



· 生态学研究 ·

云南红豆杉种群生物学

苏建荣 刘万德 缪迎春 李帅锋 郎学东 著



科学出版社

生态学研究

云南红豆杉种群生物学

苏建荣 刘万德 缪迎春 李帅锋 郎学东 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书以云南红豆杉为研究对象,在简要回顾植物种群生物学的发展及其在野生植物保护利用中的地位与作用的基础上,对云南红豆杉种群生物学进行研究。通过对云南红豆杉大量野外调查和取样,阐明云南红豆杉的自然地理分布、分布区气候特点、种群数量特征及种内、种间关系,探索其遗传多样性特征,枝、叶等构件种群的统计特征及紫杉醇的时间、空间变异规律。本书的研究成果发展和完善了云南红豆杉种群生物学的研究内容和领域,为我国濒危植物保护和利用提供了科学依据。

本书可供从事生态学、生物学、林学、植物学等研究的科研人员和管理工作者及高等院校师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

云南红豆杉种群生物学/苏建荣等著. —北京:科学出版社, 2016. 3

(生态学研究)

ISBN 978-7-03-047325-7

I. ①云… II. ①苏… III. ① 红豆杉属—种群—生物学—云南省

IV. ①Q949.66

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 026743 号

责任编辑:张会格 王 好 / 责任校对:李 影

责任印制:徐晓晨 / 封面设计:北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2016 年 3 月第一次印刷 印张:17 1/4 插页:1

字数:410 000

定价:118.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

红豆杉属(*Taxus*)起源古老,与罗汉松科(Podocarpaceae)、三尖杉科(Cephalotaxaceae)植物具有共同的祖先。研究表明,云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*)出现于早白垩世,曾称雄北温带。第四纪冰川运动使其分布范围急剧收缩,种群数量锐减,横断山区因特殊的地理环境而成为云南红豆杉的避难所。20 世纪中期,云南红豆杉由于起源古老、科学价值高而被国际松杉类专家组(CSG)列为三级渐危种。80 年代以来,我国对云南红豆杉的保护越来越重视,保护等级也在不断提升。1986 年,云南红豆杉被列为云南省的二级保护植物;1993 年,云南红豆杉被林业部确定为我国的二级保护植物;1999 年,云南红豆杉被列入国家 I 级重点保护野生植物名录。随后,我国又将云南红豆杉作为重要的保护物种列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)的附录 II 进行管理。

天然抗癌药物紫杉醇的发现与临床应用是红豆杉属植物在全球范围受到高度重视的主要原因之一。1963 年, Wani 和 Wall 首次从短叶红豆杉(*Taxus brevifolia*)树皮中分离出紫杉醇粗提物,开启紫杉醇抗癌药物的研究。1969 年,美国国家癌症研究所(NCI)把紫杉醇列为长期研究计划。随后发现,紫杉醇是一种新的有丝分裂抑制剂,使细胞的有丝分裂不能形成正常的纺锤体,从而抑制肿瘤细胞的分裂和增殖。在此基础上,美国国家癌症研究所和百时美施贵宝公司(BMS)合作,开展给药方案研究。1992 年 12 月 29 日,美国食品药品监督管理局正式批准紫杉醇作为治疗晚期卵巢癌的新抗癌药物。此后,紫杉醇的适应证逐步扩大,作为高效、低毒的广谱抗癌药物在临床上广泛使用。2002 年,全球紫杉醇的销售额就已高达 23 亿美元。在众多的植物资源中,红豆杉属植物所含紫杉醇最为丰富,特殊的资源禀赋使其成为大众瞩目的重要经济植物。

多年以来,云南红豆杉被认为是我国红豆杉属植物中紫杉醇含量最高、资源最为丰富的种类。但是,该特点也导致云南红豆杉资源屡遭破坏,大案、要案多次发生。据报道,1994 年,云南云龙县志奔山一带 9.2 万余株云南红豆杉被剥皮,所剥树皮多达 1321t。2002 年前后,云南红豆杉资源又遭到新一轮的破坏,并被中央电视台焦点访谈节目关注、报道。云南红豆杉的保护和利用成为国内外关注的焦点和全球生物多样性保护的热点问题。云南红豆杉身上交织着濒危物种保护、健康需求、经济发展等,目标定位各异、价值取向相左的重大问题,各种矛盾集于一身,保护、利用的典型性和代表性尤其突出。当然,无论从人类健康、经济发展、科学研究,还是从物种保护、遗传资源利用、濒危植物的保护和开发来看,云南红豆杉的资源和保护研究均显得非常迫切、重要。

尽管云南红豆杉的科学价值、经济价值和药用功能都已被高度认同,保护的重要性也备受全球各界关注,但是相关研究工作十分薄弱。具体表现为,全国云南红豆杉的资源分布与数量不清;种群生态学、种群遗传学方面的研究基本没有开展,保护策略缺

注:本书涉及多个少数民族自治县,为方便书写简称县,如木里自治县写为木里县。

乏科学依据和理论指导,怎样进行保护、在什么地方保护、哪些需要重点保护、采取什么技术措施保护等基本问题尚待解决。为此,苏建荣于2003年在导师蒋有绪先生的指导下围绕云南红豆杉保护需要解决的基本生态学问题开始博士学位论文的研究工作。

2004年年底,苏建荣申请的“濒危植物云南红豆杉的资源及保护技术研究”项目(项目编号2004DIB3J104)获得科技部的资助,为较深入地开展相关研究提供可能。随后,苏建荣课题组同仁及研究生在相关项目的支持下长期坚持相关研究工作。本书主要是在科技部公益专项项目“濒危植物云南红豆杉的资源及保护技术研究”(项目编号2004DIB3J104),中国林业科学研究院资源昆虫研究所基本科研业务费专项资金项目“云南红豆杉保护遗传学研究”(项目编号Riri200703Z)、国家林业局948项目“紫杉醇原料林的枝叶采收及干燥技术引进”(项目编号2011-4-03)、国家自然科学基金项目“濒危植物云南红豆杉的集合种群特性研究”(项目编号31470617)资助下完成。

本书是苏建荣课题组成员和研究生们十余年来积累的部分研究成果,是集体智慧和努力的结晶。全书以云南红豆杉保护中急需解决的基本生态学问题为主线,旨在为云南红豆杉的保护和利用提供基础资料、理论依据及技术支撑。全书分为绪论、云南红豆杉的分类地位与自然分布、云南红豆杉种群生态学、云南红豆杉构件种群统计学、云南红豆杉居群遗传学和云南红豆杉的紫杉醇含量变异6个部分。绪论简要回顾了植物种群生物学的发展及云南红豆杉在野生植物保护利用中的地位与作用,总结了云南红豆杉的研究现状。第二章致力于厘清云南红豆杉的分类历史和争论,为确定其保护地位提供植物学依据;同时通过阐明云南红豆杉的自然地理分布及分布区气候特点,为其保护、遗传资源收集和资源培育奠定基础。第三章旨在掌握云南红豆杉的种群数量特征及种内、种间关系,为开发种群保护及恢复技术提供理论依据。第四章的目的是揭示云南红豆杉的构型、萌枝特征,以及枝、叶等构件种群的统计特征,为其可持续利用提供科学依据。第五章则通过探究云南红豆杉遗传多样性,为原地保护、种质资源收集及迁地保护提供分子生物学依据和理论指导。第六章重点揭示云南红豆杉主要经济性状的时间、空间变异规律,为从资源利用的角度考虑保护单元、收集和保存优异种质资源、良种选育、迁地保护等奠定理论基础。本书的学术思想和写作框架是在苏建荣主持下完成的,全书统稿由苏建荣负责,文字编校和出版事宜由苏建荣和刘万德博士完成,各部分内容的具体分工如下。

绪论部分由苏建荣和刘万德博士负责。云南红豆杉的分类地位与自然分布一章由郎学东博士和苏建荣负责;其中,云南红豆杉的分类地位与形态章节由郎学东博士完成,云南红豆杉的自然地理分布部分由苏建荣完成。云南红豆杉种群生态学章节由苏建荣、李帅锋博士、刘万德博士负责;其中,云南红豆杉种群数量特征、种子形态与种胚休眠特性由苏建荣完成,云南红豆杉群落结构特征与更新特征、空间分布格局由李帅锋博士和刘万德博士共同完成,种内与种间竞争、生态位与种间联结由李帅锋博士完成,实生苗与扦插苗的生长特性由刘万德博士完成。云南红豆杉构件种群统计学章节由刘万德博士完成。云南红豆杉居群遗传学章节由繆迎春博士完成。云南红豆杉紫杉醇含量变异章节由苏建荣完成。书中涉及的植物中文名、拉丁名由郎学东和李帅锋共同审定、校对;图片则由苏建荣、刘万德、李帅锋、郎学东共同提供。

本书的完成得到众多师长、同仁、研究生和单位的大力支持与帮助。在此,感谢我

的导师蒋有绪先生在研究选题、项目学术思想等方面的指导与帮助；感谢张志钧高级工程师、邓疆助理工程师、曾觉民教授参与野外调查工作；感谢中国林业科学研究院 2007 级硕士研究生臧传富、2010 级硕士研究生苏磊、2012 级硕士研究生卞方圆，2012 级博士研究生贾呈鑫卓、2013 级博士研究生黄小波在参与本书研究工作中付出的艰辛和努力。感谢加拿大英属哥伦比亚大学(UBC)林学院为完成本书提供了优越的工作条件和学术指导；感谢科技部公益专项办公室、国家林业局 948 办公室、国家自然科学基金委员会、中国林业科学研究院、西藏农牧学院、中国林业科学研究院资源昆虫研究所等单位给予的大力支持和帮助。感谢哀牢山国家级自然保护区新平管理局、景东管理局，高黎贡山自然保护区保山管理局、腾冲管理局、百花岭实验站，以及云南双江县、泸水县、兰坪县、鹤庆县、香格里拉市、宁蒗县、大姚县、马关县，四川木里县、盐源县，西藏林芝县、波密县、察隅县林业局为野外调查研究和开展试验提供方便和支持。在此，要特别感谢那些参与野外调查的汉、藏、彝、傈僳等民族的基层林业技术人员、向导、护林员和林农。虽然我不一定能记住每一位的姓名，但正是在他们的陪伴和帮助下，我们才能顺利穿越茫茫原始林海、跨过皑皑雪域高原寻找到研究对象、收集到第一手原始资料，为完成研究工作奠定坚实的基础。

由于时间和水平有限，书中不可避免地存在不足。敬请各位同仁批评、指正！

苏建荣

2015 年 6 月 17 日

目 录

前言

第一章 绪论	1
第一节 植物种群生物学的发展	1
一、种群与种群生物学	1
二、植物种群生物学发展概况	2
三、植物种群生物学发展趋势	3
第二节 云南红豆杉研究现状	4
一、红豆杉属的研究概况	5
二、云南红豆杉的研究概况	6
第三节 研究的问题及意义	8
第二章 云南红豆杉的分类地位与自然分布	10
第一节 云南红豆杉的分类地位与形态	10
一、中国红豆杉属植物的分类概况	10
二、云南红豆杉的分类地位	13
三、云南红豆杉的形态特征	14
四、中国红豆杉属植物分类检索表	15
第二节 云南红豆杉的自然地理分布	16
一、研究方法	16
二、云南红豆杉的地理分布	17
三、云南红豆杉分布与气候特点	19
四、云南红豆杉分布界限的热量状况	21
五、水热指标的主成分分析	21
六、气候区划分	22
七、小结与讨论	24
第三章 云南红豆杉种群生态学	25
第一节 云南红豆杉种群数量特征	25
一、研究区概况	25
二、研究方法	26
三、种群密度	29
四、种群结构	30
五、种群生命表	32
六、生存函数分析	35

七、种群数量动态分析	37
八、环境、人为干扰与种群结构、动态	39
九、小结与讨论	40
第二节 云南红豆杉群落结构特征与更新特征	41
一、研究地概况	42
二、研究方法	43
三、物种组成	45
四、物种多样性特征	46
五、大小结构	46
六、云南红豆杉更新特征	48
七、小结与讨论	49
第三节 云南红豆杉空间分布格局	51
一、研究地概况	52
二、研究方法	52
三、种群分布及年龄结构	54
四、云南红豆杉种群空间分布格局	56
五、云南红豆杉种群的点格局分析	58
六、小结与讨论	62
第四节 云南红豆杉种内与种间竞争	65
一、研究地概况	65
二、研究方法	65
三、云南红豆杉的种内竞争	66
四、云南红豆杉种群的种间竞争	68
五、云南红豆杉对象木胸径与竞争强度的关系	68
六、小结与讨论	69
第五节 云南红豆杉的生态位与种间联结	70
一、研究地概况	71
二、研究方法	71
三、重要值及其生态位宽度	73
四、生态位重叠	73
五、种群联结分析	74
六、生态位重叠与联结系数回归分析	75
七、小结与讨论	76
第六节 云南红豆杉种子形态与种胚休眠特性	77
一、材料与方法	78
二、种胚的形态与大小	80
三、种皮透水性	82
四、种子大小对种胚萌发的影响	84
五、胚乳对种胚萌发的影响	85

六、小结与讨论	86
第七节 云南红豆杉实生苗与扦插苗的生长特性	87
一、材料与方法	89
二、营养元素对云南红豆杉生长的影响	92
三、光照对云南红豆杉生长的影响	99
四、营养元素对云南红豆杉光合作用的影响	104
五、光照对云南红豆杉光合作用的影响	109
第四章 云南红豆杉构件种群统计学	113
第一节 云南红豆杉芽数量动态	116
一、材料与方法	117
二、春芽数量动态	119
三、秋芽数量动态	123
四、新芽数量动态	125
五、小结与讨论	127
第二节 云南红豆杉叶数量动态	128
一、材料与方法	128
二、不同采收处理下的老叶落叶量	128
三、不同采收处理下的老叶脱落动态	129
四、不同采收处理下的新叶数量及动态	129
五、不同采收处理下的新叶密度	131
六、不同采收处理下的叶净增加量	133
七、小结与讨论	133
第三节 云南红豆杉枝数量动态	134
一、材料与方法	135
二、不同采收处理下的老枝抽新枝的比率	135
三、不同采收处理下的新枝数量及动态	136
四、不同采收处理下的新枝长度与体积	136
五、小结与讨论	138
第四节 云南红豆杉萌枝特性	139
一、材料与方法	140
二、云南红豆杉种群萌枝结构	140
三、萌枝数量与树高和地径的关系	141
四、萌枝数量与枝叶产出空间分布的关系	142
五、小结与讨论	143
第五节 云南红豆杉的构型与叶构件水分特征	145
一、材料与方法	146
二、不同光环境下云南红豆杉的总体结构	147
三、不同光环境下云南红豆杉的枝系特征	148
四、不同光环境下云南红豆杉各级枝叶片的分布	148

五、不同光环境下云南红豆杉叶片水分特征	149
六、小结与讨论	150
第五章 云南红豆杉居群遗传学	151
第一节 云南红豆杉微卫星引物标记研发	153
一、简并锚定微卫星-PCR 法	158
二、同属不同种间的微卫星引物转移运用法	165
三、跨种数据库法	165
四、小结与讨论	167
第二节 云南红豆杉天然居群谱系地理学	168
一、材料和方法	172
二、微卫星位点间连锁平衡检验	178
三、居群内遗传多样性	178
四、居群间遗传结构	179
五、相关性分析	184
六、小结与讨论	184
第三节 云南红豆杉天然居群空间遗传结构研究	190
一、材料与方法	194
二、有效微卫星位点	197
三、居群 1 和居群 2 空间遗传结构	197
四、相关分析	198
五、个体聚类树	198
六、小结与讨论	198
第四节 云南红豆杉天然居群采样策略研究	202
一、材料和方法	203
二、居群数与等位基因丰富度相关性分析	203
三、居群 1 采样数与等位基因丰富度相关性分析	203
四、居群 2 采样数与等位基因丰富度相关性分析	204
五、小结与讨论	204
第五节 云南红豆杉天然居群与人工居群遗传多样性差异	207
一、材料和方法	210
二、人工居群的遗传多样性及居群间的遗传分化	212
三、人工居群和天然居群间的遗传多样性比较	213
四、人工居群和天然居群间的遗传结构	213
五、小结与讨论	217
第六章 云南红豆杉的紫杉醇含量变异	222
第一节 云南红豆杉紫杉醇含量变异及其相关的分子标记	222
一、材料与方法	223
二、云南红豆杉的紫杉醇含量变异	225
三、RAPD 标记与树皮紫杉醇含量的关联分析	225

四、与紫杉醇含量相关的特异性 RAPD 标记	227
五、小结与讨论	227
第二节 树龄、种源对云南红豆杉紫杉醇含量的影响	228
一、材料及方法	228
二、不同组织的紫杉醇含量	231
三、不同树龄云南红豆杉的紫杉醇含量	231
四、不同种源云南红豆杉的紫杉醇含量	232
五、紫杉醇含量与环境因子的关系	233
六、小结与讨论	235
参考文献	236
彩图	

第一章 绪 论

第一节 植物种群生物学的发展

一、种群与种群生物学

“种群”译自英文单词 *population*。除此而外，它还被译为“群体”、“群丛”、“聚居群”、“人口”及“繁群”等，对概念理解的差异是导致译名混乱的主要原因。

1930 年, *Friederichs* 将种群定义为“某一个特定区域的所有个体的总和”。这一定义至今仍被沿用(*王伯荪等, 1995*)。*王伯荪等(1995)*认为种群“是指某一个特定区域的所有个体的总和,或者说一个种群就是在某一特定时间中占据某一特定空间的一群同种的有机体”。*Molles(2001)*也认为“种群是特定区域单一物种个体总和”。*Ricklefs(2001)*提出“种群是某一特定地区内同一个物种个体的集合”。*戈峰(2002)*将种群定义为“种群是指生活在一定空间内、同属一个物种的个体的集合”。

随着对种群认识的深入,种群的遗传特性在定义中被突出。1970 年, *Ernst Mayr* 认为“种群是指一个规定地区内具有交配可能的个体群,一个局部种群内所有个体组成一个基因库”(江洪, 1992; *Odum, 1983*)。周纪纶等(1992)认为“种群是指特定空间里能自由交配繁殖后代的同种个体的集合”。姜汉侨等(2004)认为“种群的一般定义是‘同物种个体的集合’,是指某一特定时间内某一特定区域中由同一物种构成的生物群体,它们具有共享同一基因库或存在潜在随机交配能力的独特性质”。

综上所述,可以从以下几个层面来理解种群的概念。

(1) 从抽象意义上理解,种群仅是指个体组合成的集合群,如 *Odum(1983)*划分的生命系统等级层次中所指的概念。

(2) 种群概念也可应用于具体对象。这种情况下,种群的时间与空间界限根据研究的方便而人为划定,其分布的连续性被忽略,不能完全真实地反映种群的结构。例如,实验种群的概念。

(3) 在强调空间特性时,种群概念更容易被理解为“居群”。

(4) 在强调遗传特性时,种群被视为“孟德尔群体”,特指个体间有相互交配的可能,并随着世代进行基因交流的有性繁殖的群体。

总之,种群的定义包含遗传和空间两方面的含义。遗传方面的含义是指个体属于同一物种;空间方面的含义是指个体生活在同一地区。传统上,生态学家理解的种群在遗传上是同质的,而遗传学家很少考虑空间的异质性。但是,无论从遗传上还是从空间上来看,种群都具有异质性。随着生态学和遗传学分支在种群生物学中的整合(*Silvertown and Antonovics, 2001*),种群的各种含义常常被混合使用(*阮成江等, 2005*)。实际上,现代种群的含义应由“自然种群”、“实验种群”、“理论种群”和“孟德尔群体”四位一体

相互补充构成。

在强调种群空间和遗传异质性的前提下, Silvertown 和 Charlesworth(2001)认为可从以下几个方面考虑种群的结构, 并定义了种群生物学。

- (1) 遗传结构(genetic structure): 基因频率和基因型频率的斑块性(patchiness)。
- (2) 空间结构(spatial structure): 种群内密度的变化。
- (3) 年龄结构(age structure): 种群内幼体个体和年长个体的相对数量。
- (4) 大小结构(size structure): 种群内大个体和小个体的相对数量。

种群生物学试图解释这些不同结构的起源, 以及它们如何相互影响, 如何且为何随时间变化而发生变化等问题。种群的遗传组成随时间的变化是进化的主题, 种群个体数量随时间的变化则是种群动态(population dynamics)的主题。种群生物学的目的是从测定出生率、死亡率、迁入率和迁出率 4 个基本的种群统计参数出发, 解释空间结构、年龄结构和大小结构。当这些速率对基因型产生不同影响时, 它们可能导致基因位点等位基因频率的进化变化。

二、植物种群生物学发展概况

1874 年, 德国植物学家 Nageli 发表了第一篇有影响的植物种群生态学论文(Harper, 1977)。英国的 Tansley、苏联的 Suleatschew、美国的 Clements 等学者的开创性工作促进了植物种群生态学的萌芽。20 世纪 70 年代, 针对森林和大田作物等涉及种子数目、单作、混作、播种密度、病虫害等与经济产量密切相关问题的应用生态学研究成为植物种群生态学的历史基础(Silvertown 和祝宁, 1982)。1977 年, Harper 出版了专著《植物种群生物学》, 为植物种群生态学的理论和方法奠定坚实的基础, 成为植物生态学形成的划时代标志。从此, 它成为国际生态学中最重要的研究热点之一。Solbrig(1980)的《植物种群生命统计与进化》、Silvertown 和祝宁(1982)的《植物种群生态学导论》、Merrell(1981)的《生态遗传学》、Dirzo 和 Sarukhan(1984)的《植物种群生态学展望》等专著的出版对植物种群生态学的发展和普及起到巨大的作用。钟章成(2000)把植物种群生态学的研究分为 1970~1980 年的种群统计学研究与 1980 年至现在的生活史、种群与环境、种群遗传生态与进化研究两个阶段, 前者以 Solbrig 和 Silvertown 撰写的两本专著为代表, 后者以 Dirzo 的著作作为代表。近 20 年来, 分子生物学在基础理论和技术方面迅猛发展, 尤其是 PCR 技术的产生和完善, 使分子生物学不断向生物学的各个领域渗透, 从而促进“分子生态学”的形成。1992 年, 英国 Blaewell 科学出版社主办的《分子生态学》创刊标志着分子生态学的诞生。Burke 等(1992)就在《分子生态学》发刊词提出分子生态学是应用分子生物学为生态学和种群生态学各领域提供革新见解。1990 年以来, 以 Silvertown 和 Charlesworth(2001)的《简明植物种群生物学》(第 4 版)出版为标志, 植物种群生态学进入植物种群生物学时期。

我国植物种群生物学的研究起步较晚。20 世纪 50~60 年代, 曲仲湘等(1952)、张宏达等(1955)关于森林树种林木结构分析, 殷宏章等(1961)关于稻、麦的群体结构和群体生理的研究, 丁颖(1961)关于水稻生态型的研究是我国有关植物种群研究较早的论述。乐天宇(1965)的《植物生态型学》是我国有关植物种群内容最早的专著。70~80 年代,

仲崇信和卓荣宗(1985)关于大米草的研究,周纪纶(1982)对植物种群基本特征及种群生物学的研究,阳含熙(1982)的《种群格局》(非正式出版资料),钟章成(2000)的《植物种群生态学研究进展》,特别是云南大学的《植物生态学》把植物种群生态正式列入教材极大地推动了我国植物种群生物学的教学、研究。

20 世纪 80~90 年代,是我国植物种群生物学的蓬勃发展阶段,本领域许多方面的研究得以展开:林英(1983)、王伯荪和彭少麟(1987b)、王伯荪和马曼杰(1982)、董鸣(1987)、杨允菲和祝廷成(1991)研究了种群的结构和年龄结构;董鸣(1986)、江洪和林鸿荣(1983)、范兆飞等(1992)等研究了种群生命表和生存曲线;陆阳(1987, 1986, 1982)、杨持等(1984)、杨在中等(1984)、彭少麟等(1989)研究了种群的分布格局;王孝安(1984)、赵学农等(1990)开展了种间竞争的研究;蒋有绪(1982)、王伯荪和彭少麟(1985, 1983)、王伯荪和彭少麟(1987a)开展了种间联结的研究;杨允菲和祝廷成(1991)、安树青等(1997)进行了种子散布及土壤种子库的研究;崔启武和 Lawson(1982)、董鸣(1986)、王伯荪和彭少麟(1987a)、胡玉佳和王寿松(1988)开展了种群数量动态的研究。此间,《植物种群生态学》(周纪纶等, 1992)、《云杉种群生态学》(江洪, 1992)、《植物种群学》(王伯荪等, 1995)等专著相继出版。

近年来,我国对植物种群生物学的研究在植物种群统计学、植物种群生活史、种群遗传多样性、种群适应性、植物种群动态模型等各个领域均有所突破(王仁忠等, 2003)。我国植物种群生物学已经从最初的经典种群统计逐渐向宏观大尺度、微观遗传学,乃至分子生态学领域深入。张文辉(1998)的《裂叶沙参种群生态学研究》、钟章成(2000)的《植物种群生态适应机理研究》、李博等(2003)译的《简明植物种群生物学》(第 4 版)、张大勇(2004)主编的《植物生活史进化与繁殖生态学》、阮成江等(2005)的《植物分子生态学》等专著的出版促进了植物种群生物学研究的纵深发展。

三、植物种群生物学发展趋势

总体上看,在坚持传统种群生态学研究的基础上,不断与分子生物学、遗传学、全球变化等相邻学科的交叉融合,利用相邻学科的成熟理论和方法解释种群生态问题是植物种群生物学发展的大趋势。1982 年以来, Silvertown 一直跟踪植物种群生物的发展。2001 年,他指出“过去二十年中明显的趋势是,种群生物学的生态学和遗传学分支逐渐整合”(Silvertown and Antonovics, 2001)。据此, Silvertown 把经典著作 *Introduction of Plant Population Ecology(Second Edition)* 大幅修改、补充后更名为 *Introduction to Plant Population Biology(Fourth Edition)* 出版。钟章成和曾波(2001)也研究得出“当前国内外种群生物学的研究已经开始从宏观研究向微观研究领域渗透,从生活史和分子水平上揭示种群的生态机理已经成为国际种群生物学研究的发展趋势”的结论。

种群统计学的研究为深入理解植物种群数量的时空变化、探讨经济物种和濒危植物的资源量和可持续利用奠定基础。因此,作为植物种群生物学研究基础的种群统计学,尤其是种群的时空动态是本学科研究的重点。种群统计学对理解植物种群

的发生、发展和灭绝等自然规律有着极其重要的意义,同时植物种群数量也是人类利用生物资源的最基本单元。可以预见,植物种群统计学的研究会受到一如既往的高度重视。

随着分子生物技术的发展及其在植物种群学中的应用,分子生态学的研究工作在植物种群生物学的各个方面迅速开展。包括种群遗传多样性、种群的分化、有效花粉的传播及其影响、无融合生殖及瓶颈效应与保护生物学、渐渗杂交与物种形成、种群迁移等。其中种群遗传多样性是近年来形成的重要研究热点,特别是随着各种检测手段的不断改善、计算机技术的应用等使种群遗传学的研究得到发展,使从基因或分子水平揭示植物种群发生和发展的规律成为可能。虽然植物种群遗传多样性的研究还没有能够完全与生态学交叉融合,但是已经引起人们的关注。随着该领域的不断深入,会从更深层次上揭示植物进化、适应机制。

生活史的研究是植物种群生物学中最引人注目的部分。对一个植物种群而言成功生存和成功繁衍后代的最适组合才能形成相对的进化优势和发展优势,因而定量研究植物种群生活史并成功预测生活史过程中的各种变化对种群可能的影响就显得十分重要。植物生活史进化与繁殖生态学是当前植物种群生物学的前沿课题之一。

植物构件(module)理论的产生使植物种群生态学的研究对象摆脱了以往的困境,从单一的所有个体集群的种群中划分出群落水平的种群和个体水平的种群(构件种群)两个不同的层次。通过对构件的研究有望将长期以来各自独立发展的植物分类学、形态学、生理学和生态学等学科有机地结合起来,以期能更有效地探讨植物种群的生存、适应对策和进化机制。从构件水平上深入研究植物与环境的相互作用,可望在对植物种群和群落动态发展演化机制的认识上有所突破。此外,构件种群统计还为研究珍稀濒危的和存在繁殖障碍的植物等物种的生理、生态提供了一种切实可行的方法。植物构件种群的研究是植物种群生物学发展中非常重要的一个方向。

植物种群生物学具有坚实的理论基础和切实可行的研究方法,因此也在向相关学科渗透。例如,濒危植物保护生物学的研究就是以种群为单位,采用多学科参与、合作的途径进行,种群生态学、生殖生态学和遗传多样性的研究手段是其核心的研究方法,而种群生态学则是最重要的理论基础(祖元刚等, 1999)。

第二节 云南红豆杉研究现状

红豆杉属(*Taxus*)起源古老,与罗汉松科(Podocarpaceae)、三尖杉科(Cephalotaxaceae)植物具有共同的祖先(吴征镒和王荷生, 1983),全球约有 11 种。红豆杉属植物所含紫杉醇具有独特的抗癌机制(Ettouati et al., 1991; Schiff et al., 1979),对卵巢癌、乳腺癌等癌症的单药有效率高达 16%~59%,年需求量在 200kg 以上(吴彦等, 2002)。随着紫杉醇需求的增加,剥皮、挖根、乱采滥伐等对红豆杉属植物的生存造成空前的压力,濒危程度陡然增加。无论是从开发、利用,还是从保护,或是从科学研究的角度,对红豆杉属植物的研究均具有十分重要的意义。事实上,红豆杉属是全球研究的热点,有关重要研究文献以每年超过 100 篇的速度发展(廖文波等, 1996)。

一、红豆杉属的研究概况

1929年, Hatfield 就发表了红豆杉属的专题研究, 而 Wani 和 Wall(1971)首次从 *Taxus brevifolia* 树皮中分离出紫杉醇粗提物, 拉开了紫杉醇抗癌药物研究的序幕。1969年, 美国国家癌症研究所(NCI)把紫杉醇列入长期研究计划(Cragg et al., 1993)。1976年, Chadwick 和 Keen 进行红豆杉属系统学的研究。1992年12月29日, 美国食品药品监督管理局(FDA)正式批准紫杉醇作为治疗晚期卵巢癌的新抗癌药物。从此, 红豆杉属植物的研究更加引人注目。国外有关红豆杉属植物的研究主要以 *Taxus brevifolia*、*T. baccata*、*T. canadensis* 和 *T. cuspidata* 为对象进行资源利用与保护(Svenning and Magard, 1999; Lewandowski et al., 1995; Hansen et al., 1994)、紫杉醇含量的分析测定(ElSohly et al., 1997, 1995, 1994; Wheeler et al., 1992; Witherup et al., 1990)、种群生态学(DiFazio et al., 1997; Hulme, 1996; Busing et al., 1995; Mitchell, 1990; Tittensor, 1980; Bartkowiak, 1978)、遗传多样性(Gugerli et al., 2004; Senneville et al., 2001; Saikia et al., 2000; Chung et al., 1999; Göçmen et al., 1996; Lewandowski et al., 1995; Thoma, 1995; Wheeler et al., 1995; El-Kassaby and Yanchuk, 1994; Lewandowski et al., 1992)、繁殖生物学(Wilson et al., 1996; Allison, 1991, 1990a, 1990b)、生理生态学(Strobel et al., 1994; Meyer and Tukey, 1967; Gouin, 1966)等方面的研究。

我国红豆杉属植物的研究也较广泛。郑万钧(1983)主编的《中国树木志》把我国的红豆杉属植物分为我国产4种1变种, 即东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)、红豆杉(*T. chinensis*)、南方红豆杉(*T. chinensis* var. *mairei*)、西藏红豆杉(*T. wallichiana*)和云南红豆杉(*T. yunnanensis*)。Fu等(1999)将我国的红豆杉属植物分为3种3变种, 即东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)、密叶红豆杉(*T. fuana*)和须弥红豆杉(*T. wallichiana*)3种, 把云南红豆杉、红豆杉和南方红豆杉分别作为须弥红豆杉的变种, 分别定名为 *T. wallichiana* var. *yunnanensis*、*T. wallichiana* var. *chinensis* 和 *T. wallichiana* var. *mairei*。目前, 两种系统均在有关的研究文献中使用。

20世纪60年代, 我国的红豆杉属植物被国际松杉类专家组(CSG)确定为3级渐危种, 随后又被列为《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)的保护种类。1999年, 我国所有的红豆杉属植物被列为国家Ⅰ级保护植物。我国的红豆杉属植物以东北红豆杉和南方红豆杉的研究较为深入。南方红豆杉的研究包括种子及其萌发的生理、生态特性(黄儒珠等, 2002; 张志权和陈志明, 2000; 朱含德和刘蔚秋, 1999; 周洪英和金平, 1998; 谭一凡, 1991)、种群分布格局及动态(黄玉清和李先琨, 2000; 陈辉, 1998; 黄玉清等, 1998)、群落结构特征与类型(廖文波等, 2002a; 李先琨和苏宗明, 2001; 苏宗明和黄玉清, 2000)、繁殖生物学(廖文波等, 2002b)、表型多样性及变异(费永俊和龚秀红, 2001)、种子育苗、扦插繁殖、组织培养(潘标志, 2005; 郭祥泉和李玉蕾, 2000; 陈辉和陈福甫, 1999; 赵芳和倪良, 1999; 陈登雄和刘兴添, 1998; 王喆之等, 1997), 以及紫杉醇含量及提取技术(郑德勇, 2003; 苏应娟和史志强, 2001; 郑德勇和余分明, 1998; 吴榜华和戚继忠, 1995)等。东北红豆杉的研究涉及地理分布研究(吴榜华和戚继忠, 1995; 吴榜华和张启昌, 1995)、资源状况(周志强等, 2004; 吴榜华

等, (1993a, 1993b)、生殖生物学(程广有等, 2004; 程广有和沈熙环, 2001; 吴榜华和杜凤国, 1995; 吴啸峰, 1985)、种群结构与空间分布型(程广有和沈熙环, 2001; 吴榜华等, 1993a)、群落学与生理生态学(柏广新和吴榜华, 2002)、有性与无性繁殖、原料林培育技术(张焕良和曹长青, 1997; 吴榜华和张启昌, 1996; 马小军和陈震, 1993), 以及紫杉醇提取(邱德有和李如玉, 1998; 张立莹和刘丽萍, 1997; 阎家麒和刘虹, 1994)等。

二、云南红豆杉的研究概况

关于云南红豆杉生物学、生态学及其栽培的研究可以归结为如下几个方面。

(一) 资源分布与数量研究

1998年, 云南省林业调查规划设计院完成了云南全省红豆杉资源调查, 并提出《云南省红豆杉资源研究》报告。研究指出, 云南共有云南红豆杉 218 654hm², 蓄积量 706 429m³, 3 507 900 株。其中, 云南红豆杉成片林地面积 64hm², 蓄积量 4004m³, 7610 株; 散生林地面积 218 590hm², 蓄积量 702 425m³, 3 500 290 株, 枝叶量 92 378.3t(郑天水, 1999)。

云南省有关单位结合资源调查, 开展了云南红豆杉野生分布的研究。调查表明, 云南红豆杉分布在滇西至滇西北的横断山区及滇西南地区。东起新平、双柏及大姚县; 西至中缅边界; 南起永德、双江; 北至德钦县的广大地区。分布区涉及 27 个县(市), 但资源集中分布在新平、宁蒗、中甸、云龙、腾冲、兰坪、泸水、丽江和维西 9 个县(市)。这 9 个县(市)的资源量分别占该树种面积的 77%、蓄积量的 82% 及株数的 83%。云南红豆杉在海拔 1600~3600m 的地带上有分布, 海拔 2600~3300m 为云南红豆杉的集中分布垂直带(杨彪, 2001; 杨立新和李莲芳, 1999; 张清, 1998)。杨立新和李莲芳(1999)把云南境内红豆杉属植物的分布区划分为高黎贡山西坡、怒江中上游流域、澜沧江上游流域、金沙江上游流域和滇西南地区 5 个生态地理区。

(二) 生物学生态学特性研究

云南省林业科学院等通过多年的栽培研究表明, 云南红豆杉具有“喜阴、喜湿、喜肥, 对温度适应范围较宽”的特性(包晴忠和邹光启, 2005; 王达明等, 2004a; 周云等, 2003; 李莲芳和杨军, 2000; 杨立新和李莲芳, 1999; 李宏和余子哈, 1998)。

2005年, 王达明等以湿度、光照、土壤、温度为指标完成了云南境内的云南红豆杉种植区划。研究提出, 怒江与高黎贡山西坡、罗平、滇南雨林山区和沧源、西盟多雨中心、四川盆地滇东北威信县一带是云南境内云南红豆杉的最适种植区; 而干燥度大于 115 的半干旱、干旱气候区, 气候炎热的北热带气候区, 高于 3500m 的高寒山区, 不适宜种植云南红豆杉。

(三) 栽培技术研究

目前, 云南红豆杉的栽培技术研究以扦插育苗技术的开发研究为主。