

文章编号: 1000-5692(2003)02-0128-06

不同生境中常绿阔叶树种栲树果实性状的研究

陈波

(杭州师范学院 生命科学学院, 浙江 杭州 310036)

摘要: 在植物的生活史中, 种子大小及其变化不仅涉及到植物生长过程中的生殖分配, 而且是植物种的重要适应特征。从果实高度、宽度、高宽比及果实质量等4个指标对浙江省天童国家森林公园内的常绿阔叶树种栲树 *Castanopsis fargesii* 的果实性状进行了研究和分析。结果表明: 不同生境中栲树果实性状有较大变化, 其中木荷-栲树 *Schima superba-Castanopsis fargesii* 群落生境中的栲树果实质量最大 [(0.725±0.19) g], 其变异幅度也较大 (26.21%), 与其他生境条件中的有明显的差异 ($P < 0.01$); 该生境中的栲树果实高度和宽度也较大, 分别为 (1.16±0.11) cm 和 (0.999±0.12) cm。栲树果实的质量与其宽度和高度有明显的相关关系: $m = -1.480 + 0.748b_{\text{宽度}} + 1.294h_{\text{高度}}$ ($P < 0.05$), 但栲树果实性状与母株的株高和胸径之间没有相关关系 ($P > 0.05$)。连续2 a 间, 栲树果实性状也有明显差异 ($P < 0.01$), 种子产量较高的2000年的果实性状比1999年的大。栲树果实性状的变异可能与不同生境下种群采取的更新策略有关。图3表4参30

关键词: 栲树; 果实性状; 天童国家森林公园; 生境; 更新

中图分类号: S718; Q944.59 **文献标识码:** A

植物的生活史可以简单地归结为从种子到种子的过程。种子的大小在一定程度上常可以看作储存物质的多少, 因此, 植物种子的大小可以反映整个亲本在物质和能量上对后代的投资^[1]。植物种子的大小与自身的萌发以及幼苗的生长和定植等有密切关系, 而且种子形态的变化有利于本身的散布, 并因此影响到种群的分布格局^[2,3]。对热带地区和温带干旱地区植物种子大小变异的研究表明, 在植物的生活史中, 种子大小及其变化不仅仅是植物生殖的配置, 而且是植物适应对策的一个重要特征, 成为植物生殖生态学研究中的一个重要方面^[4~7]。栲树 *Castanopsis fargesii* 属于壳斗科栲属, 是我国重要的亚热带常绿阔叶林中常见树种。以栲树为建群种或优势种的植物群落广泛分布于我国东部地区。不少学者以栲树为建群种的植物群落土壤中的种子库进行了研究^[8~10]。陈小勇^[11]、蔡永立等^[12]分别对青冈 *Cyclobalanopsis glauca* 的果实形态变异进行过研究。但对栲树果实大小的相关研究未见报道。文章通过对浙江省天童地区常绿阔叶林优势种栲树果实性状的研究和分析, 以期了解不同生境下栲树果实的性状特征以及连续年份间栲树果实性状特征, 为深入系统研究栲树种群的生殖生态学特征提供理论基础。

1 研究地概况

研究地位于浙江省天童国家森林公园内, 地处 29°48'N, 121°47'E, 属亚热带季风气候区, 年均气

收稿日期: 2002-11-22; 修回日期: 2002-12-25

基金项目: 国家 973 计划资助项目(G200046801); 杭州师范学院骨干教师基金资助项目(2002人培 B-053)

作者简介: 陈波(1966—), 男, 安徽怀远人, 讲师, 博士, 从事植物学、植物生态学和资源植物学研究。

温为 16.2 °C, 年平均降水量为 1 374.7 mm。一般山峰海拔为 300 m 左右, 主峰太白山海拔 653 m。由于多雨和临海, 年相对湿度高达 82%。天童地区的土壤为山地黄红壤, 成土母质为中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物, 土壤厚度一般在 1 m 左右, 有机质含量较高。天童国家森林公园内的地带性植被是常绿阔叶林, 其中以木荷-栲树 *Schima superba-Castanopsis fargesii* 群丛为主, 其优势种和标志种为栲树、木荷、米槠 *Castanopsis carlesii* 等, 主要伴生种有石栎 *Lithocarpus glaber* 等, 灌木层主要由莲蕊茶 *Camellia fraterna*、浙江新木姜子 *Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*、山矾 *Symplocos sumuntia*、老鼠矢 *S. stellaris*、马银花 *Rhododendron ovatum* 和 木 *Loropetalum chinense* 等^[9]。

2 研究方法

2.1 果实收集和测量

在栲树果实成熟与凋落期间 (1999 年 10 月底至 12 月期间和 2000 年 10~11 月期间), 在天童国家森林公园内的不同生境中收集果实。注意收集有一定间隔的栲树个体所产果实, 以保证果实是来自某一植株而与其他植株的果实不混杂。同时记录所收集种子的母株的胸径、高度及其所处的生境条件等。大致划分为 4 个生境条件: ①防火道两侧, 栲树个体处于林缘, 可以较好地接受光照。②以木荷占优势的群落地段, 栲树株高低于周围高大的木荷; ③木荷-栲树群落内; ④位于生态站周围, 该处较开阔宽敞, 栲树植株不高, 可以接受到较好光照。4 种生境条件中均有部分栲树个体分别在 1999 年和 2000 年生产果实。

栲树的果实属于坚果, 近球形。果实的性状指标一般包括其大小 (高度和宽度, cm) 及其质量 (g) 等, 果实的高度与果实宽度的比值在一定程度上可反映果实的形态特征^[2], 本文称它为果实的高宽比。

将收集到的栲树果实带回实验室。在测定前, 先在清水中稍浸泡, 剔去浮于水面的坏果实。在室内测定果实的高度 (cm)、最宽处宽度 (cm), 同时测定果实的质量 (单粒质量, g)。果实性状指标以平均值 ± 标准差表示。

2.2 数据处理

2000 年果实产量较大, 每株选取 50 粒测定, 共统计 17 株栲树个体的 839 粒果实 (其中一株测定时因虫蚀仅有 39 粒果实)。单因素方差分析不同生境间的果实性状, 并用邓肯氏多重比较检验方差分析中有显著差异的指标间的差异; 同时对 80 粒果实性状间的关系进行回归分析; 并对果实性状与母株之间进行线性回归分析。1999 年该地区栲树果实产量较低, 仅对 152 粒果实的性状指标进行了测定, 用独立样本 *t* 检验比较年间果实性状的变化。

表 1 不同生境下栲树果实性状的方差分析

Table 1 ANOVA of fruit characteristics from *Castanopsis fargesii* individuals in four habitats

性状	变异来源	自由度	方差总和	均方	F 值
果实高度	总变异	838	12 064		
	植株内	835	10 919	0.013	
	生境间	3	1 145	0.382	29.188
果实宽度	总变异	838	10 066		
	植株内	835	9 246	0.011	
	生境间	3	0 820	0.273	24.685
果实高宽	总变异	838	12 476		
	植株内	835	11 161	0.013	
	生境间	3	1 314	0.438	32.771
果实质量	总变异	838	28 178		
	植株内	835	25 357	0.030	
	生境间	3	2 821	0.940	30.959

3 结果与分析

3.1 不同生境下果实大小的变异

方差分析的结果表明,在不同生境条件下栲树果实的性状指标有明显的差异 ($P < 0.01$) (表1),其中果实质量和果实高宽比在4种生境下的 F 值分别为 30.959 和 32.771, 自由度均为 3; 果实高度和宽度的 F 值分别为 29.188 和 24.685 (自由度为 3)。

生境③中栲树果实的平均质量最大 [(0.725 ± 0.19) g]。邓肯氏多重比较表明:它与其他3个生境条件中果实的平均质量有明显的差异 ($P < 0.01$) (表2)。在该生境条件中果实平均高度和宽度也最大,分别为 (0.999 ± 0.12) cm 和 (1.16 ± 0.11) cm。

表2 不同生境下栲树果实性状的比较

Table 2 Comparison of fruit characteristics of *Castanopsis fargesii* individuals in four habitats

生境	果实高度/cm	果实宽度/cm	果实高宽比	果实质量/g
①	0.998 ± 0.11 a (11.02%)**	1.09 ± 0.09 a (8.26%)	0.919 ± 0.10 a (10.88%)	0.647 ± 0.17 a (26.28%)
②	0.853 ± 0.08 bc (9.38)	1.15 ± 0.13 b (11.30%)	0.744 ± 0.08 a (10.75%)	0.513 ± 0.11 b (21.44%)
③	0.999 ± 0.12 a (8.33%)	1.16 ± 0.11 b (9.48%)	0.865 ± 0.12 bc (13.87%)	0.725 ± 0.19 bd (26.21%)
④	0.948 ± 0.11 bd (11.60%)	1.12 ± 0.10 bd (8.93%)	0.850 ± 0.12 bc (14.12%)	0.631 ± 0.13 a (20.60%)

说明:生境序号同文中描述;字母相同者为差异不显著 ($P = 0.01$);括号内为变异系数

生境②中的果实平均质量最小,仅为 (0.513 ± 0.11) g,生境①和④的果实平均质量接近,分别为 (0.647 ± 0.17) g 和 (0.631 ± 0.13) g,除这2个生境之间的差异不明显外 ($P > 0.05$),其他生境之间均有明显差异 ($P < 0.01$)。果实质量的变异幅度都在20%以上。在4种生境中,果实高宽比的变异系数分别为10.88%,10.75%,13.87%和14.12%。生境②中栲树果实的平均高度及其高宽比在4个生境中最小,分别为 (0.853 ± 0.08) cm 和 0.744 ± 0.08 。该生境中栲树果实的平均宽度与生境③没有差异 ($P > 0.05$),但与生境①和④都有差异 ($P < 0.05$)。

3.2 栲树果实性状间的相关关系

栲树果实的平均单粒质量与它的平均高度、平均宽度以及高宽比之间有明显的相关性 ($P < 0.05$),其中果实质量与高度之间的 Pearson 相关系数为 0.799 ($F_{(1,78)} = 138.3507$, $P < 0.001$) (图1)。果实平均质量与其平均宽度、高宽比之间的 Pearson 相关系数分别为 0.6735 ($F_{(1,78)} = 64.7547$, $P < 0.01$) 和 0.2267 ($F_{(1,78)} = 4.2276$, $P < 0.01$) (图2和图3)。果实质量与果实宽度及高度之间的方程可表示为: $m_{\text{质量}} = -1.480 + 0.748b_{\text{宽度}} + 1.294h_{\text{高度}}$ 。

3.3 栲树果实与植株个体大小间的关系

对栲树果实性状而言,无论是果实平均高度、平均宽度、平均高宽比还是平均果实质量,与母株的胸径和高度之间没有相关关系 (表3)。果实性状平均指标与植株胸径之间的 Pearson 相关系数小于 0.1,与植株高度之间的 Pearson 相关系数稍大,但也不明显 (所有 $P > 0.05$),其中果实质量与母株的胸径和株高的相关系数分别仅为 0.032 和 0.111。

3.4 不同年份间栲树果实大小的变异

2000年收获的栲树果实平均质量明显大于1999年的果实平均质量 (表4)。前者比后者大

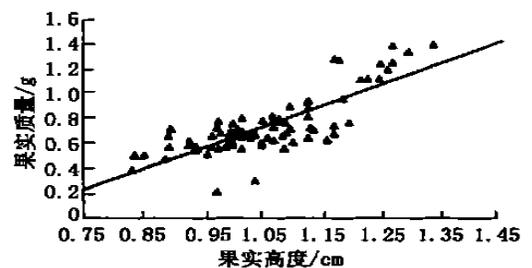


图1 栲树果实质量与其高度间的相关关系

Figure 1 Correlation between fruit weight of *Castanopsis fargesii* and its fruit height

15.07%, 差异显著 ($P < 0.01$); 同时该年的栲树果实质量变异幅度也较大, 为 32.30%。

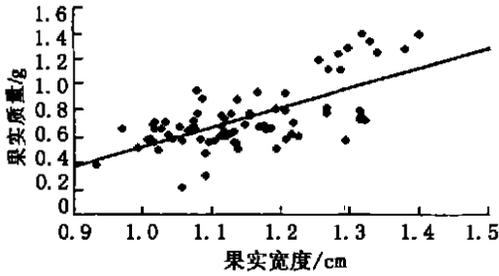


图 2 栲树果实质量与其宽度间的相关关系
Figure 2 Correlation between fruit weight of *Castanopsis fargesii* and its fruit width

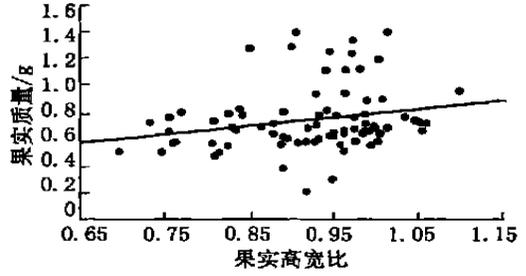


图 3 栲树果实质量与其高宽比间的相关关系
Figure 3 Correlation between fruit weight of *Castanopsis fargesii* and the ratio of fruit height to its width

1999 年的果实的性状指标较小。对 2 a 栲树果实大小进行的独立样本 t 检验表明, 果实性状在年份间有明显的差异, 其中果实平均高度和平均宽度的 t 值分别为 22.169 ($P < 0.01$), 11.911 ($P < 0.01$), 自由度均为 400。1999 年和 2000 年的果实高度比分别为 0.809 ± 0.10 和 0.878 ± 0.11 , 但 2 a 中果实高宽比的变异系数较接近, 分别为 12.36% 和 12.53%, 差异不显著 ($P > 0.05$), 表明栲树果实的形状相对较稳定。

表 3 栲树果实性状与植株胸径、高度间的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson's correlations among fruit characteristics and DBH and height of individuals

项目	植株胸径	p 值	植株高度	p 值
果实高度	0.045	0.864	0.064	0.806
果实宽度	0.069	0.792	0.211	0.416
果实高宽比	0.057	0.828	0.240	0.353
果实质量	0.032	0.904	0.111	0.671

表 4 相同栲树个体果实性状的年间变化

Table 4 Variation of fruit characteristics of the same individual of *C. fargesii* in two years

年 份	果实高度/ cm	果实宽度/ cm	果实高宽比	果实质量/ g
1999	0.765 ± 0.16 (20.92%)	0.872 ± 0.16 (18.34%)	0.809 ± 0.10 (12.36%)	0.631 ± 0.17 (26.94%)
2000	0.925 ± 0.11 (11.89%)	1.148 ± 0.09 (7.84%)	0.878 ± 0.11 (12.53%)	0.743 ± 0.24 (32.30%)

4 讨论

植物种子的大小不仅受遗传机制控制, 同时也受不同环境因子的影响。植物种子的大小变化被认为是自然选择下的一种“妥协” (compromise)^[14]。在较大地理尺度范围内, 种子大小变化与气候等因素有密切关系^[4,5]。蔡永立等^[12]对东部亚热带青冈果实的研究发现, 青冈果实大小和性状的变异与纬度和经度均表现较高的负相关, 南部地方青冈果实常大而偏圆, 而较北部地区的果实相对小而偏长, 并认为这可能是对不同环境所采取的繁殖策略。本研究结果表明, 不同生境条件中的栲树个体生产的果实性状间有差异, 尤其是生境③即木荷-栲树群落中的栲树果实平均质量最大 [(0.725 ± 0.19) g], 并与其他生境中的果实质量有明显的差异 ($P < 0.01$), 而且, 该生境条件中栲树的果实平均高度和宽度也最大。

一般认为果实的大小与母株所处立地生境中土壤的养分和水分等因素有关^[15]。在天童常绿阔叶林中, 生境③中植被是以木荷和栲树为优势的木荷-栲树群落地段, 在该地区属植被演替的后期阶段并接近该地区的顶极群落^[9,16], 栲树个体占据着上层乔木层, 个体数量较多, 而且, 土壤营养和水分状况较好^[17], 因此可以推断该生境条件中丰富的土壤养分有利于优势树种栲树在生长过程中对有性生殖的投资。其次, 由于栲树个体主要以风媒为主, 本研究认为在这个群落内, 栲树个体在花期不仅能接受较好的光照, 而且个体间极易互相传粉, 有利于提高受粉率。对风媒的物种来讲, 传粉的水平

与效率也会影响到果实大小,大量花粉的存在有助于提高生殖个体之间的传粉效率,并有可能保证胚珠的良好发育和生长,在花粉数量较少的条件下,植物易产生干瘪或发育不好的果实^[18~20]。而处于生境①和④中栲树个体虽能接受较好的光照,但植株个体数量较少且相距较远,同时土壤营养状况相对较差。而生境②中仅有一株栲树,较周围的优势种木荷低矮,生境条件也相对较差,由于不能接受较好的光照,其受精的效率和果实的发育可能会受到影响。

一般认为在植物群落中,拥有较重种子的物种容易在荫蔽的林下建立幼苗库^[2],但动物捕食也喜欢选择大的种子,小的种子在土壤中可能更有利于和土壤缝隙的接触增加对萌发条件的需求并逃避动物的捕食^[13,21]。栲树果实质量在生境③中的果实质量的变异幅度也较大(32.30%),可能正是在环境条件作用下的一种适应特征,以保证一定数量的果实逃避动物的捕食,并可能有利于增加种子到达“安全岛”的机会。因此,栲树在这种生境选择压力下产生较大的果实以及较大的质量变异有助于果实的萌发以及幼苗的生长和生存。

植物果实的质量常被认作评估亲本效应的指标,并认为平均果实的大小与亲本能力有关,一些植物的株高与果实大小间有很高的相关关系^[22]。但本研究结果表明,除栲树果实本身各性状之间的显著相关外,无论是果实高度、宽度、高宽比还是果实质量,与母株的胸径和植株高度之间的 Pearson 相关系数均很小。这同早期对 *Quercus* 和 *Pinus* 等属中植物果实的研究结果相同^[23]。对 *Asphodelualbus* 以及 *Epilobium dodonaei* 的研究也发现,果实大小与植株大小间没有显著关系^[24,25]。Primack^[26] 以及 Byme 等^[27] 认为植物的生殖和果实大小的变化可能是植株整个构件水平上发生变化造成的。从栲树果实的大小与母株没有明显关系这点推测,可能与母株所处的不同生境以及在不同生境中采取的生殖策略有关。栲树个体在不同生境中生产的果实有显著的差异,这种变异可能有利于不同大小的果实在异质生境中萌发和提高幼苗的竞争与生存能力,从而保证有较大数量幼稚苗库,维持种群稳定发展。

对连续 2 a 的栲树果实性状的分析表明,果实性状在年份间也有明显的差异 ($P < 0.01$),2000 年收获的栲树果实明显重于 1999 年的果实质量,果实变异幅度也较大。1999 年的果实性状平均指标较小。不少研究表明,果实的大小和果实数量之间有一定的交换 (trade-off) 关系,即植物在一次生殖的过程中,总是保证有一定数量的最优大小的果实^[14]。栲树同很多乔木树种一样有果实产量的周期性变化,2000 年的果实数量和生殖个体均多于 1999 年 (另文报道)。栲树林在亚热带地区分布较广^[9,28,29],而且其幼苗在一些针阔混交林中也有分布^[30]。栲树之所以成为亚热带常绿阔叶林中的常见优势种,种子的性状和数量的变化是其生活史环节中重要的环节,而栲树生殖过程如何最佳分配其果实大小和数量之间关系,仍需深入系统的研究。

参考文献:

- [1] Willson M F. *Plant Reproductive Ecology* [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1983.
- [2] Saverimuttu T, Westoby M. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size [J]. *J Ecol*, 1996, **84**: 681-689.
- [3] Doust J L, Doust L L. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1988.
- [4] Foster S A. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis [J]. *Bot Rev*, 1986, **52**: 260-299.
- [5] Mazer S J. Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms [J]. *Ecol Mono*, 1989, **59**: 153-175.
- [6] Westoby M, Jurado E, Leishman M. Comparative evolutionary ecology of seed size [J]. *Tree*, 1992, **7** (11): 368-372.
- [7] Leishman M R, Westoby M. The role seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experiment evidence from smiarid species [J]. *J Ecol*, 1994, **82**: 249-258.
- [8] 熊利民, 钟章成, 李旭光. 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究 [J]. *植物生态学与地植物学报*, 1992, **16** (3): 249-257.
- [9] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系 [M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [10] 刘济民, 钟章成. 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新 [J]. *植物生态学报*, 2000, **24** (4): 402-407.
- [11] 陈小勇. 黄山青冈种子变异的初步研究 [J]. *种子*, 1994, **73** (5): 16-19.
- [12] 蔡永立, 王希华, 宋永昌. 中国东部亚热带青冈果实形态变异的研究 [J]. *生态学报*, 1999, **19** (4): 581-586.
- [13] Hamer J L, Lovell P H, Moore K G. The shape and sizes of seeds [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1970, **1**: 327-356.

- [14] Silvertown J W, Doust J L. *Introduction to Plant Population Biology* [M]. London: Blackwell Scientific Publication, 1993.
- [15] Wulff R. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. I. Factors on affecting seed size [J]. *J Ecol*, 1986, **74**: 87-97.
- [16] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列比较生态学 [M]. 开封: 河南大学出版社, 1999.
- [17] 张庆费. 浙江天童常绿阔叶林主要演替阶段凋落物与土壤肥力的研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 1996.
- [18] Quesada M, Winson J A, Stephenson A G. Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit [J]. *Am Nat*, 1993, **142**: 94-106.
- [19] Sork V L. Evolutionary ecology of mast seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.) [J]. *Vegetatio*, 1993, **107**: 133-147.
- [20] Houle G. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America [J]. *J Ecol*, 1999, **87**: 413-422.
- [21] Janzen D H. Seed predation by animals [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1971, **7**: 347-391.
- [22] Stoklin J, Favre P. Effects of plant and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium* [J]. *J Ecol*, 1994, **82**: 735-746.
- [23] Thompson T, Rabinowitz D. Do big plants have big seeds? [J]. *Am Nat*, 1989, **133** (5): 722-728. (Obeso, 1993)
- [24] Obeso J R. Selective fruit and seed maturation in *Aspidelus albus* Miller (Liliaceae) [J]. *Oecologia*, 1993, **93**: 564-570.
- [25] Sills G R, Nienhuis J. Maternal phenotypic effects due to soil nutrient levels and sink removal in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Am J Bot*, 1995, **82**: 491-495.
- [26] Primack R B, Kang H. Measuring fitness and natural selection in wild plant population [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1989, **20**: 367-396.
- [27] Byrne M, Mazer S J. The effect of position on fruit characteristics, and relationships among components of yield in *Phytolacca rivinoides* [J]. *Biotropica*, 1990, **22**: 353-365.
- [28] 林元泰. 武夷山栲树林恢复生态学研究. I. 不同人为干扰尺度对栲树林乔木层区系组成的影响 [J]. 浙江林学院学报, 2001, **18** (1): 252-256.
- [29] 方如浪, 游水生. 福建武夷帽布栲树林择伐经营策略 [J]. 浙江林学院学报, 1999, **16** (2): 151-156.
- [30] 曹光球, 林思祖, 曹子林, 等. 半天然杉阔混交林杉木及其伴生树种种群空间格局 [J]. 浙江林学院学报, 2002, **19** (2): 148-152.

Fruit characteristics of *Castanopsis fargesii* in different habitats

CHEN Bo

(School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, Zhejiang, China)

Abstract: The seed size and its variation not only involve reproductive pattern of plant but also is an important trait of adaptation during plant life history. The fruit characteristics of evergreen broad-leaved species-*Castanopsis fargesii* Franch. in Tiantong National Forest Park (TNFP) are studied and analyzed with four indexes including fruit weight, height, width and ratio of fruit height to width were studied. The results show that there are significant differences among the fruit weight from the different habitats ($P < 0.01$). The heaviest fruit is collected from *Schima superba*-*Castanopsis fargesii* community [(0.725 ± 0.19) g]. The fruit is also the highest and widest and its height and width are (0.999 ± 0.12) cm and (1.16 ± 0.11) cm respectively. The fruit weight (m) is significantly related to its height (h) and width (b). $m = -1.480 + 0.748b + 1.294 \times h$ ($P < 0.05$), but fruit characteristics have no correlation with the height and diameter of the tree ($P > 0.05$). The results also show there is a significant difference ($P < 0.01$) among the fruit characteristics in the two consecutive years. The variation of characteristics of *C. fargesii* fruit may have correlation with the regeneration strategies adopted in different habitats. [Ch, 3 fig. 4 tab. 30 ref.]

Key words: *Castanopsis fargesii*; fruit; characteristics; Tiantong National Forest Park; habitat; regeneration