

DOI: 10.5846/stxb201809282117

张勇强, 李智超, 宋立国, 厚凌宇, 孙启武. 密叶红豆杉自然分布及群落生态学特征. 生态学报, 2020, 40(6): 1999-2009.

Zhang Y Q, Li Z C, Song L G, Hou L Y, Sun Q W. Natural distribution and community ecological characteristics of *Taxus fuana*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 1999-2009.

密叶红豆杉自然分布及群落生态学特征

张勇强^{1,2,3}, 李智超^{1,2,3}, 宋立国^{1,2,3}, 厚凌宇^{1,2,3}, 孙启武^{1,2,3,*}

1 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091

2 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091

3 林木遗传育种国家重点实验室, 北京 100091

摘要:密叶红豆杉(*Taxus fuana*)为我国Ⅰ级保护野生植物,由于其对生长环境要求严苛,在全球范围内少有分布。依据对西藏自治区日喀则市吉隆县区域密叶红豆杉自然分布的调查,对其群落组成、结构特征和种群竞争等进行了研究。通过计算各植物的重要值(P_i),并根据重要值进行了聚类分析,将研究地区划分为铁杉(*Tsuga chinensis*) + 密叶红豆杉群落(C1)、高山栎(*Quercus semicarpifolia*) + 密叶红豆杉 + 朴树(*Celtis sinensis*) + 华榛(*Corylus chinensis*)群落(C2)、密叶红豆杉 + 刺叶高山栎(*Quercus spinosa*)群落(C3)、铁杉 + 密叶红豆杉 + 华榛群落(C4),群落中密叶红豆杉多为散生,4种群落分布于吉隆县的热玛村、郎久村和吉普村。通过对各个群落中所有树种树高(H, Height)胸径(DBH, Diameter at Breast Height)的整理,得出:四种群落的垂直结构明显,铁杉最高,平均树高可达25 m,密叶红豆杉与其他乔木较矮,处于亚优层,平均树高约为7 m;除C3群落乔木层比例为17.8%外,其他群落乔木层比例皆大于50%;四种群落中密叶红豆杉更新层比例均为0,缺乏小径级个体;密叶红豆杉的立木结构在不同群落中表现不同,C1、C2群落径级分布较好,C3群落多为中小径级,而C4群落则出现了严重的断代问题。垂直结构和立木结构都说明密叶红豆杉存在严重的更新不足问题。通过对所有物种丰富度指数、多样性指数、均匀度指数的计算,得出群落间物种多样性和丰富度较好,但均匀性较差。研究地区的密叶红豆杉分布稀疏,平均每100 m²密叶红豆杉仅有1.34株,由于分布稀疏,密叶红豆杉的种间竞争大于种内竞争,其主要竞争压力来自于铁杉和高山栎。这一系列问题必将导致密叶红豆杉的种群衰退,因此,其更新和保护问题,应该受到密切的关注。

关键词:密叶红豆杉;自然分布;群落特征;更新;竞争;物种多样性

Natural distribution and community ecological characteristics of *Taxus fuana*

ZHANG Yongqiang^{1,2,3}, LI Zhichao^{1,2,3}, SONG Ligu^{1,2,3}, HOU Lingyu^{1,2,3}, SUN Qiwu^{1,2,3,*}

1 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

3 State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Beijing 100091, China

Abstract: *Taxus fuana* is a national Category I protective species in China, which is seldom distributed in other regions of the world due to its strict requirements for the growing environment. In this research, the natural distribution, the community composition, structural characteristics, and species competition of *T. fuana* in Jilong were investigated. The cluster analysis results according to the important value (P_i), showed that *T. fuana* mainly formed four community types, including the community of *Tsuga chinensis* + *T. fuana* (C1), *Quercus semicarpifolia* + *T. fuana* + *Celtis sinensis* + *Corylus chinensis* (C2), *T. fuana* + *Quercus spinosa* (C3), and *Tsuga chinensis* + *T. fuana* + *Corylus chinensis* (C4), which were mostly scattered in Rema village, Langjiu village, and Jipu village of Jilong town. By sorting out the data of all kinds of

基金项目:国家林业局珍稀濒危物种野外救护与人工繁育项目(2130211)

收稿日期:2018-09-28; 网络出版日期:2019-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: soil2010@qq.com

trees' height (H) and diameter at breast height (DBH), the vertical structure of the four communities was obvious. *Tsuga chinensis* was the highest with the average height of 25 meters, while *T. fuana* and other trees were lower with the average height of 7 meters. The arborous layer proportion of all communities were greater than 50% except that the proportion of C3 community was 17.8%. The proportion of regeneration layer of *T. fuana* in the four communities was zero, so there were serious regeneration problems. The tree structures of *T. fuana* were different in different communities. The diameter-level distribution of C1 and C2 communities were relatively good, C3 communities were mostly middle or small grade, while C4 communities had serious dating problems. The vertical structure and tree structure indicated that *T. fuana* had serious insufficient regeneration problem. The index showed that the species diversity and richness were better, but the evenness was worse. *T. fuana* in the study area was sparsely distributed, with only 1.34 plant per 100 m² on average. Because of the sparse distribution, the inter-species competition of *T. fuana* was greater than the intra-species competition, and the main competitive pressure was from *Tsuga chinensis* and *Quercus semicarpifolia*. A series of problems of *T. fuana* might result in the declination of this species, therefore, the regeneration and competition of *T. fuana* must be concerned.

Key Words: *Taxus fuana*; natural distribution; characteristics of community; regeneration; competition; species diversity

红豆杉属(*Taxus* spp.)植物为常绿乔木或灌木,全球共有 11 种,主要分布于北半球温带地区,热带、亚热带等地的高山地区也有少量分布,起源于古老的第三纪,是第四纪冰川后遗留下来的珍稀濒危植物,因此又被称为植物王国里的“活化石”^[1-2]。我国有 3 种 2 变种^[3],分别为密叶红豆杉(*Taxus fuana* Nan Li & R. R. Mill),须弥红豆杉(*Taxus wallichiana* Zuccarini)及其变种红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis* (Pilger) Florin)和南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée & H. Léveillé) L. K. Fu & Nan Li),东北红豆杉(*Taxus cuspidata* Siebold & Zuccarini)^[4]。美国国立癌症研究所(NCI)1985 年发现,红豆杉属植物含多种抗肿瘤活性成分,从此该属植物开始得到广泛关注和深入研究^[5-7]。红豆杉属植物对生境有严格的选择,生长缓慢,种群竞争力弱、天然更新缓慢和地理分布局限等客观因素,加之随着抗癌药紫杉醇的开发利用,对红豆杉原料的需求量日益增大^[8-10],导致红豆杉属植物大规模被人为破坏,资源量锐减^[11-12],个别物种已处于极度濒危状态^[13]。

密叶红豆杉,又名喜马拉雅密叶红豆杉,生长于海拔 2500—3400 m 的地带,对生长环境要求相对苛刻,属于小生境物种,在全球范围内有零星分布,面积均较小,调查显示,其多生长于我国西藏西南部,在印度北部、克什米尔、巴基斯坦、尼泊尔、阿富汗至喜马拉雅山区东段也有分布^[14]。有研究表明,密叶红豆杉在印度、美国、墨西哥也有分布潜力,其面积分别为 45074.2、16815.3、15817.2 km²,澳大利亚、埃塞俄比亚、赞比亚在密叶红豆杉引种栽培方面也具有较大的发展潜力,其潜在分布区域面积均在 10000 km²以上^[15]。目前,对密叶红豆杉的研究很少,尤其是其在中国的自然分布和群落生态特征缺乏研究。因此,本研究利用群落调查方法,在调查密叶红豆杉野生分布的基础上,进行群落类型划分,并对群落物种多样性特征、结构特征和种群竞争特性进行研究,为密叶红豆杉资源的管理和保护提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 区域概况

研究区为西藏自治区日喀则市吉隆县吉隆镇(84°35'—86°20'E, 28°3'—29°3'N),位于西藏自治区日喀则市吉隆县南部,东邻聂拉木县,西、南邻尼泊尔,距县城 73 公里,距离尼泊尔边境 23.5 km,地处喜马拉雅山脉南麓,素有“喜马拉雅后花园”之称。研究地海拔 2600—3000 m,主要河流吉隆藏布穿境流向尼泊尔出境。吉隆镇处于吉隆县南部地区,为亚热带山地季风气候区,年平均气温可达 10—13℃,最暖月气温为 18℃以上,年降水量达 1000 mm 左右,年无霜冻日数在 200 d 以上,土壤类型有棕壤、暗棕壤、黄棕壤等。吉隆镇属林区,有中国稀有树种密叶红豆杉、喜马拉雅长叶松、长叶云杉等多种珍稀植物种类,有“世界植物博物馆”之称。

1.2 样地设置与群落类型划分

根据资料查询,寻访当地林业局相关人员,结合实地踏查,在密叶红豆杉分布地段设置 45 个 10 m×10 m 样地,并记录各样地的地理位置及环境条件。各样地概况见表 1。

表 1 密叶红豆杉 45 个样地概况

Table 1 General characteristics of 45 plots of *Taxus fuana*

地理位置 Location	样地号 Plot number	海拔 Altitude/m	土壤 pH Soil pH	郁闭度 Canopy	干扰 Disturbance
郎久村	1—20	2888—2901	6.15—6.70	0.15—0.4	中等
吉普村	21—40	2651—2658	6.22—6.86	0.5—0.7	弱
热玛村	41—45	2970—3000	6.13—6.68	0.1—0.3	弱

在样地的四角与中心各设 1 个 2 m×2 m 的灌木样方和 1 m×1 m 的草本样方,分层进行群落学调查,按以下方法计算各样地的物种重要值(P_i)^[16]:

乔木重要值 = (相对多度 + 相对优势度 + 相对频度) × 100/3;

灌木重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对高度 + 相对盖度) × 100/4;

草本重要值 = (相对频度 + 相对高度 + 相对盖度) × 100/3。

多度:指某样方内某种植物的个体数与样方面积之比。相对多度:指样方内某种植物的多度与所有种多度和之比。

频度:指一个种在所作的全部样方中出现的频率。相对频度:指某种在全部样方中的频度与所有种频度和之比。

优势度:指样方内某种植物的胸高断面积除以样地面积。相对优势度:指样方内某种的优势度与所有种优势度和之比。

盖度:指样方内某植物地上部份的垂直投影面积与样方面积之比。相对盖度:指样方内某种的盖度与所有种盖度和之比。

以出现频率较高的 30 种植物的重要值为基础数据,采用 SPSS 22.0 软件包的系统聚类法划分群落类型,然后重新计算群落内所有物种重要值,并以重要值大于 50 的植物作为优势种或共建种命名群落^[17-18]。

1.3 群落物种多样性

采用 3 种指数分层计算密叶红豆杉群落的物种多样性:

1) 丰富度指数: $R = S$, $D_M = (S - 1)/\ln N$;

2) 多样性指数: $D_s = 1 - \sum P_i^2$, $H = - \sum P_i \ln P_i$;

3) 均匀度指数: $J_{si} = (1 - \sum P_i^2)/(1 - 1/S)$, $J_{sw} = (- \sum P_i \ln P_i)/\ln S$ 。

式中, S 为群落中物种总数; N 为所有物种的个体总数; P_i 为种 i 的物种重要值。

由于乔木层、灌木层和草本层对群落结构、功能与稳定性的贡献各异,因此分别赋予 0.5、0.3 和 0.2 的权重,计算群落的总体多样性^[19-21]。

1.4 密叶红豆杉群落结构

记录样地内乔木树种的胸径(DBH, Diameter at Breast Height)、株高(H, Height)及生长状况,按株高进行区分:更新层($H < 1$ m)、演替层($1 \text{ m} \leq H < 5$ m)和乔木层($H \geq 5$ m)^[22],分析密叶红豆杉和其他乔木种的垂直结构;并以立木级代替年龄结构分析乔木种种群动态。根据该区树种的生长特征和红豆杉属的已有研究^[8],将立木结构划分为 7 级:S1 级(胸径 DBH < 4 cm)、S2 级($4 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 8 \text{ cm}$)、S3 级($8 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 16 \text{ cm}$)、S4 级($16 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 24 \text{ cm}$)、S5 级($24 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 32 \text{ cm}$)、S6 级($32 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40$)、S7 级($\text{DBH} \geq 40 \text{ cm}$)。

1.5 主要乔木种竞争特性

每种群落选取密叶红豆杉数量相近的 3 个样地,对样地内 $DBH \geq 4\text{cm}$ 的所有乔木种进行定位。以密叶红豆杉为对象木,半径 5 m 样圆内的所有乔木定义为竞争木,测量对象木与竞争木的胸径、株高、冠幅及二者之间的距离。以 Hegyi 的单木竞争指数 (CI, competition index) 计算竞争强度^[23-24]。

$$CI_i = \sum_{j=1}^n D_j / (D_i L_{ij})$$

式中, i 为对象木的数量; j 为竞争木的数量; D_i 和 D_j 分别为对象木 i 和竞争木 j 的胸径; L_{ij} 为对象木 i 与竞争木 j 之间的距离; CI_i 为第 i 株对象木的竞争指数。对于密叶红豆杉种内和种间竞争强度的计算,首先计算出每株竞争木对对象木的竞争指数,然后将 n 株竞争木的竞争强度累加即得对象木种内和种间的竞争强度, CI 值越大,表示竞争强度越激烈。

采用 SPSS 22.0 软件对群落的物种多样性进行统计分析.采用单因素方差分析 (One way ANOVA) 和 Duncan's 法进行方差分析和多重比较 ($\alpha = 0.05$),用 R 3.4.2 软件进行聚类分析并作图。表中数据用 EXCEL 2010 软件处理,用 GraphPad PRISM[®] 软件作图。

2 结果与分析

2.1 群落调查结果及群落类型划分

本次调查范围内的乔木组成树种主要有:高山栎 (*Quercus semicarpifolia* Smith)、铁杉 (*Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz.)、密叶红豆杉、华榛 (*Corylus chinensis* Franch.)、华山松 (*Pinus armandii* Franch.)、朴树 (*Celtis sinensis* Pers.)、东陵绣球 (*Hydrangea bretschneideri* Dippel), 马醉木 (*Pieris japonica* (Thunb.) D. Don ex G. Don)、常山 (*Dichroa febrifuga* Lour.) 等。林下灌木主要有刺叶高山栎 (*Quercus spinosa* David ex Franchet)、野花椒 (*Zanthoxylum simulans* Hance)、孝顺竹 (*Bambusa multiplex* (Lour.) Raeuschel ex J. A. et J. H. Schult.)、杜鹃 (*Rhododendron simsii* Planch.)、毛排钱树 (*Phyllodium elegans* (Lour.) Desv.)、忍冬 (*Lonicera japonica* Thunb.)、长白蔷薇 (*Rosa koreana* Kom.)、箭竹 (*Fargesia spathacea* Franch.)、石竹 (*Dianthus chinensis* Linn.)、圆叶小檗 (*Berberis*) 等。林下草本主要有蕨 (*Pteridiaceae*)、接骨木 (*Sambucus williamsii* Hance)、飞廉 (*Carduus nutans* Linn.)、寒莓 (*Rubus buergeri* Miq.)、乌敛莓 (*Cayratia japonica* (Thunb.) Gagnep.)、鹅观草 (*Roegneria kamoji* Ohwi)、黄精 (*Polygonatum sibiricum* Delar. ex Redoute)、唐松草 (*Thalictrum aquilegifolium* Linn. var. *sibiricum* Regel et Tiling)、堇菜 (*Viola verecunda* A. Gray)、七叶一枝花 (*Paris polyphylla* Smith) 等。

以 45 个样地中出现频率高的 30 种植物的重要值为基础数据,进行系统聚类,结果见图 1。

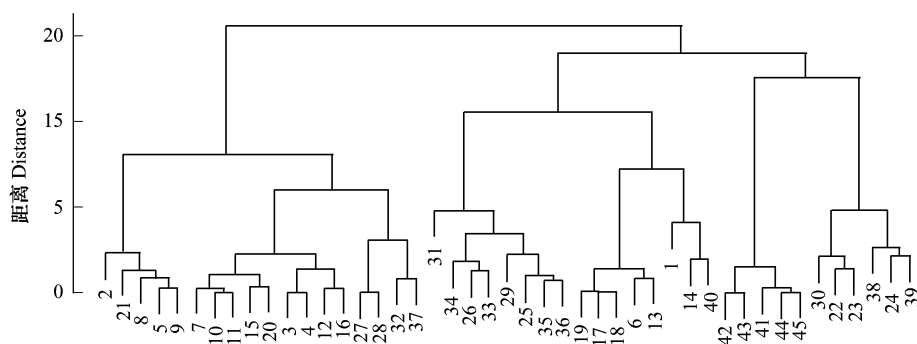


图 1 密叶红豆杉 45 个样地的聚类分析(数字 1—45 为各调查样方编号)

Fig.1 Clustering analysis of 45 plots of *Taxus fuana* (The number 1—45 is the sample number of each survey)

根据图 1 的聚类分析结果,结合样地特点,将 45 个样地区分为 4 种群落类型(表 2)。根据得到的群落,重新计算乔木层重要值,得到铁杉+密叶红豆杉群落 (C1) 中,铁杉重要值为 99.12,密叶红豆杉重要值为

87.82,高山栎+密叶红豆杉+华榛群落(C2)中,高山栎的重要值为 67.93,密叶红豆杉的重要值为 64.00,华榛的重要值为 61.78,C3 密叶红豆杉群落(C3)中,密叶红豆杉的重要值为 152.46,铁杉+密叶红豆杉+华榛群落(C4),铁杉的重要值为 139.42,密叶红豆杉的重要值为 78.74。结果表明密叶红豆杉在四种群落中,都占有十分重要的位置,但除 C3 群落外,密叶红豆杉的重要值皆没有其他几种乔木大。4 种群落的群间植物均较为丰富。

表 2 密叶红豆杉群落划分

Table 2 Community classification of *Taxus fuana* naturally distribute

群落 Community	乔木层优势种 Tree species	灌木层优势种 Shrub species	草本层优势种 Herb species
C1	铁杉,密叶红豆杉	孝顺竹,杜鹃	蕨,接骨木,唐松草
C2	高山栎,密叶红豆杉,朴树,华榛	野花椒,东陵莢蒾	蕨,飞廉,乌敛莓
C3	密叶红豆杉	刺叶高山栎,野花椒	蕨,黄精
C4	铁杉,密叶红豆杉,华榛	箭竹,杜鹃	蕨,唐松草,七叶一枝花

C1: 铁杉+密叶红豆杉群落 *Tsuga chinensis*+ *T. fuana*; C2: 高山栎+密叶红豆杉+朴树+华榛群落 *Quercus semicarpifolia* + *T. fuana* + *Celtis sinensis* + *Corylus chinensis*; C3: 密叶红豆杉+刺叶高山栎群落 *T. fuana* + *Quercus spinosa*; C4: 铁杉+密叶红豆杉+华榛 *Tsuga chinensis*+ *T. fuana* + *Corylus chinensis*

2.2 群落多样性特征

丰富度指数(R 和 D_M)、多样性指数(D_S 和 H)、均匀度指数(J_{si} 和 J_{sw})是反应群落组织化水平的定量指标。研究地不同群落、不同植被类型物种多样性统计如表 3 和表 4 所示。由表 3 可得,无论是乔木层、灌木层,还是草本层,C2 群落的各指标均大于其他 3 个群落,表明 C2 群落中物种多样性更好,而其他指标没有明显的规律。由表 4 可得,密叶红豆杉乔、灌、草综合的各指数,C2 群落均大于其他群落,其次是 C1,C4,C3,表明密叶红豆杉总体物种多样性 $C2 > C1 > C4 > C3$ 。研究地的丰富度指数和多样性指数处于较高水平,均匀度指数不高。

表 3 密叶红豆杉群落的各层物种多样性

Table 3 Species diversity of layers of *Taxus fuana* communities

层次 Layer	群落 Community	R	D_M	D_S	H	J_{si}	J_{sw}
乔木层 Tree layer	C1	4.5	1.22	0.65	1.15	0.81	0.66
	C2	5.2	1.35	0.68	1.38	0.85	0.68
	C3	3.1	0.8	0.6	1.11	0.7	0.53
	C4	4.2	1.15	0.56	1.18	0.72	0.55
灌木层 Shrub layer	C1	5.5	1.7	0.68	1.25	0.8	0.59
	C2	5.8	1.73	0.65	1.32	0.86	0.61
	C3	4.3	1.52	0.46	1.05	0.76	0.49
	C4	4.5	1.45	0.51	0.1	0.77	0.47
草本层 Herb layer	C1	11.2	2.8	0.83	2.15	0.91	0.91
	C2	11.5	2.9	0.86	2.26	0.93	0.92
	C3	10.3	2.9	0.85	2.13	0.89	0.86
	C4	10.2	2.6	0.76	2.13	0.89	0.88

R : 丰富度指数 richness index; D_M : 马格列夫指数 Margalef index; D_S : 辛普森多样性指数 Simpson diversity index; H : 香农威纳多样性指数 Shannon-weiner diversity index; J_{si} : 辛普森均匀度指数 Simpson evenness index; J_{sw} : Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index

2.3 群落结构特征

4 种群落中共有密叶红豆杉 54 株,其他树种 107 株,包括高山栎 34 株,铁杉 23 株,华榛 27 株和少量朴

树,华山松,常山,马醉木。密叶红豆杉在 4 种群落中的数量都很少,每 100 m²仅有 1—3 株,其他树种则为 1.5 到 6 株。以乔木种的株高分级表示 4 种群落的垂直结构,密叶红豆杉最高可达 9.5 m(样地 23),最矮为 2.3 m(样地 14),以乔木种的胸径分级表示群落的立木级结构,密叶红豆杉最粗可达胸径 69 cm(样地 23),最细仅为 3.2 cm(样地 41)。

表 4 密叶红豆杉群落的总体物种多样性

Table 4 Total species diversity of *Taxus fuana* communities

群落 Community	<i>R</i>	<i>D_M</i>	<i>D_S</i>	<i>H</i>	<i>J_{si}</i>	<i>J_{sw}</i>
C1	20	4.32	0.79	1.88	0.83	0.62
C2	22	4.33	0.83	1.97	0.87	0.64
C3	18	3.02	0.68	1.26	0.73	0.48
C4	19	3.03	0.68	1.33	0.73	0.54

2.3.1 群落垂直结构

由表 5 可以看出,研究地区的密叶红豆杉更新层比例在 4 个群落中皆为 0,表明该地区的密叶红豆杉更新数量极少甚至没有,密叶红豆杉的野外自然更新存在严重问题。密叶红豆杉的演替层比例在 C1 和 C4 群落中分别为 14.29%和 0,皆显著低于乔木层比例的 23.81%和 35.71%,表明这两个群落中密叶红豆杉多以大于 5 m 的乔木为主,特别是在 C4 群落中,密叶红豆杉皆为大于 5 m 的乔木。而在 C3 和 C4 群落中,演替层所占比例比乔木层多,特别是 C3 群落中,演替层乔木数量是乔木层数量的 5.5 倍。四种群落的其他树种,从垂直结构上讲,除 C4 群落外,其他优势种垂直结构都比较合理,C4 群落无更新层,演替层所占比例仅为乔木层的 $\frac{1}{8}$,表明 C4 群落中存在严重的自然更新问题。

表 5 密叶红豆杉群落垂直结构

Table 5 Vertical structure of *Taxus fuana* communities

树种 Species	群落 Community	100 m ² 株数 Number in 100 m ²	更新层比例 Regeneration layer/%	演替层比例 Succession layer/%	乔木层比例 Tree layer/%
密叶红豆杉 <i>Taxus fuana</i>	C1	0.94	0	14.29	23.81
	C2	1.67	0	11.76	10.29
	C3	2.6	0	47.83	8.70
	C4	1.67	0	0	35.71
	平均	1.34	0	18.47	19.63
除密叶红豆杉之外的其他优势种 Other dominant species except <i>Taxus fuana</i>	C1	1.53	7.14	33.33	21.43
	C2	5.89	7.35	25.00	45.6
	C3	2	8.70	26.09	8.70
	C4	3	0	7.14	57.14
	平均	3.11	5.80	21.11	35.01

2.3.2 群落立木结构

由图 2 可知,54 株红豆杉在各群落中不同胸径的占比不同,C1 和 C2 群落中红豆杉除 DBH < 4 cm 占 0 外,其他统计的 DBH 范围内均有分布且占比良好,C1 群落中 16 ≤ DBH < 24 cm 所占比例最多,C2 群落中 8 ≤ DBH < 16 cm 占比最多。C3 群落中密叶红豆杉和其他树种的 DBH 均小于 24 cm,密叶红豆杉 8 ≤ DBH < 16 cm 占比最多。C4 群落中密叶红豆杉的 DBH 在 16—32 cm 之间,32 ≤ DBH < 40 cm 占比最多。结果表明,C1,C2 和 C3 群落中的密叶红豆杉在过去的很长时间内具有良好的更新,而 C4 群落则存在严重的更

新问题, DBH < 16 cm 的密叶红豆杉未被发现。同时 C1 和 C2 群落中并没有发现 DBH < 4 cm 的密叶红豆杉, 表明 C1 和 C2 群落中幼苗缺乏, 很可能在以后的几十年中出现像 C4 群落相同的问题。

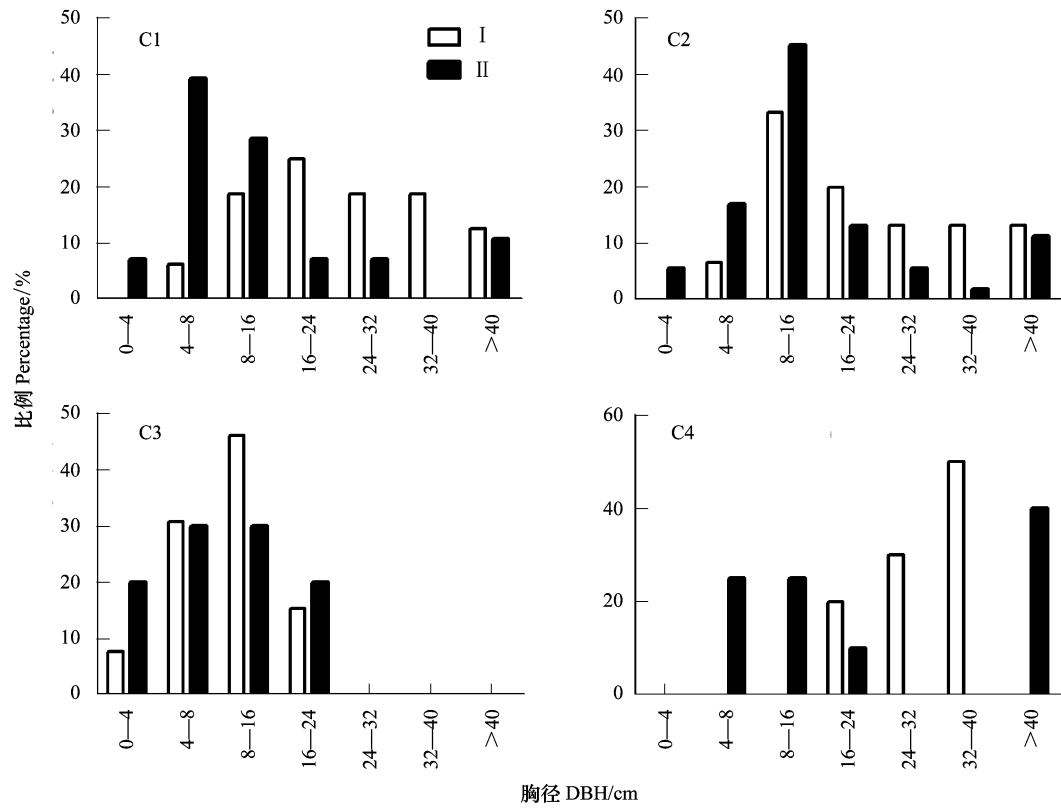


图 2 密叶红豆杉群落乔木种立木级结构

Fig.2 Diameter scales of tree species of *Taxus fuana* communities

I 密叶红豆杉 *Taxus fuana*; II 除密叶红豆杉之外的其他优势种 Other dominant species except *Taxus fuana*

2.4 群落乔木种竞争特性

每种群落选取密叶红豆杉数量相近的 3 个群落, C1(样地 2、21 和 37)、C2(样地 1、14 和 40)、C3(样地 41、43 和 44)、C4(样地 22、24 和 38), 计算 4 种群落密叶红豆杉的种内竞争和包括密叶红豆杉在内的其他乔木种的种间竞争(表 6)。结果表明, 密叶红豆杉的种内竞争, 除 C1 群落中 16 cm $\leq$ DBH < 24 cm 外, 平均竞争指数都随着径级的增加而减小, 且包括密叶红豆杉在内的乔木种的种间竞争, 竞争指数皆随径级的增加而减少, 这一结果表明, 在研究地的物种竞争指数, 存在着随胸径增大而减小的规律, 胸径越小的个体, 在与其他个体的竞争中越容易死亡, 更应该受到保护。从每个群落的总体平均竞争指数来看, C1 和 C3 的密叶红豆杉种内竞争大于种间竞争, 而 C2 和 C4 则相反, 表明密叶红豆杉在不同群落中的竞争地位不同。

密叶红豆杉的竞争压力不仅受竞争木的个体和数量的影响, 也因竞争木的种类不同而不同^[20], 表 7 为 4 种群落选择出的 12 个样地的其他物种对 24 棵密叶红豆杉的竞争强度, 竞争木共有 9 种, 33 棵, 其中铁杉和高山栎的数量最大, 也是竞争指数最高的两个树种, 分别占总数量的 24.242% 和 30.303%, 竞争强度分别为 41.159 和 31.829。由于铁杉胸径很大, 该种群的竞争强度和平均竞争指数最大, 对密叶红豆杉的种群威胁最大, 由于高山栎的数量最多, 该种群对密叶红豆杉的竞争强度和平均竞争指数仅次于铁杉, 其他树种对密叶红豆杉的竞争强度从大到小依次为朴树、华榛、杜鹃、华山松、花椒、马醉木、常山。

表 6 密叶红豆杉群落的种内和种间竞争强度

Table 6 Intraspecific and interspecific competition intensity of *Taxus fuana*

群落 Community	竞争木胸径 DBH of competitor/cm	种内竞争				种间竞争			
		Intraspecific competition				Interspecific competition			
		对象木	竞争木	竞争指数	平均竞争指数	对象木	竞争木	竞争指数	平均竞争指数
		Objective tree	Competitor	CI	Mean of CI	Objective tree	Competitor	CI	Mean of CI
C1	4≤DBH<8	1	2	1.267	0.634	2	12	7.967	0.664
	8≤DBH<16	1	2	0.427	0.214	1	6	1.938	0.306
	16≤DBH<24	2	3	1.896	0.632	2	7	3.033	0.433
	24≤DBH<32	0	—	—	—	1	2	0.657	0.329
	32≤DBH<40	1	1	0.300	0.300	1	2	0.593	0.297
	DBH≥40	1	1	0.185	0.185	2	3	0.425	0.142
	合计	6	8	4.075	0.509	10	32	14.613	0.457
C2	4≤DBH<8	1	1	1.230	1.230	2	8	25.939	6.485
	8≤DBH<16	4	12	6.649	0.554	9	42	41.113	0.979
	16≤DBH<24	1	5	2.116	0.423	3	21	10.772	0.449
	24≤DBH<32	1	5	1.403	0.281	2	11	2.481	0.226
	32≤DBH<40	0	—	—	—	0	—	—	—
	DBH≥40	2	6	1.099	0.183	2	10	1.428	0.143
	合计	9	29	12.497	0.431	18	90	81.733	0.908
C3	4≤DBH<8	2	6	8.433	1.405	3	9	12.285	1.365
	8≤DBH<16	2	4	4.163	1.040	4	20	17.900	0.895
	16≤DBH<24	1	3	2.569	0.856	4	18	8.352	0.464
	24≤DBH<32	0	—	—	—	0	—	—	—
	32≤DBH<40	0	—	—	—	0	—	—	—
	DBH≥40	0	—	—	—	0	—	—	—
	合计	5	13	15.165	1.167	11	47	38.537	0.820
C4	4≤DBH<8	0	—	—	—	1	7	16.458	2.351
	8≤DBH<16	0	—	—	—	3	17	27.921	1.642
	16≤DBH<24	2	5	2.621	0.524	2	12	8.465	0.705
	24≤DBH<32	3	8	3.459	0.432	3	17	9.106	0.535
	32≤DBH<40	3	5	1.556	0.311	3	15	6.021	0.401
	DBH≥40	0	—	—	—	6	30	4.408	0.147
	合计	8	18	7.636	0.424	18	98	72.379	0.739

CI:竞争指数 Competition index

表 7 其他树种对密叶红豆杉的竞争强度

Table 7 Competition intensity of other tree species to *Taxus fuana*

竞争木 Competitor	株数 Number	比例 Percentage/%	平均胸径 Mean of DBH/cm	竞争指数 CI	竞争强度 Intensity	平均竞争指数 Mean of CI
铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	8	24.242	114	61.196	41.159	7.650
高山栎 <i>Quercus semicarpifolia</i>	10	30.303	15.1	46.521	31.289	5.815
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	4	12.121	25.4	18.196	12.238	2.275
华榛 <i>Corylus chinensis</i>	4	12.121	10.3	6.846	4.604	0.856
华山松 <i>Pinus armandii</i>	2	6.061	6.2	4.312	2.900	0.539
杜鹃 <i>Rhododendron</i>	1	3.030	16	4.650	3.127	0.581
野花椒 <i>Zanthoxylum simulans</i>	2	6.061	9.5	3.816	2.567	0.477
马醉木 <i>Pieris japonica</i>	1	3.030	7	2.034	1.368	0.254
常山 <i>Dichroa febrifuga</i>	1	3.030	6.5	1.111	0.747	0.139

3 结论

野生密叶红豆杉所在研究地区按各物种重要值划分为 4 个群落,分别为铁杉+密叶红豆杉群落(C1)、高山栎+密叶红豆杉+朴树+华榛群落(C2)、密叶红豆杉+刺叶高山栎群落(C3)、铁杉+密叶红豆杉+华榛群落(C4),各样地郁闭度不高,且群落中密叶红豆杉多为散生。由于研究地区林下资源丰富,土壤质量较好,所以其物种丰富度指数和多样性指数比较高,综合指数为 $C2 > C1 > C4 > C3$ 。由于密叶红豆杉对生境的要求非常苛刻,此地密叶红豆杉平均每 100 m^2 仅为 1.34 株,且缺乏更新层,除 C3 群落演替层比例较大外,其他 3 个群落皆以乔木层为主,从立木结构上看,C1、C2 群落径级结构分布较好,C3 群落以中小径级为主,而 C4 群落 $16 \leq \text{DBH} < 32 \text{ cm}$,存在严重的断代问题。该地区密叶红豆杉种间竞争大于种内竞争,其竞争压力主要来源于高大的铁杉和数量较多的高山栎。

野生密叶红豆杉存在严重的更新和竞争问题,小径级密叶红豆杉的缺失,加之严重种间的竞争,必将导致该种群的衰退。

4 讨论

4.1 密叶红豆杉自然分布特征

密叶红豆杉作为国家 I 级保护植物,同时也受到 1973 年制定《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录 II 的保护,由于其对生长环境要求严苛,在我国仅在西藏日喀则市吉隆县少有分布。据调查发现,密叶红豆杉生长的年平均气温为 10°C 左右,年平均降水约 1000 mm ,且只生长于水资源丰富,空气湿度大的地区^[25]。本次调查发现,所有样地均在山间河流边,其中多数样地在小型瀑布周围,环境的特殊性决定其零星分布的特点。本研究发现,密叶红豆杉多呈带状或斑块状分布,分布地区郁闭度多在 20%—50%之间,且密叶红豆杉分布稀疏,很难成林。野生分布的密叶红豆杉平均树高 6.40 m ,最高为 9.5 m ,最低为 2.5 m ,大多植株位于乔木层和演替层,分别占 60%和 37.6%,更新层缺乏。从垂直结构上,小径级幼苗少,群落更新不稳定,幼苗缺失,该种群在未来必将衰退^[26]。

竞争是植物种内和种间关系的主要形式之一,表现为对生存环境资源和空间的争夺^[27-28],竞争强度不仅影响个体的生存、生长和繁殖,而且影响种群的空间分布与动态及群落的物种多样性^[29]。一般而言,植物种群受到的竞争压力与竞争木种群数量和个体大小直接相关^[30-31]。由于自然分布的郁闭度低,密叶红豆杉可以与刺叶高山栎、野花椒等灌木形成群落,也可以与高山栎、华榛、朴树,甚至高大的铁杉组成群落,对周围树种的高度要求不高。当密叶红豆杉与灌木树种形成群落时,树木形态虽小($\text{DBH} < 24 \text{ cm}$, $H < 5 \text{ m}$),但较竞争木高大,来自于其他乔木树种的竞争压力小,且样地中存在更新苗,种群发展较稳定。但当其与比之高大的乔木种形成群落时,成熟的密叶红豆杉要比其他伴生树种株高小,特别是与铁杉相比,红豆杉的树高仅约为铁杉树高的三分之一,这对其在争夺光照和空间时极为不利。研究地区大径级密叶红豆杉居多, $\text{DBH} > 16 \text{ cm}$ 的个体占 63.8%, $\text{DBH} \geq 40 \text{ cm}$ 的个体占 12.6%,小径级缺失, $\text{DBH} < 4 \text{ cm}$ 的个体仅占 2.7%,最大胸径为 69 cm ,最小胸径为 3.2 cm ,表明该地区密叶红豆杉在很久之前就出现了严重的更新问题。密叶红豆杉的单木竞争强度随竞争木径级增大呈减小趋势,表明胸径越小的个体,越容易在竞争中被淘汰。这一现状与东北红豆杉相似,种内竞争弱,主要竞争压力来自种间的主要原因是天然种群稀少,个体散生,且老龄化问题严重。

4.2 密叶红豆杉的保护策略

针对密叶红豆杉小生境分布这一特点,必须对密叶红豆杉进行就地保护,避免因其生存环境破坏而导致分布面积减少甚至消失。尽管当地对密叶红豆杉的保护和重视程度很高,但调查中发现,密叶红豆杉生长较多的偏远地带仍有人为活动的痕迹,人畜甚至偷盗者对密叶红豆杉的破坏不可避免。因此,建议在密叶红豆杉集中生长地区周围建立自然保护区或隔离带,对野生种群进行有效的保护,使其野生数量得到扩大,也有利于保护其遗传多样性和优良的遗传基因。

密叶红豆杉与灌木和高大乔木均可组成群落,但与高大乔木组成的群落中缺乏更新层,建议对该种群进行适度的干扰,适当砍伐一些影响其生长的竞争树种,改变群落发展方向,在保护现有野生成年个体基础上增加密叶红豆杉自主更新能力。可以选择一较小范围作为试点,对高大的铁杉、高山栎、朴树等进行适当砍伐,增加林窗面积,降低林地郁闭度,增大密叶红豆杉的增长空间,促进种子的萌发及幼苗幼树的存活和生长,使密叶红豆杉能够自主更新,增加群落的稳定性。

对于很多阻碍交通或安全隐患的古老红豆杉,应对其进行迁地保护,如移栽到植物园或保护区,保存其基因库^[32-33]。同时,也可以通过人工繁殖的方法,将密叶红豆杉幼苗再引入到其原来分布区或其他适合生长的地区,让其回归天然条件,正常生长繁殖,恢复野生生长的状态^[34],保持遗传多样性,以建立足够的遗传资源来适应改变的新种群。另外有研究指出,食果鸟类的贮食行为对红豆杉种子传播及幼苗分布影响显著^[35-36],啮齿类动物也能够对红豆杉种子进行传播^[37],因此,密叶红豆杉生长地区的动物资源保护同样重要。

参考文献 (References):

- [1] 郝大程,肖培根,彭勇,刘明,霍利. 红豆杉药物资源的生物学和化学研究进展及趋势分析. 药学报, 2012, 47(7): 827-835.
- [2] 王亚飞,王强,阮晓,张莺莺. 红豆杉属植物资源的研究现状与开发利用对策. 林业科学, 2012, 48(5): 116-125.
- [3] Fu L G, Li N, Mill R R. Taxaceae. Flora of China, 1999, (4): 189-96.
- [4] 郑万钧,傅立国. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1978: 438-448.
- [5] Kretzer I F, Maria D A, Guido M C, Contente T C, Maranhão R C. Simvastatin increases the antineoplastic actions of paclitaxel carried in lipid nanoemulsions in melanoma-bearing mice. International Journal of Nanomedicine, 2016, 11: 885-904.
- [6] Moses J W, Mehran R, Nikolsky E, Lasala J M, Corey W, Albin G, Hirsch C, Leon M B, Russell M E, Ellis S G, Stone G W. Outcomes with the paclitaxel-eluting stent in patients with acute coronary syndromes: analysis from the TAXUS-IV trial. Journal of the American College of Cardiology, 2005, 45(8): 1165-1171.
- [7] Planer D, Smits P C, Kereiakes D J, Kedhi E, Fahy M, Xu K, Serruys P W, Stone G W. Comparison of everolimus- and paclitaxel-eluting stents in patients with acute and stable coronary syndromes: pooled results from the SPIRIT (A clinical evaluation of the XIENCE V everolimus eluting coronary stent system) and COMPARE (A trial of everolimus-eluting stents and paclitaxel-eluting stents for coronary revascularization in daily practice) trials. JACC: Cardiovascular Interventions, 2011, 4(10): 1104-1115.
- [8] Soliman S S M, Tsao R, Raizada M N. Chemical inhibitors suggest endophytic fungal paclitaxel is derived from both mevalonate and non-mevalonate-like pathways. Journal of Natural Products, 2011, 74(12): 2497-2504.
- [9] Gradishar W J. Albumin-bound paclitaxel: a next-generation taxane. Expert Opinion on Pharmacotherapy, 2016, 7(8): 1041-1053.
- [10] Talebi M, Ghassempour A, Talebpour Z, Rassouli A, Dolatyari L. Optimization of the extraction of paclitaxel from *Taxus baccata* L. by the use of microwave energy. Journal of Separation Science, 2004, 27(13): 1130-1136.
- [11] 洪伟,王新功,吴承祯,何东进,廖成章,程煜,封磊. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1109-1112.
- [12] 于少帅,孙启武,张小平,田胜尼,柏培磊. 南方红豆杉人工引种及野生植株活性成分含量与分布. 应用生态学报, 2012, 23(10): 2641-2647.
- [13] 向悟生,李先琨,苏宗明,欧祖兰,陆树华. 元宝山南方红豆杉克隆种群分布格局的分形特征. 植物生态学报, 2007, 31(4): 568-575.
- [14] Shah A, Li D Z, Möller M, Gao L M, Hollingsworth M L, Gibby M. Delimitation of *Taxus fuana* Nan Li & R.R. Mill (Taxaceae) based on morphological and molecular data. Taxon, 2008, 57(1): 211-222.
- [15] 吴杰,汤欢,黄林芳,李西文,谢彩香,郝大程,陈士林. 红豆杉属植物全球生态适宜性分析研究. 药学报, 2017, 52(7): 1186-1195.
- [16] Cadotte M W, Jonathan Davies T, Regetz J, Kembel S W, Cleland E, Oakley T H. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. Ecology Letters, 2010, 13(1): 96-105.
- [17] Massaccesi L, Bardgett R D, Agnelli A, Ostle N, Wilby A, Orwin K H. Impact of plant species evenness, dominant species identity and spatial arrangement on the structure and functioning of soil microbial communities in a model grassland. Oecologia, 2015, 177(3): 747-759.
- [18] Orwin K H, Ostle N, Wilby A, Bardgett R D. Effects of species evenness and dominant species identity on multiple ecosystem functions in model grassland communities. Oecologia, 2014, 174(3): 979-992.
- [19] 高润梅,郭晋平. 文峪河上游河岸林的演替分析与预测. 生态学报, 2010, 30(6): 1564-1572.
- [20] 郭跃东,郭晋平,张芸香,吉久昌. 文峪河上游河岸林群落环境梯度格局和演替过程. 生态学报, 2009, 30(15): 4046-4055.
- [21] Stirling G, Wilsey B. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. The American Naturalist, 2001, 158

- (3): 286-299.
- [22] 周志强, 刘彤, 袁继连. 黑龙江穆棱天然东北红豆杉种群资源特征研究. 植物生态学报, 2004, 28(4): 476-482.
- [23] 刘彤, 李云灵, 周志强, 胡海清. 天然东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)种内和种间竞争. 生态学报, 2007, 27(3): 924-929.
- [24] 周志强, 刘彤, 李云灵. 立地条件差异对天然东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)种间竞争的影响. 生态学报, 2007, 27(6): 2223-2229.
- [25] 刘全儒. 密叶红豆杉. 生物学通报, 2017, 52(10): 14-14.
- [26] Walck J L, Hidayati S N, Dixon K W, Thompson K, Poschod P. Climate change and plant regeneration from seed. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2145-2161.
- [27] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南松天然林的种内和种间竞争. 林业科学研究, 2016, 29(2): 209-215.
- [28] Fridley J D, Grime J P, Bilton M. Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. Journal of Ecology, 2007, 95(5): 908-915.
- [29] Aguiar M R, Lauenroth W K, Peters D P. Intensity of intra- and interspecific competition in coexisting shortgrass species. Journal of Ecology, 2001, 89(1): 40-47.
- [30] 许恒, 刘艳红. 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, 2018, 38(6): 1160-1170.
- [31] 刘怡青, 田育红, 宋含章, 黄薇霖. 胸径和林分密度决定内蒙古东部落叶松林种内竞争. 生态学杂志, 2018, 37(3): 847-853.
- [32] 任海. 植物园与植物回归. 生物多样性, 2017, 25(9): 945-950.
- [33] 刁永强, 许正, 陈淑英, 楚文照, 孟和巴图. 新疆野生樱桃李种质资源研究现状及保护对策. 中国野生植物资源, 2017, 36(3): 57-61.
- [34] 李伟. 苏南地区 3 种国家级珍稀保护树种的种群生态学研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2015.
- [35] 李宁, 王征, 鲁长虎, 熊天石, 傅文源, 吴锦平. 斑块生境中食果鸟类对南方红豆杉种子的取食和传播. 生态学报, 2014, 34(7): 1681-1689.
- [36] Li N, Bai B, Wang Z, Luo F, Lu X Z, Lu C H. Avian seed dispersal and seedling distribution of the endangered tree species, *Taxus chinensis*, in patchy habitats. Plant Ecology & Diversity, 2015, 8(3): 407-414.
- [37] 尹雪. 动物取食行为对东北红豆杉种子传播的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.