

长瓣杓兰 (*Cypripedium lentiginosum*) 种群 数量动态与生殖行为的相关性

刘仲健, 陈利君, 饶文辉, 李利强, 张玉婷

(全国兰科植物种质资源保护中心, 深圳 518114; 深圳市兰科植物保护研究中心, 深圳 518114)

摘要: 尽管种群数量动态分析已广泛应用于濒危物种, 但很少应用于中国兰科植物。根据中国云南特有的兰科物种长瓣杓兰 (*Cypripedium lentiginosum*) 的生物学特征调查和生殖行为观察, 计算出其各龄级的存活数、出现频率和子代数, 描述其生殖行为和机制。利用基株出现频率计算其空间分布格局; 利用其各龄级的存活数和平均生产子代数编制种群静态生命表和生殖力表、绘制存活曲线和年龄锥体, 构建 Leslie 矩阵模型和连续增长模型 $N_t = 658e^{0.211t}$ 对种群数量动态过程进行预测; 利用物候特征和传粉生物学观察结果分析其生殖行为和繁殖策略。在此基础上分析其生殖行为与其空间格局、年龄锥体和种群数量动态的关系。结果表明: 长瓣杓兰的空间结构为成群分布, 种群的年龄锥体属于金字塔-钟型锥体, 种群存活表现为 Deevey I 型; 其种群的净增长率、内禀增长率和周限增长率较高, 为增长型种群; 种群增长受自身密度影响, 连续增长模型不适用该种群的动态预测; 引入密度制约因子构建的预测模型 $N_t = 6000 / (1 + e^{2.094 - 0.211t})$ 适用于其种群数量动态预测。长瓣杓兰的生殖行为表现在兼具无性繁殖和有性繁殖, 无性繁殖不增加种群的个体数量, 仅延续基株的寿命以维持现行种群数量和为有性生殖积累营养。有性繁殖通过花模拟繁殖地欺骗食蚜蝇进入唇瓣而传粉, 致使 $54.37\% \pm 6.08\%$ 的花产生果实, 果实产生充足幼龄植株并多数能进入有性繁殖阶段。有性繁殖在很长的一段时期多次生殖后代而成为种群发展的基础, 显示出繁殖方式是影响种群数量动态变化的主要因素。其成功的生殖对策和这种对策在空间格局、年龄锥体上对种群数量动态的影响具有密切的相关性, 表明长瓣杓兰的种群发展与其生物学特性相吻合, 适生地的生长空间不连续性和狭窄成为其种群发展的制约因素, 但该物种现在不需要也不适宜进行迁地保护。

关键词: 长瓣杓兰; 种群动态; Leslie 模型; 生殖行为; 濒危机制

文章编号: 1000-0933(2008)01-0111-11 中图分类号: Q145, Q945, Q948 文献标识码: A

Correlation between numeric dynamics and reproductive behaviour in *Cypripedium lentiginosum*

LIU Zhong-Jian, CHEN Li-Jun, RAO Wen-Hui, LI Li-Qiang, ZHANG Yu-Ting

The National Orchid Conservation Center, Shenzhen 518114, China

The Orchid Conservation & Research Center of Shenzhen, Shenzhen 518114, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0111 ~ 0121.

Abstract: Analysis of numeric dynamics of populations has been widely used to study endangered species, however, its application to China orchid is rare. By investigating biological characteristics and reproductive behavior of *Cypripedium lentiginosum*, an orchid endemic to Yunnan of China, the number surviving in each age-class, the frequency and number of

基金项目: 全国野生动植物保护及自然保护区建设工程资助项目; 深圳市科技计划资助项目 (No. 2006-464)

收稿日期: 2007-08-18; **修订日期:** 2007-12-24

作者简介: 刘仲健 (1958 ~), 男, 广东台山人, 教授, 主要从事兰科植物研究. E-mail: conservation@sinicaorchid.org

致谢: 陈旭辉、刘卫荣协同参加调查、观察; 北京师范大学生命科学学院成新跃教授鉴定昆虫标本, 在此致谢。

Foundation item: The project was financially supported by National Program for Wild Life Conservation and Nature Reserve Construction, China, and by the Science & Technology Plan of Shenzhen, China (No. 2006-464)

Received date: 2007-08-18; **Accepted date:** 2007-12-24

Biography: LIU Zhong-Jian, Professor, mainly engaged in orchidaceae. E-mail: conservation@sinicaorchid.org

filial generations, and the reproductive behavior and mechanisms are explored. Internal distribution pattern is figured out based on genet frequency; on the basis of the number surviving in each age-class and the number of filial generations, the population static life table and fecundity table are made, the survival curve and age pyramid are drawn, and Leslie matrix model and the density-dependent growth model $N_t = 658e^{0.211t}$ are structured to predict numeric dynamics; reproductive behavior and breeding strategy were analysed by observing phenological characteristics and pollination biology. Based on these, we analysed the relationship between the numerical dynamics and reproductive behavior, as well as its internal distribution pattern and age pyramid. We found that *C. lentiginosum* showed a clumped dispersion distribution pattern, its age pyramid is pyramid-bell shaped, and the population survival exhibited a Deevey I shape; the net reproductive rate and the intrinsic and finite rates of increase for *C. lentiginosum* were comparatively high, indicating the population is expanding; the population growth is affected by self-density, and the prediction model based on this factor is $N_t = 6000 / (1 + e^{2.094 - 0.211t})$, which is suitable for predicting numeric dynamics of *C. lentiginosum*. The species are endowed with both asexual and sexual reproduction. The former does not increase individual quantity, but sustain the current genetics of the population and accumulate energy for sexual reproduction, while the latter involves pollinating flowers by mimicking brood-site to lure hoverfly into the labellum, whose fruit set rate is $54.37\% \pm 6.08\%$, the fruits grow into sufficient young plants and most of them could live through the sexual reproduction stage. Sexual reproduction generates progeny many times over a long period suggesting this kind of reproductive mode is the main factor affecting numeric dynamics of a population. The species' successful reproductive strategies and their impacts on numeric dynamics in spatial and age distribution indicate that the population development of *C. lentiginosum* corresponds to its biological characteristics. Discontinuity and narrowness of growing space in the habitat are the main factors restricting population development, however, at present, the species does not need, nor will it prosper from, ex-situ conservation.

Key Words: *Cypripedium lentiginosum*; population dynamic; Leslie Matrix Model; reproductive behaviour; endangered mechanism

长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)是中国特有的兰科(Orchidaceae)植物,仅分布于云南省的东南部^[1],是一个窄域分布种。由于长瓣杓兰的花具有极高的观赏价值,是一个备受国际关注的花卉种质资源^[1,2],其生长需要特殊的生境,而这种生境正受到人为因素的影响,因此,长瓣杓兰已被列入《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的保护范围^[3]。目前,除对该物种命名发表和知道其曾遭受滥采滥挖^[1]外,对于它的生物学的研究和受到保护后种群情况仍然知之甚少^[2,3]。尽管国内在利用种群数量动态分析,为制定濒危物种保护策略和措施,合理利用现有资源提供依据方面已有许多报告^[4,8],但占中国应保护植物 90% 以上的兰科植物的种群数量动态少有报道,利用种群数量动态分析以阐明兰科植物的种群的年龄结构和未来发展趋势以制定保护策略也未有先例^[2,3]。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数量动态分析。本文在长瓣杓兰生物学特性调查和传粉生物学观察的基础上,通过静态生命表和生殖力表的编制、存活曲线和年龄锥体的绘制,探讨长瓣杓兰种群的动态变化;建立 Leslie 矩阵模型预测种群动态变化情况,以连续增长模型 $N_t = N_0 e^r$ 和密度制约增长模型定量预测长瓣杓兰种群数量变化,并比较了它们的异同。利用长瓣杓兰的空间格局、年龄锥体和繁殖策略以验证其种群数量动态的分析结果进而阐明它们之间的相关性。利用种群数量动态的分析,结合生物学观察结果,探讨长瓣杓兰的濒危机制,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 长瓣杓兰自然分布区概况

长瓣杓兰是于 20 世纪末才被命名的新物种,其生长地在相同时间建立了自然保护区,但在此之前已被滥采散布于国外许多地方^[1]。经调查,长瓣杓兰生长在中国云南省文山州麻栗坡县境内的一个自然保护区(23°07'N, 104°38'E)海拔 1700 ~ 2200m 范围内的亚热带石灰岩原始常绿阔叶林下沟谷的斜坡地上(图 1-

A), 常生于栎属(*Quercus* spp.)、栲属(*Castanopsis* spp.)、石栎属(*Lithocarpus* spp.)等树种林下,与滇丁香(*Luculia pinciana*)、桫欏(*Eurya japonica*)、冬青(*Ilex micrococea*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)等灌木伴生(图1-B)。分布区位于低纬度高山地带,属南亚热带高原季风气候。年平均气温 17.6℃,最冷月平均气温 10.1℃,最热月平均气温 23℃^[9]。在观察期间,测得长瓣杓兰分布区的气温(长瓣杓兰花期的气温)为 16~28℃,昼夜温差为 8~12℃,湿度为 58%~100%,离地面垂直高度 1.3m 处风速为 0~3.4m/s,森林的郁闭度为 80%~85%。干旱季节从 12 月开始持续至翌年 3 月份,无雾。潮湿季节为 4~11 月份,期间晚上及早上多被浓雾笼罩。土壤类型主要为石灰岩发育的土壤,土层浅薄。植被类型有阔叶林、针叶林、灌木林、草丛林;森林群落类型有山地湿性阔叶林、针叶林等。

2 研究方法

2.1 生物学特征调查

在长瓣杓兰的自然分布区内沿海拔高度(1700~2200m)设置 20 个 5m×5m 样地(每 100m 海拔设置 4 个样地),以 50cm×50cm 为纵行距对样方划线网格化后,对样地内的长瓣杓兰逐一记录每基株在网格内的平面位置和覆盖面积,计算其泊松分布的期望值和每样方最大可能生长的成熟基株。逐一记录每基株的生长方式;宿存地下茎的数量;具叶分株的生长、开花和结果状况。根据其每年每基株只生一个新分株,干枯后留下一个地下茎的特性,以其宿存地下茎数量确定基株的年龄,统计样方内各龄级基株开花数量和结实数。在种子成熟期收集尚未开裂的蒴果,计算各龄级的每一蒴果的种子数量,估算各龄级每一基株的种子产量。确定样方内达到有性繁殖期的基株的年龄,以该基株为中心,统计其群丛内 1 年生幼苗,以计算每个龄级产生子代数量,并依据每一性成熟基株所产生的种子数,估算自然萌发率。

2.2 交配系统的检测和传粉生物学观察

在长瓣杓兰的花期内,设立 40 个样地,每样地 10 花进行交配系统的检测:10 个样地不作任何处理,直至全部花凋谢或结实,统计其自然授精结果率;10 个样地的花在花开之前套袋,直至花全部凋谢或结实,统计其结果率;10 个样地的花在花开之前套袋,花开之后,将花粉涂抹于自花柱头上,再套袋,直至花全部凋谢或结实,统计其结果率;10 个样地的花在花开之前套袋,花开之后,将花粉涂抹于不同基株的花的柱头上,再套袋,直至花全部凋谢或结实,统计其结果率。

在长瓣杓兰的花期内进行传粉生物学观察:7:00~19:00,每隔 3h 用 5~10μl 微吸管分别测量 20 朵开花前套袋和不套袋的花的花蜜量,有蜜存在时用手持式折光仪直接测定花蜜含糖量(%);7:00~19:00,每隔 3h 嗅闻 20 朵开放的花是否发出气味;在居群中随机标记 10 株已开放的花从 7:00~19:00 连续观察标记花序上各种访花动物的数量,对每种动物的访花行为进行摄影、描述和录像;记录在每花序的访花动物的种类、访问次数、访花时间、同一访问者一次访问花的数目;捕捉传粉者作凭证标本。

2.3 静态生命表的编制

根据长瓣杓兰的植株呈单链状具明显时空标记的生长特性,采用“空间推时间”的方法进行静态生命表的编制^[10~12]。具体内容: X ,为年龄级; l_x (存活率), X 龄级开始时的标准化存活数(1000); d_x (死亡数),从 X 龄级到 $X+1$ 龄级的标准化死亡数; q_x (死亡率), X 龄级的基株死亡率, $q_x = d_x/l_x \times 1000$; L_x ,从 X 到 $X+1$ 的平均存活基株数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x , X 龄级至超过各龄级的基株总数, $T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots$; e_x (生命期望),进入 X 年龄基株的生命期望, $e_x = T_x/l_x$; a_x (存活数), X 龄级开始时的实际存活数(基株数/500m²); K_x ,种群消失率, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

2.4 存活曲线和死亡率曲线的绘制

通过各年龄组的个体数量相对时间作图而得到,以描述特定年龄的死亡率。以死亡率为纵坐标,年龄为横坐标绘制死亡率曲线。以存活数量的对数值(即 l_x 的对数值)为纵坐标,以年龄为横坐标绘制存活曲线。

2.5 种群生殖力表的编制

种群生殖力表包含: X ,年龄级; l_x , X 龄级时的存活率; m_x , X 龄级基株平均生产的子代数(以实测数计

接图 1

算)。计算种群净增殖率, $R_0 = \sum l_x m_x$; 内禀增长率, $r_m = \ln R_0 / T$; 周限增长率 $\lambda = e^r$; 世代平均周期, $T = \sum X l_x m_x / \sum l_x m_x$ 。

2.6 Leslie 矩阵模型的构建和动态数量预测

利用生命表中存活率计算出总存活率 P_x (X 龄级到 $X+1$ 龄级的总存活率), $P_x = L_{x+1} / L_x = (l_{x+1} + l_{x+2}) / (l_x + l_{x+1})$; 利用生殖力计算出 X 龄级平均生产的并能存活到 $X+1$ 龄级的后代数 f_x , $f_x = P_x \times m_x$; 从种群数量和分布推算出经过单位时间间隔后的种群数量和年龄分布 $N_{t+1} = M \cdot N_t = M^{(t+1)} \cdot N_0$, 其中 M 为种群的射影矩阵 (Population Projection Matrix) [13]:

$$M = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \cdots & \cdots & f_{19} & f_{20} \\ p_0 & 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & \cdots & \cdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & p_2 & \cdots & \cdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \cdots & p_{19} & 0 \end{bmatrix}$$

利用生殖力表计算出的内禀增长率 $r(r_m)$, 运用种群连续增加模型 $N_t = N_0 e^{rt}$ 和密度制约增长模型 $N_t = K / (1 + e^{a - rt})$ 进行未来种群动态数量预测。

3 结果与分析

3.1 长瓣杓兰生物学特性

3.1.1 生长状况

长瓣杓兰生长于雨季可产生溪流的沟谷, 具有深厚而疏松腐殖质上面生满苔藓, 排水良好的林下阴蔽的斜坡地上或石面缝隙上。基株具根状茎, 根状茎上具一列宿存直立茎, 直立茎长 5~8 cm, 最新的直立茎顶端具 1 枚或 2 枚叶。居群中不同基株的叶片大小悬殊, 从 2 cm 到 20 cm 不等。新分株在每年 4 月末 5 月初伸出地面并长出新叶, 叶片维持到 11 月下旬干旱季节来临时干枯, 直立茎宿存地下, 年复一年形成了链状植株。从宿存的短茎上的干枯植株残留物中可以看到幼苗到开花需要 5a 时间进行营养生长, 到第 6 年才有可能开花。花期从 6 月上旬开始, 开花植株的花蕾随叶片的开展而伸长, 到叶片完全伸展时, 花朵开始开放。不被授精的花其开放时间可持续 1 个月, 授精花的果实在叶片干枯之前成熟开裂散发种子, 种子于来年在腐殖土内形成原球体, 并生出短茎, 短茎上生长一片叶子。植株在干枯前在当年生长的茎的基部长出短的根状茎, 根状茎顶端生出新芽。新芽休眠, 待来年 4 月末 5 月初打破休眠伸出地面长成新的分株。每一基株每年只生长一个新分株, 具有明显的时空标记。不是所有的达到有性繁殖期的植株每年均能开花, 性成熟植株的开花率为 $56.23\% \pm 7.12\%$ ($n=20$)。结果率为开花植株的 $54.37\% \pm 6.08\%$ ($n=20$)。每个蒴果约有种子 20000 粒。

3.1.2 空间格局

长瓣杓兰在样方网格中含很少个体数和含较多个体数的方格出现频率较泊松分布的期望期高, 为 $S^2/\bar{m} = 8.22$, $[(\bar{m} = \sum f(x)/n, S^2 = (\sum (f(x))^2 - (\sum (f(x))^2/n))/(n-1)]$, 远大于 1, 因此, 长瓣杓兰种群的空间结构为成群分布 [14]。这种空间分布格局与其生境的适生性和种子散布有关, 前者主要是生长地有共生真菌的存在, 并与长瓣杓兰形成共生关系以保证水和营养物的获得, 其结果决定着长瓣杓兰的空间分布格局。这种特殊的生长地在石灰岩地区存在不多, 尤其是高海拔地区, 而且也因裸露的岩石所分割而呈破碎化, 所以长瓣杓兰一般在狭窄地方集中生长, 相互之间形成大小不一的斑状居群 (图 1-B); 种子散布主要是在无风或少风状态下就近散发, 少数散落在为数不多、面积不大的适生地上而形成成群分布, 多数散落在不能再生的环境上形成无效散布。这种空间分布格局也为各龄级基株的子代产生数量提供了统计便利。每成熟基

株覆盖面积约为 30 cm ×30 cm,若立地条件均为适生地的条件下,最大容纳量约为 12 基株/m²。

3.1.3 年龄锥体

通过各龄级基株的统计表明,样方内的各龄级的个体分布比较均匀,每个龄级进入上一级的个体数,与下一龄级进入该龄级的个体数没有太大的差别,幼年个体占有较大比例,老年个体较少,中年个体数量最多,种群的出生率大于死亡率,年龄锥体属于金字塔-钟型锥体(图2),表明了长瓣杓兰为稳定型种群并呈现出增长趋势^[14]。

3.2 长瓣杓兰种群的静态生命表

以 20 个调查样地按龄级为 1a(物候周期)编制长瓣杓兰种群生命表,其结果如表 1。

从表 1 中可以看出长瓣杓兰在幼苗(1~5 龄级)进入性成熟之前死亡率和种群消失率(K_x)较低,结果表明幼苗充足,种群尽管受到环境筛的强烈过滤作用,该种群目前不需要补充相应数量的幼苗能保持持续发展。种群的稳定发展,与其年龄结构呈金字塔-钟型锥体的结果相一致。在有性生殖前累积死亡量为 2.45%,而以后年龄的死亡量为 97.55%,其中,从生殖年龄(6 龄级)开始到生殖旺盛期的末期(15 龄级)止累积死亡量为 18.56%。一方面说明该种群的维持依赖于性成熟个体,另一方面也说明种群进入有性繁殖期后,个体对营养空间的需求趋于稳定,对光照、水分、养分和空间生态位竞争和种群自疏作用减弱,致使其死亡量较低。在 16 龄级的个体进入生理衰老期后直至最大龄级,其累积死亡量为 78.99%,种群老龄个体死亡率较高,说明了环境条件能较好的满足长瓣杓兰生长需要,其基株具有萌蘖无性繁殖能力,可以延长其个体寿命,但逃避不了生理衰老,然而,进入衰老期个体其产生后代的能力没有衰减,仍为种群上升做出贡献。

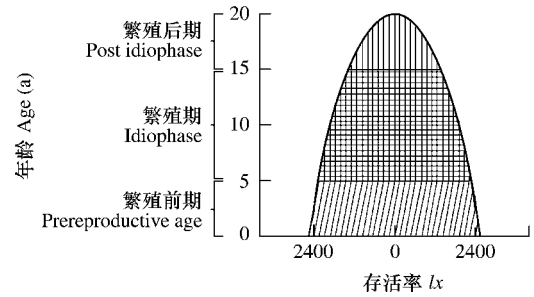


图2 长瓣杓兰种群年龄锥体

Fig. 2 The age pyramid of *Cypripedium lentiginosum* population

表 1 长瓣杓兰种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Cypripedium lentiginosum* population

X	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
1	48	1000	21	21.0	989.5	13209.5	13.21	6.91	0.02
2	47	979	0	0	979.0	12219.5	12.48	6.89	0
3	47	979	41	41.9	958.5	11240.5	11.48	6.89	0.05
4	45	938	21	22.4	927.5	10282.0	10.96	6.84	0.02
5	44	917	0	0	917.0	9354.5	10.20	6.82	0
6	44	917	21	22.9	906.5	8437.5	9.20	6.82	0.02
7	43	896	63	70.3	864.5	7531.0	8.41	6.80	0.07
8	40	833	0	0	833.0	6666.5	8.00	6.73	0
9	40	833	41	49.2	812.5	5833.5	7.00	6.73	0.06
10	38	792	21	26.5	781.5	5021.0	6.34	6.67	0.02
11	37	771	21	27.2	760.5	4239.5	5.50	6.65	0.03
12	36	750	21	28.0	739.5	3479.0	4.64	6.62	0.03
13	35	729	62	85.0	698.0	2739.5	3.76	6.59	0.09
14	32	667	63	94.5	365.5	2041.5	3.06	6.50	0.10
15	29	604	144	241.7	531.0	1406.0	2.33	6.40	0.27
16	22	458	166	362.4	375.0	875.0	1.91	6.13	0.45
17	14	292	84	287.7	250.0	500.0	1.31	5.68	0.34
18	10	208	104	500.0	156.0	250.0	1.20	5.34	0.70
19	5	104	62	596.2	73.0	94.0	0.90	4.64	0.90
20	2	42	42	1000	21.0	21.0	0.50	3.74	—

3.2 长瓣杓兰种群的存活曲线分析

长瓣杓兰存活曲线和死亡率曲线如图 3。从图 3a 可知,长瓣杓兰种群存活表现为近 Deevey I 型,表示幼苗存活率高,植株高死亡率是出现在接近生理寿命的后期,之前只有少数个体死亡和有一个较稳定的死亡率,尽管有一些波动,这可能与环境条件的变化有关。从图 3b 可以看出,长瓣杓兰种群结构较为稳定,种群死亡率高峰出现在生理寿命的后期,种群各年龄阶段的死亡率差异不大,幼年个体(1~5 龄级)数量较多,死亡率不高,表现为上升的趋势;6~15 龄级,此阶段种群的生存质量较高;16 龄级以后长瓣杓兰进入老龄阶段,死亡率增加,与此同时,种群内大量的幼龄个体可以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。

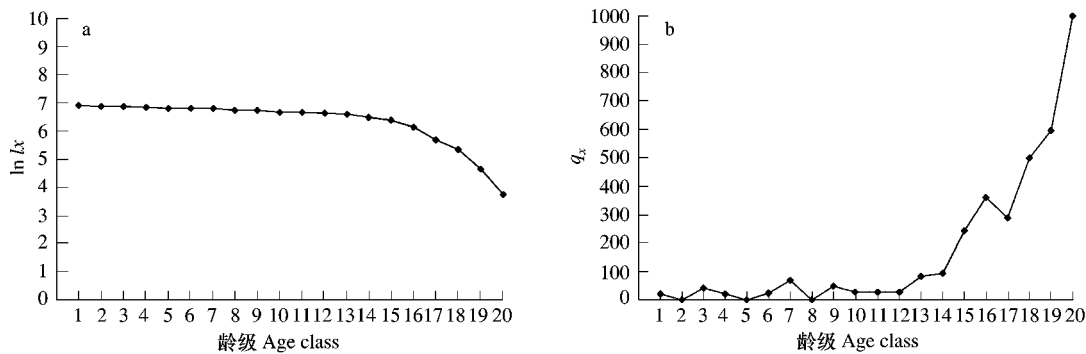


图 3 长瓣杓兰种群存活(a)及死亡率(b)曲线
Fig. 3 Survival (a), Mortality curves (b) of *Cypripedium lentiginosum* population

3.3 长瓣杓兰种群生殖力表和重要参数的分析

长瓣杓兰种群生殖力表如表 2。从表 2 可计算出,长瓣杓兰的净增长率(R_0)为 10.425,表明它的每一世代种群可以增殖 10.425 倍;内禀增长率(r_m)为 0.211, $r_m > 0$ 表明瞬时出生率大于瞬时死亡率;周限增长率(λ)为 1.234,表明长瓣杓兰种群将以 1.234 倍的速度作几何数上升;世代平均周期(T)为 11.132a,表明长瓣杓兰生殖期基株的平均年龄为 11.132a。参数 $R_0 > 1$, $r_m > 0$, $\lambda > 1$ 的结果表明,长瓣杓兰种群上升,能完成自我更新,表现为发展种群^[13,14]。

3.4 Leslie 矩阵模型与动态数量预测模型的构建

Leslie 矩阵模型能够预测种群数量及结构动态变化,它在濒危物种保护和管理上具有重要的应用价值,目前已在植物生态学中得到大量的应用,但应用对象多为衰退的物种^[5~8,15]。本研究的长瓣杓兰 Leslie 矩阵模型,利用长瓣杓兰的生物学特性的观察结果,在 20 个样方实测其自然结实率为性成熟基株(6 龄开始的植株)的 30.57%,每基株每年可产子代幼苗 1.74 株(m_x),以每个果实种子量 20000 粒计算,其自然萌发率为 0.285‰,性成熟基株平均自然萌发率为 0.087‰,以 1a 为时间间隔,预测该种群在未来

表 2 长瓣杓兰种群生殖力表				
Table 2 Fecundity schedule of <i>Cypripedium lentiginosum</i> population				
X	l_x	m_x	$l_x m_x$	$Xl_x m_x$
1	1.000	—	—	—
2	0.979	—	—	—
3	0.979	—	—	—
4	0.938	—	—	—
5	0.917	—	—	—
6	0.917	0.93	0.853	5.117
7	0.896	1.13	1.012	7.087
8	0.833	1.20	1.000	7.977
9	0.833	1.23	1.025	9.221
10	0.792	1.33	1.053	10.534
11	0.771	1.06	0.817	8.990
12	0.750	1.20	0.900	10.800
13	0.729	1.23	0.897	11.657
14	0.667	1.30	0.867	12.138
15	0.604	1.37	0.827	12.405
16	0.458	1.00	0.458	7.328
17	0.292	1.06	0.310	5.270
18	0.208	1.10	0.229	4.122
19	0.104	1.33	0.138	2.628
20	0.042	0.93	0.039	0.781

20a 内种群数量和年龄结构变化。本实验采用实测的各龄级的平均生产后代数(m_x)计算的长瓣杓兰种群 Leslie 矩阵模型见表 3。

表 3 长瓣杓兰种群的 Leslie 矩阵模型

Table 3 Leslie matrix model of *Cypripedium lentiginosum* population

0	0	0	0	0	0.887	1.089	1.170	1.184	1.294	1.030	1.133	1.120	1.087	0.967	0.667	0.661	0.515	0.622	0.268
0.989																			
	0.979																		
		0.968																	
			0.987																
				0.989															
					0.954										0				
						0.964													
							0.975												
								0.963											
									0.973										
										0.972									
											0.944								
												0.910							
													0.836						
														0.706					
															0.667				
																0.624			
																	0.468		
																		0.288	
																			0

根据长瓣杓兰为多年生植物,有性繁殖延续到其生理期限之前,其间世代重叠,种群中都存在不同年龄个体的特性,使用连续增长模型 $N_t = N_0 e^{rt}$ 来描述其种群^[14],则有 $N_t = 658e^{0.211t}$,其种群动态数量预测结果如表 4。

从表 3、表 4 可以看出:Leslie 矩阵模型的模拟和连续增长模型的预测结果表明,长瓣杓兰种群为发展(上升)种群,这与生殖力表的分析和生物学特征观察结果相一致。各龄级数量呈稳步上升趋势,特别是 1~5 年生幼苗数量增长较大,其顺利成长使中龄个体所占比例也增大,但接近生理寿命前老龄基株处于下降状态,种群维持其正常死亡态势。但问题是,长瓣杓兰种群数量从目前的 $N_0 = 658$ 株/500m² 经过 20a 上升到 $N_{20} = 44394$ 株/500m²,种群数量上升到原来的 67 倍多,这是不可能,由于长瓣杓兰的种群增长受自身密度影响,从空间格局调查结果来看,其最大的环境容纳量(Carrying capacity, K)为 6000 基株,这是在假设样地内所有的空间均为它的适生地的前提下而估算的,实际上其 K 值应该更小。生长状况调查表明这种理想性假设严重背离了实际生境。如果其适生地是连续的,根据 $N_t = N_0 e^{rt}$, $K = 6000$,因而, $e^{rt} = 9.1185$,即 $\ln 9.1185 = rt$, $t = \ln 9.1185/r$,计算出其达到最大环境容纳量的时间为 10.5a,使 $N_t = K$,种群为零增长达到饱和期,在这么短时间内达到饱和期,充分暴露了该模型在有限环境中对种群预测的缺陷。由于环境有限,生物本身也是有限的,在引入密度制约因子 $(1 - N/K)$ 后,应用 $N_t = K(1 + e^{-a-rt})$ 模型,通过 N_0 计算出参数 $a = 2.094$,长瓣杓兰种群数量动态模型应为 $N_t = 6000/(1 + e^{2.094 - 0.211t})$ 。在该模型中,当 $1 - N/K$ 接近于 1,种群呈几何增长;当 N 变大,直到 $N = K$ 时,种群抑制效应增加最后达到一个稳定的大小不变的平衡状态,但需要一个较长时间(图 4)。然而,长瓣杓兰的种群的增长所受到的制约因子远非只有密度一个,诸如气候、林分、郁闭度等每一个因子均是不断变化的,所以,其种群的实际消长比模型预测的复杂得多。

表 4 未来 20a 内长瓣杓兰连续增长模型种群数量动态预测

Table 4 Numerical dynamics of density-independent growth model in *Cypripedium lentiginosum* population in the 20 years

年龄级 Age class	N_0	N_1	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8	N_9	N_{10}	N_{11}	N_{12}	N_{13}	N_{14}	N_{15}	N_{16}	N_{17}	N_{18}	N_{19}	N_{20}
1	48	59	73	90	111	138	170	210	259	319	394	487	601	742	915	1130	1395	1722	2125	2624	3238
2	47	58	72	88	109	135	166	205	253	313	386	477	588	726	896	1106	1366	1686	2081	2569	3171
3	47	58	72	88	109	135	166	205	253	313	386	477	588	726	896	1106	1366	1686	2081	2569	3171
4	45	56	69	85	104	129	159	197	243	299	370	456	563	695	858	1059	1308	1614	1993	2460	3036
5	44	54	67	83	102	126	156	192	237	293	361	446	551	680	839	1036	1279	1578	1948	2405	2969
6	44	54	67	83	102	126	156	192	237	293	361	446	551	680	839	1036	1279	1578	1948	2405	2969
7	43	53	66	81	100	123	152	188	232	286	353	436	538	664	820	1012	1250	1542	1904	2350	2901
8	40	49	61	75	93	115	142	175	216	266	329	406	501	618	763	942	1162	1435	1771	2186	2699
9	40	49	61	75	93	115	142	175	216	266	329	406	501	618	763	942	1162	1435	1771	2186	2699
10	38	47	58	71	88	109	134	166	205	253	312	385	476	587	725	895	1104	1363	1683	2077	2564
11	37	46	56	70	86	106	131	162	199	246	304	375	463	572	706	871	1075	1327	1638	2022	2496
12	36	44	55	68	84	103	127	157	194	240	296	365	451	556	687	847	1046	1291	1594	1968	2429
13	35	43	53	66	81	100	124	153	189	233	287	355	438	541	667	824	1017	1255	1550	1913	2361
14	32	40	49	60	74	92	113	140	173	213	263	324	401	494	610	753	930	1148	1417	1749	2159
15	29	36	44	55	67	83	103	127	156	193	238	294	363	448	553	683	843	1040	1284	1585	1957
16	22	27	34	41	51	63	78	96	119	146	181	223	275	340	420	518	639	789	974	1202	1484
17	14	17	21	26	33	40	50	61	75	93	115	142	175	216	267	330	407	502	620	765	945
18	10	12	15	19	23	29	35	44	54	67	82	101	125	154	191	235	291	359	443	547	675
19	5	6	8	9	12	14	18	22	27	33	41	51	63	77	95	118	145	179	221	273	337
20	2	2	3	4	5	6	7	9	11	13	16	20	25	31	38	47	58	72	89	109	135
总计 Total	658	812	1003	1238	1528	1886	2328	2873	3547	4378	5405	6672	8235	10166	12549	15490	19121	23603	29135	35964	44394

从 $N_t = 6000 / (1 + e^{2.094 - 0.211t})$ 的预测结果来看,以目前生长速率估算,要达到最大的环境容纳量仍需 50 ~ 60a,期间充满着变数,所以对这一物种的保护应是长期的。

3.5 交配系统和传粉机制

在交配系统的检测中,自然花的结果率为 52.00% ± 16.00% ($n = 10$),与生物学调查的种群自然结果率接近,表明种群具有相对稳定的结果率;套袋花的结果率为 0,与传粉生物学观察结果相一致,表明长瓣杓兰不会发生自动自花传粉和产生无性种子。人工自花授粉和异花授粉的结果率均为 100%,表明长瓣杓兰自花和异花传粉具有亲和力,为自交和异交的混合交配系统。

无论是套袋处理或自然状态下,均检测不到长瓣杓兰有花蜜分泌,但花的唇瓣的囊内散发出腐臭的气味。通过对 10 花连续 10d 共 360h 的观察,仅发现台湾鬃胸蚜蝇(*Ferdinandea formosana*)成功访花。该食蚜蝇盘旋于长瓣杓兰的植株间,当遇到开花植株时,立即降落唇瓣前面的外表面,随即钻进了囊状的唇瓣内,进入囊内的食蚜蝇在囊底攀爬一会后,沿唇瓣基部的通道逃逸。逃逸时,食蚜蝇胸背先碰触刷状的柱头,然后碰触位

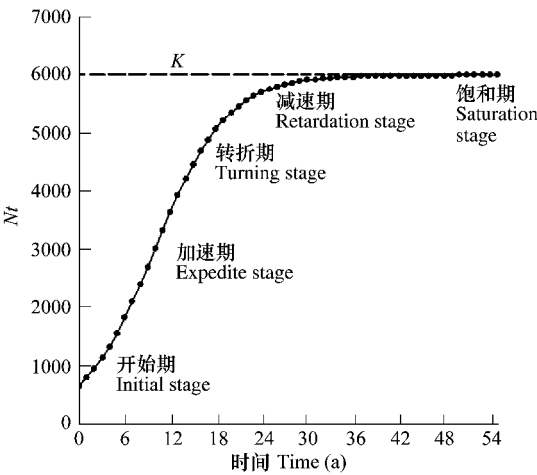


图 4 长瓣杓兰与密度有关的种群增长模型曲线

Fig. 4 Curves of density-dependent growth model in *Cypripedium lentiginosum* population

于唇瓣基部出口处的花粉块(雄蕊),粘上花粉后逃离出唇瓣。逃出唇瓣后受到另一朵花的吸引而重复以上过程,完成了长瓣杓兰异花传粉(图 1-C、D、E)^[16]。

台湾髯胸蚜蝇的幼虫在树木的伤口和腐烂的空洞内以腐烂物为生,因此,雌性食蚜蝇将卵产于这些地方^[17,18]。长瓣杓兰的花上的斑点和囊状唇瓣似乎模仿了该食蚜蝇产卵的腐烂伤口和空洞,从囊内散发出类似树木腐烂的气味,吸引雌性食蚜蝇进入囊内产卵。进入囊内,食蚜蝇发觉不是产卵地后从唇瓣基部通道逃逸出来。根据传粉综合征预测^[18,19],长瓣杓兰利用了食蚜蝇繁殖习性,模拟食蚜蝇繁殖地的形状和气味吸引食蚜蝇为其传粉。由于长瓣杓兰具有自交和异交的混合交配系统,其成群分布的空间格局,花相对集中提高了传粉效率,所以有一半以上的花能成功结实产生种子,其结果是使种群得以维持上升的态势,进一步印证了长瓣杓兰种群数量动态的研究结果,也表明长瓣杓兰持续增长是靠欺骗来维持的。

4 讨论与结论

长瓣杓兰是一个窄域分布种,虽然种群数量动态和生物学特性的研究结果表明,它的种群是一个发展或上升的种群。但其生境要求特殊,适合生长的立地条件在分布区内为数不多。因此,理论上长瓣杓兰的种群可以连续上升,但其生长空间不能无限地容许这种增长。长瓣杓兰这种异质化的生长方式限制其种群的扩充,这就解释了为什么长瓣杓兰具有发展的能力但表现出窄域分布的可能原因。

长瓣杓兰具有有效的有性繁殖的策略,它使用的欺骗传粉模式,致使相当数量的开花植株产生果实,每个果实具有大量种子,尽管只有极少数种子能够生长为幼苗,但这种从种子到幼苗的广种薄收对策足以保持种群的稳定和上升;虽然其分株生长期较为短暂,但快速生长和利用地下短茎储备营养和新芽休眠等特征足以适应环境变化,因此它们在分布区内生长良好。它们将营养生长累积的资源投入到有性生殖中去的同时兼顾了无性生殖的进行,这种有效的生殖策略使种群得以维持稳定并延续和发展。因此,长瓣杓兰除了对生境的特殊要求外,其自身不存在致使种群濒危的缺陷。

通过生命表可以推断出长瓣杓兰年龄锥体,判断其种群的成长趋势。Leslie 矩阵模型,较好地预测种群数量和结构的动态变化,特别是对长瓣杓兰这种正处于上升的种群,是一种种群数量动态预测的有效方法。而对于世代重叠,有性繁殖延续到生理期限的长瓣杓兰,在不考虑其密度制约因素,用连续增长模型 $N_t = 658e^{0.211t}$ 在其种群尚未达到最大环境容纳量时可以预测种群的动态趋势,与检测物种的空间格局、年龄锥体和繁殖策略的研究结果相近。与 Leslie 矩阵模型一样,它实际上受到许多因素制约,而且模型也是在假设的前提下建立,与检测的种群数量有一定距离是可以理解的,其结果仅作参考。密度制约增长模型对长瓣杓兰的种群数量达到饱和期的预测,也是在假设的前提下作出,其增长率也仅是瞬时值,似乎适用于现实种群的预测,但仍需进一步观察。

植物种群数量动态是植物个体生存能力和外界环境相互作用的结果^[20]。不同生境条件下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,还可以展现植物种群与环境抗争的关系^[21]。长瓣杓兰年龄结构和生命表以及存活曲线反映出其现实状况,种群数量动态预测展现出它与环境抗争中成功的关键是得益于其成功的生殖行为。有性生殖在很长一段时期内多次生殖后代而成为种群发展的基础,显示出繁殖策略是影响种群数量动态变化的主要因子,左右着种群数量上升或下降。因此,它们之间具有密切的相关性。

通过以上方法的应用,大致得出如下结论:

(1)长瓣杓兰种群为上升种群,种群结构稳定,幼龄存活率高,使现行种群数量维持上升的态势。

(2)采用不同的模型预测种群数量动态,结果均显示出长瓣杓兰总体数量上升,说明其处于濒危状况的压力减轻或种群正在恢复当中。在自然条件下,长瓣杓兰传粉率、结籽率较高,虽然种子自然萌发率不高,但已具有自我更新能力,这与长瓣杓兰自身的分布格局和建立了自然保护区,人为的保护措施发生作用有关。

(3)长瓣杓兰为中国云南东南部的特有种,具有较高的观赏价值,其生境要求特殊,可供生长的空间狭窄,其种群上升的动力来自于它的欺骗的生殖行为,因此,一定要维持其保护区的生境稳定,防止人为干扰特

别是商业性的非法采集,为其提供足够的生长空间和传粉媒介的生存空间,才能保证该物种长期生存下去。

(4)对该物种的保护是长期的,但现在不需要也不适宜进行迁地保护。

References:

- [1] Cribb P, Chen S C. A new species of *Cypripedium* from south-east Yunnan. Bulletin of the Alpine Garden Society, 1999, 67(2):155—158.
- [2] Chen S C, Luo Y B. Advances in some plant group in China I. a retrospect and prospect of Orchidology in China. Acta Botanica Sinica, 2003, 45:2—20.
- [3] Luo Y B, Jia J S, Wang C L. A general review of the conservation status of Chinese orchids. Biodiversity Science, 2003, 11(1):70—77.
- [4] 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.
- [5] Zhong W H, Zu Y G. Study on population life table and survivorship curves of *Adenophora lobophylla*, an endangered species, compared with a potaninii, a widespread species. Acta Phytocologica Sinica, 1999, 23(1):76—86.
- [6] Zhang W H, Wang Y P, Kang Y X, et al. Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis*. Biodiversity Science, 2004, 12(3):361—369.
- [7] Li X K, Su Z M, Xiang W S, et al. Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis*. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(12):2246—2252.
- [8] 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 Sinica, 1988, 8(2):104—110.
- [9] www. Laoshanlan. Com/jrlsx-z. htm.
- [10] Jiang H. Study on Population Ecology of *Picea asperata*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992.
- [11] Harper J L. Population Biology of Plant. London: Academic Press, 1997.
- [12] Harcombe P A. Tree life tables. Biosci, 1987, 37:557—565.
- [13] Liu J F, Hong W. A study on forecast of population dynamics of *Castanopsis kawakamii*. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology. 1999, 5(3):247—253.
- [14] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, et al. Basic Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2003.
- [15] Xiao Y A, He P, Li X H, et al. Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(27):252—257.
- [16] www. sinicaorchid. org.
- [17] Banziger H, Sun H, Luo Y B. Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 2005, 148:251—264.
- [18] Cozzolino S, Widmer A. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? Trends in Ecology and Evolution, 2005, 20(9):487—494.
- [19] Shi J, Cheng J, Luo D, et al. Pollination syndromes predict brood-site deceptive pollination by female hoverflies in *Paphiopedilum dianthum* (Orchidaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 2006, 45(4):551—560.
- [20] Crawley M J. Plant Ecology. London: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- [21] Manuel C, Molles J. Ecology, Concept and Applications (2nd eds.). New York: McGraw-Hill Companies, 2002.

参考文献:

- [3] 罗毅波, 贾建生, 王春玲. 中国兰科植物保育的现状和展望. 生物多样性, 2003, 11(1):70~77.
- [4] 岳春雷, 江洪, 朱荫渭. 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.
- [5] 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.
- [6] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 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(3):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(12):2246~2252.
- [8] 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(2):104~110.
- [10] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [13] 刘金福, 洪伟. 格氏栲种群增长动态预测研究. 应用与环境生物学报, 1999, 5(3):247~253.
- [14] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [15] 肖宜安, 何平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 2004, 28(2):252~257.
- [19] 史军, 程瑾, 罗敦, 等. 利用传粉综合征预测: 长瓣杓兰模拟繁殖地欺骗雌性食蚜蝇传粉. 植物分类学报, 2006, 45(4):551~560.

刘冲建稿

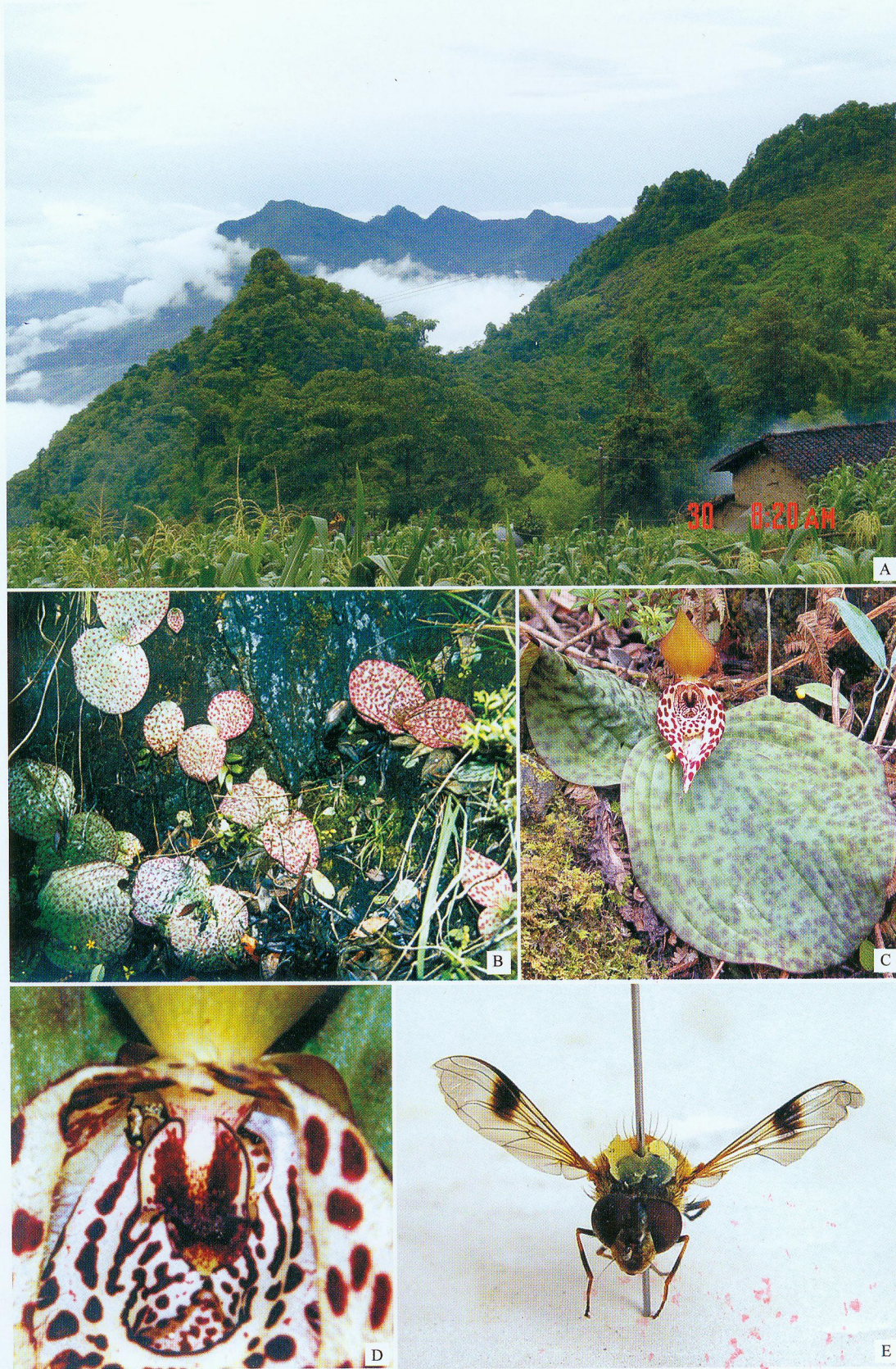


图 1. 长瓣杓兰的生境和传粉行为

Fig 1. The habitat and pollinative behaviour of *Cypripedium lentiginosum*

A. 生境; B. 居群; C. 开花植株; D 台湾聚胸蚜蝇从唇瓣基部出口逃逸; E. 携带花粉的台湾聚胸蚜蝇 (雌性)
 A. habitat; B. a population; C. flowering plant; D. *Ferdinandea formosana* escaping from the basal exit of the lip; E. *Ferdinandea formosana* (female) with a pollinium on thorax