DOI:10. 11913/PSJ. 2095-0837. 2017. 60894

刘媛, 吕佳, 宋佳, 王玉垚, 王肖静, 杜芳. 基于几何形态测量学的植物鉴定方法[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 894-899 Liu Y, Lü J, Song J, Wang YY, Wang XJ, Du F. Plant species delimitation method based on geometric morphometrics[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 894-899

基于几何形态测量学的植物鉴定方法

刘媛,吕佳,宋佳,王玉垚,王肖静,杜芳*

(北京林业大学林学院,北京 100083)

摘 要:物种鉴定是植物研究中的一个重要环节,尤其对近缘种的鉴定是个难点。野外调查和采样时通常使用直接观察形态特征的方法来鉴定物种,容易产生鉴定误差。本文以同域分布的两个近缘种槲树(Quercus dentata Thunb.)和槲栎(Q. aliena Blume)为研究对象,通过叶片形态研究,探讨几何形态测量学方法,并对该方法的植物物种鉴定能力进行总结。该方法除了具备操作简单和分析准确的优势外,还弥补了传统物种鉴定方法的不足,可显著提高植物物种的鉴定能力。

关键词:形态测量;植物鉴定;标点法;槲树;槲栎 中图分类号:Q944 文献标识码:A 文章编号:2095-0837(2017)06-0894-06

Plant species delimitation method based on geometric morphometrics

Liu Yuan, Lü Jia, Song Jia, Wang Yu-Yao, Wang Xiao-Jing, Du Fang* (*College of Forestry, Beijing Forestry University*, Beijing 100083, China)

Abstract: Species delimitation is an important part of plant research, but difficult for identification of closely related species. In field investigation and sampling, species are usually delimitated by direct observation of morphological characteristics, but often with bias, leading to delimitation errors. Currently, there is no accurate method for plant delimitation. In this paper, we analyzed two sympatrically distributed oak species, *Quercus dentata* Thunb. and *Q. aliena* Blume, using a landmark method, and summarized the species delimitation ability. This method is not only easy but also accurate when compared to the traditional morphologic method. Application of this approach can greatly improve plant species delimitation.

Key words: Morphological; Species delimitation; Landmark method; *Quercus dentata*; *Quercus aliena*

植物物种鉴定尤其是对近缘种的鉴定是植物研 究及保护的第一步,也是生态学、植物学、保护生 物学、种群遗传学、系统进化生物学等学科研究的 基础,植物物种鉴定方法的研究对准确鉴定物种具 有重要意义。 经典植物分类(classical plant taxonomy)^[1], 指依据植物的形态和解剖特征,同时结合地理分布 对植物物种进行鉴定和分类。经典植物分类法通过 植物形态来鉴定物种时,通常使用传统的测量方 法^[2]。传统的测量方法在一定程度上为植物物种

基金项目:国家自然科学基金(41671039);北京市科技新星项目(Z151100000315056)。

收稿日期: 2017-05-02, 退修日期: 2017-06-08。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (Z151100000315056) and Beijing Nova Program (Z151100000315056).

作者简介: 刘媛(1991-), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林生态学(E-mail: liuyuan815@bjfu.edu.cn)。

^{*} 通讯作者(Author for correspondence): 杜芳(1981-), 女, 博士, 副教授, 从事种群遗传学、森林生态学研究(E-mail: dufang325@ bjfu.edu.cn)。

鉴定提供了依据、但仍存在以下不足:(1)测量 数值不具有同源性,不同的叶片形态也可以测量 出相同的线性距离:(2)不能排除不同发育期叶 片大小的影响^[3]; (3)一些叶形特征容易丢失, 不利于得到和分析结果[4]; (4)耗时长、精确度 不够、主观因素大、成本较高。采用几何形态测 量方法可以将叶片的形状和大小两个性状分离^[5], 把叶片的形态特征量化,从而将轮廓特征用数据的 形式呈现出来、其输出结果对于叶片形状的测量、 数据分析及可视化方面都具有高度的有效性, 重复 性好、准确,能更直观地反映出形态变化空间关系 的优点[6]。几何形态测量法可以用来研究两性分 化、异速生长、种群分化、物种进化以及复杂功能 结构的形态集成等问题^[7],常用的方法有两类^[8]: 一类是标点法(landmark methods),另一类是轮 廓法(outline methods)。目前国内采用几何形态 测量方法对植物叶片进行研究的报道较少, 宋佳 等^[9]介绍了几何形态测量学的标志点方法: Huang 等^[10]通过运用几何形态测量方法对中国泽 泻科物种进行了分类:国外的相关报道较早且多, Jensen 等[11,12]利用几何形态测量方法发现了美国 两种栎类的杂交种: Peñaloza-Ramírez 等^[13] 通过 几何形态测量方法也发现了栎属叶片的中间形态. 证明了栎属近缘种间的杂交及回交: Viscosi 等^[14] 同时用分子标记和几何形态测量方法研究了欧洲3 个栎树近缘种的叶形分别受环境和遗传的影响。

壳斗科植物是我国常绿阔叶林和夏绿阔叶林 非常重要的物种^[15],而栎属(*Quercus*)是北半球 分布最广、种类最多的属之一,其主要特征是具 有较强的适应能力和表型可塑性,种间天然杂交 现象普遍^[16],其分类存在争议,研究栎属植物的 分类问题是植物物种鉴定中的难点。因此,我们 以槲树(*Quercus dentata* Thunb.)和槲栎(*Q. aliena* Blume)两个近缘种的叶片形态为例,采用几 何形态测量学中的标点法进行研究,对两个近缘种 从形态上做出区分,以期为栎属分类及其它物种鉴 定提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

根据槲树和槲栎两个近缘物种的分布密度,于 2015年8月对北京雾灵山风景区同域分布的槲树和 槲栎两个种群,即东沟种群(dg,40°39'3016"N、 117°29'6525"E)和大店子种群(dd,40°36'2457"N、 117°21'8584"E)进行采集。其中,东沟种群共采 集 11 棵槲树、20 棵槲栎;大店子种群共采集 20 棵槲树、15 棵槲栎。个体之间至少相隔 10 m。每 个个体采集 5 片完整且成熟的叶片,共采集 330 片,用于几何形态分析。

1.2 实验方法

1.2.1 图像及标志点获取

将采集的叶片及时放入标本夹压平保存,带 回实验室后用高分辨率扫描仪进行扫描。本实验 用 CanoScan 5600 F 扫描仪扫描,分辨率设为 300 dpi。随后根据槲树和槲栎叶片的区分特征, 参考 Viscosi^[17]对 3 种欧洲白栎(*Quercus frainetto* Ten.、*Q. petraea*(Matt.)Liebl、*Q. pubescens* Willd.)的叶型标点位置,分别选取 13 个槲树和 槲栎叶片的标志点(landmark,LM)作为叶片形 态的参照点。叶片标志点位置及其描述详见图 1、 表 1。



Numbers 1–13 represent the leaf landmarks. 图 1 标志点位置 Fig. 1 Landmark configuration

1.2.2 数据获取及分析

通过 Image J 软件^[18] 对叶片的标志点进行标 定,在 Image J 菜单栏中点击 Import,然后在弹 出的菜单中点击 Image sequence 导入扫描后的叶 片图像,进而点击 Image J 菜单栏中的 Plugins, 在弹出的菜单中点击 PointPicker,移动鼠标到叶片

表 1 槲树和槲栎叶片标志点位置描述 Table 1 Description of landmarks in leaves of *Quercus dentata* and *Q. aliena*

标志点 描述 Landmark Description LM1 叶柄起始点 LM2 叶片与叶柄的连接点 LM3 叶片的顶端 LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM7 紧接标志点 6 下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM9 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧向南中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点 11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点		
Landmark Description LM1 叶柄起始点 LM2 叶片与叶柄的连接点 LM3 叶片为叶柄的连接点 LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧风顶端起第一片裂叶端点 LM7 紧接标志点 6 下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	标志点	描述
LM1 叶柄起始点 LM2 叶片与叶柄的连接点 LM3 叶片的顶端 LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM9 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM11 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	Landmark	Description
LM2 叶片与叶柄的连接点 LM3 叶片的顶端 LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧风顶端起第一片裂叶端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从巾柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM11 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM1	叶柄起始点
LM3 叶片的顶端 LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM9 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM11 叶片左侧风顶端起第一片裂叶端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM2	叶片与叶柄的连接点
LM4 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片右侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧高中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM3	叶片的顶端
LM5 叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点 LM6 叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM10 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM4	叶片右侧从顶端起第一个凹陷点
LM6 叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点 LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM10 叶片左侧风顶端起第一片裂叶端点 LM10 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM5	叶片右侧从顶端起第一片裂叶端点
LM7 紧接标志点6下边的凹陷点 LM8 叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点11下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM6	叶片右侧离中脉最宽裂叶的端点
LM8 叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点 LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM7	紧接标志点6下边的凹陷点
LM9 叶片左侧从顶端起第一个凹陷点 LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧冰顶端起第一片裂叶端点 LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM8	叶片右侧从叶柄起第一片裂叶端点
LM10 叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点 LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM9	叶片左侧从顶端起第一个凹陷点
LM11 叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点 LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM10	叶片左侧从顶端起第一片裂叶端点
LM12 紧接标志点 11 下边的凹陷点 LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM11	叶片左侧离中脉最宽裂叶的端点
LM13 叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点	LM12	紧接标志点 11 下边的凹陷点
	LM13	叶片左侧从叶柄起第一片裂叶端点

的标志点位置进行标定,注意要按标志点顺序进行 标定,标定结束后在 Image J 菜单栏中点击文本 图标, 在弹出的菜单中点击 show, 将弹出的数据 复制到新建的 Excel 工作表中。获取所有叶片的标 志点原始数据后,将其整理为 x 和 y 坐标值,保存 为 txt 文本格式。利用 Morpho J 软件^[19]进行后续 所有分析(Viscosi 等^[3]对详细的操作步骤进行了 介绍)。首先,我们对获得的数据进行普氏叠印法 分析 (generalized procrustes analysis, GPA), 该方法通过对坐标数据进行傅里叶转换,将叶片的 坐标数据平移、旋转、缩放、去除非形态变异。该 方法可使所有叶片坐标数据最大限度的重合, 然后 对叶片的形状进行分析;其次,可以在 Morpho J 软件的菜单栏 Preliminaries 中通过 Find outliers 挑 出离群值。对以上进一步处理获得的叶片标志点数 据进行主成分分析(principal component analysis, PCA), 主成分分析通过产生假想成分, 尽可能多 地去解释原有成分的变异因素。利用 PCA 将 13 个 标志点信息降维,找出主要的几个区别两个近缘种 的成分,同时以90%的置信区间将所有叶片形态 进行分类;最后基于薄版样条(thin-plate spline) 的网格变形进行转换网格(transformation grids), 通过此方法可以将叶片的标志点数据进行可视化 操作。

2 结果与分析

2.1 槲树和槲栎叶片的普氏叠印法分析(GPA)

利用 Morpho J 软件对所有槲树和槲栎叶型的

标志点数据进行 GPA 分析,结果显示(图2),去除非形态变异因素后,散点集中分布在叶片 13 个标志点(图2中蓝色标点)周围,使所有叶片最大限度地重合,说明 GPA 分析很好地排除了叶片位置和大小的差异。然后基于 GPA 分析后的标准化数据对叶片的形态数据进行分析。



图 2 槲树和槲栎叶片普氏叠印分析散点图 Fig. 2 Generalized procrustes analysis of the leaf shape of *Q. dentata* and *Q. aliena*

2.2 槲树和槲栎叶片的主成分分析(PCA)

根据标志点信息,对槲树和槲栎叶片进行主成 分分析。首先利用 Morpho J 软件计算每个个体 5 片树叶的平均形态,用来代表每个个体的叶片形 态。主成分分析结果显示,第一主成分(PC1)占 总变量的 36.2%,第二主成分(PC2)占总变量的 16.6%,前两者共占总变量的 52.8%,能够解释槲 树和槲栎叶片的主要差异(图 3)。从 PCA 的散点 图可见,在 Morpho J 软件中设定 90%的置信区间 来区分槲树和槲栎的叶片,在 PC1 轴上可以将大 部分个体区分开,表明槲树和槲栎的叶片形态存在 差异,仅有 3 个个体的叶片形态差异不明显,表明 二者存在形态相似的情况。

2.3 槲树和槲栎叶片的变化网格分析

基于薄版样条的网格变形进行转换网格,将叶 片的标志点信息进行可视化操作。通过 PCA 的结 果可知,图 3 中的槲栎在 PC1 轴-0.15 到 0 的范 围内分布,形态接近图 4:A;图 3 中的槲树在 PC1 轴 0 到 0.15 的范围内分布,形态接近图 4: B。根据网格收缩变化,可以看出槲栎叶形由叶柄 1

12

13

8



dg: 东沟种群; dd: 大店子种群。椭圆形为通过 Morpho J 软件设 定 90%的置信区间绘制而成。

dg: Donggou population; dd: Diadianzi population. The ellipse was drawn from the 90% confidence interval of Morpho J software.



11

12.



Average leaf shape with PC1 axis values of -0.15 (A) and 0.15 (B). Dark blue dots are the corresponding positions to each landmark when the PC1 value is 0. Line ends indicate the position of the landmark when the PC1 values are -0.15 and 0.15. Length of the dark blue line indicates the range of the corresponding landmark. Expansion and contraction of the light blue grid lines represent the trend of leaf morphological changes.



到叶尖的变化趋势是逐渐缩小,而槲树的叶形变化 趋势是由叶柄到叶尖逐渐扩大。另外,图4:A中 的标志点1和2的深蓝色线条指向相反方向,且相 反方向延长,表明槲栎叶柄的长度较长。图4:B 中的标志点1和2的深蓝色线条相连,表明槲树叶 柄的长度较短。图4:A中的标志点 13 和8 的深蓝 色线条与图4:B中的标志点 13 和8 的深蓝色线条 指向相反方向,表明槲栎从叶柄端开始的第一个小 裂叶距离叶柄与叶片相连的点较远,而槲树从叶柄 端开始的第一个小裂叶距离叶柄与叶片相连的点较 近。基于以上分析可知,几何形态测量方法可以去 除叶形大小因素的影响,将槲栎与槲树叶片量化, 能很好地将两个近缘种区分开,并且可以找出两个 种叶形的变化趋势,作为两个近缘种的区分依据。

3 讨论

槲树和槲栎属于近缘种,用传统的线性测量方 法不能排除叶片大小的影响,而且难以量化叶片形 态数据,而几何形态测量方法为近缘种鉴定及类似 问题提供了新的便利条件。本研究运用几何形态测 量的方法将两个近缘种槲树与槲栎的叶型量化,从 而进行有效的鉴定。从变化网格分析得出,槲树和 槲栎叶片形态的主要差异集中于叶缘的变化趋势、 叶柄长度、从叶柄端开始的第一个小裂叶距离叶柄 与叶片相连的点的距离;根据主成分分析可将槲树 和槲栎两个种分开,但是中间存在相交部分,说明 少部分槲树和槲栎的叶片存在形态相似的情况,在 统计学意义上证明槲树和槲栎叶片形态存在中间 型。

几何形态测量方法通过标点法或轮廓法,以数 据和图表的形式直观的阐明叶片形态差异,为植物 近缘种及形态相似物种间的区分提供了较为准确方 便的条件。其中,标点法主要是对标志点进行描述 和分析,数据量较小,数据的获得和处理相对容 易,也可以用来分析物体轮廓,但是由于一些植物 叶片形态简单,叶脉模糊等限制因素使得植物物种 的标志点难以获取;其次不同人对标志点的选取存 在主观因素,而标志点的选取直接与分析结果相 关。在标志点难以寻找的情况下可以通过傅里叶分 析提取物体轮廓形态进行统计分析,然而对外形较 复杂的物体以及部分叶片轮廓缺失的情况仍存在分 析困难。所以,针对不同植物形态应选择适当的方 法来进行几何形态测量研究。

几何形态测量方法为植物近缘种及形态相似物 种间的区分提供了较为准确便利的条件,通过标点 法或轮廓法,以数据和图表的形式直观地阐明叶片 形态差异。因此,几何形态测量方法在植物分类中 的应用可以帮助植物分类学家获得更多有价值的植物形态分类依据。目前国内几何形态测量方法在昆虫^[20]、水生动物^[21]、啮齿类动物骨骼^[22]和医学^[23]中的应用广泛,而在植物中的应用较少,今后应加强几何形态测量方法在植物中的应用。

已有研究表明、叶片形态受环境因素与基因型 的共同作用^[24]。本研究中同域分布的近缘种之间 叶片形态存在相似的情况,譬如重叠部分的叶片形 态差异不显著(图3)。从环境因素方面分析、槲 树和槲栎叶片都具有极强的可塑性, 在相同的环 境因素作用下, 槲树和槲栎叶片形态可能趋向相 似的变化:已有的基因型研究分析表明、槲树与 槲栎间存在基因交流, 推测位于槲树和槲栎叶片 形态之间的个体有可能是槲树和槲栎存在杂交或 基因渐渗所致^[25]。因此,对植物物种鉴定时要综 合两方面的分析相互补充,才能更好地揭示物种 亲缘关系及表型变异的规律^[26]。目前已有一些研 究尝试将形态测量与分子标记方法联合起来对物种 进行鉴定,譬如: Gailing 等^[27]通过线性测量及微 卫星 DNA(simple sequence repeat, SSR)两种方 法来区分北美两个近缘种红栎(Q. rubra L.)和椭 圆果栎(Q. ellipsoidalis E. J.),结果表明遗传数据 可以区分大多数个体,而形态数据未能明确区分: 梁琼等^[28]基于线性测量和 AFLP 遗传数据对 12 个 不同的箭叶淫羊藿(Epimedium sagittatum(Sieb. et Zucc.) Maxim.) 地理居群进行了比较分析,结 果表明箭叶淫羊藿不同居群在形态上差异明显,遗 传多样性与地理分布密切相关,但只有部分形态性 状与遗传多样性有一定的相关性。从研究发展趋势 来看、未来对物种进行鉴定必须同时具备植物遗传 数据与形态数据、即"几何形态测量—DNA 分子标 记"联用,将更有利于对物种进行准确快速地鉴 定、推演物种形成、预测物种分布、同时可以对物 种的扩散和演化机制进行分析,还可以为不同地区 的引种、如何保护和利用植物资源提供科学依据。

参考文献:

- [1] 方伟,刘恩德. 经典植物分类学的发展与 iFlora[J]. 植物分类与资源学报, 2012, 34(6): 532-538.
 Fang W, Liu ED. The development of classical plant taxonomy and iFlora [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2012, 34(6): 532-538.
- [2] Mitteroecker P, Gunz P. Advances in geometric morpho-

metrics[J]. Evol Biol, 2009, 36(2): 235-247.

- [3] Viscosi V, Cardini A. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners[J]. *PloS One*, 2011, 6(10): e25630.
- [4] 白明,杨星科.几何形态测量法在生物形态学研究中的应用
 [J].应用昆虫学报,2007,44(1):143-147.
 Bai M, Yang XK. Application of geometric morphometrics in biological researches[J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007,44(1):143-147.
- [5] Jensen RJ. The conundrum of morphometrics[J]. *Taxon*, 2003, 52(4): 663–671.
- [6] Souza MF, Moreira DAI, Joseph MS. Geometric morphometrics of leaf blade shape in *Montrichardia linifera* (Araceae) populations from the Rio Parnaíba Delta, northeast Brazil[J]. *Bot J Linn Soc*, 2012, 170(4): 554–572.
- [7] 葛德燕,夏霖,吕雪霏,黄乘明,杨奇森,黄建华.几何形态 学方法及其在动物发育与系统进化研究中的应用[J].动物 分类学报,2012,37(2):296-304.
 Ge DY, Xia L, Lü XF, Huang CM, Yang QS, Huang JH. Methods in geometric morphometrics and their applications in ontogenetic and evolutionary biology of animals [J]. Zoological Systematics, 2012, 37(2): 296-304.
- [8] Menoud C, Racine J, Kartaschoff P. Lines, outlines, and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and their hybrid [J]. *Taxon*, 2002, 51(3): 475.
- [9] 宋佳,侯盟,鲁四海,李俊清,杜芳.一种基于标志点的叶片 几何形态分析方法[J]. 兰州大学学报:自然科学版,2015, 51(5):705-710.
 Song J, Hou M, Lu SH, Li JQ, Du F. Geometric morphological analysis of leaves based on landmarks[J]. *Journal* of Lanzhou University: Natural Sciences, 2015, 51(5): 705-710.
- [10] Huang LJ, Liu YC. Understanding diversity in leaf shape of Chinese Sagittaria (Alismataceae) by geometric tools
 [J]. Pak J Bot, 2014, 46(6): 1927–1934.
- [11] Jensen RJ. Detecting shape variation in oak leaf morphology: a comparison of rotational fit methods[J]. Am J Bot, 1990, 78(10): 1279–1293.
- [12] Jensen RJ, Hokanson SC, Isebrands JG, Hancock JF. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae) [J]. *Am J Bot*, 1993, 80(11): 1358–1366.
- [13] Peñaloza-Ramírez JM, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, Caron H, Kremer A, Oyama K. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico [J]. Ann Bot-London, 2010, 105 (3): 389–399.
- [14] Viscosi V, Antonecchia G, Lepais O, Fortini P, Gerber S,

Loy A. Leaf shape and size differentiation in white oaks: assessment of allometric relationships among three sympatric species and their hybrids[J]. *Int J Plant Sci*, 2012, 173(8): 875-884.

- [15] 邱丽氚,柳涛,常虹,吴晓湲.中国壳斗科植物空间多样性格局研究[J].植物科学学报,2017,35(2):234-242.
 Qiu LC, Liu T, Chang H, Wu XY. Study on the spatial diversity patterns of Fagaceae in China[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(2):234-242.
- [16] Kress WJ, Wurdack KJ, Zimmer EA, Weigt LA, Janzen DH. Use of DNA barcodes to identify flowering plants[J]. *PNAS*, 2005, 102(23): 8369–8374.
- [17] Viscosi V. Geometric morphometrics and leaf phenotypic plasticity: assessing fluctuating asymmetry and allometry in European White Oaks (*Quercus*) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2015, 179(2): 335–348.
- [18] Song Y, Deng M, Hipp AL, Li Q. Leaf morphological evidence of natural hybridization between two oak species (*Quercus austrocochinchinensis* and *Q. kerrii*) and its implications for conservation management[J]. *Eur J Forest Res*, 2015, 134(1): 139–151.
- [19] Klingenberg CP. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics [J]. *Mol Ecol Resour*, 2011, 11(2): 353-357.
- [20] 白义,戴董峰,包克瓯,邱安妮,梁仁杰,王海瑞.基于几何 形态测量学的黄蜻翅的雌雄二态性研究[J].应用昆虫学 报,2015,52(2):363-369.
 Bai Y, Dai DF, Bao KO, Qiu AN, Liang RJ, Wang HR. Using geometric morphometrics to quantify the sexual dimorphism of *Pantala flavescens*[J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52(2):363-369.
- [21] 王贺崐元,汤永涛,李国刚,张仁意,冯晨光,童超,刘思嘉,张存芳,田菲,赵凯.高原裸裂尻鱼头部轮廓形状及其变异的几何形态测量分析[J].水生生物学报,2017,41 (1):182-193.

Wang HKY, Tang YT, Li GG, Zhang RY, Feng CG, Tong C, Liu SJ, Zhang CF, Tian F, Zhao K. Geometric morphometrics of the cephalic contour and its morphological

variations among Schizopygopsis stoliczkai (Teleostei: Cyprinidae) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2017, 41 (1): 182-193.

[22] 朱万龙,姜文秀,张浩,王政昆. 横断山区高山姬鼠(Apdoemus chevrieri)头骨几何形态分析[J]. 生物学杂志, 2014, 31(1): 37-40.
Zhu WL, Jiang WX, Zhang H, Wang ZK. Geometric

morphometrics investigation of the skulls in *Apdoemus chevrieri* from Hengduan mountain region [J]. *Journal of Biology*, 2014, 31(1): 37–40.

- [23] 陈红,丁寅,郭涛,张昀. 骨性 II 类错的颅底形态研究[J].
 □腔医学,2006,26(4):298-300.
 Chen H, Ding Y, Guo T, Zhang Y. Cranial base morphology in subjects with class II malocclusion[J]. *Stomatology*, 2006, 26(4):298-300.
- [24] Barkoulas M, Hay A, Kougioumoutzi E, Tsiantise M. A developmental framework for dissected leaf formation in the *Arabidopsis* relative *Cardamine hirsuta* [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(9): 1136–41.
- [25] Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohyama M, Itoh T, Suzuki M, Kanno M, Yokoyama J, Suyama Y, Ohyama M, Itoh T, Suzuki M. Geographical distribution of two haplotypes of chloroplast DNA in four oak species (*Quercus*) in Japan[J]. *J Plant Res*, 2004, 117(4): 311–317.
- [26] Klingenberg CP. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches [J]. Nat Rev Genet, 2010, 11: 623-635.
- [27] Gailing O, Lind J, Lilleskov E. Leaf morphological and genetic differentiation between *Quercus rubra* L. and *Q. ellipsoidalis* E. J. Hill populations in contrasting environments[J]. *Plant Syst Evol*, 2012, 298(8): 1533–1545.
- [28] 梁琼,张燕君,徐艳琴,黄宏文,王瑛.箭叶淫羊藿居群形态
 及遗传多样性比较研究[J].植物科学学报,2013,31(4):
 422-427.

Liang H, Zhang YZ, Xiu YQ, Huang HW, Wang Y. Morphological variations and genetic diversity of *Epimedium* sagittatum populations[J]. *Plant Science Journal*, 2013, 31(4): 422–427.

(责任编辑:张平)