

## 长白落叶松无性系枝、叶性状分析与耐旱性评价

张曦文<sup>1</sup> 陈廷廷<sup>1</sup> 王福德<sup>2</sup> 郭琪<sup>2</sup> 杨伟财<sup>3</sup> 卫星<sup>1</sup> 谷加存<sup>1\*</sup>

(1. 东北林业大学林学院, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 黑龙江省林业科学研究所, 哈尔滨 150081; 3. 林口县青山国家落叶松良种基地, 牡丹江 157623)

**摘要** 为揭示长白落叶松(*Larix olgensis*)无性系在水分利用特征上的遗传变异规律,并筛选出耐旱性优良的无性系,该研究以25个37年生长白落叶松优良无性系为对象,测定9项与耐旱相关的枝、叶性状并分析其相关性,采用隶属函数法和聚类分析法对无性系耐旱性进行综合评价。结果表明:长白落叶松针叶性状在无性系之间均存在极显著差异( $P<0.01$ ),其中解剖和形态性状变异系数较小(11.06%~11.83%),而生理性状变异系数较大(22.15%~39.24%);枝条性状在无性系之间均无显著差异,其中水力直径变异系数最小(6.15%),细胞壁加固指数变异系数最大(25.26%)。枝、叶性状在各自器官内均呈较强的相关性;叶片表皮厚度与皮层厚度呈显著正相关( $P<0.05$ ),且二者与水分利用效率均呈显著负相关( $P<0.01$ ;  $P<0.05$ );气孔蒸腾指数与残余蒸腾指数呈显著负相关( $P<0.01$ ),与比叶面积呈显著正相关( $P<0.05$ )。枝性状水力直径、理论导水率与细胞壁加固指数呈显著负相关( $P<0.01$ )。然而,器官间仅针叶气孔蒸腾指数与枝条细胞壁加固指数呈显著负相关( $P<0.05$ )。主成分分析显示,9个枝、叶性状组成2个相对独立的性状轴,枝性状构成的轴1反映水力效率与安全的权衡;叶性状构成的轴2反映水分策略从保守型到高效型的权衡。基于综合耐旱性评价结果,可将25个长白落叶松无性系分为综合强耐旱型、中等耐旱型和不耐旱型3类,其中无性系338、774、128、125、214和565表现出较强的耐旱性。研究结果为不同类型干旱地区筛选适宜的优良耐旱无性系造林材料提供理论依据和实践参考。

**关键词** 长白落叶松;无性系;水力性状;水分利用效率;隶属函数;耐旱性

中图分类号:S791.22 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.013

## Analysis of Twig and Needle Traits and Evaluation of Drought Tolerance in *Larix olgensis* Clones

ZHANG Xiwen<sup>1</sup> CHEN Tingting<sup>1</sup> WANG Fude<sup>2</sup> GUO Qi<sup>2</sup> YANG Weicai<sup>3</sup> WEI Xing<sup>1</sup> GU Jiacun<sup>1\*</sup>

(1. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 2. Forestry Research Institute of Heilongjiang Province, Harbin 150081; 3. Qingshan National Larch Seed Base, Linkou County, Mudanjiang 157623)

**Abstract** To reveal the genetic variation in water-use characteristics of *Larix olgensis* clones and select superior clones with characteristics of drought-tolerance, 25 superior clones of the 37-year-old *L. olgensis* were used as the research materials. Nine drought tolerance-related twig and needle traits were measured, and their correlations were analyzed. A comprehensive evaluation of the drought tolerance was conducted using the membership function method and cluster analysis. The results indicated that significant differences ( $P<0.01$ ) occurred in needle traits among clones. Anatomical and morphological traits exhibited lower coefficients of variation ( $C_v$ ) (11.06%~11.83%), whereas physiological traits exhibited higher  $C_v$  (22.15%~39.24%). In contrast, no significant differences were observed in twig traits among clones. Hydraulic diameter exhibited the smallest  $C_v$  (6.15%), while the thickness to span ratio exhibited the largest  $C_v$  (25.26%). Strong correlation among traits was found within organ level. In needles, epidermal thickness was significantly positively correlated with cortical thickness ( $P<0.05$ ), and both were significantly negatively correlated with water-use

基金项目:农业生物育种国家科技重大专项(2023ZD0405804)。

第一作者简介:张曦文(2001—),男,博士研究生,主要从事树木生理生态学研究。

\* 通信作者:E-mail:gjcnfu@163.com。

收稿日期:2025年11月4日。

efficiency ( $P<0.01$ ;  $P<0.05$ ). Stomatal transpiration was significantly negatively correlated with residual transpiration ( $P<0.01$ ) and significantly positively correlated with specific leaf area ( $P<0.05$ ). In twigs, hydraulic diameter and potential specific hydraulic conductivity were both significantly negatively correlated with thickness to span ratio ( $P<0.01$ ). However, there was only a significant negative correlation between needle stomatal transpiration and twig thickness to span ratio across organs ( $P<0.05$ ). Principal component analysis of the nine twig and needle traits revealed two relatively independent axes. The first axis reflected a trade-off between hydraulic efficiency and hydraulic safety in twig; the second axis, composed of leaf traits, reflected a trade-off from conservative to efficient water-use strategies. Based on the drought-tolerance evaluation, 25 clones were classified into three categories: comprehensive and strong drought-tolerant, moderate drought-tolerant, and drought-sensitive groups. Clones 338, 774, 128, 125, 214, and 565 demonstrated strong drought tolerance. These findings provided a theoretical basis and practical guidance for selecting suitable afforestation materials adapted to different arid regions.

**Key words** *Larix olgensis*; clone; hydraulic trait; water use efficiency; membership function method; drought tolerance

在全球气候变暖背景下,干旱的强度、频率都显著增加<sup>[1]</sup>。干旱会加剧树木生理衰退,严重时会导致树木死亡<sup>[2]</sup>,对森林生态系统的稳定性与可持续经营构成严重威胁<sup>[3]</sup>。研究<sup>[4-5]</sup>表明,中度干旱通常引起树木生长减缓和死亡率上升,而极端干旱则导致区域性林木大规模死亡事件<sup>[6-7]</sup>。树木对干旱的敏感性差异既有环境的因素,也有遗传的因素。例如,云杉属(*Picea*)植物水力性状存在明显的种间变异和种内变异<sup>[8]</sup>。Zhao等<sup>[9]</sup>的研究也发现,杨树无性系 I-101 (*Populus alba*)×84K (*Populus alba*×*Populus tremula* var. *glandulosa*) 在栓塞抗性、导管解剖特征等水力性状上存在显著差异。这些结果证实,树木在适应干旱环境时表现出可观的遗传改良潜力<sup>[10]</sup>。因此,筛选和利用优良耐旱基因型至关重要<sup>[11]</sup>。

树木进化出复杂的水分管理和水分保持系统,通过其解剖、形态性状(如较小的导管直径、较厚的表皮和皮层结构、较低的比叶面积)和生理过程(如激素信号传递、气孔作用)共同调控树木的耐旱能力<sup>[12-14]</sup>。研究<sup>[15]</sup>发现,发达的表皮细胞和皮层细胞可有效减少水分蒸发,提高针叶保水能力。树木在水分不足时也会通过调节气孔蒸腾来控制自身水分散失<sup>[16-18]</sup>。此外,较低的比叶面积(即单位叶质量可用于水分流失的叶表面积)也与树木忍受干旱胁迫的能力直接相关<sup>[19-20]</sup>,但是比叶面积降低会导致树木光能捕获能力下降<sup>[21]</sup>,长此以往会导致树木发生“碳饥饿”而影响生存<sup>[22]</sup>。叶水分利用效率(即固定的光合产物与水分损失的比率)与耐旱性密切相关<sup>[11]</sup>,水分利用效率低的物种对干旱胁迫的抵抗力弱<sup>[23]</sup>。枝条作为树木水分运输

的关键器官,其水力结构对树木耐旱性具有重要影响<sup>[24]</sup>。枝条管胞直径及其双壁厚度影响树木对木质部栓塞的抵抗力,较大的管胞虽然能提高水分运输效率,却增加干旱条件下“水力失效”的风险<sup>[25]</sup>,这体现了枝条水力安全与效率的权衡。此外,干旱时树木木质部会出现栓塞现象,导致水分运输效率下降,进而影响叶片水分供应,使得叶片气孔导度与光合碳同化能力降低<sup>[26]</sup>。目前,多数研究仍集中于单一器官(枝或叶)或单一性状(解剖或生理)水平的耐旱性分析,难以系统揭示树木整体耐旱机制。因此,构建多器官、多性状的综合评价体系对于准确识别和筛选优良耐旱型树木具有重要意义<sup>[27-29]</sup>。

长白落叶松(*Larix olgensis*)具有材质优良、适应性强、生长快等特点<sup>[30]</sup>,是东北地区主要造林树种<sup>[31]</sup>。随着气候变化,东北地区年均气温逐年上升,年均降水量逐年减少<sup>[32]</sup>,使得长白落叶松面临着日益严峻的干旱胁迫风险。因此,选育优良耐旱型无性系对保障造林质量和维持生态系统稳定具有重要的生态意义与经济价值。已有研究<sup>[30,33]</sup>通过盆栽试验开展长白落叶松耐旱性的评价与筛选。王庆彬等<sup>[33]</sup>使用隶属函数法对不同树种进行耐旱性评价时发现,长白落叶松具有较高的针叶保水能力和水分利用效率;张磊<sup>[30]</sup>通过隶属函数法对长白落叶松净光合速率、蒸腾速率等8个指标进行综合评价,成功筛选出耐旱性最强的3个家系。目前,对成熟林分中无性系间枝、叶性状差异及其综合耐旱性仍缺乏系统研究。为此,本研究通过比较37年生长白落叶松25个优良无性系针叶解剖、形态、生理性状及枝条水力性状的差异,

基于主成分分析、隶属函数法与聚类分析,开展耐旱性综合评价与优良无性系筛选,旨在揭示长白落叶松无性系在水分利用特征上的遗传变异规律,识别关键耐旱指标,为东北地区长白落叶松优良耐旱种质的选育与推广提供科学依据与技术参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

研究地点位于黑龙江省牡丹江市林口县青山国家落叶松良种基地(45°24'N, 130°33'E),平均海拔高度约 320 m,属中温带大陆季风气候,年平均气温为 3.2 °C,年平均降水量为 600~800 mm,土壤以暗棕壤为主,土层厚度约 40 cm<sup>[34-35]</sup>。

本研究在长白落叶松无性系优树收集区(48 区和 54 区)进行。试验林于 1986 年营建,共包含 498 个长白落叶松无性系,分别源自江山娇、穆棱和小北湖,每个无性系 6 株,单行定植,株行距 2.5 m×5.0 m<sup>[34]</sup>。于 2023 年 9 月,对研究区内所有长白落叶松无性系进行每木检尺,基于材积大小

从江山娇、穆棱、小北湖 3 个种源中挑选出生长表现较好的 25 个优良无性系为研究材料,进一步从中筛选出耐旱性优良的无性系。

### 1.2 枝、叶样品采集与处理

每个无性系选择 3 株长势良好的长白落叶松个体。为确保采样的随机性和均匀性,在 2023 年 9 月,选用高枝剪沿冠层中部的东、南、西、北方位剪取约 40 个生长旺盛的成熟针叶及 4~6 条长势良好的当年生枝条。每枝长度为 5 cm,枝条直径为 2 cm,共选择约 125 个枝条,1 000 个针叶,其中随机选取 3 个枝条(未摘取针叶样品)放入 FAA 固定液中,存于保温箱(4 °C)内,在 5 h 内将所有样品带回实验室于冰箱中保存,主要用于测定针叶形态、水分利用效率与枝、叶解剖结构。

此外,选取带有针叶的当年生枝条,枝条切口处用蘸水的纸巾包裹,然后将整个枝条放入提前润湿的黑色塑料袋后,尽快带回实验室于冰箱中 4 °C 保存约 12 h<sup>[36]</sup>,使其达到水分饱和状态,这部分样品用于测定针叶生理性状。共测定 6 个针叶解剖、形态和生理性状及 3 个枝条水力性状(表 1)。

表 1 长白落叶松无性系枝、叶性状  
Table 1 Twig and needle traits of *Larix olgensis* clones examined

器官 Organs	性状 Traits	缩写 Abbreviation	与耐旱性的理论相关性 Theoretical correlation with drought tolerance	定义 Definition
针叶 Needle	表皮厚度 Epidermis thickness/ $\mu\text{m}$	$T_E$	+	叶表皮细胞厚度 <sup>[15]</sup> Thickness of needle epidermal cell
	皮层厚度 Cortical thickness/ $\mu\text{m}$	$T_C$	+	叶皮层细胞厚度 <sup>[15]</sup> Thickness of needle cortical cell
	比叶面积 Specific leaf area/( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	$A_{SL}$	-	单位叶质量可用于水分流失的叶表面积 <sup>[36]</sup> Amount of needle surface area per unit of needle mass that is available for water loss
	水分利用效率 Water-use efficiency/( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$E_{WU}$	+	固定的光合产物与水分损失的比率 <sup>[11,21]</sup> Ratio of carbon acquisition to water loss
	气孔蒸腾指数 Stomatal transpiration/( $\% \cdot \text{h}^{-1}$ )	$T_S$	-	气孔完全闭合前的水分流失 <sup>[37]</sup> Loss of water through needle cuticle before stomata are fully closed
	残余蒸腾指数 Residual transpiration/( $\% \cdot \text{h}^{-1}$ )	$T_R$	-	气孔完全闭合后的水分流失 <sup>[36-37]</sup> Loss of water through needle cuticle while stomata are closed
枝 Twig	水力直径 Hydraulic diameter/ $\mu\text{m}$	$D_h$	-	所有管胞的加权水力直径 <sup>[25]</sup> Hydraulically weighted tracheid diameter
	理论导水率 Potential specific hydraulic conductivity/( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$K_s$	-	单位压力梯度下的水通量 <sup>[8]</sup> Water flux of plants under a unit pressure gradient
	细胞壁加固指数 Thickness to span ratio	$(t/b)^2$	+	管胞双壁厚度与跨度比值的平方 <sup>[9]</sup> Square of the ratio of double wall thickness to lumen diameter

### 1.3 针叶形态测定

在离体枝条上混合取 60~150 片健康、完整的针叶,用毛刷刷掉叶片表面杂质并称量质量后,使用叶面积仪(CanoScan LiDE120,日本)和 ImageJ 1.52a 软件(NIH,美国)测定叶面积( $A_L$ ,  $\text{cm}^2$ )。随后放入烘箱 105 °C 杀青 30 min,在 65 °C 下烘干 48 h 以上直至达到恒质量,使用电子天平(精度 0.000 1 g)称量针叶干质量( $m_{D,L}$ , g),并计算比叶面积( $A_{SL}$ ,  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )<sup>[36]</sup>。 $A_{SL}$  计算公式为

$$A_{SL} = \frac{A_L}{m_{D,L}} \quad (1)$$

### 1.4 枝、叶解剖性状测定

采用改进后的永久石蜡切片法<sup>[38]</sup>,通过脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、脱蜡、染色、脱色等步骤处理样品,并在载玻片上使用加拿大树胶封片。采用安装有 Motic 3000 CCD 相机的生物显微镜观察并采用 ImageJ 1.52a 软件测量针叶解剖结构性状(上表皮厚度( $T_{UE}$ ,  $\mu\text{m}$ )、下表皮厚度( $T_{LE}$ ,  $\mu\text{m}$ )、上皮层厚度( $T_{UC}$ ,  $\mu\text{m}$ )、下皮层厚度( $T_{LC}$ ,  $\mu\text{m}$ ))与枝条解剖结构性状(管胞数量( $N$ )、管胞直径( $D$ ,  $\mu\text{m}$ )、和测量面积( $A$ ,  $\mu\text{m}^2$ )),每个指标至少重复测量 5 次。其中,针叶表皮厚度( $T_E$ ,  $\mu\text{m}$ )为上、下表皮厚度之和,皮层厚度( $T_C$ ,  $\mu\text{m}$ )为上、下皮层厚度之和。

本研究中,枝条解剖结构主要从次生木质部最外侧部分到髓的完整扇形进行测定(每个扇形至少包含 150 个管胞)。根据 Poorter 等<sup>[39]</sup>的公式,分别计算枝条水力直径( $D_h$ ,  $\mu\text{m}$ )、理论导水率( $K_s$ ,  $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ );根据 Hacke 等<sup>[40]</sup>的方法,每个扇形选择 20 个管胞,管胞直径在  $D_h \pm 0.5 \mu\text{m}$  范围内,测定双壁厚度( $t$ ,  $\mu\text{m}$ )、跨度( $b$ ,  $\mu\text{m}$ )和细胞壁加固指数( $(t/b)^2$ ),具体计算公式为

$$D_h = \left( \frac{\sum D_v^4}{N} \right)^{\frac{1}{4}} \quad (2)$$

$$K_s = \left( \frac{\pi \rho_w}{128 \eta} \right) \times \frac{N}{A} \times D_h^4 \quad (3)$$

式中: $\rho_w$ 是水在 20 °C 时的密度( $998.2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ ); $\eta$ 是水在 20 °C 时的粘度系数( $1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}$ )。

### 1.5 针叶生理性状测定

#### 1.5.1 针叶气孔蒸腾指数和气孔闭合后的残余蒸腾指数测定

从袋子中取出水分饱和后的小枝(带有针叶),使用滤纸吸干针叶表面水分,并立即称其水

分饱和时的质量( $m_T$ , g)。为研究气孔调节能力,本研究使用蜡将每个带有针叶的枝条基部密封,待其自然失水,以便绘制干燥曲线。参考并改进 Bansal 等<sup>[36]</sup>和 Hasanuzzaman 等<sup>[37]</sup>的方法绘制干燥曲线。

枝条开始失水后 8 h 首次称量质量,之后每隔 24 h 称量质量,该过程持续到 128 h。当失水过程结束,将带有针叶的小枝在 65 °C 条件下干燥 72 h 至恒质量,后称量干质量( $m_{D,B}$ , g)(精度 0.000 1 g)。最后,根据相对含水量随时间变化绘制曲线,并通过线性回归计算  $T_S$  和  $T_R$ 。

#### 1.5.2 针叶水分利用效率测定

将烘干后的针叶样品粉碎,用锡纸包裹后采用同位素质谱仪(MAT253,美国)测定针叶稳定碳同位素值( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰),计算水分利用效率( $E_{WU}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),具体计算公式<sup>[41]</sup>为

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (4)$$

式中: $R_{\text{sample}}$ 和  $R_{\text{standard}}$ 分别为样品和标准物的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  摩尔比率。

光合作用过程中的稳定碳同位素判别值( $\Delta^{13}\text{C}$ , ‰)由 Farquhar 等<sup>[42]</sup>的公式计算:

$$\Delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C} = a + (b - a) \frac{C_i}{C_a} \quad (5)$$

式中: $\delta^{13}\text{C}_a$ (-8‰)表示大气中  $^{13}\text{C}$  丰度; $a$ (4.4‰)和  $b$ (27.0‰)分别表示由  $\text{CO}_2$  扩散和羧化反应引起的稳定碳同位素分馏系数; $C_a$ 表示大气  $\text{CO}_2$  摩尔分数( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ); $C_i$ 表示胞间  $\text{CO}_2$  摩尔分数( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )。

$E_{WU}$  可通过  $\Delta^{13}\text{C}$  与  $C_a$  之间的关系计算获得:

$$E_{WU} = \frac{A}{g_{H_2O}} = \frac{C_a - C_i}{1.6} = \frac{C_a(b - \Delta^{13}\text{C})}{1.6(b - a)} \quad (6)$$

式中: $A$ 表示净光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $g_{H_2O}$ 表示叶片的气孔导度( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ );1.6 为水蒸气和  $\text{CO}_2$  在空气中的扩散比率。

### 1.6 数据分析

运用单因素方差分析比较长白落叶松无性系枝、叶性状的差异性,用 Spearman 相关分析方法检验长白落叶松枝、叶性状间的相关关系。运用隶属函数法和聚类分析法对 25 个无性系进行耐旱性综合评价与筛选。数据处理均通过 SPSS 26.0 统计软件(IBM Corp,美国)分析,采用 Origin 2024 软件(Origin Lab,美国)作图。

使用隶属函数法对 25 个长白落叶松无性系进

行耐旱性综合评价,隶属函数值越大,耐旱性越强;反之,耐旱性越弱<sup>[43]</sup>。

隶属函数值计算公式为

$$U(x_i) = \frac{(x_i - x_{\min})}{(x_{\max} - x_{\min})} \quad (7)$$

式中: $U(x_i)$ 为隶属函数值, $x_i$ 为无性系中某一指标的平均值, $x_{\max}$ 和 $x_{\min}$ 为无性系中某一指标的最大值和最小值。

若某一指标与耐旱性呈负相关,则采用反隶属函数进行转换,计算公式为

$$U(x_i) = 1 - \frac{(x_i - x_{\min})}{(x_{\max} - x_{\min})} \quad (8)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 长白落叶松无性系枝、叶性状的差异性分析

25个长白落叶松无性系的6个针叶解剖、形态和生理性状均表现出极显著差异( $P < 0.01$ ) (表2)。6个针叶性状表现出不同的变异幅度,其

中叶解剖和形态性状变异幅度较小,变异系数为11.06%~11.83%。其中,无性系181具有最低的 $T_E$ 和 $T_C$ ,分别为17.18  $\mu\text{m}$ 和24.16  $\mu\text{m}$ ,无性系447具有最低的 $A_{\text{SL}}$ ,为93.75  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ,其与对应性状最大值分别相差0.90倍、0.58倍和0.85倍。相比较,叶生理性状的变异幅度较大,变异系数为22.15%~39.24%。无性系105具有最低的 $E_{\text{WU}}$ 和最高的 $T_E$ , $E_{\text{WU}}$ 与最大值相差1.04倍。无性系565具有最低的 $T_S$ 和最高的 $T_R$ ,分别为0.62%· $\text{h}^{-1}$ 和0.46%· $\text{h}^{-1}$ , $T_S$ 和 $T_R$ 的最小值与最大值分别相差2.31倍和4.42倍。

与针叶性状不同,长白落叶松3个枝条水力性状在无性系间并未表现出显著差异( $P > 0.05$ ) (表2)。3个枝条水力性状表现出不同的变异幅度,变异系数为6.15%~25.26%。其中,无性系774具有最低的 $D_h$ 和 $K_s$ ,分别为8.01  $\mu\text{m}$ 和0.89  $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ,与对应性状最大值分别相差0.25倍和0.90倍;无性系129具有最低的 $(t/b)^2$ ,为0.10,与最大值相差1.60倍。

表2 长白落叶松无性系枝、叶性状的描述统计与方差分析

Table 2 Descriptive statistics and ANOVA of twig and needle traits in *Larix olgensis* clones

统计指标 Statistical index	表皮厚度 $T_E/\mu\text{m}$	皮层厚度 $T_C/\mu\text{m}$	比叶面积 $A_{\text{SL}}/(\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1})$	水分利用效率 $E_{\text{WU}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	气孔蒸腾指数 $T_S/(\% \cdot \text{h}^{-1})$	残余蒸腾指数 $T_R/(\% \cdot \text{h}^{-1})$	水力直径 $D_h/\mu\text{m}$	理论导水率 $K_s/(\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	细胞壁加固 指数 $(t/b)^2$
平均值( $\pm$ 标准误) Mean $\pm$ SE	27.75 $\pm$ 0.61	30.43 $\pm$ 0.70	145.34 $\pm$ 3.44	56.08 $\pm$ 2.48	1.51 $\pm$ 0.08	0.25 $\pm$ 0.02	8.98 $\pm$ 0.11	1.25 $\pm$ 0.05	0.16 $\pm$ 0.01
变异系数 $C_v/\%$	11.06	11.53	11.83	22.15	24.94	39.24	6.15	18.63	25.26
最大值 Maximum	32.57	38.26	173.54	76.17	2.04	0.46	10.02	1.69	0.26
最大值对应无性系 The clone with the maximum	105	246	809	170	556	565	449	447	338
最小值 Minimum	17.18	24.16	93.75	37.42	0.62	0.09	8.01	0.89	0.10
最小值对应无性系 The clone with the minimum	181	181	447	105	565	410	774	774	129
$F$	2.82	3.42	3.90	8.67	4.40	4.26	1.08	1.29	1.30
$P$	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	0.398	0.230	0.218

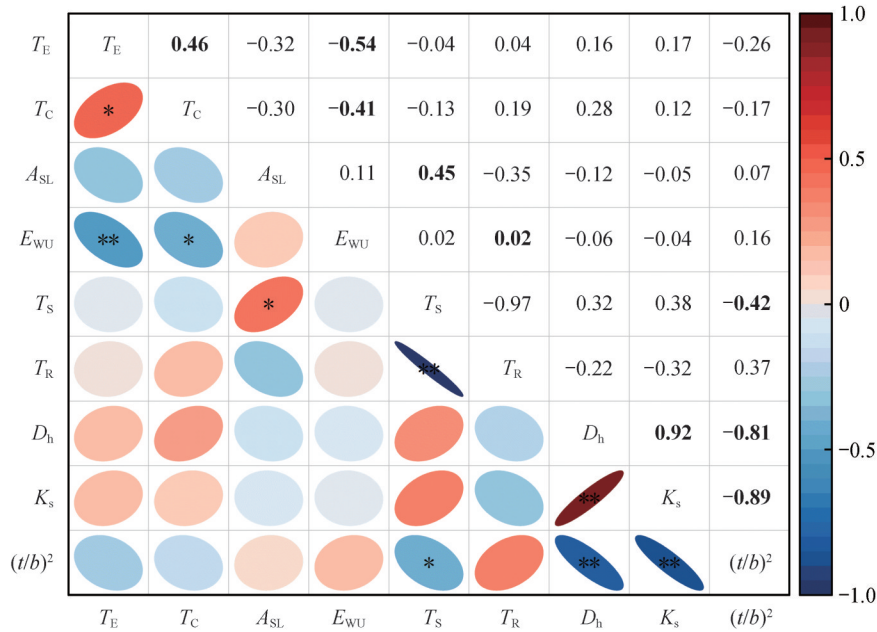
注: $P$ 低于0.05以粗体表示。

Note:  $P$  below 0.05 were indicated in bold.

### 2.2 长白落叶松无性系枝、叶性状的相关性

针叶性状相关性分析显示(图1),2个与保水能力相关的解剖性状  $T_E$  与  $T_C$  呈显著正相关;  $E_{WU}$  与  $T_E$ 、 $T_C$  呈显著负相关;  $A_{SL}$  与  $T_E$ 、 $T_C$  呈负相关,与  $E_{WU}$  呈正相关,但与三者的关系并不显著;  $T_S$  与  $T_R$  呈显

著负相关,与  $A_{SL}$  呈显著正相关。枝条性状的相关性分析显示(图1),  $(t/b)^2$  与  $D_h$ 、 $K_s$  呈显著负相关。枝、叶性状的相关性分析(图1)显示,仅有  $T_S$  与  $(t/b)^2$  呈显著负相关。



$T_E$ : 表皮厚度;  $T_C$ : 皮层厚度;  $A_{SL}$ : 比叶面积;  $E_{WU}$ : 水分利用效率;  $T_S$ : 气孔蒸腾指数;  $T_R$ : 残余蒸腾指数;  $D_h$ : 水力直径;  $K_s$ : 理论导水率;  $(t/b)^2$ : 细胞壁加固指数。 \*\*表示在  $P=0.01$  水平上差异显著; \*表示在  $P=0.05$  水平上差异显著。

$T_E$ : Epidermis thickness;  $T_C$ : Cortical thickness;  $A_{SL}$ : Specific leaf area;  $E_{WU}$ : Water-use efficiency;  $T_S$ : Stomatal transpiration;  $T_R$ : Residual transpiration;  $D_h$ : Hydraulic diameter;  $K_s$ : Potential specific hydraulic conductivity;  $(t/b)^2$ : Thickness to span ratio. \*\* indicated a significant difference at the  $P=0.01$  level; \* indicated a significant difference at the  $P=0.05$  level.

图1 长白落叶松无性系枝、叶性状相关性

Fig.1 Correlations among twig and needle traits in *Larix olgensis* clones

### 2.3 长白落叶松无性系耐旱性综合评价

采用隶属函数法对25个长白落叶松无性系枝、叶性状进行耐旱性综合评价,隶属函数值越大耐旱性越强。结果表明(表3),耐旱性排名前10的无性系依次为338、774、128、125、214、721、565、476、282、597。这些无性系对干旱环境具有较强的适应潜力。相比之下,无性系449的综合耐旱性最弱,其隶属函数均值仅为0.26。

### 2.4 长白落叶松无性系耐旱性聚类分析

基于聚类分析可将25个无性系分为4组(I、II、III、IV)(图2),进一步结合隶属函数值可将II和IV归为一类,最终将25个无性系分为3个类型: I为综合强耐旱型,II、IV为中等耐旱型,III为不耐旱型。其中,类型I中仅有无性系338,其综合耐旱性评价最强,综合评价值为0.65;类型II、IV

为中等耐旱型,耐旱性居中,平均综合评价值为0.51;类型III为不耐旱型,耐旱性较差,平均综合评价值仅为0.36。中等耐旱型的长白落叶松无性系最多,占供试材料的72%,为此,基于聚类分析进一步将中等耐旱型分为3组(表4):A组以无性系774和214为代表;B组以无性系128和125为代表;C组以无性系565为代表。

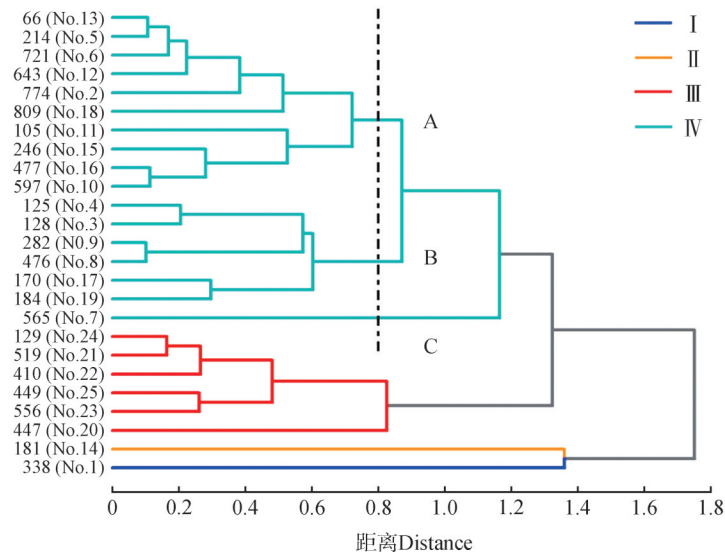
### 2.5 长白落叶松无性系枝、叶性状的主成分分析

主成分分析(图3)和主成分载荷矩阵(表5)显示,前2个主成分共解释64.64%的变异。其中,  $D_h$  和  $K_s$  位于PC1的正轴端,  $(t/b)^2$  位于PC1的负轴端,反映了枝条水力学高效率(高  $D_h$  和高  $K_s$ )和高安全(高  $(t/b)^2$ )的权衡。  $T_E$ 、 $T_C$  和  $T_R$  位于PC2的正轴端,  $A_{SL}$ 、 $E_{WU}$  和  $T_S$  位于PC2的负轴端,反映了针叶水分保守型结构(高  $T_E$ 、 $T_C$  和低  $A_{SL}$ )和高效型水分利用

表3 长白落叶松无性系枝、叶性状的隶属函数值及耐旱性评价

Table 3 Evaluation of drought tolerance based on membership function values of twig and needle traits in *Larix olgensis* clones

无性系 Clones	隶属函数值 Membership function values									平均隶属函数值 Mean membership function values	排序 No.
	表皮厚度 $T_E$	皮层厚度 $T_C$	比叶面积 $A_{SL}$	水分利用效率 $E_{WU}$	气孔蒸腾指数 $T_S$	残余蒸腾指数 $T_R$	水力直径 $D_h$	理论导水率 $K_s$	细胞壁加固指数 $(t/b)^2$		
338	0.63	0.13	0.53	0.97	0.85	0.13	0.71	0.88	1.00	0.65	1
774	0.75	0.48	0.53	0.28	0.18	0.81	1.00	1.00	0.62	0.63	2
128	0.61	0.43	0.22	0.97	0.39	0.57	0.70	0.71	0.80	0.60	3
125	0.62	0.57	0.18	0.85	0.10	0.78	0.72	0.86	0.54	0.58	4
214	0.81	0.33	0.49	0.29	0.48	0.51	0.73	0.79	0.64	0.56	5
721	0.71	0.56	0.39	0.33	0.70	0.30	0.65	0.83	0.55	0.56	6
565	0.93	0.89	0.37	0.03	1.00	0	0.72	0.79	0.28	0.56	7
476	0.71	0.61	0.60	0.85	0.72	0.14	0.52	0.58	0.23	0.55	8
282	0.61	0.64	0.42	0.73	0.61	0.33	0.50	0.61	0.40	0.54	9
597	0.78	0.57	0.23	0.33	0.29	0.68	0.61	0.66	0.36	0.50	10
105	1.00	0.60	0.78	0	0.55	0.40	0.50	0.45	0.24	0.50	11
643	0.44	0.29	0.16	0.27	0.42	0.49	0.73	0.84	0.66	0.48	12
66	0.69	0.28	0.26	0.20	0.42	0.50	0.59	0.75	0.58	0.47	13
181	0	0	0.29	0.92	0.25	0.73	0.98	0.75	0.34	0.47	14
246	0.83	1.00	0.26	0.17	0.24	0.68	0.33	0.50	0.20	0.47	15
477	0.86	0.65	0.31	0.33	0.44	0.41	0.44	0.45	0.30	0.47	16
170	0.68	0.28	0.14	1.00	0.17	0.77	0.36	0.32	0.19	0.44	17
809	0.77	0.05	0	0.27	0.19	0.77	0.74	0.77	0.32	0.43	18
184	0.58	0.12	0.09	0.72	0.48	0.45	0.55	0.51	0.29	0.42	19
447	0.71	0.42	1.00	0.55	0.45	0.50	0.05	0	0.05	0.42	20
519	0.73	0.55	0.37	0.63	0.17	0.79	0.19	0.22	0.07	0.41	21
410	0.80	0.23	0.29	0.44	0.01	1.00	0.38	0.35	0.18	0.41	22
556	0.81	0.64	0.34	0.08	0	0.89	0.10	0.19	0.09	0.35	23
129	0.77	0.22	0.32	0.64	0.17	0.70	0.08	0.03	0	0.33	24
449	0.35	0.56	0.28	0.19	0.01	0.88	0	0.06	0.01	0.26	25



I. 综合强耐旱型; II、IV. 中等耐旱型; III. 不耐旱型; A、B、C. 中等耐旱型的亚类。

I. Comprehensive and strong drought-tolerant; II and IV. Moderate drought-tolerant; III. Drought-sensitive; A, B and C. Subgroups of moderate drought-tolerant.

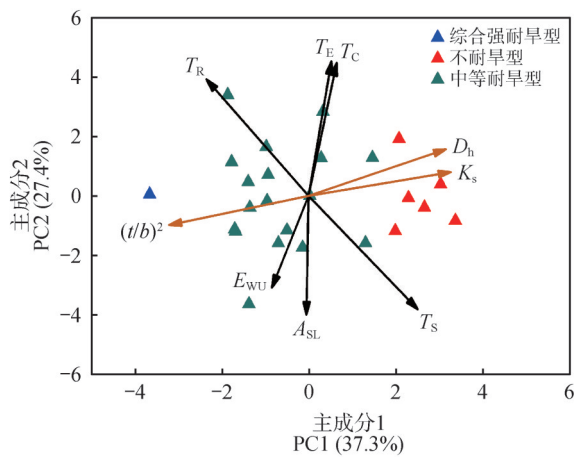
图2 基于枝、叶性状的长白落叶松无性系耐旱性聚类分析

Fig.2 Cluster analysis for drought tolerance in *Larix olgensis* clones based on twig and needle traits

表 4 长白落叶松中等耐旱型各亚类无性系枝、叶性状特征及排序

Table 4 Characterization and ranking of twig and needle traits among moderate drought-tolerant subgroups in *Larix olgensis* clones

亚类 Subgroups	无性系 Clones	表皮厚度 $T_E/\mu\text{m}$	皮层厚度 $T_C/\mu\text{m}$	比叶面积 $A_{SL}/(\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1})$	水分利用效率 $E_{WU}/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	气孔蒸腾指数 $T_S/(\%\cdot\text{h}^{-1})$	残余蒸腾指数 $T_R/(\%\cdot\text{h}^{-1})$	水力直径 $D_h/\mu\text{m}$	理论导水率 $K_s/(\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1})$	细胞壁 加固指数 $(t/b)^2$	排序 No.
A	774	28.78	30.92	130.96	48.42	1.78	0.16	8.01	0.89	0.20	2
	214	29.68	28.81	134.22	48.75	1.36	0.27	8.55	1.06	0.20	5
	721	28.14	32.03	142.39	50.12	1.04	0.35	8.72	1.03	0.19	6
	597	29.17	32.25	154.89	50.31	1.62	0.21	8.79	1.16	0.16	10
	105	32.57	32.59	111.56	37.42	1.25	0.31	9.02	1.33	0.14	11
	643	23.98	28.24	160.62	47.76	1.45	0.28	8.55	1.02	0.21	12
	66	27.86	28.07	152.59	45.20	1.45	0.28	8.83	1.09	0.19	13
	246	29.94	38.26	153.02	43.90	1.70	0.21	9.35	1.29	0.13	15
	477	30.41	33.35	148.73	50.22	1.41	0.31	9.13	1.33	0.15	16
	809	28.96	24.82	173.54	48.00	1.77	0.17	8.54	1.08	0.15	18
B	128	26.52	30.28	155.83	74.92	1.48	0.25	8.61	1.12	0.23	3
	125	26.70	32.19	159.11	70.50	1.89	0.17	8.58	1.00	0.19	4
	476	28.14	32.75	125.89	70.17	1.01	0.41	8.97	1.23	0.14	8
	282	26.50	33.15	140.39	65.85	1.17	0.34	9.01	1.20	0.17	9
	170	27.68	28.08	161.98	76.17	1.80	0.17	9.29	1.44	0.13	17
	184	26.14	25.90	166.43	65.32	1.35	0.30	8.92	1.28	0.15	19
C	565	31.46	36.65	144.09	38.72	0.62	0.46	8.57	1.06	0.15	7
	181	17.18	24.16	150.60	72.89	1.69	0.19	8.05	1.09	0.16	14



$T_E$ : 表皮厚度;  $T_C$ : 皮层厚度;  $A_{SL}$ : 比叶面积;  $E_{WU}$ : 水分利用效率;  $T_S$ : 气孔蒸腾指数;  $T_R$ : 残余蒸腾指数;  $D_h$ : 水力直径;  $K_s$ : 理论导水率;  $(t/b)^2$ : 细胞壁加固指数。针叶性状显示为黑色; 枝条性状显示为棕色。  
 $T_E$ : Epidermic thickness;  $T_C$ : Cortical thickness;  $A_{SL}$ : Specific leaf area;  $E_{WU}$ : Water-use efficiency;  $T_S$ : Stomatal transpiration;  $T_R$ : Residual transpiration;  $D_h$ : Hydraulic diameter;  $K_s$ : Potential specific hydraulic conductivity;  $(t/b)^2$ : Thickness to span ratio. Needle traits were displayed in black; while twig traits were displayed in brown.

图 3 长白落叶松无性系枝、叶性状主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of twig and needle traits in *Larix olgensis* clones

表 5 长白落叶松无性系枝、叶性状主成分荷载矩阵

Table 5 Principal component loading matrix of twig and needle traits in *Larix olgensis* clones

性状 Traits	主成分 I Principal component I	主成分 II Principal component II
表皮厚度 $T_E$	0.07	0.45
皮层厚度 $T_C$	0.10	0.45
比叶面积 $A_{SL}$	-0.01	-0.40
水分利用效率 $E_{WU}$	-0.12	-0.31
气孔蒸腾指数 $T_S$	0.38	-0.38
残余蒸腾指数 $T_R$	-0.35	0.39
水力直径 $D_h$	0.48	0.16
理论导水率 $K_s$	0.50	0.08
细胞壁加固指数 $(t/b)^2$	-0.48	-0.10
特征值 Eigenvalue	3.33	2.46
贡献率 Contribution rate/%	37.28	27.36
累计贡献率 Cumulative contribution rate/%	37.28	64.64

策略(高 $E_{wu}$ )的权衡,这一性状轴同样反映了不同的气孔调节策略,一端代表在气孔闭合后具有较低的水分流失(低 $T_r$ ),另一端代表可以快速关闭气孔来降低自身水分流失(低 $T_s$ )。2个性状轴表明枝、叶不同器官之间水分策略的差异性,25个不同类型无性系在2个性状轴的分布整体上比较分散。其中,6个不耐旱型无性系均位于PC1轴上枝条水力学高效率的一端,1个综合强耐旱型无性系则位于PC1轴上枝条高安全性的一端,其余18个中等耐旱型无性系则表现出在PC2轴上均匀分布的现象。

### 3 讨论

#### 3.1 长白落叶松无性系枝、叶性状遗传变异

本研究结果显示,长白落叶松不同无性系在针叶解剖、形态和生理性状间均存在极显著差异( $P<0.01$ ),但是 $T_e$ 、 $T_c$ 和 $A_{sl}$ 的变异幅度相对较小(表2),这一结果与以往研究结果一致。例如,赵丽等<sup>[15]</sup>的研究中,针叶解剖性状在15种云杉间均存在显著差异,变异系数在9.69%~22.83%,其中 $T_e$ 和 $T_c$ 的变异系数接近20%,高于本研究的11%,这可能是由于本研究中无性系间的变异本质上是长白落叶松的种内变异,而种间变异可能会表现出更大的变异幅度。Yang等<sup>[8]</sup>的研究同样存在这种现象,5种欧洲和北美云杉的水力性状具有较大的种间变异,表现出较强的环境适应能力,而12种中国本土云杉的种内变异较小,表现出较强的性状保守性。此外,针对兴安落叶松(*Larix gmelinii*)的研究<sup>[44]</sup>也发现, $T_e$ 在种内变异幅度较小,在6个种源之间的差异并不明显,本研究中解剖结构变异幅度较小的结果与之一致。这些发现共同表明,针叶解剖结构受到较强的遗传控制,具有较强的性状保守性。

相比于针叶解剖性状,枝条水力性状在不同无性系之间均无显著差异,变异系数为6.15%~25.26%。以往研究发现,水力性状在云杉种间存在显著差异<sup>[8]</sup>,但是其他研究则证实茎中 $D_h$ 与 $(t/b)^2$ 等水力性状在落叶松属(*Larix*)内无显著差异<sup>[23]</sup>,说明落叶松水力性状可能更受环境的影响,遗传因素对其控制作用较小。随着干旱胁迫的加剧,树木生长普遍受到抑制<sup>[25]</sup>。因此,树木需要通过迁移、表型可塑性调整及生理状态调节来应对环境变化<sup>[45]</sup>。对于成熟树木而言,当迁移不是一个可行的选项时,通过结构及生理调节来适应环

境变化就显得尤为关键<sup>[46]</sup>。本研究发现, $E_{wu}$ 、 $T_s$ 、 $T_r$ 、 $(t/b)^2$ 和 $K_s$ 表现出较大的变异幅度,表明多个关键耐旱性状具有丰富的遗传多样性<sup>[9,47]</sup>。相比于针叶生理性状较大的变异幅度(22.15%~39.24%),长白落叶松无性系枝条水力性状中 $D_h$ 的变异系数最小,仅为6.15%,这与以往针对落叶松属内研究<sup>[23]</sup>中发现的 $D_h$ 与 $(t/b)^2$ 等水力性状无显著差异的现象一致。因此,在系统评估长白落叶松耐旱性时,纳入针叶生理性状与枝条在内的多器官性状指标至关重要<sup>[25,28]</sup>。

#### 3.2 长白落叶松无性系枝、叶性状间的关联

本研究中,针叶 $T_e$ 与 $T_c$ 呈显著正相关(图1), $E_{wu}$ 与 $T_e$ 、 $T_c$ 呈显著负相关, $E_{wu}$ 与 $A_{sl}$ 呈不显著正相关。王楠等<sup>[21]</sup>的研究同样发现,具有最高 $E_{wu}$ 的兴安落叶松具有最高的 $A_{sl}$ ,本研究中 $E_{wu}$ 和 $A_{sl}$ 的关系与之一致,说明 $E_{wu}$ 与针叶光能捕获能力呈正相关,与针叶保水能力呈负相关,这一发现与季子敬等<sup>[44]</sup>的研究结论部分一致。通过气孔来平衡自身碳同化和水分消耗是干旱胁迫下树木抵御干旱的重要策略<sup>[17]</sup>。本研究中, $T_s$ 与 $T_r$ 呈显著负相关(图1),反映了长白落叶松不同无性系在气孔调节策略上的差异:较低的 $T_s$ 说明这部分无性系在干旱胁迫时倾向于通过关闭气孔来减少水分流失,属于较为保守的等水调节策略<sup>[48]</sup>;而较低的 $T_r$ 则说明这部分无性系在气孔完全闭合后具有较低的水分流失率,但在干旱胁迫前期会采用极端的非等水调节策略(保持气孔的开放)<sup>[48]</sup>,因此,在应对短期较为强烈的气候变化时发生“水力失效”的风险较大。尽管本研究中并未发现 $T_r$ 与 $T_e$ 、 $T_c$ 之间存在显著联系,但Anfodillo等<sup>[49]</sup>的研究同样发现针叶的失水情况和角质层厚度并无显著关系,这一发现说明针叶的保守型解剖结构并不是影响叶片保水能力的唯一指标。较低的 $T_r$ 通常意味着干旱条件下能保持较高的叶片相对含水量,被视为耐旱育种策略中的一个重要指标<sup>[36,40]</sup>。 $T_s$ 与 $A_{sl}$ 呈显著正相关(图1)进一步表明,气孔闭合虽然有助于减少水分流失,但可能限制其光能捕获能力,在长期干旱下容易引发“碳饥饿”。Sasani等<sup>[23]</sup>研究发现,欧洲落叶松(*Larix decidua*)在干旱时表现出非等水策略,日本落叶松(*Larix kaempferi*)及其杂交种则表现出等水策略,因此,落叶松在应对干旱时并不是表现出绝对的等水或非等水策略。本研究对长白落叶松不同无性系的研究结果与这些结果一

致。总之,长白落叶松针叶会通过不同的水分策略来应对干旱胁迫,一部分会构建相对保守的结构,另一部分则会采用高效、冒险的水分策略。

本研究中,枝条 $K_s$ 与 $(t/b)^2$ 呈显著负相关(图1),表明树木在构建高水力安全性时往往以牺牲一定的水力效率为代价,这与Woodruff等<sup>[50]</sup>的研究一致。此外,本研究发现枝、叶性状间的联系较弱(图3)。仅有 $T_s$ 与 $(t/b)^2$ 呈显著负相关,表明针叶具有较强的气孔调节能力时,枝条往往具有更高的水力安全性。主成分分析显示(图3),9个枝、叶性状分别构成2个性状轴,第1轴主要反映了枝条从具有高效率(高 $D_h$ 、高 $K_s$ )的获取型策略到具有高安全(高 $(t/b)^2$ )的保守型策略的连续分布;第2轴主要反映了针叶高效型策略(高 $E_{wu}$ 、低 $T_R$ )与保守型策略(高 $T_E$ 、高 $T_C$ 、低 $A_{sl}$ 、低 $T_s$ )的权衡。Song等<sup>[25]</sup>对28种针叶树种的研究也发现,43个水力性状主要构成2个性状轴,第1轴主要反映枝条水力效率与安全的权衡,第2轴主要反映针叶组织韧性和碳同化能力的权衡,本研究发现与之一致(图3)。这种器官层次间联系较弱的现象可能与各组织在发育及功能上的特异性优化有关<sup>[25]</sup>。因此,开展树木多器官、多性状的综合评价有助于充分鉴别不同耐旱类型的优良基因型。

### 3.3 长白落叶松无性系耐旱性综合评价

本研究中,6个针叶性状共同组成的性状轴代表针叶水分利用的高效和保守(图3),反映高效型策略(高 $E_{wu}$ 、低 $T_R$ )与保守型策略(高 $T_E$ 、高 $T_C$ 、低 $A_{sl}$ 、低 $T_s$ )的权衡;枝条性状则共同组成的性状轴代表枝条的水力效率和安全,从高效率(高 $D_h$ 和高 $K_s$ )到高安全(高 $(t/b)^2$ )。为此,本研究在进行隶属函数分析时,将 $T_E$ 、 $T_C$ 、 $E_{wu}$ 和 $(t/b)^2$ 作为与耐旱性正相关的性状, $A_{sl}$ 、 $T_s$ 、 $T_R$ 、 $D_h$ 和 $K_s$ 则作为与耐旱性负相关的性状(表1)进行耐旱性综合评价(表3)。根据隶属函数法和聚类分析的结果,可将25个长白落叶松无性系分为3大类型:综合强耐旱型、中等耐旱型和不耐旱型。综合强耐旱型无性系为无性系338,综合评价价值最高;不耐旱型6个无性系的综合评价价值最低;中等耐旱型18个无性系的综合评价价值居中,占供试材料的72%,说明本研究中的试验材料是以中等耐旱类群为主。Song等<sup>[25]</sup>的研究发现,落叶松属在28种针叶树种中位于“高碳同化和高水力效率”的一端,而水力安全相对较低,这可能限制其在干旱胁迫下的耐旱能力。本研究

中,只有1个综合强耐旱型无性系位于枝条高安全一端,6个不耐旱型无性系均位于枝条高效率一端,而18个中等耐旱型无性系则位于中间位置(图3)。此外,本研究中长白落叶松枝条 $D_h$ 为8.01~10.02  $\mu\text{m}$ ,略低于Cai等<sup>[51]</sup>研究中的12~14  $\mu\text{m}$ ,但是管胞双壁厚度接近。这种相对较小的管胞直径虽然限制了水力效率,但可能通过提高 $(t/b)^2$ 来增强木质部安全性,这或许也是导致供试材料以中等耐旱性为主的原因之一。

考虑到本研究中长白落叶松中等耐旱类群无性系数量较多且具有不同的性状聚类,因此,对其进一步做了耐旱策略分析。中等耐旱型无性系可分为3组(表4),A组以无性系774和214为代表,主要表现为气孔闭合后的针叶保水能力较强(低 $T_R$ ),在长期干旱胁迫时仍然能维持较高的生存可能性。这类无性系在长期干旱的环境中具有较高的推广潜力,但 $E_{wu}$ 较低,导致其固定光合产物的能力较低。B组以无性系128和125为代表,主要表现为针叶偏向水分“高效型”(高 $E_{wu}$ ),在干旱胁迫不严重时可以通过其较为高效的水分利用策略来维持生存、生长。这类无性系在干旱胁迫不严重的环境中具有较高的推广潜力,但 $T_E$ 较低,随着干旱胁迫的加剧其生存风险升高。C组以无性系565为代表,主要表现为针叶偏向“结构保守型”(高 $T_E$ 和 $T_C$ ),同时表现出很强的气孔调节能力(低 $T_s$ ),具有较强的等水策略,可以通过针叶的保守型结构和气孔的快速调节能力来适应环境的变化。这类无性系在容易发生季节性干旱地区具有较高的推广潜力,但是 $E_{wu}$ 较低、 $T_R$ 较高,因此在面对长期干旱时会增加“碳饥饿”的风险。此外,无性系338为综合强耐旱型,主要表现为枝条具有最高的水力安全性(高 $(t/b)^2$ ),针叶具有较强保水型结构(高 $T_E$ )和较强的气孔调节能力(低 $T_s$ ),同时固定光合产物时的水分损失较低(高 $E_{wu}$ )。因此,无性系338在上述各种干旱环境中均具有较高的推广潜力,其余无性系可作为不同干旱类型地区造林的备选材料。需要指出的是,当前对树木耐旱性的评价多集中于地上部分,而地下根系作为水分吸收的主要器官,在树木耐旱性综合评价时具有关键作用<sup>[52]</sup>。因此,未来研究有必要整合根、枝、叶等多器官的解剖、形态与生理性状,开展全株水平的耐旱性系统评价,以期更全面地揭示长白落叶松的耐旱机制,选育出优良的无性系资源。

## 4 结论

本研究表明,针叶性状在无性系之间均存在极显著差异,其中,生理性状表现出比解剖、形态性状更大的变异幅度,枝条性状则无显著差异;枝、叶性状在各自器官内均呈显著相关,但是器官间性状相关性较弱。枝、叶分别构成2个独立的性状轴,枝条性状轴为高水力效率到高水力安全的连续分布,针叶性状轴为保守型结构到高效型策略间的权衡。根据耐旱性综合评价结果可将25个长白落叶松无性系分为3个类型:综合强耐旱型、中等耐旱型和不耐旱型。中等耐旱型无性系在供试材料中所占比例为72%,并可细分为具有不同耐旱特性的类群。无性系338为综合强耐旱型,叶表皮厚度较厚、水分利用效率较高、气孔蒸腾指数较低,同时枝条细胞壁加固指数最高,在大部分的干旱地区均具有较高的推广潜力。无性系774和214的残余蒸腾指数较低,无性系128和125的水分利用效率较高,而无性系565的气孔蒸腾指数较低,表皮厚度和皮层厚度较高,分别可作为长期干旱、轻度干旱和季节性干旱地区的备选材料。研究结果为不同类型干旱地区优良耐旱的造林材料选择提供参考。

## 参 考 文 献

- [1] KLESSE S, WOHLGEMUTH T, MEUSBURGER K, *et al.* Long-term soil water limitation and previous tree vigor drive local variability of drought-induced crown dieback in *Fagus sylvatica*[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 851: 157926.
- [2] DUAN H L, DUURSMA R A, HUANG G M, *et al.* Elevated [CO<sub>2</sub>] does not ameliorate the negative effects of elevated temperature on drought-induced mortality in *Eucalyptus radiata* seedlings [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(7): 1598-1613.
- [3] 程莉,李玉霖,宁志英,等.木本植物应对干旱胁迫的响应机制:基于水力学性状视角[J].*生态学报*, 2024, 44(7): 2688-2705.  
CHENG L, LI Y L, NING Z Y, *et al.* Response mechanisms of woody plants to drought stress: a review based on plant hydraulic traits[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(7): 2688-2705.
- [4] MCDOWELL N G, ALLEN C D, MARSHALL L. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 399-415.
- [5] SENF C, PFLUGMACHER D, YANG Z Q, *et al.* Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 4978.
- [6] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660-684.
- [7] BRESHEARS D D, COBB N S, RICH P M, *et al.* Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(42): 15144-15148.
- [8] YANG X W, YAN H L, HAO C H, *et al.* Climate of origin shapes variations in wood anatomical properties of 17 *Pinus* species[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 414.
- [9] ZHAO H, HUANG X, MA B L, *et al.* Productive poplar genotypes exhibited temporally stable low stem embolism resistance and hydraulic resistance segmentation at the stem-leaf transition[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2025, 48(2): 992-1004.
- [10] KEYSER-GIBSON A, NACKLEY L, SUN Y P, *et al.* Plasticity in plant hydraulic traits: an evaluation of a common-taxa experiment across a climatic gradient in the Western U.S. [J/OL]. *Plants People Planet*, (2025-10-06) [2025-10-30]. <https://doi.org/10.1002/ppp3.70103>.
- [11] MORAN E, LAUDER J, MUSSER C, *et al.* The genetics of drought tolerance in conifers[J]. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 1034-1048.
- [12] EILMANN B, DE VRIES S M G, DEN OUDEN J, *et al.* Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 302: 133-143.
- [13] VON MOLER E R, NELSON A S. Perspectives on drought preconditioning treatments with a case study using western larch[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 741027.
- [14] TESKEY R, WERTIN T, BAUWERAERTS I, *et al.* Responses of tree species to heat waves and extreme heat events[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1699-1712.
- [15] 赵丽,包秀兰,王福德,等.15种云杉针叶解剖结构与其抗旱性研究[J].*西北林学院学报*, 2025, 40(3): 119-127.  
ZHAO L, BAO X L, WANG F D, *et al.* Needle anatomical structure and drought resistance of 15 spruce species[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2025, 40(3): 119-127.
- [16] MCDOWELL N, POCKMAN W T, ALLEN C D, *et al.*

- Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719-739.
- [17] 王孟珂, 田梦妮, 毕泉鑫, 等. 基于气孔性状的文冠果种质资源抗旱性评价及抗旱资源筛选[J]. *植物研究*, 2021, 41(6): 957-964.  
WANG M K, TIAN M N, BI Q X, *et al.* Evaluation of drought tolerance based on stomatal characters and selection of germplasm resources from *Xanthoceras sorbifolia* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(6): 957-964.
- [18] 魏斌, 李毅, 苏世平. 外源脯氨酸对自然干旱下白刺叶片气孔的影响[J]. *植物研究*, 2022, 42(3): 492-501.  
WEI B, LI Y, SU S P. The effect of exogenous proline on the stomata of *Nitraria tangutorum* leaves under natural drought [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42(3): 492-501.
- [19] GRACE J. Cuticular water loss unlikely to explain tree-line in Scotland [J]. *Oecologia*, 1990, 84(1): 64-68.
- [20] 王佳佳. 水分梯度下柠条锦鸡儿叶功能属性的干旱适应性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.  
WANG J J. The drought adaptation of leaf functional traits in *Caragana korshinskii* Kom. under water gradient [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2016.
- [21] 王楠, 王晶晶, 王传宽, 等. 兴安落叶松水分利用效率对模拟气候变暖的响应[J]. *植物研究*, 2025, 45(5): 686-694.  
WANG N, WANG J J, WANG C K, *et al.* Responses of water use efficiency in *Larix gmelinii* to simulated climate warming [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2025, 45(5): 686-694.
- [22] ROWLAND L, DA COSTA A C L, GALBRAITH D R, *et al.* Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation [J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 119-122.
- [23] SASANI N, PÂQUES L E, BOULANGER G, *et al.* Physiological and anatomical responses to drought stress differ between two larch species and their hybrid [J]. *Trees*, 2021, 35(5): 1467-1484.
- [24] ZHANG Y B, HUANG X Y, SCALON M C, *et al.* Mistletoes have higher hydraulic safety but lower efficiency in xylem traits than their hosts [J]. *New Phytologist*, 2025, 245(2): 607-624.
- [25] SONG Y J, STERCK F, ZHOU X Q, *et al.* Drought resilience of conifer species is driven by leaf lifespan but not by hydraulic traits [J]. *New Phytologist*, 2022, 235(3): 978-992.
- [26] 胥生荣, 张恩和, 马瑞丽, 等. 干旱胁迫及复水对耐旱枸杞水力学特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(8): 1190-1197.  
XU S R, ZHANG E H, MA R L, *et al.* Hydraulic characteristics of *Lycium barbarum* L. seedlings under drought stress and re-watering conditions [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(8): 1190-1197.
- [27] 李卓龙, 毕宇, 贾宝鹏, 等. 黑龙江省9个杨树品种的抗旱性分析[J]. *森林工程*, 2025, 41(6): 1206-1217.  
LI Z L, BI Y, JIA B P, *et al.* Analysis of drought resistance in nine poplar varieties in Heilongjiang province [J]. *Forest Engineering*, 2025, 41(6): 1206-1217.
- [28] 于晓池, 杨桂娟, 董菊兰, 等. 梓属5个种对干旱胁迫的生理响应[J]. *植物研究*, 2021, 41(1): 44-52.  
YU X C, YANG G J, DONG J L, *et al.* Physiological responses to drought stress of five species from *Catalpa Scop* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(1): 44-52.
- [29] GUIZANI A, ASKRI H, AMENTA M L, *et al.* Drought responsiveness in six wheat genotypes: identification of stress resistance indicators [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1232583.
- [30] 张磊. 干旱胁迫下长白落叶松家系变异的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.  
ZHANG L. Research on *Larix olgensis* families' variation under drought stress [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014.
- [31] NING Q R, GONG X W, LI M Y, *et al.* Differences in growth pattern and response to climate warming between *Larix olgensis* and *Pinus koraiensis* in northeast China are related to their distinctions in xylem hydraulics [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 312: 108724.
- [32] 王乐乐, 周正虎, 金鹰, 等. 东北温带森林20种乔木树种叶片干旱容忍性特征[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(1): 1-8.  
WANG L L, ZHOU Z H, JIN Y, *et al.* Drought tolerance traits of leaves of 20 tree species in temperate forest of northeast China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(1): 1-8.
- [33] 王庆彬, 王恩姮, 姜中珠, 等. 黑土区常见树种水分生理适应性及抗旱特性[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(1): 8-9.  
WANG Q B, WANG E H, JIANG Z Z, *et al.* Water adaptability and drought-resistance of common tree species in typical black soil region [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2009, 37(1): 8-9.
- [34] 许军, 杜俊婕, 张磊, 等. 长白落叶松生长与材性分析及优良无性系选择[J]. *森林工程*, 2025, 41(6): 1182-1192.  
XU J, DU J J, ZHANG L, *et al.* Growth and wood quality analysis of *Larix olgensis* and selection of superior clonal

- lines[J].Forest Engineering,2025,41(6):1182-1192.
- [35] 高艳如,王军辉,麻文俊,等.不同种源和家系红皮云杉细根形态与生物量垂直分布特征[J].植物研究,2024,44(3):380-388.
- GAO Y R, WANG J H, MA W J, *et al.* Characteristics of fine root morphology and biomass vertical distribution from different provenances and families of *Picea koraiensis* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44 (3) : 380-388.
- [36] BANSAL S, HARRINGTON C A, GOULD P J, *et al.* Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) [J]. Global Change Biology, 2015, 21(2):947-958.
- [37] HASANUZZAMAN M, CHAKRABORTY K, ZHOU M X, *et al.* Measuring residual transpiration in plants: a comparative analysis of different methods[J]. Functional Plant Biology, 2023, 50(12):983-992.
- [38] 卫星.干旱胁迫对水曲柳苗木细根衰老的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2009.
- WEI X. Fine root senescence of Manchurian ash seedlings under drought stress[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2009.
- [39] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species [J]. New Phytologist, 2010, 185 (2) : 481-492.
- [40] HACKE U G, SPERRY J S, POCKMAN W T, *et al.* Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure[J]. Oecologia, 2001, 126(4):457-461.
- [41] LU S B, CHEN Y M, SARDANS J, *et al.* Water and nutrient use efficiency of three tree species in monoculture and mixed stands and potential drivers in the Loess Hilly Region, China[J]. Plant and Soil, 2024, 496(1) : 657-675.
- [42] FARQUHAR G D, O'LEARY M H, BERRY J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, 9 (2) : 121-137.
- [43] LI Z M, GAO C J, CHE F X, *et al.* Trunk distortion weakens the tree productivity revealed by half-sib progeny determination of *Pinus yunnanensis* [J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1) : 629.
- [44] 季子敬,全先奎,王传宽.兴安落叶松针叶解剖结构变化及其光合能力对气候变化的适应性[J].生态学报, 2013, 33(21):6967-6974.
- JI Z J, QUAN X K, WANG C K. Variations in leaf anatomy of *Larix gmelinii* reflect adaptation of its photosynthetic capacity to climate changes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(21):6967-6974.
- [45] FRANKS S J, WEBER J J, AITKEN S N. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations [J]. Evolutionary Applications, 2014, 7 (1) : 123-139.
- [46] KERR K L, FICKLE J C, ANDEREGG W R L. Decoupling of functional traits from intraspecific patterns of growth and drought stress resistance [J]. New Phytologist, 2023, 239(1):174-188.
- [47] 刘炳好,黄桂华,梁坤南,等.柚木无性系光合生理特征与生长综合评价[J].植物研究,2020,40(2):209-216.
- LIU B Y, HUANG G H, LIANG K N, *et al.* Evaluation of photosynthetic characteristics and growth traits in teak (*Tectona grandis* L. f.) clones [J]. Bulletin of Botanical Research, 2020, 40(2):209-216.
- [48] 罗丹丹,王传宽,金鹰.植物水分调节对策:等水与非等水行为[J].植物生态学报,2017,41(9):1020-1032.
- LUO D D, WANG C K, JIN Y. Plant water-regulation strategies: isohydric versus anisohydric behavior [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(9):1020-1032.
- [49] ANFODILLO T, PASQUA DI BISCEGLIE D, URSO T. Minimum cuticular conductance and cuticle features of *Picea abies* and *Pinus cembra* needles along an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps) [J]. Tree Physiology, 2002, 22(7):479-487.
- [50] WOODRUFF D R, MEINZER F C, LACHENBRUCH B. Height-related trends in leaf xylem anatomy and shoot hydraulic characteristics in a tall conifer: safety versus efficiency in water transport [J]. New Phytologist, 2008, 180(1):90-99.
- [51] CAI K W, ZHOU X Y, LI X, *et al.* Insight into the multiple branches traits of a mutant in *Larix olgensis* by morphological, cytological, and transcriptional analyses [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:787661.
- [52] 江燕东,彭正东,徐琪,等.喜旱莲子草叶片、细根功能性状对异质生境的响应[J].植物研究,2024,44(3):410-419.
- JIANG Y D, PENG Z D, XU Q, *et al.* Responses of leaf and fine root functional traits of *Alternanthera philoxeroides* to heterogeneous habitats [J]. Bulletin of Botanical Research, 2024, 44(3):410-419.