期适应性和生长指标的各种群和种内各种群的平均值,种内群体间的性状指标变异的标准偏差和变异系数。

调查指标均以小区平均值为统计值,对百分数先进行正态分布检验,对不符合正态分布的数据进行反正弦转换。以试验重复和树种为固定项,种内群体为随机项,用混合模型做多因素巢氏分析和多重比较,各指标方差分析采用巢式线性模型为:

$$y_{ijkl} = \mu + r_i + s_j + p_{k(j)} + e_{ijk}$$

式中: y_{ijkl} 为小区观测值; μ 为试验均值; r_i 为区组效应值(固定); s_j 为树种效应值(固定); $p_{k(j)}$ 为第 j 树种中第 k 个种群的效应值(随机); e_{ijk} 为剩余效应。

以各种群平均值为单元,对适应性指标间及适应性指标与地理指标间作了Pearson相关分析。

统计分析和方差分量估算借助统计软件SAS 9.12,用SPSS 18.0软件绘制了图表。

2 结果和分析

2.1 各性状指标统计值的分析比较

相比于亲本种,高山松在各性状的表现可区分为超亲分离(种间差异显著且均值大于或小于两个亲本种)、居中(种间差异显著且均值介于两亲本种之间)以及亲本样(与一个亲本差异显著但与另一个亲本无显著差异)3种类型(表2)。从11个适应性指标在种间的统计看,除了黄苗比例和紫苗比例两个指标外,其余指标均呈现油松值最高,云南松最低,高山松居中的状态;云南松的黄苗比例显著高于油松和高山松,高山松的紫苗比例显著高于两亲本种。

从变异系数上来看,3个种在2012年10月份的保存率、2011年11月和2012年10月的封顶率和3个颜色变化指标上的变异系数比较大,表明种内群体间具有较大的变异。由图1可看出:高山松二年生苗存活率较高的只有位于青藏高原东部的马尔康种群(MKpd)和理县种群(LXpd),宝兴种群(BXpd)和康定种群(KDpd)有极少量二年生苗木保存,再对比高

山松各个种群在其他指标上的表现可以看出,马尔康种群(MKpd)、理县种群(LXpd)和宝兴种群(BXpd)相对于其他高山松种群在出苗率、各月保存率、两个年份的封顶率及绿苗比例上有较好表现,位于青藏高原西部的种群如察隅种群(CYpd)、帕隆藏布种群(PLpd)、八一种群(BYpd)、米林县种群(MLpd)及东南部的康定种群(KDpd)则在紫苗比例上处于优势地位;云南松北部群体如贡山种群(GSpy)、丽江种群(LJpy)在2011年表现出较高的保存率和封顶率,与高山松分布重叠区的中甸种群(ZDpy)在紫苗比例上显著地高于其他云南松种群。

从3个反映物种生长发育状况的指标上看,3个种在苗高和苗冠高的平均值上均表现出油松最高,云南松最低,高山松居中的状态;在地径上,则表现出云南松最高,油松居中,高山松显著低于亲本种。从变异系数上看,云南松的变异系数相对于其他两个种较大。

2.2 各性状指标在种间和种内群体间的遗传变异分析

各适应性指标在种间及种内群体间的方差分析结果显示(表3):所有11个适应性指标上均存在极显著的种间差异($p < 0.01$)。两个年份的封顶率及2012年10月份的保存率在种间的方差分量都达到70%以上,其中,2012年的封顶率最大(79.60%),黄苗比例和绿苗比例都在39%以上,说明它们是反映3个种在油松分布区内适应性差异的有效指标。

紫苗比例、绿苗比例和黄苗比例在种内群体间均有极显著差异,方差分量以紫苗比例为最高(47.74%),显示该指标是反映种内群体变异的主要指标。两个年份的苗木封顶率及2012年10月的保存率在种内群体间均有显著差异,但是方差分量相对较小,显示这些指标在种内群体间的变异相对较小,是反映种间变异的主要指标。

2011年8-11月的保存率虽然在种间有极显著差异,在种内群体间为显著或无显著差异,但是种内群体间的方差分量均超过种间,显示了一年生苗木种内群体间在生长季内保存率上的差异大于种间。

对比方差分量,除紫苗比例和2011年生长季的苗木保存率指标外,其余指标种间变异的方差分量均显著高于种内群体间,说明这些指标主要揭示了种间的适应性差异。

各生长发育指标在种间及种内群体间的方差

表2 3个种苗期适应性指标和生长发育指标的统计量

Table 2 Descriptive statistics of the adaptive indices and growth indices among three species at seedling stage

性状 Character	物种 Species	平均值 Mean	标准偏差 SD	变异系数 CV (%)
出苗率 Germination rate (%)	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	74.050 ^b	5.733	7.742
	高山松 <i>P. densata</i>	57.875 ^a	13.699	23.670
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	54.143 ^a	6.334	11.700
2011年8月的保存率 Survival rate in Aug. 2011 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	91.000 ^a	7.139	7.845
	高山松 <i>P. densata</i>	85.094 ^{ab}	12.249	14.395
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	75.607 ^b	11.341	15.000
2011年9月的保存率 Survival rate in Sept. 2011 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	89.450 ^b	8.065	9.016
	高山松 <i>P. densata</i>	83.344 ^{ab}	11.890	14.266
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	74.179 ^a	10.906	14.702
2011年11月的保存率 Survival rate in Nov. 2011 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	88.425 ^b	7.729	8.741
	高山松 <i>P. densata</i>	82.438 ^{ab}	11.560	14.023
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	73.393 ^a	10.441	14.226
一年生苗越冬保存率 Winter survival rate of one-year old seedling (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	84.000 ^c	7.916	9.424
	高山松 <i>P. densata</i>	76.250 ^b	10.873	14.260
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	67.714 ^a	9.087	13.420
2012年10月的保存率 Survival rate in Oct. 2012 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	63.900 ^c	9.769	15.288
	高山松 <i>P. densata</i>	18.125 ^b	30.381	167.619
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	0.143 ^a	0.378	264.336
2011年11月的封顶率 Rate of bud-set in Nov. 2011 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	91.425 ^c	4.033	4.411
	高山松 <i>P. densata</i>	70.906 ^b	14.282	20.142
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	10.928 ^a	20.478	187.390
2012年10月的封顶率 Rate of bud-set in Oct. 2012 (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	81.900 ^c	6.976	8.518
	高山松 <i>P. densata</i>	19.834 ^b	35.432	178.643
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	0.000 ^a	0.000	–
黄苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	2.300 ^a	6.845	297.609
	高山松 <i>P. densata</i>	0.406 ^a	0.481	118.473
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	43.143 ^b	37.396	86.679
绿苗比例 Proportion of green seedlings (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	54.350 ^c	12.849	23.641
	高山松 <i>P. densata</i>	20.688 ^b	28.561	138.056
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	8.500 ^a	10.598	124.682
紫苗比例 Proportion of purple seedlings (%)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	43.350 ^b	13.838	31.922
	高山松 <i>P. densata</i>	78.844 ^b	28.625	36.306
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	47.429 ^a	34.942	73.672
苗高 Seedling height (cm)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	8.286 ^a	1.242	14.989
	高山松 <i>P. densata</i>	7.763 ^b	1.070	13.783
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	6.363 ^c	1.610	25.303
苗冠高 Crown height of seedling (cm)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	6.807 ^a	1.351	19.847
	高山松 <i>P. densata</i>	6.558 ^b	0.987	15.050
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	5.140 ^c	1.493	29.047
地径 Ground diameter (mm)	油松 <i>P. tabuliformis</i>	2.486 ^a	0.124	4.988
	高山松 <i>P. densata</i>	2.093 ^b	0.270	12.900
	云南松 <i>P. yunnanensis</i>	2.501 ^a	0.348	13.914

不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表3 苗期14个指标的方差分析

Table 3 Analysis of variance of 14 indices of the seedlings

性状 Characters	均方(自由度) $MS (df)$				方差分量 Component of variance (%)			
	区组间 Among blocks	种间 Among species	群体内 Within population	残余项 Residual	区组间 Among blocks	种间 Among species	群体内 Within population	残余项 Residual
出苗率 Germination rate (%)	0.035 (3)	0.391 (2)**	0.034 (22)*	0.016 (72)	2.290	33.700	13.690	50.320
2011年8月的保存率 Survival rate in Aug. 2011 (%)	0.146 (3)**	0.139 (2)**	0.042 (22)	0.025 (72)	13.270	8.040	11.530	67.150
2011年9月的保存率 Survival rate in Sept. 2011 (%)	0.126 (3)**	0.135 (2)**	0.041 (22)*	0.024 (72)	11.630	8.110	12.500	67.760
2011年11月的保存率 Survival rate in Nov. 2011 (%)	0.147 (3)**	0.131 (2)**	0.039 (22)	0.024 (72)	13.930	7.920	10.340	67.810
一年生苗越冬保存率 Winter survival rate of one-year old seedlings (%)	0.156 (3)**	0.220 (2)**	0.034 (22)	0.023 (72)	14.610	15.500	7.900	61.990
2012年10月的保存率 Survival rate in Oct. 2012 (%)	0.039 (3)*	3.270 (2)**	0.134 (22)**	0.014 (72)	0.640	70.830	19.530	9.000
2011年11月的封顶率 Rate of bud-set in Nov. 2011 (%)	0.057 (3)	4.761 (2)**	0.083 (22)*	0.043 (72)	0.290	72.640	5.140	21.930
2012年10月的封顶率 Rate of bud-set in Oct. 2012 (%)	0.015 (3)	6.407 (2)**	0.168 (22)**	0.008 (72)	0.110	79.600	16.840	3.450
黄苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	0.014 (3)	1.457 (2)**	0.131 (22)**	0.039 (72)	0.000	39.700	22.490	38.800
绿苗比例 Proportion of green seedlings (%)	0.063 (3)	1.867 (2)**	0.144 (22)**	0.025 (72)	1.410	48.260	27.520	22.810
紫苗比例 Proportion of purple seedlings (%)	0.063 (3)	1.307 (2)**	0.243 (22)**	0.026 (72)	1.320	28.360	47.740	22.580
苗高 Seedling height (cm)	141.950 (3)**	252.240 (2)**	66.330 (22)**	53.300 (967)	6.870	7.860	15.990	69.290
苗冠高 Crown height of seedling (cm)	161.720 (3)**	198.700 (2)**	64.300 (22)**	56.070 (967)	7.690	5.930	13.470	72.910
地径 Ground diameter (mm)	11.600 (3)**	17.500 (2)**	2.510 (22)**	2.230 (967)	8.670	9.460	8.010	73.860

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

分析结果(表3)显示: 所有生长发育指标在种间和种内群体间均有极显著差异($p < 0.01$)。苗高和苗冠高的方差分量主要存在于种内群体间, 苗高在种内群体间方差分量达到了15.99%的较高水平, 是种内群体间差异的主要生长发育指标; 地径在种间的方差分量(9.46%)略大于在种内的方差分量(8.01%), 说明种间在该指标上的差异略大于种内群体间; 此外, 3个指标的残余项方差分量都比较大。

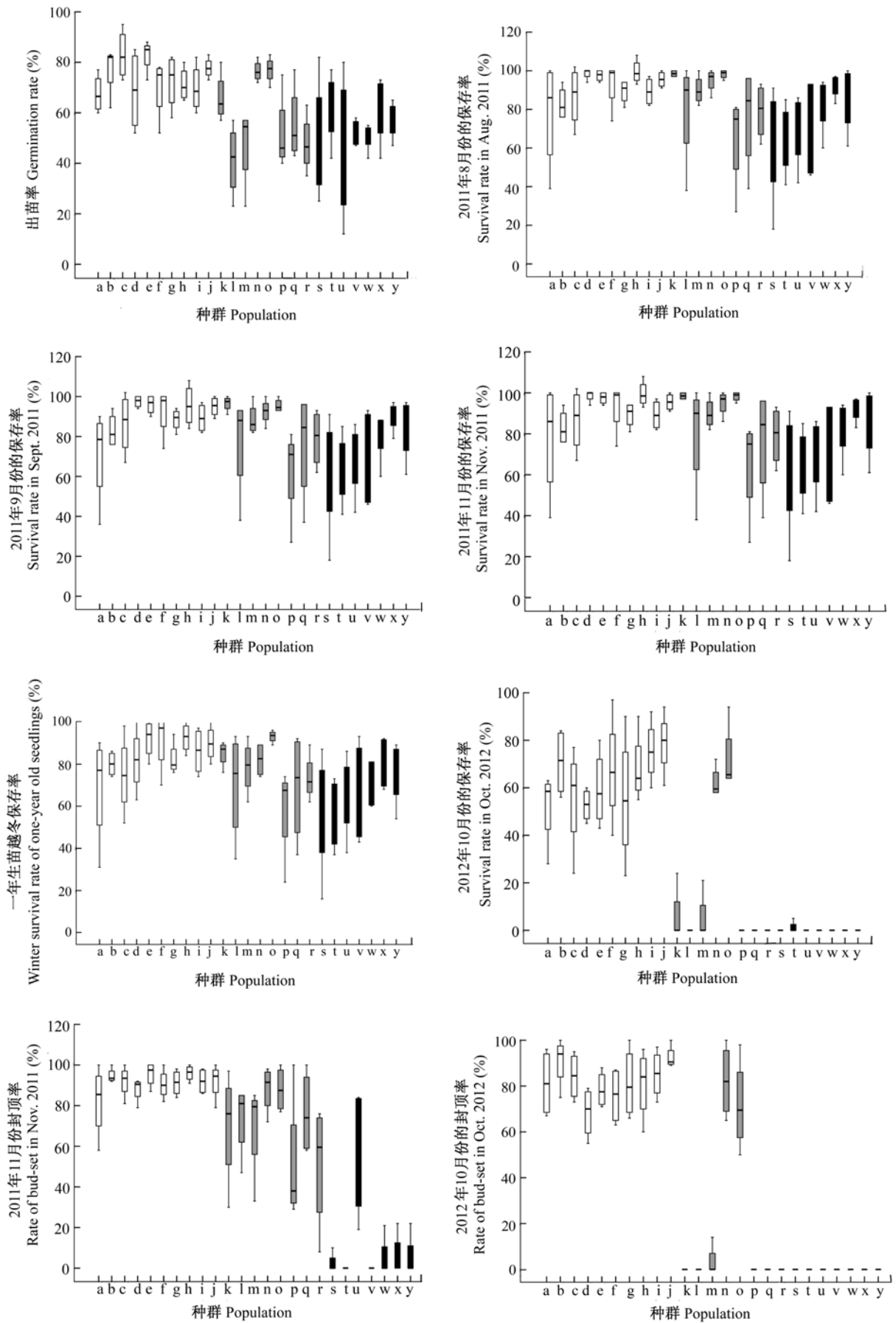
2.3 各适应性指标之间的简相关

各适应性指标之间的相关分析表明: 除了紫苗比例和黄苗比率外, 其余指标之间都表现出显著或极显著正负相关。两个年份的封顶率和出苗率、保存率以及绿苗比例呈极显著正相关, 2011年的封顶率还和黄苗比例呈极显著负相关; 紫苗比例和黄苗比例之间呈显著负相关, 与绿苗比例之间呈极显著负相关(表4)。

2.4 各指标与地理因子之间的相关

在所分析的14个指标中, 除了紫苗比例和地径两个性状外, 其余体现苗木适应性的10个指标和体现生长发育状况的2个指标均表现出与纬度极显著的相关性, 如出苗率($r = 0.592, p < 0.01$)、2011年8月的保存率($r = 0.276, p < 0.01$)、2012年10月的保存率($r = 0.783, p < 0.01$)、2012年的封顶率($r = 0.840, p < 0.01$)、2011年的封顶率($r = 0.743, p < 0.01$)、绿苗比例($r = 0.645, p < 0.01$)表现出与纬度极显著正相关, 黄苗比例($r = -0.463, p < 0.01$)则表现出与纬度极显著负相关; 紫苗比例和地径与纬度的相关系数低于0.2, 反映了这两个指标在地理纬度水平上的随机变异模式; 其余指标与纬度的相关性较大, 呈随纬度变化的连续变异(表5)。

所有调查指标与经度均表现出显著或极显著相关关系, 除黄苗比例和紫苗比例与经度呈极显著



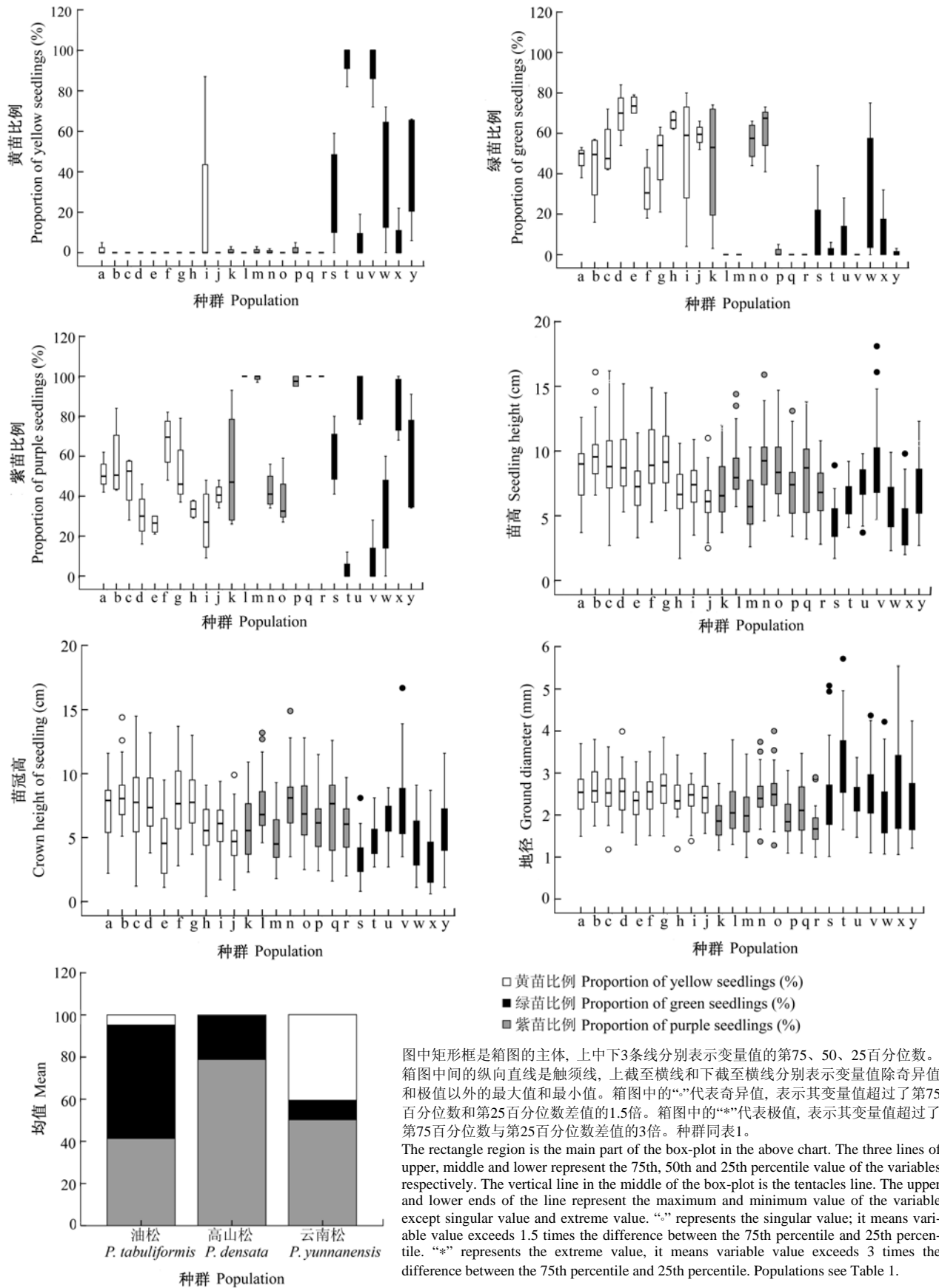


图1 苗期14个指标在种内群体间变异的箱图统计图及苗木颜色变化在不同种间变异的条形堆积图。
 Fig. 1 Box-plots of the 14 indices between populations and bar stacked chart of seedling color change among species in seedling stage.

表4 苗期11个适应性指标间的皮尔逊相关分析

Table 4 Pearson correlation analysis of the 11 adaptive indices at seedling stage

性状 Characters	出苗率 Germination rate (%)	2011年 8月的 保存率 Survival rate in Aug. 2011 (%)	2011年 9月的 保存率 Survival rate in Sept. 2011 (%)	2011年 11月的 保存率 Survival rate in Nov. 2011 (%)	一年生苗越冬 保存率 Winter survival rate of one-year old seedlings (%)	2012年 10月的 保存率 Survival rate in Oct. 2012 (%)	2011年 11月的 封顶率 Rate of bud-set in Nov. 2011 (%)	2012年 10月的 封顶率 Rate of bud-set in Oct. 2012 (%)	黄苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	绿苗比例 Proportion of yellow seedling (%)
2011年8月的保存率 Survival rate in Aug. 2011 (%)	0.634**									
2011年9月的保存率 Survival rate in Sept. 2011 (%)	0.638**	0.991**								
2011年11月的保存率 Survival rate in Nov. 2011 (%)	0.633**	0.991**	0.998**							
一年生苗越冬保存率 Winter survival rate of one-year old seedlings (%)	0.667**	0.902**	0.906**	0.901**						
2012年10月的保存率 Survival rate in Oct. 2012 (%)	0.862**	0.595**	0.591**	0.589**	0.729**					
2011年11月的封顶率 Rate of bud-set in Nov. 2011 (%)	0.616**	0.535**	0.529**	0.537**	0.612**	0.769**				
2012年10月的封顶率 Rate of bud-set in Oct. 2012 (%)	0.869**	0.534**	0.526**	0.523**	0.662**	0.984**	0.758**			
黄苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	-0.268	-0.430*	-0.410*	-0.421*	-0.451*	-0.377**	-0.712**	-0.372		
绿苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	0.859**	0.705**	0.683**	0.692**	0.716**	0.865**	0.674**	-0.859**	-0.376	
紫苗比例 Proportion of purple seedlings (%)	-0.573**	-0.292	-0.289	-0.288	-0.285	-0.486*	-0.021	-0.485*	-0.503*	-0.612**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表5 苗期14个指标与地理因子之间的皮尔逊相关分析

Table 5 Pearson correlation between 14 indices and geographical factors at seedling stage

性状 Character	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Elevation
出苗率 Germination rate (%)	0.529**	0.508**	-0.414**
2011年8月的保存率 Survival rate in Aug. 2011 (%)	0.276**	0.266**	-0.106
2011年9月的保存率 Survival rate in Sept. 2011 (%)	0.266**	0.246*	-0.091
2011年11月的保存率 Survival rate in Nov. 2011 (%)	0.263**	0.247*	-0.096
一年生苗越冬保存率 Winter survival rate of one-year old seedlings (%)	0.343**	0.286*	-0.098
2012年10月的保存率 Survival rate in Oct. 2012 (%)	0.783**	0.699**	-0.460**
2011年11月的封顶率 Rate of bud-set in Nov. 2011 (%)	0.743**	0.466**	-0.148
2012年10月的封顶率 Rate of bud-set in Oct. 2012 (%)	0.840**	0.756**	-0.538**
黄苗比例 Proportion of yellow seedlings (%)	-0.463**	-0.212*	-0.084
绿苗比例 Proportion of green seedlings (%)	0.645**	0.649**	-0.440**
紫苗比例 Proportion of purple seedlings (%)	-0.178	-0.416**	0.494**
苗高 Seedling height (cm)	0.212**	0.117**	-0.104**
苗冠高 Crown height of seedling (cm)	0.179**	0.077*	-0.069*
地径 Ground diameter (mm)	0.050	0.182**	-0.232**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

负相关外, 其余指标均与经度呈显著或极显著正相关, 其中, 出苗率、2012年10月的保存率、2012年的封顶率及绿苗比例与经度的相关系数超过了0.5, 其余指标与经度的相关系数值在0.077–0.466之间, 紫苗比例和地径这两个与纬度相关性很低的指标, 在经度上呈连续变异状态。

14个指标中, 2011年的各月保存率、越冬保存率、封顶率及黄苗比例与海拔的相关性较弱, 相关系数值在0.08–0.15之间, 其余指标则与海拔呈显著或极显著相关关系, 值得注意的是, 2012年10月的保存率和封顶率及紫苗比例与海拔的相关系数值都相对较大, 分别为 $r = -0.460$ ($p < 0.01$)、 $r = -0.538$ ($p < 0.01$)、 $r = 0.494$ ($p < 0.01$)。

3 讨论

3.1 3个种在油松生境下的苗期适应性及生长发育差异

生物的生存、生长和繁衍能力直接决定了生物的适合度, 许多植物可以在成年后忍受大范围的环境变化, 但在种子发芽和幼苗建成阶段对环境要求苛刻(Grubb, 1997; Hobbs & Mooney, 1985)。幼苗生长和存活是检测植物适合度的唯一成分(Campbell & Waser, 2007), 因此, 选择出苗率和生长季各月份的保存率能最直接地体现出物种的苗期适应性; 对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的研究表明, 早秋霜降之前的封顶率与物种对当地环境的适应性密切相关(Nilsson & Walfridsson, 1995; Hurme *et al.*, 1997), 苗木叶色变黄是叶子枯死的表现, 苗木颜色由绿变红或变紫是高山植物对强烈紫外线的防护机制, 起着保护植物的作用(Billings & Mooney, 1968; Day *et al.*, 1996; Singh, 1996; 师生波等, 1998; Woodall & Steward, 1998), 能否对强紫外线做出有效反应也是苗期适应性的方面之一, 所以选择封顶率和苗木颜色变化这两个指标来间接说明不同松种间的适应性差异。

种子的萌发和出苗受到各种外界条件诸如温度、水分、光照、土壤盐碱度等生态因子的影响, 是各种生态因子互作的产物(Heydecker, 1973; 傅家瑞, 1985; Zhongshang, 1988)。某一特定种子的萌发和出苗受制于哪些生态因子因物种和生境而异, 即便是亲缘关系较近的物种, 其种子萌发和出苗所需的环境条件也不尽相同(Harper *et al.*, 1965)。本次试验云南松和高山松出苗率都不到60%, 显著低于油

松。水分是种子萌发的首要条件。云南松自然分布区降水充沛, 湿度较高(毛建丰, 2008; Mao & Wang, 2011), 其种子发芽的最佳温度为19.6 °C、最佳湿度为82.6% (张跃敏等, 2010), 而4月份在油松生境播种时, 由于降水较少湿度偏低, 水分供应不足, 难以满足物质代谢需求造成干旱胁迫, 进而导致种子吸水速率减慢, 最大吸水量减小, 使种子萌发受到抑制; 再加上本次试验地——平泉4月份平均温度较低, 抑制了种子内部物质的代谢和酶活性, 因而导致云南松出苗率最低。高山松对干湿的需求居于亲本种之间, 在热量上, 表现出较低的热积温和最大的昼夜温差, 除了在水热因子上区别于油松生境外, 青藏高原的极端生境还体现在较高的土壤有机碳含量、最高的霜日频率, 低的土壤pH和水汽压等方面(Mao & Wang, 2011), 因此, 导致高山松出苗率较低的原因可能是多方面的, 是各种生态因子综合互作的结果。相比之下, 油松在其本土生境下, 在各种生态因子上占有绝对的适应性优势, 大大提高了种间竞争力, 因此, 出苗率(74.05%)显著高于其他两个种。

一年生苗各月保存率的试验结果比较一致, 均为油松最高, 高山松居中, 云南松最低(表2)。在北纬地带, 秋季日照变短可诱导树木形成顶芽以增强物种在冬天的抗寒性(Jackson, 2009)。相关分析表明封顶率与各月份保存率之间存在极显著的正相关关系(表4), 2011年的封顶率油松居于最高值, 高山松居中, 云南松没有或少量封顶, 这与它们在保存率上的变化趋势相一致。2012年10月的保存率和封顶率调查显示(表2; 图1), 油松的保存率和封顶率分别达到了60%和80%以上, 高山松只有马尔康(MKpd)和理县(LXpd)两个种群的苗木存活且大部分苗木都出现封顶, 保存率仅为18%, 而云南松的存活率几乎为0, 这充分反映出油松和高山松幼苗在早霜到来前的及时封顶对其生存起到了至关重要的作用。所以从直接体现苗木适应性的指标——出苗率和保存率上可以看出, 油松和高山松在油松生境下的苗期适合度高于云南松。

苗木封顶是树木停止生长的标志, 同时也是树木完好过冬的重要条件。苗木停止生长以及一系列与抗寒性有关的性状的出现都是由光照时间的缩短和温度降低而引发的(Savolainen *et al.*, 2004)。对落叶松(*Larix gmelinii*)的研究显示: 长光照可促进

落叶松苗木的生长,短光照诱导苗木停止生长、形成顶芽和进入休眠(卢振元,1983)。本试验一年生幼苗的封顶率以油松最高(91.43%),云南松最低(10.93%),高山松(70.91%)居中。油松幼苗在其本土生境下,正常的光周期和适当范围的降温保证了油松在霜降到来之前及时封顶并为安全越冬做好准备;云南松由南向北移植到油松生境,由于纬度升高,入秋以后日照缩短、温度降低,加之秋季霜降灾害频发,从而引起云南松发育停止或减缓,但在我们的观察中,大多数一年生云南松苗木到11月底还没有封顶的迹象,并且该树种中黄化苗的比例(43.14%)居3个树种之首,可以推测油松生境下的短日照可能维持了云南松的生长,未封顶的云南松在冬季依然处于生长状态,没有形成有效的防御冬季寒冷逆境的保护机制,导致针叶枯黄并最终没有保留下二年生苗木。一年生的高山松在油松生境下则有较高的封顶率,虽然被移植到更高的纬度,但由于高山松所处的高海拔生境本身的温度较低,且霜降灾害频发,所以并未表现出太多的不适应,封顶率也比较高。

随着秋冬季的来临,苗木逐渐停止生长,颜色呈现出绿、黄、紫3种明显的分化。对苗木颜色变化的调查结果(表2;图1)显示:油松绿苗比例(54.35%)最高,云南松黄苗比例(43.14%)最高,高山松紫苗比例(78.84%)最高。3个种在这些指标上的差异也间接反映出它们在油松生境下的不同适应性。相比云南松和高山松,油松在其本土生境下有最高的绿苗比例和较高的紫苗比例,约54%的油松幼苗在11月底仍呈现绿色,约43%呈现出紫色,这表明水热因子、土壤条件等各种生态因子能够维持油松的正常生长和光合作用等各种生理活动,也反映了幼苗在该生境下的良好适应性;苗木顶端变黄,是叶子枯萎的先兆,云南松在这一性状上的表现显著高于其他两个种,达到43%之多,如前所述,这可能与较低的封顶率密切相关;紫外线是决定很多植物分布的一个重要因子,植物主要是利用长波光中的可见光进行光合作用,紫外光(属于短波光)对植物有抑制作用(潘红丽等,2009)。在紫苗比例上,高山松(78.84%)表现出超亲优势,云南松(47.43%)也略高于油松(43.35%)。一般来说,随着海拔梯度的升高,光照强度增加,紫外辐射增强。当高山松被移植到油松生境后,紫外辐射虽不如高原

生境强烈,但由于高山松长期生活在高海拔地区,长期的紫外辐射使得高山松对紫外线产生的逆境胁迫作用更敏感,因此紫苗比例最高。

植物生长的环境条件直接影响到植物的生长发育。油松的苗高和苗冠高在3个种中居于最大值,地径居中(2.49 mm)且与最大值云南松(2.50 mm)无显著差异,这可能是由于本土生境下的降水、温度、光照、土壤条件等各种生态因子均能满足和维持油松幼苗的生长发育以及光合作用等各项生理活动,因而使得该树种幼苗的生长发育状况较其他两个树种要好;云南松的苗高和苗冠高最小,但地径最大,这可能是由于云南松主要分布在降水量高的湿润地域,而油松生境降水量低、较为干旱(毛建丰,2008),由南向北的移植伴随着的水分亏缺限制了云南松的光合作用,进而导致其生长发育受阻,同时,水分亏缺也使得云南松形成发达粗壮的根系,以抵抗由此造成的逆境伤害作用,相对提高了云南松的存活率。

3.2 生态因子对3个种适应性及生长发育状况的影响

经度、纬度和海拔3个生态因子包括了温度、湿度、光照等诸多环境因子的剧烈变化,对植物生理生态适应性和生长发育产生影响。Mao和Wang(2011)对高山松特殊生境的研究表明,3个种之间已经发生了明显的生态分歧,根据水热、土壤、大气和太阳辐射因子,将412个种源明显聚为3类,并且与3个种的分布区相一致。由表5所显示的各性状与气候因子的相关关系可以看出:3个种多个种群在适应性指标和生长性状指标上均表现为经纬双向的连续变异模式,但在垂直方向的变异不同,前者在垂直方向上的变异较弱,而后者在垂直方向上亦表现出较强的变异,这种变异模式实际上反映了各地理种源对干湿、冷暖因子需求量上的渐变,因为一个地点的地理坐标代表了当地特定的气候条件。随着高山松和云南松被移植到相对干燥、少雨的油松生境,伴随而来的各种水热因子、土壤条件等各种生态因子的变化,导致了3个松种在各自调查指标上的差异。其中,水分和光照是分别影响高山松和云南松出苗率和封顶率的主要因素,光照包括光强、光周期以及光质则是影响3个树种苗木颜色变化的主要因素。

3.3 结论

综上所述,油松在大部分适应性性状和3个生

长发育性状上均表现最好, 在本土生境下, 油松以占据最适合的生态位点和自然资源来提高种间竞争力。云南松在大部分指标上均处于劣势, 过低的封顶率导致其黄苗比例最高, 表现出对冬季低温、干燥环境的不适应, 另一方面, 它可能也通过形成粗壮发达的根系来降低逆境伤害以相对提高种间竞争力。高山松除了在紫苗比例上表现出超亲优势外, 大部分性状居于亲本种之间。此外, 高山松不同种群间的适应性差异也较明显, 位于青藏高原东北部的祖先种群(MKpd、LXpd)比位于青藏高原西部的种群(CYpd、PLpd、NYpd、YLpd)及东南部的康定种群(KDpd)具有较高的出苗率、各月保存率、封顶率及绿苗比例, 具有在油松生境下发展的潜力。基于单亲遗传的叶绿体和线粒体的分子标记群体遗传学研究表明: 高山松可能起源于青藏高原东南缘, 随后向西扩张到青藏高原西部, 沿此进化路线遗传多样性显著降低并出现一系列稀有等位基因, 高山松分布区东北部的祖先种群受到过大量油松花粉的回交渐渗, 而其他种群则主要受到云南松花粉流的影响(Wang *et al.*, 2011), 因此该地区的高山松种群在油松生境下所表现出的良好适应性和生长发育可能与其丰富的遗传多样性、独特的遗传组成及核质互作效应有关。这些结果表明: 在幼苗建成阶段, 在油松生境下杂种高山松与其亲本种在适应性上已经有明显差异, 且处于亲本种间位置; 高山松具有较宽的遗传适应性基础, 虽然不同种群间的适应性存在差异, 但从在油松分布区有一定的适应性看, 可以间接说明油松是其亲本来源, 另外从云南松不能适应油松生境看, 说明其适应性遗传基础较窄。此外, 种内群体间所表现出的不同程度的差异是种及杂种适应性进化的基础。

虽然在苗期试验中已观察到3个种间两类性状上存在大量的变异, 为了更准确地反映3个种在油松生境下的生存状态, 我们还将对苗木各类性状进行长期的观察。本研究利用野外试验证据, 对比了同倍性杂交种高山松与其亲本种间在油松生境下的适应性和生长发育特点, 揭示出体现3个树种各自独特适应性的苗期性状, 对高山松同倍性杂交成种机制的研究具有重要的参考价值, 同时也为高山松和云南松向油松生境的引种试验提供了有效的参考数据。

基金项目 国家自然科学基金(31070591)。

致谢 感谢平泉县国有七沟林场的工作人员在苗期管理工作中给予的帮助。

参考文献

- Aronold ML, Hondges SA (1995). Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2), 67–71.
- Billings WD, Mooney HA (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews*, 43, 481–529.
- Buerkle CA, Morris RJ, Asmussen MA, Rieseberg LH (2000). The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity*, 84, 441–451.
- Campbell DR, Waser NM (2007). Evolutionary dynamics of an *Ipomopsis* hybrid zone: confronting models with lifetime fitness data. *The American Naturalist*, 169, 298–310.
- Day TA, Howells BW, Ruhland CT (1996). Changes in growth and pigment concentrations with leaf age in pea under modulate UV-B radiation field treatment. *Plant, Cell & Environment*, 19, 101–108.
- Fu JR (1985). *Seed Physiology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅家瑞 (1985). 种子生理. 科学出版社, 北京.]
- Gross BL, Rieseberg LH (2005). The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. *Journal of Heredity*, 96, 241–252.
- Grubb PJ (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Reviews*, 52, 107–145.
- Guan ZT (1981). Fundamental features of the distribution of Coniferae in Sichuan. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 19, 393–407. (in Chinese with English abstract) [管中天 (1981). 四川松杉类植物分布的基本特征. 植物分类学报, 19, 393–407.]
- Harper JT, Williams JT, Sagar GR (1965). The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology*, 53, 273–286.
- Heydecker W (1973). *Seed Ecology*. Butterworths, London.
- Hobbs RJ, Mooney HA (1985). Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia*, 67, 342–351.
- Hurme P, Repo T, Savolainen O, Pääkkönen T (1997). Climatic adaptation of bud set and frost hardiness in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 716–723.

- Jackson SD (2009). Plant responses to photoperiod. *New Phytologist*, 181, 517–531.
- Liu ZL, Zhang D, Hong DY, Wang XR (2003a). Chromosomal localization of 5S and 18S-5. 8S-25S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization. *Theoretical and Applied Genetics*, 106, 198–204.
- Liu ZL, Zhang D, Wang XQ, Ma XF, Wang XR (2003b). Intra-genomic and interspecific 5S rDNA sequence variation in five Asian pines. *American Journal of Botany*, 90, 17–24.
- Lu ZY (1983). The relationship between the photoperiod and bud-set of Dahurian Larch (*Larix gmelinii* Rupr.) seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 19, 322–326. (in Chinese) [卢振元 (1983). 兴安落叶松幼苗早封顶与光周期的关系. 林业科学, 19, 322–326.]
- Ma F, Zhao CM, Milne R, Ji MF, Chen LT, Liu JQ (2010). Enhanced drought-tolerance in the homoploid hybrid species *Pinus densata*: implication for its habitat divergence from two progenitors. *New Phytologist*, 185, 204–216.
- Mao JF (2008). *Ecological Genetics of the Homoploid Hybrid Speciation in Pinus densata*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 40–41. (in Chinese with English abstract) [毛建丰 (2008). 高山松同倍性杂交物种形成的生态遗传学研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 40–41.]
- Mao JF, Li Y, Wang XR (2009). Empirical assessment of the reproductive fitness components of the hybrid pine *Pinus densata* on the Tibetan Plateau. *Evolutionary Ecology*, 23, 447–462.
- Mao JF, Wang XR (2011). Distinct niche divergence characterizes the homoploid hybrid speciation of *Pinus densata* on the Tibetan Plateau. *The American Naturalist*, 177(4), 1–16.
- McCarthy EM, Asmussen MA, Anderson WW (1995). A theoretical assessment of recombinational speciation. *Heredity*, 74, 502–509.
- Nilsson JE, Walfridsson EA (1995). Phenological variation among plus-tree clones of *Pinus sylvestris* (L.) in northern Sweden. *Silvae Genetica*, 44, 20–28.
- Pan HL, Li MH, Cai XH, Wu J, Du Z, Liu XL (2009). Responses of growth and ecophysiology of plants to altitude. *Ecology and Environmental Sciences*, 18, 722–730. (in Chinese with English abstract) [潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良 (2009). 高海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. 生态环境学报, 18, 722–730.]
- Rieseberg LH (1991). Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. *American Journal of Botany*, 78, 1218–1237.
- Rieseberg LH (1997). Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 359–389.
- Savolainen O, Bokma F, García-Gil R, Komulainen P, Repo T (2004). Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197, 79–89.
- Shi SB, Ben GY, Han F (1998). Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions. *Acta Phytocological Sinica*, 23, 529–535. (in Chinese with English abstract) [师生波, 贲桂英, 韩发 (1998). 不同海拔地区紫外线B辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析. 植物生态学报, 23, 529–535.]
- Singh A (1996). Growth, physiological and biochemical responses of three tropical legumes to enhanced UV-B radiation. *Canadian Journal of Botany*, 74, 135–139.
- Song BH, Wang XQ, Wang XR, Ding KY, Hong DY (2003). Cytoplasmic composition in *Pinus densata* and population establishment of the diploid hybrid pine. *Molecular Ecology*, 12, 2995–3001.
- Song BH, Wang XQ, Wang XR, Sun LJ, Hong DY, Peng PH (2002). Maternal lineages of *Pinus densata*, a diploid hybrid. *Molecular Ecology*, 11, 1057–1063.
- Szmidt AE, Wang XR (1993). Molecular systematics and genetic differentiation of *Pinus sylvestris* (L.) and *P. densiflora* (Sieb. Et Zucc.). *Theoretical and Applied Genetics*, 86, 159–165.
- Wang BS, Mao JF, Gao J, Zhao W, Wang XR (2011). Colonization of the Tibetan Plateau by the homoploid hybrid pine *Pinus densata*. *Molecular Ecology*, 20, 3796–3811.
- Wang XR, Szmidt AE (1990). Evolutionary analysis of *Pinus densata* (Masters), a putative tertiary hybrid. 2. A study using species-specific chloroplast DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, 641–647.
- Wang XR, Szmidt AE, Lewandowski A, Wang ZR (1990). Evolutionary analysis of *Pinus densata* Masters, a putative tertiary hybrid. 1. Allozyme variation. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, 635–640.
- Wang XR, Szmidt AE, Savolainen O (2001). Genetic composi-

- tion and diploid hybrid speciation of a high mountain pine, *Pinus densata*, native to the Tibetan Plateau. *Genetics*, 159, 337–346.
- Woodall GS, Steward GR (1998). Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of *Syzygium*? *Journal of Experimental Botany*, 49, 1447–1450.
- Wu ZL (1956). The taxonomic revision and phytogeographical study of Chinese pines. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 5, 131–163. (in Chinese) [吴中伦 (1956). 中国松属的分类与分布. 植物分类学报, 5, 131–163.]
- Zhang YM, Li GQ, Li LF, Liu DY, Zhao MC (2010). The effect of temperature and humidity on seed germination of *Pinus yunnanensis*. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (4), 1–4. (in Chinese with English abstract) [张跃敏, 李根前, 李莲芳, 刘代艺, 赵敏冲 (2010). 温度和湿度对云南松种子发芽的影响. 陕西林业科技, (4), 1–4.]
- Zheng WJ (1983). *Woody Flora of China* Volume I. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [郑万钧 (1983). 中国树木志: 第一卷. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhongshang B (1988). *Germination Physiology*. Translated by Ma YB. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [Zhongshang B (1988). 发芽生理学. 马云彬, 译. 中国农业出版社, 北京.]

特邀编委: 赵长明 责任编辑: 李 敏