

分类号

密级

UDC



北京林业大学

学术型硕士学位论文

武夷山国家公园五种壳斗科植物的小尺度空间遗传结构与叶形态变异研究

Fine-scale spatial genetic structure and leaf shape variation of five Fagaceae species in Wuyishan Nation Park

王荣乐

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

二〇二六年六月四日

课题来源

本论文受到国家自然科学基金联合基金项目“典型珍稀濒危植物对迁地生境的适应与调节机制（U2571202）”，国家自然科学基金面上项目“植物特征替代的分布格局及适应机制（42571062）”以及中国科学院科技服务网络重点专项“中国科学院国家公园研究院研究专项（KFJ-STIS-ZDTP-2022-001）”的资助，特此感谢！

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： 王荣东 日 期： 2026年6月4日

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： 王荣东 导师签名： 杜芳 日 期： 2026年6月4日

答辩委员会成员信息

	姓名	职称	工作单位
主席	侯继华	教授	北京林业大学
委员	刘艳红	教授	北京林业大学
	王健铭	副教授	北京林业大学
	范春雨	副教授	北京林业大学

摘要

小尺度空间遗传结构 (Fine-scale spatial genetic structure, FSGS) 可量化个体间的遗传相似性及其与空间距离的关系, 揭示植物种群中的微进化过程。叶形等表型特征也可能呈现出特定的空间变异模式。FSGS 及叶形态变异研究有助于深入理解植物如何通过遗传与表型特征在小尺度空间内适应环境变化, 对研究物种保护具有重要作用。

本研究以武夷山国家公园内分布广泛且共存的五种壳斗科 (Fagaceae) 植物: 栎属 (*Quercus* L.) 中青冈 (*Quercus glauca* Thunb.) 的八个种群 207 个个体和多脉青冈 (*Quercus multinervis* J. Q. Li) 的三个种群 119 个个体, 锥属 (*Castanopsis* Spach) 中钩锥 (*Castanopsis tibetana* Hance) 的七个种群 111 个个体、罗浮锥 (*Castanopsis fabri* Hance) 的七个种群 102 个个体和栲 (*Castanopsis fargesii* Franch.) 的四个种群 62 个个体为研究对象开展种群遗传学及叶形态变异研究。

基于 10 对核微卫星分子标记 (Nuclear microsatellite, nSSR) 的遗传多样性分析结果表明, 栎属比锥属的遗传多样性低。遗传结构分析表明, 当混合系数 Q 阈值设定为 0.9/0.1 时, 检测到 79 个杂合个体。贝叶斯和主坐标分析 (Principal coordinate analysis, PCoA) 表明, 栎属和锥属、栎属中的青冈和多脉青冈间呈现出显著的遗传分化, 锥属三个种间的遗传分化程度较低。分层分子方差分析 (Analysis of molecular variance, AMOVA) 结果表明, 五个种的大部分遗传变异存在于种群内部, 变异数 (Percentage of variation) 达 69.7%。空间自相关分析表明, FSGS 强度整体处于中上水平 ($S_p = 0.016-0.031$), 五个物种均存在显著的 FSGS, 个体间遗传相关性随空间距离增加而逐渐降低。相较于锥属物种, 栎属表现出更强的 FSGS 强度、更受限的基因流动和更低的遗传多样性。

传统形态测量法 (Traditional morphometric methods) 分析结果表明, 五种壳斗科植物表现出高水平的叶形态变异, 其平均变异系数 (Coefficient of variation, CV) 为 49%, 并且在叶长 (LL)、叶柄长 (PL)、叶宽 (LW)、叶基部到叶最宽处的长度 (WP)、叶质量 (LM)、叶面积 (LA) 和比叶面积 (SLA) 等性状上存在显著差异, 其中, 叶面积与叶质量的变异系数更大, 分别为 79% 和 97%, 表明两个性状可能对物种分化更为敏感。回归分析的结果显示, 五个壳斗科植物的异速生长指数小于 1.0, 表明它们均存在“收益递减”现象 (Diminishing returns), 即叶面积与叶质量的变化并未呈同比

例增长。其中，栲异速生长指数在五个物种中最高 ($\alpha = 0.83$)，表明其叶面积随质量增加的响应程度相对更高。几何形态测量法(Geometric morphometric methods, GMMs)的分析表明，在叶片对称成分中，五个物种之间存在一定的形态差异，但栎属与锥属存在部分重叠，栎属中的青冈与多脉青冈叶形态重叠较多。栎属叶形变化范围比锥属大，其相对叶柄长度更长。这一差异可能与两属在不同水分和光照条件下的适应能力有关。

综上，本研究的结果显示，尽管重叠的叶形在一定程度上模糊了栎属与锥属植物之间的物种界限，但其遗传结构仍显示出清晰的差异。青冈与多脉青冈的 FSGS 强度大，遗传多样性低，收益递减现象较弱，可在干旱且光照充足的环境中实施迁地保护。钩锥、罗浮锥和栲的 FSGS 强度小，遗传多样性高，收益递减现象较强，可在维持高湿度与降低光照的环境中实施就地保护。本研究利用种群遗传学和表型特征分析揭示了壳斗科中栎属与锥属物种的 FSGS 水平及叶形态变异模式，为国家公园内壳斗科物种的种群遗传学水平和叶形态特征研究提供了理论依据，也为生物多样性热点地区的物种保护与生态适应研究提供了参考。

关键词： 栎属， 锥属， 小尺度空间遗传结构， 叶片形态变异， 物种保护

Fine-scale spatial genetic structure and leaf shape variation of five Fagaceae species in Wuyishan Nation Park

Master Candidate Rongle Wang

(Ecology)

Directed by Fang Du

Abstract

Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) quantifies the genetic similarity among individuals and its relationship with spatial distance, revealing microevolutionary processes in plant populations. Phenotypic traits, particularly leaf shape, may also exhibit specific spatial variation patterns. Studies on FSGS and leaf shape variation can provide valuable insights into how plants adapt to environmental changes at fine spatial scales through the characteristics of genetics and phenotype, and play an important role in species conservation.

In this study, we selected five widely distributed and coexisting species of the Fagaceae from Wuyishan National Park: eight populations of 207 individuals of *Quercus glauca* Thunb. and three populations of 119 individuals of *Quercus multinervis* J. Q. Li from the genus *Quercus* L., and seven populations of 111 individuals of *Castanopsis tibetana* Hance, seven populations of 102 individuals of *Castanopsis faberi* Hance, and four populations of 62 individuals of *Castanopsis fargesii* Franch. from the genus *Castanopsis* Spach, analyzing their population genetics and leaf shape variation.

Genetic diversity analysis using 10 pairs of nuclear microsatellite (nSSR) showed that *Quercus* species exhibited lower genetic diversity than *Castanopsis* species. Genetic structure analysis indicated that, using the admixture coefficient Q threshold of 0.9/0.1, 79 individuals were identified as admixture. Bayesian clustering and principal coordinate analyses (PCoA) demonstrated significant genetic differentiation between *Quercus* and *Castanopsis* species, as well as between *Q. glauca* and *Q. multinervis*. In contrast, the level of genetic differentiation among the three *Castanopsis* species was relatively low. Analysis of molecular variance (AMOVA) indicated that majority of the genetic variation in the five species occurred within populations, with a percentage of variation of 69.7%. Spatial autocorrelation analysis indicated that the intensity of FSGS across the five species placed in the upper-medium level ($S_p = 0.016-0.031$), with significant FSGS was detected in all five species, and genetic relatedness among individuals declining progressively with increasing distance. Compared to *Castanopsis* species, *Quercus* species exhibit stronger FSGS, more limited gene flow, and lower genetic diversity.

Traditional morphometric methods revealed that the five Fagaceae species exhibited higher leaf shape variation, with a mean coefficient of variation (CV) of 49%. Significant differences observed in leaf length (LL), petiole length (PL), leaf width (LW), length of lamina from base to widest point (WP), leaf mass (LM), leaf area (LA), and specific leaf area (SLA). Notably, LA and LM exhibited the highest

CV values for five Fagaceae species, reaching 79% and 97%, respectively, suggesting that these two traits may be more responsive to the species differentiation. Regression analysis showed that the scaling exponents of all five species were below 1.0, indicating a “diminishing returns” phenomenon in all five species, meaning that LA did not increase proportionally with LM. Notably, *C. fargesii* exhibited the highest scaling exponents among the five species ($\alpha = 0.83$), suggesting a relatively stronger response of LA to the increase in LM. Geometric morphometric methods (GMMs) showed differences in the symmetric components of leaf shape among the five species. However, partial overlap exists between *Quercus* and *Castanopsis* species, with significant overlap observed between *Q. glauca* and *Q. multinervis*. *Quercus* species exhibited a greater range of leaf shape variation, characterized by longer petiole length compared to *Castanopsis* species. The possible reason for this difference is their differential adaptations to water and light conditions.

In summary, the results of this study indicated that although the leaf shape overlaps partly blurred species boundaries between *Quercus* and *Castanopsis* species, their genetic structure is remained clearly distinct. *Q. glauca* and *Q. multinervis* exhibited higher intensity of FSGS, lower genetic diversity, and weak diminishing returns. For these species, *ex situ* conservation in drought, sufficient light environments are recommended. *C. tibetana*, *C. faberi*, and *C. fargesii* showed lower intensity of FSGS, higher genetic diversity, and strong diminishing returns. *In situ* conservation, combined with effort to maintain higher humid and reduce light exposure, would be appropriate for these species. This study used population genetics and phenotypic traits analysis to reveal the FSGS levels and leaf shape variation patterns of *Quercus* and *Castanopsis* species in Fagaceae. It provides a theoretical basis for the population genetics and leaf shape studies of Fagaceae species in national parks, and offering insights for species conservation and ecological adaptation studies in biodiversity-rich regions.

Key Words: *Quercus*, *Castanopsis*, fine-scale spatial genetic structure, leaf shape variation, species conservation

目录

1 引言	1
1.1 种群遗传学	1
1.1.1 遗传多样性.....	1
1.1.2 遗传结构	1
1.1.3 小尺度空间遗传结构.....	2
1.2 形态测量学	3
1.2.1 传统形态测量法.....	3
1.2.2 几何形态测量法.....	4
1.3 研究区域概况及研究对象.....	5
1.3.1 研究区域概况.....	5
1.3.2 壳斗科概况.....	5
1.3.3 栎属概况	6
1.3.4 锥属概况	6
1.3.5 研究物种概况.....	7
1.4 本文的研究内容, 研究目的及意义.....	8
1.4.1 研究内容	8
1.4.2 研究目的及意义.....	9
2 材料与方 法	10
2.1 样品采集	10
2.2 种群遗传学分析	12
2.2.1 基因组 DNA 的提取.....	12
2.2.2 核微卫星引物筛选及 PCR 扩增.....	13
2.2.3 遗传多样性分析.....	17
2.2.4 遗传分化分析.....	17
2.2.5 小尺度空间遗传结构分析.....	18
2.3 叶片形态分析	18
2.3.1 叶形数据获取.....	18
2.3.2 叶片传统形态数据分析.....	20
2.3.3 叶片几何形态数据分析.....	20
3 研究结果	23
3.1 种群遗传学分析结果.....	23
3.1.1 遗传多样性.....	23
3.1.2 遗传结构	24
3.1.3 小尺度空间遗传结构.....	27
3.2 叶片形态特征	35
3.2.1 叶片传统形态差异.....	35
3.2.2 叶片几何形态变异.....	39
4 讨论	49

4.1 遗传多样性与小尺度空间遗传结构.....	49
4.2 叶形态变异与生态适应.....	49
4.3 基因流与杂交背景下的物种划分差异.....	50
4.4 物种保护	50
5 结论和展望	52
5.1 结论	52
5.2 展望	53
参考文献	54
个人简介	64
导师简介	65
获得成果目录清单	66
致谢	67

1 引言

1.1 种群遗传学

种群遗传学是遗传学的重要分支，主要借助数学、统计学及相关理论方法，研究种群的等位基因频率及其分布模式，并探究自然选择、突变、迁移等因素对其产生的影响，从而揭示种群分化与进化机制及其变化规律^[1, 2]。种群遗传学的起源可追溯到哈迪和温伯格提出的遗传平衡定律，后经研究人员将数学及统计学等方法系统融入，使其逐渐发展为一门独立学科^[3, 4]。伴随着 DNA 测序和分子标记技术的广泛应用以及溯祖理论的引入，种群遗传学领域稳步发展^[5]。分子标记技术因具有稳定性强、重现性佳及检测周期短等特性，为揭示物种的遗传多样性及遗传结构提供了可靠工具。随着理论及技术的不断精进，对局部区域遗传结构开展的研究越来越普遍，奠定了小尺度空间遗传结构的重要地位^[6, 7]。深入理解物种的种群遗传学特征，是揭示其环境适应机制的基础，对于生物进化研究及物种保护策略的制定具有重要的指导意义。

1.1.1 遗传多样性

遗传多样性是物种多样性与生态系统多样性的核心，其本质在于不同生物学层级上遗传变异的积累与表达^[8]。广义上，遗传多样性涵盖了全球生物基因中蕴含的全部遗传信息，狭义上，则聚焦于物种内不同种群之间或种群内部的遗传变异^[9]。遗传多样性在不同表现层次上的差异塑造了物种对环境因子的响应能力，从而影响其适应性和进化潜力^[10]。通常而言，遗传变异丰富的物种，其遗传多样性水平往往会随着变异的持续积累而增加，从而驱动物种进化并增强其在复杂环境中的适应能力^[11-14]。遗传多样性会受到内在因素（如杂交、基因流等）与外在因素（如环境等）的影响而变化^[15]。遗传多样性研究在理论与应用层面均具有重要价值，遗传变异的丰富度深刻影响着生物群体的进化动态和环境适应能力。高水平遗传多样性不仅能提升种群应对环境波动的缓冲能力，还可为适应性进化提供原材料，促进新物种形成与生态位拓展^[16, 17]。相反，遗传多样性的丧失将削弱物种的生存能力，极端情况下甚至会导致物种灭绝。因此，保护物种的遗传多样性是生物多样性保护的重要内容。制定有效的物种保护策略必须以明确遗传变异的水平、空间分布格局、时间动态及其与环境因子的互动机制为前提。深入解析遗传多样性的维持机制及其潜在威胁因素是制定有效保护方案、实现物种遗传资源可持续利用的先决条件。这不仅有助于深化对物种适应性进化的理解，更为解决全球生物多样性危机提供了重要支撑。

1.1.2 遗传结构

遗传结构量化了种群内及种群间的遗传变异并表征其分布格局，能够反映种群的遗传分化程度及变异水平，是揭示物种遗传组成的核心特征^[18]。在实际研究中，通常利用贝叶斯聚类分析推断种群的遗传结构，并依据个体的混合系数 Q 值将其归类到

不同的遗传聚类中。同时，通常设定混合系数 Q 值阈值为 0.9/0.1^[19-21]以识别纯合个体与杂合个体。此外，遗传分化系数 (F_{ST}) 作为衡量种群间遗传分化程度的核心指标，可有效反映种群的分化程度以及基因交流情况^[22]。在植物类群中，不同传播方式会对基因流产生显著影响，风媒传粉物种通常具有较高的基因交流水平，而依赖重力传播种子的物种因种子扩散能力受限，往往表现出更明显的遗传分化。遗传结构的形成是多重进化力量综合作用的结果，包括种群历史动态、基因突变以及自然选择等因素^[23]。开展遗传结构研究不仅有助于深化对遗传变异与环境因子互作的认识，也能阐明自然选择与遗传漂变等进化动力在物种分化过程中的作用机理，为构建更完善的物种保护策略与生物进化理论体系提供实证支撑^[24, 25]。

1.1.3 小尺度空间遗传结构

遗传变异在空间上的分布格局被称为空间遗传结构 (Spatial genetic structure, SGS)，是种群遗传结构的核心要素之一。SGS 的研究范围通常为地区或更大地理范围，对于揭示不同区域或不同种群间的遗传关联与基因交流，以及理解物种或种群在更大空间范围上的演化过程起着关键作用^[26]。尽管如此，这两种尺度均难以对个体间的遗传关系及基因流动进行量化研究。植物常因固着生长的特性使其繁殖体 (花粉和种子) 传播受空间限制，从而使基因扩散范围相对有限，导致亲缘个体在空间上呈现非随机分布^[27, 28]。因此，对植物 SGS 的探讨多聚焦于小尺度空间范围，该尺度便于实现对种群内个体的精确定位与遗传监测^[29]。在此背景下，小尺度空间遗传结构 (Fine-scale Spatial Genetic Structure, FSGS) 逐渐成为研究重点。FSGS 描述的是局部尺度上遗传变异的分布模式，通过分析个体间遗传相似性随空间距离变化的规律，可以间接推断种群内的基因流动状况^[30]。早期 FSGS 多采用基因型等离散数据展开研究。例如，Epperson 等^[31]使用等位酶对扭叶松 (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) 进行空间自相关分析，最终未观察到显著的空间自相关模式，推测该现象可能与随机交配机制存在关联。随着分子标记技术的发展，依托 PCR 扩增的分子技术通过较少样本就可获取较多的遗传信息。例如，Harata 等^[32]利用核微卫星分子标记 (Nuclear microsatellite, nSSR) 对婆罗洲雨林中 10 种共存龙脑香科 (Dipterocarpaceae) 树种进行 FSGS 分析，结果发现其中六个物种表现出显著的 FSGS。Mosca 等^[33]利用单核苷酸多态性标记 (Single nucleotide polymorphism, SNP) 探讨环境因素对意大利东部阿尔卑斯山四种针叶树 FSGS 的影响，研究表明在环境较为干燥且变异程度较大的地区，FSGS 水平往往更高。FSGS 研究可精准揭示 FSGS 的存在与否及其强度，并为理解基因流传播特征及其限制因子提供重要信息。空间自相关分析作为研究 FSGS 的核心方法，通过分析个体间的遗传相似性与地理距离之间的统计关联，能够有效判定 FSGS 的存在与否^[34]。使用 nSSR 对 FSGS 开展的研究中，成对亲缘关系系数 (Pairwise kinship coefficients, F_{ij}) 是应用最为广泛的统计参数^[35, 36]。随着 FSGS 研究的不断发展，现已实现 FSGS 强度的标准定量化，从而实现不同物种之间 FSGS 强度的直接比较^[28]。

例如, Kettle 等^[37]在研究三种共存龙脑香科植物的 FSGS 及其影响因素时发现, 不同物种之间的 FSGS 强度存在明显差异, 其中花粉传播的特异性可能是造成这种差异的重要因素之一, 但并非唯一决定因素。植物种群 FSGS 的形成通常受到多种生物及非生物因素的影响, 主要包括基因流动受限、气候变化、生境破碎化、历史事件以及人为干扰等^[38,39]。在小尺度范围内, 基因流受限是驱动 FSGS 形成的主导因素, 其受限程度与 FSGS 强度呈正相关关系。植物的基因流主要依赖花粉与种子的传播过程, 当花粉传播距离显著大于种子扩散距离时, 种子扩散效应往往对 FSGS 形成的贡献度更高, 这在一定程度上反映出有性繁殖过程对 FSGS 的塑造作用^[40,41]。因此, FSGS 不仅是揭示种群遗传结构的关键指标, 也是解析物种进化历史及其濒危机制的关键视角。深入开展 FSGS 研究, 对维持生态系统稳定性具有重要价值, 对物种保护实践具有重要意义^[36]。

1.2 形态测量学

形态学(Morphology)数据是生物系统描述的核心基础。作为形态学的重要分支, 形态测量学(Morphometric)为生物形状的比较研究构建了可量化的分析框架, 因此受到学界的广泛关注。随着物种差异描述方法的不断完善以及获取形态变量的统计学手段的日益精进, 形态测量学在理论与方法层面均得到了进一步发展^[42]。在植物研究中, 形态测量学已被广泛应用于物种分类学和系统学的实践中, 尤其是在野外调查与物种识别过程中, 叶片、果实、花及枝干等均是重要的直观形态学特征^[43-45]。其中, 叶片作为植物的重要器官, 在长期自然选择作用下表现出显著的形态多样性^[46]。叶片形态可由众多性状表现, 例如叶缘、裂叶、叶长及叶柄长等, 它是植物的关键表型特征之一, 参与多项生理功能的调控, 深刻影响着植物对环境的适应能力^[47]。深入研究叶片形态变异模式能够揭示植物在不同环境选择压力下形成的适应策略, 也能够为物种识别及分类研究提供重要的形态学支撑^[48]。近年来, 传统形态测量法(Traditional morphometric methods)与几何形态测量法(Geometric morphometric methods, GMMs)被广泛应用于叶片形态变异研究, 在揭示物种间表型变异以及探讨植物对环境条件的适应性等方面显示出较高的潜力。

1.2.1 传统形态测量法

在形态测量学研究领域, 传统形态测量法通过对形态性状进行直接线性测量(如叶长、叶宽等)以及统计数量性状(如裂叶数等), 并进一步计算间接指标(如叶长宽比、比叶面积等), 借助多元统计分析手段, 对叶片形状的定量和定性特征进行分析, 从而揭示物种间的形态差异规律^[49-51]。传统形态测量法通常只需借助基础测量工具, 无需复杂仪器设备, 实验设计简便, 适用于多种研究场景, 在生态适应与分类学研究中得到了广泛应用。Kremer 等^[52]基于 14 个叶片性状, 运用多元统计分析研究了夏栎(*Quercus robur* L.)和无梗花栎(*Quercus petraea* (Matt.) LieBlume)的叶片形态

分化, 结果显示两个物种在叶片形态特征上存在显著差异。Wei 等通过分析 15 个形态性状, 研究了存在杂交现象的辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 和蒙古栎 (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) 的形态变异特征, 结果显示两个物种虽然杂交率较高, 但其形态特征仍支持其作为独立物种。Stephan 等^[53]针对物种边界较为模糊的七种栎树, 通过比较叶片与果实形态特征对其进行区分, 鉴定了杂合个体及其潜在亲本。此外, 植物叶片性状在资源分配方面往往表现出一定的协同关系, 能够反映不同性状之间的协同进化过程^[54]。已有研究表明, 叶片干重与叶面积之间通常呈现出显著的统计学相关性, 这种关系直接影响植物的竞争力, 并塑造了其对环境变化的适应性响应^[55, 56]。通过构建相关性模型并进行回归分析, 许多研究发现叶片干重与叶面积之间的异速生长指数小于 1.0, 这表明叶片质量的积累速度比叶片面积的扩展速度要快, 这一现象被称作“收益递减”^[56, 57]。深入解析这种协同关系, 不仅有助于揭示植物生物量配置的模式与规律, 并能进一步阐明其在不同环境条件下的适应性策略。尽管传统形态测量法为物种差异研究提供了支持, 但其仍存在局限性。在叶片形态研究中, 传统形态测量法依赖于叶片大小, 当叶片大小存在差异时, 其测量结果可能会受到较大的影响^[58-61]。此外, 由于缺乏统一的尺寸标准化校正方法, 传统形态测量法难以准确表征生物体的复杂形态^[62, 63]。在这些方面, GMMs 则展现出较为明显的优势。

1.2.2 几何形态测量法

20 世纪 80 年代, 基于坐标体系的形态统计分析以及网格变换方法为形态测量学开辟了新的发展路径^[64-66]; 至 90 年代, 随着计算机技术的快速发展, 几何形态数据的精确采集与高效分析逐渐成为研究重心, GMMs 也随之逐步形成并得到广泛应用^[67]。该方法通过构建生物体标志点的几何坐标系统, 并结合多元统计分析手段解析生物形态差异。在实际应用中, GMMs 具有分析快速、重复性好及可靠性高等优势, 不仅能够直观刻画不同类群间的形态差异, 还能精准呈现量化分析结果^[49, 68]。同时, 该方法在揭示形态变异的空间格局方面具有明显优势, 为异速生长机制及相关形态研究提供了重要的技术支撑^[69]。目前, GMMs 已逐步进入理论体系完善与方法多元化的发展阶段, 其主流方法包括标志点法 (Landmark methods) 和轮廓法 (Outline methods) 两大类^[70]。标志点法是应用最为广泛的方法之一, 该方法能够定位在样本中稳定存在的一致性位点 (即标志点)。在叶片形态研究中, 标志点法既能通过标志点的空间分布构建叶片轮廓, 也可实现叶片形状与大小的有效分离^[71, 72]。通过提取叶片形状的特定制点并利用其几何关系, 可以构建叶片形态的数字化表达, 并通过平移、旋转和缩放等处理, 排除叶片大小、位置及方向对形态分析的干扰, 最终以可视化形式呈现形态差异, 从而清晰识别样本间的形状变异^[21, 68, 73]。随着 GMMs 的不断成熟, 其在植物学研究领域, 特别是在叶片形态研究中展现出重要应用潜力。Guamba 等^[74]通过利用 GMMs 对龙鳞木 (*Polylepis racemosa* Ruiz & Pav.) 和 *Polylepis incana* Kunth 的叶片、气孔、花和花粉进行差异研究, 结果表明叶片和花两个特征可有效用于两物种

的区分。Liu 等^[75]通过设置 13 个标志点对槲树 (*Quercus dentata* Thunb.) 和槲栎 (*Quercus aliena* Blume) 开展叶片形态特征研究, 成功实现了两物种的有效识别。此外, GMMs 还能够将叶片的对称成分与非对称成分分离, 从而解析出受遗传影响的组分 (对称成分) 以及受环境影响的组分 (非对称成分)^[76]。尽管叶片形态可能会受到环境因素的影响, 例如在不同的光照、温度、土壤养分等的条件下, 可能会导致叶形发生变化, 从而影响叶形变异研究结果^[45]。但是 GMMs 仍然是研究植物分类、叶形态变异及系统发育分析的核心工具^[73]。

1.3 研究区域概况及研究对象

1.3.1 研究区域概况

本研究区域位于武夷山国家公园, 该公园是全国首批设立的国家公园试点之一, 地处中国东南部, 跨福建与江西两省, 总面积达 1 280 km²。该地区气候属典型的亚热带季风气候, 降水丰富, 日照充足, 年平均气温约在 14.2°C, 年平均降水量约为 2 583 mm^[57, 77]。武夷山地区在长期地质演化过程中形成了复杂多样的地形结构, 并孕育了多样的生物群落, 据统计, 该区域分布有植物 2 700 余种, 动物 7 400 余种, 微生物 800 余种^[78]。同时, 该地区保存着中国东南沿海最为完整的中亚热带森林生态系统, 其植被类型几乎涵盖了中亚热带地区的主要类型, 主要由壳斗科 (Fagaceae)、樟科 (Lauraceae)、木兰科 (Magnoliaceae)、山茶科 (Theaceae) 等组成, 主要优势种有: 米槠 (*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata)、甜槠 (*Castanopsis eyrei* (Champ. ex Benth.) Tutcher)、树参 (*Dendropanax dentiger* (Harms) Merr.)、青冈 (*Quercus glauca* Thunb.)、少叶黄杞 (*Engelhardtia fenzelii* Merr.)、栲 (*Castanopsis fargesii* Franch.) 等^[78-80]。然而, 在全球气候变化背景下, 加之当地毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houz.) 和茶 (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) 种植活动的影响, 该地区物种的栖息地存在破碎化现象^[78, 81]。在国家公园中, 栖息地保护对维持物种遗传多样性等具有关键作用^[82]。因此, 对国家公园内关键物种开展系统的监测与研究, 不仅能够为制定科学合理的保护策略提供理论支撑, 对推动区域生物多样性保护也具有重要的应用价值。

1.3.2 壳斗科概况

壳斗科是温带及亚热带森林生态系统的重要组成类群, 根据不同的分类系统, 该科植物包含八个属, 1 000 余种, 在全球植被格局中占据关键地位。在中国, 壳斗科植物涵盖六属 300 余种, 包括柯属 (*Lithocarpus* Blume)、锥属 (*Castanopsis* Spach)、栎属 (*Quercus* L.)、水青冈属 (*Fagus* L.)、栗属 (*Castanea* Mill.) 和三棱栎属 (*Trigonobalanus* Nixon & Crepet)。其地理分布西至喜马拉雅山脉, 东至台湾岛^[83, 84]。主要集中于西南及华南地区, 垂直分布范围自低海拔丘陵延伸至海拔 3 800 m 的高山地带^[85]。壳斗科植物在森林碳汇、水土保持及生物多样性维持等方面发挥着关键作用, 其蓄积量与空间覆盖度均居中国森林群落之首^[86]。壳斗科是武夷山地区重要值最高

的植物类群，涵盖五个属 30 余种，并表现出丰富的叶片与果实形态特征^[78]。许多研究表明，壳斗科植物之间普遍存在杂交现象，如红栎 (*Quercus rubra* L.) 与椭圆栎 (*Quercus ellipsoidalis* E.J.Hill)^[87]，长果锥 (*Castanopsis sieboldii* (Yanagita) Yonek.) 与尖叶栲 (*Castanopsis cuspidate* (Thunb.) Schottky)^[88]等中均存在杂交现象。种间杂交可能通过促进基因流动以及改变个体的空间分布格局，从而可能会对物种的小尺度空间遗传结构产生影响^[89]。此外，杂合个体常表现出多种中间表型，这不仅增加了表型多样性，也可能对叶形态变异模式产生潜在影响。壳斗科植物，尤其是栎属和锥属植物，常在小尺度空间范围内共存，这为开展小尺度空间遗传结构及叶形态变异研究提供了良好的研究体系。

1.3.3 栎属概况

栎属是壳斗科中物种多样性最丰富、最大的属，全球约包含 500 个物种，其地理分布横跨北美、欧亚及南美大陆^[90,91]。基于最新的分子系统发育研究，该属被划分为八个组：白栎组、红栎组、中间栎组、本都栎组、活栎组、青冈栎组、冬青栎组和麻栎组^[92]。中国是栎属植物的多样性分布中心之一，拥有物种数量超过 120 种，其中约 35 种具有较为广泛的地理分布^[92]。凭借其显著的物种多样性、丰富的遗传多样性以及完善的系统发育背景，栎属植物已成为研究植物适应性进化与生态响应的模式植物类群。在武夷山地区，分布有约 10 种栎属植物，包括福建青冈 (*Quercus chungii* F. P. Metcalf)、青冈、多脉青冈 (*Quercus multinervis* J. Q. Li) 等。栎属物种之间普遍存在杂交及渐渗现象，这一特征使其成为研究近缘物种间差异的模式植物类群。Tovar-Sánchez 等^[93]利用分子与形态学手段对 *Quercus crassifolia* Benth. 和 *Quercus crassipes* Bonpl. 之间的杂交现象进行了验证，发现两种方法对物种的划分是一致的。Rellstab 等^[45]利用叶形态特征及分子遗传标记对夏栎、无梗花栎和柔毛栎 (*Quercus pubescens* Willd.) 进行研究，结果表明使用联合分析方法比使用单一方法能够显著提高物种识别的准确性。针对栎属近缘物种的研究，特别是利用遗传标记与叶形态分析两种研究方法，不仅有助于揭示森林群落中遗传结构动态演变的复杂机制，对于理解同域分布物种之间的共存机制及生态系统稳定性也具有重大理论价值。

1.3.4 锥属概况

锥属是壳斗科中物种丰富度位居第三的属，全球约包含 120 个物种，在亚热带常绿阔叶林与热带季风雨林生态系统中具有重要的生态地位，对维持森林结构与生态功能发挥着关键作用^[94]。该属植物多为高大乔木，树高通常介于 25-40 m 之间，其垂直分布具有明显海拔偏好性，主要集中于 2 000 m 以下地区，地理分布范围从热带亚洲到东亚温带区域^[95]。在中国热带及亚热带地区，该属是森林植被的关键种，现存约 58 个物种，在我国，其核心分布于西南地区并向华南地区延伸，形成独特的分布区系^[96]。在武夷山地区，拥有约七种锥属植物，包括甜槠、钩锥 (*Castanopsis tibetana* Hance)、栲等。当前对锥属植物的研究主要聚焦于形态分类与分子生态等方面，研究尺度多集

中在保护区等小尺度区域, 如 Wu 等^[97]探究了锥 (*Castanopsis chinensis* (Spreng.) Hance)、琼北锥 (*Castanopsis qiongbeiensis* G. A. Fu) 和光叶锥 (*Castanopsis glabrifolia* J. Q. Li & Li Chen) 的种群遗传学水平, 结果显示它们之间存在明显的遗传分化, 各自构成独立物种。He 等^[98]则在保护区内选取两个小区, 对锥的 FSGS 水平进行研究, 结果表明复杂的地形呈现出了更准确的 FSGS。尽管目前关于锥属植物的研究已取得一定进展, 但该类群仍存在种内表型变异幅度较大以及近缘物种间显著的形态重叠等问题^[95]。这些问题可能可以通过种群遗传学分析予以突破, 例如, 尽管海南锥 (*Castanopsis hainanensis* Merr.) 和文昌锥 (*Castanopsis wenchangensis* G. A. Fu & C. Huang) 形态相似, 但是种群遗传学分析表明它们是独立的物种^[80]。

1.3.5 研究物种概况

本研究选取五种壳斗科植物作为研究对象, 分别为来自于栎属的青冈与多脉青冈以及来自于锥属的钩锥、罗浮锥 (*Castanopsis fabri* Hance) 与栲, 均为常绿乔木, 雌雄同株, 主要依赖风媒进行异株传粉^[99, 100]。目前, 仅青冈与多脉青冈间杂交事件有记录^[101], 其余物种之间均尚未有相关报道。已有研究涉及青冈 FSGS 及叶形态变异^[102, 103], 但针对五个物种在 FSGS 及叶形态变异方面的研究仍相对有限。

青冈是中国亚热带常绿阔叶林中的关键树种之一, 主要分布于东亚和东南亚海拔 60-2 600 m 的山地中, 成树高度可达 20 m, 花期为 4-5 月^[104]。其叶片多呈倒卵状椭圆形或长椭圆形, 叶长 6-13 cm, 宽 2-5.5 cm, 叶尖渐尖或呈短尾状, 叶缘在中部以上具稀疏锯齿, 侧脉 9-13 对, 叶背多为灰白色, 叶柄长 1-3 cm^[105]。目前, 关于青冈的种群遗传学研究主要集中于遗传多样性、遗传结构及谱系地理等方面。例如 Zhang 等^[106]对四个青冈种群的遗传变异进行分析, 结果发现四个种群的遗传多样性水平与总体相近, 人类干扰对种群间的遗传分化具有更为显著的影响。Song 等^[107]对研究区域内青冈的空间遗传格局与历史分布动态进行了探讨, 发现在研究区域内该物种可分为两个不同类群, 南岭山脉既作为物种疏散廊道, 也是冰期避难所。而关于青冈叶片形态学的研究则主要集中于叶性状变化及功能性状等方面, 如蒋娅^[108]发现青冈的叶性状随植株生长呈现规律性变化。闫风辰等^[109]通过分析青冈六项叶片功能性状的差异及相关性, 发现不同性状间差异显著, 尤其在高海拔极端环境下, 各性状间的协同与权衡形成了特有的生态适应策略。

多脉青冈, 主要分布于海拔 1 000 m 地带, 树高可达 12 m, 花期为 5-6 月^[110]。其叶片多为长椭圆形或椭圆状披针形, 叶长 7.5-15.5 cm, 宽 2.5-5.5 cm, 叶尖突尖或呈渐尖状, 叶缘自叶片上部三分之一以上具尖锯齿, 侧脉 10-15 对, 叶背多为灰绿色, 叶柄长 1-2.7 cm^[105]。目前, 关于多脉青冈的研究主要集中于分布格局及种群动态等方面^[111-113]。

钩锥是中国亚热带常绿阔叶林的关键树种之一, 主要分布于海拔 1 500 m 以下山地杂木林中, 树高可达 30 m, 花期为 4-5 月^[105, 114]。其叶片多为卵形、长椭圆形或倒

卵状椭圆形，叶长 15-30 cm，宽 5-10 cm，叶尖渐尖、短突尖或尾状，叶缘在靠近顶端处具锯齿结构，侧脉 15-18 对，叶背多为深褐色，叶柄长 1.5-3 cm^[105]。目前，关于钩锥种群遗传学的研究主要集中于遗传多样性及物种鉴定等方面，如田艳伶等^[115]利用简单重复序列间标记（Inter-simple sequence repeat, ISSR）分析了福建省钩锥的遗传多样性水平，发现该物种在种群水平上表现出较高的遗传多样性，并且基因交流较为频繁。Zeng 等^[116]利用叶绿体 DNA（Chloroplast DNA, cpDNA）与 nSSR 证实了苦槠（*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schottky）与钩锥之间的杂合个体可作为独立种存在。

罗浮锥，主要分布于海拔约 2 000 m 以下地区，树高可达 20 m，花期为 4-5 月^[105]。其叶片多为卵状披针形或窄长椭圆形，叶长 8-18 cm，宽 2.5-5 cm，叶尖呈长尖或稍尾尖状，叶缘多为全缘或在顶部具有几对钝锯齿，侧脉 9-15 对，叶背多覆盖紧密的灰白色蜡鳞层，叶柄长 1-1.5 cm^[105]。目前，关于罗浮锥的研究主要集中于群落特征及林分土壤养分和微生物特征等方面^[117-119]。

栲是亚热带常绿阔叶林的典型树种之一，主要分布于海拔 200-2 100 m 的山脊或坡地中，树高可达 10-30 m，花期为 4-5 月^[120]。其叶片多为长椭圆形或披针形，偶见卵形，叶长 7-15 cm，宽 2-5 cm，叶尖短尖或渐尖，叶缘多为全缘或在顶部偶现浅裂齿，侧脉 11-15 对，叶背多覆盖颇厚的黄棕色粉末状蜡鳞层，叶柄长 1-2 cm^[105]。目前，关于栲种群遗传学的研究主要集中于遗传多样性与遗传结构等方面，如 Li 等^[121]对栲的种群遗传学特征进行了分析，结果表明该物种的种群分化程度中等，遗传多样性水平较高，基因交流频繁。Sun 等^[122]利用 nSSR 研究了栲的遗传结构，揭示了不同种群间明显的地理格局，种群间显著的遗传分化与距离隔离相吻合。而关于栲叶片形态学的研究则主要集中于物种鉴定等方面，如 Lee 等^[123]通过叶片形态性状成功鉴定了包括栲在内的 10 种壳斗科植物。

1.4 本文的研究内容，研究目的及意义

1.4.1 研究内容

本研究以分布于武夷山国家公园的五种壳斗科植物为研究对象，开展了种群遗传学及叶片形态特征分析。在种群遗传学方面，基于 10 对 nSSR 引物确定了遗传结构，并根据混合系数 Q 阈值划分纯合个体与杂合个体，分别对纯合个体和所有个体两个数据集进行分析来探讨杂交对 FSGS 及叶形态变异的影响，分析了物种的遗传多样性、遗传分化和小尺度空间遗传结构水平。在叶片形态特征方面，首先测量了七个传统形态性状，通过单因素方差分析及描述性统计分析探究了物种间的差异，并验证了叶面积与叶质量之间的收益递减现象。然后基于 11 个标志点开展叶片几何形态学分析，以揭示叶片形态变异模式。最后，阐释了小尺度空间遗传结构特征以及叶形态变异模式对物种适应性及保护的启示。

1.4.2 研究目的及意义

本研究基于分子标记技术以及形态测量法分析了武夷山国家公园内分属两属五种壳斗科植物的种群遗传特征以及叶片形态特征，旨在：

- (1) 评估小尺度范围内两种栎属物种和三种锥属物种的遗传多样性以及小尺度空间遗传结构；
- (2) 探讨栎属和锥属植物（五个物种）种间及属间的叶片形态变异及其对环境的适应；
- (3) 探究基于分子标记与形态特征的物种划分差异；
- (4) 将物种的 **FSGS** 与叶片形态特征应用到物种保护工作中以制定物种保护策略。

本研究为国家公园中壳斗科植物的种群遗传水平及叶形态变异研究提供了重要指导。综合考虑种群遗传学水平及叶形态变异有助于深入理解武夷山地区壳斗科植物的进化动态与适应策略，并为该区域物种保护与生态适应研究提供理论支持。

2 材料与方法

2.1 样品采集

通过检索中国植物志、地方植物志以及研究物种的相关文献，明确了五个壳斗科物种在中国东南部武夷山国家公园的分布情况。于 2023 年 4 月和 11 月，在武夷山国家公园对来自壳斗科中栎属的青冈、多脉青冈和锥属的钩锥、罗浮锥和栲的分布进行了实地踏查。根据叶片形态对物种进行鉴定并采集样品，采样范围覆盖五个研究物种在武夷山国家公园内的整个分布范围。为尽量避免样品之间出现近亲取样的现象，同一物种种群中各采样个体间的距离间隔大于 10 m。为减少光照条件以及微环境差异对叶形的影响，对于每个个体，在其树冠中部沿四个主要方向合计采集五到七片成熟且完整的叶片用于叶片形态分析，同时采集一到两片嫩叶或新枝用于 DNA 提取。采集到叶片后擦拭干净，置于信封中并放入硅胶进行干燥保存，以避免叶片潮湿腐烂。对每个个体进行标号记录，并用 GPS 记录仪 (GRAMIN 621sc) 测定其经纬度及海拔。共采集 601 株成年树样品，其中青冈八个种群 207 个个体，多脉青冈三个种群 119 个个体，钩锥七个种群 111 个个体，罗浮锥七个种群 102 个个体，栲四个种群 62 个个体。武夷山国家公园的范围、各采样个体的地理位置及叶片形态见图 2.1。采样种群的经纬度及海拔等具体信息见表 2.1。

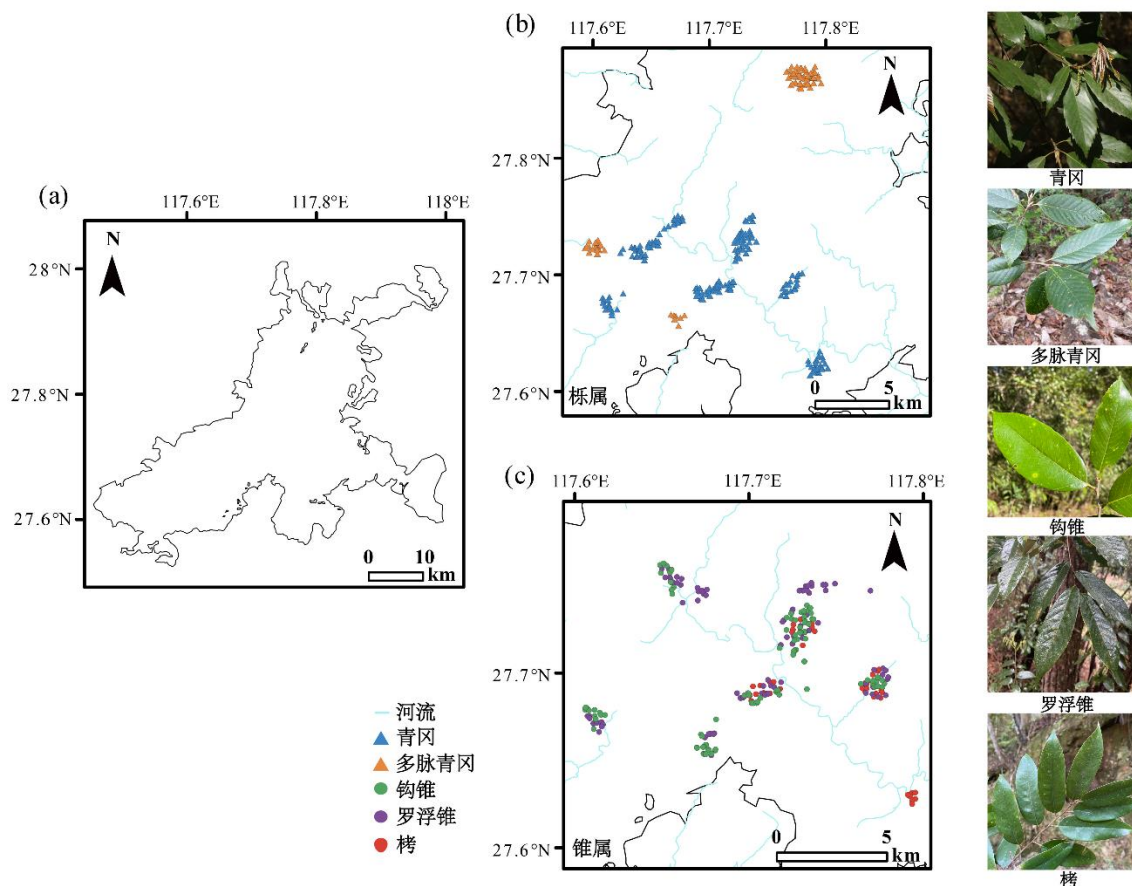


图 2.1 武夷山国家公园范围、五种壳斗科物种在武夷山国家公园的个体采样点分布与叶片形态。(a) 武夷山国家公园范围示意图 (b) 栎属两个物种和 (c) 锥属三个物种每个个体的采样位置。蓝色和橙色三角形分别代表栎属的青冈和多脉青冈, 绿色、紫色和红色圆形分别代表锥属的钩锥、罗浮锥和栲。右侧叶片形态图像分别展示了青冈、多脉青冈、钩锥、罗浮锥和栲的叶片

Figure 2.1 Range of Wuyishan National Park, individual sampling locations and leaf morphology for five Fagaceae species in the Wuyishan National Park. (a) Schematic map of Wuyishan National Park. (b) Sampling locations for each individual of the two genus *Quercus* species and (c) three genus *Castanopsis* species. Blue and orange triangles represent the *Quercus* species *Q. glauca* and *Q. multinervis*, while green, purple and red circles represent the *Castanopsis* species *C. tibetana*, *C. faberi* and *C. fargesii*. Leaf morphology on the right represents the leaves of *Q. glauca*, *Q. multinervis*, *C. tibetana*, *C. faberi* and *C. fargesii*.

表 2.1 五种壳斗科物种的采样信息

Table 2.1 The sample information of the five Fagaceae species

物种 Species	种群编号 Population code	种群 Population	样本量 N	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔(m) Altitude
青冈	MS	麻栗	19	117.73	27.75	922-1284
	TM	桐木	29	117.68	27.75	728-1268
	QLDPB	青龙大瀑布	26	117.77	27.67	309-480
	HXZ	黄溪洲	22	117.75	27.71	614-727
	ZJ	张家	26	117.73	27.74	835-1000
	GWK	古王坑	41	117.69	27.71	533-878
	DZL	大竹岚	14	117.64	27.70	887-960
	GD	挂墩	30	117.66	27.73	842-1051
多脉青冈	GD	挂墩	47	117.63	27.74	1224-1436
	XKM	西坑庙	8	117.68	27.69	1017-1268
	HGS	黄冈山	64	117.76	27.84	1711-1881
钩锥	MS	麻栗	11	117.73	27.74	926-1106
	TM	桐木	10	117.67	27.76	805-1048
	HXZ	黄溪洲	13	117.75	27.71	604-722
	ZJ	张家	31	117.72	27.74	718-1056
	XKM	西坑庙	20	117.68	27.69	799-1275
	GWK	古王坑	12	117.70	27.71	533-791
	DZL	大竹岚	14	117.64	27.70	859-962
罗浮锥	MS	麻栗	19	117.73	27.75	1073-1403
	TM	桐木	18	117.67	27.76	686-1058
	HXZ	黄溪洲	14	117.76	27.72	634-727
	ZJ	张家	11	117.72	27.73	834-1055
	XKM	西坑庙	8	117.69	27.68	804-1225
	GWK	古王坑	17	117.71	27.71	646-839

	DZL	大竹岚	15	117.64	27.70	863-960
栲	QLDPB	青龙大瀑布	7	117.77	27.67	309-404
	HXZ	黄溪洲	17	117.76	27.72	619-727
	ZJ	张家	13	117.72	27.74	841-952
	GWK	古王坑	25	117.71	27.71	533-841
总计			601			

2.2 种群遗传学分析

2.2.1 基因组 DNA 的提取

本研究采用 TIANGEN 试剂盒对五个壳斗科物种个体的 DNA 进行提取并质量检测，具体实验步骤如下：

(1) 水浴锅预热至 65°C 并保持恒温，将 GP1（缓冲液）置于水浴锅中预热半小时；

(2) 刮除植物叶片表面的绒毛，称取 0.015-0.02 g 的叶片样品，与一颗小钢珠一同置入 2 ml 的离心管中，并进行标号；

(3) 将离心管置于液氮中冷冻 10 分钟，随后使用研磨仪以 50 r/s 的条件充分研磨；

(4) 研磨结束后立即在通风橱中向离心管加入预热后的 GP1 及 0.7 μ l 的 β -巯基乙醇；

(5) 将样品恒温水浴处理半小时，其间每隔 5 分钟拿出摇匀一次；

(6) 在通风橱中向离心管注入 700 μ l 氯仿，充分振荡混匀 10 分钟；

(7) 随后置于离心机中 4°C 12 000 rpm 条件离心 10 分钟；

(8) 将所得上清液置于新的对应 2 ml 离心管中，注入 0.7 μ l RNA 酶，静置 10 分钟；

(9) 在通风橱中向离心管中再次注入 700 μ l 氯仿，充分振荡混匀 10 分钟；

(10) 在离心机中 4°C 12 000 rpm 条件再次离心 10 分钟；

(11) 将所得上清液置于新的 2 ml 离心管中，加入 700 μ l GP2（缓冲液），摇晃 5 分钟；

(12) 将混合液注入吸附柱中，在离心机中 4°C 12 000 rpm 条件离心 30 秒；

(13) 倒掉管中废液，加入 500 μ l GD（缓冲液）；

(14) 离心 30 秒；

(15) 倒掉管中废液，加入 600 μ l PW（漂洗液）；

(16) 继续离心 30 秒；

(17) 重复第 15 步；

(18) 在离心机中同样条件离心 2 分钟，弃去管中废液，将吸附柱开盖静置 10

分钟；

(19) 将吸附柱置于新的对应 1.5 ml 离心管中，加入 80 μ l 的 TE (洗脱缓冲液)，在 4 $^{\circ}$ C 烘干箱中烘干 10 分钟；

(20) 在离心机中同样条件离心 2 分钟，弃去吸附柱，将获得的 DNA 溶液保存在 -20 $^{\circ}$ C 的冰箱中。

提取的 DNA 在 1% 琼脂糖凝胶中电泳，并将 1 kb 的 DNA Ladder 作为 Marker 进行对比。然后使用超微量紫外分光光度计测量其浓度和纯度，不合格的样品重新提取 DNA。随后将质量合格的每个样品以 DNA: ddH₂O 等于 1:2 的比例稀释后放置在 96 孔的聚合酶链式反应 (Polymerase chain reaction, PCR) 板内进行后续的实验。

2.2.2 核微卫星引物筛选及 PCR 扩增

由于 nSSR 成本低、效益高、可靠性高且在物种鉴定方面的有效性，随后进行五个壳斗科物种 nSSR 引物的筛选与 PCR 扩增。查阅先前对栎属和锥属植物 nSSR 引物的研究，选出 63 对预扩增引物，具体信息见表 2.2。然后从每个物种的三个距离较远的采样点中分别随机选择两个个体进行预扩增实验，使用 2% 琼脂糖凝胶进行检测。最终，选取了 10 对成功扩增、表现出高多态性的引物，这些引物从欧洲栗 (*Castanea sativa* Mill.)、欧洲水青冈 (*Fagus sylvatica* L.)^[124]、*Quercus mongolica* var. *crispula* (Blume) H. Ohashi^[125]、夏栎、无梗花栎^[126] 中开发获取。随后使用红色的 ROX，蓝色的 FAM，黑色的 TAMRA 和绿色的 HEX 荧光标记对 601 个个体进行 PCR 扩增实验，反应体系共 15 μ l: 个体 DNA 1 μ l、Mix 7.5 μ l、引物-R 0.24 μ l、引物-F 0.06 μ l、带有荧光标记的 M13 引物 0.24 μ l 以及 ddH₂O 5.96 μ l^[127, 128]。扩增程序为：首先进行 94 $^{\circ}$ C 8 分钟的预变性，随后进行 8 个循环，每个循环包括在 95 $^{\circ}$ C 变性 30 秒，在 56 $^{\circ}$ C/54 $^{\circ}$ C 退火 30 秒以及在 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 秒，最后在 72 $^{\circ}$ C 进行 8 分钟的延伸^[127, 128]。扩增完成后，检测出扩增条带清晰的产物送往公司进行四种荧光标记混合的毛细管电泳检测。获得公司检测数据后，利用 GeneMarker v2.2 对公司检测的结果进行峰图的读取，结果以 Excel 的形式输出。利用 Excel 的宏 FlexiBinV2 将数据进行归一化，避免出现读长误差^[129]。

表 2.2 63 对核微卫星分子标记引物的详细信息
Table 2.2 Detailed information for the 63 pairs of nuclear microsatellite (nSSR) primers

引物位点 Locus	引物序列 Primer sequences (5'-3')	核心 序列 Motif	等位基因 长度(bp) Allele size range	退火 温度 ($^{\circ}$ C) <i>T_a</i>	扩增 Amplificatio n	参考文献 Reference
CS43	CTCTATCTCGCAAGCGTGTGA CCCCATTTTGTGGTTCTAAGGT	CT	92-106	61	No	Shi <i>et al.</i> , 2011
CS561	ATTCATCTGGTGTTGGTTT GGAGTGGAGTTAGAAGACGAT	CT	316-352	55	No	Shi <i>et al.</i> , 2011

CS620	AGGTGTAGAAGGAAAAAAGC AGACTGACTCAAAACAATAAAG	CT	118-154	62	No	Shi <i>et al.</i> , 2011
CS627	CGCTACTGTAAGTGGGAATGG CTCAATGTTTGTGTTGGTGT	CT	190-232	62	No	Shi <i>et al.</i> , 2011
CS687	GTGTAAAGTTTGACCCATTG AGCAGCCACCATTTCAGTTC	CT	129-151	59	No	Shi <i>et al.</i> , 2011
CS721	AAGCAATGAGTAGAGATAATGA TG GAGAGATGTAGAGAATAGATGG AA	CT	119-139	52	No	Shi <i>et al.</i> , 2011
Cch13	CAAACGCACCCTAAGAGGAG GTAGGTGGGCAGCGAAATAA	TC	297-363	66	No	Huang <i>et al.</i> , 2009
Cch15	CCCATAACGTCTGACCCCTA CCAAAAGGGCTTCATAACCA	CT	229-243	60	No	Huang <i>et al.</i> , 2009
Ccu62F15	TTGCATCCTCAGCTTTCTCA GCCCTCTCCTAACACCAATAAT AC	TC	132-137	50	No	Ueno <i>et al.</i> , 2003
Ccu102F36	ATCCCTACAGGCCAACCAATAA TACCGCATCAATTCTGACATCTG	TC	342-386	64	No	Ueno <i>et al.</i> , 2003
Ccu87F23	CGGAACCTAACACCACTACC CTCCCTCCCTATCATACTTTGA	TC	261-307	64	No	Ueno <i>et al.</i> , 2003
Ccu90T17	TACTAACCACAGCCCTAAACTG C AACCCAACGCCTCTTATGC	TC	134-144	64	No	Ueno <i>et al.</i> , 2003
Ccu93H17	GGCAACATCAAGGTATTTTC CTAAGCAATTTATATTGTCCAA A	TC	171-205	58	No	Ueno <i>et al.</i> , 2003
CsCAT3	CACTATTTTATCATGGACGG CGAATTGAGAGTTCATACTC	AG	224	50	No	Marinoni <i>et al.</i> , 2003
CsCAT14	CGAGGTTGTTGTTTCATCATTAC GATCTCAAGTCAAAGGTGTC	CA	164	58	No	Marinoni <i>et al.</i> , 2003
CsCAT15	TTCTGCGACCTCGAAACCGA GCTAGGGTTTTTCATTCTAG	TC	136	50	No	Marinoni <i>et al.</i> , 2003
CsCAT34	TGAGCAAGGATGGATGATGAG GGTGGTCATCATGACTGCATC	GT	187	50	No	Marinoni <i>et al.</i> , 2003
CsCAT41	AAGTCAGCAACACCATATGC CCCACTGTTTCATGAGTTTCT	AG	224	50	No	Marinoni <i>et al.</i> , 2003
Cmcs1	ATTCATTTCCTTTGCATTGA TTTACTTGTACTAATAGGGTCT AGC	AT	109	55	No	Sebastiani <i>et al.</i> , 2004
Cmcs2	GAGCCATTCCCTTTTAGAAT TTGAAAACCGGTATAGTTTCG	AT	151	55	Yes	Sebastiani <i>et al.</i> , 2004

Cmcs3	AGAGTAAGGTTTTATTAGTATA GA CTCGATAGTATTTGTTCGAT	AT	189	52	No	Sebastiani <i>et al.</i> , 2004
Cmcs4	ATTCATTCCCCTTCTATATC CCTAGTATCCCACCAATTA	TC	110	55	No	Sebastiani <i>et al.</i> , 2004
Cmcs14	GGATTGTAACAAATTTTTCAGG GTGCAAGGAATGTGCAACTA	AT	178	55	No	Sebastiani <i>et al.</i> , 2004
CT110	TTCTTCAGTTAGCCACATCG CGCTAAGTCCATACATAACA G	TGT	169-204	56	No	Waikham <i>et al.</i> , 2018
CT132	TGACCCGAGCATGGTTTAT GGACGTTAGGCCTGTACATT	AAG	126-174	56	No	Waikham <i>et al.</i> , 2018
CT161	AACGATACTAGCGACCTTGA GAGAAAAACGCTCTCCAAC	CAC	136-166	56	No	Waikham <i>et al.</i> , 2018
CG35	GCCCAAATTTGTAATC AACCTCATGGAAACCT	AG	122-136	52	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG37	CAAATCTGTAGGAGGGAGC CCATGAGGCATTAGAAGGT	AG	153-173	59	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG105	GGTTGTTTACCATTACCCTTTC AACTCTATACTGTTGCGTCC	CT	161-177	58	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG128	TTTCTCAGTCTCCGTCT GATTTGTCCCAATGTCC	AG	163-171	55	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG199	GAGAAGCGATGAAAGACAG AAAGATTAGGGTTCGTGAG	GA	157-179	55	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG252	AAGTTTACAGTCGGGTGG ATGGGATGCTAAGTGTATTG	TC	112-158	55	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG258	CCACCAAACCCATAG CTCTGCTCCTTACCC	AG	135-137	56	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG371	GAGTCACATCAACGAAT AGGGGACTAAAAGTACACTAC	TC	172-214	56	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
CG384	GCATGTTGACAAGCATAG ATTTACATCAAGCCCCTC	GA	124-130	53	No	Tong <i>et al.</i> , 2012
QM33GA1	TGGGTTGACATTTTCATTTTCG GAAACGAATCATAAGGAGAG	GA	103	48	No	Isagi and Suhandono, 1997
QM51GA1	ATCACCTCAAAAACCTAAAC TAGTGGGTGAGTGTGGTTAG	GA	229	48	No	Isagi and Suhandono, 1997
QM55GA	ATTTGATATTTGATGTTGTTT TGATGTAACATTGCTTAGAGT	GA	306	47	No	Isagi and Suhandono, 1997

QM63-2M3	TTATTGTATATGCTGGTTCT GATTGAATAGGAAAAGAGTG	TG	155	47	No	Isagi and Suhandono, 1997
QM57-3M	TGAGGAGGTTGGTGGAGAA ATGTGGAGGGCTAAGATTT	TGG	235	53	No	Isagi and Suhandono, 1997
QM58TGT	GGTCAGTGTATTTTGTGGT AAATGTATTTTGCTTGCTCA	CAA	212	51	No	Isagi and Suhandono, 1997
GOT021	AGAAAGTTCCAGGGAAAGCA CTTCGTCCCCAGTTGAATGT	AT	111-128	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
FIR026	CTTCATGCACCAATTCCTCA GGCCATGTATGTGTGCAAAA	TC	208-217	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC00716	AAGAGAACCCATTCCATCCCTG A GTTTCCCGAACAGTGGTTTCTTG A	TC	261-287	56	No	Ueno <i>et al.</i> , 2008
POR017	CCCATATCCCTCTACGAAAGAA CTGGAGATGACATAGTGTCTCA AA	CT	140-169	54	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
FIR015	ACCCTAAAACCCCAATCACC CGGATCTTCGGCTATTCTTG	AC	128-138	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC00932	AGGCTCAAAAACAAAACCAAACC G GTTTCCCTTTCCCATATAATCAAA CCCT	TC	247-260	54	Yes	Ueno <i>et al.</i> , 2008
DN950446	TCTCTTTCTCCGTCCATTATCGC GTTTCTCCACAGACCCCATTTCC	AG	155-185	56	No	Ueno and Tsumura, 2008
WAG068	TCTGCAACAAAACCAAACAC CGGAGGAGAGAGTCAGCAAC	AG	165-195	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
PIE271	CACACTCACCAACCCTACCC GTGCGGTTGTAGACGGAGAT	TC	197-247	56	No	Durand <i>et al.</i> , 2010
QmC02052	CACACCCAGATCCACAAAACCTC C GTTTGCCTCTACGGTCTCCCTCT T	AG	250-300	56	Yes	Ueno <i>et al.</i> , 2008
GOT011	CCCCACCGTCTACTCTCAAA GCGTTCACCACGTCCATAAT	TC	197-255	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
WAG066	AACCTGTTTGGCTTCGTGTG AACAAAAGATTGGGAGGTGC	AG	128-244	56	Yes	Durand <i>et al.</i> , 2010
QrZAG30	TGCTCCGTCATAATCTTGCTCTG A GCAATCCTATCATGCACATGCA CAT	GA	160-208	56	No	Kampfer <i>et al.</i> , 1998

QpZAG9	GCAATTACAGGCTAGGCTGG GTCTGGACCTAGCCCTCATG	TG	220-274	56	No	Steinkellner <i>et al.</i> , 1997
QrZAG112	TTCTTGCTTTGGTGCGCG GTGGTCAGAGACTCGGTAAGTA TTC	GA	98-116	56	No	Kampfer <i>et al.</i> , 1998
GOT012	TGATGATCCCAAACCACAAA AAGGCTGCAGGACTTTTCAA	GT	204-254	56	No	Durand <i>et al.</i> , 2010
GOT040	AAGGCACTCGTCGCTTTCTA ACCGATTTGAAGCTCGAGAA	TC	242-298	56	No	Durand <i>et al.</i> , 2010
PIE163	GAGAGGCATGTGGAACCAAG CAAGCATAGGTGGTGAACC	TC	230-264	56	No	Durand <i>et al.</i> , 2010
POR025	CACACAAACCCATATGATCTGA A TCTCTTTCGATCCCTTCTGC	AG	105-145	56	No	Durand <i>et al.</i> , 2010
QpZAG16	CTTCACTGGCTTTTCCTCCT TGAAGCCCTTGTCAACATGC	TC	131-189	56	No	Steinkellner <i>et al.</i> , 1997
QpZAG110	GGAGGCTTCCTTCAACCTACT GATCTCTTGTGTGCTGTATTT	AG	193-267	56	No	Steinkellner <i>et al.</i> , 1997
QmC02241	TCAGTGACCACACGTCACCTCTC GTTTCTTGGCCATGTTTTGATGG	GA/T C	169-211	56	No	Ueno <i>et al.</i> , 2008

注：加粗引物为选取的 10 对成功扩增、表现出高多态性的引物

2.2.3 遗传多样性分析

本研究利用 10 对 nSSR 引物，采用 GenAlEx v.6.5^[130]估算了不同等位基因数（Number of different alleles, N_A ）、有效等位基因数（Number of effective alleles, N_E ）、香农指数（Shannon's information index, I ）、观测杂合度（Observed heterozygosity, H_O ）、期望杂合度（Expected heterozygosity, H_E ）和无偏期望杂合度（Unbiased expected heterozygosity, uH_E ），以评估五种壳斗科物种的遗传多样性水平。由于各统计量均不服从正态分布且方差不齐，随后采用 SPSS 26 中的克鲁斯卡尔-沃利斯检验（Kruskal-Wallis H tests）进行遗传多样性的显著性检验。

2.2.4 遗传分化分析

首先，基于贝叶斯模型，使用 STRUCTURE v.2.3^[131]探究五个壳斗科物种所有个体的种群遗传结构。设定 K 值从 1 到 10，每个 K 值独立执行 20 次，蒙特卡罗循环（Markov Chain Monte Carlo, MCMC）设为 200 000 次，Burn-in 为 100 000 次^[127, 128, 132]。运行结束后，采用 Structure Harvester^[133]基于 Delta K 和 LnP(K)统计量估算最优簇数（ K ）^[134]，使用 distruct^[135]对不同 K 值下的 STRUCTURE 结果进行可视化。参考前人针对栎树杂合与纯合个体划分的研究^[19-21]，本研究设定 0.9/0.1 为混合系数 Q 阈值，将五个壳斗科植物划分为纯合个体或杂合个体。当个体的 Q 值大于等于 0.9 或

小于等于 0.1 时, 被归类为纯合个体, 而当个体的 Q 值大于 0.1 且小于 0.9 时, 则被视为杂合个体。后续分析均在两个数据集上进行, 一个包含所有 601 个个体, 一个为剔除杂合个体后剩下的 522 个纯合个体, 以评估杂交对遗传多样性和分化、FSGS 及叶形态变异的潜在影响。

其次, 使用 GenAlEx v.6.5 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体的遗传距离矩阵在个体水平上进行主坐标分析 (Principal coordinate analysis, PCoA) 以探究五个壳斗科物种的遗传结构。通过对个体的特征值及其对应特征向量进行排序以实现降维, 并筛选出关键的坐标, 依据个体在不同坐标轴上的聚类模式, 以研究样本的相似或差异性, 并直观展示个体间的遗传亲缘关系^[132, 136]。

最后, 使用 Arlequin v.3.5^[137] 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体进行分层分子方差分析 (Analysis of molecular variance, AMOVA) 以量化物种间和物种内的遗传分化水平。 $F_{ST}=0$ 表明无分化, $F_{ST}=1$ 表明完全分化^[127]。随后使用 Arlequin v.3.5 中的 10 000 次排列评估遗传分化系数的显著性。

2.2.5 小尺度空间遗传结构分析

使用 SPAGeDi v.1.5^[138] 基于个体水平的空间自相关分析, 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体评估小尺度空间遗传结构。首先, 根据各物种个体的地理距离分布, 将每个物种的空间距离划分为 10 个距离级, 以确保各距离级内的个体对比较次数基本相等并保证比较的个体对数在 30 以上^[139, 140]。然后, 计算各距离级 F_{ij} 的平均值^[141], 该系数用于衡量个体 i 和个体 j 间的遗传亲缘关系水平, 是评估小尺度空间遗传结构最常用的指标之一。各距离级的 F_{ij} 显著性由 10 000 次置换检验构建 95% 置信区间 (Confidence interval, CI) 进行检验, 并生成置信区间的上下界。随后使用 S_p 统计值对小尺度空间遗传结构的强度进行量化, 以便能够直接对物种间小尺度空间遗传结构进行比较^[142]。 S_p 统计值的计算公式为 $S_p = -b/(1 - F_1)$, 其中 b 为亲缘关系系数对个体间空间距离自然对数的回归斜率, F_1 为第一距离级内个体间的平均成对亲缘关系系数^[142]。最后, 通过绘制成对亲缘关系系数与地理距离的关系图, 直观呈现各物种的小尺度空间遗传结构特征。

2.3 叶片形态分析

2.3.1 叶形数据获取

使用 CanoScan 5600 F 扫描仪以 600 dpi 的分辨率扫描每个个体采集的五片完整干燥叶片, 扫描时叶背面朝上。然后, 分别采用传统形态测量法与几何形态测量法对所有个体的扫描叶片进行测量分析。在传统形态测量法中, 选择测量七个叶片性状来研究叶片形态特征, 包括叶长 (Leaf length, LL)、叶柄长 (Petiole length, PL)、叶宽 (Leaf width, LW)、叶基部到叶最宽处的长度 (Length of lamina from base to widest point, WP)、叶质量 (Leaf mass, LM)、叶面积 (Leaf area, LA) 和比叶面积 (Specific

leaf area, SLA) (图 2.2)。其中叶长、叶柄长、叶宽、叶基部到叶最宽处的长度和叶面积通过使用 Image J v.1.5 对叶片图像测量，叶质量（干重）采用电子天平称量，比叶面积通过叶面积与叶质量的比值计算获取。对于几何形态测量法，将扫描图像导入 Image J v.1.5，每片叶子选取 11 个标志点 (Landmarks) (图 2.2)，标志点设置参照先前文献^[75, 76]，包括沿叶片中轴分布的三个标志点 (LM1-LM3) 以及对称分布于叶片两侧的八个标志点 (LM4-LM11)，这些标志点共同构成了叶片轮廓 (表 2.3)。然后使用 Image J v.1.5 将所有叶片的 11 个标志点的原始数据转换为 11 对笛卡尔坐标 (x , y) 作为几何形态测量的核心变量，并将转换的数据以“.txt”的格式保存。

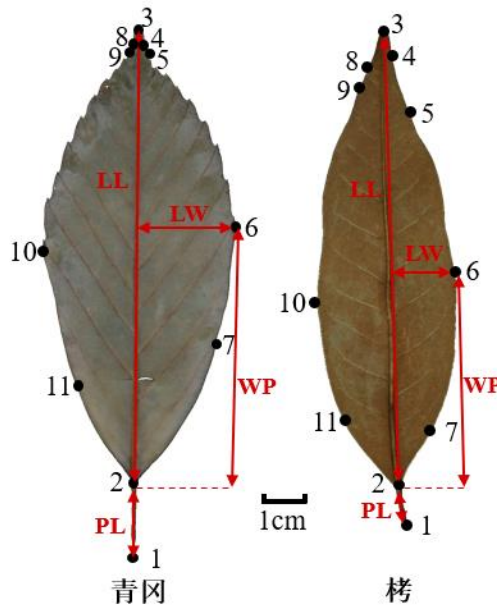


图 2.2 四个传统叶片形态性状以及 11 个标志点的示意图

Figure 2.2 Schematic representation of the four traditional leaf morphological traits and of the 11 landmarks

表 2.3 五种壳斗科物种叶片标志点位置描述

Table 2.3 Description of landmarks in leaves of the five Fagaceae species

标志点 Landmarks	描述 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个凸点
LM6	叶片右侧最大宽度处的端点
LM7	叶片右侧从叶柄起第一条叶脉端点
LM8	叶片左侧从顶端起第一个凹陷点

LM9	叶片左侧从顶端起第一个凸点
LM10	叶片左侧最大宽度处的端点
LM11	叶片左侧从叶柄起第一条叶脉端点

2.3.2 叶片传统形态数据分析

首先使用 R 语言中的“car”程序包^[143]对所有叶片的传统形态性状数据运用夏皮罗-威尔克检验 (Shapiro-Wilk) 进行正态性检验, 运用莱文检验 (Levene test) 进行方差齐性检验。数据满足处理条件后, 使用 SPSS 26 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体的七个传统形态性状进行单因素方差分析 (One-way analysis of variance, one-way ANOVA), 以检验七个传统形态性状在物种间是否存在显著差异。随后, 使用 SPSS 26 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体计算各物种每个传统形态性状的平均值与标准差, 并计算每个传统形态性状的变异系数 (Coefficient of variation, CV), 即标准差与平均值的比值, 以比较和量化物种间各性状的形态变异程度。最后, 使用 R 语言分别检验基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体在各物种的叶面积与叶质量之间是否存在收益递减现象。对叶面积和叶质量进行对数转换后, 进行标准化主轴回归统计分析, 以估计各物种叶面积与叶质量之间的标准化主轴斜率和截距 (即 α 和 β), 并计算其 95% 置信区间^[56]。

2.3.3 叶片几何形态数据分析

将保存为“.txt”格式的笛卡尔坐标数据导入 MorphoJ^[144], 分别对基于遗传鉴别的纯合个体和所有个体进行多变量统计分析。分析前对数据进行预处理, 首先进行广义普氏分析 (Generalized procrustes analysis, GPA)^[145]。广义普氏分析通过傅里叶转换^[146]重构原始笛卡尔坐标, 最小化相应标志点间的平方距离之和, 从而减少叶片大小对叶片形态的影响^[68]。其次, 通过比对各叶片偏离平均值的大小, 通过剔除离群值, 将一些具有严重差异的叶片去掉。鉴于所选用标志点构成的叶片轮廓具有对称特征, 进一步将叶形数据分离出对称组分和非对称组分。在分离叶片形态与大小的过程中, 为每片叶片生成一个镜像配置, 其中对称组分表示原始与镜像配置的平均值变化, 而非对称组分表示原始与镜像配置间的差异^[147, 148]。基于遗传鉴别的纯合个体与所有个体生成的详细散点图分别见图 2.3 和图 2.4, 散点在相应的 11 个标志点周围集中分布。然后, 为满足后续的分层分析需要, 进一步创建了叶片和个体水平的协方差矩阵。最后, 通过薄板样条分析 (Thin-plate spline, TPS), 将散点图坐标轴极值对应的网格图与线框图叠加, 以可视化叶片形状变化^[68]。

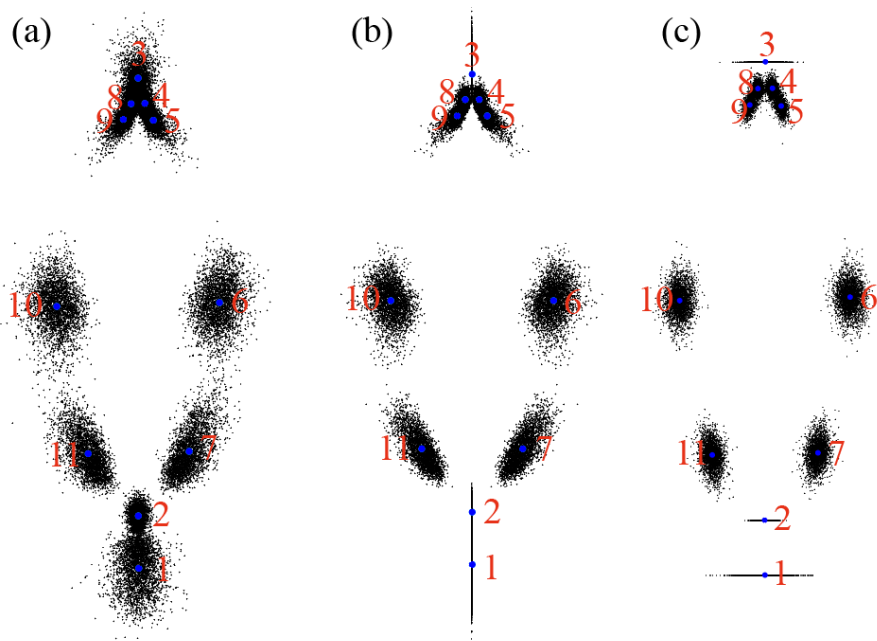


图 2.3 基于 (a) 普氏坐标、(b) 对称组分和 (c) 非对称组分五种壳斗科物种遗传纯合个体的叶片普氏叠印分析散点图

Figure 2.3 Generalized procrustes analysis of the leaf shape for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species based on (a) Procrustes coordinates, (b) symmetric and (c) asymmetric

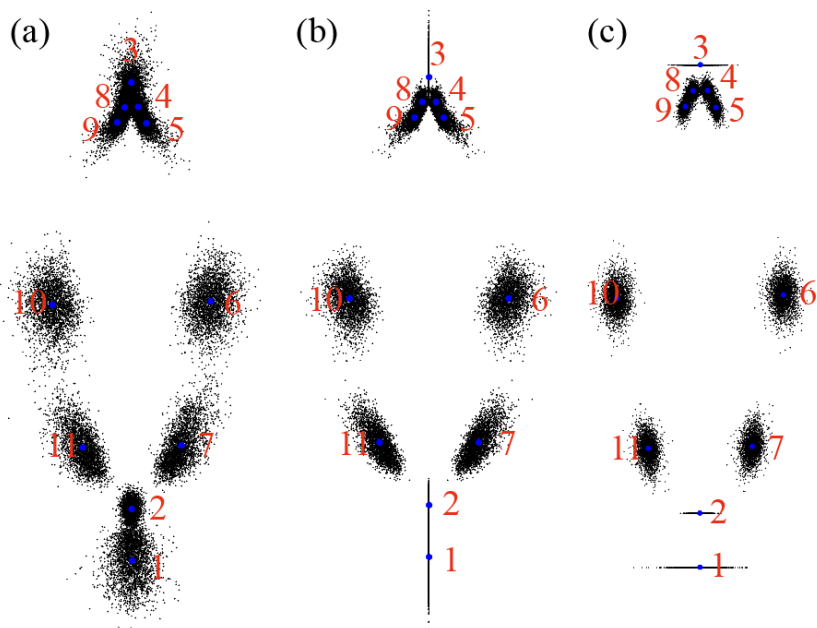


图 2.4 基于 (a) 普氏坐标、(b) 对称组分和 (c) 非对称组分的五种壳斗科物种所有个体的叶片普氏叠印分析散点图

Figure 2.4 Generalized procrustes analysis of the leaf shape for all individuals of the five Fagaceae species based on (a) Procrustes coordinates, (b) symmetric and (c) asymmetric

对于多变量统计分析，首先于叶片水平对对称和非对称组分进行主成分分析 (Principal component analysis, PCA)，以探究物种间叶片形状的差异。主成分分析通过降维策略实现形态特征的有效解析，该方法通过将原始变量转化为组合变量，以最

大程度捕获叶片形态信息。基于 11 组形态标志点的线性组合，构建 90%置信区间，系统比较五个壳斗科植物及基于遗传鉴别的杂合个体的叶形变异模式。绘制第一主成分（Principal component, PC）和第二主成分的散点图及对应轴极值的网格图与线框图，以可视化物种间的形态变化。其次，在叶片水平对对称与非对称组分进行偏最小二乘法分析（Two Blocks partial least squares, 2B-PLS），以评估叶片大小与形状间协变的异速生长模式^[149, 150]。异速生长表征了叶片形态随大小变化的规律^[149]。偏最小二乘法分析能够通过 *P*-value 值和 RV 值验证形态与大小的协变显著性，基于 10 000 次迭代验证两个值的显著性以识别这种规律。然后，于个体水平进行典型变量分析（Canonical variate analysis, CVA），使用马氏距离（Mahalanobis distance）进行置换检验开展物种叶形变异研究^[68, 127, 151]。典型变量分析主要适用于对三组及以上组间进行分析，其散点图通过 90%置信椭圆实现组间区分，并且根据对应轴极值的网格图与线框图直观呈现物种的具体形态差异。最后，于个体水平进行判别分析（Discriminant analysis, DA），使用交叉验证和判别函数（Discriminant scores）双重策略比较物种间的差异^[127, 144, 151]。判别分析只限对两组研究对象进行分析，其结果以条形图形式呈现，因此，本研究以典型变量分析为主要方法，判别分析结果为辅助参考。

3 研究结果

3.1 种群遗传学分析结果

3.1.1 遗传多样性

通过 GenAlEx v.6.5 对 522 个基于遗传鉴别的纯合个体计算的遗传多样性结果见表 3.1。五个物种的观测杂合度的范围在 0.54 到 0.60，期望杂合度的范围在 0.54 到 0.62，无偏期望杂合度的范围在 0.54 到 0.64，平均观测杂合度为 0.58，平均期望杂合度为 0.57，平均无偏期望杂合度为 0.58。其中，栲显示出最高的遗传多样性 ($H_O = 0.59$, $H_E = 0.62$, $uH_E = 0.64$)，而青冈显示出最低的遗传多样性 ($H_O = 0.59$, $H_E = 0.54$, $uH_E = 0.54$)。

表 3.1 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的遗传多样性分析结果

Table 3.1 Genetic diversity for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species estimated

物种 Species	不同等位基因数 N_A	有效等位基因数 N_E	香农指数 I	观测杂合度 H_O	期望杂合度 H_E	无偏期望杂合度 uH_E
青冈	6.80	2.90	1.11	0.59	0.54	0.54
多脉青冈	7.10	3.38	1.16	0.60	0.54	0.54
钩锥	7.70	3.00	1.21	0.58	0.57	0.58
罗浮锥	6.89	4.27	1.36	0.54	0.60	0.62
栲	6.40	3.32	1.26	0.59	0.62	0.64
P	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
总平均值	6.98	3.37	1.22	0.58	0.57	0.58

所有个体的遗传多样性结果见表 3.2，五个物种的观测杂合度的范围在 0.55 到 0.60，期望杂合度的范围在 0.55 到 0.61，无偏期望杂合度的范围在 0.56 到 0.63，平均观测杂合度为 0.58，平均期望杂合度为 0.59，平均无偏期望杂合度为 0.59。其中，栲显示出最高的遗传多样性 ($H_O = 0.60$, $H_E = 0.61$, $uH_E = 0.63$)，而青冈显示出最低的遗传多样性 ($H_O = 0.58$, $H_E = 0.55$, $uH_E = 0.56$)。

表 3.2 五种壳斗科物种所有个体的遗传多样性分析结果

Table 3.2 Genetic diversity for all individuals of the five Fagaceae species estimated

物种 Species	不同等位基因数 N_A	有效等位基因数 N_E	香农指数 I	观测杂合度 H_O	期望杂合度 H_E	无偏期望杂合度 uH_E
青冈	7.70	3.13	1.18	0.58	0.55	0.56
多脉青冈	8.40	3.62	1.23	0.60	0.56	0.56
钩锥	8.80	3.34	1.31	0.58	0.60	0.60

罗浮锥	7.24	4.36	1.39	0.55	0.61	0.62
栲	6.90	3.30	1.27	0.60	0.61	0.63
<i>P</i>	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
总平均值	7.81	3.45	1.28	0.58	0.59	0.59

3.1.2 遗传结构

通过 STRUCTURE v.2.3 对所有个体进行的贝叶斯分析得到的 Delta K 与 K 的关系图表明, 在 K 为 3 和 5 时分别出现一个峰值 (图 3.1 a)。结合 $\ln P(K)$ 平均值与 K 值的关系图 (图 3.1 b) 发现, K = 3 是最佳聚类。STRUCTURE 分析结果 (图 3.2) 显示当 K = 2 时, 栲属与锥属分别聚为一支。当 K = 3 时, 栲属的青冈和多脉青冈各自聚为一支。当 K = 4 时, 锥属的罗浮锥进一步聚为一支。当 K = 5 时, 青冈、多脉青冈、钩锥、罗浮锥和栲各自聚为一支。根据 STRUCTURE 对所有个体进行分析得到的混合系数 *Q* 值的计算结果发现, 当阈值 *Q* 为 0.9/0.1 时, 79 个个体被归为杂合个体: 青冈 × 多脉青冈 (13), 青冈 × 钩锥 (12), 青冈 × 罗浮锥 (7), 青冈 × 栲 (4), 多脉青冈 × 钩锥 (8), 多脉青冈 × 罗浮锥 (3), 多脉青冈 × 栲 (5), 钩锥 × 罗浮锥 (13), 钩锥 × 栲 (7), 罗浮锥 × 栲 (7)。

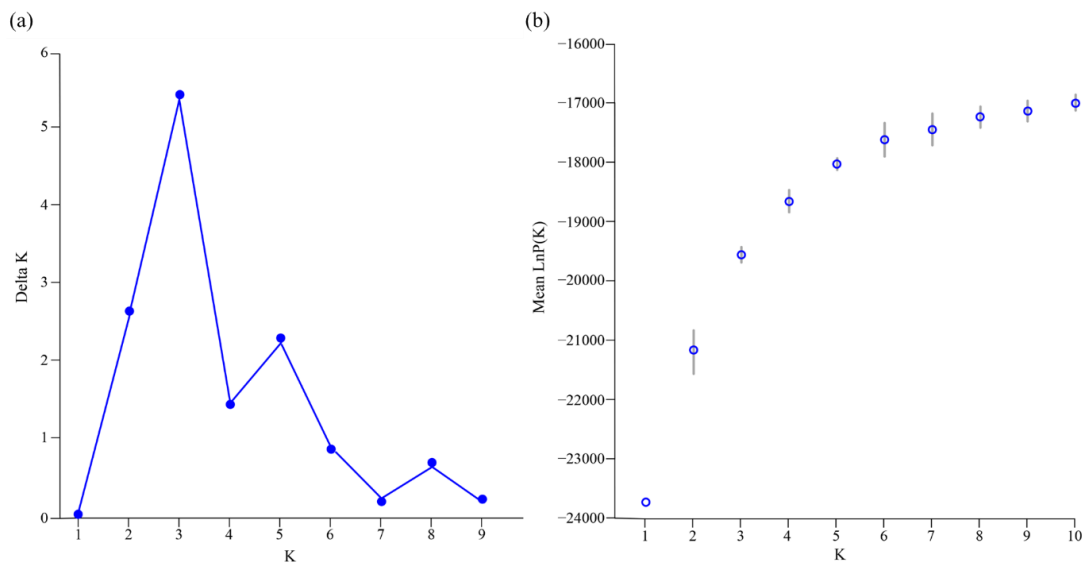


图 3.1 五种壳斗科物种所有个体 STRUCTURE 分析确定的种群簇数。(a) Delta K 与 K、(b) $\ln P(K)$ 与 K 值的关系图

Figure 3.1 Population clusters identified for all individuals of the five Fagaceae species with STRUCTURE analysis. Relationship between (a) Delta K and K, (b) $\ln P(K)$ and K

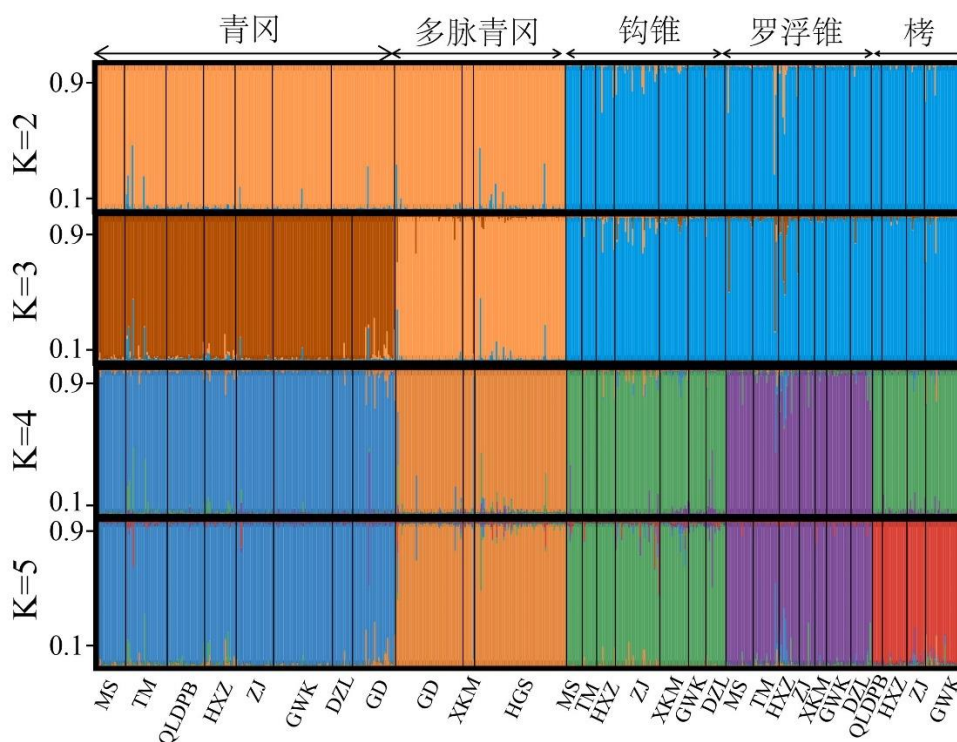


图 3.2 五种壳斗科物种所有个体的 STRUCTURE 分析结果

Figure 3.2 Results of STRUCTURE analyses for all individuals of five Fagaceae species

基于遗传鉴别纯合个体的 PCoA 分析结果与 STRUCTURE 分析结果类似，第一主成分坐标轴 (PCo1 = 15%) 和第二主成分坐标轴 (PCo2 = 10%) 将栲属的青冈与多脉青冈和锥属的钩锥、罗浮锥与栲区分开 (图 3.3)。

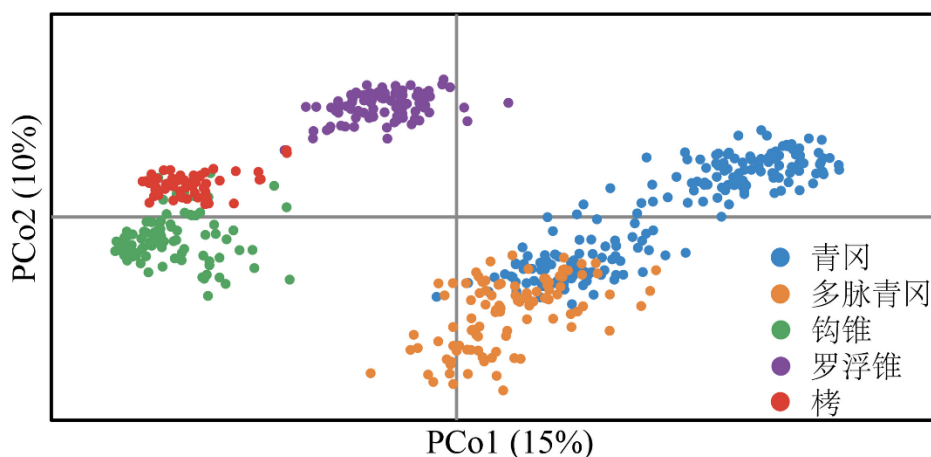


图 3.3 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的主坐标分析结果

Figure 3.3 Results of principal coordinates analysis for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

所有个体的 PCoA 分析结果也与 STRUCTURE 分析结果类似，第一主成分坐标轴 (PCo1 = 14%) 和第二主成分坐标轴 (PCo2 = 10%) 将栲属的青冈与多脉青冈和锥属的钩锥、罗浮锥与栲区分开 (图 3.4)。

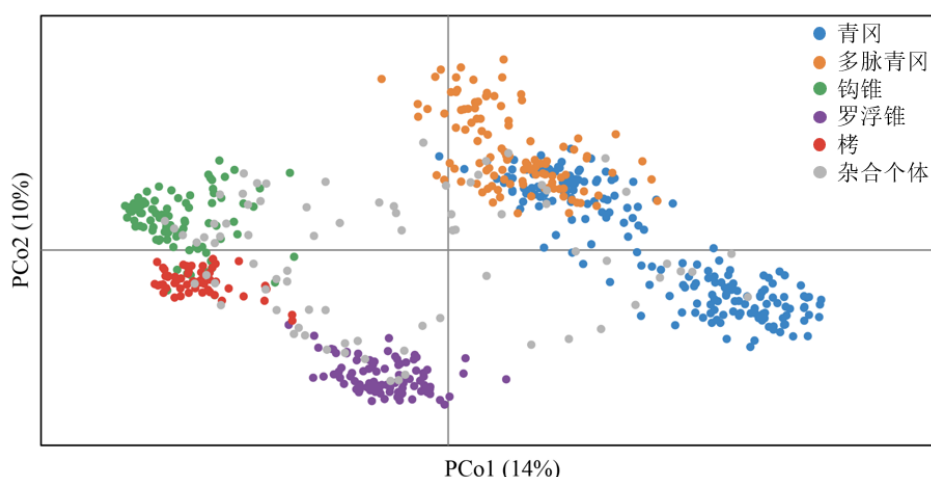


图 3.4 五种壳斗科物种所有个体的主坐标分析结果

Figure 3.4 Results of principal coordinates analysis for all individuals of the five Fagaceae species

基于遗传鉴别纯合个体的 AMOVA 分析结果表明 (表 3.3), 五个物种间的遗传分化程度大 ($F_{ST}=0.30$), 遗传变异大部分发生在种群内 (69.65%), 少部分发生在物种之间 (24.12%)。其中青冈的遗传分化水平最高 ($F_{ST}=0.12$), 遗传变异大部分发生在种群内 (87.74%), 少部分发生在种群之间 (12.26%)。而栲的遗传分化水平最低 ($F_{ST}=0.01$), 遗传变异大部分发生在种群内 (98.57%), 少部分发生在种群之间 (1.43%)。

表 3.3 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的分层分子方差分析结果

Table 3.3 Results of analysis of molecular variance for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	离均平方和 Sum of squares	方差分量 Variance components	变异分数(%) Percentage of variation	遗传分化系数 F_{ST}
青冈					
种群间	7	138.99	0.37	12.26	0.12
种群内	366	976.97	2.67	87.74	
多脉青冈					
种群间	2	37.05	0.25	7.42	0.07
种群内	213	677.08	3.18	92.58	
钩锥					
种群间	6	35.06	0.14	5.29	0.05
种群内	167	411.65	2.46	94.71	
罗浮锥					
种群间	6	27.16	0.09	3.69	0.04
种群内	165	387.71	2.35	96.31	
栲					
种群间	3	9.96	0.04	1.43	0.01

研究结果

种群内	104	251.74	2.42	98.57	
所有物种					
物种间	4	856.85	1.00	24.12	
物种内种群间	24	279.52	0.26	6.23	0.30
种群内	1015	2936.17	2.89	69.65	

所有个体的 AMOVA 分析结果表明 (表 3.4), 五个物种间的遗传分化程度大 ($F_{ST}=0.28$), 遗传变异大部分发生在种群内 (71.76%), 少部分发生在物种之间 (22.32%)。其中青冈的遗传分化水平最高 ($F_{ST}=0.12$), 遗传变异大部分发生在种群内 (88.33%), 少部分发生在种群之间 (11.67%)。而栲的遗传分化水平最低 ($F_{ST}=0.02$), 遗传变异大部分发生在种群内 (98.22%), 少部分发生在种群之间 (1.78%)。

表 3.4 五种壳斗科物种所有个体的分层分子方差分析结果
Table 3.4 Results of analysis of molecular variance for all individuals of the five Fagaceae species

变异来源 Source of variation	自由度 df	离均平方和 Sum of squares	方差分量 Variance components	变异分数(%) Percentage of variation	遗传分化系数 F_{ST}
青冈					
种群间	7	146.04	0.36	11.67	0.12
种群内	406	1092.43	2.69	88.33	
多脉青冈					
种群间	2	38.22	0.24	7.08	0.07
种群内	235	749.89	3.19	92.92	
钩锥					
种群间	6	39.88	0.13	5.00	0.05
种群内	215	545.90	2.54	95.00	
罗浮锥					
种群间	6	27.98	0.08	3.08	0.03
种群内	197	479.36	2.43	96.92	
栲					
种群间	3	11.39	0.05	1.78	0.02
种群内	120	297.74	2.48	98.22	
所有物种					
物种间	4	914.73	0.92	22.32	
物种内种群间	24	299.18	0.24	5.92	0.28
种群内	1173	3473.53	2.96	71.76	

3.1.3 小尺度空间遗传结构

根据 SPAGeDi v.1.5 对青冈遗传纯合个体进行的小尺度空间遗传结构分析结果显

示, 在 3.4 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外, 随距离递增呈递减趋势, 检测到显著的正空间遗传结构, 遗传关系密切的个体聚集分布 (图 3.5)。在 3.4 km 到 3.6 km 内和 5.8 km 到 7.6 km 内在置信区间内, 未检测到显著的空间遗传结构, 个体间呈随机分布。在 3.6 km 到 5.8 km 内和 7.6 km 之后, F_{ij} 小于零且在置信区间外, 检测到显著的负空间遗传结构, 个体间呈非随机分布。

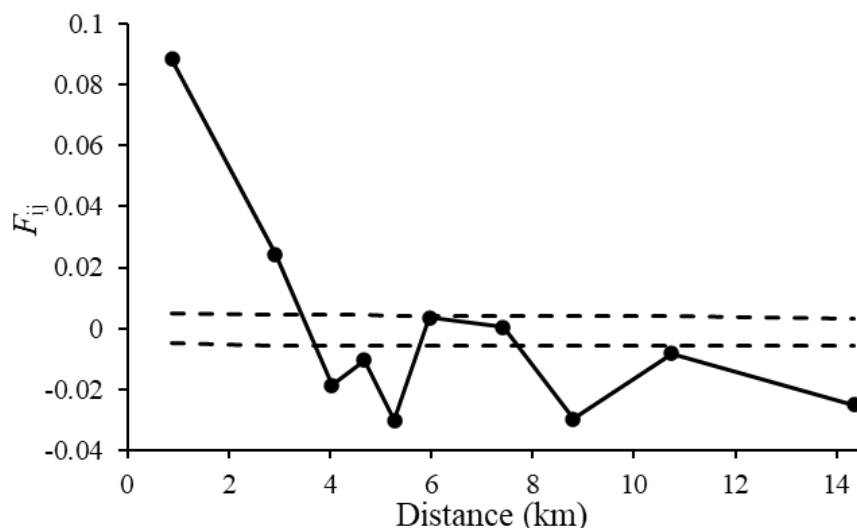


图 3.5 青冈遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.5 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for genetically purebred individuals of *Q. glauca*
注: 虚线表示成对亲缘系数值的 95% 置信区间

多脉青冈遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示, 在 0.8 km 内和 2.4 km 到 16.4 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外, 检测到显著的正空间遗传结构, 该距离内个体间遗传关系较密切, 它们呈聚集分布 (图 3.6)。在 0.8 km 到 2.4 km 内和 16.4 km 到 16.6 km 内在置信区间内, 未检测到显著的空间遗传结构, 个体间呈随机分布。在 16.6 km 之后 F_{ij} 小于零且在置信区间外, 检测到显著的负空间遗传结构, 个体间呈非随机分布。

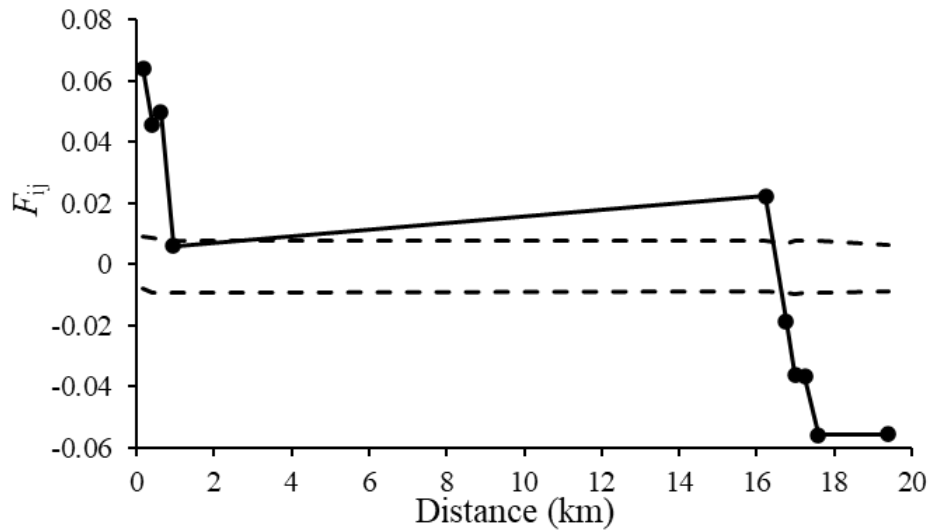


图 3.6 多脉青冈遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构
 Figure 3.6 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for genetically purebred individuals of *Q. multinervis*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

钩锥遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 2.4 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离增加而减小，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.7）。在 2.4 km 到 6 km 内和 10.8 km 之后在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 6 km 到 10.8 km 内 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

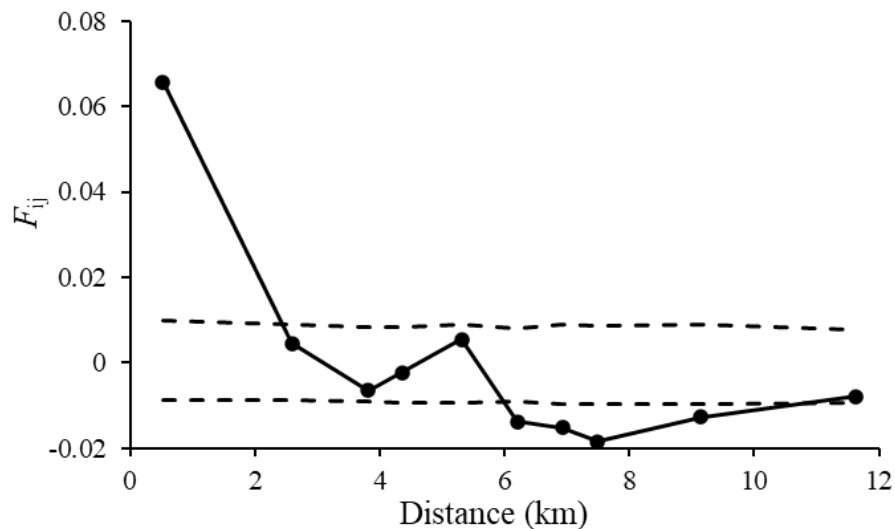


图 3.7 钩锥遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构
 Figure 3.7 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for genetically purebred individuals of *C. tibetana*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

罗浮锥遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 3.2 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.8）。在 3.2 km 到 5 km 内和 5.4 km 到 7 km 内在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 5 km 到 5.4 km 内和 7 km 之后 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

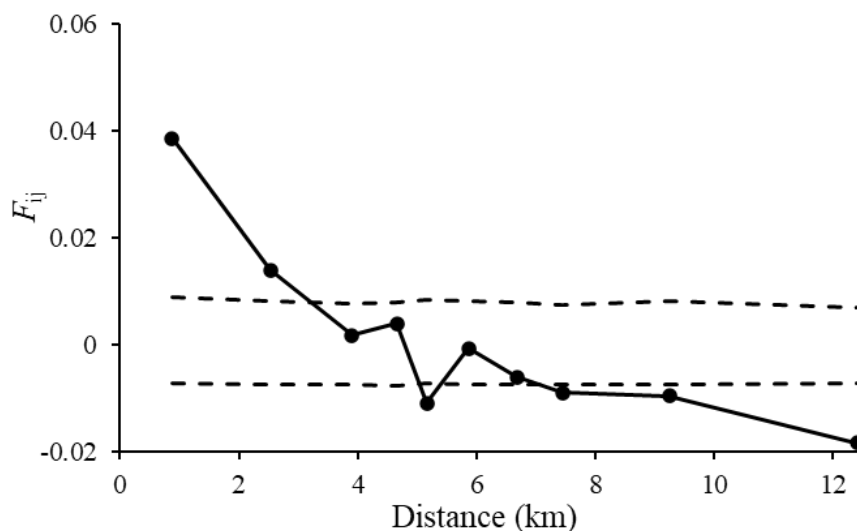


图 3.8 罗浮锥遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.8 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for genetically purebred individuals of *C. faberi*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95% 置信区间

栲遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 2.7 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.9）。在 2.7 km 到 3.2 km 内、3.8 km 到 4.3 km 内和 4.9 km 之后在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 3.2 km 到 3.8 km 内和 4.3 km 到 4.9 km 内 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

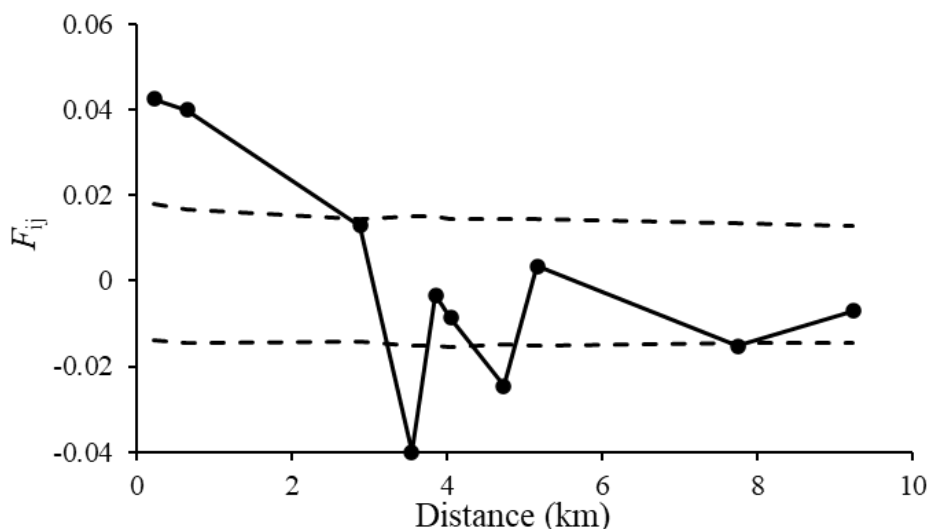


图 3.9 栲遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.9 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for genetically purebred individuals of *C. fargesii*
注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

对五个壳斗科物种基于遗传鉴别的纯合个体的小尺度空间遗传结构强度分析对比结果显示，青冈显示了最大的第一距离级下的平均成对亲缘关系系数 ($F_1 = 0.088$)，并且青冈也具有最大的小尺度空间遗传结构强度 ($S_p = 0.031$) (表 3.5)。而罗浮锥显示了最小的第一距离级下的平均成对亲缘关系系数 ($F_1 = 0.039$)，同时罗浮锥具有最小的小尺度空间遗传结构强度 ($S_p = 0.016$)。

表 3.5 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的小尺度空间遗传结构强度

Table 3.5 The intensity of fine-scale spatial genetic structure for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

	第一距离级内个体间的平均成对亲缘关系系数 F_1	亲缘关系对个体间空间距离自然对数的回归斜率 b	FSGS 强度 S_p
青冈	0.088	-0.028	0.031
多脉青冈	0.064	-0.019	0.021
钩锥	0.066	-0.018	0.019
罗浮锥	0.039	-0.015	0.016
栲	0.043	-0.017	0.017

据 SPAGeDi v.1.5 对青冈所有个体进行的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 3.5 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布 (图 3.10)。在 3.5 km 到 3.7 km 内和 5.8 km 到 7.8 km 内在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 3.7 km 到 5.8 km 内和 7.8 km 之后， F_{ij} 小于零且在置信区间外，

检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

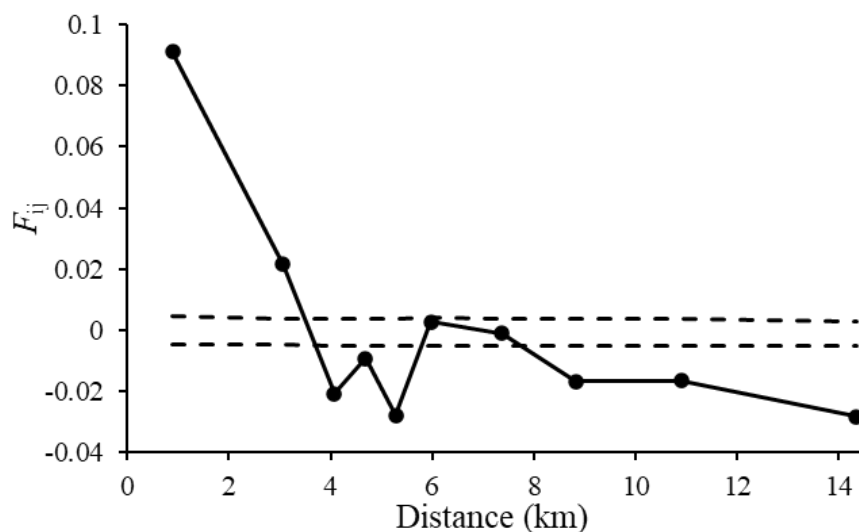


图 3.10 青冈所有个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.10 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for all individuals of *Q. glauca*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

多脉青冈所有个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 0.9 km 内和 3 km 到 16.4 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.11）。在 0.9 km 到 3 km 内和 16.4 km 到 16.6 km 内在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 16.6 km 之后 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

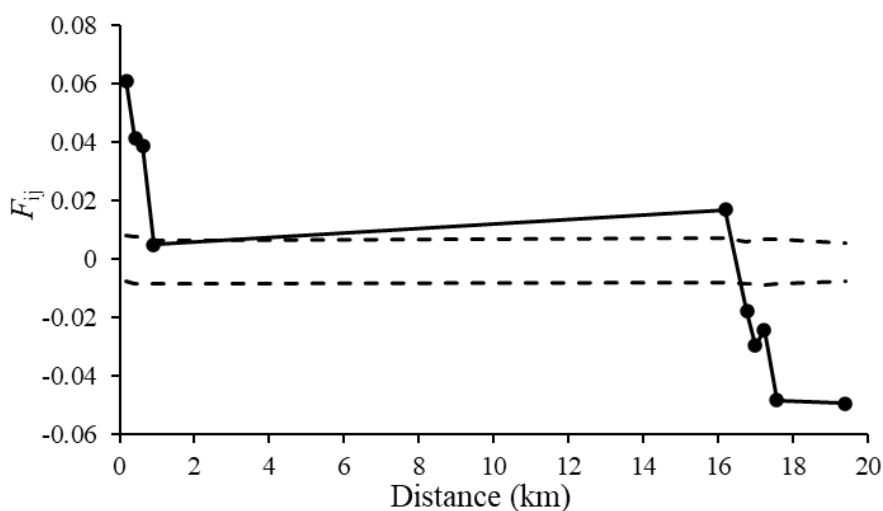


图 3.11 多脉青冈所有个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.11 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for all individuals of *Q. multinervis*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

钩锥所有个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 1.6 km 内 F_{ij} 大于零并且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.12）。在 1.6 km 到 3.1 km 内和 4.1 km 到 6.2 km 内在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 3.1 km 到 4.1 km 内和 6.2 km 之后 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

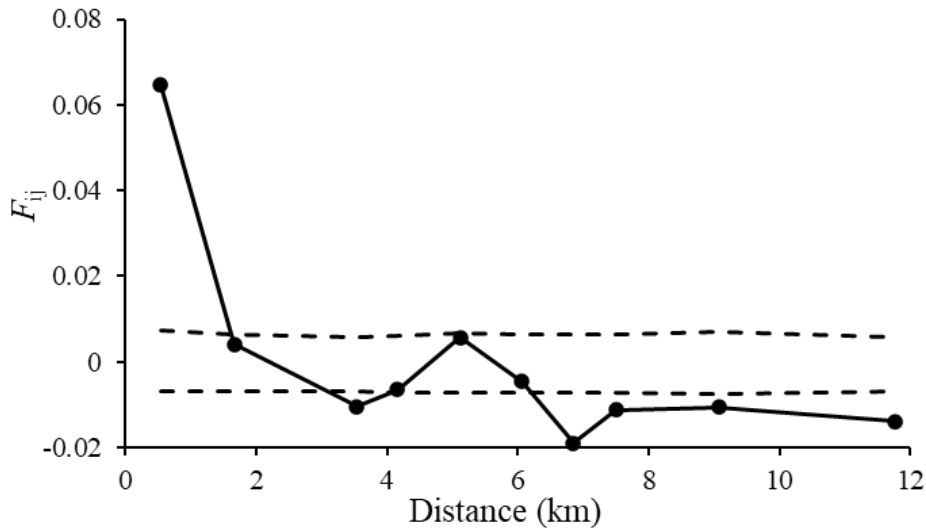


图 3.12 钩锥所有个体的小尺度空间遗传结构

Figure 3.12 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for all individuals of *C. tibetana*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95% 置信区间

罗浮锥所有个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 3.6 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，该距离内个体间遗传关系较密切，它们呈聚集分布（图 3.13）。在 3.6 km 到 5.1 km 内、5.5 km 到 6.8 km 内和 8.4 km 到 10.2 km 内在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 5.1 km 到 5.5 km 内、6.8 km 到 8.4 km 和 10.2 km 之后 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

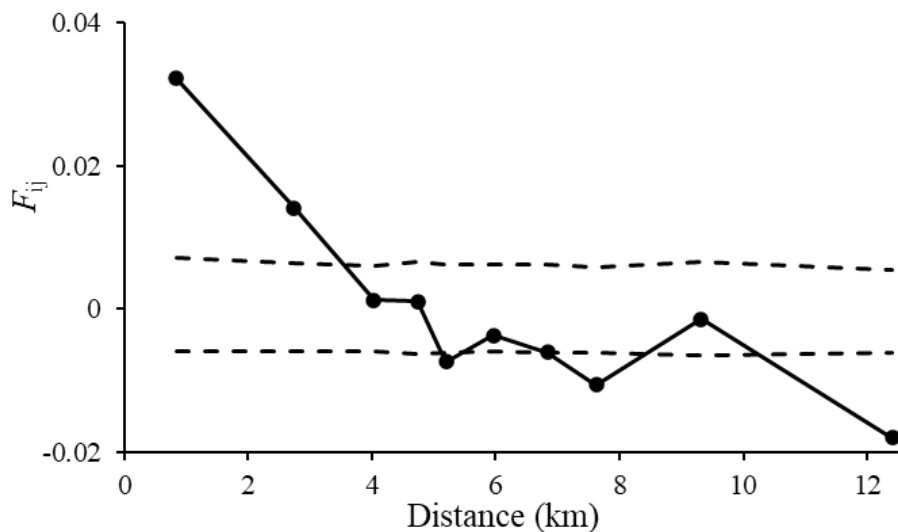


图 3.13 罗浮锥所有个体的小尺度空间遗传结构

 Figure 3.13 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for all individuals of *C. faberi*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

栲所有个体的小尺度空间遗传结构分析结果显示，在 2.7 km 内 F_{ij} 大于零且在置信区间外，随距离递增呈递减趋势，检测到显著的正空间遗传结构，遗传关系较密切个体间呈聚集分布（图 3.14）。在 2.7 km 到 3.2 km 内、3.8 km 到 4.2 km 内、4.9 km 到 6.6 km 内和 8.7 km 之后在置信区间内，未检测到显著的空间遗传结构，个体间呈随机分布。在 3.2 km 到 3.8 km 内、4.2 km 到 4.9 km 内和 6.6 km 到 8.7 km 内 F_{ij} 小于零且在置信区间外，检测到显著的负空间遗传结构，个体间呈非随机分布。

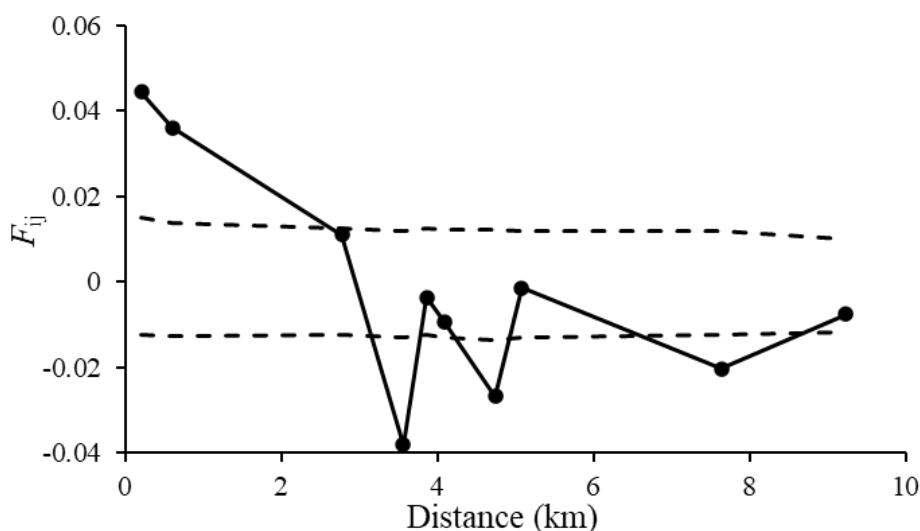


图 3.14 栲所有个体的小尺度空间遗传结构

 Figure 3.14 Fine-scale spatial genetic structure (FSGS) for all individuals of *C. fargesii*

注：虚线表示成对亲缘系数值的 95%置信区间

对五个壳斗科植物所有个体的小尺度空间遗传结构强度比对分析结果显示，青冈显示出最大的第一距离级下的平均成对亲缘关系系数 ($F_1 = 0.091$)，并且青冈也具有

最大的小尺度空间遗传结构强度 ($S_p = 0.032$) (表 3.6)。而罗浮锥显示出最小的第一距离级下的平均成对亲缘关系系数 ($F_1 = 0.032$)，同时罗浮锥具有最小的小尺度空间遗传结构强度 ($S_p = 0.013$)。

表 3.6 五种壳斗科物种所有个体的小尺度空间遗传结构强度
Table 3.6 The intensity of fine-scale spatial genetic structure for all individuals of the five Fagaceae species

	第一距离级内个体间的平均成对亲缘关系系数 F_1	亲缘关系对个体间空间距离自然对数的回归斜率 b	FSGS 强度 S_p
青冈	0.091	-0.029	0.032
多脉青冈	0.061	-0.017	0.018
钩锥	0.065	-0.017	0.018
罗浮锥	0.032	-0.013	0.013
栲	0.044	-0.016	0.017

3.2 叶片形态特征

3.2.1 叶片传统形态差异

对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体进行的单因素方差分析结果显示(表 3.7)， F 值的范围从 417.27 到 2 215.91， P 值均小于 0.01，表明七个传统形态性状在不同的物种之间有显著差异。其中，叶面积在物种间的差异最大 ($F = 2 215.91$)。

表 3.7 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体七个传统叶片形态性状的单因素方差分析结果
Table 3.7 Results of one-way analysis of variance for seven traditional leaf morphological traits for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

传统叶片形态性状 Traditional leaf morphological traits	差异源 Difference source	自由度 df	均方 Mean square	统计量 F	显著性 P
叶长	物种间	4	9677.51	1941.18	< 0.01
	物种内	2605	4.99		
	总计	2609			
叶柄长	物种间	4	212.76	1239.39	< 0.01
	物种内	2605	0.17		
	总计	2609			
叶宽	物种间	4	481.70	2138.94	< 0.01
	物种内	2605	0.23		
	总计	2609			
叶基部到叶最宽处的长度	物种间	4	3156.59	1412.19	< 0.01
	物种内	2605	2.24		
	总计	2609			

叶质量	物种间	4	380.71	2041.78	< 0.01
	物种内	2605	0.19		
	总计	2609			
叶面积	物种间	4	897866.32	2215.91	< 0.01
	物种内	2605	405.19		
	总计	2609			
比叶面积	物种间	4	34505.95	417.27	< 0.01
	物种内	2605	82.69		
	总计	2609			

对五个壳斗科植物所有个体进行的单因素方差分析结果显示（表 3.8）， F 值的范围从 502.20 到 2 695.20， P 值均小于 0.01，表明七个传统形态性状在不同的物种之间有显著差异。其中，叶面积在物种间的差异最大（ $F = 2\ 695.20$ ）。

表 3.8 五种壳斗科物种所有个体七个传统叶片形态性状的单因素方差分析结果
Table 3.8 Results of one-way analysis of variance for seven traditional leaf morphological traits for all individuals of the five Fagaceae species

传统叶片形态性状 Traditional leaf morphological traits	差异源 Difference source	自由度 df	均方 Mean square	统计量 F	显著性 P
叶长	物种间	4	12533.68	2335.22	< 0.01
	物种内	3000	5.37		
	总计	3004			
叶柄长	物种间	4	239.27	1366.68	< 0.01
	物种内	3000	0.18		
	总计	3004			
叶宽	物种间	4	623.11	2663.45	< 0.01
	物种内	3000	0.23		
	总计	3004			
叶基部到叶最宽处的长度	物种间	4	4157.57	1777.50	< 0.01
	物种内	3000	2.34		
	总计	3004			
叶质量	物种间	4	503.19	2451.33	< 0.01
	物种内	3000	0.21		
	总计	3004			
叶面积	物种间	4	1181772.57	2695.20	< 0.01
	物种内	3000	438.47		
	总计	3004			
比叶面积	物种间	4	40697.73	502.20	< 0.01
	物种内	3000	81.04		
	总计	3004			

五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体的七个传统形态性状的均值和标准差以及每个性状的变异系数显示（表 3.9），七个性状的变异系数从 17.80%（SLA）到 96.81%（LM），叶质量（96.81%）和叶面积（78.89%）的变异系数大于平均值。其中钩锥具有最大的叶长（LL=22.16 cm）、叶柄长（PL=2.15 cm）、叶宽（LW=4.41 cm）、叶基部到叶最宽处的长度（WP=11.43 cm）、叶质量（LM=2.59 g）、叶面积（LA=135.07 cm²）和最小的比叶面积（SLA=53.54 cm²·g⁻¹）。栲具有最小的叶长（LL=10.17 cm）、叶柄长（PL=0.78 cm）、叶宽（LW=1.58 cm）、叶基部到叶最宽处的长度（WP=4.68 cm）、叶质量（LM=0.30 g）、叶面积（LA=22.33 cm²）和最大的比叶面积（SLA=75.28 cm²·g⁻¹）。

表 3.9 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体七个传统叶片形态性状的均值和标准差以及每个性状的变异系数

Table 3.9 Means and standard deviations of seven traditional leaf morphological traits for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species and coefficient of variation for each trait

传统叶片形态性状 Traditional leaf morphological traits	青冈 <i>Q. glauca</i>	多脉青冈 <i>Q. multinervis</i>	钩锥 <i>C. tibetana</i>	罗浮锥 <i>C. faberi</i>	栲 <i>C. fargesii</i>	变异系数 (%) CV
叶长(cm)	12.31 ± 1.85	13.45 ± 1.86	22.16 ± 3.71	11.33 ± 1.72	10.17 ± 1.58	32.24
叶柄长(cm)	2.14 ± 0.50	1.74 ± 0.40	2.15 ± 0.43	0.78 ± 0.28	0.78 ± 0.20	41.62
叶宽(cm)	2.47 ± 0.45	2.42 ± 0.39	4.41 ± 0.77	1.93 ± 0.30	1.58 ± 0.24	37.72
叶基部到叶最宽处的长度(cm)	6.10 ± 1.19	6.46 ± 1.21	11.43 ± 2.64	4.88 ± 1.06	4.68 ± 0.79	39.60
叶质量(g)	0.68 ± 0.24	0.62 ± 0.19	2.59 ± 0.96	0.43 ± 0.14	0.30 ± 0.09	96.81
叶面积(cm ²)	41.00 ± 12.33	43.61 ± 11.63	135.07 ± 42.88	30.09 ± 8.44	22.33 ± 6.05	78.89
比叶面积(cm ² ·g ⁻¹)	61.61 ± 8.28	72.14 ± 10.45	53.54 ± 8.00	70.80 ± 9.36	75.28 ± 9.96	17.80
<i>P</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	

五个壳斗科植物所有个体的七个传统形态性状的均值和标准差以及每个性状的变异系数显示（表 3.10），七个性状的变异系数从 17.89%（SLA）到 98.45%（LM），叶质量（98.45%）和叶面积（80.91%）的变异系数大于平均值。其中钩锥具有最大的叶长（LL=22.38 cm）、叶柄长（PL=2.14 cm）、叶宽（LW=4.46 cm）、叶基部到叶最宽处的长度（WP=11.60 cm）、叶质量（LM=2.65 g）、叶面积（LA=137.72 cm²）和最小的比叶面积（SLA=53.34 cm²·g⁻¹）。栲具有最小的叶长（LL=10.25 cm）、叶柄长（PL=0.80 cm）、叶宽（LW=1.60 cm）、叶基部到叶最宽处的长度（WP=4.71 cm）、叶质量（LM=0.31 g）、叶面积（LA=22.74 cm²）和最大的比叶面积（SLA=

75.12 cm²·g⁻¹)。

表 3.10 五种壳斗科物种所有个体七个传统叶片形态性状的均值和标准差以及每个性状的变异系数

Table 3.10 Means and standard deviations of seven traditional leaf morphological traits for all individuals of the five Fagaceae species and coefficient of variation for each trait

传统叶片形态性状 Traditional leaf morphological traits	青冈 <i>Q. glauca</i>	多脉青冈 <i>Q. multinervis</i>	钩锥 <i>C. tibetana</i>	罗浮锥 <i>C. faberi</i>	栲 <i>C. fargesii</i>	变异系数 (%) CV
叶长(cm)	12.26 ± 1.85	13.21 ± 2.02	22.38 ± 3.75	11.45 ± 1.76	10.25 ± 1.59	33.61
叶柄长(cm)	2.13 ± 0.51	1.71 ± 0.40	2.14 ± 0.43	0.80 ± 0.30	0.80 ± 0.20	41.56
叶宽(cm)	2.47 ± 0.46	2.38 ± 0.41	4.46 ± 0.76	1.94 ± 0.31	1.60 ± 0.24	39.04
叶基部到叶最宽处的长度(cm)	6.08 ± 1.19	6.34 ± 1.28	11.60 ± 2.61	4.91 ± 1.09	4.71 ± 0.78	41.18
叶质量(g)	0.68 ± 0.24	0.60 ± 0.19	2.65 ± 0.97	0.44 ± 0.15	0.31 ± 0.09	98.45
叶面积(cm ²)	40.85 ± 12.47	42.30 ± 12.27	137.72 ± 42.74	30.59 ± 8.82	22.74 ± 6.11	80.91
比叶面积(cm ² ·g ⁻¹)	61.50 ± 8.37	72.02 ± 10.33	53.34 ± 7.91	70.17 ± 9.25	75.12 ± 9.64	17.89
<i>P</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	

对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体的每个物种的叶面积和叶质量进行回归分析结果显示，每个物种的叶面积和叶质量相关 ($0.79 < R^2 < 0.84$)，异速生长指数均小于 1.0 (表 3.11)。在物种中，栲的异速生长指数最高 ($\alpha = 0.83$, 95% CI = 0.78-0.88)，罗浮锥的异速生长指数次之 ($\alpha = 0.81$, 95% CI = 0.77-0.85)，而青冈 (95% CI = 0.78-0.82)、多脉青冈 (95% CI = 0.78-0.83) 和钩锥 (95% CI = 0.76-0.83) 的异速生长指数相等且最低 ($\alpha = 0.80$)。

表 3.11 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体叶面积和叶质量之间对数线性关系的标准化主轴回归统计参数

Table 3.11 Statistical parameters of standardized major axis regression for the log-log linear relationship between leaf area and leaf mass for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

	青冈 <i>Q. glauca</i>	多脉青冈 <i>Q. multinervis</i>	钩锥 <i>C. tibetana</i>	罗浮锥 <i>C. faberi</i>	栲 <i>C. fargesii</i>
α	0.80	0.80	0.80	0.81	0.83
log β	1.75	1.80	1.80	1.77	1.78
95% CI	(0.78, 0.82)	(0.78, 0.83)	(0.76, 0.83)	(0.77, 0.85)	(0.78, 0.88)
R^2	0.84	0.80	0.84	0.79	0.81

<i>P</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
----------	---------	---------	---------	---------	---------

注: α 为叶面积与叶质量回归曲线的斜率, 即异速生长指数; β 为叶面积与叶质量回归曲线的截距; CI 为置信区间; R^2 为决定系数

对五个壳斗科植物所有个体的每个物种的叶面积和叶质量进行回归分析结果显示, 每个物种的叶面积和叶质量相关 ($0.80 < R^2 < 0.84$), 异速生长指数均小于 1.0 (表 3.12)。在物种中, 栲的异速生长指数最高 ($\alpha = 0.84$, 95% CI = 0.79-0.88), 多脉青冈的异速生长指数次之 ($\alpha = 0.81$, 95% CI = 0.78-0.84), 而青冈 (95% CI = 0.77-0.82)、钩锥 (95% CI = 0.77-0.83) 和罗浮锥 (95% CI = 0.77-0.84) 的异速生长指数相等且最低 ($\alpha = 0.80$)。

表 3.12 五种壳斗科物种所有个体叶面积和叶质量之间对数线性关系的标准化主轴回归统计参数
Table 3.12 Statistical parameters of standardized major axis regression for the log-log linear relationship between leaf area and leaf mass for all individuals of the five Fagaceae species

	青冈 <i>Q. glauca</i>	多脉青冈 <i>Q. multinervis</i>	钩锥 <i>C. tibetana</i>	罗浮锥 <i>C. faberi</i>	栲 <i>C. fargesii</i>
α	0.80	0.81	0.80	0.80	0.84
log β	1.75	1.81	1.80	1.77	1.79
95% CI	(0.77, 0.82)	(0.78, 0.84)	(0.77, 0.83)	(0.77, 0.84)	(0.79, 0.88)
R^2	0.84	0.80	0.83	0.81	0.82
<i>P</i>	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

注: α 为叶面积与叶质量回归曲线的斜率, 即异速生长指数; β 为叶面积与叶质量回归曲线的截距; CI 为置信区间; R^2 为决定系数

3.2.2 叶片几何形态变异

对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体进行的广义普氏分析去掉了 11 片明显偏离平均值的离群值, 对剩下的 2 599 片叶片进行多变量统计分析。主成分分析对称成分结果显示, 第一主成分和第二主成分共解释 72% 的叶形变异, 其中第一主成分解释了 41%, 第二主成分解释了 31%, 五个壳斗科植物能进行部分分离 (图 3.15 a)。网格图和线框图显示, 叶形沿第一主成分轴的变化为: 叶柄的相对长度由短变长, 叶片下半部分呈扩张趋势。叶形沿第二主成分轴的变化为: 叶尖形状从尾尖变为渐尖, 叶片最宽处的位置相对上移, 叶柄的相对长度由短变长, 叶片下半部分呈收缩趋势。主成分分析非对称成分结果显示, 第一主成分和第二主成分共解释 62% 的叶形变异, 其中第一主成分解释了 34%, 第二主成分解释了 28%, 五个种重叠分布, 形态差异较小 (图 3.15 b)。网格图和线框图在叶片的非对称成分中未观察到叶形的显著变化。

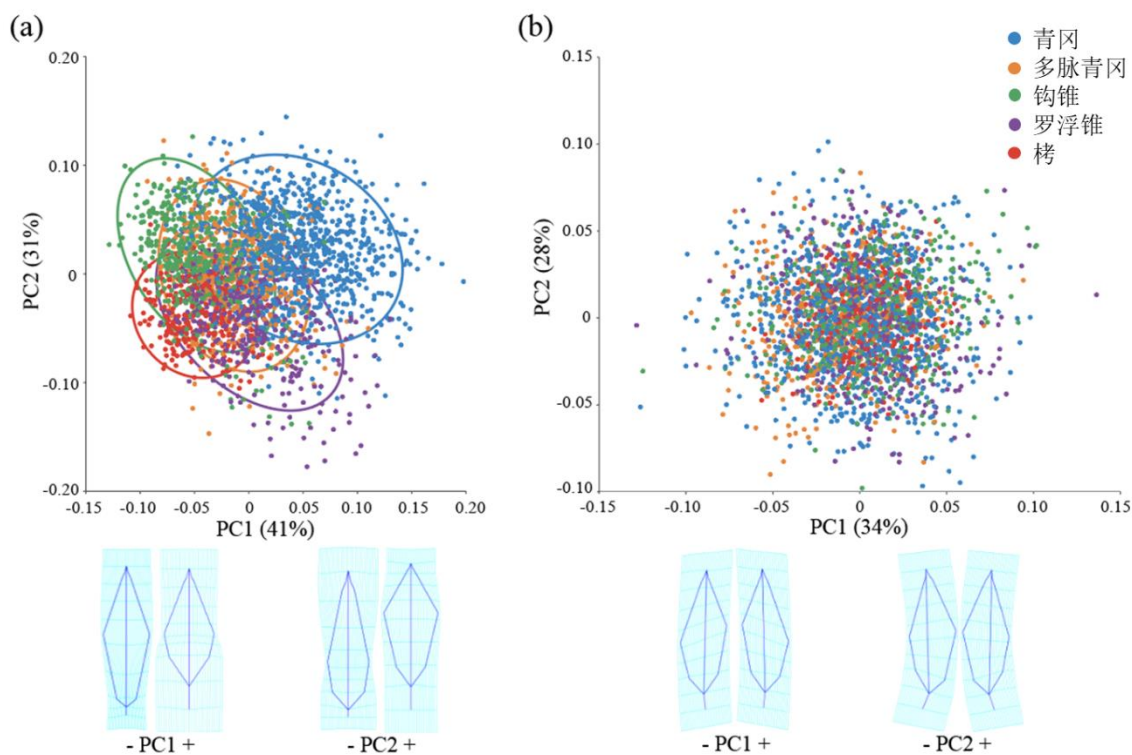


图 3.15 基于 (a) 对称成分和 (b) 非对称成分对五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的叶片水平的主成分分析散点图

Figure 3.15 Scatter plot of principal component analysis (PCA) at the leaf level for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species based on (a) symmetric and (b) asymmetric components
注：对称成分散点图带 90%置信椭圆。下面的叶形图显示了主成分的极端叶片形状

对五个壳斗科植物所有个体进行的广义普氏分析去掉了 10 片明显偏离平均值的离群值,对剩下的 2995 片叶片进行多变量统计分析。主成分分析对称成分结果显示,第一主成分和第二主成分共解释 73%的叶形变异,其中第一主成分解释了 41%,第二主成分解释了 32%,五个壳斗科植物能进行部分分离(图 3.16 a)。网格图和线框图显示,叶形沿第一主成分轴的变化为:叶柄的相对长度由短变长,叶片下半部分呈扩张趋势。叶形沿第二主成分轴的变化为:叶尖形状从渐尖变为尾尖,叶片最宽处的位置相对下移,叶柄的相对长度由长变短,叶片下半部分呈扩张趋势。主成分分析非对称成分结果显示,第一主成分和第二主成分共解释 62%的叶形变异,其中第一主成分解释了 34%,第二主成分解释了 28%,五个种重叠分布,形态差异较小(图 3.16 b)。网格图和线框图在叶片的非对称成分中未观察到叶形的显著变化。

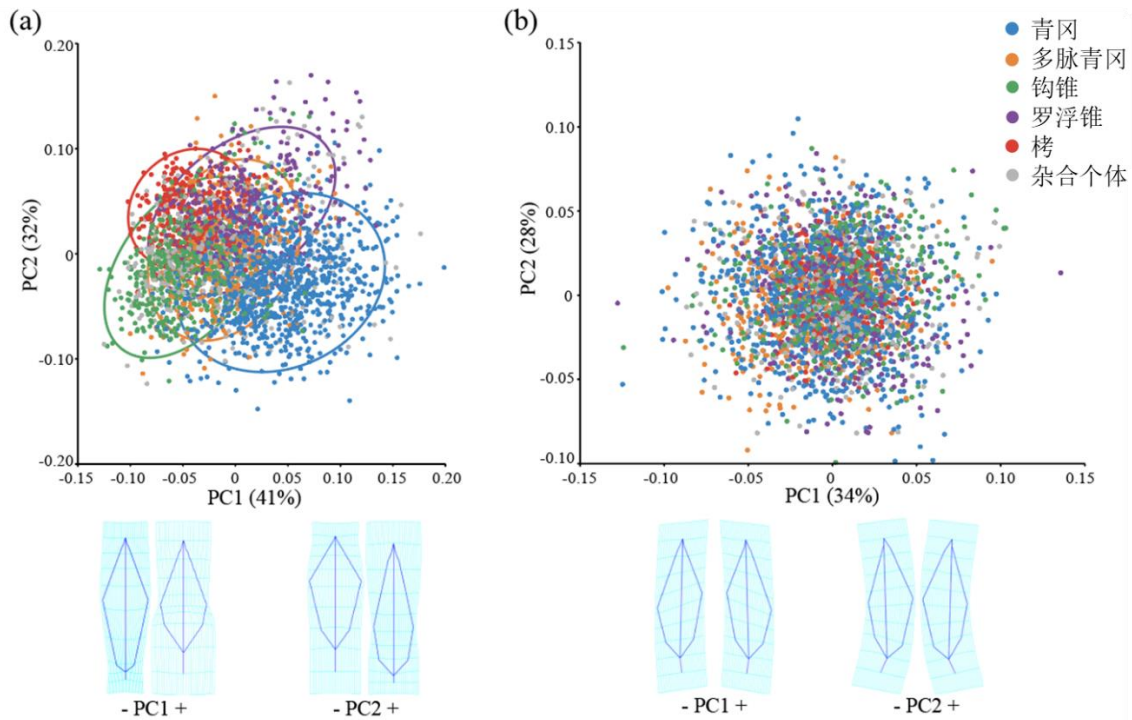


图 3.16 基于 (a) 对称成分和 (b) 非对称成分对五种壳斗科物种所有个体的叶片水平的主成分分析散点图

Figure 3.16 Scatter plot of principal component analysis (PCA) at the leaf level for all individuals of the five Fagaceae species based on (a) symmetric and (b) asymmetric components

注：对称成分散点图带 90%置信椭圆。下面的叶形图显示了主成分的极端叶片形状

基于叶片水平的对称成分和非对称成分对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体进行的最小二乘法分析结果显示（图 3.17），在对称成分分析中，叶片大小与叶片形状存在显著的异速生长模式，RV 系数为 0.0930， $P < 0.0001$ 。网格图和线框图结果显示随着叶片从大到小，叶形的变化为：叶片形状从近椭圆形变为近披针形，叶柄的相对长度由长变短，叶片整体呈收缩趋势。在非对称成分分析中，RV 系数为 0.0026， P 为 0.0090，叶片大小与叶片形状不存在异速生长模式。

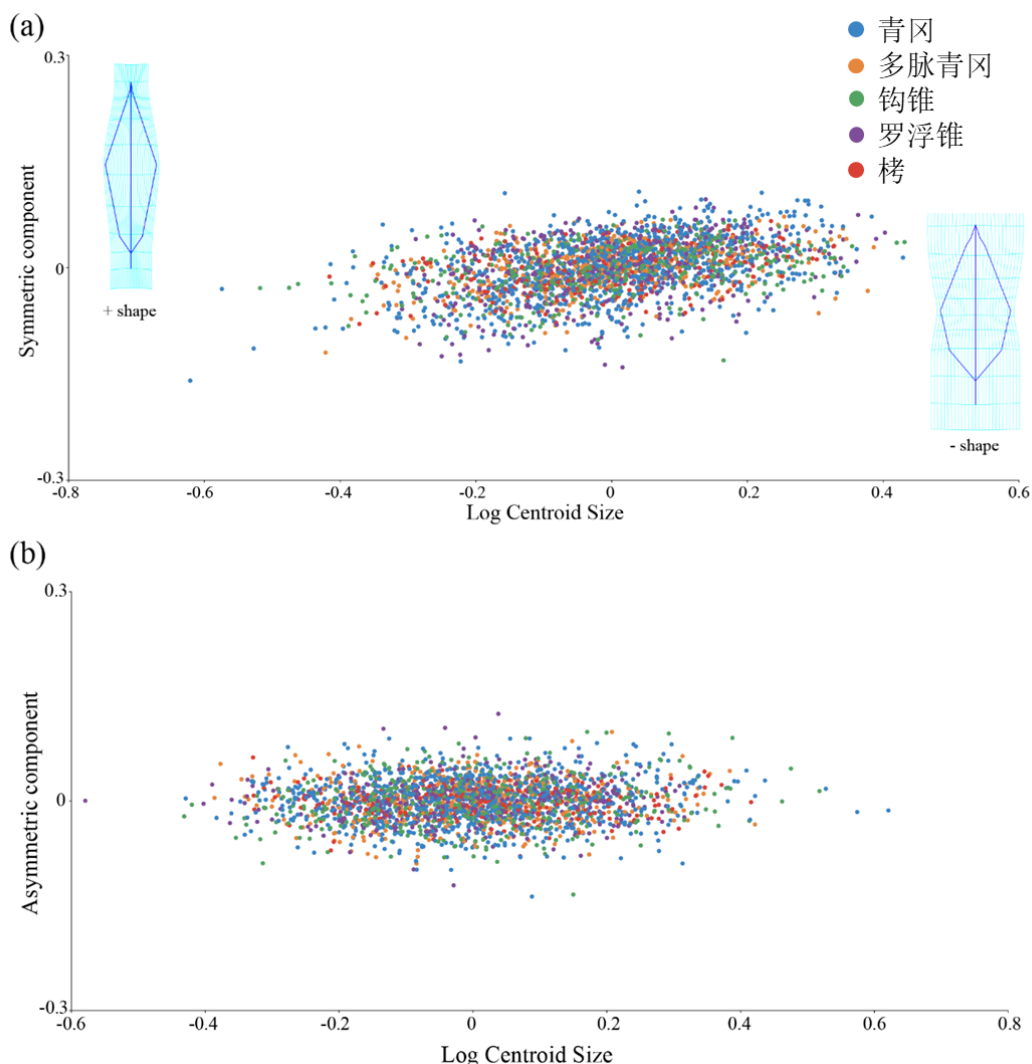


图 3.17 基于 (a) 对称成分和 (b) 非对称成分对五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的叶片水平的偏最小二乘法分析散点图

Figure 3.17 Scatter plot of two-block partial least squares (2B-PLS) analysis at the leaf level for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species based on (a) symmetric and (b) asymmetric components

注：对称成分散点图中的叶形图显示了极端叶片形状

基于叶片水平的对称成分和非对称成分对五个壳斗科植物所有个体进行的最小二乘法分析结果显示（图 3.18），在对称成分分析中，叶片大小与叶片形状存在显著的异速生长模式，RV 系数为 0.1261， $P < 0.0001$ 。网格图和线框图结果显示随着叶片从大到小，叶形的变化为：叶片形状从近椭圆形变为近披针形，叶柄的相对长度由长变短，叶片整体呈收缩趋势。在非对称成分分析中，RV 系数为 0.0005， P 为 0.5417，叶片大小与叶片形状不存在异速生长模式。

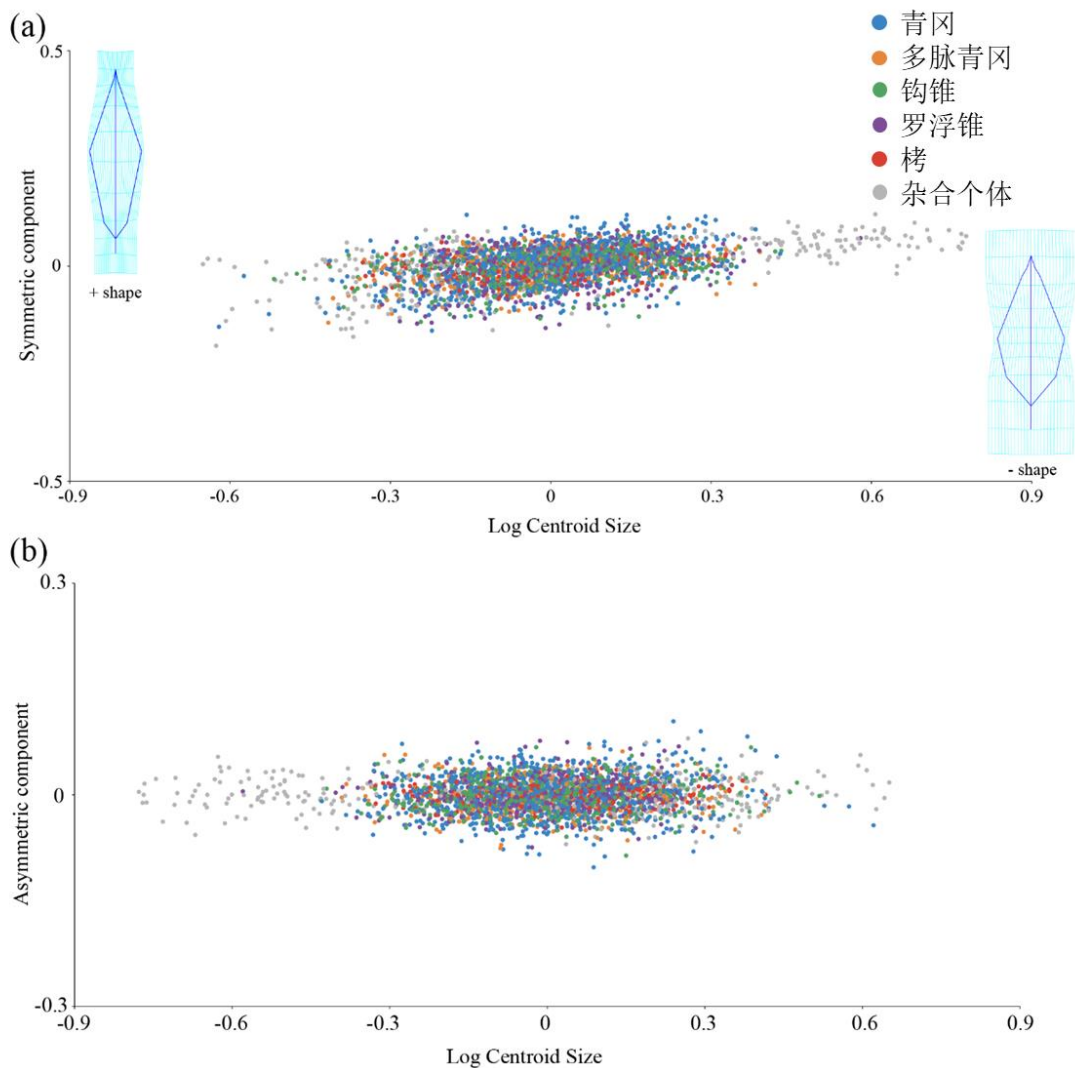


图 3.18 基于 (a) 对称成分和 (b) 非对称成分对五种壳斗科物种所有个体的叶片水平的偏最小二乘法分析散点图

Figure 3.18 Scatter plot of two-block partial least squares (2B-PLS) analysis at the leaf level for all individuals of the five Fagaceae species based on (a) symmetric and (b) asymmetric components

注：对称成分散点图中的叶形图显示了极端叶片形状

对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体进行的典型变量分析结果显示（图 3.19），前两个 CV 共解释 85% 的叶形变异，其中 CV1 解释了 71%，CV2 解释了 14%。根据散点图发现五个种之间虽然部分重叠，但是它们仍显示出明显的分离，青冈与多脉青冈之间存在较多重叠部分。网格图和线框图显示沿 CV1 轴时罗浮锥的叶尖形状为尾尖，叶片最宽处的位置相对靠下，叶柄的相对长度较短，叶片上半部分较窄，下半部分较宽。而青冈的叶尖形状为渐尖，叶片最宽处的位置相对靠上，叶柄的相对长度较长，叶片上半部分较宽，下半部分较窄，其他物种的叶片形状在它们之间变化。沿 CV2 轴时钩锥的叶片最宽处的位置相对靠上。而罗浮锥的叶片最宽处的位置相对靠下，其他物种的叶片形状在它们之间变化。

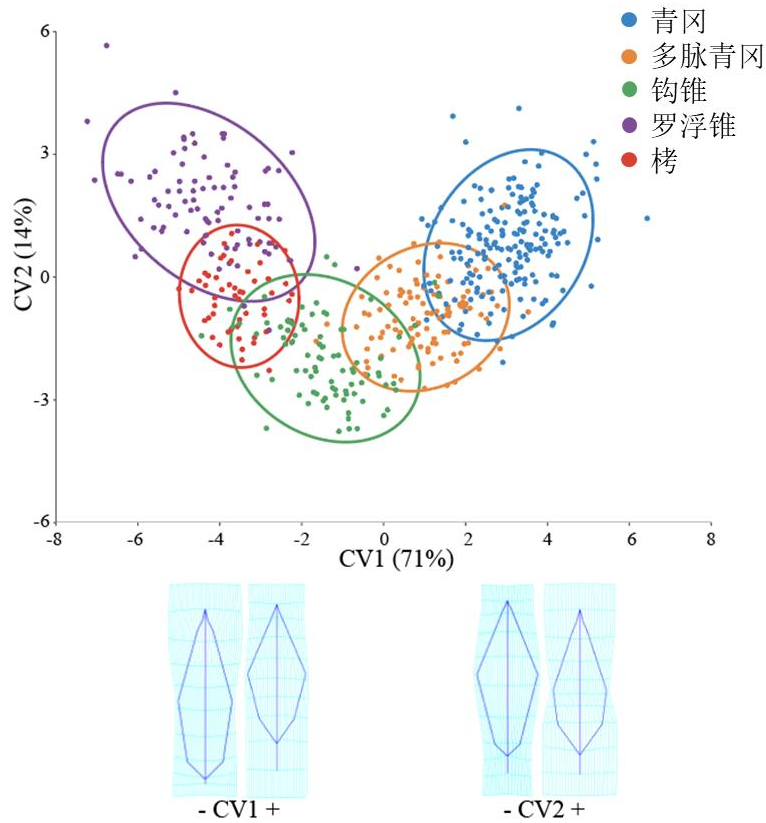


图 3.19 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的个体水平的典型变量分析散点图
 Figure 3.19 Scatter plot of canonical variate analysis (CVA) at the individual level for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species

注：包含 90%置信椭圆。下面的叶形图显示了极端叶片形状

对五个壳斗科植物所有个体进行的典型变量分析结果显示(图 3.20)，前两个 CV 共解释 81%的叶形变异，其中 CV1 解释了 61%，CV2 解释了 20%。根据散点图发现五个种之间虽然有部分重叠，但是它们仍显示出明显的分离，青冈与多脉青冈之间存在较多重叠部分。网格图和线框图显示沿 CV1 轴时罗浮锥的叶尖形状为尾尖，叶片最宽处的位置相对靠下，叶柄的相对长度较短，叶片上半部分较窄，下半部分较宽。而青冈的叶尖形状为渐尖，叶片最宽处的位置相对靠上，叶柄的相对长度较长，叶片上半部分较宽，下半部分较窄，其他物种的叶片形状在它们之间变化。沿 CV2 轴时罗浮锥的叶尖形状为尾尖，叶片最宽处的位置相对靠上，叶片上半部分和下半部分都较宽。而栲的叶尖形状为渐尖，叶片最宽处的位置相对靠下，叶片上半部分和下半部分都较窄，其他物种的叶片形状在它们之间变化。

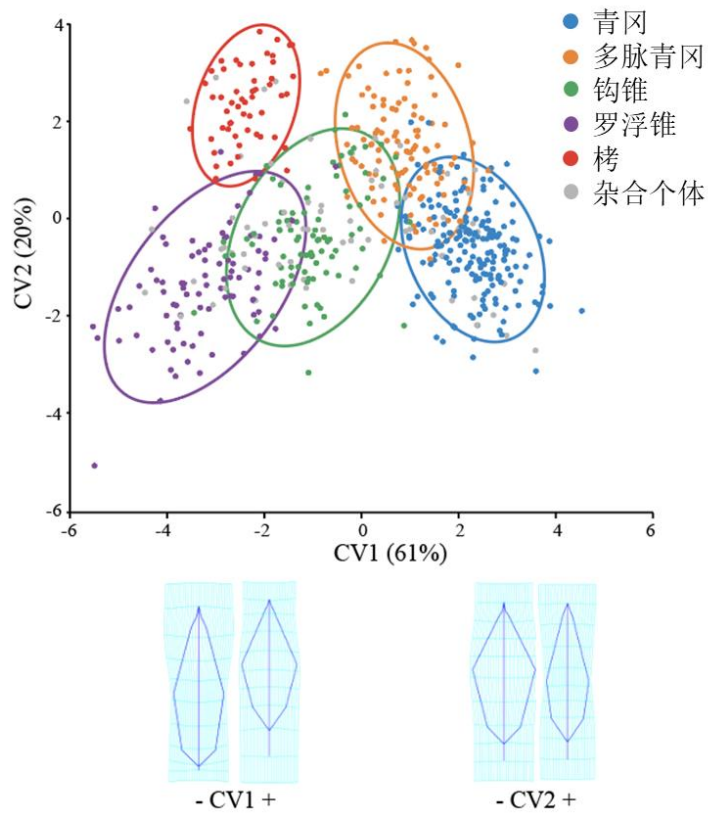


图 3.20 五种壳斗科物种所有个体的个体水平的典型变量分析散点图

Figure 3.20 Scatter plot of canonical variate analysis (CVA) at the individual level for all individuals of the five Fagaceae species

注：包含 90%置信椭圆。下面的叶形图显示了极端叶片形状

对五个壳斗科植物基于遗传鉴别的纯合个体进行的判别分析结果显示(图 3.21)，所有组对之间都能够被显著区分开 ($P < 0.0001$)，表明五个物种间叶形的差异较显著，与典型变量分析的结果相似。其中，栲 vs. 罗浮锥能够被准确区分的情况为 100% vs. 98.84% (图 3.21 a)，罗浮锥 vs. 多脉青冈能够被准确区分的情况为 98.84% vs. 100% (图 3.21 f)，青冈 vs. 多脉青冈能够被准确区分的情况为 94.65% vs. 92.59% (图 3.21 h)，青冈 vs. 钩锥能够被准确区分的情况为 100% vs. 97.70% (图 3.21 i)，多脉青冈 vs. 钩锥能够被准确区分的情况为 99.07% vs. 95.40% (图 3.21 j)，其余的两组之间都能够被完全区分 (100% vs 100%)。

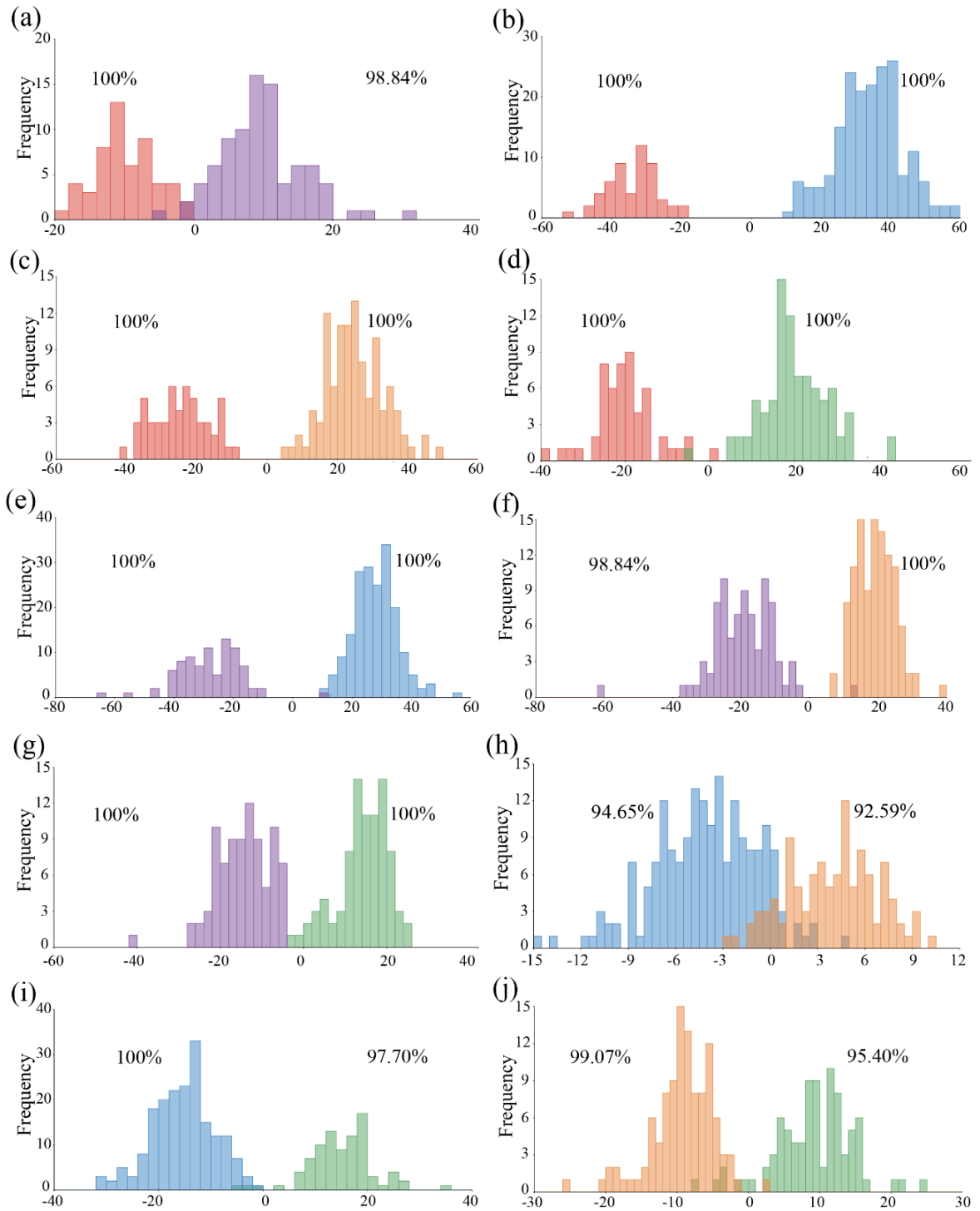


图 3.21 五种壳斗科物种基于遗传纯合个体的个体水平成对比较的判别分析结果。(a) - (j) 为青冈、多脉青冈、钩锥、罗浮锥和栲两两之间的判别分析结果。蓝色和橙色分别代表栎属的青冈和多脉青冈，绿色、紫色和红色分别代表锥属的钩锥、罗浮锥和栲

Figure 3.21 Results of discriminant analysis (DA) at the individual level among pairwise comparisons for genetically purebred individuals of the five Fagaceae species. (a)-(j) The DA results among pairwise comparisons of *Q. glauca*, *Q. multinervis*, *C. tibetana*, *C. faberi*, and *C. fargesii* and orange represent the *Quercus* species *Q. glauca* and *Q. multinervis*, while green, purple and red represent the *Castanopsis* species *C. tibetana*, *C. faberi* and *C. fargesii*

对五个壳斗科植物所有个体进行的判别分析结果显示（图 3.22），所有组对之间都能够被显著区分开（ $P < 0.0001$ ），表明五个物种间叶形的差异较显著，与典型变量分析的结果相似。其中，栲 vs. 罗浮锥能够被准确区分的情况为 100% vs. 98.84%（图 3.22 a），罗浮锥 vs. 多脉青冈能够被准确区分的情况为 98.84% vs. 100%（图 3.22 f），青冈 vs. 多脉青冈能够被准确区分的情况为 95.19% vs. 94.44%（图 3.22 h），青冈 vs. 钩锥能够被准确区分的情况为 100% vs. 97.70%（图 3.22 i），多脉青冈 vs. 钩锥能够被准确区分的情况为 99.07% vs. 95.40%（图 3.22 j），栲 vs. 杂合个体能够被准确区分的情况为 100% vs. 90.41%（图 3.22 k），杂合个体 vs. 罗浮锥能够被准确区分的情况为 91.78% vs. 95.35%（图 3.22 l），杂合个体 vs. 青冈能够被准确区分的情况为 76.71% vs. 97.33%（图 3.22 m），杂合个体 vs. 多脉青冈能够被准确区分的情况为 79.45% vs. 93.52%（图 3.22 n），杂合个体 vs. 钩锥能够被准确区分的情况为 76.71% vs. 88.51%（图 3.22 o），其余的两组之间都能够被完全区分（100% vs 100%）。

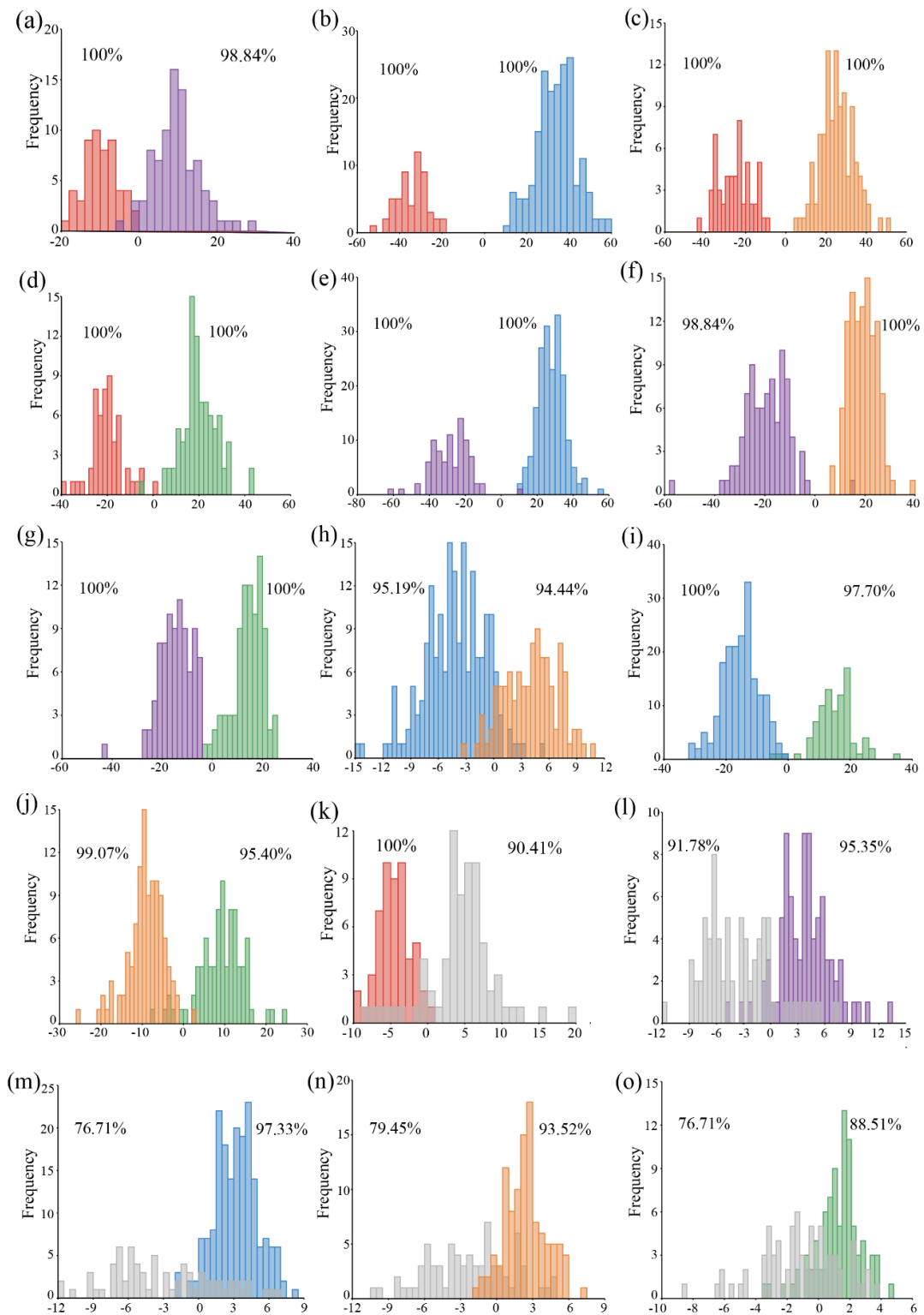


图 3.22 五种壳斗科物种所有个体的个体水平成对比较的判别分析结果。(a) - (o) 为青冈、多脉青冈、钩锥、罗浮锥、栲和杂合个体两两之间的判别分析结果。蓝色和橙色分别代表栲属的青冈和多脉青冈，绿色、紫色和红色分别代表锥属的钩锥、罗浮锥和栲，灰色代表杂合个体
 Figure 3.22 Results of discriminant analysis (DA) at the individual level among pairwise comparisons for all individuals of the five Fagaceae species. (a)-(o) The DA results among pairwise comparisons of *Q. glauca*, *Q. multinervis*, *C. tibetana*, *C. faberi*, *C. fargesii* and admixtures. Blue and orange represent the *Quercus* species *Q. glauca* and *Q. multinervis*, while green, purple and red represent the *Castanopsis* species *C. tibetana*, *C. faberi* and *C. fargesii*, and grey represent admixtures

4 讨论

4.1 遗传多样性与小尺度空间遗传结构

本研究中, 锥属的遗传多样性高于栎属, 这一结果与以往针对其他栎属或锥属物种进行的研究相似, 例如, 锥属物种的遗传多样性 (H_E) 普遍范围在 0.69 到 0.72, 如长渐尖锥 (*Castanopsis acuminatissima* (Blume) A.DC.)^[152]和锥^[98], 栎属物种的遗传多样性 (H_E) 普遍范围在 0.31 到 0.54, 如法斗青冈 (*Quercus geminate* Trel. ex Hickel & A. Camus)^[153]和白栎 (*Quercus fabri* Hance)^[154]。

FSGS 分析通过量化个体间的遗传相关性及其与空间距离的关系, 能够间接反映植物种群内的基因流动, 对于种群更新研究以及物种保护具有重要的意义^[28, 29, 32, 155, 156]。在本研究中, 五个物种的 FSGS 均显著, 随空间距离增加, 个体间的遗传相关性逐渐降低, 表明基因流动受到了限制。相较于先前研究壳斗科物种的 FSGS 强度(如, 冬青栎 (*Quercus ilex* L.), $S_p = 0.004$; 欧洲栓皮栎 (*Quercus suber* L.), $S_p = 0.023$)^[157], 本研究五个物种的 FSGS 强度 ($S_p = 0.016-0.031$) 处于中上水平。FSGS 强度会受花粉和种子传播能力的影响^[33, 158]。FSGS 强度与基因流受限强度呈正相关, 这一规律在森林树种中尤为明显^[156, 159]。本研究中, 栎属的 FSGS 强度大于锥属, 基因流受限更多, 这可能归因于栎属花粉与种子扩散能力比锥属弱。有研究发现, 栎属物种传粉距离通常较为有限, 约为 65 m (如 *Quercus lobata* Née)^[160], 其大多数种子传播距离在 20 m 以内 (如辽东栎)^[161]。相比之下, 锥属物种的花粉具备长距离传播潜力 (如长果锥)^[162], 其种子可以传播至距离大于 100 m 的地方 (如锥)^[163]。这些花粉与种子扩散策略的差异影响了遗传多样性与空间遗传格局的形成^[164]。栎属物种的有限扩散易形成更强的局部基因簇和更多的遗传漂变, 从而有可能随着时间的推移降低种群内的遗传多样性^[165]。而锥属物种中更广泛的基因流动可能有助于减缓遗传侵蚀并提高杂合度^[97]。此外, 在剔除杂合个体后, FSGS 的结果基本保持不变, 表明杂交对本研究中 FSGS 的影响很小, 这一发现与其他混交栎林的研究结果一致^[89]。

4.2 叶形态变异与生态适应

叶片形态变异通常能够反映植物对不同环境条件的适应能力。本研究中, 七个传统性状在五个壳斗科植物中具有显著差异, 其平均变异系数为 49.24%, 与其他栎属植物相比表现出较大的叶形态变异水平, 如帽斗栎 (*Quercus guyavifolia* H. Lév.) 为 20.99%^[166], 栗叶栎 (*Quercus castaneifolia* C.A.Mey.) 为 29.99%^[167]。其中, 叶面积与叶质量的变异系数最大, 表明这两个性状可能对物种分化更为敏感^[168]。叶面积和叶质量两个性状间具有独特的联系, 二者特殊的比例关系能够揭示植物在资源分配策略上的权衡^[56, 77]。五个物种的叶面积与叶质量表现出“收益递减”现象^[77, 169, 170], 该现象在其他壳斗科植物中亦有报道, 如青冈^[171], 枹栎 (*Quercus serrata* Thunb.)^[172], 多

脉青冈^[173]。叶面积跟不上叶质量的增加速度，单位面积干物质投资上升，反映了植物在惰性组分(如纤维素和木质素)上的更高投资，这些组分虽然增大了叶片的尺寸，但对光合能力的贡献很小^[21, 56]。在五个物种中，栲不仅表现出更强的收益递减，它还具有较小的叶片(较小的叶长、叶柄长、叶面积)，这可能通过较小的表面积减少蒸腾作用引起的水分流失^[174, 175]。这种强收益递减与较小叶片可能增强了栲在资源受限环境中的竞争力^[21, 176, 177]。

通过 GMMs 发现，叶片对称成分比非对称成分更能有效揭示物种的叶形态变异，该现象在其他壳斗科植物中亦有报道，如榲桲^[61]，川滇高山栎(*Quercus aquifolioides* Rehder & E. H. Wilson)^[178]。栎属与锥属的叶形态在对称组分上出现分离。栎属的叶形变化范围比锥属的大，有更长的相对叶柄长度。对这种差异的合理解释可能是二者适应不同的水分条件。有研究发现，栎属在干旱环境中表现出强适应能力，如夏栎^[179]，而锥属更适应潮湿环境，其抗旱能力较弱，如红锥(*Castanopsis hystrix* Hook. f. & Thomson ex A. DC.)^[180]。另一个解释可能是二者具有对不同光照条件的适应能力。喜光的栎属植物通过较长的叶柄增强了冠层的光捕获能力，如美国绒毛栎(*Quercus velutina* Lam.)^[181]。而锥属物种可能会凭借其较短的叶柄提高在林冠郁闭环境中的适应能力，如栲^[182]。此外，本研究中基于所有个体的叶形态变异模式几乎与剔除杂合个体后无异，表明杂交对叶形态变异影响很小。

4.3 基因流与杂交背景下的物种划分差异

本研究中，遗传分化分析结果表明，栎属与锥属间存在明显的遗传分化，基因流动较为有限，STRUCTURE 分析中 $K=3$ 的最优聚类结果则揭示了青冈与多脉青冈间显著的遗传分化。在设定 Q 阈值为 0.9/0.1 时，仅检测到五个物种间有限的杂交事件，表明种群以纯合个体为主，基于所有个体的分析结果与基于遗传鉴别的纯合个体相似。叶形态分析结果表明，五个物种以及两个属间的叶形存在差异，但两属间存在重叠，青冈与多脉青冈间的重叠部分较多。先前的研究表明，遗传及叶形分化并非总是同步的^[73, 183, 184]。某些情况下，形态上相似的物种可能在遗传上表现出显著的分化，而形态不同的物种在遗传上可能高度相似。本研究中栎属与锥属植物在形态及遗传上物种识别的差异表明，叶形变异与中性遗传变异并不一致。叶形变异更可能反映了物种的生态适应性以及对局部环境条件的响应。本研究中，青冈与多脉青冈尽管叶形重叠较多，但是二者形成了不同的遗传分群，表明它们之间仍存在较强的遗传分化，基因流动较有限。物种间的生境特化与物候异步可通过限制花粉传播及合子形成概率，限制物种间的基因交流，从而导致物种间的遗传分化^[185]。因此，这一结果可能与多脉青冈偏好高海拔生境及与青冈异步的花期节律密切相关。

4.4 物种保护

深入探究 FSGS 强度及叶形态变异有助于为制定更好物种保护策略提供科学依

据。本研究所涉及的五个物种均存在显著的 FSGS，这可能反映了当地物种生境破碎化的现象^[32]，进而导致遗传多样性的丧失^[186]，削弱了物种对环境变化的适应能力。此外，叶形态变异可反映植物对环境的适应能力，长期监测有助于及时发现物种可能面临的威胁。青冈与多脉青冈的 FSGS 强度大，遗传多样性低，表明其适应能力较弱。这两个物种还表现出较弱的收益递减，表明在资源受限条件下优势不明显。其叶形变异范围广且叶柄较长，表明更加适应干旱、高光照环境。建议在干旱、光照充足的环境中对青冈与多脉青冈实施迁地保护策略。钩锥、罗浮锥与栲的 FSGS 强度小，遗传多样性高，表明其具有更大的适应潜力。这些物种呈现较强的收益递减，在竞争激烈或资源有限的环境中可能更具优势。其叶形变异范围较窄且叶柄较短，表明其适应潮湿荫蔽环境。对这些物种而言，建议在维持高湿度与降低光照的环境中实施就地保护策略。本研究结果支持在保护规划中优先考虑物种的 FSGS 模式及遗传多样性等遗传因素，同时将叶形态变异等表型特征作为评估适应能力的补充指标。在保护生物学领域，保护规划需考虑多方面因素，尤其在气候变化与森林管理长期效应不明确的情况下^[187,188]。因此，应根据物种的生物学特性、栖息地特征与遗传差异制定针对性的策略，以增强其对环境变化的适应能力，并保护其进化潜力。

5 结论和展望

5.1 结论

本研究利用 10 对 nSSR 引物、七个叶片传统形态性状以及 11 个几何形态学标志点研究了武夷山国家公园中五种壳斗科植物的种群遗传学水平以及叶形态变异模式。基于贝叶斯分析计算每个个体的混合系数 Q ，根据 0.9/0.1 的混合系数 Q 阈值判定出 522 个纯合个体，79 个杂合个体，以 522 个纯合个体和 601 个包括纯合个体和杂合个体的所有个体分别进行分析，两个数据集得到相似的结果，杂交对 FSGS 及叶形态变异的影响很小；使用 GenAlEx 计算每个物种的遗传多样性指数 (N_A , N_E , I , H_O , H_E , uH_E)；基于 STRUCTURE 分析揭示五个物种的种群遗传结构；基于 GenAlEx 和个体水平的遗传距离研究样本间的差异；通过遗传分化系数 (F_{ST}) 量化种内和种间的遗传分化水平以及遗传变异程度；基于 SPAGeDi、个体间的遗传相关关系和个体的空间分布研究每个物种的 FSGS 及其强度；利用 SPSS 检验每个传统形态性状在物种间的显著性水平并计算每个传统形态性状的平均值、标准差和变异系数；使用 R 语言验证每个物种叶面积与叶质量之间的收益递减现象；在叶片水平上，研究叶片形状的对称组分和非对称组分的叶片形态变异以及叶片大小与叶片形状间的异速生长模式；在个体水平上，基于典型变量分析和判别分析研究物种间的叶形差异。由此，得到的主要结论如下：

(1) 五个壳斗科物种均呈现出显著的 FSGS，个体间的遗传相关性随距离增大而减少，FSGS 强度处于中上水平。栎属物种的花粉和种子扩散范围较为局限，而锥属物种的花粉和种子具有长距离传播潜力，这一差异致使栎属的 FSGS 强度大于锥属，基因流受限更多。同时，花粉和种子的传播能力也会影响遗传多样性，栎属物种的有限扩散降低了其遗传多样性，而锥属物种更广泛的基因流动增加了其遗传多样性。

(2) 五个壳斗科物种的七个叶片传统形态性状呈现显著差异，它们的叶面积与叶质量对物种分化更敏感。五个壳斗科物种的叶面积与叶质量之间都存在收益递减现象，其中栲表现出更强的收益递减，表明惰性组分的更高投资，导致每单位面积的干重投资增加。且具有较小叶片的栲能够减少蒸腾带来的水分流失。这些特征都表明栲在资源有限环境中具备更强的竞争优势。

(3) 叶片对称成分较非对称成分更能反映物种间的叶片形态变异，栎属和锥属的叶形态出现分离但存在部分重叠。栎属叶形的变化范围大于锥属，并表现出更长的相对叶柄长度。这一差异可能与栎属和锥属对光照和水分的不同适应能力有关：栎属更加适应干旱环境并且凭借较长叶柄提高了冠层的光捕获能力；而锥属更加适应湿润环境并且通过较短叶柄增加了对林冠郁闭环境的适应能力。

(4) 栎属与锥属植物间存在显著的遗传分化，基因流动较有限，但是叶形存在部分重叠。叶形变异更可能反映物种的生态适应性以及对局部环境条件的响应。青冈

与多脉青冈间遗传分化较为显著，但是二者的叶形态存在较多重叠。这可能与多脉青冈栖息于高海拔生境及与青冈的花期异步有关。杂交对 FSGS 和叶形态变异的影响较小。

(5) 根据栎属和锥属的 FSGS 及叶形态变异能够制定针对性的保护策略。对 FSGS 强度大、遗传多样性低及收益递减较弱的青冈和多脉青冈，建议在干旱、光照充足的环境中实施迁地保护策略。对 FSGS 强度小、遗传多样性高及收益递减较强的钩锥、罗浮锥和栲，建议在维持高湿度与降低光照的环境中实施就地保护策略。

5.2 展望

本研究基于分子标记和表型特征分析了武夷山国家公园五个壳斗科植物的种群遗传学水平以及叶形态变异，但仍存在一定局限：

(1) 本研究使用的分子标记方法 nSSR 因在物种鉴定中具有成本效益、可靠性和有效性而被广泛应用。但 nSSR 分子标记自身遗传分辨率偏低，针对栎属、锥属这类存在频繁基因交流与种间渐渗的类群时，难以有效解析深层次历史基因渗入事件与复杂网状进化关系，易导致群体遗传分化解析结果存在偏差。后续研究可结合下一代测序技术，精确识别基因型并深入解析遗传结构，提升分辨率与可靠性，增强分析的稳健性。

(2) 叶厚度也是反映环境适应能力的重要叶片性状，其与光照条件、水分利用效率及抗逆性密切相关。由于本研究主要关注叶片二维形态特征，尚未将叶厚度纳入分析框架，因此对叶片功能适应性的解释仍存在一定局限。未来研究可进一步结合叶厚度等功能性状，更加全面地揭示壳斗科植物对不同环境条件的适应机制。

(3) 本研究选取的 11 个标志点覆盖叶尖、叶基、叶片最大宽度及叶柄等关键位置，能够有效表征叶片整体轮廓及全局形态变异，这为基于几何形态测量的种间区分和适应性分析提供了可重复的基础框架。然而，这些标志点难以覆盖叶缘锯齿、叶基部细节等边缘形态特征，可能导致局部形态信息丢失，降低物种区分度，并在一定程度上限制对环境适应性特征的解析。未来的研究建议采用标志点和半标志点组合的方式，尽量多的选取标志点来覆盖叶片的形态，有效提升几何描述精度，以兼顾全局轮廓与边缘细节。

(4) 本研究只从叶片形态变异模式推断潜在适应性，并未深入分析环境与遗传、叶形间的直接关系。未来的研究应将微生境变量如：光照强度、土壤温湿度、地形坡向等变量纳入到遗传和叶形分析中，通过冗余分析 RDA 等方法开展量化关联分析，深入探讨物种的适应性机制。

参考文献

- [1] 王云生, 黄宏文, 王瑛. 植物分子群体遗传学研究动态[J]. 遗传, 2007, (10): 1191-1198.
- [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] Hardy G H. Mendelian proportions in a mixed population[J]. Science, 1908, 28(706): 49-50.
- [4] Weinberg W. Über den nachweis der vererbung beim menschen[J]. Jahreshefte des Vereins Varterländische Naturkdunde in Württemberg, 1908, 64: 369-382.
- [5] Kingman J F C. The coalescent[J]. Stochastic Processes and their Applications, 1982, 13(3): 235-248.
- [6] Agarwal M, Shrivastava N, Padh H. Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences[J]. Plant Cell Reports, 2008, 27(4): 617-631.
- [7] Rhymer J M, Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 1996, 27(1): 83-109.
- [8] 钱迎倩. 生物多样性与生物技术[J]. 中国科学院院刊, 1994, 9(2): 5.
- [9] 田兴军. 生物多样性及其保护生物学[M]. 北京: 化学工业出版社, 2005.
- [10] Millar C I, Libby W J. Strategies for conserving clinal, ecotypic, and disjunct population diversity in widespread species[M]. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- [11] Bodmer W. Genetic characterization of human populations: from ABO to a genetic map of the british people[J]. Genetics, 2015, 199(2): 267-279.
- [12] Booy G, Hendriks R, Smulders M, et al. Genetic diversity and the survival of populations[J]. Plant biology, 2000, 2(04): 379-395.
- [13] Forcada J, Hoffman J I. Climate change selects for heterozygosity in a declining fur seal population[J]. Nature, 2014, 511(7510): 462-465.
- [14] Vander Wal E, Garant D, Festa-Bianchet M, et al. Evolutionary rescue in vertebrates: evidence, applications and uncertainty[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368(1610): 20120090.
- [15] 王洪新, 胡志昂. 植物的繁育系统、遗传结构和遗传多样性保护[J]. 生物多样性, 1996, (02): 32-36.
- [16] 包文泉, 乌云塔娜, 王淋, 等. 内蒙古西伯利亚杏群体遗传多样性和遗传结构分析[J]. 西北植物学报, 2016, 36(11): 2182-2191.
- [17] 解新明, 云锦凤. 植物遗传多样性及其检测方法[J]. 中国草地, 2000, (06): 52-60.
- [18] 段云. 中国麦红吸浆虫不同地理种群的遗传结构及遗传多样性研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [19] Lepais O, Petit R J, Guichoux E, et al. Species relative abundance and direction of introgression in oaks[J]. Molecular Ecology, 2009, 18(10): 2228-2242.
- [20] Peñaloza-Ramírez J M, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, et al. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico[J]. Annals of Botany, 2010, 105(3): 389-399.
- [21] 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.
- [22] Wright S. The relation of livestock breeding to theories of evolution[J]. Journal of Animal Science, 1978, 46(5): 1192-1200.

- [23] Nybom H, Bartish I V. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 93-114.
- [24] Sogge H, Rohrlack T, Rounge T B, et al. Gene flow, recombination, and selection in Cyanobacteria: population structure of geographically related *Planktothrix* freshwater strains[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(2): 508-515.
- [25] Volis S, Ormanbekova D, Shulgina I. Role of selection and gene flow in population differentiation at the edge vs. interior of the species range differing in climatic conditions[J]. *Molecular Ecology*, 2016, 25(7): 1449-1464.
- [26] Epperson B K, Li T. Measurement of genetic structure within populations using Moran's spatial autocorrelation statistics[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93(19): 10528-10532.
- [27] Chung M Y, Nason J D, Chung M G. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Cephalanthera longibracteata* (Orchidaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91(1): 52-57.
- [28] Vekemans X, Hardy O J. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(4): 921-935.
- [29] 王丹碧, 赫佳, 张云燕, 等. 植物种群小尺度空间遗传结构研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(10): 4-8.
- [30] Vekemans X, Hardy O J. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(4): 921-935.
- [31] Epperson B K, Allard R W. Spatial autocorrelation analysis of the distribution of genotypes within populations of lodgepole pine[J]. *Genetics*, 1989, 121(2): 369-377.
- [32] Harata T, Nanami S, Yamakura T, et al. Fine-scale spatial genetic structure of ten dipterocarp tree species in a Bornean rain forest[J]. *Biotropica*, 2012, 44(5): 586-594.
- [33] Mosca E, Di Pierro E A, Budde K B, et al. Environmental effects on fine-scale spatial genetic structure in four alpine keystone forest tree species[J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(3): 647-658.
- [34] Li J, Dong M. Fine-scale clonal structure and diversity of invasive plant *Mikania micrantha* H.B.K. and its plant parasite *Cuscuta campestris* Yuncker[J]. *Biological Invasions*, 2009, 11(3): 687-695.
- [35] Addisalem A B, Duminil J, Wouters D, et al. Fine-scale spatial genetic structure in the frankincense tree *Boswellia papyrifera* (Del.) Hochst. and implications for conservation[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2016, 12(5): 86.
- [36] Tarazi R, Mantovani A, Dos Reis M S. Fine-scale spatial genetic structure and allozymic diversity in natural populations of *Ocotea catharinensis* Mez. (Lauraceae)[J]. *Conservation Genetics*, 2010, 11(3): 965-976.
- [37] Kettle C J, Hollingsworth P M, Burslem D F R P, et al. Determinants of fine-scale spatial genetic structure in three co-occurring rain forest canopy trees in Borneo[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2011, 13(1): 47-56.
- [38] Bizoux J P, DaïNou K, Bourland N, et al. Spatial genetic structure in *Milicia excelsa* (Moraceae) indicates extensive gene dispersal in a low-density wind-pollinated tropical tree[J]. *Molecular Ecology*, 2009, 18(21): 4398-4408.
- [39] Pandey M, Gailing O, Hattemer H H, et al. Fine-scale spatial genetic structure of sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.)[J]. *European Journal of Forest Research*, 2012, 131(3): 739-746.
- [40] Sebbenn A M, Carvalho A C M, Freitas M L M, et al. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf[J]. *Heredity*, 2011, 106(1): 134-145.

- [41] Wang R, Compton S G, Chen X Y. Fragmentation can increase spatial genetic structure without decreasing pollen-mediated gene flow in a wind-pollinated tree[J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(21): 4421-4432.
- [42] 刘楠. 几何形态测量学在考古中的应用[D]. 吉林: 吉林大学, 2021.
- [43] 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(06): 532-538.
- [44] Curtu A L, Sofletea N, Toader A V, et al. Leaf morphological and genetic differentiation between *Quercus robur* L. and its closest relative, the drought-tolerant *Quercus pedunculiflora* K. Koch[J]. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(7): 1163-1172.
- [45] Rellstab C, Böhler A, Graf R, et al. Using joint multivariate analyses of leaf morphology and molecular-genetic markers for taxon identification in three hybridizing European white oak species (*Quercus* spp.)[J]. *Annals of Forest Science*, 2016, 73(3): 669-679.
- [46] Ferris K G. Endless forms most functional: uncovering the role of natural selection in the evolution of leaf shape[J]. *American Journal of Botany*, 2019, 106(12): 1532-1535.
- [47] 乐通潮, 张会儒, 谭芳林. 基于自动分类法的红树植物叶片信息测定[J]. *林业科学*, 2014, 50(05): 34-40.
- [48] 王谢, 张建华. 植物叶片形态学特征全自动提取的难点[J]. *浙江农业科学*, 2016, 57(04): 579-582.
- [49] Mitteroecker P, Gunz P. Advances in geometric morphometrics[J]. *Evolutionary Biology*, 2009, 36(2): 235-247.
- [50] Schrader J, Shi P, Royer D L, et al. Leaf size estimation based on leaf length, width and shape[J]. *Annals of Botany*, 2021, 128(4): 395-406.
- [51] Yu X, Shi P, Schrader J, et al. Nondestructive estimation of leaf area for 15 species of vines with different leaf shapes[J]. *American Journal of Botany*, 2020, 107(11): 1481-1490.
- [52] Kremer A, Dupouey J L, Deans J D, et al. Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands[J]. *Annals of Forest Science*, 2002, 59(7): 777-787.
- [53] Stephan J M, Teeny P W, Vessella F, et al. Oak morphological traits: Between taxa and environmental variability[J]. *Flora*, 2018, 243: 32-44.
- [54] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [55] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function[J]. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [56] Niklas K J, Cobb E D, Niinemets Ü, et al. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(21): 8891-8896.
- [57] Sun J, Fan R, Niklas K J, et al. "Diminishing returns" in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi Mountain bamboos, Southeast China[J]. *American Journal of Botany*, 2017, 104(7): 993-998.
- [58] Fang Z, Fan J, Chen X, et al. Beak identification of four dominant octopus species in the East China Sea based on traditional measurements and geometric morphometrics[J]. *Fisheries Science*, 2018, 84(6): 975-985.
- [59] Rmoutilová R, Dupej J, Velemínská J, et al. Geometric morphometric and traditional methods for sex assessment using the posterior ilium[J]. *Legal Medicine*, 2017, 26: 52-61.
- [60] von Cramon-Taubadel N. Multivariate morphometrics, quantitative genetics, and neutral theory:

Developing a "modern synthesis" for primate evolutionary morphology[J]. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 2019, 28(1): 21-33.

[61] Yang K, Wu J, Li X, et al. Intraspecific leaf morphological variation in *Quercus dentata* Thunb.: a comparison of traditional and geometric morphometric methods, a pilot study[J]. *Journal of Forestry Research*, 2022, 33(6): 1751-1764.

[62] Bai M, Yang X. Application of geometric morphometrics in biological researches[J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 44(1): 143-147.

[63] Parés-Casanova P M, Salamanca-Carreño A, Crosby-Granados R A, et al. A comparison of traditional and geometric morphometric techniques for the study of basicranial morphology in horses: a case study of the Araucanian Horse from Colombia[J]. *Animals*, 2020, 10(1): 118.

[64] Adams D C, Rohlf F J, Slice D E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'[J]. *Italian journal of zoology*, 2004, 71(1): 5-16.

[65] Bookstein F L. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1996, 58(2): 313-365.

[66] O'Higgins P. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry[J]. *Journal of Anatomy*, 2000, 197(1): 103-120.

[67] Rohlf F, Marcus L F. A revolution morphometrics[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(4): 129-132.

[68] Viscosi V, Cardini A. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners[J]. *PLoS One*, 2011, 6(10): e25630.

[69] 闫宝荣, 花保祯. 几何形态测量学及其在昆虫分类学和系统发育中的应用[J]. *昆虫分类学报*, 2010, 32(04): 313-320.

[70] Jensen R J, Ciofani K M, Miramontes L C. Lines, outlines, and landmarks: morphometric analyses of leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and their hybrid[J]. *Taxon*, 2002, 51(3): 475-492.

[71] Jensen R J. The Conundrum of morphometrics[J]. *Taxon*, 2003, 52(4): 663-671.

[72] Lele S, Richtsmeier J T. Euclidean distance matrix analysis: A coordinate-free approach for comparing biological shapes using landmark data[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1991, 86(3): 415-427.

[73] Qiao Q, Ye M, Wu C, et al. Analysis of leaf morphology variation and genetic diversity via SRAP markers for near-threatened plant *Acer truncatum*[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 33: e01980.

[74] Caiza Guamba J C, Corredor D, Galárraga C, et al. Geometry morphometrics of plant structures as a phenotypic tool to differentiate *Polylepis incana* Kunth. and *Polylepis racemosa* Ruiz & Pav. reforested jointly in Ecuador[J]. *Neotropical Biodiversity*, 2021, 7(1): 121-134.

[75] 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).

[76] 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.

[77] Chen S, Li J, Sun J, et al. "Diminishing returns" and leaf area-biomass scaling of ferns in subtropical ecosystems[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14.

[78] 丁晖, 方炎明, 杨青, 等. 武夷山中亚热带常绿阔叶林样地的群落特征[J]. *生物多样性*, 2015, 23(04): 479-492.

- [79] 方燕鸿. 武夷山米楮、甜楮常绿阔叶林的物种组成及多样性分析[J]. 生物多样性, 2005, (02): 148-155.
- [80] Chen X, Feng Y, Chen S, et al. Species delimitation and genetic relationship of *Castanopsis hainanensis* and *Castanopsis wenchangensis* (Fagaceae)[J]. Plants, 2023, 12(20): 3544.
- [81] Yang Z. The study of world cultural and natural heritage Mount Wuyi[J]. Journal of World Heritage Studies, 2020, 2020: 50-57.
- [82] 杜芳. 遗传多样性保护: 国家公园自然生态系统原真性和完整性基础[J]. 国家公园(中英文), 2023, 1(01): 27-33.
- [83] Liu X, Zhang W, Zhang Y, et al. Chromosome-scale genomes of *Quercus sichourensis* and *Quercus rex* provide insights into the evolution and adaptation of Fagaceae[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2024, 51(5): 554-565.
- [84] Yang J, Guo Y F, Chen X D, et al. Framework phylogeny, evolution and complex diversification of Chinese oaks [J]. Plants, 2020, 9(8): 1024.
- [85] 刘茂松, 洪必恭. 中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系[J]. 植物生态学报, 1998, (01): 42-43+45+48-51.
- [86] 许瑾. 壳斗科植物在我国城市园林绿化中的应用现状及前景[J]. 现代园艺, 2013, (17): 37-38.
- [87] 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 Systematics and Evolution, 2012, 298(8): 1533-1545.
- [88] Aoki K, Ueno S, Kamijo T, et al. Genetic differentiation and genetic diversity of *Castanopsis* (Fagaceae), the dominant tree species in Japanese broadleaved evergreen forests, revealed by analysis of EST-associated microsatellites[J]. PLoS One, 2014, 9(1): e87429.
- [89] Curtu A L, Craciunesc I, Enescu C M, et al. Fine-scale spatial genetic structure in a multi-oak-species (*Quercus* spp.) forest[J]. iForest - Biogeosciences and Forestry, 2015, 8(3): 324-332.
- [90] Huber S C, Huber J L. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 1996, 47(1): 431-444.
- [91] Nixon K. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names[J]. Annals of Forest Science, 1993, 50: 25s-34s.
- [92] Denk T, Grimm G W, Manos P S, et al. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns[M]. Berlin: Springer International Publishing. 2017: 13-38.
- [93] Tovar-Sánchez E, Oyama K. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence[J]. American Journal of Botany, 2004, 91(9): 1352-1363.
- [94] Wang Z, Wu X, Sun B, et al. First fossil record of *Castanopsis* (Fagaceae) from the middle Miocene Fotan Group of Fujian, southeastern China[J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 2022, 305: 104729.
- [95] Chen L, Li X W, Li J Q. Taxonomic notes on *Castanopsis* (Fagaceae, Castaneoideae) from China[J]. Phytotaxa, 2013, 146(2): 50-60.
- [96] Liu M, Zhou Z. Modern and geological distribution of *Castanopsis* (Fagaceae)[J]. Acta Botanica Yunnanica, 2006, 28(3): 223-235.
- [97] Wu Y, Yang K, Wen X, et al. Genetic differentiation and relationship among *Castanopsis chinensis*, *C. qiongbaiensis*, and *C. glabrifolia* (Fagaceae) as revealed by nuclear SSR markers[J]. Plants, 2024, 13(11): 1486.

- [98] He J, Li X, Gao D, et al. Topographic effects on fine-scale spatial genetic structure in *Castanopsis chinensis* Hance (Fagaceae)[J]. *Plant Species Biology*, 2013, 28(1): 87-93.
- [99] Chen X Y, Fan X X, Hu X S. Roles of seed and pollen dispersal in natural regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae): Implications for forest management[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(5): 1143-1150.
- [100] Curtu A, Craciunesc I, Enescu C, et al. Fine-scale spatial genetic structure in a multi-oak-species (*Quercus* spp.) forest[J]. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 2015, 8(3): 324-332.
- [101] Deng M, Zhou Z K, Li Q. Taxonomy and systematics of *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis*[J]. *International Oaks*, 2013, 24: 48-60.
- [102] Gillani N, Khan M, Hussain K, et al. Agro-morphological diversity of evergreen oaks[J]. *Pure and Applied Biology*, 2023: 156-174.
- [103] Tong X, Nason J D, Ding Y Y, et al. Genetic tracking of density-dependent adult recruitment: a case study in a subtropical oak[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(6): 2317-2328.
- [104] Huang S S F, Hwang S Y, Lin T P. Spatial pattern of chloroplast DNA variation of *Cyclobalanopsis glauca* in Taiwan and East Asia[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(11): 2349-2358.
- [105] 陈焕镛, 黄成就. 中国植物志.第二十二卷[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [106] Zhang X, Chen X Y, Zhang D. Effect of regeneration method on RAPD-based genetic variation of *Cyclobalanopsis glauca* (Fagaceae)[J]. *New Forests*, 2006, 32(3): 347-356.
- [107] Song Y, Xu G B, Long K X, et al. Ensemble species distribution modeling and multilocus phylogeography provide insight into the spatial genetic patterns and distribution dynamics of a keystone forest species, *Quercus glauca*[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 168.
- [108] 蒋娅. 喀斯特森林乔木叶性状随植株大小和叶片高度的变化[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2022.
- [109] 闫凤辰, 朱江, 艾训儒, 等. 青冈叶片功能性状对不同海拔梯度的响应与适应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2025: 1-9.
- [110] 郑亚娇, 张沈安, 栾东涛, 等. 应用最大熵模型预测多脉青冈在不同时期的潜在分布[J]. *东北林业大学学报*, 2024, 52(03): 76-81.
- [111] 陈俊, 艾训儒, 姚兰, 等. 木林子大样地多脉青冈种群动态及点格局[J]. *森林与环境学报*, 2017, 37(04): 459-464.
- [112] 潘霞, 周荣飞, 顾莎莎, 等. 百山祖北坡常绿阔叶林多脉青冈种群结构和分布格局[J]. *亚热带植物科学*, 2013, 42(03): 227-232.
- [113] 姚良锦, 姚兰, 易咏梅, 等. 亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种川陕鹅耳枥和多脉青冈的空间格局[J]. *林业科学*, 2018, 54(12): 1-11.
- [114] 廖元英. 发展毛竹林对钩栲林种群变化的影响[J]. *绿色科技*, 2015, (06): 39-41.
- [115] 田艳伶, 李柏海, 李志辉, 等. 基于 ISSR 标记的福建省钩锥遗传多样性分析[J]. *广西植物*, 2017, 37(01): 42-48+63.
- [116] Zeng X, Chen R, Bian Y, et al. Identification of a natural hybrid between *Castanopsis sclerophylla* and *Castanopsis tibetana* (Fagaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences[J]. *Forests*, 2020, 11(8): 873.
- [117] 陈坚, 高峻, 杨斌生, 等. 福建建瓯市万木林罗浮栲群落特征的研究[J]. *上海师范大学学报(自然科学版)*, 1996, (02): 67-73.
- [118] 陈琳娜, 曾泉鑫, 张晓晴, 等. 短期氮添加降低亚热带黄山松林和罗浮栲林土壤微生物固氮速率[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(04): 917-925.

- [119] 付达靓, 刘金福, 黄志森, 等. 戴云山国家级自然保护区罗浮栲群落特征[J]. 福建林学院学报, 2009, 29(02): 131-134.
- [120] 陈波, 达良俊, 宋永昌. 常绿阔叶树种栲树开花物候动态及花的空间配置[J]. 植物生态学报, 2003, (02): 249-255.
- [121] Li C, Sun Y, Huang H W, et al. Footprints of divergent selection in natural populations of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae)[J]. Heredity, 2014, 113(6): 533-541.
- [122] Sun Y, Hu H, Huang H, et al. Chloroplast diversity and population differentiation of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae): a dominant tree species in evergreen broad-leaved forest of subtropical China[J]. Tree Genetics & Genomes, 2014, 10(6): 1531-1539.
- [123] Lee C H, Hsu H C, Yang C K, et al. Identifying Fagaceae species in Taiwan using leaf images[J]. Transactions of the ASABE, 2019, 62(5): 1055-1063.
- [124] Sebastiani F, Carnevale S, Vendramin G G. A new set of mono- and dinucleotide chloroplast microsatellites in Fagaceae[J]. Molecular Ecology Notes, 2004, 4(2): 259-261.
- [125] Ueno S, Taguchi Y, Tsumura Y. Microsatellite markers derived from *Quercus mongolica* var. *crispula* (Fagaceae) inner bark expressed sequence tags[J]. Genes & Genetic Systems, 2008, 83(2): 179-187.
- [126] Durand J, Bodénès C, Chancerel E, et al. A fast and cost-effective approach to develop and map EST-SSR markers: oak as a case study[J]. BMC Genomics, 2010, 11(1): 570.
- [127] 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.
- [128] 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: 414.
- [129] Amos W, Hoffman J I, Frodsham A, et al. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions[J]. Molecular Ecology Notes, 2006, 7(1): 10-14.
- [130] 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.
- [131] Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data[J]. Genetics, 2000, 155(2): 945-959.
- [132] 王天瑞. 基于微卫星分子标记的川滇和刺叶高山栎的种群和景观遗传学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [133] 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, 2011, 4(2): 359-361.
- [134] 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.
- [135] Rosenberg N A. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure[J]. Molecular Ecology Notes, 2004, 4(1): 137-138.
- [136] Gower J C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis[J]. Biometrika, 1966, 53(3-4): 325-338.
- [137] Excoffier L, Lischer H E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows[J]. Molecular Ecology Resources, 2010, 10(3): 564-567.
- [138] Hardy O J, Vekemans X. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels[J]. Molecular Ecology Notes, 2002, 2(4): 618-620.

- [139] 刘亚林. 濒危植物华木莲(木兰科)的小尺度空间遗传结构研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2022.
- [140] Beghè D, Piotti A, Satovic Z, et al. Pollen-mediated gene flow and fine-scale spatial genetic structure in *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris*[J]. *Annals of Botany*, 2016, 119(4): 671-679.
- [141] Loiselle B A, Sork V L, Nason J, et al. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82(11): 1420-1425.
- [142] Vekemans X, Hardy O J. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(4): 921-935.
- [143] Fox J, Weisberg S. *An R companion to applied regression*[M]. California: Sage publications, 2018.
- [144] Klingenberg C P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics[J]. *Molecular Ecology Resources*, 2011, 11(2): 353-357.
- [145] Rohlf F J, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks[J]. *Systematic Biology*, 1990, 39(1): 40-59.
- [146] Sanfilippo P G, Cardini A, Hewitt A W, et al. Optic disc morphology-Rethinking shape[J]. *Progress in retinal and eye research*, 2009, 28(4): 227-248.
- [147] Klingenberg C P, Barluenga M, Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry[J]. *Evolution*, 2002, 56(10): 1909-1920.
- [148] Mardia K V, Bookstein F L, Moreton I J. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes[J]. *Biometrika*, 2000: 285-300.
- [149] Klingenberg C P, McIntyre G S. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods[J]. *Evolution*, 1998, 52(5): 1363-1375.
- [150] Rohlf F J, Corti M. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape[J]. *Systematic Biology*, 2000, 49(4): 740-753.
- [151] 李月娟. 通过几何形态学方法研究川滇高山栎和刺叶高山栎的叶片形态变异[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [152] Blakesley D, Pakkad G, James C, et al. Genetic diversity of *Castanopsis acuminatissima* (Bl.) A. DC. in northern Thailand and the selection of seed trees for forest restoration[J]. *New Forests*, 2004, 27(1): 89-100.
- [153] Ainsworth E A, Tranel P J, Drake B G, et al. The clonal structure of *Quercus geminata* revealed by conserved microsatellite loci[J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(2): 527-532.
- [154] 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]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 11.
- [155] Epperson B K. Spatial distributions of genotypes under isolation by distance[J]. *Genetics*, 1995, 140(4): 1431-1440.
- [156] Hardy O J, Maggia L, Bandou E, et al. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species[J]. *Molecular Ecology*, 2006, 15(2): 559-571.
- [157] Soto A, Lorenzo Z, Gil L. Differences in fine-scale genetic structure and dispersal in *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L.: consequences for regeneration of mediterranean open woods[J]. *Heredity*, 2007, 99(6): 601-607.
- [158] Born C, Hardy O J, Chevallier M-H, et al. Small-scale spatial genetic structure in the central African rainforest tree species *Aucoumea klaineana*: a stepwise approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation[J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17(8): 2041-2050.

- [159] Hamrick J L, Murawski D A, Nason J D. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations[J]. *Vegetatio*, 1993, 107(1): 281-297.
- [160] Sork V L, Davis F W, Smouse P E, et al. Pollen movement in declining populations of California Valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone?[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(9): 1657-1668.
- [161] Li H J, Zhang Z B. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.)[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176(1): 387-396.
- [162] Nakanishi A, Yoshimaru H, Tomaru N, et al. Patterns of pollen flow in a dense population of the insect-pollinated canopy tree species *Castanopsis sieboldii*[J]. *Journal of Heredity*, 2012, 103(4): 547-556.
- [163] Wang Z F, Lian J Y, Ye W H, et al. The spatial genetic pattern of *Castanopsis chinensis* in a large forest plot with complex topography[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 318: 318-325.
- [164] Islam M S, Lian C, Kameyama N, et al. Low genetic diversity and limited gene flow in a dominant mangrove tree species (*Rhizophora stylosa*) at its northern biogeographical limit across the chain of three Sakishima islands of the Japanese archipelago as revealed by chloroplast and nuclear SSR analysis[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2014, 300(5): 1123-1136.
- [165] Montalvo A M, Conard S G, Conkle M T, et al. Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84(11): 1553-1564.
- [166] Sun M, Su T, Zhang S B, et al. Variations in leaf morphological traits of *Quercus guyavifolia* (Fagaceae) were mainly influenced by water and ultraviolet irradiation at high elevations on the Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2016, 18(2): 266-273.
- [167] Aliyeva G. Variations in leaf morphological and functional traits of *Quercus castaneifolia* C.A.Mey. (Fagaceae) in Azerbaijan[J]. *Skvortsovia*, 2021, 7(2): 41-53.
- [168] Wang Y, Niu X, Wang B. Study on leaf morphological and stoichiometric traits of *Cunninghamia lanceolata* based on different provenances[J]. *Sustainability*, 2024, 16(10): 4236.
- [169] Huang W, Ratkowsky D A, Hui C, et al. Leaf fresh weight versus dry weight: which is better for describing the scaling relationship between leaf biomass and leaf area for broad-leaved plants?[J]. *Forests*, 2019, 10(3): 256.
- [170] Jiao Y, Niklas K J, Wang L, et al. Influence of leaf age on the scaling relationships of lamina mass vs. area[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13.
- [171] Guo X, Niklas K J, Li Y, et al. Diminishing returns: A comparison between fresh mass vs. area and dry mass vs. area in deciduous species[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13.
- [172] Qi M, Wang J, Wang R, et al. Intraspecific character displacement in oaks[J]. *The Plant Journal*, 2025, 122(2): e70165.
- [173] Zhu G, Niklas K J, Li M, et al. "Diminishing returns" in the scaling between leaf area and twig size in three forest communities along an elevation gradient of Wuyi Mountain, China[J]. *Forests*, 2019, 10(12): 1138.
- [174] Casper B B, Forseth I N, Kempenich H, et al. Drought prolongs leaf life span in the herbaceous desert perennial *Cryptantha flava*[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(6): 740-747.
- [175] Qin J, Shangguan Z, Xi W. Seasonal variations of leaf traits and drought adaptation strategies of four common woody species in South Texas, USA[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(5): 1715-1725.
- [176] Goud E M, Agrawal A A, Sparks J P. A direct comparison of ecological theories for predicting the relationship between plant traits and growth[J]. *Ecology*, 2023, 104(4): e3986.

- [177] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [178] Li Y, Zhang Y, Liao P, et al. Genetic, geographic, and climatic factors jointly shape leaf morphology of an alpine oak, *Quercus aquifolioides* Rehder & E.H. Wilson[J]. *Annals of Forest Science*, 2021, 78(3): 64.
- [179] Nosenko T, Schroeder H, Zimmer I, et al. Patterns of adaptation to drought in *Quercus robur* populations in central European temperate forests[J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(4): e70168.
- [180] Shen L, Deng H, Zhang G, et al. Effect of climate change on the potentially suitable distribution pattern of *Castanopsis hystrix* Miq. in China[J]. *Plants*, 2023, 12(4).
- [181] 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(1): 24-37.
- [182] Cornelissen J H C. Aboveground morphology of shade-tolerant *Castanopsis fargesii* saplings in response to light environment[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1993, 154(4): 481-495.
- [183] Nizar M A, Mulani R. Genetic diversity in indigenous and exotic linseed germplasm (*Linum usitatissimum* L.)[J]. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 2015, 6(3): 848-854.
- [184] Song Y, Fan L, Chen H, et al. Identifying genetic diversity and a preliminary core collection of *Pyrus pyrifolia* cultivars by a genome-wide set of SSR markers[J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 167: 5-16.
- [185] Curtu A L, Gailing O, Finkeldey R. Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, 7(1): 218.
- [186] Moreira P A, Fernandes G W, Collevatti R G. Fragmentation and spatial genetic structure in *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) a seasonally dry Neotropical tree[J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(12): 2690-2695.
- [187] Fortini P, Di Marzio P, Di Pietro R. Differentiation and hybridization of *Quercus frainetto*, *Q. petraea*, and *Q. pubescens* (Fagaceae): insights from macro-morphological leaf traits and molecular data[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2015, 301(1): 375-385.
- [188] Jovanović M, Milovanović J, Nonić M, et al. Inter-and intraspecific variability of *Quercus cerris* L. and *Quercus frainetto* Ten. in the Šumadija region (Serbia) based on leaf geometric morphometrics[J]. *Genetika*, 2022, 54(2): 787-800.

个人简介

王荣乐，男，1999年12月生，籍贯天津市静海区。

研究方向：森林生态学、种群遗传学、形态测量学。

教育背景

2022.09-2026.06 北京林业大学 生态学 理学硕士

主修课程：实践生态学、保护生物学、恢复生态学、分子生态学、生物分析软件应用、多元统计分析等。

2017.09-2021.06 天津中医药大学 医学信息工程 工学学士

在读期间获得荣誉

两次“校级二等奖学金”。

参与项目经历

(1) 2022.09-2023.11 武夷山国家公园优势树种调查

负责调查方案规划、现场勘察、样品处理、数据整理分析，通过形态学及种群遗传学方法，分析了同域分布五种壳斗科植物的叶形态变异及种群遗传学水平，并以此撰写论文。

(2) 2023.07-2023.07 白沟河治理工程生态调查

负责调查方案规划、现场勘察及撰写调查报告。

(3) 2024.09-2024.12 Oaks of China 网站的软件著作权申请

负责用户手册撰写及代码鉴别材料准备。

学术成果

以第一作者在 *Ecology and Evolution* 发表 SCI 论文一篇，以第二作者在 *The Plant Journal* 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。

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五项，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41篇，发明专利1项，论文总计被引用1400余次（谷歌学术统计）。2014年在北京林业大学搭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年起担任中国植物学会女科学家协会委员；2023年起担任中国植物学会委员。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

[1] **Wang R L**, Luo Y J, Qi M, et al. Fine-scale spatial genetic structure and leaf shape variation in five Fagaceae species: insights into conservation and adaptation[J]. *Ecology and Evolution*, 2026, 16: e72863. (SCI 二区, IF = 2.3, 通讯作者: 杜芳)

[2] Qi M, Wang J, **Wang R L**, et al. Intraspecific character displacement in oaks[J]. *The Plant Journal*, 2025, 122: e70165. (SCI 一区, IF = 5.7, 通讯作者: Saneyoshi Ueno、杜芳)

致谢

充实而又短暂的研究生生活即将结束，在这期间我学习到很多，也慢慢成长了许多。想起研究生生活的点点滴滴，想起这段充满挑战与成长的旅程，心中感慨万千。最初，我加入了杜芳老师课题组，认识了许多实验室优秀的师兄师姐。在老师及师兄师姐的引导下，我慢慢了解了分子生态学相关知识，并慢慢确定了自己的研究课题。研究生生活期间，我学到了很多，有以前我没接触过的相关实验操作，有以前涉及较少的文献阅读，以及各种小技巧，这些都不断充实我，使我成为了一个合格的研究生。在此，我谨以最诚挚的谢意，向所有给予我支持、指导和关怀的师长、亲友及同窗致以最深切的感激。

我首先要感谢的就是我的导师杜芳教授，是她给了我二战失利昏暗中的一束光亮，让我有机会来到北京林业大学继续学习深造。在科研及生活中，杜老师都给予了我非常多的帮助，我作为一个跨专业学生，总是担心自己跟不上生态学的学习进程，是杜老师不断宽慰我，认为跨专业不会影响什么，只要踏实努力的学习一定没问题的。在研一还未开学时，杜老师就在慢慢引导我们进行相关课程知识的学习，这使我们尽早的了解了相关知识。我还因为疫情晚来了学校半年，总担心自己只能在线上上课，效果会大打折扣，但是在杜老师的带领下，我并没有如此，反而是利用线上课堂的优势将知识更高效的吸收。在我没来到实验室期间，杜老师也在带领我熟悉实验室相关实验及数据分析操作，仿佛就像置身实验室里一样，在和同实验室的同门们在共同奋斗。来到实验室后，我也经历了大大小小几次外业调查，杜老师也在悉心指导并与我们一起完成，我从杜老师身上看到了对科研的热情。由于我之前未接触过实验操作以及相关数据分析，杜老师也是耐心教导我们，让我们在科研道路上收获许多。总之，杜老师对我科研及生活上的帮助，成就了现在一个更加丰富的我。我也从杜老师身上学习到了对科研的严谨以及对生活的热爱。我衷心的感谢我的导师杜芳教授，愿您身体健康，万事顺意。

我也要感谢实验室的各位同门，你们在科研及生活中帮助了我许多，我在你们身上也学到了许多。感谢祁敏师姐，作为实验室的大师姐展现出的担当，感谢对我外业调查规划、样品处理、实验、数据分析、文章撰写以及生活中的帮助。感谢罗艳君师姐，作为主要指导我的博士生，感谢对我外业调查规划及实施、样品采集及处理、实验操作、数据分析、文章撰写以及生活中的帮助。感谢张艺师姐对我数据分析、文章撰写以及生活中的帮助。感谢秦伟师兄、原明星师姐在学习及生活中对我的帮助。感谢兰波师兄对我数据分析中的帮助。感谢王静同门，在科研中的共同学习进步以及生活中的帮助。感谢张佳文师妹在外业调查、样品及数据处理中的帮助。感谢王奇梦、王雅晴、王晶晶师妹、景雨晴、刘维康、赵雯萱在生活中对我的帮助。愿你们都拥有自己灿烂的人生。

感谢我的家人，没有你们的支持，也没有今天的我。感谢你们在我压力大的时候一次次的鼓励我，感谢你们能够及时给予我最需要的帮助。感谢你们在我背后的默默支持，感谢你们无条件的关心和爱。愿你们每天开心，健康平安，心想事成。

感谢我的好朋友们，感谢你们给我带来的快乐和温暖。感谢你们在我焦虑难过时对我的耐心开导，感谢你们一次次倾听我的诉说，感谢你们对我所做的一切，感谢我们成为了朋友。愿我们的友谊地久天长。

最后，我还要感谢自己，那个对我来说意义重大的人。感谢你一直以来的坚持，成就了现在的我。感谢你每个努力的日日夜夜，感谢你把自己照顾的很好，感谢你沒有辜负自己的期望。

我的科研道路虽然已经结束，但是我的学习道路仍在继续。我将继续怀着研究生时期对学习的热忱继续迎接下一段旅程。胸怀志气，勇敢向前，永远保持少年的纯真，继续冲吧。感谢我生命中帮助过我的每一个人。