

兰科植物种群动态研究进展*

刘 强^{1,2} 殷寿华^{1**} 兰芹英¹

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 兰科植物种群动态研究中, 种群统计学分析能够很好地揭示植物个体在时空上的变化, 是研究种群动态的核心。在自然生境中, 许多附生兰科植物更倾向于离散或斑块状分布, 可以通过集合种群研究分析斑块之间个体的基因流动, 判断物种种群保护的规模。长期的种群动态研究能够获得兰科植物生活史和种群动态方面的可靠信息, 以及一定环境条件下其时空波动及与种群功能之间的关系; 短期的研究能够更好地理解具有结构性的独立植株与其所处的群落间的关系。本文根据种群生态学原理以及兰科植物的生态特点, 从种群的密度及分布、种群统计学、种群的调节、集合种群和种群生存力分析(PVA)模型等方面阐述了国内外兰科植物种群动态研究进展。

关键词 种群统计学 集合种群 种群动态 兰科植物

文章编号 1001-9332(2010)11-2980-06 中图分类号 Q948.1, Q949.7 文献标识码 A

Research advances in population dynamics of Orchidaceae. LIU QIANG^{1,2}, YIN Shou-hua¹, LAN Qin-ying¹ (¹ Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan 666303, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). - *Chin. J. Appl. Ecol.* 2010 21(11): 2980–2985.

Abstract: In the study of population dynamics of Orchidaceae, demographic analysis can make us better understand the spatiotemporal variation of plant individuals, the core of the population dynamics study. Nevertheless, many orchid species have an epiphytic or lithophytic habit, which predisposes them to a discrete or patchy distribution. In this case, metapopulation study is a good method to judge the protective scale of the population by analyzing the extent of gene flow among patches. In addition, long-term observation is needed to obtain reliable information on the life history and population dynamics of Orchidaceae, and to understand the relationships between the spatiotemporal variation and functioning of orchid population in certain environmental conditions. As for the short-term study, it's essential for a better understanding of the relationships between the structurally dependent plants and the communities in which they are found. This paper reviewed the research advances in the population dynamics of Orchidaceae from the viewpoints of the population ecology and ecological characteristics of Orchidaceae.

Key words: demographic analysis; metapopulation; population dynamics; Orchidaceae.

植物种群结构是指种群不同大小和年龄个体的分布情况, 可以反映种群数量动态及其发展趋势, 并揭示种群与环境间的相互关系及其在群落中的作用和地位^[1]。种群动态反映了种群大小或数量在时间、空间上的变化规律^[2]。因此, 研究种群结构与动态对阐明濒危物种种群数量下降的原因和制定保护对策均具有重要意义。

兰科(Orchidaceae)系被子植物的第二大科, 其种类数量仅次于菊科植物, 在系统演化上属于最进化、最高级的类群。据统计, 全世界现有兰科植物约 700 属 20000 余种, 广泛分布于除两极和极端干旱沙漠地区以外的各种陆地生态系统中, 尤其是热带地区的兰科植物具有极高的多样性^[3], 其中附生兰科植物数量高达 14000 余种^[4]。近年来, 无论是在热带地区还是温带地区, 土地利用方式的改变强烈地影响了物种的分布格局, 使原来完整的种群割裂成

* 中国科学院-云南省科技合作重大项目(2000WK-07)资助。

** 通讯作者。E-mail: ysh@xtbg.org.cn

2010-05-07 收稿, 2010-09-20 接受。

许多离散的种群,而且这种分布格局对许多动植物的长期生存已经构成严重威胁。研究发现,附生或岩生兰科植物由于附生基质(如树皮、树枝)对其生命的限制,或者附主上的附生植物的自然演替过程,使种群倾向于离散型或斑块型分布^[5-6]。也有学者发现,一些兰科植物种群的遗传特性决定了它们的离散分布^[7]。而斑块生境中的兰科植物由于种群太小,易受到统计、遗传以及环境随机性的影响,将走向灭绝。目前,全世界所有野生兰科植物均被列入《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的保护范围,占该公约应保护植物的90%以上,是植物保护中的“旗舰”类群。因此,详细地了解兰科植物种群生物学信息,开展种群动态方面的研究,将有助于保护生物学家针对破碎的生境和不断变化的土地利用方式采用适合的保护管理措施^[8]。然而,由于兰科植物生境特殊、植物体细小,难以准确判断其生长年龄、种子萌发不容易观察、种群备受人为干扰等原因,制约了其种群动态方面的研究。从现有文献来看,兰科植物种群动态方面的研究绝大部分都是分布在温带的类群^[9-12],而对兰科植物丰富的热带地区研究甚少^[13-14]。这一方面是因为该研究发达国家开展的比较多,热带兰科植物研究起步较晚;另一方面,是因为热带附生兰科植物多生长在树干或是岩壁上,观测比较困难;而且附生基质如树皮、枝条、树枝等易脱落,从而对附生兰科植物的种群动态研究产生影响。

尽管国内外已经开展了一些兰科植物种群动态方面的研究,但对于亟待保护的这个庞大类群来说还远远不够。为此,本文在系统分析国内外兰科植物种群动态现状的基础上,从种群的密度与分布、种群统计学、种群的调节、集合种群和种群生存力分析(PVA)模型等方面进行综合评述,探讨未来发展趋势,旨在为我国兰科植物种群动态方面的研究提供理论参考。

1 兰科植物种群的密度及分布

1.1 种群的密度

兰科植物中大部分种类都同时具有有性繁殖和无性繁殖两种繁殖方式,而且由于兰科植物种子没有胚乳,在野外生境中能够萌发的非常少,即使萌发的幼苗也是很脆弱的一个阶段,只要环境稍加改变就很难进入下一阶段。因此,兰科植物无性繁殖在很多情况下成为种群维持与扩展的保障,在调查兰科植物种群密度时应该对两个层次,即合子产生的个

体数与组成每个的构件数分别进行数量统计。在调查分析种群密度时,首先应该区别单体生物和构件生物。因为个体数只能反映单体生物的种群大小,对构件生物就必须进行两个层次的数量统计,即合子产生的个体数(它与单体生物的个体数相当)与组成每个的构件数^[15]。

1.2 种群的空间分布格局

植物种群的空间分布格局是植物生物学特性对环境条件长期适应和选择的结果,是植物种群的基本数量特征之一。植物的空间分布格局分为随机分布、均匀分布和成群分布3种类型^[16]。研究种群分布格局的目的不仅可以对种群水平结构进行定量描述,更重要的是揭示格局的成因,阐述种群及群落的动态变化^[16]。最常用而简便的检验种群空间分布格局的指标是方差/平均数比率,即 $S^2/\bar{m}$ 。若 $S^2/\bar{m} = 0$,属均匀分布; $S^2/\bar{m} = 1$,属随机分布; $S^2/\bar{m}$ 明显 > 1 ,属成群分布。刘仲健等^[17]对濒危兰科植物长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)种群数量动态与生殖行为进行相关性研究,得出 $S^2/\bar{m} = 8.22$,远远大于1,因此,长瓣杓兰种群的空间结构为成群分布,主要是由于长瓣杓兰生长地有共生菌的存在,并与长瓣杓兰形成共生关系以保证水和营养物的获得;而墨兰(*Cymbidium sinense*)在样方中出现的频率也较泊松分布的期望值高,空间结构为成群分布,形成这种空间结构与墨兰对生境的适生性和种子散布有关^[18]。

2 兰科植物种群统计学

2.1 种群的年龄结构

种群的年龄结构对于了解种群历史,分析、预测种群动态具有重要价值。一般以年龄锥体(age pyramid)来表示种群的年龄结构,分为金字塔型、钟型和壶型锥体^[19]。若兰科植物自身繁殖方式不存在缺陷,又有合适的生长环境,产生的幼苗数量多、存活率高,种群年龄结构一般符合金字塔型,在自然状况下种群处于增长态势;若环境发生的变化超出了该物种适应性可忍受的限度,就会产生相反的结果,种群年龄结构属于壶型锥体。这主要是相对于其他植物来说,兰科植物种子更容易散播到不适宜的生存环境中,导致幼苗数量很少;即使有很小部分种子能够萌发,形成的幼苗也很难度过严酷的干旱季节^[20]。因此,种群的年龄结构与环境筛选的过滤作用相关。

2.2 生命表与存活曲线

2.2.1 生命表 常用的生命表有两类:1) 特定年龄

生命表,又称动态生命表,以同生群为对象,得到其不同年龄阶段中的生死动态和命运,多用于短命植物和一年生草本;2) 特定时间生命表,又称静态生命表,是依据特定时间断面上植物种群在各个年龄组的存活状况编制,多用于长寿种群^[19]。生命表结构分析是解释种群变化的前提,而生命表结构又是这一分析的首要工作,最常见的和最直观的方法是存活曲线分析,通过种群生命表和生殖力表的编制,可从中分析出生率、死亡率等重要参数,提供更多关于种群年龄结构和数量统计方面的信息^[21]。兰科植物多属于多年生草本,在编制生命表时,采用“空间推时间”的方法进行静态生命表的编制,同时,需要对兰科的生长习性十分了解,才能较为准确地编制相应的生命表。

2.2.2 存活曲线 存活曲线是通过各年龄组的个体数量相对时间作图得到,以描述特定年龄的死亡率。Deevey 把存活曲线分成 3 型^[19]: I 型是凸曲线,种群绝大多数都是能活到该物种年龄,早期死亡率较低,但当活到一定生理年龄时,短期内几乎全部死亡;II 型是直线,也称对角线型,种群各年龄的死亡率基本相同;III 型是凹曲线,种群早期死亡率高,一旦活到某一年龄,死亡率则会较低。在兰科植物种群动态研究中,目前仅见对长瓣杓兰(*C. lentiginosum*)^[17]和墨兰(*C. sinense*)^[18]进行的种群存活曲线分析,结果表明,长瓣杓兰与墨兰种群存活都表现为近 Deevey I 型,幼苗存活率高,植株高死亡率出现在接近生理寿命的后期。然而,长瓣杓兰种群内大量的幼龄个体可以顺利成长并进入有性阶段,具有有性繁殖能力的个体在旺盛繁殖期中死亡率不高,并产生大量幼龄个体,这种世代重叠连续产生后代的特性使种群稳定性得以维持和上升。相反,墨兰深圳种群内大量的幼龄个体不能顺利成长进入有性阶段,具有有性繁殖能力的个体在旺盛繁殖期中不能产生大量幼龄个体,致使种群的稳定性不能维持。

3 兰科植物种群的调节

种群的数量变动是互相矛盾的两组过程——出生与死亡、迁入和迁出相互作用的综合结果。因此,所有影响上述 4 个因素的因子都会影响种群的数量变动,决定种群数量变动过程的是各种因子的综合作用。全世界兰科植物数量多达 2 万余种,广泛分布于除两极和极端干旱沙漠地区以外的各种陆地生态系统中,因此,影响兰科植物种群数量变动的因素也是多样化的。例如,很多生长在自然保护区的兰科植

物尽管远离人类活动的威胁(如栖息地的破坏、环境污染、过度利用、外来种引入和疾病流行等),但是种群数量还是受到气候变化地影响而呈现明显的波动^[20-22];另外,很多地生兰科植物生长过程中有一个很明显的休眠阶段,研究发现,频繁的干扰,尤其是火烧能够缩短休眠时间、降低个体死亡率、促进开花,最大限度地保障幼苗的补充^[23]。然而,附生兰科植物不同于地生兰科植物,它没有地面阶段,附生基质的波动(树皮、枝条、树枝或整棵树)可能会强烈地影响种群数量变动。无论是地生兰或附生兰,其出生与死亡、迁入与迁出,均与它自身利用的生境因子有关,但这种生境因子对兰花而言没有好坏之分,环境变好了(如植被的恢复),反而会影响一些兰科植物的生长,如杏黄兜兰(*Paphiopedilum armeniacum*)在一个经过适当扰动的环境中种群表现上升的态势^[24]。当然,与其他植物一样,兰科植物不可能无限地增长,也受到最大容纳量的制约,种群内部个体间的竞争也会产生自疏作用使种群维持在一定水平。

4 兰科植物集合种群

集合种群(matapopulation)是生境斑块中局域种群的集合,这些局域种群在空间上存在隔离,彼此间通过个体扩散而相互联系。因此,也有人将集合种群称为一个种群的种群^[25]。集合种群需要景观中已被占据斑块中种群的灭绝与未占据斑块中种群的扩展之间的平衡来维持。集合种群的研究已经为许多濒危物种的保护和管理措施的制定提供了重要的理论支持。然而,植物的集合种群动态研究由于种种原因而受到限制^[26],但是由于附生兰科植物具有自然生境中更倾向于离散或斑块状分布与基质的限制特点,集合种群方法更适合于研究附生兰科植物的种群动态^[27]。Tremblay^[28]通过种群的扩展、灭绝和种群动态的非同步性来验证附生的 *Lepanthes rupestris* 是否为集合种群,结果发现,以前被占据而后经历过灭绝的斑块,具有更高的植株迁入概率;而最初未占据的斑块,迁入概率很低,而且迁入后种群具有很高的灭绝率。尽管这不符合经典的 Levins 集合种群模型,但是此研究结果可能对附生或岩生兰科植物的保护有着重要意义。如果研究对象符合集合种群理论,则应该直接保护能够占据的适宜生境;若不完全符合,则应该保护现存的种群。

5 种群生存力分析(PVA)模型

为了保护生物多样性,防止物种灭绝,世界各国

建立了各种自然保护区,以保持物种在自然界中存活。为此,需要研究种群存活的最低条件,建立保护区的数目、大小,以及在什么地方建立保护区。另外,人类也需要探索物种灭绝的因素和过程,以了解物种未来的命运,为更加合理地保护、管理和利用自然资源提供依据。种群生存力分析(population viability analysis, PVA)应运而生。PVA 主要从分析模型、模拟模型和岛屿生物地理学分析 3 个方面来研究种群灭绝过程。分析模型主要是一些数学模型,一般考虑理想条件或特定条件下的灭绝过程;模拟模型用计算机模拟种群真实动态;而岛屿生物地理学方法则是研究岛屿物种的分布和存活,证实分析模型和模拟模型的正确性。由于缺乏相关数据,PVA 技术很少应用于兰科植物,或者那些具有长寿命的克隆植物^[29]。Nicole^[30]对波兰东北部 Biebrza 国家公园的地生兰科植物杓兰(*Cypripedium calceolus*) 3 个种群进行了种群生存力分析(PVA),结果表明 3 个种群都具有明显的缓慢且稳定的动态,100 年以后种群随机增长率接近 1;尽管预测 100 年以后种群没有明显变化,但是发育时期的种群易受环境变化的影响,并且在 250~500 年后将会走向灭绝。过去 20 多年来,欧亚地区杓兰种群数量急剧下降,表明许多种群已经历了未曾预料的外部干扰或严重的生境破坏;杓兰作为伞护物种,在保护过程中应该对它的生境和伴生物种一起保护。而 Jacquemyn^[31]在对兰科植物欧洲绶草(*Spiranthes spiralis*)的研究发现,在今后 20 年内,绶草种群能够很好地生存,几乎不可能灭绝。但是种群增长率在 95% 的置信区间内是小于 1 的,因此种群今后走向灭绝还是有可能发生。

6 我国的研究现状

我国拥有广阔的亚热带地区和素有世界屋脊之称的青藏高原等独特的地理区域,兰科植物区系也是世界上独一无二的^[32]。1973 年,世界自然保护联盟(IUCN)建议各国政府联合制定《濒危野生动植物国际贸易公约》中,我国被列入重点保护的植物约有 1300 种,其中兰科植物占了 1200 余种。因此,兰科作为一个特殊的植物群,对其进行研究,不论在学术、生物多样性保护,还是产业的可持续发展等方面均有重要的意义^[33]。目前,我国兰科植物的研究仍侧重于分类描述与系统学研究,有关种群动态方面的研究还处于起步阶段,很多工作甚至还未展开,仅有我国两种地生兰科植物长瓣杓兰、墨兰开展了种群统计学分析的部分工作。其主要原因有:1) 兰科

植物生长缓慢,且有较长的生长周期,如许多热带附生兰科植物从种子萌发到植株成熟需要 12 年,有些地生兰寿命也可达几十年^[20,34],种群动态方面的研究也就要持续很长的时间;2) 兰科植物的果实虽然具有很多粒微小种子,而大部分种类的种子没有分化完全,缺乏子叶和胚乳,萌发需要特殊的共生菌^[35]。在野外状态下种子很容易散播到不适宜萌发的地方或被土壤动物或寄生真菌致死,损耗了大量的种子,影响幼苗的补充,即有性繁殖对于种群的贡献是非常小的,来自于广种薄收的 r -对策^[36],从而在种群统计学研究中编制生殖力表时,数据很难获得;3) 附生兰科植物的生长很容易受到附生基质波动的影响,如树皮的脱落、树枝的断落或者大树的倒落,而一些地生兰科植物具有休眠特性^[37-38],很难确定植株死亡还是休眠。这些特征又会影响数据的完整性,从而导致结论难以解释。

7 展 望

种群动态研究是揭示物种濒危机制的重要方法之一,为了科学有效地保护我国 1300 多种野生兰科植物资源,亟待从以下几方面开展种群动态方面的研究:

1) 深入开展物种生物学特征的调查。兰科植物为多年生草本,既可以进行有性繁殖也可以进行无性繁殖,因此兰科植物也属于克隆植物,在种群动态研究过程中,应该从个体与组成个体的构件两个层次来分析。作为构件生物,植物体也有年龄结构,是由年轻的、正在生长发育的和参与繁殖的部分与衰老的部分组成的,并且叶、枝和根的活动性也随着年龄变化而的变化。

2) 通过生命表和生殖力表的编制、存活曲线和年龄锥体的绘制,探讨兰科植物种群动态变化;建立 Leslie 矩阵模型预测种群动态变化情况,以连续增长模型 $N_t = N_0 e^{rt}$ 和密度制约增长模型定量预测兰科植物种群数量的变化。

3) 开展长期的种群动态监测。植物种群数量动态是植物个体生存能力与外界环境相互作用的结果。只有通过长期的观测,才能准确地分析影响兰科植物种群大小的因素。

4) 开展集合种群研究。近年来,由于我国土地利用方式的改变强烈影响了物种的分布格局,使原来完整的种群割裂成许多离散的种群,处于这种格局中的兰科植物是否能够长久生存下来,这就需要通过集合种群的研究来回答这个问题。而且通过集

合种群的研究 我们可以判断是保护兰科植物现有的种群还是保护所有的种群,这对于保护生物学家制定合理的保护策略具有重要的价值。

总之,将种群生态学原理应用于兰科植物种群动态研究以探讨其濒危机制,这对于占中国 90% 以上保护物种的兰科植物的保护具有重要意义。

致谢 本文写作中刘仲健教授给予了宝贵的建议,表示感谢。

参考文献

- [1] Wang X-P (王晓鹏), Wan C-D (宛传丹), Xu R-S (徐如松), *et al.* Preliminary study on population structure of *Dalbergia hupeana* in Huangfushan of Anhui Province, China. *Guihaia* (广西植物), 2006, **26**(2): 163–166 (in Chinese)
- [2] Hong W (洪伟), Wang X-G (王新功), Wu C-Z (吴承祯), *et al.* Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(6): 1109–1112 (in Chinese)
- [3] Gustavo AR. The Orchids Family // IUCN/SSC Orchid Specialist Group, ed. Orchids-Status Survey and Conservation Action Plan. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 1996: 3–4
- [4] Benzing DH. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota. Cambridge: Cambridge University Press, 1990
- [5] Tremblay RL. Distribution and dispersion patterns of individuals in nine species of *Lepanthes* (Orchidaceae). *Biotropica*, 1997, **29**: 38–45
- [6] Catling PM, Brownell VR, Lefkovitch LP. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: Distribution, colonization, and association. *Lindleyana*, 1986, **1**: 194–202
- [7] Tremblay RL, Ackerman JD. The genetic structure of orchid populations and its evolutionary importance. *Lankersteriana*, 2003, **77**: 87–92
- [8] Tamm CO. Behaviour of some orchid populations in a changing environment: Observations on permanent plots, 1943–1990 // Wells TCE, Willems JH, eds. Population Ecology of Terrestrial Orchids. Hague: SPB Academic Publishing, 1991: 1–13
- [9] Koopowitz H. Orchids and Their Conservation. London: B. T. Batsford Ltd, 2001
- [10] Vanhecke L. Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation // Wells TCE, Willems JH, eds. Population Ecology of Terrestrial Orchids. Hague: SPB Academic Publishing, 1991: 15–17
- [11] Wells TCE, Cox R. Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: Some results from a ten years study // Wells TCE, Willems JH, Ed. Population Ecology of Terrestrial Orchids. Hague: SPB Academic Publishing, 1991: 47–61
- [12] Hutchings MJ. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Miller. III. Demography over three decades. *Journal of Ecology*, 2010, **98**: 867–878
- [13] Zotz G, Schmidt G. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation*, 2006, **129**: 82–90
- [14] Winkler M, Hulber K, Hietz P. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany*, 2009, **104**: 995–1004
- [15] Harper JL, Bell AD. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Anderson RM, eds. Population Dynamics. Oxford: Blackwell, 1979: 29–52
- [16] Kershaw KA, Looney JHH. Quantitative and Dynamic Plant Ecology. 3rd Ed. London: Edward Arnold, 1985
- [17] Doncaster CP. The spatial distribution of ant nests on Ramsey Island, South Wales. *Journal of Animal Ecology*, 1981, **50**: 195–218
- [18] Liu Z-J (刘仲健), Chen L-J (陈利君), Rao W-H (饶文辉), *et al.* Correlation between numeric dynamics and reproductive behavior in *Cypripedium lentiginosum*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(1): 111–121 (in Chinese)
- [19] Liu Z-J (刘仲健), Chen L-J (陈利君), Liu K-W (刘可为), *et al.* Climate warming brings about extinction tendency in wild population of *Cymbidium sinense*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(7): 3443–3455 (in Chinese)
- [20] Sun R-Y (孙儒泳), Li B (李博), Zhuge Y (诸葛阳), *et al.* General Ecology. Beijing: Higher Education Press, 1997 (in Chinese)
- [21] Zotz G. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 1998, **14**: 725–741
- [22] Wu C-Z (吴承祯), Hong W (洪伟), Xie J-S (谢金寿), *et al.* Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2000, **11**(3): 333–336 (in Chinese)
- [23] Janeckova P, Wotavova K, Scho delbauerova I, *et al.* Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial Orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 2006, **129**: 40–49
- [24] Coates F, Lunt ID, Tremblay RL. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasopphyllum correctum* D. L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 2006, **129**: 59–69
- [25] Liu ZJ, Chen LJ, Zhou Q. The mix-breeding strategy of *Paphiopedilum armeniacum* (Orchidaceae) // Huttunen N, Sinisalo T, eds. Plant Breeding. New York: Nova Science Publishers Inc., 2009: 59–113
- [26] Gilpin M, Hanski I. Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations. London: Academic Press, 1991
- [27] Husband BC, Barrett SCH. A metapopulation perspective

- tive in plant population biology. *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 461–469
- [28] Snall T, Ehrlén, Rydin H. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology*, 2005, **86**: 106–115
- [29] Tremblay RL, Ackerman JD, Durrell K. Do epiphytic orchids behave as metapopulations? Evidence from colonization, extinction rates and asynchronous population dynamics. *Biological Conservation*, 2006, **129**: 70–81
- [30] Eriksson O. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 1993, **68**: 371–374
- [31] Jacquemyn R, Brys MH, Willems JH. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biological Conservation*, 2007, **134**(1): 14–21
- [32] Jacquemyn R, Brys MH, Willems JH. Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biological Conservation*, 2007, **134**: 14–21
- [33] Chen S-C (陈心启), Ji Z-H (吉占和). The Orchids of China. Beijing: China Forestry Press, 1998 (in Chinese)
- [34] Luo Y-B (罗毅波), Jia J-S (贾建生), Wang C-L (王春玲). A general review of the conservation status of Chinese orchids. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2003, **11**(1): 70–77 (in Chinese)
- [35] Larson RJ. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 1992, **13**: 50–56
- [36] Rasmussen HN. Terrestrial Orchids from Seed to Mycotrophic Plant. Cambridge: Cambridge University Press, 1995
- [37] Sun R-Y (孙儒泳), Li Q-F (李庆芬), Niu C-J (牛翠娟), et al. Basic Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2002 (in Chinese)
- [38] Wells TCE. Population ecology of some terrestrial orchid// Synge H, ed. The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1981: 281–295
- [39] Farrell L. Biological flora of the British Isles: *Orchis militaris* L. *Journal of Ecology*, 1985, **73**: 1041–1053

作者简介 刘 强,男,1980年生,硕士研究生,助理研究员.主要从事兰科植物保护生物学研究. E-mail: liuq@xtbg.org.cn

责任编辑 李凤琴
