安徽农业大学学报, 2026, 53(4): 565-572
Journal of Anhui Agricultural University [DOI] 10.13610/j.cnki.1672-352x.20260820.001

黄兴召，王思睿，杨莲康，等. 大别山北麓壳斗科主要树种种子和叶片性状协同变化特征[J]. 安徽农业大学学报, 2026, 53(4): 565-572.
Huang Xingzhao, Wang Sirui, Yang Liankang, et al. The covariation characteristics of seed and leaf traits in major Fagaceae species on the northern slopes of the Dabie Mountains[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2026, 53(4): 565-572.

大别山北麓壳斗科主要树种种子和叶片性状协同变化特征

黄兴召，王思睿，杨莲康，韩　晴，万芳芳，欧强新
(安徽农业大学林学与园林学院，安徽省林木资源培育重点实验室，安徽 合肥 230036)

摘　要:【目的】通过分析壳斗科不同树种种子和叶片性状的差异，探究其协同变化特征，为种质资源的收集、保护和利用提供理论依据。【方法】以安徽省六安市大别山北麓 10 种壳斗科树种为研究对象，测定种子干质量、种型指数、蛋白质含量、淀粉含量、脂肪含量，以及叶片比叶面积、叶干物质含量、碳含量、氮含量和磷含量。采用聚类分析和主成分分析解析种子与叶片性状的协同变化特征,利用贝叶斯线性混合模型评估环境和物种对该协同变化的影响。【结果】10 种壳斗科树种的种子和叶片性状存在显著种间差异，变异系数为 8.25%～69.55%。聚类分析和主成分分析表明种子与叶片性状具有协同变化特征。聚类分析将种子和叶片性状划分为两个类群。主成分分析结果显示,叶的磷含量、叶干物质含量、种子淀粉含量和叶的碳含量在第一主成分上载荷较高,方差贡献率为 32.5%；种子蛋白质含量、叶的氮含量和种子脂肪含量在第二主成分上载荷较高，方差贡献率为 21.8%；种子干质量、比叶面积和种型指数在第三主成分上载荷较高，方差贡献率为 17.7%。贝叶斯线性混合模型结果表明，环境对前 3 个主成分的解释率分别为 25.6%、30.2%和 27.7%，物种的解释率分别为 43.7%、47.6%和 46.3%。【结论】壳斗科主要树种的种子与叶片性状存在显著的协同变化规律，物种和环境是驱动该协同特征的关键因子。

关键词: 壳斗科；叶片性状；种子性状；协同变化；贝叶斯混合模型
中图分类号: S718.3　　**文献标志码:** A　　**文章编号:** 1672−352X (2026)04 −0565−08

The covariation characteristics of seed and leaf traits in major Fagaceae species on the northern slopes of the Dabie Mountains

Huang Xingzhao, Wang Sirui, Yang Liankang, Han Qing, Wan Fangfang, Ou Qiangxin
(Anhui Provincial Key Laboratory of Forest Resource and Silviculture, School of Forestry & Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract: [**Objective**] By analyzing the differences in seed and leaf traits among different tree species of Fagaceae, this study explored the covariation characteristics of seed and leaf traits in Fagaceae, to provide a theoretical basis for the collection, conservation and utilization of germplasm resources. [**Method**] Ten Fagaceae species distributed in the northern foot of the Dabie Mountains, Lu′an city, Anhui Province were selected as research materials. Seed traits including seed dry mass, seed aspect ratio, seed protein content, seed starch content and seed fat content, as well as leaf traits including specific leaf area, leaf dry matter content, leaf carbon content, leaf nitrogen content, and leaf phosphorus content, were measured. Cluster analysis and principal component analysis (PCA) were used to reveal the coordinated variation characteristics of seed and leaf traits, and Bayesian linear mixed models were applied to quantify the effects of environment and species on their coordinated variation. [**Result**] There were significant interspecific differences in seed and leaf traits among the 10 Fagaceae species, with coefficients of variation ranging from 8.25% to 69.55%. Cluster analysis and PCA indicated coordinated variation between seed and leaf traits. Cluster analysis grouped these traits into two clusters. PCA results showed that leaf phosphorus content, leaf dry matter content, seed starch content, and leaf carbon content loaded on the

收稿日期: 2026-03-17；**录用日期:** 2026-07-03；**网络出版日期:** 2026-08-20
基金项目: 中国工程院战略研究与咨询项目（2024-DFZD-64）；安徽省大学生创新创业训练计划项目（S202510364123）；国家重点研发项目（2023YFD2200900）；安徽省林草种质资源设施保存库种质收集与保存（2025BFAFN00700-2）
共同第一作者: 黄兴召，博士，教授，E-mail：xingzhaoh@163.com；王思睿，本科生，E-mail：19805509880@163.com
* **通信作者:** 黄兴召，博士，教授，E-mail：xingzhaoh@163.com

first principal component, with a variance contribution rate of 32.5%; seed protein content, leaf nitrogen content, and seed fat content loaded on the second principal component, with a variance contribution rate of 21.8%; and seed dry weight, specific leaf area, and seed shape index loaded on the third principal component, with a variance contribution rate of 17.7%. Bayesian linear mixed models revealed that the explanatory power of environment for the three principal components was 25.6%, 30.2%, and 27.7%, respectively, while that of species was 43.7%, 47.6%, and 46.3%, respectively. [**Conclusion**] Significant covariation patterns exist between seed and leaf traits of the 10 Fagaceae species, and species and environment are the key factors driving this covariation.

Keywords: Fagaceae; leaf traits; seed traits; synergistic variation; Bayesian mixture model

壳斗科（Fagaceae）植物在我国主要分布于秦岭—淮河以南至北回归线以北的广大亚热带区域[1]，是该区域森林植被的重要优势类群。在安徽省，壳斗科植物主要分布于大别山区和皖南山区，是当地森林植被的重要组成成分。壳斗科植物种子在生理和营养方面具有鲜明特点：多为顽拗型种子[2]，含水量较高[3]，且富含蛋白质、淀粉、脂肪等多种营养成分[4-5]。壳斗科种子数量多、颗粒大，最外层有壳斗包裹，成熟后宿存或脱落；其内为坚硬的外种皮（橡仁壳）所包裹的橡仁[6]。

叶片是种子发育最主要、最直接的养分供给器官[7]，其通过改变形态特征适应多变的环境条件，确保光合作用等基本生理活动的正常进行[8]。叶片光合产物经韧皮部装载后向种子运输，直接影响壳斗科种子的发育。因此，叶片的结构特征决定了光合效率和同化物输出能力，进而调控种子发育。比叶面积和叶干物质含量共同影响植物体的光合速率和碳积累[9]，进而可能为种子提供更多的碳水化合物，影响种子的生长发育和营养物质积累。叶片碳、氮、磷含量受品种、立地条件等多种因素调控[10]，直接影响光合产物的合成与分配，进而调控种子中淀粉、蛋白质等储藏物质的积累。

研究表明，种子性状和叶片性状存在内在的协同变化关系，两者共同反映了植物的整体生存策略[11]。对大翼厚皮橙（*Citrus macroptera*）叶片和种子形态变异的研究表明，叶片与种子形态特征在种内和种间水平上均存在协同变化关系[12]。然而，壳斗科植物中叶片与种子性状的协同规律及其影响因子尚不明确，亟须进一步探究。种子性状和叶片性状的协同变化受物种和环境因子的共同影响。其中，土壤有机质释放氮、磷、钾等营养元素供植物根系吸收利用[13]，促进叶片光合能力与种子物质积累；土壤 pH 通过影响微量营养元素的有效性[14]，调控叶片对元素的吸收与利用，从而影响叶片的光合效率和碳同化能力；海拔高度的变化常伴随温度、光照、土壤含水量和理化性质的改变[15]，进而影响叶片光合产物的合成与运输，最终调控种子营养含量。本研究以安徽省大别山北麓的 10 种壳斗科树种为研究对象，通过测定种型指数等 5 种种子性状和比叶面积等 5 种叶片性状，研究种子和叶片性状间的协同变化特征及其影响因子，旨在为壳斗科植物种质资源的培育和利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于安徽省六安市大别山北麓（115°22′～116°11′ E，31°06′～31°48′ N）。该区域属北亚热带湿润季风气候，四季分明，雨量充沛，年均降水量约为 1 400 mm，年均温为 15.2 ℃，全年无霜期约为 220 d。地貌类型自中山向低山及山间盆地依次过渡，地势东南高、西北低，海拔介于 100～1 200 m 之间。土壤多为山地黄棕壤和普通黄棕壤，pH 值呈中性至弱酸性。

1.2 样品采集与处理

在前期踏查的基础上，以安徽省六安市大别山北麓白栎（*Quercus fabri*）、槲栎（*Q. aliena*）、苦槠（*Castanopsis sclerophylla*）、麻栎（*Q. acutissima*）、青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）、石栎（*Lithocarpus glaber*）、栓皮栎（*Q. variabilis*）、甜槠（*C. eyrei*）、小叶栎（*Q. chenii*）和锥栗（*Castanea henryi*）10 种壳斗科树种为研究对象，筛选林龄 15～30 年、长势旺盛、干形优良且无病虫害的优良单株作为采样对象，在每种树种的主要分布区内，依据其实际海拔分布范围设置 5 个样方（15 m×15 m），使样方海拔梯度覆盖该树种的主要生境区间。每个样方内选取 5 株上述优良单株，于 2025 年 7 月在其冠层上、中、下层采摘健康叶片，并于同年 10 月中下旬各树种种子的成熟期内采集发育成熟的种子，混合后用于后续测定。每个树种采集种子总量约 300 g，叶片样品量充足，经实地观测与资料核实，2025 年为壳斗科种子的相对丰年。

在每个样方内设置 4 个 1 m × 1 m 的中心采样点，以各点为中心、半径 0.5 m 范围内采用五点取样法采集 0～20 cm 深度土壤样品，将 5 个子样混合

为 1 份混合样。同时记录各样方的海拔信息。所有土样经室内自然风干后过 2 mm 筛，用于后续分析。

1.3　壳斗科植物种子和叶片成分测定方法

1.3.1　*种子前处理与种型指数的测定*　将从野外采集的种子清理表面杂质后，置于通风干燥处摊晾阴干，直至种子表面无明显游离水分；随后进行风选并剥除壳斗，获取纯净种子用于后续分析。从每个树种的混合纯净种子中随机选取 50 粒形态完整的种子，使用游标卡尺（精度 0.1 mm）分别测量每粒种子最大纵径（基部至顶端）和最大横径，每粒种子重复测量 3 次取平均值，按公式（1）计算种型指数：

$$\text{种型指数}=\text{纵径}/\text{横径} \quad (1)$$

1.3.2　*种子干质量的测定*　将上述测定完种型指数的 50 粒种子置于电热鼓风干燥箱中烘干至恒重，使用电子天平（精度 0.000 1 g）称量并记录干质量。将烘干后的种子样品粉碎，过 0.425 mm 筛，混匀后置于干燥器中备用。

1.3.3　*种子蛋白质、淀粉、脂肪含量的测定*　使用上述已干燥的种子，参照文献[16]中的方法测定并计算各树种种子的蛋白质、淀粉和脂肪含量。

1.3.4　*叶片性状的测定*　选取形态完整、规格相近的鲜叶，经烘干至恒质量后称取干质量。比叶面积为叶面积与干重的比值，其中叶面积采用叶面积仪测定；叶干物质含量为干质量与饱和鲜质量的比值，饱和鲜质量通过将叶片浸水至充分吸水后称量获得。叶片碳含量采样均选取形态完整、规格相近的鲜叶，经烘干至恒重后称取干质量，用重铬酸钾容量法测定叶片碳含量；用全自动凯氏定氮仪测定叶片氮含量；通过钼锑抗比色法测定叶片磷含量。

1.3.5　*土壤理化性质的测定*　土壤样品经自然风干、剔除植物残体与石砾后，研磨并分别过 2 mm 和 0.149 mm 尼龙筛，备用。使用 pH 计测定土壤 pH 值；使用元素分析仪测定土壤有机碳含量。

1.4　数据分析

利用 IBM SPSS Statistics 31.0.2.0 对原始数据进行整理，计算种子和叶片性状的平均值、标准差和变异系数。采用单因素方差分析比较不同树种间种子和叶片性状的差异。利用 R 语言进行聚类分析，基于性状间的 Pearson 相关系数计算距离矩阵，采用层次聚类法中的完全连接法对种子和叶片性状进行 R 型聚类。利用 Origin 2024b 进行主成分分析，解析 5 个种子性状和 5 个叶片性状的关联特征。最后，利用贝叶斯线性混合模型分析海拔、土壤 pH、土壤有机碳和物种对种子和叶片性状的影响。

贝叶斯线性混合模型通过引入随机效应刻画物种间的系统发育亲缘关系，同时结合固定效应分析环境因子、分类学等级等确定性因素对性状的影响，从而准确量化环境因子与系统发育效应对表型性状的共同作用。其表达式为：

$$y_i=\beta_0+X_i\beta+Z_ib_i+\epsilon_i \quad (2)$$

式（2）中，被解释变量 y_i 为第 i 个观测样本的种子或叶片性状值；截距项 β_0 表示种子或叶片性状的预期值；X_i 包含海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量 3 个变量；β *表示*各环境因子对种子或叶片性状的影响方向与程度；物种变量 Z_i 及其系数向量 b_i 表示随机效应；ϵ_i 为模型的残差项，代表随机误差。

2　结果与分析

2.1　大别山北麓壳斗科主要树种种子与叶片性状比较分析

10 种壳斗科树种的 5 个种子性状间差异显著。由表 1 可知，麻栎的种子干质量最大，为 4.10 g；苦槠的种子干质量最小，为 0.91 g。白栎的种型指数最大，为 1.54；苦槠和石栎的种型指数最小，均为 0.99。苦槠的种子蛋白质含量最高，为 118.28 mg·g^{-1}；石栎的种子蛋白质含量最低，为 34.14 mg·g^{-1}。甜槠的种子淀粉含量最高，为 605.90 mg·g^{-1}；苦槠的种子淀粉含量最低，为 334.56 mg·g^{-1}。石栎的种子脂肪含量最高，为 42.15 mg·g^{-1}；锥栗的种子脂肪含量最低，为 9.97 mg·g^{-1}。

5 个种子性状的变异系数变幅为 15.37%～43.17%。其中，种型指数的变异系数最小，为 15.37%；种子淀粉含量和种子蛋白质含量的变异系数分别为 24.77%和 33.43%，处于中等水平；种子脂肪含量和种子干质量的变异系数较大，分别为 42.15%和 43.17%。

10 种壳斗科树种的 5 个叶片性状间也存在显著差异。由表 2 可知，比叶面积变化范围为 92.55～214.31 cm^2·g^{-1}，其中栓皮栎最小，为 92.55 cm^2·g^{-1}；槲栎最大，为 214.31 cm^2·g^{-1}；甜槠居中。叶干物质含量的变化范围为 326.05～512.37 mg·g^{-1}，其中小叶栎最低，为 326.05 mg·g^{-1}；石栎和青冈处于中间水平，分别为 439.56 和 464.59 mg·g^{-1}；苦槠最高，为 512.37 mg·g^{-1}。叶碳含量变幅为 384.54～590.59 mg·g^{-1}，其中苦槠最低，为 384.54 mg·g^{-1}；甜槠和麻栎居中；石栎最高，为 590.59 mg·g^{-1}。叶氮含量的变化范围为 12.20～31.62 mg·g^{-1}，其中甜槠最低，为 12.20 mg·g^{-1}；锥栗和白栎处于中等水平；小叶栎最高，为 31.62 mg·g^{-1}。叶磷含量变幅为 0.60～3.96 mg·g^{-1} 之间，其中锥栗最低，为 0.60 mg·g^{-1}；小叶

栎和栓皮栎居中，分别为 1.81 和 1.90 mg·g^{-1}；槲栎最高，为 3.96 mg·g^{-1}。

5 个叶片性状的变异系数介于 8.25%～69.55%，表明各性状的种内变异程度差异较大。其中，叶碳含量和叶干物质含量较稳定，变异系数低于 20%；比叶面积、叶氮含量的变异系数分别为 23.01%和 27.88%，处于中等变异水平；叶磷含量的变异系数最大，达 69.55%。

表 1 壳斗科 10 个树种种子性状的差异

Table 1 Differences in seed traits among ten species of Fagaceae

物种名称	种子干质量/g	种型指数	种子蛋白质含量/(mg·g^{-1})	种子淀粉含量/(mg·g^{-1})	种子脂肪含量/(mg·g^{-1})
白栎 *Q. farbi*	2.00 ± 0.11^{c}	1.54 ± 0.06^{a}	63.76 ± 4.83^{b}	436.86 ± 25.12^{bc}	13.17 ± 3.23^{de}
槲栎 *Q. aliena*	2.01 ± 0.11^{c}	1.23 ± 0.09^{cd}	64.22 ± 5.85^{b}	438.60 ± 14.06^{bc}	14.96 ± 1.23^{de}
苦槠 *C. sclerophylla*	0.91 ± 0.03^{d}	0.99 ± 0.04^{f}	118.28 ± 9.02^{a}	334.56 ± 22.51^{d}	20.07 ± 3.03^{cd}
麻栎 *Q. acutissima*	4.10 ± 0.44^{a}	1.18 ± 0.05^{de}	42.92 ± 2.89^{de}	531.25 ± 41.27^{a}	23.16 ± 4.08^{c}
青冈 *Q. glauca*	1.03 ± 0.02^{d}	1.24 ± 0.09^{cd}	44.14 ± 2.80^{de}	437.05 ± 19.22^{bc}	33.66 ± 4.11^{b}
石栎 *L. glaber*	1.95 ± 0.01^{c}	0.99 ± 0.02^{f}	34.14 ± 4.21^{e}	450.36 ± 37.18^{bc}	42.15 ± 2.46^{a}
栓皮栎 *Q. variabilis*	2.92 ± 0.28^{b}	1.10 ± 0.02^{def}	43.90 ± 5.35^{de}	518.50 ± 34.06^{a}	18.49 ± 3.44^{cd}
甜槠 *C. eyrei*	1.02 ± 0.03^{d}	1.11 ± 0.03^{bcd}	39.78 ± 0.55^{d}	605.90 ± 22.13^{a}	31.76 ± 0.17^{b}
小叶栎 *Q. chenii*	0.99 ± 0.03^{d}	1.48 ± 0.12^{ab}	48.24 ± 2.91^{cd}	485.12 ± 11.19^{ab}	19.27 ± 2.49^{cd}
锥栗 *C. henryi*	2.70 ± 0.50^{b}	1.05 ± 0.06^{ef}	49.05 ± 1.17^{cd}	405.43 ± 6.85^{c}	9.97 ± 1.00^{e}
变异系数	43.17%	15.37%	33.43%	24.77%	42.15%

注：同列不同小写字母表示同一性状在不同种间存在显著差异（P＜0.05）。

表 2 10 种壳斗科树种叶片性状的差异

Table 2 Differences in leaf traits among ten species of Fagaceae

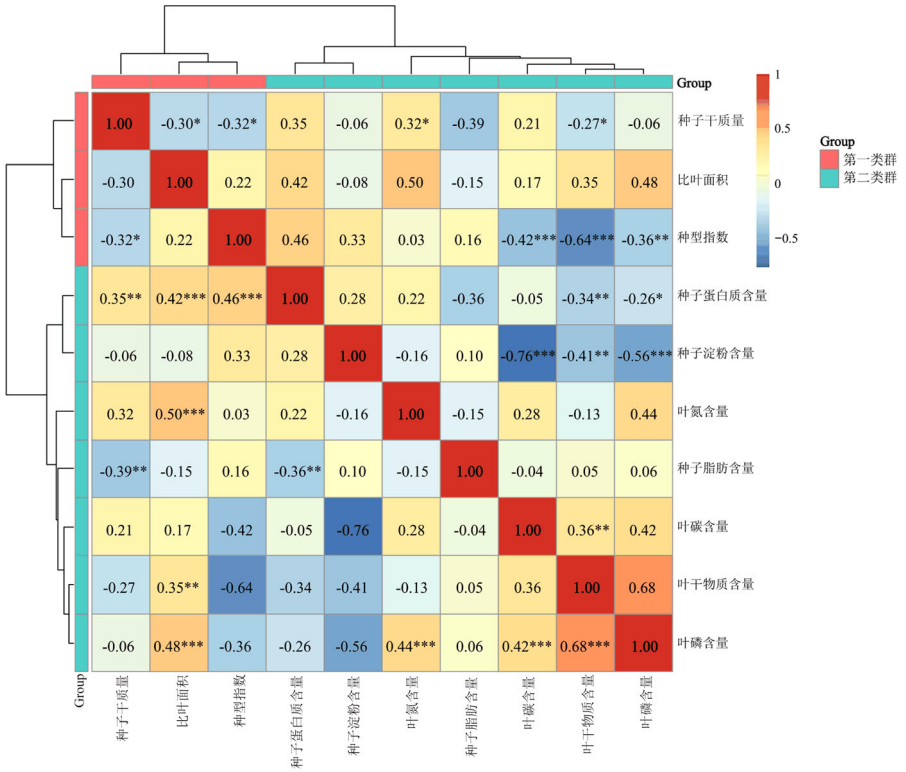
物种名称	比叶面积/(cm^2·g^{-1})	叶干物质含量/(mg·g^{-1})	叶碳含量/(mg·g^{-1})	叶氮含量/(mg·g^{-1})	叶磷含量/(mg·g^{-1})
白栎 *Q. farbi*	154.94 ± 33.09^{bc}	377.44 ± 15.32^{cde}	414.32 ± 51.68^{e}	14.61 ± 1.63^{cde}	1.06 ± 0.11^{cd}
槲栎 *Q. aliena*	214.31 ± 18.34^{a}	485.29 ± 15.83^{ab}	431.54 ± 49.81^{cde}	21.30 ± 1.40^{b}	3.96 ± 0.58^{a}
苦槠 *C. sclerophylla*	106.86 ± 8.52^{de}	512.37 ± 24.85^{a}	384.54 ± 19.53^{e}	12.99 ± 1.74^{e}	3.55 ± 0.44^{a}
麻栎 *Q. acutissima*	112.16 ± 3.97^{de}	339.80 ± 25.26^{de}	439.55 ± 20.25^{bcde}	21.54 ± 2.00^{b}	1.61 ± 0.18^{cd}
青冈 *Q. glauca*	105.97 ± 10.38^{de}	464.59 ± 30.82^{ab}	502.57 ± 13.26^{bc}	14.51 ± 1.74^{cde}	3.01 ± 0.70^{ab}
石栎 *L. glaber*	111.74 ± 5.68^{de}	439.56 ± 29.99^{abc}	590.59 ± 27.57^{a}	13.12 ± 1.34^{de}	2.98 ± 0.52^{ab}
栓皮栎 *Q. variabilis*	92.55 ± 3.35^{e}	366.89 ± 49.05^{cde}	425.51 ± 7.65^{de}	18.70 ± 0.92^{bcd}	1.90 ± 0.57^{bc}
甜槠 *C. eyrei*	129.61 ± 5.64^{cd}	465.53 ± 16.26^{ab}	455.17 ± 10.49^{abc}	12.20 ± 0.94^{e}	0.93 ± 0.45^{cd}
小叶栎 *Q. chenii*	165.66 ± 6.69^{b}	326.05 ± 66.48^{e}	413.86 ± 42.06^{e}	31.62 ± 5.79^{a}	1.81 ± 0.75^{c}
锥栗 *C. henryi*	156.90 ± 15.75^{bc}	471.49 ± 23.13^{ab}	487.74 ± 11.61^{bcd}	16.61 ± 0.81^{bcde}	0.60 ± 0.05^{d}
变异系数	23.01%	14.81%	8.25%	27.88%	69.55%

注：同列不同小写字母表示同一性状在不同种间存在显著差异（P＜0.05）。

2.2 大别山北麓壳斗科主要树种种子与叶片性状的聚类特征

对 10 种壳斗科树种的 5 种种子性状和 5 种叶片性状进行聚类分析，结果如图 1 所示。比叶面积、种型指数和种子干质量聚为第一类群；叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量、种子蛋白质含量、种子淀粉含量和种子脂肪含量聚为第二类群。

聚类分析结果表明，第二类群内部的协同关系最为突出。叶干物质含量与叶磷含量呈较强正相关，相关系数为 0.68（P < 0.001），说明叶干物质含量高的树种同时具有较高的磷储存能力；叶磷含量与种子淀粉含量呈显著负相关，相关系数为−0.56（P < 0.001）。在两个类群之间，比叶面积与叶氮含量、叶磷含量均呈显著正相关，相关系数分别为 0.50（P < 0.001）和 0.48（P < 0.001），这符合叶片经济谱理论，即比叶面积大的树种往往具有较高的叶片养分浓度，以维持较高的光合速率；种型指数与叶碳含量、叶磷含量呈显著负相关，相关系数分别为−0.42（P < 0.001）和−0.36（P < 0.01），说明种子形状较细长的树种，其叶片碳、磷含量较低；种子干质量与种子脂肪含量呈显著负相关，相关系数为−0.39（P < 0.01），表明大种子倾向于积累更多淀粉而非脂肪。在第一类群内部，种子干质量与比叶面积、种型指数的负相关均达到显著水平，相关系数分别为− 0.30（P < 0.05）和− 0.32（P < 0.05），说明种子较大的树种往往具有较小的比叶面积和较圆润的种子形态。



*表示 $P<0.05$，**表示 $P<0.01$，***$P<0.001$。

图 1　10 种壳斗科树种种子和叶片性状的聚类分析

Figure 1　Clustering of seed and leaf traits among 10 Fagaceae species

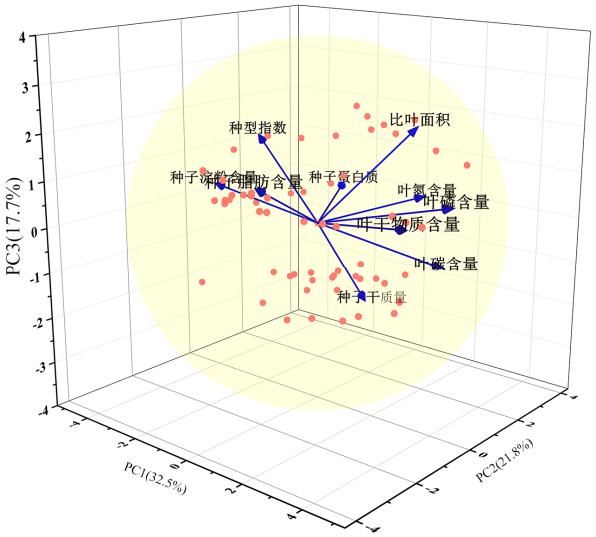


图 2　壳斗科树种种子和叶片性状的主成分分析

Figure 2　Principal component analysis of seed and leaf traits in Fagaceae tree species

2.3　大别山北麓壳斗科主要树种种子与叶片性状的协同变化特征

主成分分析将 10 个性状降维为 3 个独立的综合指标（图 2），累计方差贡献率达 72.0%。第一主成分贡献率为 32.5%，主要由叶磷含量、叶干物质含量、种子淀粉含量和叶碳含量主导，反映了与叶片结构构建和种子能量储存相关的性状协同变异。第二主成分贡献率为 21.8%，以种子蛋白质含量、叶氮含量、比叶面积和种子脂肪含量为主要载荷，代表了与光合能力和种子营养品质相关的性状关联模式。第三主成分贡献率为 17.7%，主要包含比叶面积、种子干质量和种型指数，反映了种子与叶片在形态上的关联。从贡献率排序来看，第一主成分对总变异的解释力最强，表明其所代表的叶片养分、结构物质及种子淀粉等性状的变异是总方差的主要来源。

2.4　环境和物种对种子与叶片性状协同变异影响

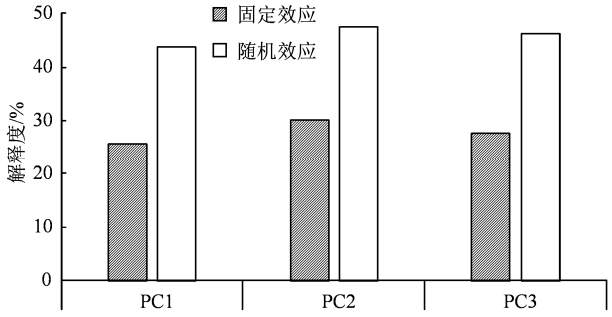
为探究海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量及物种对壳斗科树种种子与叶片性状协同变化的影响，本研究以 3 个环境因子为固定效应、物种为随机效应，采用贝叶斯线性混合模型分析环境因子与 3 个主成分之间的关系。如表 3 所示，模型拟合效果较好，海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量的 P 值均小于 0.05，表明环境因子对 3 个主成分均有显著影响。海拔在第一和第三主成分上的参数估计值为负，在第二主成分上为正；土壤 pH 的作用方向与海拔相反，在第一和第三成分上的参数估计值为正，在第二主成分上为负；土壤有机碳在 3 个主成分上的参数估计值均为正。这表明不同环境因子对壳斗科树种种子与叶片性状协同变化的调控方向存在差异，而土壤有机碳对 3 个主成分均呈正向影响。

表 3 固定效应和随机效应对 3 个主成分的影响

Table 3 Effects of fixed effects and random effects on three principal components

因变量	自变量	参数值	95%置信区间	*P* 值
第一主成分	海拔	−0.218	（−0.312 −0.137）	<0.05
PC1	土壤 pH	0.112	（0.078 0.181）	<0.05
	土壤有机碳含量	0.176	（0.116 0.239）	<0.05
	截距	0.324	（0.268 0.409）	<0.05
第二主成分	海拔	0.126	（0.089 0.178）	<0.05
PC2	土壤 pH	−0.106	（−0.155 −0.053）	<0.05
	土壤有机碳含量	0.144	（0.102 0.173）	<0.05
	截距	0.157	（0.120 0.211）	<0.05
第三主成分	海拔	−0.059	（−0.108 −0.010）	<0.05
PC3	土壤 pH	0.124	（0.056 0.188）	<0.05
	土壤有机碳含量	0.247	（0.189 0.296）	<0.05
	截距	0.127	（0.104 0.153）	<0.05

注：海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量作为固定效应，物种作为随机效应。



固定效应为海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量，随机效应为物种。

图 3 各变量的解释度

Figure 3 Explanatory degrees of each variable

由图 3 可知，从整体上看，物种对种子和叶片性状变异的贡献率均高于环境因子。具体来看，在第一至第三主成分中，物种的解释度分别为 43.7%、47.6%和 46.3%，环境因子的解释度分别为 25.6%、30.2%和 27.7%，两者共同解释了各主成分总变异的 69.3%、77.8%和 74.0%。这一结果表明，物种与环境对各主成分变异的影响趋势一致，且物种相较于环境因子更能解释种子和叶片性状的变化。

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 大别山北麓壳斗科树种种子与叶片性状的差异

大别山北麓壳斗科主要树种的种子与叶片性状存在显著的种间差异，这种差异反映了不同树种在长期进化过程中形成的适应性策略，也与各树种的生态位分化密切相关[11,17]。

在叶片性状方面，小叶栎的比叶面积较大（仅次于槲栎）、叶干物质含量最低，而苦槠的比叶面积较小、叶干物质含量最高。比叶面积与叶干物质含量能够有效反映植物对外界资源的获取能力及对环境的适应策略[18]。一般而言，较高的比叶面积与较低的叶干物质含量对应资源获取型生态策略，此类植物通常具备较强的养分吸收效率和较快的生长速率；而较低的比叶面积与较高的叶干物质含量则指示资源保守型策略，反映出植物在资源利用上更侧重于物质储存与结构防御[19]。依据上述标准，10 个壳斗科树种中，小叶栎和白栎为资源获取型；苦槠、青冈、石栎和甜槠属于资源保守型；槲栎、锥栗、麻栎和栓皮栎 4 个树种则表现为中间型。

叶片养分含量的种间差异显著。槲栎的叶氮和叶磷含量均处于较高水平；锥栗的叶磷含量最低、叶碳含量较高；石栎的叶氮含量较低、叶碳含量最高。研究表明，叶片碳、氮、磷含量之间存在复杂的相互作用，一种元素的积累可能促进或抑制其他元素的吸收，且这种关系具有物种特异性。高碳含量往往对应较低的氮、磷含量，反映了结构性物质与代谢性物质之间的分配权衡[20]。本研究中，锥栗的叶碳含量较高，而叶氮、叶磷含量均处于较低水平，符合高碳-低氮磷的典型权衡特征；槲栎的叶碳含量较低，但叶氮、叶磷含量最高，体现了低碳-高氮磷的另一种权衡模式；其余 7 个树种则呈现连续的梯度变化。叶磷含量的变异系数高达 69.55%，与李善家等在河西走廊荒漠植物中观察到的叶磷含量高变异特征一致，这种极端分化与树种的系统发育背景、生境适应性以及土壤磷的有效性密切相关[21]。此外，叶片经济谱理论也表明，叶磷含量在全球尺度上属于高变异性状[8]，其变异系数通常显著高于叶碳、叶氮等指标。

在种子性状方面，麻栎的种子干质量最大，是小叶栎的 4 倍以上，这种种间差异反映了不同树种种子繁殖策略的分化。相较于小种子，大种子能够储存更多营养物质[22]。白栎的种型指数最大，呈细

长型；苦槠和石栎的种型指数最小，呈近圆形。这种形态差异可能与种子的传播方式有关[23]。种子营养成分的种间差异亦显著：苦槠的种子蛋白质含量是石栎的 3.5 倍；甜槠的种子淀粉含量最高，苦槠最低；石栎的种子脂肪含量最高，锥栗最低。有研究表明，种子营养成分的种间差异与物种的系统发育背景和生境特征密切相关[24-25]。

3.1.2 *壳斗科树种种子与叶片性状的协同变化特征*　聚类分析结果显示，大别山北麓壳斗科主要树种的 10 个性状可划分为两大类群，分别代表了植物生长策略的不同维度。第一类群均为反映植物外部形态大小与几何形状的性状，主要与植物的资源获取和传播策略相关；第二类群包括叶干物质含量、叶碳氮磷含量以及种子蛋白质、淀粉和脂肪含量，反映了植物的资源获取、物质运输和对环境变化的响应等[26]，也体现了叶片资源利用与种子营养储存之间的内在联系。

在第一类群内部，种子干质量与比叶面积、种型指数均呈显著负相关，表明大种子树种往往具有较小的比叶面积和较圆润的种子形态。这一结果支持了“种子大小-数量权衡”理论，即植物在资源分配上需要在种子大小与种子数量之间进行权衡[27]。

种子与叶片性状之间的协同变化进一步揭示了两个类群间的关联。研究发现，比叶面积与叶氮含量、叶磷含量呈显著正相关，这与全球尺度上叶片经济谱的研究结果一致，即比叶面积高的植物通常具有较高的叶片氮、磷含量[8]。种子干质量与种子脂肪含量呈显著负相关，说明大种子中脂肪含量相对较低，这与杨慧仙等[28]的研究结果一致。种子干重与比叶面积呈显著负相关，说明种子较大的植物通常比叶面积较低[29]。

在第二类群内部，叶干物质含量与叶磷含量呈显著正相关。有研究表明，植物体内磷元素在营养器官与繁殖器官间存在权衡分配关系[30]。本研究结果与该结论一致，即叶磷含量与种子淀粉含量呈显著负相关，表明磷在叶片代谢与种子储存之间存在此消彼长的分配策略。

主成分分析进一步验证了上述协同变化特征，3 个主成分累计贡献率达 72.0%。第一主成分将种子能量物质（种子淀粉含量）与叶片结构物质（叶磷含量、叶干物质含量、叶碳含量）耦合在一起，反映叶片养分积累与种子碳水化合物储存之间的关联，即叶片固定的碳在用于自身生长发育的同时，又以淀粉形式转移至种子。第二主成分将种子蛋白质含量、种子脂肪含量这两种种子营养物质，与叶氮含量、比叶面积这两种反映叶片光合能力的性状关联在一起。在种子发育中后期，光合产物逐渐转向淀粉、脂类和蛋白等储藏物质的合成与积累[31]，因此高光合效率的物种能够为种子提供更充足的碳源，进而产生高蛋白、高脂肪的种子，以促进幼苗早期生长。第三主成分集中于比叶面积、种子干质量和种型指数这 3 个形态指标，表明在种间分化中，形态特征的变异幅度相对有限。其中比叶面积同时出现在第二和第三主成分中，说明该性状既参与生理代谢，又与形态发育相关。

3.1.3 *影响壳斗科树种种子与叶片性状协同变化的因子*　进一步分析海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量对壳斗科树种种子与叶片性状协同变化的影响。研究发现，海拔在第一主成分和第三主成分上为负载荷，而在第二主成分上为正载荷，说明高海拔抑制了第一和第三主成分所代表的性状组合。这一结果与海拔梯度上温度、降水变化对植物性状的筛选作用有关，也与祁连山北坡的研究结论一致，即叶干物质含量等性状随海拔升高显著下降，表明海拔变化通过影响生长季气温等环境因子间接调控植物性状[32]。土壤 pH 仅在第二主成分上为负载荷，说明土壤 pH 对第二主成分所表征的种子和叶片性状具有正向影响。土壤有机碳含量在 3 个主成分上均为正载荷，说明土壤养分供应支持并调控植物种子与叶片的功能和形态特征。土壤有机碳作为土壤肥力的核心指标，直接影响养分的矿化与供应能力[33]，较高的有机碳含量有利于植物构建高光合效率的叶片和高能量储备的种子[34-35]。

贝叶斯系统发育线性混合模型的结果显示，海拔、土壤 pH 和土壤有机碳含量对 3 个主成分的解释度为 25.6%～30.2%，物种对 3 个主成分的解释度为 43.7%～47.6%，说明环境因子对 3 个主成分的影响较小，性状关系不随环境条件的改变而发生显著变化[36]。种子和叶片性状的变异主要受物种控制，表现出显著的种间差异[37-38]。物种和环境因子对 3 个主成分的总解释度分别为 69.3%、77.8%和 74.0%，其中第二主成分的解释度最高，说明种子蛋白质含量、叶氮含量等性状对环境和物种差异最为敏感。有研究表明，在群落水平上，植物功能性状与环境因子的相关性存在差异，但性状间的协同变化特征更多受植物内在生理和发育约束的调控[39]。本研究结果与上述研究一致，即物种是决定种子和叶片性状协同变化特征的主导因子，而环境因子则在物种的基础上发挥重要的调节作用。

3.2 结论

本研究发现，安徽省六安市大别山北麓壳斗科 10 个主要树种的种型指数、种子干质量、种子蛋白质含量、种子淀粉含量、种子脂肪含量、比叶面积、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量及叶磷含量等性状的种间差异显著。聚类分析将上述 10 个性状聚为两个类群，且各类群内部均同时包含种子性状和叶片性状，初步揭示了种子与叶片在形态构建和生理功能上的协同变化关系。主成分分析表明，壳斗科树种种子与叶片性状存在显著的协同变化规律，主要体现在碳代谢与能量储存、光合效率与种子营养品质两个维度上。贝叶斯线性混合模型分析结果显示，海拔、土壤 pH、土壤有机碳含量和物种是影响种子与叶片性状协同变化的关键因子。

参考文献：

[1] 刘茂松, 洪必恭. 中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系[J]. 植物生态学报, 1998(1): 41-50.

[2] 黄盛怡, 徐卫可, 吴仁超, 等. 浸种和增温对赤皮青冈种子萌发及相关内含物和酶活性的影响[J]. 林业科学研究, 2025, 38(1): 106-115.

[3] 潘利, 姚军. 园林植物栽培与养护[M]. 北京: 机械工业出版社, 2022: 349.

[4] 柳璎珊, 应玥, 彭嫔嫔, 等. 不同寄主源栎实象共生细菌多样性[J]. 生态学杂志, 2025, 44(2): 460-470.

[5] 李金昕, 吴定军, 章世鹏, 等. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群生命表及动态分析[J]. 植物研究, 2016, 36(1): 68-74.

[6] 高立琼, 陈丽冰, 杨倩, 等. 橡子淀粉制备及其理化性质研究[J]. 食品科技, 2015, 40(4): 215-218.

[7] 王思思, 游明鸿, 刘金平, 等. 藾草种子成熟时构件的主要生理生化变化[J]. 中国草地学报, 2017, 39(1): 71-78.

[8] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[9] 赵佳乐, 王梓晗, 王忠武, 等. 放牧对荒漠草原优势植物叶功能性状和植物群落地上生物量的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(5): 1764-1775.

[10] 曹永庆, 任华东, 王开良, 等. 不同品种油茶叶片矿质元素含量特征及差异分析[J]. 安徽农业大学学报, 2022, 49(3): 374-380.

[11] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学(生命科学), 2015, 45(4): 325-339.

[12] 牟凤娟, 李一果, 李双智, 等. 大翼厚皮橙叶片及种子形态变异研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2016, 36(3): 54-59.

[13] 王晓双, 顾洪勤, 尹文菊. 土壤有机质含量提高对作物生长的影响探讨[J]. 棉花科学, 2025, 47(3): 122-124.

[14] 陈涛, 廖睿, 吕大树, 等. 微量元素对烟草质量的影响及管理对策[J]. 植物医学, 2025, 4(2): 59-66.

[15] 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 等. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性[J]. 生态环境学报, 2009, 18(2): 722-730.

[16] 刘仁林, 王娟, 廖为明. 10 种壳斗科植物果实主要营养成分比较分析[J]. 江西农业大学学报, 2009, 31(5): 901-905.

[17] Cornwell W K, Westoby M, Falster D S, et al. Functional distinctiveness of major plant lineages[J]. J Ecol, 2014, 102(2): 345-356.

[18] 黄雅茹, 马迎宾, 崔健, 等. 不同平茬处理对梭梭比叶面积和水分利用效率的影响[J]. 温带林业研究, 2026, 9(1): 9-15.

[19] 王丽萍, 宋成功, 孙中元, 等. 海岸松针叶功能性状特征及其环境响应机制[J]. 生态学报, 2026, 46(9): 4967-4980.

[20] 王振南, 杨惠敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应[J]. 草业科学, 2013, 30(6): 927-934.

[21] 李善家, 李来周, 缪漾祥, 等. 河西走廊荒漠植物优势种叶片功能性状变异及权衡[J]. 干旱区研究, 2025, 42(3): 480-488.

[22] 杨慧, 张泽, 张兰, 等. 辽东栎不同大小种子幼苗生长对子叶去除和施氮的响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2024, 44(2): 10-19.

[23] 郑玉琪, 严佳玥, 李博元, 等. 新疆针茅传播体形态及埋深对种子萌发出苗的影响[J]. 草业学报, 2025, 34(5): 64-73.

[24] 孙荣喜, 潘昕昊, 仲小茹, 等. 不同种源米槠种子形态特征与营养成分变异分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(2): 27-34.

[25] Manzoor N, Yuan J H, Dongcheng W, et al. Integrated transcriptomic and proteomic analyses revealed molecular mechanisms underlying nutritional changes during seed development of *Chenopodium quinoa*[J]. Genomics, 2025, 117(3): 111045.

[26] 王凯波, 金光泽, 刘志理. 温带阔叶树种不同生活史阶段的资源获取能力和防御能力关系的变化[J]. 林业科学, 2025, 61(8): 219-230.

[27] Moles A T, Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature[J]. J Ecol, 2004, 92(3): 372-383.

[28] 杨慧仙, 卜海燕, 葛文静, 等. 青藏高原东北缘高寒草甸 41 种菊科植物种子大小与其主要营养成分含量的关系[J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 655-660.

[29] 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.

[30] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. New Phytol, 2003, 157(3): 423-447.

[31] 易辉, 姚子于, 黄皓, 等. 圆齿野鸦椿种子发育过程中综合休眠特征的建立[J]. 植物研究, 2026, 46(3): 471-480.

[32] 冯相艳, 赵文智, 蔺鹏飞, 等. 祁连山北坡主要木本植物功能性状及其海拔分异[J]. 生态学报, 2022, 42(23): 9726-9735.

[33] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation[J]. Ecol Appl, 2000, 10(2): 423-436.

[34] Liu C N, Huang Y, Wu F, et al. Plant adaptability in karst regions[J]. J Plant Res, 2021, 134(5): 889-906.

[35] 马丽, 单立山, 解婷婷, 等. 基于同质园实验的两种典型荒漠植物叶片功能性状变异研究[J]. 草地学报, 2022, 30(3): 701-711.

[36] Cui E Q, Weng E S, Yan E R, et al. Robust leaf trait relationships across species under global environmental changes[J]. Nat Commun, 2020, 11(1): 2999.

[37] Sardans J, Vallicrosa H, Zuccarini P, et al. Empirical support for the biogeochemical niche hypothesis in forest trees[J]. Nat Ecol Evol, 2021, 5(2): 184-194.

[38] Wang H, Wang R X, Harrison S P, et al. Leaf morphological traits as adaptations to multiple climate gradients[J]. J Ecol, 2022, 110(6): 1344-1355.

[39] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应[J]. 生态学报, 2011, 31(20): 6088-6097.