



## 濒危野生卷萼兜兰种群分布格局和数量动态特征

夏丹, 王伟锋, 李东海, 李煜, 张顺卫, 杨小波

引用本文:

夏丹,王伟锋,李东海,李煜,张顺卫,杨小波. 濒危野生卷萼兜兰种群分布格局和数量动态特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(5): 579–588.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4817>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 珍稀濒危植物紫纹兜兰的种群结构和数量动态

Population Structure and Quantitative Dynamics of Rare and Endangered Plant *Paphiopedilum purpuratum*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 375–384 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4180>

#### 安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究

Studies on Population Dynamics of An Endangered Plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 385–393 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4177>

#### 微生境对鼎湖山锥表观遗传变异的影响

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 62–69 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4059>

#### 金佛山方竹对亮叶水青冈幼树种群数量结构的影响

Effect of *Chimonobambusa utilis* on the Number of Saplings of *Fagus lucida* Population

热带亚热带植物学报. 2017, 25(3): 225–232 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3672>

#### 广东省中山市五桂山土沉香空间遗传结构

Spatial Genetic Structure of *Aquilaria sinensis* in Wuguishan, Zhongshan, Guangdong Province

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 65–73 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3917>

向下翻页，浏览PDF全文

# 濒危野生卷萼兜兰种群分布格局和数量动态特征

夏丹<sup>1a</sup>, 王伟锋<sup>2</sup>, 李东海<sup>1a</sup>, 李煜<sup>1b</sup>, 张顺卫<sup>1a</sup>, 杨小波<sup>1a\*</sup>

(1. 海南大学, a. 生态与环境学院, b. 生命科学学院, 海口 570228; 2. 海南热带雨林国家公园管理局鹦歌岭分局, 海南 白沙 572800)

**摘要:** 卷萼兜兰(*Paphiopedilum appletonianum*)是国家一级保护濒危物种, 为掌握其野生种群现状, 推进对野生种群的保护, 该研究对分布于海南南高岭和霸王岭的2个较大种群进行野外调查, 通过点格局方法分析种群分布格局; 通过编制静态生命表、存活曲线分析、生存分析、种群繁殖策略分析和生殖力表分析种群数量动态特征。结果表明, 2个种群随尺度的变大, 分布格局从聚集分布向随机和均匀分布变化; 而霸王岭种群不同尺度上主要为聚集分布, 南高岭种群主要为随机和均匀分布。2个种群的年龄结构为金字塔形, 存活曲线为Deevey-II型, 且随着年龄级增大, 种群逐渐呈现衰退的趋势。卷萼兜兰存在有性繁殖和无性繁殖2种繁殖策略, 霸王岭种群无性繁殖能力更强, 南高岭种群有性繁殖能力更强。霸王岭种群为增长型种群, 南高岭种群为缓慢负增长型种群。

**关键词:** 卷萼兜兰; 点格局分析; 数量动态; 繁殖策略

doi: 10.11926/jtsb.4817

## Population Distribution Pattern and Quantitative Dynamic Characteristics of Endangered Wild *Paphiopedilum appletonianum*

XIA Dan<sup>1a</sup>, WANG Weifeng<sup>2</sup>, LI Donghai<sup>1a</sup>, LI Yu<sup>1b</sup>, ZHANG Shunwei<sup>1a</sup>, YANG Xiaobo<sup>1a\*</sup>

(1. Hainan University, a. College Of Ecology Environment, b. College of Life Sciences, Haikou 570228, China; 2. Hainan Tropical Rain Forest National Park Administration Yinggeling Branch, Baisha 572800, Hainan, China)

**Abstract:** *Paphiopedilum appletonianum* is an endangered and class I protected orchid. In order to understand the status of its wild population and promote the protection of wild population, two large populations distributed in Nangaoling and Bawangling in Hainan were investigated in the field. The population distribution pattern was analyzed by point pattern method, and the population dynamic characteristics was analyzed through static life table, survival curve analysis, survival analysis, population reproduction strategy analysis and fertility table. The results showed that the distribution pattern of the two populations changed from aggregation to random and uniform distribution as the scale increased. The Bawangling population was mainly clustered at different scales, while the Nangaoling population was mainly random and even distributed. The age structure of the two populations was pyramid shape, and the survival curve was Deevey-II type, showing a decline trend with the increase of age class. There were two reproductive strategies: sexual reproduction and clone reproduction, and the asexual reproduction of Bawangling population was stronger, and the sexual reproduction of Nangaoling population was stronger. Therefore, Bawangling population was a growing population, while Nangaoling population was a slow negative increasing population.

**Key words:** *Paphiopedilum appletonianum*; Point pattern analysis; Quantity dynamic; Reproductive strategy

收稿日期: 2023-06-09 接受日期: 2023-08-04

基金项目: 国家林业和草原局兰科植物资源专项调查项目(2020070707)资助

This work was supported by the Project for Special Investigation of Orchidaceae Resources in National Forestry and Grassland Administration (Grant No. 2020070707).

作者简介: 夏丹(1998年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生态学。E-mail: mmxiadan@163.com

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

植物种群分布格局和种群动态研究是探讨种群数量在时间和空间上的分布特点,分析种群数量在环境作用下动态调节的变化规律,是植物生态学研究的核心内容之一<sup>[1]</sup>。种群分布格局研究能体现种群个体在空间格局上的分布情况,进而反映种群的状态,对解释种群与环境的关系和种内种间竞争关系发挥着重要作用<sup>[2-3]</sup>。种群动态研究能通过种群年龄结构中个体数量变化,反映种群现状和变化规律,并预测未来种群数量的发展潜力<sup>[4]</sup>。野生兰科植物绝大部分为濒危物种,在《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的植物保护名录中占 90%以上,是植物保护中的“旗舰”类群<sup>[5]</sup>,与乔木相比为“娇小”的草本植物。卷萼兜兰(*Paphiopedilum appletonianum*)年龄难以判断、种子微小且难以萌发,这严重制约了对其种群分布格局和数量动态的研究,而对濒危植物种群分布格局和种群数量动态的把握被认为是物种保护的关键一步<sup>[6]</sup>。

卷萼兜兰是兰科(Orchidaceae)兜兰属多年地生草本植物,主要分布于热带地区,中国主要分布于广西、海南和广东<sup>[7-8]</sup>。2021 年卷萼兜兰被《国家重点保护野生植物名录第二批》列为国家一级保护植物,濒危等级为濒危。目前,对卷萼兜兰的分子<sup>[9-10]</sup>和微生物<sup>[11-12]</sup>研究较为深入,此外,陈福等<sup>[13-14]</sup>对霸王岭卷萼兜兰种群和群落进行了调查研究,为推动对野生卷萼兜兰种群的保护,应该进一步开展对种群分布格局和数量动态特征的研究。本研究通过在野外设立样方,分析海南 2 个卷萼兜兰种群分布格局和数量动态特征,以掌握卷萼兜兰种群存活现状、种群与环境间的关系、种群未来发展动态为研究目的,从而推动海南野生卷萼兜兰种群的保护,为制定卷萼兜兰保护策略提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本研究样地设于海南省热带雨林国家森林公园内的南高岭和霸王岭(表 1),位于海南岛南部山区,

年降雨量 1 640 mm,全年平均温度 23 °C~29 °C。南高岭样地植被类型为热带山地雨林,群落以陆均松(*Dacrydium pectinatum*)、子凌蒲桃(*Syzygium championii*)、鸭脚木(*Heptapleurum heptaphyllum*)、海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*)、木荷(*Schima superba*)、黄毛榕(*Ficus esquiroliana*)、破布叶(*Microcos paniculata*)等乔木为主;有地生、附生和腐生伴生兰科植物:绿花带唇兰(*Tainia penangiana*)、云叶兰(*Tainia tenuiflora*)、金线兰(*Anoectochilus roxburghii*)、钳唇兰(*Erythrodes blumei*)、四腺翻唇兰(*Hetaeria anomala*)、黄兰(*Cephalantheropsis obcordata*)、管叶牛角兰(*Ceratostylis subulata*)、虎斑卷瓣兰(*Bulbophyllum tigridum*)、牛齿兰(*Appendicula cornuta*)、钟兰(*Campanulorchis thao*)、黑毛石斛(*Dendrobium williamsonii*)和拟锚柱兰(*Didymoplexiopsis khiriwongensis*)等;土壤类型为富含腐殖质的黄壤土;种群所在位置多年人迹罕至;5 月—10 月为雨季,11 月至次年 4 月为旱季。霸王岭样地植被类型为热带山地雨林,群落以米楮(*Castanopsis carlesii*)、木荷、饭甑青冈(*Quercus fleuryi*)、五列木(*Pentaphylax euryoides*)、陆均松、百日青(*Podocarpus neriiifolius*)、黄杞(*Engelhardia roxburghiana*)和鸭脚木等乔木为主;金线兰作为伴生兰科植物;种群分布于一条巡山道路两旁;土壤类型为黄壤土,腐殖质层积累较南高岭薄;雨季和旱季时间与南高岭一致,但相对干旱。

### 1.2 样地设置

本研究在南高岭和霸王岭卷萼兜兰自然分布区设立样方,2021 年 12 月至 2022 年 11 月对野生卷萼兜兰种群一个物候期进行观察。由于卷萼兜兰种群分布范围狭窄,根据其分布状况和地形地貌特征设立样方。南高岭种群分布范围较大,设置 1 个 50 m×50 m,内部包括 100 个 5 m×5 m,2 500 个 1 m×1 m 的小样方;霸王岭种群分布范围较为狭窄,设置 1 个 30 m×50 m,内部包括 60 个 5 m×5 m,1 500 个 1 m×1 m 的小样方。调查样方中每株卷萼兜兰的分株数、地下分蘖芽数和结果数,并以样方的 2 条

表 1 调查样地基本情况

Table 1 Basic situation of plots

样地 Plot	经度 (E) Longitude	纬度 (N) Latitude	海拔 (m) Altitude	坡位 Position	坡向 Aspect	坡度 (°) Slope	土壤类型 Soil type	腐殖质厚度 (cm) Humus thickness
南高岭 Nangaoling	109°20'	19°12'	1 004	脊 Ridge	西北 Northwest	5	黄壤土 Yellow loam	15.6
霸王岭 Bawangling	109°10'	19°4'	1 179	中 Middle	东南 Southeast	27	黄壤土 Yellow loam	4.8

边为  $x$ 、 $y$  轴建立坐标系记录每株卷萼兜兰的位置, 研究不同取样尺度上的分布格局和种群数量动态变化规律。

### 1.3 种群分布格局分析方法

卷萼兜兰为多年生草本植物, 位于海南的野生种群为狭域分布种, 将其建立二维空间数据集采用点格局分析较为符合卷萼兜兰种群空间分布格局的分析, 并且从多个尺度反映了种群空间分布格局的特点。使用成对相关函数  $g(r)$  对种群不同尺度空间分布格局进行分析,  $g(r)$  由 Ripley'K 函数衍生而来, 克服了 Ripley'K 函数可能出现的累积效应<sup>[15]</sup>。

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}} (i \neq j); \quad g(r) = \frac{1}{2\pi r} \times \frac{dK(r)}{dr}, \text{式}$$

中,  $n$  为样方内的种群个体总数,  $A$  为样方面积,  $u_{ij}$  代表  $i$  个体和  $j$  个体的距离,  $r$  代表空间尺度,  $I_r$  是指示函数,  $W_{ij}$  为边缘校正系数。并通过 199 次 Monte-Carlo 随机模拟得到置信区间 99% 的上下包迹线。  $g(r)$  值在上包迹线上方说明种群为聚集分布, 在上下包迹线内说明种群为随机分布, 在下包迹线下方说明种群为均匀分布。

### 1.4 种群数量动态分析方法

**静态生命表与存活曲线分析** 根据野外观察发现卷萼兜兰每年每个母株只进行一次克隆产生新分株的特点, 刘仲健等<sup>[16]</sup>在与卷萼兜兰同为杓兰亚科的长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)种群也发现了同样的克隆繁殖特点, 以植株分株数代表一个龄级进行龄级划分, 本研究将运用空间推断时间的方法编制种群克隆繁殖静态生命表<sup>[17]</sup>。  $x$  为年龄级;  $n_x$  为各年龄级存活数;  $N_x$  为标准化存活数,  $N_x = n_x/n_0 \times 1000$ ;  $d_x$  为种群个体从  $x$  龄级到  $x+1$  龄级的死亡数,  $d_x = N_x - N_{x+1}$ ;  $q_x$  为种群从  $x$  龄级到  $x+1$  龄级的死亡率,  $q_x = d_x/N_x$ ;  $L_x$  为平均存活数,  $L_x = (N_x + N_{x+1})/2$ ;  $T_x$  为进入  $x$  龄级的全部个体在  $x$  龄级以后的存活个体的总年数,  $T_x = \sum L_x$ ;  $e_x$  为  $x$  龄级开始时的生命期望值,  $e_x = T_x/N_x$ ;  $K_x$  为消失率,  $K_x = \ln N_x - \ln N_{x+1}$ 。以  $\ln N_x$  为纵坐标, 年龄级为横坐标绘制存活曲线。根据 Deevey 提出的存活曲线划分理论, 并参考 Hett 等<sup>[18]</sup>的检验方法, 采用指数函数模型  $N_x = N_0 e^{-bx}$  和幂函数模型  $N_x = N_0 x^{-b}$  对存活曲线的类型进行拟合检验<sup>[19-20]</sup>。

**种群生存分析** 引入 4 个常用的函数应用于种群生存分析<sup>[21-22]</sup>,  $S_{(t)}$  为种群生存率函数,  $S_{(t)} = S_l \times$

$S_2 \times S_3 \times \dots \times S_i$ ;  $F_{(t)}$  为累计死亡率函数,  $F_{(t)} = 1 - S_{(t)}$ ;  $f_{(t)}$  为死亡密度函数,  $f_{(t)} = (S_{i-1} - S_i)/h_i$ ;  $\lambda_{(t)}$  为危险率函数,  $\lambda_{(t)} = 2(1 - S_{(t)})/h_i(1 + S_{(t)})$ ; 式中,  $S_i$  为存活率,  $h_i$  为龄级宽度。

**种群生殖力表** 本研究首先统计卷萼兜兰种群结果数, 对种群繁殖策略进行统计, 并编制种群生殖力表包含:  $x$  为年龄级;  $l_x$  为  $x$  龄级时的存活率,  $l_x = N_{x+1}/N_x$ ;  $m_x$  为  $x$  龄级个体平均生产的子代数, 包括有性繁殖和无性繁殖产生的子代数(以实测数计算), 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  $T = \sum x l_x m_x / \sum l_x m_x$ ; 无性繁殖力  $m_c$  = 无性繁殖子代数/种群个体数;  $m_s$  = 有性繁殖个体数/种群个体数, 无性繁殖子代数为地下芽数, 有性繁殖子代数通过结果数与上一年的种子自然萌发率统计。

### 1.5 数据分析

使用 ArcGIS10.8、Programite 2014、SPSS25.0 和 GraphPad Prism 9.0.0 对数据进行统计分析和作图。

## 2 结果和分析

### 2.1 种群分布格局

进行点格局分析时 2 个种群都取  $t$  的间隔为 1 m, 霸王岭种群  $t$  的最大值为 15 m, 南高岭种群  $t$  的最大值为 25 m。点格局分析结果表明(图 1), 霸王岭种群在 1~10 m 的尺度下种群分布格局呈聚集分布, 在 11~13 m 呈随机分布, 在 14~15 m 呈均匀分布。随着尺度的变化, 南高岭种群分布格局较霸王岭种群复杂, 在 1~3 m 和 22 m 的尺度下种群分布格局呈现聚集分布, 在 4、8~15、19~21 和 23~25 m 呈随机分布, 在 5~7 和 16~18 m 呈均匀分布。由此可见, 卷萼兜兰种群随着空间尺度的增大, 分布格局具有从聚集分布趋向随机分布和均匀分布的特点, 且霸王岭种群的分布格局以聚集分布为主, 南高岭种群以随机和均匀分布为主。结合卷萼兜兰的散点图(图 2)可以从整体上看, 2 个种群都很容易形成小的斑块, 霸王岭种群的聚集分布特点更为明显, 而南高岭种群个体分布则较为随机。

### 2.2 种群数量动态

#### 2.2.1 种群静态生命表与存活曲线

通过静态生命表(表 2, 3)可以看出 2 个种群的年龄结构为金字塔形, 种群幼年个体(1 龄级)数量

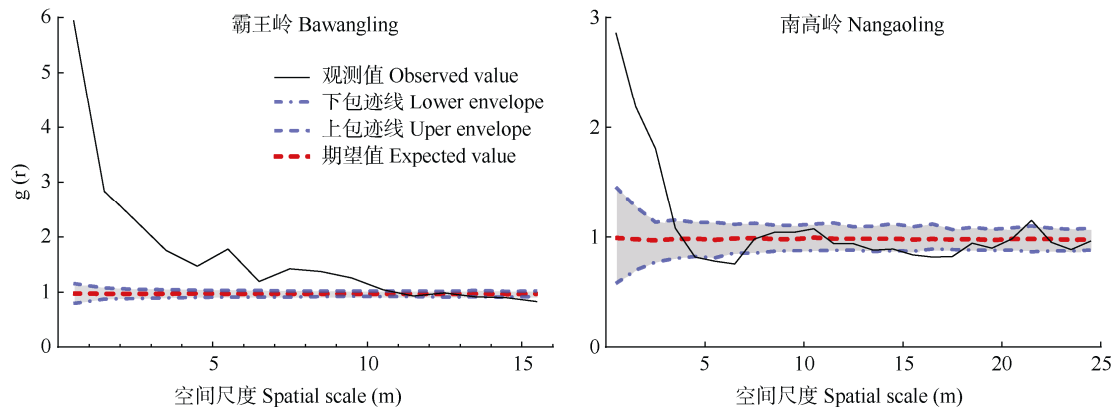


图 1 卷萼兜兰种群点格局分析

Fig. 1 Point pattern analysis of *Paphiopedilum appletonianum* population

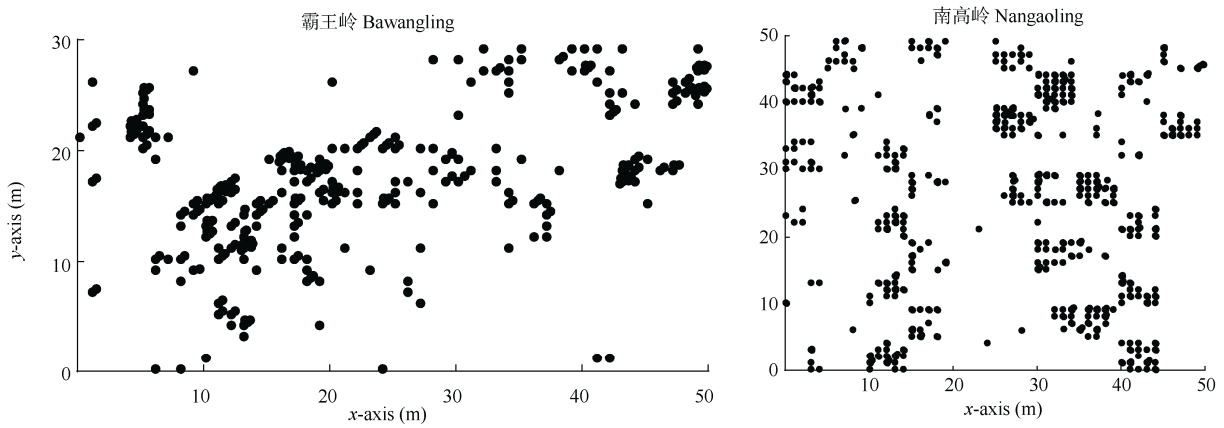


图 2 卷萼兜兰种群分布图

Fig. 2 Distribution map of *Paphiopedilum appletonianum* population

表 2 霸王岭卷萼兜兰种群静态生命表

Table 2 Static life table of *Paphiopedilum appletonianum* population in Bawangling

年龄级 Age class ( $x$ )	存活数 Survival number ( $n_x$ )	标准化存活数 Standardized survival number ( $N_x$ )	死亡数 Death number ( $d_x$ )	死亡率 Death rate ( $q_x$ )	平均存活数 Mean survival ( $L_x$ )	总数 Total ( $T_x$ )	生命期望值 Life expectancy ( $e_x$ )	$\ln N_x$	消失率 Disappeared rate ( $K_x$ )
1	280	1 000	821	0.821	500	3 690	0.659	8.631	1.723
2	50	179	111	0.620	89	890	0.890	6.908	0.968
3	19	68	29	0.421	34	390	1.026	5.940	0.547
4	11	39	21	0.546	20	200	0.909	5.394	0.789
5	5	18	7	0.400	9	90	0.900	4.605	0.511
6	3	11	7	0.667	5	40	0.667	4.094	1.099
7	1	4	-	-	2	10	0.500	2.996	-

多, 成年个体(2~7 龄级)数量少的特点。2 个种群的死亡率( $q_x$ )和消失率( $K_x$ )变化趋势相同, 反映出霸王岭种群前期锐减, 中期平稳, 后期锐减的现状; 南高岭种群变化波动较大, 表现为 1、3 龄级锐减, 2、4、5 龄级平稳, 6 龄级增加的特点。生命期望值( $e_x$ )反映了各年龄级个体的平均存活能力, 霸王岭种群

的第 1、6、7 龄级和南高岭的 1、3、7 龄级的期望值偏低, 说明种群该年龄级的个体生存面临的竞争大; 霸王岭种群 3 龄级和南高岭种群 6 龄级期望值最高, 说明该年龄级的个体生存质量高; 南高岭种群各龄级的期望值普遍高于霸王岭, 说明南高岭种群的生存质量比霸王岭高, 反映出霸王岭种群的生存

受到外界干扰更强。

霸王岭和南高岭种群的存活曲线(图3)介于Deevey-II与Deevey-III型之间。霸王岭卷萼兜兰种群存活曲线拟合方程为：指数函数方程  $y=13.283e^{-0.361x}$  ( $R^2=0.976$ )，幂函数方程  $y=13.197x^{-1.124}$  ( $R^2=0.833$ )；南高岭种群拟合方程为：指数函数方程

$y=11.424e^{-0.324x}$  ( $R^2=0.94$ )，幂函数方程  $y=12.073x^{-1.075}$  ( $R^2=0.838$ )，拟合结果均达到了显著水平 ( $P<0.05$ )。2个种群指数函数( $R^2$ )大于幂函数，说明指数函数模型拟合最优，种群的存活曲线更接近Deevey-II型，2个种群均为各年龄级死亡率趋同的种群。

表3 南高岭卷萼兜兰种群静态生命表

Table 3 Static life table of *Paphiopedilum appletonianum* population Nangaoling

年龄级 Age class (x)	存活数 Survival number ( $n_x$ )	标准化存活数 Standardized survival number ( $N_x$ )	死亡数 Death number ( $d_x$ )	死亡率 Death rate ( $q_x$ )	平均存活数 Mean survival ( $L_x$ )	总数 Total ( $T_x$ )	生命期望值 Life expectancy ( $e_x$ )	$\ln N_x$	消失率 Disappeared rate ( $K_x$ )
1	495	1 000	731	0.731	634	936	0.936	6.908	1.314
2	133	269	147	0.549	195	302	1.124	5.594	0.796
3	60	121	97	0.800	73	107	0.883	4.798	1.609
4	12	24	14	0.583	17	34	1.417	3.188	0.876
5	5	10	6	0.600	7	17	1.700	2.312	0.916
6	2	4	4	-1.000	6	10	2.500	1.396	-0.693
7	4	8	-	-	4	4	0.500	2.090	-

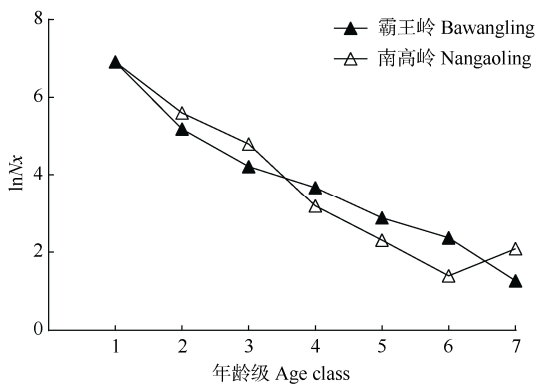


图3 卷萼兜兰种群存活曲线

Fig. 3 *Paphiopedilum appletonianum* population survival curve

### 2.2.2 种群生存分析

2个种群生存率曲线和累计死亡率曲线(图4)互

补，波动幅度在第1至2年龄级最明显，生存率下降最大，累计死亡率上升最大，这反映了2个种群幼苗死亡率高的现象。生存率从第1龄级下降后持续缓慢地保持下降趋势，累计死亡率函数从第1龄级上升后持续缓慢地保持上升趋势，说明种群从第1龄级开始保持着衰退趋势。2个种群从第2到第7龄级生存率曲线和累计死亡率曲线的波动幅度较为平缓，到第7龄级生存率<0.001%，累计死亡率>99%，说明2个种群从第7龄级逐渐进入了衰老期，表现出种群衰退的特征。2个种群的死亡密度曲线和危险率曲线的变化趋势相似，在有存活率的情况下，第1年龄级危险率都较高，说明卷萼兜兰幼苗成长受到了严重的限制。继续随着年龄级的增长，死亡密度存在波动但整体呈上升趋势，危险率也

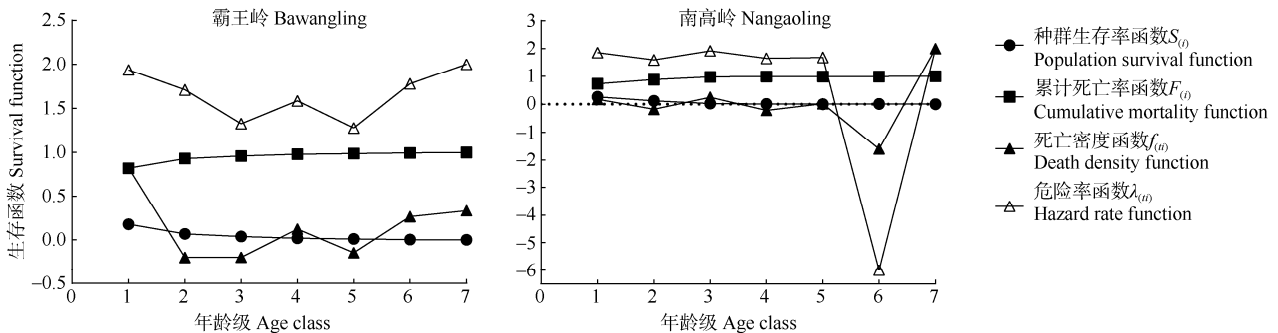


图4 卷萼兜兰种群生存函数曲线

Fig. 4 Survival function curves of *Paphiopedilum appletonianum* populations

随着死亡密度的上升而上升，这说明年龄级越高种群面临的竞争越大，种群发展逐渐受到限制。整体来看，存活曲线结果与静态生命表、存活曲线结果一致，2 个种群危险率均远远高于生存率，说明种群存在断代衰退的风险。此外南高岭种群第 6 龄级危险率和死亡密度骤降，说明该种群高龄级结构数量不稳定容易受到外界的影响。

2.2.3 种群生殖力表

基于对种群繁殖策略的分析表明(表 4)，2 个种群的繁殖策略均以无性繁殖为主，且霸王岭种群无性繁殖能力较南高岭种群强，南高岭种群有性繁殖能力较霸王岭种群强。生殖力表的平均生产力( $m_x$ )按实际观测数据计算，卷萼兜兰 1 个果实约

有 20 000 粒种子，霸王岭种子自然萌发率为 0.083%，南高岭种子自然萌发率 0.042%。根据生殖力表(表 5, 6)净增值率( $R_0$ )、内禀增长率( $r_m$ )、周限增长率( $\lambda$ )和世代平均周期( $T$ )可以看出，霸王岭种群每个世代种群可以增值 5.387 倍，瞬时出生率大于瞬时死亡率，种群以 1.248 倍的速度作几何上升，生殖期基株的平均年龄为 4.318 a，参数  $R_0 > 1$ ,  $r_m > 0$ ,  $\lambda > 1$ ，这表明霸王岭种群为增长型种群；南高岭种群每个世代种群可以增值 2.672 倍，瞬时死亡率大于瞬时出生率，种群以 0.595 倍的速度作几何下降，生殖期基株的平均年龄为 4.495 a，参数  $R_0 > 1$ ,  $r_m < 0$ ,  $\lambda < 1$ ，这表明南高岭种群为缓慢负增长型种群。

表 4 卷萼兜兰繁殖策略

Table 4 Reproductive strategy of *Paphiopedilum appletonianum*

种群 Population	个体数 Individual number	地下芽数 Number of underground buds	自然开花数 Number of natural flowering	自然结果数 Number of natural setting	无性繁殖力 ( $m_c$ ) Asexual fertility /%	有性繁殖力 ( $m_s$ ) Sexual fertility /%
霸王岭 Bawangling	369	322	16	9	87.26	4.05
南高岭 Nangaoling	711	333	75	50	46.84	5.91

表 5 霸王岭卷萼兜兰种群生殖力表

Table 5 Fertility table of *Paphiopedilum appletonianum* population in Bawangling

龄级 (x) Age class	存活率 ( $l_x$ ) Survival rate	平均生产力 ( $m_x$ ) Average productivity	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
1	0.179	0.554	0.099	0.099
2	0.380	2.166	0.823	1.647
3	0.579	1.491	0.863	2.589
4	0.455	1.756	0.798	3.193
5	0.600	2.800	1.680	8.400
6	0.333	3.667	1.222	7.333
7	-	1.000	0.000	0.000
种群净增值率 Net reproductive rate $R_0=5.387$			内禀增长率 Intrinsic rate of increase $r_m=0.221$	
周限增长率 Finite rate of increase $\lambda=1.248$			世代平均周期 Generation span $T=4.318$ a	

表 6 南高岭卷萼兜兰种群生殖力表

Table 6 Fertility table of *Paphiopedilum appletonianum* population in Nangaoling

年龄级 (x) Age class	生存率 ( $l_x$ ) Survival rate	平均生产力 ( $m_x$ ) Average productivity	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
1	0.269	0.280	0.075	0.075
2	0.451	0.775	0.350	0.699
3	0.200	1.188	0.238	0.713
4	0.417	1.257	0.524	2.095
5	0.400	1.217	0.487	2.434
6	2.000	0.500	1.000	6.000
7	-	0.521	0.000	0.000
种群净增值率 Net reproductive rate $R_0=2.673$			内禀增长率 Intrinsic rate of increase $r_m=-0.520$	
周限增长率 Finite rate of increase $\lambda=0.595$			世代平均周期 Generation span $T=4.495$ a	

### 3 讨论和结论

#### 3.1 海南卷萼兜兰现状

2010年前后卷萼兜兰野生种群主要集中于海南岛的中南部,包括三亚、白沙、昌江、乐东、东方、五指山、琼中和保亭,中、高、低海拔均有分布<sup>[7,13-14,23-26]</sup>。而近几年仅在海南岛中南部的热带雨林国家公园内发现有卷萼兜兰,且都分布于高海拔地区<sup>[27-30]</sup>。2021年卷萼兜兰首次被《国家重点保护野生植物名录第二批》列为国家一级保护植物,在红色名录(IUCN)中为濒危等级。目前海南卷萼兜兰处于濒危状态主要的原因是生境破坏、保护不力、保护与经济利益冲突等<sup>[29]</sup>。

目前卷萼兜兰在海南的状况总体上是分布点少,且多为零星分布,昌江霸王岭的东五、东六种群,个体数量仅约20株,难以开展研究。本研究样地建立于海南仅存的2个较大种群上,位于白沙的南高岭种群,海拔1004 m,个体数量达1000株以上;昌江霸王岭的黑岭种群,海拔1179 m,个体数约400株,是研究卷萼兜兰与环境关系的良好样地。通过对南高岭和霸王岭的2个卷萼兜兰种群进行种群分布格局和数量动态研究,将有利于掌握野生卷萼兜兰种群的发展规律,为野生卷萼兜兰种群的保护提供理论依据。

#### 3.2 卷萼兜兰空间分布格局

从卷萼兜兰种群的点格局分析结果可以看出,分布格局随尺度的变化而变化,种群的空间格局与空间尺度具有密切的联系<sup>[31]</sup>,这与前人<sup>[32-33]</sup>的研究结果一致。种群小尺度格局主要受物种自身(自身结构和种子传播方式)以及物种间的相互作用的影响,大尺度格局主要受外界环境变量的影响<sup>[34-35]</sup>。2个种群小尺度均表现为聚集分布,而随着尺度变大,霸王岭依旧为聚集分布为主,而南高岭则主要为随机和均匀分布。这说明卷萼兜兰在小尺度上由于植株丛生或种子传播距离有限使得种群倾向于聚集分布,而随着尺度增大2个种群环境资源不同导致了霸王岭种群和南高岭种群在大尺度上的分布格局存在差异。

研究表明,生境的异质性使种群趋向于聚集的空间分布<sup>[36]</sup>,在不良环境下,种间竞争加大种群聚集分布使种群个体得到庇佑<sup>[37-38]</sup>。随着种群的不断成长,个体需要从外界获取更多的营养来实现自我发育,这将加剧种内竞争出现自疏和他疏现象,使

得种群分布格局趋于随机和均匀分布<sup>[39]</sup>。这说明南高岭种群的分布格局在不同尺度上主要呈现出随机和均匀分布,是由于南高岭种群环境资源丰富,种间竞争小,且随着种群数量增加种内竞争加剧所导致的结果;而霸王岭种群主要呈现为聚集分布,是由于环境资源匮乏,物种之间竞争激烈造成的。由此可见,南高岭种群的生存环境较霸王岭种群更有利于卷萼兜兰的生长,说明富含腐殖质的土壤可能更有利于以地生为主的卷萼兜兰生长,此外不排除巡山道路的人为因素对霸王岭种群分布格局的影响。研究表明,土壤腐殖质的形成主要是由微生物来完成的,而兰科植物的整个生活史都离不开微生物的参与<sup>[40-41]</sup>,所以富含腐殖质的生存环境可能更有利于卷萼兜兰的生长。

#### 3.3 卷萼兜兰种群数量动态

研究表明卷萼兜兰种群能够长期存活取决于种群个体的生长、繁殖和存活,这些因素共同作用下,种群数量不断变化呈现出一定的动态特征<sup>[42]</sup>。大多数地生兰科植物被认为具有有性繁殖和无性繁殖(克隆繁殖)的能力<sup>[43]</sup>,卷萼兜兰的繁殖策略包括有性繁殖和克隆繁殖,有性繁殖通过种子传播实现个体数量的增加,但由于兰科植物种子需要高适合度才能萌发,这解释了卷萼兜兰有性繁殖率极低的现象。虽然有性繁殖对卷萼兜兰种群数量的增加贡献很小,但可以通过有性繁殖扩大种群的分布范围<sup>[44]</sup>。兰科植物克隆繁殖通过侧芽形成新的块茎逃离母株实现个体数量的增加,该行为被认为是植株适应环境挑战的缓冲策略,有利于维持种群数量稳定性,对种群的存活起到重要作用<sup>[45-46]</sup>。由此可见,克隆繁殖在一定程度上能维持种群数量的稳定,有性繁殖则可以为种群开辟成长空间,为克隆繁殖提供先决条件,二者都是不容忽视的。

在不利条件下,植株会投入更多资源到克隆繁殖上,这成为了植株在不利条件下存活的一种策略<sup>[47-48]</sup>,在恶劣条件下,有性繁殖甚至被抑制,这能让更好适应恶劣环境的基因存活下来使种群得到进化<sup>[49-50]</sup>。结合种群分布格局讨论结果与繁殖策略的结果分析,霸王岭种群克隆繁殖力大于南高岭种群,南高岭种群有性繁殖力大于霸王岭种群。这说明霸王岭种群环境资源相对匮乏,种群更倾向于将资源分配给克隆繁殖,使克隆繁殖能力表现相对较强;而南高岭种群环境资源相对丰富,种群分配给克隆繁殖的资源相对较少,从而使克隆繁殖能



力表现相对较弱, 而有性繁殖能力则相对较强。

卷萼兜兰作为濒危植物, 野生种群有性繁殖力低下在生殖力表中对种群的数量动态影响较小, 主要依靠克隆繁殖力的影响。因此由于霸王岭种群目前面临着较大环境异质性, 植株会将资源投入到克隆繁殖上, 使种群数量得到稳定, 在存活力和有性繁殖力低下的情况下, 使种群数量特征体现为增长型成为可能; 南高岭种群环境资源相对丰富, 面临的环境挑战较小, 因此种群并没有将资源投入到克隆繁殖, 使得克隆繁殖能力削弱, 在存活力和有性繁殖力低下的情况下, 种群数量特征有可能体现为负增长。

本研究表明霸王岭种群个体数量较少, 由于环境资源相对匮乏, 种间竞争激烈, 分布格局在不同尺度上以聚集分布为主; 种群有性繁殖能力低下, 目前依靠较强的克隆繁殖力维持着种群数量的稳定, 种群的数量特征表现为增长型, 未来种群数量可能上升。因此, 在霸王岭种群环境资源匮乏的情况下, 限制种群增长的因素是种群个体数量太少, 所以建议在目前的分布范围内, 以增加种群个体数量为目标对种群加以保护。南高岭种群个体数量较多, 由于环境资源相对丰富, 种内竞争激烈, 分布格局在不同尺度上以随机和均匀分布为主; 种群的有性繁殖能力低下但相对霸王岭种群较强, 由于环境资源丰富且个体数量较多并不需要太强的克隆繁殖能力来维持种群数量稳定。因此, 在南高岭种群环境资源丰富的情况下, 限制种群增长的因素是种群分布范围, 所以建议以扩大种群分布范围为目标对种群加以保护。

## 参考文献

- [1] MALIK Z A, BHATT A B. Regeneration status of tree species and survival of their seedlings in Kedarnath Wildlife Sanctuary and its adjoining areas in Western Himalaya, India [J]. *Trop Ecol*, 2016, 57(4): 677–690.
- [2] MAY F, HUTH A, WIEGAND T. Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest [J]. *Proc Roy Soc B Biol Sci*, 2015, 282(1802): 20141657. doi: 10.1098/rspb.2014.1657.
- [3] WAAGEPETERSEN R, GUAN Y T, JALILIAN A, et al. Analysis of multispecies point patterns by using multivariate log-Gaussian Cox processes [J]. *J Roy Stat Soc Ser C Appl Stat*, 2016, 65(1): 77–96. doi: 10.1111/rssc.12108.
- [4] MAUA J O, MUGATSATSINGALIA H, CHEBOIWO J, et al. Population structure and regeneration status of woody species in a remnant tropical forest: A case study of South Nandi forest, Kenya [J]. *Glob Ecol Conserv*, 2020, 21: e00820. doi: 10.1016/j.gecco.2019.e00820.
- [5] ZHANG Y B, DU H D, JIN X H, et al. Species diversity and geographic distribution of wild Orchidaceae in China [J]. *Chin Sci Bull*, 2015, 60(2): 179–188. [张殷波, 杜昊东, 金效华, 等. 中国野生兰科植物物种多样性与地理分布 [J]. *科学通报*, 2015, 60(2): 179–188. doi: 10.1360/n972014-00480.]
- [6] SCHEMSKE D W, HUSBAND B C, RUCKELSHAUS M H, et al. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants [J]. *Ecology*, 1994, 75(3): 584–606. doi: 10.2307/1941718.
- [7] YANG X B. Atlas of Hainan Plants, Vol. 13 [M]. Beijing: Science Press, 2015. [杨小波. 海南植物志, 第 13 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 2015.]
- [8] LI Y H, GUO B Q, DENG B, et al. Two newly recorded species of Orchidaceae from Guangdong Province [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2020, 49(5): 398–400. [李宇惠, 郭宝沁, 邓斌, 等. 广东省 2 种兰科植物新记录 [J]. *亚热带植物科学*, 2020, 49(5): 398–400. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2020.05.012.]
- [9] LEE Y I, YAP J W, IZAN S, et al. Satellite DNA in *Paphiopedilum* subgenus *Parvisepalum* as revealed by high-throughput sequencing and fluorescent *in situ* hybridization [J]. *BMC Genom*, 2018, 19(1): 578. doi: 10.1186/s12864-018-4956-7.
- [10] GUO Y Y, YANG J X, BAI M Z, et al. The chloroplast genome evolution of Venus slipper (*Paphiopedilum*): IR expansion, SSC contraction, and highly rearranged SSC regions [J]. *BMC Plant Biol*, 2021, 21(1): 248. doi: 10.1186/s12870-021-03053-y.
- [11] YANG J, REN J J, JIANG D Q, et al. Morphological characteristics and identification of the mycorrhizal fungi of *Paphiopedilum appletonianum* in Hainan Province [J]. *China Agric Inform*, 2015, 27(11): 30–32. [杨珺, 任军方, 姜殿强, 等. 海南卷萼兜兰菌根真菌形态学特征与鉴定 [J]. *中国农业信息*, 2015, 27(11): 30–32. doi: 10.3969/j.issn.1672-0423.2015.11.010.]
- [12] TSAVKELOVA E A, CHERDYNTSEVA T A, BOTINA S G, et al. Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin [J]. *Microbiol Res*, 2007, 162(1): 69–76. doi: 10.1016/j.micres.2006.07.014.
- [13] CHEN F, WANG J Q, SONG X Q. Distribution pattern of *Paphiopedilum appletonianum* in Bawangling Mountain in Hainan, China [J]. *Trop Agric Eng*, 2009, 33(4): 18–21. [陈福, 王进强, 宋希强. 海南霸王岭卷萼兜兰种群分布格局研究 [J]. *热带农业工程*, 2009, 33(4): 18–21.]

- [14] CHEN F, WANG J Q, SONG X Q. Preliminary study on community characteristics of *Paphiopedilum appletonianum* [J]. Chin Flower Hort, 2009(8): 70–71. [陈福, 王进强, 宋希强. 卷萼兜兰群落特征初步研究 [J]. 中国花卉园艺, 2009(8): 70–71.]
- [15] WIEGAND T, MOLONEY K A. Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology [M]. Boca Raton: CRC Press, 2014.
- [16] LIU Z J, CHEN L J, RAO W H, et al. Correlation between numeric dynamics and reproductive behaviour in *Cypripedium lentiginosum* [J]. Acta Ecol Sin, 2008, 28(1): 111–121. [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. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.01.013.]
- [17] LIU Z J, CHEN L J, LIU K W, et al. Climate warming brings about extinction tendency in wild population of *Cymbidium sinense* [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29(7): 3443–3455. [刘仲健, 陈利君, 刘可为, 等. 气候变暖致使墨兰(*Cymbidium sinense*)野外种群趋向灭绝 [J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3443–3455. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.001.]
- [18] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. J Ecol, 1976, 64(3): 1029–1044. doi: 10.2307/2258822.
- [19] LIU Q, YIN S H, LAN Q Y. Numeric dynamics of *ex situ* *Dendrobium fimbriatum* population [J]. Chin J Ecol, 2011, 30(12): 2770–2775. [刘强, 殷寿华, 兰芹英. 流苏石斛(*Dendrobium fimbriatum*)迁地保护种群的数量动态 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(12): 2770–2775. doi: 10.13292/j.1000-4890.2011.0432.]
- [20] LI M M, LIU P C, KONG W M, et al. Population structure and dynamic characteristics of the endangered *Pseudotsuga forrestii* Craib [J]. Acta Ecol Sin, 2022, 42(13): 5504–5515. [李敏敏, 刘鹏程, 孔维民, 等. 濒危植物澜沧黄杉种群结构及动态特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(13): 5504–5515. doi: 10.5846/stxb202001100087.]
- [21] YANG F X, WANG S Q, XU H G, et al. The theory of survival analysis and its application to life table [J]. Acta Ecol Sin, 1991, 11(2): 153–158. [杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用 [J]. 生态学报, 1991, 11(2): 153–158.]
- [22] ZHANG X W, ZHANG X P, GUO C Y, et al. Quantitative dynamics of *Pteroceltis tatarinowii* populations in Huangcangyu Nature Reserve of Anhui Province, east China [J]. Chin J Ecol, 2012, 31(2): 282–291. [张兴旺, 张小平, 郭传友, 等. 安徽皇藏峪自然保护区青檀种群数量动态 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(2): 282–291. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0075.]
- [23] YU W G. Strategies to protect germplasm resources of wild orchids in Hainan Island [D]. Danzhou: South China Tropical Agricultural University, 2006. [余文刚. 海南岛野生兰科植物种质资源保护策略研究 [D]. 儋州: 华南热带农业大学, 2006.]
- [24] SHI G Z, ZHOU T F, YIN G T. Distribution and conservation strategies for wild orchid resources in Jianfengling, Hainan Island [J]. J Fujian For Sci Technol, 2008, 35(3): 203–207. [施国政, 周铁烽, 尹光天. 海南岛尖峰岭野生兰科植物资源分布与保护对策 [J]. 福建林业科技, 2008, 35(3): 203–207. doi: 10.3969/j.issn.1002-7351.2008.03.048.]
- [25] CHEN H Q, CHEN Q, ZHAO S S. A preliminary report on endangered plant species in Hainan Jiaxi Nature Reserve [J]. Trop For, 2010, 38(4): 49–51. [陈焕强, 陈庆, 赵少思. 海南佳西自然保护区珍稀濒危植物初报 [J]. 热带林业, 2010, 38(4): 49–51. doi: 10.3969/j.issn.1673-0938.2010.04.014.]
- [26] WANG Y. Altitudinal distribution pattern of orchid plants in Wuzhishan, Hainan [J]. Chin J Trop Agric, 2011, 31(4): 28–32. [王毅. 海南五指山野生兰科植物的垂直分布格局 [J]. 热带农业科学, 2011, 31(4): 28–32. doi: 10.3969/j.issn.1009-2196.2011.04.007.]
- [27] ZHOU K. Diversity of orchid in Hainan Tropical Rainforest National Park and its priority protection strategy [D]. Haikou: Hainan University, 2021. [周康. 海南热带雨林国家公园兰科植物多样性及其优先保护策略 [D]. 海口: 海南大学, 2021. doi: 10.27073/d.cnki.ghadu.2021.000912.]
- [28] ZUO Y L, YANG X B, WEN S L. Rainforest orchids [J]. For Hum, 2021(10): 62–63. [左永令, 杨小波, 温仕良. 雨林兰花 [J]. 森林与人类, 2021(10): 62–63.]
- [29] LI D C, SONG X Q, ZHANG Z, et al. Strategies for conservation and priority monitoring of key orchid plants in Hainan Tropical Rainforest National Park [J]. J Trop Biol, 2022, 13(2): 136–148. [李大程, 宋希强, 张哲, 等. 海南热带雨林国家公园兰科植物重点保护与优先监测策略 [J]. 热带生物学报, 2022, 13(2): 136–148. doi: 10.15886/j.cnki.rdsxb.2022.02.005.]
- [30] ZHOU K, ZHANG Z, SONG X Q, et al. Association analysis of orchid diversity and habitat in main land nature reserves in Hainan [J]. Guihaia, 2022, 42(8): 1337–1356. [周康, 张哲, 宋希强, 等. 海南主要陆域自然保护区兰科植物多样性与生境的关联分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(8): 1337–1356. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202103037.]
- [31] CONDIT R S, ASHTON P S, BAKER P J, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 2000, 288(5470): 1414–1418. doi: 10.1126/science.288.5470.1414.
- [32] YAN H B, HAN Y Z, YANG X Q, et al. Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of northern China [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(9): 2311–2321. [闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性 [J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2311–2321.]

- [33] ZHANG H Y, FENG Y M, GUAN W K, et al. Using unmanned aerial vehicles to quantify spatial patterns of dominant vegetation along an elevation gradient in the typical Gobi region in Xinjiang, Northwest China [J]. *Glob Ecol Conserv*, 2021, 27: e01571. doi: 10.1016/j.gecco.2021.e01571.
- [34] MARTÍNEZ I, WIEGAND T, GONZÁLEZ-TABOADA F, et al. Spatial associations among tree species in a temperate forest community in north-western Spain [J]. *For Ecol Manag*, 2010, 260(4): 456–465. doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.039.
- [35] ZIEGLER J P, HOFFMAN C M, FORNWALT P J, et al. Tree regeneration spatial patterns in ponderosa pine forests following stand-replacing fire: Influence of topography and neighbors [J]. *Forests*, 2017, 8(10): 391. doi: 10.3390/f8100391.
- [36] DONG X, DU X, SUN Z H, et al. Spatial pattern and intraspecific association of natural Korean pine population under the influence of habitat gradient [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, 40(15): 5239–5246. [董雪, 杜昕, 孙志虎, 等. 生境梯度影响下的天然红松种群空间格局与种内关联 [J]. *生态学报*, 2020, 40(15): 5239–5246. doi: 10.5846/stxb201905020890.]
- [37] REN H, ZHAO C Z. Spatial pattern and competition relationship of *Stellera chamaejasme* and *Aneurolepidium dasystachys* population in degraded alpine grassland [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33(2): 435–442. [任珩, 赵成章. 高寒退化草地狼毒与赖草种群空间格局及竞争关系 [J]. *生态学报*, 2013, 33(2): 435–442. doi: 10.5846/stxb201112031850.]
- [38] CALLAWAY R M, BROOKER R W, CHOLER P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress [J]. *Nature*, 2002, 417(6891): 844–848. doi: 10.1038/nature00812.
- [39] LIU P C, WANG W D, BAI Z Q, et al. Competition and facilitation co-regulate the spatial patterns of boreal tree species in Kanas of Xinjiang, northwest China [J]. *For Ecol Manag*, 2020, 467: 118167. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118167.
- [40] CUI J T. Studies on the role of microorganism in the formation and transformation of humus [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2006. [崔俊涛. 微生物在土壤腐殖质形成与转化中作用的研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2006.]
- [41] GEBAUER G, PREISS K, GEBAUER A C. Partial mycoheterotrophy is more widespread among orchids than previously assumed [J]. *New Phytol*, 2016, 211(1): 11–15. doi: 10.1111/nph.13865.
- [42] JACQUEMYN H, BRYNS R, HERMY M, et al. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands [J]. *Biol Conserv*, 2007, 134(1): 14–21. doi: 10.1016/j.biocon.2006.07.016.
- [43] KLIMEŠ L, KLIMEŠOVÁ J, HENDRIKS R, et al. Clonal plant architecture: A comparative analysis of form and function [M]// DE KROON H, VAN GROENENDAEL J. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Publishers, 1997: 1–29.
- [44] VAN KLEUNEN M, FISHER M, SCHMID B. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant [J]. *Oikos*, 2001, 94(3): 515–524. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.940313.x.
- [45] TALI K, KULL T. Highly variable flowering time in *Orchis ustulata* (Orchidaceae): Consequences for population dynamics [J]. *Nord J Bot*, 2001, 21(5): 457–466. doi: 10.1111/j.1756-1051.2001.tb00797.x.
- [46] KHAPUGIN A A, SILAEVA T B, SEMCHUK A A, et al. Populations of *Orchis militaris*, *Epipactis palustris* and *Malaxis monophyllos* in the republic of Mordovia (Central Russia) [J]. *Biodiv Res Conserv*, 2016, 42(1): 33–40. doi: 10.1515/biorc-2016-0012.
- [47] JACQUEMYN H, BRYNS R, HERMY M, et al. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands [J]. *Biol Conserv*, 2005, 121(2): 257–263. doi: 10.1016/j.biocon.2004.05.002.
- [48] JACQUEMYN H, BRYNS R, HONNAY O, et al. Local forest environment largely affects below-ground growth, clonal diversity and fine-scale spatial genetic structure in the temperate deciduous forest herb *Paris quadrifolia* [J]. *Mol Ecol*, 2005, 14(14): 4479–4488. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02741.x.
- [49] HARTNETT D C, BAZZAZ F A. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field [J]. *J Ecol*, 1985, 73(2): 407–413. doi: 10.2307/2260483.
- [50] KLEIJN D, STEINGER T. Contrasting effects of grazing and hay cutting on the spatial and genetic population structure of *Veratrum album*, an unpalatable, long-lived, clonal plant species [J]. *J Ecol*, 2002, 90(2): 360–370. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00676.x.