



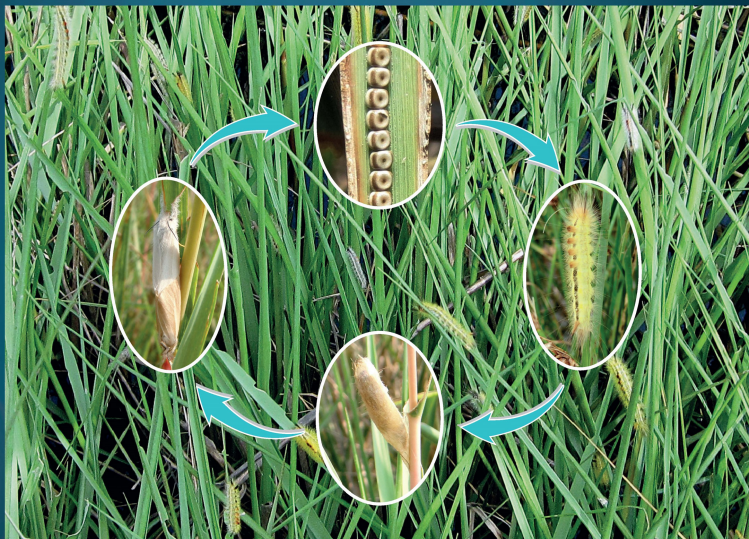
ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第27卷 第4期
2019年4月

Vol.27 No.4
April 2019



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

<http://www.biodiversity-science.net>

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第27卷 第4期 2019年4月

目次

研究报告

植物多样性

- 355 滇杨种群遗传多样性与遗传结构
张亚红 贾会霞 王志彬 孙佩 曹德美 胡建军
- 366 直刺变豆菜叶绿体全基因组及其特征
陈志祥 姚雪莹 Stephen R. Downie 王奇志
- 373 木棉黄花个体的适应意义
向文倩 任明迅
- 380 中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素
刘翔宇 赵慈良 许沼山 梁启明 朱晓彤 李亮 阎恩荣
- 388 金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征
江焕 张辉 龙文兴 方燕山 符明期 朱孔新

动物多样性

- 400 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测
胡宜峰 余文华 岳阳 黄正澜懿 李玉春 吴毅
- 409 不同土壤线虫功能团对水稻生长及地上部植食者的影响
朱柏菁 薛敬荣 夏蓉 靳苗苗 吴攸 田善义 陈小云 刘满强 胡锋

- 419 转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响
马燕婕 何浩鹏 沈文静 刘标 薛堃

研究简报

- 433 土著昆虫素毒蛾在本地植物芦苇与入侵植物互花米草上的生活史
余文生 郭耀霖 江佳佳 孙可可 鞠瑞亭

数据论文

- 439 秦岭落叶阔叶林 25 ha 森林动态监测样地物种组成与群落特征
谢峰淋 周全 史航 舒泉 张克荣 李涛 冯水园 张全发 党海山

方法

- 449 7个林木大小多样性指数表达能力比较
娄明华 白超 惠刚盈 汤孟平

综述

- 457 榕树种间杂交研究进展
黄建峰 徐睿 彭艳琼
- 468 二态混合交配系统的适合度优势及其维持机制研究进展
胡文昭 赵骥民 张彦文

封面: 天敌释放是外来植物成功入侵的重要假说之一。但随着外来植物在新生境中定殖时间的延长,一些土著广食性昆虫由于其本土宿主资源的减少,可以拓展外来植物作为新宿主,并在生活史层面上产生响应性变化。封面展示了长江口盐沼土著昆虫素毒蛾(*Laelia coenosa*)在入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)上的取食情况及其生活史照片。(照片提供者:鞠瑞亭、余文生)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 4 April 2019

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

- 355 **Genetic diversity and population structure of *Populus yunnanensis***
Yahong Zhang, Huixia Jia, Zhibin Wang, Pei Sun, Demei Cao and Jianjun Hu
- 366 **Assembling and analysis of *Sanicula orthocantha* chloroplast genome**
Zhixiang Chen, Xueying Yao, Stephen R. Downie and Qizhi Wang
- 373 **Adaptive significance of yellow flowered *Bombax ceiba* (Malvaceae)**
Wenqian Xiang and Mingxun Ren
- 380 **Beta diversity of vascular plants and its drivers in sea-islands of eastern China**
Xiangyu Liu, Ciliang Zhao, Mingshan Xu, Qiming Liang, Xiaotong Zhu, Liang Li and Enrong Yan
- 388 **Interspecific associations and niche characteristics of communities invaded by *Decalobanthus boisianus***
Huan Jiang, Hui Zhang, Wenxing Long, Yan-shan Fang, Mingqi Fu and Kongxin Zhu

Animal Diversity

- 400 **Species diversity and potential distribution of Chiroptera on Hainan Island, China**
Yifeng Hu, Wenhua Yu, Yang Yue, Zhenglanyi Huang, Yuchun Li and Yi Wu
- 409 **Effect of soil nematode functional guilds on plant growth and aboveground herbivores**
Baijing Zhu, Jingrong Xue, Rong Xia, Miaomiao Jin, You Wu, Shanyi Tian, Xiaoyun Chen, Manqiang Liu and Feng Hu

- 419 **Effects of transgenic maize on arthropod diversity**
Yanjie Ma, Haopeng He, Wenjing Shen, Biao Liu and Kun Xue

Research Bulletin

- 433 **Comparison of the life history of a native insect *Laelia coenosa* with a native plant *Phragmites australis* and an invasive plant *Spartina alterniflora***
Wensheng Yu, Yaolin Guo, Jiajia Jiang, Keke Sun and Ruiting Ju

Data Paper

- 439 **Species composition and community characteristics of a 25 ha forest dynamics plot in deciduous broad-leaved forest in the Qinling Mountains in north-central China**
Fenglin Xie, Quan Zhou, Hang Shi, Xiao Shu, Kerong Zhang, Tao Li, Shuiyuan Feng, Quanfa Zhang and Haishan Dang

Methodology

- 449 **Comparison of distinguish ability on seven tree size diversity indices**
Minghua Lou, Chao Bai, Gangying Hui and Mengping Tang

Reviews

- 457 **Research progress of interspecific hybridization in genus *Ficus***
Jianfeng Huang, Rui Xu and Yanqiong Peng
- 468 **Fitness advantage and maintenance mechanism of dimorphic mixed-mating system**
Wenzhao Hu, Jimin Zhao and Yanwen Zhang

Cover Illustration: Natural Enemy Release is one of the most important hypotheses to explain why non-native plant species can successfully invade in new ranges. Following their long-term establishment, however, invasive plants can also be exploited by native generalist insects because the native host plants are rapidly replaced by the invaders. This exploitation may profoundly affect the insect's life history. The pictures show the life history of a native insect (*Laelia coenosa*) feeding on the invasive plant *Spartina alterniflora* in the saltmarshes of the Yangtze River estuary. (Photo Credit: Ruiting Ju and Wensheng Yu)



•研究报告•

滇杨种群遗传多样性与遗传结构

张亚红¹ 贾会霞¹ 王志彬² 孙佩¹ 曹德美¹ 胡建军^{1*}

1 (林木遗传育种国家重点实验室, 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

2 (张家口市金沙滩林场, 河北怀安 076150)

摘要: 滇杨(*Populus yunnanensis*)是我国西南地区的特有树种, 具有速生、易无性繁殖、适应性强等优良特性, 是典型的南方型杨属树种。研究滇杨遗传多样性及种群结构对其种质资源的收集、保存和利用具有重要的意义。本研究从我国滇杨主要分布区云南和四川共采集了6个种群, 包括云南的昭通(ZT)、会泽(HZ)、嵩明(SM)、洱源(EY)、拉市海(LS)以及四川的美姑(MG), 共64个个体, 利用34对SSR分子标记和3对cpDNA叶绿体标记开展遗传多样性与遗传结构研究。SSR引物共检测到154个等位基因, 平均等位基因数为4.529, 观测杂合度(H_o)与期望杂合度(H_e)分别为0.552和0.472, 遗传分化系数(F_{st})平均值为0.238, 多态性信息含量指数(PIC)平均值为0.421, 基因流(Nm)为0.806。滇杨的遗传结构分析(DAPC)与遗传距离的主坐标分析(PCoA)、UPGMA聚类分析均将6个种群划分为3个亚类: 第I亚类包括昭通种群、会泽种群和嵩明种群的4个个体, 第II亚类包括嵩明种群的6个个体以及洱源种群和拉市海种群, 第III亚类为美姑种群; 嵩明种群包含第I和第II两个亚类的混合遗传成分。3个cpDNA联合序列中共检测到35个变异位点, 分为13个单倍型, 其中单倍型H5在种群中分布最为广泛, 其余的单倍型均为种群特有的单倍型。分子方差分析(AMOVA)表明种群内的遗传变异大于种群间变异。研究表明滇杨不同种群的遗传分化具有地域性, 可选择就地保护; 昭通种群遗传多样性最高, 且包含7种叶绿体单倍型, 单倍型类型最多, 应优先保护。

关键词: 滇杨; 遗传多样性; 遗传结构; 分子标记; SSR; cpDNA

Genetic diversity and population structure of *Populus yunnanensis*

Yahong Zhang¹, Huixia Jia¹, Zhibin Wang², Pei Sun¹, Demei Cao¹, Jianjun Hu^{1*}

1 State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

2 Zhangjiakou Jinshatan Forest Farm, Huaian, Hebei 076150

Abstract: *Populus yunnanensis* is an endemic tree species to Southwestern China. It is a typical southern *Populus* species that is fast-growing species with easy to clone propagules and is highly adaptable. It is important to research the genetic diversity and population structure of *P. yunnanensis* for the collection, preservation and utilization of the germplasm resources. In this study, 64 individuals were collected from six populations, spanning the main distribution areas of *P. yunnanensis*, including Zhaotong (ZT), Huize (HZ), Songming (SM), Eryuan (EY), Lashihai (LS) and Sichuan Meigu (MG). A total of 34 pairs of SSR primers and three pairs of cpDNA primers were used to determine out the genetic diversity and genetic structure. A total of 154 alleles were detected by SSR primers in *P. yunnanensis*. The average number of alleles was 4.529. The observed heterozygosity (H_o) and expected heterozygosity (H_e) were 0.552 and 0.472, respectively. And the average genetic differentiation coefficient (F_{st}) was 0.238. The average polymorphism information content (PIC) was 0.421 and the gene flow (Nm) was 0.806. The results of the DAPC, PCoA and UPGMA analyses showed that the six populations can be divided into three sub-categories: Group I included ZT, HZ and four individuals of SM. Group II included EY, LS and the six remaining individuals of SM; and group III included MG; SM population include mixed genetic components from I and II. A total of 35 variable sites were detected in the three cpDNA combinations, forming 13 haplotypes. Among them, haplotype H5 was the most widely distributed in the population, while the remaining ones were of private haplotypes. Analysis of molecular variance (AMOVA) showed that genetic variation within the population was greater than between populations. The study clarifies that *P. yunnanensis* has geographical distribution characteristics and is suited to *in situ* conservation. As ZT population has the highest genetic diversity and contains seven chloroplast haplotypes, it should be given protection priority.

收稿日期: 2019-01-21; 接受日期: 2019-04-18

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017ZY008)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hujj@caf.ac.cn

Key words: *Populus yunnanensis*; genetic diversity; genetic structure; molecular marker; SSR; cpDNA

遗传多样性是物种生存适应的基础,遗传多样性水平的高低反映了物种在自然环境中适应性的强弱,因此,对物种遗传多样性的研究可对物种现有的生存方式及状态进行有效的评估(尚占环和姚爱兴,2002)。物种遗传多样性的降低意味着其遗传变异水平的降低和适应性的减弱,这将会威胁到物种的长期生存(Wang et al, 2011)。在木本植物中,大多数物种由于分布广泛、异交繁殖,会表现出种群内遗传变异高于种群间遗传变异的现象(Roy et al, 2004; DiFazio et al, 2011),而少数树种则会由于树种的分布范围比较分散,呈现出种内遗传变异水平低于种间变异的现象(Wang et al, 2014)。

滇杨(*Populus yunnanensis*)作为我国西南地区的特有杨属树种,分布区主要集中在云南、四川等地。云南、四川地区地理环境和气候类型复杂多样,孕育了丰富的生物资源。该地区杨树资源丰富、种类繁多、分布广泛、变异丰富,拥有较多变种和天然杂种,是我国杨树的自然分布和变异中心之一(赵能和刘军,1994;余树全等,2003;龚固堂,2004)。滇杨喜温凉、湿润气候,多生长于1,300–3,200 m的高海拔范围内,部分可达3,700 m,在速生、无性繁殖、抗病等方面表现良好,在水土保持和生物多样性的维持中也具有重要的作用,因此在南方树种中占有特殊的位置(万雪琴等,2009;何承忠等,2010)。滇杨树形通直,出材率短期可达较高水平,木质部纤维较长且柔韧性好,是造纸、建筑、胶合板以及家具等的优良用材。滇杨嫩芽分泌强粘性的脂类物质,也被用于黄褐色染料的加工利用(颜璐茜等,2016)。近十几年来,由于乡村城镇化、道路、水库等基本建设发展,使得滇杨天然资源越来越少(何承忠等,2010),所以,研究滇杨遗传多样性和遗传结构对滇杨资源的合理保护与遗传改良具有重要意义。

随着分子生物学技术的快速发展和不断完善,分子标记已被普遍应用于种群遗传多样性和遗传结构等研究中(陈新民等,2003;何承忠等,2010)。分子标记种类多样,其中,微卫星序列(simple sequence repeats, SSR)在物种中为双亲遗传,具有

操作简单、多态性高、覆盖面广、共显性、重复性高等优点(Du et al, 2012);cpDNA (chloroplast DNA)基于叶绿体基因组开发,系母系遗传,非编码区序列和编码区序列进化速率不同,能很好地表现种间和种内的变异(Semerikova & Semerikov, 2014);结合核基因与叶绿体基因两个方面可以对物种遗传多样性的研究提供更全面的参考。目前,利用SSR和cpDNA这两种分子标记对遗传多样性进行研究已经在胡杨(*P. euphratica*) (Zeng et al, 2018)、山杨(*P. davidiana*) (Zheng et al, 2017)等多个杨属树种中应用,相比之下,滇杨的研究仍以AFLP (amplified fragment length polymorphism)、SRAP (sequence related amplified polymorphism)等单一分子标记为主(何承忠等,2009;纵丹等,2014;颜璐茜等,2016),利用多种分子标记进行的研究尚未见报道。

本研究从我国滇杨集中分布区采集样本,采用SSR和cpDNA两种分子标记相结合的方法,从核基因水平与叶绿体基因水平检测滇杨的遗传资源现状和种群间与种群内的变异情况,阐明滇杨的遗传多样性和地理分布特点,为滇杨的进一步研究和保护以及遗传改良提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料准备

滇杨的主要分布区集中于我国的西南地区,本研究从云南昭通(ZT)、会泽(HZ)、嵩明(SM)、洱源(EY)、拉市海(LS)和四川美姑(MG)采集了6个种群,共64个个体(表1);在2016年12月至2017年1月期间采集枝条,每个采样地采集6–12个个体,每个个体间距在100 m以上,最大限度避免采集无性繁殖植株。对所采集的个体利用GPS定位并标记记录。将采集到的枝条在中国林业科学研究院温室进行扦插繁殖,从扦插苗上采集嫩叶,迅速用液氮处理后放置于–80℃超低温冰箱保存。

1.2 DNA提取

采用改良后的CTAB提取法(Schuelke, 2000; Allen et al, 2006)提取总DNA,使用紫外分光光度计检测样品的DNA浓度和纯度,并将浓度稀释到

表1 滇杨各种群采样地地理信息及采样数

Table 1 Geographic information and sample size of *Populus yunnanensis*

种群 Population	代号 Code	样本量 Sample size	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)
昭通 Zhaotong	ZT	12	27°33'52"–27°38'29" N	103°45'05"–103°46'43" E	1,802–1,914
会泽 Huize	HZ	12	26°12'07"–26°23'42" N	103°15'19"–103°24'09" E	2,118–2,303
嵩明 Songming	SM	10	25°12'07"–25°17'42" N	103°02'42"–103°03'43" E	1,900–1,930
洱源 Eryuan	EY	12	26°05'56"–26°08'17" N	99°58'13"–100°00'08" E	2,056–2,060
拉市海 Lashihai	LS	12	26°51'03"–27°00'28" N	100°08'58"–100°15'24" E	2,418–2,657
美姑 Meigu	MG	6	28°19'40"–28°20'09" N	103°08'22"–103°08'44" E	1,944–2,027

50 ng/uL, 置于–20℃冰箱中备用。

1.3 SSR标记程序

从杨树SSR数据库中选取300对SSR引物, 随机选取8个样本进行初步筛选, 挑选出多态性高、扩增稳定、在杨树19条染色体上均匀分布的34对引物(表2), 使用TP-M13-SSR毛细管电泳荧光检测法(Schuelke, 2000)对所有个体进行PCR扩增和产物测定, 利用3条引物(反向接有荧光标签的M13引物, 正向接有M13序列的SSR正向引物和SSR反向引物)进行PCR扩增, 反应体系和程序按照贾会霞等(2015)进行。SSR基因型在ABI 3130XL自动测序仪(Life Technologies, Foster City, CA, USA)上解析, 使用Gene-Marker 1.65进行等位基因测定, 选取GS500作为内标。

1.4 叶绿体序列程序

使用叶绿体trnK、rpoC1、atpF区域引物CO2、CO5、CO9(表3)进行PCR反应扩增, 反应体系和程序按照陈珂(2007)进行, 所用试剂均为TaKaRa公司提供, 在ABI 3130xl自动测序仪上分析反应混合物。

1.5 SSR数据分析

采用GENALEX 6.503软件包(Peakall & Smouse, 2006)计算等位基因数(N_a)、有效等位基因数(N_e)、观测杂合度(H_o)、期望杂合度(H_e)、Shannon's信息指数(I)、种群内部近交系数(F)、Nei's遗传距离和基因流(N_m)。为了衡量群体遗传分化程度, 利用GenALEX 6.503统计各位点的近交系数(F_{is})和遗传分化系数(F_{st})等 F 统计量。

使用Cervus 3.0.7计算SSR引物的多态性信息含量(PIC), 评价所用34对引物在滇杨遗传多样性分析中的多态性信息含量指数, 其值越大, 表明多态性越高, 越适合遗传多样性研究。

使用R X64 3.4.3中2.1.1版本的adegenet软件包

的DAPC算法(Jombart et al, 2010)进行遗传结构分析。这种算法不需要考虑Hardy-Weinberg平衡和连锁不平衡检测。DAPC算法并不是基于原始数据进行的计算, 而是通过对数据进行主成分特征值(Principal Component, PC)转换后再进行计算, 整个过程可以保留所有的PC, 以确保算法的准确性。使用optim. a. score函数选择最佳PC数量, 在保证算法准确性的同时减少计算时间。使用clusters函数来确定最佳的K值, 即群体遗传结构的最佳群体数, 绘制种群遗传结构分布图。

为了估计种群间及种群内的遗传变异, 使用GenALEX 6.503软件包对物种水平进行分子方差分析(AMOVA)。采用PHYLIP 3.6软件包(Retief, 1999)以Nei's所得遗传距离作为进一步分析的参数, 完成非加权成组配对算术平均法(UPGMA)的树状聚类分析, bootstrap设置为1,000次。主坐标分析(PCoA)以Nei's遗传距离为参数, 用GenALEX 6.503软件完成。

1.6 cpDNA序列分析

为分析滇杨单倍型种类, 利用DNASTAR Lasergene 7.1软件(Burland, 2000)中的seqman程序对cpDNA序列进行核对以及正反向序列拼接, 并将3条片段合并成1条序列, 使用BioEdit 7.05 (Tippmann, 2004)对序列进行对齐并进行剪切编辑。用DnaSP 5.1软件(Rozas et al, 2003)进行单倍型分类, 并统计多态位点数, 计算单倍型多态性(h)和核苷酸多态性(π)。

分析各单倍型之间的关系, 用软件MEGA 6.0分析核苷酸组成(Kumar et al, 2016), 以Nei's遗传距离作为参数, 以胡杨的DNA序列作为外类群, 完成最大简约法(maximum parsimony, MP)的树状聚类分析, bootstrap设置为1,000次。使用NETWORK 4.6.1.3构建单倍型之间的中央链接网络图(Bandelt

表2 用于滇杨SSR扩增产物的引物序列及扩增结果

Table 2 SSR primer sequence and amplification results of *Populus yunnanensis*

引物名称 Primer	染色体 Chro-	正向序列 Forward primer sequence (5'-3')	反向序列 Reverse primer sequence (5'-3')	等位 基因数 Number of alleles (Na)	有效等位 基因数 Number of alleles (Ne)	观测杂合度 Observed heterozygo- sity (Ho)	期望杂合度 Expected heterozygo- sity (He)	多态性信息 含量指数 Polymorph- ism informa- tion content (PIC)	Shannon's 信息指数 Shannon's information content (I)	各位点的 近交系数 Inbreeding coefficient (Fis)	遗传分化 系数 Genetic diffe- rentiation coe- fficient (Fst)
GPCM-1274	chr1	GCCTGATACCTTGTGGACCTA	CCCGTATAATATGATGATCCA	3	1.171	0.000	0.147	0.139	0.313	1.000	0.096
GPCM-1264	chr1	TGGAGTTCAAACCCATATTTT	TATTTATTCATCTTCGGCGT	4	1.294	0.063	0.229	0.216	0.489	0.265	0.632
GPCM-1403	chr2	TCCTGCAATAAAAGCATA	ATGGATAATGTGCTCCTTG	6	2.772	0.938	0.644	0.578	1.166	-0.715	0.150
GPCM-1567	chr2	CAGAGGTTGTACAGGATAA	CGCATGTAATGTTCTTCAA	4	1.270	0.172	0.214	0.200	0.451	-0.105	0.295
GPCM-1313	chr3	ACTGTTCAAAACCAAGCAAT	CCTTTGTTCTACTCCAACG	4	2.330	0.969	0.575	0.478	0.965	-0.818	0.051
GPCM-1663	chr3	TTGTCTTGTGTAAACGCAG	CTTTGTATGGCAAGAACTCC	5	2.808	0.953	0.649	0.581	1.166	-0.723	0.136
GPCM-961	chr4	AAGACAAACCTGAGGATCA	TCGTTAATGGAGGTTGATTT	2	1.358	0.281	0.266	0.229	0.433	-0.142	0.052
GPCM-1255	chr5	GAACCTTAAACCCAGAACCC	GAGCCACAGAAATACTGCTC	3	1.346	0.172	0.259	0.231	0.470	0.334	0.056
GPCM-1599	chr5	AACAAAACCCACACAAAT	TGTAATGTTCTACTCCGCT	2	1.032	0.156	0.091	0.030	0.081	1.000	0.070
GPCM-1072	chr6	TCAAAAGATCCTCATTTGTCC	CATCGAAGAAAATGCTCTCT	4	1.100	0.016	0.091	0.089	0.237	0.830	0.054
GPCM-118	chr6	TCCAGAAAATGGTGTAAAC	ATACATTTGCCATCTCTTTA	5	1.960	0.719	0.494	0.391	0.779	-0.719	0.178
GPCM-13	chr8	ATTGTTCTTGTGAAGGACG	AGAGCAACAAAATTGATGGT	6	2.186	0.563	0.547	0.490	1.065	-0.355	0.197
GPCM-2571	chr8	ATTGTTACGTCAGAGCAGGT	ATCGGATGTGATCATAGC	10	3.483	0.422	0.719	0.664	1.463	0.067	0.401
GPCM-1019	chr9	CAGTCCGTAAGCACTATTC	GCTCAAAATGGACATCAAAGT	4	2.061	0.969	0.519	0.398	0.773	-0.872	0.017
GPCM-1166	chr9	GTTGGGAGTCTGTTAAGTA	CCATCAATTTGATTTATCTG	6	1.194	0.016	0.164	0.160	0.423	0.899	0.218
GPCM-1204	chr10	CGAGATAGCATAAACCCTTG	TCCCTAAGTGTGCGTAGAAA	3	2.306	0.859	0.571	0.493	0.942	-0.855	0.166
GPCM-149	chr10	GTCTCTGCCACATGATCCAA	CCGAAAATGGATCAAACAAG	4	2.372	0.969	0.583	0.488	0.986	-0.754	0.042
GPCM-1153	chr11	TTCCTTTCACACAATGACAA	TTTAAAAAATGGGTCCTTAA	6	3.050	0.984	0.677	0.615	1.307	-0.668	0.176
GPCM-1162	chr12	GGACAGCAGAGCTTATGTTT	AAAGATGTTAAAACCTGGCA	2	2.000	0.938	0.504	0.375	0.693	-0.872	0.020
GPCM-1420	chr12	ATGCCACTACTACATGCACA	TCTTGCTTTGCTCTCTTTTC	3	1.380	0.000	0.278	0.257	0.539	1.000	0.749
GPCM-1041	chr13	ATGACTCAITGGGAAGAAA	GACGATTTGGACTCCACTAA	3	1.377	0.000	0.276	0.254	0.529	1.000	0.730
GPCM-129	chr13	AAACAAGCCATTGAGAAAA	CAGAGTCTGGTTCAGAAAAGGA	6	3.925	0.984	0.751	0.702	1.467	-0.854	0.287
GPCM-163	chr14	TTGTTTGTGAGAGCATGTGT	CAAAATTAATCATCAATCTTTT	5	2.503	0.875	0.605	0.518	1.046	-0.853	0.324
GPCM-1177	chr14	GTGTTGAAGGATTGAAGCAT	TAACTTGTATGCCCAATGA	6	3.362	0.578	0.721	0.655	1.422	0.948	0.630
GPCM-1753	chr15	CATCCAAGTTTTTCTCAAGG	ACCAAAAAGAGGAGTCTTCC	5	3.508	0.578	0.721	0.662	1.360	-0.207	0.318
GPCM-1454	chr15	ATTGCGTGGTTGTAGTTAT	CATTTGAAAAGAGGTTTGG	5	1.872	0.469	0.470	0.426	0.913	-0.815	0.482
GPCM-3555	chr16	CATGCATGTGCATATCTTT	AAAACAACCTGGACACACC	7	2.653	0.172	0.628	0.571	1.241	0.531	0.391
ORPM-103	chr16	TAGGCTGGAAGCTGCTAAGG	GGGCTTCCCTCAAGTCTCT	10	6.623	1.000	0.856	0.831	1.994	-0.733	0.319
GPCM-2483	chr17	CTTCTAAAAAGCCTCCACA	GCAATTTGAAATGACTTTGGT	2	1.032	0.000	0.031	0.300	0.081	1.000	0.143
GPCM-1535	chr17	CTAGATGGTGTGTATCCAA	GATCAAAATGAAAAGTCCAA	3	1.889	0.000	0.474	0.386	0.748	1.000	0.368
GPCM-1522	chr18	TCTAAGCTTTGGAGCTATCG	CTTGAACCAAGCTAAGAAAC	4	2.407	0.969	0.589	0.497	1.004	-0.953	0.221
GPCM-162	chr18	GCCAAAACCTTATTTGATG	TGGTGGAGCTAGGATAGTA	6	3.176	0.984	0.691	0.629	1.311	-0.679	0.130
GPCM-831	chr19	TTCCTTTGGATGTCCTTTAT	TGTAACACAGCGTTCTACCA	3	2.031	1.000	0.512	0.387	0.733	-0.975	0.001
ORPM-206	chr19	CCGTGGCCATTGACTCTTTA	GAACCCATTTGGTGCAGAT	3	2.063	0.984	0.519	0.398	0.763	-0.925	0.003
总计				154							
平均				4.529	2.262	0.552	0.472	0.421	0.863	-0.139	0.238

et al, 1999; Polzin & Daneshmand, 2003)。构建网络图时包含了所有信息位点, 各个位点设置相同的权重。在单倍型中央链接(Median Joining, M-J)网络图中, 越处于边缘位置的单倍型被认为是越年轻的单倍型, 越原始的单倍型则处于更为中间的位置(Golding, 1987; Crandall & Templeton, 1993)。

2 结果

2.1 SSR位点的多样性

34对SSR引物在滇杨样品中共检测到154个等位基因, 每个位点扩增条带数在2-10之间, 平均每个位点等位基因数(N_a)为4.529, 有效等位基因数(N_e)为2.262 (表2), 扩增片段大小在130-250 bp之间。Shannon's信息指数(I)的变异范围为0.081-1.994, 平均为0.863。物种水平上观测杂合度(H_o)和期望杂合度(H_e)分别为0.552和0.472。34个SSR位点的 F 统计量检测显示, 滇杨的遗传分化系数(F_{st})为0.238, 近交系数(F_{is})为-0.139, 说明滇杨的遗传分化水平适中。各位点的多态性信息含量指数(PI_C)在0.030-0.831之间, 平均为0.421, 表明所选SSR引物均能有效地揭示滇杨遗传多样性。

2.2 滇杨种群遗传多样性

6个滇杨种群遗传多样性分析结果(表4)显示,

各种群遗传多样性水平存在差异, 不同分子标记所得遗传多样性大小也有差异。在SSR标记中, 6个种群的Shannon's信息指数(I)在0.473-0.639之间, 平均为0.561。其中, 美姑种群呈现出了较低的遗传多样性, Shannon's信息指数(I)为0.473, 观测杂合度(H_o)和期望杂合度(H_e)分别为0.495和0.324, 其余种群的遗传多样性差异不明显。基于叶绿体数据分析可知, 昭通种群的遗传多样性最高, 所包含的单倍型也最多, 包含了7种单倍型, 其中特有单倍型6种, 单倍型多态性(h)为0.864, 核苷酸多样性(π)为0.00055。洱源种群、拉市海种群和美姑种群分别包含单倍型4种、3种和2种, 遗传多样性处于中等水平。会泽种群和嵩明种群由于只包含1种单倍型, 从cpDNA标记上不能显示出其种群遗传多样性水平高低。

2.3 滇杨种群遗传结构

利用R语言DAPC软件包分析滇杨种群遗传结构, 结果显示(图1), 当 $K = 3$ 时, 美姑种群个体与其他种群分离, 此时, 64份滇杨样品划分为3个不同的亚类。嵩明地区为I和II两亚类的过渡区域, 包含I和II两个亚类的混合遗传成分, 即第I亚类包括昭通种群、会泽种群和嵩明种群的4个个体; 第II亚类包括嵩明种群的剩余6个个体、洱源种群和拉市海种群;

表3 用于滇杨PCR扩增的3个cpDNA引物序列信息

Table 3 Three chloroplast DNA primers sequence information of *Populus yunnanensis*

名称 Name	区域 Primer area	正向序列 Forward primer sequence (5'-3')	反向序列 Reverse primer sequence (5'-3')
CO2	<i>trnK</i>	AGATGGAAAAAGAGAGGATAGAGG	CAAATAATATCCAAATACCAAACCC
CO5	<i>rpoC1</i>	CGAATGGAAGACATAGACAAGT	AAGTGACCTTCGGGAGCTTCTC
CO9	<i>atpF</i>	TTGAAGTCCAGACAGAGCAGGTTAC	GGTCAAACAACACTATTCAAAGTCCCT

表4 基于SSR和cpDNA所得的滇杨遗传多样性信息表。种群代号同表1。

Table 4 Genetic diversity of *Populus yunnanensis* based on SSR and cpDNA. Population codes see Table 1.

种群 Population	等位基因 Number of alleles (N_a)	有效等位基因 Number of effective alleles (N_e)	观测杂合度 Observed heterozygosity (H_o)	期望杂合度 Expected heterozygosity (H_e)	Shannon's 信息指数 Shannon's information content (I)	近交系数 Inbreeding coefficient (F)	单倍型多态性 Haplotype diversity (h)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (π)	单倍型组成(个体数) Haplotype composition (No. of individuals)
ZT	2.000	1.695	0.537	0.345	0.514	-0.439	0.864	0.00055	H1(3); H2(1); H3(1); H4(1); H5(4); H6(1); H7(1)
HZ	2.000	1.759	0.522	0.345	0.528	-0.432	-	-	H5(12)
SM	2.265	1.806	0.532	0.368	0.585	-0.313	-	-	H5(10)
EY	2.559	1.904	0.520	0.385	0.639	-0.190	0.455	0.00013	H5(9); H10(1); H11(1); H12(1)
LS	2.441	1.862	0.559	0.390	0.627	-0.260	0.378	0.00025	H5(10); H8(1); H9(1)
MG	1.794	1.623	0.495	0.324	0.473	-0.454	0.333	0.00017	H5(5); H13(1)
平均 Mean	2.177	1.775	0.528	0.360	0.561	-0.341	0.402	0.00020	

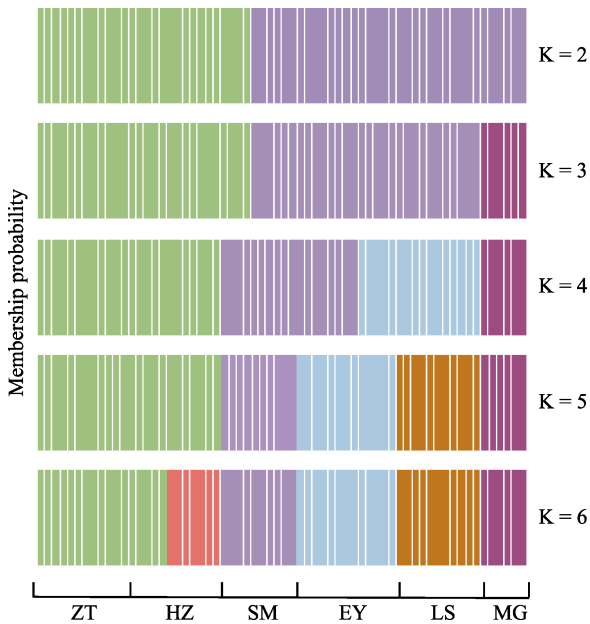


图1 基于DAPC的滇杨个体分布图(K = 2, 3, 4, 5, 6)。种群代号同表1。

Fig. 1 Cluster membership probabilities of each genet based on the discriminant functions of DAPC (K = 2, 3, 4, 5, 6). Population codes see Table 1.

第III亚类包含1个种群(美姑)。随着划分类群的增多,滇杨种群在遗传结构的分布上也有了更加细致的划分,当K = 6时,即划分类群与种群数相同,只有昭通种群和会泽种群在遗传结构的划分上产生了少量的混杂。

为了进一步探讨滇杨种群间的遗传关系,对所有滇杨个体进行主坐标分析(PCoA)(图2A)并基于UPGMA进行聚类(图2B),结果与DAPC分析的基本

一致,将滇杨遗传结构划分为3个亚类,地理位置相近的种群依次划分至同一亚类群中,表明滇杨种群间具有明显的地理区域特性。通过AMOVA分析(表5)可知,滇杨遗传变异的主要来源是种群内个体间的变异(82%),种群间的遗传变异占比较小(18%)。检测各种群间的遗传分化系数(F_{st})和基因流大小(Nm) (表6)可知,6个滇杨种群间的遗传分化系数分布范围为0.081–0.434,基因流水平为0.327–2.837。其中,相同遗传亚类中种群间遗传分化较小,基因流大,如昭通种群和会泽种群的遗传分化系数和基因流分别为0.081和2.837,拉市海种群和洱源种群遗传分化系数和基因流分别为0.101和2.216;而来自不同遗传亚类的种群间遗传分化大,基因流小,如昭通种群和拉市海种群的遗传分化系数和基因流分别为0.266和0.689,昭通种群和美姑种群的遗传分化系数和基因流分别为0.434和0.327。

2.4 系统发育和单倍型分布

对滇杨64个个体的3个cpDNA片段(CO2、CO5、CO9)进行串联合并、对齐排列后序列总长度为4,016 bp,共发现35个变异位点(表7),可划分为13个单倍型(H1–H13) (表4)。以胡杨的DNA序列作为外类群,对13个单倍型基于最大简约法进行聚类(图3C),并进行中央链接网络图分析(图3A, B),结果发现单倍型H5频率最高,为所有种群共享,且最先被划分出来,处于中央网络图的中间位置,为祖先单倍型,其余单倍型均为种群内特有单倍型,昭

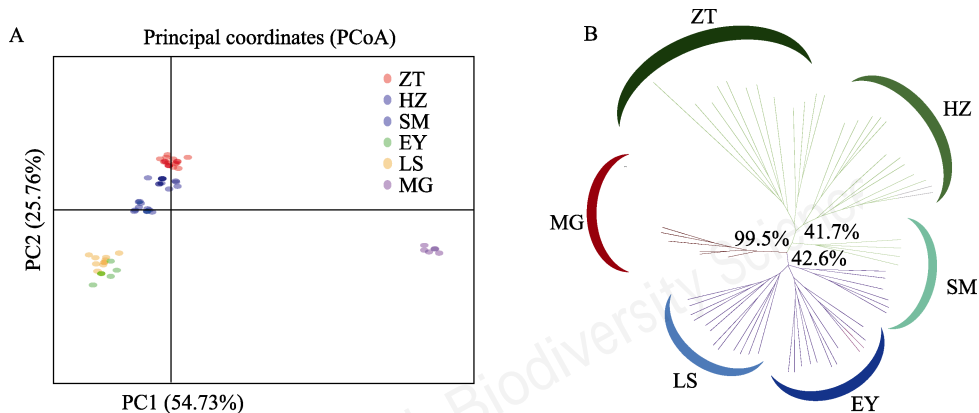


图2 滇杨主坐标分析图及聚类图。(A)个体主坐标分析(PCoA);(B)依据SSR标记基于遗传距离的UPGMA聚类分析,百分比表示1,000次bootstrap值的比例。种群代号同表1。

Fig. 2 Principal coordinates analysis and clustering dendrogram of *Populus yunnanensis*. (A) Principal coordinates analysis; (B) UPGMA dendrogram based on genetic distance with SSR data. The percentage of replicate trees in which the associated taxa clustered together in the bootstrap test (1,000 replicates) are shown next to the branches. Population codes see Table 1.

表5 基于SSR和cpDNA对种群内和种群间分子变异的方差分析

Table 5 Analysis of molecular variation (AMOVA) within and among populations based on the SSR and cpDNA

变异来源 Source of variation	自由度 df	变异值 Estimated variance of components		变异来源占比 Percentage of variation (%)		遗传分化系数 Genetic differentiation coefficient (<i>Fst</i>)		基因流 Gene flow (<i>Nm</i>)
		SSR	cpDNA	SSR	cpDNA	SSR	cpDNA	
		种群间 Among population	5	1.966	9.663	18	15	
种群内 Within populations	59	9.016	39.047	82	85			
总计 Total	64	10.982	48.710	100	100	0.237	0.148	0.806

表6 种群间遗传分化系数(*Fst*, 对角线上方)和基因流(*Nm*, 对角线下方)。种群代号见表1。

Table 6 Genetic differentiation (*Fst*, above diagonal) and gene flow (*Nm*, below diagonal) among populations. Population codes see Table 1.

	ZT	HZ	SM	EY	LS	MG
ZT	-	0.081	0.182	0.227	0.266	0.434
HZ	2.837	-	0.171	0.217	0.228	0.424
SM	1.124	1.214	-	0.174	0.124	0.409
EY	0.849	0.904	1.186	-	0.101	0.340
LS	0.689	0.844	1.763	2.216	-	0.372
MG	0.327	0.339	0.362	0.486	0.422	-

通种群和会泽种群所在的第I亚类群体中包含有最多的特有单倍型(6种)。

表7 滇杨叶绿体片段13个单倍型间的序列变异位点表

Table 7 Mutation sites of 13 haplotypes in chloroplast DNA fragments of *Populus yunnanensis*

单倍型 Hap- lotype	变异位点 Mutation sites																																					
	CO2									CO5						CO9																						
	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3																		
6	7	8	8	8	8	8	8	8	9	9	9	9	9	9	0	0	1	3	4	5	5	6	6	6	6	6	6	6	1	3	3	3	4	7				
6	9	4	6	6	7	8	8	9	0	0	0	0	1	4	9	0	2	9	3	3	7	8	6	6	6	7	8	8	2	0	3	8	2	7				
3	3	2	4	6	1	3	7	7	1	2	3	8	0	3	5	2	7	8	4	2	0	5	0	1	3	4	4	9	3	1	5	1	3	2				
H1	-	-	-	G	A	-	-	-	A	A	-	C	-	G	-	G	C	-	C	A	C	T	-	C	T	A	C	C	C	-	-	T	G	G	-			
H2	G	C	
H3	C	.	G	
H4	.	.	.	A	G	A	T	A	.	.	.	G	.	A	T	
H5	G	C	G	
H6	.	.	T	T	.	G	T	A	.	.
H7	.	T	G	.	.	.	T	.	T	.	T	.	G	A	
H8	T	C	T	.	.	.	G	C	.	.	.	T	C	
H9	G	T	G	
H10	G	C	A	-	
H11	A	G	C	A	.
H12	G	.	.	-	G	A	G	C
H13	G	C	.	-	-	T	-	A	-	A	.

3 讨论

3.1 滇杨种群遗传多样性

使用SSR和cpDNA两种分子标记确定种群内部和种群之间的遗传多样性水平的方法已经被广泛应用(Závada et al, 2017; Nicoletta et al, 2017; Shen et al, 2017)。在本研究中, 基于SSR标记的结果显示, 滇杨种群的遗传多样性($H_o = 0.552$, $H_e = 0.472$)与毛白杨(*P. tomentosa*) ($H_o = 0.572$, $H_e = 0.446$)(Du et al, 2012)、欧洲黑杨(*P. nigra*) ($H_o = 0.337$, $H_e = 0.466$)(Jiang et al, 2015)的遗传多样性水平相似, 但低于同属近缘种青杨派(Section *Tacamahaca*)杨树

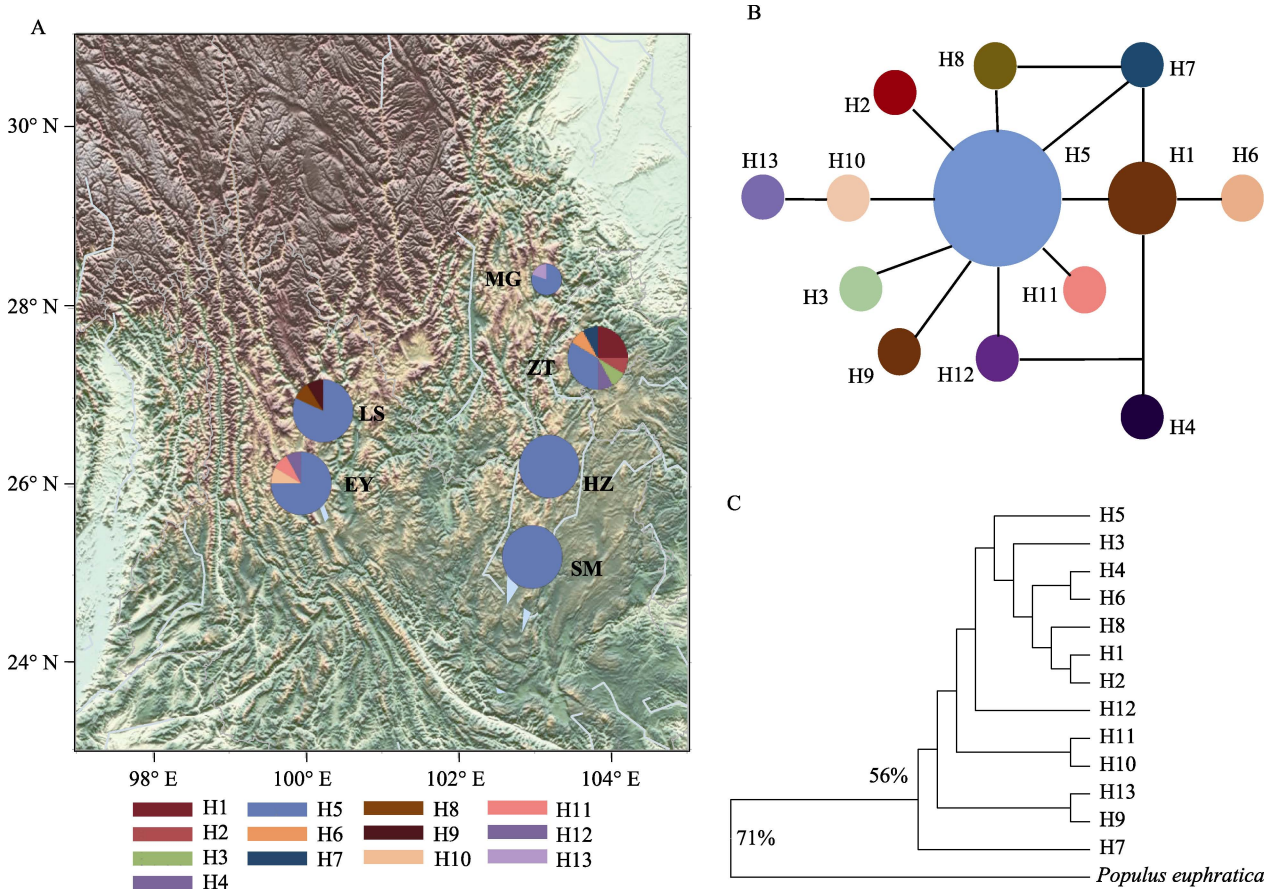


图3 滇杨基于cpDNA的单倍型网络图。(A)单倍型地理分布图, 圆大小代表种群个体数多少, 饼状图为各单倍型占比; (B)中央网络连接图; (C)最大简约法树(MP), 百分比表示1,000次bootstrap值的比例, 小于50%的不予显示。种群代号同表1。

Fig. 3 Haplotype network of *Populus yunnanensis* based on cpDNA. (A) Haplotype geographical distribution map. The circle size represents the number of individuals in the population. Size of pie charts is proportional to the numbers of individuals sequenced in each population. (B) Median-joining network; (C) The maximum parsimony consensus tree (MP). The percentage of replicate trees in which the associated taxa clustered together in the bootstrap test (1,000 replicates) are shown next to the branches. Branches corresponding to partitions reproduced in less than 50% bootstrap replicates are collapsed. Population codes see Table 1.

青杨(*P. cathayana*) ($H_o = 0.771$, $H_e = 0.512$) (彭幼红, 2006), 表明滇杨遗传多样性处于中等水平。地理分布范围是决定遗传多样性的主要因素之一, 分布范围广的物种会有更高的遗传多样性(Hamrick et al, 1992; 陈小勇, 2000)。滇杨天然种群具有丰富的遗传多样性, 应该与云南地区本身气候地貌条件多变复杂, 拥有大量的树种类型有关; 而滇杨的遗传多样性小于青杨, 则可能是由于青杨的种群分布范围更广(徐伟英, 1988)。

3.2 滇杨种群间遗传分化及遗传结构

基于SSR和cpDNA两种分子标记手段的AMOVA分析显示, 滇杨种群遗传分化系数分别为0.237和0.148, 总的基因流大小为0.806, 且两种分子标记均显示有80%以上的变异来自种群内, 只有

少部分变异因素来自种群间, 这源于木本植物风媒与花粉传播的特性(DiFazio et al, 2011), 即种群内遗传变异水平较高, 而种群间遗传变异水平较低。相比于其近缘种青杨种群基于SSR的遗传分化系数(为0.258, 彭幼红, 2006), 滇杨的遗传分化程度中等。DAPC分析以及UPGMA聚类结果表明滇杨在遗传结构上可以分为3个亚类, 同一亚类内遗传分化小、基因流大, 而不同亚类间种群的遗传分化大、基因流小; 从聚类关系上可以看出地理位置相近的种群聚为一类, 这表明滇杨种群间具有明显的地理区域特性。

3.3 滇杨谱系地理学分析

在缺少确切的孢粉数据和化石数据的情况下, 对冰期避难所的位置确定可以参考以下原则: 第

一、包含原始单倍型的种群所在位置; 第二、单倍型多样性高的种群所处的位置(Posada & Crandall, 2001)。从这个角度来看, 滇杨的单倍型分布中H5占有最大的比例, 在各个种群中都有分布, 系统发育关系中也最早形成(被划分出来)。所以H5单倍型属于滇杨种群中的祖先单倍型, 其他的单倍型都是种群所特有的单倍型, 其中昭通种群的特有单倍型最多, 有6种。从谱系地理学的角度来看, 昭通种群所在地区极有可能是滇杨的冰期避难所, 加上昭通位于云贵高原与四川盆地的汇合区域, 属于典型的山地地形, 群山耸立, 地形比较复杂, 也为避难所的存在提供了非常有利的条件(Qiu et al, 2011)。同时, 昭通种群的遗传多样性高也为其是否可能为杂交带引发了争议。杂交带的形成是由于不同避难所中扩张出来的种群相遇形成的区域, 会表现出高的遗传多样性, 在这一点上与避难所种群会产生混淆。一种有效区分避难所与杂交带的方法是避难所内部的单倍型在亲缘关系上会更近一些, 而避难所之间的单倍型在亲缘关系上则会相对更远一些(白伟宁和张大勇, 2014)。在本研究中比较昭通地区(ZT)包含的特有单倍型的亲缘关系可以看出, H1、H2、H3、H4、H6、H7这些昭通地区特有的单倍型比其他单倍型表现出了更近的亲缘关系(图3C), 表明昭通地区(ZT)可能更偏向于避难所。

3.4 滇杨资源保护策略

遗传多样性和遗传结构地研究是制定物种保护措施的前提条件, 也是科学合理地利用种质资源和改进遗传特性的理论基础。本研究发现滇杨种群的遗传多样性处于中等水平, 在实地调查采样中也发现滇杨的生存环境受人类活动影响较大, 应及时采取措施, 保证合理地利用和有效地保护。

昭通种群具有最多的特有单倍型(6种)和较高的核苷酸多样性(0.550), 遗传多样性水平高(0.864), 在所采集的所有样本中, 它所包含的基因种类最为丰富, 因此有必要对这个种群进行重点保护。其他种群尽管单倍型种类较少, 但那些特有单倍型也需要加强保护。根据本研究, 滇杨的保护策略可以从就地保护和建立种质资源圃这两个方面开展。滇杨的遗传结构将滇杨按照地理位置分成了3个亚类群, 即云南东南部的亚类群I、云南西北部的亚类群II和四川地区的亚类群III, 因此可以选择在这3个地方进行就地保护, 针对树龄较大的滇杨可进行挂牌保

护。在对种群进行就地保护的过程中, 应该着重于种群范围的扩大以及种群间基因流的增强, 进一步提升滇杨的遗传多样性。另外, 建议建立滇杨的种质资源圃, 最大限度地保存滇杨的种质资源, 有利于对滇杨材性、适应性、抗逆性等各方面进行深入研究。作为一种稀有而典型的南方型杨树种, 目前对滇杨种质资源的开发利用还需要进一步加强, 尽早选育出适应南方生态气候的杨树优良种质, 将对杨树在南方的普及和推广产生巨大影响。

致谢: 本文的调查工作得到了西南林业大学何承忠教授、四川省林业科学研究院罗建勋研究员及其他人员的大力支持和协助, 特此感谢! 同时感谢审稿专家提出的宝贵意见和建议, 使本文更加严谨!

参考文献

- Allen G, Flores-Vergara M, Krasynanski S, Kumar S, Thompson WF (2006) A modified protocol for rapid DNA isolation from plant tissues using cetyltrimethylammonium bromide. *Nature Protocols*, 1, 2320–2325.
- Bai WN, Zhang DY (2014) Current status and future directions in plant phylogeography. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 125–137. (in Chinese with English abstract) [白伟宁, 张大勇 (2014) 植物亲缘地理学的研究现状与发展趋势. *生命科学*, 26, 125–137.]
- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 37–48.
- Burland TG (2000) DNASTAR's Lasergene sequence analysis software. *Methods in Molecular Biology*, 132, 71–91.
- Chen K (2007) Genetic Relationships among Poplar Species in Section *Tacamahaca* Spach from Western Sichuan of China. PhD dissertation, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [陈珂 (2007) 川西青杨组(Section *Tacamahaca* Spach)不同种的亲缘关系分析. 博士学位论文, 中国科学院成都生物研究所, 成都.]
- Chen XM, He ZH, Shi JR, Xia LQ, Rick W, Zhou Y, Jiang GL (2003) Genetic diversity of high quality winter wheat varieties (lines) based on SSR markers. *Acta Agronomica Sinica*, 29, 13–19. (in Chinese with English abstract) [陈新民, 何中虎, 史建荣, 夏兰芹, Ward Rick, 周阳, 蒋国梁 (2003) 利用SSR标记进行优质冬小麦品种(系)的遗传多样性研究. *作物学报*, 29, 13–19.]
- Chen XY (2000) Effects of habitat fragmentation on genetic structure of plant populations and implications for the biodiversity conservation. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 884–892. (in Chinese with English abstract) [陈小勇 (2000)

生境片段化对植物种群遗传结构的影响及植物遗传多样性保护. 生态学报, 20, 884–892.]

- Crandall KA, Templeton AR (1993) Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intra-specific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134, 959–969.
- DiFazio S, Slavov G, Rodgers-Melnick E, Martin J, Schackwitz W, Priya R, Tuskan G (2011) Inferring the evolutionary history of *Populus trichocarpa* from whole genome resequencing data. *BMC Proceedings*, 5, O1.
- Du QZ, Wang B, Wei ZZ, Zhang DQ, Li BL (2012) Genetic diversity and population structure of Chinese white poplar (*Populus tomentosa*) revealed by SSR markers. *Journal of Heredity*, 103, 853–862.
- Ferradini N, Lancioni H, Torricelli R, Russi L, Ragione ID, Cardinali I, Marconi G, Gramaccia M, Concezzi L, Achilli A, Veronesi F, Albertini E (2017) Characterization and phylogenetic analysis of ancient Italian landraces of pear. *Frontiers in Plant Science*, 8, 751.
- Golding GB (1987) The detection of deleterious selection using ancestors inferred from a phylogenetic history. *Genetics Research*, 49, 71–82.
- Gong GT (2004) The geographic distribution and origin of *Populus* L. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 25(2), 25–30. (in Chinese with English abstract) [龚固堂 (2004) 杨属地理分布与起源初探. *四川林业科技*, 25(2), 25–30.]
- Hamrick JL, Godt MJW, Sherman-Broyles SL (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6, 95–124.
- He CZ, Che PY, Peng CY, Zhou XT, Duan AA, Wang DX, Xin PY (2010) A survey of research progress on gene resources of *Populus yunnanensis*. *Journal of Southwest Forestry University*, 30(1), 83–88. (in Chinese with English abstract) [何承忠, 车鹏燕, 周修涛, 段安安, 王德新, 辛培尧 (2010) 滇杨基因资源及其研究概况. *西南林业大学学报*, 30(1), 83–88.]
- He CZ, Zhang ZY, Duan AA, Feng XL (2009) Genetic Diversity Analysis of *Populus yunnanensis* by AFLP Markers. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [何承忠, 张志毅, 段安安, 冯夏莲 (2009) 滇杨基因资源遗传多样性的AFLP分析. 中国林业出版社, 北京.]
- Jia HX, Ji HJ, Hu JJ, Lu MZ (2015) Fingerprints of SSR markers and ploidy detection for new *Populus* varieties. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(2), 69–79. (in Chinese with English abstract) [贾会霞, 姬慧娟, 胡建军, 卢孟柱 (2015) 杨树新品种的SSR指纹图谱构建和倍性检测. *林业科学*, 51(2), 69–79.]
- Jiang DC, Wu GL, Mao KS, Feng JJ (2015) Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 61, 297–302.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11, 94.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 1870–1874.
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, 288–295.
- Peng YH (2006) Population Genetic Survey of *Populus cathayana* Rehd. Originating from eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau of China. PhD dissertation, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [彭幼红 (2006) 青藏高原东缘青杨(*Populus cathayana* Rehd.)遗传多样性研究. 博士学位论文, 中国科学院研究生院成都生物研究所, 成都.]
- Polzin T, Daneshmand SV (2003) On Steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operations Research Letters*, 31, 12–20.
- Posada D, Crandall KA(2001) Intraspecific gene genealogies: Trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 37–45.
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225–244.
- Retief JD (1999) Phylogenetic analysis using PHYLIP. *Methods in Molecular Biology*, 132, 243–258.
- Roy JK, Lakshmikumaran MS, Balyan HS, Gupta PK (2004) AFLP-based genetic diversity and its comparison with diversity based on SSR, SAMPL, and phenotypic traits in bread wheat. *Biochemical Genetics*, 42, 43–59.
- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19, 2496–2497.
- Schuelke M(2000) An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology*, 18, 233–234.
- Semerikova SA, Semerikov VL (2014) Molecular phylogenetic analysis of the genus *Abies* (Pinaceae) based on the nucleotide sequence of chloroplast DNA. *Genetika*, 50, 12–25.
- Shang ZH, Yao AX (2002) Biological genetic diversity research methods and their protective measures. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 23(1), 66–69. (in Chinese) [尚占环, 姚爱兴 (2002) 生物遗传多样性研究方法及其保护措施. *宁夏农学院学报*, 23(1), 66–69.]
- Shen XF, Wu ML, Liao BS, Liu ZX, Bai R, Xiao SM, Li XW, Zhang BL, Xu J, Chen SL (2017) Complete chloroplast genome sequence and phylogenetic analysis of the medicinal plant *Artemisia annua*. *Molecules*, 22, 1330.
- Tippmann HF (2004) Analysis for free: Comparing programs for sequence analysis. *Briefings in Bioinformatics*, 5, 82–87.
- Wan XQ, Zhang F, Zhong Y, Wang CL, Ding YH, Hu TX,

- Zhai MP, Qian ZL (2009) Conservation and application of the genetic resource of native poplars in Southwest China. *Scientia Silvae Sinicae*, 45(4), 139–144. (in Chinese with English abstract) [万雪琴, 张帆, 钟宇, 王长亮, 丁云海, 胡庭兴, 翟明普, 钱宗亮 (2009) 中国西南地区乡土杨树基因资源的保护与利用. 林业科学, 45(4), 139–144.]
- Wang J, Li ZJ, Guo QH, Ren GP, Wu YX (2011) Genetic variation within and between populations of a desert poplar (*Populus euphratica*) revealed by SSR markers. *Annals of Forest Science*, 68, 1143–1149.
- Wang JL, Gao QB, Fu PC, Gulzar K, Chen SL, Zhang FQ (2014) Phylogeography of *Spiraea mongolica* (Rosaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent highlands. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 10, 1981–1991. (in Chinese with English abstract) [王久利, 高庆波, 付鹏程, Gulzar K, 陈世龙, 张发起 (2014) 青藏高原及其毗邻山区蒙古绣线菊谱系地理学研究. 西北植物学报, 34, 1981–1991.]
- Xu WY (1988) Poplar. Heilongjiang People's Publishing House. Harbin. (in Chinese) [徐纬英 (1988) 杨树. 黑龙江人民出版社, 哈尔滨.]
- Yan LQ, Li JM, Yuan T, Zhou AP, Zong D, Li D, Xin PY, He CZ (2016) Genetic diversity analysis of *Populus yunnanensis* by SRAP markers. *Biotechnology Bulletin*, 32, 159–167. (in Chinese with English abstract) [颜璐茜, 李佳蔓, 员涛, 周安佩, 纵丹, 李旦, 辛培尧, 何承忠 (2016) 滇杨遗传多样性的SRAP分析. 生物技术通报, 32, 159–167.]
- Yu SQ, Liu J, Fu DR, Liu DJ, Liu YQ (2003) Characteristics of *Tacamahaca* genes in the Western Sichuan Plateau. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 20, 27–31. (in Chinese with English abstract) [余树全, 刘军, 付达荣, 刘大健, 刘友全 (2003) 川西高原青杨派基因资源特点. 浙江林学院学报, 20(1), 27–31.]
- Závada T, Malik RJ, Kesseli RV (2017) Population structure in chicory (*Cichorium intybus*): A successful U. S. weed since the American revolutionary war. *Ecology and Evolution*, 7, 4209–4219.
- Zeng YF, Zhang JG, Abuduhamiti B, Wang WT, Jia ZQ (2018) Phylogeographic patterns of the desert poplar in Northwest China shaped by both geology and climatic oscillations. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 75.
- Zhao N, Liu J (1994) Taxonomic studies on *Populus* L. in Southwestern China (II). *Journal of Wuhan Botanical Research*, 9, 225–232. (in Chinese with English abstract) [赵能, 刘军 (1994) 中国西南地区杨属的分类学研究(II). 武汉植物科学学报, 9, 225–232.]
- Zheng HL, Fan LQ, Milne RI, Zhang L, Wang YL, Mao KS (2017) Species delimitation and lineage separation history of a species complex of aspens in China. *Frontiers in Plant Science*, 8, 375.
- Zong D, Yuan T, Zhou AP, Liu DY, Zheng Y, Duan AA, He CZ (2014) Analysis of genetic background of 52 *Populus yunnanensis* superior trees by AFLP markers. *Journal of Northwest Forestry University*, 29, 103–108. (in Chinese with English abstract) [纵丹, 员涛, 周安佩, 刘东玉, 郑元, 段安安, 何承忠 (2014) 滇杨优树遗传多样性的AFLP分析. 西北林学院学报, 29, 103–108.]

(责任编辑: 邱英雄 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

直刺变豆菜叶绿体全基因组及其特征

陈志祥¹ 姚雪莹¹ Stephen R. Downie² 王奇志^{1*}¹ (华侨大学化工学院园艺系, 福建厦门 361021)² (Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana 61801)

摘要: 直刺变豆菜(*Sanicula orthacantha*)是中国广泛分布的多年生草本植物, 也是一味著名的民族药。本文通过二代高通量测序平台Illumina HiSeq PE150对直刺变豆菜叶绿体全基因组进行测序, 并通过生物信息学方法对其结构特征进行分析。结果表明: 直刺变豆菜叶绿体全基因组大小为157,163 bp, 包括大单拷贝区(large single copy, LSC)、小单拷贝区(small single copy, SSC)和2个反向重复序列(inverted repeat sequence, IRa和IRb), 长度分别为87,547 bp、17,122 bp和26,247 bp, 具有典型被子植物叶绿体基因组环状四分体结构; 共注释得到129个基因, 包括8个核糖体RNA (rRNA)基因、37个转运RNA (tRNA)基因和84个蛋白质编码基因。直刺变豆菜在叶绿体基因组结构、基因种类、排列顺序上与其他伞形科植物基本一致。直刺变豆菜叶绿体全基因组测序的成功为变豆菜属植物完整叶绿体基因组组装及其特征分析提供了新的方法。

关键词: 高通量测序; 变豆菜属; 基因组组装; 系统发育分析

Assembling and analysis of *Sanicula orthacantha* chloroplast genome

Zhixiang Chen¹, Xueying Yao¹, Stephen R. Downie², Qizhi Wang^{1*}¹ Department of Horticulture, Huaqiao University, Xiamen, Fujian 361021, China² Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana 61801, USA

Abstract: *Sanicula orthacantha* is a perennial herb widely distributed in China and is a widely used for medicinal purposes. In this study, the whole chloroplast genome was sequenced and analyzed using bioinformatics methods. The results showed that it was a circular molecule 157,163 bp in length with a typical quadripartite structure including a pair of inverted repeats (IRa and IRb) of 26,247 bp that were separated by large and small single copy regions (LSC and SSC) of 87,547 bp and 17,122 bp, respectively. A total of 129 predicted genes, including 84 protein-coding genes, 37 tRNA genes and eight rRNA genes were identified. Compared with other Apiaceae species, the *S. orthacantha* chloroplast genome had few differences in size, order and structure. The success of sequencing the *S. orthacantha* chloroplast genome provides a new method for the complete chloroplast genome assembly and characterization of *Sanicula* species, providing a methodological guide for the study of *Sanicula* plant evolution and phylogeny.

Key words: high-throughput sequencing; *Sanicula* L.; gene assembly; phylogenetic analysis

叶绿体普遍存在于陆地植物、藻类和部分原生生物当中, 是绿色植物进行光合作用的细胞器, 具有可自主遗传的基因组(邢少辰和Clarke, 2008)。裸子植物中叶绿体基因组一般是父系遗传(Soltis et al, 2000), 而大多数被子植物的叶绿体基因组为母系遗传, 其中大约20%左右可能是双亲遗传或父系遗传(McCauley et al, 1996; SmallCronn & Wendel,

2004)。近年来, 随着测序技术的发展和测序成本的降低, 已测序的叶绿体基因组数量迅速增加, 叶绿体基因组的研究也得到了迅速发展, 对叶绿体基因组的结构和变异有了更深入的了解。被子植物中叶绿体基因组相对保守, 绝大多数为双链环状结构, 包括1个小的单拷贝区(small single copy, SSC)、1个大的单拷贝区(large single copy, LSC)以及1对编码

收稿日期: 2018-12-18; 接受日期: 2019-01-09

基金项目: 国家自然科学基金(31500162)、国家标本平台教学标本子平台项目(2005DKA21403-JK)、华侨大学研究生科研创新能力培育计划资助项目(1611315007)和中国大学校园植物网的构建与示范II(20180947)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wqz@hqu.edu.cn

相同, 方向相反的序列IRa和IRb (inverted repeats sequence, IR) (Zhang et al, 2012; 王玲等, 2012)。相比核基因组, 叶绿体基因组具有结构相对保守、碱基变异速率适中、易于测序等多种优势, 已广泛应用于各植物类群的系统进化研究(Daniell et al, 2016)。

直刺变豆菜(*Sanicula orthacantha*, 异名黑鹅脚板)是一味著名的民族药, 收录于《四川省中草药标准(试行稿)》(四川省卫生局, 1979), 具有清热解毒、益肺止咳、祛风除湿、活血通络等功效。但《全国中草药汇编》、《中药大辞典》、《中国中药资源志要》等药学书籍(张惠源, 1994; 谢宗万, 2014)记载有同属数种植物混用的现象。随着高通量测序技术的发展, 叶绿体基因组序列表现出较强分辨率且适用于不同分类阶元的系统发育研究(Clegg et al, 1994; Downie & Jansen, 2015), 可为药用植物物种鉴定和混伪品鉴定提供更为准确的方法。但关于变豆菜属物种叶绿体基因组数据未见报道, 限制了叶绿体基因组在其物种鉴定和进化关系研究中的应用。

本研究以中国特有种直刺变豆菜为材料, 探索适用于变豆菜属植物完整叶绿体基因组组装及特征分析的方法, 为解决变豆菜同属植物系统进化和易混淆种类提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

直刺变豆菜叶片于2017年4月采集于湖北省神农架风景区(31°15' N, 109°56' E)。凭证标本保存于华侨大学园艺系标本室(00007622)。

1.2 全基因组DNA提取及测序

用植物基因组DNA试剂盒(上海生工)提取直刺变豆菜全基因组DNA, 并送样测序。样品经百迈克生物有限公司检测合格后, 采用Illumina HiSeq PE150双末端测序策略进行建库, 建库类型为350 bp DNA小片段文库, 测序深度为10倍。

1.3 叶绿体基因组组装及注释

使用FastQC v0.11.7软件(Andrews, 2013)评估测序原始的质量。在质量评估之后, 通过将原始读数与目前已经报道的伞形科植物叶绿体全基因组序列进行比对, 从中抽提直刺变豆菜叶绿体reads, 同时基于比对结果选出覆盖度最好的序列,

即为最优参考序列。使用SOAPdenovo2 (Luo et al, 2012)将所有相关reads组装成重叠群, 再根据reads的paired-end和overlap关系对组装结果进行优化。最后使用NOVO-Plasty (Dierckxsens et al, 2017)对组装结果进行补洞(Seed文件选用最优参考序列), 其平均覆盖率达94.77%。以最优参考序列为参考, 在软件Geneious Basic 11.04 (Kearse et al, 2012)中使用原核生物密码子对序列进行开放阅读框(open reading frame, ORF)预测并与参考序列进行比对注释, 按照预测的ORF中的终止密码子和起始密码子的位置手动调整部分注释有误的蛋白编码基因。叶绿体基因组4个边界注释是在Geneious Basic 11.04中使用MAFFT将序列与其反向互补序列比对确认(首先确定两个反向重复区)。此外, 使用Sequin软件完成直刺变豆菜叶绿体基因组的提交。利用OGDRAW在线工具(Lohse et al, 2013)绘制直刺变豆菜叶绿体基因组环状图谱。

1.4 叶绿体基因组数据分析

利用MISA软件(Thiel et al, 2003)鉴定直刺变豆菜叶绿体基因组中的简单重复序列(simple sequence repeats, SSR), 参数设置为1-10, 2-6, 3-5, 4-5, 5-5, 6-5, 即单核苷酸重复单元不少于10个, 二核苷酸重复序列不少于6个, 三核苷酸以上重复序列不少于5个。利用CodonW (Peden, 1999)计算同义密码子的相对使用频率(relative synonymous codons usage, RSCU): RSCU > 1表示该密码子有偏好, RSCU < 1表示该密码子使用率较低, RSCU = 1表示该密码子没有偏好性。

从GenBank下载前人已经发表的芹亚科和天胡荽亚科(Ge et al, 2017)共15种物种的叶绿体基因组, 与本研究中直刺变豆菜叶绿体基因组序列进行比对, 使用MAFFT (Kazutaka et al, 2002)比对, 比对结果导入MEGA 7.0 (Kumar et al, 2016)软件, 采用最大似然法(Maximum Likelihood, ML)构建系统发育树。自举值(bootstrap value)是基于1,000次抽样重复。

1.5 系统发育分析

伞形科分为芹亚科、变豆菜亚科、天胡荽亚科(单人骅和余孟兰, 1999)。本研究从GenBank下载前人已经发表的芹亚科和天胡荽亚科(Ge et al, 2017)共15种物种的叶绿体基因组, 与本研究中直刺变豆

菜叶绿体基因组序列进行比对。

2 结果

2.1 叶绿体基因组组装与结构解析

基于高通量测序技术得到全基因组，去掉低质量reads后，得到Clean data 10 G，全基因组的GC含量为36.58%，有效数据的Q20占97.56%，有效数据的Q30占93.17%。根据比对覆盖度发现棱子芹(*Pleurospermum camtschaticum*, NC_033343)为最优参

考序列，其覆盖度达94.77%，组装后的叶绿体经检验合格后，其叶绿体全基因组序列已在GenBank注册，序列号为MK293943。

直刺变豆菜叶绿体基因组是共价闭合的双链环状分子，包含LSC、SSC、IRa和IRb 4个区段(图1)。序列全长157,163 bp，其中LSC区段长87,547 bp，SSC区段长17,122 bp，2个IR区段均为26,247 bp，且GC含量为38.2% (图1)。

注释结果(表1)表明，直刺变豆菜叶绿体基因

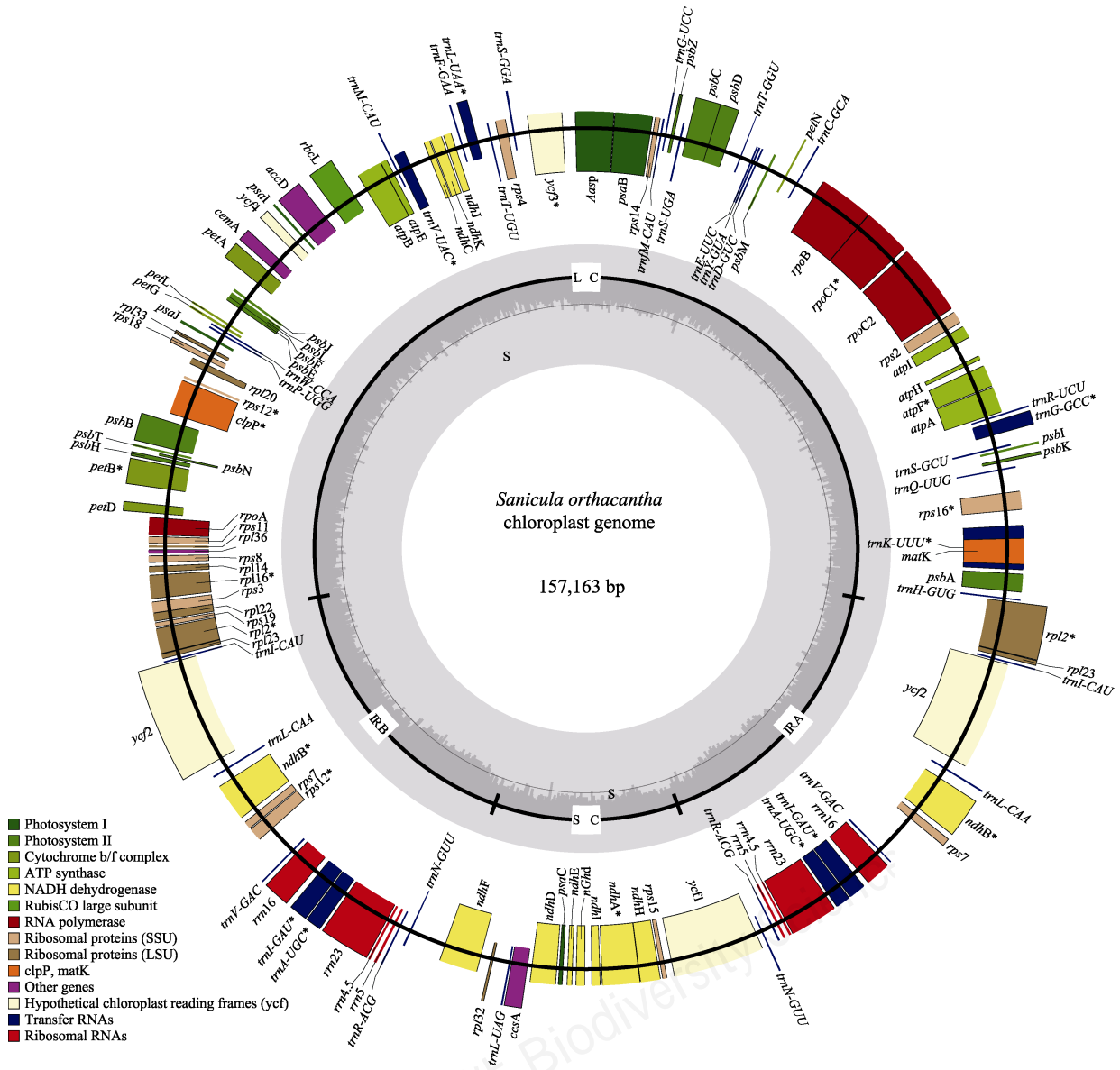


图1 直刺变豆菜叶绿体全基因组。外圈基因逆时针方向转录，内圈基因顺时针方向转录，不同的颜色表明基因不同的功能，小圈中深灰色表示GC含量，浅灰色表示AT含量。

Fig. 1 Sequence map of the *Sanicula orthacantha* chloroplast genome. Genes drawn outside of the circle are transcribed counter-clockwise, while genes shown on the inside of the circle are transcribed clockwise. Genes belonging to different functional groups are color-coded. The dark gray in the inner circle indicates GC content, while the light gray corresponds to AT content.

表1 直刺变豆菜叶绿体基因组所编码的基因

Table 1 List of genes found in *Sanicula orthacantha* chloroplast genome

基因分类 Category for genes	基因分组 Group of genes	基因名称 Name of genes
表达相关基因 Self replication	核糖体RNA基因 Ribosomal RNAs	<i>rrn4.5</i> (×2), <i>rrn5</i> (×2), <i>rrn16</i> (×2), <i>rrn 23</i> (×2)
	转运RNA基因 Transfer RNAs	<i>trnA-UGC</i> (×2), <i>trnC-GCA</i> , <i>trnD-GUG</i> , <i>trnE-UCC</i> , <i>trnF-GAA</i> , <i>trnM-CAU</i> , <i>trnG-GCC</i> , <i>trnG-UCC</i> , <i>trnH-GUG</i> , <i>trnI-CAU</i> (×2), <i>trnI-GAU</i> (×2), <i>trnK-UUU</i> , <i>trnL-CAA</i> (×2), <i>trnL-UAA</i> , <i>trnL-UAG</i> , <i>trnM-CAU</i> , <i>trnN-GUU</i> (×2), <i>trnP-UGG</i> , <i>trnQ-UUC</i> , <i>trnR-ACG</i> (×2), <i>trnR-UCU</i> , <i>trnS-GCU</i> , <i>trnS-GGA</i> , <i>trnS-UGA</i> , <i>trnT-GGU</i> , <i>trnT-UGU</i> , <i>trnV-GAC</i> (×2), <i>trnV-UAC</i> , <i>trnW-CCA</i> , <i>trnY-GUA</i>
	核糖体小亚基基因 Ribosomal small subunit (SSU)	<i>rps16</i> , <i>rps2</i> , <i>rps14</i> , <i>rps4</i> , <i>rps18</i> , <i>rps11</i> , <i>rps8</i> , <i>rps3</i> , <i>rps19</i> , <i>rps7</i> (×2), <i>rps12</i> , <i>rps15</i>
	核糖体大亚基基因 Ribosomal large subunit (LSU)	<i>rpl33</i> , <i>rpl20</i> , <i>rpl36</i> , <i>rpl14</i> , <i>rpl16</i> , <i>rpl22</i> , <i>rpl2</i> (×2), <i>rpl23</i> (×2), <i>rpl32</i>
	RNA聚合酶亚基基因 RNA polymerase	<i>rpoA</i> , <i>rpoB</i> , <i>rpoC1</i> , <i>rpoC2</i>
光合作用相关基因 Genes for photosynthesis	光合系统I基因 Photosystem I	<i>psaA</i> , <i>psaB</i> , <i>psaC</i> , <i>psaI</i> , <i>psaJ</i>
	光合系统II基因 Photosystem II	<i>psbA</i> , <i>psbB</i> , <i>psbK</i> , <i>psbI</i> , <i>psbM</i> , <i>psbD</i> , <i>psbC</i> , <i>psbE</i> , <i>psbJ</i> , <i>psbL</i> , <i>psbT</i> , <i>psbH</i> , <i>psbN</i> , <i>psbF</i> , <i>psbZ</i> , <i>psbJ</i>
	细胞色素复合体基因 Cytochrome b/f complex	<i>petA</i> , <i>petD</i> , <i>petG</i> , <i>petL</i> , <i>petN</i>
	ATP合酶基因 ATP synthase	<i>atpA</i> , <i>atpF</i> , <i>atpH</i> , <i>atpI</i> , <i>atpE</i> , <i>atpB</i>
	依赖ATP的蛋白酶单元p基因 ATP-dependent protease subunit p gene	<i>clpP</i>
	二磷酸核酮糖羧化酶大亚基基因 RubiscoCO large subunit	<i>rbcL</i>
	NADH脱氢酶基因 NADH dehydrogenase	<i>ndhI</i> , <i>ndhK</i> , <i>ndhC</i> , <i>ndhB</i> (×2), <i>ndhF</i> , <i>ndhD</i> , <i>ndhE</i> , <i>ndhG</i> , <i>ndhI</i> , <i>ndhA</i> , <i>ndhH</i>
其他基因 Other genes	成熟酶基因 Maturase	<i>matK</i>
	包裹膜蛋白基因 Envelop membrane protein	<i>cemA</i>
	乙酰辅酶A羧化酶亚基基因 Subunit of acetyl-CoA-carboxylase	<i>accD</i>
	c型细胞色素合成基因 c-type cytochrome synthesis ccsA gene	<i>ccsA</i>
	转录起始因子基因 Transcription initiation factor IF-1	<i>InfA</i>
未知功能基因 Genes of unknown function	保守开放阅读框 Conserved open reading frames	<i>ycf1</i> , <i>ycf2</i> (×2), <i>ycf3</i> , <i>ycf4</i>

组共有129个基因, 包括84个蛋白编码基因、37个tRNA基因和8个rRNA基因。其中, 16个基因含有2个拷贝, 包括5个蛋白编码的基因(*ndhB*、*rpl2*、*rps7*、*rpl23*、*ycf2*)、7个tRNA基因(*trnA-UGC*、*trnI-CAU*、*trnI-GAU*、*trnL-CAA*、*trnN-GUU*、*trnR-ACG*、*trnV-GAC*)和4个rRNA基因(*rrn4.5*、*rrn5*、*rrn16*、*rrn23*)。蛋白编码基因序列总长77,439 bp, 占叶绿体基因组序列的49.27%。在蛋白编码基因中, 11个基因含有内含子(intron), 其中7个基因(*atpF*、*ndhA*、*petB*、*rpl16*、*rpoC1*、*rps12*、*rps16*)含有1个内含子, 另外4个基因(*clpP*、*ndhB*、*rpl2*、*ycf3*)含有2个内含子。

2.2 叶绿体基因组SSRs开发

本研究共鉴定到直刺变豆菜叶绿体基因组中

39个SSR (附录1), 其中绝大部分SSR是单核苷酸重复(28个, 71.79%), 双核苷酸重复有10个(25.64%), 复杂重复有1个。除复杂重复SSR外, 其余SSRs均由A或T组成, 这表明SSRs的碱基组成偏向使用A/T碱基。

2.3 叶绿体基因组密码子偏好性

直刺变豆菜所有蛋白编码序列共含有51,877个密码子(附录2)。其中, 5,150个(9.93%)编码亮氨酸, 708个(1.36%)编码甲硫氨酸, 它们分别是直刺变豆菜叶绿体基因组中最多和最少的氨基酸, 并且3个终止密码子中, UAA在直刺变豆菜叶绿体中使用最为频繁(UGA 1.8%; UAG 1.5%; UAA 2.1%), 直刺变豆菜相对同义中密码子的使用(RSCU)见附录2。

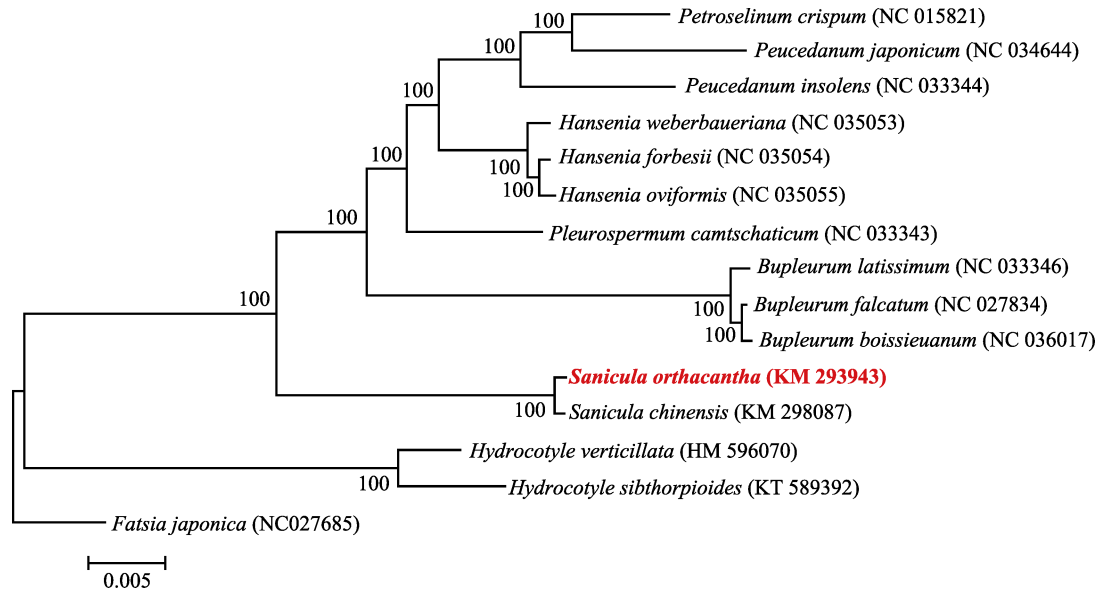


图2 基于叶绿体全基因组序列用最大似然法构建的15个物种的系统进化树

Fig. 2 Phylogenetic tree of 15 species based on chloroplast genome using Maximum Likelihood method

2.4 系统发育分析

系统发育树表明, 直刺变豆菜与变豆菜(*S. chinensis*)关系最近, 并与天胡荽亚科在聚同一分支(图2)。

3 讨论

本研究采用高通量测序技术对直刺变豆菜全基因组DNA进行重测序, 根据比对结果, 选用棱子芹叶绿体基因组为参考, 成功组装出完整的叶绿体基因组。相比于传统方法, 从总DNA中提取叶绿体基因组序列不需要单独提纯叶绿体DNA, 降低了实验难度, 缩短了实验周期, 同时也未采用一代测序进行补洞, 而是使用NOVO-Plasty软件进行补洞。本研究建立了适用于该属植物完整叶绿体基因组组装及其特征分析的方法, 为解决变豆菜同属植物(软雀花(*S. eleta*)和川滇变豆菜(*S. astantiifolia*)等)混用提供了更准确的途径。

前人研究证明, 大部分被子植物叶绿体基因组结构为高度保守的四分体结构(Jansen et al, 2005), 伞形科植物如人参(*Panax ginseng*) (Kim & Lee, 2005)、胡萝卜(Ruhlman et al, 2006)等。本研究中直刺变豆菜叶绿体基因组结构与上述伞形科植物叶绿体基因组研究结果一致。

由于叶绿体基因组结构简单、相对保守且属于母系遗传, 所以叶绿体简单重复序列是一种高效的分子标记, 叶绿体基因组分子标记(cpSSRs)广泛应

用于属间分类、生物地理学和群体遗传学的研究(Bayly et al, 2013; Zhao et al, 2015)。在直刺变豆菜中, 我们发现了2种cpSSRs类型, 包括单碱基重复、二碱基重复, 且这些SSRs中碱基重复单元均为A/T; 同时也研究了直刺变豆菜叶绿体基因组密码子偏好性, 这为变豆菜属植物叶绿体基因组研究提供了更为详细、完善的资料, 为该属属间鉴定以及群体和个体水平的遗传差异分析奠定基础。

本研究通过采用高通量测序的方法得到植物全基因组DNA数据, 并使用NOVO-Plasty进行补洞, 成功组装出直刺变豆菜叶绿体基因组。此方法简单、高效, 但是应用时要注意以下几点: (1)在该物种的科内外或属内外选择合适的参考基因组, 以便从全基因组序列中得到相关的叶绿体基因组序列; (2)所选的Seed文件为该物种*rbcL*或最优参考序列, 或者根据gap位置选择亲缘关系较近物种同一位置的序列。

参考文献

- Andrews S (2013) Babraham Bioinformatics FastQC: A Quality Control Tool for High Throughput Sequence Data. <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>.
- Bayly MJ, Rigault P, Spokevicius A, Ladiges PY, Ades PK, Anderson C, Bossinger G, Merchant A, Udovicic F, Woodrow IE (2013) Chloroplast genome analysis of Australian eucalypts—*Eucalyptus*, *Corymbia*, *Angophora*, *Allosyncarpia* and *Stockwellia* (Myrtaceae). *Molecular Phylogenetics*

- & Evolution, 69, 704–716.
- Clegg MT, Gaut BS, Learn G, Morton BR (1994) Rates and patterns of chloroplast DNA evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 91, 6795–6801.
- Daniell H, Lin CS, Ming Y, Chang WJ (2016) Chloroplast genomes: Diversity, evolution, and applications in genetic engineering. Genome Biology, 17, 134–163.
- Dierckxsens N, Mardulyn P, Smits G (2017) NOVO-Plasty: De novo assembly of organelle genomes from whole genome data. Nucleic Acids Research, 45, e18.
- Downie SR, Jansen RK (2015) A comparative analysis of whole plastid genomes from the Apiales: Expansion and contraction of the inverted repeat, mitochondrial to plastid transfer of DNA, and identification of highly divergent noncoding regions. Systematic Botany, 40, 336–351.
- Ge L, Shen LQ, Chen QY, Li XM, Zhang L (2017) The complete chloroplast genome sequence of *Hydrocotyle sibthorpioides* (Apiales: Araliaceae). Mitochondrial DNA Part B, 2, 29–30.
- Jansen RK, Raubeson LA, Boore JL, Depamphilis CW, Chumley TW, Haberle RC, Wyman SK, Alverson AJ, Peery R, Herman SJ (2005) Methods for obtaining and analyzing whole chloroplast genome sequences. Methods in Enzymology, 395, 348–384.
- Kazutaka K, Kazuharu M, Kei-Ichi K, Takashi M (2002) MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. Nucleic Acids Research, 30, 3059–3066.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stoneshavas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C (2012) Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. Bioinformatics, 28, 1647–1649.
- Kim KJ, Lee HL (2005) Complete chloroplast genome sequences from Korean ginseng (*Panax schinseng* Nees) and comparative analysis of sequence evolution among 17 vascular plants. DNA Research, 11, 247–261.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology & Evolution, 33, 1870–1874.
- Lohse M, Drechsel O, Kahlau S, Bock R (2013) OrganelleGenomeDRAW—A suite of tools for generating physical maps of plastid and mitochondrial genomes and visualizing expression data sets. Nucleic Acids Research, 41, W575.
- Luo R, Liu B, Xie Y, Li Z, Huang W, Yuan J, He G, Chen Y, Qi P, Liu Y (2012) SOAPdenovo2: An empirically improved memory-efficient short-read de novo assembler. Giga-Science, 1, 18.
- McCauley DE, Stevens JE, Peroni PA, Raveill JA (1996) The spatial distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphisms within a population of *Silene alba* (Caryophyllaceae). American Journal of Botany, 83, 727–731.
- Peden JF (1999) CodonW. PhD Dissertation, University of Nottingham, Nottinghamshire, UK.
- Ruhlman T, Lee SB, Jansen RK, Hostetler JB, Tallon LJ, Town CD, Daniell H (2006) Complete plastid genome sequence of *Daucus carota*: Implications for biotechnology and phylogeny of angiosperms. BMC Genomics, 7, 222–235.
- Shan RH, She ML (1979) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 14, pp. 12–67. Science Press, Beijing. (in Chinese) [单人骅, 余孟兰 (1979) 中国植物志, 第十四卷, 12–67页. 科学出版社, 北京.]
- Sichuan Provincial Health Department (1979) Sichuan Chinese Herbal Medicine Standard (Trial Draft). Sichuan Provincial Health Department, Chengdu. (in Chinese) [四川省卫生局 (1979) 四川省中草药标准(试行稿). 四川省卫生局, 成都.]
- Small RL, Cronn RC, Wendel JF (2004) Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. Australian Systematic Botany, 17, 145–170.
- Soltis PS, Soltis DE (2000) The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 97, 7051–7057.
- Thiel T, Michalek W, Varshney R, Graner A (2003) Exploiting EST databases for the development and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L.). Theoretical & Applied Genetics, 106, 411–422.
- Wang L, Dong WP, Zhou SL (2012) Structural mutations and reorganizations in chloroplast genomes of flowering plants. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. 32, 1282–1288. (in Chinese with English abstract) [王玲, 董文攀, 周世良 (2012) 被子植物叶绿体基因组的结构变异研究进展. 西北植物学报, 32, 1282–1288.]
- Xie ZW (1996) The Compilation of Chinese Herbal Medicine. People's Medical Publishing House, Beijing. (in Chinese) [谢宗万 (1996) 全国中草药汇编. 人民卫生出版社, 北京.]
- Xing SC, Clarke JL (2008) Process in chloroplast genome analysis. Progress in Biochemistry and Biophysics, 35, 21–28. (in Chinese with English abstract) [邢少辰, Clarke JL (2008) 叶绿体基因组研究进展. 生物化学与生物物理进展, 35, 21–28.]
- Zhang HY (1994) Annals of Chinese Traditional Medicine Resources. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张惠源 (1994) 中国中药资源志要. 科学出版社, 北京.]
- Zhang T, Fang Y, Wang X, Deng X, Zhang X, Hu S, Yu J (2012) The complete chloroplast and mitochondrial genome sequences of *Boea hygrometrica*: Insights into the evolution of plant organellar genomes. PLoS ONE, 7, e30531.
- Zhao YB, Yin JL, Guo HY, Zhang YY, Xiao W, Sun C, Wu JY, Qu XB, Yu J, Wang XM, Xiao JF (2015) The complete chloroplast genome provides insight into the evolution and polymorphism of *Panax ginseng*. Frontiers in Plant Science, 5, 696–709.

(责任编辑: 郭亚龙 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 直刺变豆菜叶绿体基因组中的SSR

Appendix 1 SSR in the chloroplast genome of *Sanicula orthacantha*

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018332-1.pdf>

附录2 直刺变豆菜叶绿体基因组密码子使用及反密码子的鉴定

Appendix 2 Codon usage and codon-anticodon recognition pattern for tRNA in *Sanicula orthacantha*

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018332-2.pdf>

陈志祥, 姚雪莹, Stephen R. Downie, 王奇志. 直刺变豆菜叶绿体全基因组及其特征分析, 生物多样性, 2019, 27(4): 366–372.

附录1 直刺变豆菜叶绿体基因组中的SSR

Appendix 1 SSR in the chloroplast genome of *Sanicula orthacantha*

编号 No.	类型 type	简单重复序列 SSR	大小 size	起始 start	终止 end	编号 No.	类型 type	简单重复序列 SSR	大小 size	起始 start	终止 end
1	p2	(TA)8	16	146	161	21	p1	(T)10	10	67079	67088
2	p1	(A)10	10	3918	3927	22	p2	(TA)7	14	68364	68377
3	p2	(AT)6	12	10598	10609	23	p1	(T)11	11	72233	72243
4	p1	(T)10	10	13205	13214	24	p1	(A)10	10	72394	72403
5	p1	(A)11	11	13832	13842	25	p1	(A)11	11	73034	73044
6	p1	(T)13	13	16497	16509	26	p1	(T)10	10	80002	80011
7	p1	(A)11	11	17338	17348	27	p1	(T)12	12	81934	81945
8	p1	(T)11	11	19571	19581	28	p2	(AT)9	18	85809	85826
9	p1	(A)10	10	23660	23669	29	p1	(T)14	14	86134	86147
10	p1	(T)12	12	27306	27317	30	p1	(T)15	15	100230	100244
11	p2	(TA)8	16	28606	28621	31	p1	(T)10	10	104118	104127
12	p2	(AT)8	16	30690	30705	32	p1	(T)12	12	115566	115577
13	p1	(A)11	11	32439	32449	33	p2	(TA)6	12	120806	120817
14	c	(T)10aaattctaacag (AT)6	34	33642	33675	34	p2	(AT)8	16	121041	121056
15	p2	(TA)7	14	48107	48120	35	p1	(T)15	15	127797	127811
16	p1	(T)10	10	52915	52924	36	p1	(T)11	11	128081	128091
17	p1	(T)10	10	55963	55972	37	p1	(A)10	10	137617	137626
18	p1	(T)10	10	60795	60804	38	p1	(A)15	15	141500	141514
19	p2	(TA)6	12	63466	63477	39	p1	(A)14	14	155597	155610
20	p1	(A)10	10	65030	65039						

p1、p2分别代表该SSR的类型为mononucleotide、dinucleotide; c代表该SSR类型是complex.

附录2 直刺变豆菜叶绿体基因组密码子使用及反密码子的鉴定

Appendix 2 Codon usage and codon-anticodon recognition pattern for tRNA in the *Sanicula orthacantha*

氨基酸 Amino acid	密码子 Codon	大小 Number	密码子 使用相 对概率 RSCU	氨基酸 Amino acid	密码子 Codon	大小 Number	密码子 使用相 对概率 RSCU	氨基酸 Amino acid	密码子 Codon	大小 Number	密码子 使用相 对概率 RSCU	氨基酸 Amino acid	密码子 Codon	大小 Number	密码子 使用相 对概率 RSCU	
Phe	UUU	2162	1.19	Ser	UCU	1168	1.47	Tyr	UAU	1408	1.35	Cys	UGU	675	1.23	
	UUC	1458	0.81		UCC	914	1.15		UAC	674	0.65		UGC	422	0.77	
Leu	UUA	1045	1.22	Pro	UCA	894	1.12	TER	UAA	1086	1.16	TER	UGA	934	1.00	
	UUG	1104	1.29		UCG	618	0.78		UAG	778	0.83		Trp	UGG	708	1.00
Ile	CUU	1100	1.28	Thr	CCU	698	1.09	His	CAU	908	1.41	Arg	CGU	416	0.74	
	CUC	655	0.76		CCC	641	1.00		CAC	381	0.59		CGC	255	0.45	
	CUA	734	0.86		CCA	777	1.21		Gln	CAA	1025		1.39	CGA	569	1.01
	CUG	512	0.60		CCG	451	0.70		CAG	455	0.61		CGG	384	0.68	
Met	AUU	1737	1.22	Ala	ACU	707	1.19	Asn	AAU	1706	1.36	Ser	AGU	669	0.84	
	AUC	1123	0.79		ACC	581	0.98		AAC	794	0.64		AGC	520	0.65	
	AUA	1424	1.00		ACA	701	1.18		Lys	AAA	2088		1.33	Arg	AGA	1098
Val	AUG	818	1.00	Gly	ACG	383	0.65	Asp	AAG	1044	0.67	Gly	AGG	655	1.18	
	GUU	797	1.38		GCU	541	1.29		GAU	1102	1.43		GGU	585	1.01	
	GUC	419	0.73		GCC	390	0.93		GAC	438	0.57		GGC	367	0.64	
	GUA	683	1.18		GCA	467	1.12		Glu	GAA	1375		1.38	GGA	798	1.38
	GUG	409	0.71	GCG	276	0.66	GAG	616	0.62	GGG	557	0.98				

RSCU: 密码子使用相对概率 Relative synonymous codons usage



•研究报告•

木棉黄花个体的适应意义

向文倩 任明迅*

(海南大学生态与环境学院环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228)

摘要: 木棉(*Bombax ceiba*)花大、红色, 多为鸟媒传粉, 但也存在频率极低的黄花个体, 有蜜蜂访花。本文对比研究了海南岛木棉红花、黄花的花部特征及传粉过程, 以解释黄花个体的适应意义。木棉两种花色表型的花蜜组分(葡萄糖和果糖)及挥发性物质(烷烃类、酯类、酚类等)没有显著差异, 但黄花花瓣的反射波长范围均在鸟类与蜜蜂视觉范围内, 可同时吸引鸟和蜜蜂。木棉黄花的雌雄异熟程度较小(花粉活性时期与柱头可受期重叠较大), 可在传粉媒介访花次数有限的情况下同时输出或接受花粉。另一方面, 黄花有着更大程度的柱头探出式雌雄异位, 降低了较小程度雌雄异熟可能导致的自交与雌雄功能干扰。木棉存在明显的花粉限制, 且黄花的坐果率(1.08 ± 0.56)%显著低于红花(3.27 ± 0.93)%。我们推测, 黄花个体可能通过增加木棉访花者类群多样性、降低雌雄异熟程度而提高了木棉的繁殖成功率, 也通过吸引蜜蜂而降低了蜜蜂对红花鸟媒传粉的干扰。

关键词: 鸟媒传粉; 性别干扰; 异交授粉; 雌雄异熟; 雌雄异位

Adaptive significance of yellow flowered *Bombax ceiba* (Malvaceae)

Wenqian Xiang, Mingxun Ren*

Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228

Abstract: *Bombax ceiba* is a tall tree species with predominantly red flowers and is normally pollinated by birds. In some populations, a yellow flowered variety occurs. Honeybees frequently visit these uncommon yellow flowers but how this adaptation affects the life history of this variant remains unexplored. In the present study, floral syndrome and pollination mechanism of yellow flowers were compared with red flowers of *B. ceiba* populations on Hainan Island, southern China. The results showed that main nectar components of two floral phenotypes are both glucose and fructose dominated, and the volatile chemicals are mainly alkanes, esters, phenols and acids with no significant difference between the two phenotypes. The relative spectral reflectance showed that both birds and honeybees could detect the yellow flowers, suggesting visitation by honeybees can compensate for times when bird visitation is low. Compared with red flowers, yellow flower had a lower degree of dichogamy, which might increase selfing possibilities and provide reproduction assurance when red flowers receive low bird visitation. Interestingly, yellow flowers had a relatively higher degree of herkogamy, i.e. stigmas are much higher than anthers when compared to the red flowers. Greater herkogamy in yellow flowers may reflect an adaptation to decreased dichogamy, avoiding autonomous selfing and interference between female and male organs. Fruit set of the yellow phenotype (1.08 ± 0.56)% was lower than that of red phenotype (3.27 ± 0.93)%, suggesting pollen-limitation in *B. ceiba*. We propose that yellow flowers, with greater herkogamy but lower dichogamy, promote pollination via attracting diverse pollinators and protect red flowers from disturbance of honeybees.

Key words: bird-pollination; sexual interference; reproductive assurance; dichogamy; herkogamy

花冠颜色是动物传粉者进行花朵定位最重要的视觉信号之一(Chittka & Waser, 1997)。不同的传粉者往往对不同花色有着不同的敏感度, 从而表现

出对某种花色的访问倾向性, 如鸟类与蝶类多访问红花、蜂类偏好黄花和蓝紫花(Chang & Rausher, 1999; Fenster et al, 2004; 张大勇, 2004)。

收稿日期: 2019-01-07; 接受日期: 2019-05-04

基金项目: 海南省创新团队项目(2018CXTD334)和国家自然科学基金(31670230)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: renmx@hainanu.edu.cn

同一种植物的不同个体也会表现出花色多态性(Stanton et al, 1986; Schoonhoven et al, 2007; Majetic et al, 2009; Koski & Ashman, 2016), 可能具有不一样的适应意义(Vaidya et al, 2018)。在红木(*Bixa orellana*)中, 红花与紫花的花药多、雌雄异位程度大, 较白色或钴紫色个体的异交率和结实率更高(Joseph & Siril, 2013)。圆叶牵牛(*Ipomoea purpurea*)可能通过近交衰退的压力来维持其花色多态性(Chang & Rausher, 1999); 萝卜(*Raphanus sativus*)通过两种花色分别提高雌雄功能(Stanton et al, 1986), 也减少了植食动物的采食(Irwin, 2003)。

同种植物的不同花色在种群内的分布频率有时极不均衡。如根爪兰(*Dactylorhiza sambucina*)除了常见的黄花和紫花个体, 还有分布频率极低(约占种群大小的10%–20%)的粉花个体(Gigord, 2001)。这些极低频率的粉花个体可能通过增加花色多态性, 提高和延长了无报酬的根爪兰对传粉者的吸引力(Gigord, 2001)。十字花科自花授粉的*Boechera stricta*白花个体易受植食动物取食(Vaidya et al, 2018)。在水分充足的环境中, 白花个体占绝对优势, 紫花个体稀少甚至消失; 但在干旱、酸性土壤等恶劣环境下, 紫花个体分布频率可以达到80%。这种花色比例的反转, 主要是因为紫花个体体内化学物质能提高植物耐受性和避开植食动物取食(Vaidya et al, 2018)。这些研究表明, 频率低的花色个体可能具有该物种常见花色所没有的适应意义, 增强了物种在复杂多变环境中的适应能力。

木棉(*Bombax ceiba*)是锦葵科木棉亚科(APG II, 2003)多年生落叶大乔木, 主要分布在热带与亚热带亚洲的干热河谷、路旁和开阔地域(Barwick, 2004; Zhou et al, 2015)。花期3–4月, 雄蕊群分内、外两轮, 外轮雄蕊花丝基部合生; 内轮又分为内轮长雄蕊(花丝大部分合生)、内轮短雄蕊(花丝基部合生)(Davis & Mariamma, 1965; 任明迅, 个人观察)。木棉的花通常为深红色(工业国际标准色卡RAL3020)、桔红(RAL2002)、橙色(RAL2008), 鸟媒传粉(Aluri et al, 2005), 但在中国云南、广西及海南岛的部分种群中出现了较低频率的黄花(RAL1016)表型^①, 有大量蜜蜂访花, 能自然结实(向文倩, 个

人观察)。根据前期实验的花瓣反射波谱分析, 木棉的深红色、桔红、橙色花瓣反射波谱基本一致(向文倩和任明迅, 未发表数据)。因此, 本文将木棉的深红色、桔红、橙色花均视为“红花”, 与黄花形成分布频率和反射光谱截然不同的两类表型。本文通过对比分析海南岛木棉两种花色表型的花部综合征、自然传粉过程及繁育系统等, 探讨黄花与红花表型可能的相互作用及其对木棉繁殖的影响, 以解释黄花的适应意义及其低频率发生的机制。

1 研究地点

研究地位于海南岛西部昌江县霸王岭国家级自然保护区外围的霸王镇宝山村(18°53′–19°30′ N, 108°38′–109°17′ E)。这里是海南岛木棉最为集中分布的区域, 木棉连绵分布于山沟旁、路边及田坎附近。本研究区域木棉成年植株约1,000株, 黄花个体5株, 不到种群大小的1%。花期2–3月。

2 研究方法

2.1 花部综合征与开花进程

在2017年和2018年3月上旬的木棉盛花期, 选择红花木棉5株、黄花木棉5株, 分别取刚开放的红花和黄花各35朵, 用精确度为1 mm的直尺测量内轮长雄蕊、内轮短雄蕊和外轮雄蕊的花药大小、花丝长度和雌雄异位(柱头与最靠近的雄蕊花药的空间距离)等。

标记刚打开的红花、黄花各20朵, 每隔6 h分别取外轮雄蕊、内轮长雄蕊、内轮短雄蕊的少许花粉于载玻片上, 滴1 μ L浓度1%的噻唑蓝(MTT)溶液, 室温下静置10 min后用光学显微镜观察, 花粉被染成蓝紫色表示花粉有活力(Rodrigue-Riano & Dafni, 2000)。每隔6 h取木棉红花、黄花表型的柱头, 用联苯胺-过氧化氢反应液染色10 min (Dafni & Maués, 1998)。蓝色且产生大量气泡的柱头为可受柱头(有活性), 无气泡或气泡很少的柱头没有活性(Dafni & Maués, 1998)。

取刚开放的红花、黄花各10朵, 用便携式光谱仪(赛曼S3000-UV-NIR)和光纤反射探针(Fiber Y 400 μ m)测量两种表型的花瓣反射率。光源采用脉冲氙灯(Xe-02), 参考光使用标准反射白板(WB-02), 木棉嫩叶作为背景光参照物。测量时将探针倾斜45°

^① 韦俏俏 (2017) 崇左市木棉资源调查与开发利用价值的评估. 硕士学位论文, 广西大学, 南宁.

并置于距离花瓣表面5 mm处,用SpectraProV3.3(杭州塞曼科技有限公司)整理反射率数据。

取刚开放的红花、黄花各5朵,测量开花第一天的花蜜体积;用移液器吸取两种表型花蜜各25 μL 带回实验室,加入等量超纯水溶解,干燥后加入1 mL丙酮(色谱纯)溶解,用0.45 μm 过滤膜过滤后用气相色谱-质谱(GC-MS)分析测量挥发性物质及其含量(李庆良等, 2012);剩余花蜜用高效液相色谱(HPLC)分析测量其糖组分及含量(Grunfeld et al, 1989)。

2.2 繁育系统

2.2.1 异交指数

通过花直径、雌雄蕊空间位置与成熟顺序等,分别对木棉红花和黄花表型进行异交指数的评判。花直径 < 1 mm记为0, 1–2 mm记为1, 2–6 mm记为2, > 6 mm记为3;雌雄蕊同时成熟或雌蕊先熟记为0,雄蕊先熟记为1;柱头和花药等高记为0,雌雄异位记为1;三者之和为异交指数。异交指数越大,植物的异交程度越大,越需要传粉者(Dafni, 1992)。

2.2.2 花粉/胚珠比

取木棉红花、黄花即将开放而花药尚未开裂的成熟花蕾各30朵,迅速带回实验室。在体式显微镜下统计花粉粒数量、胚珠数量(Dafni, 1992),花粉数量与胚珠数量之比即为花粉/胚珠比(P/O比)。较高的P/O值代表植物以异交为主,较低的P/O值代表以自交为主(Crudén, 1977)。

2.3 传粉观察与坐果率统计

根据龚燕兵和黄双全(2007)的方法,选择木棉红花植株、黄花植株各5个个体,在晴朗天气的7:00–8:00、11:00–12:00和17:00–18:00,连续7天观察访花者类型与访花行为。

记录监测植株的单株总开花数(开花早期、盛花期、末期的花朵数量之和)。待4月中旬完全坐果后,统计果实数。每个植株果实数占总开花数的百分率,即为该植株的坐果率。

2.4 数据分析

采用SPSS 25.0统计软件的t-检验,对木棉两种花色个体(因子)三种雄蕊长度、花蜜产量、花蜜糖组分、坐果率等(因变量)进行显著性分析;用One-Way ANOVA分析花内三种雄蕊(因子)的花药数量、花药大小、花粉粒数量等(因变量)有无显著差异进行检测。

3 结果

3.1 花部综合征

3.1.1 花部特征

木棉花簇生枝顶,花辐射对称、碗状、肉质。柱头5分叉,开花之初柱头合拢直立,后逐渐向外伸展。雄蕊群基部合生,形成围绕子房和花柱基部的雄蕊管。雄蕊群分成内、外两轮,外轮雄蕊分散,花丝基部合生成5束,每束10–15枚雄蕊;内轮雄蕊群围绕花柱簇生在一起,10枚,花丝两大部分合生,仅花药叉开;内轮短雄蕊位于内轮长雄蕊外侧,与内轮长雄蕊间隔排列,多为10枚,花丝常两两基部合生。

花部特征统计量用SPSS软件中P-P图、Q-Q图检测,各点近似围绕着直线,均满足正态分布。t-检验中, $F > 0.05$, One-Way ANOVA方差齐性显著性大于0.05,均满足方差齐性。木棉内轮长雄蕊花药长度约是内轮短雄蕊、外轮雄蕊花药长度的2倍;外轮雄蕊花药数量约是内轮长雄蕊、内轮短雄蕊的6倍;外轮雄蕊花粉粒数约是内轮长雄蕊花粉粒数的2倍、内轮短雄蕊的4倍(图1) ($P < 0.01$)。

3.1.2 雌雄异熟和雌雄异位

木棉花常在凌晨开放,花后约6 h花瓣完全展开,露出雌雄蕊。雄性先熟,花刚打开即具有较高的花粉活性(图2)。花药纵裂,雄性阶段可持续约30 h。木棉雌蕊5枚分叉,逐渐伸展,柱头可受期可持续4–5 d。花凋谢时,花萼、花冠和雄蕊一起脱落。

木棉红花、黄花的雌蕊都高于雄蕊,属柱头探出式雌雄异位(approach herkogamy) (Webb & Lloyd, 1986; 张大勇, 2004)。但黄花雌雄异位程度(1.61 ± 0.15 cm)显著大于红花(1.34 ± 0.18 cm) ($P < 0.05$) (图1)。

木棉红花雌雄异熟程度高,柱头在花后约18 h才开始有可受性(图2),此时花粉活性已开始逐渐降低。开花后30 h左右,花粉活性已经很低,而柱头活性显著增强。花后54 h时,花药已无残留花粉粒,此时柱头活性最高,并可持续约24 h。木棉的黄花在雌雄异熟程度方面与红花表现出较大的不同(图2):花开放6–12 h后柱头就已伸展,并具活性,在30 h内柱头活性达到最高。因此,黄花的雌性功能与雄性功能的重叠程度较大(图2)、雌雄异熟程度较弱。

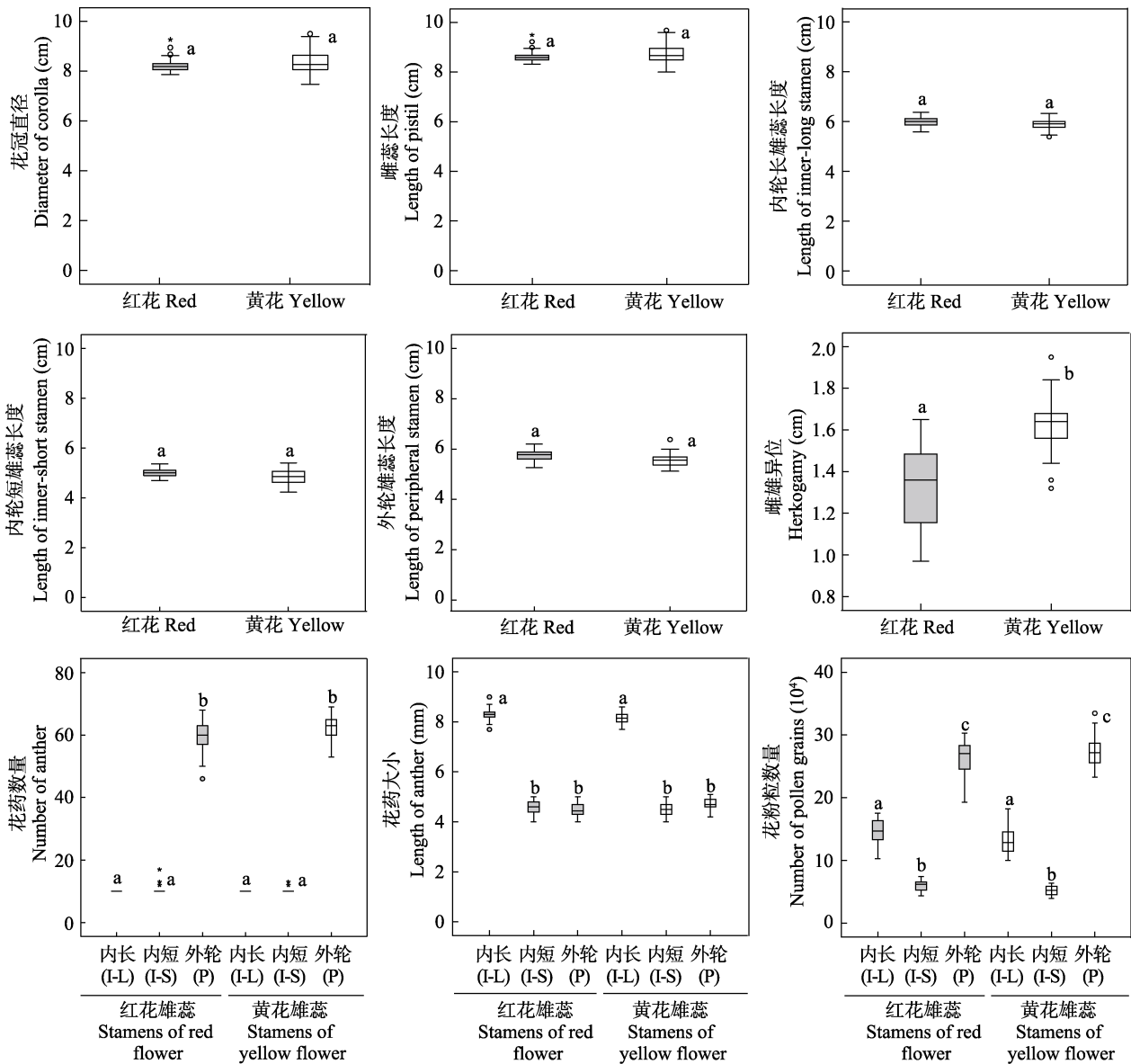


图1 木棉红花、黄花个体的花部综合征(I-L、I-S、P分别代表内轮长雄蕊、内轮短雄蕊、外轮雄蕊)

Fig. 1 Floral syndromes of red and yellow flowers of *Bombax ceiba* (I-L, I-S, P represent inner long stamen, inner short stamen and peripheral stamen, respectively)

3.1.3 花瓣反射波谱

花瓣反射率结果显示, 木棉红花反射波长范围集中在580–700 nm, 黄花反射率则在330 nm、550 nm处分别有个波峰, 表明红花主要吸引鸟类, 而黄花可同时被鸟和膜翅目昆虫感知(图3)。

3.1.4 花蜜

木棉分泌物为无色透明的花蜜。单花花蜜产量丰富, 红花约 7.46 ± 1.05 mL, 黄花约 7.78 ± 0.84 mL。花蜜中含有葡萄糖和果糖, 葡萄糖的含量约是果糖的2倍(表1), 不含蔗糖; 花蜜挥发物质以烷烃类为

主, 红花占(67.42 ± 13.92)%, 黄花约占(54.75 ± 7.78)% ($P = 0.85$)。

木棉红花、黄花个体的花蜜产量($P = 0.65$)、果糖含量($P = 0.91$)、葡萄糖含量($P = 0.27$), 花蜜挥发性物质烷烃类、脂类($P = 0.70$)、酚类($P = 0.21$)、酸类($P = 0.78$)均无显著差异。

3.2 繁育系统

3.2.1 异交指数

木棉红花和黄花表型的花直径均可达9 cm, 存在明显的雌雄异位和雄蕊先熟的雌雄异熟, 红花与

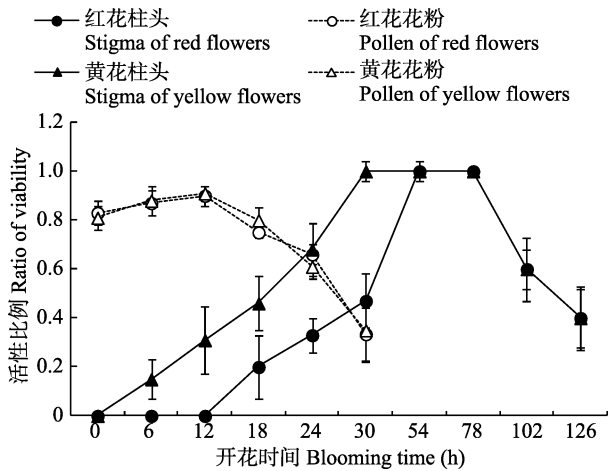


图2 木棉红花和黄花个体的花粉与柱头活力变化
Fig. 2 Pollen viability and stigma receptivity of red and yellow flowers of *Bombax ceiba*

黄花表型的异交指数均为5。根据Dafni (1992)的标准, 木棉繁育系统为异交, 传粉过程依赖传粉者。

3.2.2 性别分配

木棉单花花粉粒数量($P = 0.15$)与胚珠数量($P = 0.49$)在木棉两种花色个体间无显著差异。红花表型单花花粉数量为 $4,704,000 \pm 629,000$ 个, 黄花表型为 $4,620,000 \pm 907,000$ 个; 红花表型花粉胚珠比(P/O)为 $7,351.03 \pm 534.13$, 黄花表型为 $7,425.68 \pm$

356.72。根据Cruden (1977)的评价标准, 木棉繁育系统为异花授粉。

3.2.3 访花动物与坐果率

实验期间共进行了7天21 h的传粉观察。木棉访花动物有鸟类、蜜蜂、蝇类、松鼠等。访花动物多取食花蜜, 也取食花粉或花瓣等。其中, 鸟类和蜜蜂的访问频率最高。

鸟类同时访问红花和黄花, 早晨和傍晚访问频率较高。盛花期时, 每小时约有35只鸟类访问黄花、79只访问红花木棉; 大多数鸟类成群(约15只)访问, 在同一朵花上停留5–40 s, 通常连续访问2–4朵花。

蜜蜂优先访问黄花, 每小时约360次; 也访问红花约100.4次/h (表2)。全天均有访问, 早晨访问频率最高。蜜蜂常成群结队掠夺花粉, 有时吸取花蜜。通常一朵刚开始散粉的黄花能同时被2–8只蜜蜂访问。

木棉在自然环境下坐果率低(表2)。黄花坐果率约 $(1.08 \pm 0.56)\%$, 显著低于红花 $(3.27 \pm 0.93)\%$ ($P < 0.013$)。

4 讨论

4.1 雄蕊合生与分化

传粉观察发现, 鸟类或松鼠取食花蜜与花粉时,

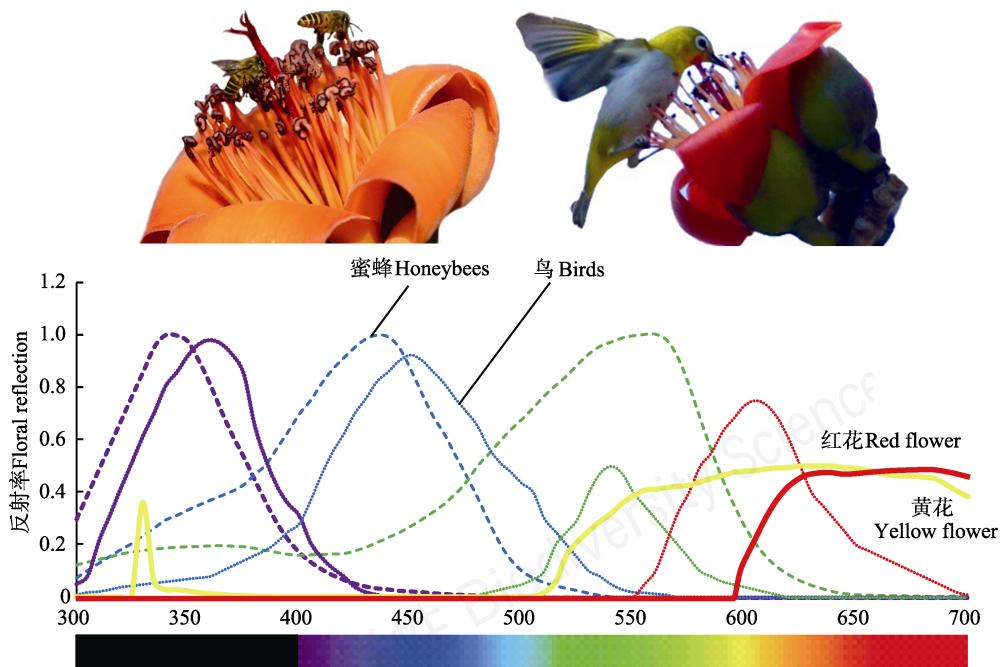


图3 木棉红花和黄花花瓣的反射光谱。短虚线为蜜蜂视觉系统, 圆点虚线为鸟类视觉系统。
Fig. 3 Relative spectral reflectance of red and yellow flowers of *Bombax ceiba*. The short dashed lines are spectral sensitivities of bees, the dotted line are spectral sensitivities of birds.

表1 木棉红花与黄花的花蜜产量、主要成分与挥发性物质含量(%)。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。
Table 1 Nectar volume, nectar components and volatile substances (%) of red and yellow flowers of *Bombax ceiba*. Data are mean \pm standard. Different small letters mean significant difference at 0.05 level among treatments.

	红花 Red flower	黄花 Yellow flower
花蜜产量 Nectar volume (mL)	7.46 \pm 1.05 ^a	7.78 \pm 0.84 ^a
果糖 Fructose (mg/mL)	13.30 \pm 1.89 ^a	13.09 \pm 2.79 ^a
葡萄糖 Glucose (mg/mL)	26.71 \pm 0.86 ^a	28.25 \pm 2.04 ^a
烷烃类 Hydrocarbon (%)	67.42 \pm 13.92 ^a	54.75 \pm 7.78 ^a
脂类 Lipids (%)	6.59 \pm 0.54 ^a	7.08 \pm 0.98 ^a
2,4-二叔丁基苯酚 2,4-Di-tert-butylphenol (%)	5.88 \pm 1.53 ^a	6.42 \pm 0.93 ^a
5-羟基-2,4-二叔丁基苯基酯戊酸 5-hydroxy-pentanoic acid (%)	0.79 \pm 0.09 ^a	0.55 \pm 0.11 ^a

表2 木棉红花与黄花的访问率与坐果率(%)。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Table 2 Pollinator visitation and fruit set (%) of red and yellow flowers of *Bombax ceiba*. Data are mean \pm standard. Different small letters mean significant difference at 0.05 level among treatments.

	红花植株 Red-flower individual (n = 5)	黄花植株 Yellow-flower individual (n = 5)
花朵数量 No. of flowers per tree	10,050 \pm 4,452.25 ^a	9,780 \pm 2,031.50 ^a
每小时鸟类访花次数 Bird visits per hour	79 \pm 14.27 ^a	34.80 \pm 19.61 ^b
每小时蜜蜂访花次数 Honeybee visits per hour	100.40 \pm 63.79 ^a	360 \pm 114.67 ^b
果实数量 No. of fruits per tree	362 \pm 102.32 ^a	186.20 \pm 66.52 ^b
坐果率 Fruit set (%)	3.27 \pm 0.93 ^a	1.08 \pm 0.56 ^b

常站在肉质花瓣、外轮或内轮雄蕊群上,将整个头或半个身子深入花内(图3)。这一过程中,鸟类的重量主要压在花瓣及雄蕊群合生形成的雄蕊管上。木棉雄蕊花丝粗大,且合生形成粗壮的雄蕊管上,能承受鸟类的重量并对子房起一定的保护作用(任明迅, 2008)。

木棉的外轮雄蕊群远离花柱和内轮雄蕊群,降低了雌雄功能干扰(张大勇, 2004; 任明迅, 2009)。另一方面,木棉内轮长雄蕊花丝两两大部分合生,与内轮花丝基部合生的短雄蕊间隔排列,紧紧围绕花柱,使得内轮雄蕊花药处于相对稳定的空间位置,花粉接触传粉者身体的位置也相对固定,提高了传粉精确性(任明迅, 2008)。

4.2 雌雄异位与雌雄异熟

木棉花为柱头探出式雌雄异位,黄花的雌雄异位程度比红花更大(图1, 图2)。黄花的访花者主要是蜜蜂,访花行为随意,更大的雌雄异位程度有利于降低雌雄功能干扰(Webb & Lloyd, 1986) (图1)。

木棉雄性先熟,但黄花表型的柱头可受性很早就达到了较高水平,导致黄花雌雄异熟程度小于红花(图2)。延长的柱头可受性可以提高接收异交花粉的可能性,这对于极少受到鸟类访问的黄花来说具有一定的适应意义。另一方面,在种群内占据数量优势、以鸟类访问为主的红花,雌雄异熟程度更大,降低了雌雄功能干扰(Lloyd & Webb, 1986; 张大勇, 2004)。

因此,木棉红花主要通过雌雄异熟在时间上错开花药输出花粉(雄性功能)和柱头接受外来花粉(雌性功能)的时间,从而避免雌雄功能干扰与自花授粉;木棉黄花则主要依赖雌雄异位在空间上错开花粉输出与接受花粉,避免了雌雄功能干扰,并通过延长雌性阶段(降低雌雄异熟程度)实现一定水平的异交。

4.3 黄花个体的适应意义

木棉的访花者主要为鸟类和蜜蜂(图3)。蜜蜂的视觉范围在300–600 nm,鸟类感知的波长为300–700 nm (Raine & Chittka, 2007)。因此,红花和黄花的反射波长均在鸟类视觉范围内;但蜜蜂对黄色特别敏感,基本只访问黄花(图3)。

木棉花蜜含糖量较少(表1)。鸟类为了获取更多的能量,常需要访问多朵花和多个个体,有利于异交授粉。但在自然条件下,木棉红花坐果率仅有(3.27 \pm 0.93)%,存在较大程度的花粉限制。这近似于印度的木棉红花坐果率(Aluri et al, 2005)。这种花粉限制现象很可能是由于鸟类访花频率较低、木棉自交不亲和等因素造成的(Chittka & Waser, 1997; Aluri et al, 2005)。黄花很少受到鸟类访问,访问黄花的蜜蜂主要是掠夺花粉的盗粉者(Aluri et al, 2005),很少实现成功的异交传粉,因此黄花的坐果率更低(1.08 \pm 0.56)%。这可能是黄花在种群内发生频率极低的原因。

但是,黄花个体可能对木棉的繁殖也有着一定的积极作用。首先,黄花个体也有一定的坐果率,表明蜜蜂能偶尔实现成功的传粉或鸟类也偶尔访问黄花,在整体上提高了木棉的繁殖成功机会。其次,黄花个体在花开之后柱头很快变为可受,柱头

可受性时间较长(图2), 增加了接受花粉的成功率。此外, 蜜蜂经过长时间的适应, 也能访问红花(Chittka & Waser, 1997)。因此, 在鸟类访花稀缺的情况下, 黄花吸引来的蜜蜂可能促进红花传粉, 甚至是红花与黄花之间的传粉, 起到传粉保障作用。

Bergamo等(2016)认为, 由于鸟类可以同时感知红花和黄花, 红花并不能直接提高鸟媒吸引力, 更主要的作用是回避了传粉效率较低的蜜蜂的访问。但蜜蜂经过长时间的适应, 也会访问红花(Chittka & Waser, 1997)。因此, 能够大量吸引蜜蜂的黄花可能存在另一个适应意义: 黄花的存在减少了蜜蜂对红花的访问, 避免蜜蜂骚扰鸟类访问红花。

参考文献

- Aluri JSR, Srungavarapu PR, Kone R (2005) Pollination by bats and birds in the obligate outcrosser *Bombax ceiba* L. (Bombacaceae), a tropical dry season flowering tree species in the Eastern Ghats forests of India. *Ornithological Science*, 4, 81–87.
- APG II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399–436.
- Barwick M (2004) *Tropical and Subtropical Trees*. Timber Press, Portland.
- Bergamo PJ, Rech AR, Brito VLG, Sazima M (2016) Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the ‘bee avoidance’ hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers. *Functional Ecology*, 30, 710–720.
- Chang SM, Rausher MD (1999) The role of inbreeding depression in maintaining the mixed mating system of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution*, 53, 1366–1376.
- Chittka L, Waser N (1997) Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45, 169–183.
- Cruden RW (1977) Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 35, 964–974.
- Dafni A (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Dafni A, Maués MM (1998) A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. *Sexual Plant Reproduction*, 11, 177–180.
- Davis TA, Mariamma KO (1965) Three kinds of stamens in *Bombax ceiba* L. (Bombacaceae). *Botanic Garden Meise*, 35, 185–211.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403.
- Gigord LDB, Macnair MR, Smithson A (2001) Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soð. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 98, 6253–6255.
- Gong YB, Huang SQ (2007) On methodology of foraging behavior of pollinating insects. *Biodiversity Science*, 15, 576–583. (in Chinese with English abstract) [龚燕兵, 黄双全 (2007) 传粉昆虫行为的研究方法探讨. *生物多样性*, 15, 576–583.]
- Grunfeld E, Vincent C, Bagnara D (1989) High-performance liquid chromatography analysis of nectar and pollen of strawberry flowers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 37, 290–294.
- Irwin RE, Strauss SY, Storz S, Emerson A, Guibert G (2003) The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism wild radish. *Ecology*, 84, 1733–1743.
- Joseph N, Siril EA (2013) Floral color polymorphism and reproductive success in annatto (*Bixa orellana* L.). *Tropical Plant Biology*, 6, 217–227.
- Koski MH, Ashman TL (2016) Macroevolutionary patterns of ultraviolet floral pigmentation explained by geography and associated bioclimatic factors. *New Phytologist*, 211, 708–718.
- Li QL, Ma XK, Cheng J, Luo YB (2012) Quantitative studies of floral color and floral scent. *Biodiversity Science*, 20, 308–316. (in Chinese with English abstract) [李庆良, 马晓开, 程瑾, 罗毅波 (2012) 花颜色和花气味的量化研究方法. *生物多样性*, 20, 308–316.]
- Majetic CJ, Raguso RA, Ashman T (2009) The sweet smell of success: Floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. *Functional Ecology*, 23, 480–487.
- Raine NE, Chittka L (2007) The adaptive significance of sensory bias in a foraging context: Floral colour preferences in the bumblebee *Bombus terrestris*. *PLoS ONE*, 2, e556.
- Ren MX (2008) Stamen fusion in plants: Diversity, adaptive significance, and taxonomic implications. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 452–466. (in Chinese with English abstract) [任明迅 (2008) 植物雄蕊合生的多样性、适应意义及分类学意义初探. *植物分类学报*, 46, 452–466.]
- Ren MX (2009) Intrafloral stamen differentiations and their adaptive significances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 222–236. (in Chinese with English abstract) [任明迅 (2009) 花内雄蕊分化及其适应意义. *植物生态学报*, 33, 222–236.]
- Rodriguez-Riano T, Dafni A (2000) A new procedure to assess pollen viability. *Sexual Plant Reproduction*, 12, 241–244.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (2007) *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stanton ML, Snow AA, Handel SN (1986) Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 232, 1625–1626.
- Vaidya P, Mcdurmon A, Mattoon E, Keefe M, Carley L, Lee CR, Bingham R, Anderson JT (2018) Ecological causes and consequences of flower color polymorphism in a self-pollinating plant (*Boechera stricta*). *New Phytologist*, 218, 380–392.
- Webb CJ, Lloyd DG (1986) The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163–178.
- Zhang DY (2004) *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004) 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhou ZL, Ma HC, Lin K, Zhao YJ, Chen Y, Xiong Z, Wang LY, Tian B (2015) RNA-seq reveals complicated transcriptional responses to drought stress in a nonmodel tropic plant, *Bombax ceiba* L. *Evolutionary Bioinformatics*, 11, 27–37.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素

刘翔宇^{1,2} 赵慈良² 许山^{1,2} 梁启明^{1,2} 朱晓彤^{1,2} 李亮^{1,2} 阎恩荣^{1,2*}

1 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

2 (浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站, 浙江舟山 316100)

摘要: beta多样性描述群落物种组成如何随环境梯度而变化。海岛具有边界清晰、面积和离岸距离不同以及环境变化剧烈等自然禀赋。目前, 我们对离岸距离、岛间距离和气候因素在海岛植物beta多样性变化格局中的相对贡献仍认识不足。本研究基于中国东部36个海岛的维管植物物种名录, 以Jaccard相异性指数度量beta多样性, 利用Mantel偏相关分析和beta多样性的变异分解, 探究了海岛不同生活型维管植物的beta多样性格局及其非生物影响因素。结果显示: 36个海岛共记录维管植物1,404种, 其中木本植物481种, 草本植物859种, 藤本植物64种。植物beta多样性随岛间距离和离岸距离差的增大而显著增加($P < 0.001$); 海岛面积和气候要素对植物beta多样性无显著影响($P > 0.05$)。岛间距离单独对beta多样性总变异的解释度为29.3%, 离岸距离独立解释了2.8%, 面积和气候共同解释了0.5%。木本植物与草本植物的beta多样性格局与总体一致, 距离因子对木本植物beta多样性的解释度高于草本植物(37.5% > 25.3%)。综上, 海岛植物beta多样性主要受岛间距离和离岸距离的影响, 反映了扩散限制是塑造中国东部海岛植物beta多样性格局的主要生态过程。

关键词: 海岛面积; Jaccard指数; 岛间距离; 离岸距离; 气候; 扩散限制

Beta diversity of vascular plants and its drivers in sea-islands of eastern China

Xiangyu Liu^{1,2}, Ciliang Zhao², Mingshan Xu^{1,2}, Qiming Liang^{1,2}, Xiaotong Zhu^{1,2}, Liang Li^{1,2}, Enrong Yan^{1,2*}

1 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station, Zhoushan, Zhejiang 316100

Abstract: Plant beta diversity describes how species composition shifts along environmental gradients. Islands are characterized by natural boundaries, variation in size and distance from the mainland, and they also experience intensive shifts in environmental properties. To date, plant beta diversity and its association with influencing factors across islands remain poorly understood. This study examined patterns and abiotic drivers of vascular plant beta diversity across 36 sea-islands in eastern China. Beta diversity was quantified using the Jaccard dissimilarity index based on presence/absence data, and patterns and drivers were analyzed by using partial Mantel tests and the variance partitioning approach. In total, there were 1,404 vascular plant species, including 481 woody species, 859 herbaceous species and 64 liana species. Plant beta diversity increased significantly with increase in cross-island distance and distance difference from the mainland. Differences in both island area and climatic factors did not affect plant beta diversity significantly. Cross-island distance accounted for 29.3% of total variation in plant beta diversity. Distance from the mainland explained 2.8%, and island area and climatic differences together explained 0.5%. The pattern of plant beta diversity was consistent between woody and herbaceous plants, but distance-based variables accounted for more beta diversity variation for woody than herbaceous plants (37.5% > 25.3%). Collectively, cross-island distance and the difference between islands in distance from the mainland are the main drivers of plant beta diversity. This suggests that dispersal limitation plays a key role in shaping plant beta diversity in the sea-islands of eastern China.

收稿日期: 2018-09-06; 接受日期: 2019-04-24

基金项目: 舟山市科技计划项目(2016C31031)和国家自然科学基金(31770467)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

Key words: island area; Jaccard index; cross-island distances; distances from the mainland; climate; dispersal limitation

Beta多样性反映了不同时空尺度上物种组成的差异(Whittaker, 1960), 了解其时空格局不仅能为生态学、生物地理学以及进化生物学等领域的关键问题提供解释途径(Moritz et al, 2001), 还可以指导自然保护区的设计和区域物种多样性的保护(Socolar et al, 2016)。近20年来, 聚焦于不同的时间和空间尺度, 有关beta多样性的研究迅速增加(Gomzález-Me-gías et al, 2008; Fattorini, 2010; Zellweger et al, 2017; Legendre, 2019)。

目前, 关于beta多样性形成机制的基本共识是其受生态位过程和扩散过程的共同影响(陈圣宾等, 2010)。生态位过程是指物种适应于特定环境产生专性生态位, 因此环境梯度对物种的分布有分选作用(species sorting), 即两个群落或区域的beta多样性是二者间环境差异的结果。通常, 环境越相似, beta多样性越低(Whittaker, 1960; MacArthur, 1965; Qian & Ricklefs, 2007; Xing & He, 2018)。扩散过程是指beta多样性取决于群落或区域间的隔离程度和生物类群的扩散能力, 即当隔离程度越低或物种扩散能力越强时, beta多样性越低(Green & Ostling, 2003; Fattorini, 2010; Catano et al, 2017)。检验这两个过程在驱动不同生物类群beta多样性形成中的相对重要性, 依然是生物多样性领域的研究热点之一。

大量关于不同植物类群种子扩散特征的研究表明, 不同生活型的植物往往具有不同的扩散方式(Westoby et al, 1996; 俞筱押等, 2018)。例如, 干旱区草本植物以风力传播为主; 在亚热带森林中, 主要木本植物依靠动物传播(Guitián & Sánchez, 1992; 李娟等, 2013; 蒋裕良等, 2017)。考虑到扩散过程对大尺度多样性格局的影响尤为明显(Qian & Ricklefs, 2007; Vellend, 2016), 针对不同生活型的植物, 可以合理推测: 在其他条件一致的情形下, 相对于草本, 扩散过程对木本植物的制约强度更大。

以往关于植物beta多样性的研究大多集中于大陆生境, 关于海岛植物beta多样性格局及其影响因素的报道较少。海岛作为相对孤立的地理单元, 为检验生物类群beta多样性的影响因素, 特别是扩散过程的相对重要性, 提供了绝佳的自然场所。同时,

大陆种库是陆桥型海岛的重要物种组成来源, 离岸距离显著影响着物种的迁入、迁出等过程(MacArthur & Wilson, 1967), 进而会导致海岛物种组成上的差异。因此, 海岛植物beta多样性可能不仅会表现出与大陆连续生境相似的格局, 也可能有别于大陆。

本文以中国东部36个海岛为研究对象, 利用维管植物物种名录数据, 主要探讨以下2个科学问题: (1)中国东部海岛维管植物的beta多样性特征如何? 扩散过程是否是其主要的生态过程? (2)不同生活型植物的beta多样性格局有何差异? 是否木本植物的beta多样性高于草本植物? 且扩散过程对木本植物beta多样性的解释度更高? 本文拟通过回答上述问题, 为揭示中国东部海岛维管植物beta多样性的维持格局提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究对象包括中国东部海域(117°25'12"–122°37'24" E, 23°42'12"–37°58'30" N)的36个海岛(图1), 南北跨越14个纬度, 其中12个海岛位于温带季风气候区, 24个海岛位于亚热带季风气候区。纬度最高的为山东省的北长山岛, 纬度最低的为福建省的东山岛。面积最大的为福建省的平潭岛(267.130 km²), 面积最小的为江苏省的开山岛(0.016 km²)。离岸距离最远的为浙江省的外马廊山岛(63.5 km), 最近的则为江苏省的羊山岛(0.1 km)(中国海岛志编纂委员会, 2013)。

1.2 数据集

海岛维管植物物种数据来源于已发表的海岛资源综合调查研究报告、海岛植物区系调查文献, 以及2015–2018年间本实验室的实地调查(附录1)。某种植物出现在海岛上, 记为“1”, 未出现则记为“0”。采用R 3.5.0软件中的plantlist程序包(Zhang, 2018)剔除栽培种。

为了检验环境过滤等生态位过程对海岛维管植物beta多样性的影响, 我们收集了各海岛的年均温、年均降水量以及年均风速数据, 并计算海岛间以

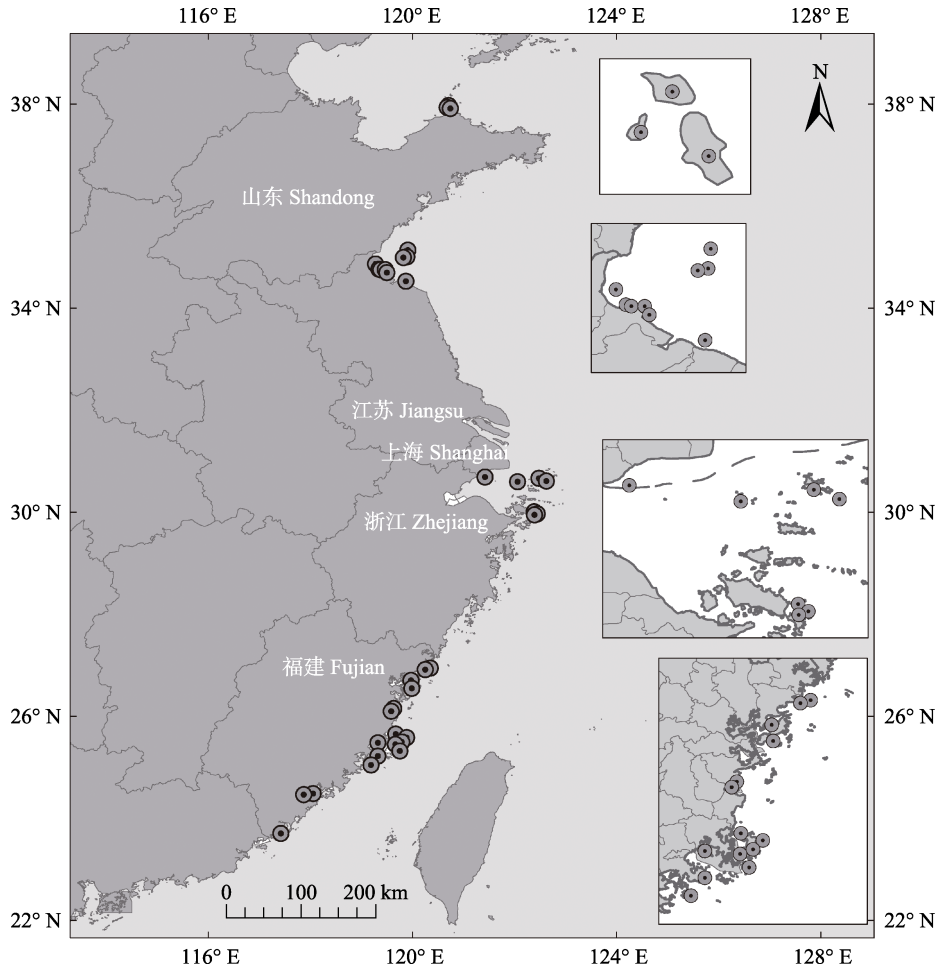


图1 中国东部36个研究海岛的分布图

Fig. 1 Locations of the 36 studied sea-islands in eastern China

上因子的马氏距离(Mahalanobis distance)来表征长期影响海岛植物分布的气候因子的差异。以上数据均摘自《中国海岛志》(中国海岛志编纂委员会, 2013)及相关研究论文(附录1)。为了检验扩散过程对海岛维管植物beta多样性的影响, 我们计算了各海岛的离岸距离(海岛与最近大陆的距离)和海岛间的实际空间距离(岛间距离)。海岛离岸距离通过Google Earth软件的ruler工具估计得到(Ibanez et al, 2018)。岛间距离通过R 3.5.0中的geosphere程序包(Hijmans et al, 2011)基于经纬度计算得到。

1.3 数据处理

本文以Jaccard相异性指数来度量海岛维管植物的beta多样性(Jaccard, 1912), 计算公式为:

$$C_j = 1 - a / (a + b + c) \quad (1)$$

式中, a 代表两个岛屿共有的物种数, b 是仅存在于第1个岛屿的物种数, c 是仅存在于第2个岛屿的物

种数。Jaccard相异性指数越大, 表明物种组成的差异越大。

采用Mantel偏相关方法检验海岛成对Jaccard相异性指数(pairwise Jaccard dissimilarity)与岛间距离、离岸距离差(两个海岛与最近大陆距离的差)、面积差与气候差异的关系。在检验某个因子与成对Jaccard相异性指数的关系时, 需控制其他因子对两者的协变影响, 得到该因子与beta多样性被滤除协变效应后的残差部分的关系。同时, 由于海岛间的成对Jaccard相异性指数具有自相关性(Diserud & Ødegaard, 2007), 本研究没有以成对Jaccard相异性指数的平均值代表海岛整体beta多样性, 而是以多点Jaccard相异性指数(multiple-site dissimilarity)比较不同生活型植物的beta多样性(Baselga et al, 2007; Baselga, 2013)。最后, 为进一步探究生态位和扩散过程对beta多样性格局的影响, 采用变异分解

(variance partitioning)的方法, 计算岛间距离、离岸距离、面积和气候因子对beta多样性的相对贡献率(Yang et al, 2015)。以上数据分析在R 3.5.0的ppcor(Kim, 2015)、ecodist(Goslee & Urban, 2007)、betapart(Baselga & Orme, 2012)以及vegan(Oksanen et al, 2012)程序包中完成。

2 结果

2.1 海岛维管植物的物种丰富度

36个海岛共记录维管植物1,404种, 其中木本植物481种, 草本植物859种, 藤本植物64种。木本植物以豆科(42种)、蔷薇科(40种)为主, 草本植物以禾本科(162种)、菊科(107种)和莎草科(52种)为主, 藤本植物多集中于葡萄科(15种)和毛茛科(9种)。物种丰富度最高的海岛为福建省的粗芦岛, 共记录到

507种植物, 最低的是江苏省的开山岛, 仅记录到30种植物。

2.2 海岛维管植物的beta多样性格局及其驱动因素

Mantel偏相关分析表明, 维管植物beta多样性随岛间距离增加而显著增加($P < 0.001$), 随海岛离岸距离差的增大显著上升($P < 0.001$), 而与岛间面积差($P > 0.05$)和气候差异无关($P > 0.05$) (图2)。Beta多样性的变异分解显示, 岛间距离和离岸距离分别独立解释了植物beta多样性总体变异的29.3%和2.8%, 海岛面积和气候因子共同解释了总变异的0.5%, 全部交互项解释了10.7%, 未解释的部分达56.7% (图3)。

2.3 不同生活型植物beta多样性格局的比较

木本与草本植物的beta多样性均随岛间距离和离岸距离差的增加而显著增加($P < 0.001$), 而与海

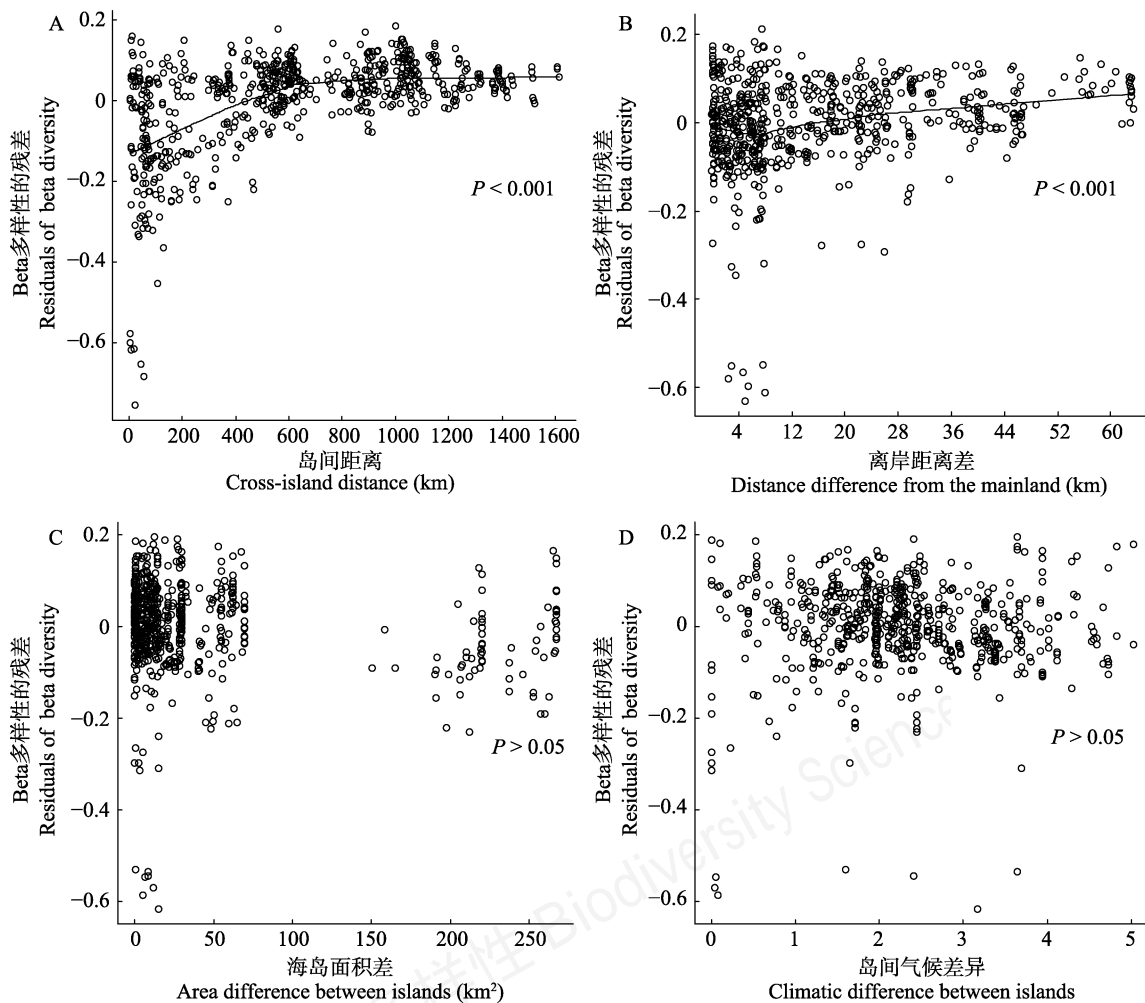


图2 维管植物beta多样性与岛间距离(A)、离岸距离差(B)、海岛面积差(C)以及岛间气候差异(D)的Mantel偏相关性

Fig. 2 The partial Mantel correlations of vascular plant beta diversity with cross-island distance, distance difference from the mainland, area difference and climatic difference between islands.

表1 木本植物与草本植物的beta多样性与岛间距离、离岸距离差、面积差和气候差异的Mantel偏相关系数

Table 1 The partial Mantel correlation coefficients of beta diversity in woody and herbaceous plants with each of cross-island distance, distance difference from the mainland, area difference and climatic difference between islands

植物生活型 Plant life form	岛间距离 Cross-island distance	离岸距离差 Distance difference from the mainland	面积差 Area difference between islands	气候差异 Climatic difference between islands
草本植物 Herbaceous plants	0.50***	0.21***	-0.10	0.03
木本植物 Woody plants	0.60***	0.26***	-0.13	-0.07

*** $P < 0.001$

岛面积差与气候差异无关($P > 0.05$) (表1)。根据36个海岛木本和草本植物的多点Jaccard相异性指数, 两者的beta多样性均为0.969, 表明生活型对植物beta多样性本身无显著影响。

Beta多样性变异分解表明, 岛间距离和离岸距离分别解释了木本植物beta多样性总变异的33.7%和3.8%, 草本植物beta多样性总变异的23.1%和2.2% (图3)。面积和气候共同解释了木本植物beta多样性总变异的0.8%, 草本植物总变异的0.3%。全部交互项解释了两组总变异的8.6%和9.3%。以上结果表明距离因子对木本植物beta多样性的解释度高于草本植物(37.5% > 25.3%)。

3 讨论

3.1 中国东部海岛维管植物beta多样性的生物地理格局

本研究通过分析中国东部36个海岛维管植物

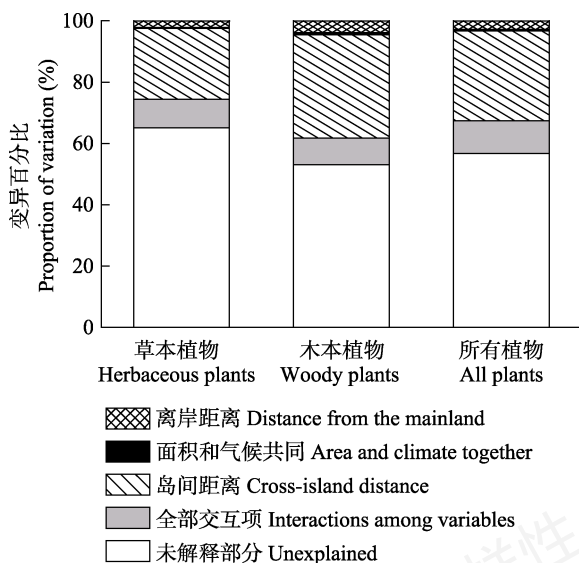


图3 中国东部海岛植物beta多样性的变异分解

Fig. 3 Variance decomposition of plant beta diversity across sea-islands in eastern China

beta多样性的格局发现, 岛间距离和海岛离岸距离差均与植物beta多样性正相关。当海岛间的空间距离增大时, 岛屿间的物种交换率下降, 不同海岛的物种组成差异会更高, 因此beta多样性随岛间距离增加而上升, 此结果与其他研究基本一致(Qian, 2009; Bahram et al, 2013; Kubota et al, 2014; Xing & He, 2018)。离岸距离代表了海岛的隔离程度, 对近岸岛而言, 大陆的物种迁入率更高, 对远岸岛来说则相反。因此, 当两个海岛的离岸距离差越小时, 其物种迁入率和迁出率基本相似, 那么其物种组成差异较小。相反, 两个海岛的离岸距离差越大时, 意味着两者间的物种迁入和迁出率差异越大, 从而导致岛屿局域物种库组成的不同, 因此beta多样性随离岸距离差增加而上升。这种现象也在其他岛屿研究中得到印证, 例如, 在千岛湖陆桥岛屿中, 岛屿到大陆的最小距离对植物beta多样性的形成具有重要作用(彭思羿等, 2014)。在日本群岛, 岛屿空间距离和海峡障碍(隔离)是驱动植物beta多样性变化格局的主要因素(Kubota et al, 2014)。

本研究也发现, 海岛维管植物的beta多样性与海岛面积差无关, 这一结果没有支持以往的研究观点。主要原因可能有两点: (1)本文所研究海岛的面积变异程度不均一, 绝大多数海岛面积集中在1 km², 个别面积超过50 km², 中等面积的海岛非常稀少, 这样, 海岛间的面积差没有表现出明显的梯度变化特征(图2C), 从而削弱了植物beta多样性与岛屿面积差的关系。(2)我国东部海岛绝大多数为近岸岛, 人类干扰频繁, 一定程度上可能改变了岛屿植物的beta多样性格局。越来越多的研究表明, 人类活动可显著改变传统岛屿生物地理学理论所预测的生物多样性格局(Whittaker, 1995; Jesse et al, 2018)。人类活动主要通过土地利用改变而弱化了岛屿的面积属性, 从而模糊了岛屿物种数-面积关系(Kardol et

al, 2018)。面积是经典岛屿生物地理学理论成立的核心条件。然而, 人类的土地利用导致大型岛屿生境的高度片断化或破碎化, 一方面造成土著物种小种群的局部灭绝和物种数的下降(Newbold et al, 2015), 另一方面通过大量新物种的引入, 使得海岛物种库重新“洗牌”(van Kleunen et al, 2015)。例如, 人类干预使得太平洋岛屿上的植物种类在过去100年较之前增加了2倍之多(Sax & Gaines, 2008)。

3.2 海岛木本和草本植物beta多样性格局的差异

对两种生活型植物beta多样性的变异分解的结果表明, 岛间距离和离岸距离对木本植物beta多样性的解释度均高于草本植物, 间接反映了木本植物种类组成在岛间的差异更易受扩散限制的影响。在本研究所记录物种的扩散方式中(未发表数据), 草本植物中风力与鸟类传播方式所占比例高达46.3%, 卡方检验显示, 其显著高于上述传播方式在木本植物中的比例(33.9%)。以往的研究发现, 物种beta多样性与扩散能力存在一定的负相关关系(Bell, 2001; Green & Ostling, 2003), 种间扩散能力差异越大, beta多样性差异越大(Gómez-Rodríguez et al, 2019)。在本研究中, 虽然木本与草本植物的beta多样性在海岛间无显著差异, 但上述观点可从岛间距离和离岸距离对木本植物beta多样性更高的解释率上得到间接证明。

值得指出的是, 本研究发现海岛面积和气候对木本和草本植物单独和总体维管植物beta多样性的解释度均较低。Kubota等(2014)也发现, 年均降水量等环境因子与日本群岛木本植物的beta多样性无关。尽管如此, 也不能绝对排除生态位过程(环境过滤)在中国东部海岛植物beta多样性格局形成中的作用。可能的原因是: 本研究所分析气候因子的年均均值忽略了海岛内潜在的环境异质性和极端气候。土壤基质是决定植物分布的重要因素(Itoh et al, 2003; Xing & He, 2018), 补充土壤信息及其他代表岛内环境异质性的因子, 有助于提出更具说服力的结论。综上所述, 本研究为揭示中国东部海岛维管植物的生物地理格局提供了部分证据, 有助于深入理解海岛植物多样性的维持特征和潜在生态机制, 也为中国东部海岛的植物多样性保护工作提供了一定理论基础。

致谢: 华东师范大学苏田、郑丽婷、郭超、妥彬以及Umar Aftab等同学在野外植物调查中鼎力相助, 何东博士和高志文在数据分析和论文撰写中提供了宝贵建议, 黔南民族师范学院俞筱押老师帮助校对植物扩散方式, 同时三位审稿专家对本文的初稿提出建设性修改意见, 在此表示感谢!

参考文献

- Bahram M, Kõljalg U, Courty PE, Diédhiou AG, Kjølner R, Põlme S, Ryberg M, Veldre V, Tedersoo L (2013) The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. *Journal of Ecology*, 1335–1344.
- Baselga A (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography*, 36, 124–128.
- Baselga A, Jiménez-Valverde A, Niccolini G (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, 3, 642–645.
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- Bell G (2001) Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413–2418.
- Catano CP, Dickson TL, Myers JA (2017) Dispersal and neutral sampling mediate contingent effects of disturbance on plant beta-diversity: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 20, 347–356.
- Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. *Biodiversity Science*, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖焱 (2010) Beta多样性研究进展. *生物多样性*, 18, 323–335.]
- Diserud OH, Ødegaard F (2007) A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, 3, 20–22.
- Fattorini S (2010) The influence of geographical and ecological factors on island beta diversity patterns. *Journal of Biogeography*, 37, 1061–1070.
- Gómez-Rodríguez C, Miller KE, Castillejo J, Iglesias-Piñero J, Baselga A (2019) Understanding dispersal limitation through the assessment of diversity patterns across phylogenetic scales below the species level. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 353–364.
- González-Megías A, Menéndez R, Roy D, Brereton T, Thomas CD (2008) Changes in the composition of British butterfly assemblages over two decades. *Global Change Biology*, 14, 1464–1474.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22(7), 1–19.
- Green JL, Ostling A (2003) Endemics–area relationships: The

- influence of species dominance and spatial aggregation. *Ecology*, 84, 3090–3097.
- Gutián J, Sánchez JM (1992) Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio*, 98, 157–164.
- Hijmans RJ, Williams E, Vennes C (2011) Geosphere: Spherical Trigonometry for Geographic Applications. <http://cran.r-project.org/web/packages=geosphere>. (accessed on 2017-11-05)
- Ibanez T, Keppel G, Baider C, Birkinshaw C, Culmsee H, Cordell S, Florens FBV, Franklin J, Giardina CP, Gillespie TW, Laidlaw M, Litton CM, Martin TG, Ostertag R, Parthasarathy N, Randrianaivo R, Randrianjanahary M, Rajkumar M, Rasingam L, Ratovoson F, Reza L, Sack L, Aiba S, Webb E, Whitfield TJS, Zang R, Birnbaum P (2018) Regional forcing explains local species diversity and turnover on tropical islands. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 474–486.
- Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Palmiotto PA, LaFrankie JV, Ashton PS, Lee HS (2003) Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research*, 18, 307–320.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jesse WAM, Behm JE, Helmus MR, Eilers J (2018) Human land use promotes the abundance and diversity of exotic species on Caribbean islands. *Global Change Biology*, 24, 4784–4796.
- Jiang YL, Li XK, Guo YL, Ding T, Wang B, Xiang WS (2017) Diversity of climbing seed plants and their reproductive habit in a karst seasonal rain forest in Nonggang, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 716–728. (in Chinese with English abstract) [蒋裕良, 李先琨, 郭屹立, 丁涛, 王斌, 向悟生 (2017) 广西弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物多样性及繁殖习性. *植物生态学报*, 41, 716–728.]
- Kardol P, Fanin N, Wardle DA (2018) Long-term effects of species loss on community properties across contrasting ecosystems. *Nature*, 557, 710–713.
- Kim S (2015) ppcor: An R package for a fast calculation to semi-partial correlation coefficients. *Communications for Statistical Applications and Methods*, 22, 665–674.
- Kubota Y, Hirao T, Fujii S, Shiono T, Kusumoto B (2014) Beta diversity of woody plants in the Japanese archipelago: The roles of geohistorical and ecological processes. *Journal of Biogeography*, 41, 1267–1276.
- Legendre P (2019) A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space-time surveys. *Ecology and Evolution*, 9, 3500–3514.
- Li J, Guo C, Xiao ZS (2013) Fruit composition and seed dispersal strategies of woody plants in a Duijiangyan subtropical forest, Southwest China. *Biodiversity Science*, 21, 572–581. (in Chinese with English abstract) [李娟, 郭聪, 肖治术 (2013) 都江堰亚热带森林常见木本植物果实组成与种子扩散策略. *生物多样性*, 21, 572–581.]
- MacArthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40, 510–533.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Moritz C, Richardson KS, Ferrier S, Monteith GB, Stanicic J, Williams SE, Whiffin T (2001) Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1875–1881.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison MLK, Alhousseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DLP, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HRP, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JPW, Purvis A (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45–50.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Wagner HH (2012) *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (accessed on 2019-02-04)
- Peng SY, Hu G, Yu MJ (2014) Beta diversity of vascular plants and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3866–3872. (in Chinese with English abstract) [彭思羿, 胡广, 于明坚 (2014) 千岛湖岛屿维管植物β多样性及其影响因素. *生态学报*, 34, 3866–3872.]
- Qian H (2009) Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Qian H, Ricklefs RE (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10, 737–744.
- Sax DF, Gaines SD (2008) Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11490–11497.
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 67–80.
- The Editorial Committee of Sea Islands of China (2013) *Sea Islands of China*. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [中国海岛志编纂委员会 (2013) *中国海岛志*. 海洋出版社, 北京.]
- van Kleunen M, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E, Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Groom QJ, Henderson L, Singh I, Kupriyanov A,

- Masciadri S, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent DL, Patzelt A, Pelsler PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu WS, Thomas J, Velayos M, Wieringa JJ, Pyšek P (2015) Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 525, 100–103.
- Vellend M (2016) Simulating dynamics in ecological communities. In: *The Theory of Ecological Communities* (eds Levin SA, Horn HS), pp. 76–96. Princeton University Press, Princeton.
- Westoby M, Leishman M, Lord J, Poorter H, Schoen DJ (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, 1309–1318.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Whittaker RJ (1995) Disturbed island ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 421–425.
- Xing DL, He FL (2018) Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional β -diversity for eastern North American trees. *Ecology Letters*, 22, 284–291.
- Yang J, Swenson NG, Zhang GC, Ci XQ, Cao M, Sha LQ, Li J, Slik JWF, Lin LX (2015) Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. *Scientific Reports*, 5, 12731.
- Yu XY, Li YH, Yang GR (2018) Fruit types and seed dispersal modes of plants in different communities in Shilin Geopark, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 663–671. (in Chinese with English abstract) [俞筱押, 李玉辉, 杨光荣 (2018) 石林地质公园不同群落类型植物果实组成与种子散布特征. *植物生态学报*, 42, 663–671.]
- Zellweger F, Roth T, Bugmann H, Bollmann K (2017) Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 898–906.
- Zhang JL (2018) plantlist: Looking up the Status of Plant Scientific Names based on The Plant List Database. R package version 0.5.3. <https://github.com/helixcn/plantlist/>. (accessed on 2018-11-15)

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 中国东部36个海岛的物种多样性及地理信息

Appendix 1 Species diversity and geographic information of the 36 sea-islands in eastern China

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018235-1.pdf>

刘翔宇, 赵慈良, 许洛山, 梁启明, 朱晓彤, 李亮, 阎恩荣. 中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素. 生物多样性, 2019, 27 (4): 380–387.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018235>

附录1 中国东部36个海岛的物种多样性及地理信息

Appendix 1 Species diversity and geographic information of the 36 sea-islands in eastern China

海岛 Island	经纬度 Geographic coordinate	面积 Area (km ²)	离岸距离 Distance away from mainland (km)	木本植物 物种数 Number of woody plants	草本植物 物种数 Number of herbaceous plants	藤本植物 物种数 Number of liana plants	总物种 数 Number of all plants	数据来源 Data resource
北长山岛	120°42'30" E 37°58'30" N	7.98	14.79	56	175	9	240	实地调查及文献补充 (马成亮, 2007)
庙岛	120°40'48" E 37°56'18" N	1.43	12.34	48	169	7	224	实地调查及文献补充 (马成亮, 2007)
南长山岛	120°44'28" E 37°55'00" N	13.21	6.86	45	182	10	237	实地调查及文献补充 (马成亮, 2007)
平岛	119°54'30" E 35°08'24" N	0.13	47.03	8	43	1	52	《江苏省海岛资源调查 报告》
达山岛	119°53'25" E 35°00'30" N	0.12	46.07	9	58	1	68	《江苏省海岛资源调查 报告》
车牛山岛	119°49'18" E 34°59'42" N	0.06	40.67	6	32	1	39	《江苏省海岛资源调查 报告》
秦山岛	119°16'33" E 34°52'07" N	0.17	6.60	27	56	4	87	实地调查
竹岛	119°20'31" E 34°46'02" N	0.10	0.55	14	37	4	55	《江苏省海岛资源调查 报告》
鹤岛	119°22'39" E 34°45'25" N	5.66	0.72	11	18	3	32	《江苏省海岛资源调查 报告》
东西连岛	119°28'02" E 34°45'24" N	0.59	0.65	67	185	14	266	《江苏省海岛资源调查 报告》
羊山岛	119°29'53" E 34°41'58" N	0.19	0.10	20	41	6	67	《江苏省海岛资源调查 报告》
开山岛	119°52'15" E 34°31'47" N	0.02	5.05	3	26	1	30	《江苏省海岛资源调查 报告》
大金山岛	121°25'12" E 30°41'30" N	0.23	6.20	86	141	18	245	实地调查
外马廊岛	122°28'35" E 30°40'00" N	0.18	63.50	31	14	9	54	实地调查及文献补充 (郑俊鸣等, 2017)
滩浒岛	122°37'24" E 30°36'45" N	0.54	22.72	63	107	17	187	文献摘录(宋国元等, 2005)
小洋山岛	122°03'30" E 30°36'00" N	10.30	26.80	68	160	15	243	文献摘录(魏永杰等, 2016)
普陀山岛	122°23'12" E 30°00'42" N	12.50	25.30	181	151	19	351	实地调查
洛迦山岛	122°26'42" E 29°58'12" N	0.38	30.60	49	18	8	75	实地调查
朱家尖岛	122°23'24" E 29°57'00" N	62.20	18.60	161	41	20	222	实地调查及文献补充 (张若蕙等, 1988)
大嵛山岛	120°20'57" E 26°56'44" N	21.22	7.54	87	161	11	259	《福建省海岛资源调查 研究报告》
烽火岛	120°15'00" E 26°55'00" N	2.32	0.65	39	15	4	58	实地调查
三都岛	119°58'15" E 26°42'22" N	29.60	2.82	113	181	12	306	《福建省海岛资源调查 研究报告》
西洋岛	119°59'10" E 26°32'55" N	29.80	10.46	89	158	8	255	《福建省海岛资源调查 研究报告》
粗芦岛	119°37'55" E 26°09'13" N	14.40	0.50	159	332	16	507	《福建省海岛资源调查 研究报告》

刘翔宇, 赵慈良, 许洛山, 梁启明, 朱晓彤, 李亮, 阎恩荣. 中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素. 生物多样性, 2019, 27 (4): 380–387.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018235>

琅岐岛	119°34'58" E 26°06'01" N	55.00	0.69	127	167	7	301	《福建省海岛资源调查研究报告》
大练岛	119°40'20" E 25°39'10" N	9.96	7.85	81	130	7	218	《福建省海岛资源调查研究报告》
东痒岛	119°53'07" E 25°35'02" N	4.80	30.27	57	121	4	182	《福建省海岛资源调查研究报告》
海坛岛	119°47'25" E 25°29'48" N	267.13	8.13	133	243	12	388	实地调查及《福建省海岛资源调查研究报告》
江阴岛	119°19'19" E 25°28'53" N	69.75	0.81	111	182	8	301	《福建省海岛资源调查研究报告》
大屿岛	119°39'51" E 25°27'05" N	0.22	1.80	36	62	7	105	实地调查及文献摘录(陈慧等, 2016)
草屿岛	119°45'09" E 25°19'16" N	7.05	4.30	75	141	6	222	《福建省海岛资源调查研究报告》
南日岛	119°19'19" E 25°13'13" N	29.60	8.33	104	340	15	459	《福建省海岛资源调查研究报告》
湄洲岛	119°11'16" E 25°02'46" N	14.35	3.37	100	331	12	443	《福建省海岛资源调查研究报告》
大兔屿	118°03'11" E 24°29'07" N	0.09	0.37	57	60	5	122	文献摘录(张琳婷等, 2017)
紫泥岛	117°52'06" E 24°27'54" N	28.56	0.46	72	138	4	214	《福建省海岛资源调查研究报告》
东山岛	117°25'12" E 23°42'12" N	220.18	0.50	162	221	10	393	《福建省海岛资源调查研究报告》

Chen H, Zhang LT, Ye ZY (2016) Investigation and landscape application of plant resource in Dayu Islet. *Journal of Chinese Urban Forestry*, 14(6), 18–23. (in Chinese with English abstract) [陈慧, 张琳婷, 叶志勇 (2016) 平潭大屿植物资源调查与园林应用的探讨. *中国城市林业*, 14(6), 18–23.]

Leading Group Office of Jiangsu Province Island Resources Comprehensive Investigation (1996) *Comprehensive Survey Report on Island Resources of Jiangsu Province*. Scientific and Technical Documentation Press, Beijing. (in Chinese) [江苏省海岛资源综合调查领导小组办公室 (1996) 江苏省海岛资源综合调查报告. 科学技术文献出版社, 北京.]

Ma CL (2007) *Studies on Flora and Community Structure of Changdao in Shandong*. PhD dissertation, Nanjing Forestry University, Nanjing. (in Chinese with English abstract) [马成亮 (2007) 山东长岛列岛植物区系及群落结构研究. 博士学位论文, 南京林业大学, 南京.]

Song GY, Cao T, Yao JX (2005) Study on flora of the Tanxu Island, Hangzhou Gulf. *Guihaia*, 25, 1–7. (in Chinese with English abstract) [宋国元, 曹同, 姚建新 (2005) 杭州湾滩浒岛种子植物区系的研究. *广西植物*, 25, 1–7.]

The Committee of Fujian Province Island Resources Comprehensive Investigation (1996) *Comprehensive Survey and Research Report on Island Resources of Fujian Province*. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [福建省海岛资源综合调查委员会 (1996) 福建省海岛资源综合调查研究报告. 海洋出版社, 北京.]

Wei YJ, Yang YF, He QY, Cai YH, Song GY (2016) Distribution characteristics of plants and environmental factors analysis in Xiaoyangshan Island, Zhejiang. *Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences)*, 45, 81–93. (in Chinese with English abstract) [魏永杰, 杨耀芳, 何琴燕, 蔡燕红, 宋国元 (2016) 浙江嵎泗小洋山岛植物分布特点和环境因子分析. *上海师范大学学报(自然科学版)*, 45, 81–93.]

Zhang LT, Wang WQ, Jiang DG (2017) Analysis of seed flora and its remediation strategies on Xiamen Datu Island. *Ocean Development and Management*, (3), 81–87. (in Chinese with English abstract) [张琳婷, 王文

刘翔宇, 赵慈良, 许沼山, 梁启明, 朱晓彤, 李亮, 阎恩荣. 中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素. 生物多样性, 2019, 27 (4): 380–387.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018235>

卿, 姜德刚 (2017) 厦门大兔屿种子植物区系分析及其植被修复对策研究. 海洋开发与管理, (3), 81–87.]

Zhang RH, Zhou SL, Xu YL, Chen DZ (1988) Preliminary investigation of the forestry species on Taohua Island and Zhujiajian Island. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 5, 145–166. (in Chinese with English abstract)

[张若蕙, 周世良, 徐耀良, 陈大钊 (1988) 桃花岛及朱家尖岛森林植物的初步调查. 浙江林学院学报, 5, 145–166.]

Zheng JM, Fang X, Zhu XP, Zhu DD, Deng CY, Huang LJ (2017) Vegetation characteristics and plant diversity of Waimalangshan Island, Zhoushan. *Guihaia*, 37, 271–279. (in Chinese with English abstract) [郑俊鸣, 方笑,

朱雪平, 朱丹丹, 邓传远, 黄柳菁 (2017) 外马廊山岛植被特性与植物多样性. 广西植物, 37, 271–279.]



• 研究报告 •

金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征

江 焕¹ 张 辉¹ 龙文兴^{1*} 方燕山² 符明期² 朱孔新³

1 (海南大学林学院, 海口 570228)

2 (海南省黎母山省级自然保护区管理局, 海南琼中 572900)

3 (海南省霸王岭林业局, 海南昌江 572700)

摘要: 金钟藤(*Decalobanthus boisianus*)是林业有害植物, 其暴发生长和扩散对森林生态系统造成了严重破坏。本文以海南岛48个金钟藤典型分布群落为研究对象, 用方差比率法和贡献定律法探究群落的稳定性; 用 χ^2 统计量、联结系数(AC)、共同出现百分率(PC)、Ochiai指数和Dice指数分析金钟藤与伴生物种的种间联结关系; 用生态位宽度、生态位相似性系数和生态位重叠指数研究群落中各物种的生态位特征, 以期为金钟藤生物防治的植物物种筛选提供借鉴。结果表明: (1)金钟藤所在48个群落共有156种伴生植物, 其中大戟科、茜草科、桑科、无患子科和樟科植物占优势; (2)群落中优势物种呈正联结关系, 植物种类累积倒数百分比与累积相对频度交点坐标为(44.53, 55.47), 远离稳定交点坐标(20, 80), 说明群落处于不稳定状态; (3)金钟藤与芳槁润楠(*Machilus suaveolens*)、黄椿木姜子(*Litsea variabilis*)、岭南山竹子(*Garcinia oblongifolia*)、显脉杜英(*Elaeocarpus dubius*)、鸭脚木(*Schefflera octophylla*)和银柴(*Aporusa dioica*)都紧密关联, 说明金钟藤与这些物种的资源利用方式较相似; (4)金钟藤的生态位宽度最大, 与伴生物种间的生态位重叠度较高, 但伴生物种间的生态位重叠度较低。金钟藤的入侵导致群落处于不稳定状态, 并与伴生物种间存在激烈的竞争关系。因此, 建议在金钟藤已入侵的群落中大量栽种芳槁润楠、黄椿木姜子、显脉杜英、鸭脚木和银柴, 以遏制其蔓延; 大量栽种翻白叶树(*Pterospermum heterophyllum*)、海南菜豆树(*Radermachera hainanensis*)、九节(*Psychotria rubra*)和肉实树(*Sarcosperma laurinum*)用于金钟藤入侵群落的植被恢复。

关键词: 金钟藤; 伴生物种; 群落稳定性; 种间联结; 生态位

Interspecific associations and niche characteristics of communities invaded by *Decalobanthus boisianus*

Huan Jiang¹, Hui Zhang¹, Wenxing Long^{1*}, Yanshan Fang², Mingqi Fu², Kongxin Zhu³

1 College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228

2 Administration of Limushan Natural Reserve, Qiongzhong, Hainan 572900

3 Forestry Bureau of Bawangling, Changjiang, Hainan 572700

Abstract: *Decalobanthus boisianus* is a noxious weed that has seriously damaged tropical forest ecosystems on Hainan Island due to its rapid dispersal and growth abilities. We investigated 48 communities invaded by *D. boisianus* and explored the interspecific associations between the community species using χ^2 tests, association coefficient (AC), percentage of co-occurrence (PC), and the Ochiai and Dice indices. We assessed community stability using the variance ratio (VR) and contribution law method, and examined niche width, niche similarity and niche overlap of *D. boisianus* and companion species. Results showed that there were 156 companion species in the *D. boisianus* communities, belonging to Euphorbiaceae, Rubiaceae, Moraceae, Sapindaceae and Lauraceae. There were positive associations between dominant species. The coordinate (44.53, 55.47) between the inverse accumulative percentage of species and their accumulative relative frequency was far from the stability point (20, 80). This indicates that these communities are in an unstable state. *Machilus suaveolens*, *Litsea variabilis*, *Garcinia oblongifolia*, *Elaeocarpus dubius*, *Schefflera octophylla* and *Aporusa dioica* were closely associated with *D. boisianus*, indicating that these species have

收稿日期: 2019-01-08; 接受日期: 2019-03-11

基金项目: 国家自然科学基金(31660163; 31870508)、海南省自然科学基金(312064; 2016CXTD003D)、海南大学青年教师基金(hdkyxj201704)和海南省普通高等学校研究生创新科研课题(Hys201765)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: oklong@hainanu.edu.cn

similar resource requirements. *Decalobanthus boisianus* had the highest niche width which overlapped greatly with companion species. The niches among companion species seldomly overlapped. Our results suggest that the invasion of *D. boisianus* led to an unstable community with intense competition between companion species and *D. boisianus*. Our findings can be helpful in species selection for biologically controlling to *D. boisianus* in tropical areas.

Key words: *Decalobanthus boisianus*; companion species; community stability; interspecific association; niche

生物入侵不仅对入侵生态系统的完整性与稳定性产生巨大的破坏(Finch, 2012), 同时也会威胁生态系统的结构和功能, 被列为导致全球生物多样性丧失的第二大因素(Pimentel, 2000; Callaway & Maron, 2006)。在研究生物入侵的危害和机制时, 除入侵生物自身的特征外, 其对入侵群落的影响及群落中其他物种的响应也是研究重点(郭连金和王涛, 2009; 刘海等, 2017), 往往以各物种间的联结关系、生态位特征以及群落的稳定性研究作为切入点(洪思思等, 2008; 郭连金和王涛, 2009; 陈彤等, 2012; 刘海等, 2017)。

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性(Gleason, 1926), 包括空间分布和物种之间的功能依赖关系(彭少麟等, 1999; 陈玉凯等, 2011), 展现了种间竞争的结果或群落的现状(徐满厚等, 2016), 是物种之间相互依存、竞争或随机出现等情况的综合反映(Hubalek, 2008)。生态位是物种对多个环境因子生态适应的综合结果, 反映了物种在群落中的时间、空间位置以及功能、地位(Hutchinson, 1957)。群落稳定性是植物群落结构与功能的综合特征, 是种群自身调节、种间竞争及联结的集中反映(高润梅等, 2012; 刘海等, 2017)。生态位与种间联结关系共同解释了群落中物种的空间分布及其对资源的利用特征, 两者均会影响群落稳定性(史作民等, 1999; 李帅锋等, 2011)。因此, 将群落稳定性、种间联结关系以及生态位理论结合, 能够全面有效地反映群落的基本结构及发展状态, 有助于了解优势物种对资源利用的生态习性及其相互关系, 对生态系统的经营管理和植被恢复等具有指导意义(Rosenthal, 2003; Thevathasan & Gordon, 2004)。

金钟藤(*Decalobanthus boisianus*)是旋花科鱼黄草属多年生常绿藤本植物, 既能生长于潮湿的土壤, 也能忍耐一定的干旱(李玲等, 2008); 既可通过种子繁殖, 又具有很强的无性繁殖能力, 能快速入侵

到郁闭度较低的人工林、灌木林和次生林, 并迅速攀爬至植物顶端, 导致底层植物无法接收充足的阳光而死亡(王伯荪等, 2005; 吴林芳等, 2007; 黄乔乔等, 2013), 使森林生态系统崩溃, 被国家林业局列为重大林业有害生物(梁玮莎等, 2012)。海南岛是金钟藤的主要分布区域之一(王伯荪等, 2005)。自20世纪90年代以来, 金钟藤在海南岛呈不断蔓延扩散的趋势, 入侵到中西部的各个县市, 在某些林区, 其冠层的连片面积可高达10 ha (王伯荪等, 2009)。研究者对金钟藤的分类学考证(王伯荪等, 2007)、地理分布(王伯荪等, 2005, 2009)、生理特征(李玲等, 2008; Huang et al, 2013; 李晓霞等, 2014)以及防治应用(童国建等, 2005; 吴林芳等, 2007)等均作过详细的探讨。但是, 金钟藤的入侵会给群落带来怎样的影响? 与群落伴生物种存在怎样的联结关系? 群落中各个物种又具有怎样的生态位特征? 这些都有待揭示。本文以海南岛的48个金钟藤典型群落为研究对象, 拟对群落的稳定性、优势树种的种间联结以及生态位特征开展研究。我们假设: (1)金钟藤对资源的抢夺会导致群落处于不稳定状态; (2)群落中的部分优势种与金钟藤存在竞争关系, 表现为显著的联结关系与生态位重叠。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

海南岛位于中国最南端, 总面积为3.54万km², 地理坐标为18°10'–20°10' N, 108°37'–111°03' E。海南岛整体为中间高四周低, 四周主要由山地丘陵和平原组成。岛上主要为热带海洋性季风气候, 年均温度22.5–25.6℃, 最低温和最高温分别出现在1月和7月, 年平均降水量923–2,459 mm, 有明显的雨季和干季, 5–10月为雨季, 最大降水量出现在8、9月。降雨空间分布为东部多于西部(胡小婵和高宏华, 2008)。

1.2 样方选取及野外调查

2017年10–12月,在海南岛西南部的昌江和白沙,西部的乐东,中部的琼中、五指山和琼海,中北部的陵水以及西北部的保亭和三亚9个县市,选择金钟藤典型分布的区域,设置48个面积为20 m × 20 m的样方,调查样方内出现的所有植物种类、胸径、高度、多度、频度等。剔除偶见种后,计算样地内所有物种的相对重要值,用于表示物种在群落中的优势程度,取相对重要值大于1.0且频度大于15的优势种进行数据分析(表1)。相对重要值计算公式如下:

$$\text{相对重要值} = (\text{相对频度} + \text{相对密度} + \text{相对显著度})/3 \quad (1)$$

1.3 数据分析

1.3.1 总体联结性检验

采用Schluter (1984)提出的方差比率法测定金钟藤群落的总体关联性,再通过统计量 W 检验关联显著性。计算公式如下:

$$\delta P^2 = \sum_{i=1}^S p_i(1 - p_i) \quad (2)$$

$$S_T^2 = (1/N) \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (3)$$

$$VR = S_T^2 / \delta T^2 \quad (4)$$

$$P_i = n_i / N \quad (5)$$

式中, S 为总物种数, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的物种数, n_i 为物种 i 出现的样方数, t 为样方中种的平均数。

$VR > 1$ 表示物种间总体上表现为正关联, < 1 则表示负关联。由于种间的正负关联可以相互抵消,因此需采用统计量 W 进一步检验 VR 值相对1的偏移程度,如果 $\chi_{0.95}^2(N) < W < \chi_{0.05}^2(N)$,表示物种间无显著关联性,反之表示物种间显著相关联。

1.3.2 种间联结关系的检验

种间联结关系采用 χ^2 统计量、联结系数(AC)、共同出现百分率(PC)、Ochiai指数和Dice指数等方法计算。通过建立种对间的 2×2 列联表,统计出 a 、 b 、 c 、 d 值。其中, a 为A、B两物种同时存在的样方数, b 为仅B物种存在而A物种不存在的样方数, c 为A物种存在而B物种不存在的样方数, d 为两物种均不存在的样方数。为避免分母为0而出现无法计算的情况,将 b 和 d 值加权为1,以获得较为客观的效果(王伯荪和彭少麟,1985)。

(1) χ^2 统计量

由于取样的非连续性, χ^2 值采用Yates的连续校

表1 金钟藤群落优势种的相对频度、相对密度、相对显著度及重要值

Table 1 Relative frequency, relative density, relative prominence and importance value of dominant plant species in *Decalobanthus boisianus* community

序号 No.	种名 Species	相对频度 Relative frequency (%)	相对密度 Relative density (%)	相对显著度 Relative prominence (%)	重要值 Importance value
1	金钟藤 <i>Decalobanthus boisianus</i>	4.53	14.88	2.21	7.21
2	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	1.89	4.27	3.89	3.35
3	水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i>	1.42	2.22	1.32	1.65
4	黄椿木姜子 <i>Litsea variabilis</i>	1.89	2.09	0.72	1.57
5	假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	1.79	2.09	0.56	1.48
6	假柿木姜子 <i>Litsea monopetala</i>	1.13	1.41	1.63	1.39
7	倒吊笔 <i>Wrightia pubescens</i>	1.32	1.58	1.24	1.38
8	芳槁润楠 <i>Machilus suaveolens</i>	1.61	1.21	1.28	1.37
9	翻白叶树 <i>Pterospermum heterophyllum</i>	0.94	1.31	1.76	1.34
10	肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	1.32	1.25	1.11	1.23
11	岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	1.42	1.25	0.99	1.22
12	楝叶吴茱萸 <i>Evodia glabrifolia</i>	1.04	0.64	1.87	1.18
13	九节 <i>Psychotria rubra</i>	1.23	2.05	0.13	1.14
14	银柴 <i>Aporosa dioica</i>	1.61	1.31	0.43	1.11
15	显脉杜英 <i>Elaeocarpus dubius</i>	1.42	0.71	1.1	1.07
16	海南菜豆树 <i>Radermachera hainanensis</i>	1.13	0.98	1.04	1.05
17	白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	1.23	0.81	1.08	1.04

正公式(Greig-Smith, 1983)计算:

$$\chi^2 = \frac{N[(|ad - bc|) - \frac{1}{2}N]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (6)$$

式中, N 为总样方数。当 $ad > bc$ 时, 种对间呈正联结; 当 $ad < bc$ 时, 种对间呈负联结。 $\chi^2 < 3.841$ 时, 表示种对间联结不显著; 当 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ 时, 表示种对间存在一定的生态联结; 当 $\chi^2 > 6.635$ 时, 表示种对间存在显著生态联结。

χ^2 统计量能较客观、精确地反映种对间联结的显著程度, 但不能量化说明物种联结的紧密程度, 在一定程度上模糊了种间关联性之间的差异性。因此, 需结合其他系数作进一步分析。

(2) 联结系数

联结系数(AC)虽可进一步体现种间的联结程度, 但容易夸大两物种均不出现时种对间的联结显著程度(王伯荪和彭少麟, 1985)。其计算公式如下:

$$\text{当 } ad \geq bc \text{ 时, } AC = (ad - bc) / [(a+b)(b+d)]; \quad (7)$$

$$\text{当 } bc > ad \text{ 且 } d \geq a \text{ 时, } AC = (ad - bc) / [(a+b)(a+c)]; \quad (8)$$

$$\text{当 } bc > ad \text{ 且 } d < a \text{ 时, } AC = (ad - bc) / [(b+d)(d+c)] \quad (9)$$

AC值域为 $[-1, 1]$, 越接近1, 说明物种间的正联结性越强; 越接近-1, 说明负联结性越强; AC = 0说明物种间完全独立。

(3) 共同出现百分率

共同出现百分率(PC)可体现物种间正联结程度的强弱, 但容易夸大 a 、 b 和 c 值在联结性测定中的作用。其计算公式为 $PC = a / (a+b+c)$ 。PC值域为 $[0, 1]$, 越接近1, 表明正联结程度越高, 两物种共同出现或共同不出现的可能性越大, 两物种的生态习性和对环境的需求越一致(Cárdenas et al, 2014)。

(4) Ochiai指数和Dice指数

Ochiai指数(OI)和Dice指数(DI)能较精确地反映不同种对间相伴出现的机率 and 联结程度, 并克服了点联结系数受 d 值影响较大造成的偏差(Cárdenas et al, 2014)。计算公式如下:

$$OI = a / \sqrt{(a+b)(a+c)} \quad (10)$$

$$DI = 2a / (2a+b+c) \quad (11)$$

这两个指数的值域均为 $[0, 1]$, 越接近1, 表明种对间的正联结程度越高; 反之则越低。因此, 本研究以 χ^2 检验为基础来定性测定物种间联结性的显著性, 再结合AC、PC、OI和DI等指数进行综合分

析, 能更科学准确地判定金钟藤群落的种间联结关系。同时, 本研究中选取了重要值大于1且频度大于15的物种进行种间关联分析, 也能较有效地避免由上述指数的缺陷造成的影响。

1.3.3 群落稳定性分析

根据改良过的贡献定律法, 首先将群落的优势物种按频度大小依次排列, 换算为相对频度后逐步累积; 接着将样地内植物种类的总和取倒数, 按照植物种类排列顺序也逐步对应累积; 然后以植物种类倒数累计值为横坐标(x), 累积相对频度为纵坐标(y), 建立散点平滑曲线模型; 最后在横纵坐标100处直线连接, 其与曲线交点即群落稳定比值。该比值越接近(20, 80), 群落就越稳定(Godron, 1972; 郑元润, 2000)。

平滑曲线模拟方程为:

$$y = Ax^2 + Bx + c \quad (12)$$

直线方程为:

$$y = 100 - x \quad (13)$$

将直线方程代入平滑曲线模拟方程:

$$Ax^2 + (B+1)x + c - 100 = 0 \quad (14)$$

解得交点横坐标 x 为:

$$x = \frac{-(B+1) \pm \sqrt{(B+1)^2 - 4A(C-100)}}{2A} \quad (15)$$

再将该解代入式(13)求得交点纵坐标 y 。

1.3.4 金钟藤与伴生物种的生态位分析

在本研究中, 将每个20 m × 20 m样方视为一个综合资源位, 并以17个优势种在各个资源位的相对重要值作为指标, 由此得出的结果能较好地体现物种对环境资源的利用效率, 同时也能避免因各物种的个体大小差异所带来的误差(张继义等, 2003; 陈彤等, 2012; 汤景明等, 2012)。

(1) 生态位宽度

生态位宽度反映物种对资源的利用情况和物种的分布与数量, 采用Shannon-Wiener指数公式计算(Levins, 1968):

$$B_i = - \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (16)$$

$$P_{ij} = n_{ij} / N_i \quad (17)$$

式中, B_i 为物种 i 的生态位宽度, 值域为 $[0, \ln r]$, P_{ij} 为种 i 在资源 j 上的重要值占该种在所有资源上的重要值的比例, r 为资源总位数即样方数; n_{ij} 为物种 i 在资

源 j 上的重要值, N_i 表示物种 i 在所有资源上的重要值之和。

(2)生态位重叠

生态位重叠反映了物种之间利用资源或对环境适应能力的相似程度, 本研究采用以下2种方式进行计算:

(i)生态位相似性系数

生态位相似性系数反映两个物种利用资源的相似程度, 其计算公式(Schoener, 1974)为:

$$C_{ih} = 1 - 0.5 \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{hj}| \quad (18)$$

式中, C_{ih} 为物种 i 与物种 h 的相似性程度, 值域为[0, 1]; P_{ij} 和 P_{hj} 分别为种 i 和种 h 在资源 j 上的重要值百分率, 且 $C_{ih} = C_{hi}$ 。

(ii)生态位重叠指数

生态位重叠指数反映两个物种利用同等级资源且相互重叠的情况, 其计算公式(Pianka, 1973)为:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij}P_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}} \quad (19)$$

式中, O_{ik} 为物种 i 和物种 k 的重叠指数; P_{ij} 和 P_{kj} 分别为种 i 和种 k 在资源 j 上的重要值。

所有的数据分析和制图均通过R 3.5.1的spaa包实现。

2 结果

2.1 主要种对间的关联性

根据 χ^2 统计量(表2)和联结系数分析结果(图1), 在136个种对中, 共有69个种对表现出正关联。其中, 黄椿木姜子(*Litsea variabilis*)–九节(*Psychotria rubra*)、岭南山竹子(*Evodia glabrifolia*)–显脉杜英(*Elaeocarpus dubius*)表现出极显著正联结($\chi^2 > 6.635$); 倒吊笔(*Wrightia pubescens*)–黄椿木姜子、岭南山竹子–银柴(*Aporosa dioica*)、鸭脚木(*Schefflera octophylla*)–银柴表现为显著的正联结关系($3.841 < \chi^2 < 6.635$)。倒吊笔–肉实树(*Sarcosperma laurinum*)和翻白叶树(*Pterospermum heterophyllum*)–岭南山竹子表现为显著的负联结关系($\chi^2 > 6.635$ 但 $AC < -0.5$)。

根据共同出现百分比(图2a)、Ochiai指数(图2b)和Dice指数(图2c)的分析结果, 金钟藤–芳槁润楠(*Machilus suaveolens*)、金钟藤–黄椿木姜子、金钟藤–岭南山竹子、金钟藤–显脉杜英、金钟藤–鸭脚木、金钟藤–银柴、岭南山竹子–显脉杜英、岭南山竹子–银柴、显脉杜英–银柴和鸭脚木–显脉杜英表现出非常紧密的关联性, 相伴出现的机率最大; 倒吊笔–肉实树、九节–棟叶吴茱萸(*Evodia glabrifolia*)、翻白叶树–岭南山竹子、白楸(*Mallotus*

表2 金钟藤群落优势种间 χ^2 统计量检验

Table 2 χ^2 correlation test of dominant plant species in *Decalobanthus boisianus* community

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
2	0.39															
3	-0.09	0.15														
4	0.26	0.83	0.33													
5	-0.26	0.06	0.00	0.03												
6	-0.21	1.26	0.94	0.02	0.02											
7	-0.16	0.68	0.02	5.15	0.01	2.39										
8	0.32	1.29	0.03	1.54	0.01	2.46	0.22									
9	-0.09	2.02	0.11	3.19	0.00	0.75	1.19	0.03								
10	-0.16	3.48	0.49	0.95	0.05	1.46	4.88	0.02	0.01							
11	0.39	0.73	2.55	0.70	0.11	1.26	0.13	1.40	4.11	0.01						
12	0.00	0.04	0.01	0.44	0.44	0.62	0.99	0.15	0.01	0.32	0.67					
13	-0.21	1.26	0.13	6.29	0.02	0.01	0.90	0.61	0.75	0.00	0.40	1.22				
14	0.16	4.03	0.02	0.01	2.80	0.06	0.35	0.02	0.23	0.05	4.03	0.13	0.12			
15	0.21	1.26	0.13	0.02	0.02	1.66	0.06	0.96	0.75	0.00	8.30	0.02	0.01	0.90		
16	-0.16	0.68	0.02	0.23	1.69	0.06	1.43	0.22	2.92	0.05	0.13	0.08	2.39	0.35	0.06	
17	-0.12	0.45	0.01	0.14	0.68	0.37	0.05	0.20	0.49	0.59	0.27	0.01	1.46	0.98	0.00	0.15

物种编号含义见表1。Species codes are the same as in Table 1.

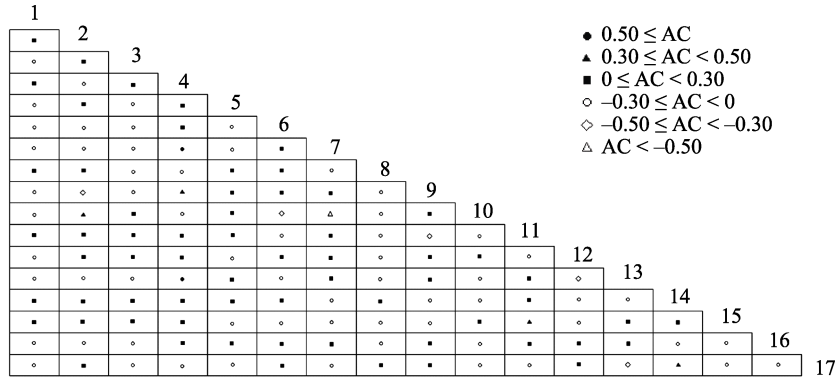


图1 金钟藤群落主要优势种种间联结系数(AC)半矩阵图。物种编号含义见表1。

Fig. 1 Semi-matrix diagram of association coefficients (AC) of dominant plant species in *Decalobanthus boisianus* community. Species codes are the same as in Table 1.

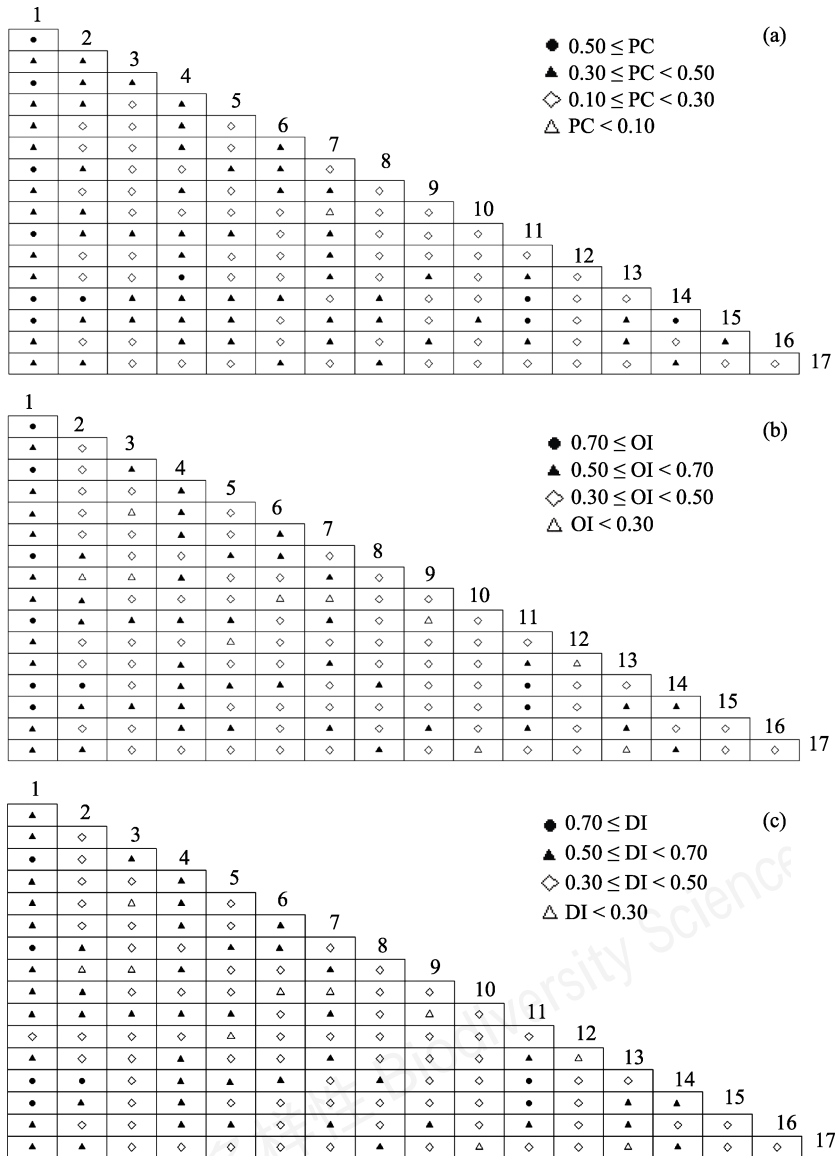


图2 金钟藤群落主要优势种共同出现百分率(PC)、Ochiai指数(OI)和Dice指数(DI)半矩阵图。物种编号含义见表1。

Fig. 2 Semi-matrix diagram of co-occurrence rate (PC), Ochiai index (OI), and Dice index (DI) of dominant species in *Decalobanthus boisianus* community. Species codes are the same as in Table 1.

paniculatus)–九节和假柿木姜子(*Litsea monopetala*)–肉实树的关联性最弱。

2.2 种群间的总体联结性与群落稳定性

金钟藤所在48个群落共有156种伴生植物,隶属于53科91属。其中,大戟科(8属20种)、茜草科(6属6种)、桑科(3属12种)、无患子科(7属7种)、樟科(6属10种)等种类较多。群落中主要优势物种间呈不显著的正关联关系($VR = 1.30, W = 62.36, CI (33.10, 65.17)$)。平滑曲线模拟方程与直线方程的交点为(44.53, 55.47), 远离稳定交点坐标(20, 80), 说明群落处于不稳定状态(图3)。

2.3 金钟藤与伴生物种的生态位分析

17个优势物种中, 金钟藤的生态位宽度最高(3.83), 倒吊笔最低(2.47)。芳槁润楠(3.07)、黄椿木姜子(3.04)、显脉杜英(3.09)和银柴(3.10)与金钟藤的生态位宽度较为相近(表3)。

生态位相似性系数与生态位重叠指数在0.5以上的有19对, 占总数的13.97% (表3), 且大多数发生在金钟藤与伴生植物间, 说明这些种对在环境资源不足时会发生激烈的竞争。多数种对的指数介于

0.1–0.5之间, 说明存在一定的竞争关系, 但在资源丰富的时候仍能共存; 倒吊笔–肉实树、翻白叶树–鸭脚木、假柿木姜子–肉实树和九节–水锦树(*Wendlandia uvariifolia*)间的指数小于0.1, 说明这些种对之间几乎不存在竞争关系。

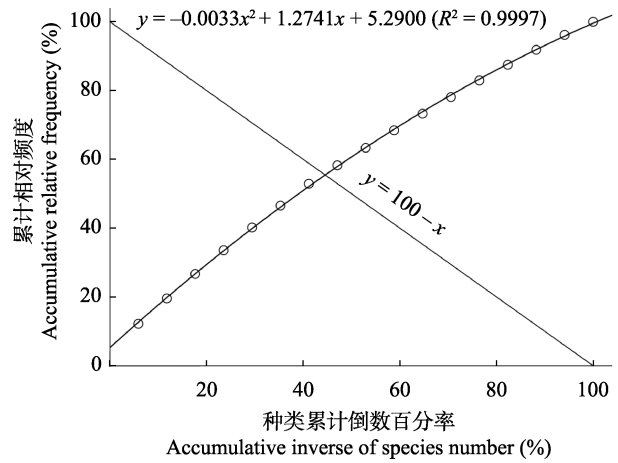


图3 金钟藤群落稳定性分析图
Fig. 3 The stability graph for *Decalobanthus boisianus* community

表3 金钟藤群落主要优势种间的生态位相似性比例(对角线上)和生态位重叠指数(对角线下)

Table 3 Niche similarity (above the diagonal) and niche overlap (below the diagonal) of dominant plant species in *Decalobanthus boisianus* community

编号 No.	生态位 宽度 Niche width	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	3.83	–	0.42	0.32	0.51	0.41	0.38	0.35	0.52	0.36	0.39	0.40	0.32	0.40	0.54	0.51	0.37	0.39
2	2.82	0.54	–	0.27	0.30	0.21	0.18	0.15	0.52	0.09	0.41	0.27	0.33	0.17	0.42	0.28	0.19	0.31
3	2.58	0.45	0.34	–	0.28	0.16	0.16	0.21	0.30	0.17	0.31	0.33	0.33	0.14	0.29	0.34	0.23	0.16
4	3.04	0.64	0.25	0.33	–	0.32	0.34	0.38	0.24	0.36	0.18	0.30	0.31	0.50	0.34	0.29	0.37	0.25
5	2.61	0.45	0.13	0.17	0.29	–	0.23	0.19	0.24	0.22	0.23	0.21	0.14	0.25	0.42	0.26	0.31	0.15
6	2.69	0.41	0.12	0.15	0.27	0.17	–	0.25	0.34	0.20	0.14	0.27	0.39	0.19	0.34	0.19	0.20	0.24
7	2.47	0.35	0.21	0.15	0.42	0.24	0.11	–	0.22	0.23	0.09	0.24	0.29	0.26	0.22	0.30	0.38	0.26
8	3.07	0.63	0.68	0.42	0.25	0.11	0.28	0.11	–	0.24	0.40	0.23	0.23	0.24	0.40	0.26	0.27	0.30
9	2.55	0.51	0.07	0.16	0.38	0.34	0.13	0.19	0.27	–	0.23	0.13	0.22	0.45	0.16	0.27	0.46	0.28
10	2.68	0.54	0.56	0.26	0.14	0.16	0.09	0.04	0.58	0.20	–	0.23	0.33	0.17	0.24	0.34	0.22	0.14
11	2.78	0.37	0.17	0.35	0.22	0.18	0.19	0.14	0.21	0.11	0.23	–	0.19	0.21	0.36	0.49	0.22	0.24
12	2.57	0.46	0.45	0.39	0.31	0.11	0.54	0.27	0.30	0.30	0.31	0.13	–	0.12	0.29	0.26	0.19	0.23
13	2.67	0.50	0.12	0.08	0.56	0.26	0.13	0.17	0.23	0.61	0.12	0.11	0.12	–	0.22	0.23	0.46	0.17
14	3.10	0.62	0.50	0.30	0.37	0.39	0.35	0.20	0.43	0.14	0.26	0.26	0.37	0.13	–	0.46	0.29	0.34
15	3.09	0.56	0.28	0.38	0.28	0.30	0.20	0.22	0.23	0.31	0.38	0.56	0.35	0.16	0.43	–	0.36	0.33
16	2.76	0.51	0.19	0.22	0.47	0.38	0.19	0.31	0.28	0.55	0.22	0.17	0.22	0.53	0.34	0.43	–	0.29
17	2.69	0.46	0.28	0.14	0.24	0.10	0.20	0.40	0.36	0.28	0.14	0.23	0.27	0.17	0.37	0.38	0.37	–

物种编号含义见表1。Species codes are the same as in Table 1.

3 讨论

3.1 金钟藤群落优势种种间联结关系

金钟藤群落中17个优势种间的关联性较弱,也进一步说明群落仍处于动态的演替阶段,尚未达到稳定状态。136个种对中,有69个表现出正相关性,67个表现出负相关性或处于独立状态(表2),说明在当前演替阶段,虽然金钟藤群落中大部分物种对资源的利用情况基本相似,但也存在部分物种对水、光照、土壤养分等资源竞争的情况,并且这种竞争将随着金钟藤入侵的加剧和资源的耗竭会愈发明显(刘海等, 2017)。其中,黄椿木姜子-九节、岭南山竹子-显脉杜英、倒吊笔-黄椿木姜子、岭南山竹子-银柴、鸭脚木-银柴表现出显著的正关联性(表2, 图1),说明这些物种的生态习性较为相似,能够相互促进、共同生长(王伯荪和彭少麟, 1985; 周先叶等, 2000; 李建民等, 2001)。倒吊笔-肉实树、翻白叶树-岭南山竹子、白楸-九节、翻白叶树-鸭脚木、假柿木姜子-肉实树和九节-楝叶吴茱萸则表现为显著的负关联(表2, 图1),可能是由于生态习性存在较大的差异(Greig-Smith, 1983; 房飞等, 2012),对群落微环境的需求不一致;也可能是由于金钟藤的入侵,使得环境营养空间和资源大大减少,从而造成这几个物种为争夺资源产生竞争(Roxburgh & Chesson, 1998; 郭焱鑫等, 2011; 赵彩莉等, 2013)。

作为入侵物种,金钟藤不可避免地与群落中的其他物种在资源利用方面存在竞争,其根系粗壮发达且地上部分繁茂,能大肆抢夺养分,并可通过分泌化感物质来影响其他物种的生长(吴林芳等, 2007; Huang et al, 2013)。金钟藤与芳槁润楠、黄椿木姜子、岭南山竹子、显脉杜英、鸭脚木和银柴存在非常紧密的关联性和较高的相伴出现机率(图2),一方面说明这几个物种与金钟藤具有相同或相似的资源利用方式,以及对环境的变化有相似的适应性(Greig-Smith, 1983; 王伯荪和彭少麟, 1985; 李建民等, 2001);另一方面也说明这些物种对金钟藤的抵抗能力较强,尽管金钟藤对群落具有极大的危害性,但这些物种仍能不被排斥出群落(刘海等, 2017)。

3.2 金钟藤群落稳定性

金钟藤所在群落中主要优势物种间总体上呈不显著的正关联关系($VR = 1.30, W = 62.36$)。群落稳定比值远离(20, 80),群落的相对稳定性较差(图3)。

说明金钟藤入侵群落中,各物种间尚未形成稳定协调的搭配和紧密的耦合关系;群落的结构和功能还不稳定,物种组成和数量结构也还处于动态调节中,离顶极群落有一定距离(康冰等, 2006; 黄祥童等, 2015)。这意味着金钟藤的入侵会加剧群落的不稳定性,这一结论在其他入侵种的研究中得到了证实,如空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*) (郭连金和王涛, 2009)、苏门白酒草(*Conyza sumatrensis*) (郭连金, 2011)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)等(刘海等, 2017)的入侵均会进一步导致群落稳定性的明显下降。

种间竞争、环境压力和人类干扰等因素均会对植物群落稳定性产生影响(刘珏宏等, 2010; 房飞等, 2012; 潘高等, 2017; 叶权平等, 2018)。金钟藤多分布于容易受干扰或已受到一定干扰的地方,如旅游景区、废弃的停车场和庭园周围,说明在金钟藤入侵前,土著植物群落由于长期受到干扰而打破了原有的平衡与稳定,给金钟藤的入侵创造了机会。在金钟藤入侵后,由于其较强的生态适应性,可在短时间内大面积繁殖覆盖群落,其分泌的化感物质也具有抑制作用,进一步加剧了群落的不稳定性(吴林芳等, 2007; 王伯荪等, 2009; Huang et al, 2013; 李晓霞等, 2014)。因此,保持群落的稳定有利于减少金钟藤的入侵机会。

3.3 金钟藤群落优势种生态位

在金钟藤典型分布群落中,金钟藤占据最大的生态位宽度,是群落的绝对优势种(表3)。说明金钟藤对环境资源的利用更为充分,对环境的适应能力也更强,从而拥有较强的竞争力(康冰等, 2006; 刘巍和曹伟, 2011),加上其较强的繁殖能力,是其成功入侵并进一步蔓延的主要原因。芳槁润楠、黄椿木姜子、显脉杜英和银柴也占据了较大的生态位宽度(表3),说明这些物种在群落的演替过程中也能占据较大的优势,并稳定存在于演替的各个阶段(刘巍和曹伟, 2011; 辛小娟等, 2011)。其他物种的生态位宽度较小(表3),说明这些物种具有一定的特化程度,在整个演替过程中,其环境适应性、资源利用能力和竞争力相对较弱(刘巍和曹伟, 2011; 辛小娟等, 2011),随着群落的演替发展可能会被逐渐排除出。

多数关于生态位的研究均表明,生态位宽度较大的物种常常伴随较高的生态位重叠,而生态位窄的物种间的生态位重叠则比较低(Walker, 1995; 柴

宗政等, 2012; 铁军等, 2015)。本研究进一步证实了这个观点。在群落中, 金钟藤的生态位宽度最大, 与伴生物种的生态位重叠也较高。生态位宽度较大的伴生物种间, 比如黄椿木姜子与九节, 芳槁润楠与鸭脚木等也存在较高的生态位重叠。这些物种对资源的综合利用能力较强, 对环境因子的变化具有较好的生态适应性, 分布范围较广, 与其他物种产生资源竞争的机会也就较多, 因而具有较高的生态位重叠(张继义等, 2003; 刘巍和曹伟, 2011; 李燕芬等, 2014)。但生态位宽度与生态位重叠的关系非绝对的正相关, 受空间异质性的影响, 或者是生长需求存在差异或互补, 生态位宽度大的物种如芳槁润楠、黄椿木姜子、显脉杜英和银柴等存在较低的生态位重叠, 而生态位宽度较小的物种如假柿木姜子、楝叶吴茱萸、海南菜豆树(*Radermachera hainanensis*)和翻白叶树等出现较高的生态位重叠(史作民等, 1999; 辛小娟等, 2011; 吴会峰等, 2017)。

在群落中, 伴生物种间的生态位重叠较低, 说明竞争较小或不存在竞争关系; 金钟藤与伴生物种间则存在较严重的生态位重叠, 这与金钟藤的入侵性分不开。以往的研究(洪思思等, 2008; 陈彤等, 2012)表明, 外来植物的入侵会导致本土植物间的生态位重叠明显降低, 同时大大地增强了本土植物与入侵植物之间的竞争排除作用, 本研究进一步证实了这个观点。根据种间联结和生态位的分析结果, 金钟藤的伴生物种可分为四大生态组: 第一组包括芳槁润楠、黄椿木姜子、显脉杜英、鸭脚木和银柴5个物种, 这些物种与金钟藤存在较强的正联结关系和较高的生态位重叠, 对金钟藤的入侵具有一定的抵抗作用, 且这几个物种彼此间并不存在竞争关系。第二组为岭南山竹子, 该物种与金钟藤呈正联结关系但生态位重叠较低, 说明两者的空间生态位可能出现了分化并形成互补关系。金钟藤入侵后通常会极大地增加群落的郁闭度, 而岭南山竹子能生长于郁闭度较高的密林、沟谷间, 因此其生长不受影响。第三组包括白楸、倒吊笔、假苹婆、假柿木姜子、楝叶吴茱萸和水锦树, 这些物种与金钟藤呈负联结且生态位重叠指数较低, 说明与金钟藤的生态习性差异性较大而不能一起生长。第四组包括翻白叶树、海南菜豆树、九节和肉实树4个物种, 这些物种与金钟藤呈负联结但生态位重叠较高, 说明与金钟藤对资源的利用需求存在激烈的竞争关系。

3.4 防治建议

目前对金钟藤的防治主要有物理防治和化学防治等, 物理防治需要耗费大量的人力物力, 而化学控制容易造成污染(童国建等, 2005; 吴林芳等, 2007)。本研究通过对金钟藤与群落中其他优势种间的联结关系以及生态位的分析, 对金钟藤的防治有两点建议: (1)加强对林区群落的保护, 减少外来干扰。以往的研究表明, 干扰会严重破坏群落中各物种的组成及种间原有的关系, 使物种产生强烈的竞争, 不但导致群落物种多样性和稳定性发生变化, 甚至会导致外来物种的入侵(刘艳红和赵慧勋, 2000; 郝建锋等, 2016)。因此, 加强对林区的保护, 减少干扰因素, 既是对原有群落物种的保护, 也是预防外来物种入侵的最好措施。(2)栽种与金钟藤存在竞争关系的树种, 用于金钟藤的生态控制以及植被恢复。对于已被金钟藤入侵的群落, 建议大量栽种第一生态组的物种, 该生态组的物种既对金钟藤的入侵具有抵抗作用, 在资源不足时又能与其形成激烈的竞争, 遏制金钟藤的蔓延, 能达到较好的生态控制效果; 对于已进行金钟藤砍除的群落, 建议大量栽种第四生态组的物种来进行群落的植被恢复。

致谢: 感谢李超、陈庆、李时兴在样地调查过程中给予的热情帮助; 感谢张金龙博士在数据分析过程中的热情帮助。

参考文献

- Callaway RM, Maron J (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 369–374.
- Cárdenas RE, Valencia R, Kraft NJB, Argoti A, Dangles O, Swenson N (2014) Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse neotropical rain forest tree community. *Journal of Ecology*, 102, 939–952.
- Chai ZZ, Wang DX, Zhang LN, Zhang Y, Huang QP, Wu H (2012) Niche characteristics of main plant populations in natural *Pinus tabulaeformis* communities in Qinling Mountains, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 1917–1923. (in Chinese with English abstract) [柴宗政, 王得祥, 张丽楠, 张洋, 黄青平, 吴昊 (2012) 秦岭山地天然油松群落主要植物种群生态位特征. *生态学杂志*, 31, 1917–1923.]
- Chen YK, Yang XB, Li DH, Nong SQ, Lü XB, Lü JJ, Yang M, Li XC (2011) Interspecific associations among dominant plant populations in *Keteleeria hainanensis* communities in

- Bawangling, Hainan Island. *Plant Science Journal*, 29, 278–287. (in Chinese with English abstract) [陈玉凯, 杨小波, 李东海, 农寿千, 吕晓波, 吕洁杰, 杨民, 李小成 (2011) 海南霸王岭海南油杉群落优势种群的种间联结性研究. *植物科学学报*, 29, 278–287.]
- Chen T, Liu WL, Zhang CB, Wang J (2012) Effects of *Solidago canadensis* invasion on dynamics of native plant communities and their mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 253–261. (in Chinese with English abstract) [陈彤, 刘文莉, 张崇邦, 王江 (2012) 加拿大一枝黄花入侵对本土植物群落动态的影响及其机制. *植物生态学报*, 36, 253–261.]
- Fang F, Hu YK, Zhang W, Gong YM, Liu YY, Yang XJ (2012) Numerical analysis of inter-specific relationships in alpine steppe community in Bayanbulak. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1898–1906. (in Chinese with English abstract) [房飞, 胡玉昆, 张伟, 公延明, 柳妍妍, 杨秀娟 (2012) 高寒草原植物群落种间关系的数量分析. *生态学报*, 32, 1898–1906.]
- Finch D (2012) Climate Change in Grasslands, Shrublands and Deserts of the Interior American West: A Review and Needs Assessment. USDA Forest Service Rocky Mountain Research Station, Fort Collins.
- Gao RM, Shi XD, Guo YD (2012) Community stability evaluation of riparian forest of the upper reaches of Wenyuhe in Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 491–503. (in Chinese with English abstract) [高润梅, 石晓东, 郭跃东 (2012) 山西文峪河上游河岸林群落稳定性评价. *植物生态学报*, 36, 491–503.]
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7–26.
- Godron M (1972) Some aspects of heterogeneity in grasslands of Cantal. *Statistical Ecology*, 3, 397–415.
- Greig-Smith P (1983) *Quantitative Plant Ecology*, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Guo LJ (2011) Impacts to the interspecies association and stability of native community invaded by an exotic plant *Conyza sumatrensis*. *Subtropical Plant Science*, 40(2), 18–23. (in Chinese with English abstract) [郭连金 (2011) 苏门白酒草对乡土植物群落种间联结性及稳定性的影响. *亚热带植物科学*, 40(2), 18–23.]
- Guo LJ, Wang T (2009) Impact of invasion of exotic plant *Alternanthera philoxeroides* on interspecies association and stability of native plant community. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 17, 851–856. (in Chinese with English abstract) [郭连金, 王涛 (2009) 空心莲子草入侵对乡土植物群落种间联结性及稳定性的影响. *中国生态农业学报*, 17, 851–856.]
- Guo YX, Hu YN, Kong LT, Wang DX, Yang GH (2011) Interspecific association and correlation of main plant species in subalpine meadow of Zibai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1775–1780. (in Chinese with English abstract) [郭垚鑫, 胡有宁, 孔令童, 王得祥, 杨改河 (2011) 紫柏山亚高山草甸群落的种间关联和相关分析. *生态学杂志*, 30, 1775–1780.]
- Hao JF, Li Y, Qi JQ, Pei ZL, Huang YJ, Jiang Q, Chen Y (2016) Effects of anthropogenic disturbances on the species diversity and niche of the dominant populations in a *Castanopsis fargesii* secondary forest community in Bifengxia, Sichuan. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7678–7688. (in Chinese with English abstract) [郝建锋, 李艳, 齐锦秋, 裴曾莉, 黄雨佳, 蒋倩, 陈亚 (2016) 人为干扰对碧峰峡栲树次生林群落物种多样性及其优势种群生态位的影响. *生态学报*, 36, 7678–7688.]
- Hong SS, Miao CC, Fang BJ, Hu RY, Ding BY (2008) On species diversity, niche breadth and interspecies association in communities invaded by *Spermacoce latifolia* Zhejiang Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 26, 501–508. (in Chinese with English abstract) [洪思思, 缪崇崇, 方本基, 胡仁勇, 丁炳扬 (2008) 浙江省阔叶丰花草入侵群落物种多样性、生态位及种间联结研究. *武汉植物学研究*, 26, 501–508.]
- Hu XC, Gao HH (2008) General situation and protection of tropical natural forests in Hainan Island. *Modern Agriculture Science and Technology*, (22), 76–77. (in Chinese) [胡小婵, 高宏华 (2008) 海南岛热带天然林概况及其保护. *现代农业科技*, (22), 76–77.]
- Huang QQ, Shen YD, Li XX, Fan ZW, Li MG, Cheng HT (2013) Native expanding *Merremia boissiana* is not more allelopathic than its non-expanding congener *M. vitifolia* in the expanded range in Hainan. *American Journal of Plant Sciences*, 4, 774–779.
- Huang QQ, Shen YD, Fan ZW, Li XX, Song X, Cheng HT, Hou YP (2013) Effects of soil from different forest types in Wuzhi Mountain on the seedling growth of *Merremia boissiana*. *Ecology and Environment Sciences*, 22, 95–99. (in Chinese with English abstract) [黄乔乔, 沈奕德, 范志伟, 李晓霞, 宋鑫, 程汉亭, 侯玉平 (2013) 五指山不同林型土壤对金钟藤幼苗生长的影响. *生态环境学报*, 22, 95–99.]
- Huang XT, Wang SX, Huang BJ, Yin H, Cui KF, Zhao W, Fan YG, Gu DF (2015) Analyses of community stability and inter-specific associations between the rare plant *Phyllitis scolopendrium* and its associated species. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 80–90. (in Chinese with English abstract) [黄祥童, 王绍先, 黄炳军, 尹航, 崔凯峰, 赵伟, 范宇光, 顾德峰 (2015) 珍稀植物对开蕨与其伴生物种的联结性及群落稳定性. *生态学报*, 35, 80–90.]
- Hubalek Z (1982) Coefficient of association and similarity based on binary data: An evaluation. *Biological Reviews*, 57, 669–689.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks: Cold spring harbor symposium of quantitative biology. *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Kang B, Liu SR, Zhang GJ, Chang JG, Wen YG, Ma JM, Hao WF (2006) Carbon accumulation and distribution in *Pinus massoniana* and *Cunninghamia lanceolata* mixed forest ecosystem in Daqingshan, Guangxi of China. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 1320–1329. (in Chinese with English abstract) [康冰, 刘世荣, 张广军, 常建国, 温远光, 马姜明, 郝文

- 芳 (2006) 广西大青山南亚热带马尾松、杉木混交林生态系统碳素积累和分配特征. *生态学报*, 26, 1320–1329.]
- Levins R (1968) *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, Princeton.
- Li JM, Xie F, Chen CJ, Zhang SY, Xiao RH, Zhao DZ (2001) Interspecific association of dominant species in *Betula luminifera* natural forest communities of Shaowu, Fujian Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 168–170. (in Chinese with English abstract) [李建民, 谢芳, 陈存及, 张思玉, 肖日红, 赵大洲 (2001) 光皮桦天然林群落优势种群的种间联结性研究. *应用生态学报*, 12, 168–170.]
- Li L, Xu ZF, Wei X, Cao HL, Su J, Ye WH (2008) Physiological compare *Merremia boissiana* with *Pueraria lobata* under drought stress and rewatering conditions. *Guihaia*, 28, 806–810. (in Chinese with English abstract) [李玲, 徐志防, 韦霄, 曹洪麟, 粟娟, 叶万辉 (2008) 金钟藤和葛藤在干旱与复水条件下的生理比较. *广西植物*, 28, 806–810.]
- Li SF, Liu WD, Su JR, Zhang ZJ (2011) Niches and interspecific associations of dominant tree populations at different restoration stages of monsoonal broad-leaved evergreen forest. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 508–515. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 张志钧 (2011) 季风常绿阔叶林不同恢复阶段乔木优势种群生态位和种间联结. *生态学杂志*, 30, 508–515.]
- Li XX, Huang QQ, Fan ZW, Shen YD, Cheng HT, Liu LZ (2014) Chemical compositions and allelopathic potential of volatile oil from *Merremia boissiana*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 35, 1643–1647. (in Chinese with English abstract) [李晓霞, 黄乔乔, 范志伟, 沈奕德, 程汉亭, 刘丽珍 (2014) 金钟藤叶挥发油化学成分分析及其化感潜力研究. *热带作物学报*, 35, 1643–1647.]
- Li YF, Tie J, Zhang GP, Guo H (2014) Niche characteristics of an artificial *Pinus tabulaeformis* forest in Manghe National Nature Reserve of Shanxi. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2905–2912. (in Chinese with English abstract) [李燕芬, 铁军, 张桂萍, 郭华 (2014) 山西蟒河国家级自然保护区人工油松林生态位特征. *生态学杂志*, 33, 2905–2912.]
- Liang WS, Fang TS, Yu HB, Wang Z (2012) Risk analysis of *Merremia boissiana* in China. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 26(3), 42–45. (in Chinese with English abstract) [梁玮莎, 方天松, 余海滨, 王忠 (2012) 金钟藤在中国的风险性分析. *广东林业科技*, 26(3), 42–45.]
- Liu H, Du RW, Wang Y, Chen YL, Wu YK, Yuan L (2017) Effects of *Eupatorium adenophorum* on interspecific association and the stability of companion species in Liangshan Prefecture of Sichuan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 5031–5038. (in Chinese with English abstract) [刘海, 杜如万, 王勇, 陈玉蓝, 吴叶宽, 袁玲 (2017) 紫茎泽兰对四川省凉山州共生植物种间联结性及稳定性的影响. *生态学报*, 37, 5031–5038.]
- Liu W, Cao W (2011) Niche characteristics of main plant species in spruce-fir forests in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1766–1774. (in Chinese with English abstract) [刘巍, 曹伟 (2011) 长白山云冷杉群落主要种群生态位特征. *生态学杂志*, 30, 1766–1774.]
- Liu YH, Zhao HX (2000) Advances in theory of disturbance and species diversity preservation. *Journal of Beijing Normal University*, 22(4), 101–105. (in Chinese with English abstract) [刘艳红, 赵惠勋 (2000) 干扰与物种多样性维持理论研究进展. *北京林业大学学报*, 22(4), 101–105.]
- Liu YH, Gao H, Zhang LH, Chen LP, Zhao NX, Gao YB (2010) Comparative analysis of inter-specific association within the *Stipa grandis*-*S. krylovii* community in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1016–1024. (in Chinese with English abstract) [刘珏宏, 高慧, 张丽红, 陈丽萍, 赵念席, 高玉葆 (2010) 内蒙古锡林郭勒草原大针茅-克氏针茅群落的种间关联特征分析. *植物生态学报*, 34, 1016–1024.]
- Pan G, Zhang HP, Pan D (2017) Interspecific associations of dominant plant populations in a mid-subtropical *Choerospondias axillaris* forest. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 892–901. (in Chinese with English abstract) [潘高, 张合平, 潘登 (2017) 中亚热带南酸枣林优势种群的种间联结性. *生态学杂志*, 36, 892–901.]
- Peng SL, Zhou HC, Guo SC, Huang ZL (1999) Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan. *Acta Botanica Sinica*, 41, 1239–1244. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 周厚诚, 郭少聪, 黄忠良 (1999) 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究. *植物学报*, 41, 1239–1244.]
- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 89, 1561–1565.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53–65.
- Rosenthal G (2003) Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, 227–246.
- Roxburgh SH, Chesson P (1998) A new method for detecting species associations with spatially autocorrelated data. *Ecology*, 79, 2180–2192.
- Schluter D (1984) A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65, 998–1005.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Shi ZM, Cheng RM, Liu SR (1999) Niche characteristics of plant populations in deciduous broad-leaved forest in Baotianman. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10, 265–269. (in Chinese with English abstract) [史作民, 程瑞梅, 刘世荣 (1999) 宝天曼落叶阔叶林种群生态位特征. *应用生态学报*, 10, 265–269.]
- Tang JM, Ai XR, Yi YM, Li L, Xu HM, Song YL (2012) Niche dynamics during restoration process for the dominant tree species in montane mixed evergreen and deciduous broadleaved forests at Mulinzi of southwest Hubei. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 6334–6342. (in Chinese with English abstract) [汤景明, 艾训儒, 易咏梅, 李玲, 徐红梅, 宋亚丽 (2012) 鄂西南木林子常绿落叶阔叶混交林恢复过程

- 中优势树种生态位动态. 生态学报, 32, 6334–6342.]
- Thevathasan NV, Gordon AM (2004) Ecology of tree intercropping systems in the north temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 61, 257–268.
- Tie J, Li YF, Wang X, Bai FL, Cui FT, Jin S (2015) Species diversity of forest community in *Macaca mulatta* habitat in Lishan National Nature Reserve, Shanxi. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 3009–3015. (in Chinese with English abstract) [铁军, 李燕芬, 王霞, 白凤麟, 崔方天, 金山 (2015) 山西历山国家级自然保护区猕猴栖息地森林群落物种多样性. 生态学杂志, 34, 3009–3015.]
- Tong GJ, Chen MR, Yu HB (2005) Preliminary report on the damage of *Merremia boissiana*. *Forest Pest and Disease*, 24(3), 17–18. (in Chinese with English abstract) [童国建, 陈沐荣, 余海滨 (2005) 金钟藤的危害性初报. 中国森林病虫害, 24(3), 17–18.]
- Walker BH (1995) Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 9, 747–752.
- Wang BS, Li MG, Liao WB (2005) Geographical distribution of *Merremia boissiana*. *Ecology and Environment*, 14, 451–454. (in Chinese with English abstract) [王伯荪, 李鸣光, 廖文波 (2005) 金钟藤的地理分布. 生态环境, 14, 451–454.]
- Wang BS, Peng SL (1985) Studies on the measuring techniques of interspecific association of lower-subtropical evergreen-broadleaved forests. I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 9, 32–43. (in Chinese with English abstract) [王伯荪, 彭少麟 (1985) 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究. I. 种间联结测式的探讨与修正. 植物生态学与地植物学丛刊, 9, 32–43.]
- Wang BS, Peng SL, Li DJ, Zhou T (2009) Research progress on *Merremia boissiana*. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 2360–2365. (in Chinese with English abstract) [王伯荪, 彭少麟, 李代江, 周婷 (2009) 金钟藤研究述评. 生态学杂志, 28, 2360–2365.]
- Wang BS, Qiu HX, Liao WB, Li MG, Ding MY, Peng SL (2007) Revision and additional notes on *Merremia boissiana* and *M. boissiana* var. *fulvopilosa* (Convolvulaceae). *Guihaia*, 27, 527–536. (in Chinese with English abstract) [王伯荪, 丘华兴, 廖文波, 李鸣光, 丁明艳, 彭少麟 (2007) 金钟藤分类考证及补充描述. 广西植物, 27, 527–536.]
- Wu HF, Song LJ, Du F, Hao WF (2017) Niche of main populations and environmental interpretation in grassland of Loess Plateau hilly region, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 3494–3504. (in Chinese with English abstract) [吴会峰, 宋丽娟, 杜峰, 郝文芳 (2017) 黄土丘陵区草地主要种群生态位及其环境解释. 应用生态学报, 28, 3494–3504.]
- Wu LF, Liang YQ, Chen K, Li ZC, Cao HL (2007) Damage and prevention of *Merremia boissiana* in Hainan Province, China. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 23(1), 83–86. (in Chinese with English abstract) [吴林芳, 梁永勤, 陈康, 李忠超, 曹洪麟 (2007) 金钟藤在海南的危害与防治. 广东林业科技, 23(1), 83–86.]
- Xin XJ, Yang YB, Wang G, Ren ZW, Chu CJ, Zhang RY (2011) Niche dynamics of plant community succession and grassland quality index on zokor mounds. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 700–706. (in Chinese with English abstract) [辛小娟, 杨莹博, 王刚, 任正炜, 储诚进, 张仁懿 (2011) 鼯鼠土丘植物群落演替生态位动态及草地质量指数. 生态学杂志, 30, 700–706.]
- Xu MH, Liu M, Zhai DT, Liu T (2016) A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 8224–8233. (in Chinese with English abstract) [徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤 (2016) 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 36, 8224–8233.]
- Ye QP, Zhang WH, Yu SC, Xue WY (2018) Interspecific association of the main tree populations of the *Quercus acutissima* community in the Qiaoshan forest area. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3165–3174. (in Chinese with English abstract) [叶权平, 张文辉, 于世川, 薛文艳 (2018) 桥山林区麻栎群落主要乔木种群的种间联结性. 生态学报, 38, 3165–3174.]
- Zhang JY, Zhao HL, Zhang TH, Zhao XY (2003) Niche dynamics of main populations of plants communities in the restoring succession process in Horqin Sandy Land. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 2741–2746. (in Chinese with English abstract) [张继义, 赵哈林, 张铜会, 赵学勇 (2003) 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征. 生态学报, 23, 2741–2746.]
- Zhao CL, Zhang F, Pang CH, Wang HM, Fan X (2013) Interspecific association of dominant species of *Amaranthus retroflexus* L. community. *Bulletin of Botanical Research*, 33, 454–460. (in Chinese with English abstract) [赵彩莉, 张峰, 庞春花, 王慧敏, 范晓 (2013) 反枝苋群落优势种的种间关联性分析. 植物研究, 33, 454–460.]
- Zheng YR (2000) Comparison of methods for studying stability of forest community. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(5), 28–32. (in Chinese with English abstract) [郑元润 (2000) 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, 36(5), 28–32.]
- Zhou XY, Wang BS, Li MG, Zan QJ (2000) An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 332–339. (in Chinese with English abstract) [周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 曾启杰 (2000) 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. 植物生态学报, 24, 332–339.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测

胡宜峰¹ 余文华¹ 岳 阳¹ 黄正澜懿¹ 李玉春² 吴 毅^{1*}¹ (广州大学生命科学学院, 广州 510006)² (山东大学(威海)海洋学院, 山东威海 264209)

摘要: 海南岛位于我国南部, 地处热带北缘, 其独特的岛屿气候环境孕育了丰富的生物资源, 为我国生物多样性热点地区之一。为探究岛内的翼手目物种多样性状况, 本研究组使用雾网、蝙蝠竖琴网等工具, 于2002年至2016年先后对海南岛进行了15次翼手目多样性调查, 并根据其外形与头骨特征及系统发育学方法进行标本鉴定。共获取了1,025号标本, 隶属5科15属31种, 其中2016年12月21日在海南琼中捕获的艾氏管鼻蝠(*Murina eleryi*)为海南岛蝙蝠分布新记录。结合前人调查及发表结果统计, 岛内共有翼手类8科20属41种。同时基于本调查采集位点和前人调查位置信息(共计363个位点), 结合WorldClim 32种气候数据, 运用最大熵模型(MaxEnt)对海南岛翼手目物种的分布进行预测, 结果显示五指山、吊罗山、鹦哥岭、尖峰岭及海口火山口国家地质公园等地为翼手目物种多样性较丰富的区域, 而三亚、澄迈、屯昌、临高、琼海等地翼手目物种多样性较低。本研究结果为海南岛翼手目资源分布及多样性状况提供了基础资料, 也为岛内后续开展翼手目资源保护管理、蝙蝠疾病防控等提供了重要的参考依据。

关键词: 翼手目; 海南岛; 艾氏管鼻蝠; 物种多样性; 最大熵(MaxEnt)模型

Species diversity and potential distribution of Chiroptera on Hainan Island, China

Yifeng Hu¹, Wenhua Yu¹, Yang Yue¹, Zhenglanyi Huang¹, Yuchun Li², Yi Wu^{1*}¹ School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006² Marine College, Shandong University, Weihai, Shandong 264209

Abstract: Hainan Island is a key biodiversity hotspot in China with a unique ecosystem and climate. In order to explore the species diversity of Chiroptera on the island, 15 bat surveys were carried out in the area between 2002 and 2016. During these surveys, mist nets, harp traps and other tools were deployed. Captured specimens were identified according to their external form, skull features and phylogenetic description. In total, 1,025 specimens from 5 families, 15 genera and 31 species were recorded and collected. On December 21, 2016, two small *Murina* bats were captured in a harp-trap in a forest at Chaocan Village, Qiongzong City, Hainan Province. Based on external, cranio-dental characteristics and phylogenetic evidence, the bats were identified as *Murina eleryi*. This is the first record of the species on Hainan Island. Based from our survey result and literature review, Chiroptera of Hainan Island consists of a total of 8 families 20 genera and 41 species. The potential distribution area of bats on Hainan Island was mapped using a maximum entropy (MaxEnt) model incorporating 363 local records, derived from our records and the literature. High diversity was predicted for Wuzhi Mountain, Diaoluo Mountain, Yinggeling, Jianfengling and Huoshankou National Geopark whereas the low diversity was predicted for Sanya, Chengmai, Tunchang, Lingao, Qionghai areas. Overall, baseline data for Chiroptera distribution, and resource status was assessed by the current study, which is useful for disease prevention, control, resource conservation and management on Hainan Island.

Key words: Chiroptera; Hainan Island; *Murina eleryi*; species diversity; maximum entropy (MaxEnt)

收稿日期: 2018-09-21; 接受日期: 2018-12-31

基金项目: 国家自然科学基金(31670381; 31672258)、国家自然科学基金国际合作项目(31110103910)、广州市科技计划科学研究专项(201607010299)和广州大学 2017 年度青年拔尖人才培养计划(BJ201707)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wuyizhouq@263.net

翼手目是哺乳动物中仅次于啮齿目动物的第二大类群(Simmons, 2005), 我国总计8科135种(蒋志刚等, 2017)。翼手目种类作为唯一一类具有飞行能力的特殊哺乳动物, 习性独特, 生活环境隐蔽, 其基础本底资料相对匮乏。

海南岛为我国第二大岛(18°9′–20°11′ N, 108°36′–111°4′ E), 处于印度尼西亚—马来西亚热带区的北缘, 为我国典型热带气候区域之一, 年平均气温高, 降水量大(高素华等, 1988)。海南岛中南部由五指山、鹦哥岭、吊罗山、尖峰岭等山脉组成, 北部及岛屿四周则以丘陵、平原和滨海沙滩逐级过渡, 动物的种类、种群数量、地理分布在不同区域也有所不同(徐龙辉等, 1983; 高素华等, 1988; 颜家安, 2008; 车秀芬等, 2014), 是我国生物多样性最高的地区之一, 也是世界生物多样性研究和保护的热点地区(李玉春等, 2005; 史海涛等, 2011), 具有极高的研究价值。岛内翼手目的早期主要研究包括: 徐龙辉等(1983)在海南岛鸟兽调查中对翼手目的种类和分布进行了初步报道; 吴毅等(2003)对吊罗山保护区内翼手类物种多样性进行了初步研究; 李玉春等(2006a)对马鞍岭火山口保护区翼手目进行了调查报道; 朱斌良等(2008)对海南岛翼手目多样性状况进行了初步探讨; 李德伟等(2010)对海南岛翼手目的分布格局进行了研究。上述工作主要集中在部分地区且以洞穴型蝙蝠为主, 尚缺乏对全岛、以森林型蝙蝠为重点的专项研究。

本研究组从2002年起, 持续关注海南岛翼手目多样性状况, 除继续对洞穴型蝙蝠的研究外, 使用蝙蝠竖琴网重点对岛内森林型蝙蝠进行研究, 通过15次的野外调查, 共采集蝙蝠标本1,025号, 隶属5科15属31种。还结合前人文献资料对岛内翼手目物种多样性与分布状况进行梳理, 运用最大熵物种分布模型(MaxEnt)(Phillips et al, 2006)对该类群岛内潜在分布区进行预测, 进一步明确了翼手类在岛内的分布现状, 为后续该类群针对性调查提供借鉴与指引, 还能够为该类群日后的保护管理、深入研究及以蝙蝠为媒介的疾病防控提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 标本的采集及物种鉴定

课题组在2002至2016年间进行了15次海南岛翼手目资源调查, 调查范围覆盖海南岛内的主要保

护区。使用手网、雾网和竖琴网等工具进行采集捕捉, 参照哺乳动物测量标准(杨奇森等, 2007), 对采集到的标本进行外部形态与头骨测量, 并进行物种鉴定(刘少英和吴毅, 2019)。外部形态测量指标包括: 前臂长(forearm length)、尾长(tail length)、后足长(hindfoot length)、胫骨长(tibia length)、耳长(ear length); 头骨测量指标包括: 颅全长(greatest length of skull)、枕犬长(condylo-canine length)、颧宽(zygomatic width)、眶间宽(interorbital of width)、脑颅高(braincase height)、腭长(palate length)、上齿列长(upper canine-third molar length)、上犬齿宽(rostrum width across upper canines)、上臼齿宽(width across third upper molars)、上犬齿前臼齿长(upper canine-premolar length)、下犬齿前臼齿长(lower canine-premolar length)、下齿列长(lower canine-third molar length)、下颌长(mandibular length)、下颌高(mandibular height)。

在经初步形态鉴定后, 对部分存疑的标本进一步使用系统发育学方法辅助物种鉴定: 剪取约20 mg肌肉组织, 利用TaKaRa MiniBEST Universal Genomic DNA Extraction Kit (TAKARA, 大连)提取总DNA; 使用引物(*COI-f*: 5'-ACA GCC TAA TAC CTA CTC GGC CAT T-3'和*COI-r*: 5'-AGG CTC GGG TGT CTA CGT CCA-3')扩增线粒体*COI*基因(约641 bp); 测序工作由上海美吉生物医药科技有限公司完成; 将测序结果在GENEIOUS 5.4 (Drummond et al, 2011)中进行目测校对与拼接, 联合GenBank数据库中467条管鼻蝠线粒体*COI*基因序列使用Muscle (Edgar, 2004)进行排序, 使用ModelTest确定最优化核苷酸替换模型(Posada & Crandall, 1998), 在MEGA 6.0软件中采用邻接法(neighbour-joining method)构建系统发育树(Saitou & Nei, 1987), 自展(bootstraps) 500次估计其系统发生树的节点支持度。

1.2 海南岛蝙蝠多样性状况汇总分析及潜在空间分布的预测

为更好地了解翼手目在海南岛的分布状况, 对课题组采集的标本及海南岛现有的翼手目历史分布记录进行梳理汇总(寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 江海声等, 2006; 李玉春等, 2006a, b; 余文华等, 2008; 张礼标等, 2008; 朱斌良等, 2008; 朱光剑等, 2008a, b; 李德伟

等, 2010; Wu et al, 2010, 2012; 蒋志刚等, 2015; 胡宜峰等, 2018; Yu et al, 2018), 依据《中国动物地理》(张荣祖, 1999)和《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)对物种区系及濒危等级进行划分。

本研究汇总课题组实地调查及前人记录的GPS信息点共363个, 运用MaxEnt模型(Phillips et al, 2006)重建该类群在岛内的适生区域。将世界气候数据库(Worldclim version 1.3, <http://www.worldclim.org>; Hijmans et al, 2005)中的32个精度为30" (约1 km²)的海拔、气候与降雨因子汇同分布点导入MaxEnt软件以重建类群适生分布区域, 使用刀切法(Jackknife test)评估温度、降雨量及海拔等因子的重要性(附录1), 随机检验百分比(random test percentage)设置为25%, 重复设置为10次, 重复类别为Subsample, 采用ROC曲线(受试者工作特征曲线)下面积(area under the receiving operator curve, AUC)对预测精度进行评价。

2 结果

2.1 海南岛蝙蝠物种多样性状况

本研究在2002年至2016年间共捕获蝙蝠标本1,025只, 经鉴定, 隶属5科15属31种。结合前人资料, 迄今海南岛记录翼手目8科20属41种, 占中国翼手目种类的30.4%。其中蝙蝠科种类最多, 达24种, 占海南岛翼手目种类的58.5%; 蹄蝠科种类次之, 共5种, 占12.2%; 菊头蝠科4种, 占9.8%; 长翼蝠科3种, 占7.3%; 狐蝠科2种, 占4.9%; 鞘尾蝠科、犬吻蝠科、假吸血蝠科各1种, 各占2.4%。在物种分布型方面: 东洋型种类27种, 占65.9%; 季风型3种, 占7.3%; 南中国型6种, 占14.6%; 古北界成分中古北型2种, 占4.9%; 其他不易归类的3种, 占7.3% (附录2)。

在物种鉴定中发现, 2016年12月21日在琼中县朝参村人工林(19°03'50" N, 109°45'42" E, 海拔423 m)使用竖琴网采集的2只管鼻蝠(Male: GZHU16448; Female: GZHU16452), 根据其外部形态、头骨特征及系统发育学证据, 被鉴定为艾氏管鼻蝠(*Murina eleryi*; 图1, 附录3), 为海南岛翼手目分布新记录。

41种蝙蝠中, 彩蝠(*Kerivoula picta*)被列为濒危(EN)级, 犬蝠(*Cynopterus sphinx*)、大菊头蝠(*Rhinolophus luctus*)、普氏蹄蝠(*Hipposideros pratti*)、

中华鼠耳蝠(*Myotis chinensis*)、大足鼠耳蝠(*M. pilosus*)、高颅鼠耳蝠(*M. siligorensis*)、小伏翼(*Pipistrellus tenuis*)、灰伏翼(*Hypsugo pulveratus*)、南蝠(*Ia io*)、褐扁颅蝠(*Tylonycteris robustula*)、圆耳管鼻蝠(*Murina cyclotis*)、艾氏管鼻蝠、毛翼管鼻蝠(*Harpiocephalus harpia*)、暗褐彩蝠(*Kerivoula furva*)、亚洲长翼蝠(*Miniopterus fuliginosus*)、几内亚长翼蝠(*M. magnater*)、南长翼蝠(*M. pusillus*)共17种被列为近危(NT)等级, 印度假吸血蝠(*Megaderma lyra*)和无尾蹄蝠(*Coelops frithii*)被列为易危(VU)等级, 数据缺乏(DD)的有1种, 即哈氏管鼻蝠(*Murina harrisoni*), 其余20种均为无危(LC)(附录2)。

不同蝙蝠在岛内的采集和记录数量以及分布状况显示: 中菊头蝠(*Rhinolophus affinis*)、小菊头蝠(*R. pusillus*)、中华菊头蝠(*R. sinicus*)、中蹄蝠(*Hipposideros larvatus*)和小黄蝠(*Scotophilus kuhlii*)等5种在岛内有较大的种群数量且分布区域较广; 棕果蝠(*Rousettus leschenaultii*)、犬蝠、黑髯墓蝠(*Taphozous melanopogon*)、大菊头蝠、大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)、小蹄蝠(*H. pomona*)、无尾蹄蝠、华南水鼠耳蝠(*Myotis laniger*)、大足鼠耳蝠、东亚伏翼(*Pipistrellus abramus*)、印度伏翼(*P. coromandra*)、普通伏翼(*P. pipistrellus*)、灰伏翼、褐扁颅蝠、斑蝠(*Scotomanes ornatus*)、大黄蝠(*Scotophilus heathi*)、亚洲长翼蝠、几内亚长翼蝠和南长翼蝠等19种在岛内有一定的种群数量或有较广的分布区域; 而皱唇犬吻蝠(*Chaerephon plicata*)、中华鼠耳蝠、大卫鼠耳蝠(*Myotis davidii*)、霍氏鼠耳蝠(*M. horsfieldii*)、高颅鼠耳蝠、锡兰伏翼(*Pipistrellus ceylonicus*)、南蝠、中华山蝠(*Nyctalus plancyi*)、圆耳管鼻蝠、艾氏管鼻蝠、哈氏管鼻蝠、毛翼管鼻蝠、彩蝠、暗褐彩蝠等14种在岛内的种群数量少且分布范围较小; 另有小伏翼、普氏蹄蝠、印度假吸血蝠3种只有文献记录, 但无具体采集地点(附录2)。

不同市级行政区中, 陵水分布的翼手目种类最多, 达27种, 其次分别是琼中(22种)、海口(16种)等, 而临高(2种)、屯昌(2种)、澄迈(1种)、三亚(1种)等区域则种类较少(图2)。

2.2 海南岛蝙蝠的适生分布区预测

MaxEnt模型结果显示, 10次Subsample的平均训练集AUC值为0.73。Jackknife检验结果提示: 海

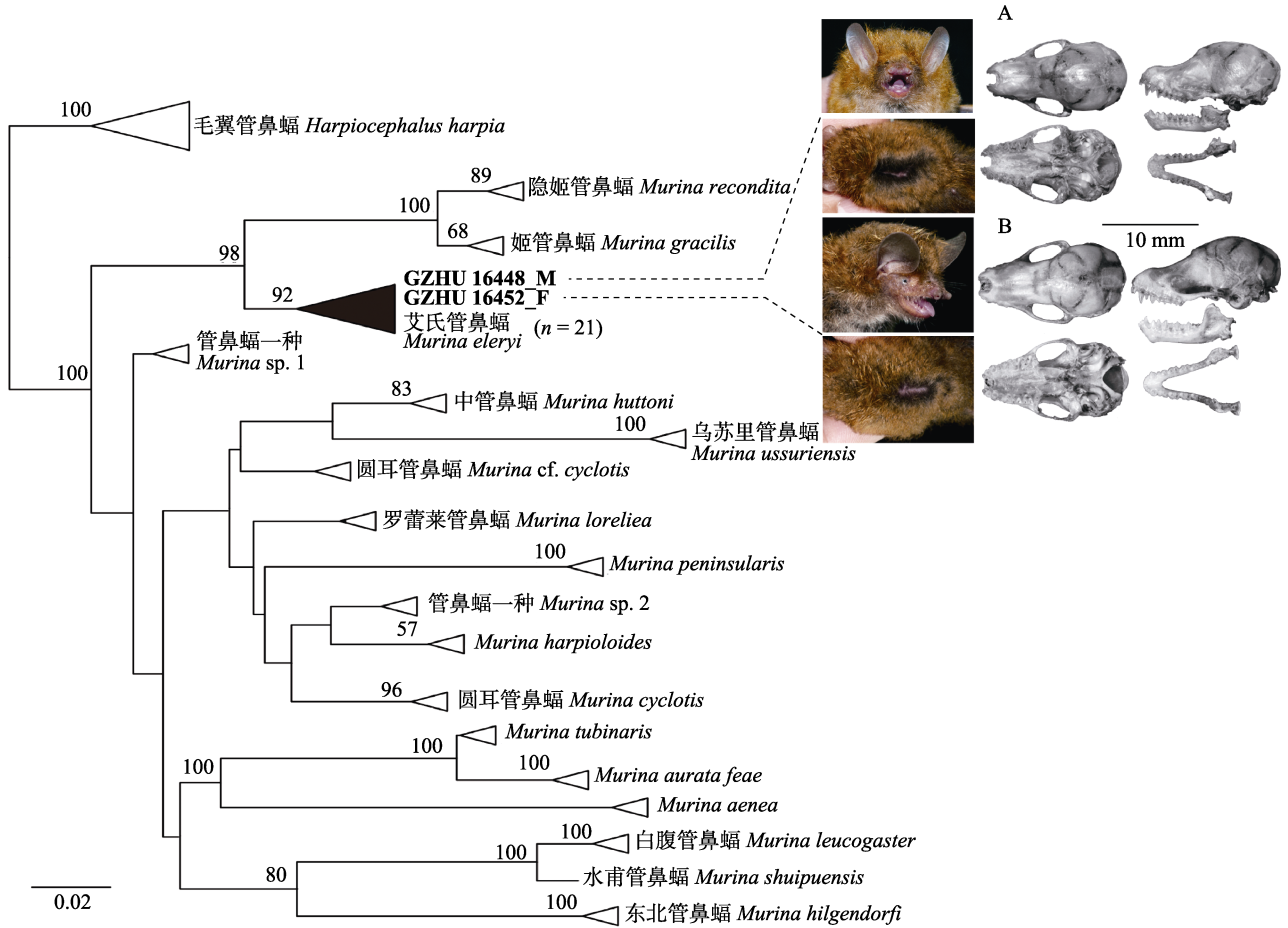


图1 基于641 bp COI序列运用邻接法构建的管鼻蝠系统发生树及艾氏管鼻蝠外形和头骨(A: 雄性; B: 雌性)
Fig. 1 Neighbour-joining tree of *Murina* based on 641 bp COI gene, the external, skull and mandible characters of *Murina eleryi* (A, Male; B, Female)

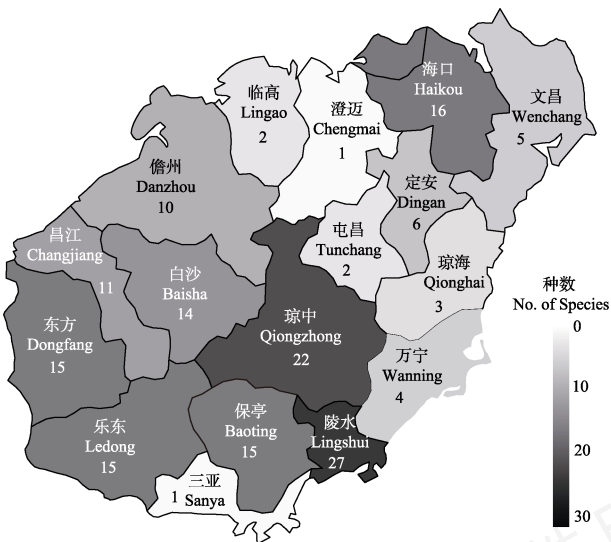


图2 海南岛各地区翼手目资源调查情况。颜色越深其蝙蝠生物多样性越高, 数字代表物种数。
Fig. 2 The distribution of bat species in different city of Hainan Island. The darker colors show areas with higher bat biodiversity, figures represent the number of species.

拔、最暖季度平均温度、最热月份最高温度、年平均温度为影响蝙蝠类群分布的主要气候因子(图3)。此外, MaxEnt模型预测海南岛蝙蝠的高适生区主要集中在五指山、吊罗山、鹦哥岭、尖峰岭及火山口等地区, 而三亚、澄迈、屯昌、琼海等则为低适生区(图4)。

3 讨论

艾氏管鼻蝠作为典型的树栖蝙蝠, 活动隐秘, 难捕捉, 标本量少, 对该物种的报道和描述相对缺乏。其国内已知分布区包括广西和贵州(Francis & Eger, 2012)、湖南(刘志霄等, 2014)、广东(徐忠鲜等, 2014), 本次在海南采集到艾氏管鼻蝠扩大了该种类在国内的分布区, 为该种类在我国最南缘的分布记录。该记录也使海南岛内管鼻蝠种类由原有的2种增至3种, 翼手目种数增至41种。鉴于海南岛作

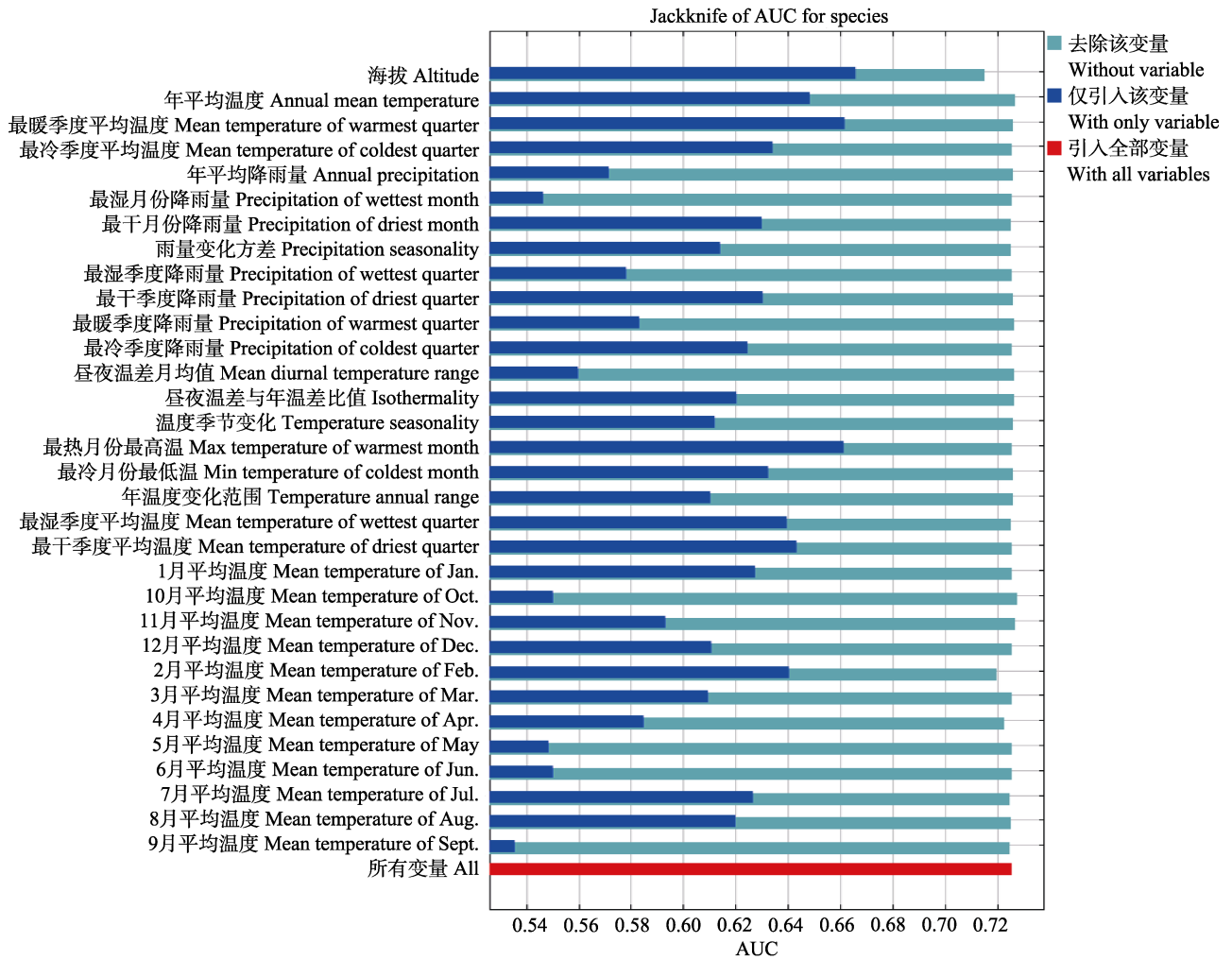


图3 环境变量重要性的刀切法检验

Fig. 3 Results of Jackknife test of environment variable importance

为我国重要的生物多样性热点区之一，且翼手目物种在低纬度区域具有更高丰富度的规律(Buckley et al, 2010)，我们认为现阶段岛内的翼手目多样性仍有被低估的可能。

与其他调查组相比，本研究组自2008年起，通过使用竖琴网，进一步发掘海南岛内树栖型蝙蝠多样性状况，采集到树栖型蝙蝠共计18种，占海南岛翼手目种类的43.9%；发现了褐扁颅蝠(余文华等, 2008)、泰坦尼亚彩蝠(*Kerivoula titania*) (Wu et al, 2012)、毛翼管鼻蝠(胡宜峰等, 2018)以及艾氏管鼻蝠(本研究)共4个树栖蝙蝠新记录。其中2012年采集的泰坦尼亚彩蝠和文献中记载的哈氏彩蝠(*K. hardwickii*)经过Yu等(2018)厘定后确定为暗褐彩蝠。在调查过程中我们也发现，部分国内较常见的种类如东亚伏翼仅在乐东、陵水和海口有分布记录，印

度假吸血蝠、普氏蹄蝠和小伏翼作为早期文献记录种类在近15年的调查中均未发现(附录2)，这可能是因为：(1)调查力度不够；(2)部分区域由于自然资源的开发，导致蝙蝠栖息地被破坏。因此有必要对这些分布记录进行实地考察以核实其种群现状。

最大熵模型已成功且广泛地运用在植物群落和一些物种的适生区预测中(Phillips et al, 2006; 崔绍朋等, 2018; 武晓宇等, 2018)，本研究MaxEnt模型模拟结果显示，翼手目多样性高的区域主要集中于海南岛的中南部以及北部区域，而这些区域则主要围绕着五指山、尖峰岭、吊罗山以及火山口等植被较好且人类活动较少的区域。对蝙蝠在海南岛内分布影响较大的环境因子是：海拔、最暖季度平均温度、最热月份最高温度、年平均温度，该结果与李玉春等(2005)在基于全国尺度条件下提出的影响

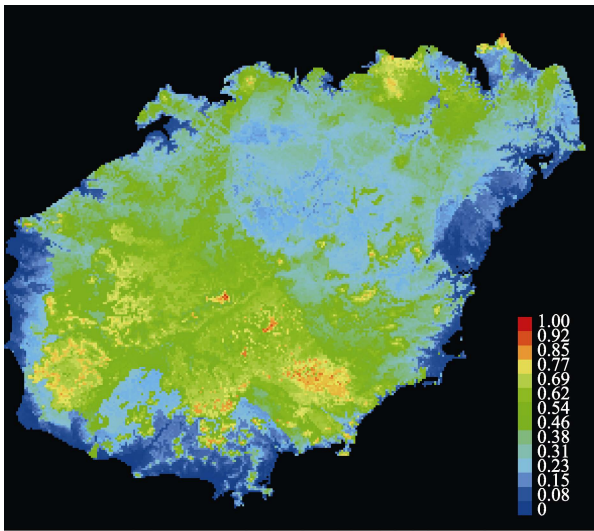


图4 蝙蝠在海南岛的适生区。物种存在的概率为0–1，暖色为物种存在概率高的区域，最高为红色，最低为深蓝色。

Fig. 4 Suitable habitat distribution of bats in Hainan Island. The species existing probability range from 0 to 1. Warmer colors show areas with higher predicted probability, red is the highest, dark blue is the lowest.

翼手目分布规律的主要影响因子(如年平均温度、大于零度日数、1月平均温度、年降雨量)存在一定差异,但我们认为该差异主要源于分析尺度与使用方法不同所致,而且二者共同提示年平均温度是影响蝙蝠分布的重要因素之一。

蝙蝠是生态系统中的重要成员之一,具有举足轻重的生态作用(Williams-Guillén et al, 2008; Maine & Boyles, 2015),其在岛内的资源状况与本底信息的明确是相关保护工作开展的前提与基础。同时,大量研究指出蝙蝠为多种致病病毒的天然宿主,如埃博拉病毒、SARS病毒、马尔堡病毒以及狂犬病毒等(Calisher et al, 2006; Daszak, 2010; Wong et al, 2010; Olival et al, 2017),故其本底信息的明确无疑有着重要的疾控与防治意义。与实地调查不同,通过MaxEnt模型可快速整合分布记录与生态学数据完成类群的潜在分布区预测,但模型的稳定性与准确性受样本数量和样本地理空间分布两方面的制约(Manel et al, 2001),本研究中的部分文献记载的GPS数据缺失导致采集位点只能粗略定位,这对蝙蝠适生区预测产生的影响难以评估。另一方面,本研究仅选取了常规使用的海拔、降雨量、温度等气候因子,而植被情况、洞穴分布情况以及人类活动等因子由于数据不全或缺乏而无法纳入,已有文献指出部分生态因子对蝙蝠分布具有重要影响,如洞

穴位置、理化特征、人为干扰程度等(Russo et al, 2002; 张成菊和吴毅, 2006; Johnson et al, 2009),故后续的研究中应适当补充相关数据以进一步提高模型的准确性,为该类群的本底调查、类群的生态保护及疾病防控提供指引。

参考文献

- Buckley LB, Davies TJ, Ackerly DD, Kraft NJB, Harrison SP, Anacker BL, Cornell HV, Damschen EI, Grytnes JA, Hawkins BA, McCain CM, Stephens PR, Wiens JJ (2010) Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 2131–2138.
- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T (2006) Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews*, 19, 531–545.
- Che XF, Zhang JH, Huang HJ, Liu SJ, Zhang MJ (2014) Climate regionalization in Hainan Island. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 34(6), 60–65. (in Chinese with English abstract) [车秀芬, 张京红, 黄海静, 刘少军, 张明洁 (2014) 海南岛气候区划研究. *热带农业科学*, 34(6), 60–65.]
- Cui SP, Luo X, Li CW, Hu HJ, Jiang ZG (2018) Predicting the potential distribution of white-lipped deer using the MaxEnt model. *Biodiversity Science*, 26, 171–176. (in Chinese with English abstract) [崔绍朋, 罗晓, 李春旺, 胡慧建, 蒋志刚 (2018) 基于MaxEnt模型预测白唇鹿的潜在分布区. *生物多样性*, 26, 171–176.]
- Daszak P (2010) Bats, in black and white. *Science*, 329, 634–635.
- Drummond MJ, McCarthy JJ, Sinha M, Spratt HM, Volpi E, Esser KA, Rasmussen BB (2011) Aging and microRNA expression in human skeletal muscle: A microarray and bioinformatics analysis. *Physiological Genomics*, 43, 595–603.
- Edgar RC (2004) MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792–1797.
- Francis CM, Eger JL (2012) A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with a description of two new species. *Acta Chiropterologica*, 14, 15–38.
- Gao SH, Huang ZM, Zhang TQ, Lin X (1988) Climate of Hainan Island. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [高素华, 黄增明, 张统钦, 林熙 (1988) 海南岛气候. 气象出版社, 北京.]
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hu YF, Li F, Wu Y, Li YC, Yu WH (2018) New record of *Harpiocephalus harpia* in Hainan Province. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 38(3), 85–88.

- (in Chinese with English abstract) [胡宜峰, 黎舫, 吴毅, 李玉春, 余文华 (2018) 海南省蝙蝠新记录——毛翼管鼻蝠. 浙江林业科技, 38(3), 85–88.]
- Jiang HS, Song XJ, Liao WB, Li TH, Wu Y, Jin JH, Zou FS, Dong SY, Yi ZS, Zhou GY, Song B, Ke MH (2006) The Biodiversity and Its Conservation of Diaoluo Mountain, Hainan, China. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [江海声, 宋晓军, 廖文波, 李泰辉, 吴毅, 金建华, 邹发生, 董仕勇, 易祖盛, 周光益, 宋斌, 柯铭辉 (2006) 海南吊罗山生物多样性及其保护. 广东科技出版社, 广州.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鸮, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). *Biodiversity Science*, 24, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性 (第2版). 生物多样性, 25, 886–895.]
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ, Li LL (2015) China's Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建, 李立立 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Johnson JB, Edwards JW, Ford WM, Gates JE (2009) Roost tree selection by northern myotis (*Myotis septentrionalis*) maternity colonies following prescribed fire in a Central Appalachian Mountains hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 258, 233–242.
- Li DW, Yin F, Zeng Y, Zhang Y, Zhang XW (2010) Cluster analysis on the distribution patterns of Chiroptera in Hainan Island. *Journal of Biology*, 27(2), 16–20. (in Chinese with English abstract) [李德伟, 尹锋, 曾玉, 张园, 张信文 (2010) 海南岛翼手类地理分布格局的聚类分析. 生物学杂志, 27(2), 16–20.]
- Li YC, Meng YH, Zhang LC, Ye Q (2005) Analysis of environmental factors on geographical distribution of Chinese Chiroptera. *Acta Zoologica Sinica*, 51, 413–422. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 蒙以航, 张利存, 叶青 (2005) 中国翼手目地理分布的环境因子影响分析. 动物学报, 51, 413–422.]
- Li YC, Chen Z, Long YR, Zhou F, Zhong YR (2006a) Species diversity of Chiroptera in Ma'anling volcano area, Hainan Island. *Chinese Journal of Zoology*, 41(3), 106–109. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 陈忠, 龙育儒, 周锋, 钟友仁 (2006a) 海南岛马鞍岭火山口地区翼手目物种多样性. 动物学杂志, 41(3), 106–109.]
- Li YC, Wu Y, Chen Z (2006b) A new record of Rickett's big-footed bat *Myotis ricketti* in Hainan Island of China. *Acta Theriologica Sinica*, 26, 211–212. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 吴毅, 陈忠 (2006b) 海南岛发现大足鼠耳蝠分布新纪录. 兽类学报, 26, 211–212.]
- Liu SY, Wu Y (2019) Handbook of the Mammals of China. The Straits Publishing & Distributing Group, Fuzhou. (in Chinese) [刘少英, 吴毅 (2019) 中国兽类图鉴. 海峡书局出版社, 福州.]
- Liu ZX, Zhang YX, Zhang JS, Zhang LB (2014) *Murina eleryi* discovered in Hunan Province. *Chinese Journal of Zoology*, 49, 132–135. (in Chinese with English abstract) [刘志霄, 张佑祥, 张劲硕, 张礼标 (2014) 湖南省发现艾氏管鼻蝠. 动物学杂志, 49, 132–135.]
- Maine JJ, Boyles JG (2015) Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 12438–12443.
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38, 921–931.
- Olival KJ, Hosseini PR, Zambrana-Torrel C, Ross N, Bogich TL, Daszak P (2017) Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature*, 546, 646–650.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Posada D, Crandall KL (1998) ModelTest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14, 817–818.
- Russo D, Jones G, Migliozzi A (2002) Habitat selection by the Mediterranean horseshoe bat, *Rhinolophus euryale* (Chiroptera: Rhinolophidae) in a rural area of southern Italy and implications for conservation. *Biological Conservation*, 107, 71–81.
- Saitou N, Nei M (1987) The Neighbor-Joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4, 406–425.
- Shaw TH, Wang S, Lu CK, Chang LK (1966) A survey of the mammals of Hainan Island, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 3, 260–276. (in Chinese with English abstract) [寿振黄, 汪松, 陆长坤, 张鑾光 (1966) 海南岛的兽类调查. 动物分类学报, 3, 260–276.]
- Shi HT (2001) Retrieval of Terrestrial Vertebrates in Hainan. Hainan Publishing House, Haikou. (in Chinese) [史海涛 (2001) 海南陆栖脊椎动物检索. 海南出版社, 海口.]
- Shi HT, Zhao EM, Wang LJ, Bi H, Lü SQ, Liu HN, Wang JC, Zhao H, Hong ML (2011) Amphibians and Reptiles of

- Hainan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [史海涛, 赵尔宓, 王力军, 毕华, 吕顺清, 刘惠宁, 汪继超, 赵蕙, 洪美玲 (2011) 海南两栖爬行动物志. 科学出版社, 北京.]
- Simmons NB (2005) Order Chiroptera // Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd edn. The Johns Hopkins University Press, Maryland.
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物物种与亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Williams-Guillén K, Prefecto I, Vandermeer J (2008) Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science*, 320, 70.
- Wong S, Lau S, Woo P, Yuen KY (2010) Bats as a continuing source of emerging infections in humans. *Reviews in Medical Virology*, 17(2), 67–91.
- Wu XY, Dong SK, Liu SL, Liu QR, Han YH, Zhang XL, Su XK, Zhao HD, Feng J (2018) Identifying priority areas for grassland endangered plant species in the Sanjiangyuan Nature Reserve based on the MaxEnt model. *Biodiversity Science*, 26, 138–148. (in Chinese with English abstract) [武晓宇, 董世魁, 刘世梁, 刘全儒, 韩雨晖, 张晓蕾, 苏旭坤, 赵海迪, 冯憬 (2018) 基于MaxEnt模型的三江源区草地濒危保护植物热点区识别. 生物多样性, 26, 138–148.]
- Wu Y, Jiang HS, Peng HY, Li SN, Wang WY (2003) Study on the species biodiversity of mammals in Diaoluoshan Mountain. *Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition)*, 2, 505–511. (in Chinese with English abstract) [吴毅, 江海声, 彭洪元, 李仕宁, 王文毅 (2003) 吊罗山保护区哺乳动物多样性初步研究. 广州大学学报(自然科学版), 2, 505–511.]
- Wu Y, Li YC, Lin LK, Harada M, Chen Z, Motokawa M (2012) New records of *Kerivoula titania* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan Island and Taiwan. *Mammal Study*, 37, 69–72.
- Wu Y, Motokawa M, Li YC, Harada M, Chen Z, Yu WH (2010) Karyotype of Harrison's tube nosed bat *Murina harrisoni* (Chiroptera: Vespertilionidae: Murininae) based on the second specimen recorded from Hainan Island, China. *Mammal Study*, 35, 277–279.
- Xu LH, Liu ZH, Yu SM (1983) Birds and Beasts in Hainan Island, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐龙辉, 刘振河, 余斯绵 (1983) 海南岛的鸟兽. 科学出版社, 北京.]
- Xu ZX, Yu WH, Wu Y, Li F, Chen BC, Harada M, Motokawa M, Gong YN, Li YC (2014) Preliminary study on population genetic structure and taxonomy of Elery's tube-nosed bat (*Murina eleryi*). *Acta Theriologica Sinica*, 34, 270–277. (in Chinese with English abstract) [徐忠鲜, 余文华, 吴毅, 李锋, 陈柏承, 原田正史, 本川雅治, 龚粤宁, 李玉春 (2014) 艾氏管鼻蝠种群遗传结构初步研究及其分类探讨. 兽类学报, 34, 270–277.]
- Yan JA (2008) Study on Evolution History of Hainan Island's Ecological Environment. Science Press, Beijing. (in Chinese) [颜家安 (2008) 海南岛生态环境变迁研究. 科学出版社, 北京.]
- Yang QS, Xia L, Feng ZJ, Ma Y, Quan GQ, Wu Y (2007) A guide to the measurement of mammal skull V, Insectivora and Chiroptera. *Chinese Journal of Zoology*, 42(2), 56–62. (in Chinese with English abstract) [杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 马勇, 全国强, 吴毅 (2007) 兽类头骨测量标准V, 食虫目、翼手目. 动物学杂志, 42(2), 56–62.]
- Yu WH, Wu Y, Li YC, Jiang HS, Chen Z (2008) A new record of greater bamboo bat *Tylonycteris robustula* of Hainan Island. *Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition)*, 7, 30–33. (in Chinese with English abstract) [余文华, 吴毅, 李玉春, 江海声, 陈忠 (2008) 海南岛发现褐扁蝠(*Tylonycteris robustula*)分布新纪录. 广州大学学报(自然科学版), 7, 30–33.]
- Yu WH, Li F, Csorba G, Xu ZX, Wang XY, Guo WJ, Li YC, Wu Y (2018) A revision of *Kerivoula hardwickii* and occurrence of *K. furva* (Chiroptera: Vespertilionidae) in China. *Zootaxa*, 4461, 45–56.
- Zhang CJ, Wu Y (2006) Habitat selection of environment, ecological function and protection of cave bat. *Bulletin of Biology*, 41(5), 4–6. (in Chinese) [张成菊, 吴毅 (2006) 洞穴型蝙蝠的栖息环境选择、生态作用及保护. 生物学通报, 41(5), 4–6.]
- Zhang LB, Zhu GJ, Yu DM, Ye JP, Zhang W, Hong TY, Tan M (2008) New record of *Tylonycteris robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan, Guizhou, and Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 28, 316–320. (in Chinese with English abstract) [张礼标, 朱光剑, 于冬梅, 叶建平, 张伟, 洪体玉, 谭敏 (2008) 海南、贵州和四川三省翼手类新纪录——褐扁蝠. 兽类学报, 28, 316–320.]
- Zhang RZ (1999) Zoogeography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1999) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhu BL, Zhu GJ, Li DW, Hong TY, Zhang XW (2008) A preliminary survey on species diversity of Chiroptera in Hainan Island. *Journal of Hainan Normal University (Natural Science)*, 21, 75–81. (in Chinese with English abstract) [朱斌良, 朱光剑, 李德伟, 洪体玉, 张信文 (2008) 海南岛翼手目物种多样性的初步调查. 海南师范大学学报(自然科学版), 21, 75–81.]
- Zhu GJ, Li DW, Ye JP, Hong TY, Zhang LB (2008a) New record of *Ia io* in Hainan Island, its echolocation pulses and ND1 analysis. *Chinese Journal of Zoology*, 43, 69–75. (in Chinese with English abstract) [朱光剑, 李德伟, 叶建平, 洪体玉, 张礼标 (2008a) 南蝠海南岛分布新纪录、回声定位信号和ND1分析. 动物学杂志, 43, 69–75.]
- Zhu GJ, Han NJ, Hong TY, Tan M, Yu DM, Zhang LB (2008b) Echolocation call, roost and ND1 sequence analysis of new record of *Nyctalus plancyi* (Chiroptera: Vespertilionidae) on

Hainan Island. *Zoological Research*, 29, 447–451. (in Chinese with English abstract) [朱光剑, 韩乃坚, 洪体玉, 谭敏, 于冬梅, 张礼标 (2008b) 海南属种新纪录——中华山蝠的回声定位信号、栖息地及序列分析. *动物学研究*, 29, 447–451.]

(责任编辑: 蒋学龙 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 用于MaxEnt模型中的环境因子变量

Appendix 1 Environmental variables used in MaxEnt model
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018256-1.pdf>

附录2 海南岛蝙蝠名录、分布及保护现状

Appendix 2 List of specimens, distribution localities and conservation status of bats in Hainan Island, China
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018256-2.pdf>

附录3 不同地区的艾氏管鼻蝠及金管鼻蝠的外形及头骨测量

Appendix 3 The external, skull and mandibule measurements of *Murina eleryi* from different locations comparing with *Murina aurata*
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018256-3.pdf>

胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅. 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 2019, 27 (4): 400-408.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018256>

附录1 用于MaxEnt模型中的环境因子变量

Appendix 1 Environmental variables used in MaxEnt model

中文描述 Chinese description	英文描述 English description	中文描述 Chinese description	英文描述 English description
海拔	Altitude (m)	最冷月份最低温	Min. temperature of coldest month (°C)
年平均降雨量	Annual precipitation (mm)	年温度变化范围	Temperature annual range (°C)
最湿月份降雨量	Precipitation of wettest month (mm)	最湿季度平均温度	Mean temperature of wettest quarter (°C)
最干月份降雨量	Precipitation of driest month (mm)	最干季度平均温度	Mean temperature of driest quarter (°C)
雨量变化方差	Precipitation seasonality	1月平均温度	Mean temperature of Jan. (°C)
最湿季度降雨量	Precipitation of wettest quarter (mm)	2月平均温度	Mean temperature of Feb. (°C)
最干季度降雨量	Precipitation of driest quarter (mm)	3月平均温度	Mean temperature of Mar. (°C)
最暖季度降雨量	Precipitation of warmest quarter (mm)	4月平均温度	Mean temperature of Apr. (°C)
最冷季度降雨量	Precipitation of coldest quarter (mm)	5月平均温度	Mean temperature of May (°C)
年平均温度	Annual mean temperature (°C)	6月平均温度	Mean temperature of Jun. (°C)
最暖季度平均温度	Mean temperature of warmest quarter (°C)	7月平均温度	Mean temperature of Jul. (°C)
最冷季度平均温度	Mean temperature of coldest quarter (°C)	8月平均温度	Mean temperature of Aug. (°C)
昼夜温差月均值	Mean diurnal temperature range (°C)	9月平均温度	Mean temperature of Sept. (°C)
昼夜温差与年温差比值	Isothermality	10月平均温度	Mean temperature of Oct. (°C)
温度季节变化	Temperature seasonality (°C)	11月平均温度	Mean temperature of Nov. (°C)
最热月份最高温	Max. temperature of warmest month (°C)	12月平均温度	Mean temperature of Dec. (°C)

胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅. 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 2019, 27 (4): 400–408.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018256>

附录2 海南岛蝙蝠名录、分布及保护现状

Appendix 2 List of specimens, distribution localities and conservation status of bats in Hainan Island, China

物种 Species	标本数量 No. of specimens	文献记载 数量 Recordation categories	濒危等级 IUCN	分布区系 Distribution	采集地 Location
狐蝠科 Pteropodidae					
1. 棕果蝠 <i>Rousettus leschenaultii</i>	17	45	LC	Wb	白沙, 保亭, 海口, 陵水, 文昌, (昌江, 万宁) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱光剑等, 2008a; 李德伟等, 2010] Baisha, Baoting, Haikou, Lingshui, Wenchang, (Changjiang, Wanning) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008a; Li et al, 2010]
2. 犬蝠 <i>Cynopterus sphinx</i>	71	25	NT	Wc	白沙, 海口, 陵水, 琼中, (文昌, 临高, 儋州, 万宁, 定安) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008; 朱光剑等, 2008a; 李德伟等, 2010] Baisha, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Wenchang, Lingao, Danzhou, Wanning, Dingan) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008; Zhu et al, 2008a; Li et al, 2010]
鞘尾蝠科 Emballonuridae					
3. 黑髯墓蝠 <i>Taphozous melanopogon</i>		9	LC	Wc	(昌江, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003] (Changjiang, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003]
假吸血蝠科 Megadermatidae					
4. 印度假吸血蝠 <i>Megaderma lyra</i>		✓	VU	Wc	(地点不详) [王应祥, 2003; 蒋志刚等, 2015] (Unknown) [Wang, 2003; Jiang et al, 2015]
菊头蝠科 Rhinolophidae					
5. 中菊头蝠 <i>Rhinolophus affinis</i>	234	42	LC	Wd	白沙, 保亭, 海口, 乐东, 陵水, 琼中, 文昌, (儋州, 定安, 昌江, 东方) [徐龙辉等, 1983; 史海涛等, 2001; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baisha, Baoting, Haikou, Ledong, Lingshui, Qiongzong, Wenchang, (Danzhou, Dingan, Changjiang, Dongfang) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Wu et al, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
6. 大菊头蝠 <i>Rhinolophus luctus</i>	9	7	NT	Wb	白沙, 保亭, 海口, 陵水, 琼中, (儋州) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008] Baisha, Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Danzhou) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008]
7. 小菊头蝠 <i>Rhinolophus pusillus</i>	94	44	LC	Sc	保亭, 海口, 乐东, 陵水, 琼中, 文昌, (定安, 昌江, 白沙, 东方) [史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baoting, Haikou, Ledong, Lingshui, Qiongzong, Wenchang, (Dingan, Changjiang, Baisha, Dongfang) [Shi, 2001; Wang, 2003; Wu et al, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
8. 中华菊头蝠 <i>Rhinolophus sinicus</i>	59	74	LC	Wd	白沙, 保亭, 海口, 陵水, 琼中, (屯昌, 定安, 昌江, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baisha, Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Tunchang, Dingan, Changjiang, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Wang, 2003; Wu et al, 2003; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
蹄蝠科 Hipposideridae					
9. 大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i>	27	10	LC	Wd	白沙, 保亭, 陵水, 琼中, (昌江, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baisha, Baoting, Lingshui, Qiongzong, (Changjiang, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Wu et al, 2003; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]

胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅. 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 2019, 27 (4): 400–408.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018256>

物种 Species	标本数量 No. of specimens	文献记载 数量 Recordation gories	濒危等级 IUCN-cate	分布区系 Distribution	采集地 Location
10. 中蹄蝠 <i>Hipposideros larvatus</i>	43	182	LC	Wb	保亭, 海口, 陵水, 琼中, (屯昌, 定安, 昌江, 白沙, 东方, 乐东)[徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 李德伟等, 2010] Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Tunchang, Dingan, Changjiang, Baisha, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Li et al, 2010]
11. 小蹄蝠 <i>Hipposideros pomona</i>	81	97	LC	Wc	保亭, 海口, 陵水, 琼中, (东方, 琼海, 昌江, 万宁) [寿振黄等, 1966; 朱斌良等, 2008] Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Dongfang, Qionghai, Changjiang, Wanning) [Shaw et al, 1966; Zhu et al, 2008]
12. 普氏蹄蝠 <i>Hipposideros pratti</i>		√	NT	Wd	(地点不详) [王应祥, 2003; 蒋志刚等, 2015] (Unknown) [Wang, 2003; Jiang et al, 2015]
13. 无尾蹄蝠 <i>Coelops frithii</i>	5		VU	Wb	保亭, 琼中, (白沙, 陵水) [徐龙辉等, 1983; 王应祥, 2003; 李德伟等, 2010] Baoting, Qiongzong, (Baisha, Lingshui) [Xu et al, 1983; Wang, 2003; Li et al, 2010]
犬吻蝠科 Molossidae					
14. 皱唇犬吻蝠 <i>Chaerephon plicata</i>		√	LC	We	(儋州, 东方) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001] (Danzhou, Dongfang) [Xu et al, 1983; Shi, 2001]
蝙蝠科 Vespertilionidae					
15. 中华鼠耳蝠 <i>Myotis chinensis</i>	1		NT	Uh	陵水 [吴毅等, 2003; 李玉春等, 2006a] Lingshui [Wu et al, 2003; Li et al, 2006a]
16. 大卫鼠耳蝠 <i>Myotis davidii</i>		√	LC	E	(白沙) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001] (Baisha) [Xu et al, 1983; Shi, 2001]
17. 霍氏鼠耳蝠 <i>Myotis horsfieldii</i>	2		LC	Wa	乐东 Ledong
18. 华南水鼠耳蝠 <i>Myotis laniger</i>	31		LC	O ₃	保亭, 海口, 陵水, 琼中, (儋州, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001] Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Danzhou, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001]
19. 大足鼠耳蝠 <i>Myotis pilosus</i>	22	30	NT	Uh	保亭, 陵水, 琼中, (海口) [李玉春等, 2006a, b; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baoting, Lingshui, Qiongzong, (Haikou) [Li et al, 2006a, b; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
20. 高颅鼠耳蝠 <i>Myotis siligorensis</i>		√	NT	Sc	(儋州) [王应祥, 2003; 蒋志刚等, 2015] (Danzhou) [Wang, 2003; Jiang et al, 2015]
21. 东亚伏翼 <i>Pipistrellus abramus</i>	3	16	LC	Ea	乐东, (陵水, 海口) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Ledong, (Lingshui, Haikou) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
22. 锡兰伏翼 <i>Pipistrellus ceylonicus</i>	2	5	LC	Wa	陵水, (东方) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 吴毅等, 2003] Lingshui, (Dongfang) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wu et al, 2003]
23. 印度伏翼 <i>Pipistrellus coromandra</i>	1	22	LC	Wc	琼中, (琼海, 昌江, 白沙, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 吴毅等, 2003] Qiongzong, (Qionghai, Changjiang, Baisha, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wu et al, 2003]
24. 普通伏翼 <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	86	12	LC	Ea	白沙, 保亭, 儋州, 陵水, 海口, 琼海, 琼中 Baisha, Baoting, Danzhou, Lingshui, Haikou, Qionghai, Qiongzong
25. 小伏翼 <i>Pipistrellus tenuis</i>		√	NT	Wa	(地点不详) [蒋志刚等, 2015] (Unknown) [Jiang et al, 2015]
26. 灰伏翼 <i>Hypsugo pulveratus</i>	4	1	NT	Sd	陵水, (东方, 乐东) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003] Lingshui, (Dongfang, Ledong) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Wu et al, 2003]

物种 Species	标本数量 No. of specimens	文献记载 数量 Recordation ories	濒危等级 IUCN-categ	分布区系 Distribution	采集地 Location
27. 南蝠 <i>Ia io</i>	2	5	NT	Si	保亭, (陵水) [朱光剑等, 2008a; 李德伟等, 2010] Baoting, (Lingshui) [Zhu et al, 2008a; Li et al, 2010]
28. 中华山蝠 <i>Nyctalus plancyi</i>		1	LC	Sv	(陵水) [朱光剑等, 2008b] (Lingshui) [Zhu et al, 2008b]
29. 褐扁颅蝠 <i>Tylonycteris robustula</i>	5	6	NT	Wb	陵水, 琼中 [余文华等, 2008; 张礼标等, 2008] Lingshui, Qiongzong [Yu et al, 2008; Zhang et al, 2008]
30. 斑蝠 <i>Scotomanes ornatus</i>		1	LC	Sc	(琼中, 五指山, 保亭, 陵水) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001] (Qiongzong, Wuzhishan, Baoting, Lingshui) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Shi, 2001]
31. 大黄蝠 <i>Scotophilus heathi</i>	1	6	LC	Wb	陵水, (儋州, 东方, 乐东) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001] Lingshui, (Danzhou, Dongfang, Ledong) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Shi, 2001]
32. 小黄蝠 <i>Scotophilus kuhlii</i>	81	196	LC	Wb	海口, 陵水, 琼中, (文昌, 临高, 澄迈, 儋州, 定安, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 李玉春等, 2006a; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Wenchang, Lingao, Chengmai, Danzhou, Dingan, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Li et al, 2006a; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
33. 圆耳管鼻蝠 <i>Murina cyclotis</i>	2		NT	We	琼中 [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003] Qiongzong [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003]
34. 艾氏管鼻蝠 <i>Murina eleryi</i> *	2		NT	We	琼中 Qiongzong
35. 哈氏管鼻蝠 <i>Murina harrisoni</i>	2		DD	We	乐东, 琼中 Ledong, Qiongzong
36. 毛翼管鼻蝠 <i>Harpiocephalus harpia</i>	1		NT	Wc	琼中 [胡宜峰等, 2018] Qiongzong [Hu et al, 2018]
37. 彩蝠 <i>Kerivoula picta</i>	1	2	EN	Wc	陵水, (万宁, 三亚) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; http://bbs.hainan.net/post-40-626081-1.shtml] Lingshui, (Wanning, Sanya) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; http://bbs.hainan.net/post-40-626081-1.shtml]
38. 暗褐彩蝠 <i>Kerivoula furva</i>	2		NT	We	陵水 [Wu et al, 2012; Yu et al, 2018] Lingshui [Wu et al, 2012; Yu et al, 2018]
长翼蝠科 Miniopteridae					
39. 亚洲长翼蝠 <i>Miniopterus fuliginosus</i>	110	76	NT	O ₃	保亭, 海口, 陵水, 琼中, (儋州, 昌江, 白沙, 东方) [寿振黄等, 1966; 徐龙辉等, 1983; 朱斌良等, 2008; 李德伟等, 2010] Baoting, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Danzhou, Changjiang, Baisha, Dongfang) [Shaw et al, 1966; Xu et al, 1983; Zhu et al, 2008; Li et al, 2010]
40. 几内亚长翼蝠 <i>Miniopterus magnater</i>		45	NT	O ₃	(海口) [李玉春等, 2006a] (Haikou) [Li et al, 2006a]
41. 南长翼蝠 <i>Miniopterus pusillus</i>	24	59	NT	We	儋州, 海口, 陵水, 琼中, (昌江, 白沙, 东方, 乐东) [徐龙辉等, 1983; 史海涛, 2001; 王应祥, 2003; 吴毅等, 2003; 李玉春等, 2006a; 李德伟等, 2010] Danzhou, Haikou, Lingshui, Qiongzong, (Changjiang, Baisha, Dongfang, Ledong) [Xu et al, 1983; Shi, 2001; Wang, 2003; Wu et al, 2003; Li et al, 2006a; Li et al, 2010]

① *: 海南岛分布新记录; ② “√”: 有记录, 但无数量信息; ③ 濒危等级(蒋志刚等, 2016): LC: 无危; NT: 近危; VU: 易危; EN: 濒危; DD: 数据缺乏; ④ W: 东洋型(a: 热带; b: 热带-南亚热带; c: 热带-中亚热带; d: 热带-北亚热带; e: 热带-温带); S: 南中国型(c: 热带-中亚热带; i: 中亚热带; v: 热带-中温带); U: 古北型(h: 温带为主, 再延伸至热带); E: 季风型(a: 包括阿穆尔或再延展至俄罗斯远东地区); O: 不易归类, 分布较广(3: 地中海附近-中亚或东亚)(张荣祖, 1999); ⑤ “()”: 括号内分布点是前人采集或记录到的分布点, 本研究组未采集到。

① *: New record of Hainan Island; ② ‘√’: recorded, no quantitative information; ③ IUCN (Jiang et al, 2015): LC, least concern; NT, near threatened; VU, vulnerable; EN, endangered; DD, data deficient; ④ W: Oriental realm (a: tropic; b: tropical-south subtropical; c: tropical-middle subtropical; d: tropical-north subtropical; e: tropical-temperate); S: South China region (c: tropical-middle subtropical; i: middle subtropical; v: tropical-middle temperature); U: Palearctic realm (h: the temperate dominates and extends into tropics); E: Monsoon type (a: including Amur or extending to the far east in Russian); O: Difficult to categorize with wide distribution (3: near the Mediterranean-central or east Asia) (Zhang, 1999); ⑤ “()”: collection point of references.

附录3 不同地区的艾氏管鼻蝠及金管鼻蝠的外形及头骨测量

Appendix 3 The external, skull and mandible measurements of *Murina eleryi* from different locations comparing with *Murina aurata*

项目 Items	艾氏管鼻蝠 <i>Murina eleryi</i>						金管鼻蝠 <i>Murina aurata</i>	
	海南琼中		广东		湖南	越南		四川, 模式标本
	Qiongzong, Hainan		Guangdong		Hunan	Vietnam		Sichuan, Holotype
	本研究 This study		(Xu et al, 2014)		(Liu et al, 2014)	(Furey et al, 2009)		(Eger & Lim, 2011)
♂, n = 1	♀, n = 1	♂, n = 1	♀, n = 4	♂, n = 1	♂, n = 5	♀, n = 6	♂, n = 2	
GZHU16448	GZHU16452	Mean ± SD (Range)			Mean ± SD (Range)	Mean ± SD (Range)	Mean	
体重(Wt, g)	3.9	4.4	3.5	3.6(3.3–3.9)		4.4(4.0–5.0)	4.7 ± 0.7(4.0–5.5)	
前臂长(FA, mm)	28.3	30.59	27.79	30.79 ± 0.85(30.20–32.00)	26.3	28.3 ± 0.7(27.7–29.4)	29.9 ± 1.0(28.6–31.3)	29.14
尾长(T, mm)	30.28	31.06	32.74	30.73 ± 2.65(27.88–34.25)	24.5	29.5 ± 1.5(27.3–31.7)	29.5 ± 1.5(27.3–31.7)	
后足长(HF, mm)	7.14	7.31	6.32	7.35 ± 0.84(12.18–14.00)	6.2	6.6 ± 0.8(5.6–7.7)	6.7 ± 0.6(6.0–7.4)	
胫骨长(Tib, mm)	14.46	15.42	14.03	13.17 ± 1.10(12.58–14.88)	13	14.0 ± 0.7(13.0–14.7)	13.6 ± 0.7(12.8–14.8)	12
耳长(E, mm)	11.23	12.84	12.91	13.26 ± 0.84(12.18–14.00)	9.9	12.3 ± 0.7(11.5–12.6)	12.7 ± 0.8(12.0–13.3)	
颅全长(GTL, mm)	15.22	15.61	14.51	15.42 ± 0.24(15.11–15.68)	14.4	14.64(14.18–14.94)	15.01 ± 0.29(14.62–15.33)	14.2
枕犬长(CCL, mm)	12.99	13.67	12.75	13.26 ± 0.06(13.21–13.32)	12.5	12.36(12.14–12.59)	12.66 ± 0.24(12.43–12.99)	
颧宽(ZW, mm)	8.43	8.6	8.16	8.28 ± 0.15(8.07–8.40)	7.5	8.03 ± 0.15(7.84–8.22)	8.16 ± 0.11(8.09–8.36)	7.59
眶间宽(IOW, mm)	4.17	4.28	4.1	4.09 ± 0.12(3.96–4.25)	4.1	4.28 ± 0.11(4.18–4.46)	4.17 ± 0.10(4.01–4.28)	4.17
脑颅高(BCH, mm)	5.71	5.93	5.82	6.75 ± 0.72(5.79–7.37)	5.6	5.67 ± 0.12(5.49–5.77)	5.57 ± 0.12(5.44–5.78)	
腭长(PL, mm)	6.2	6.23	6.29	6.27 ± 0.19(6.07–6.53)				6.02
上齿列长(C ¹ –M ³ , mm)	4.71	5.91	4.61	4.91 ± 0.15(4.77–5.12)	4.7	4.60(4.50–4.70)	4.68 ± 0.09(4.61–4.82)	4.27
上犬齿宽(C ¹ –C ¹ , mm)	3.7	3.72	3.46	3.72 ± 0.09(3.59–3.78)	3.4	3.43(3.21–3.62)	3.55(3.49–3.63)	3.18
上臼齿宽(M ³ –M ³ , mm)	5.2	5.35	4.97	5.42 ± 0.30(4.98–5.62)	5.4	4.92 ± 0.23(4.62–5.19)	5.01 ± 0.13(4.87–5.18)	
上犬齿前臼齿长(CP ⁴ L, mm)	2.26	2.34				2.08(2.05–2.11)	2.15 ± 0.05(2.08–2.22)	
下齿列长(C ₁ –M ₃ , mm)	5.39	5.7	5.12	4.82 ± 0.89(3.49–5.44)	5.1	5.11 ± 0.17(4.89–5.33)	5.19 ± 0.08(5.10–5.32)	4.46
下犬齿前臼齿长(CP ₄ L, mm)	1.94	2.05				1.87 ± 0.06(1.82–1.96)	1.92 ± 0.09(1.77–2.00)	
下颌长(ML, mm)	9.6	10.01	9.25	9.66 ± 0.08(9.59–9.76)	9.6	9.46 ± 0.14(9.29–9.60)	9.57 ± 0.25(9.33–9.97)	8.59
下颌高(MH, mm)	3.27	3.42	3.39	3.18 ± 0.05(3.11–3.22)		2.92 ± 0.14(2.80–3.15)	3.03 ± 0.12(2.88–3.23)	2.87

Wt, weight; FA, forearm length; T, tail length; HF, hindfoot length; Tib, tibia length; E, ear length; GTL, greatest length of skull; CCL, condylo–canine length; ZW, zygomatic width; IOW, interorbital of width; BCH, braincase height; PL, palate length; C¹–M³, upper canine–third molar length; C¹–C¹, rostrum width across upper canines; M³–M³, width across third upper molars; CP⁴L, upper canine–premolar length; C₁–M₃, lower canine–third molar length; CP₄L, lower canine–premolar length; ML, mandibular length.

胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅. 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 2019, 27 (4): 400–408.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018256>

参考文献

- Eger JL, Lim BK (2011) Three new species of *Murina* from Southern China (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*, 13, 227–243.
- Furey NM, Thong VD, Bates PJJ, Csorba G (2009) Description of a new species belonging to the *Murina* ‘suilla-group’ (Chiroptera: Vespertilionidae: Murinae) from North Vietnam. *Acta Chiropterologica*, 11, 225–236.
- Hu YF, Li F, Wu Y, Li YC, Yu WH (2018) New record of *Harpiocephalus harpia* in Hainan Province. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 38(3), 85–88. (in Chinese with English abstract) [胡宜峰, 黎舫, 吴毅, 李玉春, 余文华 (2018) 海南省蝙蝠新记录——毛翼管鼻蝠. 浙江林业科技, 38(3), 85–88.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China’s Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 500–551.]
- Jiang ZG, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Feng ZJ, Li LL (2015) China’s Mammal Diversity and Geographic Distribution. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 冯祚建, 李立立 (2015) 中国哺乳动物多样性及地理分布. 科学出版社, 北京.]
- Li DW, Yin F, Zeng Y, Zhang Y, Zhang XW (2010) Cluster analysis on the distribution patterns of Chiroptera in Hainan Island. *Journal of Biology*, 27(2), 16–20. (in Chinese with English abstract) [李德伟, 尹锋, 曾玉, 张园, 张信文 (2010) 海南岛翼手类地理分布格局的聚类分析. 生物学杂志, 27(2), 16–20.]
- Li YC, Chen Z, Long YR, Zhou F, Zhong YR (2006a) Species diversity of Chiroptera in Ma’anling Volcano Area, Hainan Island. *Chinese Journal of Zoology*, 41, 106–109. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 陈忠, 龙育儒, 周锋, 钟友仁 (2006a) 海南岛马鞍岭火山口地区翼手目物种多样性. 动物学杂志, 41, 106–109.]
- Li YC, Wu Y, Chen Z (2006b) A new record of Rickett’s big-footed bat *Myotis ricketti* in Hainan Island of China. *Acta Theriologica Sinica*, 26, 211–212. (in Chinese with English abstract) [李玉春, 吴毅, 陈忠 (2006b) 海南岛发现大足鼠耳蝠分布新纪录. 兽类学报, 26, 211–212.]
- Liu ZX, Zhang YX, Zhang JS, Zhang LB (2014) *Murina eleryi* discovered in Hunan Province. *Chinese Journal of Zoology*, 49, 132–135. (in Chinese with English abstract) [刘志霄, 张佑祥, 张劲硕, 张礼标 (2014) 湖南省发现艾氏管鼻蝠. 动物学杂志, 49, 132–135.]
- Shaw TH, Wang S, Lu CK, Chang LK (1966) A survey of the mammals of Hainan Island, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 3, 260–276. (in Chinese with English abstract) [寿振黄, 汪松, 陆长坤, 张鏐光 (1966) 海南岛的兽类调查. 动物分类学报, 3, 260–276.]
- Shi HT (2001) Retrieval of Terrestrial Vertebrates in Hainan. Hainan Publishing House, Haikou. (in Chinese) [史海涛 (2001) 海南陆栖脊椎动物检索. 海南出版社, 海口.]
- Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物物种与亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]
- Wu Y, Li YC, Lin LK, Harada M, Chen Z, Motokawa M (2012) New records of *Kerivoula titania* (Chiroptera:

- 胡宜峰, 余文华, 岳阳, 黄正澜懿, 李玉春, 吴毅. 海南岛翼手目物种多样性现状与分布预测. 生物多样性, 2019, 27 (4): 400–408.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018256>
Vespertilionidae) from Hainan Island and Taiwan. Mammal Study, 37, 69–72.
- Wu Y, Jiang HS, Peng HY, Li SN, Wang WY (2003) Study on the species biodiversity of mammals in Diaoluoshan Mountain. Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition), 2, 505–511. (in Chinese with English abstract) [吴毅, 江海声, 彭洪元, 李仕宁, 王文毅 (2003) 吊罗山保护区哺乳动物多样性初步研究. 广州大学学报(自然科学版), 2, 505–511.]
- Xu L H, Liu ZH, Yu SM (1983) Birds and Beasts of Hainan Island, China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐龙辉, 刘振河, 余斯绵 (1983) 海南岛的鸟兽. 科学出版社, 北京.]
- Xu ZX, Yu WH, Wu Y, Li F, Chen BC, Harada M, Motokawa M, Gong YN, Li YC (2014) Preliminary study on population genetic structure and taxonomy of Elery's tube-nosed bat (*Murina eleryi*). Acta Theriologica Sinica, 34, 270–277. (in Chinese with English abstract) [徐忠鲜, 余文华, 吴毅, 李锋, 陈柏承, 原田正史, 本川雅治, 龚粤宁, 李玉春 (2014) 艾氏管鼻蝠种群遗传结构初步研究及其分类探讨. 兽类学报, 34, 270–277.]
- Yu WH, Wu Y, Li YC, Jiang HS, Chen Z (2008) A new record of greater bamboo bat *Tylonycteris robustula* of Hainan Island. Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition), 7, 30–33. (in Chinese with English abstract) [余文华, 吴毅, 李玉春, 江海声, 陈忠 (2008) 海南岛发现褐扁颅蝠(*Tylonycteris robustula*)分布新纪录. 广州大学学报(自然科学版), 7, 30–33.]
- Yu WH, Li F, Csorba G, Xu ZX, Wang XY, Guo WJ, Li YC, Wu Y (2018) A revision of *Kerivoula hardwickii* and occurrence of *K. furva* (Chiroptera: Vespertilionidae) in China. Zootaxa, 4461, 45–56.
- Zhang LB, Zhu GJ, Yu DM, Ye JP, Zhang W, Hong TY, Tan M (2008) New record of *Tylonycteris robustula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Hainan, Guizhou, and Sichuan Province. Acta Theriologica Sinica, 28, 316–320. (in Chinese with English abstract) [张礼标, 朱光剑, 于冬梅, 叶建平, 张伟, 洪体玉, 谭敏 (2008) 海南、贵州和四川三省翼手类新纪录——褐扁颅蝠. 兽类学报, 28, 316–320.]
- Zhang RZ (1999) Zoogeography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1999) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]
- Zhu BL, Zhu GJ, Li DW, Hong TY, Zhang XW (2008) A preliminary survey on species diversity of Chiroptera in Hainan Island. Journal of Hainan Normal University (Natural Science), 21(1), 75–81. (in Chinese with English abstract) [朱斌良, 朱光剑, 李德伟, 洪体玉, 张信文 (2008) 海南岛翼手目物种多样性的初步调查. 海南师范大学学报(自然科学版), 21, 75–81.]
- Zhu GJ, Li DW, Ye JP, Hong TY, Zhang LB (2008a) New record of *Ia io* in Hainan Island, its echolocation pulses and ND1 analysis. Chinese Journal of Zoology, 43, 69–75. (in Chinese with English abstract) [朱光剑, 李德伟, 叶建平, 洪体玉, 张礼标 (2008a) 南蝠海南岛分布新纪录、回声定位信号和ND1分析. 动物学杂志, 43, 69–75.]
- Zhu GJ, Han NJ, Hong TY, Tan M, Yu DM, Zhang LB (2008b) Echolocation call, roost and ND1 sequence analysis of new record of *Nyctalus plancyi* (Chiroptera: Vespertilionidae) on Hainan Island. Zoological Research, 29, 447–451. (in Chinese with English abstract) [朱光剑, 韩乃坚, 洪体玉, 谭敏, 于冬梅, 张礼标 (2008b) 海南属种新纪录——中华山蝠的回声定位信号、栖息地及序列分析. 动物学研究, 29, 447–451.]



•研究报告•

不同土壤线虫功能团对水稻生长及地上部植食者的影响

朱柏菁 薛敬荣 夏蓉 靳苗苗 吴攸 田善义
陈小云* 刘满强 胡锋

(南京农业大学资源与环境科学学院土壤生态实验室, 南京 210095)

摘要: 探明土壤生物多营养级相互作用是了解生态功能调控机制的核心。本研究通过调控土壤线虫的典型功能团的完全交互设计(食微线虫有无、植食线虫有无、捕杂食线虫有无)探索了线虫功能团对水稻(*Oryza sativa*)生长及褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)数量的影响。结果表明, 与不接种线虫相比, 植食线虫显著增加水稻根系生物量($P < 0.05$), 显著增加其茎叶总酚含量($P < 0.05$); 单独的食微线虫增加了褐飞虱数量($P < 0.05$), 但显著降低水稻根系生物量($P < 0.05$); 捕杂食线虫促进水稻茎叶生长, 降低了褐飞虱数量; 当食微、植食和捕杂食线虫同时存在时, 植物茎叶及根系总酚含量均处于较高水平, 暗示其抗虫潜力更强。总之, 处于较高营养级的捕杂食线虫能够通过调控植食和食微线虫的数量, 提高植物的防御能力, 暗示土壤生物调控措施在植物地上部病原物防控方面有重要的前景。

关键词: 土壤生物多样性; 生物相互作用; 植物化学组成; 地上和地下部; 植物防御

Effect of soil nematode functional guilds on plant growth and aboveground herbivores

Baijing Zhu, Jingrong Xue, Rong Xia, Miaomiao Jin, You Wu, Shanyi Tian, Xiaoyun Chen*, Manqiang Liu, Feng Hu

Soil Ecology Laboratory, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095

Abstract: Soil multitrophic interactions are the keystone of understanding mechanisms of ecological function. In order to test the effect of nematode functional guilds on rice growth and *Nilaparvata lugens* abundance, a pot experiment was conducted by growing rice with a complete factorial design manipulating microbivores (microbivorous nematodes), herbivores (herbivorous nematodes) and omnivore-carnivores (omnivore-carnivorous nematodes). Results showed that compared with no nematodes, herbivores significantly increased rice root biomass ($P < 0.05$) and total shoot phenolic content ($P < 0.05$). The microbivores significantly increased *N. lugens* abundance and significantly reduced root biomass ($P < 0.05$). Omnivore-carnivores promoted rice shoot growth ($P < 0.05$), decreased the number of *N. lugens* ($P < 0.05$). Higher total phenolic content occurred in treatment receiving all three nematode functional guilds, suggesting stronger potential for insect resistance. In conclusion, organisms at higher trophic levels, such as omnivore-carnivores, could promote plant defense and suppress aboveground herbivory via regulating the herbivores and microbivores. Soil biota managements play central roles in control of trophic level diversity.

Key words: soil biodiversity, biotic interactions, plant chemistry, aboveground-belowground, plant defense

了解陆地地上和地下部亚系统之间的联系对于揭示陆地生态系统过程机制具有重要作用

(Wardle et al, 2004)。土壤生态系统内丰富的生物多样性和复杂的群落结构能够调节养分循环和能量

收稿日期: 2019-01-08; 接受日期: 2019-03-14

基金项目: 国家自然科学基金(41877056; 31170487)、中央高校业务费(KYYJ201604; KYYJ201702)和南京农业大学 SRT 项目(1713A02)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xychen@njau.edu.cn

流动,是整个陆地生态系统服务功能发挥的基础(Bender & van der Heijden, 2015)。地上和地下部的生物群落以茎叶-根系作为桥梁,通过直接和间接的联系与植物成为整体,因而改变土壤生物活性和群落结构可以影响植物生产力(Bardgett et al, 2014)。相比有关土壤生物对植物生长的影响,越来越多的研究开始关注地上和地下部之间的相互关系,特别是植物面临大量的生物和非生物胁迫(Johnson et al, 2012),土壤生物可诱导植物防御植食线虫的侵害,在植物生长和免疫防御过程中发挥着重要作用(王邵军和阮宏华, 2008; Bernaola et al, 2018)。已有关于微生物和植物相互作用的研究证实了土壤生物与植物生长密不可分的关系(Pineda et al, 2017),但是土壤生物群落的食物网结构却没有受到足够的重视。

越来越多的研究表明,与物种多样性相比,生物的功能性状多样性与生态功能的联系更密切(Milcu et al, 2013; Moretti et al, 2017)。将生物营养类群或者功能团作为分类单元来认知土壤生物多样性的功能机制是有效的途径之一(Barríos, 2007; Faucon et al, 2017)。进一步来说,与物种多样性相比,土壤食物网内的生物相互作用是土壤生态功能的基础,也是揭示生态功能机制的核心(Wardle, 2006)。其中,土壤线虫作为地下部食物网的重要组成部分,在食物网中占据多个主要的营养级(李琪等, 2007)。不同营养级生物的相互作用对土壤有机质的分解、养分转化和能量传递起到关键的作用(Yang & Chen, 2009; Zhang et al, 2017),尤其是线虫营养类群的区分相对于其他动物更简单,因此适用于土壤多营养级相互作用的研究。不同营养类群的土壤线虫对植物生长的影响不同:植食线虫取食根系而影响植物生长(Wurst et al, 2010),但同时也会刺激根系分泌物数量增加,为土壤微生物提供能量(Gebremikael et al, 2016);食微线虫通过取食微生物等提高土壤有效养分并促进植物生长(吴纪华等, 2007)。

关于土壤中高营养级捕食者的研究较少,且主要是通过调节较低营养类群的级联效应发挥生态系统功能(Thakur et al, 2015)。土壤生物通过复杂的食物网相互作用影响植物生长(图1),以往的研究更多地关注单个线虫功能群或生态系统所有线虫功能群与植物之间的相互关系。然而不管是了解线虫

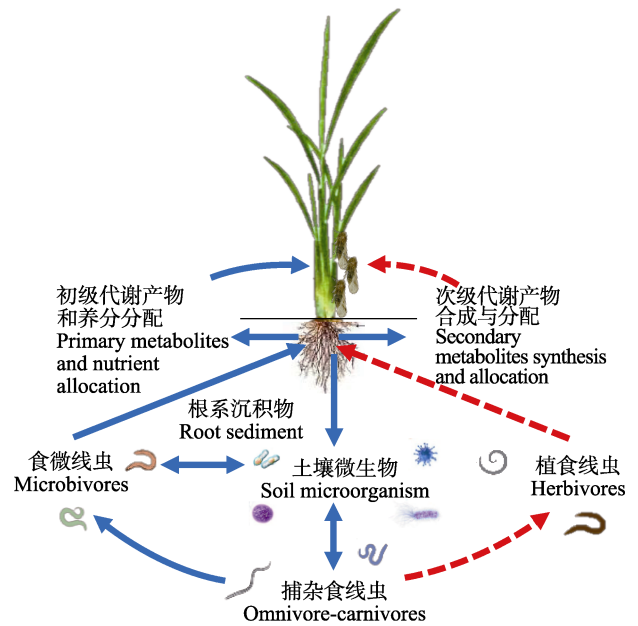


图1 线虫功能团对褐飞虱影响途径的概念思路框架,实线箭头代表正面影响,虚线箭头代表负面影响。

Fig. 1 Conceptual framework showing the main pathways of how nematode functional guilds affect brown planthopper via nutrient and defense effects. Solid arrows represent positive impact and dotted arrows represent negative impact.

群落的功能还是更好地完善线虫群落分析的指示者指标,都需要了解各个功能群在整个群落中的功能及其相互作用,但前人的研究往往只关注在养分循环中发挥功能的有益食微线虫或者取食根系的植食线虫,少有结合两个类群的有益有害作用进行总体功能评价的研究(Sackett et al, 2010)。

农作物在其生长期常常遭受大量地上部害虫的为害,在实验室控制条件下有利于植物生长及养分吸收的措施在自然环境下不一定能增加作物产量,即不能忽视自然界中生物群落的复杂关系(Bakker et al, 2012)。典型的例子是化肥长期过量施用成为害虫暴发的重要诱因(Altieri & Nicholls, 2003),化肥刺激的害虫数量会抵消植物生长的增加量。全面判断土壤食物网结构对作物生长的影响,不仅需要考虑控制条件下植物生物量的变化,更应涵盖植物生长和营养物质含量在植食害虫影响下的变化(Chakraborty et al, 2012)。大部分研究往往排除了各种病虫害的影响,使得植物的生长表现与其实际生物胁迫下的情况相差较大。结合植物地上部害虫的研究更接近实际情况下土壤生物对植物的综合影响(图1)。

水稻(*Oryza sativa*)在其生育期内会遭受大量植

食害虫的威胁, 而褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是当前水稻的首要害虫。基于土壤线虫主要功能团在土壤生态过程中发挥的不同作用, 我们提出如下假说: (1)单独的植食线虫抑制植物生长, 但改变初级产物的分配和诱导植物抗性而降低褐飞虱的数量; 而自由生活线虫(食微线虫和捕杂食线虫)加速养分周转, 因而促进植物生长及褐飞虱的数量的增加(Bezemer et al, 2005)。(2)复合线虫处理下, 如植食线虫和食微线虫作用方向相反, 可能导致影响相互抵消; 植食线虫和捕杂食线虫虽然作用方向相反, 但是后者由于能够取食和抑制前者, 因此二者共存倾向于对植物和褐飞虱有促进作用; 食微线虫和捕杂食线虫共存及三种线虫共存应更多地体现对植物的正效应(图1, Kulmatiski et al, 2015)。

1 材料与方法

1.1 供试土壤

供试土壤采自江西省红壤研究所红壤稻田化肥长期定位试验中的氮磷钾化肥施用处理。土壤为典型的第四纪红黏土发育的潴育型水稻土, 质地为粉砂质黏土, 砂粒(0.02–2.00 mm)含量19.66%, 粉粒(0.002–0.02 mm)含量48.53%, 黏粒(< 0.002 mm)含量31.81%。初始土壤pH值6.9, 有机碳16.30 g/kg, 全氮1.49 g/kg, 全磷0.48 g/kg, 全钾10.39 g/kg, 有效磷4.15 mg/kg, 速效钾80.52 mg/kg。该样地每年化肥(尿素、过磷酸钙、硫酸钾)施肥量分别为: N: 90 kg/ha、P₂O₅: 45 kg/ha和K₂O: 75 kg/ha, 分早稻和晚稻两季施用。土壤采集于2014年11月晚稻收获期耕层土壤(0–20 cm), 过5 mm筛后混匀。

1.2 无线虫土壤的准备

称取50.0 g新鲜土壤, 加100 mL无菌水振荡30 min, 依次过0.25 mm和0.053 mm网筛, 最终制备成100 mL悬液, 然后过10 μm滤膜(滤泵抽滤)制备菌液(Wagg et al, 2014); 预备实验的菌液镜检未发现有线虫出现。另取部分过筛后的新鲜土壤置于若干个玻璃杯中, 用无菌滤膜封口, 放置于灭菌锅中, 121℃高温灭菌3 h; 取出后室温培养7 d, 培养结束后检查确认无线虫。随后将所有的灭菌土壤回接过10 μm滤膜的原土菌悬液, 继续培养3周以恢复微生物群落, 接入线虫前重复3次取土检查确保无任何线虫。

1.3 线虫分离

新鲜供试土壤首先用浅盘法分离线虫, 随机通过体视显微镜结合倒置显微镜鉴定(Bongers, 1988; 尹文英, 1998)。原土壤中线虫总数为520条/100 g干土, 各类群线虫数量占土壤线虫总数的比例如下: (1)食微线虫(食细菌线虫和食真菌线虫)。盆咽属(*Panagrolaimus*) 41.47%、头叶属(*Cephalobus*) 7.83%、绕线属(*Plectus*) 0.46%、连胃属(*Chronogaster*) 1.38%、滑刃属(*Aphelenchoides*) 0.92%、丝尾垫刃属(*Filenchus*) 9.68%、茎属(*Ditylenchus*) 0.46%。(2)植食线虫。矮化属(*Tylenchorhynchus*) 5.07%、潜根属(*Hirschmanniella*) 20.74%、短体属(*Pratylenchus*) 1.84%。(3)捕杂食线虫。托布利属(*Tobrilus*) 0.92%、前矛线属(*Proderylaimus*) 0.46%、颚针属(*Belondira*) 0.46%、中矛线属(*Mesodorylaimus*) 3.23%、微矛线属(*Microdorylaimus*) 1.38%、孔咽属(*Aporcelaimus*) 0.92%、矛线属(*Dorylaimus*) 2.30%、拟矛线属(*Dorylaimoides*) 0.46%。用200 μL移液器分别吸出3种营养功能类群的优势种, 即食微线虫的盆咽属、头叶属、丝尾垫刃属, 植食线虫的矮化属、潜根属, 捕杂食线虫的中矛线属、矛线属, 分别放入无菌水中, 4℃保存待用。

1.4 供试水稻

供试水稻品种为‘湘农98’ (湖南省水稻所), 褐飞虱采自稻田, 在室内培养箱中以感虫品种TN1水稻苗饲养数代备用。接种时选择4龄若虫作为接种虫源(郭瑞华等, 2017)。

1.5 实验设计

采用三因子交互设计, 即食微线虫(有和无) × 植食线虫(有和无) × 捕杂食线虫(有和无)共8个处理, 随机排列, 每个处理设8个重复(其中一半用来破坏性采样测定土壤和植物性质, 另外一半用来分析褐飞虱在植物上的存活, 即评估水稻植株的抗虫性), 总共2 × 2 × 2 × 4 × 2 = 64盆。

实验开始于2015年1月, 用PVC塑料盆钵(直径20 cm, 高22 cm)装入相当于3 kg干土重的上述除去线虫的培养土壤。基于原土不同功能团线虫的数量, 将分离获得的不同功能团线虫按照相应数量接入盆钵, 建立不同的处理。具体如下: 将定量好的3种不同营养功能团的线虫分别放入5 mL无菌水中, 水稻种植前, 在盆钵中分别接入不同的线虫群落, 以

保证线虫不同功能群的数量和原土中线虫数量一致。待水稻经催芽露出胚根后(蒋林惠等, 2016), 以 30 株/盆的密度在盆钵中播种, 一个星期后开始保持浅的淹水层(约 1 cm 左右)。盆钵在温室大棚内随机排列, 每周 3 次重新排列顺序。实验期间正午棚内温度为 25–30°C, 自然光照条件。当水稻长至 30 d 苗龄时, 随机选取一半盆钵进行水稻地上地下部采样及土壤样品采集。另一半盆钵用顶部带有 60 目透气网纱的透明塑料虫罩罩住盆体, 按 10 头/株的密度接上褐飞虱 4 龄若虫。接虫时先用吸虫管将虫体大小一致的褐飞虱吸入试管中, 立即移入供试稻株上, 抖动稻株使得褐飞虱分布均匀。接虫后第 2 天, 检查若虫存活情况, 若有死亡, 进行相应补充, 使各处理中所有盆钵的褐飞虱密度都严格遵循接种密度, 之后不再进行褐飞虱补充。接虫后第 11 天进行破坏性采样。

1.6 采样及分析方法

采样时沿土表剪去水稻植株地上部分, 并迅速分离根系与土壤, 茎叶、根系及土壤样品分别保存。褐飞虱从稻株基部拍入瓷盘中, 再用吸虫管收集。

褐飞虱数量采用直接计数法; 同时记录水稻地上部茎叶和根系的鲜重及烘干重(60°C, 72 h), 并计算其含水量; 水稻可溶性糖和游离氨基酸采用超纯水浸提, 过 0.45 μm 滤膜后分别用苯酚-硫酸比色法(Dubois et al, 1956)和茚三酮比色法(Yemm et al, 1955)测定; 水稻总酚采用甲醇浸提, 福林酚比色方法测定(Ainsworth & Gillespie, 2007)。

土壤线虫采用改进的浅盘分离-浮选连续提取法进行分离(Liu et al, 2008), 在体式显微镜下进行计数, 然后随机抽取 150–200 条, 在光学显微镜下鉴定到属(Bongers, 1988; 尹文英, 1998)。

1.7 数据分析

运用 R 3.3.2 软件进行数据分析与作图, 利用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 方法检验数据的正态分布及方差异质性。采用多元线性回归分析估计不同线虫营养功能团数量对水稻生物量、化学组成及抗虫性的影响, 采用单因素方差分析检验处理之间的差异显著性, 平均值多重比较统计学检验采用最小显著极差法(LSD)。通过 Pearson's 相关性计算线虫数量与水稻生物量、化学组成及抗虫性之间的关系。

2 结果

2.1 不同线虫功能团对植物生长的影响

茎叶生物量受到捕杂食线虫的显著影响(表 1, $P < 0.05$, 下同)。捕杂食线虫增加水稻茎叶生物量, 且在植食线虫存在时达到显著(图 2A)。根系生物量则受到植食线虫的显著影响, 且其对根系生物量的影响还依赖于捕杂食线虫的存在与否: 在无捕杂食线虫的情况下, 植食线虫显著增加水稻根系生物量。与无线虫处理相比, 只接种食微线虫显著降低了根系生物量(图 2B)。根系可溶性糖受到植食线虫和捕杂食线虫二者交互作用的显著影响: 单独的植食线虫和捕杂食线虫均显著降低根系可溶性糖含量, 但二者共存则有促进作用(图 2D)。

表 1 植食线虫、食微线虫和捕杂食线虫数量对水稻茎叶和根系生物量、化学组成含量及褐飞虱数量影响的多元线性回归分析结果

Table 1 Multivariate linear regression results showing the effects of herbivores, microbivores and omnivore-carnivores abundance on the biomass and chemical composition contents of rice shoots and roots and the abundance of brown planthoppers

变异来源 Source of variation	茎叶 Shoot				根系 Root				褐飞虱数量 Brown planthoppers abundance
	生物量 Biomass	可溶性糖 Sugars	游离氨基酸 Amino acids	总酚 Phenolics	生物量 Biomass	可溶性糖 Sugars	游离氨基酸 Amino acids	总酚 Phenolics	
植食线虫 H	0.06	0.15	-0.03	0.36**	0.29**	-1.15	-0.23	0.21*	-0.22
食微线虫 M	-0.13	-0.28	0.06	-0.23	-0.19	0.33	-0.34	-0.41*	-0.93**
捕杂食线虫 O	0.23**	-0.10	-0.04	-0.02	-0.03	0.81	-0.55	0.40**	-1.07**
H × M	0.14	-0.23	0.15	0.26	-0.51	2.39	0.41	-0.13	1.48
H × O	0.69	-0.62	0.23	0.57	-0.56*	7.32**	0.89	-0.21	1.46
M × O	0.00	-0.17	0.02	0.56	-0.94	-1.75	1.25	-0.09	2.43**
M × H × O	-0.72	0.96	-2.78	-1.20	5.88*	-8.33	-1.48	1.31	-3.97
R ²	0.5	0.24	0.24	0.53	0.59	0.63	0.11	0.42	0.47

表中数字代表斜率; R²: 决定系数。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

The numbers in the table represent the slope; R², Coefficient of determination. H, Herbivores; M, Microbivores; O, Omnivore-carnivores. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

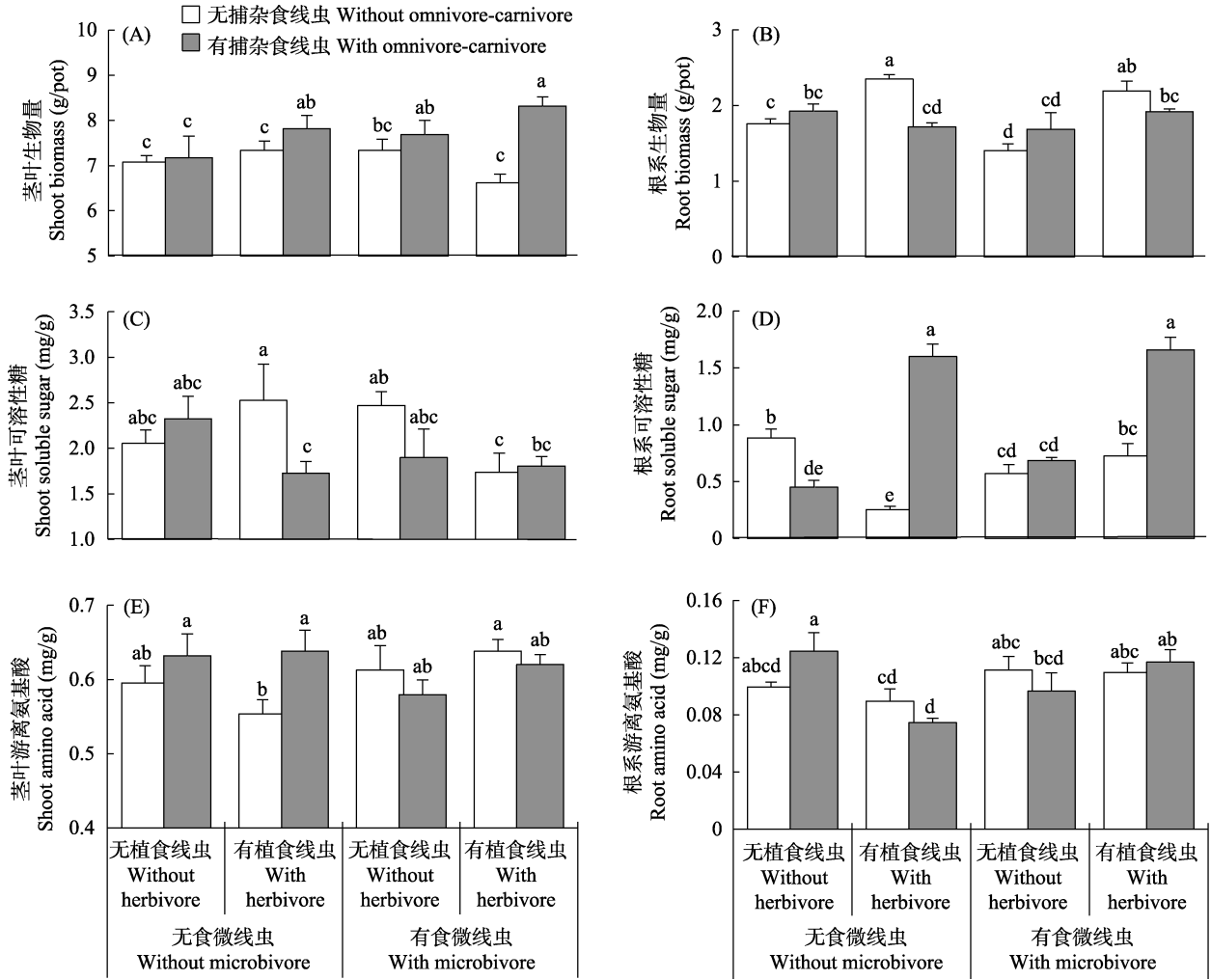


图2 不同线虫功能团对水稻茎叶和根系生物量(A, B)、可溶性糖(C, D)、游离氨基酸(E, F)浓度的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著(Fisher's LSD test, $P < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of soil nematode functional guilds on the biomass, concentrations of soluble sugars, amino acids in rice shoot (A, C, E) and root (B, D, F). Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test, $P < 0.05$). Error bars are standard errors.

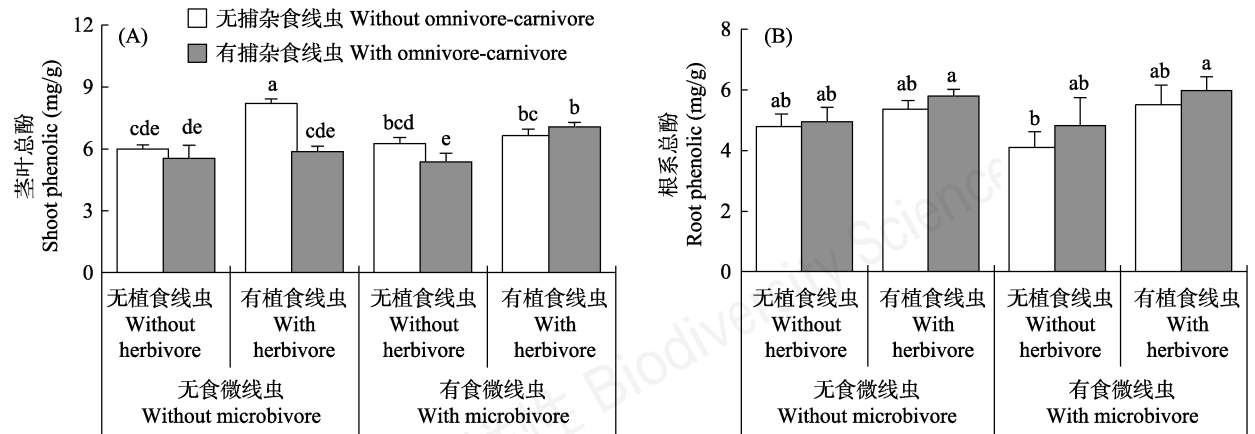


图3 不同线虫功能团对水稻茎叶和根系总酚(A, B)浓度的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著(Fisher's LSD test, $P < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of soil nematode functional guilds on the concentrations of phenolics in rice shoot (A) and root (B). Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test, $P < 0.05$). Error bars are standard errors.

2.2 不同线虫功能团对植物次生防御物质含量的影响

植食线虫对水稻茎叶总酚含量有显著影响(表1); 与无线虫处理相比, 植食线虫显著增加了水稻茎叶总酚的含量(图3A)。食微线虫、植食线虫、捕杂食线虫均对根系总酚含量有显著影响, 3种线虫共存时水稻根系总酚含量最高(图3B)。

2.3 不同线虫功能团的变化及其对褐飞虱数量的影响

捕杂食线虫和食微线虫有互相促进的作用(图4A, C); 无食微线虫时, 捕杂食线虫显著降低植食线虫数量, 有食微线虫存在时则趋势相反(图4B)。捕杂食线虫、食微线虫及其交互作用对褐飞虱数量的影响达到显著水平(表1): 捕杂食线虫显著降低褐飞虱数量; 与不接种线虫相比, 食微线虫增加了褐飞虱的数量(图4D)。

2.4 不同功能团线虫数量与植物生长及褐飞虱数量的关系

捕杂食线虫数量与茎叶生物量和根系总酚含

量呈显著正相关关系, 而与褐飞虱数量呈显著负相关关系(表1, 图5); 植食线虫数量与茎叶总酚含量呈显著正相关关系(表1, 图5)。

3 讨论

3.1 不同线虫功能团对水稻生物量的影响

取食根系的植食线虫常被认为对植物生长有害, 其在土壤生态系统中的积极功能通常被忽视(Bonkowski et al, 2009)。本研究中, 在无捕杂食线虫时, 植食线虫增加水稻根系生物量, 可能是因为植食线虫的数量相对较少(一般土壤中为50–400条/100 g干土, 本实验中为134条/100 g干土)(刘雨迪等, 2013; 刘婷等, 2015; Zhang et al, 2017)。一般认为中等强度的取食会促进根系生长和根系碳的释放, 从而增加土壤资源可利用性和促进微生物活动(Huang et al, 2013)。值得注意的是, 单独接入食微线虫降低了根系生物量。食微线虫对植物生长往往呈现促进作用, 一般归因于促进养分周转和提高植物养分有效性(吴纪华等, 2007)。然而, 食微线虫对

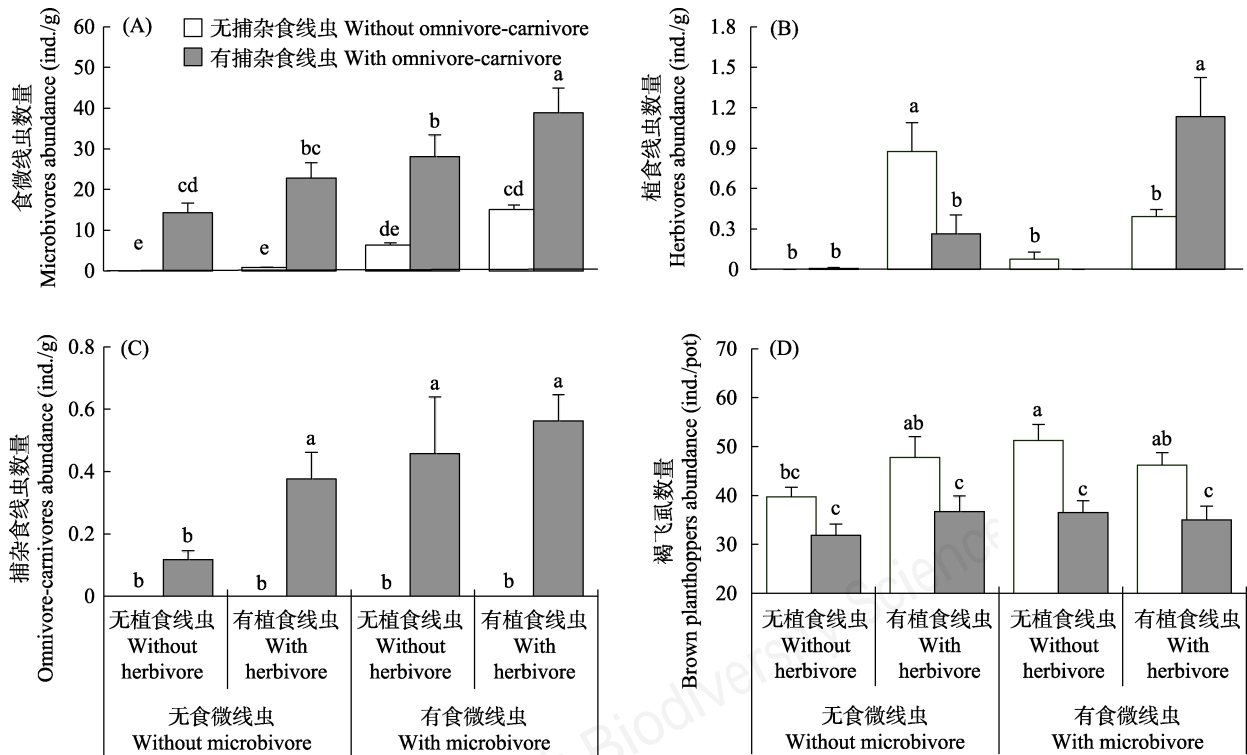


图4 不同线虫功能团接入后对食微线虫(A)、植食线虫(B)和捕杂食线虫(C)及褐飞虱(D)数量的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著(Fisher's LSD test, $P < 0.05$)。

Fig. 4 Abundance of microbivores (A), herbivores (B), omnivore-carnivores (C) and brown planthoppers (D) affected by the manipulations of different nematode functional guilds. Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test, $P < 0.05$). Error bars are standard errors.

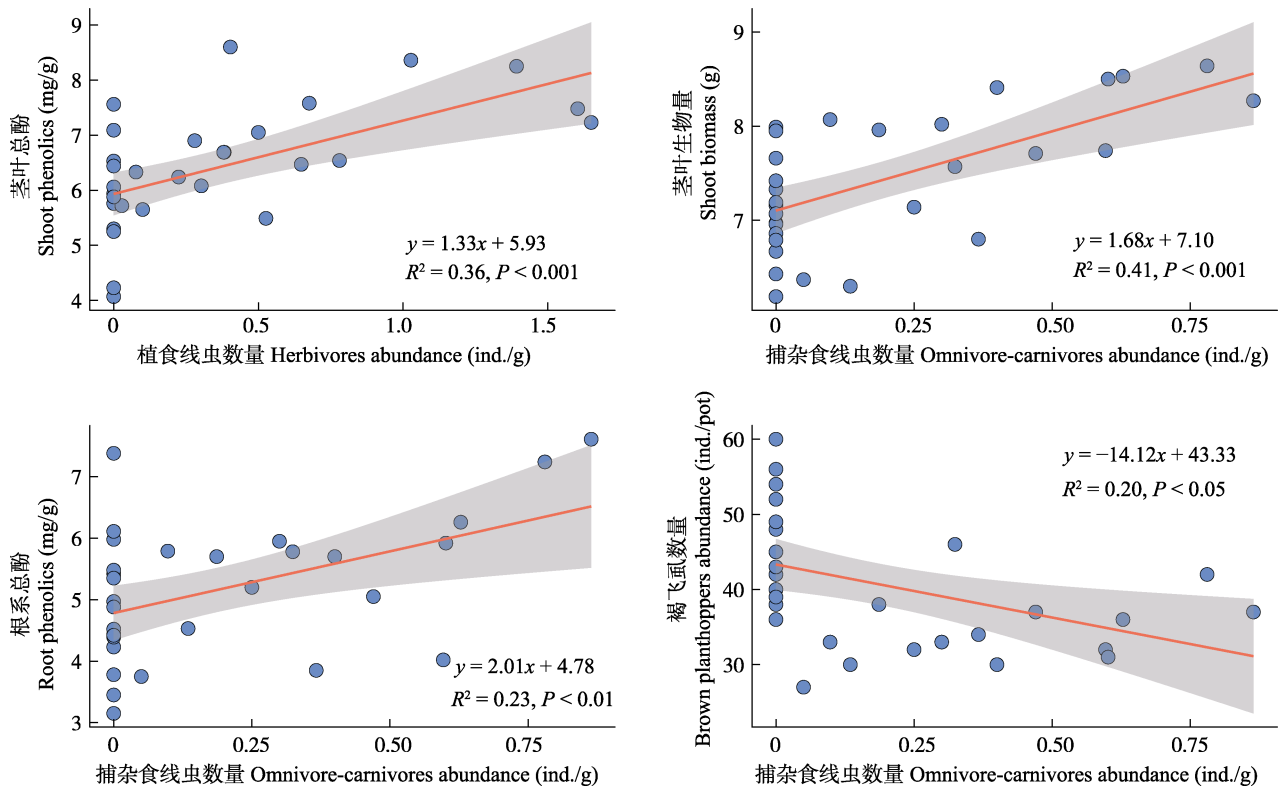


图5 不同线虫功能团数量与水稻生物量、总酚浓度及褐飞虱数量的相关关系散点图

Fig. 5 Scatter plots between the abundance of nematode functional guilds and rice biomass, phenolics concentrations, the abundance of brown planthoppers.

植物根系的影响取决于多种因素,如植物种类和土壤肥力情况(陈小云等,2007)。食微线虫的选择性取食可能会导致植物生长的响应难以预料,这与有益或有害微生物响应的相对程度差异有关(Bjørnlund et al, 2012; Zhu et al, 2017)。食微线虫提高了土壤中植物有效养分的矿化率,在土壤矿化养分充足时,植物对根系的投入减少(任逸文等,2018)。捕杂食线虫对水稻茎叶生物量的促进结果支持我们的假说,即捕杂食线虫主要通过较低营养级的级联效应促进植物生长(Thakur et al, 2015)。一方面,捕杂食线虫的捕食作用抑制了植食线虫,间接维持了植物的正常生长,另一方面,捕杂食线虫还通过刺激食微线虫和土壤微生物促进养分循环而使植物受益(Zhang et al, 2017)。

3.2 不同线虫功能团对水稻养分及次生防御物质含量的影响

本研究表明,植食线虫可以改变植物营养物质和次生防御物质的水平和分布(Bonkowski et al, 2009)。植食线虫的取食作用造成根系营养物质的泄漏,降低根系可溶性糖含量(郭瑞华等,2017);同时

植食线虫还诱导植物地上部防御机制(Bonkowski et al, 2009),增加茎叶总酚含量。捕杂食线虫对土壤中微生物的取食作用能够促进土壤氮的矿化(Gebremikael et al, 2014),土壤中氮的有效性提高会减少植物向根系的碳分配(孙悦等,2014),因而捕杂食线虫会降低根系可溶性糖含量。相比其他处理,3种功能团线虫共存时能更好地诱导植物地上地下部防御物质的产生,这与本研究的假说相契合,即营养级多样性更有利于维持植物生产力(Eisenhauer et al, 2018)。

3.3 不同线虫功能团对褐飞虱数量的影响

本研究中,单独的食微线虫对褐飞虱的数量有促进作用,这主要是因为食微线虫对植物地上部生长及养分含量的促进作用改善了褐飞虱的营养条件(蒋林惠等,2016)。而捕杂食线虫则能够抑制植物地上部褐飞虱的发展。一方面,捕杂食线虫通过捕食植食线虫促进植物生长,增强植物抵御虫害的能力(Ferris et al, 2012b),另一方面,捕杂食线虫对食微线虫和土壤微生物数量的促进作用增强了微生物对土壤氮的竞争,植物在氮吸收方面的相对缺乏

使其将较多光合产物投资到地下(Phillips et al, 2011), 减弱植物对褐飞虱的吸引作用。同时, 捕食食线虫对土壤微生物的选择性取食会改变微生物群落结构, 而某些微生物例如菌根真菌、根际促生菌等能调控植物抵御病虫害的能力(Tao et al, 2016)。植食线虫在增加水稻茎叶总酚含量的同时对地上部褐飞虱的数量并没有显著影响, 这可能与水稻茎叶养分含量的变化有关。土壤生物可以诱导植物对地上部害虫的抗性, 对褐飞虱的最终影响将取决于来自增强植物生长的积极影响与源自植物诱导抗性的负面影响的综合作用结果(Pineda et al, 2010)。

3.4 研究问题和展望

土壤动物调控研究是评估地下生物多样性与关键生态系统属性之间因果关系的有力工具(Bardgett et al, 2014)。然而, 最大的挑战之一在于建立没有线虫的对照。在种植水稻一段时间后, 没有接种线虫的处理中出现了少量食微线虫, 这可能与原土土壤悬液过滤后仍残存少量食微线虫虫卵有关。今后的实验需完善土壤杀线操作。目前有研究表明可通过物理方法即 γ 射线照射杀线(Buchan et al, 2012), 且已证实低剂量的照射可以完全杀死线虫和其他土壤动物, 而不会改变原土微生物群落(Gebremikael et al, 2014)。同样, 获得单一营养类群的线虫也是此类实验得以成功的重要前提, 在挑取线虫的实际操作时, 在光学显微镜下一些体型较小的食微线虫被丢弃, 因此在功能类群的组成上可能与实际土壤生态系统有差异。这也导致部分功能团处理中线虫组成无法严格为某一类线虫, 如捕食食线虫处理中出现食微线虫, 食微线虫处理中出现少量植食线虫。然而, 备选的研究方法如纯化培养后的线虫或直接使用线虫卵进行接种也同样存在与实际线虫群落复杂性差异较大的问题。作为土壤生态学研究的重要手段, 调控土壤生物群落结构以阐释机制(Ferris et al, 2012a), 本研究仅仅是探索的开始, 今后应结合野外、剔除和培养构建等多种研究途径以期减少实验误差, 全面了解土壤生物群落结构和功能的关系。

4 结论

土壤线虫营养级相互作用能够改变植物体内化学组成、影响植物生长及其抗性。单独的植食线虫促进植物根系生长, 增加植物茎叶总酚含量;

食微线虫降低植物根系生物量; 捕食食线虫通过调控植食和食微线虫的数量以及土壤微生物群, 增加植物地上部生物量和抑制褐飞虱数量。总之, 较高的土壤生物多样性尤其是营养级复杂性促进了植物防御物质的合成。今后应加强对土壤生物群落调控技术、植物化学代谢组成和土壤功能微生物的分析, 特别强化植物生长、耐性和抗性的总体关系及生态学理论的应用, 以了解土壤食物网结构对土壤生态过程的影响机制。

致谢: 感谢南京农业大学资源与环境科学学院王楠、朱慧敏、周星和任竹红同学的帮助。

参考文献

- Ainsworth EA, Gillespie KM (2007) Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nature Protocols*, 2, 875–877.
- Altieri MA, Nicholls CI (2003) Soil fertility management and insect pests: Harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 72, 203–211.
- Bakker MG, Manter DK, Sheflin AM, Weir TL, Vivanco JM (2012) Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant and Soil*, 360, 1–13.
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64, 269–285.
- Bender SF, van der Heijden MGA (2015) Soil biota enhance agricultural sustainability by improving crop yield, nutrient uptake and reducing nitrogen leaching losses. *Journal of Applied Ecology*, 52, 228–239.
- Bernaola L, Cosme M, Schneider RW, Stout M (2018) Belowground inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases local and systemic susceptibility of rice plants to different pest organisms. *Frontiers in Plant Science*, 9, 747.
- Bezemer TM, de Deyn GB, Bossinga TM, van Dam NM, Harvey JA, van der Putten WH (2005) Soil community composition drives aboveground plant–herbivore–parasitoid interactions. *Ecology Letters*, 8, 652–661.
- Bjørnlund L, Liu MQ, Rønn R, Christensen S, Ekelunda F (2012) Nematodes and protozoa affect plants differently, depending on soil nutrient status. *European Journal of Soil Biology*, 50, 28–31.
- Bongers T (1988) *De Nematoden Van Nederland*. (in Dutch) Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B (2009) Rhizosphere fauna: The functional and structural diversity of intimate

- interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 321, 213–233.
- Buchan D, Moeskops B, Ameloot N, De Neve S, Sleutel S (2012) Selective sterilisation of undisturbed soil cores by gamma irradiation: Effects on free-living nematodes, microbial community and nitrogen dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 47, 10–13.
- Chakraborty S, Pangga IB, Roper MM (2012) Climate change and multitrophic interactions in soil: The primacy of plants and functional domains. *Global Change Biology*, 18, 2111–2125.
- Chen XY, Liu MQ, Hu F, Mao XF, Li HX (2007) Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3132–3143. (in Chinese with English abstract) [陈小云, 刘满强, 胡锋, 毛小芳, 李辉信 (2007) 根际微型土壤动物——原生动物和线虫的生态功能. *生态学报*, 27, 3132–3143.]
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350–356.
- Eisenhauer N, Vogel A, Jensen B, Scheu S (2018) Decomposer diversity increases biomass production and shifts above-ground-belowground biomass allocation of common wheat. *Scientific Reports*, 8, 17894.
- Faucon MP, Houben D, Lambers H (2017) Plant functional traits: Soil and ecosystem services. *Trends in Plant Science*, 22, 385–394.
- Ferris H, Griffiths BS, Porazinska DL, Powers TO, Wang KH, Tenuta M (2012a) Reflections on plant and soil nematode ecology: Past, present and future. *Journal of Nematology*, 44, 115–126.
- Ferris H, Sánchez-Moreno S, Brennan EB (2012b) Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, 61, 16–25.
- Gebremikael MT, Buchan D, De Neve S (2014) Quantifying the influences of free-living nematodes on soil nitrogen and microbial biomass dynamics in bare and planted microcosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 131–141.
- Gebremikael M T, Steel H, Buchan D, Bert W, de Neve S (2016) Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6, 32862.
- Guo RH, Luo L, Zhang TH, Liu MQ, Chen XY, Hu F (2017) Effects of interactions of above- and below-ground herbivores on nitrogen distribution in rice plant and labile nitrogen in soil. *Acta Pedologica Sinica*, 493–502. (in Chinese with English abstract) [郭瑞华, 罗琰, 张腾昊, 刘满强, 陈小云, 胡锋 (2017) 地上和地下植食线虫互作对水稻氮分配及土壤活性氮的影响. *土壤学报*, 493–502.]
- Huang JH, Liu MQ, Chen XY, Chen J, Chen FJ, Li HX, Hu F (2013) Intermediate herbivory intensity of an aboveground pest promotes soil labile resources and microbial biomass via modifying rice growth. *Plant and Soil*, 367, 437–447.
- Jiang LH, Luo L, Xiao ZG, Li DM, Chen XY, Liu MQ, Hu F (2016) Effects of soil biota influenced by long-term organic and chemical fertilizers on rice growth and resistance to insects. *Biodiversity Science*, 24, 907–915. (in Chinese with English abstract) [蒋林惠, 罗琰, 肖正高, 李大明, 陈小云, 刘满强, 胡锋 (2016) 长期施肥对水稻生长和抗虫性的影响: 解析土壤生物的贡献. *生物多样性*, 24, 907–915.]
- Johnson SN, Clark KE, Hartley SE, Jones TH, McKenzie SW, Koricheva J (2012) Aboveground-belowground herbivore interactions: A meta-analysis. *Ecology*, 93, 2208–2215.
- Kulmatiski A, Anderson-Smith A, Beard KH, Doucette-Riise S, Mazzacavallo M, Nolan NE, Ramirez RA, Stevens JR (2015) Most soil trophic guilds increase plant growth: A meta-analytical review. *Oikos*, 123, 1409–1419.
- Li Q, Liang WJ, Jiang Y (2007) Present situation and prospect of soil nematode diversity in farmland Ecosystems. *Biodiversity Science*, 15, 134–141. (in Chinese with English abstract) [李琪, 梁文举, 姜勇 (2007) 农田土壤线虫多样性研究现状及展望. *生物多样性*, 15, 134–141.]
- Liu MQ, Chen XY, Qin JT, Wang D, Griffiths B, Hu F (2008) A sequential extraction procedure reveals that water management affects soil nematode communities in paddy fields. *Applied Soil Ecology*, 40, 250–259.
- Liu T, Ye CL, Li Y, Chen XY, Ran W, Shen QR, Hu F, Li HX (2015) Effects of different organic fertilizers on soil nematodes in the rhizosphere of rice and wheat cropland. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6259–6268. (in Chinese with English abstract) [刘婷, 叶成龙, 李勇, 陈小云, 冉炜, 沈其荣, 胡锋, 李辉信 (2015) 不同有机类肥料对小麦和水稻根际土壤线虫的影响. *生态学报*, 35, 6259–6268.]
- Liu YD, Chen XY, Liu MQ, Qin JT, Li HX, Hu F (2013) Changes in soil microbial properties and nematode assemblage over time during rice cultivation. *Biodiversity Science*, 21, 334–342. (in Chinese with English abstract) [刘雨迪, 陈小云, 刘满强, 秦江涛, 李辉信, 胡锋 (2013) 不同稻作年限下土壤微生物学性质和线虫群落特征的变化. *生物多样性*, 21, 334–342.]
- Milcu A, Allan E, Roscher C, Jenkins T, Meyer S T, Flynn D, Bessler H, Buscot F, Engels C, Gubsch M, König S, Lipowsky A, Loranger J, Renker C, Scherber C, Schmid B, Thébault E, Wubet T, Weisser WW, Scheu S, Eisenhauer N (2013) Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology*, 94, 1878–1885.
- Moretti M, Dias ATC, De Bello F, Altermatt F, Chown SL, Azcarate FM, Bell JR, Fournier B, Hedde M, Hortal J, Ibanez S, Öckinger E, Sousa JP, Ellers J, Berg MP (2017) Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31, 558–567.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011) Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a

- pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194.
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Pieterse CMJ, Dicke M (2010) Helping plants to deal with insects: The role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*, 15, 507–514.
- Pineda A, Kaplan I, Bezemer TM (2017) Steering soil microbiomes to suppress aboveground insect pests. *Trends in Plant Science*, 22, 770–778.
- Ren YW, Xiao ML, Yuan HC, Zhu ZK, Li QY, Ge TD, Su YR, Wu JS (2018) Allocation of rice photosynthates in plant–soil system in response to elevated CO₂ and nitrogen fertilization. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1397–1404. (in Chinese with English abstract) [任逸文, 肖谋良, 袁红朝, 祝贞科, 李巧云, 葛体达, 苏以荣, 吴金水 (2018) 水稻光合碳在植物–土壤系统中的分配及其对CO₂升高和施氮的响应. *应用生态学报*, 29, 1397–1404.]
- Sackett TE, Classen AT, Sanders NJ (2010) Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: A meta-analysis. *Oikos*, 119, 1984–1992.
- Sun Y, Xu XL, Kuzyakov Y (2014) Mechanisms of rhizosphere priming effects and their ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 62–75. (in Chinese with English abstract) [孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Y (2014) 根际激发效应的发生机制及其生态重要性. *植物生态学报*, 38, 62–75.]
- Tao L, Ahmad A, de Roode JC, Hunter MD (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant tolerance and chemical defenses to herbivory through different mechanisms. *Journal of Ecology*, 104, 561–571.
- Thakur MP, Herrmann M, Steinauer K, Rennoch S, Cesarz S, Eisenhauer N (2015) Cascading effects of belowground predators on plant communities are density-dependent. *Ecology and Evolution*, 5, 4300–4314.
- Wardle DA (2006) The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 9, 870–886.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5266–5270.
- Wang SJ, Ruan HH (2008) Feedback mechanisms of soil biota to aboveground biology in terrestrial ecosystems. *Biodiversity Science*, 16, 407–416. (in Chinese with English abstract) [王邵军, 阮宏华 (2008) 土壤生物对地上生物的反馈作用及其机制. *生物多样性*, 16, 407–416.]
- Wurst S, Wagenaar R, Biere A, van der Putten WH (2010) Microorganisms and nematodes increase levels of secondary metabolites in roots and root exudates of *Plantago lanceolata*. *Plant and Soil*, 329, 117–126.
- Wu JH, Song CY, Chen JK (2007) Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: A review. *Biodiversity Science*, 15, 124–133. (in Chinese with English abstract) [吴纪华, 宋慈玉, 陈家宽 (2007) 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. *生物多样性*, 15, 124–133.]
- Yang XD, Chen J (2009) Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, 910–918.
- Yemm EW, Cocking EC, Ricketts RE (1955) The determination of amino-acids with ninhydrin. *Analyst*, 80, 209–214.
- Yin WY (1998) *Illustrated Handbook of Chinese Soil Fauna*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) *中国土壤动物检索图鉴*. 科学出版社, 北京.]
- Zhang XK, Ferris H, Mitchell J, Liang WJ (2017) Ecosystem services of the soil food web after long-term application of agricultural management practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 111, 36–43.
- Zhu TB, Yang C, Wang J, Zeng S, Liu MQ, Yang JL, Bai B, Cao JH, Chen XY, Müller C (2017) Bacterivore nematodes stimulate soil gross N transformation rates depending on their species. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 107–118.

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响

马燕婕¹ 何浩鹏¹ 沈文静² 刘 标^{2*} 薛 堃^{1,2*}

1 (中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

2 (生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042)

摘要: 通过对转基因耐除草剂(*EPSPS*)抗虫(*CryIAb*)玉米转化体‘DBN9936’、受体玉米‘DBN318’、常规玉米‘先玉335’和喷施除草剂的转化体‘DBN9936’玉米田间节肢动物种类及数量的调查, 评价转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响。2015年和2017年我们采用直接观察法、陷阱调查法和剖秆法对田间节肢动物进行调查, 采用聚类分析、物种累积曲线等方法对数据进行分析, 并比较了4个处理玉米田间节肢动物群落的Margalef丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数、Pielou均匀度指数、优势集中性指数和群落相似性指数的差异及其随时间变化的规律。调查期间共记录节肢动物20目80科; 转化体玉米‘DBN9936’ (2015: 10.3 ± 2.6 头, 2017: 3.3 ± 1.7 头)和喷施除草剂的转化体玉米‘DBN9936’ (2015: 6.0 ± 1.5 头, 2017: 17.0 ± 0.6 头)上鳞翅目昆虫的数量明显低于受体‘DBN318’ (2015: 20.0 ± 3.2 头, 2017: 24.0 ± 6.0 头)和‘先玉335’ (2015: 21.0 ± 8.9 头, 2017: 26.7 ± 2.0 头); 物种累积曲线呈典型的抛物线, 各类玉米田间总体物种丰富度差异较小; 玉米生育期节肢动物调查结果累计数量的功能团组成及其丰富度、多样性、均匀度、优势集中性间均无明显的差异, 各类指数随时间变化的动态趋于一致, 群落间相似性程度较高。转基因玉米‘DBN9936’对鳞翅目害虫有明显的抗性, 对非靶标节肢动物无显著的影响, 对田间节肢动物的群落多样性、均匀度、丰富度、优势集中性等没有明显的影响。

关键词: 转基因玉米; 生物多样性; 节肢动物; 多样性指数; 生物安全

Effects of transgenic maize on arthropod diversity

Yanjie Ma¹, Haopeng He¹, Wenjing Shen², Biao Liu^{2*}, Kun Xue^{1,2*}

1 College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081

2 Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042

Abstract: The species and numbers of arthropods in fields of transgenic herbicide-tolerant (*EPSPS*) and insect-resistant (*CryIAb*) maize DBN9936, receptor maize DBN318, conventional maize Xianyu 335, and spraying herbicide transformant DBN9936, were investigated to assess the effect of genetically modified maize on the arthropod communities. Direct observations, pit-fall trapping and longitudinal section methods were used to investigate the field arthropod species in 2015 and 2017. A cluster analysis and species accumulation curves, as well as the Margalef richness index, Shannon-Wiener index and Simpson index, Pielou evenness index, dominant concentration index, community similarity index, were calculated and compared. The recorded arthropod species belonged to 20 orders and 80 families. The number of Lepidopteron insects in the fields of herbicide-free transformant DBN9936 (2015: 10.3 ± 2.6 , 2017: 3.3 ± 1.7) and transformant DBN9936 spraying herbicides (2015: 6.0 ± 1.5 , 2017: 17.0 ± 0.6) were significantly lower than the corresponding parameters of receptor DBN318 (2015: 20.0 ± 3.2 , 2017: 24.0 ± 6.0) and Xianyu 335 (2015: 21.0 ± 8.9 , 2017: 26.7 ± 2.0). The species accumulation curves show a typical parabola and there was little difference in the overall species richness. There were no significant differences in the total number of arthropods, functional group composition, richness, diversity, evenness and dominant concentration in the maize fields and there was a high similarity between the arthropods communities. The dynamic of the richness index, diversity index, evenness index, dominant concentration index and

收稿日期: 2018-11-23; 接受日期: 2019-02-28

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08012005)、环保公益性行业科研专项(201509044)和中央民族大学一流大学一流学科项目(Yldxxk201819)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: liubiao@nies.org; xuekun@muc.edu.cn

community similarity index of those arthropods in the maize fields tended to be consistent. Transformant DBN9936 has obvious resistance to Lepidopteron insects and has no significant negative effects on non-target arthropods. The results suggest that the transformant DBN9936 maize has no significant effect on community richness, diversity, evenness and dominance concentration of arthropods in the fields.

Key words: genetically modified maize; biodiversity; arthropods; diversity index; biosafety

自转基因作物商业化以来,其在全球和国内的种植面积逐年增长,已取得显著的经济、生态和社会效益(Shetty et al, 2018)。根据国际农业生物技术应用服务组织(The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Application, ISAAA)的统计,2016年已有26个国家种植了1.851亿ha的转基因作物,较1996年增加了110倍。其中转基因玉米为种植面积排第三位的作物,种植面积已达到了全球玉米总种植面积的26%。国外转基因玉米的商业化生产已有20年,欧盟四国在2016年种植了超过13.6万ha的转基因玉米(国际农业生物技术应用服务组织,2017)。中国还未批准转基因玉米的商业化种植,但已经批准了转*Bt*基因抗虫玉米、抗除草剂品系进行环境释放试验(朱莹等,2017)。我国是全球第二大玉米生产国和消费国,玉米在我国播种面积大,分布广,是重要的粮食与饲料作物(沈平等,2016)。如果转基因玉米引进并大面积种植的话,将有可能改变原有大田的生态环境和害虫的生存环境,从而引起一系列安全问题及非靶标效应(薛堃和张文国,2008;任振涛等,2017)。

目前国内外关于转基因作物对非靶标节肢动物影响的研究已进行了多年。如抗虫棉在对棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)具有较好抗性的同时,对棉田主要非靶标害虫也都有一定抑制作用,对某些天敌的种群存在不利影响,而转基因耐盐碱棉花、转基因抗病棉花和转基因抗旱棉花则对棉田节肢动物多样性及食物网结构无显著影响(郭建英等,2007;郭佳惠等,2016)。龟纹瓢虫(*Propylea japonica*)取食转*Bt*基因水稻花粉后,其幼虫的发育历期有所延长,但其存活率和繁殖能力没有受到不良影响(Zhang et al, 2014; Li et al, 2015)。也有研究显示转基因抗虫/抗除草剂大豆对田间节肢动物群落多样性无明显影响(李凡等,2013; Marques et al, 2018)。由此可见,虽然关于转基因作物对非靶标节肢动物的影响已有大量的报道,但是依旧存在争议,因此也需要对

不同的转基因作物采取“个案(case by case)”原则进行研究。中国已拥有一批自主知识产权的转基因玉米材料,在这些转基因玉米获得安全证书产业化之前,必须对其安全性进行评估(康乐和陈明,2013)。本研究通过对转基因玉米大田中节肢动物种类和数量的调查,分析群落多样性的变化,以期转基因玉米的生态安全性评价提供科学数据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2015年及2017年5-9月在吉林省伊通满族自治县试验基地进行,种植的转基因玉米材料为转*EPSPS* (耐草甘膦)和*CryIAb* (抗虫)基因的玉米‘DBN9936’,其受体品种为‘DBN318’,另外选择广泛种植的常规玉米‘先玉335’作为对照。上述玉米材料均由北京大北农生物技术有限公司提供。

1.2 试验方法

1.2.1 种植小区设计

本试验依据《农业部953号公告-10.4-2007》和《农业部953号公告-11.4-2007》,采用随机区组排列和地块设置的方法。试验中设置12个小区,每个小区面积为150 m² (10 m × 15 m),在小区间设有1.0 m宽的隔离带。玉米按条播的方式进行播种,行距60 cm,株距25 cm。处理设置为全生育期末喷施除草剂的转基因玉米、喷施除草剂(参考专利:WO95/06128; U.S.5554798,剂量为2倍剂量,将除草剂草甘膦420 g ae/ha的浓度定为1倍剂量)的转基因玉米、未喷施除草剂的受体玉米和未喷施除草剂的常规玉米,每个处理重复3次。

1.2.2 节肢动物调查

采用对角线5点取样法在每个小区内设定5个取样点。

使用直接观察法对植株上的节肢动物种类和数量进行调查。从定苗10天至收获每7天调查1次,每个取样点调查10株玉米。记录玉米植株上所有节

肢动物的种类、数量及其发育阶段。对田间不能识别的种类进行采集编号,带回室内鉴定,鉴定参考蔡邦华(2015)的《昆虫分类学》。

使用陷阱调查法采集地表节肢动物。在玉米定苗后第10天开始设置陷阱,每14天调查1次,至玉米收获时调查结束。每取样点埋设3个陷阱(Φ 7 cm × 8 cm),3个陷阱之间的距离为0.5 m,共计15个陷阱。陷阱结构:使用2个一次性塑料杯镶嵌埋进玉米田中,杯口与玉米地面保持平齐。陷阱溶剂:5%的洗涤剂、5%的酒精和90%的水,陷阱中的溶剂量为塑料杯容积的1/3。过夜后调查陷阱中节肢动物的种类和数量。对田间不能识别的种类进行采集编号,带回室内鉴定。

于玉米成熟后收获前调查一次钻蛀害虫情况。每个取样点选择10株玉米,观察穗部,并纵向剖开茎秆,查看茎秆内部是否有钻蛀类害虫,记录害虫种类、龄期、数量等,通过活虫数、蛀孔数、虫龄、钻蛀孔道长度及受害穗尖长度等指标,量化钻蛀类害虫对玉米材料的为害情况。

1.2.3 数据分析

采用Excel 2016、R 3.6.0、EstimateS v9.1.0、Origin 2019 v9.60等软件进行各类多样性指数计算和作图,采用SPSS 23.0软件对试验数据进行统计和单因素方差分析(One-way ANOVA)。节肢动物的功能分类主要参考其食性分为害虫、捕食性天敌、寄生性天敌和中性节肢动物。使用物种累积曲线判断调查量的充分性,利用Abundance-base Coverage Estimator (ACE)、非参数一阶刀切法(Jackknife1)以及自助法(Bootstrap)估算玉米生育期田间节肢动物的群落丰富度(李巧, 2011; Zou et al, 2015; 吴岚等, 2016)。群落相似性选择Sorenson相似性指数(相似性指数为1时,两个群落完全相同)和最小方差聚类分析法。文中用到的各类指数的计算方法如下(Magurran, 2013):

$$\text{Margalef丰富度指数: } D_{mg} = \frac{S-1}{\ln N} \quad (1)$$

$$\text{Shannon-Wiener多样性指数: } H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$\text{Simpson多样性指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (3)$$

$$\text{优势集中性指数: } C = \sum_{i=1}^s \left(\frac{N_i}{N} \right)^2 \quad (4)$$

$$\text{Sorenson群落相似性指数: } C' = \frac{2w}{a+b} \quad (5)$$

$$\text{Pielou均匀度指数: } J' = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln S} \quad (6)$$

式中, S 为物种数, $P_i = N_i/N$, N_i 为第*i*个物种的个体数, N 为总个体数, w 为两群落或样地共有物种数, a 、 b 为两群落或样地各自的物种数。

2 结果

2.1 玉米田节肢动物群落物种及功能群组成

2015年和2017年玉米田植株和地表共记录节肢动物个体106,935头,其中未喷除草剂的‘DBN9936’、‘DBN318’、‘先玉335’和喷除草剂的‘DBN9936’4个玉米群落中分别有27,623、27,905、26,281和26,126头,这些节肢动物隶属于20目80科(附录1)。

2015年和2017年玉米生育期内,主要害虫是东方粘虫(*Mythimna separata*)、亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)、棉铃虫、玉米蚜(*Rhopalosiphum maidis*)、双斑长跗萤叶甲(*Monolepta hieroglyphica*)以及圆科和长角科的节肢动物。捕食性天敌主要为小花蝽(*Orius similis*)、龟纹瓢虫、异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)以及青步甲属(*Chlaenius*)、草蛉科、蟹蛛科、园蛛科、幽灵蛛科的节肢动物。寄生性天敌主要是寄生蜂类的昆虫,数量较少。中性节肢动物主要包括蚁科、蝇科的节肢动物。2015年和2017年,‘DBN9936’上鳞翅目害虫的数量均低于其他处理。此外,2015年‘先玉335’上叶甲科的数量显著低于其他3个处理($P = 0.047$),2017年‘DBN9936’上捕食性天敌小花蝽的数量显著高于其他3个处理($P = 0.029$)(表1)。

2.2 物种累积曲线及田间节肢动物丰富度指数

2015年和2017年玉米植株和地表节肢动物的物种累积曲线如图1所示,所有曲线均表现为上升舒缓的典型抛物线,没有直线性上升的趋势,表明这两年对玉米田间节肢动物种群的调查较充分。ACE、Bootstrap和Jackknife1对丰富度的估算结果显示,2015年和2017年实际调查结果占玉米田间节肢动物估计真实值的80.98%以上,其中2017年植株的

表1 2015年和2017年4个玉米处理上节肢动物各功能群中主要类群的累积数量(头/50株)

Table 1 The cumulative number of main arthropods in the functional groups of four maize treatments in 2015 and 2017 (number of arthropods every 50 plants)

功能群 Functional groups	主要类群 Major groups	'DBN9936'	'DBN318'	'先玉335' Xianyu 335	'DBN9936'喷除草剂 DBN9936 + herbicide	P
2015						
主要害虫 Main pest	鳞翅目 Lepidopteron	10.3 ± 2.6 ^a	20.0 ± 3.2 ^a	21.0 ± 8.9 ^a	6.0 ± 1.5 ^a	0.166
	长角 科 Entomobryidae	112.3 ± 25.5 ^a	105.7 ± 9.9 ^a	128.3 ± 11.3 ^a	113.7 ± 8.1 ^a	0.765
	蚜科 Aphididae	834.0 ± 206.6 ^a	763.3 ± 118.3 ^a	515.7 ± 62.1 ^a	590.0 ± 84.3 ^a	0.341
	叶甲科 Chrysomelidae	1,194.0 ± 94.4 ^b	1,308.7 ± 32.9 ^b	1,009.7 ± 56.4 ^a	1,217.3 ± 42.9 ^b	0.047
	总和 Total	2,212.3 ± 266.9 ^a	2,258.0 ± 154.5 ^a	1,736.0 ± 37.8 ^a	1,985.7 ± 109.9 ^a	0.176
捕食性天敌 Predatory natural enemy	蜘蛛目 Araneida	43.7 ± 4.6 ^a	52.3 ± 2.2 ^a	59.3 ± 3.8 ^a	54.3 ± 7.7 ^a	0.246
	瓢虫科 Coccinellidae	113.7 ± 6.1 ^a	106.3 ± 11.2 ^a	104.3 ± 7.9 ^a	120.0 ± 15.1 ^a	0.720
	草蛉科 Chrysopidae	36.3 ± 6.2 ^a	32.3 ± 2.8 ^a	25.3 ± 4.1 ^a	25.3 ± 4.1 ^a	0.288
	步甲科 Carabidae	12.7 ± 2.9 ^a	15.0 ± 3.2 ^a	20.7 ± 9.9 ^a	20.0 ± 6.5 ^a	0.808
	总和 Total	214.7 ± 8.6 ^a	213.3 ± 10.3 ^a	219.7 ± 3.8 ^a	231.0 ± 5.5 ^a	0.386
寄生性天敌 Parasitic natural enemy	总和 Total	8.7 ± 3.3 ^a	6.7 ± 1.9 ^a	5.7 ± 0.9 ^a	7.7 ± 0.9 ^a	0.742
中性节肢动物 Neutral arthropod	总和 Total	206.7 ± 31.5 ^a	177.7 ± 9.0 ^a	152.0 ± 28.6 ^a	147.0 ± 20.4 ^a	0.339
2017						
主要害虫 Main pest	鳞翅目 Lepidopteron	3.3 ± 1.7 ^a	24.0 ± 6.0 ^b	26.7 ± 2.0 ^b	17.0 ± 0.6 ^a	0.005
	蚜科 Aphididae	5,357.0 ± 148.5 ^a	5,408.3 ± 324.9 ^a	5,444.0 ± 607.7 ^a	4,751.7 ± 171.3 ^a	0.520
	叶甲科 Chrysomelidae	42.3 ± 3.8 ^a	51.0 ± 4.6 ^a	40.0 ± 3.5 ^a	46.7 ± 1.5 ^a	0.213
	长角 科 Entomobryidae	86.3 ± 9.8 ^a	95.0 ± 12.5 ^a	93.4 ± 6.6 ^a	97.0 ± 10.0 ^a	0.882
	总和 Total	5,880.7 ± 133.5 ^a	5,974.7 ± 334.9 ^a	6,011.7 ± 592.7 ^a	5,321.7 ± 185.8 ^a	0.526
捕食性天敌 Predatory natural enemy	蜘蛛目 Araneida	87.0 ± 8.5 ^a	97.7 ± 12.1 ^a	88.0 ± 3.5 ^a	86.3 ± 5.2 ^a	0.732
	瓢虫科 Coccinellidae	235.7 ± 8.7 ^a	211.3 ± 34.0 ^a	221.3 ± 21.9 ^a	250.7 ± 10.4 ^a	0.607
	草蛉科 Chrysopidae	51.0 ± 6.5 ^a	41.0 ± 7.0 ^a	39.0 ± 3.5 ^a	54.0 ± 6.7 ^a	0.295
	步甲科 Carabidae	36.7 ± 4.5 ^a	49.7 ± 7.5 ^a	39.0 ± 5.6 ^a	45.7 ± 7.1 ^a	0.481
	小花蝽 <i>Orius sauteri</i>	57.3 ± 2.3 ^b	36.7 ± 4.3 ^a	39.7 ± 0.9 ^a	39.7 ± 6.8 ^a	0.029
	总和 Total	510.7 ± 22.0 ^a	481.3 ± 15.2 ^a	476.7 ± 23.7 ^a	522.0 ± 11.8 ^a	0.298
寄生性天敌 Parasitic natural enemy	总和 Total	7.3 ± 1.8 ^a	9.0 ± 3.8 ^a	8.0 ± 0.6 ^a	7.0 ± 2.0 ^a	0.933
中性节肢动物 Neutral arthropod	总和 Total	166.7 ± 22.0 ^a	181.0 ± 8.6 ^a	150.7 ± 5.5 ^a	153.3 ± 25.2 ^a	0.613

同一行数据中不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$)Different lowercases in the same row represent significant difference among treatments ($P < 0.05$)

调查结果占比达到了95.11%，说明这两年对玉米田间节肢动物多样性调查结果的可靠度比较高，对植株的调查结果比地表更接近真实值(表2)。

对比图1中4个处理物种累积曲线的最大值，‘DBN318’和‘先玉335’略高于‘DBN9936’，但置信区间有重叠，差异较小。说明‘DBN318’和‘先玉335’的物种丰富度略高于‘DBN9936’。在调查结果中‘DBN9936’上几乎没有鳞翅目昆虫的分布，因此导致其丰富度相较于另外两种玉米略有降低(图1)。

2015年4种处理玉米植株上节肢动物群落的丰富度在7月末到8月中旬降低，随后呈现缓慢上升的趋势，地表丰富度呈稳定的缓慢上升的状态；2017年植株和地表节肢动物群落的物种丰富度指数随时间呈现上升、下降、再上升、再下降的“双峰”模式，6月下旬和8月中旬达到最高水平。转化体‘DBN9936’、受体‘DBN318’、‘先玉335’和喷施除草剂的‘DBN9936’4个处理的玉米田间节肢动物的动态变化趋势基本一致，可认为转基因玉米‘DBN9936’

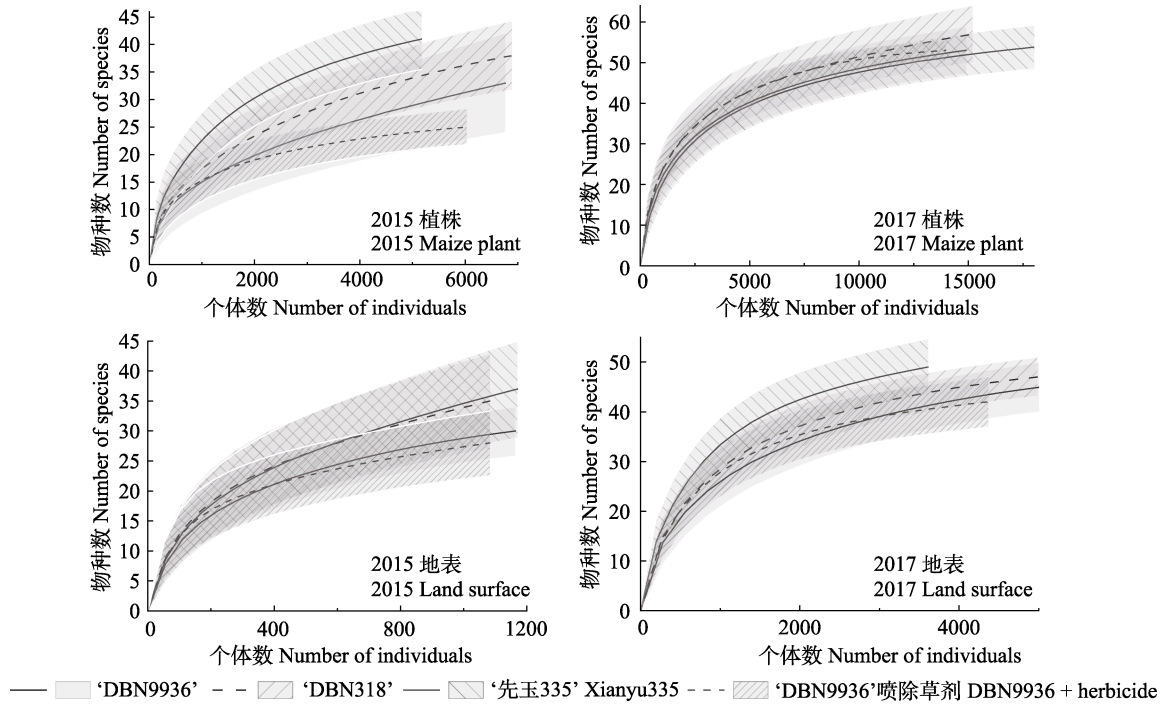


图1 2015年和2017年4个玉米处理节肢动物的物种累积曲线

Fig. 1 Species accumulation curves of arthropods of four maize treatments in 2015 and 2017

表2 2015年和2017年不同玉米处理上节肢动物物种丰富度
Table 2 Species richness index of arthropods of different maize treatments in 2015 and 2017

	ACE 指数 ACE Index	Bootstrap 指数 Bootstrap Index	Jackknife 1 指数 Jackknife 1 Index	实际物 种数 Number of species	比例 Ratio (%)
2015					
植株 Maize plant	51.49	54.25	58.88	48	88.87
地表 Land surface	58.26	51.41	54.96	49	88.25
总体 Total	66.61	65.33	70.96	61	90.56
2017					
植株 Maize plant	71.07	71.32	72.97	68	95.11
地表 Land surface	78.65	64.66	72.81	59	80.98
总体 Total	93.36	88.45	93.95	83	89.92

ACE, Abundance-base Coverage Estimator

对玉米田间节肢动物的物种丰富度没有明显影响(图2)。

2.3 田间节肢动物群落相似性指数及聚类分析

通过比较转化体玉米‘DBN9936’与受体玉米‘DBN318’、转化体玉米‘DBN9936’与喷施除草剂的转化体玉米‘DBN9936’、受体玉米‘DBN318’与常规

玉米‘先玉335’以及受体玉米‘DBN318’与喷施除草剂的转化体玉米‘DBN9936’，得到4条群落相似性指数随时间变化的曲线(图3)。2015年和2017年植株上群落间相似度在初期较低(0.4左右)，之后升高并维持在较高的水平(0.8左右)。而不同处理间地表节肢动物的群落相似性除了2015年7月有一个骤降之外，一直稳定维持在较高水平(0.7左右)。总体上看，两年各处理的田间节肢动物群落相似程度较高。

整个生育期转化体‘DBN9936’与受体‘DBN318’间在2015年和2017年的相似性指数分别为0.938、0.980，转化体‘DBN9936’与转化体‘DBN9936’喷施除草剂分别为0.918、0.934，受体‘DBN318’与常规玉米‘先玉335’分别为0.858、0.981，受体‘DBN318’与转化体‘DBN9936’喷施除草剂分别为0.920、0.930。从结果可以看出，两年不同处理转基因玉米田之间的相似性程度都很高(均大于85%)，2017年各处理间群落相似性程度更高。

采用最小方差法对节肢动物群落进行聚类分析的结果如图4所示，2017年地表和植株的节肢动物聚为一类，2015年地表和植株的节肢动物聚为一类，说明在这两年玉米田间节肢动物组成差异较大。在2017年植株的聚类支上，转化体玉米‘DBN9936’和

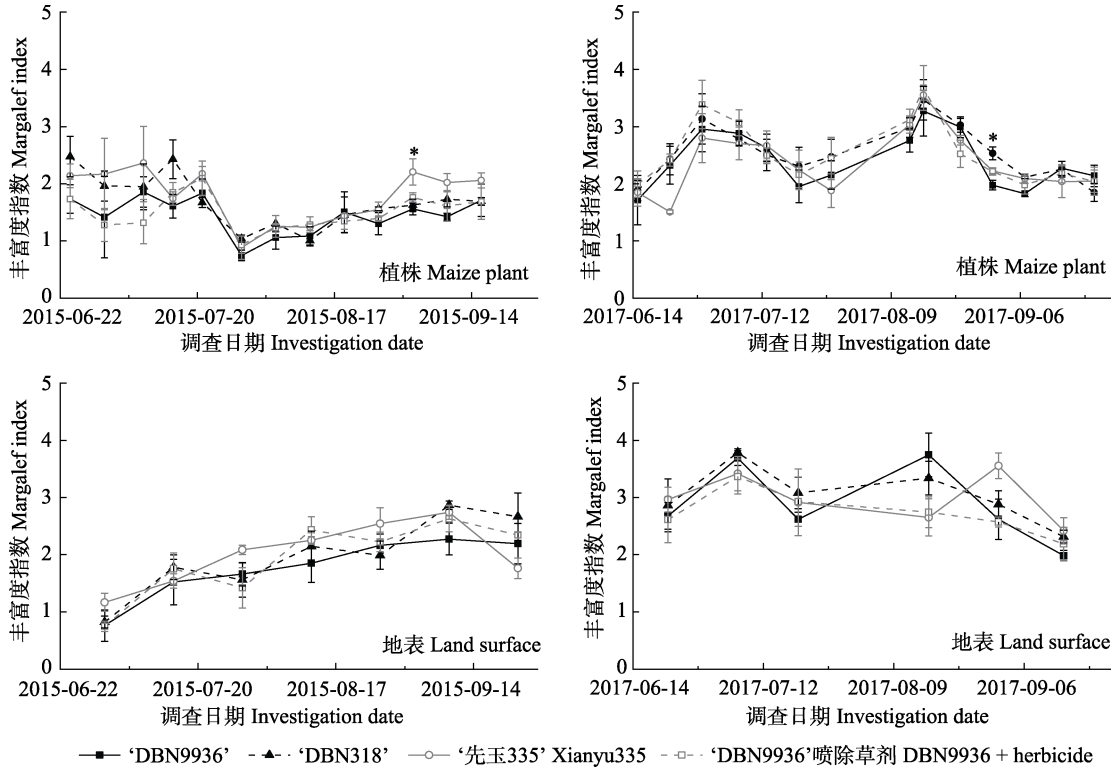


图2 2015年和2017年4个玉米处理节肢动物群落物种丰富度动态
Fig. 2 The Margalef index dynamics of arthropod community of four maize treatments in 2015 and 2017

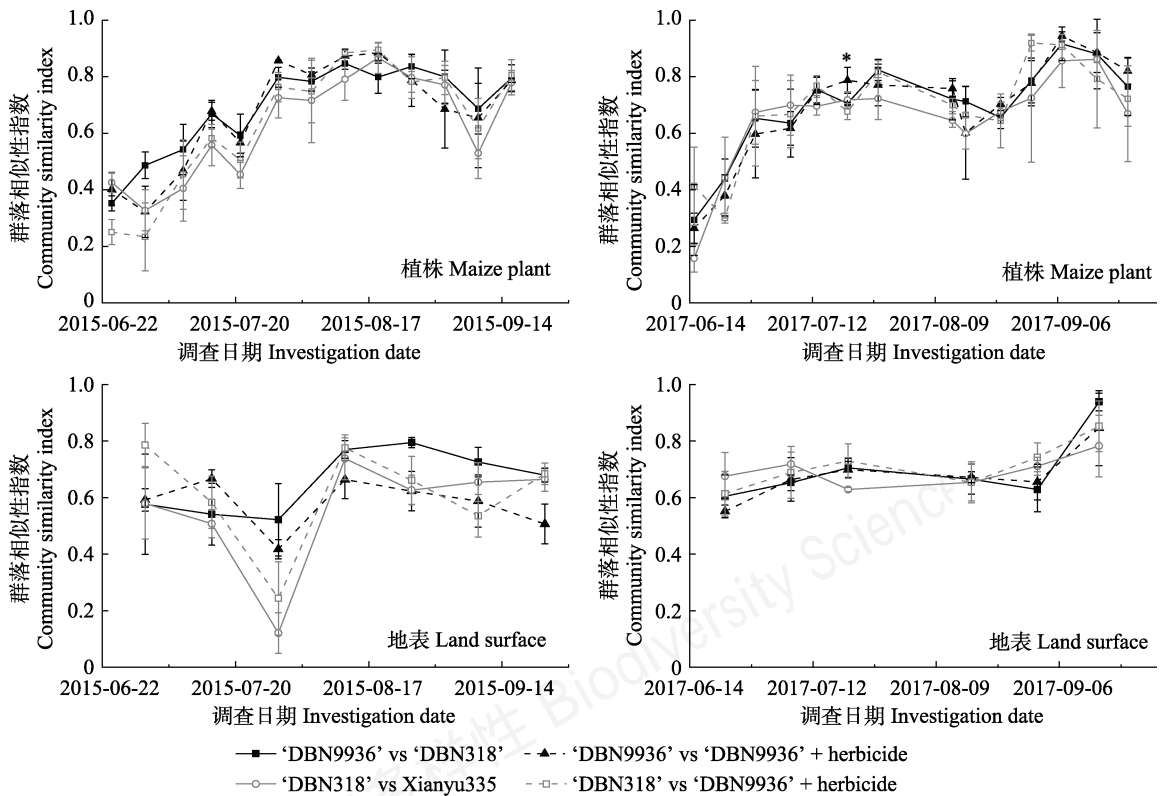


图3 2015年和2017年4个玉米处理节肢动物群落相似性指数动态
Fig. 3 The community similarity index dynamics of arthropod community of four maize treatments in 2015 and 2017

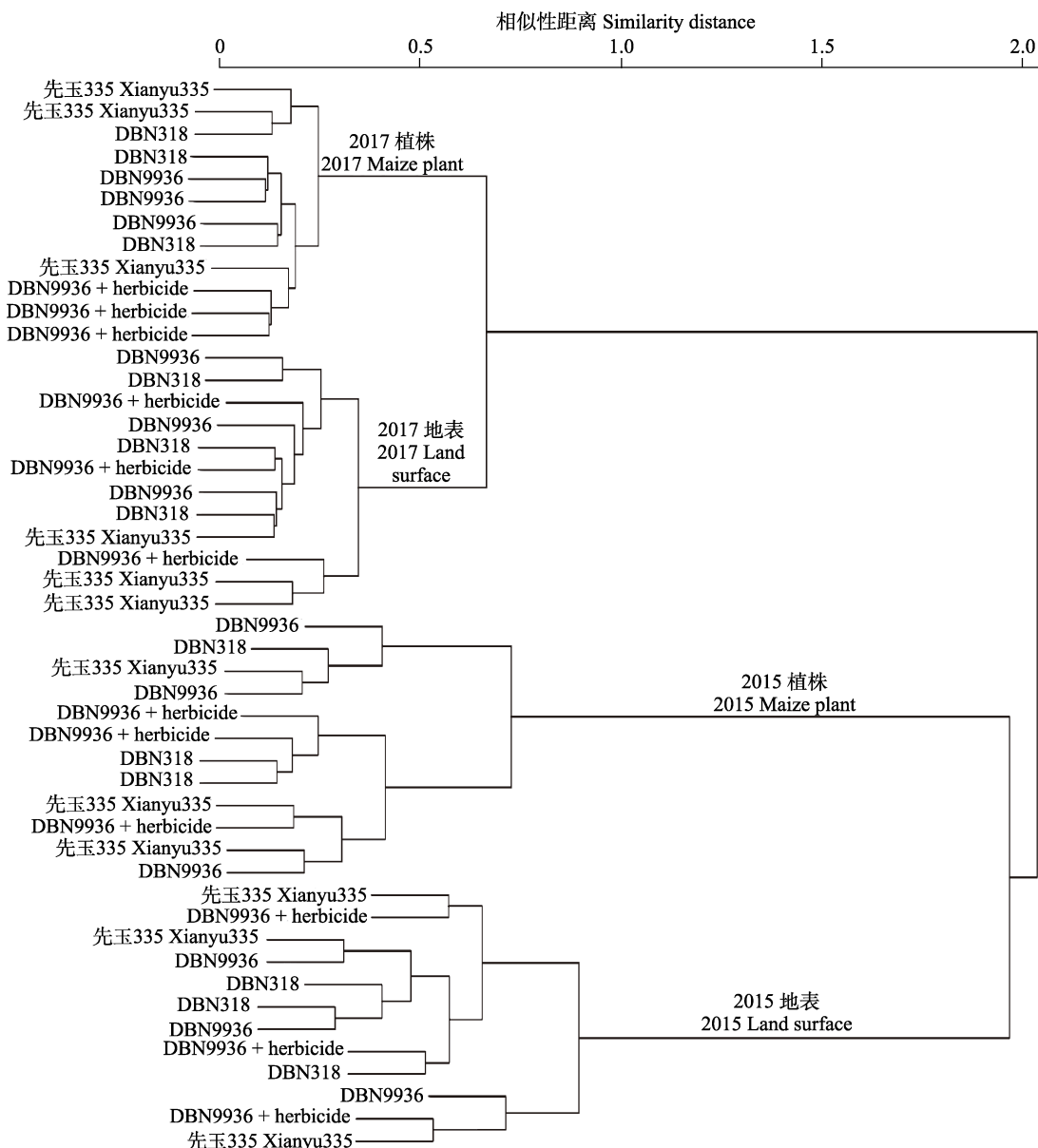


图4 2015年和2017年4个玉米处理上节肢动物群落聚类结果。每个玉米处理具有3个重复试验, 节肢动物种类和数量的相似度越高的样地, 其聚类支靠的越近。

Fig. 4 The clustering results of the arthropod communities of four maize treatments in 2015 and 2017. Each maize treatment has 3 replicates. The higher the similarity of arthropod species and quantity is, the closer the clustering branches is.

喷施除草剂的转化体玉米‘DBN9936’各自聚为一类, 说明二者植株的节肢动物群落结构存在一定的差异。在别的聚类支中每一种处理的3个平行均未聚为一类。结合功能群分类统计结果, 2015年和2017年间转化体‘DBN9936’上鳞翅目害虫的数量均低于其他处理, 但2015年的统计结果未见显著性差异, 同时地表基本没有鳞翅目昆虫, 因此推测造成这种差异的主要原因为鳞翅目昆虫的分布, 说明各类玉米的种植对地表节肢动物的分布没有明显影响。

2.4 田间节肢动物群落多样性指数

玉米田间节肢动物群落的Shannon-Wiener指数和Simpson指数随时间的动态变化基本一致。以Shannon-Wiener指数为例, 2015年植株多样性指数在7月上旬和下旬较高, 7月末急剧下降, 之后逐渐回升。地表节肢动物群落多样性指数在初期较低, 之后呈逐渐上升状态, 在7月末略有波动; 2017年植株上的多样性指数在调查期间基本呈现升高、降低、升高、再降低、再升高的趋势, 7月20日和9月7日的

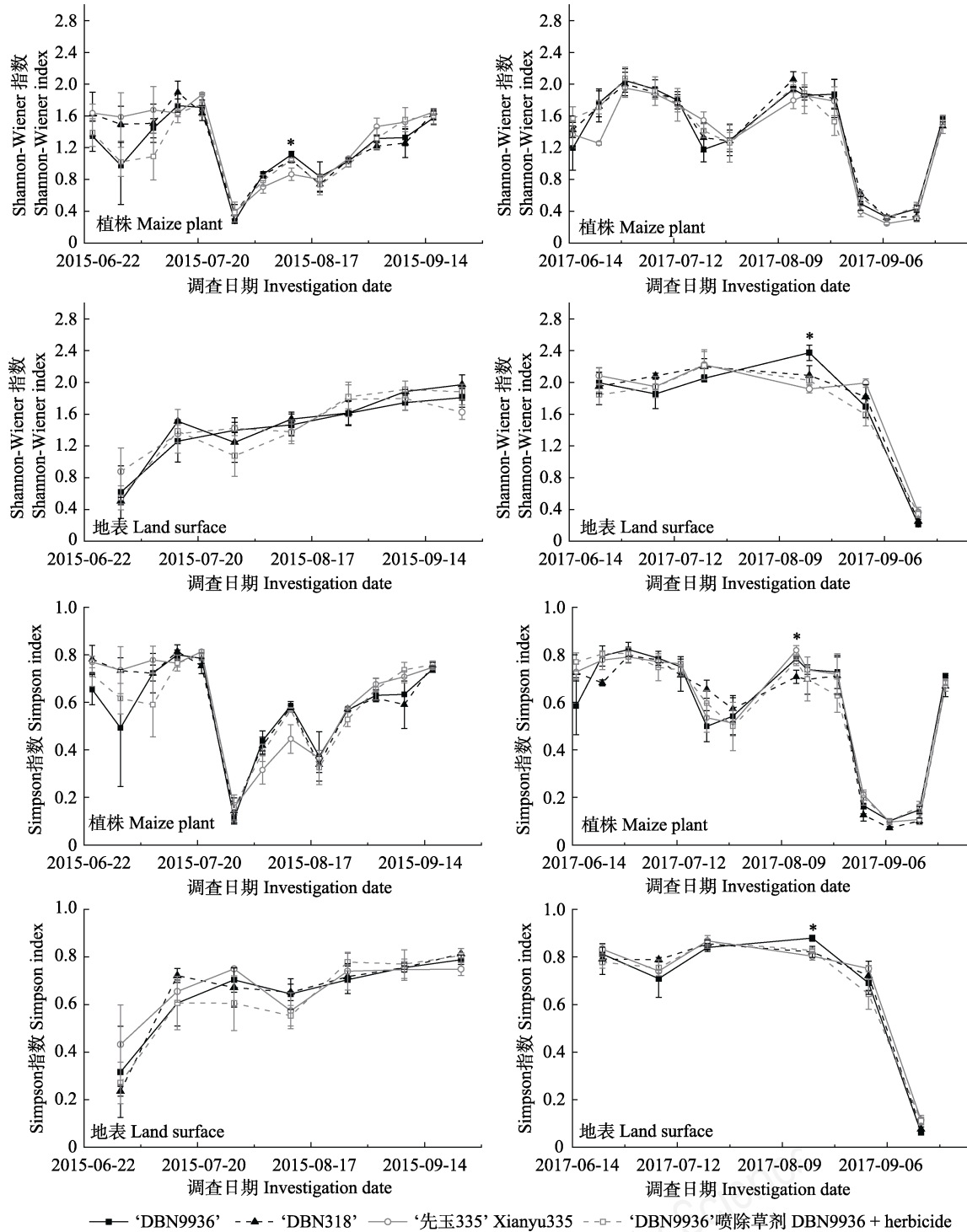


图5 2015年和2017年4个玉米处理上田间节肢动物群落多样性指数动态

Fig. 5 The biodiversity index dynamics of arthropod community of four maize treatments in 2015 and 2017

多样性指数降到最低。地表节肢动物群落多样性则一直稳定维持在较高的状态，在9月7日骤降到最低。但从整体上看，各类玉米田植株和地表的多样性指数变化动态基本趋于一致，各处理间差异较小。

2.5 田间节肢动物群落均匀度指数

Pielou均匀度指数的动态变化如图6所示。植株上节肢动物均匀度指数的变化范围在0.09–1.00之间，地表节肢动物均匀度指数的变化范围是0.20–

1.00。2015年7月底至8月中旬玉米植株节肢动物群落均匀度指数急剧降低后缓慢上升, 地表均匀度在初期呈现上升的状态, 7月末之后保持稳定, 在8月中旬略有波动。2017年玉米植株和地表节肢动物均匀度均呈现7月上旬略有下降, 9月上旬显著下降的趋势。但从整体上看, 所有处理植株和地表节肢动物群落的均匀度指数的变化动态趋于一致, 也就是说转基因玉米‘DBN9936’对玉米田间节肢动物群落的均匀度没有明显的影响。

2.6 田间节肢动物群落优势集中性指数

节肢动物群落的优势集中性指数统计结果如图7所示, 2015年7月末和8月中旬玉米植株上的节肢动物优势集中性指数较高, 呈现双峰模式, 而地表统计结果呈现由较高水平逐渐降低的趋势, 8月中旬有一个较小的波动; 2017年的玉米植株优势集中性统计结果图中有两个明显的峰值, 第一个是在7月20日到7月27日, 第二个是在8月31日到9月15日, 地表节肢动物的优势集中性指数较为稳定, 7月6日有一个较小的波动, 9月15日优势集中性指数骤增。从整体上看, 4个处理植株和地表优势集中性指数动态变化趋于一致, 说明转基因玉米对玉米田间节肢

动物的优势集中性没有明显的影响。

2.7 玉米剖秆结果

玉米剖秆的统计结果显示(表3), 主要的钻蛀类害虫包括亚洲玉米螟和棉铃虫。它们的活虫数、蛀孔数以及钻蛀隧道长度等数据的统计结果显示: 两年间喷施和未喷施除草剂的转化体玉米‘DBN9936’在蛀孔数、活虫数、隧道和穗尖的被受害长度以及最长长度上均低于受体‘DBN318’和常规品种‘先玉335’, 各类指标均表现出对钻蛀类害虫的抗性。

3 讨论

试验设计中除了转化体‘DBN9936’、受体‘DBN318’和常规‘先玉335’外, 还有一个‘DBN9936’喷除草剂的处理, 这个处理的意义主要在于: (1) 转化体玉米是抗虫抗除草剂双抗玉米, 可验证转入基因的功能; (2) 在实际大田种植中也会喷施除草剂, 这是对实际大田种植的模拟。

3.1 节肢动物功能群在4个处理间的差异

2015年和2017年的田间节肢动物功能群分类统计的结果表明, 转化体‘DBN9936’上鳞翅目害虫的数量均低于其他处理, 说明转基因玉米

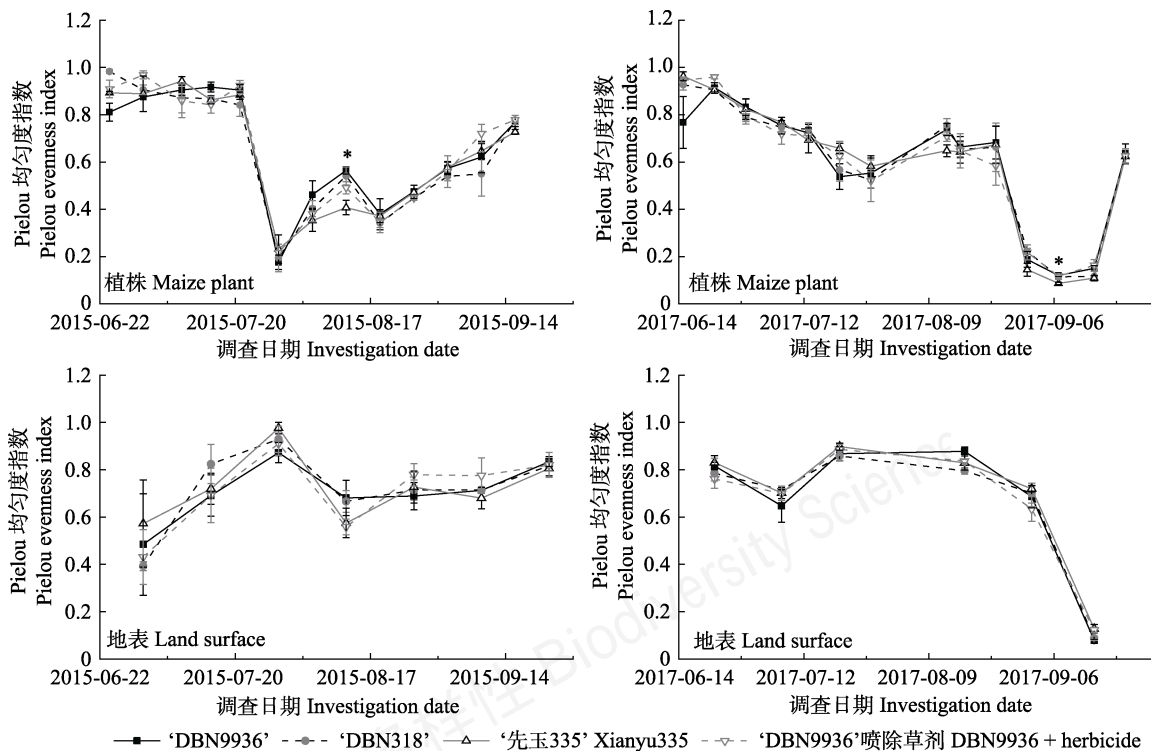


图6 2015年和2017年4个玉米处理上田间节肢动物群落Pielou均匀度指数动态

Fig. 6 The Pielou evenness index dynamics of arthropod community of four maize treatments in 2015 and 2017

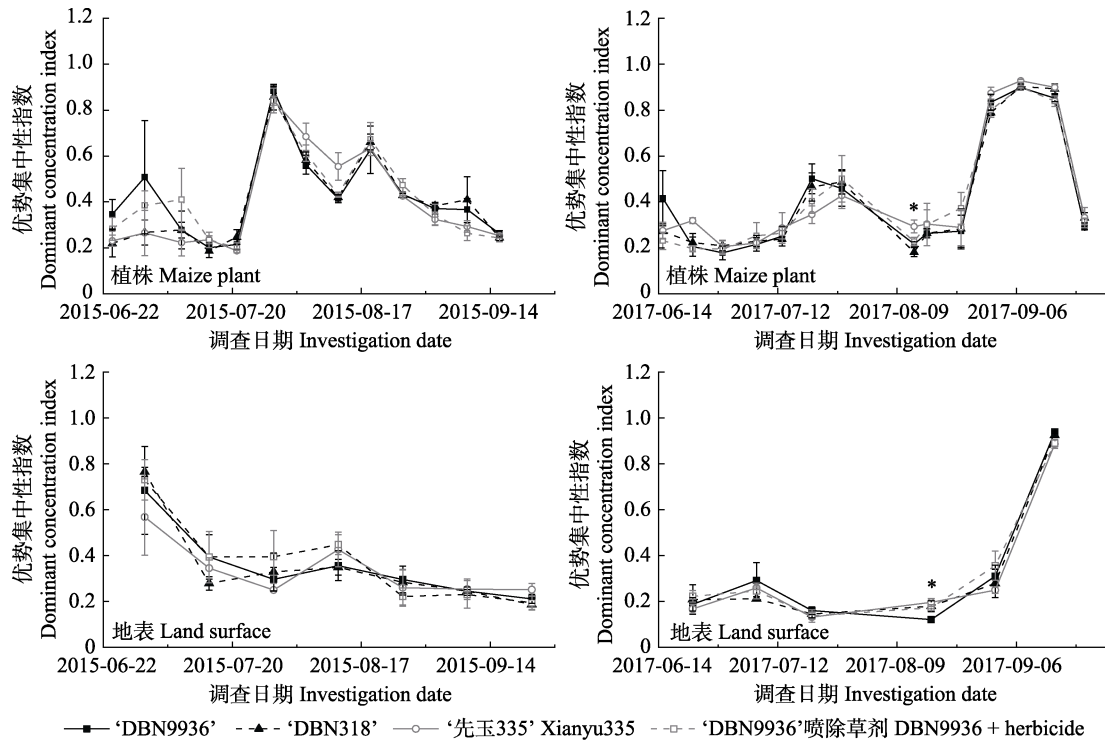


图7 2015年和2017年4个玉米处理上田间节肢动物群落优势集中性指数动态

Fig. 7 The dominant concentration index dynamics of arthropod community of four maize treatments in 2015 and 2017

表3 2015年和2017年4个处理玉米的亚洲玉米螟和棉铃虫为害情况

Table 3 Damage degree of four maize treatment by *Ostrinia furnacalis* and *Helicoverpa armigera* in 2015 and 2017

为害指标 Damage parameter and degree	'DBN9936'	'DBN318'	'先玉335' Xianyu 335	'DBN9936'喷除草剂 DBN9936 + herbicide
2015				
蛀孔数(个/50株) Number of apertures every 50 plants	0.0 ± 0.0 ^b	14.3 ± 1.2 ^a	22.0 ± 4.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^b
活虫数(头/50株) Number of alive borers every 50 plants	0.3 ± 0.3 ^b	10.3 ± 1.0 ^a	12.5 ± 1.9 ^a	0.3 ± 0.3 ^b
最长隧道长度 Maximum tunnel length (cm)	0.0	16.5	13.0	0.0
平均隧道长度 Average tunnel length (cm)	—	6.50 ± 0.56 ^b	4.97 ± 0.40 ^a	—
最长穗尖被害长度 Maximum damage length of spike tip (cm)	5.5	7.0	8.0	4.0
平均穗尖被害长度 Average damage length of spike tip (cm)	2.33 ± 1.59 ^a	3.01 ± 0.21 ^a	2.98 ± 0.20 ^a	1.94 ± 0.39 ^a
2017				
蛀孔数(个/50株) Number of apertures every 50 plants	8.0 ± 7.9 ^a	16.0 ± 8.1 ^a	8.7 ± 2.4 ^a	5.3 ± 1.8 ^a
活虫数(头/50株) Number of alive borers every 50 plants	3.3 ± 0.3 ^a	10.7 ± 0.5 ^a	6.0 ± 0.1 ^a	2.7 ± 0.2 ^a
最长隧道长度 Maximum tunnel length (cm)	13.5	20.0	20.8	7.0
平均隧道长度 Average tunnel length (cm)	2.97 ± 2.97 ^a	5.92 ± 2.87 ^a	3.68 ± 4.06 ^a	0.87 ± 0.49 ^a
最长穗尖被害长度 Maximum damage length of spike tip (cm)	9.0	27.4	22.8	16.8
平均穗尖被害长度 Average damage length of spike tip (cm)	2.39 ± 1.74 ^a	6.24 ± 1.23 ^a	8.18 ± 2.36 ^a	3.76 ± 3.42 ^a

同一行数据中不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P < 0.05$)

Different lowercases in the same row represent significant difference among treatments ($P < 0.05$)

'DBN9936'对靶标害虫有较强的抑制作用,控制了靶标害虫的发生。2015年叶甲在'先玉335'上的分布显著低于其他处理,2017年虽未见显著性差异,但

具有相同的趋势,即'先玉335'上叶甲的分布低于其他处理。分析原因可能是由于2015年气候较为干旱少雨,双斑长跗萤叶甲暴发,在整个生育期的平均

数量达到了24头/株。2017年气候变化大降雨多, 双斑长跗萤叶甲在整个生育期的平均数量仅为1头/株, 所以2017年的结果未见显著性差异但在‘先玉335’上有相似的分布趋势。此外, 2017年转化体玉米‘DBN9936’上捕食性天敌小花蝽的数量显著增加, 2015年小花蝽的数量非常少, 平均数量仅为0.12头/株, 统计结果没有生物学意义, 但除小花蝽外, 其他的主要捕食性天敌及捕食性天敌的总数在各处理间均无显著性差异, 说明转基因玉米‘DBN9936’对玉米田生态系统的天敌组成无明显影响。其他害虫、寄生性天敌和中性节肢动物的数量在各处理间均无明显差异, 说明转基因玉米‘DBN9936’对非靶标节肢动物没有明显影响。

3.2 节肢动物群落各类多样性指数在4个处理间的差异及其随时间变化的动态与气候的关系

田间节肢动物群落多样性指数的分析结果表明, 在整个调查期间不同地块间多样性指数的变化趋势一致, 但在不同的时期多样性指数整体上会出现明显的波动, 主要受到玉米田两个优势种(双斑长跗萤叶甲、玉米蚜)以及气候的影响。2015年气候干旱少雨, 双斑长跗萤叶甲较高的种群密度从7月末一直持续到8月中旬结束, 玉米蚜则在8月持续保持在较高水平, 8月中旬达到最高水平, 这导致了玉米植株节肢动物的丰富度、多样性和均匀度均在7月末出现了明显的下降, 8月缓慢上升, 8月中旬出现了一个较小的波动。双斑长跗萤叶甲和玉米蚜在地表鲜有分布, 所以地表的调查结果显示其丰富度、多样性和均匀度基本呈现缓慢上升的趋势, 优势集中性反之, 在7月末和8月中旬有小的波动但不明显。2017年的调查从6月15日开始, 在6月15日到22日之间植株节肢动物物种丰富度和多样性有一个明显的上升, 推测是由于随着节肢动物生育期到来, 其种类和数量的增加所致。在7月13日到8月3日, 玉米田间节肢动物的丰富度、多样性、均匀度出现明显的下降而优势集中性出现明显的上升, 结合节肢动物数据和气象数据记录, 在此期间出现了降雨和双斑长跗萤叶甲的增加, 降雨对植株物种丰度影响较大, 而通过计算验证, 多样性、优势集中性和均匀度主要受双斑长跗萤叶甲数量的影响, 如果去掉双斑长跗萤叶甲的数量后再计算这三种指数, 将会发现多样性指数在该时间段的变化较小, 同时地表的这三种指数也会相对稳定一些。在8月

31日到9月15日, 玉米田间节肢动物的丰富度、多样性、均匀度出现明显的下降, 优势集中性出现明显的上升, 结合记录, 在这段时间气温开始下降并且玉米蚜暴发, 从9月1日的平均34.8头/50株到9月15日的平均1,032.9头/50株, 其中气温的下降会导致物种种类和数量的下降。玉米田间节肢动物的丰富度主要受气温的影响, 而多样性、均匀度和优势集中性受两者的共同作用, 因为在9月15日之后, 随着玉米的成熟, 玉米蚜迁飞, 多样性和均匀度回升, 优势集中性指数下降, 而丰富度指数持续下降。

3.3 抗虫转基因玉米可能带来的生态学影响

抗虫转基因作物对田间节肢动物可能的影响主要包括: (1)对非靶标节肢动物的直接毒害作用。在本次试验中, 未见转基因玉米‘DBN9936’对除鳞翅目外的害虫有明显的毒害作用, 这与Skoková等(2015)、Arias-Martín等(2016)、Guo等(2016)、尹俊琦等(2017)的研究结果一致。(2)鳞翅目害虫对Bt蛋白产生抗性。大多数研究表明鳞翅目昆虫在转Bt基因作物连续种植多年后, 对Bt蛋白的抗性水平会逐渐增加, 有研究发现美洲棉铃虫(*Helicoverpa zea*)、红铃虫(*Pectinophora gossypiella*)、草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)等均会对某些Bt蛋白产生一定的抗性(Tabashnik et al, 2008; Storer et al, 2010; Carrière et al, 2018)。在我们的研究中, 2017年剖秆结果中钻蛀类害虫的发生频率相较于2015年有一定程度的提高, 但没有直接证据显示是其对Bt蛋白的抗性水平提高导致的, 与调查的偶然性以及Bt蛋白在不同年份间表达量的差异均有关系, 还需要进一步验证。(3)农药施用减少后次要害虫的暴发。研究表明Bt抗虫棉(Lu et al, 2010)虽然控制了棉铃虫危害, 但是由于棉田的低农药状态, 一些次要害虫如绿盲蝽(*Apoligus lucorum*)的危害加重甚至发展为棉田主要害虫。在本次试验中, 两年田间主要害虫分别为双斑长跗萤叶甲和玉米蚜, 并未在转基因与非转基因材料上表现出差异, 且未观察到明显的次要害虫上升问题。

3.4 结论与展望

综上所述, 尽管转基因玉米田与对照田间部分节肢动物的数量存在一定的差异, 但两年的调查结果显示本研究‘DBN9936’、‘DBN318’、‘先玉335’和‘DBN9936’喷除草剂种植区中节肢动物累计数量的功能团组成及其丰富度、多样性、均匀度、优势

集中间均无明显的差异, 群落间相似性程度较高, 不同处理玉米田的丰富度指数、多样性指数、均匀度指数、优势集中性指数和群落相似性指数随时间变化的动态趋于一致, 在部分时间点多样性指数的变化可结合当时气候、温度、优势物种等做出解释。由此可见, 在本次研究中, 转基因玉米‘DBN9936’的种植对田间节肢动物群落的功能团组成基本无明显的负效应, 对田间节肢动物的多样性没有明显的影响。

近年来国内外在转基因作物的安全性研究方面已经取得很大进展, 对于转基因玉米农田生态系统中节肢动物群落多样性的影响, 大部分研究证明转基因作物对节肢动物群落多样性不会产生明显的影响(Naranjo et al, 2005; Marvier et al, 2007; 郭佳惠等, 2016; Farinos et al, 2018; 何浩鹏等, 2018), 也有些研究证明抗虫转基因作物的种植减少了杀虫剂的使用, 从而提高了田间节肢动物群落的丰富度和多样性, 进而提高了大田系统的生态稳定性(Bhatti et al, 2005; Bitzer et al, 2005), 还有研究证明转基因抗虫作物会造成非靶标害虫数量的上升和天敌昆虫数量的下降(Hilbeck et al, 1998; 李保平等, 2002; 刘清松等, 2014)。由此可见, 转基因作物是否会对非靶标生物产生影响依旧存在争议。本研究虽然可以得到转基因玉米‘DBN9936’对非靶标节肢动物的数量和群落结构没有明显负面影响的结论, 但大田生物安全评价是一个长期研究的过程, 需要在多个地点进行多次多年的检测以丰富重复试验结果, 从而得到更为全面可靠的结论。此外, 通过食物链的传递, 很多能量和毒素等都会随之累积, 因而对非靶标节肢动物的影响也可能会通过植物-害虫-天敌的食物链进行传递。未来可结合生理和毒理的实验, 研究转基因作物对靶标昆虫生理代谢的影响(李丽莉等, 2004; 杨艳等, 2014), 也可研究转基因作物对靶标昆虫转录组、蛋白组和代谢组的影响, 从更多方面验证试验结果是否全面可靠, 以更好地对转基因作物进行安全监测, 从而为人们的生活提供科学和安全的建议。

致谢: 感谢北京大北农生物技术有限公司提供试验材料和研究场地, 感谢焦国伟、牛宏波、司东阁等在节肢动物识别和记录上给予的帮助。

参考文献

- Arias-Martín M, García M, Castañera P, Ortego F, Farinos GP (2016) Farm-scale evaluation of the impact of *Cry1Ab Bt* maize on canopy nontarget arthropods: A 3-year study. *Insect Science*, 25, 87–98.
- Bhatti MA, Duan J, Head GP, Jiang CJ, Mckee MJ, Nickson TE, Pilcher CL, Pilcher CD (2005) Field evaluation of the impact of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae)-protected *Bt* corn on foliage-dwelling arthropods. *Environmental Entomology*, 34, 1336–1345.
- Bitzer RJ, Rice ME, Pilcher CD, Pilcher CL, Lam WF (2005) Biodiversity and community structure of epedaphic and euedaphic springtails (Collembola) in transgenic rootworm *Bt* corn. *Environmental Entomology*, 34, 1346–1376.
- Cai BH (2015) *Insect Taxonomy*. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [蔡邦华 (2015) 昆虫分类学. 化学工业出版社, 北京.]
- Carrière Y, Williams JL, Crowder DW, Tabashnik BE (2018) Genotype-specific fitness cost of resistance to *Bt* toxin *Cry1Ac* in pink bollworm. *Pest Management Science*, 74, 2496–2503.
- Farinos GP, Mdela P, Hernándezcrespo P, Ortego F, Castanera P (2008) Diversity and seasonal phenology of aboveground arthropods in conventional and transgenic maize crops in central Spain. *Biological Control*, 44, 362–371.
- Guo JF, He KL, Hellmich RL, Bai SX, Zhang TT, Liu YJ, Ahmed T, Wang ZY (2016) Field trials to evaluate the effects of transgenic *Cry1Ie* maize on the community characteristics of arthropod natural enemies. *Scientific Reports*, 6, 22102.
- Guo JH, Ji GZ, Li G, Zhao JN, Yang DL, Zhang GL, Yan FM, Xiu WM (2016) The impact of non-*Bt* genetically modified cotton on the community diversity and food-web structure of arthropods. *Cotton Science*, 28, 81–86. (in Chinese with English abstract) [郭佳惠, 冀国桢, 李刚, 赵建宁, 杨殿林, 张贵龙, 闫凤鸣, 修伟明 (2016) 3种转非抗虫基因棉花田间节肢动物群落的多样性和食物网结构. 棉花学报, 28, 81–86.]
- Guo JY, Zhou HX, Wan FH, Han ZJ (2007) Structure and seasonal dynamics of arthropods in transgenic cotton fields. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 22(6), 183–189. (in Chinese with English abstract) [郭建英, 周洪旭, 万方浩, 韩召军 (2007) 转基因棉田节肢动物群落结构与动态. 华北农学报, 22(6), 183–189.]
- He HP, Ren ZT, Shen WJ, Liu B, Xue K (2018) Effects of transgenic herbicide-tolerate maize on biodiversity of arthropod communities in the fields. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 333–341. (in Chinese with English abstract) [何浩鹏, 任振涛, 沈文静, 刘标, 薛堃 (2018) 耐除草剂转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响. 生态与农村环境学报, 34, 333–341.]
- Hilbeck A, Baumgartner M, Fried PM, Bigler F (1998) Effects

- of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 27, 480–487.
- International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications (ISAAA) (2017) Global biotechnology / GM crop commercial development trend in 2016. *China Biotechnology*, 37(4), 1–8. (in Chinese) [国际农业生物技术应用服务组织 (2017) 2016年全球生物技术/转基因作物商业化发展态势. *中国生物工程杂志*, 37(4), 1–8.]
- Kang L, Chen M (2013) GMO biosafety management, suggestions and biotech public acceptance in China. *Plant Physiology Journal*, 49, 637–644. (in Chinese with English abstract) [康乐, 陈明 (2013) 我国转基因作物安全管理体系介绍、发展建议及生物技术舆论导向. *植物生理学报*, 49, 637–644.]
- Li BP, Meng L, Wan FH (2002) The impact of insect resistant transgenic crops on natural enemies. *Chinese Journal of Biological Control*, 18, 97–105. (in Chinese with English abstract) [李保平, 孟玲, 万方浩 (2002) 转基因抗虫植物对天敌昆虫的影响. *中国生物防治学报*, 18, 97–105.]
- Li F, Sun HW, Zhao W, Yang SK, Lu XB (2013) Effects of herbicide-tolerant transgenic soybean on biodiversity of arthropod community in field. *Shandong Agricultural Sciences*, 45(7), 83–86. (in Chinese with English abstract) [李凡, 孙红炜, 赵维, 杨淑珂, 路兴波 (2013) 抗除草剂转基因大豆对田间节肢动物群落多样性的影响. *山东农业科学*, 45(7), 83–86.]
- Li LL, Wang ZY, He KL, Peng YF, Hua L (2004) Impact of the insect-resistant transgenic crops on non-target insects. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1793–1802. (in Chinese with English abstract) [李丽莉, 王振营, 何康来, 彭于发, 花蕾 (2004) 转基因抗虫作物对非靶标昆虫的影响. *生态学报*, 24, 1793–1802.]
- Li Q (2011) Species accumulation curves and its application. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 1882–1888. (in Chinese with English abstract) [李巧 (2011) 物种累积曲线及其应用. *应用昆虫学报*, 48, 1882–1888.]
- Li YH, Zhang XJ, Chen XP, Romeis J, Yin XM, Peng YF (2015) Consumption of *Bt* rice pollen containing *Cry1C* or *Cry2A* does not pose a risk to *Propylea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae). *Scientific Reports*, 5, 7679.
- Liu QS, Li YH, Chen XP, Peng YF (2014) Research progress in chemical communication among insect-resistant genetically modified plants, insect pests and natural enemies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2431–2439. (in Chinese with English abstract) [刘清松, 李云河, 陈秀萍, 彭于发 (2014) 转基因抗虫植物-植食性昆虫-天敌间化学通讯的研究进展. *应用生态学报*, 25, 2431–2439.]
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Xia B, Li P, Feng HQ, Kris AG, Guo YY (2010) Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of *Bt* cotton in China. *Science*, 328, 1151–1154.
- Magurran AE (2013) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marques LH, Santos AC, Castro BA, Storer NP, Babcock JM, Lepping MD, Fernandes OA (2018) Impact of transgenic soybean expressing *Cry1Ac* and *Cry1F* proteins on the non-target arthropod community associated with soybean in Brazil. *PLoS ONE*, 13, e0191567.
- Marvier M, McCreedy C, Regetz J, Kareiva P (2007) A meta-analysis of effects of *Bt* cotton and maize on nontarget invertebrates. *Science*, 316, 1475–1477.
- Naranjo SE, Head G, Dively GP (2005) Field studies assessing arthropod nontarget effects in *Bt* transgenic crops: Introduction. *Environmental Entomology*, 34, 1178–1180.
- Ren ZT, Shen WJ, Liu B, Xue K (2017) Effects of transgenic maize on biodiversity of arthropod communities in the fields. *Scientia Agricultura Sinica*, 50, 2315–2325. (in Chinese with English abstract) [任振涛, 沈文静, 刘标, 薛莹 (2017) 转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响. *中国农业科学*, 50, 2315–2325.]
- Shen P, Zhang QY, Lin YH, Li WL, Li A, Song GW (2016) Thinking to promote the industrialization of genetically modified corn of our country. *China Biotechnology*, 36(4), 24–29. (in Chinese with English abstract) [沈平, 章秋艳, 林友华, 李文龙, 李昂, 宋贵文 (2016) 推进我国转基因玉米产业化的思考. *中国生物工程杂志*, 36(4), 24–29.]
- Shetty MJ, Chandan K, Krishna HC, Aparna GS (2018) Genetically modified crops: An overview. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7, 2405–2410.
- Skoková HO, Svobodová Z, Spitzer L, Doležal P, Hussein HM, Sehnal F (2015) Communities of ground-dwelling arthropods in conventional and transgenic maize: Background data for the post-market environmental monitoring. *Journal of Applied Entomology*, 139, 31–45.
- Storer NP, Babcock JM, Schlenz M, Meade T, Huckaba RM (2010) Discovery and characterization of field resistance to *Bt* maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico. *Journal of Economic Entomology*, 103, 1031–1038.
- Tabashnik BE, Gassmann AJ, Crowder DW, Carrière Y (2008) Insect resistance to *Bt* crops: Evidence versus theory. *Nature Biotechnology*, 26, 199–202.
- Wu L, Zhao QZ, Li DQ, Wang JR, Liu MF, Yang ZL (2016) Application of species accumulation curves in study on fruit flies in Nanting River basin. *China Plant Protection*, 36(8), 46–49. (in Chinese with English abstract) [吴岚, 赵琴植, 李德强, 汪金蓉, 刘梅芳, 杨子林 (2016) 物种累积曲线在南汀河流域实蝇调查研究中的应用. *中国植保导刊*, 36(8), 46–49.]
- Xue K, Zhang WG (2008) Non-target effects of transgenic plant: Transgenic *Bt* cotton. *Journal of the Central University of Nationalities (Natural Sciences Edition)*, 17(Suppl.), 40–50. (in Chinese with English abstract) [薛莹, 张文国 (2008) 转基因植物的非靶标效应——以转*Bt*基因棉为例.

- 中央民族大学学报(自然科学版), 17(Suppl.), 40–50.]
- Yang Y, Li YH, Cao FQ, Cheng LS, Peng YF (2014) Progress in the assessment of ecological effects of insect-resistant *Bt* crops on non-target of Lepidopteran insects. *Journal of Biosafety*, 23, 224–237. (in Chinese with English abstract) [杨艳, 李云河, 曹凤勤, 程立生, 彭于发 (2014) 转*Bt*基因抗虫作物对鳞翅目非靶标昆虫生态影响的研究进展. 生物安全学报, 23, 224–237.]
- Yin JQ, Wu FC, Zhou L, Song XY (2017) Impacts of a transgenic insect-resistant maize (*Bt-799*) containing a *CryIAc* gene on arthropod biodiversity. *Journal of Biosafety*, 26, 159–167. (in Chinese with English abstract) [尹俊琦, 武奉慈, 周琳, 宋新元 (2017) 转*CryIAc*基因抗虫玉米*Bt-799*对田间节肢动物群落多样性的影响. 生物安全学报, 26, 159–167.]
- Zhang XJ, Li YH, Romeis J, Yin XM, Wu KM, Peng YF (2014) Use of a pollen-based diet to expose the ladybird beetle *Propylea japonica* to insecticidal proteins. *PLoS ONE*, 9, e85395.
- Zhu Y, Jiang T, Yang YZ (2017) Research advances in arthropod community in corn fields. *Plant Protection*, 43(6), 1–5. (in Chinese with English abstract) [朱莹, 姜韬, 杨益众 (2017) 玉米田节肢动物群落研究进展. 植物保护, 43(6), 1–5.]
- Zou Y, Sang WG, Wang SZ, Thomas EW, Liu YH, Yu ZR, Wang CL, Axmacher JC (2015) Diversity patterns of ground beetles and understory vegetation in mature, secondary, and plantation forest regions of temperate northern China. *Ecology & Evolution*, 5, 531–542.
- (责任编辑: 戈峰 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 玉米田间节肢动物群落的目、科分布

Appendix 1 The order and family distribution of arthropod communities in maize fields

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018316-1.pdf>

马燕婕, 何浩鹏, 沈文静, 刘标, 薛堃. 转基因玉米对田间节肢动物群落多样性的影响. 生物多样性, 2019, 27 (4): 419–432.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018316>

附录1 玉米田间节肢动物群落的目、科分布

Appendix 1 The order and family distribution of arthropod communities in maize fields

纲 Class	目 Order	科 Family
昆虫纲 Insecta	弹尾目 Collembola	圆蚧科 Sminthuridae; 长角蚧科 Entomobryidae
	蜻蜓目 Odonata	蜻科 Libellulidae; 蟴科 Coenagrionidae
	螳螂目 Mantodea	螳螂科 Mantidae
	直翅目 Orthoptera	斑腿蝗科 Catantopidae; 螽斯科 Tettigoniidae; 菱蝗科 Tetrigidae; 蚤螋科 Tridactylidae; 蟋蟀科 Gryllidae
	革翅目 Dermaptera	蠹螋科 Forficulidae; 蝼蛄科 Grylloidea
	同翅目 Homoptera	蚜科 Aphididae; 飞虱科 Delphacida; 叶蝉科 Cicadellidae; 沫蝉科 Cercopidae
	半翅目 Hemiptera	蝽科 Pentatomidae; 长蝽科 Lygaeidae; 花蝽科 Anthocoridae; 盲蝽科 Miridae; 猎蝽科 Reduviidae
	啮虫目 Corrodentia	啮虫科 Psocidae
	缨翅目 Thysanoptera	蓟马科 Thripidae
	鞘翅目 Coleoptera	丽金龟科 Rutelidae; 叩头甲科 Elateridae; 隐翅甲科 Staphylinidae; 蚁形甲科 Anthicidae; 象甲科 Curculionidae; 金龟科 Scarabaeidae; 瓢虫科 Coccinellidae; 天牛科 Cerambycidae; 虎甲科 Cicindelidae; 露尾甲科 Nitidulidae; 芫菁科 Meloidae; 叶甲科 Chrysomelidae; 步甲科 Carabidae; 拟步甲科 Tenebrionidae
	脉翅目 Neuroptera	草蛉科 Chrysopidae
	鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae; 螟蛾科 Pyralidae; 刺蛾科 Limacodidae; 毒蛾科 Lymantriidae; 灯蛾科 Arctiidae; 枯叶蛾科 Lasiocampidae; 蚕蛾科 Bombycidae
	双翅目 Diptera	蝇科 Muscidae; 丽蝇科 Calliphoridae; 潜蝇科 Agromyzidae; 食蚜蝇科 Syrphidae; 实蝇科 Tephritidae; 蕈蚊科 Mycetophilidae; 果蝇科 Drosophilidae; 虻科 Tabanidae; 瘿蚊科 Itonididae; 寄蝇科 Tachinidae; 大蚊科 Tipulidae; 食虫虻科 Asilidae; 蚊科 Culicidae
	膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科 Apidae; 树蜂科 Siricidae; 赤眼蜂科 Trichogrammatidae; 胡蜂科 Vespidae; 土蜂科 Scoliidae; 茧蜂科 Braconidae; 蚁科 Formicidae; 肿腿蜂科 Bethyidae
	蛛形纲 Arachnida	蜘蛛目 Araneida
真螨目 Acariformes		叶螨科 Tetranychidae
唇足纲 Chilopoda	蜈蚣目 Scolopendromorpha	蜈蚣科 Scolopendridae
	蚰蜒目 Scutigermorpha	蚰蜒科 Scutigerae
倍足纲 Diplopoda	山蛩目 Spirobolida	山蛩科 Spirobolidae
	带马陆目 Polydesmida	条马陆科 Paradoxosomatidae



•研究简报•

土著昆虫素毒蛾在本地植物芦苇与入侵植物互花米草上的生活史

余文生 郭耀霖 江佳佳 孙可可 鞠瑞亭*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 长江河口湿地生态系统野外科学观测研究站, 崇明生态研究院, 上海 200438)

摘要: 互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵盐沼生态系统导致了土著广食性昆虫素毒蛾(*Laelia coenosa*)发生宿主转移。但是, 目前对素毒蛾在互花米草和芦苇(*Phragmites australis*)上的生活史规律的比较尚未见报道, 而此信息对评价素毒蛾能否持续利用互花米草具有重要的参考价值。为了明确素毒蛾在其原始宿主芦苇和外来新宿主互花米草上的生活史动态, 我们在上海崇明长江口盐沼湿地中, 对素毒蛾在芦苇和互花米草生境中的发生情况进行了系统调查。结果显示, 虽然素毒蛾在芦苇和互花米草上均一年发生3代, 并都以幼虫越冬, 但在互花米草生境中, 越冬代幼虫开始越冬的时间要比芦苇中晚20 d左右, 其他世代中的多个虫态在互花米草上持续出现的时间也比芦苇上延迟了约10 d。这些结果表明, 互花米草入侵后素毒蛾在外来植物上出现的持续时间虽然发生了延长, 但其年世代数未变化。我们推测素毒蛾在互花米草和芦苇上生长发育规律的差异可能受生境的资源可利用性及两种植物的营养与防御水平调控。

关键词: 适合度; 生物入侵; 生物学特性; 生态陷阱; 植食作用

Comparison of the life history of a native insect *Laelia coenosa* with a native plant *Phragmites australis* and an invasive plant *Spartina alterniflora*

Wensheng Yu, Yaolin Guo, Jiajia Jiang, Keke Sun, Ruiting Ju*

Institute of Biodiversity Science, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Coastal Ecosystems Research Station of the Yangtze River Estuary, and Institute of Eco-Chongming (IEC), Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: The invasion of *Spartina alterniflora* into saltmarsh ecosystems has resulted in a host transfer of a native generalist insect, *Laelia coenosa*. Currently, the life history of *L. coenosa* on *S. alterniflora* is unclear, although this information is of great importance for evaluating if the native insect can permanently use *S. alterniflora*. To compare the differences in life history dynamics of *L. coenosa* between its native host plant *Phragmites australis* and the invasive host plant *S. alterniflora*, we investigated the insect occurrence on the two plant habitats in a saltmarsh of the Yangtze River estuary in Chongming, Shanghai. We found that the insect occurred in three generations and overwintered as larvae on both *S. alterniflora* and *P. australis*. The larvae started overwintering about 20 days later on the invasive plant than on the native plant, and emerging duration of the insect at most stages of other generations was also approximately 10 days later on the invasive than on native plant. These results suggest that following *S. alterniflora* invasion the duration of the moth's appearance on the invasive plant is prolonged however the number of annual generations does not change. We speculate that the differences in growth and development of *L. coenosa* between *S. alterniflora* and *P. australis* may be related to resource availability between plant habitats and the nutritional and defensive levels between plant species.

Key words: fitness; biological invasion; biological characteristics; ecological trap; herbivory

收稿日期: 2019-02-16; 接受日期: 2019-03-26

基金项目: 国家自然科学基金(31670544)和上海市科委重点项目(18DZ1206507)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jurt@fudan.edu.cn

植物入侵能改变土著昆虫的生境或食物资源的可获得性,从而对其种群和群落产生深刻影响(Bezemer et al, 2014)。外来植物传入新区后,虽然在其入侵早期由于天敌释放(enemy release)效应,往往能逃脱草食性昆虫的攻击(Keane & Crawley, 2002),但随着外来植物在新生境中定殖时间的延长,一些土著昆虫特别是广食性昆虫,由于其本土宿主资源的减少,可以拓展外来植物作为新宿主(Verhoeve et al, 2009)。然而,有关土著昆虫对外来植物的开拓性利用对其种群发展的利弊关系,当前仍缺乏共识。

互花米草(*Spartina alterniflora*)是一种原产于美洲的盐沼植物(Daehler & Strong, 1994),出于促淤保滩的目的于1979年被引入我国。然而,该外来植物引入我国后在东部沿海迅速扩张,并产生了严重的生态后果,目前已成为滨海湿地生态系统中最成功的入侵种(Ju et al, 2017)。在长江口盐沼,互花米草入侵给土著植物及昆虫群落带来了严重影响(Ju et al, 2017)。与本地植物芦苇(*Phragmites australis*)群落相比,互花米草入侵群落中土著昆虫的丰度显著降低(Wu et al, 2009)。然而,我们近年的调查发现,一些原本取食芦苇的昆虫开始明显向互花米草上转移,且在该外来植物上的种群数量不断增多,此举可导致土著食物网结构的改变(Ju et al, 2016)。其中,素毒蛾(*Laelia coenosa*) (图1)的宿主转移最为明显。

素毒蛾隶属鳞翅目毒蛾亚科,幼虫取食芦苇、荻(*Triarrhena sacchariflora*)等植物,是我国的土著广食性昆虫,主要分布于湖北、湖南、江西、山东

等省(曾宪顺等, 1988)。然而,在上海崇明东滩和九段沙湿地,由于芦苇被互花米草迅速替代,近年来该虫种群逐渐向互花米草转移(Ju et al, 2016)。在我们的前期调查中,虽然已明确互花米草和芦苇生境中素毒蛾夏季种群的密度没有显著差异,但到了秋末,外来植物上虫口密度显著高于土著植物(Ju et al, 2016)。这一结果暗示,互花米草入侵可能改变了素毒蛾的生活史动态(Ju et al, 2016, 2019)。但是,目前对素毒蛾在互花米草和芦苇上生活史规律的比较尚未见报道,而此信息对评价素毒蛾能否持续利用互花米草具有重要的参考价值。为此,本研究于2017年春到2018年春,在长江口盐沼中对芦苇和互花米草生境中素毒蛾的发生情况进行了为期1年的系统调查。

1 研究方法

1.1 调查地点

调查地点位于上海崇明长江口盐沼湿地(31.61°–31.67° N, 121.68°–121.80° E) (图2)。崇明年均降水量1,022 mm,年均温15.3°C。月均最高气温27.5°C (7月),最低2.9°C (1月)。研究区植被主要由芦苇和互花米草的单优群落或混生群落组成,大约有212种昆虫分布,但大多数昆虫只取食芦苇,素毒蛾是唯一既取食芦苇又取食互花米草的昆虫,在局部地区其幼虫密度在互花米草上高达30头/m² (Ju et al, 2019)。

1.2 调查时间与方法

结合素毒蛾在长江口盐沼中的发生动态,调查时间从2017年4月上旬开始,到2018年4月下旬结



图1 素毒蛾各生活史阶段形态图。a: 卵; b: 幼虫; c: 含蛹的茧; d: 成虫。

Fig. 1 Four stages in the life history of *Laelia coenosa*. a, Egg; b, Larva; c, Cocoon with pupa; d, Adult.

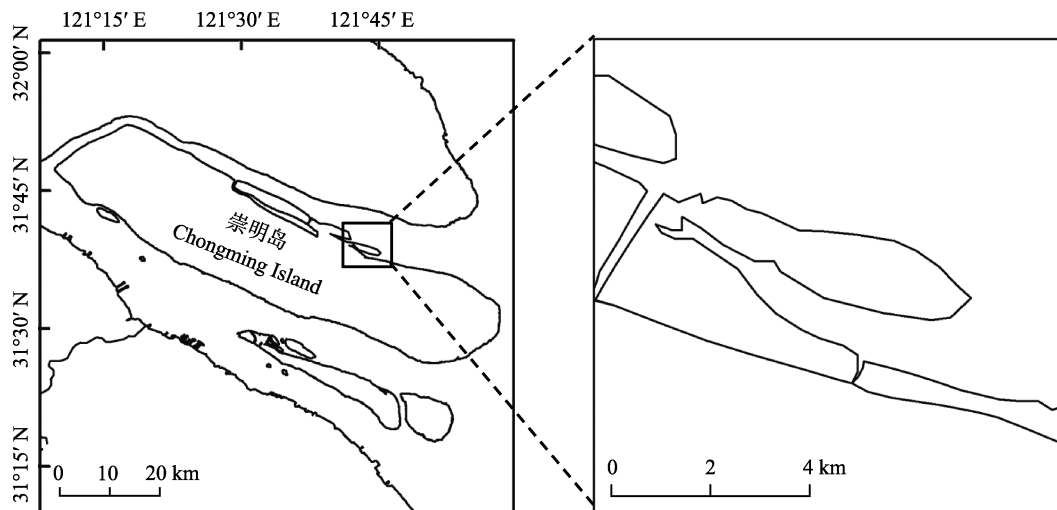


图2 位于上海崇明岛长江口湿地的调查地点

Fig. 2 Location of the study site in the Yangtze River estuary in Chongming of Shanghai

束。根据前一年是否已有素毒蛾发生作为调查样点的选择标准,在有素毒蛾发生的区域,选取纯互花米草和纯芦苇两种群落类型作为调查生境。每个调查生境中,选取面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的一块矩形区域,两个生境间隔约 50 m 。根据2016年冬季对调查区域的预先勘察,调查区域内植株上留存了大量已羽化或被寄生未羽化的茧蛹,表明调查区域内素毒蛾的发生已十分普遍。调查频率为每 10 d 1次。每次调查时,在各生境矩形调查区的对角线中心点和边缘的4个顶点附近随机选取 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样点5个,仔细检查并记录植株上的素毒蛾发生虫态(卵、幼虫、茧蛹、成虫,图1),以及秋后的越冬状态。

1.3 绘制生活史图

参考植食性昆虫生活史调查方法(肖娱玉等, 2010),根据野外调查各时间段记录的虫态情况,绘制互花米草和芦苇上的素毒蛾各世代生活史图。

2 结果

素毒蛾在芦苇和互花米草生境中的年世代数并无差异,均为1年3代,并在第三代以幼虫越冬(表1)。在两种植物生境中,越冬幼虫均在4月下旬开始出蛰活动,并于5月下旬结茧化蛹,6月上旬成虫开始羽化;越冬代幼虫出蛰后,在互花米草上取食的时间要比芦苇上延长约 10 d 。在第一代素毒蛾的发育过程中,卵在两种植物上均在6月上旬始见,但互花米草上上代成虫产卵的结束期要比芦苇上晚约 10 d ;与卵类似,幼虫和蛹在互花米草上持续的

时间也比芦苇上延迟 10 d 左右;但成虫在两种植物上出现的时间并无差异,均为7月下旬至8月中旬。在第二代素毒蛾中,除了成虫在互花米草上出现的时间比芦苇上延迟了约 10 d ,其他各虫态的发生规律在两种植物上并无差异。此外,素毒蛾的夏季种群存在明显的世代重叠现象,6-8月间,两种植物上的素毒蛾上下世代混合发生。素毒蛾的第三代卵在芦苇上于10月中旬已全部发育成幼虫,并在10月下旬进入越冬状态;而该世代的卵在互花米草上出现的时间可推迟到10月下旬,幼虫进入越冬的时间更是要比芦苇上延迟约 20 d 。此外,调查中还发现,在两种植物上,素毒蛾越冬态均为3龄期幼虫,但在越冬场所上稍有差别:在互花米草生境中,幼虫的越冬场所为凋落物或植株叶鞘内;而在芦苇生境中,由于地表凋落物较少,幼虫则多在植株隐蔽的叶鞘和茎秆交叉处越冬。

3 讨论

本研究发现,素毒蛾在长江口湿地的互花米草和芦苇上的世代数量均为1年3代,这与其他研究者不同地区、不同植物上的调查结果基本一致。例如,在长江中下游地区,素毒蛾在荻和芦苇上的世代数均为1年3代(李宏科, 1994);在河北沧州南大港湿地,素毒蛾在芦苇上1年可发生3代(杨长青等, 2016);在湖南洞庭湖的芦苇和荻上(张立明等, 1994),以及在江苏盐城滩涂的芦苇上,均发现素毒蛾1年可发生3代(夏宝池等, 1995)。这说明素毒蛾的

表1 素毒蛾在芦苇和互花米草上的生活史。 ● 卵; - 幼虫; ▲ 蛹; + 成虫; (-) 越冬幼虫。A: 上旬; M: 中旬; P: 下旬。
Table 1 Life history of *Laelia coenosa* on *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora*. ● Egg; - Larva; ▲ Pupa; + Adult; (-) Overwintering larva. A, M, and P respectively represent the first, middle, and last ten days of each month.

世代 Generation	生境 Habitat type	4月 April			5月 May			6月 June			7月 July			8月 August			9月 September			10月 October			11月 November			12月至次年3月 December to March		
		A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P	A	M	P			
越冬代 Over-wintering	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	(-)	(-)	-	-	-	-	▲	▲																			
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	(-)	(-)	-	-	-	-	▲	▲	▲																		
第1代 The 1 st	芦苇 <i>Phragmites australis</i>							●	●	●																		
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>							●	●	●	●																	
第2代 The 2 nd	芦苇 <i>Phragmites australis</i>													●	●	●	●											
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>													●	●	●	●											
第3代(越冬) The 3 rd (Over-wintering)	芦苇 <i>Phragmites australis</i>																				●	●						
	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>																				●	●	●					

年世代数可能并不受宿主植物种类的影响。

从气温来看,虽然南北方年均温差异较大,但这一差异主要是由冬季低温不同而导致。结合素毒蛾在各地的世代数来看(李宏科, 1994; 张立明等, 1994; 夏宝池等, 1995; 杨长青等, 2016), 该虫的主要发生期在每年5月至10月上中旬, 这期间南北方气温差异并不十分明显。10月中下旬开始, 北方降温明显; 南方此时虽然气温仍适合该虫的生长发育, 但持续时间不会太久, 11月下旬后也会显著降温; 而素毒蛾即使在夏季完成1个世代的天数也需要60-70 d, 因此, 该虫在入秋后再完成1个世代显然

不可能。所以, 调控素毒蛾年世代数的主要环境因素为每年5月至10月上中旬的气温。

虽然外来植物对土著昆虫的影响经常被报道(如Wolkovich, 2010; Tang et al, 2012), 但有关入侵植物对本地昆虫生活史动态影响的文献并不多(Bezemer et al, 2014)。我们的调查显示, 虽然素毒蛾在长江口芦苇和互花米草生境中的年世代数均为3代, 但互花米草生境中第三代幼虫进入越冬的时间要比芦苇上晚20 d左右。这一结果说明, 素毒蛾幼虫秋季在互花米草上取食的时间比在芦苇上长。Liao等(2007)研究表明, 长江口湿地的芦苇和互花

米草物候期差异较大,特别是互花米草绿叶期要比芦苇长约50 d。10月中下旬以后,芦苇逐渐进入枯黄期,而互花米草即使12月上旬仍有较多绿叶在生长。我们推测,素毒蛾在互花米草上越冬期的延迟,可能是适宜的温度条件与外来植物拥有更持久的绿叶期共同导致的。换言之,互花米草在秋季能比芦苇提供更长久的可利用食物资源,而此时环境条件又恰好适宜昆虫的发育,在两者的共同作用下,素毒蛾在外来植物上取食时间就会延长。

除了幼虫在外来植物上出现的时间有所延长以外,素毒蛾的种群数量在互花米草和芦苇间也存在较大差异。已有调查发现,素毒蛾在长江口盐沼互花米草群落中的种群密度显著高于芦苇群落(Ju et al, 2016; Zhang et al, 2019)。这些结果表明,与芦苇相比,互花米草对素毒蛾的种群数量增长具有更大的促进优势。造成这种情况的可能原因有:(1)互花米草入侵后,入侵生境中素毒蛾的可利用资源获得性更强,这除了体现在物候上互花米草比芦苇具有更长的绿叶期以外,还体现在互花米草生境中植物的生物量也高于芦苇生境(Ju et al, 2016)。(2)素毒蛾幼虫在芦苇生境中一般在植株叶鞘和茎秆交叉处越冬,而在互花米草生境中则在凋落物或植株叶鞘内越冬。芦苇作为一种资源植物,在冬季大多被收割,即使不被收割的植株也只会留下少量茎秆;而互花米草植株的茎秆和叶片终年直立在湿地中。因此,在冬季,与芦苇相比,互花米草能更有效地保护越冬幼虫的存活,这种“庇护效应(refuge effect)”可为素毒蛾次年种群的发生提供更多的虫源基数,这也是造成互花米草群落中素毒蛾种群密度更高的原因之一。

尽管互花米草入侵能提高素毒蛾的种群丰度,但就目前情况而言,我们仍不能断定互花米草比芦苇更适合素毒蛾的发育。本研究发现,即使在同步解除越冬状态的越冬代素毒蛾中,幼虫在互花米草上出现的时间也比在芦苇上推迟约10 d,其他世代中也发现多个虫态在互花米草上持续出现的时间比芦苇上延迟,这说明素毒蛾种群中至少有些个体在互花米草上的发育时间要比芦苇上的慢。昆虫在宿主植物上的发育时间是评价适合度的关键指标(Zhang et al, 2019)。从适合度角度来看,作为一种新宿主,互花米草的营养质量可能不及该虫的原始宿主芦苇。已有研究表明,C₃植物芦苇与C₄植物互

花米草相比,前者的叶片氮含量更高(Gratton & Denno, 2005; 刘长娥等, 2008);由于氮是氨基酸和蛋白质的主要成分,氮含量越高,植物的营养越好(Kaspari & Powers, 2016);因此,氮含量差异可能在调节素毒蛾在互花米草和芦苇上的发育方面具有重要影响。除了植物营养差异以外,互花米草和芦苇的防御差异可能在调节素毒蛾的发育动态上也具有一定作用(Ju et al, 2019),但这方面的具体机理仍有待进一步研究。根据以上分析,如果互花米草的营养质量比芦苇差、防御能力比芦苇强、生境中资源可利用性更强,可促使素毒蛾陷入“生态陷阱(ecological trap)”危机(Bezemer et al, 2014)。关于互花米草入侵对素毒蛾的“生态陷阱”效应值得进一步深入研究。

综上所述,本研究表明,互花米草入侵盐沼芦苇群落以后,虽然并未改变素毒蛾的年世代数(1年3代),但延迟了幼虫开始越冬的时间,并延长了各世代中部分虫态在入侵植物上持续出现的时间,这可能与互花米草和芦苇生境中的资源可利用性差异有密切关联;此外,两种植物的营养和防御水平的不同,也可能在解释素毒蛾在两种植物上的生长发育差异时具有重要作用。这些差异可能会进一步导致素毒蛾的“生态陷阱”效应,相关研究值得进一步深入拓展。

参考文献

- Bezemer TM, Harvey JA, Cronin JT (2014) The response of native insect communities to invasive plants. *Annual Review of Entomology*, 59, 119–141.
- Daehler CC, Strong DR (1994) Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San-Francisco Bay, California: The influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany*, 81, 307–313.
- Gratton C, Denno RF (2005) Restoration of arthropod assemblages in a *Spartina* salt marsh following removal of the invasive plant *Phragmites australis*. *Restoration Ecology*, 13, 358–372.
- Ju RT, Chen YY, Gao L, Li B (2016) The extended phenology of *Spartina* invasion alters a native herbivorous insect's abundance and diet in a Chinese salt marsh. *Biological Invasions*, 18, 2229–2236.
- Ju RT, Li H, Shang L, Qiu SY, Li J, Nie M, Li B (2017) Saltmarsh cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel. In: *Biological Invasions and Its Management in China* (eds Wan FH, Jiang MX, Zhan AB), Vol. 2, pp. 187–198. Springer,

Singapore.

- Ju RT, Ma D, Siemann E, Liu X, Wu JH, Li B (2019) Invasive *Spartina alterniflora* exhibits increased resistance but decreased tolerance to a generalist insect in China. *Journal of Pest Science*, 92, 823–833.
- Kaspari M, Powers JS (2016) Biogeochemistry and geographical ecology: Embracing all twenty-five elements required to build organisms. *The American Naturalist*, 188, S62–S73.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164–170.
- Li HK (1994) Studies on hibernate habitat and hibernate behaviour of *Lealia coenosa candida* Leech. *Entomological Knowledge*, 31, 295–296. (in Chinese with English abstract) [李宏科 (1994) 芦毒蛾越冬场所及越冬习性的研究. *昆虫知识*, 31, 295–296.]
- Liao CZ, Luo YQ, Jiang LF, Zhou XH, Wu XW, Chen JK, Li B (2007) Invasion of *Spartina alterniflora* enhanced ecosystem carbon and nitrogen stocks in the Yangtze estuary, China. *Ecosystems*, 10, 1351–1361.
- Liu CE, Yang YX, Yang Y (2008) Distribution characteristics and seasonal dynamics of N, P and K in wetland plants in upper shoal of Jiuduansha, Shanghai. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 1876–1882. (in Chinese with English abstract) [刘长娥, 杨永兴, 杨杨 (2008) 九段沙上沙湿地植物N、P、K的分布特征与季节动态. *生态学杂志*, 27, 1876–1882.]
- Tang Y, Warren RJ II, Kramer TD, Bradford MA (2012) Plant invasion impacts on arthropod abundance, diversity and feeding consistent across environmental and geographic gradients. *Biological Invasions*, 14, 2625–2637.
- Verhoeve KJF, Biere A, Harvey JA, van der Putten WH (2009) Plant invaders and their novel natural enemies: Who is naïve. *Ecology Letters*, 12, 107–117.
- Wolkovich EM (2010) Nonnative grass litter enhances grazing arthropod assemblages by increasing native shrub growth. *Ecology*, 91, 756–766.
- Wu YT, Wang CH, Zhang XD, Zhao B, Jiang LF, Chen JK, Li B (2009) Effects of saltmarsh invasion by *Spartina alterniflora* on arthropod community structure and diets. *Biological Invasions*, 11, 635–649.
- Xia BC, Zhang MD, Gu BY, Yan TM, Li YS, Wang JT (1995) The ecological control of *Laelia coenosa* in Jiangsu beach. *Journal of Plant Resources and Environment*, 4(4), 49–52. (in Chinese with English abstract) [夏宝池, 张明栋, 顾宝玉, 颜亭明, 李玉生, 王锦涛 (1995) 江苏海涂苇田芦毒蛾的生态控制. *植物资源与环境*, 4(4), 49–52.]
- Xiao YY, Wang F, Ju RT, Li YZ, Du YZ (2010) Life history and occurrence of *Corythucha ciliata* in Shanghai. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47, 404–408. (in Chinese with English abstract) [肖娱玉, 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 杜予州 (2010) 上海地区悬铃木方翅网蝽的生活史及发生情况. *昆虫知识*, 47, 404–408.]
- Yang CQ, Liu L, Zeng J, Liu ZQ, Kou KJ, Jiang ZH, Zhang WY (2016) Investigation on biological characteristics of *Laelia coenosa* in Nandagang wetland and suggestions for monitoring and control. *China Plant Protection*, 36(7), 53–55. (in Chinese) [杨长青, 刘莉, 曾娟, 刘志强, 寇奎军, 姜中会, 张文英 (2016) 南大港湿地芦毒蛾生物学特性调查及监测防控建议. *中国植保导刊*, 36(7), 53–55.]
- Zeng XS, Xu GJ, Zhang GA, Zhang ZG (1988) Research on the biology and control of the *Laelia coenosa*. *Hubei Agricultural Sciences*, (8), 27–30. (in Chinese) [曾宪顺, 徐冠军, 张国安, 张中鸽 (1988) 素毒蛾的生物学研究及防治措施. *湖北农业科学*, (8), 27–30.]
- Zhang J, Ju RT, Pan H, Pan SF, Wu J (2019) Enemy-free space is important in driving the host expansion of a generalist herbivore to an inferior exotic plant in a wetland of Yangtze Estuary. *Biological Invasions*, 21, 547–559.
- Zhang LM, Yu YB, Wang BQ, Chen Q, Wang J (1994) Harm of the *Laelia coenosa* and research of some biological characteristics. *Journal of Hunan Agricultural College*, 20, 89–92. (in Chinese with English abstract) [张立明, 余映波, 王博强, 陈琪, 王进 (1994) 芦毒蛾的危害及若干生物学特性的观察. *湖南农学院学报*, 20, 89–92.]

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 闫文杰)



•数据论文•

秦岭落叶阔叶林25 ha森林动态监测样地 物种组成与群落特征

谢峰淋^{1,3} 周全^{2,3} 史航^{2,3} 舒泉² 张克荣²
李涛⁴ 冯水园⁴ 张全发² 党海山^{2*}

1 (西藏大学理学院, 拉萨 850000)

2 (中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

4 (陕西省佛坪国家级自然保护区管理局, 陕西佛坪 723400)

摘要: 秦岭落叶阔叶林是温带-亚热带过渡区保存较好的植被类型, 群落结构复杂。为了研究该过渡区植被的生物多样性维持机制, 按照CTFS (Center for tropical Forest Science)和中国森林生物多样性监测网络(CForBio)的建设标准, 于2015年在陕西省佛坪国家级自然保护区的落叶阔叶林建立了一块面积25 ha的动态监测样地。本文对样地内胸径(DBH) ≥ 1 cm的所有木本植物进行了调查和统计, 分析了其物种组成、区系特征、径级结构和空间分布格局。结果表明: 样地内DBH ≥ 1 cm的木本植物独立个体有47,739株, 隶属于36科66属119种。温带区系成分的科和属分别占总科数和总属数的41.18%和60.00%, 温带区系特征明显。稀有种有51种, 占总树种的42.86%。落叶树种有106种, 占总树种的89.07%, 在样地内占绝对优势。重要值 ≥ 1的物种共有20个, 分别占样地总个体数和总胸高断面积的70.35%和57.41%, 重要值最大的物种分别是乔木层的锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、亚乔木层的水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)和灌木层的刺叶栎(*Q. spinosa*)。样地内所有个体的平均胸径为8.61 cm, 整体径级分布呈倒“J”型, 小径级个体较多, 群落更新良好。除了太白杨(*Populus purdomii*), 样地内优势种表现出大尺度的聚集分布, 且它们的分布与生境紧密相关, 不同物种表现出不同的生境偏好。

关键词: 落叶阔叶林; 秦岭; 暖温带-亚热带过渡区; 物种组成; 群落结构

Species composition and community characteristics of a 25 ha forest dynamics plot in deciduous broad-leaved forest, Qinling Mountains, north-central China

Fenglin Xie^{1,3}, Quan Zhou^{2,3}, Hang Shi^{2,3}, Xiao Shu², Kerong Zhang², Tao Li⁴, Shuiyuan Feng⁴, Quanfa Zhang², Haishan Dang^{2*}

1 College of Science, Tibet University, Lhasa 850000

2 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 Shaanxi Foping National Nature Reserve Administration Bureau, Foping, Shaanxi 723400

Abstract: The deciduous broad-leaved forests in the warm temperate-subtropical transition zone of the Qinling Mountains are well preserved. The forests lie in the transition zone from warm temperate to subtropical forests and have a relatively complex community structure. Few studies have been conducted to investigate community structure based on a large-sized plot in this transitional region. This study analyzed species composition and community characteristics within a 25 ha plot, serving as the baseline information for monitoring long-term forest dynamics and diversity in the future. Based on the field protocol of the Center for Tropical Forest Science (CTFS) and the Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network

收稿日期: 2018-12-11; 接受日期: 2019-02-19

基金项目: 国家自然科学基金(31770517; 31470521)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dangkey@wbcas.cn

(CForBio), a 25 ha deciduous broad-leaved forest plot was established in the temperate-subtropical transition zone. All free standing trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were tagged, measured and identified to species. A total of 47,739 woody individuals with DBH ≥ 1 cm belonging to 119 species, 66 genera and 36 families were identified. The families and genera of temperate floristic elements accounted for 41.18% and 60.00%, respectively and were the dominant flora in this plot. Fifty-one rare species accounted for 42.86% of the total individuals. Deciduous trees species were dominant accounting for 89.07% of the total species. The 20 species with importance values ≥ 1 contributed 70.35% and 57.41% to the total number of individuals and the total basal area, respectively. The three most abundant species were *Quercus aliena* var. *acutiserrata* in the canopy layer, *Sorbus alnifolia* in the sub-tree layer, and *Quercus spinosa* in the shrub layer. The mean DBH of all individuals in the plot was 8.61 cm, and the overall structure of DBH size class of all individuals generally shows an inverse “J” type which indicated successful regeneration. All the dominant species exhibited large-scale aggregated spatial distribution closely related to habitat preferences except for *Populus purdomii*.

Key words: deciduous broad-leaved forest; Qinling Mountains; temperate-subtropical transition zone; species composition; community structure

落叶阔叶林为我国温带地区最主要的森林植被类型, 由于长期人类活动的影响, 目前仅有小面积残存的中龄林(谢晋阳和陈灵芝, 1994)。落叶阔叶林分布可从暖温带至亚热带地区, 物种多样性呈增多趋势, 且出现常绿灌木树种, 物种组成也逐渐向常绿阔叶林过渡(吴征镒, 1980)。秦岭位于我国中部, 为亚热带与温带的分界线, 也是我国两大水系—长江与黄河的分水岭(傅志军等, 1996)。受大陆性气候和季风性气候的双重影响, 东南暖湿气流沿河谷易入秦岭南坡, 而北方的寒流可直达北坡, 使南北坡的水热条件差异明显(傅志军等, 1996; 罗勇和张百平, 2006)。由于山体高大, 加之两类气候的不同影响, 秦岭南北坡植被类型出现明显差异, 尤其是南北坡基带不同, 北坡为温带落叶阔叶林带, 而南坡则为典型的亚热带常绿阔叶林带, 从而形成了暖温带落叶阔叶林向亚热带常绿阔叶林过渡的植被特征(尚升海和邢海虹, 2016)。过渡区植被群落不仅与相邻气候区有共同的属性, 而且还具有自身的独特性(陈云等, 2017)。鉴于生态过渡区对环境变化的敏感性与特殊性, 前人在此区域开展了一系列工作, 如研究过渡区植物群落物种多样性及其与生境的相关性(岳明等, 2002; 袁志良等, 2013; Jia et al, 2015; Chen et al, 2016)、物种组成与群落结构(沙迎迎等, 2012; 王亚平等, 2014; 陈云等, 2017)、土壤微生物多样性(赵爱花等, 2015)及密度制约对树木存活的影响(刘晓静等, 2016)等。然而, 前人的研究多基于较小的空间和时间尺度, 难以准确地阐明物种空间分布规律以及物种—物种、物种—环境之间的相

互关系, 也无法揭示温带—亚热带过渡区群落构建与物种多样性的形成机制。

佛坪国家级自然保护区位于秦岭中段南坡, 植物区系成分复杂, 植被基带上暖温带特色较为明显, 但又与各种类型的热带成分联系广泛, 表现出暖温带与亚热带过渡区域的植被景观(岳明等, 1999)。这些特点说明了佛坪国家级自然保护区植被的过渡性质, 为温带—亚热带过渡区山地森林的长期生物多样性动态监测和机理研究提供了很好的基础。中国科学院武汉植物园于2015年在秦岭佛坪国家级自然保护区建立了一块面积为25 ha的森林动态监测样地(以下简称秦岭大样地)。并以此为平台, 开展种子雨散布、幼苗更新与成株动态变化等的相关研究, 旨在揭示温带—亚热带过渡区森林群落构建和物种共存的潜在机制, 该样地也是对我国森林生物多样性监测网络的有益补充。本文主要对该地区的植物群落物种组成、区系特征、径级结构和主要物种空间分布格局等进行了探讨。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

秦岭大样地位于陕西省佛坪国家级自然保护区(107°41′–107°55′ E, 33°33′–33°46′ N), 该保护区是以保护大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、羚牛(*Budorcas taxicolor*)等珍稀动物和森林生态系统为主的国家级综合自然保护区, 居于秦岭自然保护区群的中心位置。该区全年平均气温为11.4–13℃, 7月均温27℃, 1月均温–2℃, 无霜期225 d, 年降水量

938–1,129.60 mm, 降水集中在7–9月, 土壤由低山至亚高山依次为黄棕壤(1,500 m以下)、棕壤(1,500–2,300 m)、暗棕壤(2,300–2,700 m)和草甸土(2,700 m以上)(王宇超和王得祥, 2013)。

本地区处于亚热带向暖温带过渡地区, 植被区系成分丰富。主要以森林为主, 表现出明显的植被垂直分布格局, 自下而上依次为落叶阔叶林带(栎林带)(海拔1,020–2,000 m)、中山小叶林带(桦木林带)(海拔2,000–2,500 m)、亚高山针叶林带(巴山冷杉(*Abies fargesii*)林带)(海拔2,500–2,904 m), 海拔2,600 m以上分布有小面积的斑块状亚高山灌丛和草甸。林下广布巴山木竹(*Bashania fargesii*)和华桔竹(*Fargesia spathacea*)(岳明等, 1999)等。

1.2 样地概况及调查方法

2015年, 参照CTFS大样地建立与监测技术规范(Condit, 1998)和中国森林生物多样性监测网络(CForBio)的统一标准, 在佛坪国家级自然保护区内设置了一块面积25 ha的固定样地(东西长500 m, 南北长500 m)。以西南角为坐标原点, 用全站仪将整个样地划分成625个20 m × 20 m的样方, 再将每个20 m × 20 m的样方细分成16个5 m × 5 m的小样方, 并绘制地形图(附录1)。清查样方中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本个体, 对其主干及分枝进行涂漆, 挂牌标记, 记录物种种名、胸径、坐标和植物生长状况等。样地最高海拔为1,834.79 m, 最低海拔为1,715.73 m, 平均海拔为1,773.49 m, 最大高差为119.06 m。

1.3 数据分析

(1)物种组成和区系成分。对大样地的植物物种、科属地理成分进行统计分析, 并计算重要值(Linares-Palomino & Alvarez, 2005): 重要值 = (相对频度 + 相对多度 + 相对胸高断面面积)/3。(2)种–面积关系。以20 m × 20 m的样方为单位绘制种–面积曲线(Connor & McCoy, 1979; Tjørve, 2003)。分别用对数模型和幂函数模型拟合种–面积曲线, 拟合方程为: $S = (5.50 + 1.03 \times \log A)^2$, 其中, S 为物种数, A 为样方数。(3)植物区系分析。参照关于世界种子植物科的分布区类型(吴征镒等, 2003)及关于中国种子植物属的分布区类型(吴征镒, 1991)进行划分。(4)物种空间分布格局。采用点格局分析方法, 选取双关联函数 $g(r)$, 以完全空间随机(complete spatial randomness, CSR)模型为零模型研究样地内优势种

群的空间分布格局。通过使用199次Monte Carlo模拟的第五最低值和第五最高值得到95%的置信区间。如果显著偏离零模型, 当 $g(r) > 1$ 时, 判定该种群为聚集分布; 当 $g(r) < 1$ 时, 判定该种群为均匀分布, 当 $g(r) = 1$ 时, 判定该种群为完全随机分布(Wiegand & Molone, 2004)。

采用软件R 3.3.1 (R Core Team, 2012)完成数据分析, Origin 9.0进行图形绘制, 点格局分析基于R程序包“spatstat”完成。

2 结果

2.1 物种组成和区系成分

2.1.1 物种组成

样地内DBH ≥ 1 cm的木本植物共有119种47,739个独立活体, 包括分枝在内的活体个数达到73,932个, 属于36科66属。其中裸子植物4种, 均为乔木, 分属于3科4属; 被子植物115种, 包括乔木86种, 小乔木18种, 灌木11种, 分属于33科62属。群落内物种组成主要以落叶树种为主, 共106种, 占总物种数的89.07% (表1); 此外常绿树种也占有一定比例, 共13种, 占10.93% (表1)。常绿树种中个体数大于500的仅华山松(*Pinus armandii*)和刺叶栎(*Quercus spinosa*) 2种。样地内物种数最多的10个科分别为忍冬科、蔷薇科、槭树科、杨柳科、桦木科、壳斗科、山茱萸科、虎耳草科、榆科和木犀科。这些科所含物种数占秦岭大样地植物物种总数的66.95%。个体数最多的10个科分别为蔷薇科、山茱萸科、山矾科、壳斗科、桦木科、清风藤科、槭树科、松科、忍冬科、樟科, 这些科所含物种个体数占秦岭大样地物种个体数的77.81%, 是秦岭大样地木本植物的主要组成成分(附录2)。秦岭大样地中分布的所有物种信息见附录3。

2.1.2 科、属地理成分分析

秦岭大样地木本植物区系特征分析结果如附录4。科的分布区类型以北温带分布最多, 共14个, 占总科数的41.18%, 其次是泛热带分布, 共9个, 占总科数的26.47%; 属的分布同样以北温带成分为主, 共38属, 占总属数的58.46%, 其次是泛热带分布, 共11属, 占总属数的16.92%。总体来看, 温带分布的科、属分别占秦岭大样地植物科、属总数的41.18%和60.00%; 热带分布科、属分别占秦岭大样

表1 秦岭25 ha森林动态监测样地与其他6个不同纬度不同植被类型样地特征的比较

Table 1 Comparison of the major characteristics among Qinling 25 ha forest dynamics plot and other six different latitudes and vegetation types plots

样地 Plot	面积 Area (ha)	位置 Locality	平均海拔 Average altitude (m)	科的温带/ 热带成分 Temperate/tropical floristic elements of family	属的温带/ 热带成分 Temperate/tropical floristic elements of genus	物种数 No. of species	个体数 No. of individuals	稀有种数量 No. of rare species (%)	落叶树种数 No. of deci- duous tree species (%)	来源 Reference
秦岭 Qinling	25	107.84° E, 33.68° N	1,773.49	41.18%/38.24%	60%/24.62%	119	47,739	51 (42.86)	106 (89.07)	本研究 This study
长白山 Changbaishan	25	128.08° E, 42.38° N	801.5	—	—	52	38,902	18 (34.6)	—	Hao et al, 2008
东灵山 Donglingshan	20	115.43° E, 39.96° N	1,395	44.44%/22.22%	93.75%/3.13%	58	52,136	11 (18.97)	58 (100)	Liu et al, 2011
宝天曼 Baotianman	25	111.94° E, 33.49° N	1,301	—	—	> 98	63,600	—	—	—
古田山 Gutianshan	24	118.12° E, 29.25° N	580.6	26.53%/48.98%	42.31%/50.96%	159	140,700	59 (37.1)	68 (42.8)	Zhu et al, 2008
鼎湖山 Dinghushan	20	121.32° E, 23.10° N	230–247	—	6.72%/89.92%	210	71,617	110 (52.38)	—	Ye et al, 2008
哀牢山 Ailaoshan	20	101.03° E, 24.53° N	2,550	—	38.10%/46.00%	104	44,168	49 (47.1)	23 (22.8)	Wen et al, 2018

地植物科、属总数的38.24%和24.62%。表明本地植物区系具有典型的温带植物区系特点，以及明显的暖温带向亚热带过渡的特征。

2.1.3 物种重要值

秦岭大样地内重要值 ≥ 1 的物种共20种(附录5)，物种的个体数和胸高断面面积分别占样地总个体数和总胸高断面面积的70.35%和57.41%。重要值前3位的物种分别是乔木层的锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、亚乔木层的水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)和灌木层的刺叶栎。样地内个体胸高断面面积最大的物种是锐齿栎，为0.92 m²/ha，其次是水榆花楸(0.54 m²/ha)和太白杨(*Populus purdomii*, 0.27 m²/ha)。重要值前10位的物种中，四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)、锐齿栎、刺叶栎的个体数最多，三者合计占样地总个体数的22.63%；太白杨、锐齿栎、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)的平均胸径最大，分别为39.70 cm、21.98 cm和15.94 cm；共有常绿植物2种，仅占总个体数的8.00%。

参照Hubbell和Foster (1986)对稀有种和偶见种的定义，秦岭大样地内共有稀有种51个，占总物种数的42.86%，其多度仅占总多度的0.67%，重要值占总重要值的0.60%。稀有种中落叶树种较多，共46种，占稀有种总数的90.20%。稀有种中个体数为1的多为林缘植物，共15种，分别为长尾槭(*Acer caudatum*)、多花勾儿茶(*Berchemia floribunda*)、黄

杨(*Buxus sinica*)、雪松(*Cedrus deodara*)、腊莲八仙花(*Hydrangea strigosa*)、迎春(*Jasminum nudiflorum*)、刺柏(*Juniperus formosana*)、刺楸(*Kalopanax septemlobus*)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、桑(*Morus alba*)、盘腺樱桃(*Cerasus szechuanica*)、青麸杨(*Rhus potaninii*)、红麸杨(*Rhus punjabensis*)、接骨木(*Sambucus williamsii*)和毛茛(*Swida walteri*)。样地内偶见种共有91种，占总物种数的70.54%，占总多度的8.42%。

2.1.4 种-面积曲线

秦岭大样地中，在取样面积较小的初始阶段物种数增加迅速，随着取样面积的增加，物种数增加趋于平缓(图1)。当样方数为100时，包含了样地中104个物种，占总物种数的87.39%(图1)。

2.2 径级结构

样地内所有物种个体的平均胸径为8.61 cm，胸径最大的个体是锐齿栎(142.80 cm)，全部个体的径级分布呈明显的倒“J”字型，表明群落较为稳定(图2)。1 cm \leq DBH $<$ 5 cm的个体有25,949株，占总个体数的54.36%，表明群落更新良好。5 cm \leq DBH $<$ 10 cm的个体有7,282株，占总个体数的15.25%；DBH $>$ 10 cm的个体有14,259株，占总个体数的29.87%；DBH $>$ 30 cm的个体有2,388株，占总个体数的5.00%。根据群落自然分层，将样地的优势树种分为乔木层、亚乔木层和灌木层。根据样地各层最

优势的代表物种分析其结构(图3)。结果表明: 多数乔木上层优势种径级结构表型为正态或双峰型。正态型表现为中等径级个体较多而小径级和大径级个体较少, 如太白杨的DBH在30–50 cm的个体数为96, 占总个体数的42.86% (图3a); 双峰型总体表现为小径级与中等径级个体较多, 但二者出现断层, 如锐齿栎、华山松(图3b、c)。亚乔木层优势种的径级分布表现为倒“J”型, 较小径级个体数大于中等

径级和较大径级个体, 且随着径级增大个体数逐渐减少, 如华西枫杨(*Pterocarya insignis*)、水榆花楸和千金榆(*Carpinus cordata*)的DBH在1–10 cm的个体数分别占总个体数的74.76%、79.42%和85.39% (图3d、e、f); 灌木层优势种个体多集中在较小径级内, 大径级极少或无, 表现为“L”型, 代表物种主要有四照花、白檀(*Symplocos paniculata*)、五裂槭(*Acer oliverianum*)等(图3g、h、i)。

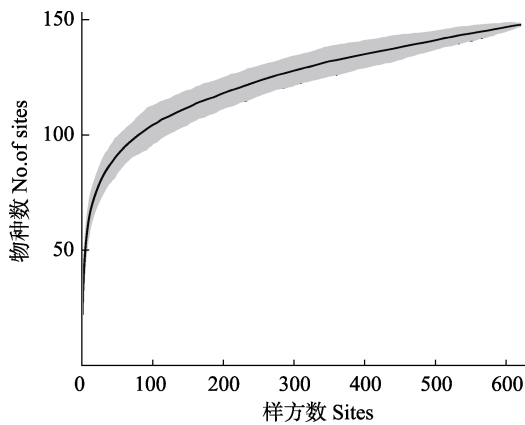


图1 秦岭25 ha森林动态监测样地木本植物种-面积曲线
Fig. 1 Species-area curve for woody plants in Qinling 25 ha forest dynamics plot

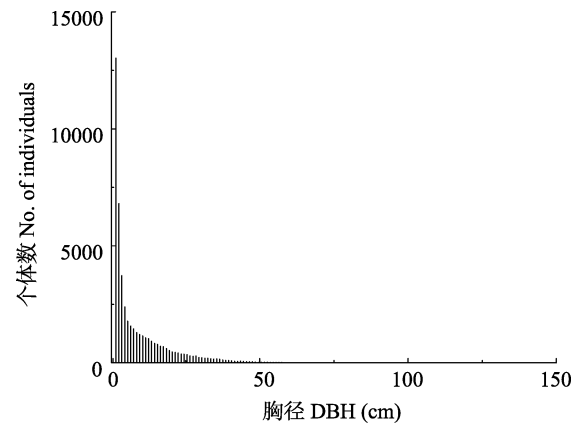


图2 秦岭25 ha森林动态监测样地木本植物总体径级分布
Fig. 2 Size-class distribution for overall woody plant species in Qinling 25 ha forest dynamics plot

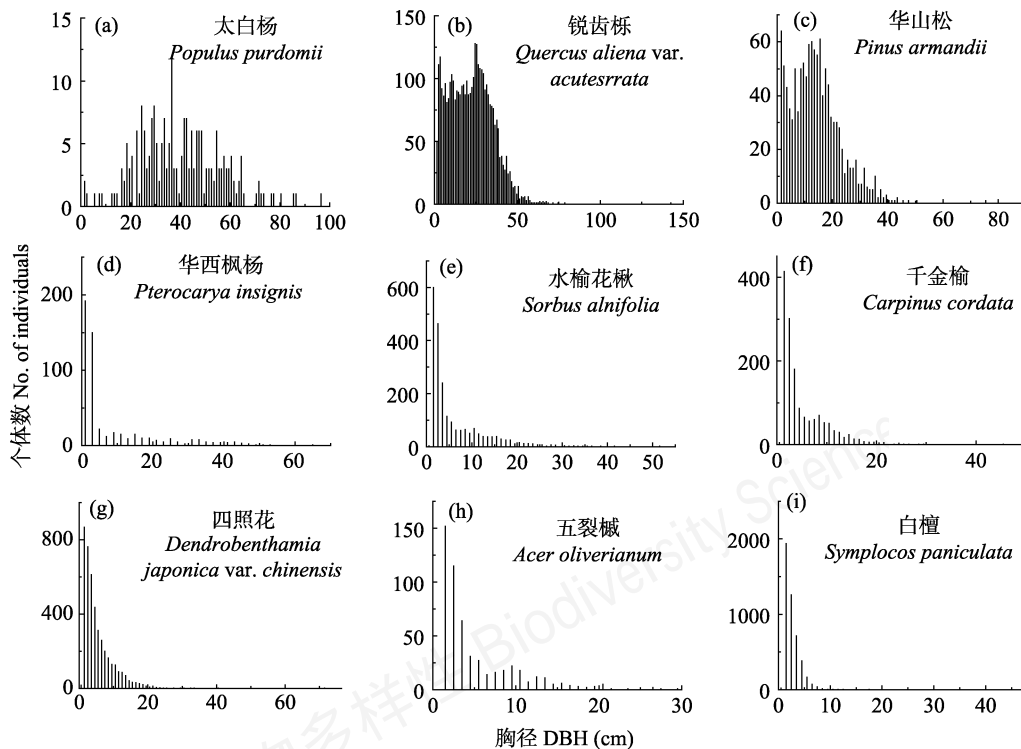


图3 秦岭25 ha森林动态监测样地主要木本植物径级分布
Fig. 3 DBH size-class distribution for dominant species in Qinling 25 ha forest dynamics plot

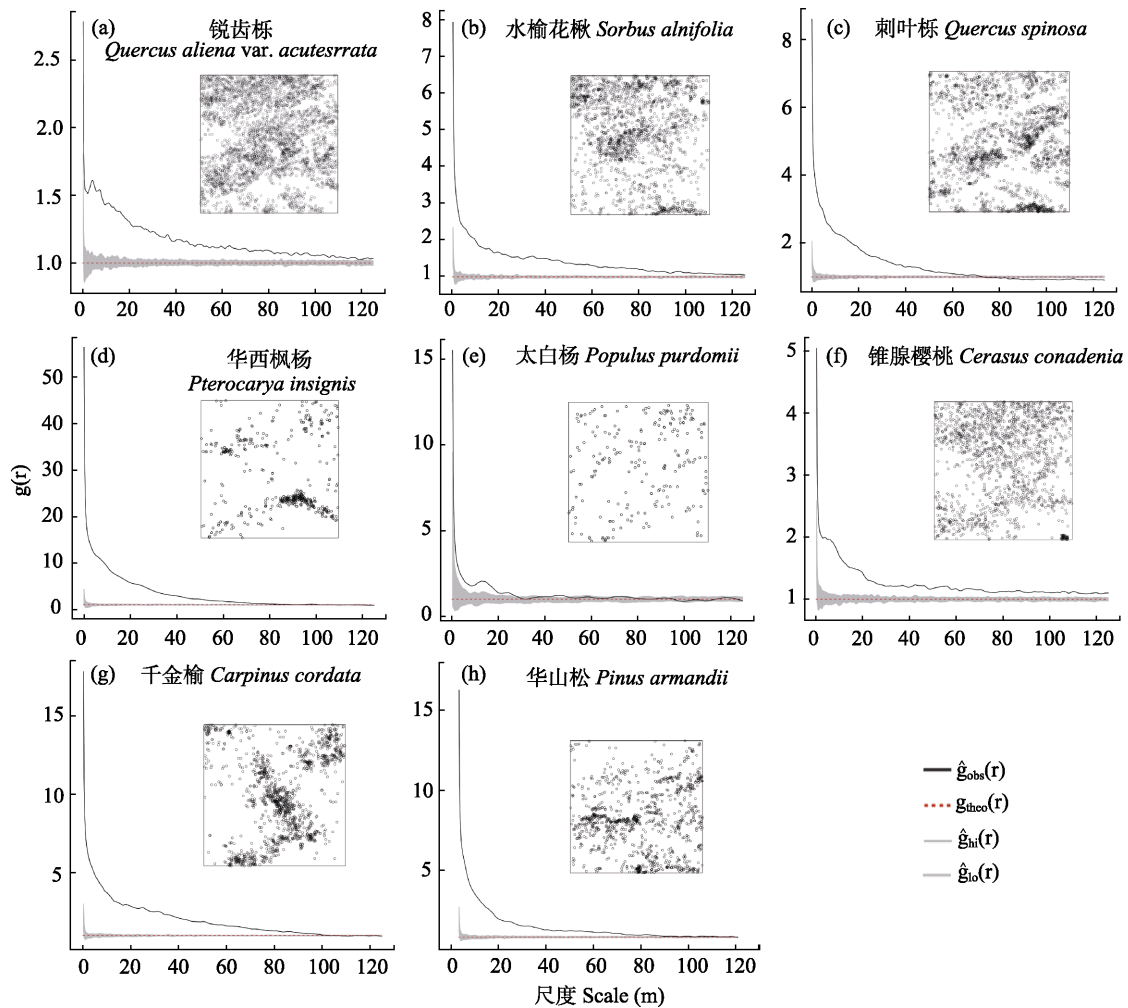


图4 秦岭25 ha森林动态监测样地8个优势种在完全随机模型下的空间分布

Fig. 4 Spatial distribution pattern under complete spatial randomness null model of eight dominant species in Qinling 25 ha forest dynamics plot

2.3 优势种的空间分布

纵观样地最优势的8个物种的空间分布格局发现(图4):除了太白杨呈现随机分布(图4e),其他优势树种呈现出不同程度的具有明显生境偏好性的聚集分布。千金榆和华山松在0–80 m尺度上表现出聚集分布(图4g、h);刺叶栎和华西枫杨在0–60 m尺度上表现出聚集分布,且均随着尺度增加而呈现完全随机分布(图4c、d);锐齿栎、水榆花楸和锥腺樱桃(*Cerasus conadenia*)在0–120 m尺度上仍呈聚集分布(图4a、b、f)。不同物种表现出不同的生境偏好,如锐齿栎、水榆花楸和锥腺樱桃在山脊和山谷均有聚集分布,千金榆主要分布在山脊和缓坡附近,华山松主要分布在山谷和陡坡周围,而刺叶栎则分布在山谷和缓坡周围(图4,附录1)。

3 讨论

3.1 区系特征

秦岭落叶阔叶林25 ha样地物种组成丰富,包括36科66属119种;对比其他6个不同纬度的样地发现,秦岭样地物种数高于温带的长白山和东灵山,低于亚热带的古田山和鼎湖山。秦岭大样地处于亚热带与暖温带过渡区域,所以其物种数介于两者之间(表1)。从科属的区系特征来看,秦岭样地内区系特征明显,温带成分介于古田山和东灵山之间,且温带成分明显多于热带成分,具有温带区系和热带区系交融的特点,反映了样地内植物区系具有从亚热带向温带过渡的性质。此外,秦岭样地海拔明显比其他温带、亚热带样地高,也导致其热带

成分相对较少。

3.2 物种组成与植被类型

秦岭大样地主要以落叶树种为主,常绿树种个体数仅占总个体数的10.93%,且落叶树种个体数、胸高断面积和重要值都显著高于常绿树种。群落林冠层以锐齿栎和太白杨为优势种,二者重要值之和为29.10。从样地种-面积曲线来看,随着样方数增多,取样面积增大,物种数开始迅速增加,随后趋于稳定;当取样面积达到4 ha时,物种数达到104;当取样样方数接近625面积接近25 ha时,样地物种数已趋于稳定。

落叶阔叶林的建群种主要属于壳斗科、桦木科、杨柳科、榛科、榆科等(吴征镒,1980)。从科属所占比例可知(表1),秦岭大样地属于典型的落叶阔叶林。秦岭大样地落叶树种物种数及其所占比例都要高于亚热带的古田山和哀牢山,但是低于温带的东灵山(表1),其原因可能与纬度特性有关:随纬度的降低,常绿树种数量及所占比例上升。这反映出了该样地明显的区域过渡性质。

稀有种虽然在样地中所占个体数比例不大,但在维持生物多样性及森林生态系统功能的稳定中起着重要作用(Bunyavejchewin et al, 2004)。稀有种比例高的主要原因有:物种本身特性、区系交汇、人为干扰等(叶万辉等,2008)。秦岭大样地稀有种占所有物种数的42.86%,高于长白山(34.60%,郝占庆等,2008)和东灵山(18.97%,刘海丰等,2011),可能是由于该样地海拔明显高于这两个样地,且亚热带向温带过渡特性较强,温带特征明显,亚热带和温带植被区系交汇对稀有种影响较大。个体数仅为1的稀有种中,多花勾儿茶、腊莲八仙花、刺楸和盘腺樱桃为林缘种;黄杨和接骨木分布靠近林缘和林道;水杉属于孑遗植物,在整个秦岭地区较少见。这说明秦岭大样地稀有种更多的是由于区系的交互和偶然的迁入,而属于秦岭地区物种本身特有的稀有种相对较少。

3.3 群落径级结构与更新

样地内所有个体径级结构呈倒“J”型(图3),表明群落整体更新良好,不同林层之间物种径级结构也有差别。

根据各层优势树种径级结构分布,可将径级结构归纳为4种类型:(1)正态型,此类物种为林冠层优势物种,其径级结构类似于正态分布,结构稳定,

个体主要集中在中径级($20\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 50\text{ cm}$),小径级与大径级个体较少;(2)双峰型,此类物种也主要为林冠层优势种,径级结构出现两个峰值,中径级较少;(3)倒“J”型,此类物种主要为亚乔木层优势种,个体数在 $1\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 10\text{ cm}$ 之间最多,并随着DBH增加个体数逐渐下降,表明幼苗和幼树较多,群落更新良好;(4)“L”型,此类物种为乔木下层或者灌木层,小径级个体较多,中径级和大径级极少甚至没有。整体来看,秦岭大样地地上成层分明,优势种明显,乔木上层优势种锐齿栎、华山松等在群落中占绝对优势:以中径级作为主要的更新库来维持其在群落中的长期优势地位;林下更新良好,乔木下层和灌木层主要以小径级为主作为更新库。该群落属于稳定的森林群落。

3.4 空间分布

小径级较多的个体生态位重叠度较高,导致其在整个研究区域内呈聚集分布,而较大径级的成年树种数量增加,其空间分布则倾向于随机或规律分布(祝燕等,2011)。然而,在秦岭大样地优势物种中,除了太白杨在任何尺度上都表现出随机分布,其余物种均表现出大尺度的聚集,尤其是千金榆和锥腺樱桃等亚乔木层和灌木层的优势种(图4f、g)。说明除了生态位重叠,还有其他因素影响物种的空间分布。例如扩散限制被广泛认为是决定树种空间分布的主要机制(Hu et al, 2012)。局部扩散方式导致大部分种子落在母株附近,种子的数量随着与母株距离的增大而减少,即使距离制约效应会增加母株周围更新个体的死亡率,大部分更新个体仍会聚集在成树周围,导致种群紧密聚集(祝燕等,2011)。生境过滤也是种群聚集分布的重要驱动因子。成年树种的分布格局较为稳定,其周边的环境适合该种群生存,从而导致了物种在小尺度上的聚集(Getzin et al, 2008)。秦岭大样地优势物种的空间分布具有明显的生境偏好,且不同物种之间的生境偏好存在差异。本文只是初步探究了优势种的分布格局,其机制还需长时间的监测和深入分析。

本研究主要分析了秦岭大样地木本植物群落的物种组成、区系特征、径级结构和主要物种的空间分布格局。该大样地的研究刚刚起步,后期亟需开展大量的工作,如种子扩散与幼苗的存活、植物的功能性状、群落的谱系结构、植物与动物和土壤微生物相互作用等,以此探究敏感的地带过渡区生

物多样性维持以及群落的构建机制。

致谢: 感谢中国科学院生物多样性委员会对秦岭大样地工作建设的大力支持; 感谢杜晓军老师在样地选址与建设过程中、江明喜研究员和卢志军老师在样地调查过程中给予的指导帮助; 感谢分类专家吴振海教授和党高弟对于物种鉴定工作的指导; 感谢西北农林科技大学学生在秦岭大样地植物调查时给予的帮助; 同时也感谢佛坪国家级自然保护区管理局在实地工作中提供的后勤支持。

参考文献

- Bunyavejchewin S, Baker PJ, LaFrankie JV, Ashton PS (2004) Structure, history, and rarity in a seasonal evergreen forest in western Thailand. In: *Forest Diversity and Dynamism: Findings from A Network of Large-scale Tropical Forest Plots* (eds Losos EC, Leigh EG), pp. 145–158. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Chen Y, Guo L, Yao CL, Wei BL, Yuan ZL, Ye YZ (2017) Community characteristics of a deciduous forest in a temperate-subtropical ecological transition zone: Analysis of a 5-ha forest dynamics plot in Baiyunshan Nature Reserve, Henan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 5602–5611. (in Chinese with English abstract) [陈云, 郭凌, 姚成亮, 韦博良, 袁志良, 叶永忠 (2017) 暖温带-北亚热带过渡区落叶阔叶林群落特征. *生态学报*, 37, 5602–5611.]
- Chen Y, Yuan ZL, Li PK, Cao RF, Jia HR, Ye YZ (2016) Effects of environment and space on species turnover of woody plants across multiple forest dynamic plots in East Asia. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1533.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Connor EF, McCoy ED (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 113, 791–833.
- Fu ZJ, Zhang XY, Liu SY, Tao M (1996) The summarize of research on the flora and vegetation of the Qinling Mountain range. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 5, 93–106. (in Chinese with English abstract) [傅志军, 张行勇, 刘顺义, 陶铭 (1996) 秦岭植物区系和植被研究概述. *西北植物学报*, 5, 93–106.]
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807–820.
- Hao ZQ, Li BH, Zhang J, Wang XG, Ye J, Yao XL (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: Community composition and structure. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 238–250. (in Chinese with English abstract) [郝占庆, 李步杭, 张健, 王绪高, 叶吉, 姚晓琳 (2008) 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. *植物生态学报*, 32, 238–250.]
- Hu YH, Sha LQ, Blanchet FG, Zhang JL, Tang Y, Lan GY, Cao M (2012) Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, Southwest China. *Oikos*, 121, 952–960.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: *Conservation Biology: Science of Scarcity* (ed. Soule ME), pp. 205–231. Sinauer Press, Sunderland, UK.
- Jia HR, Chen Y, Yuan ZL, Ye YZ, Huang QC (2015) Effects of environmental and spatial heterogeneity on tree community assembly in Baotianman National Nature Reserve, Henan, China. *Polish Journal of Ecology*, 63, 175–183.
- Linares-Palomino R, Alvarez SIP (2005) Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 209, 261–272.
- Liu HF, Li L, Sang WG (2011) Species composition and community structure of the Donglingshan forest dynamic plot in a warm temperate deciduous broad-leaved secondary forest, China. *Biodiversity Science*, 19, 232–242. (in Chinese with English abstract) [刘海丰, 李亮, 桑卫国 (2011) 东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. *生物多样性*, 19, 232–242.]
- Liu XJ, Ren SY, Li LX, Ye YZ, Yuan ZL, Wang T (2016) Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 24, 639–648. (in Chinese with English abstract) [刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 叶永忠, 袁志良, 王婷 (2016) 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响. *生物多样性*, 24, 639–648.]
- Luo Y, Zhang BP (2006) Land use patterns differentiation based on vertical belts in Qinling Mountains. *Scientia Geographica Sinica*, 26, 5574–5579. (in Chinese with English abstract) [罗勇, 张百平 (2006) 基于山地垂直带谱的秦岭土地利用空间分异. *地理科学*, 26, 5574–5579.]
- Sha YY, Yuan ZL, Zhu XL, Zhuang JJ, Yin WK, Guo JR, Ye YZ (2012) The species composition and community structure of 1-ha *Quercus serrata* var. *brevipetiolata* forest in Baotianman National Nature Reserve. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 41, 148–153. (in Chinese with English abstract) [沙迎迎, 袁志良, 朱学灵, 庄静静, 殷卫抗, 郭建荣, 叶永忠 (2012) 宝天曼短柄栎林1公顷样地物种组成与群落结构. *河南农业科学*, 41, 148–153.]
- Shang SH, Xing HH (2016) Comparison of vertical distribution of vegetation in the north and south slopes of Qinling Mountains. *Agriculture of Jilin*, (1), 114–115. (in Chinese) [尚升海, 邢海虹 (2016) 秦岭南北坡植被垂直分布的差异比较. *吉林农业*, (1), 114–115.]

- Tjørve E (2003) Shapes and functions of species-area curves: A review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30, 827–835.
- Wang YC, Wang DX (2013) Study on elevational patterns of plant species diversity and community complexity in Foping Natural Reserve. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 169–176. (in Chinese with English abstract) [王宇超, 王得祥 (2013) 佛坪自然保护区植物群落物种多样性和复杂性的海拔格局研究. *西北植物学报*, 33, 169–176.]
- Wang YP, Wei BL, Yin WK, Chen Y, Wang J, Ye YZ (2014) Species composition and spatial distribution in Baotianman National Nature Reserve Shaw. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 43, 94–100. (in Chinese with English abstract) [王亚平, 韦博良, 殷卫抗, 陈云, 王进, 叶永忠 (2014) 宝天曼杂木林样地的物种组成及空间分布格局. *河南农业科学*, 43, 94–100.]
- Wen HD, Lin LX, Yang J, Hu YH, Cao M, Liu YH, Lu ZY, Xie YN (2018) Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China Chinese. *Journal of Plant Ecology*, 42, 419–429. (in Chinese with English abstract) [温韩东, 林露湘, 杨洁, 胡跃华, 曹敏, 刘玉洪, 鲁志云, 谢有能 (2018) 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 42, 419–429.]
- Wiegand T, Molone KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Wu ZY (1991) The areal-types of Chinese genera of seed plant. *Acta Botanica Yunnanica*, 13(Suppl.), 1–139. (in Chinese with English abstract) [吴征镒 (1991) 中国种子植物属的分布区类型. *云南植物研究*, 13(增刊), 1–139.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 245–257. (in Chinese with English abstract) [吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航 (2003) 世界种子植物科的分布区类型系统. *云南植物研究*, 25, 245–257.]
- Xie JY, Chen LZ (1994) Species diversity characteristics of deciduous forests in the warm temperate zone of north China. *Acta Ecologica Sinica*, 14, 337–344. (in Chinese with English abstract) [谢晋阳, 陈灵芝 (1994) 暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征. *生态学报*, 14, 337–344.]
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉 曹洪麟 黄忠良, 练璐愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 32, 274–286.]
- Yuan ZL, Chen Y, Wei BL, Zhang BQ, Wang DY, Ye YZ (2013) Species habitat correlation analysis in temperate-subtropical ecological transition zone. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 7819–7826. (in Chinese with English abstract) [袁志良, 陈云, 韦博良, 张斌强, 汪东亚, 叶永忠 (2013) 暖温带–北亚热带生态过渡区物种生境相关性分析. *生态学报*, 33, 7819–7826.]
- Yue M, Ren Y, Dang GD, Gu TQ (1999) Species diversity of higher plant communities in Foping Natural Reserve. *Chinese Biodiversity*, 7, 263–269. (in Chinese with English abstract) [岳明, 任毅, 党高弟, 辜天琪 (1999) 佛坪国家级自然保护区植物群落物种多样性特征. *生物多样性*, 7, 263–269.]
- Yue M, Zhang LJ, Dang GD, Gu TQ (2002) The relationships of higher plants diversity and elevation gradient in Foping National Reserve. *Scientia Geographica Sinica*, 22, 349–354. (in Chinese with English abstract) [岳明, 张林静, 党高弟, 辜天琪 (2002) 佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系. *地理科学*, 22, 349–354.]
- Zhao AH, Du XJ, Zang J, Zhang SR, Jiao ZH (2015) Soil bacterial diversity in the Baotianman deciduous broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 23, 649–657. (in Chinese with English abstract) [赵爱花, 杜晓军, 臧婧, 张守仁, 焦志华 (2015) 宝天曼落叶阔叶林土壤细菌多样性. *生物多样性*, 23, 649–657.]
- Zhu Y, Bai F, Liu HF, Li WC, Li L, Li GQ, Wang SZ, Sang WG (2011) Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing. *Biodiversity Science*, 19, 252–259. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国 (2011) 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. *生物多样性*, 19, 252–259.]
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW, Fang T, Ma KP (2008) Community and structure of Gutianshan forest dynamics plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008) 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. *植物生态学报*, 32, 262–273.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 秦岭25 ha森林动态监测样地等高线图

Appendix 1 The contour map of Qinling 25 ha forest dynamics plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018326-1.pdf>

附录2 秦岭25 ha森林动态监测样地乔木树种物种数和个体数最大的前10个科

Appendix 2 The top ten families based on the number of species and individuals in Qinling 25 ha forest dynamics plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018326-2.pdf>

附录3 秦岭佛坪国家级自然保护区25个1 ha小样地物种信息表

Appendix 3 Species information of 25 1-ha subplots in Foping National Nature Reserve, Shaanxi Province

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018326-3.pdf>

附录4 秦岭25 ha森林动态监测样地木本植物科属区系分布类型

Appendix 4 The area-types of families and genera of woody plants in Qinling 25 ha forest dynamics plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018326-4.pdf>

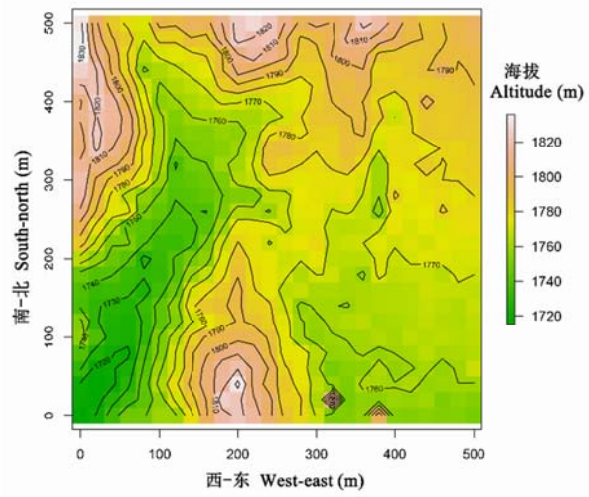
附录5 秦岭25 ha森林动态监测样地的物种组成

Appendix 5 Species composition of live trees (DBH \geq 1 cm) in Qinling 25 ha forest dynamics plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018326-5.pdf>

谢峰淋, 周全, 史航, 舒泉, 张克荣, 李涛, 冯水园, 张全发, 党海山. 秦岭落叶阔叶林25 ha森林动态监测样地物种组成与群落特征. 生物多样性, 2019, 27 (4): 439-448

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018326>



附录1 秦岭25 ha森林动态监测样地等高线图

Appendix 1 The contour map of Qinling 25 ha forest dynamics plot

谢峰淋, 周全, 史航, 舒泉, 张克荣, 李涛, 冯水园, 张全发, 党海山. 秦岭落叶阔叶林25 ha森林动态监测样地物种组成与群落特征. 生物多样性, 2019, 27 (4): 439–448

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018326>

附录2 秦岭25 ha森林动态监测样地乔木树种物种数和个体数最大的前10个科

Appendix 2 The top ten families based on the number of species and individuals in Qinling 25 ha forest dynamics plot

科名	物种数	科名	个体数
Family	No. of species (%)	Family	No. of individuals (%)
忍冬科 Caprifoliaceae	14 (11.86)	蔷薇科 Rosaceae	7,703 (16.14)
蔷薇科 Rosaceae	14 (11.02)	山茱萸科 Cornaceae	5,333 (11.17)
槭树科 Aceraceae	13 (10.17)	山矾科 Symplocaceae	4,612 (9.66)
杨柳科 Salicaceae	8 (6.78)	壳斗科 Fagaceae	4,046 (8.48)
桦木科 Betulaceae	8 (6.78)	桦木科 Betulaceae	3,977 (8.33)
壳斗科 Fagaceae	6 (5.08)	清风藤科 Sabiaceae	3,292 (6.89)
山茱萸科 Cornaceae	6 (5.08)	槭树科 Aceraceae	2,843 (5.96)
虎耳草科 Saxifragaceae	4 (3.39)	松科 Pinaceae	2,296 (4.81)
榆科 Ulmaceae	4 (3.39)	忍冬科 Caprifoliaceae	1,537 (3.22)
木犀科 Oleaceae	4 (3.39)	樟科 Lauraceae	1,506 (3.15)
合计 Total	79 (66.95)	合计 Total	37,145 (77.81)

附录3 秦岭佛坪国家级自然保护区25个1 ha小样地物种信息表
 Appendix 3 Species information of 25 1-ha subplots in Foping National Nature Reserve, Shaanxi Province

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
1	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	22.71
1	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	椴属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	1	3.57
1	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	131	7.65
1	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	4	12.74
1	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	7	34.26
1	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	107	12.19
1	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	32	11.09
1	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	7	16.26
1	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	1	13.78
1	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	5	9.27
1	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	15.46
1	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	22	8.93
1	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	3	28.13
1	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	9	7.83
1	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	3	12.26
1	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	13.31
1	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	11	14.13
1	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	7	14.91
1	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	23	12.32
1	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	4	14.8
1	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	17	154.51
1	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	1.99
1	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	12.33
1	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	5.58
1	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	3.33
1	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	8	9.66
1	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	16	15.75
1	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	28	6.49
1	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	3	1.62
1	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	12	7.26
1	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	6.38
1	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	1	1.22
1	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	13	5.65
1	南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	10.09
1	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	1	2.34
1	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	1	1.14
1	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	156	10.47
1	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	8	17.01
1	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	32	12.77

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
1	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	1	8.5
1	秦岭槭 <i>Acer tsinglingense</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	5.46
1	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	5.38
1	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	1.38
1	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.4
1	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	113	8.24
1	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	14	12.65
1	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	93	11.87
1	沙棘 <i>Swida bretscheideri</i>	棘木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	2	12.06
1	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	2.26
1	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	2	10.47
1	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	22.82
1	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	46	13.51
1	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	2	2.89
1	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	67	8.57
1	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	27	9.41
1	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	18	8.07
1	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	70	8.56
1	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	2	3.13
1	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	10	16.44
1	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	11	11.2
1	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	13.82
1	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	4	8.04
1	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	5	10.08
1	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	12.71
1	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	20	9.94
1	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	15.62
1	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	77	11.09
1	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	6	10.97
2	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	3	21.64
2	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	9	5.58
2	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	81	3.09
2	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	22	6.71
2	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	2	2.67
2	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	53	10.95
2	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	28	20.05
2	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	15	43.98
2	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	2.45
2	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	25.61
2	粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucum</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	1	1.78
2	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	22.76
2	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.29

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
2	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	13	42.57
2	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	7	13.39
2	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	6	4.44
2	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	5	7.94
2	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	22	16.81
2	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	16	22.42
2	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	8	1.46
2	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	30	1.6
2	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	22.82
2	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.15
2	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	4	4.9
2	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	4	1.45
2	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	2	23.38
2	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	19	7.67
2	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	42	8.91
2	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	1	22.12
2	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	22	1.77
2	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	4.59
2	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	4	1.3
2	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	3	4.57
2	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	19	2.54
2	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	1	17.5
2	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	1	9.71
2	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	260	3.05
2	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	4	25.9
2	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	116	6.92
2	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	3	25.9
2	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	2	49.31
2	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	4	21.64
2	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	3	1.31
2	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	69	23.93
2	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	18	10.02
2	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	34	13.06
2	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	1	2.43
2	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	6	34.75
2	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	1	22.16
2	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	7	3.09
2	少脉槲 <i>Tilia paucicostata</i>	槲树属 <i>Tilia</i>	槲树科 <i>Tiliaceae</i>	29	17.65
2	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	7	3.02
2	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	38	2.45
2	水曲柳 <i>Fraxinus manschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	2	35.51
2	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	33	8.85

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
2	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	34	3.87
2	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	62	8.64
2	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	10.08
2	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	1.2
2	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	6	31
2	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	3	1.82
2	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	48	6.03
2	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	6	5.14
2	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	6	2.04
2	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	2	38.06
2	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	6	3.9
2	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	10	14.61
2	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	75	15.26
3	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	8	26.15
3	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	柞属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	22	2.79
3	白栎 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	51	3.25
3	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	66	7.23
3	臭檀吴萸 <i>Evodia daniellii</i>	吴茱萸属 <i>Evodia</i>	芸香科 <i>Rutaceae</i>	2	21.42
3	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	1	12.08
3	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	74	7.72
3	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	6	15.05
3	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	4	51.59
3	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	3	14.82
3	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	5	9.77
3	粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucum</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 <i>Ericaceae</i>	3	5.93
3	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	9	14.54
3	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	18	32.11
3	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	33	12.05
3	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	1.4
3	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	5	6.9
3	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	101	7.66
3	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	4	32.83
3	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	11	1.56
3	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	34	1.72
3	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	16.42
3	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	1.5
3	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	1.53
3	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 <i>Stachyuraceae</i>	1	5
3	君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	柿属 <i>Diospyros</i>	柿科 <i>Ebenaceae</i>	2	2.35
3	柝木 <i>Swida macrophylla</i>	柝木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	10.16
3	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	38	8.49
3	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	5	34.58

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
3	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	115	8.17
3	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	3.23
3	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	3	9.23
3	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	22	2.59
3	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	9.68
3	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	2	4.72
3	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	110	3.69
3	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	30.09
3	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	80	6.32
3	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	6	20.95
3	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	28
3	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	24.29
3	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	47	28.29
3	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	18	12.4
3	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	10	10.86
3	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	8	20.83
3	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	16.66
3	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	9	5.59
3	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	19	16.38
3	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	1.39
3	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	10	2.63
3	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	39.56
3	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	27.12
3	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	55	8.04
3	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	8	7.16
3	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	12	4.35
3	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica var. chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	22	8.04
3	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	38	28.46
3	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	15.11
3	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	33	7.88
3	狭叶冬青 <i>Ilex fargesii</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	1.23
3	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	5.13
3	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	2.3
3	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	17.9
3	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	26.44
3	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	9.79
3	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	21	4.95
3	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	12	12.25
3	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	29	15.94
4	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	8	19.62
4	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	55	3.26
4	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	2	3.19

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
4	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	31	7.06
4	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	12.5
4	臭檀吴茛 <i>Evodia daniellii</i>	吴茛萸属 <i>Evodia</i>	芸香科 <i>Rutaceae</i>	1	19.56
4	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	11	10.28
4	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	236	13.1
4	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	5	13.44
4	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	1	46.61
4	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	19	23.22
4	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	13	10.59
4	粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucom</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 <i>Ericaceae</i>	3	9.59
4	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	8	15.66
4	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	8	2.88
4	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	15	27.6
4	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	58	12.87
4	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	芸香科 <i>Rutaceae</i>	1	1.13
4	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	2.51
4	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	76	11.33
4	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	5	1.52
4	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	25	1.61
4	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	48	8.83
4	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	7	26.45
4	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	72	8.29
4	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	9	9.81
4	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	4	5.11
4	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	26	1.51
4	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	1	5.5
4	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	33	2.7
4	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	43	6.17
4	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	18	19.51
4	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	1	20.14
4	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	2	43.66
4	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	100	29.45
4	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	22	9.57
4	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	23	12.27
4	沙棘 <i>Swida bretscheideri</i>	棘木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	35.77
4	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	2	1.25
4	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	5	26.98
4	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	11	5.48
4	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	19	23.15
4	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	2	4.16
4	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	1	31.82
4	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	1	1.04

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
4	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	121	6.9
4	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	14	3.39
4	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	8.5
4	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	14	9.09
4	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	200	20.95
4	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	1.18
4	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	4	14.2
4	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	63	8.58
4	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	2.91
4	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	13	4.22
4	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	6	2.41
4	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	25.78
4	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	2.7
4	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	13.41
4	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	5	7.42
4	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	9.85
4	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	5	15.02
5	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	13	24.15
5	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	25	3.26
5	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	4	2.85
5	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	21	12.06
5	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	2.59
5	臭檀吴萸 <i>Evodia daniellii</i>	吴茱萸属 <i>Evodia</i>	芸香科 Rutaceae	18	9.21
5	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	98	10.09
5	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	7	16.36
5	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	4	31.14
5	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	14.21
5	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	7	12.01
5	粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucum</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	3	11.28
5	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	20.97
5	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	8.24
5	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	18	24.16
5	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	31	14.09
5	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	3.2
5	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	9.29
5	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	66	13.19
5	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	32	9.55
5	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	15.62
5	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	1.89
5	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	12.24
5	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.03
5	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	7.72

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
5	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 Stachyuraceae	1	2.12
5	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	7.18
5	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	2.31
5	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	8	16.09
5	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	49	9.87
5	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.23
5	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	1.56
5	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	2.6
5	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	4	6.21
5	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	4	13.88
5	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	2	4.1
5	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	56	3.71
5	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	26.21
5	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	4	7.82
5	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	14	21.54
5	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	52.57
5	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	5	30.41
5	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	49	24.4
5	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	15	11.39
5	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.5
5	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	7	24.02
5	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	16.83
5	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	9	3.74
5	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	13	16.35
5	石泉柳 <i>Salix shihtsuanensis</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	15.81
5	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	2.35
5	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	3	3.09
5	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	63	7.9
5	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	7	13.61
5	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	2.57
5	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	16	10.05
5	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	3	5.71
5	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	245	18.82
5	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	18.88
5	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	17	8.56
5	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	19	9.41
5	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	10.91
5	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	22	14.61
5	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	12	4.59
5	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	23.35
5	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	41	8.78
5	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	18.09

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
5	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	64	12.77
5	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	3	49.42
6	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	47	4.26
6	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	132	3.71
6	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	2	14.81
6	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.48
6	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	30.62
6	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	72	11.01
6	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	33	18.77
6	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	6	33.59
6	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	22	8.21
6	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	4.25
6	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	80	17.33
6	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	7	2.69
6	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	1	33.7
6	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	10	10.94
6	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	3	12.5
6	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	10.72
6	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	70	15.13
6	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	6	14
6	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	41	1.74
6	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	28	1.67
6	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.81
6	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.89
6	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	30	6.62
6	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	17.15
6	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	11	12.93
6	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1.31
6	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	3.73
6	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	58	7.94
6	毛叶千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	3	20.3
6	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	16	5.35
6	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	1	4.4
6	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	29	4.62
6	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	8	18.23
6	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	102	22.3
6	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	8	20.4
6	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	202	17.91
6	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	29	12.91
6	沙棘 <i>Swida bretscheideri</i>	棘木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	9.53
6	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	2	4.5
6	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	53	21.02

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
6	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	8.01
6	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	31	16.04
6	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	12	2.1
6	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	10.04
6	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	27	7.19
6	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	2.6
6	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	123	7.5
6	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	28.41
6	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	22	16.97
6	秃叶黄槿 <i>Phellodendron chinense</i>	黄槿属 <i>Phellodendron</i>	芸香科 Rutaceae	1	8
6	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	12	10.76
6	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	3.69
6	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	2.25
6	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	5	9.5
6	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	7	1.72
6	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	3	6.33
6	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	14.26
6	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	41	13.08
6	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	44	18.8
7	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	11	5.89
7	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	122	2.66
7	六道木 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.63
7	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	25	5.44
7	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	2.68
7	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	7	11.24
7	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	190	11.96
7	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	29	15.27
7	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	2	21.84
7	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	4	16.15
7	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	17.61
7	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	13	15.64
7	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	5	34.54
7	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	1	2.6
7	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	22.31
7	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	3	7.52
7	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	6.19
7	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	95	14.19
7	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	25.31
7	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	43	1.46
7	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	35	1.75
7	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	4	12.7
7	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.59

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
7	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	3	4.74
7	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	3	3.99
7	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	3	12.07
7	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	37	5.45
7	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	2	10.9
7	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	30	11.45
7	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	5	1.44
7	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	34	4.82
7	毛叶千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	1	2.71
7	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	20	6.11
7	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	130	3.61
7	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	15	19.74
7	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	4	4.11
7	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	6	24.47
7	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	1	1.79
7	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	4	24.94
7	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	2	17.3
7	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	203	19.3
7	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	43	12.08
7	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	6	9.41
7	沙株 <i>Swida bretscheideri</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	27.79
7	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	2	2.67
7	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	54	23.8
7	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	2	2.45
7	陕西紫茎 <i>Stewartia shensiensis</i>	紫茎属 <i>Stewartia</i>	山茶科 <i>Theaceae</i>	1	2.4
7	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	88	16.64
7	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	4	2.58
7	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	18	2.31
7	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	53	8.8
7	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	2.35
7	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	126	4.95
7	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	10	14.71
7	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	13	8.95
7	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	17	5.96
7	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	1	34.03
7	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	6	24.32
7	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	17	1.69
7	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	22	3.3
7	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	22	12.9
7	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	10	20.36
8	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	16.23
8	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	11	3.12

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
8	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	90	2.48
8	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	30	5.75
8	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	12.61
8	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	6	10.12
8	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	86	10.86
8	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	19	17.66
8	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	7	34.49
8	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	11	6.23
8	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	5	14.43
8	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	25	25.68
8	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	7	10.42
8	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	8	5.99
8	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	74	15.29
8	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	32	4.72
8	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	15	1.48
8	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	48	1.51
8	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	1.7
8	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	5.8
8	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	21	8.52
8	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	3	18.65
8	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	20	12.4
8	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	3	5.25
8	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	3	3.12
8	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	6	3.46
8	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	25	3.27
8	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	1	9.85
8	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	198	3.35
8	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	6	20.59
8	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	95	6.41
8	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	8	27.62
8	秦岭槭 <i>Acer tsinglingense</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	15.2
8	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	1	8.52
8	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	1	27.61
8	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	3.5
8	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	163	20.09
8	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	19	9.48
8	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	17	5.41
8	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	2	3.56
8	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	6	31.04
8	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	5	1.46
8	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	52	16.81
8	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	9	1.92

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
8	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	27	2.68
8	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	5.46
8	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	38	10.5
8	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	22	3.31
8	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	150	5.55
8	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	2	47.39
8	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	4	3.18
8	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	8.46
8	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	5.06
8	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	25.32
8	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	11	2.84
8	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	16.85
8	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	45	3.77
8	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	12.38
8	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	71	12.95
8	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	8	20.83
9	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	38	2.06
9	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	87	2.14
9	遍梗花 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	2.5
9	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	茶藨子属 <i>Ribes</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.55
9	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	48	6.58
9	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	8.88
9	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	4	11.09
9	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	47	10.69
9	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	33	15.95
9	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	13	39.97
9	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	24	6.44
9	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	15.13
9	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.24
9	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	16	25.36
9	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	12	10.44
9	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	11	1.84
9	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	11	4.31
9	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	30	18.81
9	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	172	6.05
9	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1.3
9	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	95	1.52
9	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	12	9.81
9	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.68
9	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.35
9	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	2	14.89
9	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	2	17.77

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
9	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	23	5.55
9	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	25.15
9	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	6.86
9	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	11	2.01
9	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 Leguminosae	2	6.85
9	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	7.1
9	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	13	3.02
9	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	23.82
9	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	337	2.7
9	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	6	18.38
9	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	148	5.62
9	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	10	30.87
9	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	66.41
9	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	116	24.72
9	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	14	11.07
9	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	32	8.97
9	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.72
9	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	9	29.89
9	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	9	3.08
9	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	22	11.49
9	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	10	1.75
9	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	9	1.74
9	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	9	1.73
9	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	51	5.11
9	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	3	4.82
9	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	31	2.74
9	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	156	5.36
9	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.1
9	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	3	23.05
9	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	1.98
9	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	6.16
9	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	22	4.3
9	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	1.8
9	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	18.8
9	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	1	16.05
9	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	2.11
9	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	13.88
9	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	9	3.72
9	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	13	15.1
9	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	75	13.24
9	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	28.12
10	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	6	24.88

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
10	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	15	3.53
10	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	26	2.39
10	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	茶藨子属 <i>Ribes</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	7	10.29
10	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	5.95
10	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	2	4.57
10	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	105	9.35
10	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	21	18.19
10	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	9	40.87
10	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	1.71
10	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	6	15.47
10	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	30	15.65
10	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	7	28.98
10	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	1	1.54
10	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	8	13.43
10	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	3	5.41
10	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	18	11.49
10	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	57	15.91
10	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	35	6.58
10	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	3
10	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	17	1.44
10	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	2.73
10	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.21
10	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	3	16.06
10	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	6	13.14
10	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	28	9.9
10	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	3.83
10	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	8	6.44
10	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	5	4.71
10	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	111	3.92
10	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	8	15.83
10	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	12	8.92
10	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	9	24.27
10	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	4	17.36
10	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	23.85
10	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	153	25.5
10	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	20	12.92
10	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	19	12.42
10	沙棘 <i>Swida bretschnideri</i>	棘木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	23.25
10	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	8	28.98
10	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	51	14.46
10	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	2	3.94
10	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	5	1.47

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
10	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	8	15.88
10	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	20	8.29
10	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	1	16.72
10	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	14	10.11
10	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	57	5.97
10	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.08
10	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	6	32.01
10	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	4.6
10	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	5.35
10	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.58
10	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	19.1
10	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	1	11.3
10	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	9.8
10	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	47	8.99
10	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	13.6
10	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	50	14.57
10	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	3	36.79
11	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	28	28.65
11	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	49	4.46
11	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	35	2.49
11	遍梗花 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.7
11	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	34	6.49
11	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	20	14.91
11	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	44	16.46
11	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	12	14.92
11	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	9	29.62
11	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	26.72
11	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	4	36.54
11	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	8	15.77
11	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	15	12.62
11	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	24.24
11	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	9	2.4
11	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	14	26.26
11	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	156	15.63
11	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	1.39
11	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	28	14.98
11	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	75	10.72
11	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	21.84
11	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	18	1.42
11	黄杨 <i>Buxus sinica</i>	黄杨属 <i>Buxus</i>	黄杨科 Buxaceae	1	9.7
11	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	47	2.01
11	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	10	1.55

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
11	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 Stachyuraceae	2	1.73
11	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.33
11	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	5	8.47
11	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	25	11.81
11	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	109	8.88
11	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	16.1
11	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	89	6.12
11	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	17	8.11
11	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	4	3.11
11	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	57	2.38
11	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	3	11.8
11	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	56	1.99
11	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	21.63
11	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	9	3.55
11	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	9	16.76
11	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	1	1.25
11	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	37.53
11	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	44.46
11	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.75
11	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	39	21.5
11	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	45	10.73
11	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	19	8.23
11	沙柞 <i>Swida bretscheideri</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	4	21.49
11	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	2
11	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	22	28.59
11	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	4	18.62
11	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	44	6.51
11	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	14	11.18
11	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	1.93
11	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	1.65
11	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	32.73
11	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	1	10.38
11	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	44	8.28
11	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	20	7.04
11	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	8	3.06
11	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	2	7.56
11	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	188	23.8
11	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	9.4
11	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	3.15
11	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	54	4.45
11	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.51
11	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	26.79

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
11	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	7	22.22
11	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	11	6.7
11	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 <i>Magnoliaceae</i>	6	15.4
11	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	7.86
11	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	42	5.01
11	中华青莢叶 <i>Helwingia chinensis</i>	青莢叶属 <i>Helwingia</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	2	1.65
11	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	8.43
11	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	9	10.75
11	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	7	20.01
12	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	12	22.17
12	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	8	2.63
12	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	227	2.89
12	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	7	3.62
12	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	14	9.66
12	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	103	5.77
12	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	24	19.04
12	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	7	54.18
12	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	3	1.9
12	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	7	15.52
12	多花勾儿茶 <i>Berchemia floribunda</i>	勾儿茶属 <i>Berchemia</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	1	1.72
12	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	31	9.3
12	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	91	7.05
12	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.35
12	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	10	21.95
12	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	37	17.51
12	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	8	5.73
12	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	18	7.64
12	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	57	12.05
12	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	5	9.37
12	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	19	1.15
12	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	67	1.77
12	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	1.3
12	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	10	1.33
12	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	10.97
12	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 <i>Stachyuraceae</i>	1	31.49
12	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.15
12	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	7	14.47
12	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	80	5.49
12	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	3	16.95
12	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	26	5.36
12	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	1	25.21
12	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	9	1.27

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
12	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	8	2.08
12	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	8	5.94
12	毛叶千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	14	2.37
12	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	28	1.43
12	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	12.8
12	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	139	2.45
12	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	6	18.54
12	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	19	3.42
12	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	4	9.94
12	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	1	2.3
12	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	4	25.85
12	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	3	34.6
12	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.18
12	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	185	21.7
12	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	71	11.63
12	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	7.78
12	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	2	1.18
12	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	19	30.2
12	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	8	7.97
12	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	19	5.67
12	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	10	14.92
12	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	1.58
12	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	11	2.23
12	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	4	3.26
12	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	250	6.94
12	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	38	3.38
12	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	131	5.2
12	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	4	33.23
12	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	2	4.04
12	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	7.99
12	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	20	2.14
12	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	4.05
12	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	15.11
12	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	1	17
12	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	14	1.81
12	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	9.93
12	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	10.9
12	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	22.8
12	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	16	4.07
12	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	11	9.39
12	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadema</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	40	13.17
12	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	6	21.73

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
13	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	8	27.46
13	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	4	2.64
13	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	146	2.3
13	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	6	5.59
13	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	8	10.5
13	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	132	9.18
13	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	17	18.16
13	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	10	43.79
13	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	5	2
13	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	4	20.12
13	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	20	3.45
13	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	16	16.37
13	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	3	12.8
13	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	38.25
13	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	15	8.56
13	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	4	1.49
13	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	26	8.41
13	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	69	14.16
13	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	8	25.73
13	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	8	1.13
13	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	87	1.69
13	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	5	1.05
13	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	3	6.23
13	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	1	2.39
13	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	11	1.85
13	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	25.7
13	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	23	7.56
13	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	1	17.4
13	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	39	8.33
13	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	6	5.27
13	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	7	1.93
13	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	1	7
13	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	3	2.78
13	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	4	1.28
13	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	2	7.59
13	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	111	3.07
13	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	1	12.67
13	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	265	4.56
13	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	4	20.97
13	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	1	6.65
13	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	4	17.59
13	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	1	31.35

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
13	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.65
13	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	229	26
13	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	45	12.45
13	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	23	6.65
13	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	6	28.82
13	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	2.33
13	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	6	3.43
13	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	41	11.45
13	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	4	1.37
13	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	8	1.56
13	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	5	8.25
13	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	147	7.46
13	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	12	1.8
13	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	402	4.4
13	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	3	25.79
13	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	3.19
13	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	3.1
13	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	2.49
13	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	16.01
13	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	18	16.45
13	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	9	2.44
13	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	16
13	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.5
13	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	20	4.69
13	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	4	9.19
13	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	69	13.21
13	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	10	33.05
14	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	2	20.26
14	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	22	2.25
14	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	104	2.76
14	遍梗花 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.19
14	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	茶藨子属 <i>Ribes</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.03
14	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	11	5.02
14	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.9
14	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	3	15.18
14	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	264	11.65
14	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	11	16.89
14	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	8	33.61
14	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	1.05
14	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	11.13
14	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	3.8
14	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	8	16.75

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
14	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.02
14	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	21	34.22
14	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	20	7.73
14	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	1.91
14	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	芸香科 Rutaceae	1	2.02
14	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	19	5.15
14	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	52	16.55
14	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	9.54
14	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	27	1.21
14	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	118	1.42
14	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.36
14	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.14
14	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.36
14	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	1	10.08
14	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	6	9.68
14	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	11	2.1
14	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	9	1.58
14	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	27	3.76
14	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	25	2.55
14	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	2	14.21
14	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	3	6.68
14	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	149	3.12
14	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	5	18.5
14	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	48	4.57
14	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	14	28.34
14	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	6	17.74
14	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	3	40.62
14	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	221	21
14	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	15	13.86
14	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	6.96
14	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	12	23.1
14	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	3	5.4
14	少脉槲 <i>Tilia paucicostata</i>	槲树属 <i>Tilia</i>	槲树科 Tiliaceae	18	14.25
14	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	7	1.8
14	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	13	2.4
14	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	2.85
14	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	梣属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	3	17.2
14	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	82	5.81
14	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	10	2.51
14	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	273	5.34
14	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	10.75
14	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1.37

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
14	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	2	21.56
14	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	2	3.3
14	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	1.78
14	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	14	4.39
14	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	11	3.13
14	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	2	16.42
14	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	1	9.35
14	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	21	2.86
14	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	5.7
14	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	5	2.54
14	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	6.15
14	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	61	12.77
14	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	15	20.57
15	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	1	22.5
15	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	梣属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	4	2.41
15	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	7	2.79
15	六道木 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.54
15	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	18	6.9
15	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	4.5
15	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	108	11.14
15	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	9	19.4
15	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	9	42.37
15	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	4.38
15	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	5	13.65
15	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	14.74
15	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	19	12.52
15	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	6.25
15	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	21	35.74
15	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	1	2.04
15	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	26	14.48
15	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	5	12.88
15	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	芸香科 Rutaceae	1	1.01
15	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	13	7.11
15	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	40	11.34
15	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	5	11.17
15	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	8	1.33
15	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	30	1.4
15	接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>	接骨木属 <i>Sambucus</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	5.4
15	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.48
15	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 Stachyuraceae	4	5.85
15	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	13.4
15	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	1	7.8

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
15	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	4	9.25
15	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	15	9.94
15	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	9	12.86
15	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	138	8.7
15	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.21
15	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	4	1.84
15	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	1	7.1
15	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	4	1.5
15	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	1	25.51
15	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	9	9.05
15	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	169	3.64
15	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	10	22.96
15	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	8	8.27
15	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	7	28.74
15	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	10	23.85
15	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	4	22.54
15	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	131	20.64
15	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	37	12.64
15	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	6	11.32
15	沙棘 <i>Swida bretschnideri</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	3	17.5
15	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	65	19.34
15	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	11	7.07
15	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	60	17.93
15	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	5	2.61
15	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	2	2.23
15	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	2	19.1
15	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	12	5.26
15	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	5
15	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	66	6.46
15	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	1	25.25
15	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	2	6.98
15	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	6	10.36
15	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	3.51
15	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	3	10.8
15	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	14	5.03
15	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	25	6.04
15	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	2	21.44
15	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	39	14.45
15	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	11	22.62
16	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	55	33.39
16	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	4	2.19
16	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	121	2.64

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
16	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	24	3.68
16	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	10	6.69
16	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	16	4.55
16	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	26	5.54
16	大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	8	2.67
16	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	51	15.48
16	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	7	55.33
16	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	1	3.53
16	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	2	7.65
16	钝叶蔷薇 <i>Rosa sertata</i>	蔷薇属 <i>Rosa</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	1.58
16	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	18	12.63
16	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	6	16.35
16	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	8.47
16	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	2	27.44
16	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	16	13.94
16	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	2	1.2
16	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	14	6.35
16	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	12	18.35
16	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	37	3.71
16	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	22	1.41
16	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	95	1.77
16	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	4	2.87
16	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	11	1.4
16	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.34
16	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	14	1.46
16	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	3	1.23
16	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	2	2.23
16	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	7	3.6
16	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	6	4.9
16	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	5	1.84
16	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	1
16	毛叶千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	2.62
16	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	143	1.96
16	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	1	1.04
16	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 <i>Staphyleaceae</i>	4	10.02
16	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	87	2.92
16	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	7	14.02
16	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	9	3.15
16	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	4	14.09
16	秦岭槭 <i>Acer tsinglingense</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	1	8.81
16	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	9	1.3
16	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	3	24.5

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
16	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1.61
16	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	126	22.41
16	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	31	10.26
16	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	23	4.19
16	沙棘 <i>Swida bretschnideri</i>	棘木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	13.42
16	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	7	45.29
16	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	6	3.14
16	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	15	13.23
16	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	129	2.51
16	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	30	2.51
16	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	4	3.89
16	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	5	1.57
16	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	76	5.94
16	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	69	2.38
16	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	234	5.35
16	唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	唐棣属 <i>Amelanchier</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.57
16	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	12	1.19
16	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	1	44.4
16	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	3	4.26
16	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	7.86
16	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	3.73
16	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	15	2.7
16	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	34.04
16	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	3	28.01
16	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	7	3.82
16	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	139	2.91
16	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	14	10.75
16	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	81	11.82
16	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	10	26.9
17	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	49	28.57
17	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	12	2.5
17	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	362	2.45
17	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	2	4.22
17	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	10.18
17	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	9	8.54
17	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	66	5.74
17	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	61	16.98
17	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	11	45.22
17	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	2	1.32
17	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	4	3.56
17	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	11	8.63
17	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	16	15.73

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
17	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	19
17	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	3	19.2
17	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	29	8.9
17	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	12	2.9
17	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	22	4.61
17	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	32	18.45
17	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	42	6.34
17	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	30	1.7
17	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	151	1.7
17	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	19	1.31
17	假稠李 <i>Maddenia hypoleuca</i>	臭樱属 <i>Maddenia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	17.09
17	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	5.37
17	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.48
17	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	22	1.51
17	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	3	1.18
17	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	2	12.79
17	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	2	6.66
17	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	3	30.06
17	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	2.93
17	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	12	3
17	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	74	2.51
17	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	2	11.08
17	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	79	3.19
17	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	7	16.28
17	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	40	3.59
17	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	2	21.34
17	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	2	1.63
17	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	11	17.64
17	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	2	37.17
17	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.33
17	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	129	18.43
17	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	25	7.79
17	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	46	5.52
17	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	8	6.54
17	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	8	52.23
17	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	9	8.57
17	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	5	2.23
17	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	34	9.82
17	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	42	1.95
17	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	40	2.71
17	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	3	18.38
17	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	椴属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	8	3.82

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
17	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	91	5.8
17	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	106	3.13
17	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	226	5.17
17	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	17	1.6
17	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	1	8.44
17	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	8.91
17	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	5.34
17	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	8	3.46
17	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	2	18.29
17	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	5	16.68
17	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	13	2.71
17	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	16.37
17	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	109	3.09
17	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	10	10.57
17	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	115	13.61
17	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	5	28.29
18	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	3	32.47
18	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	8	4.74
18	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	424	2.7
18	诃梗花 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	2.86
18	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	10	2.35
18	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	3	5.57
18	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	7	3.46
18	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	60	8.86
18	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	97	14.49
18	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	11	43.97
18	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	5	1.95
18	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	3	29.99
18	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	10	4.91
18	粉背溲疏 <i>Deutzia hypoglauca</i>	溲疏属 <i>Deutzia</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.2
18	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	14	15.13
18	合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	2.02
18	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	4	20.4
18	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	53	3.71
18	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	8	1.95
18	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	2.03
18	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	22	16.49
18	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	16	3.03
18	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	33	1.39
18	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	159	1.79
18	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	5.1
18	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	12	1.19

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
18	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	2	8.03
18	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	4	1.45
18	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 <i>Stachyuraceae</i>	1	2.34
18	君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	柿属 <i>Diospyros</i>	柿科 <i>Ebenaceae</i>	1	1.08
18	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	10	1.6
18	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	1	4.03
18	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 <i>Styracaceae</i>	2	21
18	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	2	30.66
18	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 <i>Eupteleaceae</i>	5	3.02
18	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	18	2.28
18	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	9	2.09
18	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	16	2.78
18	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	122	3.8
18	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	4	17.9
18	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	90	4.33
18	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	6	19.69
18	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	2	20.96
18	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	3	58.61
18	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	2	1.07
18	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	167	25.22
18	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	36	8.93
18	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	13	8.62
18	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	1	1.13
18	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	10	39.85
18	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	3	4.15
18	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	12	2.59
18	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	82	7.73
18	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	18	1.81
18	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	38	2.59
18	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	2	1.37
18	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	9	1.52
18	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	123	5.45
18	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	128	2.44
18	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	321	5.13
18	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	17	1.3
18	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	1	9.49
18	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	1	1.3
18	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	7	7.75
18	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	15	2.67
18	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	7	2.22
18	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	3	17.38
18	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	2	40.36

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
18	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	14	2.07
18	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	10.48
18	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	6.66
18	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.2
18	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	13	3.76
18	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	9	10.12
18	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	115	11.43
18	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	6	28.42
19	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	11	29.95
19	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	8	5.24
19	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	240	2.35
19	六道木 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	3.41
19	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	9	4.15
19	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.21
19	臭檀吴萸 <i>Evodia daniellii</i>	吴茱萸属 <i>Evodia</i>	芸香科 Rutaceae	1	4.17
19	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	11.22
19	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	91	8.77
19	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	22	13.36
19	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	9	42
19	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	4	2.04
19	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	14.83
19	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	10	16.29
19	二翅六道木 <i>Abelia macrotera</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.49
19	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	21	14.14
19	红棘杨 <i>Rhus punjabensis</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	7.11
19	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	26	24.64
19	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	46	10.6
19	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	5	3.3
19	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	14	4.19
19	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	45	18.14
19	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	12	7.85
19	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	15	1.16
19	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	58	1.53
19	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	19.01
19	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	8	1.13
19	假稠李 <i>Maddenia hypoleuca</i>	臭樱属 <i>Maddenia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	3.08
19	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 Stachyuraceae	1	4.39
19	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.37
19	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	1	7.95
19	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	32.39
19	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	14	7.29
19	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	22.22

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
19	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	10	1.24
19	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	1.08
19	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	2	3.71
19	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	28	2.04
19	南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.67
19	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	3	10.8
19	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	133	3.47
19	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	5	17.26
19	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	73	3.95
19	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	14	20
19	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	3	1.41
19	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	1	10.1
19	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	2	64.26
19	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1
19	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	141	21.91
19	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	35	11.2
19	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	6.71
19	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	2.34
19	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	4	37.9
19	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	1.81
19	陕西卫矛 <i>Euonymus schenianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	1	6.91
19	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	17	6.11
19	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	10	1.62
19	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	40	2.14
19	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	2.13
19	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	13	2.05
19	水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	水杉属 <i>Metasequoia</i>	杉科 Taxodiaceae	1	75.15
19	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	82	5.93
19	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	107	2.79
19	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	380	5.1
19	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	9	1.4
19	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	3	30.33
19	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	52	2.41
19	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	5	2.19
19	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	10	18.55
19	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	2	19.08
19	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	10	2.69
19	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	5.11
19	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	10.41
19	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	14	5.34
19	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	21.68
19	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	86	12.28

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
19	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	6	35.57
20	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	3	27.12
20	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	13	3.51
20	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	79	2.61
20	遍梗花 <i>Abelia engleriana</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.3
20	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	39	5.77
20	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	8.99
20	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	2	14.43
20	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	刺楸属 <i>Kalopanax</i>	五加科 Araliaceae	1	21.38
20	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	163	8.54
20	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	34	18.43
20	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	7	33.41
20	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	1.39
20	短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	11	13.76
20	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	22	7.37
20	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	25	13.25
20	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	16	30.36
20	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	17	14.09
20	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	3.61
20	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	21	5.34
20	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	94	14.84
20	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	10	9.02
20	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	19	1.3
20	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	57	1.58
20	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	9	1.27
20	旌节花 <i>Stachyurus</i> sp.	旌节花属 <i>Stachyurus</i>	旌节花科 Stachyuraceae	2	2.07
20	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.22
20	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	18.83
20	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	63	7.87
20	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	20.11
20	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.35
20	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	1.47
20	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 Leguminosae	1	1.54
20	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	3	3.51
20	南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	2.17
20	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	2	18.36
20	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	3	18.57
20	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	109	2.92
20	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	9	17.23
20	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	91	4.45
20	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	23	24.08
20	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	1	1

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
20	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	11	21.08
20	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.14
20	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	143	22.2
20	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	17	15.66
20	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	28	7.52
20	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	2.01
20	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	28	25.35
20	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	7.09
20	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	2	1.98
20	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	39	11.07
20	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	3.27
20	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	1.85
20	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	8.08
20	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	50	3.46
20	四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i>	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	1	2.48
20	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	23	3.63
20	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	250	4.42
20	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	6	30.82
20	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	12.95
20	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	92	2.29
20	狭叶冬青 <i>Ilex fargesii</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	2	1.56
20	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	3.04
20	雪松 <i>Cedrus deodara</i>	雪松属 <i>Cedrus</i>	松科 Pinaceae	1	36.2
20	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	1	8.32
20	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	18	20.49
20	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	6	2.37
20	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	7.65
20	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	11.65
20	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	32	4.27
20	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	11.96
20	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	40	10.98
20	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	8	24.08
21	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	16	30.44
21	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	3.65
21	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	268	2.32
21	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	茶藨子属 <i>Ribes</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	0.9
21	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	6	3.25
21	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	4.23
21	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	60	5.71
21	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	106	6.44
21	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	60	11.02
21	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	10	42.8

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
21	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	1.01
21	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	2	4.45
21	钝叶蔷薇 <i>Rosa sertata</i>	蔷薇属 <i>Rosa</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.2
21	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	34	3.49
21	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	31	13.56
21	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	33.9
21	黑榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	25.09
21	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	2	35
21	红荚蒾 <i>Viburnum erubescens</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.25
21	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	63	3.76
21	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	25	2.31
21	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	13	4.53
21	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	11	17.72
21	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	4	3.67
21	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	81	1.41
21	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	260	1.68
21	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	5.4
21	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	11	1.33
21	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	1.9
21	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	12	1.15
21	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	40	1.71
21	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	5	1.45
21	楝木 <i>Swida macrophylla</i>	楝木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	2	16.5
21	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	10	1.39
21	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	2.55
21	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 Leguminosae	1	4.6
21	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	50	2.03
21	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	3.38
21	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	2	6.49
21	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	109	2.8
21	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	4	17.95
21	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	89	4.14
21	秦岭栲 <i>Fraxinus paxiana</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	1	4.3
21	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	30	18.91
21	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	3	1.4
21	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	9	19.36
21	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	2	47.3
21	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1
21	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	257	26.64
21	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	15	7.22
21	桑 <i>Morus alba</i>	桑属 <i>Morus</i>	桑科 Moraceae	1	1.78
21	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	59	2.92

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
21	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.9
21	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	37.3
21	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	2.9
21	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	1.97
21	陕西紫茎 <i>Stewartia shensiensis</i>	紫茎属 <i>Stewartia</i>	山茶科 Theaceae	1	13.6
21	少脉槲 <i>Tilia paucicostata</i>	槲树属 <i>Tilia</i>	槲树科 Tiliaceae	10	14.44
21	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	259	1.88
21	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	59	1.99
21	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	16	3.65
21	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	205	4.05
21	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	111	1.97
21	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	147	5.53
21	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	30	1.54
21	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	1	16
21	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	5	2.9
21	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	1.11
21	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	24	2.92
21	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	6	20.97
21	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	2	13.2
21	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	27	2.62
21	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	2.68
21	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	204	2.71
21	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	3.8
21	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	76	12.59
21	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	9.58
22	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	10	28.59
22	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	22	2.06
22	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	430	2.27
22	冰川茶藨子 <i>Ribes glaciale</i>	茶藨子属 <i>Ribes</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1
22	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	12	1.88
22	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	10.61
22	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	61	2.95
22	刺柏 <i>Juniperus formosana</i>	刺柏属 <i>Juniperus</i>	柏科 Cupressaceae	1	19
22	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	117	7.33
22	大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	3	2.07
22	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	84	13.25
22	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	6	49.26
22	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	2.92
22	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	13	4.34
22	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	4	10.82
22	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	34	4.16
22	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	30	1.63

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
22	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	23	5.54
22	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	6	21.7
22	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	22.28
22	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	108	1.35
22	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	307	1.64
22	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	14	1.39
22	假稠李 <i>Maddenia hypoleuca</i>	臭樱属 <i>Maddenia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.75
22	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.63
22	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	46	1.53
22	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	9	1.28
22	株木 <i>Swida macrophylla</i>	株木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	7.11
22	老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	安息香属 <i>Styrax</i>	安息香科 Styracaceae	1	8.7
22	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	23.75
22	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	13	1.31
22	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	13	1.74
22	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 Leguminosae	1	1.58
22	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	33	3.47
22	南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1
22	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	8.56
22	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	3	8.67
22	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	87	2.95
22	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	18	20.46
22	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	21	4.77
22	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	6	13.38
22	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	2	5.71
22	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	13	20.83
22	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	1	65
22	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	6	1.33
22	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	235	28.36
22	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	16	11.04
22	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	21	5.07
22	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	3	2
22	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	4	29.61
22	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	1	2.9
22	陕西紫茎 <i>Stewartia shensiensis</i>	紫茎属 <i>Stewartia</i>	山茶科 Theaceae	1	11.3
22	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	7	7.17
22	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	175	1.86
22	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	89	2.36
22	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	11	6.34
22	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	151	4.2
22	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	43	2.36
22	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	135	5.93

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
22	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	35	1.37
22	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	3	1.51
22	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	15	2.91
22	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	3	25.19
22	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	15	2.13
22	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	57.45
22	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 Magnoliaceae	1	4.7
22	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.6
22	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	162	2.79
22	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	2	6.95
22	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	108	11.23
22	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	7	19.5
23	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	6	31.35
23	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	1.7
23	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	751	2.62
23	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	4	2.97
23	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	7.72
23	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	18	2.42
23	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	115	7.07
23	大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	6.1
23	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	114	14.68
23	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	6	37.97
23	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1	1
23	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	24.8
23	钝叶蔷薇 <i>Rosa sertata</i>	蔷薇属 <i>Rosa</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.13
23	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	10	11.44
23	粉背溲疏 <i>Deutzia hypoglauca</i>	溲疏属 <i>Deutzia</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	3	1.57
23	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	7	15.76
23	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	6	25.35
23	黑榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	2	25.85
23	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	8	22.74
23	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	33	4.23
23	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	23	2.66
23	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	10	4.39
23	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	2	17.63
23	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	6	18.61
23	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	95	1.31
23	黄栌木 <i>Berberis amurensis</i>	小檗属 <i>Berberis</i>	小檗科 Berberidaceae	1	1.3
23	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	217	1.44
23	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	15	1.24
23	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	7	1.66
23	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	23	1.59

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
23	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	8	1.58
23	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	5	15.4
23	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	1	5.5
23	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	23.2
23	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.45
23	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	1.67
23	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	胡枝子属 <i>Lespedeza</i>	豆科 Leguminosae	1	2.17
23	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	0.8
23	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	23	2.65
23	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	4.08
23	盘腺樱桃 <i>Cerasus szechuanica</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	18.17
23	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	122	2.45
23	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	13	17.46
23	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	7	3.87
23	秦岭栲 <i>Fraxinus paxiana</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	2	2.41
23	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	5	20.47
23	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	3	1.09
23	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	23	17.83
23	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.15
23	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	224	19.87
23	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	31	10.76
23	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	23	4.7
23	沙柞 <i>Swida bretscheideri</i>	柞木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	1	1.4
23	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.86
23	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	10	30.04
23	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	3	15.73
23	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	4	1.63
23	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	8	7
23	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	72	1.77
23	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	73	2.79
23	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	1	7.2
23	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	16	2.17
23	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	173	3.1
23	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	35	2.16
23	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	463	4.6
23	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	33	1.35
23	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	1	45.2
23	秃叶黄槿 <i>Phellodendron chinense</i>	黄槿属 <i>Phellodendron</i>	芸香科 Rutaceae	3	13.4
23	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	4.81
23	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	8	2.35
23	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	4	30.23
23	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	1	8.2

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
23	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	11	2.76
23	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅属 <i>Sorbaria</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1.1
23	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	43	2.47
23	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	120	10.95
23	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	12	24.49
24	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	2	25.45
24	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	9	9.07
24	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 Symplocaceae	378	2.37
24	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	8	3.81
24	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	6.38
24	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	16	3.81
24	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	121	5.48
24	大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	1.28
24	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 Bothrocaryum	82	17.62
24	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	22	33.28
24	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	5	1.86
24	短柄栎 <i>Quercus serrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	8	10.86
24	钝叶蔷薇 <i>Rosa sertata</i>	蔷薇属 <i>Rosa</i>	蔷薇科 Rosaceae	2	1.35
24	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	8	3.82
24	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	17	14.55
24	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	1	34
24	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	16	20.02
24	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	24	3.54
24	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	13	2.46
24	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	21	4.16
24	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	9	20.76
24	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	20	7.42
24	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	28	1.29
24	黄栌木 <i>Berberis amurensis</i>	小檗属 <i>Berberis</i>	小檗科 Berberidaceae	1	1
24	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	126	1.57
24	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	12	1.29
24	假稠李 <i>Maddenia hypoleuca</i>	臭樱属 <i>Maddenia</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	2.4
24	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.5
24	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	13	1.31
24	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	5	1.25
24	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	5	4.28
24	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	28.2
24	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	8	1.66
24	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	3.32
24	猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	1.36
24	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	40	2.66
24	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	1	10.95

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
24	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 <i>Sabiaceae</i>	145	2.88
24	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	10	24.16
24	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	35	3.06
24	秦岭栲 <i>Fraxinus paxiana</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	1	2.3
24	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 <i>Pinaceae</i>	17	28.54
24	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	3	2.6
24	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	5	19.16
24	青杨 <i>Populus cathayana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	9	38.37
24	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	4	2.02
24	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	253	12.33
24	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	85	10.77
24	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	14	5.17
24	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 <i>Saxifragaceae</i>	4	2.47
24	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	8	32.27
24	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	1	2.51
24	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	2	1.5
24	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 <i>Tiliaceae</i>	11	5.16
24	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 <i>Rhamnaceae</i>	84	2.49
24	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	82	2.21
24	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	82	2.93
24	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	125	3.43
24	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	44	1.82
24	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica var. chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	318	4.24
24	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 <i>Caprifoliaceae</i>	4	1.51
24	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	1	2
24	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	3	2.33
24	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	1.2
24	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	16	34.56
24	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 <i>Celastraceae</i>	14	1.9
24	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	木兰属 <i>Magnolia</i>	木兰科 <i>Magnoliaceae</i>	1	7.8
24	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	36	3.37
24	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 <i>Aceraceae</i>	2	8.75
24	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	124	10.92
24	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 <i>Salicaceae</i>	41	25.93
25	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	8	26.91
25	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 <i>Oleaceae</i>	17	1.92
25	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾属 <i>Symplocos</i>	山矾科 <i>Symplocaceae</i>	301	2.51
25	藏刺榛 <i>Corylus ferox</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 <i>Betulaceae</i>	10	6.77
25	稠李 <i>Padus racemosa</i>	稠李属 <i>Padus</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	1	8.5
25	春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 <i>Ulmaceae</i>	9	5.78
25	刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	65	4.03
25	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	灯台树属 <i>Cornaceae</i>	山茱萸科 <i>Bothrocaryum</i>	44	17.82

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
25	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	20	34.82
25	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	3	7
25	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	18	5.03
25	粉背溲疏 <i>Deutzia hypoglauca</i>	溲疏属 <i>Deutzia</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.8
25	葛萝槭 <i>Acer grosseri</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	18.77
25	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	26.3
25	黑榆 <i>Ulmus davidiana</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	56.98
25	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木属 <i>Betula</i>	桦木科 Betulaceae	24	30.14
25	红荚蒾 <i>Viburnum erubescens</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	2	1.48
25	湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	19	9.19
25	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	山楂属 <i>Crataegus</i>	蔷薇科 Rosaceae	15	2.46
25	花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	17	7.47
25	华山松 <i>Pinus armandii</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	24	18.59
25	华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	枫杨属 <i>Pterocarya</i>	胡桃科 Juglandaceae	29	10.59
25	桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	17	1.34
25	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	蔷薇科 Rosaceae	105	1.73
25	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	5	1.22
25	假稠李 <i>Maddenia hypoleuca</i>	臭樱属 <i>Maddenia</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	2.07
25	建始槭 <i>Acer henryi</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	1	10.9
25	金花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.8
25	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.2
25	蜡子树 <i>Ligustrum molliculum</i>	女贞属 <i>Ligustrum</i>	木犀科 Oleaceae	1	1.1
25	楝木 <i>Swida macrophylla</i>	楝木属 <i>Swida</i>	山茱萸科 Cornaceae	2	5.82
25	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	领春木属 <i>Euptelea</i>	领春木科 Eupteleaceae	10	9.46
25	柳 <i>Salix</i> sp.	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	2	23.45
25	六道木 <i>Abelia biflora</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	3	1.57
25	陇东海棠 <i>Malus kansuensis</i>	苹果属 <i>Malus</i>	蔷薇科 Rosaceae	6	2
25	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	18	3.89
25	南方六道木 <i>Abelia dielsii</i>	六道木属 <i>Abelia</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.88
25	暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	2	12.39
25	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	省沽油属 <i>Staphylea</i>	省沽油科 Staphyleaceae	1	11.21
25	泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	泡花树属 <i>Meliosma</i>	清风藤科 Sabiaceae	203	3.4
25	漆 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆属 <i>Toxicodendron</i>	漆树科 Anacardiaceae	4	32.11
25	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	130	4.5
25	秦岭冷杉 <i>Abies chensiensis</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	松科 Pinaceae	63	26.78
25	秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	1	1.15
25	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	漆树科 Anacardiaceae	6	15.7
25	蕊被忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	1	1.1
25	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	123	13.39
25	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	山胡椒属 <i>Lindera</i>	樟科 Lauraceae	44	10.7
25	色木槭 <i>Acer mono</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	32	8.58
25	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	1	1.9

小样方号 Subplot no.	物种 Species	属 Genus	科 Family	数量 Number	平均胸径 Mean DBH (cm)
25	山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨属 <i>Populus</i>	杨柳科 Salicaceae	15	32.24
25	陕西鹅耳枥 <i>Carpinus shensiensis</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	桦木科 Betulaceae	2	2
25	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	5	3.69
25	少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	椴树属 <i>Tilia</i>	椴树科 Tiliaceae	27	11.46
25	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李科 Rhamnaceae	15	1.98
25	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	40	2.87
25	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	水青冈属 <i>Fagus</i>	壳斗科 Fagaceae	3	6.49
25	水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	木犀科 Oleaceae	56	1.98
25	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	花楸属 <i>Sorbus</i>	蔷薇科 Rosaceae	95	5.41
25	四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	96	2.71
25	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	山茱萸科 Cornaceae	145	4.25
25	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1.48
25	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	铁杉属 <i>Tsuga</i>	松科 Pinaceae	2	25.08
25	秃叶黄檗 <i>Phellodendron chinense</i>	黄檗属 <i>Phellodendron</i>	芸香科 Rutaceae	2	26.15
25	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	2	2.25
25	五尖槭 <i>Acer maximowiczii</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	11.04
25	五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	30	4.99
25	狭叶冬青 <i>Ilex fargesii</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	1	3.19
25	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	石楠属 <i>Photinia</i>	蔷薇科 Rosaceae	4	1.63
25	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃科 Juglandaceae	7	26.09
25	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	松属 <i>Pinus</i>	松科 Pinaceae	2	28.85
25	疣点卫矛 <i>Euonymus verrucosoides</i>	卫矛属 <i>Euonymus</i>	卫矛科 Celastraceae	19	2.19
25	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	榆属 <i>Ulmus</i>	榆科 Ulmaceae	1	19.61
25	长尾槭 <i>Acer caudatum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	5	16.38
25	榛 <i>Corylus heterophylla</i>	榛属 <i>Corylus</i>	桦木科 Betulaceae	23	3.77
25	重齿槭 <i>Acer duplicatoserratum</i>	槭属 <i>Acer</i>	槭树科 Aceraceae	6	12.89
25	锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	樱属 <i>Cerasus</i>	蔷薇科 Rosaceae	98	12.37
25	紫枝柳 <i>Salix heterochroma</i>	柳属 <i>Salix</i>	杨柳科 Salicaceae	14	26.7

谢峰淋, 周全, 史航, 舒泉, 张克荣, 李涛, 冯水园, 张全发, 党海山. 秦岭落叶阔叶林25 ha森林动态监测样地物种组成与群落特征. 生物多样性, 2019, 27 (4): 439–448

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018326>

附录4 秦岭25 ha森林动态监测样地木本植物科属区系分布类型

Appendix 4 The area-types of families and genera of woody plants in Qinling 25 ha forest dynamics plot

分布区类型 Distribution area types	科数 No. of families (%)	属数(%) No. of genera (%)
1 世界分布 Cosmopolitan	6 (17.65)	8 (12.31)
2 泛热带分布 Pantropic	9 (26.47)	11 (16.92)
3 热带亚洲和热带美洲间断分布 Tropical Asia and Tropical America disjuncted	1 (2.94)	1 (1.54)
4 旧世界热带分布 Old World Tropic	–	–
5 热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia and Tropical Australasia	–	–
6 热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to Tropical Africa	1 (2.94)	1 (1.54)
7 热带亚洲分布 Tropical Asia	2 (5.88)	3 (4.62)
热带成分(分布型 2–7) Tropical elements (2–7)	13 (38.24)	16 (24.62)
8 北温带分布 North Temperate	14 (41.18)	38 (58.46)
9 东亚和北美洲间断分布 East Asia and North America disjuncted	–	1 (1.54)
温带成分(分布型 8–9) Temperate elements (8–9)	14 (41.18)	39 (60)
10 旧世界温带分布 Old World Temperate	–	1 (1.54)
11 温带亚洲分布 Temperate Asia	–	–
12 地中海区、西亚至中亚分布 Mediterranean, West Asia to Central Asia	–	–
13 中亚分布 Central Asia	–	–
14 东亚分布 East Asia	1 (2.94)	1 (1.54)
15 中国特有分布 Endemic to China	–	–
合计 Total	34	65

谢峰淋, 周全, 史航, 舒泉, 张克荣, 李涛, 冯水园, 张全发, 党海山. 秦岭落叶阔叶林25 ha森林动态监测样地物种组成与群落特征. 生物多样性, 2019, 27 (4): 439–448

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018326>

附录5 秦岭25 ha森林动态监测样地的物种组成

Appendix 5 Species composition of live trees (DBH \geq 1 cm) in Qinling 25 ha forest dynamics monitoring plot

物种名 Species	多度 Abundance	分枝数 Ramification	胸高断面积 Basal area (m ² /ha)	重要值 Importance value
锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	3,829	515	0.923	14.3
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	2,202	420	0.537	8.8
刺叶栎 <i>Quercus spinosa</i>	2,653	1,141	0.150	8.2
华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>	527	201	0.135	6.5
太白杨 <i>Populus purdomii</i>	223	48	0.267	4.8
锥腺樱桃 <i>Cerasus conadenia</i>	1,696	480	0.141	4.5
千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	1,486	489	0.195	3.8
华山松 <i>Pinus armandii</i>	1,167	28	0.132	3.5
灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	936	112	0.0933	3.1
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	4,323	1,256	0.0735	2.7
领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	879	550	0.0378	1.5
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	765	211	0.0412	1.2
老鸱铃 <i>Styrax hemsleyana</i>	472	115	0.0015	1.2
五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	542	36	0.0011	1.2
泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	3,267	3,468	0.0241	1.1
少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	767	370	0.0855	1.1
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	285	71	0.0014	1.1
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	4,612	992	0.0167	1
灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	2,229	499	0.0028	1
栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanes</i>	725	178	0.0011	1
其他 Others	14,154	6,013	2.122	28.4
合计 Total	47,739	26,193	4.982	100



•方法•

7个林木大小多样性指数表达能力比较

娄明华¹ 白超^{2*} 惠刚盈³ 汤孟平⁴

1 (宁波市农业科学研究院, 浙江宁波 315040)

2 (宁波市环境保护科学研究设计院, 浙江宁波 315010)

3 (中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

4 (浙江农林大学森林生态系统碳循环与固碳减排省重点实验室, 杭州 311300)

摘要: 林木大小多样性直接反映森林生态系统的健康与稳定, 客观恰当地表达大小多样性对于评价天然林或人工林的经济、生态、社会价值及其经营效果至关重要。本研究选用7个林木大小多样性指数, 其中4个与距离无关(Simpson大小多样性指数 D_N 、Shannon大小多样性指数 H_N 、断面积Gini系数 GC 和直径变异系数 CV_d), 3个与距离有关(Simpson大小分化度指数 D_T 、Shannon大小分化度指数 H_T 和大小分化度均值指数 \bar{T}), 通过6组模拟林分和4块实测林分比较分析了它们的表达能力。结果表明: 不考虑极端情况(极端情况为对比林分林木大小混交不同但林木直径构成完全相同), GC 、 CV_d 、 \bar{T} 、 D_T 和 H_T 能客观恰当地表达不同径级分布林分的林木大小多样性差异, 其中 CV_d 区分能力最强, GC 次之。若考虑极端情况, 只有 \bar{T} 、 D_T 和 H_T 能区分出不同大小混交程度林分的林木大小多样性差异。本研究认为 CV_d 和 GC 因计算简单, 易于实际应用, 在营林活动中可作为分析林木大小多样性的首选指数; \bar{T} 因能识别不同大小混交程度林分的空间差异, 即对林分更新变化敏感, 适用于动态分析林分的结构特征。

关键词: 林木大小多样性; 直径分布; 大小分化度; 大小混交; 大小隔离

Comparison of distinguish ability on seven tree size diversity indices

Minghua Lou¹, Chao Bai^{2*}, Gangying Hui³, Mengping Tang⁴

1 Ningbo Academy of Agricultural Sciences, Ningbo, Zhejiang 315040

2 Ningbo Scientific Research and Design Institute of Environmental Protection, Ningbo, Zhejiang 315010

3 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

4 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300

Abstract: Tree size diversity directly reflects forest ecosystem health and stability. Objective and appropriate evaluation of tree size is essential for understanding the economic, ecological and social value of natural forests or plantations as well as for effective forest stand management. Four distance-free diversity indices (simpson size diversity index, D_N ; shannon size diversity index, H_N ; gini coefficient index of basal area, GC ; diameter coefficient of variation index, CV_d) and three distance-related indices (simpson size differentiation index, D_T ; shannon size differentiation index, H_T ; mean size differentiation index, \bar{T}) were selected to analyze the tree size diversity of six types of simulated stands and four measured stand plots with different diameter distribution and spatial patterns. The results show that regardless of extreme that such as compared stands have the same diameter composition but have different size mingling, GC , CV_d , \bar{T} , D_T and H_T can distinguish tree size diversity between stand types which have different diameter distributions objectively and properly. CV_d had the best result followed by GC . Accounting for extreme, the distance-related indices, namely \bar{T} , D_T and H_T can distinguish the difference between different size mingling stands. CV_d and GC can be used as the preferred indices in the practical application for calculating simple facilitate. \bar{T} can be used to analyze the dynamic changes of forest structural characteristics for its high distinction ability of spatial

收稿日期: 2018-12-26; 接受日期: 2019-03-19

基金项目: 国家自然科学基金(31800539; 31700563; 31870617)、国家林业局林业公益性行业科研专项(20150430303)和宁波市农业科学研究院院长基金(2018NKYP005)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 506064788@qq.com

difference that due to its sensitivity to regeneration.

Key words: tree size diversity; diameter distribution; size differentiation; size mingling; size segregation

森林结构的复杂多样通常意味着稳定持久的生态功能,提高森林结构多样性可以促进生物多样性的增加(郑景明和罗菊春,2003),近年来的一些研究甚至认为森林结构多样性对森林生产力或地上碳储量的影响比生物多样性更大(Ali et al, 2016; Dănescu et al, 2016)。可见对林分结构多样性的研究具有重要意义。林分结构多样性主要包括林木格局多样性和林木大小多样性等(Pommerening, 2002)。其中,林木大小多样性是描述林分内林木大小的差异程度,差异越大的林分空间异质性越强,能容纳更多的物种。例如林分径级变异越大,林分结构越复杂,为各种动植物和微生物提供的小生境或食物的多样性就越高,林分内总体的生物多样性就越高(Fries et al, 1997; Rolstad et al, 2001; 雷相东和唐守正, 2002; 郑景明和罗菊春, 2003)。林木大小多样性一般采用直径、树高和冠幅3个因子来描述,由于直径在林分中测定简单、方便、准确(孟宪宇, 2006),而且通常与其他因子(树高和冠幅)之间高度相关(Lexerød & Eid, 2006),因此被普遍用于分析林木大小多样性(Solomon & Gove, 1999; Lexerød & Eid, 2006; McRoberts et al, 2008)。本研究亦采用直径进行分析。

现代森林生态系统经营策略的基础是提高林分结构的复杂多样,以达到可持续经营的目的。为改善森林经营管理的决策,描述林木大小多样性的指数已被引入森林调查和经营研究中,如何选择新的或基于现有的知识选择与营林目的相符的、更加简单适用的大小多样性指数,对许多森林管理者更迫切(郑景明和罗菊春, 2003)。目前,已有描述林木大小多样性的指数大多与距离无关,其中,用径阶株数或断面积代替树种反映林木大小多样性的Shannon多样性指数最为常用(雷相东和唐守正, 2002)。此外,还有分析林木大小不一致性的断面积Gini系数、直径离散程度的变异系数以及描述直径分布特征的偏度等(Weiner & Solbrig, 1984; Neumann & Starlinger, 2001; Liang et al, 2007; 王懿祥, 2014; Dănescu et al, 2016)。然而,这些与距离无关的林木大小多样性指数没有考虑空间结构特征,不

能全面细微地反映出林分间的差异。事实上,空间结构特征决定了林分内的生境和物种多样性,对林分的发展有决定性的影响(雷相东和唐守正, 2002)。Gadow和Füldner (1992)提出的林木大小分化度能度量出林分内每株林木与其相邻木之间的大小差异程度,亦可通过均值反映林分整体的林木大小差异程度,易于在森林经营活动中应用。因此,本研究分别选用4个与距离无关和3个与距离有关的林木大小多样性指数,结合营林目的比较分析它们表达林木大小多样性的能力,为选择合适的森林生物多样性的结构多样性评价方法和森林经营提供理论与技术参考。

1 材料与方法

1.1 数据

1.1.1 模拟数据

根据2种林分径级分布类型(倒J型和正态分布)和3种林分空间分布格局(均匀分布、随机分布和聚集分布),分别利用空间分析软件Winkelmass (惠刚盈等, 2007)模拟6组不同组合的林分类型,即倒J均匀、倒J随机、倒J聚集、正态均匀、正态随机、正态聚集;每组重复模拟100次。

本研究进一步模拟了极端情况(直径构成相同)下12块林木大小混交和隔离的林分。其中6块直径构成相同,且径级分布呈倒J型:倒J均匀混交、倒J均匀隔离、倒J随机混交、倒J随机隔离、倒J聚集混交和倒J聚集隔离;另外6块为直径构成相同,且径级呈正态分布:正态均匀混交、正态均匀隔离、正态随机混交、正态随机隔离、正态聚集混交和正态聚集隔离(附录1)。

所有模拟林分样地面积均设置为50 m × 50 m,林木株数为400株,林木直径范围5–60 cm,边缘缓冲区设置为5 m。

1.1.2 实测数据

根据林分直径分布类型和空间分布格局的不同,选取4块实测林分,分别为正态随机分布的浙江天目山毛竹(*Phyllostachys edulis*)纯林、正态均匀分布的北京中国林业科学研究院院内白皮松(*Pinus*

bungeana)人工林、倒J聚集分布的浙江奉化海岛常绿-落叶阔叶混交林和倒J随机分布的甘肃小陇山百花林场锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acutidentata*)落叶混交林(附录2)。4块实测样地面积均按50 m × 50 m 处理分析, 边缘缓冲区设置为5 m。

1.2 林木大小多样性指数的评价标准

林木大小多样性指数是对林木大小差异程度的量化评价指标, 其评价能力的优劣取决于是否与营林目的相符, 即与森林经营理念相符。结合 Lexerød和Eid (2006)提出的逻辑排序, 本文得出以下符合营林目的的逻辑排序: (1)不同径级分布类型的两个林分, 倒J分布的林分林木大小多样性指数值应高于正态分布的林分; (2)相同径级分布类型的两个林分, 林木大小混交状态的林分林木大小多样性指数值应高于林木大小隔离状态的林分; (3)相同径级分布类型的两个林分, 径级分布范围广的林分林木大小多样性指数值应高于分布范围窄的林分; (4)相同径级分布类型的两个林分, 大树株数比例少但其断面积对总林分断面积影响大的林分, 林木大小多样性指数值应高于大树株数比例少且其断面积对总林分断面积影响中等的林分, 也高于大树株数比例多且其断面积总和几乎等于总林分断面积的林分。此外, 本研究采用林分之间的大小多样性指数值变异系数(CV)评价不同指数的识别能力, CV值越大说明越能识别不同林分的大小多样性差异程度, 即指数识别能力越佳。

1.3 林木大小多样性量化测度指数

本研究是在林分水平上研究林木大小多样性, 因此选择测度林分水平的 α 多样性指数即应用最广泛的Shannon指数(Shannon, 1949)和Simpson指数(Simpson, 1949)。

1.3.1 与距离无关的林木大小多样性指数

选择4个与距离无关的大小多样性指数, 分别为Simpson大小多样性指数(D_N)、Shannon大小多样性指数(H_N)、断面积Gini系数(GC)和直径变异系数(CV_d), 每个指数的计算方法见表1。按2 cm划分径级。

1.3.2 与距离有关的林木大小多样性指数

选择3个与距离有关的林木大小多样性指数, 分别为Simpson大小分化度指数(D_T)、Shannon大小分化度指数(H_T)和大小分化度均值指数(\bar{T}), 每个指数的计算方法见表2。林木大小分化度(T_i)是Gadow和Füldner (1992)研究混交林时提出的概念, 为避免多株最近相邻木的平均值导致潜在折中混淆的问题, 本研究只采用最近一株相邻木进行分析 当 $T_i = 0$ 时说明最近相邻木与参照树的大小相同; $T_i \approx 1$ 时则表示最近相邻木与参照树之间相差非常悬殊。计算 D_T 和 H_T 时, 参考惠刚盈和Gadow (2003)提出的空间结构参数, 将 T_i 划分为5个等级: (1) $0 \leq T_i < 0.2$, 对象木与其最近邻木之间相差20%以下; (2) $0.2 \leq T_i < 0.4$, 对象木与其最近邻木之间相差20%–40%; (3) $0.4 \leq T_i < 0.6$, 对象木与其最近邻木

表 1 与距离无关的林木大小多样性指数
Table 1 Distance-free indices of tree size diversity

指数 Index	公式 Formula	指数值的理论范围 Theoretical index value range	参考文献 Reference
Simpson 大小多样性指数 Simpson size diversity index	$D_N = 1 - \sum_{j=1}^S p_j^2$	[0, 1]	Valbuena, 2012
Shannon 大小多样性指数 Shannon size diversity index	$H_N = -\sum_{j=1}^S p_j \ln(p_j)$	[0, ln(S)]	Buongiorno, 2001
断面积 Gini 系数 Gini coefficient index of basal area	$GC = \frac{\sum_{i=1}^n (2i - n - 1)BA_i}{\sum_{i=1}^n BA_i(n - 1)}$	[0, 1]	Duduman, 2011
直径变异系数 Diameter coefficient of variation index	$CV_d = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (d_i - \bar{d})^2}{n - 1}} / \bar{d}$	[0, 1]	Huang, 2000

S为径阶数, p_j 为第j阶林木株数占总株数的频率, BA_i 为第i级林木断面积(m^2), n 为林分内林木总株数, \bar{d} 为林木的平均直径(cm)。S represents number of diameter classes, p_j represents proportion of tree numbers in size class j, BA_i represents basal area for tree with rank i (m^2), n represents total number of trees, d represents mean diameter (cm)。

表 2 与距离有关的林木大小多样性指数

Table 2 Distance-related indices of tree size diversity

指数 Index	公式 Formula	指数值理论范围 Theoretical index value range	参考文献 Reference
Simpson大小分化度指数 Simpson size differentiation index	$D_T = 1 - \sum_{i=1}^5 P_i^2$	[0, 1]	Bai & Hui, 2016
Shannon大小分化度指数 Shannon size differentiation index	$H_T = -\sum_{i=1}^5 P_i \ln(P_i)$	[0, ln(5)]	Bai & Hui, 2016
大小分化度均值指数 Mean size differentiation index	$\bar{T} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N T_i$	[0, 1]	Gadow & Fuldner, 1992
	$T_i = 1 - \frac{\min(d_i, d_1)}{\max(d_i, d_1)}$	[0, 1)	Gadow & Fuldner, 1992

P_i ($i = 1, \dots, 5$)为样地核心区第*i*个大小分化度等级上的林木株数占总株数的频率, N 为核心区内的林木总株数, T_i 为第*i*株林木的大小分化度, d_i 为参照木直径, d_1 为参照木的最近一株相邻木直径。

P_i ($i = 1, \dots, 5$) represents proportion of tree numbers in size differentiation class i during core area, N represents total number of trees during core area, T_i represents size differentiation of tree i , d_i represents diameter of reference tree, d_1 represents diameter of neighborhood tree that nearest reference tree.

之间相差40%–60%; (4) $0.6 \leq T_i < 0.8$, 对象木与其最近邻木之间相差60%–80%; (5) $0.8 \leq T_i < 1.0$, 对象木与其最近邻木之间相差达到80%及以上。

2 结果

2.1 模拟分析

2.1.1 不考虑林木的大小隔离和混交情况

由表3和表4可知, 除了 D_N 和 H_N , 其他5个指数即 D_T 、 H_T 、 \bar{T} 、 GC 和 CV_d 计算得到的林木大小多样性指数值均是径级为正态分布的林分低于倒J型的, 7个指数中只有 D_N 和 H_N 的评价结果不符合逻辑排序。从表3中指数值的变异系数 CV 可以看出, 符合逻辑排序的5个林木大小多样性指数的识别能力从

大到小依次为 CV_d (42.2%) > GC (37.0%) > \bar{T} (23.5%) > H_T (12.1%) > D_T (7.8%)。结合6组模拟林分指数值之间的两两比较(表4)可以看出, 符合逻辑排序的5个指数即 D_T 、 H_T 、 \bar{T} 、 GC 和 CV_d 均表现为不同径级分布类型之间的大小多样性指数值具有显著差异, 而相同径级分布类型不同分布格局之间的大小多样性指数值没有显著差异。可见, 径级分布类型是影响林木大小多样性的显著因素, 而分布格局的影响不显著。

在不考虑林木大小是否隔离时, 仅从分布格局和径级分布类型看, 只有5个林木大小多样性指数, 即 GC 、 CV_d 、 D_T 、 H_T 和 \bar{T} 能客观恰当地表达不同类型林分的林木大小多样性, 且指数的识别能力从高

表 3 模拟林分的 7 个林木大小多样性指数的范围及变异系数

Table 3 Range and coefficient of variation (CV) of seven tree size diversity indices for the simulated stands

指数 Indices	正态径级分布 Normal-shaped diameter distribution			倒J径级分布 Inverse J-shaped diameter distribution			变异系数 CV (%)
	均匀 Uniform	随机 Random	聚集 Aggregation	均匀 Uniform	随机 Random	聚集 Aggregation	
D_N	0.930–0.941	0.926–0.942	0.930–0.942	0.814–0.924	0.816–0.913	0.815–0.921	3.5
H_N	2.820–2.964	2.796–2.968	2.801–2.969	1.963–2.790	1.985–2.724	2.011–2.783	10.1
GC	0.269–0.317	0.270–0.323	0.271–0.313	0.520–0.627	0.530–0.631	0.529–0.639	37.0
CV_d	0.259–0.305	0.255–0.308	0.253–0.298	0.532–0.684	0.547–0.691	0.543–0.704	42.2
D_T	0.617–0.696	0.624–0.696	0.616–0.694	0.727–0.773	0.731–0.775	0.733–0.779	7.8
H_T	1.070–1.267	1.092–1.279	1.049–1.274	1.361–1.524	1.366–1.533	1.373–1.548	12.1
\bar{T}	0.238–0.303	0.234–0.297	0.227–0.298	0.334–0.464	0.345–0.452	0.351–0.464	23.5

D_N , H_N , GC , CV_d , D_T , H_T 和 \bar{T} 见表1、2。

D_N , H_N , GC , CV_d , D_T , H_T 和 \bar{T} as in Table 1 and 2.

到低依次为 $CV_d > GC > \bar{T} > H_T > D_T$ 。

2.1.2 考虑林木的大小隔离和混交情况

从表5可以看出, 对于直径构成相同但大小混交程度不同的林分, 4个与距离无关的林木大小多样性指数, 即 D_N 、 H_N 、 GC 和 CV_d 的计算值是完全相同的, 显然, 这4个指数无法识别出这些林分之间大小混交差别的细微空间特征。

从表5可以看出, 与距离有关的林木大小多样性指数 \bar{T} 、 D_T 和 H_T 能很好地识别直径构成相同但大小混交程度不同的空间特征差异, 都表现为林木大小隔离的林分指数值远远低于大小混交的林分。值得注意的是, 倒J径级分布且大小隔离林分的林木大小多样性指数值远远低于正态径级分布且大小混交的林分。由此可见, 林木大小是否隔离应该作

为选择林木大小多样性指数时首要考虑的因素。在林木大小混交时, 3个与距离有关的林木大小多样性指数都表现为径级分布为倒J型的林分林木大小多样性高于正态分布的林分; 在林木大小隔离时(表5), 只有 \bar{T} 的指数值表现为倒J型的略高于正态分布的林分。

综上所述, 与距离无关的指数 D_N 和 H_N 不能符合逻辑地识别不同径级分布林分的大小多样性; 符合逻辑排序的 GC 和 CV_d 不能识别直径构成相同但大小混交程度不同林分的大小多样性差异。与距离有关的 D_T 和 H_T 只能在林木大小混交情况下符合逻辑地识别不同径级分布林分的大小多样性, 而 \bar{T} 则能在林木大小混交或隔离情况下较好识别出不同径级分布类型林分的林木大小多样性。

表 4 模拟林分的 7 个林木大小多样性指数均值(标准差)

Table 4 Mean (standard deviation) of seven tree size diversity indices for the simulated stands

指数 Indices	正态径级分布 Normal-shaped diameter distribution			倒J径级分布 Inverse J-shaped diameter distribution		
	均匀 Uniform	随机 Random	聚集 Aggregation	均匀 Uniform	随机 Random	聚集 Aggregation
D_N	0.936 (0.002) ^a	0.936 (0.003) ^a	0.935 (0.002) ^a	0.877 (0.022) ^b	0.877 (0.022) ^b	0.881 (0.023) ^b
H_N	2.890 (0.033) ^a	2.892 (0.039) ^a	2.884 (0.032) ^a	2.394 (0.169) ^{bc}	2.388 (0.166) ^c	2.426 (0.176) ^b
GC	0.292 (0.010) ^a	0.291 (0.011) ^a	0.290 (0.010) ^a	0.588 (0.023) ^b	0.585 (0.022) ^b	0.589 (0.023) ^b
CV_d	0.278 (0.010) ^a	0.278 (0.011) ^a	0.276 (0.010) ^a	0.625 (0.034) ^b	0.621 (0.032) ^b	0.627 (0.033) ^b
D_T	0.657 (0.016) ^a	0.659 (0.017) ^a	0.656 (0.016) ^a	0.757 (0.010) ^b	0.757 (0.009) ^b	0.759 (0.010) ^b
H_T	1.173 (0.041) ^a	1.180 (0.043) ^a	1.171 (0.042) ^a	1.463 (0.037) ^b	1.462 (0.035) ^b	1.470 (0.038) ^b
\bar{T}	0.262 (0.013) ^a	0.262 (0.014) ^a	0.261 (0.013) ^a	0.404 (0.025) ^b	0.403 (0.025) ^b	0.406 (0.026) ^b

$D_N, H_N, GC, CV_d, D_T, H_T$ 和 \bar{T} 见表1、2。同一行不同小写字母表示差异显著(LSD检验, $P < 0.05$)。

$D_N, H_N, GC, CV_d, D_T, H_T$ and \bar{T} as in Table 1 and 2. Different letters indicate significant differences in the same row (LSD test, $P < 0.05$).

表 5 12 块不同林木大小混交与大小隔离的模拟林分林木大小多样性指数值

Table 5 Tree size diversity indices of different size mingling and size segregation for twelve different simulated stands

林分类型 Stand type	D_N	H_N	GC	CV_d	D_T	H_T	\bar{T}
倒J均匀混交 Inverse J-shaped uniform mingling type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.770	1.512	0.437
倒J均匀隔离 Inverse J-shaped uniform segregation type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.054	0.154	0.067
倒J随机混交 Inverse J-shaped random mingling type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.769	1.510	0.421
倒J随机隔离 Inverse J-shaped random segregation type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.049	0.140	0.050
倒J聚集混交 Inverse J-shaped aggregated mingling type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.772	1.521	0.421
倒J聚集隔离 Inverse J-shaped aggregated segregation type	0.897	2.610	0.633	0.692	0.035	0.107	0.041
正态均匀混交 Normal-shaped uniform mingling type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.673	1.208	0.275
正态均匀隔离 Normal-shaped uniform segregation type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.078	0.196	0.040
正态随机混交 Normal-shaped random mingling type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.665	1.184	0.269
正态随机隔离 Normal-shaped random segregation type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.044	0.123	0.032
正态聚集混交 Normal-shaped aggregated mingling type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.660	1.177	0.268
正态聚集隔离 Normal-shaped aggregated segregation type	0.937	2.906	0.299	0.282	0.030	0.085	0.024

$D_N, H_N, GC, CV_d, D_T, H_T$ 和 \bar{T} 见表1、2。

$D_N, H_N, GC, CV_d, D_T, H_T$ and \bar{T} as in Table 1 and 2.

表6 4块实测样地的林木大小多样性指数值
Table 6 Tree size diversity indices for four measured plots

指数 Index	HZ	NB	BJ	GS	CV (%)
GC	0.16	0.543	0.204	0.553	0.581
CV_d	0.146	0.554	0.186	0.566	0.628
D_T	0.330	0.726	0.489	0.750	0.350
H_T	0.557	1.368	0.792	1.421	0.413
\bar{T}	0.126	0.324	0.169	0.396	0.502

HZ: 浙江毛竹林; NB: 浙江混交林; BJ: 北京白皮松林; GS: 甘肃混交林。CV: 变异系数。 D_N , H_N , GC , CV_d , D_T , H_T 和 \bar{T} 见表1、2。

HZ, *Phyllostachys edulis* forest in Zhejiang Province; NB, Mixed forest in Zhejiang Province; BJ, *Pinus Bungeana* plantation in Beijing; GS, Mixed forest in Gansu Province. CV, Coefficient of variation. D_N , H_N , GC , CV_d , D_T , H_T and \bar{T} as in Table 1 and 2.

2.2 实例分析

采用 GC 、 CV_d 、 D_T 、 H_T 和 \bar{T} 这5个指数进行实例分析。从表6可以看出, 5个林木大小多样性指数值均呈现为甘肃混交林(GS) > 浙江混交林(NB) > 北京白皮松林(BJ) > 浙江毛竹林(HZ), 都能符合逻辑排序地表达出径级分布呈倒J型的2块林分(NB和GS)的林木大小多样性指数值高于呈正态分布的2块林分(BJ和HZ)。从2块径级分布呈倒J型的林分看, GS的林木径阶范围在[6 cm, 46 cm], NB的林木径阶范围在[6 cm, 42 cm], 这2块林分的径级分布范围相似, 从附录2可以看出GS和NB的大树比例少, 但GS中的大树断面积对林分总断面积的贡献高于NB, 这可能是GS的指数值高于NB的缘故。BJ和HZ的径级都呈正态分布, BJ林龄较HZ成熟得多, 由于年龄上的差异, BJ [10 cm, 38 cm]的径级分布范围比HZ [6 cm, 16 cm]的大得多, 因此, BJ林分的林木大小多样性指数值远远高于HZ。从各实测样地指数值的变异系数CV来看, 各指数的识别能力从大到小排序仍然为 $CV_d > GC > \bar{T} > H_T > D_T$ 。

3 讨论

本文基于白超(2016)的研究, 结合营林目的, 通过模拟数据进一步分析7个林木大小多样性指数的表达能力。结果表明, 在林分水平上分布格局对林木大小多样性无显著影响, 但径级分布类型对林木大小多样性有显著影响。值得注意的是, 在林木大小隔离时, 径级分布为倒J型的林分林木大小多样性指数可能低于正态分布的林分。不过在现实林分中, 林分径级分布呈倒J型且大小隔离的情况较为少见, 可能出于由多个不同林龄组的同龄林构成的人工林中。林分的径级变异程度是诸多因素共

同作用的结果, 这些因素来源可分为外部与内部两类, 如水分、土壤、温度和小地形等为外部因素, 内部因素如树种、年龄和更新等。目前, 一般认为天然林的径级分布呈倒J型, 其林木大小多样性高于呈正态分布的人工林(Spies, 1998; Lexerød & Eid, 2006; O'hara et al, 2007)。由于不同种群的内禀增长率不同, 不同植物种群的个体大小差异大, 树种丰富的天然林往往能形成较为复杂多样的林分结构。“生态优先”的林业经营理念以森林可持续经营为基础(寇文正等, 2000), 而林下更新是实现森林可持续经营的关键(黄清麟, 2005)。从人工林的正态径级分布可知小径级林木少, 意味着林下更新差; 而呈倒J型径级分布的天然林具有众多的小径级林木, 林下更新丰富, 充足的林下更新为径级变异提供动力来源, 提高林木大小多样性的同时促进林分结构的空空间异质性。从空间分布格局上看, 种子在母树周边天然更新, 从而形成不同大小的林木混交的情况, 也就是说当林下幼树更新好则会呈现出林木大小混交的格局, 进而提高林分的林木大小多样性。Wang等(2011)和Lei等(2009)的研究认为择伐或部分采伐通过改善林内环境促进林下幼树更新, 进而提高林木大小多样性。Varga (2005)和Lei等(2009)的研究认为林分成熟度促进林分的大小多样性, 随着林龄的增长, 径级结构的变异加大, 林分拥有更广的径级分布范围和更多的大径级林木, 直接构成林分垂直和水平结构上的复杂多样性, 进而提高林分的林木大小多样性。

本研究认为不用主观划分等级的 CV_d 、 GC 和 \bar{T} 能较好识别林分的林木大小多样性差异。Lexerød和Eid (2006)与Valbuena (2012)的研究也指出, 避免主观分组的林木大小多样性指数因为尽可能地保留了原数据包含的所有信息, 所以具有更好的表达能力。到目前为止, 以径阶株数或断面积代替树种反映林木大小多样性的指数应用最广, 以断面积计算的Shannon大小多样性指数(Schulte & Buongiorno, 1998; Wikström & Eriksson, 2000; Buongiorno, 2001; Staudhammer & Lemay, 2001; 舒树森, 2015)比较常见, 例如向玮等(2011)以Shannon断面积多样性指数引入矩阵生长模型; 以株数计算的林木大小多样性(李超, 2016, 2017; 常荣涛, 2014; 赵中华等, 2019)也不少, 例如常荣涛(2014)采用Shannon直径(株数)大小多样性和物种多样性的二维联合熵分析栎类

和阔叶混交林林分结构多样性的动态。虽然Shannon大小多样性指数应用最广,但本研究与Rouvinen和Kuuluvainen (2005)的结果都认为以株数计算的Shannon大小多样性指数不能恰当识别不同类型林分的林木大小多样性。不过以断面面积计算的Shannon大小多样性指数表达能力如何,还有待进一步分析研究。

本研究仅从林分直径分布类型和林木分布格局模拟分析评价了7个林木大小多样性指数的表达能力,尚有待于进一步系统分析评价林木径级分布范围和大树断面面积占总林分断面面积比例不同等情况下不同大小多样性指数的表达能力。

参考文献

- Ali A, Yan ER, Chen HYH, Chang SX, Zhao YT, Yang XD, Xu MS (2016) Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 13, 4627–4635.
- Bai C, Hui GY (2016) Study on diversity indices of tree diameter size. *Forest Research*, 29, 340–347. (in Chinese with English abstract) [白超, 惠刚盈 (2016) 林木直径大小多样性量化测度指数的比较研究. 林业科学研究, 29, 340–347.]
- Buonigorno J (2001) Quantifying the implications of transformation from even to uneven-aged forest stands. *Forest Ecology and Management*, 151, 121–132.
- Chang RT (2014) Dynamic research on stand structure diversity of nature forest in short time. *Journal of Henan Forestry Science and Technology*, 34(2), 8–12. (in Chinese with English abstract) [常荣涛 (2014) 栎类和阔叶混交林林分结构多样性的动态研究. 河南林业科技, 34(2), 8–12.]
- Dănescu A, Albrecht AT, Bauhus J (2016) Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182, 319–333.
- Duduman GA (2011) Forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry*, 84, 301–314.
- Fries C, Johansson O, Pettersson B, Simonsson P (1997) Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 94, 89–103.
- Gadow K, Fuldner K (1993) Zur Methoik der Bestandesbeschreibung. Vortrag anlaesslich der Jahrestagung der A G Forsteinrichtung in Kliekenb. Dessau. (in German)
- Huang LW (2000) Principles of Statistics. China Statistics Press, Beijing. (in Chinese) [黄良文 (2000) 统计学原理. 中国统计出版社, 北京.]
- Huang QL (2005) Preliminary introduction to “close to nature forest management” in Germany. *World Forestry Research*, 18(3), 73–77. (in Chinese with English abstract) [黄清麟 (2005) 浅谈德国的“近自然森林经营”. 世界林业研究, 18(3), 73–77.]
- Hui GY, Li L, Zhao ZH, Dang PX (2007) The comparison of methods in analysis of the tree spatial distribution pattern. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4717–4728. (in Chinese with English abstract) [惠刚盈, 李丽, 赵中华, 党普兴 (2007) 林木空间分布格局分析方法. 生态学报, 27, 4717–4728.]
- Hui GY, Pommerening A (2014) Analysing tree species and size diversity patterns in multi-species uneven-aged forests of Northern China. *Forest Ecology and Management*, 316, 125–138.
- Hui GY, Gadow VK (2003) Quantitative Analysis of Forest Spatial Structure. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [惠刚盈, Gadow VK (2003) 森林空间结构量化分析方法. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Kou WZ, Yang JZ, Yuan SQ (2000) Preliminary discussion on forestry management ideas of “Eco-Priority”. *Forestry Economics*, (1), 1–6. (in Chinese) [寇文正, 杨建洲, 袁少青 (2000) 试论“生态优先”的林业经营思想. 林业经济, (1), 1–6.]
- Lei XD, Tang SZ (2002) Indicators on structural diversity within stand: A review. *Scientia Silvae Sinicae*, 38(3), 140–146. (in Chinese with English abstract) [雷相东, 唐守正 (2002) 林分结构多样性指标研究综述. 林业科学, 38(3), 140–146.]
- Lei XD, Wang W, Peng CH (2009) Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1835–1847.
- Lexerød NL, Eid T (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, 222, 17–28.
- Li C, Lü YY, Xu H, Wei AC, Xiong HX, Zhang B, Sun XL, Xu TT, Shi XL, Ou GL (2017) Stand diameter size diversity in *Pinus kesiya* var. *langbianensis* natural forests. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 32, 1108–1120. (in Chinese with English abstract) [李超, 阎妍宇, 胥辉, 魏安超, 熊河先, 张博, 孙雪莲, 徐婷婷, 石晓琳, 欧光龙 (2017) 思茅松天然林林分直径大小多样性研究. 云南农业大学学报(自然科学), 32, 1108–1120.]
- Li C, Lü YY, Xu H, Xu TT, Zhang B, Wei AC, Sun XL, Xiong HX, Shi XL, Ou GL (2016) Stand diameter size diversity and their environmental explanation in *Pinus kesiya* var. *langbianensis* natural forests. *Journal of Northeast Forestry University*, 44(11), 24–30. (in Chinese with English abstract) [李超, 阎妍宇, 胥辉, 徐婷婷, 张博, 魏安超, 孙雪莲, 熊河先, 石晓琳, 欧光龙 (2016) 思茅松天然林林分直径大小多样性及环境解释. 东北林业大学学报, 44(11), 24–30.]
- Liang J, Buonigorno J, Monserud RA, Kruger EL, Zhou M (2007) Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth recruitment and mortality. *Forest Ecology and Management*, 243, 116–127.
- McRoberts RE, Winter S, Chirici G, Hauk E, Pelz DR, Moser WK, Hatfield MA (2008) Large-scale spatial patterns of forest structural diversity. *Canadian Journal of Forest*

- Research, 38, 429–438.
- Meng XY (2006) Forest Mensuration, 3rd edn. (in Chinese). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [孟宪宇 (2006) 测树学 (第3版). 中国林业出版社, 北京.]
- Neumann M, Starlinger F (2001) The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management*, 145, 91–106.
- O'hara KL, Hasenauer H, Kindermann G (2007) Sustainability in multi-aged stands: An analysis of long-term planter systems. *Forestry*, 80, 163–181.
- Pommerening A (2002) Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75, 305–324.
- Rolstad J, Gjerde I, Olaf SK, Rolstad E (2001) Epiphytic lichens in Norwegian coastal spruce forest, historic logging and present forest structure. *Ecological Applications*, 11, 421–436.
- Rouvinen S, Kuuluvainen T (2005) Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 208, 45–61.
- Schulte BJ, Buongiorno J (1998) Effects of uneven-aged silviculture on the stand structure, species composition, and economic returns of loblolly pine stands. *Forest Ecology and Management*, 111, 83–101.
- Shannon CE (1949) Communication theory of secrecy systems. *The Bell System Technical Journal*, 28, 656–715.
- Shu SM, Zhao YY, Duan X, Hu HR, Xiong HQ (2015) Impact factors of forest diversity in Yunnan pine secondary forest based on structural equation model. *Journal of Northeast Forestry University*, 43(10), 63–67. (in Chinese with English abstract) [舒树淼, 赵洋毅, 段旭, 胡慧蓉, 熊好琴 (2015) 基于结构方程模型的云南松次生林林木多样性影响因素. 东北林业大学学报, 43(10), 63–67.]
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Solomon DS, Gove JH (1999) Effects of uneven-age management intensity on structural diversity in two major forest types in New England. *Forest Ecology and Management*, 114, 265–274.
- Spies TA (1998) Forest structure: A key to the ecosystem. *Northwest Science*, 72, 34–36.
- Staudhammer CL, Lemay VM (2001) Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1105–1115.
- Valbuena R, Packalén P, Marti S, Maltamo M (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *Forest Ecology and Management*, 276, 185–195.
- Varga P, Chen HYH, Klinka K (2005) Tree-size diversity between single- and mixed-species stands in three forest types in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 593–601.
- Wang WF, Lei XD, Ma ZH (2011) Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science*, 57, 506–515.
- Wang YX, Zhang SG, Lu YC, Meng JH, Zeng J, Bai SB (2014) Instant response of individual size inequality indices to thinning regimes in plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1645–1651. (in Chinese with English abstract) [王懿祥, 张守攻, 陆元昌, 孟京辉, 曾冀, 白尚斌 (2014) 林木个体大小不一致性指标对人工林间伐方式的即时性响应. 应用生态学报, 25, 1645–1651.]
- Weiner J, Solbrig OT (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61, 334–336.
- Wikström P, Eriksson LO (2000) Solving the stand management problem under biodiversity-related considerations. *Forest Ecology and Management*, 126, 361–376.
- Xiang W, Lei XD, Hong LX, Sun JJ, Wang PZ (2011) Matrix growth model and harvest scenario simulation for multiple uses of larch-spruce-fir forests. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(6), 77–87. (in Chinese with English abstract) [向玮, 雷相东, 洪玲霞, 孙建军, 王培珍 (2011) 落叶松云冷杉林矩阵生长模型及多目标经营模拟. 林业科学, 47(6), 77–87.]
- Zhao ZH, Hui GY, Liu WZ, Wang HX, Zhang GQ, Hu YB (2019) Stand structure characteristics of two *Quercus aliena* secondary forests on the Xiaolongshan forest area. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 47(8), 1–7. (in Chinese with English abstract) [赵中华, 惠刚盈, 刘文楨, 王宏翔, 张弓乔, 胡艳波 (2019) 小陇山林区2种锐齿栎次生林林分的结构特征. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 47(8), 1–7.]
- Zheng JM, Luo JC (2003) Structural diversity of broadleaved-Korean pine forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science*, 11, 295–302. (in Chinese with English abstract) [郑景明, 罗菊春 (2003) 长白山阔叶红松林结构多样性的初步研究. 生物多样性, 11, 295–302.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 12块林木大小混交与大小隔离的模拟林分格局分布图

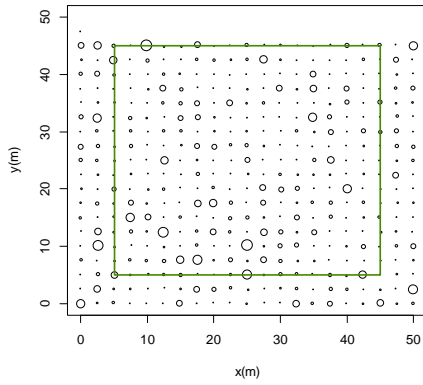
Appendix 1 Interspersion of tree of different size mingling and size segregation for 12 simulated stands

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018341-1.pdf>

附录2 4块实测样地径级分布直方图

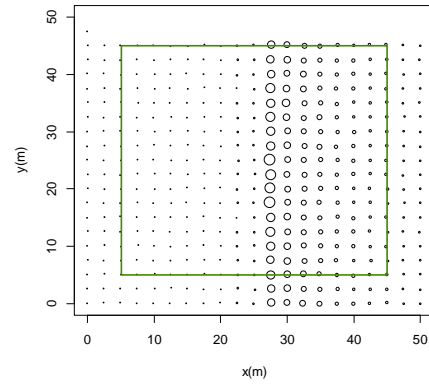
Appendix 2 Histograms of diameter distribution for four measured plots

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018341-2.pdf>



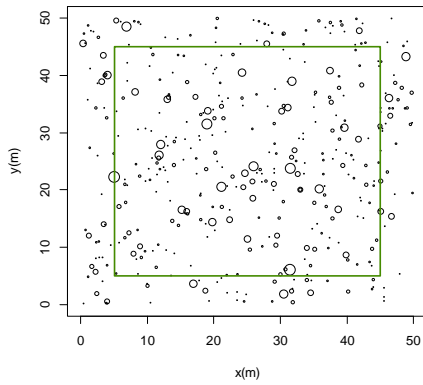
倒 J 均匀混交

Inverse J-shaped uniform mingling type



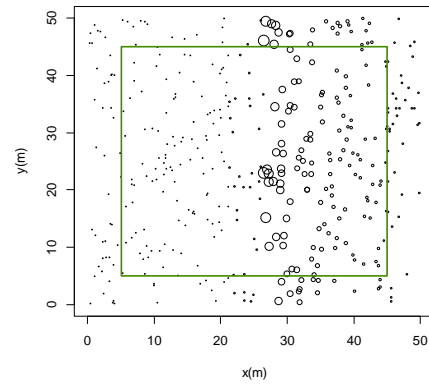
倒 J 均匀隔离

Inverse J-shaped uniform segregation type



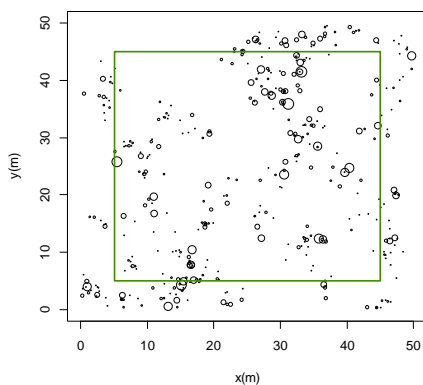
倒 J 随机混交

Inverse J-shaped random mingling type



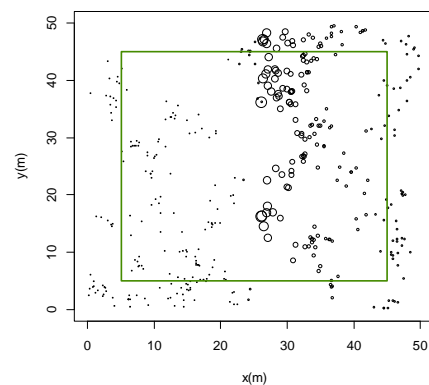
倒 J 随机隔离

Inverse J-shaped random segregation type



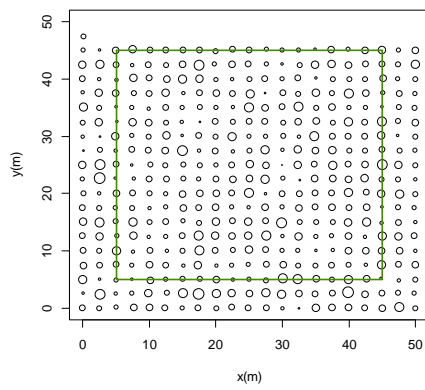
倒 J 聚集混交

Inverse J-shaped aggregated mingling type



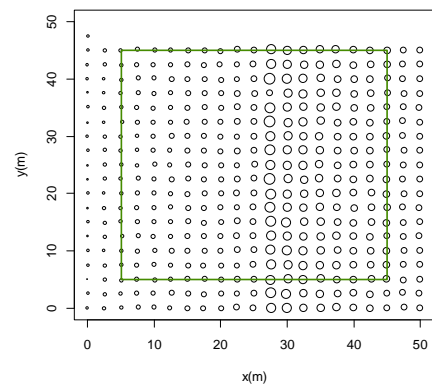
倒 J 聚集隔离

Inverse J-shaped aggregated segregation type



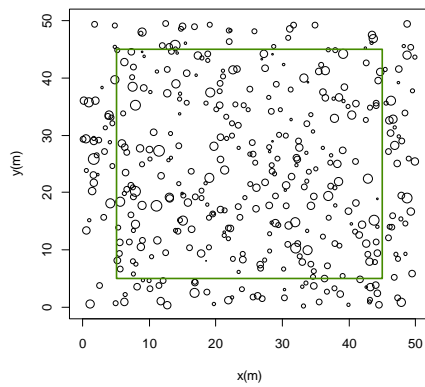
正态均匀混交

Normal-shaped uniform mingling type



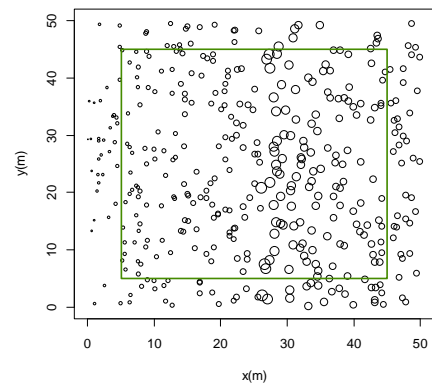
正态均匀隔离

Normal-shaped uniform segregation type



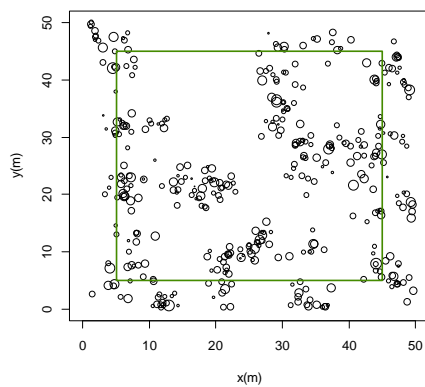
正态随机混交

Normal-shaped random mingling type



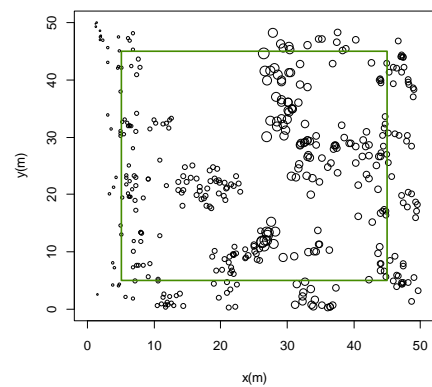
正态随机隔离

Normal-shaped random segregation type



正态聚集混交

Normal-shaped aggregated mingling type



正态聚集隔离

Normal-shaped aggregated segregation type

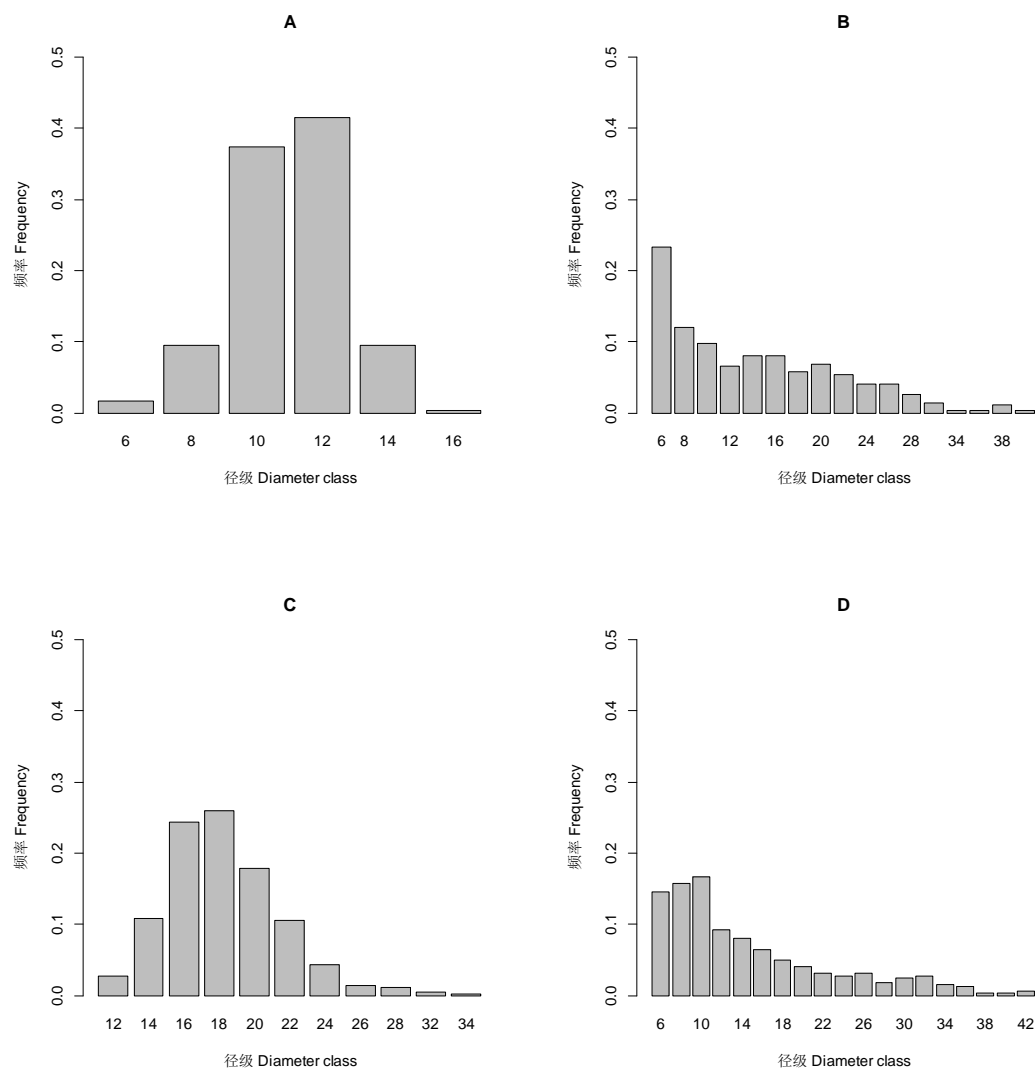
2

附录 1 12 块林木大小混交与大小隔离的模拟林分格局分布图

4

Appendix 1 Interspersion of trees of different size mingling and size segregation for 12 simulated stands

6



附录 2 4 块实测样地径级分布直方图。(A)浙江毛竹林, 共 1,489 株林木, 呈正态随机分布($\bar{W} = 0.515$);
 8 (B)浙江混交林, 共 275 株林木, 呈倒 J 聚集分布($\bar{W} = 0.536$); (C)北京白皮松林, 共 369 株林木, 呈正态均匀
 10 分布($\bar{W} = 0.421$); (D)甘肃混交林, 共 323 株林木, 呈倒 J 随机分布($\bar{W} = 0.506$)。林木直径划分等级为 2
 12 cm; \bar{W} 为角尺度均值, 当 $\bar{W} < 0.475$ 时为均匀分布, $0.475 \leq \bar{W} \leq 0.517$ 时为随机分布, 当 $\bar{W} > 0.517$ 时为聚
 14 集分布。
 16 Appendix 2 Histograms of diameter distribution for four measured plots. (A) *P. edulis* forest in Zhejiang
 18 Province, normal-shaped random distribution ($\bar{W} = 0.515$) and have 1,489 trees; (B) Mixed forest in Zhejiang
 Province, inverse J-shaped aggregated distribution ($\bar{W} = 0.536$) and have 275 trees; (C) *P. bungeana* plantation in
 Beijing, normal-shaped uniform distribution ($\bar{W} = 0.421$) and have 369 trees; (D) Mixed forest in Gansu Province,
 inverse J-shaped random distribution ($\bar{W} = 0.506$) and have 323 trees. Class of diameter is 2 cm, \bar{W} represents
 mean uniform angle index, uniform distribution for $\bar{W} < 0.475$; random distribution for $0.475 \leq \bar{W} \leq 0.517$;
 aggregated distribution for $\bar{W} > 0.517$.



•综述•

榕树种间杂交研究进展

黄建峰¹ 徐睿² 彭艳琼^{1*}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

2 (云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100)

摘要: 杂交是生物进化的重要方式和新物种的重要来源, 在植物界普遍存在, 但在不同植物类群中的发生率差异很大。高度专性传粉体系中, 宿主植物和传粉者经历长期协同进化, 形成远高于其他物种的互利共生机制和合子前生殖壁垒, 被认为不太可能发生种间杂交。榕树和传粉榕小蜂是动植物间专性传粉关系的典范, 甚至发展出一对一高度专性关系。但随着研究的深入, 发现了一定程度的宿主转移现象, 引发学者对榕树种间杂交的研究和探讨。本文从人工杂交、外来种和本地种杂交、岛屿种自然杂交、同域分布近缘种自然杂交, 以及利用系统发育不一致推测杂交等5个方面, 综述了榕树种间杂交的研究进展, 并对未来研究进行展望。同一亚属内人工榕树种间杂交F₁代一般可育, 不同亚属榕树的种间杂交亲和性强度在不同性系统上表现有所不同。种间存在单向或不对称的双向基因流, 依赖专性传粉榕小蜂传粉可能使得渐渗杂交成为榕树种间杂交的主要方式。一系列的合子前隔离机制, 包括化学隔离、形态隔离、地理隔离、生态隔离、季节隔离等有效维持了榕树物种在遗传和形态上的完整性; 而合子后隔离作用较弱, 传粉榕小蜂在非专性宿主上的繁殖适合度一般表现为显著降低。未来有待在评估杂交对榕树生物多样性和榕-传粉榕小蜂共生体系稳定性的影响, 分析榕树天然杂交带的杂交模式, 以及探讨影响宿主转移和榕树杂交的因素等方面开展深入研究。

关键词: 榕树; 种间杂交; 宿主转移; 隔离; 传粉榕小蜂

Research progress of interspecific hybridization in genus *Ficus*

Jianfeng Huang¹, Rui Xu², Yanqiong Peng^{1*}

1 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong, Yunnan 666100

Abstract: Hybridization plays a vitally important role in biological evolution and speciation. Although occurring frequently in nature, the prevalence of hybridization events is unevenly distributed across the plants. It is generally considered unlikely for the obligate insect-pollinated plants, due to the much stronger prezygotic barriers which were developed during their long co-evolutionary with the host-specific pollinators, such as the fig-fig-pollinating wasp mutualism. Species-specificity in fig pollination appears to be extreme compared with most other insect pollination mutualisms. Most fig species are pollinated by only one wasp species and most wasps are associated with just a single fig species. However, increasing cases of host shift have been reported with the deepening of research, which raises the research and discussion on hybridization between host fig species. Here, the research progress on the interspecific hybridization in *Ficus* is presented from the following five aspects, artificial hybridization, hybridization between exotic and native species, natural hybridization of island species, natural hybridization of sympatric allied species, and hypothesized hybridization by phylogenetic incongruence. Some further research prospects on the *Ficus* interbreeding are also outlined. Artificial F₁ hybrids between the closely related species of the same subgenus are usually fertile. However, intensity difference of cross-fertilize compatibility between species of different subgenera exists between the different breeding systems. There is unidirectional or bidirectional but asymmetrical interspecific gene flow. Introgression may be the most prominently and prevalently

收稿日期: 2018-11-27; 接受日期: 2019-01-31

基金项目: 国家自然科学基金(31800313; 31672373)和中国科学院“西部之光”人才培养计划项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn

hybridization process in *Ficus* because of the extreme dependence on pollinating fig wasps for sexual reproduction. A series of prezygotic isolation mechanisms maintain the genetic and morphological identity of fig species, including chemical, mechanical, geographic, temporal and ecological isolation. However, the postzygotic isolation is weak effective. The reproductive fitness of pollinating fig wasp is reduced obviously in atypical host species. Future research work needs to be carried out in investigating the effect of hybridization on fig biodiversity and the stability of the fig–fig-pollinating wasp mutualism, and exploring hybridization pattern and consequence of the hybrid zone, and the factors that affect the host shift and hybridization, and so on.

Key words: *Ficus*; interspecific hybridization; host shift; isolation; pollinating fig wasp

杂交以及随之可能产生的基因渐渗普遍存在于植物界,是高等植物基因组进化的重要方式和新物种的重要来源(Anderson & Stebbins, 1954; Ramsey & Schemske, 2002; Mallet, 2007; Rieseberg & Willis, 2007)。地球上至少25%的植物种类涉及到杂交(Mallet, 2005),同时,全球气候变化和人类活动的日益加剧会降低或者打破物种之间原本形成的隔离界限,进一步增加杂交的机会(Vallejo-Marín & Hiscock, 2016)。然而,杂交发生率在不同植物类群中差异很大(Ellstrand et al, 1996),受生活史、繁育系统、环境扰动和传粉机制等因素影响(Grant, 1981),快速辐射进化的类群杂交发生率非常高(Mallet, 2007);而依赖专性传粉者才能完成有性繁殖的种类被认为不太可能发生杂交(Renoult et al, 2009)。专性传粉体系中,尤以榕–传粉榕小蜂、丝兰–丝兰蛾和算盘子–头细蛾三个组合最为经典,它们在宿主对传粉者的引诱,传粉者对宿主的寻找和识别,以及双方在物候、形态上高度匹配等一系列的互利共生机制,强有力地维持了宿主物种间的合子前隔离,导致其杂交难度远高于非专性传粉植物(Jousselin et al, 2003; Pellmyr, 2003; Moe & Weiblen, 2012)。然而,宿主转移打破了宿主–传粉者之间严格意义上的一对一关系(Menken, 1996; Charleston & Robertson, 2002; Renoult et al, 2009),为宿主植物种间杂交提供了机会。

榕树是榕属(*Ficus*, Mroaceae)植物的总称,全球约800余种,主要分布于热带地区,是热带植物区系最大的木本属之一。榕树的生活型极为丰富,有高大乔木、小乔木、灌木、木质藤本、附生、岩生、绞杀等几乎所有的木本植物生活型,占据热带雨林群落的多个层次,为众多动物提供食物和栖息场所,被公认为是热带雨林中的关键类群(许再富, 1994; Shanahan et al, 2001)。其独特的隐头花序结构

(以下简称“榕果”)需要专一的传粉榕小蜂(Agaonidae, Hymenoptera)传粉才能完成有性生殖,而传粉榕小蜂也只能在榕树上繁殖后代,榕果顶部的苞片孔是小蜂进入榕果的唯一通道。榕树有雌雄同株和雌雄异株之分,各约占榕属种类的一半。其中雌雄同株榕树同一榕果内既有产生花粉的雄花,也有产生种子和供小蜂产卵的雌花;而雌雄异株中的雌株只有用于产生种子的长柱头雌花,雄株既有产生花粉的雄花,也有供小蜂产卵的短柱头雌花。宿主榕树和传粉榕小蜂之间互利共生的高度专性传粉关系甚至被学者用一对一原则(one-to-one rule)描述(Wiebes, 1963),即一种榕树只有一种与之对应的传粉榕小蜂。但随着研究的深入,发现了越来越多打破一对一原则的案例(Molbo et al, 2003; Cook & Segar, 2010; 黄建峰等, 2018),其中宿主转移导致一种小蜂为两种或多种榕树传粉的现象使得榕树种间杂交成为可能,引发学者对榕树种间杂交的探讨。本文将从5个方面综述榕树种间杂交方面的研究进展,并对未来研究进行展望,以期对榕树及其他高度专性传粉植物的杂交研究提供参考。

1 榕树种间杂交研究

1.1 人工杂交

传粉榕小蜂的宿主转移现象很早就有报道(Müller, 1886; Ramírez, 1970),引发了学者对榕树种间杂交的兴趣,但早期针对榕树自然杂交的野外调查和研究非常少。学者最初通过人工控制实验开展榕树杂交研究,相关工作可追溯到为改良品种对无花果(*F. carica*, subg. *Ficus*)不同品种及不同形态种开展的杂交实验(Hunt, 1911; Condit, 1947)。而不同物种间的杂交实验始于Condit (1950)将薜荔(*F. pumila*, subg. *Synoecia*)花粉喷洒到无花果雌蕊上的工作,首次获得了可萌发杂交种子, F₁形态上介于

双亲之间, 染色体数目与亲本一致($2n = 26$)。榕树 *F. montana* 分布于东南亚, 小蜂 *Kradibia tentacularis* 为其传粉, 而 *F. asperifolia* 分布于非洲热带地区, 两种榕树系统关系很近, 但地理隔离限制了两者的自然杂交。Ghana 等 (2015a, b) 将携带花粉的 *K. tentacularis* 从 *F. montana* 雄树引入 *F. asperifolia* 雌树, 得到可育的 F_1 代, 而后进行 F_1 雌树与 *F. montana* 雄树的回交实验。结果显示: *K. tentacularis* 能在 F_1 和 *F. asperifolia* 雄树产卵, 但不能刺激子房形成瘦花, 因而不能繁殖后代; 但可在回交一代个别雄树的少量榕果中成功繁殖。表明小蜂的繁殖适合度在 F_1 代中降低, 而在回交后代中有所提高。另外, 学者还通过杂交来提高榕树的抗病性。Yakushiji 等 (2012) 利用无花果作为母本、同属无花果亚属的矮小天仙果 (*F. erecta*) 作为父本进行人工杂交, 获得了成活率低 (1.3%–2.8%) 但能够抵抗甘薯长喙壳菌 (*Ceratocystis fimbriata*) 感染的 F_1 代, 可作为砧木来提高无花果抗溃疡病能力。

上述杂交实验均以雌雄异株榕树为研究对象, 而 Ramírez (1986) 首次对雌雄同株榕树开展了杂交实验, 将美洲白肉榕亚属 (subg. *Pharmacosycea*) 榕树 *F. glabrata* 与非洲聚果榕亚属 (subg. *Sycomorus*) 的 *F. sycomorus* 进行杂交, 虽获得了可萌发杂交种子, 但 F_1 存活期短; 而 *F. glabrata* 与同属美洲白肉榕亚属的 *F. radula* 无论正交或反交, 均得到可萌发杂交种子, 并且 F_1 可育; 但 *F. glabrata* 与雌雄异株榕树 *F. quercifolia* 未能产生杂交种子。

上述人工杂交实验和研究表明: 榕树种间能否杂交, 以及 F_1 代育性与父母本的亲缘关系密切相关, 同亚属内的物种间杂交一般能够成功获得可育的 F_1 代; 不同亚属的物种间存在杂交不亲和性, 但其强度在不同性系统的榕树上有所不同; 而不同性系统的榕树之间难以杂交。

1.2 外来种和本地种杂交

榕树姿态优美、荫质优良, 常作为绿化观赏树种被引种到远离其自然分布区的异域, 但往往忽略了对其传粉者的引种。外来种因缺少专性传粉者, 并克服了与本地种原本存在的地理隔离, 会被本地种的传粉者拜访, 与本地种杂交, 学者们最初也是在外来种和本地种之间观察到了榕树的自然杂交现象。

垂叶榕 (*F. benjamina*)、菩提树 (*F. religiosa*) 和棱

果榕 (*F. septica*) 原产热带亚洲至大洋洲地区, 现已被广泛栽培。引种到美洲哥斯达黎加的垂叶榕会被本地种 *F. padifolia* 的传粉者 *Pegoscapus tristani* 访问, 虽然不能繁殖小蜂后代, 但能产生可萌发杂交种子 (Ramírez & Montero, 1988)。而引种到美国佛罗里达州的菩提树和棱果榕会被本地种 *F. aurea* 的传粉者 *Pegoscapus mexicanus* 传粉, 与菩提树杂交产生形态介于双亲的 F_1 , 而与棱果榕未产生杂交种子 (Ramírez, 1994)。这可能是因为垂叶榕、菩提树、*F. padifolia* 和 *F. aurea* 均为雌雄同株, 且均属于榕亚属 (subg. *Urostigma*); 而棱果榕为雌雄异株, 隶属于聚果榕亚属, 系统关系较远。然而, Ramírez (1994) 在菲律宾马尼拉发现外来种菩提树与本地种棱果榕的疑似 F_1 个体, 但因缺少遗传学证据, 很难相信不同性系统的榕树之间可以杂交。*F. lutea* (subg. *Urostigma*, sect. *Urostigma*) 自然分布于热带非洲, 作为观赏树种被引种到南非格雷厄姆斯敦后的 *F. lutea* 会被 *F. thonningii* (subg. *Urostigma*, sect. *Galglychia*) 和 *F. sur* (subg. *Sycomorus*, sect. *Sycomorus*) 的传粉榕小蜂拜访, 并产生可萌发杂交种子, 但 F_1 在子叶期之前全部死亡。*F. thonningii* 的传粉者能在 *F. lutea* 中繁殖, 但 *F. sur* 的传粉者却不能 (Ware & Compton, 1992)。这些现象进一步表明种间隔离程度与亲缘关系密切相关, 不同亚属种类之间存在明显的合子前隔离, 而同一亚属的种类未表现出明显的合子前隔离, 但存在一定程度的合子后隔离; 同时也为榕树引种与保护提供了借鉴。

1.3 岛屿种自然杂交

通过人为打破专一的传粉关系和原本存在的种间隔离, 例如地理隔离 (Ramírez & Montero, 1988; Ghana et al, 2015a, b) 以及可能存在的形态隔离 (Condit, 1950) 等, 实现人工杂交以及本地种和外来种的自然杂交, 支持自然发生的宿主转移可导致榕树种间杂交。Janzen (1979) 认为宿主转移更容易发生在岛屿或者条件恶劣的大陆生境 (例如分布区的边缘)。这些生境一方面容易导致传粉者灭绝或暂时性缺位, 为非专性传粉者提供了生态位; 另一方面也易出现宿主种群过小, 不足以维持传粉者种群的情况, 促使宿主转移发生。该观点得到了相关研究的支持 (Parrish et al, 2003; Kusumi et al, 2012)。

关于榕树自然杂交以及疑似杂交个体早已有报道 (如: Condit, 1947; Ramírez, 1970), 但首次得到

遗传学证据支持的案例来自于Parrish等(2003)的研究。印尼喀拉喀托岛(Krakatau Islands)距最近的大陆约30 km, 其目前的榕树植物源于1883年火山爆发后的外来种迁入, 而小蜂种群在榕树迁入很久之后才逐步建立(Backer, 1929; Ernst, 1934)。Parrish等(2003)在该岛上发现了棱果榕与近缘种水同木(*F. fistulosa*)及对叶榕(*F. hispida*)的疑似杂交个体, 暗示传粉者的暂时性缺位可能促使了宿主转移。他们从喀拉喀托岛及周边岛屿和邻近大陆采集了包括棱果榕、水同木和对叶榕在内的7种榕树64个个体以及22个疑似杂交个体, 采用2个AFLP和9个cpDNA标记, 确认22个形态疑似杂交个体中的6个来源于种间杂交, 其中5个来源于棱果榕和水同木杂交, 1个来源于棱果榕与对叶榕杂交。这些杂交个体零散分布于喀拉喀托岛及周边的Popoli岛和Peucang岛, 存在双向基因流, 并检测到回交和基因渗入证据, 说明F₁可育。同样采用AFLP证据, Tsai等(2015)发现分布于日本Okinoshima岛形态上属于薜荔的样本中, 28.6%的个体来自于薜荔与近缘种*F. thunbergii*的杂交, 且存在*F. thunbergii*向薜荔的单向基因渗入。薜荔榕果(直径3–4 cm)大于*F. thunbergii*榕果(直径约2 cm), 前者的传粉者体型稍大于后者(Yokoyama & Iwatsuki, 1998)。榕果大可能暗示着苞片孔更大, 体型小的小蜂能够较为容易地通过苞片孔进入大榕果, 相反的情况却很困难; 同时, *F. thunbergii*在Okinoshima岛的丰富度要低于薜荔, 其传粉者易遭遇宿主雌花期榕果不足的困境而发生宿主转移, 这被研究者认为是产生单向基因流的主要原因(Tsai et al, 2015)。然而, 苞片孔的苞片质地(例如是否被毛)、数量、排列方式等在种间变异较大(Verkerke, 1989; 高海燕, 2018^①), 并与传粉榕小蜂的形态特征相互适应(van Noort & Compton, 1996; Jousset et al, 2003), 这可能是比差异微小的小蜂体型更为重要的影响小蜂能否进入榕果的因素, 进而影响基因流的大小和方向, 相关方面的研究有待开展。

目前关于榕树杂交产生新物种的研究仅有一例。起源于火山运动的小笠原群岛(Ogasawara Islands)距离日本大陆约1,000 km, 分布着3个榕树

特有种(*F. boninsimae*、*F. nishimurae*和*F. iidaiana*)和1个外来种(*F. microcarpa*), 3个特有种与矮小天仙果形态相近。Kusumi等(2012)综合cpDNA和核基因(ITS、*g3pdh*、*aco1*)证据, 发现3个特有种与日本Yaeyama群岛分布的矮小天仙果共享cpDNA单倍型, 三者*g3pdh*序列完全一致, 并与采自云南的竹叶榕(*F. stenophylla*)以及台湾的蔓榕(*F. pedunculosa*)聚为单系, 与矮小天仙果关系较远。单拷贝基因*aco1*在*F. iidaiana*中存在2种基因型, 其中1种基因型与另外2个特有种及竹叶榕聚为一支, 另外1种与矮小天仙果聚为一支。这种核质基因树的冲突支持3个特有种为杂交起源。而ITS拷贝在特有种间和种内均有极大变异, 且存在假基因, 这种不完全一致性进化的现象可能源于不同亲本拷贝之间相似程度较低所致; 而假基因化可能源于核仁显性(nucleolar dominance), 即只有遗传自双亲一方的核糖体位点表现出显性, 进一步支持特有种的杂交起源。并且, *F. iidaiana*为四倍体(Ono, 1990), 通过多倍化实现了与二倍体榕树的生殖隔离。二倍体榕树*F. boninsimae* (Ono, 1991)和*F. nishimurae*可能起源于同倍体杂交物种形成, 岛屿分布造成的地理隔离和杂交后代对岛屿极端环境的适应可能在其中发挥了关键作用(Rieseberg, 1997; Gross, 2012)。然而, 同倍体杂交物种的形成和判定都非常困难, 学者从理论和实证方面对这种杂交模式进行了探讨。关于*F. nishimurae*和*F. boninsimae*是否符合Schumer等(2014)提出的鉴别自然杂交导致物种形成的三个严格标准, 目前还没有足够证据; 同时, 学者们对该标准也存在异议(Feliner et al, 2017)。高度专性传粉植物的同倍体杂交物种形成模式是否表现出新的特点, 以及大陆分布区的边缘是否也存在广泛的宿主转移和杂交事件, 有待探讨。

1.4 同域分布近缘种自然杂交

宿主转移在榕-传粉榕小蜂体系中广泛存在, 特别是近缘种之间(Cruaud et al, 2012; Yang et al, 2015; 黄建峰等, 2018)。雌花期榕果通过释放化学挥发物吸引专性传粉者, 是维持专性传粉关系的重要机制(Chen et al, 2009; Proffitt et al, 2009; Hossaert-McKey et al, 2010)。榕果挥发物是多种有机化合物的混合, 很多成分被多个物种所共有, 只是比例不同(Grison-Pigé et al, 2002b), 并且存在种内变异(Soler et al, 2011), 还会受到环境影响

① 高海燕 (2018) 基于比较形态解剖学证据的天仙果复合群及其近缘种的聚类分析. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

(Grison-Pigé et al, 2002a)。因此不同物种的榕果挥发物之间并非界限分明, 在近缘种间相似度更高(Cornille et al, 2011; Wang et al, 2016), 导致宿主转移更易发生于近缘种之间, 其发生率深刻影响着种间基因流的大小和榕树物种的独立性程度。对同域分布的近缘种开展宿主转移和杂交研究, 能够更好地理解榕树物种分化和隔离机制的进化。

Ficus bernaysii、*F. congesta*、*F. hahliana*、*F. hispidooides*、*F. morobensis*和*F. pachyrrhachis*为聚果榕亚属对叶榕组(sect. *Sycocarpus*)的6种雌雄异株榕树, 研究发现同域分布于巴布亚新几内亚低地雨林的这6种榕树存在极低的宿主转移率(0–3.2%) (Moe et al, 2011), 微卫星数据检测到1%–2%的样本涉及杂交(Moe & Weiblen, 2012)。以*F. hispidooides*为母本, 分别以*F. congesta*、*F. hahliana*、*F. morobensis*、*F. pachyrrhachis*为父本进行交叉放蜂实验, 除*F. hahliana* × *F. hispidooides*组合之外, 其他组合均获得了可萌发杂交种子。将4种父本的传粉者引入*F. hispidooides*雄树榕果后均能够产卵形成瘦花, 但成功率显著降低, 这可能源于小蜂产卵器长度与非专性宿主花柱长度不匹配导致的形态隔离(Weiblen, 2004); 但小蜂后代均不能发育到成虫期, 暗示还存在生理上的隔离。同时, 研究者还发现小蜂在进入榕果之前有选择和识别宿主的能力, 在进入榕果之后即丧失宿主识别能力, 不管是否为其专性宿主, 均会进行传粉和产卵, 这可能是小蜂触角在通过苞片孔的过程中受到损坏的缘故(Moe & Weiblen, 2012)。

木瓜榕复合体(subg. *Sycomor*, sect. *Sycomor*)是国内学者关注较多的类群, 主要包括木瓜榕(*F. auriculata*)、苹果榕(*F. oligodon*)和海南榕(*F. hainanensis*)这3个分布区重叠的雌雄异株类群。三者 in 分类学上的争议由来已久, 一般将其处理为木瓜榕的3个形态种, 而最新的研究建议将三者归入同一物种(Zhang et al, 2018)。三者之间存在一定程度的宿主转移(Berg, 2007; Kuaraksa et al, 2012; Wei et al, 2014), 并发现疑似杂交个体(Corner, 1978)。交叉放蜂实验表明两两杂交组合均可产生F₁代, 传粉榕小蜂也可在非专性宿主中繁殖(杨培, 2010; 魏作东, 2010), 但海南榕传粉者在木瓜榕上的适合度降低(Yang et al, 2012)。微卫星数据显示6%的木瓜榕复合体样本涉及到杂交和渗入, 其中木瓜榕和苹果

榕的杂交后代占4.5% (魏作东, 2010; Wei et al, 2014)。同时, 在木瓜榕复合体和同域分布的鸡嗉子榕(*F. semicordata*, subg. *Sycomor*, sect. *hemicardia*)的两个变种, 即大果鸡嗉子榕(*F. semicordata* var. *semicordata*)和小果鸡嗉子榕(*F. semicordata* var. *montana*)之间也检测到基因流; 两个变种之间也可杂交产生F₁代(Wang et al, 2013)。对木瓜榕复合体和鸡嗉子榕两变种5个类群的综合研究表明: 榕果挥发物的相似度、宿主转移频率和种间基因交流水平三者之间存在明显的正相关(Wang et al, 2016)。

上述研究表明, 除了榕果挥发物导致的化学隔离之外, 生境偏好产生的生态隔离和物候分化产生的季节隔离(Wei et al, 2014), 以及小蜂产卵器和宿主花柱长度不匹配产生的形态隔离和导致小蜂繁殖适合度降低的生理隔离(Moe & Weiblen, 2012)等, 都对维持同域分布近缘种的物种独立性发挥着重要作用。

1.5 利用系统发育不一致推测杂交

利用不同类型基因的系统发育不一致(phylogenetic incongruence)判断种间杂交是比较普遍的方法, 也是首选的鉴别手段(Aronld, 1997; 王玉国, 2017)。榕树研究中主要利用核基因和cpDNA基因之间系统关系的不一致来推测杂交。另外, 榕树和传粉榕小蜂高度专性的传粉关系以及长期的协同成种过程(Cruaud et al, 2012), 导致两者在系统发育上有很好的 consistency; 相反地, 可通过两类群在系统发育关系上的不一致来推测宿主转移事件, 进而推测种间杂交, 这也是推测榕树杂交的重要方法之一(Bruun-Lund et al, 2017)。

Machado等(2005)综合前人研究发现, 榕树和传粉榕小蜂在系统发育上存在大量由宿主转移导致的不一致现象, 并结合种间杂交案例提出: 杂交和渐渗可能是榕树物种多样性形成的主要机制。系统发育研究发现榕亚属sect. *Galoglychia*类群与其传粉榕小蜂在系统发育上存在不一致(Erasmus et al, 2007; Rønsted et al, 2007), 暗示存在宿主转移。Renoult等(2009)进一步利用cpDNA和核基因证据, 发现sect. *Galoglychia*类群存在多处明显的核质系统树冲突, 但发生率在不同亚组中明显不同, 并认为这种冲突源于基因渗入。存在核质系统树冲突的物种, 与其传粉者在系统发育上也存在不一致, 支持宿主转移导致了种间杂交和渐渗。通过对榕果直

径、小蜂体长、宿主转移和核质系统树冲突的相关性分析,发现榕果小(对应的小蜂体型一般较小)和小蜂体型小的类群更易发生宿主转移(Renoult et al, 2009)。另外,这种核质系统树的不一致,以及榕树和传粉榕小蜂系统发育关系的不一致,在榕树系统的深层分支(deep clade)和浅层分支(shallow clade)上都存在(Cruaud et al, 2012; Bruun-Lund et al, 2017),暗示宿主转移和种间杂交可能贯穿于榕-传粉榕小蜂共生体系的整个发展进程中。

综合核质系统树以及榕树和传粉榕小蜂系统树之间的冲突,对大范围检测榕树杂交、推断宿主转移和杂交事件具有重要价值。但传粉者的重复成种,而后出现宿主和传粉者协同成种,以及不对称灭绝,同样会导致宿主和传粉者系统发育不一致,效果类似于宿主转移(Reed et al, 2007);同时,核质系统树不一致在植物类群中非常普遍,除了杂交之外,基因水平转移、基因复制后的拷贝丢失、不完全谱系分选、趋同进化、长支吸引等均可能导致核质系统树冲突(Wendel & Doyle, 1998; Kennedy et al, 2005),须引起注意。

2 研究展望

目前关于榕树杂交方面的研究还很少,随着高通量测序和基因组技术的飞速发展,越来越多新技术用于物种杂交研究中,基于系统发育和群体遗传的分析手段也逐渐发展为系统发育基因组学和种群基因组学(毛建丰等, 2017; 王玉国, 2017)。例如RAD-seq测序、全基因组测序、转录组测序、单核苷酸多态性微阵列(SNP array)技术等,已用于不同动植物类群的杂交研究中(Renaut et al, 2013; Burri et al, 2015; Liu KJ et al, 2015; Rutledge et al, 2015),这也为榕树种间杂交研究提供了新的契机。基于RAD-seq技术开展的榕树系统发育基因组学研究在探讨榕树杂交方面有良好表现(Bruun-Lund et al, 2017),并对目前该类群进化方面的一些主流观点提出了挑战(Rasplus et al, 2018; Wang et al, 未发表数据),显示出巨大的应用潜力。未来可在以下几个方面对榕树杂交开展深入研究,以期更好地认识榕-传粉榕小蜂体系的协同进化历史,对其他专性传粉体系也有重要参考价值。

2.1 评估杂交对榕树生物多样性的影响

目前对榕属物种多样性的形成主要有两种观

点。协同系统发育(cophylogeny)研究认为,与传粉榕小蜂的协同成种是榕树物种多样性产生的主要机制(Cruaud et al, 2012),这也是目前比较主流的观点,得到很多研究的支持(Herre et al, 1996; Rønsted et al, 2005; Cruaud et al, 2011)。而Machado等(2005)认为杂交和渐渗丰富了榕树的物种多样性,但相关研究较少,也很少有研究关注种间杂交对榕树生物多样性的影响,有待未来研究评估杂交在榕树物种多样性形成中所扮演的角色。

2.2 天然杂交带的研究有待开展和深入

作为研究种间杂交的天然实验室,杂交带(hybrid zone)已成为植物系统与进化领域的研究热点之一,为探讨物种形成和适应机制、种间隔离和遗传分化维持机制等提供了绝佳机遇(Jiggins & Mallet, 2000; Abbott et al, 2013; Abbott, 2017)。榕树种类丰富,种间存在广泛的同域分布现象。在综合形态、化学、物候和遗传学等多方面证据的基础上,开展榕树天然杂交带同域分布近缘种间的基因流动态、物种完整性和杂合子适应性进化研究,对理解榕树生物多样性的产生机制、宿主转移的发生机制、种间隔离机制等都可能发挥关键作用,但目前该方面的研究还是空白。岛屿和边缘分布区的生境压力更大,更容易出现传粉榕小蜂的宿主转移,因此也最有可能出现杂交带。已报道了多例岛屿分布榕树物种的种间自然杂交现象,为杂交带的研究提供了很好的前期基础。与相对单一的岛屿生境相比,大陆分布区生境梯度变化更为明显,边缘分布区生境更为复杂,更适于开展榕树的种群分化、局域适应(local adaptation)、种间隔离的形成、杂交带的稳定以及随全球气候变化的动态移动(Abbott, 2017)等方面的研究,有必要在未来研究中给予更多关注,借助种群基因组学分析能够清楚地认识杂交带的遗传结构及形成过程(Hemmer-Hansen et al, 2014; Nadeau et al, 2014)。

2.3 影响榕树杂交的因素有待深入研究

研究表明雌雄异株比雌雄同株榕树的宿主专一性更强,宿主转移在雌雄同株榕树中的发生率更高(Moe et al, 2011; Yang et al, 2015);同时,相对于雌雄异株榕树传粉者较短的飞行距离(Wang et al, 2009; Chen et al, 2012),雌雄同株榕树传粉者的飞行距离要远得多(Nason et al, 1998; Ahmed et al, 2009),会削弱地理隔离的作用,因此其合子前隔离

作用会更弱。同一亚属内的雌雄同株榕树之间(Ramírez, 1986, 1994; Ramírez & Montero, 1988)也未表现出明显的合子后隔离, 据此推断近缘的雌雄同株榕树会有更高的杂交发生率; 然而, 个例研究表明不同亚属的雌雄同株物种间存在远缘杂交不亲和性(Ramírez, 1986; Ware & Compton, 1992), 而不同亚属的雌雄异株榕树之间能够杂交(Condit, 1950), 暗示不同性系统榕树的合子后隔离强度不同, 雌雄异株类型的合子后隔离作用可能更强。但目前榕树杂交方面的研究主要集中在雌雄异株种类。虽有一例不同性系统榕树之间疑似杂交个体的报道(Ramírez & Montero, 1988; Ramírez, 1994), 但无遗传学证据, 我们对此表示怀疑。不同性系统榕树的杂交发生率和隔离强度是否明显不同, 以及不同性系统榕树之间能否杂交等问题有待更多研究。

另外, 榕果和小蜂体型大小导致宿主转移和种间杂交的发生率在榕树不同亚组中并不均衡, 种间双向基因流也并不对称(Renoult et al, 2009; Moe et al, 2011; Tsai et al, 2015)。然而这种情况在木瓜榕复合体和鸡嗉子榕上似乎并不适用(Wang et al, 2016), 表明不同类群中影响宿主转移和杂交的因素不同, 可能还受到其他诸如苞片孔的苞片质地、数量、排列方式等多方面因素的影响, 有待综合形态、化学挥发物以及遗传学等证据, 在榕属多个亚属开展更广泛的比较分析。

2.4 杂交对榕-传粉榕小蜂共生体系稳定性的影响

榕树和小蜂繁殖都依赖榕果内雌花, 导致对雌花资源的争夺, 在雌雄同株榕树上表现得更为突出, 宿主惩罚效应(host sanction)被认为是榕树权衡雌花资源分配, 维持榕-传粉榕小蜂共生体系长期稳定的关键机制, 其丧失或减弱会导致主动传粉类型的榕树出现只产卵不传粉的欺骗者小蜂, 但被动传粉榕树无宿主惩罚效应(Jandér & Herre, 2010; Jandér et al, 2012)。Herre等(2008)推测主动传粉榕树宿主惩罚效应的丧失或减弱可能源于其与被动传粉榕树之间的杂交和基因渗入。目前只在*F. sycomorus* (Compton et al, 1991)、高山榕(*F. altissima*) (Peng et al, 2008)和榕树(*F. microcarpa*) (Martinson et al, 2014)中发现了欺骗者, 研究也表明主动传粉类型的高山榕丧失了宿主惩罚效应(赵江波, 2013), 但还没有深层的原因解释。榕树杂交研究有助于揭示宿

主惩罚效应的丧失和传粉者欺骗性的进化机制。

3 结语

榕树和传粉榕小蜂是动植物间专性传粉关系的典范, 但也非严格的一对一关系, 存在许多古老和近期的宿主转移及种间杂交事件。多倍化、同倍体杂交物种形成和渐渗杂交三种主要的杂交方式(Rieseberg, 1997; Mallet, 2007; 王玉国, 2017)可能在榕树中都存在。而特殊的隐头花序和雌雄异熟机制使得 F_1 无法自交, 必然接受亲本传粉者传粉产生回交, 导致渐渗杂交可能是最主要的方式。这使得榕树并非简单的二歧分化, 而是呈现出复杂的网状进化; 与传粉榕小蜂也并非严格的协同进化, 而是兼具严格和发散的协同进化关系(Janzen, 1980; Machado et al, 2005; 陈艳等, 2010)。由于单个榕果就可产生成百上千头小蜂, 极低的宿主转移发生率也会产生大量的杂交事件, 但事实上即使同域分布的近缘种也能很好地维持其形态和遗传上的独立性(Moe & Weiblen, 2012; Wei et al, 2014; Souto-Vilarós et al, 2018)。除了最主要的化学和形态隔离之外, 地理隔离(Kusumi et al, 2012; Ghana et al, 2015a, b)、生态隔离和季节隔离(Wei et al, 2014; Liu GX et al, 2015), 以及榕果表面的物理和化学特征(Ware & Compton, 1992; Gibernau et al, 1998; Wang et al, 2013)等也发挥着重要的合子前隔离作用。合子后隔离主要体现在不同亚属的物种间, 例如杂种不活(Ramírez, 1986; Ware & Compton, 1992)。小蜂在非专性宿主上适合度一般表现为显著降低, 包括不能形成瘦花(Gahana et al, 2015a, b)、产卵成功率降低和后代不能发育成熟(Moe & Weiblen, 2012)等, 都会促使小蜂寻找专性宿主, 降低杂交发生率, 对维持榕-传粉榕小蜂共生体系的传粉专一性具有重要意义。

杂交在生物进化过程中的重要性已有大量阐述(Rieseberg, 1997; Mallet et al, 2007; Abbott et al, 2013), 日益加剧的全球气候变化、人类活动干扰和生物入侵导致的杂交问题更加突出, 越来越受到关注(Vilà et al, 2000; Vallejo-Marín & Hiscock, 2016)。宿主-传粉者高度专性传粉体系中, 由于传粉昆虫的单一性, 宿主的有性繁殖过程更容易受环境扰动和人类活动的影响, 进而增加宿主转移和宿主植物

杂交的机会,但相关类群杂交领域的研究相对较少。目前榕-传粉榕小蜂研究领域的多数学者对杂交在该共生体系中扮演的角色或重要性持怀疑态度,借助新技术开展深入的种间杂交研究对探讨榕树丰富物种多样性和生活型的产生、生态适应性、传粉欺骗者的出现和榕蜂共生体系的稳定、种间隔离机制的进化、榕树引种与保护等都具有重要价值,对其他专性传粉植物的杂交研究也具有借鉴意义。

参考文献

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJE, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle CA, Buggs R, Butlin RK, Dieckmann U, Eroukhanoff F, Grill A, Cahan SH, Hermansen JS, Hewitt G, Hudson AG, Jiggins C, Jones J, Keller B, Marczewski T, Mallet J, Martinez-Rodriguez P, Möst M, Mullen S, Nichols R, Nolte AW, Parisod C, Pfennig K, Rice AM, Ritchie MG, Seifert B, Smadja CM, Stelkens R, Szymura JM, Väinölä R, Wolf JBW, Zinner D (2013) Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 229–246.
- Abbott RJ (2017) Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones. *Journal of Systematics and Evolution*, 55, 238–258.
- Ahmed S, Compton SG, Butlin RK, Gilmartin PM (2009) Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 20342–20347.
- Anderson E, Stebbins GL (1954) Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, 8, 378–388.
- Arnold ML (1997) *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Backer CA (1929) *The Problem of Krakatoa as Seen by a Botanist*. Published by the author, Sourabaya.
- Berg CC (2007) Precursory taxonomic studies on *Ficus* (Moraceae) for the Flora of Thailand. *Thai Forest Bulletin*, 35, 4–28.
- Bruun-Lund S, Clement WL, Kjellberg F, Rønsted N (2017) First plastid phylogenomic study reveals potential cyto-nuclear discordance in the evolutionary history of *Ficus* L. (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109, 93–104.
- Burri R, Nater A, Kawakami T, Mugal CF, Olason PI, Smeds L, Suh A, Dutoit L, Bureš S, Garamszegi LZ, Hogner S, Moreno J, Qvarnström A, Ružić M, Sæther SA, Sætre GP, Török J, Ellegren H (2015) Linked selection and recombination rate variation drive the evolution of the genomic landscape of differentiation across the speciation continuum of *Ficedula* flycatchers. *Genome Research*, 25, 1656–1665.
- Charleston MA, Robertson DL (2002) Preferential host switching by primate lentiviruses can account for phylogenetic similarity with the primate phylogeny. *Systematic Biology*, 51, 528–535.
- Chen C, Song Q, Proffitt M, Bessièrè JM, Li Z, Hossaert-McKey M (2009) Private channel: A single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 23, 941–950.
- Chen Y, Compton SG, Liu M, Chen XY (2012) Fig trees at the northern limit of their range: The distributions of cryptic pollinators indicate multiple glacial refugia. *Molecular Ecology*, 21, 1687–1701.
- Chen Y, Li HQ, Liu M, Chen XY (2010) Species-specificity and coevolution of figs and their pollinating wasps. *Biodiversity Science*, 18, 1–10. (in Chinese with English abstract) [陈艳, 李宏庆, 刘敏, 陈小勇 (2010) 榕-传粉榕小蜂间的专一性与协同进化. *生物多样性*, 18, 1–10.]
- Compton SG, Holton KC, Rashbrook VK, van Noort S, Vincent SL (1991) Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating agaonid fig wasp. *Biotropica*, 23, 188–194.
- Condit IJ (1947) *The Fig*. Chronica Botanica Co., Waltham.
- Condit IJ (1950) An interspecific hybrid in *Ficus*. *Journal of Heredity*, 41, 165–168.
- Cook JM, Segar ST (2010) Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology*, 35, 54–66.
- Corner EJH (1978) *Ficus dammaropsis* and the multibracteate species of *Ficus* sect. *Sycocarpus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 373–406.
- Cornille A, Underhill JG, Cruaud A, Hossaert-McKey M, Johnson SD, Tolley KA, Kjellberg F, van Noort S (2011) Floral volatiles, pollinator sharing and diversification in the fig-wasp mutualism: Insights from *Ficus natalensis*, and its two wasp pollinators (South Africa). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 1731–1739.
- Cruaud A, Cook J, Yang DR, Genson G, Jabbour-Zahab R, Kjellberg F, Pereira RAS, Rønsted N, Santos O, Savolainen V, Ubaidillah R, van Noort S, Peng YQ, Rasplus JY (2011) Fig-fig wasp mutualism: The fall of the strict cospeciation paradigm? In: *Evolution of Plant-Pollinator Relationships* (ed. Patiny S), pp. 68–102. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE, Hossaert-McKey M, Jabbour-Zahab R, Joussetin E, Kerdelhué C, Kjellberg F, Lopez-Vaamonde C, Peebles J, Peng YQ, Pereira RAS, Schramm T, Ubaidillah R, van Noort S, Weiblen GD, Yang DR, Yodpinyanee A, Libeskind-Hadas R, Cook JM, Rasplus JY, Savolainen V (2012) An extreme case of plant-insect co-diversification: Figs and fig-pollinating wasps. *Systematic Biology*, 61, 1029–1047.
- Ellstrand NC, Whitkus R, Rieseberg LH (1996) Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93, 5090–5093.

- Erasmus JC, van Noort S, Jouselin E, Greeff JM (2007) Molecular phylogeny of fig wasp pollinators (Agaonidae, Hymenoptera) of *Ficus* section *Galoglychia*. *Zoologica Scripta*, 36, 61–78.
- Ernst A (1934) Das biologische Krakatauproblem. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zuerich*, 4, 240–244.
- Feliner GN, Álvarez I, Fuertes-Aguilar J, Heuertz M, Marques I, Moharrek F, Piñeiro R, Riina R, Rosselló JA, Soltis PS, Villa-Machío I (2017) Is homoploid hybrid speciation that rare? An empiricist's view. *Heredity*, 118, 513–516.
- Ghana S, Suleman N, Compton SG (2015a) A comparison of pollinator fig wasp development in figs of *Ficus montana* and its hybrids with *Ficus asperifolia*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156, 225–237.
- Ghana S, Suleman N, Compton SG (2015b) Ability to gall: The ultimate basis of host specificity in fig wasps? *Ecological Entomology*, 40, 280–291.
- Gibernau M, Hossaert-McKey M, Frey J, Kjellberg F (1998) Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience*, 5, 306–311.
- Grant V (1981) Plant speciation. *Science*, 317, 910–914.
- Grison-Pigé L, Bessière JM, Hossaert-McKey M (2002a) Specific attraction of fig-pollinating wasps: Role of volatile compounds released by tropical figs. *Journal of Chemical Ecology*, 28, 283–295.
- Grison-Pigé L, Hossaert-McKey M, Greeff JM, Bessière JM (2002b) Fig volatile compounds—A first comparative study. *Phytochemistry*, 61, 61–71.
- Gross BL (2012) Genetic and phenotypic divergence of homoploid hybrid species from parental species. *Heredity*, 108, 157–158.
- Hemmer-Hansen J, Therkildsen NO, Pujolar JM (2014) Population genomics of marine fishes: Next-generation prospects and challenges. *The Biological Bulletin*, 227, 117–132.
- Herre EA, Jandér KC, Machado CA (2008) Evolutionary ecology of figs and their associates: Recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 439–458.
- Herre EA, Machado CA, Bermingham E, Nason JD, Windsor DM, McCafferty S, Van Houten W, Bachmann K (1996) Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *Journal of Biogeography*, 23, 521–530.
- Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, Proffit M (2010) Floral scents: Their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 20, 75–88.
- Huang JF, Xu R, Peng YQ (2018) Progress on the breakdown of one-to-one rule in symbiosis of figs and their pollinating wasps. *Biodiversity Science*, 26, 295–303. (in Chinese with English abstract) [黄建峰, 徐睿, 彭艳琼 (2018) 榕-传粉榕小蜂非一对一共生关系的研究进展. *生物多样性*, 26, 295–303.]
- Hunt BW (1911) Fig breeding. *Bulletin of the University of Georgia*, 11, 146–148.
- Jandér KC, Herre EA (2010) Host sanctions and pollinator cheating in the fig tree-fig wasp mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 1481–1488.
- Jandér KC, Herre EA, Simms EL (2012) Precision of host sanctions in the fig tree-fig wasp mutualism: Consequences for uncooperative symbionts. *Ecology Letters*, 15, 1362–1369.
- Janzen DH (1979) How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 13–51.
- Janzen DH (1980) When is it coevolution. *Evolution*, 34, 611–612.
- Jiggins CD, Mallet J (2000) Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 250–255.
- Jouselin E, Rasplus JY, Kjellberg F (2003) Convergence and coevolution in a mutualism: Evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution*, 57, 1255–1269.
- Kennedy M, Holland BR, Gray RD, Spencer HG (2005) Untangling long branches: Identifying conflicting phylogenetic signals using spectral analysis, neighbor-net, and consensus networks. *Systematic Biology*, 54, 620–633.
- Kuaraksa C, Elliott S, Hossaert-McKey M (2012) The phenology of dioecious *Ficus* spp. tree species and its importance for forest restoration projects. *Forest Ecology and Management*, 265, 82–93.
- Kusumi J, Azuma H, Tzeng HY, Chou LS, Peng YQ, Nakamura K, Su ZH (2012) Phylogenetic analyses suggest a hybrid origin of the figs (Moraceae: *Ficus*) that are endemic to the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 168–179.
- Liu GX, Yang DR, Peng YQ, Compton SG (2015) Complementary fruiting phenologies facilitate sharing of one pollinator fig wasp by two fig trees. *Journal of Plant Ecology*, 8, 197–206.
- Liu KJ, Steinberg E, Yozzo A, Song Y, Kohn MH, Nakhleh L (2015) Interspecific introgressive origin of genomic diversity in the house mouse. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 196–201.
- Machado CA, Robbins N, Gilbert MTP, Herre EA (2005) Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102, 6558–6565.
- Mallet J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 229–237.
- Mallet J (2007) Hybrid speciation. *Nature Reviews*, 446, 279–283.
- Mao JF, Ma YP, Zhou RC (2017) Approaches used to detect and test hybridization: Combining phylogenetic and population genetic analyses. *Biodiversity Science*, 25, 577–599. (in Chinese with English abstract) [毛建丰, 马永鹏, 周仁超 (2017) 结合系统发育与群体遗传学分析检验杂交是否存在的技术策略. *生物多样性*, 25, 577–599.]
- Martinson EO, Jandér KC, Peng YQ, Chen HH, Machado CA, Arnold AE, Herre EA (2014) Relative investment in egg

- load and poison sac in fig wasps: Implications for physiological mechanisms underlying seed and wasp production in figs. *Acta Oecologica*, 57, 58–66.
- Menken SB (1996) Pattern and process in the evolution of insect–plant associations: *Yponomeuta* as an example. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 297–305.
- Moe AM, Rossi DR, Weiblen GD (2011) Pollinator sharing in dioecious figs (*Ficus*: Moraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 546–558.
- Moe AM, Weiblen GD (2012) Pollinator-mediated reproductive isolation among dioecious fig species (*Ficus*, Moraceae). *Evolution*, 66, 3710–3721.
- Molbo D, Machado CA, Sevenster JG, Keller L, Herre EA (2003) Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig–wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 5867–5872.
- Müller F (1886) Feigenwespen. *Kosmos*, 18, 55–62.
- Nadeau NJ, Ruiz M, Salazar P, Counterman B, Medina JA, Ortiz-Zuazaga H, Morrison A, McMillan WO, Jiggins CD, Papa R (2014) Population genomics of parallel hybrid zones in the mimetic butterflies, *H. melpomene* and *H. erato*. *Genome Research*, 24, 1316–1333.
- Nason JD, Herre EA, Hamrick JL (1998) The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 391, 685–687.
- Ono M (1990) Chromosome number of some endemic plant species of the Bonin Islands III. *Ogasawara Research*, 16, 1–27.
- Ono M (1991) The flora of the Bonin (Ogasawara) Islands. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 13, 95–105.
- Parrish TL, Koelewijn HP, van Dijk PJ, Kruijt M (2003) Genetic evidence for natural hybridization between species of dioecious *Ficus* on island populations. *Biotropica*, 35, 333–343.
- Peng YQ, Duan ZB, Yang DR, Rasplus JY (2008) Co-occurrence of two *Eupristina* species on *Ficus altissima* in Xishuangbanna, SW China. *Symbiosis*, 45, 9–14.
- Pellmyr O (2003) Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 90, 35–55.
- Proffitt M, Chen C, Soler C, Bessiere JM, Schatz B, Hossaert-McKey M (2009) Can chemical signals, responsible for mutualistic partner encounter, promote the specific exploitation of nursery pollination mutualisms? The case of figs and fig wasps. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 131, 46–57.
- Ramírez BW (1970) Taxonomic and biological studies of neotropical fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 49, 1–44.
- Ramírez BW (1986) Artificial hybridization and self-fertilization in *Ficus* (Moraceae). *Brenesia*, 25, 265–272.
- Ramírez BW (1994) Hybridization of *Ficus religiosa* with *F. septica* and *F. aurea* (Moraceae). *Revista de Biología Tropical*, 42, 339–342.
- Ramírez BW, Montero SJ (1988) *Ficus microcarpa* L., *F. benjamina* L. and other species introduced in the New World, their pollinators (Agaonidae) and other fig wasps. *Revista de Biología Tropical*, 36, 441–446.
- Ramsey J, Schemske DW (2002) Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 33, 589–639.
- Rasplus JY, Rodriguez LJ, Tollon-Cordet C, Cruaud A (2018) Revisiting the phylogeny of *Ficus* (Moraceae): When next generation sequencing corroborates past generation botanists. *BioRxiv*, 340463.
- Reed DL, Light JE, Allen JM, Kirchman JJ (2007) Pair of lice lost or parasites regained: The evolutionary history of anthropoid primate lice. *BMC Biology*, 5, 7–17.
- Renaut S, Grassa CJ, Yeaman S, Moyers BT, Lai Z, Kane NC, Bowers JE, Burke JM, Rieseberg LH (2013) Genomic islands of divergence are not affected by geography of speciation in sunflowers. *Nature Communications*, 4, 1827.
- Renoult JP, Kjellberg F, Grout C, Santoni S, Khadari B (2009) Cyto-nuclear discordance in the phylogeny of *Ficus* section *Galoglychia* and host shifts in plant–pollinator associations. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 248–265.
- Rieseberg LH (1997) Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 359–389.
- Rieseberg LH, Willis JH (2007) Plant speciation. *Science*, 317, 910–914.
- Rønsted N, Salvo G, Savolainen V (2007) Biogeographical and phylogenetic origins of African fig species (*Ficus* section *Galoglychia*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 190–201.
- Rønsted N, Weiblen GD, Cook JM, Salamin N, Machado CA, Savolainen P (2005) 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 2593–2599.
- Rutledge LY, Devillard S, Boone JQ, Hohenlohe PA, White BN (2015) RAD sequencing and genomic simulations resolve hybrid origins within North American *Canis*. *Biology Letters*, 11, 20150303.
- Schumer M, Rosenthal GG, Andolfatto P (2014) How common is homoploid hybrid speciation? *Evolution*, 68, 1553–1560.
- Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett R (2001) Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biological Reviews*, 76, 529–572.
- Soler C, Hossaert-McKey M, Buatois B, Bessière JM, Schatz B, Proffitt M (2011) Geographic variation of floral scent in a highly specialized pollination mutualism. *Phytochemistry*, 72, 74–81.
- Souto-Vilarós D, Proffitt M, Buatois B, Rindos M, Sisol M, Kuyaiva T, Isua B, Michalek J, Darwell CT, Hossaert-McKey M, Weiblen GD, Novotny V, Segar ST (2018) Pollination along an elevational gradient mediated both by floral scent and pollinator compatibility in the fig and fig-wasp mutualism. *Journal of Ecology*, 106, 2256–2273.

- Tsai L, Hayakawa H, Fukuda T, Yokoyama J (2015) A breakdown of obligate mutualism on a small island: An interspecific hybridization between closely related fig species (*Ficus pumila* and *Ficus thunbergii*) in Western Japan. *American Journal of Plant Sciences*, 6, 126–131.
- Vallejo-Marín M, Hiscock SJ (2016) Hybridization and hybrid speciation under global change. *New Phytologist*, 211, 1170–1187.
- van Noort S, Compton SG (1996) Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, 23, 415–424.
- Verkerke W (1989) Structure and function of the fig. *Experientia*, 45, 612–622.
- Vilà M, Webe, E, Antonio CM (2000) Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions*, 2, 207–217.
- Wang G, Cannon CH, Chen J (2016) Pollinator sharing and gene flow among closely related sympatric dioecious fig taxa. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152963.
- Wang G, Compton SG, Chen J (2013) The mechanism of pollinator specificity between two sympatric fig varieties: A combination of olfactory signals and contact cues. *Annals of Botany*, 111, 173–181.
- Wang R, Ai B, Gao BQ, Yu S, Li YY, Chen XY (2009) Spatial genetic structure and restricted gene flow in a functionally dioecious fig, *Ficus pumila* L. var. *pumila* (Moraceae). *Population Ecology*, 51, 307–315.
- Wang YG (2017) Natural hybridization and speciation. *Biodiversity Science*, 25, 565–576. (in Chinese with English abstract) [王玉国 (2017) 自然杂交与物种形成. 生物多样性, 25, 565–576.]
- Ware AB, Compton SG (1992) Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica*, 24, 544–549.
- Wei ZD (2010) On Going Co-divergence of Auriculata Complex and Its Pollinating Wasps (*Ceratosolen emarginatus*). PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract) [魏作东 (2010) 木瓜榕物种复合体 (Auriculata complex) 和它们的传粉小蜂 (*Ceratosolen emarginatus*) 间的共同分化. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.]
- Wei ZD, Kobmoo N, Cruaud A, Kjellberg F (2014) Genetic structure and hybridization in the species group of *Ficus auriculata*: Can closely related sympatric *Ficus* species retain their genetic identity while sharing pollinators? *Molecular Ecology*, 23, 3538–3550.
- Weiblen GD (2004) Correlated evolution in fig pollination. *Systematic Biology*, 53, 128–139.
- Wendel JF, Doyle JJ (1998) Phylogenetic incongruence: Window into genome history and molecular evolution. In: *Molecular Systematics of Plants II. DNA Sequencing* (eds Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ), pp. 265–296. Kluwer Academic Publishers, Boston/Dordrecht/London.
- Wiebes JT (1963) Taxonomy and host preferences of Indo-Australian fig wasps of the genus *Ceratosolen* (Agaonidae). *Tijdschrift Voor Entomologie*, 106, 1–112.
- Xu ZF (1994) *Ficus*—A keystone plant group in the tropical rain forests ecosystem of south Yunnan. *Chinese Biodiversity*, 2, 21–23. (in Chinese) [许再富 (1994) 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. 生物多样性, 2, 21–23.]
- Yakushiji H, Morita T, Jikumaru S, Ikegami H, Azuma A, Koshita Y (2012) Interspecific hybridization of fig (*Ficus carica* L.) and *Ficus erecta* Thunb., a source of *Ceratocystis* canker resistance. *Euphytica*, 183, 39–47.
- Yang LY, Machado CA, Dang XD, Peng YQ, Yang DR, Zhang DY, Liao WJ (2015) The incidence and pattern of copollinator diversification in dioecious and monoecious figs. *Evolution*, 69, 294–304.
- Yang P (2010) Research on Mutualism of Three *Ficus* Species in Subsection *Neomorphe* and Their Pollinators. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract) [杨培 (2010) 大果榕亚组三种榕树榕—蜂互惠共生关系的研究. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.]
- Yang P, Li ZB, Peng YQ, Yang DR (2012) Exchange of hosts: Can agaonid fig wasps reproduce successfully in the figs of non-host *Ficus*? *Naturwissenschaften*, 99, 199–205.
- Yokoyama J, Iwatsuki K (1998) A faunal survey of fig-wasps (Chalcidoidea: Hymenoptera) distributed in Japan and their associations with figs (*Ficus*: Moraceae). *Entomological Science*, 1, 37–46.
- Zhang LF, Zhang Z, Wang XM, Gao HY, Tian HZ, Li HQ (2018) Molecular phylogeny of the *Ficus auriculata* complex (Moraceae). *Phytotaxa*, 362, 39–54.
- Zhao JB (2013) Cheating Evolution of *Eupristina* sp. in *Ficus altissima*. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract) [赵江波 (2013) 高山榕传粉小蜂由互惠向欺骗演化的机制. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊.]

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 时意专)



•综述•

二态混合交配系统的适合度优势及其维持机制研究进展

胡文昭¹ 赵骥民¹ 张彦文^{1,2*}

1 (长春师范大学生命科学学院, 长春 130032)

2 (辽东学院农学院, 辽宁丹东 118003)

摘要: 由开花受精花(chasmogamous, CH)和闭花受精花(cleistogamous, CL)构成的二态混合交配系统植物有着特殊的繁殖策略, 对其进行深入研究有助于理解植物交配系统的维持机制、进化趋势以及植物对环境变化的应对策略。本文综述了国内外关于CH-CL系统两型花研究的文献资料, 包括非生物因素和生物因素对该繁育系统两型花的生长、发育及相对比例的影响, 两型花的维持机制及进化意义, 阐明了CH-CL系统的研究现状及科学问题, 重点评述了基于近年来对CH-CL系统研究成果的新认识。作者提出, 精确地检测两种花型的后代在异质生境下以及在生活史的不同阶段的适合度差异是十分必要的; 微环境(种子的散布模式及位置效应)对两型花种子萌发和子代生长发育的影响非常重要; 两型花表达的时空差异(即开花模式及对异质生境的敏感性差异)的表达机制可能与内源激素的水平变化相关; 对于多年生具CL系统植物来说, 不同性质、不同来源的后代在居群中的分布式样及对居群遗传结构的影响很可能是该系统维持的重要机制。因此, 深入研究和科学认识二态混合交配系统对认识整个植物界繁育系统的进化有十分重要的意义。

关键词: CH-CL系统; 适合度; 开花受精花; 闭花受精花; 交配系统

Fitness advantage and maintenance mechanisms of dimorphic mixed-mating plants

Wenzhao Hu¹, Jimin Zhao¹, Yanwen Zhang^{1,2*}

1 College of Life Science, Changchun Normal University, Changchun 130032

2 College of Agriculture, Eastern Liaoning University, Dandong, Liaoning 118003

Abstract: Plants that have a dimorphic mixed-mating system consisting of open chasmogamous flowers (CH) and closed cleistogamous flowers (CL) have special reproductive strategies. Further research on CH-CL mating systems can help us understand the maintenance mechanism, evolutionary trends and strategies of plants in response to environmental change. This paper reviews existing literatures on dimorphic flowers (dimorphic mixed-mating system) of CH-CL systems including the effects of different abiotic and biological factors on the growth, development and relative proportion of flowers. It also reviews the maintenance mechanisms and evolutionary significance of dimorphic flowers. Recent researches of CH-CL system and remaining scientific questions are outlined and the new understanding of CH-CL systems based on recent research is reviewed. We suggest that it is necessary to accurately detect the differences between the progeny of the two flower forms in heterogeneous habitats and at different stages of life history. The microenvironment (separation pattern and location effect of seeds) is also identified as being very important for seed germination and the growth and development of the two flower types. Additionally, the expression mechanism of the spatial and temporal differences in flower types (the pattern of flowering and sensitivity to heterogeneous habitats) may be related to changes at the levels of endogenous hormones. It has been said that the distribution of populations of different natures and different sources, and the impact on the genetic structure, is likely to be an important mechanism for the maintenance of the system. Therefore, in-depth

收稿日期: 2019-01-03; 接受日期: 2019-02-22

基金项目: 国家自然科学基金(31872048; 31670426)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yanwen0209@163.com

research and scientific understanding of dimorphic mixed-mating system may be of great significance for understanding the evolution of the entire plant reproductive system.

Key words: CH-CL system; fitness; Chasmogamous flower; Cleistogamous flower; Maintenance mechanism

1 CH-CL系统概述

CH-CL系统又称二态混合交配系统(Culley & Klooster, 2007), 是指在同一植物体上既产生开花受精花(chasmogamous, CH)又产生闭花受精花(cleistogamous, CL, 或称闭锁花)。两种类型花功能各异, 构成了一种混合交配系统, 完成有性繁殖。CL花是完全自动自交产生种子, 而CH花既可通过昆虫传粉达到异交目的产生种子, 也可自花或同株异花授粉产生自交种子(Lord, 1981; Koul & Sharma, 2012; 王镛等, 2017)。目前, 深入了解由自交和异交结合而成的混合交配系统已经成为植物进化生物学的挑战之一。混合交配系统的出现令人疑惑, 依据相关理论预测, 相反的进化驱动力应该得到完全自交或完全异交的个体(Ansaldi et al, 2018)。例如, 自交有利于优势种的自主传播和繁殖保障(Fisher, 1941), 但又与近亲繁殖的结果相反(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Redbo-Torstensson & Berg, 1995; Husband & Schemske, 1996)。基于自交或异交优势和劣势的平衡, 理论预测交配系统模型为双峰分布模型(Charlesworth & Willis, 2009), 因此, 二态混合交配系统应为交配系统的一种过渡状态。研究表明, 已有分属于58科114属的693种被子植物具有此类混合交配系统(Busch & Delph, 2012), 但作者课题组近期研究表明实际种数远不止于此(Zhang et al, 2018)。

一般来说, 具有CH-CL系统植物的两种花不仅形态上差异明显, 而且产生的位置和时间也多不相同。CH花多产生于植株上部, 花大且具有明显虫媒花的花部综征(floral design), 但多数种类又是自交可育的(Kaul & Koul, 2009)。CL花多产生于植株的中下部甚至土面下, 花小闭合, 无花瓣, 雄蕊数目较CH花少。也可能两者在花粉粒大小、每花药中包含的花粉数、甚至柱头表面的乳突和形态、蜜腺结构和报酬量等方面都有差异(Wang et al, 2017)。多数种类的CH花要早于CL花出现, 两者在时空中存在着分离或较少重叠的现象。CL花的繁殖较少受到环境因素的影响, 即其自身一经产生即能保证繁殖成功; 而CH花的繁殖因需要虫媒传粉而易受环境

因素影响(Parra-Tabla et al, 2014; Stojanova et al, 2016; Zhang et al, 2018)。此外, CL花能保证所产生的种子是自交的, 但CH花却不能保证所产种子是异交的(Kaul & Koul, 2009), 其异交率从零至很高, 这依赖于性期的时空关系、传粉模式和环境条件(Munguía-Rosas et al, 2012, 2013a, b; 王楠, 2014^①)。

2 影响CH-CL系统两型花比例的因素

有理论模型认为, 两型花的出现可能是对环境变化的响应策略, 是一种表型可塑性(phenotypic plasticity)现象(Chen et al, 2016)。表型可塑性是指一个特定的基因在不同的环境下表现出不同表型的现象(Bradshaw, 1965)。很多研究表明, 光照、温度、水分、土壤营养、逆境、传粉者可利用性、种子捕食者的攻击和食草动物的啃食行为等一些非生物因素和生物因素都能够对CH-CL交配系统两型花的生长、发育以及相对比例产生不同程度的影响(Li et al, 2016; Barnett et al, 2018; 付琪珍, 2018)。

2.1 光照

光照影响植物生长发育是以光作为环境信号作用于植物体, 其重要性不仅表现在光合作用对植物花器官的建成作用上, 光照还是植物整个生长和发育过程中的重要调节因子。就两型花而言, 光照时间的长短对CH花与CL花的数量比、大小、开花物候及种子产量都有不同程度的影响(Munguía-Rosas et al, 2012; Barnett et al, 2018)。长日照和高温增加了宝盖草(*Lamium amplexicaule*)中CH花的比例, 短日照和低温降低了CH花的比例(Lord, 1981)。然而Barnett等(2018)发现, 短日照诱导豆蔻(*Mimulus douglasii*)产生CH花, 长日照反而减少了CH花的产生, 这与Lord (1981)的研究结果相反, 推测可能是因为温度对宝盖草中CH花比例的影响较大。

Munguía-Rosas等(2012)通过对裸花芦葍(*Ruellia nudiflora*)进行50%的遮荫处理发现, 遮荫处理使得植株更早产生CL花, 而CH和CL花的总数不受影响。这与先前的研究不一致, 即不良条件能

① 王楠(2014) 二态繁育系统植物——太子参自然种群的遗传结构分析。硕士学位论文, 东北师范大学, 长春。

够增加CL花相对于CH花的产量。有研究表明,两型花植物光周期影响花器官的形态分化,紫花地丁(*Viola philippica*)在短日照下出现CH花,而延长光照时间诱导出现CL花,可能是由于长日照条件下B级MADS-box基因表达下调抑制花瓣和雄蕊的发育,从而诱导CL花产生(Li et al, 2016);短日照条件则能够诱导VGA2ox和VGA3ox的表达(Mara & Irish, 2008),其体内增加了赤霉素浓度,赤霉素作为调节信号参与两型花的生长发育。但赤霉素如何对两型花的生长发育产生影响的机制尚不明确(Wang et al, 2013)。

2.2 温度

Jones等(2013)对紫罗兰(*Matthiola incana*)研究发现,适当升高环境温度可影响CH花和CL花产生的果实比例,每株CL果实比例增加了15%,并且自交的CH种子的比例增加了45%,导致自交后代比例整体增加。Connor (1998)研究也发现温度对两型花的比例有影响:羊茅属(*Festuca*)在低温条件下才能够产生CL花,正常情况下的只产生CH花。Kim和Carr (1990)对马齿苋(*Portulaca*)的研究结果显示,低温条件下产生更多CL花,这与Connor (1998)的研究结果相似。此外,Uphof (1938)的研究也指出,干旱和低温等不利条件通常能促进CL花的产生。

2.3 土壤水分与营养

Bell和Quinn (1987)对*Dichanthelium clandestinum*的研究发现,随着土壤水分含量下降,CH花数量减少,CL花则显著增多,并且植株对CL花的生物量分配增多。因为CH花相对较大的表面积会消耗较多水分,在低水分条件下,CH花的比例会相对降低。也就是说,土壤水分能够影响CH花和CL花的产生。Munguía-Rosas等(2012)通过浇水控制土壤水分,对裸花芦苇进行研究,并未发现浇水对该种物候或资源分配存在任何影响。我们推测可能是由于实验条件限制,因为该实验并未规避掉特定地块的自然降水。然而,也不能完全排除裸花芦苇的物候可能对更强的水分亏缺做出反应的可能性。

Kawano等(1990)对戟叶蓼(*Polygonum thunbergii*)研究发现,土壤营养条件(湿度、pH、氮浓度、碳浓度)和光照是影响该植物生长繁殖的主要因素。然而,与光照水平相比,土壤氮浓度和湿度的变化似乎对植物的生长、CH和CL花繁殖分配和种群结

构的影响较小,而土壤pH和碳含量对植物的影响也不明显(Chepliek, 2005)。Bell和Quinn (1987)研究也表明,土壤湿度变化会影响CH花和CL花的生物量分配,即随着土壤湿度降低,*Dichanthelium clandestinum* CH花和CL花总繁殖力下降,生物量分配也呈现相对的稳定的下降趋势,且平均生物量分配在CL花高于CH花。

2.4 传粉者、种子捕食者和食草动物

相关研究表明,不同数量传粉者的访问(传粉者的可利用性)、种子捕食者攻击、食草动物的啃食行为等生物因素对两型花的表达和数目都有不同程度影响。由于CH花大并且能够提供花蜜报酬,对传粉者有较大吸引力,因此在传粉者丰富的条件下,CH花和CL花的繁殖并未受到影响;但在传粉者稀少或缺乏时,则发现大多数CH花未受精,进而CH花种子大量减少,相反CL花种子产量增大(Zhang et al, 2018)。Chepliek (2005)认为,这是CH-CL系统植物面对不良条件的繁殖保障措施。此外,由于CH花一般位于植株中上部且CH果实为种子分配更多的资源,使得种子捕食者攻击的可能性增大。也有研究表明,蜗牛食草会使*Mimulus douglasii*的CL花比例显著增加(Barnett et al, 2018),因为CH花的产生需要相对多的生物量,对植物体来说,产生CL花可减少资源消耗,使有限的资源产生更多的种子。

总之,传粉者的可利用性、种子捕食者的攻击和食草动物的啃食行为对两型花的影响主要体现在资源配置方面,即两型花通过资源配置的变化适应异质生境,进而通过最合适的繁殖模式对环境变化作出响应。例如,传粉者稀缺时,CL花可以提供基本的繁殖保证;传粉者丰富时,CH花可减少后代的近交衰退^①。作者课题组对异叶假繁缕(*Pseudostellaria heterophylla*)最新研究发现,如果CH花开花期天气晴朗、传粉者丰富,CH花具有较高结实率,产生CL花相对较少;如在CH花开花期降雨则会影响其传粉者活性,直接影响CH花的繁殖成功,进而导致资源配置模式转移,在后期产生更多CL花(Zhang et al, 2018)。这一结果证实了CH-CL交配系统的繁殖策略具有可塑性。

3 两型花的维持机制及进化意义

尽管相对于近三十万种被子植物来说,具二态

混合交配系统的植物种类所占比例很低,但这类将自交与异交结合在一体典型混合交配系统为交配系统进化理论研究提供了良好素材,同时留给植物学家诸多疑问(Karron et al, 2012)。有性繁殖中两型花各自优缺点及其后代适合度高低是人们关注的重点。学者们从植物学、生理生态学、遗传发育以及进化生物学等多角度开展研究来揭示二型花种子所产生后代的适合度差异,进而推测CH-CL系统存在的合理性(McCall et al, 1989; Culley, 2002)。

3.1 CH-CL二态混合交配系统的发生和近交衰退

有关被子植物交配系统进化的理论大多建立在近交衰退(inbreeding depression)假说之上。近交衰退是指由于近交而不是异交引起的适合度(fitness)降低,有证据表明其对交配系统进化有着重要作用(Berg & Redbo-Torstensson, 1999)。依据这一理论,在两性植物中,近交衰退的平均程度强烈地影响其选择倾向于增加自交还是增加异交。当近交衰退值大于50%,系统倾向异交进化;小于50%则倾向自交进化。因此,从理论上说,既有自交又有异交的CH-CL混合交配系统被认为是不稳定的(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Berg, 2003, 其证据之一来自于Culley和Klooster (2007)的系统学研究,他们认为具闭花受精的混合交配系统在科的水平上已经进化了34-41次,而且这种进化并非与科的系统发育相关联(Audigeos et al, 2013)。

进化模型中强调,当许多同株异花受精发生在CH花并存在严重近交衰退时,两种花型的出现将是适合的(Masuda et al, 2001, 2004; Wang et al, 2017)。正如Masuda和Yahara (1994)指出,增加CH花可能增加同株异花受精。因为异交减少会导致适合度下降,这可能限制对CH花的选择,而近交衰退也会限制对CL花的选择(Koul & Sharma, 2012)。研究表明,CH花和CL花的双重选择可能是植物体的一种进化稳定策略(ESS),这是与上述传统交配系统进化理论相矛盾的一个假说(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Oakley & Winn, 2008)。Oakley和Winn (2008)的研究结果也表明,CL繁殖需要很强的近交衰退才能使CH繁殖得以保持。不过,经过对19个相关研究结果的分析来看,CL花后代所表现的平均适合度是CH花的1.3倍,这证实了多数CL系统植物的CL繁殖的近交衰退值为负的说法,对其中两个种(GNC转录因子诱导和GNL转录因子诱导的

拟南芥)近交衰退值进行精确检验后得出近交衰退值均小于5% (Culley, 2000)。

3.2 CL花繁殖的适合度优势和不利影响

对于一个不稳定的系统来说,两种花要在系统中独立保持下去就必须要有各自的适合度优势,如CL花要想在种群中得以维持就必须展示相对于CH花的适合度优势。可以肯定的是,CL花已经有许多适合度优势得到了证实(Culley & Klooster, 2007)。包括:(1)当传粉者稀少或缺失时CL花提供繁殖保障(Berg & Redbo-Torstensson, 1998),在CH花未授粉结实条件下一些种的CL花确实增加了种子产量(Redbo-Torstensson & Berg, 1995; Berg & Redbo-Torstensson, 1998)。(2)多数种的CL花可减少资源消耗,以便产生更多的种子和提高适合度。CH花较大的表面积消耗更多的水分,当水分含量较低时,CH花的比例会降低,而CL花的比例升高(Brown, 1952)。(3)因为CL花具有一种遗传的自动自交机制,所以亲本的基因组能被完全传递到下一代(Oakley & Winn, 2008),而CH花亲本的基因中只有一半能够传到异交的后代。(4)CL花自交可有效防止那些位置相适应的复合基因在异交重组中产生损坏(Culley, 2002)。(5)CL花不断地自交能消除居群中有害连锁等位基因(Eckstein & Otte, 2005; Oakley & Winn, 2008),随着时间发展,这将导致近交衰退水平下降,特别是在完全CL花中。此外,CL花种子散布的范围比较小,其种子苗位置适应性要好于CH花种子苗(Culley & Klooster, 2007)。

CL繁殖的不利影响主要有:减少遗传变异、增加遗传漂变以及高水平的近交衰退和强的姊妹苗竞争(Oakley & Winn, 2008)。

3.3 CH花繁殖的适合度优势与不利影响

为了使CH花在CH-CL系统中得以维持,它必须拥有优于CL花的适合度优势。首先,CH花的种子因花粉源不同可能具有异交优势(Schmitt & Gamble, 1990; Audigeos et al, 2013)。其次,由CH花产生的具有遗传变异的种子后代更能够适应不同时间和空间的异质生境(Holsinger, 1986; Berg, 2003)。最后,CH花所产生的种子散布得更远一些,更有利于消除姊妹苗之间的竞争(Eckstein & Otte, 2005; Culley & Klooster, 2007; Oakley & Winn, 2008)。

CH花繁殖的不利影响包括:在繁殖过程中由于较高的资源和能量消耗,极易受到一些非生物和

生物因素的影响,且在传粉受精过程中对传粉者产生依赖。尤其是由同株异花授粉所引起的近交衰退问题,在几个进化模型中均被指出(Culley, 2000; Karron et al, 2012)。

3.4 二态混合交配系统的维持机制

虽然近交衰退是真实存在的,不过,一般来说在具二态混合交配系统的植物中,近交衰退水平相对来说都比较低,大多数都在0-0.10之间,甚至可能为负(Wilken, 1982; Culley, 2000; Lu, 2002),这或许是由于CL自交的历史及对有害等位基因的纯化使得居群内近交衰退逐渐减小。即使在CH花的后代中存在有高水平近交,CH花依然是适合的,因为它们提供了一种基因流的存在,可有效减少居群中的基因固化(Eckstein & Otte, 2005; Culley & Klooster, 2007; Oakley & Winn, 2008)。正如Lu (2002)指出,潜在的异交可释放被固定的遗传负载(genetic load),这对保持CH花是有利的,尽管这会付出更大的能量和更低的可靠性作为代价。虽然CL花繁殖会清除一些有害突变,但一个高频率的自交也能促进有害等位基因固定,通过CH花一定频率的异交能够释放这种有害负载,并因此使CH花得以保持。因此,许多研究者相信,CH-CL系统提供了一个变与不变再平衡的混合交配系统,具有变化的CH和相对不变的CL后代,在波动或异质的生境中,可能提供了一种相对安全(fail-life)或两端下注(bet-hedging)的策略,优化了繁殖输出(Berg & Redbo-Torstensson, 1998; Winn & Moriuchi, 2009)。

除上述假说之外,另一个较有影响的假说强调,在一个恒定环境中,CH-CL这种混合交配系统不是一个进化稳定系统,但在异质环境中,两种花是可以维持的,CH花更多地贡献于父本适合度,CL花则更多地贡献于母本适合度,这样一来,适合度在异质生境中被最大化(Murren & Dudash, 2012)。这暗示闭花受精是一种表型可塑性适应方式,植物可以应对未来的环境状态,通过产生合适的花型予以回应(Winn & Moriuchi, 2009)。

4 展望

虽然先前的研究为认识该系统提供了丰富的资料,但不可否认,至今对CL系统的研究尚存在许多不足,正如Winn和Moriuchi (2009)指出,我们对CL系统进化的稳定性和表达方式还知之甚少,因

此,亟须在以下几方面进行深入探讨:

(1)许多研究对CH花适合度的估计是不精确的,因为许多种的CH花自交可育而且有时自交率相当可观,而这些研究往往将CH花的后代统统作为异交子代,这显然使其近交衰退值偏离了实际值(Zhang et al, 2016; Heywood et al, 2017)。此外,对适合度的估计要么只是其生活史的一个阶段,要么是相对值,且温室与野外环境还有差别,仅仅比较CH花和CL花后代生活史早期阶段的适合度可能会忽略一些只在生活史后期才会表达的遗传优势(Heywood et al, 2017)。因此,精确地检测两种花型的后代在异质生境中以及在生活史的不同阶段的适合度差异是十分必要的。

(2)种子的散布模式及位置效应(微环境影响)对CL花和CH花种子适合度的影响可能十分复杂,不同花型种子的大小和萌发条件可能不同,同样条件下的实验数据差异可能不是由遗传因素导致的(McCall et al, 1989)。因此,微环境对种子萌发和子代生长发育的影响是非常重要的。

(3)两型花表达的时空差异即开花模式及对异质生境的敏感性差异的表达机制是否与内源激素的水平变化相关(Campos-Rivero et al, 2017; Conti, 2017; Shu et al, 2018)? 因为这是两型花在系统中维持的内因和生理机制,有必要明确,但目前的研究是十分匮乏的。

(4)对于多年生且具有复杂繁育模式的CL系统植物来说,不同性质、不同来源的后代在居群中的分布式样及其对居群遗传结构的影响一直缺乏深入研究,而这很可能是该系统维持的重要机制,对其深入研究将为揭示CH-CL系统的维持机制提供重要证据。

CH-CL系统存在的合理性一直是进化生物学研究的重点和难点,目前研究中尚存在的一系列问题也体现出加强对该交配系统研究的必要性,研究的每一点进展都会使人们对CH-CL系统的认识更进一步,不仅能为探讨自然界中生物多样性的维持机制特别是被子植物交配系统的进化提供新视野,也是对进化生态学基本理论的补充,同时在更广泛的意义上对进化生态学领域的研究有着重要价值。

参考文献

Ansaldi BH, Weber JJ, Franks SJ (2018) The role of

- phenotypic plasticity and pollination environment in the cleistogamous, mixed mating breeding system of *Triodanis perfoliata*. *Plant Biology*, 20, 1068–1074.
- Audigeos D, Brousseau L, Traissac S, Scotti-Saintagne C, Scotti I (2013) Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. *Journal of Evolution Biology*, 26, 529–544.
- Barnett LL, Troth A, Willis JH (2018) Plastic breeding system response to day length in the California wildflower *Mimulus douglasii*. *American Journal of Botany*, 105, 779–787.
- Bell TJ, Quinn JA (1987) Effects of soil moisture and light intensity on the chasmogamous and cleistogamous components of reproductive effort of *Dichanthelium clandestinum* populations. *Canadian Journal of Botany*, 65, 2243–2249.
- Berg H (2003) Factors influencing seed: Ovule ratios and reproductive success in four cleistogamous species: A comparison between two flower types. *Plant Biology*, 5, 194–202.
- Berg H, Redbo-Torstensson P (1998) Cleistogamy as a bet-hedging strategy in *Oxalis acetosella*, a perennial herb. *Journal of Ecology*, 86, 491–500.
- Berg H, Redbo-Torstensson P (1999) Offspring performance in three cleistogamous *Viola* species. *Plant Ecology*, 145, 49–58.
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Brown WV (1952) The relation of soil moisture to cleistogamy in *Stipa leucotricha*. *Botanical Gazette*, 113, 438–444.
- Busch JW, Delph LF (2012) The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany*, 109, 553–562.
- Campos-Rivero G, Osorio-Montalvo P, Sánchez-Borges R, Us-Camas R, Duarte-Aké F, De-la-Peña C (2017) Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view. *Journal of Plant Physiology*, 214, 16–27.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 237–268.
- Charlesworth D, Willis JH (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, 10, 783–796.
- Chen JB, Somta P, Chen X, Cui XY, Yuan XX, Srinives P (2016) Gene mapping of a Mutant Mungbean (*Vigna radiata* L.) using new molecular markers suggests a gene encoding a YUC4-like protein regulates the chasmogamous flower trait. *Frontiers in Plant Science*, 7, 830.
- Cheplick GP (2005) Biomass partitioning and reproductive allocation in the invasive, cleistogamous grass *Microstegium vimineum*: Influence of the light environment. *Journal of Torrey Botany Society*, 132, 214–224.
- Connor HE (1998) Breeding systems in New Zealand grasses XII. Cleistogamy in *Festuca*. *New Zealand Journal of Botany*, 36, 471–476.
- Conti L (2017) Hormonal control of the floral transition: Can one catch them all? *Developmental Biology*, 430, 288–301.
- Culley TM (2000) Inbreeding depression and floral type differences in *Viola canadensis* (Violaceae), a perennial herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1420–1429.
- Culley TM (2002) Reproductive biology and delayed selfing in *Viola pubescens* (Violaceae), an understory herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *International Journal of Plant Science*, 163, 113–122.
- Culley TM, Klooster MR (2007) The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *The Botanical Review*, 73, 1–30.
- Eckstein RL, Otte A (2005) Effects of cleistogamy and pollen source on seed production and offspring performance in three endangered violets. *Basic Applied Ecology*, 6, 339–350.
- Fisher RA (1941) Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics*, 11, 53–63.
- Fu QZ (2018) Study on the mechanism of the influence of light on plant growth. *Technology and Economic Guide*, (1), 94. (in Chinese) [付琪珍 (2018) 光对植物生长影响机理研究. *科技经济导刊*, (1), 94.]
- Heywood JS, Michalski JS, McCann BK, Russo AD, Andres KJ, Hall AR, Middleton TC (2017) Genetic and environmental integration of the hawkmoth pollination syndrome in *Ruellia humilis* (Acanthaceae). *Annals of Botany*, 119, 1143–1155.
- Holsinger KE (1986) Dispersal and plant mating systems: The evolution of self-fertilization in subdivided populations. *Evolution*, 40, 405–413.
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50, 54–70.
- Jones NT, Husband BC, MacDougall AS (2013) Reproductive system of a mixed-mating plant responds to climate perturbation by increased selfing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 1766.
- Karron JD, Ivey CT, Mitchell RJ, Whitehead MR, Peakall R, Case AL (2012) New perspectives on the evolution of plant mating systems. *Annals of Botany*, 109, 493–503.
- Kaul V, Koul AK (2009) Sex expression and breeding strategy in *Commelina benghalensis*. *Journal of Biosciences*, 34, 977–990.
- Kawano S, Hara T, Hiratsuka A, Matsuo K, Hirota I (1990) Reproductive biology of an annual, *Polygonum thunbergii* (Polygonaceae): Spatio-temporal changes in growth, structure and reproductive components of a population over an environmental gradient. *Plant Species Biology*, 5, 97–120.
- Kim I, Carr GD (1990) Reproductive biology and uniform culture of *Portulaca* in Hawaii. *Pacific Science*, 44, 123–129.
- Koul M, Sharma N (2012) Rates and pattern of ovule abortion vis-à-vis *in situ* pollen germination in some populations of

- Trifolium fragiferum* L. *Journal of Biosciences*, 37, 1067–1077.
- Li QX, Huo QD, Wang J, Zhao J, Sun K, He CY (2016) Expression of B-class MADS-box genes in response to variations in photoperiod is associated with chasmogamous and cleistogamous flower development in *Viola philippica*. *BMC Plant Biology*, 16, 151.
- Lord EM (1981) Cleistogamy: A tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. *The Botany Review*, 47, 421–449.
- Lu Y (2002) Why is cleistogamy a selected reproductive strategy in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 543–553.
- Mara CD, Irish VF (2008) Two GATA transcription factors are downstream effectors of floral homeotic gene action in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 47, 707–718.
- Masuda M, Yahara T (1994) Reproductive ecology of a cleistogamous annual, *Impatiens nolitangere* L. occurring under different environmental conditions. *Ecological Research*, 9, 67–75.
- Masuda M, Yahara T, Maki M (2001) An ESS model for the mixed production of cleistogamous and chasmogamous flowers in a facultative cleistogamous plant. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 429–439.
- Masuda M, Yahara T, Maki M (2004) Evolution of floral dimorphism in a cleistogamous annual, *Impatiens nolitangere* L. occurring under different environmental conditions. *Ecological Research*, 19, 571–580.
- McCall C, Mitchell-Olds T, Waller DM (1989) Fitness consequences of outcrossing in *Impatiens capensis*: Tests of the frequency-dependent and sib-competition models. *Evolution*, 43, 1075–1084.
- Munguía-Rosas MA, Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V (2013a) Effects of pollen load, parasitoids and the environment on pre-dispersal seed predation in the cleistogamous *Ruellia nudiflora*. *Oecologia*, 173, 871–880.
- Munguía-Rosas MA, Campos-Navarrete MJ, Parra-Tabla V (2013b) The effect of pollen source vs. flower type on progeny performance and seed predation under contrasting light environments in a cleistogamous herb. *PLoS ONE*, 8, e80934.
- Munguía-Rosas MA, Parra-Tabla V, Ollerton J, Cervera JC (2012) Environmental control of reproductive phenology and the effect of pollen supplementation on resource allocation in the cleistogamous weed, *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae). *Annals of Botany*, 109, 343–350.
- Murren CJ, Dudash MR (2012) Variation in inbreeding depression and plasticity across native and non-native field environments. *Annals of Botany*, 109, 621–632.
- Oakley CG, Winn AA (2008) Population-level and family-level inbreeding depression in a cleistogamous perennial. *International Journal of Plant Science*, 169, 523–530.
- Parra-Tabla V, Munguía-Rosas M, Campos-Navarrete MJ, Ramos-Zapata JA (2014) Effects of flower dimorphism and light environment on arbuscular mycorrhizal colonisation in a cleistogamous herb. *Plant Biology*, 17, 163–168.
- Redbo-Torstenson P, Berg H (1995) Seasonal cleistogamy: A conditional strategy to provide reproductive assurance. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 247–256.
- Schmitt J, Gamble SE (1990) The effect of distance from the parental site on offspring performance and inbreeding depression in *Impatiens capensis*: A test of the local adaptation hypothesis. *Evolution*, 44, 2022–2030.
- Shu K, Luo X, Meng Y, Yang W (2018) Toward a molecular understanding of abscisic acid actions in floral transition. *Plant and Cell Physiology*, 59, 215–221.
- Stojanova B, Maurice S, Cheptou PO (2016) Is plasticity across seasons adaptive in the annual cleistogamous plant *Lamium amplexicaule*? *Annals of Botany*, 117, 681–691.
- Uphof JC (1938) Cleistogamic flowers. *Botanical Review*, 4, 21–49.
- Waller DM (1984) Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 38, 427–440.
- Wang CH, Du W, Wang XF (2017) Reproductive investment in a cleistogamous morph of *Polygonum jucundum* (Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 303, 559–563.
- Wang Y, Ballard HE, McNally RR, Wyatt SE (2013) Gibberellins are involved but not sufficient to trigger a shift between chasmogamous-cleistogamous flower types in *Viola pubescens*. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 140, 1–8.
- Wang Y, Li QX, Sun K, Chen W (2017) The study on dimorphic flower development and the soluble sugar and starch content in *Viola philippica*. *Acta Horticulturae Sinica*, 44, 323–329. (in Chinese with English abstract) [王镛, 李巧峡, 孙坤, 陈纹 (2017) 紫花地丁开放花与闭锁花的发育及可溶性糖与淀粉含量的研究. *园艺学报*, 44, 323–329.]
- Wilken DH (1982) The balance between chasmogamy and cleistogamy in *Collomia grandiflora* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany*, 69, 1326–1333.
- Winn AA, Moriuchi KS (2009) The maintenance of mixed mating by cleistogamy in the perennial violet *Viola septemloba* (Violaceae). *American Journal of Botany*, 96, 2074–2079.
- Zhang LH, Sun Q, Zhao JM, Zhang YW (2018) Plasticity in the reproductive strategy of a clonal cleistogamous species, *Pseudostellaria heterophylla*. *Plant Ecology*, 219, 1493–1502.
- Zhang XZ, Guo BJ, Lan GF, Li HT, Lin SH, Ma J, Lv C, Xu RG (2016) A major QTL, which is co-located with, and two minor QTLs are associated with glume opening angle in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in Plant Science*, 7, 1585.