

林缘与林内生境中黄花杓兰生态适应性研究^{*}

胡世俊, 王德艳, 郑艳玲, 闫晓慧

(西南林业大学 林学院 国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室

云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224)

摘要: 黄花杓兰(*Cypripedium flavum*)为中国特有的兰科植物, 喜生于疏林下。生境破碎产生大量的生境边界, 喜光杂草、先锋树种的侵入形成荫蔽环境不利于黄花杓兰的生存。对香格里拉处于林内与林缘两种生境中的黄花杓兰植株进行了研究, 探讨生境破坏产生的边缘生境对黄花杓兰种群生存的影响。研究发现林缘植株叶片长、叶鲜质量、比叶面积等指标小于林内植株并具有统计学意义($p<0.05$), 林缘植株株高、叶面积小于林内植株但不具有统计学意义; 叶片数、叶片干物质含量显著高于林内植株, 林缘植株叶绿素相对含量、叶片宽高于林内植株但不具有统计学意义。林内植株的花部形态指标中, 除唇瓣开口宽外, 其他均较林缘的大, 表明林内植株在积极适应弱光照环境, 但林内植株的座果率比林缘的低、幼龄植株个体少, 表明林内荫蔽环境影响到黄花杓兰种群更新与生殖过程。研究认为对该植物应该加强生境的保护。

关键词: 生境破碎; 功能性状; 适应; 黄花杓兰

中图分类号: Q16

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2016)06-0137-05

全球近12.5%的维管植物面临灭绝风险, 兰科(Orchidaceae)植物是被子植物中一个大科, 有较高比例的受威胁物种; 因此, 兰科也是保护生物学中的旗舰科^[1], 杓兰属(*Cypripedium*)植物在保护生物学中具很重要的地位^[2]。杓兰属植物是重要的兰科观赏植物, 栽培比较困难。20世纪50~60年代, 云南香格里拉县大量森林被砍伐, 再加上修路、放牧、采挖等人类活动, 使目前香格里拉的黄花杓兰生境遭受了严重的破坏, 杓兰成为中国当前受威胁最严重的类群之一, 对该属植物进行有效保育刻不容缓^[3]。杓兰属植物生长于透光较好的疏林下^[4], 然而当生境破坏后, 喜光的杂草、先锋树种的侵入导致快速荫蔽, 由此造成杓兰种群个体数量迅速下降。在香格里拉县, 黄花杓兰(*Cypripedium flavum*)种群近些年呈现逐渐缩小的趋势。由于生境破碎化, 边缘地带的增加, 黄花杓兰如何适应环境的变化? 本研究对黄花杓兰种群在林缘与林内生境中的功能性状、年龄结构、繁殖状况等进行研究, 以探讨黄花杓兰的适应性, 为该物种的保育提供资料。

1 材料与方法

香格里拉县位于云南省西北部, 区域内地形地貌复杂, 海拔高差悬殊, 兼有温带和寒温带高山气候类型。仙人洞距香格里拉县城约6 km, 海拔3 400 m。在仙人洞黄花杓兰种群所在地的林缘与林内各设置10个连续的1 m×1 m的样方, 将树林边缘5 m内界定为林缘, 将距树林边缘30 m处界定为林内。记录每个样方内黄花杓兰植株的株高和叶片数。在林缘与林内选取一定数量植株, 选取植株上部第3片叶子, 测量叶长、叶宽, 用Ci-203叶面积仪测量叶面积、采用CCM-200 plus叶绿素仪测量叶绿素相对含量, 将叶片采下放于自封袋内带回实验室, 用蒸馏水避光复水12 h后测叶片鲜质量, 将叶片放于80 °C烘箱中烘干至质量不再改变后称量干质量。于花期用游标卡尺测量一定数量植株的花部形态指标。测量的植株功能性状及植株数见表1。

分别在林缘与林内选取一定数量的植株, 取地上部分插入水中, 带回实验室, 使用Pam-2500叶绿素荧光仪测量叶绿素荧光参数。测量前叶片暗适应20 min, 荧光测量由电脑控制, 最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学淬灭

* 收稿日期: 2015-12-14 修回日期: 2016-10-12 网络出版时间: 2016-11-02 13:34

资助项目: 国家自然科学基金(No. 31200319); 云南省高校优势特色重点学科(生态学)建设项目; 林学学位授权学科项目; 云南省林学一流学科建设项目(No. 51600625)

作者简介: 胡世俊, 男, 副教授, 博士, 研究方向为植物生态学, E-mail: shijunhu@126.com; 通信作者: 闫晓慧, 副教授, E-mail: luckyyxh@163.com

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20161102.1334.046.html>

系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)、相对光合电子传递速率(ETR)等参数由系统自动计算生成。

于盛花期在林缘、林内标记一定数量的花,待果期统计座果率。

采用植株叶片数代替年龄级进行种群年龄结构分析,绘制年龄结构图。采用 SPSS 19.0 软件中 t -检验对林缘与林内的各性状指标进行分析,以 $p < 0.05$ 作为检验结果具有统计学意义的标准。

2 结果

2.1 植株功能性状

表 1 中,林内植株的叶面积、叶片长大于林缘植株的叶面积,花部的各性状中除唇瓣开口宽一指标外,其他性状林内植株均比林缘植株高,繁殖器官的增大可能有利于在阴暗环境中增大对昆虫的吸引。

表 1 植株功能性状差异 t -检验结果

Tab. 1 t -test of the difference in functional traits

		测量个体数	平均值	标准误	p 值			测量个体数	平均值	标准误	p 值
叶绿素相对含量	林缘	8	9.35	1.01	0.090	背萼片宽	林缘	8	24.28	1.35	0.204
	林内	6	6.57	1.10			林内	6	27.45	2.06	
叶片长	林缘	8	14.42	0.88	0.004	合萼片长	林缘	8	27.63	0.88	0.67
	林内	6	18.84	0.82			林内	6	28.34	1.51	
叶片宽	林缘	8	6.65	0.30	0.912	合萼片宽	林缘	8	24.45	0.63	0.376
	林内	6	6.59	0.43			林内	6	26.25	2.13	
叶面积	林缘	8	63.94	5.87	0.105	侧花瓣长	林缘	8	30.25	0.97	0.358
	林内	6	81.67	8.72			林内	6	32.14	1.89	
叶鲜质量	林缘	7	1.15	0.10	0.046	侧花瓣宽	林缘	8	13.03	0.53	0.092
	林内	6	1.67	0.22			林内	6	14.84	0.90	
比叶面积	林缘	8	204.47	10.97	0.014	唇瓣长	林缘	8	32.51	0.74	0.181
	林内	6	253.98	13.65			林内	6	34.43	1.21	
叶片干物质含量	林缘	7	0.27	0.02	0.049	唇瓣宽	林缘	8	22.16	1.11	0.359
	林内	6	0.20	0.02			林内	6	23.82	1.36	
叶片数	林缘	24	6.71	0.15	0.013	唇瓣开口长	林缘	8	8.80	0.40	0.145
	林内	16	5.94	0.28			林内	6	9.80	0.55	
株高	林缘	25	34	1.86	0.194	唇瓣开口宽	林缘	8	7.91	0.57	0.100
	林内	16	38.25	2.78			林内	6	6.59	0.39	
背萼片长	林缘	8	31.90	1.18	0.530	唇瓣深	林缘	8	18.55	0.62	0.322
	林内	6	33.50	2.39			林内	6	19.36	0.37	

2.2 叶绿素荧光参数

由表 2 可见,林缘植株的叶绿素荧光各参数均比林内植株高,但差异均无统计学意义。 qP 愈大,PS II 的电子传递活性愈大。NPQ, qN 反映的是 PSII 天线色素吸收的不能用于光合电子传递而以热形式耗散掉的光能,它是一种自我保护机制,对光合机构起一定的保护作用^[5]。

2.3 植株年龄结构

由图 1 可见,林内环境下缺乏具三、四片叶的幼龄个体,表明林内环境不利于种群的更新。

表 2 叶绿素荧光参数 t -检验结果

Tab. 2 t -test of the chlorophyll fluorescence parameters

指标	测量个体数		平均值	标准误	p 值
F_v/F_m	林缘	10	0.69	0.07	0.197
	林内	10	0.65	0.08	
NPQ	林缘	6	0.82	0.13	0.293
	林内	6	0.60	0.15	
qP	林缘	6	0.08	0.01	0.385
	林内	6	0.07	0.01	
ETR	林缘	6	21.17	2.02	0.206
	林内	6	17.5	1.80	

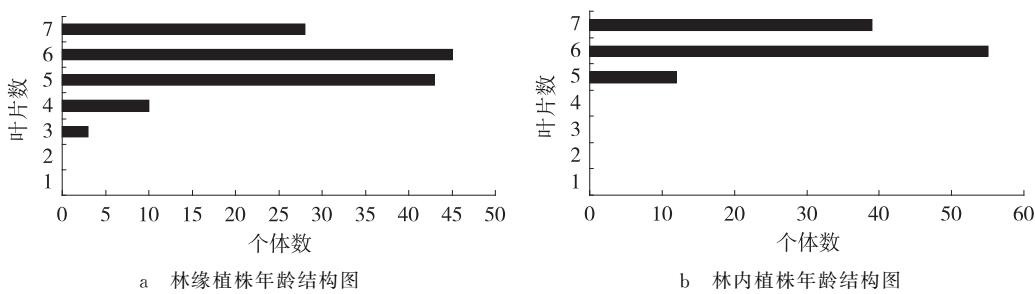


图1 林缘与林内年龄结构图

Fig. 1 Age class at the edge and in the forest

2.4 座果率差异

连续两年统计发现,林内的黄花杓兰样方内均没有座果,座果均出现在林缘植株。这表明林内的阴蔽环境不利于黄花杓兰种群的生殖过程。

3 讨论

生境丧失一般导致生境破碎的增加,形成小的生境斑块,增加边界的长度,生境边界影响许多生态过程^[6],从扩散速度到物种间的相互作用,但探讨物种在不同条件下对边界生境响应的研究却很有限,有很多因素潜在的影响边界效应^[7]。植物对生境边缘的响应,目前了解得并不充分,生境边缘对种群更新是起积极作用还是消极作用,不同物种表现不一^[8]。有学者认为大多数的生境破碎引起的效应是由边界效应驱动的,因此,理解生境破碎的效应需要理解边界效应^[9]。

本研究发现林内植株的叶面积、叶片长大于林缘植株的叶面积,表明林内植株以增大叶面积的方式来适应环境,以增加光能的增收面积;植物的叶片干物质比例(LMF)可以揭示植物的生物量分配方式。在生长发育过程中,植物总是不断调整自身生长和生物量的分配策略来适应环境。高的LMF有利于截获更多的光能。本研究中的林缘样地内的植株即是由于光照强度的增加,从而LMF增加。比叶面积可以反映植物获取光照资源的能力,生长在资源较为丰富的环境中的物种通常具有高的比叶面积,而低比叶面积的植物能够更好地适应资源贫瘠和干旱的环境。林缘植株的叶绿素相对含量比林内植株高,表明林缘植株的光合作用较强,是对较强光强的适应,但差异没有统计学意义。林内植株的叶片长度比林缘植株长,差异有统计学意义,林内植株的叶面积比林缘植株大,表明林内植株在较弱的光环境下,通过增加叶片长从而增加叶面积的方式来吸收更多的光能。

林缘植株的叶绿素荧光各参数均比林内植株高。ETR是光合速率的一种表达;qP反映的是PSII天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上反映了PSII反应中心的开放程度;NPQ反映的是PSII天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热能的形式耗散掉的光能部分,对光合机构有一定的保护作用^[10]。叶绿素荧光各参数反映出林缘的环境较适合黄花杓兰的生长。

由先锋植物迅速生长造成的荫蔽环境也不利于黄花杓兰种群的更新,导致林内幼龄植株数量少,种群年龄结构不合理。边缘效应对植物存在一个影响的关键时期,并不是所有生活史阶段都受到边缘效应的平等影响,如对 *Tapirira mexicana* 的幼苗来说,在边缘生境中一年龄、二年齡的幼苗数量明显较低^[11]。植物生活史中如扩散等阶段的幼苗数量受到边缘效应的负面影响^[11],对 *Trillium camschatcense* 年龄结构分析也发现边缘地带幼苗频率较低,但三叶龄的植株频率较高^[8]。除对不同年龄级幼苗产生不同程度的影响外,离边缘的距离也是影响更新、影响植株适应性的因素,尽管大多数关于森林破碎的研究发现从林缘到林内树木幼苗密度及种类构成上规律性的变化,但对不同类型边界对树木幼苗的影响了解很少,对不同物种的影响也不一致,如栎属(*Quercus*)几个种的幼苗在离边界 12 m 的地方生长最好^[12]。

在林内荫蔽环境下,访花昆虫很少,导致林内植株的座果率连续两年观测值均为 0,林缘环境中,昆虫种类、个数均较多,植物与昆虫间具有较好的相互作用,林缘植株的座果率明显高于林内。动植物间相互作用对植物生殖成功具有多种影响结果,一般认为人类活动导致的生境破碎常对当地生物类群产生消极影响,如 *Senefeldera verticillata* 的林内植株生殖成功比例显著高于林缘地带植株^[13],这是因为林内的昆虫传粉环境没有受到破坏,Sugiura 等人发现 *Cypripedium macranthos* var. *rebunense* 在有人参观活动的地方的座果率比没

有干扰的地方座果率低^[14],这种座果率低是由于人类干扰所致,杓兰主要传粉昆虫熊蜂(*Bombini*)的行为容易受到人类活动的影响,进而影响到昆虫与植物间的相互作用^[15],生境边缘影响传粉昆虫及影响传粉的方式目前仍不清楚^[16-17]。

生境破碎对不同种类植物的繁殖成功具有不同的影响,甚至也会产生积极的影响,如 Aizen 等人报道了 15 种植物中有 2 个物种在森林斑块中具有显著较高的授粉率,桑寄生科的 *Peraxillatetrapetala* 在林缘环境中比林内有较高的座果率,在林缘植株的花具较低的被虫食的比例^[18]。对于杓兰属植物而言,在林缘环境中,有较多的光线通过,从而有利于植株接受到较多的光能,进而有利于植株生长与繁殖^[19]。

黄花杓兰在林缘与林内生境中的形态、生理指标表明它较适应林缘的生境,林内生境中植株许多性状较弱,但林内生境中的黄花杓兰也在主动地适应环境,表现在花部形态指标上,较林缘植株大,这样有利于对传粉昆虫的吸引,具有适应意义。当前,生境破碎造成大量的生境边界,这些边界相对于自然边界有较多的生态位,易被先锋物种占据;随着先锋物种的快速生长荫蔽,它们变得不再适合黄花杓兰的生存,如由于森林砍伐之后,光照增加导致生长较快的草本植物的增加,杓兰(*Cypripedium calceolus*)在竞争中处于弱势,种群数量很快下降^[20]。由此可见,环境变化、生境破碎导致杓兰属植物很多适生生境丧失,因此加强生境的保护是黄花杓兰保护的关键一步。

参考文献:

- [1] Kosaka N, Kawahara T, Takahashi H. Vegetation factors influencing the establishment and growth of the endangered Japanese orchid, *Cypripedium macranthos* var. *rebunense* [J]. Ecological Research, 2014, 29: 1003-1023.
- [2] Cribb P, Sandison M. A preliminary assessment of the conservation status of *Cypripedium* species in the wild[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 126(1/2): 183-190.
- [3] 罗毅波,贾建生,王春玲.初论中国兜兰属植物的保护策略及其潜在资源优势[J].生物多样性,2003,11:491-498.
Luo Y B, Jia J S, Wang C L. Conservation strategy and potential advantages of the Chinese *Paphiopedilum* [J]. Biodiversity Science, 2003, 11(6): 491-498.
- [4] 解玮佳,李兆光,李燕,等.三江并流区域野生杓兰属植物资源初报[J].中国野生植物资源,2005,24(2):28-30.
Xie W J, Li Z G, Li Y, et al. Apreliminary report on the resources of wild genus *Cypripedium* in the three Parallel Rivers Region[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2005, 24 (2):28-30.
- [5] 陈建明,俞晓平,程家安.叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J].浙江农业学报,2006,18(1):51-55.
Chen J M, Yu X P, Cheng J A. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2006, 18(1): 51-55.
- [6] Watling J I, Orrock J L. Measuring edge contrast using biotic criteria helps define edge effects on the density of an invasive plant[J]. Landscape Ecology, 2010, 25: 69-78.
- [7] Fletcher R J. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes[J]. Journal of Animal Ecology, 2005, 74: 342-352.
- [8] Tomimatsu H, Ohara M. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments[J]. Biological Conservation, 2004, 117: 509-519.
- [9] Harrison S, Bruna E. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure[J]. Ecography, 1999, 22: 225-232.
- [10] 朱英华,屠乃美,肖汉乾,等.硫对烟草叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].生态学报,2008,28(3):1000-1005.
Zhu Y H, Tu N M, Xiao H Q, et al. Effects of sulfur nutrition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tobacco leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28 (3): 1000-1005.
- [11] Sugiyama A, Peterson C. Edge effects act differentially on multiple early regeneration stages of a shade-tolerant tree *Tapirira mexicana*[J]. Biotropica, 2013, 45(1):37-44.
- [12] López-Barrera F, Manson R, González-Espinoza M, et al. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients [J]. Forest Ecology and Management, 2006, 225: 234-244.
- [13] Pires J, Silva A, Freitas L. Plant size, flowering synchrony and edge effects: What, how and where they affect the reproductive success of a Neotropical tree species[J]. Austral Ecology, 2014, 39: 328-336.
- [14] Sugiura N, Fujie T, Inoue K, et al. Flowering phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense*, a threatened lady's slipper (Orchidaceae)[J]. Journal of Plant Research, 2001, 114: 171-178.
- [15] Huang B Q, Sun Y N, Yu X H, et al. Impact of proximity to a pathway on orchid pollination success in Huanglong National Park, South-West China[J]. Biological Conservation, 2009, 142: 701-708.

- [16] Chacoff N P, Aizen M A. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest[J]. Journal of Applied Ecology, 2006, 43:18-27.
- [17] Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, et al. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes[J]. Ecological Applications, 2002, 12(2):354-363.
- [18] Burgess V J, Kelly D, Robertson A W, et al. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae)[J]. New Zealand Journal of Ecology, 2006, 30(2):179-190.
- [19] Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 126:27-38.
- [20] Kull T. *Cypripedium calceolus* L[J]. Journal of Ecology, 1999, 87:913-924.

Ecological Adaptation of *Cypripedium flavum* at Forest Edge and in Forest

HU Shijun, WANG Deyan, ZHENG Yanling, YAN Xiaohui

(Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Province, Faculty of Forestry,

Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China (State Forestry Administration),

Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: *Cypripedium flavum* is an orchid endemic to China, and prefers to grow in sparse forest. Habitat fragmentation can produce lots of edge, then photophilous weeds and pioneer trees invade the edge, which leads to shade environment and does harm to the survival of *C. flavum*. This article aims to study the edge effect on the individuals at the edge and in the forest. The results show that leaf length, leaf fresh weight, and specific leaf area in the forest are significantly smaller than that at forest edge, and the height and leaf area are smaller in forest than that at forest edge without significant level. Leaf number and leaf dry material content at the edge are significantly higher than that in the forest; Chlorophyll relative content and leaf width at forest edge are higher than that in the forest without significant level. The flower characters except the labellum width in the forest are bigger than that at the edge, but the difference is not significant, which indicates the individuals in the forest try to adapt to the low light environment. The fruit rate is zero for two years in the forest, and the number of seedlings is very scarce compared with that at the edge, which means that the shade environment under the forest affects population reproduction and regeneration. The habitat of this plant should be protected from fragmentation and loss.

Key words: habitat fragmentation; functional traits; adaptation; *Cypripedium flavum*

(责任编辑 黄 颖)