

DOI: 10.5846/stxb201903220547

王茜, 敖艳艳, 李文巧, 秦菲, 杨思琴, 丁博, 邓洪平. 缙云山细枝桫种群性比及空间分布. 生态学报, 2020, 40(17): 6057-6066.

Wang Q, Ao Y Y, Li W Q, Qin F, Yang S Q, Ding B, Deng H P. Sex ratio and spatial pattern of *Eurya loquaiiana* population in Jinyun Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 6057-6066.

缙云山细枝桫种群性比及空间分布

王 茜^{1,2}, 敖艳艳¹, 李文巧¹, 秦 菲¹, 杨思琴¹, 丁 博³, 邓洪平^{1,4,*}

1 西南大学生命科学学院资源植物保护与种质创新重庆市重点实验室, 重庆 400715

2 重庆山地型城市森林生态系统国家定位观测研究站, 重庆 400036

3 西南大学生物技术中心, 重庆 400715

4 重庆市科学技术研究院低碳与生态环保研究中心, 重庆 401123

摘要:缙云山细枝桫(*Eurya loquaiiana*)种群包含一些性别变异个体,表现出“亚雌雄异株”的特点。为分析该种群的性别人格局,了解桫木属植物性别系统的进化及其适应机制,在缙云山细枝桫分布的不同生境中设置 8 个 20 m×20 m 长期观测样地,分析性比变化及其与环境、年龄结构的关系,同时设置 1 个 20 m×60 m 样地,分析植株的空间分布格局及性别间在空间上的关联。结果显示:(1)缙云山细枝桫种群总体上性别偏雌,雌雄比为 1.43,性别变异株比例达 14.42%。(2)各样地中雌雄比和性别变异株比例差异较大,性别变异株比例与干扰强度呈较强正相关而与海拔高度和郁闭度呈较强负相关,显示变异株的出现可能与人为干扰有一定联系;雌雄比与样地中细枝桫平均基径显著正相关,可能随着林龄的增加,雌雄比有增加的趋势。(3)细枝桫个体在空间上整体呈聚集分布,雌株、雄株及性别变异株主要呈随机分布,在部分尺度偏向于聚集分布。(4)雌株和雄株对环境异质性的响应相似,在空间分布上有一定的正相关。上述结果反应了缙云山细枝桫种群的性别格局及其生态适应机制。

关键词:亚雌雄异株; 性比; 年龄结构; 环境因子; 空间分布

Sex ratio and spatial pattern of *Eurya loquaiiana* population in Jinyun Mountain

WANG Qian^{1,2}, AO Yanyan¹, LI Wenqiao¹, QIN Fei¹, YANG Siqin¹, DING Bo³, DENG Hongping^{1,4,*}

1 Chongqing Key Laboratory of Plant Resource Conservation and Germplasm Innovation, Institute of Resources Botany, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chong Qing Urban Forest Ecosystem Research Station, Chongqing 400036, China

3 Biotechnology Research Center, Southwest University, Chongqing 400715, China

4 Chongqing Research Center for Low Carbon and Ecological Environment, Chongqing Academy of Science & Technology, Chongqing 401123, China

Abstract: It is usually found a number of sex variant plants in the *Eurya loquaiiana* population in Jinyun Mountain, which plants show a subdioecy characteristic. However, it is still unrevealed the gender pattern, sexual evolution and adaptive mechanisms of these *E. loquaiiana* populations. In this study, 8 sampling plots in 20 m×20 m were set in different habitats, in order to analyse the relationship between sex ratio and environmental variations, and age structure. Additionally, a sampling plot in size of 20 m×60 m was set, then the investigation of plant distribution pattern and spatial correlation between different sex plants were conducted. The results of this study indicated that (1) There were more female plants in *E. loquaiiana* population. The ratio between female and male plants was 1.43, the percentage of sex variant plants in the studied population was 14.42%. (2) The sex ratio and percentage of sex variant plants varied in different sampling plots. Moreover, it was found that the percentage of sex variant plants positively correlated with intensity of disturbance, but

基金项目:国家自然科学基金青年项目(31600491)

收稿日期:2019-03-22; 网络出版日期:2020-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: denghp@swu.edu.cn

negatively correlated with altitude and crown density. The reason for these findings was presumably the human disturbance. At the same time, it was discovered that the sex ratio of studied population significantly correlated with the basal diameter of *E. loquaiana* plants. And the sex ratio might increase with forest age. (3) On the whole, studied *E. loquaiana* population exhibited clumped-distribution pattern. The male plants, female plants and sex variant plants mainly randomly distributed, but in some scales, they showed clumped-distribution. (4) The male and female plants behaved the similar responses to the environmental variations. They performed positively relationship with each other in spatial distribution. The results of this study uncovered the gender pattern of *E. loquaiana* population and its ecological adaptive mechanisms in Jinyun Mountain.

Key Words: subdioecy; sex ratio; age structure; environmental factors; spatial distribution

桫欏属(*Eurya*)原属山茶科(Theaceae)厚皮香亚科(Ternstroemoideae)^[1], APG 系统将其列入五列木科(Pentaphylacaceae)^[2]。该属植物广布于我国长江以南各省区,是常绿阔叶林中常见的下木,其泌蜜量大,花粉充足,是重要的冬季野生蜜粉源,对于蜂群安全越冬和春季的快速繁殖起重要作用^[3]。该属植物具有较严格的雌雄异株性系统,但偶尔也会出现一些同时具有两性结构的变异株,如在细枝桫欏(*E. loquaiana*)^[4]、钝叶桫欏(*E. obtusifolia*)^[5-6]及桫欏(*E. japonica*)^[7]中已有报道。区别于典型“雌雄异株”性别系统,这种变异株与雌、雄株共存的性别系统被称为“亚雌雄异株”,常被视为“雌雄同花”向“雌雄异株”进化的过渡^[8]。课题组在调查中发现,缙云山细枝桫欏种群较大,分布于不同生境,且有较大比例的性别变异株,可为研究该属植物性别系统的进化与生态适应机制提供良好材料。

性别比例和个体空间分布是“雌雄异株”种群重要的结构参数,影响着种群的生存发展,甚至影响群落中生物间的相互关系^[9]。“亚雌雄异株”种群由于包含一些两性个体,其结构较“雌雄异株”种群更复杂。本研究选择缙云山细枝桫欏种群为研究对象,通过分析细枝桫欏性比(包括雌雄比与性别变异株比例)及其随环境因子、年龄结构等的变化,同时分析其空间格局特点,为探索其性别格局成因,了解其性别系统进化及生态适应机制提供依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究地位于重庆缙云山国家级自然保护区,地理坐标东经 106°17'43"—106°24'50",北纬 29°41'08"—29°52'03",最低海拔 180 m,最高海拔 952 m。该区为亚热带季风湿润性气候,年均温度 13.6℃,年均降水量 1243.8 mm,植被类型主要包括马尾松林、柏木林、栲树林、短刺米楮林、四川山矾林和竹林等^[10]。

1.2 样地设置与群落调查

根据细枝桫欏分布,同时综合考虑海拔、植被类型、人为干扰等因素,在缙云山保护区内设置 8 个 20 m×20 m 的样地(图 1)。调查样地内每株乔木的种名、高度、胸径和冠幅,再将各样地划分为 16 个 5 m×5 m 小样方,调查每个小样方内灌木的种名、高度、胸径和冠幅,草本的种名、平均高度和盖度。整理上述调查结果,使用以下公式计算重要值:重要值=(相对密度+相对优势度+相对频度)/300^[11]。标记样地内每一株细枝桫欏,记录基径。2016—2018 年,于细枝桫欏开花季节调查植株性别。

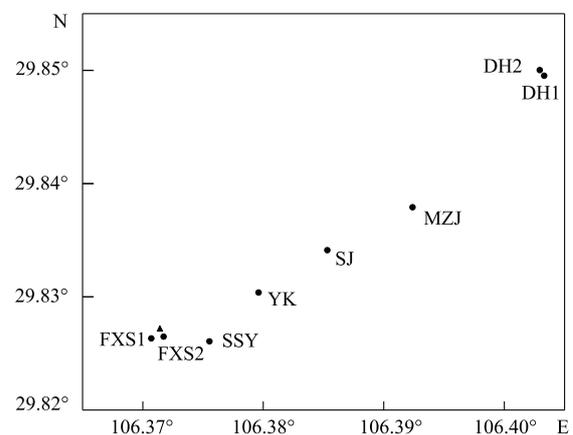


图 1 样地分布位置图

Fig.1 Distribution of sample plots

“●”表示 8 个 20 m×20 m 样地中心点位置, DH1、DH2 为黛湖 1 号和 2 号样地, MZJ 为马中咀样地, SJ 为三角花园样地, YK 为埡口样地, SSY 为舍身崖样地, FXS1、FXS2 为复兴寺 1 号和 2 号样地;“▲”表示 20 m×60 m 大样地中心点位置

为了避免微环境对花性别表型的影响,确定植株性别时至少观察不同方向的 3 个枝条,每枝至少观察 50 朵花。记录每个样地的海拔、郁闭度及人为干扰状况。在每个样地随机选取相距至少 10 m 的 3 个采样点,收集 0—20 cm 土样带回实验室检测。土壤全 N 采用凯氏消煮法(林业标准 LY/T 1228—1999),土壤全 P 采用酸熔—钼锑抗比色法(林业标准 LY/T 1232—1999),土壤全 K 采用酸熔—火焰光度法(林业标准 LY/T 1234—1999)。由于空间格局分析需要在一个面积较大的样地内进行^[12],因此设置了 1 个 20 m×60 m 样地(图 1),调查其中每株细枝桧的性别及坐标位置,分析个体空间分布格局。

1.3 数据处理与分析

以基径代替树龄进行年龄结构分析^[13],根据细枝桧的生活习性和野外调查数据分布,将细枝桧划分为 6 个龄级,基径(D) ≤ 1 cm 为 I 级,1 cm $<D\leq 2$ cm 为 II 级,2 cm $<D\leq 3$ cm 为 III 级,3 cm $<D\leq 4$ cm 为 IV 级,4 cm $<D\leq 5$ cm 为 V 级, $D > 5$ cm 为 VI 级。根据细枝桧的生长特点,I 级为幼龄,II、III 级为中龄,IV、V 级为成龄,VI 级为老龄。用卡方检验分析雌雄性比是否显著偏离 1:1 理论值,用单因素方差分析检验组间差异显著性,上述分析使用 SPSS 16.0 完成。使用 Canoco 4.5 软件进行排序,排序前先将细枝桧结构参数进行除趋势对应分析(DCA),根据分析结果确定模型。采用冗余分析(RDA)考察细枝桧结构参数间的相关性,及其与环境因子的相关性,分析前数据均进行 $\lg(x+1)$ 转换。同时使用 SPSS 分析性与植株密度、平均基径以及环境因子之间的 Pearson 相关性。

基于 Ripley's K 函数进行空间格局分析^[12],其公式为: $K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_r(u_{ij}) (i \neq j)$,其中 r 为空间尺度, A 为样地面积, n 为样地中个体数, w_{ij} 为边界效应修正的权重, u_{ij} 为点 i 和 j 之间的距离,当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$,当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$ 。将 $K(r)$ 转化为 $L(r)$ 可以更直观地在图上反应计算结果,公式为: $L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}}$ ^[14]。使用 Monte-Carlo 随机模拟计算 99% 的置信区间,当 $L(r)$ 大于上包迹线时为聚集分布,当 $L(r)$ 位于上下包迹线间时为随机分布,当 $L(r)$ 小于下包迹线时为均匀分布。雌株与雄株间的空间关系采用二元点格局分析^[13]。其基础公式为: $K_{12}(r) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_r(u_{ij}) (i \neq j)$,进行平方根转换后得到: $L_{12}(r) = \sqrt{\frac{K_{12}(r)}{\pi}}$ 。使用 Monte-Carlo 随机模拟计算 99% 的置信区间,若 $L_{12}(r)$ 值落在包迹线内,说明雌雄株分布相互独立,无空间相关性;若 $L_{12}(r)$ 值落在上包迹线以上,两者为空间正相关;若落在下包迹线以下,两者为空间负相关。上述分析均使用 R 3.5.0 中的 spatstat 程序包完成^[14]。

2 结果

2.1 细枝桧依存群落及生境

细枝桧种群主要分布于缙云山海拔大于 500 m 的区域。本次调查选择的 8 个样地,群落类型包括了暖性针叶林、暖性针叶阔叶混交林、竹林及常绿阔叶林(表 1)。群落层次分明,乔木层针叶林中以马尾松、杉木为优势,常绿阔叶林中以香樟为优势,灌木层常以细枝桧、四川山矾为优势,草本层常以狗脊、红盖鳞毛蕨、落地梅为优势(表 1)。

各样地均受到不同程度的人为干扰。其中 SJ 样地位于景区主干道旁,且周围住户较多,人为活动干扰度最高,DH1 和 SSY 样地临近住户,受到的干扰也较大,FXS1 和 FXS2 样地位于保护区缓冲区,受到的人为干扰较小(表 2)。各样地土壤养分差异较大,DH1 和 DH2 样地土壤相对贫瘠,全 N、全 P 和全 K 的含量都相对较低,FXS1、FXS2 及 SSY 样地土壤全 N、全 P 含量相对较高,但土壤全 K 含量相对较低(表 2)。

表 1 各样地群落结构

Table 1 Community structure of each sample plot

样地 Sample plot	群落类型 Community	优势种及其重要值 Dominant species and importance values		
		乔木层 Tree layer	灌木层 Shrub layer	草本层 Field layer
DH1	暖性针叶林	马尾松(0.30)+杉木(0.19)+ 慈竹(0.16)	四川山矾(0.40)+细枝桉 (0.15)+茜树(0.14)	狗脊(0.25)+落地梅(0.21)
DH2	暖性针叶林	马尾松(0.41)+杉木(0.24)+ 四川山矾(0.15)	杜茎山(0.27)+细枝桉 (0.26)+茜树(0.24)	狗脊(0.32)+山姜(0.28)
MZJ	暖性针叶阔叶 混交林	大果杜英(0.24)+杉木(0.21) +四川山矾(0.15)	细枝桉(0.24)+茜树(0.15)+ 四川山矾(0.13)	红盖鳞毛蕨(0.34)+镰羽复叶耳蕨 (0.13)
SJ	暖性针叶阔叶 混交林	杉木(0.20)+马尾松(0.19)+ 四川山矾(0.19)	细枝桉(0.22)+四川山矾 (0.10)+大花枇杷(0.09)	斜方复叶耳蕨(0.23)+狗脊(0.18)
YK	暖性针叶阔叶 混交林	广东山胡椒(0.30)+杉木(0. 25)+川杨桐(0.13)	细枝桉(0.31)+四川山矾 (0.16)	红盖鳞毛蕨(0.47)+斜方复叶耳蕨 (0.24)
SSY	竹林	毛竹(0.43)+杉木(0.40)	细枝桉(0.32)+川杨桐(0.12) +四川山矾(0.12)	寒莓(0.23)+里白(0.17)
FXS1	常绿阔叶林	香樟(0.44)+川杨桐(0.12)+ 广东山胡椒(0.10)	细枝桉(0.39)+四川山矾 (0.31)	落地梅(0.33)+红盖鳞毛蕨(0.18)
FXS2	暖性针叶阔叶 混交林	香樟(0.30)+杉木(0.20)+四 川山矾(0.19)	细枝桉(0.48)+四川山矾 (0.20)	落地梅(0.41)+山姜(0.21)

括号内数值为重要值;DH1、DH2 为黛湖 1 号和 2 号样地, MZJ 为马中咀样地, SJ 为三角花园样地, YK 为垭口样地, SSY 为舍身崖样地, FXS1、FXS2 为复兴寺 1 号和 2 号样地

表 2 各样地生境概况

Table 2 Habitat information of each sample plot

样地 Sample plot	海拔 Altitude/m	郁闭度 Canopy density/%	干扰强度 Disturbance	土壤养分 Soil nutrients		
				土壤全 N Total N content/ (g/kg)	土壤全 P Total P content/ (g/kg)	土壤全 K Total K content/ (g/kg)
DH1	564.8	70	+++	0.72±0.11a	0.21±0.02a	22.61±2.21ab
DH2	576.2	55	++	0.83±0.04ab	0.23±0.02ab	20.91±0.53ab
MZJ	835.8	90	++	1.75±0.39c	0.34±0.03c	30.09±1.27cd
SJ	716.7	65	++++	1.23±0.09b	0.27±0.02abc	32.05±2.62d
YK	856	75	++	2.07±0.26c	0.46±0.08d	26.57±1.08bed
SSY	906.7	60	+++	2.68±0.18d	0.42±0.05d	25.09±8.34abc
FXS1	839.7	90	+	4.02±0.24e	0.57±0.02e	20.11±2.35a
FXS2	850.8	85	+	2.51±0.34d	0.29±0.01bc	19.28±0.39a

+弱; ++ 一般; +++ 较强; ++++ 强; 土壤养分数据为平均值±标准差, 不同小写字母表示组间差异达到显著水平 ($P<0.05$)

2.2 细枝桉性比及其与环境因子等的相关性

8 个 20 m×20 m 样地中共标记了 312 个个体, 观察周期中个体性别表达稳定, 仅有 1 株 16 年观测为雄性, 后记录为性别变异株, 统计中以性别变异株计。312 个个体中雌株 137 株, 雄株 96 株, 性别变异株 45 株, 性别不确定个体 34 株, 性别变异株所占比例为 14.42%。雌雄比 1.43, 卡方检验结果显示雌雄比明显偏离 1:1 ($\text{Chi-Square}=7.215$, $P<0.05$), 雌株显著多于雄株。各样地中仅 DH1、SSY 两个样地雄株偏多, 其余均是雌株偏多。各样地中均有一定数量的性别变异株, 其中 YK 样地性别变异株比例最高, 达 27.03%, FXS2 样地性别变异株比例最低, 仅 2.63% (表 3)。

RDA 分析结果显示, 细枝桉结构参数与环境因子的相关性较强, 前两个环境因子轴的相关系数分别为 0.974 和 0.992, 且前两轴环境因子的解释度达 98.4% (表 4)。细枝桉各结构参数存在自相关: 雌雄比与平均直径有一定正相关, 与性别变异株比例有一定负相关; 性别变异株比例与植株密度有较强负相关。性别变异株比例与干扰强度有强烈正相关而与海拔高度和郁闭度有强烈负相关, 但雌雄比与各环境因素的相关性相对较弱 (图 2)。

Pearson 相关性分析结果与 RDA 分析显示的趋势基本一致,中雌雄比与平均基径间具有显著相关性, Pearson 相关系数达 0.765(表 5)。

表 3 各样地细枝桧结构参数

Table 3 Structure parameters of *Eurya loquaian* plants from each sample plot

样地 Sample plot	植株密度 Density of plant / (plant /m ²)	雌雄比 Female-male ratio	性别变异株比例 Sex variants ratio/%	平均基径 Average basal diameter/cm
DH1	0.06	0.50	21.74	2.13
DH2	0.05	2.00	25.00	3.70
MZJ	0.06	2.00	8.33	3.83
SJ	0.09	2.00	20.59	4.30
YK	0.09	1.36	27.03	2.93
SSY	0.08	0.77	9.68	1.93
FXS1	0.17	1.24	16.42	2.44
FXS2	0.19	1.82	2.63	2.09

雌雄比=雌株数量/雄株数量;性别变异株比例=变异株数量/所有个体数

2.3 性别比例在不同年龄结构中的表现

从龄级调查结果来看(图 3),各样地中细枝桧以中龄和成龄个体为主,年龄结构为稳定型。其中 SJ 样地,缺少幼龄个体,而老龄个体相对较多,占总数的 32%,偏向于衰退型。而 FXS1、FXS2、SSY 及 DH1 样地老龄个体缺乏或极少,幼龄和中龄个体较多,所占比例均大于 70%,偏向于增长型。各样地中,雄株和雌株在各龄级中都有出现,性别不确定个体主要出现在幼龄阶段,各样地中性别变异株相对较少,一般分散出现在各龄级中。

将 8 个样地中所有细枝桧植株视为一个整体,性别变异株在各龄级中出现的比例差异不大,在 V 级和 VI 级中相对较高,雌雄比在各龄级中均大于 1,且在 III—VI 级中,雌株的优势更为明显。但整体上,雌株、雄株及性别变异株基径无显著差异,仅性别不确定个体基径相对较小(图 4)。

2.4 细枝桧植株的空间分布特征

20 m×60 m 样地内共 191 株细枝桧,其中雌株 82 株,雄株 63 株,性别变异株 13 株,性别不确定个体 33 株,其空间分布如图 5 所示。点格局分析结果显示,细枝桧植株在 0.5—5 m 尺度上 $L(r)$ 值高于上包迹线,呈聚集分布(图 6)。雌株、雄株、性别变异株及性别不确定个体在 0—5 m 的尺度上 $L(r)$ 值几乎都位于 99% 置信区间内,呈随机分布,仅雌株在 0.8—1.7 m、雄株在大于 1.5 m 的尺度上、变异株在 2 m 的尺度上 $L(r)$ 值稍高于或位于上包迹线附近,偏向于聚集分布(图 6)。二元

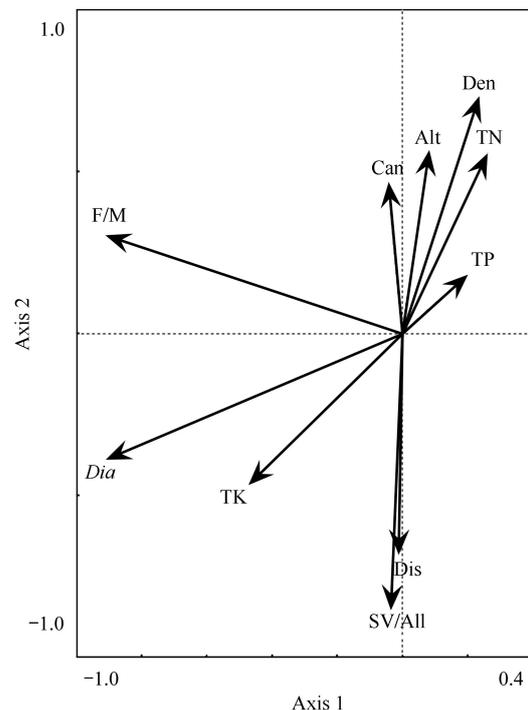


图 2 细枝桧结构参数与环境因子之间的 RDA 二维排序图
Fig. 2 RDA two-dimensional ordination diagram between environmental factors and structure parameters of *Eurya loquaian*

Den: 细枝桧密度, Density of plant; Dia: 平均基径, Average basal diameter; F/M: 雌雄比, Female-male ratio; SV/All: 性别变异株比例, Sex variants ratio; Can: 郁闭度, Canopy density; Alt: 海拔, Altitude; Dis: 干扰强度, Disturbance; TN: 土壤全 N, Total N content; TP: 土壤全 P, Total P content; TK: 土壤全 K, Total K content

点格局分析结果显示,雌株和雄株有一定的正相关,且在 0.8—2.5 m 的尺度上达到显著水平(图 6)。

表 4 细枝桫欓结构参数与环境因子之间的 RDA 分析结果

Table 4 RDA analysis between environmental factors and structure parameters of *Eurya loquaian*

参数指标 Parameters	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
特征值 Eigenvalues	0.780	0.150	0.011	0.004
结构参数-环境相关性 Structure parameters-environment correlations	0.974	0.992	0.786	0.701
结构参数的变异累积百分比/% Cumulative percentage variance of structure parameters data /%	78.0	93.0	94.1	94.5
结构参数-环境相关变异累积百分比/% Cumulative percentage variance of structure parameters-environment relation /%	82.5	98.4	99.6	100.0

表 5 细枝桫欓性比与其他结构参数及环境因子的 Pearson 相关系数

Table 5 Pearson correlation coefficient between sex ratio and other structure and environmental parameters

	海拔 Altitude	郁闭度 Canopy density	干扰 Disturbance	土壤全 N Total N content	土壤全 P Total P content	土壤全 K Total K content	植株密度 Density of plant	平均基径 Average basal diameter
雌雄比 Female-male ratio	0.018	0.011	0.183	-0.151	-0.209	0.278	0.074	0.765*
性别变异株比例 Sex variants ratio	-0.577	-0.524	0.397	-0.346	0.032	0.037	-0.493	0.336

* $P < 0.05$

3 讨论

3.1 缙云山细枝桫欓种群的性比结构

缙云山细枝桫欓种群性别偏雌(雌雄比为 1.43),并具有较高比例的性别变异株(占比 14.42%),整体上呈现出“亚雌雄异株”状态。这一性比结构与 Wang 等研究的日本名古屋大学东山桫欓木种群相似:雌株占比 33.2%,雄株占比 30.1%,性别变异株占比 34.1%^[15]。雌雄比是性别分离物种的重要种群结构指标,影响着植物的繁殖成功率。在许多理论研究中,雌雄异株植物的雌雄比常被假定为 1:1^[16-17],但实际研究结果却显示大多数雌雄异株植物雌雄比偏离 1:1,且性别偏雄比性别偏雌更为常见^[16]。性别偏向与多重因素相关,可能是由性别遗传机制决定,也可能跟植株寿命、种子传播和传粉机制相关^[18]。虽然研究种群性别明显偏雌,但同期研究显示自然授粉与人工补充授粉下的雌株(或两性株)结实率没有显著差异,表明种群并没有因为雄株较少而出现花粉限制问题。另外,本研究中细枝桫欓种群并非典型雌雄异株种群,其中还包含一定比例的性别变异个体,它们在生殖中具有双重功能,也可能对偏离的雌雄性比起到一定调节作用。但变异株实际的雌性和雄性适合度并不清楚,进一步的研究可以考虑对变异株雌雄适合度进行量化,以便更准确地掌握种群的性别格局,并了解变异株在种群中的作用。

3.2 环境及年龄结构对性比的影响

虽然缙云山细枝桫欓种群整体偏雌,但在不同调查样地中雌雄比差异较大,且在 DH1 和 SSY 样地中,雄株偏多。虽然每个样地中都有性别变异株出现,但所占比例差异也较大。这可能与各样地中环境差异或细枝桫欓年龄结构差异有一定关系。有研究表明,海拔、光照、干扰等环境因素以及年龄结构都可能影响性别比例^[19-22],甚至一些植物还会在生存期中出现性别转化^[20,22]。本研究结果显示,细枝桫欓性比等特征与环境因子具有较强的相关性,其中变异株的比例与干扰强度有较强的正相关而与海拔高度和郁闭度有较强的负相关(图 2)。桫欓木属植物在各植物志资料中均记载为雌雄异株^[1,23],性别变异株较为少见。在对钝叶桫欓和细枝桫欓的形态学研究发现,变异株中常存在退化的雌蕊和雄蕊^[4,6]。Wang 等的研究也表明性别变异株与雌株相

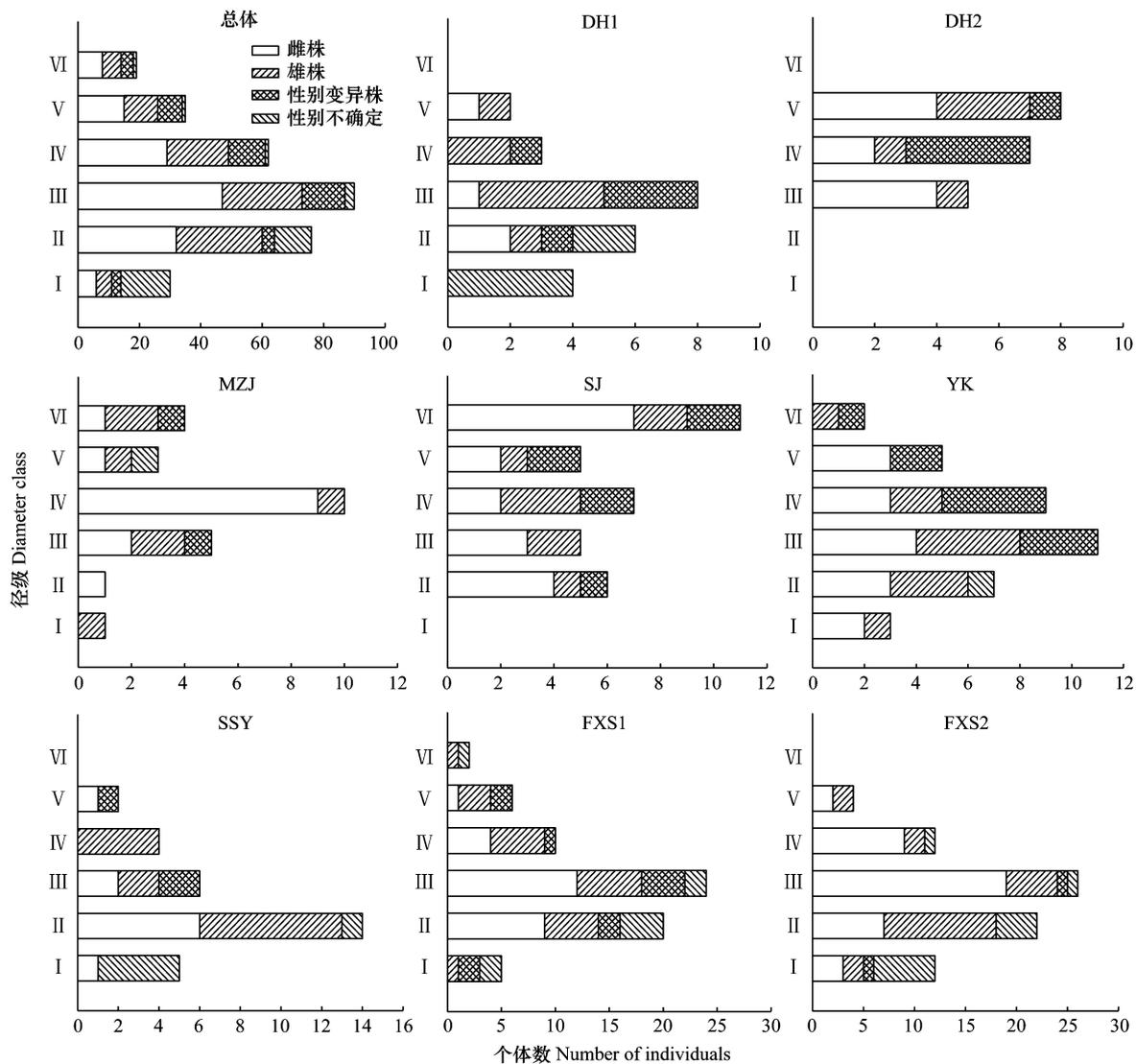


图3 各样地细枝柃年龄结构和性别组成

Fig.3 Age structure and sex composition of *Eurya loquaiiana* from each sample plot

I : 基径 ≤ 1 cm, II : 1 cm < 基径 ≤ 2 cm, III : 2 cm < 基径 ≤ 3 cm, IV : 3 cm < 基径 ≤ 4 cm, V : 4 cm < 基径 ≤ 5 cm, VI : 基径 > 5 cm

比具有更低的雌性适合度而与雄株相比具有更低的雄性适合度^[24-25]。一般认为,这种偶尔出现两性个体的“亚雌雄异株”状态,显示了雌雄同花向雌雄异株进化的最后阶段,具有两性功能的变异株由于雌雄适合度均较低而逐渐被单性个体代替,但也有人认为这一状态也可长期保持,或意味着雌雄异株性别系统的打破^[8]。目前,并不清楚柃木属中性别变异株出现的原因,但与干扰强度的正相关性可能指示着变异株的出现与人为干扰有一定联系。在对非洲芙蓉属(*Dombeya*)和柿属(*Diospyros*)植物的研究中也显示性别变异株倾向于出现在受人类破坏、破碎化的种群中^[26-27]。变异株的出现可保证雌雄异株植物在单株、缺乏传粉媒介或种群较小的情况下完成生殖,可能是一种适应机制。

本研究设置的8个样地中,细枝柃年龄结构各有不同,SJ样地老龄个体相对较多,FXS1、FXS2、SSY及DH1样地则是幼龄和中龄个体较多。相关性分析结果显示,样地中细枝柃平均基径与雌雄比显著正相关(表5),对各龄级雌雄比的分析也显示,III—VI级中雌株比例较I—II级更高(图4),表明可能随着林龄的增加,种群中的雌株比例有增加的趋势。类似的情况在秋枫属(*Bischofia*)、天南星属(*Arisaema*)等类群中也有报道,这可能与个体性别转化或雌株开花较晚等因素有关^[20,28]。雌株在生殖中需要更多能量,因此可能需要更

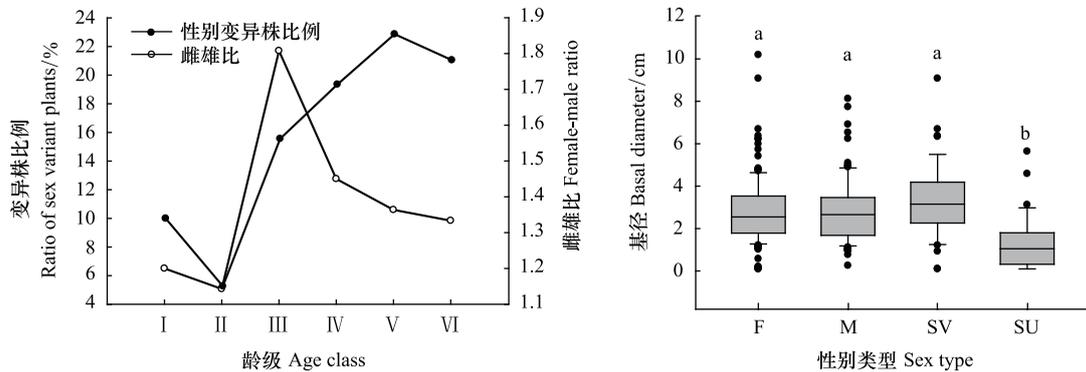


图4 性比在各龄级中的变化及各性别类型基径比较

Fig.4 Variation of sex ratio in each age class and comparison of basal diameter between sex types

F:雌株, females; M:雄株, males; SV:性别变异株, sex uncertain ones; SU:性别不确定, sex uncertain ones

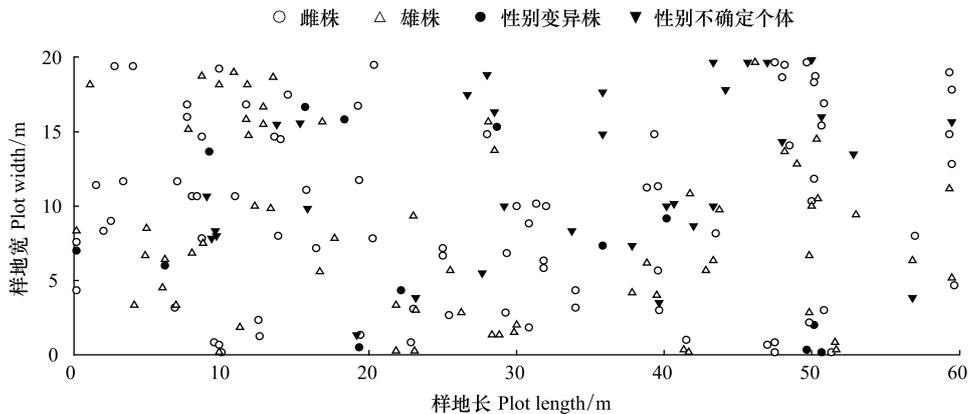


图5 细枝柃个体在 20 m×60 m 样地中的空间分布

Fig.5 Spatial distribution of *Eurya loquiana* plants in 20 m×60 m sample plots

长时间的营养生长。本研究中还可能存在一些性别不确定个体,主要是一些幼株,若可以在不开花的情况下确定其性别,则可能对统计结果产生一定影响。柃木属植物中可能存在性别转化现象,Wang 等在对柃木的研究中发现,5 年的观察期中,27.5%的个体至少发生一次性别转化,虽然观察期间性别比例没有明显波动,但长期来看有雌性个体增多雄性个体减少的趋势^[15]。本实验 3 年的观察期中有 1 雄株,后记录为性别变异株(雄花两性花同株),因此缙云山细枝柃种群可能也存在性别转化现象,但发生的频率较低。

3.3 细枝柃植株的空间分布特征

植物营固着生长,每个种群都有自己的分布格局,是物种生物学特性、种间关系与环境条件综合作用的体现^[29]。雌雄异株植物中常出现性别空间分离的现象,这主要是由不同性别个体对资源及相邻植株敏感性上的差异所引起的^[30]。本研究结果显示缙云山细枝柃个体主要呈聚集分布,雌株、雄株及性别变异株主要呈随机分布,在部分尺度偏向于聚集分布。这种分布格局的形成,一方面与细枝柃的果实类型和种子传播机制有关:果实为浆果,主要靠鸟类传播种子;另一方面与个体的微环境偏好和个体竞争有关。与大多数雌雄异株植物出现性别空间分离不同,本研究中细枝柃雌株和雄株有一定的正相关,说明雌株和雄株对环境异质性的响应相似^[31],这一特点可能在一定程度上增加授粉几率。

总的来看,缙云山细枝柃种群性别偏雌,雌雄比及性别变异株比例在不同样地和不同龄级中有一定波动;变异株的出现可能与干扰有关;随着林龄的增加,雌性比例趋向于增加;个体主要呈聚集分布,雌株和雄株有

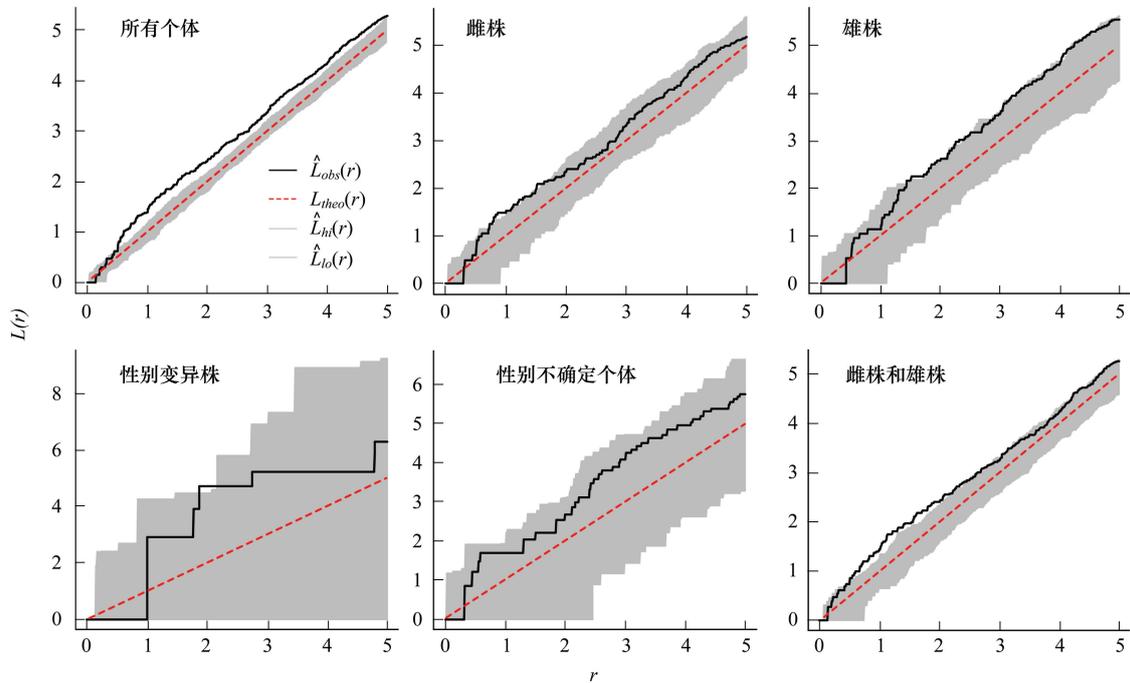


图 6 细枝柃个体的空间分布格局

Fig.6 Spatial distribution pattern of *Eurya loquaiana* plants

L_{obs} 为函数计算值, L_{theo} 为函数理论值, L_{hi} 为上包迹线, L_{lo} 为下包迹线, 阴影部分为 99% 置信区间

一定的正相关。这些特点反应了细枝柃种群结构的适应和调节机制。

参考文献 (References):

- [1] Min T L, Bartholomew B. Flora of China. Vol. 12 (Theaceae). Beijing: Science Press, 2007: 447-477.
- [2] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society, 2009, 161(2): 105-121.
- [3] 张权. 冬季优质蜜源——柃. 湖南农业, 1996, (11): 21-21.
- [4] 郭金, 杨小艳, 邓洪平, 黄琴, 李运婷, 张华雨. 细枝柃性别表达特性及资源分配. 植物学报, 2017, 52(2): 202-209.
- [5] 王茜, 邓洪平, 丁博, 周光林. 钝叶柃不同性别花的花部形态与传粉特征比较. 生态学报, 2012, 32(12): 3921-3930.
- [6] Wang Q, Deng H P, Ding B, Zhou G L. Flower structure and sex expression of leaky dioecy in *Eurya obtusifolia*. Nordic Journal of Botany, 2014, 32(3): 314-319.
- [7] Murata H, Uchiyama H, Motomura M, Fujiwara M, Inada A, Nakanishi T, Murata J. Variation of sex expression and flower structure in a population of *Eurya japonica* Thunb. The Journal of Japanese Botany, 1991, 66(4): 229-234.
- [8] Ehlers B K, Bataillon T. 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. New Phytologist, 2007, 174(1): 194-211.
- [9] 张春雨, 魏彦波, 王德胜, 夏富才, 赵亚洲, 赵秀海. 水曲柳种群性别比及空间分布. 林业科学, 2010, 46(10): 167-172.
- [10] 邓洪平. 重庆缙云山国家级自然保护区植物多样性研究. 北京: 科学出版社, 2017: 1-2.
- [11] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004: 21-21.
- [12] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
- [13] 杨立荣, 张治礼, 云勇, 严武平, 陈宣, 张浪, 郑道君, 陈加利. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态. 生态学报, 2018, 38(8): 2802-2815.
- [14] Baddeley A, Rubak E, Turner R. Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. Boca Raton: CRC Press, 2016: 199-252.
- [15] Wang H, Matsushita M, Tomaru N, Nakagawa M. Sex change in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Pentaphylacaceae). Ecology and Evolution, 2017, 7(7): 2340-2345.
- [16] Field D L, Pickup M, Barrett S C H. Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. Evolution, 2013, 67(3): 661-672.

- [17] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004: 128-129.
- [18] Taylor D R. Genetics of sex ratio variation among natural populations of a dioecious plant. *Evolution*, 1999, 53(1): 55-62.
- [19] Ortiz P L, Arista M, Talavera S. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Čelak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany*, 2002, 89(2): 205-211.
- [20] Yamashita N, Abe T. Size distribution, growth and inter-year variation in sex expression of *Bischofia javanica*, an invasive tree. *Annals of Botany*, 2002, 90(5): 599-605.
- [21] Pathak S D, Shukla R P. Population structure and sexratio of *Mallotus philippensis* Muel. Arg. within forest vegetation of north-eastern UP, India. *Tropical Ecology*, 2004, 45(2): 271-280.
- [22] Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T. Sex change towards female in dying *Acer rufinerve* tree. *Annals of Botany*, 2004, 93(6): 733-740.
- [23] 林来官, 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志第五十卷第一分册. 北京: 科学出版社, 1998: 70-175.
- [24] Wang H, Matsushita M, Tomaru N, Nakagawa M. Differences in female reproductive success between female and hermaphrodite individuals in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Theaceae). *Plant Biology*, 2015, 17(1): 194-200.
- [25] Wang H, Matsushita M, Tomaru N, Nakagawa M. High male fertility in males of a subdioecious shrub in hand-pollinated crosses. *AoB PLANTS*, 2016, 8: plw067.
- [26] Humeau L, Pailler T, Thompson J D. Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) On La Réunion. *American Journal of Botany*, 1999, 86(10): 1437-1447.
- [27] Venkatasamy S, Khittoo G, Keeley S. Leaky dioecy in *Diospyros* (Ebenaceae) endemic to the Island of Mauritius. *Plant Ecology*, 2007, 189(1): 139-146.
- [28] Kinoshita E. Size-sex relationship and sexual dimorphism in Japanese *Arisaema* (Araceae). *Ecological Research*, 1986, 1(2): 157-171.
- [29] 赵亚洲. 黄连木种群雌雄异株的结构特征研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [30] Bertiller M B, Sain C L, Bisigato A J, Coronato F R, Aries J O, Graff P. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodiversity and Conservation*, 2002, 11(1): 69-84.
- [31] Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D. Statistical analysis and modeling of spatial point patterns. West Sussex; John Wiley & Sons, 2008: 363-422.