

河距对连香树雌雄植株分布、形态和叶片N、P重吸收效率的影响差异

黄雪梅 马永红 董廷发*

(西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 西南山地特色植物种质适应与利用研究所, 西华师范大学生命科学学院, 南充 637009)

摘要 近年来, 河岸带植被的分布及其生物多样性的维持机制成为研究热点, 然而目前对河岸带雌雄异株濒危植物的生态适应机制的研究较少。以河岸带专性濒危树种连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)为研究对象, 比较不同河岸距离下雌雄植株的数量、形态、叶片N、P重吸收效率及土壤水分、全N、全P的差异及相关性。结果表明: 河距的增加显著降低了雌株的数量, 而对雄株的数量影响不大, 进而降低了种群的性比(雌/雄)。离河岸带远的地方, 连香树种群性比显著偏雄(雌雄性比为0.289; $\chi^2=4.57$, $P<0.05$), 且雄株株高、成熟叶N含量、叶P重吸收效率均显著高于雌株, 而在距河岸近的地方以上指标在性别间均无显著差异。雄株叶N重吸收效率、雌株的叶P重吸收效率与其叶片养分、土壤因子相关性较强。且连香树(尤其是雌株)的株高与叶片N、P重吸收效率均呈显著正相关。这些结果表明, 连香树对河距的适应性响应具有性别差异, 且雌雄植株叶片的N和P重吸收效率对其植物、土壤因子的响应不同。雌株对河岸生境的依赖可能限定了该种群的分布。

关键词 雌雄异株; 河岸带; 濒危植物; 养分重吸收效率

中图分类号: Q945.79 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2021.05.017

Effects of Distance to Riverside on Male and Female Plant Distribution, Plant Morphology and Leaf N-and P-resorption Efficiencies of *Cercidiphyllum japonicum*

HUANG Xue-Mei MA Yong-Hong DONG Ting-Fa*

(Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, Institute of Plant Adaptation and Utilization in Southwest Mountains, College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009)

Abstract Vegetation distribution and biodiversity maintain in riparian zone have been a hot topic recently, however, few studies have been conducted on the ecological adaptation of the endangered riparian dioecious trees. We explored the sex-related difference of *Cercidiphyllum japonicum* adults in number, morphology, leaf nitrogen(NRE)-and phosphorus-(PRE) resorption efficiencies, soil contents of water, nitrogen and phosphorus and the relationships of NRE or PRE with leaf N and P, soil contents of water, N and P or plant morphology. The number of females significantly decreased rather than males with increasing distance to riverside, resulting in a decrease in the sex ratio (females/males). In long distance, the sex ratio was significantly male-biased (female/male=0.289; $\chi^2=4.57$, $P<0.05$), N content of green leaves and PRE of males were higher than that of males, while these traits were similar both sexes near riverside. In addition, male NRE or female PRE was related to green leaf, soil water and nutrient, and height of *C.japonicum* (especially for males) were positive with NRE and PRE. Our results showed that there were sex-specific adaptive responses to river distance in *C.japonicum*, and female and male leaf NRE and PRE differently respond to leaf nutrient or soil factors. The requirement of near riparian habitat for females might limit its population distribution.

基金项目: 西华师范大学英才基金(17YC323; 17YC339)

第一作者简介: 黄雪梅(1995—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态研究。

* 通信作者: E-mail: dongfar@163.com

收稿日期: 2020-03-12

Foundation item: Meritocracy Research Funds of China West Normal University(17YC323; 17YC339)

First author introduction: HUANG Xue-Mei(1995—), female, master candidate, mainly engaged in plant ecology.

* Corresponding author: E-mail: dongfar@163.com

Received date: 2020-03-12

Key words dioecy; riparian zone; endangered plants; nutrient resorption efficiency

河岸带(riparian zone)作为陆地生态系统和水生生态系统的交界面,是极其重要的景观带。它不仅分布着许多珍稀濒危物种,同时还具有调节气候、固堤防洪、缓冲污染、提供资源、景观连续性、观光旅游等诸多生态系统服务功能^[1-3]。当前,河岸带植被的适应机理及其生态系统结构和功能的研究受到广泛关注^[4-6]。由于水流和植被的共同作用,使得河岸带土壤的养分(如N、P)和水分含量常常随空间的变化而发生较大变化^[6-8]。水分和养分是限制陆地生态系统生产力的主要环境因子,尤其是对于河岸带植物来说,其生长和生存可能对土壤水分和养分的变化更为敏感^[8-9]。然而目前对河岸带植物的生态适应性随河距空间变化的研究还较少^[4-5]。

植物养分重吸收是通过把一些可移动的元素(主要是N、P)从衰老的组织中转移到植物其他组织再吸收,可以提高养分的利用效率,进而增强植物对养分贫瘠生境的适应^[10-11]。且同样的生境中,叶片的养分重吸收效率往往与植物的生长呈正相关^[11],因而养分的重吸收效率会影响植物的分布^[12]。研究发现植物养分重吸收效率不仅与物种有关,还与植物的土壤环境(如水分、养分)息息相关,如土壤水分增多可导致对N重吸收效率降低,而对N重吸收效率没有显著影响^[13]。然而这些研究主要是基于雌雄同株展开。自然界中许多河岸带植物为雌雄异株植物(如杨柳科植物),该类植物对维持河岸植被的动态及生态系统的功能具有重要意义。前人的研究发现该类植物的生长、养分吸收和利用对环境变化的响应具有性别差异,往往雌株对水分和养分的变化更为敏感,这种性别间的差异可能会导致种群性比的偏倚,甚至影响物种的生存与分布^[14-16]。然而目前对雌雄异株濒危植物的养分重吸收过程如何适应河岸生境的研究还鲜有报道。

连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)属于第三纪古热带植物的孑遗种、东亚植物区系的特有种,间断分布在中国和日本,现为国家二级重点保护野生植物种^[17]。由于天然连香树的种群因开花少,结实量低,天然更新能力较差,整个种群呈衰退型,已呈濒临灭绝状态,然而目前对其濒危机制依旧还不清楚。目前,对连香树的研究主要集中在出苗、存活、生长等生活史特征与环境因子的关

系^[18-20]、基因流对于空间遗传结构的作用^[21]、种群动态^[22]、与其他种的共存机制^[23]等方面。连香树作为专性河岸带濒危植物,也是雌雄异株植物。近期研究发现连香树在光合生理方面具有性别差异^[17]。然而这种性别间的差异是否与河岸生境有关以及雌雄植株的分布、养分重吸收效率等如何响应与适应河岸生境还不得而知。因此,本文以通过比较不同河距下连香树雌雄植株的数量、形态、叶N、P的重吸收效率、土壤水分、全N、全P的差异以及叶N、P的重吸收效率与叶片养分、土壤水分、养分及植株形态的相关性。试图回答:①是否连香树的分布、植株形态、叶片N、P重吸收效率对河距的响应具有性别差异?②是否雌雄植株叶片的养分重吸收效率与其叶片养分、土壤水分、土壤养分、植株的生长的相关性有差异?研究结果不仅可为探究雌雄异株河岸带植物对河岸生境的生态适应机理提供理论依据,也可为探究濒危植物的濒危机制提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究在四川省凉山彝族自治州美姑县的大风顶国家自然保护区(103°08′13.6″~103°08′49.96″E; 28°46′46.78″~28°47′00.25″N;海拔:2 190~2 310 m)内进行。该地区属中亚热带季风湿润气候。年平均气温9.6℃,年平均降水量1 100 mm,年平均相对湿度约80%。该保护区地处全球生物多样性十分丰富的西南山地地区,植被类型是常绿阔叶混交林,连香树多为丛生的克隆系植株,少数散生单株,常与水青树(*Tetracentron sinense* Oliv.)、珙桐(*Davidia involucrata* Baill.)、五裂槭(*Acer oliverianum* Pax.)、桦叶荚蒾(*Viburnum Betulifolium* Batal.)、银叶杜鹃(*Rhododendron argyrophyllum* Franch.)等植物伴生。

1.2 样方设置及样品分析

根据该保护区的植被特征,该地连香树主要分布在沿河岸带120 m内。本研究在该保护区连香树分布的核心地段(龙窝保护站附近)的河岸进行样方设置。限于地形等因素的影响,本研究分别选取了两个典型区域:离河岸近(样方边界距非汛期河岸约15 m)和离河岸远(样方边界距非汛期河岸约100 m)。选择的依据主要是种群的分布:

离河岸带约 25 m 的地段是连香树集中分布的地段,而离河岸带距离高于 120 m 的地段连香树植株已经很稀少。每个典型地段设置 3 个 40 m×40 m 的样方。每种样方类型之间间隔至少 20 m。

在连香树开花季节(3 月)标记样方中成熟雌雄连香树的数量,与生长旺季(7 月),测量连香树的株高、胸径,并收集每株向阳成熟叶片(每株收集 3 个小枝的叶片混合)及其土壤(每株植株的土样为树干基部四个方位 0~30 cm 的土壤混合),每株的衰老叶在连香树凋落季(11 月)收集。土壤样品用密封袋收集,带回实验室后一部分立即测定含水量,另一部分风干后测定理化性质。土壤水分含量的测定采用烘干法。叶片样品带回实验室于 70℃烘干、研磨过筛后用于养分测定。

植物和土壤样品的 N 和 P 含量经开氏法消化(0.200 0 g 样品,浓硫酸 8 mL,催化剂(CuSO₄:Na₂SO₄=1:10) 3 g)后,用全自动间断化学分析仪(CleverChem 200+,德国)测定。植物 N、P 养分重吸收率的计算方法如下:

养分元素重吸收率(%)=(成熟叶中元素的平均含量-衰老叶中元素的平均含量)/成熟叶中元素的平均含量×100%^[24] (1)

1.3 数据处理

性比(雌/雄)偏离 1:1 零假设的显著性程度采用卡方检验确定。采用独立样本 *t* 检验比较雌雄性比对河距的响应差异。双因素方差分析(two-way ANOVAs)用于分析性别、河距及二者的交互作用对形态、叶片 N、P 重吸收效率和土壤水分、养分性状的影响,不同处理间的差异用 Duncan 检

验。Pearson 用于分析叶片 N、P 重吸收效率与其成熟叶全 N、全 P、植株形态、土壤含水量或养分的相关性。所有统计分析在 SPSS 16.0 软件中完成。显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同河距的连香树植株数量、种群性比、雌雄株形态及其土壤养分特征的差异

调查发现,离河远的样方(距河岸约 100 m)中连香树有 14 株,其中每个样方平均雌株仅 1 株,雄株 3.67 株,雌雄性比为 0.289,种群显著偏雄($\chi^2=4.57$; $P<0.05$);而离河近的样方(距河岸约 15 m)中有 21 株连香树,其中每个样方平均雌株 3 株,雄株 4 株,雌雄性比为 0.783,种群性比无显著差异($\chi^2=0.43$; $P=0.513$)。且种群雌雄性比随距河距离增加显著降低。

从形态来看,性别和河距对连香树胸径无显著影响,但性别对其株高有显著影响,且株高受到性别和河距的交互影响(见表 1)。随河距的增加,雌株株高显著降低,而雄株株高显著升高;从性别来看,虽然雌雄植株之间的株高在离河岸带近的样方中无显著差异,但在离河岸带远的地方雄株株高显著高于雌株。此外,土壤全 N 和全 P 含量受到植株性别的显著影响,且土壤含水量和全 P 含量受到河距的影响。离河岸远的植株土壤含水量显著低于离河岸近的植株,但雌雄之间无显著差异。雌雄株的土壤全 N 含量均不受河距的影响,但离河岸远的雌株的土壤全 N 和全 P 含量均显著高于其雄株(见表 1)。

表 1 不同河距的雌雄连香树植株及其土壤特征的差异

Table 1 Plants and their soil characteristics of male and female *C. japonicum* in different riparian zones

性状 Trait	距河岸距离 Distance to riverside(m)				效应 F(Effect)		
	100 m		15 m		性别 Sex(S)	河距 Distance(D)	性别×河距 S×D
	雌株 Female	雄株 Male	雌株 Female	雄株 Male			
平均胸径 Diameter at breast height(m)	0.49±0.10	0.62±0.08	0.41±0.05	0.48±0.07	1.273 ^{NS}	1.541 ^{NS}	0.150 ^{NS}
平均株高 Height(m)	14.67±0.67c	22.45±1.11a	18.58±1.01b	18.00±0.94b	10.441 ^{**}	0.043 ^{NS}	7.733 ^{**}
土壤含水量 Soil water content(%)	48.80±1.76bc	44.37±2.02c	59.20±2.38a	57.29±2.57ab	1.150 ^{NS}	15.604 ^{***}	0.181 ^{NS}
土壤 N 含量 Soil N content(mg·g ⁻¹)	1.83±0.06a	1.49±0.11b	1.78±0.07ab	1.45±0.1b	7.255 [*]	0.143 ^{NS}	0.001 ^{NS}
土壤 P 含量 Soil P content(mg·g ⁻¹)	1.51±0.06a	0.94±0.05bc	1.11±0.07b	0.86±0.03c	44.653 ^{***}	14.895 ^{***}	6.826 [*]

注:不同字母表示处理间有差异(Duncan 检验);NS. $P>0.05$; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P\leq 0.001$;下同

Note: Different letters indicate differences between treatments(Duncan test); NS. $P>0.05$; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P\leq 0.001$; The same as below

表2 不同河距的雌雄连香树成熟叶、衰老叶N、P含量的差异

Table 2 Nitrogen and Phosphorus contents of green and senesced (sen.) leaves of male and female *C. japonicum* in different riparian zones

性状 Trait	距河岸距离 Distance to riverside (m)				效应 F (Effect)		
	100 m		15 m		性别 Sex (S)	河距 Distance (D)	性别×河距 S×D
	雌株 Female	雄株 Male	雌株 Female	雄株 Male			
成熟叶 N 含量 Green leaf N content (mg·g ⁻¹)	16.86±0.5c	23.00±0.7a	19.63±0.35b	23.37±0.56a	45.796***	4.605*	2.701 ^{NS}
成熟叶 P 含量 Green leaf P content (mg·g ⁻¹)	1.87±0.15b	2.18±0.09b	1.95±0.05b	2.5±0.09a	17.442***	3.685*	1.422 ^{NS}
衰老叶 N 含量 Sen. leaf N content (mg·g ⁻¹)	14.24±0.47	13.65±0.55	15.00±0.36	14.42±0.35	0.459 ^{NP}	2.402 ^{NS}	0.007 ^{NS}
衰老叶 P 含量 Sen. leaf P content (mg·g ⁻¹)	1.36±0.06ab	1.29±0.06ab	1.15±0.04b	1.50±0.09a	2.758 ^{NS}	0.002 ^{NS}	5.786*

2.2 不同河距的雌雄连香树成熟叶和衰老叶N、P含量的差异

从表2可知,成熟叶的N和P含量均受性别和河距的影响,但衰老叶N和P含量均不受性别或河距的显著影响。随河距的增加,雌株的成熟叶N含量显著降低,而雄株的成熟叶N含量无显著差异;且雄株的成熟叶N含量总是高于雌株。在离河距远的地方,成熟叶和衰老叶的P含量在性别间均无显著差异,但在离河岸近的雌株的这些性状显著低于雄株。

2.3 不同河距连香树雌雄叶片N、P重吸收效率的差异

连香树叶片的N、P重吸收效率均受到性别、河距及其二者交互作用的显著影响(见图1)。随离河距离增加,雌雄叶片的N、P重吸收效率均显著降低而雄株保持不变(见图1a)。雌株的N重吸收效率总是低于雄株,而叶片P的重吸收效率在离河岸近的雌雄植株之间无显著差异,但在离河岸远的雌雄叶片的P重吸收效率显著低于雄株(见图1b)。

2.4 雌雄连香树叶片N、P重吸收效率与其成熟叶的N、P含量或土壤的水分、N、P含量的关系

连香树雄株叶片的N重吸收效率与成熟叶N含量、土壤水分、土壤全N含量呈现显著负相关,而雌株叶片的N重吸收效率与成熟叶的N含量呈现正相关,且与土壤水分和土壤全N无显著相关关系(见图2a;图3a,b)。雄株叶片的P重吸收效率与成熟叶的P含量、土壤水分、土壤全P含量均无显著相关关系,而雌株叶片的P重吸收效率与成熟叶的P含量、土壤水分呈现正相关,且与土壤全P含量呈现显著负相关(见图2b;图3c,d)。

2.5 雌雄连香树植株胸径、株高与叶片N、P重吸收效率的关系

从图4可以看出,连香树的叶片N重吸收效率

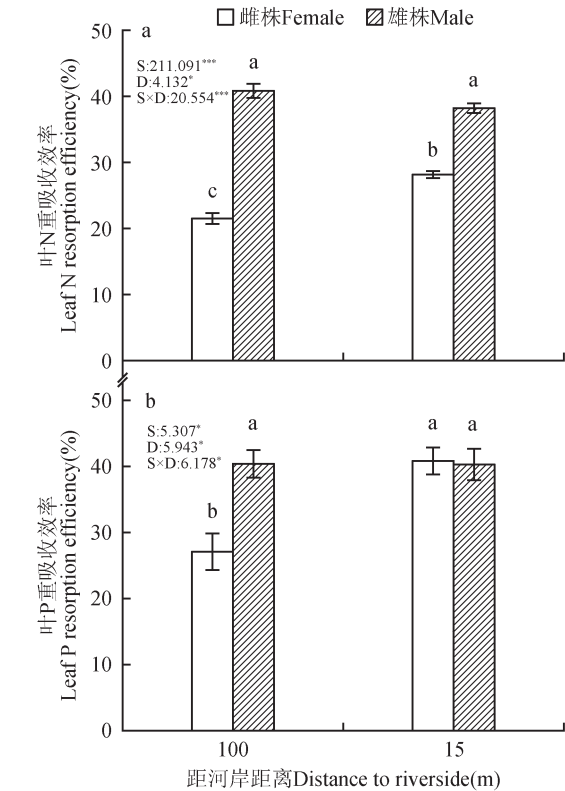


图1 不同河岸带距离雌雄连香树叶N、P重吸收效率的差异
S.性别效应;D.河距效应;S×D.性别与河距交互效应;效应后的数值为F值;不同字母表示处理间有差异(Duncan检验);*P<0.05;***P<0.001

Fig.1 Difference of leaf N-and P-resorption efficiencies between male and female *C. japonicum* in different riparian zones

S.Sex effect; D.Distance effect; S×D.Sex and Distance inactive effect; F value is shown; Different letters indicate differences between treatments (Duncan test); *P<0.05; ***P<0.001

与其株高均呈现显著正相关,且雄株的叶片N重吸收效率与胸径呈现正相关关系(见图4a,b)。雄株的叶P重吸收效率与植株株高、胸径相关关系均不显著,但雌株的P重吸收效率与其株高呈正相关关系(见图4c,d)。

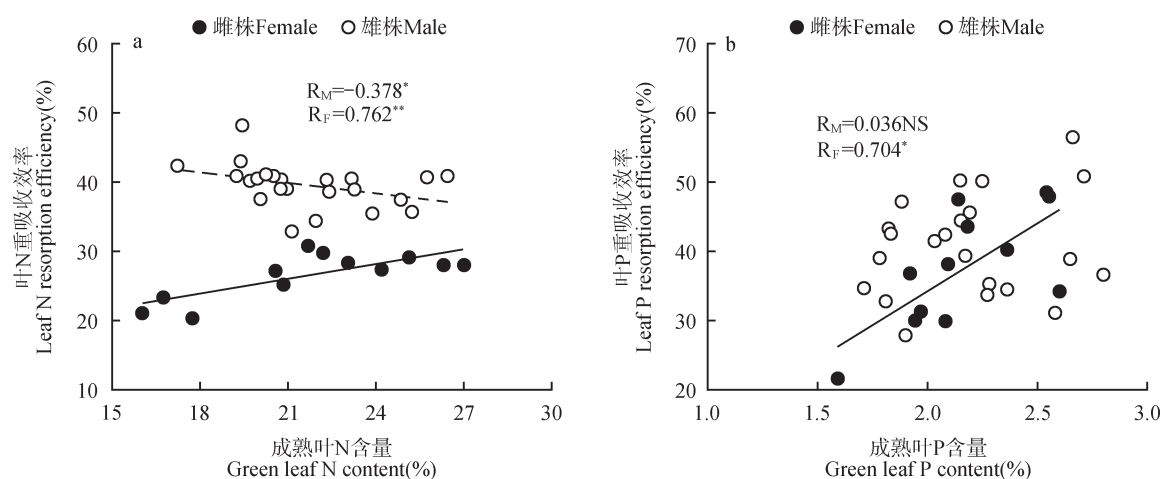


图2 雌、雄连香树植株叶片 N、P 重吸收效率与其成熟叶 N、P 含量的相关关系

R_M 、 R_F 分别表示雌株、雄株与其环境因子的相关系数; NS. $P > 0.05$; * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$; 下同

Fig.2 Relationship of leaf N-(a, b) and N-(c, d) resorption efficiencies with their contents of green leaf N and P of female (solid circle; solid line) and male (open circle; dotted line) *C. japonicum*

R_M and R_F represent the coefficient of female and male plant traits and their soil factors, respectively; NS. $P > 0.05$; * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$; The same as below

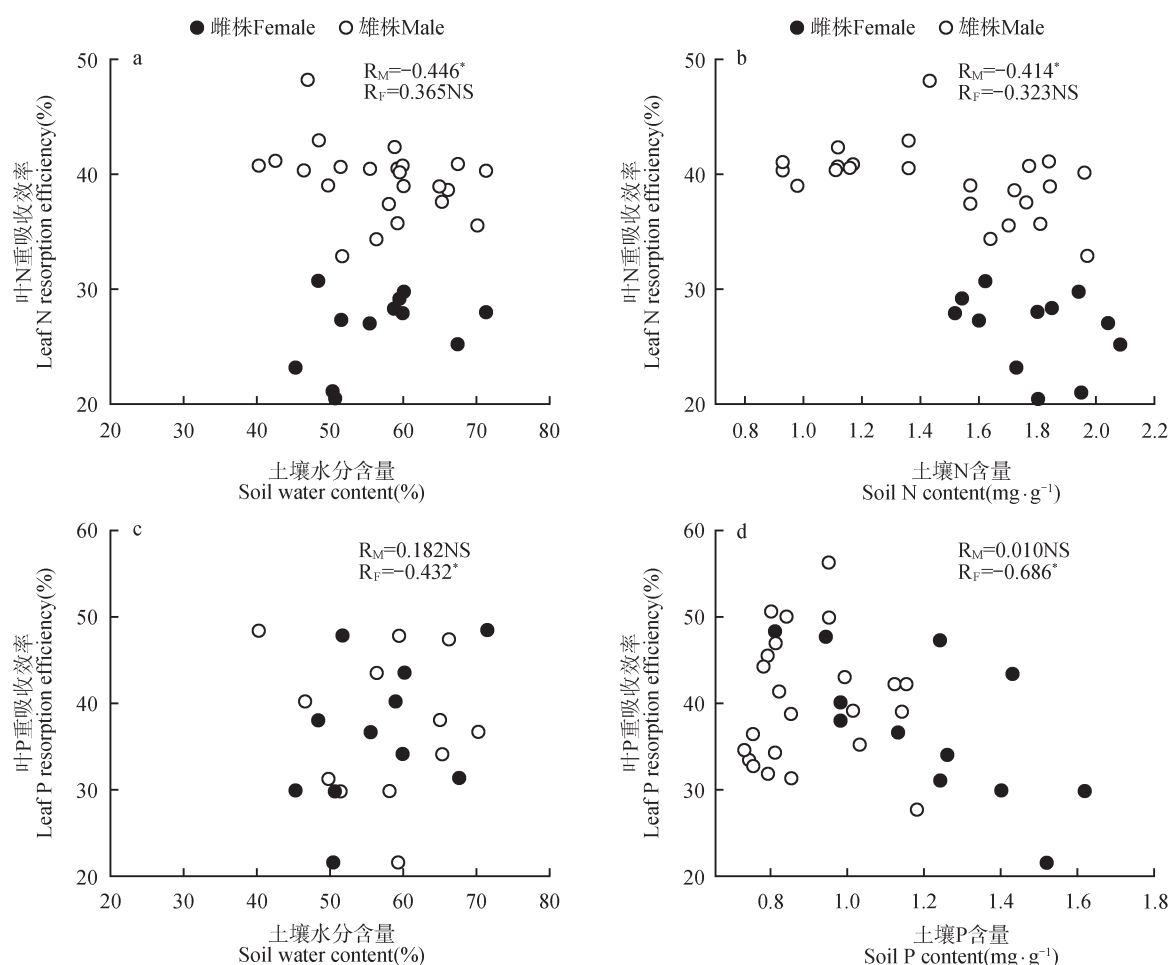


图3 雌、雄连香树植株叶片 N、P 重吸收效率与其土壤水分、N、P 含量的相关关系

Fig.3 Relationship of leaf nitrogen-(a, b) and phosphorus-(c, d) resorption efficiencies with their contents of soil water, soil N, soil P of female (solid circle; solid line) and male (open circle; dotted line) *C. japonicum*

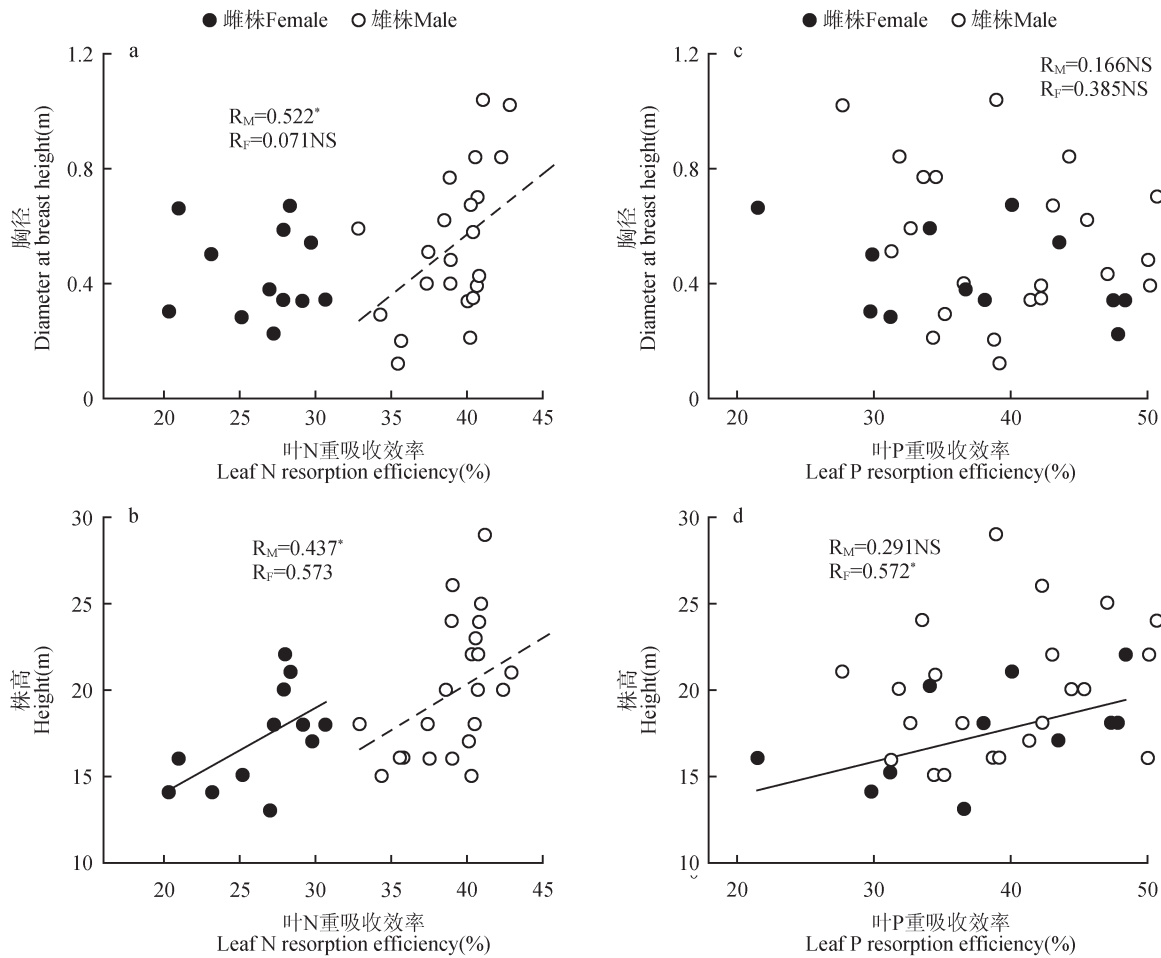


图4 雌、雄连香树植株胸径、株高与其叶片N、P重吸收效率的相关

Fig.4 Relationship of DBH(a and c) and height(b and d) with their leaf nitrogen- and phosphorus-resorption efficiencies of female(solid circle; solid line) and male(open circle; dotted line) *C. japonicum*

3 讨论

通过研究河岸带濒危植物连香树后发现:连香树随着河距的增加,雌株数量、株高、叶片N、P重吸收效率显著降低;从性比上看,虽然距离河岸带较近的连香树种群没有出现性比偏倚(雌雄性比为0.783),但在距离河岸带远的地方,性比显著偏雄(雌雄性比为0.289)。进一步分析叶片养分重吸收效率与叶片、土壤植株特征的相关性后发现:叶片N、P养分重吸收效率与植株的形态有关,且不同性别间叶片的养分重吸收效率与叶片养分、土壤水分和养分的相关性不同,这些结果表明连香树雌雄植株对河岸生境的适应性响应具有性别差异。相比全球植物平均的N重吸收效率(62%)和P重吸收效率(65%)^[25],连香树的叶片N、P重吸收效率明显更低,这暗示该物种的养分利用效率不高。最近的研究发现连香树的叶片水分利

用效率也不高^[17]。水分、养分利用效率对植株维持生长和竞争力至关重要^[26]。连香树作为濒危孑遗树种,资源利用较低(尤其是雌株)可能是导致连香树濒危的原因之一。

3.1 植物对距河岸带生境的响应和适应

本研究发现连香树随着河岸带距离的增加,雌株植株数量、株高、成熟叶N含量、植株土壤含水量均降低,而雄株的这些性状没有变化。这一方面表明了雌雄植株对河岸带生境具有性别差异,这可能是与雌雄植株之间对环境变化的响应不一致所致,雌株对河岸带环境的变化更为敏感,这与先前的一些研究结果类似^[14-15,27]。一般而言,随河距的增加,往往土壤水分含量降低,低含水量以及水分含量的降低导致的养分循环减慢,进而导致形成有机质含量和土壤养分含量降低,不利于植被的生长和繁殖^[5,9]。然而本研究发现,随着

距河岸距离的增加,连香树除了雌株的土壤水分有变化之外,且在距河岸远的地方,雌雄植株之间水分无差异。植物根围的土壤水分变化主要与降雨和植株水分吸收过程有关,雄株的土壤水分没有随河岸距离增加而变化。这一方面可能与我们的取样季节有关,取样的夏季,正值该地降雨充沛季节,导致该季节生境不缺水;另外相比雌株,连香树雄株往往蒸腾速率较低^[17],这有利于其提高植株的用水效率。除了雌株土壤全 P 含量升高外,植株的土壤养分含量随河距的变化并不大,但雌株的土壤 N、P 养分高于雄株。这暗示了该地连香树的性别对土壤的养分具有重要影响,如植株对水分或者养分吸收、利用效率的差异^[28]。当然该地的降雨受亚热带季风的影响明显,季节性降雨量的变化很容易影响土壤水分、养分的变化,尤其是对河岸带生境来说^[5,9],因此需要更长时间尺度(如季节)的研究来佐证我们的结果。

许多研究发现,叶片的养分重吸收效率往往与其叶片 N、P 含量^[29]、土壤资源的贫瘠(如干旱、养分匮乏)呈正相关^[25]。本研究发现连香树叶片的 N、P 重吸收效率与其成熟叶片 N、P 含量、土样水分、养分的相关性有性别差异。其中雄株叶片 N 重吸收效率与其叶、土壤因子呈负相关,而雌株叶片的 N 重吸收效率与成熟叶 N 呈现正相关,且与土壤水分和土壤 N 无显著相关关系;相反,雄株叶片的 P 重吸收效率与叶 P 含量、土壤因子均无显著相关关系,而雌株叶片的 P 重吸收效率与成熟叶的 P 含量、土壤水分呈现正相关,且与土壤 P 含量呈现显著负相关。这一方面暗示了雄株对 N(花粉是富氮器官)的需求更大,而雌株对 P 的需求更大^[30];另一方面植株的养分重吸收效率常常与水分利用效率耦合^[31],可能是由于雌株对水分变化更为敏感,更高的 P 利用效率有利于其提高对水分匮乏的抵抗^[14,27]。同时,本研究中仅仅比较了土壤全 N、全 P 与叶片的养分重吸收效率,可能还受到土壤养分有效性的干扰^[32],进一步的研究需要从植株水平上分析植物重吸收效率与土壤有效态的养分的关联性。此外,对养分的重吸收是植物提高资源利用效率的重要生理过程,更高的养分重吸收效率可以延长植物的光合作用时间,延长植物碳的获取^[33],本研究结果也显示:植株的株高与叶片 N、P 的重吸收效率均呈显著正相关,这表明重吸收效率对连香树的生长至关重要。作为彩

叶树种,连香树的叶片在秋季首先变黄后没有立刻凋落,这有利于其提高养分的重吸收效率,这可能是其适应生境的重要策略。当然,本研究在远河距的地方雌株过于稀少,导致植物样本较少,这可能会影响我们的结论,还有土壤水分和养分随季节性变化较大,进一步的研究需要扩大尺度(包括空间和时间尺度)。

3.2 雌雄异株植物性别二态性与物种的濒危

本研究发现虽然离河岸近的地方,大多数性别间的形态、养分、数量等均无显著差异,但离河岸带较远的地方连香树雌株的大多数特征比雄株更低,进而表现出性比的偏倚,这表明雌株对河岸生境的变化更为敏感,这与先前的在其他种的研究一致^[6,34]。雌雄异株植物性别间的对环境变化的响应差异往往是由于雌雄植株间的繁殖成本不一致所致,雌株的生长和数量的降低可能是为了维持其更高的繁殖成本^[35-36]。种群性别间的偏倚可能直接影响种群的繁育过程,造成有性生殖效率降低,进而可能会改变植物种群的性别结构和动态^[16]。本研究中离河岸带距离较远的样方,连香树雌株的分布已经很稀少,这直接会影响种子的散布,因此,性比的偏倚可能影响了该地连香树的分布。连香树作为古老的孑遗树种,其自然更新不畅,已经成为濒危植物,以往的研究很少考虑其性别因素。进一步的研究需要分析性比的偏倚对其有性生殖过程的影响和对其种群动态进行探究,以便剖析性比的因素对其种群衰退的影响机制。

综上所述,本文通过野外调查四川美姑县大风顶自然保护区内连香树种群的性比和分析叶片 N、P 养分重吸收效率及其与叶片养分、土壤水分、养分、植株形态的相关性,发现该保护区内连香树对河距的响应具有性别差异。河距增加使得雌株数量、叶片的 N、P 养分重吸收效率显著降低,导致在距河岸远的地方雌株的养分重吸收效率低于雄株,且性比偏雄。同时发现雄株叶片的氮重吸收效率、雌株的叶片 P 的重吸收效率与其叶片养分、土壤因子相关较强,且养分重吸收效率与植物的生长相关。这暗示了雌雄植株叶片的 N、P 利用效率与其自身和河岸生境的土壤因子的响应不同,同时雌株对河岸生境的依赖可能限制了其物种的分布。当然,本研究中离河岸带远的地段连香树植株非常稀少,且限于地形等多重因素,导致样本

偏少,需进一步从更大的空间和时间尺度的研究来验证我们的结果。

参 考 文 献

- [1] Naiman R J, Décamps H. The ecology of interfaces: riparian zones[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 621-658.
- [2] 郭二辉, 孙然好, 陈利顶, 等. 河岸植被缓冲带主要生态服务功能研究的现状与展望[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1830-1837.
Guo E H, Sun R H, Chen L D, *et al.* Main ecological service functions in riparian vegetation buffer zone: research progress and prospects [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(8): 1830-1837.
- [3] Bejarano M D, Jansson R, Nilsson C. The effects of hydropeaking on riverine plants: a review [J]. *Biological Reviews*, 2018, 93(1): 658-673.
- [4] 梁士楚, 刘润红, 荣春艳, 等. 漓江河岸带植物功能性状变异与关联[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(1): 16-26.
Liang S C, Liu R H, Rong C Y, *et al.* Variation and correlation of plant functional traits in the riparian zone of the Lijiang River, Guilin, Southwest China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(1): 16-26.
- [5] Wang P Y, Liu W J, Zhang J L, *et al.* Seasonal and spatial variations of water use among riparian vegetation in tropical monsoon region of SW China [J]. *Ecohydrology*, 2019, 12(4): e2085.
- [6] 蒙振思, 向卫, 苏国岩, 等. 河北小五台山青杨种群中雌雄群体的空间分布及其成因[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(12): 1145-1153.
Meng Z S, Xiang W, Su G K, *et al.* Spatial distribution of male and female *Populus cathayana* populations and its drivers in Xiaowutai Mountains, Hebei, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(12): 1145-1153.
- [7] Masaki T, Osumi K, Takahashi K, *et al.* Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest [J]. *Ecological Research*, 2007, 22(5): 724-734.
- [8] Hultine K R, Bush S E, West A G, *et al.* Population structure, physiology and ecohydrological impacts of dioecious riparian tree species of western North America [J]. *Oecologia*, 2007, 154(1): 85-93.
- [9] Singer M B, Stella J C, Dufour S, *et al.* Contrasting water uptake and growth responses to drought in co-occurring riparian tree species [J]. *Ecohydrology*, 2013, 6(3): 402-412.
- [10] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, *et al.* Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other resource economics traits? [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(4): 879-889.
- [11] 陆姣云, 段兵红, 杨梅, 等. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展[J]. *草业学报*, 2018, 27(4): 178-188.
Lu J Y, Duan B H, Yang M, *et al.* Research progress in nitrogen and phosphorus resorption from senesced leaves and the influence of ontogenetic and environmental factors [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(4): 178-188.
- [12] Lü X T, Freschet G T, Flynn D F B, *et al.* Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant-soil feedbacks and microscale heterogeneity in a semi-arid grassland [J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 144-150.
- [13] Lü X T, Han X G. Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China [J]. *Plant and Soil*, 2010, 327(1-2): 481-491.
- [14] Xu X, Peng G Q, Wu C C, *et al.* Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28(11): 1751-1759.
- [15] Zhang S, Jiang H, Zhao H X, *et al.* Sexually different physiological responses of *Populus cathayana* to nitrogen and phosphorus deficiencies [J]. *Tree Physiology*, 2014, 34(4): 343-354.
- [16] Hultine K R, Grady K C, Wood T E, *et al.* Climate change perils for dioecious plant species [J]. *Nature Plants*, 2016, 2(8): 16109.
- [17] 马文宝, 廖成云, 姬慧娟, 等. 濒危连香树种群性比和雌雄株功能性状的差异[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(8): 2414-2419.
Ma W B, Liao C Y, Ji H J, *et al.* Sex ratio and sexual difference of functional traits in the endangered plant *Cercidiphyllum japonicum* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(8): 2414-2419.
- [18] Kubo M, Sakio H, Shimano K, *et al.* Factors influencing seedling emergence and survival in *Cercidiphyllum japonicum* [J]. *Folia Geobotanica*, 2004, 39(3): 225-234.
- [19] Kubo M, Sakio H, Shimano K, *et al.* Age structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* sprouts based on growth ring analysis [J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 213(1-3): 253-260.
- [20] 潘开文, 刘照光. 用关联度和聚类分析法研究连香树人工群落与环境的关系[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 161-167.

- Pan K W, Liu Z G. Grey correlation and cluster analysis on relationship between *Cercidiphyllum japonicum* community and its environment [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(2): 161-167.
- [21] Sato T, Isagi Y, Sakio H, *et al.* Effect of gene flow on spatial genetic structure in the riparian canopy tree *Cercidiphyllum japonicum* revealed by microsatellite analysis [J]. Heredity, 2006, 96(1): 79-84.
- [22] 何东, 魏新增, 李连发, 等. 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(3): 469-481.
- He D, Wei X Z, Li L F, *et al.* Population structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* in riparian zones of the Shennongjia Mountainous region, central China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(3): 469-481.
- [23] Sakio H, Kubo M, Shimano K, *et al.* Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, central Japan [J]. Folia Geobotanica, 2002, 37(1): 45-61.
- [24] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. Ecology, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [25] Brant A N, Chen H Y H. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34(5): 471-486.
- [26] Dong T F, Li J Y, Zhang Y B, *et al.* Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen- and water-use efficiencies in the conifer *Cunninghamia lanceolata* growing in a warm monsoon climate [J]. Tree Physiology, 2015, 35(6): 632-643.
- [27] Zhang R, Liu J Y, Liu Q S, *et al.* Sexual differences in growth and defence of *Populus yunnanensis* under drought stress [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2019, 49(5): 491-499.
- [28] Olano J M, González-Muñoz N, Arzac A, *et al.* Sex determines xylem anatomy in a dioecious conifer: hydraulic consequences in a drier world [J]. Tree Physiology, 2017, 37(11): 1493-1502.
- [29] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, *et al.* Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205-220.
- [30] Li D D, Dong T F, Zhang C Y, *et al.* Effects of elevated temperature and CO₂ concentration on floral development and sex differentiation in *Morus alba* L. [J]. Annals of Forest Science, 2019, 76(4): 112.
- [31] Minoletti M L, Boerner R E J. Drought and site fertility effects on foliar nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption by the forest understory shrub *Viburnum acerifolium* L. [J]. The American Midland Naturalist, 1994, 131(1): 109-119.
- [32] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597-608.
- [33] Zhang Y J, Yang Q Y, Lee D W, *et al.* Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient resorption: importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests [J]. Oecologia, 2013, 173(3): 721-730.
- [34] Dawson T E, Ehleringer J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo* [J]. Ecology, 1993, 74(3): 798-815.
- [35] 张玲, 张东来. 基于形态学及生理学的黄檗性别差异研究 [J]. 植物研究, 2019, 39(6): 876-882.
- Zhang L, Zhang D L. Difference in morphology and physiology from male and female plant of *Phellodendron amurense* Rupr. [J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(6): 876-882.
- [36] Delph L F, Meagher T R. Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia* [J]. Ecology, 1995, 76(3): 775-785.