

分类号

密级

UDC



北京林业大学

学术型硕士学位论文

中国白栎组物种的种群遗传学以及叶片形态变异研究

Population Genetics and Leaf Morphological Variation of the White Oaks in China

王静

指导教师 杜芳教授

学院 生态与自然保护学院

学科专业 生态学

研究方向 修复生态学

二〇二五年 六 月 二 日



# 独创性声明

本人声明所呈交的论文是本人在导师指导下独立进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得北京林业大学或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

签 名： 王静 日 期： 2025.06.02

# 关于学位论文使用授权的声明

本人完全了解北京林业大学有关保留、使用学位论文的规定，即：研究生在校攻读学位期间论文工作的知识产权单位属北京林业大学；学校有权保留并向国家有关部门或机构送交论文的纸质版和电子版，允许学位论文被查阅、借阅和复印；学校可以将学位论文的全部或部分内容公开或编入有关数据库进行检索，可以允许采用影印、缩印或其它复制手段保存、汇编学位论文。

签 名： 王静 导师签名： 杜若 日 期： 2025.06.02



## 答 辩 委 员 会 成 员 信 息

姓 名		职 称	工 作 单 位
主 席	李颖	副教授	北京林业大学
委 员	李景文	教授	北京林业大学
	刘艳红	教授	北京林业大学



## 摘要

栎属 (*Quercus* L.) 物种在北半球广泛分布且在森林生态系统中占据重要地位, 中国是栎属物种的多样性中心之一。栎树中的白栎组物种分布广泛, 具有重要的生态和经济价值。本研究对七个中国白栎组物种的种群遗传学、叶片表型性状及其与环境的关系进行了综合分析, 研究结果如下:

(1) 通过 12 对微卫星位点研究了七个中国白栎组物种, 122 个种群的种群遗传学。遗传多样性分析显示大叶栎和云南波罗栎的遗传多样性较低; 遗传结构分析显示广布种 (槲栎、槲树、枹栎和蒙古栎) 之间可以清楚区分开, 而局域种 (白栎、大叶栎和云南波罗栎) 在遗传结构上聚为一体。遗传分化和基因流分析显示云南波罗栎的遗传分化系数最高且种内基因流最小; 槲栎和槲树之间以及白栎、大叶栎和云南波罗栎之间的基因流高。遗传变异主要存在于种群内部, 且局域种的遗传分化水平低于广布种。

(2) 通过九个传统形态学指标进行叶片形态变异系数和可塑性指数分析显示叶柄长、叶重和叶面积的叶片形态变异系数和可塑性较大; 而叶宽、翼宽、叶最宽处到叶基部的距离和裂叶数量较稳定。基于个体水平对七个物种的 5481 片叶片标志点进行几何形态学分析, 典型变量分析和判别分析结果显示三个局域种的种间性状差异小于四个广布种, 最小偏二乘分析 (Two Blocks Partial Least Squares, 2B-PLS) 结果得出叶片结构显著影响叶片大小。

(3) 遗传与环境因子的线性分析结果显示局域种的遗传多样性随纬度和气候因子的变化显著。叶形变异与环境因子的线性分析结果显示叶形态变异受到纬度、海拔、温度和降水的综合影响。广布种的叶长、叶宽、叶面积等性状随纬度增加而增加, 随海拔升高而降低; 局域种则表现相反。叶片几何形态学变异受气候变化影响显著。

本研究通过对中国白栎组物种的种群遗传学与叶形态变异的研究, 揭示了广布种和局域种在其各自的分布范围内的遗传和叶形变异模式, 不仅为白栎组物种的保护和管理提供理论依据, 并为未来相关研究提供重要参考。

**关键词:** 白栎组, 核微卫星, 种群遗传学, 叶形态变异

Population Genetics and Leaf Morphological Variation of the White  
Oaks in China

Master Candidate Jing Wang

(Ecology)

Directed by Prof. Dr. Fang Du

Abstract

*Quercus* species are widely distributed in the northern hemisphere and occupy an important position in forest ecosystems, and white oaks are widely distributed and have important ecological and economic value in China. In this study, the population genetics, leaf shape variation and their relationship with the environment of seven white oaks were comprehensively analyzed. The main results were as follows:

(1) 122 populations of seven species of white oaks in China were analyzed by 12 pairs of microsatellite loci, and the results showed that *Quercus griffithii* and *Quercus yunnanensis* with low genetic diversity. The genetic structure analysis showed that There is a clear distinction among the four widely distributed species (*Quercus aliena*, *Quercus dentata*, *Quercus serrata* and *Quercus mongolica*), while the genetic structure of three endemic species (*Quercus fabri*, *Q. griffithii* and *Q. yunnanensis*) was clustered into one. Genetic differentiation and gene flow analysis showed that the genetic differentiation coefficient and gene flow was smallest in *Q. yunnanensis*, and the gene flow was higher between *Q. aliena* and *Q. dentata*, and between *Q. fabri*, *Q. griffithii* and *Q. yunnanensis*. Genetic variation mainly existed within the population, and the genetic differentiation level of the three endemic species was lower than that of the four widely distributed species.

(2) The coefficient of variation and plasticity index with leaf shape of nine traditional morphological indexes of seven species were analyzed. The coefficient of morphological variation and plasticity index of petiole Length, Leaf Weight and Leaf Area were larger, while Leaf Width, Sinus Width, Length of the lamina base to the widest part and Lobes were relatively stable. The geometric morphological analysis (GMS) based on individuals level showed that the leaf shape interspecific differences of the three endemic species were smaller than four widely distributed species, and the

results of Two Blocks Partial Least Squares (2B-PLS) showed that leaf structure significantly affected leaf size.

(3) The results of the linear analysis of leaf shape variation and environmental factors showed that leaf morphological variation were comprehensively affected by latitude, altitude, temperature and precipitation. The leaf traits such as leaf length, leaf width and leaf area of widely distributed species increased with the increase of latitude and decreased with the increase of altitude, however, the endemic species behave the opposite; The geometric morphological variation of leaves is significantly affected by climate change.

This study, by investigating the population genetics and leaf shape variation of the Chinese white oaks, reveals the genetic and leaf shape variation patterns of widespread and endemic species within their respective distribution ranges. It not only provides a theoretical basis for the conservation and management of the white oaks but also offers important references for future related research.

**Keywords:** white oaks, nSSR, population genetics, leaf morphological variation

## 目录

1 引言 .....	1
1.1 种群遗传学.....	1
1.2 植物叶片形态.....	1
1.2.1 叶片传统形态.....	1
1.2.2 植物叶片几何形态学.....	2
1.3 栎属物种的研究现状.....	3
1.3.1 栎属物种的重要性.....	3
1.3.2 栎属物种的种群遗传学研究进展.....	3
1.3.3 栎属物种的叶片形态学研究进展.....	4
1.3.4 中国白栎组物种的形态学特性及其分布.....	5
1.3.5 中国白栎组物种种群遗传学与叶片形态学研究.....	6
1.4 本文的研究内容、研究目的与意义.....	7
1.4.1 研究内容.....	7
1.4.2 研究目的与意义.....	7
2 材料与方法 .....	9
2.1 样品采集.....	9
2.2 种群遗传.....	10
2.2.1 植物基因组 DNA 的提取 .....	10
2.2.2 植物基因组 DNA 质量检测 .....	10
2.2.3 微卫星扩增.....	11
2.2.4 原始数据处理.....	12
2.3 种群遗传学分析.....	13
2.3.1 遗传多样性分析.....	13
2.3.2 遗传分化分析.....	13
2.3.3 遗传结构分析.....	13
2.3.4 基因流分析.....	13
2.4 叶片表型性状变异.....	14
2.4.1 叶形数据获取.....	14
2.4.2 传统形态学数据分析.....	15
2.4.3 几何形态学分析.....	15
2.5 遗传、叶型和环境之间的关系.....	16
2.5.1 气候因子的提取.....	16

2.5.2 遗传、叶型和环境数据的处理和分析.....	17
3 研究结果 .....	19
3.1 白栎组物种的种群遗传学分析.....	19
3.1.1 遗传多样性.....	19
3.1.2 遗传分化.....	19
3.1.3 物种间基因流.....	22
3.2 白栎组物种的叶片表型性状变异.....	24
3.2.1 传统形态学分析.....	24
3.2.2 几何形态学分析的结果.....	26
3.3 遗传、叶型和环境之间的相关性分析.....	31
3.3.1 叶型与遗传.....	31
3.3.2 遗传多样性对环境的响应.....	31
3.3.3 环境对叶片表型性状的影响.....	32
4 讨论 .....	34
4.1 中国白栎组物种的种群遗传学.....	34
4.1.1 遗传多样性.....	34
4.1.2 遗传结构和遗传分化.....	34
4.2 叶片表型性状分析以及物种判定.....	35
4.2.1 传统形态学的表型变异与可塑性分析.....	35
4.2.2 几何形态学的形态分化以及物种判定.....	35
4.3 遗传、叶形和环境之间的关系.....	36
4.3.1 环境变化对种群遗传多样性的影响.....	36
4.3.2 叶型和遗传之间的关系以及对环境变化的响应.....	36
5 结论与展望 .....	38
5.1 结论 .....	36
5.2 展望 .....	36
参考文献 .....	40
附录 .....	40
个人简介 .....	51
导师简介 .....	53
获得成果目录清单 .....	55
致谢 .....	57



# 1 引言

## 1.1 种群遗传学

种群遗传学是一门研究种群遗传结构和动态变化的学科,通过数学和统计学方法来分析种群中基因频率和基因型频率的分布特点、变化规律以及影响这些变化的因素<sup>[1, 2]</sup>。其中遗传多样性和遗传结构是种群遗传学研究中最重要两个指标。遗传多样性反映了生物进化的潜力<sup>[3, 4]</sup>,物种的遗传多样性水平在一定程度上可以表现物种适应环境变化的能力<sup>[5-7]</sup>。物种的遗传多样性受到繁殖方式、自然选择、遗传漂变、基因突变以及基因流等多种因素的共同作用<sup>[8]</sup>。全球变化因素,包括气候变化、生境破碎化和人为干扰等,不仅可能影响特定区域内的物种多样性,还可能影响群落内物种的遗传多样性。遗传多样性的减少可能会降低其适应能力<sup>[10]</sup>,进而增加物种局域灭绝的风险。通过研究遗传多样性,可以揭示影响其多样性的潜在机制以及驱动种群结构变化的因素,从而更好地理解物种的进化过程。常用的遗传多样性指标包括等位基因数目、多态信息含量、杂合度以及 Shannon's 遗传多样性指数等,这些指标常用于评估遗传多样性水平<sup>[9]</sup>。一般来说,多态信息含量越高、等位基因数目越多、杂合度越大、Shannon's 遗传多样性指数越高,表明种群或物种的遗传多样性越丰富。

种群遗传结构描述的是遗传变异的数量及其在种群内部或不同种群之间的分布情况,一般使用遗传分化系数  $F_{ST}$  来衡量物种的遗传结构,能够反映不同物种或者种群之间的遗传分化程度。 $F_{ST}$  的取值范围在 0 到 1 之间,其中 1 表示等位基因在物种或者种群间完全分化,0 表示群体间无分化。种群遗传结构受多种因素影响,如利用种子和花粉传播的基因流、自然选择等<sup>[11]</sup>。基因流一定程度上能够增加种群内的遗传变异,减轻种群的近交衰退,提高种群的适应性和稳定性<sup>[12]</sup>。而基因流屏障会增加物种的遗传分化系数,导致种群结构更加显著。例如,当种群的遗传漂变的时间不充足时,基因流通过基因重组来抑制种群遗传分化,从而提高种群适应性和稳定性<sup>[13]</sup>。另一方面,对于地理分布范围有限,即存在地理隔离(Isolation by distance, IBD)的物种而言,随着种群距离的增加,基因交流的机会减少,导致种群适应不同的环境而产生不同的基因频率,增加遗传漂变,促进了种群遗传分化。研究表明自然地理障碍(如山脉、河流)以及人类活动(如道路和桥梁建设)均会导致栖息地破碎化,进而减少种群间的基因流和遗传多样性,最终影响种群的遗传结构和动态<sup>[14]</sup>。

## 1.2 植物叶片形态

### 1.2.1 叶片传统形态

表型性状是遗传变异以及遗传与环境共同作用的结果<sup>[15]</sup>,表型性状变异受遗传与环境因素共同影响<sup>[16-18]</sup>。

早期研究发现,环境差异会导致表型多样性,在不同的区域尺度上,植物叶片表型会因环境变化而在不同程度上产生差异<sup>[19]</sup>一个物种的表型变异越丰富,表明它对环境的适应性就越强<sup>[20]</sup>。研究植物叶片形态变异有助于阐明物种的稳定性和进化潜力<sup>[21]</sup>。Li 等人在对濒危植物四数木 (*Tetracentron sinense* Oliv.) 叶片表型性状变异及其与地理和气候因素的关系的研究时发现,四数木叶片表型特征在种群间差异显著且与地理气候因素密切相关,种群间变异系数高于种群内,表明变异主要发生在种群间<sup>[22]</sup>。中国鹅耳枥 (*Carpinus turczaninovii* Hance) 叶片表型性状特征在种群间和种群内均存在显著变异,叶片表型性状变异与气候地理因素密切相关<sup>[23]</sup>。同一物种的叶片表型性状变异主要受以下三个因素影响:种群内部的遗传多样性、叶片表型性状对生长环境的可塑性反应以及不同种群间叶片表型可塑性反应的差异<sup>[24]</sup>。

叶片表型性状特征往往具有较强的可塑性,其变化会直接作用于植物的生理生化过程,进而影响植物获取和利用资源的效率<sup>[25]</sup>。可塑性是生物体通过改变其形态和生理机能以响应不同的环境条件来调整其性能的能力<sup>[26]</sup>,而植物叶片表型性状的可塑性是指它们响应环境差异而塑造叶片表型的能力<sup>[27]</sup>是叶片表型适应的进化结果<sup>[28]</sup>,也是植物适应环境变化的关键机制。研究发现比叶面积 (Specific Leaf Area, SLA) 与植物在生物量分配、和生理学方面的表型性状可塑性呈正相关,但不同功能组间存在差异<sup>[29]</sup>。例如珙桐 (*Davidia involucrata* Baillon) 叶片通过改变形状和大小来适应环境<sup>[30]</sup>;地中海灌木群落中三种常绿物种 (*Quercus ilex*、*Phillyrea latifolia* 和 *Pistacia lentiscus*) 中 *Quercus ilex* 表现出最高的叶型可塑性,可能与其更广泛的生态分布有关,这种高可塑性使其能够更好地适应环境变化<sup>[31]</sup>。

近年来,受全球气候变化的影响,植物叶片性状对环境的响应逐渐成为研究热点。相关研究指出,温度、降水、经纬度、海拔、土壤类型以及光照强度等众多因素对叶片形态产生了显著的影响<sup>[32]</sup>。例如:杜仲叶片的大小会随着海拔的升高而减小<sup>[33]</sup>;麻栎叶片表型性状受海拔、纬度以及气候因子(温度、降水量等)的综合作用影响<sup>[34]</sup>;长白山阔叶木本植物随着温度降低,植物叶片会逐渐变长<sup>[35]</sup>。

### 1.2.2 植物叶片几何形态学

在过去的十几年中,几何形态测量技术 (Geometric Morphometrics, GMM) 逐渐受到关注<sup>[36,37]</sup>。与传统形态学测量方法不同,GMM 可以根据一组形态标志(这些标志是位于研究对象上的点的笛卡尔坐标)来分别分析一组物体的大小和形状变化<sup>[38-40]</sup>。这个技术通过分析解剖标志和其中的点集的相对位置来量化叶子的大小和形状,并且与其他形态特征有很强的关系<sup>[41]</sup>。具体而言,通过 Procrustes 叠加去除大小、位置和方向等非形状的变化,从而比较不同的形状变化<sup>[42]</sup>。之后,利用叠加标志的形状坐标,可以对形状进行多变量分析,以探索各种生物学问题<sup>[39,43]</sup>,例如采用几何形态学方法分析植物叶片形态,能够有效揭示不同属、种之间的差异,进而有助于探索物

种变异并实现物种鉴定。

在几何形态学方法的应用过程中，标志点法因其普遍性、高效性以及精确性而成为主要的测量手段<sup>[44]</sup>。Eric 以枫叶翅果 (*Acer campestre*) 为研究对象，对比了形态计量学、线性形态计量学以及基于界标的几何形态计量学的优劣，结果表明形态上的同源点是区分不同个体的最佳选择<sup>[45]</sup>。庞丁玮等人借助几何形态测量技术对“冀洪 1 号”黑枣 (*Diospyros lotus*) 与普通黑枣的叶形差异进行了分析表明：两个物种的叶形性状存在较大的种间差异，“冀洪 1 号”黑枣的叶片较大，但其变异幅度较小<sup>[46]</sup>。曾卫东运用几何形态测量技术构建了星果草属 (*Asteropyrum*) 两个物种的鉴定体系<sup>[47]</sup>。

## 1.3 栎属物种的研究现状

### 1.3.1 栎属物种的重要性

栎属 (*Quercus* L.) 物种是森林生态系统的重要组成部分，大约包含 430-435 个不同的种<sup>[48, 49]</sup>。Denk 等人提出栎属 *Quercus* 和 *Cerris* 两个亚属。其中 *Quercus* 亚属包含 5 个组：*Ponticae* 组、*Virentes* 组、*Protobalanus* 组、*Quercus* 组和 *Lobatae* 组；而 *Cerris* 亚属包含 3 个组：*Cerris* 组、*Ilex* 组和 *Cyclobalanopsis* 组<sup>[2]</sup>。*Quercus* 亚属广泛分布在北半球，是北半球温带森林中的生态优势物种，包括温带落叶林、云雾林、热带山地森林和地中海植被<sup>[50]</sup>。他们为其他物种提供了栖息地和食物资源，影响着生态系统的结构和功能<sup>[51, 52]</sup>。

### 1.3.2 栎属物种的种群遗传学研究进展

栎属物种进化历史复杂<sup>[53]</sup>，在国外的研究开展得较早，以欧美地区最为突出。Hipp 等人研究发现虽然栎属物种之间存在广泛的杂交，而且局部基因流和生态独立性维持了物种的遗传一致性，但在广泛地理和生态范围内仍保持独立进化<sup>[54]</sup>。随后探索美洲栎属物种的多样化、适应性、群落组装以及生态进化整合，发现栎属植物作为模式种在生态学和进化生物学研究中的重要性。研究表明美洲栎属植物起源于北美洲温带，扩散至墨西哥和中美洲，白栎组和红栎组物种在墨西哥表现出更高的物种分化速率，山区环境中的生态异质性高快速物种分化，导致较高的多样性，生态位快速进化与物种多样性增加同步发生<sup>[52]</sup>。在研究北美东部白栎组物种时揭示了物种在基因组水平上的遗传一致性和物种界限，尽管白栎组物种之间存在广泛的基因流和杂交现象，但研究发现它们在基因组的某些区域仍然保持了遗传上的独特性和物种间的分化<sup>[55]</sup>。

欧洲对栎属物种的研究主要集中在叶绿体 DNA (cpDNA)，Petit 研究涉及了欧洲白栎组的 8 个物种 (2613 个种群)，揭示了显著的系统发育地理结构，这种结构在物种间是相对独立的，尽管存在广泛的基因流，但物种在 cpDNA 多样性的分布上存在差异，这可能与它们的生态和生活史属性有关<sup>[56]</sup>。随后又对法国境内四种栎树的叶

绿体 DNA 变异及变异和森林破碎化对遗传多样性的影响进行研究,发现 11 个 cpDNA 单倍型存在显著的地理分布差异。尽管存在广泛的基因流,不同物种在共生时的 cpDNA 多样性分布仍存在差异,这与它们的生态需求和杂交能力有关,同时森林破碎化对 cpDNA 多样性的影响小但显著<sup>[57]</sup>。在瑞士瓦莱地区,环境因素显著影响欧洲白栎组物种无梗花栎 (*Quercus petraea* (Matt.) LieBlume) 和柔毛栎 (*Quercus pubescens* Willd.) 的分类组成和遗传混合水平,其中海拔和土壤 pH 值是关键因素,地形位置指数的变异促进遗传混合<sup>[58]</sup>。欧洲白栎物种间存在广泛的杂交和基因流,导致核基因组和质体基因组中基因共享。通过对斯洛伐克的三种白栎物种夏栎 (*Quercus robur* L.)、无梗花栎和柔毛栎进行叶片形态测量、基于核基因组的微卫星标记 (nuclear Simple Sequence Repeats, nSSR) 和扩增片段长度多态性 (Amplified Fragment Length Polymorphism, AFLP) 标记评估遗传分化和基因交流<sup>[59]</sup>。

近年来,亚洲栎属的研究逐渐增加,尽管与欧洲和北美相比,相关研究仍相对较少。在东亚,栎属物种的遗传学和叶片形态研究近年来逐渐受到关注。日本和韩国的研究者们通过 nSSR 标记和形态学分析,揭示了东亚栎属物种的遗传多样性和适应性进化。例如, Aizawa 等人通过核微卫星、cpDNA 和叶片形态分析揭示了日本本州蒙古栎亚种的起源<sup>[60]</sup>。之后 Nagamitsu 等人发现日本北海道沿海地区的蒙古栎变种 (*Quercus mongolica* var. *crispula*) 生态型中存在槲树 (*Quercus dentata* Thunb.) 的遗传混合<sup>[61]</sup>。在日本北部沿海,基于全基因组分析和表型观察,日本槲树向内陆蒙古栎变种的沿海生态型发生了基因渐渗,这种渐渗可能促进了蒙古栎变种对沿海环境的适应<sup>[62]</sup>。韩国对 3 个槲树种群的空间遗传结构分析,发现种群内个体分布和遗传结构差异<sup>[63]</sup>,通过核微卫星标记分析了韩国栓皮栎 (*Quercus variabilis* Blume) 的 20 个种群<sup>[64]</sup>发现其遗传多样性处于中等水平,种群间遗传分化极低且未形成明显遗传聚类,表明其遗传特征可能受多种动态因素影响<sup>[65]</sup>。

### 1.3.3 栎属物种的叶片形态学研究进展

栎属物种的叶片形态的变异也被广泛研究,科学家特别关注叶片大小和形状与环境的适应性关系。在传统形态学方面的研究 Kusi 等人研究量化了三种栎属物种的叶片性状可塑性,发现外叶比内冠叶子更小、更裂、更密集,叶面积和单位面积叶质量的可塑性取决于分枝位置,而裂片可塑性不受此影响,表明树木可通过改变叶片形状适应树冠内的小气候,个体植物可通过营养器官的改造来应对环境压力<sup>[66]</sup>。

科学家通过遗传和形态测量相结合的方法,对意大利中部混交林中三个白栎组物种匈牙利栎 (*Quercus frainetto* Ten.)、无梗花栎和柔毛栎的叶形和大小进行研究,发现叶片异速生长在物种分化和杂交中起重要作用<sup>[67]</sup>;揭示了叶片异速生长和发育不稳定性在适应环境和进化中的作用,强调了几何形态测量方法在研究叶片不对称性和异速生长模式中的重要性<sup>[68]</sup>。Aissi 等人基于几何形态测量学对地中海区域的阿尔及

利亚的两种栎树 (*Quercus canariensis* 和 *Quercus faginea*) 进行研究, 以评估这两个物种之间的叶片形状的变异, 寻找两种物种之间的形态学差异以及中间形态。并发现叶片形状的变异主要与叶片大小有关, 叶片的变化趋势可能是由于环境和气候因素的影响<sup>[69]</sup>。而美洲对于栎属物种的叶型研究相对较少, 例如研究叶片形状与叶柄机械性能之间的关系, 以及这些特性如何帮助植物在风力等自然条件下生存和优化光合作用<sup>[70]</sup>。近几年亚洲关于栎属物种叶型的研究已经逐渐增多, 其中 Tamaki 等人探究了两种栎树 (*Quercus crispula* varieties—*crispul* and *mongolicoides*) 在其接触区的叶片形态变异主要由环境压力 (海拔梯度) 而非持续的杂交所影响<sup>[71]</sup>。Nagamitsu 等人探讨日本北海道沿海地区的蒙古栎变种 (*Quercus mongolica* var. *crispula*) 和槲树 (*Quercus dentata* Thunb.) 之间的遗传混合和沿海环境压力对这两个物种的叶片和枝条性状的影响<sup>[62]</sup>。

### 1.3.4 中国白栎组物种的形态学特性及其分布

中国白栎组共有 7 个物种<sup>[55, 72]</sup>, 分别是:

(1) 白栎 (*Quercus fabri* Hance) 的叶片呈倒卵形或倒卵状椭圆形, 长 7-15 厘米, 叶基部窄楔形或窄圆, 锯齿波状或粗钝, 侧脉 8-12 对, 叶柄长 3-5 毫米; 主要分布在四川东部, 以及雪峰山、南岭以北、武夷山脉以东地区<sup>[73]</sup>。

(2) 槲栎 (*Quercus aliena* Blume) 的叶片呈椭圆状倒卵形或倒卵形, 长 10-20(-30)厘米, 叶基部宽楔形或近圆, 具波状钝齿, 侧脉 10-15 对, 叶柄长 1-1.3 厘米; 广泛分布在中国秦岭以南、南岭与武夷山脉以及中国陕西南部、湖北西部地区以北的地区, 在日本中南部、韩国南部也有分布<sup>[73]</sup>。

(3) 槲树 (*Quercus dentata* Thunberg) 的叶片呈倒卵形或长倒卵形, 长 10-30 厘米, 宽 6-20 厘米, 叶基部耳形, 叶缘波状裂片或粗锯齿, 侧脉每边 4-10 条, 叶柄长 2-5 毫米; 广泛分布在中国陕西及山西以南、河南以北、河北东南还有朝鲜西南、韩国以及日本中部地带, 在西南地区的喜马拉雅山脉南麓、横断山以东、秦岭山脉、朝鲜中部、山东省等地区也有分布<sup>[73]</sup>。

(4) 枹栎 (*Quercus serrata* Murray) 的叶片呈倒卵形或倒卵状椭圆形, 长 7-14 厘米, 叶基部宽楔形, 具腺齿, 侧脉 7-12 对, 叶柄长 1-3 厘米; 广泛分布在中国巫山山脉、秦岭以南、浙江及安徽西南部地区, 在日本西南部也有分布<sup>[73]</sup>。

(5) 蒙古栎 (*Quercus mongolica* Fischer ex Ledebour) 的叶片呈倒卵形或倒卵状长椭圆形, 长 7-19 厘米, 叶基部楔圆或耳状, 粗钝齿 7-10 对, 侧脉 7-11 对; 叶柄长 2-8 毫米; 在以中国大兴安岭及松花江以南、阴山山脉以南的大部分地区均有分布, 并在武夷山东部、大巴山、巫山四川横断山脉等地区以及日本中北部、日本海沿岸地区也有着一定的分布<sup>[73]</sup>。

(6) 大叶栎 (*Quercus griffithii* J. D. Hooker & Thomson ex Miquel) 叶片呈革质,

倒卵形或倒卵状椭圆形，长 10-20(30)厘米，宽 4 厘米，叶基部窄圆或宽楔形，具粗齿，侧脉 12-18 对，叶柄长 0.5-1 厘米；大叶栎主要分布在中国西南地区，并在喜马拉雅山及横断山脉附近，如中国云南、西藏等地有着一定的分布<sup>[73]</sup>。

(7) 云南波罗栎 (*Quercus yunnanensis* Franchet) 的叶片呈倒卵形或宽倒卵形，长 12-25 厘米，宽 6-20 厘米，叶基部楔形，具 8-10 对粗圆齿，侧脉 8-13 对，叶柄长 5-8 毫米，其分布区域集中在横断山脉以东、云贵高原以西，分布区面积较小<sup>[73]</sup>。

### 1.3.5 中国白栎组物种种群遗传学与叶片形态学研究

中国作为栎属物种的多样性中心之一，特别是白栎组物种在中国分布广泛，具有重要的生态和经济价值。然而，与北美和欧洲相比，中国白栎组的种群遗传学和叶片形态研究相对滞后。而且种群遗传学的研究主要集中在遗传多样性和基因流模式上。例如，Li 利用 17 个核微卫星标记探讨中国亚热带地区四种栎树（麻栎 (*Quercus acutissima* Carruth.)、栓皮栎、白栎和枹栎）之间的杂交和基因流，以及其对物种遗传多样性和进化的影响发现四种栎树具有较高的遗传多样性，遗传变异主要发生在种群内部，它们之间存在广泛的杂交现象，基因流强度较高，存在频繁的基因交流<sup>[74]</sup>。Pei 等人使用 SSR 标记研究北京地区四种落叶栎树（蒙古栎、槲栎、槲栎和栓皮栎）的遗传变异和基因流现象，研究表明 SSR 标记在 400 个橡树个体样本中表现出高多态性，栓皮栎杂合度最低且不同地区种群间存在遗传分化，并且其他三种橡树的遗传距离较远，而其他三个物种之间存在更频繁的基因渗透，遗传关系也更为密切<sup>[75]</sup>。其中白栎物种的研究较多，例如，Xiong 等人利用基因分型测序 (Genotyping-by-Sequencing, GBS) 技术研究中国白栎的遗传多样性和种群结构以及不同种群之间的关系，其遗传结构和系统发育分析显示可以分为两大组，主要受地理隔离的影响，东部沿海地区基因向内陆流动明显，种群内遗传变异大于种群间，其遗传多样性水平较低<sup>[76]</sup>。同一年，Chen 等人通过分子数据和生态位模型 (ENM) 揭示中国亚热带地区特有白栎进化历史以及对过去地理和气候变化的响应，表明白栎的 cpDNA 单倍型和 ITS 核糖型数量丰富，具有较高的遗传多样性，并且 cpDNA 单倍型分为三个地理群组，有效种群大小在冰期-间冰期期间呈现先收缩后扩张趋势<sup>[77]</sup>。基于分子数据和生态位模型分析白栎物种的种群的遗传结构和种群历史，发现白栎的遗传多样性和种群结构受到历史气候事件（如青藏高原隆起）和生态因素的共同影响，种群的初始分化可能由地理隔离驱动，而后续的生态适应进一步加剧了种群间的分化<sup>[78]</sup>。在中国亚热带区域的物种研究中，目前主要集中在对单个物种的谱系地理学分析，而缺乏对多个近缘物种的对比研究，这使得难以揭示基因渐渗对谱系分化的影响。中国北方分布白栎组物种种群遗传学研究有：Guo 等人基于 19 个微卫星分子标记研究辽东栎 (*Quercu liaotungensis*) 种群的遗传多样性和遗传结构分析发现，其存在较高的遗传多样性与较低的遗传分化，并且基因流动频繁，遗传结构将种群分为 3 个亚群，气候条件可能

影响辽东栎的遗传结构<sup>[79]</sup>。随后对中国两种近缘栎树蒙古栎和辽东栎之间的历史分化和杂交现象，以及杂交在它们扩散过程中的作用进行研究，发现这两个物种之间的杂交率很高<sup>[80]</sup>。

关于白栎组物种的形态学的研究，Lai 等人通过分子标记和形态学测量研究中国北方地区辽东栎和蒙古栎之间的杂交现象及其对形态特征和物种分类的影响，辽东栎和蒙古栎在近期杂交区保持形态差异，但杂交种表现出优势性状表达，导致在近期杂交区区分这两个物种存在分类学困难<sup>[81]</sup>。也有利用几何形态测量法和深度学习技术来识别两种近缘的栎树槲栎和槲树，其中主坐标分析（Principal coordinate analysis, PCoA）显示槲栎和槲树之间存在显著的遗传分化，而且在叶片形状上也存在显著差异，并比较了这两种方法在物种识别中的准确性和效率<sup>[82]</sup>。中国对于白栎组物种的研究主要集中在白栎、槲栎、槲树、枹栎和蒙古栎，而仅分布在西南地区的大叶栎和云南波罗栎几乎没有关于其遗传和叶片形态学的研究。

## 1.4 本文的研究内容、研究目的与意义

### 1.4.1 研究内容

本研究以七个白栎组物种为研究对象，基于分子标记，揭示中国白栎组物种的遗传多样性、遗传分化、遗传结构以及物种间基因流，并探讨了环境因子对局域种和广布种遗传多样性的影响，然后利用几何形态学 and 传统形态学分析相结合，揭示形态学变异和遗传变异之间的联系，并讨论了叶片性状对环境变化的响应：

（1）物种遗传多样性和遗传分化研究：基于核微卫星分子标记，分析中国白栎组 7 个物种 122 个种群的种群遗传多样性水平和遗传分化，观察七个物种的遗传多样性和遗传变异，比较局域种和广布种的遗传多样性与遗传分化的差异。对遗传结构和种间基因流进行分析，观察遗传结构与种间基因流是否存在联系。

（2）叶片传统形态学和几何形态学分析：利用七个中国白栎组物种的九个叶片性状进行传统形态学分析，观察物种内和物种间的形态学变异以及变异主要存在于哪些性状；利用 13 个标志点进行几何形态学分析以观察物种之间的几何形态学差异。

（3）遗传、叶型和环境之间的分析：探究叶型变异和遗传是否存在密切联系，影响局域种遗传多样性的环境因子有哪些，观察叶片形态对环境变化的响应。

### 1.4.2 研究目的与意义

目的：（1）探究白栎组物种的遗传分化以及空间遗传结构；（2）研究广布种和局域种的遗传多样性以及种间基因交流情况；（3）利用叶片几何形态学和传统形态学分析探究 7 个中国白栎组物种间的形态学变异以及变异主要存在于哪些性状；

（4）探究叶型和遗传是否存在密切联系，影响局域种遗传多样性的环境因子有哪些，探索叶片形态对环境变化的响应。

意义：本研究通过结合种群遗传学与叶片形态变异分析，为中国白栎组的物种保护提供科学依据；丰富了中国白栎组物种遗传多样性同叶片形态变异相结合的研究内容。

## 2 材料与方法

### 2.1 样品采集

根据中国数字标本馆关于七个白栎组物种分布点和已发表的有关文献进行整理，然后对在中国分布的 7 个白栎组物种进行采样，为了保证采样的科学性和代表性，所采集的样品需满足以下条件：（1）两个不同自然种群之间的地理直线距离相隔 30km 以上；（2）种群内的个体之间在采样时需间隔 10m 以上；（3）同一种群内根据树木分布密度进行个体的采集，个体采集数量至少 4 棵；（4）每棵树应采集 5-7 片的成熟叶片以便于后续叶型分析，以及 1-2 片幼嫩的叶片和新生枝条以便于后续 DNA 的提取，叶片需健康、完整、无明显病虫害。所采个体皆保存在装有变色硅胶干燥剂的信封内，并对每个信封进行编号记录，以方便后续分析；并将采集好的每个种群分别放在每个对应的塑料密封袋内，做好种群记。使用全球定位系统（Global Positioning System, GPS）对每个种群记录其经纬度、海拔等地理信息。最终共采集槲栎种群 22 个，270 个个体；槲树种群 30 个，共 491 个个体；枹栎种群 27 个，208 个个体；蒙古栎种群 7 个，69 个个体；白栎种群 18 个，180 个个体；大叶栎种群 12 个，97 个个体；云南波罗栎种群 6 个，39 个个体。所采集种群以及个体数见表 2.1，采样图详见附录 A。

表 2.1 中国白栎组物种样品采集信息表

Table 2.1 Sample information of white oaks in China

物种 Species	种群数量 Populations	遗传个体 Individuals	叶形个体 Individuals
白栎 ( <i>Q. fabri</i> )	18	180	180
槲栎 ( <i>Q. aliena</i> )	22	270	208
槲树 ( <i>Q. dentata</i> )	30	491	335
枹栎 ( <i>Q. serrata</i> )	27	208	199
蒙古栎 ( <i>Q. mongolica</i> )	7	69	69
大叶栎 ( <i>griffithii</i> )	12	97	97
云南波罗栎 ( <i>Q. yunnanensis</i> )	6	39	39
合计	122	1354	1127

## 2.2 种群遗传

### 2.2.1 植物基因组 DNA 的提取

本研究使用 TIANGEN 试剂盒提取所采集样品的 DNA，当使用叶片无法提取出质量合格的 DNA 时，则通过刮取细嫩枝条的形成层进行 DNA 提取。提取 DNA 的具体操作步骤如下：（1）首先使用电子天平称取  $0.015\pm 0.005\text{g}$  的样品，并将其放入 2ml 的离心管中，接着加入直径为 0.5cm 的钢珠（用于后续研磨）；（2）实验开始前，开启水浴锅，将 GP1 置于  $65^{\circ}\text{C}$  的恒温水浴锅中预热 30 分钟；间隔 15 分钟后将装有样品的离心管放入液氮中冷冻 15 分钟；（3）液氮冷冻结束后，将离心管放入研磨仪中，以 50r/s 的速度研磨 5 分钟；（4）取出研磨好的样品放置在小板上，随即从水浴锅中取出 GP1，在通风橱中迅速向每个样品中加入  $700\mu\text{L}$  的 GP1 和  $0.7\mu\text{L}$  的  $\beta$ -巯基乙醇；（5）将离心管中的液体充分摇匀混合，再放入  $65^{\circ}\text{C}$  的水浴锅中水浴 20 分钟，在水浴过程中，每隔 5 分钟摇晃一次离心管；（6）水浴结束后，在通风橱中向离心管中加入  $700\mu\text{L}$  的三氯甲烷后摇晃 10 分钟，使液体充分混合；（7）混合完成后，将样品放入离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 5 分钟；（8）取一组新的 2ml 离心管，将离心后的样品上清液转移至其中，再加入  $0.7\mu\text{L}$  的 RNA 酶，在室温下静置 10 分钟；（9）静置完成后，在通风橱中向离心管中加入  $700\mu\text{L}$  三氯甲烷，摇晃 10 分钟，使液体充分混合；（10）混合完成后，将样品放入离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 5 分钟；（11）取一组新的 2ml 离心管，将离心后的样品上清液转移至其中，加入  $700\mu\text{L}$  的 GP2，摇晃 5min，使液体混匀；（12）使用移液枪将液体分两次转移至吸附柱（一次无法加完），在离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 30s 后，倒掉吸附柱下方废液；（13）在吸附柱中加入  $500\mu\text{L}$  的 GD（缓冲液），离心 30s 后，倒掉吸附柱下方废液；（14）在吸附柱中分两次加入  $600\mu\text{L}$  的 PW（漂洗液），离心 30s 后，倒掉吸附柱下方废液瓶中的废液；（15）将未另加溶液且已倒掉废液的吸附柱放入离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 2 分钟，取出吸附柱；（16）将吸附柱在室温下放置 10 分钟，随后加入  $80\mu\text{L}$  的 TE（缓冲液），放入烘箱中，在  $37^{\circ}\text{C}$  的条件下烘干 10f 分钟；（17）将烘干后的吸附柱放入离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 2 分钟；（18）离心后的溶液再次加入吸附柱后重新在离心机（12000rpm,  $4^{\circ}\text{C}$ ）中离心 2 分钟后得到的 DNA 产物保存在  $-20^{\circ}\text{C}$  冰箱中。

### 2.2.2 植物基因组 DNA 质量检测

使用电泳仪对提取的所有个体的 DNA 质量进行初步判断。具体的实验操作如下：使用琼脂糖和 TAE 配置浓度为 1% 的琼脂糖凝胶，用微波炉加热到混合液变成透明液体，取出锥形瓶直至温度降低后加入  $1\mu\text{L}$  的核酸染料（TS-GelRed），并摇晃使颜色均匀<sup>[83]</sup>。随后将溶液倒入制胶平板中并插入电泳梳子，等待液体凝固后将琼脂糖凝胶

放入电泳槽。点样时每个个体取 3 $\mu$ l 的 DNA 并加入 2 $\mu$ l 的 Loading buffer 溶液混合均匀后再进行点样，最后在胶板的第一个小槽内加入 2 $\mu$ l 1kb 的 DNA Ladder Marker 作为参照。接通电源，130V 电压下电泳 25 分钟，最后利用凝胶成像仪(TJY04S-3C)扫描查看跑胶条带的质量并保存图片。

### 2.2.3 微卫星扩增

对有关白栎组植物的核微卫星引物进行筛选。对七个白栎组物种分别挑选各 3 个种群 4 个个体的 DNA 进行试扩增，具体的实验方法如下：采用 4 种荧光标记，分别为：ROX（红色），FAM（红色），TAMRA（黑色）和 HEX（绿色）进行扩增实验<sup>[84]</sup>。每个个体扩增的 PCR 反应体系共 15  $\mu$ L（1 $\mu$ L DNA、7.5 $\mu$ L Mix、0.06 $\mu$ L 正引物-F、0.24 $\mu$ L 反引物-R、0.24 $\mu$ L 荧光染料以及 5.96 $\mu$ L ddH<sub>2</sub>O），PCR 扩增的程序为：1. 在 94 $^{\circ}$ C 条件下预变性 8 分钟；2. 在 95 $^{\circ}$ C 条件下变性 30 s；3. 在 56 $^{\circ}$ C/54 $^{\circ}$ C 条件下退火 30 s；4. 在 72 $^{\circ}$ C 条件下延伸 30 s；5. 对步骤 2-4 重复 8 次；6. 在 72 $^{\circ}$ C 条件下延伸 8 分钟<sup>[85]</sup>。使用 2% 琼脂糖凝胶对扩增后产物的进行质量判断，最终使用 12 对具有多态性的位点，引物的序列信息见表 2.2。利用选好的 12 对引物所有种群的个体 DNA 进行 PCR 扩增，最终，将条带清晰的 PCR 产物送往北京擎科生物科技有限公司进行毛细管电泳分析。

表 2.2 12 对核微卫星引物的详细信息

Table 2.2 Detailed information for the 12 selected pairs of nrSSR primers

引物位点	退火温度 (°C)	核心 序列	引物序列 (5'-3')	等位基因长度 (bp)	参考文献
GOT021	56	AT	AGAAAGTTCCAGGGAAAGCA CTTCGTCCCCAGTTGAATGT	111-128	Durand <i>et al.</i> , 2010
FIR026	56	TC	CTTCATGCACCAATTCCTCA GGCCATGTATGTGTGCAAAA	208-217	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC00716	56	TC	AAGAGAACCCATTCCATCCCTGA GTTTCCCGAACAGTGGTTTCTTGA	261-287	Ueno <i>et al.</i> , 2008
POR017	54	CT	CCCATATCCCTCTACGAAAGAA CTGGAGATGACATAGTGTCTCAA	140-169	Durand <i>et al.</i> , 2010
FIR015	56	AC	ACCCTAAAACCCCAATCACC CGGATCTTCGGCTATTCTTG	128-138	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC00932	54	TC	AGGCTCAAACAAAACCAAACCG GTTTCCCCTTTCCATAATCAAAC	247-260	Ueno <i>et al.</i> , 2008
DN950446	56	AG	TCTCTTTCTCCGTCCATTATCGC GTTTCTCCACAGACCCCATTTCC	155-185	Ueno <i>et al.</i> , 2008
WAG068	56	AG	TCTGCAACAAAACCAAACAC CGGAGGAGAGAGTCAGCAAC	165-195	Durand <i>et al.</i> , 2010
PIE271	56	TC	CACACTCACCAACCCTACCC GTGCGTTGTAGACGGAGAT	197-247	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC02052	56	AG	CACACCCAGATCCACAAAACCTCC GTTTGCCTCTACGGTCTCCCTCTT	250-300	Ueno <i>et al.</i> , 2008
GOT011	56	TC	CCCCACCGTCTACTCTCAAA GCGTTCACCACGTCCATAAT	197-255	Durand <i>et al.</i> , 2010
WAG066	56	AG	AACCTGTTTGGCTTCGTGTG AACAAAAGATTGGGAGGTGC	128-244	Durand <i>et al.</i> , 2010

## 2.2.4 原始数据处理

对毛细管电泳检测的结果首先使用 GeneMarker (SoftGenetics) 软件进行峰图的读取<sup>[86]</sup>。打开软件后, 载入公司返回的毛细电泳的数据后运行, 设置参数, 根据引物情况编辑并创建新的 Panel, 命名引物的名称, 从左到右依次编辑每一个峰 (注意杂峰干扰), 直至编辑完所有的荧光标记颜色; 接着运用 Excel 的宏插件 FlexiBinV2 对

读取的数据进行归一化处理, 得到数据后再使用 Convert 软件进行格式转换, 用于后续种群遗传学分析。

## 2.3 种群遗传学分析

### 2.3.1 遗传多样性分析

运用 Convert 软件将数据转化为 genepop 格式后用 GenAlEx V6.5 软件<sup>[87]</sup>对中国白栎组 7 个物种的种群进行遗传多样性的分析, 通过不同等位基因数 (number of different alleles,  $N_a$ )、有效等位基因数 (number of effective alleles,  $N_e$ )、观测杂合度 (observed heterozygosity,  $H_o$ )、期望杂合度 (expected heterozygosity,  $H_e$ ) 以及自交系数 (inbreeding coefficient,  $F_{IS}$ ) 来评估种群的遗传多样性。

### 2.3.2 遗传分化分析

在 Arlequin V3.5 软件<sup>[88]</sup>输入 Convert 软件转化为 .arp 格式的数据进行分层分子方差 (Analysis of molecular variance, AMOVA) 分析检测 7 个物种的物种间, 物种内部种群之间以及种群内部的遗传分化水平。遗传分化程度使用遗传分化系数  $F_{ST}$  来解释,  $0 < F_{ST} < 1$  表示种群之间存在一定程度的遗传分化。 $F_{ST}$  值越高, 种群间的基因频率差异越大, 分化程度越高。使用基于遗传的距离矩阵的 GenAlEx V6.5 软件, 输入由 Convert 软件转化为 genepop 格式的数据, 在种群水平上对七个物种的种群进行主坐标分析, 主坐标分析主要对所研究的种群或者个体进行聚类分析。

### 2.3.3 遗传结构分析

根据种群中等位基因频率在个体间的差异, 采用基于贝叶斯模型的 STRUCTURE V2.3.4 软件<sup>[89]</sup>探究 7 个物种的种群遗传结构。输入由 Convert 软件转化为 .str 格式的数据, 预热 (Burn-in) 值和马尔可夫链蒙特卡洛 (MCMC) 值均设置为 100,000<sup>[90]</sup>, 接着设置代表进化枝数目的参数 K 为 1-10, 其中对于每一个 K 值, 迭代 (Iterations) 次数可选择 20 次。程序运行完成后会产生一个包含所有结果的文件夹, 压缩文件夹为 zip 格式, 利用在线工具 Structure Selector 将 zip 数据输入后运行得到 Delta K 值的概率分布, 选择 Delta K 最大时所对应的 K 值, 最后使用 Distruct v.1.1 软件绘制种群遗传结构柱状图<sup>[91, 92]</sup>根据 STRUCTURE 的结果统计混合系数 Q 值, 根据 Q 值获得每个种群的分组情况和各个组分所占的比例。

### 2.3.4 基因流分析

使用 Migrate-n V3.6 软件来评估物种间基因流和有效种群大小, 它结合了最大似然法 (Maximum Likelihood) 和贝叶斯推断 (Bayesian Inference), 基于谱系理论 (Coalescence Theory) 来估计种群遗传参数<sup>[93]</sup>。通过估计种群间的迁移率 (Migration

Rates) 和有效种群大小 (Effective Population Sizes) 来推断基因流, 本研究设置了 3 种可能的迁移模型探究物种间基因流的方向: (1) 基因流从物种 A 到物种 B; (2) 基因流从物种 B 到物种 A; (3) 基因流在两个物种之间双向流动。最后分别依据三种模型得到给定模型的数据对数概率 (Log-Probability of the data given the model, Prob), 通过计算贝叶斯因子 (Bayes Factors, BF) 值来确定最佳模型:  $BF = e [\ln(\text{Prob}(\text{Model 1}) - \ln(\text{Prob}(\text{Model 2}))]$ , 也就是模型的数据对数概率越大, 模型的收敛效果越好, 计算最佳模型的  $\theta \times M$  即为所得到的基因流<sup>[94,95]</sup>。

## 2.4 叶片表型性状变异

### 2.4.1 叶形数据获取

使用 CanoScan 5600F 扫描仪于七个中国白栎组物种的叶片进行扫描(背面朝上), 分辨率为 600 dpi, 将图片命名好后放在相应的文件夹。然后利用 Image J 软件对扫描得到的叶片图像进行传统叶形指标的测量和几何形态学标志点(Landmarks)的标定, 本研究测量的 9 个传统指标分别为叶长 (Lamina Length, LL)、叶柄长 (Petiole Length, PL)、叶宽 (Lobe Width, LW)、窦宽 (Sinus Width, SW) (最宽叶片下边的凹陷点)、叶面积 (Leaf Area)、裂叶数量 (Lobe) 和叶最宽处到叶基部的距离 (Length of the lamina base to the widest part, WP)、叶重 (Leaf Mass) 和比叶面积 (叶重和叶面积的比值)。几何形态学标志点的选取参考 Liu 等人对两种中国白栎组物种 (*Q. aliena* 和 *Q. dentate*) 的叶型标点位置<sup>[96]</sup>。9 个传统叶形指标和几何形态学测量学的标志点见图 2.1。

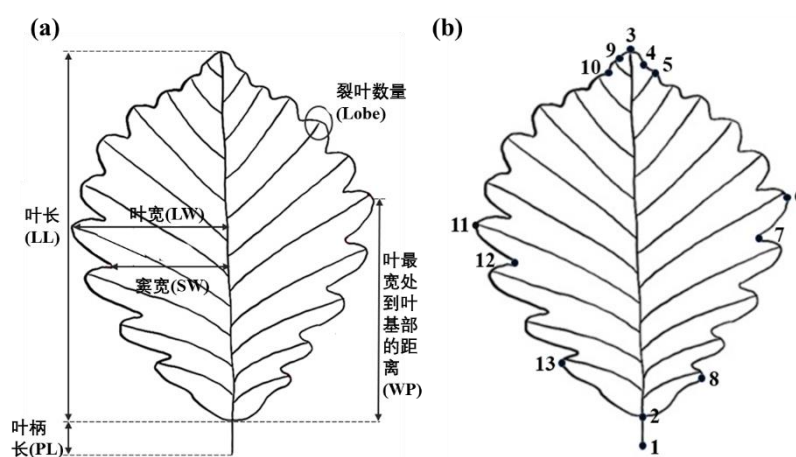


图 2.1 传统叶形指标 (a) 与几何形态学标志点的标定 (b)

Figure 2.1 Traditional leaf shape indicators (a) and the geometric morphometry of landmarks (b)

## 2.4.2 传统形态学数据分析

### (1) 表型变异系数

对七个中国白栎组物种的 9 个传统性状指标数据进行表型变异系数分析 (Phenotypic Coefficient of Variation Analysis, CV)。计算 9 个传统性状的平均值  $\bar{X}$  和标准差 (SD) 计算变异系数 (CV):  $CV = SD/\text{平均值}^{[97]}$ 。在表型研究中, CV 通常用于描述性状分散的程度, CV 越大, 性状分散程度越高, 表型变异程度越大<sup>[98]</sup>。计算所有种群中叶片表型性状的 CV, 并使用所有群体的平均值来确定局部性状和群体变异。

### (2) 表型可塑性

对 7 个中国白栎组物种的 9 个传统性状指标数据进行表型可塑性分析 (Phenotypic plasticity Analysis, PI)。可塑性指数在自然种群对可变环境中选择压力的响应中起关键作用, 并且可能有助于解释密切相关的分类群的生态和地理分布差异<sup>[99]</sup>。表型可塑性是指同一基因型在不同环境条件下能够表现出不同表型的特性或能力<sup>[100,101]</sup>。植物功能性状的种内变异主要来源于遗传变异和表型可塑性<sup>[102,103]</sup>。表型可塑性指数的计算方法是每个特征的最小平均值和最大平均值之间的差值除以最大平均值。表型可塑性指数从 0 到 1 不等<sup>[104]</sup>。

### (3) 主成分分析

利用 R 语言中的“ggplot2”包可以更快、更直观地将数据进行可视化<sup>[105]</sup>。将中国白栎组 4 个广布种和 3 个局域种的 9 个传统性状指标数据用 R 语言的“ggplot2”包对传统形态学数据进行主成分分析, 首先计算数据集的相关系数矩阵, 然后对相关系数矩阵进行特征值分解, 得到特征值和特征向量。先提取特征值 (即各主成分方差) 并计算方差贡献率, 随后提取特征向量进行矩阵乘法, 从而达到降维的效果。

## 2.4.3 几何形态学分析

### (1) 主成分分析

主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA) 用线性变换把高维数据降维, 同时保留原始数据的方差信息, 通过转换原始叶形数据, 尽可能多地提取能够解释数据变异的成分, 以揭示样本间的差异。在进行主成分分析时, Procrustes 坐标不考虑弯曲能量的权重, 也不考虑形状变化的均匀分量<sup>[106]</sup>。基于个体水平的协方差矩阵, 对几何形态学得到的标志点进行线性组合, 筛选出对叶片形态变异有显著贡献的组合变量。利用 90% 的置信区间对所有叶片形态进行分类, 探讨 7 个物种的叶片形状是否存在差异。同时, 根据前两个主成分 (PCs) 在左右极值状态下生成对应的叶片形态

变化网格和线框图，以直观展示叶片形状的变化范围。

## (2) 典型变量分析

典型变量分析 (Canonical Variate Analysis, CVA) 是一种几何形态学分析常用的方法，通过马氏距离 (Mahalanobis distance) 和普氏距离 (Procrustes distance) 进行排序分析，并结合置换测试 ( $T^2$  statistics; 10000 permutations per test) 来进行评估运算。通过检测组间差异并在同一坐标系中用置信椭圆来区分各组，置信区间设定为 90%。CVA 生成的散点图可在 MorphoJ 软件中添加等频率的椭圆 (Equal frequency ellipses)，这些椭圆是通过计算所有个体分类的平均概率值而绘制的，它们包含了样本中与设定概率相对应的部分数据。针对 CV 轴的不同位置，生成相应位置的叶片形状。利用 CVA 散点图的结果来评估这 7 个物种的叶形差异是否显著，并在 CV 轴的左右机制处生成相应的网格和线框图。通过这种方式，可以清晰地展示这 7 个物种的叶片形状差异。

## (3) 判别分析

判别分析 (Discriminant analysis, DA) 是通过交叉验证函数 (cross-validated scores) 和判别函数 (discriminant scores) 两种方法分别为组间差异进行分析 ( $T^2$  P-value for tests with 1000 permutations  $< 0.0001$ )。与 CVA 的不同之处在于，DA 只对两个组的组间进行比较，当存在两个以上的组进行比较时，DA 分析会对每两个组进行单独的分析并且分析结果用条形图表示。

## (4) 偏最小二乘分析

偏最小二乘法 (Two Blocks Partial Least Squares, 2B-PLS) 是一种几何形态测量学中的多变量测量工具，用于检验两个定量数据源之间的协方差<sup>[107]</sup>。这种方法可用于分析植物的异速生长。异速生长是指由于大小的变化而引起的形状变化<sup>[108]</sup>。叶片的大小和形状是相互作用相互影响的，通过回归分析 2B-PLS 将叶片的形状性状映射到叶片的大小性状上，随即生成相应极值时的网格和线框图，来确认不同的形态变异是否由叶片大小的变化引起，通过观察结果得到的 *P*-value 值以及 RV 值来确定结果是否显著。

## 2.5 遗传、叶型和环境之间的关系

### 2.5.1 气候因子的提取

在 WorldClim Version2 数据库获取了 1970-2000 年的全球 19 个生物气候变量作为气候因子，包括 11 个温度因子和 8 个降水因子 (表 2.5)。使用 ArcMap 软件提取每个采样点 (每个种群) 的气候因子。利用 R 语言中的“usdm”包进行方差膨胀因子

(Variance Inflation Factor, VIF)，当 VIF 值大于 5 时，表明气候因子之间的相关性较强。因此，我们仅保留 VIF 值小于 5 的气候因子，以用于后续的气候因子对遗传和叶型影响的分析<sup>[109]</sup>。

表 2.5 使用主成分分析的气候方差总结

Table 2.5 Summary of climate variance using principal component analysis

Climate factors 气候因子	第一主成分 PC1	第二主成分 PC2
年平均温 (BIO1) (°C)	0.28	0.01
平均温度日较差 (BIO2) (°C)	-0.20	-0.003
等温性(BIO2/BIO7) (BIO3) (×100)	-0.02	-0.40
温度季节性变化 (BIO4) (°C)	-0.13	0.45
最热月最高温 (BIO5) (°C)	0.17	0.36
最冷月最低温 (BIO6) (°C)	0.27	-0.19
年温度变化范围 (BIO7) (°C)	-0.17	0.40
最湿季度均温 (BIO8) (°C)	0.07	0.28
最干季度均温 (BIO9) (°C)	0.28	-0.17
最暖季度均温 (BIO10) (°C)	0.19	0.33
最冷季度均温 (BIO11) (°C)	0.26	-0.21
年平均降水量 (BIO12) (mm)	0.29	0.02
最湿月降水量 (BIO13) (mm)	0.24	0.10
最干月降水量 (BIO14) (mm)	0.28	0.12
降水量变异系数 (BIO15) (mm)	-0.23	0.003
最湿季度降水量 (BIO16) (mm)	0.26	0.003
最干季度降水量 (BIO17) (mm)	0.28	0.13
最暖季度降水量 (BIO18) (mm)	0.22	-0.06
最冷季度降水量 (BIO19) (mm)	0.28	0.13

### 2.5.2 遗传、叶型和环境数据的处理和分析

(1) 利用 R 语言中自带的“pca\_prcomp”函数将每个种群的气候因子数据、每个个体的遗传数据和传统形态学测量数据分别进行主成分分析后得到 PCA；(2) 每个个体的几何形态学 PCA 数据在 MorphoJ 中做完主成分分析分析后导出；(3) 提取得到的 PCA 数据的 PC1 成分以及 PC1 所占比例以作后续的线性混合效应模型分析。

数据分析：(1) 利用 R 语言中的“lme4 包<sup>[110]</sup>对中国白栎组 4 个广布种和 3 个局域种的每个种群遗传多样性指数  $H_o$  和  $H_e$  和每个种群的纬度和剔除共线性后的 4 个气候因子做线性混合效应模型分析；(2) 分析得到的遗传 PC1、传统形态学 PC1 和以及几何形态学 PC1，用线性混合效应模型以检验遗传对叶片表型性状的影响；(3) 利用 R 语言中的“ggplot2”包<sup>[111]</sup>做相关性热图以解释白栎组 4 个广布种和 3 个局域种的 9 个传统形态学指标同其经纬度、剔除共线性后的 4 个气候因子、4 个气候因子

PC1 和 19 个气候因子的 PC1 之间的相关显著性关系。本文的技术路线可见图 2.2。

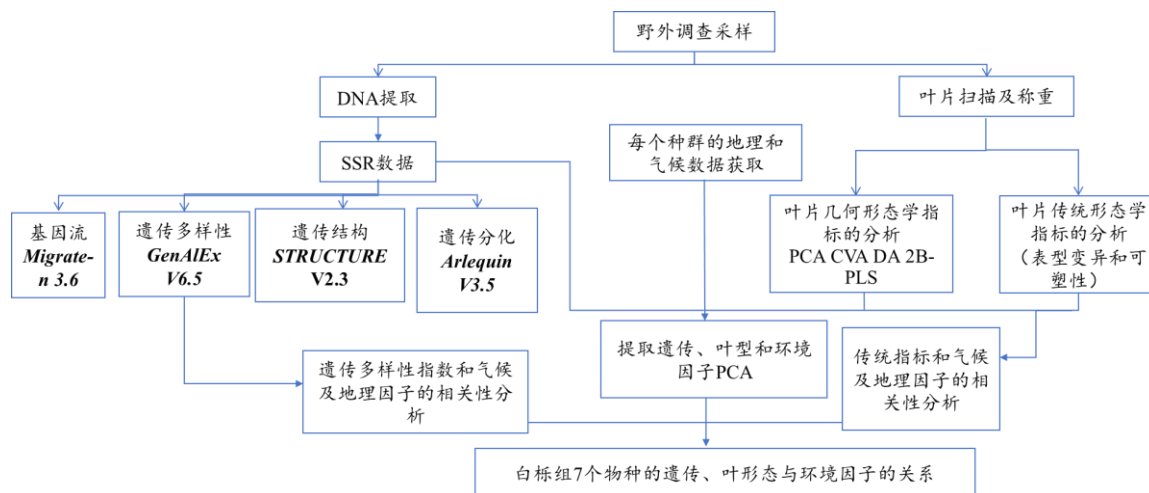


图 2.2 技术路线

Figure 2.2 Technology roadmap of this article

### 3 研究结果

#### 3.1 白栎组物种的种群遗传学分析

##### 3.1.1 遗传多样性

使用 GenAlEx V6.5 软件, 基于 12 对 SSR 位点计算了 7 个中国白栎组物种的遗传多样性指数, 如表 3.1 所示。白栎的观测杂合度( $H_o=0.66$ ), 期望杂合度( $H_e=0.67$ ); 槲栎的观测杂合度( $H_o=0.622$ ), 期望杂合度( $H_e=0.63$ ); 槲树的观测杂合度( $H_o=0.61$ ), 期望杂合度( $H_e=0.64$ ); 枹栎的观测杂合度( $H_o=0.59$ ), 期望杂合度( $H_e=0.65$ ); 蒙古栎的观测杂合度( $H_o=0.47$ ), 期望杂合度( $H_e=0.67$ ); 大叶栎的观测杂合度( $H_o=0.55$ ), 期望杂合度( $H_e=0.54$ ); 云南波罗栎物种的观测杂合度( $H_o=0.60$ ), 期望杂合度( $H_e=0.53$ ), 广布种的观测杂合度( $H_o=0.60$ ), 期望杂合度( $H_e=0.64$ ), 局域种观测杂合度( $H_o=0.62$ ), 期望杂合度( $H_e=0.61$ ); 7 个种的观测杂合度( $H_o=0.60$ ), 期望杂合度( $H_e=0.63$ )。

Table 3.1 Genetic diversity of white oaks in China estimated based on 12 microsatellite loci.

表 3.1 根据 12 对微卫星位点估算的中国白栎组物种的遗传多样性

物种 Species	不同等位基因 数 $N_a$	有效等位基因 数 $N_e$	观察杂合度 $H_o$	期望杂合度 $H_e$	自交系数 $F_{is}$
槲栎 ( <i>Q. aliena</i> )	5.8	3.9	0.62	0.63	0.01
槲树 ( <i>Q. dentata</i> )	6.3	4.0	0.61	0.64	0.04
枹栎 ( <i>Q. serrata</i> )	5.1	3.6	0.59	0.65	0.09
蒙古栎 ( <i>Q. mongolica</i> )	5.5	3.8	0.47	0.67	0.31
白栎 ( <i>Q. fabri</i> )	5.4	3.8	0.66	0.67	0.001
大叶栎 ( <i>Q. griffithii</i> )	3.9	2.7	0.55	0.54	-0.02
云南波罗栎 ( <i>Q. yunnanensis</i> )	3.7	2.8	0.60	0.53	-0.14
广布种 (Widespread species)	5.7	3.8	0.60	0.64	0.07
局域种 (Endemic species)	4.6	3.3	0.62	0.61	0.03
总	5.4	3.7	0.60	0.63	0.04

##### 3.1.2 遗传分化

基于贝叶斯聚类的 STRUCTURE 分析发现在  $K=5$  时为最佳聚类 (图 3.1 a 右)。其中白栎、大叶栎和云南波罗栎聚为一支, 槲栎聚为一支, 槲树聚为一支, 枹栎聚为一支和蒙古栎聚为一支 (图 3.1 a 右)。为了更清晰的展示 STEUCTURE 结果, 按照

K=5 时对 7 个物种每个个体的混合系数 Q 值进行统计并利用 ArcGIS 制作遗传结构地理分布图 (图 3.1 a 左)。

基于遗传地理距离的主坐标分析结果与 STRUCTURE 结果一致。其中, 槲栎和槲树与其他 5 个物种在 PC1 轴上差异显著, 可以准确将其区分开 (图 3.1b, PC1 = 13%)。 (白栎、大叶栎、云南波罗栎) 和 (枹栎、蒙古栎) 之间在 PC2 轴上也存在较大差异 (PC2 = 5%) 但个体之间的分布存在重叠现象。

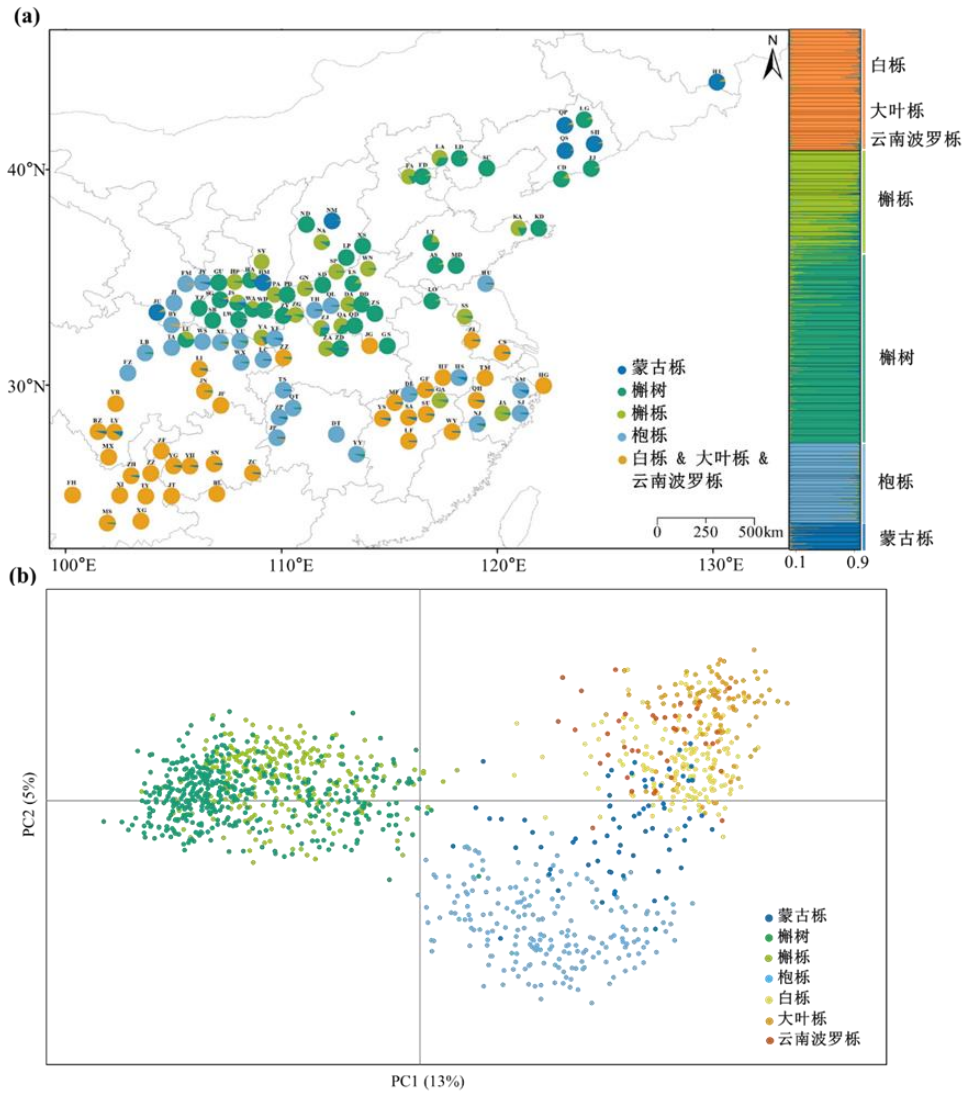


图 3.1 中国白栎组物种种群遗传聚类与分化的结果 (a) 7 个中国白栎组物种的 122 个种群分布以及遗传结构图。SSR 数据在 K = 5 时 7 个物种的遗传结构的地理分布图 (左图) 以及遗传结构的聚类结果 (右图) (b) 7 个中国种白栎组物种的主坐标分析

Figure 3.1 Population genetic clustering and differentiation results of white oak species in China. (a) Population distribution and genetic structure of 122 populations from 7 species of white oak in China. Geographical distribution of genetic structure(leaf) and displayed for the clustering results(right) at K = 5 using SSR data set of 7 species (b) Principal coordinates analysis with 7 species of white oaks in China.

基于 12 对核微卫星分子标记数据进行分子方差分析的结果如表 3.2 所示, 七个白栎组物种中白栎 ( $F_{ST}=0.05$ ) 的遗传分化水平最低, 大叶栎 ( $F_{ST}=0.13$ )、槲栎( $F_{ST}=0.10$ )、槲树 ( $F_{ST}=0.09$ )、枹栎 ( $F_{ST}=0.09$ ) 和蒙古栎 ( $F_{ST}=0.06$ ) 的遗传分化水平属于中等分化水平, 但云南波罗栎 ( $F_{ST}=0.18$ ) 的遗传分化水平最高。对比广布种 ( $F_{ST}=0.20$ )、局域种 ( $F_{ST}=0.18$ ) 以及七个物种 ( $F_{ST}=0.23$ ) 的物种间遗传分化系数, 发现局域种的物种间  $F_{ST}$  最低。

它们的遗传变异主要存在于种群内部: 白栎(94.5%), 槲栎(90.4%), 槲树(91.0%), 枹栎 (91.2%), 蒙古栎 (94.1%), 大叶栎 (89.9%), 云南波罗栎 (82.4%)。广布种的物种内种群间的遗传变异为 112.4%, 七个物种为 15.6%, 但局域种的种群间遗传变异程度最低为 7.0%与前面得出 3 个局域种的种间遗传分化系数最低相呼应, 并且与主坐标分析的结果一致, 主坐标分析在 PC 轴上显示局域种的种间差异最小。

表 3.2 7 个中国白栎组物种基于 SSR 数据的分子方差分析 (AMOVA)

Table 3.2 Analysis of molecular variance (AMOVA) based on SSR data for 7 species of white oaks in

China				
变异的来源 Source of variation	自由度 df	平方和 SS	变异分数 V%	遗传分化系数 $F_{ST}$
<b>白栎</b>				
种群之间	17	155.1	5.5	0.05
种群内部	342	1443.4	94.5	
<b>槲栎</b>				
种群之间	21	295.9	9.6	0.10
种群内部	518	2028.6	90.4	
<b>槲树</b>				
种群之间	29	484.0	9.0	0.09
种群内部	952	3761.3	91.0	
<b>枹栎</b>				
种群之间	26	269.1	8.8	0.09
种群内部	389	553.3	91.2	
<b>蒙古栎</b>				
种群之间	6	56.3	5.9	0.06
种群内部	131	555.3	94.1	
<b>大叶栎</b>				
种群之间	11	108.1	10.1	0.10
种群内部	182	638.0	89.9	
<b>云南波罗栎</b>				
种群之间	5	66.0	17.6	0.18
种群内部	72	253.2	82.4	
<b>广布种</b>				
物种之间	3	901.1	12.4	0.20
物种内部种群之间	82	1105.3	7.9	
种群内部	1990	7966.9	79.7	
<b>局域种</b>				
物种之间	2	129.2	7.0	0.15
物种内部种群之间	33	342.6	8.0	
种群内部	596	2334.6	85.0	
<b>总</b>				
物种之间	6	1777.5	15.6	0.23
物种内部种群之间	115	1434.5	7.4	
种群内部	2586	10301.5	77.0	

### 3.1.3 物种间基因流

七个中国白栎组物种之间基因流的大小和方向如图 3.2 显示 (其中七个物种之间的相互基因流见附表 B, 此图只展示单向最强的基因流), 流向蒙古栎的物种有槲栎

(16.2)、大叶栎(12.1)和云南波罗栎(5.0)，流向槲栎的物种有大叶栎(15.8)、白栎(12.7)、枹栎(25.2)、槲树(63.1)和云南波罗栎(13.3)；流向白栎的物种有大叶栎(35.0)、蒙古栎流(27.8)和云南波罗栎(25.3)；流向枹栎的物种有白栎(24.3)、大叶栎(20.2)、蒙古栎(11.8)、云南波罗栎(21.4)和槲树(20.2)；流向槲树的物种有白栎(24.3)、蒙古栎(12.8)、大叶栎(17.8)和云南波罗栎(15.4)；流向大叶栎的物种有云南波罗栎(15.4)。可以发现：有多个物种的基因流流向白栎、槲栎、槲树、枹栎和蒙古栎，云南波罗栎的基因流流向大叶栎的物种，没有物种的基因流流向云南波罗栎。槲栎和槲树(槲树 63.1 流向槲栎)之间存在最强的基因交流，其次是白栎、大叶栎和云南波罗栎(大叶栎 35.0 和云南波罗栎 25.3 流向白栎)之间存在较强的基因交流。

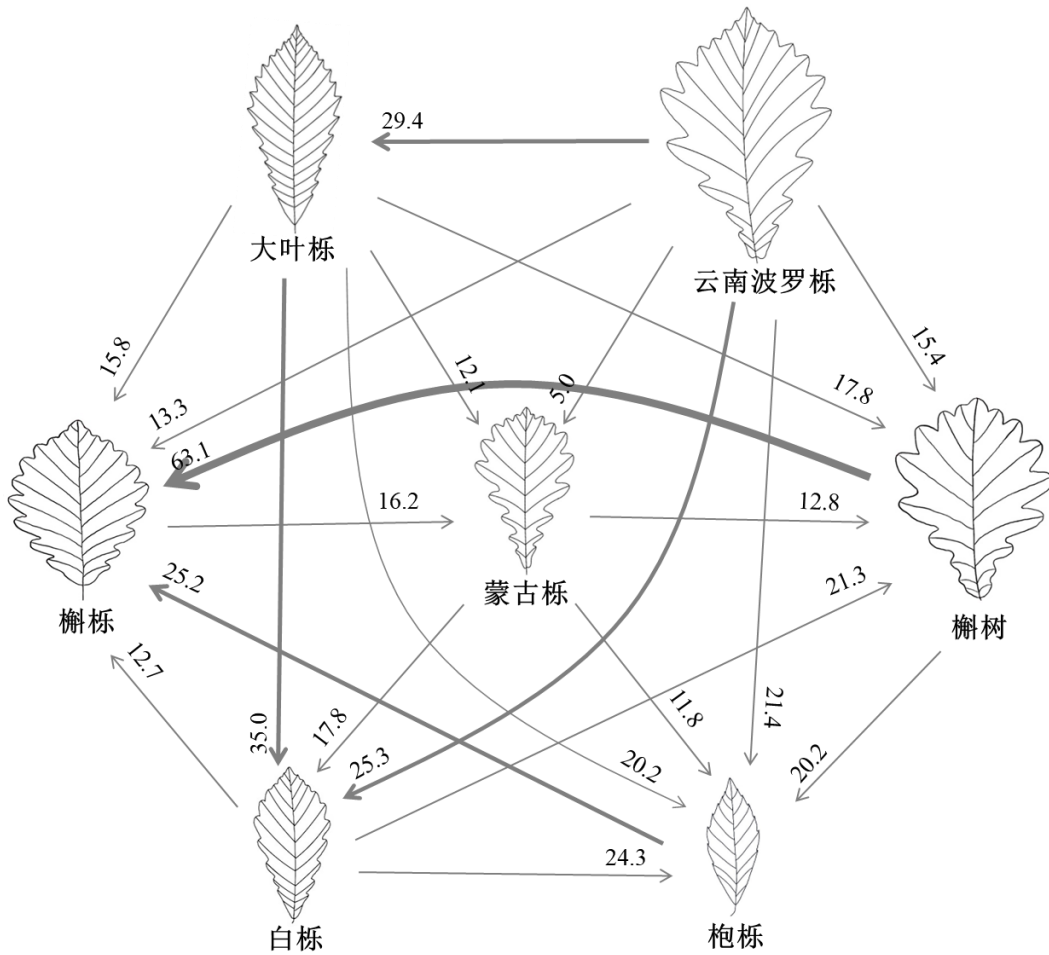


图 3.2 中国白栎组物种间的单向基因流（箭头代表基因流动的方向；箭头上方的数字和线的粗细代表基因流动强度）

Figure 3.2 Unidirectional gene flow among species of white oaks in China (The arrows represent the direction of gene flow, and the numbers above the arrows and the thickness of the lines indicate the intensity of gene flow.)

## 3.2 白栎组物种的叶片表型性状变异

### 3.2.1 传统形态学分析

#### (1) 叶片表型性状变异系数

基于个体水平对七个物种的 9 个传统形态学指标所做表型变异系数分析结果如下：7 个物种的 9 个性状的种内变异大小为槲栎 (26.0%) > 枹栎 (25.0%) > 云南波罗栎 (22.8%) > 蒙古栎 (20.3%) > 槲树 (17.8%) > 大叶栎 (17.5%) > 白栎 (14.1%)，槲栎和枹栎的种内性状变异丰富，白栎的种内表型性状最稳定；其中叶柄长、叶重和叶面积 3 个表型性状在物种内部的变异系数高于平均值，而且这三个表型性状在种间变异系数非常高。

表 3.3 七个中国白栎组物种的表型变异系数

Table 3.3 Phenotypic Coefficient of Variation Analysis with seven species of white oaks in China

物种 species	叶长 LL	叶柄长 PL	叶宽 LW	窄宽 SW	叶最宽处 到叶基部 WP	裂叶数 量 Lobes	叶重 Mass	叶面积 Area	比叶面 积 SLA	平均值 Average
白栎	10.3%	18.3%	13.1%	13.7%	10.2%	5.4%	17.4%	21.3%	17.5%	14.1%
槲栎	17.7%	36.8%	17.9%	17.6%	19.3%	16.0%	46.7%	38.5%	23.2%	26.0%
槲树	14.2%	17.1%	15.6%	14.0%	15.1%	7.1%	33.8%	28.8%	14.9%	17.8%
枹栎	16.8%	49.7%	22.8%	23.2%	18.8%	11.8%	34.4%	34.3%	13.2%	25.0%
蒙古栎	16.1%	24.5%	16.4%	22.6%	15.7%	9.8%	30.7%	32.7%	14.3%	20.3%
大叶栎	11.9%	28.1%	13.7%	14.2%	13.15%	12.3%	24.7%	23.6%	16.1%	17.5%
云南波罗栎	16.4%	29.2%	17.7%	18.9%	15.6%	8.2%	47.0%	32.0%	20.5%	22.8%
总	23.0%	52.75%	29.5%	28.8%	24.1%	15.7%	63.3%	48.0%	15.6%	

#### (2) 叶片表型性状可塑性

本研究选取的 9 个表型性状可塑性结果表明，七个物种种内表型性状可塑性大小为枹栎 (0.60) > 槲栎 (0.58) > 云南波罗栎 (0.49) = 槲树 (0.49) > 大叶栎 (0.45) > 蒙古栎 (0.42) > 白栎 (0.40)，也是枹栎和槲栎的种内表型性状可塑性最高，其中叶柄长、叶重和叶面积这 3 个表型性状在物种内的表型可塑性指数高于平均值，而且 7 个物种的种间可塑性指数最高的三个性状也是叶柄长、叶重和叶面积。

表 3.4 七个中国白栎组物种的表型可塑性

Table 3.4 Phenotypic plasticity Analysis with seven species of white oaks in China

物种 species	叶长 LL	叶柄长 PL	叶宽 LW	翼宽 SW	叶最宽处 到叶基部 WP	裂叶数 量 Lobes	叶重 Mass	叶面积 Area	比叶面 积 SLA	平均值 Average
白栎	0.32	0.48	0.40	0.41	0.32	0.18	0.47	0.55	0.50	0.40
槲栎	0.49	0.76	0.50	0.52	0.53	0.41	0.72	0.79	0.52	0.58
槲树	0.42	0.52	0.46	0.47	0.44	0.21	0.68	0.67	0.52	0.49
枹栎	0.51	0.86	0.61	0.63	0.55	0.35	0.75	0.72	0.44	0.60
蒙古栎	0.35	0.50	0.36	0.46	0.33	0.21	0.57	0.60	0.38	0.42
大叶栎	0.35	0.60	0.37	0.38	0.35	0.36	0.61	0.57	0.43	0.45
云南波罗栎	0.40	0.55	0.47	0.49	0.34	0.20	0.81	0.70	0.44	0.49
总	0.40	0.61	0.45	0.48	0.41	0.27	0.66	0.66	0.46	

### (3) 传统数据主成分分析

利用 5521 个个体 9 个叶片性状所作的传统形态学 PCA 分析结果可以看出 PC1 解释变异的 61.2%，PC2 解释总变异的 13.7%，通过 PCA 分析的散点图(图 3.3)可以看出，无论是在 PC1 还是 PC2，7 个物种都无法区分开。

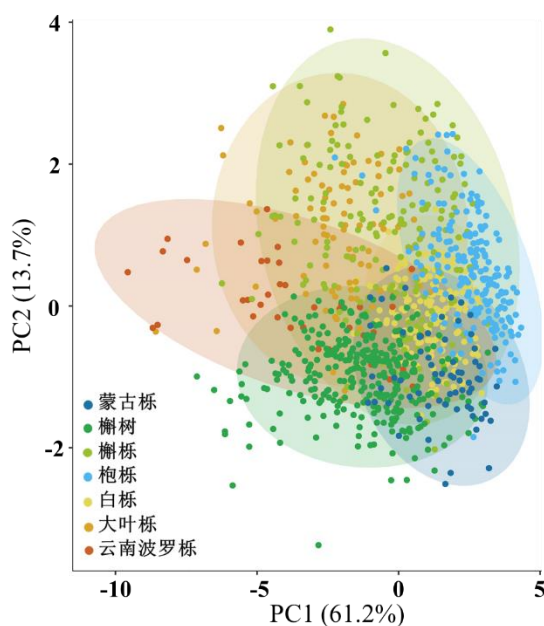


图 3.3 基于传统形态学的 7 个中国白栎组物种主成分分析的结果

Figure 3. Results of PCA with 7 species of white oaks in China based on traditional morphology

### 3.2.2 几何形态学分析的结果

首先在 MorphoJ 软件中根据标志点偏离平均标志点程度以及累积频率 (Cumulative frequency) 排除异常值，最终从 5522 片叶片中挑选出 5481 片叶片用于后续统计分析。

#### (1) 主成分分析

基于个体水平进行主成分分析，得出的散点图(图 3.4)可以看出，枹栎和槲树可以完全区分开，白栎和槲树，大叶栎和槲树，槲栎和槲树在 PC1 轴上可以基本区分开，而其他物种之间的差异都较小难以用 PCA 区分。随后得到了 22 个主成分(表 3.3)，其中前两个主成分的变异系数最高，累计贡献率最大。显示 PC1 解释了总的形态变异的 29.6%，通过 TPS 分析所绘制的网格图可以看出，从 PC1 负到 PC1 正，叶片形态变化为叶柄变短，叶基部变窄由扩张变为收缩，叶片上半部分变宽由收缩变为扩张，叶尖部收缩缓慢由渐尖变成短渐尖；PC2 解释了总的形态变异的 27.4%，从 PC2 负到 PC2 正，叶片形态的主要变化为叶片的最宽度处与相邻凹陷点的相对变化趋势由收缩变为扩张，叶柄变短，叶基部和叶片上半部分变窄由扩张变为收缩，叶尖部收缩快由短渐尖变成渐尖。

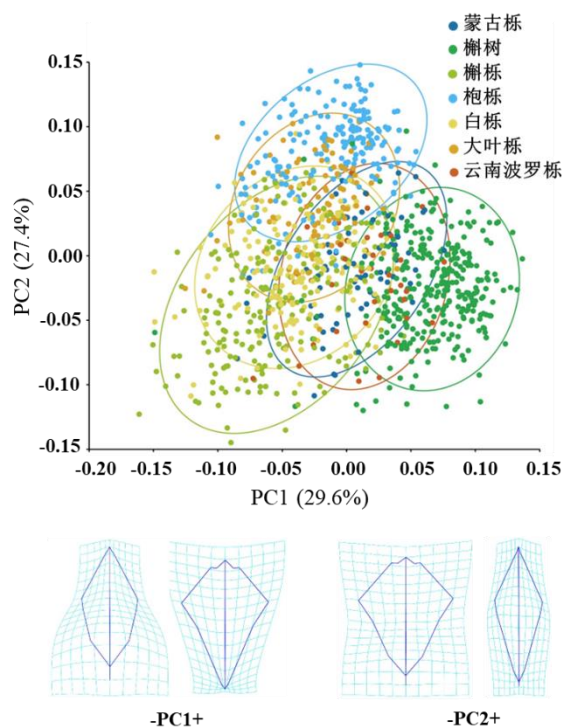


图 3.4 七个中国白栎组物种的主成分分析

Figure 3.4 PCA analysis of seven species of white oaks in China.

表 3.5 从个体水平的主成分分析中获得的特征值

Table 3.3 The eigenvalues obtained from Principal Components Analysis of individuals level

主成分 PCA	特征值 Eigenvalues	变异 Variance%	累积 Cumulative
PC1	0.00343062	29.567	29.567
PC2	0.00317338	27.35	56.918
PC3	0.0017905	15.432	72.35
PC4	0.00098385	8.48	80.829
PC5	0.00074832	6.45	87.279
PC6	0.00035874	3.092	90.371
PC7	0.00026089	2.249	92.619
PC8	0.00023272	2.006	94.625
PC9	0.00015169	1.307	95.932
PC10	0.00011711	1.009	96.942
PC11	0.00009344	0.805	97.747
PC12	0.00007195	0.62	98.367
PC13	0.0000523	0.451	98.818
PC14	0.00003944	0.34	99.158
PC15	0.00002848	0.245	99.403
PC16	0.0000213	0.184	99.587
PC17	0.00001399	0.121	99.707
PC18	0.0000108	0.093	99.801
PC19	0.00000971	0.084	99.884
PC20	0.00000795	0.069	99.953
PC21	0.00000284	0.024	99.977
PC22	0.00000264	0.023	100

## (2) 典型变量分析

基于个体水平进行的典型变量分析的结果显示(图 3.5): CV1 占总变异的 51.7%, CV1 轴可以将槲树和槲栎、槲树和白栎、槲树和大叶栎、槲树和枹栎区分开, 槲树和蒙古栎、槲树和云南波罗栎也存在较大的叶型差异。CV2 占总变异的 24.8%, 其中枹栎和蒙古栎、枹栎和白栎、枹栎和大叶栎、枹栎和云南波罗栎可以在 CV2 轴上基本区分开。CV1 的两个极值所对应的网格图看出, 叶片形态从负轴到正轴的叶片形态变化为: 叶柄变长, 叶基部变宽由收缩变为扩张, 叶片上半部分变窄由扩张变为收缩, 叶尖部收缩加快由短渐尖变成渐尖; 与 PC1 观察到的区别相反。CV2 从负轴到正轴的叶片形态的主要变化为叶片的最宽度处与相邻凹陷点的相对变化趋势由收缩变为扩张, 叶柄变短, 叶基部和叶片上半部分变窄由扩张变为收缩, 叶尖部收缩快由短渐尖变成渐尖。

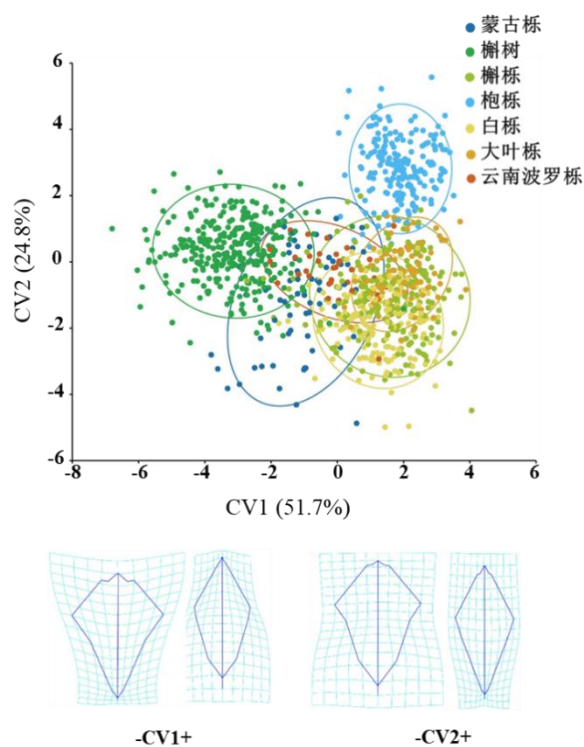


图 3.5 七个中国白栎组物种的典型变量分析  
Figure 3.5 CVA analysis of seven species of white oaks in China.

### (3) 判别分析

基于七个物种的典型变量分析和判别分析得出的物种间马氏距和普氏距离(见表 3.6)，在广布种中，每两个物种之间的差异表现如下：槲栎和槲栎(4.85/0.13)，槲栎和蒙古栎(3.68/0.09)、槲栎和枹栎(4.36/0.13)、槲栎和蒙古栎(3.40/0.08)槲栎和枹栎(5.95/0.13)以及蒙古栎和枹栎(5.98/0.11)；另外在局域种中，白栎和大叶栎(2.70/0.06)、白栎和云南波罗栎(3.53/0.07)以及大叶栎和云南波罗栎(3.07/0.07)。广布种种间几何形态学差异大于局域种。

表 3.6 基于典型变量分析和判别分析对广布种和局域种的种间的马氏距离与普氏距离计算结果  
Table 3.6 Mahalanobis distances and Procrustes distances of Widespread species and Endemic species based on CVA and DA

分组	物种间	马氏距离		普氏距离	
		CVA	DA	CVA	DA
广布种	榲栂-榲栂	5.18	4.85	0.13	0.13
	榲栂-蒙古栂	4.21	3.68	0.09	0.09
	榲栂-枹栂	4.28	4.36	0.13	0.13
	榲栂-蒙古栂	3.62	3.40	0.08	0.08
	榲栂-枹栂	5.51	5.95	0.13	0.13
	蒙古栂-枹栂	5.01	5.98	0.11	0.11
	白栂-大叶栂	2.80	2.70	0.06	0.06
局域种	白栂-云南波罗栂	3.72	3.53	0.07	0.07
	大叶栂-云南波罗栂	3.05	3.07	0.07	0.07

将广布种与局域种分别进行判别分析的条形图结果如图 3.6 所示，所有的判别分析中叶片均存在显著差异( $P < 0.0001$ )。基于交叉验证函数和判别函数的判别分析蒙古栂(100%)和枹栂(100%)可以准确的区分开，其次是榲栂(99.4%)和枹栂(100%)，榲栂(96.6%)和榲栂(99.4%)、榲栂(92.8%)和蒙古栂(98.6%)、榲栂(93.1%)和蒙古栂(95.7%)以及榲栂(96.2%)和枹栂(99.0%)可以准确判别(图 3.6a)；在 3 个局域种的 DA 判别中，白栂与云南波罗栂的重叠部分最少，可以将白栂(95.0%)和云南波罗栂(87.2%)准确的区分开，其次是白栂(86.7%)和大叶栂(92.8%)，大叶栂(90.7%)和云南波罗栂(76.9%)重叠部分较少，可以较为准确区分开(图 3.6b)。

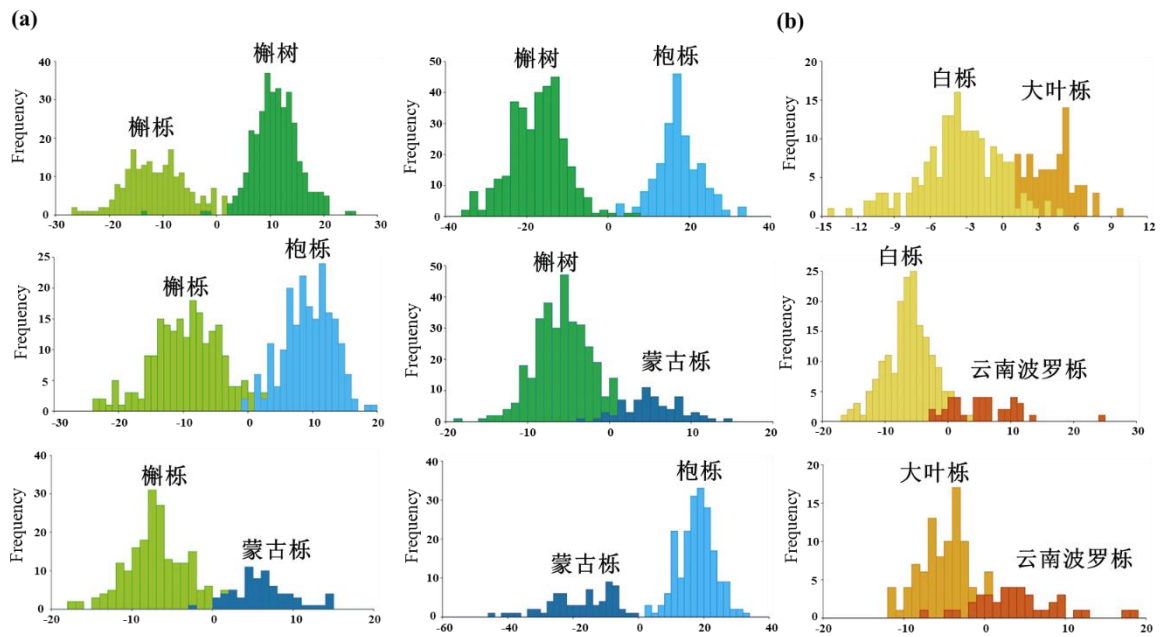


图 3.6 中国白栎组广布种和局域种的 DA 分析结果

Figure 3.6 DA analysis with Widespread species and Endemic species of white oaks in China

#### (4) 偏最小二乘分析

最小偏二乘分析基于个体水平的分析结果显示在叶片大小与叶片结构之间存在显著的共变模式 ( $R$  值为 0.1179,  $P < 0.0001$ )。叶片的形态分析结果显示沿着 Block2 PLS1 的负轴到正轴, 当叶片的大小逐渐变小, 叶片的形态特征变化为叶柄变短, 叶片的最宽度处与相邻凹陷点的相对变化趋势由收缩变为扩张, 叶基部和叶片上半部分变窄由扩张变为收缩, 叶尖部收缩快由短渐尖变成渐尖 (图 3.7)。

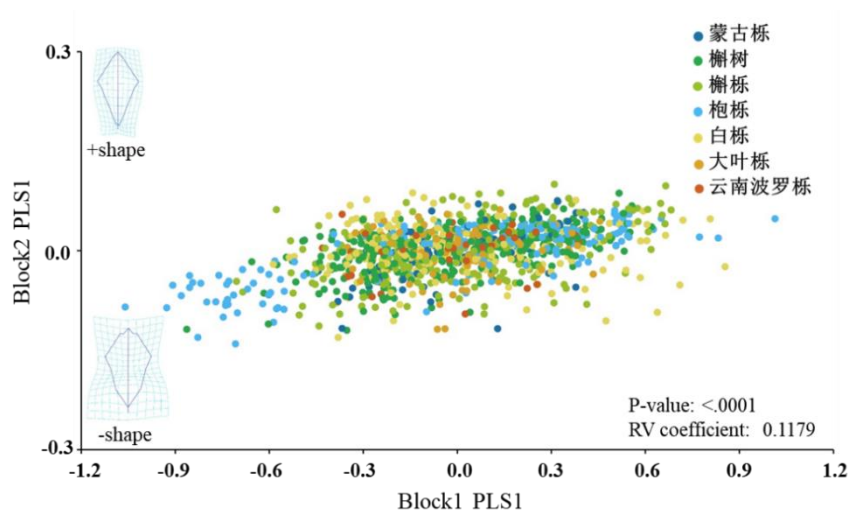


图 3.7 7 个中国白栎组物种的偏最小二乘分析

Figure 3.7 2B-PLS analysis of seven species of white oaks in China

### 3.3 遗传、叶型和环境之间的相关性分析

#### 3.3.1 叶型与遗传

在叶型和遗传的分析中，遗传 PC1 解释 33%，几何叶片形状 PC1 解释 30%，传统叶片形状 PC1 解释 62%；无论是广布种还是局域种，几何形态学（图 3.8a）和传统形态学（图 3.8b）的叶片表型性状都与遗传之间存在显著相关性。

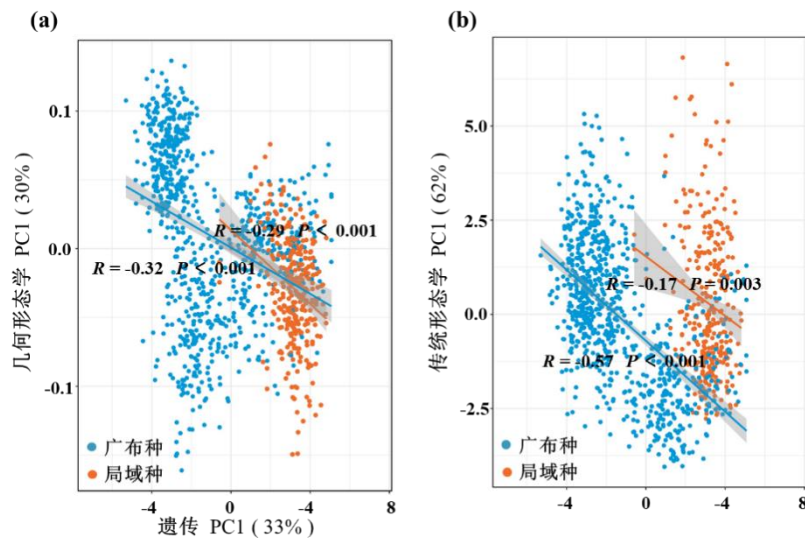


图 3.8 中国白栎组广布种和局域种的叶片表型性状（传统和几何）和遗传多样性之间的一般线性模型

Figure 3.8 Linear model between Leaf phenotypic traits (traditional and geometric) and Genetic diversity for widespread species (*Q. aliena*, *Q. dentata*, *Q. serrata*, and *Q. mongolica*) and endemic species (*Q. fabri*, *Q. griffithii*, and *Q. yunnanensis*) of white oaks in China. (R is the correlation coefficient P represents the significance.)

#### 3.3.2 遗传多样性对环境的响应

通过遗传多样性指数 ( $H_o$  和  $H_e$ ) 与环境因子 (纬度和剔除共线性后的 4 个气候因子) 的相关性分析, 得出局域种的  $H_o$  和随纬度变化显著 ( $R = 0.51, P = 0.001$ ), 而广布种的  $H_o$  和  $H_e$  随纬度变化不显著 ( $R = 0.01, P = 0.54$ ) (图 3.9a, f)。局域种的  $H_o$  和  $H_e$  随四个气候因子的变化基本也显著, 而广布种只有  $H_e$  受最暖季降水量 ( $R = 0.23, P = 0.03$ ) 影响显著 (图 3.9b-e, g-j)。

局域种中仅分布在在西南低纬度地区且存在较低  $H_o$  和  $H_e$  的大叶栎和云南波罗栎 (图 3.9a, f) 生活地区等温性高, 最湿季节平均温较低, 降水量变异系数大, 最暖季节降水量多的地区, 而广布种的生活条件则较为广泛 (图 3.9)。

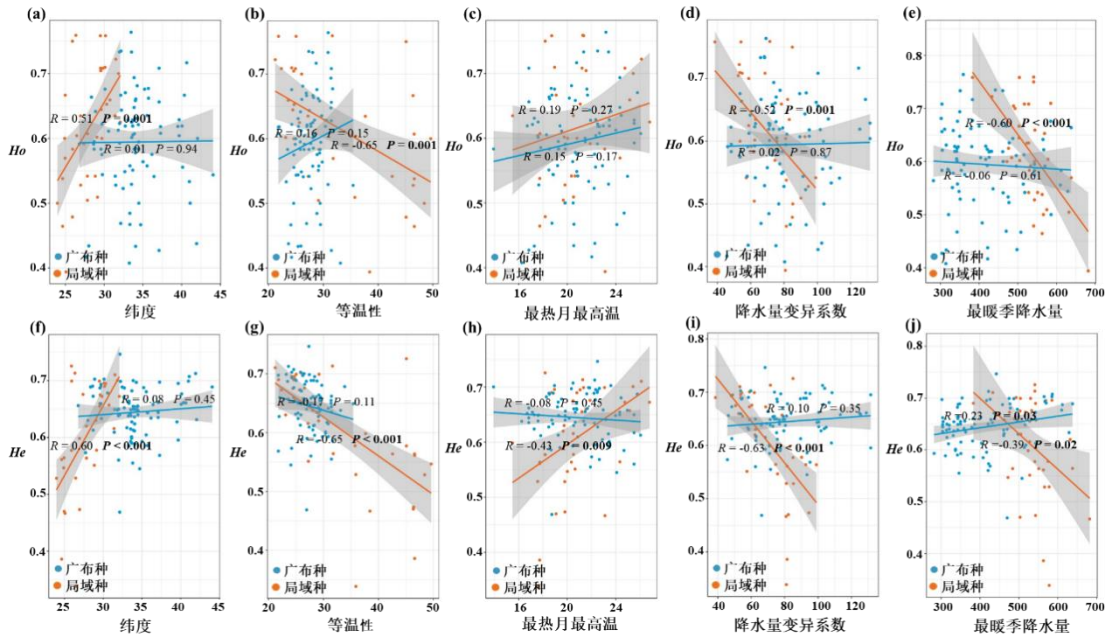


图 3.9 中国白栎组广布种和局域种的遗传多样性和环境因子的一般线性模型

Figure 3.9 Linear model between genetic diversity and environmental factors for widespread species and endemic species of white oaks in China

### 3.3.3 环境对叶片表型性状的影响

几何叶片表型性状的 PC1 和气候 PC1 的分析结果显示无论是广布种还是局域种的几何叶片形状都受环境影响变化显著 (图 3.10c)。与广布种相比,局域种的叶片性状随环境因子的变化更显著(图 3.10a,b)。广布种的大部分叶片性状与纬度(latitude)、最热月最高温 (Bio5) 和降水量变异系数(Bio15)基本呈现显著正相关,与海拔呈现显著负相关;局域种的叶片性状与与海拔 (altitude),等温性 (Bio3)以及降水量变异系数 (Bio15)呈现显著正相关;与纬度 (latitude)和最热月最高温(Bio5)呈现显著负相关。

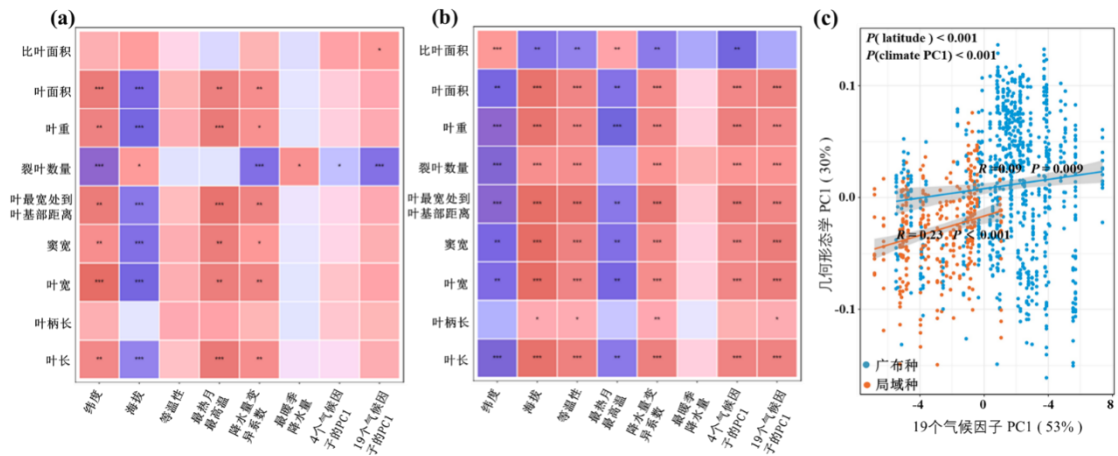


图 3.10 传统形态学指标同环境因子之间 (a, b) 以及几何形态学 PC1 同气候 PC1 之间的相关显著性分析

Figure 3.10 Correlation significance analysis between traditional morphological traits with environmental factor (a, b) and geometric morphology PC1 with climatic PC1

## 4 讨论

### 4.1 中国白栎组物种的种群遗传学

#### 4.1.1 遗传多样性

遗传多样性可通过多种遗传参数来衡量,在微卫星数据的分析中常用两种多样性指标:一是等位基因数目和有效等位基因数目;二是基于等位基因频率分布的杂合度<sup>[112]</sup>,包括观测杂合度和期望杂合度。本研究的结果显示槲栎、槲树、枹栎、蒙古栎和白栎的遗传参数都比较高,即遗传多样性高;而大叶栎和云南波罗栎的遗传参数都很低,即遗传多样性低。遗传多样性的差异可能源于少数几个因素,比如物种的生活史特征或地理特征<sup>[113]</sup>。之前有研究表明,分布范围较广的物种具有更高的遗传多样性<sup>[114,115]</sup>,本研究中遗传多样性较高的槲栎、槲树、枹栎、蒙古栎和白栎的种群在我国分布范围较广泛,而遗传多样性较低的大叶栎和云南波罗栎仅存在于我国西南地区,一般来说,地理分布范围较小的物种往往比地理分布广泛的物种拥有更低的遗传多样性<sup>[7,116]</sup>,这通常是因为它们的种群数量有限且与其他种群隔离,适应了特定的栖息地<sup>[117]</sup>,这限制了种群间的授粉,导致自交和近交,从而可能导致遗传多样性较低<sup>[118]</sup>。

#### 4.1.2 遗传结构和遗传分化

对七个中国白栎组物种的 122 个种群进行遗传结构结果表明槲栎、槲树、枹栎和蒙古栎可以明显分开,而白栎、大叶栎和云南波罗栎在遗传结构上聚为一体。七个物种之间存在一定的基因渐渗,尤其是槲栎和槲树之间存在更明显的基因渐渗,而且渐渗的方向是不对称的。同时基于遗传数据所做主坐标分析结果显示槲栎与槲树之间存在遗传地理重叠,但仍可以看出差异;枹栎和蒙古栎也存在遗传地理差异,而白栎、大叶栎和云南波罗栎在遗传地理上几乎完全重叠,没有差异,与遗传结构结果一致。

遗传分化系数和基因流是评价种群遗传结构的重要指标<sup>[119]</sup>。遗传分化系数  $F_{st}$  可以反映群体间的遗传分化程度,遗传分化系数越大,说明遗传分化程度越高。本研究的 AMOVA 分析结果显示广布种的种间遗传分化系数和变异分数都比局域种的高,可以解释遗传结构上局域种的聚类现象。而遗传分化系数和基因流呈负相关<sup>[120]</sup>。与种内基因流动态相比,多个物种的种间基因流更为复杂。在本研究中,我们估计了七个白栎组物种的种间基因流,其中多个物种的基因流流向白栎、槲栎、槲树、枹栎和蒙古栎,流向大叶栎的物种只有云南波罗栎,几乎没有基因流流向云南波罗栎,云南波罗栎存在的基因流最小但遗传分化系数最高,遗传多样性最低,其次就是大叶栎。槲栎和槲树(槲树 63.1 流向槲栎)之间存在强的基因交流,其次是白栎、大叶栎和云南波罗栎(大叶栎 35.0 和云南波罗栎 25.3 流向白栎)之间存在较强的基因交流与低

的遗传分化系数,这或许可以解释榲栌和榲树的遗传结构存在广泛渐渗,并且解释白栎、大叶栎和云南波罗栎之间的遗传结构。

## 4.2 叶片表型性状分析以及物种判定

### 4.2.1 传统形态学的表型变异与可塑性分析

表型性状变异是遗传变异最直接的体现,表型变异越大,可能存在的遗传变异也越大<sup>[121]</sup>。本研究以七个白栎组物种的叶片为材料进行表型性状变异的分析,在一定程度上可以反映物种遗传多样性水平<sup>[122,123]</sup>。在本研究中,七个物种内部表型性状变异系数为 14.1%~26.0%,种内性状存在差异不大,叶柄长、叶重和叶面积 3 个性状的变异系数高于平均值,表明这三个性状在七个物种的种内变异丰富,其余性状较为稳定;9 个性状在物种间的表型变异系数范围为 15.6%~63.3%,种间性状差异较大,其中叶柄长、叶重和叶面积在种间的变异系数非常高,变异丰富,其余性状较为稳定。

表型性状可塑性是植物根据环境差异塑造其表型的能力,是表型性状对环境变化的权衡<sup>[124,125]</sup>。栎树较高的叶片可塑性可能有利于应对不同的环境条件<sup>[31]</sup>。本研究选取的 9 个性状表型可塑性结果与叶片形态变异结果一样,七个物种无论是种内还是种间可塑性指数最高的三个性状都是叶柄长、叶重和叶面积,表明七个中国白栎组物种主要通过调节叶柄长、叶重和叶面积来适应环境的变化。而叶宽、翼宽、叶最宽处到叶柄的距离、裂叶数量以及比叶面积作为最稳定的指标可以作为白栎组物种的表型分类的重要参考指标。而且利用 9 个形状数据做 PCA 分析的结果无法看出这七个物种在表型性状上的差异。

### 4.2.2 几何形态学的形态分化以及物种判定

本研究中通过个体层次的 PCA 分析显示在 PC1 轴上可以显示小部分物种之间的形态差异,而其他物种之间的差异都较小难以用 PCA 区分。对前两个主成分的极值绘制出的网格与线框的重叠图来展示物种叶片形态在主成分轴上的变化,其中前两个主成分占叶片总的形态变异的 57%,可以较好的用来解释叶片表型性状的变化。

通过个体层次的 CVA 和种群层次的 DA 分析,可以更好对物种进行判别。CVA 分析很好的将大部分物种按照 CV 轴区分开,前两个主成分占叶片总的形态变异的 76.5%,比 PCA 可以更好地观察物种叶片表型性状在几何形态学方面的差异。DA 的结果显示白栎(95.0%)和云南波罗栎(87.2%),白栎(86.7%)和大叶栎(92.8%)可以被区分开,白栎与云南波罗栎叶片形态差异显著,而大叶栎(90.7%)和云南波罗栎(76.9%)叶片区分不完全,他们的叶片形态存在一定程度的相似之处。其他四个广布种的叶片 DA 分析都存在显著的形态差异。DA 和 CVA 分析的马氏距离分析显示广布种种间马氏距离大于局域种,即广布种种间几何形态学差异大于局域种,这与遗传分化结果一致。通过 2B-PLS 分析表明,七个物种的叶片结构与叶片大小显著

相关。

## 4.3 遗传、叶形和环境之间的关系

### 4.3.1 环境变化对种群遗传多样性的影响

物种的遗传多样性对其适应环境变化和长期生存至关重要<sup>[126]</sup>，遗传多样性水平越高，其适应环境变化的能力就越强。物种的遗传多样性可能受到区域和局部尺度环境条件的影响<sup>[127]</sup>。本研究表明，局域种的  $H_o$  和  $H_e$  随纬度变化显著，仅在西南低纬度地区分布的大叶栎和云南波罗栎拥有较低的遗传多样性，而分布范围较广的白栎和广布种拥有较高的遗传多样性，分布范围小的大叶栎和云南波罗栎值得进行遗传保护。局域种的  $H_o$  和  $H_e$  随四个气候因子的变化也显著，拥有较低  $H_o$  和  $H_e$  的大叶栎和云南波罗栎分布在等温性高，最湿季节平均温较低，降水量变异系数大，最暖季节降水量多地区，这与他们所处西南的地理位置有关，西南山区气温日较差大，夏季平均温度没有平原高，降水也多，表明大叶栎和云南波罗栎对环境变化的适应能力差，更容易受到环境变化的影响；而广布种的  $H_o$  和  $H_e$  随四个气候因子的变化并不著，这可能是广布种的遗传多样性高，对环境适应能力强，不容易受到环境的影响。

### 4.3.2 叶型和遗传之间的关系以及对环境变化的响应

表型性状是遗传变异以及基因与环境相互作用的结果<sup>[128, 129]</sup>。本研究中无论是广布种还是局域种，叶片表型性状受遗传显著影响，叶片表型性状的变化受遗传学、环境以及基因与环境相互作用的调节<sup>[130]</sup>。叶片几何形态 PC1 和气候 PC1 的分析结果显示叶片形状受环境显著影响。植物叶片长期适应环境变化，形成了一系列与环境相协调的表型特征<sup>[131]</sup>，通过分析叶片表型与环境因子之间的关系，能够揭示植物的生态适应策略<sup>[125]</sup>。

相关性分析结果显示，广布种的叶长、叶宽、翼宽、叶最宽处到叶柄的距离、叶重和叶面积随纬度的增加显著增加，随海拔升高而显著降低。栎属叶面积的增加有利于吸收更多的光照，叶片周长增大也增加了边界层阻力，减少叶片热量流失，叶柄也在增长<sup>[132]</sup>。有研究发现中国鹅耳枥 (*Carpinus turczaninovii* Hance) 自然种群的叶片表型性状在高纬度低温地区呈现叶片长、周长较大，在降水量少的地区叶柄长<sup>[23]</sup>。韩威等人的研究指出，随着温度降低，植物叶片会逐渐变长，因为在低温环境中，植物通过增加叶片的狭长程度来扩展叶片边缘，进而增强叶片边界层的阻力，减少热量散失<sup>[35]</sup>。也有其他研究结果表明，随着海拔的升高，温度会降低、风速也随之增大，为了降低呼吸作用和蒸腾作用的损耗，植物会通过减小叶片的尺寸来增强自身的抗风能力<sup>[33, 35]</sup>。例如 Gong 等人研究发现，杜仲叶片的大小会随着海拔的升高而减小<sup>[33]</sup>。而且降水量较少地区的植物叶柄较长，可能有利于增加光合作用效率和减少机械损伤<sup>[86]</sup>。

先前关于叶片表型的研究发现叶长、叶宽、叶面积均与海拔呈显著正相关<sup>[133]</sup>。

例如宋帅帅等人发现珙桐 (*Davidia involucrata* Baillon) 叶片的叶面积、叶长、叶宽、叶锯齿数与经度、纬度负相关, 与海拔正相关<sup>[30]</sup>。这与本研究关于局域种结果一致: 局域种的叶长、叶宽、窦宽、叶最宽处到叶柄的距离、叶重和叶面积随纬度的增加显著减少, 随海拔升高而显著升高。局域种仅分布在我国南方, 尤其是大叶栎和云南波罗栎仅分布在西南地区, 跨越纬度小, 推测由于本研究中大部分高海拔样点位于西南地区, 而该地区水热条件丰富, 即使海拔升高导致环境因子发生变化, 这些变化也未能限制大叶栎和云南波罗栎的正常生长。因此, 大叶栎和云南波罗栎通过增大叶面积来提升自身的生产力, 以此适应环境<sup>[134]</sup>。

温度和降水是影响植物生长发育的两个关键气候因素<sup>[25]</sup>, 有研究发现麻栎叶片性状 (包括功能和形态性状) 之中的叶面积、叶长和叶宽随温度升高先升后降, 叶长随降水量增加先升后降, 叶片面积与降水量显著正相关<sup>[34]</sup>。在本研究中, 纬度和海拔显著影响 4 个广布种的叶长、叶宽、窦宽、叶最宽处到叶柄的距离、叶重和叶面积, 温度与降水 (Bio3、Bio5 和 Bio15) 显著影响 3 个局域种的叶片性状。

## 5 结论与展望

### 5.1 结论

基于 12 对核卫星分子标记和叶片形态标记（传统指标测定和标志点标定）的方法，对 7 个中国白栎组物种 122 个种群进行了种群遗传学和叶片形态变异研究，分析了物种的遗传多样性、遗传分化、遗传结构和物种间的基因流以及 7 个物种的几何形态学变异和传统形态学变异、表型可塑性分析，探究了遗传、叶型和环境因子之间的关系，从分子和形态这两个水平上对物种保护提供了科学理论基础。该研究所得结论有以下几点：

(1) 本研究 7 个中国白栎组物种的遗传多样性的结果显示，榲栌、榲树、枹栌、蒙古栌和白栌的遗传多样性较高，而大叶栌和云南波罗栌的遗传多样性较低。这种差异可能源于物种的地理分布范围，分布范围较大的物种通常具有更高的遗传多样性，而地理分布范围较小的物种则遗传多样性较低。这可能是因为小范围分布的物种种群数量有限且与其他种群隔离，降低遗传多样性。

(2) 遗传结构分析研究显示榲栌、榲树、枹栌和蒙古栌存在明显的遗传结构，而白栌、大叶栌和云南波罗栌在遗传结构上聚为一体。遗传分化的结果表明，云南波罗栌的遗传分化系数最大，其次是大叶栌和榲栌，白栌的遗传分化系数最小。本研究种中，局域种的种间遗传分化系数和变异分数最低，表明它们在遗传结构上较为相似。而基因流分析显示，多个物种的基因流向白栌、榲栌、榲树、枹栌和蒙古栌，而云南波罗栌的基因流最小，遗传多样性最低。白栌、大叶栌和云南波罗栌之间的基因交流频繁，遗传结构也聚为一体，榲栌和榲树之间的基因交流更明显，遗传结构上也存在最广泛的渐渗。

(3) 本研究发现 7 个物种内部表型性状变异系数为 14.1%~26.0%，种内性状差异不大，但叶柄长、叶重和叶面积的变异系数较高。种间表型变异系数范围为 15.6%~63.3%，种间性状差异大，叶柄长、叶重和叶面积的变异系数非常高。表型可塑性结果显示，7 个物种主要通过调节叶柄长、叶重和叶面积来适应环境变化，而叶宽、窝宽等性状较为稳定，可作为表型分类的重要参考指标。

(4) 基于个体层次的 PCA 和 CVA 分析，结果显示 PCA 难以区分 7 个物种，同传统形态学 PCSA 结果一致，而 CVA 分析能更好地将大部分物种区分开。DA 分析显示，在 3 个局域种中白栌与云南波罗栌叶片形态差异显著，大叶栌与云南波罗栌叶片区分不完全，而 4 个广布种可以较好区分开。马氏距离分析显示，4 个广布种种间几何形态学差异大于 3 个局域种，与遗传分化结果一致。2B-PLS 分析表明，叶片结构与叶片大小显著相关。

(5) 遗传多样性对物种适应环境变化至关重要。本研究表明，局域种的遗传多

样性随纬度和气候因子的变化显著。分布范围较广的物种遗传多样性较高，而分布范围小的物种遗传多样性较低。这可能是因为广布种对环境的适应能力强，受环境影响较小。叶片形状受遗传和环境的显著影响。几何形态学 and 传统形态学分析显示，叶片形状受遗传影响显著。叶片表型与环境因子的关系分析表明，叶片性状随纬度和海拔的变化显著。广布种的叶片性状随纬度增加而增加，随海拔升高而降低；局域种的叶片性状则相反。温度和降水是影响叶片性状的主要气候因子，叶片表型的变化反映了植物对环境的适应策略。

## 5.2 展望

日本与韩国也有白栎组物种的分布（槲栎，槲树，枹栎和蒙古栎），以后的分析可以加上日本和韩国的样品做整个东亚白栎组物种的生态适应性研究。其次，基于 SSR 的遗传 PC1 和叶片表型性状的 PC1 只能简单解释叶片表型性状变化受遗传的影响。但栎属物种的叶片表现出丰富的变异特征，未来可以将遗传与表型数据更密切地相结合，来探究影响物种某一叶片表型性状的具体基因。

## 参考文献

- [1] Lewontin R C. POPULATION GENETICS[J]. Annual Review of Genetics, 1985. 19(Volume 19, 1985): 81-102.
- [2] Alvarez-Buylla E R, Garay A A. Population Genetic Structure of *Cecropia obtusifolia*, A Tropical Pioneer Tree Species[J]. Evolution, 1994. 48(2): 437-453.
- [3] Hughes A, Inouye B, Johnson M, et al. Ecological consequences of genetic diversity[J]. Ecology letters, 2008. 11: 609-623.
- [4] Vandergast A G, Bohonak A J, Hathaway S A, et al. Are hotspots of evolutionary potential adequately protected in southern California[J]. Biological Conservation, 2008. 141(6): 1648-1664.
- [5] Chen J, Zhao S, Liao Y, et al. Chloroplast DNA phylogeographic analysis reveals significant spatial genetic structure of the relictual tree *Davidiainvolucrata* (Davidiaceae)[J]. Conservation Genetics, 2015. 16(3): 583-593.
- [6] Bawa K S, Ashton P S. Conservation of Rare Trees in Tropical Rain Forests: A Genetic Perspective[J]. Genetics and Conservation of Rare Plants, 1991: 0
- [7] Hamrick J L, Godt M J W. Conservation Genetics of Endemic Plant Species[J]. Conservation Genetics, 1996: 281-304.
- [8] 李艳明. 基于叶绿体微卫星 (cpSSR) 的额尔齐斯河流域垂枝桦遗传多样性研究[D]. 石河子大学. 2024.
- [9] Wright S. The Interpretation of population structure by F-STATISTICS with special regard to systems of mating[J]. Evolution, 1965. 19(3): 395-420.
- [10] Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity[J]. Conservation Biology, 17: 230-237.
- [11] Zhou H, Chen J. Spatial genetic structure in an understory dioecious fig species: the roles of seed rain, seed and pollen-mediated gene flow, and local selection[J]. Journal of Ecology, 2010. 98(5): 1168-1177.
- [12] 李忠虎, 刘占林, 王玛丽, 等. 基因流存在条件下的物种形成研究述评: 生殖隔离机制进化[J]. 生物多样性. 2014, 22(01): 88-96.
- [13] Abbott R, Albach D, Ansell S, et al. Hybridization and speciation[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2013. 26(2): 229-246.
- [14] Eckstein R L, O'Neill R A, Danihelka J, et al. Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets[J]. Molecular Ecology, 2006. 15(9): 2367-2379.
- [15] Jia C H, Zhang L, Wei X, et al. Phenotypic polymorphism of *Litsea mollis* Hemsl in west Sichuan Province[J]. Forest Research, 2015. 28: 844-850.

- [16] Zingaretti L M, Monfort A, Perez-Enciso M. Automatic Fruit Morphology Phenome and Genetic Analysis: An Application in the Octoploid Strawberry[J]. *Plant Phenomics*, 2021. 2021: 9812910.
- [17] Lin Y, Liu S, Luo J, et al. Landrace origins and phenotypic diversity through seedling morphology in *Corymbia citriodora* subsp. *citriodora* (syn. *Eucalyptus citriodora*).[J]. *Australian Forestry*, 2017. 80: 43-56.
- [18] Li Y, Liu X, Ma J, et al. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area[J]. *Journal of Forestry Research*, 2018. 29(1): 35-44.
- [19] Ackerly D, Knight C, Weiss S, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses[J]. *Oecologia*, 2002. 130(3): 449-457.
- [20] Dewoody J A, Harder A M, Mathur S, et al. The long-standing significance of genetic diversity in conservation[J]. *Molecular Ecology*, 2021. 30(17): 4147-4154.
- [21] 杨美玲, 唐红. 紫斑牡丹遗传多样性的 ISSR 分析[J]. *西北植物学报*. 2012, 32(04): 693-697.
- [22] Li Y, Li S, Lu X, et al. Leaf phenotypic variation of endangered plant *Tetracentron sinense* Oliv. and influence of geographical and climatic factors[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021. 32(2): 623-636.
- [23] Zhao R, Chu X, He Q, et al. Leaf phenotypic variation in natural populations of *Carpinus tschonoskii* in China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2023. 34(5): 1591-1602.
- [24] Bayramzadeh V, Attarod P, Ahmadi M T, et al. Variation of leaf morphological traits in natural populations of *Fagus orientalis* Lipsky in the Caspian forests of Northern Iran[J]. *Annals of Forest Research*, 2012. 20.
- [25] Wang X, Liu J, Rui X, et al. Biogeographic divergence in leaf traits of *Sapindus mukorossi* and *Sapindus delavayi* and its relation to climate[J]. *Journal of Forestry Research*, 2020. 32: 1-12.
- [26] Navas M, Garnier E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability[J]. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 2002. 23(6): 375-383.
- [27] Liu Y, Zhang L, Xu X, et al. Understanding the wide geographic range of a clonal perennial grass: plasticity versus local adaptation[J]. *AoB plants*, 2015: 8.
- [28] Pigliucci M, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. *Journal of Experimental Biology**Journal of Experimental Biology*, 2006. 209(12): 2362-2367.
- [29] Stotz G C, Salgado-Luarte C, Escobedo V M, et al. Phenotypic plasticity and the leaf economics spectrum: plasticity is positively associated with specific leaf area[J]. *Oikos*, 2022. 2022(11): e9342.
- [30] 宋帅帅, 吴浩, 吕林玉, 等. 国家重点保护植物珙桐叶片功能性状地理格局及其驱动因素[J]. *植物科学学报*. 2024, 42(02): 160-169.

- [31] Gratani L, Covone F, Larcher W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis[J]. *Trees*, 2006. 20(5): 549-558.
- [32] Alcántara-Ayala O, Oyama K, Ríos Muñoz C, et al. Morphological variation of leaf traits in the *Ternstroemia lineata* species complex (Ericales: Pentaphragmaceae) in response to geographic and climatic variation[J]. *PeerJ*, 2020. 8: 1-26.
- [33] Gong H, Yang M, Wang C, et al. Leaf phenotypic variation and its response to environmental factors in natural populations of *Eucommia ulmoides*[J]. *BMC Plant Biology*, 2023. 23(1): 562.
- [34] 王晶媛, 张慧, 虞木奎, 等. 区域尺度上麻栎叶片性状对环境因子的响应规律[J]. *生态环境学报*. 2017, 26(05): 754-762.
- [35] 韩威, 刘超, 樊艳文, 等. 长白山阔叶木本植物叶片形态性状沿海拔梯度的响应特征[J]. *北京林业大学学报*. 2014, 36(04): 47-53.
- [36] Miljković, D.; Stefanović, M.; Orlović, et al. Wild cherry (*Prunus avium* (L.) L.) leaf shape and size variations in natural populations at different elevations.[J]. *Alpine Botany*. 2019, 129: 163–174.
- [37] Proietti, E.; Filesi, L.; Di Marzio, et al. Morphology, geometric morphometrics, and taxonomy in relict deciduous oaks woods in northern Italy[J]. *Rendiconti Lincei* 2021, 32: 549–564.
- [38] De Luna-Bonilla, O.Á.; Valencia-Á, S.; et al. Leaf morphometric analysis and potential distribution modelling contribute to taxonomic differentiation in the *Quercus microphylla* complex[J]. *Journal of Plant Research* 2024, 137: 3–19.
- [39] Klingenberg, C.P. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics[J]. *Molecular Ecology Resources*. 2011, 11: 353–357.
- [40] Shipunov, A.B.; Bateman, R.M. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) diversity in European Russia[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005, 85: 1–12.
- [41] Viscosi, V.; Loy, A.; Fortini, P. Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems[M]. Trieste: EUT Edizioni Università di Trieste 2010.
- [42] Zelditch, M.L.; Lundrigan, B.L.; Garland, T., Jr. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance[J]. *Evolution & Development*. 2004, 6: 194–206.
- [43] Klingenberg, C.P. Evolution and development of shape: Integrating quantitative approaches[J]. *Nature Reviews Genetics*. 2010, 11, 623–635.
- [44] Granier C, Vile D. Phenotyping and beyond: modelling the relationships between traits[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014.18: 96–102.
- [45] Eric W. Morphometrical methods as tools for identifying field maple (*Acer campestre* L.) trees[J]. *Feddes Repertorium*, 2020.131 (1) : 72–81
- [46] 曾卫东.基于形态、分子和生态数据的星果草属物种界定研究[D]. 南昌: 江西农业大学. 2019.
- [47] 庞丁玮, 王军, 原阳晨, 等. “冀洪1号”黑枣与普通黑枣叶形性状差异研究. *林业与生态学报*[J],

- 2021.36 (2) : 132–137.
- [48] Kremer A, Hipp A L. Oaks: an evolutionary success story[J]. *New Phytologist*, 2020. 226(4): 987-1011.
- [49] Denk T, Grimm G W, Manos P S, et al. Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus *Quercus* [M]. Cham; Springer International, 2017.
- [50] Kremer A, Hipp A. Oaks: an evolutionary success story[J]. *New Phytologist*, 2019. 226.
- [51] Nixon K C. Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2006.
- [52] Hipp A L, Manos P S, González-Rodríguez A, et al. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity[J]. *New Phytologist*, 2018. 217(1): 439-452.
- [53] Hipp A L, Manos P S, Hahn M, et al. Genomic landscape of the global oak phylogeny[J]. *New Phytologist*, 2020. 226(4): 1198-1212.
- [54] Hipp A. Should hybridization make us skeptical of the oak phylogeny[J]. *International Oaks: The Journal of the International Oak Society*, 2015. 26: 9-17.
- [55] Hipp A, Whittemore A, Garner M, et al. Genomic Identity of White Oak Species in an Eastern North American Syngameon[J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2019. 104: 455-477.
- [56] Petit, R.J. Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. [J] *Forest Ecology and Management*, 2002. 156(1): 5-26.
- [57] Petit R J, Latouche-Hallé C, Pemonge M, et al. Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity[J]. *Forest Ecology and Management*, 2002. 156(1): 115-129.
- [58] Reutimann O, Dauphin B, Baltensweiler A, et al. Abiotic factors predict taxonomic composition and genetic admixture in populations of hybridizing white oak species (*Quercus sect. Quercus*) on regional scale[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2023. 19(3): 22.
- [59] Mačejovský V, Schmidtová J, Hrivnák M, et al. Interspecific differentiation and gene exchange among the Slovak *Quercus sect. Quercus* populations[J]. *Dendrobiology*, 2020. 83: 20-29.
- [60] Aizawa M, Maekawa K, Mochizuki H, et al. Unveiling the origin of *Quercus serrata* subsp. *mongolicoides* found in Honshu, Japan, by using genetic and morphological analyses[J]. *Plant Species Biology*, 2018. 33(3): 174-190.
- [61] Nagamitsu T, Shimizu H, Aizawa M, et al. An admixture of *Quercus dentata* in the coastal ecotype of *Q. mongolica var. crispula* in northern Hokkaido and genetic and environmental effects on their traits[J]. *Journal of plant research*, 2019. 132(2): 211-222.
- [62] Nagamitsu T, Uchiyama K, Izuno A, et al. Environment-dependent introgression from *Quercus*

- dentata to a coastal ecotype of *Quercus mongolica* var. *crispula* in northern Japan[J]. *New Phytologist*, 2020. 226(4): 1018-1028.
- [63] Chung M Y, Kim K J, Pak J H, et al. Inferring establishment histories in populations of *Quercus dentata* (Fagaceae) from the analysis of spatial genetic structure[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2005. 250(3): 231-242.
- [64] Ahn J, Hong K, Lim H. Genetic diversity and structure of *Quercus variabilis* populations in the Republic of Korea based on microsatellite markers[J]. *Journal of Forest Research*, 2023. 28: 1-11.
- [65] Han E, Cho W, Park J, et al. A Disjunctive Marginal Edge of Evergreen Broad- Leaved Oak (*Quercus gilva*) in East Asia: The High Genetic Distinctiveness and Unusual Diversity of Jeju Island Populations and Insight into a Massive, Independent Postglacial Colonization[J]. *Genes*, 2020. 11: 1114.
- [66] Kusi J, Karsai I. Plastic leaf morphology in three species of *Quercus*: The more exposed leaves are smaller, more lobated and denser[J]. *Plant Species Biology*, 2019. 35.
- [67] Viscosi V, Antonecchia G, Lepais O, et al. Leaf Shape and Size Differentiation in White Oaks: Assessment of Allometric Relationships among Three Sympatric Species and Their Hybrids[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2012. 173: 875-884.
- [68] Viscosi V. Geometric morphometrics and leaf phenotypic plasticity: assessing fluctuating asymmetry and allometry in European white oaks (*Quercus*)[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2015. 179(2): 335-348.
- [69] Aissi A, Beghami Y. Geometric Morphometrics use in the examination of subgenus *Quercus* leaf shape variation in Algeria[J]. *Folia Oecologica*, 2022. 49: 175-181.
- [70] Louf J, Nelson L, Kang H, et al. How wind drives the correlation between leaf shape and mechanical properties[J]. *Scientific Reports*, 2018. 8(1): 16314.
- [71] Tamaki I, Yamada Y. Environmental pressure rather than ongoing hybridization is responsible for an altitudinal cline in the morphologies of two oaks[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2020. 13(4): 413-422.
- [72] Denk T, Grimm G W, Manos P S, Deng M, Hipp A. An updated infrageneric classification of the oaks:
- [73] 康艺馨.气候变化下东亚栎属白栎组物种分布及枹栎的种群遗传学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2022.
- [74] Li X, Wei G, El-Kassaby Y A, et al. Hybridization and introgression in sympatric and allopatric populations of four oak species[J]. *BMC Plant Biology*, 2021. 21(1): 266.
- [75] Pei Z, Yang Q, Chen X, et al. Population Study Reveals Genetic Variation and Introgression of Four Deciduous Oaks at the Junction between Tai hang Mountain and Yan shan Mountain[J]. *Forests*, 2022. 13: 1647.

- [76] Xiong S, Zhao Y, Chen Y, et al. Genetic diversity and population structure of *Quercus fabri* Hance in China revealed by genotyping-by-sequencing[J]. Ecology and Evolution, 2020. 10(16): 8949-8958.
- [77] Chen X, Yang J, Feng L, et al. Phylogeography and population dynamics of an endemic oak (*Quercus fabri* Hance) in subtropical China revealed by molecular data and ecological niche modeling[J]. Tree Genetics & Genomes, 2020. 16.
- [78] Chen X D, Yang J, Guo Y F, et al. Spatial Genetic Structure and Demographic History of the Dominant Forest Oak *Quercus fabri* Hance in Subtropical China[J]. Front Plant Sci, 2020. 11: 583284.
- [79] Guo B, Hao X, Han L, et al. Unraveling the genetic diversity and structure of *Quercus liaotungensis* population through analysis of microsatellite markers[J]. PeerJ, 2021. 9: e10922.
- [80] Chen J, Zeng Y, Zhang D. Dispersal as a result of asymmetrical hybridization between two closely related oak species in China[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2021. 154: 106964.
- [81] Wei L, Li Y, Zhang H, et al. Variation in morphological traits in a recent hybrid zone between closely related *Q. liaotungensis* and *Q. mongolica* (Fagaceae)[J]. Journal of Plant Ecology, 2015. 8(2): 224-229.
- [82] Qi M, Du F K, Guo F, et al. Species identification through deep learning and geometrical morphology in oaks (*Quercus* spp.): Pros and cons[J]. Ecology and Evolution, 2024. 14(2): e11032.
- [83] 刘媛. 同域分布栎属两近缘种形态变异与种群遗传研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
- [84] Schuelke M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments[J]. Nature biotechnology, 2000. 18(2): 233-234.
- [85] Lyu J, Song J, Liu Y, et al. Species Boundaries Between Three Sympatric Oak Species: *Quercus aliena*, *Q. dentata*, and *Q. variabilis* at the Northern Edge of Their Distribution in China[J]. Frontiers in Plant Science, 2018. 9.
- [86] Hulce D, Li X, Snyder-Leiby T, et al. GeneMarker® Genotyping Software: Tools to Increase the Statistical Power of DNA Fragment Analysis[J]. Journal of Biomolecular Techniques : JBT, 2011. 22: 35-36.
- [87] Peakall R, Smouse P E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update[J]. Bioinformatics, 2012. 28(19): 2537-2539.
- [88] Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis[J]. Evolutionary Bioinformatics, 2017. 1: 1-47.
- [89] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies[J]. Genetics, 2003. 164(4): 1567-1587.
- [90] Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study[J]. Molecular Ecology, 2005. 14(8): 2611-2620.

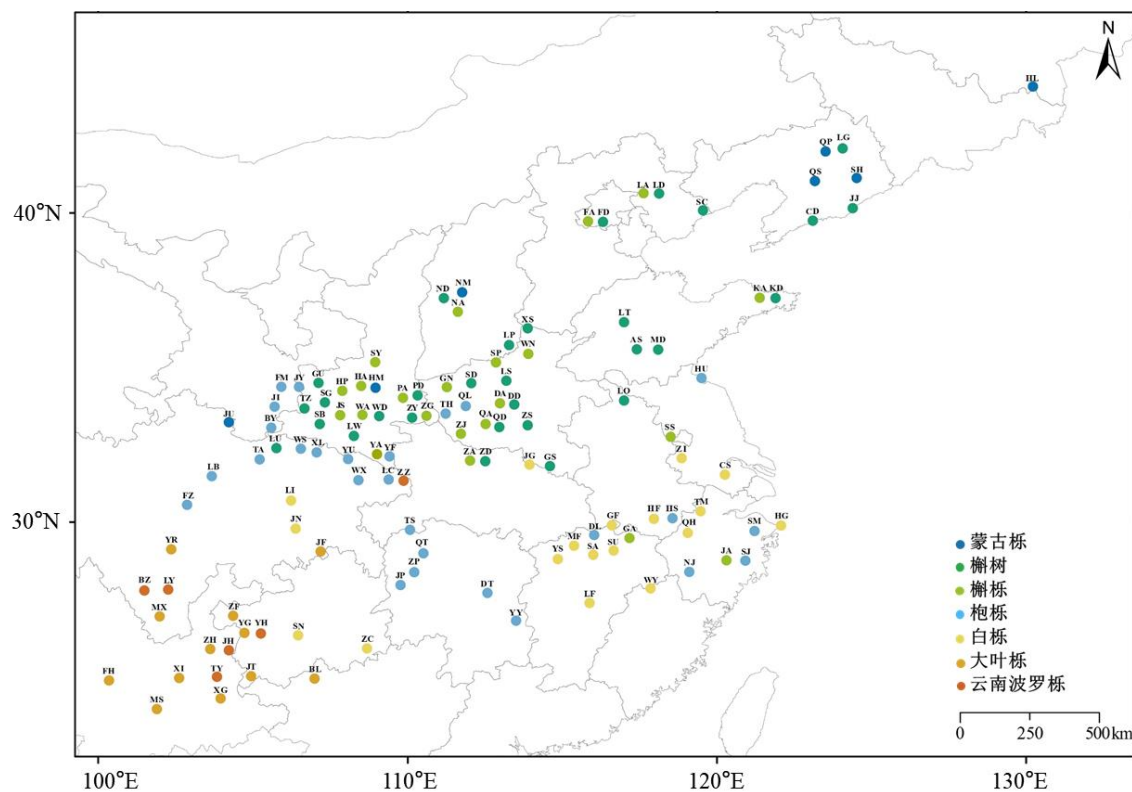
- [91] Rosenberg N. distruct: a program for the graphical display of population structure: PROGRAM NOTE[J]. *Molecular Ecology Notes*, 2004. 4: 137-138.
- [92] Earl D A, Vonholdt B M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method[J]. *Conservation Genetics Resources*, 2012. 4(2): 359-361.
- [93] Beerli P. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters[J]. *Bioinformatics*, 2006. 22(3): 341-345.
- [94] Slatkin M. Gene Flow in Natural Populations[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 1985. 16: 393-430.
- [95] Beerli P, Felsenstein J. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001. 98(8): 4563-4568.
- [96] Liu Y, Li Y, Song J, et al. Geometric morphometric analyses of leaf shapes in two sympatric Chinese oaks: *Quercus dentata* Thunberg and *Quercus aliena* Blume (Fagaceae)[J]. *Annals of Forest Science*, 2018. 75(4): 90.
- [97] Jian L. Research on leaf traits for different age leaves of dominant species in *Castanopsis carlessi* forests in Lingshishan National Forest Park[J]. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2009.
- [98] Zhao R, Chu X, He Q, et al. Leaf phenotypic variation in natural populations of *Carpinus tschonoskii* in China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2023. 34(5): 1591-1602.
- [99] Petit C, Thompson J D, Bretagnolle F. Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corm production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1996. 74(12): 1964-1973
- [100] Bradshaw A D. *Advances in Genetics*[M]. UK: Academic Press Inc., 1965.115-155.
- [101] Pigliucci M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005. 20(9): 481-486.
- [102] Jung V, Albert C H, Violle C, et al. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events[J]. *Journal of Ecology*, 2014. 102(1): 45-53.
- [103] 陈世仁, 臧丽鹏, 吴宇航, 等. 植物功能性状种内变异的来源、量化及应用[J]. *生态学杂志*. 2024, 43(05): 1442-1452.
- [104] Valladares F, Martínez-Ferrí E, Balaguer L, et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource use strategy[J]. *The New phytologist*, 2000. 148 1: 79-91.
- [105] Alonso, J. C. y Largo, M. F. Empezando a visualizar datos con R y ggplot2[M]. Cali, Colombia: Universidad Icesi. 2023.
- [106] Rohlf F J. Bias and error in estimates of mean shape in geometric morphometrics[J]. *Journal of*

- Human Evolution, 2003. 44(6): 665-683.
- [107] Marugán-Lobón. Morphometrics for Nonmorphometricians[M]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 2010.179-190.
- [108] Viscosi V. Geometric morphometrics and leaf phenotypic plasticity: assessing fluctuating asymmetry and allometry in European white oaks (*Quercus*)[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2015. 179(2): 335-348.
- [109] Chen X, Dimitrov N, Meyers L. Uncertainty analysis of species distribution models[J]. Public Library of Science ONE, 2019. 14(5): e214190.
- [110] Bates D, Mächler M, Bolker B, et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4[J]. Journal of Statistical Software, 2015. 67(1): 1-48.
- [111] Garrett R, Nar A, Fisher T, et al. ggvoronoi: Voronoi Diagrams and Heatmaps with ggplot2[J]. Journal of Open Source Software, 2018. 3: 1096.
- [112] Leberg P. Estimating allelic richness: Effects of sample size and bottlenecks[J]. Molecular ecology, 2002. 11: 2445-2449.
- [113] Nybom H. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants[J]. Molecular Ecology, 2004. 13(5): 1143-1155.
- [114] Pelletier T A, Carstens B C. Geographical range size and latitude predict population genetic structure in a global survey[J]. Biology Letters, 2018. 14(1): 20170566.
- [115] Hamrick, J.L. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Philosophical Transactions of the Royal Society of London[J]. Series B: Biological Sciences, 1997. 351(1345): 1291-1298.
- [116] Kremer A, Petit R. Gene diversity in natural populations of oak species[J]. Annales des Sciences Forestières, 1993. 50: 186-202.
- [117] Barrett S C H, Kohn J R. Genetic and Evolutionary Consequences of Small Population Size in Plants: Implications for Conservation[J]. Genetics and Conservation of Rare Plants, 1991: 0.
- [118] Wang, S., Genetic diversity and population structure of the endangered species *Paeonia decomposita* endemic to China and implications for its conservation[J]. BMC Plant Biology, 2020. 20.
- [119] 李春侨, 周龙, 陆彪, 等. 天山樱桃野生居群遗传多样性 SSR 分析[J]. 经济林研究. 2017, 35(03): 44-49
- [120] Panchen A L. GRANT, V. The evolutionary process, a critical study of evolutionary theory. Columbia University Press[J]. Archives of Natural History, 2010. 20(1): 143.
- [121] 汪洋, 田玉娥, 甘小燕, 等. 湖北红椿天然居群表型变异地理趋势面研究[J]. 森林与环境学报. 2018, 38(03): 309-317.
- [122] 乔谦, 丰震, 任红剑, 等. 元宝枫天然种群种实表型多样性[J]. 生态学杂志. 2017, 36(10):

2707-2715.

- [123] 王旭军, 张日清, 许忠坤, 等. 红榉不同种源种子形态性状变异[J]. 中南林业科技大学学报. 2015, 35(01): 1-7.
- [124] Liu X, Chen H, Sun T, et al. Variation in woody leaf anatomical traits along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021. 26: e1523.
- [125] 朱润军, 杨巧, 李仕杰, 等. 植物表型可塑性对环境因子的响应研究进展[J]. 西南林业大学学报(自然科学). 2021, 41(01): 183-187.
- [126] Shaw R E, Farquharson K A, Bruford M W, et al. Global meta-analysis shows action is needed to halt genetic diversity loss[J]. *Nature*, 2025. 638(8051): 704-710.
- [127] 王少鹏, 罗明宇, 冯彦皓, 等. 生物多样性理论最新进展[J]. 生物多样性. 2022, 30(10): 25-37.
- [128] 贾春红, 张利, 魏晓, 等. 川西地区毛叶木姜子的表型多样性研究[J]. 林业科学研究. 2015, 28(06): 844-850.
- [129] 孔源, 杜苗, 赵毅强. 表型可塑性的研究进展[J]. 科学通报. 2024, 69(14): 1881-1892.
- [130] Gupta, S., Rosenthal, D.M., et al. The remarkable morphological diversity of leaf shape in sweet potato (*Ipomoea batatas*): the influence of genetics, environment, and G×E[J]. *New Phytologist*. 2020, 225: 2183-2195.
- [131] 李颖, 何念鹏, 刘聪聪. 植物功能性状网络: 概念体系发展与应用进展[J]. 生态学报. 2024, 44(18): 7944-7961.
- [132] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 等. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应[J]. 植物生态学报. 2013, 37(09): 793-802.
- [133] 李娜, 杨袁木, 李子玥, 等. 不同种源红锥叶片表型变异分析[J]. 亚热带植物科学. 2023, 52(04): 318-326.
- [134] 陈恺茜. 中国不同地区栓皮栎叶片结构地理变异及全基因组关联分析[D]. 西北农林科技大学. 2024.

附录



附录 A 中国白栎组物种的采样图

Appendix A Sampling maps of white oak species in China.

附录 B 基于 MIGRATE-N 估计的中国白栎物种之间的历史基因流

Appendix B Historical gene flow between species of white oaks in China based on MIGRATE-N estimation

		基因流( $NeM$ )						
		广布种				局域种		
		槲栎→	槲树→	枹栎→	蒙古栎→	白栎→	大叶栎→	云南波罗栎→
	槲栎		63 [54-73]	25 [19-30]	10 [5-12]	13 [9-16]	16 [11-18]	13 [11-16]
	槲树	38 [33-48]		14 [10-15]	13 [11-13]	21 [15-27]	18 [11-25]	15 [12-17]
广布种	枹栎	11 [7-18]	20 [14-25]		12 [9 - 13]	24 [18-28]	20 [16-21]	21 [17-24]
	蒙古栎	16 [9-26]	10 [5-12]	9 [7-11]		26 [17-35]	12 [9-13]	5 [3-7]
	白栎	10 [4-17]	7 [0-10]	12 [6-18]	18 [15-21]		35 [30-36]	25 [20-28]
局域种	大叶栎	11 [3-23]	4 [0-5]	3 [0-4]	7 [2-8]	24 [21-25]		29 [21-36]
	云南波罗栎	12 [7-16]	11 [5-13]	20 [10-29]	3 [0-3]	22 [16-23]	21 [11-23]	

注：括号内给出了 95%的置信区间； $NeM$ ，每代的有效迁移个体数；→，基因流方向

## 个人简介

王静，女，1999年12月生，籍贯河北省邢台市。2018年9月至2022年7月就读于福建农林大学林学院，生态学专业，导师为苏小青副教授，取得理学学士学位。2022年9月至2025年7月就读于北京林业大学生态与自然保护学院，生态学专业，导师为杜芳教授。

硕士期间主修课程：实践生态学、分子生态学理论与方法、恢复生态学专题、保护生物学专题、高级森林生态学、系统与进化生物学等。硕士期间的主要研究内容是中国白栎组物种的种群遗传学以及叶片形态变异研究。以第一作者发表SCI论文一篇。



## 导师简介

杜芳，女，1981年11月生，甘肃甘南人。2010年6月获得兰州大学生态学博士学位，2010年12月获得法国波尔多第一大学生态学博士学位。现任北京林业大学生态与自然保护学院教授和云南大学生态与环境学院客座教授。

主要致力于森林树种遗传多样性及物种形成的机理研究。主持国家自然科学基金项目三项，参与国家自然科学基金重点项目和科技部重点研发计划各一项。以第一作者或通讯作者发表SCI论文31篇，发明专利1项，论文总计被引用1300余次(谷歌学术统计)。2014年在北京林业大学创建了首个分子生态实验室，为从微观角度解决宏观森林生态学问题搭建了良好的平台。

2009年获法国农业科学学院三大科研进展奖励；2014年获得教育部高等学校科学研究优秀成果奖自然科学奖一等奖(排名第四)；2014、2018年获得梁希青年论文奖；2015年当选北京市科技新星；2019年当选中国植物学会女科学家协会委员；2021年开始担任SCI期刊*Ecology and Evolution*的Associate Editor；2022年联合华东师范大学的王嵘教授与日本和加拿大的学者一起组织了“森林树种保护基因组学(Forest Tree Conservation Genomics)”的专刊；2023年开始担任*Plant Diversity*的Associate Editor。



## 获得成果目录清单

Qi M, Wang J, Wang R L, et al. Intraspecific character displacement in oaks[J]. *The Plant Journal*, 2025, 122: e70165. (SCI)



## 致谢

时光荏苒，岁月如梭，转眼间，我在研究生的求学路上已走过了三个春秋。回首这段充实而难忘的旅程，我心中充满了感恩与感动，因为有太多的人给予我支持与帮助，让我得以在这条充满挑战的道路上不断前行。

首先，我要向我的导师杜芳老师致以最诚挚的感谢。这三年来，杜老师对我的用心栽培，如同春雨润物，无声却深刻地影响着我。从学术研究的严谨态度到为人处世的品德修养，杜老师都给予了我全方位的指导。然而，我深知自己并非一颗好苗子，未能完全达到老师的期望，辜负了老师的一番苦心。尽管如此，杜老师始终没有放弃我，依然耐心地教导我，鼓励我。我衷心希望杜老师未来能够遇到一个真正优秀的学生，一个能够继承和发扬她学术精神的“好苗子”，让她的辛勤付出得到更丰硕的回报。

其次，我要特别感谢我的大师姐祁敏。作为杜老师博士开门大弟子，祁敏师姐不仅在学术上有着卓越的成就，更在为人处世方面堪称楷模。她一点没有师姐的架子，对我非常亲切。从实验操作到数据分析，祁敏师姐都亲手教导我，毫无保留地分享她的经验和技巧。在我遇到困难和压力时，她总是站在我身边，给予我温暖和力量。她的关心和支持，让我在研究生生活中感受到了家的温暖。同样要感谢的还有我的二师姐罗艳君。罗艳君师姐学习优秀，目标明确，勇往直前。她身上那种坚韧与果敢的品质，一直是我学习的榜样。她总能敏锐地发现我研究中最致命的错误，并毫不留情地指出来。虽然有时她的言语激励得有些严厉，但我深知那都是出于对我的关心和期望。正是在她的严格要求下，我逐渐学会了如何严谨地对待学术研究，如何在面对困难时不退缩。我的三师姐张艺，也是我心中不可或缺的存在。她温柔有耐心，平时经常关心我的学业情况，给予我很多鼓励和建议。实验室的每一次团建活动，都是张艺师姐一手操办的。她总能巧妙地安排各种有趣的活动，让大家在紧张的科研之余，能够放松身心，增进彼此之间的感情。这些美好的回忆，都离不开张艺师姐的精心策划和组织。

当然，我也要感谢我的同门景雨晴、王荣乐、刘维康、赵雯萱。我们在一起度过了许多难忘的时光，共同经历了科研的酸甜苦辣。景雨晴是个非常可爱的女生，我们在一起总能有很多话题；王荣乐经常和我一起讨论科研和生活上的问题，我们之间的每一次交流和合作，都让我在科研道路上不断成长；刘维康虽然总是拖延，但这也让我学会了如何在压力下保持冷静，合理安排时间；赵雯萱学习认真，刻苦努力。同时，我要感谢我的室友郑紫薇、张倩倩和李雅宁。郑紫薇室友经常在周末带我一起出去玩，为我枯燥的工作增添了一抹亮色。张倩倩室友则非常耐心，总是细心地帮我修改格式，解答我的各种问题，让我在学习中少走了很多弯路。虽然李雅宁室友有些懒惰，但她的这种性格也让我学会了如何在有限的时间内提高效率，挑战自己的极限。

最后,我要十分感谢我的家人,是他们用尽全力托举我,支持我一路学习到现在,他们是最坚强的后盾。

这段研究生生活,是我人生中一段宝贵的经历。感谢每一位出现在我生命中的老师、同学和朋友,是你们让我在这段旅程中不断成长,不断进步。未来,无论我身处何方,我都会铭记这段经历,铭记你们对我的帮助和支持。我会带着你们的期望,继续努力,不断前行,争取在未来能够以更好的自己回报你们的关爱。

再次感谢你们,我的老师、同学和朋友们!