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

# 利用异速生长模型和博弈论解析藏川杨主干动态生长的遗传调控机制

危学达 王玉 丁孟东 吴双 梁丹 叶梅霞 邬荣领

# Using allometric model and game theory to analyze the genetic regulation mechanism of dynamic growth of *Populus tibetica* trunk

Wei Xueda, Wang Yu, Ding Mengdong, Wu Shuang, Liang Dan, Ye Meixia, Wu Rongling

引用本文:
危学达, 王玉, 丁孟东, 吴双, 梁丹, 叶梅霞, 邬荣领. 利用异速生长模型和博弈论解析藏川杨主干动态生长的遗传调控机制[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(6):154–164. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220414
Wei Xueda, Wang Yu, Ding Mengdong, Wu Shuang, Liang Dan, Ye Meixia, Wu Rongling. Using allometric model and game theory to analyze the genetic regulation mechanism of dynamic growth of *Populus tibetica* trunk[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6):154–164. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220414

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220414

**您可能感兴趣的其他文章**

**Articles you may be interested in**

银杏生物量分配格局及异速生长模型
Biomass allocation patterns and allometric models of *Ginkgo biloba*
北京林业大学学报, 2017, 39(4): 12–20. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160374

云南松不同家系苗木生物量分配及其异速生长
Biomass allocation and its allometric growth of *Pinus yunnanensis* seedlings of different families
北京林业大学学报, 2021, 43(8): 18–28. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200142

不同地理种源云南松幼苗生物量分配及其异速生长
Biomass allocation and allometry of *Pinus yunnanensis* seedlings from different provenances
北京林业大学学报, 2019, 41(4): 41–50. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180371

密度对米老排萌生幼龄林生长及直径分布的影响
Effects of density on growth and diameter distribution of young coppice stands of *Mytilaria laosensis*
北京林业大学学报, 2018, 40(5): 46–54. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170291

基于Logistic和Gompertz模型的小叶杨幼苗生长组合优化模型
Optimal growth model of *Populus simonii* seedling combination based on Logistic and Gompertz models
北京林业大学学报, 2020, 42(5): 59–70. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190296

择伐后落叶松云冷杉林直径结构及生长的动态变化
Dynamic change of larch–spruce–fir mixed stand growth and structure after selective thinning
北京林业大学学报, 2018, 40(5): 55–62. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170358

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220414

# 利用异速生长模型和博弈论解析藏川杨主干动态生长的遗传调控机制

危学达 王 玉 丁孟东 吴 双 梁 丹 叶梅霞 邬荣领
（生物科学与技术学院计算生物学中心，林木育种国家工程实验室，林木、花卉遗传育种教育部重点实验室，树木花卉育种生物工程国家林业和草原局重点实验室，北京林业大学生物学院，北京 100083）

**摘要:【目的】**高度与直径是树木生命历程中的 2 个重要生长性状，本文通过量化藏川杨主干高度和直径之间的相互作用，探究这 2 个性状的生长过程和生长模式，揭示藏川杨主干动态生长的遗传调控机制。**【方法】**基于异速生长模型和博弈论构建藏川杨高度与直径性状的动态生长互作微分方程，利用系统作图构建藏川杨主干生长遗传解析的统计模型。进一步以藏川杨自然群体作为研究材料，调查其在温室内的生长动态数据，结合本群体的高通量分子标记数据，开展藏川杨的全基因组基因定位工作。**【结果】**藏川杨主干高度和直径的整体生长曲线符合 Logistic 生长曲线，拆分整体生长曲线发现，藏川杨主干的直径生长对高度生长具有抑制作用，而高度生长对直径生长具有促进作用。所有藏川杨高度和直径的个体拟合优度 > 0.90，且 2 个性状拟合的残差均服从随机分布，说明使用广义 Lotka-Volterra 微分方程来拟合藏川杨高度和直径效果很好。基于功能作图方法共定位到 78 个显著位点，可注释到 52 个候选基因。以 2 号染色体上最显著的 SNP 为例，对藏川杨高度和直径进行遗传解析，发现该 SNP 的 3 种基因型（AA、AC、CC）具有相似的高度–直径相互作用模式。该 SNP 对整体生长、独立生长和依赖生长发挥了不同方式的遗传效应。对定位到的显著位点进行功能注释，可将这些位点所在的基因分为：与木质素/细胞壁合成相关基因、与生长发育相关基因、与抗病抗逆性相关基因、与光合作用相关基因这 4 类。**【结论】**结合异速生长模型和博弈理论的基因定位模型，可检测基因如何通过合作或竞争策略来调控藏川杨主干的大小，识别树干动态生长的过程和模式，相关模型也可为其他物种重要性状之间的深层次遗传解析提供借鉴。

**关键词：**藏川杨；博弈论；异速生长模型；高度；直径；数量性状位点
**中图分类号：**S792.11；Q943 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)06−0154−11
**引文格式：**危学达，王玉，丁孟东，等. 利用异速生长模型和博弈论解析藏川杨主干动态生长的遗传调控机制［J］. 北京林业大学学报，2024，46(6)：154−164. Wei Xueda, Wang Yu, Ding Mengdong, et al. Using allometric model and game theory to analyze the genetic regulation mechanism of dynamic growth of *Populus tibetica* trunk［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6): 154−164.

# Using allometric model and game theory to analyze the genetic regulation mechanism of dynamic growth of *Populus tibetica* trunk

Wei Xueda Wang Yu Ding Mengdong Wu Shuang Liang Dan Ye Meixia Wu Rongling
(Center for Computational Biology, National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of National Forestry and Grassland Administration, School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:**［**Objective**］Height and diameter are two important growth traits in the life cycle of trees. This paper quantifies the interaction between the stem height and diameter of *Populus szechuanica* var. *tibetica*, explores the growth process and patterns of these two traits, and reveals the genetic regulatory mechanism of

**收稿日期:** 2022−10−17 **修回日期:** 2022−11−21
**基金项目:** 国家自然科学基金项目（32071796）。
**第一作者:** 危学达。主要研究方向：系统生物学。Email：xd_wei@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:** 叶梅霞，副教授。主要研究方向：计算生物学与生物信息学。Email：yemeixia123@163.com 地址：同上。
**本刊网址:** http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

the dynamic growth of *P. szechuanica* var. *tibetica* stems.［**Method**］We constructed dynamic growth interaction differential equations for the height and diameter traits of *P. szechuanica* var. *tibetica* based on the allometric growth model and game theory, and used system mapping to build a statistical model for genetic analysis of the stem growth of *P. szechuanica* var. *tibetica*. Furtherly, a natural population of *P. szechuanica* var. *tibetica* was used to investigate the dynamic stem growth in greenhouse. Combined with the high-throughput molecular marker data of this population, the genome-wide gene mapping of *Populus tibetica* was carried out.［**Result**］The overall growth curves of main stem height and diameter of *P. szechuanica* var. *tibetica* conformed to the logistic growth curve. By splitting the overall growth curve, it was indicated that the diameter growth of *P. szechuanica* var. *tibetica* stems had an inhibitory effect on height growth, while height growth had a promoting effect on diameter growth. The individual fitting goodness of height and diameter of *P. szechuanica* var. *tibetica* was $R^2 > 0.90$, and the residuals of the fitting of the two traits followed a random distribution, indicating that using the generalized Lotka-Volterra differential equations to fit the height and diameter of *P. szechuanica* var. *tibetica* was effective. Based on the functional plotting method, 78 significant loci were co-located, annotating 52 candidate genes. Taking the most significant SNP on chromosome 2 as an example, genetic analysis of height and diameter of *P. szechuanica* var. *tibetica* showed that the three genotypes of this SNP, AA, AC, and CC had similar height-diameter interaction patterns. This SNP exhibited different genetic effects on overall growth, independent growth, and dependent growth. Functional annotation of the significant loci identified genes related to lignin/cell wall synthesis, growth and development, disease resistance, and photosynthesis.［**Conclusion**］A gene localization model combining allometric growth model and game theory can detect how genes regulate the size of the trunk of *Populus szechuanica* var. *tibetica* through cooperative or competitive strategies, identify the process and pattern of dynamic trunk growth, and provide reference for deep genetic analysis of important traits in other species.

**Key words:** *Populus szechuanica* var. *tibetica*; game theory; allometric growth model; height; diameter; quantitative trait loci

树木作为世界上最重要的能源来源之一，对人类生存产生了深远影响，因其生长是一个反复发生的动态过程[1]，其主干性状一直都是学者们的重点研究目标。树木的生物量主要来源于树干的生长，而树干的生长主要包括初级生长（纵向生长）和次级生长（径向生长）[2]。树木在进化过程中为了适应环境的变化，会不断调节高度和直径生长之间的关系[3]。自然环境下，树木高度决定了其对光的截留、水分的蒸发和种子的扩散等一系列生物过程[4]，而直径决定了树木的机械支持和输水效率[5]。树木高度和直径生长模式的变化反映了其在特定环境中在生长和生存之间的权衡[6]。

随着分子生物学的不断发展，树木茎的高度和直径相关的分子调控机制被不断发现。Dharmawardhana 等[7]通过研究毛果杨（*Populus trichocarpa*）的转录组发现了 3 016 个在主干发育过程中差异表达的基因，鉴定出新的调控因子和细胞壁生物合成基因。Xu 等[8]发现了毛白杨（*P. tomentosa*）Aux/IAA9-ARF5 模块是生长素信号传导控制早期木质部发育的关键介质，可通过协调毛白杨中的 *Class* Ⅲ *homeodomain-leucine zipper*（*HD-ZIP* Ⅲ）转录因子的表达来调节木材的形成。Zhao 等[9]对南林 895 杨（*P.* × *euramericana* ‘Nanlin895’）进行遗传转化，发现了 *High Cambium Activity* 2（*HCA*2）转录因子可通过影响薄壁组织细胞的增殖和分化来调节植物从初级生长到次级生长的转变，包括维管发育、光合作用和分枝。这类研究在阐述木材形成的分子机理方面起了很大作用，但在系统解释高度与直径之间如何权衡并调控生长方面仍有欠缺。

目前，人们提出了许多数学方程来描绘树木高度和直径之间的权衡关系，Huang 等[10]归纳了 20 种不同的非线性高度–直径表达式，如 Weibull 型函数、Chapman-Richards 函数、Schnute 函数、权度关系式等。这些方程在研究不同环境下树木高度和直径之间的生长关系[11]、预测树干的生物量[12]和估算森林碳密度[13]等方面都发挥了重要作用。综观这些函数，基于直径性状的系数与指数，我们发现高度与直径之间的异速生长关系是上述函数中的共同特点。由此归纳，基于这种权衡关系，联合树木高度和直径 2 个性状开展数学建模，将会促进树木的生长研究。因此，异速生长关系是利用高度与直径性状共同解析树木主干生长的关键所在。

异速生长可以根据一个性状的整体变化来描述其对另一个性状的影响，在描述高度随直径变化的一般规律方面表现优良，但尚未结合生长的时间过程，无法利用个体化高度与直径动态性状之间相互制约或相互促进的具体信息。研究发现，树木的密度、年龄和生长的环境在很大程度上决定了树木如何调节高度和直径之间的资源分配[14]。树木高度和直径之间的生长协同作用可以使其更好地生存、发育和繁殖。但当受到环境胁迫时，树木的主干可能会减缓高度或直径的生长速率，从而使直径或高度获得更快的生长速率[15]。因此，树木高度和直径的生长通过争夺资源形成了一种相互制约的关系。根据达尔文的进化论，树木可以根据环境的变化，决定使用竞争还是合作的策略，使主干的生长最大化[16]。博弈论最初是在经济研究中发展起来的，主要用于研究策略性决策过程中各方如何相互影响，并寻求最优策略。随后，博弈论逐渐扩展到进化生物学领域，研究人员开始采用博弈论来解释植物在不同环境下或个体相互作用下所采取的不同生长策略[17]。因此，博弈论可以将树木高度和直径视为 2 个相互作用的组分，这 2 个组分倾向于在达尔文选择下通过合作、竞争或中立的策略来最大化其适应性。结合微分方程系统，博弈论可以用来辨别和量化树木主干高度和直径之间的生长策略。复杂性状是在基因与环境联合作用下，通过发育程序的传递与调控而形成的。明确树木高度和直径这一组复杂性状如何相互作用，以及基因在这一过程中如何发挥作用，对提高树木木质生物量十分重要。为了在基因层面对生物的复杂性状进行深层次的遗传解析，Wu 等[18]利用不同性状之间的异速生长关系和博弈论思想，并结合基因定位技术，发明了博弈数量性状位点的定位方法。因此，利用异速生长模型和博弈论来研究树木主干生长，将突出主干的高度与直径性状之间的竞争或合作式的相互调控生长关系，更加深刻地揭示基因间的相互作用关系。

藏川杨（*P. szechuanica* var. *tibetica*）主要分布于我国青藏高原以及四川、云南等地，在高低海拔地区均有分布，因而在研究生态适应性形成、表型可塑性等机制方面具有重要作用[19]。为深入了解藏川杨高度生长影响直径生长的内部机制，本研究以藏川杨自然群体为研究材料，开展扦插试验，并调查其生长季主干的高度与直径动态表型；利用全基因组单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphism，SNP）分子标记数据，结合异速生长模型和博弈论思想，通过量化高度与直径之间的生长关系，对藏川杨的主干生长进行关联分析，全面解析藏川杨主干动态生长的遗传机制；同时对研究树木木质部的生长及生物量的累积等问题起到促进作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

课题组于 2014 年在西藏自治区林芝地区色季拉山脉沿河谷采集了 400 个系号的藏川杨，利用枝条扦插的方法构建了藏川杨自然群体。该群体经扦插扩繁后，枝条分别运至四川省成都市大邑县和江苏省南通市屏东县进行同质源试验。本研究于 2021 年 1 月对两地的藏川杨进行平茬，后从中选择 200 个系号，将枝条运至北京林业大学温室沙藏，于 3 月开展枝条的温室扦插工作。利用 fastSTRUCTURE 软件[20]对本群体开展亚群分析，发现这 200 个系号同属于一个亚群。选择树皮完好、无病虫害、腋芽保留完整的枝条，剪成约 15 cm 的短枝，使之保留 3 ~ 5 颗腋芽；使用珍珠岩、蛭石、草炭土，按体积 1∶1∶1 的比例混合；选择直径 30 cm 的花盆进行扦插。按照随机区组实验设立 3 个区组，每个区组 1 个重复。定期进行水肥管理，确保其正常生长。

### 1.2 表型测定

扦插后约 4 周枝条全面发芽，抹芽并保留各枝条上长势最好的幼芽，使之不断生长，后开展表型测定。考虑前快后慢的生长动态特点，在生长过程中分别设定第 4、6、8、10、12、14、17、20、23、26、29 周进行表型测定，总共获得 200 个系号的 11 次表型数据。使用卷尺测量高度，游标卡尺测量直径。

### 1.3 分子标记数据

课题组于 2014 年委托北京诺禾致源科技股份有限公司在 Illumina 测序平台（Hiseq 2000）上进行测序。将测序获得的原始数据进行如下过滤：去除含有接头的序列；去除含 N 碱基超过序列长度 10% 的序列；去除低质量（$Q < 5$）碱基超过序列长度 50% 的序列。使用 BWA 软件[21]将过滤后的原始数据以毛果杨基因组（ftp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-31/fasta/populus_trichocarpa/dna/）为参考基因组进行序列比对，参数设定为 mem-t 4-k 32-M，用 SAMtools 软件去除重复，参数为 rmdup。使用 SAMtools 软件[22]检测群体水平的 SNP 变异，设置参数-mis 0.5-q 20 以减少 SNP 检测的错误率。将最终获得的数据保存为 VCF 文件用于后续分析。使用 VCFTools 软件[23]对 SNP 数据进一步筛选过滤：过滤低质量的 SNP 数据，将 Phred 值低于 30（错误率大于 1‰）的 SNP 位点去除（参数--minQ 30）；去除测序深度过高或过低的 SNP（参数--maxDP 40，--max-meanDP 20，--minDP 2，--min-meanDP 10）；排除次

等位基因频率对识别 SNP 效率和推断群体结构的影响，去除次等位基因频率过低（0.05 ~ 0.10）的数据（参数 maf 0.1）；筛选缺失过多 SNP 位点的数据以保证后续分析的准确性（参数 max-missing 1）；剔除偏离哈迪–温伯格平衡的位点（参数 hwe 0.05），经上述过滤与筛选最终获得了 233 126 个高质量 SNP 数据。

### 1.4　异速生长的模型构建

使用 Lotka-Volterra 微分方程[24]量化树木高度和直径生长的动态关系。生物的生长遵循由指数增长、线性增长和渐近增长组成的 Logistic 曲线[25]。考虑到这样的特征，将 Richards 增长曲线方程合并到 Lotka-Volterra 微分方程中，得到 2 个相互耦合的广义 Lotka-Volterra 微分方程，表示为

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = \alpha_{\mathrm{H}}\left(1-\left(\dfrac{H}{K_{\mathrm{H}}}\right)^{r_{\mathrm{H}}}\right)+\beta_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}D^{S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}} \\ \dfrac{\mathrm{d}D}{\mathrm{d}t} = \alpha_{\mathrm{D}}\left(1-\left(\dfrac{D}{K_{\mathrm{D}}}\right)^{r_{\mathrm{D}}}\right)+\beta_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}H^{S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}} \end{cases} \tag{1}$$

式中：$H$ 和 $D$ 分别表示为 $t$ 个时间点时树木的高度和直径的生长。该方程组表现为两部分的加和，第 1 部分表示高度或直径性状的独立生长，第 2 部分表示目标性状与其共存性状之间相互作用而产生的交互生长。具体来说：在第 1 部分中，$\alpha_{\mathrm{H}}$和$\alpha_{\mathrm{D}}$分别表示高度与直径独立生长的生长速率、$K_{\mathrm{H}}$和$K_{\mathrm{D}}$分别表示高度与直径生长的最大渐近值，$r_{\mathrm{H}}$和$r_{\mathrm{D}}$分别表示 2 个性状生长到最大渐近值时的收敛速度；第 2 部分中，使用互作参数$\beta_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}$和$\beta_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}$表征相互作用关系，它们决定了交互生长是否发生以及在哪个方向发生。当互作参数为正值时，表示一个性状的生长促进另一个性状的生长。相反，当互作参数为负值时，表示一个性状的生长抑制另一个性状的生长。如果互作参数为 0，则整体生长完全取决于独立生长，意味着这两个性状之间没有相互作用。$S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}$和$S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}$表示尺度参数，它们决定这种相互作用是如何随着性状发展而增强或减弱的。$S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}$（$S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}$）值为正（负）时，相互作用随直径（高度）的增大而增强（减弱）。如果$S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}}$（$S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}$）为 0，这意味着相互作用不依赖于直径（高度）的生长。

### 1.5　计算拟合优度

本研究使用拟合优度（$R^2$）来评估广义 Lotka-Volterra 微分方程的拟合效果，$R^2$ 值能够衡量预测结果与方程拟合的紧密程度，其取值范围为 0 ~ 1。$R^2$ 值越接近 1，意味着拟合的效果越好。具体公式为

$$R^2 = 1-\frac{\sum_{i=1}^{n}(y_i-\widehat{y_i})^2}{\sum_{i=1}^{n}(y_i-\bar{y})^2} \tag{2}$$

式中：$y_i$ 为数据的真实值，$\widehat{y_i}$为拟合的预测值，$\bar{y}$为真实值的平均值，$n$ 为数据序列长度。

### 1.6　系统作图

功能作图是一种基于生物动态生长数据且使用数学生长方程描绘数量性状位点（quantitative trait loci，QTL）如何调控动态发育过程的基因定位方法[26]。在此基础上，若将互作性状视为一个复杂系统，Wu 等[18]进一步提出利用相互联系的常微分方程组描述互作性状之间随时间而变化的生长过程，借此替换功能作图中的仅考虑单一性状的数学方程。该方法与 QTL 定位相结合，称为系统作图。这种方法的最大特点是将复杂性状视为动态系统，系统的组成成分之间相互作用、相互影响。

本研究使用式（1）表征树木主干的高度与直径之间的相互作用过程。使用 $\boldsymbol{y}_{1i}$ 与 $\boldsymbol{y}_{2i}$ 分别表述 $T$ 个时间点内个体 $i$ 的树干高度与直径动态数据，具体来说，$\boldsymbol{y}_{1i}=(y_{1i}(1),\cdots,y_{1i}(T))$；$\boldsymbol{y}_{2i}=(y_{2i}(1),\cdots,y_{2i}(T))$。使用全基因组 SNP 数据，似然函数表示为

$$L(\boldsymbol{y}_1;\boldsymbol{y}_2)=\prod_{j=1}^{J}\prod_{i=1}^{n_j}f_j(\boldsymbol{y}_{1i};\boldsymbol{y}_{2i}) \tag{3}$$

式中：$j$ 表示 SNP 基因型（$j=1,\cdots,J$），$J$ 是 SNP 基因型的数量，$n_j$ 是携带基因型 $j$ 的个体数量；$f_j(\boldsymbol{y}_{i1};\boldsymbol{y}_{i2})$表示携带 SNP 基因型 $j$ 的第 $i$ 个个体的高度与直径表型服从多元正态分布；多元正态分布中，平均向量 $\boldsymbol{\mu}_j$ 与方差–协方差矩阵 $\boldsymbol{\Sigma}$ 可分别表示为

$$\begin{aligned}\boldsymbol{\mu}_j &= (\boldsymbol{\mu}_{j1};\boldsymbol{\mu}_{j2})\equiv(\mu_{j1}(1),\cdots,\mu_{j1}(T);\cdots;\\ &\quad \mu_{j2}(1),\cdots,\mu_{j2}(T))\end{aligned} \tag{4}$$

$$\boldsymbol{\Sigma}=\begin{pmatrix}\boldsymbol{\Sigma}_1 & \boldsymbol{\Sigma}_{12}\\ \boldsymbol{\Sigma}_{21} & \boldsymbol{\Sigma}_2\end{pmatrix} \tag{5}$$

系统作图不对平均向量（3）和协方差矩阵（4）中的逐个元素进行估计，而是使用生物学和统计相关函数对其进行建模。本研究使用一组数学参数 $\boldsymbol{\theta}_j=(\alpha_{Hj},K_{\mathrm{H}j},r_{\mathrm{H}j},\beta_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}j},S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}j};\alpha_{\mathrm{D}j},K_{Hj},r_{Dj},\beta_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}j},S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}j})$来表示平均向量 $\boldsymbol{\mu}_j$。在似然框架内，用于获得基因型特异性常微分方程组参数和协方差参数的最大似然估计（MLE）的统计算法已经取得应用。本研究使用四阶 Runge–Kutt 算法[27]和 SAD 模型[28]来求解似然函数。利用以下假设检验，来确定是否存在显著的 QTL 影响藏川杨高度和直径的生长，假设检验的零假设（$\mathrm{H}_0$）和备择假设（$\mathrm{H}_1$），表示为

$$\begin{aligned}&\mathrm{H}_0:(\alpha_{Hj},K_{\mathrm{H}j},r_{\mathrm{H}j},\beta_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}j},S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}j};\alpha_{\mathrm{D}j},K_{Hj},r_{Dj},\beta_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}j},\\ &\quad S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}j})\equiv(\alpha_{\mathrm{H}},K_{\mathrm{H}},r_{\mathrm{H}},\beta_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}},S_{\mathrm{H}\leftarrow\mathrm{D}};\alpha_{\mathrm{D}},K_{\mathrm{H}},r_{\mathrm{D}},\\ &\quad \beta_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}},S_{\mathrm{D}\leftarrow\mathrm{H}}))\\ &\mathrm{H}_1:\text{上式任意一项不成立}\end{aligned} \tag{6}$$

在全基因组水平上计算零假设和备择假设，使用 Ma 等[26]总结的方法计算各标记位点上的对数似然比（loglikelihood ratio，LR）并将 LR 值转化为 $P$ 值绘

制藏川杨的 SNP 曼哈顿图，并使用 Bonferroni 方法[29]确定显著性阈值，在阈值之上的为显著 QTL 位点。

### 1.7 功能注释

登入 NCBI 网站的 Genome Data Viewer(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gdv/)页面，根据系统作图定位到的显著位点在染色体中的位置，在毛果杨基因组中查找这些显著位点所在基因的名称，并查看相应的注释信息。使用 R 语言(version 4.1.0)的 clusterProfiler 软件包(version 5.9)的 enrichGO 命令对这些基因进行基因本体(gene ontology，GO)分析。

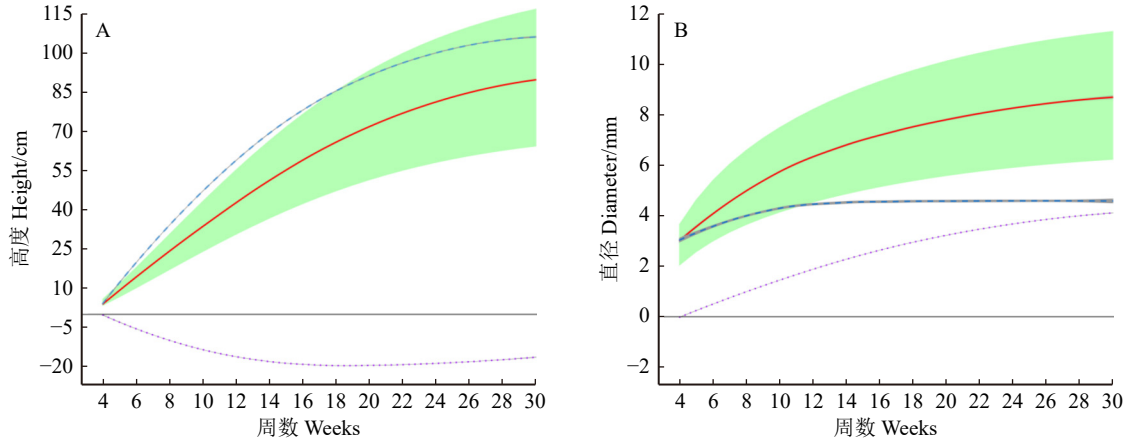
## 2 结果与分析

### 2.1 拟合生长曲线

对测得的藏川杨主干高度和直径这 2 个表型数据进行多元正态性检验($P > 0.05$)，其表型数据符合正态分布。使用广义 Lotka-Volterra 微分方程式(1)，对藏川杨自然群体中 200 个系号的藏川杨高度和直径的生长数据进行曲线拟合。结果表明，该方程拟合出的藏川杨高度和直径的生长曲线整体符合 logistic 生长曲线的规律(图 1)。

利用式(1)将藏川杨主干整体生长轨迹拆分为独立生长与交互生长两部分，结果显示：在主干高度的生长过程中，直径性状对其具有竞争性的作用，这导致高度的整体生长显著低于独立生长(图 1A)，该竞争性作用在前 16 周不断增加，而在 16 周后稳定维持；但对于直径性状，该方程组发现高度生长与直径生长具有协同效应，直径的整体生长优于独立生长(图 1B)，这种协同与促进作用在藏川杨生长的前 29 周中不断加强，其增幅大于直径的独立生长增幅。可以预见，树木主干的形成层分生组织的生长对顶端分生组织的生长具有抑制作用，但顶端分生组织的生长对形成层分生组织的生长具有较强的促进作用。

为了检验广义 Lotka-Volterra 微分方程(1)对群体中个体的表型数据的拟合效果，使用最小二乘法分别对单株藏川杨的高度和直径进行个体拟合，并计算拟合优度($R^2$)。结果可以看出，所有个体的这 2 个表型的 $R^2 > 0.90$，超过 95% 的个体显示出对广义 Lotka-Volterra 微分方程极好的拟合优度($R^2 > 0.95$)(表 1)。进一步使用残差分析检验广义 Lotka-Volterra 微分方程(1)的合理性，并排除其他因素的影响，结果可见：广义 Lotka-Volterra 微分方程(1)对高度(图 2A)和直径(图 2B)拟合的残差均匀地分布在 $x$ 轴两侧且较为集中，表明使用广义 Lotka-Volterra 微分方程(1)来描述这 2 个性状的生长动态总体上较为合理。




基因型变异的分布和程度以阴影显示，2 个生长性状的整体生长曲线用实线表示。每条整体生长曲线是独立生长曲线(虚线)和交互生长曲线(点线)的总和。The distribution and degree of genotype variation are shown in shadows, and the overall growth curves of the two growth traits are represented by solid lines. Each overall growth curve is the sum of independent growth curves (dashed lines) and interactive growth curves (dotted lines).

图 1 藏川杨主干高度(A)和直径(B)随时间变化的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of stem height (A) and diameter (B) of *P. szechuanica* var. *tibetica* with time

**表 1 200 株藏川杨主干高度和直径的拟合优度（$R^2$）统计结果**

Tab. 1 Goodness-of-fit ($R^2$) statistical results of stem height and diameter of 200 *P. szechuanica* var. *tibetica* plants

| 表型 Phenotype | $R^2 > 0.98$的株数(百分比) Plant number with $R^2 > 0.98$ (percentage) | $R^2 > 0.95$的株数(百分比) Plant number with $R^2 > 0.95$ (percentage) | $R^2 > 0.90$的株数(百分比) Plant number with $R^2 > 0.90$ (percentage) |
|---|---|---|---|
| 高度 Height | 192(96.0%) | 198(99.0%) | 200(100.0%) |
| 直径 Diameter | 158(79.0%) | 191(95.5%) | 200(100.0%) |

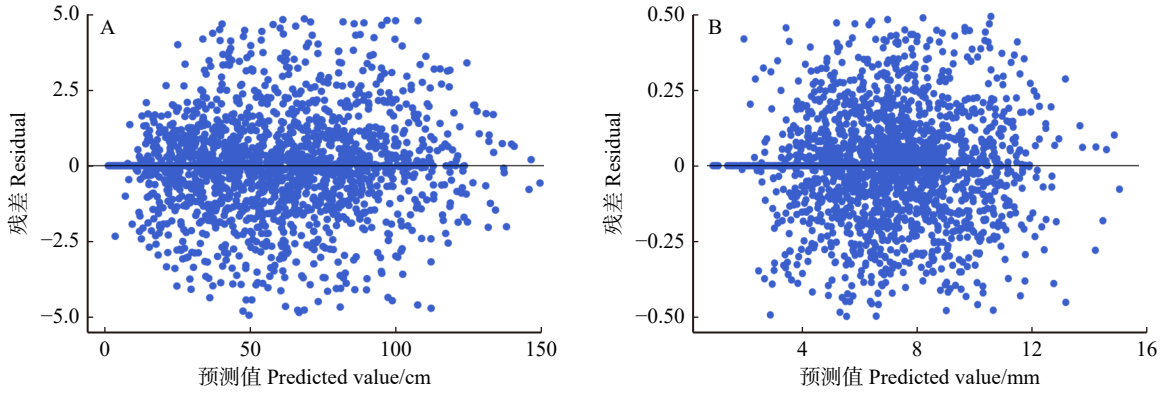
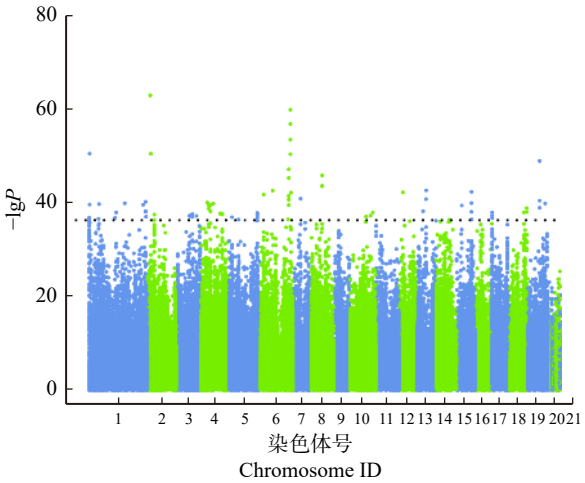



图 2　广义 Lotka-Volterra 微分方程组估计藏川杨主干高度(A)和直径(B)的残差分布

Fig. 2　Residual distribution of stem height (A) and diameter (B) of *Populus szechuanica* var. *tibetica* estimated by generalized Lotka-Volterra differential equations

## 2.2　QTL 的系统定位

为了全面解析拟南芥生长的遗传结构，使用方法 1.6 中的系统作图将 SNPs 与藏川杨主干的高度和直径性状进行关联分析，并进行似然比检验，以确定影响藏川杨主干生长的数量性状位点。在图 3 的曼哈顿图中共定位到 78 个显著的 SNPs；在除了 9、11、16 号染色体以外的其余染色体上均有分布，并且在 6 号染色体上存在较多的显著位点，根据它们的位置信息发现这些 SNPs 主要集中在 6 号染色体上的 23 ~ 25 Mbp 区间。




水平虚线为临界阈值。Horizontal dashed line represents critical threshold.

图 3　藏川杨全基因组 SNP 的曼哈顿图

Fig. 3　Manhattan map of SNP in the whole genome of *P. szechuanica* var. *tibetica*

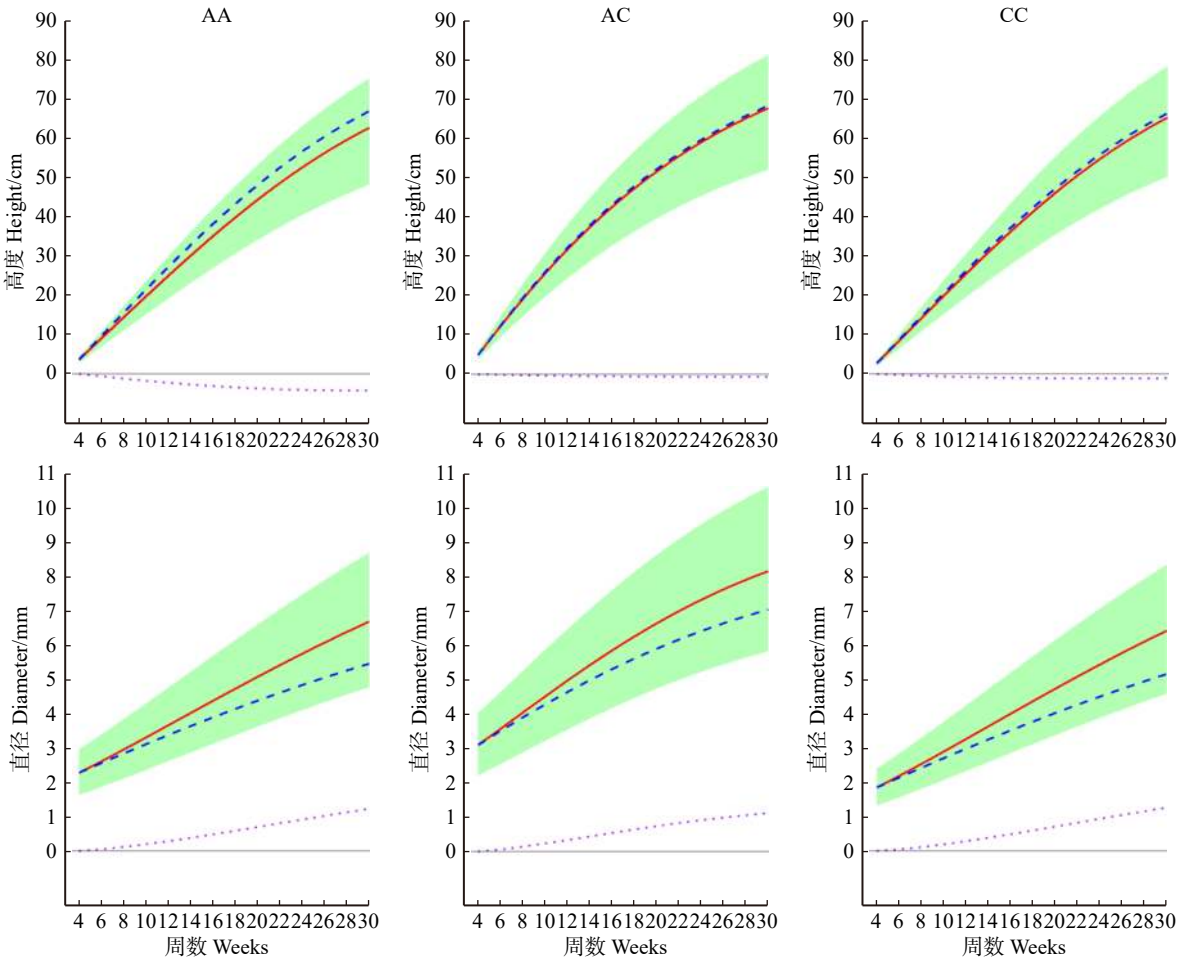
## 2.3　高度–直径相互作用的遗传控制

选择最显著的 SNP，命名为 GameQ.2，该 SNP 位于 2 号染色体，在自然群体中具有 3 种基因型的分离，分别为 AA、AC、CC。利用广义 Lotka-Volterra 微分方程(1)绘制 GameQ.2 的 3 个基因型所控制的高度和直径性状的整体生长曲线并将其拆分为独立生长曲线与交互生长曲线。结果显示，该 SNP 的 3 种基因型都遵循相似的高度–直径相互作用模式(图 4)。3 种基因型的初级生长和次级生长导致了主干的木质生长，这构成了协同关系的基础。3 种基因型的直径生长都较为明显地受益于高度生长，但是 3 种基因型在高度生长方面不尽相同，基因型为 AA 的高度生长受到直径生长的抑制，导致高度的整体生长低于独立生长，而基因型 AC 和 CC 的高度生长很少受到直径生长的影响。

利用异速生长模型与博弈论可以反应 GameQ.2 的 3 种基因型在高度和直径生长方面的差异。尽管这 3 种基因型在高度生长方面比较相似，但是基因型 AC 和 CC 的生长曲线比基因型 AA 的生长曲线更为陡峭(图 4)。GameQ.2 对主干高度生长的遗传效应在早期随着年龄的增长而增加，在 17 周左右时达到最大值，然后在此峰值之后降低(图 5A)。在直径生长方面，基因型 AC 相比较于基因型 AA、CC 的直径更粗生长曲线也更陡峭(图 4)。直径整体生长的遗传效应在 20 周之前急剧增加，在 22 周左右达到最大，与高度生长相比，直径生长的最大遗传效应发生的时间延迟了约 5 周(图 5B)。

GameQ.2 分别对整体生长、独立生长和交互生长发挥了不同方式的遗传效应。对于树干的高度，该 QTL 对独立生长的遗传效应大于整体生长，2 种生长类型随时间的变化模式相似；而对交互生长的遗传效应的变化模式相反(图 5A)。对于树干的直径，其对独立生长的遗传效应随时间变化呈线性增长，但对交互生长的影响要小得多，且交互生长在主干发育过程中改变了变化方向(图 5B)。GameQ.2 对高度和直径性状的多效性影响的总体情况如图 5C 所示，整体生长和独立生长的模式相似，但不同于交互生长。

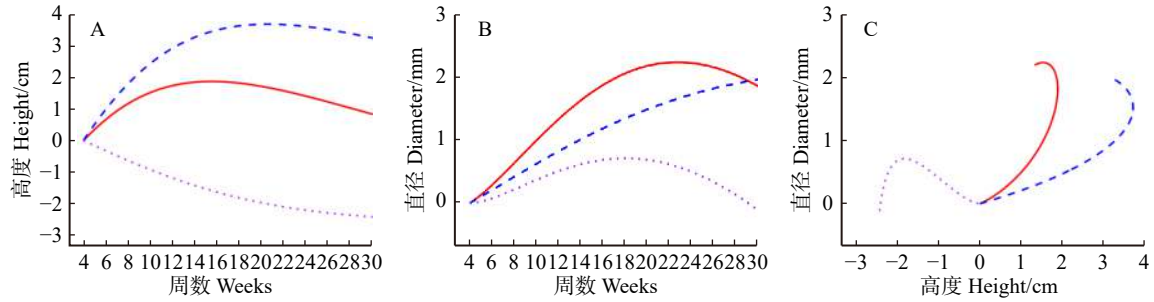
图 6 显示了 GameQ.2 中每个基因型的高度和直径的独立生长参数的最大似然估计，该 QTL 对高度的生长速率($\alpha$)和最大渐近值($K$)的影响比直径




每个性状的整体生长(实线)由独立生长(虚线)和交互生长(点线)贡献。AA，AC 和 CC 为 3 种基因型。The overall growth (solid line) of each trait is contributed by independent growth (dashed line) and interactive growth (dotted line). AA, AC, and CC are three genotypes.

图 4 关于藏川杨 GameQ.2 位点的 3 种基因型的高度和直径的生长曲线

Fig. 4 Growth curves of height and diameter for three genotypes of GameQ.2 locus in *P. szechuanica* var. *tibetica*




实线、虚线、点线分别表示整体生长、独立生长和交互生长的遗传效应。The solid line, dashed line, and dotted line represent the genetic effects of overall growth, independent growth, and interactive growth, respectively.

图 5 藏川杨 GameQ.2 位点上高度(A)、直径(B)随时间变化的遗传效应曲线以及二者之间的遗传效应曲线(C)

Fig. 5 Genetic effect curves of height (A) and diameter (B) with time at the GameQ.2 of *P. szechuanica* var. *tibetica*, as well as the genetic effect curve between the two traits (C)

大，对生长到最大渐近值时的收敛速度($r$)的影响则相反。这 3 种基因型在高度方面的生长速率分别为 3.00、3.84、3.28($P < 0.01$)，而在直径方面的生长速率分别为 1.50、1.38、1.45($P = 0.12$)，基因型的差异对于高度的生长速率有显著差异，而对于直径的生长速率无显著差异。3 种基因型的高度最大渐近值分别为 85.5、89.2、78.4($P < 0.01$)，存在着显著差异，而在直径最大渐近值上不存在基因型的显著差异($P = 0.4$)。基因型差异对于高度和直径生长到达最大渐进值时的收敛速度具有显著性差异($P < 0.05$)。

根据广义 Lotka-Volterra 微分方程，进一步测试了 GameQ.2 如何在发育模块中决定交互生长的不同方面。通过绘制每个基因型的互作参数和尺度参数，我们可以虚拟化高度、直径这两个性状的相互作

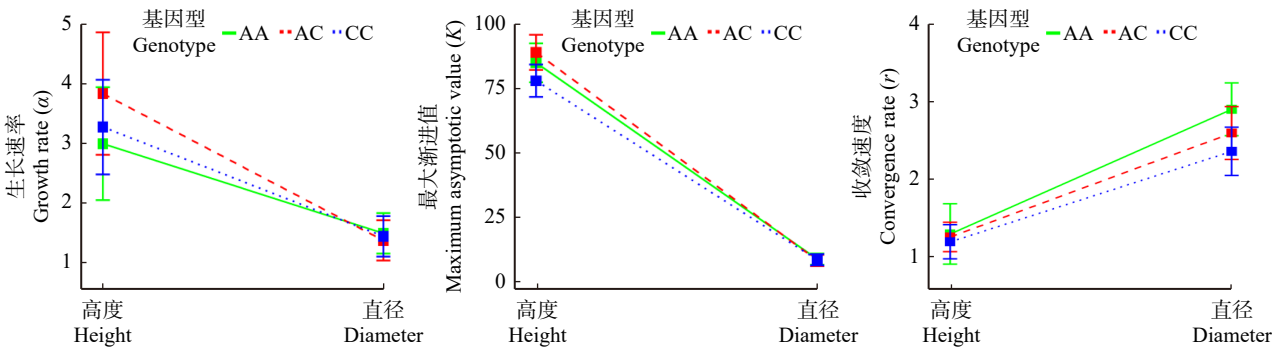



图 6　GameQ.2 位点上不同基因型高度和直径的独立生长模式参数

Fig. 6　Independent growth pattern parameters of different genotypes with different heights and diameters at GameQ.2 locus

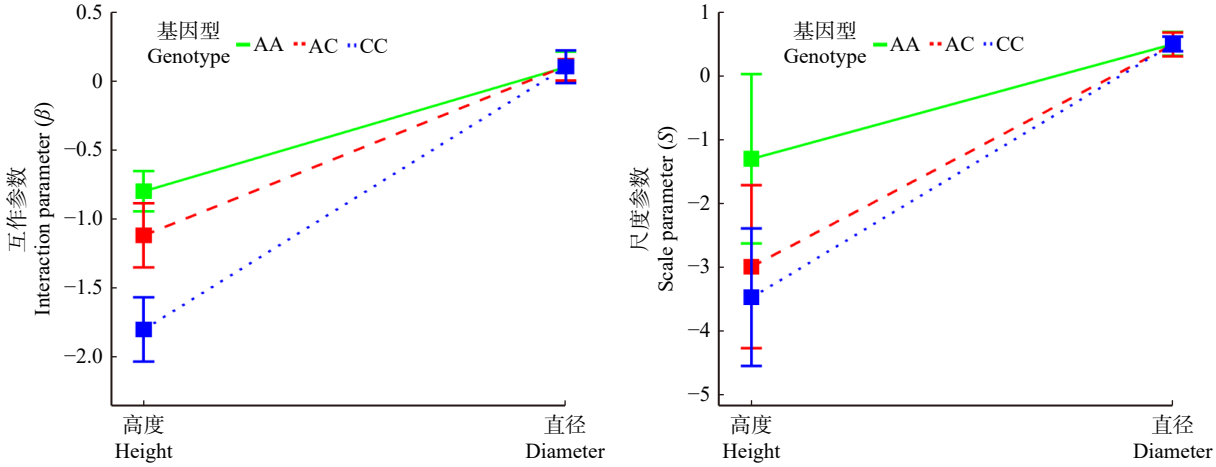



图 7　GameQ.2 位点上不同基因型高度和直径的交互生长模式参数

Fig. 7　Interactive growth pattern parameters of different genotype heights and diameters at GameQ.2

用，并进一步探究这个过程如何由 GameQ.2 控制。图 7 显示：3 种基因型直径对高度的互作参数 $\beta_{H\leftarrow D}$ 分别为−0.8、−1.12、−1.8（$P < 0.01$），表明直径生长对高度生长有抑制作用，而 GameQ.2 参与了直径对高度生长的影响；高度生长对直径生长有促进作用，但是程度均较小。由于 3 种基因型的尺度参数 $S_{H\leftarrow D}$ 均为负值−1.30、−2.99，−3.47，有显著差异（$P < 0.01$），表明直径生长对高度生长的抑制作用随着直径的增大而减小，并且这个过程受到 GameQ.2 的影响，与之相反，尺度参数 $S_{D\leftarrow H}$ 均为正值且没有显著差异，表明高度生长对直径生长有着微弱的促进作用,并且这种作用随着高度的增长而加强。

### 2.4　功能注释

根据系统作图得出的 78 个显著 SNPs 所在染色体位置，利用 NCBI 网站的 Genome Data Viewer 查找具体基因，后进行功能注释。结果共注释到 52 个相关基因，分布在除 9、11、16 号的染色体上，其中 1 号染色体上注释到的基因最多，共计 11 个。根据注释结果，这些基因可主要分为：木质素/细胞壁合成相关基因、生长发育相关基因、抗病抗逆性相关基因、与光合作用相关基因等类别（表 2）。例如：*calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase* 2（*CRLK*2）、*UDP-glycosyltransferase*76*B*1（*UGT*76*B*1）、*transcription factor bHLH*137（*BHLH*137）等在植物面对寒冷、病原体等胁迫条件时起着关键作用；*SOMBRERO*（*SMB*）、LOB domain-containing protein 15（*LBD*15）、*glucuronic acid substitution of xylan*（*GUX*）等与木质部的生长发育以及细胞壁中木聚糖的合成有关。对这些基因进行 GO 分析，在细胞组分、分子功能、生物学过程 3 个方面一共富集到了 62 个 GO 词条，其中 16 个词条与细胞组分显著相关，28 个词条与分子功能显著相关，18 个词条与生物学过程显著相关。从 3 个方面分别筛选富集到最多显著位点的前 10 个词条绘制成条形图（图 8）。在细胞组分方面，主要富集到膜的组成部分（integral component of membrane，GO：0016021）、质膜（plasma membrane，GO：0005886）；在分子功能方面，主要富集到 ATP 结合（ATP binding，GO：0005524）、蛋白激酶活性（protein kinase activity，GO：0004672）、核糖体的结构组成（structural constituent of ribosome，GO：0003735）；在生物学过程方面，主要富集到转录调控和 DNA 模板（regulation of transcription and DNA-templated，GO：0006355）、翻译（translation，GO：0006412）。

**表 2 藏川杨显著位点的基因注释**

Tab. 2 Gene annotation of significant sites in *P. szechuanica* var. *tibetica*

| 类别 Category | 染色体号 Chromosome No. | 基因编号 Gene ID | 基因名称 Gene name |
|---|---|---|---|
| 木质素/细胞壁合成相关基因 Lignin/cell wall synthesis related gene | 3 | LOC18097081 | 内切葡聚糖酶25 Endoglucanase 25(EG25) |
| | 5 | LOC18098789 | UDP-葡糖醛酸:木聚糖α-葡糖醛酸基转移酶5 UDP-glucuronate: xylan alpha-glucuronosyltransferase 5(GUX5) |
| | 10 | LOC18102703 | UDP-糖基转移酶76B1 UDP-glycosyltransferase 76B1(UGT76B1) |
| | 13 | LOC18104206 | LOB结构域蛋白15 LOB domain-containing protein 15(LBD15) |
| | 14 | LOC7466295 | 可能的半乳糖醛酸基转移酶15 Probable galacturonosyltransferase 15(GAUT15) |
| | 19 | LOC18108359 | 蛋白质 SOMBRERO Protein SOMBRERO(SMB) |
| 生长发育相关基因 Growth and development related gene | 1 | LOC18109358 | 嘌呤霉素敏感的氨肽酶 Puromycin-sensitive aminopeptidase(PSA) |
| | 4 | LOC7470186 | 花同源异型蛋白基因 AGAMOUS Floral homeotic protein AGAMOUS(AG) |
| | 8 | LOC7457804 | E3泛素蛋白连接酶 RIE1 E3 ubiquitin protein ligase RIE1(RIE1) |
| | 15 | LOC7457575 | 双特异性蛋白磷酸酶 PHS1 Dual specificity protein phosphatase PHS1(PHS1) |
| 抗病抗逆性相关基因 Disease resistance and stress resistance related gene | 2 | LOC7479726 | 转录因子 bHLH110 Transcription factor bHLH110(BHLH110) |
| | 4 | LOC18097671 | 钙/钙调蛋白依赖性蛋白激酶激酶 2 Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase 2(CRLK2) |
| | 13 | LOC7489694 | 植物半胱氨酸氧化酶2 Plant cysteine oxidase 2(PCO2) |
| | 15 | LOC7457571 | 转录因子 bHLH137 Transcription factor bHLH137(BHLH137) |
| | 18 | LOC7479118 | 类增强抗病蛋白2 Protein ENHANCED DISEASE RESISTANCE 2-like(EDR2L) |
| 光合作用相关基因 Photosynthesis related gene | 1 | LOC18095847 | N-α-乙酰基转移酶 MAK3 N-alpha-acetyltransferase MAK3(MAK3) |
| | 4 | LOC18097764 | 叶绿体亚铁螯合酶2 Ferrochelatase-2, chloroplastic(FC2) |
| 其他 Qthers | 2 | LOC7471975 | 类 DMR6氧合酶1蛋 Protein DMR6-LIKE OXYGENASE 1(DLO1) |
| | 3 | LOC7479194 | 染色体结构维持蛋白2-1 Structural maintenance of chromosomes protein 2-1(SMC2-1) |
| | 5 | LOC18099665 | 细胞色素 P450 94A1 Cytochrome P450 94A1(CYP94A1) |
| | 6 | LOC7492290 | 叶绿体铜转运 ATP酶 PAA2 Copper-transporting ATPase PAA2, chloroplastic(PAA2) |
| | 6 | LOC7471545 | 富含脯氨酸的类受体蛋白激酶 PERK1 Proline-rich receptor-like protein kinase PERK1(PERK1) |

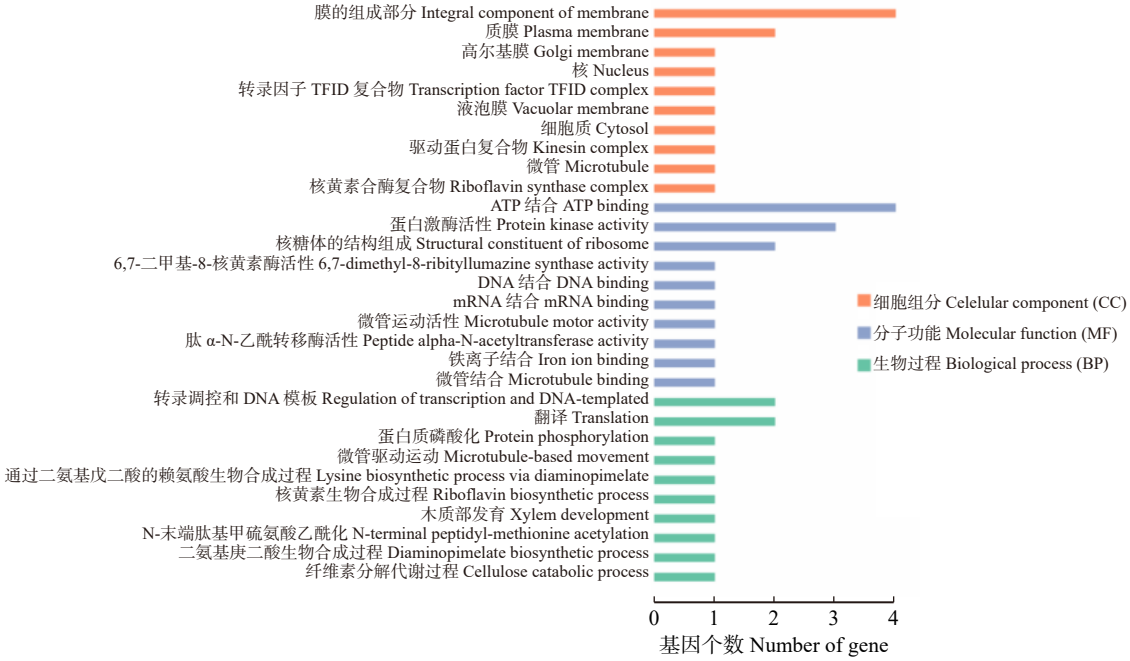



图 8 GO 基因注释信息

Fig. 8 GO gene annotation information

## 3 结论与讨论

木本植物主干的木质产生可以看作是一个由内部不同成分组成的发育模块，如顶端分生组织导致高度的延长，侧生分生组织导致直径的扩大，它们作为一个整体来共同应对环境的变化[30]。因此，本研究把主干的生长作为一个系统，以此来构建一个量化藏川杨主干生长和发育的新理论。将广义 Lotka-

Volterra 微分方程应用到系统 QTLs 定位中，不仅可以描述高度和直径的整体生长，而且可以将生长分解为独立生长和交互生长，从而量化合作和竞争对茎生长的影响。通过计算，所有单株藏川杨的拟合优度($R^2$) > 0.9 且残差图显示残差随机散布在 0 附近，上下对称分布，这些结果表明，模型的拟合效果较好。将异速生长与博弈论相结合，形成异速生长博弈论，对检测参与生物协调竞争与合作的 QTLs 具有特别强大的作用。利用异速生长博弈论对藏川杨的基因型和表型数据进行分析，识别了一系列影响主干生长的 QTLs。如 2 号染色体上决定高度–直径互作关系的 GameQ.2，通过拆分藏川杨 GameQ.2 3 种基因型 AA、AC、CC 高度和直径的整体生长曲线，成功识别它们生长模式之间的差异。通过遗传解析描绘了 GameQ.2 对藏川杨主干高度和直径的影响。通过估计 3 种基因型控制藏川杨主干高度和直径独立生长曲线的 3 个参数和交互生长曲线的 2 个参数，发现基因型的不同对于高度的生长速率 $\alpha_H$、最大渐进值 $K_H$、收敛速度 $r_H$、互作参数 $\beta_{H\leftarrow D}$、尺度参数 $S_{H\leftarrow D}$ 这 5 个参数有显著差异；对于直径的生长速率 $\alpha_D$、最大渐进值 $K_D$、互作参数 $\beta_{D\leftarrow H}$、$S_{D\leftarrow H}$ 这 4 个参数无显著差异，但对收敛速度 $r_D$ 这个参数具有显著差异。通过量化这些参数，可以进一步明确 GameQ.2 如何控制藏川杨高度和直径这两个性状，以及控制的程度。

通过功能注释，发现了一系列的候选基因，这些获选基因大致可以分为木质素/细胞壁合成相关基因、生长发育相关基因、抗病抗逆性相关基因、光合作用相关基因 4 类。其中一些基因与树木木质部生长发育相关，例如：SMB 相关蛋白能够反式激活木本细胞相关基因调控木本细胞的分化，改变木质细胞壁特性以提高木质生物量的利用率[31]。木聚糖是植物细胞壁的主要成分，也是构成植物生物量最大部分的次生细胞壁中含量最丰富的非纤维素成分，GUX5 和其他 GUX 蛋白共同参与合成木聚糖[32]。*LBD*15 作为 *VND*7 的调节因子，正向调节 *VND*7 表达，导致木质部分化[33]。此外，*LBD*15 调节 *WUSCHEL*（*WUS*）表达并参与枝条顶端分生组织的发育[34]。这些结果表明使用系统作图的方法能够定位到与研究表型相关的一些基因。而 GO 注释结果比较分散，而且注释基因的功能与藏川杨主干生长发育有直接关系的证据较少。这一方面可能是由于藏川杨研究的基础比较薄弱，没有完整的基因组注释信息，本研究选择毛果杨为参考基因组进行功能注释导致的；另一方面可能是由于杨树的功能基因组学研究比较少，有待进一步完善。复杂性状是由多基因控制的，后续可对藏川杨主干高度和直径生长相关的基因进行网络构建，挖掘关键的枢纽基因，从而获得更有价值的遗传信息用以指导藏川杨品种改良。

目前的模型侧重于分析和建模藏川杨前 30 周的生长，这是树木漫长生长过程的一个小部分。研究表明，树木的生长涉及幼年、成年、衰老多个阶段，其中幼年与成年阶段的生长可以用 Logistic 曲线进行拟合[39]。本研究利用温室中藏川杨前 6 个月的生长数据，在整个基因组中定位与高度和直径生长发育相关的异速生长位点。传统的遗传作图方法基于表型性状的单点变异，忽略了发育过程中性状的动态变化。而本研究将表型性状视为一个动态系统，通过具有生物学意义的微分方程进行研究。将复杂表型的遗传作图问题转化为测试和估计位点处基因型特异性曲线参数问题，通过测试估计广义 Lotka-Volterra 微分方程的参数能够识别控制性状发育和相互作用的显著位点，并分析发育过程中该位点表达的时间模式。该方法不仅适用动态序列的表型数据，还考虑了性状之间的相互作用关系。今后可通过改进广义 Lotka-Volterra 微分方程模型，使其可以应用到树木生长的多个阶段，完整地表征树木的生长发育过程。

本文使用异速生长模型和博弈论思想为解析树木的异速生长提供了一个总体框架。今后，该理论可以扩展到通过对不同环境下的异速生长数据进行建模，进一步研究环境变化下树木主干的高度与直径之间的相互作用。例如，将基因相同的个体在资源丰富和资源匮乏的条件下分别培养，通过扩展异速生长模型，并结合博弈论可以描述这 2 种不同环境下主干的高度和直径之间关系的生理机制差异。不仅如此，未来还可以尝试运用该模型来研究其他物种两个性状之间的异速生长关系，为相关物种的遗传解析提供新的视角和方法。

**致谢**　感谢邬荣领教授和叶梅霞副教授对本研究的指导，感谢王玉、丁孟东、吴双、李菲然、吕雪敏、王子健、李凡、冯莉、谭力治、杨镇宇、穆帅成、赵金帅参与本研究藏川杨表型测量工作。

## 参　考　文　献

[1] Wang D, Chen Y, Li W, et al. Vascular cambium: the source of wood formation[J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 700928[2022−04−21]. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700928.

[2] Bartholome J, Salmon F, Vigneron P, et al. Plasticity of primary and secondary growth dynamics in *Eucalyptus* hybrids: a quantitative genetics and QTL mapping perspective[J]. BMC Plant Biology, 2013, 13: 120−133.

[3] Gorgens E B, Nunes M H, Jackson T, et al. Resource availability and disturbance shape maximum tree height across the Amazon[J]. Global Change Biology, 2021, 27(1): 177−189.

[4] Kocillari L, Olson M E, Suweis S, et al. The widened pipe model

of plant hydraulic evolution[J/OL]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(22):e2100314118[2022−04−16].https://doi.org/10.1073/pnas.2100314118.

[5] 李昕, 李姗, 邓丽萍, 等. 楸树木质部水分输导组织构造特征的轴向变化 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(1): 27−34.
Li X, Li S, Deng L P, et al. Axial variation of characteristics of water conductive tissue in xylem of *Catalpa bungei*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(1): 27−34.

[6] Franceschini T, Martin-Ducup O, Schneider R. Allometric exponents as a tool to study the influence of climate on the trade-off between primary and secondary growth in major north-eastern American tree species[J]. Annals of Botany, 2016, 117(4): 551−563.

[7] Dharmawardhana P, Brunner A, Strauss S. Genome-wide transcriptome analysis of the transition from primary to secondary stem development in *Populus trichocarpa*[J]. BMC Genomics, 2010, 11(1): 150−168.

[8] Xu C, Shen Y, He F, et al. Auxin-mediated Aux/IAA-ARF-HB signaling cascade regulates secondary xylem development in *Populus*[J]. New Phytologist, 2019, 222(2): 752−767.

[9] Zhao B G, Li G, Wang Y F, et al. *PdeHCA2* affects biomass in Populus by regulating plant architecture, the transition from primary to secondary growth, and photosynthesis[J]. Planta, 2022, 255(5): 101−118.

[10] Huang S H, Titus S J, Wiens D P. Comparison of nonlinear height-diameter functions for major Alberta tree species[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1992, 22(9): 1297−1304.

[11] Avalos G, Gei M, Rios L D, et al. Scaling of stem diameter and height allometry in 14 neotropical palm species of different forest strata[J]. Oecologia, 2019, 190(4): 757−767.

[12] Sullivan M, Lewis S L, Hubau W, et al. Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2018, 9(5): 1179−1189.

[13] 曾伟生, 杨学云, 陈新云. 单木和林分水平一元与二元材积模型的预估精度对比 [J]. 中南林业调查规划, 2017, 36(4): 1−6.
Zeng W S, Yang X Y, Chen X Y. Comparison on prediction precision of one-variable and two-variable volume models on tree-level and stand-level[J]. Central South Forest Inventory and Planning, 2017, 36(4): 1−6.

[14] Osada N, Tateno R, Mori A, et al. Changes in crown development patterns and current-year shoot structure with light environment and tree height in *Fagus crenata* (Fagaceae)[J]. American Journal of Botany, 2004, 91(12): 1981−1989.

[15] Vizcaino-Palomar N, Ibanez I, Gonzalez-Martinez S C, et al. Adaptation and plasticity in aboveground allometry variation of four pine species along environmental gradients[J]. Ecology and Evolution, 2016, 6(21): 7561−7573.

[16] Daniel S F, Mark W. Plant height and evolutionary games[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2003, 18(7): 337−343.

[17] McNickle G G, Dybzinski R. Game theory and plant ecology[J]. Ecology Letters, 2013, 16(4): 545−555.

[18] Wu R, Cao J, Huang Z, et al. Systems mapping: how to improve the genetic mapping of complex traits through design principles of biological systems[J]. BMC Systems Biology, 2011, 5: 84−94.

[19] Chen X, Ou C H. The complete chloroplast genome sequence of *Populus szechuanica*, a medicinal plant for child anesthesia application[J]. Mitochondrial DNA B Resources, 2021, 6(2): 696−698.

[20] Raj A, Stephens M, Pritchard J K. fastSTRUCTURE: variational inference of population structure in large SNP data sets[J]. Genetics, 2014, 197(2): 573−589.

[21] Li H, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform[J]. Bioinformatics, 2009, 25(14): 1754−1760.

[22] Li H, Handsaker B, Wysoker A, et al. The sequence alignment/map format and SAMtools[J]. Bioinformatics, 2009, 25(16): 2078−2079.

[23] Danecek P, Auton A, Abecasis G, et al. The variant call format and VCFtools[J]. Bioinformatics, 2011, 27(15): 2156−2158.

[24] Lotka A J. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1920, 6(7): 410−415.

[25] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for ontogenetic growth[J]. Nature, 2001, 413(6856): 628−631.

[26] Ma C X, Casella G, Wu R. Functional mapping of quantitative trait loci underlying the character process: a theoretical framework[J]. Genetics, 2002, 161(4): 1751−1762.

[27] Hairer E, Iserles A, Sanz-Serna J M. Equilibria of Runge-Kutta methods[J]. Numerische Mathematik, 1900, 58: 243−254.

[28] Zhao W, Hou W, Littell R C, et al. Structured antedependence models for functional mapping of multiple longitudinal traits[J]. Statistical Applications in Genetics and Molecular Biology, 2005, 4(1): 1−28.

[29] Bland J M, Altman D G. Multiple significance tests: the Bonferroni method[J]. British Medical Journal, 1995, 310(6973): 170.

[30] Piermattei A, von Arx G, Avanzi C, et al. Functional relationships of wood anatomical traits in Norway spruce [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 683[2022−04−18]. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00683.

[31] Akiyoshi N, Ihara A, Matsumoto T, et al. Functional analysis of poplar sombrero-type NAC transcription factors yields a strategy to modify woody cell wall properties[J]. Plant and Cell Physiology, 2021, 62(12): 1963−1974.

[32] Rennie E A, Hansen S F, Baidoo E E, et al. Three members of the *Arabidopsis* glycosyltransferase family 8 are xylan glucuronosyltransferases[J]. Plant Physiology, 2012, 159(4): 1408−1417.

[33] Ohashi-Ito K, Iwamoto K, Fukuda H. LOB domain-containing protein 15 positively regulates expression of *VND*7, a master regulator of tracheary elements[J]. Plant and Cell Physiology, 2018, 59(5): 989−996.

[34] Sun X, Feng Z, Meng L, et al. *Arabidopsis ASL*11/*LBD*15 is involved in shoot apical meristem development and regulates *WUS* expression[J]. Planta, 2013, 237(5): 1367−1378.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 蒋湘宁）