

集合种群理论及其在野生植物保育中的应用

苏建荣, 缪迎春, 刘万德

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局普洱森林生态系统定位研究站, 云南 昆明 650224)

摘要: [目的] 探索集合种群理论研究现状及其在生物多样性保育中的应用。 [方法] 通过查阅国内外相关资料, 对集合种群理论的形成与发展、国内外研究现状、存在的问题及其在生物多样性保育中的应用进行归纳总结。 [结果] 集合种群概念产生于1970年, 主要指占据非连续生境斑块、局域种群间存在个体或繁殖体交流的复合体。集合种群主要包含5种结构类型, 不同的结构类型具有不同的动态特征及保护主体。目前, 国外集合种群理论已在生态学研究方面形成较完善的体系, 但在遗传学与适应性进化研究方面尚处于起步阶段; 中国的集合种群研究以文献研究为主, 基于数学模型的集合种群动态、生态位、Allee效应等纯理论的研究较多, 经验性、实证性研究案例较少。植物集合种群的研究还存在植物种子散播、定居等移殖过程分析难题, 制约着植物集合种群研究的发展。将数学方法、相关软件与传统生态学手段结合是解决以上难题的主要途径和方法。集合种群理论能够很好的分析濒危物种的空间分布、局域种群间的基因流强度、散布、定居等种群动态, 从而为濒危物种保护策略制订和保护技术开发提供理论依据和数据支持。 [结论] 今后的研究中, 应加强集合种群理论在遗传学方面的研究和濒危物种保育中的应用。

关键词: 集合种群; 野生植物; 保育

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)01-0145-05

Meta-Population Theory and Its Application in Wild Plant Conservation

SU Jian-rong, MIAO Ying-chun, LIU Wan-de

(Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Pu'er Forest Ecosystem Research Station of State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] The objective is to explore the advances in meta-population theory research and its application in biodiversity conservation. [Method] The formation and development, research status, problems and application in biodiversity conservation of meta-population theory were summarized via literature retrieval. [Result] The concept of meta-population, which means the complex of exchange between individuals or propagules in local population occupying discontinuous patches, was brought in 1970. There are five structure types and different structure type has different dynamic characteristics and protection objects. At present, lots of study on meta-population theory have been done in ecology, but there were few studies in genetics and adaptive evolution. The study on meta-population theory mainly focus on population dynamics, niche and Allee effect in China, but lack of empirical study. Some obstacles, such as analysis of dispersal and ecesis of seed, limited the development of meta-population theory. The combination of mathematics, related software and traditional ecology method maybe solve these problems. The meta-population theory can analyze the population dynamics of endangered species, such as the spatial distribution, gene flow, dispersal and ecesis, which can provide theory basis and data support for working out protection strategy

收稿日期: 2017-10-17

基金项目: 国家重点研发计划课题(2017YFC0505005)和国家自然科学基金(31470617)

作者简介: 苏建荣, 研究员, 博士生导师. 主要研究方向: 种群生态学、恢复生态学及生态系统功能与结构. E-mail: jianrongsu@vip.sina.com.

and exploiting protection technology. [**Conclusion**] The study of meta-population theory from the aspect of genetics and the application of meta-population theory in endangered species conservation should be strengthened.

Keywords: meta-population; wild plant; plant conservation

人类赖以生存、发展的生物多样性正在以空前的速度丧失和退化。生境破碎化是物种受威胁和濒危最重要的因素,全球 82% 的物种因此而遭受生存威胁^[1-4]。为有效保护生物多样性,岛屿生物地理学、种群生存力分析和集合种群等理论、方法应运而生,但仅有集合种群理论在实际研究与应用中最成功,并成为生物多样性保护的重要指导理论和研究的前沿与热点^[5-6]。集合种群、集合种群动态、集合种群在破碎景观中续存等概念逐渐被现代生态学接受、重视^[7-12]。

虽然我国的生物多样性丰富,但破坏特别严重。随着 70% 以上天然林的消失,生境破碎化和丧失严重,33% 以上的裸子植物处于濒危和稀有状态,13% 的被子植物受到生存威胁,采用新的理论与方法研究、探索生境破碎化趋势下的生物多样性保护已成为当前的紧迫任务^[4, 6, 13]。

1 集合种群理论的形成与发展

1970 年,Levins 首次提出集合种群的概念。McCauley 等^[14]把它推广为“占据非连续生境斑块,局域种群间存在个体或繁殖体交流的复合体”。根据局域种群间的相互关系,集合种群结构分为经典型、大陆-岛屿型、缀块型、非平衡态型和混合型等类型^[15]。不同的集合种群结构类型具有不同的动态特征,在应用时应严格区分^[16]。Freckleton 等^[17]研究表明:经典型集合种群需要一定数量的生境平衡局域种群的灭绝、移殖,应重点保护其生境;缀块型和非平衡态型集合种群的局部更新及流转率极低,个体存活对集合种群续存的影响很敏感,保护的重点是种群个体而非生境;混合型集合种群中生境和局域种群个体都是保护的核心,大面积的生境破坏和气候变化决定着它们的续存。可见,正确划分结构类型对制订保护策略和保护措施具有重要的意义和作用。

在集合种群的生态学方面,相继建立了空间现实模拟模型、状态转换模型、关联函数模型^[11],利用模型分析了灭绝、移殖平衡过程及集合种群的续存、灭绝条件^[14],发现了经典型集合种群把易灭小斑块转变成稳定大斑块的拯救效应^[18]。在集合种群的

遗传学方面,Slatkin^[19]率先进行遗传结构的研究,其结果被扩展为著名的踏脚石模式;Tero 等^[20]总结了不同结构类型的遗传结构特点。结构类型与种群适合度关系的研究也不断深入^[21-22]。

Hanski 等^[23]总结集合种群的形成历史、研究现状和发展趋势后指出:集合种群理论已在生态学方面形成较完善的体系,对生物多样性保护产生了深远的影响;集合种群的遗传学与适应性进化研究尚处于起步阶段,未来的研究将向生态学、遗传学和进化综合的方向发展;分子标记、新统计方法和环境数据收集等方法在集合种群研究中应用较少,它们将被大量使用,为集合种群的综合发展提供条件。

2 我国集合种群研究现状

目前,我国的集合种群研究主要以文献研究为主^[6, 12, 16, 24-29];其次,基于数学模型的集合种群动态、生态位、Allee 效应等纯理论的研究较多^[30-36]。

经验性、实证性研究案例还不多见,主要有大网蛱蝶(*Melitaea phoebe* Knoch)和金堇蛱蝶(*Euphydryx aurinia* Rott)集合种群结构与动态的报道^[37];利用 GIS 技术探讨南方红豆杉(*Taxus chinensis* (Pilger) Rehd. var. *mairei* (Lemee et Levl.) Cheng et L. K. Fu)生境斑块信息与种群分布格局关系的研究^[38];陈玲玲等^[39]通过采用 n-珍稀物种的集合种群模型预测天然湿地丧失会导致 11 个物种走向灭绝成为“活死者”,应适度增加栖息地;刘强等^[40]认为,集合种群方法更适用于研究附生兰科植物的种群动态。

总体上看,我国的集合种群研究还较薄弱,还需要进一步加强和重视。

3 植物集合种群研究面临的问题与对策

集合种群理论主要来源于对动物特别是小动物的研究,应用于植物存在一定的问题与困难,相关方法有待探索、完善^[5, 8, 12-13, 24]。首先,多年生植物的寿命较长,观测种群灭绝现象非常困难,种群占据生境反映的是历史生境情况而不是当前生境的真实分布^[41];其次,植物拥有长寿命种子库,地上部分的种群消失后,地下种子库能萌发产生“伪定殖”现

象^[42],给局域种群流转的研究造成巨大的困难;再者,植物在各生长阶段所需的生境不同,而生境质量又经常波动,种子、幼苗和幼树并不能指示种群重建的成功^[43],困扰着生境适宜性的划分和种群更新、重建的研究。此外,不同质量的种子具有不同的活力与适应性,它们在不同生境中的适合度变异^[44]增加了移殖率估算的复杂性和难度。

上述问题使种子散播、定居等移殖过程难以分析,制约着植物集合种群研究的发展。事实上,种子在局域种群间的散布是集合种群概念的核心内容和判断结构类型最重要的问题。研究表明,种子散布的最远距离决定着集合种群的结构和动态^[45],判断种群间的迁移比估算散布距离、频率等更为重要^[8]。研究种子散布的传统方法有标记个体直接观测和建立数学模型进行模拟 2 种,但工作量大、准确性较差,而且还不适于长距离种子散布的研究。随着分子标记技术的迅速发展^[46],基于分子标记的种子散布、定居分析技术逐渐成熟^[47-48]。在统计技术方面,Bayesian 统计推断与分子标记结合用于基因流和迁移分析逐步趋于成熟^[49-50]。应用 Bayesian 方法开发的研究集合种群移殖过程的 COLONISE 软件可通过种群的基因型和环境数据估计源种群的贡献率,识别影响定居的生物与非生物因子^[51]。可见,这些方法与传统生态学方法结合是解决制约植物集合种群研究问题的方向。

4 集合种群理论在野生植物保育中的应用

4.1 植物集合种群研究的主要进展

尽管存在一定的困难,学者们还是积极对植物集合种群进行了研究、探索。Platt^[52]发现,集合种群动态能很好解释 5 种多年生草本植物在空间分布和多度上的差异。Alvarez-Buylla 等^[53]研究了墨西哥热带雨林先锋树种天蚕决明(*Cecropia obtusifolia* Bertol)的集合种群动态。Husband 等^[54]发现,集合种群的动态和灭绝阈值决定着凤眼果(*Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms-Laubach)的区域分布。Hanski 等^[7]提出,采用矩阵扩展模型进行长寿命多年生植物集合种群动态的分析。McCauley 等^[55]对草本植物白花蝇子草(*Silene alba* (Miller) Krause)的研究表明,基于等位酶数据年幼种群的 F_{ST} 比年老种群的高出 50%;基于 cpDNA 的 F_{ST} 比等位酶的高 5 倍,表明移殖者主要来源于种子散布。Senneville

等^[56]采用等位酶标记推断加拿大红豆杉(*Taxus canadensis* Marsh)以集合种群形式存在。Fedrowitz 等^[57]对北欧温带针叶林内附生植物的集合种群动态进行了研究。Noël 等^[58]利用 Demo-genetic 模型对破碎化生境中一种濒危毛茛属植物(*Ranunculus nodiflorus* L.)的局域种群的相互关系进行研究,揭示了种子库、遗传退化和局域种群动态同步化对集合种群灭亡的影响。

4.2 集合种群在云南红豆杉保育中的应用

云南红豆杉(*Taxus yunnanensis* Cheng et L. K. Fu)系国家一级保护植物和国际濒危动植物贸易公约(CITES)保护的物种,在植物系统学研究中具有重要的地位,且富含药用价值、经济价值都极高的天然抗癌物质紫杉醇。无论从科学研究与物种保护,还是从经济发展与人类健康需求来看,云南红豆杉的保护研究都极其迫切和重要。目前,育苗、种植等栽培技术是云南红豆杉的研究重点。关于云南红豆杉保护生物学的研究涉及生物学习性^[59]、自然地理分布^[60-61]、种群统计^[61-62]、遗传多样性^[61, 63-64]、生殖生物学^[65-66]、濒危成因^[67]等,但是关于它的濒危机制依然没有阐释清楚^[68]。

云南红豆杉系雌雄异株,风媒传粉植物;成熟种子由鸟类取食散播^[59],食果鸟类散播种子对种群扩散、占据新生境具有特殊的意义^[69]。野生云南红豆杉呈不连续的块状或群状分布,生境隔离度高;局域种群斑块较小,最大斑块约 4 hm² (仅有云南红豆杉 1 360 株),局域种群平均密度 252 株·hm⁻²^[61-62],局域种群内有幼苗分布,为稳定型种群^[61-62]。长期以来,云南红豆杉的保护研究一直在传统种群理论框架下进行,忽视了生境破碎化、种群斑块在空间上相互作用的影响。关于规模较小的云南红豆杉局域种群如何维持稳定型种群、在破碎生境中是否能够长久生存、局域种群之间是否存在相互关系以及需要保护现有部分的种群还是所有种群等基本保护问题尚未解决,这些问题需要通过集合种群的研究来回答。

苏建荣等^[61-62, 70-71]通过野外调查,收集了云南红豆杉局域种群的位置、形态等空间属性以及生境特点、年龄结构、植株大小等数据资料,分析、确定了云南红豆杉局域种群空间分布及其种群统计特征。在此基础上,采样分析了云南红豆杉的遗传结构和局域种群间的基因流强度^[63-64];通过基于分子标记的亲本分析方法,揭示了种子在局域种群间的散布、

定居,研究了云南红豆杉局域种群间的功能联系;综合利用云南红豆杉局域种群统计学数据、生境数据,局域种群间的种子传播、定居率等数据建立矩阵扩展模型,分析了云南红豆杉集合种群的动态^[72]。与此同时,根据遗传结构研究和局域种群的功能联系分析揭示了局域种群间的基因流种类、方向、强度和持续性等遗传结构特点,结合集合种群的动态特征,确定了云南红豆杉集合种群的类型和动态特征,为云南红豆杉保护策略制订和保护技术开发提供了理论依据和数据支持^[61]。

参考文献:

- [1] Wang Y, Qin Y, Du Z, *et al.* Genetic diversity and differentiation of the endangered tree *Elaeagnus mollis* Diels (*Elaeagnus* L.) as revealed by Simple Sequence Repeat (SSR) Markers[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012, 40(Supplement C):25-33.
- [2] Zhou T H, Dong S S, Li S, *et al.* Genetic Structure Within and Among Populations of *Saruma henryi*, an Endangered Plant Endemic to China[J]. *Biochemical Genetics*, 2012, 50(1-2):146-158.
- [3] 李明义. 物种濒危原因[M]. 李典谟, 徐汝梅, 马祖飞, 等. 物种濒危机制和保育原理. 北京: 科学出版社, 2005:75-89.
- [4] 魏辅文, 聂永刚, 苗海霞, 等. 生物多样性丧失机制研究进展[J]. *科学通报*, 2014, 59(6):430-437.
- [5] Alexander H M, Foster B L, Ballantyne F I, *et al.* Metapopulations and metacommunities: combining spatial and temporal perspectives in plant ecology[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 100(1):88-103.
- [6] 张大勇, 雷光春, Hanks I. 集合种群动态:理论与应用[J]. *生物多样性*, 1999, 7(2):81-90.
- [7] Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape[J]. *Nature*, 2000, 404(6779):755-758.
- [8] Ouborg N J, Eriksson O. Toward a metapopulation concept for plants [M]//Ronce O, Olivieri I. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*, San Diego:Academic Press, 2004:447-469.
- [9] Theodorou K, Souan H, Couvet D. Metapopulation persistence in fragmented landscapes: significant interactions between genetic and demographic processes[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2009, 22(1):152-162.
- [10] Zhou S, Zhou C, Pannell J R. Genetic load, inbreeding depression and heterosis in an age-structured metapopulation[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2010, 23(11):2324-2332.
- [11] 陈洁君. 集合种群与种群灭绝[M]. 李典谟, 徐汝梅, 马祖飞, 等. 物种濒危机制和保育原理. 北京: 科学出版社, 2005:60-74.
- [12] 高增祥, 陈尚, 李典谟, 等. 岛屿生物地理学与集合种群理论的本质与渊源[J]. *生态学报*, 2007, 27(1):304-313.
- [13] 何友均, 李忠, 崔国发, 等. 濒危物种保护方法研究进展[J]. *生态学报*, 2004, 24(2):338-346.
- [14] Mccauley D E. Metapopulation biology:Ecology, genetics, and evolution[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1997, 12(6):241-242.
- [15] Harrison S, Taylor A D. Empirical Evidence for Metapopulation Dynamics [M]//Hanski I, Gilpin M E. *Metapopulation Biology:Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego:Academic Press, 1997:27-42.
- [16] 郭建国. 景观生态学:格局、过程、尺度与等级[M]. 北京:高等教育出版社, 2000:45-55.
- [17] Freckleton R P, Watkinson A R. Are all plant populations metapopulations? [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(2):321-324.
- [18] Hanski I, Hanski I A. *Metapopulation Ecology* [M]. Oxford:Oxford University Press, 1999:45-78.
- [19] Slatkin, M. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local Extinctions [J]. *Theor Popul Biol*, 1977, 12: 253-262.
- [20] Tero N, Aspi J, Siikamäki P, *et al.* Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica* [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(8):2073-2085.
- [21] Nunney L. The effective size of a hierarchically structured population[J]. *Evolution*, 1999, 53(1):1-10.
- [22] Templeton A R. *Introduction to Conservation Genetics* [M]. London:Cambridge University Press, 2002:319-352.
- [23] Hanski I, Gaggiotti O E. Metapopulation biology: past, present, and future[J]. *Annals of Saudi Medicine*, 2004, 18(1):3-22.
- [24] 刘任涛, 毕润成, 闫桂琴. 复合种群生态学研究现状与展望[J]. *山西师范大学学报:自然科学版*, 2006, 20(3):56-60.
- [25] 赵淑清, 方精云, 雷光春. 物种保护的理论基础—从岛屿生物地理学理论到集合种群理论[J]. *生态学报*, 2001, 21(7):1171-1179.
- [26] 叶万辉, 关文彬, 刘正恩. Metapopulation 的概念及其在植物种群生态学中的应用(1) Metapopulation 概念的理解和辨析[J]. *生态学杂志*, 1995, 14(5):75-78.
- [27] 徐宏发, 陆厚基, 王小明. 玛他种群:种群生态学理论应用于保护生物学实践的新范例[J]. *生态学杂志*, 1998, 17(1):47-53.
- [28] 徐汝梅. 通过网蛱蝶的例证研究试论集合种群的理论和方法[J]. *昆虫学报*, 2000, 43(s1):13-17.
- [29] 惠苍, 李自珍, 韩晓卓, 等. 集合种群的理论框架与应用研究进展[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(3):551-557.
- [30] 林振山, 何亮. 集聚效应下的集合种群动力模式[J]. *生态学报*, 2010, 30(19):5245-5252.
- [31] 刘志广, 赵雪, 张丰盘, 等. 局域种群的 Allee 效应和集合种群的同步性[J]. *生态学报*, 2012, 32(1):1-6.
- [32] 周淑荣, 王刚. 保护区的数量和种群在集合种群水平上的续存[J]. *兰州大学学报:自然科学版*, 2002, 38(4):109-113.
- [33] 周淑荣, 刘亚峰, 王刚. 集合种群水平上的抽彩式竞争[J]. *草业学报*, 2004, 13(3):40-46.
- [34] 周淑荣, 李金花, 王刚. 相互作用的集合种群研究动态[J]. *生态科学*, 2005, 24(4):289-294.
- [35] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响[J]. *生态学报*, 2003, 23(3):480-485.
- [36] 刘会玉, 林振山, 梁仁君, 等. 集合种群动态对生境破坏空间异质性的响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(8):200-207.
- [37] Wang Y F, Chen J J, Liu W H. Effect of cultivating croplands and grazing in arid grassland habitats on the conservation of melitaeine

- butterflies in a mountainous area in Northern China[J]. Science in China Series C:Life Sciences, 2007, 50(1):40-46.
- [38] 胥晓, 苏智先, 严贤春. 坡向对四川冶勒红豆杉种群分布格局的影响——基于斑块信息的分析[J]. 应用生态学报, 2005, 16(6):985-990.
- [39] 陈玲玲, 林振山, 梁仁君. 生境丧失对具有似 Allee 效应集合种群的影响及对策——以江苏盐城为例[J]. 生态学报, 2007, 27(11):4506-4515.
- [40] 刘强, 殷寿华, 兰芹英. 兰科植物种群动态研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11):2980-2985.
- [41] Ehrlén J, Lehtilä K. How perennial are perennial plants? [J]. Oikos, 2002, 98(2):308-322.
- [42] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M. The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity [M]. Cambridge:Cambridge University Press, 1997:26-85.
- [43] Eriksson O. Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos* [J]. Canadian Journal of Botany, 2002, 80(80):635-641.
- [44] Reboud X, Bell G. Experimental evolution in *Chlamydomonas*. III. Evolution of specialist and generalist types in environments that vary in space and time[J]. Heredity, 1997, 78(5):507-514.
- [45] Neubert M G, Caswell H. Demography and Dispersal; Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Structured Populations [J]. Ecology, 2000, 81(6):1613-1628.
- [46] Wayne R K, Morin P A. Conservation genetics in the new molecular age[J]. Frontiers in Ecology & the Environment, 2004, 2(2):89-97.
- [47] Schnabel A, Nason J D, Hamrick J L. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success [J]. Molecular Ecology, 1998, 7(7):819-832.
- [48] Isagi Y, Kanazashi T, Suzuki W, et al. Microsatellite analysis of the regeneration process of *Magnolia obovata* Thunb[J]. Heredity, 2000, 84(2):143-151.
- [49] Rannala B, Mountain J L. Detecting immigration by using multilocus genotypes [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(17):9197-9201.
- [50] 周伟, 王红. 基于 DNA 分子标记的花粉流动态分析[J]. 生物多样性, 2014, 22(1):97-108.
- [51] Foll M, Gaggiotti O E. Colonise: a computer program to study colonization processes in metapopulations [J]. Molecular Ecology Notes, 2005, 5(3):705-707.
- [52] Platt T. Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis [J]. Canadian Bulletin Fisheries and Aquatic Sciences, 1985, 213:55-64.
- [53] Alvarez-Buylla E R, Garcia-Barrios R. Seed and Forest Dynamics: A Theoretical Framework and an Example from the Neotropics [J]. American Naturalist, 1991, 137(2):133-154.
- [54] Husband B C, Sch B. Spatial and temporal variation in population size of *Eichhornia paniculata* in ephemeral habitats: implications for metapopulation dynamics [J]. Journal of Ecology, 1998, 86(6):1021-1031.
- [55] Mccauley D E, Richards C M, Emery S N, et al. The interaction of genetic and demographic processes in plant metapopulations: A case study of *Silene alba* [M]. Oxford: Blackwell Science, 2001:84-128.
- [56] Senneville S, Jean B, Gaëtan D, et al. Evidence for low genetic diversity and metapopulation for conservation [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(1):110-116.
- [57] Fedrowitz K, Kuusinen M, Snäll T. Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem [J]. Journal of Applied Ecology, 2012, 49(2):493-502.
- [58] Noël F, Machon N, Robert A. Integrating demographic and genetic effects of connections on the viability of an endangered plant in a highly fragmented habitat [J]. Biological Conservation, 2013, 158(2):167-174.
- [59] 张茂钦. 云南珍稀濒危树种生态生物学研究 [M]. 昆明: 云南大学出版社, 1998:8-13.
- [60] 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 等. 云南红豆杉的地理分布与气候关系 [J]. 林业科学研究, 2005, 18(5):510-515.
- [61] 苏建荣. 云南红豆杉种群生物学研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2006.
- [62] 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 等. 云南红豆杉种群结构与生命表分析 [J]. 林业科学研究, 2005, 18(6):651-656.
- [63] Miao Y C, Lang X D, Zhang Z Z, et al. Phylogeography and genetic effects of habitat fragmentation on endangered *Taxus yunnanensis* in southwest China as revealed by microsatellite data [J]. Plant Biology, 2014, 16(2):365-374.
- [64] Miao Y C, Su J R, Zhang Z J, et al. Isolation and characterization of microsatellite markers for the endangered *Taxus yunnanensis* [J]. Conservation Genetics, 2008, 9(6):1683-1685.
- [65] Wang B Y, Su J R, Fernando D D, et al. Development of the male reproductive structures in *Taxus yunnanensis* [J]. Plant Systematics & Evolution, 2008, 276(1-2):51-58.
- [66] 王兵益. 云南红豆杉生殖生态学研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008.
- [67] 李莲芳, 周云, 王达明. 云南红豆杉的濒危成因剖析 [J]. 西部林业科学, 2005, 34(3):30-34.
- [68] 王卫斌, 王达明, 周云, 等. 云南红豆杉 [M]. 昆明: 云南大学出版社, 2006:18-65.
- [69] 朱琼琼, 鲁长虎. 食果鸟类在红豆杉天然种群形成中的作用 [J]. 生态学杂志, 2007, 26(8):1238-1243.
- [70] 苏建荣, 张志钧, 邓疆. 不同树龄、不同地理种源云南红豆杉紫杉醇含量变化的研究 [J]. 林业科学研究, 2005, 18(4):369-374.
- [71] 苏建荣, 缪迎春, 张志钧. 云南红豆杉紫杉醇含量变异及其相关的 RAPD 分子标记 [J]. 林业科学, 2009, 45(7):17-21.
- [72] 苏建荣, 刘万德, 缪迎春, 等. 云南红豆杉种群生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 2016:10-40.