

陕西子午岭林区人工油松幼树的表型多样性*

王 贤 王孝安** 朱云云 邓美皎

(陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119)

摘 要 为研究陕西子午岭马栏林区人工油松(*Pinus tabulaeformis*)幼树的表型变异特征,选取种植于草地、灌木丛、白桦(*Betula platyphylla*)林、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林的4种人工油松幼树种群,对其针叶及枝条的表型性状进行分析。结果表明:人工油松幼树种群的7个表型性状(针叶长度、宽度、厚度、长宽比及当年生枝条的长度、基径、着生针叶数)在种群内及种群间都存在极显著差异;种群间平均表型分化系数为72.88%,大于种群内的27.12%,表明种群间变异是油松幼树表型变异的主要部分,不同种群所处的环境差异是油松幼树表型变异的主要原因;表型性状的平均变异系数为19.74%,性状离散程度居中;相关性分析表明,叶长与叶宽不相关,其他性状间均存在显著的相关关系;表型性状的聚类分析将4种人工油松幼树种群划分为3类。

关键词 表型性状; 表型分化; 环境差异; 人工种群; 聚类分析

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)11-3050-07

Phenotypic diversity in artificial sapling populations of *Pinus tabulaeformis* in Ziwuling Mountain. WANG Xian, WANG Xiao-an**, ZHU Yun-yun, DENG Mei-jiao (College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China). Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(11): 3050–3056.

Abstract: The phenotypic traits of needles and branches from four artificial sapling populations of *Pinus tabulaeformis* were investigated in Ziwuling Mountain of Shaanxi Province, China. The saplings were planted in grassland, shrub land, under *Betula platyphylla* stand and *Quercus wutaishanica* stand. Remarkably significant differences existed in seven studied phenotypic traits (i.e. needle length, needle width, needle thickness, the length/width ratio of needles, length and diameter of current-year branches, and the number of needles) both within and among populations. As suggested by the phenotypic differentiation coefficient (V_{ST}), the majority of phenotypic variation occurred among populations (72.88%) rather than within populations (27.12%), implying that this pattern of phenotypic variation could be largely explained by the environmental factors. There occurred a moderate dispersion degree of phenotypic traits with the mean variation coefficient (CV) of 19.74%. Significant associations were detected between any two of the phenotypic traits, except for the association between needle length and width. According to the cluster analysis, the four artificial sapling populations of *P. tabulaeformis* could be divided into three groups.

Key words: phenotypic traits; phenotypic differentiation; environmental variation; artificial population; cluster analysis.

生物种内不同种群之间或者同一种群不同个体之间都存在差异,因为在表型和基因型之间存在基因表达、调控、个体发育等复杂的中间环节(时明芝等,2005)。植物表型反映了基因型对环境变化的

适应,在长期的压力选择中发生不可逆变化,经稳定遗传后产生新表型,因此表型变异往往在适应和进化上有重要意义(Pigliucci *et al.*, 2006)。在植物群落中,植物相互之间及其与生境之间存在复杂的联系,结合群体间生存环境的差异,研究植物表型性状的差异,有助于了解环境因子对物种形态作用的程度及方式,揭示自然因素在物种的生态适应和分化过程中的作用(杨继,1991)。表型变异既反映了生

* 陕西师范大学中央高校基本科研业务费专项资金项目(GK201503044)资助。

** 通讯作者 E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

收稿日期: 2015-04-14 接受日期: 2015-07-29

物对环境特性的适应,又体现了遗传多样性。因此,利用植物的表型性状来研究植物种群之间的差异也是一种有效的方法。

对于特定的物种或种群,通过了解其植物个体由环境因素所引起的表型变异来揭示其对环境变化的响应(Nicotra *et al.*, 2010)。通过表型性状指标的研究,揭示种群的遗传结构及变异规律,从而为植物的遗传改良(李因刚等, 2014)、资源保护及驯化研究(Ayele *et al.*, 2011)奠定基础。就本文研究区域而言,关于油松(*Pinus tabulaeformis*)人工林的研究主要涉及冠层特性(郭华等, 2005)、碳密度分配(孟蕾等, 2010; 杨玉姣等, 2014)、群落结构(王梅等, 2009)、林下物种多样性的多尺度格局(王世雄等, 2014)、幼苗存活状况(刘史力等, 2013)、土壤种子库特征(熊楚翘等, 2009)及土壤物理性质(张希彪等, 2006)等。为了揭示黄土高原子午岭林区同龄人工油松幼树种群的表型性状变异及其与生境间的关系,本研究以种植于草地、灌木丛、白桦(*Betula platyphylla*)林下、辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林下的4种人工油松幼树种群为研究对象,通过比较分析人工油松幼树针叶和枝条的7个表型性状(针叶长度、宽度、厚度、长宽比及当年生枝条的长度、基径、着生针叶数)的差异及其形成原因,以期阐明以下问题:(1)不同生境条件下人工油松幼树种群表型性状的变异特征,(2)通过对比4种不同生境下人工油松幼树表型性状的差异,揭示该区人工油松幼树对不同生境的生长适应性,进一步为子午岭地区人工油松林的种植和当地阔叶林的改造、植被恢复和抚育提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本文研究区位于子午岭南端,陕西省旬邑县东部马栏林区,是黄土高原森林植被覆盖率最大的林区之一,处于108°27' E—108°52' E, 35°9' N—35°33' N。该区属暖温带半湿润区,年平均降水量580 mm,年平均气温7.4~8.5℃,无霜期140~160 d。光照充足,湿热同期,有利于树木生长,但降水季节分布不均,旱涝期间,易出现春旱和伏旱,影响树木种子的发芽和造林成活率,对森林更新有所影响(刘立品, 1998)。该区成土母质为风积黄土,厚度不一,结构疏松。

马栏林区植被类型复杂,林区内天然分布有辽

东栎林、油松林、白桦林、山杨(*Populus davidiana*)林等,林下灌木植物主要有胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)等,以及以禾本科植物、苔草类(*Carex* spp.)和蒿类(*Artemisia* spp.)等为主的草本植物(汪超等, 2006)。为改善当地的森林结构,加大绿化强度,自20世纪60年代开始,该地区大面积种植以油松和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)为主的人工林群落(范玮熠等, 2014),且种植于不同的林地,希望形成混交林或人工林纯林。其中以油松为主的人工林,现已遍及整个林区。该区曾于2008年春在草地、灌木丛、白桦(*Betula platyphylla*)林和辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林种植了一批同源2年生油松幼苗,以期构建人工油松纯林和针阔混交林,经过6年的自然生长,已形成4种同龄的油松幼树种群,为该项研究提供了理想场地。

1.2 野外调查与材料采集

在对子午岭林区全面调查的基础上,野外调查于2014年8月进行,在2008年种植于草地、灌木丛、白桦林下和辽东栎林下的4种人工油松幼树典型种群分布区域设置研究样地。在每种样地内随机设置3个10 m×10 m的样方,统计样方内人工油松幼树的株数,在每个样方内随机选取生长正常、无病虫害的油松幼树5株,在树冠上部选取3枝2年生枝上的当年生枝条,在灌木丛、白桦林、辽东栎林下生境中的油松幼树大多数有3枝2年生枝上的当年生枝条,则采集3枝,同时为了保证取样的一致性,草地生境中则在东、南、北3个方位各取1个枝条。在每个枝条中上部采集完整、无病虫害的针叶10束,同时测量所选的3枝当年生枝条的长度和基径,记录其上着生的针叶数量。

1.3 性状测定

Shi等(2013)认为,油松的1束针叶可合并看作1个圆柱体,参照其测量方法,用0~150 mm电子游标卡尺测定针叶的长度,在每个针叶的1/4、1/2、3/4处测针叶的宽度和厚度,取3处的平均值作为针叶的宽度和厚度。每个枝条测定10束针叶,将针叶长度、宽度、厚度、长宽比及当年生枝条的长度、基径、着生针叶数7个性状组成其表型性状。

1.4 分析方法

应用SPSS 19.0对油松幼树种群的7个性状进行嵌套设计的方差分析,相关分析及聚类分析。

表型分化系数(V_{ST})是描述性状种群间平均方

差占种群间种群内合计方差的比值,其数值可近似揭示种群间分化程度的大小(顾万春,2004)。根据葛颂等(1988)的方法计算,其公式为:

$$V_{st}(\%) = [\delta_{vs}^2 / (\delta_{vs}^2 + \delta_s^2)] \times 100$$

式中, δ_{vs}^2 为种群间方差分量, δ_s^2 为种群内方差分量。

变异系数可表明性状值的离散性特征,变异系数越大,表明该性状离散程度越大。其计算公式为:

$$CV(\%) = \sigma / \mu \times 100$$

式中, σ 为标准差, μ 为平均值。

2 结果与分析

2.1 种群内与种群间的形态变异

4种不同生境条件下,人工油松幼树种群的7个表型性状在种群间差异显著(表1)。针叶性状方面:针叶长、针叶长宽比的均值是白桦林下种群最大,灌木种群最小;叶宽、叶厚的均值从大到小则是草地种群、灌木种群、辽东栎林下种群、白桦林下种群。当年生枝条性状方面:枝条长度、基径、着生针叶数量3个性状的最大值均为草地种群,白桦林下种群均值最小。

通过对油松幼树针叶、枝条的7个表型性状进行方差分析得知,油松幼树的7个表型性状在种群内和种群间差异都极显著($P<0.01$)(表2)。

调查发现,针叶和当年生枝条的表型性状主要

受光照的影响,草地光照充足,灌木丛中油松幼树与灌木进行光竞争,而两种林下的光照较弱,随着光照强度的变化,其针叶长而窄,并且针叶较薄;随着光照强度的减弱,当年生枝条的各性状均逐渐减小。

2.2 人工油松种群的表型分化

人工油松幼树7个性状的表型分化系数变化范围为40.92%~91.69%,其最大的性状针叶长宽比是最小性状针叶宽的2倍多(表3)。油松幼树7个表型性状种群间的平均表型分化系数为72.88%,大于种群内的27.12%。除针叶宽的表型分化系数小于50%,以种群内变异为主,其余6个性状均以种群间变异为主,这表明种群间变异是油松幼树表型变异的主要来源,不同种群所处的环境条件差异是造成油松幼树表型变异的主要原因。

2.3 人工油松种群的形态变异特征

人工油松幼树7个表型性状的平均变异系数(CV)为19.74%,其变化范围为11.46%~33.09%(表4)。针叶性状、当年生枝条性状的平均变异系数分别为13.87%和27.57%,针叶性状的离散程度小,而当年生枝条性状的离散程度则较大,表明生境条件的差异对当年生枝条的影响较大。

同一性状在不同的生境间变异程度不同,生境条件的不同会导致人工油松幼树种群的表型性状存在差异。通过比较不同种群的平均变异系数可知,

表 1 4 种人工油松种群的 7 个表型性状

Table 1 Seven phenotypic traits of four artificial *Pinus tabuliformis* populations

表型性状	草地生境	灌木生境	白桦林下	辽东栎林下
叶长(mm)	96.90±15.03 b	86.83±12.72 c	121.84±16.49 a	120.02±17.14 a
叶宽(mm)	1.29±0.12 a	1.17±0.17 b	1.05±0.13 d	1.07±0.11 c
叶厚(mm)	0.69±0.09 a	0.60±0.10 b	0.44±0.10 d	0.45±0.05 c
长宽比	75.19±10.62 c	75.11±11.56 c	116.19±13.30 a	112.11±15.50 b
枝条长度(cm)	32.58±5.43 a	23.52±8.39 b	13.68±4.95 d	17.08±5.67 c
枝条基径(mm)	8.50±1.31 a	6.93±1.88 b	4.06±0.73 d	4.59±0.74 c
针叶数量(束)	200.87±47.67 a	136.09±55.83 b	47.56±16.82 c	59.69±19.25 c

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

表 2 人工油松表型性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of phenotypic traits of artificial *Pinus tabuliformis*

表型性状	均方			F 值	
	种群间	种群内	随机误差	种群间	种群内
叶长	134330.893	4087.097	208.091	645.538 **	19.641 **
叶宽	5.276	0.476	0.014	379.888 **	34.274 **
叶厚	6.754	0.183	0.006	1115.402 **	30.232 **
长宽比	228771.368	1528.862	155.409	1472.057 **	9.838 **
枝条长度	3110.783	117.903	32.312	96.273 **	3.649 **
枝条基径	192.875	3.903	1.385	139.243 **	2.818 **
针叶数量	230452.317	4181.510	1279.694	180.084 **	3.268 **

** $P<0.01$, * $P<0.05$ 。下同。

表 3 人工油松种群表型性状的方差分量及表型分化系数
Table 3 Variance component and phenotypic differentiation coefficient of phenotypic traits of artificial *Pinus tabulaeformis* populations

表型性状	方差分量		方差分量百分比(%)		表型分化系数(%)
	种群间	种群内	种群间	种群内	
叶长	289.431	129.300	46.17	20.63	69.12
叶宽	0.011	0.015	22.62	38.44	40.92
叶厚	0.015	0.006	55.10	22.26	71.22
长宽比	504.983	45.782	71.51	6.48	91.69
枝条长度	66.508	28.530	52.22	22.40	69.98
枝条基径	4.199	0.839	65.37	13.07	83.34
针叶数量	5028.240	967.272	69.11	13.30	83.87
平均	-	-	55.16	19.51	72.88

表 4 人工油松幼树表型性状的变异系数(%)
Table 4 Variation coefficient of phenotypic traits of artificial *Pinus tabulaeformis* saplings

表型性状	草地生境	灌木生境	白桦林下	辽东栎林下	平均值
叶长	15.51	14.65	13.53	14.28	14.49
叶宽	9.39	14.04	11.92	10.47	11.46
叶厚	13.15	16.23	21.89	12.04	15.83
长宽比	14.13	15.39	11.44	13.82	13.70
枝条长度	16.66	35.67	36.17	33.21	30.43
枝条基径	15.44	27.16	18.03	16.11	19.18
针叶数量	23.73	41.02	35.36	32.25	33.09
平均值	15.43	23.45	21.19	18.88	19.74

表 5 油松幼树表型性状的 Pearson 相关分析
Table 5 Pearson correlation analysis of phenotypic traits of artificial *Pinus tabulaeformis* saplings

表型性状	叶长	叶宽	叶厚	长宽比	枝条长度	枝条基径
叶宽	0.007					
叶厚	-0.287 **	0.809 **				
长宽比	0.818 **	-0.548 **	-0.673 **			
枝条长度	-0.358 **	0.573 **	0.616 **	-0.584 **		
枝条基径	-0.426 **	0.625 **	0.705 **	-0.668 **	0.904 **	
针叶数量	-0.524 **	0.512 **	0.672 **	-0.689 **	0.908 **	0.918 **

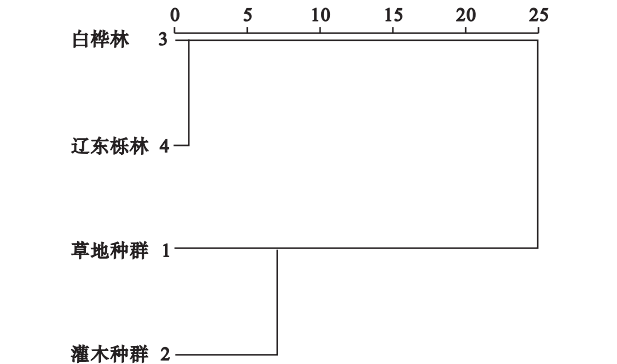


图 1 油松幼树表型性状聚类分析树状图
Fig.1 Cluster analysis dendrogram of phenotypic traits of *Pinus tabulaeformis* saplings

4 个人工油松幼树种群从大到小顺序为:灌木种群(23.45%)>白桦林下种群(21.19%)>辽东栎林下种群(18.88%)>草地种群(15.43%),表明草地种群的表型性状稳定性较高,可能由于草地生境资源分布均匀,种群所处的环境一致性较高,则表型变异幅度较小;而处于灌木丛中的油松幼树,其与周围灌木丛存在着光、水分、资源等的竞争,环境异质性高,则表型变异相对比较丰富。

2.4 人工油松幼树性状间的相关分析

从人工油松幼树各表型性状的 Pearson 相关分析结果可知(表 5),针叶性状间相关性系数较大的是针叶长与针叶长宽比(0.818),针叶宽与针叶厚(0.809),针叶长宽比与针叶宽、针叶厚呈极显著负相关,但相关系数不大;当年生枝条长度与当年生枝条基径、当年生枝条着生针叶数量极显著正相关,相关系数分别为 0.904 和 0.908;当年生枝条基径与当年生枝条着生针叶数量呈极显著正相关,相关系数为 0.918。总体而言,针叶的长、宽、厚表现出复杂的相关关系,针叶厚度的大小影响针叶的长和宽;当年生枝条各性状之间存在极显著的正相关,且相关系数>0.900。

2.5 人工油松种群表型的聚类分析

对人工油松种群的 7 个表型性状采用平方欧式距离,组间联接的方法进行聚类分析(图 1),结果表明:以欧式平方距离 5 为阈值,4 个人工油松幼树种群可划分为 3 类,其中白桦林下种群与辽东栎林下种群聚成一类,草地种群与灌木种群各自单独成一类。

3 讨 论

3.1 人工油松幼树种群表型变异来源

通过对子午岭林区 4 个同龄人工油松幼树种群的 7 个表型性状分析发现,人工油松幼树的表型性

状在种群内及种群间差异都极显著($P < 0.01$)。人工油松幼树的平均表型分化系数为 72.88%, 其中针叶、枝条性状的平均表型分化系数分别为 68.24% 和 79.06%, 7 个表型性状的变化范围在 40.92% ~ 91.69%。相比于其他针叶树种, 油松幼树的平均表型分化系数高于红松(*P. koraiensis*) (22.07%) (张恒庆等, 1999)、白皮松(*P. bungeana*) (22.8%) (李斌等, 2002)、长白落叶松(*Larix olgensis*) (26.2%) (张含国等, 1995) 和青海云杉(*Picea crassifolia*) (27.18%) (王娅丽等, 2008), 同时高于梭梭(*Haloxylon ammodendron*) (56.3%) (Shen *et al.*, 2015)、苦苏花(*Hagenia abyssinica*) (种群间变异最大占 34.1%) (Ayele *et al.*, 2011)、无患子(*Sapindus mukorossi*) (62.21%) (刁松峰等, 2014)、浙江楠(*Phoebe chekiangensis*) (41.43%) 等阔叶树种, 说明油松幼树的表型分化处于高水平。高水平的遗传变异可以提高生物忍耐并适应生物或非生物环境变化的能力, 这种遗传变异决定了植物感知环境变化的能力, 从而在表型上产生变化(Nicotra *et al.*, 2010)。人工油松幼树种群间变异占 72.88%, 种群内占 27.12%, 表明人工油松幼树种群表型变异的来源是种群间, 这与刘雨等(2011)对杜松(*Juniperus rigida*) (66.63%) 的研究结果相接近。物种在种群间的分化可能是通过不同的自然选择或通过距离隔离形成的(Nattero *et al.*, 2011), 种群间的变异反映了地理、生殖上的变异, 是生物种内多样性的重要组成部分(Daniel *et al.*, 1989)。油松多被应用于人工造林, 由于人为种植于不同的生境而导致种群分布出现不连续状态, 生境存在片段化现象而出现地理隔离, 从而加速了种群间的分化。生物种群内的变异决定群体的稳定性, 种群间的变异则真正反映了种群在不同环境中的适应情况, 它的值越大, 则该生物适应环境越广(庞广昌等, 1995), 表明人工油松幼树适应环境能力强, 适应范围广, 这也是油松可能作为黄土高原造林树种的主要原因。

3.2 人工油松幼树种群的表型变异特征

人工油松幼树种群的平均变异系数是 19.74%, 7 个表型性状的变化范围在 11.46% ~ 33.09%, 这与刘永红等(2010)对油松种实性状的表型多样性分析结果相接近, 人工油松的平均变异系数小于杜松(39.05%), 大于川西云杉(*Picea balfouriana*) (15.96%) (辜云杰等, 2009)、白皮松(12.098%) 和青海云杉(10.58%), 说明人工油松幼树种群性状的

离散程度居于中间水平。调查的 4 个人工油松幼树种群, 灌木种群(23.45%) 性状离散程度最大, 该种群与沙棘、葱皮忍冬(*Lonicera ferdinandii*)、冻绿(*Rhamnus utilis*) 等灌木混合生长在一起, 且密度较大, 由于灌木丛中不同种的生长特性不同, 灌丛个体间的差异使得油松幼树个体所处的光照、水分、土壤等存在明显的差异及竞争, 因而导致该种群内表型性状的变异幅度较其他种群大, 灌木种群油松幼树的表型变异最为丰富。

变异程度表明物种对不同环境的适应能力, 从而反应油松幼树在不同生境下的适应性。人工油松幼树在生长的过程中, 针叶的生长较为稳定, 随着光照强度的减弱, 其针叶长而窄且薄; 而当年生枝条的生长很容易受生境的影响, 在灌木丛中, 油松与其周围生长的灌木存在着明显的光竞争, 在白桦林下和辽东栎林下, 林下光照较弱, 油松的生长受光照条件的限制, 则很容易受生境环境的影响而产生较大的表型变异。总之, 不同生境下的油松幼树, 由于光照、土壤养分、水分等条件的不同, 要经历不同的表型变异以适应复杂的环境条件, 从而调节自身生长与生境间环境差异的关系。

3.3 人工油松幼树种群表型性状的相关性

人工油松幼树 7 个表型性状的相关性分析表明, 当年生枝条性状与针叶性状间存在极显著的相关关系, 表明不同生境下油松幼树的当年生枝条与针叶性状间存在较强的相关性, 当年生枝条的生长影响针叶的生长发育。分析其原因, 当年生枝条作为针叶着生的基质, 针叶除自身合成有机物外, 还依赖枝条获得生长所需矿质营养以保证自身的正常生长, 则当年生枝条的基径和长度影响都针叶的生长。因此, 针叶长、宽、厚及当年生枝条的性状可作为研究人工油松幼树生长的关键性状。树木的生长受遗传因素与环境因素两方面的作用影响, 人工林树木的生长受环境因素影响较大(郭明辉等, 2009), 调查的 4 种生境下, 随着光照强度的减弱, 当年生枝条的长度与基径逐渐变小, 可能不足以为针叶提供营养物质, 则针叶逐渐变长, 从而可能增大接收光照的表面积以进行光合作用。作为油松幼树营养器官的针叶, 其性状与当年生枝条性状间相关性强, 二者共同促进人工油松幼树的营养生长; 有研究表明枝条直径的大小体现生殖对生长的影响(王仁忠, 2000), 但调查中还未发现油松幼树存在生殖现象, 不同生境下人工油松幼树营养生长与生殖生长的关

系仍需进一步探究。

3.4 人工油松幼树种群的分类

对人工油松幼树种群 7 个表型性状的聚类分析,这 4 个种群可分为 3 类,白桦林下与辽东栎林下种群聚成一类,主要是这两种林下生长环境较为相似,光照较弱是主要原因。调查发现,林下种植的油松幼树长势普遍较差,同龄幼树的长势与草地种群相比相差较大,出现老龄化小树的现象,其原因是油松幼树处于较弱光照时间较长。草地种群光照充足,长势一直较好。灌木种群长势不稳定,可能是油松幼苗初种植时,生长速度不一,加之与周围灌木的竞争逐渐激烈,生物的竞争能力可分为竞争效应(生长并抑制邻体的能力)和竞争反应(忍耐邻体的抑制作用以生存的能力)(Rodríguez-García *et al.*, 2013)。油松幼树与灌木之间的竞争表现在两个方面:一是抑制周围灌木丛生长以加速自身的垂直生长,表现为长势与灌木持平或高于灌木;二是忍耐灌木对其的抑制作用以保证自身的生存,表现为生长于灌木丛之下。

油松对大陆性气候及大气干旱有较强的适应性,生长速度中等,是我国北方地区最主要的造林树种之一(郭华等,2005),研究其人工种群的表型性状,对合理利用和保护其资源有重要意义。本文分析了黄土高原子午岭林区 4 个同龄人工油松幼树种群的表型性状,发现油松种群表型在不同生境变化明显,其变异主要来源于种群间。调查发现,在人工种植油松时所选生境至关重要,草地生境种植的油松长势良好;灌木生境中,油松与周围的灌木存在光、水分、营养等的竞争而长势不稳定;林下油松的生长很大程度上受到光的抑制而长势欠佳。所以在油松的种植和抚育过程中,要适当的砍伐其周围的灌木,或者种植于林窗下,适时剪伐林下枯木和长势不好的灌木,以保证人工油松幼苗和幼树更好的生长发育。本文研究的表型性状的变异对于人工油松的种植和抚育有一定的参考价值,关于人工油松幼树的高生长、生殖力及竞争释放等仍需进一步深入研究。

参考文献

刁松峰,邵文豪,姜景民,等. 2014. 基于种实性状的无患子天然种群表型多样性研究. 生态学报, **34**(6): 1451–1460.

范玮熠,王孝安,郭 华,等. 2014. 陕西子午岭森林群落的物种多样性研究. 陕西师范大学学报: 自然科学版,

42(3): 59–66.

郭明辉,赵西平. 2009. 木材气候学导论. 北京: 科学出版社.

葛 颂,王明庥,陈岳武. 1988. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. 林业科学, **24**(4): 399–409.

辜云杰,罗建勋,吴远伟,等. 2009. 川西云杉天然种群表型多样性. 植物生态学报, **33**(2): 291–301.

顾万春. 2004. 统计遗传学. 北京: 科学出版社.

郭 华,王孝安. 2005. 黄土高原子午岭人工油松林冠层特性研究. 西北植物学报, **25**(7): 1335–1339.

李 斌,顾万春,卢宝明,等. 2002. 白皮松天然种群实性状表型多样性研究. 生物多样性, **10**(2): 181–188.

李因刚,刘新红,马俊伟,等. 2014. 浙江楠种群表型变异. 植物生态学报, **38**(12): 1315–1324.

刘 雨,李登武,秦廷松,等. 2011. 宁夏贺兰山杜松天然群体的表型多样性. 浙江农林大学学报, **28**(4): 619–627.

刘立品. 1998. 子午岭木本植物志. 兰州: 兰州大学出版社.

刘史力,王孝安,郭 华,等. 2013. 黄土高原油松人工林幼苗存活、生长及其与环境因子的关系. 陕西师范大学: 自然科学版, **41**(3): 62–67.

刘永红,高桂琴,崔 崑,等. 2010. 油松天然群体种实性状表型多样性分析. 种子, **29**(9): 44–49.

孟 蕾,程积民,杨晓梅,等. 2010. 黄土高原子午岭人工油松林碳储量与碳密度研究. 水土保持通报, **30**(2): 133–137.

庞广昌,姜冬梅. 1995. 群体遗传多样性和数据分析. 林业科学, **31**(6): 543–550.

时明芝,宋会兴. 2005. 植物遗传多样性研究方法概述. 世界林业研究, **18**(5): 27–31.

汪 超,王孝安,郭 华,等. 2006. 黄土高原马栏林区主要森林群落物种多样性研究. 西北植物学报, **26**(4): 791–797.

王 梅,张文辉. 2009. 不同密度人工油松林生长更新状况及群落结构. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, **37**(7): 75–80.

王仁忠. 2000. 人工油松种群生长与生殖分配关系的研究. 植物研究, **20**(4): 450–457.

王世雄,王孝安,郭 华,等. 2014. 黄土高原油松林林下物种多样性的多尺度格局. 干旱区研究, **31**(2): 294–301.

王娅丽,李 毅. 2008. 祁连山青海云杉天然群体的种实性状表型多样性. 植物生态学报, **32**(2): 355–362.

熊楚翘,程积民,万惠娥. 2009. 子午岭人工油松林土壤种子库特征研究. 水土保持通报, **29**(4): 42–45.

杨 继. 1991. 植物种内形态变异的机制及其研究方法. 武汉植物学研究, **9**(2): 185–195.

杨玉姣,杨云明,曹 杨. 2014. 黄土丘陵区油松人工林生态系统碳密度及其分配. 生态学报, **34**(8): 2128–2136.

张含国,高世新,张敏莉,等. 1995. 长白落叶松天然群体遗传结构的研究. 东北林业大学学报, **23**(6): 21–31.

张恒庆,安丽佳,祖元刚,等. 1999. 天然红松种群形态特征地理变异的研究. 生态学报, **19**(6): 932–938.

张希彪,上官周平. 2006. 人为干扰对黄土高原子午岭油松

- 人工林土壤物理性质的影响. 生态学报, **26**(11): 3685–3695.
- Ayele TB, Gailing O, Finkeldey R. 2011. Assessment and integration of genetic, morphological and demographic variation in *Hagenia abyssinica* (Bruce) J. F. Gmel to guide its conservation. *Journal for Nature Conservation*, **19**: 8–17.
- Daniel LH, Andrew GC. 1989. Principles of population genetics. USA: Sinauer Associates, Inc.
- Nattero J, Sérsic AN, Cocucci AA. 2011. Geographic variation of floral traits in *Nicotiana glauca*: Relationships with biotic and abiotic factors. *Acta Oecologica*, **37**: 503–511.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, *et al.* 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trend in Plant Science*, **15**: 684–692.
- Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, **209**: 2362–2367.
- Rodríguez-García E, Bravo F. 2013. Plasticity in *Pinus pinaster* populations of origins: Comparative seedling responses to light and Nitrogen availability. *Forest Ecology and Management*, **307**: 196–205.
- Shen L, Xu R, Liu S, *et al.*, 2015. Phenotypic variation of seed traits of *Haloxylon ammodendron* and its affecting factors. *Biochemical Systematics and Ecology*, **60**: 81–87.
- Shi Y, Yu XX, Wang XB, *et al.* 2013. The effects of stand structure on specific needle area in closed-canopy Chinese pine plantations. *Journal of Forest Research*, **18**: 445–453.
-
- 作者简介** 王 贤,女,1991 年生,硕士研究生,主要从事种群与群落生态学方向的研究。E-mail: wxsnnu@163.com
- 责任编辑** 张 敏
-