



梵净山自然保护区珙桐萌蘖繁殖 在种群数量中的作用

卢志宏, 漆江², 代松³, 谭廷鸿⁴, 李海波⁵, 张晓东⁴, 杨传东^{4*}

(1 广西农业职业技术大学, 南宁 530001; 2 广西生态工程职业技术学院, 广西柳州 545004; 3 铜仁市林业科学院, 贵州铜仁 554300; 4 铜仁学院 贵州铜仁 554300; 5 贵州省梵净山自然保护区管理局, 贵州江口 554400)

摘要:为探讨梵净山自然保护区珙桐(*Davidia involucrata*)的繁殖策略,揭示萌蘖苗和实生苗在维持种群数量中的作用。采用每木调查法调查贵州省梵净山自然保护区标水岩珙桐种群,根据调查数据绘制径级结构图。以珙桐径级结构代替年龄结构,采用匀滑技术分别编制了萌蘖苗和实生苗种群静态生命表,并绘制存活曲线、死亡率曲线、消失率曲线及4个生存函数曲线。结果显示:(1)珙桐种群年龄结构存在一定的波动性,按萌蘖苗统计则幼龄个体占78.78%,按实生苗统计则幼龄个体占21.45%,两种统计的珙桐种群的生存曲线接近于Deevey II型。(2)珙桐种群整体是增长的,萌蘖苗 V_{spi} 高于 V_{sepi} (6.50%>2.30%)。(3)珙桐种群生存率呈单调下降趋势,萌蘖苗较明显。(4)珙桐种群累计死亡率呈单调上升的趋势,萌蘖苗更明显。(5)珙桐种群生存率和消失率曲线呈单调上升趋势,萌蘖苗和实生苗基本一致。标水岩珙桐种群属于增长型种群,存活曲线为Deevey II型,后期种群保持稳定,萌蘖繁殖有利于维持种群数量,在维持种群稳定中具有十分重要的作用。

关键词:珙桐;萌蘖苗;静态生命表;存活分析

中图分类号:S718.54 **文献标志码:**A

Effects of Sprouting Reproduction on the Population of *Davidia involucrata* in Fanjingshan Nature Reserve

LU Zhihong¹, QI Jiang², DAI Song³, TAN Tinghong⁴,
LI Haibo⁵, ZHANG Xiaodong⁴, YANG Chuandong^{4*}

(1 Guangxi Agricultural Vocational University, Nanning 530001, China; 2 Guangxi Eco-engineering Vocational and Technical College, Liuzhou, Guangxi 545004, China; 3 Tongren Academy of Forestry, Tongren, Guizhou 554300, China; 4 Tongren University, Tongren, Guizhou 554300, China; 5 Guizhou Fanjing Mountain National Nature Reserve Administration, Jiangkou, Guizhou 554400, China)

Abstract: To explore the reproductive strategy of *Davidia involucrata* in Fanjingshan Nature Reserve, so as to reveal the role of sprouting seedling and seeds seedling on the population maintaining, we investigated the population of *D. involucrata* in Biaoshuiyan of Fanjingshan Nature Reserve by per-tree survey. The diameter class structure chart was drawn according to the survey data, and which was used to replace the age structure. Then, the population static life tables of sprouting seedling and seeds seedling were compiled by using the uniform sliding technique. The survival curve, the mortality curve, the disappear-

收稿日期: 2022-08-12; 修改稿收到日期: 2023-04-10

基金项目: 中央引导地方科技发展基金项目(黔科中引地[2021]4010); 贵州省科学技术基金重点项目(黔科合基础[2019]1455号); 贵州省科技厅联合基金项目(黔科合 LH 字[2017]7325号); 铜仁学院植物资源保护与创新利用创新人才团队项目(CXTD[2020-22])

作者简介: 卢志宏(1982—), 男, 博士, 副教授, 主要从事种群生态学研究。E-mail: luzhihong305@163.com

* 通信作者: 杨传东, 高级工程师, 主要从事植物分类学研究。E-mail: yangchuandong306@163.com

ance rate curve and other four survival function curves were plotted. The results showed that: (1) There was a certain fluctuation in the population age structure of *D. involucrata*. The young individuals were counted 78.78% according to the statistics of sprouting seedlings, while it was 21.45% when according to the statistics of seeds seedlings. However, the survival curve of either kind of statistics was close to Devey II. (2) The population of *D. involucrata* was growing, and the V_{spi} of sprouting seedling was higher than that of V_{sepi} ($6.50\% > 2.30\%$). (3) The population of *D. involucrata* was decreased monotonically, and the sprouting seedling was more obvious. (4) The population cumulative mortality of *D. involucrata* showed a monotonically increasing trend, and the sprouting seedling was also more obvious. (5) The curve of survival rate and vanish rate of *D. involucrata* showed a monotonically upward trend, both sprouting seedling and seeds seedling kept a same trend. All of the above indicated that, the population of *D. involucrata* was a growing type, its survival curve belonged to Devey II, and the population would be stable in the later developing stage. The sprouting reproduction was more advantageous to maintain the population seedling quantity, and which had a very important role in maintaining the population stability of *D. involucrata*.

Key words: *Davidia involucrata*; sprouts; population life table; survival analysis

珙桐(*Davidia involucrata*)是中国特有的第三纪孑遗物种,有活化石之称,为中国一级重点保护珍稀濒危植物^[1-4],目前仅零星分布于中国西南地区^[5-9]。珙桐头状花序,无花瓣,而基部两片大型苞片呈花瓣状,远观如飞翔的鸽子,故称作鸽子花;珙桐种子外壳坚硬,透水透气性差,导致自然更新困难^[1,4,10]。

珙桐具有种子和萌蘖两种繁殖策略,二者之间存在着重要的权衡关系,萌蘖植物种子质量低、繁殖能力差、种子库小,导致产生的实生苗少,因此萌蘖繁殖就显得尤为重要,是一种重要补充策略^[11]。萌蘖植物具有在原地快速恢复和更新的能力,在种子更新失败时,萌蘖繁殖对维持种群稳定性具有十分重要的意义,表现为“驻留一定居”的权衡关系^[12],成年个体的萌蘖行为则暗示了其潜在的持续性^[13]。

剧烈干扰破坏种群时,萌蘖繁殖可以迅速使种群得到更新,较短时间恢复原先状态^[12,14],称为“驻留生态位”效应^[13],这种效应能够维持种群竞争优势,提高抗扰动能力^[15-17],有利于在干扰发生后占据资源和空间^[18],对维持种群稳定具有重要的生活史意义^[13,19-20]。珙桐种群主要以萌蘖更新为主,实生苗(种子繁殖)极少^[7-9]。珙桐依靠种子的自然更新十分困难,多数为萌蘖苗,可能和生境覆盖物、自身特性有关^[21-22]。梵净山珙桐种群中萌蘖苗多发生在倒木、损伤的大树根部,无损伤植株很少,而实生幼苗稀缺^[9],幼苗、幼树死亡率较高,幼苗和中龄级个体的不足是珙桐濒危的重要原因^[23-24],萌蘖繁殖是一种重要的更新方式^[25]。

从现有的关于珙桐种群数量动态方面的研究来

看,主要以萌蘖苗或实生苗(以基株为单位)数据进行种群动态分析,而忽略了两种繁殖方式的区别与联系,本研究主要探讨两种繁殖方式的径级(龄级)结构、存活曲线及生存状况,阐述萌蘖繁殖和种子繁殖(以基株为单位)在维持珙桐种群数量变化中的作用。

1 研究地概况

梵净山国家级自然保护区位于贵州省东北部,地处亚热带,具有亚热带季风山地湿润气候特征,地理位置为 $108^{\circ}45'5'' - 108^{\circ}48'30''E$, $27^{\circ}49'50'' - 28^{\circ}01'30''N$,境内最高点为凤凰顶,海拔 2 572 m,为武陵山脉的主峰。梵净山自然保护区年均气温 $5.0 \sim 17.0^{\circ}C$,年均无霜期 225~256 d,年均降水量 2 500 mm,相对湿度年均在 80% 以上,保护区内植被覆盖度在 80% 以上,海拔由低至高的植被景象有 4 个较为明显的垂直带谱,海拔 700~1 300 m 为常绿阔叶林带,常见乔木树种以白花树(*Styrax hypoglauca*)、缺萼枫香树(*Liquidambar acalycina*)、白辛树(*Pterostyrax psilophylla*)、中华槭(*Acer sinense*)、野核桃(*Juglans cathayensis*)、水青树(*Tetracentron sinensis*)、水青冈(*Fagus longipetiolata*)、厚皮栲(*Castanopsis chunii*)和石栎(*Lithocarpus glaber*)等为主。

2 研究方法

2.1 样地调查

2019 年 7 月 13—21 日在梵净山自然保护区标水岩山谷开展野外实地调查,调查范围: $108^{\circ}40'22''$

—108°40′26″E, 27°57′38″—27°57′41″N, 海拔 963 m, 进行每木调查, 记录高度、数量、胸径(DBH)、冠幅等指标, 共记录实生苗 57 株(萌蘖苗 400 株), 其胸径 1~56 cm, 树高 0.5~20 m, 冠幅 0.2~10 m。

2.2 径级结构划分

珙桐为国家一级重点保护植物, 因不能测定每株的具体年龄, 所以采用常用的“空间推时间”的方法, 用立木的胸径径级结构代替龄级研究珙桐种群动态^[26]。每木调查以基株为单位进行统计, 为更深入了解萌蘖繁殖和种子繁殖在珙桐种群数量中的作用, 有萌蘖枝条的则同时记录每个枝条的直径和高度。

根据调查研究所获得的数据以及珙桐的生活史, 将珙桐种群分为 12 个胸径径级。0<DBH<5 cm 为第 1 径级, 此后胸径每加 5 cm, 径级就加 1 级, 即 5 cm≤DBH<10 cm 为第 2 径级, 10 cm≤DBH<15 cm 为第 3 径级, 依此类推。将珙桐的径级由小到大看作是时间顺序, 即第 1 径级对应的是第 1 龄级, 第 2 径级对应的是第 2 龄级, 第 3 径级对应的是第 3 龄级, 依此类推。将珙桐划分为幼龄、中龄和成龄 3 个生活史阶段, 其中幼龄包括第 1 龄级和第 2 龄级, 中龄包括第 3 龄级和第 4 龄级, 成龄则包括第 5~12 龄级。分别统计各个龄级的株数, 编制珙桐种群的静态生命表, 进而对其动态变化进行分析^[27-28]。

2.3 种群径级结构的数量变化动态分析方法

采用种群径级结构的动态指数对梵净山自然保护区珙桐种群年龄结构进行定量的分析^[29]。公式为:

$$V_{nn} = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\% \tag{1}$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n) \tag{2}$$

式中: V_n 为种群从 $n(n=1, 2, \dots, k, k=11)$ 到 $n+1$ 径级(龄级)的个体数量变化动态; V_{pi} 为种群径级(龄级)结构的数量变化动态; S_n 为第 n 个径级(龄级)的个体数; S_{n+1} 为第 $n+1$ 个径级(龄级)的个体数; $\max(\dots)$ 为取括号中数列的最大值; $-1 \leq V_n \leq 1$, V_n 分别取正、0、负值时分别表示种群内两相邻的径级(龄级)个体数的增长、稳定、衰退的动态关系。 $-1 \leq V_{pi} \leq 1$, V_{pi} 分别取正、0、负值时分别表示整个种群径级(龄级)结构的数量增长、稳定、衰退的动态关系。 V_{sepi} 为萌蘖苗(以基株为单位); V_{spi} 为萌蘖苗种群数量动态。

当将未来的外部干扰考虑进来时,

$$V_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)}{[k \cdot \min(S_1, S_2, \dots, S_n)] \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \tag{3}$$

式中: k 为种群的径级数; V_n 、 V_{pi} 、 S_n 代表的意义均与上述相同。

2.4 静态生命表编制

标水岩珙桐静态生命表编制, 由于静态生命表反映的是种群多个世代重叠的年龄动态, 并不是对这个种群全部生活史的追踪, 因此经常会在实际应用中出现死亡率为负数的情况, 鉴于此, 常采用匀滑技术对各个径级(龄级)的个体数目进行匀滑修正^[30], 然后使用匀滑后的数据编制种群静态生命表, 本研究也采用这种匀滑技术。

静态生命表包括以下内容: 珙桐种群 x 径级(龄级)的株数(a_x)、匀滑修正后的 x 径级(龄级)的株数(a_x^*)、 x 级开始的标准化存活株数(l_x)、 x 到 $x+1$ 径级(龄级)间的标准化死亡株数(d_x)、 x 到 $x+1$ 径级(龄级)间的死亡率(q_x)、 x 到 $x+1$ 径级间的存活株数(L_x)、 x 到超过 x 径级(龄级)的总株数(T_x)、进入 x 径级(龄级)的个体生命期望(e_x)、消失率(K_x)、存活率(S_x)。生命表中的各项数值都是相关联的, 其具体关系式为:

$$l_x = (a_x / a_0) \times 1000 \tag{4}$$

$$S_x = l_{x+1} / l_x \tag{5}$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \tag{6}$$

$$q_x = (d_x / l_x) \times 100\% \tag{7}$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2 \tag{8}$$

$$T_x = \sum_x^\infty L_x \tag{9}$$

$$e_x = T_x / l_x \tag{10}$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \tag{11}$$

根据以上各项数据处理, 绘制珙桐种群的静态生命表。

2.5 生存分析

采样种群生存率函数 $S(i)$ 、累计死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(ti)$ 和危险率函数 $\lambda(ti)$ 等 4 个函数进行珙桐种群生存分析。4 个函数计算公式分别为:

$$S(i) = S_1 \times S_2 \cdots \times S_i \tag{12}$$

$$F(i) = 1 - S(i) \tag{13}$$

$$f(ti) = (S_1 - S_{i-1}) / h_i \tag{14}$$

$$\lambda(ti) = 2(1 - S_i) / [h_i(1 + S_i)] \tag{15}$$

式中: S_i 为存活率; h_i 为径级(龄级)宽度。

根据上述值,绘制出珙桐种群的生存率曲线、累计死亡率曲线、死亡密度曲线以及危险率曲线^[31-32]。

3 结果与分析

3.1 径级结构分析

由图 1 可以看出,统计萌蘖枝条后的种群数量径级(龄级)结构大体上呈现不断下降的趋势,第 1 径级的个体数量共有 284 株,占总数的 71.00%;1~2 径级(龄级)为幼龄阶段,个体数共有 315 株,占总数的 78.75%,3~5 径级(龄级)为中龄阶段,个体数共有 61 株,占总数的 15.25%,6~12 径级(龄级)为成龄个体,仅有 24 株,占总数的 6.00%。实生苗(以基株为单位)径级(龄级)结构大体上呈对称分布,1~2 径级(龄级)为幼龄阶段,个体数共有 12 株,占总数的 21.45%,3~5 径级(龄级)为中龄阶段,个体数共有 25 株,占总数的 43.86%,6~12 径级(龄级)为成龄阶段,个体数共有 20 株,占总数的 23.09%,8 和 10 径级(龄级)没有个体。这种现象说明幼龄个体能稳定成长,成龄个体成长不稳定。萌蘖繁殖是对种子繁殖的一种补充,珙桐的萌生枝条较多,且在野外调查过程中,个别个体枝干上半部分死亡,或有树洞,中空的现象,而萌蘖枝条可以维持该个体的生存。

3.2 种群年龄结构的数量动态变化

根据陈晓德^[27]推导的动态指数,计算得到珙桐种群实生苗(以基株为单位计算)和萌蘖苗种群各个相邻径级间的数量动态变化。

由表 1 可知,实生苗(以基株为单位计算)种群的第 2,3,5,8,11 径级(龄级)的 V_n 都是负数,表明珙桐种群在这 5 个径级(龄级)更新比较差,个体数量呈衰退的趋势。但整个种群径级(龄级)结构指数 $V_{pi}=25.34\%$,将未来的外部干扰考虑进来时 $V_{pi}=2.30\%>0$,因此现阶段珙桐种群在整体上是增长的。

计算萌蘖苗种群的第 8 和 11 径级(龄级)的 V_n 是负数,第 5 径级(龄级)的 V_n 是 0,表明这 3 个径级(龄级)的更新较差,呈衰退趋势。整个种群径级(龄级)结构指数 $V_{pi}=71.51\%$,将未来的外部干扰考虑进来时 $V_{pi}=6.50\%>0$,因此现阶段珙桐种群在整体上是增长的。通过对实生苗和萌蘖苗的对比分析,幼龄和中龄阶段的更新明显不同,甚至是相反的,而在成龄阶段 6~11 径级(龄级)几乎相同,可能是中龄阶段的珙桐受到外界干扰,如地上部分死亡,倒伏,树洞,中空等现象发生,通过萌蘖繁殖维持个体存活,直到恢复原先状态。现阶段的珙桐种群表现为增长型种群,萌蘖繁殖策略在维持种群稳定方面具有重要的作用。

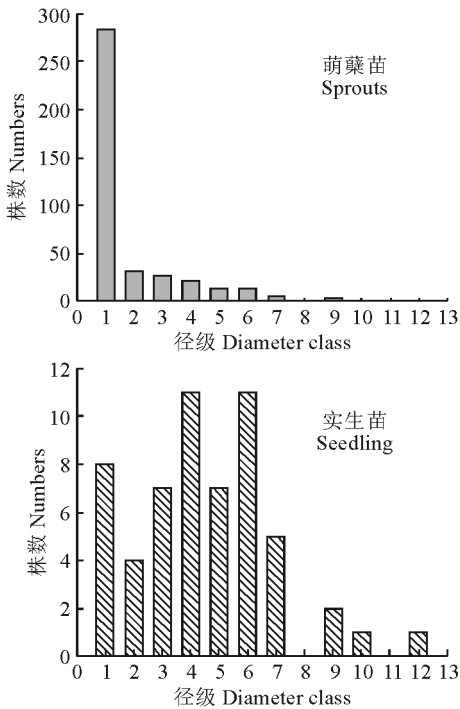


图 1 珙桐种群径级结构分析

Fig. 1 Diameter structure of *Davidia involucrata* population

表 1 珙桐种群的数量动态

Table 1 Quantitative dynamics of *D. involucrata* populations

V_n	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7	V_8	V_9	V_{10}	V_{11}
实生苗 Seedling	50.00	-42.86	-36.36	36.36	-36.36	54.55	100.00	-100.00	50.00	100.00	-100.00
萌蘖苗 Sprouts	89.08	12.90	22.22	38.10	0.00	61.54	80.00	-66.67	66.67	100.00	-100.00

3.3 静态生命表的编制与存活曲线分析

根据标水岩珙桐胸径数据经分析编制萌蘖苗和实生苗静态生命表(表 2)。由表 2 可以看出,实生苗的幼龄和成年个体较少,中龄个体较多。 e_x 反映 x 径级内个体生命期望的寿命,第 1 径级的数值最

高,为 5.038,随着径级(龄级)的增加而降低;可能是因为珙桐种子萌发困难,仅在适合的环境下容易萌发并建成个体,而随着个体的生长,容易受到环境干扰。存活曲线能够反映种群个体在各个径级(龄级)的存活状况,经 SPSS 25 分析,实生苗的幂函数和

指数方程式分别为：
 $y=7.601x^{-0.158},R^2=0.684,F=21.619$
 $y=7.464e^{-0.038x},R^2=0.886,F=77.557$
指数方程的 R^2 和 F 值均大于幂函数的,实生
苗生存曲线趋向于 Deevey II 型曲线。
萌蘖苗的幼龄个体数目相对较多,随着径级(龄
级)的增大个体数不断降低,第 1 径级的个体生命期
望最高,为 3.609,在第 1~7 和 8~12 径级(龄级)

内随着径级(龄级)增加而降低,第 7 径级(龄级)为
拐点。萌蘖苗的幂函数和指数方程式分别为：
 $y=11.022x^{-0.608},R^2=0.650,F=18.581$
 $y=10.56e^{-0.149x},R^2=0.891,F=81.690$
指数方程的 R^2 和 F 值均大于幂函数的,萌蘖
苗存活曲线趋向于 Deevey II 型曲线。因此,标水岩
珙桐种群存活曲线属于 Deevey II 型曲线,各个径级
(龄级)具有相同的死亡率,成龄生长趋于稳定。

表 2 珙桐种群静态生命表

Table 2 Static lifetable of *D. involucrata* populations

珙桐 <i>D. invo- lucrata</i>	龄级 Age class	径级 Diameter class	组中值 Class mid-value	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
实生苗 Seedling	1	0~5	2.5	8	15	1 000	6.908	133	0.133	934	5 038	5.038	0.143	0.979
	2	5~10	5.5	4	13	867	6.765	134	0.155	800	4 104	4.734	0.168	0.975
	3	10~15	13.0	7	11	733	6.597	133	0.181	667	3 304	4.508	0.200	0.970
	4	15~20	17.5	11	9	600	6.397	133	0.222	534	2 637	4.395	0.251	0.961
	5	20~25	22.5	7	7	467	6.146	0	0	467	2 103	4.503	0	1.000
	6	25~30	27.5	11	7	467	6.146	67	0.143	434	1 636	3.503	0.155	0.975
	7	30~35	33.5	5	6	400	5.991	67	0.168	367	1 202	3.005	0.183	0.969
	8	35~40	0	0	5	333	5.808	66	0.198	300	835	2.508	0.221	0.962
	9	40~45	42.5	2	4	267	5.587	67	0.251	234	535	2.004	0.289	0.948
	10	45~50	46.0	1	3	200	5.298	67	0.335	167	301	1.505	0.408	0.923
	11	50~55	0	0	2	133	4.890	66	0.496	100	134	1.008	0.686	0.860
	12	55~60	56.0	1	1	67	4.205	—	—	34	34	0.507	4.205	—
萌蘖苗 Sprouts	1	0~5	3.0	284	285	1 000	6.908	140	0.140	930	3 609	3.609	0.151	0.978
	2	5~10	7.5	31	245	860	6.757	141	0.164	790	2 679	3.115	0.179	0.973
	3	10~15	12.5	27	205	719	6.578	140	0.195	649	1 889	2.627	0.217	0.967
	4	15~20	17.5	21	165	579	6.361	140	0.242	509	1 240	2.142	0.277	0.956
	5	20~25	22.0	13	125	439	6.084	141	0.321	369	731	1.665	0.387	0.936
	6	25~30	27.0	13	85	298	5.697	140	0.470	228	362	1.215	0.634	0.889
	7	30~35	33.5	5	45	158	5.063	140	0.886	88	134	0.848	2.172	0.571
	8	35~40	37.0	1	5	18	2.890	4	0.222	16	46	2.556	0.251	0.913
	9	40~45	42.0	3	4	14	2.639	3	0.214	13	30	2.143	0.241	0.909
	10	45~50	45.0	1	3	11	2.398	4	0.364	9	17	1.545	0.452	0.812
	11	50~55	0	0	2	7	1.946	3	0.429	6	8	1.143	0.560	0.712
	12	55~60	56.0	1	1	4	1.386	—	—	2	2	0.500	1.386	—

注:“—”表示由于 12 为最后一个龄级而无法计算的数据。

Note: “—” represent the incalculable data because 12 is the last age classs.

3.4 生存分析

由图 2 可以看出:实生苗和萌蘖苗的生存率曲
线单调下降,累计死亡率单调上升,死亡率和消失率
曲线走向一致,消失率曲线波动大一些;消失率曲线
最大值均出现在第 7 径级(龄级),死亡率曲线最大
值均出现在第 11 径级(龄级)。死亡密度曲线较为
平缓,危险率曲线波动较大,尤其是萌蘖苗的变化幅
度更大,而前期的危险率几乎相同,后期差异增大,

说明萌蘖苗的作用主要在 5~7 径级(龄级)维持种群数量,而后期对种群稳定的作用较小。

从生存率函数、死亡密度函数、死亡率密度和危险率函数分析种群结构和数量动态,实生苗各个径

级(龄级)死亡率相同,种群比较稳定;萌蘖苗前期下降、中后期稳定的特点;珙桐在中龄和成龄阶段受扰动后,萌蘖繁殖大量增加幼龄(第 1,2 径级)个体数量,在原地维持和恢复,保持种群数量的稳定。

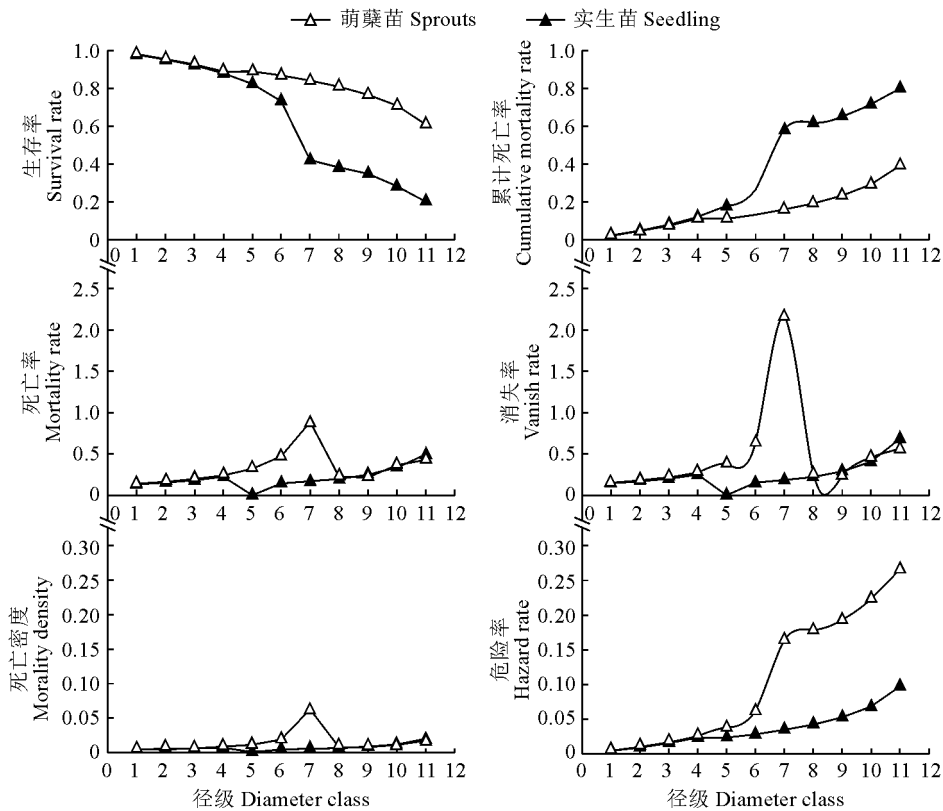


图 2 珙桐种群的生存分析曲线

Fig. 2 Survival analysis curves of *D. involucrata* populations

4 讨 论

一般认为萌蘖繁殖可以维持种群的稳定性^[12,33-34],成龄阶段萌蘖繁殖暗示着种群具有潜在的可持续性^[20],而多数物种在成龄阶段丧失了萌蘖繁殖能力。在实地调查中,珙桐的萌蘖现象主要集中在成龄个体,实生苗幼龄阶段未发现萌蘖现象,成龄个体受到干扰时,萌蘖繁殖可以就地恢复,维持种群数量,有利于种群的稳定性。

一般认为萌蘖植物的种子繁殖能力有限,种子库较小和种子质量低,实生苗少,萌蘖更新是一种补充策略^[35]。珙桐种子外壳坚硬,自然萌发率极低,实生苗极少,因此其萌蘖更新成为其一种重要的繁殖策略。

从珙桐种群结构来看,罗柏青等分析滇东北珙桐群落时指出,珙桐更新形式以萌蘖为主,极少见实生苗,具有衰退迹象^[36]。珙桐有性繁殖能力很弱,幼树几乎都是靠萌蘖产生的萌蘖苗^[23],在不适于种

子萌发的环境下,萌蘖维持了珙桐种群的繁衍^[8]。

吴明开等在研究梵净山珙桐种群时指出,珙桐大树根部萌条居多,实生幼苗稀缺,为衰退型种群^[9]。并指出前期锐减、中期稳定和后期衰退,认为幼苗和中龄级个体不足是珙桐濒危的重要原因,本调查也呈现出前期减少,中期稳定的规律。对比径级,可以发现前者调查的径级Ⅸ为 40~45 cm,本研究最大径级Ⅺ为 55~60 cm,超过前者 3 个径级,因此在相似的研究区域内,珙桐种群数量动态规律与吴明开等的结论差异较大,为增长型种群。造成相同研究区域内差异较大的原因可能是因调查方式不同引起的,本研究在标水岩珙桐分布区域内进行了每木调查,而前者的研究采取随机大样方进行调查,二者的差异可能由样本抽取方法导致。

虽然,光叶珙桐萌生力较强,但萌条多见于倒木、树桩、根际等,生长状况良好,无损伤的植株鲜见萌生苗^[25]。在实地调查过程中,发现了 2 个极端案例,位于沟谷底部一株胸径 40 cm 的珙桐根部受水

流冲刷,直径几毫米的细小的萌蘖枝条极为密集,而在地势较平坦的地方另一株在 1.5 m 位置有 3 个直径 20 cm 左右的分支,基部没有萌蘖现象,可能是由于萌蘖繁殖恢复了原有个体的空间资源,即有利于维持种群数量稳定。

陈光平等在分析宽阔水自然保护区珙桐种群结构时指出成年及老年珙桐比重大,实生苗和幼树严重缺乏,萌蘖苗多而成活率很低,总体属于衰退型种群^[37]。萌蘖苗成活率低,维持了干扰前个体的竞争优势,有利于恢复原有的生存空间,对种群稳定具有

重要意义。喻理飞认为过度干扰是造成珙桐林衰退的主要原因,可通过自身更新恢复种群稳定^[25],同时也说明珙桐的萌蘖繁殖策略是进化选择的必然结果。

5 结 论

通过分析珙桐 2 种繁殖策略下现存的种群结构,研究表明萌蘖繁殖和种子繁殖在幼龄阶段存在明显差异,萌蘖繁殖是种子繁殖的重要补充策略,萌蘖繁殖有利于维持种群数量,而在成龄阶段两种策略作用相似。

参考文献:

- [1]

钟章成,秦自生,史建慧. 四川卧龙地区珙桐群落特征的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学丛刊,1984,**8**(4): 253-263.
ZHONG Z C, QIN Z S, SHI J H. Primary study on dovetree community structure in Wolong region, Sichuan Province[J]. *Acta Phytoecologica & Geobotanica Sinica*, 1984, **8**(4): 253-263.
- [2]

杨业勤,徐友源. 贵州珙桐生态特性的初步研究[J]. 林业科学, 1986,**22**(4): 426-430.
YANG Y Q, XU Y Y. Primary study on ecological characters of dovetree in Guizhou Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1986, **22**(4): 426-430.
- [3]

贺金生,林 洁,陈伟烈. 我国珍稀特有植物珙桐的现状及其保护[J]. 生物多样性,1995,**3**(4): 213-221.
HE J S, LIN J, CHEN W L. The current status of endemic and endangered species *Davidia involucrata* and the preserving strategies[J]. *Chinese Biodiversity*, 1995, **3**(4): 213-221.
- [4]

LIU Q S, RAMESH R V, XU W J, *et al.* Transcriptomic responses of dove tree (*Davidia involucrata* Baill.) to heat stress at the seedling stage[J]. *Forests*, 2019, **10**(8): 656-672.
- [5]

傅立国. 中国植物红皮书:第 1 册[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 474-475.
FU L G. China red data book of plants: Vol. 1[M]. Beijing: Science Press, 1992: 474-475.
- [6]

焦 健. 甘肃文县珙桐群落的组成结构数量特征[J]. 甘肃农业大学学报,1995,**30**(2): 189-193.
JIAO J. The quantitative characters of *Davidia involucrata* communities in Wen County of Gansu Province[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 1995, **30**(2): 189-193.
- [7]

沈泽昊,林 洁,陈伟烈,等. 四川卧龙地区珙桐群落的结构与更新研究[J]. 植物生态学报,1999,**23**(6): 562-567.
SHEN Z H, LIN J, CHEN W L, *et al.* Structure and regeneration of *Davidia involucrata* communities at Wolong region, Sichuan Province[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1999, **23**(6): 562-567.
- [8]

马宇飞,李俊清. 湖北七姊妹山珙桐种群结构研究[J]. 北京林业大学学报,2005,**27**(3): 12-16.
MA Y F, LI J Q. Population structure of *Davidia involucrata* in Mt. Seven-sister nature reserve of central China's Hubei Province [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, **27**(3): 12-16.
- [9]

吴明开,沈志君,刘 海,等. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析[J]. 生态学杂志,2012,**31**(6): 1 419-1 424.
WU M K, SHEN Z J, LIU H, *et al.* Life table and survival analysis of natural *Davidia involucrata* population in Fanjing Mountain Nature Reserve, Guizhou Province of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(6): 1 419-1 424.
- [10]

刘海洋,金晓玲,薛会雯,等. 珙桐的群落特征及种群生态学研究进展[J]. 中国农学通报,2012,**28**(22): 1-4.
LIU H Y, JIN X L, XUE H W, *et al.* Research progress on community characteristics and population ecology of *Davidia involucrata* Baill. [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, **28**(22): 1-4.
- [11]

JON E K, MELANIE B K, WILLIAM J B. Stem demography and post-fire recruitment of a resprouting serotinous conifer[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **10**: 69-76.
- [12]

STEVEN I H, STEWARD T A P, WILLIAM J B. Predicting extinction risks for plants: Environmental stochasticity cansave declining populations[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, **15**(12): 516-520.
- [13]

BOND W J, MIDGLEY J J. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(1): 45-51.
- [14]

ROBERT R W, PETER L C. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: A field guide to the storage effects [J]. *The American Naturalist*, 1985, **125**(6): 769-787.
- [15]

GRANT C D, LONERAGAN W A. The effects of burning on the understorey composition of 11-13 year-old rehabilitated bauxite mines in Western Australia[J]. *Plant Ecology*, 1999, **145**(2): 291-305.
- [16]

史浩伯,师庆东,戴 岳,等. 克里雅河尾间绿洲胡杨种群年龄结构对地下水埋深的响应[J]. 西北植物学报,2021,**41**(8): 1 401-1 408.
SHI H B, SHI Q D, DAI Y, *et al.* Response of age structure of *Populus euphratica* population to groundwater depth in the oasis at the end of Keriya River[J]. *Acta Botanica Borali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(8): 1 401-1 408.
- [17]

王雁青,姚 凯,王晓东,等. 茂兰喀斯特区圆果化香的种内和种间竞争强度分析[J]. 西北植物学报,2021,**41**(5): 880-888.
WANG Y Q, YAO K, WANG X S, *et al.* Intraspecies and

interspecies competition intensity analysis of *Platycarya longipes* in karst area of Maolan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(5): 880-888.

[18] 吴 刚,肖 寒,李 静,等.珍稀濒危植物珙桐的生存与人为活动的关系[J].应用生态学报,2000,**11**(4): 493-496.
WU G, XIAO H, LI J, *et al.* Relationship between human activities and survival of rare and endangered species *Davidia involucrata* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(4): 493-496.

[19] EDWIN M E, NICHOLAS V L B. Forest damage and recovery from catastrophic wind [J]. *The Botanical Review*, 1996, **62**(2): 113-185.

[20] BELLINGHAM P J, SPARROW A D. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities [J]. *Oikos*, 2000, **89**(2): 409-416.

[21] 李 尤,苏智先,张素兰,等.珙桐群落种内与种间竞争研究[J].云南植物研究,2006,**28**(6): 625-630.
LI Y, SU Z X, ZHANG S L. Intraspecific and interspecific competition in *Davidia involucrata* (Davidiaceae) community[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2006, **28**(6): 625-630.

[22] 金晓玲,刘海洋,谷志荣,等.八大公山自然保护区珙桐群落结构与物种多样性研究[J].中国农学通报,2012,**28**(22): 101-106.
JIN X L, LIU H Y, GU Z R, *et al.* Community structure and species diversity of *Davidia involucrata* in Badagongshan National Nature Reserve[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, **28**(22): 101-106.

[23] 杨心兵,刘胜祥,杨福生.湖北省后河自然保护区光叶珙桐种群结构的研究[J].生物学杂志,2000,**17**(1): 16-18.
YANG X B, LIU S X, YANG F S. A study on the structure of *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* population in Houhe, Hubei Province[J]. *Journal of Biology*, 2000, **17**(1): 16-18.

[24] 陈 艳,苏智先.中国珍稀濒危孑遗植物珙桐种群的保护[J].生态学报,2011,**31**(19): 5 466-5 474.
CHEN Y, SU Z X. Research on the protection of *Davidia involucrata* populations, a rare and endangered plant endemic to China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(19): 5 466-5 474.

[25] 喻理飞.贵州柏箐喀斯特高原区珙桐群落特征研究[J].贵州科学,2002,**20**(3): 44-47.
YU L F. Study on characteristic *Davididia involucrata* community in Baiqing Karst platform area in Guizhou [J]. *Guizhou Science*, 2002, **20**(3): 44-47.

[26] 张志祥,刘 鹏,蔡妙珍,等.九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态[J].植物生态学报,2008,**32**(5): 1 146-1 156.
ZHANG Z X, LIU P, CAI M Z, *et al.* Population quantitative characteristics and dynamics of rare and endangered *tsuga tchekiangensis* in Jiulongshan Nature Reserve of China[J]. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version), 2008, **32**(5): 1 146-1 156.

[27] 陈晓德.植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J].生态学报,1998,**18**(2): 214-217.
CHEN X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics[J]. *Acta Ecological Sinica*, 1998, **18**(2): 214-217.

[28] 杨慧琴,刘圆媛,刘芳黎,等.西南特有濒危植物大王杜鹃种群结构及动态特征[J].西北植物学报,2020,**40**(12): 2 148-2 156.
YANG H Q, LIU Y H, LIU F L, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of an endangered and endemic species *Rhododendron rex* subsp. *rex* in southwest, China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(12): 2 148-2 156.

[29] 江 波,周先容,尚 进,等.中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态[J].生态学报,2018,**38**(3): 1 016-1 027.
JIANG B, ZHOU X R, SHANG J, *et al.* Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch, a plant endemic to China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(3): 1 016-1 027.

[30] 冯金朝,袁 飞,徐 刚.贵州雷公山自然保护区秃杉天然种群生命表[J].生态学杂志,2009,**28**(7): 1 234-1 238.
FENG J C, YUAN F, XU G, *et al.* Life table of natural *Taiwania flousiana* population in Leigong Mountain Nature Reserve of Guizhou Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(7): 1 234-1 238.

[31] INGO K. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1995, **6**(6): 853-856.

[32] 肖书礼,付梦媛,杨 科,等.极小种群野生植物峨眉含笑种群结构与数量动态[J].西北植物学报,2019,**39**(7): 1 279-1 288.
XIAO S L, FU M Y, YANG K, *et al.* Population structure and quantitative dynamics of an extremely small population, *Michelia wilsoni* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(7): 1 279-1 288.

[33] YAMAMOTO S I, NISHIMURA N, MATSUI K. Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1995, **6**(6): 875-886.

[34] KRUGER L M, MIDGLEY J J, COWLING R M. Resprouters vs reseeders in South African forest trees: A model based on forest canopy height[J]. *Functional Ecology*, 1997, **11**(1): 101-105.

[35] 汪正祥,刘胜祥,雷 耘,等.湖北后河国家级自然保护区光叶珙桐群落物种多样性特征[J].华中师范大学学报(自然科学版),2000,**34**(1): 84-87.
WANG Z X, LIU S X, LEI Y, *et al.* Characteristics of the species diversity of *Davidia involucrata* var. *vilmoriniana* in Hubei Houhe National Nature Reserve[J]. *Journal of Central China Normal University* (Natural Science Edition), 2000, **34**(1): 84-87.

[36] 罗柏青,杜 凡,王 娟,等.滇东北珙桐群落结构特征研究[J].林业调查规划,2009,**34**(1): 15-20.
LUO B Q, DU F, WANG J, *et al.* Study on characteristics of community structure of *Davidia involucrata* in northeastern Yunnan[J]. *Forest Inventory and Planning*, 2009, **34**(1): 15-20.

[37] 陈光平,蒲屹芸,安明志,等.宽阔水国家级自然保护区珙桐群落特征及演替趋势分析[J].现代农业科技,2016(22): 132-135.
CHEN G P, PU Y Y, AN M T, *et al.* Analysis on community characteristics and succession tendency of *Davidia involucrata* at Kuankuoshui National Nature Reserve[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2016(22): 132-135.

(编辑:潘新社)