

河北小五台山青杨种群中雌雄群体的空间分布及其成因

蒙振思¹ 向卫² 苏国崑¹ 李大东¹ 董廷发¹ 彭进友¹ 李晓东³ 龚小平³
梁宁³ 胥晓^{1*}

¹西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009; ²西华师范大学国土资源学院, 四川南充 637009; ³小五台山国家级自然保护区, 河北蔚县 075700

摘要 为揭示雌雄异株植物种群的空间分异现象的内在原因, 以河北小五台山天然青杨(*Populus cathayana*)种群为研究对象, 采用平均最近邻指数、核密度、方差分析等方法分析了青杨雌雄群体的聚集程度、群体密度和分布格局以及其与到河岸的距离(河距)、海拔和土壤理化性质间的内在关系。结果显示: 1)青杨种群总体上沿金河沟呈狭长带状集聚分布, 中海拔区域个体数量最多, 密度最大; 2)随海拔增加, 雌雄个体数与密度均表现“先增后减”的特点, 而平均胸径的变化正好相反; 3)海拔对性比具有显著影响: 低海拔区域(1 300–1 400 m)偏雌, 中低海拔区域(1 400–1 500 m)偏雄, 其他海拔段的性比接近1:1; 4)随河距增加, 雌雄个体数、密度和平均胸径均表现出逐渐减少或减小的特点, 并且雌株优势分布区内的土壤有机质和全氮含量显著高于雄株优势分布区; 5)局部区域由于海拔和河距改变了土壤理化性质和生长环境, 导致了该区域内的性比发生偏倚。上述结果表明, 青杨雌雄群体的空间分布、动态变化以及性比受海拔、河距以及所在区域的土壤理化性质的综合影响, 雌雄植株在资源需求和环境适应力方面存在的差异会导致局部区域内的性比发生偏倚。

关键词 青杨; 胸径; 到河岸的距离; 性比; 土壤理化性质

蒙振思, 向卫, 苏国崑, 李大东, 董廷发, 彭进友, 李晓东, 龚小平, 梁宁, 胥晓 (2018). 河北小五台山青杨种群中雌雄群体的空间分布及其成因. 植物生态学报, 42, 1145–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0184

Spatial distribution of male and female *Populus cathayana* populations and its drivers in Xiaowutai Mountains, Hebei, China

MENG Zhen-Si¹, XIANG Wei², SU Guo-Kui¹, LI Da-Dong¹, DONG Ting-Fa¹, PENG Jin-You¹, LI Xiao-Dong³, GONG Xiao-Ping³, LIANG Ning³, and XU Xiao^{1*}

¹Ministry of Education Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China; ²College of Land and Resource, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China; and ³Xiaowutai Mountains National Nature Reserve, Yuxian, Hebei 075700, China

Abstract

Aims Spatial segregations between male and female populations of dioecious plants has been increasingly reported in recent years. However, the drivers underlying these segregations have not been fully discussed. Here, we explored the factors driving the spatial segregation between male and female populations of *Populus cathayana* distributed in Xiaowutai Mountains of Hebei Province, China.

Methods The male and female *P. cathayana* trees with diameter at breast height (DBH) larger than 9 cm (representing individuals with sexual maturity) were investigated and the soil physical and chemical properties of each individual were analyzed. The methods of average nearest neighbor index, kernel density estimation and analysis of variance (ANOVA) were employed to analyze the aggregation degree, population density and distribution pattern of male and female *P. cathayana* populations and their relationships with distance from the river, altitude and soil properties.

Important findings Firstly, *P. cathayana* population was distributed along the Jinhegou River in a long and narrow belt, with the largest number of individuals and the highest density in the middle altitude area. Secondly, both the number and density of female and male trees increased first and then decreased with the increase of altitude,

收稿日期Received: 2018-07-31 接受日期Accepted: 2018-09-02

基金项目: 国家自然科学基金(31170389和31370596)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31170389 and 31370596).

* 通信作者Corresponding author (xuxiao_cwnu@163.com)

whereas the change of average *DBH* was opposite. Thirdly, altitude had a significant effect on sex ratio. The sex ratio was female biased in the low altitude area (1 300–1 400 m), male biased in middle-low altitude areas (1 400–1 500 m), and close to 1:1 in other areas. Fourthly, with the increase of distance from the river, the number, density and average *DBH* of females or males gradually decreased. Moreover, the content of organic matter and total nitrogen in the dominant distribution area of female trees was significantly higher than that of males. Lastly, because the variation of altitude and distance from the river changed soil physical and chemical properties and growth environment of *P. cathayana* trees in some areas, the sex ratio was biased. These results indicated that the spatial distribution, dynamic variation and sex ratio of male and female *P. cathayana* populations were greatly affected by altitude, distance from the river and soil physical and chemical properties. Because of the differences in resource demand and environmental adaptability between male and female populations, the sex ratio will be biased in some area.

Key words *Populus cathayana*; diameter at breast height; distance from river; sex ratio; soil physical and chemical properties

Meng ZS, Xiang W, Su GK, Li DD, Dong TF, Peng JY, Li XD, Gong XP, Liang N, Xu X (2018). Spatial distribution of male and female *Populus cathayana* populations and its drivers in Xiaowutai Mountains, Hebei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1145–1153. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0184

植物种群的空间分布研究一直是植物生态学研究的重要领域(钟章成和曾波, 2001; 王本洋等, 2006; 牛翠娟等, 2007)。它不仅能深入阐明该种群的分布现状、规律以及对环境的适应能力, 还能有效地预测种群的未来变化趋势。如张璞进等(2017)对鄂尔多斯市的毛刺锦鸡儿(*Caragana tibetica*)灌丛的空间分布格局与种内关联进行了分析, 发现不同发育阶段的毛刺锦鸡儿种群空间分布格局并不相同, 受到空间尺度的影响; 闫海冰等(2018)采用成对相关函数方法分析了不同气候带下松科、壳斗科和蔷薇科树木的空间分布格局及其关联性, 发现三科树木的空间分布格局及其关联性随径级和尺度发生变化, 并且在不同样地内表现不同; 贺强等(2009)运用典范对应分析方法对盐沼植物的空间分布及其土壤之间的相互关系进行了研究, 发现土壤的pH值、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量等对植物个体的分布具有不同的影响; 陈科屹等(2018)对蒙栎(*Quercus mongolica*)种群的研究结果也表明, 空间尺度大小、种群结构及其发育程度是影响其空间分布的重要因子。尽管有关植物种群空间分布研究的文献众多, 但绝大多数研究工作主要集中在雌雄同株植物种群, 而从雌雄群体角度揭示雌雄异株植物种群的空间分布特征的研究并不多见。

雌雄异株植物是自然生态系统的重要组成部分(Lloyd, 1982; Renner & Ricklefs, 1995)。由于雌雄个体对环境的适应性不同而导致二者在生理(Xu *et al.*, 2008; 胥晓, 2016)、形态(李俊钰等, 2012)、生活史(Charlesworth & Charlesworth, 1978)以及群体结构

(Alliende & Harper, 1989)上存在差异, 逐渐成为现代植物生态学关注的一个研究领域。从现有文献来看, 国内外有关该类植物种群的研究主要集中在性比、种群结构及分布生境方面(Dawson & Ehleringe, 1993; Garcia & Antor, 1995; Marques *et al.*, 2002)。如Dawson和Ehleringe (1993)发现生活史特征的差异导致桤木(*Acer negundo*)雌雄群体的分布生境不同, 雌株在水热充足及土壤肥沃的有利环境下占优势; Marques等(2002)对巴西东南部的雌雄异株灌木*Baccharis concinna*进行研究后发现, 雌雄植株依据其性别呈聚集分布, 土壤环境对雌树的影响更大, 雌树更偏向于在土壤N:P和Ca:Al较好的低海拔区域分布; 赵亚洲等(2010)对长白山黄连木(*Pistacia chinensis*)种群的性比及空间分布进行研究后发现, 黄连木幼树、雌树和雄树均呈聚集性分布, 但不同龄级和不同性别的黄连木植株表现出空间分离现象; Hultine等(2013)认为在全球变暖的情况下, 雌雄两性群体可能会发生空间隔离, 资源丰富生境中的雌株个体的生存优势逐渐降低, 而资源贫瘠生境中的雄株个体的生存优势则逐渐增加。王志锋等(2011)发现海拔会影响青杨(*Populus cathayana*)雌雄群体的分布特征, 但种群总体性比接近1:1。根据Bertiller等(2002)对早熟禾属的雌雄异株植物*Poa ligularis*的研究结果, 雌雄植株在分布空间上的差异可能是由于性别的分化导致了二者在竞争和生殖成本方面出现差异, 高生殖成本的雌株在高氮的土壤环境下比雄株更具竞争优势。类似的现象也被Chen等(2015)证实, 他们发现氮供应水平显著影响青杨的生长和

竞争, 高氮环境下生长的雌株比雄株具有更强的光合能力和竞争能力, 而低氮环境下生长的雄株的竞争能力比雌株更强。总的来说, 上述文献虽然证实了雌雄异株植物种群中的雌雄群体在数量比例、分布生境、空间分异等方面存在差异, 以及土壤环境差异对雌雄植株性比分布空间选择具有重要性, 但出现差异的内在原因还有待进一步阐释。

因此, 本研究以河北小五台山金河沟的青杨天然种群为研究对象, 采用平均最近邻指数、核密度、单因素方差分析等方法分析了青杨雌雄群体的聚集程度、群体密度和分布格局差异以及其与海拔、到河岸的距离(河距)和土壤理化性质间的内在关系, 进一步揭示雌雄群体在空间分布上存在差异的主要原因。由于青杨是我国较为常见的一种雌雄异株植物, 常作为重要的经济树种被广泛用于生态治理、环境改良以及木材加工等方面(王东胜和杨志岩, 2006), 故本研究结果也可为青杨林业资源的保护和管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

小五台山国家级自然保护区位于河北张家口蔚县, 114.78°–115.50° E, 39.78°–40.15° N, 属燕山-太行山山系, 海拔1 190–2 882 m, 主峰为东台, 气候类型为温带季风性气候, 年平均气温7.06 °C, 最冷月气温–18.20 °C, 最热月气温28.76 °C, 年降水量为408.48 mm(于澎涛等, 2002)。植被类型主要以针阔混交林为主, 土壤以山地棕壤为主, 在海拔1 300–1 800 m范围内的金河沟谷分布有成片天然青杨林(刘增力等, 2004; 李霄峰等, 2012b), 在低海拔局部地方存在根萌现象。

1.2 种群和土壤调查

2016年4月对金河沟谷中青杨种群中接近性成熟(胸径>9 cm)(李霄峰等, 2012a)的所有植株进行每木调查。调查的范围为青杨个体分布的最高海拔1 800 m至分布的最低海拔1 300 m之间、沿河道左右两侧100 m的区域。调查时对每株植株依次进行胸径测定、性别鉴定(根据花序)、挂牌编号, 并用全站仪(SOUTH NTS-362R6, 广州南方测绘科技股份有限公司, 广州)精确测量其地理坐标。总共调查树木6 965株, 其中雄树3 174株, 雌树3 005株, 未能辨识性别的786株。

采用网格状法对整个分布区的土壤进行取样, 共设置468个采样点(点间距为30 m)。青杨分布区域为河谷地带, 表土层相当薄(10 cm左右)且其下多为卵石和粗沙, 因此, 取样时在去除地表枯枝落叶和砾石等杂物后, 取10 cm厚度的表土层土壤称质量。室内风干后称干质量计量土壤含水量, 并测定pH值、有机质、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、有效氮(N)、有效磷(P)和有效钾(K)含量8项土壤理化指标(鲁如坤, 2000)。

1.3 方法和数据处理

采用分段法划分海拔和河距: 改进王志峰等(2011)的方法将海拔划分为低海拔(1 300–1 400 m)、中低海拔(1 400–1 500 m)、中海拔(1 500–1 600 m)、中高海拔(1 600–1 700 m)和高海拔(1 700–1 800 m) 5个梯度, 用于分析海拔对青杨空间分布的影响。基于植株在河滩的实际分布状况, 沿整个海拔范围将河距划分为0–10 m、10–30 m、30–60 m和>60 m 4个梯度, 用于分析河距对青杨空间分布的影响。各海拔段和各河距范围内土壤理化性质的比较均以各梯度或河距范围内涉及的土壤取样点为基础进行统计分析。此外, 我们在核密度分析结果的基础上沿整个海拔范围选择坡度、河距相对一致的雌、雄群体优势生长区各6个, 每个分布区内设置1个50 m × 50 m的样方, 每个样方内选取土壤样点4–5个(取其平均值反映该样方土壤理化性质), 用于分析青杨雌、雄植株的分布与土壤理化性质间的关系。

1.3.1 平均最近邻指数

该指数为平均观测距离(d_o)与预期(理论)平均最近距离(d_e)之比, 反映了最近邻的点的相互邻近程度和空间分布情况。

$$R = d_o / d_e$$

式中, R 为平均最近邻指数, d_o 为地理空间中每个点与之最邻近点之间的欧氏距离平均值, d_e 为完全随机分布条件下此点的平均最邻近距离。若 $R = 1$, 则点事件随机, 空间呈随机分布; 若 $R < 1$, 则点事件空间彼此邻近, 空间呈集聚分布; 若 $R > 1$, 为点事件空间彼此相斥, 空间呈均匀分布。其显著性水平用 p 值和 Z 得分检验, Z 得分为标准差的倍数, 其值越大或越小(负值)表示置信度越高(刘昌雪和汪德根, 2016)。

1.3.2 核密度估计

核密度估计(KDE)是预测以事件点为圆心, 半

径 r 范围区域之内事件发生的次数的多少比上该圆的面积 n , 表示为在事件点 S 处的核密度(卢敏等, 2017)。其计算公式如下:

$$f(s)=\sum_{i=1}^n\frac{1}{\pi r^2}k\left(\frac{s-s_i}{r}\right)$$

其中 r 表示带宽, 反映计算的核函数的平滑程度; $f(S)$ 表示核函数, 即中心点 S 到事件发生点 S_i 处的权重大小。越靠近中心 S 点, 被赋予的权重就越大, 越远离中心点, 被赋予的权重则越小; n 表示事件点发生的数量的多少(张桂铭等, 2013)。

1.3.3 方差分析与卡方检验

采用单因素方差分析中的Duncan/Dunnnett T3检验不同海拔和不同河距间数据平均值的差异。采用非参数检验法检验雌雄群体优势分布区的土壤理化性质间差异。采用卡方检验性比(♂:♀)是否偏离1:1。上述分析借助统计软件SPSS 22.0完成, 显著性水平

均设为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 平均最近邻指数及核密度分析

如表1所示, 该区域青杨种群的平均最近邻指数为0.774 ($p < 0.001$), 整个种群个体分布为聚集分布。从雌雄群体间的指数差异来看, 无论雄树还是雌树群体的平均最近邻指数均小于1 (R 值分别为0.712和0.686), 所以二者都表现为聚集分布。由于雌树的平均最近邻指数小于雄树, 故表现出比雄树更高的分布聚集强度(表1)。

核密度分析的结果表明(图1), 青杨种群主要沿河谷呈狭长带状分布, 尤为在中海拔(1 500–1 600 m)分布最为密集。随着分布范围向低、高海拔延伸, 个体数量逐渐变稀疏。雌雄群体的分布趋势与种群总体分布基本一致, 均集中在中海拔区域, 二者的密集分布区域存在一定程度的重叠(图1)。

表1 小五台山青杨空间分布的平均最近邻指数分析
Table 1 The average nearest neighbor analysis on the spatial distribution of *Populus cathayana* in Xiaowutai Mountains

性别 Sex	预期平均距离 Expected mean distance (m)	平均观测距离 Observed mean distance (m)	平均最近邻指数 Nearest neighbor ration R	Z得分 Score-Z	p
雄 Male	4.767	3.394	0.712	-31.045	< 0.001
雌 Female	4.900	3.362	0.686	-32.908	< 0.001
全部 Total	3.218	2.491	0.774	-36.105	< 0.001

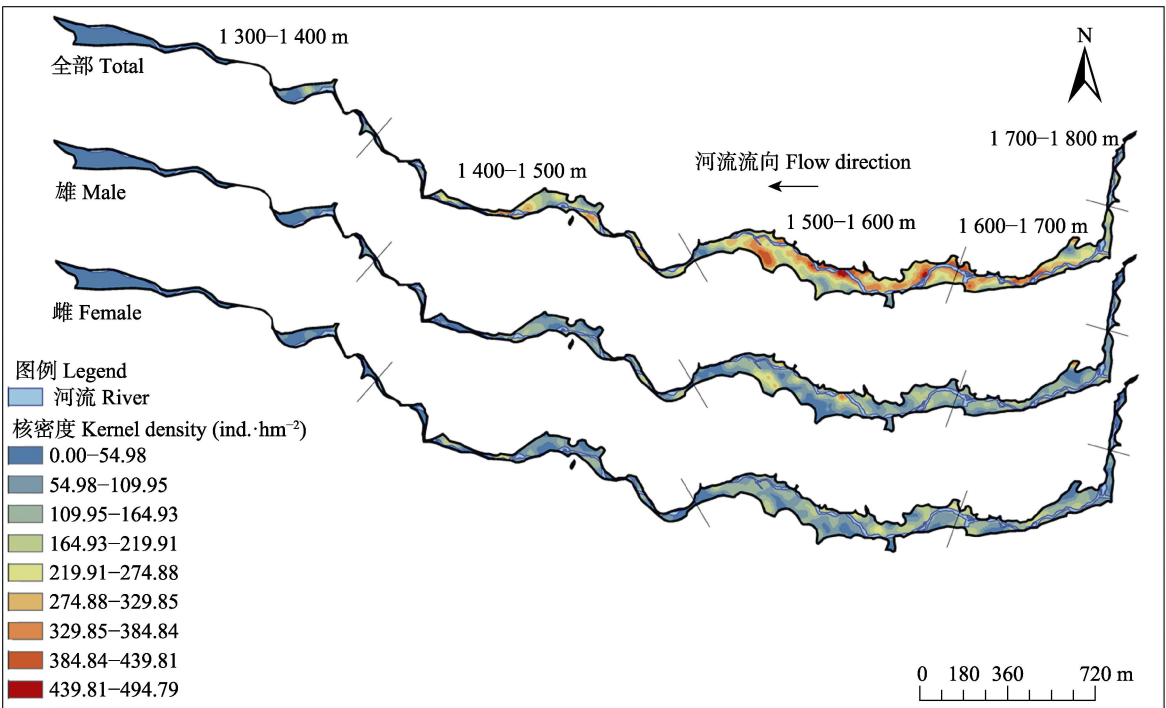


图1 小五台山青杨种群核密度分布图。
Fig. 1 The kernel density distribution map of *Populus cathayana* populations in Xiaowutai Mountains.

2.2 海拔对青杨空间分布的影响

由表2可知, 海拔显著影响了青杨的数量、性比和平均胸径。随海拔从1 300 m上升至1 800 m, 分布区内的青杨雌、雄植株的个体数均呈现“先增后减”的分布趋势(该趋势与核密度分析结果一致), 而平均胸径的变化规律正好相反, 呈现“先减后增”的变化。虽然雄树的平均胸径在各个海拔段均略大于雌树, 但统计结果不显著。此外, 不同海拔区域内的性比显著不同。低海拔区域偏雌($\delta:\eta = 0.68, \chi^2 = 8.09, p = 0.004$), 中低海拔区域显著偏雄($\delta:\eta = 1.32, \chi^2 = 26.68, p < 0.001$), 而其他海拔段的性比接近1:1 (表2)。

2.3 河距对青杨空间分布的影响

由表3可知, 河距显著影响青杨的个体数、密度、平均胸径和性比。雌雄植株的个体数、密度和平均胸径均表现为随河距增加而逐渐递减的趋势。河距在0–10 m和30–60 m范围内雄株数量多, 密度高, 性比显著偏雄($\delta:\eta = 1.15, 1.13; \chi^2 = 14.85, 4.00; p = 0.000, 0.046$), 河距在10–30 m范围内雌株数量多, 密度高, 性比显著偏雌($\delta:\eta = 0.9, \chi^2 = 5.37, p =$

0.021), 河距>60 m以后性比接近于1:1 ($\delta:\eta = 0.99, \chi^2 = 0.01, p = 0.92$)。此外, 无论河距远近, 雄树平均胸径均略大于雌树, 但统计结果差异不显著(表3)。

2.4 分布区土壤理化性质的异质性

由表4可知, 土壤理化性质在青杨种群分布区内具有高度异质性, 并与所处的海拔和河距密切相关。低海拔区域的土壤含水量、有机质、TN、TP、有效N、有效P、有效K含量比其他海拔区域含量低; 高海拔区域的土壤含水量、有机质、TN、TP、TK、有效N含量最高; 除了具较低的TK和有效K含量外, 中海拔区域的其他土壤理化指标含量与分布区的整体平均值接近(表4)。

此外, 随河距的变化各土壤理化性质也呈现出不同的变化。土壤含水量、pH值、有机质、TN、TP和有效K含量随河距增加而减少, 而TK、有效N和有效P含量则随河距的增加而增加(表4)。

2.5 雌雄群体优势分布区域的土壤理化性质差异

由表5可知, 雌雄群体优势分布区的部分土壤理化性质存在显著差异。雌株群体优势分布区的有机质和TN含量显著高于雄株群体优势分布区, 其

表2 小五台山不同海拔梯度上青杨雌雄群体的个体数、密度、平均胸径和性比(平均值±标准误差)

Table 2 The number, density, average diameter at breast height (DBH) and sex ratio of female and male *Populus cathayana* trees at different altitudes in Xiaowutai Mountains (mean ± SE)

海拔 Altitude	雄株 Male			雌株 Female			性比 Sex ratio
	数量 Number	密度 Density (ind. · hm ⁻²)	平均胸径 DBH (cm)	数量 Number	密度 Density (ind. · hm ⁻²)	平均胸径 DBH (cm)	
低海拔 Low altitude (1300–1400 m)	88	18.87	38.90 ± 1.23 ^a	130	27.88	38.54 ± 1.16 ^a	0.68
中低海拔 Middle-low altitude (1400–1500 m)	818	130.33	32.89 ± 0.42 ^c	622	99.10	32.04 ± 0.43 ^c	1.32
中海拔 Middle altitude (1500–1600 m)	1 462	144.83	34.17 ± 0.31 ^{bc}	1 481	146.71	32.57 ± 0.29 ^c	0.99
中高海拔 Middle-high altitude (1600–1700 m)	685	130.20	36.16 ± 0.46 ^b	660	125.44	35.28 ± 0.42 ^b	1.04
高海拔 High altitude (1700–1800 m)	121	61.71	38.91 ± 1.30 ^a	112	57.12	38.44 ± 1.08 ^a	1.08

加粗的数值表示性比经卡方检验, 结果具显著差异; 同一列中平均值后的不同字母代表经Duncan多重范围检验后组间存在显著差异。

The bold numbers are significantly different from 1 ($p < 0.05$) tested by chi square test. Different lowercase letters in a column indicate significant difference between estimates at the level of $p < 0.05$ according to Duncan's multiple range test.

表3 小五台山与河岸不同距离范围内青杨雌雄群体的个体数、密度、平均胸径和性比(平均值±标准误差)

Table 3 The number, density, average diameter at breast height (DBH) and sex ratio of female and male *Populus cathayana* trees at different distances from the Jinhegou River in Xiaowutai Mountains (mean ± SE)

与河岸距离 Distance from river	雄株 Male			雌株 Female			性比 Sex ratio
	数量 Number	密度 Density (ind. · hm ⁻²)	平均胸径 DBH (cm)	数量 Number	密度 Density (ind. · hm ⁻²)	平均胸径 DBH (cm)	
0–10 m	1 546	197.28	35.93 ± 0.29 ^a	1 339	170.86	34.51 ± 0.29 ^{ab}	1.15
10–30 m	882	102.85	34.43 ± 0.43 ^{ab}	982	114.51	33.90 ± 0.37 ^{bc}	0.90
30–60 m	544	96.44	32.48 ± 0.54 ^{cd}	480	85.10	31.81 ± 0.55 ^{de}	1.13
> 60 m	202	75.92	30.65 ± 0.76 ^{ef}	204	76.67	29.86 ± 0.83 ^f	0.99

加粗的数值表示性比经卡方检验, 结果具显著差异; 同一列中平均值后的不同字母代表经Duncan多重范围检验后组间存在显著差异。

The bold numbers are significantly different from 1 ($p < 0.05$) tested by chi square test. Different lowercase letters in a column indicate significant difference between estimates at the level of $p < 0.05$ according to Duncan's multiple range test.

表4 小五台山不同海拔和与河岸距离(河距)区域内的土壤理化性质(平均值±标准误差)

Table 4 The soil properties at different altitudes or distances from the Jinhegou River in Xiaowutai Mountains (mean ± SE)

指标 Indices		含水量 Water content (%)	pH	有机质 Organic matter (%)	总 N Total N (g·kg ⁻¹)	总 P Total P (g·kg ⁻¹)	总 K Total K (g·kg ⁻¹)	有效 N Available N (g·kg ⁻¹)	有效 P Available P (mg·kg ⁻¹)	有效 K Available K (g·kg ⁻¹)
海拔 Altitude (m)	1 300–1 400	31.24 ± 0.27 ^c	7.20 ± 0.01 ^a	6.38 ± 0.05 ^c	4.00 ± 0.06 ^d	0.94 ± 0.01 ^d	13.26 ± 0.04 ^b	0.25 ± 0.01 ^c	6.94 ± 0.07 ^c	0.21 ± 0.01 ^c
	1 400–1 500	48.08 ± 0.42 ^b	7.21 ± 0.01 ^a	10.89 ± 0.11 ^c	5.30 ± 0.05 ^c	1.03 ± 0.01 ^b	13.04 ± 0.01 ^c	0.35 ± 0.01 ^d	9.92 ± 0.12 ^c	0.33 ± 0.01 ^a
	1 500–1 600	42.38 ± 0.15 ^c	7.03 ± 0.01 ^c	10.52 ± 0.03 ^d	5.32 ± 0.02 ^c	0.94 ± 0.01 ^d	13.09 ± 0.01 ^c	0.39 ± 0.01 ^c	10.96 ± 0.04 ^b	0.26 ± 0.01 ^d
	1 600–1 700	40.28 ± 0.23 ^d	7.02 ± 0.01 ^c	11.42 ± 0.07 ^b	5.66 ± 0.04 ^b	0.96 ± 0.01 ^c	13.05 ± 0.01 ^c	0.40 ± 0.01 ^b	11.74 ± 0.06 ^a	0.28 ± 0.01 ^c
	1 700–1 800	52.27 ± 0.49 ^a	7.13 ± 0.01 ^b	13.48 ± 0.21 ^a	6.82 ± 0.11 ^a	1.10 ± 0.01 ^a	13.81 ± 0.03 ^a	0.45 ± 0.01 ^a	9.19 ± 0.11 ^d	0.29 ± 0.01 ^b
	平均值 Mean	43.21	7.08	10.76	5.4	0.97	13.31	0.38	10.7	0.28
河距 Distance from river (m)	0–10	44.38 ± 0.22 ^a	7.10 ± 0.01 ^a	10.91 ± 0.06 ^a	5.49 ± 0.03 ^a	0.98 ± 0.01 ^a	13.02 ± 0.01 ^d	0.37 ± 0.01 ^c	10.44 ± 0.06 ^c	0.28 ± 0.01 ^a
	10–30	42.69 ± 0.26 ^b	7.07 ± 0.11 ^b	10.79 ± 0.07 ^a	5.42 ± 0.03 ^a	0.97 ± 0.01 ^b	13.08 ± 0.01 ^c	0.38 ± 0.01 ^{bc}	10.79 ± 0.07 ^b	0.27 ± 0.01 ^b
	30–60	41.47 ± 0.27 ^c	7.11 ± 0.01 ^a	10.46 ± 0.08 ^b	5.21 ± 0.04 ^b	0.96 ± 0.01 ^b	13.27 ± 0.01 ^b	0.39 ± 0.01 ^b	11.15 ± 0.09 ^a	0.28 ± 0.01 ^a
	> 60	41.91 ± 0.27 ^{bc}	6.91 ± 0.02 ^c	10.39 ± 0.05 ^b	5.24 ± 0.04 ^b	0.92 ± 0.01 ^c	13.32 ± 0.02 ^a	0.40 ± 0.01 ^a	11.02 ± 0.09 ^{ab}	0.26 ± 0.01 ^c

5个海拔段(从低至高)的样本数分别为85, 127, 157, 77和22。4个河距(从近至远)的样本数分别为167, 153, 112和36。海拔或河距的同一行中平均值后的不同字母代表经Duncan多重范围检验后组间存在显著差异。

The numbers of samples at five elevations (from low to high altitude) are 85, 127, 157, 77 and 22, respectively. The numbers of samples at four different distances from the Jinhegou River (from near to far distance) was 167, 153, 112 and 36, respectively. Different lowercase letters in a row indicate significant difference between estimates at the level of $p < 0.05$ according to Duncan's multiple range test.

表5 小五台山青杨雌雄群体优势分布区的土壤理化性质(平均值±标准误差, $n = 6$)

Table 5 The soil properties in dominant distribution area of female and male *Populus cathayana* trees in Xiaowutai Mountains (mean ± SE, $n = 6$)

指标 Indices		含水量 Water content (%)	pH	有机质 Organic matter (%)	总 N Total N (g·kg ⁻¹)	总 P Total P (g·kg ⁻¹)	总 K Total K (g·kg ⁻¹)	有效 N Available N (g·kg ⁻¹)	有效 P Available P (mg·kg ⁻¹)	有效 K Available K (g·kg ⁻¹)
雌株 Female		40.64 ± 2.64	7.00 ± 0.09	11.23 ± 0.85	5.39 ± 0.25	0.95 ± 0.03	13.01 ± 0.14	0.39 ± 0.01	12.06 ± 1.12	0.23 ± 0.01
雄株 Male		39.78 ± 2.06	6.99 ± 0.10	8.54 ± 0.45	4.10 ± 0.34	0.90 ± 0.03	13.15 ± 0.17	0.34 ± 0.02	9.74 ± 0.66	0.24 ± 0.02
P 值 Probability		0.699	0.818	0.004	0.015	0.31	0.699	0.18	0.093	1
显著性 Significance		ns	ns	**	*	ns	ns	ns	ns	ns

采用非参数检验法予以判断雌雄之间的差异是否显著。*, $0.01 < p \leq 0.05$; **, $0.001 < p \leq 0.01$; ns 无显著差异。

The nonparametric test was used to determine whether the differences between male and female populations were significant. *, $p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; ns, no significant.

土壤含水量和有效P含量略高于雄株群体分布区(统计结果不显著), 而pH值、TP、TK、有效N、有效K含量无显著差异。

3 讨论

该研究表明, 小五台山的青杨种群主要沿河谷呈狭长带状分布, 雌雄群体均为聚集分布。个体数量在中海拔区域最多、最密集, 随着分布范围向低、高海拔延伸, 个体数量逐渐减少。这种分布特征可能与青杨的生长特性以及小五台山金河沟的地理环境密切相关。青杨是一种喜欢中温、光照、湿润环境的速生高大乔木, 其快速生长的特性需要大量的水分和养分作保障, 往往生长在河滨地带平缓的区域(李贻铨, 1983)。小五台山的气候类型为温带季风性气候, 夏季高温多雨, 降水丰富, 光照充足, 能够为青杨的生长提供良好的气候条件。另外, 金河沟

是由狭长深沟切谷发育而成, 两侧坡陡, 沟底较缓, 有利于土壤水分的保持和养分的富集。因此, 形成了青杨种群主要沿河谷底部呈狭长带状分布的现状。该现象与董世林和王战(1988)关于杨树的地理分布特点的研究结果一致。

本研究发现海拔和河距是影响青杨雌雄群体的个体数、密度以及平均胸径的主要原因。随海拔增加, 雌雄个体数与密度均表现“先增后减”的特点, 而平均胸径则表现出相反的变化特征。其原因主要在于高海拔区域温度低, 枯枝落叶易于积累, 土壤养分相对富集, 土壤含水量、有机质和矿质元素含量较高, 但由于上游河谷深切严重, 造成两岸地形陡峭, 制约了个体的扩散, 再加上桦树(*Betula* spp.)等其他乔木的种间竞争, 导致了该区域内雌雄植株的数量和密度偏少(或小)。低海拔区域虽然地形条件相对较好, 但由于汛期河流的冲刷作用导致土壤

发育差, 土壤有机质和矿质元素等含量较低, 仅在局部土壤发育较好的斑块内有青杨分布(且雌株偏多), 因此也限制了青杨的生长和分布。中海拔区域比高、低海拔区域更为平坦, 两侧有支沟汇入, 导致河谷更加宽阔, 土壤的水分和养分条件适中, 非常适合青杨个体的生长发育, 因而该区域的个体数和密度最大。但由于受到密度制约作用的影响, 植株的径向生长受到抑制, 平均胸径偏小。而高、低海拔区域由于个体数量少、密度小, 种内竞争小, 平均胸径反而更大, 最终导致群体的平均胸径呈现“先减后增”的变化。此外, 雌雄植株的数量、密度和平均胸径还表现出“随河距增加而逐渐减少”的变化。其原因是靠近河流的区域坡度相对平缓, 水分条件和土壤发育较好, 土壤中的有机质和TN、TP和有效K等矿质元素含量较高(表4), 有利于青杨个体的生长。而随着河距增加, 坡度逐渐变陡, 水分和土壤条件变差, 土壤含水量、有机质以及部分矿质元素含量降低, 限制了青杨个体的生长发育, 最终呈现出逐渐变少(小)的趋势。

此外, 尽管前期的研究表明了整个青杨种群的性比不偏离1:1 (王志锋等, 2011), 但我们发现分布区内的局部地方性比并不一致, 往往会受到海拔高低和河距大小的影响。如低海拔区域的性比偏雌(主要由于土壤发育较好的斑块内的雌株处于温暖的环境, 其生长发育比雄株好并呈现聚集分布), 低中海拔区域的性比偏雄。河距在0–10 m范围内性比偏雄, 河距在10–30 m范围内性比显著偏雌。根据Freeman等(1976)的研究, 雌株产生种子往往需要比雄株投入更高的生殖成本, 从而导致其资源需求与雄株显著不同, 这种资源需求差异会进一步影响雌雄个体的分布。与该结论一致, 本研究对比分析青杨雌、雄群体优势分布区域的土壤理化性质后也发现, 雌树更偏向于生长在土壤有机质和TN含量更高的环境(表5), 土壤中氮的多少对雌雄植株的生长以及竞争具有密切联系。类似的结果也被Zhang等(2014)的研究所证实, 他们对土壤缺乏氮、磷环境下生长的青杨雌雄植株的形态、生理及叶绿体超微结构进行研究后发现, 缺乏氮、磷对雌株造成的负面影响大于雄株, 雄株比雌株具有更强的光合作用、更高的光合氮和磷利用效率, 以及更完整的叶绿体超微结构等。同时, Song等(2017)也发现氮可以控制贡嘎山冰川退缩迹地上冬瓜杨(*Populus purdomii*)与川滇

柳(*Salix rehderiana*)的种内和种间竞争, 并驱动原生演替。另一方面, 还有研究报道雌雄植株对外界环境的适应能力有差异(Dawson & Ehleringe, 1993; Li *et al.*, 2005, 2007; Xu *et al.*, 2008, 2009; Hultine *et al.*, 2013)。雄株个体在土壤干燥、养分贫瘠、海拔较高等恶劣生境中生长良好, 而雌株个体在湿润、肥沃、低海拔或低洼等生境中生长良好(胥晓等, 2007)。因此, 这种性别间的适应能力差异也可能会影响雌雄个体的分布。与高海拔区域相比, 金河沟低海拔区域更加温暖, 雌株生长占优势, 故性比偏雌。类似的现象也被Grant和Mitton (1979)在*Populus tremuloides*种群中发现。此外, 小五台山河流每年的春汛和夏汛期间, 水流湍急, 河流冲刷力强, 在距河道0–10 m范围均处于水淹状态。根据杨鹏和胥晓(2012)的研究, 青杨雄株在水淹状况下可以通过维持更高的光合作用和增加不定根数量来维持比雌株更强的耐涝性。因而在距河道0–10 m范围内雌株个体存活数较多, 性比偏雄。在距河道10–30 m范围内由于避开了河流冲刷, 不存在水淹胁迫, 再加上土壤养分相对富集, 更适合雌株生长, 故性比偏雌。因此, 海拔和河距只是改变了区域内的土壤理化性质以及生长环境这两种外在因素, 而雌雄植株对资源需求以及对环境适应能力的性别差异才是决定性比的内在原因。

综上所述, 小五台山的青杨种群主要沿河谷呈狭长带状分布, 雌雄群体均为聚集分布。个体数量在中海拔区域最多, 密度最大。随着分布范围向低、高海拔延伸, 个体数量逐渐减少。海拔和河距对青杨雌雄群体的个体数、密度以及平均胸径均有影响。随海拔增加, 雌雄个体数与密度均表现“先增后减”的特点, 而平均胸径受密度效应的影响则表现出相反的变化特征。随河距增加, 个体数量、密度和平均胸径表现为“逐渐减少”的特点。局部区域由于海拔和河距影响了土壤理化性质和生长环境, 在资源需求和环境适应力存在差异的内因驱动下, 雌雄植株性比会发生偏倚。

参考文献

- Alliende MC, Harper JL (1989). Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex and age structure of a population of *Salix cinerea*. *Journal of Ecology*, 77, 1029–1047.
- Bertiller MB, Sain CL, Bisigato AJ, Coronato FR, Aries JO, Graff

- P (2002). Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis*, in northern Patagonia: The role of environmental patchiness. *Biodiversity & Conservation*, 11, 69–84.
- Charlesworth B, Charlesworth D (1978). A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist*, 112, 975–997.
- Chen J, Dong TF, Duan BL, Korpelainen H, Niinemets Ü, Li CY (2015). Sexual competition and N supply interactively affect the dimorphism and competitiveness of opposite sexes in *Populus cathayana*. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1285–1298.
- Chen KQ, Zhang HR, Lei XD (2018). Spatial pattern of *Quercus mongolica* in natural secondary forest. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3462–3470. [陈科屹, 张会儒, 雷相东 (2018). 天然次生林蒙古栎种群空间格局. 生态学报, 38, 3462–3470.]
- Dawson TE, Ehleringer JR (1993). Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer Negundo*. *Ecology*, 74, 798–815.
- Dong SL, Wang Z (1988). Geographical distribution pattern of *Populus* in China. *Chinese Journal of Ecology*, 7(6), 12–18. [董世林, 王战 (1988). 中国杨树地理分布规律的研究. 生态学报, 7(6), 12–18.]
- Freeman DC, Klikoff LG, Harper KT (1976). Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, 193, 597–599.
- Garcia MB, Antor RJ (1995). Age and size structure in populations of a long-lived dioecious geophyte: *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 156, 236–243.
- Grant MC, Mitton JB (1979). Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution*, 33, 914–918.
- He Q, Cui BS, Zhao XS, Fu HL, Liao XL (2009). Relationships between salt marsh vegetation distribution/diversity and soil chemical factors in the Yellow River Estuary, China. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 676–687. [贺强, 崔保山, 赵欣胜, 付华龄, 廖晓琳 (2009). 黄河河口盐沼植被分布、多样性与土壤化学因子的相关关系. 生态学报, 29, 676–687.]
- Hultine KR, Burtch KG, Ehleringer JR (2013). Gender specific patterns of carbon uptake and water use in a dominant riparian tree species exposed to a warming climate. *Global Change Biology*, 19, 3390–3405.
- Li CY, Xu G, Zang RG, Korpelainen H, Berninger F (2007). Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 27, 399–406.
- Li CY, Yang Y, Junttila O, Palva ET (2005). Sexual differences in cold acclimation and freezing tolerance development in sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) ecotypes. *Plant Science*, 168, 1365–1370.
- Li JY, Xu X, Yang P, Wang BX, Wang ZF, Li XF (2012). Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 369–379. [李俊钰, 胥晓, 杨鹏, 王碧霞, 王志峰, 李霄峰 (2012). 铝胁迫对青杨雌雄幼苗生理生态特征的影响. 应用生态学报, 23, 45–50.]
- Li XF, Wang BX, Huang XY, Qiu HH, Chen J (2012a). Differences of sexual maturation between the genders for *Populus cathayana* Rehd. population. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology*, 53, 1–2, 21. [李霄峰, 王碧霞, 黄晓燕, 仇海红, 陈坚 (2012a). 天然青杨种群性成熟条件及性别间差异. 宁夏农林科技, 53, 1–2, 21.]
- Li XF, Xu X, Wang BX, Huang YY, Wang ZF, Li JY (2012b). Effects of forest litter layer on regeneration of *Populus cathayana* natural population in Xiaowutai Mountains in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 109–116. [李霄峰, 胥晓, 王碧霞, 黄尤优, 王志峰, 李俊钰 (2012b). 小五台山森林落叶层对天然青杨种群更新方式的影响. 植物生态学报, 36, 109–116.]
- Li YQ (1983). Soil conditions for the growth of *Populus*. *Chinese Journal of Soil Science*, 15, 41–45. [李贻铨 (1983). 杨树生长的土壤条件. 土壤通报, 15, 41–45.]
- Liu CX, Wang DG (2016). Spatial effects and development pattern of creative tourism resource: A case study of center city of Suzhou. *Geographical Research*, 35, 977–991. [刘昌雪, 汪德根 (2016). 城市创意旅游资源空间效应及发展模式——以苏州市中心城区为例. 地理研究, 35, 977–991.]
- Liu ZL, Zhang CY, Fang JY (2004). Relationship between the vegetation type and topography in Mt. Xiaowutai, Hebei Province: A remote sensing analysis. *Biodiversity Science*, 12, 146–154. [刘增力, 郑成洋, 方精云 (2004). 河北小五台山东坡植物物种多样性的垂直梯度变化. 生物多样性, 12, 137–145.]
- Lloyd DG (1982). Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *The American Naturalist*, 120, 571–585.
- Lu M, Yang L, Wang JY, Huang H, Wang JC (2017). Applications of pointgroup density cartography based on kernel density estimation. *Engineering of Surveying and Mapping*, 26, 70–74. [卢敏, 杨柳, 王金茵, 黄煌, 王结臣 (2017). 基于核密度估计的点群密度制图应用研究. 测绘工程, 26, 70–74.]
- Lu RK (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis Methods*. Chinese Agricultural Scientific and Technology Press, Beijing. [鲁如坤 (2000). 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Marques AR, Fernandes GW, Reis IA, Assunção RM (2002). Distribution of adult male and female *Baccharis concinna* (Asteraceae) in the rupestrian fields of Serra Do Cipó, Brazil. *Plant Biology*, 4, 94–103.

- Niu CJ, Lou AR, Sun RR, Li QF (2007). *Basic Ecology*. 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬 (2007). 基础生态学. 第2版. 高等教育出版社, 北京.]
- Renner SS, Ricklefs RE (1995). Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82, 596–606.
- Song M, Yu L, Jiang Y, Lei Y, Korpelainen H, Niinemets Ü, Li C (2017). Nitrogen-controlled intra- and interspecific competition between *Populus purdomii* and *Salix rehderiana* drive primary succession in the Gongga Mountain glacier retreat area. *Tree physiology*, 37, 799–814.
- Wang BY, Yu SX, Wang YF (2006). Fractal analysis of the dynamics of population patterns during vegetation succession. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 924–930. [王本洋, 余世孝, 王永繁 (2006). 植被演替过程中种群格局动态的分形分析. 植物生态学报, 30, 924–930.]
- Wang DS, Yang ZY (2006). *The Populus cathayana in Liaoning Province, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. [王东胜, 杨志岩 (2006). 辽宁杨树. 中国林业出版社, 北京.]
- Wang ZF, Xu X, Li XF, Yang P, Yuan XL (2011). The distribution of male and female *Populus cathayana* populations along an altitudinal gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 7067–7074. [王志峰, 胥晓, 李霄峰, 杨鹏, 袁新利 (2011). 青杨雌雄群体沿海拔梯度的分布特征. 生态学报, 31, 7067–7074.]
- Xu X (2016). Research advances in root recognition in plants. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, 37, 365–369. [胥晓 (2016). 植物根系识别研究. 西华师范大学学报(自然科学版), 37, 365–369.]
- Xu X, Peng G, Wu C, Korpelainen H, Li C (2008). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 28, 1751–1759.
- Xu X, Yang F, Yin CY, Li CY (2007). Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2626–2631. [胥晓, 杨帆, 尹春英, 李春阳 (2007). 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展. 应用生态学报, 18, 2626–2631.]
- Xu X, Yang F, Zhang S, Korpelainen H, Li CY (2009). Physiological and proteomic responses of two contrasting *Populus cathayana* population to drought stress. *Physiologia Plantarum*, 136, 150–168.
- Yan HB, Ma HJ, Feng F, Liang N, Shi C, Yang XQ, Han YZ (2018). Spatial distribution patterns and associations of typical tree species in different regions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 369–379. [闫海冰, 马慧晶, 冯帆, 梁楠, 史婵, 杨秀清, 韩有志 (2018). 不同区域典型树木的空间分布格局及关联性. 应用生态学报, 29, 369–379.]
- Yang P, Xu X (2012). Effects of waterlogging stress on the growth and physiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 81–87. [杨鹏, 胥晓 (2012). 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性和生长的影响. 植物生态学报, 36, 81–87.]
- Yu PT, Liu HY, Cui HT (2002). Vegetation and its relation with climate conditions near the timberline of Beitai, the Xiaowutai Mts., Northern China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 523–528. [于澎涛, 刘鸿雁, 崔海亭 (2002). 小五台山北台林线附近的植被及其与气候条件的关系分析. 应用生态学报, 13, 523–528.]
- Zhang GM, Zhu AX, Yang ST, Qin CZ, Xiao W, Windels SK (2013). Mapping wildlife habitat suitability using kernel density estimation. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 7590–7600. [张桂铭, 朱阿兴, 杨胜天, 秦承志, 肖文, Windels SK (2013). 基于核密度估计的动物生境适宜度制图方法. 生态学报, 33, 7590–7600.]
- Zhang PJ, Qing H, Zhang L, Xu YD, Mu L, Ye RH, Qiu X, Chang H, Shen HH, Yang J (2017). Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 165–174. [张璞进, 清华, 张雷, 徐延达, 木兰, 晔蕾罕, 邱晓, 常虹, 沈海花, 杨劼 (2017). 内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局. 植物生态学报, 41, 165–174.]
- Zhang S, Jiang H, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY (2014). Sexually different physiological responses of *Populus cathayana* to nitrogen and phosphorus deficiencies. *Tree Physiology*, 34, 343–354.
- Zhao YZ, Xin YF, Ma QY, Zhang CY (2010). Population sex ratio and spatial distribution of dioecious tree species *Pistacia chinensis*. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 1087–1093. [赵亚洲, 辛雅芬, 马钦彦, 张春雨 (2010). 雌雄异株树种黄连木种群性比及空间分布. 生态学报, 29, 1087–1093.]
- Zhong ZC, Zeng B (2001). Trends and advances in researches on plant population ecology. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 26, 230–236. [钟章成, 曾波 (2001). 植物种群生态研究进展. 西南师范大学学报(自然科学版), 26, 230–236.]

特邀编委: 廖万金 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0184