

中国北方青杨派杨树遗传多样性研究

姚建忠

(山西省桑干河杨树丰产林实验局,山西 大同 037006)

摘要:青杨派杨树是我国广泛分布的一类生态、经济型树种。目前尚未对青杨派杨树资源开展有效评价、利用及保护工作。以中国北方地区青杨派杨树 19 个种群的 112 个样本为材料,利用 15 对微卫星标记进行遗传多样性和遗传结构分析。结果表明,青杨派杨树 19 个种群总等位基因数(N_a)为 118,有效等位基因数(N_e)为 3.439,观测杂合度(H_o)为 0.392,期望杂合度(H_e)为 0.347,信息指数(I)为 0.582,表明青杨派杨树具有较高的遗传多样性水平;遗传分化系数(F_{st})为 0.39,表明青杨派不同杨树种群间存在显著的遗传分化。通过遗传结构分析和聚类分析,将青杨派杨树 19 个种群分为 2 个大类群,大青杨与香杨、二白杨与小叶杨种群间具有相近的亲缘关系;其中的 9 个青杨种群可分为 3 个大类群,且遗传距离与地理距离、气候因子距离呈显著相关性($r=0.758, P=0.010; r=0.330, P=0.04$),表明青杨种群遗传分化受到地理隔离以及气候条件差异影响。研究结果为杨树遗传改良、种质资源保存和利用提供理论依据,同时对青杨派系统发育和进化机制也提供重要参考价值。

关键词:青杨派;青杨;遗传多样性;遗传结构

中图分类号:S792.113

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2024)02-0079-06

Genetic Diversity of *Tacamahaca* in Northern China

YAO Jian-zhong

(Sangganhe High Yield Poplar Forest Experiment Bureau of Shanxi Province, Datong 037006, Shanxi, China)

Abstract: *Tacamahaca* is a type of ecological and timber tree species widely distributed in China. At present, little studies have been carried out on the effective resource assessment, utilization, and protection. Taking 112 samples obtained from 19 *Tacamahaca* populations in Northern China as research materials, this study assessed the genetic diversity and genetic structure by using 15 microsatellite markers. The results showed that total number of alleles (N_a) was 118, average number of effective allele (N_e) was 3.439, observed heterozygosity (H_o) and expected heterozygosity (H_e) was 0.392 and 0.347, respectively, and information index (I) was 0.582, indicating that a high level of genetic diversity among 19 *Tacamahaca* populations. The genetic differentiation coefficient (F_{st}) was 0.39, suggesting that there is significant differentiation among 19 *Tacamahaca* populations. Niteen *Tacamahaca* populations were divided into the two clusters by structure and cluster analysis. There was a similar genetic relationships between *P. ussuriensis* population and *P. koreana* population, as well as *P. gansuensis* population and *P. simonii* population. Nine populations of *P. cathayana* can be divided into the three clusters, the genetic distance was significantly correlated with geographical distance and climatic distance, respectively ($r=0.758, P=0.010; r=0.330, P=0.04$), indicating that the genetic differentiation of *P. cathayana* populations is influenced by geographical isolation and climatic differences. This study provides a theoretical basis for the genetic im-

收稿日期:2023-02-23 修回日期:2023-05-05

基金项目:中央财政林业改革发展资金计划(2022KJZX001);山西省林草重点研发计划(2023FSZSSF01)。

第一作者:姚建忠,高级工程师。研究方向:杨树良种选育。E-mail:2693863026@qq.com

provement, germplasm conservation and utilization of *Tacamahaca* resources, and provides an important reference for the study of phylogenetic and evolutionary mechanism of *Tacamahaca*.

Key words: *Tacamahaca*; *P. cathayana*; genetic diversity; genetic structure

杨树分类学家将杨属(*Populus*)分为白杨派(*Leuce*)、青杨派(*Tacamahaca*)、黑杨派(*Aigeiros*)、胡杨派(*Turanga*)和大叶杨派(*Leucoides*),在我国共分布有5个派53种。青杨派是杨属中最大的一个派,中国有34种,21变种^[1],广泛分布于地形多变、气候复杂的地区,对复杂环境的长期适应造成了青杨派各树种之间存在较大的遗传分化,为我国杨树开展育种工作提供极好的遗传资源。青杨(*P. cathayana*)是青杨派杨树的重要树种,天然分布于我国“三北”(东北、华北、西北)和西南地区,其生长迅速且适应性强,是我国特有种,具有重要的生态和经济价值^[2]。表型多样性是遗传多样性和环境异质性的综合表现^[3],青杨树种从叶片表型上可划分为长叶柄大叶类群、中等叶类群、短叶柄窄叶类群和小叶类群,青杨叶片表型性状广泛的遗传变异反映了青杨种群内存在高水平的遗传多样性^[4]。树种的遗传多样性影响该树种对环境的适应能力^[5-6],分析种群间和种群内的遗传多样性,对于评价树种的系统发育关系和分类地位具有重要的意义。近年来,针对小叶杨(*P. simonii*)^[7]、青杨^[8]、大青杨(*P. ussuriensis*)^[9]等树种种群分别进行了遗传多样性研究,但针对青杨派不同树种种群间尚未同时进行遗传多样性综合评价。

目前,我国的青杨派杨树资源大多处于野生状态,尚未进行系统的种质资源调查收集、评价、利用及保护,青杨派不同树种之间遗传背景不清晰^[10],部分树种的分类地位也存在争议。大青杨主要分布于我国小兴安岭、完达山、张广才岭、老爷岭山地及长白山林区,在俄罗斯远东地区及朝鲜也有分布。香杨(*P. koreana*)近似于大青杨,集中分布于小兴安岭、长白山林区,在朝鲜、俄罗斯远东地区也有分布,也是东北东部林区高大粗壮林木之一^[9]。二白杨(*P. gansuensis*)分布于甘肃省武威、张掖、酒泉等地,是西北干旱区的优良树种^[11]。小叶杨天然分布于“三北”、华中、西南地区共18个省市^[7]。大青杨与香杨、二白杨与小叶杨都存在分布区重叠,利用表型性状难以区分,物种分类地位存在争议等问题。因此本研究同时选择以上树种进行遗传多样性分析,分析不同树种间亲缘关系,为青杨派树种分类提供重要参考价值。

微卫星分子标记是共显性标记,具有稳定性好、多态性高等优点^[12-13],被广泛用于遗传多样性评价,

本研究利用SSR分子标记对中国北方青杨派杨树群体的遗传多样性和遗传结构进行分析,为青杨派杨树遗传改良以及物种分类地位提供理论依据,同时对青杨派系统发育和进化机制的研究提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究收集了来自中国东北、华北、西北青杨派杨树天然分布区的19个种群共112个样本,涵盖了青杨派的9个主要树种(表1),收集的各样本之间间距50 m以上,取幼嫩叶片并使用硅胶干燥,储存到-80℃冰箱保存待用。按照各种群的经纬度从WorldClim数据库(<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>)提取温度因子11个、降水因子8个,提取分辨率为10 arc-minutes。

1.2 DNA提取和PCR扩增

取大约10 g冷冻保存叶片,置于液氮预冷的研钵中,加入液氮,迅速研磨至粉末,用无菌小勺取大约0.2 g研磨好的粉末,加入盛有DNA提取缓冲液的2 mL离心管,轻弹离心管混匀,置于65℃水浴放置30 min。随后参照DNeasy Plant Mini Kit(QIAGEN)操作说明提取DNA。取1 μL DNA样本在1.0%的琼脂糖凝胶中电泳检测,结果拍照记录,其余DNA于-20℃保存备用。

从杨树SSR数据库以及参考文献中筛选15对SSR引物^[8,14]。本试验中所采用的PCR反应体系:DNA模版(10 ng/μL) 1 μL,PCR Mix 5 μL, ddH₂O 3 μL,带有荧光接头的正向引物(1 μmol/L)和反向引物(1 μmol/L)各0.5 μL。在94℃预变性5 min,在94℃变性20 s、58℃复性20 s、72℃延伸20 s条件下进行30轮循环,最后在72℃延伸5 min,4℃保存。反应在PCR仪中进行。PCR产物在ABI 3730xl DNA分析仪中进行毛细管电泳分析。

1.3 数据分析

利用POPGENE1.32软件计算各种群遗传多样性参数,包括等位基因数(N_a),有效等位基因数(N_e),信息指数(I),观测杂合度(H_o),期望杂合度(H_e)。利用Micro-checker2.2.3软件^[15]进行哈迪温伯格平衡(HWP)检测。每个等位基因位点的遗传分化系数(F_{st})和各种群的遗传分化系数使用FSTAT2.9.3软件计算。基因流(N_m)计算公式:

$N_m = (1 - F_{st}) / 4F_{st}$ 。利用 GenAlEx6. 5^[16] 进行 PCoA 主坐标分析,遗传距离矩阵分别和地理距离矩阵、气候因子距离矩阵之间进行 Mantel 检验^[17]。利用 NTSYS2. 1^[18] 软件进行基于遗传距离的聚类分

析。利用 STRUCTURE2. 3. 4^[19] 软件进行基于贝叶斯模型的遗传结构分析,Burnin 和 MCMC 参数分别设置 100 000、200 000,使用“STRUCTURE HARVEST”在线软件^[20]确定最佳分组 K。

表 1 青杨派 19 个种群地理信息

Table 1 Geographic information of 19 populations of *Tacamahaca*

编号	树种	采样地	数量/个	北纬	东经	海拔/m
QDNP	青杨	山西大南坪	5	36°27'22"	111°53'49"	1 420
QQLY	青杨	山西七里峪	12	36°36'22"	111°55'11"	994
QWT	青杨	山西五台	16	38°57'29"	113°39'29"	1 637
QGD	青杨	青海贵德	3	36°59'58"	101°25'13"	2 266
QFS	青杨	山西方山	9	37°50'03"	111°21'38"	1 580
QXN	青杨	山西乡宁	7	36°02'44"	111°02'35"	1 328
QLX	青杨	山西临县	4	38°02'41"	111°14'00"	1 388
QHS	青杨	陕西横山	4	37°32'22"	109°19'49"	1 208
QYY	青杨	山西右玉	6	39°58'05"	112°26'28"	1 326
EBY	二白杨	甘肃武威	6	38°02'52"	102°41'19"	1 478
XFS	小叶杨	山西方山	4	37°53'56"	111°25'40"	1 835
XGX	小叶杨	山西古县	6	36°34'15"	112°04'30"	1 495
XGD	小叶杨	青海贵德	9	36°27'01"	101°36'12"	2 700
XY	香杨	黑龙江带岭	4	47°04'52"	128°57'33"	244
DQY	大青杨	吉林省临江	2	41°45'05"	126°50'48"	333
KY	苦杨	新疆北屯	2	47°21'13"	87°51'46"	507
QGY	青甘杨	青海西宁	7	36°39'56"	101°46'18"	2 280
ZCY	藏川杨	西藏林芝	3	29°36'50"	94°39'32"	2 400
QMY	青毛杨	山西兴县	3	38°09'01"	111°17'32"	1 561

2 结果与分析

2.1 青杨派杨树种群遗传多样性分析

利用 15 对 SSR 引物对青杨派杨树 19 个种群的 112 个样本进行遗传多样性评价,各引物的遗传多样性结果见表 2。等位基因数(N_a)范围为 2 (U18679)~14 (GCPM-1753)。有效等位基因数(N_e)范围为 1. 009 (U18679)~5. 448 (GCPM-1753)。信息指数(I)范围为 0. 020 (U18679)~0. 890 (GCPM-961)。观测杂合度(H_o)范围为 0. 013 (U18679)~0. 726 (GCPM-961)。期望杂合度(H_e)范围为 0. 012 (U18679)~0. 520 (GCPM-961)。遗传分化系数(F_{st})范围为 0. 119 (U18679)~0. 734 (GCPM-1274)。基因流(N_m)范围为 0. 145 (U21882)~1. 847 (U18679)。采用的 15 个引物等位基因位点都符合哈迪温伯格平衡(HWP)。

青杨派杨树 19 个种群遗传多样性结果见表 3。等位基因数(N_a)范围为 1. 400 (QMY)~3. 600 (QQLY)。有效等位基因数(N_e)范围为 1. 400 (QMY)~2. 553 (EBY)。信息指数(I)范围为 0. 277 (QMY)~0. 848 (QQLY)。观测杂合度(H_o)范围为 0. 167 (QHS)~0. 600 (ZCY)。期望杂合度

(H_e)范围为 0. 200 (QMY)~0. 454 (QWT)。综合来看,QQLY 种群的遗传多样性水平最高,QMY 种群的遗传多样性水平最低,青杨派杨树 19 个种群具有较高的遗传多样性。

2.2 青杨派杨树种群遗传结构分析

青杨派杨树 9 个树种共 19 个种群遗传分化系数 $F_{st}=0. 39$, $P=0. 021$,表明青杨派不同树种种群之间存在显著的遗传分化。利用 NTSYS2. 1 软件对青杨派杨树 19 个种群进行基于遗传距离的 UP-GMA 聚类分析(图 1),共分为 2 个类群:第 1 类群包括 ZCY、KY、QGY、DQY、XY、EBY、XGD、XGX、XFS 共 9 个种群,第 2 类群包括 QLX、QHS、QGD、QDNP、QQLY、QMY、QFS、QXN、QWT、QYY 共 10 个种群。利用 GenAlEx6. 5 进行主坐标分析(图 2),19 个种群同样分成 2 个类群,与遗传距离聚类分析结果一致。对青杨派杨树 19 个种群的遗传结构分析显示(图 3A),当 $K=2$ 时, ΔK 达到最大值,表明 19 个种群被分为 2 个类群。使用不同的颜色来表示 19 个种群每个样本中原始类群的分布比例。

本研究收集的 19 个种群中有 9 个种群为青杨树种,9 个青杨种群的遗传分化系数为 $F_{st}=0. 24$, $P<0. 001$,明显低于青杨派杨树 19 个种群。基于

0.010,图4A),表明青杨种群遗传分化受到明显的地理隔离影响。依据青杨派杨树19个种群分布地区的温度和降水数据,计算获得气候因子欧式距离,对遗传距离矩阵和气候因子距离矩阵进行 Mantel 检验,结果表明两者之间未呈现相关性,但9个青杨种群遗传距离矩阵与气候因子距离矩阵呈现显著相关性($r=0.330$, $P=0.04$,图4B),表明由温度和降水因子决定的青杨种群气候条件差异影响了遗传分化的形成。

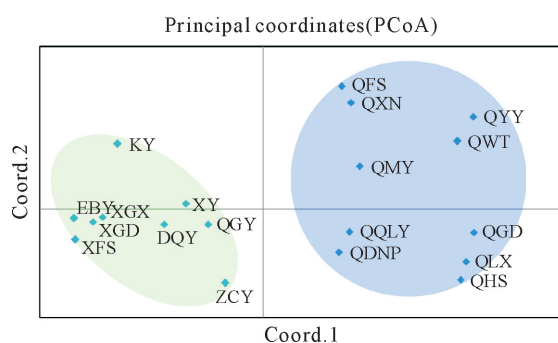
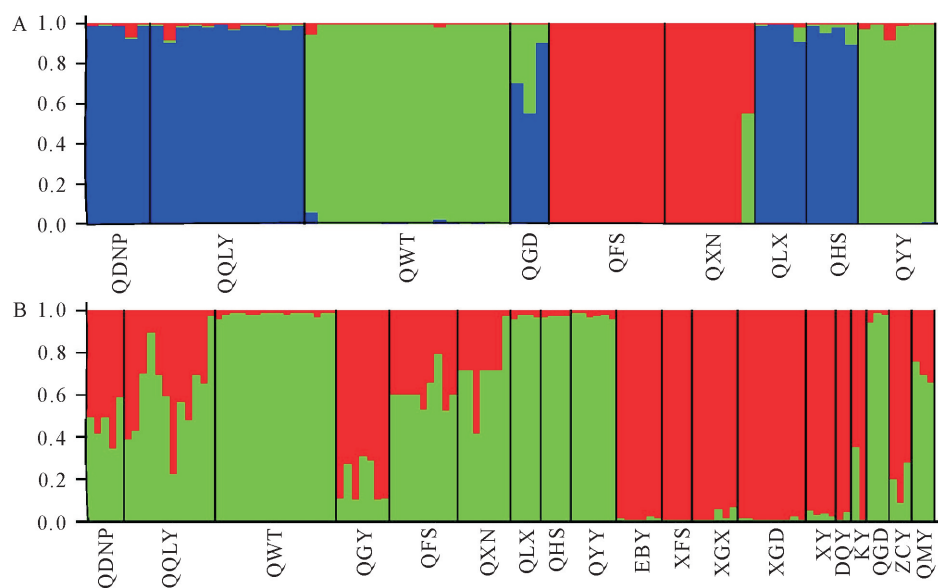


图2 青杨派19个种群主坐标分析(PCoA)

Fig. 2 Principal coordinate analysis of 19 populations in *Tacamahaca*

3 结论与讨论

大部分学者认为分布广、多年生、异交的物种遗传多样性水平较高^[21]。青杨派树种在我国大部分地区均有分布,且雌雄异株。从整体上看,青杨派杨树的期望杂合度(H_e)为0.347,观测杂合度(H_o)为0.392,信息指数(I)为0.582,说明青杨派杨树遗传多样性较高,遗传分化系数为 $F_{st}=0.39$,遗传分化水平也处于较高水平。大青杨与香杨分布区相互重叠,都是东北东部林区粗壮林木之一,二者外形相似,香杨小枝圆、发红、有香气、叶表面具明显深皱纹^[9]。本研究中,基于遗传距离的UPGMA聚类分析显示大青杨和香杨聚在一起,说明二者的亲缘关系较近,苏晓华等^[22]也发现大青杨与香杨的亲缘关系最近,说明分布区重叠的树种可能发生了频繁的基因渐渗。本研究发现二白杨与小叶杨种群聚为一个类群,说明二者之间亲缘关系较近,青杨派中小叶杨分布最为广泛,二白杨的中心分布区是箭杆杨与小叶杨的混生地带,分布区重叠可能导致了基因交流,被认为是箭杆杨与小叶杨的天然杂种,其树形、花、枝、叶介于二者之间,这一结果与本研究的结论



A 为青杨派19个种群遗传结构($K=2$),B 为9个青杨种群遗传结构($K=3$)。

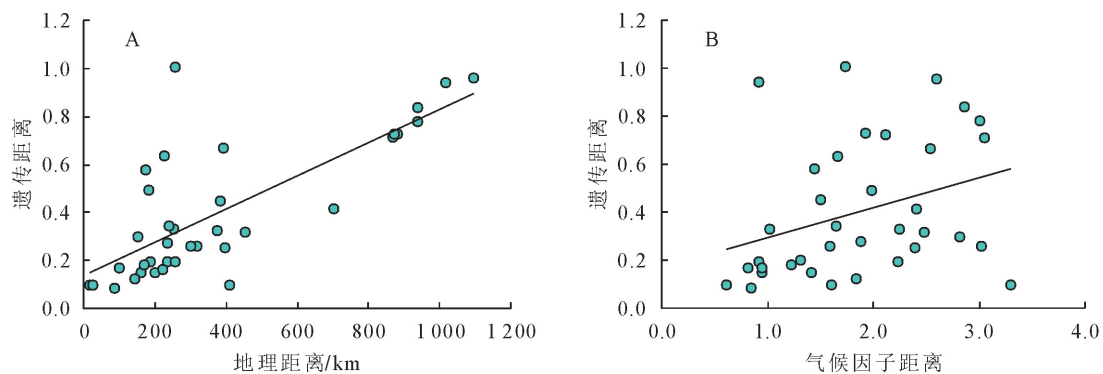
图3 青杨派杨树种群遗传结构(STRUCTURE)

Fig. 3 Genetic structure of *Tacamahaca* population(STRUCTURE)

基本吻合。青毛杨是青杨派的一个独立物种,仅分布于山西兴县境内的黑茶山自然保护区,聚类分析显示与青杨种群亲缘关系较近,这可能与青毛杨采集样本较少,以及二者采集地距离较近导致了频繁的基因交流。本研究同时对青杨派的9个树种共19个种群的亲缘关系进行研究,将青杨派杨树19个种群分为2个大类群,大青杨与香杨、二白杨与小叶杨种群间具有相近的亲缘关系;其中的9个青杨

种群可分为3个大类群,以上结论对青杨派的系统发育关系及物种分类地位提供了参考。

遗传结构的形成不仅仅取决于地理隔离,还与环境条件的异质性紧密相关^[23-24]。张亚红^[8]对3种青杨派杨树遗传多样性和遗传结构研究发现,青杨种群间的遗传距离与地理距离呈正相关($r=0.488$),而大青杨则在检测中未呈明显相关性($r=0.023$)。本文的9个青杨种群间的遗传距离与地理



A 为基于遗传距离与地理距离的 Mantel 检验;B 为基于遗传距离与气候因子距离的 Mantel 检验。

图 4 9 个青杨种群距离矩阵间相关性分析 (Mantel 检验)

Fig. 4 Correlation analysis of distance matrix among 9 *P. cathayana* populations (Mantel test)

距离呈正相关,与张亚红^[8]的研究结果一致。本研究发现青杨种群的遗传结构形成不仅与地理隔离有关,且与气候条件差异造成的环境异质性有关,青杨种群适应了具有独特温度和降水的生态位,导致了高水平的遗传分化,由气候条件导致的环境异质性,可能导致了当前青杨种群遗传结构的形成。综合来看,地理隔离以及气候条件的差异形成了当前青杨种群的遗传结构。然而青杨派杨树的 19 个种群则在检测中未呈明显相关性,这与中国西南地区青杨的遗传多样性研究结果一致^[25],西南地区青杨的遗传距离和地理距离并未体现出有显著相关性($r = 0.3122$, $P > 0.05$)。导致这一现象的原因可能是,杨树共分为 5 个派,青杨派是最大的一个派,涵盖的有青杨、大青杨、藏川杨等多个树种,全国各地均有分布,此次主要针对的是北方的青杨派树种,可能不能全面地反映青杨派的遗传结构特征。

参考文献:

- [1] 何承忠,张有慧,冯夏莲,等. 我国青杨派杨树基因资源及其遗传育种研究进展[J]. 西北林学院学报, 2005, 20(2): 124-129.
HE C Z, ZHANG Y H, FENG X L, *et al.* Introduction to gene resources and progress in research on poplars genetic breeding of selection *Tacamahaca* in China[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2005, 20(2): 124-129. (in Chinese)
- [2] 徐伟英. 杨树[M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988.
XU W Y. Poplar[M]. Haerbin: Heilongjiang People's Publishing House, 1988. (in Chinese)
- [3] 尚帅斌,郭俊杰,王春胜,等. 海南岛青梅天然居群表型变异[J]. 林业科学, 2015, 51(2): 154-162.
SHANG S B, GUO J J, WANG C S, *et al.* Phenotypic variations in natural populations of *Vatica mangachapoi* in Hainan, China[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(2): 154-162. (in Chinese)
- [4] 曹德美,张亚红,成星奇,等. 青杨不同种群叶片表型性状的遗传变异[J]. 林业科学, 2021, 57(8): 56-67.
CANG D M, ZHANG Y H, CHENG X Q, *et al.* Genetic variation of leaf phenotypic traits in different populations of *Populus cathayana* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(8): 56-67.
- [5] HUGHES A R, INOUE B D, JOHNSON M T, *et al.* Ecological consequences of genetic diversity [J]. Ecology Letters, 2008, 11(6): 609-623.
- [6] BOCKELMANN A C, REUSCH T B, BIJLSMA R, *et al.* Habitat differentiation vs. isolation-by-distance: the genetic population structure of *Elymus athericus* in European salt marshes [J]. Molecular Ecology, 2003, 12(2): 505-515.
- [7] 卫尊征. 小叶杨遗传资源评价及重要性状的 SSRs 关联分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [8] 张亚红. 3 种青杨派杨树遗传多样性与遗传结构研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
- [9] 林海龙. 利用 SSCP 研究大青杨和香杨的种间及种内群体遗传多样性[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [10] 雷淑芸, 张发起, Khan G, 等. 利用高通量测序分析青藏高原地区青杨的 SSR 和 SNP 特征[J]. 林业科学研究, 2015, 28(1): 37-43.
LEI S Y, ZHANG F Q, Khan G, *et al.* Characteristic analysis of SSR and SNP in *Populus cathayana* on the Qinghai-Tibetan Plateau by high-throughput sequencing [J]. Forest Research, 2015, 28(1): 37-43. (in Chinese)
- [11] 丘明新, 刘家琼. 二白杨一些生物学和生态学特性的观察[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(3): 202-212.
QIU M X, LIU J Q. Some observations on the biological and ecological characters of *Populus gansuensis* [J]. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1985, 9(3): 202-212. (in Chinese)
- [12] 程玮哲, 樊军锋, 周永学, 等. 基于荧光 SSR 标记的 10 个白杨派种质资源遗传多样性分析[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(3): 88-93.
CHENG W Z, FAN J F, ZHOU Y X, *et al.* Genetic diversity analysis of the 10 poplar accessions based on SSR molecular markers [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(3): 88-93. (in Chinese)
- [13] 田芬芳, 郑兴娟, 罗智, 等. 枣和酸枣杂交后代遗传多样性的 SSR 分析[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 91-97.
YAN F F, ZHENG X J, LUO Z, *et al.* Genetic diversity analysis of hybrid progeny from Chinese jujube and wild jujube by SSR [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(3): 91-97. (in Chinese)

- 生态学报, 2020, 40(23): 8461-8473.
- WANG Y, ZHAO Y H, WU J S. Dynamic monitoring of long time series of ecological quality in urban agglomerations using Google Earth Engine cloud computing: a case study of the Guangdong-Hong Kong-Macao Greater Bay Area, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(23): 8461-8473. (in Chinese)
- [13] JIA H W, YAN C Z, XING X G. Evaluation of eco-environmental quality in Qaidam Basin based on the ecological index and GEE[J]. Remote Sensing, 2021, 13: 4543.
- [14] 王振波, 梁龙武, 方创琳, 等. 京津冀特大城市群生态安全格局时空演变特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2018, 38(12): 4132-4144.
- WANG Z B, LIANG L W, FANG C L, *et al.* Study of the evolution and factors influencing ecological security of the Beijing-Tianjin-Hebei Urban Agglomeration[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(12): 4132-4144. (in Chinese)
- [15] 左璐, 孙雷刚, 鲁军景, 等. 基于 MODIS 的京津冀地区生态质量综合评价及其时空变化监测[J]. 自然资源遥感, 2022, 34(2): 203-214.
- ZUO L, SUN L G, LU J J, *et al.* MODIS-based comprehensive assessment and spatial-temporal change monitoring of ecological quality in Beijing-Tianjin-Hebei region[J]. Remote Sensing for Natural Resources, 2022, 34(2): 203-214. (in Chinese)
- [16] 徐涵秋. 利用改进的归一化差异水体指数提取水体信息的研究[J]. 遥感学报, 2005, 9(5): 589-595.
- XU H Q. A study on information extraction of water body with the modified normalized difference water index [J]. National Remote Sensing Bulletin, 2005, 9(5): 589-595. (in Chinese)
- [17] LOBSEY S E, COHEN W B. MODIS tasseled cap: Land cover characteristics expressed through transformed MODIS data [J]. International Journal of Remote Sensing, 2007, 28(22): 5079-5101.
- [18] 郭泽呈, 魏伟, 庞素菲, 等. 基于 SPCA 和遥感指数的干旱内陆河流域生态脆弱性时空演变及动因分析——以石羊河流域为例[J]. 生态学报, 2019, 39(7): 2558-2572.
- GUO Z C, WEI W, PANG S F, *et al.* Spatio-temporal evolution and motivation analysis of ecological vulnerability in arid inland river basin based on SPCA and remote sensing index: a case study on the Shiyang River Basin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): 2558-2572. (in Chinese)
- [19] 王劲峰, 徐成东. 地理探测器: 原理与展望[J]. 地理学报, 2017, 72(1): 116-134.
- WANG J F, XU C D. Geodetector: principle and prospective [J]. Acta Geographica Sinica, 2017, 72(1): 116-134. (in Chinese)
- [20] 高焕霖, 张廷龙, 樊华焯, 等. 基于地理探测器的杨凌示范区生态环境质量影响因素定量分析[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(5): 185-194.
- GAO H L, ZHANG T L, FAN H Y, *et al.* Quantitative analysis of the factors affecting ecological environment quality in Yangling demonstration zone based on geographical detector [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(5): 185-194. (in Chinese)

(上接第 84 页)

- [14] 沈登峰. 不同海拔藏川杨遗传多样性评估及苗期表型关联分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [15] OOSTERHOUT C V, HUTCHINSON W F, WILLS D P, *et al.* MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data[J]. Molecular Ecology Notes, 2004, 4(3): 535-538.
- [16] PEAKALL R, SMOUSE P E. GenAlEx 6. 5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update[J]. Bioinformatics, 2012, 28(19): 2537-2539.
- [17] MANEL S, SCHWARTZ M K, LUIKART G, *et al.* Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 8(4): 189-197.
- [18] ROHLF F J. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system-version 2. 1[J]. Applied Biostatistics, 2000.
- [19] PRITCHARD J K, STEPHENS M, DONNELLY P. Inference of population structure using multilocus genotype data[J]. Genetics, 2000, 155(2): 945-959.
- [20] EARL D A, BRIDGETT M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method[J]. Conservation Genetics Resources, 2012, 4(2): 359-361.
- [21] HAMRICK J L. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations[J]. Isozymes in Plant Biology, 1989: 87-105.
- [22] 苏晓华, 张绮纹, 张望东, 等. 大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究[J]. 林业科学, 1996(2): 118-124.
- SU X H, ZHANG Q W, ZHANG W D, *et al.* The genetic variability and phylogenetic relationship in *Populus ussuriensis* Kom. and its relatives[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1996(2): 118-124. (in Chinese)
- [23] ORTEGO J, GUGGER P F, SORK V L, *et al.* Climatically stable landscapes predict patterns of genetic structure and admixture in the Californian canyon live oak[J]. Journal of Biogeography, 2015, 42(2): 328-338.
- [24] TEMUNOVIC M, FRANJIC J, SATOVIC Z, *et al.* Environmental heterogeneity explains the genetic structure of continental and mediterranean populations of *Fraxinus angustifolia* vahl[J]. PLoS One, 2012, 7(8): e42764.
- [25] 吕卓璇. 中国西南地区青杨遗传多样性的 ISSR 研究[D]. 成都: 中国科学院, 2006.