

濒危植物大花黄牡丹 (*Paeonia ludlowii*) 种群数量动态

杨小林^{1,3}, 王秋菊², 兰小中³, 李春燕³

(1. 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学经济管理学院, 北京 100083;

3. 西藏农牧学院资源与环境系, 林芝 860000)

摘要 运用种群静态生命表、存活曲线、生殖力表和 Leslie 矩阵模型, 研究了西藏特有的濒危植物大花黄牡丹种群数量动态过程。静态生命表和种群存活曲线反映出大花黄牡丹在树龄 10a 之前和 20 ~ 25a 之间分别经历了强烈的环境筛和竞争自疏, 20a 左右为其生理寿命, 35a 左右为极限寿命; 大花黄牡丹种群的净增长率、内禀增长率和周限增长率较低, 表现为衰退型种群; Leslie 矩阵模型的模拟结果表明, 在 20a 内种群幼苗数量和总数量呈现出下降趋势, 下降了大约 30%。大花黄牡丹种群存活表表现为 Deevey-I 型, 早期个体死亡极高, 幼龄苗木严重不足。现行种群数量主要是靠自身的萌蘖繁殖来维持。导致大花黄牡丹濒危的可能原因是大花黄牡丹的生物学特性以及人为干扰。

关键词 濒危植物 大花黄牡丹 种群动态 Leslie 模型

文章编号 1000-0933 (2007) 03-1242-06 **中图分类号** Q948 **文献标识码** A

Numeric dynamics of the endangered plant population of *Paeonia ludlowii*

YANG Xiao-Lin^{1,3}, WANG Qiu-Ju², LAN Xiao-Zhong³, LI Chun-Yan³

1 College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 College of Economy Manage, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3. Department of Resources and Environment, Tibet Agriculture and Animal Husbandry College, Nyingchi 860000, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (3): 1242 ~ 1247.

Abstract : Numeric dynamics of population of *Paeonia ludlowii*, an endangered plant species mainly distributed in Nyingchi Prefecture of Tibet, were studied using the static life table, the survival curve, the fecundity schedule and the Leslie matrix model. Analytical results from the static life table and the survival curve reflect that *Paeonia ludlowii* underwent very strong environmental screening during its first 10 years and competitive self-thinning at the age between 20 to 25 years, the physiological life span of the species was about 20 years, and its maximum life span was about 35 years. The net reproductive rate, the intrinsic rate and the finite rate of increase of *Paeonia ludlowii* were relatively low, indicating that population of the species belongs to the type of decline. Results obtained by using the Leslie matrix model shows that both seedling numbers and total plant numbers of the species declined by about 30% during the past 20 years. The survival rate of *Paeonia ludlowii* population exhibits as the Deevey -I type, its mortality rate of individuals at the early stage was very high, and therefore it was short of young seedlings in its population. At present, the population is maintained mainly by shooting of itself. Thus, the possible factors leading to the species being in an endangering state are its biological characteristics and the disturbances from human activities.

基金项目 西藏自治区重点科研资助项目 (2005-65)

收稿日期 2006-06-06; **修订日期** 2007-01-04

作者简介 杨小林 (1968 ~), 男, 甘肃秦安人, 博士生, 副教授, 主要从事自然保护区与生物多样性保护研究. E-mail: xiaoliny66@126.com

Foundation item The project was financially supported by Tibet Autonomous Region of China (No. 2005-65)

Received date 2006-06-06; **Accepted date** 2007-01-04

Biography YANG Xiao-Lin, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in nature reserve science and biodiversity protection. E-mail: xiaoliny66@126.com

Key Words : endangered plant ;*Paeonia ludlowii* ;population dynamic ;Leslie matrix model

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^[1]。植物种群年龄结构和生命表以及存活曲线不仅可以反映种群现实状况,也反映了种群数量动态及发展趋势,并在很大程度上展现植物与环境间的抗争关系,尤其对于濒危植物的保护和利用研究具有重要意义^[2,3]。矩阵模型能够模拟和预测种群中各个年龄组数量动态和年龄结构的变化,目前已在植物生态学中得到大量的应用^[4,5],它在濒危物种保护和管理上具有重要的应用价值。关于植物种群数量动态方面的研究历史比较长久,研究方法较多,也相对比较成熟^[6~9]。近年来,虽然有不少濒危物种的分析研究,但对于濒危植物大花黄牡丹的研究只见形态的描述报道^[10,11],其生物生态学方面的研究甚少。

大花黄牡丹 (*Paeonia ludlowii*) 是西藏特有的毛茛科 (Ranunculaceae) 芍药属丛生灌木。其花具有极高的观赏价值,根因含有丹皮酚被作为常用的藏药入药,既是宝贵的花卉种质资源,又是名贵的濒危藏药材资源,分布范围窄,数量少,自然更新能力差。由于自然植被的破坏和人为的采掘,致使大花黄牡丹分布区域范围日益缩小,种群继续减少,目前处于濒危状态^[10]。本文通过静态生命表、存活曲线、生殖力表的编制,探讨大花黄牡丹种群的动态变化,在此基础上建立 Leslie 矩阵模型预测种群动态变化情况,定量地分析大花黄牡丹种群数量变化特征,为更好的保护和有效利用这一珍贵的植物资源提供理论依据。

1 研究区概况

大花黄牡丹主要分布在西藏林芝地区米林县境内^[11] (29°09'N, 94°12'E), 生长在海拔 2900 ~ 3200m 范围的林缘坡麓次生灌木林或河谷台地,常与川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides*)、光核桃 (*Prunus mira*)、蔷薇 (*Rosa* spp.) 等混生。自然分布区位于雅鲁藏布江中游河谷地带,属高原温带半湿润季风气候。年平均气温 6.5℃,最冷月平均气温 0.1 ~ 3.2℃,最热月平均气温 12.3 ~ 17.4℃,无霜期 170d,年降水量 600mm,平均相对湿度 66%,10℃ 以上积温 2200℃,土壤类型主要为山地棕壤和暗棕壤^[12]。

该地区地带性森林是以亚高山暗针叶林为优势种和建群种群落类型。大花黄牡丹分布区,主要以林芝云杉 (*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides*)、光核桃 (*Prunus mira*) 等为乔木层优势种,灌木层以大花黄牡丹、蔷薇、小檗 (*Berberis* spp.)、多蕊金丝桃 (*Hypericum hookerianum*) 为主,草本以禾草 (*Gramineae*)、蕨 (*Pteris* sp.)、蒿 (*Artemisia* spp.)、车前 (*Plantago asatica*)、香薷 (*Elsholtzia densa*)、工布乌头 (*Aconitum kongboensis*) 等为主,乔木层郁闭度 0.3,灌木层盖度 40% ~ 60%,草本层盖度 60% ~ 90%。

2 研究方法

2.1 野外调查

在大花黄牡丹自然分布的典型区域内,共设置 17 个 10m × 10m 样地,作常规的群落学调查,对样地内大花黄牡丹株丛逐一记录其高度、基径、冠幅。调查草本植物的盖度、多度及高度,作分层频度的调查,同时进行大花黄牡丹分布区域的海拔、坡向、坡度、土壤含水率、人为干扰强度等环境因子的调查。根据枝干的年轮和根茎上每年留下的茎痕来确定植株年龄,调查种子数和更新状况。

根据 2004 ~ 2005 年野外采样实验结果,大花黄牡丹的果实较大,种子较重 (千粒重达 1332g),株丛平均冠幅为 1 ~ 1.2m,种子的传播一般限于母树周围,母树的周围也常常以萌孽方式形成新的个体。根据种子传播的范围和母树株丛的冠幅以及根孽繁殖的特点,确定在母树周围 2m² 范围调查一年生幼苗,随机选取 20 株丛成熟植株进行调查。

依据 2004 ~ 2005 年调查实验结果,建立大花黄牡丹单株结实量与植株年龄、基径之间的回归方程,并用此方程估算各个年龄级植株的结实量。利用连续两年的实验数据确定种子的饱满率和自然生境下饱满种子的发芽率,大花黄牡丹种成年结实植株少,仅占 20% 左右,种子饱满率为 46%,自然萌发率约为 50%,生根成活率仅为 10% 左右,用植株结实量乘种子饱满率再乘发芽率得到有效种子产量。用 1 年生幼苗数与有效种子产量的比值计算有效幼苗生产率,其结果是 2.3‰,用以进行 Leslie 矩阵模型的建立。

2.2 静态生命表的编制

大花黄牡丹呈灌木丛状分布,采用‘空间推时间’的方法进行静态生命表的编制^[3~15]。 X 为年龄级,根据大花黄牡丹的生物学特性,龄级划分标准以 5a 为一龄级; n_x , X 龄级开始时的实际存活数 (个体数 $\cdot\text{hm}^{-2}$); l_x , X 龄级开始时的标准化存活数 (000); d_x ,从 X 到 $X+1$ 期的标准化死亡数; q_x , X 龄级的个体死亡率, $q_x=\frac{dx}{lx}\times 1000$; L_x ,从 X 到 $X+1$ 的平均存活个体数, $L_x=\frac{l_x+l_{x+1}}{2}$; T_x , X 龄级至超过各龄级的个体总数: $T_x=L_x+L_{x+1}+L_{x+2}+\dots$; e_x ,进入 x 年龄个体的生命期望, $e_x=\frac{T_x}{l_x}$; K_x ,种群消失率, $K_x=\ln l_x-\ln l_{x+1}$ 。

2.3 存活曲线绘制

通过特定年龄组的个体数量相对时间作图来描述特定年龄的死亡率。以存活数量的对数值 (即 l_x 的对数值) 为纵坐标、以年龄为横坐标作图。

2.4 种群生殖力表的编制

种群生殖力表包含: X 为年龄级; l_x 为 X 龄级时的存活率; m_x 为 X 龄级植株平均生产的子代数。种群净增殖率 (R_0)、内禀增长率 (λ)、周限增长率 (λ)、世代平均周期 (T),按以下的公式计算:

$$R_0=\sum l_xm_x,\lambda=N_{t+1}/N_t\quad T=\sum xl_xm_x/\sum l_xm_x,r_m=\ln R_0/T$$

3 结果与分析

3.1 大花黄牡丹种群的静态生命表分析

以 17 个样地的调查结果,按龄级为 5a 进行大花黄牡丹种群生命表的编制 (见表 1),并绘制大花黄牡丹种群年龄结构分布图 (见图 1)。

表 1 大花黄牡丹种群静态生命表
Table 1 Static life table of *Paenonia ludlowii* population

X	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	a_x	K_x
1	254	-231	-909	369.5	4344	17.1	21	-0.7
5	485	-357	-736	663.5	3974	8.2	41	-0.6
10	842	-158	-188	921.0	3311	3.9	71	-0.2
15	1000	196	196	902.0	2390	2.4	84	0.2
20	804	24	30	792.0	1488	1.9	68	0.03
25	780	475	609	542.5	696	0.9	66	0.9
30	305	305	1000	152.5	153	0.5	25	5.7

X : age class l_x : the number of survivors at the age x , supposing the number of population at the beginning is 1000 d_x : the number of death at age x , $x+1$ q_x : the proportion of death during the interval age $x, x+1$ L_x : the number of individual alive during unit time $x, x+1$ T_x : total number of alive organisms from age x e_x : observed expectation of life at age x a_x : the number of alive organisms at age x K_x : killing power

从表 1 可以看出,大花黄牡丹种群最大编表年龄为 32 年生。在 10 龄级以前死亡率为负,种群消失率 (K_x) 较高,这说明幼苗严重不足,种群受到环境筛的强烈过滤作用,该种群要保持持续发展至少需要补充相应数量的幼苗,否则种群将走向衰退。在 15~20 龄级之间死亡量开始下降,20 龄级以后死亡率又开始上升,说明种群进入中龄期后,个体对营养空间的需求不断增大,基于对光照、水分、养分和空间生态位竞争,种群自疏作用增强,导致了第二次的死亡,这可能与大花黄牡丹萌蘖繁殖有关。

图 1 表明,大花黄牡丹种群中龄个体比例大,幼龄和老龄个体少数量不足,种群结构不稳定,该种群的维持依赖于中龄个体。调查发现,大花黄牡丹具较强的根蘖能力,母树的周围也常常以萌孽方式形成新的个体,现行种群数量主要是靠自身的萌蘖繁殖来维持。

3.2 大花黄牡丹种群的存活曲线及死亡曲线分析

以大花黄牡丹的特定时间表为基础,以存活数量的对数值 (即 l_x 的对数值) 为纵坐标、以年龄中值为横坐

标作图绘制存活曲线 图 2a),以 q_x 为纵坐标,以年龄中值为横坐标绘制死亡率曲线 图 2b)。由图 2a 可知,大花黄牡丹种群存活表现为 Deevey- I 型^[3],早期个体死亡极高,幼龄苗木少 图 2b 看出,大花黄牡丹种群结构存在波动性,种群死亡率高峰出现分化,不同种群各年龄阶段的死亡率有差异,幼年个体 (~10 龄级) 死亡率极高,幼龄苗木严重不足,而且为负,表现为衰退之中; 15 ~20 龄级,死亡量开始下降,此阶段种群的生存质量较高 20 ~25 龄级以后大花黄牡丹进入老龄阶段,死亡率增加,种群稳定性维持困难。35a 左右为大花黄牡丹的极限寿命。

3.3 大花黄牡丹种群生殖力表和重要参数的分析

根据 2.4 进行大花黄牡丹种群生殖力和有关参数

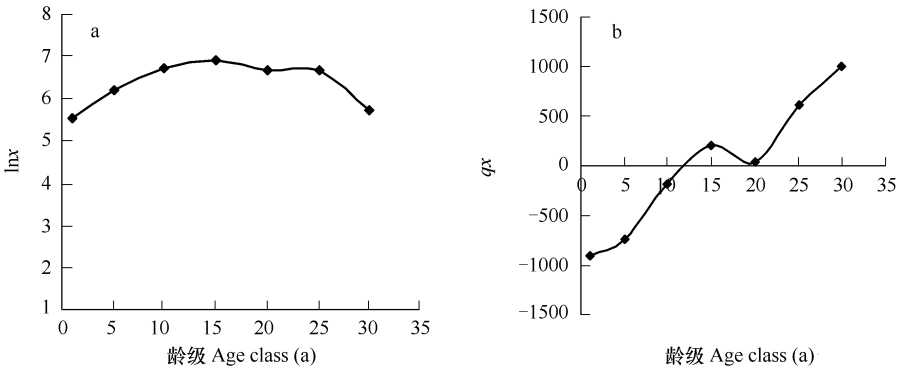


图2 大花黄牡丹种群存活 (a) 及死亡率 (b) 曲线

Fig.2 Survival (a),Mortality curves (b) of *Paeonia ludlowii* population

的计算,其结果见表 2。

由表 2 可知,大花黄牡丹的净增长率为 0.965,表明它的每一世代种群可以增殖 0.965 倍 ;内禀增长率为 -0.0018,表明瞬时出生率小于瞬时死亡率 ;周限增长率为 0.9982,表明大花黄牡丹种群将以 0.9982 倍的速度作几何级数下降 ;世代平均周期为 19.58a,表明大花黄牡丹生殖期植株的平均年龄为 19.58a,这与大花黄牡丹死亡曲线分析结果 15 ~20 龄级种群的生存质量较高相吻合,因此,20a 左右为大花黄牡丹为的生理寿命。从参数 $R_0 < 1, r_m < 0, \lambda < 1$ 均表明,大花黄牡丹种群下降,不能完成自我更新,表现为衰退种群^[1~9]。

表 2 大花黄牡丹种群生殖力表

Table 2 Fecundity schedule of <i>Paeonia ludlowii</i> population				
X	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$x \cdot l_x \cdot m_x$
1	0.254	0	0	0
5	0.485	0	0	0
10	0.842	0.104	0.088	0.880
15	1.000	0.233	0.233	3.495
20	0.804	0.445	0.358	7.156
25	0.780	0.312	0.243	6.075
30	0.305	0.143	0.043	1.290

X :Age class l_x :the number of Survival at age X ; m_x :the number of average generations at age X

3.4 Leslie 矩阵模型的构建与模拟分析

本研究大花黄牡丹 Leslie 矩阵模型时,大花黄牡丹有效幼苗生产率 2.3%参与计算,以 5a 为时间间隔,预

测该种群在未来 20a 内种群数量和年龄结构变化。大花黄牡丹种群 Leslie 矩阵模型和预测结果 表 3,表 4)。

从表 3、表 4 Leslie 矩阵模型模拟结果表明,大花黄牡丹种群为衰退种群,这与生殖力表的分析结果相吻合。Leslie 矩阵模型从不同侧面反映了大花黄牡丹种群的生长状况及种群的数量变化趋势,大花黄牡丹种群数量从目前的 376 丛/hm² 经过 20a 下降到 261 丛/hm²,种群数量下降了大约 30%,1~5 年生幼苗数量也呈下降趋势。

4 结论与讨论

大花黄牡丹种群静态生命表、存活曲线、生殖力表和 Leslie 矩阵模型分析得出一致结果,早期个体死亡极高,大花黄牡丹种群下降,幼龄苗木严重不足,天然更新困难,为衰退种群 大花黄牡丹种群在树龄 10a 之前和 20~25a 之间分别经历了强烈的环境筛和竞争自疏,20a 左右为大花黄牡丹为的生理寿命 ;25 龄级个体进入生理衰老期,35a 左右为大花黄牡丹为的极限寿命,种群的维持依赖于中龄个体 ;现行种群数量主要靠自身的萌蘖繁殖来维持。

造成大花黄牡丹种群数量不断下降的可能原因主要有两方面 :一方面是本身的生物学特性,调查研究表明,在自然条件下,大花黄牡丹结实率、种子自然萌发率、种子-幼苗转化率都很低。现代生境下天然更新的巨大障碍造成大花黄牡丹的极度濒危。另外,种群数量下降也与人类活动有关,人为的采挖活动加速了大花黄牡丹的濒危进程。近几年由于藏药事业的发展,其根被作为常用的藏药入药,大花黄牡丹的分布区成为藏药材基地 ;作为宝贵的花卉种质资源,近 5a 来,每年约有 50% 天然种群的种子被人工采摘运往各地进行引种培育,造成大花黄牡丹天然分布区天然更新种源匮乏 ;大花黄牡丹天然分布区为林缘坡麓次生灌木林或河谷台地,牲畜活动频繁,生境屡遭破坏,直接影响了大花黄牡丹天然更新和幼苗的生长。

根据大花黄牡丹种群下降的原因,建议在分布区建立大花黄牡丹保护区和种质资源库,采取就地保护和迁地保护相结合的办法,逐步恢复其种群个体数量。

静态生命表展示一个种群的年龄结构状态,Leslie 矩阵模型提供了计算种群在各个年龄组中的个体随时间变化的方法,是研究种群发展的一种决定链模型^[6,17],模型表达形式简单,参数生态学意义确切,应用精度高,能够反映种群生长和动态特点,具有重要的生态学意义^[8,19]。两者结合,可以定量地模拟和预测种群的数量动态变化,但计算较为复杂,需要大量的基础数据。因此,需要进行周密细致的野外调查,只有这样才能使预测参数不断完善和发展,使结果更加可靠。

References :

[1] Crawly M J. Plant Ecology. London :Blackwell Scientific Publications,1986,97—185.
[2] Zhang W H. Study on population ecology on *Adenophora lobophylla*. Harbin :Northeast Forestry University Press,1998,7—22.
[3] Manuel C, Molles J. Ecology, Conecept and applications (1nd ed.) . New York :McGraw-Hill Companies, 2002. 186—437.
[4] Hu Y J, Wang S S. a matrix model of population growth of dominant tropical rain forest species *Vatica hainanensis* in hainan island. Acta Ecologica

表 3 大花黄牡丹种群的 Leslie 矩阵模型

Table 3 Leslie matrix model of *Paeonia ludlowii* population

M =	0	0	0.097	0.183	0.237	0.087	0
	1.533	0	0	0	0	0	0
	0	1.5150	0	0	0	0	0
	0	0	0.929	0	0	0	0
	0	0	0	0.787	0	0	0
	0	0	0	0	0.532	0	0
	0	0	0	0	0	0.281	0
	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0

表 4 未来 20a 内大花黄牡丹种群数量动态预测

Table 4 Numerical dynamics of *Paeonia ludlowii* population in the 20 years

年龄级 Age class	N ₀	N ₁	N ₂	N ₃	N ₄
1	21	12	13	11	11
5	41	37	14	12	10
10	71	75	63	70	59
15	84	83	71	67	63
20	68	72	78	72	68
25	66	45	44	43	41
30	25	10	9	8	9
总计 Total	376	334	292	283	261

Sinica,1988,8 (1) 104—110.

[5] Yue C L,Jiang H,Zhu Y M. Analysis on numeric dynamic of the endangered plant population of *Cimicifuga nanchuanensis*. Acta Ecologica Sinica, 2000,22 (5) 793—796.

[6] Zhang W H,Wang Y P,Kang Y X,Liu X J. Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant,*Larix potaninii* var. *chinesis*. Biodiversity Science, 2004,12 (5) 361—369.

[7] Li X K,Su Z M,Xiang W S,*et al.* Study on the structure and spatial patten of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis*. Acta Ecologica Sinica, 2002,22 (2) 2246—2252.

[8] Zhong W H,Zu Y G. Study on population life table and survivorship curves of *Adenophora iobophylla*,an endangered species, compared with a potaninii,a widespread species. Acta Phytocologica Sinica, 1999,23 (1) 76—86.

[9] Zu Y G,Zhang W H,Yan X F,Ge S. Conservation biology of *Adenophra iobphylla* an endangered plant. Beijing :Science Press,1999. 182—223.

[10] Wang S, Xie Y. China Species Red List,Vol. 1. Beijing :Higher Education Press, 2004. 8.

[11] Xue F X, Zheng W L. The wild flower of Tibet. Beijing :Chinese Tourism Press,1999. 28—29.

[12] Wang J S,Zheng W L,Pang G. Relation between being endangered and seed vigor about *Cupressus gigantea* in Tibet. Scientia Silvae Sinicae, 2005,41 (4) 37—41.

[13] Jiang H. Studay on Population Ecology of *Picea asperat*. Beijing :Chinese Forestry Press, 1992.

[14] Harper J L. Population Biology of plant. London :Academic Press,1997.

[15] Harcombe P A. Tree life tables. Biosci,1987,37 557—565.

[16] Zang R G,Zhu N,Li J Z. Study on the population ecology of *Acanthopanax senticosus* in natural secondary forest communities V. A Leslie matrix model for predicting the growth of the population. Journal of Jilin Forestry Institute,1994. 10 (1) 77—81.

[17] Zheng Y R,Zhang X S. Model forecast of population dynamics of spruce on sandy land. Acta Phytocologica Sinic,1997,21 130—137.

[18] Usher M B. A matrix model for forest management. Biometrics, 1969,25 309—315.

[19] Han Z X, Zhang W H, Li J Q, Shan L. Study on dynamics model of age structure of *Querers variabilis* in different region in Shanxi. Acta Bot Boreal-Occident Sin,2004,24 (1) 254—258.

参考文献：

[2] 张文辉. 裂叶杉参种群生态学研究. 哈尔滨 :东北林业大学出版社,1998,7~22.

[4] 胡玉佳,王寿松. 海南岛热带雨林优势种——青梅种群增长的矩阵模型. 生态学报,1988,8 (1) 104~110.

[5] 岳春雷,江洪,朱荫澍. 濒危植物南川升麻种群数量的动态分析. 生态学报,2000,22 (5) 793~796.

[6] 张文辉,王延平,康永祥,刘祥君. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. 生物多样性,2004,12 (5) 361~369.

[7] 李先琨,苏宗明,向悟生,等. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局. 生态学报,2002,22 (2) 2246~2252.

[8] 张文辉,祖元刚. 濒危植物裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种刨沙参的对照. 植物生态学报,1999,23 (1) 76~86.

[9] 祖元刚,张文辉,阎秀峰,葛颂. 濒危植物裂叶沙参保护生物学. 北京 :科学出版社, 1999. 182~ 223.

[10] 汪松,解炎. 中国物种红色名录,第一卷. 北京 :高等教育出版社, 2004. 8.

[11] 徐凤翔,郑维列. 西藏野生花卉. 北京 :中国旅游出版社,1999. 28~29.

[12] 王景升,郑维列,潘刚. 巨柏种子活力与濒危的关系. 林业科学,2005,41 (4) 37~41.

[13] 江洪. 云杉种群生态学. 北京 :中国林业出版社,1992.

[6] 臧润国,祝宁,李进中. 天然次生林群落中刺五加种群生态学的研究 V. 刺五加种群增长的 Leslie 矩阵模型. 吉林林学院学报,1994,10 (1) 77~81.

[7] 郑元润,张新时. 沙地云杉种群增长预测模型研究. 植物生态学报,1997, 21 130~137.

[9] 韩照祥,张文辉,李军乔,山伦. 陕西不同地区栓皮栎种群年龄结构动态模型的研究. 西北植物学报,2004,24 (1) 254~258.