

寄主植物的功能性状对桑寄生寄主专一性的影响初探

李远杰^{1,2}, 张玲^{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 勐仑 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨寄主多样性和寄主功能性状对桑寄生植物的寄主专一性的影响, 调查了西双版纳热带植物园内桑寄生和寄主植物种类。结果表明, 桑寄生植物共有 2 科 5 属 6 种 1 变种, 感染隶属于 58 科 190 属 286 种寄主植物 1 323 株。桑寄生在不同生境的寄生强度具有极显著差异($P < 0.01$), 单一种植园的寄生强度最高, 而在森林的分布最少。不同种类桑寄生的寄主范围存在较大差异, 专一性程度(H')为 1.92~7.05, 多度较高的植物更容易被感染。冗余分析表明, 寄主植物的胸径、树皮含水量和树皮粗糙度对不同桑寄生的寄主利用差异有显著影响, 而木质密度和树皮 pH 的影响不显著。因此, 不同种类桑寄生在热带植物群落的寄主专一性程度有较大差异, 对寄主植物特定功能性状的偏好能解释部分差异。

关键词: 桑寄生; 寄主专一性; 寄主功能性状; 西双版纳

doi: 10.11926/jtsb.3936

Preliminary Studies on Effects of Host Functional Traits on Host Specificity of Mistletoe Species

LI Yuan-jie^{1,2}, ZHANG Ling^{1*}

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the effect of host diversity and functional traits on host specificity of mistletoe, the mistletoe and host species as well as the degree of host specificity of mistletoe in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden were investigated. The results showed that there were 1 323 host individuals, belonging to 58 families 190 genera and 286 species, infected by 6 mistletoe species and 1 variety, belonging to 2 families 5 genera. There was significant difference ($P < 0.01$) in infection density among different habitats, which was the highest in monoculture plantation, and the lowest in forest. The degree of host specificity (H') of seven mistletoe species ranged from 1.92 to 7.05. According to redundancy analysis, the DBH, bark water content and bark roughness of host species were significantly correlated with the distribution of mistletoe on host species, whereas wood density and bark pH had not significant correlation. In conclusion, mistletoe species showed great difference in host specificity in tropical plant community, which could partly explained by the preference on specific host functional traits of mistletoe species.

Key words: Mistletoe; Host specificity; Functional trait; Xishuangbanna

桑寄生是一类特殊的空中寄生灌木, 分布于除南极洲之外的各个洲^[1], 广义的桑寄生植物包括桑寄生科(Loranthaceae)、槲寄生科(Viscaceae)、羽毛

果科(Misodendraceae)和檀香科(Santalaceae)等植物。全世界有 88 属约 1 600 种, 其中以桑寄生科和槲寄生科植物种类最为丰富, 分别约有 1 000 种和

收稿日期: 2018-04-27

接受日期: 2018-06-01

作者简介: 李远杰(1994-), 硕士研究生。E-mail: liyuanjie@xtbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhangl@xtbg.org.cn

550 种^[2]。按照 Nickrent^[2]的分类方法,我国有桑寄生植物 3 科 13 属 75 种 12 变种,根据肖来云等^[3]的调查,西双版纳地区有桑寄生植物 3 科 11 属 26 种 3 变种。桑寄生自身可进行光合作用,并通过特化的吸器刺入寄主植物木质部获取水分、矿物质及营养物质^[1,4]。桑寄生的果实是鸟类可口的食物,但其种子不能被鸟类肠胃消化。由于种子上有一层黏性较强的胶质层,鸟类通常借助树枝摩擦使排泄出的种子离开身体,这些种子得以附着在寄主枝条上萌发生长,因此桑寄生高度依赖鸟类散布种子^[5-6]。

桑寄生所感染的全部寄主植物种类称之为寄主范围(host range),这里的寄主范围是针对特定地理范围而言,因为桑寄生的寄主范围存在地理差异^[7]。桑寄生对寄主有选择偏好,并不能利用全部的潜在寄主树,只能感染部分寄主,这种现象称为寄主专一性(host specificity)^[8]。不同种类桑寄生的寄主范围差异较大,有的种类拥有几十科上百种寄主,被称为泛性寄生,有的仅能感染特定属少数几种植物,为专性寄生,也有不少泛性寄生在群落、局域尺度上表现出较高的寄主专一性^[9-10]。

桑寄生的寄主专一性可能是由以下因素介导的:(1) 种子散布者的取食行为和生境选择,种子散布者决定了寄生与潜在寄主相遇的几率^[11-12];(2) 寄主的相对多度,在潜在寄主丰富度低,相对多度高的群落内,较高的寄主专一性通过提高桑寄生资源利用的效率获利。而在异质性较强的热带地区,桑寄生更倾向于表现寄主泛性^[10];(3) 寄主亲和性(host compatibility),寄主的形态特征,如树皮厚度和粗糙度^[13]、小枝大小^[14]、化学兼容性^[15]、寄主的质量(如水分和营养状态)^[16-17]也会通过影响桑寄生的建成和生存导致桑寄生的寄主专一性。

尽管桑寄生的寄主专一性受到关注,但目前对于桑寄生寄主专一性的机制依旧知之甚少^[9],国外的大多数研究仅选取 1 种桑寄生作为研究材料,探讨 1 个或少数几个性状对于桑寄生在寄主植物上分布的影响^[13,18-19],较少见群落水平上多个寄主功能性状对多种桑寄生分布的综合研究。而国内对于桑寄生的研究大多集中在化学成分、药理作用方面,有关桑寄生的生态学研究极为匮乏^[20],近年来有少量关于桑寄生分布格局的报道^[21-23],但有关寄主专一性的研究鲜见报道。西双版纳热带植物园地处被称为“生物多样性热点”的西南地区,园内具有保护完好的热带季雨林,河漫滩、次生林、橡胶林和人

工种植园,且根据我们的调查,园内分布着多种桑寄生,感染上百种寄主植物^[3,24-26]。植物园丰富的生境类型、较高的桑寄生和寄主植物多样性为在群落水平上探讨桑寄生的寄主专一性提供了可能。因此,本研究通过调查西双版纳热带植物园内桑寄生多样性及其在寄主上的分布现状,以探讨桑寄生在不同生境内的分布差异性,在异质性较强、潜在寄主丰富度较高的热带植物群落中,桑寄生是否表现出较低寄主专一性,分析寄主植物的哪些功能性状影响桑寄生的寄主选择,为桑寄生的寄生机制研究提供科学依据。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点

西双版纳热带植物园位于云南省西双版纳自治州勐仑镇,101°02'E, 21°45'N,平均海拔 580 m 以上,总占地面积 1 125 hm²,集中分布着 225 hm²原始热带雨林。植物园内生境类型丰富,具有保护完好的热带季雨林,河漫滩林岸带、次生林、橡胶林和人工种植园;全年平均温度 24°C~29°C,平均降水量为 1 557 mm,全年分为雾凉季(11 月至翌年 2 月)、干热季(3-4 月)和雨季(5-10 月)^[27]。

1.2 调查方法

调查于 2015 年 7 月-2017 年 6 月展开,采用踏查法,并借助望远镜调查西双版纳热带植物园内热带季节雨林、次生林、河漫滩、人工种植园和道路旁生长的所有乔木、灌木和木质藤本上是否感染桑寄生。如果被桑寄生感染,鉴定并记录该桑寄生及所感染寄主树的种类、感染强度(该寄主植物上感染的桑寄生个体数)和生境类型,并用高枝剪采取该寄主树的小枝,带回实验室测定其功能性状。每种桑寄生植物采集 1 份凭证标本以作进一步的鉴定,凭证标本存放于中国科学院西双版纳热带植物园标本馆(HITBC)。

1.3 寄主功能性状选择及测定

对于调查到感染寄生的乔木和灌木寄主植物,根据前人研究,选取潜在影响桑寄生分布的胸径、树高、冠幅、小枝木质密度、树皮含水量、树皮粗糙度和树皮 pH 等 7 个功能性状进行测定。其中胸径、树高和冠幅表征寄主植物的大小及光照条件;树皮粗糙度可能会影响桑寄生种子的附着^[13];树皮

含水量和树皮 pH 影响桑寄生种子萌发阶段附着基质的水分条件和理化性质^[4]; 小枝木质密度表征寄主植物的导水率, 通常大而稀疏的导管木质密度较低而导水率较高^[28]。7 个性状中, 胸径、冠幅、树高和树皮粗糙度在调查过程中实测, 使用测树胸径尺在地面向上 1.3 m 处测量树木的直径; 树皮粗糙度划分为 4 个等级, 1、2、3、4 分别表示树皮光滑、粗糙但无明显裂缝、粗糙有裂缝和粗糙且裂缝较深^[29]; 树皮含水量采用烘干法进行测量, 用排水法测定小枝木质密度^[30]; 树皮 pH 用实验室精密 pH 计测定^[31]。对于树皮含水量、树皮 pH 和小枝木质密度, 每种寄主树测 3 株, 取平均值。因部分高大乔木对取样造成限制和少量草本和藤本无法进行功能性状测定, 故本研究共测定了 170 种寄主植物。

1.4 桑寄生的寄生强度

根据景观元素和植被类型将桑寄生分布的生境划分为单一种植园、混合种植园、森林和公路边。单一种植园包括柚子(*Citrus maxima*)、芒果(*Mangifera indica*)和蛋黄果(*Pouteria campechiana*)等单一种植的果园; 混合种植园包括专类收集种植园; 森林包括绿石林、沟谷雨林和次生林; 公路边为主干道旁生长的植物。采用单因素方差(One-Way ANOVA)分析不同生境下桑寄生的寄生强度差异(寄生强度为每棵寄主树上感染的桑寄生植物的数量), 并采用 Tukey 法进行事后多重比较检验。数据分析和绘图通过 Graphpad Prism 6 完成。

1.5 桑寄生的寄主专一性程度

使用 Shannon-Wiener 指数(H')衡量每种桑寄生植物的寄主植物多样性间接表征其寄主专一性程度, 香农-维纳指数的计算公式为: $H' = -\sum p_i \ln p_i$, p_i 是该种桑寄生所感染的第 i 种寄主植物的个体数占所有寄主个体总数的比例。对于桑寄生而言, H' 越小, 说明桑寄生的寄主多样性越低, 其寄主专一性越高^[10]。

1.6 寄主功能性状与桑寄生分布的排序分析

将每种寄主看做样方, 寄主的功能性状代表样方内的环境因子, 寄主植物感染的桑寄生种类看做样方内的物种, 构建样方-物种数据(每行代表 1 个样方, 每列代表 1 物种)和样方-环境因子数据(每行代表 1 个样方, 每列代表 1 个环境因子)。两个数据集通过直接排序分析物种分布与环境因子间的关

系, 即寄主的功能性状对于桑寄生分布的总解释量, 以及每个性状对于桑寄生分布的解释量及显著性。该分析通过 R 软件 Vegan 包完成^[32-33]。

2 结果和分析

2.1 桑寄生在不同生境内的分布差异

本次调查共发现桑寄生植物 2 科 5 属 6 种 1 变种, 感染寄主植物 1 323 株, 隶属于 58 科 190 属 286 种。桑寄生在不同生境的分布存在差异, 森林内感染桑寄生的寄主有 65 株, 分布最少; 而在单一种植园的分布最广泛, 感染 595 株寄主植物; 混合种植园内感染桑寄生的寄主有 429 株; 公路边感染桑寄生的寄主有 234 株。单因素方差分析表明, 不同生境内桑寄生的寄生强度存在极显著差异($F_{3,1319} = 17.17$, $P < 0.01$), 单一种植园内寄生强度最高, 寄主平均感染桑寄生 5.3 株, 显著高于混合种植园、森林和公路边。

2.2 桑寄生的寄主专一性程度

不同桑寄生间的寄主范围差异较大(表 1), 五蕊寄生(*Dendrophthoe pentandra*)感染能力最强, 寄主植物多达 258 种; 而瘤果槲寄生(*Viscum ovalifolium*)和五脉槲寄生(*V. monoicum*)分别感染 4 和 5 种寄主植物。五蕊寄生的寄主多样性最高($H' = 7.05$), 其寄主专一性程度最低, 而五脉槲寄生和瘤果槲寄生寄主多样性最低(H' 分别为 1.95 和 1.92), 寄主专一性程度最高。

芸香科(Rutaceae)、漆树科(Anacardiaceae)、豆科(Leguminosae)和山榄科(Sapotaceae)被感染的寄主个体较多, 分别为 316、126、106 和 86 株(表 2)。寄主种类最多是豆科(32 种), 其次是大戟科(Euphorbiaceae, 18 种)、樟科(Lauraceae, 16 种)和茜草科(Rubiaceae, 16 种)。大戟科和桑科(Moraceae)植物感染的桑寄生种类最多, 均为 5 种。也有少量草本被桑寄生感染, 如葫芦科(Cucurbitaceae)的红瓜(*Coccinia grandis*)和爵床科(Acanthaceae)的多花山壳骨(*Pseuderanthemum polyanthum*)。

2.3 寄主植物功能性状对桑寄生分布的排序分析

寄主植物功能性状总体描述见表 3, 豆科大叶相思(*Acacia auriculiformis*)的胸径最大, 为 77.7 cm, 芸香科亮叶山小橘(*Glycosmis lucida*)的最小, 为 2.8 cm;

表 1 桑寄生的寄主范围和寄主植物的 Shannon-Wiener 指数(H')Table 1 Number and Shannon-Wiener index (H') of host species infected by mistletoe species

| 桑寄生 Mistletoe species | 寄主种类 Host species | 寄主属 Host genus | 寄主科 Host family | H' |
|---|----------------------|-------------------|--------------------|------|
| 五蕊寄生 <i>Dendrophthoe pentandra</i> | 258 | 175 | 57 | 7.05 |
| 澜沧江寄生 <i>Scurrula chingii</i> var. <i>yunnanensis</i> | 81 | 65 | 33 | 4.07 |
| 离瓣寄生 <i>Helixanthera parasitica</i> | 12 | 6 | 5 | 3.35 |
| 鞘花 <i>Macrosolen cochinchinensis</i> | 7 | 7 | 7 | 2.70 |
| 卵叶梨果寄生 <i>Scurrula chingii</i> | 5 | 5 | 5 | 2.16 |
| 五脉槲寄生 <i>Viscum monoicum</i> | 5 | 5 | 4 | 1.95 |
| 瘤果槲寄生 <i>Viscum ovalifolium</i> | 4 | 4 | 4 | 1.92 |

表 2 桑寄生感染的寄主植物科

Table 2 Host families infected by mistletoe

| 科 Family | 寄主数量和种类 Number of host and species | 感染株数 Number of individuals | 感染的桑寄生种类 Mistletoe species | | | | | | |
|-----------------------|---------------------------------------|-------------------------------|----------------------------|-----|----|----|----|----|----|
| | | | dp | scy | sc | hp | mc | vo | vm |
| 芸香科 Rutaceae | 316(10) | 1 735 | √ | √ | √ | | | √ | |
| 漆树科 Anacardiaceae | 126(4) | 675 | √ | √ | | | | | |
| 豆科 Leguminosae | 106(32) | 387 | √ | √ | | | √ | √ | |
| 山榄科 Sapotaceae | 82(4) | 440 | √ | √ | | √ | | | |
| 大戟科 Euphorbiaceae | 60(18) | 248 | √ | √ | | | √ | √ | √ |
| 桑科 Moraceae | 56(15) | 216 | √ | √ | √ | √ | | √ | |
| 夹竹桃科 Apocynaceae | 45(3) | 149 | √ | √ | | | | | |
| 锦葵科 Malvaceae | 42(14) | 120 | √ | √ | | | | | |
| 樟科 Lauraceae | 39(16) | 92 | √ | √ | √ | √ | | | |
| 木兰科 Magnoliaceae | 35(7) | 136 | √ | | | | √ | | |
| 杜英科 Elaeocarpaceae | 33(15) | 178 | √ | √ | | | | | |
| 楝科 Meliaceae | 30(5) | 78 | √ | √ | | √ | | | |
| 桃金娘科 Myrtaceae | 30(12) | 122 | √ | √ | | | | | |
| 茜草科 Rubiaceae | 27(16) | 53 | √ | √ | | | | | √ |
| 蔷薇科 Rosaceae | 25(4) | 93 | √ | √ | √ | | | | √ |
| 使君子科 Combretaceae | 22(4) | 95 | √ | √ | | | | | |
| 叶下珠科 Phyllanthaceae | 20(8) | 110 | √ | √ | | | | | √ |
| 壳斗科 Fagaceae | 18(7) | 70 | √ | √ | | | √ | | |
| 番荔枝科 Annonaceae | 15(9) | 31 | √ | √ | | | √ | | |
| 杨柳科 Salicaceae | 15(6) | 47 | √ | | | | √ | | |
| 千屈菜科 Lythraceae | 13(6) | 20 | √ | √ | | | | | |
| 紫葳科 Bignoniaceae | 12(4) | 33 | √ | | | | | | |
| 木犀科 Oleaceae | 11(4) | 66 | √ | √ | | | | | |
| 无患子科 Sapindaceae | 11(4) | 27 | √ | | | | | | |
| 冬青科 Aquifoliaceae | 10(4) | 93 | √ | √ | | | | | |
| 唇形科 Lamiaceae | 10(4) | 26 | √ | | | | | | |
| 榆科 Ulmaceae | 10(1) | 50 | √ | √ | | | | | |
| 龙脑香科 Dipterocarpaceae | 9(4) | 35 | √ | √ | | | | | |
| 胡桃科 Juglandaceae | 9(1) | 28 | √ | | | √ | | | |
| 肉豆蔻科 Myristicaceae | 7(2) | 13 | √ | | | | √ | | |
| 爵床科 Acanthaceae | 6(1) | 6 | √ | | | | | | |
| 金丝桃科 Hypericaceae | 6(1) | 31 | √ | √ | | | | | |
| 枫香科 Altingiaceae | 5(3) | 11 | √ | | | | | | |
| 马钱科 Loganiaceae | 5(1) | 45 | √ | √ | | | | | |
| 橄榄科 Burseraceae | 4(2) | 7 | √ | | | | | | |
| 山茱萸科 Cornaceae | 4(2) | 20 | √ | √ | | | | | |
| 柿树科 Ebenaceae | 4(3) | 4 | √ | | | | | | |
| 酢浆草科 Oxalidaceae | 4(2) | 4 | √ | √ | | | | | |
| 安息香科 Styracaceae | 4(2) | 4 | √ | | | | | | |

续表(Continued)

| 科 Family | 寄主数量和种类 Number of host and species | 感染株数 Number of individuals | 感染的桑寄生种类 Mistletoe species | | | | | | |
|-----------------------|---------------------------------------|-------------------------------|----------------------------|-----|----|----|----|----|----|
| | | | dp | scy | sc | hp | mc | vo | vm |
| 紫草科 Boraginaceae | 3(2) | 17 | ✓ | | | | | | |
| 大麻科 Cannabaceae | 3(3) | 4 | ✓ | | | | | | |
| 金缕梅科 Hamamelidaceae | 3(1) | 6 | ✓ | | | | | | |
| 茶茱萸科 Icacinaceae | 3(1) | 5 | ✓ | ✓ | ✓ | | | | |
| 山龙眼科 Proteaceae | 3(1) | 7 | ✓ | | | | | | |
| 省沽油科 Staphyleaceae | 3(1) | 6 | ✓ | ✓ | | | | | |
| 五桠果科 Dilleniaceae | 2(2) | 4 | ✓ | | | | | | |
| 金虎尾科 Malpighiaceae | 2(1) | 12 | ✓ | | | | | | |
| 野牡丹科 Melastomataceae | 2(1) | 2 | ✓ | | | | | | |
| 海桐花科 Pittosporaceae | 2(2) | 2 | ✓ | | | | | | |
| 鼠李科 Rhamnaceae | 2(1) | 9 | ✓ | ✓ | | | | | |
| 红树科 Rhizophoraceae | 2(1) | 7 | ✓ | | | | | | |
| 葫芦科 Cucurbitaceae | 1(1) | 1 | | ✓ | | | | | |
| 文定果科 Muntingiaceae | 1(1) | 4 | ✓ | ✓ | | | | | |
| 五列木科 Pentaphylacaceae | 1(1) | 2 | ✓ | | | | | | |
| 苦榄木科 Picramniaceae | 1(1) | 1 | ✓ | | | | | | |
| 茄科 Solanaceae | 1(1) | 9 | ✓ | ✓ | | | | | |
| 荨麻科 Urticaceae | 1(1) | 3 | ✓ | | | | | | |
| 马鞭草科 Verbenaceae | 1(1) | 1 | ✓ | | | | | | |

dp: 五蕊寄生; hp: 离瓣寄生; mc: 鞘花; sc: 卵叶梨果寄生; scy: 短柄梨果寄生; vm: 五脉槲寄生; vo: 瘤果槲寄生。下同。

dp: *Dendrophthoe pentandra*; hp: *Helixanthera parasitica*; mc: *Macrosolen cochinchinensis*; sc: *Scurrula chingii*; scy: *S. chingii* var. *yunnanensis*; vm: *Viscum monoicum*; vo: *V. ovalifolium*. The same is following Tables and Figure.

樟科毛叶油丹(*Alseodaphnea ndersonii*)的树高最大, 达 30 m, 番荔枝科(Annonaceae)假鹰爪(*Desmos chinensis*)的最小, 仅 2.75 m; 冠幅最大的寄主树为豆科大叶相思和番荔枝科依兰(*Cananga odorata*), 约为 11 m, 红树科(Rhizophoraceae)竹节树(*Carallia brachiata*)的最小, 仅 1 m, 冠幅平均值为 4.78 m; 寄主树的木质密度为 0.21~0.80 g cm⁻³, 均值为 0.52 g cm⁻³, 最小和最大分别为大戟科麻风树(*Jatropha curcas*)和茜草科滇丁香(*Luculia pinciana*); 树皮粗糙度为 1~4; 树皮含水量均值为 60%, 夹竹桃科(Apocynaceae)欧洲夹竹桃(*Nerium oleander*)的最高, 为 84.8%, 木樨科(Oleaceae)白蜡树(*Fraxinus chinensis*)的最低, 为 34.3%; 树皮 pH 为 3.91~5.89, 均值为 4.87, 极值分别为安息香科(Styracaceae)皱

叶安息香(*Styrax rugosus*)和金虎尾科(Malpighiaceae)西印度樱桃(*Malpighia glabra*)。

Spearman 相关分析结果表明, 胸径与树高、冠幅的相关系数分别为 0.86 和 0.66 ($P < 0.01$)。为了避免高度相关变量在数据分析过程中多重共线性, 因此剔除冠幅和树高性状, 保留胸径、木质密度、树皮 pH、树皮含水量和树皮粗糙度 5 个性状进入排序分析。

根据趋势对应分析(DCA)结果和模型选择标准(即 DCA 分析中最长轴小于 3 选择线性模型), 使用冗余分析(RDA)进行排序分析。RDA 排序结果表明, 5 个性状共解释了物种-性状总方差的 5.4%, 使用函数 *permutest()*, 以 RDA 的分析结果进行蒙特卡罗置换检验, 结果表明 5 个寄主性状对桑寄生的分布具有显著性影响($P = 0.011$), 因此 RDA 的结果可信。使用

表 3 寄主植物的功能性状总体描述

Table 3 Descriptive statistics of host functional traits

| | 胸径 DBH (cm) | 树高 Height (m) | 冠幅 Canopy (m) | 木质密度 Wood density (g cm ⁻³) | 树皮 Bark | | |
|-------------|-------------------|---------------------|---------------------|---|------------------|-------------------------|------|
| | | | | | 粗糙度 Roughness | 含水量 /% Water content | pH |
| 最小值 Minimum | 2.80 | 2.75 | 1.00 | 0.21 | 1.00 | 0.38 | 3.92 |
| 最大值 Maximum | 77.70 | 30.00 | 11.00 | 0.80 | 4.00 | 0.84 | 5.89 |
| 均值 Average | 16.21 | 7.84 | 4.78 | 0.52 | 2.51 | 0.60 | 4.87 |
| 变异系数 CV | 0.81 | 0.54 | 0.40 | 0.23 | 0.32 | 0.15 | 0.08 |

函数 `envfit()` 检验每个性状的显著性, 结果表明寄主植物的胸径对桑寄生的分布有极显著影响 ($P=0.002$), 树皮含水量和树皮粗糙度也是显著影响桑寄生分布的性状 ($P<0.05$) (表 4)。从图 1 可见, 鞘花

(*Macrosolen cochinchinensis*) 和五蕊寄生偏好胸径较大的植株, 瘤果槲寄生偏好树皮粗糙的寄主, 而离瓣寄生 (*Helixanthera parasitica*) 的分布与寄主树皮含水量呈正相关关系。

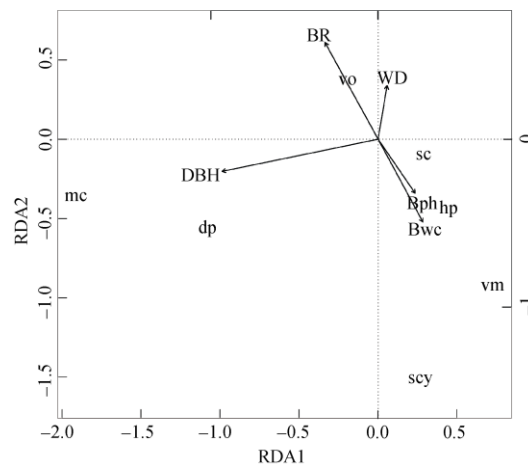


图 1 寄主植物的功能性状与桑寄生分布的冗余分析排序图。DBH: 胸径; WD: 木质密度; Bwc: 树皮含水量; BR: 树皮粗糙度; Bph: 树皮 pH。

Fig. 1 Redundancy analysis between host functional traits and the distribution of mistletoes on host. DBH: Diameter at breast height; WD: Wood density; Bwc: Bark water content; BR: Bark roughness; Bph: Bark pH.

表 4 寄主的功能性状与桑寄生分布的相关系数及显著性水平

Table 4 Correlation coefficient and significant level between host traits and mistletoe distribution

| | RDA1 | RDA2 | R^2 | $Pr(>r)$ |
|------------------------------------|-------|-------|--------|----------|
| 胸径 Diameter at breast height (DBH) | -0.98 | 0.22 | 0.1985 | 0.002** |
| 木质密度 Wood density (WD) | 0.49 | 0.87 | 0.0151 | 0.302 |
| 树皮 pH Bark pH (Bph) | 0.77 | -0.63 | 0.0197 | 0.234 |
| 树皮含水量 Bark water content (Bwc) | 0.65 | -0.76 | 0.0394 | 0.041* |
| 树皮粗糙度 Bark roughness (BR) | -0.66 | 0.75 | 0.0540 | 0.011* |

** : $P<0.01$; * : $P<0.05$.

3 讨论

3.1 桑寄生的生境分布差异

桑寄生偏好生长在受到一定程度干扰的开阔、温暖的环境, 这也是桑寄生的鸟类散布者适宜的生境^[34]。森林的郁闭度较高, 且物种多样性较高, 使得潜在寄主的比例降低^[35], 导致桑寄生在森林内分布较少; 而种植园地势平坦、阳光充足, 适合食果鸟和桑寄生的生存^[22]。另外, 单一种植园内桑寄生的数量和寄生强度均高于混合种植园, 说明群落内树种多样性与桑寄生的感染率和感染强度相关。

3.2 桑寄生的寄主范围和寄主专一性程度

Barlow 等^[36]认为寄主范围与寄主多样性相关, Norton 等^[37]提出了寄主相对多度假说, 认为寄主植

物多样性较高的地区桑寄生倾向于表现出寄主泛性。Norton 等^[10]报道新西兰植物多样性较低的森林内桑寄生的寄主专一性较高, 较高植物多样性的森林内生长的桑寄生倾向于更加泛性, 为该假说提供了一定的支持; 在澳大利亚较大地理尺度的研究也表明, 桑寄生的寄主范围随寄主多样性增高而增加^[38]。而在亚马逊热带地区的研究表明, 与寄主多度假说预测的不一致, 部分桑寄生种类表现出较强的寄主泛性, 而槲寄生科的植物具有较高的寄主专一性, 且专性寄生的寄主并非为群落内多度较高的植物^[39]。与之相似, 本研究结果也表明, 桑寄生科的五蕊寄生和梨果寄生属植物有较强的寄主泛性, 而槲寄生科植物, 如瘤果槲寄生和五脉槲寄生寄主专一性较强, 其寄主也非群落内的多度较高的物种。这可能因为相比于桑寄生科, 槲寄生科植物

与鸟类有更加专性紧密的关系^[6]。槲寄生产生较小的绿色果实, 而五蕊寄生的果实较大、颜色鲜红, 可以吸引较多种类的果实拜访者^[40], 从而增加了与寄主树相遇的几率, 一定程度上促进了五蕊寄生的寄主泛性。Genini^[41]在巴西 Pantanal 湿地的研究也表明, 除了少数桑寄生拥有较多寄主种类, 大多数桑寄生具有较高的寄主专一性, 且泛性桑寄生比专性桑寄生具有更丰富的种子散布者。另外, 据王焯妮^[22]2015年在西双版纳州的调查结果, 卵叶梨果寄生、鞘花和离瓣寄生分别感染46、38和35种寄主, 而我们在植物园内仅发现少数几种寄主, 说明这3种桑寄生虽然不是高度专性的寄生, 但在小尺度上却表现出一定的寄主专一性, 可能是桑寄生对于寄主就地适应(local adaptation)的结果^[9]。

单一种植的柚子(芸香科)、芒果(漆树科)和蛋黄果(山榄科)感染桑寄生较多。除此之外, 多度较高、分布广泛的豆科、大戟科、樟科和茜草科植物也更易感染桑寄生, 这与以往的研究结果一致, 桑寄生通常倾向于感染高氮含量或高含水量、多度较高、防御能力较低的高大树木^[41-44]。

3.3 影响桑寄生分布的寄主植物功能性状

在所选取的性状中, 寄主植物的胸径、树皮粗糙度和树皮含水量为显著影响桑寄生分布的性状。五蕊寄生和鞘花偏好胸径较大的寄主植物, 这与前人研究结果一致^[45-46], 较大胸径的寄主植物龄级较大, 从而有更多被桑寄生感染的机会; 也有认为胸径较大的寄主树吸引更多的鸟类种子散布者栖息停留从而粘附更多的种子^[47], 而相对应的较大的冠幅和较多的分枝也为桑寄生提供更多的生存空间。高大的树木使得桑寄生获取更多的光照资源, 这对喜光桑寄生种类如五蕊寄生和鞘花尤为重要^[24], 也有报道称鸟类散布者偏好栖息停留在高大的乔木上^[47]。树皮粗糙度对瘤果槲寄生的分布有显著但微弱的影响, 一方面是因为粗糙的树皮有利于种子的附着, 尤其是当结实期与降雨较多的月份重合; 另一方面光滑的树皮不利于鸟类将附着在其臀部的种子蹭掉^[13], 这也暗示了树皮的构造为桑寄生在寄主上萌发提供先决基础条件。离瓣寄生和五脉槲寄生偏好树皮含水量高的寄主树, 这两种桑寄生也多记录分布在阴凉潮湿的环境下, 较喜阴^[24], 说明微环境条件也是寄主专一性的影响因子; 木质密度与桑寄生感染不相关, 这与Lira^[38]的研究结果一致。寄主的树皮pH为

3.91~5.89, 变异系数为0.083, 较小的变异使得树皮pH在数据分析过程中很难凸显出来。

综合来看, 本研究为在热带地区检验“寄主多度假说”提供一定证据; 寄主植物的大小、含水量和树皮粗糙度与桑寄生感染显著相关, 但对桑寄生分布差异的解释率较低, 其原因可能是本研究选取的寄主功能性状并不是影响桑寄生寄主选择及寄主偏好的决定性性状。桑寄生的寄主专一性是由多个生态过程决定的, 包括种子散布、寄主亲和性和环境因子^[48]。鸟类的不同散布行为部分导致了桑寄生的寄主专一性差别^[49]; 氮元素被认为是桑寄生生长的限制因子, 因此桑寄生的丰富度和多度通常与寄主植物的氮含量水平相关^[50]; 寄主植物可能通过机械和化学防御手段在桑寄生建成的任何阶段包括附着、萌发、建苗和生长施以阻力^[51-53]。此外, 化学信号在决定桑寄生-寄主亲和性扮演着重要角色; 研究发现, 桑寄生在吸器阶段就开始表现出寄主专一性, 表现在“母树”上(“source or parental host species”)吸器形成率更高^[54-55]。桑寄生可能利用寄主内的化学物质作为吸器形成的诱导因子, 并且可能通过某种方式将这种寄主专一性传递给后代, 其机制目前尚不清楚^[56-57]。因此, 后续的研究也应将考虑其化学机理, 同时对桑寄生自身的性状进行探讨。

参考文献

- [1] KUIJT J. The Biology of Parasitic Flowering Plants [M]. Berkeley: University of California Press, 1969.
- [2] NICKRENT D L. Santalales (including mistletoes) [M]// Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2011.
- [3] XIAO L Y, PU Z H. An investigation on the harm of Loranthaceae in Xishuangbanna, Yunnan [J]. Acta Bot Yunnan, 1988, 10(4): 422-432. 肖来云, 普正和. 西双版纳桑寄生植物的危害调查 [J]. 云南植物研究, 1988, 10(4): 422-432.
- [4] CALDER M, BERNHARDT P. The Biology of Mistletoes [M]. New York: Academic Press, 1983.
- [5] REID N, STAFFORD-SMITH M, YAN Z, et al. Ecology and population biology of mistletoes [M]// LOWMAN M D, NADKARNI N M. Forest Canopies. New York: Academic Press, 1995.
- [6] RESTREPO C, SARGENT S, LEVEY D J et al. The role of vertebrates in the diversification of new world mistletoes [C]// LEVEY D J, SILVA W R, GALETTI M. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal. São Pedro, Brazil: CABI, 2002. doi: 10.1079/9780851995250.0083.

- [7] GRENFELL M, BURNS K C. Sampling effects and host ranges in Australian mistletoes [J]. *Biotropica*, 2009, 41(6): 656–658. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00586.x.
- [8] THOMPSON J N. Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallowtail butterflies [J]. *Evolution*, 1988, 42(1): 118–128. doi: 10.1111/j.1558-5646.1988.tb04112.x.
- [9] OKUBAMICHAEL D Y, GRIFFITHS M E, WARD D. Host specificity in parasitic plants: Perspectives from mistletoes [J]. *AoB Plants*, 2016, 8: plw069. doi: 10.1093/aobpla/plw069.
- [10] NORTON D A, DE LANGE P J. Host specificity in parasitic mistletoes (Loranthaceae) in New Zealand [J]. *Funct Ecol*, 1999, 13(4): 552–559.
- [11] CARLO T A, AUKEMA J E. Female-directed dispersal and facilitation between a tropical mistletoe and a dioecious host [J]. *Ecology*, 2005, 86(12): 3245–3251. doi: 10.1890/05-0460.
- [12] AUKEMA J E. Vectors, viscin, and Viscaceae: Mistletoes as parasites, mutualists, and resources [J]. *Front Ecol Environ*, 2003, 1(4): 212–219. doi: 10.1890/1540-9295(2003)001[0212:VVAVMA]2.0.CO;2.
- [13] ARRUDA R, CARVALHO L N, DEL-CLARO K. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *polyanthus* (Loranthaceae), in Cerrado tropical savanna [J]. *Flora*, 2006, 201(2): 127–134. doi: 10.1016/j.flora.2005.07.001.
- [14] SARGENT S. Seed fate in a tropical mistletoe: The importance of host twig size [J]. *Funct Ecol*, 1995, 9(2): 197–204. doi: 10.2307/2390565.
- [15] de LOPEZ D B, ORNELAS J F. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, Mexico [J]. *Amer J Bot*, 2002, 89(1): 95–102. doi: 10.3732/ajb.89.1.95.
- [16] DEAN W R J, MIDGLEY J J, STOCK W D. The distribution of mistletoes in South Africa: Patterns of species richness and host choice [J]. *J Biogeogr*, 1994, 21(5): 503–510. doi: 10.2307/2845654.
- [17] WATSON D M. Determinants of parasitic plant distribution: The role of host quality [J]. *Botany*, 2009, 87(1): 16–21. doi: 10.1139/B08-105.
- [18] FADINI F R. Non-overlap of hosts used by three congeneric and sympatric loranthaceous mistletoe species in an Amazonian savanna: Host generalization to extreme specialization [J]. *Acta Bot Bras*, 2011, 25(2): 337–345. doi: 10.1590/S0102-33062011000200010.
- [19] MESSIAS P A, de deus VIDAL JR J, KOCH I, et al. Host specificity and experimental assessment of the early establishment of the mistletoe *Phoradendron crassifolium* (Pohl ex DC.) Eichler (Santalaceae) in a fragment of Atlantic forest in southeast Brazil [J]. *Acta Bot Bras*, 2014, 28(4): 577–582. doi: 10.1590/0102-33062014abb3523.
- [20] LI K X, LIANG X J, QIN P, et al. Advances in mistletoes [J]. *Guangxi For Sci*, 2011, 40(4): 311–314. doi: 10.3969/j.issn.1006-1126.2011.04.017. 李开祥, 梁晓静, 覃平, 等. 桑寄生研究进展 [J]. *广西林业科学*, 2011, 40(4): 311–314. doi: 10.3969/j.issn.1006-1126.2011.04.017.
- [21] SUI Y, ZHANG L. A preliminary investigation on the spatial distribution patterns of mistletoes in polyculture and monoculture plantations in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)*, 2014, 36(5): 755–764. doi: 10.7540/j.ynu.20140038. 随意, 张玲. 热带人工种植园桑寄生植物空间分布格局初查 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2014, 36(5): 755–764. doi: 10.7540/j.ynu.20140038.
- [22] WANG X N, ZHANG L. Species diversity and distribution of mistletoes and hosts in four different habitats in Xishuangbanna, southwest China [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)*, 2017, 39(4): 701–711. doi: 10.7540/j.ynu.20160542. 王焯妮, 张玲. 西双版纳 4 种生境下的桑寄生与寄主植物多样性及分布特点 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2017, 39(4): 701–711. doi: 10.7540/j.ynu.20160542.
- [23] LIU P, WANG X A, GUO H, et al. Population distribution patterns and parasitic characteristics of *Loranthus tanakae* [J]. *Chin J Ecol*, 2014, 33(2): 303–309. 刘鹏, 王孝安, 郭华, 等. 北桑寄生种群的分布格局及其寄生特性 [J]. *生态学杂志*, 2014, 33(2): 303–309.
- [24] XIAO L Y, PU Z H. Loranthaceae in Xishuangbanna area: Diversity, distribution and habitat [J]. *Trop Plant Res*, 1982(25): 49–57. 肖来云, 普正和. 西双版纳地区的桑寄生科植物(一): 桑寄生科植物的种类、分布及环境 [J]. *热带植物研究*, 1982(25): 49–57.
- [25] XIAO L Y, PU Z H. Loranthaceae in Xishuangbanna area: Harms to host trees [J]. *Trop Plant Res*, 1982(26): 28–37. 肖来云, 普正和. 西双版纳地区的桑寄生科植物(二): 桑寄生植物对树木的危害 [J]. *热带植物研究*, 1983(26): 28–37.
- [26] XIAO L Y, PU Z H. Study on the relationship between the spread of Loranthaceae and birds in Xishuangbanna, Yunnan [J]. *Acta Ecol Sin*, 1994, 14(2): 128–135. 肖来云, 普正和. 云南西双版纳桑寄生植物传播与鸟的关系研究 [J]. *生态学报*, 1994, 14(2): 128–135.
- [27] CAO J X, LIU W J, SHA L Q. Spatial heterogeneity of soil physical and chemical properties in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden [J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)*, 2009, 31(S1): 325–330. 曹俊琇, 刘文俊, 沙丽清. 西双版纳热带植物园园区土壤理化性质的空间异质性 [J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2009, 31(S1): 325–330.
- [28] CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, ALLISON S D, et al. Plant traits and wood fates across the globe: Rotted, burned, or consumed? [J]. *Glob Change Biol*, 2009, 15(10): 2431–2449. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01916.x.
- [29] MISTRY J. Corticolous lichens as potential bioindicators of fire history: A study in the Cerrado of the Distrito Federal, central Brazil [J]. *J Biogeogr*, 1998, 25(3): 409–441. doi: 10.1046/j.1365-2699.1998.2530409.x.
- [30] OSUNKOYA O O, SHENG T K, MAHMUD N A, et al. Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among

- twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island [J]. *Aust Ecol*, 2007, 32(2): 191–201. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01678.x.
- [31] KRICKER R. Measuring bark pH [M]// NIMIS P L, SCHEIDEGGER C, WOLSELEY P A. *Monitoring with Lichens: Monitoring Lichens*. Dordrecht: Springer, 2002. doi: 10.1007/978-94-010-0423-7_30.
- [32] OKSANEN J, BLANCHET F G, KINDT R, et al. *Vegan: Community ecology package, ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists [CP/OL]*. 2006. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- [33] Team R Development Core. *R: A language and environment for statistical computing [CP]*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2016.
- [34] KELLY D, LADLEY J J, ROBERTSON A W, et al. Limited forest fragmentation improves reproduction in the declining New Zealand mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae) [M]// YOUNG A G, CLARKE G M. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [35] RIST L, SHAANKER R U, GHAZOU L. The spatial distribution of mistletoe in a southern Indian tropical forest at multiple scales [J]. *Biotropica*, 2011, 43(1): 50–57. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00643.x.
- [36] BARLOW B A, WIENS D. Host-parasite resemblance in Australian mistletoes: The case for cryptic mimicry [J]. *Evolution*, 1977, 31(1): 69–84. doi: 10.1111/j.1558-5646.1977.tb00983.x.
- [37] NORTON D A, CARPENTER M A. Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation [J]. *Trends Ecol Evol*, 1998, 13(3): 101–105. doi: 10.1016/S0169-5347(97)01243-3.
- [38] KAVANAGH P H, BURNS K C. Mistletoe macroecology: Spatial patterns in species diversity and host use across Australia [J]. *Biol J Linn Soc*, 2012, 106(3): 459–468. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01890.x.
- [39] LIRA J, CAIRES C S, FADINI R F. Reaching the canopy on the ground: Incidence of infection and host-use by mistletoes (Loranthaceae and Viscaceae) on trees felled for timber in Amazonian rainforests [J]. *Plant Ecol*, 2017, 218(3): 251–263. doi: 10.1007/s 11258-016-0683-9.
- [40] LUO Y H, SUI Y, GAN J M, et al. Host compatibility interacts with seed dispersal to determine small-scale distribution of a mistletoe in Xishuangbanna, southwest China [J]. *J Plant Ecol*, 2016, 9(1): 77–86.
- [41] GENINI J, CÔRTEZ M C, GUIMARÃES JR P R, et al. Mistletoes play different roles in a modular host-parasite network [J]. *Biotropica*, 2012, 44(2): 171–178. doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00794.x.
- [42] EHLERINGER J R, SCHULZE E D, ZIEGLER H, et al. Xylem-tapping mistletoes: Water or nutrient parasites? [J]. *Science*, 1985, 227(4693): 1479–1481. doi: 10.1126/science.227.4693.1479.
- [43] EHLERINGER J R, ULLMANN I, LANGE O L, et al. Mistletoes: A hypothesis concerning morphological and chemical avoidance of herbivory [J]. *Oecologia*, 1986, 70(2): 234–237. doi: 10.1007/B00379245.
- [44] SEEL W E, COOPER R E, PRESS M C. Growth, gas exchange and water use efficiency of the facultative hemiparasite *Rhinanthus minor* associated with hosts differing in foliar nitrogen concentration [J]. *Physiol Plant*, 1993, 89(1): 64–70. doi: 10.1111/j.1399-3054.1993.tb01787.x.
- [45] SHAW D C, CHEN J Q, FREEMAN E A, et al. Spatial and population characteristics of dwarf mistletoe infected trees in an old-growth Douglas-fir western hemlock forest [J]. *Can J Forest Res*, 2005, 35(4): 990–1001. doi: 10.1139/x05-022.
- [46] de BUEN L L, ORNELAS J F, GARCÍA-FRANCO J G. Mistletoe infection of trees located at fragmented forest edges in the cloud forests of Central Veracruz, Mexico [J]. *For Ecol Manage*, 2002, 164(1/2/3): 293–302. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00624-7.
- [47] OVERTON J M. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations [J]. *J Ecol*, 1994, 82(4): 711–723. doi: 10.2307/2261437.
- [48] OKUBAMICHAEL D Y. *Host specificity of the hemiparasitic mistletoe, *Agelanthus natalitius* [D]*. Pietermaritzburg: University of KwaZulu-Natal, 2009.
- [49] LAMONT B. Host range and germination requirements of some South African mistletoes [J]. *S Afr J Sci*, 1982, 78: 41–42.
- [50] DEAN W R J, MIDGLEY J J, STOCK W D. The distribution of mistletoes in South Africa: Patterns of species richness and host choice [J]. *J Biogeogr*, 1994, 21(5): 503–510. doi: 10.2307/2845654.
- [51] YAN Z. Resistance to haustorial development of two mistletoes, *Amyema preissii* (Miq.) Tieghem and *Lysiana exocarpi* (Behr.) Tieghem ssp. *exocarpi* (Loranthaceae), on host and nonhost species [J]. *Int J Plant Sci*, 1993, 154(3): 386–394. doi: 10.1086/297120.
- [52] RIO C M D, HOURDEQUIN M, SILVA A, et al. The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seeds [J]. *Aust Ecol*, 1995, 20(4): 571–576. doi: 10.1111/j.1442-9993.1995.tb00577.x.
- [53] MEDEL R. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants [J]. *Ecology*, 2000, 81(6): 1554–1564. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[1554:AOPMSI]2.0.CO;2.
- [54] RUNYON J B, MESCHER M C, DE MORAES C M. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants [J]. *Science*, 2006, 313(5795): 1964–1967. doi: 10.1126/science.1131371.
- [55] RÖDL T, WARD D. Host recognition in a desert mistletoe: Early stages of development are influenced by substrate and host origin [J]. *Funct Ecol*, 2002, 16(1): 128–134. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00592.x.
- [56] OKUBAMICHAEL D Y, GRIFFITHS M E, WARD D. Host specificity, nutrient and water dynamics of the mistletoe *Viscum rotundifolium* and its potential host species in the Kalahari of South Africa [J]. *J Arid Environ*, 2011, 75(10): 898–902. doi: 10.1016/j.jaridenv.2011.04.026.
- [57] JAMISON D S, YODER J I. Heritable variation in quinone-induced haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 125(4): 1870–1879.