

DOI: 10.5846/stxb202111263336

赵玲, 杨博, 刘万弟, 马龙, 高佳慧, 李小伟. 宁夏贺兰山斑籽麻黄种群的性比及雌雄空间格局. 生态学报, 2022, 42(24): 10297-10304.

Zhao L, Yang B, Liu W D, Ma L, Gao J H, Li X W. Sex ratio and spatial pattern of *Ephedra rhytidosperma* in Helan Mountain of Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(24): 10297-10304.

宁夏贺兰山斑籽麻黄种群的性比及雌雄空间格局

赵 玲, 杨 博, 刘万弟, 马 龙, 高佳慧, 李小伟*

宁夏大学农学院, 银川 750021

摘要: 性比、空间分布格局及关联性对雌雄异株种群的繁殖、进化与发展具有重要影响。斑籽麻黄是雌雄异株且狭域分布的国家二级保护植物, 在维持贺兰山荒漠生态系统稳定性和多样性发挥着重要作用, 但有关斑籽麻黄种群性比的研究未见报道。研究分析了宁夏贺兰山 4 个不同海拔(S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4) 斑籽麻黄天然种群性比、空间分布格局及关联性。结果表明: (1) 斑籽麻黄性比与生长环境条件密切相关。4 个种群都偏雄, 生长环境严酷的 S_3 、 S_4 种群性别显著偏雄 ($P < 0.05$); 不同龄级分析显示由于环境的异质性, 斑籽麻黄种群偏雄发生在不同阶段, 生境条件好的 S_1 、 S_2 种群在幼龄和成年阶段显著偏雌或有偏雌趋势, 偏雄发生在老年阶段; 而生长环境严酷的 S_3 、 S_4 种群偏雄发生在幼龄阶段, 成年和老年阶段有偏雄的趋势。 (2) 雌雄种群的空间关联性会决定种群的发展。 S_1 、 S_3 、 S_4 雌雄空间关联性表现为“正关联→不关联”, 但 S_1 种群雌雄之间空间关联性远远小于 S_3 、 S_4 种群, 以致 S_1 种群雌雄之间空间关联性不够, 导致 S_1 种群为衰退型; S_3 、 S_4 种群为增长型种群, 说明较大尺度的雌雄的空间关联有利于繁殖。而 S_2 种群在整个尺度上都表现为“无关联”, 雌雄群体相互独立, 各自发展, 缺乏幼体, 即衰退种群。研究结果揭示了斑籽麻黄雌雄群体的组成、结构及空间分布特征, 为其保育提供了理论依据。

关键词: 斑籽麻黄; 雌雄异株; 性比; 空间格局; 濒危植物

Sex ratio and spatial pattern of *Ephedra rhytidosperma* in Helan Mountain of Ningxia

ZHAO Ling, YANG Bo, LIU Wandi, MA Long, GAO Jiahui, LI Xiaowei*

School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: The sex ratio, spatial distribution, as well as the correlation of *Ephedra rhytidosperma* have important effects on dioecious plants reproduction, evolution, and development. *E. rhytidosperma* is a national second-class protective plant with narrowly distribution, which is dioecious and plays an key role in maintaining the stability and diversity of Helan Mountain desert ecosystem. But research on the sex ratio of *E. rhytidosperma* populations has not been reported yet. In this paper, the sex ratio, spatial distribution and spatial correlation of *E. rhytidosperma* in the Helan Mountain were analyzed at four different elevations (S_1 , S_2 , S_3 , S_4). Our results showed that: (1) the sex ratio of *E. rhytidosperma* was closely related to its environmental conditions. The four populations at different altitudes were male-biased, S_3 and S_4 in harsh growing environment were significantly male-biased at younger period ($P < 0.05$), and there also existed male tendency at the adult and old ages; Analysis of different age groups showed that male bias occurred at different stages due to environment. For S_1 and S_2 in favorable conditions, there was a significant or tendency of female-favoring in young and adult stage, while male-favoring occurred in an old stage. (2) The spatial correlation between male and female populations would determine the development. For S_1 , S_3 , S_4 , male and female spatial correlation showed a trend from “positive-correlation → to no-correlation”. But the spatial correlation of S_1 was of insufficient relevance and far less than that in S_3 and S_4 , so it was

基金项目: 中央引导地方科技发展专项 (2020); 气候变化背景下贺兰山生物多样性保育与生态系统服务功能提升; 国家自然科学基金项目 (31860122); 宁夏高等学校一流学科建设 (草学学科) 项目 (NXYLXK2017A01); 宁夏珍稀濒危植物调查项目 (2021)

收稿日期: 2021-11-12; **采用日期:** 2022-02-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lxwbq@126.com

declining. While S_3 and S_4 were growing. It shows that the wider spatial correlation is good for reproducing. However, the populations of S_2 were uncorrelated, the male and female populations developed separately and they were independent, and lack of larvae, so it was declining. The results of the study respectively revealed the composition, structure, spatial distribution of *E. rhytidosperma*, The paper also provided theoretical basis for *E. rhytidosperma*-conservation.

Key Words: *Ephedra rhytidosperma*; dioecism; sex ratio; spatial pattern; threatened plant

性比和空间分布格局对雌雄异株植物种群的生存潜力、遗传多样性维持、个体繁殖以及对环境响应等均具有重要意义^[1-2]。性比是指雌雄异株种群中所有个体或某一龄级上的雌雄个体数目的比例,反映了种群产生后代的潜力,在一定程度上影响着种群发展动态。一般来说,雌雄异株植物自然种群的性比为 1:1,但大量研究表明,雌雄异株植物种群普遍存在性比偏倚的现象^[3-5]。导致种群性比偏离的原因有植物自身的因素和环境因素,比如:雌雄植株受精卵构成比例、花粉粒的存活率、花粉管的存活率^[6]、性别表达的遗传决定性^[7]、种子发育、萌发率^[8]、死亡率、生理生化特性^[9]以及雌雄植株寿命差异等均会导致种群性比偏离。此外,环境因子也是造成性比偏离的重要原因^[10]。雄株通常比雌株更有抗逆性,环境压力的增大会导致种群中雄株比例明显增加,如土壤养分^[3]、海拔高度变化^[4]等环境变化都会显著的影响雄树比例^[11]。雌雄株对环境需求、性比格局、相邻植株敏感程度的差异^[3,12]以及雌树的分布对种子散布的决定作用,都会影响空间分布格局,进而可能会影响种群动态。研究雌雄异株植物的性比结构以及性别相关的空间格局有助于深化对种群动态的认识^[13-14]。

斑籽麻黄(*Ephedra rhytidosperma*)为中国特有种,国家二级保护植物,主要分布于宁夏贺兰山,生于山前洪积扇或砾石质山坡,具有耐贫瘠、抗旱、抗寒等优良特性,在维持荒漠生态系统多样性和生态平衡的方面具有不可替代的作用。近年来,随着贺兰山东麓的不断开发和利用,栖息生境遭到破坏,种群数量锐减,濒临灭绝。有研究表明:未来气候变化的过程中斑籽麻黄将从适宜的分布区消失^[15-16]。由此可见,对斑籽麻黄的保护已迫在眉睫,急需开展试验研究,以便提出有效的保护和管理措施。然而目前国内外相关研究匮乏,本文通过对宁夏贺兰山 4 个不同海拔斑籽麻黄种群调查与数据分析,旨在回答以下问题:(1)沿不同海拔分布的斑籽麻黄种群的性别比例是否偏离 1:1?(2)沿海拔梯度的斑籽麻黄种群的雌雄比是否有差异?(3)沿海拔梯度的斑籽麻黄种群雌雄植株的空间关联性是否相关?本研究结果可为国家二级保护植物斑籽麻黄的保育提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

贺兰山位于阿拉善荒漠东南缘,地貌形态呈东仰西倾。本区域属于干旱大陆性气候,全年干旱少雨,寒暑变化强烈,日照强,无霜期短。年均温 8.5℃,年均降雨量 200—400 mm,年平均蒸发量 2000 mm 以上,年日照时数 3040 h。海拔 1900m 以下的洪积扇地区为山体灰钙土,生长着耐旱的短花针茅(*Stipa breviflora*)、酸枣(*Ziziphus jujube* var. *spinosa*)、蒙古扁桃(*Amygdalus mongolica*)、红砂(*Reaumuria soongarica*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)、斑籽麻黄(*Ephedra rhytidosperma*)、旱榆(*Ulmus glaucescens*)等疏林和灌丛植被。

1.2 调查方法

1.2.1 样地调查

2021 年 5 月,在贺兰山东麓选取了 4 个具有代表性斑籽麻黄群落作为样地(表 1)。每个样地设置了 1 个 30 m × 30 m 的样方,记录每株斑籽麻黄的二维坐标、海拔、性别、株高、冠幅等信息,总计 2012 株,能够确定性别有 1770 株,占 87.97%^[17-18]。不能确定性别的 242 株(S_1 :4 株, S_2 :1 株, S_3 :23 株, S_4 :214 株),且性别未定 242 株中植株 $d \leq 20$ cm 高达 218 株(d 为植株体积的立方根,单位 cm),占 90%。 $(S_1$:3 株, S_2 :1 株, S_3 :22 株, S_4 :192 株) $20 < d \leq 40$ cm 22 株,占 9%(S_1 :0 株, S_2 :0 株, S_3 :1 株, S_4 :21 株), $d > 40$ cm 2 株,占 1%(S_1 :1 株, S_2 :

0 株, S_3 :0 株, S_4 :1 株)。

生长在干旱环境中的灌木,其冠幅和株高之间的关系与灌木的发育阶段呈显著关系^[19-20]。本研究参照宋垚彬等^[18, 21-23]采用植株体积(株高×冠幅)的立方根(d 表示,单位 cm)并结合野外斑籽麻黄植株形体大小分布频次及植株是否具有开花能力划分为 3 个等级:龄级 I (幼年), $d \leq 20$ cm;龄级 II (成年), $20 < d \leq 40$ cm;龄级 III (老年), $d > 40$ cm, (d 为植株体积的立方根)。6 月又对样地的土壤指标及伴生植物等环境进行了测定和调查。在每个样地东、南、西、北、中 5 个方位设置 5 个 5 m×5 m 的灌木样方,每个灌木样方中做 1 个 1 m×1 m 的草本样方。记录样方内出现的植物种名,测定其高度、多度和盖度等。

表 1 各样地种群概况和伴生植物

Table 1 Population profiles and associated plants in each plots

样地 Plots	经纬度 Locality	海拔 Altitude/m	种群个体数量 Population size/株	伴生植物 Associated plants
S_1	38°34'27"N 105°55'35"E	1603	282	刺旋花 <i>Convolvulus tragacanthoides</i> 、狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>
S_2	38°34'26"N 105°55'50"E	1477	552	薄皮木 <i>Leptodermis oblonga</i> 、狭叶锦鸡儿 <i>C. stenophylla</i>
S_3	38°34'25"N 105°56'21"E	1350	639	刺旋花 <i>C. tragacanthoides</i> 、猫头刺 <i>Oxytropis aciphylla</i> 、狭叶锦鸡儿 <i>C. stenophylla</i>
S_4	38°34'30"N 105°58'23"E	1236	539	刺旋花 <i>C. tragacanthoides</i>

1.2.2 土壤采集与测定

分别在 S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 样地内,利用土钻在样方的中心和四角各取 0—40 cm 土层样品,将土壤充分混合,重复 3 次,自然风干后进行养分的测定,有机质采用重铬酸钾加热法,全氮用凯氏定氮仪(全自动凯氏定氮仪 K-360, BUCHI Labortechnik AG, Switzerland),全磷用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法,土壤含水量用烘干法, pH 采用酸度计测定法(水土比为 2.5:1),土壤容重采用环刀法。

1.3 数据分析

1.3.1 形态特征及性比分析

采用 SPSS 21.0 软件对数据进行处理; χ^2 检验性比(雄/雌)偏倚 1:1 零假设的显著程度,独立样本 T 检验用于比较各样方中雌雄群体株高、盖度的差异。Origin 2020、Excel 2010 进行作图。

1.3.2 空间格局、空间关联分析

本研究分别采用点格局分析中 Ripley's K 函数与成对相关函数 $g(r)$ 进行种群整体空间分布与其种内关联性分析^[24-26]。分析 4 个不同海拔种群所有斑籽麻黄雌雄个体双变量点格局,采用随机标签零假设(Random labeling model),通过计算以对象 1 的每一个体为圆心、距离 r 为半径的指定环宽的圆环区域内对象 2 的个体数量,以此来判定雌雄个体在不同尺度下的空间关联性。没有开花的植物,无法判定植株的性别,在数据统计分析时未包括性别未定植株。

数据分析采用空间点格局分析软件 Programita 2014 完成。空间尺度大小为各样地最短边长的一半, Monte-Carlo 检验模拟循环 199 次,建立 99% 的置信区间。对于雌雄双变量统计分析,某一尺度上,当 $g(r)$ 高于置信区间上限,表示雌雄在该尺度上呈正相关关系,反之低于置信区间下限则为负相关关系。若在置信区间之间,则表示雌雄间的空间关联性不显著,趋于相互独立^[27]。

2 结果与分析

2.1 斑籽麻黄群体分布

从图 1 可以看出,4 个不同海拔种群斑籽麻黄性别分布图(30 m×30 m), S_1 种群植株最少 282 株(131:147:4,雌株:雄株:性别未定,下同); S_2 种群 552 株(271:280:1); S_3 种群植株最多 639 株(269:347:23); S_4

种群 539 株(134:191:214)。空间分布如图 1。

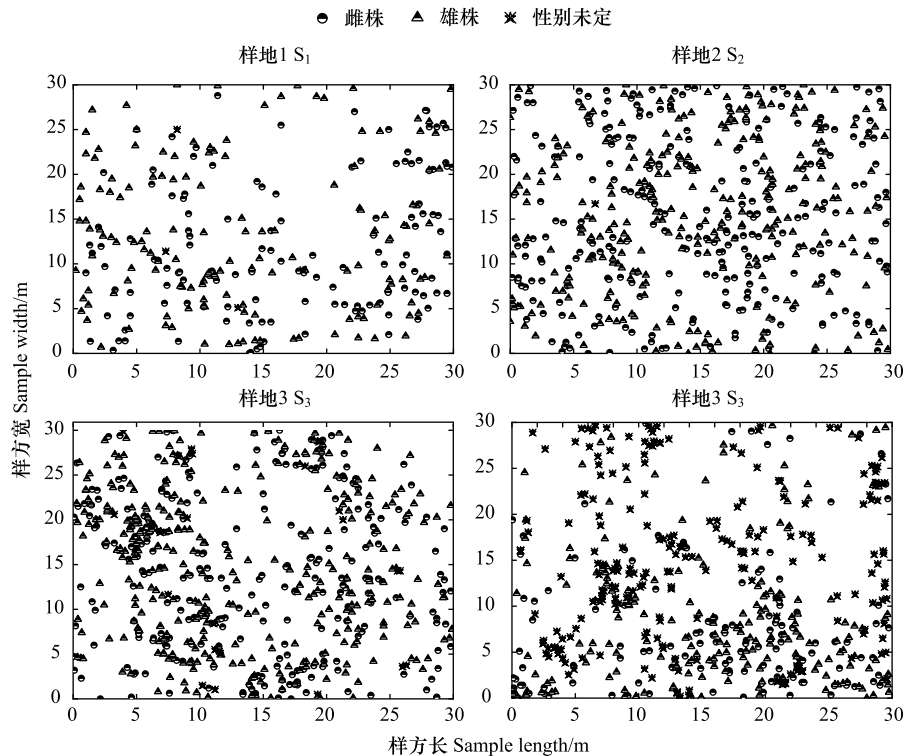


图 1 4 个斑叶麻黄种群空间分布图

Fig.1 Spatial distribution map of *E. rhytidosperma* in four populations

2.2 斑叶麻黄种群的大小级结构

从(表 1)中可以看出, S_2 、 S_3 、 S_4 的斑叶麻黄种群个体数量较多; S_1 种群个体数量较少。4 个种群中(图 2), S_1 、 S_3 、 S_4 种群的个体数量均随 d 值的增大呈先增后减的“单峰型”, S_3 、 S_4 种群个体数多度主要集中在幼树和成年树两个等级,两者总和分别占各自种群个体总数的 78%、84%,表明幼树和成年树居多。说明这 2 个种群自然更新良好,在一定时期内表现出增长趋势。 S_1 、 S_2 种群个体主要分布在成树和老年两个等级,其总和分别各自种群个体总数的 92%和 94%,说明种群缺乏幼体,更新较差,表现出一定的衰退趋势。

2.3 斑叶麻黄种群的性比格局及形态特征

4 个不同海拔斑叶麻黄种群雌雄植株的数量分布如表 2 所示。4 个不同海拔种群中雄株总计 965 株,雌株 805 株,整体上偏雄性,且性比极显著偏倚 1:1($P < 0.01$)。其中, S_4 种群(雄/雌 = 1.43)是 4 个种群中偏雄性最高的种群, S_2 种群(雄/雌 = 1.03)是 4 个种群中偏雄性最低的种群。 S_3 (雄/雌 = 1.29)、 S_4 (雄/雌 = 1.43)两个种群有显著的性别偏倚现象($P < 0.05$)。

4 个不同海拔斑叶麻黄雌雄植株共 1770 株,雌雄盖度差异极显著($P < 0.01$)、株高无显著差异($P > 0.05$)。 S_2 种群雌雄株间株高、盖度均差异极显著($P < 0.01$);其次是 S_1 种群雌雄株高($P < 0.05$)差异显著、盖度($P <$

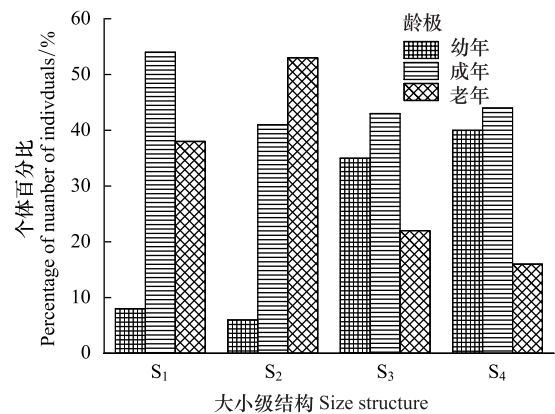


图 2 斑叶麻黄种群大小级结构

Fig.2 The size structure of four populations of *E. rhytidosperma*

龄级 I ($d \leq 20$ cm) 代表幼年, 龄级 II, ($20 \text{ cm} < d \leq 40$ cm) 代表成年, 龄级 III, $d > 40$ cm, 代表老年(d 为植株体积的立方根);

0.01) 差异极显著,从均值来 S_1 、 S_2 看两个种群中雄株株高、盖度均大于雌株; S_1 、 S_2 种群中雌雄植株的株高和盖度远远大于 S_3 、 S_4 种群的植株。

表 2 4 个种群中雌雄比及雌雄植株的形态特征

Table 2 Sex ratio and morphological characteristics of male and female plants in four populations										
样地 Plots	雄株 Male	雌株 Female	性比 (雄/雌) Sex ratio	P	株高 Plant height/cm		P	盖度 Cover degree/cm ²		P
					雄株 Male	雌株 Female		雄株 Male	雌株 Female	
S_1	147	131	1.12	0.337	28.07±0.93	25.03±0.83	0.016	2509.15±151.01	1975.92±127.66	0.007
S_2	280	271	1.03	0.701	28.87±0.60	24.41±0.44	<0.001	4379.55±180.36	2502.90±105.05	<0.001
S_3	347	269	1.29	0.020	21.02±0.42	21.55±0.48	0.405	1625.44±94.92	1578.29±100.56	0.736
S_4	191	134	1.43	0.020	20.24±0.54	21.38±0.66	0.178	1717.18±101.52	1780.36±119.53	0.688
总计 Total	965	805	1.20	<0.001	24.16±0.32	23.05±0.28	0.090	2577.34±79.32	1987.90±58.18	<0.001

雌雄植株性比的 P 表示卡方检验后的显著性概率,雌雄株高和盖度的 P 表示独立样本 T 检验后的显著性概率

2.4 斑籽麻黄种群不同径级的性比格局

为了解斑籽麻黄种群内具体的性比格局,对不同径级上的雌雄植株数量进行统计并检验性比(雄/雌)偏离 1:1 零假设的显著程度(χ^2 检验)。对 S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 种群进行统计检验分析,结果如(图 3)所示: S_1 种群在老年阶段偏雄性,性比显著偏倚 1:1;在幼年阶段偏雄性,成年阶段偏雌性,两龄级性比均不显著偏倚 1:1。 S_2 种群在幼年、成年阶段偏雌性;老年阶段偏雄性;三龄级性比均显著偏倚 1:1。 S_3 、 S_4 种群在不同径级上的性比格局相同,三龄级都偏雄性,且在幼龄性比显著偏倚 1:1。

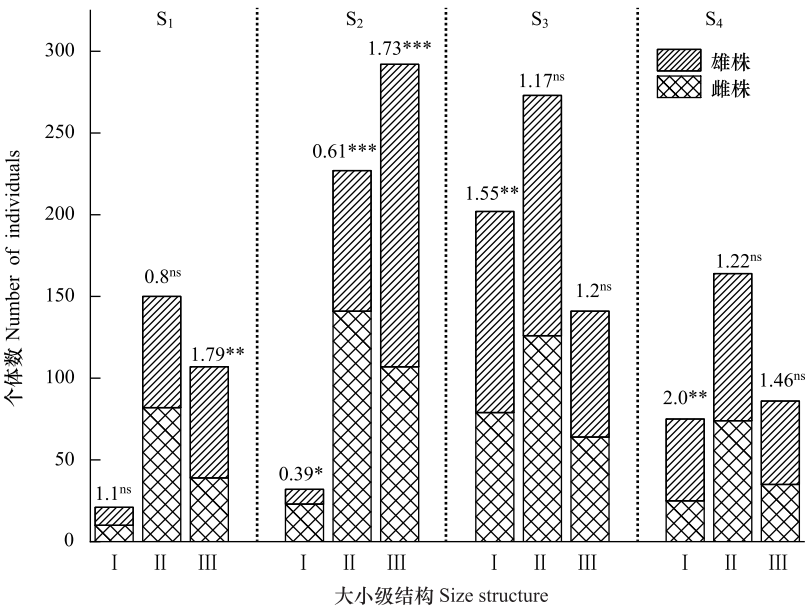


图 3 斑籽麻黄种群不同径级的性比格局

Fig.3 Sex ratios for size structure of basal diameter in *E. rhytidosperma* populations

* 和 ** 表示性比(雄/雌)性比显著偏离 1:1 ($P<0.05$ 和 $P<0.01$), *** 表示性比(雄/雌)显著偏离 1:1 ($P<0.001$), ns 表示性比(雄/雌)不显著偏离 1:1 ($P\geq 0.05$) (χ^2 检验)

2.5 斑籽麻黄雌雄植株的空间关联性

双变量空间关系分析表明(图 4),4 个种群雌雄植株间的相关性不完全相同,其中 S_1 种群内,雌雄植株在 0—0.45 m 尺度上正相关,0.45—1.2 m 尺度上彼此相互独立,1.2—1.5 m 尺度上彼此轻微正相关,其余尺度上彼此相互独立,整体趋于不相关。整体尺度变化趋势大致为:“正关联→无关联”的特点; S_2 种群内,雌雄植株

在全部尺度内均为独立或相关性极小。整体尺度变化趋势大致为:“无关联”的特点; S_3 种群内,雌雄植株在0—3 m尺度上为正相关,3—4.5 m尺度上为相互独立或轻微正相关,4.5—6.3 m尺度上为彼此相互独立,6.3—9 m尺度上为相互独立或轻微负相关,9—15 m尺度上雌雄植株为相互独立。整体尺度变化趋势大致为:“正关联→无关联→负关联→无关联”的特点; S_4 种群内,雌雄植株在0—9 m尺度上为正相关,9—10.5 m尺度上为相互独立或轻微正相关,10.5—15 m尺度上彼此相互独立。整体尺度变化趋势大致为:“正关联→无关联”的特点。

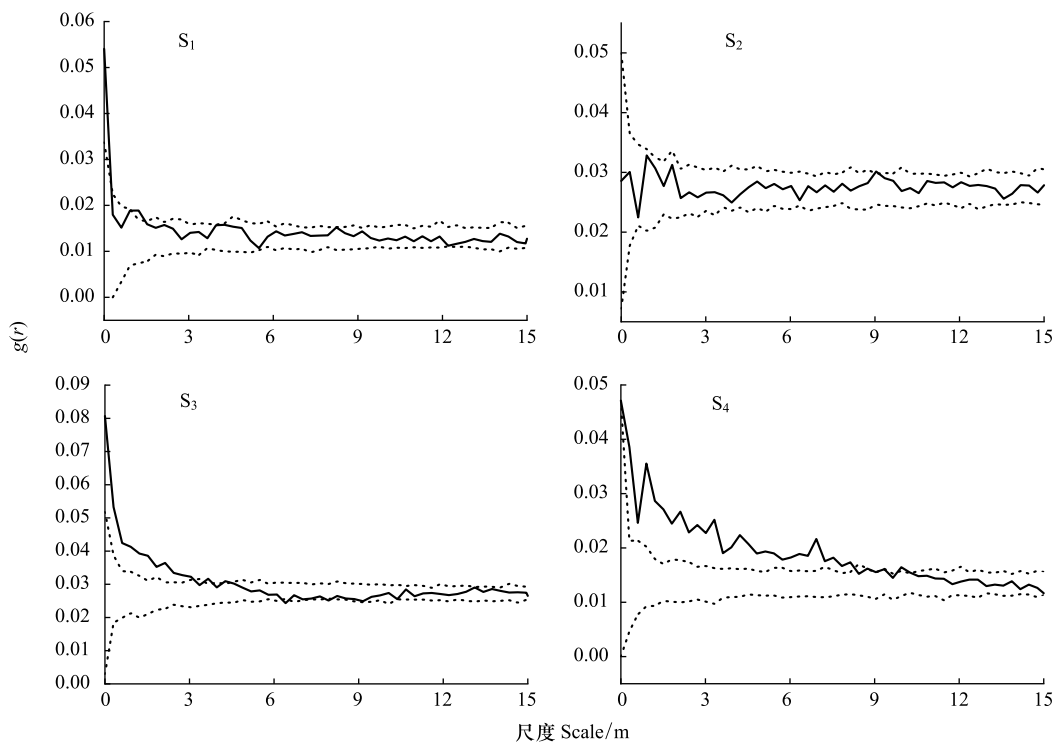


图4 斑茅黄种群雌雄植株间的空间关联

Fig.4 Spatial associations between male and female plants of *E. rhytidosperma* populations

实线为 $g(r)$ 值,虚线为 99%置信区间

2.6 斑茅黄不同样地的土壤指标

4个种群的土壤理化性质如表3所示,土壤含水量均值高海拔种群(S_1 、 S_2)高于低海拔种群(S_3 、 S_4),低海拔 S_4 种群土壤含水量最低, S_2 与 S_4 之间差异显著;土壤容重低海拔种群(S_3 、 S_4)高于高海拔种群(S_1 、 S_2),土壤容重均值 S_3 最大, S_3 与 S_1 差异显著、 S_3 与 S_2 差异显著;全氮高海拔种群(S_1 、 S_2)高于低海拔种群(S_3 、 S_4);土壤有机质含量高海拔种群(S_1 、 S_2)高于低海拔种群(S_3 、 S_4), S_1 最高。土壤全磷含量高海拔种群(S_1 、 S_2)高于低海拔种群(S_3 、 S_4), S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 之间差异不显著;土壤pH值 S_3 最大, S_3 与 S_1 之间差异显著。

3 讨论

种群的空间分布、大小结构反映了种群的发展动态及趋势,并在一定程度上揭示了种群的更新策略、地位以及与环境相互关系^[28-29]。4个斑茅黄种群径级分析显示: S_3 、 S_4 种群不同径级的发展趋势很相似,在成年阶段呈现明显的“波峰”现象,均有一定数量的幼体和成体植株,两者总和占各自种群个体总数的78%、84%,幼树和成树居多,说明这2个种群自然更新良好,说明 S_3 、 S_4 种群在一定时期内表现出增长趋势。 S_1 、 S_2 种群个体主要分布在成树和老年两个等级,其总和分别各自种群个体总数的92%和94%,说明种群缺乏幼体,导致种群天然更新力较差,表现出一定的衰退趋势。在 S_1 、 S_2 种群中,成年、老年植株比例明显上升,说明

成年和老年阶段的斑籽麻黄成活率明显提高了,生存能力更强。这与 Bin 研究的成年、老年植株个体生活史策略可能相对保守、生长相对缓慢,死亡率较低结果一致^[30]。

表 3 各样地土壤指标

Table 3 Soil indicator in each plots

样地 Plots	含水量 Soil water content/%	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphor/ (g/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)	pH
S ₁	2.15±0.27ab	1.00±0.08c	1.13±0.06a	2.47±0.30a	41.74±1.71a	7.87±0.03b
S ₂	2.87±0.59a	1.19±0.04b	0.90±0.04b	2.24±0.07a	37.50±1.79a	7.97±0.08ab
S ₃	2.02±0.23ab	1.41±0.06a	0.76±0.04c	2.23±0.21a	27.04±1.65b	8.06±0.06a
S ₄	1.16±0.21b	1.28±0.06ab	0.66±0.02c	2.20±0.57a	18.60±1.61c	7.85±0.05b

同列两两间不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

雌雄异株植物普遍存在性别依赖的繁殖差异,雌株付出的繁殖代价通常比雄株要高。雌株较高的繁殖投资将导致雌株产生高死亡率,以致种群性比偏雄性^[31—32]。本次调查的 4 个不同海拔的种群性比格局相似。S₁、S₂、S₃、S₄ 4 个种群分别都偏雄性。4 个种群的总植株数雄株多于雌株,且性比极显著偏离 1:1 ($P<0.01$) 这与很多雌雄异株植物的性比格局结果一致^[33—35]。很多研究表明,环境因子能够影响雌雄异株植物的性比,一般干旱或少养分环境条件下,雄株占优势;而在湿润或高养分环境条件下,雌株占优势^[34]。本研究中 S₁、S₂ 样地土壤全磷、全氮、有机质及土壤含水量明显高于 S₃、S₄ 样地, S₁、S₂ 两个种群性比格局不显著偏倚 1:1 ($P>0.05$); S₃、S₄ 整体性比格局显著偏倚 1:1 ($P<0.05$); 这与 Dawson 等研究雌雄异株植物性比格局与环境因子异质性的研究结果一致^[34]。

除去性别未定植株外,不同径级之间种群的雌雄分布, S₁ 和 S₂ 种群土壤水分、养分条件优于 S₃ 和 S₄ 种群。调查结果发现 S₂ 种群在幼年、成年阶段均偏雌性,性比均显著偏倚 1:1 ($P<0.05$, $P<0.001$)。S₁ 种群在成年阶段也偏雌性,虽然 S₁ 种群在幼年阶段没有明显偏雌性,但是雌雄植株数间仅差一株;结果表明 S₁、S₂ 在幼年成年偏雌性。这与 Dawson 等、Freeman 等研究的在湿润或高养分环境条件下雌株占优势结果一致^[34,36]。随着年龄的增加,在老年阶段, S₁、S₂ 种群均明显偏雄性,且两个种群性比均极显著偏倚 1:1 ($P<0.01$, $P<0.001$) 这可能由于雌株较高的繁殖投资造成死亡率高于雄株,雌株的生命周期明显短于雄株,性比由原来的偏雌性逐渐过渡到偏雄性,这与 Rocheleau 等研究雌雄植株不同的繁殖投资成本将导致其生命周期的差异结果一致^[37]。土壤环境较差的 S₃、S₄ 种群幼年、成年、老年阶段均偏雄性,且在幼年阶段性比极显著偏倚 1:1 ($P<0.01$, $P<0.01$)。说明在干旱少雨的环境幼小的雄株比雌株具备更强的生命力。由于雌树需要具有足够的资源储备才能开始有性繁殖,而雄树只需相对较少的资源储备,这导致雄树在相对雌树较小年龄就开始有性繁殖。小径级范围内性比的极显著偏倚也导致了整体水平上性比偏雄性^[13]。这与赵亚洲等的雌雄异株植物黄连木种群性比和空间分布结论一致^[38]。

对于斑籽麻黄雌雄植株间的空间关联研究发现,4 个不同海拔分布种群的空间关联性不一致; S₁、S₃、S₄ 大致表现为不同尺度的“正关联→无关联”,但 S₁ 种群雌雄之间的正关联 (0—0.45 m) 远远小于 S₃、S₄ 种群雌雄之间的正关联 (0—3 m)、(0—9 m),以致 S₃、S₄ 种群为增长型种群, S₁ 种群为衰退型种群;由此可见,较大尺度上的雌雄正关联有利于雌雄异株植物完成传粉,有利于繁殖。而 S₂ 种群在整个尺度上都表现为“无关联”,即为衰退种群。说明雌雄之间空间隔离不利于雌雄异株植物繁殖。S₂ 种群雌雄株间可能为了更好地适应微环境,产生雌雄植株在空间占有和资源利用上的差异性,一定程度上导致空间分离^[38]。这种空间分离虽然有利于斑籽麻黄雌雄植株对资源和空间的充分利用,但形成性别间的空间隔离。且不利于种群繁殖,表现为 S₂ 种群出现衰退现象。S₁、S₂ 种群这种衰退现象足以说明雌雄之间的空间关联性不够或雌雄之间无关联不利于种群繁殖。

本研究结果揭示了斑籽麻黄种群的发展动态与环境因子以及与植株的年龄结构、性比、雌雄空间分布格

局的关联性,将为斑籽麻黄种群保护和恢复提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Somanathan H, Borges RM. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation*, 2000, 94(2): 243-256.
- [2] Iszkuło G, Jasińska AK, Giertych MJ, Boratyński A. Do secondary sexual dimorphism and female intolerance to drought influence the sex ratio and extinction risk of *Taxusbaccata*? *Plant Ecology*, 2009, 200(2): 229-240.
- [3] Bertiller MB, Sain CL, Carrera AL. Effect of fine-scale spatial variation of soil nitrogen on the performance of the sexes of *Poa ligularis* in patchy ecosystems of Northern Patagonia. *International Journal of Plant Sciences*, 2002, 163(3): 419-425.
- [4] Ortiz PL, 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.
- [5] Pucholt P, Hallingbäck HR, Berlin S. Allelic incompatibility can explain female biased sex ratios in dioecious plants. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 251.
- [6] Carrol SB, Mulcahy DL. The relationship between pollen grain size and progeny gender in dioecious *Silenelatifolia* (Caryophyllaceae) [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 1991, 4(3): 203-207.
- [7] Taylor DR. The genetic basis of sex ratio in *Silenealba* (= *S. latifolia*). *Genetics*, 1994, 136(2): 641-651.
- [8] Purrington CB. Parental effects on progeny sex ratio, emergence, and flowering in *Silenelatifolia* (Caryophyllaceae). *Journal of Ecology*, 1993, 81: 807-811.
- [9] Obeso JR, Alvarezsantullano M, Retuerto R. Sex ratios, sizedistributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *American Journal of Botany*, 1998, 85(11): 1602-1608.
- [10] 潘春芳, 赵秀海, 夏富才, 张春雨, 吴蕾, 周海成, 林凤友. 长白山山杨种群的性比格局及其空间分布. *生态学报*, 2011, 31(2): 297-305.
- [11] 赵亚洲, 张春雨, 张琰, 马钦彦, 赵秀海. 黄连木种群性比格局研究. *浙江林业科技*, 2010, 30(6): 12-17.
- [12] Sakai AK, Oden NL. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharinum*L.): Morisita's index and spatial autocorrelation. *The American Naturalist*, 1983, 122(4): 489-508.
- [13] 潘春方, 张春雨, 赵秀海, 夏富才, 周海成, 王云. 不同林龄阔叶红松林林下簇毛槭的性比格局及雌雄个体的空间分布. *生物多样性*, 2010, 18(3): 292-299.
- [14] 马志波, 肖文发, 黄清麟, 庄崇洋. 生态学中的点格局研究概况及其在国内的应用. *生态学报*, 2017, 37(19): 6624-6632.
- [15] 李丘霖. 三峡库区珍稀濒危植物荷叶铁线蕨(*Adiantum nelumboides* X. C. Zhang)群落特征及保护对策[D]. 重庆, 西南大学: 2018.
- [16] 张燕燕, 陶荣. 环境因子对濒危植物斑籽麻黄种子萌发的影响. *现代农业科技*, 2020年, (19): 69-70, 75-75.
- [17] 闫秀, 窦建德, 黄维, 黄文广, 李小伟. 宁夏珍稀濒危植物半日花种群结构和点格局分析. *应用生态学报*, 2020, 31(11): 3614-3620.
- [18] 宋焱彬, 徐力, 段俊鹏, 张卫军, 申屠晓露, 李天翔, 藏润国, 董鸣. 西藏极小种群野生植物密叶红豆杉种群的性比及雌雄空间格局. *生物多样性*, 2020, 28(3): 269-276.
- [19] 张璞进, 清华, 张雷, 徐延达, 木兰, 晔雷罕, 邱晓, 常虹, 沈海花, 杨劼. 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*, 2017, 41(2): 165-174.
- [20] Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PR, De Soyza A G, Tremmel D C. Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 1999, 69(1): 69-106.
- [21] 贾喆亭, 杨九艳, 孙艳霞, 陈琪, 闫瑞玲. 阿拉善高原珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)种群空间分布格局. *中国沙漠*, 2021, 41(1): 119-128.
- [22] 孙艳霞. 阿拉善高原红砂群落多样性及种群格局研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019.
- [23] 马少薇, 刘果厚, 刘利红, 刘冠志, 郭娇, 王蕾, 鄂佳庆. 浑善达克沙地黄柳种群性比及空间分布. *生态学报*, 2018, 38(21): 7708-7717.
- [24] Ripley BD. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1977, 39(2): 172-192.
- [25] Diggle PJ, Besag J, Gleaves JT. Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods. *Biometrics*, 1976, 32(3): 659-667.
- [26] 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.
- [27] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [28] 刘建, 刘凤红, 董鸣, 王仁卿. 浑善达克沙地南缘榆树种群的大小结构和邻体格局. *中国沙漠*, 2005, 25(1): 75-80.
- [29] 张治国, 王仁卿. 中国分布北界的山茶(*Camellia japonica*)种群大小结构和空间格局分析. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 118-122.
- [30] Bin Y, Ye W H, Muller-Landau HC, Wu L F, Lian J Y, Cao H L. Unimodal tree size distributions possibly result from relatively strong conservatism in intermediate size classes. *PLoS ONE*, 2012, 7(12): e52596.
- [31] Bierzychudek P, Eckhart V. Spatial segregation of these-sexes of dioecious plants. *American Naturalist*, 1988, 132(1): 34-43.
- [32] Allen G A, Antos J A. Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oenleria cerasiformis*. *American Naturalist*, 1993, 141(4): 537-553.
- [33] 尹春英, 李春阳. 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(3): 419-425.
- [34] Dawson T E, Ehleringer J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo* *Ecology*, 1993, 74(3): 798-815.
- [35] Rottenberg A. Sex ratio and gender stability in the dioecious plants of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998, 128(2): 137-148.
- [36] Freeman D C, Klikoff L G, Harper KT. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, 1976, 193(4253): 597-599.
- [37] Rocheleau A F, Houle G. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Core ma conradii* (Empetraceae). *American Journal of Botany*, 2001, 88(4): 659-666.
- [38] 赵亚洲, 辛雅芬, 马钦彦, 张春雨. 雌雄异株树种黄连木种群性比及空间分布. *生态学报*, 2010, 29(6): 1087-1093.