

青藏高原 53 种菊科植物种子中碳、氮、磷 含量与种子大小和海拔的关系

吴 航¹, 王顺霞², 卜海燕^{1*}, 张世挺¹, 葛文静¹, 王学经¹, 齐 威¹, 刘 坤¹

(1 兰州大学 生命科学学院草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; 2 宁夏回族自治区草原工作站, 银川 750002)

摘 要:以青藏高原东北缘广泛分布的 53 种常见菊科植物种子为研究材料, 以重铬酸钾外加热法和流动注射分析仪测定种子中碳、氮、磷含量, 探讨种子中碳、氮、磷组成及分配是否随种子大小及生境海拔高度变异, 为进一步探讨植物对环境变化的响应提供理论依据。结果表明: (1) 53 种菊科植物种子大小差异显著, 且随海拔升高种子有变小的趋势。 (2) 53 种菊科植物种子中 C、N、P 含量及其比值差异显著, 不同海拔梯度的物种种子中 C、N、P 含量及其比值差异不显著, 但 C、N 含量有随海拔升高增加的趋势, 而 P 含量有随海拔升高降低的趋势。 (3) 种子大小变异并不影响其 C 的相对含量, 但 N、P 含量与种子大小呈显著负相关关系, C/N、C/P、N/P 与种子大小呈显著正相关关系, 即种子越小, 种子中 N、P 相对含量越高。因此, 高海拔条件下, 种子中积聚相对较多的 C、N 可以为其生长发育初期提供较高的能量及较多的蛋白质合成, 从而增强幼苗抵御恶劣环境条件的能力, 提高幼苗的存活率; 较小种子中相对较高的 N、P 含量可以为早期幼苗提供足够的蛋白质和核糖体, 帮助幼苗快速生长, 从而克服其产生较小幼苗的劣势。研究表明, 植物种子中 C、N、P 含量随种子大小及海拔的变异趋势是一种适应性选择的结果。

关键词: 菊科; 种子大小; 海拔; C、N、P 含量; 高寒草甸

中图分类号: Q948.114

文献标志码: A

Effect of Seed Size and Altitude on the C, N, P Contents of 53 Compositae Plant Seeds on the Northeastern Qinghai-Tibet Plateau

WU Hang¹, WANG Shunxia², BU Haiyan^{1*}, ZHANG Shiting¹,
GE Wenjing¹, WANG Xuejing¹, QI Wei¹, LIU Kun¹

(1 State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

2 The Grassland Station of Ningxia Hui Autonomous Region, Yinchuan 750002, China)

Abstract: In this study, we discussed the effect of seed size and altitude on the C, N, P contents of 53 Compositae plant seeds on the northeastern Qinghai-Tibet Plateau, and provided theoretical evidence for discussing the response of plants to environmental change. Seed size was defined by the average of three samples with hundred seeds, and element content of seed was measured with $K_2Cr_2O_7$ external heating method and flow injection analyzer. The results showed that: (1) There was significant difference in seed size of 53 Compositae plants, and a trend that seed size decreased with increasing altitude; (2) There was no significant difference in the C, N, P contents of seeds and their ratio among altitudes. However, there was a trend that the C, N content of seeds increased and the P content of seeds decreased with increasing altitude; (3) The C contents of seed did not change with seed size variation. While the N and P contents of seeds had significant negative correlation with seed size, and C/N, C/P and N/P ratios have significant positive correla-

收稿日期: 2014-03-10; 修改稿收到日期: 2014-06-26

基金项目: 国家自然科学基金(41171046); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2010-51, lzujbky-2012-103)

作者简介: 吴 航(1988—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事种子生态学研究。E-mail: wuwuhang@126.com

* 通信作者: 卜海燕, 副教授, 硕士生导师, 主要从事植物生态学研究。E-mail: bohy@lzu.edu.cn

tions with seed size. The seeds with more relative contents of N and P are going with smaller seed size. This study suggested that the more accumulation of C and N in seeds could offer more energy and synthesis of proteins in the earlier stages of plants, and then would improve the ability of seedlings to resist harsh environment and enhanced the survival rate; the more contents of N and P in smaller seeds could offer enough proteins and ribosomes for the earlier growth of seedlings and help them to grow fast, and then would overcome the disadvantages due to smaller size. Thus, it is an adaptive selection that contents of C, N and P in seeds changed with seed size variation and altitude gradients.

Key words: Compositae; seed size; altitude; C, N, P content; alpine meadow

种子是植物生活史生长过程的起始,也是繁殖过程的终结。作为联系上下代植物体的纽带,种子对于物种的长期延续显得极为重要。在种子的众多性状中,处于中心地位的种子大小,因其关系到种子扩散、萌发以及随后的幼苗定居、种群更新,一直备受关注^[1-4]。种子大小变异是植物适应环境和进化的结果^[5]。研究表明:不同物种间的种子大小变异可达 10 个数量级^[6],即使种群内甚至个体间种子的大小也有很大差异^[1,7-8]。种子大小除了受种的特性决定外,还和许多生态因素有关^[9]。种子大小变异通常与植物生长的环境条件有关,例如,在植物种授粉方式^[9]、遮荫^[10]、低干扰^[11]、干旱^[12]、低海拔^[13]、高纬度^[2]环境中生长的植物种子较大。

种子萌发是植物通过种子实现种群更新和物种延续的第一步。研究表明,种子大小会影响到种子的萌发率和萌发速度^[4],而种子从吸胀到胚根突破种皮、胚芽伸出地面,要经过一系列有序的生理过程和形态发生过程,这一过程全部依赖于储存在子叶或胚乳中的营养物质发生酶解进而产生小分子物质,为胚的生长提供营养物质和能量^[14]。种子中的营养成分对于植物最早期阶段的生长和存活至关重要。碳、氮、磷是生命体实现能量代谢、遗传变异及信息表达等生命过程的基础元素,也是自然界生命体含量较为丰富的元素,在植物生长和各种生理调节机能中发挥着重要作用。碳是构成植物体内干物质的最主要元素,是细胞结构及供能物质的主要成分,可以被称为能量元素;而氮和磷一般被认为是陆生植物中最为缺乏的两种元素,氮在生物体内所有酶的活性方面,磷在生物体内蛋白质的合成方面发挥着重要作用^[15]。它们也是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素,是植物维持生长发育和生命活动的基础物质,因此可以被称为生命元素。

作为植物生长过程中不可或缺的元素,植物中碳、氮、磷组成及分配一直是研究的热点问题,研究涉及不同层次(个体、种群、群落)^[16]、不同功能群^[17]及其与环境条件之间的关系^[17-18]。但种子中碳、氮、

磷组成及分配与环境条件之间的关系却少有涉及。生态化学计量学认为,生物体由化学元素组成,化学元素的比值决定了其生物的重要特征^[19]。国内研究更多的集中在植株本身(根、茎、叶)的化学计量学方面,而对种子的生态化学计量学研究很少。研究发现,青藏高原东部高寒草甸常见植物种子有随海拔增高而减小的趋势^[3-4]。Baker^[13]认为随海拔升高,植株生长季缩短,致使母株碳和其他营养物质积累以及种子生长时间受限,从而导致种子变小。那么,随着种子大小的变异,其所含营养成分是否也会相应发生改变以适应环境变异?本研究以青藏高原东北缘广泛分布的 53 种常见菊科植物种子为研究材料,考察种子中碳、氮、磷组成及分配是否随种子大小以及海拔高度增加而变异,为进一步探讨植物对环境变化的响应规律提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地生境概况

研究区域在甘肃省甘南藏族自治州境内,位于青藏高原东北缘(101°~103°E, 34°~35°N),海拔 2 900~4 000 m;地势开阔、多风,气候寒冷。年均降水量 450~780 mm,主要分布在 7~9 月份;年平均温度为 1.2 °C,最冷月一月均温为 -10 °C,最热月七月均温为 11 °C,生长季最高气温 23.6~28.9 °C;年平均霜期不少于 270 d。植被属典型的高寒草甸^[20-21],优势种有禾本科(Gramineae)、伞形科(Umbelliferae)、莎草科(Cyperaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)以及菊科(Compositae)植物^[22]。

1.2 种子的采集

实验用 53 种菊科植物种子(表 1)于 2011 年 6~10 月采自青藏高原东北缘甘南藏族自治州境内夏河、合作以及玛曲高寒草甸,所采种子为随机取样,在其自然脱落时采集。采集后的种子在实验室风干至恒重并去除杂质,然后装在信封中室温下储藏(温度约为 15 °C)。种子由种皮和胚两部分组成,不包括附属物质。每个物种的种子至少来源于 30

株植物,将其混合在一起,从中随机选出 3 个 100 粒种子的子样品,这 3 个样品的平均重量为种子大小(以单粒重计,mg)。

1.3 种子 C、N、P 含量的测定

种子碳含量测定采用重铬酸钾外加热法^[23]。称取 0.010 g 干燥并研磨的种子样品,用 5 mL 过量的重铬酸钾-硫酸溶液在石蜡浴加热条件下使种子样品中的有机质氧化,过量的重铬酸钾用硫酸亚铁标准溶液进行滴定,根据消耗的重铬酸钾含量,计算出种子中碳含量。种子氮、磷含量用流动注射分析仪测定^[23]。称取 0.200 g 干燥并研磨过的植物种子,转移到消化管中,每一消化管内加 1.65 g 催化剂(硫酸钾:硫酸铜,质量比 10 : 1),用加样器加 10 mL 浓硫酸。将消化管置于 420 ℃ 的消化模块中加热 2.5 h,进行消化至溶液澄清(溶液呈暗蓝绿色),转移消化管至通风橱中,冷却,将消化液转移至 100 mL 容量瓶中,待彻底冷却,检查体积是否稳定,再加蒸馏水至刻度。从容量瓶中取 5 mL 溶液于 50 mL 容量瓶中进行稀释,放置过夜后,直接上流动注射分析仪进行全 N、全 P 测定,最后转化为百分含量。种子 C、N、P 含量的测定均设 3 次重复。

1.4 数据统计分析

物种采集海拔地上下 100 m 范围内,环境条件差异不明显,因此为了比较海拔对种子大小及其 C、N、P 含量的影响,根据样品采集地及其海拔将 53 个物种分为 4 类(表 1):2 700 m 左右(夏河,11 个物种),3 000 m 左右(合作,8 个物种),3 500 m 左右(玛曲县城,27 个物种),>3 900 m 左右(玛曲县阿尼玛卿山和尕玛梁,7 个物种)。

不同物种间、不同海拔梯度间种子大小及 C、N、P 含量比较使用单因素方差分析;C、N、P 含量及其比值与种子大小之间的关系使用相关分析,选用 Pearson 相关系数;相关分析前对数据进行正态检验,种子大小数据进行对数转换^[4],C、N、P 含量及

其比值数据符合正态分布,所以未进行转换。数据分析使用 SPSS 16.0 软件。

2 结果与分析

2.1 种子大小分布特征及其与海拔的关系

从表 1 可以看出,53 个物种海拔分布在 2 604 ~4 122 m 之间。种子大小(单粒重表示)差异极显著($F=1\,710.13, df=52, P<0.001$),种子粒重大小变化范围为 $0.033(\pm 0.003) \sim 11.269(\pm 0.199)$ mg,其中 64% 的物种种子粒重低于 1 mg(图 1)。同时,不同海拔间物种种子大小差异不显著($F=0.99, df=3, P=0.41$),但平均种子大小随海拔增加而有降低的趋势,且低海拔区物种粒重差异偏大,而高海拔区种子粒重差异偏小(图 1)。

2.2 种子中 C、N、P 含量及其比值与海拔的关系

53 个物种间种子中 C、N、P 含量及其比值差异显著(表 2)。其中,C、N、P 含量变化范围分别为 $(51.24 \pm 0.472)\% \sim (73.41 \pm 0.721)\%$ 、 $(2.27\% \pm 0.269) \sim (7.64 \pm 0.151)\%$ 、 $(0.17 \pm 0.269)\% \sim (1.47 \pm 0.151)\%$;同时,在不同海拔梯度的物种间,除了种子 N/P 值外,种子中 C、N、P 含量及其比值差异不显著(表 2),但是 C、N 含量有随海拔升高而增加的趋势,而 P 的含量有随海拔升高而降低的趋势,高海拔地区 C、N 相对含量较高,而 P 相对含量较低,即在高海拔地区碳水化合物和蛋白质相对含量较高,而遗传物质核酸的相对含量较低;除了低海拔(2 700 m)外,种子 C/N 有随海拔增高而降低的趋势,而 C/P、N/P 有随海拔增高而增加的趋势(图 2)。即随着海拔的升高,种子中 N 的相对含量增加较多,蛋白质的相对含量增加较多。

2.3 种子中 C、N、P 含量及其比值与种子大小之间的关系

图 3 显示,种子中 C 百分含量与种子大小相关性不显著,但 C 百分含量随种子增大有降低的趋势;

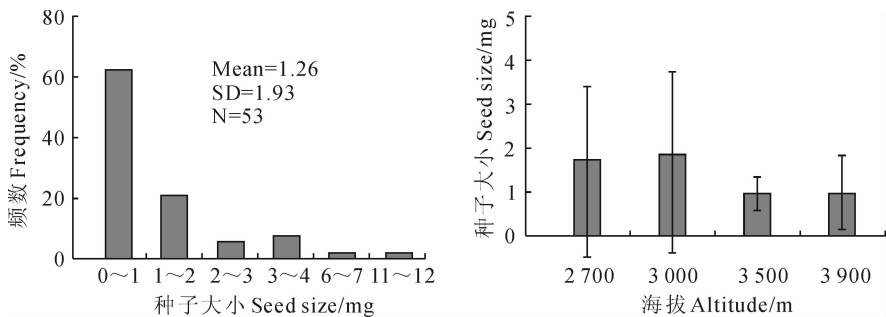


图 1 53 种菊科植物种子大小分布频率及其随海拔的变化

Fig. 1 Distribution frequency of seed size of 53 Compositae plants and their responses to increasing altitude

表 1 53 种菊科植物种子采集地点、海拔、种子大小及其 C、N、P 含量
Table 1 The collection sites, altitude, seed size and C, N, P contents of 53 species of Compositae

种名 Species	海拔 Altitude/m	采集地点 Collection site	种子大小 Seed size/mg	C 含量 C content/%	N 含量 N content/%	P 含量 P content/%
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	4 122	电站沟 Dianzhangou	0.127±0.006	61.877±1.790	6.603±0.133	0.930±0.040
北千里光 <i>Senecio dubitabilis</i>	3 516	玛曲阿万仓 Awancang Maqu	0.265±0.015	63.850±0.620	2.938±0.029	0.657±0.023
长毛风毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	2.011±0.024	57.150±0.622	3.622±0.274	0.467±0.042
臭蒿 <i>Artemisia hedinii</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.106±0.008	63.227±0.625	3.728±0.128	0.975±0.015
川西风毛菊 <i>Saussurea dzeurensis</i>	3 560	玛曲木西河 Muxihe Maqu	1.541±0.087	59.273±1.265	3.878±0.043	0.445±0.023
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>	2 968	合作西山坡 Xishanpo Hezuo	0.312±0.011	59.890±0.972	3.920±0.125	1.025±0.044
飞廉 <i>Carduus crispus</i>	3 155	桑科草原 Sangke steppes	3.252±0.307	73.410±0.721	2.752±0.053	0.545±0.035
飞蓬 <i>Erigeron speciosus</i>	2 928	合作试验站 Shiyanzhan Hezuo	0.096±0.002	58.057±1.410	4.785±0.066	0.805±0.013
风毛菊 <i>Saussurea japonica</i>	2 968	合作西山坡 Xishanpo Hezuo	1.252±0.036	68.655±0.884	3.357±0.094	0.485±0.013
甘肃多榔菊 <i>Doronicum gansuense</i>	3 536	玛曲木西河 Muxihe Maqu	3.166±0.143	73.115±0.445	3.177±0.058	0.690±0.018
甘肃风毛菊 <i>Saussurea kansuensis</i>	3 902	杂玛梁 Gamaliang	1.874±0.093	67.223±0.553	3.742±0.107	0.472±0.021
高原天名精 <i>Carpesium lipskyi</i>	2 663	若尔盖 Ruorgai	0.655±0.023	56.527±1.087	3.413±0.272	0.178±0.006
褐毛垂头菊 <i>Cremanthodium bruneo-pilosum</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	1.978±0.063	53.893±0.993	3.912±0.148	0.747±0.026
黄缨菊 <i>Xanthopappus subcaulis</i>	2 968	尼巴 Niba	7.924±0.092	53.607±1.255	5.048±0.140	0.713±0.008
黄腺香青 <i>Anaphalis aureo-punctata</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.093±0.007	57.197±0.758	7.637±0.151	1.085±0.009
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	1.413±0.206	54.150±1.250	3.437±0.090	0.522±0.003
灰枝紫菀 <i>Aster poliothamnus</i>	2 904	尼巴 Niba	0.819±0.012	55.700±0.364	2.270±0.269	0.585±0.067
狼把草 <i>Bidens tripartita</i>	2 668	卓尼 Zhuoni	3.194±0.053	51.240±0.472	4.757±0.035	0.742±0.014
铃铃香青 <i>Anaphalis hancockii</i>	3 505	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.143±0.011	58.645±0.912	7.222±0.071	1.105±0.023
林生风毛菊 <i>Saussurea sylvatica</i>	3 741	电站沟 Dianzhangou	2.346±0.057	60.157±0.665	3.282±0.141	0.312±0.016
柳兰叶风毛菊 <i>Saussurea epilobioides</i>	3 741	电站沟 Dianzhangou	1.469±0.046	59.820±1.900	4.223±0.049	0.563±0.010
柳叶亚菊 <i>Ajania salicifolia</i>	2 604	卓尼 Zhuoni	0.163±0.006	53.873±1.553	2.800±0.275	0.602±0.050
绿色宽翅香青 <i>Anaphalis latialata</i>	3 564	玛曲木西河 Muxihe Maqu	0.033±0.003	62.963±0.993	5.167±0.125	0.987±0.003
箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>	3 539	玛曲木西河 Muxihe Maqu	0.980±0.081	53.383±0.968	3.858±0.058	0.935±0.044
毛连菜 <i>Picris hieracioides</i>	3 470	玛曲采日玛 Cairima Maqu	1.205±0.016	64.260±0.745	3.130±0.405	0.582±0.085
蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i>	3 470	玛曲采日玛 Cairima Maqu	0.136±0.017	58.640±0.000	3.423±0.162	0.683±0.038
密齿千里光 <i>Senecio densiserratus</i>	2 860	若尔盖 Ruorgai	0.852±0.024	59.160±0.507	4.385±0.254	0.837±0.033
牛蒡 <i>Arctium lappa</i>	2 768	油口 Youkou	11.269±0.199	63.560±1.358	2.505±0.021	0.170±0.028
全叶苦苣菜 <i>Sonchus transcaspicus</i>	2 928	合作试验站 Shiyanzhan Hezuo	0.341±0.005	54.657±1.553	3.082±0.054	0.830±0.025
柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	3 902	光盖山顶 Top of Guanggaishan	0.516±0.018	57.533±0.396	5.755±0.143	0.722±0.031
乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	3 566	玛曲木西河 Muxihe Maqu	0.213±0.017	65.017±0.375	6.905±0.272	0.855±0.026
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	1.546±0.152	59.513±1.293	4.452±0.235	0.697±0.008
三角叶蟹甲草 <i>Parasenecio deltophyllus</i>	3 566	玛曲木西河 Muxihe Maqu	2.129±0.059	61.850±0.636	2.915±0.093	0.560±0.031
沙蒿 <i>Artemisia desteriorum</i>	3 539	玛曲木西河 Muxihe Maqu	0.267±0.004	60.137±1.265	6.955±0.113	0.943±0.044
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	3 741	电站沟 Dianzhangou	0.375±0.014	54.323±0.987	3.207±0.148	0.450±0.017
唐古特橐吾 <i>Ligularia tanguticus</i>	3 505	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.885±0.010	58.023±0.733	3.783±0.279	0.618±0.037
天山千里光 <i>Senecio tianschanicus</i>	2 968	合作西山坡 Xishanpo Hezuo	0.437±0.010	59.083±0.644	3.088±0.094	0.990±0.026
条叶垂头菊 <i>Cremanthodium liharee</i>	3 505	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.965±0.110	54.883±0.971	3.917±0.013	0.703±0.003
细裂亚菊 <i>Ajania przewalskii</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.126±0.002	64.360±1.125	4.395±0.198	0.767±0.038
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	3 539	玛曲木西河 Muxihe Maqu	0.117±0.003	56.775±0.544	3.683±0.727	0.695±0.134
夏河紫菀 <i>Aster labrangensis</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.327±0.004	56.970±0.382	5.698±0.182	0.818±0.006
小花风毛菊 <i>Saussurea parviflora</i>	2 968	合作西山坡 Xishanpo Hezuo	1.439±0.089	58.267±1.559	3.082±0.083	0.393±0.013
腺齿香青 <i>Anaphalis aureopunctata</i>	2 968	合作西山坡 Xishanpo Hezuo	0.056±0.001	63.950±0.514	5.958±0.120	1.360±0.048
香绒火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	3 902	杂玛梁 Gamaliang	0.117±0.003	73.120±1.264	5.905±0.147	0.763±0.023
羽裂蟹甲草 <i>Sinacalia tangutica</i>	2 648	卓尼 Zhuoni	0.337±0.008	61.173±1.593	5.153±0.053	1.148±0.004
圆齿狗娃花 <i>Heteropappus crenatifolius</i>	2 622	油口 Youkou	0.377±0.023	57.877±0.789	3.683±0.074	0.747±0.003
缘毛紫菀 <i>Aster souliei</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.858±0.020	61.237±0.828	2.737±0.046	0.508±0.003
掌叶橐吾 <i>Ligularia przewalskii</i>	3 312	光盖山脚 Foot of Guanggaishan	1.230±0.056	58.163±0.339	4.750±0.074	0.912±0.012
重冠紫菀 <i>Aster diplostephioides</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.741±0.033	54.460±0.453	4.805±0.208	0.622±0.013
珠光香青 <i>Anaphalis margaritacea</i>	2 904	尼巴 Niba	0.059±0.006	59.940±0.948	4.347±0.190	1.465±0.049
蛛毛蟹甲草 <i>Parasenecio roborowskii</i>	2 604	卓尼 Zhuoni	1.024±0.031	57.347±2.238	3.197±0.09	0.633±0.013
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	3 525	玛曲阿孜站 Azizhan Maqu	0.082±0.003	69.347±0.543	3.477±0.064	1.043±0.026
紫苞风毛菊 <i>Saussurea purpurascens</i>	3 556	玛曲木西河 Muxihe Maqu	3.313±0.212	57.040±0.675	3.192±0.098	0.347±0.013

表 2 53 个物种间和海拔梯度间种子中 C、N、P 百分含量及其比值的单因素方差分析

Table 2 The one-way ANOVA on the contents of C,N,P and their ratios of 53 Compositae plants and different altitudes

变量 Variable	物种间 Species			海拔间 Altitude		
	自由度 <i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	自由度 <i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
碳含量 C content	52	55.95	<0.001	3	0.97	0.41
氮含量 N content	52	143.28	<0.001	3	1.11	0.36
磷含量 P content	52	163.01	<0.001	3	1.55	0.22
碳氮比 C/N	52	2.80	<0.001	3	0.90	0.45
碳磷比 C/P	52	12.80	<0.001	3	2.34	0.09
氮磷比 N/P	52	120.94	<0.001	3	3.45	0.02

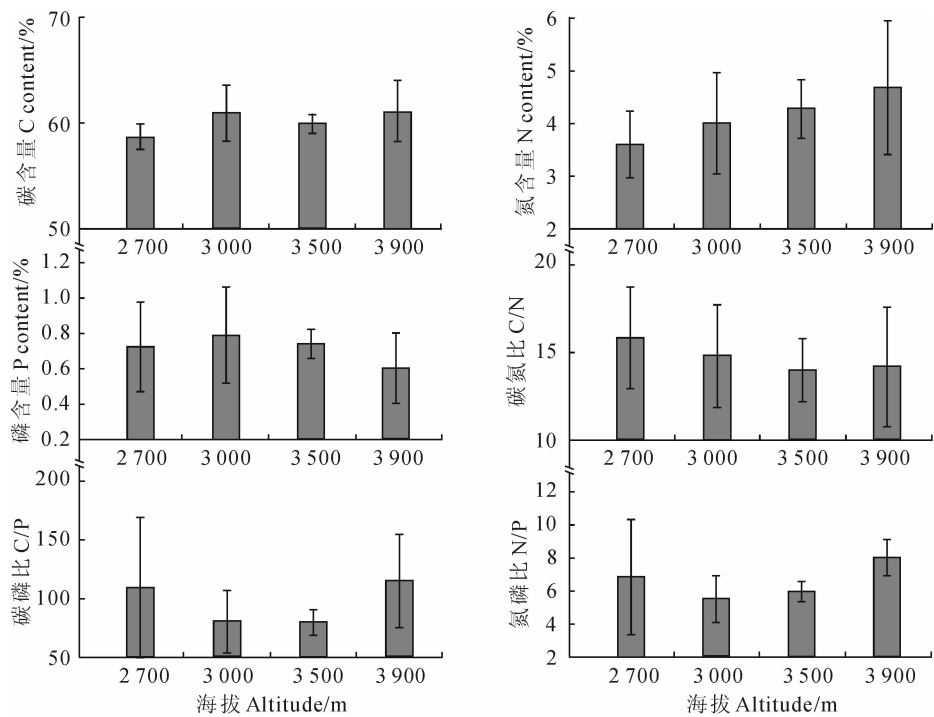


图 2 不同海拔条件下种子中 C、N、P 含量及其比值

Fig. 2 The contents of C,N,P and their ratios under differnt altitudes

N、P 含量与种子大小呈显著负相关,都随种子大小增大而显著地降低;C/N、C/P、N/P 与种子大小呈显著正相关,即种子越小,C/N、C/P、N/P 值越小。可以推断出小种子中 N、P 相对含量越高,即小种子中生命物质(蛋白质、核酸)相对含量较高(图 3)。

3 讨 论

3.1 种子大小分布及其与海拔之间的关系

种子大小特征是物种在多重自然选择压力下进化的结果,它依赖于植物的生活史类型和生境的特征^[24]。本研究结果表明青藏高原东北缘高寒草甸群落菊科植物小种子占绝对的优势,且有随海拔升高而逐渐变小的趋势,这或许与物种的地理分布有关。在较大的地理范围内,相对温热带地区,高寒草甸植物种子大小偏小^[3]。植被的垂直分布是水平分

布的缩影,即水平分布是解释垂直分布的间接证据,因此高海拔物种的组成成分倾向于选择有着较小种子的物种。其次,有研究表明,一个生境植物的生长期长短可能会通过制约种子生长时间来限制种子大小^[25],因而高海拔地区较短的植物生长期也可能导致植物产生较小的种子。此外,高海拔地区植物净初级生产力(NPP)较低可能是其种子偏小的另一种解释^[4]。

3.2 种子大小与种子 C、N、P 含量相关关系

碳(C)是植物各种生理生化过程的底物和能量来源,而碳水化合物是组成植物种子的主要物质^[26]。碳水化合物是生命细胞结构的主要成分及主要供能物质,并且有调节细胞活动的重要功能。种子萌发时,生命代谢增强,储存于种子中的碳水化合物为植物的早期生长提供了大量的能量。因此种

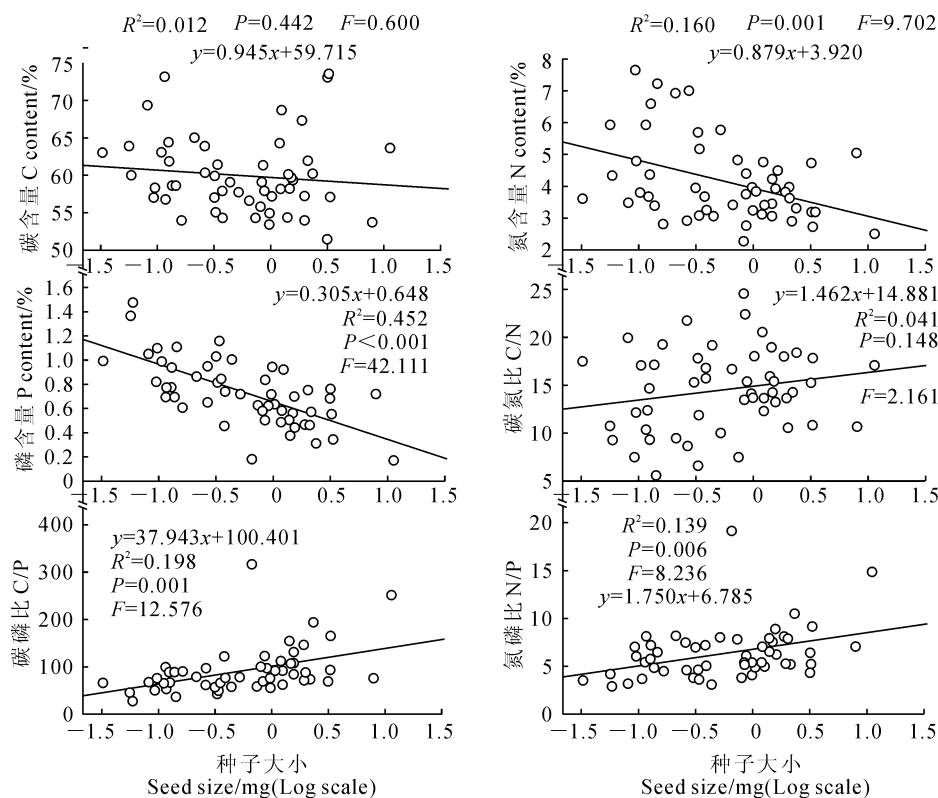


图3 种子中 C、N、P 百分含量及其比值与种子大小的相关性

Fig. 3 The correlation between seed mass and the contents of C, N, P and their ratios

子中碳含量的多少直接关系到其后的幼苗存活及群落建植。本研究中,不同大小的种子间 C 的百分含量差异不显著。因此,植物种子大小的变异并不会影响种子中 C 含量的变异。

同时,本研究中种子 N 的含量与种子大小呈显著负相关。研究表明,含氮量较高的种子经萌发产生的幼苗中含有较多的游离氨基酸和可溶性蛋白质,这些物质可以直接作为幼苗体内蛋白质合成过程中的原料,进而产生较高的蛋白质合成量以及较大的 ATP 供应量,从而使幼苗同化速度加快、生长迅速,为幼苗提供直接的生长优势^[27]。因此,小种子中相对较高的 N 含量可以帮助其克服其产生较小幼苗的劣势^[28]。

另外,在研究中种子 P 的含量与种子大小亦呈显著负相关。磷是植物体内细胞核和原生质主要成分核蛋白的主要组分,是细胞分裂和组织发育不可缺少的物质。在幼苗生长初期(最初的 20 d 左右),幼苗的生长原料全部来自于自身,只有含 P 量较高的种子才能满足其初期快速生长过程中对核糖体的需求^[29],从而使体积较小的种子获得相对的竞争优势。

3.3 海拔与种子 C、N、P 含量相关关系

在本研究中,不同海拔梯度的物种种子中 C、N、P 含量及其比值差异不显著,但是 C、N 含量以及 N/P 有随海拔升高增加的趋势,而 P 的含量以及 C/N 有随海拔升高降低的趋势。随着海拔的升高,气温降低,生长季缩短,植物生长条件更加恶劣。种子中积聚相对较多的 C、N 可以为其生长发育初期提供较的能量及较多的蛋白质合成,从而增强幼苗抵御恶劣环境条件的能力,提高幼苗的存活率。

综上所述,本研究中 53 个菊科植物种子大小变异差异显著,并有随海拔升高种子变小的趋势;种子大小变异并不影响其 C 的相对含量,但 N、P 含量与种子大小显著负相关;不同海拔梯度的物种种子中 C、N、P 含量及其比值差异不显著,但是 C、N 含量有随海拔升高增加的趋势,而 P 的含量有随海拔升高降低的趋势。青藏高原地域面积较大,气候条件较为特殊,本研究中涉及物种覆盖面积较小,物种数相对较少,其它科属物种是否存在相似的变异趋势,还需要进一步的研究。

参考文献:

- [1] SCHAAL B A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*[J]. *American Journal of Botany*, 1980, **67**(5): 703—709.
- [2] WULFF R D. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: Ⅲ. Effects on reproductive yield and competitive ability[J]. *Journal of Ecology*, 1986, **74**(1): 115—121.
- [3] ZHANG SH T(张世挺), DU G ZH(杜国桢), CHEN J K(陈家宽). The evolutionary ecology status and prospect of seed size variation[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2003, **23**(2): 353—364(in Chinese).
- [4] BU H Y, CHEN X L, XU X L, *et al.* Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet Plateau[J]. *Plant Ecology*, 2007, **191**(1): 127—149.
- [5] HAMMOND D S, BROWN V K. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests[J]. *Ecology*, 1995, **76**(8): 2 544—2 561.
- [6] HARPER J L, LOVELL P H, MOORE K G. The shapes and sizes of seeds[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1970, **1**(1): 327—356.
- [7] JANZEN D H. A note on optimal mate selection by plants[J]. *American Naturalist*, 1977: 365—371.
- [8] THOMPSON K, GRIME J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats[J]. *The Journal of Ecology*, 1979: 893—921.
- [9] MA SH B(马绍宾), JIANG H Q(姜汉侨). Berberidaceae Podophylloideae seed size variation patterns and their biological significance[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 1999, **19**(4): 715—724(in Chinese).
- [10] FOSTER S A, JANSON C H. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants[J]. *Ecology*, 1985, **66**: 773—780.
- [11] WERNER P A, PLATT W J. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (Solidago: Compositae)[J]. *American Naturalist*, 1976: 959—971.
- [12] SCHIMPF D J. Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season[J]. *Ecology*, 1977: 450—453.
- [13] BAKER H G. Seed weight in relation to environmental conditions in California[J]. *Ecology*, 1972, **53**(6): 997—1 010.
- [14] WANG J B(王建波), CHEN J K(陈家宽). The histochemical dynamic process of crown fruit grass seed germination[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 1997, **17**(1): 13—19(in Chinese).
- [15] HU Q W(胡启武), SONG M H(宋明华), OU Y H(欧阳华), *et al.* The variation characteristics with the altitude of the content of nitrogen and phosphorus of Qinghai spruce leaf in Qilian Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2007, **27**(10): 2 072—2 079(in Chinese).
- [16] YANG K(杨 阔), HUANG J H(黄建辉), DONG D(董 丹), *et al.* The stoichiometry analysis of nitrogen and phosphorus of the grassland plant canopy leaf in Qinghai Tibet Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, **34**(1): 17—22(in Chinese).
- [17] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 11 001—11 006.
- [18] YANG H M(杨惠敏), WANG D M(王冬梅). The advances in plant response to grass-environmental systems of ecological stoichiometry of carbon and nitrogen and phosphorus to environmental factors[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2011, **20**(2): 244—252(in Chinese).
- [19] SCHIMEL D S. All life is chemical[J]. *BioScience*, 2003, **53**(5): 521—524.
- [20] ZONG W J(宗文杰), LU K(刘 坤), BU H Y(卜海燕), *et al.* The study on 51 kinds of Compositae plants on seed size variation and its effect on seed germination in alpine meadow[J]. *Journal of Lanzhou University*(Nat. Sci. Ed.) (兰州大学学报·自然科学版), 2006, **42**(5): 52—55(in Chinese).
- [21] ZHANG L(张 蕾), ZHANG CH H(张春辉), LÜ J P(吕俊平), *et al.* The relationship of germination characteristics and seed size of 31 kinds of common weed seeds in the eastern margin of the Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2011, **30**(10): 2 115—2 121(in Chinese).
- [22] YANG X(杨 霞), LIANG Y(梁 艳), CHEN X L(陈学林), *et al.* The study on the seed size variation of common plants in the east margin of Qinghai Tibet Plateau[J]. *Journal of Ecological Science*(生态科学), 2007, **26**(6): 483—489(in Chinese).
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 农业科技出版社, 2000.
- [24] SILVERTOWN J, CHARLESWORTH D. Introduction to plant population biology[M]. John Wiley & Sons, 2009: 332.
- [25] ZHANG SH T, DU G ZH, CHEN J K. Seed size in relation to phylogeny, growth form and longevity in a subalpine meadow on the east of the Tibetan Plateau[J]. *Folia Geobotanica*, 2004, **39**(2): 129—142.
- [26] MCGINLEY M A, CHARNOV E L. Multiple resources and the optimal balance between size and number of offspring[J]. *Evolutionary Ecology*, 1988, **2**(1): 77—84.
- [27] RYND L. Developmental differences in embryos of high and low protein wheat seeds during germination[J]. *Plant Physiology*, 1978, **62**(6): 866—870.
- [28] NEDEL J L, ULLRICH S E, LEEPAN W. Effect of seed size and protein content and N application timing on seedling vigor and grain yield of barley[J]. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*(Brazil), 1996, **31**(2): 113—119.
- [29] ZENG D H(曾德慧), CHEN G SH(陈广生). Ecological stoichiometry: the exploration of the mysteries of the complex life system[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2005, **29**(6): 1 007—1 019(in Chinese).