

植物种群生存力分析研究进展

彭少麟, 汪殿蓓*, 李勤奋

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要:对十多年来国外植物 PVA 的研究进行了综合评述; 具体分析了影响植物种群生存力的各种随机性因子及确定性因子; 总结了植物 PVA 研究的方法步骤及采用的模拟模型; 探讨了植物 PVA 的难点、PVA 对管理措施的评价效果; 并提出对今后植物 PVA 的研究展望。认为 PVA 是研究濒危植物种群灭绝及评价管理或保护措施的有力工具; 发展描述复杂种间关系的多物种的 PVA 模型以及包含多个影响因子的 PVA 应用模型是未来植物 PVA 的研究方向。

关键词:种群生存力分析; 珍稀濒危植物; PVA 模型; 最小可存活种群

Advances in Plant Population Viability Analysis

PENG Shao-Lin, WANG Dian-Pei*, LI Qin-Fen (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(12): 2175~2185.

Abstract: Studies on plant population viability analysis (PVA) since 1990s have been reviewed in this paper, which discusses: factors affecting plant population viability; methods and steps of plant PVA; plant PVA models; and challenges to plant PVAs. In addition, the accuracy and effectiveness of plant PVAs in management or conservation strategies, as well as their limitations and future development have been discussed.

The factors affecting plant population viability can be divided into stochastic factors and deterministic factors. Stochastic factors include environmental stochasticity, demographic stochasticity, genetic stochasticity and natural catastrophes. Environmental stochasticity is the most common stochastic factor being incorporated into plant PVA models. Demographic stochasticity and natural catastrophes have been simulated in some plant PVA models. Though genetic stochasticity rarely appears in PVA models, it is an important factor in long term. Different from animals, a plant population is always associated with certain type of community, and influenced by some deterministic factors such as interspecific competitions, herbivores, mutualisms. For endangered plant populations, the loss or deterioration of habitat can be a fatal deterministic factor, which is irreversible.

Methods and steps of plant PVA have been summarized in this paper, based on published plant PVAs. First step is the assessment of population growth trajectories, and identification of life history stages. Life history stages of a population can be classified into seed, seedling, juvenile and adult. Second step is to record demographic parameters, and measure and estimate stochastic factors. In third step, a population dynamic model will be built on project matrices. Then, the model is parameterized with transition matrices. In following step, the correlation of parameters is analyzed, the effect of factors is examined, and the model is developed. Finally, the model is simulated on computer. Results will be persistence probability of population and minimum viable population at a given time.

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目(39899370); 广东省自然科学基金重大资助项目(980952); 广东省自然科学基金团队资助项目(003031)

收稿日期: 2002-07-08; 修订日期: 2002-11-02

作者简介: 彭少麟(1956-), 男, 广东省潮阳市人, 博士, 研究员。从事生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, wangdp@scib.ac.cn

Stochastic simulation models, and metapopulation dynamics models have been found in plant PVAs. They are built on transition matrices, and different from animal Vortex model based on Monte Carlo simulations. The stochastic simulation model, incorporating stochastic factors, is often applied in a single population, and considered a valuable method. The metapopulation dynamics model, which is mainly used in populations with turnovers, has great potential for plant PVA.

Some plant characters are different from those of animals. Unique plant characters include seed dormancy, diverse mating systems, periodic recruitment, clonal growth and so on. All these characters make it difficult to survey demographic parameters, which are indispensable for plant PVA.

Besides predicting extinction time and extinction probability of a population over a given period, PVA has been applied in assessing the effectiveness of management and conservation strategies, which are intended to maximize population viability, and set the size of targeted plant conservation area. Another result of PVA is a minimum viable population (MVP).

In conclusion, PVA is a useful tool to estimate extinction probability, and evaluate management or conservation strategies. Developing more practical models and methods of plant PVAs for resource managers is also an urgent task of biologists and modelers. Future plant PVAs should develop models incorporating multi-species and various factors, and emphasize influences of whole community, ecosystem, landscape and region.

Key words:population viability analysis; plant; PVA models; minimum viable population

文章编号:1000-0933(2002)12-2175-11 中图分类号:Q16 文献标识码:A

种群生存力分析(Population Viability Analysis,简称 PVA)是将实际调查数据和模型相结合,运用分析和模拟手段来预测种群在一定时间内的生存概率(或灭绝概率),并提出相应的挽救措施的一个过程^[1]。它有时也被称为种群脆弱性分析(Population Vulnerability Analysis)。PVA 的研究结果除预测种群的生存概率外,还可确定最小可存活种群(Minimum Viable Population,简称 MVP),即以一定概率存活一定时间的最小种群的大小。而植物种群生存力分析是以珍稀濒危植物为研究对象,根据实际调查的种群统计特征数据,结合各种影响因子,运用分析和模拟手段预测该植物种群在一定时间内的生存概率的方法及过程,其研究结果可用来指导珍稀濒危植物的保护和管理。

随着保护生物学的快速发展,PVA 已逐渐成为研究种群保护的主要手段^[2]。PVA 的研究对象最早始于动物,尤其是哺乳动物和鸟类^[3]。进入 20 世纪 90 年代,关于植物、昆虫以及无脊椎动物等的 PVA 研究报道开始出现。虽然对珍稀濒危植物的研究很早就有,而真正冠之以 PVA 研究的最早的文献是 Menges^[4]对濒危植物 Furbish's lousewort (*Pedicularis furbishiae*)的研究,作者根据实际观测的种群存活率、增长率、繁殖率等种群统计特征参数,结合环境因子(如植被覆盖率、林冠层光照强度、土壤湿度等)的实测值及自然灾害估计值,建立转移矩阵,运用随机模型法(stochastic modeling)进行种群灭绝概率预测,得出 100a 后种群生存个体为 500 的概率。自此以后,对植物 PVA 的研究报道逐渐增多。

随着 PVA 研究的不断深入,有关 PVA 研究的综述也相继见报道。Boyce^[3]对动物 PVA 研究进行了综述,对灭绝过程的影响因素作了详尽的阐述,并探讨了 PVA 的有效性问题的。我国的李义明、李典谟^[5]对动物 PVA 研究进展作了阐述。Menges^[6]对植物 PVA 研究作了综述,作者采用了广义的 PVA 概念,将种群生活史、种群增长率、种群大小结构等方面的研究都归为 PVA 研究。近年来,国外以濒危植物为对象,以种群灭绝概率、灭绝时间为目的的植物 PVA 研究报道逐渐增多,但我国至今还没有严格意义上的植物 PVA 研究报道。本文针对植物种群生存力的影响因子、植物 PVA 的方法步骤、植物 PVA 模型以及植物 PVA 研究的难点等方面对近年来国外植物 PVA 研究进行综合阐述;并讨论 PVA 对管理措施的评价效果、目前植物 PVA 研究存在的主要问题及今后植物 PVA 的发展方向,以期为我国植物 PVA 研究起到抛砖引玉的作用。

1 植物种群生存力的影响因子

影响种群生存力的因子包括随机性因子(stochastic factors)和确定性因子(deterministic factors)。与动物种群相同,影响植物种群的随机性因子包括环境随机性(environmental stochasticity)、种群统计随机性(demographic stochasticity)、自然灾害(natural catastrophes)和遗传随机性(genetic stochasticity);确定性因子是指植物群落自然演替过程中作用于种群的生态因子(ecological factors)。从某种意义上讲,对随机性和确定性的划分是人为的,因为所有的生态过程实质上都是随机过程^[3]。

1.1 随机性因子

1.1.1 环境随机性 环境随机性是影响整个种群发生变化的环境因子^[7]。如随时间变化的气候条件、病虫害、采食等。在植物 PVA 随机模型中,环境随机性是模拟最多的随机因子。研究中涉及的环境因子包括降雨量^[8,9]、火烧频率^[10,11]、土壤湿度^[12,4]、植物覆盖率^[4]、林冠层光照强度^[4]、草食现象^[9]等。一般地,环境随机性可减少种群大小,增加种群的灭绝概率,加速种群的灭绝,尤其对濒危的小种群而言,更是如此^[3,13,14]。

Higgins 等^[1]认为环境随机性对植物生活史阶段的作用决定了它对种群生存力的影响。比如,对具有繁殖潜能的植物而言,环境随机性可刺激种群新个体的补充,从而促进种群的生存。但 Ehrlén^[15]的研究结果表明,随着环境因子的变化,草本植物 *Lathyrus vernus* 的种群大小保持稳定。这可能是因为种群个体补充不受种子限制的原因所致^[16]。

为了更好地模拟环境随机性对种群生存力的作用,必须理解环境随机性是如何影响植物体的,或者说,植物体对环境因子是如何反应的,这要求对环境因子及相应的种群统计学特征作详细的调查,因为植物体对环境因子变化的反应总是通过种群统计学特征来反映的。

1.1.2 种群统计随机性 种群统计随机性是指种群个体产生差异,影响个体存活或繁殖的随机事件^[7],它主要影响小种群的生存^[4]。种群中的所有个体不可能处于完全相同的生态条件下,也就不会具有完全相同的存活率和繁殖力,种群个体在存活率和繁殖力上的差异会影响对种群统计参数的评估^[17]。长期监测的种群统计方法是评估植物种群的发展趋势及种群生存力的主要手段^[18],同时也是了解种群统计随机性的有效方法。对濒危植物来说,种群统计数据的缺乏阻碍了 PVA 模型的准确建立^[18~19],因为难以将种群统计随机性纳入模型中。

虽然保护生物学家称,对于非常小的种群,种群统计随机性可增大其灭绝危险^[20,21]。但个体差异(individual variation)与种群生存力之间的关系还是一个没有解决的问题^[22]。生态学理论和进化生物学理论为个体变异如何影响种群生存力提供了不同的依据。按生态学理论,个体变异可以提高种群生存力^[23];而进化生物学理论认为,个体可遗传变异(heritable variation)对种群既有正面影响,也有负面影响,这取决于自然选择的环境^[24]。

1.1.3 自然灾害 植物种群所受的自然灾害分物理性自然灾害如台风、飓风、冻害、严重干旱等和生物性自然灾害如外来种入侵、人类过度干扰等,以随机方式发生。无论哪种自然灾害都会增加小种群的脆弱性^[13]。自然灾害在短时间内会引起种群数量急剧下降,大部分的灭绝事件是由自然灾害引起的^[25]。自然灾害实质是一类特殊的环境随机性。

对自然灾害的发生频率知之甚少^[25]。因此,将自然灾害在一定时间内的发生概率参数化,并在 PVA 模型中表达出来,这个工作只能通过猜测估计来完成^[26]。一些具体研究也确实是这样做的^[4]。但对火灾的发生分布可以通过古生物学数据来推算^[27]。

Shaffer^[28]总结了上述 3 种随机性的行为特征:种群统计随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈几何增长,说明种群统计随机性对很小的种群(数量在几十至几百)有重要危害。这种随机性对种群的影响取决于种群增长率,增长率越低,平均存活时间越短,但超过中等种群大小后,种群增长率较大,平均存活时间就变得很长;环境随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈线性增长。该随机性对种群的影响主要取决于种群增长率和增长率方差;灾害曲线表现为平均存活时间随种群大小的对数形式增加而增长,它对种群的影响依赖于种群增长率,而且依赖于灾害的严重程度和频率。根据 3 种随机性对种群绝灭的影响特征,可以得出如下结论:自然灾害对种群存活的重要性大于环境随机性和统计随机性,环境随机

性对种群存活的重要性大于统计随机性。Shaffer 认为这 3 种形式只是一般规律,存在一些特殊情况,如在某些情况下,环境随机性重要性可能大于灾害等。

1.1.4 遗传随机性 遗传随机性是指种群遗传特征的随机变化^[29]。如果没有基因流补充的话,小种群会因基因漂变(genetic drift)和近交衰退(inbreeding depression)而使基因多样性丧失^[30~32]。对于长时间的种群生存力预测,必须考虑基因的变化。

遗传变异与后代适应性之间的正相关关系已有研究报道^[33,34]。物种的进化潜力依赖于它所含有的遗传变异量,较低遗传变异的种群对新环境的胁迫较敏感。自交系数(inbreeding coefficient),也称基因杂合度(genetic heterozygosity),是评价种群遗传变异丧失速度的一个指标,每个子代的自交系数的变化是有效种群大小(effective size of a population)的函数,为 $1/2N_e$, N_e 为有效种群大小^[35]。要阻止遗传变异损失,种群应足够大,使得由突变产生的新遗传变异量和遗传漂移损失的遗传变异量相等^[29]。

遗传随机性对种群生存力的影响目前仍有争议。有人认为遗传随机性似乎不如种群随机性和环境随机性那样重要^[36]。Lande^[36]还强调,在大多数 PVA 研究中,表现种群统计以及与之相关的生态过程比表现遗传随机性更有现实意义。这并不是说遗传随机性不重要,而是对大多数植物而言,对种群基因变化的了解太少,不足以把它作为管理的基础^[3]。实质上,PVA 最终目的就是为了保存基因多样性而提供能促进物种存活措施^[37]。

目前考虑遗传随机性对种群生存力影响的植物 PVA 报道不多。Reed^[38]对已报道的 PVA 研究中很少将种群统计特征与遗传特征联系起来感到遗憾。不过,已有研究者正在进行二者对植物种群生存力的影响研究^[39]。但 Beissinger 等^[19]认为影响种群统计变化的遗传变异的资料太欠缺,PVA 研究无法同时考虑二者的关系,建议不要将二者联系起来。

1.2 确定性因子

与动物种群不同,植物种群总是较稳定地处于一定类型的群落中,种间竞争、寄生、互惠共生等对种群都存在着一一定的影响。理解这些因子的作用对预测种群生存力是很有必要的^[3]。但如何定量表示它们、量化它们对种群的影响及各个因子间的交互作用是发展多物种 PVA 模型的难点。

现有的绝大多数 PVA 研究将注意力集中于随机性,但是生境退化或消失是导致物种灭绝的主要因素^[40]。对许多濒危植物而言,生境片段化加剧、面积缩小,已成为不可逆转的确定性因子。它使得种群生存力下降、个体减少,这方面已有较多的研究报道^[41~45]。而且生态因子的作用也会影响到种群统计特征,但就目前所拥有的知识还无法将生态因子和随机性因子的影响作用分开。因此,如何模拟生态因子对种群生存力的影响是将来植物 PVA 研究必须解决的问题。

2 植物 PVA 研究步骤

PVA 是一个过程,它包括一系列的方法:建立种群行为模型;对模型参数化;探讨模型对影响因子的敏感性;运行模型,得到预测结果^[1]。动物种群 PVA 研究过程就是如此。而植物 PVA 研究经过十多年的发展,也已经形成了一套基本的研究方法步骤。不过,方法手段及预测结果随着物种的生态学特征、模拟者的专业知识以及所能得到的数据范围等因素的不同而有所不同。

首先,划分种群的生活史阶段。根据物种的生物学及生态学特性、大小、年龄、繁殖习性等来划分种群的生活史阶段,如植物种群生活史阶段一般可分为:种子(Seed)、幼苗(Seedling)、幼株(Juvenile)、成年植株(adult)等阶段。有些研究则划分得更细,如 Menges^[4]、Kaye^[46]将所研究的濒危植物的生活史划分为 6 个阶段。

定期定点调查种群统计特征参数(如种群成活率、增长率、繁殖率、个体补充率等),同时调查各种随机因子数据。这些参数数据的获得必须通过长期调查才能得到。由于随机因子的影响,各个阶段的种群统计特征参数不断发生变化。

建立种群动态模型。评价种群动态的主要方法是矩阵预测模型(project matrix models)^[18]。与动物种群不同,植物种群生活史阶段常根据个体大小、繁殖特征来划分,各阶段的时间间隔并不相等,因此,描述植物种群动态主要采用 Lefkovitch 矩阵模型。假设被研究的珍稀濒危种群具有 N 个生活史阶段,并且

种群增长不受密度制约,那么,当它处于随机变化环境中时,其种群动态可有公式 $X(t+1)=A_i X(t)$ 来预测,其中, X 为向量,包含某一时间(t)处于生活史阶段 i 的种群个体数 X_i , A_i 表示由观测数据建立的转移矩阵(transition matrix)^[47]。矩阵元素 a_{ij} 为种群统计特征参数,即在一个时间段内,从一个阶段向另一个阶段的转化率,统计的时间段常常为一年。由于随机因子作用,不同年份的转移矩阵是不同的。

对模型参数化。最简单的种群动态预测模型是确定性矩阵模型,即假定种群统计参数不随时间变化,因而种群以固定的、有限的增长率(λ)呈指数增长。这样的假设对濒危种群而言是不合理的,也是不现实的。因此,对濒危植物种群的动态预测主要采用随机矩阵模型(stochastic matrix model)^[48~49],考虑到随机因子对种群动态的影响,种群的增长率本身是不断变化的、非恒定的。这种模型模拟法将随机性因子整合到模型中,采用的方法有两种——选择矩阵法^[4,46](matrix selection)和选择元素法^[46](element selection)。选择矩阵法通过模拟法随机地从若干个实际调查的转移矩阵中选择一个完整的矩阵参与模型的运行;而元素选择法是通过计算所有调查所得的矩阵元素的平均值、方差得到新的元素,建立一个新的矩阵。也有研究者通过对种群统计参数的多重回归(multiple regression)^[9]来求得最合理的转移矩阵,从而对模型进行参数化。

对参数进行相关性分析,检验各个随机因子的影响作用,并改进模型。这个过程也称为模型的敏感性分析。随机模型中的种群统计参数不是独立变量,每个参数的变化都会影响到其它的参数。为了简化模拟过程,植物 PVA 研究常常假设矩阵元素之间不具备相关性;而且矩阵元素在长时间尺度上也不具有自相关性^[9]。然而,假设矩阵元素之间不具备相关性及自相关性,可能会削弱环境随机性对种群的影响,从而使预测的种群灭绝概率降低^[50]。因此,将来植物 PVA 研究者,应该收集足够的数据,采用先进的统计方法,来准确评估参数间的相关关系,剔除影响不大的随机因子,这直接影响模拟结果的准确性。

最后,根据建立的模型,在计算机上运行,得到模拟结果。经过若干次的模拟,上述 PVA 模型的运行结果为一定条件下未来种群大小、种群生存概率及生存时间。

3 植物 PVA 模型

目前植物 PVA 研究主要针对珍稀濒危种群。一般而言,所有的珍稀濒危植物都是小种群。对小种群的生存力,人们一般利用分析模型和模拟模型来加以研究。由于 PVA 研究中遇到了大量的非线性关系,许多方程无法求得分析解,而且分析模型中常常给出大量简化的假设,这种简化的分析模型也难以在实际中应用,因此,对小种群的 PVA 现在多采用模型模拟。

3.1 随机模拟模型(stochastic computer simulation models)

由于目前的植物 PVA 研究多数都将随机因子对种群生存力影响作用整合到 PVA 模型中进行模拟^[9,11,48,4,46],因此称之为随机模拟模型;有些研究同时采用确定性模型和随机性模型^[10,35,51]来进行比较,以便更准确地预测种群生存力,如 Lacey 等的研究表明,随机模型能较好地地区分珍稀植物 *Lobelia boykinii* 三个种群的不同命运^[51]。

随机模拟模型是建立在矩阵模型基础上,因而也称随机矩阵模型。与确定性矩阵模型(以往的种群动态预测中常常采用)不同的是,随机矩阵模型考虑了随机因素的变化对种群统计参数的影响,并在模型中反映出这些参数的不断变化,模拟种群随机增长率,在此基础上模拟种群大小的变化,预测种群灭绝概率。随机矩阵模型被认为是 PVA 研究中很有价值的一种方法^[52],也是目前在单一种群的植物 PVA 研究中广泛采用的一种方法。

3.2 集合种群动态模型(metapopulation dynamic models)

集合种群概念是对种群概念在不同空间尺度和时间尺度上更高层次的提炼^[53,54]。集合种群是由局域种群构成的动态系统^[54,55]。局域种群的灭绝和重新定居过程构成集合种群动态。因此,对集合种群动态的分析包括对定居和灭绝过程以及这两个过程达到平衡时的条件等方面的研究^[56]。

集合种群动态理论正在代替岛屿生物地理平衡理论(the equilibrium theory of island biogeography)而成为保护生物学的基本理论^[55]。例如,在讨论数量少,存活时间短,并且具有高度生境特化性的种群生存力时,Murphy 等^[57]认为“对这些物种的种群生存力分析必须集中研究环境因子以及集合种群特性,

因为种群生存力由它们决定。”保护生物学家们认为对处于日益片段化生境斑块中的濒危物种来说,集合种群的产生是保护濒危种群生存的一种手段^[58]。

集合种群动态研究必须有 3 个层次的数据:首先,简单种群统计模型所需的全部数据,包括对所有生存率(vital rates)的均值及方差估计。这对于理解种群内的动态及单个种群的灭绝率及迁移率是很有必要的;第二,评价种群间各种生存率在时间和空间上的相关度,这对于理解灭绝——更新定居过程是必需的;第三,必须有关于种群扩散距离及演替方面的数据,以便更好地理解集合种群的行为^[56]。但是,集合种群研究可能面临的一个严重挑战是:必须有详细的数据对大多数的集合种群模型参数化,并且要对参数进行敏感性分析。

集合种群动态研究的主要内容是建立集合种群动态模型。目前集合种群动态模型主要有^[59]:(1)空间现实的模拟模型(spatially realistic simulation models);(2)状态转换模型(state transition models);(3)关联函数模型(incidence function models)。运用状态转换模型研究濒危植物的种群生存力已有报道^[60]。这种模型是用观测到的灭绝率和定居率建模,结合斑块占据情况进行模拟。该模拟方法可以直接体现斑块质量对灭绝率和定居率的影响,但由于模型是基于实际观测的灭绝率和定居率,在实际应用中只限于具有明显“灭绝-重建现象(population turnover)”的种群。Valverde 等^[60]研究表明,多年生草本植物 *Primula vulgaris* 具有集合种群结构,该植物的重新定居和灭绝与林窗(gap)的形成和消失有关。作者根据实际调查得到的该植物的灭绝率和定居率,建立了集合种群动态模型,并运用模型探讨了种子扩散和人为干扰对集合种群增长率(metapopulation growth rate)的影响。

对于未来的集合种群研究应集中于以下两个方面:第一,在建立的随机模型中,将物种的生物学特征与定居、灭绝机制通过简单的方式结合起来;第二,创造出更好的方法使调查的数据与模型参数相吻合^[61]。

就实际应用而言,目前植物 PVA 研究主要采用随机性模型,模拟一种或几种随机因子对种群生存力的影响。环境随机性是模拟最多的一种随机因子。集合种群动态模型对珍稀濒危植物的 PVA 具有巨大的潜力^[6],但必须首先确定研究对象是否具有集合种群结构。应该说集合种群模型为珍稀濒危植物的 PVA 提供了新的方法,同时提供了新的思路:当一个局域种群趋于灭绝时,是否可以人为地创造条件,使之占据新的生境,形成集合种群,延迟种群灭绝?

上述两种植物 PVA 模型与动物 PVA 研究中广泛采用的涡旋模型(VORTEX model)都属随机性模型。略有不同的是,植物 PVA 的随机模拟模型以及集合种群动态模型都是通过建立转移矩阵而得到的,而 VORTEX 模型是通过蒙特卡罗(Monte Carlo)模拟法,将种群动态模拟为有一定发生概率的相互独立的序列事件,表现种群在多种确定性和随机性因子相互作用下的结果。它通过产生随机数来确定每个动物的生死、每个雌性个体每年生产幼体的数目(0,1,2,3,4,5)以及同一基因位点上的两个等位基因哪个由亲代传给子代,以此来模拟一定概率分布下,种群的生死过程及基因代代相传的过程。应该说这两类随机模型都能较好地反映出种群动态变化。

然而两类模型都有不足之处。VORTEX 模型已成为一个 PVA 应用软件,适用于低繁殖率长寿命的一类物种,如哺乳动物、鸟类、爬行动物等。对应用者而言,主要工作就是数据的收集及结果的解释。而植物 PVA 模型都还没有程序化,对不同的物种采用的转移矩阵各不相同;模型建立及模拟工作必须由专业人员完成。但是,VORTEX 模型的使用者们必须注意模型的假设与目标种的生态过程是否一致,否则会导致错误的模拟结果;相对而言,针对具体物种而建模的植物 PVA 研究结果可能更真实地反映了物种的实际状况。虽然模型仍有许多的假设条件限制,毕竟 VORTEX 模型将影响种群的诸多随机因子均考虑在内,这一点是目前许多植物 PVA 模拟模型所不及的。

Boyce^[3]认为,在同一个 PVA 模型中,应将随机性因子、确定性因子等所有的影响因子都考虑进去。但这样的模型非常复杂,至今还没有这样完美的模型。

4 植物 PVA 研究难点

由于植物种群的特殊性,在获取植物 PVA 所需数据——种群统计特征参数时会遇到一定的困难,从而影响到转移矩阵的建立。

4.1 种子休眠(seed dormancy)

休眠是植物生活史中的一个关键阶段,包括种子休眠和植株休眠。种子休眠产生种子库(seed bank),种子库的存在可以缓解环境变化带来的危害,降低种群灭绝的可能性^[62];保存种群中的突变基因^[6]。因此种子休眠对植物种群生存具有一定的影响。

但是,即使是具有长期生长资料的物种,其种子休眠及种子库的数据也通常是不完整的^[6]。这给很多植物的 PVA 研究带来挑战。一些种群统计研究中假设所有活着的植物体都能被检测到,但如果种群中许多个体在土壤中保持休眠状态,那地上部分就不能代表整个种群大小。而忽视没有萌发的个体,会低估种群大小,夸大种群灭绝危险,造成错误的预测。这是在濒危植物的种群统计监测中必须特别注意的问题^[17]。

不过,已有研究报道,用标记-重新捕获模型(mark-recapture model)可以准确地评估种群统计学特征,减少种群中个体被遗漏或未被观察带来的误差,Shefferson 等运用该模型对珍稀濒危植物 *Cypripedium calceolus* ssp. *parviflorum* 的休眠和存活率进行了研究^[17]。这似乎为准确地预测具有休眠期的植物种群生存力提供了帮助。

4.2 丰富多样的交配系统(diversity mating system)

植物的交配系统包括从自交繁殖到完全异交繁殖过程中的种种形式。因此,植物 PVA 研究很难象动物 PVA 研究一样将交配机制作为 PVA 模型的一个组分。但植物的交配系统与种群生存力之间存在一定的联系。有研究表明,异交植物授粉过程是影响到种群增长,进而影响到种群大小的主要因素^[45,63]。但目前只有少数关于交配系统与珍稀濒危植物生存力关系的研究报道^[63]。

4.3 阶段性补充(periodic recruitment)

植物的阶段性补充,尤其是幼苗的阶段性补充是许多物种具有的一个特征,对维持物种的生存具有重要作用。“共存理论(coexistence theory)”认为:当生物体生活史不同阶段具有繁殖潜能的个体能够存活、并且竞争物种的个体补充不同步出现时,补充率的变化可使具有强烈竞争关系的物种共存;种群增长是个体补充率和具有繁殖潜能个体的存活率的函数,即 $N_{t+1} = N_t(r_t + s_t)$,其中 r_t 为 t 年的个体补充率, s_t 为 t 年的存活率, N 为种群数^[1]。

植物的阶段性补充率随着外界条件的变化而不断变化,有许多因素可引起个体补充率的变化。如林冠层林窗的形成与消失就直接影响某些种群的补充率^[64]。另外种子库、幼苗库的形成;植物的无性生长等都影响植物的个体补充率。有关植物阶段性补充的详细阐述可参看 Clark 等^[65]的综述。Clark 等^[65]认为要准确评估补充率的变化,必须具备至少十年的可靠数据。

模拟幼苗补充对植物灭绝概率的影响的 PVA 模型已有研究报道^[66]。

4.4 无性生长(clonal growth)

许多多年生植物种群个体是由有性繁殖植株(genets)和无性系分株(ramets)构成。无性系分株就是通过植物的无性生长而产生的。植物的固着生长特性使它难以自由迁移,但植物的无性生长使之能够适应环境异质性。植物的无性生长可以影响植物对合适生境的选择性占据,寻找适宜的生境地点,这就是所谓的植物觅食(plant foraging)现象^[67]。Oborny 等^[68]运用空间离散模型(spatially explicit model)模拟了植物无性生长对生境斑块的占据动态。植物的无性繁殖体在资源丰富和资源贫乏的生境中具有不同的出生率和死亡率。Czárán^[69]对植物无性生长已作了详细阐述。

5 PVA 对管理措施评价及其它功能

PVA 除了用来预测种群未来的大小^[70]以及估计种群在一定时间内的灭绝概率^[3]外;还可用来评价管理措施效果;在一系列管理措施或保护策略中,哪种措施能最大限度地提高种群生存力^[71,72]。运用 PVA 评价珍稀濒危植物管理措施,已有一些研究报道^[9,12,49,73,46]。研究结果表明 PVA 是非常有效的评价管理措施的方法^[9,73]。

也有人认为,PVA 用来预测未来种群的大小以及种群灭绝概率的准确性令人信服,而用来评价不同管理措施的有效性令人怀疑。如果不明白 PVA 模型的局限性,可能会导致 PVA 模型的滥用^[26]。但不管怎样,PVA 对管理措施的评价,为科学管理珍稀濒危植物又提供了一条依据。

PVA 研究还可用来确定 MVP,将绝灭减少到可接受的水平。广义的 MVP 概念有两种:一种是遗传学概念,指在一定时间内保持一定遗传变异所需的最小隔离的种群大小;另一种是种群统计学概念,即以一定概率存活一定时间所需的最小隔离的种群大小^[74]。MVP 的时间期限和存活概率标准是可变的。不同物种因其种群特性、遗传学特征、所处的生态环境和受威胁程度不同,其 MVP 不同^[5]。MVP 的最初研究认为,短期存活的种群,其有效种群大小不得低于 50,长期存活的种群,其有效种群大小应该是 500,这两个数字后来被称为神秘的数字^[75]。不过,植物 PVA 研究中许多作者对计算 MVP 很犹豫,这可能因为数据及模拟假设的不确定性;也可能害怕给人造成 PVA 无所不能的印象^[6]。目前只有少数植物 PVA 研究计算了研究对象的 MVP^[47]。

PVA 对生物多样性保护具有重要意义。通过 PVA 可以确定植物自然保护区所需面积大小^[76]。PVA 还可分析各种因素对物种绝灭的影响和物种存活的条件,因此可为物种受威胁等级划分以及具体的保护措施提供理论依据^[77]。

6 研究展望

每个植物 PVA 都具有其独特性,这是由于物种不同的生活型、不同的交配系统、不同的生活史阶段等方面原因造成的,因而很难制定统一的标准来判别哪些 PVA 是有效的,哪些是无效的。有两种途径可以评估 PVA 预测的准确性:第一,用历史数据来预测过去某一时刻或现在(相对过去而言就是将来)种群的大小,比较预测值和实际调查值是否吻合;第二,比较种群大小的实际分布与按照种群准灭绝率(quasi-extinction)(非真正灭绝率)推算的分布结果,看二者是否符合^[26]。另外,岛屿物种分布提供了各种随机因素对种群作用的综合结果,运用岛屿生物地理学资料可检验 PVA 模型的正确性^[28]。

Menges^[6]在他的综述中曾指出,植物 PVA 的不足之处在于研究持续的时间短,研究的种群数量少。据他统计,95 篇文献中,持续时间为 1~5a 占 70%,种群数为 0~5 个占 82%。而近年来报道的植物 PVA 研究的持续时间已明显增加,很多研究的持续时间超过 10a^[45,47]。由于目前植物 PVA 主要针对珍稀濒危物种,种群现存数目有限,因此研究的种群数量以 2~6 个^[9,51]为主。只有少数研究的种群数达 34 个^[47]。为了预测的准确性,未来的植物 PVA 研究应立足于多个种群的长期的定位研究,建立有关植物的种群统计特征、种群生境条件、种群遗传变异的数据库,长期、系统地研究目标种的种群参数和环境参数,为 PVA 提供可靠的数据。

植物 PVA 虽然落后于动物 PVA 研究,但近年来发展迅速,不少作者提出了针对不同植物的 PVA 模型。从理想的角度来看,每个物种都有其特殊性,应建立描述其特殊要点的模型,但考虑到人力、物力等因素限制,植物 PVA 应尝试建立适合于某一类生活型的 PVA 模型,如同动物 PVA 研究中适用于某一类物种的通用模型——VORTEX 模型、ALEX 模型等。

已报道的植物 PVA 随机模型以模拟环境随机性对种群的影响为主,综合几种随机因子的 PVA 模型还少见报道,下一步应建立包含多种随机因子的植物 PVA 模型。

目前植物 PVA 模型研究对象多为单一物种。但自然界中,由单一物种占据完全相同或不同的生境,这种情形并不多见。因此发展描述复杂种间关系的多物种的 PVA 模型是下一步研究目标。

对于濒危物种而言,目前的状况仍是保护的步伐跟不上灭绝的速度,PVA 作为研究物种灭绝的有力工具,不应只是由研究者掌握,为了更好地促进物种的保护,它还必须为物种管理者们所接受和掌握,因此,建立容易掌握、实用性强的 PVA 模型和技术方法也是摆在生物学家面前的一个紧迫任务。

PVA 真正的问题并不是模型的建立,而是获得数据来运行模型^[64,78]。数据的获得是长期而艰苦的工作。为了获得高质量的数据,应建立规范的不同生活型的 PVA 数据收集方法和 PVA 数据选取方法。由于许多濒危物种已无法给人们提供更详细的数据,那么尝试使用分类学上关系相近的物种作为替代物种,提供模型运行所需的数据是值得探讨的问题。

[1] Higgins S I, Steward T A P, William J B. Predicting extinction risks for plants; environmental stochasticity can

save declining population. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, **15**(12):516~520.

- [2] Li Y M(李义明), Li X H(李欣海), Li D M(李典谟). Population viability analysis. In: Jiang Z G, *et al.* eds. *Conservation Biology*(in Chinese)(保护生物学). Huangzhou: Zhejiang Scientific & Technological Press, 1997. 120~131.
- [3] Boyce M. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1992, **23**:481~506.
- [4] Menges E S. Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology*, 1990, **4**(1):52~62.
- [5] Li Y M(李义明), Li D M(李典谟). Advance in population viability analysis. *Chinese Biodiversity*(in Chinese)(生物多样性), 1994, **2**(1):1~10.
- [6] Menges E S. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, **15**(2):51~56.
- [7] Shaffer M L. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 1981, **31**:131~134.
- [8] Parsons L S, Whelchel A W. The effect of climatic variability on growth, reproduction, and population viability of a sensitive salt marsh plant species, *Lasthenia glabrata subsp. Coulteri*(Asteraceae). *Madrono*, 2000, **47**(3):174~188.
- [9] Pfab M F, Witkowski E T F. A simple population viability analysis of the critically endangered *Euphorbia clivicola* R. A. Dyer under four management scenarios. *Biological Conservation*, 2000, **96**:263~270.
- [10] Enright N J, Marsula R, Lamont B, *et al.* The ecological significance of canopy seed storage in fire-prone environments: a model for resprouting shrubs. *J. Ecol.*, 1998, **86**:960~973.
- [11] Kaye T N, Pendergrass K L, Finley K, *et al.* The effect of fire on the population viability of an endangered prairie plant. *Ecol. Appl.*, 2001, **11**(5):1366~1380.
- [12] Lennartsson T, Oostermeijer J, Gerard B. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: Effects of grassland management and environmental stochasticity. *J. Ecol.*, 2001, **89**(3):451~463.
- [13] Menges E S. Stochastic modeling of extinction in plant populations. In: Fiedler P. L., *et al.* eds. *Conservation Biology—The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management*. London: Chapman & Hall, 1992. 253~275.
- [14] Menges E S. Evaluating extinction risks in plants. In: Fiedler P. L., *et al.* eds. *Conservation Biology for the Coming Decade*. London: Chapman & Hall, 1998. 49~65.
- [15] Ehrlén J. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *J. Ecol.*, 1995, **83**:297~308.
- [16] Crawley M J. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B.*, 1990, **330**:125~140.
- [17] Shefferson R P, Sandercock B K, Proper J, *et al.* Estimating dormancy and survival of a rare herbaceous perennial using mark-recapture models. *Ecology*, 2001, **82**(1):145~156.
- [18] Schemske D W, Husband B C, Ruckelshaus M H, *et al.* Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 1994, **75**(3):584~606.
- [19] Beissinger S R, Westphal M L. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *J. Wildl. Manage.*, 1998, **62**:821~841.
- [20] Fox G A. Life history evolution and demographic stochasticity. *Evol. Ecol.*, 1993, **7**:1~14.
- [21] Lande R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.*, 1993, **142**(6):911~927.
- [22] Uchmanski J. What promotes persistence of a single population: an individual-based model. *Ecological Modeling*, 1999, **115**:227~241.
- [23] Conner M, White G. Effects of individual heterogeneity in estimating the persistence of small populations. *Natural Resources Modeling*, 1999, **12**(1):109~127.
- [24] Lande R, Shannon S. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 1996, **50**(1):434~437.
- [25] Ludwig D. Management of stocks that may collapse. *Oikos*, 1998, **83**:397~402.
- [26] Coulson T, Mace G M, Hudson E, *et al.* The use and abuse of population viability analysis. *Trend in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(5):219~221.
- [27] McCarthy M A, Lindenmayer D B. Spatially-correlated extinction in a metapopulation model of Leadbeater's Possum. *Biodiv. Conserv.*, 2000, **9**:47~63.
- [28] Shaffer M L. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: Soulé M. E. ed. *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 69~86.

- [29] Soulé M E, Simberloff D. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserve? *Biological Conservation*, 1986, **35**:19~40.
- [30] Young A, Boyle T, Brown T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, **11**:413~418.
- [31] Oostermeijer J G B. Rare plants in The Netherlands; the problems of small populations. *Plant Talk*, 1999, **17**:26~28.
- [32] Rajora O P, Mosseler A, Major J E. Indicators of population viability I red spruce, *Picea rubens*. II. Genetic diversity, population structure, and mating behavior. *Canadian Journal of Botany*, 2000, **78**(7):941~956.
- [33] Oostermeijer J G B, Van Eijck M W, Van Leeuwen N C, *et al.* Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L.. *Journal of Evolutionary Biology*, 1995, **8**:739~757.
- [34] Mangel M, Tier C. 4 facts every conservation biologist should know about persistence. *Ecology*, 1994, **75**:607~614.
- [35] Burgman M A, Lamont B B. A stochastic model for the viability of *Banksia cuneata* populations; environmental, demographic, and genetic effects. *J. Appl. Ecol.*, 1992, **29**:719~727.
- [36] Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 1988, **241**:1455~1460.
- [37] Soulé E M. Introduction. In: Soulé M. E. ed. *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 1~9.
- [38] Reed J M. Efficacy of population viability analysis. *Wildl. Soc. Bull.*, 1998, **26**:244~251.
- [39] Mitchell R J, Michaels H J. Demographic and genetic factors affecting population viability of *Lupinus perennis*, an indicator species of Oak Savanna. *Proceedings of the STAR Ecosystem Indicators Progress Review Workshop*(May 8~10), 2000. 9.
- [40] Wilcox B A, Murphy D D. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, 1985, **125**:879~887.
- [41] DeMauro M M. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy(*Hymenoxys acaulis* var. *Glabra*). *Conservation Biology*, 1993, **7**:542~550.
- [42] Agren J. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 1996, **77**:1779~1790.
- [43] Kwak M M, Velterop O, van Andel J, *et al.* Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied vegetation Science*, 1998, **1**:34~54.
- [44] Jacquemyn H, Brys R, Hermy M. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia*(Berlin), 2002, **130**(4):617~625.
- [45] Oostermeijer J G B, Luijten S H L, Ellis-Adam A C, *et al.* Future prospects for the rare, late-flowering *Gentianella germanica* and *Gentianopsis ciliata* in Dutch nutrient-poor calcareous grasslands. *Biological Conservation*, 2002, **104**:339~350.
- [46] Kaye T N. Population Viability Analysis of Endangered Plant Species: An Evaluation of stochastic methods and an Application to a Rare Prairie Plant. *The dissertation of PHD in Oregon State University*. 2001.
- [47] Nantel P, Gagnon D, Nault A. Population viability analysis of American ginseng and wild leek harvested in stochastic environments. *Conservation Biology*, 1996, **10**(2):608~621.
- [48] Grant A, Benton T G. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environments. *Ecology*, 2000, **81**:680~693.
- [49] Seno H, Nakajima H. Transition matrix model for persistence of monocarpic perennial plant population under periodically ecological disturbance. *Ecological Modeling*, 1999, **117**:65~80.
- [50] Burgman M A, Ferson S, Akcakaya H R, eds. *Risk assessment in conservation biology*. London: Chapman& Hall. 1993.
- [51] Lacey E P, Royo A, Bates R, *et al.* The role of population dynamic models in biogeographic studies: An illustration from a study of *Lobelia boykinii*, a rare species endemic to the Carolina bays. *Castanea*, 2001, **66**:115~125.
- [52] Shaffer M L, Samson F B. Population size and extinction: A note on determining critical population sizes. *Am. Nat.*, 1985, **125**:144~152.
- [53] Hanski I, Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, **42**:3~16.
- [54] Husband B C, Barrett S C H. A metapopulation perspective in plant population biology. *J. Ecol.*, 1996, **84**:461

~469.

- [55] Hanski I. Metapopulation dynamics. Does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution*, 1989, **4**(4):113~114.
- [56] Hanski I. Single species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, **42**:17~38.
- [57] Murphy D D, Freas K E, Weiss S B. An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology*, 1990, **4**: 41~51.
- [58] Doak D F, Mills L S. A useful role for theory in conservation. *Ecology*, 1994, **75**(3):615~626.
- [59] Hanski I. Metapopulation dynamics. In: Hanski I., *et al.* eds. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. New York: Academic Press, 1997. 27~69.
- [60] Valverde T, Silvertown J. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understory herb. *J. Ecol.*, 1997, **85**:193~210.
- [61] Tyre A J, Possingham H P, Nijalke D P. Detecting environmental impacts on metapopulations of mound spring invertebrates: Assessing an incidence function model. *Environment International*, 2001, **27**:225~229.
- [62] Kalisz S, McPeck M A. Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects. *Ecology*, 1992, **73**(3):1082~1093.
- [63] Weekley C W, Race T. The breeding system of *Ziziphus celata* Judd and D. W. Hall (Rhamnaceae), a rare endemic plant of the lake Wales Ridge, Florida, USA: Implications for recovery. *Biological Conservation*, 2001, **100**(2): 207~213.
- [64] Pake C E, Venable O L. Is coexistence of Sonoran desert annuals mediated by temporal variability in reproductive success? *Ecology*, 1985, **76**:246~261.
- [65] Clark J S. Interpreting recruitment limitation in forests. *Am. J. Bot.*, 1999, **86**:1~16.
- [66] Menges E S, Dolan R W. Demographic viability of populations of *Silene regia* in Midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size, and isolation. *J. Ecol.*, 1998, **86**:63~78.
- [67] De Kroon H, Schieving F. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In: Van Groenendaal J., *et al.* eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. Leiden: SPB Academic Publisher, 1990. 177~186.
- [68] Oborny B, Czárán T, Kun á. Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modeling*, 2001, **141**:151~169.
- [69] Czárán T, ed. *Spatiotemporal Models of population and community dynamics*. New York: Chapman & Hall. 1998.
- [70] Brook B W, O'Grady J J, Chapman A P, *et al.* Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 2000, **404**:385~387.
- [71] Lindenmayer D B, Possingham H P. Ranking conservation and timber management options for Leadbeater's possum in south-eastern Australia using population viability analysis. *Conservation Biology*, 1996, **10**:235~251.
- [72] Drechsler M. Spatial conservation management of the Orange-bellied Parrot *Neophema chrysogaster*. *Biological Conservation*, 1998, **84**:283~292.
- [73] Drechsler M, Lamont B B, Burgman M A, *et al.* Modeling the persistence of an apparently immortal Banksia species after fire and land clearing. *Biological Conservation*, 1999, **88**:249~259.
- [74] Ewens W J, Brockwell P J, Gani J M. MVP size in the presence of catastrophe. In: Soulé M. E. ed. *Viable Population for Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 59~78.
- [75] Simberloff D. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rer. Ecol. Syst.*, 1988, **19**:473~511.
- [76] Burgman M A, Possingham H P, Lynch A J J, *et al.* A method for setting the size of plant conservation target areas. *Conservation Biology*, 2001, **15**(3):603~616.
- [77] Mace G M, Lande R. Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 1991, **5**(2):148~157.
- [78] Ruggiero L F, Hayward G D, Squires J R. Viability analysis in biological evaluations: concepts of population viability analysis, biological population, and ecological scale. *Conservation Biology*, 1994, **8**:364~372.