



ISSN 1005-0094  
CODEN SHDUEM

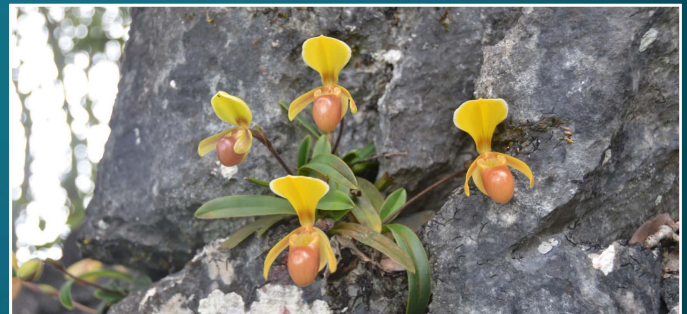
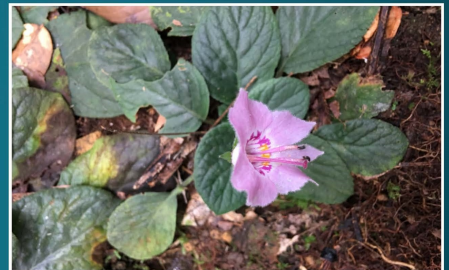
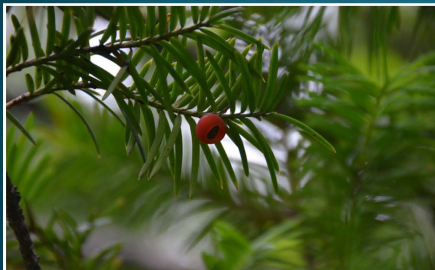
BIODIVERSITY SCIENCE

# 生物多样性

第28卷 第3期  
2020年3月

Vol. 28 No. 3  
March 2020

## 极小种群野生植物保育专辑



主 办

中国科学院生物多样性委员会

中国植物学会

中国科学院植物研究所

中国科学院动物研究所

中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS

Botanical Society of China

Institute of Botany, CAS

Institute of Zoology, CAS

Institute of Microbiology, CAS

<http://www.biodiversity-science.net>

# 生物多样性

## SHENGWU DUOYANGXING

第28卷 第3期 2020年3月

### 目次

#### 编者按

- 263 中国极小种群野生植物保护研究进展  
臧润国

#### 研究报告

- 269 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  
宋垚彬 徐力 段俊鹏 张卫军 申屠晓露  
李天翔 臧润国 董鸣
- 277 微生境对黄桫欏树野生种群叶片功能性状  
的影响  
王世彤 徐耀粘 杨腾 魏新增 江明喜
- 289 极小种群野生植物坡垒的生境特征及其对幼  
苗多度的影响  
路兴慧 臧润国 丁易 黄继红 许玥
- 296 基于功能性状的水杉原生母树种群生境适应  
策略  
陈俊 姚兰 艾训儒 朱江 吴漫玲  
黄小 陈思艺 王进 朱强
- 303 水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性  
吴漫玲 姚兰 艾训儒 朱江 朱强  
王进 黄小 洪建峰
- 314 极小种群野生植物梓叶槭的种实表型变异特征  
冯秋红 李登峰 于涛 李俊清 马文宝  
张雷
- 323 不同郁闭度对野外回归的梓叶槭幼树形态和  
生理特征的影响  
张宇阳 于涛 马文宝 王飞 田成  
李俊清

- 333 重度砍伐后极小种群野生植物崖柏群落结构  
动态  
赵志霞 赵常明 邓舒雨 申国珍 谢宗强  
熊高明 李俊清
- 340 5种东北红豆杉植物群落及其物种多样性的比较  
刘丹 郭忠玲 崔晓阳 范春楠
- 350 藤枣生境地木本植物种间关联性与群落稳  
定性  
李帅锋 郎学东 黄小波 刘万德 苏建荣  
徐崇华 李智宏 徐凡迪

#### 综述

- 358 极小种群野生植物生存力分析: 方法、问题与  
展望  
陈冬东 李镇清
- 367 分子标记在濒危物种保护中的应用  
李媛媛 刘超男 王嵘 罗水兴 农寿千  
王静雯 陈小勇
- 376 通过遗传多样性探讨极小种群野生植物的致  
濒机理及保护策略: 以裸子植物为例  
苏金源 燕语 李冲 李丹 杜芳
- 385 14种中国典型极小种群野生植物繁育特性和  
人工繁殖研究进展  
邓莎 吴艳妮 吴坤林 房林 李琳  
曾宋君

封面: 极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP)是亟需优先抢救的国家重点保护濒危物种。本专辑介绍了部分典型极小种群野生植物的最新研究进展。封面自左上角开始, 从左到右、从上到下依次为坡垒(*Hopea hainanensis*) (陈庆摄)、崖柏(*Thuja sutchuenensis*) (秦爱丽摄)、东北红豆杉(*Taxus cuspidata*) (李景文摄)、密叶红豆杉(*Taxus fuana*) (宋垚彬摄)、黄桫欏树(*Sinojackia huangmeiensis*) (江明喜摄)、瑶山苣苔(*Dayaoshania cotinifolia*) (曾宋君摄)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*) (刘冰摄)和海伦兜兰(*Paphiopedilum helenae*) (曾宋君摄)。

# BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 28 No. 3 March 2020

## CONTENTS

### Editorial

- 263 **Research progress in Wild Plant with Extremely Small Populations in China**  
Runguo Zang

### Original Papers

- 269 **Sex ratio and spatial pattern of *Taxus fuana*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in Tibet**  
Yaobin Song, Li Xu, Junpeng Duan, Weijun Zhang Xiaolu Shentu, Tianxiang Li, Runguo Zang and Ming Dong
- 277 **Impacts of microhabitats on leaf functional traits of the wild population of *Sinojackia huangmeiensis***  
Shitong Wang, Yaozhan Xu, Teng Yang, Xinzeng Wei and Mingxi Jiang
- 289 **Habitat characteristics and its effects on seedling abundance of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations**  
Xinghui Lu, Runguo Zang, Yi Ding, Jihong Huang and Yue Xu
- 296 **Adaptive strategies of functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees to changing habitats**  
Jun Chen, Lan Yao, Xunru Ai, Jiang Zhu, Manling Wu, Xiao Huang, Siyi Chen, Jin Wang and Qiang Zhu
- 303 **The reproductive characteristics of core germplasm in a native *Metasequoia glyptostroboides* population**  
Manling Wu, Lan Yao, Xunru Ai, Jiang Zhu, Qiang Zhu, Jin Wang, Xiao Huang and Jianfeng Hong
- 314 **Phenotypic fruit and seed variations of *Acer catalpifolium*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in China**  
Qihong Feng, Dengfeng Li, Tao Yu, Junqing Li, Wenbao Ma and Lei Zhang
- 323 **Physiological and morphological effects of different canopy densities on reintroduced *Acer catalpifolium***  
Yuyang Zhang, Tao Yu, Wenbao Ma, Fei Wang, Cheng Tian and Junqing Li

- 333 **Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by *Thuja sutchuenensis* after deforestation**  
Zhixia Zhao, Changming Zhao, Shuyu Deng, Guozhen Shen, Zongqiang Xie, Gaoming Xiong and Junqing Li
- 340 **Comparison of five associations of *Taxus cuspidata* and their species diversity**  
Dan Liu, Zhongling Guo, Xiaoyang Cui and Chun-nan Fan
- 350 **Interspecific association of woody plant species and community stability in the *Eleutharrhena macrocarpa* habitat**  
Shuaifeng Li, Xuedong Lang, Xiaobo Huang, Wande Liu, Jianrong Su, Chonghua Xu, Zhihong Li and Fandi Xu

### Reviews

- 358 **Population viability analysis of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP): Methods, problems and prospects**  
Dongdong Chen and Zhenqing Li
- 367 **Applications of molecular markers in conserving endangered species**  
Yuanyuan Li, Chaonan Liu, Rong Wang, Shuixing Luo, Shouqian Nong, Jingwen Wang and Xiaoyong Chen
- 376 **Informing conservation strategies with genetic diversity in Wild Plant with Extremely Small Populations: A review on gymnosperms**  
Jinyuan Su, Yu Yan, Chong Li, Dan Li and Fang K. Du
- 385 **Breeding characteristics and artificial propagation of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) in China**  
Sha Deng, Yanni Wu, Kunlin Wu, Lin Fang, Lin Li and Songjun Zeng

---

**Cover Illustration:** Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) is national endangered species in urgent need of priority rescue. This issue introduces the research progress in some typical WPESP. The pictures are some representative species of WPESP from China, which are (starting at the upper left corner, moving horizontally and downward) *Hopea hainanensis* (photo by Qing Chen), *Thuja sutchuenensis* (by Aili Qin), *Taxus cuspidata* (by Jingwen Li), *Taxus fuana* (by Yaobin Song), *Sinojackia huangmeiensis* (by Mingxi Jiang), *Dayaoshania cotinifolia* (by Songjun Zeng), *Metasequoia glyptostroboides* (by Bing Liu), and *Paphiopedilum helenae* (by Songjun Zeng).



•编者按•

# 中国极小种群野生植物保护研究进展

臧润国<sup>1,2\*</sup>

1 (中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

2 (南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037)

## Research progress in Wild Plant with Extremely Small Populations in China

Runguo Zang<sup>1,2\*</sup>1 *Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091*2 *Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037*

中国高等植物中受威胁物种共3,879种, 占评估物种总数的10.84% (覃海宁等, 2017)。由于可利用的资源有限, 不可能同时保护所有的物种, 只能针对亟需保护的物种优先开展保护行动。为便于保护和管理, 原国家林业局正式提出了极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP; 也有学者翻译为Plant Species with Extremely Small Populations, PSESP)的概念, 特指分布地域狭窄, 长期受到外界因素干扰胁迫而呈现出种群退化和个体数量持续减少, 以致种群和个体数量都极少, 已经低于稳定存活界限的最小可存活种群, 而随时面临灭绝风险的野生植物(臧润国等, 2016)。极小种群野生植物大多数为我国特有植物, 具有重要的经济和科学价值, 如可用于作物改良、药用、观赏或具有独特的生态进化意义(Ma et al, 2013)。关于极小种群植物的保育, 必须强调针对的是野生植物, 否则在保育实践中可能会引起误解, 特别是基层单位和非专业人士更容易产生困惑, 对于人工繁育或栽培种群数量比较大的物种如水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)等更是如此, 因此, 本专辑中的极小种群野生植物统一使用WPESP的译法。

《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015)》确定了首批120种重点保护的极小种

群野生植物, 包含36种国家I级重点保护植物, 26种国家II级重点保护植物, 58种省级重点保护植物。包含的植物主要有以下几类: 一是野外种群数量极少、极度濒危、随时有灭绝危险的野生植物; 二是生境要求独特、生态幅狭窄的野生植物; 三是潜在基因价值不清楚, 其灭绝将引起基因流失、生物多样性降低、社会经济价值损失巨大的种群相对较小的野生植物。

作为最易丧失的生物资源之一, 如果保护不及时, WPESP的生物和基因价值很可能在人类了解之前就伴随着物种的灭绝而消失, 最终给生态系统和人类社会带来不可估量的损失(张则瑾等, 2018)。因此, 致力于WPESP保护研究在我国当前的生物多样性保护研究中尤为迫切。WPESP的概念自提出后在中国各级政府部门和公众中的认知度越来越高, 目前国家和地区层面上也实施了多项WPESP保护战略和行动。该概念的提出及其拯救保护工程的实施在我国野生植物保护中具有里程碑式的意义。

第一, 确定了野生植物保护的重点目标。保护优先种的确定是野生植物保护的难点之一(Xu et al, 2019)。我国需要保护的野生植物种类众多, 此前保护管理部门只能针对所有的重点保护植物和珍稀濒危植物进行宏观的保护管理和规划, 难以针对特定的物种开展深入具体的保护行动(杨文忠等,

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物就地保护及生境恢复技术与示范”课题(2016YFC0503103)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zangrun@caf.ac.cn

2015)。WPESP保护工程不仅明确了需要优先开展保护的120个物种,还根据保护对象提出了保护小区建设、种质资源保存、近地保护和野外回归等相关保护措施(许再富和郭辉军, 2014)。

第二,革新了野生植物保护的理念和方法。WPESP提出了以种群为基本保护单元的理念和方法,强调保护的实质是对野生植物种群数量、结构和动态等的调节与管理(杨文忠等, 2015)。这一概念也促进了种群生态学、生殖生物学、生物遗传学和保护生物学等相关学科的发展(Ren et al, 2012),多学科相互交叉和渗透的综合性研究也能促进基础理论和应用技术研究更好地服务于我国野生植物保护实践(臧润国等, 2016)。

第三,改变了野生植物保护策略。以前我国的野生植物保护以法律法规、行政手段和宣传教育等为主要策略,而WPESP的概念强调了植物种群生态学原理和方法在保护实践中的应用(周云等, 2012),并发展了很多适用于WPESP的保护策略和技术,如WPESP天然种群的就地保护、近地保护、保护小区, WPESP种群恢复和重建等(Ren et al, 2014; 杨文忠等, 2016)。

总体而言,关于WPESP的保护理念推动了中国生物多样性保护行动,并进一步明确了野生植物保护的方向和目标。

自保护工程实施以来,全国已有23个省基于野外调查、实验分析和保护实践开展了WPESP拯救保护研究(Sun et al, 2019)。张则瑾等(2018)基于120种WPESP的高精度分布数据和自然保护区分布数据,首次分析了我国极小种群野生植物的分布格局及其保护现状。研究者还通过统计不同省份和地区WPESP的种类、数量、分布和拯救保护的现状,揭示了保护中存在的问题(郑进烜等, 2013; 贺水莲等, 2016; 孙湘来等, 2017)。针对我国WPESP目前面临的生存状况,开展物种生态学、群落结构、生境调查和监测,观测其种群动态过程,为探索其濒危机制,开展就地保护、生境修复和迁地保护等保护方案提供了理论依据(王世彤等, 2018; 张宇阳等, 2018)。一些研究在对目标物种及其近缘种的生态学特征、生物学特性、遗传多样性水平和遗传结构研究的基础上,提出了WPESP种苗繁育和回归引种、种质资源保存(种子园、繁育圃)、保护小区建设等具体的技术方法(金蕊等, 2014; 杨文忠等, 2016; 曾

洪和陈小红, 2017)。还有一些研究在对目标物种迁地保护、近地保护和回归自然的“人工种群”进行了长期管护和监测的基础上,对保护的有效性做出了科学评价(李西贝阳等, 2017; 康洪梅等, 2018)。尽管目前已经取得了上述研究进展,但是有关WPESP的濒危原因及相应解濒危技术的研究还非常缺乏,不足以为拯救保护工程有效实施提供科学指导。因此,从WPESP的种群衰退与更新限制机理、种群扩繁与复壮技术等方面开展研发,将为WPESP的保护和恢复提供系统的科技支撑。

2016年启动的国家重点研发计划项目“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究(2016YFC0503100)”,以14种典型极小种群野生植物为对象,开展了种群生存力分析、种质资源保存、就地保护与生境恢复、扩繁、迁地保护和野外回归6个方面的研究。该项目实施以来,通过大量的野外调查、实验分析和实践示范,初步取得了以下成果:(1)基于种群统计学特征及生境变化特征,建立了适用于WPESP的种群生存力分析模型,并用于量化界定极小种群野生植物;(2)采用基因组学方法确定了水杉核心种质资源,揭示了东北红豆杉、坡垒(*Hopea hainanensis*)和天目铁木(*Ostrya rehderiana*)的致濒危机理;(3)突破了所有14个物种的人工扩繁限制瓶颈,形成了一系列扩繁技术,建立了5个繁育基地,培育了一定数量的人工繁殖植株,为种群的复壮和野外回归提供了可能的苗源;(4)通过实验分析和实践摸索,形成了一系列的保护技术,建立了14个就地保护示范区,并重点在全国不同气候区建立了8处迁地保护示范区,将WPESP分散到在典型地段建立的具有一定规模的保护和回归基地进行保存,降低了物种的灭绝风险。

本专辑汇集了14篇文章,从多个方面介绍中国WPESP的最新研究进展,主要基于目前野外调查获取的种群结构、群落调查和功能性状数据,针对极小种群野生植物种群及群落动态、遗传多样性及核心种质资源、生境适应策略等方面展开分析。另外,基于文献综述了极小种群野生植物生存力分析的潜在方法、分子遗传标记在濒危物种保护中的应用、濒危裸子植物的致濒危因素及14种中国典型极小种群野生植物的繁殖特性和人工繁殖方法。其他相关结果已经陆续在国内外期刊发表或正在撰写中。本专辑的内容主要包括以下方面:

**(1)生存潜力。**种群生存力分析(population viability analysis, PVA)是评估种群所受威胁、灭绝或衰退风险以及恢复可能性的有效方法。然而,极小种群野生植物的个体数据难以获取,种群参数估计困难,这导致传统PVA方法在此类种群中的应用存在局限性(林勇等, 2017)。陈冬东等(2020)提出了采用小样本非统计方法(灰色系统模型、贝叶斯方法、自助法)分析极小种群野生植物生存力并量化不同因素对其生存力的影响程度,对极小种群野生植物的保护措施提供理论指导。种群的径级结构、年龄结构、性比等特征对分析种群生存潜力以及种群对全球和区域的环境变化、人类干扰的响应等方面均具有重要意义(许恒和刘艳红, 2018a, b)。宋垚彬等(2020)发现西藏吉隆地区6个天然密叶红豆杉(*Taxus fuana*)种群的大小、性比、雌雄个体的大小级结构以及空间分布格局等均表现出不同,这一结果为结合各种群本身的发展动态、受干扰类型以及区域环境因子差异进行极小种群野生植物原生种群的针对性保护提供了理论基础。

**(2)濒危机制和受威胁因子。**极小种群野生植物因其分布地域狭窄、种群衰退严重,个体数量低于其稳定存活界限,随时濒临灭绝,砍伐等人类干扰进一步导致极小种群野生植物种群个体数量减少,群落结构改变,加剧了物种的灭绝风险(Fan et al, 2020)。但是目前有关极小种群野生植物种群濒危机制的研究较少。李帅锋等(2020)通过分析云南省太阳河自然保护区藤枣(*Eleutharrhena macrocarpa*)生境内乔木层与灌木层中木本植物的种间关联性以及群落的稳定性,揭示了种间关联性在藤枣濒危机制中的作用,以及生境地群落的严格保护对藤枣种群更新的重要性。赵志霞等(2020)分析了崖柏(*Thuja sutchuenensis*)重度砍伐后其种群的径级结构、种群生存力、所在群落结构动态等特征,发现砍伐严重影响了崖柏种群生存力及其在群落中的优势度。

**(3)种质资源保护。**遗传多样性是生物多样性的的重要组成部分,描绘极小种群野生植物的遗传组成分布、揭示其响应环境变化时的遗传机制对理解其致濒机理进而采取相应的保护措施极为重要(Aboukhalid et al, 2017)。李媛媛等(2020)探讨了在濒危物种保护的几个环节——识别保护单元、制定保护计划、指导实施过程、评估保护成效中分子遗传标记的作用和意义,对分子标记应用于保护实践

的发展方向进行了展望。苏金源等(2020)探讨了濒危裸子植物应对环境恶化的维持机制、致濒因素和保护方案,强调了通过遗传多样性研究来充分认识极小种群致濒机理对于指导其保护和种群恢复的重要性。陈俊等(2020)分析了湖北星斗山国家级自然保护区水杉原生母树种群功能性状对树木形态、地形因子及人为干扰的响应机制,表明人为干扰对母树生长影响较大,因此建议实行人工辅助更新,并适度减少农业和建筑对现存母树的影响。

**(4)就地保护及生境恢复。**就地保护在植物保育中起着至关重要的作用,因为它对破坏或改变物种栖息地的行为起到了禁止作用。由于极小种群野生植物一般生境要求独特、生态幅狭窄,因此保护其原生种群和维护其自然生境是保护的重要方式之一(Volis, 2016)。刘丹等(2020)对东北红豆杉植物群落的物种组成、群落结构和类型、物种多样性进行了调查和数量分类,定性地说明了植被类型与环境的关系以及群落生境的基本特征。王世彤等(2020)分析了黄梅秤锤树野生种群的叶片功能性状和叶片生态化学计量特征对湖岸带微生境变化的响应及其适应策略。路兴慧等(2020)分析了生物与非生物生境特征对野生坡垒种群更新幼苗多度的影响,揭示了坡垒种群从幼苗至幼树阶段存在的增补限制和关键限制因子。

**(5)生殖生物学。**繁殖是植物生活史中最为关键的环节之一,也是种群更新与维持的重要环节。极小种群野生植物自身生殖繁育力的衰退、生活力的下降等是导致其走向濒临灭绝的内在原因(Volis, 2016; Wade et al, 2016)。邓莎等(2020)对项目选择的14种中国典型极小种群野生植物的繁殖特性和人工繁殖方法进行了综述,介绍了这些物种在种苗繁殖研究方面取得的进展。冯秋红等(2020)以天然分布的5个梓叶槭(*Acer catalpifolium*)小种群为研究对象,探讨了其11个种实性状在种群内和种群间存在的表型变异,结果表明在取种时应该采集不同种源地的种子,以最大程度上保存物种的表型多样性,确定优质种质资源候选地。吴漫玲等(2020)以根据等位基因差异筛选出的40株原生水杉核心种质资源为对象,分析了其产种、发芽、幼苗生长与存活阶段的生活史规律,验证了不同母树个体性状是影响水杉种子性状、幼苗生长及自然更新的重要因素。

**(6)回归研究。**野外回归是扩大极小种群野生植

物种群的有效途径,目前急需探索极小种群野生植物野外回归的基础理论和关键技术,以制定相应的保护对策。研究植物的生理生态特征对不同野外回归生境的适应性,是科学评价极小种群野生植物种群回归生境适宜性的关键指标(吕程瑜和刘艳红,2018)。张宇阳等(2020)探讨了4种不同光照条件对野外回归梓叶槭幼树的形态特征、光合特征、类黄酮指数及叶绿素含量等的影响,为该物种的野外回归提供了理论和实践基础,并为其他极小种群野生植物回归生境适宜性的探索研究提供了借鉴。

中国在极小种群野生植物保护方面虽然已经取得了一些研究进展,但我们必须认识到,极小种群野生植物由于其种群数量小、面临胁迫大及繁殖困难等固有特点,以往的保护理论和方法并不完全适用。因此,希望看到更多的工作基于更广泛的学科领域,在极小种群野生植物发育生物学、繁殖生态学、种群遗传学、种群生态学和群落生态学等各个方面开展有针对性的长期观察、理论和实验研究,以及更多的以应用为导向的实践研究。

#### 参考文献:

- Aboukhalid K, Machon N, Lambourdière J, Abdelkrim J, Bakha M, Douaik A, Korbecka-Glinka G, Gaboun F, Tomi F, Lamiri A, Al Faiz C (2017) Analysis of genetic diversity and population structure of the endangered *Origanum compactum*, from Morocco, using SSR markers: Implication for conservation. *Biological Conservation*, 212, 172–182.
- Chen DD, Li ZQ (2020) Population viability analysis of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP): Methods, problems and prospects. *Biodiversity Science*, 28, 358–366. (in Chinese with English abstract) [陈冬东, 李镇清 (2020) 极小种群野生植物生存力分析: 方法、问题与展望. *生物多样性*, 28, 358–366.]
- Chen J, Yao L, Ai XR, Zhu J, Wu ML, Huang X, Chen SY, Wang J, Zhu Q (2020) Adaptive strategies of functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees to changing habitats. *Biodiversity Science*, 28, 296–302. (in Chinese with English abstract) [陈俊, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 吴漫玲, 黄小, 陈思艺, 王进, 朱强 (2020) 基于功能性状的水杉原生母树种群生境适应策略. *生物多样性*, 28, 296–302.]
- Deng S, Wu YN, Wu KL, Fang L, Li L, Zeng SJ (2020) Research progress of artificial propagation of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 28, 385–400. (in Chinese with English abstract) [邓莎, 吴艳妮, 吴坤林, 房林, 李琳, 曾宋君 (2020) 14种中国典型极小种群野生植物人工繁殖研究进展. *生物多样性*, 28, 385–400.]
- Fan KX, Ai XR, Yao L, Huang JH, Xu Y, Lu XH, Ding Y, Zang RG (2020) Do climate and human disturbance determine the sizes of endangered *Metasequoia glyptostroboides* trees in their native range? *Global Ecology and Conservation*, 21, doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00850.
- Feng QH, Li DF, Yu T, Li JQ, Ma WB, Zhang L (2020) Phenotypic fruit and seed variations of *Acer catalpifolium*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in China. *Biodiversity Science*, 28, 314–322. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 李登峰, 于涛, 李俊清, 马文宝, 张雷 (2020) 极小种群野生植物梓叶槭种实表型变异特征. *生物多样性*, 28, 314–322.]
- He SL, Yang Y, Du J, Meng J, Wu HZ (2016) Status of rescue and conservation on minimum population of wild plants in Yunnan Province—Based on genetic diversity analysis. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 44, 31–34, 38. (in Chinese with English abstract) [贺水莲, 杨扬, 杜娟, 孟静, 吴红芝 (2016) 云南省极小种群野生植物保护研究现状——基于遗传多样性分析. *安徽农业科学*, 44, 31–34, 38.]
- Jin R, Shi YX, Xu T, Yang MZ, Sima YK (2014) Study on genetic diversity of endangered and endemic plant of *Magnolia odoratissima* (Magnoliaceae) in Yunnan Province. *Journal of West China Forestry Science*, 43, 80–84. (in Chinese with English abstract) [金蕊, 石雨鑫, 徐涛, 杨明挚, 司马永康 (2014) 云南特有濒危植物馨香木兰的遗传多样性研究. *西部林业科学*, 43, 80–84.]
- Kang HM, Zhang SS, Shi FQ, Yang WZ (2018) Effects of major climate factors on growth of *Nyssa yunnanensis*, a plant species with extremely small populations. *Journal of Northeast Forestry University*, 46(7), 23–27. (in Chinese with English abstract) [康洪梅, 张珊珊, 史富强, 杨文忠 (2018) 主要气候因子对极小种群野生植物云南蓝果树生长的影响. *东北林业大学学报*, 46(7), 23–27.]
- Li SF, Lang XD, Huang XB, Liu WD, Su JR, Xu CH, Li ZH, Xu FD (2020) Interspecific association of woody plant species and community stability in the *Eleutharrhena macrocarpa* habitat. *Biodiversity Science*, 28, 350–357. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 郎学东, 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 徐崇华, 李智宏, 徐凡迪 (2020) 藤枣生境地木本植物种间关联性与群落稳定性. *生物多样性*, 28, 350–357.]
- Li XBY, Fu L, Wang FG, Xing FW (2017) *Michelia guangdongensis* (Magnoliaceae), an endangered plant species with extremely small populations, should be evaluated as CR C2a(i); D. *Biodiversity Science*, 25, 91–93. (in Chinese) [李西贝阳, 付琳, 王发国, 邢福武 (2017) 极小种群植物广东含笑应当被评估为极危等级. *生物多样性*, 25, 91–93.]
- Li YY, Liu CN, Wang R, Luo SX, Nong SQ, Wang JW, Chen XY (2020) Applications of molecular markers in conserving endangered species. *Biodiversity Science*, 28, 367–375. (in Chinese with English abstract) [李媛媛, 刘超男, 王嵘, 罗水兴, 农寿千, 王静雯, 陈小勇 (2020) 分子标记在濒危

- 物种保护中的作用. 生物多样性, 28, 367–375.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Guo QJ, Zhang MX, Chen J (2017) Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees. Chinese Journal of Ecology, 36, 1531–1538. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊 (2017) 水杉原生母树种群结构与动态. 生态学杂志, 36, 1531–1538.]
- Liu D, Guo ZL, Cui XY, Fan CN (2020) Comparison of five associations of *Taxus cuspidata* and their species diversity. Biodiversity Science, 28, 340–349. (in Chinese with English abstract) [刘丹, 郭忠玲, 崔晓阳, 范春楠 (2020) 5种东北红豆杉植物群丛及其物种多样性的比较. 生物多样性, 28, 340–349.]
- Lu XH, Zang RG, Ding Y, Huang JH, Xu Y (2020) Habitat characteristics and its effects on seedling abundance of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations. Biodiversity Science, 28, 289–295. (in Chinese with English abstract) [路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 许玥 (2020) 极小种群野生植物坡垒的生境特征及其对幼苗多度的影响. 生物多样性, 28, 289–295.]
- Lü CY, Liu YH (2018) Provenance difference in growth traits and photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium* seedlings under different shading conditions. Chinese Journal of Applied Ecology, 29, 2307–2314. (in Chinese with English abstract) [吕程瑜, 刘艳红 (2018) 不同遮荫条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异. 应用生态学报, 29, 2307–2314.]
- Ma YP, Chen G, Grumbine RE, Dao ZL, Sun WB, Guo HJ (2013) Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. Biodiversity and Conservation, 22, 803–809.
- Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened Species List of China's Higher Plants. Biodiversity Science, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 25, 696–744.]
- Ren H, Jian SG, Liu HX, Zhang QM, Lu HF (2014) Advances in the reintroduction of rare and endangered wild plant species. Science China: Life Sciences, 57, 603–609.
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. Ambio, 41, 913–917.
- Song YB, Xu L, Duan JP, Zhang WJ, Shentu XL, Li TX, Zang RG, Dong M (2020) Sex ratio and spatial pattern of *Taxus fuana*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in Tibet. Biodiversity Science, 28, 269–276. (in Chinese with English abstract) [宋焱彬, 徐力, 段俊鹏, 张卫军, 申屠晓露, 李天翔, 臧润国, 董鸣 (2020) 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, 28, 269–276.]
- Su JY, Yan Y, Li C, Li D, Du F (2020) Informing conservation strategies with genetic diversity in Wild Plant with Extremely Small Populations: A review on gymnosperms. Biodiversity Science, 28, 376–384. (in Chinese with English abstract) [苏金源, 燕语, 李冲, 李丹, 杜芳 (2020) 通过遗传多样性探讨极小种群野生植物的致濒机理及保护策略: 以裸子植物为例. 生物多样性, 28, 376–384.]
- Sun WB, Ma YP, Blackmore S (2019) How a new conservation action concept has accelerated plant conservation in China? Trends in Plant Science, 24, 4–6.
- Sun XL, Shi SZ, Zhao XY, Xu YY, Hong XJ (2017) Present situation and protection countermeasures of wild and endangered plants in minimal population in Hainan Province. Journal of Green Science and Technology, (18), 11–13. (in Chinese with English abstract) [孙湘来, 石绍章, 赵小迎, 许洋瑜, 洪小江 (2017) 海南省极小种群野生濒危植物现状与保护对策. 绿色科技, (18), 11–13.]
- Volis S (2016) How to conserve threatened Chinese plant species with extremely small populations? Plant Diversity, 38, 45–52.
- Wade EM, Nadarajan J, Yang XY, Ballesteros D, Sun WB, Pritchard HW (2016) Plant species with extremely small populations (PSESP) in China: A seed and spore biology perspective. Plant Diversity, 38, 209–220.
- Wang ST, Wu H, Liu MT, Zhang JX, Liu JM, Meng HJ, Xu YZ, Qiao XJ, Wei XZ, Lu ZJ, Jiang MX (2018) Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by a plant species with extremely small population (*Sinojackia huangmeiensis*) in central China. Biodiversity Science, 26, 749–759. (in Chinese with English abstract) [王世彤, 吴浩, 刘梦婷, 张佳鑫, 刘检明, 孟红杰, 徐耀粘, 乔秀娟, 魏新增, 卢志军, 江明喜 (2018) 极小种群野生植物黄梅秤锤树群落结构与动态. 生物多样性, 26, 749–759.]
- Wang ST, Xu YZ, Yang T, Wei XZ, Jiang MX (2020) Impacts of microhabitats on leaf functional traits of the wild population of *Sinojackia huangmeiensis*. Biodiversity Science, 28, 277–288. (in Chinese with English abstract) [王世彤, 徐耀粘, 杨腾, 魏新增, 江明喜 (2020) 微生境对黄梅秤锤树野生种群叶片功能性状的影响. 生物多样性, 28, 277–288.]
- Wu ML, Yao L, Ai XR, Zhu J, Zhu Q, Wang J, Huang X, Hong JF (2020) The reproductive characteristics of core germplasm in a native *Metasequoia glyptostroboides* population. Biodiversity Science, 28, 303–313. (in Chinese with English



- abstract) [吴漫玲, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 朱强, 王进, 黄小, 洪建峰 (2020) 水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性. 生物多样性, 28, 303–313.]
- Xu H, Liu YH (2018a) The population structure, dynamics features and protection strategy of *Acer catalpifolium* extremely small population. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 43, 47–54. (in Chinese with English abstract) [许恒, 刘艳红 (2018a) 极小种群梓叶槭种群结构及动态特征. 南京林业大学学报(自然科学版), 43, 47–54.]
- Xu H, Liu YH (2018b) Relationship between diameter class structure and intraspecific and interspecific competitions of precious and endangering plant *Acer catalpifolium*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 1160–1170. (in Chinese with English abstract) [许恒, 刘艳红 (2018b) 珍稀濒危植物梓叶槭种群径级结构与种内种间竞争关系. 西北植物学报, 38, 1160–1170.]
- Xu Y, Huang JH, Lu XH, Ding Y, Zang RG (2019) Priorities and conservation gaps across three biodiversity dimensions of rare and endangered plant species in China. *Biological Conservation*, 229, 30–37.
- Xu ZF, Guo HJ (2014) Near situ conservation for wild plant species with extremely small populations. *Plant Diversity and Resources*, 36, 533–536. (in Chinese with English abstract) [许再富, 郭辉军 (2014) 极小种群野生植物的近地保护. 植物分类与资源学报, 36, 533–536.]
- Yang WZ, Li YJ, Zhang SS, Yu CY, Kang HM, Shi FQ, Chen Y, Zhang KF (2016) Mini-reserve of *Nyssa yunnanensis*: The first practice of mini-reserve construction for plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Journal of West China Forestry Science*, 45, 149–154. (in Chinese with English abstract) [杨文忠, 李永杰, 张珊珊, 余昌元, 康洪梅, 史富强, 陈勇, 张快富 (2016) 云南蓝果树保护小区——中国首个极小种群野生植物保护小区建设实践. 西部林业科学, 45, 149–154.]
- Yang WZ, Xiang ZY, Zhang SS, Kang HM, Shi FQ (2015) Plant species with extremely small populations (PSESP) and their significance in China's national plant conservation strategy. *Biodiversity Science*, 23, 419–425. (in Chinese with English abstract) [杨文忠, 向振勇, 张珊珊, 康洪梅, 史富强 (2015) 极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响. 生物多样性, 23, 419–425.]
- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. 生态学报, 36, 7130–7135.]
- Zeng H, Chen XH (2016) Ecological niche of extremely small population of wild *Oyama sinensis*. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 35, 220–226. (in Chinese with English abstract) [曾洪, 陈小红 (2016) 极小种群野生植物圆叶玉兰的生态位研究. 四川农业大学学报, 35, 220–226.]
- Zhang YY, Ma WB, Yu T, Ji HJ, Gao J, Li JQ, Gao S, Ke L (2018) Population structure and community characteristics of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 24, 697–703. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 马文宝, 于涛, 姬慧娟, 高健, 李俊清, 高尚, 柯蕾 (2018) 梓叶槭的种群结构和群落特征. 应用与环境生物学报, 24, 697–703.]
- Zhang YY, Yu T, Ma WB, Wang F, Tian C, Li JQ (2020) Physiological and morphological effects of different canopy density on reintroducing *Acer catalpifolium* to wild. *Biodiversity Science*, 28, 323–332. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 于涛, 马文宝, 王飞, 田成, 李俊清 (2020) 不同郁闭度对野外回归梓叶槭幼树形态和生理特征的影响. 生物多样性, 28, 323–332.]
- Zhang ZJ, Guo YP, He JS, Tang ZY (2018) Conservation status of wild plant species with extremely small populations in China. *Biodiversity Science*, 26, 572–577. (in Chinese with English abstract) [张则瑾, 郭焱培, 贺金生, 唐志尧 (2018) 中国极小种群野生植物的保护现状评估. 生物多样性, 26, 572–577.]
- Zhao ZX, Zhao CM, Deng SY, Shen GZ, Xie ZQ, Li JQ, Xiong GM (2020) Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by *Thuja sutchuenensis* after deforestation. *Biodiversity Science*, 28, 333–339. (in Chinese with English abstract) [赵志霞, 赵常明, 邓舒雨, 申国珍, 谢宗强, 熊高明, 李俊清 (2020) 重度砍伐后极小种群野生植物崖柏群落结构动态. 生物多样性, 28, 333–339.]
- Zheng JX, Hua CL, Tao J, Yu CY, He JF, Zi SZ (2013) Status and strategies of rescue and conservation on minimum population of wild plants in Yunnan Province. *Forest Inventory and Planning*, 38(4), 61–66. (in Chinese with English abstract) [郑进烜, 华朝朗, 陶晶, 余昌元, 贺佳飞, 子世泽 (2013) 云南省极小种群野生植物拯救保护现状与对策研究. 林业调查规划, 38(4), 61–66.]
- Zhou Y, Jiang H, Yang WZ, Zhang SS, Xiang ZY (2012) Study on stock of *Pinus wangii*, an extremely small population species. *Journal of West China Forestry Science*, 41(3), 84–87. (in Chinese with English abstract) [周云, 蒋宏, 杨文忠, 张珊珊, 向振勇 (2012) 极小种群植物毛枝五针松的野生资源状况研究. 西部林业科学, 41(3), 84–87.]

(责任编辑: 周玉荣)



•研究报告•

# 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

宋垚彬<sup>1#</sup> 徐力<sup>1#</sup> 段俊鹏<sup>1</sup> 张卫军<sup>1</sup> 申屠晓露<sup>1</sup>  
李天翔<sup>1</sup> 臧润国<sup>2</sup> 董鸣<sup>1,3\*</sup>

1 (杭州师范大学生态系统保护与恢复杭州市重点实验室, 杭州 310036)

2 (中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

3 (绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室, 四川绵阳 621000)

**摘要:** 雌雄异株植物种群具有性比和雌雄个体空间分布格局, 这对个体成功繁殖、种群生存潜力、天然更新能力和遗传多样性的维持都是重要的, 对于珍稀濒危雌雄异株植物种群尤其如此。密叶红豆杉(*Taxus fuana*)为国家I级重点保护植物, 是首批列入《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划》的120种极小种群野生植物之一, 具有重要的生态和经济价值。但目前关于密叶红豆杉种群生态学方面的研究, 尤其是性比结构与空间分布格局在国内外鲜有报道。本文对西藏吉隆地区的6个天然密叶红豆杉种群(吉普、多甫、朗久、吉隆、开热和唐蕃)进行了实地调查, 研究其性比结构及其空间分布格局。结果表明, 调查的6个种群中总计雄株1,651株, 雌株1,231株, 仅吉普(雄/雌 = 1.89)与吉隆(雄/雌 = 1.39)两个种群有显著的性别偏倚现象且显著偏雄性( $P < 0.001$ )。6个种群雌雄植株间的空间相关性不强, 整体趋于相互独立。不同径级间, 吉隆和开热种群的性比格局相似, 均在小径级上性比显著偏雄性, 而吉普种群则在中等径级上显著偏雄性。综上, 不同密叶红豆杉种群的大小、性比、雌雄个体的大小级结构以及空间分布格局等均表现出不同。因此, 需要结合各个种群本身的发展动态、受干扰的类型以及各区域环境因子的差异进行有针对性的保护。

**关键词:** 密叶红豆杉; 雌雄异株; 性比; 空间格局; 极小种群野生植物

## Sex ratio and spatial pattern of *Taxus fuana*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in Tibet

Yaobin Song<sup>1#</sup>, Li Xu<sup>1#</sup>, Junpeng Duan<sup>1</sup>, Weijun Zhang<sup>1</sup>, Xiaolu Shentu<sup>1</sup>, Tianxiang Li<sup>1</sup>, Runguo Zang<sup>2</sup>, Ming Dong<sup>1,3\*</sup>

1 Key Laboratory of Hangzhou City for Ecosystem Protection and Restoration, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036

2 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

3 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000

**Abstract:** Dioecious plant populations possess sex ratio and gender distribution of individuals, which are important for individual reproduction, population viability, natural regeneration and maintenance of genetic diversity. This is particularly true for rare and endangered dioecious ones. In China, *Taxus fuana* is among the 120 Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) and observed only in the Jilong County of Tibet Autonomous Region. However, little has been reported about its population ecology, especially about its sex ratio and gender spatial distribution pattern of individuals. We did a field investigation for six *T. fuana* populations in Jilong and recorded 1,651 male and 1,231 female individuals in total, whereby its sex ratio and gender spatial distribution pattern of individuals per population were analyzed. Our results showed that Jipu

收稿日期: 2019-03-28; 接受日期: 2019-06-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物生存潜力与维持机制研究”课题(2016YFC0503101)

#共同第一作者 Co-first authors

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongming@hznu.edu.cn

(male/female = 1.89) and Kaire (male/female = 1.39) populations tended to be male-biased ( $P < 0.001$ ), but male and female individuals from the six populations showed weak spatial association. Individuals of smaller size of Jilong and Kaire populations showed significantly male-biased, while male biased occurred medium size of Jipu population. In summary, *T. fuana* populations were different in size structure distribution, sex ratio, size structure of male and female individuals, and their spatial patterns. Our study suggests that it is necessary to carry out targeted conservation considering different population characteristics, disturbance types, and environmental factors.

**Key words:** *Taxus fuana*; dioecism; sex ratio; spatial pattern; Wild Plant with Extremely Small Populations

性比是指雌雄异株的种群中所有个体或某一龄级上的雌雄比例,是种群结构的一个要素,反映了种群产生后代的潜力,在一定程度上影响着种群动态,对雌雄异株的植物种群有着重要的意义(Lloyd & Webb, 1977; 李俊清, 2010)。对于雌雄异株的珍稀濒危植物而言,种群的性比、雌雄个体的空间分布格局对个体的成功繁殖、种群生存潜力、天然更新能力和遗传多样性的维持以及种群对全球和区域的环境变化、人类干扰的响应等均具有重要意义(Somanathan & Borges, 2000; Iszkuło et al, 2009)。一般来说,雌雄异株植物自然种群的性比为1:1,但大量研究结果表明,雌雄异株植物种群普遍存在性比偏倚的现象(Bertiller et al, 2002; Ortiz et al, 2002; Pucholt et al, 2017)。导致种群性比偏倚的原因有很多,雌雄植株在不同阶段的存活率(Espíritosanto et al, 2003; Nanami et al, 2004)、生长速率(Antos, 1993; Nanami et al, 2004)、形态特征(郑兴峰和陈惠萍, 1998; Delph et al, 2002)、生理生化特性(李国梁等, 1995; Obeso et al, 1998)、物候期(Espíritosanto et al, 2003)以及资源分配模式(Allen & Antos, 1988; Retuerto et al, 2000)等生活史特征的差异都会导致种群性别比例发生偏离。此外,环境因子在决定性性别差异的本质、方向和幅度上起着关键作用(潘春芳等, 2011)。与雌株相比,雄株通常对逆境更有耐受性,环境压力的增大会导致种群中雄株比例明显增加,如植株分布地的养分缺乏(Bertiller et al, 2002)、海拔增加(Ortiz et al, 2002)、光照强度减弱(Thomas & Lafrankie, 1993)、缺氧(Shea et al, 1993)、湿度降低(Dawson & Ehleringer, 1993)等。

密叶红豆杉(*Taxus fuana*, syn. *Taxus contorta*)为西喜马拉雅地区特有的红豆杉属植物,雌雄异株,是喜马拉雅山脉中仅有的3种红豆杉之一(Poudel et al, 2012),具有重要的生态和经济价值,为国家I级重点保护植物,是首批列入《全国极小种群野生植

物拯救保护工程规划》的120种极小种群野生植物之一(臧润国等, 2016; 张则瑾等, 2018)。主要分布于阿富汗东部沿西喜马拉雅地区至中国西藏西南部吉隆的亚热带至温带地区,印度北部与尼泊尔也有分布,我国仅分布在西藏吉隆(Möller et al, 2007; Shah et al, 2008; Poudel et al, 2012)。我国的天然密叶红豆杉种群数量少,生境狭窄,受人类干扰严重,濒临灭绝,迫切需要对其进行一系列科学的研究,以便提出有效的保护和管理措施。对植物种群结构与动态的理解是珍稀濒危植物保护和管理的基礎,但目前关于我国密叶红豆杉野生种群生态学方面的研究在国内外鲜有报道。本文通过对吉隆地区的6个野生密叶红豆杉种群的实地调查与数据分析,旨在回答以下问题:(1)密叶红豆杉种群的性别比例是否偏离1:1?(2)不同种群的雌雄植株个体大小级结构是否有差异?(3)不同种群雌雄植株的空间关联性是否相关?

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究样地位于西藏自治区日喀则市吉隆县南部的吉隆镇,其南部和西南部与尼泊尔王国毗邻,地理位置介于28°21'–28°29' N, 85°13'–85°21' E之间,海拔高度2,600–3,250 m,处于珠穆朗玛峰国家级自然保护区范围内。本区域属亚热带山地季风气候区,年平均气温8–11℃,最暖月气温可达19℃以上,最冷月气温在–4至0℃之间,年无霜冻日数为120–240 d,年均降水量800 mm左右,年均湿度大于60%<sup>①</sup>。由于受到喜马拉雅山脉的阻碍,印度洋暖湿气流向北推进时在此地形成降雨,使该地段降雨量集中,成为西藏少有的降雨中心之一。主导风向为东南风,最大降雪厚度10 cm,最大冻土层深度为15 cm。土

<sup>①</sup> 杨人凡 (2011) 西藏吉隆盆地冲锥堆积体的成因研究. 硕士学位论文, 成都理工大学, 成都.

壤为中厚层黄棕壤, 区域内自然植被以亚高山峡谷湿润常绿针叶林和亚高山常绿针阔混交林为主(周进, 2000)。密叶红豆杉通常以乔木或大灌木的形式混生于乔松(*Pinus griffithii*)、云南铁杉(*Tsuga dumosa*)、西藏冷杉(*Abies spectabilis*)、高山栎(*Quercus semecarpifolia*)等常绿针阔混交林中, 为林下层树种, 植株高度通常在3–12 m。

## 1.2 调查方法与数据处理

### 1.2.1 调查方法

野外调查主要是在2017年7–9月与10–12月进行, 累计4个月。根据吉隆县林业局林管站工作人员多年的工作经验和当地人的指引, 结合实地观测, 选取了密叶红豆杉集中分布(28°24'22" N, 85°19'43" E)的6个种群进行调查(表1), 分别为吉普、多甫、朗久、吉隆、开热以及唐蕃种群。由于吉普种群数量较大, 实际调查时在该种群中部选取了300 m × 400 m的样方调查了其中的567株植株, 其余种群全部调查。对每个样地的密叶红豆杉进行每木调查(高度 > 50 cm)(徐海等, 2006), 记录每株树的坐标、基径、雌雄等信息。总计调查密叶红豆杉5,089株。密叶红豆杉为雌雄异株植物, 本研究的调查时间正好处于密叶红豆杉的结实期, 通过观察植株个体有无种子与雄花序来判定性别, 共计2,882株(56.6%)的植株可确定性别。

### 1.2.2 数据处理

由于密叶红豆杉为国家一级珍稀濒危保护植物, 用生长锥钻取木芯和伐木计数年轮的方法来得到每个个体年龄破坏性较大, 同时又由于缺乏解析木的资料, 故采用空间代替时间的方法: 将林木依径级大小分级, 以大小级作为年龄级来估计分析种群性比结构。密叶红豆杉多呈乔木或灌木状, 植株具有多分枝现象, 很难准确用胸径进行大小分级,

故采用基径代替胸径的方法进行大小级划分。由于国内外对密叶红豆杉的研究甚少, 对其具体的生活史尚不明确, 本研究参照其亲缘相近同属近地分布的南方红豆杉(*T. chinensis* var. *mairei*)的龄级划分方法(黄玉清等, 1998; 洪伟等, 2004), 并结合野外实际调查情况, 将个体划分为7个大小等级:

S1级(基径 ≤ 6 cm)、S2级(6 cm < 基径 ≤ 18 cm)、S3级(18 cm < 基径 ≤ 30 cm)、S4级(30 cm < 基径 ≤ 42 cm)、S5级(42 cm < 基径 ≤ 54 cm)、S6级(54 cm < 基径 ≤ 66 cm)、S7级(基径 > 66 cm)。

利用点格局分析方法对密叶红豆杉种群空间分布格局进行分析。分别采用点格局分析中的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。Ripley's *K*函数公式为(Ripley, 1977; Diggle, 1983):

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_r(u_{ij})(i \neq j)$$

式中, *n*为样地中植物个体总数, *A*为样地面积; *u<sub>ij</sub>*为个体*i*与个体*j*间的距离, 当*u<sub>ij</sub>* ≤ *r*时, *I<sub>r</sub>*(*u<sub>ij</sub>*) = 1, 否则为零; *W<sub>ij</sub>*是以个体*i*为圆心、*u<sub>ij</sub>*为半径的圆落在面积*A*中的弧长与其整个圆周长的比值, 反映一个植物个体可被观察到的概率(Diggle, 1983), 在这里表示为权重, 用以消除边缘效应(Ward et al, 1996)。

运用成对相关函数  $g(r) = \frac{dK(r)}{dr} \cdot 2\pi r$  分析6个

样地种群所有密叶红豆杉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。调查过程中发现密叶红豆杉幼树(基径 ≤ 6 cm)大多尚无结实能力, 无法通过此方法来判定植株的性别, 所以在

表1 密叶红豆杉种群概况

Table 1 General information of *Taxus fuana* populations

种群名称 Population	经纬度 Locality	海拔 Altitude (m)	种群面积 Population area (m × m)	种群数量 Population size (ind.)
吉普 Jipu	85.33° E, 28.37° N	2,650–2,780	1,600 × 300	~3,000
多甫 Duofu	85.31° E, 28.39° N	2,737–2,875	250 × 70	95
朗久 Langjiu	85.36° E, 28.40° N	2,810–2,865	250 × 80	63
吉隆 Jilong	85.33° E, 28.40° N	2,910–3,150	750 × 550	2,534
开热 Kaire	85.22° E, 28.47° N	3,140–3,170	800 × 160	1,766
唐蕃 Tangbo	85.22° E, 28.48° N	3,200	60 × 45	64

数据统计分析时未包括幼树。

数据分析采用空间点格局分析软件Programita (Wiegand & Moloney, 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, 表示两对象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, 则表示两对象间的空间关联性不显著, 趋于相互独立。

## 2 结果

### 2.1 密叶红豆杉种群的大小级结构

从表1中可以看出, 6个种群中, 吉普、吉隆与开热的密叶红豆杉种群个体数量较多, 为大种群; 多甫、朗久和唐蕃种群个体数量较少, 为小种群。综合来看, 6个种群的个体数量均随径级的增大呈先增后减的“单峰型”趋势。多甫、吉隆与开热种群个体多度主要集中在S1与S2大小级(基径  $\leq 18$  cm) (图1), 表明幼树和中树居多, 两者总和分别占各自种群个体总数的87.4%、77.3%、65.8%。说明这3个种群自然更新良好, 在一定时期内表现出增长趋势。吉普和唐蕃种群个体主要分布在S2和S3大小级(6 cm < 基径  $\leq 30$  cm), 中树和成树居多, 其总和分别占各自种群个体总数的59.4%和65.7%。说明种群缺乏幼龄个体, 更新较差, 表现出一定衰退趋

势。朗久种群植株个体以成树居多, 幼树与中树的总和仅占植株总数的20.6%, 表明朗久种群有明显的衰退趋势。

### 2.2 密叶红豆杉种群的性比格局

6个密叶红豆杉种群雌雄植株的数量分布如表2所示。6个种群中雄株总计1,651株, 雌株1,231株, 整体上偏雄性。其中, 仅朗久种群性比偏雌性, 但性别偏倚程度不显著; 其他5个种群性比均为偏雄性, 但也仅吉普(雄/雌 = 1.89)与吉隆(雄/雌 = 1.39)种群有显著的性别偏倚现象( $\chi^2$ 检验,  $P < 0.001$ )。

### 2.3 密叶红豆杉种群不同径级的性比格局

为了解密叶红豆杉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。对吉普、吉隆和开热这3个大种群进行统计检验分析, 结果如图2所示。吉普种群在S3、S4、S5径级(18 cm < 基径  $\leq 54$  cm)上性比显著偏雄性, 在小于18 cm和大于54 cm的径级上性比均不显著偏离1:1。吉隆和开热种群在不同径级上的性比格局相似, 均在小径级上性比显著偏雄性; 吉隆种群在S2和S3径级上(6 cm < 基径  $\leq 30$  cm)性比显著偏雄性, 在其他径级上性比均不显著偏离1:1; 开热种群在S2径级上性比(雄/雌 = 1.3)显著偏雄性, 在其他径级上性比均不显著偏离1:1。

### 2.4 密叶红豆杉雌雄植株的空间关联性

双变量空间关系分析表明(图3), 6个种群雌雄

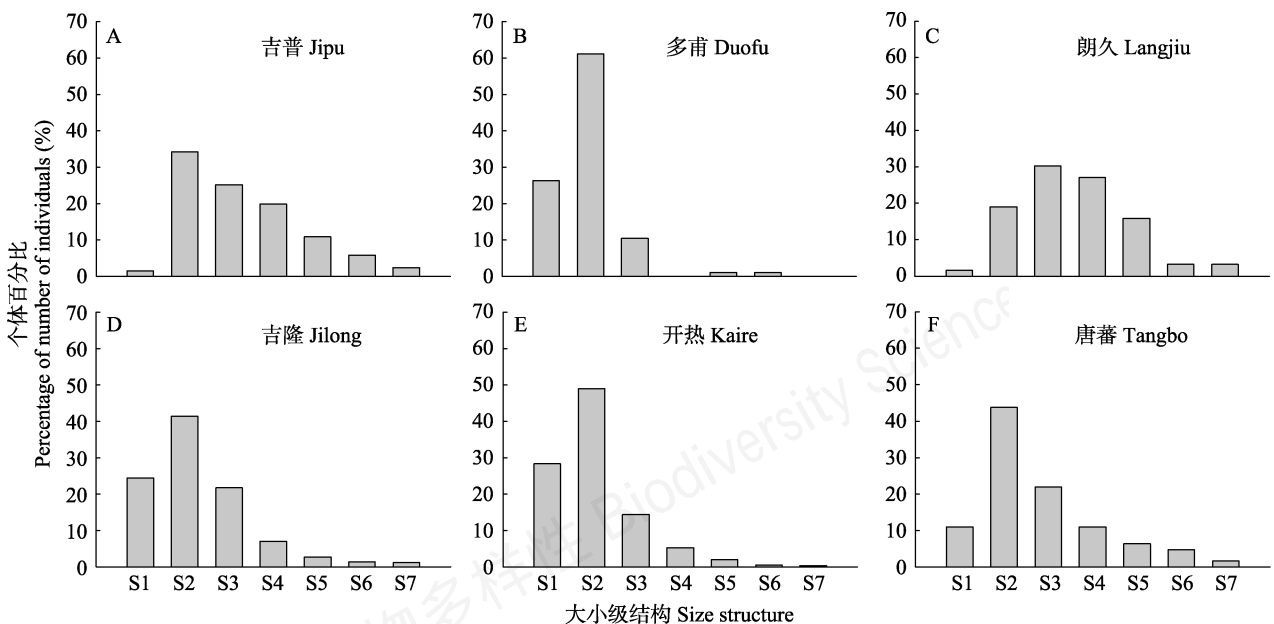


图1 密叶红豆杉种群大小级结构(S1-S7代表不同大小径级)

Fig. 1 The size structure of six populations of *Taxus fuana* (S1 to S7 are different size structure)

表2 密叶红豆杉种群性比

Table 2 The sex ratio of six populations of *Taxus fuana*

种群 Population	雄株 Male (N)	雌株 Female (N)	性比(雄/雌) Sex ratio	P
吉普 Jipu	350	185	1.89	<0.001
多甫 Duofu	18	11	1.64	0.502
朗久 Langjiu	19	27	0.70	0.530
吉隆 Jilong	620	445	1.39	<0.001
开热 Kaire	609	545	1.12	0.197
唐蕃 Tangbo	35	18	1.94	0.138
总计 Total	1,651	1,231	1.34	<0.001

植株间的相关性不强, 整体趋于相互独立。其中, 吉普种群内雌雄植株在0-13 m尺度上为轻微正相关, 大于13 m的尺度上彼此相互独立, 整体趋于不相关; 多甫种群、朗久种群和唐蕃种群内雌雄植株在全部尺度内均为相互独立或相关性极小; 吉隆种群内雌雄植株整体关联性同样较小, 趋于相互独立, 在0-53 m尺度上为轻微正相关, 在大于53 m尺度上相互独立; 开热种群内雌雄植株在0-29 m的空间尺度内为正相关, 关联强度随尺度的增大呈先增后减趋势, 在3 m尺度时, 雌株和雄株的关联性达到最大。

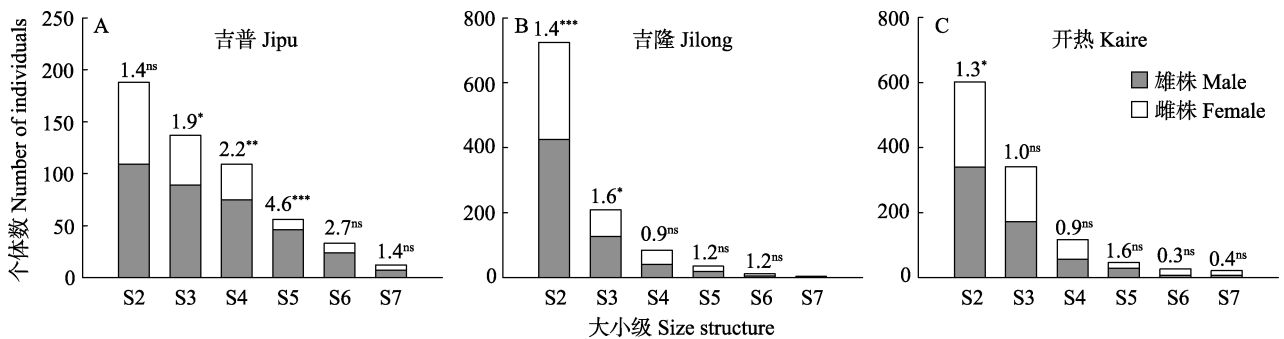


图2 密叶红豆杉种群不同径级的性比格局。\*, \*\*和\*\*\*分别表示性比在 $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 下显著偏离1 : 1; ns表示性比不显著( $P \geq 0.05$ )偏离1 : 1。

Fig. 2 Sex ratios for different size structure of basal diameter in *Taxus fuana* populations. The numbers on the bar indicate sex ratio of each size structure of each population. \*, \*\* and \*\*\* indicate sex ratio significantly differ from 1 : 1 at  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  and  $P < 0.001$ , respectively; ns indicates sex ratio does not significantly ( $P \geq 0.05$ ) differ from 1 : 1 ( $\chi^2$  test).

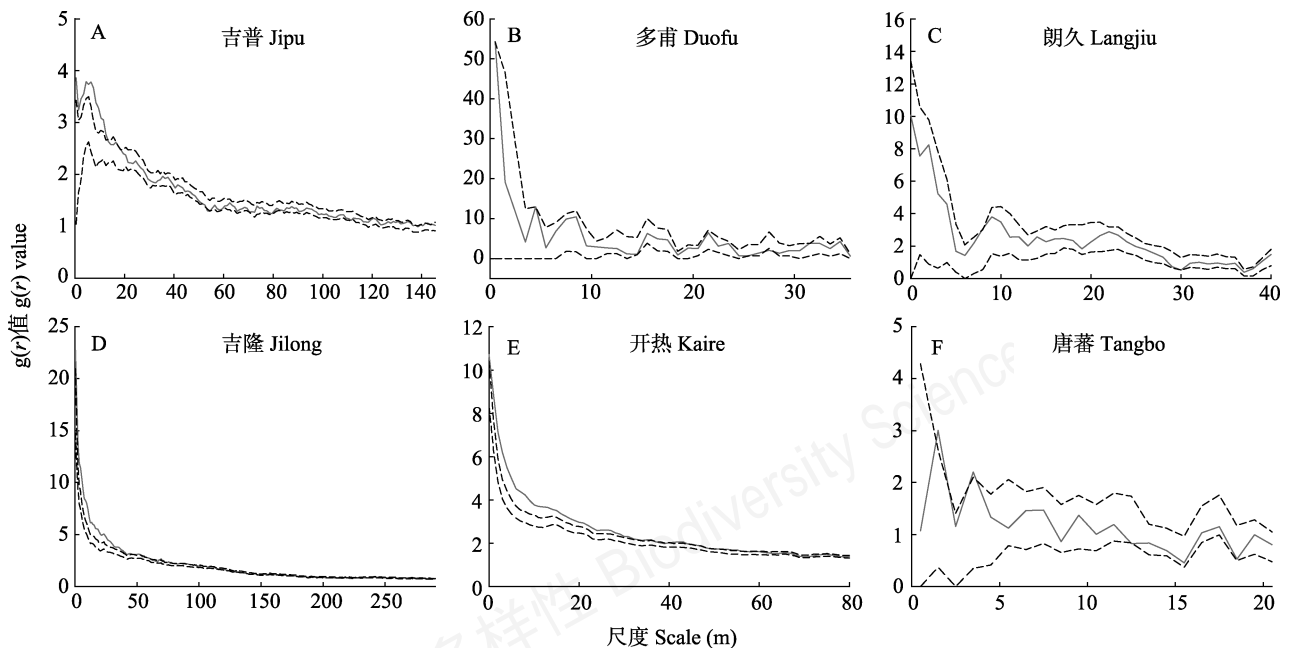


图3 密叶红豆杉种群雌雄植株间的空间关联。实线为 $g(r)$ 值, 虚线为99%置信区间。

Fig. 3 Spatial associations between male and female plants of *Taxus fuana* populations. The solid and dashed lines are  $g(r)$  values and 99% confidence envelopes, respectively.

在大于29 m的尺度上, 两者的关联性略有波动, 或呈轻微正相关, 或呈轻微负相关, 整体趋于相互独立。从全部尺度上来看, 开热种群雌雄植株间的关联性都不强。

### 3 讨论

种群的大小结构不仅是对种群个体在空间上配置属性的反映, 也反映了种群数量动态及发展趋势, 并在很大程度上可以揭示种群的更新策略、在群落中的作用和地位以及与环境间的相互关系(张治国和王仁卿, 2000; 刘建等, 2005)。吉隆地区的6个密叶红豆杉种群大小级结构一致, 均表现出小径级和大径级个体较少, 中等径级个体较多的状况。这表明该地区的密叶红豆杉种群更新能力较差, 可能的原因是幼苗存活率低导致幼树较少。中等径级个体较多的最主要原因可能是幼树具有较高的存活率。密叶红豆杉性喜阴湿, 各种群林下郁闭度较高且降水充沛, 为幼树的生长发育提供了良好的环境, 使得幼树存活率较高, 有更多的幼树可发育成中等径级个体。而且中等径级个体生活史策略可能相对保守, 生长相对缓慢, 死亡率较低(Bin et al, 2012)。大量研究表明, 年轻的树一般是中等径级个体, 但中等径级个体却可能有任意年龄(刘建等, 2005)。密叶红豆杉较长的生命周期, 使得种群在中等径级阶段积累了大量不同年龄的个体, 故在该阶段的个体数量相对较多。密叶红豆杉从中树阶段发育到成树阶段时, 由于环境异质性与有限空间资源的限制, 群落内与种群内发生竞争, 种群自疏与他疏作用加强, 因此表现为随径级的增大个体数量递减的现象, 这与山西关帝山华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)天然更新种群结构相似(武小钢和郭晋平, 2009)。由大小级结构初步认定多甫、吉隆以及开热种群为稳定型或增长型种群, 虽然3个种群均表现出S1径级个体数少于S2径级, 但S1径级(幼树)个体多度均高于除S2径级以外的其他径级, 加之密叶红豆杉生命周期较长, 种群在很长一段时间内可保持稳定或增长趋势。吉普、朗久以及唐蕃种群小径级和大径级个体均极少, 个体多度峰值出现在S2径级或S3径级, 种群呈现一定的衰退趋势。

产生性比偏倚的原因很多, 从受精卵阶段到成熟的繁殖植株阶段都可能发生性比不均衡(Lloyd, 1973; Lloyd & Webb, 1977)。许多研究发现, 雌雄异

株植物的性别比例随环境因子(如温度、光照、养分、水分、CO<sub>2</sub>浓度和干扰水平等)的不同而有所不同(尹春英和李春阳, 2007)。本文调查的6个密叶红豆杉种群的性比格局有所差异: 多甫、开热以及唐蕃种群整体上偏雄性, 但偏离程度不显著, 这与许多雌雄异株植物的性比格局相一致(Rottenberg, 1998; 尹春英和李春阳, 2007; Schmidt, 2008); 朗久种群虽然雌株数量超过雄株, 但整体性比格局同样未显著偏离1:1; 而吉普和吉隆种群则整体上显著偏雄性。造成这种差异的原因可能与环境因素有关。一般来说, 干旱或低养分环境条件下, 雄株数量要远远大于雌株, 而在湿润或高养分环境下, 雌株数量要远远大于雄株(Freeman et al, 1976; Dawson & Ehleringer, 1993)。赵亚洲等(2010)对黄连木(*Pistacia chinensis*)种群雌雄异株的研究发现, 土壤养分供给能力低可能是黄连木种群性比偏雄性的主要原因。后续还需结合环境因子的调查结果来综合理解不同种群间性比差异的原因。此外, 本研究调查的植株有超过50%的植株可确定性别, 且大部分的种群均全部调查, 但还有部分个体由于未到繁殖年龄等原因未能确定性别, 这也有待进一步调查研究。

不同的海拔之间除温度外, 紫外辐射、风速等因子也有较大的差异(Körner, 2007)。海拔相对较高的吉隆种群与开热种群在小径级内性比显著偏雄性, 而其他径级内不存在显著的性别偏倚现象。小径级内显著偏雄性可能与雄树早熟有关(Nanami et al, 2005; 赵亚洲等, 2010): 较高海拔的环境(相对较低的温度、较强的紫外辐射等)可促使其早熟以适应外界环境。低海拔的吉普种群在中等径级内显著偏雄性, 而在小径级和大径级上性比不显著偏离1:1, 原因可能是低海拔环境有利于其生长, 使得雄株拥有较快的生长速率, 同时也促进了中等径级上雌株对繁殖的投资, 从而导致了其较高的死亡率(Ortiz et al, 2002; 尹春英和李春阳, 2007)。雄株较快的生长速率、中等径级上雌株较高的繁殖投资导致的较高死亡率, 以及大径级上雄株的较高死亡率可能是吉普种群产生这种性别偏倚的原因所在。

对于密叶红豆杉雌雄植株间的空间关联, 各个种群在全尺度上均表现出较弱的空间关联性, 总体上趋于不相关, 表明密叶红豆杉雌雄植株个体在空间分布上相互独立, 雌株和雄株存在一定程度上的空间分离。这可能与雌雄植株在空间占有和资源利

用上的差异性有关, 这种空间关系有利于密叶红豆杉雌雄植株对有限资源和空间的充分利用(赵亚洲等, 2010)。

综上所述, 不同的密叶红豆杉种群的大小、性比、雌雄个体的大小级结构以及空间分布格局等方面均表现出不同。因此, 需要结合各个种群本身的发展动态、受干扰的类型以及各区域环境因子的差异进行有针对性的保护。本文虽然在对密叶红豆杉种群的结构研究中得到了一些结论, 但仍有待进一步完善。由于在野外实地调查中没有统计幼苗信息, 无法对种群进行生存力分析, 在后期研究中需要对不同种群中的幼苗信息进行补充调查, 以期进一步理解密叶红豆杉种群结构与动态变化。

**致谢:** 野外调查得到西藏自治区吉隆林业局吉隆镇林业技术服务站张家平站长和中国林业科学研究院林业研究所邱德有研究员的大力支持, 谨致谢忱!

### 参考文献

- Allen GA, Antos JA (1988) Relative reproductive effort in males and females of the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia*, 76, 111–118.
- Antos JA (1993) Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *The American Naturalist*, 141, 537–553.
- Bertiller MB, Sain CL, Carrera AL (2002) 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*, 163, 419–425.
- Bin Y, Ye W, Muller-Landau HC, Wu L, Lian J, Cao H (2012) Unimodal tree size distributions possibly result from relatively strong conservatism in intermediate size classes. *PLoS ONE*, 7, e52596.
- Dawson TE, Ehleringer JR (1993) Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology*, 74, 798–815.
- Delph LF, Knapczyk FN, Taylor DR (2002) Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silene latifolia*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 1011–1020.
- Diggle PJ, Besag J, Gleaves JT (1983) Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods. *Biometrics*, 32, 659–667.
- Espíritosanto MM, Madeira BG, Neves FS, Faria ML, Fagundes M, Fernandes GW (2003) Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub. *Annals of Botany*, 91, 13–19.
- Freeman DC, Klikoff LG, Harper KT (1976) Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, 193, 597–599.
- Hong W, Wang XG, Wu CZ, He DJ, Liao CZ, Cheng Y, Feng L (2004) Life table and spatial analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1109–1112. (in Chinese with English abstract) [洪伟, 王新功, 吴承祯, 何东进, 廖成章, 程煜, 封磊 (2004) 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析. *应用生态学报*, 15, 1109–1112.]
- Huang YQ, Li XK, Su ZM (1998) Studies on the modular population structure of *Taxus chinensis* var. *mairei* Yuanbaoshan, Guangxi, China. I. Size structure. *Guihaia*, 18, 385–389. (in Chinese with English abstract) [黄玉清, 李先琨, 苏宗明 (1998) 元宝山南方红豆杉构件种群结构研究. I. 大小结构. *广西植物*, 18, 385–389.]
- Iszkuło G, Jasińska AK, Giertych MJ, Boratyński A (2009) Do secondary sexual dimorphism and female intolerance to drought influence the sex ratio and extinction risk of *Taxus baccata*? *Plant Ecology*, 200, 229–240.
- Körner C (2007) The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Li GL, Lin BN, Shen DX (1995) Study on the sex identification of *Myrica rubra*. *Journal of Zhejiang Agriculture University*, 21, 22–26. (in Chinese with English abstract) [李国梁, 林伯年, 沈德绪 (1995) 杨梅雌雄株同工酶和酚类物质的鉴别. *浙江农业大学学报*, 21, 22–26.]
- Li JQ (2010) *Forest Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [李俊清 (2010) *森林生态学*. 高等教育出版社, 北京.]
- Liu J, Liu FH, Dong M, Wang RQ (2005) Size structure and neighbor pattern of *Ulmus pumila* L. population at southern edge of the Otindag Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 25, 75–80. (in Chinese with English abstract) [刘建, 刘凤红, 董鸣, 王仁卿 (2005) 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*, 25, 75–80.]
- Lloyd D, Webb CJ (1977) Secondary sex characteristics in plants. *Botanical Review*, 43, 177–216.
- Lloyd DG (1973) Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae. *Heredity*, 31, 239–249.
- Möller M, Gao LM, Mill RR, Li DZ, Hollingsworth ML, Gibby M (2007) Morphometric analysis of the *Taxus wallichiana* complex (Taxaceae) based on herbarium material. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 155, 307–335.
- Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T (2004) Sex change towards female in dying *Acer rufinerve* trees. *Annals of Botany*, 93, 733–740.
- Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T (2005) Sex ratio and gender-dependent neighboring effects in *Podocarpus nagi*, a dioecious tree. *Plant Ecology*, 177, 209–222.
- Obeso JR, Alvarezsantullano M, Retuerto R (1998) Sex ratios, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious



- tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *American Journal of Botany*, 85, 1602–1608.
- Ortiz P L, Arista M, Talavera S (2002) Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp. *Alpina* (Suter) Čelak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany*, 89, 205–211.
- Pan CF, Zhao XH, Xia FC, Zhang CY, Wu L, Zhou HC, Lin FY (2011) Sex ratio and spatial pattern in *Populus davidiana* in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 297–305. (in Chinese with English abstract) [潘春芳, 赵秀海, 夏富才, 张春雨, 吴蕾, 周海成, 林凤友 (2011) 长白山山杨种群的性比格局及其空间分布. *生态学报*, 31, 297–305.]
- Poudel RC, Möller M, Gao LM, Ahrends A, Baral SR, Liu J, Thomas P, Li DZ (2012) Using morphological, molecular and climatic data to delimitate yews along the Hindu Kush-Himalaya and adjacent regions. *PLoS ONE*, 7, e46873.
- Pucholt P, Hallingbäck HR, Berlin S (2017) Allelic incompatibility can explain female biased sex ratios in dioecious plants. *BMC Genomics*, 18, 251.
- Retuerto R, Fernandez LB, Rodriguez RS (2000) Gender, light and water effects in carbon isotope discrimination, and growth rates in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology*, 14, 529–537.
- Ripley BD (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society*, 39, 172–212.
- Rottenberg A (1998) Sex ratio and gender stability in the dioecious plants of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 128, 137–148.
- Schmidt JS (2008) Sex ratio and spatial pattern of males and females in the dioecious sandhill shrub, *Ceratiola ericoides ericoides* (Empetraceae) Michx. *Plant Ecology*, 196, 281–288.
- Shah A, Li DZ, Möller M, Gao LM, Hollingsworth ML, Gibby M (2008) Delimitation of *Taxus fuana* Nan Li & R. R. Mill (Taxaceae) based on morphological and molecular data. *Taxon*, 57, 211–222.
- Shea MM, Dixon PM, Sharitz RR (1993) Size differences, sex ratio, and spatial distribution of male and female water tupelo, *Nyssa aquatica* (Nyssaceae). *American Journal of Botany*, 80, 26–30.
- Somanathan H, Borges RM (2000) Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation*, 94, 243–256.
- Thomas SC, Lafrankie JV (1993) Sex, size and interyear variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest. *Ecology*, 74, 1529–1537.
- Ward JS, Parker GR, Ferrandino FJ (1996) Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology & Management*, 83, 189–202.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Wu XG, Guo JP (2009) Population structure and spatial distribution pattern of natural regeneration *Larix principis-rupprechtii* in Guandi Mountain. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 165–170. (in Chinese with English abstract) [武小钢, 郭晋平 (2009) 关帝山华北落叶松天然更新种群结构与空间格局研究. *武汉植物研究*, 27, 165–170.]
- Xu H, Hui GY, Hu YB, Li CS, Lin TX, Zhang XL, Wu XJ (2006) Analysis of spatial distribution characteristics of trees with different diameter classes in natural Korean pine broad leaved forest. *Forest Research*, 19, 687–691. (in Chinese with English abstract) [徐海, 惠刚盈, 胡艳波, 李储山, 林天喜, 张显龙, 吴相菊 (2006) 天然红松阔叶林不同径阶林木的空间分布特征分析. *林业科学研究*, 19, 687–691.]
- Yin CY, Li CY (2007) Gender differences of dioecious plants related sex ratio: Recent advances and future prospects. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 13, 419–425. (in Chinese with English abstract) [尹春英, 李春阳 (2007) 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*, 13, 419–425.]
- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. *生态学报*, 36, 7130–7135.]
- Zhang ZG, Wang RQ (2000) Study on *Camellia japonica* properties of vegetation pattern. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 24, 118–122. (in Chinese with English abstract) [张治国, 王仁卿 (2000) 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*, 24, 118–122.]
- Zhang ZJ, Guo YP, He JS, Tang ZY (2018) Conservation status of wild plant species with extremely small populations in China. *Biodiversity Science*, 26, 572–577. (in Chinese with English abstract) [张则瑾, 郭焱培, 贺金生, 唐志尧 (2018) 中国极小种群野生植物的保护现状评估. *生物多样性*, 26, 572–577.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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. *生态学杂志*, 29, 1087–1093.]
- Zheng XF, Chen HP (1998) Structural comparison of dioecious wood among three species of the broadleaved trees. *Acta Botanica Yunnanica*, 20, 424–428. (in Chinese with English abstract) [郑兴峰, 陈惠萍 (1998) 三种阔叶树雌雄异株木材结构的比较. *云南植物研究*, 20, 424–428.]
- Zhou J (2000) Resource and conservation strategy of *Taxus wallichiana*. *Tibet Science & Technology*, 25, 70–73. (in Chinese) [周进 (2000) 喜马拉雅红豆杉资源及其保护对策. *西藏科技*, 25, 70–73.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

# 微生物境对黄梅秤锤树野生种群叶片功能性状的影响

王世彤<sup>1,2,3</sup> 徐耀粘<sup>1,2,3</sup> 杨 腾<sup>1,2,3,4,5</sup> 魏新增<sup>1,2,3\*</sup> 江明喜<sup>1,2,3</sup>

1 (中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074)

2 (中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

4 (西藏大学青藏高原生态与环境研究中心, 拉萨 850000)

5 (西藏大学理学院, 拉萨 850000)

**摘要:** 植物功能性状可以反映植物对环境变化的适应策略。本文以黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)当前唯一野生种群为对象, 比较了3种微生物境(湖边、种群中心、耕地边)中该物种的叶片功能性状均值、种内变异和叶片生态化学计量特征的差异, 分析了黄梅秤锤树对湖岸带微生物境变化的响应及其适应策略。结果表明: (1) 3种微生物境中土壤C、N、P含量没有显著性差异( $P > 0.05$ ), 但土壤C:N和C:P具有显著性差异( $P < 0.05$ ), 土壤类型和养分条件有所不同。(2) 黄梅秤锤树叶片功能性状的比较用单因素方差分析和贝叶斯方差分析得出的结果一致, 均为叶长、叶面积和比叶面积在中心区域显著高于湖边( $P < 0.05$ ), 而耕地边与湖边和中心区域均没有显著差异( $P > 0.05$ ); 叶N含量在湖边显著高于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), 而中心区域和耕地边间没有显著差异( $P > 0.05$ ); 叶宽、叶长/叶宽、叶干物质含量、叶C和叶P含量在3种微生物境间都没有显著性差异( $P > 0.05$ )。 (3) 黄梅秤锤树叶片的N:P在湖边显著高于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), C:N在湖边显著小于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), N:P和C:N在中心区域和耕地边没有显著性差异( $P > 0.05$ ), C:P在3种微生物境间都没有显著性差异( $P > 0.05$ )。 (4) 黄梅秤锤树叶片功能性状的总体变异程度在0.02–0.28之间, 其中叶片C和N含量在湖边和中心区域的种内变异程度显著较低, 表明3种生境中湖边和中心区域黄梅秤锤树种群的稳定性相对较差。 (5) 湖边黄梅秤锤树主要通过增加叶N含量促进生长; 中心区域黄梅秤锤树主要通过增加叶面积和比叶面积以及提高叶N的利用效率来提高光捕获能力促进生长; 耕地边黄梅秤锤树的叶N含量和叶面积、比叶面积都处于中等水平, 通过性状之间的共同作用使植株生长达到最佳水平。以上结果表明, 由于微地形、水位波动和土壤环境条件的差异, 黄梅秤锤树对3种生境中的适应策略有所不同, 并且不是通过单一性状调整来适应环境的变化, 而是通过多种性状之间的权衡达到更好的适应效果。

**关键词:** 植物功能性状; 生态化学计量学; 极小种群野生植物; 黄梅秤锤树; 贝叶斯方差分析; 湖岸带

## Impacts of microhabitats on leaf functional traits of the wild population of *Sinojackia huangmeiensis*

Shitong Wang<sup>1,2,3</sup>, Yaozhan Xu<sup>1,2,3</sup>, Teng Yang<sup>1,2,3,4,5</sup>, Xinzeng Wei<sup>1,2,3\*</sup>, Mingxi Jiang<sup>1,2,3</sup>

1 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

2 Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 Research Center for Ecology and Environment of Qinghai-Tibetan Plateau, Tibet University, Lhasa 850000

5 College of Science, Tibet University, Lhasa 850000

**Abstract:** Plant functional traits and stoichiometry characteristics can reflect differences in plant strategies to microenvironmental changes. In this study, we used a one-way ANOVA and Bayesian ANOVA to compare

收稿日期: 2019-04-04; 接受日期: 2019-08-02

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物迁地保护技术与示范”课题(2016YFC0503105)和国家自然科学基金(31570528)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xzwei@wbcas.cn

leaf functional traits, intraspecific variation, and leaf stoichiometry of *Sinojackia huangmeiensis* at three microhabitats (lakeside, population center, and cropland side) next to Longgan Lake, central China. Our results showed that: (1) There were no significant differences in soil C, N and P concentrations among the three microhabitats ( $P > 0.05$ ), but soil C : N and C : P were significantly different ( $P < 0.05$ ). (2) The results of one-way ANOVA and Bayesian ANOVA were similar when we compared mean values of leaf functional traits of *S. huangmeiensis* among the three microhabitats. Leaf length, leaf area, and specific leaf area were all significantly higher at population center than those at lakeside ( $P < 0.05$ ), while the three leaf traits at cropland side were not different with those at lakeside or population center ( $P > 0.05$ ); The leaf N content at lakeside was significantly higher than that at population center and cropland side ( $P < 0.05$ ), but it was not different between population center and cropland side ( $P > 0.05$ ); Leaf width, ratio of leaf length to leaf width, leaf dry matter content, leaf C content, and leaf P content were not significantly different among the three microhabitats ( $P > 0.05$ ). (3) Leaf N : P of *S. huangmeiensis* at lakeside was significantly higher than that at population center and cropland side ( $P < 0.05$ ). Leaf C : N at lakeside was significantly smaller than that at population center and cropland side ( $P < 0.05$ ). Both leaf N : P and C : N were not different between population center and cropland side ( $P > 0.05$ ). Leaf C : P was not different among the three microhabitats ( $P > 0.05$ ). (4) The overall variation of leaf functional traits of *S. huangmeiensis* was between 0.02 and 0.28. Bayesian ANOVA showed that both leaf C and N contents had low degrees of intraspecific variation in lakeside and population center. (5) *Sinojackia huangmeiensis*' growth was promoted by different factors at the varying microhabitats. Our results indicate that *S. huangmeiensis* strategies at three microhabitats were different and not single-trait dependent, but trade-off dependent to achieve a better adaptive effect.

**Key words:** plant functional traits; ecological stoichiometry; Wild Plant with Extremely Small Populations; *Sinojackia huangmeiensis*; Bayesian ANOVA; lakeshore zone

植物可以通过改变自身生理或形态特征来响应环境的变化, 形成适应于当前环境的性状, 其中能够影响植物的生长、繁殖、存活的一系列性状被称为植物功能性状(Lavorel & Garnier, 2002; Violle et al, 2007)。叶经济谱的提出, 在一定程度上量化了叶片功能性状之间的关系, 概括了不同的功能性状组合适应特定生存环境的权衡策略(Wright et al, 2004), 植物功能性状的变化可以体现植物对环境变化的响应与适应(Frenne et al, 2011)。比叶面积(specific leaf area, SLA)与植物的光捕获能力和相对生长速率呈正相关(Pérez-Harguindeguy et al, 2013), 拥有较小比叶面积的植物具有相对弱的光捕获能力、慢的生长速率和长的寿命(Poorter & Remkes, 1990; 陈文等, 2016)。叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)可以表示投资到自身结构中资源的比率(Messier et al, 2010), 具有较高干物质含量的植物对物理伤害具有更高的抵抗性(Cornelissen et al, 2003)。C、N、P是影响植物生长发育的重要元素。C构成了植物结构的基础, 也是各种生化反应能量的来源(Ågren, 2008; 杨惠敏和王冬梅, 2011), 植物叶片中的大部分N用于光合酶的合成, 叶片N含量高的物种通常具有较高的光合速率(Wright et al, 2004), P主要被用于能量转移和新陈代谢(Aerts &

Chapin, 2000; Vance et al, 2003), 其中N和P还是陆生植物生长的主要养分限制因子(Elser et al, 2007)。生态化学计量学是研究多种化学元素平衡的科学, 主要集中在C、N、P三种元素化学计量的研究, 可以反映植物养分的内稳性和限制性(马任甜等, 2016)。叶C : N和C : P可以代表植物固碳时对N和P的利用效率(Herbert et al, 2003), 叶N : P可以作为判断环境养分供应状况的指标, 指示环境中氮磷的限制情况(Güsewell, 2004)。

植物在功能性状上往往表现出强烈的种内变异, 这是遗传变异和表型可塑性共同作用的结果, 种内性状变异具有显著的生态效应, 对维持物种共存和群落动态具有非常重要的意义(Agashe, 2009; Fridley & Grime, 2010)。虽然种内变异通常小于种间变异, 但种内变异通常在植物群落内部和植物群落之间的总性状变异中起重要作用(Albert et al, 2010)。有研究表明, 种内性状变异对于理解和预测植物群落构建和生态系统功能可能是至关重要的(Violle et al, 2012)。种内性状变异能够影响种间相互作用强度, 从而改变群落动态(Bolnick et al, 2011)。种内性状变异还能够反映植物对环境的适应能力, 具有更高性状变异的物种能够更好地适应环境的变化(Mitchell & Bakker, 2014)。

目前,植物功能性状的研究主要集中在大尺度上温度、降水等气候因子对其的影响(Wright et al, 2001; Reich & Oleksyn, 2004),但大尺度的研究往往会忽略掉一些非气候因子的作用。在小尺度上,地形、土壤等环境因素对植物的功能性状也具有很大的影响(Loreau et al, 2001; D'Antraccoli et al, 2018; De Smedt et al, 2018),可以解释大尺度下难以避免的环境过滤效应(Kraft et al, 2008)。此外,基于功能性状的研究多为群落水平上物种间的变异,物种内的变异常常被忽略(Albert, 2015),而越来越多的证据表明,种内变异在功能性状变异中也非常重要(Albert et al, 2010; Siefert et al, 2015)。因此研究小尺度上微生境对同一物种功能性状的影响,可以避免种群间遗传差异的影响,更利于我们了解植物对异质环境的适应情况以及适应策略(Xu et al, 2017),并为植物资源保护与恢复提供依据和指导。

黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)为安息香科秤锤树属植物,落叶小乔木,叶纸质,花两性,果实卵形,种子主要靠重力传播,是全国120种极小种群野生植物之一。目前所知该物种仅有1个野生种群,分布于湖北省黄梅县下新镇钱林村的次生阔叶林中,分布范围极为狭小。分布区位于龙感湖湖岸带,四周被龙感湖、池塘、农田包围,形成孤立生境,靠近湖边的区域在降水量过大的雨季会被淹没,雨季过后湖水退去,湖水的冲刷使得湖边区域的地势相对较低,并且可能会改变湖边土壤养分、水分含量,中心区域的环境相对比较稳定,但林内光线较差,因此分布区内不同位置环境的差异可能会影响黄梅秤锤树的生长繁殖并形成特定的适应策略(Wei et al, 2018)。目前,国内外学者对黄梅秤锤树的群落结构、系统发育、遗传多样性等方面进行了研究(Yao et al, 2008; 阮咏梅等, 2012; Zhang et al, 2012; 王世彤等, 2018),而微环境的变化对黄梅秤锤树的影响尚未报道。本文旨在通过比较黄梅秤锤树野生种群分布区中不同区域黄梅秤锤树叶片性状和环境因子的差异,探讨微环境如何影响黄梅秤锤树的生长,以及黄梅秤锤树的适应策略,以为黄梅秤锤树的就地保护以及生态恢复提供指导意见。

## 1 研究区域概况

研究地点位于龙感湖国家级湿地自然保护区

内,地处湖北省黄梅县下新镇钱林村(29°59' N, 116°01' E, 海拔约31 m)。该区域属于亚热带季风气候,四季分明,降水丰沛,年均温17.1℃,极端温度分别为-12.6℃和39.7℃,年均降水量1,347.4 mm,无霜期260 d,年均日照时间1,814.1 h,土壤肥沃,呈酸性。整个研究区域约2 ha,保存着较为完整的次生阔叶林,木本植物(胸径≥1 cm)共31种,主要物种有黄梅秤锤树、麻栎(*Quercus acutissima*)、枸骨(*Ilex cornuta*)等(王世彤等, 2018)。需要说明的是,研究区毗邻龙感湖,受湖水季节性水淹的影响,湖边区域地势相对较低。因此,湖岸带是一个梯度变化的生境,即从远离湖边到湖边的地势是逐渐降低的,这会导致在湖边、中心区域和远离湖岸的耕地边三种微生境在土壤养分、土壤水分、水淹频率和光照条件等方面都有差异。首先,离湖边越近,土壤水分含量往往越高;其次,由于湖边生境受水分淋溶的几率更大,因此可以预期土壤养分含量与分布中心和耕地边有一定的差异;最后,已有研究发现,在极端降水的情况下,越靠近湖边,植物被水淹的几率更大,这会抑制植物的生长和繁殖甚至导致植株的死亡(Wei et al, 2018)。此外,所研究的物种分布在一个2 ha左右的狭长森林“孤岛”中,耕地边和湖边两个微生境由于靠近林缘,光照条件要优于森林郁闭度更高的分布中心区。由于本研究的目标物种黄梅秤锤树为灌木或小乔木,非高大乔木,因此可以预期林下光照对其生长可产生重要影响。

## 2 研究方法

### 2.1 样品采集

2018年7月进行黄梅秤锤树叶片采集和土壤取样工作,此时该区域为雨季。我们根据黄梅秤锤树的生长位置,将样地划分为湖边、种群中心和耕地边3种微生境(图1),湖边区域在降水过多的夏季常被淹没,中心区域位于样地的中部,耕地边与湖边相对称分布。每种微生境中随机选取15棵长势良好的个体,在每棵植株的不同位置选取健康、完全展开的叶片,采集30片以上,按个体用封口袋密封所有样品并放入冰盒中,8 h内带回实验室进行处理。土壤采集采用五点取样法,去除表层凋落物和腐殖质后采集表层土壤(0-30 cm),每种生境采集3份土壤样品并带回实验室分析。

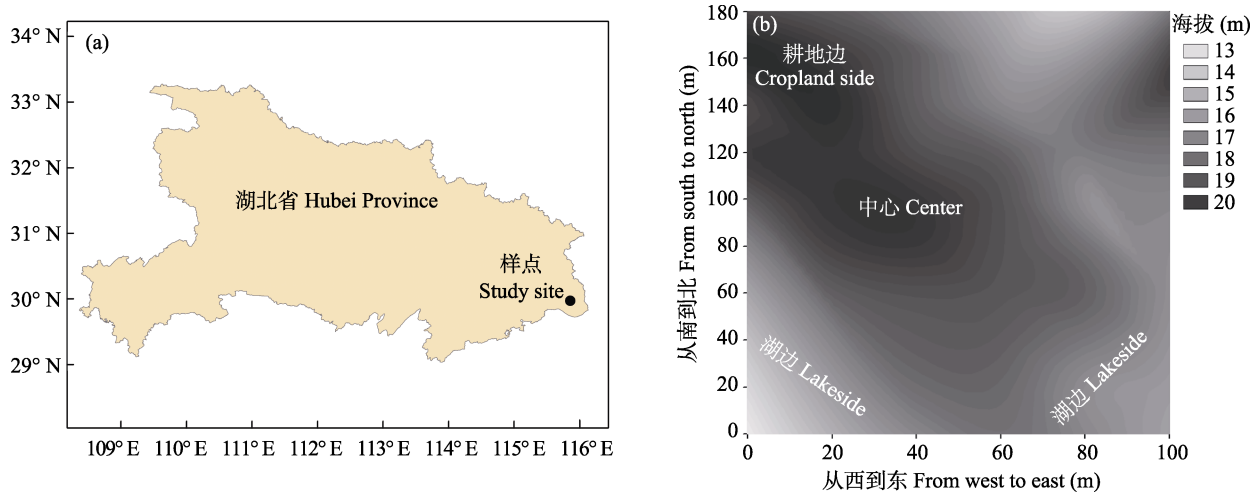


图1 样点位置(a)和3种微生境类型分布示意图(b)

Fig. 1 Location of the study site (a) and distribution maps (b) of the three kinds of microhabitats

## 2.2 样品分析

土壤环境因子测定: 土壤pH值用酸度计测定; 土壤C、N含量用稳定性同位素质谱仪测定, P含量用钼蓝比色法测定。

叶片功能性状测定: 每棵树选取30片鲜叶用扫描仪(佳能Canon CanoScan LiDE110)获取叶片数字图像, 并用Digimizer图片分析软件计算出叶面积(LA)、叶长(LL)和叶宽(LW)。叶片鲜重用电子天平称重获取。叶片材料在80℃条件下烘干至恒重后测量叶片干重, 以及C、N、P含量。计算: (1)叶长/叶宽; (2)比叶面积: 叶面积/叶片干质量; (3)干干物质含量: 叶片干重/叶片鲜重; (4)变异系数: 标准差/均值。

## 2.3 数据处理

3种生境中土壤元素含量及土壤和叶片化学计量比的比较采用单因素方差分析, 黄梅秤锤树叶片功能性状的比较采用单因素方差分析和贝叶斯方差分析。数据分析用SPSS 19.0和WinBUGS version 1.4软件完成, 采用Origin 8.0绘图。基于单因素方差分析的数据用Tukey's-b进行多重比较, 图表数据为平均值 ± 标准差(Mean ± SD), 基于贝叶斯方差分析的性状均值和变异程度用其分布的95%置信区间表示。

## 3 结果

### 3.1 土壤环境特征

研究区域的土壤类型从湖边到中心区域再到耕地边依次为沙土、沙壤土和壤土, pH值在

3.91–4.11之间, 呈酸性, 但3种生境之间没有显著性差异( $P > 0.05$ )。土壤C、N、P含量均值的变化范围分别为44.70–70.68 g/kg、2.86–6.15 g/kg、1.56–2.41 g/kg, 并且3种元素含量都是在湖边和中心区域较高, 耕地边较低, 但都没有显著性差异( $P > 0.05$ )。土壤C:N、C:P和N:P的变化范围分别为9.51–20.57、18.25–36.00和1.84–2.68, 耕地边的土壤C:N显著高于湖边和中心区域( $P < 0.05$ ), 但湖边和中心区域之间没有显著性差异( $P > 0.05$ ), 中心区域的土壤C:P显著低于湖边和耕地边( $P < 0.05$ ), 但湖边和耕地边之间没有显著性差异( $P > 0.05$ ), 土壤N:P在3种生境间没有显著性差异( $P > 0.05$ ) (表1)。

### 3.2 叶片功能性状

从整体上看, 黄梅秤锤树野生种群9种叶片功能性状的倍数差异都在1倍以上, 种内变异系数在0.02–0.28之间, 其中叶片P、N含量和叶面积的变异系数较大, 分别为0.28, 0.21和0.17, 这说明叶片功能性状在种群内部存在一定的差异(表2)。

单因素方差分析结果表明, 黄梅秤锤树的叶长、叶面积和比叶面积在3种生境中都是中心区域显著大于湖边区域( $P < 0.05$ ), 而中心区域与耕地边, 湖边与耕地边都没有显著性差异( $P > 0.05$ )。黄梅秤锤树的叶N含量在湖边显著高于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), 而中心区域和耕地边没有显著性差异( $P > 0.05$ )。叶宽、叶长/叶宽、叶干物质含量、叶C和叶P含量在3种生境间没有显著性差异( $P > 0.05$ ) (图2)。

表1 3种微生境中土壤和黄梅秤锤树叶片的化学性质(平均值 ± 标准差)

Table 1 Chemical properties of soil and *Sinojackia huangmeiensis* leaves in three microhabitats (Mean ± SD)

化学性质 Chemical property	土壤 Soil				叶片 Leaf			
	湖边 Lakeside	中心区域 Center	耕地边 Cropland side		湖边 Lakeside	中心区域 Center	耕地边 Cropland side	
pH	4.11 ± 0.09 <sup>a</sup>	3.91 ± 0.15 <sup>a</sup>	4.06 ± 0.02 <sup>a</sup>	—	—	—	—	—
碳 C (g/kg)	70.68 ± 10.12 <sup>a</sup>	44.70 ± 15.67 <sup>a</sup>	54.91 ± 12.79 <sup>a</sup>	442.78 ± 6.56 <sup>A</sup>	442.20 ± 7.42 <sup>A</sup>	443.71 ± 16.46 <sup>A</sup>		
氮 N (g/kg)	6.15 ± 0.89 <sup>a</sup>	4.70 ± 1.66 <sup>a</sup>	2.86 ± 1.38 <sup>a</sup>	27.05 ± 2.00 <sup>A</sup>	19.24 ± 1.62 <sup>B</sup>	19.89 ± 4.78 <sup>B</sup>		
磷 P (g/kg)	2.34 ± 0.53 <sup>a</sup>	2.41 ± 0.43 <sup>a</sup>	1.56 ± 0.43 <sup>a</sup>	1.69 ± 0.39 <sup>A</sup>	2.07 ± 0.60 <sup>A</sup>	1.85 ± 0.54 <sup>A</sup>		
碳/氮 C : N	11.49 ± 0.37 <sup>b</sup>	9.51 ± 0.16 <sup>b</sup>	20.57 ± 4.47 <sup>a</sup>	16.45 ± 1.14 <sup>B</sup>	23.11 ± 1.72 <sup>A</sup>	23.27 ± 4.38 <sup>A</sup>		
碳/磷 C : P	30.84 ± 4.84 <sup>a</sup>	18.25 ± 3.71 <sup>b</sup>	36.00 ± 6.55 <sup>a</sup>	273.91 ± 53.71 <sup>A</sup>	227.53 ± 53.43 <sup>A</sup>	254.46 ± 55.63 <sup>A</sup>		
氮/磷 N : P	2.68 ± 0.34 <sup>a</sup>	1.92 ± 0.40 <sup>a</sup>	1.84 ± 0.64 <sup>a</sup>	16.60 ± 2.86 <sup>A</sup>	9.89 ± 2.47 <sup>B</sup>	11.50 ± 4.16 <sup>B</sup>		

同一行中的不同小写字母表示土壤元素含量差异显著( $P < 0.05$ ); 同一行中的不同大写字母表示叶片元素含量差异显著( $P < 0.05$ )。

Different lowercase and capital letters indicate significant differences of soil and leaf element contents within the same row ( $P < 0.05$ ), respectively.

表2 黄梅秤锤树叶片功能性状的总体特征

Table 2 General characteristics of *Sinojackia huangmeiensis* leaf functional traits

叶片功能性状 Leaf functional traits	最小值 Minimum	最大值 Maximum	倍数差异 Fold range	变异系数 Coefficient of variation
叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	10.77	29.25	2.72	0.17
叶长 Leaf length (cm)	5.27	9.50	1.80	0.11
叶宽 Leaf width (cm)	3.01	5.11	1.70	0.10
叶长/叶宽 Ratio of leaf length to leaf width	1.55	2.07	1.34	0.06
比叶面积 Specific leaf area (cm <sup>2</sup> /g)	19.63	38.47	1.96	0.14
叶干物质含量 Leaf dry matter content (mg/g)	223.35	403.24	1.81	0.12
叶片碳含量 Leaf carbon content (g/kg)	393.69	459.47	1.17	0.02
叶片氮含量 Leaf nitrogen content (g/kg)	12.26	31.29	2.55	0.21
叶片磷含量 Leaf phosphorus content (g/kg)	1.27	3.78	2.98	0.28

贝叶斯方差分析结果表明, 叶长、叶面积和比叶面积在湖边和中心区域95%置信区间上几乎没有重叠, 说明这3个性状在湖边和中心区域具有显著性差异, 而这3个性状在中心区域与耕地边, 湖边与耕地边95%置信区间上都有重叠, 因此没有显著性差异。叶N含量在中心区域和耕地边95%置信区间上有重叠, 说明叶N含量在中心区域和耕地边没有显著性差异, 但这两种微生境中叶N含量与湖边叶N含量95%置信区间上都没有重叠, 所以具有显著性差异。叶宽、叶长/叶宽、叶干物质含量、叶片C和叶P含量在3种生境95%置信区间上都有重叠, 因此也没有显著性差异(图3)。贝叶斯方差分析和单因素方差分析的结果一致, 说明两种方差分析均适合本研究中黄梅秤锤树叶片形态与结构性状差异性的比较。

变异系数(CV)的计算结果显示, 叶宽、比叶面积、叶干物质含量和叶P含量在湖边的变异系数最大, 叶长和叶长/叶宽在中心区域的变异系数最大,

叶面积、叶C和叶N含量在耕地边的变异系数最大, 但无法说明这些性状在3种生境的种内变异程度是否具有显著性差异(图2)。贝叶斯方差分析结果显示, 耕地边叶C和叶N含量的标准差(SD)与湖边和中心区域的标准差在95%置信区间上没有重叠, 说明叶C和叶N含量在不同种群内部的变异具有显著性差异。其余叶片功能性状的标准差在3种生境95%置信区间上都有重叠, 说明这些性状在不同种群内部的变异程度都没有显著性差异(图3)。将变异系数和标准差分布的结果相结合, 可以说明耕地边叶C和叶N含量的种内变异程度显著高于湖边和中心区域, 而湖边和中心区域叶C和叶N含量的种内变异程度没有显著性差异。

### 3.3 叶片元素含量及其生态化学计量特征

黄梅秤锤树叶片C、N、P含量的变化范围分别是442.20–443.71 g/kg、19.24–27.05 g/kg、1.69–2.07 g/kg, 叶片C : N、C : P和N : P的变化范围分别是16.45–23.27、227.53–273.91和9.89–16.60。叶N : P

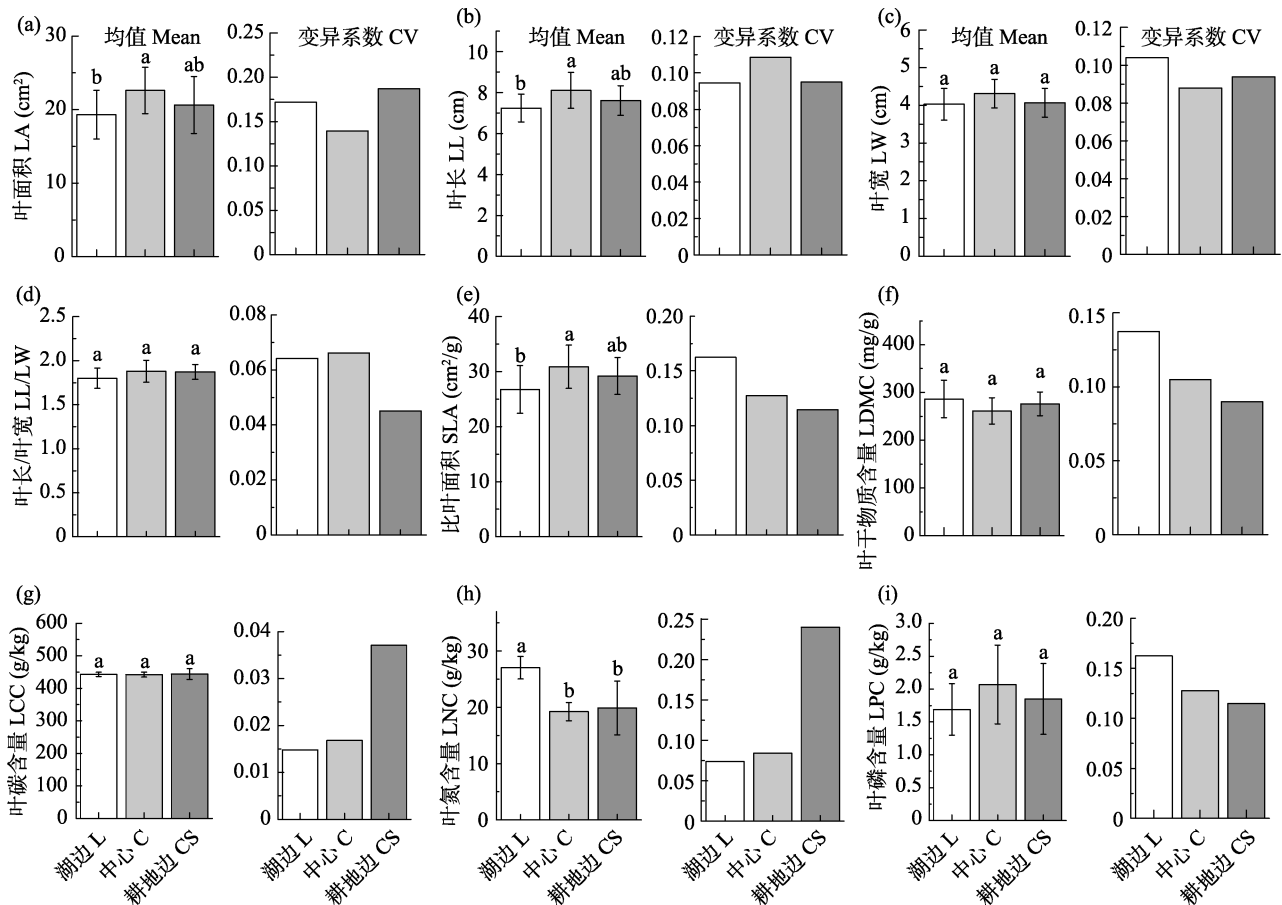


图2 3种微生境中黄梅秤锤树的叶片功能性状均值(±标准差)及变异系数。不同小写字母代表同一叶片功能性状均值在微生境间差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 2 Mean value ( $\pm$  SD) and coefficients of variation (CV) for leaf functional trait of *Sinojackia huangmeiensis* in three microhabitats. Different lowercase letters indicate significant differences of leaf functional trait values among different microhabitats ( $P < 0.05$ ). LA, Leaf area; LL, Leaf length; LW, Leaf width; LL/LW, Leaf length/ Leaf width; SLA, Specific leaf area; LDMC, Leaf dry matter content; LCC, Leaf carbon content; LNC, Leaf nitrogen content; LPC, Leaf phosphorus content; L, Lakeside; C, Center; CS, Cropland side.

在湖边显著高于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), 中心区域和耕地边没有显著性差异( $P > 0.05$ ), 叶C : N在湖边显著低于中心区域和耕地边( $P < 0.05$ ), 中心区域和耕地边没有显著性差异( $P > 0.05$ ), 而叶C : P在3种生境中都没有显著性差异( $P > 0.05$ ) (表1)。

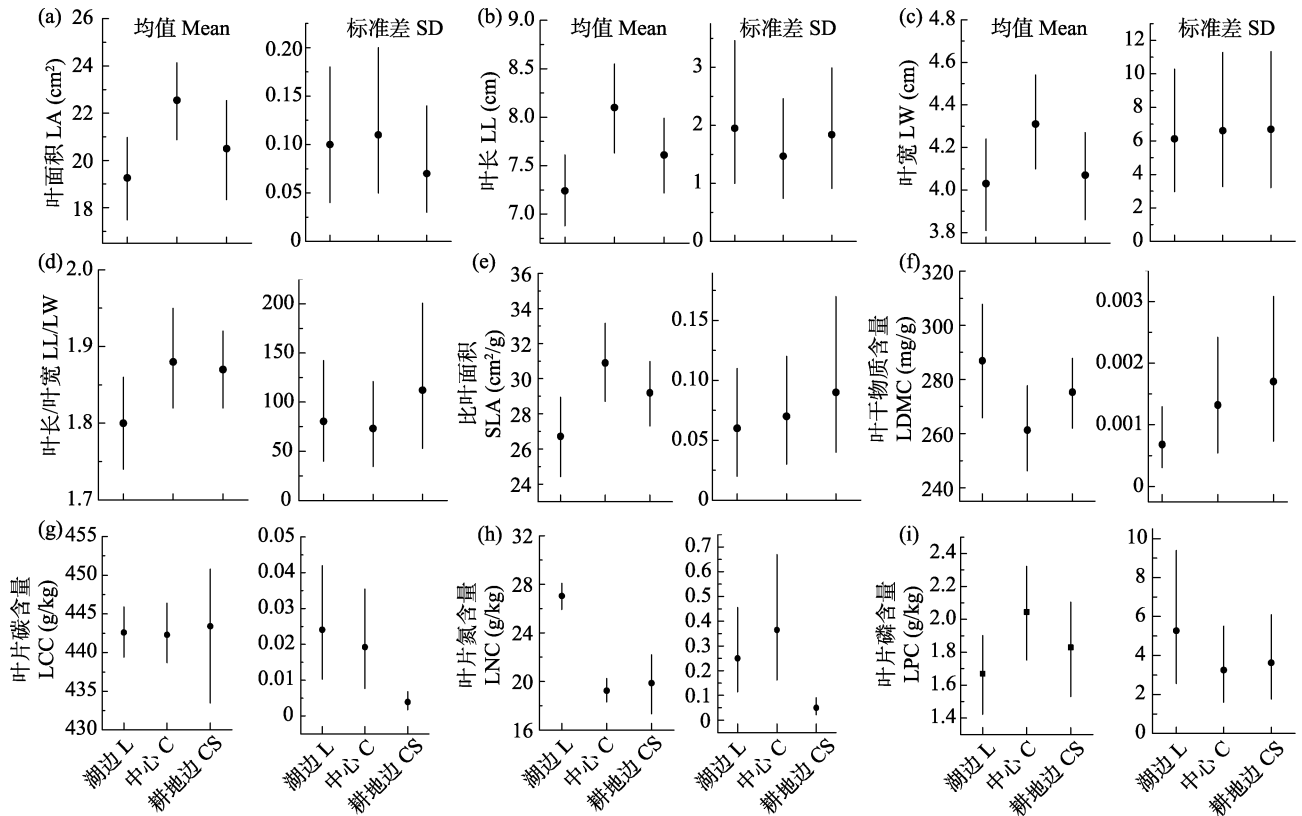
## 4 讨论

### 4.1 土壤环境特征

土壤养分含量对植物生长及其叶片元素含量和化学计量特征有很大的影响(顾大形等, 2011), 土壤C、N、P含量及其生态化学计量特征可以表征土壤有机质的组成和质量, 是土壤肥力的重要指标(Tian et al, 2010)。有研究表明, 中国陆地土壤C、N、P含量的平均值分别为29.51 g/kg、2.30 g/kg、0.56 g/kg

(Tian et al, 2010), 而我们的研究区中土壤C、N、P含量都高于中国陆地土壤的平均水平, 说明研究区域的土壤比较肥沃, 这可能是因为研究区域为阔叶林, 地表枯枝落叶层厚, 进入土壤中的有机质充足(岳天等, 2016)。3种生境下土壤C、N、P含量都没有显著性差异, 但土壤类型、C : N和C : P具有显著性差异, 说明土壤环境有所不同, 可能会对植物生长产生一定的影响。由于湖岸带的地势是梯度变化的, 土壤养分只是3种微地形环境差异的一种体现, 其他因素如土壤含水量、水淹频率和光照条件也是需要考虑的因素。

有研究表明, 土壤N含量是影响植物性状的主要土壤环境因子之一, 土壤C : N可以指示有机质的分解速率和N的矿化能力, 土壤C : N越高, 有机



**图3** 基于贝叶斯方差分析计算的3种微生境中黄梅秤锤树叶片功能性状均值和种内变异程度比较。针对同一性状参数, 如果不同微生境的95%置信区间没有重叠, 表明该参数在不同微生境间差异显著; 反之如果重叠则表明差异不显著。

**Fig. 3** Bayesian point estimates and 95% confidence intervals for the mean and standard deviation for leaf functional traits of *Sinojackia huangmeiensis* in three microhabitats. For the same trait, if the 95% confidence intervals of different microhabitats do not overlap, the trait is significantly different among microhabitats; if they overlap, however, the differences are not significant. LA, Leaf area; LL, Leaf length; LW, Leaf width; LL/LW, Leaf length/ Leaf width; SLA, Specific leaf area; LDMC, Leaf dry matter content; LCC, Leaf carbon content; LNC, Leaf nitrogen content; LPC, Leaf phosphorus content; L, Lakeside; C, Center; CS, Cropland side.

质的分解速度越慢, 土壤N的矿化潜力和供给能力也较差(王绍强和于贵瑞, 2008; Gómez-Rey et al, 2010; 丁佳等, 2011)。本研究中, 虽然土壤N含量在3种生境中没有显著性差异, 但土壤C:N存在显著性差异, 耕地边土壤C:N显著高于湖边和中心区域, 且耕地边土壤C:N高于全国平均水平(14.51), 湖边和中心区域低于全国平均水平(Zhao et al, 2015), 因此耕地边土壤N的矿化与供应能力低于湖边和中心区域。土壤C:P可以指示土壤P的有效性, 土壤C:P越低, 表示P的有效性越高(王绍强和于贵瑞, 2008)。本研究中, 中心区域土壤C:P显著低于湖边和耕地边, 这说明中心区域土壤P的有效性较高, 而湖边和耕地边土壤P的有效性相对较低, 这可能与土壤质地和湖岸带季节性水淹有关。土壤P与土壤粘粒之间的相互作用为吸附作用, 耕地边、中心区域和湖边的土壤类型依次为壤土、沙壤土和

沙土, 因此耕地边土壤P受到的吸附作用更强, 土壤P的有效性较低(葛楠楠等, 2017), 而湖边虽然为沙土, 吸附作用较小, 但会受到季节性水淹的影响, 在淹水期土壤中的磷素释放到水体, 磷素的流失导致湖边土壤P的有效性相对较低(刘莲等, 2018)。

#### 4.2 黄梅秤锤树叶片功能性状对微环境变化的响应

植物功能性状随环境的变化体现了植物对不同环境的响应及适应策略。植物可以通过减小叶面积来减少蒸腾造成的水分损失(Picotte et al, 2007), 通过增加叶面积和比叶面积来提高光捕获能力, 还可以通过增加叶N含量提高最大羧化速率, 进而提高叶片光合速率, 促进生长(Field & Mooney, 1986; 闫霜等, 2014; 钟巧连等, 2018), 但当叶面积过大时, 叶片蒸腾作用会损失较多的水分, 叶N含量过量时, 光合作用可能会出现下降的趋势(Nakaji et al, 2001),



因此植物需要调整资源分配,形成一套最佳的性状组合来适应特定的环境(Westoby et al, 2002)。本研究中,不同微生境中黄梅秤锤树的叶面积、叶长、比叶面积和叶N含量存在差异,说明微生境对它的叶片功能性状产生了一定的影响,黄梅秤锤树在3种微生境中的适应策略有所不同。

湖边区域黄梅秤锤树叶N含量显著高于耕地边和中心区域,而叶面积和比叶面积相对较小,说明湖边区域的黄梅秤锤树可能是通过增加叶N含量来提高叶片光合能力,促进生长。这可能是因为湖边区域土壤的C:N低,土壤有机质分解较快,土壤N的矿化和供给能力较高,并且林外光照相对较好,黄梅秤锤树不需要投资过多的生物量到叶面积中提高光捕获能力,而更倾向于通过增加叶N含量提高最大羧化速率来提高光合速率,体现了黄梅秤锤树对湖边环境的适应。这与Kołodziejek (2014)对*Digitalis grandiflora*的研究结果相似,该研究发现,该物种在林荫处生长的叶面积更大,比叶面积更高,叶片N的含量较低。此外,湖边区域黄梅秤锤树较小的叶面积和比叶面积还可以降低蒸腾伤害减少水分损失,达到自我保护的效果(Yates et al, 2010)。

中心区域黄梅秤锤树的叶长、叶面积和比叶面积都显著大于湖边,而叶N含量显著低于湖边,所以中心区域的黄梅秤锤树可能是通过增大叶面积和比叶面积来提高叶片光捕获能力,促进生长。这是因为中心区域光照强度相对较弱,黄梅秤锤树需要通过增加叶面积和比叶面积来提高光捕获能力,并且中心区域土壤C:P较低,土壤P的有效性较高,可以满足叶片细胞分裂增加叶面积时对P的需求。而通过增加叶长而非叶宽来增大叶面积和比叶面积可以在提高光合能力的同时减小因面积迅速变化引起的水分损失(李永华等, 2012)。

耕地边黄梅秤锤树的叶N含量显著低于湖边区域,其余叶片功能性状与湖边和中心区域都没有显著性差异,耕地边土壤C:N和C:P都相对较高,土壤N的矿化能力和P的有效性都相对较低,但该区域黄梅秤锤树的这9种叶片功能性状的均值都不是最低的,多处于中间水平,这说明耕地边的黄梅秤锤树没有过多或过少地投资单一性状,而是通过相对均衡的投资满足植株生长的需要,并通过性状之间的耦合协调使植株生长达到最佳状态(陈超凡等, 2018)。

生境过滤可以筛选出一组具有相似功能性状的物种生活在同一栖息地中,而这些共存的物种在小尺度上又会通过个体功能性状变异限制相似性,从而减小竞争强度(Swenson & Enquist, 2009; Ding et al, 2012),因此,具有更高性状变异的种群更加稳定,并且能够更好地适应环境的变化(Albert et al, 2011)。局域尺度上,长期生活在均一环境的种群,变异程度可能会较低,应对环境变化的能力也会相对较弱,而不同的微生境可能会增加种内性状变异程度,进而提高种群稳定性(Moreira et al, 2012)。在本研究中,叶C和叶N含量的种内性状变异在3种微生境中存在一定的差异,说明黄梅秤锤树种群在这3种微生境中的稳定性不同。耕地边黄梅秤锤树叶C和叶N含量的种内变异程度相对较高,说明该区域黄梅秤锤树种群的稳定性相对较高,而湖边和中心区域黄梅秤锤树叶C和叶N含量的种内变异程度相对较低,说明这两个区域黄梅秤锤树种群的稳定性相对较低,需要重点进行保护。

#### 4.3 黄梅秤锤树叶片生态化学计量特征的指示性作用

植物体内的C、N、P对植物的生长至关重要,有研究提出,国内阔叶树的叶片C、N、P含量的范围分别是427.5–506.37 mg/g, 20–23.3 mg/g, 1.33–1.99 mg/g(李明军等, 2018)。在我们的研究中,黄梅秤锤树叶片C、N、P含量的总体平均值都在上述范围中。叶片N:P可以反映植物生长的养分限制状况,一般情况下,叶N:P < 14时,植物受N限制,叶N:P > 16时,植物受P限制(Koerselman & Meuleman, 1996),根据此标准,湖边的黄梅秤锤树主要受P限制,而中心区域和耕地边的黄梅秤锤树主要受N限制。叶C:N和C:P可以反映养分的利用效率,比值越高,养分利用效率也越高(俞月凤等, 2014),中心区域和耕地边黄梅秤锤树叶C:N显著高于湖边,说明中心区域和耕地边黄梅秤锤树对N的利用效率较高,弥补了N的限制,以此保证植株的正常生长,但中心区域光照相对较弱,因此进行适当择伐可能会更好地促进该区域黄梅秤锤树的生长,耕地边黄梅秤锤树虽然受N和P限制的影响较小,但该区域土壤N和P的有效性都相对较低,可以进行适当翻耕或施肥处理。叶C:P在3种微生境中没有显著性差异,说明3种微生境的黄梅秤锤树对P的利用效率相似,但只有湖边的黄梅秤锤树受到P的限制,这可能与

湖边土壤P的有效性较低有关(赵姗宇等, 2018), 因此在该区域也可以采取适度翻耕或施肥的措施来促进黄梅秤锤树的生长。

以上研究结果表明, 由于微地形、水位波动和土壤环境条件等方面的差异, 黄梅秤锤树在3种微生境中的适应策略存在差异, 需要采取相应的措施进行保护。湖边区域黄梅秤锤树主要通过增加叶N含量促进生长; 中心区域黄梅秤锤树主要通过增加叶面积和比叶面积以及提高叶N的利用效率来提高光捕获能力促进生长; 耕地边黄梅秤锤树的叶N含量和叶面积、比叶面积都处于中等水平, 通过性状之间的耦合协调使植株生长达到最佳水平。这种适应策略的差异也可以减少个体间的竞争强度, 使种群更加稳定(唐青青等, 2016)。湖边区域黄梅秤锤树的生长主要受到P的限制, 耕地边土壤N和P的有效性相对较低, 因此这两个区域可以采取翻耕或施肥的措施来促进植株的生长, 中心区域光照相对较弱, 进行适当择伐可能会更好地促进该区域黄梅秤锤树的生长。此外, 湖边和中心区域黄梅秤锤树种群的稳定性相对较弱, 在今后的管理中需要优先进行保护。

**致谢:** 野外调查取样得到龙感湖国家级湿地自然保护区管理局的大力支持, 谨致谢忱!

## 参考文献

- Aerts R, Chapin FS (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Agashe D (2009) The stabilizing effect of intraspecific genetic variation on population dynamics in novel and ancestral habitats. *The American Naturalist*, 174, 255–267.
- Ågren GI (2008) Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39, 153–170.
- Albert C, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics*, 13, 217–225.
- Albert CH (2015) Intraspecific trait variability matters. *Journal of Vegetation Science*, 26, 7–8.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S (2010) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-versus interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 183–192.
- Chen CF, Qin L, Duan YX, He YT, Wang P, Feng QY, Wang YF, He YJ (2018) Effects of different management models on leaf functional traits and soil physical and chemical properties of natural secondary forest of *Quercus mongolica*. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8371–8382. (in Chinese with English abstract) [陈超凡, 覃林, 段艺璇, 何亚婷, 王鹏, 冯琦雅, 王雅菲, 何友均 (2018) 不同经营模式对蒙古栎次生林叶功能性状和土壤理化性质的影响. *生态学报*, 38, 8371–8382.]
- Chen W, Wang JH, Ma RJ, Qi W, Liu K, Zhang LN, Chen XL (2016) Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2101–2109. (in Chinese with English abstract) [陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林 (2016) 粤东89种常见植物叶功能性状变异特征. *生态学杂志*, 35, 2101–2109.]
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- D'Antraccoli M, Roma-Marzio F, Astuti G, Bedini G, Ciccarelli D, Peruzzi L, Carta A (2018) Variation of vegetative and reproductive traits in *Cistus laurifolius*: Evidences of a response to contrasting habitat conditions. *Flora*, 248, 22–27.
- De Smedt P, Ottaviani G, Wardell-Johnson G, Sykora KV, Mucina L (2018) Habitat heterogeneity promotes intraspecific trait variability of shrub species in Australian granite inselbergs. *Folia Geobot*, 53, 133–145.
- Ding J, Wu Q, Yan H, Zhang SR (2011) Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 19, 158–167. (in Chinese with English abstract) [丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁 (2011) 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. *生物多样性*, 19, 158–167.]
- Ding Y, Zang RG, Letcher SG, Liu SR, He FL (2012) Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure, and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121, 1263–1270.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Field C, Mooney HA (1986) The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. In: *On the Economy of Form and*

- Function (ed. Givnish TJ), pp. 25–55. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Frenne PD, Graae BJ, Kolb A, Shevtsova A, Baeten L, Brunet J, Chabrierie O, Cousins SAO, Decocq G, Dhondt R, Diekmann M, Gruwez R, Heinken T, Hermy M, Öster M, Saguez R, Stanton S, Tack W, Vanhellefont M, Verheyen K (2011) An intraspecific application of the leaf-height-seed ecology strategy scheme to forest herbs along a latitudinal gradient. *Ecography*, 34, 132–140.
- Fridley JD, Grime JP (2010) Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology*, 91, 2272–2283.
- Ge NN, Shi Y, Yang XL, Zhang QY, Li XZ, Jia XX, Shao MA, Wei XR (2017) Distribution of soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus and water stable aggregates of cropland with different soil textures on the Loess Plateau, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1626–1632. (in Chinese with English abstract) [葛楠楠, 石芸, 杨宪龙, 张庆印, 李学章, 贾小旭, 邵明安, 魏孝荣 (2017) 黄土高原不同土壤质地农田土壤碳、氮、磷及团聚体分布特征. *应用生态学报*, 28, 1626–1632.]
- Gómez-Rey MX, Madeira M, Gonzalez-Prieto SJ, Coutinho J (2010) Soil C and N dynamics within a precipitation gradient in Mediterranean eucalypt plantations. *Plant Soil*, 336, 157–171.
- Gu DX, Chen SL, Huang YQ (2011) Effects of soil nitrogen and phosphonium on leaf nitrogen and phosphonium stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyum lubricum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1219–1225. (in Chinese with English abstract) [顾大彤, 陈双林, 黄玉清 (2011) 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. *植物生态学报*, 35, 1219–1225.]
- Güsewell S (2004) N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Herbert DA, Williams M, Rastetter EB (2003) A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. *Biogeochemistry*, 65, 121–150.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996) The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Kołodziejek J (2014) Effects in leaf traits on microhabitat of *Digitalis grandiflora* L. (Veronicaceae) growing at forest edge and interior. *Archives of Biological Sciences*, 66, 615–627.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Li MJ, Yu LF, Du MF, Huang ZS, Shi JH (2018) C, N, and P stoichiometry and their interaction with plants, litter, and soil in a *Cunninghamia lanceolata* plantation with different ages. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7772–7781. (in Chinese with English abstract) [李明军, 喻理飞, 杜明凤, 黄宗胜, 石建华 (2018) 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤 C、N、P 化学计量特征及互作关系. *生态学报*, 38, 7772–7781.]
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH (2012) A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 88–98. (in Chinese with English abstract) [李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎 (2012) 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 36, 88–98.]
- Liu L, Liu HB, Wang T, Zhu B, Jiang SW (2018) Phosphorus loss from sloping cropland in water fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 27, 2609–2618. (in Chinese with English abstract) [刘莲, 刘红兵, 汪涛, 朱波, 姜世伟 (2018) 三峡库区消落带农用坡地磷素径流流失特征. *长江流域资源与环境*, 27, 2609–2618.]
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Ma RT, Fang Y, An SS, Zhao JF, Xiao L (2016) Ecological stoichiometric characteristics of leaves and litter of plants dominant in Heidaigou opencast coal mining area. *Acta Pedologica Sinica*, 53, 1003–1014. (in Chinese with English abstract) [马任甜, 方瑛, 安韶山, 赵俊峰, 肖礼 (2016) 黑岱沟露天煤矿优势植物叶片及枯落物生态化学计量特征. *土壤学报*, 53, 1003–1014.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Mitchell RM, Bakker JD (2014) Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: A case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*, 28, 258–269.
- Moreira B, Tavsanoglu C, Pausas JG (2012) Local versus regional intraspecific variability in regeneration traits. *Oecologia*, 168, 671–677.
- Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T (2001) Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees*, 15, 453–461.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurrich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschold P, Vaieretti MV, Conti G, Staver

- AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Picotte JJ, Rosenthal DM, Rhode JM, Cruzan MB (2007) Plastic responses to temporal variation in moisture availability: Consequences for water use efficiency and plant performance. *Oecologia*, 153, 821–832.
- Poorter H, Remkes C (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83, 553–559.
- Reich PB, Oleksyn J (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 11001–11006.
- Ruan YM, Zhang JJ, Yao XH, Ye QG (2012) Genetic diversity and fine-scale spatial genetic structure of different life-history stages in a small, isolated population of *Sinojackia huangmeiensis* (Styracaceae). *Biodiversity Science*, 20, 460–469. (in Chinese with English abstract) [阮咏梅, 张金菊, 姚小洪, 叶其刚 (2012) 黄梅秤锤树孤立居群的遗传多样性及其小尺度空间遗传结构. *生物多样性*, 20, 460–469.]
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, Dantas VD, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel SW, Kichenin E, Kraft NJB, Lagerström A, Le Bagousse-Pinguet Y, Li Y, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, McC Overton J, Peltzer DA, Pérez-Ramos IM, Pillar VD, Prentice HC, Richardson S, Sasaki T, Schamp BS, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes MT, Vandewalle M, Wardle DA (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Tian H, Chen G, Zhang C, Melillo JM, Hall CAS (2010) Pattern and variation of C : N : P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423–447.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116, 882–892.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Wang SQ, Yu GR (2008) Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. (in Chinese with English abstract) [王绍强, 于贵瑞 (2008) 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 28, 3937–3947.]
- Wang ST, Wu H, Liu MT, Zhang JX, Liu JM, Meng HJ, Xu YZ, Qiao XJ, Wei XZ, Lu ZJ, Jiang MX (2018) Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by a plant species with extremely small population (*Sinojackia huangmeiensis*) in central China. *Biodiversity Science*, 26, 749–759. (in Chinese with English abstract) [王世彤, 吴浩, 刘梦婷, 张佳鑫, 刘检明, 孟红杰, 徐耀粘, 乔秀娟, 魏新增, 卢志军, 江明喜 (2018) 极小种群野生植物黄梅秤锤树群落结构与动态. *生物多样性*, 26, 749–759.]
- Wei XZ, Liu MT, Wang ST, Jiang MX (2018) Seed morphological traits and seed element concentrations of an endangered tree species displayed contrasting responses to waterlogging induced by extreme precipitation. *Flora*, 246, 19–25.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xu QY, Liu H, Ye Q (2017) Intraspecific variability of ecophysiological traits of four Magnoliaceae species growing in two climatic regions in China. *Plant Ecology*, 218, 407–415.
- Yan S, Zhang L, Jing YS, He HL, Yu GR (2014) Variations in the relationship between maximum leaf carboxylation rate and leaf nitrogen concentration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 640–652. (in Chinese with English abstract) [闫霜, 张黎, 景元书, 何洪林, 于贵瑞 (2014) 植物叶片最大羧化速率与叶氮含量关系的变异性. *植物生态学报*, 38, 640–652.]
- Yang HM, Wang DM (2011) Advances in the study on ecological stoichiometry in grass–environment system and its response to environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*,

- 20, 244–252. (in Chinese with English abstract) [杨惠敏, 王冬梅 (2011) 草—环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 20, 244–252.]
- Yao XH, Ye QG, Fritsch PW, Cruz BC, Huang HW (2008) Phylogeny of *Sinojackia* (Styracaceae) based on DNA sequence and microsatellite data: Implications for taxonomy and conservation. *Annals of Botany*, 101, 651–659.
- Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, Cramer MD (2010) Eco-physiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24, 485–492.
- Yu YF, Peng WX, Song TQ, Zeng FP, Wang KL, Wen L, Fan FJ (2014) Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N, and P in different forest types in depressions between karst hills, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 947–954. (in Chinese with English abstract) [俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静 (2014) 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤C、N、P化学计量特征. 应用生态学报, 25, 947–954.]
- Yue T, Li YF, Xiao YH, Li YC, He J, Jiang PK, Zhou GM, Liu J (2016) Effects of conversion of evergreen broad-leaved forest to Chinese chestnut plantation on soil organic carbon pools. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 2181–2188. (in Chinese with English abstract) [岳天, 李永夫, 肖永恒, 李永春, 何洁, 姜培坤, 周国模, 刘娟 (2016) 天然常绿阔叶林改造为板栗林对土壤有机碳库的影响. 应用生态学报, 27, 2181–2188.]
- Zhang JJ, Ye QG, Gao PX, Yao XH (2012) Genetic footprints of habitat fragmentation in the extant populations of *Sinojackia* (Styracaceae): Implications for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 232–242.
- Zhao FZ, Sun J, Ren CJ, Kang D, Deng J, Han XH, Yang GH, Feng YZ, Ren GX (2015) Land use change influences soil C, N, and P stoichiometry under ‘Grain-to-Green Program’ in China. *Scientific Reports*, 5, 1–10.
- Zhao SY, Li JT, Sun XK, Zeng DH, Hu YL (2018) Responses of soil and plant stoichiometric characteristics along rainfall gradients in Mongolian pine plantations in native and introduced regions. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7189–7197. (in Chinese with English abstract) [赵姗宇, 黎锦涛, 孙学凯, 曾德慧, 胡亚林 (2018) 樟子松人工林原产地与不同自然降水梯度引种地土壤和植物叶片生态化学计量特征. 生态学报, 38, 7189–7197.]
- Zhong QL, Liu LB, Xu X, Yang Y, Guo YM, Xu HY, Cai XL, Ni J (2018) Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 562–572. (in Chinese with English abstract) [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健 (2018) 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 42, 562–572.]

(责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

# 极小种群野生植物坡垒的生境特征 及其对幼苗多度的影响

路兴慧<sup>1</sup> 臧润国<sup>2,3\*</sup> 丁易<sup>2,3</sup> 黄继红<sup>2,3</sup> 许玥<sup>2,3</sup>

1 (聊城大学农学院, 山东聊城 252000)

2 (中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

3 (南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037)

**摘要:** 极小种群野生植物坡垒(*Hopea hainanensis*)曾经是热带低地雨林的优势种, 但由于商业采伐和刀耕火种等严重人类干扰及自然更新困难, 致使其种群数量急剧下降到最小可存活的界限, 急需开展种群的拯救恢复工作。而对于坡垒生境适宜性及更新限制的了解, 是进行种群保护及恢复的基础。本文在对野生坡垒种群及其生境因子调查测定的基础上, 分析了生物与非生物生境特征及其对坡垒种群更新幼苗多度的影响。结果表明: 坡垒种群从幼苗至幼树阶段存在着严重的增补限制。坡度小、土壤含水量和有效磷含量高、母株胸径和冠幅较大、伴生种胸高断面积中等的环境是坡垒幼苗较为适宜的生境, 且坡垒幼苗多度与坡度及土壤pH值显著负相关, 与土壤含水量及土壤全磷含量显著正相关。这些研究结果为极小种群野生植物坡垒的就地保护与种群复壮提供了科学依据。

**关键词:** 极小种群野生植物; 坡垒; 生境因子; 幼苗; 多度

## Habitat characteristics and its effects on seedling abundance of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations

Xinghui Lu<sup>1</sup>, Runguo Zang<sup>2,3\*</sup>, Yi Ding<sup>2,3</sup>, Jihong Huang<sup>2,3</sup>, Yue Xu<sup>2,3</sup>

1 College of Agronomy, Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252000

2 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of the State Forestry Administration, Beijing 100091

3 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

**Abstract:** *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP), is a dominant species in the lowland rainforest on Hainan Island, China. *Hopea hainanensis* has populations well below minimum viable limits and is now at high extinction risk due to difficulties in regeneration and severe anthropogenic disturbances, such as commercial logging and shifting cultivation. Understanding the habitat requirements and regeneration limitations of *H. hainanensis* is a critical first step to rescue and restore its natural population sizes. Here, based on observations and measurements of wild populations of *H. hainanensis*, we analyzed the effects of abiotic and biotic environmental factors on seedling abundance. *Hopea hainanensis* populations exhibited a severe recruitment limitation from the seedling to sapling lifestage. Seedlings occurred most often in habitats with low slope, high soil water content and soil available phosphorus with nearby mother trees with large DBH or crowns and around various species with moderate basal areas. Seedling abundance was negatively correlated with slope and soil pH. Our results provide rationale and direction for proper *in situ* conservation and population restoration of *H. hainanensis*.

**Key words:** Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP); *Hopea hainanensis*; environmental factors; seedling; abundance

收稿日期: 2019-04-26; 接受日期: 2019-09-01

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物就地保护及生境恢复技术研究与示范”课题(2016YFC0503103)和中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2016QA006)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zangrungg@caf.ac.cn

极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP)是亟需优先抢救的国家重点保护濒危物种,其现存个体数少于最小可存活种群大小,且常常分布地域狭窄,天然更新极差,面临着极高的灭绝风险。为进一步保护极小种群野生植物,国家推出了《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》,并将120种植物列入极小种群野生植物名录。首批极小种群野生植物多数为中国特有种,而且也具有重要的生态、科学、文化和经济价值。由于多数极小种群野生植物个体数量稀少,因此了解其自然分布和生境特征是系统研究极小种群野生植物的基础。研究结果将为探索退化生境修复方法,开展就地保护和迁地保护提供参考。

幼苗阶段是影响种群定居和更新的关键时期。尽管幼苗在群落中占据的空间和利用的资源较少,但是幼苗更新格局能够决定未来的物种组成和群落结构(Tiscar, 2019)。生境因子通过生境过滤影响幼苗的分布格局(Manzané-Pinzón et al, 2018)、群落动态(Chen et al, 2010)和群落多样性(王薇等, 2014)。已有研究表明,极小种群野生植物的主要受威胁因素包括环境变化、过度干扰、生物相互作用以及自身遗传限制等方面(Anderson et al, 2011),其中,生境变化是极小种群野生植物濒临灭绝的重要因素。

龙脑香科植物是典型的热带树种,也是印度–马来西亚植物区系中最具有代表性的乔木树种。我国现有的龙脑香科植物有5个属:龙脑香属(*Dipterocarpus*)、坡垒属(*Hopea*)、娑罗双属(*Shorea*)、柳安属(*Parashorea*)、青梅属(*Vatica*),其中坡垒属植物是我国热带低地雨林的重要组成树种,主要分布在海南、广西、云南等地。海南省分布的坡垒属植物有无翼坡垒(*Hopea exalata*)和坡垒(*H. hainanensis*) (戴文君等, 2017)。其中,坡垒是海南岛热带低地雨林的冠层树种,集中分布于霸王岭和尖峰岭林区(胡玉佳, 1983);树高可达25 m,胸径可达50 cm;生于海拔700 m左右的密林中,适应炎热、湿润的环境。坡垒是我国珍贵用材树种之一,强度高,经久耐用,因而导致被过度利用,种群逐渐衰退。坡垒被《中国植物红皮书》(傅立国, 1991)定为濒危物种,国家I级保护植物,被IUCN评为濒危(EN)等级,被国家林业和草原局列为极小种群野生植物。

目前关于坡垒种群的研究主要集中在环境因

子(光照、土壤水分、温度等)对种子活力(陈青度等, 1982)、种子萌发(文彬等, 2002)的影响,以及种子育苗技术(黎国运等, 2015)、种子贮藏条件(宋学之等, 1984)等方面。然而关于限制坡垒更新的影响因素尚不明确。开展坡垒幼苗多度与生境关系的研究,探明哪些生境因子是限制坡垒种群更新的关键要素,对开展坡垒种群保护及复壮具有重要意义。本研究通过开展群落调查及环境因子测定,分析了坡垒的种群结构及生境特征,研究了生境因子对坡垒幼苗多度的影响,阐明影响坡垒种群幼苗多度的主要生境因素,以期为建立种群持续生存的适宜生境、开展就地保护及迁地保护提供理论基础。

## 1 研究区概况

研究区位于海南岛西南部的昌江县和白沙县的霸王岭林区(18°53′–19°20′ N, 108°58′–109°53′ E)。该区域年平均降水量2,553 mm,年平均温度22.5°C(丁易和臧润国, 2011)。土壤类型以砖红壤为主,从低海拔至高海拔由砖红壤逐渐转变为山地红壤、山地黄壤和山地草甸土。植被类型主要包括热带低地雨林、热带季雨林、热带针叶林、热带山地雨林、热带山地常绿林和热带山顶矮林。热带低地雨林和热带山地雨林是该地区分布最为广泛的两种植被类型。原生热带低地雨林以青梅(*Vatica mangachapoi*)、荔枝(*Litchi chinensis*)、坡垒和白茶(*Koilo-depas hainanense*)等为优势种。本研究调查的坡垒主要分布于热带低地雨林中,曾经是热带低地雨林的主要优势树种之一。

## 2 研究方法

### 2.1 样方设置与调查

通过在霸王岭林区的全面踏查,发现自然状态下的坡垒是低密度物种,通常单株分布。根据踏查结果,于2017年在研究区建立了60个以坡垒母树为中心的群落调查样方,样方面积为20 m × 20 m(图1)。对样方内胸径 > 10 cm的所有个体进行调查,记录物种名,测量胸径和树高,并测量坡垒母树冠幅。本研究中调查到的坡垒母树胸径范围为14.91–33.61 cm,平均胸径为21.71 cm。以母树为中心,沿东、西、南、北4个方向设置5 m × 30 m的坡垒幼苗(胸径 < 1 cm)调查样带,调查幼苗数量、高度及其距母树距离。在20 m × 20 m样方内,分东南、

西南、东北、西北4个方向在距离母树5 m处采集0–20 cm的土壤样品,混合后进行常规理化分析,同时记录样方内的海拔、坡度和地理坐标。土壤含水量用烘干法测定;土壤pH值用电位法测定;土壤有机质用高温外热重铬酸钾氧化–容量法测定;土壤全氮用凯氏定氮法测定;土壤全磷用钼锑抗比色法测定;土壤有效氮使用碱解扩散法测定;土壤有效磷用盐酸–氟化铵法测定(中国土壤学会农业化学专业委员会,1983)。

## 2.2 数据分析

为了满足数据正态分布的要求,对所有变量均进行对数转换。通过调查样方群落特征,计算伴生种胸高断面积、平均树高、母株树高等因子。

为了使所选择的环境因子更具有代表性,使用R软件usdm包中的方差膨胀因子(VIF)对所有生境因子进行共线性检验,删除存在共线性的生境因子(VIF < 2)。然后建立样方 × 环境变量矩阵,用R软件中的vegan包导入矩阵进行主成分分析(PCA),根据各环境因子在PCA轴上负荷的大小判断其作用大小。为了排除空间自相关,结合各样方经纬度数据,先利用spdep包和ncf包中的correlog函数对数据进行空间自相关检验,然后利用广义线性模型的lagsarlm函数拟合坡垒幼苗多度与生境因子间的关系,分析各生境因子对幼苗多度的影响。数据分析均使用R 3.4.0进行(R Development Core Team, 2011)。

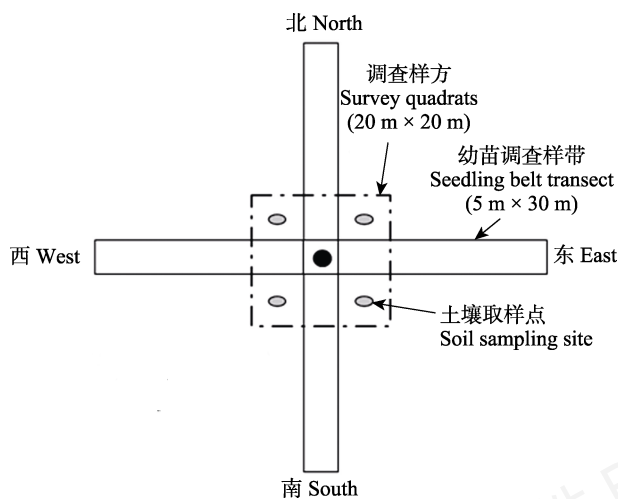


图1 极小种群野生植物坡垒样方调查示意图。中心黑色圆点为坡垒母树。

Fig. 1 Diagram for the survey quadrats of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations. The black dot in the center is the mother tree of *Hopea hainanensis*.

## 3 结果

### 3.1 坡垒种群结构特征

从坡垒种群结构图(图2)可以看出,胸径 < 1 cm的个体数量是各径级中最多的,其次是胸径 > 30 cm的个体,其余径级个体数量均不足10株。研究区内虽然有大量坡垒幼苗存在,但坡垒幼树数量极为匮乏,说明坡垒种群从幼苗阶段更新至幼树阶段的过程中受到增补限制(recruitment limitation)。

### 3.2 生境特征及其共线性检验

坡垒种群的生境特征见表1。坡垒主要分布在5°–25°的缓坡、水分和养分含量适中的酸性土壤中。共线性检验(VIF < 2)发现土壤有效氮、土壤全氮、土壤有机质及伴生种树高4个环境因子存在共线性,因此本文中的分析不包含这4个环境因子。

### 3.3 生境因子主成分分析

主成分分析结果表明,生境因子在前两个排序轴累积解释方差比例达70.5% (第一轴和第二轴分别为46.7%和23.8%) (图3)。第一轴主要反映非生物因子中的坡度、土壤有效磷含量和土壤含水量的变化;第二轴主要反映生物因子中的伴生种胸高断面积、母株冠幅和胸径的变化(图3, 表2)。

坡垒幼苗多度排在前十位的样方均分布在PCA排序轴的第一、四象限(图3),说明坡垒幼苗多分布在坡度小、土壤含水量和土壤有效磷含量高、母株胸径和冠幅较大、伴生种胸径适中的环境中。

### 3.4 坡垒幼苗多度与生境因子的关系

广义线性模型分析结果表明,极小种群野生植

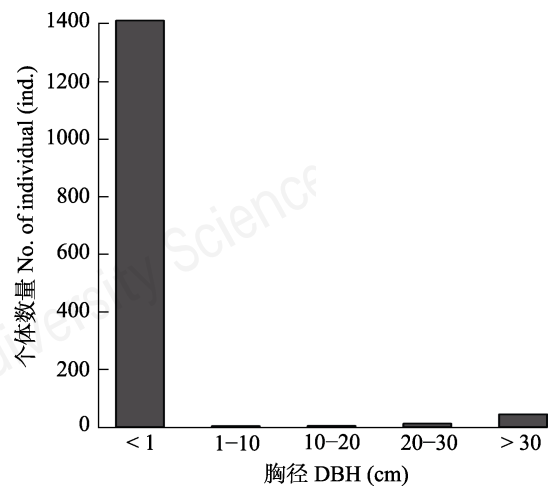


图2 极小种群野生植物坡垒种群径级结构图

Fig. 2 Population structure of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations



表1 极小种群野生植物坡垒种群的生境特征

Table 1 Habitat characteristics of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations

生境因子 Habitat factors	中位数 ± 标准差 Median ± SD	变化范围 Range
海拔 Elevation (m)	560.9 ± 173.67	260–940
坡度 Slope (°)	15.00 ± 10.55	0–40
土壤含水量 Soil water content (%)	12.23 ± 7.08	3.60–47.10
土壤pH值 Soil pH value	4.78 ± 0.57	3.80–5.98
土壤有机质 Soil organic matter (g/kg)	3.75 ± 1.58	0.13–7.93
土壤全氮 Soil total nitrogen (g/kg)	1.38 ± 0.57	0.30–2.49
土壤全磷 Soil total phosphorus (g/kg)	0.17 ± 0.05	0.09–0.34
土壤有效氮 Soil available nitrogen (mg/kg)	86.8 ± 28.03	15.06–140.77
土壤有效磷 Soil available phosphorus (mg/kg)	15.16 ± 7.09	5.74–34.26
土壤有效钾 Soil available potassium (mg/kg)	147.88 ± 57.50	47.16–296.36
冠层开阔度 Canopy openness (%)	6.94 ± 3.27	2.01–19.49
伴生种胸高断面面积 Basal area of companion species (cm <sup>2</sup> )	1,017.36 ± 996.31	226.86–3,990.67
伴生种树高 Height of companion species (m)	23 ± 4.81	10.00–33.00
母株冠幅 Crown of mother tree (m)	3.63 ± 1.05	1.50–6.50
母株胸径 DBH of mother tree (cm)	20.94 ± 3.60	14.91–33.61
母株高度 Height of mother tree (m)	13.51 ± 1.62	11.00–14.00

物坡垒幼苗多度与坡度(回归系数为-0.21)和土壤pH值(回归系数为-0.38)显著负相关( $P < 0.001$ ); 与土壤含水量(回归系数为0.44)和土壤全磷含量(回归系数为0.18)呈显著正相关( $P < 0.001$ )。

## 4 讨论

### 4.1 坡垒种群结构

研究区内的坡垒种群结构分析表明, 幼苗个体数量多, 幼树数量明显要少, 说明坡垒种群从幼苗过渡到幼树时的增补受到严重限制。导致这一现象的原因主要有2个: 一是成年植株开花结实后, 种子数量大, 种子萌发产生了一定数量的幼苗个体;

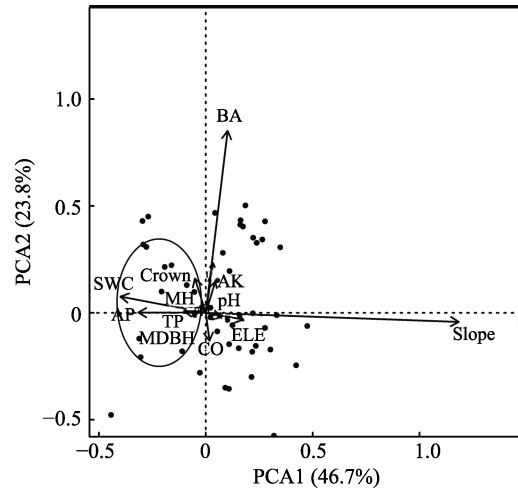


图3 极小种群野生植物坡垒种群生境因子的主成分分析。ELE, 海拔; Slope, 坡度; SWC, 土壤含水量; pH, 土壤pH值; TP, 土壤全磷; AP, 土壤有效磷; AK, 土壤有效钾; CO, 冠层开阔度; BA, 伴生种胸高断面面积; Crown, 母株冠幅; MDBH, 母株胸径; MH, 母株高度。

Fig. 3 Principal component analysis of habitat factors of *Hopea hainanensis*, a Wild Plant with Extremely Small Populations. ELE, Elevation; SWC, Soil water content; pH, Soil pH value; TP, Soil total phosphorus; AP, Soil available phosphorus; AK, Soil available potassium; CO, Canopy openness; BA, Basal area of companion species; Crown, Crown of mother tree; MDBH, DBH of mother tree; MH, Height of mother tree.

表2 各生境因子在主成分分析(PCA)前两个排序轴的负荷值及解释方差

Table 2 The loadings and explained variance of environmental variables in the first two axes in principal component analysis (PCA)

生境因子 Habitat factors	PCA1	PCA2
海拔 Elevation	0.21	-0.03
坡度 Slope	1.42	-0.03
土壤含水量 Soil water content	-0.48	0.11
土壤pH值 Soil pH value	0.08	-0.02
土壤全磷 Soil total phosphorus	-0.12	0.00
土壤有效磷 Soil available phosphorus	-0.38	-0.00
土壤有效钾 Soil available potassium	0.05	0.12
冠层开阔度 Canopy openness	0.02	-0.11
伴生种胸高断面面积 Basal area of companion species	0.12	1.05
母株冠幅 Crown of mother tree	-0.06	0.20
母株胸径 DBH of mother tree	-0.08	0.17
母株高度 Height of mother tree	-0.03	0.04
特征值 Eigenvalue	0.232	0.110
方差比例 Proportion of variance	0.467	0.238
累积方差比例 Proportion of cumulative variance	0.467	0.705

二是坡垒幼苗缺乏竞争力, 且易受生物与非生物环境筛选及外界因素的干扰, 难以进入幼树阶段(陈

侯鑫等, 2015)。可见, 坡垒种群更新环境对种群延续具有重要意义。

除坡垒外, 在海南岛地区还分布有其他龙脑香科植物, 如无翼坡垒和青梅。这两种植物被《中国植物红皮书》收录为渐危物种。杨小波等(1995)通过研究海南岛无翼坡垒种群结构与分布格局, 发现该种群虽然增长旺盛, 但是树高结构偏矮, 较难进入成熟稳定的种群行列。胡玉佳(1991)通过研究青梅种群结构发现, 该种群在各个年龄段均有一定数量的个体, 且没有中断。结合其他学者的研究结果可以看出, 本文的研究对象坡垒的种群结构较其他龙脑香科植物种群更不稳定, 幼树数量稀少, 由幼苗到幼树的自然更新存在着增补困难。

#### 4.2 生境因子对坡垒幼苗多度的影响

坡垒幼苗主要分布在缓坡, 随着坡度的增加, 幼苗数量不断减少, 当坡度大于 $40^{\circ}$ 时则无幼苗分布。幼苗多度与生境因子的广义线性模型分析结果表明, 幼苗多度与坡度呈显著负相关, 即在坡垒幼苗分布范围内, 坡度越大, 幼苗数量越少。这可能是由于坡度太陡容易导致水土流失, 不利于坡垒种子萌发。有研究表明, 龙脑香科植物中约有94%的物种种子属于顽拗型种子, 具有含水量高、寿命短、不耐脱水、不耐贮藏等特点(路信等, 2010)。坡垒种子极易失水和丧失活力(文彬等, 2002), 因此在坡度大的环境中很有可能不能及时萌发。

坡垒幼苗数量和土壤含水量呈显著正相关, 说明坡垒在长期的进化过程中形成了依赖于热带林下阴凉高湿环境进行更新的生态习性。热带雨林的片断化和过度利用使林内环境由凉湿转向干暖(许再富等, 1994), 林内土壤含水量的变化在一定程度上影响了坡垒幼苗的建立及生长。土壤含水量影响土壤营养物质矿化、积累和吸收转运、微生物活动等(Poorter et al, 2017)。坡垒的自然分布区位于热带季风气候区, 其果实成熟期为3-5月, 正是热带地区的旱季。在干旱的环境中, 坡垒种子萌发、幼苗生长等更新过程更容易受到土壤水分的影响(文彬等, 2002)。

土壤pH值不但对土壤中的微生物区系产生作用, 还直接作用于土壤中的元素转换, 影响植物对营养元素的吸收(Nasto et al, 2014)。随着土壤pH值的升高, 坡垒幼苗多度显著降低, 这可能是因为坡垒适宜生长在偏酸性土壤环境中(陈彧等, 2017)。

相对于其他土壤养分含量, 本文中坡垒幼苗多度对土壤全磷含量的变化更为敏感。大多数研究结论也证实, 热带森林土壤中缺乏磷(Baribault et al, 2012)。本文的研究结果从侧面证明土壤磷含量可能是热带雨林更新的重要限制因子(Cleveland et al, 2011)。此外, 坡垒幼苗多度与土壤全磷含量显著相关可能还与酸性土壤对磷的沉淀作用有关。有研究表明, 当土壤 $\text{pH} \leq 5$ 时, 土壤中无机磷极易与 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Al}^{3+}$ 、 $\text{Mn}^{2+}$ 离子形成不溶性的磷化合物沉淀, 从而影响森林生态系统中磷元素正常的生物地球化学循环(Pinho et al, 2018; Spain et al, 2018)。

#### 4.3 群落生物因子对坡垒幼苗多度的影响

幼苗多度、个体生长特性是由生物因子和非生物因子综合影响的结果, 也是其适应生境的体现。成年个体的空间分布与数量直接影响种子分布与幼苗定植(张健等, 2009)。秦江环等(2018)通过分析吉林蛟河针阔混交林幼苗多度与母树胸高断面面积、母树多度、母树平均高度的关系, 发现幼苗多度与母树胸高断面面积呈显著正相关关系。本研究中的坡垒幼苗多分布在母树胸径和冠幅大的环境中, 这可能是由于母树数量越多, 产生的种子越多, 幼苗萌发数量也越多, 因此定居幼苗数量相对较多。

综上所述, 坡垒幼苗多度格局是多个生境因子共同作用形成的。其中坡度、土壤pH值、土壤含水量、土壤全磷含量是坡垒幼苗更新的限制因素。根据这一结果, 在今后的坡垒生境保护和再引入实验中, 可以考虑适当施加磷肥, 以促进坡垒幼苗更新。此外, 可以在坡垒分布区设立专门的就地保护小区, 人工促进其生境修复, 以实现极小种群野生植物坡垒的保护及扩繁。

#### 参考文献

- Agricultural Chemistry Committee of Soil Science Society of China (1983) Conventional Methods for the Agricultural Chemical Analysis of Soil. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国土壤学会农业化学专业委员会 (1983) 土壤农业化学常规分析方法. 科学出版社, 北京.]
- Anderson LJ (2011) Aboveground-belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes, and global change. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 92, 222.
- Baribault TW, Kobe RK, Finley AO (2012) Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes. *Ecological Monographs*, 82, 189-203.
- Chen HX, Huang CT, He F, Zheng W, Feng JP (2015) Review

on research progress of *Hopea hainanensis*. *Tropical Forestry*, 43(4), 4–6. (in Chinese with English abstract) [陈侯鑫, 黄川腾, 何芬, 郑伟, 冯家平 (2015) 坡垒研究进展综述. *热带林业*, 43(4), 4–6.]

- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010) Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 13, 695–704.
- Chen QD, Song XZ, Yang J, Wang DF (1982) Effects of storage temperature on *Hopea hainanensis* seed vigor. *Tropical Forestry*, 10(1), 47–50. (in Chinese) [陈青度, 宋学之, 杨军, 王东馥 (1982) 不同温度贮藏对坡垒种子活力的影响. *热带林业*, 10(1), 47–50.]
- Chen Y, Fang YS, Fang FZ, Wu ZQ, Chen XR (2017) Distribution characteristics of soil nutrients and microbial communities in natural forest of *Hopea hainanensis*. *Tropical Forestry*, 45(3), 19–22. (in Chinese with English abstract) [陈彧, 方燕山, 方发之, 吴钟亲, 陈修仁 (2017) 坡垒天然林下土壤养分及微生物群落分布特征. *热带林业*, 45(3), 19–22.]
- Cleveland CC, Townsend AR, Taylor P, Alvarez-Clares S, Bustamante MMC, Chuyong G, Dobrowski SZ, Grierson P, Harms KE, Houlton BZ, Marklein A, Parton W, Porder S, Reed SC, Sierra CA, Silver WL, Tanner EVJ, Wieder WR (2011) Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: A pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 14, 939–947.
- Dai WJ, Zhou L, Yang M (2017) Research and utilization of Dipterocarpaceae plants in China. *World Forestry Research*, 30(6), 46–51. (in Chinese with English abstract) [戴文君, 周磊, 杨梅 (2017) 中国龙脑香科植物研究及利用现状. *世界林业研究*, 30(6), 46–51.]
- Ding Y, Zang RG (2011) Vegetation recovery dynamics of tropical lowland rain forest in Bawangling of Hainan Island, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 577–586. (in Chinese with English abstract) [丁易, 臧润国 (2011) 海南岛霸王岭热带低地雨林植被恢复动态. *植物生态学报*, 35, 577–586.]
- Fu LK (1991) *China Plant Red Data Book: Rare and Endangered Plants*. Vol. 1. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国 (1991) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物(第一卷). 科学出版社, 北京.]
- Hu YJ (1983) Community characteristics and forest types of Dipterocarpaceae in Hainan Island. *Ecological Science*, 2(2), 16–24. (in Chinese) [胡玉佳 (1983) 海南岛龙脑香森林的群落特征及其类型. *生态科学*, 2(2), 16–24.]
- Hu YJ (1991) A study on population structure of *Vatica hainanensis* in Hainan Island. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 30(2), 91–97. (in Chinese with English abstract) [胡玉佳 (1991) 海南岛青梅种群结构的研究. *中山大学学报(自然科学版)*, 30(2), 91–97.]
- Li GY, Chen FF, Yang ZL (2015) Studies on seedling cultural techniques of *Hopea hainanensis*. *Tropical Forestry*, 43(4), 7–9. (in Chinese with English abstract) [黎国运, 陈飞飞, 杨枝林 (2015) 坡垒种子育苗技术研究. *热带林业*, 43(4), 7–9.]
- Lu X, Lan QY, Yang MZ (2010) Research advancement of Dipterocarpaceae seeds characteristics. *Seed*, 29(5), 46–50. (in Chinese with English abstract) [路信, 兰芹英, 杨明挚 (2010) 龙脑香科植物种子特性的研究进展. *种子*, 29(5), 46–50.]
- Manzané-Pinzón E, Goldstein G, Schnitzer SA (2018) Does soil moisture availability explain liana seedling distribution across a tropical rainfall gradient? *Biotropica*, 50, 215–224.
- Nasto MK, Alvarez-Clares S, Lekberg Y, Sullivan BW, Townsend AR, Cleveland CC (2014) Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecology Letters*, 17, 1282–1289.
- Pinho BX, de Melo FPL, Pierce S, Lohbeck M, Tabarelli M (2018) Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, 106, 137–147.
- Poorter L, van der Sande MT, Arets EJMM, Ascarrunz N, Enquist BJ, Finegan B, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazzei L, Meave JA, Muñoz R, Nyctch CJ, de Oliveira AA, Pérez-García EA, Prado-Junior J, Rodríguez-Velázquez J, Ruschel AR, Salgado-Negret B, Schiavini I, Swenson NG, Tenorio EA, Thompson J, Toledo M, Uriarte M, van der Hout P, Zimmerman JK, Peña-Claros M (2017) Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 1423–1434.
- Qin JH, Yao J, Meng LJ, Chen GL, Zhao XH (2018) Composition of multi-year-old seedlings and their habitat interpretation in a mixed coniferous-broadleaf forest in Jiaohe, Jilin Province, China. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 3186–3193. (in Chinese with English abstract) [秦江环, 姚杰, 孟令君, 陈桂莲, 赵秀海 (2018) 吉林蛟河针阔混交林多年生幼苗物种组成及其生境解释. *生态学杂志*, 37, 3186–3193.]
- R Development Core Team (2011) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2019-03-02)
- Song XZ, Chen QD, Wang DF, Yang J (1984) A study on the principal storage conditions of *Hopea hainanensis* seeds. *Scientia Silvae Sinicae*, 20, 225–236. (in Chinese with English abstract) [宋学之, 陈青度, 王东馥, 杨军 (1984) 坡垒种子主要储藏条件的研究. *林业科学*, 20, 225–236.]
- Spain AV, Tibbett M, Ridd M, McLaren TI (2018) Phosphorus dynamics in a tropical forest soil restored after strip mining. *Plant and Soil*, 427, 105–123.
- Tiscar PA (2019) Recruitment into the seedling bank of an undisturbed Mediterranean pinewood: Increasing forest resistance to changing climates. *Forest Ecology and Management*, 432, 591–598.
- Wang W, Rao MD, Chen SW, Zhu DH, Mi XC, Zhang JT (2014) Effects of negative density dependence and habitat

- filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest. *Chinese Science Bulletin*, 59, 1844–1850. (in Chinese with English abstract) [王薇, 饶米德, 陈声文, 朱大海, 米湘成, 张金屯 (2014) 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗系统发育多样性时间变化的影响. *科学通报*, 59, 1844–1850.]
- Wen B, Lan QY, He HY (2002) Effects of illumination, temperature and soil moisture content on seed germination of *Hopea hainanensi*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 10, 258–262. (in Chinese with English abstract) [文彬, 兰芹英, 何惠英 (2002) 光、温度和土壤水分对坡垒种子萌发的影响. *热带亚热带植物学报*, 10, 258–262.]
- Xu ZF, Zhu H, Liu HM, Wang H (1994) The changing tendency of plant species diversity in the fragmental tropical rainforest in southern Yunnan, China. *Journal of Plant Resources and Environment*, 3(2), 9–15. (in Chinese with English abstract) [许再富, 朱华, 刘宏茂, 王洪 (1994) 滇南片段热带雨林植物物种多样性变化趋势. *植物资源与环境*, 3(2), 9–15.]
- Yang XB, Lin Y, Liang SQ, Huang SM, Fu SX, Wang QM, Xie GG (1995) Study on the population structure and distribution pattern of *Hopea exalata* in Hainan Island. *Natural Science Journal of Hainan University*, 133, 299–303. (in Chinese with English abstract) [杨小波, 林英, 梁淑群, 黄世满, 符史新, 王琼梅, 谢国干 (1995) 海南岛无翼坡垒种群结构与分布格局研究. *海南大学学报自然科学版*, 133, 299–303.]
- Zhang J, Li BH, Bai XJ, Yuan ZQ, Wang XG, Ye J, Hao ZQ (2009) Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science*, 17, 385–396. (in Chinese with English abstract) [张健, 李步杭, 白雪娇, 原作强, 王绪高, 叶吉, 郝占庆 (2009) 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态. *生物多样性*, 17, 385–396.]

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

# 基于功能性状的水杉原生母树种群生境适应策略

陈俊 姚兰\* 艾训儒 朱江 吴漫玲  
黄小 陈思艺 王进 朱强

(湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000)

**摘要:** 植物的功能性状变异和表型可塑性是其应对异质生境的主要机制, 对植物的生长和分布有重要贡献。本文以湖北星斗山国家级自然保护区的水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)原生母树为研究对象, 分析了母树种群功能性状对树木形态、地形因子及人为干扰的响应机制。结果表明: 水杉原生母树叶面积、叶干重和比叶面积的变异幅度大, 可塑性较强, 而枝和叶的干物质含量稳定性最高。人为干扰和4个地形因子均对每个功能性状变异方差有5%–20%的解释度, 冠幅对枝、叶干物质含量的变异方差有高达38%和76%的解释度。5个功能性状主要受海拔、坡位和人为干扰影响, 其中, 比叶面积对环境因子和干扰的响应规律不明显, 叶面积和叶干重在强烈人为干扰的环境中普遍增大, 枝和叶的干物质含量对坡向的变化最敏感。总之, 水杉原生母树种群通过功能性状变异对环境能产生一定的可塑性响应, 但人为干扰对母树生长影响较大, 建议人工辅助更新, 并适度减少农业和建筑对现存母树的影响。

**关键词:** 水杉; 功能性状; 种内变异; 表型可塑性; 适应策略

## Adaptive strategies of functional traits of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees to changing habitats

Jun Chen, Lan Yao\*, Xunru Ai, Jiang Zhu, Manling Wu, Xiao Huang, Siyi Chen, Jin Wang, Qiang Zhu  
School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000

**Abstract:** Functional trait variability and phenotypic plasticity are the main mechanisms plants use to respond to heterogeneous habitats. These can determine how well a plant grows and where it is distributed. In the Xingdoushan National Nature Reserve, we assessed the response of the functional traits of a population of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees to tree morphology, terrain factors and human disturbance. We found that the leaf area (LA), leaf dry weight (LDW) and specific leaf area (SLA) had large variation and great plasticity, while leaf dry matter content (LDMC) and twig dry matter content (TDMC) were more stable. Human disturbance and the four terrain factors together explained 5%–20% of variance for each functional trait, and crown size explained 38% and 76% of the variation in TDMC and LDMC, respectively. The five functional traits were mainly affected by altitude, slope aspect and human disturbance. The SLA responded slightly to environmental factors and disturbance pattern, while LA and LDW generally increased with strong disturbance. LDMC and TDMC were most sensitive to change in slope aspect. Taken together, the population of *M. glyptostroboides* parent trees demonstrated significant plasticity in response to the environment through its variability in functional traits. Because human disturbance had a great influence on the growth of these trees, artificial regeneration is recommended, and the impact of agriculture and human construction needs to be reduced.

**Key words:** *Metasequoia glyptostroboides*; functional trait; intraspecific variability; phenotypic plasticity; adaptive strategy

收稿日期: 2019-03-24; 接受日期: 2019-05-16

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物种质资源保护技术与示范”课题(2016YFC0503102)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hbmyyl@163.com

植物功能性状(plant functional trait)指影响植物存活、生长、繁殖速率和最终适合度的生物特征,同时是植物在漫长的进化过程中,采用特定生态策略或属性适应周围环境的结果(Cornelissen et al, 2003; 刘晓娟和马克平, 2015)。植物功能性状的种内变异表征了植物沿生物和非生物梯度上的最大适应能力,从根本上决定着植物的生态位宽度(Ackerly & Cornwell, 2007; Albert et al, 2010)。同时,种内变异可使物种通过非生物和生物筛选过程进入局域群落(Jung & Muller, 2010)。如Laforest-Lapointe等(2014)发现种内性状变异是决定植物能否应对气候变化和其他环境因子改变的重要因素。因此,种内变异有助于解释环境梯度上种群的结构与动态。

基于植物功能性状的种群生境适应策略近年来受到广泛关注,学者们发现物种对环境的适应性进化所导致的种内变异对种群和群落构建机制的影响不容忽视(Auger & Shipley, 2013; 陈磊等, 2014; Siefert et al, 2015; 唐青青等, 2016)。异质生境中,植物的不同功能性状之间存在权衡,通过表型可塑性达到对生境的适应是植物的一种重要生态对策(Gao et al, 2013; 李西良等, 2014)。植物表型可塑性指个体在响应环境过程中改变表型的能力,有助于植物在异质生境中最大限度地获取资源,进行资源的再分配,从而实现资源的有效利用,提高植物适合度(施建敏, 2014; 王姝和周道玮, 2017)。如罗琦等(2018)通过测定光合、水力等功能性状的变化,分析了木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、椰子(*Cocos nucifera*)等5种植物的环境适应性,以进行植被恢复评价。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)是中国著名的杉科孑遗植物,其原生母树被列为国家一级保护植物,在世界植物学界有“活化石”之称,已列入世界自然保护联盟(IUCN) 2013年濒危物种红色名录。目前,湖北星斗山国家级自然保护区内的5,661株水杉原生母树种群趋于衰退,幼龄个体严重缺乏(林勇等, 2017)。同时,只有现存的水杉原生母树种群保留着其最完整的基因库<sup>①</sup>。因此,本研究基于每株水杉原生母树个体的形态、地形和人为干扰数据,通过大规模的功能性状采样,分析该种群功能性状的结构和可塑性,以及对地形和人为干扰的响应,

旨在探讨该种群的生境适应策略,为进一步开展水杉原生母树的保护和恢复工作提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究对象

水杉原生母树主要分布在湖北省恩施市星斗山国家级自然保护区西部小河片区(108°31′–108°48′ E、30°04′–30°14′ N),分布面积约60,000 ha,涉及45个行政村。种群所处的自然环境和生态条件较差,50.89%的个体分布在居民房前屋后(间距小于30 m),因房屋建筑、道路维修、作物种植等,种群受到严重的人为干扰(林勇等, 2017)。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 水杉原生母树种群调查

2013年7月至2014年8月,根据相关资料对现存5,661株挂牌的水杉原生母树进行了详细调查,主要包括:(1)母树个体测树因子检测,包括胸径(DBH)、树高(H)、冠幅(crown size)和GPS坐标;(2)地形因子调查,包括坡度、坡位、坡向和海拔(852–1,565 m);(3)人为干扰程度调查,根据母树个体生长位置(房前屋后、道路、河流、水田、苗圃、山坡和森林)及植被状况,采用强烈干扰、中度干扰、轻微干扰进行分级。

#### 1.2.2 功能性状的测定

2017年7–9月,根据水杉原生母树种群区域分布、海拔梯度和胸径分布特征,筛选出1,208株个体进行植物功能性状调查。参考Pérez-Harguindeguy等(2013)的功能手册指南,每株个体采集4片完整、无病虫害的健康成熟叶片,以及2段2–3年生枝条,每个枝条长约5 cm,直径约1 cm,用自封袋密封并放入保鲜箱。枝叶样本在12 h内处理,用电子天平称取鲜重,叶片用A4扫描仪(CanoScan LiDE 120)结合Image J软件测量叶面积。然后,将新鲜叶片和去皮的枝条烘干至恒重,用电子天平测量叶片和枝条的干重。选择叶干重(leaf dry weight, LDW)、叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、枝干物质含量(twig dry matter content, TDMC) 5个指标作为功能性状指标。

### 1.3 数据处理

采用多元因子分析(multiple factor analysis, MFA)检测水杉原生母树5个功能性状指标、形态特

<sup>①</sup> 崔敏燕 (2011) 濒危物种水杉种群的引种和生存力分析. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

征(胸径、树高和冠幅)、地形因子(海拔、坡向、坡度和坡位)及人为干扰强度共13个因子之间的相关关系;运用R程序包“nlme”中的限制最大似然法,选择广义线性模型和“varcomp”函数对功能性状在形态、地形和人为干扰角度的变异进行方差分解;采用灰色关联度分析地形因子对功能性状的影响;采用偏相关分析(partial correlation)结合单因素方差分析(one-way ANOVA)和Tukey HSD Test事后比较分析,分别检测功能性状指标针对海拔、坡向、人为干扰的响应。数据分析参照Borcard等(2011)总结的数量生态学方法,在R 3.4.4中完成。显著度设定为 $P < 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 功能性状的分布模式

水杉原生母树种群的叶干重为单峰偏左分布,偏度和峰度远大于其他功能性状(表1),且统计分析发现叶干重有较多的极小值,其极大值远大于正常水平。由表1可知,5个功能性状指标的变异幅度为9.059%–37.172%,平均变异系数为23.420%,叶干重、叶面积和比叶面积可塑性较强,而枝的干物质含量可塑性最低。

### 2.2 功能性状、形态及地形因子的相关性

多元因子分析仅保留相关关系最为显著的因子,胸径、冠幅、海拔因子与功能性状指标相关性最强,海拔是地形因子和人为干扰因子中的主导因子(图1)。叶干重、比叶面积、叶干物质含量与水杉原生母树的胸径、冠幅相关,同时受到海拔因子的强烈影响。叶面积、枝干物质含量与树木形态、地形因子和人为干扰的相关性较弱,具有较强的稳定性。

### 2.3 不同因子对功能性状影响的方差分解

功能性状变异方差分解的结果见图2。人为干扰和地形因子(海拔、坡位、坡向、坡度)对5个功能

性状变异方差的影响规律较为一致,且均对叶干物质含量的解释度最小;胸径和树高对功能性状变异方差的解释非常有限,仅胸径对枝干物质含量有17%的解释,其余的解释度小于5%;冠幅对枝、叶干物质含量分别有高达38%和76%的解释度,但对叶面积、比叶面积和叶干重的解释度几乎为零。

### 2.4 功能性状与地形因子灰色关联度分析

选取海拔、坡向、坡度和坡位4个典型的地形因子,分析功能性状受地形因子影响程度的相对大小(表2)。叶干重、比叶面积、叶干物质含量的影响因子大小均表现为:海拔 > 坡向 > 坡度 > 坡位,叶面积、枝干物质含量的影响因子大小表现为:海拔 > 坡度 > 坡向 > 坡位,说明地形因子中海拔对5个功能性状的影响程度最大,坡位的影响力最小,坡向对叶干重、比叶面积和叶干物质含量的影响较大,坡度主要影响叶面积和枝干物质含量指标。

### 2.5 功能性状值在坡向梯度上的变化

从图3可以看出,在从阴坡、平地到阳坡的坡向梯度变化中,叶干重、比叶面积呈波动变化,无明显规律。平地的水杉原生母树叶面积普遍较大,与半阴坡和半阳坡差异显著( $P$ 值分别为0.001和0.037),同时阴坡和阳坡的叶面积差异不大( $P = 0.898$ )。叶干物质含量在半阴坡处普遍较低,且有更多的极小值,与阴坡、平地差异极显著( $P$ 值分别为0.003和0.001)。枝干物质含量在阴坡、半阴坡和平地梯度上变化平稳,在半阳坡和阳坡明显上升。

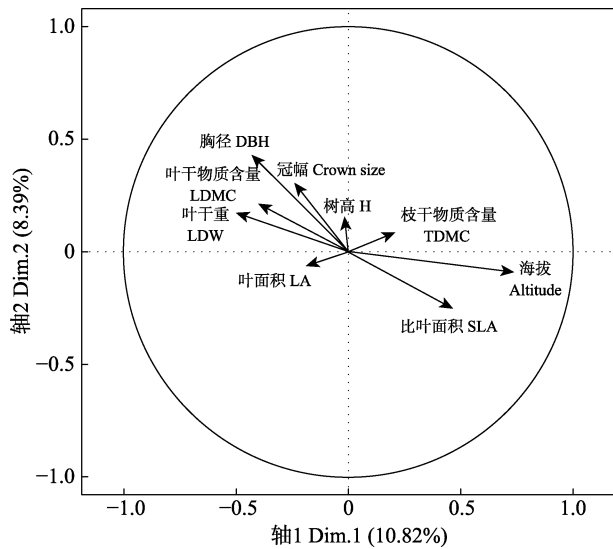
### 2.6 不同人为干扰程度下功能性状的分布

偏相关分析发现,剔除地形因子的干扰后,叶干重、叶面积、比叶面积、叶干物质含量共4个叶性状与人为干扰相关性较强,而枝干物质含量与人为干扰不相关。因此,用单因素方差分析检测人为干扰对4个叶性状的影响(图4)。由图4可知,叶干重

表1 水杉原生母树功能性状及其变异

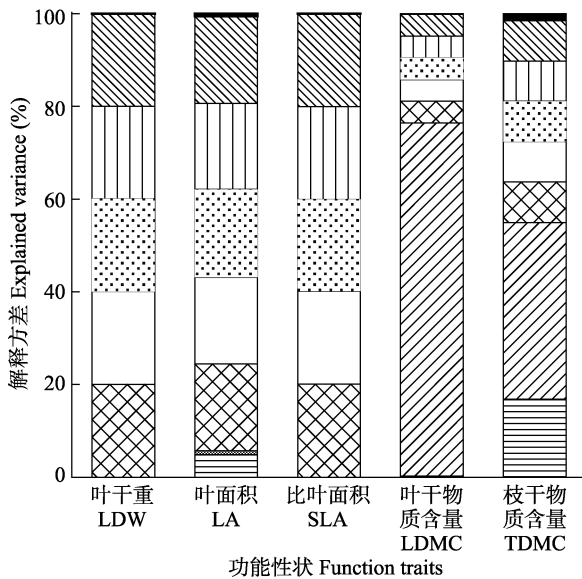
Table 1 Functional trait and its variance of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees

性状 Trait	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum	中值 Median	偏度 Sewness	峰度 Kurtosis	变异系数 Coefficient of variation (%)
叶干重 Leaf dry weight (g)	0.229 ± 0.085	0.096	0.889	0.210	17,406.545	11.361	37.172
叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	28.316 ± 5.813	5.419	61.215	28.903	6,389.909	2.264	20.389
比叶面积 Specific leaf area (cm <sup>2</sup> /g)	11.6 ± 3.735	1.915	32.454	11.322	4,838.621	0.983	32.121
叶干物质含量 Leaf dry matter content (g/g)	0.242 ± 0.045	0.129	0.430	0.237	4,740.165	0.902	18.358
枝干物质含量 Twig dry matter content (g/g)	0.415 ± 0.038	0.283	0.618	0.415	5,497.453	1.527	9.059



**图1 功能性状、形态因子与地形因子的多元因子分析**  
 Fig. 1 Multiple factor analysis of functional traits, tree forms, and topographical factors. LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; LDW, Leaf dry weight; LDMC, Leaf dry matter content; TDMC, Twig dry matter content; DBH, Diameter at breast height; H, Height.

残差 Residual   
  坡向 Aspect   
  树高 Height  
 海拔 Altitude   
  坡度 Slope   
  冠幅 Crown size  
 人为干扰 Human disturbances   
  坡位 Slope position  
 胸径 Diameter at breast height



**图2 不同因子对功能性状影响的方差分解**  
 Fig. 2 Variance partitioning for function traits by different factors. LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; LDW, Leaf dry weight; LDMC, Leaf dry matter content; TDMC, Twig dry matter content.

在强烈干扰的环境中均值和极差较大, 变化幅度大, 同时与中度干扰差异极显著 ( $P = 0.004$ ); 叶面积总体呈平稳上升趋势, 且随着人为干扰变强, 其极差

**表2 功能性状与地形因子灰色关联度分析**  
 Table 2 Grey relational grade analysis between functional traits and topographic factors

性状 Trait	海拔 Altitude	坡向 Aspect	坡度 Slope	坡位 Slope position
叶干重 Leaf dry weight	0.788	0.724	0.653	0.542
叶面积 Leaf area	0.719	0.620	0.632	0.499
比叶面积 Specific leaf area	0.875	0.774	0.762	0.601
叶干物质含量 Leaf dry matter content	0.786	0.616	0.606	0.506
枝干物质含量 Twig dry matter content	0.770	0.567	0.626	0.480

增大, 变化幅度增大; 比叶面积和叶干物质含量在不同人为干扰程度下呈波动变化, 差异不显著 ( $P > 0.05$ ).

### 3 讨论

#### 3.1 水杉原生母树功能性状种内变异与功能性状可塑性

表型可塑性研究包含所有类型(如形态、分配、生理、行为、物候、生活史等)的性状变化, 其中形态性状是最为直观和广泛的植物性状之一(翟偲涵等, 2017)。相对于叶面积、叶干物质含量和枝干物质含量, 水杉原生母树种群叶干重和比叶面积的变异幅度较大, 且对表征温度环境的海拔因子响应强烈, 趋向于通过权衡面积、比叶面积等性状来响应环境变化, 从而适应更加多样化的生境和占据更加广阔的地理范围。这与前人的相关研究结果一致。如: 段娜等(2018)通过干旱胁迫实验, 验证了欧李 (*Cerasus humilis*) 通过调整形态特性和各器官生物量对不同干旱胁迫条件产生较强的可塑性。李晓玲等(2018)在三峡库区的研究中发现, 中华蚊母树 (*Distylium chinense*) 的叶片功能性状对环境变化较为敏感且具有较强的可塑性, 即面对不同生境具有较宽的生态幅。以上研究表明, 水杉原生母树叶片功能性状变化能有效反映其表型可塑性, 是表型可塑性研究的重要基础。

#### 3.2 水杉原生母树种群的生境适应策略

植物个体会根据它们的功能性状值确定其功能策略, 对所处环境进行响应(Kraft et al, 2015)。本研究发现, 水杉原生母树种群的叶干重、叶面积、叶干物质含量均与胸径呈显著正相关, 表明大树具



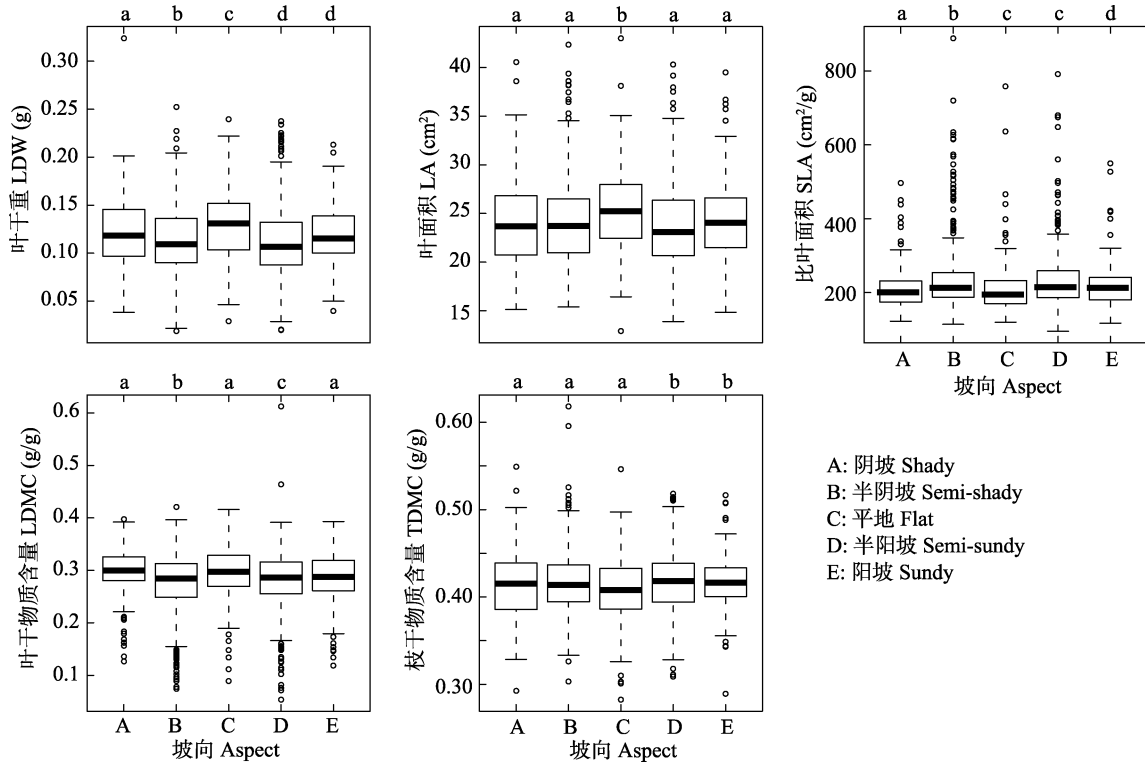


图3 功能性状值在坡向梯度上的变化

Fig. 3 Changes of functional trait values on the gradient of slope aspects. LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; LDW, Leaf dry weight; LDMC, Leaf dry matter content; TDMC, Twig dry matter content.

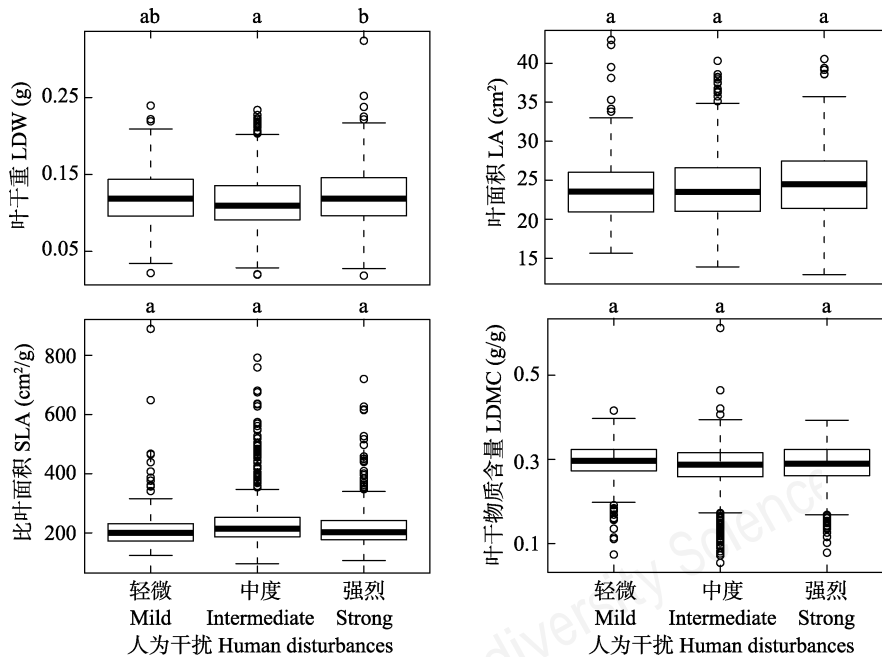


图4 人为干扰下功能性状值的分布

Fig. 4 Distribution of function trait values under human disturbances. LA, Leaf area; SLA, Specific leaf area; LDW, Leaf dry weight; LDMC, Leaf dry matter content.

有更强的捕获光能、制造和储存有机物的能力，与水杉速生、喜光的特性一致。熊彪等(2009)发现水

杉原生母树的树高、胸径和冠幅均与坡向因子显著相关，但本研究中水杉原生母树叶面积、比叶面积、

叶干重性状对坡向因子的响应不明显。此外, 表征植物生长速率的母树叶、枝干物质含量在半阳坡和阳坡明显上升, 枝、叶器官生物量的积累对光照的响应强烈, 同时, 表征对光照资源捕捉能力的比叶面积对地形因子响应不明显, 且极低的比叶面积(均值 $0.116 \text{ cm}^2/\text{g}$ )降低了单位叶面积的呼吸碳损失, 这表明水杉母树的叶面积、比叶面积和叶干重的可塑性弱于树高、冠幅和胸径这3个形态因子, 母树在坡向梯度上更倾向于权衡树高、冠幅和胸径来适应生境变化。

### 3.3 水杉原生母树种群的保护建议

水杉原生母树自20世纪40年代被发现以来一直受到国家的重视和保护, 其中至少3,000株位于房屋、道路、苗圃和河流附近的母树得到有效保护, 但周围的非自然环境不适合母树种子繁殖, 难以天然更新, 同时, 图3中人为干扰对5个性状具有5%–20%的解释度, 也间接反映了非自然环境的影响作用。在人为干扰强烈的环境中, 水杉原生母树叶面积、叶干重性状值变异程度更大, 比叶面积和枝、叶干物质含量变化不显著, 人为干扰可能对母树叶性状已经产生影响, 而母树的枝、叶的生长速率和资源利用状态保持稳定。此外, 建筑、道路、苗圃、耕地可能导致母树的水环境干旱、贫瘠。综上所述, 水杉原生母树种群保护工作需要考虑到不同海拔和地形条件下性状的明显差异, 关注平地 and 阴坡处母树的长势, 同时注重人为干扰环境中母树的保护, 限制水杉母树周围的民房, 尽量拆除猪圈、围墙、弃房等建筑, 降低人为活动对水杉原生母树光照、水热环境的干扰。

### 参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007) A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S (2010) Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604–613.
- Auger S, Shipley B (2013) Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical Ecology* with R. Springer Science & Business Media, New York.
- Chen L, Mi XC, Ma KP (2014) Niche differentiation and its consequence on biodiversity maintenance in forest communities. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 112–117. (in Chinese with English abstract) [陈磊, 米湘成, 马克平 (2014) 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. *生命科学*, 26, 112–117.]
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Duan N, Xu J, Chen HL, Gao JL, Liu YT, Jia YK (2018) Effects of drought stress on phenotypic plasticity of *Cerasus humilis*. *Guihaia*, 39, 1159–1165. (in Chinese with English abstract) [段娜, 徐军, 陈海玲, 高君亮, 刘禹廷, 贾玉奎 (2018) 干旱胁迫对欧李幼苗表型可塑性的影响. *广西植物*, 39, 1159–1165.]
- Gao L, Li B, Liu WY, Shen YX, Liu WJ (2013) Inhibition effects of daughter ramets on parent of clonal plant *Eichhornia crassipes*. *Aquatic Botany*, 107, 47–53.
- Jung V, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J (2014) Intra-specific variability in functional traits matters: Case study of Scots pine. *Oecologia*, 175, 1337–1348.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Li XL, Hou XY, Wu XH, Sarula, Ji L, Chen HJ, Liu ZY, Ding Y (2014) Plastic responses of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* to long-term grazing in a meadow steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 440–451. (in Chinese with English abstract) [李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇 (2014) 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. *植物生态学报*, 38, 440–451.]
- Li XL, Wen HR, Wang XS, Yang J, Huang CM (2018) Phenotypic plasticity of *Distylium chinense* leaves in relation to soil environmental factors in heterogeneous habitats in the Three Gorges Reservoir Region. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3581–3591. (in Chinese with English abstract) [李晓玲, 温浩然, 王雪松, 杨进, 黄成名 (2018) 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. *生态学报*, 38, 3581–3591.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Guo QJ, Zhang MX, Chen J (2017) Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees. *Chinese Journal of Ecology*, 36,

- 1531–1538. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊 (2017) 水杉原生母树种群结构与动态. *生态学杂志*, 36, 1531–1538.]
- Luo Q, Liu H, Wu GL, He PC, Hua L, Zhu LW, Zhang H, Liu N, Jian SG, Ye Q (2018) Using functional traits to evaluate the adaptability of five plant species on tropical coral islands. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1256–1263. (in Chinese with English abstract) [罗琦, 刘慧, 吴桂林, 贺鹏程, 华雷, 朱丽薇, 张辉, 刘楠, 简曙光, 叶清 (2018) 基于功能性状评价5种植物对热带珊瑚岛环境的适应性. *生态学报*, 38, 1256–1263.]
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, Heijden MGAVD, Sack L, Blonder B, Poschod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, de L Dantas V, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel SW, Kichenin E, Kraft NJB, Lagerström A, Bagousse-Pinguet YL, Li Y, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton JM, Peltzer DA, Pérez-Ramos IM, Pillar VD, Prentice HC, Richardson S, Sasaki T, Schamp BS, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes MT, Vandewalle M, Wardle DA (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Shi JM, Ye XH, Chen FS, Yang QP, Li ZY, Fang K, Yang GY (2014) Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: Phenotypic plasticity. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5687–5695. (in Chinese with English abstract) [施建敏, 叶学华, 陈伏生, 杨清培, 黎祖尧, 方楷, 杨光耀 (2014) 竹类植物对异质生境的适应——表型可塑性. *生态学报*, 34, 5687–5695.]
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Wang S, Zhou DW (2017) Research on phenotypic plasticity in plants: An overview of history, current status, and development trends. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 8161–8169. (in Chinese with English abstract) [王姝, 周道玮 (2017) 植物表型可塑性研究进展. *生态学报*, 37, 8161–8169.]
- Xiong B, Yao L, Yi YM, Wang BQ, Fan SH (2009) Research on growth of the *Metasequoia glyptostroboides* mother trees. *Journal of Hubei University for Nationalities (Natural Science Edition)*, 27, 439–442. (in Chinese with English abstract) [熊彪, 姚兰, 易咏梅, 王柏泉, 范深厚 (2009) 水杉原生母树生长势调查研究. *湖北民族学院学报(自然科学版)*, 27, 439–442.]
- Zhai SH, Wang P, Sheng LX (2017) Phenotypic plasticity of plant functional traits in competition environments. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 18, 538–546. (in Chinese with English abstract) [翟偲涵, 王平, 盛连喜 (2017) 竞争条件下植物功能性状的表型可塑性研究进展. *北华大学学报(自然科学版)*, 18, 538–546.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

# 水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性

吴漫玲<sup>1</sup> 姚 兰<sup>1\*</sup> 艾训儒<sup>1</sup> 朱 江<sup>1</sup> 朱 强<sup>1</sup>  
王 进<sup>1</sup> 黄 小<sup>1</sup> 洪建峰<sup>2</sup>

1 (湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000)

2 (星斗山国家级自然保护区管理局, 湖北恩施 445000)

**摘要:** 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)原生种群天然更新困难, 为探究其原因是否与繁殖特性有关, 本文以其核心种质资源(40株个体)为对象, 通过对生境、母树个体和种子性状的调查, 并结合田间播种试验, 分析其繁殖特性。以方差分析检测不同母树个体间种子性状、发芽率和幼苗生长特征的差异; 采用相关性分析和多元线性回归模型分析个体性状对其种子、发芽率及幼苗生长的影响; 通过Logistic模型拟合, 分析幼苗生长的节律参数。结果显示: (1) 40株母树个体仅有7株产种, 产种率仅为17.50%, 且不同母树个体间产种量差异显著( $P < 0.05$ )。 (2) 不同母树个体间的种子千粒重、种子发芽率、幼苗存活率和基径生长量均存在显著差异( $P < 0.05$ )。 (3) 7株母树个体种子的平均发芽率为19.73%, 幼苗平均存活率为73.42%, 不同母树之间差异显著( $P < 0.05$ )。 (4) 母树个体的胸径与种子千粒重、种子发芽率呈显著负相关( $P < 0.05$ ), 种子发芽率与幼苗存活率呈极显著正相关( $P < 0.001$ ), 树高与幼苗存活率呈显著正相关( $P < 0.05$ )、与幼苗基径呈极显著正相关( $P < 0.001$ )。 (5) 母树树高对幼苗存活率有显著正效应( $P < 0.05$ ), 胸径对种子发芽率有显著负效应( $P < 0.05$ )。 (6) 苗高、基径的生长符合“S”型生长曲线( $R^2 \geq 0.928$ )。水杉原生种群产种量低, 种子发芽率低、幼苗存活率较低, 且不同母树之间差异显著可能是造成其天然更新困难的原因。

**关键词:** 水杉; 原生种群; 核心种质资源; Logistic模型

## The reproductive characteristics of core germplasm in a native *Metasequoia glyptostroboides* population

Manling Wu<sup>1</sup>, Lan Yao<sup>1\*</sup>, Xunru Ai<sup>1</sup>, Jiang Zhu<sup>1</sup>, Qiang Zhu<sup>1</sup>, Jin Wang<sup>1</sup>, Xiao Huang<sup>1</sup>, Jianfeng Hong<sup>2</sup>

1 School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000

2 Administration Bureau of Xingdoushan National Nature Reserve, Enshi, Hubei 445000

**Abstract:** In order to explore the reproductive characteristics of *Metasequoia glyptostroboides*, we explored a native population of original *Metasequoia glyptostroboides*. We investigated the core germplasm of 40 individuals of native *Metasequoia glyptostroboides* and collected data on habitats, parent trees and seed traits. We used field experiment to analyze reproductive characteristics. We detected differences in seed traits, germination rate and seedling growth characteristics among different parent trees using ANOVA. The effects of individual traits on seeds, germination rate and seedling growth were analyzed with correlation and linear regression models. The results showed that: (1) There were only 7 strains from 40 mother trees, the seed yield rate was 17.50%, and the difference in seed yield of 7 original mother trees was significant ( $P < 0.05$ ). (2) There were significant differences in seed weight (1,000 grain), seed germination rate, seedling survival rate and base diameter growth among individuals of different parent trees ( $P < 0.05$ ). (3) The average germination rate of seeds from seven mother trees was 19.73%, and the average survival rate of seedlings was 73.42% (inter-individual rates were also significantly different ( $P < 0.05$ )). (4) Diameter at breast height (DBH) was negatively correlated with seed weight and germination rate ( $P < 0.05$ ), while seed germination and seed weight ( $P < 0.05$ ), seed germination and seedling survival ( $P < 0.001$ ), and tree height and seedling survival ( $P < 0.05$ ) were positively correlated. (5) The height of mother tree was positively correlated to

收稿日期: 2019-06-12; 接受日期: 2019-08-14

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物种质资源保护技术与示范”课题(2016YFC0503102)、湖北民族大学博士启动基金(MY2018B027)和湖北省自然科学基金(2019CFB229)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 24752851@qq.com

seedling survival rate ( $P < 0.05$ ), and DBH was negatively correlated to seed germination rate ( $P < 0.05$ ); and (6) Seedling growth (height and base diameter) conforms with logistic growth ( $R^2 \geq 0.928$ ).

**Key words:** *Metasequoia glyptostroboides*; original population; core germplasm; Logistic growth

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)为杉科水杉属植物,是第四纪冰川孑遗物种,有植物界“活化石”之称,在《中国植物红皮书》中列为国家一级保护植物,且被世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)列为极危等级(<https://www.iucn.org/>)。水杉的发现被公认为是20世纪我国乃至世界植物界的重大事件(胡先骕和郑万钧, 1948),其原生种群对研究古植物学、演化生物学、古气候学、古地理学和地质学以及裸子植物系统发育等方面具有十分重要的价值。

现存水杉原生种群分布在湖北利川、湖南龙山、重庆石柱之间的三角区域内,呈散生或小集群分布。Chu和Cooper (1950)对利川水杉坝的水杉群落进行调查研究时,发现林下有大量的幼苗和幼树,以此推断水杉种群在一段时间内可以稳定发展。然而,李建华和班继德(1989)发现水杉种群的分布格局表现为随机分布,受人为干扰严重,群落结构简单,林下缺少幼苗和幼树。尤冬梅等(2008)发现很多水杉原生群落林下种植了玉米(*Zea mays*)和黄连(*Coptis chinensis*)等作物,这些作物严重破坏了水杉林下的原生环境,使得水杉天然更新困难。林勇等(2017)发现水杉原生母树年龄结构分布不均,呈现出“倒金字塔”形,缺少幼苗和幼树,自然更新极差。因此,水杉原生种群的天然更新障碍及人工繁殖关键技术逐渐成为学术界关注的重点,有众多学者对水杉自然更新困难的原因开展了探索与研究。如,华东师范大学近几年研究了水杉自然更新、交配系统与扩散格局、野生种群遗传多样性的时空格局和种质资源保护<sup>①②③</sup>。李庆梅等(2008)发现,球果和种子是物种繁殖系统的最重要组分,处于强大的选择压力下,有很大的生态适应性,它们同时也受到较强的遗传控制,最具有区分和比较的意义。另外,过去几十年,国内外学者对水杉种子萌发也做过大量的研究,例如水杉种子的储藏方式(景丹龙等, 2011)、硒元素对水杉种子萌发的影响(郭秋菊等, 2018)、水杉种子的生理生态(辛霞等, 2004)、枯落物覆盖对水杉种子萌发的影响(尤冬梅和马广礼, 2008)、以及地下水位、埋藏深度和光照对水杉种子

萌发和幼苗生长的影响<sup>④</sup>等。但水杉栽培引种区种子活力差,遗传多样性低(Kuser et al, 1997; 李晓东等, 2003),遗传多样性的丧失会造成物种趋向灭绝(李媛媛, 2006),只有现存的水杉原生母树种群保留着最完整的基因库<sup>⑤</sup>。

截至目前,尚未有研究对原生种群的繁殖特性进行详细分析。鉴于水杉原生种群所含的遗传信息对于种群恢复和维持的重要性,本文针对原生种群核心种质资源母树开展繁殖特性的研究,以期从水杉原生种群繁殖特性的角度,分析和阐明其产种、发芽、幼苗生长与存活这一段生活史的规律,以验证导致水杉原生种群自然更新困难的原因是否与母树产种量少、种子质量差、种子发芽率低、幼苗存活率低等有关,为进一步获取水杉原生种群天然更新困难的原因和致危机制提供参考和借鉴。

## 1 材料与方法

### 1.1 原生母树性状调查

水杉原生种群现存地理坐标为29°44′–30°39′ N, 108°21′–109°18′ E, 海拔800–1,500 m。该地属热带季风湿润性山地气候,年均降水量1,500 mm,集中在5–9月,占全年降水的70%以上。夏季极端高温为35℃,冬季极端低温约为–5℃,平均气温为22℃左右。天然水杉群落80%集中在以利川市小河地区为中心的河谷地带,地形为马蹄形盆地,南北长约30 km,东西宽约20 km,区域内溪流密布。土壤多为黄壤和黄棕壤。2017–2018年间对利川市境内现存的5,663株水杉原生母树个体进行年龄、胸径、树高、冠幅,以及周围30 m范围内的房屋、农田、道路等指标进行测量和调查。

- ① 刘玉配 (2015) 濒危物种水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群的更新限制研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.
- ② 陈文文 (2016) 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群交配系统和扩散格局研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.
- ③ 王思思 (2017) 水杉野生种群遗传多样性的时空格局及种质资源保护. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.
- ④ 张岚 (2011) 水杉种子萌发和幼苗生长特性的研究. 硕士学位论文, 华中师范大学, 武汉.
- ⑤ 崔敏燕 (2011) 濒危物种水杉种群的引种和生存力分析. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

## 1.2 核心种质资源的确定

华东师范大学陈小勇教授课题组在2017年对3,000份水杉原生母树个体的活体样本通过微卫星分子标记,以等位基因差异筛选出40株核心种质资源。

## 1.3 球果及种子样本采集与性状测定

40株水杉母树中,仅有7株产种,个体编号分别为0723、1011、4534、4541、5685、5705和5741。采集全部新鲜球果及时带回实验室,计算每株母树的新鲜球果产量,同时测定每株母树的球果千粒重。然后将球果置于阳台上阴干至种子完全从球果中脱离,测定每株母树种子产量及其种子千粒重。球果千粒重和种子千粒重采用精度为万分之一的电子天平测定,每组数据3个重复。

## 1.4 田间播种及幼苗性状的测量

2018年4月初,在利川市林业科学研究所实验基地(108°5'12" E, 30°16'1" N)开展田间播种试验,基地海拔1,120 m,土壤为山地黄壤。在大田中选取地面平缓的区域,依次进行除草、整地和杀菌。按不同母树个体分开播种,将种子均匀撒播在地表,播种密度为3粒/cm<sup>2</sup>,然后在种子上面铺一层细土(颗粒大小2-3 mm),厚度约为2 mm,再在上面均匀地覆盖一层稻草,厚度约为5 mm,遮盖率达到80%以上。完成后,浇水使土壤和稻草湿透。

种子出苗后,在田垄中随机设置3个30 cm × 30 cm的样框,将嵌入框内的种苗计数,计算发芽率。之后,每15 d调查1次,根据存活的幼苗数量计算存活率;在每个样框中随机抽取10株幼苗进行苗高和基径测定,获得幼苗生长指标。种子发芽率和幼苗存活率计算公式如下:

$$\text{发芽率: } Gr = \frac{Ga}{Gn} \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{存活率: } SR = \frac{Ns}{Ga} \times 100\% \quad (2)$$

式中,  $Ga$ 为发芽种子数量,  $Gn$ 为播种子数量,  $Ns$ 为幼苗存活数量。

## 1.5 数据处理与分析

利用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同母树个体的种子、幼苗性状的差异;采用相关性分析和多元线性回归模型分析个体性状对其种子发芽率及幼苗生长的影响;采用SPSS 22.0对7个水杉母树幼苗的苗高、基径生长节律数据进行Logistic模型拟合(李峰卿等, 2018),分析7个母树幼苗生长

节律参数。

Logistic模型拟合方程为:

$$y = \frac{k}{(1 + e^{-at})} \quad (3)$$

式中,  $y$ 为幼苗苗高累计生长量,  $k$ 为拟合苗高的极限值,  $t$ 为生长时间,  $a$ 和 $b$ 为待定系数。

参照杨志玲等(2011)的方法计算水杉不同母树幼苗苗高、基径生长节律参数,生长节律参数包括物候期参数和生长参数。其中,物候期参数包括线性生长始期( $t_1$ )、线性生长末期( $t_2$ )和线性生长期(LGD),生长参数包括最大线性生长速率(MGR,即连日生长量最大时的生长速率)、线性生长速率(LGR,即线性生长期内的平均生长速率)、线性生长量(TLG,即线性生长期内的生长量)和线性生长量占总生长量的百分率。公式如下:

$$t_1 = \frac{(a - 1.317)}{b} \quad (4)$$

$$t_2 = \frac{(a + 1.317)}{b} \quad (5)$$

$$LGD = \frac{2\ln(2 + \sqrt{3})}{4} = \frac{2.634}{b} \quad (6)$$

$$MGR = v_{max} = \frac{1}{4}bk \quad (7)$$

$$LGR = \frac{2}{9}bk \quad (8)$$

$$TLG = \frac{k}{\sqrt{3}} \quad (9)$$

## 2 结果

### 2.1 母树个体及其繁殖性状特征

调查的40株母树个体主要分布在海拔1,000-1,300 m范围内,大部分沿河流、水沟分布,基本处于山体的中下部或山谷地带,且有人为活动的干扰(表1)。其中,仅有7株产种,产种率仅为17.50%;这7株个体的年龄范围为75-160年,平均年龄107年,变异系数为33.19%;种子平均发芽率为19.73%,变异系数为25.95%,幼苗平均存活率为73.42%(表2)。

### 2.2 母树个体性状与繁殖特性的关系

母树树高与幼苗存活率和基径呈显著正相关,母树胸径与种子发芽率呈显著负相关( $P < 0.05$ )(表3)。多元回归分析显示,母树树高对幼苗的存活率和基径有显著正效应,树高增加,幼苗的存活率和基径也随之增加;母树胸径对种子发芽率有显著负

表1 40株水杉原生母树个体性状特征及产种情况

Table 1 Characteristics of individual traits and seed production of 40 *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

原始编号 Mother tree no.	包含等位 基因个数 Number of alleles*	分布特点 Distribution characteristics	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	冠幅 Crown diameter (m <sup>2</sup> )	海拔 Altitude (m)	30 m范围内环境因素 Environmental factors within 30 m	2017年产种量 Yield in 2017	备注 Remarks
0628	11	集群 Cluster	26	85.67	56.72	1,110	道路、水沟 Road and ditch	未产种 No	
0691	12	散生 Scattered	31	59.55	56.72	1,160	荒土 Wasteland	未产种 No	断梢 Shoot break
0713	9	散生 Scattered	25	54.14	19.63	1,100	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0723	12	散生 Scattered	37	78.03	63.59	1,120	黄连 <i>Coptis chinensis</i>	15.21 g	
0732	11	散生 Scattered	20	31.53	12.56	1,120	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0735	10	散生 Scattered	19	27.07	9.62	1,120	道路、河沟 Road and river ditch	未产种 No	
0744	14	集群 Cluster	39	45.86	78.50	1,170	黄连 <i>Coptis chinensis</i>	未产种 No	
0745	11	集群 Cluster	32	55.10	94.99	1,160	山坡、河沟 Hillside and river ditch	未产种 No	
0791	10	散生 Scattered	24	63.69	113.04	1,190	水沟、油竹林 Ditch and <i>Bambusa surrecta</i> forest	未产种 No	
0815	10	集群 Cluster	43	92.36	63.59	1,100	道路 Road	未产种 No	
0859	13	散生 Scattered	28	61.78	28.26	1,140	苗圃地、房屋 Nursery and house	未产种 No	
0861	12	散生 Scattered	26	46.50	23.75	1,140	竹林 Bamboo forest	未产种 No	
0950	13	集群 Cluster	38	78.03	44.16	1,170	山林路边、荒地 Mountain roadside and wasteland	未产种 No	
0956	10	散生 Scattered	32	54.14	38.47	1,190	水沟 Ditch	未产种 No	
0975	10	散生 Scattered	24	64.01	33.17	1,140	苗圃地 Nursery	未产种 No	断梢 Shoot break
0981	15	集群 Cluster	37	81.85	56.72	1,130	黄连、水沟 <i>Coptis chinensis</i> and ditch	未产种 No	
0996	11	散生 Scattered	37	69.11	50.24	1,140	水沟 Ditch	未产种 No	断梢 Shoot break
1005	13	散生 Scattered	30	62.74	38.47	1,130	金银花、土坎 <i>Lonicera japonica</i> and ridge	未产种 No	
1009	11	散生 Scattered	-	-	-	-	-	-	已死亡 Dead
1011	10	散生 Scattered	39	76.11	56.72	1,170	水沟、道路 Ditch and road	0.36 g	
2415	10	散生 Scattered	42	78.66	113.04	1,090	房屋、竹林 House and bamboo forest	未产种 No	
2416	12	散生 Scattered	33	78.34	63.59	1,090	道路、牛圈 Road and bought	未产种 No	
2421	12	散生 Scattered	29	84.39	188.60	1,120	道路、柳杉 Road and <i>Cryptomeria fortunei</i>	未产种 No	
4534	8	集群 Cluster	30	76.43	44.16	1,103		307.45 g	

表1 (续) Table 1 (continued)

原始编号 Mother tree no.	包含等位 基因个数 Number of alleles*	分布特点 Distribution characteristics	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	冠幅 Crown diameter (m <sup>2</sup> )	海拔 Altitude (m)	30 m范围内环境因素 Environmental factors within 30 m	2017年产种量 Yield in 2017	备注 Remarks
4541	12	集群 Cluster	30	105.73	50.24	1,153		221.12 g	
4546	13	散生 Scattered	30	123.25	153.86	1,036	道路、河流、农田、蚁害 Road, river, farmland and ant harm	未产种 No	10 m处分岔为两株, 根部外露 Two branches at 10 m, with exposed roots
4562	14	集群 Cluster	31	74.84	38.47	1,363	河流 River	未产种 No	
4566	14	集群 Cluster	32	71.97	30.66	1,323	河流 River	未产种 No	
5235	14	集群 Cluster	32	56.37	33.17	998	水沟 Ditch	未产种 No	
5581	12	集群 Cluster	31	35.67	33.17	1,018	水沟、农田 Ditch and farmland	未产种 No	
5590	13	集群 Cluster	32	62.10	56.72	1,006	房屋、道路、农田 House, road, farmland	未产种 No	
5614	15	集群 Cluster	30	41.72	23.75	1,039		未产种 No	
5618	16	集群 Cluster	33	48.41	33.17	1,040		未产种 No	
5637	13	集群 Cluster	31	87.90	50.24	1,019	房屋、道路、农田、蚁害 House, road, farmland and ant harm	未产种 No	
5641	14	集群 Cluster	27	57.32	44.16	1,067	水沟 Ditch	未产种 No	
5685	14	集群 Cluster	36	78.66	113.04	1,073	河流 River	440.40 g	
5702	14	集群 Cluster	31	52.87	23.75	1,040	道路、河流、农田 Road, river and farmland	未产种 No	
5705	13	集群 Cluster	29	42.04	15.90	1,043	道路、河流、农田 Road, river and farmland	728.64 g	
5716	12	集群 Cluster	29	49.04	19.63	1,061	水沟 Ditch	未产种 No	
5741	15	集群 Cluster	32	72.61	50.24	1,213	河流 River	1,213.28 g	

\* 数据由华东师范大学陈小勇教授提供 The data is provided by Professor Xiaoyong Chen of East China Normal University

表2 7株水杉原生母树个体性状特征及繁殖特性

Table 2 Individual traits and reproductive characteristics of seven *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

性状 Traits	均值 ± 标准差 Mean ± SD	最大值 Max.	最小值 Min.	变异系数 Coefficient of variation (CV, %)	F
年龄 Age (yr)	107.14 ± 35.57	160.00	75.00	33.19	—
树高 Tree height (m)	33.29 ± 3.99	39.00	29.00	11.99	—
胸径 Diameter at breast height (cm)	63.30 ± 19.97	123.25	27.07	29.96	—
冠幅 Crown diameter (m <sup>2</sup> )	52.60 ± 39.18	188.60	9.62	69.38	—
鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight (g)	2,592.58 ± 617.62	3,798.85	1,957.90	23.82	—
种子千粒重 Seed thousand-grain weight (g)	2.01 ± 0.41	2.56	1.47	20.40	22.402***
发芽率 Sprouting percentage (%)	19.73 ± 5.12	26.67	10.56	25.95	19.144***
存活率 Survival rate (%)	73.42 ± 19.30	100.00	44.11	26.29	4.539*
基径 Base diameter (mm)	1.51 ± 0.27	1.88	1.16	17.88	10.333***
苗高 Seedling height (mm)	130.27 ± 18.80	168.60	112.43	14.13	2.645

\*  $P < 0.05$ ; \*\*\*  $P < 0.001$



效应,胸径增大,发芽率随之下降(表4)。

### 2.3 幼苗生长节律参数

不同母树个体苗高Logistic拟合方程的决定系数为0.928–0.993 (表5),说明该模型拟合值可信度较高。7株母树幼苗的物候期参数存在差异(表6)。不同母树个体苗高的速生期起止时间和持续时间存在明显差异,1011号母树开始时间和结束时间均最晚,4534号母树是最早进入线性生长期的,也最早结束。7株母树幼苗的苗高生长参数间也有差异,但

差异程度不同,线性生长量占总生长量百分率的差异小于最大线性生长速率和线性生长速率的差异。

不同母树个体幼苗基径Logistic拟合方程的决定系数为0.983–0.993 (表7),说明该模型拟合值可信度较高。7株母树个体的幼苗基径物候期参数及生长参数间有差异(表8),不同母树线性生长期的起止时间和持续时间不同,5741号母树最先进入线性生长期,4534号母树最晚结束线性生长期,且线性生长期持续时间最长。1011号母树最大线性生长速

表3 7株水杉原生母树性状与繁殖特性之间的相关性

Table 3 Correlation between maternal traits and reproductive characteristics of seven *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

	年龄 Age	树高 Tree height	胸径 Diameter at breast height	冠幅 Crown diameter	鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight	种子千粒重 Seed thousand-grain weight	发芽率 Sprouting percentage	存活率 Survival rate	基径 Base diameter	苗高 Seedling height
年龄 Age	1									
树高 Tree height	0.494	1								
胸径 Diameter at breast height	0.047	0.149	1							
冠幅 Crown diameter	0.120	0.643	0.534	1						
鲜果千粒重 Cone thousand-grain weight	-0.245	0.150	-0.221	0.543	1					
种子千粒重 Seed thousand-grain weight	-0.159	0.225	-0.732	0.001	0.677	1				
发芽率 Sprouting percentage	-0.468	-0.533	-0.843*	-0.607	0.305	0.659	1			
存活率 Survival rate	0.403	0.852*	0.541	0.588	-0.213	-0.230	-0.786*	1		
基径 Base diameter	0.449	0.878**	0.146	0.308	-0.186	0.148	-0.459	0.866*	1	
苗高 Seedling height	0.236	0.718	0.012	0.232	0.041	0.396	-0.238	0.562	0.818*	1

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

表4 水杉原生母树性状对种子发芽和幼苗生长的影响

Table 4 Effects of mother tree traits on seed germination and seedling growth of *Metasequoia glyptostroboides* original mother trees

	年龄 Age			树高 Tree height			胸径 Diameter at breast height			冠幅 Crown diameter		
	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	$P$	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	$P$	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	$P$	回归系数 Regression coefficient	决定系数 Determination coefficient	$P$
发芽率 Sprouting percentage	-0.14	0.06	> 0.05	-0.82	-1.41	> 0.05	-0.48	0.65	< 0.05	-2.89	0.24	> 0.05
存活率 Survival rate	0.31	0.20	> 0.05	3.94	0.60	< 0.05	0.61	0.21	> 0.05	5.00	0.19	> 0.05
基径 Base diameter	0.002	-0.15	> 0.05	0.05	0.50	< 0.05	0.003	-0.15	> 0.05	0.03	-0.11	> 0.05
苗高 Seedling height	0.02	-0.20	> 0.05	1.41	-0.09	> 0.05	-0.37	-0.05	> 0.05	-1.45	-0.16	> 0.05

表5 不同水杉母树幼苗苗高生长曲线方程的拟合参数

Table 5 Parameters of height-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	拟合方程参数 Logistic equation parameters					
	生长极限 Growth limitation (k)	待定系数 Undetermined coefficient (a)	待定系数 Undetermined coefficient (b)	决定系数 Determination coefficient (R <sup>2</sup> )	检验值 Levene (F)	P
0723	481.375	4.633	0.037	0.991	1,283.823	0.001
1011	394.882	4.922	0.038	0.981	570.855	0.001
4534	251.838	4.352	0.041	0.928	142.671	0.001
4541	321.098	5.137	0.043	0.976	456.289	0.001
5685	333.246	4.585	0.038	0.953	222.561	0.001
5705	351.429	4.404	0.037	0.993	1,640.055	0.001
5741	318.744	4.126	0.036	0.937	165.176	0.001

表6 不同水杉母树苗高的物候期参数和生长参数

Table 6 Phenophase and growth parameters of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	物候期参数 Phenophase parameters			生长参数 Growth parameters			
	线性生长初期 Early stage of linear growth (d)	线性生长末期 Final stage of linear growth (d)	线性生长期 Stage of linear growth (d)	最大线性生长速率 The maximum linear growth rate (mm/d)	平均线性生长速率 Average linear growth rate (mm/d)	线性生长量 Quantity of linear growth (mm)	线性生长量占总生长量的百分率 Linear growth as a percentage of total growth (%)
0723	89.622	160.811	71.189	4.453	3.958	277.922	59.13
1011	94.868	164.184	69.316	3.751	3.335	227.985	59.37
4534	74.024	138.268	64.244	2.581	2.295	145.399	57.62
4541	88.837	150.093	61.256	3.452	3.068	185.386	58.42
5685	86.000	155.316	69.316	3.166	2.814	192.400	60.06
5705	83.432	154.622	71.189	3.251	2.890	202.898	59.29
5741	78.028	151.194	73.167	2.869	2.550	184.027	55.71

表7 不同水杉母树幼苗基径生长曲线方程的拟合参数

Table 7 Parameters of base diameter-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	拟合方程参数 Logistic equation parameters					
	生长极限 Growth limitation (k)	待定系数 Undetermined coefficient (a)	待定系数 Undetermined coefficient (b)	决定系数 Determination coefficient (R <sup>2</sup> )	检验值 Levene (F)	显著水平 Significant level (P)
0723	8.454	4.277	0.028	0.983	634.530	0.001
1011	8.097	5.496	0.038	0.993	1,491.536	0.001
4534	5.286	3.280	0.019	0.981	581.010	0.001
4541	5.318	4.152	0.030	0.987	832.258	0.001
5685	4.356	4.672	0.037	0.985	716.288	0.001
5705	3.769	3.739	0.029	0.992	1,343.069	0.001
5741	3.702	3.565	0.029	0.988	915.982	0.001

率与平均线性生长速率最大, 其次是0723号母树。

苗高的线性生长期结束时间均比基径早, 除5741号母树的基径进入线性生长期的时间略早于苗高外, 其余母树的基径进入线性生长期的时间均比苗高晚(表6, 8)。水杉幼苗的苗高和基径在一年的生长周期内, 线性生长量占总生长量的百分率达到

55%以上, 说明线性生长期是年生长周期过程中非常重要的时期。但从水杉幼苗苗高和基径的线性生长期的持续时间来看, 基径的线性生长期持续时间高于苗高, 这表明水杉幼苗的苗高停止生长之后, 基径还处于生长状态。不同母树苗高、基径的Logistic拟合曲线见图1和图2。

表8 不同水杉母树基径的物候期参数和生长参数

Table 8 Phenophase and base diameter parameters of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

母树编号 Mother tree no.	物候期参数 Phenophase parameters			生长参数 Growth parameters			
	线性生长始期 Early stage of linear growth (d)	线性生长末期 Final stage of linear growth (d)	线性生长期 Stage of linear growth (d)	最大线性生长速率 The maximum linear growth rate (mm/d)	平均线性生长速率 Average linear growth rate (mm/d)	线性生长量 Quantity of linear growth (mm)	线性生长量占总生长量的百分率 Linear growth as a percentage of total growth (%)
0723	105.714	199.786	94.071	0.059	0.053	4.881	63.23
1011	109.974	179.289	69.316	0.077	0.068	4.675	60.95
4534	103.316	241.947	138.632	0.025	0.022	3.052	79.07
4541	94.500	182.300	87.800	0.040	0.035	3.070	60.79
5685	90.676	161.865	71.189	0.040	0.036	2.515	58.90
5705	83.517	174.345	90.828	0.027	0.024	2.176	62.17
5741	77.517	168.345	90.828	0.027	0.024	2.137	60.88

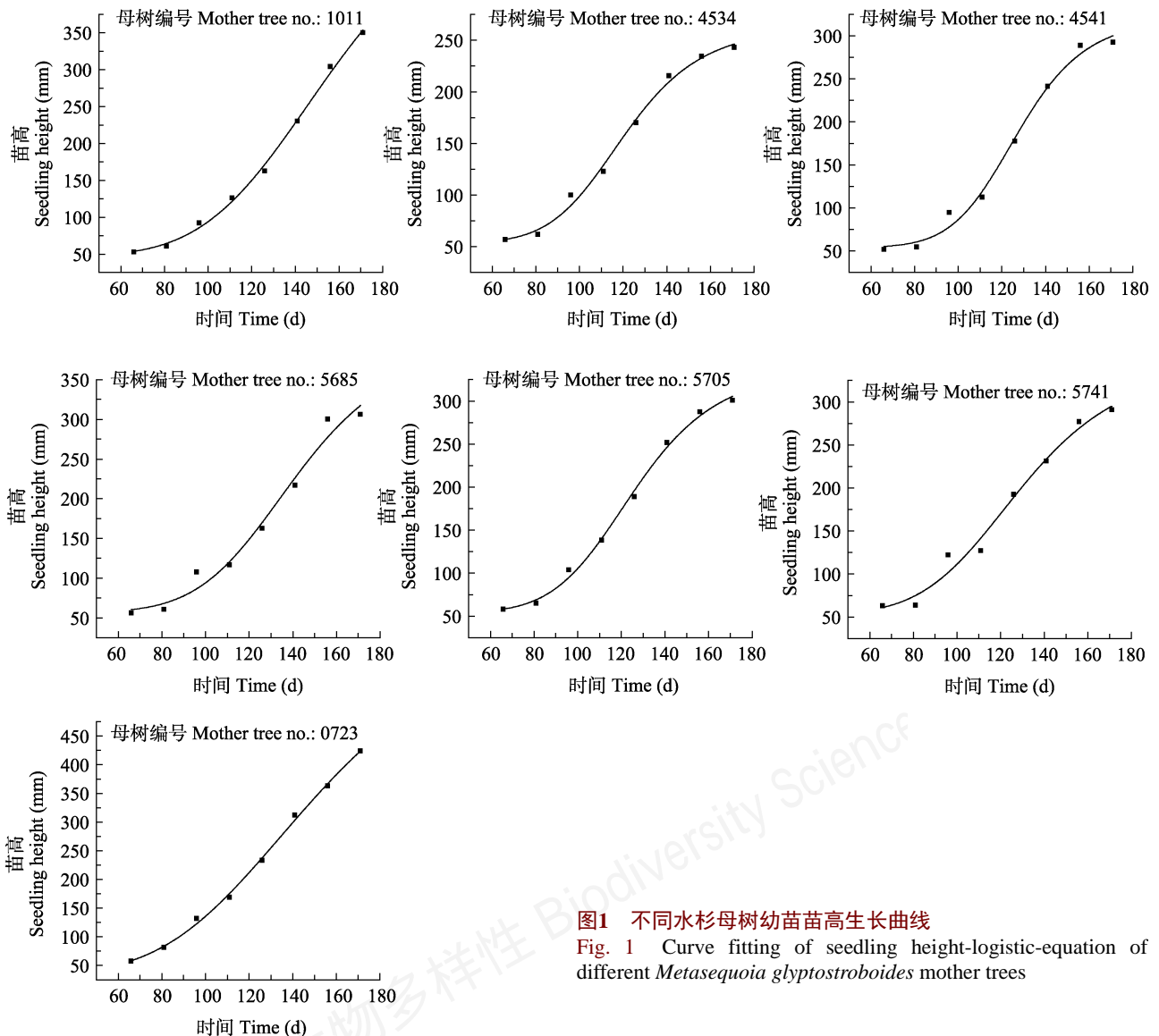


图1 不同水杉母树幼苗苗高生长曲线

Fig. 1 Curve fitting of seedling height-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

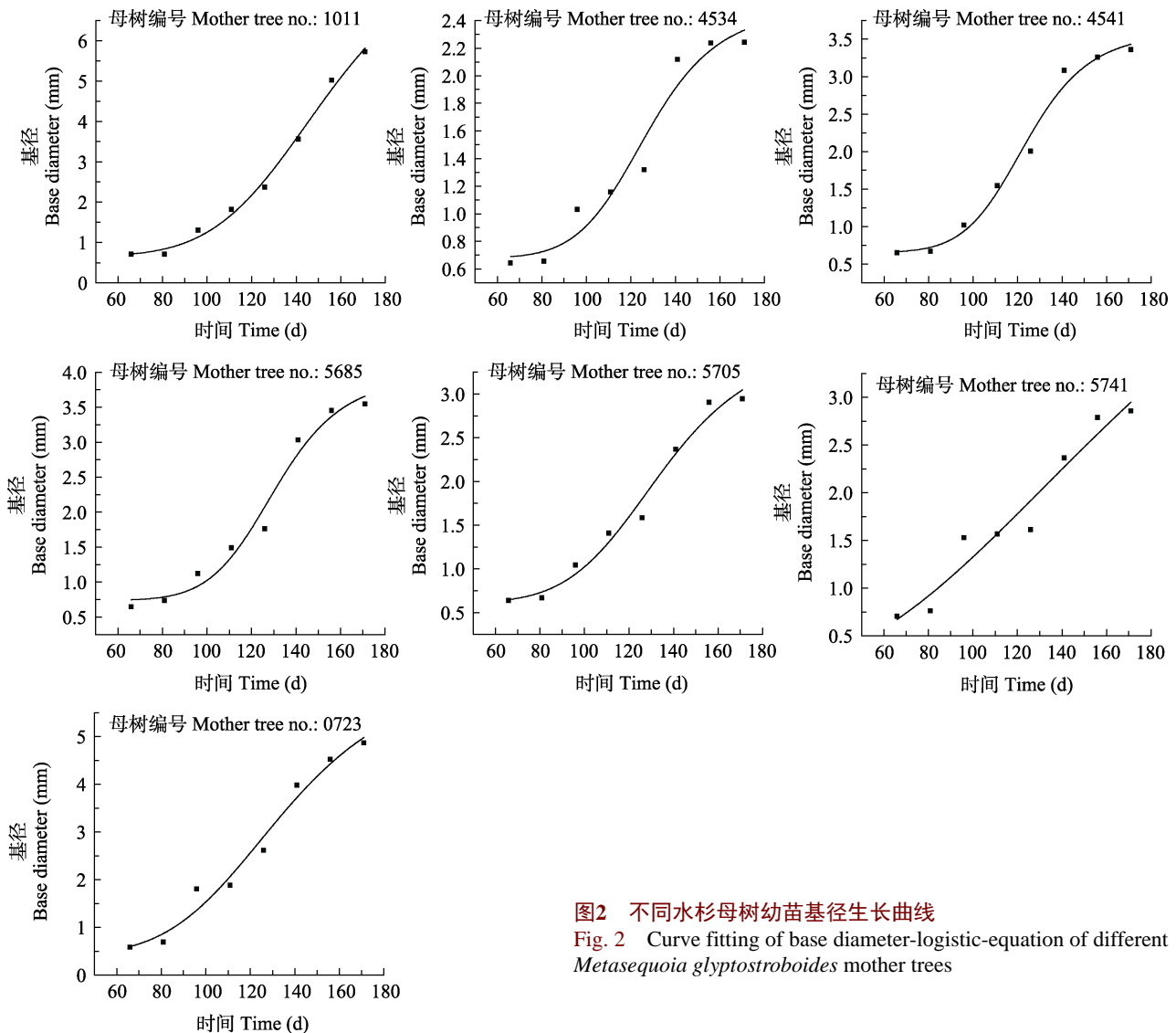


图2 不同水杉母树幼苗基径生长曲线

Fig. 2 Curve fitting of base diameter-logistic-equation of different *Metasequoia glyptostroboides* mother trees

### 3 讨论

#### 3.1 7株核心种质资源母树繁殖特性的差异

本研究调查发现40株核心种质资源原生母树只有7株产种,产种率低且产种量小。结合王希群(1994)研究发现水杉母树产种呈现“丰-平-歉-歉”的年度变化趋势,产种量年间变化较大。说明水杉原生种群产种量小且不稳定,水杉原生种群产种量低可能是造成其天然更新困难的原因。余诚棋等(2010)认为林木变异存在多种模式,在不同母树个体和家系水平上不同性状变异差异较大。本研究通过实验发现种子发芽率低,仅为19.73%,变异系数为25.95%,说明水杉种子质量差,不同母树之间繁殖变异明显。这可能与水杉花器官成熟较晚且雌雄器官成熟时间不一致有关。雄花花期晚于雌花花期,

导致产生有胚种子的概率较低,而有胚种子少直接影响了种子发芽率。

#### 3.2 母树个体性状对繁殖特性的影响

研究发现,原生母树的4个个体性状中,树高对幼苗的存活率和基径生长有显著的正效应,树高增加,幼苗的存活率和基径也随之增加,母树胸径对种子发芽率有显著负效应,胸径增大,发芽率随之下降。母树年龄、平均冠幅对种子发芽和幼苗存活与生长没有显著影响。郭洪岭等(2014)研究影响黄连木(*Pistacia chinensis*)果实产量和种子命运的因素时发现,树高与果实产量呈正相关,说明较高的个体比较低的个体对繁殖更有利,这可能与母树生长活力有关,偏于向上生长的母树可能生活力更旺盛,能接触到更多阳光、更易于受粉,所以能够产

生更多高质量的种子。本研究调查的原生母树胸径变幅主要集中在27.07–123.25 cm之间,只有3株母树胸径低于40 cm,因此,水杉原生种群母树胸径过大可能是导致水杉种子质量差的重要因素。水杉母树树高对于幼苗的存活率和基径生长的正效应,有利于指导人工培育水杉时进行优树优种选择。本研究还发现5741号母树产种量高,但发芽率较低,且幼苗生长较差;1011号母树产种量低,发芽率低,但幼苗存活率高,幼苗生长指标良好。综合考虑,5705号母树产种量高,发芽率高,是栽培育苗的良好种源选择。

### 3.3 水杉幼苗生长节律参数

生长表型性状是最直观、最能反映苗木总体长势的易测定指标(王琦和朱之悌, 1995)。“S”型生长曲线可以用于描述某一种群受空间约束的生长过程(卢恩双等, 2002),其特点是开始生长缓慢,随着环境条件的变化,某一时间段内生长速度加快,接近线性生长,达到一定界限之后,生长速度又趋于缓慢,直至生长停止(杨志玲等, 2011)。“S”型生长曲线动态和变化规律已在林木生长的研究中得到了广泛验证(洪伟等, 2004; 麻文俊等, 2010)。水杉幼苗苗高在一年内线性生长期内的生长量占总生长量的55.71%–60.06%,基径在一年内线性生长量占总生长量的58.90%–79.07%。杨志玲等(2011)研究了厚朴(*Magnolia officinalis*)幼苗生长节律参数,发现厚朴苗期苗高线性生长量占总生长量的58.03%–61.73%,基径线性生长量占总生长量的63.01%–79.41%。水杉幼苗的线性生长量占总生长量的百分比相较于厚朴略低。线性生长期是符合“S”型生长曲线的苗木的关键时期,这一阶段苗木的生长量对于整个生长量起着至关重要的作用。因此,在水杉播种育苗的实践过程中,要重点把握这一生长阶段,做好追肥、锄草、病虫害防治等工作。在线性生长期结束后,幼苗回到缓慢生长的阶段,此阶段重点在于促进苗木木质化,以提高育苗成活率。另外,水杉幼苗苗高生长持续时间均小于基径生长持续时间,因此,基径可以作为在育苗过程中判断幼苗是否进入休眠的判定标准之一。

### 参考文献

Chu KL, Cooper WS (1950) An ecological reconnaissance in the native home of *Metasequoia glyptostroboides*. Ecology,

31, 260–278.

- Guo HL, Li ZW, Xiao ZS (2014) Factors influencing the fruit crops and seed fates of *Pistacia chinensis*: The results of structural equation modeling. Biodiversity Science, 22, 174–181. (in Chinese with English abstract) [郭洪岭, 李志文, 肖治术 (2014) 应用结构方程模型解析影响黄连木果实产量和种子命运的因素. 生物多样性, 22, 174–181.]
- Guo QJ, Wang ZM, Deng ZZ (2018) Influences of different sodium selenite concentrations on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. Guihaia, 38, 1319–1325. (in Chinese with English abstract) [郭秋菊, 王志鸣, 邓祯珍 (2018) 不同浓度亚硒酸钠溶液对水杉种子萌发的影响. 广西植物, 38, 1319–1325.]
- Hong W, Wu CZ, Yan SJ (2004) Modification of population growth model. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 22, 23–26. (in Chinese with English abstract) [洪伟, 吴承祯, 闫淑君 (2004) 对种群增长模型的改进. 应用与环境生物学报, 22, 23–26.]
- Hu XS, Zheng WJ (1948) On the new family Metasequoiaceae and on *Metasequoia glyptostroboides*, a living species of the genus *Metasequoia* found in Szechuan and Hupen. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, 1, 153–161. (in Chinese with English abstract) [胡先骕, 郑万钧 (1948) 水杉新科及生存之水杉新种. 静生生物调查所汇报, 1, 153–161.]
- Jing DL, Liang HW, Wang YB, Wang J, Zhang DC (2011) Influence of different light and storage temperature on germination rate and enzyme activities of *Metasequoia glyptostroboides* seeds. Hubei Agricultural Sciences, 50, 3980–3983. (in Chinese with English abstract) [景丹龙, 梁宏伟, 王玉兵, 王静, 张德春 (2011) 不同光照及储藏温度对水杉种子萌发及酶活性的影响. 湖北农业科学, 50, 3980–3983.]
- Kuser JE, Sheely DL, Hendricks DR (1997) Genetic variation in two *ex situ* collections of the rare *Metasequoia glyptostroboides* (Taxodiaceae). Silvae Genetica, 46, 258–264.
- Li JH, Ban JD (1989) Specialty populations of *Metasequoia glyptostroboides* in China. Journal of Henan Normal University (Natural Science), (4), 49–55. (in Chinese with English abstract) [李建华, 班继德 (1989) 中国特产的水杉群落. 河南师范大学学报(自然科学版), (4), 49–55.]
- Li FQ, Chen HW, Zhou ZC, Chu XL, Xu ZY, Xiao JJ (2018) Analysis on variation of seed and seedling traits of superior trees of *Ormosia hosiei* and primary screening of optimum family. Journal of Plant Resources and Environment, 27, 57–65. (in Chinese with English abstract) [李峰卿, 陈焕伟, 周志春, 楚秀丽, 徐肇友, 肖纪军 (2018) 红豆树优树种子和幼苗性状的变异分析及优良家系的初选. 植物资源与环境学报, 27, 57–65.]
- Li QM, Xie ZQ, Sun YL (2008) Study on seedling adaptability of *Abies chensiensis*. Forest Research, 21, 481–485. (in Chinese with English abstract) [李庆梅, 谢宗强, 孙玉玲 (2008) 秦岭冷杉幼苗适应性的研究. 林业科学研究, 21, 481–485.]

- Li XD, Huang HW, Li JQ (2003) Genetic diversity of the relict plant *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 11, 100–108. (in Chinese with English abstract) [李晓东, 黄宏文, 李建强 (2003) 孑遗植物水杉的遗传多样性研究. 生物多样性, 11, 100–108.]
- Li YY (2006) Phylogenetic Position and Recovery Assessment of *Metasequoia glyptostroboides*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [李媛媛 (2006) 水杉的系统发育地位及恢复评价. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Guo QJ, Zhang MX, Chen J (2017) Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees. Chinese Journal of Ecology, 36, 1531–1538. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊 (2017) 水杉原生母树种群结构与动态. 生态学杂志, 36, 1531–1538.]
- Lu ES, Guo MC, Song SD, Yuan ZF (2002) A kind of nonautonomous Logistic growth curve and its application. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 30(4), 127–129. (in Chinese with English abstract) [卢恩双, 郭满才, 宋世德, 袁志发 (2002) 一类非自治的Logistic生长曲线及其应用. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 30(4), 127–129.]
- Ma WJ, Wang JH, Zhang SG, Zhang JG, Zhao K, Jiao YD (2010) Analysis of annual growth parameters for *Catalpa bungei* clones at seedling stage. Journal of Northeast Forestry University, 38(1), 4–7, 11. (in Chinese with English abstract) [麻文俊, 王军辉, 张守攻, 张建国, 赵鲲, 焦云德 (2010) 楸树无性系苗期年生长参数的分析. 东北林业大学学报, 38(1), 4–7, 11.]
- She CQ, Yang WX, Fang SZ, Shang XL (2010) Variation analysis of seedling characters among provenances of *Cyclocarya paliurus*. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 34(1), 34–38. (in Chinese with English abstract) [余诚棋, 杨万霞, 方升佐, 尚旭岚 (2010) 青钱柳种源间苗期性状变异分析. 南京林业大学学报(自然科学版), 34(1), 34–38.]
- Wang Q, Zhu ZT (1995) Study on correlate selection from plus clones of *Populus tomentosa*. Forest Research, 8, 107–111. (in Chinese with English abstract) [王琦, 朱之梯 (1995) 毛白杨优树无性系相关选择研究. 林业科学研究, 8, 107–111.]
- Wang XQ (1994) Production route of *Metasequoia* seeds. Seed, (1), 41. (in Chinese) [王希群 (1994) 水杉种子的生产途径. 种子, (1), 41.]
- Xin X, Jing XM, Sun HM, Lin J, Wang XF (2004) Ecophysiological characteristics of seed germination of the relict plant *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 12, 572–577. (in Chinese with English abstract) [辛霞, 景新明, 孙红梅, 林坚, 汪晓峰 (2004) 孑遗植物水杉种子萌发的生理生态特性研究. 生物多样性, 12, 572–577.]
- Yang ZL, Yang X, Tan ZF, Shu X, Wang J, Tan GY (2011) Simulating growth model of different *Magnolia officinalis* provenances at seedling stage. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 39(4), 60–68. (in Chinese with English abstract) [杨志玲, 杨旭, 谭梓峰, 舒泉, 王洁, 檀国印 (2011) 厚朴不同种源苗期生长模型的拟合. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 39(4), 60–68.]
- You DM, Ma GL (2008) Effects of different litter layer depth on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. Journal of Nanyang Normal University, (6), 51–53. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 马广礼 (2008) 水杉枯落物对其种子萌发的影响初探. 南阳师范学院学报, (6), 51–53.]
- You DM, Wang ZX, Lei Y, Ma GL (2008) Community classification and dynamics succession of natural forest of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. Hubei Forestry Science and Technology, (5), 6–11. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 汪正祥, 雷耘, 马广礼 (2008) 天然水杉林的群落分类及演替动态. 湖北林业科技, (5), 6–11.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

# 极小种群野生植物梓叶槭的种实表型变异特征

冯秋红<sup>1,2\*</sup> 李登峰<sup>1,4</sup> 于涛<sup>3</sup> 李俊清<sup>3</sup> 马文宝<sup>1,2</sup> 张雷<sup>5</sup>

1 (四川省林业科学研究院, 四川卧龙森林生态系统定位站, 成都 610081)

2 (森林和湿地生态恢复与保育四川重点实验室, 成都 610081)

3 (北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

4 (四川农业大学, 成都 611130)

5 (国家林业和草原局森林培育重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

**摘要:** 表型变异是植物遗传变异与环境异质性相互作用的结果, 是植物适应和进化的具体表现。为揭示极小种群植物梓叶槭(*Acer catalpifolium*)的种实表型在其适应环境过程中的变异特征, 明确梓叶槭优质种源地, 为该物种的保护提供基础数据, 本研究以天然分布的5个小种群的11个种实性状为研究对象, 采用巢式方差、变异系数、表型分化系数等多种指标, 探讨了其种群间和种群内的表型变异。结果表明: 梓叶槭种实表型性状在种群间和种群内均存在着显著的差异, 种群内的变异(63.11%)大于种群间的变异(23.61%), 种群间平均分化系数为27.23%, 分化程度在槭树科植物中相对较大。种子厚度的平均变异系数最高(40.64%), 其次是果柄长。翅果千粒重的平均变异系数最小(1.57%), 是最稳定的种实性状。都江堰种群的表型多样性最丰富, 平武种群的则最低; 气象因子对梓叶槭种实表型性状的影响不显著。就种实表型性状而言, 虽然雷波种群的翅果最大, 平武种群的种子最大, 同时两者均具有最大的种子厚度和质量均一度。故平武和雷波种群均可作为梓叶槭优质种质资源的候选地。

**关键词:** 梓叶槭; 种子; 翅果; 表型性状; 气象因子; 极小种群

## Phenotypic fruit and seed variations of *Acer catalpifolium*, a Wild Plant with Extremely Small Populations in China

QiuHong Feng<sup>1,2\*</sup>, DengFeng Li<sup>1,4</sup>, Tao Yu<sup>3</sup>, Junqing Li<sup>3</sup>, Wenbao Ma<sup>1,2</sup>, Lei Zhang<sup>5</sup>

1 Sichuan Academy of Forestry, Sichuan Wolong Forest Ecosystem Research Station, Chengdu 610081

2 Ecological Restoration and Conservation on Forest and Wetland Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 610081

3 Key Laboratory for Silviculture and Conservation of MOE, Beijing 100083

4 Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130

5 Key Laboratory of Forest Silviculture of the State Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

**Abstract:** Phenotypic variation can indicate the adaptation of plant species to different environmental conditions due to long-term evolution. *Acer catalpifolium* is a relatively primitive species in Aceraceae family, and is a rare and endangered species in China. To understand the range of phenotypic variation of *A. catalpifolium*'s fruits and seeds, 11 traits for 47 individuals from five natural small populations of *A. catalpifolium* were measured and parameterized using coefficients of variance, variation, and correlation. The results showed significant differences in phenotypic variation among and within populations. Overall variation was greater within population (63.11%) than among populations (23.61%) while the mean phenotypic differentiation coefficient was 27.23% among populations, larger than other species in Aceraceae. The average variation coefficient of seed thickness (ST) was the highest (40.64%), followed by fruit stalk length (FSL); thousand-fruit weight (TFW) was the smallest and the most stable phenotypic trait (1.57%). The Dujiangyan population has the highest phenotypic diversity and Pingwu population the lowest. Meteorological factors were not associated to fruit and seed size variations of *A. catalpifolium*. The fruits of

收稿日期: 2019-03-28; 接受日期: 2019-09-05

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物回归技术与示范”课题(2016YFC0503106)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fqiuHong@163.com

the Leibo population were largest while the seeds of Pingwu population were the biggest. These two populations also have the thickest seeds. Fruit/seed size is considered as an indicator of quality, because bigger fruit/seed could provide more nutrients for next generations, therefore, the Leibo and Pingwu populations should be the priority when collecting germplasms of *A. catalpifolium*.

**Key words:** *Acer catalpifolium*; seed and fruit; phenotypic traits; meteorological factors; extremely small populations

梓叶槭(*Acer catalpifolium*)为槭树科槭属落叶大乔木,是我国特有的珍稀濒危树种,国家II级保护植物。其树形高大优美,材质坚硬、致密,不但是优良的用材树种,也可作为绿化观赏树种。该树种主要产于四川省,常零星分布于400–2,000 m的常绿阔叶林中。因长期的人为干扰和自身天然更新困难(马文宝等, 2014),根据前人调查,梓叶槭种群数量极为有限,已处于极度濒危状态(方文培, 1981; 余道平等, 2008),属极小种群野生植物(Ren et al, 2012; 国政和臧润国, 2013)。

植物的表型是由遗传因素和环境因素共同决定的。表型变异是同种植物适应不同环境条件的结果,所以表型变异在适应和进化上具有重要意义(李斌等, 2002)。果实和种子是植物的生殖器官,是植物种群生殖生态学的重要研究对象。果实和种子的表型性状不仅决定了物种的扩散方式和能力,也影响到种子的萌发和幼苗的定居,进而影响到种群的分布格局(李帅锋等, 2013)。植物在不同的分布区域适应不同的环境条件,种实表型因而发生分化,种子的形态学性状的地带性变化规律已成为种子地理学研究的内容之一(于顺利和方伟伟, 2012)。国内外对松科、柏科等裸子植物种实表型多样性的研究较多,针对茶条槭(*Acer ginnala*)、葛萝槭(*A. grosseri*)、金钱槭(*Dipteronia sinensis*)等槭树科植物的表型多样性亦均有了一定的研究(李珊等, 2003; 王丹等, 2010; 孟超等, 2013),但针对梓叶槭种实多样

性的研究还未见报道。梓叶槭属于槭树科槭属较为原始的种类,与其他槭树科植物相比,不但现存数量极少,而且分布范围有限,仅在四川境内有分布。通过对梓叶槭分布范围内天然种群种实表型特征研究,不但可以了解该物种种实表型变异特征及其对环境因子的响应,也可为槭属植物系统进化和环境适应等研究提供基础数据。

本文以梓叶槭的5个天然小种群为研究对象,测定了翅果和种子的11个性状,旨在揭示梓叶槭种实的表型变异程度与变异规律,充实我国特有珍稀濒危植物梓叶槭生物学特性基本数据库、促进该物种的种质资源保存与优质种质资源的选育,并为其保护与繁育研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究地点位于有梓叶槭分布的四川省都江堰、平武、雷波、大邑、峨眉山共5个区域。研究地点的地理和环境信息详见表1。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地设置与调查

2016年11–12月在梓叶槭的天然分布区内,选择上述5个分布区的小种群,每个分布点选择6–16株成年母树进行翅果和种子的采集工作,每个植株采集20粒翅果和种子。单株选择标准为植株生长良好、无严重缺陷且无病虫害。采样点地理生态因子(四川

表1 研究地点的地理及环境信息

Table 1 Geographical and environmental information of the five natural small populations of *Acer catalpifolium*

研究地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude (m)	年平均气温 Mean annual temperature (°C)	年平均降水量 Mean annual precipitation (mm)
都江堰 Dujiangyan	103°31'28"–103°32'50" E, 30°51'22"–30°53'27" N	823	14.28	1,155
平武 Pingwu	104°23'41"E, 32°14'14" N	1,120	15.20	957
雷波 Leibo	103°39'50"–103°39'56" E, 28°31'13"–28°31'24" N	995	14.50	1,099
大邑 Dayi	103°15'36"–103°22'28" E, 30°36'08"–30°42'02" N	1,960	15.35	1,223
峨眉山 Emeishan	103°24'04"–103°26'18" E, 29°33'45"–29°35'02" N	718	16.07	1,376



表2 采样地点地形地貌以及调查母树信息表

Table 2 Geomorphic information of sites and investigated mother trees for the five natural small populations of *Acer catalpifolium*

种群 Population	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	地貌类型 Geomorphic type	调查母树 Mother tree investigated			
				调查数量 Number	平均树高 Mean height (m)	平均胸径 Mean DBH (cm)	平均冠幅 Mean crown
都江堰 Dujiangyan	15	南、东南、东北、西北 South, southeast, northeast, northwest	山地 Mountain	16	14	15	7 m × 7 m
平武 Pingwu	40	西南/北 Southwest, north	沟边山地 Valley side mountain	6	15.5	34	7 m × 7 m
雷波 Leibo	20	东南 Southeast	山地 Mountain	9	7	12	5 m × 4 m
大邑 Dayi	38	南、北 South, north	山地 Mountain	6	9.5	20	6 m × 7 m
峨眉山 Emeishan	15	北、西南、南 North, southwest, south	山地 Mountain	10	13	23	12 m × 12 m

植被协作组, 1980)、母树生长情况见表1和表2。

### 1.2.2 梓叶槭种实形态指标的测定

选择易于获取的9个种实表型性状进行测定。具体包括: 翅果长(KFL)、翅果宽(KFW)、翅果长宽比(KFLW)、着生痕(BM)、种子长(SL)、种子宽(SW)、种子长宽比(SLW)、种子厚度(ST)和果柄长(FSL)。用游标卡尺分别测量其长宽(详见图1), 测量精度为0.01 mm。此外, 以每个采集点为单位, 收集样株翅果(手动去皮获得种子), 每株500粒, 混匀后利用万分位天平称重, 再换算成翅果/种子千粒重, 重复3次。

### 1.3 数据统计分析

使用Climate-China (V4.4)对1971–2000年的PRISM数据进行降尺度处理, 提取各采样点的地理坐标和海拔的气象信息(Daly et al, 2002; 张雷等, 2011), 选择气象指标包括平均温度、年平均降水

量、年平均最暖月温度、年平均最冷月温度和年平均生长期(5–9月)降水量等, 以期揭示梓叶槭种实对于水热等主要气象因子的响应和适应。

计算获取各表型性状的平均值、标准差以及变异系数(CV); 在对所有数据进行齐性检验的基础上, 开展表型性状间的差异性检验和LSD或Duncan多重比较分析; 利用巢式设计的方差分析法(葛颂等, 1988)对各种群不同单株的表型性状值进行分析; 利用方差分析的结果计算表型分化系数(公式1), 该指标是描述性状种群间平均方差占总方差的比例, 表明表型变异在种群间的贡献大小(冯秋红等, 2017)。

$$\text{表型分化系数} = \frac{\text{种群间方差值}}{\text{种群间方差值} + \text{种群内方差值}} \quad (1)$$

同时, 还对梓叶槭种实9种表型性状间以及种实11种性状与主要气象因子间的相关关系进行了Pearson相关分析。因为与其他9种表型性状不同, 果实千粒重与种子千粒重的取样单位为种群, 故仅对其进行了性状平均值、标准差、变异系数和差异性检验分析。

齐性检验、方差分析相关分析通过SPSS 16.0完成, 其他统计分析按照常规方法并利用EXCEL 2010进行计算。

## 2 结果

### 2.1 梓叶槭天然种群种实表型性状及其形态变异特征

种实的11种性状的平均值、标准偏差和多重比较结果见表3。梓叶槭种实性状间存在着显著差异。

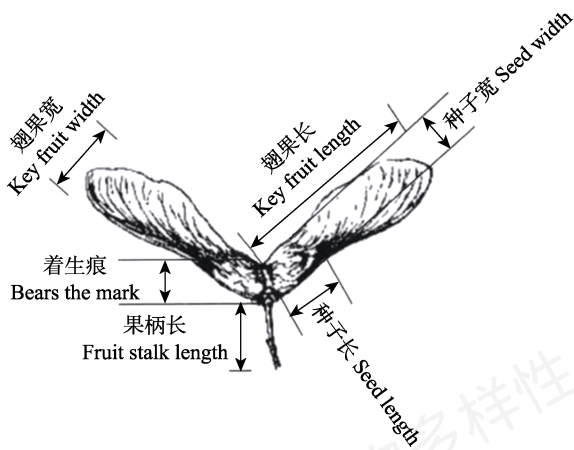


图1 梓叶槭果实形态示意图

Fig. 1 Sketch map of six fruit traits of *Acer catalpifolium*

雷波种群具有最大的翅果长、翅果宽、种子厚度、翅果千粒重, 但是最小的果柄长。平武种群具有最大的着生痕、种子长、种子宽、种子厚度、翅果长宽比、种子千粒重, 但最小的翅果宽和种子长宽比。大邑种群具有最大的果柄长和种子长宽比, 但翅果长、着生痕和种子厚度最小。都江堰种群具有最小的种子长、种子宽、种子厚度、翅果长宽比、翅果和种子千粒重。峨眉山种群具有最小的翅果长宽比。

变异系数是表型性状离散特征的表现。变异系数越大, 性状的离散程度越大, 表型多样性越丰富; 反之则表型多样性越贫乏。梓叶槭5个小种群种实性状的变异系数详见表4。梓叶槭各性状平均变异系数为15.03%, 变异幅度为1.57%–40.64%。11个性状的平均变异系数具有一定的差异: 其中种子厚度最大, 其次是果柄长, 翅果千粒重最小。可见, 翅果千粒重的稳定性最高, 而种子厚度的稳定性最差。5个种群所有性状的平均变异均介于14.29%–16.23%之间, 都江堰种群的表型多样性最为丰富, 平武种群的表型多样性最低。

### 2.2 梓叶槭天然种群种实表型变异和分化特征

梓叶槭种实表型性状在种群间和种群内的差异分析见表5。经F检验, 梓叶槭的翅果和种子的9个表型性状在种群间和种群内均存在极显著差异( $P < 0.01$ )。

根据巢式方差分析结果(表6), 9个表型性状在种群间和种群内的平均方差分量百分比分别是

23.61%和63.11%, 具有一定的差异。表型分化系数的变异范围为2.41%–46.60%, 着生痕的表型分化系数最大(46.60%), 其次是果柄长(46.48%)和种子宽(35.25%), 翅果长宽比的分化系数最小(2.41%)。种群间平均表型分化系数为23.61%, 说明梓叶槭小种群种实表型变异在种群间的贡献仅占23.61%, 种群内的变异更大, 种群内多样性高于种群间。

### 2.3 梓叶槭种实表型性状间的相关关系

梓叶槭各种实表型性状间的相关关系见表7。首先, 除种子长和着生痕之间无显著相关外, 翅果长、翅果宽、着生痕、种子长、种子宽和种子厚度6个性状两两之间均呈现极显著正相关。其次, 果柄长与翅果长、翅果宽和着生痕之间呈现极显著负相关, 而与种子长呈极显著正相关, 与种子宽和种子厚度无显著相关。翅果长宽比除了与翅果长呈极显著正相关、与翅果宽呈极显著负相关外, 与其他性状间均无显著相关。最后, 种子长宽比与着生痕、种子宽分别呈现极显著负相关, 而与种子长、种子厚度和果柄长呈现极显著正相关。

梓叶槭种子和翅果千粒重与表型性状间的相关关系详见表8。首先, 9个种实表型性状均与种子和翅果千粒重呈现正相关; 其次, 种子长、种子宽、种子厚度与种子和翅果千粒重均呈现极显著正相关, 而翅果长与翅果千粒重呈极显著正相关, 与种子千粒重呈现显著正相关, 翅果宽则仅与翅果千粒重呈现显著正相关, 其余种实表型性状与种子和翅

表3 梓叶槭天然小种群间种实性状的平均值及标准偏差

Table 3 Means and standard deviations of 11 fruit traits in the five natural small populations of *Acer catalpifolium*

种群 Population	样本 量 Sample size	平均值±标准差 Mean±SD										
		翅果长 KFL (cm)	翅果宽 KFW (cm)	着生痕 BM (cm)	种子长 SL (cm)	种子宽 SW (cm)	种子厚度 ST (cm)	果柄长 FSL (cm)	翅果 长宽比 KFLW	种子 长宽比 SLW	翅果 千粒重 TFW (g)	种子 千粒重 TSW (g)
都江堰 Dujiangyan	320	3.24±0.35 <sup>c</sup>	1.11±0.15 <sup>c</sup>	0.54±0.05 <sup>b</sup>	0.77±0.12 <sup>d</sup>	0.46±0.06 <sup>c</sup>	0.11±0.04 <sup>c</sup>	1.42±0.39 <sup>d</sup>	2.93±0.32 <sup>ab</sup>	1.71±0.23 <sup>b</sup>	2.21±0.03 <sup>c</sup>	0.84±0.03 <sup>c</sup>
平武 Pingwu	120	3.38±0.27 <sup>b</sup>	1.10±0.09 <sup>c</sup>	0.68±0.05 <sup>a</sup>	0.92±0.12 <sup>a</sup>	0.56±0.05 <sup>a</sup>	0.13±0.09 <sup>a</sup>	2.10±0.49 <sup>b</sup>	3.07±0.21 <sup>ab</sup>	1.63±0.17 <sup>c</sup>	3.03±0.03 <sup>a</sup>	1.40±0.05 <sup>a</sup>
雷波 Leibo	180	3.71±0.26 <sup>a</sup>	1.22±0.10 <sup>a</sup>	0.49±0.04 <sup>c</sup>	0.89±0.12 <sup>ab</sup>	0.52±0.06 <sup>b</sup>	0.13±0.03 <sup>a</sup>	1.24±0.29 <sup>c</sup>	3.06±0.27 <sup>a</sup>	1.76±0.41 <sup>b</sup>	3.41±0.05 <sup>a</sup>	1.38±0.02 <sup>a</sup>
大邑 Dayi	120	3.21±0.32 <sup>d</sup>	1.11±0.15 <sup>c</sup>	0.48±0.06 <sup>d</sup>	0.86±0.14 <sup>b</sup>	0.49±0.05 <sup>d</sup>	0.11±0.03 <sup>c</sup>	2.21±0.65 <sup>a</sup>	3.01±1.11 <sup>ab</sup>	1.78±0.27 <sup>a</sup>	2.73±0.07 <sup>b</sup>	1.08±0.05 <sup>b</sup>
峨眉山 Emeishan	200	3.41±0.32 <sup>b</sup>	1.16±0.11 <sup>b</sup>	0.54±0.04 <sup>b</sup>	0.84±0.1 <sup>c</sup>	0.50±0.05 <sup>c</sup>	0.12±0.02 <sup>b</sup>	1.59±0.40 <sup>c</sup>	2.93±0.25 <sup>b</sup>	1.71±0.23 <sup>b</sup>	2.86±0.04 <sup>b</sup>	1.01±0.03 <sup>b</sup>

不同小写字母表示同一列数据间差异显著( $P < 0.05$ )

Different small letters mean significant differences ( $P < 0.05$ ). KFL, Key fruit length; KFW, Key fruit width; KFLW, The ratio of key fruit length to width; BM, Bears the mark; SL, Seed length; SW, Seed width; SLW, The ratio of seed length to seed width; SWSC, Seed weight in single key fruit; ST, Seed thickness; FSL, Fruit stalk length; TFW, Thousand-fruit weight; TSW, Thousand-seed weight.

表4 梓叶槭天然小种群表型性状的变异系数(性状代号同表3)

Table 4 Variation coefficients of phenotypic traits in *Acer catalpifolium* natural small populations. The phenotypic traits are the same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	变异系数 Variation coefficients (%)					平均值 Mean (%)
	都江堰种群 Dujiangyan	平武种群 Pingwu	雷波种群 Leibo	大邑种群 Dayi	峨眉山种群 Emeishan	
翅果长 KFL	14.68	7.87	6.84	11.18	17.09	11.53
翅果宽 KFW	14.8	8.00	8.77	11.1	11.87	10.91
着生痕 BM	9.98	6.63	13.68	22.14	8.31	12.15
种子长 SL	16.76	13.17	15.7	16.21	21.12	16.59
种子宽 SW	14.99	8.35	10.91	11.09	14.69	12.01
种子厚度 ST	46.16	67.73	39.74	22.7	26.86	40.64
果柄长 FSL	28.9	23.57	25.88	30.13	34.16	28.53
翅果长宽比 KFLW	13.71	6.86	9.95	10.89	11.59	10.6
种子长宽比 SLW	13.84	10.34	28.61	19.31	15.93	17.61
翅果千粒重 TFW	1.44	0.88	1.37	2.63	1.53	1.57
种子千粒重 TSW	3.28	3.78	1.57	4.61	2.88	3.22
平均值 Mean	16.23	14.29	14.82	14.73	15.09	15.03

表5 梓叶槭各分布点间及分布点内翅果、种子表型性状的方差表(性状代号同表3)

Table 5 Variance of phenotypic traits among and within populations of *Acer catalpifolium*. The phenotypic traits are the same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	均方 Mean square			F值 F value	
	种群间 Among populations	种群内 Within population	随机误差 Random error	种群间 Among populations	种群内 Within population
翅果长 KFL	8.7860	0.2010	0.0058	43.7730**	34.3670**
翅果宽 KFW	0.5060	0.0190	0.0023	25.9540**	8.3510**
着生痕 BM	0.9340	0.0040	0.0001	245.7320**	53.2950**
种子长 SL	0.6890	0.0220	0.0012	31.8010**	18.6870**
种子宽 SW	0.2660	0.0040	0.0002	65.3130**	20.2830**
种子厚度 ST	0.0220	0.0020	0.0003	9.0660**	7.7230**
果柄长 FSL	31.9300	0.2440	0.0107	130.8680**	22.7050**
翅果长宽比 KFLW	0.7130	0.4630	0.1254	1.5420**	3.6910**
种子长宽比 SLW	1.0790	0.1050	0.0178	10.2480**	5.9060**

\*\*  $P < 0.01$ .

果千粒重间关系不显著。

#### 2.4 梓叶槭种实表型性状与环境因子的相关关系

环境因子与梓叶槭种实表型性状间的相关关系见表9。11个种实性状与气象因子间均无显著相关关系。

### 3 讨论

通过对梓叶槭天然分布的5个小种群翅果、种子等种实表型性状的研究发现,梓叶槭的种实表型

性状在种群间和种群内都存在极显著的差异,而种内变异占据了更主要的位置(占比63.11%),其中起主要作用的是翅果长宽比、种子长宽比、翅果长和种子长等。大量研究表明,物种的表型变异程度往往与其分布范围的大小成正比关系(Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990; Frankham et al, 2002),这在本研究中也得到了证实:梓叶槭分布范围较小,且常零散分布,难以形成单一纯林或群落,所以其表型变异较小,平均变异系数为

表6 梓叶槭种实表型性状的方差分量及种群间表型分化系数(性状代号同表3)

Table 6 Variance component and differentiation coefficient of phenotypic traits among and within *Acer catalpifolium* natural small populations. The phenotypic traits are the same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	方差分量 Variance component			方差分量百分比 Percentage of variance portion (%)			表型分化系数 Phenotypic differentiation coefficient
	种群间 Among populations	种群内 Within population	随机误差 Random errors	种群间 Among populations	种群内 Within population	随机误差 Random errors	
翅果长 KFL	0.0418	0.1413	0.0066	22.06	74.48	3.46	22.85
翅果宽 KFW	0.0024	0.0053	0.0013	26.47	58.86	14.68	31.02
着生痕 BM	0.0045	0.0052	0.0013	41.28	47.29	11.43	46.60
种子长 SL	0.0033	0.0108	0.0018	20.61	67.85	11.54	23.30
种子宽 SW	0.0013	0.0024	0.0009	28.54	52.43	19.03	35.25
种子厚度 ST	0.0001	0.0006	0.0004	8.23	52.10	39.67	13.64
果柄长 FSL	0.1608	0.1852	0.0078	45.46	52.35	2.20	46.48
翅果长宽比 KFLW	0.0012	0.0495	0.0043	2.22	89.93	7.86	2.41
种子长宽比 SLW	0.0048	0.0197	0.0026	17.68	72.71	9.61	19.56
平均值 Mean	—	—	—	23.61	63.11	13.27	27.23

表7 梓叶槭天然小种群9个种实表型性状间的相关分析(性状代号同表3)

Table 7 Correlation of 9 fruit traits in *Acer catalpifolium* natural small populations. The phenotypic traits are the same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	翅果长 KFL (cm)	翅果宽 KFW (cm)	着生痕 BM (cm)	种子长 SL (cm)	种子宽 SW (cm)	种子厚度 ST (cm)	果柄长 FSL (cm)	翅果长宽比 KFLW	种子长宽比 SLW
翅果长 KFL	1								
翅果宽 KFW	0.572**	1							
着生痕 BM	0.217**	0.102**	1						
种子长 SL	0.318**	0.292**	0.06	1					
种子宽 SW	0.417**	0.372**	0.151**	0.541**	1				
种子厚度 ST	0.121**	0.089**	0.116**	0.418**	0.251**	1			
果柄长 FSL	-0.160**	-0.084*	-0.179**	0.154**	0.040	0.063	1		
翅果长宽比 KFLW	0.271**	-0.310**	0.042	0.053	0.020	0.005	0.011	1	
种子长宽比 SLW	-0.016	0.000	-0.124**	0.581**	-0.263**	0.216**	0.147**	0.036	1

\*\*  $P < 0.01$ .

表8 梓叶槭果实千粒重与9个种实表型性状间的相关关系(性状代号同表3)

Table 8 Correlation of nine fruit traits and thousand-fruit weigh, thousand-seed weight in the natural small populations of *Acer catalpifolium*. The phenotypic traits are the same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	翅果长 KFL	翅果宽 KFW	着生痕 BM	种子长 SL	种子宽 SW	种子厚度 ST	果柄长 FSL	翅果长宽比 KFLW	种子长宽比 SLW
翅果千粒重 TFW	0.715**	0.679*	0.040	0.924**	0.797**	0.713**	0.214	0.444	0.398
种子千粒重 TSW	0.627*	0.478	0.145	0.919**	0.766**	0.796**	0.270	0.494	0.434

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

18.88%，变异幅度为11.38%–40.64%。与其他种群相比，平武种群因分布相对较为集中，故其种实表型性状的变异系数(表型多样性)也相对较低。正因为梓叶槭分布范围不大，其分布区内的温湿度差异也不大(表1)，所以种群间变异较小。一般来说，典型异花授粉的植物，其交配系统可以促进种群间的

基因交流，增加有效种群大小，减少基因漂变对遗传结构的影响(Hamrick & Godt, 1990)。作为槭树科的高大乔木，梓叶槭虽然是异花授粉植物，但雌雄同株，这大大促进了其繁衍后代的几率，但同时却限制了个体间的基因交流，促进了种群内分化。因为在天然分布的群落中，近缘种混交情况不常见

表9 梓叶槭表型性状与气象因子间的相关关系(性状代号同表3)

Table 9 Correlation between phenotypic traits and meteorological factors in *Acer catalpifolium* natural small populations. The phenotypic traits are same as Table 3.

表型性状 Phenotypic trait	海拔 Altitude (m)	年平均温度 Mean annual temperature (°C)	年平均最暖月温度 Mean annual temperature in the warmest month (°C)	年平均最冷月温度 Mean annual temperature in the coldest month (°C)	年平均降水量 Mean annual precipitation (mm)	年平均生长季(5-9月)降水量 Mean annual precipitation between May and September (mm)
翅果长 KFL	0.124	0.184	0.099	0.266	0.124	-0.019
翅果宽 KFW	0.145	0.182	0.101	0.226	0.384	0.191
着生痕 BM	-0.26	0.278	0.234	0.374	-0.216	-0.194
种子长 SL	0.147	0.134	0.017	0.249	-0.018	-0.12
种子宽 SW	0.187	0.153	-0.002	0.29	0.068	-0.059
种子厚度 ST	0.302	-0.059	-0.166	0.108	-0.392	-0.263
果柄长 FSL	-0.265	0.165	0.161	0.174	-0.04	-0.016
翅果长宽比 KFLW	0.013	0.138	0.098	0.192	-0.122	-0.208
种子长宽比 SLW	0.041	0.001	0.01	0.007	-0.149	-0.142
翅果千粒重 TFW	0.264	0.145	0.000	0.289	-0.003	-0.082
种子千粒重 TSW	0.388	-0.025	-0.168	0.139	-0.289	-0.341

(张宇阳等, 2018), 所以基因交流也很难发生。在建立梓叶槭种质资源圃时, 应该尽量采集不同种源地的种质资源, 最大程度地保存物种的表型多样性。表型变异系数指示了植物对于环境的适应潜力, 即表型变异系数越大, 植物对于环境变化的适应能力越强, 适应的环境范围可能越广(李帅锋等, 2013; 冯秋红等, 2017)。梓叶槭平均表型分化系数为 27.33%, 低于云杉(*Picea balfouriana*) (辜云杰等, 2009)、高山松(*Pinus densata*) (毛建丰等, 2007)以及白皮松(*P. bungeana*) (李斌等, 2002), 但高于思茅松(*P. kesiya*) (李帅锋等, 2013)和岷江柏(*Cupressus chengiana*) (冯秋红等, 2017)等裸子植物。在槭树科植物中, 梓叶槭的表型分化程度高于茶条槭(王丹等, 2010)和葛萝槭等(孟超等, 2013)。种群中表型变异小的性状更多反映了种群的生存信息(陈天翼等, 2013)。通过对梓叶槭5个小种群表型性状变异系数的分析发现, 种子厚度、果柄长度的变异程度相对较大(表8), 这2个性状最能反映梓叶槭的表型变异。种子的厚度代表了种子的饱满程度, 是影响植物能否成功定居的主要因素(Sørensen & Miles, 1978)。饱满的种子更容易成功定居并繁衍后代。与表型性状相比, 翅果千粒重和种子千粒重的变异系数较低, 但在不同种群间仍存在一定的差异: 大邑种群变异程度最大, 说明其种实质量参差不齐, 平武种群的翅果千粒重变异最小, 雷波种群的种子千粒重变异

最小, 说明两者分别具有相对较好的翅果和种子质量。整体而言, 与其他槭类树种(王丹等, 2010; 孟超等, 2013)相比, 梓叶槭种实表型的变异程度略高, 但与其他物种相比则仍然较低。同时, 梓叶槭种实表型性状受气象因子影响不显著, 这可能与梓叶槭分布范围相对较小有关。

植物表型变异主要是同种植物适应不同环境的结果(李斌等, 2002)。本研究发现, 翅果和种子的形态在不同种群间均存在差异, 如平武种群具有最大的翅果, 雷波种群具有最大的种子但最短的果柄, 但两种群的翅果和种子千粒重均最大; 而都江堰种群的种子最小, 大邑种群的翅果和着生痕最小(如表3所示), 这可能显示了梓叶槭种群种子定居策略的多样性(李帅峰等, 2013)。比如, 在盆地丘陵区(都江堰)的梓叶槭种子较小、且饱满度较差, 而在盆地边缘中山区(平武和雷波)的梓叶槭种群的种子均较饱满。它们根据各自种群所处环境的差异, 进化选择了不同的定居方式, 如通过增加传播能力(翅果大小)来帮助后代顺利定居。而这种差异的产生是否与梓叶槭所生存的自然条件(低山区、湿度大、多云雾)有关(表1), 或者与群落环境有关, 如与伴生种间的竞争关系(许恒和刘艳红, 2018), 还有待于进一步研究。

综上所述, 梓叶槭种实表型性状在种群间和种群内均存在显著差异, 且种群内的变异大于种群间,

种群间分化程度相对较小。翅果千粒重是最稳定的种实性状, 而种子厚度的变异范围最大, 是影响梓叶槭种群繁衍的重要指标。都江堰种群的种实表型多样性最丰富, 而平武种群则最小, 5个种群间差异不大。种实性状受气象因子影响不显著。就种实表型性状而言, 雷波种群和平武种群均具有最大的种子厚度和均一的种实质量, 可作为梓叶槭优质种质资源的首选地。

### 参考文献

- Chen TY, Liu ZH, Lou AR (2013) Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 344–353. (in Chinese with English abstract) [陈天翌, 刘增辉, 娄安如 (2013) 刺萼龙葵种群在中国不同分布地区的表型变异. *植物生态学报*, 37, 344–353.]
- Daly C, Gibson WP, Taylor GH, Johnson GL, Pasteris P (2002) A knowledge-based approach to the statistical mapping of climate. *Climate Research*, 22, 99–113.
- Fang WP (1981) *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 46. Science Press, Beijing. (in Chinese) [方文培 (1981) 中国植物志(46卷). 科学出版社, 北京.]
- Feng QH, Shi ZM, Xu ZJR, Miao N, Tang JC, Liu XL, Zhang L (2017) The study on phenotypic variations in cones and seeds of natural *Cupressus chengiana* populations in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 748–756. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 徐峥静茹, 缪宁, 唐敬超, 刘兴良, 张雷 (2017) 岷江柏天然种群种实表型变异特征. *应用生态学报*, 28, 748–756.]
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ge S, Wang MX, Chen YW (1988) Study on genetic structure of *Pinus massoniana* populations with isozyme. *Scientia Silvae Sinicae*, 24, 399–409. (in Chinese with English abstract) [葛颂, 王明麻, 陈岳武 (1988) 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. *林业科学*, 24, 399–409.]
- Gu YJ, Lou JX, Wu YW, Cao XJ (2009) Phenotypic diversity in natural populations of *Picea balfouriana* in Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 291–301. (in Chinese with English abstract) [辜云杰, 罗建勋, 吴远伟, 曹小军 (2009) 川西云杉天然种群表型多样性. *植物生态学报*, 33, 291–301.]
- Guo Z, Zang RG (2013) Evaluation index system of endangered levels of the wild plants with tiny population in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 49, 10–17. (in Chinese with English abstract) [国政, 臧润国 (2013) 中国极小种群野生植物濒危程度评价指标体系. *林业科学*, 49, 10–17.]
- Hamrick JL, Godt MJW (1990) Allozyme diversity in plant species. In: *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources* (eds Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, Wier BS), pp. 43–63. Sinauer Associates, Sunderland.
- Li B, Gu WC, Lu BM (2002) A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana*. *Biodiversity Science*, 10, 181–188. (in Chinese with English abstract) [李斌, 顾万春, 卢宝明 (2002) 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究. *生物多样性*, 10, 181–188.]
- Li S, Cai YL, Xu L, Zhao GF (2003) Morphological differentiation of samaras and seeds of *Dipteronia dyeriana* (Aceraceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 25, 589–595. (in Chinese with English abstract) [李珊, 蔡宇良, 徐莉, 赵桂仿 (2003) 云南金钱槭果实、种子形态分化研究. *云南植物研究*, 25, 589–595.]
- Li SF, Su JR, Liu WD, Lang XD, Zhang ZJ, Su L, Jiang CXZ, Yang HJ (2013) Phenotypic variations in cones and seeds of natural *Pinus kesiya* var. *langbianensis* populations in Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 998–1009. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 郎学东, 张志钧, 苏磊, 贾呈鑫, 杨华景 (2013) 思茅松天然群体种实表型变异. *植物生态学报*, 37, 998–1009.]
- Loveless MP, Hamrick JL (1984) Ecological determinant of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 65–95.
- Ma WB, Xu G, Ji HJ, Liu XL (2014) Preliminary study on germination characteristics of the rare plant *Acer catalpifolium*. *Seed*, 33(12), 87–90. (in Chinese with English abstract) [马文宝, 许戈, 姬慧娟, 刘兴良 (2014) 珍稀植物梓叶槭种子萌发特性初步研究. *种子*, 33(12), 87–90.]
- Mao JF, Li Y, Liu YJ, Li H, Wang XR (2007) Cone and seed characteristic of *Pinus densata* and their adaptive fitness implications. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 31, 291–299. (in Chinese with English abstract) [毛建丰, 李悦, 刘玉军, 刘灏, 王晓茹 (2007) 高山松种实性状与生殖适应性. *植物生态学报*, 31, 291–299.]
- Meng C, Zheng X, Ji ZF, Lin LL, Zhang CQ, Wang YL (2013) Phenotypic diversity of natural populations of *Acer grosseri* in Shanxi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 2232–2240. (in Chinese with English abstract) [孟超, 郑昕, 姬志峰, 林丽丽, 张翠琴, 王祎玲 (2013) 山西葛萝槭天然种群表型多样性研究. *西北植物学报*, 33, 2232–2240.]
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- Sichuan Vegetation Coordination Group (1980) *Sichuan Vegetation*. Sichuan People's Publishing House, Chengdu. (in Chinese) [四川植被协作组 (1980) 四川植被. 四川人民出版社, 成都.]
- Sørensen FC, Miles RS (1978) Cone and seed weight relationship in Douglas-fir from western and central Oregon. *Ecology*, 59, 641–644.
- Wang D, Pang CH, Gao YH, Hao XJ, Wang YL (2010) Phenotypic diversity of *Acer ginnala* (Aceraceae) populations at different altitude. *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 117–125.

- (in Chinese with English abstract) [王丹, 庞春华, 高亚卉, 郝晓杰, 王祎玲 (2010) 茶条槭不同海拔种群的表型多样性. 云南植物研究, 32, 117–125.]
- Xu H, Liu YH (2018) Relationship between diameter class structure and intraspecific and interspecific competitions of precious and endangering plant *Acer catalpifolium*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 1160–1170. (in Chinese with English abstract) [许恒, 刘艳红 (2018) 珍稀濒危植物梓叶槭种群径级结构与种内种间竞争关系. 西北植物学报, 38, 1160–1170.]
- Yu DP, Peng QX, Li CH, Xie KP, Zhang GZ, Li SL (2008) Research on the biological characters of the seeds of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Wild Plant Resources*, 27(6), 30–64. (in Chinese with English abstract) [余道平, 彭启新, 李策宏, 谢孔平, 张国珍, 李世丽 (2008) 梓叶槭种子生物学特性研究. 中国野生植物资源, 27(6), 30–64.]
- Yu SL, Fang WW (2012) New advances in seed geography. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 918–922. (in Chinese with English abstract) [于顺利, 方伟伟 (2012) 种子地理学研究的新进展. 植物生态学报, 36, 918–922.]
- Zhang L, Liu SR, Sun PS, Wang TL (2011) Comparative evaluation of multiple models of the effects of climate change on the potential distribution of *Pinus massoniana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1091–1105. (in Chinese with English abstract) [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立 (2011) 气候变化对马尾松潜在分布影响预估的多模型比较. 植物生态学报, 35, 1091–1105.]
- Zhang YY, Ma WB, Yu T, Ji HJ, Gao J, Li JQ, Gao S (2018) Study on population structure and community characteristics of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 24(4), 1–9. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 马文宝, 于涛, 姬慧娟, 高健, 李俊清, 高尚 (2018) 梓叶槭种群结构和群落特征研究. 应用与环境生物学报, 24(4), 1–9.]

(责任编辑: 陈又生 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

# 不同郁闭度对野外回归的梓叶槭幼树 形态和生理特征的影响

张宇阳<sup>1</sup> 于涛<sup>1</sup> 马文宝<sup>2</sup> 王飞<sup>3</sup> 田成<sup>1</sup> 李俊清<sup>1\*</sup>

1 (北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083)

2 (四川省林业科学研究院国家森林和草地管理四川森林生态与资源环境重点实验室, 成都 610081)

3 (中国科学院植物研究所西亚高山植物园, 四川都江堰 611843)

**摘要:** 濒危植物野外回归是扩大极小种群野生植物种群的有效途径。适宜的回归生境是物种生长的必要条件, 研究植物的生理生态特征对不同野外回归生境的适应性, 是科学评价濒危物种回归生境适宜性的关键指标。本文以野外回归的极小种群野生植物梓叶槭(*Acer catalpifolium*)为研究对象, 探讨了无遮荫、林缘、林隙以及林下(郁闭度由小到大) 4种不同光照条件对梓叶槭幼树的形态特征、光合特征、类黄酮指数及叶绿素含量等的影响。结果表明: (1)随着郁闭度的增大, 梓叶槭幼树的基径、冠幅以及新生枝条数量产生差异, 均呈现先增大后减小的趋势; (2)在林缘生境中, 梓叶槭幼树的单叶面积及单叶质量均最大, 比叶面积随着郁闭度的增大而增大; (3)随着郁闭度的增大, 梓叶槭叶片胞间CO<sub>2</sub>浓度、蒸腾速率及气孔导度均呈现先减小后增大的趋势, 叶绿素含量呈现上升趋势, 类黄酮指数则呈现先增大后减小的趋势。综上可知, 林缘适宜的光照条件更适合梓叶槭野外回归。这一结果可为梓叶槭以及其他极小种群野生植物的回归生境适宜性的探索研究提供借鉴。

**关键词:** 梓叶槭; 野外回归; 郁闭度; 形态指标; 生理指标

## Physiological and morphological effects of different canopy densities on reintroduced *Acer catalpifolium*

Yuyang Zhang<sup>1</sup>, Tao Yu<sup>1</sup>, Wenbao Ma<sup>2</sup>, Fei Wang<sup>3</sup>, Cheng Tian<sup>1</sup>, Junqing Li<sup>1\*</sup>

1 Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083

2 Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Sichuan Forest Ecology, Resources and Environment, Sichuan Academy of Forestry Sciences, Chengdu 610081

3 West China Subalpine Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dujiangyan, Sichuan 611843

**Abstract:** The reintroduction of an endangered plant is an effective way to increase its wild plant populations. Suitable habitat is a necessary condition for reintroduced species to survive. Studying the adaptability of a plant's physiology to different habitats prior to reintroduction is key for evaluating how successful the endangered species would be in each habitat. In this study, *Acer catalpifolium*, a Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP), was studied to explore the effects of habitat conditions on the morphological traits, photosynthetic characteristics, flavonoid index and chlorophyll contents of *A. catalpifolium* seedlings. The habitat conditions, no shading, forest edge, gap and understory, are ordered in a gradient from low to high canopy density. The results show that: (1) The change in canopy density correlated with the differences in base diameter, crown width and number of new branches. (2) The maximum single leaf area and single leaf mass were found in the forest edge habitat, and the specific leaf area increased as canopy density increased. (3) With increasing canopy density, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, transpiration rate and stomatal conductance of *A. catalpifolium* showed an initial decrease before increasing. In contrast,

收稿日期: 2019-06-06; 接受日期: 2019-07-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物回归技术与示范”课题(2016YFC0503106)和四川省科技支撑项目(2017JY0280)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijq@bjfu.edu.cn



the flavonoid index showed an initial increase before decreasing. Chlorophyll content showed a consistent upward trend. In summary, the light conditions of forest edge habitat make it more suitable than the other habitats in this study for the reintroduction of *A. catalpifolium*. This study establishes a theoretical and practical basis for field reintroductions of *A. catalpifolium*, and provides significant guidance for exploring suitable habitat for the reintroduction of other Wild Plant with Extremely Small Populations.

**Key words:** *Acer catalpifolium*; reintroduction in the wild; canopy density; morphological indicators; physiological indicators

光照是影响植物生长和分布的主要环境因素之一(Tang et al, 2015)。植物的光捕获和利用效率直接影响森林生态系统中植被的生存和发展(Dutilleul et al, 2015; Liu et al, 2015)。森林植被盖度影响林内的光照条件, 过密或者过疏均会影响林木幼苗的生长、分布和扩张, 导致林木生长停止甚至死亡(章志都等, 2008; 杨淑芬和谷银森, 2011)。长期生长在不同光环境下的同种植物, 其表型和生理生态特性会有所不同, 如随着郁闭度的增加, 叶面积减少、比叶面积和叶绿素含量增加(Parelle et al, 2006)。有研究指出, 光照环境在幼苗幼树时期影响尤为明显(Katahata et al, 2007), 影响到它们的存活、生长和更新等。

光照不足会限制植物的光合作用, 降低植物的净碳吸收和生长, 从而对植物造成胁迫(Tang et al, 2015)。然而, 高光强也会对植物造成不利影响, 如过饱和的光密度会破坏PS II的D1蛋白质形成从而产生光抑制效应(Taiz & Zeiger, 2009)。反过来, 植物也会通过调节体内色素来适应光环境的变化。如Wu等(2017)发现植物会通过增加叶片叶绿素含量来提升PS II功能和光捕获效率; Yang等(2017)的研究指出花青素对光照较为敏感, 高光强诱发的光抑制会限制相关光诱导酶活性, 从而阻碍花青素的生物合成。

分析植物对不同光照强度的形态响应和生理响应, 是揭示一个物种对光照条件耐受性的有效手段, 在农业、生态、再造林和园艺中均广泛应用(Valladares et al, 2002; Aleric & Kirkman, 2005)。这一方法也广泛用于评估濒危植物的最佳生境条件, 以便保护仅存的极小种群植物或在极为多样化的条件下发现的珍稀濒危物种(Smith et al, 1993; Aleric & Kirkman, 2005)。例如, U.S. Fish and Wildlife Service Species Profile (1993)针对濒危物种*Lindera melissifolia*的拯救计划表明, 全面了解光照对植物生活力的影响对其保护具有重要意义。也有学者指出, 获取目标植物生态需求和物种生物学的相关基

础数据是对稀有物种进行科学抢救和管理的基础(Aleric & Kirkman, 2005)。

极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP)是我国政府提出的一个关于珍稀濒危植物的新概念, 是指分布地域狭窄或呈间断分布, 由于自身原因或长期受到外界因素胁迫干扰而呈现出种群退化和数量持续减少, 种群及个体数量都极少, 已经低于稳定存活界限的最小生存种群, 是濒临灭绝的野生植物(Ren et al, 2012)。我国植物总数占全球的8% (Sang et al, 2011), 其中处于濒危或者受威胁的物种占植物总数的15%–20%, 因此, 加强濒危植物的保护已经刻不容缓(蒋志刚和马克平, 2014)。但目前对极小种群物种的认识有限, 亟需探索濒危植物野外回归的基础理论和关键技术, 以制定相应的保护对策。

梓叶槭(*Acer catalpifolium*)隶属无患子科槭属, 为落叶大乔木, 树冠伞形, 冠幅较大(国家林业局, 2009), 是典型的极小种群野生植物。关于该种已有的研究主要集中于种质资源和野外群落特征方面(于道平等, 2008; 马文宝等, 2014; 张宇阳等, 2018), 而有关其野外生境适应策略及适宜生境的评价尚未见报道, 这对于该物种的有效拯救和保护措施的科学制定都极为不利。

为此, 本研究拟通过对不同光照条件下梓叶槭回归后幼树植株的生长状况和生理指标进行评价, 回答以下科学问题: (1)梓叶槭幼树对不同郁闭度生境的形态学适应性; (2)梓叶槭幼树对不同郁闭度生境的生理生态适应性; (3)梓叶槭幼树的适宜郁闭度生境的选择。旨在进一步了解梓叶槭种群的适宜生境特点, 为梓叶槭种群的复壮提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

梓叶槭回归幼苗: 2016年12月, 在都江堰财神庙旁(103°32'37" E; 30°57'22" N; 海拔814 m)采集梓

叶槭果实, 果实贮藏在4℃冰箱中备用。2017年2月, 将果实去除果翅之后得到种子, 放在培养皿中进行催芽, 待种子发芽后移栽至四川省林业科学研究院唐昌基地进行苗木繁育。

2017年11月初, 选取长势一致的苗木移栽至华西亚高山植物园内(30°57'45" N, 103°35'10" E; 海拔780 m)。苗木分别移栽至无遮荫地(郁闭度 = 0)、林缘(20% < 郁闭度 ≤ 40%)、林隙(50% < 郁闭度 ≤ 70%)及林下(郁闭度 > 90%)等生境中。不同生境的海拔、坡度等条件均一致, 且不同回归条件下的土壤均常年无积水。华西亚高山植物园地处都江堰地区, 位于四川盆地西缘, 属于中亚热带湿润性季风气候。坝区年平均温度15.2℃, 年降水量1,200–1,800 mm, 年均湿度87%; 11月至翌年4月寒冷干燥, 5–10月多阴雨天气。土壤类型主要是黄壤和山地棕黄壤(陈昌笃, 1999), 地带性植被为中亚热带常绿阔叶林, 植物区系处于横断山脉植物区系向华中植物区系的过渡带。

## 1.2 实验设计

不同生境均选取3块郁闭度相似的样地, 每个样地种植5株梓叶槭, 每株苗木的空间均大于2 m × 2 m。移栽之后缓苗2周, 分别于2017年11月中旬、2018年3月中旬、6月中旬及9月中旬测量每株幼树的株高和基径, 于2018年9月中旬测量每株幼树的冠幅和新生枝条数量, 根据枝条颜色判断其当年所抽出的新枝条, 并对每种野外回归生境的梓叶槭新枝进行统计。

2018年8月, 选择晴天早晨(9:00–11:00), 利用LI-6400 XT便携式光合作用测量系统(LI-COR Inc., Lincoln), 在6400-02b LED红/蓝光源叶室上, 测定同叶片的净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )、胞间CO<sub>2</sub>浓度(intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )、气孔导度(stomatal conductance,  $C_s$ )、蒸腾速率(transpiration rate,  $T_i$ )等光合特性。测量室的条件的设定参考Zhang等(2019)。

2018年9月, 在每株样品取15片完整扩展的叶片, 12片用于测定叶面积和质量, 3片用于测量叶绿素含量。

利用扫描仪(CanonScan Lide120)和图像分析仪(Image J)测定叶面积; 测定后的叶子在80℃烘干72 h后称重。比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶片干重。

叶绿素含量测量方法如下: 称取新鲜叶片0.05 g, 放入棕色瓶内, 加入10 mL  $V_{\text{丙酮}}:V_{\text{乙醇}} = 1:1$ 的溶液, 黑暗条件下静置24 h。用紫外可见分光光度计(岛津UV-2600)分别测量在663 nm、645 nm及470 nm波长下的吸光度值。

计算公式如下:

$$\text{叶绿素}a: \text{Chl } a \text{ (mg/g)} = (12.21 \times A_{663} - 2.81 \times A_{645}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (1)$$

$$\text{叶绿素}b: \text{Chl } b \text{ (mg/g)} = (30.311 \times A_{645} - 5.03 \times A_{663}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (2)$$

$$\text{总叶绿素(mg/g)} = (7.18 \times A_{663} + 27.5 \times A_{645}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (3)$$

$$\text{类胡萝卜素(mg/g)} = (1000 \times A_{470} - 3.27 \times \text{Chl } a - 104 \times \text{Chl } b) \times V_T \times N / (1000 \times W \times 229) \quad (4)$$

其中,  $V_T$ 为提取液体积;  $W$ 为样品鲜重;  $N$ 为稀释倍数。

类黄酮和花青素指标的测定: 利用Multiplex 3 荧光式植物生理/胁迫测量仪(FORCE-A, Orsay)测量类黄酮指数和花青素指数。将仪器传感器端垂直靠近梓叶槭顶部3–4对完全伸展的叶片(确保传感器和叶片之间距离为10 cm)进行测量。该仪器可激发6种不同的UV光源, 其中由过滤光电二极管所探测的红外和远红外荧光组合信号可作为类黄酮和花青素含量的指导参数(Li et al, 2013; Brücková et al, 2016)。

## 1.3 数据分析

以每个梓叶槭幼树个体为统计单位, 分析不同野外回归生境中的梓叶槭形态特征和生理响应变化特征, 对所测指标进行单因素方差分析, 利用最小显著性差异法(least-significant difference, LSD)多重比较不同郁闭度条件下梓叶槭形态及生理特征差异的显著性( $P < 0.05$ )。运用SPSS 21对数据进行统计分析, 运用Origin Pro 2016完成绘图。

## 2 结果

### 2.1 不同光照条件对梓叶槭植株形态特征的影响

#### 2.1.1 对株高的影响

不同郁闭度下梓叶槭的株高变化均符合线性增长模型(图1), 以拟合方程斜率作为生长速率, 可以看出无遮荫下株高生长速率最高, 为0.13; 其次是林缘, 生长速率是0.11, 林下和林隙增长速率最小, 为0.08。2018年9月, 无遮荫下植株最高, 无遮荫和林缘生境梓叶槭幼树高度显著高于林下, 分别

为14.03% ( $P < 0.05$ )和8.69% ( $P < 0.05$ )。

### 2.1.2 对基径的影响

不同郁闭度下, 梓叶槭植株生长趋势不同。基径从越冬到开春发芽生长较慢, 因此其生长趋势呈平滑曲线。在图2中, 根据斜率可知, 基径的生长速度大小依次为林缘 > 无遮荫 > 林下 > 林隙。无遮荫和林缘下, 梓叶槭幼树基径显著高于林隙和林下, 无遮荫分别高出73.76% ( $P < 0.05$ )和58.50% ( $P < 0.05$ ); 林缘分别高出59.37% ( $P < 0.05$ )和45.38% ( $P < 0.05$ )。无遮荫和林缘无显著差异( $P > 0.05$ ); 林隙和林下无显著差异( $P > 0.05$ )。

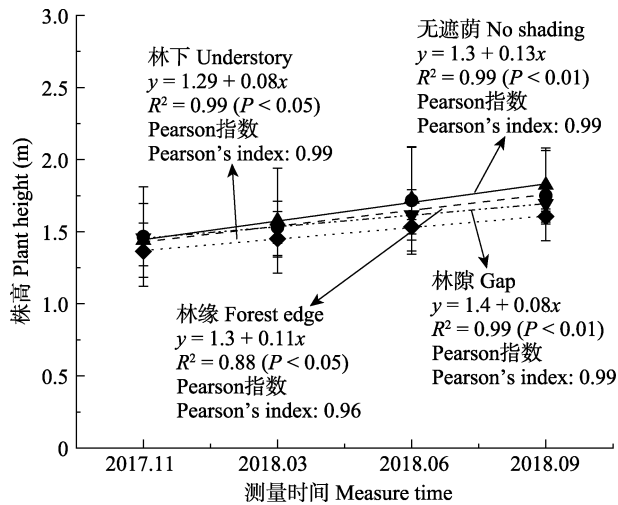


图1 不同光照条件对野外回归梓叶槭株高的影响  
Fig. 1 Effects of different light conditions on plant height of *Acer catalpifolium*

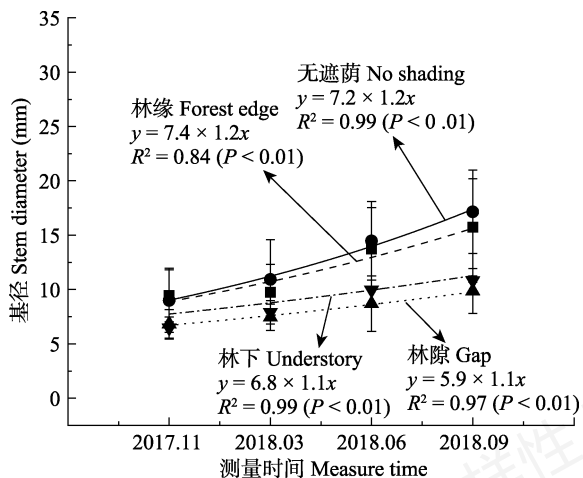


图2 不同光照条件对野外回归梓叶槭基径的影响  
Fig. 2 Effects of different light conditions on the basis of diameter of *Acer catalpifolium*.

### 2.1.3 对冠幅的影响

由图3可知, 林缘和无遮荫生境中梓叶槭冠幅差异不大, 分别为 $0.22 \pm 0.05 \text{ m}^2$ 和 $0.22 \pm 0.06 \text{ m}^2$  ( $P > 0.05$ ), 而随着郁闭度的增大梓叶槭冠幅减小, 在林下显著低于林缘(36.36%,  $P < 0.05$ )和无遮荫(33.33%,  $P < 0.05$ ); 在林隙中, 冠幅同样显著低于林缘(50%,  $P < 0.05$ )和无遮荫(47.62%,  $P < 0.05$ )。而林隙和林下的野外回归生境中, 梓叶槭冠幅无显著差异( $P > 0.05$ ), 且小于林缘和无遮荫。

### 2.1.4 对新生枝条数量的影响

由图4可知, 林隙和林下新生枝条数无显著差异( $P > 0.05$ ), 分别为 $7 \pm 3$ 个和 $6.67 \pm 0.5$ 个。而林缘和无遮荫生境中, 由于可获得的光照较强, 因此其新生枝条数显著高于林隙和林下, 林缘生境中梓叶槭新生枝条数显著高于林隙(157.14%,  $P < 0.05$ )和

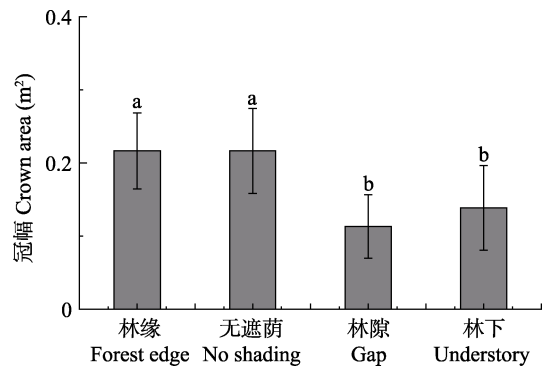


图3 不同光照条件对野外回归梓叶槭冠幅的影响。不同字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。  
Fig. 3 Effects of different light conditions on crown of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

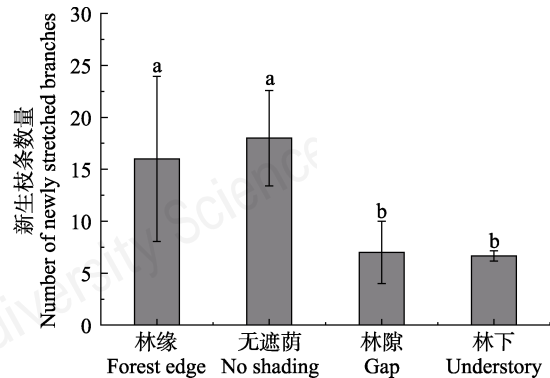


图4 不同光照条件对野外回归梓叶槭新生枝条数量的影响。不同字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。  
Fig. 4 Effects of different light conditions on number of newly stretched branches of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

林下(169.87%,  $P < 0.05$ ), 无遮荫下梓叶槭新生枝条数显著高于林隙(128.57%,  $P < 0.05$ )和林下(139.88%,  $P < 0.05$ ), 而林缘和无遮荫生境中梓叶槭新生枝条数之间无差异( $P > 0.05$ )。

## 2.2 不同光照条件对叶片的影响

由表1可知, 林缘生境中, 梓叶槭叶面积最大, 比林隙生境中高49.51%, 但二者之间无显著差异( $P > 0.05$ ); 显著高于无遮荫(109.33%,  $P < 0.05$ )和林下(92.20%,  $P < 0.05$ )。无遮荫、林隙及林缘相互之间差异不显著。林隙生境中比叶面积最高, 显著高于无遮荫(76.84%,  $P < 0.05$ )和林缘(41.76%,  $P < 0.05$ ); 次之为林下, 林下生境中梓叶槭比叶面积显著高于无遮荫(74.52%,  $P < 0.05$ ), 林隙与林下比叶面积无显著差异( $P > 0.05$ )。就干叶质量而言, 林缘

生境中, 梓叶槭叶片质量最大, 显著高于无遮荫(123.33%,  $P < 0.05$ )、林隙(157.69%,  $P < 0.05$ )和林下(252.63%,  $P < 0.05$ ); 其余则为无遮荫 > 林隙 > 林下, 且三者之间无显著差异( $P > 0.05$ )。

## 2.3 不同光照条件对野外回归生境梓叶槭生理的影响

### 2.3.1 对光合参数的影响

由图5可知, 梓叶槭的净光合速率随着光照强度的增大先增大后减小, 林隙 > 林缘 > 无遮荫 > 林下。林隙与林缘、无遮荫及林下均差异显著( $P < 0.05$ ), 分别是林缘、无遮荫及林下的1.39 ( $P < 0.05$ )、1.54 ( $P < 0.05$ )及2.18倍( $P < 0.05$ ); 林缘与无遮荫之间无显著差异( $P > 0.05$ ); 林缘回归生境下显著高于林下(58.51%,  $P < 0.05$ ); 无遮荫显著高于林下

表1 不同光照条件对野外回归梓叶槭叶片特征的影响

Table 1 Effects of different light conditions on leaf characteristics of *Acer catalpifolium*

	无遮荫 No shading	林缘 Forest edge	林隙 Gap	林下 Understory
叶面积 Leaf area (mm <sup>2</sup> )	4,602.43 ± 891.16 <sup>a</sup>	9,634.17 ± 2,409.41 <sup>b</sup>	6,443.71 ± 2,652.62 <sup>ab</sup>	5,012.54 ± 1,391.37 <sup>a</sup>
单叶质量 Single blade mass (g)	0.30 ± 0.049 <sup>a</sup>	0.67 ± 0.38 <sup>b</sup>	0.26 ± 0.14 <sup>a</sup>	0.19 ± 0.05 <sup>a</sup>
比叶面积 Specific leaf area (cm <sup>2</sup> /g)	150.71 ± 11.10 <sup>a</sup>	212.58 ± 80.39 <sup>b</sup>	266.50 ± 52.15 <sup>c</sup>	263.01 ± 12.47 <sup>bc</sup>

不同字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

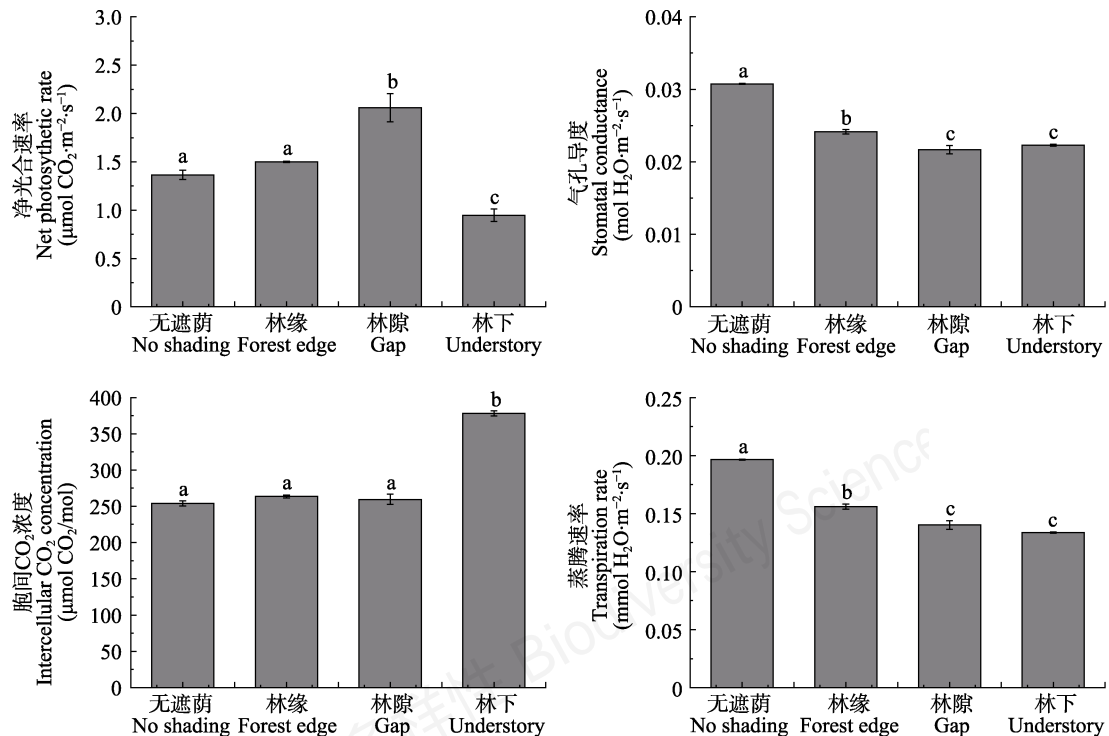


图5 不同光照条件对野外回归梓叶槭光合特征的影响。不同字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 5 Effects of different light conditions on photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

(44.68%,  $P < 0.05$ )。

随着郁闭度的增加, 气孔导度呈下降趋势。无遮荫下 $C_s$ 最大, 显著高于林缘(29.17%,  $P < 0.05$ )、林隙(40.91%,  $P < 0.05$ )和林下(40.55%,  $P < 0.05$ ); 林隙和林下之间无显著差异; 林缘生境中显著大于林隙和林下, 分别高出10.60% ( $P < 0.05$ )和10.59% ( $P < 0.05$ )。

胞间 $CO_2$ 浓度与 $C_s$ 的规律相反: 即均随着郁闭度的增大而呈现增长的趋势。林下 $C_i$ 显著高于其他回归生境, 分别高出无遮荫48.90% ( $P < 0.05$ )、林缘43.45% ( $P < 0.05$ )以及林隙45.67% ( $P < 0.05$ ); 无遮荫与林缘、林下之间无显著差异( $P > 0.05$ )。

蒸腾速率随着郁闭度的增大而减小。无遮荫生境中最大, 为 $0.20 \pm 5.10 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 显著大于林缘(26.28%,  $P < 0.05$ )、林隙(42.85%,  $P < 0.05$ )和林下(49.25%,  $P < 0.05$ ); 林缘次之, 且显著大于林隙(14.29%,  $P < 0.05$ )和林下(23.08%,  $P < 0.05$ ); 林隙和林下之间无显著差异( $P > 0.05$ )。

### 2.3.2 对叶绿素含量的影响

由图6可知, 叶绿素 $a$ 含量最大的是林下生境,

为 $4.04 \pm 0.37 \text{ mg/g}$ , 是无遮荫的11.88倍( $P < 0.05$ )、林隙的7.62倍( $P < 0.05$ )和林缘的3.26倍( $P < 0.05$ ); 林缘生境是无遮荫的3.65倍( $P < 0.05$ )、林隙的2.34倍( $P < 0.05$ ); 林隙和无遮荫之间叶绿素 $a$ 含量无显著差异( $P > 0.05$ )。叶绿素 $b$ 与叶绿素 $a$ 规律一致。不同生境下总叶绿素含量由大到小分别是林下 > 林缘 > 林隙 > 无遮荫, 且不同生境之间差异极显著( $P < 0.01$ )。不同生境条件下, 类胡萝卜素含量最大的为林下, 是无遮荫的5.91倍( $P < 0.05$ )、林缘的2.13倍( $P < 0.05$ )及林隙的3.32倍( $P < 0.05$ ); 林缘和林隙之间无显著差异, 二者均显著高于无遮荫, 分别是无遮荫的2.78倍( $P < 0.05$ )和1.78倍( $P < 0.05$ )。

### 2.3.3 对多酚类指标的影响

从表2可知, 林缘生境中, 梓叶槭类黄酮指数最大, 显著高出无遮荫16.37% ( $P < 0.05$ )和林隙6.91% ( $P < 0.05$ ), 与林下之间无显著差异( $P > 0.05$ ); 林下高出无遮荫13.72% ( $P < 0.05$ )和林隙4.47% ( $P < 0.05$ ); 林隙梓叶槭的类黄酮指标显著高出无遮荫8.85% ( $P < 0.05$ )。花青素指数在林隙生境中最大, 显著高于无遮荫、林缘及林下, 分别高出5.26% ( $P <$

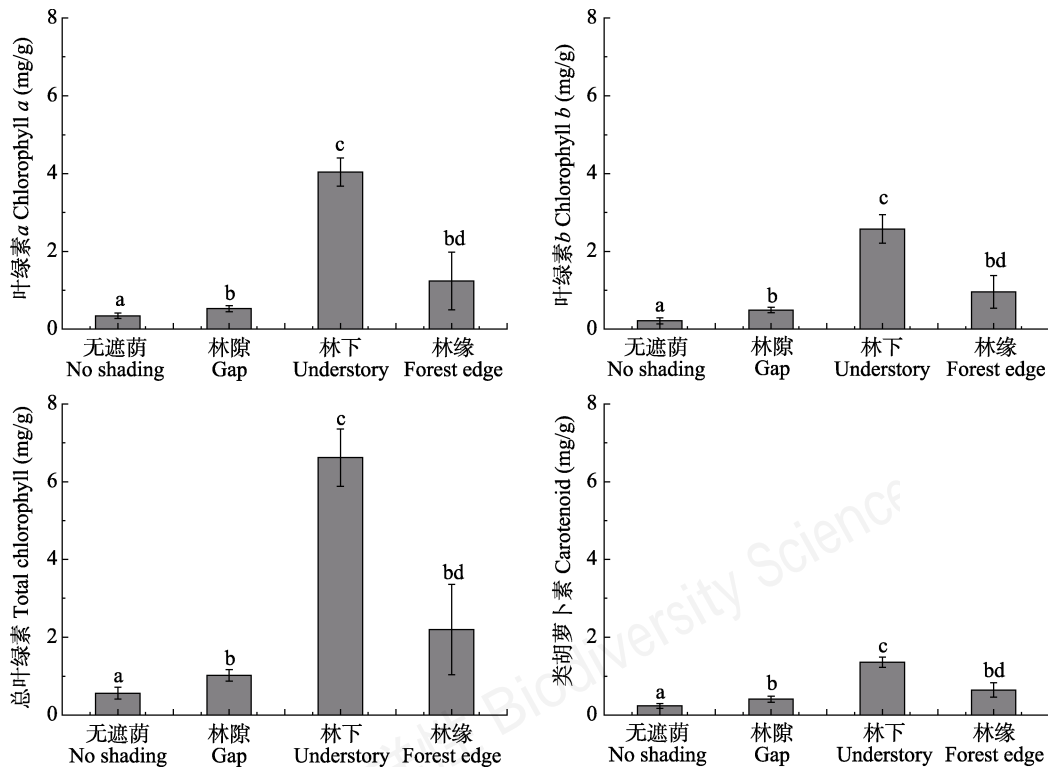


图6 不同光照条件对野外回归梓叶槭叶绿素含量的影响。不同字母代表差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 6 Effects of different light conditions on chlorophyll content of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

**表2 不同光照条件对野外回归梓叶槭多酚类的影响**  
Table 2 Effects of different light conditions on polyphenols of *Acer catalpifolium*

	类黄酮指数 Flavonoids index	花青素指数 Anthocyanin index
无遮荫 No shading	2.26 ± 0.023 <sup>a</sup>	0.19 ± 0.00098 <sup>a</sup>
林缘 Forest edge	2.63 ± 0.045 <sup>b</sup>	0.17 ± 0.0031 <sup>b</sup>
林隙 Gap	2.46 ± 0.045 <sup>c</sup>	0.20 ± 0.0024 <sup>c</sup>
林下 Understory	2.57 ± 0.075 <sup>b</sup>	0.13 ± 0.0031 <sup>d</sup>

同列不同字母代表差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different letters in the same column indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

0.05)、17.65% ( $P < 0.05$ )及53.85% ( $P < 0.05$ ); 无遮荫生境中花青素指数次之, 同时也显著大于林缘和林下, 分别高出11.76% ( $P < 0.05$ )和46.15% ( $P < 0.05$ ), 林缘显著高出林下30.77% ( $P < 0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 不同光照条件对野外回归梓叶槭生长和形态的影响

环境因子中, 光照对植物生长和形态的影响较大, 它影响着林下植物的光合作用、生长和繁殖(Zhang et al, 2005; Mountford, 2006)。随着野外回归生境(无遮荫、林缘、林隙及林下)光照的变化, 梓叶槭的株高、基径、冠幅及新枝条数量呈现出一定的差异, 这是因为不同郁闭度条件下植物所处的生态条件不同, 从而影响了该植物的生长发育(刘晓静等, 2011)。有研究表明, 在一定的光强范围内, 植物的生长随着光强的增加而增加(Joesting et al, 2009), 这是由于适宜的光照有利于植物光合产物的合成和累积, 进而影响生物量的大小<sup>①</sup>。从形态学表现来看, 当进行适当遮荫时, 梓叶槭幼树将更多的能量分配给茎和叶的生长, 这有利于其在林缘生境中更好地利用有限的光照资源, 提高了光合能力(Quero et al, 2006)。而梓叶槭幼树在无遮荫及林缘生境中生长较好, 这可能是其幼树时期喜阳、喜半阳习性的表现。在弱光环境中, 植物幼苗的光合强度和生长速率会受到限制<sup>②</sup>, 本研究结果与之一致, 生长于林下及林隙的梓叶槭株高、基径、冠幅及新枝条

数显著低于林缘或者无遮荫条件。

不同环境条件对植物的影响会由植物叶片的变化来体现(武高林, 2010)。植物叶片通过多种途径改变其外在的特征, 以适应光的异质性, 是植物在不同生境中最为明显的特征(Poorter & Bongers, 2006; 殷东生和沈海龙, 2016; 魏巍等, 2017)。随着光照由强到弱, 梓叶槭叶面积先增大后减小的趋势, 这可能是梓叶槭适应不同光环境的一种策略: 强光照下, 梓叶槭叶面积较小从而降低了植株整体的蒸腾作用(Guo et al, 2016), 在光照较为适合的生境中, 回归物种的叶面积变大提高了物种对光辐射的接收能力(Wu et al, 2017)。

比叶面积是驱动植物相对生长率变化的因子之一(Taiz & Zeiger, 1998), 植物形态学、生理学和生物化学等相关性状决定了比叶面积的大小。植物在低光条件下叶片的比叶面积一般都显著高于强光条件下, 这种变化是植物对弱光环境做出的一种典型形态学反应(Nakano & Asada, 1987), 这与本研究结果相符。在对石楠属(*Photinia*) 3种植物<sup>③</sup>的研究中, 光照较低情况下, 幼苗的比叶面积增加, 这是因为增加光合叶面积有利于在低光条件下更有效地捕捉光能。在本研究中, 梓叶槭的比叶面积随着回归生境郁闭度的增加而增加, 这与前人研究结果一致。

#### 3.2 不同光照条件对野外回归梓叶槭生理指标的影响

叶片是植物生产过程中积累和生理代谢的基本单位(胡红玲, 2012), 是植物进行光合作用的主要来源之一。植物对光环境的适应是沿着有利于其光合作用的方向发展(Silvia et al, 2004)。本研究表明, 梓叶槭幼树的净光合速率随生境的不同而变化, 光照对 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 及 $C_s$ 均影响显著。过高或过低的光照强度均会影响植物光合效率, 适当的遮荫或荫蔽会提高植物的 $P_n$  (Montgomery & Chazdon, 2002; Zhang et al, 2013), 这与本研究 $P_n$ 变化的规律一致。植物体与外界通过气孔进行 $H_2O$ 和 $CO_2$ 等气体交换, 而 $C_i$ 最大的为林下回归生境, 在林下, 胞间 $CO_2$ 浓度的增加会主动加速光合速率。

叶绿素含量与植物光合能力密切相关(Tjus et al, 1999), 直接影响该物种的光合作用(薛晨阳等, 2018)。相关研究表明, 在荫蔽条件下生长的植物可以通过增加色素密度来优化其光吸收效率(Wittmann et al, 2001)。90%遮荫下叶片叶绿素含量的显著

① 肖婷婷 (2016) 不同光照强度对美国红枫幼苗生长及叶色变化影响的研究. 硕士学位论文, 沈阳农业大学, 沈阳.

② 尹婷 (2015) 弱光对双色木番茄幼苗生长及生理特性的影响. 硕士学位论文, 广西大学, 南宁.

③ 陈璇 (2012) 不同光照强度对3种石楠属植物幼苗生长影响. 硕士学位论文, 南京林业大学, 南京.

增加表明植物在弱光生长条件下能够最大限度地提高采光能力(Lei et al, 1996)。林下生境中梓叶槭幼树叶绿素 $a$ 、叶绿素 $b$ 和叶绿素总量显著高于强光处理,提高了幼树吸收和传递光能的能力,使其能在弱光条件下充分利用光能。该指标与光合特征胞间 $\text{CO}_2$ 浓度具有协同性,使梓叶槭在荫蔽的条件可以生存,这与Tang等(2015)的研究结果一致。类胡萝卜素是光合作用反应中心的叶绿素结合蛋白和天线系统的重要组成部分,在植物光合作用中担负着光吸收辅助色素的重要功能(Krause, 1988)。类胡萝卜素还能保护植物免受各种类型的胁迫损伤(计汪栋等, 2017)。Yamamoto (1975)的研究结果表明,由于遮荫下光合作用受到阻碍,从而导致过量激发能的积累。植物通过加速类胡萝卜素的合成,消耗光合作用所不能消耗的过多的激发热能,在一定程度上减轻了弱光胁迫对光合系统的破坏。在本研究中,林下梓叶槭幼树类胡萝卜素含量高于其他条件,也可能是同样的原因。

植物多酚是一类广泛存在于植物体内的多酚类物质,对其进行研究可作为植物光合、叶绿素等研究的补充。当植物叶片发生胁迫,特别是营养元素减少而限制了植物生长时,多酚含量会显著增高(Kandil et al, 2004)。而多酚与叶片N浓度呈显著相关(Cartelat et al, 2005; Tremblay et al, 2007)。有研究表明,减少N供应,蛋白质合成速率降低时,多酚含量会迅速增加(Jones & Hartley, 1999)。本研究中,林缘生境梓叶槭多酚类指标最大,说明梓叶槭可能在林缘生境缺少N导致在该种生境未能达到最优生长速率,因此在进一步研究中,我们可加入氮肥深入研究梓叶槭回归对施肥的响应。多酚类物质表现出广泛的生物活性,既有有益的,也有有害的(Sparg et al, 2004)。皂苷为多酚类物质的一种。宿主植物将会从皂素的生产中收益,通过它们参与防御和保护机制以及环境相互作用(Agrell et al 2003; Golawska et al, 2006)。同一种植物在不同地理区域生长,其特定次生代谢物的含量在质和量上可能存在显著差异。光照的有效性、强度和数量是影响植物皂苷含量的主要环境因子。在本研究中,梓叶槭类黄酮指标在无遮荫生境中含量最低,而在林缘生境中最高。花青素对光照条件敏感表现在强光照射可通过限制苯丙氨酸氨裂解酶、查尔酮合成酶等相关光诱导酶的活性,引起光抑制,从而影响花青素

的合成(Yang et al, 2017)。本研究中,无遮荫条件下梓叶槭多酚类物质指标可能与光照较强有关。

#### 4 结论

本研究分析了梓叶槭在不同的回归生境条件下的形态指标、叶片变化特征及生理指标。结果表明:(1)生境郁闭度的变化导致梓叶槭株高、基径、冠幅以及新生枝条数量产生差异。随着郁闭度的增大,基径、冠幅以及新生枝条数量均呈现先增大后减小的趋势,植株高度则呈现递减的趋势,这说明幼树在无遮荫生境中株高生长未受到影响,相反,无遮荫的强烈的光照可能导致基径、冠幅及新生枝条的一定减小,从形态特征来看,梓叶槭为喜阳或半喜阳植物。(2)林缘生境中叶长、叶宽、单叶面积及单叶质量均为最大,比叶面积随着郁闭度的增大而增大,这也说明梓叶槭对荫蔽条件具有一定的适应性。(3)随着郁闭度的增大,梓叶槭胞间 $\text{CO}_2$ 浓度、蒸腾速率及气孔导度均呈现先减小后增大的趋势,叶绿素含量则呈现上升趋势,类黄酮指数则呈现先增大后减小的趋势。综上可知,梓叶槭为喜阳或半喜阳植物,在野外回归光照生境的选择中,林缘可作为主要的生境,这为梓叶槭回归初期生境选择提供一定的基础。

#### 参考文献

- Agrell J, Oleszek W, Stochmal A, Olsen M, Anderson P (2003) Herbivore-induced responses in alfalfa (*Medicago sativa*). *Journal of Chemical Ecology*, 29, 303–320.
- Aleric KM, Kirkman LK (2005) Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*, 92, 682–689.
- Bruckova K, Sytar O, Marek ivák, Marián Bresti, Lebeda A (2016) The effect of growth conditions on flavonols and anthocyanins accumulation in green and red lettuce. *Journal of Central European Agriculture*, 17, 986–997.
- Cartelat A, Cerovic ZG, Goulas Y, Meyer S, Lelarge C, Prioul JL, Barbottin A, Jeuffroy MH, Gate P, Agati G, Moya I (2005) Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 91, 35–49.
- Chen CD (1999) Biodiversity Research and Protection in Dujiangyan, pp. 1–18. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [陈昌笃 (1999) 都江堰生物多样性研究与保护, 1–18页. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Dutilleul P, Han L, Valladares F, Messier C (2015) Crown

- traits of coniferous trees and their relation to shade tolerance can differ with leaf type: A biophysical demonstration using computed tomography scanning data. *Frontiers in Plant Science*, 6, 172–184.
- Golawska S, Leszczynski B, Oleszek W (2006) Effect of low and high-saponin lines of alfalfa on pea aphid. *Journal of Insect Physiology*, 52, 737–743.
- Guo X, Wang RQ, Wang CD, Xu F, Zhao S, Guo WH (2016) *Acer truncatum* seedlings are more plastic than *Quercus variabilis* seedlings in response to different light regimes. *Dendrobiology*, 76, 35–49.
- Hu HL (2012) Water Consumption Characteristic and Response to Drought Stress of *Eucalyptus grandis*. PhD dissertation, Sichuan Agricultural University, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [胡红玲 (2012) 巨桉耗水特性及其对干旱胁迫的响应. 博士学位论文, 四川农业大学, 成都.]
- Ji WD, Shi GX, Yang HY, Xu QS, Xu Y, Zhang H (2007) Effects of  $\text{Cu}^{2+}$  stress on leaf physiological indice and ultrastructure of *Potamogeton malaianus*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2727–2732. (in Chinese with English abstract) [计汪栋, 施国新, 杨海燕, 徐勤松, 许晔, 张慧 (2007) 铜胁迫对竹叶眼子菜叶片生理指标和超微结构的影响. *应用生态学报*, 18, 2727–2732.]
- Jiang ZG, Ma KP (2014) *The Principles of Conservation Biology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马克平 (2014) 保护生物学原理. 科学出版社, 北京.]
- Joesting HM, Mccarthy BC, Brown KJ (2009) Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters. *Forest Ecology and Management*, 257, 280–286.
- Jones C, Hartley S (1999) A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos*, 86, 27–44.
- Kandil FE, Grace MH, Seigler DS, Cheeseman JM (2004) Polyphenolics in *Rhizophora mangle* L. leaves and their changes during leaf development and senescence. *Trees*, 18, 518–528.
- Katahata SI, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y (2007) Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *daphniphyllum humile* along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 27, 199–208.
- Krause GH (1988) Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 74, 566–574.
- Lei TT, Tabuchi R, Kitao M, Koike T (1996) Functional relationship between chlorophyll content, leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum*, 96, 411–418.
- Li JW, Zhang JX, Zhao Z, Lei XD, Xu XL, Lu XX, Weng DL, Gao Y, Cao LK (2013) Use of fluorescence-based sensors to determine the nitrogen status of paddy rice. *Journal of Agricultural Science*, 151, 862–871.
- Liu SL, Luo YM, Yang RJ, He CX, Cheng QS, Tao JJ, Ren B, Wang MH, Ma MD (2015) High resource-capture and -use efficiency, and effective antioxidant protection contribute to the invasiveness of *Alnus formosana* plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 96, 436–447.
- Liu XJ, Zhu XL, Yao S, Tian Y, Zhu CB (2011) Effects of canopy openness and planting density on the growth and yield of *Ixeris denticulate* (Houtt.) Steb in Baotianman natural forest of *Quercus acutidentata*. *Journal of Henan Agricultural University*, 45, 292–296. (in Chinese with English abstract) [刘晓静, 朱学灵, 姚松, 田野, 朱从波 (2011) 郁闭度和种植密度对宝天曼天然锐齿栎林下苦苣菜的生长及产量的影响. *河南农业大学学报*, 45, 292–296.]
- Ma WB, Xu G, Ji HJ, Liu XL (2014) Preliminary study on germination characteristics of the rare plant *Acer catalpifolium*. *Seed*, 33(12), 87–90. (in Chinese with English abstract) [马文宝, 许戈, 姬慧娟, 刘兴良 (2014) 珍稀植物梓叶槭种子萌发特性初步研究. *种子*, 33(12), 87–90.]
- Montgomery R, Chazdon R (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165–174.
- Mountford EP, Savill PS, Bebbler DP (2006) Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry*, 79, 389–408.
- Nakano Y, Asada K (1987) Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; Its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant & Cell Physiology*, 28, 131–140.
- Parelle J, Roudaut JP, Ducrey M (2006) Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagus sylvatica*) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions. *Annals of Forest Science*, 63, 257–266.
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Quero JL, Villar R, Maranon T, Zamora R (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170, 819–833.
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- Sang WG, Ma KP, Axmacher JC (2011) Securing a future for China's wild plant resources. *BioScience*, 61, 720–725.
- Silvia A, Marta C, Monica G (2004) Estimation of Mediterranean forest transpiration and photosynthesis through the use of an ecosystem simulation model driven by remotely sensed data. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 371–380.
- Smith M, Wu Y, Green O (1993) Effect of light and water-stress on photosynthesis and biomass production in *Boltonia decurrens* (Asteraceae), a threatened species. *American Journal of Botany*, 80, 859–864.
- Sparg SG, Light ME, van Staden J (2004) Biological activities



- and distribution of plant saponins. *Journal of Ethnopharmacology*, 94, 219–243.
- State Forestry Administration (2009) China's Key Protected Wild Plant Resources Investigation. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2009) 中国重点保护野生植物资源调查. 中国林业出版社, 北京.]
- Taiz L, Zeiger E (1998) *Plant Physiology* Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Taiz L, Zeiger E (2009) *Plant Physiology*, 4th edn, pp. 330–332. Science Press, Beijing.
- Tang H, Song LL, Hu YY, Yu WW, Wu JS (2015) Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. *Trees*, 29, 1011–1022.
- Tjus SE, Moiler BL, Scheller HV (1999) Photoinhibition of photosystem I damage both reaction center proteins PS I-A and PS I-B and acceptor side located small photosystem I polypeptides. *Photosynthesis Research*, 60, 75–86.
- Tremblay N, Wang Z, Bélec C (2007) Evaluation of the dualox for the assessment of corn nitrogen status. *Journal of Plant Nutrition*, 30, 1355–1369.
- U.S. Fish and Wildlife Service (1993) Recovery Plan for Pondberry (*Lindera rnelissifolia*). Atlanta, Georgia.
- Valladares F, Chico J, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E, Dreyer E (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16, 395–403.
- Wei W, Hou YP, Peng SL, Chen PD, Liang XP, Zhang J (2017) Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata*. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6021–6028. (in Chinese with English abstract) [魏巍, 侯玉平, 彭少麟, 陈鹏东, 梁希平, 张静 (2017) 不同光照强度对入侵植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 和飞机草 (*Chromolaena odorata*) 生长及生物量分配的影响. *生态学报*, 37, 6021–6028.]
- Wittmann C, Aschan G, Pfanz H (2001) Leaf and twig photosynthesis of young beech *Fagus sylvatica* and aspen *Populus tremula* trees grown under different light regime. *Basic and Applied Ecology*, 2, 145–154.
- Wu GL, Chen M, Du GZ (2010) Response of biomass allocation and morphological characteristics to light and nutrient resources for seedlings of three alpine species. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 60–66. (in Chinese with English abstract) [武高林, 陈敏, 杜国祯 (2010) 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应. *生态学报*, 30, 60–66.]
- Wu J, Li J, Su Y, He Q, Wang J, Qiu Q, Ma J (2017) A morphophysiological analysis of the effects of drought and shade on *Catalpa bungei* plantlets. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 80.
- Xue CY, Xu F, Qu B (2018) Comparison of morphology, photosynthesis, and growth among *Xanthium strumarium*, *X. sibiricum* and their hybrid under different nitrogen levels. *Biodiversity Science*, 26, 554–563. (in Chinese with English abstract) [薛晨阳, 许玉凤, 曲波 (2018) 不同氮水平下瘤突苍耳、苍耳及其杂交种形态、光合及生长特征比较. *生物多样性*, 26, 554–563.]
- Yamamoto HY (1975) Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher plants. *Pure and Applied Chemistry*, 51, 639–648.
- Yang L, Zhang DY, Qiu SZ, Gong ZQ, Shen HL (2017) Effects of environmental factors on seedling growth and anthocyanin content in *Betula* 'Royal Frost' leaves. *Journal of Forestry Research*, 28, 1147–1155.
- Yang SF, Gu YS (2011) Techniques of planting *Aralia mandshurica* Maxim with different canopy density in forest land. *Forest By-Product and Speciality in China*, (3), 48–49. (in Chinese with English abstract) [杨淑芬, 谷银森 (2011) 调节不同郁闭度林地栽培龙牙楸木丰产技术. *中国林副特产*, (3), 48–49.]
- Yin DS, Shen HL (2016) Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 2687–2698. (in Chinese with English abstract) [殷东生, 沈海龙 (2016) 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展. *应用生态学报*, 27, 2687–2698.]
- Yu DP, Peng QX, Li CH, Xie KP, Zhang GZ, Li SL (2008) Research on the biological characters of the seeds of *Acer catalpifolium* Rehd. *China Wild Plant Resource*, 27(6), 30–32. (in Chinese with English abstract) [余道平, 彭启新, 李策宏, 谢孔平, 张国珍, 李世丽 (2008) 梓叶槭种子生物学特性研究. *中国野生植物资源*, 27(6), 30–32.]
- Zhang SB, Hu H, Zhou ZK, Xu K, Yan N (2005) Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*, 96, 43–49.
- Zhang XR, Tan XF, Wang RQ, Xu NN, Guo WH (2013) Effects of soil moisture and light intensity on ecophysiological characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings. *Forest Research*, 24, 293–300.
- Zhang YY, Ma WB, Yu T, Ji HJ, Gao J, Li JQ, Gao S, Ke L (2018) Population structure and community characteristics of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 24, 697–703. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 马文宝, 于涛, 姬慧娟, 高健, 李俊清, 高尚, 柯蕾 (2018) 梓叶槭的种群结构和群落特征. *应用与环境生物学报*, 24, 697–703.]
- Zhang YY, Yu T, Ma WB, Tian C, Sha ZP, Li JQ (2019) Morphological and physiological response of *Acer catalpifolium* Rehd. seedlings to water and light stresses. *Global Ecology and Conservation*, e00660.
- Zhang ZD, Xu CY, Dong JW, Jiang ZG (2008) Impacts of canopy closure on undergrowth and landscape in scenic recreational forest: A case study of *Platycladus orientalis-Robinia pseudoacacia* forest in Beijing. *Journal of Chinese Urban Forestry*, (2), 10–13. (in Chinese with English abstract) [章志都, 徐程扬, 董建文, 连志刚 (2008) 郁闭度对风景游憩林林下植被及林内景观的影响. *中国城市林业*, (2), 10–13.]



•研究报告•

# 重度砍伐后极小种群野生植物崖柏群落结构动态

赵志霞<sup>1,2</sup> 赵常明<sup>2</sup> 邓舒雨<sup>2,3</sup> 申国珍<sup>2,3</sup> 谢宗强<sup>2,3</sup> 熊高明<sup>2\*</sup> 李俊清<sup>1\*</sup>

1 (北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083)

2 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 砍伐导致濒危植物种群个体数量减少, 群落结构改变, 加剧物种灭绝风险。崖柏(*Thuja sutchuenensis*)为典型极小种群野生植物, 森林砍伐是导致其种群数量急剧下降的主要原因。但是, 到目前为止, 有关崖柏种群及其群落对砍伐的响应鲜有报道。本研究以重度砍伐后的崖柏群落为研究对象, 基于对崖柏群落固定样地的调查和两次复查, 对比分析了伐后崖柏种群径级结构、种群生存力、物种多样性及其群落结构动态等特征。结果表明: 崖柏残存群落伐后13年崖柏种群个体数量增加了22.58%, 其中幼苗幼树占85.71%, 而崖柏种群生存率下降25.43%, 种群死亡密度和危险率分别增加了24.12%和28.62%。崖柏群落物种丰富度和Shannon-Wiener指数分别增加96.43%和33.35%。研究结果表明, 砍伐使崖柏种群生存力及其在群落中的优势度持续下降, 崖柏占优势的针阔混交林有向阔叶林演替的趋势, 崖柏种群受到严重威胁, 亟需采取紧急保护措施。

**关键词:** 砍伐; 崖柏; 极小种群野生植物; 种群生存力; 群落结构动态

## Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by *Thuja sutchuenensis* after deforestation

Zhixia Zhao<sup>1,2</sup>, Changming Zhao<sup>2</sup>, Shuyu Deng<sup>2,3</sup>, Guozhen Shen<sup>2,3</sup>, Zongqiang Xie<sup>2,3</sup>, Gaoming Xiong<sup>2\*</sup>, Junqing Li<sup>1\*</sup>

1 Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** As forests are destroyed, remaining habitats may have too little area to sustain viable populations as extinction follows forest loss or fragmentation. *Thuja sutchuenensis*, a typical Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP), once been declared extinct in the wild, were rediscovered in 1999. However, recent deforestation is a major threat to *T. sutchuenensis* survival. Few studies have explored community responses by *T. sutchuenensis* to long-term logging. Here, we quantified the population size, population viability, and community composition of the remaining *T. sutchuenensis* forests following illegal and severe logging, based on three surveyed datasets on the permanent plots in 2004, 2010 and 2016, respectively. The results show that remaining *T. sutchuenensis* seedlings and saplings had increased by 85.71% after 13 years of illegal logging. The population survival rate of *T. sutchuenensis* decreased by 25.43%, in contrast, the death density and extinction risk rate increased by 24.12% and 28.62%, respectively. Meanwhile the species richness and the Shannon-Wiener index of the community showed an increase with 96.43% and 33.35% after 13 years of logging. The results demonstrate that the population viability and the dominance of *T. sutchuenensis* in the remaining community show strong decline, and the coniferous and broad-leaved mixed forest dominated by *T. sutchuenensis* is likely to be replaced by broad-leaved forest. Our results also have important implications for small population conservation, given that the remaining forest may play a unique role in the persistence of *T. sutchuenensis*.

收稿日期: 2019-07-25; 接受日期: 2019-10-08

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物生存潜力与维持机制研究”课题(2016YFC0503101)和国家科技基础性工作专项(2015FY1103002)

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: lijq@bjfu.edu.cn; xgm@ibcas.ac.cn

**Key words:** deforestation; *Thuja sutchuenensis*; Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP); population viability; community structure dynamics

森林砍伐导致植物种群个体数量减少,物种多样性和群落结构改变(Okuda et al, 2003; 蒋志刚和马克平, 2014)。研究发现,砍伐导致热带雨林以2,101 km<sup>2</sup>/年的速度丧失(Hansen et al, 2013),预计到2050年亚马孙森林因砍伐面积将减少21%–40%,物种丰富度下降19%–36% (Gomes et al, 2019)。砍伐加剧森林破碎化和退化,森林生物多样性和生态系统服务功能急剧下降(Montoya et al, 2010; Rocha et al, 2016)。

极小种群野生植物因其分布地域狭窄、种群衰减严重,个体数量低于其稳定存活界限,随时濒临灭绝(Ren et al, 2012; 孙卫邦和杨文忠, 2013)。森林砍伐是引起极小种群野生植物濒危的主要原因之一(Hansen et al, 2013)。研究发现,27.5%的极小种群野生植物因森林砍伐而濒临灭绝(覃海宁等, 2017)。崖柏(*Thuja sutchuenensis*)为白垩纪孑遗植物,对植物系统发育、古生物和古气候研究具有重要意义,在全球生物多样性保护中具有特殊的地位和不可替代的作用(李先琨等, 2002)。崖柏分布范围狭窄、种群数量少,灭绝风险极高,为典型极小种群野生植物(杨文忠等, 2015)。砍伐是崖柏濒危的主要原因之一(刘建锋等, 2004)。野生崖柏自发现伊始,未能及时得到保护而遭受严重砍伐。部分崖柏分布于农户承包林中,农民薪柴和建筑用材砍伐严重(王鑫等, 2016)。同时,崖柏因其树形美观、木材轻软柔韧,具有很高的观赏和利用价值,崖柏根雕疯狂炒卖,商贩私自收购和盗采严重(刘建锋等, 2004)。目前,野生崖柏种群主要零星残存于重庆城口县和开县的悬崖、陡峭山坡或山脊等石灰岩山地(王鑫等, 2016)。

目前,对崖柏种群的研究主要集中于种群特征(Tang et al, 2015)、群落结构(王鑫等, 2017)、遗传多样性(Liu et al, 2013)、生理特征(朱莉等, 2014; 刘学利等, 2015)和生物地理隔离(Peng & Wang, 2008)等方面。而关于砍伐后崖柏种群和群落结构将发生何种变化则鲜有报道。本研究将着重分析重度砍伐后崖柏种群数量和其群落组成结构等特征,试图揭示伐后崖柏种群更新及其群落动态规律,为崖柏种群

保护和恢复提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况与样地设置

研究区位于重庆市开县雪宝山王家岩(108°40'25.8" E, 31°36'54.1" N),属典型北亚热带湿润季风气候,地貌类型为山地,土壤类型主要为黄棕壤。崖柏为典型极小种群野生植物,残存种群数量极少、分布面积小,样地设置受到限制。2004年,我们于重庆市开县雪宝山王家岩海拔2,150 m地段被砍伐的崖柏群落中,设置4个10 m × 10 m的固定样地,样地坡向北偏西45°,坡度为43°。样地内崖柏群落属阔叶混交林,乔木层主要有崖柏、铁杉(*Tsuga chinensis*)、刺叶高山栎(*Quercus spinosa*)、粉白杜鹃(*Rhododendron hypoglauca*)等;林下灌木主要有小叶黄杨(*Buxus sinica* var. *parvifolia*)、茵芋(*Skimmia reevesiana*)等;草本层主要有薹草(*Carex* spp.)、蛇足石杉(*Huperzia serrata*)等。对样地内乔木层物种编号挂牌,胸径 > 2 cm的乔木进行每木检尺,测定其胸径、树高、枝下高、冠幅以及在样地中的坐标位置等,并调查幼苗幼树的更新数量。在每个样地沿对角线设置2个5 m × 5 m灌木样方,每个灌木样方内设置1个1 m × 1 m草本样方,分种调查灌木和草本的盖度、平均高度、株数、生长期等。2010年和2016年分别对固定样地进行了2次复查。

### 1.2 崖柏种群径级结构和生存力

按胸径大小以4 cm为一级对崖柏径级进行划分,共分为I: 0 < DBH < 4 cm, II: 4 ≤ DBH < 8 cm, III: 8 ≤ DBH < 12 cm, IV: 12 ≤ DBH < 16 cm, V: 16 ≤ DBH < 20 cm和VI: 20 ≤ DBH < 24 cm等6个径级。其中胸径 < 4 cm的个体为幼苗幼树,胸径 ≥ 4 cm的为成熟个体(王鑫等, 2016)。

种群生存力计算公式(Silvertown, 1982):

$$l_i = a_i / a_0 \times 1000 \quad (1)$$

$$M_i = l_{i+1} / l_i \quad (2)$$

$$S_i = M_1 \times M_2 \times M_3 \times \dots \times M_i \quad (3)$$

$$F_i = 1 - S_i \quad (4)$$

$$f_{ii} = (S_{i-1} - S_i) / h_i \quad (5)$$

$$\lambda_{ii} = 2 F_i / h_i (1 + S_i) \quad (6)$$

其中,  $i$ 为径级,  $a_i$ 为存活个体数,  $l_i$ 为标准化存活个体数,  $M_i$ 为存活率,  $h_i$ 为径级宽度,  $S_i$ 为种群生存率,  $F_i$ 为累积死亡率,  $f_{ii}$ 为死亡密度,  $\lambda_{ii}$ 为危险率。

### 1.3 物种多样性计算

物种丰富度指数 = 样地内乔木层物种数目 (7)

Shannon-Wiener指数:

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \log P_i \quad (8)$$

式中,  $S$ 表示出现的物种数,  $P_i$ 表示第 $i$ 个物种的多度比例。

乔木层重要值 = (相对密度 + 相对显著度 + 相对频度) / 3 (9)

其中, 相对密度为该种的所有株数比所有种的株数之和, 相对显著度为该种个体胸高断面积比所有种的胸高断面积之和, 相对频度为该种的频度比所有种的频度之和。

采用非参数Friedman进行差异显著性检验和多重比较。数据分析在R 3.5.1中进行。

## 2 结果

### 2.1 崖柏种群径级结构

研究发现, 伐后13年(2004–2016年)崖柏种群个体数量增加了22.58% (图1)。崖柏种群个体在I、II、III和IV径级中数量均显著增加( $P < 0.01$ ), 且种群总个体数均随径级增大而减少, 径级结构呈倒J形, 属增长型种群。其中, 第I径级个体数量于2004、2010和2016年分别占崖柏种群数量的64.19%、

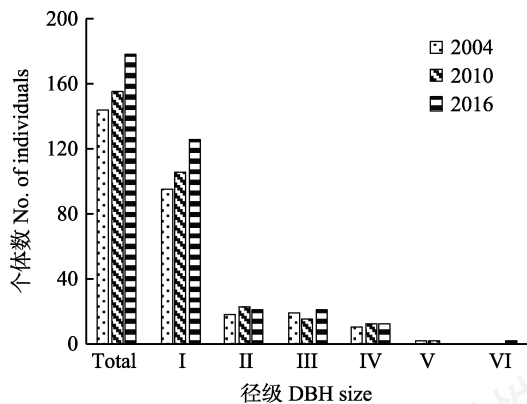


图1 崖柏种群径级结构

Fig. 1 DBH size structure of *Thuja sutchuenensis* population. I,  $0 < \text{DBH} < 4$  cm; II,  $4 \leq \text{DBH} < 8$  cm; III,  $8 \leq \text{DBH} < 12$  cm; IV,  $12 \leq \text{DBH} < 16$  cm; V,  $16 \leq \text{DBH} < 20$  cm; VI,  $20 \leq \text{DBH} < 24$  cm.

67.74%和70.22% (图1)。崖柏更新比(幼苗幼树与成年个体比)增加了10.11%, 增加集中于2010–2016年(图2), 表明崖柏种群更新旺盛。

### 2.2 崖柏种群生存力

研究发现, 伐后13年(2004–2016年)崖柏种群生存率显著下降( $P < 0.01$ ), 下降了25.43% (图3)。与此相反, 崖柏种群累积死亡率、死亡密度和危险率均极显著上升( $P < 0.01$ )。其中, 崖柏种群死亡密度增加了24.12%, 崖柏种群危险率增加了28.62%, 增加主要集中于2010–2016年间(图3)。崖柏种群累积死亡率增加了2.61% (图3), 但增加不显著。

### 2.3 崖柏群落结构

研究发现, 伐后13年(2004–2016年)崖柏群落乔木层物种丰富度增加了96.43% ( $P < 0.05$ )(表1), 增加主要发生于2010–2016年(图4A)。乔木层Shannon-Wiener指数增加了33.35% ( $P < 0.05$ )(表1),

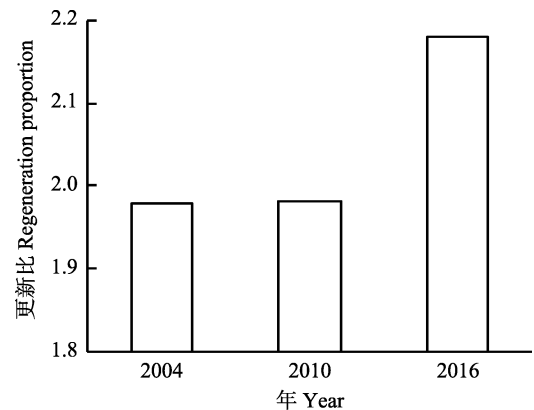


图2 幼苗幼树更新比

Fig. 2 Regeneration proportion of seedlings and saplings

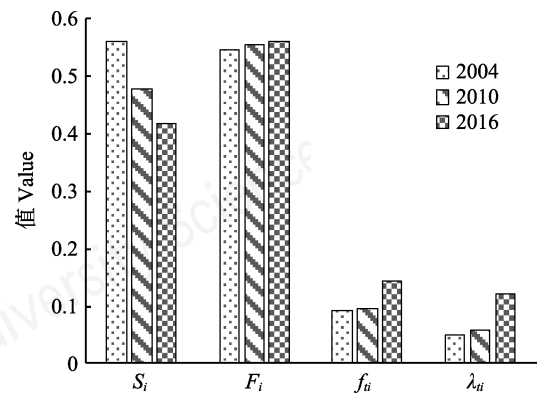


图3 崖柏种群生存力。 $S_i$ 为生存率;  $F_i$ 为累积死亡率;  $f_{ii}$ 为死亡密度;  $\lambda_{ii}$ 为危险率。

Fig. 3 Population viability of *Thuja sutchuenensis*.  $S_i$  is survival rate;  $F_i$  is cumulative death rate;  $f_{ii}$  is mortality rate density;  $\lambda_{ii}$  is hazard rate.

表1 2004–2016年各变量非参数Friedman方差分析

Table 1 The non-parametric Friedman ANOVA for each variable during 2004–2016. \*  $P < 0.05$ .

	自由度 Degree of freedom	平方和 Sum of squares	均方 Mean square	$F$	$P$
物种丰富度 Species richness	2	91.13	91.13	7.78	0.022*
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	2	0.634	0.634	6.948	0.039*
崖柏重要值 Importance value of <i>Thuja sutchuenensis</i>	2	336.5	336.5	4.517	0.018*
针叶树种重要值 Importance value of conifer species	2	500.1	500.1	4.099	0.105
常绿树种重要值 Importance value of evergreen species	2	10.8	10.77	0.152	0.716

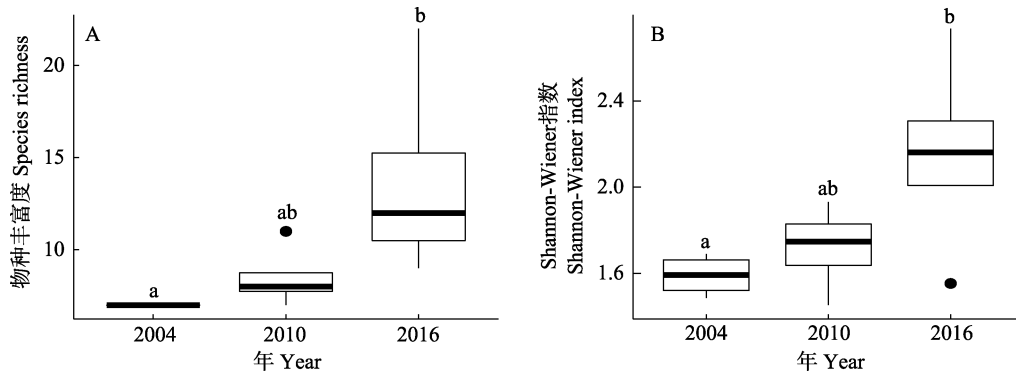
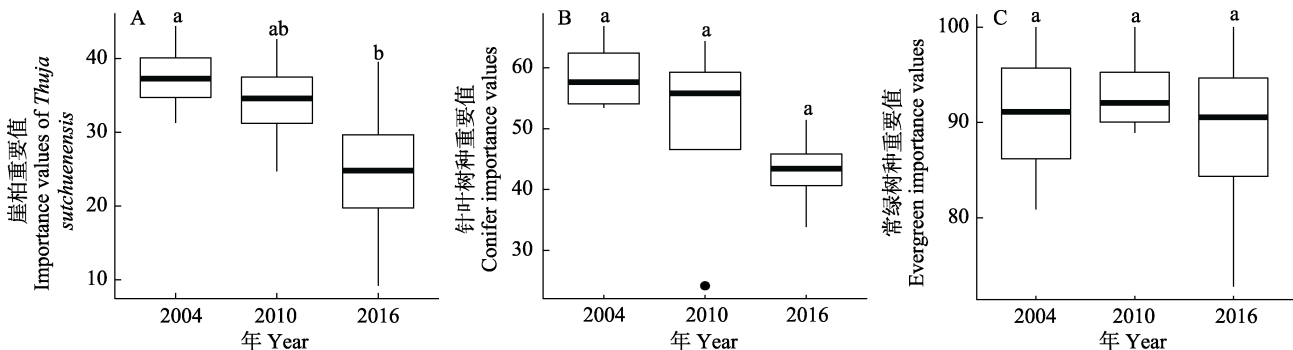
图4 崖柏群落物种丰富度(A)和Shannon-Wiener指数(B)。不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。Fig. 4 Species richness (A) and Shannon-Wiener index (B) of *Thuja sutchuenensis* community. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).图5 群落中崖柏(A)、针叶树种(B)和常绿树种(C)重要值。不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。Fig. 5 The proportion of importance values of *Thuja sutchuenensis* (A), conifer (B) and evergreen species (C) in the community. Different letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

表2 2004–2016年主要乔木物种重要值

Table 2 Importance value of major tree species in the community during 2004–2016

物种 Species	重要值 Importance value (%)		
	2004	2010	2016
崖柏 <i>Thuja sutchuenensis</i>	33.74	30.99	22.09
铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	18.03	16.89	12.73
刺叶高山栎 <i>Quercus spinosa</i>	14.22	10.18	12.30
粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucom</i>	11.05	13.02	15.17
川陕鹅耳枥 <i>Carpinus fargesiana</i>	5.39	3.52	1.88
吊钟花 <i>Enkianthus quinqueflorus</i>	4.61	3.14	1.71
红柄木犀 <i>Osmanthus armatus</i>	3.70	2.96	2.57
小花八角 <i>Illicium micranthum</i>	3.68	2.50	2.16
云南冬青 <i>Ilex yunnanensis</i>	3.67	1.58	1.98
华西花楸 <i>Sorbus wilsoniana</i>	1.90	1.23	1.80

增加主要发生于2010–2016年(图4B)。崖柏的重要值降低了34.53% ( $P < 0.05$ ), 主要发生于2010–2016年间(表1, 表2, 图5A)。崖柏群落中针叶树种重要值降低了26.82% (图5B); 常绿树种重要值表现为先上升后下降趋势, 其中2004–2010年上升了2.72%, 2010–2016年下降了5.24%, 常绿树种重要值下降集中在2010–2016年间(图5C)。

### 3 讨论

径级大小是种群结构的重要特征之一, 种群大小体现了种群生存能力(Ruprecht et al, 2010)。本研

究发现, 砍伐后崖柏群落恢复过程中, 其个体数量持续增加, 表明重度砍伐后崖柏种群更新旺盛, 种群自我维持能力较强。幼苗阶段植物种群数量变化大、生长脆弱, 对环境较为敏感(Wright et al, 2005)。砍伐降低林分密度, 改变林内温度、光照和土壤等要素(Bataineh et al, 2013)。伐后林内郁闭度下降, 为幼苗更新提供了充足的光照条件, 有利于幼苗幼树更新(Rocha et al, 2016; 王鑫等, 2017)。本研究发现伐后崖柏个体数量增加主要集中于幼苗幼树阶段。而胸径  $\geq 4$  cm的崖柏成熟个体数量比砍伐前减少了23.19%, 崖柏种群仍未恢复至砍伐前状态。崖柏胸径增长缓慢(0.5–1.1 mm/yr)是其成熟个体数量增加不显著的原因之一(Tang et al, 2015)。砍伐13年后, 崖柏成熟个体平均胸径仅9.18 cm, 而2004年第1次对崖柏群落进行调查时样地内崖柏残存伐桩平均基径达16.12 cm, 可见重度砍伐使崖柏种群结构遭到严重破坏, 短时间内难以恢复。

种群生存力是种群结构与动态的主要特征之一, 种群生存率、累积死亡率、死亡密度和危险率等种群生存力指标反映了种群生存、死亡和危险等状况(Li & Zhang, 2015)。本研究发现, 伐后崖柏种群生存率持续下降, 累积死亡率、死亡密度和危险率增加, 崖柏种群生存力降低。伐后崖柏种群林分密度和环境异质性增大, 种内种间资源和空间竞争加剧, 种群生存力下降(Resende et al, 2016)。同时, 伐后崖柏种群因种群密度制约, 幼苗幼树更新过程中死亡率极高, 仅有少数幼树进入乔木层(Reynolds & Ford, 2005), 这可能也是2010–2016年期间崖柏种群危险率和死亡密度高于2004年的原因之一。另外, 崖柏幼苗喜荫蔽环境, 砍伐后林下气温和光照增强, 抑制了幼苗幼树生长, 使崖柏种群生存力降低(杨文娟等, 2013)。

伐后植物群落恢复过程中, 空间异质性增加, 适宜不同物种定植, 群落生物多样性随之增加(Harmer et al, 2001; Amici et al, 2013; Lennox et al, 2018)。本研究发现, 伐后崖柏群落乔木层物种丰富度和Shannon-Wiener指数显著增加。乔木层竞争力强的优势物种对群落结构和内部环境条件起决定性作用(钟兆全, 2016)。崖柏为乔木层优势种, 具有较强的环境适应能力和资源竞争优势(Tang et al, 2015)。然而, 由于群落结构和内部环境改变, 许多阔叶树种如交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、锥

栗(*Castanea henryi*)、铁木(*Ostrya japonica*)、香叶子(*Lindera fragrans*)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)等进入乔木层, 加剧了物种间的资源竞争, 对崖柏的生长和恢复产生威胁(Tang et al, 2015)。

重度砍伐改变了森林物种组成, 先锋物种的种类和数量在森林恢复演替过程中短时间内显著增加, 优势物种被先锋种代替, 森林退化并逆向演替(Berenguer et al, 2014; Magnago et al, 2015)。研究发现, 崖柏幼树生长缓慢, 远低于群落内刺叶高山栎和粉白杜鹃等阔叶树种, 伐后崖柏在群落中的重要值持续降低。未来崖柏可能失去其在乔木层的优势种地位。崖柏和其他针叶树在群落中的优势地位不断下降, 群落出现由针阔混交林向阔叶林演替的趋势。

综上, 本研究结果表明, 重度砍伐后崖柏种群天然更新能力较强, 但种群生存力及其在群落中的优势地位持续下降, 群落表现出由针阔混交林向阔叶林演替的趋势, 崖柏种群生存受到严重威胁。

## 参考文献

- Amici V, Santi E, Filibeck G, Diekmann M, Geri F, Landi S, Scoppola A, Chiarucci A (2013) Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Journal of Biogeography*, 40, 2335–2347.
- Bataineh M, Kenefic L, Weiskittel A, Wagner R, Brissette J (2013) Influence of partial harvesting and site factors on the abundance and composition of natural regeneration in the Acadian forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 306, 96–106.
- Berenguer E, Ferreira J, Gardner TA, Aragao LEOC, Decamargo PB, Cerri CE, Durigan M, Deoliveira RC, Vieira ICG, Barlow J (2014) A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, 20, 3713–3726.
- Gomes VHF, Vieira ICG, Salomao RP, Steege H (2019) Amazonian tree species threatened by deforestation and climate change. *Nature Climate Change*, 9, 547–553.
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Harmer R, Peterken G, Kerr G, Poulton P (2001) Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biological Conservation*, 101, 291–304.
- Jiang ZG, Ma KP (2014) *The Principle of Conservation Biology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马克平 (2014) 保护生物学原理. 科学出版社, 北京.]

- Lennox GD, Gardner TA, Thomson JR, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Mac NR, Aragao LEOC, Ferraz SFB, Louzada J, Moura NG, Oliveira VHF, Pardini R, Solar RRC, Mello FZV, Vieira ICG, Barlow J (2018) Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. *Global Change Biology*, 24, 5680–5694.
- Li W, Zhang GF (2015) Population structure and spatial pattern of the endemic and endangered subtropical tree *Parrotia subaequalis* (Hamamelidaceae). *Flora*, 212, 10–18.
- Li XK, Su ZM, Xiang WS, Ning SJ, Tang RQ, Ou ZL, Li RT (2002) Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 2246–2253. (in Chinese with English abstract) [李先琨, 苏宗明, 向悟生, 宁世江, 唐润琴, 欧祖兰, 李瑞棠 (2002) 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局. *生态学报*, 22, 2246–2253.]
- Liu JF, Shi SQ, Chang EM, Yang WJ, Jiang ZP (2013) Genetic diversity of the critically endangered *Thuja sutchuenensis* revealed by ISSR markers and the implications for conservation. *International Journal of Molecular Sciences*, 14, 14860–14871.
- Liu JF, Xiao WF, Guo ZH, Jiang ZP, Liu ZY (2004) A preliminary study on population structure and dynamics of a rare and endangered plant, *Thuja sutchuenensis* (Cupressaceae). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 26, 377–380. (in Chinese with English abstract) [刘建锋, 肖文发, 郭志华, 江泽平, 刘正宇 (2004) 珍稀濒危植物——崖柏种群结构与动态初步研究. *江西农业大学学报*, 26, 377–380.]
- Liu XL, Guo X, Zhang ZX, Zhang SQ, Wang D (2015) Morphological observation on strobilus and seed cones of an endangered plant, *Thuja sutchuenensis* Franch. *Journal of Central China Normal University (Natural Sciences)*, 49, 424–427. (in Chinese with English abstract) [刘学利, 郭璇, 张中信, 张世强, 王东 (2015) 崖柏球花和球果形态特征的补充描述. *华中师范大学学报(自然科学版)*, 49, 424–427.]
- Magnago LFS, Magrach A, Laurance WF, Martins SV, Meira NJAA, Simonelli M, Edwards DP (2015) Would protecting tropical forest fragments provide carbon and biodiversity cobenefits under REDD plus? *Global Change Biology*, 21, 3455–3468.
- Montoya D, Albuquerque FS, Rueda M, Rodriguez MA (2010) Species' response patterns to habitat fragmentation: Do trees support the extinction threshold hypothesis? *Oikos*, 119, 1335–1343.
- Okuda T, Suzuki M, Adachi N, Quah ES, Hussein NA, Manokaran N (2003) Effect of selective logging on canopy and stand structure and tree species composition in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 175, 297–320.
- Peng D, Wang XQ (2008) Reticulate evolution in *Thuja* inferred from multiple gene sequences: Implications for the study of biogeographical disjunction between Eastern Asia and North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 1190–1202.
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745–757. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国被子植物濒危等级的评估. *生物多样性*, 25, 745–757.]
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- Resende RT, Marcatti GE, Pinto DS, Takahashi EK, Cruz CD, Resende MDV (2016) Intra-genotypic competition of *Eucalyptus* clones generated by environmental heterogeneity can optimize productivity in forest stands. *Forest Ecology and Management*, 380, 50–58.
- Reynolds JH, Ford ED (2005) Improving competition representation in theoretical models of self-thinning: A critical review. *Journal of Ecology*, 93, 362–372.
- Rocha SL, Pessoa MS, Cassano CR, Talora DC, Orihuela RLL, Mariano NE, Morante JC, Faria D, Cazzetta E (2016) The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation*, 196, 1–9.
- Ruprecht E, Enyedi MZ, Eckstein RL, Donath TW (2010) Restorative removal of plant litter and vegetation 40 years after abandonment enhances re-emergence of steppe grassland vegetation. *Biological Conservation*, 143, 449–456.
- Silvertown JW (1982) *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Group United Kingdom, London.
- Sun WB, Yang WZ (2013) *Conserving Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP) in Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [孙卫邦, 杨文忠 (2013) 云南省极小种群野生植物保护实践与探索. 云南科技出版社, 昆明.]
- Tang CQ, Yang YC, Ohsawa M, Momohara A, Yi SR, Robertson K, Song K, Zhang SQ, He LY (2015) Community structure and survival of Tertiary relict *Thuja sutchuenensis* (Cupressaceae) in the subtropical Daba Mountains, Southwestern China. *PLoS ONE*, 10, e0125307.
- Wang X, Liu Q, Huang Q, Zhang HY, Li ZF, Zhang SQ, Deng HP (2017) Niche characteristics and CCA ordination of

- dominant species of *Thuja sutchuenensis* community. Journal of Beijing Forestry University, 39(8), 60–67. (in Chinese with English abstract) [王鑫, 刘钦, 黄琴, 张华雨, 李宗峰, 张世强, 邓洪平 (2017) 崖柏群落优势种生态位及CCA排序分析. 北京林业大学学报, 39(8), 60–67.]
- Wang X, Zhang HY, Li ZF, Zhang SQ, Wang GX, Deng HP (2016) Community structure and population regeneration of an endangered plant, *Thuja sutchuenensis*. Journal of Beijing Forestry University, 38(10), 28–37. (in Chinese with English abstract) [王鑫, 张华雨, 李宗峰, 张世强, 王国行, 邓洪平 (2016) 濒危植物崖柏群落特征及种群更新研究. 北京林业大学学报, 38(10), 28–37.]
- Wright SJ, Muller LHC, Calderon O, Hernandez A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. Ecology, 86, 848–860.
- Yang WJ, Jiang ZP, Liu JF, Guo QS (2013) Diurnal photosynthetic dynamic of *Thuja sutchuenensis* under different light environments. Forest Research, 26, 373–378. (in Chinese with English abstract) [杨文娟, 江泽平, 刘建锋, 郭泉水 (2013) 不同光环境下濒危植物崖柏的光合日动态. 林业科学研究, 26, 373–378.]
- Yang WZ, Xiang ZY, Zhang SS, Kang HM, Shi FQ (2015) Plant species with extremely small populations (PSESP) and their significance in China's national plant conservation strategy. Biodiversity Science, 23, 419–425. (in Chinese with English abstract) [杨文忠, 向振勇, 张珊珊, 康洪梅, 史富强 (2015) 极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响. 生物多样性, 23, 419–425.]
- Zhong ZQ (2016) Analysis of community competition for tree layer of *Castanopsis carlesii* natural secondary forests in northern Fujian. Journal of Beihua University (Natural Science), 17, 674–678. (in Chinese with English abstract) [钟兆全 (2016) 闽北米楮天然次生林乔木层群落竞争关系分析. 北华大学学报(自然科学版), 17, 674–678.]
- Zhu L, Guo QS, Zhu NN, Qin AL, Xu GX, Xing JC (2014) Study on the cones and seeds biological characteristic of a critically endangered species, *Thuja sutchuenensis*, in the world. Seed, 33, 56–59. (in Chinese with English abstract) [朱莉, 郭泉水, 朱妮妮, 秦爱丽, 许格希, 邢继畴 (2014) 世界级极危物种——崖柏的球果和种子性状研究. 种子, 33, 56–59.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)





•研究报告•

# 5种东北红豆杉植物群丛及其物种多样性的比较

刘丹<sup>1,2</sup> 郭忠玲<sup>1,2\*</sup> 崔晓阳<sup>2</sup> 范春楠<sup>1</sup>

1 (北华大学林学院, 吉林吉林 132013)

2 (东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

**摘要:** 东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)是我国数量极少的珍贵濒危树种, 了解其天然群落的组成和特征对东北红豆杉种群的保护利用和恢复有重要意义。本文对吉林省天然东北红豆杉群落进行调查, 根据物种组成进行系统聚类分析, 将20块40 m × 40 m样地划分为5种群丛类型, 分别以优势种进行命名, 即: I. 舞鹤草–五味子+狗枣猕猴桃–紫椴+臭冷杉群丛; II. 东北羊角芹–狗枣猕猴桃–臭冷杉群丛; III. 盾叶唐松草–狗枣猕猴桃–臭冷杉群丛; IV. 舞鹤草–软枣猕猴桃–红松+紫椴+臭冷杉群丛; V. 舞鹤草–软枣猕猴桃–紫椴+臭冷杉群丛。对群丛的物种组成、群落结构和群丛类型、物种多样性进行了分析。物种多样性选用Menhinick丰富度指数、Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数以及Shannon-Wiener多样性指数, 对比分析不同群丛特征。结果显示: 东北红豆杉植物群落组成中蔷薇科的种和属数所占比例最大; 5个群丛的多样性指数顺序为群丛V > 群丛III > 群丛IV > 群丛II > 群丛I; 群丛I和II具有较低的多样性和较高的优势度, 群丛II和群丛III的乔木层的多样性指数差异不明显, 但其丰富度指数和优势度指数却呈现了相反的特征; 群丛II丰富度低而优势度高, 而群丛III丰富度高而优势度低; 群丛III中的草本层的多样性高于乔木层, 群落郁闭度较低; 群丛IV和群丛V均位于和龙市荒沟林场, 随着海拔上升, 其物种多样性随之下降。结果表明, 不同物种组成的东北红豆杉植物群丛的群落特征存在显著差异。

**关键词:** 物种组成; 群丛; 系统聚类分析; 物种多样性; 东北红豆杉

## Comparison of five associations of *Taxus cuspidata* and their species diversity

Dan Liu<sup>1,2</sup>, Zhongling Guo<sup>1,2\*</sup>, Xiaoyang Cui<sup>2</sup>, Chunnan Fan<sup>1</sup>

1 College of Forestry, Beihua University, Jilin, Jilin 132013

2 School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040

**Abstract:** *Taxus cuspidata* is a rare and endangered species in China. Understanding the composition and characteristics of its natural communities is of great significance for its conservation, utilization and restoration. In this study, with hierarchical clustering based on species composition, we classified 20 plots of 40 m × 40 m in Jilin Province into five associations, which were named after dominant species, respectively, i.e., I. *Maianthemum bifolium*–*Schisandra chinensis* + *Actinidia kolomikta*–*Tilia amurensis* + *Abies nephrolepis*, II. *Aegopodium alpestre*–*Actinidia kolomikta*–*Abies nephrolepis*, III. *Thalictrum ichangense*–*Actinidia kolomikta*–*Abies nephrolepis*, IV. *Maianthemum bifolium*–*Actinidia arguta*–*Pinus koraiensis* + *Tilia amurensis* + *Abies nephrolepis*, and V. *Maianthemum bifolium*–*Actinidia arguta*–*Tilia amurensis* + *Abies nephrolepis*. The composition, community structure, association type, and species diversity were analyzed. Species diversity was indicated by the Menhinick richness index, Pielou evenness index, Simpson dominance index and Shannon-Wiener diversity index. The results suggested that the Rosaceae genera comprised a large majority of *T. cuspidata* communities. The diversity index of the five associations ranked as Assoc. V > Assoc. III > Assoc. IV > Assoc. II > Assoc. I. Assoc. I and Assoc. II had lower diversity and higher dominance. The differences in the diversity indices of the arbor layers in associations II and association III were not significant, but the dominance index and the richness index demonstrated an opposite trend. However, the richness was higher and the dominance was lower in

收稿日期: 2019-04-01; 接受日期: 2019-11-04

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)\*极小种群野生植物回归技术研究与示范\*课题(2016YFC0503106)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gzl65@163.com

association III. The herb layer's diversity index was higher than the arbor layer's in association III so that the coverage in association III was lower in community. Both Assoc. IV and Assoc. V were located in Huanggou Forest Farm in Helong City. With the rise in altitude, the species diversity decreases. It showed that there were significant differences in the community characteristics of *T. cuspidata* communities with different dominant species.

**Key words:** species composition; association; hierarchical cluster analysis; species diversity; *Taxus cuspidata*

东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)又名紫杉、赤柏松,为红豆杉科乔木植物,主要分布于中国的长白山和小兴安岭区域,日本、朝鲜和俄罗斯也略有分布。东北红豆杉常散生于林中,幼龄喜阴,随年龄的增长耐阴性逐渐减弱,对生长环境的要求较为严苛,特殊的生态适应性也使其适宜生存的生境稀少,且破碎化严重(陈杰等, 2019)。东北红豆杉作为国家一级保护药用植物和极小种群植物,已经成为极为稀少而珍贵的濒危树种。

对东北红豆杉的研究近些年多集中在其遗传多样性(王丹丹和张彦文, 2019)、生境适应性评价(陈杰等, 2019)、引种适应性(吴世雄等, 2018)和育苗技术<sup>①</sup>等方面,关于其种群生态学方面的研究主要集中在种群繁殖特性与生存环境(刘彤, 2007)、种间竞争<sup>②</sup>、种群生存群落的生物多样性和种间关联(刁云飞等, 2016)等方面,对于其植物群落的组成和结构之间关系的探究较为缺乏。

物种多样性作为反映群落结构和功能复杂性的一种度量,可表征群落或生态系统的特征及其变化演替的规律,同时也可以部分说明不同自然地理条件及人为因素与群落的相互关系(马晓勇和上官铁梁, 2004)。本文选用的Menhinick丰富度指数、Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数以及Shannon-Wiener多样性指数,可以反映群落或者生境中物种的丰富度、均匀度和时空变化程度,也可以更清晰地说明群落物种数、结构类型、组织水平、稳定程度以及发展趋势,从而反映当地生态环境现状以及群落之间的生境差异和稳定性,可用在森林经营、合理开发利用和评价等方面(Lomolino, 2001; 赵天梁, 2017)。

本文以集中分布的天然东北红豆杉群落为研究对象,对群落的物种组成、群落类型以及物种多

样性进行了分析,调查了不同群落的结构特征,并对不同的群丛进行对比研究,旨在说明群落中物种多样性变化规律以及群落组成特征,以期进一步认识东北红豆杉植物群落的生物多样性形成和维持机制,为东北红豆杉种群的保护、管理和恢复重建提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究地点选取吉林省延吉州和龙林业局的荒沟林场,汪清林业局的金沟岭、杜荒子、荒沟、兰家等林场,以及珲春市林业局的马滴答林场。该区域属温带大陆性季风气候,夏短冬长、四季分明。全年平均气温3.6℃,年平均降水量约为580 mm,降水主要集中在5-8月,无霜期为110-141 d,年日照时数为2,700 h。土壤以暗棕壤为主,pH在4.5-5.7之间,偏酸性,水分含量10%-40%,样地详情参见附录1。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地调查

在大致掌握东北红豆杉分布状况的基础上参考当地林业局的推荐,基于2016年对东北红豆杉种群分布区域的实地踏查结果,于2017年,在和龙林业局、汪清林业局和珲春林业局等地,对群落组成、生境条件和人为破坏等情景进行群落调查。选取东北红豆杉分布较为集中、保护较好的地段,设置40×40 m样地20块,每块样地采用相邻格子法设置5 m×5 m乔木样方64块。对胸径大于2.5 cm的树木进行测量,记录其胸径、树高。同时在样地内采用均匀布点法设置2 m×2 m灌木样方和1 m×1 m草本样方各10块,用于灌木和草本植物调查,分别记录个体数量、盖度和高度。此外,对样地的海拔、坡向、坡位、土壤水分等生境条件也进行了详细的调查和记录。

#### 1.2.2 重要值统计

计算群落样地内乔、灌、草各层次不同种群的重要值,公式为:

① 王涛 (2017) 东北红豆杉育苗技术研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

② 李云灵 (2008) 东北红豆杉种间关系研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

重要值(IV) = (相对多度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3

### 1.2.3 聚类分析

根据重要值的大小确定各种植物在群落中的优势度,代表不同植物在群落中的功能地位。同时利用样地中物种重要值指标(重要值 > 1.0%),对群丛类型进行聚类分析并划分群丛(任国学等,2011)。群落数量分类采用树形聚类方法,以标准化过的各样地物种重要值为个案元素(王璐,2010)进行聚类分析。

### 1.2.4 物种多样性分析

物种多样性分析参照陈廷贵和张金屯(2000)的方法,计算群落的Menhinick丰富度指数( $R$ )、Pielou均匀度指数( $E$ ),得出东北红豆杉植物群落的物种丰富度与均匀度,再通过计算Shannon-Wiener多样性指数( $H'$ )和Simpson多样性指数( $C$ )得到植物群落的物种多度的均匀程度和优势度。公式如下:

$$R = S / \sqrt{N} \quad (1)$$

$$E = H' / \ln S \quad (2)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \quad (3)$$

$$C = \sum P_i^2 \quad (4)$$

式中:  $S$ 为样方内所有物种的总数,  $N$ 为样方中所有物种的个体数之和,  $P_i$ 为物种 $i$ 的个体数占群落总个体数的比例(注:本研究中的多样性指数中的 $P_i$ 选用物种的相对重要值来计算,优势度指数仍按 $P_i$ 计算)。

### 1.2.5 数据处理

数据采用Excel 2003和SPSS 18.0软件处理。

## 2 结果

### 2.1 群落物种重要值

东北红豆杉群落中乔木有48种16科25属,灌木20种8科14属,草本76种34科60属。其中重要值在2%以上的乔木植物共计11种,占比22.92%,重要值合计占91.93%;重要值在2%以上的灌木植物合计12种,占调查灌木植物种类数的60%,重要值合计占91.26%;草本植物重要值在2%以上的物种种类合计有9种,占所调查草本植物种类数的11.84%,重要值合计占67.34% (表1)。灌木层物种的五味子(*Sch-*

*isandra chinensis*)和刺五加(*Acanthopanax senticosus*)均喜欢微酸性的壤土,软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)和狗枣猕猴桃(*A. kolomikta*)喜好水分充足肥沃的土壤。草本层中盾叶唐松草(*Thalictrum ichangense*)、东北羊角芹(*Aegopodium alpestre*)和舞鹤草(*Maianthemum bifolium*)所占比例较大,同时蕨类也占了很大比例。所调查的20块东北红豆杉样地中,重要值大于2.0%的32个物种,其重要值总和为250.53%,占样地总重要值的83.51%。臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)、盾叶唐松草为不同层片的优势物种。

## 2.2 群落物种组成及结构

### 2.2.1 物种组成

本次调查共记录东北红豆杉群落维管束植物144种,分属于54科99属。乔木层共有48种,在群落中重要值较大的包括松科的臭冷杉、红松(*Pinus koraiensis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)和杉松(*Abies holophylla*),槭树科的髭脉槭(*Acer barbinerve*)、花楷槭(*A. ukurunduense*)和青楷槭(*A. tegmentosum*),椴树科的紫椴(*Tilia amurensis*),桦木科的硕桦(*Betula costata*)。灌木层有20种,猕猴桃科、五加科、虎耳草科和卫矛科等在群落中占据主要地位。草本层有76种,其中蔷薇科、百合科、毛茛科、虎耳草科、堇菜科、伞形科、菊科植物种占优势。将东北红豆杉群落的重要科属种组成进行总结(表2),可以看出蔷薇科及其属数所占比例最大,其次为槭树科和松科;属数占优势的有蔷薇科、百合科、毛茛科、虎耳草科和伞形科。

### 2.2.2 基于物种组成的群落类型聚类分析

根据样地内不同层次物种重要值(> 1.0%)进行聚类分析。当距离系数为20时,可以将东北红豆杉种群所在群落划分为5个群丛(图1)。

将每个群丛的主要特征(表3)和物种组成(表4)进行总结,发现每个群丛的海拔分布范围均相差100–250 m之间,坡度与土壤水分差异不明显,表明群丛的分类主要受到分布地区和海拔的影响。

5个群丛的主要特征和物种组成如下:

I. 舞鹤草–五味子+狗枣猕猴桃–紫椴+臭冷杉群丛。包括样地10–15,位于汪清杜荒子林场,海拔800–940 m,坡度13°–24°,土壤水分含量10%–25%。在群丛I中,乔木层主要以臭冷杉、紫椴占绝对优势,

表1 东北红豆杉群落优势种群的重要值(重要值 &gt; 2%)

Table 1 Importance value (IV) of dominant populations in *Taxus cuspidata* communities (IV > 2%)

层次 Layer	物种名 Species	拉丁名 Latin name	相对多度 Relative abundance	相对盖度 Relative coverage	相对频度 Relative frequency	重要值 Importance value	
乔木层 Arbor	色木槭	<i>Acer mono</i>	1.37%	78.73%	2.15%	27.42%	
	臭冷杉	<i>Abies nephrolepis</i>	22.39%	4.35%	20.57%	15.77%	
	紫椴	<i>Tilia amurensis</i>	12.14%	4.27%	11.05%	9.15%	
	髭脉槭	<i>Acer barbinerve</i>	12.33%	0.51%	9.40%	7.41%	
	花楷槭	<i>Acer ukurunduense</i>	11.64%	0.54%	9.55%	7.24%	
	东北红豆杉	<i>Taxus cuspidata</i>	6.79%	1.80%	8.64%	5.74%	
	青楷槭	<i>Acer tegmentosum</i>	8.06%	0.66%	7.04%	5.25%	
	红松	<i>Pinus koraiensis</i>	4.08%	2.55%	5.60%	4.08%	
	硕桦	<i>Betula costata</i>	4.90%	1.50%	5.66%	4.02%	
	鱼鳞云杉	<i>Picea jezoensis</i>	3.41%	2.06%	4.95%	3.47%	
	杉松	<i>Abies holophylla</i>	2.88%	0.55%	3.71%	2.38%	
	灌木层 Shrub	软枣猕猴桃	<i>Actinidia arguta</i>	17.09%	30.29%	15.67%	21.02%
		狗枣猕猴桃	<i>Actinidia kolomikta</i>	18.18%	18.60%	11.04%	15.94%
刺五加		<i>Acanthopanax senticosus</i>	9.02%	8.40%	11.48%	9.63%	
长白忍冬		<i>Lonicera ruprechtiana</i>	11.60%	6.29%	9.05%	8.98%	
东北溲疏		<i>Deutzia parviflora</i>	5.70%	9.01%	8.17%	7.63%	
瘤枝卫矛		<i>Euonymus verrucosus</i>	4.61%	2.70%	7.51%	4.94%	
五味子		<i>Schisandra chinensis</i>	6.38%	5.55%	2.43%	4.78%	
长白茶藨		<i>Ribes komarovii</i>	5.36%	2.30%	6.18%	4.61%	
栓翅卫矛		<i>Euonymus phellomanus</i>	6.21%	1.82%	4.86%	4.30%	
卫矛		<i>Euonymus alatus</i>	3.26%	1.29%	5.74%	3.43%	
东北山梅花		<i>Philadelphus schrenkii</i>	2.68%	4.36%	3.09%	3.38%	
辽东楤木		<i>Aralia elata</i>	1.80%	2.99%	3.09%	2.62%	
草本层 Herbage		盾叶唐松草	<i>Thalictrum ichangense</i>	11.46%	9.62%	17.82%	12.97%
	东北羊角芹	<i>Aegopodium alpestre</i>	11.83%	8.34%	14.50%	11.56%	
	舞鹤草	<i>Maianthemum bifolium</i>	12.47%	11.24%	9.75%	11.15%	
	白花酢浆草	<i>Oxalis acetosella</i>	14.00%	9.83%	9.07%	10.97%	
	丝引藁草	<i>Carex remotiuscula</i>	9.95%	6.06%	5.40%	7.14%	
	稀羽鳞毛蕨	<i>Dryopteris sparsa</i>	4.83%	4.64%	9.25%	6.24%	
	华西龙头草	<i>Meehanian fargesii</i>	2.85%	3.97%	2.50%	3.11%	
	东北蹄盖蕨	<i>Athyrium brevifrons</i>	0.88%	1.41%	4.16%	2.15%	
	毛缘藁草	<i>Carex pilosa</i>	2.24%	1.75%	2.16%	2.05%	

表2 东北红豆杉群落重要科、属和种的组成

Table 2 Composition of important species, genera and families in *Taxus cuspidata* communities

科名 Family	属数 No. of genus	属的百分比 % of genus	种数 No. of species	种的百分比 % of species
蔷薇科 Rosaceae	9	9.09	11	7.64
槭树科 Aceraceae	1	1.01	9	6.25
松科 Pinaceae	4	4.04	9	6.25
百合科 Liliaceae	8	8.08	8	5.56
毛茛科 Ranunculaceae	6	6.06	8	5.56
虎耳草科 Saxifragaceae	6	6.06	7	4.86
桦木科 Betulaceae	3	3.03	6	4.17
伞形科 Umbelliferae	6	6.06	6	4.17
堇菜科 Violaceae	1	1.01	5	3.47
菊科 Compositae	4	4.04	5	3.47
其他 Other families	51	51.52	70	48.61

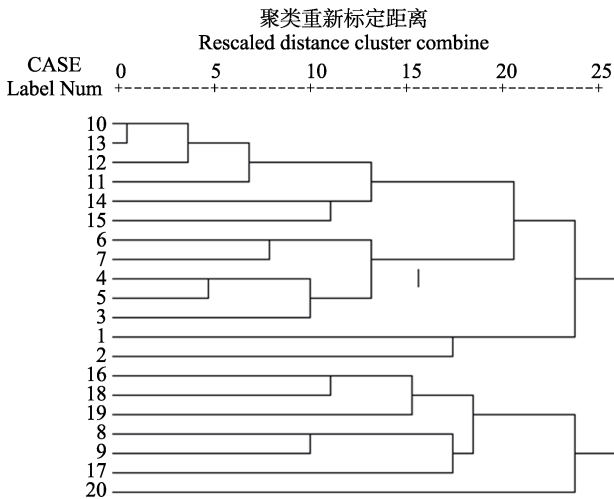


图1 东北红豆杉群落样地(优势种群重要值)聚类图  
Fig. 1 The cluster diagram of sample plots of *Taxus cuspidata* communities according to importance value of dominant species

伴生种有髭脉槭、硕桦和东北红豆杉。灌木层中五味子和狗枣猕猴桃占主要地位, 软枣猕猴桃、长白忍冬和瘤枝卫矛混生于其中。草本层主要以舞鹤草、丝引藁草、白花酢浆草、盾叶唐松草为主。

II. 东北羊角芹-狗枣猕猴桃-臭冷杉群丛。包括样地20, 位于珲春市马滴答林场, 海拔745 m, 坡度20°, 土壤水分含量28%。在群丛II中, 乔木层以臭冷杉占绝对优势, 伴生种有紫椴, 还有紫花槭(*Acer pseudosieboldianum*)、东北红豆杉、鱼鳞云杉混生于其中。灌木层以狗枣猕猴桃和东北山梅花为主, 还有栓翅卫矛、五味子和卫矛混生其中。草本种类以东北羊角芹占优势, 其次是白花酢浆草, 辽细

辛、丝引藁草和稀羽鳞毛蕨混生其中。

III. 盾叶唐松草-狗枣猕猴桃-臭冷杉群丛。包括样地8、9、16、17、18、19, 位于汪清金钩岭林场、汪清兰家林场和荒沟林场, 海拔680-900 m, 坡度3°-27°, 土壤水分含量20%-40%。在群丛III中, 乔木层以臭冷杉占绝对优势, 伴生种为髭脉槭, 部分紫椴、红松、东北红豆杉混生于其中。灌木层植物主要以狗枣猕猴桃为主, 有东北溲疏、长白忍冬、长白茶藨、刺五加混生其中。草本植物主要以盾叶唐松草为主, 混生种有东北羊角芹、白花酢浆草、稀羽鳞毛蕨、舞鹤草等。

IV. 舞鹤草-软枣猕猴桃-红松+紫椴+臭冷杉群丛。包括样地3-7, 位于和龙市荒沟林场, 海拔970-1,200 m, 坡度10°-35°, 土壤含水量12.6%-40%。在群丛IV中, 乔木层以臭冷杉、紫椴和红松占绝对优势, 伴生种有花楷槭, 还有部分东北红豆杉。灌木层植物以软枣猕猴桃为主要优势种, 还伴有刺五加、狗枣猕猴桃、卫矛、瘤枝卫矛等。草本层主要以舞鹤草为优势物种, 还混有华西龙头草、稀羽鳞毛蕨、卵果蕨、玉竹等。

V. 舞鹤草-软枣猕猴桃-紫椴+臭冷杉群丛。包括样地1、2, 位于和龙市荒沟林场, 海拔800-890 m, 坡度25°-30°, 土壤含水量为15%-25%。在群丛V中, 乔木层臭冷杉、紫椴占绝对优势, 还有部分东北红豆杉混生于其中, 伴生种有鱼鳞云杉、紫花槭。灌木层植物主要以软枣猕猴桃为主, 伴生种有瘤枝卫矛、辽东槲木等。草本层植物主要优势种为舞鹤草, 其次为东北蹄盖蕨, 混有丝引藁草、宽叶藁草、白

表3 东北红豆杉植物群丛特点

Table 3 The character of *Taxus cuspidata* association

编号 Number	群丛名称 Association	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope	土壤水分 Soil humidity	分布林场 Forest farm
I	舞鹤草-五味子+狗枣猕猴桃-紫椴+臭冷杉群丛 <i>Maianthemum bifolium</i> - <i>Schisandra chinensis</i> + <i>Actinidia kolomikta</i> - <i>Tilia amurensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i>	800-940	13°-24°	10%-25%	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm
II	东北羊角芹-狗枣猕猴桃-臭冷杉群丛 <i>Aegopodium alpestre</i> - <i>Actinidia kolomikta</i> - <i>Abies nephrolepis</i>	745	20°	28%	马滴答林场 Madida Forest Farm
III	盾叶唐松草-狗枣猕猴桃-臭冷杉群丛 <i>Thalictrum ichangense</i> - <i>Actinidia kolomikta</i> - <i>Abies nephrolepis</i>	680-900	3°-27°	20%-40%	金钩岭林场、兰家、荒沟林场 Jingouling, Lanjia, and Huanggou Forest Farms
IV	舞鹤草-软枣猕猴桃-红松+紫椴+臭冷杉群丛 <i>Maianthemum bifolium</i> - <i>Actinidia arguta</i> - <i>Pinus koraiensis</i> + <i>Tilia amurensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i>	970-1,200	10°-35°	12.6%-40%	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm
V	舞鹤草-软枣猕猴桃-紫椴+臭冷杉群丛 <i>Maianthemum bifolium</i> - <i>Actinidia arguta</i> - <i>Tilia amurensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i>	800-890	25°-30°	15%-25%	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm

表4 东北红豆杉植物群丛物种组成

Table 4 The species composition of *Taxus cuspidata* associations

群丛 Assoc	林分密度 Stand density (inds./ha)	平均胸径 Mean DBH (cm)	主要物种组成(重要值%) Dominant species composition (Importance Value%)		
			乔木 Arbor	灌木 Shrub	草本 Herbage
I	2,446	11.45	臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> (24.19)	五味子 <i>Schisandra chinensis</i> (25.01)	舞鹤草 <i>Maianthemum bifolium</i> (21.57)
			紫椴 <i>Tilia amurensis</i> (16.23)	狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i> (22.69)	丝引藁草 <i>Carex remotiuscula</i> (17.78)
			髭脉槭 <i>Acer barbinerve</i> (10.03)	软枣猕猴桃 <i>Actinidia arguta</i> (13.09)	白花酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i> (13.39)
			硕桦 <i>Betula costata</i> (7.69)	长白忍冬 <i>Lonicera ruprechtiana</i> (11.95)	盾叶唐松草 <i>Thalictrum ichangense</i> (12.29)
			东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i> (7.68)	瘤枝卫矛 <i>Euonymus verrucosus</i> (9.71)	东北羊角芹 <i>Aegopodium alpestre</i> (11.46)
II	1,288	14.29	臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> (29.72)	狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i> (27.37)	东北羊角芹 <i>Aegopodium alpestre</i> (28.95)
			紫椴 <i>Tilia amurensis</i> (13.11)	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i> (22.03)	白花酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i> (18.11)
			紫花槭 <i>Acer pseudosieboldianum</i> (10.15)	栓翅卫矛 <i>Euonymus phellomanus</i> (14.66)	辽细辛 <i>Asarum heterotropoides</i> (11.73)
			东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i> (9.15)	五味子 <i>Schisandra chinensis</i> (11.84)	丝引藁草 <i>Carex remotiuscula</i> (10.49)
			鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> (8.35)	卫矛 <i>Euonymus alatus</i> (8.49)	稀羽鳞毛蕨 <i>Dryopteris sparsa</i> (8.29)
III	1,567	12.6	臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> (25)	狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i> (22.38)	盾叶唐松草 <i>Thalictrum ichangense</i> (20.75)
			紫椴 <i>Tilia amurensis</i> (14.54)	东北溲疏 <i>Deutzia parviflora</i> (15.73)	东北羊角芹 <i>Aegopodium alpestre</i> (9.4)
			髭脉槭 <i>Acer barbinerve</i> (10.54)	长白忍冬 <i>Lonicera ruprechtiana</i> (14.56)	白花酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i> (8.04)
			红松 <i>Pinus koraiensis</i> (8.65)	长白茶藨 <i>Ribes komarovii</i> (11.77)	稀羽鳞毛蕨 <i>Dryopteris sparsa</i> (7.59)
			东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i> (7.17)	刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i> (9.66)	舞鹤草 <i>Maianthemum bifolium</i> (6.57)
IV	1,520	12.49	花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> (18.4)	软枣猕猴桃 <i>Actinidia arguta</i> (50.74)	舞鹤草 <i>Maianthemum bifolium</i> (19.55)
			臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> (14.36)	刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i> (17.1)	华西龙头草 <i>Meehania fargesii</i> (11.58)
			紫椴 <i>Tilia amurensis</i> (10.66)	狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i> (9.26)	稀羽鳞毛蕨 <i>Dryopteris sparsa</i> (10.62)
			红松 <i>Pinus koraiensis</i> (10.27)	卫矛 <i>Euonymus alatus</i> (7)	卵果蕨 <i>Phegopteris connectilis</i> (5.88)
			东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i> (9.05)	瘤枝卫矛 <i>Euonymus verrucosus</i> (5.37)	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i> (4.65)
V	1,278	11.93	臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> (16.3)	软枣猕猴桃 <i>Actinidia arguta</i> (39.11)	舞鹤草 <i>Maianthemum bifolium</i> (17.31)
			紫椴 <i>Tilia amurensis</i> (13.27)	瘤枝卫矛 <i>Euonymus verrucosus</i> (13.23)	东北蹄盖蕨 <i>Athyrium brevifrons</i> (12.4)
			鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> (12.41)	木通 <i>Akebia quinata</i> (10.57)	丝引藁草 <i>Carex remotiuscula</i> (11.46)
			紫花槭 <i>Acer pseudosieboldianum</i> (11.57)	狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i> (8.28)	宽叶藁草 <i>Carex siderosticta</i> (11.38)
			东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i> (10.7)	辽东楸木 <i>Aralia elata</i> (7.56)	白毛羊胡子草 <i>Eriophorum vaginatum</i> (9.8)

群丛I-V的含义见表3 Associations I-V are the same as Table 3.

毛羊胡子草。

### 2.3 群落多样性

植物群落组成结构揭示了种间、种与环境的相互关系，同时也体现了群落的动态变化与演替特征。对每块样地的物种多样性指数进行计算，并按群丛进行归类得其物种多样性平均数(图2)。从图2中可以看出，东北红豆杉植物群落的物种丰富度指

数Menhinick指数以草本层的变化幅度较大，变化范围为0.424-1.461，乔木层和灌木层的丰富度较低且变化幅度不大，变化范围分别是0.342-0.635和0.492-0.725。乔木层和草本层一般都具有较高的多样性，乔木层多样性的变化范围是2.395-2.803，草本层的多样性变化范围是2.002-2.564，灌木层多样性低且变化幅度较大，变化范围为1.113-1.873。

均匀度指数显示了物种在群落中的分布情况。草本层的均匀度变化不大,变化范围为0.802–0.816,乔木层和灌木层的均匀度变化范围分别是0.772–0.834和0.73–0.901,灌木层的均匀度变化较明显。

灌木层的优势度指数变化较显著,变化范围是0.186–0.536,乔木层和草本层的优势度变化较小,范围分别是0.097–0.205和0.161–0.224。

将东北红豆杉种群植物群落各层的生物多样性进行比较(图2),得到5个群丛各层多样性指数总

体变化为:乔木层 > 草本层 > 灌木层,均呈现灌木层多样性较低的现象,只有在群丛III中草本层的多样性指数高于灌木层和乔木层。群丛II和群丛III的乔木层的多样性指数变化不明显,但是其Simpson优势度指数和Menhinick丰富度指数却呈现了相反的变化:群丛II丰富度低而优势度高,群丛III丰富度高而优势度低。群丛IV和群丛V是同一地区不同海拔的两个群丛,其生物多样性表现出了较大的差异:群丛IV的海拔相对较高,其乔木层和灌木

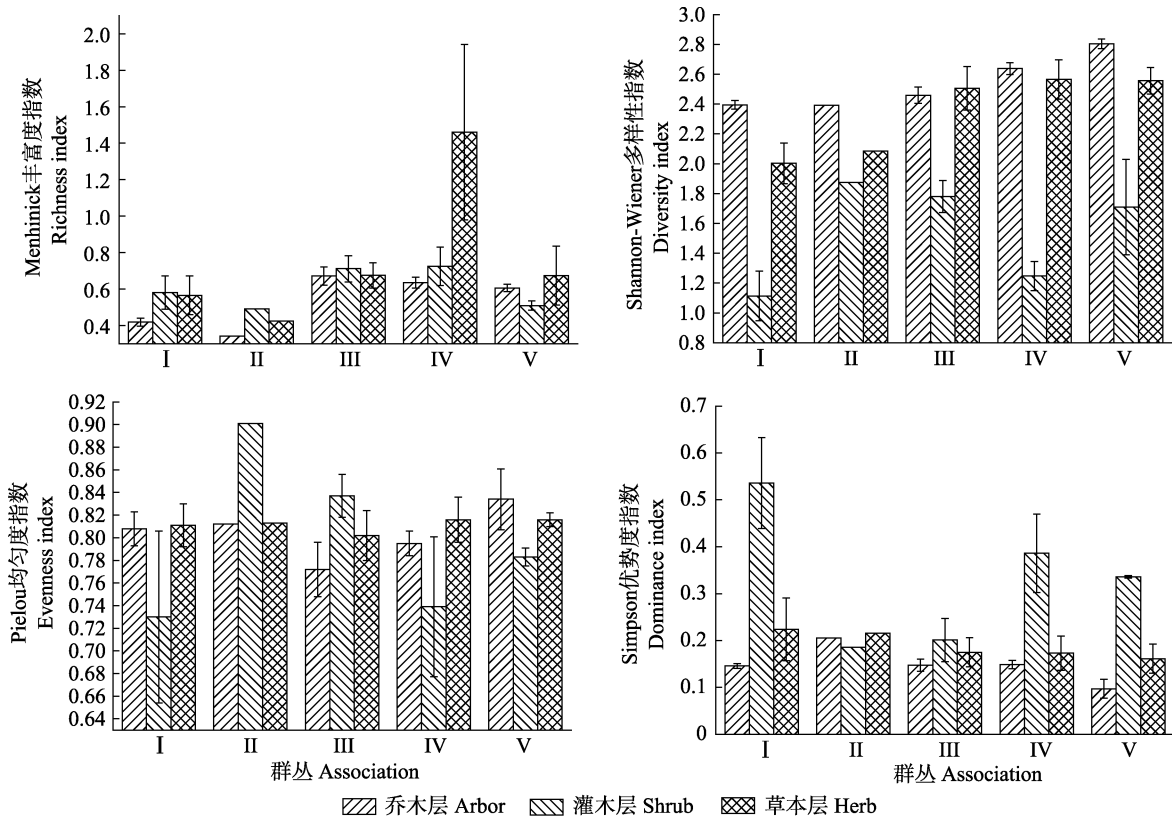


图2 东北红豆杉各群丛不同层次物种多样性。图中误差线代表的是标准误。群丛I–V的含义同表3。

Fig. 2 Species diversity of different layers of *Taxus cuspidata* associations. The error bars in the figure represent standard errors. Associations I–V are the same as Table 3.

表5 东北红豆杉不同群丛物种多样性指数差异

Table 5 The difference of species diversity of five *Taxus cuspidata* associations

群丛 Association	Menhinick丰富度指数 Menhinick richness index	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	Simpson优势度指数 Simpson dominance index
I	0.521 ± 0.03	1.837 ± 0.018	0.783 ± 0.021	0.302 ± 0.02
II	0.419	2.117	0.842	0.202
III	0.686 ± 0.023	2.248 ± 0.051	0.804 ± 0.013	0.174 ± 0.019
IV	0.940 ± 0.162	2.149 ± 0.057	0.783 ± 0.02	0.236 ± 0.028
V	0.596 ± 0.069	2.356 ± 0.147	0.811 ± 0.013	0.198 ± 0.016

表中数据为平均值 ± 标准误。群丛I–V的含义见表3。

The data in the table is the mean ± standard error. Associations I–V are the same as Table 3.

层的多样性指数略低于群丛V, 但丰富度却略高于群丛V。

种数和各个种在群落中的分布情况共同影响了群落的总体多样性, 因此, Shannon-Wiener指数含有较多群落组成结构、分布状况的信息。对不同群丛总体的物种多样性进行比较可以看出, 东北红豆杉植物群落的多样性指数为群丛V > III > IV > II > I (表5)。群丛I、II和IV具有相对低的多样性指数, 但优势度指数偏高, 且群丛I具有最高优势度(0.302), 群丛II的丰富度最低(0.419), 群丛IV具有最高的丰富度(0.94)。位于相同地点的群丛IV的多样性指数略低于群丛V。5个群丛的均匀度变化不大, 群丛II的均匀度最高(0.842), 而群丛I和群丛IV的均匀度最低(0.783), 群丛III具有最低的优势度(0.174)。

### 3 讨论

物种及群落的空间分布是不同尺度上气候、土壤、地形等各种因子综合作用的结果, 所以植物群落的本质特征与生境之间存在着一定的相互关系(赵鹏等, 2014)。对植被群落进行数量分类能够定性地反映植被类型与环境的关系, 选取的群落优势种也能够较好地指示群落生境的基本特征。综合本文结果可以看出, 东北红豆杉群落内蔷薇科的种和属数所占比例大, 蔷薇科以温带分布居多, 所以东北红豆杉种群也主要生存在温带。生长群落适合蕨类、舞鹤草、白花酢浆草等喜欢潮湿环境的草本类植物生存, 灌木种类一般较少, 主要灌木物种软枣猕猴桃和狗枣猕猴桃均偏好水分充足土壤肥沃的区域, 五味子和刺五加等喜微酸性的壤土, 可以看出东北红豆杉种群偏好生活在土壤偏酸性且潮湿的生境。

本文主要依据植物物种的重要值作为参考指标对东北红豆杉植物群落进行聚类分析并划分群丛类型, 所得结果基本反映了东北红豆杉植物群落的实际情况。任国学等(2011)认为系统聚类分析可反映不同类型群丛的结构与功能的差异, 并推断差异主要是由不同物种的生态学特性决定, 说明采用群落组织水平的物种多样性指数来表达不同群丛生态学特性是可行的。东北红豆杉植物群落物种重要值经聚类分析, 可划分为5类群丛: 舞鹤草-五味子+狗枣猕猴桃-紫椴+臭冷杉群丛, 东北羊角芹-狗枣猕猴桃-臭冷杉群丛, 盾叶唐松草-狗枣猕猴桃

-臭冷杉群丛, 舞鹤草软枣猕猴桃-红松+紫椴+臭冷杉群丛, 舞鹤草-软枣猕猴桃-紫椴+臭冷杉群丛, 不同的群丛的分布地点和海拔不同, 说明群丛划分符合地区环境条件, 并且随着海拔变化, 群丛成分也发生改变。

经物种多样性分析得到, 东北红豆杉植物群落乔木层和草本层一般都具有较高的多样性, 而灌木层的多样性较低且均匀度变化幅度较大。群丛I和群丛II具有相对较低的多样性和较高的优势度, 群丛I物种多样性最低且优势度最高, 群丛II物种丰富度最低且均匀度指数最高。物种多样性的丧失和优势度的增加是环境退化的典型结果, 一定程度上它们是相互作用的必然结果(徐永明和吕世海, 2011)。但是高优势度并不能证明干扰的发生, 如果可以参考未受干扰的对照地区的物种组成结构和多样性, 才可以证明汪清市杜荒子林场和珲春市马滴答林场是天然的物种贫乏还是由于人为干扰导致的物种丧失。如果有对照数据参考, 再考虑物种丰富度和优势度之间的协变关系, 可以对恢复该地区的生态系统健康起到指导作用。

群丛II的乔木层物种优势度较高而丰富度较低, 群丛III的乔木层物种丰富度较高而优势度较低, 但二者的物种多样性水平接近, 说明物种丰富度较高而均匀度较低的群丛, 其多样性可能与物种丰富度较低而均匀度较高的群丛相同, 这与刘蕾和张峰(2010)的研究结果相一致。仅在群丛III中, 草本层的多样性高于乔木层和灌木层, 是因为草本植物多属于逆境耐受性植物, 能忍受持久和强烈的干扰, 而次生林中草本层种类和数量较少的主要原因是群落的盖度高, 林分郁闭度较高以致林下光照不足, 对种子的萌发和生长造成不利影响, 抑制了非耐阴性草本先锋物种的萌发和入侵(陈杰等, 2012; 袁王俊等, 2015)。还有研究表明(Nascimento et al, 2014; 李伟立等, 2014), 在次生林演替初期, 群落多样性的增加首先依赖于草本层, 随着演替的进行, 群落郁闭度升高, 非耐阴性草本物种逐渐被耐阴性草本取代, 最终由乔木层与灌木层取代。本文结果与上述的观点一致: 群丛III的草本层的多样性较高, 究其原因群丛III中的乔木层丰富度高而优势度低, 说明其中优势树种还没有占据群落中的主要位置, 上层林层郁闭度较低, 林下获得了足够的阳光, 使草本层的多样性升高。说明群丛III中金钩岭林场、



兰家林场和荒沟林场可能正处于次生林演替初期, 林分郁闭度低, 草本层更新占主要地位。建议封山育林保护植物群落的自然发育, 在保证自然群落完整性和维持群落物种多样性的基础上, 对次生林进行适度改造, 使群落结构优化(任斌斌等, 2010)。此外, 由于植物群落物种多样性与土壤肥力和间伐强度有不同程度的相关性, 建议注重对地表枯枝落叶的积累, 并适度进行间伐抚育和人为干预, 以保持和提高土壤肥力并推进植物群落结构的演替进程(季荣飞等, 2015)。

根据王育鹏等(2018)的研究结果, 随着海拔上升, 群落的物种多样性呈下降趋势。群丛IV和群丛V均位于和龙市荒沟林场, 随着海拔上升, 其物种多样性下降, 与前人研究结果一致。群落的结构类型和组织水平与物种多样性指数有着紧密的关系, 群落组成结构越复杂, 物种越丰富, 其多样性指数就越高(李旭华等, 2013)。5个群丛中, 位于和龙林业局荒沟林场的群丛V的多样性指数最高。该群丛包括样地1、2, 因位置偏僻、人为干扰较少、海拔较低、生境良好、群落物种丰富且均匀, 所以物种多样性高, 这与赵天梁(2017)对华北落叶松(*Larix principis rupprechtii*)的研究结果一致。

在东北红豆杉种群发生发展的过程中, 除了物种多样性等生物因素外, 非生物因素如气候、土壤、地形以及人为干扰都会对其生长产生显著影响。除了本文所研究的植物群落组成及其物种多样性, 还有很多领域有待深入研究, 如土壤理化性质对种群发育的响应、气候条件对种群产生的影响等。

## 参考文献

- Chen J, Guo YL, Lu XL, Ding SY, Su S, Guo JJ, Li QX (2012) Species diversity of herbaceous communities in the Yiluo River Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3021–3030. (in Chinese with English abstract) [陈杰, 郭屹立, 卢训令, 丁圣彦, 苏思, 郭静静, 李乾玺 (2012) 伊洛河流域草本植物群落物种多样性. *生态学报*, 32, 3021–3030.]
- Chen J, Long T, Yang L, Wang Y, Xu C, Li JW (2019) Habitat suitability assessment of *Taxus cuspidata*. *Journal of Beijing Forestry University*, 41(4), 51–59. (in Chinese with English abstract) [陈杰, 龙婷, 杨蓝, 王寅, 徐超, 李景文 (2019) 东北红豆杉生境适宜性评价. *北京林业大学学报*, 41(4), 51–59.]
- Chen TG, Zhang JT (2000) Plant species diversity of Shenweigou in Guandi Mountains (Shanxi, China) I. Richness, evenness and diversity indexes. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 6, 406–411. (in Chinese with English abstract) [陈廷贵, 张金屯 (2000) 山西关帝山神尾沟植物群落物种多样性与环境关系的研究 I. 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *应用与环境生物学报*, 6, 406–411.]
- Diao YF, Jin GZ, Tian SY, Liu YK, Liu YL, Han LD, Li YH (2016) Species composition and community structure of a *Taxus cuspidata* forest in Muling Nature Reserve of Heilongjiang Province, China. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(5), 26–36. (in Chinese with English abstract) [刁云飞, 金光泽, 田松岩, 刘延坤, 刘玉龙, 韩丽冬, 李云红 (2016) 黑龙江省穆棱东北红豆杉林物种组成与群落结构. *林业科学*, 52(5), 26–36.]
- Ji RF, Zhou SX, Huang CD, Zhang J, Li XW, He CL (2015) Effects of different thinning intensity on the understory diversity within *Cupressus funebris* low-efficiency plantation. *Journal of Northeast Forestry University*, 43(5), 68–74. (in Chinese with English abstract) [季荣飞, 周世兴, 黄从德, 张建, 李宪伟, 何传龙 (2015) 间伐强度对柏木低效人工林灌草多样性的影响. *东北林业大学学报*, 43(5), 68–74.]
- Li WL, Yu Q, Guo XY, Da LJ (2014) Community dynamics in different successional stages of secondary *Pinus massoniana* forest in south Anhui Province. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1997–2004. (in Chinese with English abstract) [李伟立, 余倩, 郭雪艳, 达良俊 (2014) 皖南次生马尾松林自然演替进程中的群落动态. *生态学杂志*, 33, 1997–2004.]
- Li XH, Deng YL, Zhang F, Dong G, Li SG (2013) Species diversity of forest communities in Pangquangou Nature Reserve, Shanxi of China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1667–1673. (in Chinese with English abstract) [李旭华, 邓永利, 张峰, 董刚, 李世广 (2013) 山西庞泉沟自然保护区森林群落物种多样性. *生态学杂志*, 32, 1667–1673.]
- Liu L, Zhang F (2010) Species diversity of plant community in Baiyundong Scenic Spot, Lishan Mountains, Shanxi. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 33, 468–472. (in Chinese with English abstract) [刘蕾, 张峰 (2010) 历山白云洞景区植物群落物种多样性研究. *山西大学学报(自然科学版)*, 33, 468–472.]
- Liu T (2007) Population Ecology of Natural Japanese Yew. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [刘彤 (2007) 天然东北红豆杉种群生态学研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Ma XY, Shanguan TL (2004) Species diversity of the forest communities in Taiyue Mountain, Shanxi. *Journal of Mountain Science*, 22, 606–612. (in Chinese with English abstract) [马晓勇, 上官铁梁 (2004) 太岳山森林群落物种多样性. *山地学报*, 22, 606–612.]
- Nascimento LMD, Everardo VSB, Rodal MJN, Lins-E-Silva

- ACB (2014) Secondary succession in a fragmented Atlantic forest landscape: Evidence of structural and diversity convergence along a chronosequence. *Journal of Forest Research*, 19, 501–513.
- Ren BB, Li SH, Zhu CY, Zhang XT (2010) Numerical classification and ordination of forest vegetation communities in Yushan Mountain, Changshu. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 34(3), 45–50. (in Chinese with English abstract) [任斌斌, 李树华, 朱春阳, 张晓彤 (2010) 常熟虞山森林植被群落的数量分类与排序. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 34(3), 45–50.]
- Ren GX, Liu JF, Xu DW, Hong W, Zheng SQ, Huang ZS (2011) Analysis on classification and species diversity of *Pinus taiwanensis* community in Daiyun Mountain National Nature Reserve. *Journal of Plant Resources and Environment*, 20(3), 82–88. (in Chinese with English abstract) [任国学, 刘金福, 徐道炜, 洪伟, 郑世群, 黄志森 (2011) 戴云山国家级自然保护区黄山松群落类型与物种多样性分析. *植物资源与环境学报*, 20(3), 82–88.]
- Wang DD, Zhang YW (2019) Identification and genetic diversity analysis of *Taxus cuspidata* hybrid. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 51(1), 113–118. (in Chinese with English abstract) [王丹丹, 张彦文 (2019) 东北红豆杉杂交种鉴定及遗传多样性分析. *东北师大学报(自然科学版)*, 51(1), 113–118.]
- Wang L (2010) SPSS Statistical Analysis Foundation, Application and Practice. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [王璐 (2010) SPSS统计分析基础、应用与实践. 化学工业出版社, 北京.]
- Wang YP, Hong X, Liu K, Li JH, Zhou SB, Zhang DL, Chen WH (2018) Floristic analysis of seed plants and altitudinal patterns of plant species diversity on the northern slope of Guniujiang National Nature Reserve in Anhui. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(4), 165–173. (in Chinese with English abstract) [王育鹏, 洪欣, 刘坤, 李建辉, 周守标, 张丁来, 陈文豪 (2018) 安徽牯牛降北坡种子植物区系特征及其多样性的海拔梯度变化. *林业科学*, 54(4), 165–173.]
- Wu SX, Liu YH, Zhang LM, Shang FQ, Tan CQ (2018) Growth stability analysis of *ex situ* conservation of *Taxus cuspidata* seedlings from different sources. *Journal of Beijing Forestry University*, 40(12), 27–37. (in Chinese with English abstract) [吴世雄, 刘艳红, 张利民, 尚福强, 谭成权 (2018) 不同产地东北红豆杉幼苗迁地保护的生存稳定性分析. *北京林业大学学报*, 40(12), 27–37.]
- Xu YM, Lv SH (2011) Effects of wind desertification on the biodiversity of grassland vegetation of Hulunbeir steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 25(4), 133–137. (in Chinese with English abstract) [徐永明, 吕世海 (2011) 风蚀沙化对草原植被生物多样性的影响——以呼伦贝尔草原为例. *干旱区资源与环境*, 25(4), 133–137.]
- Yuan WJ, Lu XL, Zhang WR, Wang ZH, Zhang LM, Ding SY (2015) Plant's diversity of different vegetation types. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4651–4657. (in Chinese with English abstract) [袁王俊, 卢训令, 张维瑞, 王智慧, 张灵敏, 丁圣彦 (2015) 不同植被类型植物物种多样性. *生态学报*, 35, 4651–4657.]
- Zhao P, Xu XY, Jin HX, Zhang JH, Tang WD, Chai CW, Dong ZL (2014) Quantitative classification and ordination analysis on vegetation in the Minqin Oasis-Desert ecotone. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34, 364–371. (in Chinese with English abstract) [赵鹏, 徐先英, 金红喜, 张进虎, 唐卫东, 柴成武, 董志玲 (2014) 民勤绿洲荒漠过渡带植物群落数量分类和排序研究. *西北植物学报*, 34, 364–371.]
- Zhao TL (2017) Species diversity of *Larix principis rupprechtii* communities in Shanxi Province of northern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(6), 45–50. (in Chinese with English abstract) [赵天梁 (2017) 山西华北落叶松群落物种多样性. *北京林业大学学报*, 39(6), 45–50.]

(责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 东北红豆杉天然种群概况表

Appendix 1 *Taxus cuspidata* population profile

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019112-1.pdf>

附录1 东北红豆杉天然种群概况表

Appendix 1 *Taxus cuspidata* population profile

编号	优势种组	海拔	坡度	分布林场	经纬度	Latitude and longitude
No.	Dominant group	Altitude (m)	Slope (°)	Forest Farm	N	E
1	舞鹤草-软枣子-臭冷杉 <i>Maianthemum bifolium-Actinidia arguta-Abies nephrolepis</i>	866	26°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°24'23"	128°38'4"
2	舞鹤草-软枣子-臭冷杉 <i>Maianthemum bifolium-Actinidia arguta-Abies nephrolepis</i>	813.1	30°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°24'24.9"	128°40'5.9"
3	舞鹤草-刺五加-花楷槭 <i>Maianthemum bifolium-Acanthopanax senticosus-Acer ukurunduense</i>	1,021	30°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°24'27.9"	128°40'7.8"
4	卵果蕨-软枣子-花楷槭 <i>Phegopteris connectilis-Actinidia arguta-Acer ukurunduense</i>	998.4	29°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°24'28.5"	128°40'10.8"
5	舞鹤草-软枣子-花楷槭 <i>Maianthemum bifolium-Actinidia arguta-Acer ukurunduense</i>	979.5	32°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°24'06.7"	128°39'54.0"
6	舞鹤草-软枣子-红松 <i>Maianthemum bifolium-Actinidia arguta-Pinus koraiensis</i>	1,130	12°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°23'58.8"	128°40'0.9"
7	舞鹤草-软枣子-花楷槭 <i>Maianthemum bifolium-Actinidia arguta-Acer ukurunduense</i>	1,030	23°	和龙市荒沟林场 Helong Forest Farm	42°23'45"	128°39'56"

编号	优势种组	海拔	坡度	分布林场	经纬度 Latitude and longitude	
No.	Dominant group	Altitude (m)	Slope (°)	Forest Farm	N	E
8	白花酢浆草–长白忍冬–臭冷杉 <i>Oxalis acetosella–Lonicera ruprechtiana–Abies nephrolepis</i>	873.3	13°	金钩岭林场 Jingouling Forest Farm	43°22'29"	130°9'33.9"
9	盾叶唐松草–狗枣子–臭冷杉 <i>Thalictrum ichangense–Actinidia kolomikta–Abies nephrolepis</i>	694.2	17°	金沟岭林场 Jingouling Forest Farm	43°21'37"	130°10'12.8"
10	舞鹤草–狗枣子–臭冷杉 <i>Maianthemum bifolium–Actinidia kolomikta–Abies nephrolepis</i>	910.5	14°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°12'24"	130°36'35.3"
11	舞鹤草–辽东槲木–臭冷杉 <i>Maianthemum bifolium–Aralia elata–Abies nephrolepis</i>	907	13°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°12'22.7"	130°36'35.7"
12	丝引藁草–长白忍冬–紫椴 <i>Carex remotiuscula–Lonicera ruprechtiana–Tilia amurensis</i>	856.8	21°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°12'27.7"	130°36'36.7"
13	丝引藁草–狗枣子–臭冷杉 <i>Carex remotiuscula–Actinidia kolomikta–Abies nephrolepis</i>	808.1	18°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°12'23.0"	130°36'25.8"
14	盾叶唐松草–五味子–臭冷杉 <i>Thalictrum ichangense–Schisandra chinensis–Abies nephrolepis</i>	818.6	18°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°12'28.6"	130°36'25.3"
15	东北羊角芹–软枣子–臭冷杉 <i>Aegopodium alpestre–Actinidia arguta–Abies nephrolepis</i>	936.6	24°	杜荒子林场 Duhuangzi Forest Farm	43°11'51.3"	130°36'25.7"

编号	优势种组	海拔	坡度	分布林场	经纬度 Latitude and longitude	
No.	Dominant group	Altitude (m)	Slope (°)	Forest Farm	N	E
16	盾叶唐松草–刺五加–臭冷杉 <i>Thalictrum ichangense–Acanthopanax senticosus–Abies nephrolepis</i>	900.4	3°	荒沟林场 Huanggou Forest Farm	43°18'45.8"	130°19'31"
17	盾叶唐松草–东北茶藨–髭脉槭 <i>Thalictrum ichangense–Ribes mandshuricum–Acer barbinerve</i>	700	12°	兰家林场 Lanjia Forest Farm	43°26'19"	130°57'25"
18	盾叶唐松草–狗枣子–髭脉槭 <i>Thalictrum ichangense–Actinidia kolomikta–Acer barbinerve</i>	789.1	7°	兰家林场 Lanjia Forest Farm	43°26'19.4"	130°57'15.8"
19	白花酢浆草–东北溲疏–臭冷杉 <i>Oxalis acetosella–Deutzia parviflora–Abies nephrolepis</i>	766.9	27°	兰家林场 Lanjia Forest Farm	43°27'11.6"	130°56'12.4"
20	东北羊角芹–狗枣子–臭冷杉 <i>Aegopodium alpestre–Actinidia kolomikta–Abies nephrolepis</i>	745	20°	马滴答林场 Madida Forest Farm	43°9'35.5'	130°41'23.5"



•研究报告•

# 藤枣生境地木本植物种间关联性与群落稳定性

李帅锋<sup>1,2</sup> 郎学东<sup>1,2</sup> 黄小波<sup>1,2</sup> 刘万德<sup>1,2</sup> 苏建荣<sup>1,2\*</sup>  
徐崇华<sup>3</sup> 李智宏<sup>3</sup> 徐凡迪<sup>4</sup>

1 (中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224)

2 (国家林业与草原局普洱森林生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650224)

3 (云南省太阳河自然保护区管理局, 云南普洱 665000)

4 (云南农业大学, 昆明 650201)

**摘要:** 藤枣(*Eleutharrhena macrocarpa*)是国家I级重点保护植物, 属于木质藤本植物, 野外数量稀少, 种群更新困难。本文通过分析云南省太阳河自然保护区藤枣生境地热带季节雨林乔木层与灌木层中木本植物种群的种间关联性以及群落的稳定性, 揭示种间关联性在藤枣种群濒危机制形成中的作用, 为极小种群的保护提供科学依据。结果表明: 藤枣生境地群落乔木层总体联结性 $VR$  (方差比率)  $> 1$ , 检验统计量 $W > \chi_{0.05(29)}$ , 灌木层种群总体联结性 $VR < 1$ ,  $\chi_{0.95(29)} < W < \chi_{0.05(29)}$ , 乔木层和灌木层分别呈显著正相关和不显著负相关。 $\chi^2$ 检验显示乔木层与灌木层中无联结的种对占多数, 其正负关联比分别是0.238和0.279, 联结系数显示显著和极显著的负联结种对要多于正联结的种对; Pearson相关系数显示乔木层与灌木层正负关联比分别是0.376和0.511, 绝大多数种对的联结关系未达到显著水平, 种对间的独立性相对较强。藤枣与其他植物种群之间对生境有相似的适宜生态位, 通过共同利用资源而共存, 在灌木层则面临较强的种间竞争。藤枣生境地群落稳定性交点坐标为(33.92, 66.07), 显示群落具有较好的稳定性, 而群落建群种与其他种对存在较强的种间竞争, 反映热带季节雨林的脆弱性, 因此生境地群落的严格保护对藤枣种群的更新和生物多样性保育至关重要。

**关键词:** 热带季节雨林; 方差比率; 种间联结; 种间相关; Godron稳定性指数

## Interspecific association of woody plant species and community stability in the *Eleutharrhena macrocarpa* habitat

Shuaifeng Li<sup>1,2</sup>, Xuedong Lang<sup>1,2</sup>, Xiaobo Huang<sup>1,2</sup>, Wande Liu<sup>1,2</sup>, Jianrong Su<sup>1,2\*</sup>, Chonghua Xu<sup>3</sup>, Zhihong Li<sup>3</sup>, Fandi Xu<sup>4</sup>

1 Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224

2 The Puer Forest Ecosystem Research Station, National Forestry and Grassland Administration of China, Kunming 650224

3 Administration of Taiyanghe Provincial Nature Reserve, Puer, Yunnan 665000

4 Yunnan Agricultural University, Kunming 650201

**Abstract:** *Eleutharrhena macrocarpa*, an endangered liana species, experiences population regeneration barriers in natural environments. Due to its endangered status, this species has been heavily researched to understand the mechanisms behind its rarity. In this study, we studied *E. macrocarpa* populations in the tropical seasonal rainforest of Taiyanghe Provincial Nature Reserve in Pu'er City, Yunnan Province to find successful protecting methods for a wild plant species with extremely small populations. Utilizing various community stability and interspecific competition metrics (the Godron stability index, Chi-square analysis, Pearson correlation), the results showed that the woody plant populations of tree layer indicated significant positive correlation based on the value of variance ratio more than one (test statistic  $W > \chi_{0.05(29)}$ ). Similarly,

收稿日期: 2019-03-21; 接受日期: 2019-06-01

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物就地保护及生境恢复技术研究与示范”课题(2016YFC0503103)、中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2017MB013, CAFYBB2017ZX002-4)和云南省环境保护专项国家I级保护植物藤枣的致濒机制及种群扩繁技术研究(530702001712004)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jianrongsu@vip.sina.com

the woody plant populations of shrub layer indicated that no significant negative correlation and the variance ratio is less than 1 ( $\chi_{0.95(29)} < W < \chi_{0.05(29)}$ ). Further, Chi-square test indicated that no association species pairs represented the most populations in the tree and shrub layer, and the ratios of positive and negative correlations were 0.238 and 0.279, respectively. Simultaneously, association coefficient suggested that significant and extremely significant negative species pairs were more than positive species pairs, while Pearson correlation coefficient indicated that the ratios of the positive and negative correlation were 0.376 and 0.511, respectively. We found that the association relationship of most species pairs showed no significant correlation, which mean a relative stronger interspecific independence. *Eleutharrhena macrocarpa* population has similar adaptive niche with most woody plant populations in the tree layer, and they survived together through effective resource utilization. However, *Eleutharrhena macrocarpa* population had stronger competition with some species in the shrub layer. In addition, intersection point of community stability (33.92, 66.07) in the vegetative community of *Eleutharrhena macrocarpa* habitat suggested that the community displayed a better stability. The stronger interspecific competition between dominant species and other species also suggested the vulnerability of tropical seasonal rain forest. Therefore, strict protection of the habitat was crucial to the regeneration of *Eleutharrhena macrocarpa* population and biodiversity conservation.

**Key words:** tropical seasonal rain forest; variance ratio; interspecific association; interspecific correlation; Godron stability index

藤枣(*Eleutharrhena macrocarpa*)是防己科藤枣属多年生木质藤本植物,是我国I级重点保护野生植物,属于世界自然保护联盟的极危种(刘万德等, 2017), 2012年,国家林业局和国家发改委联合印发的《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》中列为极小种群野生植物(侯昭强等, 2015)。藤枣主要分布于我国云南省南部、广西那坡县和印度卡西山地的热带雨林、季雨林和沟谷地带季风常绿阔叶林下(郎学东等, 2017),由于天然更新困难,野外数量极其稀少,分布生境狭窄而间断。随着热带雨林面积的不断缩小,藤枣种群赖以生存的生境地频遭破坏,其种群呈现出退化和数量持续减少的特征,其生存状况受到了国内外广泛关注。

种间联结及其群落的稳定性是研究物种濒危机制、揭示植物种群竞争状况及群落演替的有效方法(张志勇等, 2003; 李帅锋等, 2011a; 周赛霞等, 2017),也是群落数量和结构的重要特征之一(叶权平等, 2018)。种间联结通常是由于群落生境地差异对物种分布产生影响而引起的,可以用来判断物种之间可能存在的相互作用,有助于正确认识植物群落结构特征(Dale et al, 1991; 王文进等, 2007; 陈倩等, 2018)。受人为干扰以及自身遗传、生殖和适应性等因素的影响,珍稀濒危植物野外种群数量相对较少,其种间关系反映了它们对环境的适应性及其生境

地群落植物的种群动态,近年来在研究中应用较多(张志勇等, 2003; 胡理乐等, 2005; 李帅锋等, 2012; 周赛霞等, 2017),对于指导濒危物种保护和保育起到积极作用。

藤枣作为极危且亟需保护的极小种群野生植物之一,由于在野外数量少,且缺少植物花果标本资料,鉴定难度较大,因此缺少调查样地(刘万德等, 2017)。目前较少见到对藤枣生境地群落植物种间关联性的研究。本文基于云南省普洱市太阳河自然保护区藤枣种群调查样地,通过分析藤枣生境地主要木本植物的种间关联性,探讨种间关联性在藤枣的极小种群濒危形成机制的作用,为该物种的种群恢复提供参考。

## 1 研究地概况

研究地位于云南省普洱市太阳河省级自然保护区,地理位置为22°32'0"–22°37'48" N, 101°2'37"–101°17'58" E, 海拔980–1,707 m,地处北亚热带向南亚热带过渡的区域。受印度洋的西南季风影响,气候属于南亚热带高原季风气候,干湿季节分明,年平均气温17.7℃,最冷月(1月)平均气温11.4℃,最热月(6月)平均气温21.7℃,活动积温为6,302℃,接近全年无霜,达到350.3日;年降雨量为1,547.6 mm,大部分降雨出现在5–10月,年蒸发量为1,590 mm,相对湿度82%。该区域土壤类型主要为赤红壤和山

地红壤。

太阳河省级自然保护区植被类型多样, 其中主要保护对象为季风常绿阔叶林和季节雨林。藤枣主要分布于保护区的热带季节雨林中(刘万德等, 2017), 主要植被类型为绒毛番龙眼 + 千果榄仁群落(*Pometia tomentosa* + *Terminalia myriocarpa* Comm.), 藤枣果实及生境地群落见图1。该群落分层明显, 乔木上层建群物种为绒毛番龙眼和千果榄仁, 其他组成物种还有重阳木(*Bischofia polycarpa*)、四瓣崖摩(*Amoora tetrapetala*)、顶果树(*Acrocarpus fraxin ifolius*)、大叶藤黄(*Garcinia xanthochymus*)、李榄琼楠(*Beilschmiedia linocieroides*)、钝叶桂(*Cinnamomum bejolghota*)和耳叶柯(*Lithocarpus grandifolius*)等, 乔木下层主要组成物种有越南安息香(*Styrax tonkinensis*)、歪叶榕(*Ficus cyrtophylla*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)、密花树(*Rapanea neriifolia*)、云南叶轮木(*Ostodes katharinae*)、肉实树(*Sarcosperma laurinum*)、瓦理棕(*Wallichia chinensis*)、普文楠(*Phoebe puwenensis*)、云南银钩花(*Mitrephora wangii*)等。灌木层有大量的乔木幼树, 主要组成物种有榕叶掌叶树(*Euaraliopsis ficifolia*)、毛狗骨柴(*Diplospora fruticosa*)、火筒树(*Leea indica*)、毛杜茎山(*Maesa permollis*)、小绿刺(*Capparis urophylla*)、龙船花(*Ixora chinensis*)、多花白头树(*Garuga floribunda* var. *gamblei*)、粗叶榕(*Ficus*

*hirta*)、滇南九节(*Psychotria henryi*)等。草本层主要组成物种有穿鞘花(*Amischotolype hispida*)、红姜花(*Hedychium coccineum*)、蜘蛛花(*Silvianthus bracteatus*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、大羽鳞毛蕨(*Dryopteris wallichiana*)、柊叶(*Phrynium capitatum*)等。群落还出现了较多的层间植物, 如大果油麻藤(*Mucuna macrocarpa*)、买麻藤(*Gnetum montanum*)、爬树龙(*Rhaphidophora decursiva*)、猪腰豆(*Whitfordiodendron filipes*)等藤本植物, 其中藤枣也属于层间植物之一。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

由于藤枣在野外环境中分布生境较为特殊, 距离箐沟河流较近, 并伴随一定的裸露岩石, 箐沟两旁坡度较陡, 样地调查较为困难。本研究以藤枣生长的位置为核心进行样地调查, 样地概况见表1。样地面积在300–900 m<sup>2</sup>不等, 利用网格法将每个样地分割成3–9个10 m × 10 m的样方, 对样方内胸径(DBH) ≥ 5 cm的木本植物进行每木检尺, 记录每个个体的物种名、胸径、树高、冠幅和物候等。在每个样方内设置4个2 m × 2 m的灌木和草本调查小样方, 记录物种名、多度、株高及盖度。同时记录每个样地的经纬度、海拔、郁闭度、坡度、坡向等环境因子。



图1 藤枣果实及生境地群落

Fig. 1 The fruits and community at the habitat of *Eleutharrhena macrocarpa*



表1 藤枣生境地样地概况

Table 1 The information of habitat community plots of *Eleutharrhena macrocarpa*

序号 No.	经纬度 Locality	海拔 Elevation (m)	样地面积 Area (m <sup>2</sup> )	坡向 Slope aspect	坡度 Slope	郁闭度 Coverage (%)
1	22°32' N, 101°6' E	964	900	北 North	31°	70
2	22°33' N, 101°7' E	1,052	900	东 East	25°	75
3	22°32' N, 101°6' E	1,032	400	北 North	31°	80
4	22°34' N, 101°8' E	1,237	400	南 South	22°	80
5	22°36' N, 101°3' E	1,250	300	北 North	45°	70

## 2.2 数据处理

### 2.2.1 种间联结

基于野外调查的样地数据, 建立“样方-物种”组成的 $2 \times 2$ 列联表, 共计29个 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的样方用于种间联结分析。采用Schulter (1984)提出的方差比率(VR)来判断多物种间的关联性质:  $VR > 1$ 表示物种间总体上表现为正关联,  $VR < 1$ 表示物种间总体上表现为负关联。采用统计量(W)来检验多物种间的关联程度: W位于 $\chi^2$ 分布给出的界限内的概率95%的置信区间之间表示关联不显著, 反之则表示关联显著(黄世能等, 2000)。采用 $\chi^2$ 检验物种对之间关联与否, 联结系数(AC)进一步评价不同种对之间的联结程度: AC值越趋向1, 表明种间正联结性越强, AC值越趋向-1, 表明种间负联结性越强, AC值为0, 表明种间相对独立(胡理乐等, 2005; 李帅锋等, 2011a, 2012; 叶权平等, 2018), 同时用Pearson相关系数来判断种对之间的相关程度(宋永昌, 2001)。在进行种间联结数据分析时, 不计入仅出现1个样方的物种。乔木层出现的木本植物共计73个, 除去仅出现1个样方的物种, 纳入统计分析的共计41个; 灌木层出现的木本植物共计74个, 除去仅出现1个样方的物种, 纳入统计分析的共计45个。

### 2.2.2 群落稳定性指数

Godron稳定性指数是评价群落稳定性的有效手段之一(贾呈鑫卓等, 2014)。本文以29个小样方为单位, 对群落中出现的 $\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}$ 的木本植物频度由大到小依次排序, 按相对频度的大小顺序逐步累积, 与木本植物总物种数的倒数累积一一对应, 采用散点图平滑曲线模拟二项式方程和两点之间的交点坐标判断群落的稳定性, 两点坐标为横坐标(0, 100)与纵坐标(100, 0), (20, 80)为群落的稳定坐标点, 交叉坐标点越接近于(20, 80), 群落越稳定

(郑元润, 2000)。

## 3 结果

### 3.1 种间总体关联性分析

藤枣生境地群落乔木层和灌木层木本植物种群间的总体联结性分析结果表明, 乔木层41个种间的总体关联性方差比率为1.62, 大于1, 表明种间存在一定的正联结, 其显著统计量为45.35, 高于 $\chi^2$ 分布临界值, 表明乔木层种群间总体上呈显著正相关, 其主要种群间具有互利共存的关系。灌木层45个种间总体关联性的方差比率为0.983, 小于1, 表明种间存在一定的负联结, 其显著统计量处于 $\chi^2$ 分布临界值中间, 呈不显著负相关。

### 3.2 种间联结分析

$\chi^2$ 检验主要反映不同种对之间联结的显著度, 藤枣生境地群落乔木层与灌木层木本植物 $\chi^2$ 检验结果见表2。其中乔木层共有820个种对, 无联结的种对占大多数(78.41%), 种间联结较为松散, 正负关联比为0.238 (34/143), 极显著负联结的种对有143对(占总种对数的17.44%), 显著和极显著负联结的种对要多于正联结的种对。灌木层990个种对联结显著度的分布与乔木层相似, 正负关联比0.279。在乔木层和灌木层中, 藤枣与其他种之间都为无联结。

藤枣生境地群落乔木层与灌木层木本植物联结系数检验结果见表2。乔木层中负联结的种对仍多于正联结的种对, 灌木层未出现无联结的种对, 同时, 乔木层极显著( $AC \geq 0.6$ )和显著( $0.2 \leq AC < 0.6$ )正联结的种对要多于灌木层。藤枣种群在乔木层中与其他40个种群之间正联结的种对(19个)要多于负联结的种对(9个), 另外与其中12个种对之间无显著联结; 在灌木层中与其他44个种群之间正联结的种对也多于负联结的种对。

### 3.3 种间相关性分析

Pearson相关性分析结果见表3。在乔木层的820个种对中, 极显著( $P < 0.01$ )和显著( $P < 0.05$ )正相关的种对分别有51个(6.22%)和20个(2.44%), 要明显多于极显著和显著负相关的种对, 而不显著( $P > 0.05$ )相关的种对占大多数(91.22%), 正负关联比为0.376; 灌木层Pearson相关系数的正负关联比为0.511, 极显著和显著负相关的种对要多于乔木层。在乔木层和灌木层中, 藤枣分别与云南叶轮木( $r =$

$-0.371$ ,  $P < 0.05$ )和小绿刺( $r = -0.4291$ ,  $P < 0.05$ )呈显著负相关。

### 3.4 群落稳定性分析

将藤枣生境地群落乔木层所有物种(73个种)的累积相对频度与乔木总物种数累积倒数散点图见图2, 其Godron稳定性指数曲线类型为 $y = 19.34 + 1.7002x - 0.0095x^2$ , 相关性系数为( $R^2 = 0.9775$ )。结果显示, 交点坐标为(33.92, 66.07), 离群落稳定点(20, 80)相对较近。

表2 乔木层和灌木层木本植物 $\chi^2$ 检验

Table 2 Chi-square test of woody plants in the tree layer and shrub layer

联结类型 Association type	类型 Types	数值范围 Value range	乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer		
			种对数 Species pair number	百分比 %	种对数 Species pair number	百分比 %	
$\chi^2$ 检验 Chi-square test	无联结 No association	$P > 0.05$	643	78.41	848	85.66	
	正联结 Positive association	$P < 0.01$	15	1.83	12	1.21	
		$0.01 < P \leq 0.05$	19	2.32	19	1.92	
	负联结 Negative association	$P < 0.01$	0	0	21	2.12	
$0.01 < P \leq 0.05$		143	17.44	90	9.09		
联结系数 Association coefficient	正联结 Positive association	$AC \geq 0.6$	49	5.98	17	1.72	
		$0.2 \leq AC < 0.6$	151	18.41	96	9.70	
		$0 < AC < 0.2$	59	7.20	270	27.27	
	无联结 No association	$AC = 0$	24	2.93	0	0	
		负联结 Negative association	$-0.2 \leq AC < 0$	13	1.59	49	4.95
			$-0.6 \leq AC < -0.2$	25	3.05	69	6.97
	$AC \leq -0.6$	499	60.85	489	49.39		
总数 Total			820	100.00	990	100.00	

表3 乔木层和灌木层木本植物Pearson相关检验比较

Table 3 Pearson correlation coefficient of woody plants in the tree layer and shrub layer

类型 Type	数值范围 Value range	乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer	
		种对数 Species pair number	百分比 %	种对数 Species pair number	百分比 %
正相关 Positive correlation	$P \leq 0.01$	51	6.22	43	4.34
	$P \leq 0.05$	20	2.44	37	3.74
	$P > 0.05$	153	18.66	255	25.76
负相关 Negative correlation	$P \leq 0.01$	0	0	5	0.51
	$P \leq 0.05$	1	0.12	22	2.22
	$P > 0.05$	595	72.56	628	63.43
总数 Total		820	100.00	990	100.00

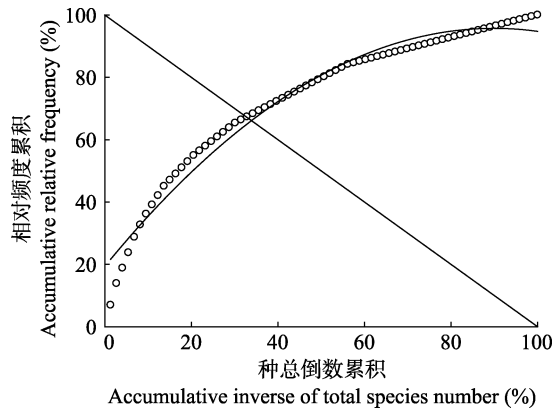


图2 藤枣生境地群落的Godron稳定性

Fig. 2 Godron community stability in the habitat of *Eleutherarrhena macrocarpa*

#### 4 讨论

本文通过对藤枣生境地主要木本植物种间关联性分析及群落稳定性的分析,发现乔木层主要植物种间总体上呈显著正相关,群落具有较强的稳定性,而灌木层主要植物种间总体上呈不显著负相关。同时,两个层次中具有较显著负联结的种对所占比例要高于正联结,大部分种对呈无显著相关关系,反映了大部分物种种间关联较为松散,种对间的独立性较强。这与藤枣生境地群落类型及物种本身的生态学特性有关:藤枣生境地群落类型为热带季节雨林,主要分布在太阳河省级自然保护区海拔1,300 m以下潮湿的阴坡峡谷沟箐,多呈狭带状分布,具有与西双版纳热带季雨林完全类似的物种组成和群落结构,是热带季节雨林向北的延伸,植被分布受到明显地形及水热条件制约(朱华等,2000)。该植被类型与季风常绿阔叶林交错分布,物种组成丰富,群落结构复杂。尽管乔木层主要植物种总体上呈显著正相关,但是热带森林的组成物种具有相对独立分布的特征,植物种相遇的概率较低,其种间联结性并不一定呈现出正联结的特性,反而多数种对呈现出弱联结、零联结或负联结的特征(李意德等,2007;陈倩等,2018),本研究中藤枣生境地群落种间联结性分析结果也支持这一点,负联结的种对也是植物种对不同环境条件的适应和反应(康冰等,2006)。

绒毛番龙眼和千果榄仁是热带季节雨林的建群物种,也是乔木上层的优势物种,两者与其他物种之间的种间联结表现差异较大。绒毛番龙眼与多

数物种之间存在显著负联结关系,如猪肚木(*Canthium horridum*)、云南蒲桃(*Syzygium yunnanense*)、腺叶木犀榄(*Olea glandulifera*)、台湾粗叶木(*Lasianthus formosensis*)、钝叶桂、密花树、红锥(*Castanopsis hystrix*)、柴龙树(*Apodytes dimidiata*)、菜阳河柿(*Diospyros caloneura* var. *caiyangheensis*)等物种,这是因为绒毛番龙眼属于耐阴树种,幼苗阶段对光照不太敏感(闫兴富和曹敏,2008),是乔木层每个层次均有分布的种。而随着群落高度降低,植物种类及个体数量急剧增加,种间和种内竞争就变得更加激烈(党承林和王宝荣,1997),因而绒毛番龙眼与乔木中下层的物种存在较为明显的资源竞争;同时小径级绒毛番龙眼也是灌木层的主要物种组成之一,绒毛番龙眼与其他物种之间正联结的种对要多于负联结的种对,而与个体数量较多的龙船花、火筒树、云南叶轮木及毛狗骨柴等物种之间存在显著的负联结,这是因为灌木层物种适应群落较为郁闭的环境,形成耐阴习性,对相近生境的需求产生了分化(戴小华等,2003)。

种间联结分析是探讨濒危物种群落和功能的重要方法之一,对理解濒危物种与伴生物种的种间关系也有一定帮助(张志勇等,2003)。 $\chi^2$ 检验表明藤枣与其他植物种群间无联结,而进一步的联结系数(AC)分析则表明热带季节雨林中,藤枣与其他植物种群之间的正联结要高于负联结,藤枣与红锥、耳叶柯、浆果楝(*Cipadessa baccifera*)、截果柯(*Lithocarpus truncatus*)、密花树、球序鹅掌柴(*Schefflera glomerulata*)、十字崖爬藤(*Tetrastigma cruciatum*)等物种之间存在显著的正联结,反映出藤枣与高大的乔木或藤本之间存在着显著正联结,而与灌木物种存在较多显著的负联结,如三桠苦(*Evodia lepta*)、棒柄花(*Cleidion brevipetiolatum*)、藤漆(*Pegia nitida*)、羽萼(*Colebrookea oppositifolia*)、小绿刺、小黄皮(*Clausena emarginata*)、滇南九节等物种,尤其与群落中出现的小绿刺之间存在极显著的负联结,Pearson相关系数也呈现这一特征。藤枣作为热带季节雨林稀见的木质藤本,在群落中个体数量稀少,野外调查发现的植株个体相对较矮,长度一般在0.1–10 m之间,多为小径级个体(刘万德等,2017),藤枣生存依赖于热带季节雨林,对群落种类和生境要求严格,喜高温湿热的气候条件,而在郁闭度较大的林中也能生长发育(侯昭强等,2015),这一特征

与该区域多数喜光速生的藤本植物的生活习性差异较大,如独子藤、巴豆藤及大果油麻藤等,这些物种更新能力极强,成为当地森林常见的物种(李帅锋等,2011b)。在保存相对完整的热带季节雨林中,群落保持着一定的稳定性,乔木层大部分植株高大的植物种类与藤枣处于不同的生态位,资源利用性竞争较弱;而在灌木层,由于藤枣生境地多位于山坡林下阴湿处和热带溪流边,土壤养分较好,有机质、N、P、K及其速效成分含量较高,适宜许多物种定居、繁殖与存活,植物多样性丰富,研究发现灌木层偶见种和入侵种几乎占了热带季节雨林的一半(党承林和王宝荣,1997),有些物种与藤枣处于相似的空间生态位,不可避免地存在着资源竞争。

藤枣在野外数量极少,目前仅发现约50株,且分布区域狭窄(郎学东等,2017),生境地群落多为老龄林(刘万德等,2017),其群落稳定性高于思茅松天然林(贾呈鑫卓等,2014),说明藤枣生境地群落受到了较好的保护,群落稳定性较高。但由于物种数量较多,种间竞争激烈,群落稳定性易受到外来干扰的影响。藤枣生境地群落木本植物物种丰富度较高,群落结构复杂,大部分物种独立性相对较强,尤其在乔木层,多数种对种间关联性较弱,群落所在的箐沟水热及土壤条件均要优于与之相邻的季风常绿阔叶林,这些物种的分布适应了群落生境,形成不同的空间生态位,即便有较大的生态位重叠,也能分割资源而共存。藤枣的野外种群数量得不到较好的发展,一方面是由于该物种的生物学习性导致其繁殖更新较为困难,开花结实率低,与群落中乔木下层及灌木层的物种产生较多的资源利用性竞争,种群更新困难;另一方面是由于人为破坏导致生境地的破碎化。由于藤枣生长需要乔木作为攀援支持木,而目前热带地区种植咖啡等经济作物对热带季节雨林破坏较大,应加强对现存藤枣生境地植物群落的严格保护。此外在种间关联性研究结果基础上,在热带季节雨林下可通过人工种植藤枣,营造相似居群生境,改造与其他物种种间关系,如减少小绿刺、羽萼等具有极显著负联结的物种,以促进藤枣天然种群的正常生长与更新,使藤枣种群在热带季节雨林森林扩大且可持续发展。

## 参考文献

- Chen Q, Cheng J, Zhong JJ, Ji LT, Kang B (2018) Interspecific association and functional group classification of the dominant populations in shrub layer in secondary forest of *Pinus tabulaeformis* in Qinling Mountain, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1736–1744. (in Chinese with English abstract) [陈倩, 程杰, 钟娇娇, 季柳婷, 康冰 (2018) 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群间联结性与功能群划分. *应用生态学报*, 29, 1736–1744.]
- Dai XH, Yu SX, Lian JY (2003) Interspecific segregation in a tropical rain forest at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 380–387. (in Chinese with English abstract) [戴小华, 余世孝, 练瑜渝 (2003) 海南岛霸王岭热带雨林的种间分离. *植物生态学报*, 27, 380–387.]
- Dale MRT, John EA, Blundon DT (1991) Contact sampling for the detection of interspecific association: A comparison in two vegetation types. *Journal of Ecology*, 79, 781–792.
- Dang CL, Wang BR (1997) The relationship between tree population dynamics and stability in Mengyang Biosphere Reserve of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica*, 19(Suppl. IX), 77–82. (in Chinese with English abstract) [党承林, 王宝荣 (1997) 西双版纳沟谷热带雨林的种群动态与稳定性. *云南植物研究*, 19(增刊IX), 77–82.]
- Hou ZQ, Zhou D, Hou SN, Ma CC, Dai J, Xiao ZQ, Du F (2015) Present situation of *Eleutharrhena macrocarpa* in China. *Plant Diversity and Resources*, 37, 640–646. (in Chinese with English abstract) [侯昭强, 周丹, 侯淑娜, 马晨晨, 代俊, 肖之强, 杜凡 (2015) 中国藤枣研究现状. *植物分类与资源学报*, 37, 640–646.]
- Hu LL, Jiang MX, Dang HS, Huang HD (2005) Community studies on the status of the endangered plant, *Berchemiella wilsoni* var. *pubipetiolata*, using interspecific association analysis. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 258–263. (in Chinese with English abstract) [胡理乐, 江明喜, 党海山, 黄汉东 (2005) 从种间联结分析濒危植物毛柄小勾儿茶在群落中的地位. *植物生态学报*, 29, 258–265.]
- Huang SN, Li YD, Luo SS, Wang BS (2000) Dynamics of associations between tree species in a secondary tropical montane rain forest at Jianfengling on Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 569–574. (in Chinese with English abstract) [黄世能, 李意德, 骆士寿, 王伯荪 (2000) 海南岛尖峰岭次生热带山地雨林树种间的联结动态. *植物生态学报*, 24, 569–574.]
- Jia CXZ, Li SF, Su JR, Su L (2014) Effects of selective logging on inter- and intra-specific interactions of trees in a natural *Pinus kesiya* forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1296–1306. (in Chinese with English abstract) [贾呈鑫卓, 李帅锋, 苏建荣, 苏磊 (2014) 择伐对思茅松天然林乔木种间与种内关系的影响. *植物生态学报*, 38, 1296–1306.]
- Kang B, Liu SR, Wen YG, Zhang YJ, Jiang ZM, Chang JG (2006) Population dynamics during succession of secondary natural forest in Daqingshan, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 30, 931–940. (in Chinese with English abstract) [康冰, 刘世荣, 温远光, 张跃进, 姜在民, 常建

- 国 (2006) 广西大青山亚热带次生林演替过程的种群动态. 植物生态学报, 30, 931-940.]
- Lang XD, Xu CH, Su JR, Wang FZ, Li ZH, Liu WD, Li SF, Huang XB (2017) A new study report on the endangered plant *Eleutharrhena macrocarpa* (Diels) Forman, with extremely small populations. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 37, 203-210. (in Chinese with English abstract) [郎学东, 徐崇华, 苏建荣, 王发忠, 李智宏, 刘万德, 李帅锋, 黄小波 (2017) 国家I级重点保护极危植物藤枣研究进展. 西北植物学报, 37, 203-210.]
- Li SF, Liu WD, Su JR, Lang XD, Zhang ZJ (2012) Niche and interspecific association of species of *Taxus yunnanensis* communities in northwest Yunnan Province. Plant Science Journal, 30, 568-576. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧 (2012) 滇西北云南红豆杉群落物种生态位与种间联结. 植物科学学报, 30, 568-576.]
- Li SF, Liu WD, Su JR, Zhang ZJ (2011a) Niches and interspecific associations of dominant tree populations at different restoration stages of monsoonal broad-leaved evergreen forest. Chinese Journal of Ecology, 30, 508-515. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 张志钧 (2011) 季风常绿阔叶林不同恢复阶段乔木优势种群生态位和种间联结. 生态学杂志, 30, 508-515.]
- Li SF, Su JR, Liu WD, Zhang ZJ, Liu QY, Li ZW (2011b) Changes of liana species diversity in different restoration stages of monsoonal broad-leaved evergreen forest. Acta Ecologica Sinica, 31, 10-20. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 张志钧, 刘庆云, 李忠文 (2011) 季风常绿阔叶林不同恢复阶段藤本植物的物种多样性比较. 生态学报, 31, 10-20.]
- Li YD, Xu H, Chen DX, Luo SS, Mo JH, Luo W, Chen HQ, Jiang ZL (2007) Discussing on the ecological species groups division based on the interspecific association—A case study on the arbor layer data in tropical lowland rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. Scientia Silvae Sinicae, 43(4), 9-16. (in Chinese with English abstract) [李意德, 许涵, 陈德祥, 骆士寿, 莫锦华, 罗文, 陈焕强, 蒋忠亮 (2007) 从植物种间联结探讨生态种组与功能群划分——以尖峰岭热带低地雨林乔木层数据为例. 林业科学, 43(4), 9-16.]
- Liu WD, Su JR, Xu CH, Wang FZ, Lang XD, Li ZH, Li SF (2017) Habitat and population structure characteristics of *Eleutharrhena macrocarpa*. Forest Research, 30, 137-144. (in Chinese with English abstract) [刘万德, 苏建荣, 徐崇华, 王发忠, 郎学东, 李智宏, 李帅锋 (2017) 濒危植物藤枣的生境和种群结构特征. 林业科学研究, 30, 137-144.]
- Schulter D (1984) A variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology, 65, 998-1005.
- Song YC (2001) Vegetation Ecology. East China Normal University Press, Shanghai. [宋永昌 (2001) 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Wang WJ, Zhang M, Liu FD, Zheng JW, Wang ZS, Zhang ST, Yang WJ, An SQ (2007) Species association in tropical montane rain forest at two successional stages in Diaoluo Mountain of Hainan Island. Biodiversity Science, 15, 257-263. (in Chinese with English abstract) [王文进, 张明, 刘福德, 郑建伟, 王中生, 张世挺, 杨文杰, 安树青 (2007) 海南岛吊罗山热带山地雨林两个演替阶段的种间联结性. 生物多样性, 15, 257-263.]
- Yan XF, Cao M (2008) Effects of forest gap on the seedling growth of a canopy tree species *Pometia tomentosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna. Chinese Journal of Applied Ecology, 19, 238-244. (in Chinese with English abstract) [闫兴富, 曹敏 (2008) 林窗对热带雨林冠层树种绒毛番龙眼幼苗生长的影响. 应用生态学报, 19, 238-244.]
- Ye QP, Zhang WH, Yu SC, Xue WY (2018) Interspecific association of the main tree populations of the *Quercus acutissima* community in the Qiaoshan forest area. Acta Ecologica Sinica, 38, 3165-3174. (in Chinese with English abstract) [叶权平, 张文辉, 于世川, 薛文艳 (2018) 桥山林区麻栎群落主要乔木种群的种间联结性. 生态学报, 38, 3165-3174.]
- Zhang ZY, Tao DD, Li DZ (2003) An analysis of interspecific associations of *Pinus squamata* with other dominant woody species in community succession. Biodiversity Science, 11, 125-131. (in Chinese with English abstract) [张志勇, 陶德定, 李德铨 (2003) 五针白皮松在群落演替过程中的种间联结性分析. 生物多样性, 11, 125-131.]
- Zheng YR (2000) Comparison of methods for studying stability of forest community. Scientia Silvae Sinicae, 36(5), 28-32. (in Chinese with English abstract) [郑元润 (2000) 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, 36(5), 28-32.]
- Zhou SX, Peng YS, Ding JM, Gao PX, Li GL, Wang M, Lü F (2017) Analysis on community stability and inter-specific correlations among dominant woody populations of the endangered plant *Sinojackia rehderiana* communities. Gu-ihai, 37, 442-448. (in Chinese with English abstract) [周赛霞, 彭炎松, 丁剑敏, 高浦新, 李国梁, 万萌, 吕芳 (2017) 珍稀植物狭果秤锤树群落木本植物种间联结性及群落稳定性研究. 广西植物, 37, 442-448.]
- Zhu H, Li BG, Deng SC, Cao YG, Zhang XB (2000) Tropical rain forest of Caiyanghe Nature Reserve, Simao and its biogeographical significance. Journal of Northwest Forestry University, 28, 87-93. (in Chinese with English abstract) [朱华, 李宝贵, 邓少春, 曹亦功, 张新波 (2000) 思茅菜阳河自然保护区热带季节雨林及其生物地理意义. 东北林业大学学报, 28, 87-93.]



•综述•

# 极小种群野生植物生存力分析： 方法、问题与展望

陈冬东<sup>1,2</sup> 李镇清<sup>1,2\*</sup>

1 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 日益加剧的环境变化与人类活动严重威胁种群的生存, 因此预测多种胁迫下种群的命运至关重要。种群生存力分析(population viability analysis, PVA)是评估种群所受威胁、灭绝或衰退风险以及恢复可能性的有效方法。基于物种及环境数据和建模, 种群生存力分析能够整合不同类型变量, 为目标物种的保护提供建议。然而, 极小种群野生植物的个体数据难以获取, 种群参数估计困难, 这导致传统种群生存力分析方法在此类种群中的应用存在局限性。在此, 本文提出了极小种群野生植物生存力分析的潜在方法: 小样本非统计分析法及环境变化下的种群适应力分析。小样本非统计分析法有益于提高种群统计学参数的估计精度, 而立足于生态进化生物学的种群生存力研究有助于从生物学机理方面了解和预测种群动态, 为极小种群野生植物的保护提供更适宜的理论指导。

**关键词:** 极小种群野生植物; 种群生存力分析; 小样本的非统计分析方法; 适应力

## Population viability analysis of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP): Methods, problems and prospects

Dongdong Chen<sup>1,2</sup>, Zhenqing Li<sup>1,2\*</sup>

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** Environmental change and anthropogenic disturbance have a significant impact on population persistence. Therefore, it is essential to predict population dynamics under multiple stresses. Population viability analysis (PVA) is an effective method for assessing threats, extinction risk and bottlenecks, and the likelihood of recovery. By combining data and models, PVA accommodates different types of variables and can offer appropriate advice for conservation. However, demographic parameters of Wild Plant with Extremely Small Populations are difficult to estimate, which makes the statistical power of these models quite low. Here, we offer some underlying PVA methods for Wild Plant with Extremely Small Populations using non-statistical theory with small sample sizes and population adaptive potential analysis. Methods based on the non-statistical theory can enhance the accuracy of parameter estimation in small populations, while the eco-evolutionary elements help to uncover mechanisms of population adaptation and predict population dynamics. These methods provide more appropriate guidance for the conservation of Wild Plant with Extremely Small Populations.

**Key words:** Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP); population viability analysis; non-statistical theory with small sample sizes; adaptive potential

物种灭绝是全球最严重的生态问题之一, 直接威胁着人类社会的可持续发展(Pimm et al, 2014)。

人类活动造成的物种灭绝速度已经远远超过新物种产生的速度, 人类正在对全球生物多样性产生前

收稿日期: 2019-05-28; 接受日期: 2019-07-25

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物生存潜力与维持机制研究”课题(2016YFC0503101)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lizq@ibcas.ac.cn

所未有的和毁灭性的影响(Wake & Vredenburg, 2008; Teller et al, 2015; Humphreys et al, 2019)。全球气候变化使物种面临更加严峻的生存危机(Jackson et al, 2009; Verstraete et al, 2009; Urban, 2015)。迄今为止规模最大的植物灭绝调查发现, 1900年至今全球种子植物正以每年3个物种的速率减少, 是自然条件下灭绝速率的500倍之多(Bronzizio et al, 2019; Humphreys et al, 2019)。

极小种群野生植物是指野外种群数量极少、极度濒危、随时有灭绝危险; 生境要求独特、生态幅狭窄; 潜在基因价值不清楚、其灭绝将引起基因流失、生物多样性降低的种群(国政和臧润国, 2013)。据《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015)》报道, 我国受威胁的极小种群野生植物超过4,000种, 其中1,000多种处于濒危状态, 受威胁的种类占全部种类的15%–20%。我国的极小种群野生植物往往只有少数几个甚至一个种群, 且生境受到直接或者间接破坏, 种群生存受到严重威胁, 种群个体数下降, 某些种群的个体数量已经低于最小可存活种群数(minimum viable populations, MVP), 面临极大的灭绝风险(臧润国等, 2016)。一些极小种群野生植物的种群结构和生境受到严重破坏, 只生长在植物园里或极少量存在于野外, 依靠其自身的能力来恢复种群的生存力及种群数量的可能性微乎其微, 事实上已属于“功能性灭绝”。因此, 明确极小种群野生植物的致濒因素, 预测其生存动态已经成为极小种群野生植物保护的当务之急(Guisan et al, 2013)。

近年的一些研究不仅试图了解种群大小对种群维持的影响, 而且还尝试分析种群大小下降的原因, 从而掌握种群衰退的过程和机理(Beissinger & McCullough, 2002; Willi et al, 2006; Hoffmann et al, 2017)。物种濒危机制研究已从过去的现象描述以及单一的种群生态学和群体遗传学研究, 发展成为多学科相互交叉和渗透的综合性研究, 并且取得了令人鼓舞的进展(Fisher & Owens, 2004; Aguilar et al, 2006; Griffith et al, 2016; Koons et al, 2016; Lowe et al, 2017)。然而, 针对物种濒危的关键环节——种群衰退过程的研究仍然十分有限(Frankham et al, 2002)。针对濒危植物的研究大多是以单个物种为研究对象, 研究物种的一个或几个濒危环节, 如繁殖、存活、遗传多样性等(Willi & Hoffmann, 2009; Li

et al, 2012; Castro et al, 2015), 整合植物种群濒危因素及灭绝概率的定量研究亟待加强。

种群生存力分析(population viability analysis, PVA)是指导保护计划制定和评估生物多样性管理的有效方法(Brigham, 2003)。基于实际调查数据与模型模拟, 种群生存力分析不仅可以对种群在一定时间内灭绝的概率进行预测, 还可评估不同致危因素对种群生存力的影响大小。种群生存力分析与物种保护策略的制定密切相关, 定量分析使得结果更加严谨可靠, 并可结合随机性因素同时处理多类别数据, 为多目标保护提供规划(Akçakaya & Sjögren-Gulve, 2000; Pe'er et al, 2013)。然而, 极小种群野生植物由于种群数量极少, 经典的种群生存力分析方法面临较大挑战。本文首先对当前种群生存力的基本方法进行简要介绍, 在此基础上分析经典种群生存力分析方法在极小种群野生植物种群研究中的局限性, 并对极小种群野生植物生存力研究中潜在的方向和研究途径进行探讨。

## 1 种群生存力分析的主要方法

种群生存力分析是将实际调查数据与模型相结合, 通过分析及模拟, 对种群生活史、种群增长率、种群大小和结构等进行研究, 预测种群在一定时间内的生存概率(Menges, 2000; 彭少麟等, 2002)。已有研究表明, 自然或人为因素导致的环境变化、生物间互作都可影响种群的生存力(Beissinger & McCullough, 2002; Kolb, 2008; Tang et al, 2011; Castro et al, 2015)。此外, 当种群数量下降到一定程度时, 漂变以及近亲交配的几率大大升高, 等位基因丢失、近交衰退、累积的突变负荷和种内杂交都会导致遗传变异丢失, 种群适合度降低, 影响适应力(Frankham et al, 2002; Willi et al, 2006; Li et al, 2012)。因此, 植物种群生存力受到非生物环境、生物环境及遗传等胁迫因素的影响而发生改变(表1)。根据种群所受关键胁迫的差异, 本文将种群生存力分析的经典模型归纳为以下3类: 生境模型、种群统计学模型以及遗传模型(表2)。

### 1.1 生境模型

确定物种的适宜生境是应用生态学的基础, 也是制定保护措施的核心。监测种群生境状况可获取与种群生活史的各个阶段匹配的环境信息和数据(Foll & Gaggiotti, 2006), 这些信息有助于评估种群

表1 种群生存力的影响因素

Table 1 Factors affecting population viability

影响因素 Factors	对种群的影响 Effects on population
<b>生境变化 Habitat changes</b>	
温度/降水的变化 Changes in temperature or precipitation	生境的可利用性、生物物候、种群的生长、繁殖以及迁移 Habitat availability, biological phenology, population growth, reproduction, and migration
生境破碎化 Habitat fragmentation	生存、繁殖、迁移、定植等 Survival, reproduction, migration, colonization, etc.
侵蚀、滑坡、土地利用变化、富营养化 Erosion, landslides, land-use change, and eutrophication	生境的可利用性、植被结构、种间关系 Habitat availability, vegetation structure, and interspecific relationships
人为因素如滥伐、城市化、土地清理等 Artificial impacts such as deforestation, urbanization, land clearing	生境的可利用性、植被结构、生存、繁殖、迁移、定植 Habitat availability, vegetation structure, survival, reproduction, migration, and colonization
<b>生物间互作 Biological interaction</b>	
传粉昆虫减少或环境变化导致植物花期与传粉昆虫活动时期不同步 Loss of pollinators or asynchronism between flowering period and pollinators' activity period caused by environmental change	繁殖 Reproduction
种内竞争、共生生物的选择偏好 Intraspecific competition and preferences of symbiotic organisms	繁殖 Reproduction
外来种的入侵 Invasion of alien species	种间关系、竞争强度、种群对生境的优先权 Interspecies relationships, competition intensity, and population priorities over habitats
植食性动物的迁入 Invasion of herbivores	生长、繁殖 Growth and reproduction
<b>遗传结构改变 Genetic structural changes</b>	
种群数量少, 分布范围狭窄 Small population and narrow distribution	漂变、近亲交配 Drift and inbreeding
等位基因丢失、近交衰退 Loss of alleles and inbreeding depression	遗传变异丢失 Loss of genetic variation

面临的威胁, 还可确定保育储备方案的适当与否 (Schleuning & Matthies, 2009)。生境模型不仅在空间上整合了关于种群分布、生境偏好、生境斑块间扩散以及干扰发生的信息 (Early et al, 2008), 而且融合了不同学科的研究方法, 从基于专家系统的概念模型 (Gray et al, 1996), 到多元关联分析、回归分析模型等 (Guisan et al, 1999; Hampton et al, 2013), 生境模型在逐步完善, 并为种群的有效管理与保护提供理论依据。虽然利用充足的数据对种群生存力进行精确预测较难实现, 但生境模型提供了良好的方法来整合已知信息, 用以评价管理方案以及评估生境适宜性 (Wiegand et al, 2017)。

不同生境模型由于其自身的特点而适合不同的情形, 因此在模型选取时应综合考虑预测能力、模型复杂程度、估计误差以及模型的可解释性等因素。

## 1.2 种群统计学模型

种群生存力是种群在其生活史的各个阶段与外界干扰发生密切交互作用的结果 (Brook et al,

2000), 建立干扰-生存力模型是量化生存力和致危因素的有效途径 (Menges, 2000)。种群统计学模型关注干扰条件下种群统计学特征的变化趋势。20世纪90年代发展起来的一般模型 (如扩散近似模型、年龄结构模型) 通过量化不同威胁因素对种群统计学特征的影响, 对它们的重要性进行评价, 来寻找种群的关键致危因素 (Dennis et al, 1991; Morris & Conservancy, 1999; Fox & Gurevitch, 2000)。随着种群统计学数据的积累, 研究者开始建立基于扩散时间的消退模型, 主要是在模型中引入出生率与死亡率在时间上的变化, 并考虑种群统计学参数的随机性, 在此基础上预测种群灭绝的概率 (Morris & Conservancy, 1999; Clark, 2003; Jacquemyn et al, 2007)。

追踪种群动态的计数模型与基于个体命运预测种群动态的个体模型均为种群动态模拟提供了很好的解决方法 (Thomson & Schwartz, 2006; Grimm & Railsback, 2013)。矩阵模型结合了这两种



表2 种群生存力分析的主要方法

Table 2 General methods of population viability analysis (PVA)

模型 Models	具体内容 Details
<b>生境模型 Habitat models</b>	
专家系统的概念模型 Conceptual models based on expert opinion	通过专家评估种群所处环境的关键变量与种群生长适宜性的关系, 获取不同生境斑块的生境适宜性指数, 构建生境适宜性地图, 进而评估种群在整个分布区域的生存力。 Experts evaluate the relationship between the key variables of the environment and the growth suitability of the population, obtain the habitat suitability index of different habitat patches, construct a habitat suitability map, and then evaluate the population's viability in the entire distribution area.
多元关联分析方法 Multivariate association methods	多元关联分析整合多类型数据, 寻找种群生存力与各生境要素之间的相关关系, 还可运用多元距离度量创建生境地图, 评估种群生存力。常用多元关联方法有相关分析、典范对应分析(CCA)、生态位因子分析(ENFA)等。 Multivariate association analysis integrates multiple types of data to find the correlation between population viability and habitat elements. Multivariate distance measures can also be used to create habitat maps to assess population viability. Commonly used multiple correlation methods including correlation analysis, canonical correspondence analysis (CCA), and ecological niche factor analysis (ENFA).
回归分析 Regression analysis	构建种群统计学特征与环境变量之间的线性或非线性关系, 寻找不同变量对种群特征的影响大小。回归分析主要包括广义线性模型(GLM)和广义可加模型(GAM)。 Regression analysis constructs a linear or non-linear relationship between population demographics and environmental variables, and evaluates the effects of multiple variables on population viability. Regression analysis mainly includes generalized linear model (GLM) and generalized additive model (GAM).
<b>种群统计模型 Population demographic models</b>	
扩散近似模型 Diffusion approximation model	一种非结构的种群生存力分析方法。扩散近似模型利用时间尺度上的种群数量变化来估计种群随机增长率的均值及方差, 在此基础上评估种群的维持概率。 An unstructured PVA approach. Diffusion approximation model uses a time series of population counts to estimate the mean and variance of the stochastic population growth rate, then predict the probability of persistence.
矩阵模型 Matrix model	植物种群生存力分析最常用的模型。此类模型关注不同年龄/大小的个体的繁殖率、死亡率的差异。矩阵模型通过存活率和繁殖率计算不同阶段间的转移概率, 可描述不同阶段的个体数量变化, 进而预测种群生存力。 The most commonly used model for plant PVA. Matrix model accounts for difference in rates of reproduction and mortality among individuals of different ages or sizes. Matrix model can describe how the number of individuals in each class changes from one year to the next by using the vital rates to calculate transition probabilities, and then predict population viability.
积分投影模型 Integral projection model (IPM)	利用个体大小、年龄、出生、死亡等种群特征来预测种群动态。与矩阵模型受限于生活史阶段划分误差不同, 积分投影模型可通过积分处理更多的、离散的种群状态及时空尺度的环境变化。 IPM uses population characteristics such as individual size, age, birth and mortality to predict population dynamics. Unlike the matrix model, IPM can accommodate more, discrete population stages and environmental changes in space and time through integration.
<b>遗传学模型 Genetic model</b>	
近交-种群大小模型 Inbreeding-population size model	基于种群大小、遗传多样性以及适合度, 构建近交衰退与种群大小之间的迭代模型, 进而预测种群动态。 This model predicts population dynamics by constructing an iterative model between inbreeding decline and population size based on population size, genetic diversity, and fitness.

模型的优点, 被广泛用于种群动态模拟和种群生存力分析中(Pfister & Stevens, 2003)。然而, 建立矩阵模型会面临一个重要问题, 即如何准确地将个体按照年龄、大小或阶段进行划分? 积分投影模型(integral projection model, IPM)则假定种群中的个体在某一个或几个数量性状上连续分布, 避免了矩阵模型中对个体状态的随意划分, 同时还能降低参数维度(Elner & Rees, 2006)。此外, 采用具有高斯误差项的随机指数增长过程模型可以同时多个随机种群过程(年龄结构、密度制约以及空间结构)进行模拟, 进而预测种群的灭绝概率(Holmes et al, 2007)。

### 1.3 遗传学模型

濒危种群中遗传变异的减少将导致近交衰退、远交衰退以及进化可塑性丧失等一系列严重后果(Li et al, 2012; Zhang et al, 2012; Masso et al, 2016)。将遗传学信息与种群生存力分析模型相结合, 有助于从种群内在的固有特性对种群维持机制及灭绝风险进行分析及预测。Burgman和Lamont (1992)利用种群大小下降与近交效应之间的理论联系研究了近交衰退对种群稳定性的影响。该研究假定近交系数与种子数之间呈负相关, 模拟了近交衰退与种群大小之间的耦合关系。虽然此模型中存在一些不符合实际的假设, 比如假定有效种群大小为种群中

的成年个体数、近交效应呈线性变化等,但其开创性地整合并评估了遗传因素和个体数量对种群持续的影响。在种群生存力分析中,若种群大小、遗传多样性和适合度的数据较为充足,则可建立更为明确的遗传效应模型,在模型中考虑繁殖、近交及其交互作用,分析不同大小种群中各个效应的相对贡献(Hoffmann et al, 2017)。此外,通过关联不同种群的遗传多样性与种群大小以及适合度也可评定遗传对种群稳定性与生存力的影响(Leimu et al, 2006)。

## 2 极小种群野生植物生存力研究面临的挑战

### 2.1 植物种群生存力分析困难

当前,种群生存力的方法与模型多集中于动物种群,而植物种群特有的一些种群生活史过程可能导致现存种群生存力分析方法存在缺陷(Menges, 2000)。例如,当前种群生存力分析模型均假设了明晰的种群生活史循环,但种子休眠(Kalisz & Mcpeek, 1992)、幼苗周期性增补(Menges & Dolan, 1998)、无性系增长(Ying et al, 2018)等植物种群特性可能使得此类分析方法受到一定的限制。在针对极小种群野生植物生存力与维持机制的研究中,应重新构建整合了植物种群特殊生活史过程及其生境信息的模型。

### 2.2 极小种群统计学参数估计偏差

种群生存力分析的主要步骤是先对研究种群进行抽样调查,根据抽取的样本信息对种群的出生率、繁殖率、死亡率等种群统计学参数进行估计,并在此基础上建立模型。在估计这些参数时,通常要求大样本、正态性、样本间相互独立等前提条件。然而,极小种群样本数量极少,且个体之间存在强烈的相关性,单个关键个体的消亡可能会对整个种群的延续造成严重影响,这导致传统参数统计方法的前提条件几乎无法满足,盲目采用参数统计方法进行估计可能使得结果存在极大的误差。

### 2.3 生境破碎化造成严重隔离

在环境胁迫较弱时,种群通过生理适应就可以承受环境变化带来的影响。在更强烈的胁迫下,种群中的个体只能依靠自身体内的耐受基因来维持,不具有环境胁迫耐受基因的个体将被淘汰。随着胁迫强度的增加,环境选择作用将导致种群的基因频率发生变化。同时,隔离将影响种群间的基因流动,

被隔离的种群由于无法获得来自相邻种群的适应性基因所产生的拯救效应而加速消亡(Zhang et al, 2012)。极小种群野生植物由于受到自身内部的遗传多样性丢失、种群间基因交流阻断和外界环境胁迫等多种因素共同作用而进入灭绝旋涡,灭绝风险增加(Li et al, 2012; 阮咏梅等, 2012; Masso et al, 2016)。

## 3 极小种群野生植物生存力分析研究展望

### 3.1 基于小样本的非统计分析方法

由于某些极小种群野生植物的个体数量极少,所能获取的个体信息已经无法完整地反映种群的特征。此外,野外观测及采样过程中也会产生误差。此时,基于参数统计的假设来构建模型可能具有较大的偏差。对于此类极小种群,可考虑采用基于小样本的非统计分析方法,该方法主要是对观测采样过程中个体的有关信息进行分析,以先验概率分布为基础,根据经验参照统计不确定度的方法对参数进行估计(夏新涛和王中宇, 2006)。非统计分析方法不以大数定律和中心极限定理为基础,在处理实际问题时对数据的分布和样本量的大小没有特殊要求,而且在大样本的情况下,处理结果与参数统计方法吻合。小样本非统计分析方法主要包含灰色系统理论(邓聚龙, 1987)、贝叶斯理论(韦来生, 2016)、模糊集合理论(陈水利等, 2005)、信息熵理论(Han et al, 2012)、神经网络(李航, 2012)、蒙特卡洛方法以及自助法(周志华, 2015)等。下面对灰色系统理论、贝叶斯方法以及自助法进行简要介绍,其余方法可参阅相关文献获取详细信息。

#### 3.1.1 灰色系统理论

灰色系统理论认为虽然客观系统表象复杂,数据凌乱,但其本质上存在一种有规律的驱动因素,数据间存在内在联系(邓聚龙, 1987)。通过对原始数据的适当处理(累加生成、累减生成等),就能发现数据的内在规律。通过累加生成以后,任意的非负数列、摆动数列均可以转化成递增数列,从而降低了原始数据的随机性,突出了其趋势项。例如,在极小种群野生植物生存力分析中,若已获取个体的 $N$ 个特征(株高、胸径、叶面积等)的多年连续观测数据,则可建立灰色系统模型GM(0,  $N$ )。在利用最小二乘法对模型的参数进行估计后,即可运用模型对极小种群野生植物的种群动态进行预测。可以看出,灰色系统模型对数据的样本量并无硬性要求,因此

在极小种群野生植物生存力分析中有着相比于参数统计估计方法更高的精确度。

### 3.1.2 贝叶斯方法

贝叶斯统计理论在估计随机分布的参数时,认为待估参数是一个存在概率分布的随机变量。贝叶斯统计认为概率是人们对随机事件的信任程度,故称为主观概率。具体地,贝叶斯统计通常假设一个先验分布,反映了人们对待估参数的主观概率。在小样本估计的过程中,需要利用参数的历史资料或先验知识确定先验分布,再根据先验分布和样本信息来确定后验分布(韦来生, 2016)。后验分布综合了先验分布和样本的信息,可以做出较先验分布更加合理的估计(Johnson & Fritz, 2014)。在进行极小种群野生植物的种群统计学参数估计时,可根据种群的历史动态确定先验分布。若缺乏历史数据,也可利用群落中其他物种的参数分布作为先验分布。在确定先验分布以及根据样本信息获取似然函数后,利用贝叶斯方法可确定后验分布的概率密度函数,即可对参数的均值、方差、协方差以及置信区间进行计算。

### 3.1.3 自助法

自助法(bootstrap)是利用现有的有限数据去模拟未知分布的一种方法。通过有放回的均匀抽样,自助法能够对抽样估计的准确性(标准误、置信区间等)进行比较好的评价,而且它几乎能对任何抽样分布的统计量进行估计。自助法可以分为参数自助法和非参数自助法两种。参数自助法假设总体分布或总体分布的形式已知,利用样本估计出总体分布的参数,再从参数化的分布中进行采样,类似于蒙特卡洛方法。而非参数自助法则是从样本中直接进行重抽样。在极小种群野生植物的种群参数估计的过程中,可选取一个小于样本数量 $n$ 的抽样数 $m$ ,每次有放回地抽取 $m$ 个个体,重复若干次后可利用抽取的样本信息估计出总体的分布,进而确定极小种群野生植物种群特征的均值、方差、置信区间等统计量。

## 3.2 环境变化下的种群适应力量化

在快速变化的环境中,种群有3种可能的结局:迁徙到更合适的生境中去,通过适应当前位置的新环境来维持,或者灭绝(Aitken et al, 2008)。植物种群由于固着生活习性,难以在短时间内迁移到适合的空间。因此,适应力对植物种群在环境胁迫下的

维持以及预测植物种群生存力具有重要意义。适应力是指生物对特定的环境变化的响应能力,通常包含两部分:首先是个体水平上的表型可塑性导致生理上的适应变化,其次是自然选择使得种群的遗传结构发生变化(Willi et al, 2006; Willi & Hoffmann, 2009; Hansen et al, 2012)。种群可以通过改变表型表达或调整其遗传结构来适应环境的变化(Bay et al, 2017)。可塑性适应只能在有限的范围内应对环境的变化,而遗传适应能够容许种群在更广的范围上维持(Chevin et al, 2010)。

种群的适应力由表型变异、选择的强度、繁殖力、种间竞争等因素决定。目前,生态学家和进化生物学家已经开始尝试量化生态因素和遗传驱动因素对适应力的影响(Blanquart et al, 2013; Lowe et al, 2017)。通过监测同一起源的物种在不同生态环境中的特性可评估种群的适应力,如北半球温带乔木展示出物候学上的渐变群和沿温度梯度生长,体现了局部适应的存在。这种方法在气候变化的大背景下极具价值,利用气候因素在空间梯度上的变化能够模拟未来的气候变化,通过寻找空间尺度上的变异,可以在时间尺度上进行预测(Eizaguirre & Baltazar-Soares, 2014)。响应函数和转移函数是量化适应力的有效方法(Kurmaz et al, 2011)。响应函数描述沿气候梯度分布的种群的表现,通过采集同一种群在不同分布点上的性状数据来分析种群在不同环境下的适应情况。然而,此类实验不仅耗时费力,而且成本昂贵。转移函数模型很好地弥补了响应函数的这个缺点。与响应函数比较不同分布点上的相同种群不同,转移函数通过采用一个响应距离,比较同一分布点上不同种群之间的差异,这样就降低了在不同分布点采样的成本,同时也避免了不同位点采样造成的误差。

种群的空间自相关性、迁徙历史、基因流、适应延迟以及种间竞争等因素在种群的适应过程中也扮演着重要的角色。若最优适合度的变化速率低于某一临界值,种群可通过维持稳定的适应率存活下来。这一临界值由种群的永久性遗传变异、个体繁殖率、有效种群大小、环境随机性以及选择强度等因素共同决定(Aitken et al, 2008)。若超过这个阈值,种群的适应速率将不能跟上最优适合度的变化速率,适合度随着适应延迟的增加而降低,最终导致种群灭绝。基因流、不同环境来源的迁徙、进化

时间尺度上的局部气候变化都将影响种群的适应 (Aitken & Whitlock, 2013)。因此, 在未来的研究中, 探索种群适应力及其弹性与环境要素之间的耦合关系有助于在时空尺度上对种群的生存力进行预测。

#### 4 总结

极小种群野生植物的致危原因复杂多样, 内外因素的共同作用使得极小种群野生植物的生存力受到严重威胁。基于数据和模型, 种群生存力分析可了解极小种群野生植物所受关键胁迫, 预测环境变化下种群的命运, 指导种群保护决策的制定。通过对多因素、多尺度生态学过程的模拟, 可对种群濒危因素以及生存力有更加清晰的认识与估计。本文首先对经典种群生存力分析方法进行介绍, 并讨论了其潜在的适用范围和局限性。对于极小种群野生植物种群数量极少的情况, 传统统计学方法的参数估计存在较大的有偏性, 在此本文提出可以采用基于小样本的非统计分析方法对种群参数和种群动态进行模拟和预测。此外, 考虑种群的适应力也有助于更加精准地模拟环境变化下的种群动态与灭绝概率。综上, 在极小种群野生植物生存力分析中考虑小样本非统计分析方法以及环境变化下种群的适应力有利于突破传统生存力分析方法统计功效较低的缺点, 量化不同因素对极小种群野生植物生存力的影响程度, 进而预测种群生存力, 可对极小种群的保护措施提供理论指导。

**致谢:** 感谢中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所臧润国研究员的支持与鼓励。

#### 参考文献

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968–980.
- Aitken SN, Whitlock MC (2013) Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 367–388.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95–111.
- Akçakaya HR, Sjögren-Gulve P (2000) Population viability analyses in conservation planning: An overview. *Ecological Bulletins*, 48, 9–21.
- Bay RA, Rose N, Barrett R, Bernatchez L, Ghalambor CK, Lasky JR, Brem RB, Palumbi SR, Ralph P (2017) Predicting responses to contemporary environmental change using evolutionary response architectures. *The American Naturalist*, 189, 463–473.
- Beissinger SR, McCullough DR (2002) *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago.
- Blanquart F, Kaltz O, Nuismer SL, Gandon S (2013) A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters*, 16, 1195–1205.
- Brigham CA (2003) *Population Viability in Plants: Conservation, Management, and Modeling of Rare Plants*. Springer Science & Business Media, Heidelberg.
- Bronzizio ES, Settele J, Díaz S, Ngo HT (2019) *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.
- Brook BW, O'Grady JJ, Chapman AP, Burgman MA, Akçakaya HR, Frankham R (2000) Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 404, 385–387.
- Burgman MA, Lamont BB (1992) A stochastic model for the viability of *Banksia cuneata* populations: Environmental, demographic and genetic effects. *Journal of Applied Ecology*, 29, 719–727.
- Castro S, Dostalek T, van der Meer S, Oostermeijer G, Munzbergova Z (2015) Does pollen limitation affect population growth of the endangered *Dracocephalum austriacum* L.? *Population Ecology*, 57, 105–116.
- Chen SL, Li JG, Wang XG (2005) *Fuzzy Set Theory and Its Application*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈水利, 李敬功, 王向公 (2005) 模糊集理论及其应用. 科学出版社, 北京.]
- Chevin LM, Lande R, Mace GM (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8, e1000357.
- Clark JS (2003) Uncertainty and variability in demography and population growth: A hierarchical approach. *Ecology*, 84, 1370–1381.
- Deng JL (1987) *Basic Methodology of Gray System*. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [邓聚龙 (1987) 灰色系统基本方法. 华中理工大学出版社, 武汉.]
- Dennis B, Munholland PL, Scott JM (1991) Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs*, 61, 115–143.
- Early R, Anderson B, Thomas CD (2008) Using habitat distribution models to evaluate large-scale landscape priorities for spatially dynamic species. *Journal of Applied Ecology*, 45, 228–238.
- Eizaguirre C, Baltazar-Soares M (2014) Evolutionary conservation—Evaluating the adaptive potential of species.

- Evolutionary Applications, 7, 963–967.
- Ellner SP, Rees M (2006) Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*, 167, 410–428.
- Fisher DO, Owens IPF (2004) The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 391–398.
- Foll M, Gaggiotti O (2006) Identifying the environmental factors that determine the genetic structure of populations. *Genetics*, 174, 875–891.
- Fox GA, Gurevitch J (2000) Population numbers count: Tools for near-term demographic analysis. *The American Naturalist*, 156, 242–256.
- Frankham R, Briscoe DA, Ballou JD (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gray PA, Cameron D, Kirkham I (1996) Wildlife habitat evaluation in forested ecosystems: Some examples from Canada and the United States. In: *Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes* (eds DeGraaf RM, Miller RI), pp. 407–536. Chapman and Hall, London.
- Griffith AB, Salguero-Gomez R, Merow C, McMahon S (2016) Demography beyond the population. *Journal of Ecology*, 104, 271–280.
- Grimm V, Railsback SF (2013) *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, Regan TJ, Brotons L, McDonald-Madden E, Mantyka-Pringle C, Martin TG, Rhodes JR, Maggini R, Setterfield SA, Elith J, Schwartz MW, Wintle BA, Broennimann O, Austin M, Ferrier S, Kearney MR, Possingham HP, Buckley YM (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16, 1424–1435.
- Guisan A, Weiss SB, Weiss AD (1999) GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology*, 143, 107–122.
- Guo Z, Zang RG (2013) Evaluation index system of endangered levels of the wild plants with tiny population in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(6), 10–17. (in Chinese with English abstract) [国政, 臧润国 (2013) 中国极小种群野生植物濒危程度评价指标体系. *林业科学*, 49(6), 10–17.]
- Hampton SE, Holmes EE, Scheef LP, Scheuerell MD, Katz SL, Pendleton DE, Ward EJ (2013) Quantifying effects of abiotic and biotic drivers on community dynamics with multivariate autoregressive (MAR) models. *Ecology*, 94, 2663–2669.
- Han JW, Kamber M, Pei J (2012) *Data Mining: Concepts and Techniques*. Elsevier, New York, USA.
- Hansen MM, Olivieri I, Waller DM, Nielsen EE, GeM Working Group (2012) Monitoring adaptive genetic responses to environmental change. *Molecular Ecology*, 21, 1311–1329.
- Hoffmann AA, Sgro CM, Kristensen TN (2017) Revisiting adaptive potential, population size, and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 506–517.
- Holmes EE, Sabo JL, Viscido SV, Fagan WF (2007) A statistical approach to quasi-extinction forecasting. *Ecology Letters*, 10, 1182–1198.
- Humphreys AM, Govaerts R, Ficinski SZ, Nic Lughadha E, Vorontsova MS (2019) Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1043–1047.
- Jackson ST, Betancourt JL, Booth RK, Gray ST (2009) Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 19685–19692.
- Jacquemyn H, Brys R, Hermy M, Willems JH (2007) Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biological Conservation*, 134, 14–21.
- Johnson DS, Fritz L (2014) agTrend: A Bayesian approach for estimating trends of aggregated abundance. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1110–1115.
- Kalisz S, McPeck MA (1992) Demography of an age-structured annual: Resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects. *Ecology*, 73, 1082–1093.
- Kolb A (2008) Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation*, 141, 2540–2549.
- Koons DN, Iles DT, Schaub M, Caswell H (2016) A life-history perspective on the demographic drivers of structured population dynamics in changing environments. *Ecology Letters*, 19, 1023–1031.
- Kurmaz VA, Kotkin AS, Simbirtseva GV (2011) Decoupling of differentiation between traits and their underlying genes in response to divergent selection. *Heredity*, 108, 375–385.
- Leimu R, Mutikainen P, Koricheva J, Fischer M (2006) How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94, 942–952.
- Li H (2012) *Statistical Learning Methods*. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese) [李航 (2012) *统计学习方法*. 清华大学出版社, 北京.]
- Li YY, Guan SM, Yang SZ, Luo Y, Chen XY (2012) Genetic decline and inbreeding depression in an extremely rare tree. *Conservation Genetics*, 13, 343–347.
- Lowe WH, Kovach RP, Allendorf FW (2017) Population genetics and demography unite ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 141–152.
- Masso S, Lopez-Pujol J, Lopez-Alvarado J, Blanche C, Saez L (2016) One species, one genotype: No genotypic variability in the extremely narrow endemic tetraploid *Agrostis barcei* (Gramineae). *Plant Systematics and Evolution*, 302, 609–615.
- Menges ES (2000) Population viability analyses in plants:

- Challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 51–56.
- Menges ES, Dolan RW (1998) Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: Relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology*, 86, 63–78.
- Morris W, Conservancy N (1999) *A Practical Handbook for Population Viability Analysis*. The Nature Conservancy, Arlington.
- Pe'er G, Matsinos YG, Johst K, Franz KW, Turlure C, Radchuk V, Malinowska AH, Curtis JM, Naujokaitis-Lewis I, Wintle BA, Henle K (2013) A protocol for better design, application, and communication of population viability analyses. *Conservation Biology*, 27, 644–656.
- Peng SL, Wang DP, Li QF (2002) Advances in plant population viability analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 2175–2185. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 汪殿蓓, 李勤奋 (2002) 植物种群生存力分析研究进展. *生态学报*, 22, 2175–2185.]
- Pfister CA, Stevens FR (2003) Individual variation and environmental stochasticity: Implications for matrix model predictions. *Ecology*, 84, 496–510.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344, 1246752.
- Ruan YM, Zhang JJ, Yao XH, Ye QG (2012) Genetic diversity and fine-scale spatial genetic structure of different life-history stages in a small, isolated population of *Sinojackia huangmeiensis* (Styracaceae). *Biodiversity Science*, 20, 460–469. (in Chinese with English abstract) [阮咏梅, 张金菊, 姚小洪, 叶其刚 (2012) 黄梅秤锤树孤立居群的遗传多样性及其小尺度空间遗传结构. *生物多样性*, 20, 460–469.]
- Schleuning M, Matthies D (2009) Habitat change and plant demography: Assessing the extinction risk of a formerly common grassland perennial. *Conservation Biology*, 23, 174–183.
- Tang CQ, Yang YC, Ohsawa M, Momohara A, Hara M, Cheng SL, Fan SH (2011) Population structure of relict *Metasequoia glyptostroboides* and its habitat fragmentation and degradation in south-central China. *Biological Conservation*, 144, 279–289.
- Teller BJ, Miller AD, Shea K (2015) Conservation of passively dispersed organisms in the context of habitat degradation and destruction. *Journal of Applied Ecology*, 52, 514–521.
- Thomson DM, Schwartz MW (2006) Using population count data to assess the effects of changing river flow on an endangered riparian plant. *Conservation Biology*, 20, 1132–1142.
- Urban MC (2015) Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348, 571–573.
- Verstraete MM, Scholes RJ, Smith MS (2009) Climate and desertification: Looking at an old problem through new lenses. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 421–428.
- Wake DB, Vredenburg VT (2008) Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11466–11473.
- Wei LS (2016) *Bayesian Statistics*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [韦来生 (2016) 贝叶斯统计. 高等教育出版社, 北京.]
- Wiegand T, Uriarte M, Kraft NJB, Shen GC, Wang XG, He FL (2017) Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 329–351.
- Willi Y, Hoffmann AA (2009) Demographic factors and genetic variation influence population persistence under environmental change. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 124–133.
- Willi Y, Van Buskirk J, Hoffmann AA (2006) Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 433–458.
- Xia XT, Wang ZY (2006) A novel non-statistical theory and its applications to hypothesis testing. *Acta Metrologica Sinica*, 27, 190–195. (in Chinese with English abstract) [夏新涛, 王中宇 (2006) 非统计假设检验原理及其应用. *计量学报*, 27, 190–195.]
- Ying ZX, Ge G, Liu YJ (2018) The effects of clonal integration on the responses of plant species to habitat loss and habitat fragmentation. *Ecological Modelling*, 384, 290–295.
- Zhang JJ, Ye QG, Gao PX, Yao XH (2012) Genetic footprints of habitat fragmentation in the extant populations of *Sinojackia* (Styracaceae): Implications for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 232–242.
- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. *生态学报*, 36, 7130–7135.]
- Zhou ZH (2015) *Machine Learning*. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese) [周志华 (2015) 机器学习. 清华大学出版社, 北京.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

# 分子标记在濒危物种保护中的应用

李媛媛<sup>1,4\*</sup> 刘超男<sup>1</sup> 王 嵘<sup>1</sup> 罗水兴<sup>2</sup> 农寿千<sup>3</sup> 王静雯<sup>1</sup> 陈小勇<sup>1</sup>

1 (华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241)

2 (中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

3 (海南省林业科学研究所, 海口 571100)

4 (华东师范大学崇明生态研究院, 上海 200062)

**摘要:** 分子标记可揭示种群遗传和进化信息, 为制定濒危物种保护措施、指导恢复实践提供重要依据。本文主要介绍了分子标记在濒危物种保护过程不同环节中的应用, 包括: (1)正确识别保护单元, 如排除隐存种和杂交种的影响; (2)确定优先保护单元, 包括优先保护区域、优先保护物种、优先保护种群等; (3)指导迁地保护; (4)对保护工作的动态监测和评估。文章最后探讨了分子标记应用于保护的发展方向, 如开展长期的种群遗传组成监测、切实应用于保护管理实践、将基因组学等遗传信息用于全球变化背景下保护策略的制定等, 期望为分子标记技术在生物多样性保护的研究和实践中提供参考。

**关键词:** 分子标记; 隐存种; 杂交; 进化显著单元; 管理单元; 迁地保护; 保护基因组学

## Applications of molecular markers in conserving endangered species

Yuanyuan Li<sup>1,4\*</sup>, Chaonan Liu<sup>1</sup>, Rong Wang<sup>1</sup>, Shuixing Luo<sup>2</sup>, Shouqian Nong<sup>3</sup>, Jingwen Wang<sup>1</sup>, Xiaoyong Chen<sup>1</sup>

1 Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

2 Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542

3 Hainan Forestry Institute, Haikou 571100

4 Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 200062

**Abstract:** Molecular markers have been widely applied in the conservation of endangered species for revealing their population genetic variation and evolutionary history, providing essential information for making conservation strategies and conducting restoration practices. Here, we introduced the applications of molecular markers at different stages of conservation efforts: (1) Molecular markers can be used to elevate the precision of identifying conservation units such as excluding the influence of cryptic species and hybridization. (2) Phylogenetic relationships are useful for distinguishing conservation priorities for biodiversity hotspots and discerning species and populations. (3) Molecular markers can contribute to instruct the strategies in *ex situ* conservation programs. (4) Dynamic monitoring and assessment of conservation activities can be achieved with molecular markers. Finally, we discussed the prospects of applying molecular markers for improving conservation strategies considering global change, including long-term monitoring of genetic dynamics, the use of conservation genetics in conservation management, and the development conservation genomics.

**Key words:** molecular markers; cryptic species; hybridization; evolutionary significant unit; management unit; *ex situ* conservation; conservation genomics

近一百多年来人口和经济的快速增长导致生物多样性受威胁状况不断加剧, 人们对生物多样性

的保护也日益重视, 并取得了一些成效, 然而, 生物多样性衰退的总体趋势仍没有得到根本改善

收稿日期: 2019-12-30; 接受日期: 2020-02-20

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物种质资源保护技术与示范”课题(2016YFC0503102)和国家自然科学基金(31670540)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yyli@des.ecnu.edu.cn

(Butchart et al, 2010)。究其原因,除了保护工作没有切实落实外,保育措施不当也是一个重要方面,而这主要是由于对物种的种群遗传特征缺少足够认识导致的。分子标记是能反映个体、种群、物种或更高层次遗传变异的核酸或蛋白质,可为了解物种种群生物学特征提供许多重要信息,如遗传多样性、基因流、交配系统、有效种群大小等,有助于预测物种应对快速变化环境的适应潜力。我国已有一些综述介绍种群遗传学原理在生物多样性保护中的应用(李昂和葛颂, 2002; 王峥峰和彭少麟, 2003; 黄磊和王义权, 2004; 王峥峰和葛学军, 2009),也有一些关于分子标记的介绍(张军丽等, 2000; 闫文德和乌云塔娜, 2006; 周伟和王红, 2014),但未见从物种的保护过程进行的阐述。近年来,分子标记技术在保护工作中的应用发展迅速,并且在保护的不同环节发挥的作用也不同。本文针对濒危物种保护过程中的几个重要环节,即从最初的识别保护单元,到确定就地保护的优先性,再到指导迁地保护的材料收集,最后评价保护的效果等(图1),介绍分子标记在一系列保护环节中应用实践的新进展、新思路。

## 1 保护单元的识别

确定正确的保护对象是生物多样性保护的前提和基础。然而隐存种(cryptic species)的存在会引起两个或多个物种的混淆,导致目标物种识别困难,种群大小被错误估算,低估了物种的濒危程度,导致其在保护中被忽略而加剧灭绝速度;或者是由于

种间杂交,导致种群规模小的稀有种被遗传同化甚至灭绝,未能得到切实的保护。没有准确地识别隐存种或杂交种,都会造成有限资金不能用在最需要保护的物种上。

### 1.1 隐存种的识别

隐存种是指在形态上没有明显差异,但遗传分化已达到物种或以上程度的种类(Fišer et al, 2018; Struck et al, 2018)。对隐存种的鉴别能大大增强人们对生物多样性的认知,提高保护的有效性。DNA条形码(DNA barcoding)的应用为快速鉴定分类单元提供了方便,动物中线粒体细胞色素氧化酶第I亚基(mitochondrial cytochrome oxidase subunit I, *COI*)是最常用的DNA条形码,而在植物中则常用叶绿体核酮糖1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, *rbcL*)和成熟酶K蛋白(maturase K, *matK*)等基因片段的组合作为条形码,通过条形码DNA序列的差异可以鉴定不同的分类单元。例如,中国大鲵(*Andrias davidianus*)是极危种(critically endangered species),不同种群间没有明显的形态差异,长期以来被认为同属一个物种。最近, Yan等(2018)采用线粒体*COI*、细胞色素*b* (cytochrome *b*, *Cytb*)和置换环(displacement-loop, D-loop)等DNA片段分析,发现该种由5个不同的支系构成,每个支系可视为1个隐存种,且隐存种的地理分布与水系有关。有时,研究人员会将分子方法与形态、行为、生态、地理等特征综合起来鉴定隐存种。铁青树科青皮木属(*Quinchamalium*)智利青皮木(*Q. chilense*)在南安第斯山脉的常绿灌丛、沙漠

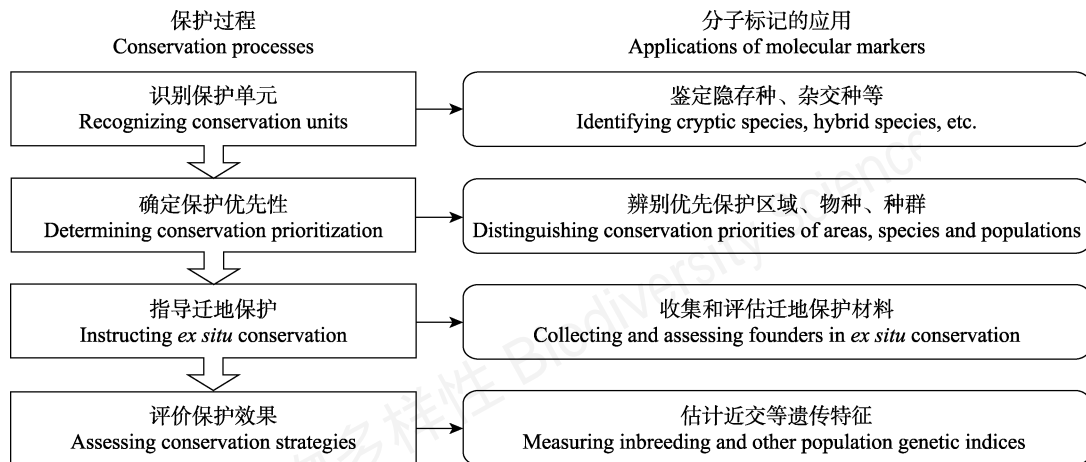


图1 分子标记在保护过程中的应用框架

Fig. 1 The framework for the applications of molecular markers in the conservation processes



和高山温带森林生境中都有分布, 前两类生境中的个体叶片宽、具短花柱花(thrum flowers); 而高山森林生境中个体的叶片窄, 为长花柱花(pin flowers)。研究者采用核糖体转录间隔区(ribosomal DNA internal transcribed spacer, ITS)和叶绿体编码tRNA的

如果不能正确鉴别出隐存种, 将低估物种多样性。优先保护区域大多是根据物种丰富度和特有种的数量确定的, 而隐存种的发现能揭示未知的特有种, 增加评估区的物种多样性。例如, 原来认为在斯里兰卡分布的树蛙科有18个物种, 它们是由适应辐射形成的, 采用线粒体12S和16S编码基因分析后, 物种数增加到100多种, 这一地区也被评估为蛙类多样性的热点地区(Meegaskumbura et al, 2002)。未能识别出隐存种更严重的后果是高估了受胁物种的个体数量, 从而可能低估其濒危程度。在原本数量稀少的濒危物种中鉴定出隐存种, 意味着每个新物种比之前预测的数量更少、分布范围更窄, 物种的濒危程度可能更高, 并且不同物种可能需要不同的保护策略。例如, Ravaoarimanana等(2004)采用线粒体D-loop和Cytb片段分析发现, 马达加斯加岛一种狐猴*Lepilemur septentrionalis*存在2个隐存种, 它们可能是由于染色体重排而形成的, 其中北部Sahafary种群是以前从未描述过的濒危种, 亟需单独制定保护方案。

与之相反的是, 不同个体在遗传上属于同一个物种, 但形态上表现出明显的差别, 若未正确鉴定这种情形, 也不利于生物多样性保护。例如一些寄生性桡足类(copepods)在形态上差异很大, 然而在DNA条形码上没有明显分化, 因此它们仍属于同一物种(Anton et al, 2016)。若因为形态不同而作为不同的物种分别加以保护, 不仅可能降低种群间的基因流, 也将浪费珍贵的保护资源。

## 1.2 杂交种的识别

杂交种是遗传上相对独立的类群间交配形成的, 对其保护地位存在较大的争议。虽然杂交对生物多样性的维持有一定益处, 如可通过遗传拯救使

近交小种群避免绝灭, 但杂交也可能对生物多样性产生负面影响, 比如打破物种间生殖障碍、融合独特的进化支系、带来远交衰退等。若杂交发生在稀有种(特别是极小种群物种)及其常见近缘种之间, 可能会因种群淹没(demographic swamping)、遗传同化(genetic assimilation)引起种群规模小的稀有种灭绝(Levin et al, 1996; Todesco et al, 2016)。例如, 野外仅存于美国得克萨斯州和路易斯安那州沿海交界地区的红狼(*Canis rufus*)由于种群规模严重下降, 导致与附近的郊狼(*C. latrans*)杂交严重, 许多后代存在基因混杂的现象。为阻止红狼种群遗传淹没的进一步发生, 美国鱼类及野生动植物管理局(United States Fish and Wildlife Service)开展了人为捕获野生个体的行动以清除野外种群, 再通过野外捕获-鉴定纯种-释放回归项目, 来保护红狼(Hinton et al, 2013)。Chiang等(2013)采用扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)标记研究显示, 台湾本地濒危种台东苏铁(*Cycas tai-tungensis*)存在被园艺栽培的外来近缘种苏铁(*C. revoluta*)基因渗透的现象, 提示对本地种的保护需考虑外来基因渐渗问题。

对于杂交种是否值得保护的问题, 目前国际上多个保护组织也一直摇摆不定。许多学者认为杂交种不能算作独立的物种, 无需担心它们是否灭绝, 只有非杂交种才能列在保护名单中(Allendorf et al, 2004)。许多组织认可这一观点, 如美国濒危物种法案(Endangered Species Act)明确表示杂交种不值得保护, “纯物种”被列入更高的保护级别中。比如, 有的美洲豹(*Felis concolor coryi*)因是亚种间杂交而来, 被提议从保护名录中去除。然而, 由于生物多样性保护和物种概念之间的争论, 1990年又废除了不保护杂交种的相关法案, 目前美洲豹还列在保护名单中(Rhymer & Simberloff, 1996; Mallet, 2005)。Jackiw等(2015)提出从生态(在遗传进化、适合度、生态系统中的功能等方面是否有益)和伦理道德(在社会和经济方面是否合乎道德)两方面综合考量, 对杂交种开展不同管理策略的保护框架。

隐存种和杂交种的研究有利于科学地开展保护工作, 制定有效的保护方案。但是, 我国隐存种研究结果尚未纳入到区域生物多样性的评估中(徐伟和车静, 2019), 鉴定的隐存种也未应用于保护方案的制定中; 对于濒危物种的杂交种是否需要保护也

鲜有考虑(商辉和严岳鸿, 2017)。因此, 在我国未来需加强保护单元的鉴定与保护实践相结合。

## 2 确定保护优先性

### 2.1 确定优先保护区域

生物多样性热点地区是生态系统保护首要考虑的区域, 力求用最低投入涵盖最高的生物多样性(Pacicco et al, 2018)。目前对优先保护区的划分大多只考虑物种的丰富度和特有性, 以及生态系统多样性和脆弱性等方面, 而较少涉及遗传多样性; 据报道, 有关保护区的植物、节肢动物和鸟类的研究中只有6%调查了遗传多样性(Muenchow et al, 2018)。然而, 物种多样性高的区域不一定是最优的保护地, 因为有可能物种组成相似而使保护的进化支系偏向单一, 所以还需考虑物种的进化历史和生态功能(Pollock et al, 2017), 而使用分子标记构建的系统发育树可以提供类群的进化支系信息。Tucker等(2012)采用线粒体、叶绿体和核DNA共30个基因序列对南非好望角植物保护区(Cape Floristic Region)的山龙眼科物种多样性进行评价, 分别计算了物种丰富度、系统发育多样性(最大似然树特定分支所有支长之和)、生物地理加权的进化独特性(一定范围内的物种多度加权的系统发育多样性)等3个指标后发现, 生物地理加权的进化独特性能更好地反映南部地区保护的优先性, 主要是因为这一地区进化的独特性与地理上的稀有性呈正相关, 即稀有种具有更高的进化独特性, 因此在确立优先保护区域时要特别考虑这些稀有且独特的物种。

### 2.2 确定优先保护物种

除鉴别生物多样性保护区域的优先性外, 物种保护也应考虑优先次序。IUCN对物种濒危程度的评价主要依据分布区大小、种群数量、个体多少、衰退速率、生存力分析等方面的标准(IUCN, 2012)。然而, 不是所有物种都具有同等的系统发育地位, 某些物种有显著的进化贡献, 它们一旦灭绝意味着重要的进化信息将丢失。Vane-Wright等(1991)介绍了考虑物种进化独特性的方法, 通过物种在进化树上与其他物种的分离程度检测进化独特性, 独特性高的物种可作为优先保护(phylogenetic conservation prioritization)对象。参照Isaac等(2007)提出的进化独特及全局濒危(evolutionarily distinct and globally endangered, EDGE)方法, Ito等(2018)采用核ITS以及

叶绿体的*rbcL*、*matK*、RNA聚合酶 $\beta$ 亚基基因(RNA polymerase beta subunit gene, *rpoB*)和 $\beta'$ 亚基基因(RNA polymerase beta subunit gene, *rpoCI*)等5个片段, 构建了水鳖科茨藻属(*Najas*) 21个物种的系统进化树, 计算了每个物种的EDGE值, 该值由物种进化独特性(物种从进化树末端至树根的第一个节点的分支长度除以该节点包含的物种数量的总和)与灭绝风险(根据IUCN濒危等级赋值, 等级越高赋值越大)计算得出, 结果表明研究目标种弯果茨藻(*N. ancistrocarpa*)具有明显的系统发育独特性, 可作为该属中第二位优先保护的物种。

### 2.3 确定优先保护种群

对于确定的保护物种, 往往包含多个种群, 鉴于不同保护阶段和资金的限制, 需要在受保护物种中筛选出优先保护的种群。确定优先保护种群的依据是遗传多样性及其分布, 这可以利用分子标记进行种群遗传分析获得。可用的分子标记包括显性的随机扩增多态性DNA (randomly amplified polymorphic DNA, RAPD)和AFLP, 共显性的等位酶、限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、简单重复序列(simple sequence repeat, SSR; 又称微卫星(microsatellite)或短串联重复序列(short tandem repeat, STR)), 还有基于DNA序列信息的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)、应用高通量测序技术的简化基因组测序(reduced representation genome sequencing, RRGs)、甚至基于基因组全序列的重测序等标记。一般以遗传多样性(如期望杂合度或多态位点百分比等)指标的高低考虑种群的优先保护顺序(Petit et al, 1998; 陈小勇等, 2002)。由于不同种群对环境响应的潜力不同, 保护重点应尽可能放在具最大进化潜力的种群, 由此Petit等(1998)提出将通过稀化(rarefaction)处理的等位基因丰富度作为确定优先保护种群的指标, 这一参数表示每个位点等位基因的数目多少, 并且高度依赖于有效种群大小而不是取样种群的大小, 通过该指标鉴定每个种群在总遗传多样性和遗传分化上的相对贡献, 以此鉴别出优先保护种群。但是, 这一方法依然是一种基于单个种群本身遗传独特性的衡量。陆慧萍等(2004)则考虑到种群之间的遗传变异, 将其分配到各个种群, 提出了一种综合考虑种群内遗传变异和种群间遗传差异的遗传贡献率计算方法。

优先保护种群的考虑还可基于进化显著单元(evolutionary significant units, ESUs), 这一概念最早由Ryder (1986)提出, 指一组进化独特且有长期历史的种群集合, 作为识别和保持遗传多样性的一组重点保护单元而设。ESUs一般根据质体DNA序列构建的系统发育特征来鉴定, 把进化单系(monophyly)的一组种群归作1个ESU (Moritz, 1994a)。但是, ESUs的划分有时存在一个进化支系涉及地理范围过大的问题, 令保护工作难以在具体的物种监测和管理中实施, 另一概念——管理单元(management units, MUs)很好地解决了这个问题。MUs将种群遗传特征与种群统计(demography)特征结合, 通过辨别核基因或质体基因在基因频率上有显著差异的单元, 有时再结合一些种群的关键数量特征(如年龄结构、生存力、繁殖力、性比等)确定MUs (Moritz, 1994b), 该划分缩小了保护单元的地理范围, 易于保护实践(Moritz, 1994a)。不同于ESUs, MUs主要基于等位基因频率而不考虑等位基因的系统发育关系, 考虑当前而不是历史的种群结构, 适用于短期而不是长期的管理计划(Douglas & Brunner, 2002)。

### 3 指导迁地保护

迁地保护(*ex situ* conservation)是对就地保护(*in situ* conservation)的有效补充, 最终目标是建立可持续生存种群并使其将来能够回归(reintroduction)到野外生境中(Williams & Hoffman, 2009)。可持续生存种群要求具有一定的遗传变异量, 因此迁地保护前需要评估候选源种群的遗传组成状况, 用以选择迁地保护种群的奠基者(founder)。大尺度上, 考虑到局域适应及避免远交衰退, 迁地保护的个体应该在一个管理单元内选择(Witzenberger & Hochkirch, 2011)。小尺度上, 收集野生个体的具体原则是既要含有尽可能多的遗传变异, 又要代表一个管理单元内易于丢失的遗传支系或低频率的等位基因(Saura et al, 2008)。

为达到上述目标, 广为运用的方法是从多个种群中采集样本作为迁地保护种群的奠基者, 这些奠基个体间的亲缘关系尽可能小, 并且不要只限制在个别遗传支系内, 该方法因使等位基因频率有均匀分布的趋势, 可有效避免等位基因丢失(Saura et al, 2008; Witzenberger & Hochkirch, 2011)。与之相反, 另一种方法提倡要尽量保持原来野生种群的等位

基因频率。但这个观点存在两方面的问题: 一是迁地种群在人工抚育过程中会因适应性而改变遗传组成, 最后达不到与原来野生种群相似的基因频率; 另一个是自然种群中低频率的有害突变基因如果在迁地种群中因为保护良好反而提高了频率, 将对种群带来相当不利的后果, 也会影响到将来回归的种群。通过计算机模拟上述两种方法的效果, 结果是第一种选择亲本最小共祖率(minimum coancestry)的方法对保持后代种群的遗传多样性更有效, 但第二种方法在一定程度上也能使后代的遗传多样性保持在可接受的水平内(Saura et al, 2008)。

动物迁地保护实践中广泛采用的措施是圈养繁育(captive breeding), 该方法最初选取奠基者时主要是通过家系记录(pedigree data)来判断亲缘关系。但是, 除了记录出错的原因外, 还不可避免地假设奠基者间没有血缘关系, 即奠基者假设(founder assumption), 这就低估了种群的近交系数, 错误地估计后代的亲缘关系, 可能导致做出错误的管理决策(Russello & Amato, 2004)。随着分子生物学技术的发展, 采用分子标记指导圈养繁育计划取得了良好效果, 近十几年来动物迁地保护研究采用的分子标记由原来的等位酶、AFLP等转变为线粒体DNA序列、SSRs以及基因组序列信息等。应用分子标记, 短期内可以通过推断个体间亲缘关系, 建立正确的配对亲本, 提高繁育计划成功率; 长期来看, 通过计算不同支系的平均亲缘关系用于设计繁殖配对方案, 有利于保持种群遗传多样性, 降低小种群带来的遗传后果(Milián-García et al, 2015)。Witzenberger和Hochkirch (2011)分析了188篇文献认为, 与50个个体能够抵御近交衰退影响的50/500法则(Franklin, 1980)不同, 最少100个迁地个体才能有效抵御近交衰退和遗传多样性丧失。

对于植物来说, 种子库也是一种有效的迁地保护方式, 目前已有多个国家设立了种子库, 如以色列植物基因库(Israel Plant Gene Bank)、英国野生花卉协会(New England Wild Flower Society)、我国西南野生生物种质资源库(Germplasm Bank of Wild Species of Southwest China)等。采集种子时, 要考虑种内个体的空间分布, 特别是对于种群间基因流低的物种。Hoban和Schlarbaum (2014)应用计算机模拟给出了迁地保护的采种方法: 如有多个分布区域, 则在每个区域都采集一个种群(分散采样, dispersed

sampling), 这样获得的等位基因数量是在一个分布区域采集所有的种群(有限采样, constrained sampling)的1.75倍, 并且从这种广泛分布但数量不多的种群中采集中等数量的个体(每种群25–30个)是最优的策略。

#### 4 评估保护成效

保护行动实施后有必要对种群遗传组成进行监测和评价, 以便我们经常了解种群动态, 随时调整保护策略。十几年来, 保护遗传学研究最理想的分子标记是SSRs, 近年来利用高通量技术获得大规模DNA序列也越来越多地应用于种群遗传研究。对遗传数据进行常规的种群遗传分析可获得保护研究的基础信息, 如观察杂合度、期望杂合度、近交系数、有效种群大小等都是常用的指标。然后再通过指标的状态推测导致遗传组成变化的原因, 评估保护成效, 例如近交系数代表观察杂合度偏离哈迪–温伯格平衡时期望杂合度的程度, 通过偏离情况可以检测多种因素影响下的非随机交配现象, 如种群结构(Wahlund效应)、近交程度等(Witzenberger & Hochkirch, 2011)。

濒危物种的迁地保护和管理过程中, 近交是常见的问题, 但是有选择的杂交可能会引起远交衰退, 近交衰退和远交衰退分别是极度近缘和极度远缘的2个亲本交配导致后代适合度较低的现象, 二者给种群带来相似程度的风险(Edmands, 2007)。采用SSRs等分子标记评价后, 可以清晰地获知哪些种群遭受过近交或远交衰退, 实际操作中可对近交衰退的种群进行选择性的杂交, 并至少在两个世代后就要检测杂交效应, 以减小近交和/或远交衰退的风险(Edmands, 2007)。

许多保护项目已经成功地开展回归行动, 濒危物种的个体数量得到了成功恢复, 但是个体数量恢复并不代表遗传变异已经成功恢复, 遗传变异是种群长期存在的重要基础, 需要进行持续的监测。White等(2018)调查了澳大利亚回归18年的4种动物种群, 基于种群增长速度评估显示它们已经恢复成功, 并且采用SNPs分子标记将回归种群与来源种群的遗传特征进行比较, 回归种群的平均遗传多样性接近奠基者种群的水平, 甚至有些回归种群由于来源于遗传分化不大的几个种群, 通过这些个体的相互交配还使回归种群的遗传多样性略微增大, 说

明保护中混合不同种群的个体可提高迁地种群的遗传多样性。但是, 也不能一味地为提高遗传多样性而混合, 这会忽视恢复种群间的遗传差异, 保持一定的遗传独特性也是建立新种群需要考虑的。如Li等(2005)采用RAPDs对比了水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)人工种植种群和野生种群的遗传组成, 发现人工种群的遗传多样性低于野生种群, 并且遗传组成比野生种群之间更相似, 通过分子标记分析不同年代建立的人工种群也显示存在很高的遗传相似性(Chen et al, 2003), 这些结果表明水杉人工种植种群的引种来源过于一致或由于频繁地无性繁殖引种策略所致。

#### 5 结语

分子标记应用于濒危物种和生态系统的保护逐渐发挥了重要的作用, 尤其是目前对濒危物种的生理、生态、所处环境条件等方面的了解已经越来越深入, 在保护策略中应考虑种群遗传因素。在未来的生物多样性保护工作中, 建议将分子标记技术应用于以下几个方面, 以更好地开展濒危物种的保护和恢复。

(1)开展受保护物种遗传组成的长期变化监测。目前这方面的研究非常少(Witzenberger & Hochkirch, 2011), 遗传监测和种群动态监测一样, 是掌握种群发展状况的良好评估手段, 种群遗传组成变化依赖世代间的更替完成, 因此更需要长期监测, 才能够反映种群的内在变化和进化。尤其是对于极小种群野生植物而言, 长期的遗传监测更具必要性和可行性。

(2)将濒危物种种群遗传信息指导和应用于保护管理实践。保护不仅要考虑种群统计学特征, 也要在明确的遗传信息指导下完成配对、引种、迁地保护、回归等实践项目, 从而取得事半功倍的效果。目前, 我国应用遗传信息开展保护实践在濒危动物, 尤其是重点保护动物如大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)中较多, 主要应用于野生种群的复壮、圈养个体亲子分析、圈养种群野外放归和再引入项目中, 极大地起到了维持种群的遗传多样性、避免近亲繁殖、阻止种群衰退等作用(乔麦菊等, 2019)。在濒危植物中, 我国对部分物种的引种、回归项目已经考虑到种群遗传方面, 如保持遗传组成的多样性、避免近交或远交、避免遗传淹没等(Ren et al, 2014),

对保持濒危植物的适应性和可持续性起到积极作用。但是,目前多是从经验上或基于种群遗传信息来实施的,鲜见根据单独个体的遗传信息实施的引种、配对、回归等行动,如若对极度濒危或极小种群的植物考虑实施以个体遗传信息为基础的引种、回归项目,将使保护工作更加精准有效。

(3)将利用新出现的分子技术和分析方法提供的遗传组成和适应性变异信息,应用于全球变化背景下保护策略的制定。基因组信息的不断积累为我们成功实现保护目标提供了新的机会(Russello & Amato, 2007),保护遗传学(Conservation Genetics)已经向保护基因组学(Conservation Genomics)发展。我国作为“地球生物基因组计划”(Earth BioGenome Project) (Lewin et al, 2018)的主要成员之一,相信随着该计划的实施,尤其是在优先测定受威胁物种基因组的呼声下(Exposito-Alonso et al, 2020),通过广泛发掘序列变异(特别是适应性变异),把基因组信息应用于生物多样性保护将为全球变化(包括气候变化、人类活动干扰等)背景下制定合适的保护措施提供参考,为更好地保护濒危物种和生态系统提供有效的指导框架。

### 参考文献

- Allendorf FW, Leary RF, Hitt NP, Knudsen KL, Lundquist LL, Spruell P (2004) Intercrosses and the U.S. Endangered Species Act: Should hybridized populations be included as westslope cutthroat trout? *Conservation Biology*, 18, 1203–1213.
- Anton RF, Schories D, Wilson NG, Wolf M, Abad M, Schrod M (2016) Host specificity versus plasticity: Testing the morphology-based taxonomy of the endoparasitic copepod family Splanchnotrophidae with COI barcoding. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98, 231–243.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque J, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Morcillo MH, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié J, Watson R (2010) Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.
- Chen XY, Li YY, Wu TY, Zhang X, Lu HP (2003) Size-class differences in genetic structure of *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (Taxodiaceae) plantations in Shanghai. *Silvae Genetica*, 52, 3–4.
- Chen XY, Lu HP, Shen L, Li YY (2002) Identifying populations for priority conservation of important species. *Biodiversity Science*, 10, 332–338. (in Chinese with English abstract) [陈小勇, 陆慧萍, 沈浪, 李媛媛 (2002) 重要物种优先保护种群的确定. *生物多样性*, 10, 332–338.]
- Chiang YC, Huang BH, Chang CW, Wan YT, Lai SJ, Huang S, Liao PC (2013) Asymmetric introgression in the horticultural living fossil *Cycas Sect. Asiorientales* using a genome-wide scanning approach. *International Journal of Molecular Sciences*, 14, 8228–8251.
- Douglas MR, Brunner PC (2002) Biodiversity of central alpine *Coregonus* (Salmoniformes): Impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications*, 12, 154–172.
- Edmunds S (2007) Between a rock and a hard place: Evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology*, 16, 463–475.
- Exposito-Alonso M, Drost H, Burbano HA, Weigel D (2020) The Earth BioGenome project: Opportunities and challenges for plant genomics and conservation. *The Plant Journal*, doi: 10.1111/tbj.14631.
- Fišer C, Robinson CT, Malard F (2018) Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27, 613–635.
- Franklin IR (1980) Evolutionary change in small populations. In: *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective* (eds Soule ME, Wilcox BA), pp. 135–149. Sinauer, Sunderland.
- Hinton JW, Chamberlain MJ, Rabon DR (2013) Red wolf (*Canis rufus*) recovery: A review with suggestions for future research. *Animals*, 3, 722–744.
- Hoban S, Schlarbaum S (2014) Optimal sampling of seeds from plant populations for *ex-situ* conservation of genetic biodiversity, considering realistic population structure. *Biological Conservation*, 177, 90–99.
- Huang L, Wang YQ (2004) The application of microsatellite DNA markers in conservation genetics of endangered animals. *Biodiversity Science*, 12, 528–533. (in Chinese with English abstract) [黄磊, 王义权 (2004) 微卫星分子标记在濒危动物保护遗传学研究中的应用. *生物多样性*, 12, 528–533.]
- Isaac NJ, Turvey ST, Collen B, Waterman C, Baillie JEM (2007) Mammals on the EDGE: Conservation priorities based on threat and phylogeny. *PLoS ONE*, 2, e296.
- Ito Y, Enju CY, Li J, Tanaka N (2018) Evolutionary distinctiveness and conservation priority of the endangered *Najas ancistrocarpa* (Hydrocharitaceae). *Systematics and Biodiversity*, 16, 45–54.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2012) IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, 2nd edn. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jackiw RN, Mandil G, Hager HA (2015) A framework to guide the conservation of species hybrids based on ethical and eco-

- logical considerations. *Conservation Biology*, 29, 1040–1051.
- Levin DA, Francisco-Ortega J, Jansen RK (1996) Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology*, 10, 10–16.
- Lewin HA, Robinson GE, Kress WJ, Baker WJ, Coddington J, Crandall KA, Durbin R, Edwards SV, Forest F, Gilbert MTP, Goldstein MM, Grigoriev IV, Hackett KJ, Haussler D, Jarvis ED, Johnso WE, Patrinos A, Richards S, Castilla-Rubio JC, van Sluys M, Soltis PS, Xu X, Yang H, Zhang G (2018) Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, 4325–4333.
- Li A, Ge S (2002) Advances in plant conservation genetics. *Biodiversity Science*, 10, 61–71. (in Chinese with English abstract) [李昂, 葛颂 (2002) 植物保护遗传学研究进展. *生物多样性*, 10, 61–71.]
- Li YY, Chen XY, Zhang X, Wu TY, Lu HP, Cai YW (2005) Genetic differences between wild and artificial populations of *Metasequoia glyptostroboides*: Implications for species recovery. *Conservation Biology*, 19, 224–231.
- Lu HP, Shen L, Zhang X, Fan XX, Chen XY (2004) Identifying populations for priority conservation. II. Models based on haplotype richness and their applications in *Ginkgo biloba*. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 2312–2316. (in Chinese with English abstract) [陆慧萍, 沈浪, 张欣, 樊晓霞, 陈小勇 (2004) 优先保护种群的确定. II. 单倍型丰富度模型及在银杏中的应用. *生态学报*, 24, 2312–2316.]
- Lopez Laphitz RL, Ezcurra C, Vidal-Russell R (2018) Cryptic species in the Andean hemiparasite *Quinchamalium chilense* (Schoepfiaceae: Santalales). *Systematics and Biodiversity*, 16, 260–270.
- Mallet J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 229–237.
- Meegaskumbura M, Bossuyt F, Pethiyagoda R, Manamendra-Arachchi K, Bahir M, Milinkovitch MC, Schneider CJ (2002) Sri Lanka: An amphibian hot spot. *Science*, 298, 379.
- Milián-García Y, Jensen EL, Madsen J, Álvarez Alonso S, Serano Rodríguez A, Espinosa López G, Russello MA (2015) Founded: Genetic reconstruction of lineage diversity and kinship informs *ex situ* conservation of Cuban Amazon parrots (*Amazona leucocephala*). *Journal of Heredity*, 106, 573–579.
- Moritz C (1994a) Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: A critical review. *Molecular Ecology*, 3, 401–411.
- Moritz C (1994b) Defining “evolutionary significant units” for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 373–375.
- Muenchow J, Dieker P, Kluge J, Kessler M, von Wehrden H (2018) A review of ecological gradient research in the Tropics: Identifying research gaps, future directions, and conservation priorities. *Biodiversity Conservation*, 27, 273–285.
- Pacicco L, Bodesmo M, Torricelli R, Negri V (2018) A methodological approach to identify agro-biodiversity hotspots for priority *in situ* conservation of plant genetic resources. *PLoS ONE*, 13, e0197709.
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12, 844–855.
- Pollock LJ, Thuiller W, Jetz W (2017) Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature*, 546, 141–144.
- Qiao MJ, Ran JH, Zhang HM (2019) The application of microsatellite markers in giant panda research. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 103–110. (in Chinese with English abstract) [乔麦菊, 冉江洪, 张和民 (2019) 微卫星标记在大熊猫研究中的应用进展. *兽类学报*, 39, 103–110.]
- Ravaoarimanana IB, Tiedemann R, Montagnon D, Rumpler Y (2004) Molecular and cytogenetic evidence for cryptic speciation within a rare endemic Malagasy lemur, the northern sportive lemur (*Lepilemur septentrionalis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 440–448.
- Ren H, Jian SG, Liu HX, Zhang QM, Lu HF (2014) Advances in the reintroduction of rare and endangered wild plant species. *Science China: Life Sciences*, 57, 603–609.
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 83–109.
- Russello MA, Amato G (2004) *Ex situ* population management in the absence of pedigree information. *Molecular Ecology*, 13, 2829–2840.
- Russello MA, Amato G (2007) On the horns of a dilemma: Molecular approaches refine *ex situ* conservation in crisis. *Molecular Ecology*, 16, 2405–2406.
- Ryder OA (1986) Species conservation and systematics: The dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1, 9–10.
- Saura M, Perez-Figueroa A, Fernandez J, Toro MA, Caballero A (2008) Preserving population allele frequencies in *ex situ* conservation programs. *Conservation Biology*, 22, 1277–1287.
- Shang H, Yan YH (2017) Natural hybridization and biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 25, 683–688. (in Chinese with English abstract) [商辉, 严岳鸿 (2017) 自然杂交与生物多样性保护. *生物多样性*, 25, 683–688.]
- Struck TH, Feder JL, Bendiksbj M, Birkeland S, Cerca J, Gusarov VI, Kistenich S, Larsson K, Liow LH, Nowak MD, Stedje B, Bachmann L, Dimitrov D (2018) Finding evolutionary process hidden in cryptic species. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 153–163.
- Todesco M, Pascual MA, Owens GL, Ostevik KL, Moyers BT, Hubner S, Heredia SM, Hahn MA, Caseys C, Bock DG, Rieseberg LH (2016) Hybridization and extinction. *Evolutionary Applications*, 9, 892–908.
- Tucker CM, Cadotte MW, Jonathan Davies T, Rebelo TG (2012) Incorporating geographical and evolutionary rarity into conservation prioritization. *Conservation Biology*, 26, 593–601.

- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235–254.
- Wang ZF, Ge XJ (2009) Not only genetic diversity: Advances in plant conservation genetics. *Biodiversity Science*, 17, 330–339. (in Chinese with English abstract) [王峥峰, 葛学军 (2009) 不仅仅是遗传多样性: 植物保护遗传学进展. *生物多样性*, 17, 330–339.]
- Wang ZF, Peng SL (2003) Plant conservation genetics. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 158–172. (in Chinese with English abstract) [王峥峰, 彭少麟 (2003) 植物保护遗传学. *生态学报*, 23, 158–172.]
- White LC, Moseby KE, Thomson VA, Donnellan SC, Austin JJ (2018) Long-term genetic consequences of mammal reintroductions into an Australian conservation reserve. *Biological Conservation*, 219, 1–11.
- Williams SE, Hoffman EA (2009) Minimizing genetic adaption captive breeding programs: A review. *Biological Conservation*, 142, 2388–2400.
- Witzenberger KA, Hochkirch A (2011) *Ex situ* conservation genetics: A review of molecular studies on the genetic consequences of captive breeding programmes for endangered animal species. *Biodiversity and Conservation*, 20, 1843–1861.
- Xu W, Che J (2019) From cryptic species to biodiversity conservation in China: Status and prospects. *Scientia Sinica Vitae*, 49, 519–530. (in Chinese with English abstract) [徐伟, 车静 (2019) 从隐存种到我国生物多样性保护研究: 现状与展望. *中国科学: 生命科学*, 49, 519–530.]
- Yan F, Lü J, Zhang B, Yuan Z, Zhao H, Huang S, Wei G, Mi X, Zou D, Xu W, Chen S, Wang J, Xie F, Wu M, Xiao H, Liang Z, Jin J, Wu S, Xu CS, Tapley B, Turvey ST, Papenfuss TJ, Cunningham AA, Murphy RW, Zhang Y, Che J (2018) The Chinese giant salamander exemplifies the hidden extinction of cryptic species. *Current Biology*, 28, R590–R592.
- Yan WD, Wuyun TN (2006) Methods of research on forest plant molecular ecology. *Journal of Central South Forestry University*, 26, 131–137. (in Chinese with English abstract) [闫文德, 乌云塔娜 (2006) 森林植物分子生态学的研究方法. *中南林学院学报*, 26, 131–137.]
- Zhang JL, Wang ZF, Li MG, Wang BS (2000) Molecular markers and their application in plant population research. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 631–636. (in Chinese with English abstract) [张军丽, 王峥峰, 李鸣光, 王伯荪 (2000) 植物种群研究中心的分子标记及其应用. *应用生态学报*, 11, 631–636.]
- Zhou W, Wang H (2014) Pollen dispersal analysis using DNA markers. *Biodiversity Science*, 22, 97–108. (in Chinese with English abstract) [周伟, 王红 (2014) 基于DNA分子标记的花粉流动态分析. *生物多样性*, 22, 97–108.]

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 闫文杰)



•综述•

# 通过遗传多样性探讨极小种群野生植物的致濒机理及保护策略：以裸子植物为例

苏金源<sup>1</sup> 燕语<sup>1</sup> 李冲<sup>2</sup> 李丹<sup>2</sup> 杜芳<sup>1\*</sup>

1 (北京林业大学林学院, 北京 100083)

2 (本溪市林业局, 辽宁本溪 117001)

**摘要:** 遗传多样性是生物多样性的重要组成部分, 然而由于资源的过度开发利用和生境的破碎化影响了物种的遗传多样性, 甚至威胁到物种的生存适应性和生物多样性。极小种群野生植物是亟待保护的国家重点保护濒危植物, 遗传多样性研究对揭示极小种群致濒机理及保护策略具有重要意义。生境破碎化会造成物种遗传多样性降低、种群间分化增加、基因流减少等, 使种群濒危。但在某些物种中, 繁殖特征、进化历史等生物和生态因素的不同也可能造成近期生境破碎化后遗传效应的延迟。裸子植物进化历史悠久, 包含许多孑遗物种, 由于生活史周期长, 遭受生境破碎化后可能短期内显示不出遗传效应的改变, 但长期很难恢复。本文以裸子植物为例综述了濒危植物的遗传多样性研究的案例, 探讨了濒危裸子植物应对环境恶化的维持机制、致濒因素和保护方案, 旨在说明通过遗传多样性研究充分认识极小种群致濒机理对高效保护极小种群野生植物的重要性。

**关键词:** 极小种群野生植物; 裸子植物; 遗传多样性; 致濒机理; 保护策略

## Informing conservation strategies with genetic diversity in Wild Plant with Extremely Small Populations: A review on gymnosperms

Jinyuan Su<sup>1</sup>, Yu Yan<sup>1</sup>, Chong Li<sup>2</sup>, Dan Li<sup>2</sup>, Fang K. Du<sup>1\*</sup>

1 College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083

2 Forestry Bureau of Benxi, Benxi, Liaoning 117001

**Abstract:** Genetic diversity is an important component of biodiversity. However, the overexploitation of natural resources and habitat fragmentation have severely degraded the genetic diversity of many affected species. Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) are in urgent need of rescue, their genetic diversity are of great significance for studying the endangerment mechanism and providing conservation strategies. Habitat fragmentation might reduce genetic diversity, increase genetic differentiation among populations or limit gene flow. However, biological and ecological factors of threatened species, such as the reproductive characteristic and the demographic history, may also impact the genetic effects of recent habitat fragmentation. For gymnosperms, genetic composition can be quite stable when facing habitat fragmentation because of their lengthy generation time. However, in the long term, the loss of genetic diversity will be unrecoverable. In this review paper, we survey genetic studies of threatened gymnosperms, summarize endangerment mechanisms under habitat fragmentation, and finally recommend conservation strategies for gymnosperms. The findings of this paper indicate that a comprehensive understanding of the endangerment mechanisms through genetic diversity studies is important for effective and efficient conservation of Wild Plant with Extremely Small Populations.

**Key words:** Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP); gymnosperms; genetic diversity; endangerment mechanism; conservation strategy

收稿日期: 2019-04-03; 接受日期: 2019-08-08

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物回归技术研究示范”课题(2016YFC0503106)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dufang325@bjfu.edu.cn



极小种群野生植物种群规模极小、分布地区狭窄及自然更新极差, 其生存受到自然生态系统结构和功能变化的严重威胁, 生物多样性保护面临挑战(Wade et al, 2016; 臧润国等, 2016)。遗传多样性是生物多样性的重要组成部分, 保护生物多样性首先要重视物种的遗传多样性, 探究极小种群野生植物的遗传组成分布、揭示其响应环境变化的遗传机制, 对理解其致濒机理进而采取相应的保护措施极为重要。

## 1 植物遗传多样性研究的重要性

许多高等植物由于自然灾害、资源过度开发、生境破碎化和自身繁殖更新不良等因素而处于不同受威胁状态(极危、濒危、易危)(Maxwell et al, 2016; 覃海宁和赵莉娜, 2017)。生境破碎化不仅使得植物种群数量减小, 而且造成种群间空间隔离增加, 从而直接或间接地影响物种扩散、种群间基因交流和物种间相互作用, 阻碍了种群遗传多样性的维持(Aguilar et al, 2008)。植物的遗传多样性研究可以反映植物适应环境变化的潜力、揭示生物多样性和生态系统功能的维持机制及受威胁因素, 为植物资源特别是濒危物种的有效保护提供重要的启示。根据经典的种群遗传学理论, 当整体连续性景观转变成多个空间隔离生境单元时, 将伴随遗传多样性下降、随机遗传漂变效应增强、近亲繁殖严重, 近交衰退并最终导致种群间的分化增大(Young et al, 1996)。遗传多样性的丧失往往不可逆, 一旦遭到破坏几乎无法恢复, 根据Nei等(1975)的推算, 遗传多样性一旦丧失大约需要 $10^8$ 个世代才能恢复, 因此遗传多样性保护对于物种的长期生存具有至关重要的意义。通过遗传多样性研究可以推测物种的遗传结构、基因流和有效种群大小(Wright, 1931; Gillespie, 2004), 这些参数对于了解物种的致濒机理并制定有效的保护措施有着重要的作用(Ellstrand & Elam, 1993)。首先, 通过遗传多样性的研究可估测物种的遗传结构从而推测其基因流。由于固着生长, 当生境受到破坏时植物不能像动物那样自由地迁移, 仅能通过繁殖体(比如种子、花粉等)的扩散实现基因流动以维持种群内和种群间的遗传多样性分布格局(Wright, 1931)。一般来说, 若种群之间没有显著的遗传结构则意味着种群间基因交流频繁, 反之则存在基因交流障碍。其次, 可以通过

遗传多样性研究估测物种的有效种群大小。有效种群大小是一个理论值, 可反映物种真实的种群大小, 也可用于预测其在环境变化下的适应潜力, 是评估物种灭绝风险的重要指标(Frankham, 1995)。近年来, 随着DNA测序技术的快速发展, 关于濒危物种遗传多样性的研究案例日益丰富, 这些研究为揭示物种遗传多样性水平及分布、遗传分化程度和刻画基因流路线并最终揭示植物的进化潜力, 从而对物种进行合理保护提供了理论基础(Petit et al, 1998; Cavers et al, 2004; Neale & Kremer, 2011; Lefèvre et al, 2013)。

一般来说, 生境破碎化对植物物种遗传多样性的影响符合经典的种群遗传学理论, 但是不同的物种对生境破碎化的反应可能会表现出高度的特异性。相比于长寿物种, 短命物种可能更容易受到遗传漂变的影响而降低遗传多样性(Hamrick et al, 1979); 自交不亲和物种以及濒危物种对生境破碎化的耐受力低于自交亲和物种和广布物种(Ellstrand & Elam, 1993)。因此, 系统和定量地研究生境破碎化对植物物种遗传多样性的影响具有重要意义。整合分析(meta-analysis)方法有利于综合同类型案例的评价指标, 通过对其进行标准评判、权重等可以评估效应值大小, 并可比较分析影响效应值大小的因素(Arnqvist & Wooster, 1995; Gurevitch & Hedges, 2001)。Leimu等(2006)综述了1987–2005年发表的生境破碎化对物种遗传多样性影响的研究案例, 通过综合分析物种的寿命、繁育系统、濒危程度和种群大小等特征, 证明生境破碎化普遍危及物种的遗传多样性, 当面临生境破碎化时, 自交不亲和物种及濒危物种表现得最为脆弱。此外, Aguilar等(2008)和Vranckx等(2012)开展的整合分析研究表明, 广布物种、近期致濒的异交物种和林木树种在破碎化生境中持续存在的时间越长, 越不利于其遗传多样性的恢复和异交繁育系统的维持, 甚至极易在子代中丧失遗传多样性。但是某些有效种群规模大、雌雄异株和风媒授粉的树种则显示了不同的格局, 例如欧洲白蜡木(*Fraxinus excelsior*, Bacles et al, 2005)、欧洲红豆杉(*Taxus baccata*, Litkowiec et al, 2018)和我国特有的秤锤树属(*Sinojackia*)植物(Zhang et al, 2012), 研究发现这些物种种群内遗传多样性高、种群间遗传分化低、基因交流频繁, 可能会部分抵消生境严重破碎化造成的不利影响(Kramer et al, 2008)。综上, 物种的繁殖和更新过程及扩散的时

空格局等生态学特征可能会影响生境破碎化对物种的种群遗传学效应(Bacles & Jump, 2011; Lowe et al, 2015)。目前我国仍需深入开展濒危植物遗传多样性分布模式研究, 探寻极小种群野生植物的维持机理并根据致濒机理制定相应的保护方案。

除生态特征外, 动态进化历史也是研究物种致濒机理时需要考虑的一个重要因素。虽然我国大部分地区并没有被第四纪大陆冰盖覆盖, 但是第四纪剧烈的环境变化仍显著影响了温带物种的进化历史(Hewitt, 2004)。第四纪冰期和间冰期的气候震荡造成了物种分布区的收缩与扩张(例如南退北进或者沿海拔迁移), 在此过程中某些物种可能会迁移至一个或多个潜在避难所(Qiu et al, 2011; Liu et al, 2012; 叶俊伟等, 2017)。Qiu等(2011)对中国及邻近地区的温带物种的动态历史研究进行了综述, 发现第四纪气候、地形和海平面变化使得某些温带物种在冰期气温下降时撤退至南方或低海拔的避难所, 但在青藏高原、北方温带森林和南方暖温带森林中, 也有部分物种能够在破碎化的原生境中生存。其中, 东北温带针阔叶混交林区是中国受第四纪冰期影响最为严重的区域之一(Qian & Ricklefs, 2000), 但是该地区的长白山、大兴安岭和小兴安岭等复杂的地形环境为大多数物种原地避难提供了条件。例如已有分子证据证明水曲柳(*Fraxinus mandshurica*, Hu et al, 2008)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*, Bai et al, 2010)和油松(*Pinus tabulaeformis*, Hao et al, 2018)等物种在第四纪冰期均在原生境中生存。

然而, 迄今为止对于物种的进化历史研究侧重于解析广布物种的破碎化遗传学证据, 而对于濒危物种则少有涉及。

## 2 极小种群野生植物的濒危机理

极小种群野生植物是指分布生境狭窄、长期受内外因素胁迫干扰、种群个体数量已经低于最小生存种群(minimum viable population, MVP)界限, 因而濒临灭绝的野生植物, 其遗传多样性和种群生存能力在物种保护工作中应最优先考虑(孙卫邦和杨文忠, 2013; Wade et al, 2016)。裸子植物进化历史长, 许多为子遗类群(杨永等, 2017), 其遗传多样性受生境破碎化的影响严重。通过已发表的研究案例发现, 大多数极小种群裸子植物呈现出种群内遗传多样性低、种群间遗传分化大的格局, 但某些极小种群

裸子植物则会延迟表现出近期生境破碎化的遗传效应(表1)。因此, 准确解读极小种群裸子植物的遗传多样性对于物种保护和种群恢复工作有着重要作用。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)属杉科水杉属喜光性强的落叶乔木, 雌雄同株, 以风媒异花授粉为主(张卜阳, 2000)。水杉在第三纪时期曾广泛分布于北半球地区, 但由于第四纪冰期气候震荡的影响而几乎灭绝。直到20世纪40年代由我国胡先骕和郑万钧对王戩于湖北利川发现的野生水杉命名(应俊生, 1984; 张卜阳, 2000), 使其成为我国特有的子遗植物, 随后逐步在全球推广种植, 种群得以恢复。Li等(2005)通过随机扩增多态性DNA标记(random amplified polymorphic DNA, RAPD)方法研究了水杉8个野生种群和3个恢复种群共145个个体的遗传多样性, 结果表明该物种的野生种群遗传多样性低, 推测水杉的致濒原因主要是由于第四纪气候的剧烈变化造成了该物种的种群数量下降从而丢失了大量遗传多样性。该研究还发现水杉恢复种群依然未保留足够的遗传多样性, 因此对于水杉需要加强就地保护。另外水杉的种子发芽率低, 相对其他优势种而言竞争力较弱, 这加速了其种群走向衰退(Li et al, 2012)。目前不断恶化的生境和气候变化使得濒危物种的保护难度加大, 因此该研究建议在保护野生种群的同时, 开展天然生境修复和迁地保护工作以增加水杉的种群规模和遗传多样性。

与水杉类似, 由于动态进化历史造成濒危的另一类裸子植物是银杉(*Cathaya argyrophylla*)。银杉为松科银杉属常绿乔木, 雌雄同株异花授粉, 是第四纪冰期幸存下来的仅在中国分布的古老子遗物种, 由陈焕镛和匡可任教授在20世纪50年代依据广西龙胜的植物标本定名(傅立国和程树志, 1981)。研究人员通过线粒体DNA (mitochondrial DNA, mtDNA)和核DNA (nuclear DNA, nDNA)片段测序的方法对15个银杉种群共98个个体进行了遗传多样性研究, 结果表明银杉的遗传多样性极低, 推测目前仅存在4个相互隔离的冰期避难所, 并且避难所间并无长距离传播或种群扩张的现象(Wang & Ge, 2006)。以上结果说明第四纪冰期气候震荡造成银杉的分布范围急剧缩减、种群数量急剧减少。另外由于种群间的长期隔离和有限的种子流使得种群间差异扩大, 极低的繁殖和存活率也导致该物种

表1 极小种群野生植物的遗传多样性研究汇总

Table 1 Summary of research on genetic diversity of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP)

物种 Species	研究方法 Methods	主要结论 Main results	文献 Reference
<b>杉科 Taxodiaceae</b>			
<b>水杉属 <i>Metasequoia</i></b>			
水杉 <i>M. glyptostroboides</i>	RAPD	恢复种群依然未保留足够的遗传多样性, 建议未来迁地保护 Restored populations are lack of sufficient genetic diversity, requiring future <i>ex situ</i> conservation	Li et al, 2005
<b>松科 Pinaceae</b>			
<b>银杉属 <i>Cathaya</i></b>			
银杉 <i>C. argyrophylla</i>	nDNA, mtDNA	野生种群遗传多样性极低, 建议迁地保护及人工授粉 Low genetic diversity of wild populations, suggesting <i>ex situ</i> conservation and artificial pollination	Wang & Ge, 2006
<b>冷杉属 <i>Abies</i></b>			
资源冷杉 <i>A. ziyuanensis</i>	cpDNA, mtDNA	种群内遗传多样性低, 种群间遗传分化高, 建议就地保护成年树及幼苗 Low genetic diversity within populations and high genetic differentiation among populations, suggesting <i>in situ</i> protection of adult trees and seedlings	Peng et al, 2012
百山祖冷杉 <i>A. beshanzuensis</i>			
元宝山冷杉 <i>A. yuanbaoshanensis</i>			
梵净山冷杉 <i>A. fanjingshanensis</i>			
紫果冷杉 <i>A. recurvata</i>			
巴山冷杉 <i>A. fargesii</i>			
<b>红豆杉科 Taxaceae</b>			
<b>穗花杉属 <i>Amentotaxus</i></b>			
穗花杉 <i>A. argotaenia</i>	cpDNA, mtDNA, nSSRs	历史生境破碎化和近期生境退化降低了遗传多样性, 建议加强生境修复 Historical fragmentation and recent habitat degradation reduced genetic diversity, suggesting habitat restoration	Ge et al, 2015
台湾穗花杉 <i>A. formosana</i>			
云南穗花杉 <i>A. yunnanensis</i>			
<i>A. poilanei</i>			
<b>红豆杉属 <i>Taxus</i></b>			
密叶红豆杉 <i>T. contorta</i>	cpDNA, nSSRs	第四纪气候震荡导致低遗传多样性, 建议就地和迁地综合保护 Quaternary climatic oscillations resulted in low genetic diversity of species, suggesting <i>in situ</i> and <i>ex situ</i> conservation	Poudel et al, 2014
喜马拉雅红豆杉 <i>T. wallichiana</i>			
南方红豆杉 <i>T. mairei</i>		自然和移栽种群皆具有高遗传多样性、无明显遗传结构和丰富基因流, 说明是近期的致濒, 建议就地保护 High genetic diversity, lack of genetic structure, and extensive gene flow were detected in both natural and transplanted populations, indicating recently decrease of the species and suggesting <i>in situ</i> conservation	Su et al, 2018
东北红豆杉 <i>T. cuspidata</i>	cpDNA, mtDNA		
<b>麻黄科 Ephedraceae</b>			
<b>麻黄属 <i>Ephedra</i></b>			
草麻黄 <i>E. sinica</i>	cpDNA	种群内遗传多样性高, 遗传分化显著, 建议保护物种遗传多样性 High genetic diversity within populations and significant genetic differentiation, suggesting gene conservation of species	Yin et al, 2016
中麻黄 <i>E. intermedia</i>			
<b>苏铁科 Cycadaceae</b>			
<b>苏铁属 <i>Cycas</i></b>			
攀枝花苏铁 <i>C. panzhihuaensis</i>	AFLP	野生和栽培种群遗传多样性高和遗传分化低, 建议加强迁地保护 High genetic diversity and low genetic differentiation within both wild and cultivated populations, requiring <i>ex situ</i> conservation	Yang et al, 2015
<b>银杏科 Ginkgoaceae</b>			
<b>银杏属 <i>Ginkgo</i></b>			
银杏 <i>G. biloba</i>	cpDNA	种群内遗传多样性高, 种群间基因交流频繁, 建议就地保护 High genetic diversity within populations and continual gene flow among populations, suggesting <i>in situ</i> conservation	Gong et al, 2008
<b>罗汉松科 Podocarpaceae</b>			
<b>陆均松属 <i>Dacrydium</i></b>			
陆均松 <i>D. pectinatum</i>	ISSR	岛屿种群遗传多样性高, 遗传分化低和基因流丰富, 建议就地保护 High genetic diversity, low genetic differentiation and high gene flow on island populations, suggesting <i>in situ</i> conservation	Su et al, 2010

RAPD: 随机扩增多态性DNA; nDNA: 核DNA; mtDNA: 线粒体DNA; cpDNA: 叶绿体DNA; AFLP: 扩增片段长度多态性; nSSRs: 核微卫星; ISSR: 简单重复序列间隔区。

RAPD, Random amplified polymorphic DNA; nDNA, Nuclear DNA; mtDNA, Mitochondrial DNA; cpDNA, Chloroplast DNA; AFLP, Amplified fragment length polymorphism; nSSRs, Nuclear microsatellites; ISSR, Inter-simple sequence repeats.

竞争力薄弱。因此为了提高银杉的种群规模和遗传多样性,有必要对其开展人工授粉和迁地保护。

松科第二大属即冷杉属(*Abies*)耐寒、耐阴性强,喜冷湿气候,是北半球的重要树种,但现仅零星分布于高海拔或高纬度地区,许多物种为濒危种。Peng等(2012)利用叶绿体DNA (chloroplast DNA, cpDNA)和线粒体DNA序列分析方法分析了资源冷杉(*A. ziyuanensis*, 3个种群)、百山祖冷杉(*A. beshanzuensis*, 1个种群)、元宝山冷杉(*A. yuanbaoshanensis*, 1个种群)、梵净山冷杉(*A. fanjingshanensis*, 1个种群)、紫果冷杉(*A. recurvata*, 7个种群)和巴山冷杉(*A. fargesii*, 6个种群)共161个个体的遗传多样性,结果显示冷杉种群内遗传多样性低、种群间遗传分化高,基因交流受阻,推测冷杉属物种濒危主要是由于第四纪气候震荡引起的生境破碎化和种群分布范围收缩。另外,冷杉还受到人为砍伐和集中放牧等人为活动,以及开花与结实量少、种子发芽率、幼树竞争力低等生物学特性的威胁<sup>①</sup>。因此以上研究建议就地保护冷杉成年树及幼苗,适度人为干扰,扩大种群规模并重视生境保护。

相对于水杉、银杉和冷杉,另外一些濒危裸子植物则倾向为多个关键因子的共同致濒。红豆杉科穗花杉属(*Amentotaxus*)包含5种古老孑遗植物(Fu et al, 1999),为雌雄异株,曾广泛分布于北半球,现主要分布于亚热带和东南亚地区(Harris, 1976)。Ge等(2015)通过叶绿体DNA、线粒体DNA和核微卫星(nuclear microsatellites, nSSRs)方法对穗花杉(*A. argotaenia*, 11个种群)、台湾穗花杉(*A. formosana*, 1个种群)、云南穗花杉(*A. yunnanensis*, 4个种群)和1个来自越南的*A. poilanei*种群共192个个体进行了研究,发现这些物种长期保持小而片断化的种群(少于100个个体),种子和花粉扩散受限造成了低水平的遗传多样性和基因流。人类的过度开发则加剧了生境破碎化,从而加速了物种的灭绝。因此建议加强生境修复和减少人类活动,保护遗传多样性。

另一类濒危裸子植物红豆杉则呈现出多样的遗传格局。中国的红豆杉属(*Taxus*)植物包含约10种(Liu et al, 2018),主要为雌雄异株,风媒传粉,其内含有抗癌活性的紫杉烷类化合物。Poudel等(2014)对喜马拉雅地区异域分布的密叶红豆杉(*T. contorta*,

9个种群)、喜马拉雅红豆杉(*T. wallichiana*, 17个种群)和南方红豆杉(*T. mairei*, 3个种群)共509个个体进行了基于叶绿体DNA和核微卫星的遗传多样性研究。结果表明在喜马拉雅山中部地区,历史气候因素对红豆杉遗传多样性有显著的影响:密叶红豆杉在末次盛冰期经历过种群急剧下降随后快速扩张;喜马拉雅红豆杉种群受末次盛冰期的影响较低并且冰期后种群从喜马拉雅东部向中部扩张迁移(Liu et al, 2013);南方红豆杉主要在中国南部地区的几个原地避难所存活和扩张(Gao et al, 2007)。另外,森林采伐、过度放牧等人类活动使得该地区成年个体和实生幼苗的数量下降,加剧了红豆杉种群的濒危程度(Pant & Samant, 2008)。因此,就地保护剩余种群,迁地保护种质资源并减少人类活动将有利于这些濒危物种的长期生存。

与上述极小种群物种的遗传多样性研究不同,某些极小种群野生植物的遗传格局对生境变化的响应不明显(Llorens et al, 2018)。Su等(2018)通过对东北红豆杉(*T. cuspidata*) 26个种群共265个个体的叶绿体DNA和线粒体DNA分析发现,自然和移栽种群都保持了高水平的遗传多样性、无明显的种群遗传结构差异并具丰富的基因流,说明历史气候变化对东北红豆杉的生存影响不大,反而是近年来自然资源过度利用造成的生境破碎化导致该物种面临极高的灭绝风险。东北红豆杉的大量砍伐主要集中在20世纪60-70年代,为了种植红松(*Pinus koraiensis*)而破坏天然林(李景文等, 1964),另外20世纪90年代由于紫杉醇的发现和红豆杉保健作用的迷信,造成了该物种被大量盗伐。东北红豆杉遗传效应的延迟可能与该物种对第四纪气候剧烈震荡的较强适应能力、长距离授粉及破碎化持续时间短有关(Aguilar et al, 2008; Kramer et al, 2008; Borrell et al, 2018; Browne & Karubian, 2018)。因此对于东北红豆杉应该就地保护其天然生境,稳定东北红豆杉的种群规模和遗传多样性。另外应该向公众进行宣传教育,提高公众参与生物多样性保护的意识。

与红豆杉类似,草麻黄(*Ephedra sinica*)和中麻黄(*E. intermedia*)也由于药用价值极高而遭到过度采挖,生境破碎化,种群锐减。草麻黄和中麻黄是麻黄科麻黄属(*Ephedra*)的重要药用植物,生物碱含量丰富,抗干旱,主要分布于荒漠半荒漠地区。Yin等(2016)通过叶绿体DNA方法对我国北部8个草麻

① 李晓笑 (2013) 中国5种冷杉属植物生态濒危机制研究. 硕士学位论文文, 北京林业大学, 北京.

黄种群和7个中麻黄种群共144个个体进行了遗传研究,发现这两个物种具有高的遗传多样性、显著的遗传分化和各自的生境偏好。该研究建议在扩大草麻黄和中麻黄种群规模和稳定遗传多样性时应考虑它们的生境偏好,即草麻黄适应我国东北湿度较大的生境,而中麻黄适应西北较干燥和较凉爽的生境。

相对于红豆杉、草麻黄和中麻黄,攀枝花苏铁(*Cycas panzhihuaensis*)因观赏价值高而遭到人类过度开发而濒危。攀枝花苏铁为苏铁属常绿雌雄异株植物,现零星分布于金沙江干热河谷及其支流的河谷中。Yang等(2015)通过扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)方法研究了攀枝花苏铁3个野生种群和9个栽培种群共123个个体的遗传多样性,结果显示该物种遗传多样性高,遗传分化低,但是攀枝花市的采矿业、刀耕火种农业已造成了该物种的生境破碎化和种群规模下降。另外,该物种空间资源有限、缺乏地域扩张和更新能力不足使得其在自然演替中处于劣势,加剧了灭绝风险,因此该研究建议加强迁地保护以恢复种群规模和稳定遗传多样性。

自从人类开始栽培这些经济利用价值大的植物后,其野生种群不断遭到人为的破坏。我国特有的中生代孑遗植物银杏(*Ginkgo biloba*)为银杏科银杏属风媒异花传粉、雌雄异株和喜光树种,多为栽培且栽培历史长达千年(Del Tredici et al, 1992)。Gong等(2008)通过叶绿体DNA方法对12个中国银杏种群以及包括北美、欧洲和日本3个国外种群共220个个体进行了研究,结果表明银杏遗传多样性高、基因交流频繁,具有潜在冰期避难所,但是近年来受到人类采集和森林砍伐等影响,野生种群规模极小,濒临灭绝。因此对于银杏应加强就地保护并减少人为干扰。

罗汉松科陆均松属(*Dacrydium*)在我国大陆的现代植物类群中不存在,仅有陆均松(*Dacrydium pectinatum*)零星分布于海南岛山地雨林,目前处于灭绝的险境。该物种在第四纪气候震荡和全球海平面变迁中退出我国南方大陆(郑卓, 1991),为雌雄异株的常绿乔木。Su等(2010)通过简单重复序列间隔区(inter-simple sequence repeats, ISSR)方法研究了海南岛17个陆均松种群共231个个体,结果发现该物种遗传多样性高、遗传分化低,基因流丰富,推

测其濒危主要是由于近几十年来剧增的人口、过度开发木材以及大量砍伐森林造成。该物种的生态和生命历史特征(比如世代周期长)延缓了生境破碎化后的不利遗传效应,因此该研究建议就地保护以扩大种群范围和种群规模。

### 3 极小种群野生植物的保护

极小种群野生植物的遗传多样性主要受生态学特征、进化历史及人类活动影响,因此,在充分理解极小种群野生植物遗传多样性分布格局的基础上制定科学的保护策略尤其重要。极小种群野生植物的保护主要有就地和迁地保护(Ledig, 1988)。就地保护是指在原生境中保护受威胁物种的个体、种群及群落,维持生态系统功能,进而保护物种遗传多样性和生存能力(Ledig et al, 1990; Rajora & Mosseler, 2001)。就地保护应当优先保护具有高频率特有单倍型的种群,同时修复栖息地内破坏的生态系统,改善物种的生存环境(比如林分结构或光温条件等)(Kramer et al, 2008)。在物种长期保护过程中,破碎化生境间应开展人工辅助授粉、解除种子休眠和及时补充种子库等措施,以保持种群间的遗传连通性和种群稳定性(Ellstrand & Elam, 1993)。然而,亟需优先抢救的极小种群野生植物,特别是那些遗传多样性极低的物种(比如水杉和银杉),仅仅就地保护不足以恢复其种群的生存进化能力(Leimu et al, 2006; Aguilar et al, 2008),因此应该在就地保护的基础上开展迁地保护。迁地保护是指通过人工管护技术异地保护和恢复物种的种群规模和遗传多样性(Wang et al, 1993),例如收集高遗传多样性种群的种质资源(比如种子、花粉、组织、器官等繁殖材料)进行迁地保护,特别是利用已建立的自然保护区进行极小种群野生植物的恢复工作。在迁地保护的基础上,实施极小种群野生植物的野外回归和种群恢复是实现其长期生存的基础,因为野外回归旨在选择与原生境相近的自然和半自然的生态系统重建新种群(Maunders, 1992)。另外,有必要严密监测极小种群野生植物保护或回归后的种群动态变化,并且科学合理开发利用作为优质木材、药材等。

综上所述,根据极小种群野生植物的特点开展生物多样性的拯救与保护,充分认识其致濒机理并统筹兼顾物种的短期、长期效益,是最终实现极小

种群野生植物的科学管理、有效保护的重要保障。

## 参考文献

- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrera's-Diego Y, Lobo J (2008) Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: Susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17, 5177–5188.
- Arnqvist G, Wooster D (1995) Meta-analysis: Synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 236–240.
- Bacles CF, Burczyk J, Lowe AJ, Ennos RA (2005) Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution*, 59, 979–990.
- Bacles CF, Jump AS (2011) Taking a tree's perspective on forest fragmentation genetics. *Trends in Plant Science*, 16, 13–18.
- Bai WN, Liao WJ, Zhang DY (2010) Nuclear and chloroplast DNA phylogeography reveal two refuge areas with asymmetrical gene flow in a temperate walnut tree from East Asia. *New Phytologist*, 188, 892–901.
- Borrell JS, Wang N, Nichols RA, Buggs RJA (2018) Genetic diversity maintained among fragmented populations of a tree undergoing range contraction. *Heredity*, 121, 304–318.
- Browne L, Karubian J (2018) Habitat loss and fragmentation reduce effective gene flow by disrupting seed dispersal in a neotropical palm. *Molecular Ecology*, 27, 3055–3069.
- Cavers S, Navarro C, Lowe AJ (2004) Targeting genetic resource conservation in widespread species: A case study of *Cedrela odorata* L. *Forest Ecology and Management*, 197, 285–294.
- Del Tredici P, Ling H, Yang G (1992) The *Ginkgos* of Tian Mu Shan. *Conservation Biology*, 6, 202–209.
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242.
- Frankham R (1995) Effective population-size/adult-population size ratios in wildlife: A review. *Genetics Research*, 66, 95–107.
- Fu LK, Cheng SZ (1981) The discovery and naming of *Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang. *Plants*, 4, 44–45. (in Chinese) [傅立国, 程树志 (1981) 银杉的发现及命名. *植物杂志*, 4, 44–45.]
- Fu LK, Li N, Mill RR (1999) Taxaceae. In: *Flora of China* (eds Wu ZY, Raven PH), vol. 4, pp. 89–96. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, Missouri.
- Gao LM, Möller M, Zhang XM, Hollingsworth ML, Liu J, Mill RR, Gibby R, Li DZ (2007) High variation and strong phylogeographic pattern among cpDNA haplotypes in *Taxus wallichiana* (Taxaceae) in China and North Vietnam. *Molecular Ecology*, 16, 4684–4698.
- Ge XJ, Hung KH, Ko YZ, Hsu TW, Gong X, Chiang TY, Chiang YC (2015) Genetic divergence and biogeographical patterns in *Amentotaxus argotaenia* species complex. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33, 264–280.
- Gillespie JH (2004) *Population Genetics: A Concise Guide*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Gong W, Zeng Z, Chen YY, Chen C, Qiu YX, Fu CX (2008) Glacial refugia of *Ginkgo biloba* and human impact on its genetic diversity: Evidence from chloroplast DNA. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 368–374.
- Gurevitch J, Hedges LV (2001) Meta-analysis: Combining the results of independent experiments. In: *Design and Analysis of Ecological Experiments*, 2nd edn (eds Scheiner SM, Gurevitch J), pp. 378–398. Oxford University Press, New York.
- Hamrick JL, Linhart YB, Mitton JB (1979) Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 173–200.
- Hao Q, De Lafontaine G, Guo D, Gu H, Hu FS, Han Y, Song Z, Liu H (2018) The critical role of local refugia in postglacial colonization of Chinese pine: Joint inferences from DNA analyses, pollen records, and species distribution modeling. *Ecography*, 41, 592–606.
- Harris TM (1976) Two neglected aspects of fossil conifers. *American Journal of Botany*, 63, 902–910.
- Hewitt GM (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359, 183–195.
- Hu LJ, Uchiyama K, Shen HL, Saito Y, Tsuda Y, Ide Y (2008) Nuclear DNA microsatellites reveal genetic variation but a lack of phylogeographical structure in an endangered species, *Fraxinus mandshurica*, across North-east China. *Annals of Botany*, 102, 195–205.
- Kramer AT, Ison JL, Ashley MV, Howe HF (2008) The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology*, 22, 878–885.
- Ledig FT (1988) The conservation of diversity in forest trees: Why and how should genes be conserved? *BioScience*, 38, 471–479.
- Ledig FT, Millar CI, Riggs LA (1990) Conservation of diversity in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 35, 1–4.
- Lefèvre F, Koskela J, Hubert J, Kraigher H, Longauer P, Olrik DC, Schüler S, Bozzano M, Alizoti P, Bakys R, Baldwin C, Ballian D, Black-Samuellsson S, Bednarova D, Bordács S, Collin E, De Cuyper B, De Vries SMG, Eysteinson T, Frýdl J, Haverkamp M, Ivankovic M, Konrad H, Koziol C, Maaten T, Paino EN, Öztürk H, Pandeva ID, Parnuta G, Pilipovič A, Postolache D, Ryan C, Steffenrem A, Varela MC, Vessella F, Volosyanchuk RT, Westergren M, Wolter F, Yrjänä L, Zariņa I (2013) Dynamic conservation of forest genetic resources in 33 European countries. *Conservation*

- Biology, 27, 373–384.
- Leimu R, Mutikainen PIA, Koricheva J, Fischer M (2006) How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94, 942–952.
- Li JW, Liu QL, Chen YD (1964) Research on the natural regeneration of clear felling in *Pinus koraiensis* forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 9, 97–113. (in Chinese) [李景文, 刘庆良, 陈运大 (1964) 红松林皆伐迹地天然更新的研究. *林业科学*, 9, 97–113.]
- Li YY, Chen XY, Zhang X, Wu TY, Lu HP, Cai YW (2005) Genetic differences between wild and artificial populations of *Metasequoia glyptostroboides*: Implications for species recovery. *Conservation Biology*, 19, 224–231.
- Li YY, Tsang EPK, Cui MY, Chen XY (2012) Too early to call it success: An evaluation of the natural regeneration of the endangered *Metasequoia glyptostroboides*. *Biological Conservation*, 150, 1–4.
- Litkowiec M, Lewandowski A, Wachowiak W (2018) Genetic variation in *Taxus baccata* L.: A case study supporting Poland's protection and restoration program. *Forest Ecology and Management*, 409, 148–160.
- Liu J, Möller M, Provan J, Gao LM, Poudel RC, Li DZ (2013) Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 199, 1093–1108.
- Liu J, Milne RI, Möller M, Zhu GF, Ye LJ, Luo YH, Yang JB, Wambulwa MC, Wang CN, Li DZ, Gao LM (2018) Integrating a comprehensive DNA barcode reference library with a global map of yews (*Taxus* L.) for forensic identification. *Molecular Ecology Resources*, 18, 1115–1131.
- Liu JQ, Sun YS, Ge XJ, Gao LM, Qiu YX (2012) Phylogeographic studies of plants in China: Advances in the past and directions in the future. *Journal of Systematics and Evolution*, 50, 267–275.
- Llorens TM, Ayre DJ, Whelan RJ (2018) Anthropogenic fragmentation may not alter pre-existing patterns of genetic diversity and differentiation in perennial shrubs. *Molecular Ecology*, 27, 1541–1555.
- Lowe AJ, Cavers S, Boshier D, Breed MF, Hollingsworth PM (2015) The resilience of forest fragmentation genetics—no longer a paradox—we were just looking in the wrong place. *Heredity*, 115, 97–99.
- Maunder M (1992) Plant reintroduction: An overview. *Biodiversity and Conservation*, 1, 51–61.
- Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JE (2016) Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143–145.
- Neale DB, Kremer A (2011) Forest tree genomics: Growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics*, 12, 111–122.
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29, 1–10.
- Pant S, Samant S (2008) Population ecology of the endangered Himalayan Yew in Khokhan Wildlife Sanctuary of north western Himalaya for conservation management. *Journal of Mountain Science*, 5, 257–264.
- Peng Y, Yin S, Wang J, Tian B, Ren G, Guo Q, Liu J (2012) Phylogeographic analysis of the fir species in southern China suggests complex origin and genetic admixture. *Annals of Forest Science*, 69, 409–416.
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12, 844–855.
- Poudel RC, Möller M, Liu J, Gao LM, Baral SR, Li DZ (2014) Low genetic diversity and high inbreeding of the endangered yews in Central Himalaya: Implications for conservation of their highly fragmented populations. *Diversity and Distributions*, 20, 1270–1284.
- Qian H, Ricklefs RE (2000) Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 407, 180–182.
- Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. *生物多样性*, 25, 689–695.]
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225–244.
- Rajora OP, Mosseler A (2001) Challenges and opportunities for conservation of forest genetic resources. *Euphytica*, 118, 197–212.
- Su JY, Yan Y, Song J, Li JQ, Mao JF, Wang N, Wang WT, Du FK (2018) Recent fragmentation may not alter genetic patterns in endangered long-lived species: Evidence from *Taxus cuspidata*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1571–1583.
- Su YJ, Wang T, Deng F (2010) Population genetic variation, differentiation and bottlenecks of *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae) in Hainan Island, China: Implications for its conservation. *Australian Journal of Botany*, 58, 318–326.
- Sun WB, Yang WZ (2013) *Conserving Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP) in Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [孙卫邦, 杨文忠 (2013) 云南省极小种群野生植物保护实践与探索. 云南科技出版社, 昆明.]
- Vranckx GUY, Jacquemyn H, Muys B, Honnay O (2012) Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 26, 228–237.
- Wade EM, Nadarajan J, Yang X, Ballesteros D, Sun WB, Pritchard HW (2016) Plant species with extremely small populations (PSESP) in China: A seed and spore biology perspective. *Plant Diversity*, 38, 209–220.

- Wang BSP, Charest PJ, Downie B (1993) *Ex situ* Storage of Seeds, Pollen, and *in vitro* Cultures of Perennial Woody Plant Species. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Wang HW, Ge S (2006) Phylogeography of the endangered *Cathaya argyrophylla* (Pinaceae) inferred from sequence variation of mitochondrial and nuclear DNA. *Molecular Ecology*, 15, 4109–4122.
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 97–159.
- Yang Y, Liu B, Njenga DM (2017) Red list assessment and conservation status of gymnosperms from China. *Biodiversity Science*, 25, 758–764. (in Chinese with English abstract) [杨永, 刘冰, Njenga DM (2017) 中国裸子植物物种濒危和保育现状. 生物多样性, 25, 758–764.]
- Yang YQ, Huang BH, Yu ZX, Liao PC (2015) Inferences of demographic history and fine-scale landscape genetics in *Cycas panzihuaensis* and implications for its conservation. *Tree Genetics and Genomes*, 11, 78.
- Ye JW, Yuan YG, Cai L, Wang XJ (2017) Research progress of phylogeographic studies of plant species in temperate coniferous and broadleaf mixed forests in Northeastern China. *Biodiversity Science*, 25, 1339–1349. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 袁永革, 蔡荔, 王晓娟 (2017) 中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展. 生物多样性, 25, 1339–1349.]
- Yin HX, Yan X, Zhang W, Shi Y, Qian CJ, Yin CL, Tian F, Wang XQ, Ma XF (2016) Geographical or ecological divergence between the parapatric species *Ephedra sinica* and *E. intermedia*? *Plant Systematics and Evolution*, 302, 1157–1170.
- Ying JS (1984) The discovery of *Metasequoia glyptostroboides*. *Bulletin of Biology*, (2), 28. (in Chinese) [应俊生 (1984) 水杉发现的经过. 生物学通报, (2), 28.]
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 413–418.
- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. 生态学报, 36, 7130–7135.]
- Zhang BY (2000) The “Living Fossil” *Metasequoia glyptostroboides* Hu et W. C. Cheng. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [张卜阳 (2000) 活化石水杉. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang JJ, Ye QG, Gao PX, Yao XH (2012) Genetic footprints of habitat fragmentation in the extant populations of *Sinojackia* (Styracaceae): Implications for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 232–242.
- Zheng Z (1991) Distribution of *Dacrydium* in South China during the Late Quaternary. *Acta Botanica Sinica*, 33, 130–139. (in Chinese with English abstract) [郑卓 (1991) 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布. 植物学报, 33, 130–139.]

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 黄祥忠)





•综述•

# 14种中国典型极小种群野生植物繁育特性和人工繁殖研究进展

邓 莎<sup>1,2</sup> 吴艳妮<sup>1,2</sup> 吴坤林<sup>1</sup> 房 林<sup>1</sup> 李 琳<sup>1</sup> 曾宋君<sup>1,3\*</sup>

1 (中国科学院华南植物园华南农业植物分子分析与遗传改良重点实验室, 广州 510650)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

**摘要:** 繁殖是植物种群更新与维持的重要环节。包括极小种群野生植物在内的受威胁物种, 其濒危原因是在长期演化过程中自身繁育力的衰退、生活力的下降等内在因素和人类的过度采挖和生境的破坏等外在因素共同作用的结果。对极小种群野生植物进行高效的人工繁殖, 能扩大种群数量并应用于迁地保护、自然回归和满足商品市场的需求, 有利于其种质资源的保护和可持续利用。为了保持物种的遗传多样性, 采用种子繁殖育苗是有效的方法, 扦插、嫁接和组织培养技术等无性繁殖方法则可用于对难以用种子繁殖的种类进行快速繁殖。本文对14种中国典型极小种群野生植物的繁殖特性和已有的人工繁殖方法进行了综述, 并简要介绍在其种苗繁殖研究方面取得的进展。其中利用播种繁殖成功的物种有12种, 共繁殖230,000株种苗; 利用扦插繁殖成功的物种有5种, 共繁殖33,100株种苗; 华盖木(*Manglietiastrum sinicum*)、河北梨(*Pyrus hopeiensis*)和黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)采用嫁接繁殖出了2,415株种苗; 9个物种的组织培养技术获得成功, 共繁殖了24,850株种苗。这些种苗有些已应用于迁地保护和自然回归。上述研究结果为这14种极小种群野生植物的保护和利用提供了理论和技术基础, 也能为其他极小种群野生植物的保护和利用提供参考。

**关键词:** 极小种群野生植物; 播种; 扦插; 嫁接; 组织培养

## Breeding characteristics and artificial propagation of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP) in China

Sha Deng<sup>1,2</sup>, Yanni Wu<sup>1,2</sup>, Kunlin Wu<sup>1</sup>, Lin Fang<sup>1</sup>, Lin Li<sup>1</sup>, Songjun Zeng<sup>1,3\*</sup>

1 Key Laboratory of South China Agricultural Plant Molecular Analysis and Gene Improvement, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

**Abstract:** Reproduction is an important part of plant population renewal and maintenance. Threatened species including the Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP), are the result of a combination of internal factors, such as declines in reproductive ability and evolutionary longevity, and external factors, such as artificial over-harvesting and habitat destruction. Efficient artificial reproduction of WPESP can be used for *ex situ* conservation, reintroduction, and, in some cases, meet the demands of the commodities market, which underscores the need for protection and sustainable use of their germplasm. Seed propagation is the most effective method for maintaining genetic diversity in these species. However, cutting, grafting and tissue culture are effective supplements for these species that are especially difficult to propagate from seed. Here, we report on the breeding characteristics and propagation methods of 14 typical species of WPESP selected by our National Key Research Projects of China, and the progress of seedling propagation. A total of 230,000 seedlings from 12 species were produced via sowing, 33,100 seedlings from 5 species via cutting,

收稿日期: 2020-02-17; 接受日期: 2020-04-27

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)“极小种群野生植物扩繁技术研究示范”课题(2016YFC0503104)和中国科学院战略生物资源服务网络计划植物种质资源创新项目(kfj-brsn-2018-6-005)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zengsongjun@scib.ac.cn

2,415 seedlings from 3 species including *Manglietiastrum sinicum*, *Pyrus hopeiensis* and *Sinojackia huangmeiensis* via grafting, 24,850 plantlets from 9 species via tissue culture. The results of this study provide a basis for the protection and use of these 14 species, providing a reference for other WPESP in China.

**Key words:** Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP); sowing; cutting; grafting; tissue culture

极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP, 也有学者译作 Plant Species with Extremely Small Populations, PSESP)是指地区分布狭窄或呈间断分布、长期受到外界因素胁迫干扰而呈现出种群退化和数量持续减少、种群及个体数量都极少,已经低于稳定存活界限的最小可存活种群而随时濒临灭绝的野生植物种(Ren et al, 2012; Ma et al, 2013)。全国极小种群野生植物大多是国家和各省区亟需优先保护的濒危物种,依据全国重点保护野生植物调查和相关专项调查结果,《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》提出优先保护的极小种群野生植物共120种。笔者参与的国家重点研发计划项目“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究(2016YFC0503100)”(以下简称“本项目”)选择了14种典型极小种群野生植物作为研究对象(表1),其中海伦兜兰(*Paphiopedilum helenae*)和瑶山苣苔(*Dayaoshania cotinifolia*)为草本植物,其他为木本植物。研究包括其生存潜力与维持机制、种质资源保护技术与示范、就地保护及生境恢复技术与示范、扩繁技术与示范、迁地保护技术与示范和回归技术与示范等内容(臧润国等, 2016),其中扩繁技术与示范是本项目的基础,只有繁育出足够的种苗才能进行有效的近地保护、迁地保护和自然回归。

繁殖是植物种群生活史循环过程中最关键的环节之一,也是种群更新与维持的重要基础。繁殖能力低下是大多数珍稀濒危物种包括我国120种极小种群野生植物的共同特征,是在长期演化过程中内在因素和外在因素综合作用的结果。物种自身繁育力的衰退、生活力的下降等是导致它们走向濒临灭绝的内在原因,而人类的过度采挖和生境的破坏是主要的外在因素(臧润国等, 2016)。包括极小种群野生植物在内的受威胁物种,尤其是在依靠种子繁殖的濒危植物中,种子活力与种群幼苗建成、幼苗更新密切相关,所以对濒危植物的保护首先应该摸清种子生理生态的基础生物学特性以及限制种子

生产、萌发的生态环境因子。利用种子繁殖扩大其种群数量是最有效的方式,但一些种类极难获得种子,或种子的萌发率极低,在这种情况下,利用扦插、嫁接、无菌播种和组织培养等多种技术手段进行快繁是扩大其种群数量的有效手段。本文对14种中国典型极小种群野生植物的繁殖特性和已有的人工繁殖方法进行综述,介绍了种苗繁殖研究近期取得的进展,以期为我国极小种群野生植物的保护和利用提供参考。

## 1 14种中国典型极小种群野生植物的分布、种群数量及人工繁殖研究概况

《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》中公布了我国120种极小种群野生植物在中国的分布点、分布区和株数,本文涉及的14种中国典型极小种群野生植物信息见表1。其中有4个种在国外也有分布:东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)还分布于朝鲜北部、韩国济州岛、俄罗斯、日本、英国和美国等地;坡垒(*Hopea hainanensis*)和海伦兜兰还分布于越南北部;密叶红豆杉(*Taxus fuana*)还分布于印度、巴基斯坦、尼泊尔等国。本项目在对这14种植物进行深入调查时发现:(1)除湖北利川县、重庆石柱县、湖南龙山县外,华东师范大学陈小勇团队在重庆万州和湖南桑植县发现了水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)新的分布点,至此,共发现水杉野生个体5,746株,多于已报道的5,681株;(2)中国科学院武汉植物园江明喜团队发现黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)虽然只有黄梅县1个分布点,但野生植株有1,225株,多于已报道的867株;(3)北京林业大学李俊清团队发现梓叶槭(*Acer catalpifolium*)除已报道的四川都江堰市、峨眉山市、雷波县、筠连县、北川县5个分布点外,在四川平武县和大邑县也有分布;(4)笔者研究团队发现海伦兜兰除在广西那坡县分布外,在广西靖西县、大新县和龙州县也有分布,共发现507株,远多于已报道的35株;(5)海南大学杨小波团队发现坡垒在我国除

海南乐东县、白沙县、琼中县有分布以外,在海南省东方市、保亭县、陵水县、澄县、崖县等地也有分布,包括幼苗在内,数量约200,000株。有关这14个极小种群野生植物的繁殖特性均已研究,但其中的黄梅秤锤树、河北梨(*Pyrus hopeiensis*)、密叶红豆杉和仙湖苏铁(*Cycas fairylakea*) 4个种尚未有任何人工繁殖研究的报道,其他10个种均有播种繁殖的研究,其中7个还有扦插繁殖或组织培养的报道,2个有嫁接繁殖的报道(表1)。在采用播种繁殖的种类中,海

伦兜兰由于种子极小且没有胚乳,野外自然生境下需要与真菌共生才能萌发,且萌发率极低,播种是在采用人工培养基上进行的非共生萌发(Lee, 2007);而利用组织培养的7个种类中,东北红豆杉、华盖木(*Manglietiastrum sinicum*)、天目铁木(*Ostrya rehderiana*)和崖柏(*Thuja sutchuenensis*) 4个种均没有获得生根再生植株,没有建立起有效的再生体系。

在项目实施过程中,项目组对14种中国典型极小种群野生植物进行了繁殖技术的系统研究(表2)。

表1 项目开展前14种中国典型极小种群野生植物在中国的分布、种群大小和人工繁殖状况

Table 1 Distributions and population size of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations in China and their artificial propagation status before the Project

物种 Species	中国分布地点 Distributions in China	分布地点数 No. of localities	野生植株数 No. of wild plants	人工繁殖方法 Artificial propagation methods			
				播种 Seeding	扦插 Cutting	嫁接 Grafting	组织培养 Tissue culture
水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	湖北利川县、重庆石柱县和湖南龙山县 Lichuan City of Hubei, Shizhu County of Chongqing, and Longshan County of Hunan	3	5,681	√	√	√	√
东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i>	辽宁省、吉林省、黑龙江省 18 个县 18 counties of Liaoning, Jilin, and Heilongjiang	18	42,700	√	√	—	√
坡垒 <i>Hopea hainanensis</i>	海南乐东县、白沙县和琼中县 Ledong, Baisha, and Qiongzong counties of Hainan	4	89,300	√	√	√	—
盐桦 <i>Betula halophila</i>	新疆阿勒泰和博乐市 Alatai and Bole cities of Xinjiang	2	282	√	√	—	√
华盖木 <i>Manglietiastrum sinicum</i>	云南西畴县和马关县 Xichou and Maguan counties of Yunnan	1	18	√	√	—	√
天目铁木 <i>Ostrya rehderiana</i>	浙江临安县 Lin'an County of Zhejiang	1	5	√	√	—	√
崖柏 <i>Thuja sutchuenensis</i>	重庆城口县和开县 Chengkou and Kaixian counties of Chongqing	2	4,500	√	√	—	√
梓叶槭 <i>Acer catalpifolium</i>	四川都江堰市、峨眉山市、雷波县、筠连县、北川县 Dujiangyan, Emeishan, Leibo, Junlian, and Beichuan counties of Sichuan	5	53	√	—	—	—
海伦兜兰 <i>Paphiopedilum helenae</i>	广西那坡县 Napo County of Guangxi	1	35	√	—	—	—
瑶山苣苔 <i>Dayaoshania cotinifolia</i>	广西金秀县 Jinxiu County of Guangxi	1	9,600	√	—	—	√
黄梅秤锤树 <i>Sinojackia huangmeiensis</i>	湖北黄梅县 Huangmei County of Hubei	1	867	—	—	—	—
河北梨 <i>Pyrus hopeiensis</i>	河北昌黎县 Changli County of Hebei	1	200	—	—	—	—
密叶红豆杉 <i>Taxus fuana</i>	西藏吉隆县 Jilong County of Xizang	1	34,000	—	—	—	—
仙湖苏铁 <i>Cycas fairylakea</i>	广东深圳市、曲江县、连县、鹤山县 Shenzhen, Qujiang, Lianxian, and Heshan counties of Guangdong	4	1,500	—	—	—	—

表中的分布地点、分布地点数、野生植株数来自于《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011–2015年)》。

The distribution, the number of distribution locations and the number of wild plants in the table are from the National Plan for the Rescue and Protection of the Wild Plant with Extremely Small Populations (2011–2015).

表2 项目实施过程中14种中国典型极小种群野生植物采用的繁殖方法和获得的种苗数量

Table 2 Number of seedlings of 14 species of Wild Plant with Extremely Small Populations in China by artificial propagation in the Project

物种 Species	人工繁殖数量 Number of seedlings by artificial propagation			
	播种 Seeding	扦插 Cutting	嫁接 Grafting	组织培养 Tissue culture
水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	50,000	1,500		500
东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i>	50,000			—
坡垒 <i>Hopea hainanensis</i>	50,000			—
盐桦 <i>Betula halophila</i>	4,500			10,000
华盖木 <i>Manglietiastrum sinicum</i>	5,000		200	50
天目铁木 <i>Ostrya rehderiana</i>	5,000			0
崖柏 <i>Thuja sutchuenensis</i>	50,000	300		100
梓叶槭 <i>Acer catalpifolium</i>	2,000			300
黄梅秤锤树 <i>Sinojackia huangmeiensis</i>	500	30,000	15	2,000
河北梨 <i>Pyrus hopeiensis</i>	—		2,200	900
密叶红豆杉 <i>Taxus fuana</i>	—	800		0
仙湖苏铁 <i>Cycas fairylakea</i>	1,000			0
海伦兜兰 <i>Paphiopedilum helenae</i>	10,000			1,000
瑶山苣苔 <i>Dayaoshania cotinifolia</i>	2,000	500		10,000
合计 Total	230,000	33,100	2,415	24,850

采用种子繁殖成功的有12种，繁殖幼苗数量达230,000株，没有繁殖成功的2个种分别是河北梨和密叶红豆杉。河北梨仅有1个分布点，由于其遗传多样性水平极低、自交不亲和，难以获得种子。来源于西藏吉隆县5个分布点的密叶红豆杉由于获得的种子均发育不良，空壳率较高，中南林业科技大学徐刚团队参考东北红豆杉的播种方法并经过两个冬季的低温处理再进行发芽实验，未获得成功，因此有关密叶红豆杉的种子状态和萌发机制需要进一步研究。针对来源于广西的海伦兜兰和瑶山苣苔，笔者研究团队利用无菌播种均获得了种苗。利用扦插繁殖种苗的种类有5种，共繁殖出种苗33,100株。尽管通过播种获得了大量的水杉种苗，但一些核心种质不能结实，因而采用扦插和组织培养法对其进行繁殖。黄梅秤锤树只有湖北黄梅县1个分布点，自然结实率低，难以获得种子，一些种群不能结实，采用该种群中植株的枝条进行扦插和组织培养法繁殖，利用秤锤树(*Sinojackia xylocarpa*)

嫁接成功了15株。至于瑶山苣苔，在原生地采用叶片扦插繁殖方法，不但能保持其遗传多样性，扦插植株第二年就能开花结果。华盖木和河北梨的扦插繁殖难度大，利用嫁接分别繁殖出了200株和2,200株种苗，利用圈枝技术也获得了200株。

除东北红豆杉、坡垒外，对其他12个种均进行了组织培养技术研究。除天目铁木、密叶红豆杉和仙湖苏铁没有获得生根的再生植株外，其他9种均获得成功，其中盐桦(*Betula halophila*)、黄梅秤锤树、瑶山苣苔和海伦兜兰的组织培养再生体系非常有效，已能进行种苗的规模化繁殖。

## 2 14种中国典型极小种群野生植物繁育特性和人工繁殖研究进展

### 2.1 水杉

水杉是中国学者于1941年在湖北利川谋道镇(当时四川万县磨刀溪)首次发现闻名中外的古老珍稀孑遗树种，在《中国植物红皮书》(傅立国, 1991)中被列为稀有种，为国家一级保护植物，被称为植物的“活化石”。目前，全国人工种植的有数百万株。我国之所以仍将其定为极小种群保护植物，主要是由于栽培水杉仅来源于湖北利川的母株，遗传多样性低、不能自然更新，而野生种群数量较少，且存在自然更新不良和种群衰退现象(朱莹莹和徐晓婷, 2019)，多项研究报道水杉种子质量差、产地春季温度不适宜、枯落物覆盖等原因影响其种子的萌发(辛霞等, 2004; 尤冬梅和马广礼, 2008; 李淑娴等, 2012)。

项目开展前，已报道水杉的人工繁育方式有播种、扦插、嫁接及组织培养等，其中有关播种和扦插的文献较多，但多是基层科研机构对其繁殖方法的经验性介绍。由于水杉的特殊地位，20世纪70年代已利用播种和扦插等方式生产了大量种苗并在全国广泛栽培，如1976年江苏省如东县通过播种方式繁殖了146,360株幼苗，江苏省六合县灵岩山林场1976年报道生产了400多万株。在原产地，种子多在冬天成熟，由于采种时天气变冷，需要贮藏至第二年3-4月才能播种(Yu, 2008)。傅紫菱(1981)报道在0℃条件下贮藏1年发芽率为87.4%，第二年仍有85.9%的发芽率，但室温下贮藏1年的种子就完全失去发芽能力。景丹龙等(2011)对5种同工酶含量研究发现，4℃、50%湿度沙藏是最适合水杉种子贮藏的条件。不同浸种时间、浸种温度及发芽温度、生根

粉浸种及不同覆盖物育苗等均会影响种子的萌发(廖绍忠和周万良, 1989; 巢全良等, 1991; 杨玉杰等, 2015)。

20世纪对水杉进行扦插繁殖的主要原因是难以获得种子(Creech, 1948), 我国20世纪50年代和70年代就有大量扦插繁殖的报道, 相关的研究涉及母树年龄(洪建峰等, 2016)、枝条年龄和状态(续建国等, 1980; 于永根等, 2012)、扦插时间(杨登俊等, 2008; 于泽波, 2008)、扦插的基质和环境(王嵘, 1980; 张梅, 2005)、插穗处理(王嵘, 1980)、植物生长调节剂应用等(杜化堂和熊雪梅, 1992; 林玲和普布次仁, 2008)。

采用水杉成年植株的枝条嫁接能使之提前开花。李锦清(1987)报道, 水杉实生苗需要25–30年才能结实。浙江省余杭县长乐林场以本砧嫁接10年时仍未见结实, 而以杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为砧木进行“髓心形成层靠接”和“形成层插皮接”时, 成活率为89.6%, 在嫁接的第二年就有16.5%–43.0%的接株开始结实, 并认为砧穗体中砧木根或接穗叶片及顶端分生组织中较高的 $GA_3$ 和C/N比含量等促使水杉提前开花(傅远志等, 1997; 曾广文等, 1997; 陆军等, 1998)。

有关水杉的组织培养报道较少。四川林业科学研究所组织培养组(1980)用水杉的嫩茎茎段进行了组织培养的初步研究。黄翠等(2010)探讨了种胚、幼叶切块、茎段、根段等外植体和植物生长调节剂对不定芽直接再生和愈伤组织途径再生的影响, 结果表明: 在MS培养基中添加2,4-D、NAA和6-BA不同组合都能诱导得到愈伤组织, 其中种胚诱导愈伤组织效果最好, 诱导率可达100%, 茎诱导效果次之, 诱导率为97.1%。愈伤组织在不含植物生长调节剂的MS培养基上能再生植株, 再生率为62.5%。

本项目实施过程中, 华东师范大学陈小勇团队在对全部5,746株野生水杉植株进行遗传多样性分析的基础上, 筛选出了能包含其遗传多样性的40株核心种质。湖北民族学院艾训儒团队对这40株核心种质的繁殖状况进行了调查, 发现只有7株能结实。采用这7株的种子进行了播种繁殖, 其中2株种子数量较少(吴漫玲等, 2020)。播种方法是于当年11月采集种子用纸袋装好后放入4℃冰箱贮藏至第二年4月播种。采用沙播覆盖稻草, 萌发率约30%, 特别是湖北利川的1号母株, 由于年龄大, 种子发育状态

差, 萌发率极低; 大田播种育苗时, 由于空壳率高, 萌发率仅为1%左右。对于没有种子的其他核心母株采用枝条进行了扦插繁殖: 在秋季采用休眠的枝条直接插入沙中, 不经生长素处理, 成活率达到30%左右, 远高于夏季的嫩枝扦插成活率。在利用种子数量较少的重庆万州核心种质播种获得种苗的基础上, 笔者研究团队利用2年生野生水杉实生苗的侧芽为外植体, 建立了丛生芽再生繁殖体系。消毒成功的外植体在WPM培养基上能诱导出不定芽, 不定芽切段在WPM + 16.0  $\mu$ M zeatin + 0.5  $\mu$ M IBA培养基上的增殖率可达5.5倍, 在WPM + 0.05  $\mu$ M NAA中生根率可达68.5%, 移栽成活率达78.3%。在没有经生长素处理的河沙和蛭石(1:1)的混合基质中, 生根率可达65.4%, 移栽成活达93.3% (Xiong et al, 2020)。

## 2.2 东北红豆杉

东北红豆杉是红豆杉科红豆杉属的常绿乔木, 属于慢生树种。在自然条件下, 东北红豆杉的种子需要两冬一夏才能萌发, 大量种子在漫长的休眠期间丧失了生命力, 使其自然繁殖率低, 天然更新能力差。刘彤等(2008)对天然东北红豆杉土壤种子库进行研究, 种子库中具有活力的种子数量极少, 不到总量的1%, 种子丧失活力的首要原因是被昆虫和啮齿类动物啃食, 占损失量的52%, 其次是腐烂, 占29%。此外, 由于其药用价值、用材价值和观赏价值高导致其遭到过度开发, 以致被列入极小种群植物进行保护。东北红豆杉的繁殖方法有播种繁殖、扦插繁殖及组织培养等。

有关东北红豆杉的播种繁殖, 在综述文献的基础上, 可以总结出一个比较标准的流程: 在9–10月种子成熟时及时采下, 采用低温层积打破休眠(马小军等, 1996; 韩雪等, 2010; 廖云娇等, 2010)。操作时, 首先可采用手工或机械方法磨损种皮后, 用流水冲洗以减少ABA含量, 然后用激素处理和暖温转低温的变温层积的方法提高发芽率(程广有等, 2004; 尹丽文等, 2014; 秦祎婷等, 2015)。播种时先在基质中施基肥, 再用辛硫磷、硫酸亚铁等消灭害虫及调节土壤酸碱度, 最后用0.3%的高锰酸钾或福尔马林消毒后进行播种(马盈等, 2013)。

东北红豆杉的扦插繁殖已有大量研究成功的报道(曹玉峰等, 2008)。影响东北红豆杉扦插成活的因素包括材料来源(王云志等, 2005; 房伦革和姚国

年, 2007)、取材部位与时间(马小军等, 1994; 李向林等, 2014)、植物生长调节剂等对插穗的预处理方式(马小军等, 1994; 王乐祥等, 1995; 王兆东等, 2007)、扦插基质(曹玉峰等, 2008; 李向林等, 2014)、扦插时间和苗期管理等(程政军和马妍, 2005)。

有关东北红豆杉的组织培养已有较多的报道, 包括丛生芽再生途径和愈伤组织诱导途径, 但只有丛生芽再生途径培育出了生根的植株(程广有等, 1997)。程广有等(1997)认为不定芽的形成与植物生长调节剂的种类和比例及母树树龄有关。大量有关愈伤组织的研究集中在不同外植体种类、消毒方法、基本培养类型、植物生长调节剂等对愈伤组织诱导和增殖的影响, 但未获得生根的再生植株(于世选, 1994; 刘丽萍等, 1998; 金贞兰等, 2010)。

项目实施过程中, 对黑龙江省、吉林省、辽宁省等地的东北红豆杉的种质资源进行了调查, 发现其野生状态下的结实率较高。北华大学的郭忠玲团队采用上述调查点的东北红豆杉种子, 利用上述标准流程进行播种实验, 种子萌发率可达90%以上。由于播种技术比较成功, 本项目没有进行其他繁殖技术研究。

### 2.3 华盖木

木兰科植物中有7种被列入了极小种群, 其繁殖难度均较大。我们选择了最为珍稀的国家一级保护植物华盖木作为代表种类进行研究。华盖木仅分布在云南省东南部的西畴县、马关县和金平县境内(袁永俊, 2009), 目前野外植株极少, 仅有18株成年植株。它的花期4月下旬, 果期9–11月, 但每隔1–2年才开花1次, 即使开花, 其雌蕊也通常被昆虫咬食, 导致结实率极低。此外, 由于华盖木种子外种皮含油率高、各个部位都含有萌发抑制物, 具体眠特性, 不易萌发(郑艳玲等, 2008), 导致自然更新难度极大。而引种的植株由于脱离了原有的生境, 更难开花, 中国科学院华南植物园引种栽培了40年的植株至今未开花。

尽管难以获得种子, 但种子繁殖仍然是目前华盖木的主要繁殖途径。Zheng和Sun (2009)研究发现, 在利用植物生长调节剂GA<sub>3</sub>、NAA、6-BA和2,4-D预处理24 h, 只有GA<sub>3</sub>才能显著提高种子的萌发率。郑艳玲等(2008)报道, 利用500 mg/L GA<sub>3</sub>处理的种子的萌发率约为66%, 对照为7%; 采用4℃湿冷处理3周也能有效打破种子休眠, 其中56%的种子在

30 d后萌发。车永福(2015)采取两段式容器育苗技术进行大田生产: 先采用木箱在大棚内进行种子萌发, 待幼苗长出2–3片真叶、苗木已开始长根时, 再移入营养袋中进行培育。此方法可以防止老鼠偷食。

楚永兴等(2012)对华盖木的扦插进行了研究。他们选取半木质化的6–8 cm插穗, 按每100 kg黄泥水浆加入50 mL CL2010-D<sub>1</sub>号植物生根剂, 以及过磷酸钙、复合肥各0.75 kg后充分拌匀, 将插穗下端进行浆根后插入黄泥浆中。扦插时插穗倾斜45°, 扦插深度为2–3 cm, 盖上农膜, 再用土压紧密封, 遮阴度70%–80%, 此方法生根率低(文中未报道其扦插的生根率), 但对已生根的扦插苗上袋培育时, 1年后成活率可达86.5%。

已有学者对华盖木的组织培养进行了初步研究, 但只涉及外植体消毒和褐化处理等方面, 有关其增殖、生根培养等均未见报道(刘均利和马明东, 2007; 马均和马明东, 2008)。

项目实施过程中, 在华盖木的种苗繁殖中发现, 通过人工辅助授粉能提高结实率, 在野外18株植株上获得了8,000多颗种子, 播种前, 采用500 mg/L GA<sub>3</sub>处理, 萌发率约为70%。虽然中国科学院华南植物园进行华盖木扦插实验时未获得生根苗, 但利用圈枝专利技术获得成功: 即以华盖木植株3–4年生的枝条, 在枝条基部离树干8–12 cm处上、下分别环割树枝一圈, 两圈之间的宽度为2–3 cm, 深达木质部, 然后将两圈之间的树皮剥除晾干后, 在环割处涂抹生根粉溶液。将剖开两半的合适大小的竹段合扣在枝条上, 使枝条穿过空圈和竹段内的中空管, 在竹段内填满预先配好的湿润生根基质, 保持竹段内的基质湿润, 适时向竹段内基质补充水分。30 d后开始生根, 180 d后可以将树枝锯下作为苗木进行定植栽培。利用该技术已繁殖出了200多株种苗。笔者研究团队利用二乔玉兰(*Manglietiastrum soulangeana*)为嫁接砧木, 采用切接方法, 成活率约50%, 也获得200株嫁接苗。同时, 笔者研究团队对华盖木组织培养再生体系进行了深入研究, 已获得初步成功: 在培养基中加入柠檬酸钠等抗褐化剂, 褐化率能控制在15%以下; 采用WPM培养基, 加入合适的植物生长调节剂和椰子水, 2个月内增殖系数达2.5以上; 采用试管外生根移栽, 生根率约20%, 已获得了生根的再生植株。如何提高其试管苗的生根率, 还需进一步研究。

## 2.4 坡垒

坡垒为龙脑香科坡垒属常绿乔木, 是海南岛热带沟谷雨林的 대표树种。其木材结构均匀致密, 为海南五大特类木材之一, 由于采伐严重而面临濒危。坡垒种子寿命短, 采后两周就会干燥失水而丧失活力, 温度过高或过低也会降低其发芽率从而导致其自然更新能力低。坡垒的繁殖已有播种、扦插和嫁接成功的报道。

云南省林科所勐旺试验林场1977年用迁地保护的坡垒种子为材料, 经冷水浸种5–10 min后采用条播法播种, 保持基质湿润, 40 d后出苗率为46.7%。文彬等(2002)研究了温度、光照、土壤水分对坡垒种子萌发和寿命的影响, 结果表明坡垒种子萌发的最适温度为15–20℃。种子在全黑暗条件与周期性光照条件下处理的萌发结果无明显差异, 土壤含水量为30%–50%时效果最好。在室内自然摊放10 d时, 萌发率可达86%以上, 而到第14 d时发芽率仅为20%, 18 d时完全丧失发芽能力。采用成熟的种子即采即播, 以干净的河沙作为播种基质, 于温室或阴棚下, 保持遮荫度60%–90%, 播种后6–7 d发芽, 10–12 d出苗, 种子发芽率可达95%以上。黎国运等(2015)以鹦哥岭的坡垒优树为实验对象, 得出最佳采种时间为3月中旬, 纱布包裹保湿处理运输效果较好, 河沙和红土(1:1)混合基质播种效果较好。

李璟和段宗亮(2012)于1–2月选取健壮的半木质化枝条作为插条, 插穗长15 cm, 直径0.2–0.4 cm, 穗条平剪, 用浓度为90–110 mg/L的IBA溶液浸泡插穗基部1 h, 扦插于不同基质中。结果表明35%森林表土和65%珍珠岩混合后的基质条件下坡垒的扦插苗长势最好, 成活率为78%。

黄桂华等(2011)在3–4月以1–2年生的坡垒种子苗做砧木, 选择粗细较为一致的略带木质的优株接穗, 采用形成层靠紧楔形对接法, 前10 d淋水时注意不能淋到嫁接口和接穗处以防止切口感染腐烂。嫁接10–15 d后接口开始愈合, 25–30 d接穗可萌出新芽, 成活率可达92%。

本项目实施过程中, 海南大学杨小波团队在对海南省五指山、吊罗山、尖峰岭、霸王岭、鹦哥岭和屯昌枫木等6个地点进行资源调查的基础上, 选择优树采集种子, 在河沙 + 椰糠 + 红土以1:1:1的混合基质中采用即采即播方法已获得50,000多株种苗, 种子萌发率80%以上, 大部分已应用于迁地保

护、野外回归和自然造林。

## 2.5 天目铁木

天目铁木属桦木科铁木属落叶乔木, 本物种已十分珍稀, 野外植株只有浙江临安县天目山1个分布点5株。天目铁木属于雌雄同株且单性花, 由于雌雄花花期不一致, 导致结实率低, 果实干瘪粒较多, 发芽率低, 自然更新能力弱。目前已有利用播种、扦插和组织培养进行天目铁木繁殖的报道。

管康林和陶银周(1988)报道天目铁木的种子具有休眠性, 经过100–120 d的亚高温→低温→亚低温层积处理才能完成生理后熟, 破除休眠, 促进萌发, 但种子发芽率也只有20%左右; 赤霉素处理种子2–3 d对萌发有一定促进作用。乐笑玮等(2013)认为天目铁木种子存在相对复杂的发芽和休眠机制, 种子一般在11月成熟, 不经休眠即可萌发, 但如果此时没有合适的萌发条件, 会被随后而来的冬季低温诱导休眠, 时间越长, 休眠越深, 第二年春季需要非常复杂的条件才能打破休眠。因此, 天目铁木在繁育时需采种后人工施加赤霉素, 置于恒温培养箱中萌发以获得较高的萌发率, 在15–25℃条件下施用400–600 mg/L的赤霉素对天目铁木种子萌发有较好的促进作用。张若蕙等(1988)也报道了天目铁木种子宜采后即播, 采用正交组合赤霉素150 ppm + 强力增产素1 ppm + 半去苞 + 浸种36 h来处理种子的萌发率最高。

天目铁木一年四季均可进行扦插繁殖, 以春季为好, 但成活率不高。插穗以1–2年生枝条最好, 从扦插到出根需50–60 d(管康林和陶银周, 1988)。张若蕙等(1990)等报道在冬季取幼苗休眠枝, 先用ABT-1号生根粉100 ppm处理, 露天沙藏过冬至春季休眠芽萌动前扦插于细沙和珍珠岩混合插壤中, 成活率可达20%。

顾地周等(2013)采用天目铁木嫩茎尖基部进行愈伤组织诱导, 合适培养基为1/2 DR + TDZ 2.30 mg/L + 2,4-D 0.55 mg/L, 诱导率为93.5%; 愈伤组织再分化出芽的培养基为1/2 DR + TDZ 3.30 mg/L + KT 0.70 mg/L, 分化率达99.8%以上, 但无生根报道。顾地周等(2014)随后采用嫩茎尖基部再生不定芽进行诱导, 合适培养基为1/4 DR + TDZ 3.80 mg/L + NAA 0.03 mg/L + KT 1.50 mg/L, 诱导率达99.0%以上; 试管苗在保存培养基1/8 DR + TDZ 0.45 mg/L + KT 1.60 mg/L + 根皮苷2.80 mg/L上, 在试管内保

存18个月,平均生长率为2.26%,但无增殖和生根报道,没有获得完整的试管苗再生体系。

本项目实施过程中,尽管对天目铁木进行了扦插和组织培养实验,但均未获得生根植株。浙江省林业科学研究院柳新红团队通过利用不同株系间的人工辅助授粉获得了较多的种子,采用专利技术已繁殖出了5,000多株种苗。其专利技术要点为:(1)先将种子在室温下阴干;(2)将阴干处理后的种子采用400–600 mg/L的赤霉素(GA<sub>3</sub>)溶液中浸泡12–24 h,然后置于25℃的人工气候箱中6 d后取出晾干;(3)将晾干后的种子均匀撒播在铺有3 cm基质的容器中,之后在种子上方铺设0.5 cm的基质将种子完全覆盖,用喷雾器喷入适量水分使基质达到饱和持水量,再用保鲜膜将容器密封后戳5–10个小孔;将容器置于25℃的人工气候箱中,萌发率可达到30%左右。当芽苗萌发生长至4–8 cm高且2片真叶完全展开时,可将芽苗移栽入温室大棚内的无纺布容器中进行栽培。

## 2.6 崖柏

崖柏为柏科崖柏属常绿乔木,其濒危主要是因为结实量低且种子败育严重,自然更新能力差等内因和人为砍伐和采挖等外因。项目开展前已有崖柏播种、扦插和组织培养的报道。

Zhang等(2015)研究了温度和基质对崖柏种子发芽率及出苗率的影响,结果表明:崖柏种子成熟后不休眠,发芽适宜的温度为15–20℃,最适温度为20℃,发芽率可达95%,而在25℃条件下崖柏种子基本上不能萌发。在40℃的温水中浸泡24 h有利于提高种子的发芽率。在基质实验中,采用保水透气性好的锯末有利于育苗,锯末2/3,森林表土和一般土各占1/6,有利于提高崖柏容器苗的出苗率。

由于难以获得崖柏种子,对崖柏扦插繁殖研究较多。易思荣和黄娅(2001)1999年10月采回枝条后,由于气温较低,一部分枝条剪成40 cm以上的大枝条插于蛭石中,在苗床上采用塑料薄膜覆盖保温,5个月后再剪成10 cm长的枝条扦插于蛭石中;另一部分枝条直接扦插于18–20℃的温室的蛭石中。4个月后,前者在温室中的插条生根率为78%,后者在温室蛭石中的插条生根率为65%。金江群等(2013)对采穗母树年龄、枝条类型、不同激素种类及其组合、激素浓度、扦插基质、物理促根等不同处理方式下的扦插生根效应进行了系统的研究,在重庆市

城口县咸宜乡苗圃,采用自动喷雾设施,以蛭石:泥炭土:珍珠岩(1:1:1)为扦插基质,用2,000 mg/L IBA处理崖柏幼树一年生枝条,扦插后160 d的生根率为96.70%;在中国林科院温室用1,000 mg/L IBA + 50 mg/L NAA处理崖柏幼树一年生枝条,扦插后120 d的生根率仅为45.37%。朱莉等(2014)利用正交实验研究母株年龄、扦插基质和生长调节剂对2–6年生崖柏幼树硬枝扦插的影响发现,崖柏幼树硬枝扦插存在明显的年龄效应,不同扦插基质成为影响插穗生根率的主要因素。最佳处理组合为:从两年生母株上采集的插穗、GGR6 1,000 mg/L速蘸2 min、以草炭土:蛭石:珍珠岩(1:1:2)的混合物为基质,扦插345 d时生根率为75%。

项目实施过程中,中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所秦爱丽等(2018)在研究崖柏母树年龄、生长调节剂、扦插容器、扦插基质等对插穗生根率、不定根数量、根长及根系干重的影响时发现,从3年生母树上采集插穗、用2,000 mg/L IBA速蘸处理、黑色软塑料营养杯:草炭土:珍珠岩:蛭石(1:1:1),生根率达95%。

在项目实施过程中,三峡植物园的王毅敏等(2019)对崖柏的组织培养进行了初步研究。采用当年生未木质化的枝条,先用75%酒精消毒1 min,再用0.1%升汞消毒12 min,表面灭菌效果最好;培养基盐浓度过高或过低对崖柏外植体生长都不利,1/2 MS浓度时生长状况及生长量最好,新生芽深绿健壮,但没有生根培养的报道。笔者研究团队在崖柏组织培养研究中取得重要进展,以2年生植株的幼嫩茎段为外植体,使用低浓度的6-BA能进行崖柏不定芽的诱导和增殖,经IBA处理的试管小苗在温室中能进行试管外诱导生根,但生根率较低,需要进一步研究。

## 2.7 盐桦

盐桦是桦木科桦木属的多年生落叶小乔木或灌木,国家二级重点保护植物。已有播种、扦插和组织培养等方法进行其种苗繁殖的报道。

李宏等(2010)等研究发现,盐桦的种子萌发并不需要高盐浓度的培养液,有一定的耐盐能力,采用NaCl胁迫进行种子萌发实验时,低浓度的盐胁迫(< 0.1%)对于盐桦种子发芽的各项指标没有明显的影响,发芽率与对照相比分别为82.3%和85.7%;当NaCl浓度达到0.2%以后,种子的发芽率、发芽势显



著降低, 萌发时间延长; 当浓度为0.6%时, 种子不能萌发。

朱建峰等(2009)曾提到盐桦扦插繁殖成活率低, 但没有实验数据报道。

由于难以获得种子, 组织培养成为盐桦重要的繁殖手段, 包括丛生芽再生体系和愈伤组织再生体系研究。梅新娣等(2004, 2006a)以盐桦茎尖和茎段为外植体, 在MS + 1.0 mg/L BA + 0.50 mg/L IBA中进行不定芽的诱导、增殖和壮苗, 增殖倍数6.00–8.00, 在1/2 MS + 0.2 mg/L IBA培养基上生根率96.68%–100%, 移栽至高压灭菌过的蛭石基质中, 成活率95%–100%。梅新娣等(2006b)也通过愈伤组织途径建立了盐桦再生体系, 在LS + 0.50 mg/L 6-BA + 0.40 mg/L NAA中的愈伤组织诱导效果最好, LS + 0.50 mg/L 6-BA + 0.02 mg/L NAA中最有利于愈伤组织分化。

江晓珩等(2006)报道在MS + 0.50 mg/L 6-BA + 0.02 mg/L NAA + 3.0%蔗糖 + 0.6%琼脂中进行丛生芽的诱导与增殖, 其增殖系数为5.80; 最佳生根培养基为1/2MS + 0.3 mg/L IBA + 0.15%蔗糖 + 0.6%琼脂, 生根率为100%, 平均根数5.7条。

朱建峰等(2009)采用种子无菌播种后的茎段为外植体进行研究, 用2.00 mg/L GA对种子进行预处理, 能够提高种子的萌发率, 最适增殖培养基为MS + 1.0 mg/L 6-BA + 0.2 mg/L IBA, 丛生芽增殖系数为5.20, 在1/2 MS + 0.3 mg/L IBA培养基上, 生根率可达100%。阿依先木等(2008)采用正交实验筛选出最佳生根培养基为1/2 MS + 0.10 mg/L NAA + 30 g/L蔗糖; 最有利于盐桦无菌苗移栽成活的基质类型为腐殖质土:珍珠岩 = 1:1, 成活率为64.4%。

项目实施过程中, 中国林业科学院林业研究所邱德有团队通过抚育获得了较多的盐桦种子, 在播种前采用400–600 mg/L的赤霉素处理, 在15–25℃温度下, 萌发率达80%, 已繁殖出了4,500多株实生苗应用于迁地保护和自然回归。同时, 他们和笔者研究团队分别对一些难以获得种子的株系进行了组织培养研究, 发现盐桦通过丛生芽繁殖途径再生出苗的难度并不大, 增殖系数非常高, 最高可达10.0以上, 生根与移栽也较容易, 在1/2 MS + 0.5 mg/L IBA培养基上生根可达100%。只是由于增殖系数太高, 丛生芽较细弱, 在生根培养前需要在1/2 MS基本培养基上壮苗以提高试管苗移栽的成活率并使

其健康生长。

## 2.8 梓叶槭

梓叶槭为槭树科槭属落叶乔木, 属于国家二级重点保护植物。其分布区域狭窄, 野外种群数量少, 低温和果翅导致种子休眠; 种子中无胚乳, 成熟后容易失水丧失发芽力, 幼苗在林下自然更新能力差(余道平等, 2008)。

有关梓叶槭的繁殖只有2例播种的报道。余道平等(2008)在种子的萌发实验中发现, 温度对四川省峨眉山和都江堰2个种源地的种子萌发率均有显著影响, 25℃为种子萌发的适宜温度, 2个种源地种子的萌发率分别为42%和48.7%, 光照对其萌发没有影响。马文宝等(2014)认为种子萌发率和萌发速率显著地受到温度、果翅以及二者交互作用的影响, 在最佳萌发温度20℃和10℃下, 翅果和小坚果的萌发率分别为28.67%和50.00%。

在项目实施过程中, 北京林业大学李俊清团队在对梓叶槭野生资源进行调查时发现, 其种子不饱满并有虫害。播种方法是: 在10月采集梓叶槭成熟种子, 进行剥除种皮等处理, 在10–20℃的夜昼温差下, 梓叶槭种子发芽率达90%, 此项成果已经申请了专利。而笔者研究团队以梓叶槭实生苗侧芽为外植体已建立了丛生芽再生体系并繁育出生根的种苗, 但繁殖系数较低, 目前正在继续进行其离体快速繁殖体系优化研究。

## 2.9 海伦兜兰

在37种兰科极小种群植物中, 其濒危的原因主要是人为的过度采挖和生态环境的破坏, 但一些种类自然繁殖难度大也是其重要致濒因子。生态环境的破坏使其生长环境温湿度的改变, 以及其传粉昆虫和种子共生萌发真菌消失, 最后导致不能结实或不能自然萌发。目前, 兰科植物人工繁殖多采用无菌播种的方法, 37种兰科极小种群植物中仅有13种有繁殖的报道。其中, 杓兰属(*Cypripedium*)和兜兰属(*Paphiopedilum*)是兰科植物中最难繁殖的种类(Zeng et al, 2016), 列为极小种群野生植物的6种杓兰还没有任何繁殖技术的报道; 7种兜兰属极小种群的植物中, 天伦兜兰也未见繁殖研究报道, 海伦兜兰仅有1例报道(Lee, 2007)。兜兰属植物无性克隆难度大, 无菌播种是其主要的人工繁殖方法。

海伦兜兰分布于我国广西中越边境一带的石灰岩地区常绿阔叶林的山顶石缝中, 由于缺乏授粉

的昆虫,自然结实率极低,自然更新难度大。有关海伦兜兰的繁殖仅有简单的报道:海伦兜兰非共生萌发适宜的果荚成熟度为授粉后150 d,萌发率35%左右(Lee, 2007)。

在项目实施过程中,胡琦敏等(2016)采用野外授粉获得的成熟种子进行无菌播种和组织培养发现,提高海伦兜兰种子萌发率的较好的预处理方法是用0.1 mol/L KOH处理10 min;最适合种子萌发的培养基为1/4 MS + 0.1%活性炭 + 60 g/L香蕉泥,种子萌发率达69.40%;最适合丛生芽诱导的培养基为1/2 MS + 0.50 mg/L 6-BA + 2.0 mg/L NAA + 0.10%活性炭 + 60 g/L香蕉泥;最适合生根壮苗的培养基为MS + 60 g/L马铃薯泥或MS + 30 g/L香蕉泥。笔者研究团队又对5个居群的野外开花植株进行大量人工授粉,获得果荚后进行无菌播种,发现种子在授粉后210 d时萌发率较高,约为36%,不同产地的海伦兜兰萌发率存在差异。在此基础上,我们采用无菌播种获得的原球茎为外植体建立了丛生芽、愈伤组织和类原球茎再生体系,并繁殖出了大量试管苗取得了3项国家发明专利。

## 2.10 瑶山苣苔

瑶山苣苔是苦苣苔科瑶山苣苔属多年生常绿草本,其濒危的主要原因是分布区极其狭小、种子萌发时间长、萌发率较低等内在原因和生境遭到破坏等外在原因。莫耐波等(2012)对瑶山苣苔生长的群落进行研究发现,瑶山苣苔成年植株生长情况良好,但更新小苗却十分稀少。王玉兵等(2011)研究发现该种开花多但结实率低,是由于传粉媒介较为缺乏等原因所致,虽存在“自发自交”使其适应不稳定传粉环境,但狭窄的分布或许使瑶山苣苔面临近交衰退的风险。

王玉兵等(2008)报道瑶山苣苔种子萌发时间长,萌发率较低,采用500 mg/L赤霉素溶液处理能提高种子的萌发率,处理过的种子经过30 d左右的培养后才能萌发,萌发率为60%,而不经赤霉素溶液处理的种子很少萌发。

由于难以获得足够的瑶山苣苔种子,张博等(2013)以种子萌发的无菌苗幼叶为培养材料,探究不同植物生长调节剂及活性炭对瑶山苣苔丛生芽和生根诱导的影响。结果表明:叶片外植体在MS + 1.0 mg/L 6-BA + 0.1 mg/L NAA培养基上的丛生芽诱导率较高,为96.43%;在MS + 0.1% AC培养基中,

丛生芽诱导率为83.67%,且丛生芽比添加植物生长调节剂诱导出的不定芽更加健壮;在1/2 MS + 0.1 mg/L NAA + 2%蔗糖的培养基中,不定根诱导率高达100%;在1/2 MS培养基中添加活性炭,幼苗的生长比在添加NAA的培养基上更健康;幼苗经炼苗后移栽到混合基质(沙子:蛭石:珍珠岩 = 1:1:1)中成活率可达85%。

笔者研究团队采用播种技术已获得2,000多株瑶山苣苔种苗并应用于迁地保护和自然回归,但在中国科学院华南植物园、广西农业科学院等地的迁地保护中,由于其对生长环境要求苛刻,很难成活。在组织培养研究中,将成熟的瑶山苣苔的种子浸泡于500 mg/L GA<sub>3</sub>溶液中24 h,再用0.1% HgCl<sub>2</sub>消毒5 min,无菌水清洗数次后接种于MS培养基中诱导无菌苗,以小芽上完全伸展的幼叶为培养材料,探究不同植物生长调节剂对不定芽再生的影响。结果表明,MS + (1.0–3.0) μM 6-BA + 1.0 μM NAA和MS + (1.0–3.0) μM TDZ + 1.0 μM NAA培养基最适合瑶山苣苔不定芽的诱导,不定芽增殖最佳培养基为MS + 2.0 μM 6-BA + 0.5 μM IBA,芽增殖系数为58.1。不定芽在培养基1/2 MS + 3.0 μM IBA/NAA + 0.1%活性炭中生根均为100%,移栽于沙:蛭石:腐殖质 = 1:1:1的基质中,成活率92% (Yang et al, 2014)。近期,笔者研究团队在以野生瑶山苣苔的叶片为外植体进行组织培养时,由于其叶片上绒毛极多,污染率高,在接种前通过对母株进行适当的杀菌剂处理、接种后加入抗生素等方法,获得了无菌的外植体并建立了丛生芽再生体系,已能进行瑶山苣苔种苗的规模化生产。另外,我们在原生地直接利用野生植株的叶片扦插进行繁殖也获得成功,成活植株500多株,第二年就能开花结实,已完成了原生地的加强回归。

## 2.11 黄梅秤锤树

黄梅秤锤树是安息香科秤锤树属落叶灌木或小乔木。由于其分布区极其狭窄,自身结实率低,种子外表皮厚且难以去除而萌发率低,加之人为砍伐和生境的破坏,导致其濒危。武汉大学李家儒团队进行了黄梅秤锤树的播种、扦插、嫁接和组织培养研究,均已获得成功。播种时,需去除种皮并用赤霉素处理打破休眠,萌发率约20%。在扦插实验中发现,一般幼龄树上的插穗比老龄树上的插穗容易生根,母树中下部和基部插条较易生根,采用穗

长7–10 cm, 顶端留2片嫩叶扦插, 在15–25℃ 采用喷水、间隔喷雾和扣拱棚等方法保持80%–90%的空气相对湿度时, 成活率高, 笔者研究团队利用扦插苗的枝条进行组织培养也获得了成功。

### 2.12 河北梨

河北梨是蔷薇科梨属落叶乔木。河北农业大学张军团队在对河北省昌黎县的河北梨进行分析时发现, 野外植株约有200株, 但遗传多样性非常低。通过授粉发现, 河北梨自交不亲和, 不能获得种子, 只能进行无性繁殖。目前, 利用杜梨(*Pyrus betulifolia*)枝接和芽接已繁殖了2,200株种苗, 已应用于迁地保护和自然回归, 而利用组织培养技术也获得了900多株种苗。

### 2.13 密叶红豆杉

密叶红豆杉又称喜马拉雅密叶红豆杉, 是红豆杉科红豆杉属的常绿乔木, 产于中国西藏、印度、巴基斯坦、尼泊尔等地, 我国约34,000株。是我国红豆杉属植物中分布区最小、资源蕴藏量最少的种类。中南林业科技大学徐刚标团队在吉隆县吉隆镇进行资源调查时发现, 虽然其原生环境基本未遭破坏, 但由于砍伐严重且野生实生小苗极少, 其自然更生能力差。由于没有相关的繁殖技术参考, 采用红豆杉属其他种类的播种繁殖技术均未获得成功。其原因除种子空壳率较高之外, 可能还存在影响其萌发的关键因子。徐刚标团队采用密叶红豆杉枝条在西藏吉隆镇和湖南攸县扦插均获得成功, 通过选择合适的生长素处理和合适的扦插基质, 成活率可达50%, 已获得800株生根植株并保存在苗圃中。

### 2.14 仙湖苏铁

仙湖苏铁是苏铁科苏铁属植物, 由于过度采挖和生境破坏, 野生种群数量仍在继续减少。同时由于仙湖苏铁开花植株少、雌雄异株、雌雄异熟、种群年龄结构老化以及演化上可能出现雄性退化现象等原因, 野外自然情况下很难获得种子。笔者研究团队利用人工辅助授粉获得了2,000多粒仙湖苏铁种子, 经浓流酸处理打破种子休眠, 种子的萌发率可达60%左右, 已获得了1,000多株种苗并应用于迁地保护和原生地回归。尽管利用吸芽可进行仙湖苏铁的分蘖繁殖, 但由于吸芽少, 利用分蘖繁殖数量非常有限。仙湖苏铁的组织培养难度也非常大, 增殖系数非常低且难生根, 还未获得生根的再生植株。

## 3 极小种群野生植物人工繁殖方法的建议

种苗繁育一直是极小种群野生植物保护的瓶颈。通过对上述14种中国典型极小种群野生植物的人工繁殖方法进行总结, 可为其他极小种群野生植物的人工繁殖提供参考。

(1)在选择好拟研究的典型极小种群野生植物后, 需在原生地建立保护小区研究平台, 系统开展目标物种的繁殖生物学特性研究, 明确其繁育的限制因素及濒危原因。

(2)为了保持物种的遗传多样性, 应尽可能在筛选出核心种质的基础上, 利用有性繁殖进行种苗生产。对一些不能自然获得种子, 或由于花粉败育、近交不亲和等结实率低的典型极小种群野生植物, 通过人工辅助的方式获得可萌发的种子并保存, 然后进行常规的播种繁殖或无菌播种获得种苗。播种繁殖时可根据种子的不同特性而采用不同的播种方法, 如低温处理、沙藏、物理或化学方法去除种皮等, 以提高种子萌发率; 对于种子数量极多、在自然条件或常规条件下极难萌发的物种(如兰科植物等), 可采用无菌播种技术进行大规模繁殖。

(3)对于不能采用播种繁殖或播种繁殖满足不了需求的种类, 可采用无性繁殖扩繁技术, 如扦插、嫁接、压条、组织培养等。

(4)在规模化繁殖的基础上, 建立极小种群野生植物的示范生产区, 生产出足够的苗木用于迁地保护和自然回归, 并满足商品市场的需要。

**致谢:** 论文中采用了国家重点研发计划“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究”(2016YFC0503100)其他课题的一些未公开发表的数据, 在此致谢。

### 参考文献

- Ayixianmu A, Tuerxun T, Wang WQ (2008) Research on tissue embryo rooting, transferring and salt tolerance of endangered plant *Betula halophila*. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 31(6), 42–45. (in Chinese with English abstract) [阿依先木·阿西木, 吐尔逊·吐尔洪, 王文全 (2008) 濒危植物盐桦丛生芽生根、移栽及耐盐性研究. *新疆农业大学学报*, 31(6), 42–45.]
- Cao YF, Han HJ, Su DH, Li X (2008) Cutting propagation tests of *Taxus cuspidata*. *Protection Forest Science and Technology*, (5), 61–62. (in Chinese with English abstract) [曹玉峰, 韩

- 红娟, 苏丹鹤, 李雪 (2008) 东北红豆杉扦插繁殖试验. 防护林科技, (5), 61–62.]
- Chao QL, Lu HZ, Xu LS (1991) Application of shading net in sowing in *Metasequoia glyptostroboides*. Journal of Jiangsu Forestry Science and Technology, 18(3), 8–11. (in Chinese with English abstract) [巢全良, 陆焕正, 许林松 (1991) 遮阳网在水杉播种育苗上的应用试验. 江苏林业科技, 18(3), 8–11.]
- Che YF (2015) Technology of two-stage vessel seedling of *Manglietiastrum sinicum* Law. Modern Gardening, (6), 40. (in Chinese) [车永福 (2015) 华盖木两段式容器育苗技术. 现代园艺, (6), 40.]
- Cheng GY, Tang XJ, Gao HB, Shen XH (2004) Dormancy mechanism and relieving techniques of seeds of *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. Journal of Beijing Forestry University, 26(1), 5–9. (in Chinese with English abstract) [程广有, 唐晓杰, 高红兵, 沈熙环 (2004) 东北红豆杉种子休眠机理与解除技术探讨. 北京林业大学学报, 26(1), 5–9.]
- Cheng GY, Tang XJ, Yang ZG (1997) The culture of new bud tissue of *Taxus cuspidata*. Journal of Jilin Forestry University, 13, 209–211. (in Chinese with English abstract) [程广有, 唐晓杰, 杨振国 (1997) 东北红豆杉茎尖组织培养. 吉林林学院学报, 13, 209–211.]
- Cheng ZJ, Ma Y (2005) Study on cuttaging and breeding technique of *Taxus cuspidata*. Forestry Science and Technology Information, 37(3), 8. (in Chinese with English abstract) [程政军, 马妍 (2005) 东北红豆杉扦插繁殖技术的研究. 林业科技情报, 37(3), 8.]
- Chu YX, Li F, Ouyang ZQ (2012) Cutting propagation techniques of *Manglietiastrum sinicum*. Forest Inventory and Planning, 37(1), 128–130. (in Chinese with English abstract) [楚永兴, 李帆, 欧阳志勤 (2012) 华盖木扦插育苗技术. 林业调查规划, 37(1), 128–130.]
- Creech JL (1948) Propagation of *Metasequoia* by juvenile cuttings. Science, 108, 664–665.
- Du HT, Xiong XM (1992) Preliminary study on cutting and seedling of *Metasequoia glyptostroboides* with ABT treatment. Henan Forestry Science and Technology, (4), 17–18. (in Chinese) [杜化堂, 熊雪梅 (1992) ABT生根粉处理水杉扦插育苗试验初报. 河南林业科技, (4), 17–18.]
- Fang LG, Yao GN (2007) Study on the rapid propagation technology of *Taxus cuspidata*. Forestry Science and Technology Communication, (4), 3–5. (in Chinese) [房伦革, 姚国年 (2007) 东北红豆杉快速繁殖技术的研究. 林业科技通讯, (4), 3–5.]
- Fu LK (1992) China Plant Red Data Book, Vol. 1: Rare and Endangered Plants. Science Press, Beijing. (in English) [傅立国 (1991) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物(第一册). 科学出版社, 北京. (in Chinese)]
- Fu YZ, Lu J, Fu MZ (1997) Distribution and change of endogenous hormone contents in plant tissue if intergeneric grafting of *Metasequoia glyptostroboides*. Plant Physiology Communications, 33, 30–33. (in Chinese) [傅远志, 陆军, 符梅忠 (1997) 水杉异砧嫁接植株体内激素的分布和含量变化. 植物生理学通讯, 33, 30–33.]
- Fu ZL (1981) Preliminary study on seed storage conditions of *Metasequoia glyptostroboides* and *Ulmus pumila*. Forestry Science and Technology Communication, (11), 2–3. (in Chinese) [傅紫菱 (1981) 水杉、白榆种子贮藏条件的初步研究. 林业科技通讯, (11), 2–3.]
- Gu DZ, Lu S, Ba CY, Li YY (2013) Technique of callus induction and bud seedling of *Ostrya rehderiana* Chun. Journal of Zhejiang University (Science Edition), 40, 216–220. (in Chinese with English abstract) [顾地周, 陆爽, 巴春影, 李媛媛 (2013) 天目铁木愈伤组织和芽苗诱导技术. 浙江大学学报(理学版), 40, 216–220.]
- Gu DZ, Shen HM, Yan ZX, Xu PJ, Yuan H (2014) A technique on shoots induction and profitability in vitro conservation with plantlets of *Ostrya rehderiana*. Forestry Science and Technology Development, 28(4), 79–82. (in Chinese with English abstract) [顾地周, 沈红梅, 闫中雪, 徐鹏佳, 袁浩 (2014) 天目铁木丛生芽诱导和试管苗保存技术. 林业科技开发, 28(4), 79–82.]
- Guan KL, Tao YZ (1988) Current situation and propagation of rare tree species—*Ostrya rederiana*. Journal of Zhejiang Forestry College, 5(1), 90–92. (in Chinese) [管康林, 陶银周 (1988) 濒危树种天目铁木的现状和繁殖. 浙江林学院学报, 5(1), 90–92.]
- Han X, Dai JJ, Yang B (2010) Effects of different temperatures on the seed viability of *Taxus cuspidata*. Journal of Jilin Agricultural Science and Technology College, 19(4), 11–12. (in Chinese with English abstract) [韩雪, 代俊杰, 杨波 (2010) 不同温度对东北红豆杉种子活力的影响. 吉林农业科技学院学报, 19(4), 11–12.]
- Hong JF, Lü WJ, Chen X, Tan ZM, Huang S (2016) Study on the hardwood cutting technologies of native trees of *Metasequoia glyptostroboides*. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 44, 245–247, 288. (in Chinese with English abstract) [洪建峰, 吕文君, 陈旭, 谭曾米, 黄升 (2016) 水杉原生母树硬枝扦插繁殖研究. 安徽农业科学, 44, 245–247, 288.]
- Hu QM, Li YY, Huang YF, Hu RC, Wu KL (2016) Aseptic seeding and rapid propagation of *Paphiopedilum helenae*. Plant Physiology Journal, 52, 1443–1448. (in Chinese with English abstract) [胡琦敏, 李勇毅, 黄云峰, 胡仁传, 吴坤林 (2016) 海伦兜兰的无菌播种与快速繁殖. 植物生理学报, 52, 1443–1448.]
- Huang C, Jing DL, Wang YB, Fan SH, Chen FJ (2010) Callus induction and plant regeneration of a living fossil, *Metasequoia glyptostroboides*. Chinese Bulletin of Botany, 45, 604–608. (in Chinese with English abstract) [黄翠, 景丹龙, 王玉兵, 范深厚, 陈发菊 (2010) 水杉愈伤组织诱导及植株再生. 植物学报, 45, 604–608.]
- Huang GH, Liang KN, Lin MP, Zhou ZZ, Ma HM (2011) Seedling technology of *Hopea hainanensis* and *Alseodaphne hainanensis*. Practical Forestry Technology, (10), 23–24. (in

- Chinese) [黄桂华, 梁坤南, 林明平, 周再知, 马华明 (2011) 珍贵树种坡垒和油丹及其育苗技术. 林业实用技术, (10), 23–24.]
- Jiang XH, Li G, Alimu, Buzaolamu (2006) Research of *Betula halophila* organism's excised culture and quick reproduce technology. *Forestry Science & Technology*, 31(6), 1–3. (in Chinese with English abstract) [江晓珩, 李刚, 阿里木, 布早拉木 (2006) 盐桦芽器官离体培养与快繁技术的研究. 林业科技, 31(6), 1–3.]
- Jin JQ, Guo QS, Zhu L, Xu GX (2013) Study on cutting propagation of *Thuja sutchuenensis*, an endangered species endemic to China. *Forestry Research*, 26, 94–100. (in Chinese with English abstract) [金江群, 郭泉水, 朱莉, 许格希 (2013) 中国特有濒危植物崖柏扦插繁殖研究. 林业科学研究, 26, 94–100.]
- Jin ZL, Liu JS, Lu JL, Liu XH, Xu MZ (2010) Effects of different medium on callus induction from *Taxus cuspidata* Sied. et Zucc. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 38, 9993–9994, 9997. (in Chinese with English abstract) [金贞兰, 刘继生, 鲁京兰, 刘宪虎, 许明子 (2010) 不同培养基对东北红豆杉愈伤组织诱导的影响. 安徽农业科学, 38, 9993–9994, 9997.]
- Jing DL, Liang HW, Wang YB, Wang J, Zhang DC (2011) Influence of different light and storage temperature on germination rate and enzyme activities of *Metasequoia glyptostroboides* seeds. *Hubei Agricultural Sciences*, 50, 3980–3983. (in Chinese with English abstract) [景丹龙, 梁宏伟, 王玉兵, 王静, 张德春 (2011) 不同光照及储藏温度对水杉种子萌发及酶活性的影响. 湖北农业科学, 50, 3980–3983.]
- Le XW, Cui MY, Yang SZ, Luo Y, Zhao MS, Li YY (2013) Characters on the seed dormancy and germination of an endangered species, *Ostrya rederiana*, in Tianmu Mountain, China. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (6), 150–158. (in Chinese with English abstract) [乐笑玮, 崔敏燕, 杨淑贞, 罗远, 赵明水, 李媛媛 (2013) 濒危植物天目铁木种子休眠及萌发特征研究. 华东师范大学学报(自然科学版), (6), 150–158.]
- Lee YI (2007) The asymbiotic seed germination of six *Paphiopedilum* species in relation to the time of seed collection and seed pretreatment. *Acta Horticulturae*, 755, 381–385.
- Li GY, Chen FF, Yang ZL (2015) Studies on seedling cultural techniques of *Hopea hainanensis*. *Tropical Forestry*, 43(4), 7–8. (in Chinese with English abstract) [黎国运, 陈飞飞, 杨枝林 (2015) 坡垒种子育苗技术研究. 热带林业, 43(4), 7–8.]
- Li H, Deng JY, Cheng P (2010) Effects of NaCl stress on seeds germination and seedlings growth of *Betula halophila*. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 47, 472–476. (in Chinese with English abstract) [李宏, 邓江宇, 程平 (2010) NaCl胁迫对盐桦种子发芽和幼苗生长的影响. 新疆农业科学, 47, 472–476.]
- Li J, Duan ZL (2012) Experiment of cutting and seedling cultivation of *Hopea hainanensis*. *Hebei Forestry Science and Technology*, (6), 21, 33. (in Chinese) [李璟, 段宗亮 (2012) 海南坡垒扦插育苗试验. 河北林业科技, (6), 21, 33.]
- Li JQ (1987) Preliminary study intergeneric grafting of *Metasequoia glyptostroboides* to promote early fruiting. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 4(2), 134–135. (in Chinese) [李锦清 (1987) 水杉异砧嫁接促进早实试验初报. 浙江林学院学报, 4(2), 134–135.]
- Li SX, Yao YL, Dai XG, Yin TM, Gao HD (2012) Effects of environmental conditions and covering soil after sowing on seedling emergence rate of *Metasequoia glyptostroboides*. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 32(2), 26–30. (in Chinese with English abstract) [李淑娴, 姚亚莉, 戴晓港, 尹冬明, 高捍东 (2012) 环境条件和播后覆土对水杉种子出苗率的影响. 中南林业科技大学学报, 32(2), 26–30.]
- Li XL, Li ZB, Liu CH, Hao GM, Tang YC, Li J, Wang YS (2014) Reproduction test on *Taxus cuspidata* tree top cuttings. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 15, 671–674. (in Chinese with English abstract) [李向林, 李政博, 刘春华, 郝广明, 唐永川, 李军, 王延生 (2014) 东北红豆杉树尖扦插繁殖试验. 北华大学学报(自然科学版), 15, 671–674.]
- Liao SZ, Zhou WL (1989) Experiment on seed germination condition of *Metasequoia glyptostroboides*. *Sichuan Forestry Science and Technology*, 10(1), 71–74. (in Chinese) [廖绍忠, 周万良 (1989) 水杉种子发芽条件试验. 四川林业科技, 10(1), 71–74.]
- Liao YJ, Li X, Dong XH (2010) Effect of different temperature stratifications on physiological and biochemical characteristic and seed embryos development of *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. *Journal of China Agricultural University*, 15(1), 39–44. (in Chinese with English abstract) [廖云娇, 李雪, 董学会 (2010) 不同变温层积过程中东北红豆杉种子生理生化特性和胚形态的变化. 中国农业大学学报, 15(1), 39–44.]
- Lin L, Phurbu Tsering (2008) Cutting propagation of *Metasequoia glyptostroboides* in Nyingchi region, Tibet. *Journal of Jiangsu Forestry Science and Technology*, 35(3), 38–39. (in Chinese) [林玲, 普布次仁 (2008) 西藏林芝地区引种水杉扦插繁殖试验. 江苏林业科技, 35(3), 38–39.]
- Liu JL, Ma MD (2007) Study on browning of endangered *Manglietiastrum sinicum* in tissue culture. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 27(1), 20–23. (in Chinese with English abstract) [刘均利, 马明东 (2007) 华盖木组织培养中褐化控制研究. 浙江林业科技, 27(1), 20–23.]
- Liu LP, Zhang LY, Jia JM, Cao P, Hao SC, Bu XY, Liu SQ (1998) Study on tissue and cell culture in *Taxus cuspidata*. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 29, 302–305. (in Chinese with English abstract) [刘丽萍, 张立莹, 贾景明, 曹萍, 郝泗城, 卜秀燕, 刘世强 (1998) 东北红豆杉组织培养的研究. 沈阳农业大学学报, 29, 302–305.]
- Liu T, Hu LL, Zheng H, Zhou ZQ (2008) Researchs on soil seed bank of Japanese yew. *Acta Ecologica Sinica*, 29,

- 1869–1876. (in Chinese with English abstract) [刘彤, 胡林林, 郑红, 周志强 (2008) 天然东北红豆杉土壤种子库研究. *生态学报*, 29, 1869–1876.]
- Lu J, Fu YZ, Fu MZ (1998) The changes of soluble carbohydrate, nitrogenous compound and endogenous hormone contents in intergeneric grafting of *Metasequoia glyptostroboides*. *Plant Physiology Communications*, 34, 22–24. (in Chinese) [陆军, 傅远志, 符梅忠 (1998) 异砧嫁接水杉的碳氮水平及内源激素含量变化. *植物生理学通讯*, 34, 22–24.]
- Ma J, Ma MD (2008) Effect of the hormone component of the culture medium on the germination of axillary bud for *Manglietiastrum sinicum*. *Forestry Science and Technology*, 33(2), 1–3. (in Chinese with English abstract) [马均, 马明东 (2008) 培养基激素组成对华盖木腋芽萌发的影响. *林业科技*, 33(2), 1–3.]
- Ma WB, Xu G, Ji HJ, Liu XL (2014) Preliminary study on germination characteristics of the rare plant *Acer catalpifolium*. *Seeds*, 33(12), 87–90. (in Chinese with English abstract) [马元宝, 许戈, 姬慧娟, 刘兴良 (2014) 珍稀植物梓叶槭种子萌发特性初步研究. *种子*, 33(12), 87–90.]
- Ma XJ, Ding WL, Chen Z (1994) Study on cutting propagation of *Taxus cuspidata*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 19, 337–338. (in Chinese) [马小军, 丁万隆, 陈震 (1994) 东北红豆杉扦插繁殖的研究. *中国中药杂志*, 19, 337–338.]
- Ma XJ, Ding WL, Chen Z (1996) Effect of temperature on seed germination of *Taxus cuspidata*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 21, 20–22. (in Chinese) [马小军, 丁万隆, 陈震 (1996) 温度对东北红豆杉种子萌发的影响. *中国中药杂志*, 21, 20–22.]
- Ma Y, Feng QY, Yang K (2013) Talk about the research progress of the propagation technique of *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. *Forestry Exploration Design*, (1), 62–64. (in Chinese with English abstract) [马盈, 丰庆义, 杨凯 (2013) 东北红豆杉繁殖技术研究进展评述. *林业勘查设计*, (1), 62–64.]
- Ma YP, Chen G, Grumbine RE, Dao L, Sun WB, Guo HJ (2013) Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Biodiversity and Conservation*, 22, 803–809.
- Mei XD, Ma J, Zhang FC (2006a) Rooting cultivation of rare endangered plant *Betula halophila* in vitro. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 43, 218–223. (in Chinese with English abstract) [梅新娣, 马纪, 张富春 (2006a) 新疆濒危植物盐桦试管苗生根培养的研究. *新疆农业科学*, 43, 218–223.]
- Mei XD, Zhang FC, Lv HP (2006b) High Efficient callus induction and adventitious bud differentiation of *Betula halophila*. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 43(1), 78–81. (in Chinese with English abstract) [梅新娣, 张富春, 吕会平 (2006b) 盐桦(*Betula halophila*)愈伤组织的高效诱导和不定芽的分化. *新疆农业科学*, 43(1), 78–81.]
- Mei XD, Zhang FC, Zeng YL (2004) Tissue culture and rapid propagation of rare endangered *Betula halophila*. *Plant Physiology Communications*, 40, 714. (in Chinese) [梅新娣, 张富春, 曾幼玲 (2004) 濒危植物盐桦的组织培养及快速繁殖. *植物生理学通讯*, 40, 714.]
- Mo MB, Xie YZ, Qin KP, Tu DH, Wang YB (2012) Traits of concomitant communities of rare and endangered plant *Dayao-shania cotinifolia*. *Guangxi Forestry Science*, 41, 246–247. (in Chinese with English abstract) [莫耐波, 谢云珍, 覃康平, 涂德华, 王玉兵 (2012) 珍稀濒危植物瑶山芭荜伴生群落特征. *广西林业科学*, 41, 246–247.]
- Qin AL, Jian ZJ, Ma FQ, Guo QS, Zheng XK (2018) Effects of the mother tree age, growth regulator, containers and substrates on softwood cutting propagation of *Thuja sutchuenensis*. *Scientia Silvae Sinica*, 54(7), 43–53. (in Chinese with English abstract) [秦爱丽, 简尊吉, 马凡强, 郭泉水, 郑祥坤 (2018) 母树年龄、生长调节剂、容器与基质对崖柏嫩枝扦插的影响. *林业科学*, 54(7), 43–53.]
- Qin YT, Li X, Zhai ZX, Dong XH (2015) The influence of plant growth regulators on seed development in Japanese yew (*Taxus cuspidata*). *Seed*, 34(2), 59–62. (in Chinese with English abstract) [秦祎婷, 李雪, 翟志席, 董学会 (2015) 植物生长调节剂对东北红豆杉种子发育的影响. *种子*, 34(2), 59–62.]
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- The Group of Tissue Culture of Sichuan Forestry Research Institute (1980) The tissue culture of *Metasequoia glyptostroboides*. *Sichuan Forestry Science and Technology*, (2), 24–27. (in Chinese) [四川林业科学研究所组织培养组 (1980) 水杉茎段的离体培养. *四川林业科技*, (2), 24–27.]
- Wang LX, Sun PQ, Meng WY, Li SY, Liang SZ, Feng JW (1995) Asexual propagation technology of *Taxus cuspidata*. *Jilin Forestry Science and Technology*, (3), 44–45. (in Chinese) [王乐祥, 孙培琦, 孟维洋, 李树友, 梁松召, 冯景文 (1995) 东北红豆杉无性繁殖技术. *吉林林业科技*, (3), 44–45.]
- Wang R (1980) Study on cuttage propagation of *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum* by electronic intermittent spraying. *Jiangsu Forestry Science and Technology*, (1), 17–19. (in Chinese) [王嵘 (1980) 采用电子叶间歇喷雾方法“无土”嫩枝扦插繁殖水杉水杉落羽杉试验. *江苏林业科技*, (1), 17–19.]
- Wang YB, Liang HW, Chen FJ, Qin KP, Mo NB (2008) The endangered causes and protecting strategies for *Dayao-shania cotinifolia*, an endemic plant in Guangxi. *Ecology and Environment*, 17, 1956–1960. (in Chinese with English abstract) [王玉兵, 梁宏伟, 陈发菊, 覃康平, 莫耐波 (2008) 广西特有植物瑶山芭荜的濒危原因及保护对策. *生态环境*, 17, 1956–1960.]
- Wang YB, Liang HW, Mo NB, Qin KP, Tang GG (2011) Flo-

- wer phenology and breeding system of rare and endangered *Dayaoshania cotinifolia*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 958–965. (in Chinese with English abstract) [王玉兵, 梁宏伟, 莫耐波, 覃康平, 汤庚国 (2011) 珍稀濒危植物瑶山芭苔开花生物学及繁育系统研究. *西北植物学报*, 31, 958–965.]
- Wang YM, Gao H, Gao BW, Song ZJ, Chen FJ (2019) Preliminary study on tissue culture of *Thuja sutchuenensis*. *Hubei Forestry Science and Technology*, 48(2), 16–18. (in Chinese with English abstract) [王毅敏, 高晗, 高本旺, 宋正江, 陈发菊 (2019) 崖柏组织培养初探. *湖北林业科技*, 48(2), 16–18.]
- Wang YZ, Li YH, Cui LC (2005) Propagation and cultivation of *Taxus cuspidata*. *Forestry Science and Technology Communication*, (12), 24. (in Chinese) [王云志, 李延辉, 崔连成 (2005) 东北红豆杉的繁殖与栽培. *林业科技通讯*, (12), 24.]
- Wang ZD, Sun XH, Zhang RZ (2007) Research on cuttage propagation techniques of *Taxus cuspidata*. *Modern Landscape Architecture*, (12), 82–83. (in Chinese with English abstract) [王兆东, 孙习华, 张荣哲 (2007) 东北红豆杉扦插繁殖技术研究. *现代园林*, (12), 82–83.]
- Wen B, Lan QY, He HY (2002) Effects of illumination, temperature and soil moisture content on seed germination of *Hopea hainanensis*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 10, 258–262. (in Chinese with English abstract) [文彬, 兰芹英, 何惠英 (2002) 光、温度和土壤水分对坡垒种子萌发的影响. *热带亚热带植物学报*, 10, 258–262.]
- Wu ML, Yao L, Ai XR, Zhu J, Zhu Q, Wang J, Huang X, Hong JF (2020) The reproductive characteristics of core germplasm in a native *Metasequoia glyptostroboides* population. *Biodiversity Science*, 28, 303–313. (in Chinese with English abstract) [吴漫玲, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 朱强, 王进, 黄小, 洪建峰 (2020) 水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性. *生物多样性*, 28, 303–313.]
- Xin X, Jing XM, Sun HM, Lin J, Wang XF (2004) Ecophysiological characteristics of seed germination of the relict plant *Metasequoia glyptostroboides*. *Biodiversity Science*, 12, 572–577. (in Chinese with English abstract) [辛霞, 景新明, 孙红梅, 林坚, 汪晓峰 (2004) 孑遗植物水杉种子萌发的生理生态特性研究. *生物多样性*, 12, 572–577.]
- Xiong YP, Chen SY, Guo BY, Niu MY, Zhang XH, Li Y, Wu KL, Zheng F, Teixeira da Silva JA, Zeng SJ, Ma GH (2020) An efficient micropropagation protocol for *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng from shoot segments of 2-year-old trees. *Trees*, 34, 307–313.
- Xu JG, Liu YY, Li SP (1980) Study on cuttings and seedling cultivation of *Metasequoia glyptostroboides*. *Forestry Science and Technology Communication*, (9), 1–3. (in Chinese) [续建国, 刘玉媛, 黎寿朋 (1980) 水杉扦插育苗的研究. *林业科技通讯*, (9), 1–3.]
- Yang DJ, Xu ZC, Wang HW (2008) Propagation and construction technology of *Metasequoia glyptostroboides* in the surrounding area of Hongze Lake wetland. *Protection Forest Science and Technology*, (2), 87–88. (in Chinese) [杨登俊, 徐仲才, 王海伟 (2008) 洪泽湖湿地周边地区水杉繁殖与营造技术. *防护林科技*, (2), 87–88.]
- Yang G, Lü JF, Teixeira da Silva JA, Chen HF, Ma GH (2014) Shoot organogenesis from leaf explants of *Dayaoshania cotinifolia* W. T. Wang. *In Vitro Cellular Developmental Biology—Plant*, 50, 451–457.
- Yang YJ, Fu H, An DF (2015) Sowing and seedling technology of *Metasequoia glyptostroboides*. *Modern Rural Science and Technology*, 18, 49. (in Chinese) [杨玉杰, 付浩, 安东辉 (2015) 水杉播种育苗技术. *现代农村科技*, 18, 49.]
- Yi SR, Huang Y (2001) Successful cuttage propagation of *Thuja sutchuenensis*. *Plants*, (5), 30. (in Chinese) [易思荣, 黄娅 (2001) 崖柏扦插繁殖获得成功. *植物杂志*, (5), 30.]
- Yin LW, Yang B, Yang B, Zhang QC (2014) Seed vigor of *Taxus cuspidata* under cryopreservation. *Guizhou Agricultural Sciences*, 42(12), 53–55. (in Chinese with English abstract) [尹丽文, 杨波, 杨波, 张启昌 (2014) 超低温保存下东北红豆杉种子的活力. *贵州农业科学*, 42(12), 53–55.]
- You DM, Ma GL (2008) Effects of different litter layer depth on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. *Journal of Nanyang Normal University*, 17(6), 51–53. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 马广礼 (2008) 水杉枯落物对其种子萌发的影响初探. *南阳师范学院学报*, 17(6), 51–53.]
- Yu DP, Peng QX, Li CH, Xie KP, Zhang GZ, Li SL (2008) Research on the biological characters of the seeds of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Wild Plant Resources*, 27(6), 30–32. (in Chinese with English abstract) [余道平, 彭启新, 李策宏, 谢孔平, 张国珍, 李世丽 (2008) 梓叶槭种子生物学特性研究. *中国野生植物资源*, 27(6), 30–32.]
- Yu SX (1994) Study on *Taxus cuspidata* tissue culture. I. The induce of leaf callus. *Biotechnology*, 4(2), 30–32. (in Chinese with English abstract) [于世选 (1994) 东北红豆杉组织培养的研究. I. 叶片愈伤组织的诱导. *生物技术*, 4(2), 30–32.]
- Yu YG, Cai KF, Ling BF, Zhang CT, Xia ZJ (2012) Cuttings and seedling cultivation of leatherleaf of *Metasequoia glyptostroboides*. *Journal of Green Science and Technology*, (4), 148, 151. (in Chinese) [于永根, 蔡开锋, 凌柏芳, 张春桃, 夏钟杰 (2012) 水杉羽叶扦插育苗技术. *绿色科技*, (4), 148, 151.]
- Yu ZB (2008) Propagation and cultivation of *Metasequoia glyptostroboides*. *Northern Horticulture*, (6), 168–169. (in Chinese) [于泽波 (2008) 水杉的繁殖栽培. *北方园艺*, (6), 168–169.]
- Yuan YJ (2009) Wooden canopy to protect the survival of the status quo and its countermeasures. *Modern Agricultural Sciences*, 16(5), 132–133. (in Chinese with English abstract) [袁永俊 (2009) 华盖木生存现状及其保护对策. *现代农业科学*, 16(5), 132–133.]

- Zang RG, Dong M, Li JQ, Chen XY, Zeng SJ, Jiang MX, Li ZQ, Huang JH (2016) Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7130–7135. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红 (2016) 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. *生态学报*, 36, 7130–7135.]
- Zeng GW, Fu YZ, Lu J, Fu MZ (1997) Effects of intergeneric grafting on promotion of flowering and fruiting in *Metasequoia glyptostroboides*. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 23, 237–240. (in Chinese with English abstract) [曾广文, 傅远志, 陆军, 符梅忠 (1997) 异砧嫁接促进水杉开花结果的效应. *浙江农业大学学报*, 23, 237–240.]
- Zeng SJ, Huang WC, Wu KL, Zhang JX, Teixeira da Silva JA, Duan J (2016) In vitro propagation of *Paphiopedilum orchids*. *Critical Reviews in Biotechnology*, 36, 521–534.
- Zhang B, Mo NB, Chen L, Liang HW, Wang YB (2013) Adventitious shoot induction and plant regeneration of *Dayaoshania cotinifolia* W. T. Wang. *Plant Physiology Journal*, 49, 824–828. (in Chinese with English abstract) [张博, 莫耐波, 陈龙, 梁宏伟, 王玉兵 (2013) 瑶山苣苔的不定芽诱导及植株再生. *植物生理学报*, 49, 824–828.]
- Zhang M (2005) Cutting and seedling cultivation of *Metasequoia glyptostroboides* in winter. *Forestry Science and Technology Communication*, (9), 25–26. (in Chinese) [张梅 (2005) 水杉冬季扦插育苗技术. *林业科技通讯*, (9), 25–26.]
- Zhang RH, Gong GW, Shen XK, Zou DM, Kang ZX, Yang FC (1988) A study of pollen, seed and seedling of *Ostrya rederiana* Chun. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 8(4), 7–11. (in Chinese) [张若蕙, 龚关文, 沈锡康, 邹达明, 康志雄, 杨逢春 (1988) 天目铁木花粉、种子及幼苗的研究. *浙江林业科技*, 8(4), 7–11.]
- Zhang RH, Shen XK, Ni JH (1990) Cutting propagation of *Ostrya rederiana*. *Forestry Technology Communication*, (11), 2, 25. (in Chinese) [张若蕙, 沈锡康, 倪继红 (1990) 天目铁木扦插繁殖技术. *林业科技通讯*, (11), 2, 25.]
- Zhang SQ, Tan XM, Wu B, Lu W (2015) Study on seed breeding of *Thuja sutchuenensis*. *Agricultural Science & Technology*, 16, 712–715.
- Zheng YL, Sun WB (2009) Seed germination of huagaimu, a critically endangered plant endemic to southeastern Yunnan, China. *Horttechnology*, 19, 427–431.
- Zheng YL, Sun WB, Zhao XF (2008) Seed dormancy and germination of *Manglietiastrum sinicum* Law., a globally critical endangered plant in China. *Plant Physiology Communications*, 44, 100–102. (in Chinese with English abstract) [郑艳玲, 孙卫邦, 赵兴峰 (2008) 极度濒危植物华盖木的种子休眠与萌发. *植物生理学通讯*, 44, 100–102.]
- Zhu JF, Guan YY, Yuan HZ, Dong JS, Liu ZH (2009) Study on aseptic germination and rapid propagation of *Betula halophila*. *Hebei Forestry science and Technology*, (Suppl.), 1–3. (in Chinese) [朱建峰, 管耀文, 袁惠贞, 董军生, 刘朝华 (2009) 盐桦种子无菌萌发及快速繁殖研究. *河北林业科技*, (增刊), 1–3.]
- Zhu L, Guo QS, Qin AL, Pei SX, Zhu NN, Ma FQ (2014) Study on the hardwood cutting cultivation of a severely endangered species, *Thuja sutchuenensis*, in the world. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 29, 5–11. (in Chinese with English abstract) [朱莉, 郭泉水, 秦爱丽, 裴顺祥, 朱妮妮, 马凡强 (2014) 世界极危物种—崖柏幼树硬枝扦插繁殖研究. *河北林果研究*, 29, 5–11.]
- Zhu YY, Xu XT (2019) Effects of climate change on the distribution of wild population of *Metasequoia glyptostroboides*, an endangered and endemic species in China. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 1629–1636. (in Chinese with English abstract) [朱莹莹, 徐晓婷 (2019) 气候变化对我国特有濒危物种水杉野生种群分布的影响. *生态学杂志*, 38, 1629–1636.]

(责任编辑: 黄振英 责任编辑: 周玉荣)