北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

油松杂交子代鉴定与苗期评价

刘佳 周成城 李伟

Identification and seedling stage evaluation of *Pinus tabuliformis* hybrid progeny

Liu Jia, Zhou Chengcheng, Li Wei

引用本文:
刘佳, 周成城, 李伟. 油松杂交子代鉴定与苗期评价[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):141–154. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250093
Liu Jia, Zhou Chengcheng, Li Wei. Identification and seedling stage evaluation of *Pinus tabuliformis* hybrid progeny[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):141–154. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250093

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250093

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

美洲黑杨种质资源创制和综合评价
Creation and comprehensive evaluation of *Populus deltoides* germplasm resources
北京林业大学学报, 2024, 46(8): 79–86. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220101

滇藏杜英天然种质资源果实性状变异和综合评价
Variation and comprehensive evaluation of fruit traits in natural germplasm resources of *Elaeocarpus braceanus*
北京林业大学学报, 2025, 47(5): 37–47. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240350

北京市区国槐表型差异及综合评价研究
Phenotypic difference and comprehensive evaluation of *Sophora japonica* in Beijing urban area
北京林业大学学报, 2022, 44(6): 23–33. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210013

毛白杨耐寒种质资源遗传鉴定及评价
Genetic identification and evaluation of cold–resistant germplasm resources in *Populus tomentosa*
北京林业大学学报, 2023, 45(12): 59–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220363

不同种源栎属和锥属橡实品质差异及综合评价研究
Comparison and comprehensive evaluation of acorn qualities of *Quercus* and *Castanopsis* from different provenances
北京林业大学学报, 2022, 44(7): 36–51. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210117

油松高世代种子园亲本选择策略研究
Parental selection strategies of high generation seed orchard of *Pinus tabuliformis*
北京林业大学学报, 2024, 46(4): 28–39. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230138

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250093

油松杂交子代鉴定与苗期评价

刘　佳　　周成城　　李　伟
（北京林业大学生物科学与技术学院，林木遗传育种全国重点实验室，林木育种与生态修复国家工程研究中心，北京 100083）

摘要:【目的】油松是中国北方地区重要的生态兼用材树种，具有很高的经济价值和生态价值。本研究通过对油松杂交子代进行亲本鉴定、耐低温生理与分子机制研究及苗期评价，以期为松属树种遗传改良与种质创新提供科学依据。**【方法】**以油松杂交子代为研究对象，利用分子标记技术从细胞器（叶绿体和线粒体）和核基因组（SSR）2 个层面对其进行亲本鉴定与遗传分析；以亲本油松和其他优质松属树种樟子松为对照，系统比较其生长、生理生化指标及低温胁迫下的转录组响应；最后利用模糊隶属函数法进行多性状综合评价与杂交子代优良单株筛选。**【结果】**（1）叶绿体与线粒体 DNA 序列分析表明，杂交子代的父本为油松，母本为彰武松；遗传距离与聚类结果均显示杂交子代与油松最近并聚为一类，表明其遗传特性主要来源于油松。（2）与油松和樟子松相比，杂交子代 3 年生苗木苗高和地径平均值更大，生长状况更好。（3）自然越冬过程中，低温胁迫显著影响了 3 种松树的生理代谢，其中杂交子代的光合色素代谢更活跃，丙二醛累积增幅最多，可溶性糖和可溶性蛋白响应迅速且高效，过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性均维持较高水平，整体生理调控能力优于油松和樟子松，表现出较强的低温适应能力。（4）对 3 种松树的基因表达进行分析，结果显示杂交子代在低温胁迫下差异表达基因数量最多，其转录因子与蛋白激酶表达变化最为显著，并鉴定出 4 个关键转录因子（*PtZFP*30、*PtNAC*83、*PtMYB*230 和 *PtNF_YB*3）。（5）利用模糊隶属函数法对杂交子代生长及生理特性综合评价，从 150 株杂交子代中筛选出 25 株优良单株，其平均隶属度（0.458 ~ 0.578）明显高于油松（0.457）和樟子松（0.455）。**【结论】**本研究系统阐明了油松杂交子代在生长、生理与分子机制上的优势，构建了多指标综合评价筛选体系，筛选到 25 株优良单株，这不仅为解析林木杂交优势提供了实证依据，也为松树新品种选育奠定了材料和理论基础。

关键词：油松；樟子松；杂交；亲本鉴定；综合评价；种质创新；林木遗传育种
中图分类号：S722.3+4　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)02−0141−14
引文格式：刘佳，周成城，李伟. 油松杂交子代鉴定与苗期评价［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：141−154. Liu Jia, Zhou Chengcheng, Li Wei. Identification and seedling stage evaluation of *Pinus tabuliformis* hybrid progeny［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 141−154.

Identification and seedling stage evaluation of *Pinus tabuliformis* hybrid progeny

Liu Jia　Zhou Chengcheng　Li Wei
(School of Biological Sciences and Technology, National Key Laboratory of Forest Genetics and Breeding, National Engineering Research Center of Forest Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］*Pinus tabuliformis* is an important ecological and timber tree species in northern China, possessing high economic and ecological value. This study conducted parentage identification, investigated the physiological and molecular mechanisms of cold tolerance, and performed seedling evaluation on its hybrid progeny. The research aims to provide a scientific basis for genetic improvement and germplasm innovation in *Pinus* species.［**Method**］Taking hybrid progeny of *P. tabuliformis* as the

收稿日期: 2025−03−17　**修回日期:** 2025−05−24
基金项目: 国家重点研发计划课题（2022YFD2200304）。
第一作者: 刘佳。主要研究方向：森林遗传与树木改良。Email：liujia0516@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。
责任作者: 李伟，教授。主要研究方向：针叶树遗传改良。Email：bjfuliwei@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

research subject, this study performed parentage identification and genetic analysis using molecular markers at two levels: organellar (chloroplast and mitochondrial) and nuclear (SSR) genomes. Systematic comparisons were made with parental *P. tabuliformis* and another high-quality pine species, *P. sylvestris* var. *mongolica*, in terms of growth traits, physiological and biochemical indicators, as well as transcriptomic responses under low-temperature stress. Finally, a multi-trait comprehensive evaluation and selection of superior individuals were conducted using the fuzzy membership function method. [**Result**] (1) Analysis of chloroplast and mitochondrial DNA sequences confirmed that the paternal parent of the hybrid progeny was *P. tabuliformis* and the maternal parent was *P. densiflora* var. *zhangwuensis*. Both genetic distance and cluster analysis indicated that the hybrid progeny were most closely related to *P. tabuliformis* and grouped within the same clade, suggesting that their genetic characteristics were primarily inherited from *P. tabuliformis*. (2) Compared with *P. tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica*, the 3-year-old hybrid seedlings exhibited greater average height and ground diameter, indicating superior growth performance. (3) During natural overwintering, low-temperature stress significantly affected the physiological metabolism of the three pine species. The hybrid progeny exhibited more active photosynthetic pigment metabolism, the greatest increase in malondialdehyde accumulation, and rapid and efficient responses in soluble sugar and soluble protein levels. Both peroxidase and superoxide dismutase activities remained at relatively high levels. Overall, the hybrid progeny demonstrated superior physiological regulation capacity compared to *P. tabuliformis* and *P. sylvestris* var. *mongolica*, indicating stronger adaptability to low temperatures. (4) Gene expression analysis among the three pine species revealed that the hybrid progeny had the highest number of differentially expressed genes under low-temperature stress, with the most pronounced changes in transcription factors and protein kinases. Four key transcription factors (*PtZFP*30、*PtNAC*83、*PtMYB*230 和 *PtNF_YB*3) were identified. (5) Using the fuzzy membership function method for comprehensive evaluation of growth and physiological traits, 25 superior individuals were selected from 150 hybrid progeny. Their average membership degree (0.458–0.578) was significantly higher than that of *P. tabuliformis* (0.457) and *P. sylvestris* var. *mongolica* (0.455). [**Conclusion**] This study systematically elucidated the advantages of *P. tabuliformis* hybrid progeny in terms of growth, physiology, and molecular mechanisms, established a comprehensive multi-index evaluation and selection system, and selected 25 superior individuals. It not only provided empirical evidence for understanding the mechanisms of heterosis in forest trees but also layed a material and theoretical foundation for the breeding of new pine varieties.

Key words: *Pinus tabuliformis*; *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; hybridization; parentage determination; comprehensive evaluation; germplasm innovation; forest tree genetic breeding

杂交育种是植物遗传改良和种质创新的重要途径之一，松树种间或种内杂交已成为获取优良性状及创新种质的重要策略[1]。自 20 世纪中期以来，国际林业界已成功培育出多个具有抗逆性和生长优势的松类杂交品种，如窄果松与辐射松的种间杂交组合(*Pinus attenuata* × *P. radiata*)，以及欧洲落叶松与日本落叶松的远缘杂交体系(*Larix decidua* × *L. kaempferi*)等典型范例[2]。我国在松树杂交育种领域亦取得显著进展，引种的火炬松(*P. taeda*)与加勒比松(*P. caribaea*)经杂交选育后，其 F1 代部分组合在生长势方面展现出显著的超亲优势[3]。李宪政等[4]的研究表明，湿地松(*P. elliottii*)与加勒比松的杂交后代在 4 年生长期时，其树高生长量和单株材积较亲本均实现显著遗传增益，16 个杂交组合的材积平均增长达 23.6%，成为南方速生林建设的核心材料。然而，我国北方地区抗逆性松树种质资源仍相对匮乏，亟需通过杂交育种创制适应“三北”地区严酷环境的优良品种。

传统杂种鉴定多依赖表型性状分析，但植株发育阶段差异和环境因素干扰常导致鉴定误差。随着基因组学技术的发展，基于分子标记的鉴定体系已逐步成为主流。其中，简单重复序列标记(simple sequence sepeat，SSR)因具备显性共表达、高度多态性、检测重复性好等特性，被广泛应用于植物杂交鉴定领域[5]，在松树和其他植物中均有广泛应用[1,6]。值得关注的是，松科植物特有的细胞器 DNA 遗传模式——叶绿体 DNA 呈现父系遗传特征，而线粒体 DNA 遵循母系遗传规律[7]，这为亲本溯源奠定了分

子生物学基础。基于该特性，研究者通过核基因组与叶绿体、线粒体 DNA 的多标记联合分析，成功解析了高山松（*P. densata*）的杂交起源为油松（*P. tabuliformis*）× 云南松（*P. yunnanensis*）[8]，这为其他松科植物的杂交鉴定提供了重要参考。

油松表现出较强的耐瘠薄、耐贫寒特性，且木质坚硬，树干苍劲挺拔，具有重要的生态价值和经济价值[9]。虽然其常规育种体系较为完善，但仍存在杂交创新种质不足的问题。彰武松（*P. densiflora* var. *zhangwuensis*）作为我国特有的松树优良种质，由辽宁省固沙造林研究所于 1990 年在章古台地区人工樟子松（*P. sylvestris* var. *mongolica*）林中发现[10]。该良种表现出显著的生长优势，同时兼具抗逆性强、病虫害发生率低等特性，尤其对松枯梢病表现出完全抗性[11−12]。但其繁殖体系存在明显瓶颈，目前只能依靠嫁接技术进行繁殖和推广，且技术门槛高，难以实现规模化生产。为了解决上述问题，联合优良亲本获得更多的松树优良性状，本研究开展以油松为父本，彰武松为母本的控制授粉工作，拟通过分子标记技术对杂交子代进行亲本鉴定和遗传分析，系统评价其在生长性状、生理特性及基因表达层面的表现特性，进一步从杂交子代群体中筛选出具有生长优势和抗寒能力的优良单株。研究结果将为解析松属植物杂种优势形成的遗传基础、挖掘关键抗逆基因提供重要线索，同时为松科植物遗传改良与种质创新提供理论依据和育种材料。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本研究的油松、樟子松、彰武松均来自辽宁省北票市林木良种繁育中心。

1.2　研究方法

1.2.1　杂交子代的创制

在油松种子园采集花粉对单株去雄的彰武松进行授粉杂交，第 2 年采集球果收获种子，置于 2～4 ℃冰箱内贮存。将杂交子代的种子与繁育中心的油松、樟子松的种子（对照）同期播种，实施统一管理，确保土壤条件、栽培措施等一致，由此获得实生苗作为后续试验材料。

1.2.2　杂交子代的亲本鉴定

本研究从核基因组和细胞器基因组两个层面对杂交子代进行鉴定。在细胞器基因组层面，通过对比杂交子代叶绿体与线粒体 DNA 序列的遗传特征，追溯其亲本来源；在核基因组层面，利用 SSR 分子标记计算遗传距离，并构建系统发育树，明确杂交子代在种群间的亲缘关系。采集各松树株系生长良好的健康针叶，迅速置于干冰中存放，并寄回实验室，保存于−80 ℃ 超低温冰箱中。使用改良的 CTAB 方法提取油松、樟子松、彰武松各 1 株以及杂交子代 20 株（BC-1 ～ BC-20）的总 DNA，用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 完整性，DNA 浓度用分光光度计检测。参照本课题组在北方松树的研究结果，筛选出 2 对叶绿体引物、2 对线粒体引物（表 1）；参照 Yang 等[13]、苗禹博等[14]设计的油松和樟子松 SSR 引物，筛选出 16 对基因组 SSR 特异性引物（表 2）。对所提取的油松、樟子松、彰武松样品和 20 株杂交子代样品总 DNA 进行 PCR 扩增。利用 PowerMarker 软件计算 Nei’s 遗传距离，通过 MEGA v7 软件利用 UPGMA 法根据遗传距离进行聚类分析，并构建系统发育进化树。

1.2.3　生长指标测定

2023 年 10 月对油松杂交子代以及对照（油松、樟子松）3 年生苗木进行生长性状指标调查，所有苗木田间管理措施一致。基于前人对油松、樟子松和其他松树的遗传多样性研究结果[15−16]，每类松树各随机选取 10 株，测量其地径和苗高，从生长表型层面对比分析杂交子代的生长情况。

1.2.4　生理指标测定

为了从生理层面进一步分析不同松树在自然越冬过程中对低温胁迫的适应策略与耐受能力，本研

表 1　叶绿体和线粒体引物序列特征

Tab. 1　Characteristics of chloroplast and mitochondrial primer sequences

引物名称			引物序列（5′—3′）	长度/bp	退火温度/℃
叶绿体	*psbk*	F：	TTGGAAAATTACCTGAGGCTTATG	718	55.0
		R：	TACGTCCGGGATTACGTCCT		
	rbcL	F：	CGAGGAAGAGAAGAGAGGG	1 360	56.0
		R：	ATGCGCATGATCAGGTCATT		
线粒体	*atp*6	F：	CCACTTGAGCAATCTGCCATTG	669	57.6
		R：	ACCGGTCGGTGCAAAAACTAT		
	*rps*4	F：	TAAAACTCGTCGTCCACCTCC	960	58.3
		R：	TTCGTTCCTGCTCCGAAGG		

表 2　16 对 SSR 引物序列特征

Tab. 2　Sequence characterization of 16 pairs of SSR primers

编号	位点		引物序列(5′—3′)	重复单元	片段大小/bp	查询号
1	Pita_est0324	F:	AGATTTATATCTCTGAACTCCATG	$(AGC)_7$	274 ~ 295	MN514985
		R:	CTCCTCCGTCTGCCTTGC			
2	Pita_est0109	F:	AACCATAACAAAAGCGGTC	$(TGA)_8$	259 ~ 274	MN514989
		R:	TCACGATATTGAGGCTAAGTAC			
3	Pita_est0439	F:	TTGAACTAAAGGTAGAAAGAAAGA	$(AG)_{10}$	226 ~ 244	MN514994
		R:	CATGGGAAACAGTAGCAGG			
4	Pita_est0325	F:	CTTTGTGATGCTGATGGGG	$(CTC)_7$	250 ~ 265	MN514996
		R:	CGAGGAAGAGAAGAGAGGGA			
5	Pita_est0217	F:	CCAAACAAAAAACAGTCTGC	$(GAT)_8$	280 ~ 304	MN514997
		R:	CTGGATTTACCACGTCCAC			
6	Pita_est0310	F:	AGGAGGGGTAAAGGCGAGA	$(AGG)_6$	261 ~ 273	MN515001
		R:	TGGAAGGGCACCAAGTTC			
7	Pita_est0446	F:	GGATGAGGTAAAGGGCAA	$(TCT)_7$	144 ~ 151	MN515004
		R:	GACGAGGAAGACGAAGATG			
8	Pita_est0218	F:	GGCCTCCTCAAGTGAATAGT	$(GT)_8$	234 ~ 242	MN515005
		R:	ATGACACGGGACCCAAAA			
9	Pita_est0443	F:	AGAAAACGCTCTGAACAAATT	$(GGA)_7$	249 ~ 261	MN515008
		R:	ACCACCATCGTCGGCAAC			
10	lw_isotig04306	F:	GCCATTTTTTTCTTCTCTCCT	$(TCC)_7$	197 ~ 215	KF501205
		R:	GGTCGGTTTCTGAATTTCTAA			
11	lw_isotig04204	F:	CTCCGTTTGGGTIGTGTTTG	$(CGGCT)_5$	243 ~ 263	KF501187
		R:	ATCCTTGCCGCCAGATTTGT			
12	lw_isotig05123	F:	TGTGCGTATAGGAGGTGGAG	$(GAG)_6$	180 ~ 186	KF501206
		R:	ATGAAAGGTGACAAAGCGGT			
13	lw_isotig01420	F:	TCCGTGACCCTATTACGT	$(CTG)_5$	184 ~ 196	KF501198
		R:	CGATTAGTTGCTTGCCTT			
14	lw_isotig07383	F:	CAAACAAAAAACAGTCTGCA	$(GAT)_8$	198 ~ 216	KF501190
		R:	ATCGTCATCATCATCGTCAC			
15	lw_isotig11166	F:	ACACACACTGAGCTCCAATTT	$(TA)_7$	160 ~ 170	KF501208
		R:	AGTCCCACCTCTGCTGATACA			
16	lw_isotig20215	F:	AGAGGTGATCGCAGTCAAAGA	$(TA)_7$	194 ~ 212	KF501210
		R:	TTCAAAAAGACCAAACCGTAG			

究分别于 2023 年 10 月 12 日(低温前期，日均温为 16.2 ℃)、2023 年 12 月 18 日(低温期，日均温为 −14.2 ℃)、2024 年 2 月 28 日(低温恢复期，日均温为−2.9 ℃)，选取上述生长指标测定株系，采集当年生枝条健康针叶，保存于−80 ℃ 冰箱中，用于叶绿素含量、类胡萝卜素含量、丙二醛(MDA)含量、可溶性糖(SS)含量、可溶性蛋白(SP)含量、过氧化物酶(POD)活性、超氧化物歧化酶(SOD)活性等生理指标测定。其中，MDA、SS、SP、POD、SOD 生理生化指标使用北京索莱宝科技有限公司试剂盒进行测定，具体方法参照试剂盒说明书。叶绿素含量、类胡萝卜素含量测定方法参照 Arnon[17]改良的方法并加以改进，测定指标包括叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量、类胡萝卜素含量。每个处理重复 3 次，取平均值。

1.2.5　转录组测序

为了从分子层面进一步从表达模式、功能通路及调控网络层面，解析松树低温适应的分子机制，将上述杂交子代以及对照松树(油松、樟子松)的低温前期和低温期的针叶进行转录组测序，每种松树 4

个生物学重复。总 RNA 的提取使用艾科瑞生物公司的总 RNA 提取试剂盒，在北京诺禾致源科技公司的 T7 平台进行建库测序。对转录组数据进行系统分析，使用 R 软件包进行差异表达基因分析，筛选各树种在低温胁迫下及树种间耐寒性差异相关的关键基因；使用 TB tools 软件对差异基因进行 GO 功能富集分析，以阐释其参与的生物学过程；进一步对杂交子代特异性差异基因深度挖掘，重点筛选出与耐低温相关的转录因子。

1.2.6　实时荧光定量验证

采用实时荧光定量 PCR（RT-qPCR）技术，对转录组测序分析中筛选出的关键基因进行表达水平的精确验证与定量，以确认其表达模式与测序结果的可靠性。实验引物通过在线平台（https://sg.idtdna.com/Scitools/Applications/RealTimePCR/）进行设计，并由生工生物工程（上海）股份有限公司合成。选取在松属植物中表达稳定的 *Pt8G22100* 作为内参基因。使用 CFX96 TouchTM 系统进行检测，PCR 反应体系使用兰博利德公司的 2 × SYBR Green Pro Taq HS Premix 试剂，所有模板 cDNA 质量浓度均校正为 100 ng/μL。通过 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 计算 4 个随机选取基因的相对表达量，其中原始数据使用 Excel 软件处理，可视化分析通过 GraphPad Prism 8.0 实现。

1.2.7　综合评价

采用模糊隶属函数法[18−19]构建多维度评价模型，通过标准化转换将生长与生理指标量化统一，计算各株系各指标的隶属函数值，然后取不同指标的平均值，对杂交子代、油松、樟子松不同株系进行综合评价，筛选优良单株，平均隶属函数值越大，表明评价结果越好。

1.3　数据处理

使用 Excel 2016 和 IBM SPSS Statistics24.0 软件进行数据统计整理、方差分析等。

2　结果与分析

2.1　油松杂交子代的亲本鉴定

叶绿体特异性引物序列比对结果（图 1）显示：20 个杂交子代样本的 *rbcL* 和 *psbk* 序列特征与油松完全匹配。线粒体特异性引物序列比对结果（图 2）显示，杂交子代线粒体 *atp6* 和 *rps4* 序列与彰武松完全一致。基于松科植物细胞器 DNA 的遗传规律（叶绿体父系遗传、线粒体母系遗传），初步证明供试杂交子代的父本是油松，母本是彰武松。

为进一步明确杂交子代亲缘关系，基于 16 对



BC-1 ~ BC-20 代表油松杂交子代，虚线框和红色箭头表示4种松树中不一致的序列。下同。

图 1　叶绿体引物 *rbcL* 序列比对

Fig. 1　Blast of chloroplast primer *rbcL* sequence



图 2 线粒体引物 *atp*6 序列比对

Fig. 2 Blast of mitochondrial primer *atp*6 sequence

SSR 引物的 Nei's 遗传距离分析显示，杂交子代与油松的遗传距离最小(0.273)，其次为彰武松(0.317)(表 3)，这进一步支撑了上述供试杂交子代的亲本为油松和彰武松的研究结果。UPGMA 系统发育树表明，杂交子代与油松聚成独立进化枝，彰武松与樟子松则分别形成两个独立分支(图 3)。这一结果从核基因组层面揭示了杂交子代的遗传特征，表明其遗传物质主要来源于油松。

2.2 油松杂交子代苗期生长性状

选取亲本油松以及生长性状比较优良的樟子松为对照，以苗高、地径为生长评价指标，对比分析杂交子代的生长情况。3 年生苗木生长指标测定结果(表 4)表明，杂交子代群体在生长性状上整体展现出显著生长优势。具体而言：杂交子代平均地径达 0.93 cm，较油松(0.68 cm)和樟子松(0.57 cm)分别提升 36.8% 和 63.1%；杂交子代平均苗高达 28.98 cm，较油松(20.66 cm)和樟子松(18.72 cm)分别增加 40.3% 和 54.8%。值得注意的是，所有杂交子代个体的地径与苗高值均超过油松和樟子松均值，表明该群体在保持生长稳定性的同时，实现了亲本优良性状的遗传整合与生长优势表达。方差分析结果(表 5)表明，地径和苗高在 3 个松树群体间以及同一群体内单株之间的差异均呈现极显著($P < 0.001$)。这进一步说明了松树杂种优势的利用不仅体现在不同群体之间，同一群体不同个体之间也是生长变异的主要来源。

表 3 4 种松树间的遗传距离

Tab. 3 The genetic distance among 4 types of pine trees

树种	杂交子代	油松	樟子松	彰武松
杂交子代	0			
油松	0.273	0		
樟子松	0.332	0.511	0	
彰武松	0.317	0.430	0.467	0

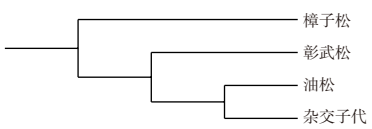


图 3 4 种松树的 UPGMA 系统发育树

Fig. 3 UPGMA phylogenetic tree of 4 types of pine trees

2.3 油松杂交子代苗期生理指标

2.3.1 自然越冬过程中光合色素含量

图 4 显示：低温胁迫可显著影响不同松属植物光合色素代谢，不同树种呈现差异化响应模式。叶绿素 a 与总叶绿素含量在低温前期—低温期呈现明显降低趋势，表现为杂交子代 > 樟子松 > 油松，低温恢复期叶绿素 a 与总叶绿素含量均呈现恢复性增长。

表 4　3 种松树苗期生长情况

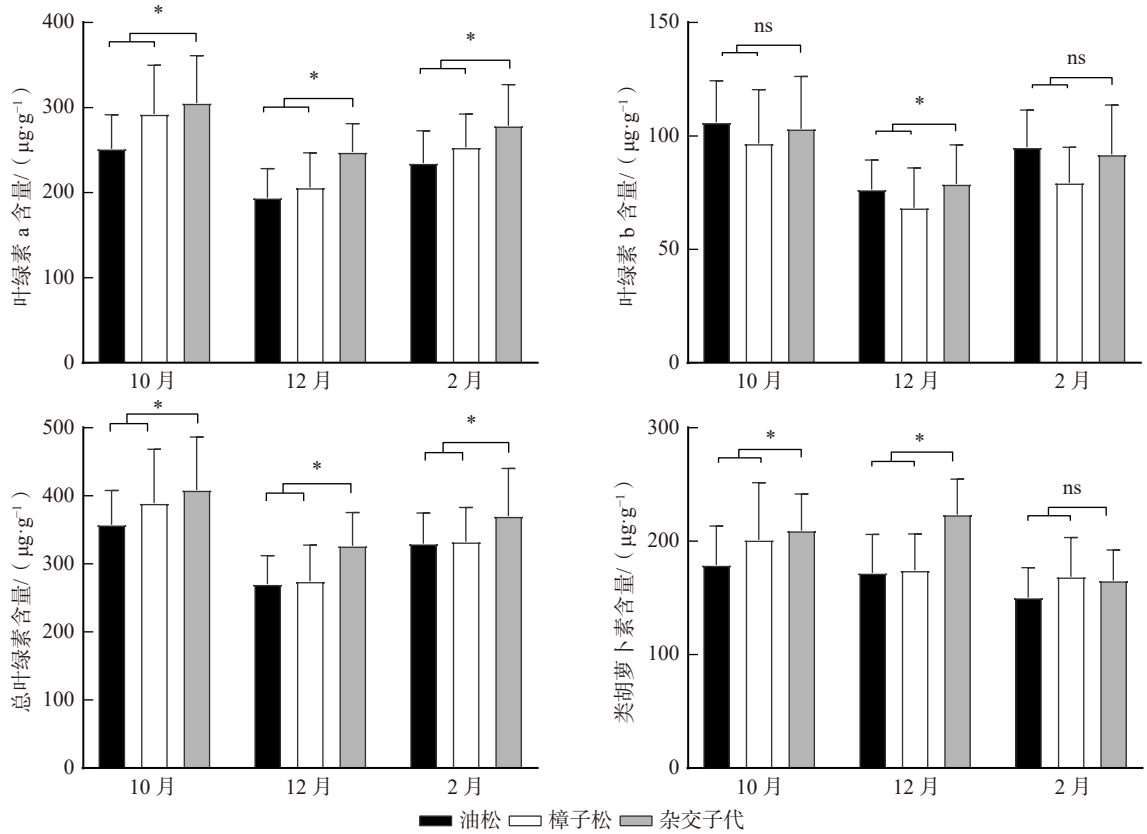
Tab. 4　Growth situation of 3 types of pine seeding

编号	油松		樟子松		杂交子代	
	地径/cm	苗高/cm	地径/cm	苗高/cm	地径/cm	苗高/cm
1	0.86	28.00	0.50	19.10	0.83	27.00
2	0.55	16.50	0.62	18.60	1.09	32.70
3	0.65	16.30	0.45	17.80	0.84	33.20
4	0.78	21.00	0.46	20.10	1.21	29.90
5	0.76	23.80	0.68	17.60	0.85	26.50
6	0.66	24.10	0.63	19.50	0.93	31.00
7	0.65	17.00	0.57	18.20	0.75	26.20
8	0.62	18.10	0.51	18.60	0.91	30.10
9	0.63	18.60	0.63	19.20	1.00	27.00
10	0.62	23.20	0.60	18.50	0.86	26.20
平均值	0.68	20.66	0.57	18.72	0.93	28.98

表 5　3 种松树苗期生长性状方差分析

Tab. 5　Analysis of variance (ANOVA) for growth traits of 3 types of pine seeding

变异来源	自由度		离差平方和		均方		*F*		*P*	
	地径	苗高	地径	苗高	地径	苗高	地径	苗高	地径	苗高
松树群体间	2	2	2.058 1	1 453.96	1.029 1	726.98	35.437	88.97	< 0.001	< 0.001
群体内单株间	27	27	0.784 1	220.54	0.029 0	8.17	12.536	12.38	< 0.001	< 0.001
总变异	29	29	2.842 2	1 674.50	1.058 1	735.15	47.973	101.35	< 0.001	< 0.001



*表示杂交子代优于其他 2 种松树，ns 表示不存在这种优势。下同。

图 4　自然越冬期间 3 种松树光合色素含量的影响

Fig. 4　Effect on photosynthetic pigment content of 3 types of pine trees during natural overwintering period

叶绿素 b 含量动态则表现为油松 > 杂交子代 > 樟子松，整个越冬过程呈“V”形变化规律。在类胡萝卜素代谢方面，油松与樟子松表现为持续下降，而杂交子代呈现先积累后降解的适应性调节特征。这表明在越冬过程中，不同松树的光合系统通过差异化的色素代谢策略来应对低温胁迫，其中杂交子代表现出更为活跃和积极的生理调节能力。

2.3.2 自然越冬过程中丙二醛含量

丙二醛(MDA)作为膜脂过氧化标志物，其动态变化在 3 种松树间存在显著差异(图 5)。越冬期间 3 种树种 MDA 含量均呈先升高后降低的趋势，最高值均出现在低温期。杂交子代 MDA 累积增幅达 15.2%，显著高于油松(7.6%)与樟子松(2.3%)，表明其膜系统对低温胁迫更为敏感。在低温期—低温恢复期 3 种松树 MDA 水平均呈明显降低趋势，反映出 3 种松树在低温恢复期均具有较强的膜系统修复能力。

2.3.3 自然越冬过程中渗透调节物质含量

植物通过积累各种渗透调节物质来提高体内细胞液的浓度，从而降低或消除低温所造成的伤害。可溶性糖作为关键渗透调节物质，在低温前期—低温期，3 种松树可溶性糖含量呈升高趋势，杂交子代在低温期可溶性糖含量高达 66.31 mg/g，较油松和樟子松分别提高 7.8% 和 16.2%(图 5)。在低温恢复期，3 种松树可溶性糖含量出现了分化：油松和樟子松持续增加积累，而杂交子代降低至 63.22 mg/g，表明 3 种松树间渗透调节阈值存在差异(图 5)。可溶性蛋白代谢呈现不同的响应特征(图 5)：油松与樟子

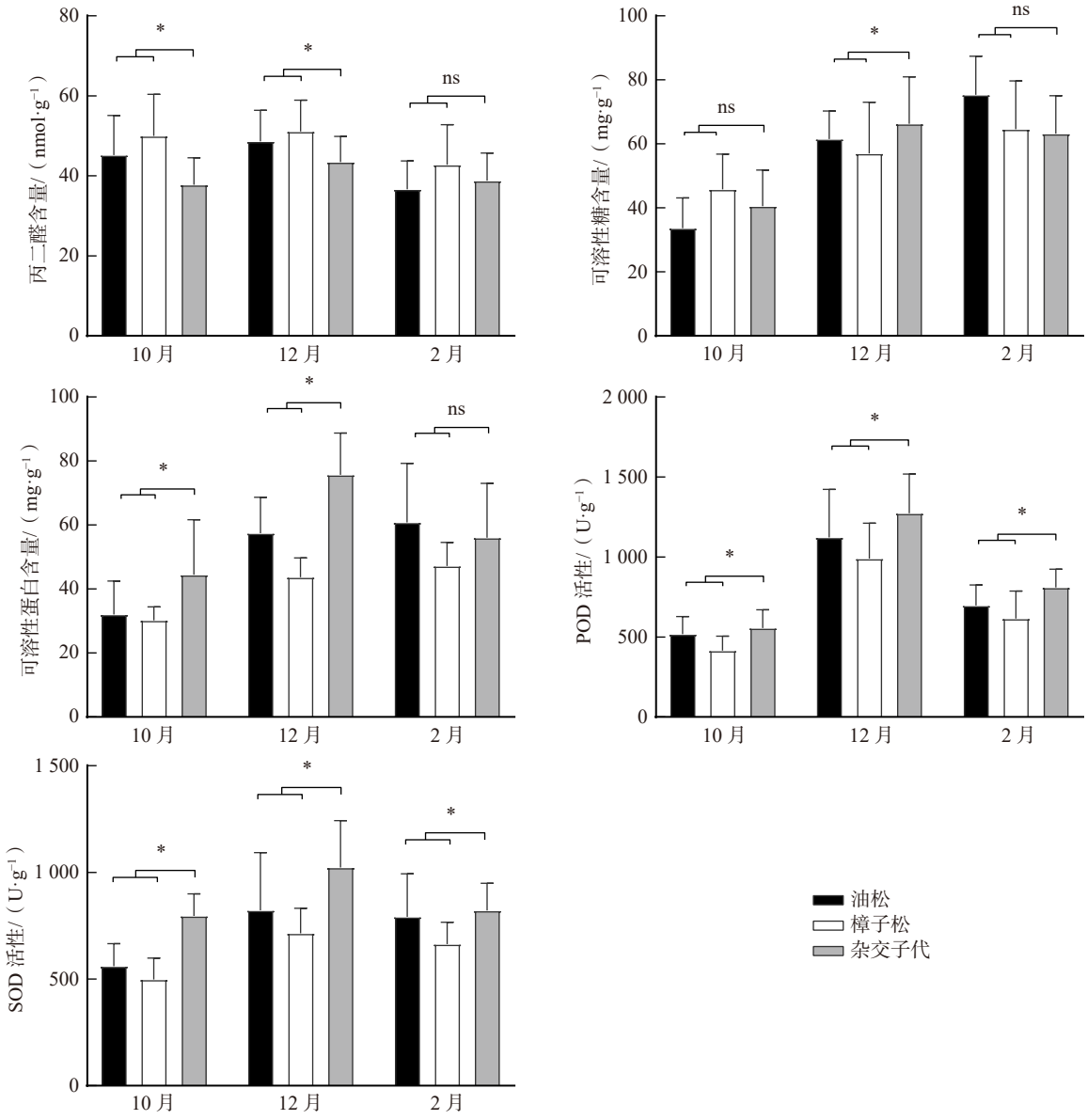


图 5 自然越冬期间 3 种松树生理指标的影响

Fig. 5 Effect on physiological indicators of 3 types of pine during natural overwintering period

松呈线性积累模式，2 月（低温恢复期）峰值分别增加至 60.84 和 47.21 mg/g；而杂交子代则表现为快速响应型，12 月（低温期）即达最高值（75.69 mg/g），较低温前期初始值提高 70.2%，而在 2 月（低温恢复期）逐步下调，暗示杂交子代具有更高效的蛋白质周转机制。

2.3.4　自然越冬过程中抗氧化酶活性

3 种松树超氧化物歧化酶（SOD）与过氧化物酶（POD）活性变化呈现显著协同性（图 5）。低温前期—低温期抗氧化酶活性均急剧升高，杂交子代 SOD 峰值和 POD 峰值均高于油松和樟子松，表明杂交子代低温胁迫下抗氧化能力更高。在低温恢复期，3 种松树 SOD、POD 酶活性有所回落，但仍维持基础活性水平，且杂交子代抗氧化酶活性均高于油松和樟子松，这表明抗氧化系统具有持续的保护效应，相较于油松和樟子松，油松杂交子代在自然越冬过程中一直处于较高的抗氧化水平，对低温的适应能力较强。

2.4　油松杂交子代苗期抗寒转录组特征

2.4.1　差异表达基因分析

基于低温前期和低温期转录组数据分析显示：油松、樟子松及杂交子代中分别检测到 2 650、1 672 和 3 260 个差异表达基因（DEGs），其中共有 613 个共同的差异基因。功能注释结果（图 6）显示，613 个 DEGs 主要富集于 4 个模块：转录调控因子（29 个）、应激蛋白（16 个）、蛋白激酶（29 个）及其他功能基因（539 个）。表达模式分析表明：转录调控因子呈现显著上调倾向（23 上调/6 下调），应激蛋白以下调为主（5 上调/11 下调），蛋白激酶则表现为广泛抑制（6 上调/23 下调），而其余功能基因中上调基因占比 62.3%（336 上调/203 下调）。

在所有类型的基因中，不同上下调基因的差异倍数在 3 种松树中有一定差异，大部分类型基因在杂交子代中差异倍数更高，差异表达更显著。图 7 显示：在转录调控因子模块中，杂交子代上调基因的差异倍数达 14.29，分别是油松（10.23）和樟子松（5.48）的 1.4 倍和 2.6 倍；下调的转录调控因子中，杂交子代与油松的差异倍数相近；关键调控的转录因子有 *PtDREB*11、*PtNAC*5、*PtbHLH*162 等（图 8）；在蛋白激酶模块中，杂交子代上、下调基因的差异倍数均居首位，*Pt*3*G*29710、*Pt*9*G*14720、*Pt*3*G*57950 等蛋白激酶基因表现突出；而应激蛋白模块中，油松中的差异基因呈现最大差异倍数，*PtPAL*6、*Pt*4*CL*4、*PtCYP*707*A*2 等次级代谢相关基因显著响应；在其他基因模块中，差异基因也表现出杂交子代中差异倍数最高（图 7、图 8）。整体而言，杂交子代在绝大多

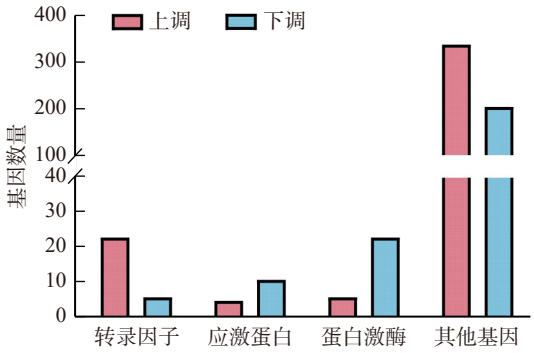


图 6　3 种松树差异表达基因的分类

Fig. 6　Classification of differentially expressed genes in 3 types of pine

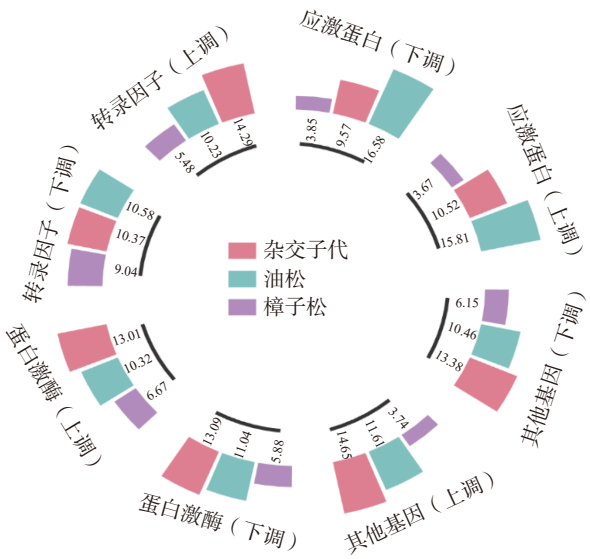


图 7　转录因子、应激蛋白、蛋白激酶和其他基因的总体差异倍数比较

Fig. 7　Comparison of overall fold changes in transcription factor, stress protein, protein kinase and other genes

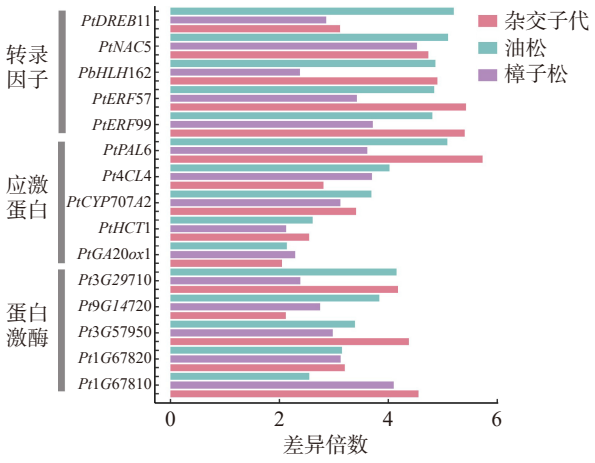


图 8　转录因子、应激蛋白和蛋白激酶中差异倍数显著的差异基因

Fig. 8　Differentially genes with significantly different fold changes among transcription factors, stress proteins, and protein kinases

数（83.3%）的功能类别中基因表达差异最显著，尤其在转录调控与蛋白激酶通路，推测其拥有更全面的调控网络，能通过多通路协同快速启动低温适应

机制。

2.4.2 差异表达基因 GO 功能注释分析

为了从功能层面系统阐释不同松树低温适应的分子机制，对差异表达基因进行了 GO 富集分析。基于 GO 功能注释结果，油松、樟子松及杂交子代分别获得 303、304 和 206 个显著富集条目。经交叉比对筛选，3 种松树中共筛选出 30 条共同富集通路（图 9）。在生物过程中，3 种松树的差异基因主要富集于糖代谢动态调控、化学刺激应答及激素信号转导等低温响应相关通路；细胞组分分析显示，差异基因主要定位于叶绿体膜、质体膜及植物细胞壁，暗示低温胁迫可能通过膜系统结构改变影响细胞稳态。在分子功能层面，差异基因主要参与几丁质结合、几丁质酶活性及催化活性等生化过程。以上结果综合表明，不同松树在低温胁迫下均激活了保守的代谢与防御通路，而杂交子代通过更集中、高效的基因调控策略，在共享核心通路的基础上表现出更具适应性的转录响应特征。

2.4.3 耐低温相关转录因子的筛选

转录因子在植物信号传递与胁迫应答中能够调控下游功能基因的表达，且一个转录因子可以调控多个与同类性状相关的基因表达，是植物逆境应答反应的关键环节。为了探究杂交子代中耐低温相关转录因子的表达情况，对杂交子代特异性 DEGs 进行深度挖掘，共鉴定出 33 个转录因子，其中有 4 个转录因子（*PtZFP*30、*PtNAC*83、*PtMYB*230 和 *PtNF_YB*3）在低温胁迫前后变化较为显著，而在油松和樟子松中变化较小或基本不表达（图 10）。具体来说：*PtNAC*83 表达量在油松和杂交子代中 10 月（低温前期）—12 月（低温期）极显著升高，而在樟子松中未检测到显著变化；*PtMYB*230、*PtZFP*30 表达量在杂交子代中显著升高，而在油松和樟子松中变化不显著；*PtNF_YB*3 表达量在 3 种松树中均极显著升高，但在杂交子代中升高幅度更大。这些在杂交子代中特异性激活或显著上调的转录因子，共同构成了其响应低温胁迫的核心调控单元，这为进一步解析杂交子代更强的耐低温能力的转录调控机制提供了关键线索。

2.4.4 转录因子实时荧光定量验证

为了验证转录组数据的准确性，使用 RT-qPCR 对筛选的上述耐低温相关的转录因子进行定量验证，结果（图 11）显示，转录因子的相对变化趋势与转录组数据趋势一致，表明转录组数据可靠，后续分析有效。

2.5 综合评价

综合多维度生长及生理指标，本研究采用模糊隶属函数法对 150 株杂交子代群体进行抗寒性综合评价与优良单株筛选，以克服单一指标的局限性。结果（表 6）显示：共有 25 株杂交子代的平均隶属函数值超过油松（0.457）与樟子松（0.455），其中排名前 5 的单株（BC-8、BC-1、BC-79、BC-74、BC-112）函数值均高于 0.55，表现尤为突出。这表明杂交子代群体在生长与生理等综合性状上表现出一定的杂交优势，所筛选出的高隶属函数值单株，尤其是在排名中位居前列的个体，代表了在越冬适应性方面具有优异性状表现的基因型，这为后续优良材料的选

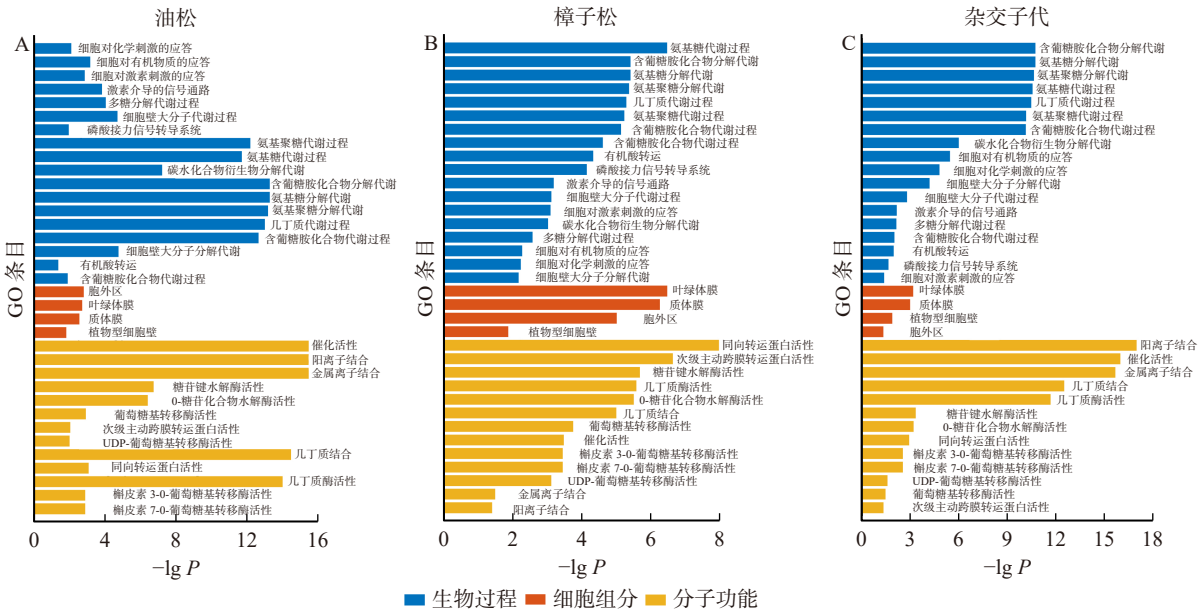
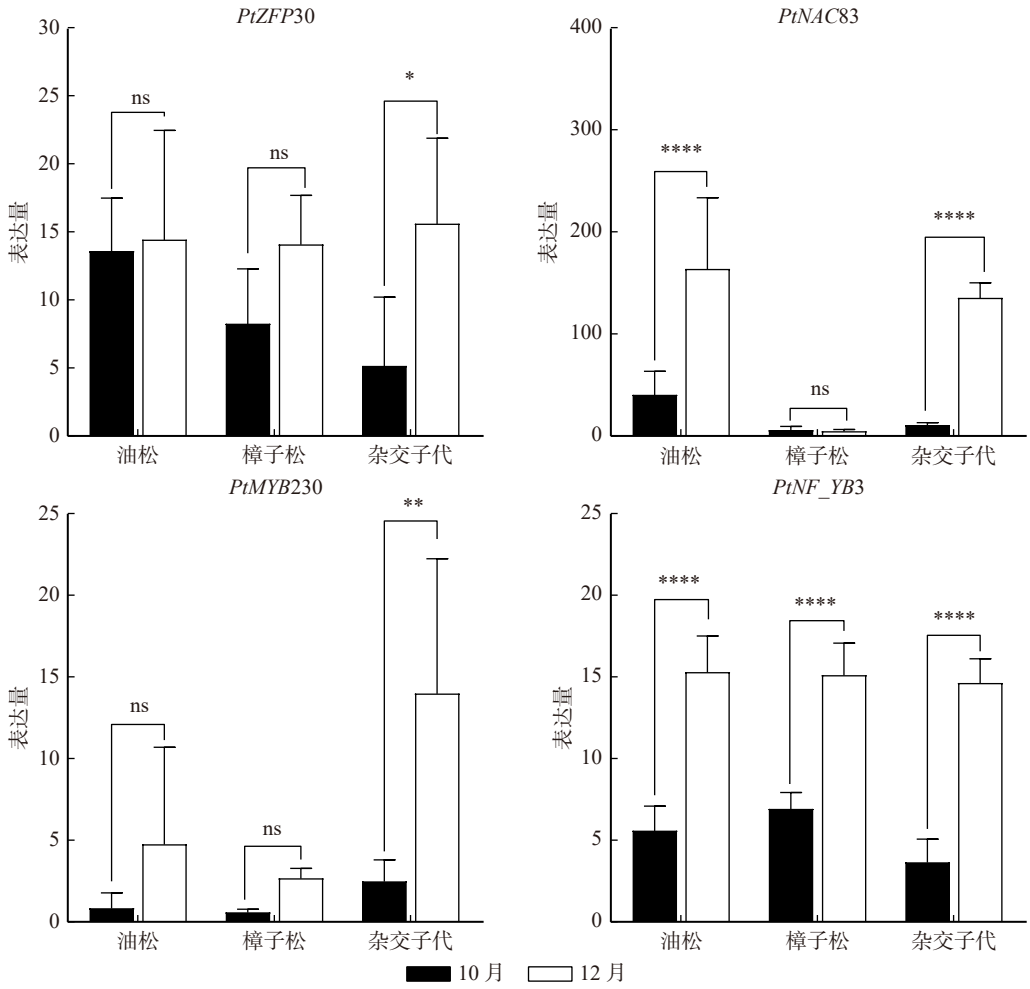


图 9 3 种松树差异表达基因 GO 功能注释

Fig. 9 GO functional annotation of differentially expressed genes in 3 types of pine



*、**、****分别表示在 0.05、0.01、0.000 1 水平上两月份之间表达量存在显著差异， ns 表示不存在显著差异。下同。

图 10　耐低温相关转录因子的表达

Fig. 10　Expression of cold resistance-related transcription factors

育与利用提供了重要的群体基础。

3　讨　　论

杂交能够整合双亲的优良性状，同时还可产生新的优势性状，显著提升物种的遗传多样性水平。松类杂交育种是林木遗传改良的重要方向，早在 1956 年就通过短叶松与火炬松的种间杂交成功选育出抗纺锤锈病新品系[20]。松科植物中线粒体 DNA 为母系遗传，主要通过种子传播；叶绿体 DNA 主要为父系遗传，主要通过花粉传播。刘骏等[21]综合运用核 SSR 和叶绿体 SSR 标记，成功进行了金钱松（*Pseudolarix amabilis*）实生苗的亲本分析。本研究基于叶绿体与线粒体 DNA 分析，证实杂交子代父本为油松、母本为彰武松；SSR 标记与聚类分析进一步显示杂交子代与油松遗传距离最近、聚为一支，而与樟子松遗传距离最远。因此，本研究整合叶绿体与线粒体 DNA 的遗传特性分析及基因组 SSR 标记验证，能够准确鉴定杂交子代的亲本来源，这为松科植物杂交后代的亲本鉴定及遗传机制解析提供了可靠方法与理论基础。

低温环境会显著影响植物体内光合色素的代谢平衡，这种变化与植物的抗寒能力密切相关[22]。本研究发现，3 种松树在越冬期间叶绿素 a 与总叶绿素含量均呈现先下降后回升的趋势，其中杂交子代始终保持较高水平且恢复迅速，显示其光合能力在低温下稳定性更强。类胡萝卜素代谢呈现差异：油松与樟子松持续下降，而杂交子代表现为先积累后降解，这可能是其通过动态光保护机制缓解低温光氧化损伤的适应策略。在膜脂过氧化方面，杂交子代在低温期 MDA 增幅最大，但恢复期其 MDA 迅速下降，反映其具备较强的膜修复能力。在渗透调节上，杂交子代可溶性糖与可溶性蛋白在低温期快速积累，其中可溶性蛋白于低温期达峰值，而在温度回升后适时下调，反映其代谢调节的高效性。此外，杂交子代在整个过程中维持更高的 SOD 与 POD 活性，表明其抗氧化系统能持续缓解氧化损伤，这与高福元等[23]在自然越冬期间 4 种彩叶植物的 SOD、POD 活性变化趋势一致。综上，杂交子代通过协同增强光

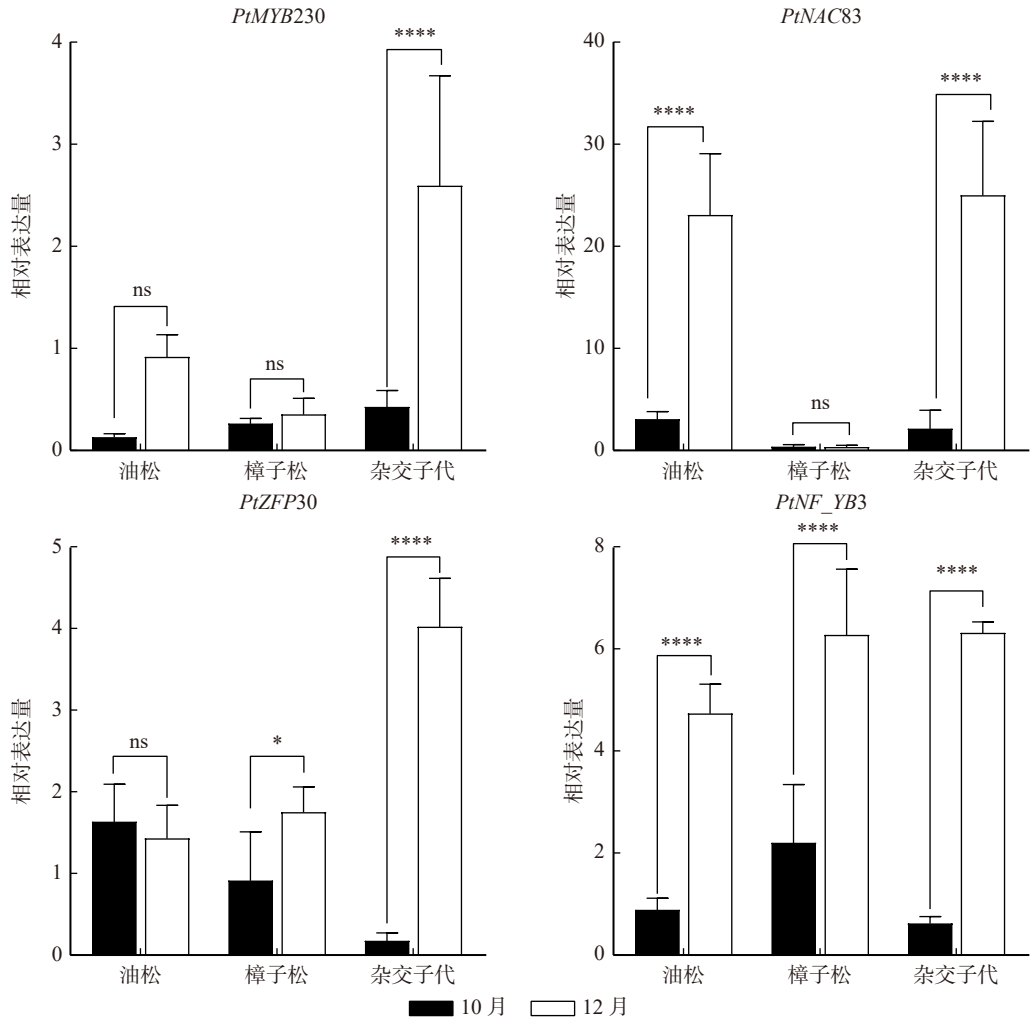


图 11 耐低温相关转录因子的实时荧光定量

Fig. 11 RT-qPCR of cold resistance-related transcription factors

保护、快速渗透调节、高效抗氧化与主动修复等多种机制，形成了更为整合的低温适应策略，这可能是其抗寒优势的重要生理基础。

植物响应低温依赖由蛋白激酶介导的信号转导与转录因子构成的协同调控网络[24–25]。本研究发现，杂交子代在转录层面展现出更全面且强烈的响应：其差异表达基因数量最多，尤其在转录调控因子与蛋白激酶相关基因上表达变化幅度显著大于油松和樟子松，表明其具有更高效的转录能力。尽管 GO 富集分析显示 3 种松树共享糖代谢调控、激素信号等保守通路，但杂交子代富集条目更为集中，提示其调控策略更具效率。从杂交子代的差异基因中鉴定出 4 个在杂交子代中特异性显著响应的关键转录因子（*PtZFP*30、*PtNAC*83、*PtMYB*230、*PtNF_YB*3），这些转录因子已经被证明在调控植物胁迫响应中发挥着重要作用。它们在杂交子代中表现为低温胁迫前后差异表达较为显著，而在油松和樟子松中表达微弱。本研究表明，杂交子代不仅强化了保守低温响应，更形成了更优越的低温适应机制，这为从分子层面解析林木杂交优势提供了依据。

本研究利用模糊隶属函数法对 150 株杂交子代进行了多性状抗寒性综合评价，有效克服了单一指标的局限性，筛选出 25 株优良单株，这些优株为后续抗寒材料的选育提供了重要的群体基础。进一步地，本研究发现 *PtNAC*83 和 *PtMYB*230 可作为苗期辅助选择的潜在分子标记，提升早期选育效率。松树苗期性状的评价对于早期选育具有重要意义，尽管松树苗期性状（如苗高、地径）具有较高遗传力，为早期选择提供了依据，但由于林木生长周期长、性状表达存在年龄相关性，苗期筛选结果仍需通过多年多点测定进行长期验证。综上所述，本研究建立的综合评价体系不仅为松树抗寒育种提供了可操作的早期筛选方法，也为进一步解析杂交子代性状形成的遗传机制奠定了基础。

4 结　　论

本研究为了创制油松杂交后代，获得更多优良性状，开展以油松为父本，彰武松为母本的控制授粉

表 6　杂交子代优良单株平均隶属函数值及排序

Tab. 6　Average affiliation function value and ranking of superior trees of hybrid offspring

编号	平均隶属函数值	排序
BC-8	0.578	1
BC-1	0.575	2
BC-79	0.565	3
BC-74	0.553	4
BC-112	0.550	5
BC-66	0.547	6
BC-147	0.529	7
BC-56	0.528	8
BC-149	0.527	9
BC-123	0.489	10
BC-65	0.482	11
BC-150	0.481	12
BC-77	0.477	13
BC-10	0.476	14
BC-146	0.475	15
BC-145	0.474	16
BC-75	0.474	17
BC-14	0.472	18
BC-116	0.471	19
BC-129	0.468	20
BC-70	0.465	21
BC-15	0.464	22
BC-120	0.462	23
BC-43	0.458	24
BC-114	0.458	25
油松	0.457	26
樟子松	0.455	27

工作，综合运用分子标记、生理指标测定、转录组学及多性状综合评价等方法，系统解析杂交子代的亲本来源、生长优势、低温适应性的生理与分子机制，并对其进行综合评价与优良单株筛选。主要得到以下结论。

（1）明确了杂交子代的亲本来源及其核质遗传模式。叶绿体与线粒体 DNA 分析证实父本为油松，母本为彰武松；SSR 标记进一步表明其核基因组与油松遗传距离最近，并聚为一支，说明其遗传背景主要继承了油松的特性。

（2）揭示了杂交子代在苗期生长与低温生理适应上的显著优势。3 年生杂交子代在苗高与地径上均极显著优于油松和樟子松；自然越冬过程中，其在光合色素动态调节、渗透物质高效积累与周转以及抗氧化酶活性上表现更优，显示出更强的生理抗寒性。

（3）从转录组层面阐明了杂交子代更强的低温响应调控网络。杂交子代在低温胁迫下差异表达基因数量最多，且转录因子与蛋白激酶的表达变化最为显著；鉴定出 *PtNAC*83 等 4 个在杂交子代中特异性激活或显著上调的关键耐低温转录因子，这为其增强的抗寒能力提供了分子解释。

（4）建立了多指标综合评价体系并成功筛选出优良单株。运用模糊隶属函数法对生长及生理性状进行综合评估，从 150 株杂交子代中筛选出 25 株优良单株，其平均隶属度均高于油松和樟子松。

本研究不仅为解析油松杂交后代的遗传与生理机制提供了实证，也为林木抗逆育种提供了关键基因资源，以及具有显著生长与抗寒优势的育种材料。未来研究可进一步验证关键基因的功能，并在不同立地条件下进行区域试验，以推动这些优良基因型在生产中的应用。

参　考　文　献

[1] 李俊. 马尾松 × 火炬松杂种鉴定及对松材线虫病抗性的研究 [D]. 成都: 四川农业大学, 2024.
Li J. Identification of *Pinus massoniana* × *P. taeda* hybrid and study on resistance to pine wood nematode disease[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2024.

[2] Dungey S H. Pine hybrids: a review of their use performance and genetics [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 148(1): 243−258.

[3] 栾启福, 姜景民, 张建忠, 等. 不同松树杂种 F1 代在浙北和皖南的生长差异及其早期评选 [J]. 林业科学研究, 2010, 23(1): 25−30.
Luan Q F, Jiang J M, Zhang J Z, et al. Growth differences among different F1 generation of pine hybrids in northern Zhejiang and Southern Anhui and their early assessment and selection [J]. Forest Research, 2010, 23(1): 25−30.

[4] 李宪政, 赵奋成, 张应中, 等. 湿地松与加勒比松杂种第一代生长研究初报 [J]. 广东林业科技, 1999(1): 1−7.
Li X Z, Zhao F C, Zhang Y Z, et al. Study on early growth performance of slash × caribbean pine F1 hybrids [J]. Guangdong Forestry Science and Technology, 1999(1): 1−7.

[5] 戴国礼, 张波, 米佳, 等. 基于 SSR 标记的‘黑果枸杞’F1 代群体杂种鉴定及遗传关系分析 [J]. 西北林学院学报, 2025, 40(1): 92−103.
Dai G L, Zhang B, Mi J, et al. SSR-based hybrid identification and genetic relationship analysis of F1 hybrid progenies of *Lycium ruthenicum* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2025, 40(1): 92−103.

[6] 王艺璇, 李超楠, 孙悦, 等. 基于形态学及 SSR 分子标记的大花黄牡丹杂种真实性鉴定 [J/OL]. 分子植物育种, 1−18[2025−03−12]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240819.1118.

006. html.
Wang Y X, Li C N, Sun Y, et al. Hybrid identification of *Paeonia ludlowii* based on morphological and SSR molecular markers [J/OL]. Molecular Plant Breeding, 1−18[2025−03−12]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240819.1118.006.html.

[7] 杜芳. 基因流速度与种间渐渗和物种界定: 云杉属线粒体和叶绿体 DNA 群体遗传学的证据 [D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
Du F. Introgression and species delimitation mediated by different rates of gene flow: population genetic evidence from spruce mitochondrial(mt) and chloroplast(cp) DNA variations[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.

[8] 陈鹏飞. 油松、云南松与高山松的种实变异和种间杂交 [D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
Chen P F. Cone variability and crossability in *P. yunnanensis, P. tabuliformis* and *P. densata*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2017.

[9] 罗旭鹏, 张锦梅, 马文斌, 等. 青海高原油松林地土壤理化性质差异性及对油松长势影响 [J]. 青海农林科技, 2021(4): 92−98.
Luo X P, Zhang J H, Ma W B, et al. Differences of soil physicochemical properties and growth status effects of *Pinus tabulaeformis* forest land in Qinghai Plateau [J]. Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry, 2021(4): 92−98.

[10] 张树杰, 黎承湘, 袁晓颖. 赤松一新变种 [J]. 植物研究, 1995(3): 338−341.
Zhang S J, Li C X, Yuan X Y. A new variety of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. [J]. Bulletin of Botanical Research, 1995(3): 338−341.

[11] 黎承湘, 张学丽, 刘淑玲, 等. 彰武松生长量及其生理指标分析 [J]. 辽宁林业科技, 1997(1): 58−59.
Li C X, Zhang X L, Liu S L, et al. Analysis of growth of *Pinus densiflora* var. *Zhangwuenis* and its physiological indexes [J]. Liaoning Forestry Science and Technology, 1997(1): 58−59.

[12] 张柏习. 彰武松在三北地区城市绿化中的应用前景 [J]. 辽宁林业科技, 2021(1): 65−66.
Zhang B X. Application prospect of *Pinus densiflora* var. *zhangwuenis* in urban landscaping in Three-North China [J]. Liaoning Forestry Science and Technology, 2021(1): 65−66.

[13] Yang B N, Niu S H, El-Kassaby Y A, et al. Monitoring genetic diversity across *Pinus tabuliformis* seed orchard generations using SSR markers [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2021, 51(10): 1534−1540.

[14] 苗禹博, 朱晓梅, 李志娟, 等. 不同世代樟子松育种资源遗传评价 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(12): 71−78.
Miao Y B, Zhu X M, Li Z J, et al. Genetic evaluation of breeding resources of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* from different improved generations [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(12): 71−78.

[15] McKeand S, Mullin T, Byram T, et al. Deployment of genetically improved loblolly and slash pines in the south [J]. Journal of Forestry, 2003, 101(3): 32−37.

[16] Yang B N, Wang H L, Xia Q J, et al. Preserving genetic diversity in *Pinus tabuliformis* breeding population through core collection development [J]. Tree Genetics & Genomes, 2023, 19(6): 57.

[17] Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. Plant Physiology, 24, 1-15.

[18] McKersie B D, Bowley S R, Harjanto E, et al. Water-deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase [J]. Plant Physiology, 1996, 111(4): 1177−1181.

[19] Zhang B Q, Yang L T, Li Y R. Physiological and biochemical characteristics related to cold resistance in sugarcane [J]. Sugar Tech, 2015, 17(1): 49−58.

[20] 熊晓姣. 短叶松和火炬松杂交能培育出抗纺锤状锈病的火炬松 [J]. 湖北林业科技, 1989(2): 38−39.
Xiong X J. Hybridization of *Pinus tabuliformis* and *Pinus taeda* produces *Pinus taeda* resistant to fusarium rust [J]. Hubei Forestry Science and Technology, 1989(2): 38−39.

[21] 刘骏. 对濒危植物金钱松遗传多样性及亲本分析的研究 [D]. 南京: 南京大学, 2013.
Liu J. Research of the genetic diversity and parentage analysis on the endangered species *Pseudolarix amabilis*[D]. Nanjing: Nanjing University, 2013.

[22] 李文明, 辛建攀, 魏驰宇, 等. 植物抗寒性研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(12): 6−11.
Li W M, Xin J P, Wei C Y, et al. Research progress on plant cold resistance [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(12): 6−11.

[23] 高福元, 张吉立, 刘振平. 冬季低温对 4 种彩叶植物 SOD、POD 活性影响的研究 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(5): 169−173.
Gao F Y, Zhang J L, Liu Z P, et al. Studies on effects of four species of color-leafed plants on SOD, POD activity of the cold-resistance in winter [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(5): 169−173.

[24] 吴宇欣, 蔡昌杨, 唐诗蓓, 等. 植物响应低温的生长发育及分子机制研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2023, 51(19): 1−9.
Wu Y X, Cai C Y, Tang S B, et al. Research progress on plant growth and molecular mechanism in response to low temperature [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(19): 1−9.

[25] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(5): 410−417.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）