

毛红椿天然种群有性繁殖适合度及其繁殖更新

黄红兰¹ 张 露^{2*} 贾黎明³ 梁跃龙⁴ 蔡军火²

(¹江西环境工程职业学院, 江西赣州 341000; ²江西农业大学, 南昌 330045; ³北京林业大学林学院, 北京 100083; ⁴江西九连山自然保护区, 江西龙南 341701)

摘 要 以九连山自然保护区毛红椿4个天然种群为研究对象,于2006—2016年调查毛红椿有性繁殖和自然更新的情况,分析其繁殖适合度系数和个体水平适合度.结果表明:九连山毛红椿各地理种群结实单株的初始数量较少(3~9株),经70余年的繁衍发育,现存结实单株的数量仅2~10株,且来源于原始单株或子1~2代.不同种群间有性繁殖差异显著,但结实能力呈逐年下降的趋势;随群落发育成熟,土壤种子库保存与种子萌发的失利,导致能正常生长发育成熟的林木数量近乎为0.毛红椿最佳性成熟年龄为40年,早期优势明显,适合度系数早期快速增长,为2.0~2.8,但急剧减少至0.3~0.5,之后较平稳减速至近乎于0;种群间个体有性繁殖适合度(0~14株·cm²)存在较显著差异,但均较低,甚至低至0;以现有繁殖率计算,有性繁殖与更新的适合度实测值均远低于预估值.总之,受有性繁殖遗传适合度低的影响,不同种群间有性繁殖与更新能力趋同衰退;个体有性繁殖适合度进一步降低且面临更高的投资风险,现有繁殖体系因此失衡并趋于恶化.建议开展繁殖交配、授粉结实及遗传多样性评价研究,同时人为干预林分环境,于结实期清理林地枯落物,在幼苗至幼树生长过渡期适当疏伐.

关键词 毛红椿; 天然种群; 有性繁殖; 适合度系数; 个体繁殖适合度; 更新

Fitness of sexual reproduction of *Toona ciliata* var. *pubescens* natural populations and their sexual reproduction and regeneration. HUANG Hong-lan¹, ZHANG Lu^{2*}, JIA Li-ming³, LIANG Yue-long⁴, CAI Jun-huo² (¹Jiangxi Environment Engineering Vocational College, Ganzhou 341000, Jiangxi, China; ²Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; ³College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ⁴Jiangxi Jiulianshan National Nature Reserve, Longnan 341701, Jiangxi, China).

Abstract: To examine the reproduction fitness coefficients and individual-level fitness of *Toona ciliata* var. *pubescens*, their sexual reproduction and natural regeneration were investigated during 2006–2016, with four natural populations in Jiulianshan National Reserve as test objects. The results showed that there were only 2–10 trees for the natural populations of *T. ciliata* var. *pubescens* with a small initial number of fruiting plants (3–9 trees), which were from the initial fruiting plants or their first/second generation. The sexual reproduction of these isolated populations were significantly different, and their seed production capacities tended to decline over time. With the maturing of communities, soil seed banks and seed germinations were extremely poor, and the number of trees that could be growing to mature stage was nearly zero. The optimum maturity age of *T. ciliata* var. *pubescens* was about 40 a, and the fitness coefficients (2.0–2.8) rapidly increased in early development stage, but then was sharply reduced (0.3–0.5), and then gradually dropped to almost 0. There were significant differences in the fitness at individual level (0–14 tree·cm⁻²) among different populations, but their values were low (close to zero). Based on the existing reproduction rate, the actual values of sexual reproduction and regeneration fitness were much lower than the predicted ones. Due to the low level of genetic fitness, the sexual reproductive ability of different populations all showed decreasing trends. The natural sexual regeneration ability tended to decline,

本文由江西省科技支撑重点项目(20151BBF60019)、国家自然科学基金项目(31360171)和教育部博士生导师基金项目(20123603110002)资助
This work was supported by the Major Project of Science and Technology of Jiangxi (20151BBF60019), the National Natural Science Foundation of China (31360171) and the Doctoral Fund of Ministry of Education of China (20123603110002).

2017-08-21 Received, 2018-01-26 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhlu856@163.com

while the fitness of *T. ciliata* var. *pubescens* further decreased. All those factors suggested higher investment risks. Therefore, the systems of sexual reproduction became unbalanced and deteriorating. We proposed that more studies, including breeding mating, pollination, seed setting, and genetic diversity evaluation, are needed. Moreover, we should provide suitable forest environment through cleaning up litter in the fruiting stage and applying appropriate thinning during the transition period from seedling to young tree growth.

Key words: *Toona ciliata* var. *pubescens*; natural population; sexual reproduction; fitness coefficient; individual reproductive fitness; regeneration.

九连山自然保护区地处南岭东段的九连山隆起构造带^[1],现保存有大量原始阶段的古老物种、孑遗植物和活化石植物,因此被列为森林生态系统优先保护区,成为研究常绿阔叶林、生态系统的热点地区之一^[2-3]。目前,陆续报道了该区 2 处毛红椿(*Toona ciliata* var. *pubescens*)原自然分布区的资源调查、群落、种群特性和繁殖更新及遗传多样性等^[4-9],2014 年新发现 2 处自然分布区,引起了人们关于毛红椿斑块生境分布、繁殖更新对环境变化适应能力及其遗传评估的新认识。毛红椿兼有性繁殖和克隆繁殖方式更新后代^[4,6,10]。目前研究从开花结实、种子萌发、幼苗与幼树期的生态胁迫等方面对环境适应力的下降而导致其种群衰退与更新不良方面取得一些成果,例如,毛红椿自然地理居群分布不匀,具有自交、异交混合交配系统,花粉制约导致花多果少,土壤种子库种子活力保存低^[5]、土壤环境(光照、微生物)抑制种子萌发^[11-12],幼年植株受到极大的环境筛作用或种间干扰^[13]等。随着对毛红椿繁殖更新认识的深入,逐渐提高到对其适合度及其适应对策的研究,通过对具体环境条件下繁殖适合度影响及其因果链关系的研究,分析毛红椿有性繁殖成功对自然环境资源的分配利用及其适应对策。

繁殖适应对策是指以特有的繁殖属性,自组织最佳的资源分配格局,提高植物适合度以适应环境的过程。繁殖成功极具现实意义,作用于种群形成、发展和进化的核心地位。繁殖与更新过程^[14]对繁殖的适合度和后代的生存适合度产生影响^[15],具体的环境条件与繁殖成功的因果关系^[16]依赖于适合度(或达尔文适合度),并为适合度差别与差别繁殖之间提供合理的解释^[17-18]。目前研究认为,依据适合度度量植物繁殖过程中适应不同环境变化的能力,可以推测其特定的繁殖对策^[19-20]。遗传基因水平主要应用于农作物遗传规律、杂交优势、遗传分化等研究,建立了不同适合度及自交率的群体的不同世代基因型熵变曲线^[21]、基因型比例逐代演变的离散非线性系统数学模型^[22];适合度作为个体进行成功繁

殖的相对能力的度量单位,其估测计量成分与研究方法较多^[23-24],如繁殖的时间、花或花序的数量、花粉萌发率和花粉管的生长、结实率、果实数量和质量、种子数量和质量、种子存活、种子萌发率、幼苗生长速率等;对于交配系统不甚了解的植物,则提出了个体繁殖适合度和繁殖收益等度量方法^[19-20]。分析对繁殖更新的贡献。研究认为,高繁殖率^[25](产生大量且能远距离飞播的小种子)和持久的土壤种子库对植被更新的早期优势较大^[26];性成熟年龄和个体大小的变异反应灵敏^[27-28],适合度还受到种群密度^[29]、生境质量^[30]和资源利用状况^[31]如光照、分布集中程度等的影响。

毛红椿缺乏交配系统、基因型与表现型等研究背景。通过调查九连山毛红椿现存 4 个地理种群有性繁殖更新的现状,结合个体水平的繁殖适合度指标,提出种群繁殖适合度系数的度量方法,以及对毛红椿不同地理分布种群有性繁殖更新差异的比较及其预估评价,以期探究有性繁殖成功的关联性与作用,促成提高繁殖更新概率的保护措施,为毛红椿物种保护与自然保护区相关设计提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

九连山自然保护区建于 1975 年,1981 年升级为省级自然保护区,1995 年纳入中国生物圈保护区网络,2003 年晋级国家级自然保护区。区内现存 4 个毛红椿不同地理分布(含新增 2 处)的优势群落及其种群(种群 B、C、D 和 E),分别位于虾公塘主沟、冷水坑、石塘和廖屋坑,其中,种群 B、C 和 D 分布在山坡的中、下坡位与沟谷;种群 E 处在急陡坡的中、上坡位,山间沟溪经陡峭石壁下流,至谷底流出地表。一小片人工林(A)位于虾公塘气象观测站下坡位的缓坡地(表 1),每年进行 2~3 次林下杂草杂灌的清理。

虾公塘主沟地质属向斜地质构造^[2-3],向斜层被侵蚀后的高山状向斜岭,向斜槽部被挤压而不易

被侵蚀,向斜处成为谷地,大体为两翼指向上、中央向下屈曲的地貌.毛红椿分布于向斜构造的槽部与谷地的接壤处,除沿河岸林木根系易受冲蚀外,林地土壤较少发生侵蚀现象(表 1).冷水坑、石塘和廖屋坑(含虾公塘气象观测站)的地质构造为中生代陆相沉积盆地的掀斜构造,沉积盆地受盆缘断层控制,属单边断陷盆地(也称“箕状盆地”),为易侵蚀地貌^[2].

1.2 试验设计

2016 年 10—12 月,利用 GPS 定位调查全林分.记录林木胸径≥12 cm 个体的地理坐标和株数,测量单株胸径、株高和冠幅,并统计胸径 4~12 cm 林木株数.

2006—2016 年观察记录林木繁殖更新、实生幼树情况,结合繁殖更新状况和调查便利条件,取有性生殖林木胸径均值选设为各地理种群的标准株,观察开花物候,选择东、西、南、北 4 个方位的固定枝调查开花、结实情况,于结实大年进行结实测产.超过或与固定枝结果数相近的结果枝列入总枝数计数,取各结果枝的平均结果数与总枝数的乘积进行结实量的统计.记录 1~2 年实生苗木数量、株高、冠幅,

依照均值采伐地上茎干全株,烘干称量.

1.3 林木龄级划分

毛红椿以大径级良材为培育目标,年平均生长量可达 1 cm,依照我国优势树种龄级组划分标准,以 10 年为 1 个龄级,胸径 0~10 cm 为第 I 龄级,胸径 11~20 cm 划分为第 II 龄级,依次类推,胸径 61~70 cm 归入第 VII 龄级,进入近成熟期.故 I~III 龄级林木为毛红椿生长发育的幼龄期,IV~VI 龄级林分属中龄期或壮龄期生长阶段(表 2).

1.4 适合度系数

根据李大林等^[22]定义适合度为不同类型基因型群体产生的下一代能够达到性成熟的比例.本文提出适合度系数及其计算公式,这里的适合度系数表示地理种群区域内的性成熟后代个体总数量占所有可能结实单株的混合群体(第 1 代或数代)个体总数量的比例.地理种群是指仅在区域内该物种进行自然繁衍更新的地理群体,区域不存在本物种的迁入,或与周围环境存在较严格的生殖隔离.性成熟是指进入有性繁殖的初始发育时期.假定不同地理种群毛红椿林木进入成熟期及之后的单株林木均能繁殖更新,繁殖的成熟后代代表了该种群总体水平

表 1 毛红椿分布区基本概况

Table 1 General status of the distribution locations of *Toona ciliata* var. *pubescens*

指标 Index	A	B	C	D	E
位置 Location	虾公塘气象观测站	虾公塘主沟	冷水坑	石塘	廖屋坑
地理坐标 Geographic coordinate	24°33' N, 114°28' E	24°32' N, 114°28' E	24°34' N, 114°26' E	24°36' N, 114°30' E	24°33' N, 114°26' E
地质条件 Geological condition	掀斜构造	向斜构造	掀斜构造	掀斜构造	掀斜构造
海拔 Altitude (m)	610	695	445	550	460
坡度 Gradient (°)	27	36	38	36	42
面积 Area (hm ²)	0.02	1.14	4.81	7.97	1.06
林龄 Stand age	中	中	中	幼	中
平均胸径 Mean DBH (cm)	41.8	35.4±12.2	33.7±10.5	22.8±9.0	31.8±12.6
平均树高 Mean tree height (m)	26.1	24.6±3.4	24.8±3.6	16.4±3.1	25.2±3.2
平均分布密度 Average distribution density (tree·m ⁻²)	0.03	0.002	0.004	0.003	0.002
近成熟林木总株数 Total number of nearly mature trees	6	28	169	229	22

A: 人工林 Plantation; B: 种群 B Population B; C: 种群 C Population C; D: 种群 D Population D (新增 New addition); E: 种群 E Population E(新增 New addition). 下同 The same below.

表 2 毛红椿不同地理种群龄级结构

Table 2 Age structure of different geographical populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*

龄级组 Age group	年龄级 Age class (a)	年份组别 Year group	胸径级 DBH class (cm)	B	C	D	E
VII	>60	1947—1956	60~70	2	1	2	1
VI	50~60	1957—1966	50~60	1	8	1	2
V	40~50	1967—1976	40~50	6	25	7	2
IV	30~40	1977—1986	30~40	10	51	32	7
III	20~30	1987—1996	20~30	6	36	77	6
II	12~20	1997—2006	12~20	3	48	110	4

因起测胸径值 12 cm,未列第 I 龄级组 Based on 12 cm of the initial measurements DBH, the first age class was not included.

新增的繁殖能力.在受到良好保护的天然次生林群落,各地理区域严格由残存的结实单株独立繁育后代,不同时期的后代群体可能由上一代或数代的性成熟结实群体繁殖产生.九连山毛红椿的第Ⅶ、Ⅵ龄级林木系残存原结实单株,第Ⅴ龄级性成熟所有个体可能是第Ⅶ、Ⅵ龄级的混合结实群体繁殖的后代;第Ⅳ龄级的所有新性成熟个体是第Ⅶ、Ⅵ龄级的第1代结实单株和部分第Ⅴ龄级的第2代结实单株繁殖产生,其中,胸径30~36 cm单株林木可能来自胸径46 cm以上的第1代、第2代结实单株,胸径36~40 cm的结实单株则是52 cm以上胸径的第1代结实单株.故本文的适合度系数(FC)为某龄级进入成熟龄后代个体的总数量与可能结实单株群体的个体总数量的比例,计算公式如下:

$$FC_j = N_{mi} / \sum_{j=i+1}^A Np_j \quad (0 < i < j, j-i \geq 1) \quad (1)$$

式中: FC_j 为第*j*龄级群体繁殖的个体水平适合度系数; N_{mi} 为第*i*龄级新的成熟繁殖个体总数量;*A*为结实单株繁殖产生性成熟新个体的龄级; Np_j 为产生第*i*龄级性成熟新个体的第*j*龄级结实单株群体的个体总数量.

1.5 个体水平适合度指数与繁殖适合度指数

参照陈奇等^[21]提出度量有性繁殖的个体适合度计算公式,其中,适合度指数(index of fitness, IF)表示繁殖的单位成本(物质和能量)所产生的适合度,个体水平的繁殖适合度指数(IIF)等于个体水平的适合度与繁殖成本之比.

$$IF = \sum_{i=1}^n A_i \times NS_i \quad (2)$$

$$IIF = IF / C \quad (3)$$

式中:*n*为繁殖产生的成功新个体的数量; A_i 为第*i*个新个体占据的生境面积; NS_i 为第*i*新个体占据生境的生态适宜度;*C*为繁殖产生的成功新个体的干质量(忽略呼吸消耗).

2 结果与分析

2.1 毛红椿龄级划分及其种群动态

九连山自然保护区建设始于20世纪70年代,不同地理分布的毛红椿天然种群起源时间基本一致,处在其年龄组成的第Ⅵ和Ⅶ龄级,经全林分调查统计,不同种群的残存星散结实单株的初始数量少(3~9株)(表2).至今约繁育3~4代,发育成目前的4个不同地理种群的异龄林林分.各种群林木分布多孤立星散状,仅林缘、平坦沟谷或缓坡地段斑块

状集中分布.

目前,九连山现存毛红椿可划分为7个龄级组(表2),各龄级组对应林木年龄为1947—1956年、1957—1966年、1967—1976年、1977—1986年、1987—1996年、1997—2006年、2007—2016年.从林分年龄组成的数量结构来看,种群E趋于明显衰退,种群B、C则属倾向性衰退,地理种群D因幼龄林木数量占据优势而属增长型.

2.2 毛红椿有性繁殖现状及其繁殖差异

2.2.1 有性繁殖特性 毛红椿年均生长量为0.8 cm以上,20年生进入性成熟龄,胸径约16 cm,以其所在龄级组中值15年设定为近性成熟期,即胸径12~16 cm的生长发育阶段.有研究认为,幼树阶段(4~12 cm)是向主林层生长过渡的死亡次高峰期^[5],故近性成熟期属于其个体生长发育的幼树自然稀疏过渡阶段末期及之后,基本能顺利过渡并进入成熟期的繁衍更新,是毛红椿自然有性繁殖发育的关键节点.

九连山自然保护区毛红椿于3月中旬春叶萌发,11月底至12月初落叶休眠,营养年生长总时日不到9个月.结实母树于4月中、下旬开花,至12月中、下旬种子散布完成,有性生殖生长总时日几乎与年生长周期等长.毛红椿雌雄同株,具自交、异交的混合交配系统^[19],开始结实年龄15~30年,平均20年,结实间隔期1年;随年龄增长,结实量呈增加趋势,50年左右为其有性生理寿命^[5],随后开花结实量逐渐衰退.

2.2.2 有性繁殖及其更新现状 2010年,种群B、C和人工林的结实单株数量分别有15、12和6株,2016年种群B、C、D、E和人工林A的结实单株数量为10、2、2、2和6株.结实标准结实单株的结实统计结果显示,2006—2016年,人工林A与地理种群B、C结实量最大的年份是2010年,随后基本逐年减少,总体上新增种群D、E的结实状况相对较差.2016年各标准单株平均单花枝开花178~289朵花序,落花率均值达73%以上,结实率达6.7%~14.1%,平均每果枝有16~67个蒴果,平均每果有31粒种子;种子千粒重为4.35~6.33 g,单株结实量为416.8~600.1 g,69297~117624粒饱满种子.不同自然地理种群实生萌发率为0~0.007%,当年幼苗3~6株,保存幼苗0~2株,种子到幼苗的当年转化率不到0.03‰,有性繁殖更新能力极低,明显低于有一定人为干扰的人工片林(表3).

2.2.3 有性繁殖差异及其影响因素 不同地理种群之间相互隔绝独立分布,种间基本不存在自然的基

表 3 2016 年毛红椿不同地理种群有性繁殖统计
Table 3 Sexual reproduction statistics of different geographical populations of *Toona ciliata* var. *pubescens* in 2016

指标 Index	A	B	C	D	E
胸径 DBH (cm)	37.8	36.7	33.6	37.1	16.6
固定枝开花数 Flowering number of fixed branch	251±11	262±12	178±26	289±27	204±24
落花率 Falling flower rate (%)	63.8±2.5	76.7±4.3	77.5±5.3	71.9±3.1	77.8±2.9
结实率 Setting rate (%)	14.1±1.7	11.7±0.9	8.1±0.7	9.0±1.5	6.7±0.8
单枝结果数 Fruiting number of single branch	74±6	34±1	13±4	19±4	21±2
单果种子数 Seed number of single fruit	37±7	35±1	28±5	32±3	19±2
饱满种子总数量 Total number of full seeds	96712	92880	115172	117624	69297
千粒重 Thousand-seed mass (g)	6.2	6.3	4.35	4.5	6.0
结实总质量 Total seed mass (g)	600.1	588.3	501.0	532.6	416.8
当年萌发株/萌发率 Number of germination in the very year /germination rate (%)	42/0.043	6/0.007	6/0.005	3/0.003	6/0.006
当年保存株/保存率 Number of retention in the very year/ retention rate (%)	13/31.0	2/33.3	1/16.7	0	0

因交流,属近交繁殖范畴.残存的结实单株的初始数量少(表 2),现存结实单株数量也很少(2~10 株),其中,种群 E 结实单株估测来源于子 2 代,其他结实单株来自原始结实单株或子 1 代.2016 年种群 B、C、D、E 和人工林 A 的结实单株分别为 10、2、2、2 和 6 株,分别占成年成熟林木的 38.5%、1.5%、1.0%、5.0%、100%,人工林保存较好的繁殖优势,自然种群 B 具有一定的有性繁殖优势,结实株分布较多,且集中分布,其余种群则均较弱.

九连山不同地理种群(包括人工林)间的开花结实性状达显著差异(表 4),人工林 A 的结实情况较好,然后依次是地理种群 B> D> C>E.与 2010 年结实状况比较,自然种群均存在繁殖能力逐年较快下降的趋势.其中,虾公塘主沟种群 B 结实单株属自然生理衰老;冷水坑种群 C 结实单株数量降低极快,除自然衰老 2 株外,生理胁迫的影响很大.原结实量少的 4 株结实单株受林内光照不足的阴蔽限制,另兼有性、克隆繁殖的 4 株结实单株,随着克隆繁殖逐年旺盛后均不再结实.此外,结实单株的分布

表 4 毛红椿不同地理种群(含人工林)有性繁殖方差分析
Table 4 Variance analysis of sexual reproduction in different geographical populations of *Toona ciliata* var. *pubescens* (including plantation)

指标 Index	离差平方和 Sum of squares of deviations	df	均方 Mean difference	F 值 F value
固定枝开花数 Flowering number of fixed branch	32317.70	4	8079.43	18.35 *
落花率 Falling flower rate	557.16	4	139.29	9.92 *
结实率 Setting percentage	141.27	4	35.32	25.40 *
单枝结果数 Fruiting number of single branch	9840.00	4	2460.00	182.67 *
单果种子数 Seed number of single fruit	766.70	4	191.68	10.87 *

* P<0.05.

状况影响结实,如种群 B 和人工林 A 的结实单株分布较集中,且位于平坦开阔、光照条件较好的地段,兼人工林林分养蜂,毛红椿结实率和结实质量相对较好;其余种群的结实单株均呈散分布在林缘或河岸,有一定结实量但质量差.

2.3 不同地理种群/个体繁殖的适合度比较

2.3.1 适合度系数 不同地理种群第 V 龄级的 10 年,有性繁殖适合度平均系数为 2.0~2.8,平均值 2.3,第Ⅳ龄级的 11~20 年均值为 1.9,第Ⅲ龄级的 21~30 年的均值下降至 0.75,第Ⅱ龄级的 31~40 年降至 0.1~1.9,均值 0.63,表明早期繁殖优势明显,于 40 年达到最佳性成熟年龄.随着林龄增长,适合度系数基本上是在第Ⅳ龄级的波动变化至第Ⅲ龄级的急剧减少,然后趋于较平稳的减速变化态势(表 5 和图 1),总体表现为繁殖能力下降较快,同步特征较明显.而种群 D 的繁殖适合度系数变化则部分不同步,第Ⅲ龄级的减少趋势较慢,第Ⅱ龄级缓慢增加,相应的繁殖基数在第Ⅲ龄级得到较大扩增,并于

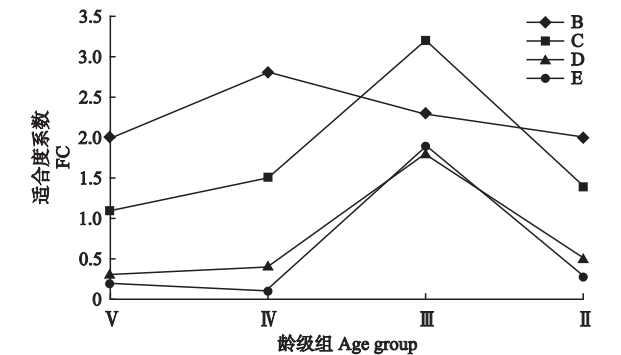


图 1 毛红椿不同地理种群适合度系数(FC)变化趋势
Fig.1 Variation trend of FC in different populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*.
A: 人工林 Plantation; B: 种群 B Population B; C: 种群 C Population C; D: 种群 D Population D (新增 New addition); E: 种群 E Population E (新增 New addition).

表 5 毛红椿不同地理种群适合度系数
Table 5 Fitness coefficients of different geographic populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*

种群 Population	V		IV		III		II	
	可能亲本总数量 Total number of parents assumed	FC	可能亲本总数量 Total number of parents assumed	FC	可能亲本总数量 Total number of parents assumed	FC	可能亲本总数量 Total number of parents assumed	FC
B	3	2.0	9	1.1	19	0.3	19	0.2
C	9	2.8	34	1.5	85	0.4	91	0.1
D	3	2.3	10	3.2	42	1.8	58	1.9
E	1	2.0	5	1.4	12	0.5	13	0.3

FC：适合度系数 Fitness coefficient. 下同 The same below.

第Ⅱ龄级延伸.产生这种差异的原因可能是,该种群无性根萌的繁殖优势导致低龄级林木数量较多.

2.3.2 个体水平有性繁殖适合度比较 由表 6 可以看出,不同地理种群的当年生幼苗生长细弱,占据林地表面积 6.8~7.0 cm²,干质量 2.2~3.1 g.因幼苗数量少,不同地理分布的生态适宜度^[20] 视为 1.人工林 A 个体水平有性繁殖的适合度、适合度指数分别为 84.5 株·cm²、33.8 株·cm²·g⁻¹,种群 B 和 C 则分别为 14 株·cm²、4.5 株·cm²·g⁻¹和 6.8 株·cm²、3.1 株·cm²·g⁻¹.然而,因毛红椿优势群落的林下过于郁闭,当年保存下来的实生幼苗基本处于停滞待生长状态,2~3 年后死亡.新增发现的地理种群 D、E 结实性状相应数值低于种群 B、C,自 2014 年起未见实生幼苗,个体适合度和适合度指数均为 0.综上所述,毛红椿自然有性繁殖收益极低,有性投资近乎失败.

2.4 有性繁殖差异预估及评价

2010—2016 年,毛红椿不同自然种群的第Ⅰ龄级有性繁殖差异预估和实测值见表 7.种群 B、C、D、E 中,20~70 年的毛红椿林木基本具备有性生殖能力,繁殖结实单株数量理论值分别为 26、130、171 和 21 株,2016 年实际测得数量分别为 10、2、2 和 2 株,

表 6 毛红椿不同地理种群适合度
Table 6 Fitness of different geographic populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*

指标 Index	A	B	C	D	E
当年保存株 Number of retention in the very year	13	2	1	0	0
单株占地表面积 Average surface area occupied by a single plant (cm ²)	6.5	7	6.8	0	0
幼苗单株均干质量 Average dry mass per seedling (g)	2.5	3.1	2.2	0	0
IF (tree·cm ²)	84.5	14	6.8	0	0
IIF (tree·cm ² ·g ⁻¹)	33.8	4.5	3.1	0	0

IF：适合度指数 Index of fitness. 下同 The same below. IIF：繁殖适合度指数 Index of reproductive fitness.

表 7 毛红椿不同地理种群繁殖差异的预估及评价 (2010—2016 年)
Table 7 Prediction and evaluation of reproductive differences in different geographic populations of *Toona ciliata* var. *pubescens* (2010–2016)

指标 Index	B	C	D	E
亲本理论值 Oretical value of parents	26	130	171	20
亲本实测值 Measured value of parents	10	2	2	1
幼苗理论值 Oretical value of seedlings	180	36	36	18
幼苗实测值 Measured value of seedlings	0	0	2	0
近性成熟林木实测值 Measured value of near mature trees	2	0	0	0
新性成熟林木理论值 Theoretical value of near mature trees	2	1	3	1
新性成熟林木实测值 Measured value of new mature trees	0	0	0	0
FC 实测值 Measured FC	0	0	0	0
IF 实测值 Measured IF (tree·cm ²)	0	0	12.2	0

仅达理论水平 (1.2%~38.5%) 比例均值的 4.6%,这 7 年间繁殖幼苗预估分别为 180、36、36 和 36 株(以最大育苗量每年 3 株幼苗,6 年计),实测幼苗数量基本为 0 株(种群 E 除外,因结实株位于林缘的路旁),新产生性成熟后代实测为 0 株,因此实际有性繁殖适合度系数和个体适合度指标均为 0.

各自然种群有性繁殖实测值远低于与期望值的结果显示:1) 不同种群的结实单株数量少,繁殖能力和遗传多样性均较低;2) 实测指标数值均比预估结果低得多,且不同地理种群有性繁殖的适合度系数均为 0,表明毛红椿自然种群有性繁殖衰退现状严峻;3) 有性繁殖更新幼苗近乎为 0,进入性成熟林木均为 0,表明面临有性生殖更新环境不适,现存毛红椿有性繁殖对种群更新贡献基本为 0.

3 讨 论

3.1 毛红椿天然种群有性繁殖过程与适合度的关系

九连山毛红椿不同地理种群初始结实单株数量为 3~9 株,各种群的年龄结构数量基本趋于衰退型的变化,现存结实单株总量仅 2~10 株,发育成 4 个内

部斑块状分布为主的优势群落.毛红椿幼龄林木经过自然稀疏阶段后,进入稳定的近性成熟期(15~20年),基本能顺利过渡至成熟期及之后的繁衍更新.毛红椿在结实小年有较大的花量,但落花率和败育果率均比大年更高,几乎没有结实量,即毛红椿有性繁殖及其天然更新基本依赖于结实大年的生殖投资.

毛红椿种子小具翅,能飞播扩散,于适宜温、湿度条件下萌发快,于干扰生境尤其火烧迹地更新最快^[32].本研究支持其高繁殖优势,繁殖更新需要一定干扰的环境.现有毛红椿优势群落由经干扰后的次生阔叶林发育形成,并适应不同地形微地貌的生境环境,不同自然种群的结实适合度具有较大差异,结实大年使其储备一定数量的瞬时土壤种子库,具备了高繁殖率的物质基础;人工林经林地清理后林下幼苗快速生长,表明毛红椿具有较高的繁殖特性.然而,毛红椿的这一特性仅表现为演替早期的扩散新生境优势.本研究中,个体水平的有性繁殖适合度量表明,其早期繁殖优势明显,但持续时间较短,很快下降甚至趋于0;其最佳性成熟年龄为40年,未达到生理年龄50年,实际有效结实的年限缩短,有性繁殖能力下降较明显.这一时期的林内环境荫蔽与林地枯枝落叶层的机械阻隔,使毛红椿失去了对瞬时土壤种子库保存与种子萌发的有利环境.该阶段的繁殖适合度下降与已有研究一致,如林下地表温度、湿度高,腐烂消耗大量种子^[33],林下植被、枯落物大量覆被阻止毛红椿种子接触地表而使其萌发失利^[11-12],以及高繁殖率^[25]飞播的小种子与持久的土壤种子库对植被扩展更新具有较大的优势^[24,26];而在拥挤生境中对于演替后期的物种,高繁殖力的小种子植物反而竞争能力差并失去优势^[34].

3.2 毛红椿天然种群更新过程与适合度的关系

群落演替进入拥挤的生境时,毛红椿早期的繁殖优势转变成为了进化的劣势,成功繁殖风险进一步加大.本研究中,个体水平的有性繁殖适合度比较、预估及评价均表明,即使是结实大年,大量的毛红椿种子仅能萌发极少量的幼苗,且萌生幼苗生长弱小,占据较少的空间与资源,不同地理种群有性繁殖的个体适合度指标均持续走低.近6年来,各种群天然更新幼苗均近乎无实生更新株,显著低于有一定人为干扰的人工林.随着环境压力的稳定与竞争加剧,毛红椿种群有性繁殖适合度下降趋势更突出,有性繁殖的生态适应性更差,更新愈加不良.由此,毛红椿有性结实与更新的繁殖适合度随群落演替进

程反而趋于衰退变化,失去了与其他斑块连接的机会,目前自我维持状态呈离散斑块的随机隔离分布,进一步对毛红椿种群的生存及其物种保护构成严重威胁.我国珍稀物种珙桐(*Davidia involucrate*)^[35]、四合木(*Tetraena mongolica*)^[36]、安徽短萼黄连(*Coptis chinensis* var. *brevisepala*)^[37]、南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)^[38]等同样因适合度下降呈斑块状分布而致濒危.可见,毛红椿的有性繁殖初始状况、繁殖更新特性以及与环境相互的影响作用,与其自然种群有性繁殖更新限制之间存在较紧密的因果关联性.

3.3 毛红椿天然种群有性繁殖更新与遗传关系

种群自然有性繁殖更新取决于遗传控制,一般认为隔离小种群基因流受阻,多发生遗传漂变、近交衰退而导致适合度下降.毛红椿具自交、混交系统,不同天然地理种群间相互隔离,受初始繁殖基数的先天不足、现存有性繁殖总量严重不足,以及结实单株来源的影响,容易引发近交衰退与生殖障碍,从而导致毛红椿生物遗传多样性与后代适应环境能力的降低.关于该区域毛红椿遗传多样性低的问题已见报道^[4,8],至于其可能存在的近交衰退遗传问题,则需检测毛红椿种群的交配系统及近交衰退程度,以及开展不同干扰条件下基因水平的适合度研究.此外,调查发现种群D根萌无性繁殖有数量可观的低龄级林木,种群C毛红椿结实株完全转化为克隆繁殖.其中,关于毛红椿克隆繁殖可见报道^[4,6,10],表明克隆繁殖在群落演替中、后期的植被更新中发挥了重要作用,甚至有些植物完全放弃了有性繁殖过程,这将影响到克隆植物对局域环境的适应和地理范围的进化^[39-40].由于缺乏更多的数据阐明异质生境下毛红椿克隆多样性与遗传多样性的高低,还不清楚克隆繁殖对其植被更新发挥多大的作用.

4 结 论

九连山毛红椿不同天然地理种群间相互隔离,遗传适合度较低,其原因可能是遗传繁殖基数、遗传基因信息交流严重不足,生境环境条件制约,也可能是近交繁殖导致不同毛红椿种群繁衍过程中有性繁殖能力的同步衰退,后代适合度极低,并在遗传年龄结构上出现断层断代.九连山保护区毛红椿自然有性繁殖现状的数量与质量双重持续衰退的趋势,进一步加剧了现有有性繁殖适应环境问题的严重性,亟待合理干预.可以在结实期清理林地枯落物,在幼苗至幼树生长过渡期适当疏伐,保障其繁衍更新的

影响作用机制,维系其天然种群繁殖体系的稳定.

参考文献

- [1] Chen Y-C (陈毓川), Pei R-F (裴荣富), Zhang H-L (张宏良), *et al.* The geology of nonferrous and rare metal deposits related to Mesozoic granitoids in the Nanling region, China. *Acta Geoscientica Sinica* (地球学报), 1990, **11**(1): 79–85 (in Chinese)
- [2] Liu X-Z (刘信中), Xiao Z-Y (肖忠优), Ma J-H (马建华). Scientific Survey and Study on the Forest Ecosystem in Jiulianshan Natural Reserve. Beijing: China Forestry Press, 2002 (in Chinese)
- [3] Jian M-F (简敏菲). Research on Distribution Pattern and Vegetation Dynamics of the Evergreen Broad-leaved Forest in Mount Jiulianshan of Jiangxi Province. PhD Thesis. Nanchang: Nanchang University, 2008 (in Chinese)
- [4] Liu J (刘 军). Study on Genetic Structure of Natural Populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2007 (in Chinese)
- [5] Huang H-L (黄红兰). The Population Ecological Characteristics of *Toona ciliata* var. *pubescens* in Jiulianshan National Reserve. PhD Thesis. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2012 (in Chinese)
- [6] Xiao Y-F (萧运峰). Investigation on *Toona ciliata* var. *pubescens* from Anhui Province. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 1983, **7**(2): 152–157 (in Chinese)
- [7] Liu J (刘 军), Chen Y-T (陈益泰), Luo Y-F (罗阳富), *et al.* Study on community characters of *Toona ciliata* var. *pubescens* natural forest. *Forest Research* (林业科学研究), 2010, **23**(1): 93–97 (in Chinese)
- [8] Wen Q (温 强), Ye J-S (叶金山), Zhou C (周城). Analysis of genetic diversity of natural populations of *Toona ciliata* var. *pubescens* in Jiangxi Province. *South China Forestry Science* (南方林业科技), 2016, **44**(3): 1–6 (in Chinese)
- [9] Liu J (刘 军), Jiang J-M (姜景民), Zou J (邹军), *et al.* Genetic diversity of central and peripheral populations of *Toona ciliata* var. *pubescens*, an endangered tree species endemic to China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(1): 52–60 (in Chinese)
- [10] Guo X-H (郭新弧), Zhou S-D (周树德), Chen R-J (陈仁钧), *et al.* Survey of *Toona ciliata* var. *pubescens* community at Ting County in Anhui Province. *Journal of Anhui Normal University* (Natural Science) (安徽师范大学学报: 自然科学版), 1983(2): 63–71 (in Chinese)
- [11] Wang R-W (王瑞文), Li L (李 玲), Guo Y (郭赞), *et al.* Effect of illumination time on the seedling activity of *Toona ciliata* var. *pubescens*. *Seed* (种子), 2017, **36**(5): 40–43 (in Chinese)
- [12] Guo X-Y (郭晓燕), Zhang L (张 露), Liang Y-L (梁跃龙), *et al.* Simulation study on the effects of litter layer thickness on seedling emergence of *Toona ciliata* var. *pubescens*. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2014, **36**(2): 332–337 (in Chinese)
- [13] Yang Q-P (杨清培), Fu F-L (付方林), Zhang L (张露), *et al.* A study on the neighborhood interference index in *Toona ciliata* var. *pubescens* community. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2013, **35**(4): 748–754 (in Chinese)
- [14] Harper JL. The Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 1977
- [15] Venable DL, Brown JS. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central Mexico. *Ecology*, 1988, **68**: 65–76
- [16] Institute of Genetics of Fudan University (上海复旦大学). Genetics Dictionary. Beijing: Science Press, 1979 (in Chinese)
- [17] Laudan L, Fang Z-Q (方在庆). Progress and Its Problems. Shanghai: Shanghai Translation Press, 1991 (in Chinese)
- [18] Dong G-A (董国安). The propensity interpretation of fitness its cognitive meanings, *Ziran bianzhengfa Yanjiu. Studies in Dialectics of Nature* (自然辩证法研究), 2005, **21**(3): 28–31 (in Chinese)
- [19] Zhong Z-C (钟章成). Reproductive strategies of plant populations. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1995, **14**(1): 37–42 (in Chinese)
- [20] Chen S (陈 尚), Ma Y (马 艳), Li Z-Z (李自珍), *et al.* Analysis and measurement of the fitness of seed reproduction and vegetative reproduction of clonal plant. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1999, **19**(2): 287–290 (in Chinese)
- [21] Chen Q (陈 奇), Li D-L (李大林), Huang X-Y (黄雪燕). Laws of the change in genotype entropy of the general population by means of fitness. *Journal of Guangxi Agricultural and Biological Science* (广西农业生物科学), 2014, **33**(1): 174–178 (in Chinese)
- [22] Li D-L (李大林), Chen Q (陈 奇). Influence of law of segregation on population genetic polymorphism and causes of heterosis speculated based on fitness. *Molecular Plant Breeding* (分子植物育种), 2016, **14**(8): 2155–2160 (in Chinese)
- [23] Booy G, Hendricks RJ, Smulders MJ. Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology*, 2000, **2**: 379–395
- [24] Kozlowski J. Measuring fitness in life history studies. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, **8**: 84–85
- [25] Moles AT, Falster DS, Leishman MR, *et al.* Small seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but of not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, 2004, **92**: 384–396
- [26] Wu G-L (武高林), Du G-Z (杜国祯), Shang Z-H (尚占环). Contribution of seed size and its fate to vegetation renewal: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(10): 1969–1972 (in Chinese)
- [27] Stearns SC. The Evolution of Life Histories. Oxford:

Oxford University Press, 1992

[28] Barot S, Heino M, Brien L, *et al.* Estimating reaction norms for age and size at maturation when age at first reproduction is unknown. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, **6**: 659–678

[29] Van TR, Bijlsma R, Ouborg NJ, *et al.* Relationships between plant density, out crossing rates and seed set in natural and experimental populations of *Scabiosa columbaria*. *Journal of Evolutionary Biology*, 1994, **7**: 287–302

[30] Hogbin PM, Ayre DJ, Whelan RJ. Genetic variation and reproductive success of road verge populations of the rare shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Heredity*, 1998, **80**: 180–186

[31] Kato E. Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): The effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany*, 1999, **86**: 495–501

[32] Zhang J-M (张纪卯), Chen W-R (陈文荣), Bao X-H (鲍晓红), *et al.* The standard of selecting superior trees from *Toona ciliata* var. *pubescens* plantation. *Subtropical Agriculture Research* (亚热带农业研究), 2016, **12**(4): 224–230 (in Chinese)

[33] Huang H-L (黄红兰), Zhang L (张 露), Liao C-K (廖承开). Seed rain, soil seed bank, and natural regeneration of natural *Toona ciliata* var. *pubescens* forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(4): 972–978 (in Chinese)

[34] Gadgil M, Bossert W. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist*, 1970, **104**: 124

[35] Chen Y (陈 艳), Su Z-X (苏智先). Research on the protection of *Davidia involucrata* populations, a rare and endangered plant endemic to China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(19): 5466–5474 (in Chinese)

[36] Zhi Y-B (智颖颢), Yang C (杨 持), Wang Z-S (王中生), *et al.* The endangered characteristics and mechanism of the endemic relict shrub *Tetraena mongolica* Maxim. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(2): 767–776 (in Chinese)

[37] Zhang L (张 莉), Zhang X-P (张小平). Population characteristics of *Coptis chinensis* var. *breviseptala* in Anhui Province and its endangering mechanism. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(8): 1394–1398 (in Chinese)

[38] Gao R-M (高润梅), Shi X-D (石晓东), Fan L-Y (樊兰英), *et al.* Natural distribution and community ecological characteristics of *Taxus chinensis* var. *mairei* in Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(6): 1820–1828 (in Chinese)

[39] He W-M (何维明), Zhong Z-C (钟章成). The concept and research contents of plant reproductive strategy. *Journal of Biology* (生物学杂志), 1997, **14**(6): 1–3 (in Chinese)

[40] Zhang Y-F (张玉芬), Zhang D-Y (张大勇). Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(1): 174–183 (in Chinese)

作者简介 黄红兰, 女, 1970 年生, 博士. 主要从事森林培育研究. E-mail: 2004honglan@163.com

责任编辑 孙 菊
