

# 栓皮栎种群变异与适应对策研究

韩照祥<sup>1,2</sup> 山 仑<sup>3</sup>

(11 西北农林科技大学生命科学院 杨凌 712100; 21 淮海工学院化学工程系 连云港 222005;  
31 中国科学院 水利部水土保持研究所 杨凌 712100)

**摘 要:** 从栓皮栎萌生苗的径级大小、数量、种群性状分化和内部基因层次上阐明其变异和适应对策,从机理上探讨栓皮栎对不同生境的适应对策。从萌生苗分布情况看,每个地区萌生苗的径级大小和数量均不同:在秦岭分布中心,萌生苗的数量相对较少,而在巴山北坡和黄龙山区,几乎每个径级中都有一定数量的萌生苗;萌生幼苗的数量弥补了实生苗数量的不足,帮助栓皮栎种群度过幼苗匮乏期,使种群能够自我更新。在不同生境中栓皮栎种群的枝长、分枝角度、分枝率、等位基因频率和分化系数等性状参数也发生了变异,从分布中心到分布边缘,当年生枝条的长度逐渐减小,而分枝角度和叶倾角呈现出增大趋势,逐步分枝率  $R_{1B2}$ 、 $R_{2B3}$  和总体分枝率  $R_b$  也存在明显的差异。EST、SOD 2 种酶的基因变异频率呈现出逐渐减小的趋势,而 EST、SOD、PGI、ACP 和 ADH 的分化系数则呈现出增大趋势。这些变化是栓皮栎种群应对外界环境的一种适应性反应。

**关键词:** 栓皮栎; 种群; 变异; 适应对策

中图分类号: Q1451.2 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2005)06-0016-07

## Variation and Adaptive Countermeasures of *Quercus variabilis* Population in Shaanxi Province

Han Zhaoxiang<sup>1,2</sup> Shan Lun<sup>3</sup>

(11 College of Life Science, Northwest SciTech University of Agriculture and Forestry Yangling 712100; 21 College of Engineering of Huai Hai Lianyungang 222005; 31 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resource Yangling 712100)

**Abstract:** The research demonstrates variation and adaptive countermeasures of *Quercus variabilis* population through a discussion of its size, number of seedlings, characters differentiation and interior gene arrangement and offers the ecological strategies of *Quercus variabilis* population answering different habitats from mechanism. Both size and number of stump2sprouting vary from place to place seen from its distribution and the number of stump2sprouting is relatively less in Qinling distribution center, whereas almost every size class has a good few number of stump2sprouting on north slope of Bashan Mountain and Huanglong Mountain. These stump2sprouting offsets the shortage of seedlings, and help *Q. variabilis* population get through the pinch period thus regenerate themselves. At the same time, the branch length, ramification angle, ramification ratio, allele frequencies and differentiation coefficients of *Q. variabilis* population give birth to variance. From distribution center to margin, the branch length that every year diminishes while ramification angle and leaf obliquity takes on increscent trend, gradual ramification ratio  $R_{1B2}$ ,  $R_{2B3}$  and total ramification ratio  $R_b$  are also distinctly different. Gene variance frequencies of EST and SOD gradually diminish with that of POD gradually diminish along with age class augment, whereas the differentiation coefficients of EST, SOD, PGI, ACP and ADH wear increscent trend. These changes are adaptive response that *Q. variabilis* population reply to environments, and thereby, open out the ecological strategies and evolutionary mechanism of *Q. variabilis* population.

**Key words:** *Quercus variabilis*; population; variation; adaptive countermeasures

栓皮栎(*Quercus variabilis*)是壳斗科(Fagaceae)栎属(*Quercus*)的落叶乔木,喜光,耐干旱瘠薄,是我国暖温带落叶阔叶林和亚热带常绿阔叶混交林的重要建群种,也是一种经济价值很高的树种,在发展经济、维护生态平衡等方面发挥着重要作用(中国树木志编委会,1976)。由于栓皮栎受人为破坏的现象十分严重,分布面积日益减少,其种群质量和数量不断下降,种群的稳定性受到严重破坏,大多数地区栓皮栎种群有逐渐

转移退缩的趋势。

栓皮栎具有很强的萌生能力, 萌生作为有性生殖的有益补充, 大大提高了栓皮栎种群抵御外界干扰和适应的能力(吴明作, 1998)。通过对栓皮栎实生苗及萌生苗的径级大小、数量、种群性状分化和内部基因层次等的测定和研究, 探讨栓皮栎种群沿生境梯度从分布核心区到分布边缘区的变异适应和进化规律, 为进一步研究栓皮栎种群对外界环境干扰的适应能力和种群生产力提供理论依据。

## 1 研究区自然概况和研究方法

### 1.1 研究区自然概况

根据栓皮栎种群在陕西分布的特点, 将研究地设在栓皮栎种群分布中心的秦岭北坡(A 样地)、秦岭南坡(B 样地), 过渡地带的巴山北坡(C 样地) 和分布边缘地带的黄龙山区(D 样地), 4 个地区在气候类型、土壤和植被等方面存在很大差异(表 1)。

### 1.2 研究方法

**11211 样地设置与调查** 采用样方法进行野外调查, 在 A、B、C、D 4 样地分别选择生长发育中等、具有代表性的栓皮栎群落地段, 分别设置 20 m @ 20 m 的样方 20 个, 共设样方 80 个。对样地内的全部栓皮栎调查, 包括种类、高度、胸径、基株数、茎干数、冠幅及样地中种群个体数目等指标。

表 1 研究区自然概况  
Tab.1 The physiographic condition of research region

地区 Region	秦岭北坡 North slope of Qinling	秦岭南坡 South slope of Qinling	巴山北坡 North slope of Bashan	黄龙山区 Huanglong Mountain
气候类型 Climate type	暖温带 Warm temperature zone	亚热带 Subtropical zone	亚热带 Subtropical zone	暖温带 Warm temperature zone
土壤类型 Soil type	棕壤 Brunisolic soil	黄棕土 Yellow brown soil	黄棕土 Yellow brown soil	灰褐土、褐土 Gray cinnamonic soil、 cinnamon soil
降雨量 Precipitation P(mm a <sup>-1</sup> )	6031.3	8541.0	9501.8	5631.4
年平均气温 Mean temperature in a year P e	9.6	13.5	15.1	10.2
蒸发量 Evaporating capacity Pmm	11421.1	6111.4	6071.2	17751.9
光照时间 Sunlight Ph	16911.7	16101.6	17531.5	21551.8
\ 10 e 积温 Accumulation temperature(\ 10 e )	3600	3786	4589	3549
无霜期 Frostless season Pd	170	198	255	182
平均土壤厚度 Mean soil thickness Pcm	53.3	54.8	56.7	43.3
有机物 Organic matter P%	11.54	11.65	11.83	11.57
pH 值 pH value	6.6	6.4	6.3	7.1

**11212 生态型性状分化参数的测定** 在生长季节分别在 A、B、C、D 4 样地中选择生长发育中等, 能代表各个样地生长状况的胸径为 11、14、18、22、25 cm 的植株各 2 株, 样本间距 5 m 以上, 测定每株的高度, 测量第 1 主枝长、枝间距、主枝倾角, 第 2 级、第 3 级的小枝长、倾角、叶倾角、分枝率等参数。叶倾角的测量采用实测和 Warren & Wilson 公式计算:  $A = \arctg(f_{13}/f_{52})$ , ( $f_{13}$ 、 $f_{52}$  分别为样方倾角 13b 和 52b 的点样方测得的叶片接触频率), 叶方位角采用叶片上表面和法线取向, 用指南针(精度为 0.1b)来测量(袁嘉祖等, 1991), 同时确定枝序。枝序的确定与枝系本身发育的顺序相反, 这种方法也称为 Strahler 法, 也就是由外及内, 外层的第 1 小枝为第 1 级, 2 个第 1 级相遇即为第 2 级, 2 个第 2 级相遇即为第 3 级, 依次类推, 如有不同枝级相遇, 则汇合后取较高的枝级。计算分枝率借鉴 Motomura 计算式:  $R_b = (N_N - N_s) / (N_T - N_1)$ , 其中,  $N_s$  为最高级枝条数,  $N_T$  为所有枝级中枝条的总数,  $N_1$  为第 1 级的总枝数。逐步分枝率:  $R_{i:i+1} = N_i / N_{i+1}$ , 其中,  $N_i$ 、 $N_{i+1}$  分别为第 i 和第 (i+1) 级的枝条总数(陈波等, 1999; 李俊清等, 2001)。

**11213 基因变异系数的确定** 2003 年 7 月, 在 A、B、C、D 4 样地分别选择 50 株不同树龄的栓皮栎个体, 分别从每株树梢上剪下 3 个 15 cm 的嫩枝条(各个植株之间间距 50 m 以上), 迅速放进预先准备好的样品袋中。

然后放在冰壶中。试验时,取每株枝条顶端上的第3个嫩叶研磨离心,取上清液放入-20℃的冰箱中贮存备用。采用聚丙烯酰胺凝胶电泳法对筛选出的EST、SOD、POD、PGI、MDH、ACP、ADH和ME 8种酶系统进行分析。

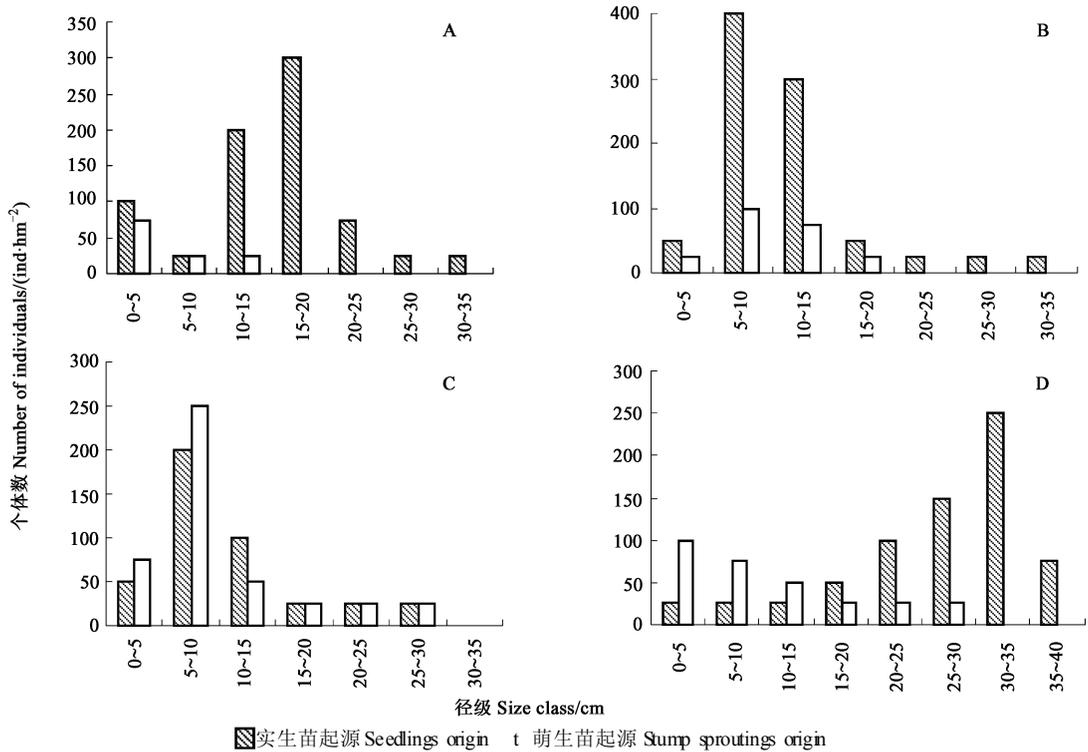


图1 A、B、C、D样地栓皮栎种群的径级结构

Fig. 1 Size structure of *Q. variabilis* population for plot A, B, C, D

## 2 结果与分析

### 2.1 栓皮栎种群萌生苗的生态学意义

根据4个地区80个样方的调查资料,对栓皮栎种群的径级分别按实生苗和萌生苗起源进行统计分析。种群径级大小按0~5 cm、5~10 cm,每隔5 cm划分1个等级(阎桂琴等,2001)。以径级大小为横坐标,以个体数量为纵坐标,做出栓皮栎种群的径级结构图,见图1。

径级结构是种群的重要特征,不同生境条件下的种群总体胸径结构特征包含在各亚种群的胸径结构信息中(刘峰等,2000)。从实际调查的情况以及图1中可以看出:样地A萌生苗径级在0~5、5~10、10~15 cm的个体数量占总量的141.3%,萌生幼苗的数量占81.6%,5~10 cm萌生的幼树占总量的21.9%,实生幼苗个体数量占11.4%。而样地B、C和D栓皮栎萌生幼苗的数量分别占总量的41.5%、71.5%、91.3%,实生幼苗的数量分别占总量的21.3%、51.7%、21.3%,3个地区5~10 cm的萌生幼树分别占总数的91.1%、281.6%、81.6%。从图1中看出,分布中心的栓皮栎萌生幼苗幼树的数量少于实生苗的数量,而C、D样地,萌生苗个体数量则超过了实生幼苗的数量。由于刚萌发的实生苗的种群很不稳定,受环境的影响很大,从发生到死亡都有不确定性,相比之下径级5~10 cm的实生和萌生苗处于种群的建立阶段,对栓皮栎种群的建立、为种群幼苗后续资源的补充起了不可低估的作用。萌生的幼苗、幼树和实生的幼苗、幼树共同存在,相互补充,既解决了栓皮栎种群幼苗不足的矛盾,又为种群的繁衍更新注入了新的活力。萌生作为有性生殖的一种有益的补充,其存在大大提高了栓皮栎种群抵御外界干扰的能力。

### 2.2 栓皮栎种群性状分化的生态学意义

种群的枝长、分枝角度和分枝率等对其冠形的形成起着决定作用,是衡量种群枝条生长、分枝能力和枝条枝间数量配置状况的重要参数,它们在一定程度上反映了种群的动态变化和生态特性(刘军等,1986;

Halle et al., 1978)。本文对不同研究地域栓皮栎种群的枝长、分枝角度和分枝率进行了测定, 结果见表 2 和表 3。

由表 2 可以看出, 每个研究地域不同胸径栓皮栎种群的 1 级主枝、第 2 主枝、3 级枝条的长度基本保持不变, 而从分布中心到分布边缘当年生枝条生长速度逐渐减慢, 分枝角度呈逐渐增大趋势。在观察中我们也发现, 从分布中心到分布边缘, 栓皮栎种群的密度相应递减。在种群密度较低的地区, 枝条的顶端优势较弱, 枝条向四周辐射生长, 以充分利用生态空间, 枝条的倾角就大; 相反, 在密度大时, 为了争夺光资源以及枝条伸展的向光性, 顶端优势强, 枝条向上生长, 使倾角减小。

由表 2 还可以看出, 同一栓皮栎植株的叶倾角从 1 级枝到 3 级枝逐渐增大。这种趋势使得栓皮栎种群的叶片都有一定的着生角度, 这种特有的叶片配置格局有利于叶片之间对光的折射和散射作用, 影响到冠层对光资源的利用效率。对不同地区栓皮栎的叶倾角来说, 从分布中心到分布边缘呈现出增大趋势, 说明栓皮栎种群在不同的生境中为了争取到光资源, 叶倾角的适当转向, 可以最大限度地增大叶面积来获得最大的光照资源。而枝方位角、叶方位角则是各向随机伸展的。这些性状的分化, 揭示了栓皮栎种群卓越的利用空间进行光合作用的能力, 使其能够与种内或种间的乔木种群互补利用空间和光资源, 成为群落中的优势种。

分枝率的大小能够反映栓皮栎种群的生长活力, 分枝率越大, 生长活力越强(刘峰等, 2002; Halle et al., 1978)。从表 3 中可以看出, 从分布中心到分布边缘, 不同地区不同胸径的栓皮栎种群的逐步分枝率  $R_{1B}$ 、 $R_{2B}$  和总体分枝率  $R_b$  表现为逐步减小的趋势。就同一地区来说, 随着径级的逐渐增大, 逐步分枝率  $R_{1B}$ 、 $R_{2B}$  呈现出增大趋势, 而  $R_{3B}$  呈现出无规律性, 可能是因为它反映的是栓皮栎种群过去的生长状况, 差异不明显。有些胸径小的栓皮栎种群由于分枝率小而在生态位占领方面处于劣势, 长期得不到足够的营养和光源而最终被淘汰。

### 2.3 栓皮栎种群遗传变异与适应的生态学意义

生境的差异反映了种群对于环境选择压力的反应, 环境选择压力的变化, 使生物适应性反应也不同(陈贤阳, 1997; Comps et al., 1991)。选择压力在地理空间上的阶梯性变化, 导致基因频率或基因分化渐变, 形成一个变异梯度(李俊清, 1995; Horn, 1991; Hamrick et al., 1992)。从表 4 统计的数据看出, 酯酶同工酶(EST)、超氧化物歧化酶(SOD)的基因变异频率随生境和树龄的不同, 表现出一定的变化规律, 从分布中心到分布边缘, 这 2 种酶的基因变异频率呈现出逐渐减小的趋势, 而从小龄级到大龄级, 则表现出逐渐增大的趋势。过氧化物酶(POD)的基因变异频率则随着龄级的增大呈现出减小的趋势, 其他酶的基因变异频率也随着生境与龄级的不同而发生不同程度的变化。

从表 4 还可以看出, 在栓皮栎分布中心的秦岭没有检测到苹果酸酶(ME)的存在, 而在过渡地带的巴山北坡和边缘的黄龙山区则检测到 ME 的存在; 在分布边缘的黄龙山区没有检测到酯酶同工酶(EST), 而在其他 3 个地区则有 EST 的存在。这可能是因为环境条件不同引起等位基因减少或增多, 改变了栓皮栎种群在部分分布区的遗传结构, 在一定程度上也说明了 2 种酶等位基因的适应意义, 揭示出植物体中的某些酶基因频率与环境变化的相关性。

另外, 根据基因的分化系数和亲近程度可以计算出不同地区栓皮栎的分化程度。从表 5 可以看出, 不同地区栓皮栎的基因分化系数存在较大的差异, EST、SOD、PGI、ACP 和 ADH 的分化系数从分布中心到分布边缘呈现出增大趋势, 即在分布中心的秦岭, 栓皮栎种群具有较高的遗传多样性, 而在分布边缘的黄龙山区, 遗传多样性降低。

综上所述, 通过等位酶分析, 可以计算不同分布区栓皮栎种群的遗传相似度和遗传距离, 进而研究栓皮栎种群的适应能力、遗传多样性和进化规律, 探索栓皮栎种群的渐变陡度与选择压力空间变化之间的关系, 从而揭示栓皮栎种群进化机制和适应对策。

表 2 不同地区栓皮栎种群分枝长度和分枝角度的比较<sup>1</sup>

Tab. 2 The comparison of branch length and ramification angle of *Q. variabilis* populations in different regions

地区 Region	胸径 DBHP/cm	第 1 主枝长 The first main branch length/cm	第 2 主枝长 The second main branch length/cm	2 级枝长 Two class branch length/cm	同年生枝长 The branch length in the same year/cm	枝倾角 Branch obliquity/(°)	叶倾角 Leaf obliquity/(°)	T 检验 T test
秦岭北坡 North slope of Qinling	11	1871.6? 312	1591.4? 217	911.3? 212	411.8? 116	60? 16	58? 14	*
	14	1881.4? 216	1581.8? 214	901.8? 118	411.6? 119	60? 16	58? 14	*
	18	1851.3? 215	1621.6? 119	871.4? 115	411.4? 115	60? 16	58? 14	*
	22	1911.4? 215	1641.7? 116	861.2? 115	451.5? 115	60? 16	58? 14	*
	25	1861.7? 213	1571.9? 216	911.6? 117	441.9? 115	60? 16	58? 14	*
秦岭南坡 South slope of Qinling	11	1931.5? 216	1621.3? 215	871.6? 118	431.5? 118	61? 17	59? 15	*
	14	1891.3? 215	1671.8? 213	951.2? 115	441.1? 116	61? 17	59? 15	*
	18	1901.8? 210	1641.4? 211	921.7? 116	441.0? 115	61? 17	59? 15	*
	22	1911.6? 118	1661.7? 115	961.1? 115	451.3? 116	61? 17	59? 15	*
	25	1921.3? 115	1711.9? 118	971.2? 113	441.9? 116	61? 17	59? 15	*
巴山北坡 North slope of Bashan	11	1961.4? 115	1721.6? 116	951.3? 116	431.8? 115	63? 18	61? 16	*
	14	1951.2? 118	1801.3? 115	971.8? 114	431.4? 113	63? 18	61? 16	*
	18	1971.5? 113	1851.8? 112	911.6? 214	431.5? 116	63? 18	61? 16	*
	22	1961.8? 117	1801.6? 216	931.4? 216	431.5? 212	63? 18	61? 16	*
	25	1941.3? 217	1811.4? 213	961.1? 214	431.7? 211	63? 18	61? 16	*
黄龙山区 Huanglong Mountain	11	2081.2? 215	1961.6? 217	1001.2? 215	431.2? 213	65? 19	63? 17	*
	14	2071.9? 213	1981.9? 218	1041.1? 210	431.3? 112	65? 19	63? 17	*
	18	2101.1? 112	2001.4? 115	1031.5? 114	421.8? 211	65? 19	63? 17	*
	22	2081.8? 114	1991.3? 116	1061.1? 115	421.7? 118	65? 19	63? 17	*
	25	2111.6? 116	2031.2? 114	1051.7? 117	421.5? 116	65? 19	63? 17	*

<sup>1</sup> \* : P < 0.05, 显著 Significant. 下同。The same below.

表 3 不同地区栓皮栎种群分枝率的比较<sup>1</sup>

Tab. 3 The comparison of ramification ratio of *Q. variabilis* populations in different regions

地区 Region	胸径 DBHP/cm	逐步分枝率 R <sub>112</sub> <sup>*</sup> Gradual ramification ratio R <sub>112</sub> <sup>*</sup>	逐步分枝率 R <sub>233</sub> <sup>*</sup> Gradual ramification ratio R <sub>233</sub> <sup>*</sup>	逐步分枝率 R <sub>334</sub> <sup>*</sup> Gradual ramification ratio R <sub>334</sub> <sup>*</sup>	逐步上层 分枝率 R <sub>112</sub> <sup>*</sup> Gradual superstratum ramification ratio R <sub>112</sub> <sup>*</sup>	逐步下层 分枝率 R <sub>112</sub> <sup>*</sup> Gradual substrate ramification ratio R <sub>112</sub> <sup>*</sup>	总分枝率 R <sub>b</sub> <sup>**</sup> Total ramification ratio R <sub>b</sub> <sup>**</sup>
秦岭北坡 North slope of Qinling	11	21.85	21.35	21.58	21.55	21.60	21.17
	14	31.00	21.55	21.70	21.65	21.65	21.30
	18	31.17	21.67	21.45	21.88	21.70	21.50
	22	31.50	21.88	21.65	31.20	21.48	21.65
	25	31.67	31.25	21.75	31.50	21.60	31.00
秦岭南坡 South slope of Qinling	11	31.00	21.50	21.45	21.60	21.75	21.55
	14	31.25	31.00	21.38	21.75	21.48	21.66
	18	31.48	31.25	21.55	31.20	21.65	21.75
	22	31.75	31.67	21.40	31.50	21.55	21.88
	25	31.83	31.63	21.67	31.65	21.70	31.20
巴山北坡 North slope of Bashan	11	31.33	21.82	21.57	21.67	21.58	21.60
	14	31.45	31.24	21.84	21.83	21.45	21.75
	18	31.56	31.20	21.95	31.26	21.63	21.80
	22	31.88	31.44	21.63	31.33	21.75	21.85
	25	41.17	31.55	21.82	31.50	21.60	31.33
黄龙山区 Huanglong Mountain	11	31.25	31.00	21.80	21.83	21.55	21.55
	14	31.60	31.33	21.67	21.90	21.61	21.78
	18	31.67	31.48	21.46	31.14	21.43	21.92
	22	41.20	31.55	21.60	31.50	21.55	31.04
	25	41.25	31.63	21.75	31.83	21.48	31.20

<sup>1</sup> \*\* : P < 0.01, 极显著 Extremely significant; n: 不显著 No significance

表 4 不同地区不同树龄栓皮栎种群的基因频率  
Tab. 4 The genetic frequencies of different tree age of *Q. variabilis* populations in different regions

地区 Region	基因位点 Gene loci	树龄 Tree age/Pa					地区 Region	基因位点 Gene loci	树龄 Tree age/Pa				
		[ 10	11~ 20	21~ 30	31~ 40	\ 40			[ 10	11~ 20	21~ 30	31~ 40	\ 40
秦岭北坡 North slope of Qinling	EST	0.236	0.277	0.279	0.318	0.333	巴山北坡 North slope of Bashan	EST	0.006	0.122	0.156	0.169	0.203
	SOD	0.198	0.211	0.237	0.226	0.245		SOD	0.018	0.103	0.184	0.235	0.296
	POD1	0.322	0.287	0.252	0.237	0.198		POD1	0.723*	0.688*	0.603*	0.572*	0.585*
	POD2	0.297	0.282	0.255	0.213	0.188		POD2	0.497	0.304	0.267	0.208	0.154
	PGI	0.517*	0.396	0.556*	0.478	0.425		PGI	0.333	0.487	0.506*	0.441	0.611
	MDH	0.158	0.175	0.096	0.064	0.217		MDH	0.008	0.452	0.321	0.146	0.308
	ACP	0.364	0.445	0.163	0.561*	0.347		ACP	0.734	0.380	0.612*	0.574*	0.329
ADH	0.569*	0.832*	0.765*	0.682*	0.596*	ADH	0.715	0.593*	0.566*	0.443	0.678*		
ME	0	0	0	0	0	ME	0.111	0.234	0.200	0.335	0.215		
秦岭南坡 South slope of Qinling	EST	0.208	0.225	0.274	0.288	0.236	黄龙山区 Huanglong Mountain	EST	0	0	0	0	0
	SOD	0.023	0.127	0.143	0.159	0.248		SOD	0.002	0.007	0.120	0.222	0.265
	POD1	0.547*	0.382	0.361	0.377	0.311		POD1	0.400	0.374	0.343	0.331	0.381
	POD2	0.419	0.415	0.401	0.309	0.255		POD2	0.753*	0.584*	0.467	0.458	0.565*
	PGI	0.063	0.186	0.217	0.394	0.227		PGI	0.817*	0.765*	0.367	0.598*	0.690*
	MDH	0.027	0.138	0.235	0.106	0.329		MDH	0.228	0.673*	0.432	0.567*	0.453
	ACP	0.531*	0.610*	0.404	0.495	0.579*		ACP	0.861*	0.688*	0.458	0.777*	0.689*
ADH	0.675*	0.763*	0.812*	0.592*	0.733*	ADH	0.457	0.690*	0.555*	0.646*	0.544*		
ME	0	0	0	0	0	ME	0.008	0.222	0.197	0.208	0.121		

表 5 不同地区栓皮栎种群的基因分化系数  
Tab. 5 The genetic differentiation coefficient of *Q. variabilis* populations in different regions

基因位点 Gene loci	秦岭北坡 North slope of Qinling	秦岭南坡 South slope of Qinling	巴山北坡 North slope of Bashan	黄龙山区 Huanglong Mountain
EST	0.121	0.135	0.167	0.000
SOD	0.303*	0.361*	0.385*	0.402*
POD	0.108	0.106	0.023	0.100
PGI	0.297	0.333*	0.412*	0.435*
MDH	0.322*	0.216	0.381	0.260
ACP	0.431*	0.555*	0.674*	0.785*
ADH	0.300*	0.378*	0.410*	0.516*
ME	0.000	0.100	0.142	0.128
Mean	0.235	0.248	0.324*	0.328*

### 3 讨论

近年来, 栓皮栎受到人为破坏的现象十分严重, 所在生境的水土流失日益突出, 分布面积日益减少, 其质量和数量不断下降, 栓皮栎种群的稳定性正受到严重威胁, 研究该种群的变异和适应对策对维持种群的存在和发展具有重要的意义。从萌生苗分布情况看, 每个地区萌生苗的径级大小和数量不同, 在秦岭分布中心萌生苗的数量相对较少, 而在巴山北坡和黄龙山区, 几乎每个径级中都有一定数量的萌生苗, 尤其是低径级的数量占的比例很大。萌生幼苗在一定程度上弥补了实生苗数量的不足, 帮助栓皮栎种群度过幼苗匮乏时期, 使种群进行自我更新。因此, 萌生苗作为有性生殖的一种有益补充, 是栓皮栎种群应对外界环境变化的一种适应性对策, 这种适应是进化性的, 它的存在大大提高了栓皮栎种群对环境变化的反应速度和适应能力, 对于维持栓皮栎种群的整体活力、遗传多样性、种群的稳定性都具有十分重要的生态学意义。

为适应不同的生境条件, 栓皮栎种群的枝长、分枝角度和分枝率等性状参数也发生了变异。从分布中心的秦岭到分布边缘的黄龙山区, 当年生枝条的长度和逐步分枝率  $R_{1B2}$ 、 $R_{2B3}$  以及总体分枝率  $R_b$  均呈逐渐减小的趋势, 而分枝角度和叶倾角则逐渐增大。栓皮栎通过形态上的可塑性来完成对生境异质性的反应, 形成与环境相适应的有利特征, 使不同生境中栓皮栎的枝长、枝倾角和分枝率处于最佳组合, 以保证最高的光合效率, 这是栓皮栎种群的一种适应性进化对策。

生境的差异使栓皮栎外观形态表现不同的同时,在微观上也表现出基因频率或基因分化的渐变,形成一个变异梯度。在栓皮栎生长期中,随着生境条件的不同,栓皮栎中各种酶的基因变化频率也在升高或下降。EST、SOD 的基因变异频率随生境和树龄的不同,表现出一定的变化规律,即从分布中心到分布边缘,这 2 种酶的基因变异频率呈现出逐渐减小的趋势;从小龄级到大龄级,则表现出逐渐增大的趋势,而过氧化物酶(POD)则随着龄级的增大呈现出减小的趋势。同时,不同生境条件下栓皮栎的基因分化系数存在较大的差异,EST、SOD、PGI、ACP 和 ADH 的分化系数从分布中心到分布边缘呈现出增大趋势,揭示出栓皮栎中的某些酶的基因频率和遗传分化与环境变化相关。尽管本研究中一些等位基因频率的变化与生态条件未表现出相关性,但从已有的文献来看,种群的生态学和生活史特征与某些等位酶的变异性水平和分布之间确实存在着相关性(李丹等,2001;Hamrich et al.,1992)。

从以上的分析可以看出,陕西地区的栓皮栎种群由于处在不同的生境条件下,种群之间存在着一定的生境梯度,受到气候、土壤、地形、生物和人为等不同因素影响,栓皮栎种群在数量、外部形态多样性、适应性性状分化和遗传结构等方面都发生了很大的变化。包括径级结构、树冠构件型的变化以及基因频率随环境梯度的变化,都是栓皮栎种群动态的表现形式,是栓皮栎种群在不同生境条件下与环境长期适应和进化的结果。自然选择的压力就是种群进化的动力,这种动力的外观表现就是栓皮栎种群的动态的变化,种群的动态实际上就是一种适应。因此,在种群水平上,从宏观和微观的角度,运用定性和定量、室内和室外相结合的方法,将生境因子、表型变异的数量和分子动态的基因频率有机地结合起来,揭示了栓皮栎种群变异和适应策略,为种群动态与分子动态机制的研究奠定了基础。

### 参 考 文 献

- 陈贤阳. 1997. 西南桦种群的基因多样性和分化. 植物学报, 39: 149- 155
- 陈 波, 宋永昌. 1999. 木本植物的构型及其在植物生态中的作用. 生态学报, 19(3): 359- 364
- 李俊清, 臧润国. 2001. 欧洲水青冈(*Fagus sylvatica* L.) 构型与形态多样性研究. 生态学报, 21(1): 152- 155
- 李俊清. 1995. 中国亚热带地区海滩森林稀有和濒危物种的基因多样性保护和开发. 北京林业大学学报, 4: 1- 16
- 刘 峰, 陈伟烈. 2002. 神农架地区辽东栎种群的结构和更新. 生态学报, 24(4): 396- 401
- 刘 军, 齐国良. 1986. 天然红松种群的波动特征. 生态学杂志, 5(5): 1- 5
- 李 丹, 彭少麟. 2001. 三个不同海拔梯度马尾松种群的遗传多样性及其与生态因子的相关性. 生态学报, 21(3): 415- 421
- 吴明作. 1998. 栓皮栎研究进展. 陕西林业科技, 4: 65- 69
- 闫桂琴, 赵桂仿. 2001. 秦岭红杉种结构和动态研究. 应用生态学报, 12(6): 824- 828
- 袁嘉祖, 张汉雄. 1991. 黄土高原地区森林植被建设的优化模型. 北京: 科学出版社
- 中国树木志编委会. 1976. 中国树木志. 北京: 中国林业出版社, 12: 507- 515
- Halle F, Oldeman R A, Tomlinson P B. 1978. Tropical trees and forests) an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin: Heidelberg
- Comps B, Petit R J. 1991. Genetic variance of the Croatian beech stands. Ann Sci For, 48: 15- 28
- Hamrick, Godt J L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forest, 6: 95- 124
- Hom. 1991. Canopy disturbance patterns and regeneration of *Quercus* species in two Ohio old growth forests. Vegetatio, 93: 9- 18