

文章编号: 1001-1498(2013)02-0156-07

南北样带温带区栎属树种幼苗功能性状的变异研究

李东胜¹, 史作民^{1*}, 刘世荣¹, 许中旗², 黄选瑞²

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 河北农业大学林学院, 河北 保定 071000)

摘要: 植物功能性状由生境条件和遗传因素共同决定, 田间控制实验能够揭示植物功能性状在种内和种间的变异程度。采集南北样带温带区 8 个地点 6 种栎属树种的种子, 通过田间栽培试验, 以均一环境下 1 年生幼苗为对象, 研究比较种内及种间比叶重、单位叶面积光合速率、单位叶重量光合速率、总干物质含量和根冠比 5 种功能性状的变化差异, 并且分析幼苗功能性状与种子性状的关系。结果发现: 栎属树种种间幼苗的功能性状变异系数高于种内, 并且种内功能性状的差异较小, 种间差异性较大, 而比叶重和叶片光合速率无论在种间还是种内, 其变异率都较小; 总干物质质量和根冠比与种子质量显著相关, 随种子质量增加幼苗的总干物质质量和根冠比呈现增加的趋势, 比叶重和叶片光合速率与种子质量的相关性较小。

关键词: 栎属树种; 功能性状; 幼苗; 种子质量

中图分类号: S792.18

文献标识码: A

Variation of Functional Traits of *Quercus* Seedlings from Different Provenances of Temperate Zone of NSTEC

LI Dong-sheng¹, SHI Zuo-min¹, LIU Shi-rong¹, XU Zhong-qi², HUANG Xuan-rui²

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Beijing 100091 China;

2. College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: The differences in functional traits among species may be the result of both genetic differences and plasticity if species are measured in different environments. Common garden experiments can help determine the extent to which trait differences observed among species are genetic induced. Seeds of 6 *Quercus* species from 8 core distribution areas in temperate zone of North-South Transect of Eastern China (NSTEC) were pretreated and sown in the same environment. 5 functional traits of one year-old seedlings were measured, i. e., leaf mass per area (*LMA*), photosynthetic rate per unit leaf area (A_{area}), photosynthetic rate per unit leaf mass (A_{mass}), total dry matter content (*TDMC*), and root-shoot ratio (*RSR*). The difference and overall variation of different functional traits among intra-species and inter-species were analyzed, and the relationships between functional traits of seedlings and seed mass were discussed. The results show that: the interspecific variation coefficients of all functional traits were higher than intraspecific variation coefficient, and the interspecies differences of functional traits were also more significant, while variation of *LMA* and leaf photosynthetic rate were lower whatever among intra-species or inter-species; two functional traits (*TDMC*, *RSR*) were obvious correlated with seed mass, while the relationships of leaf photosynthetic rate and *LMA* with seed mass were relatively lower. It could explain that in temperate zone of NSTEC, the change of

收稿日期: 2012-04-17

基金项目: 林业公益性行业科研专项(200804001); 国家自然科学基金重大项目(30590383); 国家自然科学基金面上项目(30771718)

作者简介: 李东胜(1981—), 男, 博士, 主要研究方向: 恢复生态学。

* 通讯作者: E-mail: shizm@caf.ac.cn.

functional traits of *Quercus* species partly were the expression of difference among species affected by genetic evolution, so when studying the relationship among *Quercus* species and environment, the interspecies variation of functional traits cannot be neglected, and LMA could serve as a better index, and leaf photosynthetic rate take the second place.

Key words: *Quercus*; functional traits; seedling; seed mass

植物功能性状作为连接植物与环境的桥梁,近年来成为生态学和全球变化研究的热点之一。在自然条件下,植物功能性状是由环境因子和遗传因素共同决定的,不同植物功能群性状的种间差异可能会抵消或强化环境梯度对性状的影响,因此,植物性状与环境关系的结论仍然存在较大的不确定性^[1-2]。只有在对植物种内及种间功能性状的变异进行充分研究的前提下,才有可能得出植物与环境关系的明确结论。幼苗的形态性状在一定程度上反映其祖先的形态特征^[3],Givnish等^[4]指出,在常规田间实验下对植物幼苗的功能性状进行研究,能够充分认识遗传背景下植物功能性状在种间及种内的变异程度;而对佛罗里达17种栎树1年生幼苗的研究也证实了这个观点^[5];然而,在植物系统发育过程中,营养生长性状与繁殖性状也存在一定的关系,其中种子质量作为繁殖性状之一被广泛研究。种子质量可以影响幼苗的建立,从而进一步影响植株的功能性状。如澳大利亚木本双子叶植物中,相对生长速率、比叶面积、比根长分别与种子质量成负相关^[6]。不同的是澳大利亚豆科物种的种子质量和幼苗的生物量正相关,但是在英国的豆科植物中没有这种趋势,这也说明生境差异或遗传进化的区别作用^[7],因此,在研究植物幼苗功能形状时,不应该忽视繁殖性状(种子质量)对幼苗生长发育的影响。

壳斗科(Fagaceae)栎属(*Quercus* L.)是我国温带和亚热带最重要的森林树种之一。在南北样带温带区,栎属树种由北至南表现为地理替代分布的现象,这种地理替代现象已从栎属树种功能性状与环境条件关系的角度进行过探讨^[8-9],但是栎属树种功能性状由于环境差异和遗传因素的影响而在种内及种间的变化差异仍未明确。因此,本文选取南北样带温带区8个地点的6种栎属树种作为对象,以均一环境条件下1年生幼苗的功能性状为研究内容,试图排除原生境条件的干扰,主要研究2个方面:(1)栎属树种种内及种间幼苗功能性状的差异;(2)幼苗功能性状与种子性状的关系。通过研究初步了解南北样带温带区栎属树种功能性状的变异特征,为深入揭示南北样带温带区栎属树种地理替代

的环境驱动机制提供科学参考。

1 研究方法

1.1 种子采样

采样地点位于黑龙江、吉林、辽宁、河北、河南等5个省份,分别是帽儿山实验林场、长白山森林生态系统定位站、老秃顶子国家级自然保护区、草河口实验林场、雾灵山自然保护区、武安青崖寨自然保护区、济源黄楝树林场和宝天曼自然保护区。8个地点均分布在中国东部南北样带上,为栎属树种的核心分布区,大多在保护区或自然植被受人类干扰相对较小的地方,以低山或丘陵为主。整个研究范围跨越了温带及暖温带2个气候带,大部分研究地点属于温带大陆性季风气候,具有相同的气候特点,四季分明、雨热同期、冬长夏短。

选取栎属树种为优势建群种的自然群落,林地面积较大,林木生长良好,栎属树种林龄40年生左右,无自然灾害和虫害。采集果实饱满、无病虫害且生长于林冠向阳面和中上部的种子,同时保证种子来自10株以上母树。采集树种包括蒙古栎(*Q. mongolica* Fisch.)、辽东栎(*Q. liaotungensis* Koidz.)、槲树(*Q. dentata* Thunb.)、栓皮栎(*Q. variabilis* Blume)、槲栎(*Q. aliena* Blume)和锐齿槲栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata* Maxim.)等,每个地点的每种树种采集种子3~5 kg,采样地点概况和目标种类见表1。

表1 种子采集地点和目标种类概况

种源地	纬度 (E)	经度 (N)	海拔/ m	年均 气温/°C	年均降 水量/mm	目标种
帽儿山	45°25′	127°38′	380	2.89	656.57	蒙古栎
长白山	42°34′	128°38′	545	2.69	668.64	蒙古栎
老秃顶子	41°02′	124°55′	636	6.30	944.00	蒙古栎
草河口	40°51′	123°52′	530	7.87	773.64	蒙古栎
雾灵山	40°26′	117°28′	547	8.98	763.30	蒙古栎
武安	36°59′	113°51′	960	9.43	680.58	槲树、辽东栎、栓皮栎
济源	35°15′	112°07′	955	13.89	621.80	栓皮栎、槲栎
宝天曼	33°03′	111°56′	864	15.04	839.92	栓皮栎、锐齿槲栎

1.2 试验地点概况

在控制条件下,完全满足不同物种的适宜生境条件是非常困难的,选择南北样带温带区的中部作为田间试验区域,保证均一环境条件的同时,尽量减小环境胁迫对幼苗的影响。幼苗田间试验设置于河北省保定市河北农业大学苗圃,试验区位于115°21′E,38°37′N;气候温和,四季分明,年平均气温为12.2℃,年平均降水量570mm,年日照为2563h,年平均蒸发量为1758.3mm,年大于10℃积温4349℃,年无霜期约为210d;土壤类型为壤土,有机质含量16g·kg⁻¹,pH值7.9。

1.3 试验设计

种子于2010年9—10月份采集后,通过目测与水选,选取形态大小相对一致、籽粒饱满且无虫害的种子,于55℃温水中进行催芽杀虫处理,而后2010年11月进行秋播,播种前浇足底水。采用随机区组设计播种12个小区,每小区内3次重复,每次重复面积1m×3m,株行距0.15m×0.30m,共播约3000粒种子。保持小区间距0.8m,尽可能避免植物之间的竞争交叉作用。植物生长期间保证充足供水,并进行除草和防治病虫害等田间管理。

1.4 功能性状的测定

1.4.1 种子性状 选取2个种子性状,分别是种子带皮干质量和去皮干质量。筛选各目标树种成熟、饱满、无病虫害的种子,每个树种至少300粒种子,置于80℃的烘箱中烘72h以上,测量种子干质量,带皮(去皮)干质量=带皮(去皮)总质量(g)/粒数。

1.4.2 幼苗功能形状

1.4.2.1 叶片光合速率 在2011年7月15日至8月15日,选择晴朗无风的天气,采用Li-6400进行光响应曲线的测定。在400mol·mol⁻¹CO₂浓度下,将温度控制在25℃、湿度控制在70%±5%、空气流速为0.5L·s⁻¹,采用Li-6400-02人工光源提供光强,具体的光强梯度为:2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、150、120、100、80、50、20、0mol·m⁻²·s⁻¹。在每个小区内,每次重复选择健康的植株5~8株,测定植株上部第3~4片完整展开的叶片,每个小区至少测量幼苗15株。采用非直角双曲线方程对光响应曲线拟合,进而求得叶片单位面积(重量)最大净光合速率(A_{area} , A_{mass})^[10]:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha I + P_{nmax})^2 - 4\alpha kIP_{nmax}}}{2\theta} - R_d$$

式中: P_n 为净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); α 为初始光量子效率($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$); I 为光照辐射强度($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); P_{nmax} 为最大净光合速率($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); R_d 为暗呼吸速率($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); θ 为反映光合曲线弯曲程度的凸度。

1.4.2.2 比叶重 每小区选取生长良好、大小较一致植株,采集成熟、完好叶片15~20枚。利用WIN-FOLIA叶面积测量系统(Regent Instruments Inc, Quebec, Canada.)进行叶面积扫描,后将其置于75℃的烘箱中烘48h,测量干质量。比叶重(LMA)=叶片干质量(g)/叶片面积(m²)。

1.4.2.3 总干物质质量和根冠比 在2011年10月生长季末期,选择不同处理的幼苗10棵,幼苗生长基本特征见表2。起苗时保持植株每部分完整,将植株分为根、茎、叶3部分,在105℃下杀青10min,后置于70℃烘箱内48h烘干,电子天平称量根质量、茎质量、叶质量等。总干物质质量(TDMC, g)=根质量+茎质量+叶质量;根冠比(RSR)=根质量/(茎质量+叶质量)。

表2 不同种源地栎属树种幼苗生长基本特征

种源地	树种	苗高/cm	地径/mm	主根长/cm
帽儿山	蒙古栎	13.64±1.76	2.86±0.60	27.37±6.27
长白山	蒙古栎	11.31±1.56	2.89±0.37	28.71±7.07
老秃顶子	蒙古栎	10.28±1.32	2.68±0.22	26.98±2.53
草河口	蒙古栎	9.64±1.43	2.43±0.33	24.99±4.40
雾灵山	蒙古栎	10.83±1.44	2.88±0.34	25.94±7.33
武安	辽东栎	9.57±2.45	2.54±0.23	24.92±3.91
	栓皮栎	16.50±1.80	2.55±0.33	34.38±3.17
	槲树	11.11±1.89	2.33±0.31	30.81±6.28
济源	栓皮栎	14.50±1.41	2.58±0.32	34.28±5.82
	槲栎	9.69±1.03	2.37±0.29	26.13±4.59
宝天曼	栓皮栎	13.89±1.90	2.53±0.40	34.40±5.76
	锐齿槲栎	8.5±1.84	2.06±0.19	20.80±2.97

1.5 数据处理

首先,对不同种源各研究对象叶片的光合速率和比叶重、植株的总干物质质量和根冠比等指标进行单因子方差分析(One-way ANOVA),比较种内和种间植物功能性状的差异,同时分别计算种内和种间植物功能性状的变异系数(C_v),揭示功能性状在种内及种间的变异情况。

$$C_v = V_C / X \times 100\%$$

式中: V_C 为种内或种间性状指标的总体标准差, X 为总体均值。

其次,进行功能性状与种子性状的相关分析,并对其中相关关系显著者进行回归分析。

所有数据处理均利用 SPSS16.0 软件完成,利用 SigmaPlot10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 种内和种间幼苗功能性状的变化差异

2.1.1 种内功能性状的变化差异 从表 3 可以看出:不同种源蒙古栎幼苗 5 种功能性状的变异系数分别为 8.23%、9.74%、16.52%、27.70%、12.40%, 栓皮栎幼苗 5 种功能性状的变异系数分别为

3.47%、3.77%、5.66%、6.93%、10.66%。武安、济源和宝天曼 3 个种源地的栓皮栎幼苗功能性状间无显著差异;而不同种源蒙古栎幼苗的功能性状存在一定差异,其中,对于蒙古栎幼苗的比叶重,雾灵山最大,帽儿山最小,而且草河口和老秃顶子显著高于帽儿山;对于蒙古栎幼苗的单位叶重量光合速率,帽儿山显著高于老秃顶子、草河口和雾灵山;对于蒙古栎幼苗的总干物质质量,长白山显著高于草河口;不同种源地蒙古栎幼苗的单位叶面积光合速率和根冠比无显著差异。

表 3 栎属树种种内幼苗功能性状的差异及变异系数

树种	种源地	比叶重 $/(g \cdot m^{-2})$	单位叶面积光合速率 $/(\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	单位叶重量光合速率 $/(nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	总干物质质量 /g	根冠比
蒙古栎	雾灵山	172.60 ± 16.23a	10.14 ± 1.68a	60.34 ± 10.02b	2.13 ± 1.15ab	2.17 ± 1.23a
	草河口	160.98 ± 20.82ab	10.32 ± 0.78a	66.07 ± 4.99b	1.03 ± 0.33b	1.86 ± 0.53a
	老秃顶子	158.60 ± 18.41ab	10.73 ± 0.60a	70.75 ± 3.92b	2.06 ± 0.64ab	2.34 ± 0.79a
	长白山	147.50 ± 11.97bc	12.40 ± 1.71a	83.34 ± 11.46ab	2.46 ± 1.47a	2.53 ± 0.86a
	帽儿山	139.32 ± 15.56c	12.29 ± 1.80a	89.87 ± 13.17a	2.03 ± 0.54ab	2.54 ± 1.00a
	变异系数/%	8.23	9.74	16.52	27.70	12.40
栓皮栎	武安	206.72 ± 17.63a	10.97 ± 1.35a	51.10 ± 6.31a	4.29 ± 0.54a	2.23 ± 0.57a
	济源	220.25 ± 27.04a	10.49 ± 0.60a	47.68 ± 2.74a	4.16 ± 0.84a	2.73 ± 0.64a
	宝天曼	218.99 ± 25.12a	10.18 ± 0.82a	45.71 ± 3.70a	3.75 ± 1.04a	2.66 ± 0.85a
	变异系数/%	3.47	3.77	5.66	6.93	10.66

注: 同列不同字母表示同树种在不同地点 0.05 水平差异显著。

2.1.2 种间功能性状的变化差异 由表 4 可知:栎属种间幼苗功能性状的变异系数高于种内,分别为 10.53%、15.56%、23.45%、47.21%、14.46%。比叶重的变化范围为 155.86 ~ 215.74 $g \cdot m^{-2}$,栓皮栎最高,蒙古栎最低,辽东栎、槲树、槲栎和锐齿槲栎之间无显著差异;蒙古栎和栓皮栎的单位叶面积光

合速率显著高于槲树和锐齿槲栎;对于单位叶重量光合速率,蒙古栎最高,显著高于其他 5 种栎属树种,栓皮栎显著高于槲树;而栓皮栎的干物质最高,锐齿槲栎的干物质最低,蒙古栎、辽东栎和槲树三者相近;栓皮栎的根冠比显著高于锐齿槲栎的根冠比,其他树种之间无显著差异。

表 4 栎属树种种间幼苗功能性状的差异及变异系数

树种	比叶重 $/(g \cdot m^{-2})$	单位叶面积光合速率 $/(\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	单位叶重量光合速率 $/(nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	总干物质质量 /g	根冠比
栓皮栎	215.74 ± 24.13a	10.58 ± 0.95a	48.39 ± 4.71b	3.98 ± 0.90a	2.58 ± 0.73a
槲树	198.41 ± 21.98b	7.81 ± 0.64b	40.29 ± 3.32c	2.19 ± 0.55b	2.12 ± 0.64ab
槲栎	197.97 ± 33.60b	9.05 ± 0.61ab	47.18 ± 3.19bc	1.56 ± 0.47bc	2.19 ± 0.62ab
辽东栎	191.24 ± 18.36b	9.27 ± 1.35ab	47.62 ± 6.92bc	2.12 ± 0.46b	2.37 ± 0.92ab
锐齿槲栎	183.26 ± 12.28b	7.53 ± 1.45b	43.67 ± 8.42bc	0.95 ± 0.24c	1.64 ± 0.46b
蒙古栎	155.86 ± 20.02c	11.11 ± 1.59a	73.21 ± 14.06a	2.09 ± 1.02b	2.32 ± 0.92ab
变异系数/%	10.53	15.56	23.45	47.21	14.46

注: 同列不同字母表示在 0.05 水平差异显著。

2.2 幼苗功能性状与种子质量的关系

由表5可看出:种子带皮干质量和去皮干质量与幼苗功能性状的相关关系表现一致,种子质量与幼苗叶片功能性状的相关性较小,而与总干物质量和生物量的分配(RSR)相关性较大。比叶重和单位叶重量光合速率与种子质量的相关性不显著;单位叶面积光合速率与种子带皮干质量的相关性不显

著,但从图1中可以看出:随种子带皮干质量的增加,单位叶面积光合速率表现出一定的增加趋势,而单位叶面积光合速率与种子去皮干质量显著正相关;随种子质量增加,幼苗的总干物质质量和根冠比显著增加(图2、图3),而且其相关性显著高于单位叶面积光合速率与种子质量的相关性。

表5 栎属树种幼苗功能性状与种子质量的关系

种子质量	相关系数	比叶重	单位叶面积光合速率	单位叶重量光合速率	总干物质量	根冠比
带皮干质量	r	0.398	0.455	0.045	0.870**	0.858**
	p	0.226	0.160	0.896	0.000	0.001
去皮干质量	r	0.168	0.634*	0.273	0.769**	0.878**
	p	0.622	0.036	0.417	0.006	0.000

注: r 为Pearson系数; p 为显著性;*表示 $P < 0.05$,**表示 $P < 0.01$ 。

3 结论与讨论

3.1 栎属树种幼苗功能性状的变异

植物功能性状的变化一定程度上反映了种间及种内水平的遗传变异过程。遗传变异对于研究生物与环境的相互作用以及物种的适应性发挥着重要作用,种群主要通过改变群体的基因或基因型频率,对局部生境的选择压力产生应答,形成分化的局域种群来适应异质环境^[11]。对于本研究中栎属树种幼苗的功能形状,其种内差异较小(表3)。生物群体由于选择、隔离或随机遗传漂变等原因会出现一定程度的遗传分化,但与其它生物相比,林木种内群体的遗传分化程度较低。除此之外,种内差异较小也可能与栎属树种的生物学特性有关,绝大多数栎属树种为异交树种、连续分布、风媒传粉,有利用群体间的基因交流。Yacine等^[12]指出,在一定地域范围内,群体位置越近,群体间的基因流动水平越高,分化程度越低。因此,对于不同种源的同一种属树种(蒙古栎或栓皮栎),其在南北样带上的分布存在一定的连续性和替代性,并且栎树大量异交,群体间存在广泛的基因交流,因而降低了其群体间的分化,从而在相同环境下表现为种内功能形状的差异变化较小。当然,一些研究认为存在另一层面的变异——基于表型可塑性而产生的表型变异^[13-14],而一些研究者则认为“可塑性基因”并不存在,因为表型可塑性只是自然选择的副产品,植物的表型可塑性反应只是在不同的环境中,自然选择倾向于不同的表型特征而已^[15]。

在全球尺度上,植物物种功能性状的种间差异

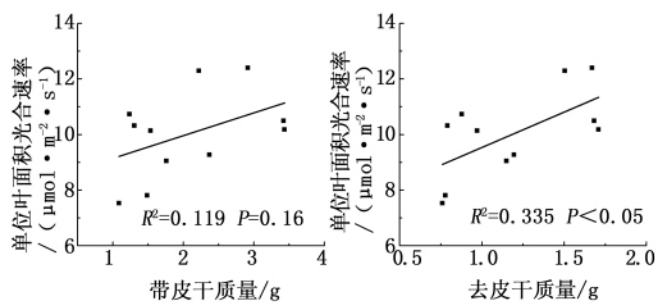


图1 栎属树种幼苗单位叶面积光合速率与种子质量的关系

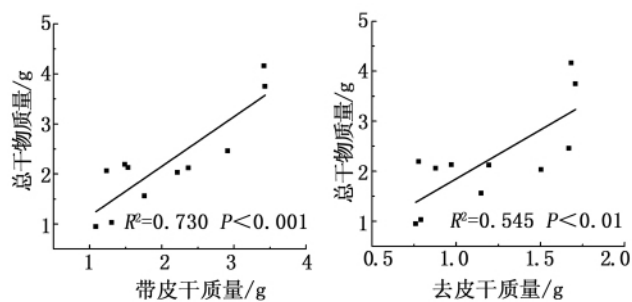


图2 栎属树种幼苗总干物质量与种子质量的关系

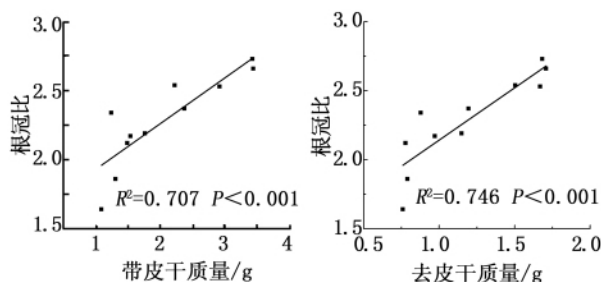


图3 栎属树种幼苗根冠比与种子质量的关系

大于环境条件对植物性状的影响^[11],同样对新疆准噶尔荒漠植物的研究发现,叶片性状的变化差异在很大程度上是由植物遗传基因的差异所决定的^[12]。在本研究中,相同环境条件下栎属树种幼苗功能性状的总体变异率在种间要明显高于种内,而且种间差异较大(表4)。这表明,对于同一植物属内,即使是相同的生活型树种,在相同环境下也存在功能形状的差异;而在南北样带温带区,栎属树种功能性状的变化尽管在一定程度上是植物对环境条件响应及适应的结果,然而更大程度上可能是遗传因素所决定的种间变异的体现。因此,在研究物种水平上植物与环境关系的过程中,植物功能性状的种间差异不应被忽视,尤其是对于南北样带温带区栎属树种的研究。对于遗传基因和环境条件,究竟哪一种因素对栎属树种功能性状变化的影响作用处于主导地位,仍需进一步研究探讨。

3.2 幼苗功能性状与种子质量的关系

本研究发现,随种子质量的增加,1年生幼苗的总干物质量显著增加(图2)。由于大种子的储藏效应,在幼苗开始的生长阶段,较大的种子有更多的种子储藏物供应,可以提高种子的生活力和生存机率^[13],所以,大种子对严酷环境的适应能力较小种子强^[14]。这充分说明对于种子较大的栎属树种,在种子定居后,无论环境条件如何,其1年生幼苗仍然会形成一定的干物质量,并且1年生幼苗的干物质量随种子质量的增加而显著升高。根冠比的变化表示植物在有机产物分配上所作的调整^[15]。前人研究指出,植物在生长初期更多地将有有机产物向根系和菌根分配,以保证水分和养分的充足供应^[16-17]。对于栎属树种幼苗的早期生长阶段,为维持其存活和建立,有机物质也更多地分配于地下部分,而1年生幼苗所需的原料和能量大部分由种子提供,因此随种子质量的增加,幼苗的根冠比也增加。据此可以看出,较大的种子萌发后可以很快产生较大的幼苗,这些幼苗的根系更加发达,可以达到更深的土壤,得到更好的水分和养分提供;然而,幼苗的生长发育与种子质量的关系只是暂时的,随幼苗年龄的增长,环境条件的影响逐渐增大,而生长性状与种子质量的关系趋向于减弱,并且几年后逐渐消失^[18]。

除总干物质量含量和根冠比外,尽管幼苗的叶片单位面积光合速率随种子质量增加表现出一定的增加趋势,但是总体上叶片光合速率和比叶重与种子质量的相关性不显著。叶片光合速率在一定程度代

表了植物的生长能力,叶片比叶重是衡量植物生活策略的重要指标^[19]。较高的光合速率有利于植物叶片在有限的时间内积累更多的有机物,满足植物的生长、发育及抵御外来干扰等需要,而对于1年生栎属树种的幼苗,生长所需的营养物质更多的来自于种子的提供,而受自身生理生化过程的影响制约较小,因此,幼苗的光合速率与种子质量之间不存在显著地相互关系。比叶重是指单位面积所含干物质含量的多少,一定程度上代表了植物对于资源的利用和归还能力^[20-21]。前面已经提到,现存生境资源的优劣对植物幼苗初期的生长发育影响较小,由于种子的储藏效应,即使在恶劣的环境条件下,大种子植物仍然可以提供较多的营养物质用于幼苗的萌发及生长,因此,对于1年生栎属幼苗,其比叶重无法体现出栎属植物对于现存环境资源的利用和归还能力,从而比叶重与种子质量的相关性不显著。

3.3 栎属树种功能性状指标的评价

本研究所选取的5个性状指标中,幼苗的比叶重和叶片光合速率与种子质量的相关性不显著,表明幼苗的比叶重和叶片光合速率2种形状受种子繁殖形状(种子质量)的影响较小。同时,在相同环境条件下,无论是种间差异还是种内差异,比叶重的总体变异率最小,而单位叶面积净光合速率的总体变异率次之。尧婷婷等^[12]研究指出,比叶重是探讨叶片功能性状与环境梯度关系的一个合适的指标。比叶重作为一种代表植物对于资源的利用和归还能力的指标,其变化差异可能更容易受到环境条件的影响,因此,在环境条件一致时,不难理解为何栎属多个树种的幼苗比叶重变化差异较小。从而在气候条件跨越尺度较大的南北样带温带区(年均气温为2.69~15.04℃,年均降水量为656.57~944.00mm,表1),比叶重同样可以作为一个较好的指标,用来研究探讨栎属树种功能性状与环境关系。同时,栎属树种幼苗的叶片单位面积光合速率不仅受到种子质量的影响较小,并且在相同环境条件下其变化差异也较小,因此也可以选择性的作为研究南北样带温带区栎属植物与环境关系的指标之一。当然,一个或少数几个功能性状指标可能仅仅揭示出植物对环境梯度响应或适应对策的一个侧面,多个性状的综合分析才能反映出植物与环境关系的全貌。

综上所述,通过研究相同环境下1年生栎属树种幼苗功能性状的变化差异,可以认为在南北样带

温带区 栎属树种功能性状的变化一定程度上是由遗传基因所决定的种间差异的体现,在研究南北样带温带区栎属树种与环境关系的过程中,功能性状的种间差异不能被忽视;然而,在幼苗的早期生长阶段,种子质量对幼苗的生长存在一定的影响,不同功能形状指标的选择存在一定的优劣,因此对于此类研究仍需更长期的观测探讨。

参考文献:

- [1] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecolog on the basis of functional traits [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21: 261 - 268
- [2] He J, Wang Z, Wang X, et al. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau [J]. *New Phytologist*, 2006a, 170: 835 - 848
- [3] 黄普华. 从幼苗形态看植物某些性状演化的趋势及植物的亲缘关系[J]. *东北林学院学报*, 1980, 1: 36 - 57
- [4] Givnish T J, Montgomery R A, Goldstein G. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points [J]. *American Journal of Botany*, 2004, 91: 228 - 246
- [5] Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz F A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species [J]. *Ecological Monographs*, 2004, 74(4): 635 - 662
- [6] Wright I J, Clifford H T, Kidson R, et al. A survey of seed and seedling characters in 1744 Australian dicotyledon species: cross-species trait correlations and correlated trait-shifts within evolutionary lineages [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2000, 69: 521 - 547
- [7] Hanley M E, Cordier P K, May O, et al. Seed size and seedling growth: differential response of Australian and British Fabaceae to nutrient limitation [J]. *New Phytologist*, 2007, 174: 381 - 388
- [8] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 619 - 627
- [9] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 南北样带温带区栎属树种功能性状对气象因子的响应 [J]. *生态学报*, 2010, 30(22): 5781 - 5789
- [10] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used [J]. *Annals of Botany*, 1977, 41: 789 - 800
- [11] Sultan S E. Evolutionary implication of phenotypic plasticity in plants [M] // Hecht M K, Bruce Wallace B, Prance G T. *Evolutionary Biology*. New York: Plenum Press, 1995, 21: 127 - 178
- [12] Yacine A, Lumaret R. Genetic diversity in Holm-oak (*Quercus ilex* L.): Insight from several enzyme markers [J]. *Silvae Genet*, 1989, 38(3/4): 140 - 148
- [13] Rapp R A, Wendel J F. Epigenetics and plant evolution [J]. *New Phytologist*, 2005, 168: 81 - 91
- [14] Boyko A, Kovalchuk I. Epigenetic control of plant stress response [J]. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 2008, 49(1): 61 - 72
- [15] Via S. Adaptive phenotypic plasticity-target of byproduct of selection in a variable environment [J]. *American Naturalist*, 1993, 142(2): 352 - 365
- [16] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411 - 421
- [17] 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 等. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探 [J]. *生物多样性*, 2010, 18(2): 201 - 211
- [18] 于顺利, 陈宏伟, 李晖. 种子重量的生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 989 - 997
- [19] Moles A T, Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature [J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 372 - 383
- [20] Titlyanova A A, Romanova I P, Kosykh N P, et al. Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 307 - 320
- [21] Litton C M, Ryan M G, Knight D H. Effects of tree density and stand age on carbon allocation patterns in postfire lodgepole pine [J]. *Ecological Applications*, 2004, 14: 460 - 475
- [22] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspective in Plant Ecology [J]. *Evolution and Systematics*, 2004, 6: 207 - 215
- [23] Ignacio M, Pérez-Ramos, Lorena Gómez-Aparicio, et al. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21: 419 - 437
- [24] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(22): 821 - 827
- [25] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335 - 380
- [26] Niinemets U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs [J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 453 - 469