

**BỘ GIÁO DỤC VÀ ĐÀO TẠO
TRƯỜNG ĐẠI HỌC ĐÀ LẠT**

NGUYỄN THỊ ÁI MINH

**NGHIÊN CỨU ẢNH HƯỞNG NHÂN TỐ SINH THÁI
ĐẾN HÌNH THÁI VÀ ĐA DẠNG DI TRUYỀN
CỦA QUẦN THỂ THẠCH TÙNG RẰNG
[*HUPERZIA SERRATA* (THUNB.) TREVIS.] Ở VIỆT NAM**

LUẬN ÁN TIẾN SĨ NGÀNH SINH THÁI HỌC

Đà Lạt - 2022

**BỘ GIÁO DỤC VÀ ĐÀO TẠO
TRƯỜNG ĐẠI HỌC ĐÀ LẠT**

NGUYỄN THỊ ÁI MINH

**NGHIÊN CỨU ẢNH HƯỞNG NHÂN TỐ SINH THÁI
ĐẾN HÌNH THÁI VÀ ĐA DẠNG DI TRUYỀN
CỦA QUẦN THỂ THẠCH TÙNG RĂNG
[*HUPERZIA SERRATA* (THUNB.) TREVIS.] Ở VIỆT NAM**

Chuyên ngành: Sinh thái học

Mã số: 9 42 01 20

LUẬN ÁN TIẾN SĨ NGÀNH SINH THÁI HỌC

NGƯỜI HƯỚNG DẪN KHOA HỌC:

- 1. PGS. TS. TRẦN VĂN TIẾN**
- 2. TS. NÔNG VĂN DUY**

Đà Lạt - 2022

MỤC LỤC

| | |
|---|-------------|
| LỜI CAM ĐOAN | iii |
| LỜI CẢM ƠN | iv |
| DANH MỤC CHỮ VIẾT TẮT | v |
| DANH MỤC BẢNG | vii |
| DANH MỤC HÌNH | ix |
| TÓM TẮT | xi |
| ABSTRACT | xiii |
| MỞ ĐẦU | 1 |
| 1. Đặt vấn đề | 1 |
| 2. Mục tiêu nghiên cứu | 3 |
| 3. Đối tượng và phạm vi nghiên cứu | 3 |
| 4. Ý nghĩa của đề tài | 4 |
| 5. Những điểm mới của luận án | 4 |
| 6. Thời gian thực hiện luận án | 4 |
| 7. Bố cục của luận án | 4 |
| Chương 1. TỔNG QUAN | 5 |
| 1.1. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái và sinh trưởng của thực vật | 5 |
| 1.2. Các hướng tiếp cận trong nghiên cứu ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái của thực vật | 12 |
| 1.3. Biến đổi khí hậu và tiến hóa thông qua mềm dẻo kiểu hình ở thực vật | 13 |
| 1.4. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến đa dạng di truyền quần thể thực vật | 21 |
| 1.5. Tổng quan tình hình nghiên cứu đặc điểm hình thái, sinh thái và đa dạng di truyền quần thể chi <i>Huperzia</i> và họ Lycopodiaceae | 24 |
| 1.6. Điều kiện khí hậu của khu vực phân bố Thạch tùng răng ở Việt Nam | 38 |
| Chương 2. NỘI DUNG VÀ PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU | 49 |
| 2.1. Nội dung nghiên cứu | 49 |
| 2.2. Phương pháp nghiên cứu | 49 |

| | |
|--|------------|
| Chương 3. KẾT QUẢ NGHIÊN CỨU | 61 |
| 3.1. Đặc điểm Thạch tùng răng được thu thập phục vụ cho phân tích đặc điểm hình thái và sinh sản | 61 |
| 3.2. Đặc điểm hình thái của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu | 64 |
| 3.3. Đặc điểm tăng trưởng chiều cao hàng năm của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu | 114 |
| 3.4. Đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng phân bố tại Việt Nam | 115 |
| 3.5. Ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam | 124 |
| KẾT LUẬN VÀ KIẾN NGHỊ | 129 |
| 1. KẾT LUẬN | 129 |
| 2. KIẾN NGHỊ | 130 |
| TÀI LIỆU THAM KHẢO | 131 |
| 1. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT | 131 |
| 2. TÀI LIỆU TIẾNG ANH | 133 |
| DANH MỤC CÁC CÔNG TRÌNH CÔNG BỐ KẾT QUẢ NGHIÊN CỨU CỦA ĐỀ TÀI LUẬN ÁN | 159 |
| PHỤ LỤC | 160 |

LỜI CAM ĐOAN

Tôi xin cam đoan đây là công trình nghiên cứu của riêng tôi dưới sự hướng dẫn của PGS.TS. Trần Văn Tiến và TS. Nông Văn Duy. Các kết quả nghiên cứu trình bày trong luận án là trung thực và chưa từng được sử dụng trong bất kỳ công trình nào khác. Các thông tin sử dụng trong Luận án mà không do tác giả thực hiện đều được trích dẫn rõ ràng.

Tác giả luận án
Nguyễn Thị Ái Minh

LỜI CẢM ƠN

Tôi xin bày tỏ lòng biết ơn sâu sắc đến PGS.TS. Trần Văn Tiến và TS. Nông Văn Duy đã tận tình hướng dẫn, giúp đỡ và tạo mọi điều kiện thuận lợi cho tôi trong suốt thời gian học tập, nghiên cứu và hoàn thành luận án.

Tôi xin gửi lời cảm ơn chân thành đến TS. Lê Ngọc Triệu đã động viên, giúp đỡ và có những ý kiến nhận xét quý báu trong quá trình thực hiện luận án; xin cảm ơn các ông Nguyễn Hoàng Phong, Nguyễn Hoàng Thắng đã giúp đỡ trong quá trình xử lý mẫu và xử lý số liệu thô.

Chân thành cảm ơn Khoa Sinh học, Phòng Quản lý Đào tạo Sau đại học, Trường Đại học Đà Lạt đã tạo điều kiện thuận lợi cho tôi trong suốt quá trình học tập, nghiên cứu và thực hiện các thủ tục cần thiết trong quá trình bảo vệ luận án.

Kết quả của luận án bao gồm việc thu mẫu, phân tích đa dạng di truyền được thực hiện dựa trên đề tài “Nghiên cứu đa dạng di truyền chi Thạch tùng (*Huperzia* Bernhardi) ở Việt Nam”, mã số: 106-NN.03-2014.17, được hỗ trợ từ Quỹ Phát triển Khoa học và Công nghệ Quốc gia (NAFOSTED), xin chân thành cảm ơn.

Luận án được hoàn thành không thể thiếu sự quan tâm giúp đỡ, tạo điều kiện thuận lợi trong suốt quá trình thực hiện của Lãnh đạo và các đồng nghiệp tại Khoa Sư phạm, Trường Đại học Đà Lạt, trân trọng cảm ơn.

Nguồn động viên lớn nhất để hoàn thành luận án này chính là các thành viên trong gia đình, thầy cô và bạn bè, xin ghi nhận lòng biết ơn sâu sắc.

Trân trọng!

DANH MỤC CHỮ VIẾT TẮT

| | |
|--------------------|---|
| <i>A</i> | Số allele trung bình trên mỗi locus |
| A_e | Số allele hữu hiệu trung bình trên mỗi locus |
| AFLP | Đa hình các đoạn khuếch đại |
| AMOVA | Phân tích mức độ biến động di truyền |
| bp | Cặp bazơ nitơ |
| CTAB | cetyltrimethylammonium bromide |
| CV | Hệ số biến động |
| CVH | Thuyết biến động khí hậu |
| $d_{khe\ lỗ\ khí}$ | Chiều dài khe lỗ khí |
| $d_{khí\ không}$ | Chiều dài khí không |
| $d_{lá}$ | Chiều dài lá |
| $d_{túi\ bào\ tử}$ | Chiều dài túi bào tử |
| F | Chỉ số cố định |
| G | Tăng trưởng chiều cao hàng năm |
| GST | Chỉ số biệt hóa di truyền giữa các quần thể |
| H_e | Mức dị hợp trông đợi |
| Hu | Độ ẩm không khí tương đối trung bình hàng năm |
| IPCC | Ủy ban liên quốc gia về biến đổi khí hậu |
| ISSR | Chuỗi lặp lại đơn giản giữa |
| LAI | Chỉ số diện tích lá |
| M | Lượng mưa trung bình hàng tháng |
| MAP | Tổng lượng mưa trung bình hàng năm |
| MAT | Nhiệt độ không khí trung bình hàng năm |
| MK | Mật độ khí không |
| NAR | Suất đồng hóa thuần |
| NDVI | Chỉ số thực vật |
| Nei's <i>I</i> | Mức độ tương đồng di truyền theo Nei |
| NST | Nhiễm sắc thể |
| PCR | Phản ứng chuỗi polymease |

| | |
|---------------------------------------|---|
| PPB | Tỉ lệ band đa hình |
| RAPD | DNA đa hình được nhân bản ngẫu nhiên |
| RFLP | Đa hình độ dài đoạn cắt hạn chế |
| RGR | Tốc độ tăng trưởng tương đối |
| $r_{\text{khe lỗ khí}}$ | Chiều rộng khe lỗ khí |
| $r_{\text{khí không}}$ | Chiều rộng khí khổng |
| $r_{\text{lá}}$ | Chiều rộng lá |
| $r_{\text{túi bào tử}}$ | Chiều rộng túi bào tử |
| SCoT | Start Codon Targeted |
| SD | Sai tiêu chuẩn |
| SDS | Sodium dodecyl sulfate |
| SI | Chỉ số khí khổng |
| $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ | Tổng diện tích khe lỗ khí trên đơn vị diện tích lá |
| $S_{\text{khí không}}$ | Diện tích khí khổng |
| SLA | Chỉ số độ dày lá |
| $S_{\text{lá}}$ | Diện tích lá |
| SQRT | Căn bậc hai |
| SSR | Các chuỗi lặp lại đơn giản |
| STAT | Statgraphics Centurion XV |
| $S_{\text{túi bào tử}}$ | Diện tích túi bào tử |
| SuH | Tổng số giờ nắng hàng năm |
| T | Nhiệt độ trung bình theo tháng |
| UPGMA | Phương pháp nhóm cặp không trọng số bằng cách sử dụng trung bình số học |
| VNTR | Số lượng thay đổi các chuỗi lặp lại liền kề |

DANH MỤC BẢNG

| | |
|--|-----|
| Bảng 1.1. Đặc trưng khí hậu tại khu vực phân bố của các quần thể nghiên cứu theo tiêu chuẩn phân loại khí hậu Köppen | 43 |
| Bảng 2.1. Địa điểm thu mẫu Thạch tùng răng..... | 50 |
| Bảng 2.2. Khoảng cách giữa khu vực thu mẫu với trạm khí tượng | 56 |
| Bảng 3.1. Số đoạn thân tăng trưởng theo năm được xác định dựa vào lớp chén truyền thể | 62 |
| Bảng 3.2. Kích thước lá Thạch tùng răng..... | 65 |
| Bảng 3.3. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu | 70 |
| Bảng 3.4. Kích thước túi bào tử Thạch tùng răng | 81 |
| Bảng 3.5. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu | 82 |
| Bảng 3.6. Kích thước bào tử của Thạch tùng răng..... | 88 |
| Bảng 3.7. Đặc điểm khí khổng Thạch tùng răng..... | 91 |
| Bảng 3.8. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước khí khổng Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu | 94 |
| Bảng 3.9. Đặc điểm khe lỗ khí Thạch tùng răng..... | 100 |
| Bảng 3.10. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước khe lỗ khí Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu | 102 |
| Bảng 3.11. Mức độ xẻ thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng | 105 |
| Bảng 3.12. Mối quan hệ giữa mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu..... | 107 |
| Bảng 3.13. Đặc điểm quản bào Thạch tùng răng | 110 |
| Bảng 3.14. Đặc điểm tăng trưởng chiều cao hàng năm (G, mm) của Thạch tùng răng | 114 |
| Bảng 3.15. Đặc điểm các chỉ thị ISSR và SCoT được chọn lọc để làm nảy sinh đặc trưng nhận dạng DNA làm cơ sở đánh giá đa dạng di truyền..... | 116 |

| | |
|---|-----|
| Bảng 3.16. Tỷ lệ band đa hình ở quần thể và mức độ tổng thể mẫu nghiên cứu khi sử dụng kỹ thuật ISSR, SCoT và tổ hợp 2 kỹ thuật này | 117 |
| Bảng 3.17. Đa dạng di truyền của Thạch tùng răng ở mức độ quần thể và mức độ loài | 118 |
| Bảng 3.18. Các chỉ số biệt hóa di truyền và chỉ số về dòng chảy của gene giữa các quần thể nghiên cứu | 120 |
| Bảng 3.19. Mức độ biến động di truyền (AMOVA) trong và giữa các quần thể loài Thạch tùng răng | 121 |
| Bảng 3.20. Khoảng cách di truyền giữa các quần thể nghiên cứu | 122 |
| Bảng 3.21. Tương quan giữa các chỉ số đa dạng di truyền quần thể với các nhân tố khí hậu | 124 |

DANH MỤC HÌNH

| | |
|--|----|
| Hình 1.1. Bào tử kiểu Selago ở <i>Lycopodium lucidulum</i> | 26 |
| Hình 1.2. Hình thái tổng thể của Thạch tùng răng | 28 |
| Hình 1.3. Cấu trúc chén truyền thể và truyền thể..... | 28 |
| Hình 1.4. Biểu đồ biểu diễn biến trình nhiệt độ trung bình theo tháng (°C) ở khu vực phân bố các quần thể nghiên cứu | 39 |
| Hình 1.5. Biểu đồ biểu diễn lượng mưa trung bình theo tháng (mm) ở khu vực phân bố của quần thể nghiên cứu | 40 |
| Hình 1.6. Biểu đồ biểu diễn độ ẩm không khí theo tháng (%) ở khu vực phân bố của 4 quần thể nghiên cứu..... | 43 |
| Hình 1.7. Biểu đồ biểu diễn số giờ nắng theo tháng (giờ) ở khu vực phân bố của quần thể nghiên cứu | 45 |
| Hình 2.1. Bản đồ vị trí khu vực thu mẫu Thạch tùng răng..... | 51 |
| Hình 2.2. Hình biểu diễn các thông số về kích thước khe lỗ khí và khí khổng được đo khi phân tích hình ảnh | 55 |
| Hình 2.3. Các thông số được sử dụng để tính toán mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng | 56 |
| Hình 3.1. Tăng trưởng chiều cao theo năm | 61 |
| Hình 3.2. Đặc điểm hình thái ngoài và sinh sản của Thạch tùng răng..... | 63 |
| Hình 3.3. Lá Thạch tùng răng..... | 64 |
| Hình 3.4. Mối quan hệ giữa chiều dài lá Thạch tùng răng ($d_{lá}$, mm) với các nhân tố khí hậu | 74 |
| Hình 3.5. Mối quan hệ giữa chiều rộng lá Thạch tùng răng ($r_{lá}$, mm) với các nhân tố khí hậu | 75 |
| Hình 3.6. Mối quan hệ giữa diện tích lá Thạch tùng răng ($S_{lá}$, mm ²) với các nhân tố khí hậu | 77 |
| Hình 3.7. Mối quan hệ giữa chỉ số độ dày lá Thạch tùng răng (SLA, mm ² /mg) với các nhân tố khí hậu | 78 |
| Hình 3.8. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng với các nhân tố khí hậu..... | 78 |

| | |
|--|-----|
| Hình 3.9. Túi bào tử Thạch tùng răng | 79 |
| Hình 3.10. Mối quan hệ giữa chiều dài túi bào tử Thạch tùng răng ($d_{\text{túi bào tử}}$, mm) với các nhân tổ khí hậu | 84 |
| Hình 3.11. Mối quan hệ giữa chiều rộng túi bào tử Thạch tùng răng ($r_{\text{túi bào tử}}$, mm) với các nhân tổ khí hậu | 85 |
| Hình 3.12. Mối quan hệ giữa diện tích túi bào tử Thạch tùng răng ($S_{\text{túi bào tử}}$, mm ²) với các nhân tổ khí hậu | 86 |
| Hình 3.13. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng răng với các nhân tổ khí hậu..... | 87 |
| Hình 3.14. Bào tử Thạch tùng răng | 88 |
| Hình 3.15. Khí khổng và tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng | 90 |
| Hình 3.16. Mối quan hệ giữa chiều dài khí khổng Thạch tùng răng ($d_{\text{khí khổng}}$, μm) với các nhân tổ khí hậu | 95 |
| Hình 3.17. Mối quan hệ giữa chiều rộng khí khổng Thạch tùng răng ($r_{\text{khí khổng}}$, μm) với các nhân tổ khí hậu | 97 |
| Hình 3.18. Mối quan hệ giữa diện tích khí khổng Thạch tùng răng ($S_{\text{khí khổng}}$, μm^2) với các nhân tổ khí hậu | 98 |
| Hình 3.19. Mối quan hệ giữa chiều dài khe lỗ khí ($d_{\text{khe lỗ khí}}$, μm) với các nhân tổ khí hậu | 103 |
| Hình 3.20. Mối quan hệ giữa $S_{\text{khe lỗ khí}} / S_{\text{lá}}$ ($\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) với các nhân tổ khí hậu | 104 |
| Hình 3.21. Mối quan hệ giữa mức độ xé thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng với các nhân tổ khí hậu..... | 107 |
| Hình 3.22. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm hình thái giải phẫu lá Thạch tùng răng với các nhân tổ khí hậu..... | 109 |
| Hình 3.23. Quả bào Thạch tùng răng | 110 |
| Hình 3.24. Quan hệ di truyền giữa các quần thể loài Thạch tùng răng ở Việt Nam được xây dựng dựa trên dữ liệu đặc trưng nhận dạng DNA phối hợp sử dụng cả hai kỹ thuật ISSR và SCoT..... | 123 |

TÓM TẮT

Đề tài “Nghiên cứu ảnh hưởng nhân tố sinh thái đến hình thái và đa dạng di truyền của quần thể Thạch tùng răng (*Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis.) ở Việt Nam” được thực hiện từ năm 2016 đến năm 2020. Các nhân tố sinh thái được giới hạn trong nghiên cứu là các nhân tố khí hậu, bao gồm nhiệt độ không khí (MAT), lượng mưa (MAP), số giờ nắng (SuH) và độ ẩm không khí (Hu). Các nhân tố khí hậu sử dụng trong nghiên cứu này được thu thập từ năm 2013 đến năm 2016. Mục tiêu nghiên cứu là cung cấp dữ liệu về phân tích sự biến đổi một số đặc điểm hình thái trong mối tương quan với sự thay đổi của các nhân tố khí hậu; dự đoán chiều hướng biến đổi cũng như vùng sinh thái có khả năng thích nghi của loài trong bối cảnh biến đổi khí hậu toàn cầu; từ đó, đề xuất định hướng quy hoạch và bảo tồn vốn gen của loài. Số lượng quần thể phân bố từ Bắc vào Nam Việt Nam được nghiên cứu gồm 4: quần thể Hoàng Liên (Lào Cai), Bạch Mã (Thừa Thiên Huế), Ngọc Linh (Quảng Nam), Bidoup (Lâm Đồng). Các đặc điểm hình thái được nghiên cứu gồm: hình thái ngoài của lá, túi bào tử và bào tử; hình thái giải phẫu lá và thân. Việc phân tích đa dạng và biến động di truyền trong và giữa các quần thể được thực hiện dựa trên đặc trưng nhận dạng DNA bằng kỹ thuật ISSR và ScoT. Ảnh hưởng của tổ hợp các nhân tố khí hậu đến từng đặc điểm hình thái và đa dạng di truyền các quần thể Thạch tùng răng được phân tích bằng hàm hồi quy tuyến tính đa biến. Mức độ ảnh hưởng của tổ hợp các nhân tố khí hậu đến tổ hợp các đặc điểm hình thái ngoài, hình thái giải phẫu và đa dạng di truyền quần thể được phân tích bằng phép phân tích mức độ tương quan RDA.

Kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng tổ hợp các nhân tố khí hậu MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và MAP có ảnh hưởng lớn đến chiều dài và chiều rộng lá; MAP và MAT lần lượt là nhân tố khí hậu có ảnh hưởng mạnh nhất đến diện tích lá và chỉ số độ dày lá; ngoài ra, chiều dài lá còn chịu ảnh hưởng bởi nhân tố MAP mùa đông và chiều rộng lá còn chịu ảnh hưởng bởi các nhân tố SuH mùa hè và Hu mùa đông; 83,76% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu, SuH) và 16,24% là do sự tác động của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm kích thước lá tương quan thuận với 2 nhân tố MAT và MAP, trong đó MAP có ảnh hưởng mạnh hơn MAT và tương quan nghịch với 2 nhân tố SuH và Hu, nhưng 2 nhân tố này thể hiện mức độ ảnh hưởng không đáng kể.

MAT là nhân tố có ảnh hưởng mạnh nhất đến chiều dài, chiều rộng và diện tích túi bào tử Thạch tùng răng; ngoài ra, chiều dài túi bào tử còn chịu ảnh hưởng bởi tổ hợp các nhân tố MAT mùa đông, MAP mùa hè; chiều rộng túi bào tử còn chịu ảnh hưởng bởi tổ hợp các nhân tố MAP mùa hè, MAT mùa hè và MAT mùa đông; 82,04% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng răng là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu và 17,96% là do sự tác động của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử ở Thạch tùng răng tương quan nghịch với MAT và tương quan thuận với 3 nhân tố khí hậu còn lại, trong đó MAP ảnh hưởng đến tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử mạnh hơn SuH và Hu.

SuH mùa hè là nhân tố có ảnh hưởng mạnh nhất đến chiều dài và chiều rộng khí khổng Thạch tùng răng; MAT mùa hè là nhân tố có ảnh hưởng mạnh nhất đến tất cả các đặc điểm của khí khổng và khe lỗ khí, ngoại trừ chiều dài khí khổng; SuH mùa đông là nhân tố khí hậu có ảnh hưởng mạnh nhất đến mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng; 62,74% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm giải phẫu lá là do tác động của tổ hợp các nhân tố khí hậu và 37,23% là do tác động của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu lá tương quan nghịch với MAT và MAP, tương quan thuận với SuH và Hu, trong đó, MAT là nhân tố có tác động mạnh nhất đến tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu của lá.

Ảnh hưởng của các điều kiện khí hậu tại vùng phân bố các quần thể đến kích thước bào tử, độ mở khí khổng và kích thước quản bào cũng như tăng trưởng chiều cao thân hàng năm ở Thạch tùng răng biểu hiện không rõ ràng.

SuH là nhân tố khí hậu có ảnh hưởng mạnh nhất đến tỉ lệ band đa hình của quần thể.

ABSTRACT

The thesis “Study the effects of ecological factors on morphology and genetic diversity of *Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis. population in Vietnam” was studied from 2016 to 2020. The focus studied ecological factors were climatic factors, including air temperature (MAT), precipitation (MAP), hours of sunshine (SuH) and air humidity (Hu). Climatic data were collected from 2013 to 2016. The objects of the study is to provide data to analyze the changes in some morphological characteristics in relation to the changes of climatic conditions; predict the trend of change as well as the adaptable ecological region of the species in the context of global climate change; thereby proposing managing directions and conserving gene pool of the species. There were four studied populations, which are Hoang Lien (Lao Cai Province), Bach Ma (Thua Thien Hue Province), Ngoc Linh (Quang Nam Province), and Bidoup (Lam Dong Province). The studied characteristics were size of leaf, sporangium and spore; anatomical characteristics of leaf and xylem. ISSR and SCoT primers were employed to analyze genetic diversity and population structure. Stepwise multivariate linear regression function was employed to study the effects of a set of climatic factors on each morphological characteristic. RDA was used to explain a matrix of morphological characters and genetic diversity by a set of climatic factors.

Results showed that a set of climatic factors including MAT, MAT summer, MAT winter and MAP had the strongest effect on leaf length and leaf width; MAP and MAT were climatic factors having the strongest effect on leaf area and specific leaf area. RDA results showed that 83.76% of leaf size was explained by the set of climatic factors and 16.24% by others. Correlation analysis revealed a positive association between leaf size and a set of MAT and MAP and a negative association between leaf size and a set of SuH and Hu.

MAT had the strongest influence on sporangium size. Sporangium length and sporangium width were respectively affected by a set of MAT winter and MAP summer and a set of MAP summer, MAT summer and MAT winter. RDA results showed that 82.04% of sporangium size was explained by the set of climatic factors and 17.96% by others. Correlation analysis revealed a negative association between sporangium size

and MAT and a positive association between sporangium size and a set of the remaining climatic factors.

SuH summer had the strongest effect on stomata length and stomata width while MAT summer had the strongest effect on all studied characteristics of stomata, except for stomata length. SuH winter had the strongest effect on lobeyness of epidermal cells around the stomata. RDA results showed that 62.74% of variability in anatomical characteristics of *H. serrata* leaf was explained by the set of climatic factors and 17.96% was explained by others. Correlation analysis revealed a negative association between anatomical characteristics of *H. serrata* leaf and a set of MAT and MAP, and a positive association between the characteristics and a set of SuH and Hu.

Climatic factors at population distribution areas had faint impacts on spore size, pore aperture and tracheid size as well as annual growth of *H. serrata*.

SuH had the strongest effect on PPB of the populations.

MỞ ĐẦU

1. Đặt vấn đề

Trong tự nhiên, khi điều kiện môi trường thay đổi, quần thể các loài cũng thay đổi về kiểu phân bố, thời gian sinh trưởng và phát triển để phù hợp với điều kiện môi trường (Parmesan & Yohe, 2003). Tuy nhiên, trong một số trường hợp, khả năng phản ứng của quần thể không theo kịp với sự thay đổi, dẫn đến mất dần khu phân bố và cuối cùng dẫn đến tuyệt chủng (Sinervo et al., 2010). Để tránh tuyệt chủng, khi điều kiện sinh thái thay đổi, quần thể và cá thể phải phản ứng thích nghi với sự thay đổi đó hay còn gọi là tiến hóa theo hướng thích nghi (Sinervo et al., 2010; Williams et al., 2008); hoặc dịch chuyển vùng phân bố (Bradshaw & McNeilly, 1991; Parmesan, 2006; Sinervo et al., 2010). Trong cả hai kiểu ứng phó với sự thay đổi điều kiện môi trường này, đa dạng di truyền đóng vai trò quan trọng (Huang et al., 2016) bởi vì tính biến dị di truyền càng cao thì ưu thế chọn lọc càng lớn, đảm bảo cho quần thể có khả năng thích ứng được với những biến động của điều kiện môi trường và cho phép duy trì các allele có khả năng tạo ra những tổ hợp có khả năng cạnh tranh tại nơi ở mới (Mayr, 1970/1981, trang 163).

Thạch tùng răng (*Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis) thuộc chi *Huperzia*, họ Thông đất (Lycopodiaceae), phân bố rộng ở các khu vực ôn đới và nhiệt đới, gồm Trung Quốc, Bhutan, Campuchia, Ấn Độ, Indonesia, Nhật Bản, Hàn Quốc, Lào, Malaysia, Myanmar, Nepal, Philippines, Nga, Sri Lanka, Thái Lan, Việt Nam, Úc, Trung Mỹ, các đảo Thái Bình Dương (Abdalla & McGaw, 2018; Jaswinder et al., 2016; Wang et al., 2011). Ở Trung Quốc, loài này chủ yếu xuất hiện ở kiểu rừng lá rộng thường xanh cận nhiệt đới về phía thượng nguồn sông Dương Tử, nơi có lượng mưa hàng năm trên 1.000mm; thường sinh trưởng ở nơi có bóng râm, ẩm ướt, trên đất mùn ẩm có tính axit, ở độ cao từ 300 – 2.700m (Wu et al., 2005). Ở Việt Nam, loài này chỉ gặp ở vùng núi cao từ 1.000m trở lên (Ho Thi Huong et al., 2018). Đây là loài có giá trị dược liệu với thành phần alkaloids, chủ yếu là huperzine A có hoạt tính sinh học cao, dùng để chữa các bệnh về thần kinh, đặc biệt là Alzheimer (Ma et al., 2006). Do có giá trị cao, loài bị khai thác triệt để nhằm phục vụ cho nhu cầu của con người. Ở Trung Quốc, Thạch tùng răng được xếp hạng loài nguy cấp (Qin et al., 2017), còn ở Việt Nam loài được xếp vào nhóm các loài thực vật rừng chưa bị đe dọa tuyệt chủng nhưng có nguy cơ bị đe dọa nếu

không được quản lý chặt chẽ, hạn chế khai thác, sử dụng vì mục đích thương mại (nhóm IIA, Nghị định số 06/2019/NĐ-CP về Quản Lý Thực Vật Rừng, Động Vật Rừng Nguy Cấp, Quý, Hiếm và Thực Thi Công Ước về Buôn Bán Quốc Tế Các Loài Động Vật, Thực Vật Hoang Dã Nguy Cấp kí ngày 22 tháng 01 năm 2019). Hiện nay, loài Thạch tùng răng đang đối mặt với nhiều thách thức đồng thời: bị khai thác quá mức, điều kiện sống thay đổi do ảnh hưởng của biến đổi khí hậu như gia tăng nhiệt độ đi kèm với gia tăng thời gian khô hạn và phân mảnh sinh cảnh (Richter et al., 2012).

Sự tồn tại và phát triển của Thạch tùng răng ở Việt Nam trong tương lai phụ thuộc vào nhiều yếu tố, trong đó có tiềm năng thích nghi dựa trên nền tảng di truyền (Bradshaw & McNeilly, 1991). Nguyên nhân là do nền tảng di truyền của loài càng đa dạng bao nhiêu thì xác suất của những kiểu gen được duy trì lại qua những biến đổi theo mùa hay những biến đổi khác (đặc biệt là những biến đổi cục đoạn) theo thời gian càng lớn bấy nhiêu và do đó sẽ có cơ hội sống sót cao hơn nếu điều kiện môi trường trong tương lai có sự thay đổi (Mayr, 1970/1981, trang 119–120).

Các quần thể tự nhiên là một nguồn dự trữ đáng kể của tính biến dị di truyền (Mayr, 1970/1981, trang 163). Tính biến dị không những chỉ có ở bên trong các quần thể mà còn ở giữa các quần thể có vùng phân bố khác nhau của cùng một loài (Mayr, 1970/1981, trang 235). Trong xu hướng biến đổi khí hậu ngày nay, các quần thể phân bố ở những vị trí khác nhau trong dải phân bố của loài sẽ phản ứng khác nhau với điều kiện biến đổi khí hậu (Rehfeldt et al., 2006). Sự khác biệt này được thể hiện qua đặc điểm hình thái bên ngoài cũng như cấu trúc bên trong, bởi lẽ kiểu hình được biểu hiện do bởi điều kiện môi trường tác động lên kiểu gen (Schlichting, 1986). Do đó, nghiên cứu mối tương quan giữa sự thay đổi của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố các quần thể đến sinh trưởng, sự thay đổi về hình thái bên ngoài cũng như cấu trúc bên trong và đa dạng di truyền của của loài Thạch tùng răng là cần thiết và nhằm: chỉ ra mối tương quan ảnh hưởng giữa một số nhân tố khí hậu đến hình thái bên ngoài cũng như giải phẫu bên trong, và đa dạng di truyền, từ đó chỉ ra xu hướng thích nghi, làm cơ sở khoa học cho việc định hướng bảo tồn loài trong thời gian tới.

Dựa trên cơ sở khoa học và tính thực tiễn phân tích trên, chúng tôi thực hiện đề tài nghiên cứu: **“Nghiên cứu ảnh hưởng nhân tố sinh thái đến hình thái và đa dạng**

di truyền của quần thể Thạch tùng răng (*Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis.) ở Việt Nam”.

2. Mục tiêu nghiên cứu

- Cung cấp dữ liệu về sự biến đổi một số đặc điểm hình thái bên ngoài cũng như đặc điểm hình thái bên trong và đặc điểm di truyền trong mối tương quan với sự thay đổi của điều kiện khí hậu;

- Dự đoán chiều hướng biến đổi cũng như vùng sinh thái có khả năng thích nghi của loài trong bối cảnh biến đổi khí hậu toàn cầu;

- Từ đó đề xuất định hướng quy hoạch và bảo tồn vốn gen của loài.

3. Đối tượng và phạm vi nghiên cứu

3.1. Đối tượng nghiên cứu

Loài Thạch tùng răng (*Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis) phân bố tại Việt Nam.

3.2. Phạm vi nghiên cứu

4 quần thể phân bố tại Việt Nam, bao gồm: Hoàng Liên (Lào Cai), Bạch Mã (Thừa Thiên Huế), Ngọc Linh (Quảng Nam) và Bidoup (Lâm Đồng).

3.3. Giới hạn nghiên cứu

- Các đặc điểm nghiên cứu: tăng trưởng chiều cao thân và hình thái (lá, tế bào khí khổng và khe lỗ khí, tế bào biểu bì lá xung quanh khí khổng, quản bào, túi bào tử và bào tử); và đa dạng di truyền quần thể;

- Đề tài tập trung nghiên cứu ảnh hưởng của 4 nhân tố khí hậu đến hình thái và đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng, bao gồm: nhiệt độ không khí trung bình năm (MAT, °C); tổng lượng mưa hàng năm (MAP, mm); tổng số giờ nắng hàng năm (SuH, giờ); độ ẩm không khí tương đối trung bình năm (Hu, %).

- Khu vực nghiên cứu đặc điểm hình thái Thạch tùng răng: Vườn Quốc gia Hoàng Liên (tỉnh Lào Cai), Khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh (tỉnh Quảng Nam) và Vườn Quốc gia Bidoup – Núi Bà (tỉnh Lâm Đồng).

- Khu vực nghiên cứu đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng: Vườn Quốc gia Hoàng Liên (tỉnh Lào Cai), Vườn Quốc gia Bạch Mã (tỉnh Thừa Thiên Huế), Khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh (tỉnh Quảng Nam) và Vườn Quốc gia Bidoup – Núi Bà (tỉnh Lâm Đồng).

4. Ý nghĩa của đề tài

- Ý nghĩa khoa học:

Góp phần làm sáng tỏ ảnh hưởng của một số nhân tố khí hậu ảnh hưởng đến đặc điểm hình thái ngoài của Thạch tùng răng cũng như ảnh hưởng đến đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam.

- Ý nghĩa thực tiễn:

Kết quả nghiên cứu là cơ sở khoa học để đề xuất những biện pháp bảo tồn đối với loài cây quý hiếm này ở Việt Nam.

5. Những điểm mới của luận án

Kết quả nghiên cứu đã chỉ ra ảnh hưởng của một số nhân tố khí hậu đến những thay đổi về đặc điểm hình thái bên ngoài cũng như đặc điểm hình thái bên trong và đa dạng di truyền quần thể của Thạch tùng răng ở Việt Nam. Từ đó chỉ ra được xu hướng thay đổi của quần thể để thích nghi trong điều kiện biến đổi khí hậu.

6. Thời gian thực hiện luận án

Từ tháng 11 năm 2016 đến tháng 11 năm 2020.

7. Bố cục của luận án

Luận án gồm 130 trang, được chia thành các phần:

- Mở đầu (4 trang),
- Chương 1. Tổng quan (44 trang),
- Chương 2. Nội dung và phương pháp nghiên cứu (12 trang),
- Chương 3. Kết quả nghiên cứu (68 trang),
- Kết luận và kiến nghị (2 trang).

Luận án có 24 bảng; 34 biểu đồ, sơ đồ, bản đồ và ảnh; 31 phụ lục; 262 tài liệu tham khảo, trong đó có 18 tài liệu tiếng Việt và 244 tài liệu tiếng Anh.

Chương 1. TỔNG QUAN

1.1. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái và sinh trưởng của thực vật

Ở thực vật, do có đời sống cố định nên tác động của những biến đổi theo thời gian của các điều kiện môi trường đến các đặc điểm hình thái của chúng biểu hiện rất rõ ràng (Haferkamp, 1988; Mayr, 1970/1981, trang 107). Nói cách khác, thực vật thể hiện những phản ứng mang tính mềm dẻo trước tác động của những điều kiện môi trường ngoài, những phản ứng mềm dẻo và linh hoạt này có được là nhờ sự điều chỉnh về sinh lý hoặc hình thái nhằm đáp ứng những thay đổi của điều kiện môi trường, về bản chất là kết quả của sự tương tác giữa kiểu gen với điều kiện môi trường xung quanh (Schlichting, 1986).

1.1.1. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái ngoài của thực vật

a. Lá

Nhiệt độ ảnh hưởng đến diện tích lá thông qua ảnh hưởng đến khả năng mở rộng của phiến lá (Woodward, 1975). Do đó, cây mọc trong điều kiện nhiệt độ cao có lá to hơn cây mọc trong điều kiện nhiệt độ thấp (Marcysiak, 2012). Ngoài ra, nhiệt độ còn ảnh hưởng đến chỉ số độ dày lá. Trong điều kiện nhiệt độ thấp, chỉ số độ dày lá sẽ giảm do số lớp tế bào lá tăng (lá dày hơn) và kích thước tế bào lá giảm (lá nhỏ hơn) (Atkin et al., 2006). Tác động của nhiệt độ thay đổi tùy theo loài, loài *Sedum telephium* gia tăng diện tích lá khi có gia tăng của nhiệt độ và ngược lại ở *S. rosea* (Woodward, 1975).

Tác động của nhiệt độ còn thay đổi tùy theo vị trí phân bố của các quần thể trong cùng một loài. Ví dụ, khi nghiên cứu tốc độ mở rộng phiến lá ở 5 loài thuộc chi *Poa* (Poaceae) tương ứng với vị trí phân bố các quần thể của chúng trên dãy Alps nước Áo theo các đai cao từ 600m đến 3.200m, Körner và Woodward (1987) nhận thấy rằng càng lên cao, tốc độ tối đa của quá trình mở rộng phiến lá càng giảm, và đến quần thể phân bố ở đai cao cao nhất thì giá trị này chỉ còn bằng một nửa so với các quần thể phân bố ở đai cao thấp nhất; nhiệt độ mà ở đó quá trình mở rộng phiến lá xảy ra nhanh nhất đều giống nhau ở tất cả các quần thể (nghĩa là không phụ thuộc vào độ cao của vùng phân bố) và đều bằng 20°C. Ngoài ra, sự mở rộng của phiến lá rất nhạy cảm với nhiệt độ nên càng lên cao thì cả tốc độ và thời gian mở rộng phiến lá của các loài nghiên cứu đều giảm đáng kể và có thể giảm hơn 50%. Hơn nữa, ngưỡng nhiệt giới hạn dưới của sự mở rộng phiến lá giảm khi đai cao tăng và các cá thể thực vật thuộc các quần thể phân bố ở

đai cao cao nhất có khả năng mở rộng phiến lá ở khoảng nhiệt độ đóng băng. Từ đó, các tác giả kết luận rằng phản ứng mở rộng phiến lá ứng với giảm đai cao là một phản ứng điều chỉnh mang tính thích nghi. Nói cách khác, tốc độ mở rộng của phiến lá (diện tích lá) tỉ lệ nghịch với nhiệt độ trung bình của môi trường tại vùng phân bố, đồng thời ngưỡng nhiệt giới hạn dưới của quá trình mở rộng phiến lá giảm dần khi đai cao tăng và đây là một phản ứng điều chỉnh mang tính thích nghi (Körner & Woodward, 1987).

Do thực vật có đời sống cố định mà điều kiện chiếu sáng của môi trường lại thay đổi nên lá phản ứng nhạy cảm với điều kiện chiếu sáng trong suốt quá trình sinh trưởng của chúng (Dengler, 1994). Như vậy, thực vật có khả năng hình thành lá với các đặc điểm khác nhau khi sinh trưởng trong các điều kiện chiếu sáng khác nhau (Ashton & Berlyn, 1992; Chazdon & Kaufmann, 1993; Lee et al., 2000). Điều kiện chiếu sáng có tác động đến tỉ lệ chiều dài (d) : chiều rộng (r) của lá; tỉ lệ d/r trong điều kiện che bóng 50% lớn hơn tỉ lệ d/r trong điều kiện chiếu sáng đầy đủ, và lớn hơn khoảng 10% (Hovenden & Schoor, 2006).

Tác động của điều kiện chiếu sáng đến đặc điểm hình thái lá thay đổi tùy theo đai cao của xuất xứ. Hovenden & Schoor (2006) đã chỉ ra sự thay đổi hình thái lá trong phản ứng với sự thay đổi của bức xạ năng lượng mặt trời theo sự thay đổi của đai cao ở sồi (*Nothofagus cunninghamii*) bằng cách trồng cành giâm của cây có xuất xứ từ 4 đai cao khác nhau trong nhà kính có điều kiện chiếu sáng đầy đủ và điều kiện che bóng 50%. Kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng điều kiện che bóng có tác động thúc đẩy sự gia tăng chiều dài lá đối với các xuất xứ ở đai cao 100, 350 và 780m; gia tăng chiều dài lá đối với xuất xứ ở đai cao 100m; gia tăng diện tích lá đối với các xuất xứ ở đai cao 100 và 780m; gia tăng chỉ số độ dày lá ở tất cả các xuất xứ nhưng với các mức độ khác nhau (100 và 350m – tăng 80%; 780m – tăng 57% và 1.100m tăng 31,5%). Ngoài ra, kết quả nghiên cứu cũng chỉ ra rằng đai độ cao của xuất xứ tác động không đáng kể đến kích thước lá của cây được trồng trong điều kiện chiếu sáng đầy đủ.

b. Túi bào tử

Túi bào tử là cấu trúc đặc biệt của thể bào tử, là nơi chứa đựng bào tử (Gifford & Foster, 1989a). Số lượng túi bào tử và bào tử do một cá thể sinh ra có thể rất nhiều, ví dụ một cá thể của loài *Dryopteris filix-max* có thể tạo khoảng 50.000.000 bào tử chỉ trong một mùa sinh sản (Gifford & Foster, 1989a). Trong một túi bào tử thật có thể chứa

hàng ngàn bào tử (Cousens, 1988). Sự hình thành túi bào tử chịu ảnh hưởng đồng thời của đặc điểm di truyền và điều kiện môi trường (Wardlaw & Sharma, 1963). Trong đó, nguồn cung cấp carbohydrate có vai trò quan trọng hơn cả (Allsopp 1964, 1965 dẫn theo Harvey & Caponetti, 1972). Ngoài ra, sự gia tăng nhiệt độ, độ ẩm đất và điều kiện chiếu sáng cũng có tác dụng thúc đẩy sự hình thành túi bào tử (Landi et al., 2014; Steeves, 1959).

c. Bào tử

Bào tử và hạt phấn là những cấu trúc có vai trò quan trọng trong thích nghi với đời sống ở cạn của thực vật (Wallace et al., 2011). Đặc điểm thích nghi với đời sống ở cạn của chúng thể hiện qua khả năng chống mài mòn do ma sát, chống mất nước và chống tia UV-B nhờ sự phát triển của màng kép (Wellman, 2004). Ngoài ra, khả năng chống mất nước còn được hỗ trợ nhờ sự thay đổi kích thước hạt và đây là kết quả của tính mềm dẻo về kiểu hình (Ejzmond et al., 2011). Kích thước của bào tử có thể thay đổi tùy thuộc vào điều kiện vô sinh và hữu sinh có ảnh hưởng đến sinh trưởng của thực vật (Muller, 1979), trong đó, nhiệt độ và độ ẩm không khí là những nhân tố quan trọng nhất (Ejzmond et al., 2011; Firon et al., 2012).

Điều kiện nhiệt độ của môi trường xung quanh trong quá trình hình thành bào tử có ảnh hưởng đến kích thước của bào tử được tạo thành, bởi vì sự gia tăng kích thước bào tử trong điều kiện nhiệt độ tăng giúp giảm tỉ lệ diện tích bề mặt : thể tích và do đó giúp giảm sự mất nước do bốc hơi (Ejzmond et al., 2011). Độ ẩm không khí ảnh hưởng đến sự thay đổi kích thước bào tử thông qua quá trình hút nước hoặc mất nước của vách bào tử, từ đó dẫn đến hiện tượng kích thước hạt tăng trong điều kiện ẩm ướt và giảm trong điều kiện khô hạn (Pacini, 1990; Pacini & Franchi, 2020).

1.1.2. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái giải phẫu của thực vật

a. Mạch (Xylem)

Xylem có vai trò quan trọng trong thích nghi với đời sống ở cạn của thực vật (Wallace et al., 2011) vì có chức năng vận chuyển nước, muối khoáng, và chống đỡ cơ học (Chave et al., 2009; Hacke & Sperry, 2001; Rungwattana & Hietz, 2018). Do đó, các điểm quan trọng trong tiến hóa của xylem liên quan đến thích nghi với độ ẩm sẵn có cũng như thích nghi với sự thay đổi của độ ẩm đất trong chu trình sống, tăng tốc độ vận chuyển nước và muối khoáng, và đáp ứng nhu cầu về chống đỡ cơ học (Carlquist, 1975).

Từ đó cho thấy, khi nghiên cứu về giải phẫu của xylem cần phải chú ý đến những ảnh hưởng sinh lý và sinh thái của môi trường sống đến đặc điểm của chúng. Điều này có thể thực hiện được bằng cách so sánh đặc điểm giải phẫu của xylem ở các cơ quan khác nhau trong cùng một cơ thể, giữa các cá thể của cùng một loài hoặc giữa các nhóm phân loại khi thực vật sinh trưởng trong các điều kiện môi trường khác nhau (Carlquist, 1975; Martínez-Cabrera et al., 2009; Poorter et al., 2010).

Kết quả nghiên cứu giải phẫu so sánh chỉ ra rằng đặc điểm xylem có thể thể hiện sự khác biệt giữa các cơ quan trong cơ thể của cùng một cá thể thực vật (Carlquist, 1975) và sự khác biệt này thường phản ánh những điều chỉnh trong quá trình phát triển của cá thể (Rungwattana & Hietz, 2018). Sanio (1872) (dẫn theo Carlquist, 1975) phát hiện thấy quản bào ở loài *Pinus sylvestris* có các đặc điểm thể hiện sự khác biệt giữa các cơ quan trong cùng một cá thể, ví dụ: quản bào của xylem thứ cấp ở phần cành càng sát thân thì càng ngắn hơn và ngược lại; chiều dài của quản bào tăng từ gốc đến ngọn và đạt giá trị tối đa khi cây đạt chiều cao nhất định; quản bào của phần thân càng gần ngọn thì càng ngắn dần. Ở dương xỉ, quản bào thường dài nhất ở cuống lá và ngắn dần từ rễ đến thân rễ (White, 1963).

Trong cùng một loài, xylem giữa các cá thể khác nhau có sự khác nhau tùy thuộc vào điều kiện môi trường sống của chúng. Thực vật sống ở môi trường thuận lợi hơn có quản bào dài hơn và nhờ đó có biểu hiện sinh trưởng nhanh hơn (Carlquist, 1975). Ngoài ra, các quần thể có vùng phân bố khác nhau về vĩ tuyến cũng thể hiện sự khác biệt về chiều dài quản bào. Ví dụ, khi nghiên cứu đặc điểm giải phẫu gỗ của *Picea sitchensis*, Dinwoodie (1963) (dẫn theo Carlquist, 1975) kết luận rằng càng lên vĩ tuyến cao hơn (xa hơn về phía Bắc) thì chiều dài của quản bào càng ngắn và sự khác biệt này do yếu tố di truyền quy định. Tuy nhiên, khi nghiên cứu đặc điểm giải phẫu gỗ của 52 loài thân gỗ thuộc 17 chi, Graaff & Baas (1974) đã chỉ ra rằng: trong cùng một loài, sự thay đổi đặc điểm giải phẫu gỗ không có mối tương quan với vĩ tuyến hay đai cao. Để giải thích sự khác biệt giữa kết quả nghiên cứu của mình với kết quả Dinwoodie (1963) thu được trước đó, Graaff & Baas (1974) cho rằng vấn đề nằm ở mẫu phân tích: mẫu gỗ trong nghiên cứu của Graaff & Baas (1974) là gỗ trong rừng trồng và vì một lý do nào đó, các mẫu gỗ từ các xuất xứ vĩ tuyến khác nhau có thể giống nhau về nền tảng di truyền. Đối với các loài khác (không phải *Picea sitchensis*), mối tương quan giữa đặc điểm giải phẫu

gỗ với vĩ tuyến của các xuất xứ thể hiện không rõ ràng, và nguyên nhân có thể là do nhiệt độ không phải là nhân tố giới hạn đối với các loài này nên sự khác biệt về nhiệt độ theo vĩ tuyến không ảnh hưởng đến biểu hiện của các đặc điểm tính trạng số lượng (Graaff & Baas, 1974). Đối với các loài trong cùng một chi, đặc điểm giải phẫu của xylem thể hiện sự thay đổi theo vĩ tuyến của vùng phân bố của quần thể (Carlquist, 1975). Càng lên phía Bắc (vĩ tuyến tăng) thì yếu tố mạch càng ngắn, mạch càng hẹp, số mạch trên một đơn vị diện tích của lát cắt ngang càng cao (Graaff & Baas, 1974).

b. Giải phẫu lá

Các nghiên cứu thực nghiệm chỉ ra rằng: quá trình phát triển của lá non phụ thuộc vào điều kiện đã ảnh hưởng đến các lá trưởng thành xung quanh lá non đó, nguyên nhân có thể là do cơ chế dẫn truyền tín hiệu về điều kiện môi trường mà lá trưởng thành cảm nhận được đến lá non (Lake et al., 2001; Thomas et al., 2003). Khi nghiên cứu biến dị về hình thái giải phẫu lá (độ dày của lá, độ dày của biểu bì mặt dưới và biểu bì mặt trên, diện tích mặt cắt ngang của gân chính, mật độ tế bào biểu bì, mật độ khí khổng và mật độ lông lá) giữa 2 quần thể kế cận trong một khu vực có diện tích nhỏ (0,5 ha) nhưng có chế độ chiếu sáng khác nhau (mọc ở ngoài sáng và mọc trong bóng) của loài *Andira legalis* ở Brazil, Pereira et al., (2009) đã nhận thấy các chỉ số hình thái ở quần thể mọc ngoài sáng có giá trị cao hơn so với quần thể mọc trong bóng (ngoại trừ mật độ lông của lá). Từ đó, các tác giả kết luận rằng, *A. legalis* thể hiện mức phản ứng rộng về sinh thái và điều này thể hiện ngay cả trong một khu vực địa lý nhỏ. Ngoài ra, đặc điểm giải phẫu của lá mọc ngoài sáng ở loài này cho phép chúng chống chịu với sự mất nước trong điều kiện khô hạn (Pereira et al., 2009). Điều đó cho thấy rằng nhờ vào khoảng chống chịu rộng về sinh thái mà loài này sẽ thể hiện tính thích nghi khi điều kiện khí hậu toàn cầu thay đổi (Pereira et al., 2009) vì sự gia tăng khoảng thời gian khô hạn được dự đoán rằng sẽ thường xuyên xảy ra trong bối cảnh biến đổi khí hậu toàn cầu (Richter et al., 2012).

Sự thay đổi đặc điểm hình thái giải phẫu của lá khi phản ứng với sự thay đổi của bức xạ năng lượng mặt trời còn phụ thuộc vào đai cao của xuất xứ. Ví dụ, ở loài *Nothofagus cunninghamii*, khi trồng cành giâm của cây có xuất xứ từ 4 đai cao khác nhau (100, 350, 750 và 1.000m) trong nhà kính ở điều kiện chiếu sáng đầy đủ và che bóng 50%, Hovenden & Schoor (2006) nhận thấy rằng điều kiện che bóng làm thay đổi mật độ khí khổng so với điều kiện chiếu sáng đầy đủ nhưng với mức độ và chiều hướng

khác nhau, tùy theo đai cao của xuất xứ; đó là: giảm 29,4% đối với xuất xứ từ đai cao 100m; giảm lần lượt 26% và 7,4% đối với đai cao 350 và 750m; nhưng tăng khoảng 9,2% đối với đai cao 1.000m. Từ đó, các tác giả kết luận rằng: cây sống trong điều kiện che bóng thể hiện sự gia tăng mật độ khí khổng theo sự gia tăng đai cao của các xuất xứ, trong khi đó, cây sống trong điều kiện chiếu sáng đầy đủ thể hiện xu hướng ngược lại. Điều kiện che bóng cũng làm suy giảm chỉ số khí khổng theo đai cao của các xuất xứ. Giá trị trung bình của chỉ số khí khổng ở cây sống trong điều kiện chiếu sáng đầy đủ là 10,2 khí khổng/ 100 tế bào biểu bì, trong khi đó, giá trị này ở cây sống trong điều kiện che bóng là 7,6% (giảm 25,5%) (Hovenden & Schoor, 2006). Ngoài ra, kích thước và mật độ của khí khổng còn phụ thuộc vào nồng độ CO₂ không khí (Lake et al., 2001). Khi nồng độ CO₂ không khí giảm thì thực vật tạo lá có khí khổng nhỏ hơn và mật độ tăng lên để tăng khả năng hấp thụ CO₂ (Franks & Beerling, 2009).

1.1.3. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến sinh trưởng của cơ thể thực vật

Tốc độ sinh trưởng tương đối (RGR) là tốc độ thay đổi về trọng lượng theo thời gian của thực vật (McGraw & Garbutt, 1990). RGR là một đại lượng tích hợp các tính trạng hình thái và sinh lý ở thực vật (Li et al., 1998) và là một thành phần thể hiện tính thích nghi (McGraw & Garbutt, 1990). Woodward (1979b) đã so sánh sự thay đổi về tốc độ sinh trưởng tương ứng với sự thay đổi của nhiệt độ giữa hai loài thực vật vùng đồng bằng với hai loài thực vật vùng núi cao. Kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng tốc độ sinh trưởng của thực vật sống ở vùng đồng bằng (*Sedum telephium*, *Phleum bertolonii* và *Dartylis glomerata*) phản ứng nhạy cảm với nhiệt độ hơn tốc độ sinh trưởng của thực vật sống vùng núi cao (*Sedum rosea*, *Phleum alpinum*) và thực vật phân bố rộng (*Sedum albicans*). Khi nhiệt độ trung bình ngày tăng từ 10°C lên 20°C thì diện tích lá và số lượng lá mới hình thành tăng, tuy nhiên, do hiệu suất đồng hóa thuần NAR hiếm khi chịu ảnh hưởng bởi nhiệt độ nên sự thay đổi của nhiệt độ tác động đến sự thay đổi về diện tích lá và số lượng lá mới hình thành là hệ quả của phản ứng phát sinh hình thái mà không phải là hệ quả của sự thay đổi tốc độ của các quá trình sinh lý.

Oleksyn et al. (1998) đã nghiên cứu phản ứng sinh trưởng với sự thay đổi nhiệt độ theo vĩ tuyến của các quần thể thông ở Scotland (*Pinus sylvestris*) bằng cách trồng cây trong buồng nuôi cấy và khảo sát thực địa. Kết quả cho thấy rằng khoảng thời gian kéo dài chồi cành của cây non 1 năm tuổi chịu ảnh hưởng của điều kiện nhiệt độ. Trong

các điều kiện nhiệt độ ngày/đêm khác nhau (23/20°C, 20/17°C, và 17/14°C), khoảng thời gian kéo dài chồi là ngắn nhất khi áp dụng nghiệm thức nhiệt độ cao và dài nhất khi áp dụng nghiệm thức nhiệt độ thấp. Từ đó cho thấy, biến đổi khí hậu theo hướng gia tăng nhiệt độ có thể khiến mùa sinh trưởng của loài này thay đổi theo hướng rút ngắn mà không phải theo hướng kéo dài. Do đó, khi dự đoán phản ứng của loài đối với sự thay đổi của các điều kiện môi trường thì cần chú ý đến sự thích nghi đối với điều kiện khí hậu của loài đó. Kết quả thực nghiệm phân tích vòng năm của các xuất xứ chỉ ra rằng nhân tố khí hậu chính hạn chế sự phát triển chiều rộng vòng năm ở thông Scotland là nhiệt độ không khí trong các tháng mùa đông (từ tháng 12 năm này đến tháng 3 năm sau). Nhiệt độ mùa đông thấp kéo theo sự hình thành của các vòng năm hẹp trong mùa hè tiếp theo. Từ đó, Oleksyn et al. (1998) rút ra kết luận rằng, phản ứng của quần thể với các nhân tố môi trường (nhiệt độ và quang chu kỳ) chịu sự chi phối của nhân tố di truyền mà nhân tố này đã tiến hóa dọc theo lát cắt qua các vĩ tuyến khác nhau khiến cho các quần thể có vùng phân bố không chồng chéo sẽ có biểu hiện hơi khác nhau trong phản ứng với sự thay đổi với các nhân tố môi trường. Từ đó cho thấy, hiện tượng ấm lên toàn cầu sẽ tạo điều kiện thuận lợi cho sinh trưởng của thực vật nhưng do chiều dài của mùa sinh trưởng chịu sự kiểm soát chặt chẽ của di truyền nên hiện tượng ấm lên sẽ không giúp kéo dài thời gian sinh trưởng của các cơ quan trên mặt đất của thực vật. Thay vào đó, giai đoạn ấm kéo dài sau khi chồi cành đã ngừng sinh trưởng có thể làm gia tăng phân bổ sinh khối vào rễ và do đó làm tăng tổng chi phí cho hô hấp.

Li et al. (1998) đã nghiên cứu sự thay đổi về kích thước cơ thể và RGR của 40 kiểu sinh thái ở loài *Arabidopsis thaliana* dọc theo một lát cắt vĩ tuyến và xem xét tầm quan trọng mang tính thích nghi của những thay đổi quan sát được này. Kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng có sự thay đổi kích thước cơ thể theo vĩ tuyến, trong đó kích thước cơ thể của các kiểu sinh thái giảm dần khi vĩ tuyến của các xuất xứ tăng dần. Do nghiên cứu này đã loại bỏ tác động của sự khác biệt về kích thước hạt đến kích thước cây non bằng cách nhân giống các xuất xứ qua nhiều thế hệ dưới điều kiện giống nhau trong nhà kính nên có thể thấy rằng, sai dị về kích thước cơ thể do khác biệt về vĩ tuyến của các xuất xứ là kết quả của biệt hóa di truyền trong phản ứng với các điều kiện địa phương của khu phân bố.

1.2. Các hướng tiếp cận trong nghiên cứu ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến hình thái của thực vật

Vùng phân bố và đặc điểm phân bố đặc trưng của các loài thực vật khác nhau từ lâu đã được ghi nhận và đã có một vài nghiên cứu được thực hiện nhằm chỉ ra yếu tố kiểm soát ranh giới vùng phân bố của chúng (Woodward, 1979). Woodward (1975) đã dùng thực nghiệm để chứng minh rằng sự suy giảm về nhiệt độ đi kèm với sự gia tăng độ cao của khu vực phân bố thêm 250m sẽ đảo ngược kết quả cạnh tranh giữa hai loài *Sedum rosea* và *S. telephium*. Nguyên nhân dẫn đến hiện tượng này là do chúng có phản ứng sinh trưởng khác nhau với sự gia tăng của nhiệt độ. Kết quả phân tích sinh trưởng chỉ ra rằng khi nhiệt độ tăng, sinh trưởng của *S. telephium* tăng rõ rệt, trong khi *S. rosea* lại phản ứng chậm chạp và do đó làm giảm ưu thế cạnh tranh. Từ đó cho thấy, nhiệt độ kiểm soát vùng phân bố của hai loài này thông qua phản ứng sinh trưởng với nhiệt độ.

Sự thành công của các nghiên cứu thực nghiệm về tác động của điều kiện nhiệt độ đến phản ứng sinh trưởng, thông qua đó dẫn đến sự thay đổi vùng phân bố đã thúc đẩy sự phát triển của một phương pháp nghiên cứu mới (Woodward, 1979), đó là phương pháp khí hậu thực vật (Oleksyn et al., 1998). Phương pháp này khảo sát sự thay đổi đặc điểm sinh trưởng của thực vật theo thời gian ứng với các chế độ nhiệt khác nhau dựa vào số liệu khí tượng thu thập được tại các vùng phân bố (Woodward, 1975).

Trong tự nhiên, sự thay đổi của điều kiện khí hậu trong dải phân bố của loài thường thể hiện rõ qua sự thay đổi về đai cao (Woodward, 1979) hoặc vĩ tuyến (Oleksyn et al., 1998). Mỗi vị trí phân bố ứng với một giá trị vĩ tuyến nào đó có một tổ hợp môi trường đặc trưng nên khi vĩ tuyến thay đổi thì nhiệt độ, bức xạ ánh sáng và điều kiện thổ nhưỡng cũng thay đổi theo (Li et al., 1998). Do đó, có thể phân tích sự thay đổi đặc điểm sinh trưởng của thực vật theo sự thay đổi của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố, từ đó có thể suy ra tác động của các nhân tố khí hậu đến sinh trưởng của thực vật (Oleksyn et al., 1998).

Theo hướng nghiên cứu này, đã có nhiều công trình nghiên cứu về sai dị các đặc điểm như hình thái, vật hậu học, sinh lý và lịch sử đời sống giữa các quần thể phân bố tại các vĩ tuyến khác nhau, và kết quả chỉ ra rằng một số sai dị có thể do biến dị kiểu hình nhưng một số lại do nền tảng di truyền (Li et al., 1998). Ví dụ, điều kiện khắc nghiệt và căn cỗi thường tạo ra các kiểu sinh thái có nền tảng di truyền quy định kích

thước cơ thể nhỏ cùng với chu trình phát triển, mùa sinh trưởng và tuổi thọ ngắn (Li et al., 1998). Như vậy, kết quả nghiên cứu thu được có thể trả lời cho câu hỏi “Di truyền đóng góp nhiều hay ít trong mối quan hệ giữa một hoặc một tổ hợp các nhân tố khí hậu với sinh trưởng của các quần thể tại các vùng phân bố khác nhau”, từ đó giúp làm sáng tỏ cơ chế phản ứng với biến đổi khí hậu của các quần thể cũng như phát triển các mô hình dự báo phản ứng của loài với biến đổi khí hậu (Oleksyn et al., 1998).

Phương pháp nghiên cứu thực nghiệm vườn chung thường được sử dụng để xác định tính di truyền của các đặc điểm hình thái và sinh lý. Nếu sự khác biệt về một đặc điểm kiểu hình nào đó thể hiện giữa các quần thể trong tự nhiên nhưng không thể hiện khi được trồng trong vườn thực nghiệm thì có thể suy ra sự khác biệt quan sát được trong tự nhiên là do sự khác biệt về điều kiện môi trường tại vùng phân bố của quần thể (Hovenden & Schoor, 2006). Tuy nhiên, đối với các loài thuộc chi *Huperzia* và *Lycopodium*, việc nghiên cứu chúng trong điều kiện thực nghiệm rất khó khăn do bào tử khó nảy mầm (Ma et al., 2006) và nguyên tản cần thời gian dài để sinh trưởng, thậm chí, một số trường hợp cần nhiều năm (Ma et al., 2006). Vì vậy, việc nghiên cứu ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến các loài thuộc chi này thường được thực hiện trong môi trường sống tự nhiên của chúng (Lu et al., 1999)

1.3. Biến đổi khí hậu và tiến hóa thông qua mềm dẻo kiểu hình ở thực vật

Hiện nay, có rất nhiều dẫn liệu chứng minh rằng khí hậu đang thay đổi nhanh chóng (Parry et al., 2007), từ đó hình thành nên các hoàn cảnh môi trường mới, tạo nhiều áp lực chọn lọc mới và gây ảnh hưởng nhiều mặt đến các loài thực vật (Matesanz et al., 2010). Trước thay đổi của điều kiện môi trường, các quần thể có thể có 4 cách phản ứng, đó là: bị tuyệt chủng, di cư tới nơi ở mới, thích nghi nhờ biến đổi di truyền (tiến hóa thích nghi) hoặc chống chịu nhờ tính mềm dẻo về kiểu hình; và các phản ứng này hỗ trợ chứ không loại trừ lẫn nhau (Fuller et al., 2010). Trong đó, hai cách phản ứng sau giúp quần thể tránh khỏi bị tuyệt chủng tại vùng phân bố ban đầu của chúng. Các bằng chứng hiện nay cho thấy, các quần thể thích ứng với môi trường thay đổi ngày càng nhanh và duy trì được vùng phân bố hiện tại chính là nhờ sự mềm dẻo của các tính trạng liên quan đến tính thích nghi (Hoffmann & Sgrò, 2011). Có thể nói, tính mềm dẻo về kiểu hình có vai trò quan trọng trong phản ứng tức thời với biến đổi khí hậu cũng như quyết định sự tồn tại của các quần thể trong tương lai thông qua việc duy trì biến dị di truyền (Oyama,

1998). Tính mềm dẻo có thể liên quan đến sự hình thành cũng như đảm bảo sự sống còn của các cá thể thực vật trong môi trường mới cũng như quá trình dịch chuyển vùng phân bố khi biến đổi khí hậu xảy ra, đặc biệt là quá trình dịch chuyển của những quần thể tại rìa vùng phân bố (Matesanz et al., 2010).

Mềm dẻo kiểu hình là khả năng biểu hiện nhiều kiểu hình khác nhau trước những điều kiện môi trường khác nhau của cùng một kiểu gen (Pigliucci, 2001). Các phản ứng mềm dẻo có thể ảnh hưởng đến khả năng sinh sản của các cá thể thực vật cũng như phổ rộng sinh thái của loài (González & Gianoli, 2004; Sultan, 2001). Tính mềm dẻo về kiểu hình là một tính trạng, và do đó, nó cũng có thể tiến hóa dưới áp lực của chọn lọc tự nhiên hoặc dưới áp lực của những cơ chế tiến hóa khác (Pigliucci, 2001; Pigliucci & Byrd, 1998). Nghĩa là, nếu biểu hiện kiểu hình do tương tác giữa kiểu gen với môi trường thể hiện tính mềm dẻo (Pigliucci, 2001) và một số phản ứng thể hiện ưu thế thích nghi thì tính mềm dẻo về kiểu hình có thể tiến hóa dưới áp lực của chọn lọc tự nhiên (Matesanz et al., 2010). Nhiều nghiên cứu thực nghiệm đã chỉ ra sự hiện diện của phản ứng mềm dẻo trước các nhân tố sinh thái quan trọng ở một vài tính trạng hình thái, sinh lý và sinh sản. Ví dụ, Dudley & Schmitt (1996) đã kiểm chứng giá trị thích nghi của tính mềm dẻo về kéo dài thân bằng cách giâm cành loài *Impatiens capensis* trong điều kiện ánh sáng thực nghiệm (thay đổi tỉ lệ đỏ : đỏ xa) để tạo cây mọc vóng và cây bình thường. Sau đó, các cây này được bứng để trồng lại (ở mật độ cao và mật độ thấp) trong vùng phân bố tự nhiên của một quần thể loài này. Kết quả cho thấy cây mọc vóng thể hiện tính thích nghi cao hơn trong điều kiện mật độ cao và cây thân thấp thể hiện tính thích nghi cao hơn trong điều kiện mật độ thấp, chứng tỏ mềm dẻo mang tính thích nghi. Phân tích chọn lọc kiểu hình cho thấy trong điều kiện mật độ cao, chọn lọc diễn ra theo hướng gia tăng chiều cao thân; trong điều kiện mật độ thấp, chọn lọc diễn ra theo hướng giảm chiều cao thân và sự suy giảm chiều cao thân có tương quan với chiều dài lá. Sự tăng trưởng chiều dài lông thứ hai của các cá thể chậm lại trong 2 tuần sau khi được trồng lại ở cả hai điều kiện mật độ cao và mật độ thấp, chứng tỏ cần tiêu tốn năng lượng cho sự kéo dài thân. Chọn lọc trực tiếp trên chiều cao thân giải thích sự khác biệt về tính thích nghi ở cây mọc vóng và cây thân thấp trong điều kiện mật độ cao nhưng không giải thích được tính thích nghi kém của cây mọc vóng trong điều kiện mật độ thấp.

Tiếp tục sử dụng đối tượng nghiên cứu trên, Donohue et al. (2000) đã chỉ ra sự phân hóa mang tính thích nghi của tính mềm dẻo về kiểu hình trong phản ứng với điều kiện che bóng ở hai quần thể *Impatiens capensis* sinh trưởng ở nơi quang đãng và trong rừng (môi trường bị che bóng). Trong điều kiện tự nhiên, so với quần thể trong rừng, quần thể vùng quang đãng thể hiện tính mềm dẻo về chiều dài lông và thời gian ra hoa lớn hơn. Đối với chiều dài lông, trong điều kiện mật độ thấp, chọn lọc diễn ra theo xu hướng gia tăng chiều dài lông ở quần thể trong rừng và giảm chiều dài lông ở quần thể vùng quang đãng. Bên cạnh đó, các tác giả cũng phát hiện sự thích nghi địa phương của tính mềm dẻo về thời gian ra hoa. Ở quần thể vùng quang đãng, thời điểm tử vong phụ thuộc chặt chẽ với mật độ. Do đó, đặc điểm ra hoa muộn được lựa chọn trong điều kiện mật độ thấp vì khi đó, tuổi thọ cây được kéo dài hơn. Trong điều kiện mật độ bình thường, việc trì hoãn thời gian ra hoa sẽ bất lợi vì phần lớn cây đã chết trước khi ra hoa. Ở quần thể vùng bị che bóng (trong rừng), ra hoa sớm là một lợi thế ở cả điều kiện mật độ bình thường và mật độ thấp bởi vì trong rừng, thời điểm tử vong của các cá thể thuộc quần thể này thường xảy ra sớm. Như vậy, đối với *Impatiens capensis*, trong điều kiện mật độ bình thường và mật độ cao, đặc điểm thân cao và ra hoa sớm là đặc điểm mang tính thích nghi; trong điều kiện mật độ thấp, đặc điểm thân thấp và ra hoa muộn là đặc điểm thích nghi.

Ngoài ra, khi tổng quan các nghiên cứu chuyên sâu trên nhiều đối tượng, Sultan (2000) đã rút ra kết luận rằng: Thực vật thể hiện tính mềm dẻo rõ rệt ở các tính trạng quan trọng về mặt sinh thái, thể hiện qua các sai dị từ hình thái và sinh lí tới giải phẫu, thời gian phát triển và sinh sản, hệ thống sinh sản và kiểu phát triển ở đời con. Nhìn chung, trong điều kiện biến đổi khí hậu, mềm dẻo kiểu hình có thể là một trong số những phản ứng chính mang tính tức thời của các quần thể giúp cải thiện khả năng sinh tồn và sinh sản ở thực vật (Sultan, 1995). Nếu có biến dị di truyền giúp cho tính mềm dẻo về kiểu hình thể hiện khả năng thích nghi trong các quần thể thực vật tự nhiên thì tính mềm dẻo về kiểu hình có thể đóng vai trò chính góp phần cho sự thành công của phản ứng với biến đổi khí hậu ở thực vật, hay gọi đó là sự tiến hóa theo hướng thích nghi với điều kiện môi trường mới do biến đổi khí hậu (Matesanz et al., 2010).

1.3.1. Vai trò của tính mềm dẻo về kiểu hình trong bối cảnh biến đổi khí hậu

Thực vật sống cố định nên chúng thể hiện khả năng thích ứng với tổ hợp các điều kiện môi trường cụ thể thông qua khả năng điều chỉnh các đặc điểm hình thái, sinh lí và

sinh sản hay còn gọi là tính mềm dẻo về kiểu hình; trong đó, các phản ứng mềm dẻo liên quan đến biến đổi khí hậu thể hiện ở nhiều tính trạng chức năng khác nhau như phân bố sinh khối, hình thái, sinh lí (tốc độ quang hợp, độ dẫn khí khổng, hiệu quả sử dụng nước và hô hấp), và sinh sản (Matesanz et al., 2010).

Nhiều nghiên cứu đã ghi nhận những phản ứng mềm dẻo về hình thái và sinh lí đối với sự thay đổi của các nhân tố môi trường, như điều kiện cung cấp nước (Aspelmeier & Leuschner, 2006; Bell & Sultan, 1999; Gianoli & González-teuber, 2005; Heschel et al., 2004; Sultan & Bazzaz, 1993), điều kiện chiếu sáng (Niinemets & Valladares, 2006; Sack & Grubb, 2002; Saldaña et al., 2005; Sultan & Bazzaz, 1993; Valladares et al., 2000), điều kiện nhiệt độ (Atkin et al., 2006). Các phản ứng mềm dẻo này có thể thể hiện từ mức cơ quan như đặc điểm hình thái và cấu tạo của lá (ví dụ, điều chỉnh độ dẫn khí khổng hoặc tăng hiệu quả sử dụng nước) tới mức toàn cơ thể như thay đổi kiểu sinh trưởng hoặc phân bố sinh khối và có thể giúp thực vật thể hiện tính thích nghi trong điều kiện môi trường stress và môi trường biến đổi (Matesanz et al., 2010). Tuy nhiên, những phản ứng mềm dẻo quan sát được trong một môi trường cụ thể không nhất định là phản ứng thích nghi (Gianoli & González-teuber, 2005; Kleunen & Fischer, 2005) mà chúng chỉ trở thành phản ứng thích nghi khi nhờ những phản ứng mềm dẻo này, thực vật thể hiện tính thích nghi cao hơn trong môi trường mới hoặc duy trì tính thích nghi trong môi trường đầy áp lực (Matesanz et al., 2010). Các phản ứng mềm dẻo cho phép thực vật điều chỉnh kiểu hình mà không làm thay đổi cấu trúc di truyền của quần thể, giảm stress trước áp lực của chọn lọc và nhờ đó mà bảo vệ quần thể khỏi nguy cơ mất mát biến dị di truyền (Ghalambor et al., 2007; Price et al., 2003; Strauss et al., 2006). Từ đó cho thấy tính mềm dẻo kiểu hình có vai trò quan trọng trong điều kiện biến đổi khí hậu và việc duy trì đa dạng di truyền giúp duy trì tiềm năng thích nghi với môi trường mới của quần thể (Jump et al., 2009). Hơn nữa, ngay cả khi phản ứng mềm dẻo không tạo ra kiểu hình tối ưu trong môi trường mới thì tính mềm dẻo cũng cho phép thực vật sống sót và bước đầu tạo thế hệ con trong điều kiện mới (Ghalambor et al., 2007; Jump & Peñuelas, 2005).

Bên cạnh vai trò duy trì sự tồn tại của quần thể mang tính tức thời khi điều kiện môi trường thay đổi, tính mềm dẻo về kiểu hình còn có vai trò trong dịch chuyển vùng phân bố. Đây là một trong số những phản ứng với biến đổi khí hậu ở thực vật được ghi nhận nhiều nhất và sự dịch chuyển xảy ra theo hướng về phía vĩ tuyến hoặc độ cao cao

hơn (Parmesan & Yohe, 2003). Nghĩa là, phát tán hoặc di cư đến nơi có điều kiện nhiệt độ giống với điều kiện trong dải phân bố của loài (Kullman, 2002; Lenoir et al., 2008; Parmesan & Yohe, 2003; Peñuelas & Boada, 2003; Peñuelas et al., 2007). Hiện tượng này được gọi là “theo dấu khí hậu” (Pigliucci, 2001; Thuiller, 2003). Khi đó, tính mềm dẻo về kiểu hình có thể đóng vai trò quan trọng trong việc hình thành quần thể ở những môi trường mới, cho dù là sau khi quần thể đã chiếm lĩnh sinh cảnh mới hoặc với tư cách là một phản ứng với thay đổi điều kiện môi trường tại chỗ (Donohue et al., 2000; Pigliucci, 2001; Richards et al., 2006). Nguyên nhân là do nếu một loài thực vật dịch chuyển vùng phân bố của nó để theo dấu khí hậu, nó có thể phải đối mặt với những điều kiện mới và buộc phải phản ứng mềm dẻo. Ví dụ, một quần thể dịch chuyển lên phía Bắc để theo dấu điều kiện nhiệt độ lạnh có thể phải phản ứng để thích nghi với đặc điểm thổ nhưỡng và thành phần quần xã tại môi trường mới (Pigliucci & Marlow, 2001; Thuiller, 2003). Nói cách khác, tùy thuộc vào mức phản ứng của tính mềm dẻo về kiểu hình mà các loài khác nhau có thể khác nhau về khả năng theo dấu thay đổi về khí hậu.

Tương tự, tính mềm dẻo về kiểu hình có thể thúc đẩy khả năng thích nghi địa phương với những sinh cảnh mới được hình thành do biến đổi khí hậu (Ghalambor et al., 2007). Ví dụ, nếu biến đổi khí hậu khiến điều kiện sống trở nên thường xuyên khô hạn và một quần thể nào đó vốn có khả năng thể hiện phản ứng mềm dẻo với sự khác biệt về điều kiện cung cấp nước theo không gian (giữa các vi sinh cảnh khác nhau) hoặc theo thời gian (theo mùa) thì các phản ứng mềm dẻo vốn có sẽ giúp quần thể sống sót (mặc dù có thể không biểu hiện khả năng thích nghi cao nhất) (Pigliucci & Marlow, 2001). Khi đó, chiều hướng chọn lọc sẽ lựa chọn các kiểu hình tiệm cận tối ưu, từ đó thúc đẩy khả năng thích nghi với điều kiện mới (Ghalambor et al., 2007; Price, 2006). Bên cạnh những phản ứng mềm dẻo về kiểu hình, các cá thể chiếm lĩnh các sinh cảnh mới có thể phản ứng mềm dẻo bằng cách chuyển dịch vật hậu học như trì hoãn hoặc thúc đẩy thời gian ra hoa. Sau đó, những thay đổi về thời gian ra hoa dẫn đến những lai tạo không ngẫu nhiên trong nội bộ các quần thể, làm giảm dòng chảy di truyền giữa các quần thể cùng loài và thúc đẩy quá trình tiến hóa thích nghi với điều kiện địa phương trong môi trường mới chiếm lĩnh (Matesanz et al., 2010)

Ngoài vai trò mở rộng vùng phân bố và tăng khả năng thích nghi với điều kiện môi trường mới, thì sự tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình cũng có vai trò quan

trọng trong việc duy trì sự sống của các quần thể thực vật dưới ảnh hưởng của các tác nhân biến đổi khí hậu tương tác với nhau và tương tác với các tác nhân khác gây biến đổi toàn cầu (Reusch & Wood, 2007; Sala et al., 2000). Ví dụ, khi quần thể của một loài thực vật đồng thời phải đối mặt với điều kiện chia cắt của sinh cảnh với điều kiện nhiệt độ tăng và lượng mưa giảm khi biến đổi khí hậu xảy ra, sự tác động qua lại giữa chia cắt sinh cảnh với suy giảm chất lượng sinh cảnh sẽ làm giảm sức sống cũng như hạn chế sự tăng trưởng ở các cá thể thuộc quần thể đó và do đó, quần thể phải ứng phó tức thời nhờ tính mềm dẻo về kiểu hình hoặc tiến hóa thích nghi (Matesanz et al., 2009). Như vậy, trong những sinh cảnh phân mảnh hoặc vùng núi (là nơi mà sự phát tán hoặc di cư tới những vị trí khác thuận lợi hơn cho sự sinh trưởng bị hạn chế hoặc thậm chí là không thể thực hiện được), các quá trình tiến hóa, trong đó có sự tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình, càng giữ vai trò quan trọng hơn trong việc giúp quần thể thích nghi với các điều kiện môi trường mới do biến đổi khí hậu gây ra (Jump & Peñuelas, 2005). Kết quả phân tích các ví dụ kể trên cho thấy tính mềm dẻo về kiểu hình có vai trò quan trọng giúp các quần thể thực vật giữ nguyên hoặc mở rộng vùng phân bố cũng như có vai trò quan trọng trong quá trình thích nghi với điều kiện môi trường mới, đặc biệt trong những trường hợp quá trình phát tán bị hạn chế (Matesanz et al., 2010).

1.3.2. Chọn lọc áp đặt trên tính mềm dẻo về kiểu hình trong bối cảnh biến đổi khí hậu

Tính mềm dẻo về kiểu hình là kết quả của sự tương tác giữa kiểu gen với môi trường nên đây cũng là đối tượng tác động của các cơ chế tiến hóa như chọn lọc tự nhiên và trôi dạt di truyền (Kleunen & Fischer, 2005; Pigliucci, 2001; Pigliucci & Byrd, 1998; Sultan, 1995). Một trong những đặc điểm quan trọng của biến đổi khí hậu là nó tạo ra một hoàn cảnh môi trường mới mà thực vật chưa từng trải qua trước đó (Lande, 2009) và hình thành nên các áp lực chọn lọc mới với cường độ mạnh hơn (Matesanz et al., 2010). Nếu điều kiện môi trường mới làm bộc lộ mức phản ứng ẩn (Schlichting, 2008) có lợi cho sự sinh tồn của thực vật thì nó có thể được chọn lọc (Pigliucci, 2001; Richards et al., 2006).

Tiến hóa tính mềm dẻo về kiểu hình dưới tác động của chọn lọc tự nhiên đòi hỏi nhiều điều kiện cần được thỏa mãn. *Một là*, môi trường có tính dị biệt (Pigliucci, 2001). Trong tự nhiên, điều kiện này thường xuyên được thỏa mãn bởi vì khó có thể tồn tại một môi trường bất biến cả về không gian lẫn thời gian (Matesanz et al., 2010). Trong điều

kiện biến đổi khí hậu, điều kiện này dễ dàng được thỏa mãn bởi vì sự gia tăng biên độ hàng năm về nhiệt độ và lượng mưa cũng như tần suất xuất hiện các sự kiện thời tiết cực đoan được dự đoán rằng sẽ xảy ra trên nhiều vùng khác nhau (Trương Quang Học et al., 2011, tr. 36). *Hai là*, biến dị kiểu hình chỉ có thể tiến hóa khi trong nội bộ quần thể có biến dị di truyền về tính mềm dẻo ở các tính trạng chức năng đó (Matesanz et al., 2010). Nghĩa là các kiểu gen khác nhau phản ứng khác nhau với cùng một nhóm điều kiện môi trường giống nhau. Kết quả của nhiều nghiên cứu chỉ ra tính khả thi của việc đo lường mức phản ứng khi kiểu gen tương tác với môi trường (Donohue et al., 2000; Pigliucci & Schlichting, 1996; Scheiner, 1993; Schmitt, 1993; Sultan & Bazzaz, 1993; Wolfe & Mazer, 2005). Các nghiên cứu gần đây cũng chỉ ra rằng có thể có biến dị di truyền nào đó tồn tại trong các hệ gen của thực vật mà các biến dị này chỉ biểu hiện khi sinh vật đối mặt với môi trường mới hoặc môi trường hiếm gặp và được gọi là “mức phản ứng ẩn” (Schlichting & Smith, 2002; Schlichting, 2008). Mức phản ứng ẩn có thể đóng vai trò tiến hóa quan trọng trong điều kiện biến đổi khí hậu bởi vì nó có thể giúp nâng cao tiềm năng tiến hóa của loài trước những điều kiện môi trường mới do biến đổi khí hậu tạo ra (Matesanz et al., 2010). *Ba là*, biến dị kiểu hình chỉ có thể tiến hóa khi nó có tác động đến tính thích nghi của thực vật (Matesanz et al., 2010). Ví dụ, Heschel et al. (2004) đã chỉ ra rằng tính mềm dẻo trong phản ứng liên quan đến hiệu quả sử dụng nước trong điều kiện khô hạn ở loài *Polygonum persicaria* là phản ứng thích nghi và đã tiến hóa khi chọn lọc áp đặt trực tiếp trên tính mềm dẻo.

Một số hoàn cảnh môi trường mới hình thành do biến đổi khí hậu khiến cho tính mềm dẻo về kiểu hình tiến hóa theo hướng thu hẹp phạm vi mức phản ứng (Matesanz et al., 2010). Ví dụ, việc duy trì tốc độ quang hợp cao trong cả điều kiện ẩm và khô được xem là biểu hiện của tính thích nghi ở cả hai môi trường. Do đó, nếu có biến dị di truyền giúp cho các kiểu gen khác nhau có tốc độ quang hợp như nhau trong cả điều kiện ẩm và khô thì biến dị đó sẽ được chọn lọc. Tương tự, tiến hóa theo hướng thu hẹp phạm vi mức phản ứng có thể xảy ra thông qua đồng hóa di truyền (Waddington, 1953). Ban đầu, tính mềm dẻo về kiểu hình có thể cho phép một loài thực vật nào đó thành lập quần thể trong một môi trường mới. Theo thời gian, chọn lọc sẽ lọc ra kiểu hình thành công nhất trong môi trường mới đó, và nếu không còn cơ hội trải nghiệm môi trường cũ ban đầu hoặc cần hao phí cho việc duy trì tính mềm dẻo thì biến dị di truyền cho tính mềm dẻo sẽ

bị mất mát khỏi quần thể (Crispo & Rausher, 2007; Ghalambor et al., 2007; Jump et al., 2009; Jump & Peñuelas, 2005; Richards et al., 2006). Đồng thời, nếu dòng chảy di truyền có lưu lượng nhỏ khiến biến dị di truyền mới khó đến được quần thể thì quá trình này sẽ giảm thiểu tiềm năng thích nghi của quần thể trước những thay đổi về sau của môi trường (Jump et al., 2009; Jump & Peñuelas, 2005). Ví dụ, hạn hán nghiêm trọng và kéo dài (hơn một mùa trong năm) sẽ đóng vai trò là áp lực chọn lọc mạnh trong quần thể các loài cây hàng năm, nhanh chóng chọn lọc các kiểu gen có tính thích nghi cao trong môi trường khô hạn và do đó loại bỏ biến dị di truyền khỏi quần thể. Sự suy giảm biến dị di truyền sẽ làm gia tăng nội phối (Ellstrand & Elam, 1993) cũng như ảnh hưởng đến việc duy trì quần thể trong những năm mưa nhiều hoặc trong những sinh cảnh ẩm ướt (Matesanz et al., 2010). Ngược lại, trong bối cảnh biến đổi khí hậu, tiến hóa có thể diễn ra theo hướng mở rộng mức phản ứng đối với cây lưu niên bởi vì sự gia tăng biến động hàng năm về nhiệt độ và lượng mưa cũng như tần suất xuất hiện các sự kiện thời tiết cực đoan được dự đoán rằng sẽ xảy ra trên nhiều vùng khác nhau (Gutschick & BassiriRad, 2003; Jump & Peñuelas, 2005).

1.3.3. Ranh giới tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình

Biểu hiện và tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình ở thực vật có thể bị giới hạn bởi cả nhân tố bên trong và bên ngoài (Valladares et al., 2000). Hơn nữa, sự tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình, mà bản thân nó cũng là một tính trạng, cũng có những giới hạn như bất cứ tính trạng kiểu hình nào khác (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993; Schlichting, 1986). Trong trường hợp một nhóm các kiểu hình có tương quan chặt chẽ với nhau (gọi là tích hợp kiểu hình), xét bất cứ một tính trạng kiểu hình nào trong tổ hợp thì số lượng mối tương quan giữa tính trạng đó với các tính trạng khác càng nhiều thì phạm vi sai dị của tính trạng đó càng nhỏ và cơ hội trở thành đối tượng của chọn lọc tự nhiên của nó càng giảm. Như vậy, tích hợp kiểu hình là rào cản bên trong đối với sự tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình (Matesanz et al., 2010). Ví dụ minh họa cho kết luận trên được tìm thấy trong nghiên cứu của Gianoli & Palacio-López (2009). Trong nghiên cứu này, các tác giả đã xác định mối quan hệ giữa tính mềm dẻo về kiểu hình với các nhân tố môi trường ở hai loài cây lâu năm là *Convolvulus chilensis* và *Lippia alba* cũng như xác định mức độ tích hợp kiểu hình giữa các tính trạng hình thái với phân bố sinh khối. Nhân tố môi trường được nghiên cứu ở *C. chilensis* là điều kiện che bóng và ở *L.*

alba là điều kiện khô hạn. Ở *C. chilensis*, tính mềm dẻo với điều kiện che bóng của một tính trạng nhất định giảm tương ứng với số môi tương quan có ý nghĩa thống kê giữa tính trạng đó với các tính trạng khác. Trái lại, các đặc điểm thể hiện tính mềm dẻo cao với điều kiện khô hạn trong thực nghiệm ở *L. alba* ít tương quan có ý nghĩa thống kê với các đặc điểm khác. Kết quả nghiên cứu cho phép các tác giả kết luận rằng tích hợp kiểu hình không chế phản ứng có tính mềm dẻo của từng tính trạng trong tổ hợp với điều kiện môi trường.

Ngoài ra, tiến hóa của tính mềm dẻo về kiểu hình còn phụ thuộc vào vị trí phân bố theo vĩ tuyến của quần thể bởi vì theo thuyết biến động khí hậu thì sự dao động nhiệt độ cao hơn ở vĩ tuyến cao hơn sẽ quyết định sự gia tăng về tính mềm dẻo về kiểu hình theo vĩ tuyến (Molina-Montenegro & Naya, 2012). Đối với thực vật, do khả năng di chuyển hạn chế khiến khả năng lẩn tránh các tác động từ nhân tố từ môi trường kém hơn động vật nên thực vật sẽ thể hiện rõ chiều hướng tiến hóa của tính biến dị về kiểu hình do thuyết biến động khí hậu dự đoán hơn là động vật (Ghalambor et al., 2006).

1.4. Ảnh hưởng của nhân tố sinh thái đến đa dạng di truyền quần thể thực vật

Tiềm năng tiến hóa của một loài phụ thuộc vào mức biến dị di truyền trong và giữa các quần thể của loài đó (Oyama, 1998). Các quần thể của một loài có thể có biến dị di truyền ở các mức độ khác nhau tùy thuộc vào hệ thống sinh sản và các tính trạng lịch sử đời sống của chúng (ví dụ, Hamrick & Godt, 1990; Hamrick & Holden, 1979; Loveless & Hamrick, 1984), vùng phân bố (Babbal & Selander, 1974), và lịch sử địa lý (Lagercrantz & Ryman, 1990; Loveless & Hamrick, 1988; Olmstead, 1990). Sự phát tán và mở rộng của một loài dọc vùng phân bố địa lý của chúng có thể kéo theo sự thay đổi về cấu trúc di truyền của các quần thể mới được hình thành (Oyama, 1998). Hầu như quá trình hình thành của tất cả các quần thể mới, đặc biệt là những quần thể được hình thành do sự phát tán tình cờ, đều khởi đầu bằng sự phát tán đến nơi ở mới của một vài cá thể (Oyama, 1998). Các cá thể tạo lập quần thể này chỉ sở hữu một lượng biến dị giới hạn so với các quần thể mà từ đó chúng phát tán đi (Oyama, 1998). Nếu dòng chảy di truyền bị hạn chế thì sự biệt hóa di truyền giữa các quần thể sẽ xảy ra (Oyama, 1998). Do đó, để xác định mức độ biệt hóa di truyền trong nội bộ một loài thì điều đầu tiên cần thực hiện là ước tính mức độ biến dị di truyền trong và giữa các quần thể (Hamrick & Godt, 1990; Hamrick & Holden, 1979; Loveless & Hamrick, 1984) cũng như ước tính

dòng chảy di truyền giữa các quần thể (Slatkin, 1985; Slatkin & Barton, 1989). Có một vài nhân tố có ảnh hưởng đến các giá trị tỉ lệ band đa hình (PPB), số allele trung bình trên mỗi locus (A), số allele hữu hiệu trên mỗi locus (A_e), mức dị hợp trông đợi trung bình (H_e) như dạng sống, đặc điểm phân bố theo vùng, vùng phân bố địa lý, hệ thống sinh sản, cơ chế phát tán (Hamrick & Godt, 1990; Hamrick & Holden, 1979; Loveless & Hamrick, 1984).

Đa dạng sinh học là sự đa dạng của dạng sống ở mọi quy mô, từ gen đến hệ sinh thái. Dự đoán các mô hình biến đổi của nó trên toàn cầu là một vấn đề cơ bản trong sinh thái và tiến hóa. Sự đa dạng của các nguồn gen bên trong loài, hay sự đa dạng di truyền, có vai trò thiết yếu trong sự tồn tại của các quần thể thực vật trong môi trường biến động (Huang et al., 2016). Ngoài ra, đa dạng di truyền còn có tầm quan trọng hàng đầu trong việc tìm hiểu các kiểu tiến hóa trong quá khứ và hiện tại cũng như làm nổi bật các khu vực ưu tiên bảo tồn (Conord et al., 2012).

Sự đa dạng di truyền liên quan đến sự đa dạng của các gen trong một loài. Mức độ dị hợp tử của một tập hợp các gen nào đó trong nguồn gen của quần thể thường thể hiện tính đa dạng di truyền của quần thể (Primack, 1999). Khi đó, tính đa dạng di truyền cao (đồng nghĩa với mức độ dị hợp tử cao) cho phép quần thể của các loài thích ứng được với sự thay đổi của môi trường. Các chỉ số về tính đa dạng di truyền trong nội bộ quần thể và giữa các quần thể trong cùng loài không phải là những con số ngẫu nhiên (Nevo, 1998). Cấu trúc di truyền của quần thể, cũng chính là sự phân bố của các allele và các kiểu gen theo thời gian và không gian của quần thể (Loveless & Hamrick, 1984) sẽ chịu ảnh hưởng bởi các nhân tố như hệ thống sinh sản, cơ chế phát tán, khoảng cách địa lý, chọn lọc tự nhiên, tuổi thọ và các tính trạng lịch sử đời sống khác,... (Faye et al., 2016). Các nhân tố làm thay đổi cấu trúc di truyền của quần thể được gọi là các nhân tố tiến hóa (Phạm Văn Chiêu, 2019).

Đa dạng di truyền quần thể có mối tương quan với vị trí tương đối của quần thể trong dải phân bố của loài (Villellas et al., 2014) bởi vì các quần thể ở rìa vùng phân bố của loài thường có mức độ đa dạng di truyền giảm do dòng gene di cư và kích thước quần thể có khuynh hướng suy giảm dần theo hướng chuyển dần ra ngoài biên và do đó các hiệu ứng cổ chai di truyền cũng như hiệu ứng xác lập nhóm trở nên phổ biến hơn ở vị trí này (Lesica & Allendorf, 1995; Vucetich & Waite, 2003). Đa dạng di truyền quần

thể được đánh giá dựa vào chỉ thị di truyền. Ví dụ, khi nghiên cứu đa dạng di truyền quần thể của loài *Plantago coronopus* ở Châu Âu bằng chỉ thị AFLP, Villellas et al. (2014) chỉ ra rằng biến dị di truyền trong và giữa các quần thể có tương quan với vị trí địa lý của các quần thể. Quần thể càng cách xa trung tâm phân bố thì có mức độ đa dạng di truyền càng giảm. Ngoài ra, khi phân tích mối tương quan giữa đa dạng di truyền với vị trí phân bố theo vĩ tuyến ở các loài thực vật vùng Địa Trung Hải, Conord et al. (2012) chỉ ra rằng mức độ đa dạng di truyền của thực vật tăng theo hướng từ Tây sang Đông và từ phía Nam lên phía Bắc. Từ đó, các tác giả chỉ ra vĩ tuyến là một nhân tố tác động mạnh đến đa dạng di truyền của thực vật vùng Địa Trung Hải.

Trong môi trường, sự sinh trưởng và phát triển của sinh vật luôn chịu tác động của rất nhiều nhân tố sinh thái (Gilpin, 1996). Trong đó, khí hậu là nhân tố quan trọng nhất của mỗi hệ sinh thái (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000). Đối với thực vật, khí hậu là tác nhân chọn lọc chính trên phạm vi không gian rộng lớn (Etterson, 2004; Joshi et al., 2001) và được định nghĩa là tập hợp các điều kiện khí quyển đặc trưng cho một nơi nào đó, phụ thuộc vào hoàn cảnh địa lý của địa phương (Trần Công Minh, 2007). Ngoài ra, khí hậu cũng có thể được xem là điều kiện thời tiết trung bình và những biến động của nó trong khoảng vài thập kỉ hoặc dài hơn (Phan Văn Tân & Ngô Đức Thành, 2013). Trong số các chỉ số về khí hậu, những nhân tố chủ đạo trong xác định tính đa dạng của thực vật chính là chế độ nhiệt ẩm (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000).

Biến dị di truyền giữa các quần thể thực vật thường xuất hiện dọc các điều kiện khí hậu khác nhau (Keller et al., 2011). Khi nghiên cứu mối tương quan giữa các chỉ số đa dạng di truyền (dựa trên kĩ thuật ISSR) với các nhân tố khí hậu ở 20 quần thể loài *Caragana microphylla* ở Đông Bắc Trung Quốc, Huang et al. (2016) nhận thấy rằng loài này thể hiện mức đa dạng di truyền cao qua các chỉ số ($PPB = 93,40\%$; $H_e = 0,03365$; $I = 0,50$) và sự thay đổi về điều kiện khí hậu có ảnh hưởng đến đa dạng di truyền của các quần thể loài này. Trong đó, các chỉ số khí hậu có ảnh hưởng đến đa dạng di truyền quần thể bao gồm nhiệt độ trung bình hàng năm (MAT), dao động nhiệt độ trung bình hàng năm, chỉ số nhiệt thấp (tính theo số tháng có nhiệt độ thấp nhất), chỉ số nhiệt cao (tính theo số tháng có nhiệt độ cao nhất); lượng mưa trung bình hàng năm (MAP) và hệ số thủy nhiệt (S). Sự biến động của các nhân tố trên gây nên 78,4% biến động về đa dạng di truyền của các quần thể. Tuy nhiên, trong số các nhân tố được nghiên cứu, chỉ có chỉ số nhiệt

cao có tương quan có ý nghĩa thống kê với sự biến động của các chỉ số đa dạng di truyền. Từ các kết quả nghiên cứu, các tác giả chỉ ra rằng đa dạng di truyền của loài *C. microphylla* tương quan thuận với chỉ số nhiệt cao, lượng mưa trung bình hàng năm và tương quan nghịch với nhiệt độ trung bình hàng năm và chỉ số nhiệt thấp. Điều này cho thấy, tính đa dạng di truyền của *C. microphylla* chịu sự khống chế bởi nhiệt độ trung bình hàng năm và chỉ số nhiệt thấp. Ngoài ra, kết quả nghiên cứu mối tương quan giữa đa dạng di truyền của quần thể vào loài với vùng phân bố được phân nhóm theo lượng mưa trung bình hàng năm [gồm vùng mưa ít (MAP<300mm), vùng có lượng mưa trung bình (MAP=300–400mm) và vùng mưa nhiều (MAP>400mm)] cho thấy các quần thể ở vùng mưa nhiều có mức đa dạng di truyền cao hơn các quần thể ở các vùng còn lại. Từ đó, các tác giả rút ra kết luận rằng đa dạng di truyền quần thể *C. microphylla* chịu ảnh hưởng bởi lượng mưa và loài này có xu hướng thích nghi với điều kiện lượng mưa gia tăng.

1.5. Tổng quan tình hình nghiên cứu đặc điểm hình thái, sinh thái và đa dạng di truyền quần thể chi *Huperzia* và họ Lycopodiaceae

Các loài thuộc họ Lycopodiaceae phân bố rất rộng và sự tồn tại cho đến ngày nay của các loài thuộc họ cổ thực vật này chứng tỏ tính mềm dẻo về các đặc điểm cơ thể cũng như khả năng phản ứng nhanh với những thay đổi của điều kiện môi trường.

1.5.1. Đặc điểm hình thái chi *Huperzia* và họ Lycopodiaceae

Khi nghiên cứu về đặc điểm hình thái của các loài thuộc chi *Lycopodium* ở New Zealand, Holloway (1919) đã chia chi này thành 5 nhóm (*Selago*, *Phlegmaria*, *Inundata*, *Cernua*, và *Clavata*) dựa trên 5 đặc điểm quan trọng, đó là: kiểu tăng trưởng và hình thái bên ngoài; đặc điểm giải phẫu thân; đặc điểm vùng sinh sản; hình dạng và cấu trúc của nguyên tản; hình dạng của cây non. Trong đó, xét về đặc điểm hình thái thì *Huperzia serrata* thuộc nhóm *Selago* (Holloway, 1919; Wilce, 1972). Ở *Lycopodium selago*, thân mọc thẳng đứng, không có sự phân biệt giữa lá sinh dưỡng và lá bào tử, vùng lá sinh dưỡng và lá bào tử xen kẽ nhau dọc theo thân (Holloway, 1919).

a. Lá

Lá ở Lycopodiaceae là lá bé với đặc điểm đặc trưng là mỗi lá chỉ gồm một bó mạch đơn không phân nhánh (Gifford & Foster, 1989b).

b. Túi bào tử

Túi bào tử ở *Huperzia* nằm ở gốc lá bào tử và lá bào tử tương tự lá sinh dưỡng (Bonacorsi & Leslie, 2019; Gifford & Foster, 1989b). Ở *Huperzia*, phần thân có lá bào

tử xen kẽ với phần thân có lá sinh dưỡng và sự thay đổi về cấu trúc sinh sản ở chi này chủ yếu thể hiện ở sự khác nhau về mật độ túi bào tử trên phần thân sinh sản này (Bonacorsi & Leslie, 2019). Túi bào tử ở Lycopodiaceae có hình thận hoặc gần giống hình cầu. Khi chín, túi bào tử mở ra bằng một vết nứt nằm ngang chia túi thành hai nửa (Øllgaard, 1975).

Gola (2008) đã nghiên cứu sự phát triển của túi bào tử ở *Huperzia lucidula* và *H. selago* và kết luận rằng sự phát triển của túi bào tử ở hai loài này tương tự nhau. Các tế bào khởi đầu của túi bào tử nằm tách biệt nhau ở nách các lá và tạo mô phát sinh bào tử trong các túi bào tử non. Mô này sẽ trở thành các tế bào mẹ bào tử. Tế bào mẹ bào tử trải qua quá trình giảm phân hình thành nên các bào tử. Lớp bên trong của thành túi bào tử đóng vai trò là lớp dưỡng bào, có nhiệm vụ cung cấp chất dinh dưỡng cho các bào tử đang phát triển.

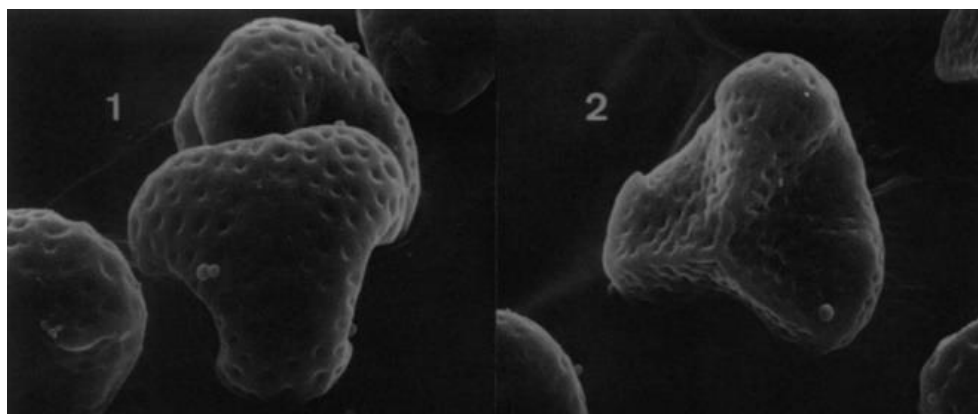
c. Bào tử

Bào tử của *Lycopodium* ít được nghiên cứu do nhóm này chủ yếu sinh trưởng trong rừng và chu trình đời sống từ giai đoạn bào tử đến giai đoạn bào tử thể (thông qua giai đoạn giao tử thể) kéo dài, có thể lên đến 10 năm (Devi & Singh, 2011). Một trong số những nghiên cứu quan trọng về hình thái của bào tử *Lycopodium* được Wilce thực hiện năm 1972. Nhìn chung, bào tử của tất cả các loài thuộc chi *Lycopodium* đều có dạng tam giác nằm trong bộ tứ với mặt trong và mặt ngoài dễ nhận biết: mặt trong đối mặt với 3 bào tử khác trong bộ tứ và được chia cắt thành 3 mặt có hình tam giác bởi một vết sẹo gọi là laesurae; mặt ngoài hướng ra ngoài khi nằm trong bộ tứ và có hình bán cầu; mặt trong và mặt ngoài được chia cắt bởi các vết sẹo gọi là margo (Field et al., 2016). Hình dạng của bào tử và đặc điểm vết lõm hoặc rãnh trên bề mặt bào tử của họ Lycopodiaceae rất ổn định nên thường dùng trong phân loại (Devi & Singh, 2011; Wilce, 1972).

Căn cứ vào hình dạng và đặc điểm trên bề mặt bào tử mà có thể chia bào tử của *Lycopodium* thành 5 nhóm chính và bào tử của *Huperzia serrata* thuộc kiểu *Selago* của nhóm “lõm – mặt rõ” (Wilce, 1972). Bào tử kiểu này có đặc điểm là: đường viền dạng tam giác với cạnh lõm và các đỉnh vát tròn; đường sẹo (laesurae) lồi giống các gờ; mặt trên hay còn gọi là mặt ngoài và mặt dưới hay còn gọi là mặt trong của bào tử có các lỗ hoặc rãnh. Các loài khác nhau trong cùng nhóm khác nhau về kích thước của bào tử

(chiều cao và đường kính), mức độ lõm của các cạnh, khoảng cách giữa các lỗ ở mặt trên và mức độ lõm nhiều hay ít ở mặt dưới.

Hình 1.1 mô tả hình dạng của bào tử kiểu Selago ở *Lycopodium lucidulum* khi chụp bằng kính hiển vi điện tử quét (SEM) theo Wilce (1972).



Hình 1.1. Bào tử kiểu Selago ở *Lycopodium lucidulum*, × 1400
(Nguồn: Wilce, 1972)

d. Xylem

Thân của Lycopodiace có trung trụ nguyên sinh với xylem tập trung ở trung tâm và phloem sắp xếp vòng ngoài, gỗ không có lõi (Field et al., 2016). Yếu tố dẫn truyền của Lycopodiaceae là quản bào thang (Gifford & Foster, 1989b). Thân của *Huperzia* có trung trụ nguyên sinh dạng tỏa tia, đôi khi rất không đối xứng và thay đổi dọc thân cây (khi cắt ngang) (Jones, 1905). Trung trụ chiếm một tỉ lệ rất nhỏ so với đường kính thân (Øllgaard, 1992).

Tất cả loài *Lycopodium* có thể được xem là tầng dưới tán (đôi khi bì sinh) của rừng ẩm ướt, hoặc mọc trên các triền rất ẩm nhờ hiện tượng rỉ nước. Những nơi này rõ ràng là ẩm hơn những nơi có dương xỉ không mạch sinh sống, là những loài thường mọc cạnh *Lycopodium*. Có vẻ như *Lycopodium* hoàn toàn không thể phát triển mà mở rộng những môi trường khô hạn, đến mức mà các loài xuất hiện ở những vùng được chiếu sáng nhiều hơn thì kích thước và diện tích lá giảm tương ứng. Hiện tượng *Lycopodium* không có khả năng tồn tại ở những môi trường khô hạn như môi trường có *Selaginella* sinh sống có thể một phần là do thiếu mạch. Ngoài ra còn có những nguyên nhân khác như các loài *Lycopodium* có giao tử thể cộng sinh với nấm lâu năm có thể sẽ bị giới hạn bởi sinh cảnh rừng phương Bắc đặc biệt, thích hợp cho sinh trưởng chậm của các giao

tử thể này. Các loài *Lycopodium* với thể giao tử quang tự dưỡng đòi hỏi điều kiện ẩm ướt để thể giao tử phát triển, và các thể giao tử này có thể phát triển chậm hơn cả thể giao tử của dương xỉ và dĩ nhiên chậm hơn thể giao tử của *Selaginella*.

e. Khí khổng

Khi tiến hành nghiên cứu so sánh đặc điểm hình thái và hoạt động chức năng của khí khổng thuộc các nhóm thông đất, dương xỉ, hai lá mầm và một lá mầm, Franks & Farquhar (2007) đã chọn *Huperzia prolifera* đại diện cho nhóm thông đất. Kết quả nghiên cứu chỉ ra rằng khí khổng của *H. prolifera* có cấu trúc gồm 2 tế bào kèm hình hạt đậu và sự đóng/ mở khí khổng được thực hiện nhờ sự mất nước/ trương nước của các tế bào kèm; khi khí khổng mở, tế bào hình hạt đậu phồng lên về phía khoang dưới khí khổng nên ít có tương tác cơ học với các tế bào biểu bì xung quanh nó và do đó, kích thước khe lỗ khí khi khí khổng mở nhỏ hơn nhiều so với 3 đối tượng nghiên cứu còn lại (dương xỉ, hai lá mầm và một lá mầm). Ngoài ra, các tác giả cũng chỉ ra rằng sự đóng mở khí khổng ở *H. prolifera* còn được hỗ trợ một phần nhờ sự phồng lên khi trương nước của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng.

1.5.2. Đặc điểm sinh thái của Thạch tùng rừng

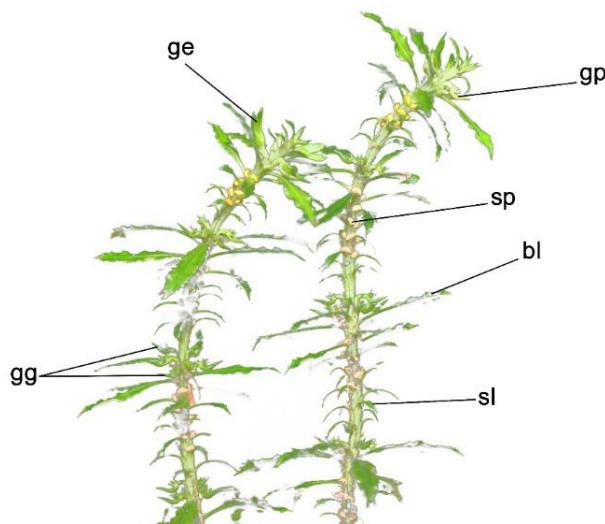
Vị trí phân loại và đặc điểm hình thái ngoài

Thạch tùng rừng là thực vật ở cạn lâu năm thuộc chi *Huperzia*, họ Thông đất (Lycopodiaceae). Thông đất là một trong những nhóm thực vật có mạch cổ xưa nhất trên thế giới. Trong thời gian đầu Kỷ Devon, họ này gồm những cây gỗ lớn thống trị các sinh cảnh trên mặt đất. Tuy nhiên, giờ đây chúng chỉ còn là những cây thân thảo mọc dưới tán rừng (Chaloner, 1970; Gensel, 1980).

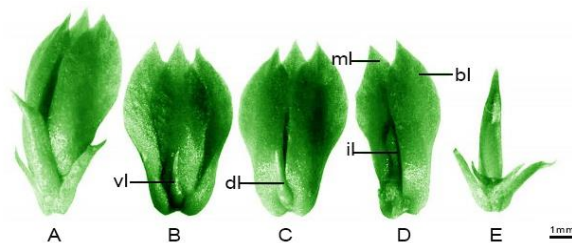
Thạch tùng rừng sống trên mặt đất, thân thẳng hoặc vươn lên 15 – 25cm, đường kính 1,5 – 2mm, phân nhánh lưỡng phân đều. Lá dinh dưỡng dày, vuông góc với thân hoặc hơi tù, dạng lưỡi mác, dài 5 – 15mm, vùng giữa lá rộng nhất (1 – 2,5mm), gân giữa không rõ, gốc lá hình nêm, hướng xuống dưới, có cuống dài 0,5 – 1mm, mép lá răng cưa, chóp nhọn (Shrestha & Zhang, 2015). Lá bào tử có đặc điểm hình thái tương tự lá dinh dưỡng nên phải sử dụng dấu hiệu có hoặc không có túi bào tử ở nách lá để nhận diện (Long et al., 2016). Sau khi túi bào tử chín và giải phóng bào tử, lá bào tử không rụng, vẫn giữ màu xanh và thực hiện hoạt động chức năng giống lá dinh dưỡng (Øllgaard, 1992). Thạch tùng rừng có túi bào tử hình thận, màu vàng tươi (Löve & Löve, 1965).

Hình thái tổng thể của Thạch tùng răng được thể hiện qua hình 1.2. Cây phân nhánh lưỡng phân đều với các lá bé (sl) và các lá lớn (bl) xếp xen kẽ dọc các cành. Túi bào tử (sp) có mặt ở phần lớn gốc lá, chén truyền thể (gp) xuất hiện trên mỗi lớp lá lớn và tạo thành lớp chén truyền thể (gg). Truyền thể thường xuất hiện từ Tháng Hai đến Tháng Ba, và rơi khỏi cây mẹ trong khoảng từ tháng Tám đến Tháng Mười, thường một lần mỗi năm. Các lớp chén truyền thể có thể được sử dụng để xác định tuổi cây (Wang et al., 2011).

Cấu trúc của truyền thể được trình bày ở hình 1.3. Theo đó, truyền thể có cấu trúc lưng – bụng và cấu tạo gồm 1 chồi và 5 lá truyền thể (Hình 1.3A, E). Các cấu trúc này mỏng nước và có màu xanh lá cây đậm; 3 lá truyền thể lớn và 1 lá truyền thể nhỏ nằm ở mặt lưng (Hình 1.3C), 1 lá truyền thể nhỏ ở mặt bụng (Hình 1.3B). Chồi nằm ở mặt trong của lá truyền thể ở giữa (ml và il) (Wang et al., 2011).



Hình 1.2. Hình thái tổng thể của Thạch tùng răng. ge: truyền thể trên chén truyền thể; gg: 1 lớp chén truyền thể; gp: chén truyền thể; sp: túi bào tử; bl: lá lớn; sl: lá bé.



Hình 1.3. Cấu trúc chén truyền thể và truyền thể. (A) Truyền thể và chén truyền thể; (B) Truyền thể nhìn từ mặt bụng (vl: mặt bụng lá bé của truyền thể); (C) Truyền thể nhìn từ mặt lưng (dl: mặt lưng lá bé của truyền thể); (D) Các lá của truyền thể (il: lá truyền thể bên trong, bl: lá truyền thể lớn, ml: lá truyền thể trung bình (mặt lưng)); (E): chén truyền thể (Nguồn: Wang et al., 2011).

Đặc điểm tăng trưởng hàng năm

Trong quần thể tự nhiên, phần lớn Thạch tùng răng tạo truyền thể và chén truyền thể, một lần mỗi năm. Truyền thể rơi khỏi cây mẹ trong cùng năm mà truyền thể đó được hình thành, nhưng chén truyền thể vẫn còn dính trên thân nhiều năm sau, thậm chí vẫn còn cho đến khi cây mẹ đã chết (Wang et al., 2011). Do đó, có thể xác định ranh giới tăng trưởng hàng năm dựa vào lớp chén truyền thể, bởi vì thông thường mỗi năm cây tạo một lớp này. Tiến hành xác định ranh giới tăng trưởng từ lớp chén truyền thể ở ngọn xuống. Lớp chén truyền thể gần ngọn nhất (gg) là lớp được hình thành vào đầu năm của năm thu mẫu (Y) và lớp kế cận nó (gg') là lớp được hình thành vào đầu năm của năm trước đó (Y'). Khoảng cách giữa gg và gg' là chiều cao của đoạn thân tăng trưởng trong năm Y' (Hình 1.2).

Đặc điểm sinh sản

Thạch tùng răng là nhóm có bào tử đồng hình (Huang & He, 2010). Túi bào tử thuộc kiểu túi bào tử thật với vỏ túi thành thực gồm 1 lớp biểu bì, 2 lớp tế bào trung gian và một lớp dưỡng bào. Kết quả nghiên cứu của Long et al. (2016) chỉ ra rằng vỏ túi bào tử được phát triển từ các tế bào biểu bì, trải qua các giai đoạn khởi đầu, phân bào và thành thực. Trong điều kiện tự nhiên, Thạch tùng răng bắt đầu tạo túi bào tử ở nách lá bào tử vào cuối tháng Ba hàng năm, mỗi lá bào tử mang 1 túi bào tử. Khi mới hình thành, rất khó quan sát túi bào tử bằng mắt thường. Đến cuối tháng Tư, việc quan sát túi bào tử trở nên dễ dàng hơn khi cấu trúc hình thận nhỏ, màu xanh lục bắt đầu xuất hiện ở nách lá. Từ cuối tháng Tư đến giữa tháng Năm, túi bào tử biệt hóa thành cấu trúc rõ rệt, mặc dù tốc độ sinh trưởng rất chậm. Từ cuối tháng Năm đến giữa tháng Sáu, kích thước túi bào tử gia tăng nhanh chóng và màu trở nên đậm dần. Sự sinh trưởng này tiếp tục cho đến đầu tháng Bảy và sắc tố bề mặt chuyển từ xanh lục cho đến vàng nhạt. Sau đó, túi bào tử ngừng sinh trưởng. Màu vàng của túi bào tử đậm dần từ tháng 8 cho đến tháng 9. Vào tháng 9, túi bào tử tiếp tục chín. Khoảng giữa Tháng Mười, túi bào tử hoàn toàn thành thực và mở ra theo chiều dọc để giải phóng bào tử. Hoạt động giải phóng bào tử tiếp tục diễn ra trong tháng 11, tháng 12 và kéo dài cho đến tận tháng 1 năm sau. Một số cá thể không giải phóng tất cả bào tử cho đến đầu 3 năm sau. Như vậy, Thạch tùng răng cần gần 1 năm kể từ khi bắt đầu tạo túi bào tử cho đến khi giải phóng bào tử hoàn toàn (Long et al., 2016).

Theo Soltis & Soltis (1988), cây có bào tử đồng hình chỉ sản sinh một loại bào tử. Sự phát triển của bào tử Thạch tùng trải qua 6 giai đoạn, bắt đầu từ hình thành các tế bào bào tử từ tế bào biểu bì, đến hình thành tế bào bào tử sơ cấp, tế bào bào tử thứ cấp, tế bào mẹ bào tử, tế bào tứ diện và bào tử thành thực (Long et al., 2016). Bào tử này sẽ nảy mầm để tạo thể giao tử. Nhóm có bào tử đồng hình là nhóm rất có thể giao tử lưỡng tính sống độc lập. Bản chất khác thường của chu trình đời sống ở nhóm này so với tất cả thực vật bào tử dị hình khác, kể cả thực vật có hạt, mang ý nghĩa tiến hóa quan trọng. Đó là: (1) thể giao tử và thể bào tử sống độc lập thường có nhu cầu sinh thái khác nhau; (2) thể giao tử và thể bào tử trải qua những áp lực chọn lọc khác biệt nhau; (3) một thể giao tử có thể sản sinh một thể bào tử đồng hợp tất cả các cặp alen chỉ trong một thế hệ. Do túi chứa tinh và túi chứa noãn ở gần nhau trên cùng một nguyên tản mà các quần thể tự nhiên của nhóm này được cho là có tỉ lệ tự thụ cao. Tuy nhiên khi sử dụng điện di enzym để xác định tần số kiểu gen của bào tử thể trong quần thể tự nhiên, Soltis et al (1988) nhận thấy tự thụ là hiện tượng hiếm gặp còn giao phấn là hiện tượng phổ biến ở thực vật có bào tử đồng hình. Các cơ chế thúc đẩy giao phấn có thể là suy thoái do nội phối, antheridiogen và trình tự phát sinh cá thể dẫn đến hình thành thể giao tử đơn tính. Lưu lượng lớn của dòng chảy di truyền trong và giữa các quần thể thông qua phát tán bào tử cùng với giao phấn thường xuyên khiến cho các quần thể và loài có bào tử đồng hình thường đồng nhất về mặt di truyền. Tuy nhiên, các quần thể có sinh cảnh bị chia cắt về phương diện địa lý có thể có cấu trúc di truyền khác biệt. Tiến hóa dạng mạng lưới có thể được thúc đẩy bởi tỉ lệ giao phấn cao ở nhóm này (Soltis & Soltis, 1990).

Thạch tùng sinh sản bằng cách kết hợp giữa hình thức sinh sản vô tính và hình thức sinh sản hữu tính (Gola, 2008). Trong đó, hình thức sinh sản vô tính nhờ truyền thể có nhiều ưu điểm hơn bởi vì việc tạo ra thể bào tử non từ thể giao tử lưỡng tính mọc ngầm dưới mặt đất hỏi sự hình thành của nấm nội cộng sinh và thời gian tối kéo dài. Quá trình này cần 2 đến 5 năm. Sau đó, thể bào tử non thường cần thêm 15 đến 20 năm để thành thực (Ma et al., 2006). Trong khi đó, hàng năm, thể bào tử tạo một lớp truyền thể gồm 6 – 20 đơn vị. Các truyền thể rời khỏi cây mẹ và rơi xuống đất sau 5 tháng và chỉ cần thêm 3 tháng để trở thành cây sống độc lập. Đối với Thạch tùng răng, khả năng sinh sản bằng truyền thể bắt đầu khởi sắc vào năm thứ tư trong giai đoạn sinh

trưởng của thể bào tử. Kết quả nghiên cứu hình thái và hình thức sinh trưởng của truyền thể cho thấy nó có vai trò quan trọng trong bảo vệ và nhân giống loài này bởi vì chúng có số lượng nhiều hơn, tỉ lệ nhân giống cao và sinh trưởng nhanh (Wang et al., 2011). Trong khi đó, trong điều kiện nuôi cấy, khả năng nảy mầm của bào tử rất kém; thể bào tử còn có tuổi thọ kéo dài, tốc độ sinh trưởng chậm và rất khó nuôi cấy (Ma et al., 2006).

Đặc điểm quần thể Thạch tùng răng

• Đặc điểm vùng phân bố

Thạch tùng răng là một loài phân bố rộng ở khu vực Đông, Nam, Đông Nam Châu Á cũng như Châu Đại Dương và Trung Mỹ (Huang & He, 2010). Ở Trung Quốc, loài này chủ yếu xuất hiện ở rừng lá rộng thường xanh cận nhiệt đới thượng nguồn sông Dương Tử (Wu et al., 2005). Ở Việt Nam, chỉ gặp ở vùng núi cao từ 1.000m trở lên (Ho Thi Huong et al., 2018). Các quần thể Thạch tùng răng phân bố ở khu vực có lượng mưa hàng năm trên 1.500mm, độ ẩm không khí tương đối 78 – 90%; hàm lượng nước trong đất 10 – 30%, pH đất khoảng 4,57 – 5,31; độ dẫn điện của đất đạt 0,061 – 0,385ms/cm và hàm lượng hữu cơ đạt 6,18 – 9,75% (Li et al., 2005); nhiệt độ không khí trung bình dao động trong khoảng 20°C (Li et al., 2011). Đất phù hợp cho sinh trưởng của loài là đất cát màu vàng hoặc nâu vàng, được bao phủ bởi lớp thảm mục dày khoảng 4 – 12cm, giàu mùn (Huang et al., 2011). Thạch tùng răng có nhu cầu P, S, K, Ca, Al và Zn cao. Các nguyên tố Ca, P, Al và Zn có vai trò quan trọng trong duy trì tính chất hóa học của các loại đất phù hợp cho sinh trưởng của loài (Yi et al., 2010).

Theo Huang et al. (2011), kiểu rừng có Thạch tùng răng phân bố khá đa dạng, trong đó chủ yếu là rừng lá rộng thường xanh, ngoài ra còn có rừng thứ sinh và rừng trồng. Mặc dù các kiểu quần xã có Thạch tùng răng phân bố là khác nhau, chúng đều có điểm chung là thỏa mãn đặc trưng sinh cảnh của loài này. Trong các quần xã rừng khác nhau, Thạch tùng răng bị che bóng bởi nhiều loài khác trong quần xã. Trong rừng trồng, cỏ là đối thủ cạnh tranh khác loài duy nhất. Trong quần xã có thành phần loài đa dạng hơn, cạnh tranh khác loài phức tạp hơn, Thạch tùng răng chỉ xuất hiện rải rác trong các kênh mương, dưới đá và bìa rừng. Đây chính là biểu hiện của sự chia cắt sinh cảnh dẫn đến phân bố theo nhóm của quần thể.

- *Kiểu phân bố cá thể trong quần thể*

Kích thước và cấu trúc quần thể của Thạch tùng răng thường chịu sự giới hạn của kiểu mẫu sinh sản và các nhân tố sinh thái (Wang et al., 2011). Nhu cầu về sinh cảnh chuyên hóa khiến sự phân bố cá thể trong quần thể thường không liên tục và bị giới hạn trong khu vực có diện tích nhỏ (Huang et al., 2011). Nói cách khác, các cá thể trong quần thể loài này chủ yếu phân bố theo nhóm (Wu et al., 2005). Ngoài ra, kiểu mẫu phân bố không gian của các quần thể thực vật thông qua các quá trình sinh trưởng, tử vong và sinh sản của các cá thể trong quần thể đó (Ehrlén & Eriksson, 2000). Trong trường hợp của Thạch tùng răng, nguyên nhân dẫn đến phân bố theo nhóm ở các quần thể Thạch tùng răng là việc tạo thành cây mới chủ yếu dựa vào truyền thể mà truyền thể thì thường rơi gần cây mẹ (Wang et al., 2011).

- *Các nhân tố ảnh hưởng đến tốc độ sinh trưởng của quần thể*

Trong quá trình sinh trưởng và phát triển, Thạch tùng răng đòi hỏi một sinh cảnh rất chuyên hóa và vì vậy khó mở rộng quần thể. Tuy nhiên, trong điều kiện môi trường phù hợp với điều kiện sinh cảnh chuyên hóa của loài thì Thạch tùng răng có thể sinh trưởng thuận lợi và liên tục (Huang et al., 2011). Điều này cho thấy sự phát triển và phân bố của Thạch tùng răng ảnh hưởng bởi giới hạn rõ ràng của môi trường sống. Chính vì vậy, quần thể loài này rất dễ bị tổn thương khi điều kiện môi trường sinh thái thay đổi.

Con người cũng là nhân tố tác động mạnh gây suy yếu nhiều quần thể Thạch tùng răng trong tự nhiên thông qua việc thu mẫu để khai thác dược chất Huperzine A. Khi thu hoạch, do các cây thường mọc thành từng cụm, rễ bám bề mặt, ít khi đâm sâu hơn 5cm nên chúng thường bị thu tất cả. Khi đó, việc phục hồi quần thể chỉ dựa vào một vài cây còn sót lại và một số bào tử còn rơi rớt trong đất. Quá trình phục hồi này thường kéo dài và thiếu ổn định trong môi trường bị tác động thường xuyên. Chính vì lẽ đó, việc thu mẫu nguồn tài nguyên này theo cách truyền thống chính là một trong những nguyên nhân khiến loài bị đe dọa (Huang et al., 2011).

1.5.3. Tổng quan tình hình nghiên cứu về Thạch tùng răng trên thế giới và ở Việt Nam

Kể từ năm 1972, khi các nhà nghiên cứu từ Trung Quốc lần đầu tiên phát hiện ra rằng chất alkaloid chiết xuất từ Thạch tùng răng có tác dụng làm giãn cơ vân của động vật và đến năm 1980, lần đầu tiên phân lập được Huperzine A là chất có hoạt tính sinh học mạnh (Xie et al., 2013) thì loài bắt đầu được quan tâm nghiên cứu nhiều (Zhao et

al., 2015). Tuy nhiên, việc nghiên cứu về các lĩnh vực khác nhau thuộc đối tượng này trên thế giới và ở Việt Nam cho đến nay vẫn còn chưa nhiều.

Trên thế giới

Do đây là loài có giá trị dược liệu cao, nên có rất nhiều công trình nghiên cứu trên các lĩnh vực khác nhau. Các hướng nghiên cứu chính bao gồm:

Nghiên cứu về đặc điểm sinh học bao gồm các đặc điểm hình thái, giải phẫu, túi bào tử và bào tử, nấm nội cộng sinh (Lu et al., 1999; Yang et al., 2009).

Nghiên cứu về kiểu phân bố của cá thể trong quần thể: Các cá thể trong quần thể phân bố theo cụm và kiểu phân bố này là do đặc điểm sinh học của quá trình sinh sản, yêu cầu về nấm nội cộng sinh và một số nhân tố khác (Yang et al., 2009).

Nghiên cứu về đặc điểm sinh cảnh vùng phân bố: Thạch tùng răng chủ yếu sinh trưởng dưới tán của các loài khác nhau (Huang et al., 2011) trong rừng kín 3 tầng (Ai & Zhang, 2005) hoặc khe nước có đất ẩm ướt ở độ cao ở độ cao 350 – 1700m, với lượng mưa trung bình năm từ 1500mm trở lên, độ ẩm không khí dao động từ 78% đến 90%, nhiệt độ dao động quanh khoảng 20°C (Li et al., 2005; Wang et al., 2011), đất chứa 10 – 30% nước và 6,18 – 9,75% chất hữu cơ, pH đất thấp (4,57 – 5,31), độ dẫn đất thấp (0,061 – 0,385ms/cm) (Li et al., 2005). Thạch tùng răng hấp thu K, Ca, Zn và Na nhiều hơn các nguyên tố khác và có mức tích lũy Pb, Cu và Cd cao (Li et al., 2005).

Nghiên cứu về các nhân tố môi trường ảnh hưởng đến hàm lượng HupA: hàm lượng chất hữu cơ, Nitơ tổng số và Phospho tổng số ở vùng đất quanh rễ giúp gia tăng hàm lượng HupA nhưng nhiệt độ ít có tương quan với hàm lượng HupA (Wei et al., 2008); các nhân tố môi trường ảnh hưởng đến sinh trưởng như dinh dưỡng khoáng trong đất, trong đó đất phù hợp cho sinh trưởng của Thạch tùng răng chứa nhiều P, S, K, Ca, Al và Zn, riêng Ca, P, Al và Zn có vai trò quan trọng trong duy trì đặc tính hóa học của đất phù hợp cho sinh trưởng của Thạch tùng răng (Zhou et al., 2010). Cây mọc trong điều kiện ẩm ướt có hàm lượng HupA cao hơn hẳn cây mọc trong môi trường ít ẩm ướt (Ma et al., 2005). Ngoài ra, hàm lượng HupA thay đổi đáng kể theo mùa, với mức cao nhất vào giữa mùa thu và mức thấp nhất vào đầu mùa xuân (Ma et al., 2005).

Nghiên cứu về Huperzine A: khi sử dụng phương pháp quang phổ, Gao et al. (2000) đã mô tả được cấu trúc của các alkaloid như Huperzine J, Huperzine K và Huperzine L. Ngoài ra, phương pháp tách chiết cũng được nghiên cứu. Kết quả chỉ ra để

tách chiết HupA, có thể sử dụng kỹ thuật sắc ký phân vùng với hệ thống 2 pha n-heptane/ ethyl acetate/ n-propanol/ nước (với tỉ lệ theo thể tích 10:30:15:45) (Toribio et al., 2007) hoặc sử dụng phương pháp sắc ký lỏng hiệu năng cao (HPLC) (Wu & Gu, 2006).

Nghiên cứu về đa dạng di truyền: Huang & He (2010) đã sử dụng kỹ thuật AFLP để nghiên cứu đa dạng di truyền của 10 quần thể Thạch tùng răng ở Trung Quốc. Kết quả cho thấy quần thể có mức đa dạng di truyền thấp nhất sẽ có $H_e = 0,12$; $I = 0,20$; $PPB = 53,5\%$; quần thể có mức độ đa dạng di truyền cao nhất sẽ có $H_e = 0,20$; $I = 0,32$ và $PPB = 82,0\%$. Tính trên 10 quần thể, $H_e = 0,20$; $I = 0,33$ và $PPB = 86,5\%$. Từ kết quả $PPB = 86,5\%$ tính trên tổng thể taxon nghiên cứu, các tác giả chỉ ra rằng loài Thạch tùng răng phân bố ở Trung Quốc có mức độ đa dạng di truyền cao. Sơ đồ dạng cây thể hiện mối quan hệ di truyền giữa các quần thể được xây dựng dựa trên kiểu phân nhóm UPGMA cho thấy trong số 10 quần thể, các cá thể thuộc cùng một quần thể không thể lập nhóm với các cá thể thuộc quần thể khác. Từ đó suy ra dòng gen di cư trong nội bộ từng quần thể cao hơn nhiều so với dòng gen di cư giữa các quần thể cùng loài. Bên cạnh đó, kết quả phân tích tương quan giữa khoảng cách di truyền với khoảng cách địa lý cho thấy 2 yếu tố này không tương quan có ý nghĩa thống kê, chứng tỏ dòng gen di cư không chịu ảnh hưởng bởi rào cản địa lý.

Năm 2011, Zhang et al. đã tiến hành đánh giá đa dạng di truyền của thứ *Huperzia serrata* var. *longipetiolata* bằng kỹ thuật AFLP. Các tác giả khảo sát đa dạng di truyền của 112 cá thể thuộc 7 quần thể ở Trung Quốc. Kết quả đã chỉ ra rằng mức độ dị hợp trội (H_e), chỉ số Shannon (I) trung bình của các quần thể lần lượt 0,272 và 0,392. Đối với tổng thể nghiên cứu, các tác giả sử dụng 8 cặp chỉ thị AFLP và ghi nhận được tỷ lệ band đa hình là 69,38%. Kết quả nghiên cứu cũng chỉ ra được quần thể ở khu vực giữa núi Wuyi có mức độ đa dạng di truyền cao nhất còn quần thể Guangze ở phía Bắc có mức độ đa dạng di truyền thấp nhất. Chỉ số biệt hóa di truyền giữa các quần thể nghiên cứu $G_{ST} = 0,168$ cho thấy biến dị di truyền trong nội bộ quần thể là nguồn đa dạng di truyền chính của Thạch tùng răng vùng núi Wuyi. Chỉ số dòng gene di cư $N_m = 2,474$. Từ đó cho thấy đa dạng di truyền và vị trí địa lý có mối tương quan với nhau.

Năm 2014, Ji et al. (2014) đã tiến hành đánh giá mức độ và cấu trúc đa dạng di truyền 4 quần thể *H. serrata* ở vùng núi Wuling bằng kỹ thuật AFLP, trong đó sử dụng

7 tổ hợp chỉ thị. Kết quả cho thấy ở mức độ quần thể, chỉ số đa dạng gen hay mức độ di hợp trông đợi $H_e = 0.154$, chỉ số Shannon $I = 0.251$ và tỷ lệ băng đa hình $PPB = 71.42\%$; ở mức độ tổng thể taxon nghiên cứu, các chỉ số đa dạng di truyền thu được gồm $H_e = 0.178$; $I = 0.298$; $PPB = 89.27\%$. Nghiên cứu cũng chỉ ra sự chênh lệch rõ ràng về mức độ đa dạng di truyền giữa các quần thể, với quần thể đa dạng nhất có $PPB = 81.95\%$ và quần thể kém đa dạng nhất có giá trị $PPB = 64.55\%$. Chỉ số biệt hóa di truyền giữa các quần thể thấp với $G_{ST} = 0.159$. Phân tích AMOVA chỉ ra có sự biệt hóa di truyền thấp giữa các quần thể với $\Phi_{ST} = 0.242$; $P < 0.001$. Chỉ số dòng gen di cư $N_m = 2.647$ được các tác giả đánh giá đạt mức cao và lập luận rằng giá trị này có được là nhờ giao phối và phát tán bào tử hiệu quả. Chỉ số tương đồng di truyền giữa các cặp quần thể dao động từ 0,9279 đến 0,9694. Kiểm chứng Mantel chỉ ra không có mối tương quan có ý nghĩa thống kê giữa khoảng cách di truyền và khoảng cách địa lí ($r = 0.269$; $P = 0.887$) chứng tỏ dòng gene di cư không bị ảnh hưởng bởi rào cản địa lí.

Nghiên cứu liên quan đến nấm nội cộng sinh, như các chủng nấm nội cộng sinh được phân lập từ Thạch tùng răng. Theo hướng này, Qi et al. (2019) đã phân lập được 27 chủng nấm nội cộng sinh, trong đó các chủng ưu thế là chi *Collectotrichum* thuộc họ Glomerellaceae và các chủng này có nhiều ở thân và lá, có ít ở rễ. Một hướng nghiên cứu khác là nghiên cứu các sản phẩm phân lập từ môi trường nuôi cấy nấm nội cộng sinh với Thạch tùng răng. Ví dụ, khi nghiên cứu các sản phẩm phân lập từ môi trường nuôi cấy nấm *Penicillium chrysogenum* MT-12 (một loại nấm nội cộng sinh với Thạch tùng răng), Qi et al. (2017) đã phân lập được 8 chrysogenolide mới và 7 meroterpenoid có nguồn gốc từ axit 3,5-dimethylorsellinic đã biết; cấu trúc của các hợp chất mới đã được mô tả nhờ dữ liệu quang phổ và đo phổ.

Nghiên cứu và đánh giá sản lượng tài nguyên: theo hướng này, chủ yếu do các tác giả người Trung Quốc thực hiện. Ví dụ, kết quả đánh giá tài nguyên Thạch tùng răng của tỉnh Hồ Bắc vào năm 2010 chỉ ra rằng tổng trữ lượng khoảng 350 tấn, tổng lượng thu hoạch hàng năm có thể chấp nhận được là 17,5 tấn (Qin et al., 2010).

Nghiên cứu các biện pháp nhân giống: (Qin et al., 2009), đặc biệt là phương pháp nhân giống bằng truyền thể (Wang, 2011; Wang et al., 2011) hoặc nuôi cấy mô (Liu et al., 2016; Ma et al., 2015; Yang, 2008; Zhang et al., 2016); các vấn đề cần lưu ý liên quan đến mức độ che bóng, mật độ trồng, thời gian thu hoạch và phương pháp thu hoạch (Qin

et al., 2009) cũng như loại đất thích hợp để trồng (Bao et al., 2012) và nhu cầu về phân bón vi lượng và đa lượng của Thạch tùng răng (Li et al., 2005).

Ở Việt Nam

Số công trình nghiên cứu liên quan đến Thạch tùng răng ở Việt Nam còn rất ít và chỉ tập trung vào một số ít hướng nghiên cứu.

Nghiên cứu về đặc điểm hình thái: Đặc điểm hình thái của loài theo mô tả của Phạm Hoàng Hộ (2003, tr. 24) là cỏ ở đất, thân đứng, cao 8-20cm, đơn hay lưỡng phân 1-2 lần. Lá thon hẹp, vào $2-3 \times 0,4$ cm, tương đối mỏng, gân giữa rõ, bìa có răng không đều. Bào tử nang ở nách lá không khác lá thường, hình thận, màu vàng tươi. Mô tả của Phạm Hoàng Hộ (2003, tr.24) tương tự với kết quả nghiên cứu đặc điểm hình thái của Thạch tùng răng phân bố ở Quảng Trị do các tác giả Trần Mạnh Đạt và Nguyễn Tân Hiếu (2019) thực hiện. Đó là, cây trưởng thành có chiều cao từ 11,89 – 14,25cm, đường kính bình quân 1,80mm, túi bào tử có dạng hình thận, màu vàng tươi. Lá có hình dạng lưỡi mác, chiều dài 1,84 – 2,57cm, chiều rộng 0,37 – 0,41cm, mép lá có răng cưa.

Nghiên cứu về đặc điểm sinh cảnh vùng phân bố: Khi nghiên cứu đặc điểm phân bố của Thạch tùng răng tại Khu bảo tồn thiên nhiên Bắc Hướng Hóa, tỉnh Quảng Trị, các tác giả Trần Mạnh Đạt & Nguyễn Trung Hiếu (2019) chỉ ra rằng loài cây này phân bố chủ yếu ở vùng ven khe suối, sườn núi với độ dốc $< 30^\circ$, độ tàn che 70 - 80%, thuộc đai cao địa hình 1.400 – 1.500m so với mặt nước biển ở các khu vực chân động Pa Thiên, núi Voi Mẹp (xã Hướng Sơn) và núi La Rường (xã Hướng Linh) của tỉnh Quảng Trị.

Nghiên cứu về đa dạng di truyền

Các tác giả Huong et al. (2018) đã sử dụng kỹ thuật RAPD để nghiên cứu tính đa dạng di truyền của 8 tiểu quần thể thuộc 2 quần thể Thạch tùng răng Việt Nam, một quần thể phân bố ở phía Bắc và một quần thể phân bố ở phía Nam. Kết quả cho thấy tỉ lệ band đa hình *PPB* của tổng thể taxon nghiên cứu là 62,87%. Sơ đồ dạng cây thể hiện mối quan hệ di truyền giữa 2 quần thể được xây dựng dựa trên kiểu phân nhóm UPGMA cho thấy 5 quần thể nhỏ ở phía Bắc và 3 quần thể nhỏ ở phía Nam xác lập thành 2 nhóm tương ứng với vị trí địa lí của chúng. Tuy nhiên, đối với mỗi tiểu quần thể, các tác giả chỉ thu 1 mẫu và tổng số mẫu của nghiên cứu là 8. Bên cạnh đó, ngoài chỉ số *PPB*, các chỉ số khác liên quan đến đa dạng di truyền quần thể không được công bố.

Tác giả Phạm Thị Hạnh (2016) đã sử dụng kỹ thuật RAPD để nghiên cứu tính đa dạng di truyền của 8 mẫu Thạch tùng răng (trong đó 5 mẫu thu tại Sapa và 3 mẫu thu tại Lâm Đồng). Kết quả nghiên cứu cho thấy hệ số tương đồng di truyền của các mẫu tương đối gần nhau, dao động từ 0,71 đến 0,89; được chia thành 2 nhóm (nhóm ở Sapa và nhóm ở Lâm Đồng).

Nghiên cứu liên quan đến nấm nội cộng sinh: Khi nghiên cứu khả năng sinh hoạt tính kháng khuẩn của vi nấm nội sinh cây Thạch tùng răng phân bố tại Lâm Đồng - Việt Nam, Lê Thị Minh Thanh et al. (2019) đã sàng lọc khả năng sinh tổng hợp enzyme β -galactosidase từ 45 chủng vi nấm nội sinh phân lập từ cây này. Kết quả tuyển chọn được 2 chủng có khả năng tổng hợp β -galactosidase, trong đó chủng TĐL28.1 có hoạt tính enzyme đạt 1,92 IU/ml cao hơn chủng TĐL5v (0,36 IU/ml). Hai chủng đã được định danh là *Aspergillus niger* TĐL28.1 và *Fungal sp.* Tsp5v. Ngoài ra, còn có nghiên cứu theo hướng nâng cao khả năng sinh tổng hợp HupA của chủng vi nấm nội cộng sinh *Penicillium sp.* LĐL4.4. từ cây Thạch tùng răng (Hoàng Thị Hồng Anh, 2019).

Nghiên cứu các biện pháp nhân giống: Khi nghiên cứu ảnh hưởng của môi trường khoáng và chất kháng vi sinh vật trong nhân giống in vitro Thạch tùng răng, Phan Xuân Bình Minh et al. (2019) chỉ ra rằng khi sử dụng môi trường khoáng MS2 (gồm MS + 0,3 mg/l BAP + 0,01 mg/l IBA) có bổ sung hỗn hợp các chất kháng vi sinh vật gồm: 0,5 mg/l malachite xanh và 100 ml/l kháng sinh AAS (gồm 30 mg/l penicillin, 50 mg/l streptomycin và 125 μ g/l amphotericin B) cho tỷ lệ mẫu đạt yêu cầu cao nhất 56,67% sau 30 ngày nuôi cấy, chồi bắt đầu phân nhánh. Từ các mẫu ban đầu tiếp tục cấy chuyển sang môi trường MS1, sau 60 ngày nuôi cấy tỷ lệ mẫu phân nhánh đạt 34,11%, tỷ lệ mẫu ra rễ đạt 19,67% và sau 6 tháng nuôi cấy có hệ số nhân chồi là 3,48 và tỷ lệ cây ra rễ là 53,12%. Nguyên liệu nuôi cấy là chồi ngọn chưa phân nhánh được khử trùng bề mặt mẫu bằng cách ngâm trong dung dịch NaOCl 3% trong 30 phút, sau đó tiếp tục xử lý với dung dịch H₂O₂ 30% trong 7 phút.

Qua tìm hiểu về công trình nghiên cứu về Thạch tùng răng, các kết quả chủ yếu tập trung nhiều nhất là hướng liên quan đến nguồn gốc, cấu trúc, tính chất hóa học, dược học, độc học và phương pháp tách chiết Huperzine nói riêng và lycopodium alkaloid nói chung. Các công trình nghiên cứu liên quan đến đặc điểm sinh học, sinh thái học cá thể, sinh thái học quần thể, di truyền học quần thể cũng được nhiều tác giả quan tâm. Tuy

nhiên các nghiên cứu liên quan đến sự thay đổi các đặc điểm về cơ quan sinh dưỡng, cơ quan sinh sản và di truyền dưới ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu theo vị trí phân bố dọc vĩ tuyến cũng như phân tích sự biến động này trong mối tương quan với các điều kiện khí hậu chưa được quan tâm, đặc biệt là ở Việt Nam.

1.6. Điều kiện khí hậu của khu vực phân bố Thạch tùng răng ở Việt Nam

Các quần thể nghiên cứu có khu vực phân bố tại Vườn Quốc gia Hoàng Liên (Quần thể Hoàng Liên); Vườn Quốc gia Bạch Mã (Quần thể Bạch Mã); Khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh (Quần thể Ngọc Linh) và Vườn Quốc gia Bidoup (Quần thể Bidoup).

Quần thể Hoàng Liên phân bố tại vườn quốc gia Hoàng Liên nằm ở phía Tây Bắc dãy núi Hoàng Liên, có độ cao trên 1.000m, sườn núi rất dốc. Khí hậu nhiệt đới gió mùa có mùa đông lạnh, mưa hè, thời kì khô từ 2,1 đến 3,0 tháng (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000).

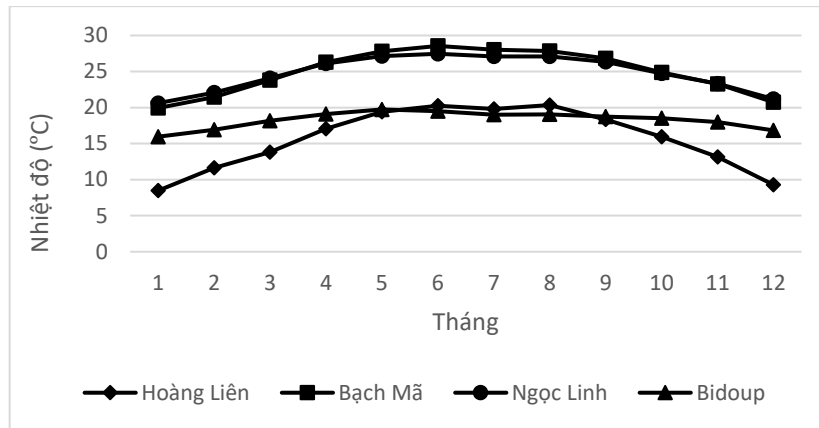
Quần thể Bạch Mã phân bố tại vườn Quốc gia Bạch Mã thuộc miền Trung Việt Nam, với kiểu rừng chính là rừng kín thường xanh nhiệt đới ở vùng có độ cao thấp và rừng á nhiệt đới thường xanh ở vùng có độ cao từ 900 đến 1450m (Tran Thien An & Ziegler, 2001). Khí hậu nhiệt đới gió mùa có mùa đông hơi lạnh, mưa hè – thu đông, không có tháng khô nào (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000).

Quần thể Ngọc Linh phân bố tại khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh nằm trên dãy Ngọc Linh, là dãy núi cao thứ hai của Việt Nam, sau dãy Hoàng Liên Sơn ở phía Bắc, độ cao 1.000 – 2.598m (Le Trong Trai et al., 1999). Kiểu khí hậu nhiệt đới gió mùa, mưa thu – đông, không có tháng khô nào (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000).

Quần thể Bidoup phân bố ở Bidoup-Núi Bà thuộc tỉnh Lâm Đồng. Kiểu rừng chính là rừng kín thường xanh mưa ẩm á nhiệt đới núi thấp (Nguyễn Trọng Bình, 2014). Khí hậu nhiệt đới gió mùa vùng núi, mưa hè, thời kì khô từ 2,1 đến 3,0 tháng (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000).

Đặc điểm nhiệt độ không khí

Đặc trưng thống kê nhiệt độ không khí trung bình theo tháng (°C) từ năm 2007 đến 2017 ở các khu vực nghiên cứu được dẫn ra ở phụ lục 1 và hình 1.4.



Hình 1.4. Biểu đồ biểu diễn biến trình nhiệt độ trung bình theo tháng (°C) ở khu vực phân bố các quần thể nghiên cứu

Kết quả phân tích phụ lục 1 và hình 1.4 chỉ ra rằng: Tại khu vực phân bố của quần thể Hoàng Liên, nhiệt độ không khí trung bình năm là 15,63°C, thấp nhất vào tháng 1 (8,48°C) và cao nhất vào tháng 8 (20,35°C). Trong 1 năm, nhiệt độ không khí gia tăng dần từ tháng 1 (8,48°C) và đạt cao nhất vào tháng 8 (20,35°C), sau đó giảm dần đến tháng 12 (9,3°C). Chênh lệch nhiệt độ không khí cao nhất và thấp nhất giữa các tháng trong năm là 11,87°C. Nhiệt độ không khí trung bình tháng cao nhất là 18,16°C, dao động từ 11°C (tháng 1) đến 20,90°C (tháng 5). Nhiệt độ không khí trung bình tháng thấp nhất là 13,31°C, dao động từ 4,40°C (tháng 1) đến 19°C (tháng 6). Trong 12 tháng, có 5 tháng liên tục xuất hiện nhiệt độ không khí thấp hơn nhiệt độ không khí trung bình năm, đó là các tháng 11, 12 năm trước (tương ứng 13,13 và 9,3°C) và 1, 2, 3 năm sau (tương ứng 8,48; 11,64 và 13,81°C). Biến động nhiệt độ không khí trung bình giữa các năm nhỏ (4,5%), còn giữa các tháng trong năm dao động từ 2,59% (tháng 7) đến 22,51% (tháng 1).

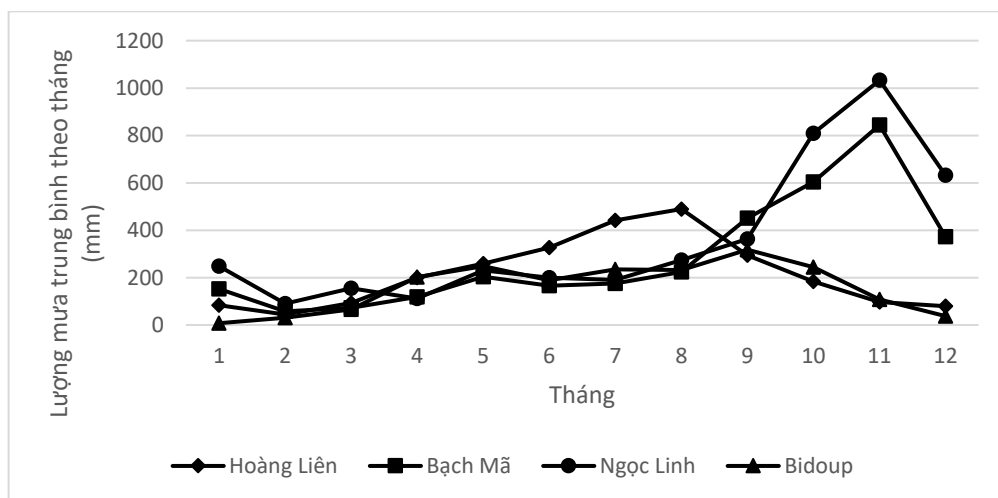
Tại khu vực phân bố của quần thể Bạch Mã, nhiệt độ không khí trung bình năm là 24,95°C, thấp nhất vào tháng 1 (19,94°C) và cao nhất vào tháng 6 (28,55°C). Trong 1 năm, nhiệt độ không khí gia tăng dần từ tháng 1 (19,94°C) và đạt cao nhất vào tháng 6 (28,55°C), sau đó giảm dần đến tháng 12 (20,75°C). Chênh lệch nhiệt độ không khí cao nhất và thấp nhất giữa các tháng trong năm là 8,61°C. Trong 12 tháng, có 6 tháng liên tục xuất hiện nhiệt độ không khí thấp hơn nhiệt độ không khí trung bình năm, đó là các tháng 10, 11, 12 năm trước (tương ứng 24,87; 23,27 và 20,75°C) và 1, 2, 3 năm sau (tương ứng 19,94; 21,43; 23,81°C). Biến động nhiệt độ không khí trung bình giữa các năm rất nhỏ (2,18%), còn giữa các tháng trong năm dao động từ 1,43% (tháng 7) đến 11,1% (tháng 2).

Tại khu vực phân bố của quần thể ở Ngọc Linh, nhiệt độ không khí trung bình năm là 24,77°C, thấp nhất vào tháng 1 (20,62°C) và cao nhất vào tháng 6 (27,46°C). Trong 1 năm, nhiệt độ không khí gia tăng dần từ tháng 1 (20,62°C) và đạt cao nhất vào tháng 6 (27,46°C), sau đó giảm dần đến tháng 12 (21,20°C). Chênh lệch nhiệt độ không khí cao nhất và thấp nhất giữa các tháng trong năm là 6,84°C. Trong 12 tháng, có 6 tháng liên tục xuất hiện nhiệt độ không khí thấp hơn nhiệt độ không khí trung bình năm, đó là các tháng 10, 11, 12 năm trước (tương ứng 24,76; 23,31 và 21,20°C) và 1, 2, 3 năm sau (tương ứng 20,62; 22,07; 24,09°C). Biến động nhiệt độ không khí trung bình giữa các năm rất nhỏ (1,97%), còn giữa các tháng trong năm dao động từ 1,85% (tháng 7) đến 7,3% (tháng 2).

Tại khu vực phân bố của quần thể Bidoup, nhiệt độ không khí trung bình năm là 18,30°C, thấp nhất vào tháng 1 (15,96°C) và cao nhất vào tháng 5 (19,74°C). Trong 1 năm, nhiệt độ không khí gia tăng dần từ tháng 1 (15,96°C) và đạt cao nhất vào tháng 5 (19,74°C), sau đó giảm dần đến tháng 12 (16,85°C). Chênh lệch nhiệt độ không khí cao nhất và thấp nhất giữa các tháng trong năm là 3,78°C. Trong 12 tháng, có 5 tháng liên tục xuất hiện nhiệt độ không khí thấp hơn nhiệt độ không khí trung bình năm, đó là các tháng 11, 12 năm trước (tương ứng 17,98 và 16,85°C) và 1, 2, 3 năm sau (tương ứng 15,96; 16,92 và 18,16°C). Biến động nhiệt độ không khí trung bình giữa các năm rất nhỏ (1,23%), còn giữa các tháng trong năm dao động từ 0,96% (tháng 7) đến 5,4% (tháng 2).

Đặc điểm mưa

Đặc trưng thống kê lượng mưa theo tháng (mm) của 12 tháng trong năm từ 2007 đến 2017 ở các khu vực nghiên cứu được dẫn ra ở phụ lục 2 và hình 1.5.



Hình 1.5. Biểu đồ biểu diễn lượng mưa trung bình theo tháng (mm) ở khu vực phân bố của quần thể nghiên cứu

Dẫn liệu từ phụ lục 2 và hình 1.5 chỉ ra rằng: tại khu vực phân bố của quần thể Hoàng Liên, tổng lượng mưa trung bình hàng năm là 2590,61mm/năm và lượng mưa trung bình hàng tháng là 216,07mm/ tháng; cao nhất là vào tháng 8 (489,18mm) và thấp nhất là vào tháng 2 (44,10mm). Mưa chủ yếu tập trung vào mùa hè (từ tháng 4 đến tháng 9) với tổng lượng mưa mùa hè đạt 2009,94mm (chiếm 78% tổng lượng mưa cả năm) và tổng lượng mưa mùa đông (từ tháng 10 năm trước đến tháng 3 năm sau) đạt 580,67mm (chiếm 22% tổng lượng mưa cả năm). Chênh lệch lượng mưa giữa tháng mưa nhiều nhất (tháng 8) và tháng mưa ít nhất (tháng 2) trong năm là 445,08mm. Biến động tổng lượng mưa trung bình (MAP) giữa các năm không đáng kể (8,62%). Biến động lượng mưa trung bình theo tháng giữa các năm rất lớn, từ 21,57% (tháng 6) đến 92,73% (tháng 12). Trong năm chỉ có 1 tháng khô xuất hiện vào tháng 2 (44,1mm), không có tháng hạn và tháng kiệt [tháng khô là tháng có $M < 50,0\text{mm}$, tháng hạn $M < 25,0\text{mm}$, tháng kiệt $M = 0\text{mm}$ (Nguyễn Văn Nhân, 2018)].

Tại khu vực phân bố của quần thể Bạch Mã, tổng lượng mưa trung bình hàng năm là 3094,39mm/năm và lượng mưa trung bình theo tháng là 268,25mm/tháng; cao nhất là vào tháng 11 (843,90mm) và thấp nhất là vào tháng 2 (57,48mm). Mưa chủ yếu tập trung vào mùa đông (từ tháng 10 năm trước đến tháng 3 năm sau) với tổng lượng mưa mùa đông đạt 2101,88mm (chiếm 61% tổng lượng mưa cả năm) và tổng lượng mưa mùa hè (từ tháng 4 đến tháng 9) đạt 1337,55mm (chiếm 39% tổng lượng mưa cả năm). Chênh lệch lượng mưa giữa tháng mưa nhiều nhất (tháng 11) và tháng mưa ít nhất (tháng 2) trong năm là 786,42mm. Tổng lượng mưa trung bình (MAP) giữa các năm có sự thay đổi (33,98%). Biến động lượng mưa trung bình theo tháng giữa các năm rất lớn, từ 33,74% (tháng 10) đến 97,95% (tháng 2). Trong năm không có tháng khô, tháng hạn và tháng kiệt.

Tại khu vực phân bố của quần thể Ngọc Linh, tổng lượng mưa trung bình hàng năm là 4334,95mm/năm và lượng mưa trung bình theo tháng là 361,25mm/tháng; cao nhất là vào tháng 11 (1032,82mm) và thấp nhất là vào tháng 2 (90mm). Mưa chủ yếu tập trung vào mùa đông (từ tháng 10 năm trước đến tháng 3 năm sau) với tổng lượng mưa mùa đông đạt 2966,91mm (chiếm 68% tổng lượng mưa cả năm) và tổng lượng mưa mùa hè (từ tháng 4 đến tháng 9) đạt 1368,05mm (chiếm 32% tổng lượng mưa cả năm). Chênh lệch lượng mưa giữa tháng mưa nhiều nhất (tháng 11) và tháng mưa ít nhất (tháng 2) trong năm là 942,82mm. Tổng lượng mưa trung bình giữa các năm có sự thay đổi

(27,13%). Biến động lượng mưa trung bình theo tháng giữa các năm rất lớn, từ 39,79% (tháng 8) đến 124,12% (tháng 2). Trong năm không có tháng khô, tháng hạn và tháng kiệt.

Tại khu vực phân bố của quần thể Bidoup, tổng lượng mưa trung bình hàng năm là 1915,84mm/năm và lượng mưa trung bình theo tháng là 159,65mm/tháng; cao nhất là vào tháng 9 (317,68mm) và thấp nhất là vào tháng 1 (7,38mm). Mưa chủ yếu tập trung vào mùa hè (từ tháng 4 đến tháng 9) với tổng lượng mưa mùa hè đạt 1423,35mm (chiếm 74% tổng lượng mưa cả năm) và tổng lượng mưa mùa đông (từ tháng 10 năm trước đến tháng 3 năm sau) đạt 492,48mm (chiếm 26% tổng lượng mưa cả năm). Chênh lệch lượng mưa giữa tháng mưa nhiều nhất (tháng 9) và tháng mưa ít nhất (tháng 1) trong năm là 310,30mm. Tổng lượng mưa trung bình giữa các năm thay đổi không đáng kể (9,40%). Biến động lượng mưa trung bình theo tháng giữa các năm rất lớn, từ 15,33% (tháng 7) đến 138,52% (tháng 12). Nhìn chung, trong giai đoạn 11 năm (từ 2007 đến 2017), trong năm có 2 tháng khô (tháng 2 và tháng 12 với lượng mưa trung bình theo tháng có giá trị lần lượt là 30,02 và 36,90mm), 1 tháng hạn (tháng 1 với $M = 7,38\text{mm}$) và không có tháng kiệt. Tuy nhiên, trong giai đoạn này, có một số năm có từ 2 đến 3 tháng (từ tháng 12 năm trước đến tháng 2 năm sau) có lượng mưa trung bình theo tháng nhỏ hơn 5mm, đó là các năm 2007, 2009, 2010, 2011, 2013 – 2016.

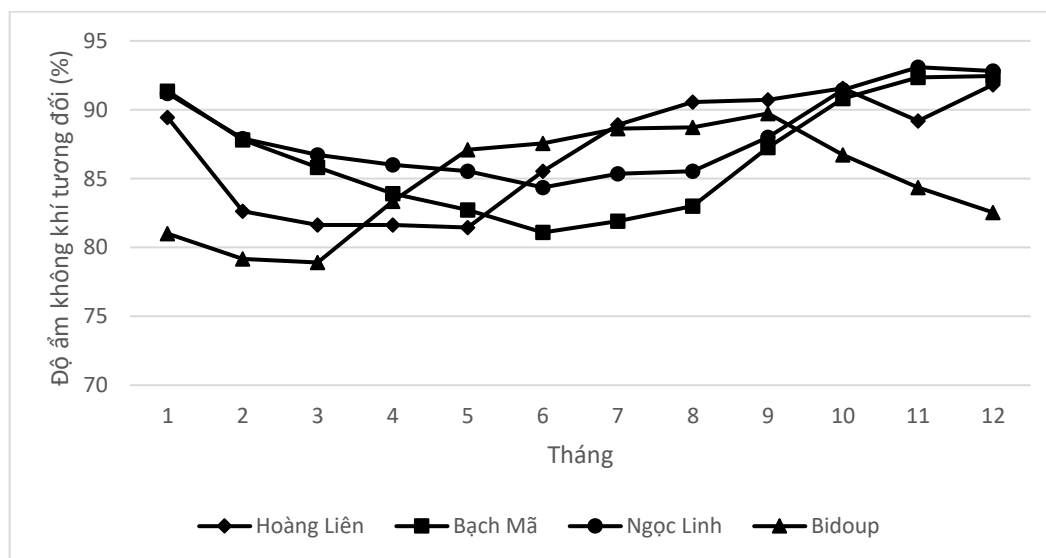
Kết quả phân tích đặc điểm nhiệt độ và lượng mưa trong 11 năm (2005 – 2017) (Phụ lục 2) và đối chiếu với tiêu chí phân loại khí hậu theo Köppen (1936) (dẫn theo Peel et al., 2007) (Bảng 1.1) cho thấy, khí hậu tại khu vực phân bố của quần thể Thạch tùng rừng ở Hoàng Liên và ở Bidoup thuộc kiểu khí hậu ôn đới với mùa đông khô; ở Bạch Mã thuộc kiểu khí hậu nhiệt đới gió mùa; ở Ngọc Linh thuộc kiểu khí hậu rừng mưa nhiệt đới.

Bảng 1.1. Đặc trưng khí hậu tại khu vực phân bố của các quần thể nghiên cứu theo tiêu chuẩn phân loại khí hậu Köppen¹

| Đặc điểm ² | | Đặc trưng khí hậu tại khu vực phân bố của các quần thể nghiên cứu | | | |
|--|--|---|---|--|---|
| Nhóm | Kiểu | Hoàng Liên | Bạch Mã | Ngọc Linh | Bidoup |
| Khí hậu nhiệt đới (A) $T_{\text{cold}} \geq 18$ | Rừng mưa nhiệt đới (Af) $P_{\text{dry}} \geq 60$ | | | $T_{\text{cold}} = 20,62$ $P_{\text{dry}} = 90,0$ | |
| | Nhiệt đới gió mùa (Am) ³ | | $T_{\text{cold}} = 19,94$ $P_{\text{dry}} = 57,48^4$ | | |
| Khí hậu ôn đới (C) $T_{\text{hot}} > 10$ & $0 < T_{\text{cold}} < 18$ | Ôn đới đông khô (Cw) $P_{\text{wdry}} < P_{\text{swet}}/10$ | $T_{\text{hot}} = 20,35$ $T_{\text{cold}} = 8,48$ $P_{\text{wdry}} = 44,10$ $P_{\text{swet}}/10 = 48,92$ | | | $T_{\text{hot}} = 19,74$ $T_{\text{cold}} = 15,96$ $P_{\text{wdry}} = 7,38$ $P_{\text{swet}}/10 = 31,77$ |

Đặc điểm độ ẩm không khí

Đặc trưng thống kê độ ẩm không khí theo tháng (%) của 12 tháng trong năm từ 2007 đến 2017 tại khu vực phân bố của các quần thể nghiên cứu được trình bày ở phụ lục 3 và hình 1.6.



Hình 1.6. Biểu đồ biểu diễn độ ẩm không khí theo tháng (%) ở khu vực phân bố của 4 quần thể nghiên cứu

¹ Tiêu chuẩn phân loại khí hậu Köppen được dẫn theo Peel et al. (2007)

² MAP = trung bình tổng lượng mưa hàng năm, T_{hot} = nhiệt độ của tháng nóng nhất trong năm, T_{cold} = nhiệt độ của tháng lạnh nhất trong năm, P_{dry} = lượng mưa của tháng khô nhất trong năm, P_{wdry} = lượng mưa của tháng khô nhất vào mùa đông, P_{swet} = lượng mưa của tháng ẩm ướt nhất vào mùa hè. Mùa hè (hoặc mùa đông) được định nghĩa là giai đoạn 6 tháng ẩm hơn (hoặc lạnh hơn) của 2 giai đoạn: từ tháng 10 năm trước đến tháng 3 năm sau và từ tháng 4 đến tháng 9

³ Trừ Af & $P_{\text{dry}} \geq 100 - \text{MAP}/25$

⁴ $100 - \text{MAP}/25 = -23,78$

Dẫn liệu từ phụ lục 3 và hình 1.6 chỉ ra rằng: Tại khu vực phân bố của quần thể Thạch tùng răng ở Hoàng Liên, độ ẩm không khí trung bình năm là 87,09%; cao nhất vào năm 2011 (92,58%), thấp nhất là năm 2016 (82,57%). Độ ẩm không khí trung bình theo tháng thấp nhất là 81,45% (tháng 5) và cao nhất là 91,82% (tháng 12); chênh lệch 10,37%. Trong năm, độ ẩm không khí giảm dần từ tháng 1 (89,45%) đến tháng 5 (81,45%) và tăng dần để đạt mức cao nhất vào tháng 12 (91,82%). Dao động độ ẩm không khí trung bình giữa các năm không lớn (2,87%); hệ số biến thiên về độ ẩm không khí theo tháng giữa các năm không đáng kể, thấp nhất là tháng 7 (2,64%) và cao nhất là tháng 2 (8,41%). Trong năm có 5 tháng liên tục (từ tháng 2 đến tháng 6) có độ ẩm không khí thấp hơn giá trị trung bình năm.

Tại khu vực phân bố của quần thể Thạch tùng răng ở Bạch Mã, độ ẩm không khí trung bình năm là 86,73%; cao nhất rơi vào năm 2011 (88,50%), thấp nhất là năm 2015 (85%). Độ ẩm không khí trung bình theo tháng thấp nhất là 81,09% (tháng 6) và cao nhất là 92,45% (tháng 12); chênh lệch 11,36%. Trong năm, độ ẩm không khí giảm dần từ tháng 1 (91,36%) đến tháng 6 (81,09%) và tăng dần để đạt mức cao nhất vào tháng 12 (92,45%). Dao động độ ẩm không khí trung bình giữa các năm không lớn (1,36%); hệ số biến thiên về độ ẩm không khí theo tháng giữa các năm không đáng kể, thấp nhất là tháng 11 (1,76%) và cao nhất là tháng 2 (4,13%). Trong năm có 6 tháng liên tục (từ tháng 3 đến tháng 8) có độ ẩm không khí thấp hơn giá trị trung bình năm.

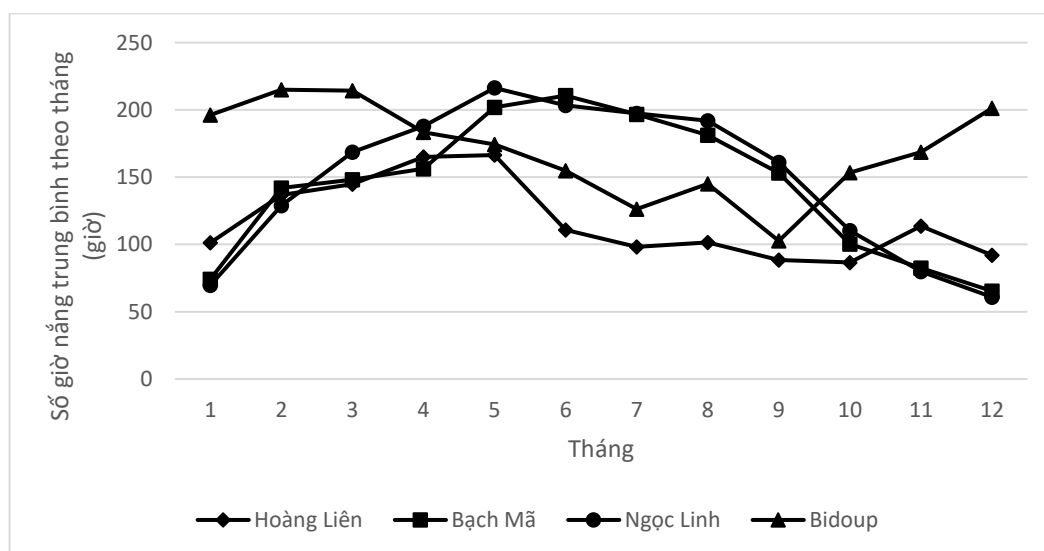
Tại khu vực phân bố của quần thể Thạch tùng răng ở Ngọc Linh, độ ẩm không khí trung bình năm là 88,27%; cao nhất rơi vào năm 2011 (92%), thấp nhất là năm 2014 (86%). Độ ẩm không khí trung bình theo tháng thấp nhất là 84,36% (tháng 6) và cao nhất là 93,09% (tháng 11); chênh lệch 8,73%. Trong năm, độ ẩm không khí giảm dần từ tháng 1 (91,18%) đến tháng 6 (84,36%) và tăng dần đến tháng 12 (92,82%). Dao động độ ẩm không khí trung bình giữa các năm không lớn (1,69%); hệ số biến thiên về độ ẩm không khí theo tháng giữa các năm không đáng kể, thấp nhất là tháng 7 (1,2%) và cao nhất là tháng 2 (3,82%). Trong năm có 8 tháng liên tục (từ tháng 2 đến tháng 9) có độ ẩm không khí thấp hơn giá trị trung bình năm.

Tại khu vực phân bố của quần thể Thạch tùng răng ở Bidoup, độ ẩm không khí trung bình năm là 84,82%; cao nhất rơi vào năm 2008 (86,83%), thấp nhất là năm 2014 (80%). Độ ẩm không khí trung bình theo tháng thấp nhất là 78,91% (tháng 3) và cao

nhất là 89,73% (tháng 9); chênh lệch 10,82%. Trong năm, độ ẩm không khí giảm dần từ tháng 1 (81%) đến tháng 3 (78,91%) và tăng dần đến mức cao nhất vào tháng 9 (89,73%), sau đó giảm xuống mức 82,55% vào tháng 12. Dao động độ ẩm không khí trung bình giữa các năm không lớn (2,24%); hệ số biến thiên về độ ẩm không khí theo tháng giữa các năm không đáng kể, thấp nhất là tháng 6 (1,07%) và cao nhất là tháng 2 (5,47%). Trong năm có 5 tháng liên tục có độ ẩm không khí thấp hơn giá trị trung bình năm, đó là các tháng từ tháng 11, 12 năm trước đến tháng 1, 2, 3 năm sau.

Đặc điểm số giờ nắng

Đặc điểm số giờ nắng của 12 tháng trong năm từ 2007 – 2017 tại khu vực phân bố của các quần thể nghiên cứu được trình bày ở phụ lục 4 và hình 1.7.



Hình 1.7. Biểu đồ biểu diễn số giờ nắng theo tháng (giờ) ở khu vực phân bố của quần thể nghiên cứu

Dẫn liệu từ phụ lục 4 và hình 1.7 chỉ ra rằng: tại khu vực phân bố của quần thể Hoàng Liên, tổng số giờ nắng trung bình là 1405,91 giờ, cao nhất rơi vào năm 2015 (1678 giờ) và thấp nhất rơi vào năm 2011 (911 giờ). Số giờ nắng trung bình theo tháng là 117,16 giờ, cao nhất vào tháng 5 (166,45 giờ), thấp nhất vào tháng 10 (86,64 giờ). Chênh lệch số giờ nắng giữa tháng nhiều nắng (tháng 5; 166,45 giờ) và tháng ít nắng (tháng 10; 86,64 giờ) là 79,82 giờ. Biến động số giờ nắng giữa các năm không đáng kể (14,99%); hệ số biến thiên về số giờ nắng theo tháng thấp nhất là vào tháng 12 (19,3%) và cao nhất là vào tháng 1 (48,55%). Trong năm, số giờ nắng tăng dần từ tháng 1 (101,36 giờ) đến tháng 5 (166,45 giờ) và giảm dần cho đến tháng 12 (92 giờ).

Tại khu vực phân bố của quần thể Bạch Mã, tổng số giờ nắng trung bình là 1712,45 giờ, cao nhất rơi vào năm 2015 (2121 giờ) và thấp nhất rơi vào năm 2011 (1346 giờ). Số giờ nắng trung bình theo tháng là 142,7 giờ, cao nhất vào tháng 6 (210,64 giờ), thấp nhất vào tháng 12 (65,36 giờ). Chênh lệch số giờ nắng giữa tháng nhiều nắng (tháng 6; 210,64 giờ) và tháng ít nắng (tháng 12; 65,36 giờ) là 145,27 giờ. Biến động số giờ nắng giữa các năm không đáng kể (11,96%); hệ số biến thiên về số giờ nắng theo tháng thấp nhất là vào tháng 6 (12,58%) và cao nhất là vào tháng 12 (82,37%). Trong năm, số giờ nắng tăng dần từ tháng 1 (74,18 giờ) đến tháng 6 (210,64 giờ) và giảm dần cho đến tháng 12 (65,36 giờ).

Tại khu vực phân bố của quần thể Ngọc Linh, tổng số giờ nắng trung bình là 1776,27 giờ, cao nhất rơi vào năm 2015 (2176 giờ) và thấp nhất rơi vào năm 2011 (1457 giờ). Số giờ nắng trung bình theo tháng là 148,02 giờ, cao nhất vào tháng 5 (216,36 giờ), thấp nhất vào tháng 12 (60,91 giờ). Chênh lệch số giờ nắng giữa tháng nhiều nắng (tháng 5; 216,36 giờ) và tháng ít nắng (tháng 12; 60,91 giờ) là 155,45 giờ. Biến động số giờ nắng giữa các năm không đáng kể (11,44%); hệ số biến thiên về số giờ nắng theo tháng thấp nhất là vào tháng 6 (11,64%) và cao nhất là vào tháng 12 (72,92%). Trong năm, số giờ nắng tăng dần từ tháng 1 (69,64 giờ) đến tháng 5 (216,36 giờ) và giảm dần cho đến tháng 12 (60,91 giờ).

Tại khu vực phân bố của quần thể Bidoup, tổng số giờ nắng trung bình là 2035,45 giờ, cao nhất rơi vào năm 2015 (2244 giờ) và thấp nhất rơi vào năm 2017 (1908 giờ). Số giờ nắng trung bình theo tháng là 169,62 giờ, cao nhất vào tháng 2 (215,05 giờ), thấp nhất vào tháng 9 (102,65 giờ). Chênh lệch số giờ nắng giữa tháng nhiều nắng (tháng 2; 215,05 giờ) và tháng ít nắng (tháng 9; 102,65 giờ) là 112,4 giờ. Biến động số giờ nắng giữa các năm không đáng kể (5,22%); hệ số biến thiên về số giờ nắng theo tháng thấp nhất là vào tháng 5 (10,55%) và cao nhất là vào tháng 9 (25,12%). Trong năm, số giờ nắng tăng dần từ tháng 9 năm trước (102,65 giờ) đến tháng 2 năm sau (215,05 giờ), sau đó giảm dần cho đến tháng 9.

Ghi nhận sinh thái trong quá trình điều tra thực địa chỉ ra rằng điều kiện ẩm trong rừng có Thạch tùng răng phân bố cao hơn bên ngoài khoảng 15%, nhiệt độ thấp hơn bên ngoài 1 – 2°C hoặc tương đương nhiệt độ bên ngoài (vào mùa đông đối với quần thể

Hoàng Liên). Thạch tùng rừng mọc dưới tán rừng có độ che phủ cao trong điều kiện ánh sáng tán xạ (Wang et al., 2008).

Bàn luận về những vấn đề tổng quan.

Qua tổng quan các tài liệu nghiên cứu trong nước và nước ngoài về ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến hình thái và đa dạng di truyền quần thể ở thực vật chỉ ra rằng: hiện nay, trong điều kiện biến đổi khí hậu toàn cầu, để duy trì được vùng phân bố hiện có, các quần thể thực vật cần tiến hóa thích nghi hoặc chống chịu nhờ mềm dẻo kiểu hình để phù hợp với điều kiện môi trường. Trong đó, tính mềm dẻo về kiểu hình (đặc biệt là tính mềm dẻo của các tính trạng có liên quan đến tính thích nghi) có vai trò quan trọng trong phản ứng tức thời với biến đổi khí hậu cũng như quyết định sự tồn tại của các quần thể trong tương lai thông qua việc duy trì biến dị di truyền.

Tính mềm dẻo về kiểu hình là biểu hiện của những phản ứng của thực vật trước những thay đổi của môi trường. Trong số các nhân tố của môi trường, khí hậu là một kiểu tác nhân chọn lọc chính trên phạm vi không gian rộng lớn ở thực vật và sai dị về hình thái cũng có thể được thúc đẩy nhờ chọn lọc tự nhiên thông qua biến động của các nhân tố khí hậu. Do đó, các đặc điểm hình thái thường được đánh giá trong mối tương quan với các nhân tố khí hậu như nhiệt độ không khí, số giờ chiếu sáng, lượng mưa và độ ẩm không khí. Theo hướng nghiên cứu này, các đặc điểm hình thái thường được sử dụng để phân tích là đặc điểm hình thái lá (hình thái ngoài và hình thái giải phẫu), đặc điểm yếu tố dẫn truyền, đặc điểm cấu trúc sinh sản như bào tử/ hạt phấn, ...

Ngoài ra, các nhân tố khí hậu còn tác động đến đa dạng di truyền quần thể các loài. Kết quả việc phân tích mối tương quan giữa các nhân tố khí hậu giúp xác định nhân tố có vai trò thúc đẩy đa dạng di truyền và nhân tố khống chế đa dạng di truyền cũng như chỉ ra hướng di cư và vùng sinh thái có khả năng thích nghi của loài trong điều kiện biến đổi khí hậu.

Các chỉ số dùng để phân tích đa dạng di truyền của quần thể là chỉ số đa dạng gene hay mức độ dị hợp trung bình H_e ; Chỉ số Shannon I và tỉ lệ band đa hình PPB . Các chỉ số dùng để phân tích cấu trúc di truyền của tập hợp quần thể nghiên cứu gồm chỉ số biệt hóa di truyền G_{ST} , khoảng cách di truyền D và chỉ số dòng di cư N_m giữa các tập hợp mẫu.

Xu hướng nghiên cứu đa dạng di truyền hiện nay là sử dụng kết hợp 2 – 3 chỉ thị di truyền nhằm phản ánh gần với thực tế hơn so với việc sử dụng các dữ liệu hình thành từ một kỹ thuật đơn lẻ, trong đó kỹ thuật nhắm vào gen đích SCoT là kỹ thuật thường được dùng để kết hợp với 1 hoặc 2 kỹ thuật chỉ thị DNA khuếch đại ngẫu nhiên.

Kết quả tổng quan tình hình nghiên cứu về Thạch tùng răng chỉ ra rằng Thạch tùng răng là cỏ ở đất, đơn hay lưỡng phân 1-2 lần, thân đứng, cao 8 – 20cm, đường kính bình quân 1,80mm. Lá dạng mũi mác, mép có răng cưa, chiều dài 1,84 – 2,57cm, chiều rộng 0,37 – 0,41cm. Túi bào tử nang ở nách lá không khác lá thường, hình thận, màu vàng tươi (Phạm Hoàng Hộ, 2003, tr. 24; Trần Mạnh Đạt & Nguyễn Tân Hiếu, 2019). Ranh giới tăng trưởng hàng năm của Thạch tùng răng được xác định thông qua lớp chén truyền thể và chén truyền thể cũng như túi bào tử là dấu hiệu của cây trưởng thành (Wang et al., 2011).

Mặc dù Thạch tùng răng phân bố rất rộng nhưng chưa có nghiên cứu nào liên quan đến sự thay đổi các đặc điểm về cơ quan sinh dưỡng, cơ quan sinh sản và di truyền theo vị trí phân bố dọc lát cắt vĩ tuyến cũng như chưa có nghiên cứu nào phân tích sự biến động này trong mối tương quan với các điều kiện khí hậu tại khu phân bố.

Các nghiên cứu về đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng bằng các kỹ thuật chỉ thị được sử dụng phổ biến là AFLP (Ji et al., 2014; Zhang et al., 2011) ở Trung Quốc; sử dụng chỉ thị RAPD ở Việt Nam, nhưng cỡ mẫu rất nhỏ (8 mẫu) và chỉ tiến hành đánh giá đa dạng di truyền của 2 quần thể (1 quần thể xa nhất về phía Bắc và 1 quần thể xa nhất về phía Nam trong dải phân bố của loài Thạch tùng răng), đa dạng di truyền chỉ được đánh giá dựa trên chỉ số tỉ lệ band đa hình *PPB* (Ho Thi Huong et al., 2018; Phạm Thị Hạnh, 2016). Tuy nhiên chưa có nghiên cứu nào sử dụng kỹ thuật ISSR hoặc SCoT hoặc sử dụng kết hợp từ 2 kỹ thuật trở lên, đặc biệt là phân tích mối tương quan giữa đa dạng di truyền với các nhân tố khí hậu.

Chỉ có 2 nghiên cứu về đa dạng di truyền loài Thạch tùng răng ở Việt Nam.

Từ đó cho thấy, nghiên cứu ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến đặc điểm hình thái ngoài cũng như hình thái giải phẫu, đa dạng di truyền của loài Thạch tùng răng ở Việt Nam chưa được thực hiện.

Chương 2. NỘI DUNG VÀ PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU

2.1. Nội dung nghiên cứu

1. Đặc điểm hình thái ngoài của Thạch tùng răng và ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu;
2. Đặc điểm hình thái giải phẫu của Thạch tùng răng và ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu;
3. Đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng phân bố tại Việt Nam.

2.2. Phương pháp nghiên cứu

2.2.1. Thu thập, kế thừa và tổng hợp tư liệu

Kế thừa một số thông tin, tư liệu, tài liệu tham khảo và các công trình nghiên cứu trong và ngoài nước có liên quan đến đối tượng và nội dung nghiên cứu.

2.2.2. Điều tra, thu thập mẫu

Phương pháp điều tra tri thức dân gian: Sử dụng hình ảnh, mẫu thật để điều tra tri thức bản địa nhằm xác định chính xác định địa điểm có loài phân bố để phục vụ cho việc thu mẫu, với mục tiêu rút ngắn thời gian nghiên cứu. *Khu vực nghiên cứu đặc điểm hình thái:* Kết quả điều tra tri thức dân gian cho thấy, ở Việt Nam, Thạch tùng răng chỉ phân bố ở vùng núi cao từ 1.000m trở lên và thường gặp ở Hoàng Liên Sơn (Lào Cai), Ngọc Linh (Quảng Nam), Bidoup (Lâm Đồng). Ngoài ra, kết quả phân tích sơ bộ đặc điểm khí hậu tại 3 khu vực này cho thấy chúng có thể đại diện cho các khu vực có chế độ nhiệt và chế độ mưa khác nhau: Lào Cai có nhiệt độ thấp, mức dao động nhiệt độ giữa các tháng trong năm lớn, Quảng Nam có nhiệt độ cao, mức dao động nhiệt độ giữa các tháng trong năm không cao, Lâm Đồng có nhiệt độ ôn hòa, mức dao động nhiệt độ giữa các tháng trong năm không đáng kể; Lâm Đồng và Lào Cai có chế độ mưa hè, Quảng Nam có chế độ mưa thu – đông. Bên cạnh đó, do đặc điểm vị trí địa lí, việc lựa chọn 3 khu vực này để thu mẫu phân tích sai dị kiểu hình của Thạch tùng răng dọc theo các vĩ tuyến của khu vực phân bố.

Khu vực nghiên cứu đa dạng di truyền: Theo thông tin được công bố tại trang Cơ sở thông tin đa dạng sinh học toàn cầu (gbif.org), Thạch tùng răng còn được bắt gặp tại Bạch Mã (Thừa Thiên Huế). Đây là khu vực rất gần Ngọc Linh (Quảng Nam) và có biến trình về nhiệt độ và lượng mưa trong năm tương tự (hình 1.4 và hình 1.5). Do đó việc

lựa chọn khu vực nghiên cứu đa dạng di truyền gồm 4 khu vực (bổ sung khu Bạch Mã bên cạnh 3 khu vực thu mẫu nghiên cứu hình thái) nhằm phân tích đa dạng di truyền các quần thể Thạch tùng rừng dọc theo vĩ tuyến của khu vực phân bố và so sánh tính đa dạng di truyền giữa hai quần thể gần nhau về vị trí địa lý (Bạch Mã và Ngọc Linh).

Xuất phát từ những nguyên nhân được phân tích ở trên, tiến hành thu mẫu Thạch tùng rừng ở các quần thể phân bố tại các khu Bảo tồn thiên nhiên từ Bắc vào Nam của Việt Nam, bao gồm: Vườn Quốc gia Hoàng Liên (tỉnh Lào Cai), Vườn Quốc gia Bạch Mã (tỉnh Thừa Thiên Huế), Khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh (nằm giữa tỉnh Quảng Nam và tỉnh KonTum) và Vườn Quốc gia Bidoup (tỉnh Lâm Đồng). Địa điểm thu mẫu được thể hiện ở bảng 2.1 và hình 2.1.

Bảng 2.1. Địa điểm thu mẫu Thạch tùng rừng

| STT | Khu vực thu mẫu | Tọa độ | Độ cao | Điều kiện sinh thái nơi thu mẫu |
|-----|----------------------------------|-------------------------------|--------|---|
| 1 | Hoàng Liên (Lào Cai) | 22°24'32.2"B 103°50'20.1"Đ | 1850m | Cây sống ở các hốc đá ven suối, nhiều mùn, ánh sáng tán xạ, độ ẩm cao, rừng ít bị tác động |
| 2 | Bạch Mã (Thừa Thiên Huế) | 16°10'0"B 107°48'0"Đ | 1000m | Cây sống ở nơi tương đối bằng phẳng, lớp thảm mục mỏng, nhiều mùn, ánh sáng tán xạ, độ ẩm cao, rừng ít bị tác động |
| 3 | Ngọc Linh (Quảng Nam) | 15°04'17.9"B 107°58'26.3"Đ | 1650m | Cây sống ở nơi tương đối bằng phẳng, lớp thảm mục mỏng, nhiều mùn, đôi lúc mọc trên các khe đá nhiều mùn, ánh sáng tán xạ, độ ẩm cao, rừng ít bị tác động |
| 4 | Bidoup - Núi Bà (Lâm Đồng) | 12°06'01.3"B 108°39'52.0"Đ | 1600m | Cây sống ở nơi tương đối bằng phẳng, lớp thảm mục mỏng, nhiều mùn, ánh sáng tán xạ, độ ẩm cao, rừng ít bị tác động |

Phương pháp xác định tuổi cây Thạch tùng rừng: Tuổi cây Thạch tùng rừng được xác định dựa vào lớp chén truyền thể bởi vì trong quần thể tự nhiên, phần lớn Thạch tùng rừng tạo truyền thể và chén truyền thể một lần mỗi năm. Truyền thể rơi khỏi cây mẹ trong cùng năm mà truyền thể đó được hình thành, nhưng chén truyền thể vẫn còn dính trên thân nhiều năm sau, thậm chí vẫn còn cho đến khi cây mẹ đã chết (Wang et al., 2011). Theo đó, có thể xác định ranh giới tăng trưởng hàng năm dựa vào lớp chén truyền thể, bởi vì thông thường mỗi năm cây tạo một lớp này.

Phương pháp thu thập mẫu phục vụ các phân tích về hình thái và giải phẫu: Tại mỗi quần thể, chọn một khu vực có hoàn cảnh rừng ít bị tác động, có số lượng cây với độ tuổi ≥ 4 nhiều; tiến hành thu thập 30 mẫu tại các điểm phân bố ngẫu nhiên trong nội bộ quần thể (từ 3 đến 10 điểm lấy mẫu), khoảng cách giữa các điểm thu mẫu thu $\geq 30m$). Các mẫu được thu phải có ít nhất hai lớp chén truyền thể, mẫu đảm bảo nguyên vẹn, không bị đứt gãy, không bị sâu bệnh, có đầy đủ cơ quan sinh dưỡng và cơ quan sinh sản. Sự xuất hiện của chén truyền thể là dấu hiệu cho thấy cá thể đã trưởng thành (Wang et al., 2011) và việc thu ngẫu nhiên các cá thể có ít nhất hai lớp chén truyền thể giúp thu được cây có nhiều độ tuổi khác nhau.



Hình 2.1. Bản đồ vị trí khu vực thu mẫu Thạch tùng rừng

Phương pháp thu thập mẫu phục vụ các phân tích về di truyền: Mẫu vật để tách chiết DNA phục vụ cho nghiên cứu về đa dạng di truyền quần thể là mẫu lá. Tiến hành thu thập mẫu lá của 20 cá thể tại các điểm phân bố ngẫu nhiên trong nội bộ quần thể, khoảng cách giữa các cá thể $\geq 30\text{m}$. Mỗi cá thể thu khoảng 10 – 20 lá. Mẫu lá thu không bị sâu bệnh. Trong quá trình thu lá, tránh tuyệt đối việc thu phải bào tử. Các mẫu lá thu thập được giữ trong silica gel, sau đó tiến hành xử lý tách chiết DNA theo Weising et al. (2005).

Các cá thể thu được được kí hiệu từ HuL.1 đến HuL.20 đối với các cá thể thu từ quần thể phân bố ở Vườn Quốc gia Hoàng Liên (Quần thể Hoàng Liên); HuB1 tới HuB20 đối với các cá thể thu được từ quần thể phân bố ở Vườn Quốc gia Bạch Mã (Quần thể Bạch Mã); HuK1 tới HuK20 đối với các cá thể thu được từ quần thể phân bố ở Khu bảo tồn thiên nhiên Ngọc Linh (Quần thể Ngọc Linh) và HuD1 đến HuD20 đối với các cá thể thu được từ quần thể phân bố ở Vườn Quốc gia Bidoup (Quần thể Bidoup).

Kí hiệu mẫu sử dụng trong các ảnh điện di và ma trận về sự xuất hiện hay thiếu vắng các band như sau: 1 – 20 (quần thể Hoàng Liên); 21 – 40 (quần thể Bạch Mã); 41 – 60 (quần thể Ngọc Linh); 61 – 80 (quần thể Bidoup).

Tách chiết DNA từ lá theo quy trình CTAB cải tiến thu được mẫu DNA cho từng cá thể với nồng độ DNA ở các mẫu tách chiết đạt trong khoảng từ 2,06 đến 856ng/ μl , độ tinh sạch dựa trên tỉ lệ $\text{OD}_{260}/\text{OD}_{280}$ trong khoảng từ 1,76 đến 2,12.

Các phương pháp thực hiện tại phòng thí nghiệm Công nghệ giống cây trồng, khoa Sinh học, Trường Đại học Đà Lạt.

2.2.3. Đánh giá hình thái ngoài và tăng trưởng chiều cao thân

Tất cả các phép đo dùng trong phân tích hình thái được tiến hành trên 30 cá thể trên một quần thể. Tất cả các mẫu dùng trong phân tích hình thái ngoài là mẫu mới thu về từ thực địa, yêu cầu mẫu phải còn tươi và không bị héo rũ. Tiến hành đánh giá đặc điểm hình thái lá [diện tích ($S_{\text{lá}}$, mm^2), chiều dài ($d_{\text{lá}}$, mm), chiều rộng ($r_{\text{lá}}$, mm)]; chỉ số độ dày lá (SLA, mm^2/mg); hình thái túi bào tử [diện tích ($S_{\text{túi bào tử}}$, mm^2), chiều dài ($d_{\text{túi bào tử}}$, mm), chiều rộng ($r_{\text{túi bào tử}}$, mm)]; hình thái bào tử (kích thước trục qua xích đạo, μm ; kích thước trục qua cực, μm); và tăng trưởng chiều cao hàng năm (G, mm). Phương pháp đo, đếm được thực hiện như sau:

Tăng trưởng chiều cao hàng năm của thân

Giới hạn tăng trưởng hàng năm được xác định dựa vào lớp chén truyền thể (Wang et al., 2011). Sau đó chiều dài của đoạn tăng trưởng hàng năm được đo bằng thước thẳng, có số đo từ 0 – 10cm.

Kích thước lá

Với mỗi đoạn thân sinh trưởng theo năm của mỗi cá thể, thu 5 lá ở phần cuối của đoạn thân sinh trưởng trong năm đó, nơi thường có kích thước lá lớn nhất so với các lá được hình thành cùng năm. Các lá lớn này thường nằm dưới lớp chén truyền thể được hình thành trong năm tiếp theo. Phương pháp thu nhận hình ảnh lá được thực hiện theo Igathinathane et al. (2008), bao gồm các bước:

- Trải thẳng lá lên tờ giấy A4 có đỉnh thước thẳng với số đo từ 0 – 10cm và đặt một tấm bìa bóng kính lên. Để việc đo lường được chính xác, các lá phải được sắp xếp tách biệt.

- Đặt tờ giấy có đỉnh lá đã được ép bằng bìa bóng kính vào máy quét phẳng và quét để thu hình ảnh kỹ thuật số của lá.

- Chuyển đổi hình ảnh thu được thành dạng 8-bit trước khi đo lường bằng phần mềm ImageJ (Abràmoff et al., 2004).

Chỉ số độ dày lá (SLA) được tính toán dựa trên tổng trọng lượng khô và tổng diện tích của 5 lá thu được ở bước đo kích thước. Để xác định trọng lượng khô, tiến hành sấy lá ở nhiệt độ 60°C trong 72 giờ rồi cân (Rosbakh et al., 2015). Sau đó tính SLA (mm²/mg) bằng cách lấy tỉ lệ giữa diện tích lá tươi với trọng lượng khô của lá (Wilson et al., 1999) theo công thức (2.1).

$$SLA = \frac{S_{lá}}{\text{trọng lượng lá khô}} \quad (2.1)$$

Kích thước túi bào tử

Với mỗi đoạn thân sinh trưởng theo năm của mỗi cá thể, thu 5 túi bào tử chín và chụp hình bằng kính hiển vi kỹ thuật số. Hình chụp được lưu kèm thước đo. Sau đó, đo chiều dài và chiều rộng của túi bào tử trên hình đã thu nhận được. Trong đó, chiều dài là số đo dài nhất của túi bào tử và chiều rộng vuông góc với chiều dài (Bonacorsi & Leslie, 2019).

Kích thước bào tử

Mỗi quần thể, chọn ngẫu nhiên 10 cá thể mang túi bào tử. Với mỗi cá thể, thu 1 túi bào tử chín và chụp hình các bào tử trong túi đó bằng kính hiển vi kỹ thuật số. Hình chụp được lưu kèm thước đo. Sau đó, đo kích thước trực qua xích đạo của 30 bào tử và trực qua cực của 10 bào tử trong mỗi túi (Gómez-Noguez et al., 2016).

2.2.4. Đánh giá hình thái giải phẫu

Lấy mẫu gỗ và lá của từng quần thể, sau đó tiến hành làm tiêu bản để quan sát, đánh giá hình thái giải phẫu của quản bào và tế bào biểu bì lá. Cắt thân thành từng đoạn theo năm, mỗi năm chọn 3 lá.

Giải phẫu phần gỗ

Tiến hành giải phẫu các đoạn thân sinh trưởng theo năm của mỗi cá thể trong quần thể. Phương pháp giải phẫu được tiến hành theo Wilder (1970). Các bước giải phẫu như sau:

- Ngâm đoạn thân trong dung dịch NaOH 5% trong 1 tuần.
- Đun sôi trong nước cất 20 phút.
- Vớt ra, đặt lên lam kính và dùng lamel đẩy lên, ép nhẹ để quản bào bung ra.
- Nhuộm mẫu bằng xanh methylen trong 30-60 giây.
- Chụp hình tiêu bản bằng kính hiển vi kỹ thuật số.
- Đo chiều rộng và số đo góc đầu mút quản bào trên hình ảnh thu nhận được.

Giải phẫu phần lá

Tiến hành giải phẫu 3 lá trên mỗi đoạn thân sinh trưởng theo năm của mỗi cá thể trong quần thể. Phương pháp giải phẫu được tiến hành theo Esau (1965) (dẫn theo Talebi et al., 2018) với các bước như sau:

- Ngâm lá vào dung dịch KOH 5% trong 18 giờ. Rửa bằng nước cất.
- Ngâm trong acid acetic lạnh trong 2 phút. Rửa bằng nước cất
- Tẩy bằng oxi già 5%. Rửa bằng nước cất.
- Nhuộm bằng xanh methylen trong 10 giây.
- Chụp ảnh bằng kính hiển vi kỹ thuật số.

Với mỗi lá, chụp 2 ảnh với vật kính 4X để tính mật độ khí khổng (MK, đơn vị: số khí khổng/mm², viết tắt: N_{g} /mm²); chụp ảnh 10 khí khổng với vật kính 10X để đo chiều dài khí khổng ($d_{\text{khí khổng}}$, đơn vị: μm), chiều rộng khí khổng ($r_{\text{khí khổng}}$, đơn vị: μm), chiều

dài khe lỗ khí ($d_{khe\ lỗ\ khí}$, đơn vị: μm), và chiều rộng khe lỗ khí ($r_{khe\ lỗ\ khí}$, đơn vị: μm) hay còn gọi là độ mở của khí khổng (Savvides et al., 2011) (Hình 2.2). Chọn chiều rộng của khí khổng để đo thay vì chiều rộng của tế bào kèm bởi vì chiều rộng của tế bào kèm có sự thay đổi đáng kể và có thể thay đổi đến 50% khi khí khổng đóng (Shope & Mott, 2006).

Để tính diện tích khí khổng ($S_{khí\ khổng}$, đơn vị: μm^2) và diện tích khe lỗ khí ($S_{khe\ lỗ\ khí}$, đơn vị: μm^2), xem khí khổng và lỗ khí là hình elip, trong đó trục lớn ứng với chiều dài và trục nhỏ ứng với chiều rộng và áp dụng công thức tính diện tích hình elip để tính toán (Savvides et al., 2011).

Diện tích khí khổng được tính toán theo công thức (2.2)

$$S_{khí\ khổng} = \frac{\pi \cdot d_{khí\ khổng} \cdot r_{khí\ khổng}}{4} \quad (2.2)$$

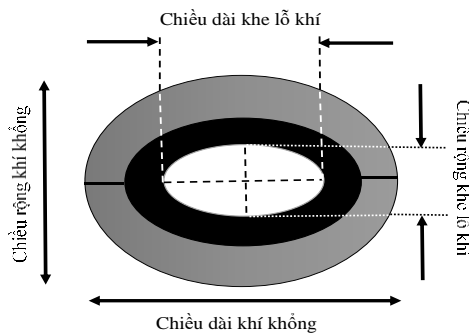
trong đó, $d_{khí\ khổng}$ là chiều dài khí khổng và $r_{khí\ khổng}$ là chiều rộng khí khổng.

Diện tích khe lỗ khí được tính toán theo công thức (2.3)

$$S_{khe\ lỗ\ khí} = \frac{\pi \cdot d_{khe\ lỗ\ khí} \cdot r_{khe\ lỗ\ khí}}{4} \quad (2.3)$$

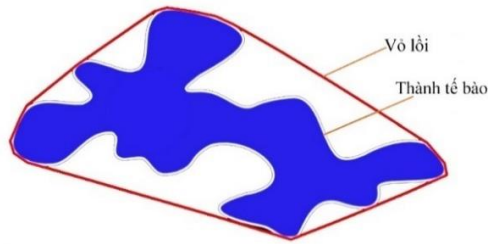
trong đó, $d_{khe\ lỗ\ khí}$ và $r_{khe\ lỗ\ khí}$ lần lượt là chiều dài và chiều rộng khe lỗ khí.

Diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá ($S_{khe\ lỗ\ khí}/S_{lá}$, đơn vị: $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) được tính bằng tổng diện tích lỗ khí \times MK (Savvides et al., 2011).



Hình 2.2. Hình biểu diễn các thông số về kích thước khe lỗ khí và khí khổng được đo khi phân tích hình ảnh. Vùng xám đại diện cho tế bào kèm, vùng đen đại diện cho thành dày của tế bào kèm và vùng trắng đại diện cho lỗ khí. Nguồn: Savvides et al., 2011.

Sử dụng ảnh chụp khí khổng để tính toán mức độ xẻ thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng. Mức độ xẻ thùy được tính bằng tỉ lệ giữa chu vi tế bào với chu vi vỏ lõi của nó; trong đó, vỏ lõi là phần vỏ nhỏ nhất chứa trọn tế bào (Sapala et al., 2018).



Hình 2.3. Các thông số được sử dụng để tính toán mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng. Nguồn: Sapala et al., 2018.

Thao tác chụp hình túi bào tử được thực hiện bằng kính hiển vi kỹ thuật số Jiusion MM 800; chụp hình tiêu bản giải phẫu bằng kính hiển vi kỹ thuật số Omax MD82ES10; việc đo các thông số kích thước giải phẫu được thực hiện nhờ phần mềm OMAX Toup View Version x64, 3.7.7149; đo kích thước lá, kích thước túi bào tử, chu vi vỏ lõi và chu vi thực của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng (dùng trong tính toán mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng) bằng phần mềm ImageJ 1.52b (Abramoff et al., 2004).

Các nghiên cứu về hình thái và giải phẫu Thạch tùng răng được thực hiện tại phòng thí nghiệm Sinh thái tài nguyên, khoa Sinh học, Đại học Đà Lạt.

2.2.5. Thu thập dữ liệu về khí tượng

Trong nghiên cứu ảnh hưởng của khí hậu đến phản ứng sinh trưởng ở thực vật, tài liệu khí hậu có thể được thu thập từ những trạm khí tượng thủy văn nằm cách xa nơi thu mẫu đến 60km (Nguyễn Văn Nhân, 2018). Do đó, tiến hành thu thập dữ liệu về khí tượng tại các trạm khí tượng gần khu phân bố của quần thể nhất (Bảng 2.2).

Dữ liệu khí tượng trong các năm từ 2013 – 2016 được sử dụng để phân tích ảnh hưởng của điều kiện khí hậu đến hình thái và đa dạng di truyền quần thể của Thạch tùng răng.

Bảng 2.2. Khoảng cách giữa khu vực thu mẫu với trạm khí tượng

| STT | Khu vực thu mẫu | Trạm khí tượng | Khoảng cách (km) |
|-----|--------------------------|----------------|------------------|
| 1 | Hoàng Liên (Lào Cai) | Sapa | 7,0 |
| 2 | Bạch Mã (Thừa Thiên Huế) | Nam Đông | 8,9 |
| 3 | Ngọc Linh (Quảng Nam) | Trà My | 41,6 |
| 4 | Bidoup-Núi Bà (Lâm Đồng) | Đà Lạt | 28,7 |

Nguồn: Đo khoảng cách giữa khu vực thu mẫu và trạm khí tượng nhờ tính năng My maps của Google.

Các thông tin khí tượng được thu thập bao gồm: nhiệt độ không khí trung bình theo tháng (T, °C), nhiệt độ không khí trung bình hàng năm (MAT, °C), lượng mưa trung bình theo tháng (M, mm), tổng lượng mưa trung bình hàng năm (MAP, mm), số giờ nắng theo tháng (SuH theo tháng, giờ) và tổng số giờ nắng hàng năm (SuH, giờ), độ ẩm không khí tương đối trung bình theo tháng (Hu theo tháng, %) và độ ẩm không khí tương đối trung bình hàng năm (Hu, %).

2.2.6. Tách chiết DNA và kiểm tra chất lượng, hàm lượng DNA trong các mẫu

Tách chiết DNA: Mẫu lá của từng cá thể thu thập được tiến hành tách chiết DNA theo quy trình CTAB I do Doyle & Doyle (1987) đề xuất, có cải tiến bằng việc bổ sung SDS 10% vào thành phần đệm chiết (Lê Ngọc Triệu, 2017).

Kiểm tra chất lượng và nồng độ DNA: Kiểm tra chất lượng và nồng độ DNA theo phương pháp của Weising et al. (2005) để xác định nồng độ DNA ở các mẫu tách chiết dựa trên tương quan với mật độ quang ở bước sóng 260nm và 280nm.

Các mẫu DNA sau khi được kiểm tra chất lượng được giữ ở điều kiện -20°C. Chỉ sử dụng các mẫu đạt độ tinh sạch dựa trên tỉ lệ OD₂₆₀/OD₂₈₀ có giá trị lớn hơn 1,75 để đánh giá đa dạng di truyền cũng như phân tích quan hệ phát sinh chủng loại (Lê Ngọc Triệu, 2017).

2.2.7. Phân tích đa dạng và biến động di truyền trong quần thể dựa trên đặc trưng nhận dạng DNA nảy sinh bằng kỹ thuật ISSR và ScoT

Sử dụng kỹ thuật ISSR và ScoT để hình thành các đặc trưng nhận dạng DNA

• Khuếch đại DNA

Phản ứng PCR được thực hiện với dung tích 20µl chứa 2mM MgCl₂, 0,25mM mỗi loại dNTP; 1U Taq DNA polymerase (ThermoScientific); 0,2µM chỉ thị và khoảng 30ng khuôn mẫu DNA. Quá trình khuếch đại DNA được tiến hành trên máy luân nhiệt Eppendorf Mastercycler® pro S thermal cycler với chương trình nhiệt theo Mullis et al., (1986). Trong đó, nhiệt độ gắn chỉ thị thích hợp là (T_a + 5)°C (T_a trong khoảng 50-54°C tùy chỉ thị) (Bảng 3.15).

• Chọn lọc chỉ thị ISSR và ScoT

Các chỉ thị ISSR được sử dụng trong nghiên cứu này được tổng hợp bởi Công ty TNHH MTV Sinh Hóa Phù Sa, theo bộ chỉ thị do trường Đại học British Columbia và Đại học Zagazig (Ai Cập) công bố (Alzohairy, 2005).

Các chỉ thị SCoT dùng trong nghiên cứu này cũng do công ty Phù Sa tổng hợp, theo bộ chỉ thị do Collard & Mackill (2009) công bố.

5 mẫu DNA chọn ngẫu nhiên từ các mẫu thu thập được thử nghiệm khuếch đại với mỗi chỉ thị sử dụng bằng tiến trình khuếch đại nêu trên để sàng lọc các chỉ thị với tiêu chí là ghi nhận được sản phẩm khuếch đại bằng PCR và có ít nhất 1 band đa hình.

• **Ghi nhận các đặc trưng nhận dạng DNA bằng các chỉ thị ISSR và ScoT**

Các mẫu DNA có độ tinh sạch cao đại diện cho toàn bộ các mẫu thu thập được kí hiệu và sử dụng làm khuôn mẫu để thực hiện PCR. Việc khuếch đại được thực hiện riêng cho từng chỉ thị.

Sản phẩm khuếch đại được phân tách trên gel agarose 2%, sử dụng đệm TBE với điện thế 60 Volt trong 3 giờ, gel sau điện di được nhuộm với ethidium bromide (0,5µg/ml), và được chụp ảnh dưới các ánh sáng cực tím có bước sóng 245/312nm bằng hệ thống Gel documentation system (Bio-rad).

Phân tích đa dạng và biến động di truyền dựa trên các đặc trưng nhận dạng DNA thu nhận được

Do ISSR là chỉ thị mang tính trội, mỗi dãy band DNA quan sát được trên gel sau điện di được định nghĩa là các dấu hiệu trội (Wolfe & Mazer, 2005), đại diện cho một locus gồm hai allele (Williams et al., 1990), được kí hiệu 1 (có mặt) và 0 (vắng mặt) (Wolfe & Mazer, 2005). Các allele trội nảy sinh dấu hiệu trội có thể là kết quả của kiểu gen dị hợp tử hoặc đồng hợp tử cho một vị trí chỉ thị cụ thể (Wolfe & Mazer, 2005).

Tương tự ISSR, SCoT cũng là chỉ thị mang tính trội. Các đoạn SCoT khuếch đại nhờ PCR cũng được ghi nhận trên bản gel ở 2 trạng thái: vắng mặt (kí hiệu 0) và có mặt (kí hiệu 1) (Collard & Mackill, 2009).

Các band ISSR và SCoT được ghi nhận về sự hiện diện (với kí hiệu là 1) hay vắng mặt (với kí hiệu là 0) để lập ma trận dữ liệu nhị phân theo từng chỉ thị sử dụng. Tổng hợp các ma trận nhị phân theo chỉ thị để xây dựng ma trận nhị phân tổng thể.

Nếu một phân đoạn DNA (có kích thước cụ thể) xuất hiện ở mẫu i nhưng không xuất hiện ở mẫu j hoặc đồng thời xuất hiện ở cả i và j nhưng không xuất hiện ở các mẫu khác thì phân đoạn DNA này gọi là phân đoạn đa hình. Ngược lại, nếu phân đoạn DNA nào xuất hiện ở tất cả các mẫu nghiên cứu thì gọi là phân đoạn đơn hình (Nguyễn Hạnh Hoa et al., 2014). Phần mềm Microsoft Office Excel 2007 được sử dụng để tính toán chỉ

số tỉ lệ band đa hình (*PPB*) (Nei, 1978). Các chỉ số của đa dạng di truyền được tính toán dựa trên ứng dụng POPGENE 1.32 (Yeh *et al.*, 1997). Các chỉ số được tính toán gồm: tỉ lệ phần trăm band đa hình (*PPB*), mức độ dị hợp trông đợi trung bình/ chỉ số đa dạng gene theo Nei (H_e), chỉ số Shannon (I) và chỉ số về dòng gene hay số lượng cá thể di cư trung bình (N_m), chỉ số biệt hóa di truyền giữa các tập hợp mẫu theo Nei (G_{ST}), khoảng cách di truyền giữa các tập hợp mẫu (D). Công thức tính toán tỉ lệ phần trăm band đa hình *PPB*, mức độ dị hợp trông đợi trung bình H_e được thực hiện theo De Vicente *et al.* (2004). Công thức tính toán chỉ số biệt hóa di truyền giữa các tập hợp mẫu G_{ST} được thực hiện theo Mohammadi & Prasanna (2003). Khoảng cách di truyền từng cặp giữa các tập hợp mẫu D_{XY} được tính toán theo phương pháp tính khoảng cách di truyền của Nei dựa trên khái niệm về tính tương đồng di truyền (De Vicente *et al.*, 2004). Dòng gen di cư N_m được tính toán theo phương pháp gián tiếp của Wright (1951), sử dụng chỉ số biệt hóa di truyền G_{ST} thay cho F_{ST} (Cruse-Sanders & Hamrick, 2004).

Phần mềm NTSYSpc 2.1 (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System software) (Rohlf, 2004) được sử dụng để tính toán hệ số tương đồng di truyền giữa các cặp mẫu khảo sát và xây dựng sơ đồ dạng cây về quan hệ di truyền giữa các mẫu, sử dụng phương pháp lập nhóm UPGMA. Các chỉ tiêu phân tích này được tiến hành ở các mức độ: tổng thể bậc phân loại nghiên cứu và quần thể.

Nghiên cứu về đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng được thực hiện tại phòng thí nghiệm Công nghệ giống cây trồng, khoa Sinh học, Trường Đại học Đà Lạt

2.2.8. Phân tích tác động của các nhân tố khí hậu đến đặc điểm hình thái, tăng trưởng chiều cao hàng năm và đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam

Các dữ liệu được lưu trữ, sắp xếp và xử lý bằng phần mềm Microsoft Excel 2007. Việc xác lập mối liên hệ giữa các nhân tố khí hậu với các đặc điểm hình thái, tăng trưởng chiều cao hàng năm và đa dạng di truyền quần thể được tiến hành tuần tự theo các bước như sau:

- Tiến hành phân tích ma trận tương quan giữa các chỉ số khí hậu với các chỉ số đặc điểm hình thái và đa dạng di truyền của quần thể. Kết quả phân tích ma trận tương quan sẽ xác định được khuynh hướng và tương quan giữa các chỉ số đặc điểm hình thái và đa dạng di truyền với từng chỉ số khí hậu nhất định.

- Dựa vào kết quả phân tích ma trận tương quan, xác định chỉ số khí hậu thể hiện mối tương quan có ý nghĩa thống kê với từng chỉ số đặc điểm hình thái và đa dạng di truyền quần thể.

- Tiến hành xây dựng phương trình hồi quy tuyến tính giữa các biến đã xác định ở bước trên bằng phương pháp chọn từng bước để tìm dạng liên hệ giữa chúng.

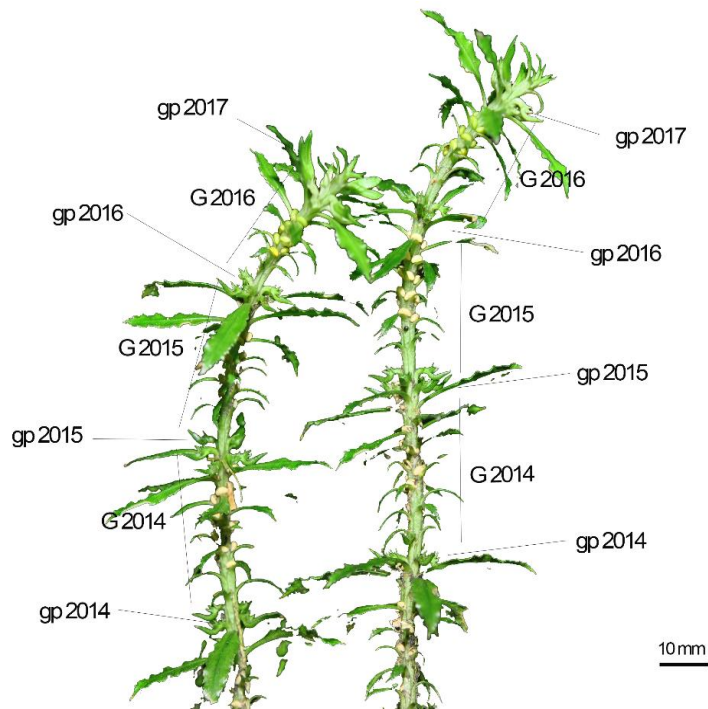
Phân tích tương quan và hồi quy được thực hiện bằng phần mềm STATGRAPHICS Centurion XV Version 15.1.02.

- Phân tích mức độ tương quan RDA (Rao, 1964) được sử dụng để xác định mức độ đóng góp tương đối của tổ hợp các nhân tố khí hậu đối với sự biến động của các đặc điểm hình thái và đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng. Nguyên lý phân tích được thực hiện theo Legendre & Legendre (1998). Việc phân tích được thực hiện bằng chương trình XLSTAT (Addinsoft, 2019). Sự đóng góp bổ sung của các biến khí hậu vào mô hình RDA được đánh giá bằng các thử nghiệm hoán vị trong quá trình lựa chọn chuyên tiếp các biến giải thích (biến khí hậu, biến X) ở mức ý nghĩa 0,05%.

Chương 3. KẾT QUẢ NGHIÊN CỨU

3.1. Đặc điểm Thạch tùng răng được thu thập phục vụ cho phân tích đặc điểm hình thái và sinh sản

Kết quả thu thập mẫu cây của quần thể Hoàng Liên được tiến hành vào tháng 5 năm 2017, Ngọc Linh vào tháng 7 năm 2017 và Bidoup vào tháng 4 năm 2017. Hình 3.1 mô tả một cá thể Thạch tùng răng đã xác định được 3 đoạn thân tăng trưởng theo năm (từ năm 2014 đến năm 2016).



Hình 3.1. Tăng trưởng chiều cao theo năm. Hình 3.1 mô tả một cá thể Thạch tùng răng với 2 nhánh lưỡng phân đều. Mỗi nhánh mang 4 lớp chén truyền thể và do đó xác định được 3 đoạn thân tăng trưởng theo năm. Trong đó, gp2014 – gp2017: chén truyền thể hình thành vào các năm từ 2014 đến 2017; G2014, G2015, G2016: chiều dài đoạn thân tăng trưởng vào các năm 2014, 2015 và 2016. (Nguồn: tác giả)

Số lượng đoạn thân tăng trưởng theo năm xác định dựa vào lớp chén truyền thể của mỗi quần thể được trình bày ở bảng 3.1. Kết quả phân tích bảng 3.1 cho thấy số đoạn tăng trưởng trong các năm từ 2013 – 2016 là đủ dung lượng mẫu để xử lý thống kê. Ngoài ra, kết quả phân tích thống kê mô tả dữ liệu tăng trưởng hàng năm trong thời gian 4 năm kể trên của 3 quần thể cho thấy chúng thỏa mãn phân phối chuẩn để có thể thực hiện các phép phân tích thống kê tiếp theo (Phụ lục 14). Vì vậy, việc phân tích đặc điểm

hình thái cơ quan sinh dưỡng, cơ quan sinh sản và tăng trưởng Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu được thực hiện dựa trên dữ liệu từ năm 2013 đến năm 2016.

Bảng 3.1. Số đoạn thân tăng trưởng theo năm được xác định dựa vào lớp chén truyền thể

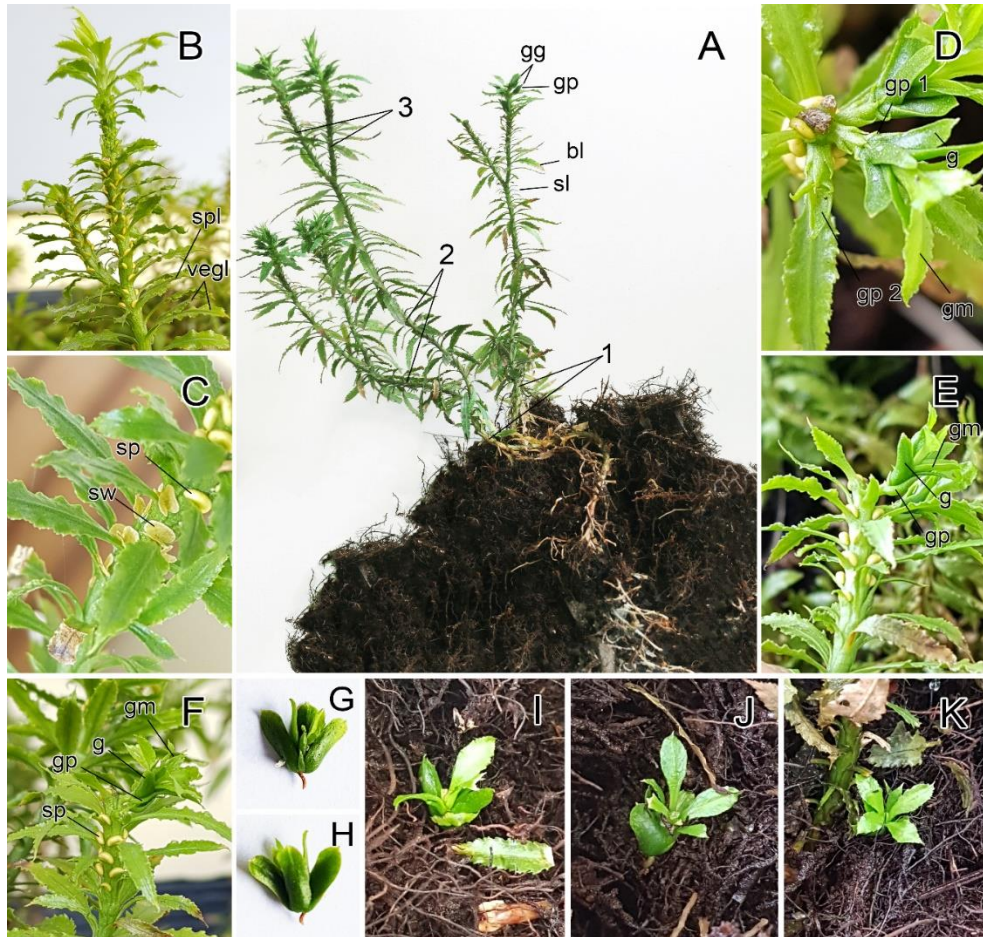
| Năm | Quần thể | | | Năm | Quần thể | | |
|-------------|------------|-----------|--------|-------------|------------|-----------|--------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2009 | - | - | 1 | 2013 | 8 | 11 | 15 |
| 2010 | - | - | 2 | 2014 | 21 | 22 | 18 |
| 2011 | - | - | 5 | 2015 | 29 | 30 | 30 |
| 2012 | 1 | 1 | 8 | 2016 | 30 | 30 | 30 |

Cây mang chén truyền thể hoặc túi bào tử là cây trưởng thành (Wang et al., 2011). Kết quả quan sát tại thực địa trong quá trình thu mẫu cho thấy các cá thể Thạch tùng răng thường có thân cao đến 13cm thì mới bắt đầu xuất hiện lớp chén truyền thể đầu tiên.

Thân cây có thể rất dài nhưng phần thân non vươn lên khỏi mặt đất chỉ có thể đạt chiều cao tối đa khoảng 30cm. Phần thân già hơn thường nằm ngang trên mặt đất và rất dễ đứt gãy, tại nơi tiếp xúc với mặt đất xuất hiện các rễ bất định. Phần thân nằm dưới đất thường có màu vàng và không còn lá, nếu trường hợp còn thì lá cũng vàng và có dấu hiệu bị phân hủy. Thân dạng này có thể còn mang vết tích của chén truyền thể và vết tích này cũng có màu vàng. Sự dễ đứt gãy của phần thân già nằm trên mặt đất gây khó khăn cho việc thu mẫu cây có nhiều lớp chén truyền thể. Do đó, chỉ thu được 1 đến 2 cá thể có trên 6 lớp chén truyền thể. Điều này cũng phù hợp với mô tả của Wang et al. (2011).

Kết quả quan sát ngoài thực địa cũng như quan sát mẫu thu thập cho thấy không có quy luật về trình tự xuất hiện lần đầu tiên của hai cấu trúc này trong lịch sử phát triển cá thể của Thạch tùng răng. Cây có thể xuất hiện chén truyền thể trước rồi năm sau mới xuất hiện túi bào tử (hiếm gặp) và ngược lại (phổ biến) hoặc hai cấu trúc này xuất hiện đồng thời trong cùng năm (phổ biến). Tuy nhiên, nếu hai cấu trúc xuất hiện lần đầu tiên trong cùng năm thì túi bào tử luôn xuất hiện trước còn chén truyền thể xuất hiện sau.

Nếu một cá thể nào đó đã tạo được túi bào tử trong lịch sử phát triển cá thể của nó thì những năm về sau, các cấu trúc này sẽ xuất hiện đều đặn. Kết quả quan sát trên cũng phù hợp với quan sát của Wang et al. (2011) thực hiện trên quần thể Thạch tùng răng ở rừng lùn thường xanh nhiệt đới thuộc khu Bảo tồn thiên nhiên Bawangling tỉnh Hainan (miền Nam Trung Quốc).



Hình 3.2. Đặc điểm hình thái ngoài và sinh sản của Thạch tùng răng. A – Hình thái Thạch tùng răng (1,2,3 – các nhánh của lần phân nhánh thứ nhất, nhì, ba; gg: lớp chén truyền thể; gp: chén truyền thể; bl: lá lớn; sl: lá bé. B – Lá bào tử và lá dinh dưỡng (spl: lá bào tử; vegl: lá dinh dưỡng). C – Túi bào tử (sp: túi bào tử; sw: vỏ túi bào tử) còn dính trên thân sau khi đã giải phóng hoàn toàn bào tử. D – Chén truyền thể còn mang truyền thể và cây tái sinh từ truyền thể còn dính trên cây mẹ (nhìn từ trên xuống) (gp1: chén truyền thể còn mang truyền thể; gp2: chén truyền thể không còn truyền thể; g: truyền thể; gm: cây tái sinh từ truyền thể). E - Chén truyền thể còn mang truyền thể và cây tái sinh từ truyền thể còn dính trên cây mẹ (mặt bên). F – Chén truyền thể và túi bào tử. G – Truyền thể (mặt bụng). H – Truyền thể (mặt lưng). I, J, K – Cây non tái sinh từ truyền thể. (Nguồn: tác giả).

Sự sắp xếp của túi bào tử trên thân thường rất gần nhau. Tuy nhiên, ở một số trường hợp cá biệt, khoảng cách giữa 2 túi bào tử kế cận có thể đạt 0,5cm (rất hiếm gặp).

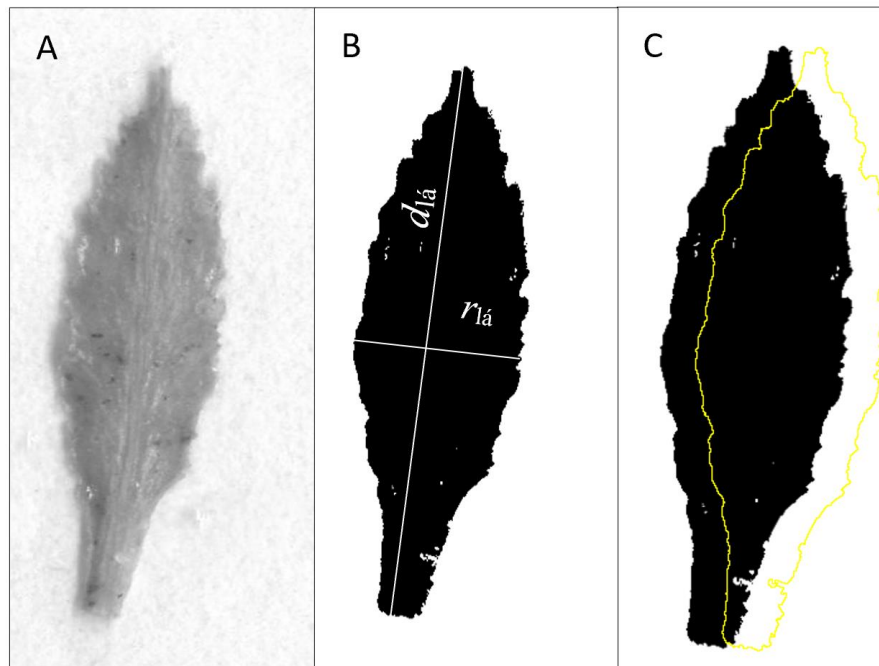
Số lượng túi bào tử trên các đoạn thân mang bào tử của một năm có thể đạt đến 100 túi trong trường hợp các túi bào tử xếp sát nhau.

3.2. Đặc điểm hình thái của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu

3.2.1. Đặc điểm hình thái ngoài

a. Đặc điểm lá

Lá có vai trò quan trọng trong thích nghi ở thực vật (Givnish, 1979). Mối quan hệ giữa các đặc điểm của lá với điều kiện khí hậu đã được quan tâm nghiên cứu ít nhất là một thế kỉ (Wright et al., 2004). Nghiên cứu đặc điểm hình thái lá là một hướng tiếp cận để hiểu cách thực vật phản ứng với các biến khí hậu (Cordell et al., 1998; Hovenden, 2001; Hovenden & Schoor, 2006; Nicotra et al., 2008; Royer et al., 2009). Hình thái lá có thể được phản ánh thông qua kích thước và hình dạng, trong đó, chỉ có biến động kích thước lá là phụ thuộc vào điều kiện môi trường còn hình dạng lá thì chưa biểu hiện sự khác biệt (Marcysiak, 2012). Kích thước lá được phản ánh qua nhiều thông số, trong đó có chiều dài, chiều rộng và diện tích (Marcysiak, 2012). Hình minh họa ở hình 3.3 và kích thước lá được thể hiện ở bảng 3.2



Hình 3.3. Lá Thạch tùng răng. A. Ảnh quét của lá đã chuyển định dạng 8-bit. B. Hình minh họa cách đo chiều dài và chiều rộng lá. C. Hình ảnh lá (viền vàng) được phần mềm ImageJ nhận biết tự động để tính toán diện tích lá.

Bảng 3.2. Kích thước lá Thạch tùng răng

| Năm | <i>d</i> _{lá} (mm) | | | <i>r</i> _{lá} (mm) | | | <i>S</i> _{lá} (mm ²) | | | SLA (mm ² /mg) | | |
|------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|---|------------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 11,09 ±2,75 | 13,49 ±3,91 | 11,97 ±3,61 | 2,70 ±0,96 | 3,73 ±0,82 | 2,51 ±1,24 | 22,27 ±11,30 | 33,28 ±16,28 | 21,05 ±14,46 | 2,18 ±2,18 | 3,28 ±3,28 | 2,81 ±2,81 |
| 2014 | 11,67 ±3,88 | 14,35 ±4,74 | 12,70 ±5,16 | 2,96 ±1,06 | 3,86 ±0,73 | 2,74 ±1,37 | 26,48 ±16,65 | 31,86 ±14,93 | 23,46 ±17,78 | 2,96 ±2,96 | 3,04 ±3,04 | 3,1 ±3,1 |
| 2015 | 10,67 ±3,54 | 14,36 ±4,78 | 12,12 ±4,36 | 2,92 ±1,20 | 3,70 ±0,92 | 2,61 ±1,24 | 20,92 ±13,01 | 30,10 ±14,65 | 22,08 ±16,19 | 2,71 ±2,71 | 3,44 ±3,44 | 3,11 ±3,11 |
| 2016 | 10,36 ±3,89 | 16,43 ±5,22 | 10,18 ±3,26 | 2,60 ±1,14 | 3,97 ±1,01 | 2,19 ±0,99 | 20,55 ±14,19 | 40,43 ±19,66 | 13,45 ±8,12 | 3,2 ±3,2 | 3,46 ±3,46 | 3,16 ±3,16 |
| Trung bình | 10,77 ^a ±3,64 | 14,86 ^b ±4,89 | 11,57 ^a ±4,23 | 2,80 ^a ±1,14 | 3,83 ^b ±0,90 | 2,48 ^a ±1,21 | 21,50 ^a ±13,33 | 33,99 ^b ±17,05 | 19,39 ^a ±14,75 | 2,89 ^a ±0,76 | 3,35 ^b ±0,79 | 3,1 ^{ab} ±0,6 |

Ghi chú: *d*_{lá} (F-ratio = 14,92; P<0,01); *r*_{lá} (F-ratio = 56,02; P<0,01); *S*_{lá} (F-ratio = 13,70; P<0,01); SLA (F-ratio = 3,47; P<0,1). Các kí tự a,b khác nhau trên cùng một hàng biểu thị sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Từ kết quả về đặc điểm kích thước lá của Thạch tùng răng được trình bày ở bảng 3.2 cho thấy, ở mức độ tổng thể các quần thể, chiều dài lá dao động từ 10,77mm (quần thể Hoàng Liên) đến 14,86mm (quần thể Ngọc Linh); chiều rộng lá dao động từ 2,48mm (quần thể Bidoup) đến 3,83mm (quần thể Ngọc Linh); và diện tích lá dao động từ 19,39mm² (quần thể Bidoup) đến 33,99mm² (quần thể Ngọc Linh). Từ đó cho thấy rằng các giá trị về chiều dài và chiều rộng lá Thạch tùng răng cũng nằm trong giới hạn kích thước lá của loài đã được mô tả trong các nghiên cứu trước đó (Phạm Hoàng Hộ, 2003, tr. 24; Shrestha & Zhang, 2015). Mặc dù chưa tìm thấy giá trị về diện tích lá Thạch tùng răng trong các công bố trước đây nhưng do diện tích có mối tương quan với chiều dài và chiều rộng (Shi et al., 2019) nên diện tích lá trong nghiên cứu này cũng nằm trong giới hạn diện tích lá của loài.

Kết quả phân tích bảng 3.2 chỉ ra rằng kích thước lá Thạch tùng răng có sự khác biệt qua các năm trong cùng một quần thể và có sự khác biệt giữa các quần thể. Sự khác biệt này là do sự thay đổi của điều kiện khí hậu qua các năm (Marcysiak, 2012) và sự khác biệt của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể. Do đó, để làm rõ ảnh hưởng của điều kiện khí hậu đến đặc điểm kích thước lá ở Thạch tùng răng, tiến hành phân tích, đối chiếu đặc điểm kích thước lá qua các năm (Bảng 3.2) với đặc điểm của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4).

Kết quả về sự biến động kích thước lá qua các năm cho thấy kích thước lá ở quần thể Hoàng Liên có giá trị nhỏ nhất vào năm 2016 ($d_{lá} = 10,36\text{mm}$; $r_{lá} = 2,60\text{mm}$; $S_{lá} = 20,55\text{mm}^2$) và khi đó, điều kiện nhiệt độ trong năm này đạt giá trị cao nhất trong 4 năm (MAT = 16,48°C; MAT mùa hè = 20,20°C; và MAT mùa đông = 12,60°C); điều kiện MAP và MAP mùa hè cao (2517 và 2105mm) nhưng MAP mùa đông thấp nhất trong 4 năm (412mm); tổng số giờ nắng cao (SuH = 1643giờ, SuH mùa đông = 732giờ, SuH mùa hè = 911giờ); và điều kiện độ ẩm không khí thấp nhất trong 4 năm (Hu = 82,75%; Hu mùa hè = 81%; và Hu mùa đông = 84,5%). Kích thước lá ở quần thể Hoàng Liên có giá trị lớn nhất vào năm 2014 ($d_{lá} = 11,67\text{mm}$; $r_{lá} = 2,96\text{mm}$; $S_{lá} = 26,48\text{mm}^2$) và trong năm này, chỉ có điều kiện MAP mùa đông (443mm) và độ ẩm không khí (Hu = 88%, Hu mùa hè = 88,5%, Hu mùa đông = 87,5%) có giá trị cao hơn các giá trị của năm 2016, tất cả các điều kiện khí hậu còn lại của năm 2014 đều thấp hơn.

Đối với quần thể Ngọc Linh, quần thể này hình thành lá ngắn nhất vào năm 2013 ($d_{lá} = 13,49\text{mm}$) và dài nhất vào năm 2016 ($d_{lá} = 16,43\text{mm}$). Kết quả về điều kiện khí hậu giữa 2 năm này cho thấy, hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn các điều kiện khí hậu của năm 2016, ngoại trừ SuH mùa đông và Hu mùa hè. Trong khi đó, chiều rộng và diện tích của lá Thạch tùng răng ở quần thể Ngọc Linh đạt giá trị tối thiểu vào năm 2015, với giá trị lần lượt là $3,70\text{mm}$ và $30,1\text{mm}^2$; đạt giá trị tối đa vào năm 2016 ($3,97\text{mm}$ và $40,4\text{mm}^2$). Kết quả về điều kiện khí hậu giữa năm 2015 và 2016 cho thấy, hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2015 đều có giá trị thấp hơn năm 2016, ngoại trừ MAT mùa đông, SuH, SuH mùa hè và SuH mùa đông.

Đối với quần thể Bidoup, kết quả so sánh đặc điểm kích thước lá giữa các năm cho thấy năm 2016, quần thể Bidoup hình thành lá có kích thước bé nhất ($d_{lá} = 10,18\text{mm}$; $r_{lá} = 2,19\text{mm}$; $S_{lá} = 13,45\text{mm}^2$) và năm 2014, quần thể này hình thành lá có kích thước lớn nhất ($d_{lá} = 12,7\text{mm}$; $r_{lá} = 2,74\text{mm}$; $S_{lá} = 23,46\text{mm}^2$). Hầu hết các giá trị thống kê điều kiện khí hậu của năm 2016 đều có giá trị cao hơn năm 2014, ngoại trừ MAP mùa hè và SuH mùa đông. Từ đó cho thấy, kết quả so sánh đặc điểm kích thước lá với điều kiện khí hậu tương ứng ở quần thể Bidoup khác với kết quả thu được khi so sánh ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Ngọc Linh. Ở 2 quần thể này, hầu hết các đặc điểm khí hậu của năm hình thành lá bé hơn đều có giá trị nhỏ hơn đặc điểm khí hậu của năm hình thành lá lớn hơn, ngoại trừ SuH mùa đông. Trong khi đó, khi so sánh điều kiện khí hậu của năm 2016 với điều kiện khí hậu các năm 2013 và 2015 (là những năm hình thành lá có kích thước lớn hơn kích thước lá năm 2016) cũng thu được kết quả tương tự với kết quả khi so sánh điều kiện khí hậu năm 2016 với năm 2014 tại quần thể Bidoup. Điều đó cho thấy, MAP mùa hè của năm 2016 đã có đặc điểm nào đó không thuận lợi nên lá được hình thành trong năm này có kích thước nhỏ. Có lẽ do đặc điểm MAP mùa hè của quần thể Bidoup, vì MAP mùa hè trong năm 2016 đạt giá trị thấp nhất (1353mm , so với 1591mm trong năm 2013, 1468mm – năm 2015 và 1739mm – năm 2014). Như vậy, mặc dù các đặc điểm khí hậu của năm 2016 thuận lợi cho sự gia tăng kích thước lá của Thạch tùng răng, nhưng điều kiện MAP mùa hè thấp dẫn đến tốc độ gia tăng kích thước lá của năm này chậm và hình thành nên lá có kích thước nhỏ nhất trong 4 năm.

Nhìn chung, sự thay đổi của các đặc điểm hình thái phụ thuộc vào sự thay đổi của điều kiện môi trường như nhiệt độ, lượng mưa, số giờ chiếu sáng (Marcysiak, 2012).

Trong điều kiện nhiệt độ, tổng số giờ nắng cao, MAP mùa đông thấp, độ ẩm không khí thấp trong năm 2016 ở quần thể Hoàng Liên; MAT mùa đông cao, số giờ nắng cao, lượng mưa thấp, Hu và Hu mùa đông thấp trong năm 2015 ở quần thể Ngọc Linh; và nhiệt độ cao, SuH, SuH mùa hè cao, MAP và MAP mùa đông thấp, độ ẩm không khí thấp trong năm 2016 ở quần thể Bidoup, các quần thể này hình thành lá có kích thước nhỏ. Nguyên nhân là do trong điều kiện nóng và khô, cây có diện tích bề mặt lá lớn hơn sẽ bị mất nước do thoát hơi nước nhiều hơn (Etterson 2001 dẫn theo Etterson, 2004). Do đó, kích thước lá nhỏ sẽ ưu thế hơn trong điều kiện nóng và khô vì đặc điểm này giúp đảm bảo sự cân bằng giữa hấp thu CO₂ và hạn chế mất nước do quá trình thoát hơi nước (Givnish, 1979).

Mặc dù kích thước lá của 3 quần thể Thạch tùng rừng ở Việt Nam trong nghiên cứu này nằm trong giới hạn kích thước lá của loài so với nghiên cứu của Shrestha & Zhang (2015), nhưng sự khác biệt về kích thước lá giữa các quần thể nghiên cứu vẫn đủ lớn để thể hiện sự khác biệt có ý nghĩa thống kê qua kết quả phân tích ANOVA. Kiểm định khác biệt nhỏ nhất có ý nghĩa LSD cho thấy kích thước lá của quần thể Ngọc Linh khác biệt có ý nghĩa thống kê so với kích thước lá của quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup, trong khi đó, kích thước lá của quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup không có sự khác biệt có ý nghĩa (bảng 3.2).

Kết quả phân tích ANOVA các đặc trưng khí hậu tại vùng phân bố các quần thể trong 4 năm (2013 – 2016) (phụ lục 1 – 4) chỉ ra rằng vùng phân bố của quần thể Ngọc Linh có MAT, MAP, Hu và SuH cao hơn quần thể Hoàng Liên và Bidoup; MAT và SuH của quần thể Bidoup cao hơn quần thể Hoàng Liên. Từ đó cho thấy có mối liên hệ giữa giá trị MAT, MAP, Hu và SuH cao tại vùng phân bố của quần thể Ngọc Linh với đặc điểm kích thước lá lớn nhất ở quần thể này. Vùng phân bố của quần thể Bidoup có MAT và SuH cao hơn quần thể Hoàng Liên nhưng lá ở quần thể Bidoup chỉ lớn hơn lá Hoàng Liên về chiều dài (11,57mm so với 10,77mm) và sự khác biệt này không có ý nghĩa thống kê. Từ đó cho thấy, tác động đến sự gia tăng kích thước lá của MAT và SuH thấp hơn tác động của MAP và Hu. Ngoài ra, MAT và SuH có tác động đến sự gia tăng chiều dài lá, mặc dù tác động này không đủ lớn để tạo lá ở quần thể Bidoup có chiều dài khác biệt có ý nghĩa với lá ở quần thể Hoàng Liên.

Xét theo vùng phân bố của các quần thể từ Bắc vào Nam, trong 4 năm nghiên cứu, kích thước lá tăng từ quần thể Hoàng Liên đến quần thể Ngọc Linh và giảm từ quần thể Ngọc Linh đến quần thể Bidoup (Bảng 3.2). Đặc điểm kích thước lá nhỏ ở quần thể Hoàng Liên phù hợp với điều kiện khí hậu lạnh tại vùng phân bố của quần thể ($MAT = 15,77^{\circ}C$; thấp nhất trong 3 quần thể, Phụ lục 1). Trong khi đó, đặc điểm kích thước lá nhỏ ở quần thể Bidoup phù hợp với điều kiện khí hậu khô tại vùng phân bố của quần thể ($MAP = 2021mm$; $Hu = 83,75\%$; thấp nhất trong 3 quần thể, Phụ lục 2&3). Kết quả này phù hợp với kết luận của các nghiên cứu trước đó, rằng cây sống ở vùng lạnh thường có lá mang đặc điểm của vùng khô hạn (Consaul & Aiken, 1993; Giełwanowska et al., 2005) nên lá của quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup đều có kích thước nhỏ tương đương nhau và nhỏ hơn lá của quần thể Ngọc Linh (Bảng 3.2). Đặc điểm kích thước lá lớn ở quần thể Ngọc Linh phù hợp với điều kiện khí hậu nóng ẩm, mưa nhiều tại vùng phân bố của quần thể ($MAT = 25,13^{\circ}C$; $MAP = 4198mm$; $Hu = 87,3\%$; cao nhất trong 3 quần thể; Phụ lục 1 – 4).

Tiến hành phân tích tương quan để xác định phản ứng của lá Thạch tùng răng đối với biến động của các nhân tố khí hậu, kết quả được trình bày ở bảng 3.3. Kết quả phân tích chỉ ra rằng, khi MAT , MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP , MAP mùa đông, SuH mùa hè tăng thì kích thước lá tăng cả về chiều dài, chiều rộng và diện tích; khi Hu tăng thì chiều rộng lá tăng; khi Hu mùa đông tăng thì chiều rộng và diện tích lá tăng; và khi SuH mùa đông tăng thì chiều rộng và diện tích lá giảm. Ngoài ra, hệ số tương quan giữa kích thước lá và các nhân tố khí hậu chỉ ra rằng giữa MAT , MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP , MAP mùa đông có mối tương quan rất chặt chẽ với $d_{lá}$, $r_{lá}$ và $S_{lá}$; Hu mùa đông có tương quan chặt chẽ với $r_{lá}$ và $S_{lá}$; giữa Hu và $r_{lá}$ cũng như giữa SuH mùa đông với $r_{lá}$ và $S_{lá}$ có mối tương quan hơi yếu (The BMJ, 2020).

Bảng 3.3. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu

| | <i>d</i> lá | <i>r</i> lá | <i>S</i> lá | SLA |
|---------------------|-------------|---------------------|----------------------|---------|
| MAT | 0,8659** | 0,8472** | 0,7702** | 0,6799* |
| MAP | 0,8384** | 0,9009** | 0,9038** | - |
| SuH | - | - | - | - |
| Hu | - | 0,5068 ⁺ | - | - |
| MAT mùa hè | 0,8548** | 0,9406** | 0,8512** | 0,6153* |
| MAT mùa đông | 0,8197** | 0,7129** | 0,6506* | 0,6884* |
| MAP mùa hè | - | - | - | - |
| MAP mùa đông | 0,8741** | 0,9231** | 0,8733** | - |
| Hu mùa hè | - | - | - | - |
| Hu mùa đông | - | 0,6979* | 0,6197* | - |
| SuH mùa hè | 0,778** | 0,8043** | 0,6756* | 0,6298* |
| SuH mùa đông | - | -0,5998* | -0,5667 ⁺ | - |

Ghi chú: **P-value < 0,01; *P-value < 0,05; ⁺P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Chỉ số độ dày lá (SLA) là đại lượng tích hợp giữa đặc điểm hình thái lá và sinh khối lá (Poorter & Remkes, 1990) và được tính bằng diện tích hấp thu năng lượng ánh sáng mặt trời trên mỗi đơn vị sinh khối khô phục vụ chức năng này (Westoby, 1998). SLA phản ánh hiệu quả đối với việc xây dựng cơ quan hấp thu ánh sáng (lá) với thu hoạch mà cơ quan đó mang lại khi thực hiện chức năng. Do đó, lá có hiệu suất cao là lá có SLA cao, vì khi đó, mức đầu tư vật liệu thấp (lá nhẹ) nhưng diện tích hấp thu ánh sáng lớn (diện tích lá lớn) (Poorter & Remkes, 1990). Chính vì vậy, SLA thường được sử dụng trong các nghiên cứu về sinh thái (Rosbakh et al., 2015).

Thạch tùng răng có SLA rất thấp, bằng khoảng 50% SLA ở cây bụi ở nhóm thực vật hai lá mầm lưu niên sống bì sinh như *Grisellina lucida* và *G.littoralis* (SLA có giá trị lần lượt là 8,09 và 8,51mm²/mg) (Bryan, 2011) và bằng khoảng 7,5 – 10% cây bụi lưu niên, sống trên đất nghèo dinh dưỡng (ví dụ, SLA = 25,3mm²/mg ở cây một lá mầm *Festuca ovinia*; SLA = 32,8mm²/mg ở cây hai lá mầm *Plantago major*) (Poorter & Remkes, 1990). Giá trị SLA rất thấp ở Thạch tùng răng phù hợp với đặc điểm sinh trưởng rất chậm ở loài này (Ma et al., 2006) bởi vì SLA có mối tương quan thuận và tuyến tính với tốc độ sinh trưởng tương đối (RGR) (Poorter & Remkes, 1990).

Kết quả phân tích ảnh hưởng của điều kiện khí hậu tương ứng đến chỉ số SLA trong từng năm của từng quần thể chỉ ra rằng, ở quần thể Hoàng Liên, SLA có giá trị thấp nhất vào năm 2013 ($2,18\text{mm}^2/\text{mg}$) và cao nhất vào năm 2016 ($3,2\text{mm}^2/\text{mg}$). Điều kiện nhiệt độ và số giờ nắng trong năm 2013 có giá trị thấp hơn nhiệt độ và số giờ nắng trong năm 2016. Trái lại, điều kiện lượng mưa và độ ẩm không khí trong năm 2013 cao hơn năm 2016.

Đối với quần thể Ngọc Linh, lá có SLA thấp nhất ($3,04\text{mm}^2/\text{mg}$) được hình thành vào năm 2014, và lá có SLA cao nhất ($3,46\text{mm}^2/\text{mg}$) được hình thành vào năm 2016. Kết quả này tương ứng với điều kiện khí hậu trong năm 2014 đều thấp hơn năm 2016, ngoại trừ MAT mùa hè, SuH và SuH mùa đông.

Đối với quần thể Bidoup, quần thể này hình thành lá có SLA = $2,81\text{mm}^2/\text{mg}$ (thấp nhất) vào năm 2013, và lá có SLA = $3,16\text{mm}^2/\text{mg}$ (cao nhất) vào năm 2016. Kết quả so sánh điều kiện khí hậu giữa 2 năm này cho thấy hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn các điều kiện khí hậu của năm 2016, ngoại trừ MAT mùa hè, MAP mùa đông và SuH mùa đông.

Nhìn chung, đặc điểm SLA tương ứng với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố, điều kiện nhiệt độ và lượng mưa thấp sẽ hình thành nên lá có SLA thấp. Nguyên nhân có thể là do SLA có ảnh hưởng đến tính hiệu quả của quá trình thực hiện chức năng của bề mặt quang hợp (lá) cũng như quá trình cung cấp nguyên liệu cho hoạt động quang hợp (Givnish, 1979). Do đó, trong những năm nhiệt độ và lượng mưa thấp, lá ở các quần thể này dày và có kích thước nhỏ (SLA thấp), giúp giảm thiểu sự mất nước nhưng vẫn duy trì được tốc độ quang hợp ở mức tương đối (Givnish, 1979).

Ngoài ra, SLA còn chịu ảnh hưởng bởi điều kiện chiếu sáng (Liu et al., 2016) như thời gian chiếu sáng (Rosbakh et al., 2015) và cường độ chiếu sáng (Meziane & Shipley, 2001). Thời gian chiếu sáng ảnh hưởng đến SLA thông qua diện tích lá, vì thời gian chiếu sáng kéo dài sẽ thúc đẩy quá trình sinh trưởng, và do đó thời thúc đẩy sự gia tăng SLA tăng do diện tích lá tăng.

Xét tổng thể các quần thể, dữ liệu từ bảng 3.2 chỉ ra rằng quần thể Hoàng Liên có SLA thấp nhất ($2,89\text{mm}^2/\text{mg}$), sau đó là quần thể Bidoup ($3,1\text{mm}^2/\text{mg}$) và quần thể Ngọc Linh ($3,35\text{mm}^2/\text{mg}$). Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng chỉ có SLA ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Ngọc Linh là có sự khác biệt có ý nghĩa thống kê. Trong

khi đó, SLA giữa quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup cũng như SLA giữa quần thể Bidoup và Ngọc Linh không có sự khác biệt có ý nghĩa.

Đặc điểm SLA thấp nhất ở quần thể Hoàng Liên phù hợp với đặc điểm MAT và SuH thấp nhất ở quần thể này (MAT = 15,77°C; SuH = 1537 giờ; Phụ lục 1&4) bởi vì sự suy giảm nhiệt độ môi trường xung quanh đi kèm với thời gian chiếu sáng không dài dẫn đến sự suy giảm tốc độ kéo dài tế bào và hình thành nên số lượng lớn tế bào có kích thước nhỏ trên mỗi đơn vị diện tích, từ đó tạo nên lá có kích thước nhỏ hơn và dày hơn (SLA thấp hơn) ở thực vật sống trong điều kiện nhiệt độ lạnh (Atkin et al., 1996) và số giờ nắng thấp.

Vùng phân bố của quần thể Ngọc Linh có điều kiện nhiệt độ, lượng mưa và độ ẩm không khí cao nhất trong 3 quần thể (MAT = 25,13°C; MAP = 4198mm; Hu = 87,3%; Phụ lục 1 – 3), nên tại quần thể Ngọc Linh, Thạch tùng rừng không cần giảm thiểu sự mất nước bằng cách giảm diện tích bề mặt lá (khiến SLA giảm) và cũng không bị ảnh hưởng bởi sự suy giảm tốc độ kéo dài tế bào do nhiệt độ lạnh. Do đó, SLA ở quần thể Ngọc Linh thể hiện giá trị cao nhất.

Đối với quần thể Bidoup, điều kiện nhiệt độ tại vùng phân bố của quần thể này thuận lợi cho sự gia tăng SLA hơn quần thể Hoàng Liên nhưng kém quần thể Ngọc Linh (15,77°C < MAT = 18,4°C < 25,13°C; Phụ lục 1). Tuy nhiên, khí hậu ở đây khô nhất (MAP = 2021mm; Hu = 83,75%; thấp nhất trong 3 quần thể; Phụ lục 2&3). Do đó, để giảm thiểu sự mất nước trong điều kiện khí hậu khô, diện tích lá ở Bidoup giảm nên SLA giảm và thấp hơn Ngọc Linh. Tuy nhiên, nhờ điều kiện nhiệt độ và số giờ nắng cao hơn Hoàng Liên nên lá Bidoup lớn hơn, do đó mà SLA cao hơn SLA ở quần thể Hoàng Liên.

Tiến hành phân tích tương quan để xác định phản ứng của chỉ số độ dày lá (SLA) Thạch tùng rừng đối với biến động của các nhân tố khí hậu. Kết quả phân tích tương quan được trình bày ở bảng 3.3. Từ đó cho thấy khi MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và SuH mùa hè tăng thì SLA tăng và đây là mối tương quan chặt chẽ (The BMJ, 2020).

Kết quả phân tích tương quan (Bảng 3.3) cho thấy, các nhân tố khí hậu như nhiệt độ, lượng mưa (ngoại trừ MAP mùa hè), tổng số giờ nắng theo mùa, độ ẩm không khí (ngoại trừ Hu mùa hè) có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với các đặc điểm hình

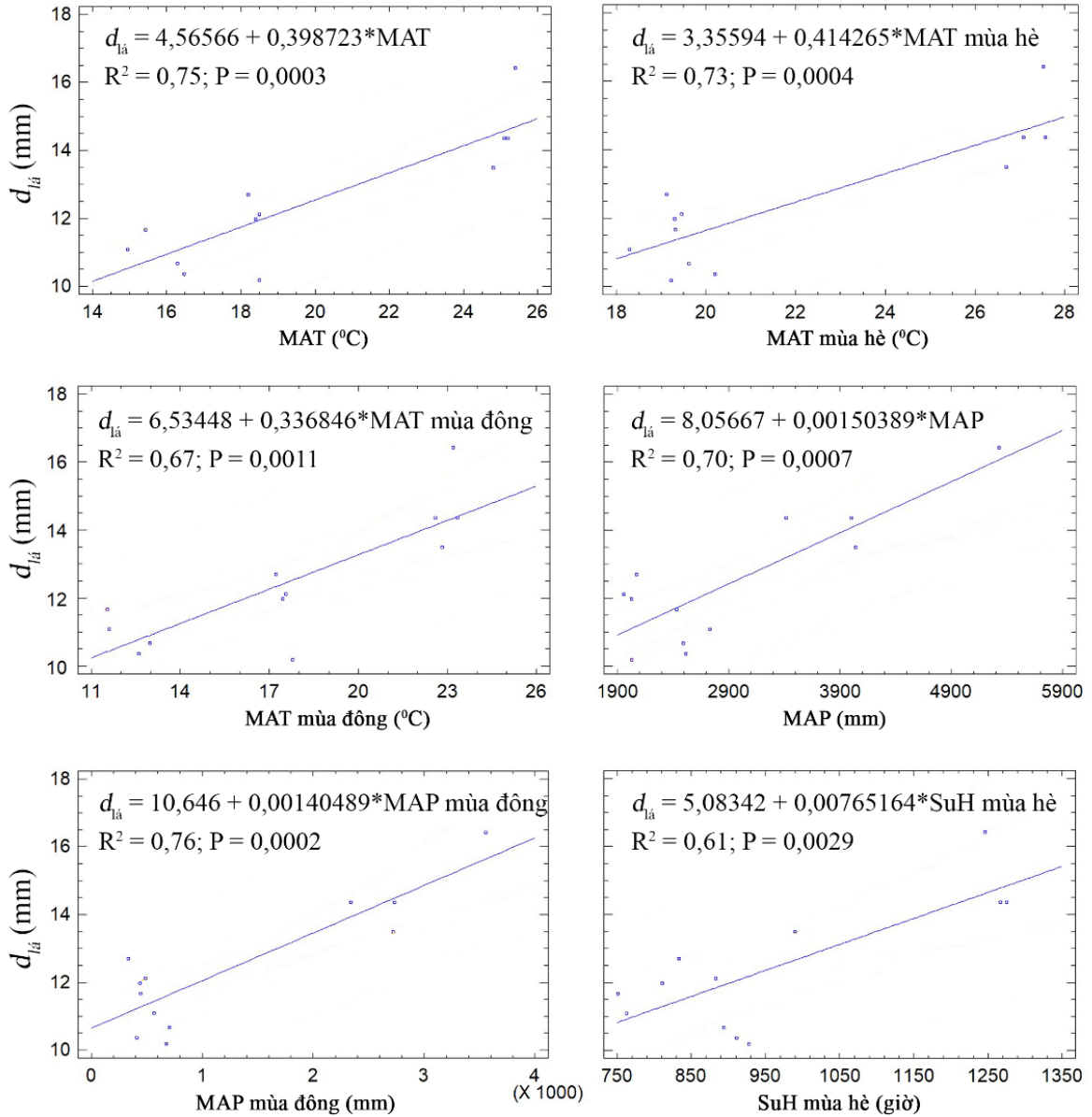
thái của lá. Do đó, có thể xây dựng mô hình hồi quy để dự đoán sự thay đổi của các đặc điểm hình thái kể trên theo những nhân tố khí hậu đang được xem xét. Mô hình hồi quy dự đoán chiều dài lá Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.4. Từ đó cho thấy sự biến động của MAT góp phần tạo nên 75% biến động chiều dài lá. Tương tự, MAT mùa hè – 73%, MAT mùa đông – 67%, MAP – 70%, MAP mùa đông – 76% và SuH mùa hè – 61%.

Mô hình hồi quy đa biến được xây dựng để dự đoán chiều dài lá của Thạch tùng răng dựa theo 5 nhân tố khí hậu (MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP, MAP mùa đông) có dạng như hàm (3.1) với $R^2 = 0,94$. SuH mùa hè đã được loại khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê ở mức tin cậy dưới 95%.

$$d_{\text{lá}} = -24,0824 - 32,1758 * \text{MAT} + 16,8589 * \text{MAT mùa hè} + 16,7639 * \text{MAT mùa đông} - 0,00900549 * \text{MAP mùa đông} + 0,00679907 * \text{MAP} \quad (3.1)$$

Giá trị $R^2 = 0,94$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.1) cho phép dự đoán được 94% sự biến động chiều dài lá Thạch tùng răng dựa vào 5 yếu tố MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và MAP.

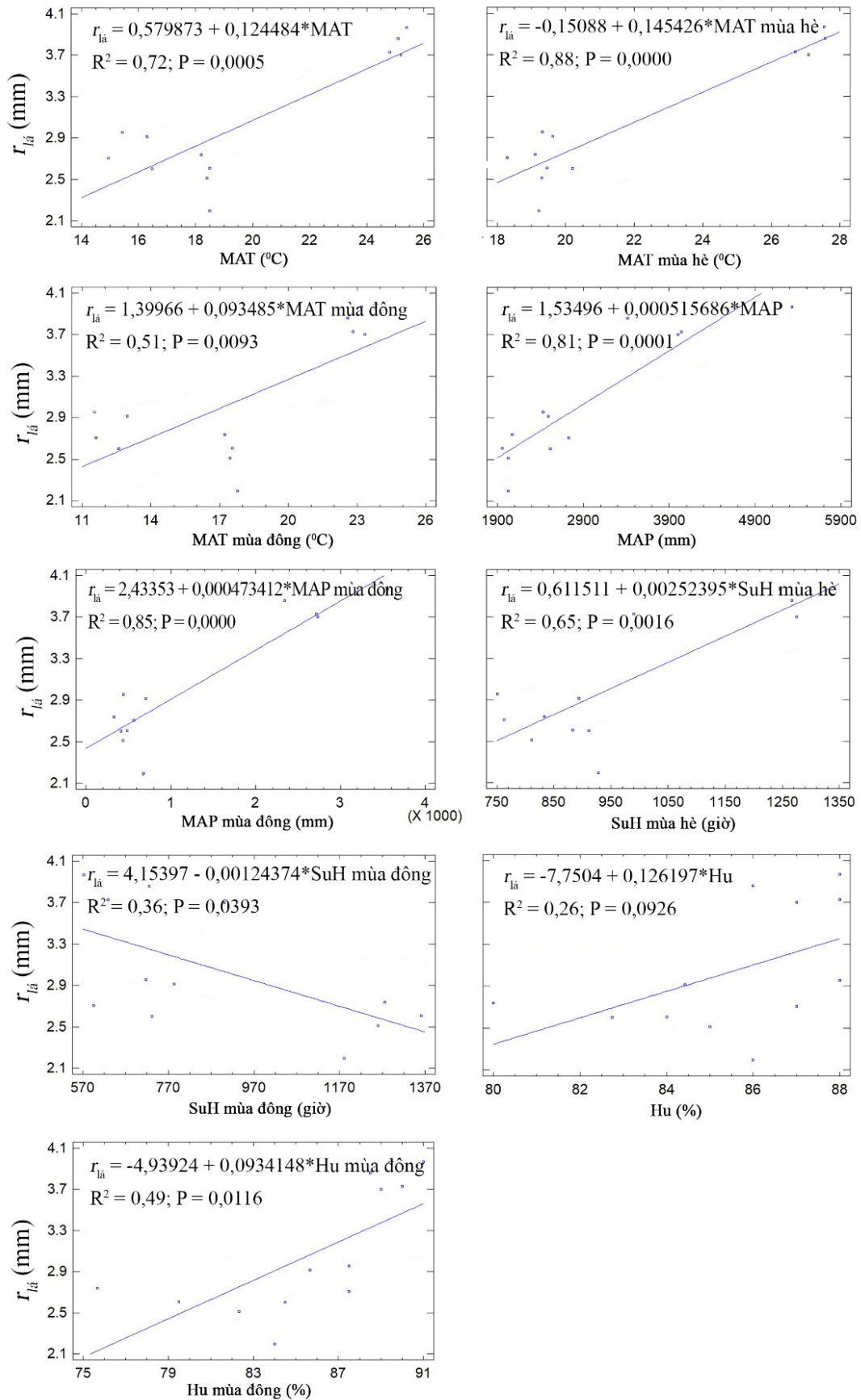
Mô hình hồi quy dự đoán chiều rộng lá Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.5. Từ đó cho thấy, sự biến động của MAT góp phần tạo nên 72% biến động chiều rộng lá. Trong khi đó, mức độ đóng góp của MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP, MAP mùa đông, Hu, Hu mùa đông, SuH mùa hè và SuH mùa đông trong biến động chiều rộng lá có giá trị lần lượt là 88; 51; 81; 85; 26; 49; 65 và 36%.



Hình 3.4. Mối quan hệ giữa chiều dài lá Thạch tùng răng ($d_{lá}$, mm) với các nhân tố khí hậu

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều rộng lá của Thạch tùng răng dựa theo 6 nhân tố khí hậu (MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP, SuH mùa đông và Hu mùa đông). Mô hình có dạng như hàm (3.2) với $R^2 = 0,99$. Đây là mô hình đã loại bỏ Hu, MAP mùa đông và SuH mùa đông do các biến số này có ý nghĩa thống kê ở mức tin cậy dưới 95%.

$$r_{lá} = 3,55289 - 5,24127 * MAT + 2,91449 * MAT \text{ mùa hè} + 2,52898 * MAT \text{ mùa đông} + 0,000206589 * MAP - 0,00119282 * SuH \text{ mùa hè} - 0,0552024 * Hu \text{ mùa đông} \quad (3.2)$$



Hình 3.5. Mối quan hệ giữa chiều rộng lá Thạch tùng răng ($r_{lá}$, mm) với các nhân tố khí hậu

Giá trị $R^2 = 0,99$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.2) cho phép dự đoán được 99% sự biến động chiều rộng lá Thạch tùng răng dựa vào 6 biến khí hậu là MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và MAP, SuH mùa hè và Hu mùa đông.

Mô hình hồi quy dự đoán diện tích lá Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.6. Mô hình từ hình 3.6 chỉ ra rằng sự biến động diện tích lá Thạch tùng răng có thể được giải thích dựa vào các nhân tố khí hậu, trong đó MAT góp phần tạo nên 59% biến động diện tích lá Thạch tùng răng. Tương tự, MAT mùa hè – 72%; MAT mùa đông – 42%; MAP – 82%; MAP mùa đông – 76%; SuH mùa hè – 46%; SuH mùa đông – 32%; Hu mùa đông – 38%.

Không thể xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán diện tích lá của Thạch tùng răng dựa theo 8 nhân tố khí hậu được liệt kê ở hình 3.6 vì khi đưa các biến số trên vào mô hình hồi quy, ý nghĩa thống kê của chúng có mức tin cậy dưới 95% và sau khi loại bỏ dần các biến số khỏi mô hình thì chỉ còn lại biến MAP. Khi đó, mô hình hồi quy biểu diễn mối quan hệ giữa $S_{lá}$ và MAP trở thành mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.3) với $R^2 = 0,82$.

$$S_{lá} = 7,34959 + 0,0062118*MAP \quad (3.3)$$

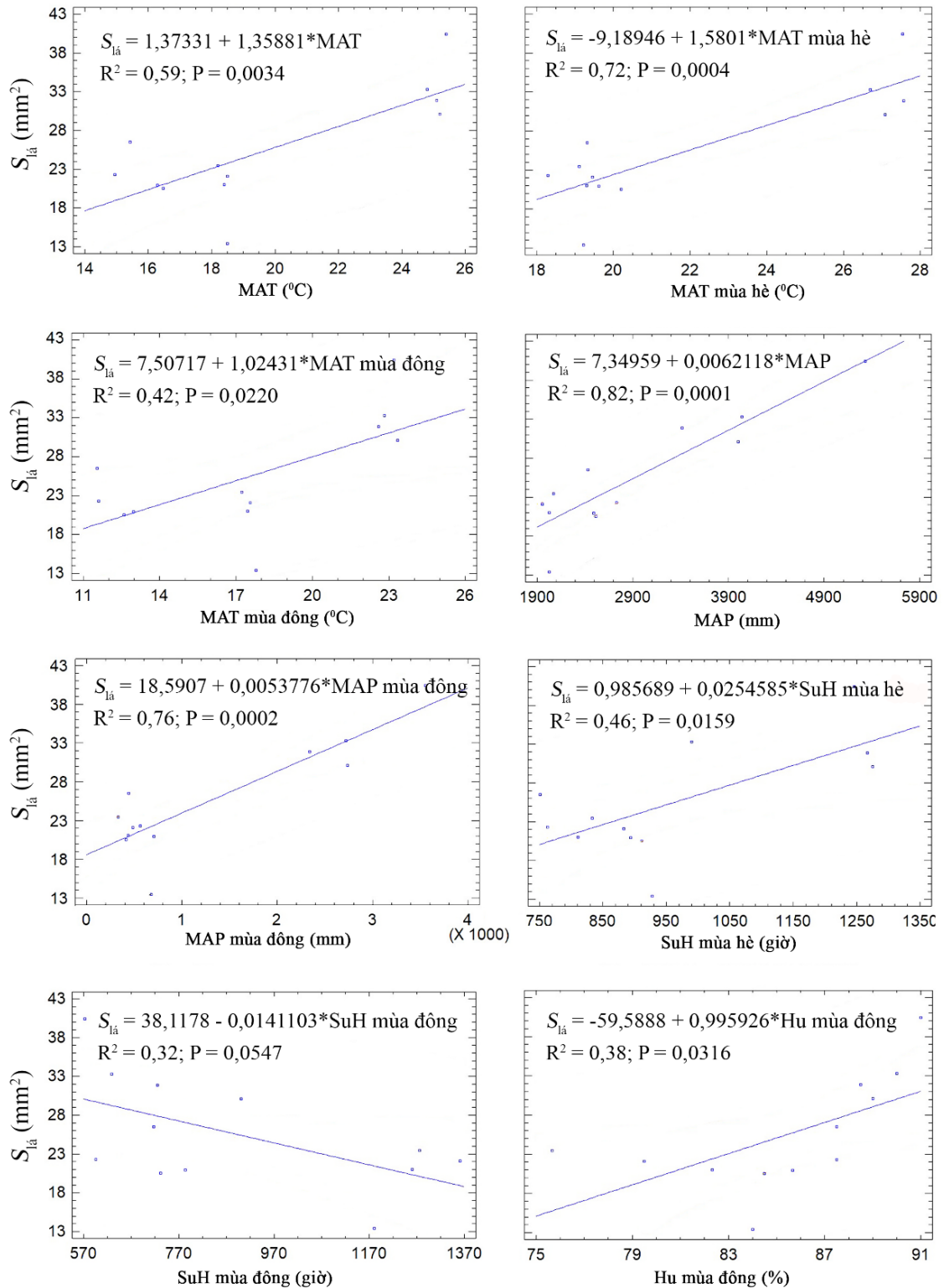
Giá trị $R^2 = 0,82$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.3) cho phép dự đoán được 82% sự biến động diện tích lá Thạch tùng răng dựa vào biến khí hậu MAP.

Mô hình hồi quy dự đoán chỉ số độ dày lá SLA của Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.7. Từ đó cho thấy sự biến động của MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và SuH mùa hè lần lượt góp phần tạo nên 46, 38, 47 và 40% biến động SLA.

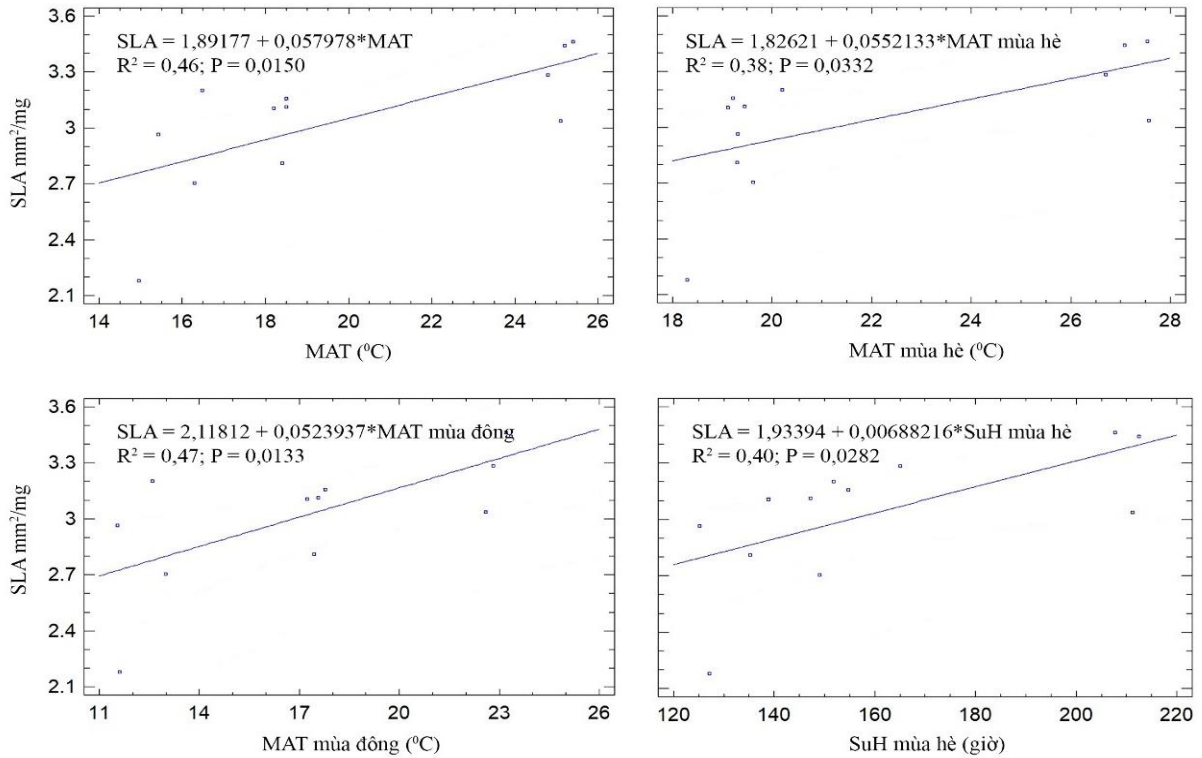
Không thể xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chỉ số độ dày lá của Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được liệt kê ở hình 3.6 vì ngoại trừ MAT, các nhân tố còn lại bị loại khỏi mô hình hồi quy đa biến do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa SLA và MAT là mối quan hệ tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.4) với $R^2 = 0,46$.

$$SLA = 1,89177 + 0,057978*MAT \quad (3.4)$$

Giá trị $R^2 = 0,46$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.4) cho phép dự đoán được 46% sự biến động chỉ số độ dày lá SLA của Thạch tùng răng dựa vào biến khí hậu nhiệt độ trung bình hàng năm (MAT).

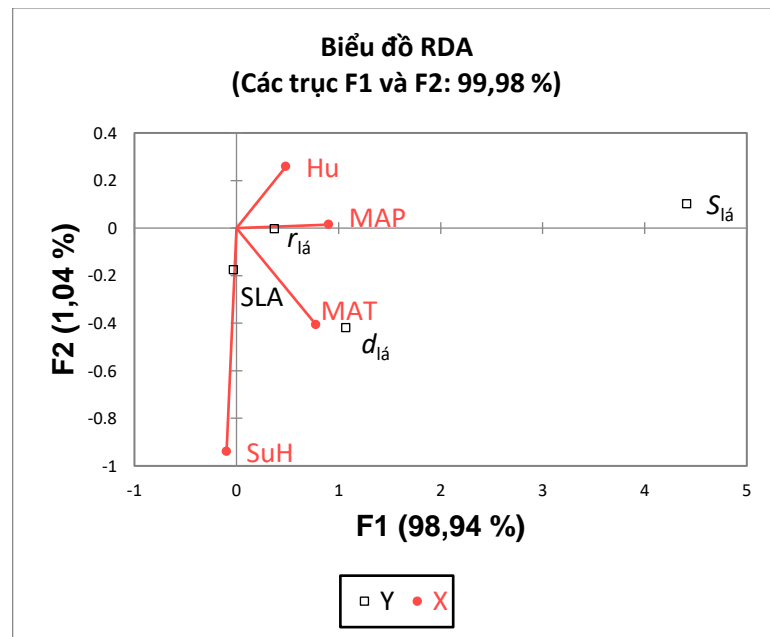


Hình 3.6. Mối quan hệ giữa diện tích lá Thạch tùng răng ($S_{lá}$, mm^2) với các nhân tố khí hậu



Hình 3.7. Mối quan hệ giữa chỉ số độ dày lá Thạch tùng răng (SLA, mm²/mg) với các nhân tố khí hậu

Tiến hành phân tích RDA để xác định mức độ đóng góp của các nhân tố khí hậu vào sự biến động của các đặc điểm kích thước lá ở Thạch tùng răng, kết quả được trình bày ở hình 3.8.

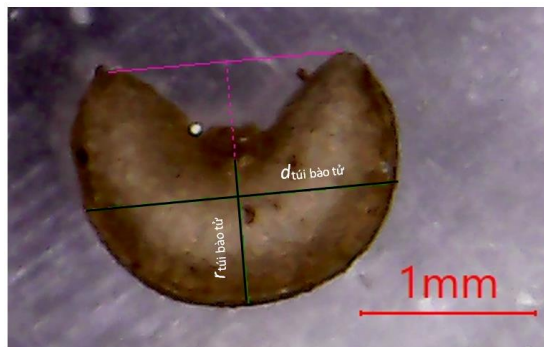


Hình 3.8. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng với các nhân tố khí hậu

Kết quả phân tích hình 3.8 chỉ ra rằng biểu đồ RDA biểu diễn được 99,98% sự thay đổi của các đặc điểm kích thước lá Thạch tùng răng ($d_{lá}$, $r_{lá}$, $S_{lá}$ và SLA) theo sự thay đổi của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu, SuH), trong đó trục F1 và F2 lần lượt biểu diễn được 98,94 và 1,04%. Kết quả phân tích tính biến thiên của các đặc điểm kích thước lá cho thấy 83,76% sự biến thiên của các đặc điểm này là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu và 16,24% là do sự tác động của các nhân tố khác (Phụ lục 28.1). Hệ số chính tắc chuẩn hóa chỉ ra rằng tổ hợp các đặc điểm kích thước lá tương quan thuận với 2 nhân tố MAT và MAP, trong đó MAP ($r = 0,82$) có ảnh hưởng mạnh hơn MAT ($r = 0,48$); và tương quan nghịch với 2 nhân tố SuH và Hu nhưng 2 nhân tố này thể hiện mức độ ảnh hưởng không đáng kể, với hệ số tương quan có giá trị lần lượt là -0,18 và -0,14 (Phụ lục 28.4).

b. Đặc điểm túi bào tử Thạch tùng răng

Thạch tùng răng có túi bào tử thật, chứa nhiều bào tử, với số lượng bào tử trong mỗi túi từ 100 trở lên (Long et al., 2016). Túi bào tử càng lớn thì số lượng bào tử chứa trong nó càng nhiều (Hu et al., 2006), dẫn đến khả năng tồn tại và phát triển ở thế hệ sau càng cao (Roux, 1992). Như vậy, sản lượng bào tử có tương quan thuận với kích thước túi bào tử. Hình minh họa các số đo kích thước túi bào tử được thể hiện ở hình 3.9.



Hình 3.9. Túi bào tử Thạch tùng răng

Đặc điểm kích thước túi bào tử của Thạch tùng răng, bao gồm chiều dài ($d_{túi\ bào\ tử}$, mm), chiều rộng ($r_{túi\ bào\ tử}$, mm); và diện tích mặt cắt ngang, sau đây gọi ngắn gọn là diện tích túi bào tử ($S_{túi\ bào\ tử}$, mm^2) được trình bày ở bảng 3.4.

Kết quả phân tích dẫn liệu từ bảng 3.4 chỉ ra rằng túi bào tử ở quần thể Ngọc Linh có kích thước bé nhất, cả về chiều dài ($d_{túi\ bào\ tử} = 1,3mm$), chiều rộng ($r_{túi\ bào\ tử} = 0,8mm$) và diện tích ($S_{túi\ bào\ tử} = 1mm^2$); túi bào tử ở quần thể Hoàng Liên có kích thước lớn nhất ở

cả 3 chỉ số, với chiều dài, chiều rộng và diện tích có giá trị lần lượt là 1,47mm; 0,85mm; và 1,29mm². Chiều dài túi bào tử ở quần thể Bidoup ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,45\text{mm}$) tương đương với chiều dài túi bào tử ở quần thể Hoàng Liên, trong khi đó, chiều rộng và diện tích ($r_{\text{túi bào tử}} = 0,8\text{mm}$; $S_{\text{túi bào tử}} = 1,08\text{mm}^2$) tương đương với chiều rộng và diện tích của túi bào tử ở quần thể Ngọc Linh. Từ đó cho thấy, chiều dài và chiều rộng của túi bào tử Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu có giá trị tương đương với chiều dài và chiều rộng của túi bào tử ở một số loài cùng họ và cùng chi như *Lycopodium lucidulum* ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,6\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,8\text{mm}$), *L. porophilum* ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,4\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,7\text{mm}$) (Waterway, 1986), *Huperzia mesoamericana* ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,5 - 2\text{mm}$), *H. talamancana* ($d_{\text{túi bào tử}} = 2 - 3\text{mm}$) (Øllgaard, 1993).

Kết quả phân tích đặc điểm kích thước túi bào tử (Bảng 3.4) với đặc điểm của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4) cho thấy, chiều dài và chiều rộng của túi bào tử ở quần thể Hoàng Liên có giá trị nhỏ nhất vào năm 2016 ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,44\text{mm}$, $r_{\text{túi bào tử}} = 0,82\text{mm}$) và lớn nhất vào năm 2013 ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,52\text{mm}$, $r_{\text{túi bào tử}} = 0,89\text{mm}$). Kết quả trên cho thấy có mối liên hệ với điều kiện khí hậu giữa 2 năm, nhiệt độ và tổng số giờ nắng trong năm 2016 cao hơn năm 2013, lượng mưa và độ ẩm không khí trong năm 2016 có giá trị thấp hơn năm 2013. Đối với diện tích, túi được hình thành trong năm 2016 có diện tích bé nhất (1,22mm²) và túi được hình thành trong năm 2014 có diện tích lớn nhất (1,45mm²). Khi đó, hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2014, ngoại trừ MAP mùa đông và độ ẩm không khí.

Đối với quần thể Ngọc Linh, quần thể này hình thành túi bào tử có kích thước nhỏ nhất vào năm 2014 ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,08\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,74\text{mm}$; $S_{\text{túi bào tử}} = 0,91\text{mm}^2$) và hình thành túi bào tử có kích thước lớn nhất vào năm 2016 ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,45\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,83\text{mm}$; $S_{\text{túi bào tử}} = 1,11\text{mm}^2$). Kết quả so sánh điều kiện khí hậu giữa 2 năm 2014 và 2016 chỉ ra rằng hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2014 đều có giá trị nhỏ hơn năm 2016, ngoại trừ MAT mùa hè, SuH và SuH mùa đông.

Bảng 3.4. Kích thước túi bào tử Thạch tùng răng

| Năm | $d_{\text{túi bào tử}} \text{ (mm)}$ | | | $r_{\text{túi bào tử}} \text{ (mm)}$ | | | $S_{\text{túi bào tử}} \text{ (mm}^2\text{)}$ | | |
|-------------------|--------------------------------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|----------------------------|----------------------------|---|--------------------------|-----------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 1,52 ± 0,16 | 1,25 ± 0,22 | 1,52 ± 0,35 | 0,89 ± 0,13 | 0,78 ± 0,19 | 0,83 ± 0,18 | 1,28 ± 0,3 | 1,01 ± 0,4 | 1,14 ± 0,49 |
| 2014 | 1,52 ± 0,25 | 1,08 ± 0,16 | 1,44 ± 0,31 | 0,87 ± 0,15 | 0,74 ± 0,23 | 0,82 ± 0,2 | 1,45 ± 0,44 | 0,91 ± 0,44 | 1,02 ± 0,39 |
| 2015 | 1,46 ± 0,23 | 1,28 ± 0,29 | 1,5 ± 0,31 | 0,86 ± 0,15 | 0,8 ± 0,18 | 0,81 ± 0,18 | 1,27 ± 0,37 | 0,94 ± 0,46 | 1,2 ± 0,46 |
| 2016 | 1,44 ± 0,29 | 1,45 ± 0,26 | 1,39 ± 0,33 | 0,82 ± 0,14 | 0,83 ± 0,15 | 0,78 ± 0,19 | 1,22 ± 0,43 | 1,11 ± 0,45 | 0,99 ± 0,46 |
| Trung bình | 1,47 ^b ± 0,26 | 1,3 ^a ± 0,29 | 1,45 ^b ± 0,33 | 0,85 ^b ± 0,15 | 0,8 ^a ± 0,19 | 0,8 ^a ± 0,19 | 1,29 ^b ± 0,41 | 1 ^a ± 0,45 | 1,08 ^a ± 0,46 |

Ghi chú: $d_{\text{túi bào tử}}$ (F-ratio = 5,96; $P < 0,05$); $r_{\text{túi bào tử}}$ (F-ratio = 5,84; $P < 0,05$); $S_{\text{túi bào tử}}$ (F-ratio = 10,82; $P < 0,01$). Các kí tự a,b khác nhau trên cùng một hàng biểu thị sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Đối với quần thể Bidoup, túi bào tử có chiều dài và chiều rộng nhỏ nhất ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,39\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,78\text{mm}$) được hình thành trong năm 2016 và túi bào tử có chiều dài và chiều rộng lớn nhất ($d_{\text{túi bào tử}} = 1,52\text{mm}$; $r_{\text{túi bào tử}} = 0,83\text{mm}$) được hình thành trong năm 2013. Kết quả phân tích cùng với điều kiện khí hậu trong 2 năm này cho thấy rằng hầu hết đều ảnh hưởng bởi điều kiện khí hậu trong năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2013, ngoại trừ MAT mùa hè và SuH mùa đông. Đối với diện tích, túi có diện tích nhỏ nhất được hình thành vào năm 2016 ($S_{\text{túi bào tử}} = 0,99\text{mm}^2$) và túi có diện tích lớn nhất được hình thành vào năm 2015 ($S_{\text{túi bào tử}} = 1,2\text{mm}^2$). Khi đó, hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2015, ngoại trừ MAT mùa hè, MAP mùa hè, SuH và SuH mùa đông.

Nhìn chung, túi bào tử có diện tích nhỏ hơn được hình thành trong năm có nhiệt độ không khí và số giờ nắng cao hơn, nhưng lượng mưa và độ ẩm không khí thấp hơn so với điều kiện khí hậu của năm hình thành túi bào tử có kích thước lớn.

Xét theo vùng phân bố của các quần thể từ Bắc vào Nam, trong 4 năm nghiên cứu, diện tích túi bào tử giảm từ quần thể Hoàng Liên ($S_{\text{túi bào tử}} = 1,29\text{mm}^2$) đến quần thể Ngọc Linh ($S_{\text{túi bào tử}} = 1\text{mm}^2$) và tăng từ quần thể Ngọc Linh đến quần thể Bidoup

($S_{\text{túi bào tử}} = 1,08\text{mm}^2$). Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng túi bào tử của quần thể Hoàng Liên lớn hơn túi bào tử của quần thể Ngọc Linh ở cả 3 chỉ số, lớn hơn túi bào tử của quần thể Bidoup về chiều rộng và diện tích và sự khác biệt về kích thước này có ý nghĩa thống kê. Chiều dài túi bào tử ở quần thể Bidoup lớn hơn chiều dài túi bào tử ở quần thể Ngọc Linh và lớn hơn có ý nghĩa thống kê. Chiều rộng và diện tích túi bào tử ở quần thể Bidoup và quần thể Ngọc Linh không có sự khác biệt (Bảng 3.4).

Kết quả phân tích ANOVA và kết quả phân tích, so sánh sự biến động của kích thước túi bào tử trong mối tương quan với sự biến động của điều kiện khí hậu qua 4 năm tại vùng phân bố các quần thể chỉ ra rằng điều kiện nhiệt độ thấp ($\text{MAT} = 15,77^\circ\text{C}$; Phụ lục 1) và lượng mưa mùa hè cao ($\text{MAP mùa hè} = 2012,75\text{mm}$; Phụ lục 2) tại vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên là điều kiện thuận lợi cho sự hình thành túi bào tử có kích thước lớn.

Tiến hành phân tích tương quan để xác định phản ứng của lá Thạch tùng răng đôi với biến động của các nhân tố khí hậu. Kết quả phân tích tương quan được trình bày ở bảng 3.5.

Bảng 3.5. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu

| | $d_{\text{túi bào tử}}$ | $r_{\text{túi bào tử}}$ | $S_{\text{túi bào tử}}$ |
|---------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| MAT | -0,742** | -0,685* | -0,7535** |
| MAP | - | - | - |
| SuH | - | -0,6033* | -0,6386* |
| Hu | - | - | - |
| MAT mùa hè | -0,7555** | -0,5726 ⁺ | -0,6082* |
| MAT mùa đông | -0,6818* | -0,7344** | -0,8276** |
| MAP mùa hè | 0,7644** | 0,8678** | 0,8013** |
| MAP mùa đông | -0,6069* | - | - |
| Hu mùa hè | - | - | - |
| Hu mùa đông | - | - | - |
| SuH mùa hè | -0,7218** | -0,6167* | -0,682* |
| SuH mùa đông | - | - | - |

Ghi chú: **P-value < 0,01; *P-value < 0,05; ⁺P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Kết quả ở bảng 3.5 chỉ ra rằng khi MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và SuH mùa hè tăng thì kích thước túi bào tử Thạch tùng răng giảm cả về chiều dài, chiều rộng và diện tích; SuH tăng thì túi bào tử giảm về chiều rộng và diện tích; MAP mùa đông tăng thì túi bào tử giảm về chiều dài. Ngược lại, khi MAP mùa hè tăng thì túi bào tử tăng cả 3 chiều kích. Hệ số tương quan giữa kích thước túi bào tử và các nhân tố khí hậu được trình bày trong bảng 3.5 chỉ ra rằng hầu hết các mối tương quan đều ở mức chặt chẽ, ngoại trừ $r_{\text{túi bào tử}}$ với $S_{\text{túi bào tử}}$ với MAP mùa hè có mối tương quan rất chặt chẽ; và giữa $r_{\text{túi bào tử}}$ và MAT mùa hè có mối tương quan vừa phải (The BMJ, 2020).

Đối với nhóm thực vật phát tán bào tử nhờ gió, sự hình thành và phát tán bào tử của chúng chỉ phụ thuộc vào điều kiện môi trường (Landi et al., 2014) mà không phụ thuộc vào các tác nhân thụ phấn là động vật (Barrington, 1993). Kết quả phân tích bảng 3.5 cho thấy khi nhiệt độ tăng và lượng mưa mùa hè giảm thì kích thước túi bào tử của Thạch tùng răng sẽ giảm. Từ đó cho thấy xu thế gia tăng nhiệt độ và thời gian khô hạn do biến đổi khí hậu (Richter et al., 2012) sẽ ảnh hưởng tiêu cực đến kích thước túi bào tử và do đó mà ảnh hưởng đến số lượng bào tử được hình thành trong mỗi mùa sinh sản.

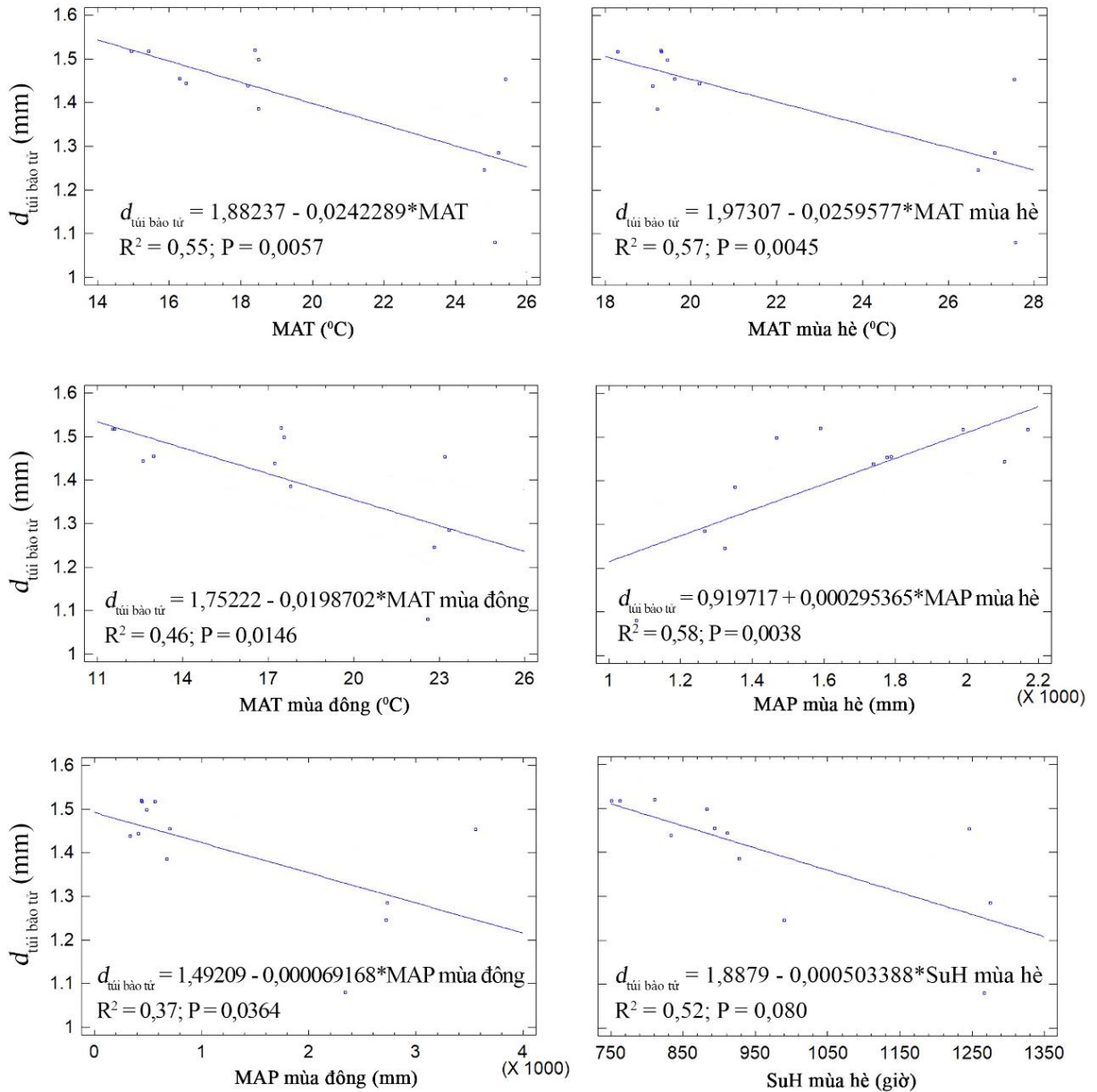
Kết quả phân tích tương quan (Bảng 3.5) cho thấy hầu hết các nhân tố khí hậu (ngoại trừ SuH mùa đông và độ ẩm không khí) đều có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với kích thước túi bào tử Thạch tùng răng. Do đó có thể xây dựng mô hình hồi quy để dự đoán sự thay đổi của các đặc điểm hình thái túi bào tử theo những nhân tố khí hậu đang được xem xét.

Mô hình hồi quy dự đoán chiều dài túi bào tử dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.10. Từ đó cho thấy 55% biến động chiều dài kích thước túi bào tử là do biến động về MAT. Tương tự, 57%, 46%, 58%, 37%, 52% biến động chiều dài kích thước túi bào tử có thể được giải thích dựa vào biến động về MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, MAP mùa đông và SuH mùa hè.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều dài của túi bào tử Thạch tùng răng dựa theo MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, MAP mùa đông và SuH mùa hè. Kết quả xây dựng được mô hình có dạng như hàm (3.5) với $R^2 = 0,84$; trong đó MAT mùa hè, MAP mùa đông và SuH mùa hè đã được loại ra khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê ở mức tin cậy dưới 95%.

$$d_{\text{túi bào tử}} = 1,11465 - 0,0711293 \cdot \text{MAT} + 0,063245 \cdot \text{MAT mùa đông} + 0,000357019 \cdot \text{MAP mùa hè} \quad (3.5)$$

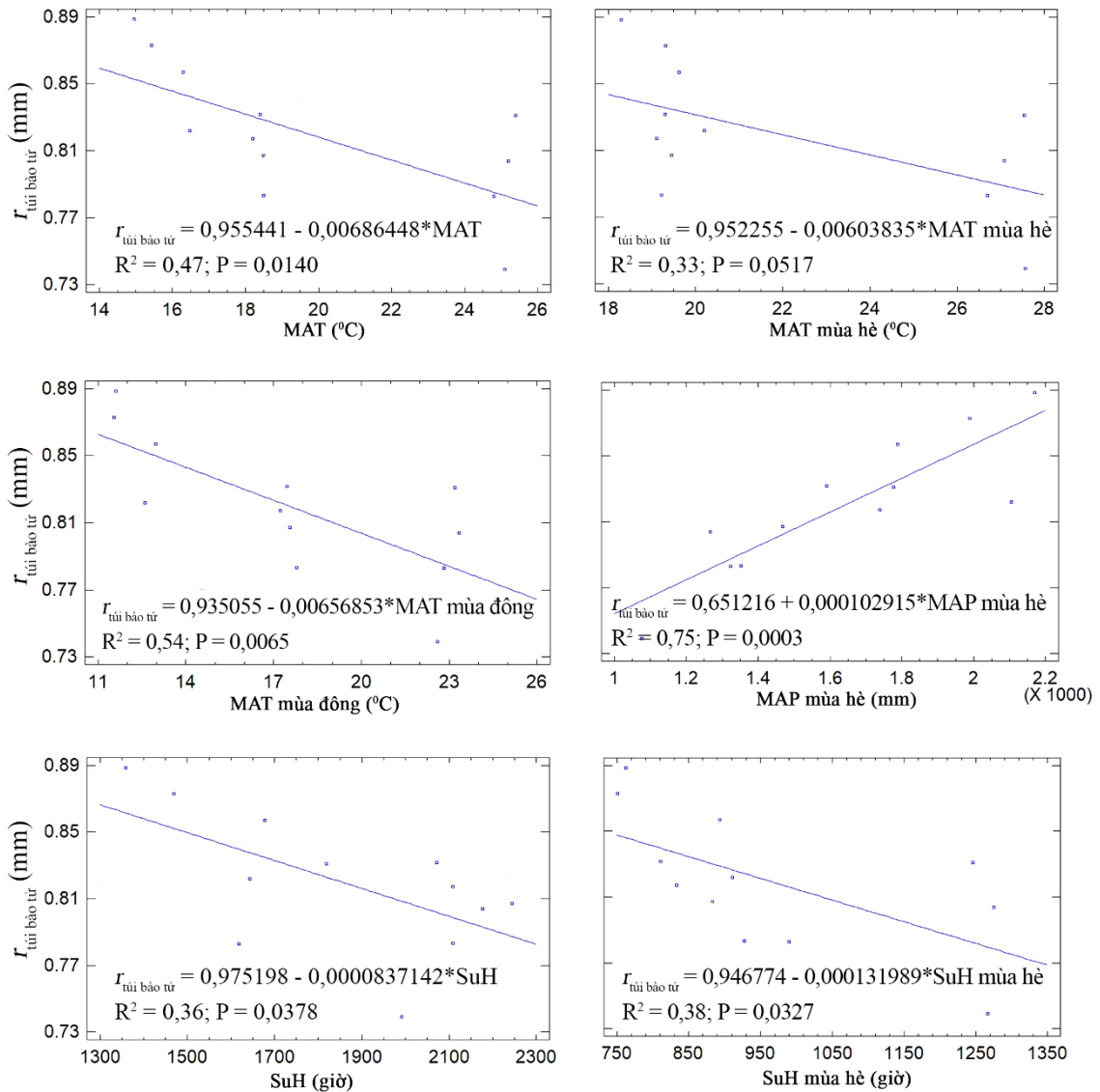
Giá trị $R^2 = 0,84$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.5) cho phép dự đoán được 84% sự biến động chiều dài túi bào tử Thạch tùng răng dựa vào 3 biến khí hậu là MAT, MAT mùa đông và MAP mùa hè.



Hình 3.10. Mối quan hệ giữa chiều dài túi bào tử Thạch tùng răng ($d_{\text{túi bào tử}}$, mm) với các nhân tố khí hậu

Mô hình hồi quy dự đoán chiều rộng túi bào tử Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.11. Từ đó cho thấy sự biến động của MAT góp

phần tạo nên 47% biến động chiều rộng túi bào tử. Trong khi đó, mức độ đóng góp của MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, SuH và SuH mùa hè trong biến động chiều rộng túi bào tử có giá trị lần lượt là 33; 54; 75; 36; 38%.



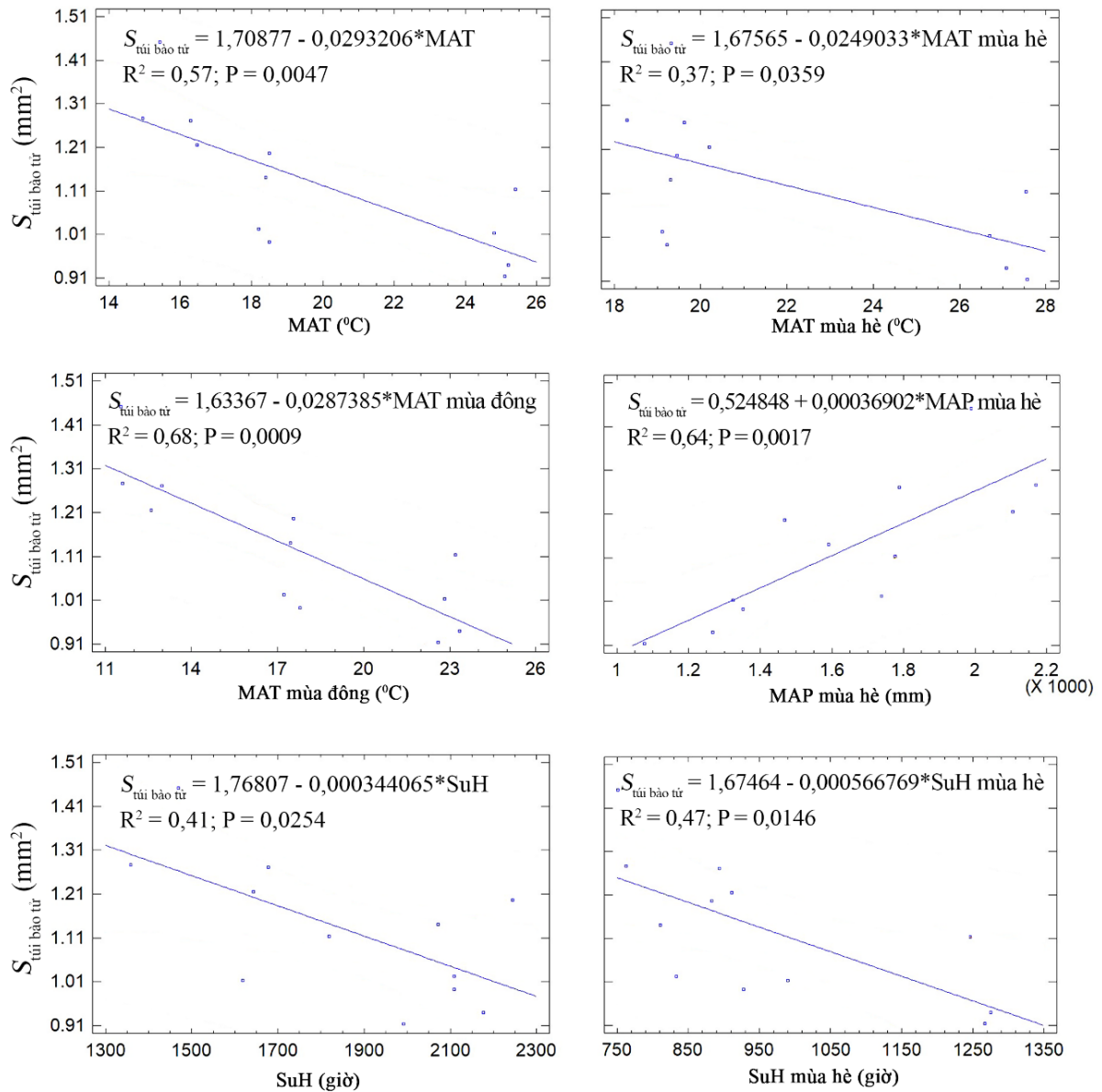
Hình 3.11. Mối quan hệ giữa chiều rộng túi bào tử Thạch tùng răng ($r_{\text{túi bào tử}}$, mm) với các nhân tố khí hậu

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều rộng túi bào tử Thạch tùng răng dựa theo 6 nhân tố khí hậu được liệt kê ở hình 3.11. Kết quả xây dựng được mô hình có dạng như hàm (3.6) với $R^2 = 0,93$, trong đó SuH và SuH mùa hè đã được loại ra khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê ở mức tin cậy dưới 95%.

$$r_{\text{túi bào tử}} = 0,583767 - 0,727296 \cdot \text{MAT} + 0,36409 \cdot \text{MAT mùa hè} + 0,365048 \cdot \text{MAT mùa đông} + 0,00013094 \cdot \text{MAP mùa hè} \quad (3.6)$$

Giá trị $R^2 = 0,93$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.6) cho phép dự đoán được 93% sự biến động chiều rộng túi bào tử Thạch tùng răng dựa vào 3 biến khí hậu là MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và MAP mùa hè.

Mô hình hồi quy dự đoán diện tích túi bào tử Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.12.



Hình 3.12. Mối quan hệ giữa diện tích túi bào tử Thạch tùng răng ($S_{\text{túi bào tử}}$, mm^2) với các nhân tố khí hậu

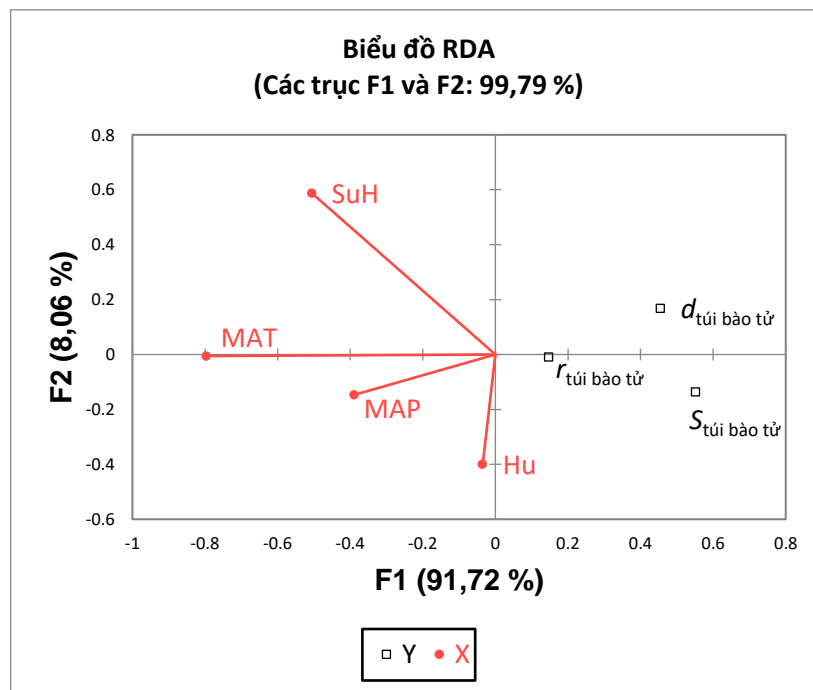
Kết quả phân tích hình 3.12 chỉ ra rằng 57% biến động diện tích túi bào tử có thể được giải thích dựa vào MAT. Tương tự, 37%, 68%, 64%, 41% và 47% biến động diện tích túi bào tử có thể được giải thích dựa vào sự biến động của MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, SuH và SuH mùa hè.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán diện tích túi bào tử Thạch tùng rừng dựa theo 6 nhân tố khí hậu kể trên. Kết quả thu được mô hình có dạng hàm (3.7) với $R^2 = 0,73$; trong đó, SuH, SuH mùa hè, MAT mùa đông và MAP mùa hè đã được loại ra khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê ở mức tin cậy dưới 95%.

$$S_{\text{túi bào tử}} = 1,47953 - 0,0823867 * \text{MAT} + 0,0582432 * \text{MAT mùa hè} \quad (3.7)$$

Giá trị $R^2 = 0,73$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.7) cho phép dự đoán được 73% sự biến động diện tích túi bào tử Thạch tùng rừng dựa vào 2 biến khí hậu là MAT và MAT mùa hè.

Tiến hành phân tích RDA để xác định mức độ đóng góp của các nhân tố khí hậu vào sự biến động của các đặc điểm kích thước túi bào tử ở Thạch tùng rừng; kết quả được trình bày ở hình 3.13.



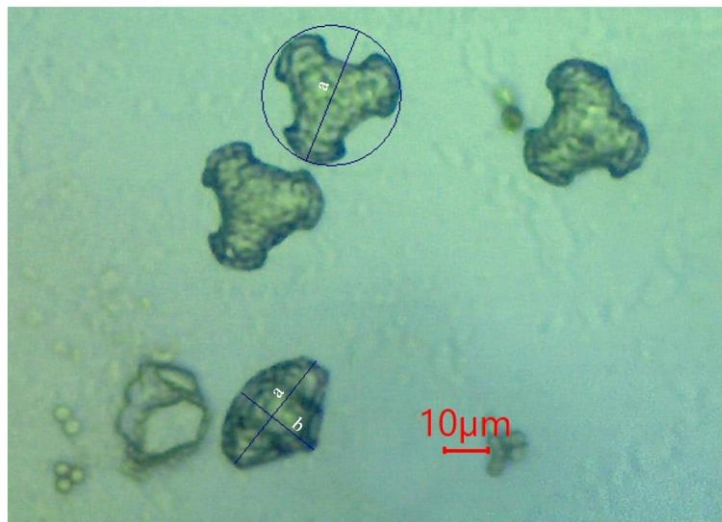
Hình 3.13. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng rừng với các nhân tố khí hậu

Kết quả phân tích hình 3.13 chỉ ra rằng biểu đồ RDA biểu diễn được 99,79% sự thay đổi của các đặc điểm kích thước túi bào tử Thạch tùng rừng ($d_{\text{túi bào tử}}$, $r_{\text{túi bào tử}}$,

S (túi bào tử) theo sự thay đổi của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu, SuH), trong đó trục F1 và F2 lần lượt biểu diễn được 91,72 và 8,06%. Kết quả phân tích tính biến thiên của các đặc điểm kích thước túi bào tử cho thấy 82,04% sự biến thiên của các đặc điểm này là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu và 17,96% là do sự tác động của các nhân tố khác (Phụ lục 29.1). Hệ số chính tắc chuẩn hóa chỉ ra rằng tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử ở Thạch tùng răng tương quan nghịch với MAT ($r = -2,75$) và tương quan thuận với 3 nhân tố khí hậu còn lại, trong đó MAP ($r = 1,54$) ảnh hưởng đến tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử mạnh hơn SuH và Hu (với r có giá trị lần lượt là 0,611 và 0,325) (Phụ lục 29.4).

c. Đặc điểm bào tử Thạch tùng răng

Ở Thạch tùng răng, thời gian bắt đầu hình thành túi bào tử đến khi túi chín mất gần 1 năm và quá trình phát tán bào tử có thể kéo dài đến tháng 3 năm sau (Long et al., 2016). Do việc thu mẫu Thạch tùng răng được tiến hành vào đầu năm 2017 (mục 3.1) nên có thể thu các bào tử trong túi bào tử được hình thành vào năm 2016 để quan sát và đo đếm. Hình minh họa về kích thước bào tử Thạch tùng răng được thể hiện ở hình 3.14



Hình 3.14. Bào tử Thạch tùng răng. a. Trục qua xích đạo; b. Trục qua cực

Đặc điểm kích thước bào tử của Thạch tùng răng, bao gồm kích thước trục qua xích đạo (μm) và kích thước trục qua cực (μm) được trình bày ở bảng 3.6.

Bảng 3.6. Kích thước bào tử của Thạch tùng răng

| Năm | Trục qua xích đạo (μm) | | | Trục qua cực (μm) | | |
|------|-------------------------------------|------------|------------|--------------------------------|------------|------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2016 | 34,14±3,04 | 35,16±3,26 | 33,55±2,13 | 21,91±2,31 | 21,43±1,81 | 22,18±1,88 |

Kết quả phân tích bảng 3.6 chỉ ra rằng, trục qua xích đạo của bào tử ở quần thể Ngọc Linh có đường kính lớn nhất (35,16 μm), sau đó là bào tử của quần thể Hoàng Liên (34,14 μm) và quần thể Bidoup (33,55 μm). Kích thước trục qua cực của bào tử Thạch tùng răng ở quần thể Bidoup có giá trị lớn nhất (22,18 μm), sau đó là bào tử của quần thể Hoàng Liên (21,91 μm) và quần thể Ngọc Linh (21,43 μm). Tuy nhiên, kích thước trục qua xích đạo và trục qua cực giữa các bào tử thuộc 3 quần thể có mức chênh lệch không đáng kể, trong khoảng 1 μm . Vì vậy, có thể xem bào tử Thạch tùng răng ở cả 3 quần thể có kích thước tương đương nhau.

Sự khác biệt về điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể dẫn đến sự khác biệt về kích thước lá cũng như kích thước túi bào tử nhưng kích thước bào tử lại không thể hiện sự khác biệt rõ rệt. Từ đó cho thấy ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến kích thước bào tử không biểu hiện rõ.

So với nhóm bào tử đồng hình, kích thước của bào tử Thạch tùng răng thuộc mức trung bình (Zenkteler, 2012). So với bào tử cùng chi, kích thước bào tử của Thạch tùng răng lớn hơn. Ví dụ, bào tử của *Huperzia nanlingensis* có trục qua xích đạo dài từ 22,3 – 28,5 μm ; trục qua cực dài 20,8 – 26,5 μm (Shrestha et al., 2014), bào tử của *H. lucidula* (*Lycopodium lucidulum*) có trục qua xích đạo dài từ 22,9 – 28,9 μm (Waterway, 1986). Tuy nhiên, bào tử của Thạch tùng răng có trục qua xích đạo tương đương với *H. porophila* (*Lycopodium porophilum*) (29,5 – 36,4 μm) (Waterway, 1986).

3.2.2. Đặc điểm hình thái giải phẫu

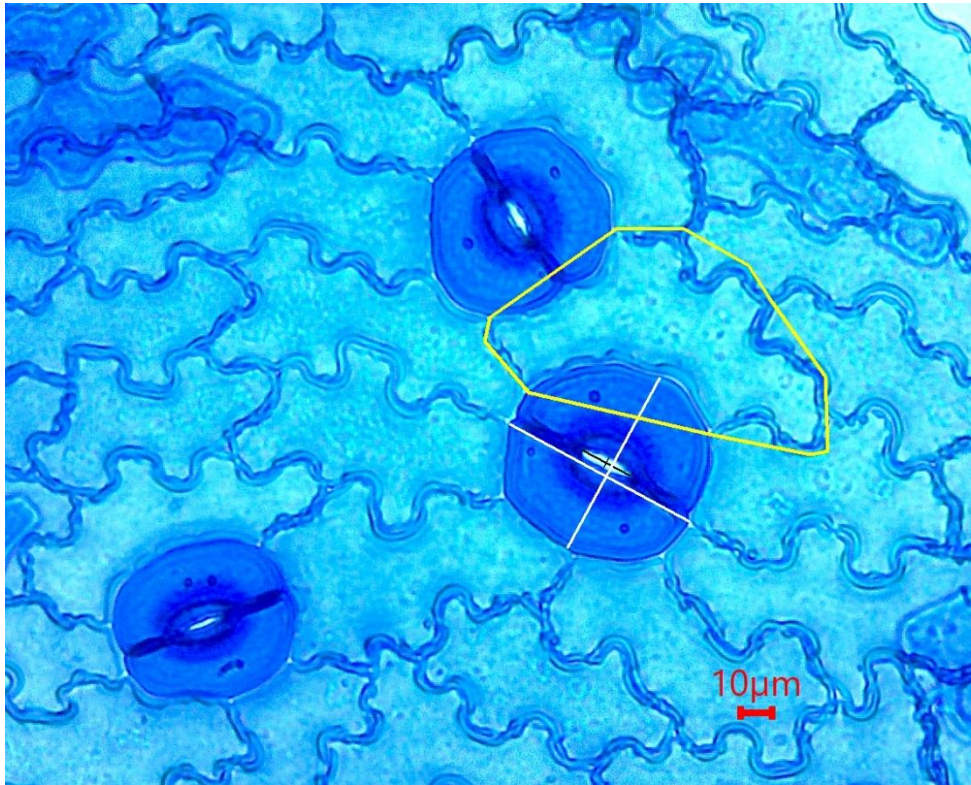
Các đặc điểm hình thái giải phẫu của lá có vai trò quan trọng trong phản ánh đặc điểm của điều kiện môi trường sống xung quanh (Kluge & Kessler, 2007).

a. Đặc điểm khí khổng Thạch tùng răng

Khả năng trao đổi khí (hơi nước và CO₂) giữa lá với môi trường xung quanh có mối quan hệ chặt chẽ với khả năng dẫn truyền nước trong lá cũng như với khả năng quang hợp ở lá bởi vì trong điều kiện lá được cung cấp nước đầy đủ, khả năng quang hợp ở lá chỉ có thể đạt mức tối đa khi CO₂ được cung cấp đầy đủ (nghĩa là nồng độ CO₂ trong các khoảng gian bào cao) (Savvides et al., 2011). Việc kiểm soát sự trao đổi khí giữa thực vật với khí quyển được thực hiện thông qua hoạt động chức năng của khí khổng (Franks & Beerling, 2009). Mặc dù cấu trúc cơ bản của khí khổng duy trì gần như không đổi trong suốt lịch sử tiến hóa hơn 400 triệu năm của thực vật có mạch

(Edwards et al., 1998) nhưng hiệu quả trao đổi khí được hiệu chỉnh bằng cách gia tăng tính hiệu quả trong quá trình thực hiện chức năng của tế bào kèm (Franks & Farquhar, 2007) và thông qua sự điều chỉnh kích thước cũng như mật độ khí khổng (Franks & Beerling, 2009).

Hình 3.15 minh họa khí khổng và tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng.



Hình 3.15. Khí khổng và tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng.
Đường màu đen: chiều dài khe khí khổng và độ mở khí khổng. Đường màu trắng: chiều dài và chiều rộng khí khổng. Đường màu vàng: vỏ lõi của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng

Đặc điểm mật độ khí khổng của Thạch tùng răng (MK, No/mm^2) được trình bày ở bảng 3.7. Từ đó cho thấy MK ở cả 3 quần thể có giá trị tương đương nhau, trong đó 1mm^2 bề mặt lá có khoảng 14 - 15 khí khổng. Mật độ khí khổng ở Thạch tùng răng thấp hơn rất nhiều so với các quần thể khác cùng chi như *Huperzia lucidula* (68 khí khổng/ mm^2), *H. porophilum* (48 khí khổng/ mm^2) (Waterway, 1986). Lá ở quần thể Hoàng Liên và Ngọc Linh có mật độ khí khổng thấp nhất (lần lượt là $14,6$ và $14,68$ khí khổng/ 1mm^2) và lá ở quần thể Bidoup có mật độ khí khổng cao nhất ($15,53$ khí khổng/ 1mm^2).

Bảng 3.7. Đặc điểm khí khổng Thạch tùng rừng

| Năm | MK (N ₂ /mm ²) | | | <i>d</i> _{khí khổng} (μm) | | | <i>r</i> _{khí khổng} (μm) | | | <i>S</i> _{khí khổng} (μm ²) | | |
|-------------------|---------------------------------------|---------------------------|---------------------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------|--|--------------------------------|--------------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 15,53 ± 3,53 | 15,69 ± 2,83 | 12,9 ± 2,12 | 71,15 ± 7,05 | 72,13 ± 7,97 | 69,13 ± 8,34 | 62,57 ± 5,81 | 62,87 ± 7,11 | 60,02 ± 8,54 | 13980,4 ± 2361,68 | 14679,6 ± 2960,42 | 13242,8 ± 3269,24 |
| 2014 | 17,51 ± 4,82 | 13,04 ± 0,77 | 15,26 ± 2,23 | 69,69 ± 6,89 | 73,19 ± 6,54 | 70,34 ± 8,98 | 61,29 ± 6,27 | 66,79 ± 5,58 | 60,83 ± 7,98 | 13766,3 ± 2341,45 | 15485 ± 2284,95 | 13510,4 ± 3167,62 |
| 2015 | 13,02 ± 1,99 | 15,26 ± 2,3 | 17,31 ± 2,53 | 71,71 ± 8,08 | 74,17 ± 7,1 | 71,11 ± 9,13 | 62,97 ± 7,16 | 65,38 ± 6,98 | 60,27 ± 7,77 | 13958,7 ± 2949,35 | 15393,2 ± 2503,42 | 14285 ± 3045,05 |
| 2016 | 14,31 ± 3,24 | 14,82 ± 2,24 | 14,68 ± 4,26 | 71,05 ± 9,04 | 72,35 ± 7,8 | 70,01 ± 9,37 | 61,72 ± 6,43 | 63,48 ± 6,87 | 61,08 ± 8,32 | 13929,9 ± 2830,82 | 14602,3 ± 2268,2 | 13403,5 ± 3475,77 |
| Trung bình | 14,6 ^a ± 3,48 | 14,68 ^a ± 2,25 | 15,53 ^a ± 3,44 | 71 ^a ± 8,14 | 73,13 ^b ± 7,37 | 70,37 ^a ± 9,12 | 62,14 ^a ± 6,63 | 64,77 ^b ± 6,81 | 60,65 ^a ± 8,09 | 13909,8 ^a ± 2733,47 | 15066,4 ^b ± 2456,19 | 13711,8 ^a ± 3272,38 |

Ghi chú: MK (F-ratio = 0,06; P>0,05; *d*_{khí khổng} (F-ratio = 11,2; P<0,01); *r*_{khí khổng} (F-ratio = 10,07; P<0,01); *S*_{khí khổng} (F-ratio = 15,56; P<0,01). Các kí tự a, b khác nhau trên cùng một hàng biểu thị sự khác biệt có ý nghĩa ở mức α = 0,05 theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Kết quả phân tích, đối chiếu đặc điểm mật độ khí khổng (Bảng 3.7) với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể qua các năm nghiên cứu (Phụ lục 1 – 4) cho thấy quần thể Hoàng Liên hình thành lá có mật độ khí khổng thấp nhất vào năm 2015 (MK = 13,02) và cao nhất vào năm 2014 (MK = 17,51). Kết quả phân tích trên, đối chiếu với điều kiện khí hậu giữa 2 năm 2015 và 2014 chỉ ra rằng hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2015 đều có giá trị cao hơn năm 2014, ngoại trừ MAP mùa hè và độ ẩm không khí.

Đối với quần thể Ngọc Linh, năm 2014 là năm quần thể này hình thành lá có mật độ khí khổng thấp nhất (MK = 13,04) và lá có mật độ khí khổng cao nhất được hình thành vào năm 2013 (MK = 15,69). Kết quả về điều kiện khí hậu giữa 2 năm này chỉ ra rằng hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2014 đều có giá trị thấp hơn điều kiện khí hậu của năm 2013, ngoại trừ MAT, MAT mùa hè và số giờ nắng.

Đối với quần thể Bidoup, lá có mật độ khí khổng thấp nhất (MK = 12,90) được hình thành vào năm 2013 và lá có mật độ khí khổng cao nhất (MK = 17,31) được hình thành vào năm 2015. Kết quả về điều kiện khí hậu giữa 2 năm này cho thấy hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn năm 2015, ngoại trừ MAP, MAP mùa hè và độ ẩm không khí.

Nhìn chung, khi phân tích ảnh hưởng của điều kiện khí hậu đến mật độ khí khổng tương ứng trong 4 năm tại vùng phân bố của 3 quần thể chỉ ra rằng, lá có mật độ khí khổng thấp hơn được hình thành trong năm có điều kiện MAT, MAP và SuH cao hơn nhưng Hu thấp hơn.

Xét ở mức độ tổng thể 3 quần thể, mật độ khí khổng dao động từ 14,6 khí khổng trên 1mm^2 bề mặt lá (quần thể Hoàng Liên) đến 14,68 (quần thể Ngọc Linh) và 15,53 (quần thể Bidoup). Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng không có sự khác biệt có ý nghĩa thống kê về mật độ khí khổng giữa 3 quần thể (Bảng 3.7).

Kích thước khí khổng có vai trò quan trọng đối với quá trình trao đổi khí ở lá (Franks & Beerling, 2009) vì có vai trò quyết định đối với độ mở tối đa của khí khổng và do đó mà ảnh hưởng đến diện tích tối đa của khe lỗ khí. Kết quả phân tích đặc điểm kích thước khí khổng của Thạch tùng rừng (Bảng 3.7) chỉ ra rằng khí khổng ở quần thể Ngọc Linh có kích thước lớn nhất, cả về chiều dài, chiều rộng và diện tích (với giá trị lần lượt là $73,13\mu\text{m}$; $64,77\mu\text{m}$ và $15.066,4\mu\text{m}^2$), sau đó là quần thể Hoàng Liên với

$d_{\text{khí không}} = 71\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 62,14\mu\text{m}$ và $S_{\text{khí không}} = 13.909,8\mu\text{m}^2$. Khí không của Thạch tùng răng ở quần thể Bidoup có kích thước bé nhất về cả 3 chiều kích ($d_{\text{khí không}} = 70,37\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 60,65\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.711,8\mu\text{m}^2$). So với các loài cùng chi, chiều dài và chiều rộng khí không của Thạch tùng răng lớn hơn. Ví dụ, *Huperzia lucidula* ($d_{\text{khí không}} = 52,3\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 40,3\mu\text{m}$); *H. porophilum* ($d_{\text{khí không}} = 55,1\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 43,2\mu\text{m}$) (Waterway, 1986).

Kết quả phân tích, đối chiếu đặc điểm kích thước khí không (Bảng 3.7) với đặc điểm của điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4) cho thấy ở quần thể Hoàng Liên, khí không của lá được hình thành vào năm 2014 có kích thước bé nhất ($d_{\text{khí không}} = 69,69\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 61,29\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.766,3\mu\text{m}^2$) và khí không có kích thước lớn nhất được hình thành vào năm 2015 ($d_{\text{khí không}} = 71,71\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 62,97\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.958,7\mu\text{m}^2$). Sự khác biệt về kích thước khí không có lẽ điều kiện khí hậu năm 2014 đều có giá trị thấp hơn năm 2015, ngoại trừ MAP mùa hè và độ ẩm không khí.

Đối với quần thể Ngọc Linh, khí không của lá được hình thành vào năm 2013 có kích thước bé ($d_{\text{khí không}} = 72,12\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 62,87\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 14.679,6\mu\text{m}^2$) và khí không của lá được hình thành vào năm 2015 có kích thước lớn hơn ($d_{\text{khí không}} = 74,17\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 65,38\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 15.393,2\mu\text{m}^2$). Kết quả khác biệt trên có lẽ do điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn các điều kiện khí hậu của năm 2015, ngoại trừ MAP, MAP mùa hè và Hu.

Đối với quần thể Bidoup, khí không của lá được hình thành vào năm 2013 có kích thước bé ($d_{\text{khí không}} = 69,13\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 60,02\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.242,8\mu\text{m}^2$) và khí không của lá được hình thành vào năm 2015 có kích thước lớn hơn ($d_{\text{khí không}} = 71,11\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 61,08\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 14.285\mu\text{m}^2$). Kết quả khác biệt trên do điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn các điều kiện khí hậu của năm 2015, ngoại trừ MAP, MAP mùa hè và Hu.

Nhìn chung, kết quả so sánh đặc điểm khí không và điều kiện khí hậu tương ứng trong 4 năm tại vùng phân bố của 3 quần thể chỉ ra rằng khí không có kích thước nhỏ hơn được hình thành trong điều kiện nhiệt độ, MAP mùa đông và số giờ nắng thấp hơn nhưng MAP, MAP mùa hè và độ ẩm không khí cao hơn so với điều kiện hình thành nên khí không có kích thước lớn.

Xét ở mức độ tổng thể các quần thể, kích thước khí không tăng dần từ quần thể Bidoup ($d_{\text{khí không}} = 70,37\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 60,65\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.711,8\mu\text{m}^2$) đến quần thể Hoàng Liên ($d_{\text{khí không}} = 71\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 62,14\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 13.909,8\mu\text{m}^2$) và quần thể Ngọc Linh ($d_{\text{khí không}} = 73,13\mu\text{m}$; $r_{\text{khí không}} = 64,77\mu\text{m}$; $S_{\text{khí không}} = 15.066,4\mu\text{m}^2$). Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng kích thước khí không của quần thể Ngọc Linh lớn hơn kích thước khí không của quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup, và sự khác biệt này có ý nghĩa thống kê. Trong khi đó, kích thước khí không giữa 2 quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup không thể hiện sự khác biệt có ý nghĩa (Bảng 3.7).

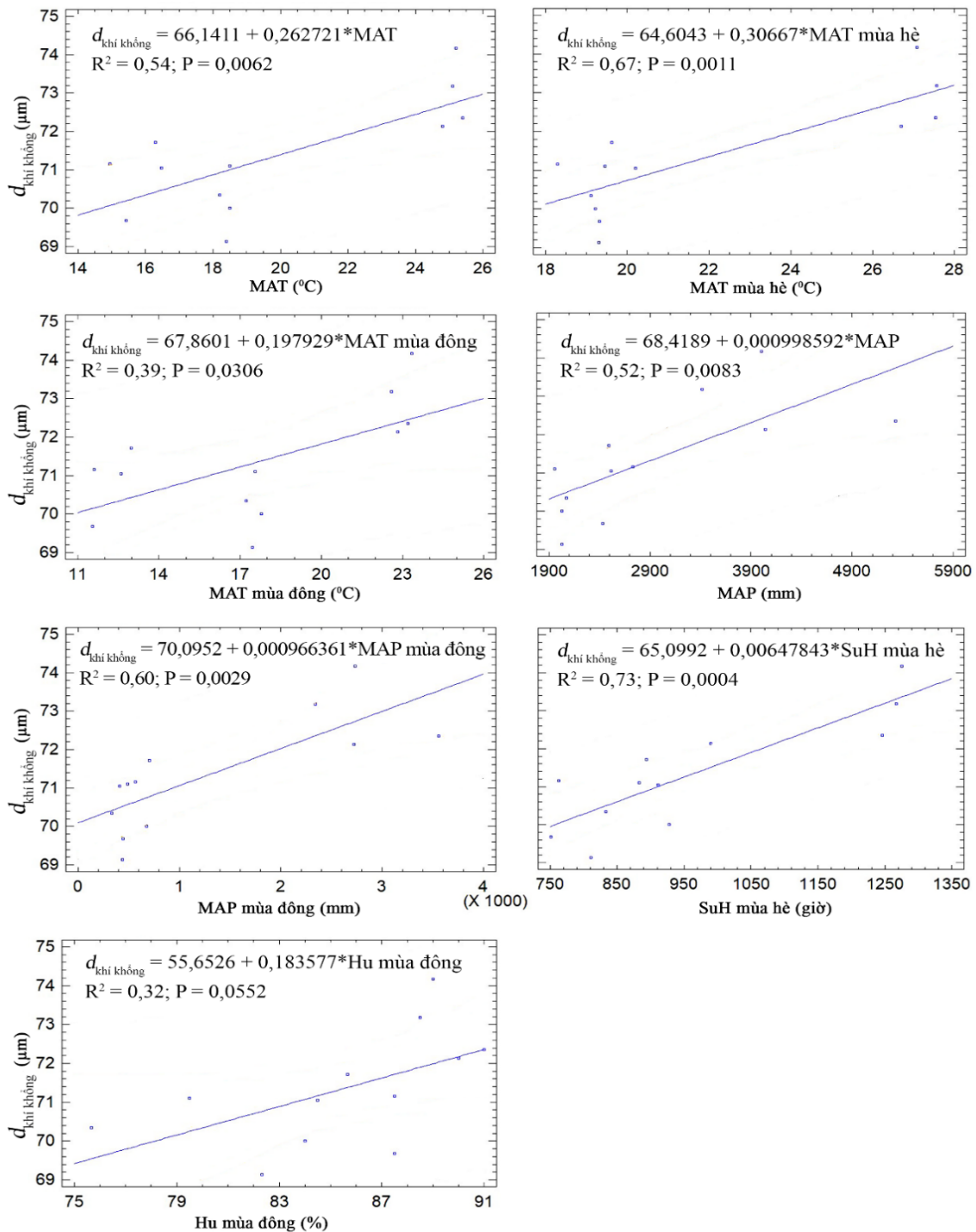
Tiến hành phân tích tương quan để xác định sự biến động của kích thước khí không Thạch tùng rừng trong mối tương quan với sự biến động của các nhân tố khí hậu. Kết quả phân tích tương quan được trình bày ở bảng 3.8 cho thấy, khi MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP, MAP mùa đông, Hu mùa đông và SuH mùa hè tăng thì kích thước khí không tăng. Ngược lại, khi MAP mùa hè tăng, SuH mùa đông tăng thì kích thước khí không giảm. Hệ số tương quan giữa các đặc điểm khí không với điều kiện khí hậu cho thấy giữa MAT mùa hè với $d_{\text{khí không}}$ và $S_{\text{khí không}}$ cũng như giữa SuH mùa hè với $d_{\text{khí không}}$, $r_{\text{khí không}}$ và $S_{\text{khí không}}$ có mối tương quan rất chặt chẽ; giữa MAT mùa đông với $r_{\text{khí không}}$, MAP mùa hè với $S_{\text{khí không}}$, Hu mùa đông với $d_{\text{khí không}}$ và $S_{\text{khí không}}$, SuH mùa đông với $r_{\text{khí không}}$ có mối tương quan vừa phải; các mối tương quan còn lại ở mức chặt chẽ (The BMJ, 2020).

Bảng 3.8. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước khí không Thạch tùng rừng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu

| | $d_{\text{khí không}}$ | $r_{\text{khí không}}$ | $S_{\text{khí không}}$ |
|---------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| MAT | 0,7376** | 0,6715* | 0,7835** |
| MAP | 0,7197** | 0,6609* | 0,7013* |
| SuH | - | - | - |
| Hu | - | - | - |
| MAT mùa hè | 0,8182** | 0,7939** | 0,8667** |
| MAT mùa đông | 0,6226* | 0,5253 ⁺ | 0,6635* |
| MAP mùa hè | - | - | -0,5358 ⁺ |
| MAP mùa đông | 0,7772** | 0,7199** | 0,7864** |
| Hu mùa hè | - | - | - |
| Hu mùa đông | 0,5657 ⁺ | 0,6705* | 0,5995* |
| SuH mùa hè | 0,8516** | 0,8195** | 0,8457** |
| SuH mùa đông | | -0,585* | |

Ghi chú: **P-value < 0,01; *P-value < 0,05; ⁺P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Kết quả phân tích bảng 3.8 cho thấy, các nhân tố khí hậu (ngoại trừ SuH, Hu và Hu mùa hè) đều có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với các thông số kích thước của khí khổng. Do đó, có thể xây dựng mô hình hồi quy để dự đoán sự thay đổi của các đặc điểm kích thước khí khổng theo những nhân tố khí hậu; kết quả được trình bày ở hình 3.16.



Hình 3.16. Mối quan hệ giữa chiều dài khí khổng Thạch tùng răng ($d_{\text{khí khổng}}$, μm) với các nhân tố khí hậu

Dẫn liệu từ hình 3.16 chỉ ra rằng sự biến động của MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, Hu mùa đông và SuH mùa hè lần lượt góp phần vào sự biến động của chiều dài khí khổng theo các mức độ 54%, 67%, 39%, 52%, 60%, 73% và 32%.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều dài khí khổng Thạch tùng rừng dựa theo các nhân tố được liệt kê ở hình 3.16. Kết quả không thể xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều dài khí khổng Thạch tùng rừng bởi vì tất cả các biến khí hậu, ngoại trừ SuH mùa hè, đều bị loại khỏi mô hình hồi quy do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa $d_{\text{khí khổng}}$ và SuH mùa hè là mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.8) với $R^2 = 0,73$.

$$d_{\text{khí khổng}} = 65,0992 + 0,00647843 * \text{SuH mùa hè} \quad (3.8)$$

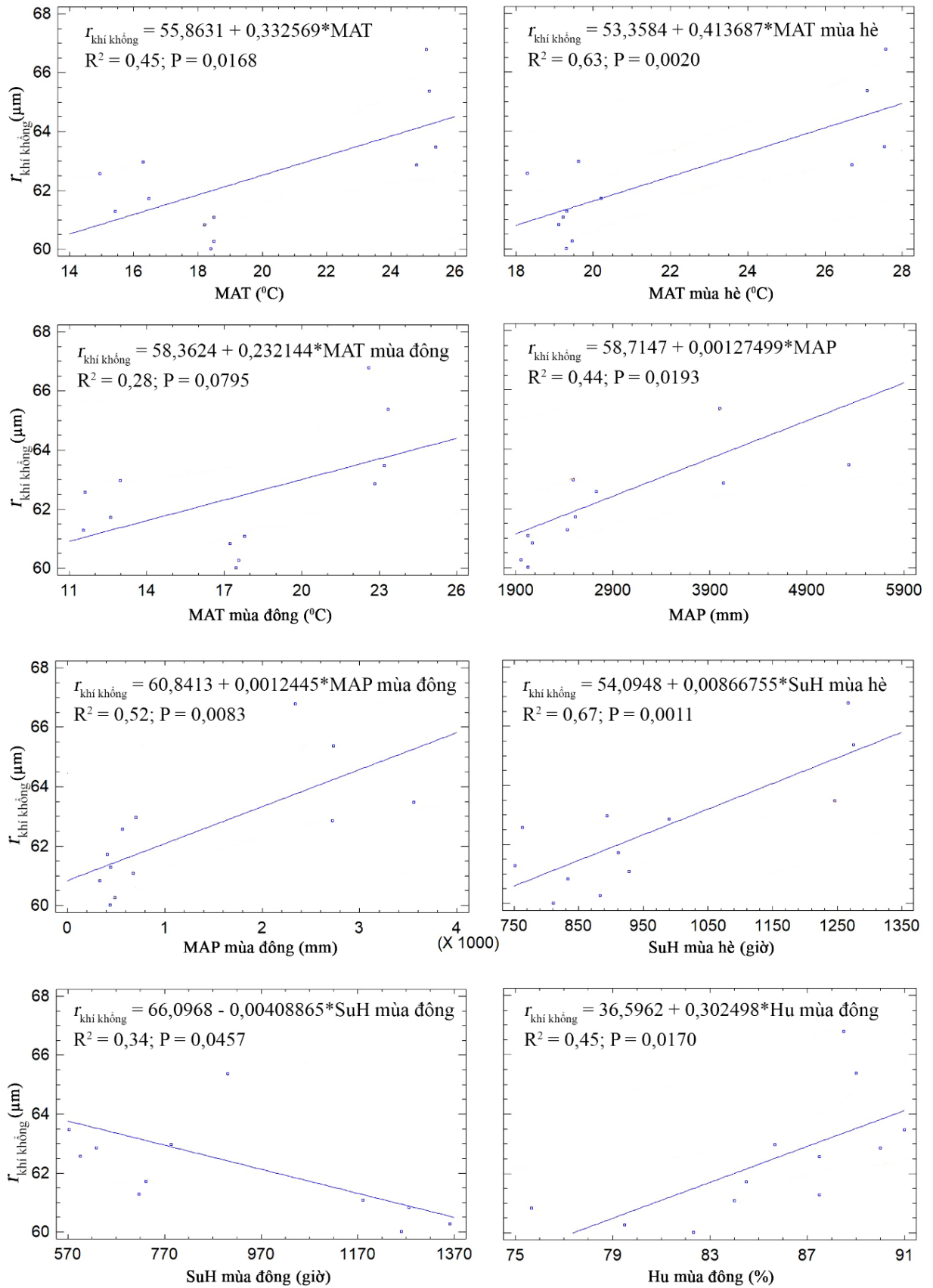
Giá trị $R^2 = 0,73$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.8) cho phép dự đoán được 73% sự biến động chiều dài khí khổng của Thạch tùng rừng dựa vào biến khí hậu SuH mùa hè.

Kết quả xây dựng mô hình hồi quy dự đoán chiều rộng khí khổng theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.17. Từ đó cho thấy sự biến động của MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, Hu mùa đông, SuH mùa hè và SuH mùa đông lần lượt góp phần vào sự biến động của chiều rộng khí khổng theo các mức độ 45%, 44%, 63%, 28%, 52%, 45%, 67% và 34%.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều rộng khí khổng Thạch tùng rừng dựa theo các nhân tố được liệt kê ở hình 3.17. Kết quả xây dựng được mô hình có dạng như hàm (3.9) với $R^2 = 0,96$; trong đó, các biến MAP và Hu mùa đông đã được loại ra khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%.

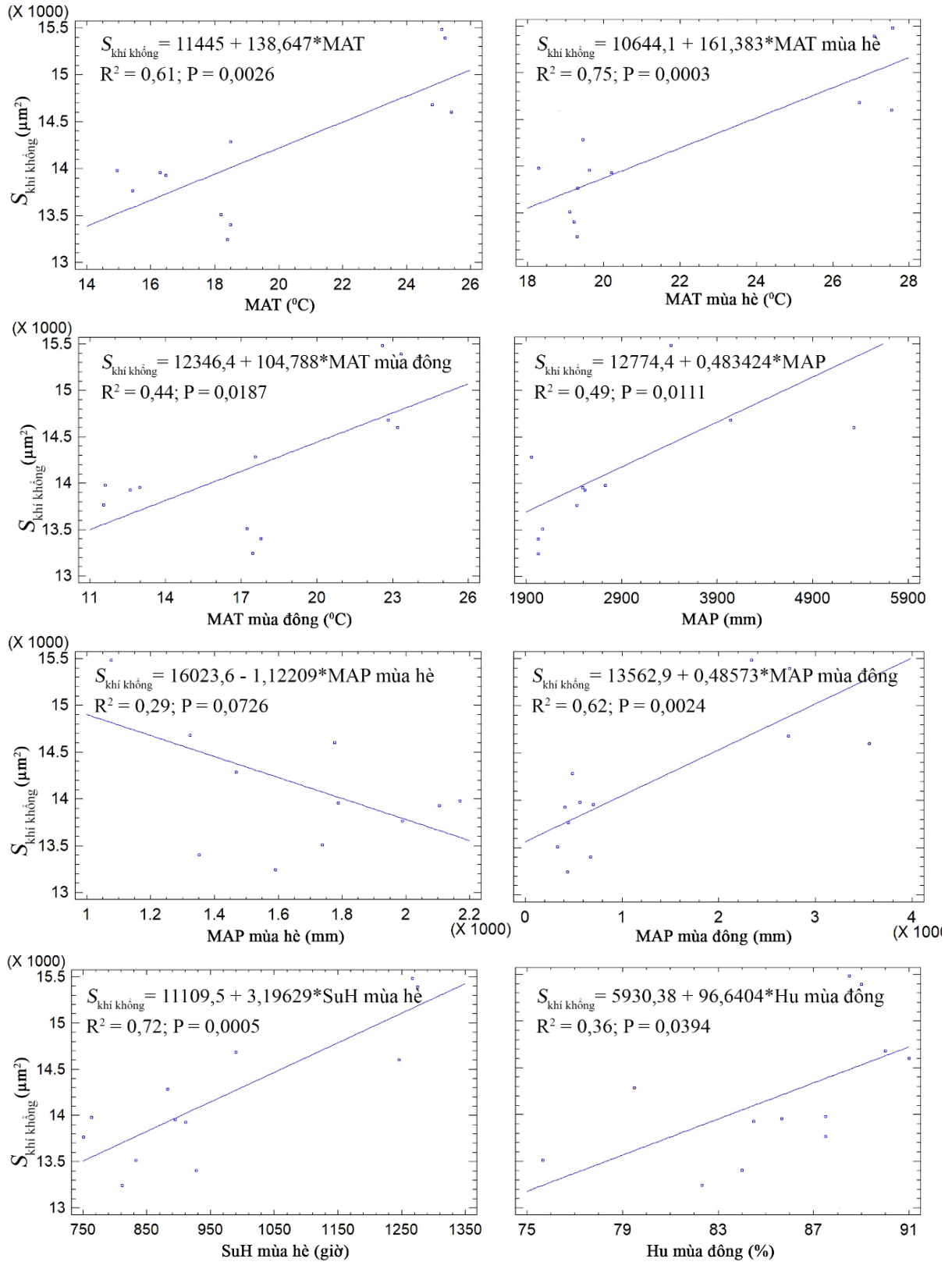
$$\begin{aligned} r_{\text{khí khổng}} = & 51,5724 - 26,6829 * \text{MAT} + 13,5687 * \text{MAT mùa hè} + \\ & 13,8171 * \text{MAT mùa đông} - 0,00353128 * \text{MAP mùa hè} + \\ & 0,0105411 * \text{SuH mùa hè} - 0,00851975 * \text{SuH mùa đông} \end{aligned} \quad (3.9)$$

Giá trị $R^2 = 0,96$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.9) cho phép dự đoán được 96% sự biến động chiều rộng khí khổng của Thạch tùng rừng dựa vào các biến khí hậu MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, SuH mùa hè và SuH mùa đông.



Hình 3.17. Mối quan hệ giữa chiều rộng khí khổng Thạch tùng răng ($r_{\text{khí không}}$, μm) với các nhân tố khí hậu

Kết quả xây dựng mô hình hồi quy dự đoán diện tích khí khổng theo các nhân tố khí hậu được trình bày ở hình 3.18.



Hình 3.18. Mối quan hệ giữa diện tích khí khổng Thạch tùng răng ($S_{\text{khí khổng}}, \mu\text{m}^2$) với các nhân tố khí hậu

Kết quả phân tích hình 3.18 chỉ ra rằng sự biến động của MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa hè, MAP mùa đông, Hu mùa đông và SuH mùa hè lần lượt góp phần vào sự biến động của diện tích khí khổng theo các mức độ 61%, 75%, 44%, 49%, 29%, 62%, 72%, 36%.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán diện tích khí khổng Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố được liệt kê ở hình 3.18. Kết quả không thể xây dựng mô hình để dự đoán diện tích khí khổng Thạch tùng răng bởi vì tất cả các biến khí hậu, ngoại trừ MAT mùa hè, đều bị loại do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa $S_{\text{khí khổng}}$ và MAT mùa hè là mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.10) với $R^2 = 0,75$.

$$S_{\text{khí khổng}} = 10642,8 + 161,435 * \text{MAT mùa hè} \quad (3.10)$$

Giá trị $R^2 = 0,75$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.10) cho phép dự đoán được 75% sự biến động diện tích khí khổng của Thạch tùng răng dựa vào biến khí hậu MAT mùa hè.

Đặc điểm khe lỗ khí của Thạch tùng răng, bao gồm chiều dài ($d_{\text{khe lỗ khí}}$, μm), chiều rộng ($r_{\text{khe lỗ khí}}$, μm) hay còn gọi là độ mở của khí khổng và diện tích trên mỗi đơn vị diện tích lá ($S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$, $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) được trình bày ở bảng 3.9. Từ đó cho thấy khe lỗ khí ở quần thể Ngọc Linh có chiều dài lớn nhất (20,21 μm so với giá trị 18,33 μm ở quần thể Hoàng Liên và 18,23 μm ở quần thể Bidoup) nhưng có tỉ lệ diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá bé nhất (32,55 $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$ so với giá trị 42,25 $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$ ở quần thể Hoàng Liên và 43,55 $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$ ở quần thể Bidoup).

Kết quả phân tích, đối chiếu đặc điểm kích thước khe lỗ khí của Thạch tùng răng (Bảng 3.9) với đặc điểm điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4) chỉ ra rằng chiều dài khe lỗ khí ở quần thể Hoàng Liên có kích thước nhỏ nhất vào năm 2013 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 17,3\mu\text{m}$) và có kích thước lớn nhất vào năm 2014 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 19\mu\text{m}$). Khi đó, hầu hết các nhân tố khí hậu của năm 2013 đều nhỏ hơn giá trị của năm 2014, ngoại trừ MAT mùa đông, lượng mưa, SuH mùa hè.

Bảng 3.9. Đặc điểm khe lỗ khí Thạch tùng rừng

| Năm | $d_{\text{khe lỗ khí}} (\mu\text{m})$ | | | $r_{\text{khe lỗ khí}} (\mu\text{m})$ | | | $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}} (\mu\text{m}^2/\text{mm}^2)$ | | |
|-------------------|---------------------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------------------|----------------------------|-----------------------------|---|------------------------------|-------------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 17,3 ±4,29 | 19,37 ±5,14 | 19,58 ±5,23 | 3,38 ±1,93 | 3,94 ±1,94 | 3,79 ±2,56 | 40,78 ±10,61 | 33,35 ±13,13 | 52,39 ±43 |
| 2014 | 19 ±6,34 | 19,64 ±5,69 | 18,48 ±5,8 | 3,72 ±2,14 | 3,8 ±2,01 | 3,64 ±1,91 | 44,71 ±32,78 | 30,1 ±12,11 | 43,26 ±24,42 |
| 2015 | 18,41 ±5,36 | 20,41 ±4,68 | 18,58 ±6,54 | 3,39 ±1,93 | 4,12 ±1,88 | 3,1 ±1,54 | 42,43 ±16,58 | 35,42 ±13,09 | 36,35 ±15,69 |
| 2016 | 18,14 ±5,26 | 20,58 ±6,35 | 17,4 ±5,32 | 2,9 ±1,51 | 3,52 ±1,88 | 2,37 ±1,38 | 41,01 ±21,97 | 31,04 ±17,28 | 48,34 ±29,98 |
| Trung bình | 18,33 ^a ± 5,47 | 20,21 ^b ± 5,58 | 18,23 ^a ± 5,89 | 3,29 ^a ± 1,87 | 3,82 ^a ±1,93 | 3,02 ^a ± 1,78 | 42,25 ^b ± 22,07 | 32,55 ^a ±14,46 | 43,55 ^b ± 26,47 |

Ghi chú: $d_{\text{khe lỗ khí}}$ (F-ratio = 6,72; $P < 0,05$; $r_{\text{khe lỗ khí}}$ (F-ratio = 2,16; $P > 0,1$); $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ (F-ratio = 9,23; $P < 0,01$). Các ký tự a, b khác nhau trên cùng một hàng biểu thị sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Chiều rộng khe lỗ khí ($r_{\text{khe lỗ khí}}$) hay còn gọi là độ mở khí khổng ở quần thể Hoàng Liên có giá trị nhỏ nhất vào năm 2016 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 2,9\mu\text{m}$) và cao nhất vào năm 2014 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 3,72\mu\text{m}$). Kết quả so sánh điều kiện khí hậu giữa 2 năm 2016 và 2014 tại vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên chỉ ra rằng hầu hết các nhân tố khí hậu của năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2014, ngoại trừ MAP mùa đông và Hu mùa hè.

Đối với diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá ($S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$, $\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$), quần thể Hoàng Liên có $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ có giá trị thấp nhất vào năm 2013 ($40,78\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) và có giá trị cao nhất vào năm 2014 ($44,71\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$). Kết quả khác biệt trên có thể do điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị bé hơn năm 2014, ngoại trừ MAT mùa đông, lượng mưa và SuH mùa hè.

Ở quần thể Ngọc Linh, chiều dài khe lỗ khí có kích thước nhỏ nhất vào năm 2013 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 19,37\mu\text{m}$) và có kích thước lớn nhất vào năm 2016 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 20,58\mu\text{m}$). Khi đó, hầu hết các nhân tố khí hậu của năm 2013 đều nhỏ hơn giá trị của năm 2016, ngoại trừ SuH mùa đông và Hu mùa hè. Trong khi đó, chiều rộng khe lỗ khí ($r_{\text{khe lỗ khí}}$) hay còn gọi là độ mở khí khổng ở quần thể Ngọc Linh có giá trị nhỏ nhất vào năm 2016 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 3,52\mu\text{m}$) và lớn nhất vào năm 2015 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 4,12\mu\text{m}$). Kết quả so sánh điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của quần thể Ngọc Linh chỉ ra rằng hầu hết các nhân tố

khí hậu của năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2015, ngoại trừ MAT mùa đông và số giờ nắng. $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ của quần thể Ngọc Linh có giá trị thấp nhất vào năm 2014 ($30,1\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) và có giá trị cao nhất vào năm 2015 ($35,42\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$). Hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2014 đều có giá trị nhỏ hơn năm 2015, ngoại trừ MAT mùa hè.

Đối với quần thể Bidoup, chiều dài khe lỗ khí có kích thước nhỏ nhất vào năm 2016 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 17,4\mu\text{m}$) và có kích thước lớn nhất vào năm 2013 ($d_{\text{khe lỗ khí}} = 19,58\mu\text{m}$). Khi đó, hầu hết các nhân tố khí hậu của năm 2016 đều lớn hơn giá trị của năm 2013, ngoại trừ MAT mùa đông, MAP mùa hè và SuH mùa đông. Trong khi đó, chiều rộng khe lỗ khí ($r_{\text{khe lỗ khí}}$) hay còn gọi là độ mở khí khổng ở quần thể Bidoup có giá trị nhỏ nhất vào năm 2016 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 2,37\mu\text{m}$) và lớn nhất vào năm 2013 ($r_{\text{khe lỗ khí}} = 3,79\mu\text{m}$). Hầu hết các nhân tố khí hậu của năm 2016 đều có giá trị lớn hơn năm 2013, ngoại trừ MAP mùa hè và SuH mùa đông. $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ của quần thể Bidoup có giá trị thấp nhất vào năm 2015 ($36,35\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) và cao nhất vào năm 2013 ($52,39\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$). Hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2015 đều có giá trị nhỏ hơn năm 2013, ngoại trừ nhiệt độ, MAP mùa đông và số giờ nắng.

Nhìn chung, kết quả so sánh đặc điểm khe lỗ khí và điều kiện khí hậu tương ứng trong 4 năm tại vùng phân bố của 3 quần thể cho thấy khí khổng có chiều dài khe lỗ khí nhỏ hơn được hình thành trong những năm có điều kiện MAT, MAT mùa hè, MAP mùa hè, SuH, SuH mùa đông có giá trị nhỏ hơn. Đối với độ mở khí khổng, những năm có điều kiện nhiệt độ, lượng mưa, độ ẩm cao hơn và số giờ nắng mùa đông thấp hơn thì khí khổng sẽ có độ mở lớn hơn. Những năm có MAT, MAP, MAP mùa hè, SuH, SuH mùa đông và độ ẩm không khí thấp hơn sẽ tạo lá có diện tích khe lỗ khí trên đơn vị diện tích lá ($S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$) có giá trị nhỏ hơn.

Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng giữa 3 quần thể có sự khác biệt về chiều dài khe lỗ khí và tỉ lệ diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá nhưng không có sự khác biệt về độ mở của khí khổng. Kiểm định khác biệt nhỏ nhất có ý nghĩa LSD chỉ ra rằng chiều dài khe lỗ khí ở quần thể Ngọc Linh lớn hơn chiều dài khe lỗ khí ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup, trong khi đó tỉ lệ diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá ở quần thể Ngọc Linh bé hơn giá trị này ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup, và đây là sự khác biệt có ý nghĩa thống kê. Tất cả các đặc điểm khe lỗ khí

($d_{\text{khe lỗ khí}}$, $r_{\text{khe lỗ khí}}$ và $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$) ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Bidoup không có sự khác biệt (Bảng 3.9).

Tiến hành phân tích tương quan để xác định phản ứng của đặc điểm khe lỗ khí ở Thạch tùng răng với biến động của các nhân tố khí hậu. Kết quả được trình bày ở bảng 3.10. Từ đó cho thấy khi MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, SuH mùa hè tăng thì chiều dài khe lỗ khí tăng và giữa các nhân tố khí hậu trên với chiều dài khe lỗ khí có mối tương quan chặt chẽ (The BMJ, 2020). Ngược lại, khi MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, Hu mùa đông và SuH mùa hè tăng thì $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ giảm và giữa các nhân tố khí hậu vừa nêu với $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ có mối tương quan chặt chẽ, ngoại trừ Hu mùa đông có mối tương quan vừa phải với $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ (The BMJ, 2020). Ngoài ra, khi SuH mùa đông tăng thì $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ tăng và giữa 2 biến số này có mối tương quan vừa phải (The BMJ, 2020).

Bảng 3.10. Mối quan hệ giữa các đặc điểm kích thước khe lỗ khí Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu

| | $d_{\text{khe lỗ khí}}$ | $r_{\text{khe lỗ khí}}$ | $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ |
|---------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------------------------|
| MAT | 0,782** | - | -0,7225** |
| MAP | 0,7102** | - | -0,7554** |
| SuH | - | - | - |
| Hu | - | - | - |
| MAT mùa hè | 0,7875** | - | -0,8062** |
| MAT mùa đông | 0,7268** | - | -0,6041* |
| MAP mùa hè | - | - | - |
| MAP mùa đông | 0,762** | - | -0,7774** |
| Hu mùa hè | - | - | - |
| Hu mùa đông | - | - | -0,5153 ⁺ |
| SuH mùa hè | 0,7068* | - | -0,7414** |
| SuH mùa đông | - | - | 0,5091 ⁺ |

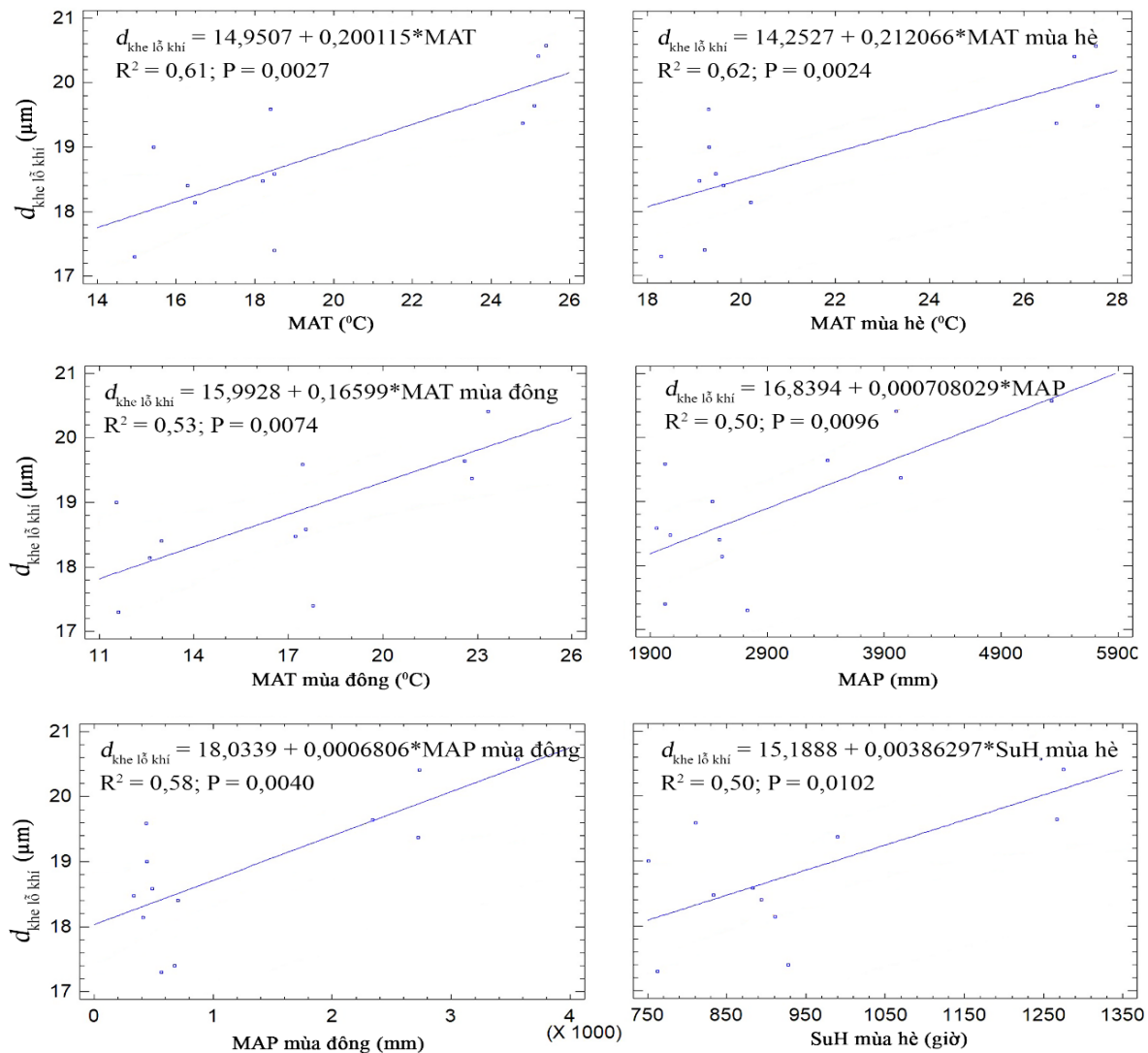
Ghi chú: **P-value < 0,01; *P-value < 0,05; ⁺P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Kết quả từ bảng 3.10 chỉ ra rằng các nhân tố khí hậu như MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, SuH mùa hè có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với chiều dài khe lỗ khí. Do đó, có thể xây dựng mô hình hồi quy để dự đoán sự thay đổi của chiều dài khe lỗ khí theo các nhân tố khí hậu kể trên, và kết quả được trình bày ở hình 3.19. Từ đó cho thấy sự biến động của MAT góp phần tạo nên 61% biến động chiều dài khe lỗ khí. Tương tự, mức độ đóng góp của MAT mùa hè, MAT mùa đông,

MAP, MAP mùa đông, SuH mùa hè vào sự biến động chiều dài khe lỗ khí có giá trị lần lượt là 62%, 53%, 50%, 58% và 50%.

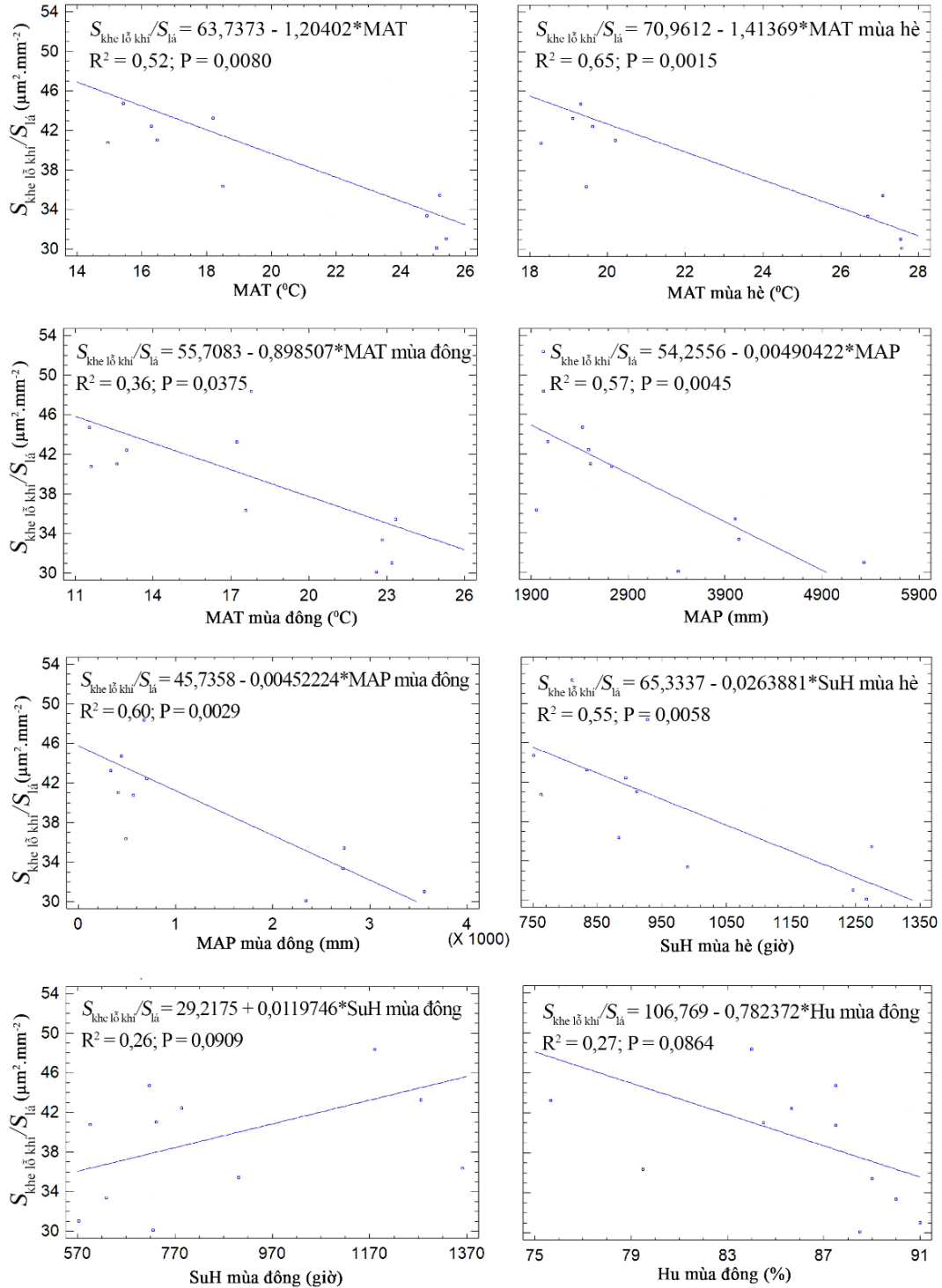
Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán chiều dài khe lỗ khí của Thạch tùng rừng dựa theo các nhân tố khí hậu được liệt kê ở hình 3.19. Kết quả không thể xây dựng mô hình hồi quy đa biến bởi vì tất cả các biến khí hậu, ngoại trừ MAT mùa hè, đều bị loại khỏi mô hình do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa $d_{\text{khe lỗ khí}}$ và MAT mùa hè là mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.11) với $R^2 = 0,62$. Nghĩa là việc áp dụng mô hình (3.11) cho phép dự đoán được 62% sự biến động chiều dài khe lỗ khí của Thạch tùng rừng dựa vào biến khí hậu MAT mùa hè.

$$d_{\text{khe lỗ khí}} = 14,2517 + 0,212102 * \text{MAT mùa hè} \quad (3.11)$$



Hình 3.19. Mối quan hệ giữa chiều dài khe lỗ khí ($d_{\text{khe lỗ khí}}$, μm) với các nhân tố khí hậu

Dẫn liệu từ bảng 3.10 cũng chỉ ra rằng các nhân tố khí hậu như MAT, MAP, MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP mùa đông, Hu mùa đông, SuH mùa hè, SuH mùa đông có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$. Do đó, có thể xây dựng mô hình hồi quy để dự đoán sự thay đổi của $d_{\text{khe lỗ khí}}$ theo các nhân tố khí hậu kể trên, kết quả được trình bày ở hình 3.20.



Hình 3.20. Mối quan hệ giữa $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ ($\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) với các nhân tố khí hậu

Dẫn liệu từ hình 3.20 chỉ ra rằng sự biến động của MAT góp phần tạo nên 52% biến động $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$. Tương tự, mức độ đóng góp của MAT mùa hè, MAT mùa đông, MAP, MAP mùa đông, SuH mùa hè, SuH mùa đông và Hu mùa đông vào sự biến động chiều dài khe lỗ khí có giá trị lần lượt là 65%, 36%, 57%, 60%, 55%, 26% và 27%.

Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá của Thạch tùng răng dựa theo các nhân tố khí hậu được liệt kê ở hình 3.20. Kết quả không thể xây dựng mô hình hồi quy đa biến bởi vì tất cả các biến khí hậu, ngoại trừ MAT mùa hè, đều bị loại do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ và MAT mùa hè là mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.12) với $R^2 = 0,65$. Nghĩa là, việc áp dụng mô hình (3.12) cho phép dự đoán được 65% sự biến động diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá ($S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$) của Thạch tùng răng dựa vào biến khí hậu MAT mùa hè.

$$S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}} = 70,9718 - 1,41412 * \text{MAT mùa hè} \quad (3.12)$$

Sự linh hoạt trong phản ứng đóng mở của khí khổng là rất quan trọng vì khí khổng đóng mở càng linh hoạt thì hoạt động trao đổi khí càng hiệu quả, phù hợp với sự thay đổi của điều kiện môi trường (Franks & Farquhar, 2007). Tuy nhiên, hoạt động của khí khổng không chỉ liên quan đến hoạt động của tế bào kèm mà còn liên quan đến sự thay đổi áp suất trương của các tế bào xung quanh nó (Buckley, 2019). Ở Thạch tùng răng, các tế bào xung quanh khí khổng là các tế bào biểu bì vì loài này không có các tế bào phụ (khí khổng thuộc kiểu *anomocytic*) (Franks & Farquhar, 2007; Wu et al., 2016). Do đó, thành tế bào biểu bì xung quanh khí khổng càng xê thùy thì càng linh hoạt khi áp suất trương thay đổi và do đó mà góp phần hỗ trợ hoạt động đóng mở của khí khổng (Franks & Farquhar, 2007). Mức độ xê thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng được trình bày ở bảng 3.11.

Bảng 3.11. Mức độ xê thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng

| Năm | Mức độ xê thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng | | |
|-------------------|--|--------------------------|--------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 1,12 ± 0,08 | 1,13 ± 0,08 | 1,09 ± 0,09 |
| 2014 | 1,12 ± 0,08 | 1,11 ± 0,07 | 1,08 ± 0,08 |
| 2015 | 1,13 ± 0,08 | 1,12 ± 0,07 | 1,09 ± 0,08 |
| 2016 | 1,14 ± 0,08 | 1,1 ± 0,07 | 1,1 ± 0,08 |
| Trung bình | 1,13 ^b ± 0,08 | 1,11 ^b ± 0,07 | 1,09 ^a ± 0,08 |

Ghi chú: Mức độ xê thùy (F-ratio = 12,15; P<0,01). Các ký tự a,b khác nhau trên cùng một hàng biểu thị sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Kết quả so sánh điều kiện khí hậu tại vùng phân bố (Phụ lục 1 – 4) tương ứng với sự thay đổi về mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng rừng qua các năm (Bảng 3.11) chỉ ra rằng: ở quần thể Hoàng Liên, những năm có nhiệt độ, lượng mưa, số giờ nắng thấp nhưng độ ẩm không khí cao (ví dụ, năm 2013 và năm 2014) thì sẽ hình thành lá có tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy thấp hơn năm có nhiệt độ, lượng mưa, số giờ nắng cao nhưng độ ẩm không khí thấp (ví dụ, năm 2016).

Ở quần thể Ngọc Linh, lá được hình thành vào năm 2016 có tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy ít nhất và bằng 1,1. Trong khi đó, lá được hình thành vào năm 2013 có tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy cao nhất (1,13). Kết quả đối chiếu với điều kiện khí hậu trong 2 năm này chỉ ra rằng hầu hết điều kiện khí hậu năm 2016 có giá trị cao hơn năm 2013, ngoại trừ SuH mùa đông và độ ẩm không khí.

Ở quần thể Bidoup, lá được hình thành vào năm 2014 có tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy ít nhất và bằng 1,08. Trong khi đó, tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy cao nhất (1,1) được hình thành vào năm 2016. Bởi vì điều kiện khí hậu năm 2014 có giá trị thấp hơn năm 2016, ngoại trừ MAP mùa hè và SuH mùa đông.

Nhìn chung, kết quả so sánh đặc điểm mức độ xẻ thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng và điều kiện khí hậu tương ứng trong 4 năm tại vùng phân bố của 3 quần thể chỉ ra rằng lá mang các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng có mức độ xẻ thùy thấp được hình thành trong những năm có nhiệt độ, lượng mưa, số giờ nắng và độ ẩm không khí thấp nhưng MAP mùa hè cao.

Xét ở mức độ tổng thể các quần thể, dẫn liệu từ bảng 3.11 chỉ ra rằng các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng ở quần thể Bidoup có mức độ xẻ thùy ít nhất (1,09 so với giá trị 1,11 ở quần thể Ngọc Linh và 1,13 ở quần thể Hoàng Liên). Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng ở quần thể Bidoup khác biệt có ý nghĩa thống kê với mức độ xẻ thùy của khí khổng ở các quần thể Hoàng Liên và Ngọc Linh.

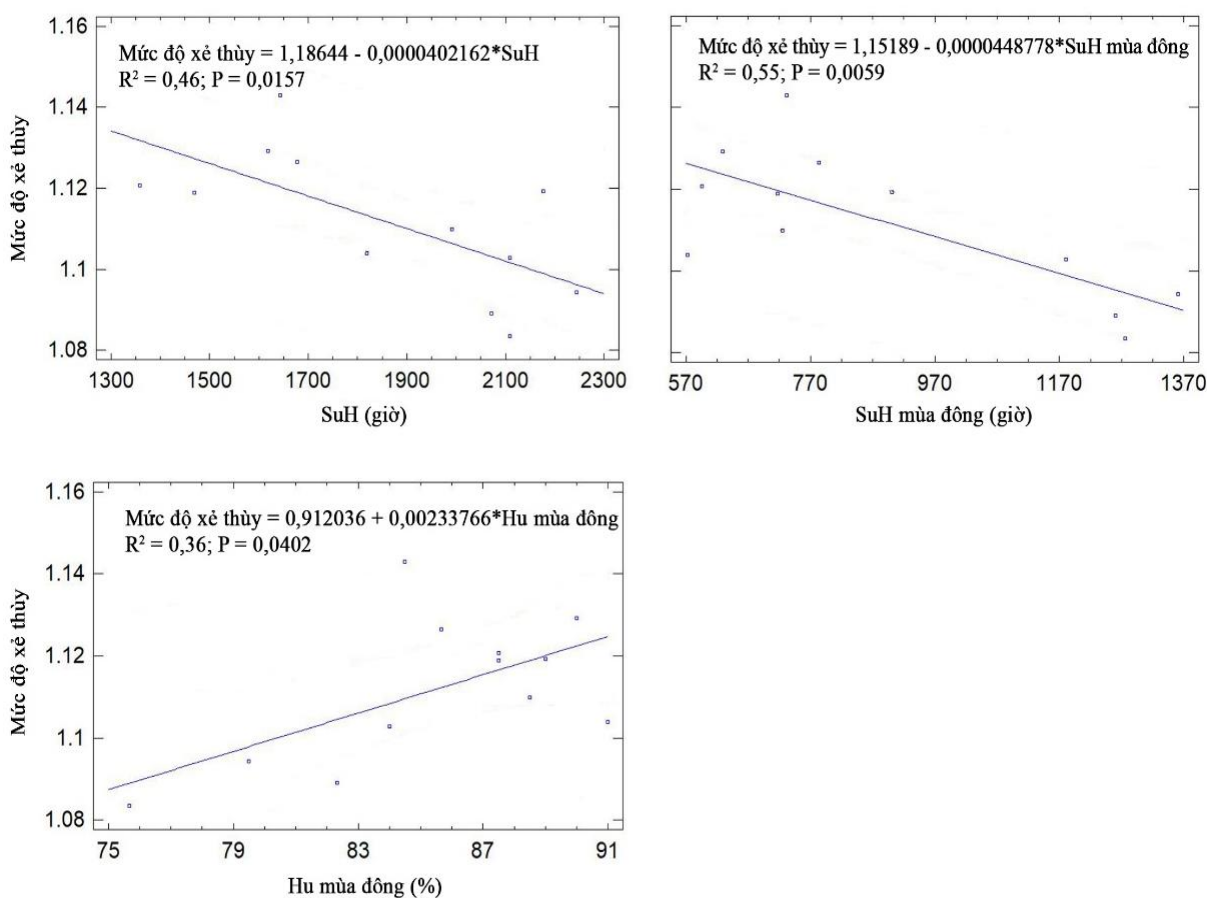
Tiến hành phân tích tương quan để xác định sự thay đổi của mức độ xẻ thùy các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng trước sự thay đổi của các nhân tố khí hậu. Kết quả được trình bày ở bảng 3.12.

Bảng 3.12. Mối quan hệ giữa mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng rừng với điều kiện khí hậu trong 4 năm nghiên cứu

| Nhân tố khí hậu | Mức độ xẻ thùy | Nhân tố khí hậu | Mức độ xẻ thùy |
|---------------------|----------------|---------------------|----------------|
| MAT | - | SuH | -0,6764* |
| MAT mùa hè | - | SuH mùa hè | - |
| MAT mùa đông | - | SuH mùa đông | -0,7405** |
| MAP | - | Hu | - |
| MAP mùa hè | - | Hu mùa hè | - |
| MAP mùa đông | - | Hu mùa đông | 0,5976* |

Ghi chú: **P-value < 0,01; *P-value < 0,05; +P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Dẫn liệu từ bảng 3.12 chỉ ra rằng khi SuH và SuH mùa đông tăng thì mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng giảm, ngược lại, khi Hu mùa đông tăng thì mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng tăng. Ngoài ra, dẫn liệu từ bảng 3.12 cũng chỉ ra rằng MAT, MAT mùa đông và MAP mùa đông có mối tương quan có ý nghĩa thống kê với mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng. Do đó, có thể xây dựng mô hình hồi quy tuyến tính để dự đoán sự thay đổi của mức độ xẻ thùy theo từng nhân tố khí hậu kể trên. Kết quả được trình bày ở hình 3.21.



Hình 3.21. Mối quan hệ giữa mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng với các nhân tố khí hậu

Dẫn liệu từ hình 3.21 chỉ ra rằng sự biến động của SuH, SuH mùa đông và Hu mùa đông lần lượt góp phần tạo nên sự biến động về mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng ở các mức 46%, 55% và 36%.

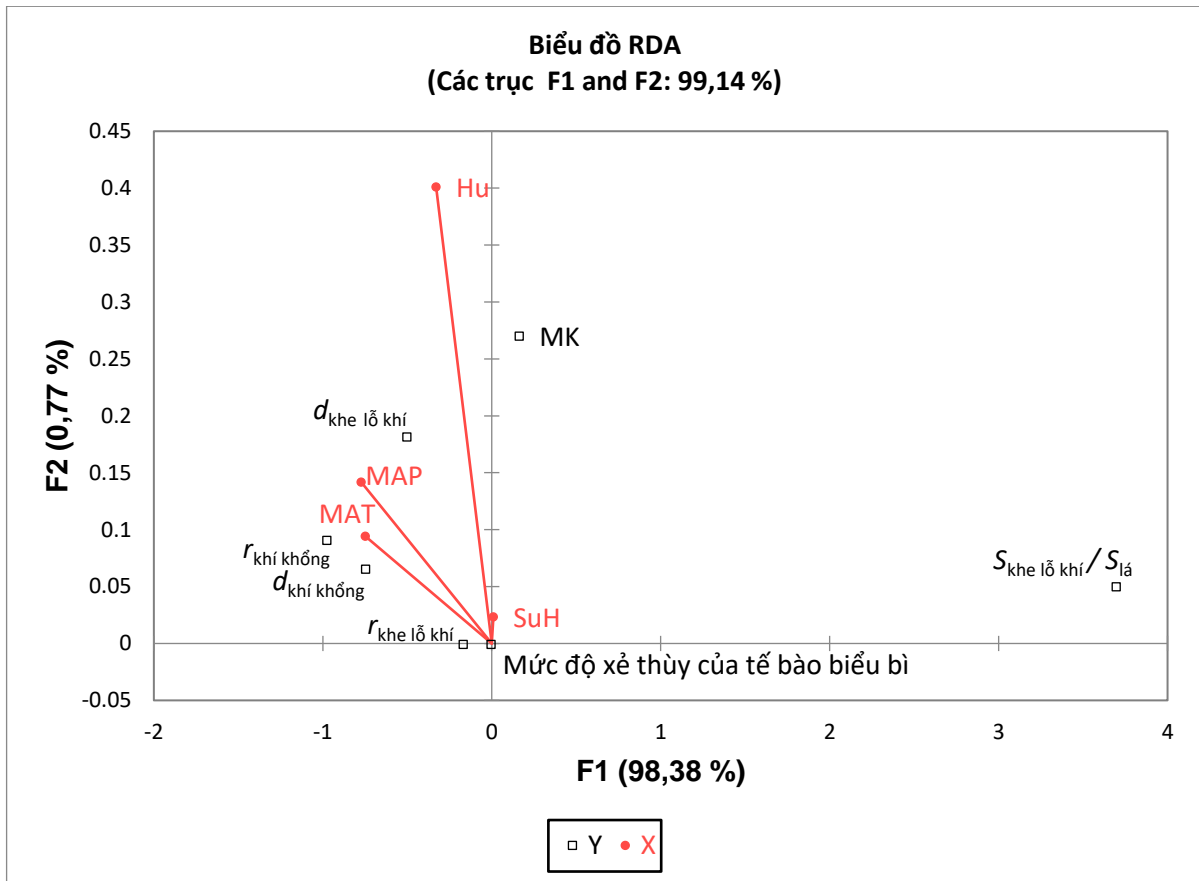
Tiến hành xây dựng mô hình hồi quy đa biến để dự đoán mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng dựa theo 3 nhân tố SuH, SuH mùa đông và Hu mùa đông. Kết quả không thể xây dựng mô hình bởi vì tất cả các biến khí hậu (ngoại trừ SuH mùa đông) đều bị loại do có ý nghĩa thống kê có mức tin cậy dưới 95%. Khi đó, mô hình biểu diễn mối quan hệ giữa mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng với SuH mùa đông là mô hình hồi quy tuyến tính 1 biến số có dạng như hàm (3.13) với $R^2 = 0,55$.

$$\text{Mức độ xẻ thùy} = 1,15189 - 0,0000448778 * \text{SuH mùa đông} \quad (3.13)$$

Giá trị $R^2 = 0,55$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.13) cho phép dự đoán được 55% sự biến động của mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng Thạch tùng răng dựa vào biến khí hậu SuH mùa đông.

Tiến hành phân tích RDA để xác định mức độ đóng góp của các nhân tố khí hậu vào sự biến động của các đặc điểm giải phẫu lá ở Thạch tùng răng. Các đặc điểm giải phẫu lá được phân tích bao gồm mật độ khí khổng (MK), chiều dài khí khổng ($d_{\text{khí khổng}}$), chiều rộng khí khổng ($r_{\text{khí khổng}}$), chiều dài khe lỗ khí ($d_{\text{khe lỗ khí}}$), chiều rộng khe lỗ khí ($r_{\text{khe lỗ khí}}$), tổng diện tích khe lỗ khí trên đơn vị diện tích lá ($S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$) và mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng. Diện tích khí khổng ($S_{\text{khí khổng}}$) không được đưa vào phân tích RDA vì kết quả kiểm định hoán vị trong trường hợp có $S_{\text{khí khổng}}$ chỉ ra rằng giữa biến phản ứng (tổ hợp các đặc điểm giải phẫu lá) và biến tác động (tổ hợp các nhân tố khí hậu) không có mối tương quan tuyến tính và do đó kết quả phân tích RDA tiếp theo có độ tin cậy không cao (Phụ lục 30.2a). Kết quả phân tích RDA trong trường hợp không bao gồm đặc điểm $S_{\text{khí khổng}}$ được trình bày ở hình 3.22. Từ đó cho thấy biểu đồ RDA biểu diễn được 99,14% sự thay đổi của các đặc điểm hình thái giải phẫu lá Thạch tùng răng (MK, $d_{\text{khí khổng}}$, $r_{\text{khí khổng}}$, $d_{\text{khe lỗ khí}}$, $r_{\text{khe lỗ khí}}$, $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ và mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng) theo sự thay đổi của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu và SuH), trong đó trục F1 và F2 lần lượt biểu diễn được 98,38 và 0,77%. Kết quả phân tích tính biến thiên của các đặc điểm hình thái giải phẫu lá cho thấy 62,74% sự biến thiên của các đặc điểm này là do tác động của tổ hợp các

nhân tố khí hậu và 37,23% là do tác động của các nhân tố khác (Phụ lục 30.1). Hệ số chính tắc chuẩn hóa chỉ ra rằng tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu lá Thạch tùng răng rãng tương quan nghịch với MAT ($r = -1,11$) và MAP ($r = -0,35$); tương quan thuận với SuH ($r = 0,44$) và Hu ($r = 0,31$); trong đó, MAT là nhân tố có tác động mạnh nhất đến tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu của lá Thạch tùng răng rãng (Phụ lục 30.4).



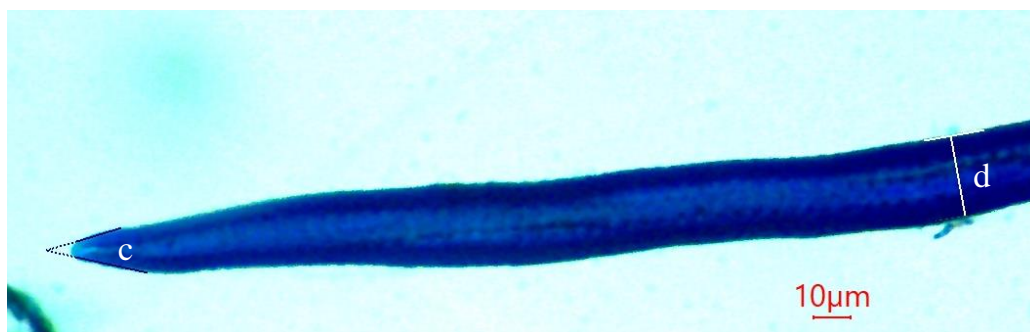
Hình 3.22. Biểu đồ RDA thể hiện mối quan hệ giữa các đặc điểm hình thái giải phẫu lá Thạch tùng răng rãng với các nhân tố khí hậu

b. Đặc điểm quản bào Thạch tùng răng rãng

Thạch tùng răng rãng thuộc nhóm thực vật có mạch nguyên thủy với yếu tố dẫn là quản bào nhưng chúng vẫn tồn tại cho đến ngày nay (Gifford & Foster, 1989) và sống trong các sinh cảnh cùng với nhóm có mạch dẫn như hạt kín. Điều này cho thấy sự cân đối giữa đặc điểm giải phẫu của quản bào với khả năng thực hiện chức năng dẫn truyền của chúng đã góp phần đảm bảo cho sự cùng tồn tại này (Sperry et al., 2006).

Quá trình vận chuyển nước và muối khoáng trong thân là một quá trình vật lý, nên việc tối ưu hóa quá trình này có liên quan đến việc giải quyết các vấn đề về lực cản do ma sát, nghẽn mạch do bọt khí và nguy cơ gãy vỡ ống dẫn truyền (Sperry et al.,

2006). Sự cân bằng của 3 quá trình này thúc đẩy sự phát triển đa dạng về giải phẫu của yếu tố dẫn truyền và được thể hiện qua sự khác biệt của các thông số về kích thước như chiều dài, đường kính và góc nghiêng vách tận cùng của yếu tố dẫn (Wheeler et al., 2005). Do đó, tiến hành nghiên cứu đặc điểm kích thước quản bào Thạch tùng răng, bao gồm đường kính (μm) và góc đầu mút quản bào (đơn vị: $^\circ$). Đặc điểm của quản bào Thạch tùng răng được minh họa ở hình 3.23.



Hình 3.23. Quản bào Thạch tùng răng. c. Góc của vách đầu mút quản bào; d. Đường kính quản bào

Kết quả nghiên cứu được trình bày ở bảng 3.13.

Bảng 3.13. Đặc điểm quản bào Thạch tùng răng

| Năm | Đường kính quản bào (μm) | | | Góc nghiêng ($^\circ$) | | |
|-------------------|---------------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| 2013 | 8,19 \pm 2,53 | 8,14 \pm 1,73 | 7,08 \pm 2,09 | 22,43 \pm 10,8 | 20,66 \pm 9,69 | 20,79 \pm 3,86 |
| 2014 | 7,66 \pm 2 | 7,7 \pm 1,88 | 9,21 \pm 3,24 | 22,02 \pm 9,42 | 23,21 \pm 10,6 | 23,76 \pm 10,68 |
| 2015 | 8,27 \pm 2,26 | 9,44 \pm 2,47 | 9,57 \pm 2,64 | 25,05 \pm 10,41 | 25,43 \pm 10,51 | 24,89 \pm 10,33 |
| 2016 | 7,94 \pm 1,97 | 7,91 \pm 2,07 | 7,14 \pm 1,92 | 18,44 \pm 7,42 | 29,3 \pm 11,05 | 23,29 \pm 10,93 |
| Trung bình | 8,02 ^a \pm 2,15 | 8,41 ^a \pm 2,27 | 8,4 ^a \pm 2,76 | 21,83 ^a \pm 9,68 | 25,88 ^a \pm 11,02 | 23,7 ^a \pm 10,26 |

Ghi chú: Đường kính quản bào (F-ratio = 0,11; P>0,1); Góc nghiêng (F-ratio = 0,9; P>0,1). Các ký tự a trên cùng một hàng biểu thị không có sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Kết quả từ bảng 3.13 chỉ ra rằng đường kính quản bào của Thạch tùng răng (8,02 – 8,41 μm) nhỏ hơn rất nhiều so với đường kính của quản bào hạt trần (10 – 65 μm)

(Sperry et al., 2006) và có giá trị tương đương với đường kính quản bào của các loài khác cùng họ, đó là *Lycopodium clavatum* (8,5 – 11,5 μ m); *L. tristachyum* (7 – 11,5 μ m); *L. lucidulum* (5 – 8 μ m) (Wilder, 1970). Sự khác biệt về kích thước quản bào giữa hạt trần và Thạch tùng răng là hợp lý bởi vì Thạch tùng răng có kích thước cơ thể nhỏ hơn nên khả năng lưu giữ nước trong thân kém và hệ thống rễ kém phát triển, do đó dễ gặp phải nguy cơ nghẽn mạch hơn (Cai & Tyree, 2010). Khi đó, đường kính quản bào nhỏ giúp giảm thiểu nguy cơ nghẽn mạch do bọt khí (Rungwattana & Hietz, 2018).

Đường kính và chiều dài của quản bào là những đặc điểm có ảnh hưởng đến hiệu quả dẫn truyền (Sperry et al., 2006). Hiệu quả dẫn truyền trong một tế bào quản bào tỉ lệ thuận với bình phương đường kính quản bào đó nên sự gia tăng đường kính quản bào dù rất nhỏ thì cũng giúp hiệu quả dẫn truyền trong quản bào đó tăng lên đáng kể (Tyree & Ewers, 1991). Căn cứ kết quả phân tích đường kính quản bào được trình bày ở bảng 3.13 cho thấy hiệu quả dẫn truyền trong từng quản bào của các cá thể quần thể Ngọc Linh và Bidoup là cao nhất (đường kính quản bào có giá trị lần lượt là 8,41 μ m và 8,40 μ m) và thấp nhất là quần thể Hoàng Liên (8,02 μ m). Mặc dù vậy, nếu xét về đặc điểm khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể thì đặc điểm đường kính quản bào nhỏ của quần thể Hoàng Liên có thể là một đặc điểm thích nghi với điều kiện nhiệt độ dao động quanh mức nhiệt độ đóng băng vào mùa đông. Nguyên nhân là trong điều kiện nhiệt độ lạnh, đặc biệt là khi nhiệt độ dao động quanh mức đóng băng thì nguy cơ nghẽn mạch do bọt khí hình thành trong lòng ống sẽ tăng mạnh (Sperry et al., 2006) nên quản bào có đường kính càng lớn thì nguy cơ tắc mạch càng cao (Carlquist, 1975). Do đó, đặc điểm đường kính quản bào nhỏ có thể là một ưu thế đối với quần thể sinh trưởng tại vùng này.

Tuy nhiên, sự gia tăng hiệu quả dẫn truyền trong một quản bào không đồng nghĩa với sự gia tăng hiệu quả dẫn truyền của cả hệ thống yếu tố dẫn bởi vì nước không chỉ di chuyển trong lòng quản bào mà còn phải di chuyển qua vùng thủng lỗ của vách đầu mút (Pittermann et al., 2006). Vì vậy, sự tối ưu hóa hiệu quả dẫn truyền trong từng yếu tố dẫn nhờ gia tăng đường kính quản bào cần đi kèm với sự tối ưu hóa hiệu quả dẫn truyền ở vách đầu mút (Sperry et al., 2006). Điều này cho thấy chiều dài của quản bào cũng có ảnh hưởng đến hiệu quả dẫn truyền của hệ thống yếu tố dẫn bởi vì quản bào càng dài thì số vách đầu mút trên một đơn vị chiều dài càng ít và do đó giúp gia tăng hiệu quả dẫn truyền

tổng thể (Carlquist, 1975). Ở thực vật, đường kính quản bào tỉ lệ thuận với chiều dài (Bouslimi et al., 2019; Sperry et al., 2006) nên trong 3 quần thể nghiên cứu, quá trình vận chuyển nước trong hệ thống quản bào của quần thể Bidoup thuận lợi hơn 2 quần thể còn lại do các cá thể trong quần thể này có đường kính quản bào lớn nhất (và do đó dài nhất, số vách đầu mút trên một đơn vị chiều dài ít nhất).

Hiệu quả dẫn truyền nước theo chiều thẳng đứng qua vách đầu mút không phụ thuộc vào kích thước của quản bào bởi vì quản bào càng dài thì đường kính càng lớn và do đó mà duy trì sự đóng góp của vách đầu mút vào hiệu quả dẫn truyền tổng thể ở mức không đổi (Sperry et al., 2006). Thay vào đó, hiệu quả dẫn truyền nước qua vách đầu mút phụ thuộc vào độ xiên của nó (Kedrov, 2012). Nguyên nhân là do nước di chuyển theo chiều thẳng đứng qua các ống dài liên tục được ghép bởi các yếu tố quản bào (Esau, 1980, trang 262). Khác với mạch dẫn, quản bào là những tế bào không bị xuyên thủng, chỉ có các cặp lỗ trên các vách chung của chúng và nước di chuyển từ yếu tố quản bào này sang yếu tố quản bào khác qua các màng lỗ mỏng trên các vách chung này (Stamm, 1946, trang 7). Do đó, vách chung càng dài (càng xiên) thì sự di chuyển của nước qua các cặp lỗ chung này càng khó khăn (so với di chuyển tự do trong các lòng ống rỗng) (Kedrov, 2012). Kết quả nghiên cứu độ xiên của vách đầu mút quản bào của 3 quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam (Bảng 3.13) cho thấy vách đầu mút của các cá thể Thạch tùng răng thuộc quần thể Hoàng Liên xiên nhất, với góc đầu mút quản bào là $21,83^\circ$; sau đó là quản bào ở quần thể Bidoup ($23,7^\circ$) và quần thể Ngọc Linh ($25,88^\circ$). Như vậy, hiệu quả dẫn truyền nước qua vách đầu mút của quần thể Bidoup là cao nhất, sau đó là các quần thể còn lại. Nói cách khác, kết quả nghiên cứu về kích thước quản bào của 3 quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam cho thấy quá trình vận chuyển nước trong thân của các cá thể thuộc quần thể Bidoup diễn ra thuận lợi hơn do quản bào có nhiều đặc điểm giúp quá trình vận chuyển nước xảy ra được dễ dàng: có đường kính lớn hơn dẫn đến chiều dài quản bào dài hơn, giảm số vách đầu mút trên một đơn vị chiều dài và hiệu quả dẫn truyền nước qua vách đầu mút cao hơn nhờ độ xiên của vách đầu mút ít hơn.

Trong cùng một loài, xylem giữa các cá thể khác nhau có sự khác nhau tùy thuộc vào điều kiện môi trường sống của chúng: các cá thể sống ở môi trường thuận lợi hơn có quản bào dài hơn (Carlquist, 1975) và nhờ đó có biểu hiện tăng trưởng chiều cao nhanh hơn. Ngoài ra, các nhân tố khí hậu có ảnh hưởng đến quá trình thoát hơi nước

(như nhiệt độ, lượng mưa, số giờ chiếu sáng và độ ẩm không khí) có vai trò quan trọng trong quyết định kích thước của các yếu tố dẫn truyền (Graaff & Baas, 1974). Vì vậy, từ đặc điểm của quần bào có thể suy ra mức độ thuận lợi của điều kiện môi trường tại vùng phân bố đối với sinh trưởng của quần thể.

Kết quả phân tích, đối chiếu đặc điểm quần bào (Bảng 3.13) với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4) cho thấy ở quần thể Hoàng Liên, quần bào được hình thành vào năm 2014 có đường kính bé nhất ($7,66\mu\text{m}$) và quần bào có đường kính lớn nhất được hình thành vào năm 2015 ($8,27\mu\text{m}$). Hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2014 đều có giá trị thấp hơn năm 2015, ngoại trừ MAP mùa hè và độ ẩm không khí. Đối với góc đầu mút quần bào ở quần thể Hoàng Liên, năm 2016 quần thể này hình thành quần bào có góc đầu mút quần bào bé nhất ($18,44^\circ$) và năm 2015 hình thành quần bào có góc đầu mút quần bào lớn nhất ($25,05^\circ$). Hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2016 đều có giá trị bé hơn năm 2015, ngoại trừ MAT, MAT mùa hè, MAP, MAP mùa hè và SuH mùa hè. Ở quần thể Ngọc Linh, quần bào được hình thành vào năm 2014 có đường kính bé nhất ($7,7\mu\text{m}$) và quần bào được hình thành vào năm 2015 có đường kính lớn nhất ($9,44\mu\text{m}$). Hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2014 đều có giá trị thấp hơn năm 2015, ngoại trừ MAT mùa hè. Đối với góc đầu mút quần bào ở quần thể Ngọc Linh, năm 2013 quần thể này hình thành quần bào có góc đầu mút quần bào bé nhất ($20,66^\circ$) và năm 2016 hình thành quần bào có góc đầu mút quần bào lớn nhất ($29,3^\circ$). Hầu hết các điều kiện khí hậu trong năm 2013 đều có giá trị bé hơn năm 2016, ngoại trừ SuH mùa đông và Hu mùa hè. Ở quần thể Bidoup, quần bào được hình thành vào năm 2013 có đường kính và góc đầu mút quần bào bé nhất ($7,08\mu\text{m}$; $20,79^\circ$) và quần bào được hình thành vào năm 2015 có đường kính và góc đầu mút quần bào lớn nhất ($9,57\mu\text{m}$; $24,89^\circ$). Hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2013 đều có giá trị thấp hơn năm 2015, ngoại trừ MAP, MAP mùa hè và độ ẩm không khí. Nhìn chung, kết quả so sánh đường kính quần bào cũng như góc đầu mút quần bào với điều kiện khí hậu tương ứng trong 4 năm tại 3 quần thể chỉ ra rằng quần bào có đường kính và góc đầu mút nhỏ hơn thường được hình thành trong những năm có điều kiện nhiệt độ, lượng mưa và số giờ nắng thấp hơn nhưng độ ẩm không khí cao hơn. Kết quả nghiên cứu đặc điểm giải phẫu quần bào của 3 quần thể nghiên cứu cho thấy mức độ xiên của đầu mút quần bào và đường kính quần bào đã có sự khác biệt giữa 3 quần thể nghiên cứu (Bảng 3.13). Mặc

dù sự khác biệt này chưa có ý nghĩa thống kê nhưng bước đầu đã chỉ ra rằng điều kiện môi trường tại vùng phân bố của quần thể Bidoup thích hợp cho sự sinh trưởng và phát triển của Thạch tùng răng vì đặc điểm giải phẫu của quản bào của các cá thể thuộc quần thể này thuận lợi cho quá trình vận chuyển nước và muối khoáng.

Không thể phân tích RDA để xác định mức độ đóng góp của các nhân tố khí hậu vào sự biến động của các đặc điểm giải phẫu quản bào ở Thạch tùng răng vì kết quả kiểm định hoán vị chỉ ra rằng giữa biến phản ứng (tổ hợp các đặc điểm giải phẫu quản bào) và biến tác động (tổ hợp các nhân tố khí hậu) không có mối tương quan tuyến tính và do đó kết quả phân tích RDA tiếp theo có độ tin cậy không cao (Phụ lục 31).

3.3. Đặc điểm tăng trưởng chiều cao hàng năm của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu

Đặc điểm tăng trưởng chiều cao hàng năm của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu được trình bày ở bảng 3.14.

Bảng 3.14. Đặc điểm tăng trưởng chiều cao hàng năm (G, mm) của Thạch tùng răng

| Năm | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
|-------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|
| 2013 | 20,12 ± 7,51 | 28,64 ± 7,5 | 24,73 ± 10,17 |
| 2014 | 29,43 ± 11,14 | 29,55 ± 9,2 | 24,39 ± 11,25 |
| 2015 | 26,83 ± 11,32 | 21,87 ± 7,78 | 30,9 ± 12,41 |
| 2016 | 22,9 ± 9,77 | 19 ± 8,5 | 20,17 ± 6,44 |
| Trung bình | 25,5 ^a ± 10,74 | 23,56 ^a ± 9,31 | 25,18 ^a ± 10,94 |

Ghi chú: G (F-ratio = 0,00; P>0,1). Các kí tự a trên cùng một hàng biểu thị không có sự khác biệt có ý nghĩa ở mức $\alpha = 0,05$ theo kiểm định LSD Multiple Range Test.

Dữ liệu từ bảng 3.14 chỉ ra rằng mỗi năm thân cây Thạch tùng răng ở Việt Nam cao lên một đoạn khoảng 23 – 26mm. Trong đó, chiều cao của Thạch tùng răng ở quần thể Ngọc Linh tăng chậm nhất (trung bình mỗi năm cây cao lên 23,56mm), sau đó là quần thể Bidoup (G = 25,18mm) và quần thể Hoàng Liên (G = 25,5mm). Kết quả này tương tự kết quả nghiên cứu của Wang et al. (2011) thực hiện trên đối tượng nghiên cứu là Thạch tùng răng phân bố tại Khu bảo tồn thiên nhiên Bawangling (tỉnh Hải Nam, Trung Quốc), theo đó, hàng năm, các cá thể Thạch tùng răng trưởng thành cao lên một đoạn khoảng 20 – 25mm.

Kết quả phân tích, đối chiếu đặc điểm tăng trưởng chiều cao thân (Bảng 3.14) với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của các quần thể (Phụ lục 1 – 4) cho thấy ở quần thể

Hoàng Liên, sự tăng trưởng chiều cao thân kém nhất xảy ra vào năm 2013 ($G = 20,12\text{mm}$) và tăng trưởng chiều cao thân tốt nhất vào năm 2014 ($G = 29,43\text{mm}$). Hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2013 đều cao hơn năm 2014, ngoại trừ MAT, MAT mùa hè, SuH, SuH mùa đông và độ ẩm không khí. Đối với quần thể Ngọc Linh, chiều cao thân tăng trưởng kém nhất vào năm 2016 ($G = 19\text{mm}$) và tốt nhất vào năm 2014 ($G = 29,55\text{mm}$). Hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2016 đều có giá trị cao hơn năm 2014, ngoại trừ MAT mùa hè, SuH và SuH mùa đông. Đối với quần thể Bidoup, chiều cao thân tăng trưởng kém nhất vào năm 2016 ($20,17\text{mm}$) và tốt nhất vào năm 2015 ($30,9\text{mm}$). Hầu hết các điều kiện khí hậu của năm 2016 đều có giá trị cao hơn năm 2015, ngoại trừ MAT mùa hè, MAP mùa hè, SuH và SuH mùa đông. Nhìn chung, kết quả so sánh đặc điểm tăng trưởng chiều cao thân hàng năm và điều kiện khí hậu tương ứng trong 4 năm tại vùng phân bố của 3 quần thể chỉ ra rằng Thạch tùng răng thể hiện sự tăng trưởng chiều cao thân kém hơn trong những năm có MAT mùa hè, SuH và SuH mùa đông thấp hơn nhưng MAT mùa đông, lượng mưa, SuH mùa hè và độ ẩm không khí cao hơn.

Kết quả phân tích ANOVA chỉ ra rằng sự tăng trưởng chiều cao hàng năm của Thạch tùng răng ở 3 quần thể nghiên cứu không có sự khác biệt có ý nghĩa thống kê.

3.4. Đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng phân bố tại Việt Nam

3.4.1. Kết quả chọn lọc chỉ thị phục vụ đánh giá đa dạng di truyền quần thể

Kết quả chọn lọc chỉ thị cho thấy 10/20 chỉ thị ISSR và 7/20 chỉ thị SCoT cho kết quả đáp ứng hai tiêu chí tạo được band và các band mang tính đa hình trên 5 mẫu lấy ngẫu nhiên thuộc tập hợp mẫu nghiên cứu. Do đó, các chỉ thị này được sử dụng để khuếch đại các mẫu DNA tách chiết từ các mẫu thu thập. Trình tự và đặc tính khuếch đại các mẫu được trình bày ở bảng 3.15. Dẫn liệu từ bảng 3.15 chỉ ra rằng có tổng cộng 72 band nảy sinh từ kỹ thuật ISSR, trung bình 7,2 band mỗi chỉ thị; 60 band nảy sinh từ kỹ thuật SCoT, trung bình 8,6 band mỗi chỉ thị và tổng cộng có 132 band nảy sinh từ 2 kỹ thuật, tương đương với 132 locus được sử dụng cho đánh giá đa dạng và biến động di truyền cho 4 quần thể nghiên cứu.

Bảng 3.15. Đặc điểm các chỉ thị ISSR và SCoT được chọn lọc để làm nảy sinh đặc trưng nhận dạng DNA làm cơ sở đánh giá đa dạng di truyền

| TT | Tên chỉ thị | Trình tự | T _a (°C) | Kĩ thuật | Số band |
|-------------------|-------------|-------------------------------|------------------------|----------|------------|
| 1 | UBC 17899 | 5'-(CA) ₆ A/G G-3' | 54 | ISSR | 7 |
| 2 | HB 8 | 5'-(GA) ₆ GG-3' | 52 | ISSR | 4 |
| 3 | UBC 844 | 5'-(CT) ₈ AC-3' | 52 | ISSR | 6 |
| 4 | HB 12 | 5'-(CAC) ₃ GC-3' | 52 | ISSR | 12 |
| 5 | UBC 808 | 5'-(AG) ₈ C-3' | 52 | ISSR | 5 |
| 6 | ISSR 814 | 5'-(CT) ₈ TG-3' | 51,5 | ISSR | 5 |
| 7 | UBC 842 | 5'-(GA) ₈ T/C G-3' | 51,5 | ISSR | 6 |
| 8 | UBC 856 | 5'-(AC) ₈ T/C A-3' | 52 | ISSR | 7 |
| 9 | HB 15 | 5'-(GTG) ₃ GC-3' | 52 | ISSR | 11 |
| 10 | UBC 873 | 5'-(GACA) ₄ -3' | 52 | ISSR | 9 |
| Trung bình | | | | | 7,2 |
| 11 | SCoT 12 | 5'-ACGACATGGCGACCAACG-3' | 50 | SCoT | 7 |
| 12 | SCoT 13 | 5'-ACGACATGGCGACCATCG-3' | 50 | SCoT | 8 |
| 13 | SCoT 18 | 5'-ACCATGGCTACCACCGCC-3' | 50 | SCoT | 9 |
| 14 | SCoT 19 | 5'-ACCATGGCTACCACCGGC-3' | 50 | SCoT | 8 |
| 15 | SCoT 22 | 5'-AACCATGGCTACCACCAC-3' | 50 | SCoT | 8 |
| 16 | SCoT 29 | 5'-CCATGGCTACCACCGGCC-3' | 50 | SCoT | 8 |
| 17 | SCoT 30 | 5'-CCATGGCTACCACCGGCG-3' | 50 | SCoT | 12 |
| Trung bình | | | | | 8,6 |

Kết quả khảo sát về tỉ lệ band đa hình ở mức độ tổng thể mẫu nghiên cứu và quần thể được thể hiện ở bảng 3.16. Kết quả phân tích bảng 3.16 cho thấy ở mức độ loài, tất cả các band thu được đều đa hình. Xét về mức độ hình thành band đa hình của các chỉ thị, tỉ lệ đa hình thấp nhất ở mức độ tổng thể đối với kĩ thuật ISSR là 33,33% (UBC 842, UBC 844), đối với kĩ thuật SCoT là 22,22% (SCoT 18); tỉ lệ đa hình cao nhất ở mức độ tổng thể đối với kĩ thuật ISSR là 100% (UBC 814, UBC 842, UBC 17899, UBC 856, HB8), đối với kĩ thuật SCoT là 100% (SCoT 12). Ở mức độ quần thể, tính đa hình thấp nhất đối với kĩ thuật ISSR là 33,33% (UBC 842 ở quần thể Bidoup, UBC 844 ở quần thể Hoàng Liên và quần thể Ngọc Linh), đối với kĩ thuật SCoT là 22,22% (SCoT 18 ở quần thể Hoàng Liên); tính đa hình cao nhất đối với kĩ thuật ISSR là 100% (UBC 814

và HB 8 ở quần thể Bidoup; UBC 842, UBC 17899, UBC 856, HB 8 ở quần thể Bạch Mã), đối với kỹ thuật SCoT là 100% (ScoT 12 ở quần thể Bidoup).

Bảng 3.16. Tỷ lệ band đa hình ở quần thể và mức độ tổng thể mẫu nghiên cứu khi sử dụng kỹ thuật ISSR, SCoT và tổ hợp 2 kỹ thuật này

| Kỹ thuật | Tên chỉ thị | Tỷ lệ band đa hình (PPB) (%) | | | | |
|--------------------|-------------|------------------------------|------------------|--------------------|-----------------|--------------|
| | | Quần thể Hoàng Liên | Quần thể Bạch Mã | Quần thể Ngọc Linh | Quần thể Bidoup | Tổng thể mẫu |
| ISSR | UBC 808 | 60,00 | 80,00 | 40,00 | 80,00 | 100 |
| ISSR | UBC 814 | 60,00 | 80,00 | 80,00 | 100,00 | 100 |
| ISSR | UBC 842 | 50,00 | 100,00 | 50,00 | 33,33 | 100 |
| ISSR | UBC 844 | 33,33 | 66,67 | 33,33 | 83,33 | 100 |
| ISSR | UBC 17899 | 42,86 | 100,00 | 85,71 | 57,14 | 100 |
| ISSR | UBC 856 | 42,86 | 100,00 | 42,86 | 42,86 | 100 |
| ISSR | HB8 | 50,00 | 100,00 | 75,00 | 100,00 | 100 |
| ISSR | HB12 | 41,67 | 58,33 | 91,67 | 66,67 | 100 |
| ISSR | HB 15 | 45,45 | 90,91 | 81,82 | 81,82 | 100 |
| ISSR | UBC 873 | 44,44 | 66,67 | 77,78 | 88,89 | 100 |
| Tổng thể | | 45,83 | 81,94 | 69,44 | 72,22 | 100 |
| SCoT | SCoT 13 | 50,00 | 37,50 | 87,50 | 87,50 | 100 |
| SCoT | SCoT 12 | 71,43 | 71,43 | 71,43 | 100,00 | 100 |
| SCoT | SCoT 18 | 22,22 | 55,56 | 77,78 | 66,67 | 100 |
| SCoT | SCoT 19 | 37,50 | 62,50 | 87,50 | 87,50 | 100 |
| SCoT | SCoT 22 | 50,00 | 75,00 | 62,50 | 75,00 | 100 |
| SCoT | SCoT 29 | 50,00 | 62,50 | 75,00 | 62,50 | 100 |
| SCoT | SCoT 30 | 41,67 | 58,33 | 91,67 | 66,67 | 100 |
| Tổng thể | | 45,00 | 60,00 | 80,00 | 76,67 | 100 |
| ISSR + SCoT | | 45,45 | 71,97 | 74,24 | 74,24 | 100 |

Phân tích đặc trưng nhận dạng DNA nảy sinh từ kỹ thuật ISSR cho thấy ở mức độ quần thể, giá trị *PPB* trung bình dao động từ 45,83% (quần thể Hoàng Liên) tới 81,94% (quần thể Bạch Mã); ở mức độ loài, *PPB* đạt giá trị cao hơn (100%) (Bảng 3.16). Phân tích đặc trưng nhận dạng DNA nảy sinh từ kỹ thuật SCoT cho thấy ở mức độ quần thể, giá trị *PPB* trung bình dao động từ 45% (quần thể Hoàng Liên) tới 80% (quần thể Ngọc Linh); ở mức độ loài, *PPB* đạt giá trị cao hơn (100%). Dữ liệu tổng hợp thu được

từ kỹ thuật ISSR và SCoT cho thấy *PPB* thấp nhất ở quần thể Hoàng Liên (45,45%) và cao nhất là quần thể Ngọc Linh và quần thể Bidoup (74,24%).

Kết quả từ bảng 3.16 cho thấy tỉ lệ band đa hình của các chỉ thị là khác nhau đối với các quy mô khảo sát khác nhau theo chiều hướng giảm dần từ tổng thể nghiên cứu đến quần thể. Điều này thể hiện quy luật chung: trong tự nhiên, nếu tổng thể mẫu càng lớn thì mức độ đa dạng càng cao; nếu xem xét trong cùng một hệ quy chiếu thì tính đa dạng di truyền của nhiều quần thể bao giờ cũng lớn hơn một quần thể đơn lẻ. Bên cạnh đó, tỉ lệ band đa hình ở các quần thể cũng có sự sai khác, sự sai khác đó thể hiện sự khác nhau về cơ cấu di truyền và cũng chính là hệ quả của quá trình biệt hóa di truyền (Lê Ngọc Triệu, 2017).

3.4.2. Kết quả đánh giá đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng

Đa dạng di truyền các quần thể được đánh giá dựa trên các chỉ số về đa dạng di truyền tính toán được từ các đặc trưng nhận dạng DNA nảy sinh từ kỹ thuật ISSR, SCoT và dữ liệu tổng hợp từ 2 kỹ thuật này. Các chỉ số đa dạng di truyền các quần thể và tổng thể mẫu được trình bày ở bảng 3.17.

Bảng 3.17. Đa dạng di truyền của Thạch tùng răng ở mức độ quần thể và mức độ loài

| Quần thể | Chỉ số nảy sinh từ dữ liệu tổng hợp từ 2 kỹ thuật ISSR và SCoT | |
|---------------------|--|-------------|
| | H_e | I |
| Hoàng Liên | 0,14 ± 0,19 | 0,22 ± 0,28 |
| Bạch Mã | 0,21 ± 0,19 | 0,33 ± 0,26 |
| Ngọc Linh | 0,20 ± 0,19 | 0,31 ± 0,26 |
| Bidoup | 0,19 ± 0,19 | 0,30 ± 0,26 |
| Tổng thể mẫu | 0,23 ± 0,18 | 0,36 ± 0,23 |

Kết quả tính toán các chỉ số đa dạng di truyền dựa trên dữ liệu tổng hợp thu được từ kỹ thuật ISSR và SCoT (Bảng 3.16) cho thấy tỉ lệ band đa hình *PPB* của quần thể Hoàng Liên là thấp nhất (45,45%), trong khi đó 3 quần thể Bạch Mã, Ngọc Linh, Bidoup ít có sự khác biệt, dao động từ 71,97% đến 74,24%; chỉ số đa dạng gen hay mức độ dị hợp trung bình H_e có giá trị thấp nhất ở quần thể Hoàng Liên (0,14), trong khi đó 3 quần thể Bạch Mã, Ngọc Linh, Bidoup ít có sự khác biệt, với H_e dao động từ 0,19

đến 0,21; tương tự, chỉ số I cũng là thấp nhất ở quần thể Hoàng Liên ($I = 0,22$), trong khi đó 3 quần thể Bạch Mã, Ngọc Linh, Bidoup ít có sự khác biệt, dao động từ 0,30 đến 0,33. Như vậy xét về các chỉ số đa dạng thì quần thể Hoàng Liên có các chỉ số đa dạng đạt giá trị thấp nhất, trong khi đó các quần thể Bạch Mã, Ngọc Linh và Bidoup đạt giá trị cao nhất.

Đa dạng di truyền giữa các quần thể trong nội bộ loài là nền tảng cho tiến hóa theo hướng thích nghi (May, 1995). Chỉ số thể hiện tính đa dạng di truyền trong nội bộ quần thể và giữa các quần thể của loài giao phần là mối quan tâm hàng đầu của các nghiên cứu về tiến hóa lẫn di truyền học số lượng (Robertson, 1962), đặc biệt là trong bối cảnh biến đổi khí hậu ngày nay vì sự suy giảm tính đa dạng di truyền sẽ ảnh hưởng đến tiềm năng ứng phó với biến đổi khí hậu của quần thể và loài (Jump & Peñuelas, 2005). Chỉ số đa dạng gen hay mức độ dị hợp trung bình H_e được xem là nhân tố quan trọng trong duy trì tính đa dạng di truyền, đặc biệt là ở các quần thể có kích thước nhỏ (Robertson, 1962).

Mức độ dị hợp trong một hoặc nhiều cặp gen thường tỏ ra ưu thế hơn so với thể đồng hợp tương ứng về sức sống, khả năng sinh sản, khả năng phản ứng thích nghi trước các điều kiện môi trường. Tính dị hợp càng cao thì sự thích nghi của các cá thể với điều kiện môi trường càng tốt vì các đột biến có hại sẽ được cân bằng trong quá trình tái tổ hợp gen (Pauls et al., 2013). Do đó, mức độ dị hợp của quần thể phản ánh được tiềm năng thích nghi của loài trước các điều kiện môi trường khác nhau.

Kết quả nghiên cứu này cho thấy mức độ đa dạng di truyền trong nội bộ quần thể và giữa các quần thể Thạch tùng răng phân bố ở Việt Nam khá cao (ngoại trừ quần thể Hoàng Liên) nếu so sánh với chỉ số ước tính biến động di truyền trong nghiên cứu phổ rộng các loài thực vật của Nybom & Bartish (2000). Theo Nybom & Bartish (2000), chỉ số H_e ước tính cho các bậc phân loại cùng chi sẽ dao động trong khoảng 0,19 đến 0,24 khi sử dụng kỹ thuật chỉ thị trội RAPD.

Đồng thời, mức độ đa dạng di truyền của các quần thể trong nghiên cứu này cũng cao hơn so với mức độ đa dạng di truyền của 10 quần thể Thạch tùng răng ở Trung Quốc theo nghiên cứu của Huang & He (2010). Khi sử dụng kỹ thuật AFLP để nghiên cứu đa dạng di truyền của 10 quần thể Thạch tùng răng ở Trung Quốc, Huang & He (2010) thu được kết quả cho thấy quần thể có mức độ đa dạng di truyền thấp nhất sẽ có $H_e = 0,12$;

$I = 0,20$; $PPB = 53,5\%$ còn quần thể có mức đa dạng di truyền cao nhất sẽ có $H_e = 0,20$; $I = 0,32$ và $PPB = 82,0\%$. Tính trên 10 quần thể, $H_e = 0,20$; $I = 0,33$ và $PPB = 86,5\%$. Từ kết quả so sánh đó, nền tảng đa dạng di truyền của quần thể Hoàng Liên rất thấp so với các quần thể còn lại.

Có thể có nhiều nguyên nhân dẫn đến mức độ đa dạng di truyền thấp của quần thể Hoàng Liên. Có khả năng hiện tượng lai gần giữa các cá thể trong quần thể nhỏ khiến đa dạng di truyền trong nội bộ quần thể suy giảm. Do đó, Hoàng Liên là quần thể phải đối mặt với sự suy giảm đa dạng di truyền dẫn nguy cơ thu hẹp vùng phân bố và cuối cùng là tuyệt chủng ở mức độ quần thể cao hơn so với các quần thể còn lại ở phía Nam.

Xét theo vĩ tuyến, mức độ đa dạng di truyền của Thạch tùng răng có xu hướng gia tăng từ quần thể Hoàng Liên ($H_e = 0,14$ và $I = 0,22$) đến quần thể Bạch Mã ($H_e = 0,21$ và $I = 0,33$) và giảm dần từ quần thể Bạch Mã đến quần thể Ngọc Linh ($H_e = 0,20$ và $I = 0,31$) và quần thể Bidoup ($H_e = 0,19$ và $I = 0,3$).

3.4.3. Cấu trúc di truyền và mối quan hệ giữa 4 quần thể

Đặc điểm cấu trúc di truyền và mối quan hệ giữa 4 quần thể dựa trên kết quả phân tích dữ liệu đặc trưng nhận dạng DNA phối hợp sử dụng cả hai kỹ thuật ISSR và SCoT được trình bày ở bảng 3.18. Kết quả phân tích bảng 3.18 chỉ ra rằng: chỉ số biệt hóa di truyền giữa các quần thể Thạch tùng răng là $G_{ST} = 0,19$. Nghĩa là sự biệt hóa di truyền giữa các quần thể ở mức 19% của đa dạng tổng thể nghiên cứu. Chỉ số về dòng chảy của gene hay số lượng cá thể di cư trung bình giữa các quần thể mỗi thế hệ là $N_m = 2,16$.

Bảng 3.18. Các chỉ số biệt hóa di truyền và chỉ số về dòng chảy của gene giữa các quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Chỉ số | |
|------------------------|-------------|-------------|
| | G_{ST} | N_m |
| Hoàng Liên – Bạch Mã | 0,16 | 2,71 |
| Hoàng Liên – Ngọc Linh | 0,17 | 2,45 |
| Hoàng Liên - Bidoup | 0,16 | 2,57 |
| Bạch Mã – Ngọc Linh | 0,10 | 4,66 |
| Bạch Mã – Bidoup | 0,13 | 3,30 |
| Ngọc Linh – Bidoup | 0,09 | 4,85 |
| Tổng thể mẫu | 0,19 | 2,16 |

Ngoài ra, dữ liệu từ bảng 3.18 cũng chỉ ra rằng các cặp quần thể cách xa nhau về mặt địa lí sẽ có mức biệt hóa di truyền lớn hơn so với các quần thể phân bố gần nhau hơn. Đồng thời, chỉ số dòng chảy của gen N_m giữa các quần thể tỉ lệ nghịch với khoảng cách địa lí giữa chúng. So với kết quả nghiên cứu của Huang & He (2010) thì chỉ số về dòng chảy của gen giữa các quần thể Thạch tùng răng phân bố ở Trung Quốc thấp hơn rất nhiều ($N_m = 1,31$).

Kết quả phân tích AMOVA cho thấy biến động di truyền xét ở góc độ phân tử giữa 4 quần thể ở mức 28% và giữa các cá thể trong tổng thể các quần thể ở mức 72% (Bảng 3.19).

Bảng 3.19. Mức độ biến động di truyền (AMOVA) trong và giữa các quần thể loài Thạch tùng răng

| Nguồn biến thiên | Tổng bình phương | Trung bình bình phương | Tỉ lệ % biến động |
|----------------------------|-------------------------|-------------------------------|--------------------------|
| Giữa các quần thể | 352,81 | 117,60 | 28 |
| Trong cùng quần thể | 1027,25 | 13,52 | 72 |

Kết quả nghiên cứu của Huang & He (2010) chỉ ra rằng tổng mức độ biến động di truyền giữa các quần thể Thạch tùng răng Trung Quốc (31%) cao hơn so với kết quả của nghiên cứu này, trong khi đó mức độ biến động di truyền giữa các cá thể trong cùng quần thể lại thấp hơn (69%). Hiện tượng tổng mức độ biến động di truyền thấp giữa các cá thể trong tổng thể quần thể và cao giữa các cá thể trong cùng quần thể của loài Thạch tùng răng cho thấy mức độ bảo thủ rất cao trong hệ gen của loài và đây là tín hiệu tốt cho việc bảo toàn tính đa dạng di truyền (Đinh Thị Phòng et al., 2016). Sự biệt hóa di truyền thấp giữa 3 trong số 4 quần thể nghiên cứu (Bạch Mã, Ngọc Linh, Bidoup) và khoảng cách địa lí giữa chúng cho thấy sự biệt hóa theo vị trí địa lí của Thạch tùng răng ở mức thấp. Hiện tượng này có thể là kết quả của áp lực chọn lọc tự nhiên tương tự nhau tại các địa điểm khác nhau hoặc do dòng chảy di truyền giữa các quần thể không chịu sự chi phối của các rào cản địa lí (Yang et al., 2016).

Trong nghiên cứu này, khoảng cách di truyền giữa các cặp quần thể được tính toán dựa trên dữ liệu đặc trưng nhận dạng DNA phối hợp sử dụng cả hai kĩ thuật ISSR và SCoT có giá trị dao động từ $D = 0,05$ đến $D = 0,09$ với giá trị trung bình bằng 0,07 (Bảng 3.20). So với khoảng cách di truyền giữa các cặp quần thể trong nghiên cứu của

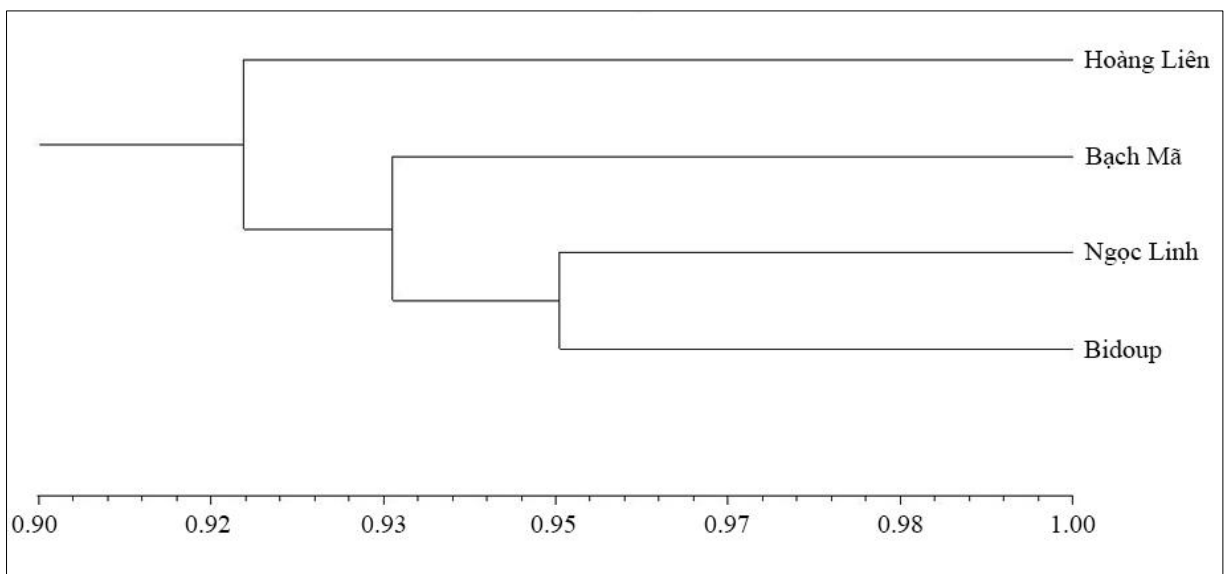
Huang & He (2010) ($D = 0,02 - 0,12$; với giá trị trung bình bằng 0,07) thì khoảng dao động tính toán được trong nghiên cứu này hẹp hơn, nhưng giá trị trung bình lại tương đương. Dữ liệu từ bảng 3.20 cũng chỉ ra rằng về mặt di truyền, quần thể Hoàng Liên gần với hai quần thể Bạch Mã và Ngọc Linh hơn so với quần thể Bidoup; các quần thể Bạch Mã và Ngọc Linh gần gũi nhau về mặt di truyền; hai quần thể Bidoup và Ngọc Linh gần nhau nhất về mặt di truyền và khoảng cách di truyền giữa Bidoup và Bạch Mã ở mức trung bình.

Bảng 3.20. Khoảng cách di truyền giữa các quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Khoảng cách di truyền (D) |
|-------------------------|----------------------------------|
| Hoàng Liên và Bạch Mã | 0,08 |
| Hoàng Liên và Ngọc Linh | 0,09 |
| Hoàng Liên và Bidoup | 0,08 |
| Bạch Mã và Ngọc Linh | 0,06 |
| Bạch Mã và Bidoup | 0,08 |
| Ngọc Linh và Bidoup | 0,05 |
| Trung bình | 0,07 |

Quan hệ di truyền giữa 4 quần thể được xây dựng bằng phương pháp phân nhóm UPGMA dựa trên dữ liệu đặc trưng nhận dạng DNA phối hợp sử dụng cả hai kỹ thuật ISSR và SCoT (Hình 3.24) cho thấy các quần thể Thạch tùng rừng có thể được chia thành 2 nhóm địa lí tương ứng với vị trí địa lí của chúng. Quần thể Hoàng Liên tách biệt hơn so với các quần thể còn lại. Đây là quần thể phân bố ở phía Bắc của Việt Nam, là vùng có khí hậu nhiệt đới gió mùa vùng núi cao, đông lạnh, mưa hè, không có mùa khô và thường xuyên có mây che phủ; nhiệt độ trung bình hàng năm dao động từ 13-16°C với 6 – 8 tháng lạnh. Quần thể Bạch Mã phân bố ở Bắc Trung Bộ và quần thể Ngọc Linh phân bố ở Nam Trung Bộ thuộc vùng có khí hậu nhiệt đới gió mùa với mùa đông lạnh, chế độ mưa hè – thu đông và thường xuyên có mây che phủ. Quần thể Bidoup phân bố ở cao nguyên Tây Nguyên, thuộc vùng có điều kiện khí hậu nhiệt đới gió mùa núi cao, đông lạnh, chế độ mưa hè – thu, không có giai đoạn khô và thường xuyên có mây che phủ, nhiệt độ trung bình năm 15 – 18,5°C với 3 – 4 tháng lạnh (Nguyễn Khanh Vân et al., 2000). Theo thời gian, 4 quần thể đã thích nghi tốt với điều kiện khí hậu nhiệt đới gió mùa tại các khu vực này, tuy nhiên các quần thể ở phía Nam có khả năng thích nghi

cao nhất. Từ đó cho thấy, Thạch tùng răng sinh trưởng tại các vùng khí hậu khác nhau của Việt Nam dựa trên vùng phân bố địa lí của chúng, thứ nhất là quần thể Hoàng Liên và thứ 2 gồm các quần thể Bạch Mã, Ngọc Linh và Bidoup. Các kết quả này chỉ ra rằng khoảng cách di truyền của các quần thể loài này ở Việt Nam có tương quan chặt chẽ với vị trí địa lí nơi phân bố của chúng.



Hình 3.24. Quan hệ di truyền giữa các quần thể loài Thạch tùng răng ở Việt Nam được xây dựng dựa trên dữ liệu đặc trưng nhận dạng DNA phối hợp sử dụng cả hai kĩ thuật ISSR và SCoT

Trong tự nhiên, các nhân tố tiến hóa như chọn lọc tự nhiên, trôi dạt di truyền, dòng chảy di truyền, hệ thống sinh sản, vùng phân bố địa lí cùng với tiến trình lịch sử trong lập quần và di cư sẽ để lại dấu ấn trong biến dị di truyền và cấu trúc di truyền của quần thể thực vật (Hogbin & Peakall, 1999). Kiểu lập nhóm di truyền của các quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam có thể phản ánh sự khác biệt về mặt bản chất của điều kiện địa lí, có ảnh hưởng đến sự hiện diện của Thạch tùng răng tại các vùng phân bố hiện tại của loài. Có khả năng các nhân tố địa lí và lịch sử phát triển của quần thể đã thể hiện vai trò kết nối các địa điểm có quần thể Thạch tùng răng phân bố ở phía Nam với quần thể ở phía Bắc. Kết quả nghiên cứu về quan hệ di truyền của 4 quần thể nghiên cứu (Hình 3.24) chỉ ra rằng loài Thạch tùng răng có khuynh hướng di cư từ Bắc xuống Nam Việt Nam. Quần thể Hoàng Liên bị tách biệt tạo thành một nhóm riêng so với các quần thể còn lại. Kết quả này có thể xuất phát từ nguyên nhân suy thoái sinh cảnh khiến việc hình thành thế hệ mới từ nguồn tài nguyên di truyền sẵn có trong quần thể này trở nên kém hiệu quả. Sự biệt hóa

di truyền quan sát được ở Thạch tùng răng có thể xuất phát từ khoảng cách địa lí và đặc điểm địa hình, kết hợp với sự cách ly của các quần thể hiện có. Điều đó được chứng tỏ thông qua bằng chứng về dòng chảy di truyền giữa các quần thể lân cận.

3.5. Ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam

Tiến hành phân tích tương quan để xác định tác động của các nhân tố khí hậu đến đa dạng di truyền của quần thể Thạch tùng răng. Kết quả được trình bày ở bảng 3.21.

Bảng 3.21. Tương quan giữa các chỉ số đa dạng di truyền quần thể với các nhân tố khí hậu

| | MAT | MAP | SuH | Hu |
|----------------------|-----|-----|---------------------|----|
| PPB | - | - | 0,9451 ⁺ | - |
| <i>H_e</i> | - | - | - | - |
| I | - | - | - | - |

Ghi chú: ⁺P-value < 0,1; kí hiệu “-” biểu thị sự không tương quan.

Kết quả phân tích bảng 3.21 cho thấy tỉ lệ band đa hình có tương quan thuận với số giờ nắng và đây là mối tương quan có ý nghĩa thống kê ($P = 0,0549$). Mô hình hồi quy biểu diễn mối quan hệ giữa số giờ nắng và tỉ lệ band đa hình của quần thể có dạng hàm (3.14) với $R^2 = 0,89$:

$$PPB = -24,3945 + 0,0495472 * SuH \quad (3.14)$$

Giá trị $R^2 = 0,89$ chỉ ra rằng việc áp dụng mô hình (3.14) cho phép dự đoán được 89% sự biến động của PPB dựa vào biến khí hậu SuH.

Kết quả này chỉ ra rằng sự thay đổi của điều kiện môi trường có ảnh hưởng đến đa dạng di truyền của quần thể Thạch tùng răng, bởi vì môi trường có vai trò quan trọng trong quá trình tiến hoá của thực vật (Scheiner, 1993) và sự thay đổi điều kiện môi trường có thể dự đoán sự biến đổi về đa dạng trong quần thể. Ngoài ra môi trường là nhân tố quan trọng và cần thiết giúp cho quá trình trao đổi gen được thuận lợi (Freeland et al., 2010; Sork & Waits, 2010). Trong các nhân tố môi trường thì khí hậu đóng vai trò quan trọng vì khí hậu ảnh hưởng đến sự thích nghi của thực vật (Mosca et al., 2012), và khi khí hậu thay đổi thì sẽ dẫn đến sự thay đổi mức độ đa dạng di truyền của quần thể (Avolio et al., 2013). Do đó, biến dị di truyền giữa các quần thể thực vật thường xuất hiện khi biên độ khí hậu thay đổi, như sự thay đổi nhiệt độ và lượng mưa (Keller et al., 2011). Tuy nhiên,

tùy theo mỗi loài khác nhau thì các nhân tố khí hậu ảnh hưởng cũng khác nhau, ví dụ đối với loài *Caragana microphylla* phân bố ở miền Bắc Trung Quốc thì các nhân tố về nhiệt độ dao động hàng năm, nhiệt độ tháng lạnh nhất, lượng mưa ảnh hưởng đến đa dạng di truyền (Huang et al., 2016). Huang et al. (2016) cũng chỉ ra yếu tố độ ẩm và hàm lượng photpho ảnh hưởng đến đa dạng di truyền của loài *C. microphylla* khi nghiên cứu ở vùng Đông Bắc Trung Quốc. Đối với loài *Artemisia halodendron* thì các nhân tố khí hậu đều ảnh hưởng đến đa dạng di truyền của quần thể, tuy nhiên nhân tố về dao động nhiệt độ hàng năm ảnh hưởng lớn nhất (Huang et al., 2014).

Đối với đa dạng di truyền của quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam, tác động của các nhân tố khí hậu không ảnh hưởng nhiều vì trong số 8 chỉ số về khí hậu được phân tích, chỉ có số giờ nắng có ảnh hưởng đến chỉ số *PPB* của quần thể.

Thông thường, khi tính toán các chỉ số đa dạng di truyền của quần thể bằng cách sử dụng chỉ thị trội như RAPD, giá trị G_{ST} đối với loài giao phấn dao động trong khoảng 0,19 – 0,23 còn đối với loài nội phối, giá trị này dao động từ 0,5 đến 0,59 (Nybom & Bartish, 2000). Chỉ số biệt hóa di truyền của các quần thể Thạch tùng răng trong nghiên cứu này là $G_{ST} = 0,19$ cho thấy biến dị di truyền của Thạch tùng răng giống với loài giao phấn hơn là loài tự thụ. Nói cách khác, cấu trúc di truyền của quần thể Thạch tùng răng được duy trì nhờ hiện tượng giao phấn (Huang & He, 2010).

Kết quả phân tích ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến hình thái và đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam chỉ ra rằng biến đổi khí hậu sẽ có tác động tiêu cực đến các quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam. Nguyên nhân là do trong xu thế gia tăng nhiệt độ và thời gian khô hạn do biến đổi khí hậu, số bào tử sinh ra giảm do kích thước túi bào tử giảm, kích thước lá sẽ gia tăng nhưng hiệu quả trao đổi khí qua lá giảm (do tổng diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá giảm).

Điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên thuận lợi cho quá trình sinh sản hữu tính cũng như sinh trưởng của Thạch tùng răng. Từ đó cho thấy điều kiện khí hậu không phải là nguyên nhân dẫn đến tính đa dạng di truyền thấp của quần thể Hoàng Liên mà tính đa dạng di truyền thấp có thể là hệ quả của việc khai thác quá mức.

Từ các kết quả phân tích trên về đặc điểm hình thái lá của Thạch tùng răng cho thấy, chiều dài của lá dao động khá lớn, từ 10,77 đến 14,86mm, trong khi đó mức độ

dao động của chiều rộng không đáng kể, khoảng từ 2,48 đến 3,83mm; diện tích lá có giá trị trong khoảng từ 19,39 đến 33,99mm²; chỉ số độ dày lá (SLA) từ 2,89 – 3,35mm²/mg; kích thước lá cũng như SLA ở quần thể Ngọc Linh lớn hơn 2 quần thể Hoàng Liên và Bidoup.

Đối với đặc điểm về kích thước túi bào tử của loài có sự dao động rõ về chiều dài (1,3 – 1,47mm) và diện tích (1 – 1,29mm²), trong khi đó, chiều rộng ít có sự thay đổi (0,8 – 0,85mm). Mặc dù kích thước túi bào tử của 3 quần thể nghiên cứu có sự khác biệt nhưng bào tử chứa trong túi lại có kích thước tương đương, kích thước qua trục xích đạo từ 33,55 – 35,16μm; kích thước trục qua cực từ 21,43 – 22,18μm. Ngược lại đối với kích thước lá, kích thước bào tử ở quần thể Ngọc Linh nhỏ hơn so với quần thể Hoàng Liên và Bidoup.

Đặc điểm về mật độ khí khổng từ 14,6 – 15,53 khí khổng/1mm² lá, chiều dài khí khổng dao động từ 70,37 – 73,13μm; chiều rộng từ 62,14 – 64,77μm; và diện tích từ 13.711,8 – 15.066,4μm²; khe lỗ khí có chiều dài từ 18,23 – 20,21μm; độ mở khí khổng từ 3,02 – 3,82μm và tổng diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá từ 32,55 – 43,55μm²/mm². Khí khổng của Thạch tùng rừng thuộc kiểu hỗn bào với khí khổng và các tế bào xung quanh khí khổng sắp xếp lộn xộn, mức độ xê thùy của các tế bào biểu bì xung quanh khí khổng không cao, từ 1,09 – 1,13. So với quần thể Hoàng Liên và Ngọc Linh, mức độ xê thùy của quần thể Bidoup thấp hơn cả; mật độ khí khổng và độ mở khí khổng của 3 quần thể nghiên cứu không có sự khác biệt. Ngoài ra, dẫn liệu và hình thái giải phẫu lá vừa được phân tích cũng chỉ ra rằng hiệu quả trao đổi khí của quần thể Ngọc Linh kém nhất do quần thể này có kích thước khí khổng và chiều dài khe lỗ khí lớn nhất nhưng tổng diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá bé nhất. Đặc điểm về chiều rộng và góc đầu mút quản bào của 3 quần thể không thể hiện sự khác biệt, kích thước chiều rộng từ 8,02 – 8,41μm và số đo góc đầu mút quản bào từ 21,83° – 25,88°.

Sinh trưởng về chiều cao của thân hàng năm ở 3 quần thể nghiên cứu dao động trong khoảng 23 – 26mm/năm, phù hợp với giới hạn sinh trưởng của loài đã được Wang et al. (2011) chỉ ra. Đặc điểm sinh trưởng thân ở quần thể Ngọc Linh thấp nhất (23,56mm), sau đó là Bidoup (25,18mm) và Hoàng Liên (G = 25,5mm).

Đặc điểm đa dạng di truyền của quần thể có xu hướng gia tăng từ quần thể Hoàng Liên (PPB = 45,45%; $H_e = 0,14$ và $I = 0,22$) đến Bạch Mã (PPB = 71,97%; $H_e = 0,21$

và $I = 0,33$) và giảm dần từ quần thể Bạch Mã đến Ngọc Linh ($PPB = 74,24\%$; $H_e = 0,20$ và $I = 0,31$) và Bidoup ($PPB = 74,24\%$; $H_e = 0,19$ và $I = 0,3$). Về cấu trúc di truyền, chỉ số biệt hóa di truyền giữa các quần thể là $G_{ST} = 0,19$; nghĩa là sự biệt hóa di truyền giữa các quần thể ở mức 19% của đa dạng tổng thể nghiên cứu. Chỉ số về dòng chảy của gene hay số lượng cá thể di cư trung bình giữa các quần thể mỗi thế hệ là $N_m = 2,16$, chỉ số dòng chảy của gen N_m giữa các quần thể tỉ lệ nghịch với khoảng cách giữa chúng. Biến động di truyền xét ở góc độ phân tử giữa 4 quần thể ở mức 28% và giữa các cá thể trong tổng thể các quần thể ở mức 72%. Khoảng cách di truyền giữa các cặp quần thể có giá trị trung bình bằng 0,07 và về mặt di truyền, quần thể Hoàng Liên gần với hai quần thể Bạch Mã và Ngọc Linh hơn so với quần thể Bidoup, xu hướng quan hệ gần gũi từ quần thể Hoàng Liên đến quần thể Bidoup.

Nhìn chung, kết quả phân tích các nhân tố sinh thái ảnh hưởng đến đặc điểm hình thái ngoài, hình thái giải phẫu và đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam chỉ ra rằng nhiệt độ là nhân tố sinh thái quan trọng nhất vì có ảnh hưởng rõ rệt đến đặc điểm hình thái ngoài và hình thái giải phẫu của cơ quan sinh dưỡng (lá) và cơ quan sinh sản (túi bào tử), trong đó nhiệt độ không khí trung bình hàng năm (MAT) có ảnh hưởng mạnh đến kích thước lá và túi bào tử, nhiệt độ không khí trung bình vào mùa hè (MAT mùa hè) có ảnh hưởng mạnh đến kích thước khí khổng và khe lỗ khí. Tổng lượng mưa trung bình hàng năm (MAP) có ảnh hưởng rõ rệt đến kích thước lá. Tổng số giờ nắng vào mùa hè (SuH mùa hè) có ảnh hưởng đáng kể đến kích thước khí khổng và khe lỗ khí, trong khi đó, tổng số giờ nắng vào mùa đông (SuH mùa đông) có ảnh hưởng mạnh đến mức độ xê thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí khổng. Tổng số giờ nắng trung bình hàng năm (SuH) có ảnh hưởng rõ đến tỉ lệ band đa hình (PBP) của quần thể. Ảnh hưởng đến sinh trưởng thân, bào tử và quả bào của các nhân tố sinh thái được phân tích biểu hiện không rõ ràng. Độ ẩm không khí tương đối trung bình hàng năm (Hu) ảnh hưởng không rõ đến các đặc điểm được phân tích về hình thái ngoài, hình thái giải phẫu và đa dạng di truyền quần thể.

Bên cạnh đó, kết quả nghiên cứu cũng chỉ ra rằng biến đổi khí hậu sẽ có tác động tiêu cực đến các quần thể Thạch tùng răng ở Việt Nam vì trong xu thế gia tăng nhiệt độ và kéo dài thời gian khô hạn do biến đổi khí hậu, số bào tử sinh ra giảm do kích thước túi bào tử giảm, kích thước lá sẽ tăng nhưng hiệu quả trao đổi khí qua lá giảm (do tổng

diện tích khe lỗ khí trên mỗi đơn vị diện tích lá giảm). Dưới ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu, vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên (Lào Cai) thuận lợi cho quá trình sinh sản hữu tính cũng như sinh trưởng của các cá thể trong quần thể. Do đó, vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên nên được ưu tiên trong phát triển vùng dược liệu, sau đó là các vùng phân bố còn lại ở Việt Nam cũng có thể triển khai. Ngoài ra, cũng có thể phát triển nguồn dược liệu quý giá này tại các vùng tự nhiên có điều kiện tương tự. Từ đó cho thấy để bảo tồn vốn gen của loài Thạch tùng răng, cần có biện pháp bảo tồn cảnh quan tại vùng phân bố của các quần thể trên lãnh thổ Việt Nam nhằm duy trì điều kiện sinh thái thuận lợi cho sự sinh trưởng của loài, đồng thời có biện pháp hạn chế khai thác quá mức, đặc biệt tại quần thể Hoàng Liên.

KẾT LUẬN VÀ KIẾN NGHỊ

1. KẾT LUẬN

1.1. Ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến đặc điểm hình thái ngoài

a. Lá

- Các nhân tố khí hậu MAT, MAT mùa hè, MAT mùa đông và MAP ảnh hưởng đến đặc điểm chiều dài và chiều rộng lá; MAP và MAT là nhân tố khí hậu ảnh hưởng đến diện tích lá và chỉ số độ dày lá; chiều dài lá chịu ảnh hưởng bởi nhân tố MAP mùa đông và chiều rộng lá chịu ảnh hưởng bởi các nhân tố SuH mùa hè và Hu mùa đông.

- 83,76% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm kích thước lá ($d_{lá}$, $r_{lá}$, $S_{lá}$ và SLA) là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu, SuH) và 16,24% là do sự tác động của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm kích thước lá tương quan thuận với 2 nhân tố MAT và MAP, trong đó MAP ($r = 0,82$) có ảnh hưởng mạnh hơn MAT ($r = 0,48$) và tương quan nghịch với 2 nhân tố SuH và Hu, nhưng 2 nhân tố này ảnh hưởng không đáng kể, với hệ số tương quan có giá trị lần lượt là -0,18 và -0,14.

b. Túi bào tử

- MAT là nhân tố có ảnh hưởng đến chiều dài, chiều rộng và diện tích túi bào tử; chiều dài túi bào tử ảnh hưởng bởi tổ hợp các nhân tố MAT mùa đông, MAP mùa hè; chiều rộng ảnh hưởng bởi tổ hợp các nhân tố MAP mùa hè, MAT mùa hè và MAT mùa đông.

- 82,04% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử ($d_{túi bào tử}$, $r_{túi bào tử}$, $S_{túi bào tử}$) là do sự tác động của tổ hợp của các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu và SuH) và 17,96% là do sự tác động của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm kích thước túi bào tử tương quan nghịch với MAT ($r = -2,75$) và tương quan thuận với 3 nhân tố khí hậu còn lại, trong đó MAP ($r = 1,54$) ảnh hưởng đến kích thước túi bào tử mạnh hơn SuH và Hu (với r có giá trị lần lượt là 0,611 và 0,325).

c. Bào tử

Ảnh hưởng các nhân tố khí hậu đến kích thước bào tử của biểu hiện không rõ ràng.

d. Sinh trưởng thân

Ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến sinh trưởng thân biểu hiện không rõ ràng.

1.2. Ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến đặc điểm hình thái giải phẫu

a. Khí không và tế bào biểu bì xung quanh khí không

- SuH mùa hè ảnh hưởng đến chiều dài và chiều rộng khí không; MAT mùa hè ảnh hưởng đến tất cả các đặc điểm của khí không và khe lỗ khí được nghiên cứu, ngoại trừ chiều dài khí không.

- Các nhân tố khí hậu tại vùng phân bố các quần thể ảnh hưởng đến độ mở khí không không rõ ràng.

- SuH mùa đông là nhân tố khí hậu có ảnh hưởng đến mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí không; mô hình hồi quy tuyến tính được xây dựng dựa trên nhân tố này có thể dự đoán được 55% sự biến động mức độ xẻ thùy của lá.

- 62,74% sự biến thiên của tổ hợp các đặc điểm giải phẫu lá (MK, $d_{\text{khí không}}$, $r_{\text{khí không}}$, $d_{\text{khe lỗ khí}}$, $r_{\text{khe lỗ khí}}$, $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ và mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì xung quanh khí không) là do ảnh hưởng tổ hợp các nhân tố khí hậu (MAT, MAP, Hu và SuH) và 37,23% là do ảnh hưởng của các nhân tố khác; tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu lá tương quan nghịch với MAT ($r = -1,11$) và MAP ($r = -0,35$); tương quan thuận với SuH ($r = 0,44$) và Hu ($r = 0,31$); trong đó, MAT là nhân tố ảnh hưởng đến tổ hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu của lá.

b. Quản bào

Ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến quản bào biểu hiện không rõ ràng.

1.3. Ảnh hưởng của các nhân tố khí hậu đến đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng phân bố tại Việt Nam

- SuH ảnh hưởng mạnh nhất đến tỉ lệ đa hình của quần thể.

2. KIẾN NGHỊ

Xu hướng tăng nhiệt độ không khí do biến đổi khí hậu, loài sẽ gặp nguy hiểm. Quần thể Ngọc Linh đang bị đe dọa, hơn thế nữa quần thể này có vai trò cầu nối hai quần thể Hoàng Liên và Bidoup, cho phép duy trì dòng chảy di truyền xuyên suốt chiều dài Việt Nam nên cần phải có biện pháp bảo tồn tại chỗ và chuyển chỗ đối với quần thể Ngọc Linh.

Điều kiện khí hậu tại vùng phân bố của quần thể Hoàng Liên thuận lợi cho quá trình sinh sản hữu tính cũng như sinh trưởng nhưng quần thể này lại có tính đa dạng di truyền thấp nhất và đây có thể là hệ quả của việc khai thác quá mức. Do đó, cần phải có biện pháp quản lý việc khai thác ở quần thể này.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

- Nghị định về quản lý thực vật rừng, động vật rừng nguy cấp, quý, hiếm và thực thi Công ước về buôn bán quốc tế các loài động vật, thực vật hoang dã nguy cấp, Số 06/2019/NĐ-CP (2019).
- Đinh Thị Phòng, Trần Thị Liễu, & Vũ Thị Thu Hiền. (2016). Thông số về tính đa dạng di truyền quần thể tự nhiên loài Đinh tùng (*Cephalotaxus mannii* Hook. F.) ở Tây Nguyên, Việt Nam bằng chỉ thị SSR. *Tạp Chí Công Nghệ Sinh Học*, 14(2), 245–252.
- Hoàng Thị Hồng Anh. (2019). *Nghiên cứu nâng cao khả năng sinh tổng hợp HupA của chủng vi nấm nội cộng sinh Penicillium sp. LĐL4.4. Từ cây Thạch tùng rừng* [Luận án]. Học viện khoa học và công nghệ.
- Lê Ngọc Triệu. (2017). *Nghiên cứu phân loại và đánh giá đa dạng di truyền quần thể sâm (Panax sp.) phân bố tự nhiên tại Lâm Đồng* [Luận án]. Viện Khoa học nông nghiệp Việt Nam. <http://lib.pyu.edu.vn/handle/123456789/5985>
- Lê Thị Minh Thanh, Nguyễn Thị Hồng Anh, Đồng Văn Quyến, & Hà Thị Quyên. (2019). Nghiên cứu khả năng sinh hoạt tính kháng khuẩn của vi nấm nội sinh cây Thạch tùng răng cưa (*Huperzia serrata*) phân bố tại Lâm Đồng—Việt Nam. *Tạp Chí y Học Dự Phòng*, 29(10). <https://eprints.uet.vnu.edu.vn/eprints/id/eprint/>
- Mayr, E. (1981). *Quần thể, loài và tiến hóa* (Lương Ngọc Toàn, Hoàng Đức Nhuận, Nguyễn Đức Khâm, & Nguyễn Văn Thảo dịch). Nhà xuất bản Khoa học và kỹ thuật. (Bản gốc xuất bản năm 1970).
- Nguyễn Hạnh Hoa, Bùi Thị Thu Hương, Hồ Mạnh Tường, & Lê Văn Sơn. (2014). Đánh giá đa dạng di truyền một số dòng, giống hoa chi Lan Huệ (*Hippeastrum* Herb.) bằng chỉ thị phân tử RAPD. *VNU Journal of Science: Natural Sciences and Technology*, 30(1), 18-25. <https://js.vnu.edu.vn/NST/article/view/852>
- Nguyễn Khanh Vân, Nguyễn Thị Hiền, Phan Kế Lộc, & Nguyễn Tiến Hiệp. (2000). *Các biểu đồ sinh khí hậu Việt Nam*. Nxb Đại học Quốc gia Hà Nội.

- Nguyễn Trọng Bình. (2014). Nghiên cứu một số đặc điểm cấu trúc và tính đa dạng sinh học kiểu rừng kín thường xanh hỗn giao cây lá rộng, cây lá kim tại vườn quốc gia Bidoup-Núi Bà. *Tạp Chí Khoa Học Lâm Nghiệp*, 2, 3255–3263.
- Nguyễn Văn Nhẫn. (2018). Ảnh hưởng của khí hậu đến tăng trưởng của *Du sam* (*Keteleeria evelyniana* Masters), *Bạch tùng* (*Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub) và *Đỉnh tùng* (*Cephalotaxus mannii* Hook.f.) ở khu vực Đà Lạt và Đức Trọng, tỉnh Lâm Đồng [Luận án Tiến sĩ Lâm nghiệp]. Trường Đại học Nông Lâm Thành phố Hồ Chí Minh.
- Phạm Hoàng Hộ. (2003). *Cây cỏ Việt Nam (Quyển I)*. Nxb Trẻ.
- Phạm Thị Hạnh. (2016). Nghiên cứu đa dạng di truyền và hàm lượng Huperzin A của loài Thạch tùng răng cưa thu từ Sa Pa và Đà Lạt. Trường Đại học Bách Khoa Hà Nội.
- Phạm Văn Chiêu. (2019). Nghiên cứu ảnh hưởng của vùng phân bố đến cơ quan sinh dưỡng và đa dạng di truyền của Thông hai lá dẹt (*Pinus krempfii* H.Lec.) ở Tây Nguyên. Đại học Đà Lạt.
- Phan Văn Tân & Ngô Đức Thành. (2013). Biến đổi khí hậu ở Việt Nam: Một số kết quả nghiên cứu, thách thức và cơ hội trong hội nhập quốc tế. *VNU Journal of Science: Earth and Environmental Sciences*, 29(2). <https://js.vnu.edu.vn/EES/article/view/1580>
- Phan Xuân Bình Minh, Đỗ Thị Kim Trang, Nguyễn Thị Hiền, Nguyễn Phương Lan, & Trần Bảo Trâm. (2019). Ảnh hưởng của môi trường khoáng và chất kháng vi sinh vật trong nhân giống in vitro Thạch tùng răng cưa (*Huperzia serrata* Thunb.). *Bản B của Tạp chí Khoa học và Công nghệ Việt Nam*, 61(5), 31-36. https://b.vjst.vn/index.php/ban_b/article/view/286
- Trần Công Minh. (2007). *Khí hậu và khí tượng đại cương*. Nxb Đại học Quốc gia Hà Nội.
- Trần Mạnh Đạt & Nguyễn Tân Hiếu. (2019). Hiện trạng phân bố và đặc điểm hình thái của cây Thạch tùng răng cưa (*Huperzia serrata* (Thunb.) Trevis.) ở Khu bảo tồn Thiên nhiên Bắc Hương Hóa, Quảng trị. *Tạp chí Khoa học và công nghệ nông nghiệp, Trường Đại học Nông Lâm Huế*, 3(1), 1025-1032. <https://doi.org/10.46826/hauf-jasat.v3n1y2019.217>

Trương Quang Học, Vũ Văn Triệu, Nguyễn Văn Cường, Trần Văn Giải Phóng, Nguyễn Quang Tân, Phạm Minh Thư, Nguyễn Ngọc Huy, Trần Phong, & Phạm Thị Bích Ngọc. (2011). *Tài liệu Đào tạo tập huấn viên về biến đổi khí hậu*. Nhà xuất bản Khoa học và kỹ thuật.

2. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

Abdalla, M. A., & McGaw, L. J. (2018). Bioprospecting of South African Plants as a Unique Resource for Bioactive Endophytic Microbes. *Frontiers in Pharmacology*, 9, 1–18. <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00456>

Abràmoff, M. D., Magalhães, Paulo J., & Ram, Sunanda J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–43.

Addinsoft. (2019). *Addinsoft (2019). XLSTAT statistical and data analysis solution*. New York, USA. <https://www.xlstat.com>. (2018.1) [Computer software].

Ai, J., & Zhang, Y. (2005). Study on community property of *Huperzia serrata* habitat in Tianmushan Nature Reserves. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 25(4), 14–17.

Alzohairy, A. M. M. (2005). *ISSR PCR*. Department of genetics, Zagazig University, Zagazig, Egypt.

Ashton, P. M. S., & Berlyn, G. P. (1992). Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. *New Phytologist*, 121(4), 587–596. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01130.x>

Aspelmeier, S., & Leuschner, C. (2006). Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth): Leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees*, 20(1), 42–52. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0011-9>

Atkin, O. K., Botman, B., & Lambers, H. (1996). The Causes of Inherently Slow Growth in Alpine Plants: An Analysis Based on the Underlying Carbon Economies of Alpine and Lowland Poa Species. *Functional Ecology*, 10(6), 698–707. <https://doi.org/10.2307/2390504>

Atkin, O. K., Loveys, B. R., Atkinson, L. J., & Pons, T. L. (2006). Phenotypic plasticity and growth temperature: Understanding interspecific variability. *Journal of Experimental Botany*, 57(2), 267–281. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj029>

- Avolio, M. L., Beaulieu, J. M., & Smith, M. D. (2013). Genetic diversity of a dominant C₄ grass is altered with increased precipitation variability. *Oecologia*, *171*(2), 571–581. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2427-4>
- Babbel, G. R., & Selander, R. K. (1974). Genetic Variability in Edaphically Restricted and Widespread Plant Species. *Evolution*, *28*(4), 619–630. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1974.tb00794.x>
- Bao, R., Yin, P., Dai, J., Guo, B., & Wei, Y. (2012). Effects of different media on the transplantation of *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. *African Journal of Agricultural Research*, *7*(20), 3045–3048. <https://doi.org/10.5897/AJAR11.1920>
- Barrington, D. S. (1993). Ecological and Historical Factors in Fern Biogeography. *Journal of Biogeography*, *20*(3), 275–279. <https://doi.org/10.2307/2845635>
- Bell, D. L., & Sultan, S. E. (1999). Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: A comparative study. *American Journal of Botany*, *86*(6), 807–819.
- Bonacorsi, N. K., & Leslie, A. B. (2019). Sporangium Position, Branching Architecture, and the Evolution of Reproductive Morphology in Devonian Plants. *International Journal of Plant Sciences*, *180*(6), 493–503. <https://doi.org/10.1086/702938>
- Bouslimi, B., Koubaa, A., & Bergeron, Y. (2019). Intra-Ring Variations and Interrelationships for Selected Wood Anatomical and Physical Properties of *Thuja occidentalis* L. *Forests*, *10*(4), 339. <https://doi.org/10.3390/f10040339>
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. In E. W. C. and J. M. Thoday (Ed.), *Advances in Genetics* (Vol. 13, pp. 115–155). Academic Press. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065266008600486>
- Bradshaw, A. D., & McNeilly, T. (1991). Evolutionary Response to Global Climatic Change. *Annals of Botany*, *67*, 5–14.
- Bryan, C. L. (2011). *Ecology of vascular epiphytes in urban forests with special reference to the shrub epiphyte Griselinia lucida* [Thesis, University of Waikato]. <https://researchcommons.waikato.ac.nz/handle/10289/5713>
- Buckley, T. N. (2019). How do stomata respond to water status? *New Phytologist*, *224*(1), 21–36. <https://doi.org/10.1111/nph.15899>

- Cai, J., & Tyree, M. T. (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 33(7), 1059–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02127.x>
- Carlquist, S. J. (1975). *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. University of California Press.
- Chaloner, W. G. (1970). The Rise of the First Land Plants. *Biological Reviews*, 45(3), 353–377. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1970.tb01645.x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R. L., & Kaufmann, S. (1993). Plasticity of Leaf Anatomy of Two Rain Forest Shrubs in Relation to Photosynthetic Light Acclimation. *Functional Ecology*, 7(4), 385–394. <https://doi.org/10.2307/2390025>
- Collard, B. C. Y., & Mackill, D. J. (2009). *Start Codon Targeted (SCoT) Polymorphism: A Simple, Novel DNA Marker Technique for Generating Gene-Targeted Markers in Plants*. 27(1), 86–93. <https://doi.org/10.1007/s11105-008-0060-5>
- Conord, C., Gurevitch, J., & Fady, B. (2012). Large-scale longitudinal gradients of genetic diversity: A meta-analysis across six phyla in the Mediterranean basin. *Ecology and Evolution*, 2(10), 2600–2614. <https://doi.org/10.1002/ece3.350>
- Consaul, L. L., & Aiken, S. G. (1993). Limited taxonomic value of palea intercostal characteristics in North American *Festuca* (Poaceae). *Canadian Journal of Botany*, 71(12), 1651–1659. <https://doi.org/10.1139/b93-201>
- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, Webb, D., & Vitousek, P. M. (1998). Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: The role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 113(2), 188–196.
- Cousens, M. I. (1988). Reproductive strategies of pteridophytes. In J. L. Doust & L. L. Doust (Eds.), *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies* (pp. 307–328). Oxford University Press.

- Crispo, E., & Rausher, M. (2007). The baldwin effect and genetic assimilation: Revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, *61*(11), 2469–2479. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00203.x>
- Cruse-Sanders, J. M., & Hamrick, J. L. (2004). Genetic diversity in harvested and protected populations of wild American ginseng, *Panax quinquefolius* L. (Araliaceae). *American Journal of Botany*, *91*(4), 540–548. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.4.540>
- De Vicente, M. C., López, C., & Fulton, T. (2004). Genetic diversity analysis with molecular marker data: Learning module. *International Plant Genetic Resources Institute*.
- Dengler, N. G. (1994). The influence of light on leaf development. In M. Iqbal (Ed.), *Growth patterns in vascular plants* (pp. 100–136). Dioscorides Press.
- Devi, Y. S., & Singh, P. K. (2011). Additional Notes on Spore Morphology of Two *Huperzia* (Lycopodiaceae) Species and Systematic Significance. *Research Journal of Botany*, *6*(2), 78–86.
- Donohue, K., Messiqua, D., Pyle, H. E., Heschel, M. S., & Schmitt, J. (2000). Evidence of adaptive divergence in plasticity: Density- and site-dependent selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*. *Evolution*, *54*(6), 1956–1968. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01240.x>
- Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.*, *19*, 11–15.
- Dudley, S. A., & Schmitt, J. (1996). Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, *147*(3), 445–465. <https://doi.org/10.1086/285860>
- Edwards, D., Kerp, H., & Hass, H. (1998). Stomata in early land plants: An anatomical and ecophysiological approach. *Journal of Experimental Botany*, *49*(Special Issue), 255–278. https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.255

- Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2000). Dispersal Limitation and Patch Occupancy in Forest Herbs. *Ecology*, 81(6), 1667–1674. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1667:DLAPOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1667:DLAPOI]2.0.CO;2)
- Ejsmond, M. J., Wrońska-Pilarek, D., Ejsmond, A., Dragosz-Kluska, D., Karpińska-Kołaczek, M., Kołaczek, P., & Kozłowski, J. (2011). Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity. *Ecosphere*, 2(10), art117. <https://doi.org/10.1890/ES11-00147.1>
- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Etterson, J. R. (2004). Evolutionary Potential of *Chamaecrista fasciculata* in Relation to Climate Change. I. Clinal Patterns of Selection Along an Environmental Gradient in the Great Plains. *Evolution*, 58(7), 1446–1456. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01726.x>
- Faye, A., Deblauwe, V., Mariac, C., Richard, D., Sonké, B., Vigouroux, Y., & Couvreur, T. L. P. (2016). Phylogeography of the genus *Podococcus* (Palmae/Arecaceae) in Central African rain forests: Climate stability predicts unique genetic diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105, 126–138. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.005>
- Field, A. R., Testo, W., Bostock, P. D., Holtum, J. A., & Waycott, M. (2016). *Molecular phylogenetics and the morphology of the Lycopodiaceae subfamily Huperzioidae supports three genera: Huperzia, Phlegmariurus and Phylloglossum*. 94, 635–657.
- Firon, N., Nepi, M., & Pacini, E. (2012). Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. *Annals of Botany*, 109(7), 1201–1214. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>
- Franks, P. J., & Beerling, D. J. (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10343–10347. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904209106>

- Franks, P. J., & Farquhar, G. D. (2007). The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. *Plant Physiology*, *143*(1), 78–87. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Freeland, J. R., Biss, P., Conrad, K. F., & Silvertown, J. (2010). Selection pressures have caused genome-wide population differentiation of *Anthoxanthum odoratum* despite the potential for high gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(4), 776–782. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01947.x>
- Fuller, A., Dawson, T., Helmuth, B., Hetem, R. S., Mitchell, D., & Maloney, S. K. (2010). Physiological Mechanisms in Coping with Climate Change. *Physiological and Biochemical Zoology*, *83*(5), 713–720. <https://doi.org/10.1086/652242>
- Gao, W., Li, L., Jiang, J., & Zhu, D. (2000). Three lycopodium alkaloid N-oxides from *Huperzia serrata*. *Planta Medica*, *66*(7), 664–667. <https://doi.org/10.1055/s-2000-8630>
- Gensel, P. G. (1980). Devonian *in situ* spores: A survey and discussion. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *30*, 101–132. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(80\)90009-3](https://doi.org/10.1016/0034-6667(80)90009-3)
- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, *46*(1), 5–17. <https://doi.org/10.1093/icb/icj003>
- Ghalambor, C. K., McKAY, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, *21*(3), 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>
- Gianoli, E., & González-teuber, M. (2005). Environmental Heterogeneity and Population Differentiation in Plasticity to Drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology; London*, *19*(6), 603–613. <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-005-2220-5>
- Gianoli, E., & Palacio-López, K. (2009). Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. *Oikos*, *118*(12), 1924–1928. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17884.x>

- Giełwanowska, I., Szczuka, E., Bednara, J., & Górecki, R. (2005). Anatomical Features and Ultrastructure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) Leaves from Different Growing Habitats. *Annals of Botany*, 96(6), 1109–1119. <https://doi.org/10.1093/aob/mci262>
- Gifford, E. M., & Foster, A. S. (1989a). Chapter 4. Sporangia. In *Morphology and evolution of vascular plants* (Third, pp. 49–55). WH Freeman New York.
- Gifford, E. M., & Foster, A. S. (1989b). Chapter 9. Lycophyta. In *Morphology and evolution of vascular plants* (Third, pp. 105–173). WH Freeman New York.
- Gilpin, A. (1996). *Dictionary of Environmental and Sustainable Development*. Wiley.
- Givnish, T. (1979). On the Adaptive Significance of Leaf Form. In O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, & P. H. Raven (Eds.), *Topics in Plant Population Biology* (pp. 375–407). Macmillan Education UK. https://doi.org/10.1007/978-1-349-04627-0_17
- Gola, E. M. (2008). Reproductive strategies of *Huperzia*. In *Club mosses, horsetails and ferns in Poland: Resources and protection* (pp. 5–14). Wrocław: Polish Botanical Society, Institute of Plant Biology, University of Wrocław.
- Gómez-Noguez, F., Pérez-García, B., Mehlreter, K., Orozco-Segovia, A., & Rosas-Pérez, I. (2016). Spore mass and morphometry of some fern species. *Flora*, 223, 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.05.003>
- González, A. V., & Gianoli, E. (2004). Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica*, 26(3), 185–190. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.05.001>
- Gutschick, V. P., & BassiriRad, H. (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: Toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160(1), 21–42. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00866.x>
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2), 97–115. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00017>
- Haferkamp, M. R. (1988). Environmental Factors Affecting Plant Productivity. *Fort Keogh Research Symposium*, 1, 27–32.

- Hamrick, J. L., & Godt, M. J. W. (1990). Allozyme diversity in plant species. *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources.*, 43–63.
- Hamrick, J. L., & Holden, L. R. (1979). Influence of Microhabitat Heterogeneity on Gene Frequency Distribution and Gametic Phase Disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution*, 33(2), 521–533. <https://doi.org/10.2307/2407777>
- Harvey, W. H., & Caponetti, J. D. (1972). In vitro studies on the induction of sporogenous tissue on leaves of cinnamon fern. I. Environmental factors. *Canadian Journal of Botany*, 2673–2682. <https://doi.org/10.1139/b72-341>
- Heschel, M. S., Sultan, S. E., Glover, S., & Sloan, D. (2004). Population Differentiation and Plastic Responses to Drought Stress in the Generalist Annual *Polygonum persicaria*. *International Journal of Plant Sciences*, 165(5), 817–824. <https://doi.org/10.1086/421477>
- Ho Thi Huong, Ngo Thi Thuy Linh, Le Thi Lan Anh, & Le Thi Bich Thuy. (2018). Evaluation of the genetic diversity of *Huperzia serrate* by RAPD markers. *Tap Chí Sinh Học*, 40(4), 85–90. <https://doi.org/10.15625/2615-9023/v40n4.10848>
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Hogbin, P. M., & Peakall, R. (1999). Evaluation of the contribution of the genetic research to the management of the endangered plant *Ziera prostrate*. *Conservation Biology*, 13, 514–522.
- Holloway, J. E. (1919). Studies in the New Zealand Species of the Genus *Lycopodium*: Part III—the Plasticity of the Species. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 51, 161–261.
- Hovenden, M. J. (2001). The influence of temperature and genotype on the growth and stomatal morphology of southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *Australian Journal of Botany*, 49(4), 427–434. <https://doi.org/10.1071/bt01001>
- Hovenden, M. J., & Schoor, J. K. V. (2006). The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii*. *New Phytologist*, 169(2), 291–297. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01585.x>

- Hu, S., Dilcher, D. L., Schneider, H., & Jarzen, D. M. (2006). Eusporangiate Ferns from the Dakota Formation, Minnesota, U.S.A. *International Journal of Plant Sciences*, 167(3), 579–589. <https://doi.org/10.1086/501235>
- Huang, J., & He, C. (2010). Population structure and genetic diversity of *Huperzia serrata* (Huperziaceae) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Biochemical Systematics and Ecology*, 38(6), 1137–1147. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2010.12.020>
- Huang, J., Jin, L., Qian, X., & Wei, D. (2011). The distribution and habitat characteristics of *Huperzia serrata* populations in Wuling Mountain range. *Journal of Shanghai Normal University(Natural Sciences)*, 1, 68–73.
- Huang, W., Zhao, X., Zhao, X., Li, Y., & Lian, J. (2016). Effects of environmental factors on genetic diversity of *Caragana microphylla* in Horqin Sandy Land, northeast China. *Ecology and Evolution*, 6(22), 8256–8266. <https://doi.org/10.1002/ece3.2549>
- Huang, W., Zhao, X., Zhao, X., Li, Y., Lian, J., & Yun, J. (2014). Relationship between the genetic diversity of *Artemisia halodendron* and climatic factors. *Acta Oecologica*, 55, 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.12.005>
- Igathinathane, C., Pordesimo, L. O., Columbus, E. P., Batchelor, W. D., & Methuku, S. R. (2008). Shape identification and particles size distribution from basic shape parameters using ImageJ. *Computers and Electronics in Agriculture*, 63(2), 168–182. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2008.02.007>
- Jaswinder, K., Rajmeet, S., Gurinder, S., Harpreet, K., Jasvir, K., Manpreet, K., Parminder, S., & Jaspreet, K. (2016). A systematic review on *Huperzia serrata*. *International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research*, 8(8), 1250–1255.
- Ji, H., Zhe, C., Jing, L., & HanWu, S. (2014). Genetic diversity of *Huperzia serrata* (Huperziaceae) in Wuling Mountains area detected, by AFLP. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34(1), 83–92.
- Jones, C. E. (1905). The morphology and anatomy of the stem of the genus *Lycopodium*. In *Transations of the Linnean Society of London* (Vol. 7, pp. 15–35).

- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M. C., Dimitrakopoulos, P. G., Good, J., Harris, R., Hector, A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Minns, A., Mulder, C. P. H., Pereira, J. S., Prinz, A., Scherer-Lorenzen, M., Siamantziouras, A.-S. D., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., & Lawton, J. H. (2001). Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters*, *4*(6), 536–544. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x>
- Jump, A. S., Marchant, R., & Peñuelas, J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science*, *14*(1), 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.002>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, *8*(9), 1010–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Keller, S. R., Soolanayakanahally, R. Y., Guy, R. D., Silim, S. N., Olson, M. S., & Tiffin, P. (2011). Climate-driven local adaptation of ecophysiology and phenology in balsam poplar, *Populus balsamifera* L. (Salicaceae). *American Journal of Botany*, *98*(1), 99–108. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000317>
- Kleunen, M. V., & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, *166*(1), 49–60. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x>
- Kluge, J., & Kessler, M. (2007). Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: Patterns and causes. *Ecotropica*, *13*, 27–43.
- Körner, Ch., & Woodward, F. I. (1987). The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. *Oecologia*, *72*(2), 279–283. <https://doi.org/10.1007/BF00379279>
- Lagercrantz, U., & Ryman, N. (1990). Genetic Structure of Norway Spruce (*Picea abies*): Concordance of Morphological and Allozymic Variation. *Evolution*, *44*(1), 38–53. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb04278.x>
- Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J., & Woodward, F. I. (2001). Signals from mature to new leaves. *Nature*, *411*(6834), 154–154. <https://doi.org/10.1038/35075660>

- Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(7), 1435–1446. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x>
- Landi, M., Zoccola, A., Bacaro, G., & Angiolini, C. (2014). Phenology of *Dryopteris affinis* ssp. *affinis* and *Polystichum aculeatum*: Modeling relationships to the climatic variables in a Mediterranean area. *Plant Species Biology*, 29(2), 129–137. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12000>
- Le Trong Trai, Richardson, W. J., Bui Dac Tuyen, Le Van Cham, Nguyen Huy Dung, Ha Van Hoach, Monastyrskii, A. L., & Eames, J. C. (1999). *An investment plan for Ngoc Linh Nature Reserve, Kon Tum Province, Vietnam: A contribution to the management plan*. BirdLife International Vietnam Programme.
- Lee, D. W., Oberbauer, S. F., Johnson, P., Krishnapilay, B., Mansor, M., Mohamad, H., & Yap, S. K. (2000). Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany*, 87(4), 447–455. <https://doi.org/10.2307/2656588>
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical ecology. *Second English Edition*. Elsevier, Amsterdam, 870.
- Lesica, P., & Allendorf, F. W. (1995). When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology*, 9(4), 753–760. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x>
- Li, B., Suzuki, J.-I., & Hara, T. (1998). Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 115(3), 293–301. <https://doi.org/10.1007/s004420050519>
- Li, P., Huang, C., Guo, S., & Zhong, Y. (2005). An Investigation on the Habitats of *Huperzia serrata* Populations in Zhejiang and Adjacent Area. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 3(3), 211–216.
- Liu, J., Ma, Y., Zhang, J., & Xu, H. (2016). Study on lateral buds induction and culture of *Huperzia serrata*. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2016(17), 27.
- Liu, Y., Dawson, W., Prati, D., Haeuser, E., Feng, Y., & van Kleunen, M. (2016). Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance

- when shaded? *Annals of Botany*, 118(7), 1329–1336. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>
- Long, H., Li, J., Li, Y. Y., Xie, D. Y., Peng, Q. Z., & Li, L. (2016). Ontogenetic characterization of sporangium and spore of *Huperzia serrata* an anti-aging disease fern. *Botanical Studies*, 57(1), 36.
- Löve, Á., & Löve, D. (1965). Taxonomic remarks on some American alpine plants. *University of Colorado Press*, 17, 1–43.
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1984). Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 65–95.
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1988). Genetic Organization and Evolutionary History in Two North American Species of *Cirsium*. *Evolution*, 42(2), 254–265. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb04130.x>
- Lu, R., Zhou, Z., Bao, S., Sheng, X., Yao, J., & Xu, P. (1999). Biological Features of *Huperzia serrata* an Important Medicine Plant. *Journal of University of Science and Technology of China*, 29, 118–121.
- Ma, X., Tan, C., Zhu, D., & Gang, D. R. (2005). Is There a Better Source of Huperzine A than *Huperzia serrata*? Huperzine A Content of Huperziaceae Species in China. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(5), 1393–1398. <https://doi.org/10.1021/jf048193n>
- Ma, X., Tan, C., Zhu, D., & Gang, D. R. (2006). A survey of potential huperzine A natural resources in China: The Huperziaceae. *Journal of Ethnopharmacology*, 104(1–2), 54–67. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.08.042>
- Ma, Y.-Z., Liu, J.-H., Xu, H., & Liu, F. (2015). In Vitro Culture of *Huperzia serrata*. *Plant Physiology Journal*, 51, 465–470.
- Marcysiak, K. (2012). Calculated characters of leaves are independent on environmental conditions in *Salix herbacea* (Salicaceae) and *Betula nana* (Betulaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 81(3), 153–158. <https://doi.org/10.5586/asbp.2012.027>
- Martínez-Cabrera, H. I., Jones, C. S., Espino, S., & Schenk, H. J. (2009). Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental

- transects. *American Journal of Botany*, 96(8), 1388–1398. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800237>
- Matesanz, S., Escudero, A., & Valladares, F. (2009). Impact of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology*, 90(9), 2609–2621. <https://doi.org/10.1890/08-1558.1>
- Matesanz, S., Gianoli, E., & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), 35–55. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- May, R. M. (1995). Biological diversity: Differences between land and sea. *Oceanographic Literature Review*, 343(1303), 105–111.
- McGraw, J. B., & Garbutt, K. (1990). The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(8), 251–254. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90065-L](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90065-L)
- Meziane, D., & Shipley, B. (2001). Direct and Indirect Relationships Between Specific Leaf Area, Leaf Nitrogen and Leaf Gas Exchange. Effects of Irradiance and Nutrient Supply. *Annals of Botany*, 88(5), 915–927. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1536>
- Mohammadi, S. A., & Prasanna, B. M. (2003). Analysis of Genetic Diversity in Crop Plants—Salient Statistical Tools and Considerations. *Crop Science*, 43(4), 1235–1248. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1235>
- Molina-Montenegro, M. A., & Naya, D. E. (2012). Latitudinal Patterns in Phenotypic Plasticity and Fitness-Related Traits: Assessing the Climatic Variability Hypothesis (CVH) with an Invasive Plant Species. *PLOS ONE*, 7(10), e47620. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047620>
- Mosca, E., Eckert, A. J., Pierro, E. A. D., Rocchini, D., Porta, N. L., Belletti, P., & Neale, D. B. (2012). The geographical and environmental determinants of genetic diversity for four alpine conifers of the European Alps. *Molecular Ecology*, 21(22), 5530–5545. <https://doi.org/10.1111/mec.12043>
- Muller, J. (1979). Form and Function in Angiosperm Pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(4), 593–632. <https://doi.org/10.2307/2398913>

- Mullis, K., Faloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G., & Erlich, H. (1986). Specific Enzymatic Amplification of DNA In Vitro: The Polymerase Chain Reaction. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 51, 263–273. <https://doi.org/10.1101/SQB.1986.051.01.032>
- Nei, M. (1978). Estimation of Average Heterozygosity and Genetic Distance from a Small Number of Individuals. *Genetics*, 89(3), 583–590.
- Nevo, E. (1998). Genetic diversity in wild cereals: Regional and local studies and their bearing on conservation *ex situ* and *in situ*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 45(4), 355–370. <https://doi.org/10.1023/A:1008689304103>
- Nicotra, A. B., Cosgrove, M. J., Cowling, A., Schlichting, C. D., & Jones, C. S. (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154(4), 525–635.
- Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521–547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Nybom, H., & Bartish, I. V. (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(2), 93–114. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00006>
- Oleksyn, J., Tjoelker, M. G., & Reich, P. B. (1998). *Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient*. 32(2), 129–140. <https://doi.org/10.14214/sf.691>
- Øllgaard, B. (1975). Studies in Lycopodiaceae, I. Observations on the Structure of the Sporangium Wall. *American Fern Journal*, 65(1), 19–27. <https://doi.org/10.2307/1546590>
- Øllgaard, B. (1992). Neotropical Lycopodiaceae—An Overview. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79(3), 687–717. <https://doi.org/10.2307/2399760>
- Øllgaard, B. (1993). Two new Mesoamerican species and a new combination in *Huperzia* (Lycopodiaceae). *Novon*, 67–72.

- Olmstead, R. G. (1990). Biological and Historical Factors Influencing Genetic Diversity in the *Scutellaria angustifolia* Complex (Labiatae). *Evolution*, 44(1), 54–70. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb04279.x>
- Oyama, K. (1998). Genetic differentiation among populations of *Arabis serrata* (Brassicaceae) along its geographic distribution. *Plant Systematics and Evolution*, 213(1), 91–102. <https://doi.org/10.1007/BF00988910>
- Pacini, E. (1990). Harmomegathic characters of *Pteridophyta* spores and *Spermatophyta* pollen. In *Morphology, Development, and Systematic Relevance of Pollen and Spores* (pp. 53–69). Springer, Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-9079-1_5
- Pacini, E., & Franchi, G. G. (2020). Pollen biodiversity – why are pollen grains different despite having the same function? A review. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 193(2), 141–164. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa014>
- Parnesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Parry, M., Parry, M. L., Canziani, O., Van der Linden, P., & Hanson, C. (Eds.). (2007). *Climate Change 2007 - Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC* (Vol. 4). Cambridge University Press.
- Pauls, S. U., Nowak, C., Bálint, M., & Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, 22(4), 925–946. <https://doi.org/10.1111/mec.12152>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 4(2), 439–473.
- Pereira, D. C., Barros, C. F., & Scarano, F. R. (2009). *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but

- contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Botanica Brasiliica*, 23(1), 267–273. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000100028>
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. JHU Press.
- Pigliucci, M., & Byrd, N. (1998). Genetics and evolution of phenotypic plasticity to nutrient stress in *Arabidopsis*: Drift, constraints or selection? *Biological Journal of the Linnean Society*, 64(1), 17–40. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb01531.x>
- Pigliucci, M., & Marlow, E. T. (2001). Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* in response to season length and vernalization. *Oecologia*, 127(4), 501–508. <https://doi.org/10.1007/s004420000613>
- Pigliucci, M., & Schlichting, C. D. (1996). Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, 76(5), 427–436. <https://doi.org/10.1038/hdy.1996.65>
- Pittermann, J., Sperry, J. S., Hacke, U. G., Wheeler, J. K., & Sikkema, E. H. (2006). Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: The role of tracheid allometry and cavitation protection. *American Journal of Botany*, 93(9), 1265–1273. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.9.1265>
- Poorter, H., & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553–559. <https://doi.org/10.1007/BF00317209>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Price, T. D., Qvarnström, A., & Irwin, D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1523), 1433–1440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2372>

- Primack, R. B. (1999). *Essentials of conservation biology*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20113234351>
- Qi, B., Liu, X., Mo, T., Zhu, Z., Li, J., Wang, J., Shi, X., Zeng, K., Wang, X., Tu, P., Abe, I., & Shi, S. (2017). 3,5-Dimethylorsellinic Acid Derived Meroterpenoids from *Penicillium chrysogenum* MT-12, an Endophytic Fungus Isolated from *Huperzia serrata*. *Journal of Natural Products*, 80(10), 2699–2707. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.7b00438>
- Qi B.-W., Mo T., Zhang X., Yan Y.-R., Xu X.-P., Yang H.-Y., Wang X.-H., Li J., Shi S.-P., & Liu X. (2019). Isolation and identification of endophytic fungi from *Huperzia serrata* and their metabolites' inhibitory activities against acetylcholinesterase and anti-inflammatory activities. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 3213–3220.
- Qin, D., Yang, Y., Xiang, X., Zeng, Z., Li, L., Yin, Y., Zou, Z., & Ma, J. (2009). Study on Domestication of Wild *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. *Journal of Hubei University for Nationalities (Natural Science Edition)*. http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-HBXZ200904025.htm
- Qin, H. N., Yang, Y., Dong, S. Y., He, Q., Jia, Y., Zhao, L. N., & Xiang, J. Y. (2017). Threatened species list of China's higher plants. *Biodiversity Science*, 25(7), 696–744.
- Quin, Q., Yang, Y., Xiang, X., Zheng, Z., Li, L., Yin, H., Zou, Z., Ma, M., & Deng, J. (2010). Study on Wild Resources of *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. of Enshi Prefecture. *Hubei Agricultural Sciences*. http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-HBNY201004053.htm
- Rao, C. R. (1964). The Use and Interpretation of Principal Component Analysis in Applied Research. *Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)*, 26(4), 329–358.
- Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Warwell, M. V., & Evans, J. S. (2006). Empirical Analyses of Plant-Climate Relationships for the Western United States. *International Journal of Plant Sciences*, 167(6), 1123–1150. <https://doi.org/10.1086/507711>

- Reusch, T. B. H., & Wood, T. E. (2007). Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, *16*(19), 3973–3992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03454.x>
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, *9*(8), 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T., Calderón Guerrero, C., Ghazoul, J., & Moser, B. (2012). Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. *Oecologia*, *169*(1), 269–279. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2191-x>
- Robertson, A. (1962). Selection for Heterozygotes in Small Populations. *Genetics*, *47*(9), 1291–1300.
- Rohlf, F. (2004). *NTSYS-pc: Numeric Taxonomic Systems*. Applied Biostatistics Inc. Version, 2.
- Rosbakh, S., Römermann, C., & Poschlod, P. (2015). Specific leaf area correlates with temperature: New evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine Botany*, *125*(2), 79–86.
- Roux, J. P. (1992). Systematic studies in the genus *Mohria* (Anemiaceae: Pteridophyta). III. Comparative sporangium and spore morphology. *Bothalia*, *22*(2), 199–204. <https://doi.org/10.4102/abc.v22i2.846>
- Royer, D. L., Meyerson, L. A., Robertson, K. M., & Adams, J. M. (2009). Phenotypic Plasticity of Leaf Shape along a Temperature Gradient in *Acer rubrum*. *PLOS ONE*, *4*(10), e7653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007653>
- Rungwattana, K., & Hietz, P. (2018). Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, *32*(2), 260–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12970>
- Sack, L., & Grubb, P. J. (2002). The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, *131*(2), 175–185. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0873-0>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Iii, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R.,

- Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Saldaña, A., Gianoli, E., & Lusk, C. H. (2005). Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia; Heidelberg*, 145(2), 252–257. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-005-0116-2>
- Sapala, A., Runions, A., Routier-Kierzkowska, A.-L., Das Gupta, M., Hong, L., Hofhuis, H., Verger, S., Mosca, G., Li, C.-B., Hay, A., Hamant, O., Roeder, A. H., Tsiantis, M., Prusinkiewicz, P., & Smith, R. S. (2018). Why plants make puzzle cells, and how their shape emerges. *ELife*, 7, e32794. <https://doi.org/10.7554/eLife.32794>
- Savvides, A., Fanourakis, D., & Ieperen, W. (2011). Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. *Journal of Experimental Botany*, 63, 1135–1143. <https://doi.org/10.1093/jxb/err348>
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 35–68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>
- Schlichting, C. D. (1986). The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 667–693. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003315>
- Schlichting, C. D. (2008). Hidden Reaction Norms, Cryptic Genetic Variation, and Evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 187–203. <https://doi.org/10.1196/annals.1438.010>
- Schlichting, C. D., & Smith, H. (2002). Phenotypic plasticity: Linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology*, 16(3), 189–211. <https://doi.org/10.1023/A:1019624425971>
- Schmitt, J. (1993). Reaction Norms of Morphological and Life-History Traits to Light Availability in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 47(6), 1654–1668. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01258.x>

- Shi, P., Liu, M., Yu, X., Gielis, J., & Ratkowsky, D. A. (2019). Proportional Relationship between Leaf Area and the Product of Leaf Length and Width of Four Types of Special Leaf Shapes. *Forests*, *10*(2), 178. <https://doi.org/10.3390/f10020178>
- Shope, J. C., & Mott, K. A. (2006). Membrane trafficking and osmotically induced volume changes in guard cells. *Journal of Experimental Botany*, *57*(15), 4123–4131. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl187>
- Shrestha, N., Xing, F.-W., Qi, X.-P., Yan, Y.-H., & Zhang, X.-C. (2014). *Huperzia nanlingensis* (Lycopodiaceae), a new terrestrial firmoss from southern China. *Phytotaxa*, *173*(1), 073–079.
- Shrestha, N., & Zhang, X.-C. (2015). Recircumscription of *Huperzia serrata* complex in China using morphological and climatic data. *Journal of Systematics and Evolution*, *53*(1), 88–103. <https://doi.org/10.1111/jse.12120>
- Sinervo, B., Fausto Méndez-de-la-Cruz, Donald B. Miles, Benoit Heulin, Elizabeth Bastiaans, Maricela Villagrán-Santa Cruz, Rafael Lara-Resendiz, Norberto Martínez-Méndez, Martha Lucía Calderón-Espinosa, Rubi Nelsi Meza-Lázaro, Héctor Gadsden, Luciano Javier Avila, Mariana Morando, Ignacio J. De la Riva, Pedro Victoriano Sepulveda, Carlos Frederico Duarte Rocha, Nora Ibargüengoytía, César Aguilar Puntriano, Manuel Massot, ... Jack W. Sites Jr. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, *328*(5980), 894–899.
- Slatkin, M. (1985). Rare Alleles as Indicators of Gene Flow. *Evolution*, *39*(1), 53–65. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb04079.x>
- Slatkin, M., & Barton, N. H. (1989). A Comparison of Three Indirect Methods for Estimating Average Levels of Gene Flow. *Evolution*, *43*(7), 1349–1368. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb02587.x>
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (1988). Estimated Rates of Intragametophytic Selfing in Lycopods. *American Journal of Botany*, *75*(2), 248–256. <https://doi.org/10.2307/2443891>

- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (1990). Evolution of Inbreeding and Outcrossing in Ferns and Fern-Allies. *Plant Species Biology*, 5(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.1990.tb00187.x>
- Sork, V. L., & Waits, L. (2010). Contributions of landscape genetics – approaches, insights, and future potential. *Molecular Ecology*, 19(17), 3489–3495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04786.x>
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490–1500. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490>
- Steeves, T. A. (1959). An interpretation of two forms of *Osmunda cinnamomea*. *Rhodora*, 61(728), 223–230.
- Strauss, S. Y., Lau, J. A., & Carroll, S. P. (2006). Evolutionary responses of natives to introduced species: What do introductions tell us about natural communities? *Ecology Letters*, 9(3), 357–374. <https://doi.org/10.1111/j.14610248.2005.00874>
- Sultan, S. E. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44(4), 363–383.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537–542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
- Sultan, S. E. (2001). Phenotypic Plasticity for Fitness Components in *Polygonum* Species of Contrasting Ecological Breadth. *Ecology*, 82(2), 328–343. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0328:PPFFCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0328:PPFFCI]2.0.CO;2)
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993). Phenotypic Plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of Reaction to Soil Moisture and the Maintenance of Genetic Diversity. *Evolution*, 47(4), 1032–1049. <https://doi.org/10.1111/j.15585646.1993.tb02133>
- Talebi, S. M., Mahdiyeh, M., Nohooji, M. G., & Akhiani, M. (2018). Analysis of trichome morphology and density in *Salvia nemorosa* L. (Lamiaceae) of Iran. *Botanica*, 24(1), 49–58.
- The BMJ. (2020, October 28). *Correlation and regression*. The BMJ | The BMJ: Leading General Medical Journal. Research. Education. Comment. <https://www.bmj.com/wp-json/wp/v2/posts>

- Thomas, P. W., Woodward, F. I., & Quick, W. P. (2003). Systemic Irradiance Signalling in Tobacco. *The New Phytologist*, *161*(1), 193–198.
- Thuiller, W. (2003). BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, *9*(10), 1353–1362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00666.x>
- Toribio, A., Delannay, E., Richard, B., Plé, K., Zèches-Hanrot, M., Nuzillard, J.-M., & Renault, J.-H. (2007). Preparative isolation of huperzines A and B from *Huperzia serrata* by displacement centrifugal partition chromatography. *Journal of Chromatography A*, *1140*(1), 101–106.
- Tran Thien An, & Ziegler, S. (2001). Utilization of medicinal plants in Bach Ma National Park, Vietnam. *Medicin Plant Conservation*, *7*.
- Valladares, F., Wright, S. J., Lasso, E., Kitajima, K., & Percy, R. W. (2000). Plastic Phenotypic Response to Light of 16 Congeneric Shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, *81*(7), 1925–1936. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1925:PPRTLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2)
- van der Graaff, N. A., & Baas, P. (1974). Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, *22*(1), 101–121.
- Villellas, J., Berjano, R., Terrab, A., & García, M. B. (2014). Divergence between phenotypic and genetic variation within populations of a common herb across Europe. *Ecosphere*, *5*(5), 1–14. <https://doi.org/10.1890/ES13-00291.1>
- Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, *4*(5), 639–645. <https://doi.org/10.1023/A:1025671831349>
- Waddington, C. H. (1953). Genetic Assimilation of an Acquired Character. *Evolution*, *7*(2), 118–126. <https://doi.org/10.2307/2405747>
- Wallace, S., Fleming, A., Wellman, C. H., & Beerling, D. J. (2011). Evolutionary development of the plant spore and pollen wall. *AoB PLANTS*, *2011*, plr027. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plr027>

- Wang, D. (2011). The Gemma Characteristics and Spore Breeding Technology of *Huperzia serrata*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2, 805–807.
- Wang, D., Qi, Y., & Feng, J. (2011). Studies on the natural population structure of *Huperzia serrata* and its habitat in Hainan Province. *Journal of Southern Agriculture*, 42(10), 1241–1244.
- Wang, D.-L., Qi, Y.-D., Feng, J.-D., & Wei, J.-H. (2011). An Efficient Regeneration Pattern via Gemmae for *Huperzia serrata* (Thunb. Ex Murray) Trev. In Hainan Province, China. *American Fern Journal*, 101(3), 182–192. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-101.3.182>
- Wang, Z. A., Xu, J. Z., Yu, X. P., & Shen, S. J. (2008). Effect of environmental factors on growth of *Huperzia serrata*. *China journal of Chinese materia medica*, 33(15), 1814–1816.
- Wardlaw, C. W., & Sharma, D. N. (1963). Experimental and Analytical Studies of PteridophytesXL. Factors in the Formation and Distribution of Sori in Leptosporangiate Ferns. *Annals of Botany*, 27(1), 101–121. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083826>
- Waterway, M. J. (1986). A Reevaluation of *Lycopodium porophillum* and Its Relationship to *L. lucidulum* (Lycopodiaceae). *Systematic Botany*, 11(2), 263–276. <https://doi.org/10.2307/2419114>
- Wei, S., Luo, J., & Zhao, X. (2008). Analyses on key environmental factors influencing huperzine A content of *Huperzia serrata* in Jiuhua Mountain. *Journal of Plant Resources and Environment*, 3, 12–15.
- Weising, K., Nybom, H., Pfenninger, M., Wolff, K., & Kahl, G. (2005). *DNA Fingerprinting in Plants: Principles, Methods, and Applications* (Second edition). CRC Press.
- Wellman, C. H. (2004). Origin, function and development of the spore wall in early land plants. In *The evolution of plant physiology* (pp. 43–63). Elsevier.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Wheeler, J. K., Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Hoang, N. (2005). Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: A basis for a safety

- versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment*, 28(6), 800–812. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01330.x>
- White, R. A. (1963). Tracheary Elements of the Ferns. I. Factors Which Influence Tracheid Length; Correlation of Length with Evolutionary Divergence. *American Journal of Botany*, 50(5), 447–455. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1963.tb07213.x>
- Wilce, J. H. (1972). Lycopod Spores, I. General Spore Patterns and the Generic Segregates of *Lycopodium*. *American Fern Journal*, 62(3), 65–79. <https://doi.org/10.2307/1546437>
- Wilder, G. J. (1970). Structure of Tracheids in Three Species of *Lycopodium*. *American Journal of Botany*, 57(9), 1093–1107. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1970.tb09913.x>
- Williams, J. G., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., & Tingey, S. V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18 (22), 6531–6535.
- Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A., & Langham, G. (2008). Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLOS Biol*, 6(12), e325. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060325>
- Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143(1), 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Wolfe, L. M., & Mazer, S. J. (2005). Patterns of Phenotypic Plasticity and Their Fitness Consequences in Wild Radish (*Raphanus sativus*: Brassicaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 166(4), 631–640. <https://doi.org/10.1086/430194>
- Woodward, F. I. (1975). The Climatic Control of the Altitudinal Distribution of *Sedum rosea* (L.) Scop. And *S. telephium* L. II. The analysis of plant growth in controlled environments. *New Phytologist*, 74(2), 335–348. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1975.tb02621.x>
- Woodward, F. I. (1979). The Differential Temperature Responses of the Growth of Certain Plant Species from Different Altitudes. II. Analyses of the Control and

- Morphology of Leaf Extension and Specific Leaf Area of *Phlevm Bertolonii* D.C. and *P. Alpinum* L. *New Phytologist*, 82(2), 397–405. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb02666.x>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright, S. (1951). The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15(4), 323–354.
- Wu, H., Zhuang, P., Feng, Z., Zhang, C., & Jin, C. (2005). Resource Investigation and Assessment of *Huperzia serrata*. *Journal of Natural Resources*, 20(1), 59–67.
- Wu, Q., & Gu, Y. (2006). Quantification of huperzine A in *Huperzia serrata* by HPLC-UV and identification of the major constituents in its alkaloid extracts by HPLC-DAD-MS-MS. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 40(4), 993–998. <https://doi.org/10.1016/j.jpba.2005.07.047>
- Wu, Y.-D., Han, Q.-Q., He, M.-N., Bai, Z.-D., Guo, B., & Wei, Y.-H. (2016). Leaf Epidermal Features of Five Species Plants of *Huperzia*. *Bulletin of Botanical Research*, 36(1), 4–9. <https://doi.org/10.7525/j.issn.1673-5102.2016.01.002>
- Xie, D., Xie, J., Wang, J., & Huang, X. (2013). *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. Composition comprising compounded Huperzine A and Huperzine B and methods for preparing it (United States Patent No. US8574633B2). <https://patents.google.com/patent/US8574633B2/en>
- Yang, J., Li, Q.-Q., Yu, N., Yin, G., Wu, Z., Li, R., & Zou, W. (2016). Genetic diversity and structure among natural populations of *Sindora glabra* in Hainan Island, China as revealed by ISSR markers. *Biochemical Systematics and Ecology*, 69, 145–151. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.09.005>
- Yang W.-B., Tang Y.-J., Huang H.-Y., Li J., & Li Y.-Y. (2009). The Horizontal Distribution Pattern of *Huperzia serrata* Population of the *Camellia oleifera* Abel. Community in Western Hunan. *Life Science Research*, 13(5), 377–381.

- Yang, X. (2008). Studies on Tissue Culture and Sterilization Method of *Huperzia serrata*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 12.
- Yeh, F. C., Yang, R. C., Boyle, T. B., Ye, Z. H., & Mao, J. X. (1997). *POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis* (1.32) [Computer software]. University of Alberta, Canada. https://sites.ualberta.ca/~fyeh/press_release.html
- Zenkter, E. (2012). Morphology and peculiar features of spores of fern species occurring in Poland. *Acta Agrobotanica*, 65(2), 3–10.
- Zhang, J., Song, Y., Zhu, Y., Zhang, H., & Zhong, Y. (2011). AFLP analysis of genetic diversity and population structure of *Huperzia serrata* (Thunb. Ex Murray) Trev. Var. *Longipetiolata* (Spring) HM Chang. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 17(1), 18–23. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1145.2011.00018>
- Zhang, Z., Li, X., Yang, X., & Luo, J. (2016). Effects of Different Conditions on the Growth of Micropropagated *Huperzia serrata* Plantlets and the Accumulation of Huperzine A. *Modern Chinese Medicine*, 04, 472–477.
- Zhao, X., Wang, D., Luo, H., & Yang, M. (2015). Simultaneous determination of three alkaloids in *Huperzia serrata* by UPLC-PDA and UPLC-Q/TOF-MS. *Analytical Methods*, 7(5), 1770–1776. <https://doi.org/10.1039/C4AY02775B>
- Zhou, Y., Huang, H., & Li, J. (2010). Analysis on characteristics of mineral elements in *Huperzia serrata* and suitable soils for growth of *Huperzia serrata* in Xiangxi Region. *Guizhou Agricultural Sciences*, 6, 130–133.

DANH MỤC CÁC CÔNG TRÌNH CÔNG BỐ KẾT QUẢ NGHIÊN CỨU CỦA ĐỀ TÀI LUẬN ÁN

1. Nguyen Thi Ai Minh, Tien Tran Van, Hoang Viet Hau, Le Ngoc Trieu, Chinh Vu Tien, Tran Thai Vinh and Duy Nong Van (2019). Genetic diversity and variation of *Huperzia serrata* (Thunb. ex Murray) Trevis. population in Vietnam revealed by ISSR and SCoT markers. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 33 (1), 1525-1534.
2. Nguyen Thi Ai Minh, Nong Van Duy, Tran Thai Vinh, Le Ngoc Trieu, Hoang Viet Hau, Tran Van Tien, Vu Tien Chinh (2019). Species composition of Lycopodiaceae Mirbel in Vietnam. *Tap chi Sinh hoc*, 41 (2se1&se2), 427-432.
3. Nguyen Thi Ai Minh, Le Ngoc Trieu, Nong Van Duy, Tran Van Tien (2019). Geographical variation in morphological leaf traits of *Huperzia serrata* (Lycopodiaceae) from Vietnam. *Tap chí Sinh học (Journal of Biology)*, 41 (4), 101-110.
4. Nguyễn Thị Ái Minh, Lê Ngọc Triệu, Trần Văn Tiến, Nông Văn Duy (2020). Ảnh hưởng một số nhân tố khí hậu đến sinh trưởng về chiều cao thân của Thạch tùng răng (*Huperzia serrata* (Thunb. Ex Murray) Trevis.) ở Việt Nam. *Tap chí Khoa học Lâm nghiệp*, 1, 73-83.

PHỤ LỤC

A. PHỤ LỤC BẢNG

Phụ lục 1. Thống kê nhiệt độ không khí (°C) của 12 tháng trong năm (giai đoạn 2013 – 2016) tại khu vực phân bố của 4 quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Hoàng Liên | | | | | Bạch Mã | | | | | Ngọc Linh | | | | | Bidoup | | | | |
|----------|------------|-------|-------|-------|--------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|--------------------|--------|-------|-------|-------|--------------------|
| Năm | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB |
| MAT | 14.96 | 15.43 | 16.30 | 16.40 | 15.77 ^a | 24.90 | 25.20 | 25.70 | 25.30 | 25.28 | 24.80 | 25.10 | 25.20 | 25.40 | 25.13 ^c | 18.40 | 18.20 | 18.50 | 18.50 | 18.39 ^b |
| Tháng 1 | 7.50 | 7.80 | 9.20 | 9.70 | 8.55 | 20.10 | 19.00 | 19.60 | 21.60 | 20.08 | 21.10 | 19.40 | 20.00 | 22.90 | 20.85 | 16.10 | 14.90 | 15.50 | 16.90 | 15.85 |
| Tháng 2 | 13.50 | 10.80 | 11.10 | 8.20 | 10.90 | 23.40 | 20.90 | 23.30 | 18.70 | 21.58 | 23.30 | 21.80 | 22.20 | 20.30 | 21.90 | 17.70 | 16.50 | 16.50 | 17.40 | 17.03 |
| Tháng 3 | 16.00 | 14.30 | 16.20 | 14.40 | 15.23 | 25.30 | 23.80 | 25.60 | 23.00 | 24.43 | 24.90 | 25.00 | 25.20 | 23.60 | 24.68 | 18.80 | 18.40 | 18.50 | 18.00 | 18.43 |
| Tháng 4 | 16.60 | 17.60 | 17.10 | 19.60 | 17.73 | 26.50 | 27.70 | 26.20 | 28.00 | 27.10 | 26.40 | 26.90 | 25.70 | 27.60 | 26.65 | 19.80 | 18.70 | 18.90 | 19.30 | 19.18 |
| Tháng 5 | 19.30 | 20.20 | 21.30 | 20.20 | 20.25 | 28.00 | 28.60 | 29.10 | 28.20 | 28.48 | 27.00 | 28.00 | 27.90 | 27.80 | 27.68 | 20.10 | 19.80 | 20.10 | 19.80 | 19.95 |
| Tháng 6 | 18.70 | 20.40 | 20.90 | 20.90 | 20.23 | 27.90 | 29.60 | 28.90 | 28.40 | 28.70 | 27.40 | 28.80 | 27.70 | 27.50 | 27.85 | 19.40 | 19.60 | 19.40 | 19.30 | 19.43 |
| Tháng 7 | 19.00 | 19.80 | 19.70 | 20.80 | 19.83 | 27.40 | 28.30 | 27.60 | 28.40 | 27.93 | 26.60 | 27.60 | 27.30 | 27.50 | 27.25 | 19.30 | 18.90 | 19.40 | 19.00 | 19.15 |
| Tháng 8 | 19.10 | 19.30 | 19.40 | 20.60 | 19.60 | 27.50 | 28.10 | 28.00 | 28.60 | 28.05 | 27.10 | 27.20 | 27.10 | 27.60 | 27.25 | 18.90 | 18.90 | 19.70 | 19.30 | 19.20 |
| Tháng 9 | 17.10 | 18.60 | 19.30 | 19.10 | 18.53 | 26.10 | 27.70 | 27.60 | 27.30 | 27.18 | 25.70 | 26.90 | 26.80 | 27.20 | 26.65 | 18.30 | 18.80 | 19.20 | 18.60 | 18.73 |
| Tháng 10 | 13.80 | 15.90 | 16.50 | 18.10 | 16.08 | 24.30 | 25.00 | 25.00 | 26.10 | 25.10 | 24.10 | 24.80 | 25.00 | 26.00 | 24.98 | 18.10 | 18.40 | 18.80 | 18.50 | 18.45 |
| Tháng 11 | 12.20 | 13.10 | 14.80 | 14.20 | 13.58 | 23.50 | 24.20 | 25.10 | 24.00 | 24.20 | 23.60 | 24.30 | 24.70 | 24.60 | 24.30 | 17.80 | 18.10 | 18.40 | 18.50 | 18.20 |
| Tháng 12 | 6.70 | 7.40 | 10.10 | 11.00 | 8.80 | 18.20 | 19.80 | 22.10 | 21.40 | 20.38 | 19.90 | 20.20 | 22.90 | 21.80 | 21.20 | 16.20 | 17.10 | 17.70 | 17.40 | 17.10 |
| Mùa hè | 18.30 | 19.32 | 19.62 | 20.20 | 19.36 | 27.23 | 28.33 | 27.90 | 28.15 | 27.90 | 26.70 | 27.57 | 27.08 | 27.53 | 27.22 | 19.30 | 19.12 | 19.45 | 19.22 | 19.27 |
| Mùa đông | 11.62 | 11.55 | 12.98 | 12.60 | 12.19 | 22.47 | 22.12 | 23.45 | 22.47 | 22.63 | 22.82 | 22.58 | 23.33 | 23.20 | 22.98 | 17.45 | 17.23 | 17.57 | 17.78 | 17.51 |
| Min | 6.70 | 7.40 | 9.20 | 8.20 | 8.55 | 18.20 | 19.00 | 19.60 | 18.70 | 20.08 | 19.90 | 19.40 | 20.00 | 20.30 | 20.85 | 16.10 | 14.90 | 15.50 | 16.90 | 15.85 |
| Max | 19.30 | 20.40 | 21.30 | 20.90 | 20.25 | 28.00 | 29.60 | 29.10 | 28.60 | 28.70 | 27.40 | 28.80 | 27.90 | 27.80 | 27.85 | 20.10 | 19.80 | 20.10 | 19.80 | 19.95 |
| Range | 12.60 | 13.00 | 12.10 | 12.70 | 11.70 | 9.80 | 10.60 | 9.50 | 9.90 | 8.63 | 7.50 | 9.40 | 7.90 | 7.50 | 7.00 | 4.00 | 4.90 | 4.60 | 2.90 | 4.10 |

Ghi chú: F-ratio = 490,71; P < 0,01.

Phụ lục 2. Thống kê lượng mưa (mm) của 12 tháng trong năm (giai đoạn 2013 – 2016) tại khu vực phân bố của 4 quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Hoàng Liên | | | | | Bạch Mã | | | | | Ngọc Linh | | | | | Bidoup | | | | |
|------------|------------|------|------|------|-------------------|---------|--------|--------|--------|---------|-----------|------|------|------|-------------------|--------|------|------|------|-------------------|
| | Năm | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| MAP | 2734 | 2432 | 2492 | 2517 | 2543 ^a | 4062.9 | 2142.6 | 3171.5 | 4592.7 | 3492.43 | 4043 | 3417 | 4003 | 5330 | 4198 ^b | 2029 | 2072 | 1955 | 2029 | 2021 ^b |
| Tháng 1 | 95 | 22 | 112 | 101 | 82 | 59.4 | 94.2 | 164.5 | 124.4 | 110.63 | 114 | 143 | 265 | 120 | 161 | 5 | 6 | 0 | 4 | 4 |
| Tháng 2 | 68 | 37 | 61 | 31 | 49 | 32.4 | 24.5 | 39.7 | 165 | 65.40 | 70 | 5 | 186 | 97 | 90 | 1 | 1 | 27 | 0 | 7 |
| Tháng 3 | 28 | 73 | 61 | 27 | 47 | 64.9 | 35.8 | 85 | 34.2 | 54.98 | 318 | 36 | 393 | 42 | 197 | 126 | 26 | 5 | 5 | 41 |
| Tháng 4 | 238 | 168 | 165 | 215 | 197 | 130.5 | 47.7 | 138.8 | 17.5 | 83.63 | 82 | 170 | 94 | 19 | 91 | 244 | 337 | 156 | 203 | 235 |
| Tháng 5 | 401 | 118 | 298 | 329 | 286 | 200.4 | 114.2 | 112.1 | 200.6 | 156.83 | 211 | 166 | 256 | 176 | 202 | 268 | 325 | 281 | 133 | 252 |
| Tháng 6 | 288 | 390 | 287 | 208 | 293 | 260.5 | 111.7 | 166 | 195.7 | 183.48 | 176 | 139 | 92 | 348 | 189 | 356 | 184 | 259 | 226 | 256 |
| Tháng 7 | 466 | 542 | 256 | 454 | 430 | 234.7 | 175 | 86.3 | 212.7 | 177.18 | 171 | 234 | 141 | 176 | 181 | 194 | 270 | 284 | 209 | 239 |
| Tháng 8 | 471 | 433 | 471 | 726 | 525 | 91.3 | 170.2 | 236.4 | 243.7 | 185.40 | 47 | 172 | 382 | 364 | 241 | 139 | 284 | 225 | 83 | 183 |
| Tháng 9 | 305 | 337 | 311 | 173 | 281 | 925.5 | 119.7 | 511.6 | 832.9 | 597.43 | 637 | 196 | 303 | 693 | 457 | 390 | 339 | 263 | 499 | 373 |
| Tháng 10 | 134 | 87 | 214 | 85 | 130 | 718.2 | 365 | 668.3 | 411.2 | 540.68 | 922 | 1075 | 529 | 464 | 748 | 129 | 255 | 334 | 377 | 274 |
| Tháng 11 | 36 | 197 | 86 | 151 | 117 | 1189.9 | 290.4 | 735.4 | 982.6 | 799.58 | 1243 | 526 | 1034 | 1039 | 961 | 175 | 14 | 72 | 116 | 94 |
| Tháng 12 | 204 | 29 | 170 | 17 | 105 | 155.2 | 594.2 | 227.4 | 1172.2 | 537.25 | 52 | 554 | 327 | 1792 | 681 | 2 | 31 | 49 | 174 | 64 |
| Σ Mùa hè | 2169 | 1989 | 1788 | 2105 | 2012,75 | 1842.9 | 738.5 | 1251.2 | 1703.1 | 1383.93 | 1324 | 1077 | 1268 | 1776 | 1361,25 | 1591 | 1739 | 1468 | 1353 | 1537,75 |
| Σ Mùa đông | 565 | 443 | 704 | 412 | 531 | 2220 | 1404.1 | 1920.3 | 2889.6 | 2108.50 | 2719 | 2339 | 2734 | 3554 | 2836,50 | 438 | 333 | 487 | 676 | 483,50 |
| Min | 28 | 22 | 61 | 17 | 47 | 32.4 | 24.5 | 39.7 | 17.5 | 54.98 | 47 | 5 | 92 | 19 | 90 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 |
| Max | 471 | 542 | 471 | 726 | 525 | 1189.9 | 594.2 | 735.4 | 1172.2 | 799.58 | 1243 | 1075 | 1034 | 1792 | 961 | 390 | 339 | 334 | 499 | 373 |
| Range | 444 | 521 | 411 | 709 | 478 | 1157.5 | 569.7 | 695.7 | 1154.7 | 744.60 | 1196 | 1070 | 942 | 1773 | 871 | 389 | 338 | 334 | 499 | 369 |

Ghi chú: F-ratio = 23,07; P < 0,01.

Phụ lục 3. Thống kê độ ẩm không khí (%) của 12 tháng trong năm (giai đoạn 2013 – 2016) tại khu vực phân bố của 4 quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Hoàng Liên | | | | | Bạch Mã | | | | | Ngọc Linh | | | | | Bidoup | | | | |
|----------|------------|-------|-------|-------|--------------------|---------|------|------|------|-------|-----------|-------|-------|-------|-------------------|--------|-------|-------|-------|--------------------|
| | Năm | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| Hu | 87 | 88 | 84.42 | 82.75 | 85.54 ^a | 88.1 | 86 | 85 | 87 | 86.53 | 88 | 86 | 87 | 88 | 87.3 ^b | 85 | 80 | 84 | 86 | 83.75 ^a |
| Tháng 1 | 91 | 89 | 86 | 81 | 86.75 | 91 | 89 | 88 | 93 | 90.25 | 92 | 89 | 89 | 92 | 90.5 | 82 | 75 | 71 | 83 | 77.75 |
| Tháng 2 | 85 | 79 | 84 | 84 | 83 | 87 | 86 | 86 | 92 | 87.75 | 90 | 85 | 89 | 89 | 88.3 | 82 | 72 | 75 | 88 | 79.25 |
| Tháng 3 | 78 | 81 | 77 | 77 | 78.25 | 85 | 86 | 82 | 88 | 85.25 | 89 | 83 | 86 | 87 | 86.3 | 81 | 68 | 77 | 79 | 76.25 |
| Tháng 4 | 79 | 90 | 79 | 71 | 79.75 | 86 | 81 | 83 | 80 | 82.50 | 89 | 84 | 84 | 82 | 84.8 | 83 | 80 | 82 | 86 | 82.75 |
| Tháng 5 | 85 | 79 | 73 | 78 | 78.75 | 85 | 81 | 79 | 83 | 82.00 | 88 | 84 | 83 | 83 | 84.5 | 87 | 83 | 87 | 87 | 86 |
| Tháng 6 | 84 | 86 | 83 | 83 | 84 | 83 | 78 | 80 | 83 | 81.00 | 86 | 79 | 82 | 85 | 83 | 87 | 87 | 88 | 87 | 87.25 |
| Tháng 7 | 89 | 91 | 87 | 83 | 87.5 | 86 | 83 | 83 | 82 | 83.50 | 86 | 86 | 85 | 85 | 85.5 | 87 | 87 | 87 | 87 | 87 |
| Tháng 8 | 91 | 91 | 88 | 86 | 89 | 85 | 82 | 83 | 82 | 83.00 | 84 | 86 | 86 | 85 | 85.3 | 87 | 84 | 88 | 87 | 86.5 |
| Tháng 9 | 91 | 94 | 89 | 85 | 89.75 | 91 | 84 | 85 | 87 | 86.75 | 88 | 84 | 86 | 86 | 86 | 90 | 85 | 88 | 90 | 88.25 |
| Tháng 10 | 86 | 91 | 91 | 86 | 88.5 | 91 | 90 | 90 | 89 | 90.00 | 89 | 91 | 88 | 90 | 89.5 | 84 | 83 | 87 | 84 | 84.5 |
| Tháng 11 | 94 | 91 | 87 | 89 | 90.25 | 93 | 91 | 91 | 91 | 91.50 | 90 | 91 | 91 | 92 | 91 | 83 | 79 | 85 | 85 | 83 |
| Tháng 12 | 91 | 94 | 89 | 90 | 91 | 94 | 95 | 93 | 92 | 93.50 | 90 | 92 | 91 | 96 | 92.3 | 82 | 77 | 82 | 85 | 81.5 |
| Mùa hè | 86.50 | 88.50 | 83.17 | 81.00 | 84.79 | 86 | 81.5 | 82.2 | 82.8 | 83.13 | 86.83 | 83.83 | 84.33 | 84.33 | 84.85 | 86.83 | 84.33 | 86.67 | 87.33 | 86.29 |
| Mùa đông | 87.50 | 87.50 | 85.67 | 84.50 | 86.29 | 90.2 | 89.5 | 88.3 | 90.8 | 89.71 | 90.00 | 88.50 | 89.00 | 91.00 | 89.65 | 82.33 | 75.67 | 79.50 | 84.00 | 80.38 |
| Min | 78 | 79 | 73 | 71 | 78.25 | 83 | 78 | 79 | 80 | 81.00 | 84 | 79 | 82 | 82 | 81.8 | 81 | 68 | 71 | 79 | 76.25 |
| Max | 94 | 94 | 91 | 90 | 91 | 94 | 95 | 93 | 93 | 93.50 | 92 | 92 | 91 | 96 | 92.8 | 90 | 87 | 88 | 90 | 88.25 |
| Range | 16 | 15 | 18 | 19 | 12.75 | 11 | 17 | 14 | 13 | 12.50 | 8 | 13 | 9 | 14 | 11 | 9 | 19 | 17 | 11 | 12 |

Ghi chú: F-ratio = 3,16; P < 0,1.

Phụ lục 4. Thống kê số giờ nắng (giờ) của 12 tháng trong năm (giai đoạn 2013 – 2016) tại khu vực phân bố của 3 quần thể nghiên cứu

| Quần thể | Hoàng Liên | | | | | Bạch Mã | | | | | Ngọc Linh | | | | | Bidoup | | | | |
|------------|------------|------|------|------|-------------------|---------|------|------|------|---------|-----------|------|------|------|-------------------|--------|------|------|------|-------------------|
| | Năm | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | TB | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| SuH | 1359 | 1469 | 1678 | 1643 | 1457 ^a | 1586 | 1879 | 2121 | 1606 | 1798 | 1619 | 1992 | 2176 | 1819 | 1881 ^b | 2041 | 2109 | 2244 | 2109 | 2091 ^b |
| Tháng 1 | 62 | 128 | 141 | 145 | 119 | 84 | 89 | 121 | 72 | 91.50 | 70 | 81 | 121 | 109 | 95 | 255 | 238 | 262 | 155 | 228 |
| Tháng 2 | 117 | 148 | 130 | 100 | 124 | 165 | 160 | 135 | 66 | 131.50 | 152 | 179 | 132 | 84 | 137 | 236 | 252 | 238 | 192 | 230 |
| Tháng 3 | 137 | 174 | 190 | 179 | 170 | 173 | 144 | 194 | 138 | 162.25 | 200 | 190 | 212 | 134 | 184 | 215 | 256 | 253 | 206 | 233 |
| Tháng 4 | 181 | 143 | 183 | 237 | 186 | 150 | 194 | 192 | 171 | 176.75 | 160 | 226 | 201 | 214 | 200 | 177 | 141 | 195 | 201 | 179 |
| Tháng 5 | 164 | 207 | 248 | 171 | 198 | 231 | 238 | 234 | 187 | 222.50 | 250 | 255 | 252 | 213 | 243 | 193 | 186 | 174 | 187 | 185 |
| Tháng 6 | 148 | 93 | 164 | 170 | 144 | 202 | 192 | 241 | 211 | 211.50 | 164 | 187 | 230 | 204 | 196 | 131 | 133 | 135 | 152 | 138 |
| Tháng 7 | 62 | 99 | 126 | 136 | 106 | 167 | 194 | 111 | 240 | 178.00 | 179 | 187 | 148 | 253 | 192 | 124 | 85 | 108 | 140 | 114 |
| Tháng 8 | 115 | 112 | 105 | 121 | 113 | 137 | 186 | 229 | 175 | 181.75 | 121 | 203 | 234 | 200 | 190 | 103 | 164 | 156 | 150 | 143 |
| Tháng 9 | 93 | 97 | 68 | 76 | 84 | 111 | 202 | 213 | 152 | 169.50 | 116 | 209 | 210 | 162 | 174 | 83 | 124 | 115 | 98 | 105 |
| Tháng 10 | 110 | 100 | 99 | 108 | 104 | 92 | 129 | 164 | 107 | 123.00 | 101 | 147 | 181 | 136 | 141 | 162 | 172 | 177 | 194 | 176 |
| Tháng 11 | 81 | 80 | 145 | 99 | 101 | 61 | 128 | 151 | 73 | 103.25 | 68 | 110 | 136 | 96 | 103 | 184 | 202 | 199 | 203 | 197 |
| Tháng 12 | 89 | 88 | 79 | 101 | 89 | 13 | 23 | 136 | 14 | 46.50 | 38 | 18 | 119 | 14 | 47 | 208 | 156 | 232 | 231 | 207 |
| Σ Mùa hè | 763 | 751 | 894 | 911 | 829.75 | 998 | 1206 | 1220 | 1136 | 1140.00 | 990 | 1267 | 1275 | 1246 | 1194.50 | 811 | 833 | 883 | 928 | 863.75 |
| Σ Mùa đông | 596 | 718 | 784 | 732 | 707.50 | 588 | 673 | 901 | 470 | 658.00 | 629 | 725 | 901 | 573 | 707.00 | 1260 | 1276 | 1361 | 1181 | 1269.50 |
| Mín | 62 | 80 | 68 | 76 | 84 | 13 | 23 | 111 | 14 | 46.50 | 38 | 18 | 119 | 14 | 47 | 83 | 85 | 108 | 98 | 105 |
| Max | 181 | 207 | 248 | 237 | 198 | 231 | 238 | 241 | 240 | 222.50 | 250 | 255 | 252 | 253 | 243 | 255 | 256 | 262 | 231 | 233 |
| Range | 119 | 127 | 180 | 161 | 114 | 218 | 215 | 130 | 226 | 176.00 | 212 | 237 | 133 | 239 | 195 | 172 | 171 | 154 | 133 | 128 |

Ghi chú: F-ratio = 12,75, P < 0,01.

Phụ lục 5. Thống kê mô tả kích thước lá Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|-----------------------------|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 42 | 108 | 155 | 146 | 47 | 118 | 144 | 140 | 74 | 109 | 94 | 133 |
| $d_{lá}$ (mm) | Trung bình | 11.09 | 11.75 | 10.67 | 10.36 | 13.49 | 14.35 | 14.36 | 16.43 | 11.97 | 12.70 | 12.12 | 10.18 |
| | SD | 2.75 | 3.94 | 3.54 | 3.89 | 3.91 | 4.74 | 4.78 | 5.22 | 3.61 | 5.16 | 4.36 | 3.26 |
| | CoV | 24.79% | 33.50% | 33.22% | 37.58% | 27.75% | 31.62% | 30.16% | 31.79% | 30.18% | 37.93% | 33.58% | 28.73% |
| | Minimum | 5.4 | 2.85 | 1.75 | 2.28 | 6.68 | 6.04 | 5.41 | 5.46 | 4.78 | 4.13 | 4.43 | 3.67 |
| | Maximum | 15.68 | 20.78 | 19.46 | 20.42 | 22.69 | 26.65 | 25.57 | 28.87 | 19.89 | 23.31 | 22.65 | 18.49 |
| | Range | 10.28 | 17.93 | 17.71 | 18.14 | 16.01 | 20.61 | 20.16 | 23.41 | 15.11 | 19.18 | 17.72 | 14.82 |
| | Std. skewness | -0.5458 | 1.7979 | 1.9521 | 1.4858 | 1.9257 | 1.8464 | 1.7896 | 0.3208 | 1.4421 | 1.1584 | 1.8686 | 1.4204 |
| | Std. kurtosis | -0.8626 | 1.0110 | -0.1569 | -1.2486 | 0.2781 | 0.1245 | -0.1480 | -1.5681 | -0.7114 | 1.6403 | -1.7280 | -0.3195 |
| $r_{lá}$ (mm) | Trung bình | 2.70 | 2.96 | 2.92 | 2.60 | 3.73 | 3.86 | 3.69 | 3.99 | 2.51 | 2.74 | 2.61 | 2.19 |
| | SD | 0.96 | 1.06 | 1.13 | 1.14 | 0.82 | 0.73 | 0.94 | 1.03 | 1.24 | 1.37 | 1.24 | 0.99 |
| | CoV | 35.64% | 35.99% | 38.53% | 30.44% | 21.89% | 18.80% | 25.39% | 25.73% | 49.77% | 41.81% | 39.21% | 43.43% |
| | Minimum | 1.27 | 0.82 | 0.89 | 0.81 | 2.22 | 2.34 | 1.26 | 1.41 | 0.71 | 1.23 | 1.07 | 0.62 |
| | Maximum | 4.36 | 5.42 | 5.67 | 3.88 | 5.27 | 5.64 | 6.03 | 6.32 | 5.07 | 4.66 | 4.85 | 4.21 |
| | Range | 3.09 | 4.6 | 4.78 | 3.07 | 3.05 | 3.3 | 4.77 | 4.91 | 4.36 | 3.43 | 3.78 | 3.59 |
| | Std. skewness | -0.4427 | 1.6585 | 1.2817 | 1.5678 | 0.0713 | 0.3209 | 0.1448 | -1.6343 | 1.9971 | 0.2307 | 1.4439 | 1.9740 |
| | Std. kurtosis | -1.8595 | -1.7690 | -1.7987 | 1.5771 | -1.1185 | -0.7733 | -0.7589 | -0.9556 | -1.9780 | -1.8806 | 1.9457 | -1.9373 |
| $S_{lá}$ (mm ²) | Trung bình | 22.27 | 26.48 | 20.92 | 20.55 | 33.28 | 31.86 | 30.10 | 44.07 | 21.05 | 27.33 | 24.10 | 13.45 |
| | SD | 11.30 | 13.33 | 10.56 | 11.50 | 16.28 | 14.93 | 14.65 | 23.07 | 14.46 | 20.90 | 18.49 | 8.12 |
| | CoV | 50.72% | 50.39% | 50.50% | 55.96% | 43.05% | 46.86% | 48.74% | 52.35% | 55.05% | 68.56% | 62.26% | 47.87% |
| | Minimum | 6.1 | 3.25 | 3.11 | 4.47 | 14.74 | 5.06 | 4.36 | 6.51 | 6.65 | 6.18 | 4.43 | 2.67 |
| | Maximum | 49.3 | 52.15 | 43.09 | 48.08 | 66.07 | 69.24 | 68.46 | 99.04 | 48.02 | 65.08 | 66.27 | 30.74 |
| | Range | 43.2 | 48.9 | 39.98 | 43.61 | 51.33 | 64.18 | 64.1 | 92.53 | 41.37 | 58.90 | 61.84 | 28.07 |
| | Std. skewness | 1.3132 | 1.6742 | 1.1503 | 1.9940 | 1.9035 | 1.8947 | 1.8223 | 1.8007 | 1.7843 | 1.0077 | 1.8798 | 1.8861 |
| | Std. kurtosis | -0.5323 | 1.9398 | -1.9715 | -1.9704 | -0.4150 | -0.8490 | -0.9074 | -1.3478 | -0.8281 | -1.9732 | -1.6645 | -0.3579 |

Phụ lục 6. Thống kê mô tả chỉ số độ dày lá (SLA) của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|------------------------------|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 |
| SLA (mm ² /mg) | Trung bình | 2.18 | 2.96 | 2.71 | 3.20 | 2.81 | 3.10 | 3.11 | 3.16 | 3.28 | 3.04 | 3.44 | 3.46 |
| | SD | 0.22 | 0.61 | 0.61 | 0.89 | 0.61 | 0.55 | 0.57 | 0.67 | 0.97 | 0.54 | 0.68 | 0.94 |
| | CoV | 10.27% | 20.54% | 22.41% | 27.78% | 21.65% | 17.71% | 18.40% | 21.21% | 29.62% | 17.79% | 19.68% | 27.04% |
| | Minimum | 1.89 | 2.00 | 1.50 | 1.38 | 2.02 | 1.92 | 2.02 | 2.03 | 2.16 | 1.95 | 2.34 | 1.66 |
| | Maximum | 2.48 | 4.01 | 3.54 | 4.79 | 3.65 | 3.94 | 4.07 | 4.68 | 4.81 | 3.92 | 4.98 | 5.74 |
| | Range | 0.59 | 2.01 | 2.04 | 3.41 | 1.63 | 2.02 | 2.05 | 2.66 | 2.65 | 1.97 | 2.64 | 4.08 |
| | Std. skewness | 0.1761 | 0.3957 | -0.6904 | 0.4498 | 0.0279 | -0.4706 | -0.5366 | 0.6794 | 0.7772 | -0.9836 | 1.8285 | 1.4332 |
| | Std. kurtosis | -0.4028 | -0.8397 | -1.0059 | -0.5270 | -1.1116 | -0.3212 | -0.8736 | -0.2210 | -0.5278 | -0.1489 | 0.3435 | 0.0794 |

Phụ lục 7. Thống kê mô tả hình thái túi bào tử của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|--|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 40 | 90 | 145 | 150 | 40 | 90 | 145 | 150 | 40 | 90 | 145 | 150 |
| SL (mm) | Trung bình | 1.52 | 1.52 | 1.46 | 1.44 | 1.25 | 1.08 | 1.28 | 1.45 | 1.52 | 1.44 | 1.50 | 1.39 |
| | SD | 0.16 | 0.25 | 0.23 | 0.29 | 0.22 | 0.16 | 0.29 | 0.26 | 0.35 | 0.31 | 0.31 | 0.33 |
| | CoV | 10.60% | 16.43% | 16.14% | 20.33% | 17.27% | 14.64% | 22.33% | 18.03% | 23.00% | 21.41% | 21.02% | 23.80% |
| | Minimum | 1.15 | 0.94 | 1.00 | 0.72 | 0.89 | 0.76 | 0.68 | 0.87 | 0.80 | 0.94 | 0.71 | 0.60 |
| | Maximum | 1.80 | 2.22 | 2.03 | 2.07 | 1.55 | 1.41 | 1.89 | 2.06 | 2.25 | 2.11 | 2.13 | 2.00 |
| | Range | 0.65 | 1.28 | 1.03 | 1.35 | 0.66 | 0.65 | 1.21 | 1.19 | 1.45 | 1.17 | 1.42 | 1.40 |
| | Std. skewness | -1.1783 | 0.9736 | 0.5180 | -1.2165 | -0.7431 | 0.0550 | 0.1916 | 0.2203 | 0.3860 | 1.7104 | -0.5944 | -1.5657 |
| | Std. kurtosis | -0.3802 | -0.1992 | -1.9067 | -1.2035 | -1.5594 | -0.3945 | -1.4138 | -1.0864 | -0.9071 | -1.5318 | -1.5657 | -1.7724 |
| $r_{\text{túi bào tử}}$ (mm) | Trung bình | 0.89 | 0.87 | 0.86 | 0.82 | 0.78 | 0.74 | 0.80 | 0.83 | 0.83 | 0.82 | 0.81 | 0.78 |
| | SD | 0.13 | 0.15 | 0.15 | 0.14 | 0.19 | 0.23 | 0.18 | 0.15 | 0.18 | 0.20 | 0.18 | 0.19 |
| | CoV | 14.38% | 16.79% | 16.99% | 17.62% | 24.34% | 31.68% | 22.25% | 18.50% | 22.11% | 24.50% | 22.15% | 23.77% |
| | Minimum | 0.65 | 0.55 | 0.55 | 0.46 | 0.46 | 0.40 | 0.48 | 0.44 | 0.52 | 0.45 | 0.37 | 0.32 |
| | Maximum | 1.09 | 1.29 | 1.19 | 1.19 | 1.14 | 1.27 | 1.23 | 1.21 | 1.23 | 1.26 | 1.22 | 1.27 |
| | Range | 0.44 | 0.74 | 0.64 | 0.73 | 0.68 | 0.87 | 0.75 | 0.77 | 0.71 | 0.81 | 0.85 | 0.95 |
| | Std. skewness | -0.4289 | 0.9693 | 1.4394 | -0.4890 | 0.3325 | 1.9152 | 1.4377 | -1.3196 | 0.8738 | 1.6687 | 0.2348 | -1.2184 |
| | Std. kurtosis | -1.3676 | 0.1760 | -1.1819 | -0.5684 | -0.6510 | -1.2877 | -1.1907 | -0.8924 | -0.8818 | -1.0199 | -0.6603 | -0.9997 |
| $S_{\text{túi bào tử}}$ (mm ²) | Trung bình | 1.28 | 1.45 | 1.27 | 1.22 | 1.01 | 0.91 | 0.94 | 1.11 | 1.14 | 1.02 | 1.20 | 0.99 |
| | SD | 0.30 | 0.44 | 0.37 | 0.43 | 0.40 | 0.44 | 0.46 | 0.45 | 0.49 | 0.39 | 0.46 | 0.46 |
| | CoV | 23.71% | 30.64% | 28.89% | 35.68% | 39.41% | 48.26% | 49.43% | 40.16% | 42.76% | 38.35% | 38.38% | 46.38% |
| | Minimum | 0.61 | 0.68 | 0.52 | 0.33 | 0.31 | 0.22 | 0.14 | 0.09 | 0.49 | 0.43 | 0.34 | 0.17 |
| | Maximum | 1.85 | 2.43 | 2.14 | 2.41 | 1.71 | 1.95 | 1.92 | 2.26 | 2.09 | 1.89 | 2.38 | 2.05 |
| | Range | 1.24 | 1.75 | 1.62 | 2.08 | 1.40 | 1.73 | 1.78 | 2.17 | 1.60 | 1.46 | 2.04 | 1.88 |
| | Std. skewness | -0.0202 | 1.6907 | 0.2080 | 1.2269 | -0.4246 | 1.8298 | 1.8974 | 1.9561 | 1.3932 | 1.7053 | 1.5980 | 1.2776 |
| | Std. kurtosis | -0.6333 | -1.2620 | -1.2004 | -0.9922 | -0.9194 | -1.3134 | -1.9280 | -1.2517 | -1.1457 | -1.7122 | -1.2467 | -1.9344 |

Phụ lục 8. Thống kê mô tả kích thước bào tử của Thạch tùng răng

| | Kích thước trực qua xích đạo (μm) | | | Kích thước trực qua cực (μm) | | |
|---------------|--|-----------|---------|---|-----------|---------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| Count | 300 | 300 | 300 | 80 | 80.00 | 80.00 |
| Trung bình | 34.14 | 35.16 | 33.55 | 21.91 | 21.43 | 22.18 |
| SD | 3.04 | 3.26 | 2.13 | 2.31 | 1.81 | 1.88 |
| CoV | 8.90% | 9.29% | 6.35% | 10.56% | 0.08 | 0.08 |
| Minimum | 26.41 | 27.12 | 28.50 | 16.74 | 17.19 | 16.15 |
| Maximum | 42.21 | 43.73 | 38.81 | 29.37 | 25.33 | 25.82 |
| Range | 15.80 | 16.61 | 10.31 | 12.63 | 8.14 | 9.67 |
| Std. skewness | 0.9234 | -1.9156 | 1.2401 | 0.8590 | -0.8364 | -1.0709 |
| Std. kurtosis | -1.8266 | -1.0121 | -1.4366 | 1.0711 | -1.0484 | 0.1076 |

Phụ lục 9. Thống kê mô tả mật độ khí khổng của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|-----------------------------|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|--------|---------|--------|---------|---------|---------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 |
| MK (No. mm^{-2}) | Trung bình | 15.53 | 17.51 | 13.02 | 14.31 | 15.69 | 13.04 | 15.26 | 14.82 | 12.90 | 15.26 | 17.31 | 14.68 |
| | SD | 3.53 | 4.82 | 1.99 | 3.24 | 2.83 | 0.77 | 2.30 | 2.24 | 2.12 | 2.23 | 2.53 | 4.26 |
| | CoV | 22.73% | 27.54% | 15.28% | 22.67% | 18.02% | 5.92% | 15.09% | 15.09% | 16.41% | 14.65% | 14.62% | 29.02% |
| | Minimum | 11.08 | 12.22 | 9.38 | 8.53 | 12.22 | 11.94 | 9.95 | 10.80 | 10.80 | 11.94 | 12.79 | 6.82 |
| | Maximum | 20.46 | 28.71 | 16.48 | 20.18 | 19.61 | 14.07 | 20.46 | 20.46 | 17.05 | 19.04 | 21.60 | 23.02 |
| | Range | 9.38 | 16.48 | 7.11 | 11.65 | 7.39 | 2.13 | 10.52 | 9.66 | 6.25 | 7.11 | 8.81 | 16.20 |
| | Std. skewness | 0.0507 | 1.2948 | -0.6270 | 0.2482 | 0.3879 | -0.4424 | 1.1346 | 0.8379 | 1.3748 | 0.0578 | 0.5533 | -0.3136 |
| | Std. kurtosis | -0.7949 | -0.2471 | -0.6492 | -1.0645 | -0.8791 | -1.1678 | 0.7625 | -0.2215 | 0.5185 | -1.0678 | -0.9734 | -0.8767 |

Phụ lục 10. Thống kê mô tả kích thước khí khổng của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|--|---------------|------------|----------|----------|----------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 |
| $d_{\text{khí khổng}} (\mu\text{m})$ | Trung bình | 71.15 | 69.69 | 71.71 | 71.05 | 72.13 | 73.19 | 74.17 | 72.35 | 69.13 | 70.34 | 71.11 | 70.01 |
| | SD | 7.05 | 6.89 | 8.08 | 9.04 | 7.97 | 6.54 | 7.10 | 7.80 | 8.34 | 8.98 | 9.13 | 9.37 |
| | CoV | 9.91% | 9.89% | 11.27% | 12.72% | 11.06% | 8.93% | 9.58% | 10.78% | 12.06% | 12.77% | 12.84% | 13.39% |
| | Minimum | 54.07 | 54.54 | 52.89 | 49.42 | 53.48 | 56.80 | 57.30 | 51.93 | 49.94 | 49.51 | 50.00 | 46.62 |
| | Maximum | 89.40 | 85.51 | 93.00 | 94.83 | 90.85 | 90.96 | 91.47 | 92.65 | 89.39 | 93.79 | 94.72 | 93.05 |
| | Range | 35.33 | 30.97 | 40.11 | 45.41 | 37.37 | 34.16 | 34.17 | 40.72 | 39.45 | 44.28 | 44.72 | 46.43 |
| | Std. skewness | 0.1653 | 0.3492 | -1.6653 | 1.4087 | -0.2730 | 1.3998 | 0.4583 | -0.1233 | -0.3715 | -0.5891 | 0.6076 | 0.6391 |
| | Std. kurtosis | -0.9414 | -1.3003 | -1.3999 | -1.4921 | -0.5331 | -0.1892 | -0.9010 | 0.1818 | -0.6283 | -1.0737 | -1.7638 | -1.5978 |
| $r_{\text{khí khổng}} (\mu\text{m})$ | Trung bình | 62.57 | 61.29 | 62.97 | 61.72 | 62.87 | 66.79 | 65.38 | 63.48 | 60.02 | 60.83 | 60.27 | 61.08 |
| | SD | 5.81 | 6.27 | 7.16 | 6.43 | 7.11 | 5.58 | 6.98 | 6.87 | 8.54 | 7.98 | 7.77 | 8.32 |
| | CoV | 9.28% | 10.23% | 11.36% | 10.41% | 11.30% | 8.36% | 10.68% | 10.82% | 14.23% | 13.12% | 12.89% | 13.63% |
| | Minimum | 48.56 | 45.8 | 42.74 | 43.1 | 48.69 | 52.58 | 48.36 | 46.91 | 40.68 | 40.45 | 37.91 | 40.68 |
| | Maximum | 75.14 | 77.6 | 78.61 | 79.33 | 79.61 | 79.16 | 83.4 | 80.45 | 79.04 | 79.16 | 80.07 | 81.73 |
| | Range | 26.58 | 31.8 | 35.87 | 36.23 | 30.92 | 26.58 | 35.04 | 33.54 | 38.36 | 38.71 | 42.16 | 41.05 |
| | Std. skewness | -0.0569 | 0.6153 | -1.3561 | -0.1372 | 0.6344 | -0.1637 | -1.0156 | -0.9345 | 0.1302 | -0.9250 | 0.0017 | -1.8864 |
| | Std. kurtosis | -0.9918 | -1.7137 | -1.4971 | -1.8983 | -1.3377 | -1.0397 | -1.1629 | -1.9553 | -1.2610 | -1.6551 | -1.6080 | -1.9004 |
| $S_{\text{khí khổng}} (\mu\text{m}^2)$ | Trung bình | 13980.40 | 13766.30 | 13958.70 | 13929.90 | 14679.60 | 15485.00 | 15393.20 | 14602.30 | 13242.80 | 13510.40 | 14285.00 | 13403.50 |
| | SD | 2361.68 | 2341.45 | 2949.35 | 2830.82 | 2960.42 | 2284.95 | 2503.42 | 2268.20 | 3269.24 | 3167.62 | 3045.05 | 3475.77 |
| | CoV | 16.89% | 17.01% | 21.13% | 20.32% | 20.17% | 14.76% | 16.26% | 15.53% | 24.69% | 23.45% | 21.32% | 25.93% |
| | Minimum | 9509.09 | 8571.55 | 7315.35 | 7703.95 | 8467.77 | 9806.65 | 9182.06 | 9114.09 | 7059.67 | 6102.79 | 7234.25 | 5054.24 |
| | Maximum | 20542.00 | 20079.80 | 22260.10 | 21554.20 | 21794.90 | 20659.60 | 21626.90 | 20338.10 | 21202.00 | 20744.40 | 22349.10 | 22118.90 |
| | Range | 11032.90 | 11508.30 | 14944.70 | 13850.30 | 13327.10 | 10853.00 | 12444.80 | 11224.00 | 14142.30 | 14641.60 | 15114.90 | 17064.70 |
| | Std. skewness | 1.1716 | 1.5389 | 1.9378 | 0.9817 | 0.2526 | 0.9908 | -0.6639 | -0.4402 | 0.8605 | -0.7594 | -0.9013 | 1.5673 |
| | Std. kurtosis | -0.8371 | -1.3521 | -1.6479 | -1.5298 | -1.0599 | -1.0433 | -0.9448 | -0.7314 | -1.4480 | -0.9660 | -1.5674 | -1.8997 |

Phụ lục 11. Thống kê mô tả kích thước khe lỗ khí của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|---|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 |
| d_{khe} lỗ khí (μm) | Trung bình | 17.30 | 19.00 | 18.41 | 18.14 | 19.37 | 19.64 | 20.41 | 20.58 | 19.58 | 18.48 | 18.58 | 17.40 |
| | SD | 4.29 | 6.34 | 5.36 | 5.26 | 5.14 | 5.69 | 4.68 | 6.35 | 5.23 | 5.80 | 6.54 | 5.32 |
| | CoV | 24.80% | 33.37% | 29.10% | 28.99% | 26.56% | 28.98% | 22.92% | 30.87% | 26.70% | 31.39% | 35.21% | 30.58% |
| | Minimum | 7.09 | 4.56 | 4.87 | 4.14 | 6.45 | 6.24 | 9.26 | 4.91 | 6.79 | 6.41 | 4.91 | 4.34 |
| | Maximum | 26.55 | 35.81 | 32.07 | 32.97 | 31.21 | 33.33 | 31.69 | 35.43 | 33.00 | 33.14 | 35.56 | 29.14 |
| | Range | 19.46 | 31.25 | 27.20 | 28.83 | 24.76 | 27.09 | 22.43 | 30.52 | 26.21 | 26.73 | 30.65 | 24.80 |
| | Std. skewness | 0.6709 | 1.2145 | -0.1544 | 1.9774 | 0.4905 | 0.4899 | -0.9371 | 0.8176 | -0.4022 | 1.8822 | 1.6429 | -0.7184 |
| | Std. kurtosis | -0.7970 | -1.5841 | -1.6578 | -1.0662 | -0.6378 | -1.3980 | -1.2317 | -1.2694 | -0.3474 | -1.5111 | -1.7944 | -1.8565 |
| r_{khe} lỗ khí (μm) | Trung bình | 3.38 | 3.72 | 3.39 | 2.90 | 3.94 | 3.80 | 4.12 | 3.52 | 3.79 | 3.64 | 3.10 | 2.37 |
| | SD | 1.93 | 2.14 | 1.93 | 1.51 | 1.94 | 2.01 | 1.88 | 1.88 | 2.56 | 1.91 | 1.54 | 1.38 |
| | CoV | 57.03% | 57.40% | 56.89% | 52.28% | 49.17% | 53.02% | 45.57% | 53.49% | 67.54% | 52.45% | 49.52% | 58.39% |
| | Minimum | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Maximum | 7.93 | 9.16 | 8.27 | 6.77 | 8.72 | 8.71 | 8.79 | 8.36 | 9.82 | 8.17 | 6.73 | 5.79 |
| | Range | 7.93 | 9.16 | 8.27 | 6.77 | 8.72 | 8.71 | 8.79 | 8.36 | 9.82 | 8.17 | 6.73 | 5.79 |
| | Std. skewness | 0.9673 | 1.2510 | 1.2744 | 0.9776 | 0.6305 | -0.9576 | 1.1251 | -0.4226 | 0.3406 | -0.9813 | -1.8823 | 0.4833 |
| | Std. kurtosis | -0.7892 | -1.8548 | -1.8525 | -0.8206 | 0.1182 | -1.2400 | -0.9500 | -0.7688 | -1.4758 | -1.2624 | -1.1761 | -1.7733 |
| S_{khe} lỗ khí/ $S_{l\grave{a}}$ ($\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$) | Count | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 | 8 | 18 | 29 | 30 |
| | Trung bình | 40.78 | 44.71 | 42.43 | 41.01 | 33.35 | 30.10 | 35.42 | 31.04 | 52.39 | 43.26 | 36.35 | 48.34 |
| | SD | 10.61 | 32.78 | 16.58 | 21.97 | 13.13 | 12.11 | 13.09 | 17.28 | 43.00 | 24.42 | 15.69 | 29.98 |
| | CoV | 26.02% | 73.33% | 39.08% | 53.57% | 39.38% | 40.23% | 36.96% | 55.66% | 82.08% | 56.44% | 43.16% | 62.02% |
| | Minimum | 25.14 | 8.35 | 11.16 | 6.85 | 20.42 | 8.27 | 11.57 | 11.70 | 5.56 | 14.17 | 6.77 | 7.38 |
| | Maximum | 56.99 | 127.57 | 70.08 | 91.83 | 59.57 | 51.73 | 70.53 | 65.09 | 105.94 | 88.17 | 61.61 | 122.37 |
| | Range | 31.86 | 119.22 | 58.92 | 84.98 | 39.15 | 43.46 | 58.97 | 53.40 | 100.38 | 74.00 | 54.84 | 115.00 |
| | Std. skewness | 0.3143 | 1.8549 | -0.5303 | 1.0871 | 1.1775 | 0.3087 | 0.6519 | 1.9313 | 0.1739 | 1.2331 | -0.5832 | 1.5915 |
| | Std. kurtosis | -0.5160 | 0.6292 | -0.5408 | -0.3182 | 0.8304 | -0.3216 | 0.4042 | -0.6126 | -1.2245 | -0.6617 | -1.2219 | -0.1300 |

Phụ lục 12. Thống kê mô tả mức độ xẻ thùy của tế bào biểu bì lá Thạch tùng răng

| | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| Count | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 | 120 | 270 | 435 | 450 |
| Trung bình | 1.12 | 1.12 | 1.13 | 1.14 | 1.13 | 1.11 | 1.12 | 1.10 | 1.09 | 1.08 | 1.09 | 1.10 |
| SD | 0.08 | 0.08 | 0.08 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.08 |
| CoV | 7.26% | 6.85% | 7.00% | 7.19% | 7.52% | 6.36% | 6.52% | 6.61% | 8.18% | 7.19% | 6.91% | 7.04% |
| Minimum | 0.96 | 0.93 | 0.94 | 0.94 | 0.91 | 0.94 | 0.93 | 0.93 | 0.89 | 0.90 | 0.90 | 0.93 |
| Maximum | 1.34 | 1.31 | 1.31 | 1.36 | 1.34 | 1.28 | 1.31 | 1.30 | 1.32 | 1.28 | 1.29 | 1.29 |
| Range | 0.38 | 0.38 | 0.37 | 0.42 | 0.43 | 0.35 | 0.38 | 0.36 | 0.43 | 0.39 | 0.40 | 0.36 |
| Std. skewness | 1.4972 | 1.3801 | 1.4436 | 1.2423 | 0.2074 | -0.4256 | 0.6045 | 0.9922 | 1.2686 | 0.7753 | 0.9516 | 1.2721 |
| Std. kurtosis | -1.1149 | -1.3528 | -1.7232 | -1.3648 | -0.4535 | -1.0295 | -1.3447 | -1.3119 | -0.4377 | -0.9409 | -1.4038 | -1.3532 |

Phụ lục 13. Thống kê mô tả kích thước quần bào của Thạch tùng răng

| | | Hoàng Liên | | | | Ngọc Linh | | | | Bidoup | | | |
|---|---------------|------------|---------|---------|---------|-----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| | Count | 160 | 360 | 580 | 600 | 160 | 360 | 580 | 600 | 160 | 360 | 580 | 600 |
| Đường kính quần bào (μm) | Trung bình | 8.19 | 7.66 | 8.27 | 7.94 | 8.14 | 7.70 | 9.44 | 7.91 | 7.08 | 9.21 | 9.57 | 7.14 |
| | SD | 2.53 | 2.00 | 2.26 | 1.97 | 1.73 | 1.88 | 2.47 | 2.07 | 2.09 | 3.24 | 2.64 | 1.92 |
| | CoV | 30.93% | 26.14% | 27.35% | 24.86% | 21.23% | 24.37% | 26.12% | 26.11% | 29.48% | 35.21% | 27.56% | 26.95% |
| | Minimum | 3.21 | 3.46 | 2.98 | 3.12 | 4.03 | 3.37 | 3.21 | 3.29 | 2.63 | 2.55 | 3.29 | 2.38 |
| | Maximum | 13.95 | 12.66 | 13.75 | 12.26 | 11.83 | 12.59 | 14.32 | 13.06 | 11.79 | 17.06 | 16.37 | 12.02 |
| | Range | 10.74 | 9.20 | 10.77 | 9.14 | 7.80 | 9.22 | 11.11 | 9.77 | 9.16 | 14.51 | 13.08 | 9.64 |
| | Std. skewness | 1.6528 | 1.8008 | 0.9831 | -1.8219 | 0.2222 | 1.4309 | -1.9359 | 1.4751 | 1.3814 | 1.6391 | 1.9110 | 0.6471 |
| | Std. kurtosis | -1.5123 | -1.3754 | -1.7804 | -1.5329 | -1.0444 | -1.0505 | -1.9717 | -1.8309 | -1.1180 | -1.9013 | -1.4006 | -1.4515 |
| Góc đầu mút quần bào ($^{\circ}$) | Trung bình | 22.43 | 22.02 | 25.05 | 18.44 | 20.66 | 23.21 | 25.43 | 29.30 | 20.79 | 23.76 | 24.89 | 23.29 |
| | SD | 10.80 | 9.42 | 10.41 | 7.42 | 9.69 | 10.60 | 10.51 | 11.05 | 3.86 | 10.68 | 10.33 | 10.93 |
| | CoV | 48.16% | 42.79% | 41.54% | 40.23% | 46.89% | 45.68% | 41.32% | 37.72% | 18.59% | 44.95% | 41.49% | 46.95% |
| | Minimum | 0.58 | 2.56 | 2.24 | 1.57 | 2.30 | 1.39 | 0.47 | 2.08 | 10.88 | 1.27 | 1.15 | 0.45 |
| | Maximum | 48.70 | 43.96 | 51.19 | 35.33 | 46.30 | 49.76 | 50.26 | 55.47 | 28.82 | 50.21 | 49.47 | 50.61 |
| | Range | 48.12 | 41.40 | 48.95 | 33.76 | 44.00 | 48.37 | 49.79 | 53.39 | 17.94 | 48.94 | 48.32 | 50.16 |
| | Std. skewness | 1.1444 | 1.4292 | 1.6496 | 1.0658 | 1.7417 | 1.8874 | 1.3540 | -0.6083 | -0.8884 | 1.9746 | 0.7475 | -0.1408 |
| | Std. kurtosis | -1.9698 | -1.6216 | -1.3652 | -1.5280 | -1.4860 | -1.5982 | -1.8789 | -1.7321 | -0.7669 | -1.6438 | -1.5419 | -1.8367 |

Phụ lục 14. Thống kê mô tả tăng trưởng chiều cao hàng năm (G, mm) của thân Thạch tùng răng

| | Năm 2013 | | | Năm 2014 | | | Năm 2015 | | | Năm 2016 | | |
|---------------|------------|-----------|--------|------------|-----------|--------|------------|-----------|--------|------------|-----------|--------|
| | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup | Hoàng Liên | Ngọc Linh | Bidoup |
| Số cá thể | 8 | 11 | 15 | 21 | 22 | 18 | 29 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |
| G | 20.12 | 28.64 | 24.73 | 29.43 | 29.55 | 24.39 | 26.83 | 21.87 | 30.90 | 22.90 | 19.00 | 20.17 |
| SD | 7.51 | 7.50 | 10.17 | 11.14 | 9.20 | 11.25 | 11.32 | 7.78 | 12.41 | 9.77 | 8.50 | 6.44 |
| CV (%) | 0.37 | 0.26 | 0.41 | 0.38 | 0.31 | 0.46 | 0.42 | 0.36 | 0.40 | 0.43 | 0.45 | 0.32 |
| Min | 10.00 | 15.00 | 8.00 | 10.00 | 13.00 | 7.00 | 10.00 | 10.00 | 10.00 | 5.00 | 5.00 | 10.00 |
| Max | 30.00 | 40.00 | 45.00 | 47.00 | 42.00 | 50.00 | 45.00 | 40.00 | 55.00 | 40.00 | 35.00 | 35.00 |
| Range | 20.00 | 25.00 | 37.00 | 37.00 | 29.00 | 43.00 | 35.00 | 30.00 | 45.00 | 35.00 | 30.00 | 25.00 |
| Std. skewness | 0.32 | 0.13 | 0.97 | -0.97 | -0.59 | 0.83 | -0.21 | 0.88 | 0.32 | -0.22 | 0.76 | 1.58 |
| Std. kurtosis | -0.82 | -0.03 | -0.12 | -0.57 | -1.29 | -0.06 | -1.14 | -0.36 | -1.16 | -0.94 | -1.11 | 0.18 |

Phụ lục 15. Kết quả phân tích tương quan giữa các đặc điểm hình thái ở Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố

| | | LL | $r_{lá}$ | $S_{lá}$ | SLA | $d_{túi\ bảo\ tử}$ | $r_{túi\ bảo\ tử}$ | $S_{túi\ bảo\ tử}$ | MK | $d_{khí\ không}$ | $r_{khí\ không}$ | $S_{khí\ không}$ | $d_{khe\ lỗ\ khí}$ | $r_{khe\ lỗ\ khí}$ | $S_{khe\ lỗ\ khí}/S_{lá}$ | Mức độ xê thủy | Chiều rộng quan bào | Góc đầu mút |
|--------------|---|---------|----------|----------|---------|--------------------|--------------------|--------------------|---------|------------------|------------------|------------------|--------------------|--------------------|---------------------------|----------------|---------------------|-------------|
| MAT | r | 0.8659 | 0.8472 | 0.7702 | 0.6799 | -0.742 | -0.685 | -0.7535 | -0.1582 | 0.7376 | 0.6715 | 0.7835 | 0.782 | 0.4742 | -0.7225 | -0.0556 | 0.1252 | 0.41 |
| | P | 0.0003 | 0.0005 | 0.0034 | 0.0150 | 0.0057 | 0.014 | 0.0047 | 0.6234 | 0.0062 | 0.0168 | 0.0026 | 0.0027 | 0.1193 | 0.008 | 0.8636 | 0.6983 | 0.1856 |
| MAP | r | 0.8384 | 0.9009 | 0.9038 | 0.4825 | -0.4257 | -0.1885 | -0.3336 | -0.0466 | 0.7197 | 0.6609 | 0.7013 | 0.7102 | 0.4496 | -0.7554 | 0.2564 | 0.0455 | 0.4942 |
| | P | 0.0007 | 0.0001 | 0.0001 | 0.1121 | 0.1677 | 0.5575 | 0.2894 | 0.8857 | 0.0083 | 0.0193 | 0.0111 | 0.0096 | 0.1425 | 0.0045 | 0.4212 | 0.8884 | 0.1025 |
| SuH | r | 0.2358 | -0.067 | -0.1179 | 0.4878 | -0.2224 | -0.6033 | -0.6386 | -0.1298 | 0.1055 | -0.0426 | 0.1073 | 0.275 | -0.0528 | 0.0188 | -0.6764 | 0.3273 | 0.3192 |
| | P | 0.4606 | 0.8361 | 0.7151 | 0.1076 | 0.4872 | 0.0378 | 0.0254 | 0.6877 | 0.7441 | 0.8953 | 0.7399 | 0.387 | 0.8706 | 0.9537 | 0.0157 | 0.299 | 0.3118 |
| Hu | r | 0.3589 | 0.5068 | 0.4902 | 0.0437 | -0.1999 | 0.0643 | 0.0763 | 0.1926 | 0.3033 | 0.3945 | 0.4077 | 0.3597 | 0.2666 | -0.3138 | 0.3205 | -0.3394 | 0.1982 |
| | P | 0.2519 | 0.0926 | 0.1057 | 0.8928 | 0.5334 | 0.8427 | 0.8136 | 0.5488 | 0.338 | 0.2044 | 0.1883 | 0.2507 | 0.4022 | 0.3205 | 0.3097 | 0.2804 | 0.537 |
| MAT mùa hè | r | 0.8548 | 0.9406 | 0.8512 | 0.6153 | -0.7555 | -0.5726 | -0.6082 | -0.1549 | 0.8182 | 0.7939 | 0.8667 | 0.7875 | 0.5255 | -0.8062 | 0.1764 | 0.0838 | 0.3632 |
| | P | 0.0004 | 0 | 0.0004 | 0.0332 | 0.0045 | 0.0517 | 0.0359 | 0.6308 | 0.0011 | 0.002 | 0.0003 | 0.0024 | 0.0793 | 0.0015 | 0.5834 | 0.7956 | 0.2458 |
| MAT mùa đông | r | 0.8197 | 0.7129 | 0.6506 | 0.6884 | -0.6818 | -0.7344 | -0.8276 | -0.1473 | 0.6226 | 0.5253 | 0.6635 | 0.7268 | 0.4014 | -0.6041 | -0.2528 | 0.1554 | 0.429 |
| | P | 0.0011 | 0.0093 | 0.022 | 0.0133 | 0.0146 | 0.0065 | 0.0009 | 0.6479 | 0.0306 | 0.0795 | 0.0187 | 0.0074 | 0.1959 | 0.0375 | 0.428 | 0.6295 | 0.164 |
| MAP mùa hè | r | -0.4166 | -0.3927 | -0.215 | -0.4842 | 0.7644 | 0.8678 | 0.8013 | 0.1939 | -0.449 | -0.4333 | -0.5358 | -0.4258 | -0.2266 | 0.3409 | 0.2878 | -0.0887 | -0.1961 |
| | P | 0.178 | 0.2067 | 0.5022 | 0.1107 | 0.0038 | 0.0003 | 0.0017 | 0.5461 | 0.1431 | 0.1594 | 0.0726 | 0.1676 | 0.4789 | 0.2781 | 0.3644 | 0.784 | 0.5413 |
| MAP mùa đông | r | 0.8741 | 0.9231 | 0.8733 | 0.5752 | -0.6069 | -0.4249 | -0.5353 | -0.0989 | 0.7772 | 0.7199 | 0.7864 | 0.762 | 0.4697 | -0.7774 | 0.1447 | 0.0669 | 0.5006 |
| | P | 0.0002 | 0 | 0.0002 | 0.0504 | 0.0364 | 0.1685 | 0.0729 | 0.7597 | 0.0029 | 0.0083 | 0.0024 | 0.004 | 0.1234 | 0.0029 | 0.6536 | 0.8362 | 0.0974 |
| Hu mùa hè | r | -0.0956 | -0.2125 | -0.1166 | -0.2120 | 0.2368 | 0.1645 | 0.214 | 0.525 | -0.4539 | -0.3956 | -0.2891 | -0.112 | 0.0423 | 0.3193 | -0.3652 | -0.2048 | -0.0292 |
| | P | 0.7676 | 0.5073 | 0.7181 | 0.5083 | 0.4588 | 0.6095 | 0.5042 | 0.0797 | 0.1383 | 0.2031 | 0.362 | 0.7288 | 0.8962 | 0.3117 | 0.243 | 0.5231 | 0.9282 |
| Hu mùa đông | r | 0.4323 | 0.6979 | 0.6197 | 0.1260 | -0.3944 | -0.017 | -0.0285 | -0.0753 | 0.5657 | 0.6705 | 0.5995 | 0.4314 | 0.3149 | -0.5153 | 0.5976 | -0.3112 | 0.1651 |
| | P | 0.1605 | 0.0116 | 0.0316 | 0.6965 | 0.2046 | 0.9581 | 0.93 | 0.8162 | 0.0552 | 0.017 | 0.0394 | 0.1614 | 0.3188 | 0.0864 | 0.0402 | 0.3248 | 0.6081 |
| SuH mùa hè | r | 0.778 | 0.8043 | 0.6756 | 0.6298 | -0.7218 | -0.6167 | -0.682 | -0.2785 | 0.8516 | 0.8195 | 0.8457 | 0.7068 | 0.3129 | -0.7414 | 0.0772 | 0.1381 | 0.5119 |
| | P | 0.0029 | 0.0016 | 0.0159 | 0.0282 | 0.008 | 0.0327 | 0.0146 | 0.3807 | 0.0004 | 0.0011 | 0.0005 | 0.0102 | 0.322 | 0.0058 | 0.8115 | 0.6686 | 0.0889 |
| SuH mùa đông | r | -0.2737 | -0.5998 | -0.5667 | 0.0811 | 0.2502 | -0.2075 | -0.2003 | 0.0518 | -0.4552 | -0.585 | -0.4494 | -0.1867 | -0.2605 | 0.5091 | -0.7405 | 0.2424 | -0.0129 |
| | P | 0.3893 | 0.0393 | 0.0547 | 0.8022 | 0.4328 | 0.5176 | 0.5325 | 0.873 | 0.1371 | 0.0457 | 0.1427 | 0.5611 | 0.4134 | 0.0909 | 0.0059 | 0.4478 | 0.9683 |

Ghi chú: r (Hệ số tương quan); P (P-value)

| Tên chỉ thị | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | |
|-------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| UBC 873 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | |
| | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

Phụ lục 17. Bảng ma trận về sự xuất hiện hay thiếu vắng các band nảy sinh từ kỹ thuật ISSR ở quần thể Bạch Mã

| Tên chỉ thị | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| UBC 808 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| UBC 814 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

| Tên chỉ thị | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| UBC 842 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| UBC 844 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 17899 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| UBC 856 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

| Tên chỉ thị | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| HB8 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| HB12 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| HB12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| HB 15 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Tên chỉ thị | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 |
|-------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| HB12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| HB12 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| HB15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| UBC 873 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |

| Tên chi thị | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
|----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 22 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |

| Tên chi thị | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | |
|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 19 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| ScoT 22 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | |

| Tên chi thị | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 |
|----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 29 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScoT 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |

| Tên chi thị | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 |
|-------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

Phụ lục 24. Tỷ lệ band đa hình ở mức độ quần thể và mức độ tổng thể của mẫu nghiên cứu khi sử dụng kỹ thuật ISSR

| Tên chi thị | Hoàng Liên | | | Bạch Mã | | | Ngọc Linh | | | Bidoup | | | Tổng thể mẫu | | |
|-----------------|------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|--------------|-------------|------------|
| | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) |
| UBC 808 | 5 | 3 | 60.0 | 5 | 4 | 80.0 | 5 | 2 | 40.0 | 5 | 4 | 80.0 | 5 | 5 | 100 |
| UBC 814 | 5 | 3 | 60.0 | 5 | 4 | 80.0 | 5 | 4 | 80.0 | 5 | 5 | 100 | 5 | 5 | 100 |
| UBC 842 | 6 | 3 | 50.0 | 6 | 6 | 100 | 6 | 3 | 50.0 | 6 | 2 | 33.3 | 6 | 6 | 100 |
| UBC 844 | 6 | 2 | 33.3 | 6 | 4 | 66.7 | 6 | 2 | 33.3 | 6 | 5 | 83.3 | 6 | 6 | 100 |
| UBC 17899 | 7 | 3 | 42.9 | 7 | 7 | 100 | 7 | 6 | 85.7 | 7 | 4 | 57.1 | 7 | 7 | 100 |
| UBC 856 | 7 | 3 | 42.9 | 7 | 7 | 100 | 7 | 3 | 42.9 | 7 | 3 | 42.9 | 7 | 7 | 100 |
| HB8 | 4 | 2 | 50.0 | 4 | 4 | 100 | 4 | 3 | 75.0 | 4 | 4 | 100 | 4 | 4 | 100 |
| HB12 | 12 | 5 | 41.7 | 12 | 7 | 58.3 | 12 | 11 | 91.7 | 12 | 8 | 66.7 | 12 | 12 | 100 |
| HB 15 | 11 | 5 | 45.5 | 11 | 10 | 90.9 | 11 | 9 | 81.8 | 11 | 9 | 81.8 | 11 | 11 | 100 |
| UBC 873 | 9 | 4 | 44.4 | 9 | 6 | 66.7 | 9 | 7 | 77.8 | 9 | 8 | 88.9 | 9 | 9 | 100 |
| Tổng thể | 72 | 33 | 45.8 | 72 | 59 | 81.9 | 72 | 50 | 69.4 | 72 | 52 | 72.2 | 72 | 72 | 100 |

Phụ lục 25. Tỷ lệ band đa hình ở mức độ quần thể và mức độ tổng thể của mẫu nghiên cứu khi sử dụng kỹ thuật SCoT

| Tên chỉ thị | Hoàng Liên | | | Bạch Mã | | | Ngọc Linh | | | Bidoup | | | Tổng thể mẫu | | |
|-----------------|------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|--------------|-------------|------------|
| | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) |
| SCoT 13 | 8 | 4 | 50.0 | 8 | 3 | 37.5 | 8 | 7 | 87.5 | 8 | 7 | 87.5 | 8 | 8 | 100 |
| SCoT 12 | 7 | 5 | 71.4 | 7 | 5 | 71.4 | 7 | 5 | 71.4 | 7 | 7 | 100.0 | 7 | 7 | 100 |
| SCoT 18 | 9 | 2 | 22.2 | 9 | 5 | 55.6 | 9 | 7 | 77.8 | 9 | 6 | 66.7 | 9 | 9 | 100 |
| SCoT 19 | 8 | 3 | 37.5 | 8 | 5 | 62.5 | 8 | 7 | 87.5 | 8 | 7 | 87.5 | 8 | 8 | 100 |
| SCoT 22 | 8 | 4 | 50.0 | 8 | 6 | 75.0 | 8 | 5 | 62.5 | 8 | 6 | 75.0 | 8 | 8 | 100 |
| SCoT 29 | 8 | 4 | 50.0 | 8 | 5 | 62.5 | 8 | 6 | 75.0 | 8 | 5 | 62.5 | 8 | 8 | 100 |
| SCoT 30 | 12 | 5 | 41.7 | 12 | 7 | 58.3 | 12 | 11 | 91.7 | 12 | 8 | 66.7 | 12 | 12 | 100 |
| Tổng thể | 60 | 27 | 45.0 | 60 | 36 | 60.0 | 60 | 48 | 80.0 | 60 | 46 | 76.7 | 60 | 60 | 100 |

Phụ lục 26. Tỷ lệ band đa hình ở mức độ quần thể và mức độ tổng thể của mẫu nghiên cứu khi sử dụng đồng thời 2 kỹ thuật ISSR và SCoT

| Tên chỉ thị | Hoàng Liên | | | Bạch Mã | | | Ngọc Linh | | | Bidoup | | | Tổng thể mẫu | | |
|---------------------|------------|-------------|---------|----------|-------------|---------|-----------|-------------|---------|----------|-------------|---------|--------------|-------------|---------|
| | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) | n_{pj} | n_{total} | PPB (%) |
| Tổng thể 2 kỹ thuật | 132 | 60 | 45.5 | 132 | 95 | 72.0 | 132 | 98 | 74.2 | 132 | 98 | 74.2 | 132 | 132 | 100 |

Phụ lục 27. Kết quả phân tích tương quan giữa các chỉ số đa dạng di truyền quần thể Thạch tùng răng với điều kiện khí hậu tại vùng phân bố

| | | MAT | MAP | Hu | SuH |
|------------|----------|------------|------------|-----------|------------|
| PPB | <i>r</i> | 0.4959 | 0.2602 | -0.0919 | 0.8619 |
| | <i>P</i> | 0.5041 | 0.7398 | 0.9081 | 0.1381 |
| He | <i>r</i> | 0.8771 | 0.4500 | -0.0198 | 0.6783 |
| | <i>P</i> | 0.1229 | 0.5500 | 0.9802 | 0.3217 |
| I | <i>r</i> | 0.8573 | 0.4086 | -0.0651 | 0.6926 |
| | <i>P</i> | 0.1427 | 0.5914 | 0.9349 | 0.3074 |

Phụ lục 28. Kết quả phân tích mức độ tương quan RDA giữa các đặc điểm kích thước lá với các nhân tố khí hậu

1. Tính biến thiên của các đặc điểm kích thước lá

| | Value | % |
|---------------|--------|---------|
| Total | 57.101 | 100.000 |
| Constrained | 47.826 | 83.757 |
| Unconstrained | 9.275 | 16.243 |

2. Kết quả kiểm định hoán vị

| | |
|--------------|----------|
| Permutations | 500 |
| Pseudo F | 5.157 |
| p-value | < 0.0001 |
| alpha | 0.050 |

Giải thích kết quả:

Giả thuyết H_0 : Các biến Y (đặc điểm kích thước lá) và X (đặc điểm khí hậu) không tương quan tuyến tính với nhau.

Giả thuyết H_a : Các biến Y (đặc điểm kích thước lá) và X (đặc điểm khí hậu) tương quan tuyến tính với nhau.

Vì p-value < $\alpha = 0,05$ nên loại bỏ giả thuyết H_0 và chấp nhận giả thuyết H_a .

3. Giá trị riêng và phần trăm của sự biến động các đặc điểm kích thước lá (Eigenvalues and percentages of inertia)

| | F1 | F2 |
|-------------------------|--------|--------|
| Eigenvalue | 47.319 | 0.496 |
| Constrained inertia (%) | 98.939 | 1.038 |
| Cumulative % | 98.939 | 99.977 |
| Total inertia | 82.869 | 0.869 |
| Cumulative % | 82.869 | 83.738 |

4. Hệ số chính tắc chuẩn hóa

| | F1 | F2 |
|-----|--------|--------|
| MAT | 0.482 | -0.055 |
| MAP | 0.819 | -0.552 |
| SuH | -0.179 | -0.587 |
| Hu | -0.140 | -0.006 |

5. Tọa độ của các đặc điểm kích thước lá trên biểu đồ RDA

| | F1 | F2 |
|----------|--------|--------|
| LL | 1.074 | -0.420 |
| $r_{lá}$ | 0.374 | -0.004 |
| $S_{lá}$ | 4.413 | 0.102 |
| SLA | -0.028 | -0.176 |

6. Tọa độ của các nhân tố khí hậu trên biểu đồ RDA

| | F1 | F2 |
|-----|--------|--------|
| MAT | 0.780 | -0.407 |
| MAP | 0.904 | 0.014 |
| SuH | -0.097 | -0.939 |
| Hu | 0.485 | 0.259 |

Phụ lục 29. Kết quả phân tích mức độ tương quan RDA giữa các đặc điểm kích thước túi bào tử với các nhân tố khí hậu

1. Tính biến thiên của các đặc điểm kích thước túi bào tử

| | Value | % |
|---------------|-------|---------|
| Total | 0.046 | 100.000 |
| Constrained | 0.037 | 82.044 |
| Unconstrained | 0.008 | 17.956 |

2. Kết quả kiểm định hoán vị:

| | |
|--------------|-------|
| Permutations | 500 |
| Pseudo F | 4.569 |
| p-value | 0.002 |
| alpha | 0.050 |

Giải thích kết quả:

Giả thuyết H_0 : Các biến Y (đặc điểm kích thước túi bào tử) và X (đặc điểm khí hậu) không tương quan tuyến tính với nhau.

Giả thuyết H_a : Các biến Y (đặc điểm kích thước lá) và X (đặc điểm khí hậu) tương quan tuyến tính với nhau.

Vì p-value < $\alpha = 0,05$ nên loại bỏ giả thuyết H_0 và chấp nhận giả thuyết H_a .

3. Giá trị riêng và phần trăm của sự biến động các đặc điểm kích thước túi bào tử (Eigenvalues and percentages of inertia)

| | F1 | F2 |
|-------------------------|--------|--------|
| Eigenvalue | 0.034 | 0.003 |
| Constrained inertia (%) | 91.725 | 8.061 |
| Cumulative % | 91.725 | 99.786 |
| Total inertia | 75.254 | 6.614 |
| Cumulative (%) | 75.254 | 81.868 |

4. Hệ số chính tắc chuẩn hóa

| | F1 | F2 |
|-----|--------|--------|
| MAT | -2.754 | -0.795 |
| MAP | 1.543 | 0.639 |
| SuH | 0.611 | 0.622 |
| Hu | 0.325 | -0.043 |

5. Tọa độ của các đặc điểm kích thước túi bào tử trên biểu đồ RDA

| | F1 | F2 |
|-------------------------|-------|--------|
| $d_{\text{túi bào tử}}$ | 0.455 | 0.168 |
| $r_{\text{túi bào tử}}$ | 0.147 | -0.010 |
| SA | 0.552 | -0.136 |

6. Tọa độ của các nhân tố khí hậu trên biểu đồ RDA

| | F1 | F2 |
|-----|--------|--------|
| MAT | -0.796 | -0.005 |
| MAP | -0.388 | -0.147 |
| SuH | -0.505 | 0.587 |
| Hu | -0.035 | -0.399 |

Phụ lục 30. Kết quả phân tích mức độ tương quan RDA giữa các đặc điểm hình thái giải phẫu lá với các nhân tố khí hậu

1. Tính biến thiên của các đặc điểm hình thái giải phẫu lá

| | Value | % |
|---------------|--------|---------|
| Total | 57.275 | 100.000 |
| Constrained | 35.932 | 62.735 |
| Unconstrained | 21.343 | 37.265 |

2. Kết quả kiểm định hoán vị:

a. Trong trường hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu lá có bao gồm $S_{\text{khí không}}$

| | |
|--------------|-------|
| Permutations | 500 |
| Pseudo F | 3.289 |
| p-value | 0.098 |
| alpha | 0.050 |

Giải thích kết quả:

Giả thuyết H_0 : Các biến Y (đặc điểm hình thái giải phẫu lá) và X (đặc điểm khí hậu) không tương quan tuyến tính với nhau.

Giả thuyết H_a : Các biến Y (đặc điểm kích thước lá) và X (đặc điểm khí hậu) tương quan tuyến tính với nhau.

Vì p-value < $\alpha = 0,05$ nên không thể loại bỏ giả thuyết H_0 .

b. Trong trường hợp các đặc điểm hình thái giải phẫu lá không bao gồm $S_{\text{khí không}}$

| | |
|--------------|-------|
| Permutations | 500 |
| Pseudo F | 2.946 |
| p-value | 0.048 |
| alpha | 0.050 |

Giải thích kết quả:

Giả thuyết H_0 : Các biến Y (đặc điểm kích thước hình thái giải phẫu lá) và X (đặc điểm khí hậu) không tương quan tuyến tính với nhau.

Giả thuyết H_a : Các biến Y (đặc điểm kích thước hình thái giải phẫu lá) và X (đặc điểm khí hậu) tương quan tuyến tính với nhau.

Vì p-value < $\alpha = 0,05$ nên loại bỏ giả thuyết H_0 và chấp nhận giả thuyết H_a .

3. Giá trị riêng và phần trăm của sự biến động các đặc điểm hình thái giải phẫu lá (Eigenvalues and percentages of inertia)

| | F1 | F2 |
|-------------------------|--------|--------|
| Eigenvalue | 35.349 | 0.275 |
| Constrained inertia (%) | 98.378 | 0.766 |
| Cumulative % | 98.378 | 99.144 |
| Total inertia | 61.718 | 0.480 |
| Cumulative % | 61.718 | 62.198 |

4. Hệ số chính tắc chuẩn hóa

| | F1 | F2 |
|-----|--------|--------|
| MAT | -1.109 | -0.120 |
| MAP | -0.353 | 0.478 |
| SuH | 0.441 | 0.292 |
| Hu | 0.307 | 0.323 |

5. Tọa độ của các đặc điểm hình thái giải phẫu lá trên biểu đồ RDA

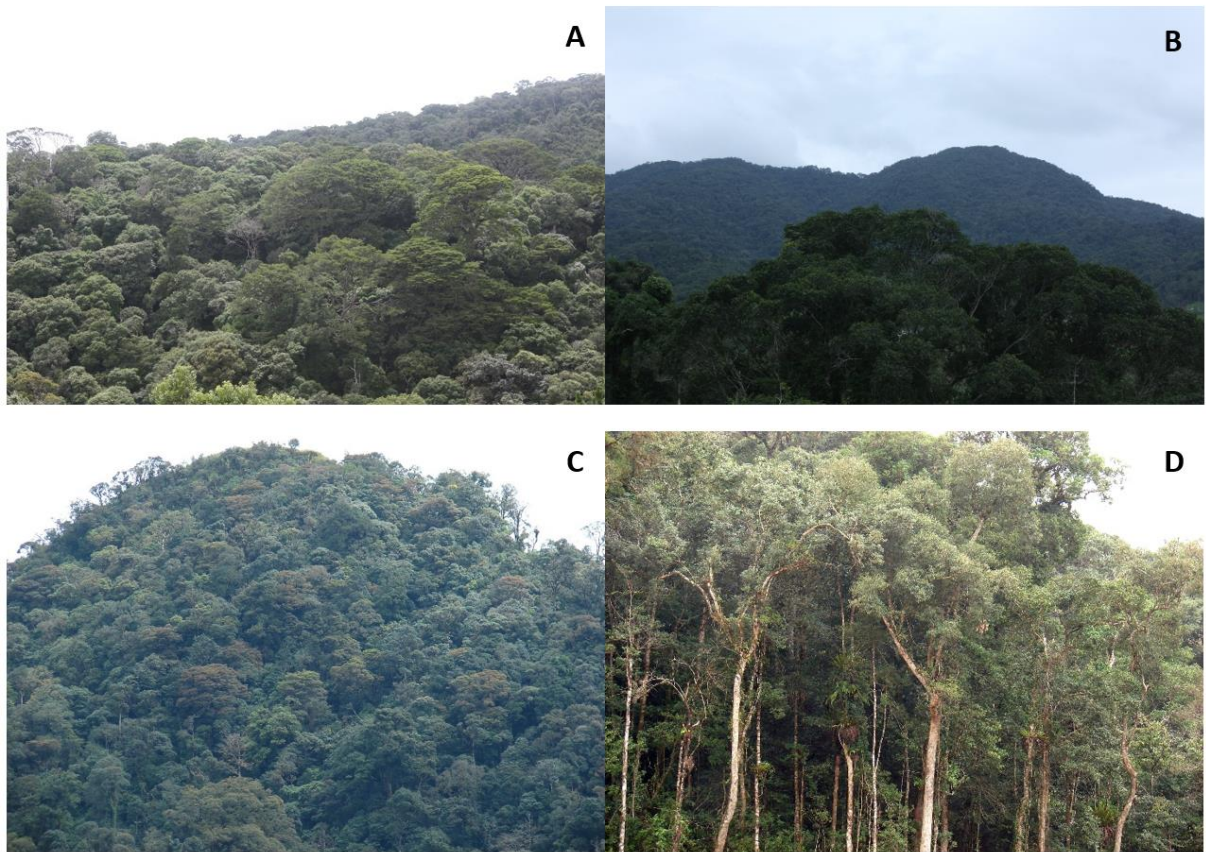
| | F1 | F2 |
|---------------------------------------|--------|--------|
| MK | 0.164 | 0.270 |
| $d_{\text{khí không}}$ | -0.746 | 0.065 |
| $r_{\text{khí không}}$ | -0.975 | 0.091 |
| $d_{\text{khe lỗ khí}}$ | -0.501 | 0.181 |
| $r_{\text{khe lỗ khí}}$ | -0.168 | -0.001 |
| $S_{\text{khe lỗ khí}}/S_{\text{lá}}$ | 3.698 | 0.050 |
| Mức độ xê thù | -0.003 | -0.001 |

6. Tọa độ của các đặc điểm hình thái giải phẫu lá trên biểu đồ RDA

| | F1 | F2 |
|-----|--------|-------|
| MAT | -0.747 | 0.094 |
| MAP | -0.773 | 0.142 |
| SuH | 0.010 | 0.023 |
| Hu | -0.329 | 0.401 |

Phụ lục 31. Kết quả kiểm định hoán vị trong phân tích mức độ tương quan RDA giữa các đặc điểm hình thái giải phẫu quản bào Thạch tùng răng với các nhân tố khí hậu

| | |
|--------------|-------|
| Permutations | 500 |
| Pseudo F | 1.804 |
| p-value | 0.058 |
| alpha | 0.050 |

B. PHỤ LỤC HÌNH ẢNH HIỆN TRƯỜNG

Ảnh 1. Quang cảnh rừng nơi thu mẫu. A. Rừng Hoàng Liên Sơn, B. Rừng Bạch Mã, C. Rừng Ngọc Linh, D. Rừng Bidoup



Ảnh 2. Chuẩn bị thu mẫu



Ảnh 3. Hình ảnh Thạch tùng rừng thuộc các quần thể (A) Hoàng Liên, (B) Bạch Mã, (C) Ngọc Linh và (D) Bidoup



Ảnh 4. Các dạng sống và thu mẫu Thạch tùng răng ở Ngọc Linh



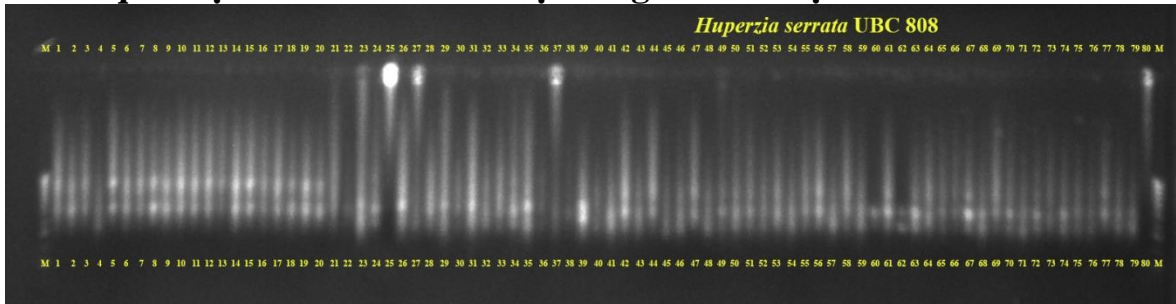
Ảnh 5. Các giai đoạn phát triển của Thạch tùng răng



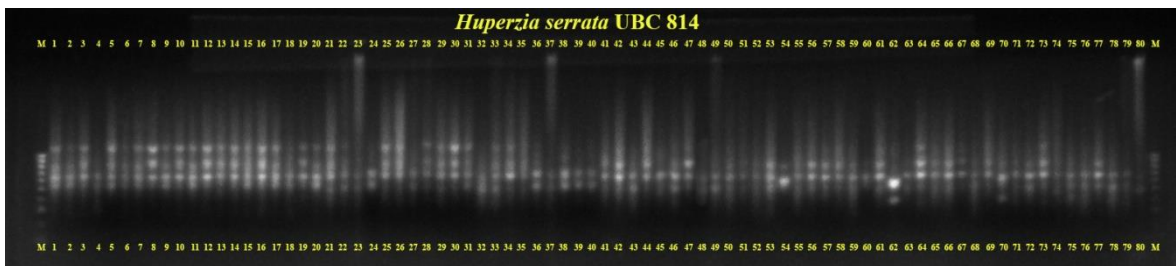
Ảnh 6. Thạch tùng răng ở các độ tuổi khác nhau

C. PHỤ LỤC HÌNH ẢNH KẾT QUẢ ĐIỆN DI DNA

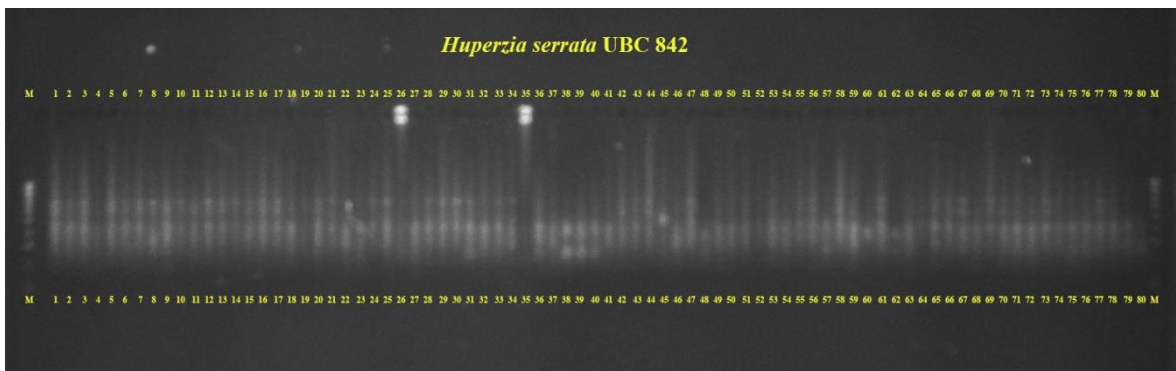
1. Kết quả điện di DNA khuếch đại bằng các chỉ thị ISSR



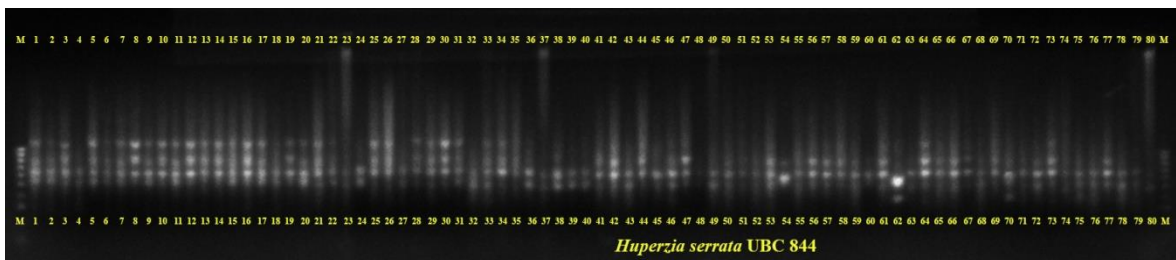
Ảnh 7. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 808



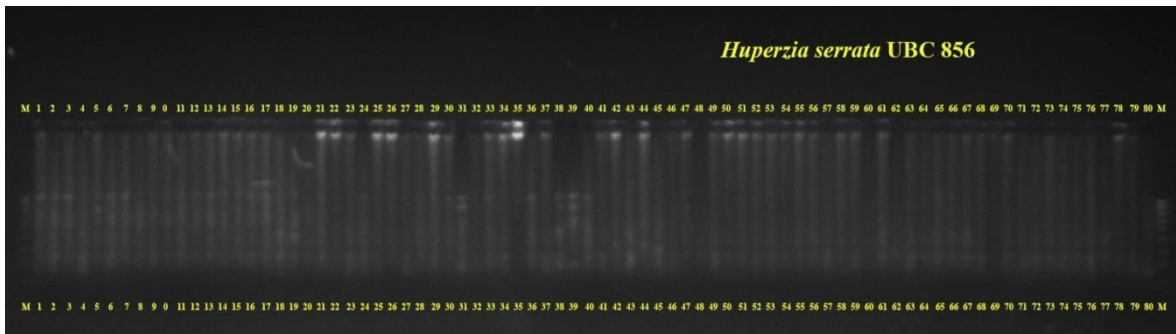
Ảnh 8. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 814



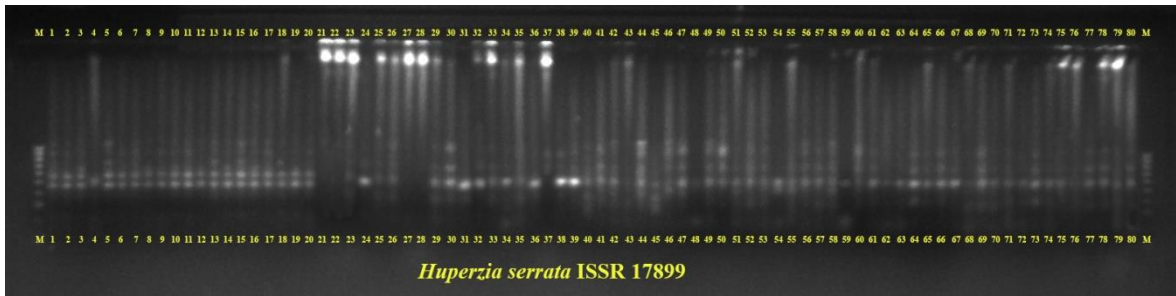
Ảnh 9. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 842



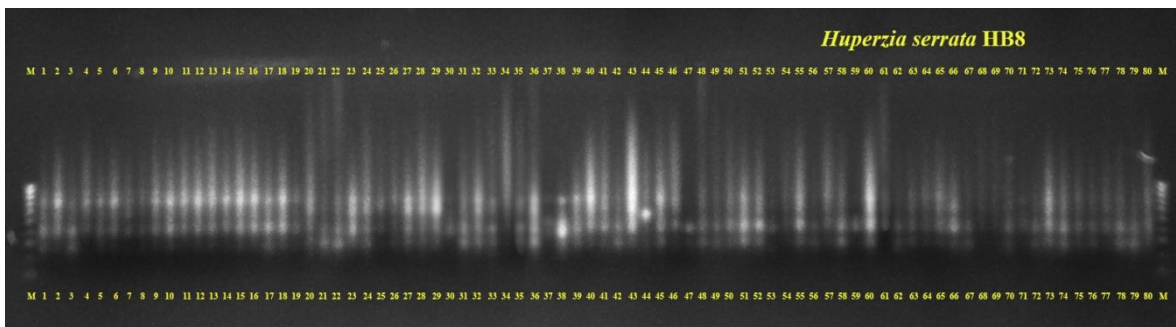
Ảnh 10. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 844



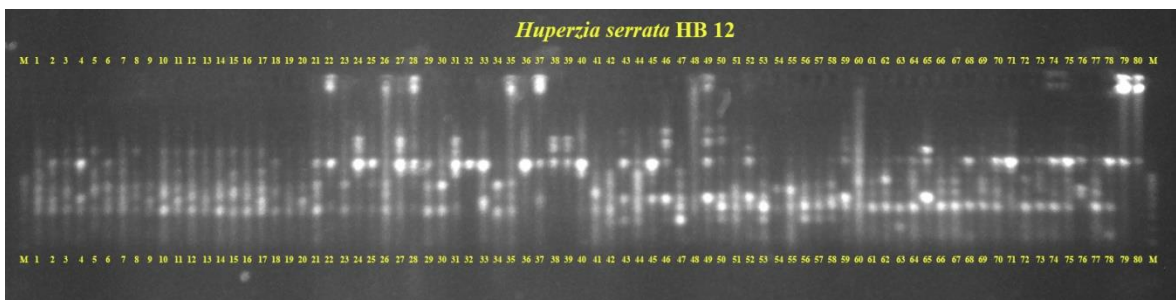
Ảnh 11. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 856



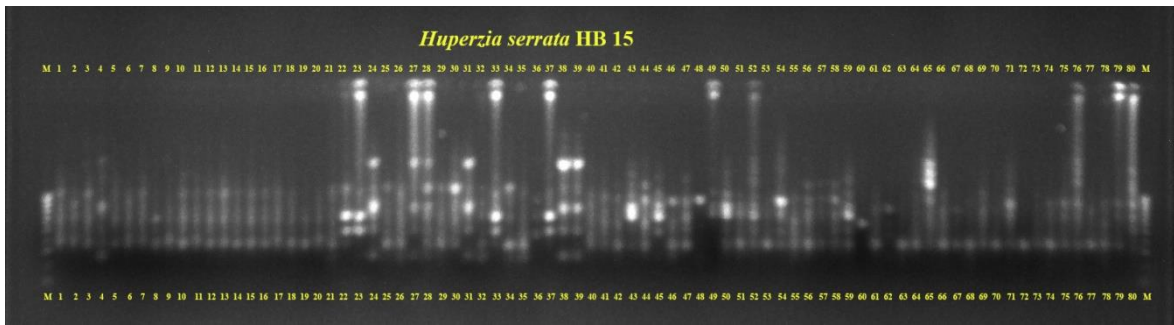
Ảnh 12. Khuếch đại bằng chỉ thị UCB 17899



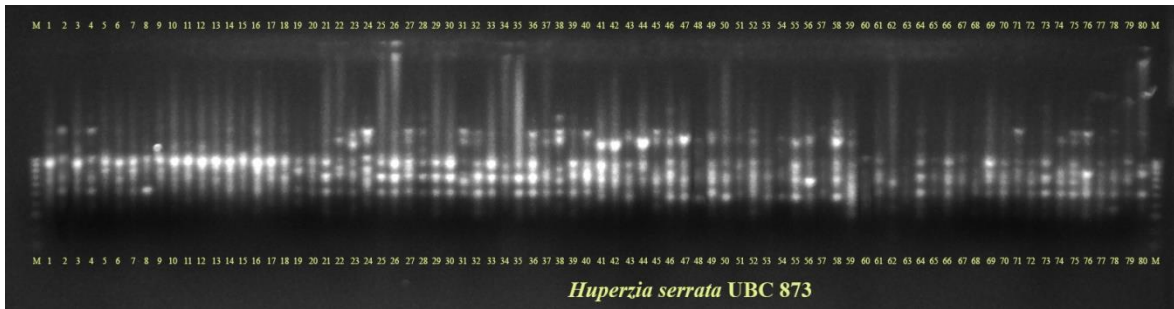
Ảnh 13. Khuếch đại bằng chỉ thị HB8



Ảnh 14. Khuếch đại bằng chỉ thị HB12

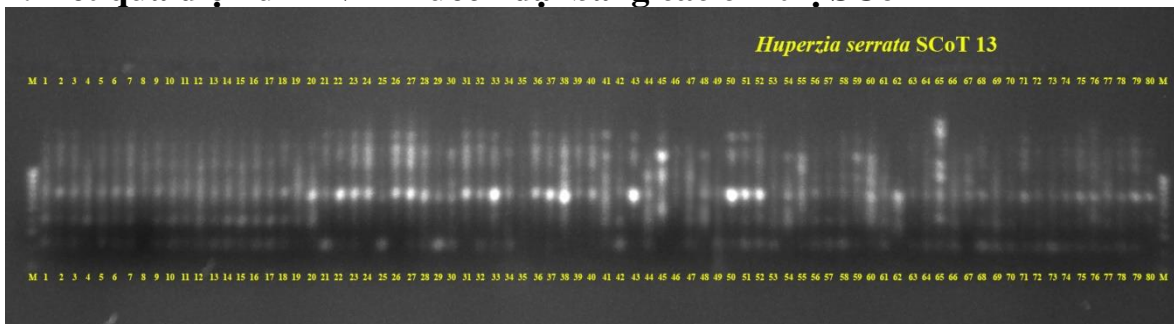


Ảnh 15. Khuếch đại bằng chỉ thị HB15

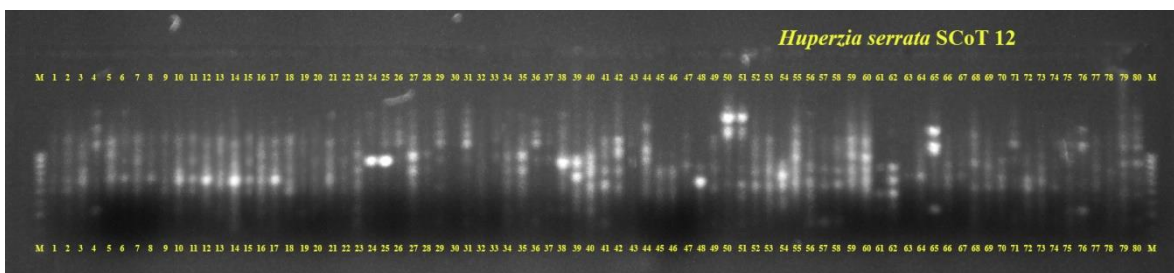


Ảnh 16. Khuếch đại bằng chỉ thị UBC 873

2. Kết quả điện di DNA khuếch đại bằng các chỉ thị SCoT



Ảnh 17. Khuếch đại bằng chỉ thị SCoT 13



Ảnh 18. Khuếch đại bằng chỉ thị SCoT 12

