

不同种源辽东栎种子和幼树指标变异及相关分析

郝向春, 周 帅^①, 韩丽君, 翟 瑜, 陈天成

(山西省林业和草原科学研究院, 山西 太原 030012)

摘要: 在山西、甘肃、河北、陕西和辽宁采集 12 个辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 种源的种子, 对不同种源的种子指标 (包括发芽率、种子长度、种子宽度、单粒种子质量、单粒种子体积和碗疤直径) 和幼树指标 [包括壮苗指数、根长比、单叶面积、单株分枝数、节间长度以及叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学参数和叶绿素相对含量 (SPAD)] 进行变异分析, 在此基础上, 对这些指标间及其与种源地的地理位置和环境因子 (包括气候因子和土壤因子) 进行 Pearson 相关性分析, 并基于不同类型指标对供试种源进行 Heatmap 聚类分析。结果表明: 发芽率、种子长度、种子宽度、单粒种子质量、单粒种子体积、碗疤直径、壮苗指数、根长比、单叶面积、PS II 单位面积有活性反应中心数 (RC/CS_0)、PS II 单位反应中心 (RC) 用于将电子从 Q_A^- 传递到质体醌 (PQ) 的能量 (ET_0/RC)、PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A^- 传递到 PS I 受体侧的能量 (RE_0/RC) 和性能指数 (PI_{ABS}) 的种源间差异显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$)。种子和幼树指标的种源间变异系数均值 (分别为 27.81% 和 20.58%) 小于个体间变异系数均值 (分别为 32.36% 和 30.01%), 其中, 发芽率、种子宽度和壮苗指数的种源间和个体间变异系数较大。各种子指标及幼树的壮苗指数、单叶面积和 RC/CS_0 的种源重复力大于 0.9。相关性分析结果表明: 部分指标间及其与种源地的地理位置和环境因子的相关性显著或极显著, 例如, 发芽率与种源地的昼夜温差月均值以及 5 月份、6 月份和 10 月份的太阳辐射强度呈显著正相关, 相关系数分别为 0.59、0.65、0.60 和 0.61; 壮苗指数与种源地的年均温变化范围、最湿月降水量和上层土壤沙含量分别呈显著、极显著和显著正相关, 相关系数分别为 0.67、0.74 和 0.67。聚类分析结果表明: 不论以种子指标、幼树指标、种源地环境因子还是所有指标进行种源聚类, 河北围场和辽宁海城种源与其他种源均明显分开。结果显示: 辽东栎种子和幼树指标变异丰富, 且以个体间变异为主; 育种时可根据发芽率、种子宽度和壮苗指数进行单株筛选。

关键词: 辽东栎; 种源; 变异; 相关性分析; 聚类分析

中图分类号: Q945; S792.189.04 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)04-0001-11

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.04.01

Variation of seed and sapling indexes of *Quercus liaotungensis* from different provenances and related analyses HAO Xiangchun, ZHOU Shuai^①, HAN Lijun, ZHAI Yu, CHEN Tiancheng (Shanxi Academy of Forestry and Grassland Sciences, Taiyuan 030012, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(4): 1-11

Abstract: Seeds of *Quercus liaotungensis* Koidz. were collected from 12 provenances in Shanxi, Gansu, Hebei, Shaanxi, and Liaoning, and variation analysis was conducted for seed indexes (containing germination rate, seed length, seed width, single seed mass, single seed volume, and cupule scar diameter) and sapling indexes [containing seedling index, root length ratio, single leaf area, branch number per plant, internode length, and kinetic parameters of rapid chlorophyll fluorescence induction and relative chlorophyll content (SPAD) in leaf] of different provenances were analyzed, on the basis, Pearson correlation analyses were performed among these indexes and between them and geographical

收稿日期: 2020-12-02

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFD0600602); 山西省林业重点研发计划专项 (LYCX202101)

作者简介: 郝向春 (1968—), 男, 山西应县人, 硕士, 高级工程师, 主要从事林木育种研究。

^①通信作者 E-mail: 505239941@qq.com

引用格式: 郝向春, 周 帅, 韩丽君, 等. 不同种源辽东栎种子和幼树指标变异及相关分析[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(4): 1-11.

locations and environmental factors (containing climatic factors and soil factors) of origins, and Heatmap cluster analysis was conducted for the test provenances based on different types of indexes. The results show that the differences in germination rate, seed length, seed width, single seed mass, single seed volume, cupule scare diameter, seedling index, root length ratio, single leaf area, density of reaction centers of PS II (RC/CS_o), the flux of electrons transferred from Q_A^- to plastoquinone (PQ) per reaction center (RC) of PS II (ET_o/RC), the flux of electrons transferred from Q_A^- to PSI acceptors per RC of PS II (RE_o/RC), and performance index on absorption basis (PI_{ABS}) among provenances are significant ($P < 0.05$) or extremely significant ($P < 0.01$). The means of coefficient of variation of seed and sapling indexes among provenances (which are 27.81% and 20.58%, respectively) are smaller than those among individuals (which are 32.36% and 30.01%, respectively), in which, the coefficients of variation of germination rate, seed width, and seedling index among provenances and individuals are relatively large. The provenance repeatability of each seed index and seedling index, single leaf area, and RC/CS_o of sapling are greater than 0.9. The correlation analysis results show that the correlations among part indexes and between them and geographical locations and environmental factors of origins are significant or extremely significant, for example, germination rate shows significant positive correlations with monthly mean diurnal range of temperature and solar radiation intensity in May, Jun., and Oct. of origins, the correlation coefficients are 0.59, 0.65, 0.60, and 0.61, respectively; seedling index shows significant, extremely significant, and significant positive correlations with annual mean temperature range, precipitation of the wettest month, and sand content in upper soil of origins, respectively, the correlation coefficients are 0.67, 0.74, and 0.67, respectively. The cluster analysis result shows that whether the provenance cluster based on seed indexes, sapling indexes, environmental factors of origins, or all indexes, provenances from Weichang of Hebei and Haicheng of Liaoning are clearly separated from other provenances. It is suggested that the variations of seed and sapling indexes of *Q. liaotungensis* are abundant, and the variations among individuals are main. Individual selection in breeding can be performed based on germination rate, seed width, and seedling index.

Key words: *Quercus liaotungensis* Koidz.; provenance; variation; correlation analysis; cluster analysis

辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 隶属于壳斗科 (Fagaceae) 栎属 (*Quercus* Linn.), 为落叶乔木, 是华北中低山地带营造针阔混交林的良好树种。辽东栎天然更新以萌蘖为主, 但幼苗生长退化严重, 加上其在土壤种子库中因动物觅食、虫蛀和生理死亡等原因而丧失^[1-2], 致使辽东栎种群自然更新困难, 现阶段, 辽东栎的林分更新和营建主要依靠人工繁育方式。已有研究证实, 辽东栎存在丰富的种源间变异^[3-5], 这为研究者开展辽东栎优良种源筛选提供了必要的条件。

种源试验是林木育种的常用方法之一。通过种源试验, 可以研究树种的表型性状和光合生理特性等在种源间的差异及其与生态环境的关系, 为提高树种在栽植地的生产能力和适应能力提供理论支撑。自然状态下, 辽东栎的成年植株常出现分枝过早、疤节过多的现象。研究表明: 木材性状在林分内的个体间差异比种源间差异大^[6], 且较少的分枝数量和较长的节间长度有利于增加木材无节材的比例^[7]。因此, 在开展种源试验时, 对辽东栎优良个体进行早期筛选, 有利于提高辽东栎的木材质量, 缩短其林木育

种周期。但是, 目前能够支撑辽东栎种源选择的基础数据有限, 地理和环境条件对辽东栎遗传变异的影响尚不清晰, 阻碍了对辽东栎良种的有效选育。

为此, 本研究对山西、甘肃、河北、陕西和辽宁 5 个省份 12 个辽东栎种源的种子表型性状和发芽率及其幼树的表型性状、叶绿素相对含量 (SPAD) 和快速叶绿素荧光诱导动力学参数进行变异分析, 在此基础上, 对这些指标间及其与种源地的地理位置和环境因子进行 Pearson 相关性分析, 并基于不同类型指标对供试辽东栎种源进行 Heatmap 聚类分析, 以期了解辽东栎的表型性状和光合生理指标在种源间和个体间的变异规律, 为辽东栎良种选育策略制定提供数据支持。

1 材料和方法

1.1 材料

于 2017 年秋季, 分别在山西、甘肃、河北、陕西和辽宁的自然分布区内选择 12 个辽东栎野生种源, 每个种源在面积 1 km² 范围内选择至少 50 株生长旺盛

且结实良好的实生植株作为样株,株距在 50 m 以上。采集样株上、中、下部位的成熟种子,每株 1.5 kg 以

上,将同一种源采集的所有种子混匀。各种源的种源地信息见表 1。

表 1 供试各辽东栎种源的种源地信息

Table 1 Origin information of each test provenance of *Quercus liaotungensis* Koidz.

编号 Code	种源地 Origin	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	年均温/℃ Annual mean temperature	年均降水量/mm Annual mean precipitation
P1	山西和顺 Heshun of Shanxi	E113°28'26.4"	N37°20'52.8"	1 456.0	6.9	560.0
P2	山西宁武 Ningwu of Shanxi	E112°04'26.5"	N38°49'33.6"	1 961.9	2.8	490.5
P3	山西交口 Jiaokou of Shanxi	E111°20'02.4"	N36°48'50.4"	1 238.3	8.3	504.6
P4	山西阳城 Yangcheng of Shanxi	E112°21'43.2"	N35°25'33.6"	783.5	11.3	586.8
P5	山西沁源 Qinyuan of Shanxi	E112°05'42.0"	N36°33'10.8"	1 530.8	6.7	565.2
P6	山西石楼 Shilou of Shanxi	E110°45'10.8"	N37°02'06.1"	1 099.8	9.4	492.9
P7	山西浮山 Fushan of Shanxi	E112°03'57.6"	N35°54'25.2"	1 186.4	9.1	569.6
P8	山西方山 Fangshan of Shanxi	E111°29'02.4"	N37°54'10.8"	1 960.6	4.0	507.6
P9	甘肃清水 Qingshui of Gansu	E106°22'26.4"	N34°41'06.0"	1 772.0	7.4	630.6
P10	河北围场 Weichang of Hebei	E117°32'49.2"	N42°06'28.8"	1 217.0	4.1	433.9
P11	陕西黄陵 Huangling of Shaanxi	E109°03'32.4"	N35°39'32.4"	1 102.5	9.2	544.5
P12	辽宁海城 Haicheng of Liaoning	E123°20'45.6"	N40°24'10.8"	219.5	8.2	822.8

1.2 实验基地概况

将辽东栎幼树(株龄 1 a)种植在山西省林业和草原科学研究院阳曲实验基地(东经 112°44'04.56"、北纬 38°05'53.16",海拔 961 m)。该区域属暖温带半干旱大陆性季风气候,年均温 8.5 °C,年均降水量 430.4 mm,无霜期 164 d。

1.3 方法

1.3.1 种子指标测定 每个种源随机选取成熟、饱满且无虫孔的种子 25 粒,用蒸馏水洗净;在 25 °C 恒温培养箱内,用蒸馏水浸种 24 h;吸干种子表面水分,使用千分之一电子天平(美国 Ohaus 公司)称量单粒种子质量,采用量筒水位增加法^[8]测量单粒种子体积,使用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量种子的长度(即种子纵轴的最大长度)、宽度(种子横轴的最大长度)和碗疤直径(碗疤的最大直径)。每个种源设置 4 个重复。

每个种源随机选取成熟、饱满、无虫孔且未露白的种子 300 粒,平均分成 3 组,每组为 1 个重复。将种子放入铺有 3 层滤纸的培养皿(直径 14 cm)内,用 8 mL 蒸馏水湿润滤纸,置于昼温 25 °C、夜温 20 °C、空气相对湿度 60%、光照强度 60 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和光照时间 16 h $\cdot \text{d}^{-1}$ 的人工气候箱内催芽。催芽期间适时补水,保持滤纸湿润。以种子露白为发芽标准,连续 1 周无种子萌发时终止实验,统计发芽种子数,计算发芽率,计算公式为发芽率=(发芽种子数/种子

总数) $\times 100\%$ 。

1.3.2 幼树指标测定 每个种源随机选取成熟、饱满且无虫孔的种子,用粮虫净(河北金德伦生化科技有限公司)进行除虫处理;于 2017 年 9 月,采用随机区组设计将种子播种在实验基地的大田中,大田土壤为褐土。每个种源设置 3 个重复,每个重复至少播种 8 000 粒种子。种子间距约 20 cm,采用相同的除草、施肥和浇水等田间管理措施。

于 2019 年 8 月(即叶片生长旺盛期),使用 LI-3000C 便携式叶面积仪(美国 LI-COR 公司)测量植株顶端第 1 枚完全展开、成熟且完整叶片的面积。在每个植株上选择成熟、完整且未被遮光的叶片,使用 SPAD-502Plus 叶绿素测定仪(日本 Konica-Minolta 公司)测定叶片的叶绿素相对含量(SPAD);测定完毕后,将叶片暗适应 15 min,使用 FluorPen FP110 手持式叶绿素荧光仪(捷克 Photon Systems Instruments 公司),按照仪器内置的 OJIP 程序获得快速叶绿素荧光诱导动力学曲线。依据预实验结果,设置测量时脉冲光强度为 900 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (持续 30 μs),饱和光强度为 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光化光强度为 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。参照相关文献^[9-10]的方法计算叶片的 PS II 单位面积有活性反应中心数(RC/CS₀)、PS II 单位反应中心吸收的能量(ABS/RC)、PS II 单位反应中心捕获的能量(TR₀/RC)、PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻传递到质体醌(PQ)的能量

(ET_0/RC)、PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A^- 传递到 PS I 受体侧的能量 (RE_0/RC)、PS II 单位反应中心耗散的能量 (DI_0/RC) 和性能指数 (PI_{ABS})。为避免检测干扰, SPAD 和快速叶绿素荧光诱导动力学曲线在叶片上的检测部位相互错开。

于 2019 年 10 月, 在植株生长基本停止时统计植株的单株分枝数量, 测量株高(植株根茎结合部至顶芽的距离)、地径(植株根茎结合部的直径)、根系总长度和节间长度(植株自上而下第 2 轮与第 3 轮叶片间的距离), 称量单株地上部和地下部的干质量, 并参照相关文献^[11-12] 计算壮苗指数和根长比, 计算公式分别为壮苗指数 = [(地径/株高) + (单株地下部干质量/单株地上部干质量)] × (单株地下部干质量 + 单株地上部干质量) 和根长比 = 根系总长度 / (单株地下部干质量 + 单株地上部干质量)。将植株完整挖出, 用蒸馏水洗净根系附着的土壤, 使用万深 LA-S 根系和叶面积分析系统(杭州万深检测科技有限公司)测定株高、地径、根系总长度及节间长度。将植株的地上部与地下部分开, 置于 105 °C 杀青 30 min, 再置于 75 °C 烘干至恒质量, 使用千分之一电子天平分别称量单株地上部和地下部的干质量。

每个种源随机选取 10 株长势良好的植株测定上述指标, 每株各指标均测定 1 次。

1.3.3 环境因子提取 按照供试各种源地的经度和纬度从 WorldClim 数据库 (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>) 中提取 11 个温度因子、8 个降水因子及全年 12 个月的太阳辐射强度因子、平均风速因子和蒸腾压力因子, 提取分辨率为 10'。从国家青藏高原科学数据中心提供的世界土壤数据库(HWSD)土壤数据集(v1.2)中提取 32 个土壤因子, 包括 16 个上层(0~30 cm 土层)土壤因子和 16 个下层(30~100 cm 土层)土壤因子。比较上述提取因子的相关系数, 排除共线性影响, 最终筛选出 28 个环境因子, 包括年均温(T1)、昼夜温差月均值(T2)、等温性(T3)、最热月最高温(T4)、年均温变化范围(T5)、年均降水量(R1)、最湿月降水量(R2)、降水量变化方差(R3)、1 月份太阳辐射强度(S1)、2 月份太阳辐射强度(S2)、5 月份太阳辐射强度(S5)、6 月份太阳辐射强度(S6)、10 月份太阳辐射强度(S10)、6 月份平均风速(W6)、8 月份平均风速(W8)、6 月份蒸腾压力(TP6)、上层土壤碎石体积百分比(US1)、上层土壤沙含量(US2)、上层土壤黏土含量(US3)、

上层土壤有机碳含量(US4)、上层土壤 pH 值(US5)、上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力(US6)、上层土壤阳离子交换能力(US7)、上层土壤交换性盐基(US8)、上层土壤电导率(US9)、下层土壤黏土含量(SS1)、下层土壤有机碳含量(SS2)和下层土壤基本饱和度(SS3)。

1.4 数据统计及分析

利用 SPSS 22.0 软件进行单因素方差分析和多重比较分析(LSD 法)。根据测定结果, 计算各指标的种源间变异系数(CV_1)和个体间变异系数(CV_2), 并计算各指标的种源重复力(T), 计算公式分别为 $CV_1 = (\text{所有种源某指标的标准差} / \text{所有种源该指标的平均值}) \times 100\%$ 、 $CV_2 = (\text{某种源供试植株某指标的标准差} / \text{该种源供试植株该指标的平均值}) \times 100\%$ 和 $T = 1 - (1 / \text{某指标种源间方差分析的 } F \text{ 值})$ 。利用 R 4.0.2 软件对辽东栎各指标与种源地的地理位置和环境因子进行 Pearson 相关性分析; 基于不同类型指标, 利用 Origin 2019 软件对供试种源进行 Heatmap 聚类分析。

2 结果和分析

2.1 不同种源辽东栎种子和幼树指标的比较及变异分析

2.1.1 种子指标的比较及变异分析 对供试不同种源辽东栎的种子指标进行比较和变异分析, 结果见表 2。结果表明: 辽东栎各种子指标在种源间差异较大, 发芽率、种子长度、种子宽度、单粒种子质量、单粒种子体积和碗疤直径的种源间差异均极显著($P < 0.01$)。供试 12 个种源的发芽率为 8.8% ~ 65.9%, 种子长度为 17.29 ~ 42.88 mm, 种子宽度为 12.05 ~ 30.99 mm, 单粒种子质量为 1 199.2 ~ 2 956.2 mg, 单粒种子体积为 1.16 ~ 3.04 cm³, 碗疤直径为 5.79 ~ 9.10 mm, 各指标的最大值均极显著高于最小值, 分别是最小值的 7.50、2.48、2.57、2.46、2.62 和 1.57 倍。其中, 山西浮山(P7)种源的种子长度、种子宽度、单粒种子质量和单粒种子体积最小, 该种源的碗疤直径和发芽率较小; 山西阳城(P4)种源的种子长度最大, 该种源其余 5 个种子指标较大; 山西石楼(P6)种源的发芽率和种子宽度最大, 该种源其余 4 个种子指标也较大; 河北围场(P10)种源的单粒种子质量、单粒种子体积和碗疤直径最大, 该种源的发

芽率较大,种子长度和种子宽度居中。

从各指标的种源间变异系数看,辽东栎各种子指标的种源间变异较大。其中,发芽率的种源间变异系数最大(35.85%),种子宽度的种源间变异系数次之(35.51%),碗疤直径的种源间变异系数最小(14.11%)。从各指标的个体间变异系数看,辽东栎各种子指标的个体间变异也较大。其中,发芽率的个体间变异系数最大(37.04%),种子宽度的个体间变

异系数次之(36.45%),碗疤直径的个体间变异系数最小(18.95%)。经计算,供试6个种子指标的种源间变异系数均值为27.81%,明显小于其个体间变异系数均值(32.36%)。

从各指标的种源重复力看,辽东栎各种子指标的种源重复力均大于0.9,其中,种子长度和种子宽度的种源重复力相同且最高(0.99),而种子发芽率的种源重复力最低(0.96)。

表2 不同种源辽东栎种子指标的比较及变异分析($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 2 Comparison and variation analysis on seed indexes of *Quercus liaotungensis* Koidz. from different provenances ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

种源 ²⁾ Provenance ²⁾	发芽率/% Germination rate	种子长度/mm Seed length	种子宽度/mm Seed width	单粒种子质量/mg Single seed mass	单粒种子体积/cm ³ Single seed volume	碗疤直径/mm Cupule scar diameter
P1	52.9±3.3bcABC	41.59±2.95aA	30.25±1.52aAB	2 499.3±522.4bBC	2.23±0.52cdCDE	7.28±0.76cB
P2	43.8±6.1cdBC	37.76±3.09bB	29.28±1.63bB	2 093.8±412.9cD	2.04±0.32deEF	6.97±0.79cB
P3	46.1±2.2cdBC	41.52±4.12aA	30.46±1.82aA	2 495.2±516.0bBC	2.36±0.39bcBCD	7.00±0.79cB
P4	58.1±5.7abAB	42.88±3.12aA	30.49±2.09aA	2 630.4±626.7bAB	2.51±0.48bBC	7.28±0.74cB
P5	50.3±6.9bcdBC	35.76±4.76cC	25.86±2.45cC	1 408.1±583.0dE	1.43±0.50gG	5.79±0.76eD
P6	65.9±1.3aA	41.43±3.05aA	30.99±2.02aA	2 773.0±456.7abAB	2.57±0.41bB	7.12±0.73cB
P7	16.9±4.1eD	17.29±2.21fE	12.05±1.72gG	1 199.2±478.9dE	1.16±0.51hG	5.99±1.42deCD
P8	47.7±4.1bcdBC	19.23±1.66eD	14.02±1.11fF	2 193.1±513.2cCD	1.94±0.40efEF	6.39±0.68dC
P9	8.8±1.7eD	20.30±2.02deD	14.31±0.92fF	2 116.8±500.0cD	2.08±0.41deDE	6.31±0.67dCD
P10	58.1±6.5abAB	21.04±1.45dD	17.73±0.93dD	2 956.2±632.6aA	3.04±0.50aA	9.10±0.88aA
P11	44.8±4.1cdBC	20.26±1.74deD	12.67±1.10gG	1 945.3±413.4cD	1.75±0.42fF	5.99±0.72deCD
P12	41.6±6.9dC	19.97±3.79deD	15.48±2.75eE	2 738.8±759.4abAB	2.55±0.65bB	8.65±1.30bA
F 值 F value	23.35**	461.96**	746.34**	34.82**	44.53**	47.44**
CV ₁ /%	35.85	34.85	35.51	23.01	23.54	14.11
CV ₂ /%	37.04	36.30	36.45	33.32	32.12	18.95
T	0.96	0.99	0.99	0.97	0.98	0.98

¹⁾ 同列中不同的小写和大写字母分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著 Different lowercases and uppercases in the same column indicate the significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively. **: $P<0.01$.

²⁾ P1: 山西和顺 Heshun of Shanxi; P2: 山西宁武 Ningwu of Shanxi; P3: 山西交口 Jiaokou of Shanxi; P4: 山西阳城 Yangcheng of Shanxi; P5: 山西沁源 Qinyuan of Shanxi; P6: 山西石楼 Shilou of Shanxi; P7: 山西浮山 Fushan of Shanxi; P8: 山西方山 Fangshan of Shanxi; P9: 甘肃清水 Qingshui of Gansu; P10: 河北围场 Weichang of Hebei; P11: 陕西黄陵 Huangling of Shaanxi; P12: 辽宁海城 Haicheng of Liaoning. CV₁: 种源间变异系数 Coefficient of variation among provenances; CV₂: 个体间变异系数 Coefficient of variation among individuals; T: 种源重复力 Provenance repeatability.

2.1.2 幼树指标的比较及变异分析 对供试不同种源辽东栎的幼树指标进行比较和变异分析,结果见表3。结果表明:辽东栎的部分幼树指标在种源间差异较大。其中,壮苗指数为1.39~13.91,单叶面积为6.60~14.46 cm²,PS II 单位面积有活性反应中心数(RC/CS₀)为111.19~278.64,性能指数(PI_{ABS})为2.48~5.79,这4个指标的种源间差异均极显著;根长比为75.18~234.54 cm·g⁻¹,PS II 单位反应中心用于将电子从Q_A⁻传递到质体醌(PQ)的能量(ET₀/RC)为0.70~0.89,PS II 单位反应中心用于将电子从Q_A⁻传递到PS I 受体侧的能量(RE₀/RC)为0.26~0.40,这3个指标的种源间差异显著($P<0.05$)。辽宁海城

(P12)和P10种源的壮苗指数极显著高于其他种源,分别为壮苗指数最低的山西宁武(P2)种源的10.01和8.39倍;P6种源的根长比显著高于其他种源,为根长比最低的P10种源的3.12倍;P10种源的单叶面积最大,极显著大于多数种源,为单叶面积最小的陕西黄陵(P11)种源的2.19倍;多数种源的单株分枝数为1.0,但P11种源的单株分枝数达到2.0;P4种源的节间长度最长,与多数种源差异不显著,但极显著高于节间长度最短的P2种源,为P2种源的4.11倍;山西方山(P8)种源的RC/CS₀最高,极显著高于RC/CS₀最低的甘肃清水(P9)种源,为P9种源的2.50倍;P10种源的PS II 单位反应中心吸收的能量

表3 不同种源辽东栎幼树指标的比较及变异分析($\bar{X} \pm SD$)¹⁾Table 3 Comparison and variation analysis on sapling indexes of *Quercus liaotungensis* Koidz. from different provenances ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

种源 ²⁾ Provenance ²⁾	壮苗指数 Seedling index	根长比/(cm·g ⁻¹) Root length ratio	单叶面积/cm ² Single leaf area	单株分枝数 Branch number per plant	节间长度/cm Internode length	RC/CS ₀	ABS/RC
P1	6.26±1.42bB	130.26±41.98bB	9.06±2.71cdeDEF	1.0±0.0bA	39.63±16.58abAB	258.49±27.39abA	1.57±0.13abAB
P2	1.39±0.43cC	106.89±15.16bB	8.59±2.81defDEFG	1.3±0.5abA	12.14±3.42cB	260.68±42.35abA	1.53±0.23abAB
P3	3.34±0.56cBC	124.96±58.91bB	13.57±4.31aAB	1.0±0.0bA	22.18±7.06bcAB	221.70±32.31bcAB	1.71±0.15aAB
P4	4.22±1.27bcBC	103.88±26.29bB	9.59±3.06cdCDE	1.3±0.5abA	49.85±9.26aA	125.46±7.29dC	1.56±0.09abAB
P5	3.72±0.94bcBC	136.44±34.94bB	7.19±2.39fgFG	1.4±0.5abA	36.48±8.40abcAB	187.79±18.78cB	1.76±0.10aAB
P6	2.52±0.27cBC	234.54±52.08aA	10.05±2.98cdCDE	1.0±0.0bA	42.27±16.51abAB	119.45±9.21dC	1.64±0.13abAB
P7	2.48±0.15cBC	148.87±10.36bAB	10.63±3.53bcCD	1.3±0.5abA	27.88±5.15abcAB	120.09±6.22dC	1.63±0.08abAB
P8	3.06±1.13cBC	89.35±32.70bB	9.29±2.99cdeDEF	1.0±0.0bA	36.62±14.62abcAB	278.64±2.02aA	1.40±0.01bB
P9	3.03±0.88cBC	117.35±39.85bB	7.71±2.50efGFG	1.0±0.0bA	26.11±13.20abcAB	111.19±6.12dC	1.76±0.09aAB
P10	11.66±2.76aA	75.18±8.55bB	14.46±4.62aA	1.0±0.0bA	35.51±12.63abcAB	199.09±9.17cB	1.80±0.06aA
P11	2.05±0.75cC	108.92±18.06bB	6.60±1.95gG	2.0±0.8aA	35.47±8.26abcAB	114.50±18.90dC	1.60±0.08abAB
P12	13.91±2.11aA	111.26±22.76bB	11.78±3.92bBC	1.0±0.0bA	22.53±4.42bcAB	227.05±29.27bcAB	1.77±0.19aA
F 值 F value	20.18**	2.89*	15.77**	1.49	1.86	21.85**	2.07
CV ₁ /%	48.98	31.02	23.43	24.22	30.77	33.29	7.00
CV ₂ /%	80.80	40.39	38.75	38.42	45.20	35.68	9.82
T	0.95	0.65	0.94	0.33	0.46	0.95	0.52

种源 ²⁾ Provenance ²⁾	TR ₀ /RC	ET ₀ /RC	RE ₀ /RC	DI ₀ /RC	PI _{ABS}	SPAD
P1	1.32±0.10abAB	0.81±0.05abcAB	0.29±0.02bB	0.26±0.03abA	5.39±0.89aAB	39.60±6.46abA
P2	1.29±0.18abAB	0.76±0.09bcAB	0.30±0.03bAB	0.24±0.06abA	5.35±1.37aAB	37.88±1.36abA
P3	1.39±0.07aAB	0.80±0.01abcAB	0.27±0.05bB	0.32±0.09abA	3.91±1.26abcABC	41.78±1.47abA
P4	1.29±0.08abAB	0.78±0.04abcAB	0.33±0.05abAB	0.27±0.05abA	4.98±1.26abABC	43.70±5.41aA
P5	1.40±0.05aAB	0.71±0.06bcB	0.33±0.05abAB	0.37±0.10aA	2.48±0.79cC	43.24±1.59aA
P6	1.39±0.11aAB	0.82±0.04abAB	0.26±0.02bB	0.25±0.03abA	4.89±0.76abABC	42.72±1.96abA
P7	1.32±0.05abAB	0.79±0.04abcAB	0.40±0.07aA	0.31±0.04abA	3.98±0.47abcABC	41.36±2.20abA
P8	1.19±0.00bB	0.70±0.00cB	0.28±0.02bB	0.21±0.00bA	5.79±0.09aA	38.68±1.29abA
P9	1.44±0.05aAB	0.75±0.02bcAB	0.28±0.02bB	0.31±0.05abA	3.00±0.77bcBC	37.02±3.44bA
P10	1.46±0.05aA	0.81±0.04abAB	0.29±0.01bB	0.33±0.04abA	3.13±0.47bcABC	39.08±4.04abA
P11	1.34±0.06abAB	0.80±0.05abcAB	0.26±0.03bB	0.26±0.02abA	4.86±0.85abABC	39.42±2.86abA
P12	1.45±0.15aAB	0.89±0.09aA	0.32±0.02bAB	0.32±0.05abA	4.31±0.84abcABC	43.38±6.37aA
F 值 F value	1.87	2.15*	2.81*	1.53	3.20**	1.57
CV ₁ /%	5.74	6.35	12.74	15.21	23.30	5.47
CV ₂ /%	8.31	8.83	17.51	23.73	32.01	10.63
T	0.46	0.54	0.64	0.35	0.65	0.36

¹⁾ RC/CS₀: PS II 单位面积有活性反应中心数 Density of reaction centers of PS II; ABS/RC: PS II 单位反应中心 (RC) 吸收的能量 Absorption flux per reaction center (RC) of PS II; TR₀/RC: PS II 单位反应中心捕获的能量 Trapped flux per RC of PS II; ET₀/RC: PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻ 传递到质体醌 (PQ) 的能量 The flux of electrons transferred from Q_A⁻ to plastoquinone (PQ) per RC of PS II; RE₀/RC: PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻ 传递到 PS I 受体侧的能量 The flux of electrons transferred from Q_A⁻ to PS I acceptors per RC of PS II; DI₀/RC: PS II 单位反应中心耗散的能量 Dissipated flux per RC of PS II; PI_{ABS}: 性能指数 Performance index on absorption basis; SPAD: 叶绿素相对含量 Relative chlorophyll content. 同列中不同的小写和大写字母分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著 Different lowercases and uppercases in the same column indicate the significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively. *: P<0.05; **: P<0.01.

²⁾ P1: 山西和顺 Heshun of Shanxi; P2: 山西宁武 Ningwu of Shanxi; P3: 山西交口 Jiaokou of Shanxi; P4: 山西阳城 Yangcheng of Shanxi; P5: 山西沁源 Qinyuan of Shanxi; P6: 山西石楼 Shilou of Shanxi; P7: 山西浮山 Fushan of Shanxi; P8: 山西方山 Fangshan of Shanxi; P9: 甘肃清水 Qingshui of Gansu; P10: 河北围场 Weichang of Hebei; P11: 陕西黄陵 Huangling of Shaanxi; P12: 辽宁海城 Haicheng of Liaoning. CV₁: 种源间变异系数 Coefficient of variation among provenances; CV₂: 个体间变异系数 Coefficient of variation among individuals; T: 种源重复力 Provenance repeatability.

(ABS/RC) 和 PS II 单位反应中心捕获的能量 (TR₀/RC) 最高, 且与多数种源差异不显著, 但极显著高于 ABS/RC 和 TR₀/RC 最低的 P8 种源, 分别为 P8 种源的 1.28 和 1.23 倍; P12 种源的 ET₀/RC 最高, 与多数种源差异不显著, 但极显著高于 ET₀/RC 最低

的 P8 种源, 为 P8 种源的 1.27 倍; P7 种源的 RE₀/RC 最高, 显著高于多数种源, 为 RE₀/RC 最低的 P6 和 P11 种源的 1.54 倍; 山西沁源 (P5) 种源的 PS II 单位反应中心耗散的能量 (DI₀/RC) 最高, 显著高于 DI₀/RC 最低的 P8 种源, 为 P8 种源的 1.76 倍, 但与其

他种源差异不显著;P8种源的 PI_{ABS} 最高,与多数种源差异不显著,但极显著高于 PI_{ABS} 最低的P5种源,为P5种源的2.33倍;P4种源的叶绿素相对含量(SPAD)最高,显著高于SPAD最低的P9种源,为P9种源的1.18倍。

从各指标的种源间变异系数看,辽东栎各幼树指标的种源间变异明显不同。其中,壮苗指数的种源间变异系数最大(48.98%), RC/CS_0 的种源间变异系数次之(33.29%),SPAD的种源间变异系数最小(5.47%)。从各指标的个体间变异系数看,辽东栎各幼树指标的个体间变异也明显不同。其中,壮苗指数的个体间变异系数最大(80.80%),节间长度的个体间变异系数次之(45.20%), TR_0/RC 的个体间变异系数最小(8.31%)。经计算,供试13个幼树指标的种源间变异系数均值为20.58%,明显小于其个体间变异系数均值(30.01%)。

由表2可见:辽东栎各幼树指标的种源重复力差

异较大,其中,壮苗指数和 RC/CS_0 的种源重复力相同且最高(0.95),单叶面积的种源重复力也较高(0.94),单株分枝数的种源重复力最低(0.33),其余指标的种源重复力介于0.3~0.7。

2.2 辽东栎种子和幼树指标间及其与种源地地理位置和环境因子的相关性分析

2.2.1 种子和幼树指标间的相关性分析

对辽东栎的种子和幼树指标进行 Pearson 相关性分析,相关系数达到显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)水平的结果见表4。结果表明:种子长度与发芽率呈显著正相关;种子宽度与发芽率呈显著正相关,与种子长度呈极显著正相关;单粒种子体积与单粒种子质量呈极显著正相关;碗疤直径与单粒种子质量和单粒种子体积呈极显著正相关;壮苗指数与单粒种子体积呈显著正相关,与碗疤直径呈极显著正相关;单叶面积与单粒种子体积和壮苗指数呈显著正相关,与碗疤直径呈极显著正相关。

表4 辽东栎种子和幼树指标间的相关系数¹⁾

Table 4 Correlation coefficient among seed and sapling indexes of *Quercus liaotungensis* Koidz.¹⁾

指标 Index	相关系数 Correlation coefficient					
	发芽率 Germination rate	种子长度 Seed length	单粒种子质量 Single seed mass	单粒种子体积 Single seed volume	碗疤直径 Cupule scare diameter	壮苗指数 Seedling index
种子长度 Seed length	0.58*					
种子宽度 Seed width	0.62*	0.99**				
单粒种子体积 Single seed volume			0.98**			
碗疤直径 Cupule scare diameter			0.82**	0.87**		
壮苗指数 Seedling index				0.59*	0.86**	
单叶面积 Single leaf area				0.60*	0.74**	0.58*

¹⁾表中仅列出相关系数达到显著和极显著水平的数据 The table only shows the datums with significant and extremely significant correlation coefficients. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

2.2.2 种子和幼树指标与种源地气候因子的相关性分析

对辽东栎种子和幼树指标与种源地气候因子进行 Pearson 相关性分析,相关系数达到显著和极显著水平的结果见表5。结果表明:发芽率与昼夜温差月均值、5月份太阳辐射强度、6月份太阳辐射强度和10月份太阳辐射强度均呈显著正相关;单粒种子质量与年均温变化范围呈显著正相关;单粒种子体积与年均温变化范围呈显著正相关,与1月份太阳辐射强度呈显著负相关;碗疤直径与等温性呈显著负相关,与年均温变化范围呈极显著正相关,与降水量变化方差呈显著正相关,与1月份太阳辐射强度呈极显著负相关;壮苗指数与等温性和1月份太阳辐射强度呈极

显著负相关,与2月份太阳辐射强度呈显著负相关,与年均温变化范围呈显著正相关,与最湿月降水量呈极显著正相关;单叶面积与昼夜温差月均值呈显著正相关,与年均温变化范围呈极显著正相关;叶绿素相对含量(SPAD)与年均温呈显著正相关,与最热月最高温呈极显著正相关。

2.2.3 种子和幼树指标与种源地地理位置和土壤因子的相关性分析

对辽东栎种子和幼树指标与种源地的地理位置和土壤因子进行 Pearson 相关性分析,相关系数达到显著和极显著水平的结果见表6。结果表明:种子长度与上层土壤阳离子交换能力和上层土壤交换性盐基呈显著正相关;碗疤直径与经度和纬

度呈极显著正相关,与上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力和上层土壤阳离子交换能力呈显著负相关;壮苗指数与经度和纬度呈极显著正相关,与上层土壤沙含量呈显著正相关,与海拔、上层土壤黏土含量、上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力、上层土壤阳离子交换能力和上层土壤交换性盐基呈显著负相关;单

叶面积与纬度呈显著正相关,与上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力呈显著负相关,与下层土壤基本饱和度和呈极显著负相关;性能指数与上层土壤有机碳含量呈显著负相关,与上层土壤酸碱度呈显著正相关;SPAD 仅与海拔呈极显著负相关。

表5 辽东栎种子和幼树指标与种源地气候因子的相关系数¹⁾

Table 5 Correlation coefficient between seed and sapling indexes of *Quercus liaotungensis* Koidz. and climatic factors of origins¹⁾

指标 Index	相关系数 ²⁾ Correlation coefficient ²⁾											
	T1	T2	T3	T4	T5	R2	R3	S1	S2	S5	S6	S10
发芽率 Germination rate		0.59*								0.65*	0.60*	0.61*
单粒种子质量 Single seed mass					0.62*							
单粒种子体积 Single seed volume					0.66*			-0.59*				
碗疤直径 Cupule scare diameter			-0.63*		0.84**		0.61*	-0.84**				
壮苗指数 Seedling index			-0.74**		0.67*	0.74**		-0.89**	-0.60*			
单叶面积 Single leaf area		0.65*			0.75**							
叶绿素相对含量 Relative content of chlorophyll (SPAD)	0.64*			0.78**								

¹⁾表中仅列出相关系数达到显著和极显著水平的数据 The table only shows the datums with significant and extremely significant correlation coefficients. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

²⁾T1: 年均温 Annual mean temperature; T2: 昼夜温差月均值 Monthly mean diurnal range of temperature; T3: 等温性 Isothermality; T4: 最热月最高温 The maximum temperature of the hottest month; T5: 年均温变化范围 Annual mean temperature range; R2: 最湿月降水量 Precipitation of the wettest month; R3: 降水量变化方差 Variance of precipitation variation; S1: 1月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Jan.; S2: 2月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Feb.; S5: 5月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in May; S6: 6月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Jun.; S10: 10月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Oct.

表6 辽东栎种子和幼树指标与种源地地理位置和土壤因子的相关系数¹⁾

Table 6 Correlation coefficient between seed and sapling indexes of *Quercus liaotungensis* Koidz. and geographical locations and soil factors of origins¹⁾

指标 Index	相关系数 ²⁾ Correlation coefficient ²⁾										
	Long	Lat	Alt	US2	US3	US4	US5	US6	US7	US8	SS3
种子长度 Seed length								0.64*	0.61*		
碗疤直径 Cupule scare diameter	0.79**	0.82**						-0.64*	-0.58*		
壮苗指数 Seedling index	0.90**	0.75**	-0.60*	0.67*	-0.67*			-0.68*	-0.65*	-0.60*	
单叶面积 Single leaf area		0.63*						-0.64*			-0.79**
性能指数 Performance index on absorption basis (PI_{ABS})						-0.60*	0.60*				
叶绿素相对含量 Relative content of chlorophyll (SPAD)			-0.72**								

¹⁾表中仅列出相关系数达到显著和极显著水平的数据 The table only shows the datums with significant and extremely significant correlation coefficients. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

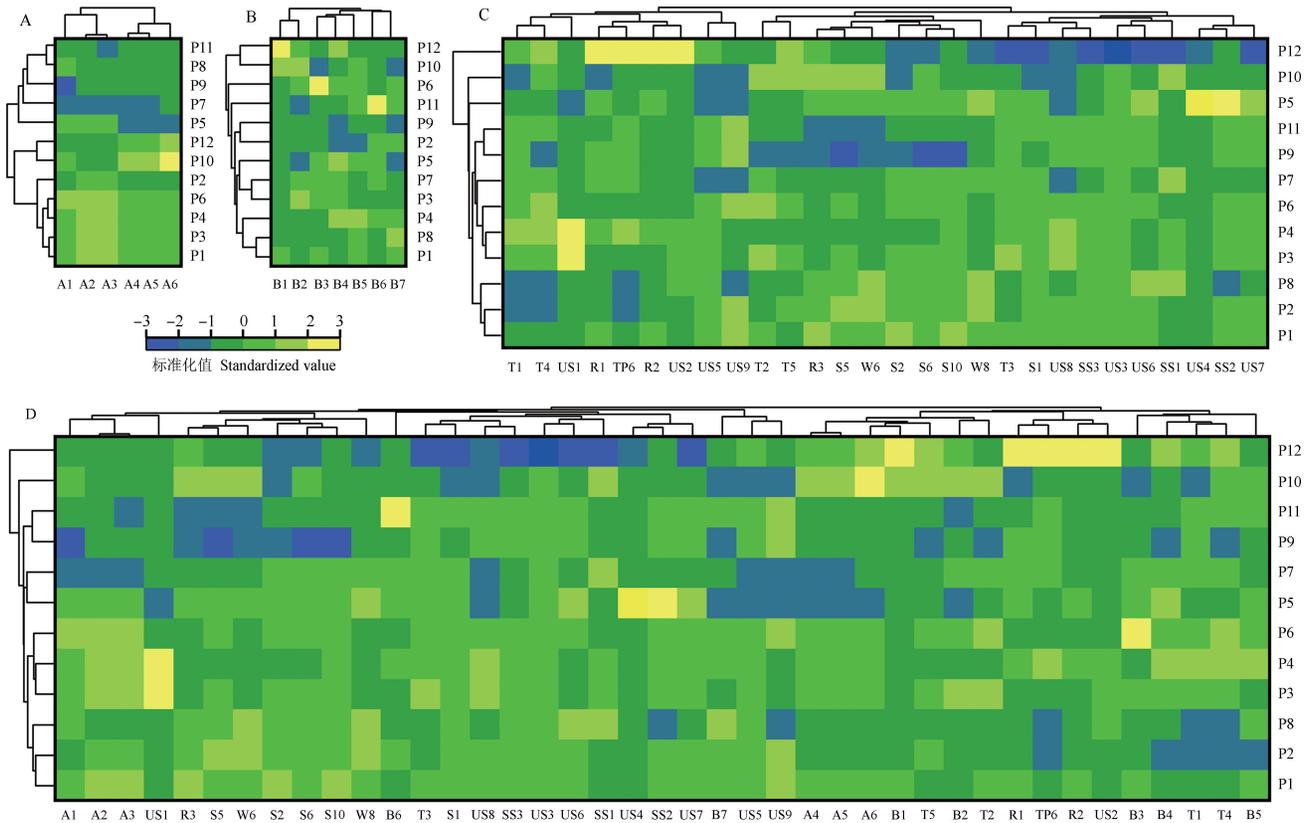
²⁾Long: 经度 Longitude; Lat: 纬度 Latitude; Alt: 海拔 Altitude. US2: 上层土壤沙含量 Sand content in upper soil; US3: 上层土壤黏土含量 Clay content in upper soil; US4: 上层土壤有机碳含量 Organic carbon content in upper soil; US5: 上层土壤 pH 值 pH value of upper soil; US6: 上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力 Cation exchange capacity of soil in clay layer of upper soil; US7: 上层土壤阳离子交换能力 Cation exchange capacity of upper soil; US8: 上层土壤交换性盐基 Total exchangeable bases of upper soil; SS3: 下层土壤基本饱和度 Basic saturation of subsoil.

2.3 辽东栎不同种源的聚类分析

基于种子指标、幼树指标(其中快速叶绿素荧光诱导动力学参数只选择性能指数1个指标)和种源地环境因子分别对供试辽东栎种源进行 Heatmap 聚类分析,并综合这些指标对供试种源进行 Heatmap 聚类分析,结果见图1。

从种子指标聚类结果(图1-A)看,供试的12个种源被分成3组,山西和顺(P1)、山西交口(P3)、山

西阳城(P4)、山西石楼(P6)和山西宁武(P2)5个种源聚为一组,河北围场(P10)和辽宁海城(P12)2个种源聚为一组,山西沁源(P5)、山西浮山(P7)、甘肃清水(P9)、山西方山(P8)和陕西黄陵(P11)5个种源聚为一组。从幼树指标聚类结果(图1-B)看,供试的12个种源被分成2组,P10和P12种源聚为一组,其余种源聚为另一组,并且,前组各种源的壮苗指数明显高于后组。从种源地环境因子聚类结果(图



P1: 山西和顺 Heshun of Shanxi; P2: 山西宁武 Ningwu of Shanxi; P3: 山西交口 Jiaokou of Shanxi; P4: 山西阳城 Yangcheng of Shanxi; P5: 山西沁源 Qinyuan of Shanxi; P6: 山西石楼 Shilou of Shanxi; P7: 山西浮山 Fushan of Shanxi; P8: 山西方山 Fangshan of Shanxi; P9: 甘肃清水 Qingshui of Gansu; P10: 河北围场 Weichang of Hebei; P11: 陕西黄陵 Huangling of Shaanxi; P12: 辽宁海城 Haicheng of Liaoning.

A1: 发芽率 Germination rate; A2: 种子长度 Seed length; A3: 种子宽度 Seed width; A4: 单粒种子质量 Single seed mass; A5: 单粒种子体积 Single seed volume; A6: 碗疤直径 Cupule scar diameter. B1: 壮苗指数 Seedling index; B2: 单叶面积 Single leaf area; B3: 根长比 Root length ratio; B4: 叶绿素相对含量 Relative chlorophyll content (SPAD); B5: 节间长度 Internode length; B6: 单株分枝数 Branch number per plant; B7: 性能指数 Performance index on absorption basis. T1: 年均温 Annual mean temperature; T2: 昼夜温差月均值 Monthly mean diurnal range of temperature; T3: 等温性 Isothermality; T4: 最热月最高温 The maximum temperature of the hottest month; T5: 年均温变化范围 Annual mean temperature range; R1: 年均降水量 Annual mean precipitation; R2: 最湿月降水量 Precipitation of the wettest month; R3: 降水量变化方差 Variance of precipitation variation; S1: 1 月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Jan.; S2: 2 月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Feb.; S5: 5 月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in May; S6: 6 月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Jun.; S10: 10 月份太阳辐射强度 Solar radiation intensity in Oct.; W6: 6 月份平均风速 Mean wind speed in Jun.; W8: 8 月平均风速 Mean wind speed in Aug.; TP6: 6 月份蒸腾压力 Transpiration pressure in Jun.; US1: 上层土壤碎石体积百分比 Volume percentage of gravel in upper soil; US2: 上层土壤沙含量 Sand content in upper soil; US3: 上层土壤黏土含量 Clay content in upper soil; US4: 上层土壤有机碳含量 Organic carbon content in upper soil; US5: 上层土壤 pH 值 pH value of upper soil; US6: 上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力 Cation exchange capacity of soil in clay layer of upper soil; US7: 上层土壤阳离子交换能力 Cation exchange capacity of upper soil; US8: 上层土壤交换性盐基 Total exchangeable bases of upper soil; US9: 上层土壤电导率 Electrical conductivity of upper soil; SS1: 下层土壤黏土含量 Clay content in subsoil; SS2: 下层土壤有机碳含量 Organic carbon content in subsoil; SS3: 下层土壤基本饱和度 Basic saturation of subsoil.

A: 基于种子指标的聚类结果 Cluster result based on seed indexes; B: 基于幼树指标的聚类结果 Cluster result based on sapling indexes; C: 基于种源地环境因子的聚类结果 Cluster result based on environmental factors of origins; D: 基于种子指标、幼树指标和种源地环境因子的聚类结果 Cluster result based on seed indexes, sapling indexes, and environmental factors of origins.

图 1 辽东栎不同种源的 Heatmap 聚类分析

Fig. 1 Heatmap cluster analysis on different provenances of *Quercus liaotungensis* Koidz.

1-C)看,供试的 12 个种源被分成 3 组,P10 和 P12 种源分别单独为一组,其余种源聚为一组。从综合聚类结果(图 1-D)看,P10 和 P12 种源也分别单独为一组,其余种源聚为一组,与种源地环境因子的聚类结果相似。

3 讨 论

本研究中,辽东栎种子的发芽率、种子长度、种子宽度、单粒种子质量、单粒种子体积和碗疤直径的种

源间差异均达到极显著 ($P < 0.01$) 水平, 这些指标的种源间和个体间变异系数均较高, 表现为发芽率的变异系数最高、种子宽度的变异系数次之, 且各指标的种源间变异系数均值明显小于个体间变异系数均值, 说明辽东栎的种源间差异和个体间差异主要表现在发芽率和种子宽度上, 其种子变异以个体间变异为主。各种子指标的种源重复力较高 (0.96~0.99), 说明采用上述种子指标筛选辽东栎优良种源较为可靠。辽东栎幼树的壮苗指数、根长比、单叶面积、PS II 单位面积有活性反应中心数 (RC/CS₀)、PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻ 传递到质体醌 (PQ) 的能量 (ET₀/RC)、PS II 单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻ 传递到 PS I 受体侧的能量 (RE₀/RC) 和性能指数 (PI_{ABS}) 的种源间差异达到显著 ($P < 0.05$) 或极显著水平, 壮苗指数的种源间和个体间变异系数均最高, 且各幼树指标的种源间变异系数均值明显小于个体间变异系数均值, 说明辽东栎的种源间差异和个体间差异主要表现在壮苗指数上, 其幼树变异以个体间变异为主。辽东栎幼树的壮苗指数、单叶面积和 RC/CS₀ 的种源重复力较高 (0.94~0.95), 说明采用这 3 个指标筛选辽东栎种源幼树可靠性较高。基于上述结果, 不同种源辽东栎的种子和幼树指标变异丰富, 这可能是因为辽东栎生态幅宽广^[2], 生长环境多样, 不同生境条件对辽东栎造成多种选择压力, 从而产生多种可遗传的变异。

研究发现, 中国的西部地区、南方湿润区和高海拔地区均不适宜辽东栎生长^[13]。本研究中, 辽东栎幼树的壮苗指数与种源地经度和纬度呈极显著正相关, 与海拔呈显著负相关。另外, 随着海拔升高, 辽东栎叶片的叶绿素相对含量 (SPAD) 降低; 随着经度升高, 辽东栎种子的碗疤直径增大; 随着纬度升高, 辽东栎种子的碗疤直径和幼树的单叶面积均增大。值得注意的是, 壮苗指数与表征种子营养丰富程度的单粒种子体积和碗疤直径分别呈显著或极显著正相关。据此推测, 在辽东栎分布区内, 随着经度和纬度升高, 辽东栎种子碗疤直径和幼树叶片面积明显增大, 其光合产物的积累量及其在种子中的储存量也随之增高。另外, 高海拔区域的辽东栎幼树叶片的叶绿素极可能因受到过量紫外线辐射而加速分解, 导致光合产物积累量减少, 影响种子营养储备。这些因子对辽东栎种子营养物质储备的影响, 导致其幼树性状出现差异, 进而影响辽东栎的天然分布格局。

种子大小对种子萌发具有重要影响^[14]。辽东栎的种子质量与种子的长度、宽度和发芽率的相关性较高^[15-17]。本研究中, 辽东栎的种子长度和种子宽度与发芽率呈显著正相关, 表明从种子长度和种子宽度看, 辽东栎大粒种子的发芽率优于小粒种子, 但单粒种子体积与发芽率的相关性却不显著, 具体原因有待深入研究。碗疤对栎属植物种子与母株间的物质交流至关重要^[8]。供试 12 个种源辽东栎种子的碗疤直径与单粒种子质量、单粒种子体积、壮苗指数、单叶面积以及种源地的等温性、年均温变化范围、降水量变化方差、1 月份太阳辐射强度、经度、纬度、上层土壤黏性层土壤的阳离子交换能力和上层土壤阳离子交换能力显著或极显著相关, 可见, 辽东栎种子的碗疤直径对生境变化敏感, 可通过碗疤直径大小推测其种子的养分储备状态。

李梅^[3]的研究结果表明: 辽东栎的群体间表型变异仅达到群体内表型变异的 59.41%, 而本研究中辽东栎幼树指标的种源间变异系数均值 (20.58%) 占个体间变异系数均值 (30.01%) 的 68.58%, 说明辽东栎育种应侧重于单株选择。此外, 单株分枝数和节间长度的个体间变异系数分别较种源间变异系数增加 58.63% 和 46.90%, 说明辽东栎无节材育种也应侧重于单株选择。

温度^[18-19]、水分^[20-21]、盐分^[22-23]、光照^[24-25]、昆虫取食^[26-27]及酸雨^[28]等环境胁迫均能诱导植物快速叶绿素荧光诱导动力学参数显著变化。Kurjak 等^[29]的研究结果表明: 欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica* Linn.) 的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 PI_{ABS} 的种源间差异显著。本研究中, 辽东栎幼树的多个快速叶绿素荧光诱导动力学参数的种源间差异显著, 例如: 山西方山 (P8) 种源幼树的 PI_{ABS} 极显著高于山西沁源 (P5) 种源, 而其 PS II 单位反应中心耗散的能量 (DI₀/RC) 却显著低于 P5 种源, 这可能是因为 P5 种源幼树在实验地受到环境胁迫, 影响了光合电子传递效率, 为避免过量光能诱导的活性氧破坏光合机构, P5 种源幼树提高了 DI₀/RC。本研究还发现, 辽东栎幼树的 RC/CS₀ 的种源重复力达 0.95, 且该指标的种源间差异极显著, 预示着快速叶绿素荧光测量技术可用于辽东栎种源的快速鉴定。对辽东栎种源进行早期选择能大幅缩短其育种周期, 但关于辽东栎各种源幼树指标在后期生长中的延续程度尚不清楚, 需要进一步深入研究。另外, 尽管本研究采用大量混合采种

方法来减少种源内的个体间差异,但仍然无法消除同一地区不同半同胞家系间的基因差异可能对研究结果产生的影响,后续研究应采取有效措施避免这方面的影响。

参考文献:

- [1] 韩海荣,贺顺钦,张学培,等. 辽东栎苗木早期生长与光的关系[J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(4): 97-100.
- [2] 陈智平,王 辉,袁宏波. 子午岭辽东栎林土壤种子库及种子命运研究[J]. 甘肃农业大学学报, 2005, 40(1): 7-12.
- [3] 李 梅. 辽东栎天然群体表型多样性研究[D]. 北京:北京林业大学资源与环境学院, 2005: 55-58.
- [4] 厉月桥,汪泽军,吴志庄,等. 不同种源辽东栎种子表型性状与淀粉含量变异分析[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(26): 16170-16173.
- [5] 秦英英,韩海荣,康峰峰,等. 基于SSR标记的山西省辽东栎自然居群遗传多样性分析[J]. 北京林业大学学报, 2012, 34(2): 61-65.
- [6] 王明麻. 林木遗传育种学[M]. 北京:中国林业出版社, 2001: 130-132.
- [7] 李春旭,刘桂丰,刘 宇,等. 盆栽白桦优良无性系苗期的初步选择[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(2): 16-23.
- [8] 刘 艳. 几种北方落叶栎种子发育的形态生理及萌发特性研究[D]. 北京:北京林业大学资源与环境学院, 2013: 15-22.
- [9] 李鹏民,高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [10] STIRBET A, LAZÁR D, KROMDIJK J, et al. Chlorophyll *a* fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotics stress responses?[J]. Photosynthetica, 2018, 56(1): 86-104.
- [11] 杨启良,张 京,刘小刚,等. 灌水量对小桐子形态特征和水分利用的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1335-1339.
- [12] LUPINI A, ARANITI F, MAUCERI A, et al. Root morphology [M]//SÁNCHEZ-MOREIRAS A M, REIGOSA M J. Advances in Plant Ecophysiology Techniques. Berlin: Springer, 2018: 15-28.
- [13] 殷晓洁,周广胜,隋兴华,等. 蒙古栎地理分布的主导气候因子及其阈值[J]. 生态学报, 2013, 33(1): 103-109.
- [14] 武高林,杜国祯. 植物种子大小与幼苗生长策略研究进展[J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 191-197.
- [15] 郑维娜. 种子特性和微生境对辽东栎幼苗生长的影响[D]. 西安:陕西师范大学生命科学院, 2013: 21-25.
- [16] 李亚男,李东胜,许中旗,等. 栎属不同种源树种的出苗及生长过程[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(4): 139-144.
- [17] 张金峰,程继铭,闫兴富,等. 种子特征和播种深度对辽东栎种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 广西植物, 2020, 40(2): 226-236.
- [18] ZUSHI K, KAJIWARA S, MATSUZOE N. Chlorophyll *a* fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit[J]. Scientia Horticulturae, 2012, 148: 39-46.
- [19] FAN J, HU Z, XIE Y, et al. Alleviation of cold damage to photosystem II and metabolisms by melatonin in Bermudagrass[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 925.
- [20] ŽIVČÁK M, BRESTIČ M, OLŠOVSKÁ K, et al. Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. [J]. Plant Soil and Environment, 2008, 54(4): 133-139.
- [21] VAN HEERDEN P D R, SWANEPOEL J W, KRÜGER G H J. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C₃-mode CO₂ assimilation [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 124-136.
- [22] KALAJI H M, GOVINDJEE G, BOSHA K, et al. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces [J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 73: 64-72.
- [23] SINGH D P, SARKAR R K. Distinction and characterisation of salinity tolerant and sensitive rice cultivars as probed by the chlorophyll fluorescence characteristics and growth parameters[J]. Functional Plant Biology, 2014, 41: 727-736.
- [24] 宋旭丽,胡春梅,孟静静,等. NaCl胁迫加重强光胁迫下超大甜椒叶片的光系统II和光系统I的光抑制[J]. 植物生态学报, 2011, 35(6): 681-686.
- [25] 孙永江,杜远鹏,翟 衡. 高温胁迫下不同光强对‘赤霞珠’葡萄PSII活性及恢复的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8): 1209-1215.
- [26] CHEN S G, STRASSER R J, QIANG S. *In vivo* assessment of effect of phytotoxin tenuazonic acid on PSII reaction centers[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 84: 10-21.
- [27] ZORIĆ A S, MORINA F, TOŠEVSKI I, et al. Resource allocation in response to herbivory and gall formation in *Linaria vulgaris*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 135: 224-232.
- [28] 陈文胜, 出佳范, 吕再辉, 等. 模拟酸雨处理后番茄叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数的动态变化[J]. 植物资源与环境学报, 2019, 28(3): 108-116.
- [29] KURJAK D, KONŌPKOVÁ, KONŌPKOVÁ A, et al. Variation in the performance and thermostability of photosystem II in European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances is influenced more by acclimation than by adaptation [J]. European Journal of Forest Research, 2018, 138: 79-92.

(责任编辑:佟金凤)