

云南墨江极小种群物种铁竹的种群结构与群落特征

喻丁香 杜凡^{*} 石明 杨聪 代俊

西南林业大学林学院, 昆明 650224

摘要 铁竹(*Ferocalamus strictus*)分布在云南南部局部区域, 其数量少, 分布范围狭窄, 为云南省极小种群物种。对铁竹野生种群结构及其所在群落特征进行研究可以了解其濒危机制提供科学依据, 也可为其保护提供前期研究基础。该研究通过对墨江铁竹野生资源的调查, 从物种组成、种群密度、种群存活曲线和死亡因素等方面, 分析铁竹的种群结构及其所在群落特征。结果表明: (1)墨江铁竹种群所在群落的外貌、物种组成均具有山地雨林的特征; (2)墨江铁竹种群密度为 $2.04 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$; 铁竹种群的存活曲线介于Deevey-I型和Deevey-II型之间; 铁竹种群的净增殖率(R_0)为1.10, 表明铁竹种群处于增长阶段; (3)导致铁竹死亡的原因有人为砍伐、自然枯立、退笋及昆虫啃食, 其中人为砍伐所占比例最大; (4)铁竹为南亚热带森林竹种, 属中型竹类, 节间长度从基部3–4节起突然伸长, 最长超过1 m, 在竹类植物中居于前列, 这与其适应热带山地雨林环境密切相关。
关键词 铁竹; 物种组成; 种群数量; 节间特征; 墨江

喻丁香, 杜凡, 石明, 杨聪, 代俊 (2018). 云南墨江极小种群物种铁竹的种群结构与群落特征. 植物生态学报, 42, 938–945. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0055

Community characteristics and population structure of *Ferocalamus strictus*, a rare species in Mojiang, Yunnan, China

YU Ding-Xiang, DU Fan^{*}, SHI Ming, YANG Cong, and DAI Jun

College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract

Aims As an endangered wild species with extremely small populations, *Ferocalamus strictus* is narrowly distributed in South Yunnan with a small number of individuals. The survey of population structure and community characteristics of the wild population of *F. strictus* can facilitate understanding its endangered system and mechanisms and provide preliminary research basis for its protection.

Methods We investigated the community and population structure of *F. strictus*, including species composition, population density, population survivorship curve and death factors by plot surveying and sampling.

Important findings The community in which population of *F. strictus* is located in Mojiang has some characteristics of mountain rainforests in terms of appearance and species composition. The population density of *F. strictus* was $2.04 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$. The survivorship curve of *F. strictus* was between Deevey-I and Deevey-II. The net proliferation rate (R_0) of *F. strictus* population was 1.10, which indicates an expanding population of *F. strictus*. The death of *F. strictus* is caused by human logging, natural death, shoot degradation and insects feeding. Among them, artificial cutting accounts for the largest proportion. *Ferocalamus strictus* is a species of forest bamboos distributed in the South Asian subtropics, which is a medium-sized bamboo species. Its internode length change suddenly from the base 3–4 nodes. The longest ones exceed 1 m, which ranks at the top of all bamboo species and is closely related to its adaptation to the tropical mountain rainforest environment.

Key words *Ferocalamus strictus*; species composition; population size; internode characteristic; Mojiang

Yu DX, Du F, Shi M, Yang C, Dai J (2018). Community characteristics and population structure of *Ferocalamus strictus*, a rare species in Mojiang, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 938–945. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0055

种群是构成群落的基本单位, 了解其结构不仅有助于了解种群数量动态及发展趋势, 也是群落及生态系统研究的基础; 而群落以种群为基础, 对种群的数量、空间结构和分布又产生实质性影响(康华

靖等, 2007; 黄祥童等, 2018)。由于环境变化和生境消失, 使许多物种的种群数量低于稳定存活界限的最小生存界线, 濒临灭绝危险, 需要优先保护(孙卫邦和韩春艳, 2015; 黄祥童等, 2018)。极小种群是近

收稿日期Received: 2018-03-07 接受日期Accepted: 2018-09-10

* 通信作者Corresponding author (kmdufan@163.com)

年来保护生物学领域提出的新概念, 在“分布地域狭窄”、“受到外界因素胁迫干扰”和“种群及个体数量少”等物种选列指标上有具体量化, 突出了野生植物保护的重点和保护的本质, 从种群的角度提出更注重实际的保护措施(杨文忠等, 2015)。分析极小种群野生植物的种群结构及群落特征, 有助于评估其生存状况和预测未来的发展动态(黄祥童等, 2018), 对揭示其长期生存潜力和种群维持机制有重要意义(Hedrick, 2005; Aguilar *et al.*, 2006)。

铁竹(*Ferrocalamus strictus*)系禾本科铁竹属(*Ferrocalamus*)中型散生竹类; 节间超过1 m, 是节间最长的竹类植物; 其笋质硬、味苦, 不堪食用; 秆极坚硬, 是制作弩、竹筷和毛线编织针棒的上乘材料。铁竹属由竹类学家耿伯介和薛纪如于1982年建立(耿伯介和薛纪如, 1982), 建立时仅含模式种铁竹, 零星分布于云南南部金平和绿春, 近年来又发现于纬度更偏北的墨江哈尼族自治县(李恩良等, 2015)。据最新资料, 铁竹属含3种, 其中铁竹和裂箨铁竹(*F. rimosivaginus*)分布于云南南部(温太辉, 1984), 另一种*F. fibrillosus*分布于越南(Nguyen *et al.*, 2012)。模式种铁竹分布区狭窄, 个体数量少, 2009年被云南省林业厅和云南省科学技术厅列为云南省极小种群物种。目前有关铁竹的研究除新种的描述外, 未见其他报道。本研究通过对铁竹种群所在群落的物种组成、种群密度、种群存活曲线、死亡因素等进行分析, 以期阐明其濒危原因, 为铁竹的保护提供理论依据。

1 研究区概况

墨江哈尼族自治县地处云南南部哀牢山中段主脉以西, 介于101.13°–102.07° E, 22.85°–23.98° N之间, 地势自西北向东南倾斜, 地貌类型复杂多样, 属亚热带半湿润山地季风气候。县城(海拔约1 315 m)年平均气温17.8 °C, 最冷月平均气温11.5 °C, 极端最低温–4 °C, 无霜期306天; 全年总日照时间2 161.2 h; 年降水量1 338 mm, 干湿季分明, 5–10月为雨季, 11月至次年4月为干季; 平均年蒸发量1 696.7 mm, 相对湿度80%。研究区位于县城北边的杨仕岭(101.72° E, 23.46° N), 海拔1 500–1 690 m, 该区为墨江县城周边重要的水源林, 2000年被划为省级公益林, 其地带性植被属于季风常绿阔叶林, 以单果柯(*Lithocarpus pseudoreinwardtii*)、多穗柯(*L.*

polystachyus)、耳叶柯(*L. grandifolius*)等壳斗科乔木为优势种, 森林植被保存完好。该区有3小片铁竹分布点, 面积分别约6 580 m²、430 m²和260 m²; 海拔1 510–1 530 m, 地形为沟箐, 坡度20°–40°, 地表湿润, 枯枝落叶层厚8–12 cm, 腐质层厚6–15 cm, 土壤为红壤, 微酸性, 厚度45–65 cm(李恩良等, 2015)。

2 研究方法

2.1 野外调查

2017年6月和9月进行野外调查, 共计15天。铁竹分布零散, 把3小片分布区视为3个样地, 各设置1个15 m × 15 m的样方用于铁竹种群所在群落的结构调查, 详细记录样方的坡度、坡向、坡位、海拔、受干扰程度; 记录构成群落乔木层、灌木层、草本层、层间植物的名称、盖度、高度、胸径、物候和生活力等。

另在铁竹的3个样地内设置16个面积为5 m × 5 m的小样方用于铁竹种群结构调查, 记录铁竹的株数、年龄结构、发笋数、死亡株数、死亡原因等, 并推算样地内铁竹的总株数。

在样地内选取5株标准竹(本研究标准竹是指符合样地内平均胸径的铁竹), 自秆基处截断, 调查内容包括胸径(本研究的胸径是指铁竹高1.3 m处的节节间中部的粗度)、节间长度、竹节数(从铁竹竹兜以上开始计数, 将竹节依次编号为1、2、3、4……称为节位数)等。

2.2 数据处理

2.2.1 铁竹秆龄划分

参照前人对竹子年龄结构的划分方法(秦自生等, 1993; 周芳纯, 1998; 辉朝茂和杨宇明, 2002), 结合铁竹的特征, 以竹秆表面颜色、秆箨保留情况、分枝发生与生长、叶片颜色及叶量、梢头状态、附生物等指标, 将铁竹分为1年生(竹笋–幼竹)、2年生(翌年)、3年生、4年生、5年生、>5年生共计6个龄级。

2.2.2 铁竹种群密度

$$\text{铁竹种群密度: } N_d = S/A \quad (1)$$

式中, N_d 为种群密度, S 为样地内铁竹的总株数, A 为样地面积。

2.2.3 铁竹种群静态生命表、存活曲线和生殖力表的编制

统计铁竹各秆龄株数, 以其为基础, 编制铁竹

种群静态生命表, 实际分析中, 存在死亡率为负数的情况, 故采用匀滑技术对数据进行处理(江洪, 1992); >5年生的铁竹不能区分到具体的秆龄, 故未作分析。根据铁竹种群静态生命表, 以秆龄为横坐标, 以各秆龄内标准化存活数为纵坐标, 绘制铁竹种群的存活曲线。计算公式如下:

$$n_x = (a_x/a_0) \times 1000 \quad (2)$$

$$d_x = n_x - n_{x+1} \quad (3)$$

$$q_x = (d_x/n_x) \times 100\% \quad (4)$$

$$L_x = (n_x + n_{x+1})/2 \quad (5)$$

$$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} \cdots + L_{x+l} \quad (6)$$

$$e_x = T_x/n_x \quad (7)$$

式中, x 为秆龄; a_x 为 x 秆龄内实际存活数; n_x 为 x 年龄开始时标准化的存活数(一般校正为1 000); d_x 为 x 到 $x+1$ 秆龄间隔期内标准化死亡数; q_x 为 x 年龄期死亡率 d_x 与该期开始个数 n_x 的比值; L_x 为从 x 到 $x+1$ 年龄期间还存活的个体数; T_x 为 x 年龄至超过 x 年龄的个体总数; e_x 为进入 x 年龄个体的生命期望。

依据静态生命表进一步编制生殖力表: 分年龄组计算 l_x 、 b_x 、 $l_x b_x$ 、 $x l_x b_x$ 的值, 再按以下公式计算种群净增殖率(R_0)、种群内禀增殖率(r_m)、种群世代平均周期(T)(本研究指铁竹种群发笋平均周期)和种群加倍时间(t)(江洪, 1992)。

$$R_0 = \sum l_x b_x \quad (8)$$

$$r_m = \ln R_0 / T \quad (9)$$

$$T = \sum x l_x b_x / \sum l_x b_x \quad (10)$$

$$t = \ln 2 / r_m \quad (11)$$

式中, l_x 为在 x 秆龄时的存活率; b_x 为在 x 秆龄所有植株个体的发笋总数除以该秆龄中所有植株个体总数的平均值。

3 结果和分析

3.1 物种组成

墨江铁竹片段化生长在杨仕岭局部生境湿润的沟箐边。群落分为4层, 即乔木层、灌木层、草本层、层间层(表1)。

乔木层盖度30%–40%, 高15–23 m, 共12种, 如绒毛肉实树(*Sarcosperma kachinense*)、钝叶桂(*Cinnamomum bejolghota*)、云桂暗罗(*Polyalthia petelotii*)等。

灌木层盖度约90%。以铁竹为优势, 盖度50%–80%, 高5–10 m; 其他还有云南瓦理棕(*Wall-*

ichia mooreana)、尖子木(*Oxyspora paniculata*)、云南叶轮木(*Ostodes katharinae*)、云南斑籽木(*Baliospermum calycinum*)、露兜树(*Pandanus tectorius*)等散布其中, 高0.5–4.5 m。

由于灌木层盖度高, 草本层发育较弱、疏散, 盖度约5%, 高0.1–1.2 m。但是种类丰富, 共计14种, 如金毛狗蕨(*Cibotium barometz*)、大叶仙茅(*Curculigo capitulate*)、山姜(*Alpinia japonica*)、黄花胡椒(*Piper flaviflorum*)等。

层间植物丰富, 如巴豆藤(*Craspedolobium unijugum*)、爬树龙(*Rhaphidophora decursiva*)、买麻藤(*Gnetum montanum*)等; 此外还有石柑子(*Pothos chinensis*)、铁角蕨(*Asplenium trichomanes*)等附生植物; 林下有腐生植物水晶兰(*Monotropa uniflora*)出现, 表明铁竹生境高度湿润。

从外貌看, 铁竹种群所在群落的林层较高, 层次结构不明显, 层间植物发达。组成物种则包括典型山地雨林成分, 如绒毛肉实树、云桂暗罗、云南瓦理棕、露兜树、金毛狗蕨、爬树龙等。虽然杨仕岭的地带性植被属于季风常绿阔叶林, 但铁竹生长的小环境为更加湿润的静风沟箐, 有较多山地雨林的物种出现, 因此其群落片段所属的植被类型具有山地雨林的特征。

3.2 铁竹种群数量

3.2.1 铁竹种群密度

种群密度是影响种群数量动态的主要因素, 通常被认为是种群自身数量调节的作用系统(秦自生等, 1993)。杨仕岭铁竹的分布面积很小, 3个分布点的总面积约7 270 m²。根据样方调查估算, 研究区铁竹数量约14 870株, 种群密度为2.04株·m⁻²(表2)。其中样地1约14 400株, 其面积约6 580 m², 种群密度为2.20株·m⁻²; 样地2约350株, 其面积约430 m², 种群密度为0.81株·m⁻²; 样地3约120株, 其面积约260 m², 种群密度为0.46株·m⁻²。

3.2.2 铁竹种群静态生命表和存活曲线

生命表分析结果(表3)显示, 随着铁竹种群年龄的增加, 存活数逐渐减少, 个体的生命期望值呈递减趋势。由存活曲线(图1)可以看出, 铁竹种群的存活曲线介于Deevey-I型和Deevey-II型之间, 死亡数先减少后增加再减少, 且3–5年生的死亡率分别大于1年生和2年生的死亡率, 以3年生最大。表明铁竹种群从竹笋–幼竹进入到2–3年生的比例相对较大,

表1 铁竹种群所在群落的物种组成
Table 1 Species composition of the community in which population of *Ferrocalamus strictus* is located

物种 Species	相对优势度 Relative dominance	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	重要值 Important value	物种 Species	相对优势度 Relative dominance	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	重要值 Important value
铁竹 <i>Ferrocalamus strictus</i>	48.41	98.27	2.78	49.82	尖子木 <i>Oxyspora paniculata</i>	0.30	0.01	1.85	0.72
绒毛肉实树 <i>Sarcosperma kachinense</i>	11.53	0.09	2.78	22.19	毛狗骨柴 <i>Diplospora fruticosa</i>	0.30	0.01	1.85	0.72
西南木荷 <i>Schima wallichii</i>	6.45	0.05	2.78	3.80	云南瓦理棕 <i>Wallichia mooreana</i>	0.46	0.02	0.93	0.47
胡椒 <i>Piper nigrum</i>	6.92	0.23	2.78	3.31	露兜树 <i>Pandanus tectorius</i>	0.46	0.01	0.93	0.47
黄花胡椒 <i>Piper flaviflorum</i>	4.38	0.15	2.78	2.44	云南斑籽木 <i>Baliospermum calycinum</i>	0.46	0.01	0.93	0.47
岭罗麦 <i>Tarennoidea wallichii</i>	0.92	0.02	2.78	2.33	山姜 <i>Alpinia japonica</i>	0.46	0.01	0.93	0.47
尼泊尔水东哥 <i>Saurauia napaulensis</i>	1.84	0.01	0.93	2.23	云南叶轮木 <i>Ostodes katharinae</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
桂木 <i>Artocarpus nitidus</i> subsp. <i>lingnanensis</i>	1.15	0.02	2.78	2.16	三对节 <i>Clerodendrum serratum</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
纸叶琼楠 <i>Beilschmiedia pergamentacea</i>	0.69	0.02	2.78	2.00	亮叶龙船花 <i>Ixora fulgens</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
钝叶桂 <i>Cinnamomum bejolghota</i>	0.69	0.02	2.78	1.72	玉兰叶木姜子 <i>Litsea magnoliifolia</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	0.69	0.02	2.78	1.59	楸木 <i>Aralia chinensis</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
云桂暗罗 <i>Polyalthia petelotii</i>	0.69	0.02	2.78	1.48	大果榕 <i>Ficus auriculata</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
地不容 <i>Stephania epigaea</i>	0.92	0.05	2.78	1.25	散生女贞 <i>Ligustrum confusum</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	0.69	0.02	2.78	1.24	西南山茶 <i>Camellia pitardii</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
四角蒲桃 <i>Syzygium tetragonum</i>	0.69	0.01	1.85	1.24	滇南赤车 <i>Pellionia paucidentata</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
石韦 <i>Pyrrosia lingua</i>	0.69	0.07	2.78	1.18	大叶仙茅 <i>Curculigo capitulata</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
石柑子 <i>Pothos chinensis</i>	0.69	0.06	2.78	1.18	金毛狗蕨 <i>Cibotium barometz</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
蛇根草 <i>Ophiorrhiza mungos</i>	0.69	0.05	2.78	1.17	鸭跖草 <i>Commelina communis</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>	0.69	0.03	2.78	1.17	花薹芋 <i>Amorphophallus konjac</i>	0.23	0.01	0.93	0.39
三叶崖爬藤 <i>Tetrastigma hemsleyanum</i>	0.53	0.04	2.78	1.12	爬树龙 <i>Rhaphidophora decursiva</i>	0.18	0.02	0.93	0.38
铁角蕨 <i>Asplenium trichomanes</i>	0.41	0.15	2.78	1.11	巴豆藤 <i>Craspedolobium schochii</i>	0.12	0.01	0.93	0.35
匍匐堇菜 <i>Viola pilosa</i>	0.53	0.03	2.78	1.11	密花豆 <i>Spatholobus suberectus</i>	0.05	0.01	0.93	0.33
莎草一种 <i>Cyperus</i> sp.	0.30	0.04	2.78	1.04	桂叶素馨 <i>Jasminum laurifolium</i>	0.02	0.03	0.93	0.33
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	0.69	0.01	0.93	1.04	带叶卷瓣兰 <i>Bulbophyllum taeniophyllum</i>	0.02	0.03	0.93	0.33
瓦韦 <i>Lepisorus thunbergianus</i>	0.46	0.11	1.85	0.81	水晶兰 <i>Monotropa uniflora</i>	0.02	0.01	0.93	0.32
乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	0.46	0.03	1.85	0.78	毛柱马钱 <i>Strychnos nitida</i>	0.02	0.01	0.93	0.32
小绿刺 <i>Capparis urophylla</i>	0.46	0.01	1.85	0.78	买麻藤 <i>Gnetum montanum</i>	0.02	0.01	0.93	0.32
九节 <i>Psychotria asiatica</i>	0.46	0.01	1.85	0.78	薯蓣 <i>Dioscorea polystachya</i>	0.02	0.01	0.93	0.32
三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	0.30	0.06	1.85	0.74	独子藤 <i>Celastrus monospermus</i>	0.02	0.01	0.93	0.32

表中排序按重要值(IV)降序排列; IV = (相对优势度+相对频度+相对多度)/3; 乔木层相对优势度是指相对显著度; 灌木层相对优势度是指相对盖度。
The order in the table is sorted in a descending order of Important Value (IV). IV = (Relative dominance + Relative frequency + Relative abundance)/3. The relative dominance of the tree layer refers to the relative significance. The relative dominance of the shrub and herb layers refer to the relative coverage.

表2 铁竹种群密度
Table 2 Population density of *Ferrocalamus strictus*

样地 Plot	总数 Total (ind.)	面积 Area (m ²)	种群密度 Population density (ind.·m ⁻²)
1	14 400	6 580	2.20
2	350	430	0.81
3	120	260	0.46
Total	14 870	7 270	2.04

表3 铁竹种群静态生命表
Table 3 Time-specific life table of the *Ferrocalamus strictus* population

<i>x</i>	<i>a_x</i>	<i>n_x</i>	<i>d_x</i>	<i>q_x</i>	<i>L_x</i>	<i>T_x</i>	<i>e_x</i>
1	84	1 000	143	14.30	928.50	3 040.50	3.04
2	72	857	36	4.20	839.00	2 112.00	2.46
3	69	821	214	26.07	714.00	1 273.00	1.55
4	51	607	96	15.82	559.00	559.00	0.92
5	43	511					

a_x, *x* 龄内实际存活数; *d_x*, *x* 到 *x* + 1 龄间隔期内标准化死亡数; *e_x*, 进入 *x* 龄个体的生命期望; *L_x*, 从 *x* 到 *x* + 1 龄期间还存活的个体数; *n_x*, *x* 龄开始时标准化的存活数(一般校正为1000); *q_x*, *x* 龄期死亡数 *d_x* 与该期开始个数 *n_x* 的比值; *T_x*, *x* 龄至超过 *x* 龄的个体总数; *x*, 龄。
a_x, survival number of *x* age class; *d_x*, standardized number of mortality from age *x* to *x* + 1; *e_x*, life expectation of individual in age *x* class; *L_x*, number of survivors from age *x* to *x* + 1; *n_x*, standardized number of survivors at the beginning of age *x*; *q_x*, mortality rate from *x* to *x* + 1 age class; *T_x*, total individual number of age *x* and beyond; *x*, clum age.

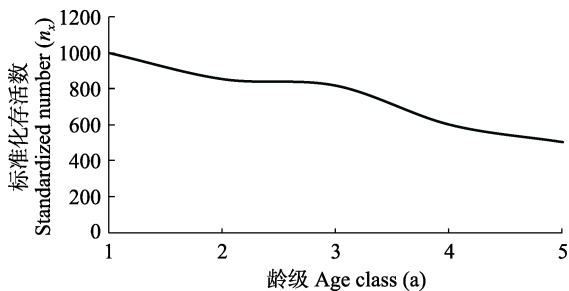


图1 铁竹种群的存活曲线。
Fig. 1 Survivorship curve of the *Ferrocalamus strictus* population.

但是从3年生进入到4–5年生的机会比较少。出现此种现象可能与铁竹的死亡原因有关。

3.2.3 铁竹种群生殖力

生殖力表(表4)分析结果显示, 铁竹种群的净增殖率(*R*₀)为1.10, *R*₀ > 1, 表明铁竹种群为增长型(按发笋率计算)。内禀增殖率(*r*_m)为0.04, 瞬时出生率大于死亡率, 说明铁竹种群在理想的状态下, 其种群数量具有增长的潜能。铁竹的平均发笋周期(*T*)大致为2.71 a, 种群加倍时间(*t*)理论上是19.70 a, 该值主要是从生存与营养空间无限的指数增长的前提下的一个推断, 这与铁竹种群实际增长情况可能不符, 因此种群约20 a加一倍的推论只是一个理论的参考。

表4 铁竹种群生殖力表
Table 4 Fecundity schedule of the *Ferrocalamus strictus* population

<i>x</i>	<i>l_x</i>	<i>b_x</i>	<i>l_xb_x</i>	<i>xl_xb_x</i>
1	1.00	0.00	0.00	0.00
2	0.86	0.41	0.35	0.71
3	0.82	0.88	0.72	2.17
4	0.61	0.04	0.02	0.10
5	0.51	0.00	0.00	0.00
<i>R</i> ₀ = 1.10				
<i>r</i> _m = 0.04				
<i>T</i> = 2.71				
<i>t</i> = 19.70				

b_x, 在 *x* 龄所有植株个体的发笋总数除以该龄中所有植株个体总数的平均值; *l_x*, 在 *x* 龄时的存活率; *R*₀, 种群净增殖率; *r*_m, 种群内禀增殖率; *t*, 种群加倍时间; *T*, 种群世代平均周期; *x*, 龄。
b_x, the average number of the total shoots of all plant individuals divided by all plant individuals at *x* age; *l_x*, Survival rate at *x* age; *R*₀, net proliferation rate; *r*_m, intrinsic rate of increase; *t*, double population time; *T*, mean generation time; *x*, clum age.

3.3 铁竹种群的死亡因素

导致铁竹死亡的原因有人为砍伐、自然枯立、退笋、昆虫啃食(图2)。所占比例最大的是人为砍伐, 占45%, 因铁竹幼笋质硬、味苦, 不能食用, 很少被采挖, 但其秆极坚硬, 常被用作菜园的架子, 依据伐桩痕迹, 遭砍伐的铁竹龄多 ≥ 3年生。其次是自然枯立, 占32%, 枯立竹的龄多 > 3年生, 可能与种内竞争和自疏有关。退笋和昆虫啃食的比例都较低, 分别约15%、8%, 早期的退笋可能主要与母竹的营养有关; 直锥大象(*Cyrtotrachelus thompsoni*)啃食过的铁竹幼笋, 很少死亡, 大部分第二年会从被啃食竹节下方的芽发出新的分枝, 但是影响干材的干型和竹材。

3.4 铁竹节间特征

节间长是竹类植物的个体特征之一, 具有明显较长的节是竹类植物快速生长的需要。铁竹是南亚热带的森林竹种, 其节间特征显得特别突出。

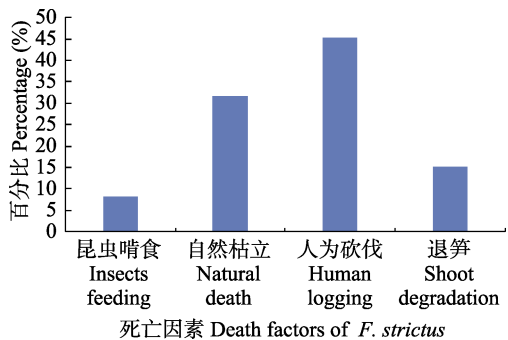


图2 铁竹种群的死亡率。
Fig. 2 Death rate of *Ferrocalamus strictus*

铁竹节间长度超过1 m。铁竹同一竹秆节间长度变化通常呈单峰曲线规律, 即“短-长-短”变化趋势。铁竹节数11–20节, 峰值出现在第7–9节(图3)。尤为特别的是, 其基部节间伸长变化幅度巨大, 如从1–2节的2.5–16.0 cm跳跃到第3–4节的44–60 cm, 增加幅度为174%–936%, 这种节间突然伸长的特性(图4D), 与耿伯介和薛纪如对铁竹竹秆节间“自短缩节以上的节间即突然正常增长”的描述相一致(耿伯介和薛纪如, 1982)。

4 讨论

4.1 铁竹种群所在群落的特征

墨江杨仕岭地处北回归线, 海拔1 500–1 690 m, 地带性植被为季风常绿阔叶林。铁竹仅分布该区沟

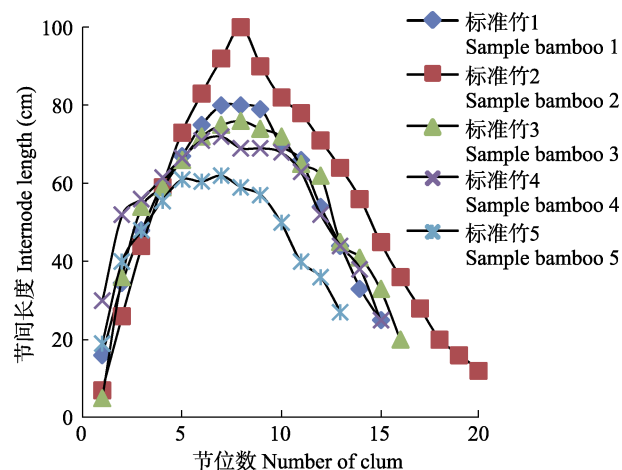


图3 铁竹节间生长曲线。

Fig. 3 Internode growth curve of *Ferrocalamus strictus*.

箐, 林下生长水晶兰科腐生草本植物水晶兰, 地表腐殖层厚, 比周边山坡季风常绿阔叶林的生境更湿润。在外貌上, 林层较高, 层次结构不明显, 层间植物发达; 在垂直结构上, 铁竹位于灌木层, 且高度明显高于其他物种, 均表明铁竹是南亚热带的一种森林竹种; 在物种组成上, 山榄科绒毛肉实树、番荔枝科云桂暗罗、茜草科岭罗麦(*Tarennoidea wallichii*)、猕猴桃科尼泊尔水东哥(*Saurauia napaulensis*)、桃金娘科四角蒲桃(*Syzygium tetragonum*)、棕榈科云南瓦理棕、露兜树科露兜树、大型蕨类植物金毛狗蕨、大型附生植物爬树龙、大型草本植物大叶仙茅等物种都是云南南部山地雨林较为典型的成分。因此虽然杨仕岭的地带性植被属于季风常绿阔叶林, 但从铁竹种群所在群落片段的外貌和物种组成看, 其群落表现出山地雨林的特征。

4.2 铁竹种群现状和发展趋势

铁竹种群的净增殖率(R_0)为1.10, 生殖参数值 $R_0 > 1$, 表明铁竹种群为增长型。且内禀增殖率(r_m)为0.04, $r_m > 0$, 说明未来铁竹种群数量在理想的状态下会不断扩大, 种群加倍时间(t)理论值约20 a。然而铁竹喜湿润, 铁竹种群所在群落具有山地雨林的特征。墨江杨仕岭海拔超过1 500 m, 其地带性植被属于季风常绿阔叶林。该区植被具备山地雨林特征的范围狭小, 仅见于局部湿润沟箐。研究区沿沟箐向上30–40 m的范围, 其植被迅速转变为以单果柯、多穗柯等壳斗科乔木为主的季风常绿阔叶林。与铁竹种群所在群落的生境相比, 季风常绿阔叶林较干

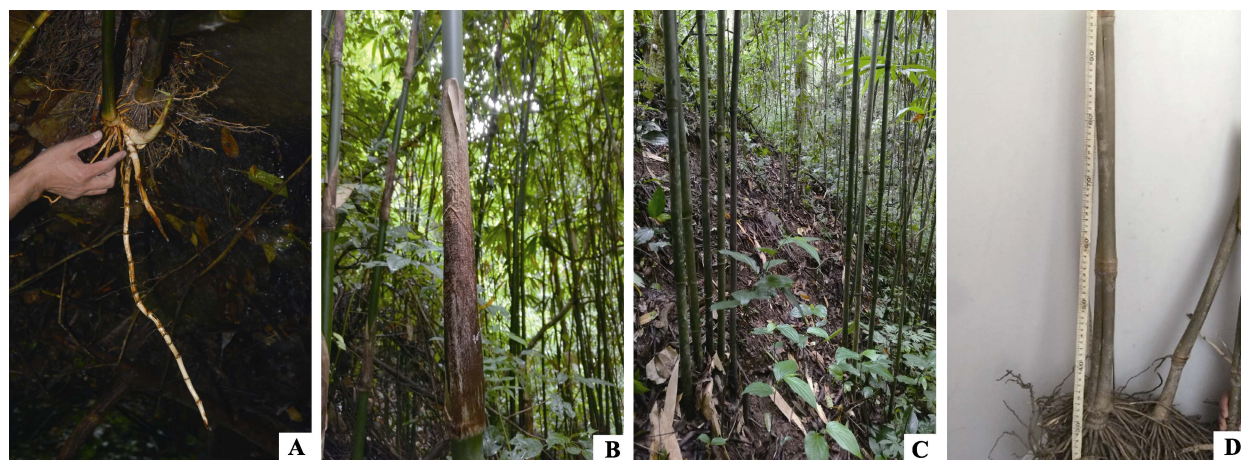


图4 铁竹地下茎(A)、箨叶(B)、秆具类似“多丛性”的现象(C)和铁竹秆基部节间长(D)。

Fig. 4 Rhizomes (A), leaf sheaths (B), a similar phenomenon with caespitose of clum (C) and internode length at the base (D) of *Ferrocalamus strictus*.

燥, 不适宜铁竹生长。因此在墨江杨仕岭, 当铁竹种群扩大到有限程度后, 由于受到较干燥的生境限制, 难以再扩大。所以现在的铁竹种群并非连片分布, 而是很零散地分布在沟箐周围, 且面积狭小; 铁竹作为散生竹类, 也出现种群密度高达 $2.04 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$ 的现象。

同时铁竹种群数量也受到死亡因素的影响。存活曲线一般分为3种类型, 其中Deevey-I型呈凸曲线, 早期死亡率很低, 但到达一定生理年龄时则大量死亡; Deevey-II型呈直线, 各年龄内的死亡率相近; Deevey-III型呈凹曲线, 幼龄期死亡率极高, 但成年以后死亡率变低而稳定(Deevey, 1947)。铁竹种群的存活曲线介于Deevey-I型和Deevey-II型之间, 死亡数先减少后增加再减少, 且3–5年生的死亡率分别大于1年生和2年生的死亡率, 以3年生最大。铁竹种群从竹笋–幼竹进入到2–3年生的比例相对较大, 但是从3年生进入到4–5年生的机会比较少。结合死亡原因分析, 铁竹幼笋期死亡原因主要为退笋和昆虫啃食, ≥ 3 年生的铁竹死亡原因多为人为砍伐和自然枯立, 且人为砍伐和自然枯立的比例远大于退笋和昆虫啃食的比例, 因此3–5年生的死亡率分别大于1年生和2年生的死亡率。

因为杨仕岭一直是墨江县城周边重要的水源林, 近年来, 附近居民多在该区修建取用饮用水的管道, 人为活动较多, 加之铁竹秆极坚硬的特性, 常用作菜园的架子, 因此砍伐铁竹的现象比较普遍。建议当地部门做好宣传工作, 帮助当地百姓认识铁竹, 了解铁竹的濒危程度及重要性, 在铁竹生长区域树立保护牌, 协调好铁竹保护工作与居民之间的利益, 加强就地保护。

4.3 铁竹发笋及生长特性

墨江铁竹是该物种分布纬度最北、海拔最高(超过1 500 m)的类群; 其发笋时间为5–9月, 比纬度偏南的金平县(102.52°E – 103.63°E , 22.43°N – 23.07°N)铁竹(分布海拔1 200 m以下)的发笋时间晚两个月, 与墨江雨季相一致。文献记载铁竹地下茎为单轴散生、箨片直立(耿伯介和薛纪如, 1982), 观察表明, 墨江铁竹的地下茎有复轴型, 且地面秆类似“多丛性”, 箨片有先直立后反折的现象(图4)。而文献描述铁竹的主要特征之一是地下茎为单轴散生型。因此铁竹地下茎的类型是否真为复轴型还是个别现象, 地面秆类似“多丛性”是否是地下茎类型的表现, 还是因

种群密度大, 竹鞭之间相互交错而形成? 墨江铁竹与现在铁竹的分布中心——金平, 无论在地理上还是海拔上都相隔甚远, 是什么原因导致目前的分布特点? 这些生态学问题均值得进一步研究。

铁竹节间超过1 m, 且节间长度在秆基部和分枝部位表现出特有的迅速跳跃式生长特性, 这可能与铁竹是南亚热带的森林竹类有关。铁竹高6–10 m, 粗4–5 cm, 节数为11–20节, 平均每节长30–50 cm。乔木状竹类慈竹(*Bambusa emeiensis*), 高7–9 m, 粗3.8–4.0 cm, 相对应的节数为28–32节, 平均每节长21–28 cm; 高5–6 m, 粗2–3 cm的刚竹(*Phyllostachys sulphurea* var. *viridis*), 节数为30–40节, 平均每节长12.5–20.0 cm。可见与其他竹类植物相比, 铁竹的节间数量明显少, 而平均节间长度却明显长。铁竹是亚热带高大森林下的灌木状竹种, 为争夺阳光, 需要迅速生长, 而节数少, 就必须依靠超长的节间和跳跃式的伸长, 才能快速生长到有利于进行光合作用的空间。这或许是铁竹节位数少而节间长度超长, 且基部节间呈迅速跳跃式生长的原因。

致谢 西南林业大学科技创新基金(C15073)资助。感谢墨江县林业局李恩良工程师、李帅峰副研究员、徐远杰博士等在野外调查和论文写作中给予的帮助。

参考文献

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a metaanalysis. *Ecology Letters*, 9, 968–980.
- Deevey ES Jr (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283–314.
- Hui CM, Yang YM (2002). *Chinese Bamboo Cultivation and Utilization Manual*. China Forestry Publishing House, Beijing. 41. [辉朝茂, 杨宇明 (2002). 中国竹子培育和利用手册. 中国林业出版社, 北京. 41.]
- Hedrick PW (2005). A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*, 59, 1633–1638.
- Huang XT, Yin H, Huang QJ, Cui KF, Zhao Y, Jin H, Liu QB, Duan HJ (2018). Characteristics of population structure and community species diversity of an extremely small population of protected *Phyllitis scolopendrium*. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2481–2492. [黄祥童, 尹航, 黄启健, 崔凯峰, 赵莹, 金慧, 刘启斌, 段红军 (2018). 极小种群野生植物对开蕨种群结构特征和群落物种多样性. 生态学报, 38, 2481–2492.]
- Jiang H (1992). *Population Ecology of Spruce*. China Forestry Publishing House, Beijing. 10–21. [江洪 (1992). 云杉种

- 群生态学. 中国林业出版社, 北京. 10–21.]
- Keng PJ, Xue JR (1982). *Ferrocalamus*, Bambusoideae, Trib. Arundinarieae, Sasinae. *Journal of Bamboo Research*, 1(2), 1–5. [耿伯介, 薛纪如 (1982). 铁竹属——我国竹类一新属. 竹子研究汇刊, 1(2), 1–5.]
- Kang HJ, Chen ZL, Liu P, He CY, Wei FM (2007). The population structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in Dapanshan Natural Reserve of Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 389–396. [康华靖, 陈子林, 刘鹏, 郝朝运, 韦福民 (2007). 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局. 生态学报, 27, 389–396.]
- Li EL, Zhou D, Du F, Hou ZQ (2015). Discovery of wild *Ferrocalamus strictus* community in Mojiang County. *Forest Inventory and Planning*, (4), 55–56. [李恩良, 周丹, 杜凡, 侯昭强 (2015). 墨江县发现野生铁竹群落. 林业调查规划, (4), 55–56.]
- Nguyen HN, Tran VT, Nguyen VT (2012). *Ferrocalamus fibrillosus* (Poaceae: Bambusoideae), a new species from Vietnam. *Annales Botanici Fennici*, 49, 206–208.
- Qin ZS, Taylor A, Liu J (1993). Determination of culm age of bamboo species as giant pandas staple food and assessment of their population dynamics. *Sichuan Environment*, (4), 26–29. [秦自生, 艾伦·泰勒, 刘捷 (1993). 大熊猫主食竹种秆龄鉴定及种群动态评估. 四川环境, (4), 26–29.]
- Sun WB, Han CY (2015). Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP). *Biodiversity Science*, 23, 426–429. [孙卫邦, 韩春艳 (2015). 论极小种群野生植物的研究及科学保护. 生物多样性, 23, 426–429.]
- Wen TH (1984). New taxa of Bambusoideae in China (I). *Journal of Bamboo Research*, (2), 23–47. [温太辉 (1984). 我国竹类新分类群 (之一). 竹子研究汇刊, (2), 23–47.]
- Yang WZ, Xiang ZY, Zhang SS, Kang HM, Shi FQ (2015). Plant species with extremely small populations (PSESP) and their significance in China's national plant conservation strategy. *Biodiversity Science*, 23, 419–425. [杨文忠, 向振勇, 张珊珊, 康洪梅, 史富强 (2015). 极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响. 生物多样性, 23, 419–425.]
- Zhou FC (1998). Stalk structure of bamboo. *Bamboo Research*, (1), 79–84. [周芳纯 (1998). 竹植物的秆形结构. 竹类研究, (1), 79–84.]

特邀编委: 李 睿 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答