



### 基于群落种间关系的桫欏植物保护策略研究进展

何琴琴, 翁涛, 刘邦友, 罗晓洪, 穆君, 陈进, 安明态, 严令斌

#### 引用本文:

何琴琴, 翁涛, 刘邦友, 罗晓洪, 穆君, 陈进, 安明态, 严令斌. 基于群落种间关系的桫欏植物保护策略研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(5): 753–762.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4513>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 广东省龙眼洞林场维管束植物的区系特征分析

Flora Characteristics of Vascular Plants in Longyandong Forest Farm, Guangdong Province

热带亚热带植物学报. 2022, 30(4): 533–542 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4505>

#### 广州市植物多样性现状调查与分析

Investigation and Analysis of Plant Diversity in Guangzhou

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 229–243 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4241>

#### 铜壁关自然保护区藤本植物多样性研究

Analysis on Diversity of Vines in Tongbiguan Nature Reserve

热带亚热带植物学报. 2016, 24(4): 437–443 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.04.011>

#### 草海国家级自然保护区华山松群落特征及物种多样性研究

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 44–52 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4063>

#### 濒危植物小黄花茶种群数量结构与生存潜力分析

Population Structure and Survival Potentiality Analysis of Endangered *Camellia luteoflora*

热带亚热带植物学报. 2022, 30(5): 718–726 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4548>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 基于群落种间关系的桫欏植物保护策略研究进展

何琴琴<sup>1</sup>, 翁涛<sup>1</sup>, 刘邦友<sup>1</sup>, 罗晓洪<sup>1</sup>, 穆君<sup>1\*</sup>, 陈进<sup>2</sup>, 安明态<sup>2</sup>, 严令斌<sup>2</sup>

(1. 赤水桫欏国家级自然保护区管理局, 贵州 赤水 564700; 2. 贵州大学生命科学学院/农业生物工程研究院, 山地植物资源保护与种质创新教育部重点实验室, 贵阳 550025)

**摘要:** 桫欏科(Cyatheaceae)植物是古老的孑遗植物, 现存的桫欏(*Alsophila spinulosa*)天然群落极为罕见, 桫欏科植物分布于高温潮湿、光斑直射的生境, 常以斑块状分布于常绿阔叶林林缘。现阶段, 桫欏科植物保护面临的主要问题是生态旅游、毁林开荒、环境污染、药材的违法采摘和挖掘等, 这导致桫欏科植物的生境遭受干扰和破碎, 桫欏科植株数量下降。对桫欏科植物的保护方式主要有就地保护、迁地保护, 分子生物学技术在桫欏科植物繁育中应用逐渐增加。生物和非生物因素制约着桫欏科植物的分布和多样性, 其中, 生物因素特别是种间关系对桫欏植物的生长发育和分布有着重要影响, 从种间关系的视角出发探讨桫欏科植物的保护或许不失为新时代桫欏科植物保护的有效方式。讨论了桫欏科植物相关的种间关系: 桫欏科植物-微生物互作、桫欏科植物-其他植物互作、桫欏科植物-动物互作, 探讨了桫欏科植物面临灭绝的因素以及近年来桫欏科植物相关的保护策略及成效, 为桫欏科植物的有效利用和保护提供一定理论基础。

**关键词:** 赤水桫欏国家级自然保护区; 桫欏科; 生物保护; 共生; 生活型

doi: 10.11926/jtsb.4513

## Research Advance in Conservation Strategies of Cyatheaceae Plant Communities Based on Interspecific Relationships

HE QinQin<sup>1</sup>, WENG Tao<sup>1</sup>, LIU Bangyou<sup>1</sup>, LUO Xiaohong<sup>1</sup>, MU Jun<sup>1\*</sup>, CHEN Jin<sup>2</sup>, AN Mingtai<sup>2</sup>, YAN Lingbin<sup>2</sup>

(1. Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve Administration Bureau, Chishui 564700, Guizhou, China; 2. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Germplasm Innovation in Mountainous Region (Ministry of Education), Institute of Agro-Bioengineering & College of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

**Abstract:** Cyatheaceae is an ancient relict plant. The existing natural communities of *Alsophila spinulosa* are very rare. Cyatheaceae distributes in high temperature, humidity and light spots, often in patches at the edges of evergreen broad-leaved forests. Currently, the main problems facing the conservation of *A. spinulosa* are ecological tourism, deforestation, environmental pollution, illegal picking and mining of medicinal materials, etc., which lead to the disturbance and fragmentation of habitat and the number decrease of *A. spinulosa*. The conservation methods of *A. spinulosa* mainly include *in situ* conservation and *ex situ* conservation, and the application of molecular biology technology in breeding is increasing gradually. The distribution and diversity of *A. spinulosa* are restricted by biological and abiotic factors, and the growth and distribution are greatly affected by biological factors, especially the interspecific relationship. The conservation of *A. spinulosa* from the perspective of interspecific relationship may be an effective way in the new era. The interspecific relationships between

收稿日期: 2021-09-02

接受日期: 2022-02-19

基金项目: 国家级自然保护区重点保护植物专项; 贵州大学引进人才科研项目([2020]27)资助

This work was supported by the Special Project for Key Protected Plants in National Nature Reserves, and the Project for Introducing Talents of Guizhou University (Grant No. [2020]27).

作者简介: 何琴琴(1980 生), 女, 主要从事桫欏生物学与自然保护区研究。E-mail: 329881621@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: 67906298@qq.com

Cyatheaceae plants with microbial, other plants and animals were discussed, as well as the factors causing the extinction of *A. spinulosa* and the related conservation strategies and effects in recent years, which would provide a theoretical basis for the effective utilization and protection of *A. spinulosa*.

**Key words:** Chishui Alsophila National Nature Reserve; Cyatheaceae; Biological protection; Symbiosis; Life form

目前,世界分布的桫欏科(Cyatheaceae)植物约 600 余种,基于系统发育种的概念,主流的桫欏科分类主要下设 4 属<sup>[1]</sup>,即桫欏属(*Alsophila*)、番桫欏属(*Cyathea*)、黑桫欏属(*Gymnosphaera*)和白桫欏属(*Sphaeropteris*)。据《中国植物志》记载,我国共有 2 属 14 种 2 变种,其中桫欏属 12 种 2 变种,白桫欏属 2 种。桫欏科植物因其具有直立的树状茎,被称为树蕨,是著名的孑遗植物<sup>[2]</sup>。由于生境的丧失和破碎化、其他物种的入侵<sup>[3]</sup>、人为干扰加剧、气候变化<sup>[4]</sup>、当地经济的开发利用等影响,桫欏科植物的数量正在急剧下降。在世界范围内,桫欏科植物主要分布于热带、亚热带和南温带区,其中美洲和马来西亚热带地区的物种多样性最大<sup>[5]</sup>。在中国,桫欏科植物主要以斑块状分布于热带和亚热带山地沟谷区常绿落叶林林缘。此外,桫欏科植物生长和繁殖都离不开水,桫欏科植物的生境一般要求较高的湿度和遮阴性(郁闭度 40%~80%)<sup>[6-7]</sup>。在低纬度地区占据着温暖、潮湿和荫蔽的生态位<sup>[8]</sup>。因此,在包含桫欏科植物种群的热带亚热带常绿阔叶混交林、常绿落叶阔叶混交林等植物群落中,桫欏科植物一般为乔木层的优势种或共建种,常见为乔木亚层优势种或亚优势种,亦或灌木层主要物种。由于桫欏科植物对局部小生境的异质性具有特殊偏好性,桫欏科植物分布的狭窄地带性明显,水平镶嵌性突出。桫欏科植物群落内更新的植物主要是非桫欏科植物幼苗,而桫欏科植物幼苗稀少,种群退化明显<sup>[9]</sup>,表明该群落正朝着常绿阔叶林的方向演替。此外,桫欏科植物群落的垂直分层不明显,大致可分为草本层、灌木层和乔木层,地被层不连续<sup>[10-11]</sup>。

桫欏科植物遗传的核苷酸多态位点低于植物平均遗传多态位点,也低于其他濒危植物,表明桫欏科植物遗传多样性较低。在相关桫欏科配子体发育的研究中,桫欏科植物濒危的原因主要有:桫欏科植物原叶体抗病性低,容易感染致病菌;原丝体分化能力低,分化成原叶体几率小;性器官发育易失调;颈卵器败育几率高等<sup>[12]</sup>。由于桫欏科植物存在遗传、生殖、适应、自然更新等种群延续问题以及外部干扰等威胁,桫欏科植物俨然成为国家重点保

护植物<sup>[13]</sup>。因此,作为一个进化历史悠久的物种,研究桫欏科植物学、物种形成、适应性进化和保护具有重要的科学意义。

## 1 桫欏科植物种间关系

共生关系是指在分类学上不同的物种长久生活在一起<sup>[14]</sup>。据此定义,与桫欏科植物共生的生物包括长期共存的微生物、附生植物、群落中的其他植物及共生动物等。

### 1.1 共生微生物

**共生的内生真菌** 共生微生物一般可分为对桫欏科植物有害、中性或有利的微生物。其中,桫欏科植物内生真菌是有益或中性的微生物,内生菌是存在于植物组织内的一类微生物,其多样性极其丰富,能显著提高宿主植物对环境胁迫和重金属毒害的抗性和抗病性<sup>[15]</sup>。蕨类植物中极少物种,如实蕨(*Bolbitis portoricensis*)、蓀蕨(*Oleandra articulata*)、长叶肾蕨(*Nephrolepis biserrata*)等能被真菌定殖<sup>[16]</sup>。桫欏科植物具有丰富的内生真菌,在桫欏科植物由原丝体发育为原叶体过程中,其易受到致病菌侵染<sup>[12]</sup>,此外,臧威等<sup>[17]</sup>报道桫欏(*Alsophila spinulosa*)羽片、叶轴、叶柄、树皮、树根和叶柄凋落物中的内生真菌有 64 个分类单元,其中,聚多曲霉菌(*Aspergillus sydowii*)和 *Dactylonectria pauciseptata* 在桫欏各组织中均被检出,而铺散内曼菌(*Nemania diffusa*)除在树皮中未检出外,在羽片中表现出明显的分布优势。聚多曲霉菌、*D. pauciseptata*、*Lasio-diplodia theobromae*、*Mucor irregularis* 和铺散内曼菌均在根中检出,推测可能是桫欏根内生真菌<sup>[17]</sup>。值得注意的是,聚多曲霉菌是珊瑚种群的致病菌<sup>[18]</sup>,*D. pauciseptata* 是李子(*Prunus salicina*)根腐病和葡萄(*Vitis vinifera*)黑腐病的致病菌<sup>[19]</sup>,铺散内曼菌寄生于水青冈(*Fagus longipetiolata*)、茶(*Camellia sinensis*)等 19 种植物中<sup>[20]</sup>。在中华桫欏(*Alsophila costularis*)根、茎、叶组织中分离得到的 271 种内生真菌中,炭角菌属(*Xylaria*)、盘长孢状刺盘孢属(*Colletotri-*

chum)、拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis*)等为优势属<sup>[21]</sup>。从桫欏植物的250个组织中分离得到84个菌株, 分属18科25属, 其中, 以子囊菌门为优势, 且叶轴的微生物多样性高于叶<sup>[22]</sup>。可见, 桫欏科植物的内生真菌丰富, 且大部分是潜在的致病菌; 桫欏科植物不同部位由于组织结构不同, 共生的内生真菌种类各不相同; 桫欏科植物已经开始分解的凋落叶柄内生真菌群落组成模式已经朝着分解桫欏科植物的方向变化, 由此推测, 桫欏科植物在生长发育过程中均伴随一定种类和数量的内生真菌, 潜在的感病性高。因此, 在桫欏科植物的保护过程中, 应该随时监测桫欏植物的季相, 及时去除植株上凋落衰败的枝叶, 减少被致病菌感染的可能性。

**共生的丛枝菌根真菌** 丛枝菌根真菌(VAMF)能促进宿主植物对水分和养分的运输和吸收, 提高宿主植物抗旱性、抗酸、抗盐碱性<sup>[23-24]</sup>。从墨西哥热带山地云雾林的 *Alsophila firma* 旱季和雨季的根中分离得到18种丛枝菌根真菌, 其中无梗囊霉属(*Acaulospora*)5种、巨孢囊霉属(*Gigaspora*)4种、球囊霉属(*Glomus*)4种、管柄囊霉属(*Funneliformis*)2种、硬囊霉属(*Sclerocystis*)2种和盾巨孢囊霉属(*Scutellospora*)1种, 管柄囊霉属和无梗囊霉属为优势属。雨季丛枝菌根真菌的丰富度和均匀度均高于旱季, 而旱季的定殖程度高于雨季<sup>[25]</sup>。由于丛枝菌根真菌有助于提高桫欏科植物的抗性, 因此, 保育一批对桫欏科植物有益的丛枝菌根真菌菌种对于桫欏科植物的成功育种和提高存活率具有巨大的应用价值。

**共生的内生细菌** 植物内生细菌是指能够定殖在健康植物细胞间隙或细胞内, 并与寄主植物建立共生关系的一类细菌<sup>[26]</sup>。宋培勇等<sup>[27]</sup>从贵州省赤水桫欏国家级自然保护区的桫欏叶和叶柄中分离得到 *Bacillus* 和 *Lysinibacillus* 细菌。

已有报道均对桫欏科植物内生细菌、真菌和根部丛枝菌根真菌的分类学特征和多样性进行研究, 但缺乏实证实验以证明内生微生物对桫欏科植物生长发育的影响。

## 1.2 共生植物

**附生植物** 林冠附生物层通常被当做一个生态系统层次来研究, 而与附载植物营养关系独立且附着在宿主树皮、树洞和枝叶上的附生植物则在森林生态系统物质循环和能量传输方面扮演着

重要作用<sup>[28]</sup>。以桫欏为附载植物的附生植物包括小型蕨类植物、苔藓植物等。附生苔藓植物能够储存自身干重数倍的水分<sup>[29]</sup>, 被认为在林冠层干旱缺水时为附载植物提供水分<sup>[30]</sup>。其次, 附生植物的根系往往没有插入土壤中, 大气悬浮物是其主要的无机营养来源, 在旱季储存营养元素, 在雨季释放, 使得营养元素得以被附载植物吸收利用<sup>[31]</sup>。最后, 附生植物及其枯死残留物是热带、亚热带和温带山地森林的主要组成部分, 对森林生态系统的重要性不言而喻<sup>[32]</sup>, 有研究表明, 苔藓植物能为蕨类植物的孢子繁殖提供必要的水分, 促进孢子萌发<sup>[33]</sup>。因此, 在桫欏科植物的保护过程中, 不仅要保护桫欏植物本身, 还要保护其附生植物。此外, 在世界范围内, 桫欏科植物的树干被用作观赏性附生植物生长的基质, 这也在一定程度上加速了桫欏科植物的过度开发。

彭涛等<sup>[34]</sup>和翁涛等<sup>[35]</sup>报道赤水桫欏国家级自然保护区桫欏的共生苔藓植物有26科37属61种, 优势属为白发藓属(*Leucobryum*)、梳藓属(*Ctenidium*)、曲柄藓属(*Campylopus*)、凤尾藓属(*Fissidens*)和异萼苔属(*Heteroscyphus*)。其中, 林氏叉苔(*Metzgeria lindbergii*)、棉毛疣鳞苔(*Cololejeunea floccosa*)、柔叶异萼苔(*Heteroscyphus tener*)、薄壁卷柏藓(*Racopilum cuspidigerum*)均为树附生。李飞等<sup>[36]</sup>报道赤水桫欏国家级自然保护区桫欏的共生苔类植物有25科42属144种, 而桫欏科植物的附生蕨类植物、地衣和藻类还鲜有报道。

**其他植物** 桫欏科植物生态系统多样性类型丰富, 不同区域存在差异, 但主要以桫欏植物为优势种或亚优势种的阔叶林为主, 我国常见的桫欏科植物群系主要有: (1) 毛竹-桫欏-芭蕉群系(From. *Phyllostachys edulis*-*A. spinulosa*-*Musa basjoo*), 灌木层主要为椭圆线柱苣苔(*Rhynchotechum ellipticum*)等, 草本层主要为深绿卷柏(*Selaginella doederleinii*)、楼梯草(*Elatostema involucreatum*)等, 主要分布于贵州赤水桫欏国家级自然保护区<sup>[37-38]</sup>; (2) 樟树-香叶树-枫香树-桫欏群系(From. *Cinnamomum camphora*-*Lindera communis*-*Liquidambar formosana*-*A. spinulosa*), 灌木层主要为杜茎山(*Maesa japonica*)、柳叶毛蕊茶(*Camellia salicifolia*)、毛冬青(*Ilex pubescens*)等, 草本层主要为芭蕉、肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)、毛蕨(*Cyclosorus interruptus*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)等, 主要分布于福建省笔架山<sup>[39]</sup>; (3) 杉木-毛

桐-盐肤木-桫欏群系(From. *Cunninghamia lanceolata*-*Mallotus barbatus*-*Rhus chinensis*-*A. spinulosa*), 灌木常见白背叶(*Mallotus apelta*)、岗稔(*Eurya groffii*)等, 草本常见淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)等, 分布于云南省威信县<sup>[40]</sup>;

(4) 陆均松-油单-黄叶树-黑桫欏群系(From. *Dacrydium pectinatum*-*Alseodaphne hainanensis*-*Xanthophyllum hainanense*-*A. podophylla*), 灌木层常见假鱼骨木(*Psyrdrax dicocca*)、丛花山矾(*Sym plocos poilanei*)等, 草本层常见细辛(*Asarum heterotropoides*)、卷柏(*Selaginella tamariscina*)、海南山姜(*Alpinia hainanensis*)等, 分布于海南省霸王岭<sup>[41]</sup>。

我国桫欏科植物群落物种多样性丰富, 物种间的相互作用复杂。种间关联性可用于测度群落中种群对相似环境因子的共同选择或者避免, 也可以作为群落稳定性的一个测度。研究表明桫欏科植物种群间存在复杂且程度不同的种间关联性, 不同区域桫欏群落的种间联结性不同<sup>[9,42-43]</sup>, 其中, 敖光辉<sup>[9]</sup>对四川荣县金花乡桫欏群落种间联结性的研究表明, 正关联种对数大于负关联种对数, 说明桫欏群落内各种群占据各自的生态位, 群落相对稳定, 暗示在桫欏植物群落中, 桫欏科植物与其他物种之间是良性竞争。而李丘霖等<sup>[43]</sup>对赤水桫欏群落种间联结性的研究表明, 桫欏群落内负联结种对大于正联结种对, 说明群落处于动态演替不稳定阶段。对常绿阔叶林群落种间竞争的研究表明, 桫欏和香叶树(*Lindera communis*)、猴欢喜(*Sloanea sinensis*)、笔罗子(*Meliosma rigida*)种间竞争较为激烈, 表明桫欏与这些植物间的生境需求较为一致, 生态位存在重叠<sup>[9,44]</sup>。

目前还没有确切的证据证明其他植物会对桫欏科植物的生长发育造成影响, 在宏观尺度上, 桫欏科植物与其他植物的互作体现在对光、水、肥等的竞争和合作上, 微观尺度体现在根系分泌物、微生物和凋落物分解过程的相互作用上。在赤水桫欏国家级自然保护区, 成年桫欏科植物是群落乔木层的亚优势种, 树高约 3~10 m, 冠幅直径约 2~4 m, 而该群落的优势类群为毛竹, 株高较高, 密度较大, 具有较为显著的光、水竞争优势, 这就为桫欏科植物提供了一定郁闭度条件的生境, 有助于桫欏科植物的微耐阴性生长<sup>[6]</sup>。此外, 众多研究表明, 植物凋落物浸提液会对自身的种子和其他植物种子萌发和幼苗更新产生一定抑制作用, 这一效应在大多

数松科植物中表现得尤为明显<sup>[45-46]</sup>。在自然环境中, 一种植物的凋落物对其他植物种子的萌发和更新具有化感作用是常见的现象, 在桫欏科植物群落的孢子萌发和幼苗更新过程中, 其他植物的凋落物分解是否会对其造成一定影响还需要进一步验证。最后, 其他植物的根系分泌物和根系微生物群对桫欏科植物的根系相关微生物的组成和功能是否有影响也需要进一步验证。通过验证上述问题, 可以为桫欏科植物的野外保护提供一定理论依据。

### 1.3 共生动物

**共生昆虫** 徐东山<sup>[47]</sup>报道贵州赤水桫欏国家级自然保护区桫欏的共生节肢动物群落有 14 科 15 种, 其中, 桫欏叶蜂(*Rhoprocero cyathea*)和绿带妒尺蛾(*Phthonolba viridifasciata*)为桫欏科植物的主要害虫, 均在桫欏展叶期聚集, 啃食幼叶。推测, 桫欏叶蜂及其天敌长角鬃寄蝇(*Vibrissina turrita*)、绿带妒尺蛾及其天敌姬蜂类群(*Ichneumon*)可能是桫欏科植物的共生昆虫。

**其他共生动物** 刘邦友等<sup>[48]</sup>和王丞等<sup>[49]</sup>利用红外相机对贵州赤水桫欏国家级自然保护区进行动物监测, 兽类有毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、鼬獾(*Melogale moschata*)、小麂(*Muntiacus reevesi*)、藏酋猴(*Macaca thibetana*)和野猪(*Sus scrofa*)等; 鸟类有紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)、红腹角雉(*Tragopan temminckii*)、灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracicus*)和画眉(*Garrulax canorus*)等, 相对丰度较高, 推测其可能是桫欏科植物的共生动物。

## 2 我国桫欏科植物的保护策略及成效

### 2.1 桫欏植物濒危的原因

**生殖生长方式** 桫欏科植物的生殖方式决定了其面临不正常更新的风险更大。首先, 桫欏科植物的孢子传播要求来自 2 个不同个体的孢子, 且需要水环境助力。其次, 桫欏孢子寿命相对较低, 且在孢子-原叶体-孢子体发育过程中持续时间长, 更容易被致病菌侵染。最后, 桫欏原丝体分化能力低, 分化成原叶体几率小; 性器官发育易失调; 颈卵器败育几率高。另外, 桫欏不定根和输导组织不发达, 偏好从空气中获得水分, 对环境变化非常敏感。

**群落结构** 桫欏是热带、亚热带常绿阔叶林的常见亚优势种, 群落地位决定了桫欏科植物的生

长发育会受到优势物种的一定影响。一方面, 桫欏科植物的生长发育需要一定的郁闭度, 而另一方面, 当优势阔叶树种或中林龄桫欏大面积发育时, 会反过来抑制桫欏科植物幼苗的自然更新。

**人为干扰和动物取食** 研究表明, 人为干扰会导致桫欏生境破碎化, 桫欏种群成斑块状分布<sup>[50]</sup>; 干扰导致分布区环境趋于干燥是桫欏自然更新的最大阻碍<sup>[8,51]</sup>。另外, 人为砍伐和采摘也加剧了桫欏的灭绝, 墨西哥工匠偷采桫欏科植物的不定根制作工艺品, 导致墨西哥桫欏科植物死亡率上升, 威胁桫欏科植物的再生。粗略统计, 生长于墨西哥路边的桫欏科植物只有 30%能存活 1 a, 而异地保护能在一定程度上缓解桫欏科植物的灭绝进程<sup>[52]</sup>。昆虫取食幼叶和植食动物的取食都是桫欏科植物面临灭绝的风险源。

## 2.2 保护策略

已有研究表明, 赤水桫欏自然保护区的总经济价值约 53.97 亿元, 其中, 桫欏的直接服务价值约占 0.25%, 间接价值约 2.41%, 而非使用价值(存在价值+遗产价值+选择价值)却占 99.33%, 表明自然保护区的生物多样性经济价值主要体现在非使用价值和间接经济价值上, 设立保护区的重要意义不言而喻<sup>[53]</sup>。对于生物保护目前主要的措施有就地保护、异地保护和现代生物技术辅助保护等。就地保护以自然保护区、森林公园和风景名胜区等方式将生态系统中的受保护对象保护起来, 兼或开展旅游开发。迁地保护主要把受保护对象个体或其组织等部分迁移到原生境外进行保护。现代生物技术主要通过细胞和组织培养、分子标记辅助、基因克隆和表达等对濒危生物进行保护<sup>[13]</sup>。

桫欏异地保护通常采用幼苗和幼树移植和原位富集种植来促进桫欏的迁地保护<sup>[52]</sup>。异地移植通常要求目标移植地的环境条件与原位环境类似, 否则大概率不能移植成功。1987 年从桫欏原生地赤水移植 12 株桫欏至贵阳市六冲关, 仅加以室内防护的 2 株存活, 其余露天栽培的桫欏无一生存。异地栽培存活的桫欏存在自然更新受阻、适应异地环境能力低下等问题<sup>[54]</sup>。在墨西哥适当的条件下, 移植后的桫欏植物表现出较高的存活率和生长率, 但对移植后的桫欏植物能否自然更新还存在争议<sup>[52]</sup>。

1984 年建立的贵州省赤水市金沙沟国家级桫欏自然保护区、1986 年建立的四川省荣县金花乡桫

欏自然保护区等, 以保护地带性常绿阔叶林植被为对象, 以生态调查、评价、规划为基础, 以演替、环境保护、种群繁育和森林管理为科学指导, 对桫欏群落进行保护、开发和利用<sup>[10]</sup>。此外, 还有 1985 年建立的永春县牛姆林自然保护区(黑桫欏)、2001 年建立的福建虎伯寮国家级自然保护区(黑桫欏、粗齿桫欏)、1984 年建立的赤水市桫欏自然保护区、涪陵磨盘沟自然保护区(桫欏)、乐山五通桥区新春桫欏沟自然保护区等。其中, 赤水桫欏自然保护区、涪陵磨盘沟自然保护区、乐山五通桥区新春桫欏沟自然保护区等是桫欏重要的种源库, 也是蕨类植物种类较为丰富的保护区<sup>[6,55]</sup>。此外, 毕士荣等<sup>[56]</sup>通过利用现代生物学技术, 对桫欏植物幼叶进行组织培养, 实现了桫欏植物无性繁殖<sup>[56]</sup>; 程治英等<sup>[57]</sup>通过孢子繁殖实现了桫欏植物的繁育。

国内外对珍稀濒危植物的保护采取的主流方式是就地保护、异地保护和利用现代分子技术辅助繁育 3 种方式。异地保护对桫欏科植物的保护虽然已有先例, 但是适用性和推广性较差。就地保护和人工辅助繁育的方式目前在桫欏科植物的保护中扮演重要角色。在就地保护方面, 如何减少樵采、旅游、经济林种植等人为干扰对原生桫欏科植物的影响是亟待解决的问题。此外, 保护对象不仅仅是桫欏本身, 还要加强对桫欏科植物的附生植物、共生植物等的保护。另外, 现代林业综合监测管理系统也应该被纳入到桫欏科植物的精细化监控中, 实时监测, 有问题及时发现, 提高保护效率。桫欏科植物的自然繁育偶然性较大, 条件要求苛刻, 因此, 人工辅助繁育下的桫欏培育大大提高了桫欏科植物的孢子萌发概率, 但是, 如何保证移栽存活率又是亟需解答的科学问题。

## 2.3 保护成效

目前, 全国以桫欏科植物为主要保护对象的保护区共计 18 个(<http://www.gov.cn/guoqing/2019-04/09/5380702/files/2a71bc116534464e9968bc1c73ebaa2a.pdf>), 其中, 国家级自然保护区有赤水桫欏国家级自然保护区(面积 13 300 hm<sup>2</sup>)和画稿溪国家自然保护区(面积 23 827 hm<sup>2</sup>), 省级保护区 5 个, 市级保护区 2 个, 县级保护区 9 个, 全国桫欏科植物保护面积共 134 868 hm<sup>2</sup>。总体上, 各级桫欏保护区完成了保护区资源本底调查, 桫欏科植物个体数在逐年的调查中稳中有小升, 就地保护成效明显。此外,

各保护区实行桫欏科植物的实时监管, 巡监一体, 提高了桫欏科植物管理效率。在对外宣传上, 依托自然博物馆、志愿者、学校等完成了大量科普宣传, 社会性的环保意识逐渐增强, 桫欏科植物的相关知识和保护措施被大众所熟知。最后, 在全国脱贫攻坚之际, 协调解决了保护区周边经济发展与保护区保护的矛盾, 结合保护区旅游, 发展当地经济, 提供就业岗位等。在赤水桫欏的异地保护中, 从低海拔异地移植至中高海拔地区, 增加防寒防冻措施, 保证桫欏在异地的安全越冬。其次, 通过移植存活的桫欏进行严密的人工繁育, 可得到大量桫欏幼苗, 也可以在实验室条件下进行孢子培养得到幼苗<sup>[58]</sup>, 也可以通过杂交得到杂合桫欏物种<sup>[59]</sup>, 但桫欏的自然更新受阻问题仍然存在<sup>[54,60]</sup>。

## 2.4 开发与应用

保护区从传统的就地看护逐渐转变为以保护为主的保护区生态旅游<sup>[10]</sup>。此外, 桫欏植物均具有药用价值和观赏价值<sup>[61]</sup>, 桫欏在中药中被称为“龙骨风”, 其叶、茎皮、茎干均可入药, 桫欏不同部位的药用成分大体相同, 均含蛋白质类、有机酸类、多肽及多糖类等成分<sup>[62]</sup>, 活性成分主要有黄酮类、甾体化合物和三萜化合物等<sup>[63]</sup>, 还有一些新混合物如咖啡酸等<sup>[64]</sup>。巴西的 *Alsophila setosa*、*Cyathea phalerata* 和 *Cyathea delgadii* 中的化学成分具有抗氧化、抗趋化和单胺氧化酶抑制作用<sup>[65]</sup>。

当前, 我国对桫欏科植物的开发利用除旅游外, 其他方式的效益甚微。众所周知, 桫欏科植物全身都是宝, 除较高的观赏性外, 桫欏科植物的根可以做成精美的根雕, 枝干透气保水性高, 可以用于苔藓植物和其他附生蕨类的生长基质。当前, 桫欏科植物的保护与开发利用存在供远小于求的矛盾, 即桫欏科植物现存量少, 而市场的需求多。此外, 桫欏科植物的保护植物属性让其在市场上的传播力弱, 影响力低。因此, 只有保护好现存数量的桫欏, 并在此基础上人工繁育出一批具有市场价值的植株才有可能解决上述问题, 才能为桫欏科植物脱离传统保护思想, 为适当开发利用夯实基础。

## 3 展望

本文基于群落种间关系视角, 探讨了桫欏科植物保护和开发利用的关键热点问题。可以看到, 桫

欏科植物是蕨类植物中研究较为全面的一个大类, 国内外对桫欏地理分布、分类、生物多样性等的关注由来已久, 尤其青睐于桫欏植物的多样性、生物地理分布以及影响桫欏科植物自然更新的自然条件和桫欏科植物对人为干扰的响应等。目前, 已有研究为桫欏科植物的分布、分类、群落多样性、遗传发育、共生生物、活性物质和保护等提供了一定的理论研究基础。但是, 从桫欏科植物共生的其他生物的角度聚焦桫欏科植物保护的研究较少。桫欏科植物的保护亟待从以前的个体、种群尺度上升至群落、生态系统尺度, 只有在更大的尺度上, 桫欏科植物的保护和开发利用才能高屋建瓴。今后, 桫欏科植物的保护应该包括但不限于桫欏科植物根际分泌物类型及其相关微生物群落功能多样性、桫欏科植物群落中其他植物凋落物和枝叶对桫欏科植物孢子传播和萌发的影响、桫欏科植物的分子手段辅助繁育技术、桫欏科植物的异地栽培存活影响因素等方向开展。在开发利用上, 应注重依托自然博物馆、VR 和互联网等手段进行桫欏科植物相关的知识传播, 扩大桫欏文化的普及。

## 参考文献

- [1] DONG S Y, ZUO Z Y. On the recognition of *Gymnosphaera* as a distinct genus in Cyatheaceae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 2018, 103(1): 1–23. doi: 10.3417/2017049.
- [2] ZHOU Y, CHEN G P, WANG T. Isolation and characterization of microsatellite loci in the tree fern *Alsophila spinulosa* [J]. *Am Fern J*, 2008, 98(1): 42–45. doi: 10.1640/0002-8444(2008)98[42:IACOML]2.0.CO;2.
- [3] HUANG R, QI D H, TAO J P, et al. Effects of bamboo-invasion disturbance on the spatial distribution of *Alsophila spinulosa* population [J]. *J Sichuan Norm Univ (Nat Sci)*, 2009, 32(1): 106–111. doi: 10.3969/j.issn.1001-8395.2009.01.024.  
黄茹, 齐代华, 陶建平, 等. 竹类入侵干扰对桫欏种群空间分布格局的影响 [J]. *四川师范大学学报(自然科学版)*, 2009, 32(1): 106–111. doi: 10.3969/j.issn.1001-8395.2009.01.024.
- [4] WU J G. Potential effects of climate change on the distribution of seven protected plants in China [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2010, 28(4): 437–452. doi: 10.3724/SP.J.1142.2010.40437.  
吴建国. 气候变化对7种保护植物分布的潜在影响 [J]. *武汉植物学研究*, 2010, 28(4): 437–452. doi: 10.3724/SP.J.1142.2010.40437.
- [5] KORALL P, PRYER K M. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): Evidence for Gondwanan vicariance and limited trans-



- oceanic dispersal [J]. *J Biogeogr*, 2014, 41(2): 402–413. doi: 10.1111/jbi.12222.
- [6] SHI S Y, GUO Q G, CHENG M H, et al. Fractal properties of the spatial pattern of *Alsophila spinulosa* population in Mopangou, Fuling [J]. *Chin J Ecol*, 2005, 24(5): 581–584.
- 石胜友, 郭启高, 成明昊, 等. 涪陵磨盘沟自然保护区桫欏种群分布格局的分形特征 [J]. *生态学杂志*, 2005, 24(5): 581–584.
- [7] LÜ C Y, ZHANG B C, WANG J Z, et al. Visual analysis on the research progress of *Alsophila spinulosa* [J]. *N Hort*, 2018(19): 172–179. doi: 10.11937/bfyy.20180517.
- 吕朝燕, 张宝成, 王加真, 等. 桫欏研究进展的可视化分析 [J]. *北方园艺*, 2018(19): 172–179. doi: 10.11937/bfyy.20180517.
- [8] FU L G. Red Book of Chinese Plants: Rare and Endangered Plants [M]. Beijing: Science Press, 1991: 1–736.
- 傅立国. 中国植物红皮书, 第1册: 稀有濒危植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 1–736.
- [9] AO G H. Studies on the interspecific association of the *Alsophila spinulosa* community [J]. *J Sichuan Norm Univ (Nat Sci)*, 1999, 22(5): 559–566.
- 敖光辉. 桫欏群落种群间联结性研究 [J]. *四川师范大学学报(自然科学版)*, 1999, 22(5): 559–566.
- [10] AO G H. Preliminary study on *Alsophila spinulosa* community in Jinhua Township Nature Reserve of Rong County [J]. *J Mianyang Coll Econ Technol*, 1999(1): 1–8.
- 敖光辉. 荣县金花乡桫欏自然保护区桫欏群落的初步研究 [J]. *绵阳经济技术高等专科学校学报*, 1999(1): 1–8.
- [11] ZHANG S Y, ZHENG S Q. Structure features of *Alsophila spinulosa* community in Yongding, Fujian Province [J]. *J Plant Resour Environ*, 2001, 10(3): 30–34. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2001.03.007.
- 张思玉, 郑世群. 永定桫欏群落的结构特征 [J]. *植物资源与环境学报*, 2001, 10(3): 30–34. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2001.03.007.
- [12] WANG J J, ZHANG X C, LIU B D, et al. Gametophyte development of three species in Cyatheaceae [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2007, 15(2): 115–120. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2007.02.004.
- 王金娟, 张宪春, 刘保东, 等. 桫欏科三种植物配子体发育的研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2007, 15(2): 115–120. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2007.02.004.
- [13] WU C G, JIANG C H. Research progress on techniques of conservation biology of endangered plants [J]. *J S China Univ Trop Agric*, 2006, 12(3): 49–51. doi: 10.3969/j.issn.1674-7054.2006.03.012.
- 吴成贡, 蒋昌顺. 濒危植物保护生物学技术研究进展 [J]. *华南热带农业大学学报*, 2006, 12(3): 49–51. doi: 10.3969/j.issn.1674-7054.2006.03.012.
- [14] OULHEN N, SCHULZ B J, CARRIER T J. English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, 'Die Erscheinung der Symbiose' ('De la symbiose') [J]. *Symbiosis*, 2016, 69(3): 131–139. doi: 10.1007/s13199-016-0409-8.
- [15] ZOU W X, TAN R X. Recent advances on endophyte research [J]. *Acta Bot Sin*, 2001, 43(9): 881–892. doi: 10.3321/j.issn:1672-9072.2001.09.001.
- 邹文欣, 谭仁祥. 植物内生菌研究新进展 [J]. *植物学报*, 2001, 43(9): 881–892. doi: 10.3321/j.issn:1672-9072.2001.09.001.
- [16] PETRINI O, FISHER P J, PETRINI L E. Fungal endophytes of bracken (*Pteridium aquilinum*), with some reflections on their use in biological control [J]. *Sydowia-Horn*, 1992, 44: 282–293.
- [17] ZANG W, KRUA L S N, SHEN C, et al. Species diversity and community composition of endophytic fungi from *Alsophila spinulosa* [J]. *Mycosystema*, 2020, 39(4): 731–742. doi: 10.13346/j.mycosystema.190438.
- 臧威, KRUA L S N, 沈赤, 等. 孑遗植物桫欏内生真菌的多样性与群落组成 [J]. *菌物学报*, 2020, 39(4): 731–742. doi: 10.13346/j.mycosystema.190438.
- [18] EIN-GIL N, ILAN M, CARMELI S, et al. Presence of *Aspergillus sydowii*, a pathogen of gorgonian sea fans in the marine sponge *Spongia obscura* [J]. *ISME J*, 2009, 3(6): 752–755. doi: 10.1038/ismej.2009.18.
- [19] SHENG Y, JONES E E, RIDGWAY H J. Genetic diversity in *Dactyloctenaria pauciseptata* associated with black foot disease in New Zealand [J]. *N Z Plant Prot*, 2018, 71: 1–9. doi: 10.30843/nzpp.2018.71.157.
- [20] TANG D X, ZHANG G D, WANG Y, et al. Characterization of complete mitochondrial genome of *Nemania diffusa* (Xylariaceae, Xylariales) and its phylogenetic analysis [J]. *Mitochond DNA Part B*, 2020, 5(1): 459–460. doi: 10.1080/23802359.2019.1704665.
- [21] ZHOU W N. Diversity of endophytic fungi from bryophytes, pteridophytes and spermatophytes collected from the Dawei Mountain, southwest China [D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2015.
- 周雯娜. 云南大围山苔藓、蕨类和种子植物内生真菌多样性研究 [D]. 昆明: 昆明理工大学, 2015.
- [22] LIU Y L, ZHANG L N, LIANG L, et al. Diversity of endophytic fungi from *Alsophila spinulosa* in Chishui *Alsophila* National Nature Reserve, Guizhou Province, southwest China [J]. *Mycosystema*, 2021, 40(10): 2673–2684. doi: 10.13346/j.mycosystema.210177.
- 刘永兰, 张丽娜, 梁路, 等. 贵州赤水桫欏自然保护区桫欏内生真菌多样性研究 [J]. *菌物学报*, 2021, 40(10): 2673–2684. doi: 10.



- 13346/j.mycosystema.210177.
- [23] WANG S G, LIN X G, SHI Y Q. Effects of *Arbuscular mycorrhiza* on resistance of plants to environmental stress [J]. *Chin J Ecol*, 2001, 20(3): 27–30.  
王曙光, 林先贵, 施亚琴. 丛枝菌根(AM)与植物的抗逆性 [J]. *生态学杂志*, 2001, 20(3): 27–30.
- [24] LIU R J, JIAO H, LI Y, et al. Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, 20(9): 2301–2307.  
刘润进, 焦惠, 李岩, 等. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2301–2307.
- [25] LARA-PÉREZ L A, NOA-CARRAZANA J C, HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ S, et al. Diversity and colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in the tree fern *Alsophila firma* in rainy and dry season [J]. *Symbiosis*, 2014, 62(3): 143–150. doi: 10.1007/s13199-014-0279-x.
- [26] KLOEPPER J W, BEAUCHAMP C J. A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria [J]. *Can J Microbiol*, 1992, 38(12): 1219–1232. doi: 10.1139/m92-202.
- [27] SONG P Y, LI L, XIAO Z J, et al. Identification and phylogenetic analysis of four endophytic bacteria isolated from *Alsophila spinulosa* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, 19(3): 528–531.  
宋培勇, 李林, 肖仲久, 等. 4株桫欏内生细菌的分离鉴定及系统发育分析 [J]. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(3): 528–531.
- [28] LIU W Y. The role of epiphytic material in nutrient cycling of forest ecosystem [J]. *Chin J Ecol*, 2000, 19(2): 30–35. doi: 10.13292/j.1000-4890.2000.0020.  
刘文耀. 林冠附生在森林生态系统养分循环中的作用 [J]. *生态学杂志*, 2000, 19(2): 30–35. doi: 10.13292/j.1000-4890.2000.0020.
- [29] NADKARNI N M. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest [J]. *Biotropica*, 1985, 16(4): 249–256.
- [30] BARTHLOTT W, SCHMIT-NEUERBURG V, NIEDER J, et al. Diversity and abundance of vascular epiphytes: A comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes [J]. *Plant Ecol*, 2001, 152(2): 145–156. doi: 10.1023/A:1011483901452.
- [31] NADKARNI N M, MATELSON T J. Biomass and nutrient dynamics of fine litter of terrestrially rooted material in a neotropical montane forest, costa Rica [J]. *Biotropica*, 1992, 24(2): 113–120.
- [32] LIU W Y, MA W Z, YANG L P. Advances in ecological studies on epiphytes in forest canopies [J]. *J Plant Ecol*, 2006, 30(3): 522–533. doi: 10.17521/cjpe.2006.0069.  
刘文耀, 马文章, 杨礼攀. 林冠附生植物生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 522–533. doi: 10.17521/cjpe.2006.0069.
- [33] HARRINGTON A D, WATTS J L. Low-trunk epiphytic fern gametophyte and sporophyte occurrence is influenced by moss height and density in a Costa Rican lowland tropical rain forest [J]. *Int J Plant Sci*, 2021, 182(4): 286–294. doi: 10.1086/713443.
- [34] PENG T, LI F, LIANG S, et al. Analysis of mosses flora of Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve [J]. *Mol Plant Breed*, 2018, 16(22): 7541–7549. doi: 10.13271/j.mpb.016.007541.  
彭涛, 李飞, 梁盛, 等. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区藓类植物区系分析 [J]. *分子植物育种*, 2018, 16(22): 7541–7549. doi: 10.13271/j.mpb.016.007541
- [35] WENG T, HUANG W H, HE Q Q, et al. Bryophyte species diversity of alsophila community in Chishui *Alsophila* National Nature Reserve [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2018, 47(4): 339–344. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2018.04.007.  
翁涛, 黄文琥, 何琴琴, 等. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区桫欏群落苔藓植物调查 [J]. *亚热带植物科学*, 2018, 47(4): 339–344. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2018.04.007.
- [36] LI F, PENG T, TANG L Y, et al. Study on liverworts of Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve [J]. *J SW For Univ (Nat Sci)*, 2022, 42(1): 61–67.  
李飞, 彭涛, 唐录艳, 等. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区苔类植物研究 [J]. *西南林业大学学报(自然科学)*, 2022, 42(1): 61–67.
- [37] SONG P, HONG W, WU C Z, et al. Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, 16(3): 413–418.  
宋萍, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物桫欏种群结构与动态研究 [J]. *应用生态学报*, 2005, 16(3): 413–418.
- [38] ZONG X H, ZHANG H Y, WANG X, et al. Community characteristics and species diversity of *Alsophila spinulosa* in Chishui *Alsophila* National Nature Reserve [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2016, 36(6): 1225–1232.  
宗秀虹, 张华雨, 王鑫, 等. 赤水桫欏国家级自然保护区桫欏群落特征及物种多样性研究 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(6): 1225–1232.
- [39] ZHANG S Y. Studies on species diversity of *Alsophila spinulosa* community in the Bijia Mountain of Yongding, Fujian [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2002, 20(4): 275–279. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2002.04.006.  
张思玉. 福建永定县笔架山桫欏群落物种多样性研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2002, 20(4): 275–279. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2002.04.006.
- [40] WANG Q, ZHAO Q H, PENG Z N, et al. Study on *Alsophila spinulosa* population in Weixin County [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2016(6): 171–172. doi: 10.3969/j.issn.1007-5739.2016.06.106.  
王倩, 赵千河, 彭宗妮, 等. 威信县桫欏种群的资源现状调查研究

- [J]. 现代农业科技, 2016(6): 171–172. doi: 10.3969/j.issn.1007-5739.2016.06.106.
- [41] XIE C P, ZHAO B S, LIU D W, et al. Study on the population structure of *Alsophila podophylla* Hook. in Bawangling Nature Reserve [J]. J Sichuan Agric Univ, 2018, 36(6): 765–771. doi: 10.16036/j.issn.1000-2650.2018.06.008.
- 谢春平, 赵柏松, 刘大伟, 等. 霸王岭自然保护区黑桫欏种群结构特征分析 [J]. 四川农业大学学报, 2018, 36(6): 765–771. doi: 10.16036/j.issn.1000-2650.2018.06.008.
- [42] ZHANG S Y. Interspecific association of main tree populations in *Alsophila spinulosa* community [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2001, 7(4): 335–339. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2001.04.007.
- 张思玉. 桫欏群落内主要乔木种群的种间联结性 [J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4): 335–339. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2001.04.007.
- [43] LI Q L, ZONG X H, DENG H P, et al. Niche and interspecific association of dominant species in tree layer of Chishui *Alsophila spinulosa* community [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2017, 37(7): 1422–1428. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2017.07.1422.
- 李丘霖, 宗秀虹, 邓洪平, 等. 赤水桫欏群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1422–1428. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2017.07.1422.
- [44] ZHANG S Y, DENG S Q. Quantitive study on intraspecific and interspecific competition for dominant population of evergreen broad-leaved forest in Bijia Mountain [J]. Sci Silv Sin, 2001(S1): 185–188.
- 张思玉, 郑世群. 笔架山常绿阔叶林优势种群种内种间竞争的数量研究 [J]. 林业科学, 2001(S1): 185–188.
- [45] LEI R P, CHEN H, LIU J J. Effects of litter leaching liquor and soil leaching liquor of *Prunus armandii* and *Quercus acutissima* stands on seed sprout and seedling growth of *Prunus tabulaeformis* [J]. J CS For Univ, 2001, 21(1): 82–84. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2001.01.010.
- 雷日平, 陈辉, 刘建军. 凋落物和土壤浸提液对油松种子萌发与幼苗生长的影响 [J]. 中南林学院学报, 2001, 21(1): 82–84. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2001.01.010.
- [46] HAN W J, CAO X P, ZHANG W H. Effect of ground cover on early regeneration of *Pinus tabulaeformis* plantation [J]. Sci Silv Sin, 2014, 50(1): 49–54. doi: 10.11707/j.1001-7488.20140108.
- 韩文娟, 曹旭平, 张文辉. 地被物对油松幼苗早期更新的影响 [J]. 林业科学, 2014, 50(1): 49–54. doi: 10.11707/j.1001-7488.20140108.
- [47] XU D S. Study on biology and ecology of *Alsophila spinulosa* main pests [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2020. doi: 10.27048/d.cnki.ggzsu.2020.000062.
- 徐东山. 桫欏(*Alsophila spinulosa*)主要害虫的生物学及生态学研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2020. doi: 10.27048/d.cnki.ggzsu.2020.000062.
- [48] LIU B Y, ZHANG T Y, LIANG S, et al. Comparison of birds' and mammals' diversities using camera-trapping survey in Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve and its surrounding areas [J]. Acta Theriol Sin, 2020, 40(5): 503–519. doi: 10.16829/j.slx.150425.
- 刘邦友, 张廷跃, 梁盛, 等. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区及其周边区域鸟兽多样性红外相机监测对比 [J]. 兽类学报, 2020, 40(5): 503–519. doi: 10.16829/j.slx.150425.
- [49] WANG C, ZHOU D Q, LIANG S, et al. Camera-trapping survey on mammals and birds in Guizhou Chishui *Alsophila* National Nature Reserve [J]. Biodiv Sci, 2019, 27(10): 1147–1152. doi: 10.17520/biods.2019220.
- 王丞, 周大庆, 梁盛, 等. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区鸟兽多样性红外相机初步监测 [J]. 生物多样性, 2019, 27(10): 1147–1152. doi: 10.17520/biods.2019220.
- [50] SHANG J, LI X G. Study on effect of human disturbance on interspecific covariation of *Alsophila spinulosa* community [J]. J SW China Norm Univ (Nat Sci), 2003, 28(6): 947–951. doi: 10.3969/j.issn.1000-5471.2003.06.028.
- 尚进, 李旭光. 人为干扰对桫欏群落植物种间协变影响的研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2003, 28(6): 947–951. doi: 10.3969/j.issn.1000-5471.2003.06.028.
- [51] WANG J Y. RAPD analysis of population genetic diversity and genetic structure of *Alsophila spinulosa* [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2002.
- 王经源. 桫欏居群遗传多样性及遗传结构的RAPD分析 [D]. 福州: 福建师范大学, 2002.
- [52] ELEUTÉRIO A A, PÉREZ-SALICRUP D. Transplanting tree ferns to promote their conservation in Mexico [J]. Am Fern J, 2009, 99(4): 279–291. doi: 10.1640/0002-8444-99.4.279.
- [53] QIU X C, TU Y L. Economic value valuation on biodiversity of the Chishui *Alsophila spinulosa* Nature Reserve [J]. J Guizhou Norm Univ (Nat Sci), 2005, 23(1): 23–27. doi: 10.3969/j.issn.1004-5570.2005.01.005.
- 邱兴春, 屠玉麟. 赤水桫欏保护区生物多样性的经济价值评估 [J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2005, 23(1): 23–27. doi: 10.3969/j.issn.1004-5570.2005.01.005.
- [54] ZENG L L, WEI D S, CHEN D M, et al. Ex situ introduction and protected cultivation of *Alsophila spinulosa* [J]. China J Chin Mat Med, 1997, 22(2): 80–82.
- 曾莉莉, 魏德生, 陈德明, 等. 桫欏易地引种与保护地栽培 [J]. 中国中药杂志, 1997, 22(2): 80–82.

- [55] WANG M, TU Y L, HE M J. The present statues and characteristics analysis of the plants and vegetation diversity in the Chishui *Alsophila spinulosa* Nature Reserve [J]. J Guizhou Norm Univ (Nat Sci), 2005, 23(1): 19–22. doi: 10.16614/j.cnki.issn1004-5570.2005.01.004.  
王密, 屠玉麟, 何谋军. 赤水桫欏自然保护区植物和植被多样性现状及特点分析 [J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2005, 23(1): 19–22. doi: 10.16614/j.cnki.issn1004-5570.2005.01.004.
- [56] BI S R, SU C D, XU Z L, et al. Study on tissue culture of *Gracilaria* [J]. Plant Physiol Commun, 1985(1): 38. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1985.01.015.  
毕世荣, 苏成端, 徐正兰, 等. 桫欏组织培养的研究 [J]. 植物生理学通讯, 1985(1): 38. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1985.01.015.
- [57] CHENG Z Y, ZHANG F L, LAN Q Y, et al. Study on the propagation and conservation of germplasm in *Alsophila spinulosa* [J]. Acta Bot Yunnan, 1991, 13(2): 181–188.  
程治英, 张风雷, 兰芹英, 等. 桫欏的快速繁殖与种质保存技术的研究 [J]. 云南植物研究, 1991, 13(2): 181–188.
- [58] CHEN G J, CHENG X, LIU B D, et al. Comparative studies on gametophyte morphology and development of seven species of Cyatheaceae [J]. Am Fern J, 2008, 98(2): 83–95. doi: 10.1640/0002-8444(2008)98[83:CSOGMA]2.0.CO;2.
- [59] SCHWARTSBURD P B, BECARI-VIANA I, LOPES L D R, et al. A new hybrid and further taxonomic notes on Brazilian tree ferns (Cyatheaceae) [J]. Phytotaxa, 2015, 231(1): 42–52.
- [60] MO X S, LIU R Q. Studies on the propagation and transplanting technology of *Alsophila spinulosa* (Hook.) tron [J]. Guangdong For Sci Technol, 2004, 20(1): 20–23. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2004.01.005.  
莫新寿, 刘瑞强. 桫欏繁殖与移栽技术研究 [J]. 广东林业科技, 2004, 20(1): 20–23. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2004.01.005.
- [61] DAI Z F, ZHOU Z B. Kinds and ecological type of wild *Cyatheaaceae ornamental* plants in China [J]. Guizhou Agric Sci, 2000, 28(6): 47–49. doi: 10.3969/j.issn.1001-3601.2000.06.015.  
代正福, 周正邦. 中国野生桫欏科植物种类及其生境类型 [J]. 贵州农业科学, 2000, 28(6): 47–49. doi: 10.3969/j.issn.1001-3601.2000.06.015.
- [62] CHEN F Z, LI S H, XIANG Q X. Comparison of chemical components in the stem, leaf and cortex of *Alsophila spinulosa* [J]. J Anhui Agric Sci, 2006, 34(15): 3710–3711. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2006.15.068.  
陈封政, 李书华, 向清祥. 濒危植物桫欏不同部位化学组分的比较研究 [J]. 安徽农业科学, 2006, 34(15): 3710–3711. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2006.15.068.
- [63] CHEN F Z, XIANG Q X, LI S H. Chemical constituents in the leaves of *Alsophila spinulosa* [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2008, 28(6): 1246–1249.  
陈封政, 向清祥, 李书华. 孑遗植物桫欏叶化学成分的研究 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(6): 1246–1249.
- [64] WU S L, LI S H, LIU F. A new organic acid derived from the stem of *Alsophila spinulosa* (Hook.) Tryo [J]. Asian J Chem, 2013, 25(4): 2317–2318. doi: 10.14233/ajchem.2013.13128.
- [65] ANDRADE J M, DOS S PASSOS C, DRESCH R R, et al. Chemical analysis, antioxidant, antichemotactic and monoamine oxidase inhibition effects of some pteridophytes from Brazil [J]. Pharmacogn Mag, 2014, 10(S1): S100–S109. doi: 10.4103/0973-1296.127354.