

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.03.023

李霄峰,王志峰,黄尤优,等. 小五台山天然青杨林雌雄群体的生长差异[J]. 广西植物, 2013, 33(3):416—420

Li XF, Wang ZF, Huang YY, et al. Inter-sexual difference of growth characteristic for *Populus cathayana* natural forests in the Xiaowutai Mountains[J]. Guihaia, 2013, 33(3):416—420

小五台山天然青杨林雌雄群体的生长差异

李霄峰^{1,2*}, 王志峰¹, 黄尤优¹, 王碧霞¹, 陈 坚³

(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. 张家口市农业环境与农产品质量管理站, 河北 张家口 075000; 3. 四川省旺苍县米仓山自然保护区管理局, 四川 广元 628200)

摘 要: 通过对小五台山天然青杨种群的野外调查, 并使用胸径与株高的异速生长模型来分析其雌雄群体间的生长差异, 以探究雌雄异株植物青杨在性成熟条件和形态特征中是否存在性间差异。结果表明: (1) 在青杨生长过程中, 胸径随年龄呈指数型增长, 而株高随年龄呈对数型增长; (2) 雌雄植株的性成熟条件不同。雌株进入性成熟阶段的最低年龄和胸径都小于雄株; (3) 青杨高径生长过程存在性别差异。雌株的异速生长指数显著大于雄株 ($P=0.024$)。表明天然青杨种群中雌株一般性成熟较早, 成熟后营养生长偏重于胸径增粗; 而雄株性成熟较晚, 营养生长偏重于植株增高。相对于雄株, 雌株具有较高的树干机械强度。

关键词: 雌雄异株; 青杨; 生长特征; 雌雄差异; 性成熟; 异速生长

中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2013)03-0416-05

Inter-sexual difference of growth characteristic for *Populus cathayana* natural forests in the Xiaowutai Mountains

LI Xiao-Feng^{1,2*}, WANG Zhi-Feng¹, HUANG You-You¹,
WANG Bi-Xia¹, CHEN Jian³

(1. Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, China West Normal University, Ministry of Education, Nanchong 637009, China; 2. Agricultural Environment and Agriculture Product Quality Management Section, Zhangjiakou 075000, China; 3. Administration for Sichuan Micang Mountains Nature Reserve, Guangyuan 628200, China)

Abstract: It was investigated that whether the gender differences existed in sexual maturation conditions and morphological characteristics for this dioecious plant, by the field research for the natural population of *Populus cathayana* in the Xiaowutai Mountains, and using the allometric models for DBH (diameter at breast height) and plant height to analyze the growth characteristics between the male and female groups. The results were as follows: (1) In the growth process of *Populus cathayana*, the DBH increased exponentially with the growth of the age, while its plant height was logarithmic growth; (2) Sexual maturation conditions were different between male and female plants. The minimum age of sexual maturity stage and the DBH for female plants were both less than males; (3) The gender differences presented in the growth process. The allometric exponent for female plants was significantly higher than males ($P=0.024$). It was shown that female plants matured generally earlier in the *Populus cathayana* natural population, and

收稿日期: 2012-11-29 修回日期: 2013-03-30

基金项目: 国家自然科学基金(31170389)

作者简介: 李霄峰(1981-), 男, 河北张家口市人, 硕士研究生, 农艺师, 主要从事生态及环保方面工作, (E-mail) laughwind@sina.com。

* 通讯作者

the vegetative growth emphasized mainly thickening of DBH; while male plants matured later, and emphasized plant height. Compared with the male plants, the female ones had a higher trunk mechanical strength.

Key words: dioecy; *Populus cathayana*; growth characteristic; intersexual difference; reproductive maturation; allometry

雌雄异株植物由于繁殖功能在个体完全分离,因而生殖投入的差异会导致不同性别的个体在生长速率和适生环境方面表现出不同特征。研究认为由于雌株的繁殖成本较高,因而性成熟后其营养生长速率会逐渐减缓,最终雄株的个体大小将超过雌株(Obeso *et al.*, 1998; Wallace & Rundel, 1979; Gross & Soule, 1981)。目前从形态指标上来反映性别间差异的研究较多,如张春雨等(2009)研究发现不同性别的东北红豆杉其径向生长速率存在显著差异,雄株的径向生长速率大于雌株。而赵亚洲等(2010)对黄连木的研究则表明雌雄植株间的径向生长无显著差别。

青杨(*Populus cathayana*),属杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus*)青杨组(sect. *Tacamahaca*),是研究雌雄异株的模式植物(陈成彬等, 2005)。在幼苗阶段青杨就存在不同性别间的形态和生理响应差异(许馨文等, 2009),而成年后这种差异是否会继续扩大则报道较少,仅有王志峰等(2011)对天然青杨种群雌雄群体的分布特征做过相关研究,但雌雄植株的生长差异还未可知。本实验通过对小五台山天然青杨林的野外调查,使用胸径与株高的异速生长模型来揭示雌雄群体间的生长差异,拟解决以下问题:天然青杨林雌雄群体的性成熟条件是否存在差异?其生长特征是否显著不同?研究结果对于天然林保育工作有一定指导意义。

1 研究地概况及实验方法

1.1 研究地概况

试验地位于河北省蔚县境内的小五台山西金河口自然保护区,其分布范围为 $39^{\circ}50' \sim 40^{\circ}07' \text{ N}$, $114^{\circ}47' \sim 115^{\circ}30' \text{ E}$ 。该区域属暖温带季风气候,夏季湿润凉爽,冬季干燥寒冷。区内海拔高差较大,最高海拔为 2 882 m(主峰东台),最低海拔为 1 190 m(西金河口),垂直气候非常明显。川谷年均降水量约 420 mm,山腹以上降水量逐渐增大,达 700 mm。土壤类型主要为褐土、山地棕壤及亚高山草甸土。主要植被类型有亚高山草甸、落叶针叶林、常绿针叶林、落叶阔叶林和落叶灌丛。青杨种群分布于小五台山西台河谷两岸,在 1 400~1 700 m 海拔区域形成纯林,在 1 700 m 以上逐渐被白桦(*Betula*

platyphylla)取代,林分条件为天然次生林。

1.2 实验方法

分别在海拔 1 400、1 500、1 600、1 700 m 青杨种群集中分布处各拉 4 个 20 m×20 m 的种群样方,共计 16 个。采用群落常规调查方法调查各样方内青杨植株的数量、株高、胸径、性别等指标。其中性别鉴定通过使用花期花部识别的方法辨别,连续观察 2 a,所有在花期内未开花的植株定为未成年植株,依花判断雌雄(李瑞丽等, 2006)。再从 16 个样方中选取 4 个样方(1 400、1 500、1 600、1 700 m 各 1 个),测定样方内所有干型良好植株的树龄(共测定了 64 株样木年龄,其中雌株 29 棵,雄株 16 棵,未成年植株 19 棵)。测定方法使用树木生长锥钻取树干 1.3 m 处木芯,自然干燥后固定,将固定好的样芯依次用不同粒级的干砂纸打磨,使样本达到光、滑、亮,再用 7.5~50 倍的解剖镜(Motic SMZ-168)观察断年。统计观察结果。

1.3 异速分析

为避免海拔因素的影响,我们选择分布于 1 600 m 海拔区域的、种群密度较一致、性比较平衡的 4 个连续样方中的 50 株成年立木(雌雄各 25 株)为研究对象,根据其株高和胸径数据分别建立雌雄群体的异速生长模型。参照 Rich *et al.*(1986)的研究方法,采用的异速生长模型: $\text{DBH} = a \times \text{Height}^b$

其中, DBH 为植株胸径, Height 为株高, a 为异速生长常数, b 为异速生长指数。当 $b=1$ 时,胸径和株高为等速生长;当 $b>1$ 和 $b<1$ 时,胸径对株高分别为正异速生长和负异速生长(Gould, 1966)。

1.4 数据统计

使用 SPSS 19.0 统计软件分析株高、胸径与年龄数据,进行曲线拟合。平均值间的比较采用单因素方差分析(One-Way ANOVA),多重比较采用邓肯检验(Duncan's test),采用协方差分析(ANCOVA)比较两条拟合直线的斜率是否存在显著差异。使用 SPSS 19.0 和 Excel 2003 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 青杨天然林生长特征

调查发现,年龄与胸径的拟合曲线呈指数型增

长;年龄与株高呈对数型增长。在幼树阶段(20 a 以前),植株的株高生长速度较快,胸径增长较慢;进入成年阶段后(20 a 以后),株高生长渐渐趋近于停滞,而胸径增粗仍不断增加。

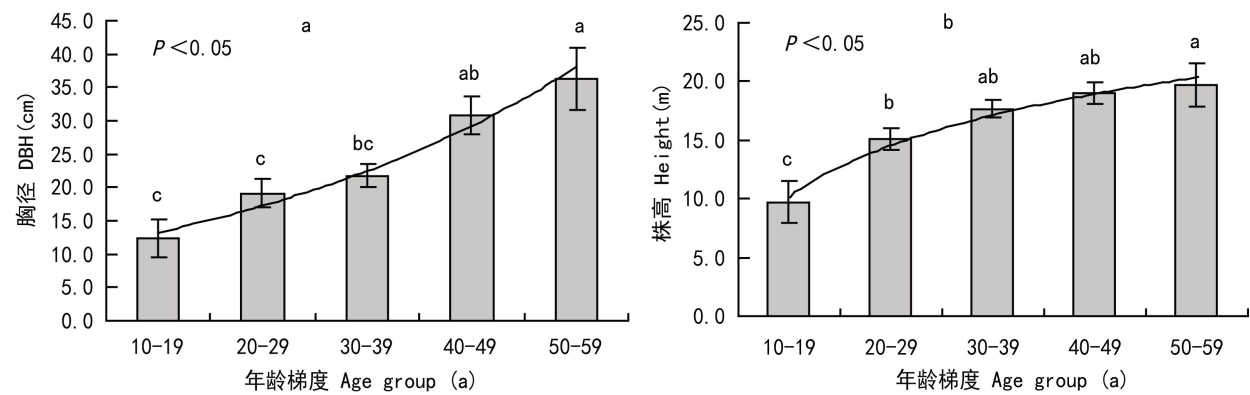


图 1 青杨植株的胸径(a)、株高(b)生长趋势 使用邓肯检验年龄组间差异是否达到显著($P=0.05$),以不同字符标注;图示均值±标准误。
Fig.1 DBH (a) and height (b) growth tendency of *Populus cathayana* Different letters above the bars represent significant differences between groups of tree-age at $P=0.05$, according to Duncan's test. Each value is the mean±S.E.

2.2 性成熟与生长指标的关系

统计结果表明,当植株胸径超过 10 cm 时,部分植株开始开花;随胸径增加,成熟植株比例上升,当胸径

在 30 cm 以上时,植株完全成熟,可见胸径与植株性成熟的关系非常密切(图 2:a)。株高与性成熟也存在正相关关系,随株高增加成熟植株比例上升(图 2:b)。

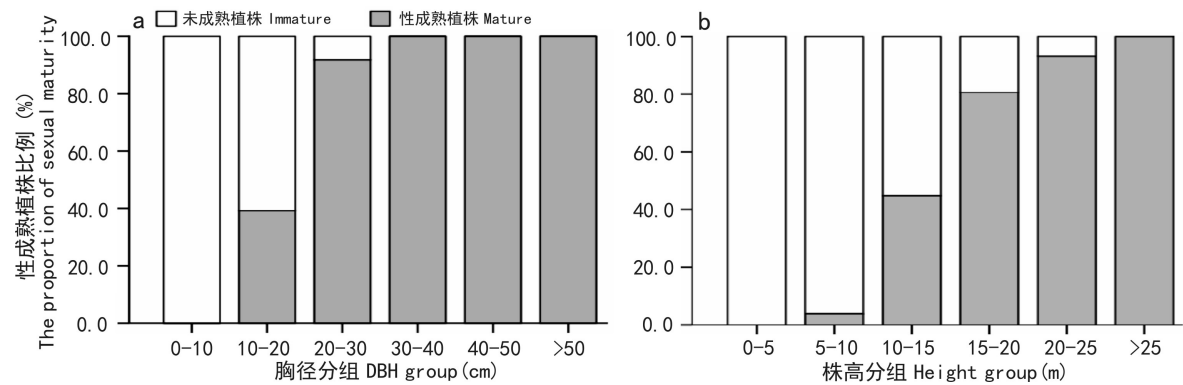


图 2 胸径(a)、株高(b)条件与青杨性成熟的关系
Fig.2 Relationship between DBH (a),height (b) and reproductive maturation of *Populus cathayana*

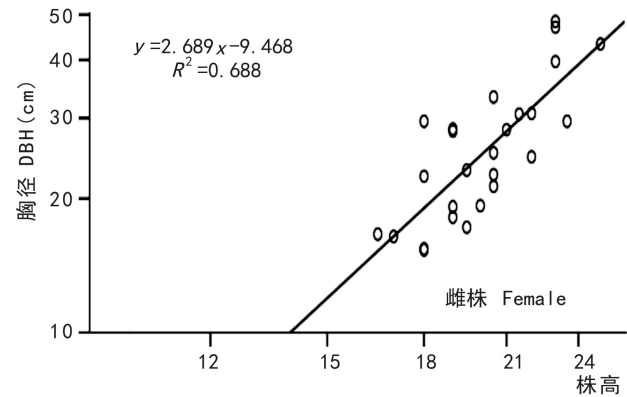
此外,调查种群样方中开花最早的幼树,发现青杨性成熟年龄在不同性别间存在差异。雌株最早进入性成熟的树龄为 17 a,最小胸径 9.2 cm,最小株高 8 m;雄株最早进入性成熟的树龄 21 a,最小胸径 13.4 cm,最小株高 13.5 m;雌株性成熟年龄早于雄株,并且进入成熟期时的株高胸径也小于雄株。

2.3 雌雄植株的生长差异

对株高与胸径数据分别按性别进行异速生长分析得到了表 1 的公式。雌雄株的异速生长指数都大于 1,表明胸径与株高呈正异速生长。雌株的异速生长指数高于雄株,表明随株高增加,雌株的径向生长速度更快。

表 1 雌雄青杨群体胸径与株高的异速生长模型					
Table 1 Allometry of DBH and height between female and male for <i>P. cathayana</i>					
性别 Sex	样本数 n	异速生长公式 Allometry equation	异速生长指数 Allometric exponent	R^2	P
雌株 Female	25	$DBH=0.00007\times Height^{2.689}$	2.689	0.688	0.000
雄株 Male	25	$DBH=0.003\times Height^{1.579}$	1.579	0.645	0.000

将异速生长模型表示在双对数坐标系中,其分布方式将呈现出线性特征,对其进行线性回归可得到雌



雄青杨的异速生长拟合线(图 3)。使用协方差分析表明,性别间的差异达显著水平($P=0.024<0.05$)。

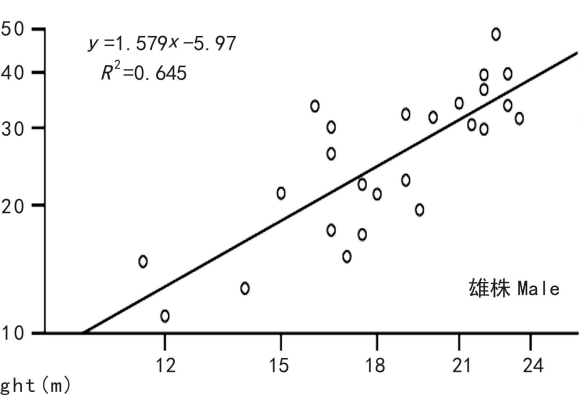


图 3 青杨雌雄群体间株高与胸径的异速生长拟合线 (使用双对数坐标系)

Fig.3 Allometry fit line of DBH and height between female and male group for *Populus cathayana* (log-log coordinate)

3 讨论

McMahon(1973)就注意到木本植物的株高胸径变化符合异速生长模型,即随着植株的生长,高增加不断减少,而径增粗则不断增加,株高与胸径的相对变化呈幂函数曲线。这一规律的发现吸引了大量的实证研究。Rich *et al.*(1986)发现植物种类不同其异速生长指数也有差别。Kohyama *et al.*(1990)认为异速生长是由于光照竞争所导致的,密度越大的种群,其异速生长指数相对越小。而 Niklas (1995)对刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的研究表明,在种群密度较低条件下异速生长关系仍然存在。本研究表明,青杨的胸径与株高符合异速生长模型,在幼树时期胸径增粗较慢,株高生长较快;树龄越大,胸径生长增速越快,而株高生长则不断减缓,并趋于停滞。推测这可能与青杨进入繁殖阶段有关:在幼树时期,植株的营养主要用于高生长,以利于在光照竞争中获得优势而提高生存机率;在性成熟后,分配给生殖生长的营养越来越多,且冠幅不断扩大,叶片、花序和小枝的数量增加导致树干增粗以更好地承受负重。因而异速生长曲线代表了青杨从幼年到成熟的不同生长阶段。

对于青杨性成熟条件的研究表明,植株个体大小对能否进入性成熟有决定作用,在植株胸径生长到 30 cm 以上时,大多数植株都可以开花进入繁殖状态;而当胸径较小时(17.2 cm),即使树龄已达 43 a,仍然不能开花。根据 Stettler(1996)的统计数

据,青杨组树种的性成熟年龄一般为 8~10 a,而小五台青杨普遍晚于这一年龄,大多分布在 25~30 a,这可能是由于天然林区中水分和营养条件相对较差,因而植株生长缓慢,延迟了性成熟的时间。研究中还发现,雌株性成熟时间一般早于雄株,雄株要长到相对较大的个体时才能进入繁殖状态。其原因可能与青杨的繁殖方式有关,在风媒植物中,传粉能力与个体大小密切相关,雄株必须要高于雌株才能有较好的授粉能力,因而高大个体的雄株适合度更好,因此导致雄株有更长的生长周期,性成熟时间晚于雌株,开花时的株高、胸径也都大于雌株。

木本植物的树干主要起机械支持作用,构建胸径与株高的异速生长模型可以较好地反映出植株的机械强度特点(King, 1996)。异速生长公式表明,随异速生长指数增大,径向生长的速度变快,植株整体的结构偏向于“短粗”,机械强度提高,因而有利于抵抗风压、雪灾等自然环境中的物理伤害,但易被其它树木遮光影响生长;反之,异速生长指数减小,则机械结构偏向“高细”,虽有利于植株获得更好的光照条件,但抗负荷能力下降,如遇强风易被折断(Rich *et al.*, 1986)。相关研究发现常绿针叶树种的异速生长指数一般高于落叶树种,这是因为常绿针叶树需要更高的机械强度以承受冰雪的负荷(King, 1991)。我们对青杨种群的研究发现,雌株的异速生长指数大于雄株,即雌株比雄株有更强的机械支持结构,其负荷能力更强。探究其原因我们认为主要有两个方面:第一,青杨雄株在授粉完成后,花序便自行脱落,花落之后开始长叶。而雌树在

受粉完成后,存在一个果枝与叶片共同挂树的阶段,生长 1~2 个月后果枝才会脱落。因此雌株需要更高的机械强度来负荷大量的果枝和叶片;第二,为适应风媒传粉的需要,高大的雄株有更好的适合度。因此,通过性别间长期的演化与自然选择,雌株将投入更多营养用于径向生长以提高机械强度,而雄株则更偏向于高生长以提高传粉效率,这可能是青杨不同性别间高径异速生长存在差异的主要原因。

致谢 感谢河北小五台山山西金河口自然保护区袁新利、杨照、冀勇等对试验工作的帮助和支持。

参考文献:

- Chen CB(陈成彬), Zhang SG(张守攻), Li XL(李秀兰), *et al.* 2005. A comparative study on the karyotypes among sections of *Populus*(杨属派间核型比较研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(4):338—340
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny[J]. *Biol Rev*, **41**(4):587—638
- Gross KL, Soule JD. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause[J]. *Am J Bot*, **68**(6):801—807
- King DA. 1991. Tree allometry, leaf size and adult tree size in old-growth forests of western Oregon[J]. *Tree Physiol*, **9**(3):369—381
- King DA. 1996. Allometry and life history of tropical trees[J]. *J Trop Ecol*, **12**(1):25—44
- Kohyama T, Hara T, Tadaki Y. 1990. Patterns of trunk diameter, tree height and crown depth in crowded *Abies* stands[J]. *Ann Bot*, **65**(5):567—574
- Li RL(李瑞丽), Lu LD(卢龙斗), Gao WJ(高武军), *et al.* 2006. Advances in sex identification of dioecious plants(雌雄异株植物性别鉴定的研究进展)[J]. *Guihaia*(广西植物), **26**(4):387—391
- McMahon T. 1973. Size and shape in biology[J]. *Science*, **179**(4079):1 201—1 204
- Niklas KJ. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper[J]. *Ann Bot*, **75**(3):217—227
- Obeso JR, Alvarez-Santullano M, Retuerto R. 1998. Sex ratios, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae)[J]. *Am J Bot*, **85**(11):1 602—1 608
- Rich PM, Helenurm K, Kearns D, *et al.* 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest[J]. *Bull Torr Bot Club*:241—246
- Stettler RF. 1996. Biology of *Populus* and Its Implications for Management and Conservation [M]. Ottawa: NRC Research Press:63
- Xu XW(许馨文), Xiao J(肖娟), Tian MJ(田茂洁), *et al.* 2009. Differences in morphology and chlorophyll content between male and female clonal seedlings of *Populus cathayana* (青杨无性系雌雄植株幼苗的形态及叶绿素含量差异)[J]. *Chin J Spectr Lab*(光谱实验室), **26**(6):1 646—1 649
- Wallace CS, Rundel PW. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*[J]. *Oecologia*, **44**(1):34—39
- Wang ZF(王志峰), Xu X(胥晓), Li XF(李霄峰), *et al.* 2011. The distribution of male and female *Populus cathayana* populations along an altitudinal gradient(青杨雌雄群体沿海拔梯度的分布特征)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **31**(23):7 067—7 074
- Zhang CY(张春雨), Gao LS(高露双), Zhao YZ(赵亚洲), *et al.* 2009. Response of radial growth to neighboring competition and climate factors in *Taxus cuspidata* (东北红豆杉雌雄植株径向生长对邻体竞争和气候因子的响应)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **33**(6):1 177—1 183
- Zhao YZ(赵亚洲), Gao LS(高露双), Zhang CY(张春雨), *et al.* 2010. Factors affecting radial growth of female and male *Pistacia chinensis* trees(黄连木雌雄植株径向生长的影响因子)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **29**(10):1 937—1 943
- (上接第 415 页 Continue from page 415)
- (四川草原), **2**:29—32
- Li L(李琳), Jiao XZ(焦新之). 1980. The method of using Coomassie Brilliant Blue G-250 to examine protein content(应用蛋白质染色剂考马斯兰 G-250 测定蛋白质的方法)[J]. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **6**:52—55
- Lü YL(吕玉兰), Huang JX(黄家雄), Liu Q(刘倩). 2010. Effect of hot water and concentrated sulfuric acid treatments on seeds germination of twelve wild Legum inosae grass(热水和浓硫酸处理对 12 个野生豆科草种子萌发的影响)[J]. *Southwest Chin J Agric Sci*(西南农业学报), **23**(5):1 669—1 672
- Qin Y(秦彧), Zhou ZY(周志宇), Jiang WQ(姜文清), *et al.* 2010. Evaluation of nutrition of main legumes forage and crop straws in Tibet (西藏主要栽培牧草作物秸秆营养价值评价)[J]. *Prat Sci*(草业科学), **27**(5):140—147
- Tran VN, Cavanagh AK. 1984. Structural aspects of dormancy[A]. In Murray DR, (Ed). Seed physiology germination and reserve mobilization[M]. Sydney: Academic Press, **2**:1—44
- Wang YR, Hanson J, Mariam YW. 2008. Effect of sulfuric acid pretreatment on breaking hard seed dormancy in diverse accessions of five wild *Vigna* species[J]. *Seed Sci Technol*, **35**(3):550—559
- Xu LR(许令妊), Lin BH(林柏和), Liu YP(刘育萍). 1982. Study on the dynamic of nutrient content in several alfalfa species(几种紫花苜蓿营养物质含量动态研究)[J]. *Chin J Grassl*(中国草地学报), **3**:20—24
- Zeng LW, Cocks PS, Kailis SG, *et al.* 2005. The role of fractures and lipids in the seed coat in the loss of hardseedness of six Mediterranean Legume species[J]. *J Agric sci*, **143**:43—55