

文章编号 1674-7054(2018)02-0189-09

华石斛种群动态与繁殖策略的相关性分析

王童欣, 戚山江, 宋希强, 孟千万, 于旭东

(海南大学 热带农林学院 / 环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228)

摘 要 根据中国海南特有兰花种华石斛(*Dendrobium sinense*)的生物学特征调查和种群监测观察, 计算其各龄级的存活数、出现频率和子代数, 描述其繁殖行为和机制, 根据不同龄级植株存活数及平均子代数编制种群静态生命表和生殖力表、绘制存活曲线和年龄锥体, 并构建 Leslie 矩阵模型对种群数量动态过程进行预测, 根据物候特征和克隆生长观察, 分析生殖行为和繁殖策略, 并研究种群数量动态与生殖行为及年龄锥体之间的关系。结果表明, 华石斛的种群年龄锥体属于壶型锥体, 种群存活表现为 Deevey I 型, 种群的净增长率、内禀增长率和周限增长率较低, 属于衰退型种群, 这与 Leslie 矩阵模型对种群的预测结果相似。华石斛的生殖行为兼具无性繁殖和有性繁殖, 无性繁殖不增加种群的个体数量, 可延续基株的寿命以维持种群数量, 并为有性繁殖积累营养。华石斛平均开花和结实率仅为 19.38% 和 25.61%, 外加且幼苗萌发困难的局限性, 致使华石斛幼苗补充严重不足, 因此, 华石斛的迁地保护和组培苗野外驯化迫在眉睫。

关键词 华石斛 种群动态 繁殖分配 海南特有种

中图分类号 Q948.121

文献标志码 A

DOI :10.15886/j.cnki.rdsxb.2018.02.010

华石斛(*Dendrobium sinense*)是兰科石斛属多年附生植物, 属于中国特有种, 自然分布于海南省海拔 1000 m 以上的中西部山区^[1]。华石斛具有极高的药用价值, 其中菲类和联类化合物表现出较强的抗肿瘤活性, 也可用作妇科用药研发的先导化合物^[2]。石斛属类植物兼具药用价值和观赏价值, 市场需求大, 目前主要依靠野外采挖, 致使我国野生石斛资源遭到严重破坏, 尤其是野生华石斛资源濒临灭绝^[3]。种群动态分析的应用可以了解种群的受干扰情况, 揭示种群的存活率和繁殖可能性, 预测种群的发展趋势。据报道, 国内很多学者利用该方法, 为濒危物种制定保护措施, 为合理利用现有资源提供理论依据^[4]。李丹利用种群动态分析方法, 对海南野生龙脑香科植物在非保护区和保护区内的种群进行比较研究, 发现保护区的建立保证了植物种群的演替发展^[5]。赵志刚通过种群动态监测对我国格木种质资源进行了系统研究, 为格木保护机制提供科学依据^[6]。兰科植物的生境比较特殊, 种子萌发不易观察, 年龄难以准确判断, 人为干扰严重, 种种因素制约了种群数量动态分析。目前, 关于华石斛在组织培养和菌根生物学方面的研究已取得一定成果^[7], 但是, 由于其生活史复杂, 保育工作困难, 种群动态方面的研究基本处于空白状态, 在很大程度上决定了华石斛发育及繁殖方面的研究进展。笔者在华石斛生物学特性和种群监测的研究基础上, 编制静态生命表和生殖力表、绘制存活曲线和年龄锥体, 探讨华石斛种群的动态变化, 建立 Leslie 矩阵模型和 Lefkovich 矩阵模型预测种群动态变化情况, 以连续增长模型 $N_t = N_0 e^{rt}$ 定量预测种群数量变化, 并比较了它们的异同。利用华石斛的年龄锥体和繁殖策略以验证其种群数量动态的分析结果进而阐明它们之间的相关性。利用种群数量动态的分析, 结合生物学观察结果, 探讨华石斛的濒危机制, 为更好地保护和利用这一珍贵的植物资源提供理论依据。

收稿日期 2017-02-18 修回日期 2018-04-11

基金项目: 中央财政林业科技推广示范资金(琼[2015]TG03)、国家农业公益性行业科研专项(201303117)、中国热带农业科学院基本科研业务费专项(1630052016008)

作者简介: 王童欣(1990-), 女, 农艺师, 硕士, 研究方向: 植物资源与利用。E-mail: wang_tongxin@qq.com

通信作者: 于旭东(1974-), 男, 副教授, 研究方向: 植物资源与利用。E-mail: doeast@163.com

1 材料与方法

1.1 研究区概况 霸王岭国家级自然保护区位于海南岛西南部山区,是森林生态系统类型的自然保护区,海拔 100~1 654 m,地理范围是 18°87'~19°20'N,108°88'~109°33'E。该地区属于热带季风气候,干湿季明显,年平均气温 24.2 °C,年平均降水量为 2 500 mm,每年 5~10 月为雨季,11 月至翌年 4 月为旱季。保护区以山地为主,随着海拔的升高,优势植被类型依次是低地雨林、山地雨林、山地常绿林和山顶矮林。本研究选择在有华石斛分布的东五地区进行,该地区的植被类型为热带山地常绿林和热带山顶矮林,附生植物丰富,海拔在 1 150~1 350 m 范围。7 月份气温最高,达 36 °C,1 月份最低,为 1.33 °C,年平均气温为 21.3 °C。各月份平均相对湿度达 90%以上,年平均湿度为 84.2%。

1.2 生物学特征调查 2011 年 9 月,在霸王岭东五地区设置 5 条 5 m×50 m 的样带,记录样带的地理位置和海拔高度。把样带划分成 5 m×5 m 的小样方。以一丛华石斛为单位,对样方内宿主树上的华石斛进行挂牌标记,记录假鳞茎数量、最长假鳞茎长度和开花数量。由于每年每个基株只从新假鳞茎基部萌发产生新假鳞茎,老假鳞茎枯死会留下痕迹,以假鳞茎数量确定基株的年龄,统计样带内各龄级基株开花数量。确定样方内达到有性繁殖期的基株的年龄,统计其 1 年生幼苗,以计算达到有性繁殖期基株产生的子代数量。

1.3 种群数量的监测 从 2011 年开始,每年 9 月份统计 5 条样带内标记的每丛华石斛的假鳞茎数量、有叶假鳞茎数量、最长假鳞茎长度和开花数量,并于当年 10 月底统计华石斛的结实数。监测期间内,记录样带内华石斛新生、死亡(掉落、枯亡)个体情况。从 2015 年开始,每个样带内随机挑选部分华石斛株丛测量所有绿色假鳞茎的长度计算克隆生长的强度。

1.4 种群数量动态分析

1.4.1 静态生命表的编制 华石斛植株生长成单链状且具有明显时空标记,故采用“空间推时间”方法编制静态生命表^[8]。 X 为龄级, l_x (存活率) X 龄级开始时的标准化存活数(1 000), d_x (死亡数),从 X 龄级到 $X+1$ 龄级的标准化死亡数, q_x (死亡率) X 龄级的基株死亡率, $q_x=d_x/l_x \times 1000$, L_x 从 X 到 $X+1$ 的平均存活基株数, $L_x=(l_x+l_{x+1})/2$, T_x X 龄级至超过各龄级的基株总数, $T_x=L_x+L_{x+1}+L_{x+2}+\dots$, e_x (生命期望) 进入 X 龄级基株的生命期望, $e_x=T_x/l_x$, μ_x (存活数) X 龄级开始时的实际存活数(基株数/500 m²), K_x 种群消失率, $K_x=\ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

1.4.2 存活曲线和死亡率曲线的绘制 根据各龄级组个体数量相对时间作图,得出特定年龄的死亡率。以死亡率为纵坐标,龄级为横坐标绘制死亡率曲线。以存活量的对数值为纵坐标,龄级为横坐标绘制存活曲线^[9]。

1.4.3 种群生殖力表的编制 种群生殖力表包含 X , 龄级, l_x X 龄级时的存活率, m_x X 龄级基株平均生产的子代数(以实测成熟基株数和 1 龄苗数计算)。计算种群净增殖率 $R_0=\sum l_x m_x$, 内禀增长率 $r_m=\ln R_0/T$, 周限增长率 $\lambda=e^r$, 世代平均周期 $T=\sum X l_x m_x / \sum l_x m_x$ ^[8]。

1.4.4 Leslie 矩阵模型的构建和动态数量预测 根据存活率计算得出总存活率 P_x (X 龄级到 $X+1$ 龄级的总存活率) $P_x=L_{x+1}/L_x=(l_{x+1}+l_{x+2})/(l_x+l_{x+1})$; 利用生殖力计算得出 X 龄级平均生产的并能存活到 $X+1$ 龄级的后代数 f_x , $f_x=P_x \times m_x$; 根据种群数量及分布,推算得出单位时间间隔的种群数量和年龄分布: $N_{t+1}=M \cdot N_t=M_{t+1} \cdot N_0$, N_{t+1} , N_t 分别是种群在时间 $t+1$ 和 t 时的个体数量, N_0 为最初调查时的个体数量, M 为种群的射影矩阵^[10]。

$$M = \begin{matrix} & \begin{matrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & f_{19} & f_{20} \end{matrix} \\ \begin{matrix} P_0 \\ 0 \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \end{matrix} & \begin{matrix} 0 & P_1 & P_2 & \cdots & P_{19} & 0 \end{matrix} \end{matrix}$$

根据生殖力表计算得出内禀增长率 r_m , 运用种群连续增加模型 $N_t = N_0 e^{rt}$ 和密度制约增长模型 $N_t = K / (1 + e^{-a-t})$ 对未来种群动态数量进行预测。

1.4.5 华石斛繁殖分配 分别记录1年内华石斛营养繁殖器官和有性繁殖器官的干物质总量, 计算克隆生长与有性生殖的比例, 分析华石斛的繁殖分配策略。

2 结果与分析

2.1 华石斛生物学特征

2.1.1 生长状况 华石斛主要附生于海拔1000 m以上的海南中西部山区的乔木上, 依靠细长的根系扎入树皮或者紧贴树皮固定。假鳞茎呈棒状丛生, 单根直径约0.35 cm, 成熟假鳞茎长度约10 cm, 叶片10枚左右轮生两侧, 伴随着休眠逐渐脱叶。每年5月份前后成熟的假鳞茎从其基部分蘖出1~2个笋芽, 由老鳞茎提供营养供其生长。新生的假鳞茎1~2年内达到成熟阶段, 叶片数量达到最多, 随后假鳞茎长度停止增长且叶片逐渐脱落。成熟假鳞茎开花相对来说比较随机, 但是华石斛植株开花需要达到一定年龄限制, 只有年龄指数达到6.0以上时才可能开花, 每年10月初开始陆续开花至12月, 单花平均开放16 d左右, 果实直至翌年4月左右成熟开裂, 单果内约含种子20万粒。不是所有的达到有性繁殖期的植株每年均能开花, 性成熟基株的开花率为 $(29.19 \pm 45.52)\%$ $n=346$, 结实率为 $(19.20 \pm 34.35)\%$ $n=101$ 。

2.1.2 年龄锥体 各龄级植株的统计结果(图1)表明, 样方内的各龄级的个体分布不均匀, 每个龄级进入上一级的个体数, 与下一龄级进入该龄级的个体数的差别太大, 表明植株非正常死亡率较高。幼年个体比例较少, 老年个体占比例最少, 尽管中年个体占很高比例, 但种群的死亡率大于出生率, 年龄锥体属于壶型锥体, 表明华石斛种群为下降型种群。

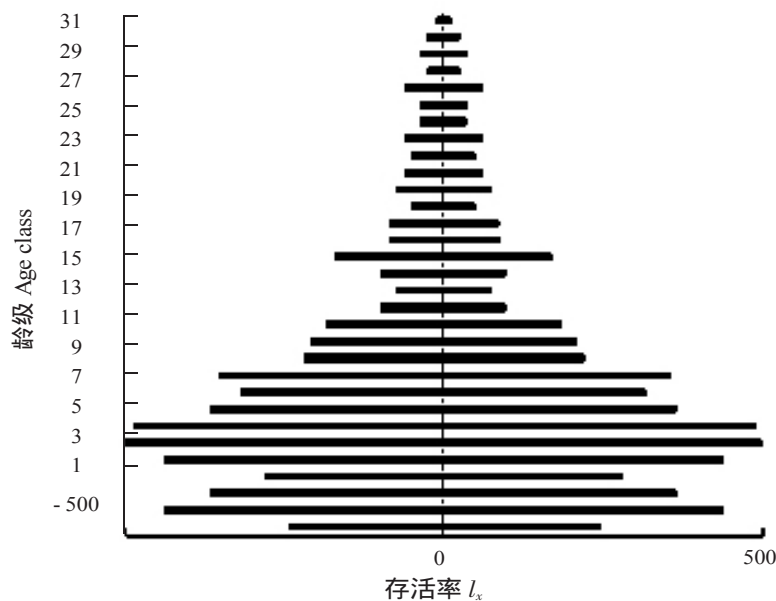


图1 华石斛种群年龄锥体

Fig. 1 The age pyramid of *Dendrobium sinense* population

2.2 种群动态和数量分析

2.2.1 华石斛种群的静态生命表 以5个样地按龄级为1年(物候周期)编制华石斛种群生命表(见表1)。华石斛个体主要集中在5, 6, 7, 8, 9, 10龄级, 幼苗的死亡率和种群消失率(K_x)基本为负值, 幼苗数量不足, 该种群需要补充一定数量的幼苗来维持发展, 否则将走向衰退。从低龄阶段到高龄阶段都间断的出现死亡率为负值的情况, 说明华石斛整个生命史阶段都可能出现非正常死亡的情况。幼苗数量不足外加非正常死亡事件的频发使华石斛种群处于衰退的境地。

表 1 石斛种群静态生命表
Tab.1 Static life table of Dendrobium sinense populations

X	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
1	20	488	-390	-800.0	682.9	10 853.7	22.25	6.19	-0.59
2	36	878	146	166.7	804.9	10 170.7	11.58	6.78	0.18
3	30	732	171	233.3	646.3	9 365.9	12.80	6.60	0.27
4	23	561	-317	-565.2	719.5	8 719.5	15.54	6.33	-0.45
5	36	878	-122	-138.9	939.0	8 000.0	9.11	6.78	-0.13
6	41	1 000	24	24.4	987.8	7 061.0	7.06	6.91	0.02
7	40	976	244	250.0	853.7	6 073.2	6.23	6.88	0.29
8	30	732	98	133.3	682.9	5 219.5	7.13	6.60	0.14
9	26	634	-73	-115.4	670.7	4 536.6	7.15	6.45	-0.11
10	29	707	268	379.3	573.2	3 865.9	5.47	6.56	0.48
11	18	439	24	55.6	426.8	3 292.7	7.50	6.08	0.06
12	17	415	49	117.6	390.2	2 865.9	6.91	6.03	0.13
13	15	366	171	466.7	280.5	2 475.6	6.77	5.90	0.63
14	8	195	49	250.0	170.7	2 195.1	11.25	5.27	0.29
15	6	146	-49	-333.3	170.7	2 024.4	13.83	4.99	-0.29
16	8	195	-146	-750.0	268.3	1 853.7	9.50	5.27	-0.56
17	14	341	171	500.0	256.1	1 585.4	4.64	5.83	0.69
18	7	171	0	0.0	170.7	1 329.3	7.79	5.14	0.00
19	7	171	73	428.6	134.1	1 158.5	6.79	5.14	0.56
20	4	98	-49	-500.0	122.0	1 024.4	10.50	4.58	-0.41
21	6	146	24	166.7	134.1	902.4	6.17	4.99	0.18
22	5	122	24	200.0	109.8	768.3	6.30	4.80	0.22
23	4	98	-24	-250.0	109.8	658.5	6.75	4.58	-0.22
24	5	122	49	400.0	97.6	548.8	4.50	4.80	0.51
25	3	73	0	0.0	73.2	451.2	6.17	4.29	0.00
26	3	73	-49	-666.7	97.6	378.0	5.17	4.29	-0.51
27	5	122	73	600.0	85.4	280.5	2.30	4.80	0.92
28	2	49	-24	-500.0	61.0	195.1	4.00	3.89	-0.41
29	3	73	24	333.3	61.0	134.1	1.83	4.29	0.41
30	2	49	24	500.0	36.6	73.2	1.50	3.89	0.69
31	1	24	0	0.0	24.4	36.6	1.50	3.19	0.00
32	1	24	24	1 000.0	12.2	12.2	0.50	3.19	3.19

2.2.2 华石斛种群的存活曲线分析 华石斛存活曲线的死亡率曲线见图 2。由图 2A 可知,华石斛种群的存活曲线属于 Deevey I 型。从图 2B 可以看出,华石斛种群结构不稳定,种群各年龄阶段的死亡率差异大,其中 1~4 龄级的幼年个体数量不多且死亡率高,表现为下降的趋势;中龄级个体的生存质量较高,个体数也较高。老龄个体死亡率最高,个体数也最少。死亡率为负值认为是非正常死亡,如图 2B 可知幼年个体和老年个体的非正常死亡率比成年个体高。结果表明,种群内大量的有龄个体很难达到有性阶段,具有有性繁殖能力的个体产生的新个体也无法大量存活,外加非正常死亡的外因致使种群稳定性难以维持。

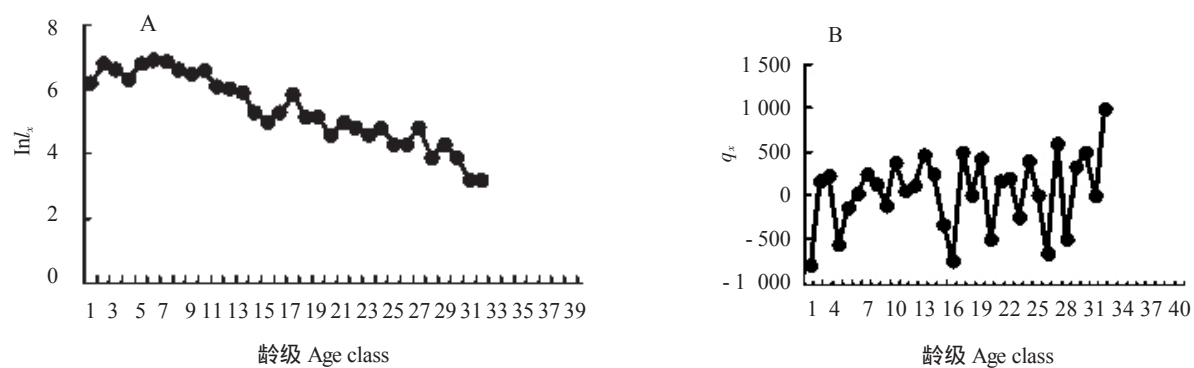


图 2 华石斛种群存活率及死亡率曲线
A 存活率 ;B 死亡率
Fig.2 Survival and Mortality curves of *Dendrobium sinense* populations Times new eawan
A: Survival curve; B: Mortality curve

2.2.3 华石斛种群生殖力表和重要参数的分析 华石斛种群生殖力(表 2)可通过计算得出 ,华石斛的净增长率为 0.732 ,表明它的每一世代种群可以增值 0.732 倍 ;内禀增长率为 - 0.082 $r_m<0$,表明瞬时出生率低于瞬时死亡率 ;周限增长率为 0.920 ,表明华石斛种群将以 0.920 倍的速度做几何数下降 ;时代平均周期为 11.489 ,表明华石斛生殖期基株的平均年龄为 11.489。参数 $R_0<1$ $r_m<0$ $\lambda<1$ 的结果表明 ,华石斛的种群不能完成自我更新 ,表现为下降型种群。

表 2 华石斛种群生殖力表
Tab. 2 Fecundity schedule of *Dendrobium sinense* populations

X	l_x	m_x	l_xm_x	Xl_xm_x	X	l_x	m_x	l_xm_x	Xl_xm_x
1	0.488	0.000	0.000	0.000	17	0.341	0.046	0.016	0.265
2	0.878	0.000	0.000	0.000	18	0.171	0.046	0.008	0.141
3	0.732	0.000	0.000	0.000	19	0.171	0.046	0.008	0.148
4	0.561	0.000	0.000	0.000	20	0.098	0.046	0.004	0.089
5	0.878	0.046	0.040	0.201	21	0.146	0.046	0.007	0.141
6	1.000	0.046	0.046	0.274	22	0.122	0.046	0.006	0.123
7	0.976	0.046	0.045	0.312	23	0.098	0.046	0.004	0.103
8	0.732	0.046	0.033	0.268	24	0.122	0.046	0.006	0.134
9	0.634	0.046	0.029	0.261	25	0.073	0.046	0.003	0.084
10	0.707	0.046	0.032	0.323	26	0.073	0.046	0.003	0.087
11	0.439	0.046	0.020	0.221	27	0.122	0.046	0.006	0.151
12	0.415	0.046	0.019	0.228	28	0.049	0.046	0.002	0.062
13	0.366	0.046	0.017	0.218	29	0.073	0.046	0.003	0.097
14	0.195	0.046	0.009	0.125	30	0.049	0.046	0.002	0.067
15	0.146	0.046	0.007	0.100	31	0.024	0.046	0.001	0.035
16	0.195	0.046	0.009	0.143	32	0.024	0.046	0.001	0.036

2.2.4 Leslie 矩阵模型与动态数量预测模型的构建 构建 Leslie 矩阵模型可以预测种群数量及结构动态变化 ,在濒危物种保护和管理及衰退物种的植物生态学研究 中发挥重要作用^[11]。本研究采用总体样品的平均生产后代数(m_x)计算建立华石斛 Leslie 矩阵模型(表 3)。利用生物学特性观察结果 ,以在 5 个样带实测每年每基株(具有性繁殖能力)平均可产子代幼苗 0.046 株(m_x)为生殖力 ,预测该种群在未来 40 年内种群数量和年龄结构的变化。

华石斛为多年生植物,有性繁殖延续到生理期限之前,但其生殖能力较低,幼苗的补充能力不足,致使种群呈现下降趋势,动态数量模型为 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-0.082}$ 式中,其中 N_t 、 N_{t-1} 分别是种群在时间 t 和 $t-1$ 时的个体数量。利用这一模型对华石斛种群动态数量预测结果见表 4。

表 3 华石斛种群的 Leslie 矩阵模型

Tab. 3 Leslie matrix model of *Dendrobium sinense* populations

0.000	0.000	0.000	0.000	0.048	0.040	0.037	...	0.033	0.046	0.027	0.030	0.023	0.000
1.179													
	0.803												
		1.113											
			1.305										
				1.052								0	
					0.864								
						0.800							
							...						
								0.714					
									1.000				
										0.600			
											0.667		
												0.500	
													0.000

表 4 未来 40 年华石斛种群数量动态预测

Tab. 4 Numerical dynamics of *D. sinense* populations in the coming 40 years

龄级	N_0	N_1	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8
1	20	13	9	6	4	2	2	1	1
2	36	24	16	10	7	4	3	2	1
3	30	20	13	9	7	4	2	2	1
4	23	15	10	7	4	3	2	1	1
5	36	24	16	10	7	4	3	2	1
6	41	27	18	12	8	5	3	2	1
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
32	1	1	0	0	0	0	0	0	0
合计	455	300	198	130	86	57	37	25	16

表 3、4 结果表明, Leslie 矩阵模型呈连续下降(负增长)趋势,说明华石斛种群为衰退(下降)种群,这与生殖力表的分析和生物学特征观察结果一致。各龄级数量呈逐步下降趋势,特别是 1~4 龄级生幼苗数量呈现负增长,顺利成长为中龄的个体占比例不大,中龄个体生殖力不强,而接近生理寿命的老龄基株又处于下降状态,种群从幼龄到中龄直至老龄均出现非正常死亡的现象。华石斛种群数量从目前的 $N_0 = 455$ 株/1 250 m² 经过 40 年下降到 $N_8 = 16$ 株/1 250 m²。利用 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-0.082}$ 进一步预测,华石斛种群可能在未来约 82 年后在该分布地的数量为 0(图 3)。

2.3 繁殖策略

2.3.1 有性繁殖 华石斛有性繁殖的研究表明,自花授粉不结实,异株异花授粉结实率为 100%,但是结实率受传粉者局限^[1]。华石斛平均开花结实率分别为 19.38%和 25.61%,并且在不同年份和不同样带间存

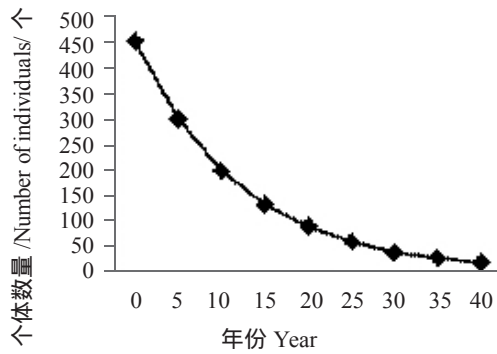


图 3 华石斛种群负增长模型曲线

Fig. 3 Negative growth model curve of *Dendrobium sinense* populations

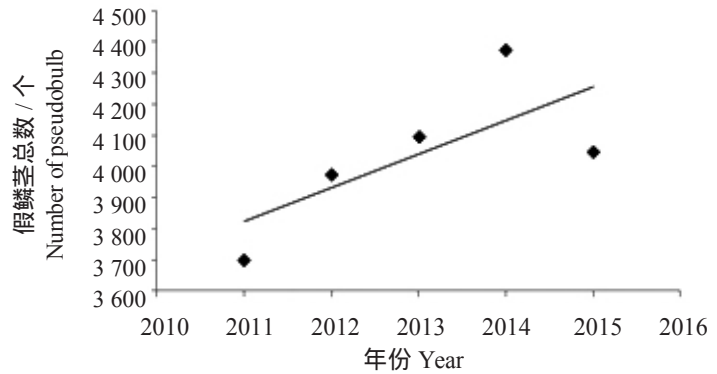


图 4 居群内剩余华石斛假鳞茎数量

Fig. 4 Number of pseudobulbs of *Dendrobium sinense* in the populations

在差异。幼苗自然条件下萌发率低,繁殖能力弱,生长缓慢等自身的缺陷加剧了华石斛种群的灭绝的可能性。

2.3.2 克隆生长 华石斛通过在老假鳞茎的基部形成新芽并借助老假鳞茎营养完成生长发育至成年,成年假鳞茎待能量积累充足后从基部萌发出新的笋芽继续完成克隆生长的循环。丛生型生长的华石斛作为密集型克隆植物其基株的水平拓展能力十分有限。克隆生长是维持华石斛种群数量的主要方式。图 4 结果表明,东五地区华石斛种群内到 2015 年仍然幸存的华石斛植株其假鳞茎数量在 5 年内出现部分增长。

2.3.3 繁殖分配 华石斛种子萌发形成的幼苗依靠克隆生长增加分株的数量,随着克隆分株的密度越来越大,增加分叉生长,分叉生长既可增加生长出路,也为有性繁殖提供了更多的机会。种子传播可以避免资源匮乏的原环境,开发新的附生环境,同时也可调节分株密度。华石斛个体积累的物质能量用于有性生殖的比例随着年龄的增加而增大,但是比例很低,远不如克隆生长(图 5)。

3 讨论

从生物学调查来看,华石斛仅分布于海南省海拔 1 000 m 以上的中西部山区,属于狭窄分布种。从年龄锥体来看,华石斛在霸王岭东五地区的种群属于壶型锥体,表明华石斛种群属于下降型种群。存活曲线、生殖力表、静态生命表以及 Leslie 矩阵模型动态数量预测模型的分析结果一致,表明自然条件下华石斛种群最终将灭绝。通过分析,在内因和外因双重影响下,华石斛种群数量下降。自然附生种群中,幼苗的补充是非常少见的,而幼苗补充对于兰科植物是非常重要的生活

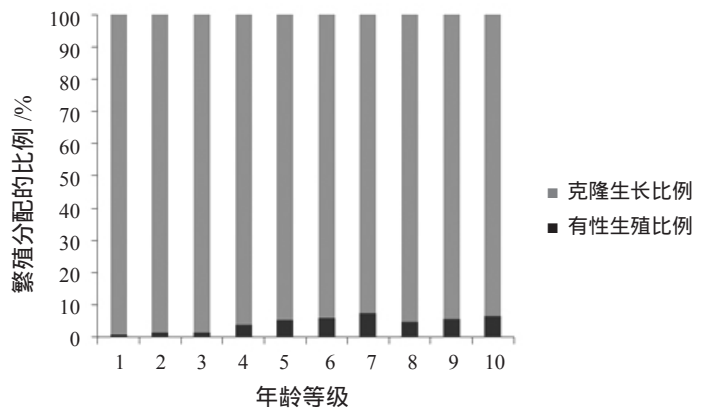


图 5 不同年龄等级华石斛植株的繁殖分配

Fig. 5 Reproductive allocation of *D. sinense* by age classes

史阶段^[12]。据分析可能是因为兰科植物种子没有胚乳,种子缺乏足够的营养难以萌发^[13]。研究发现华石斛幼苗补充的概率也非常低。华石斛为附生兰,主要附生在宿主树上,不同的宿主树微环境差异,也可能导致兰科种子萌发率较低。通常植物幼苗的死亡率最高,研究发现华石斛的幼苗的存活率最低。旱季水份不足严重限制植物初始生活史阶段的生长^[14-15]。台风对附生兰群体影响也极大,影响植株在宿主上的定植,造成种群大部分个体消失或死亡,使得种群处于濒危的状态^[12]。从静态生命表可以看出,华石斛在霸王岭地区存在非正常死亡的现象,这可能是受台风影响。

研究发现华石斛是通过释放模仿蜜蜂的报警信息素的气味[(Z)-11-eicosen-1-ol]来吸引胡蜂完成欺骗性传粉^[16]。胡蜂是华石斛唯一的传粉者,专一的传粉途径限制了华石斛自身的有性繁殖,传粉者的访

花频率易受到气温、降水等外界因素的干扰。华石斛的花期处于海南台风季,限制了传粉者正常访花授粉,从而降低了华石斛的结实率^[17]。自花授粉不结实的兰科植物,在人工补充异花授粉时结实率出现增长,说明传粉活动的强度对于植株每年变化的结实率有很大影响。同时,植株自花授粉的频率、花粉的数量和质量都有可能影响其结实和种子的散播^[18]。结实率在温带地区和热带地区的一些兰花种群内不同年份间保持相对的稳定。*Orchis mascula* 种群 6 年内的结实率维持在 4.8%~7.1%^[19]。*Epidendrum ciliare* 种群的结实率在台风前后都保持相对稳定^[2]。但是,并非所有兰花种类的结实率都不受外界影响,如 *Epipactis palustris* 3 年内的结实率在 5.01%~19.80%^[19]。2011 年,华石斛的结实率同宋希强在 2005 年研究中的(同样受到台风的影响)结实率基本一致。然而台风过后,2012 年华石斛的结实率达 22.0%,明显高于其他年份(2003:13.2%,2004:12.8%,2011:11.9%)。据分析这可能与台风的发生有关,台风造成样带内树木倒伏或枝干折断,样带郁闭度降低^[21],这样光照充足,有利于传粉者的活动,访花频率增加,继而结实率增加^[22]。

大多数克隆植物可以同时完成克隆生长和有性繁殖,两者之间相互作用、相互影响^[23]。由华石斛种子萌发形成的幼苗依靠克隆生长增加分株的数量来扩张基株的规模,积累物质与能量为有性繁殖做准备,随着克隆分株的增加其密度越来越大,在高密度的情况下,华石斛个体通过分叉生长增加生长出路,也为有性繁殖提供了更多的机会,种子转播可避开资源匮乏的原环境,也调节了分株密度从而达到科学的繁殖策略。华石斛的分株繁殖概率可以达到 100%,但分株之间紧密排列,仅延续基株的寿命,维持着当前种群数量。有性繁殖仍然是华石斛种群数量增加的主要途径,这与杏黄兜兰(*Paphiopedilum armeniacum*)的繁殖方式是相似的^[24]。由此可见,兰科植物的繁殖以有性繁殖为主,克隆生长只起到辅助作用^[25-26]。在有性繁殖失效的情况下,克隆生长可以成为生存的保障。疣花三角兰放弃有性繁殖,强化克隆生长,使自身得以生存和繁衍^[27]。

研究结果表明,在霸王岭东五地区的华石斛种群表现为衰退种群,种群结构不稳定,幼苗存活率低,成年植株非正常死亡率高。华石斛拥有一套较健全的繁殖策略,但近些年来的极端气候以及人为破坏对华石斛种群破坏严重。因此,维持保护区的生境稳定,防止人为干扰特别是非法采集对于华石斛的保护尤为重要。考虑到物种的长久稳定发展,亟需展开组培苗的培育以及引种栽培的相关保护策略。

参考文献:

- [1] 宋希强. 海南石斛属野生植物种质资源及华石斛保育生物学研究[D]. 北京:北京林业大学,2005.
- [2] 陈秀娟. 华石斛化学成分及生物活性研究[D]. 海口:海南大学,2013.
- [3] 姜昊颖,杨福孙,宋希强. 华石斛原生境条件下人工播种的初步探讨[J]. 热带林业,2011,39(2):40-43.
- [4] Yue C L, Jiang H, Zhu Y M. Analysis on numeric dynamic of the endangered plant population of *Cimicifuga nanchuanensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 22(5): 793-796.
- [5] 李丹. 海南省野生龙脑香科植物分布格局及种群特征研究[D]. 海口:海南大学,2016.
- [6] 赵志刚. 珍稀濒危树种格木保护生物学研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2011.
- [7] 姜昊颖. 海南特有兰科植物华石斛共生萌发技术研究[D]. 海口:海南大学,2011.
- [8] 刘仲健,陈利君,饶文辉,等. 长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)种群数量动态与生殖行为的相关性[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 111-121.
- [9] 罗毅波,贾建生,王春玲. 中国兰科植物保育的现状和展望[J]. 生物多样性, 2003, 11(1): 70-77.
- [10] 刘金福,洪伟. 格氏栲种群增长动态预测研究[J]. 应用与环境生物学报, 1999, 5(3): 247-253.
- [11] Xiao Y A, He P, Liu X H et al. Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(27): 252-257.
- [12] Winkler E, Hietz P. Population structure of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatic*, *Jacquinella leucomelana*, and *J. teretifolia*) in a Mexican humid montane forest[J]. Selbyana, 2001, 22: 27-33.
- [13] Dressler R L. The Orchids: Natural history and classification[M]. Cambridge: Harvard University Press, 1990.
- [14] Mondragón D, Calvo-Irabien L, Benzing DH. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest[J]. Journal of Tropical Ecology, 2004, 20: 97-104.
- [15] Mondragón D, Maldonado S, Aguilar-Santelises R. Life history and demography of a twig epiphyte: a case study of *Erycina cristagalli* (Orchidaceae)[J]. Selbyana, 2007, 28(2): 137-144.

- [16] Jennifer B, Robert T, Wittko F, et. al. Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination[J]. Current Biology, 2009, 19: 1368- 1372.
- [17] 戚山江, 孟千万, 宋希强, 等. 海南特有兰科植物华石斛的繁殖分配规律[J]. 热带生物学报, 2017, 8(3):313- 317, 377.
- [18] Raymond L, Trembla Y. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2005, 84:1- 54.
- [19] Nilsson L A. Anthecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae)[J]. Nordic Journal of Botany, 1983(3): 157- 179.
- [20] Ackerman J D, Moya S. Hurricane aftermath: resiliency of an orchid-pollinator interaction in Puerto Rico[J]. Caribbean Journal of Science, 1996, 32: 369- 374.
- [21] Shiels A B, Zimmerman J K, Garcia-Montiel D C, et.al. Plant responses to simulated hurricane impacts in a subtropical wet forest, Puerto Rico[J]. Journal of Ecology, 2010, 98: 659 - 673.
- [22] 任宗昕, 王红, 罗毅波. 兰科植物欺骗性传粉[J]. 生物多样性, 2012, 20(3): 270 - 279.
- [23] 张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策[J]. 植物生物学报, 2006, 30(1): 174- 183.
- [24] 刘仲健, 刘可为, 陈利君, 等. 濒危物种杏黄兜兰的保育生态学[J]. 生态学报, 2006, 26(9): 2791- 2800.
- [25] 刘芬. 濒危植物扇脉杓兰的花部特征与繁育系统[J]. 林业科学, 2013, 49(1): 53- 60.
- [26] 连静静. 无距虾脊兰生殖生物学研究[J]. 北京: 北京林业科学研究院, 2013.
- [27] 刘仲健, 陈利君, 雷嗣鹏, 等. 疣花三角兰(*Tria verrucosa*)的生殖策略[J]. 生态学报, 2007, 27(11): 4460- 4468.

Correlation Analysis Between Population Dynamics and Reproduction Strategies in *Dendrobium sinense* (Orchidaceae), an Endemic Orchid in Hainan Island

WANG Tongxin, QI Shanjiang, SONG Xiqiang, MENG Qianwan, YU Xudong

(Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Research Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea;
Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China)

Abstract :Analysis of population dynamics has rarely been used in orchids in China. According to the investigation of biological characteristics of and the population monitoring of *Dendrobium sinense*, an endemic orchid in Hainan, the survival number in each age-class, the emergence frequency and the number of filial generations of *D. sinense* were computed, and the reproductive behavior and mechanisms of *D. sinense* were described. The population static life table and fecundity table as well as the survival curve and age pyramid were prepared based on the survival number in each age class and the number of filial generations, and a Leslie matrix model were established to predict the numeric dynamics of the populations. Reproductive behavior and breeding strategy were analyzed based on the observation of phenological characteristics and clonal growth of *D. sinense*. The relationship of the numeric dynamics of the populations of *D. sinense* with its reproductive behavior and its age pyramid were analyzed. Results showed that the age pyramid was kettle-shaped and that the survival performance of populations was similar to that of Deevey type I. The net reproduction rate, the intrinsic increase rate and the finite increase rate of *D. sinense* were very low, which indicates that the populations were in decline, which was similar to the prediction by Leslie matrix model. Reproductive behavior of *D. sinense* included both sexual reproduction and clonal growth. Clonal growth could increase the number of individuals prolong the life of individuals, maintain the populations and accumulate nutrients for sexual reproduction. The average flowering and seed setting rates were 19.38% and 25.61%, respectively, and seed germination of *D. sinense* were limited, causing serious shortage in supply of seedlings of *D. sinense*. Therefore, it is imperative to conduct ex situ conservation and field domestication of tissue cultured seedlings of *D. sinense*.

Keywords: *Dendrobium sinense*; population dynamics; reproductive allocation; endemic to Hainan

(责任编辑: 钟云芳)