

气候变暖致使墨兰 (*Cymbidium sinense*) 野外种群趋向灭绝

刘仲健^{1,2,3,*}, 陈利君¹, 刘可为^{2,1}, 李利强¹, 张玉婷¹, 黄来强^{2,1}

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

2. 清华大学深圳研究生院生物医药中心, 深圳 518055; 3. 华南农业大学林学院, 广州 510642)

摘要:温室效应和气候变化通过影响植物生长发育和水分循环过程,对植物的生存产生重大影响,特别是与环境高度适应的兰科植物。通过对深圳野生墨兰(*Cymbidium sinense*)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、出现频率和子代数以及空间分布格局,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、Levins 模型和连续下降模型 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-2.329}$ 对种群数量动态过程进行预测,结合气象数据分析,以检验墨兰种群对气候变化的响应。结果表明:在气温上升引发相对湿度降低和降雨失衡形成干旱的环境条件下,墨兰表现出的空间结构为成群分布,种群的年龄锥体属于壶型锥体,种群存活表现近似于 Deevey I 型,种群的净增长率、内禀增长率和周限增长率很低,墨兰种群正处于下降态势。究其原因是,墨兰在生理上表现出对干旱的敏感和高温使光合速率下降,影响营养物质积累以及高温直接抑制花芽分化或造成花芽败育,从而影响了有性繁殖,减少了后代的生产。尽管其有性繁殖是通过花香和花外蜜吸引中华蜜蜂(*Apis cerana*)传粉,产生含有大量种子的果实。但只有少量种子可以在野外环境中萌发,而萌发出的幼苗大多数因干旱不能成长到有性繁殖阶段。墨兰的种群数量动态随气候的波动而波动的结果证明了气候暖化和降雨失衡引起的干旱影响着墨兰的生殖和生长过程,成为其种群发展的致死因子。这种作用的持续或进一步加剧将使墨兰在该地区消失,因此,有必要对该物种进行迁地保护或种质资源人工保存。墨兰对气候变化的响应应引起人们对全球暖化给植物生存所带来的威胁的关注。

关键词:墨兰;种群动态;Leslie 模型;Levins 模型;气候变暖;水分胁迫;濒危机制

文章编号:1000-0933(2009)07-3443-13 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Climate warming brings about extinction tendency in wild population of *Cymbidium sinense*

LIU Zhong-Jian^{1,2,3,*}, CHEN Li-Jun¹, LIU Ke-Wei^{2,1}, LI Li-Qiang¹, ZHANG Yu-Ting¹, HUANG Lai-Qiang^{2,1}

1 The National Orchid Conservation Center of China (The Orchid Conservation & Research Center of Shenzhen), Shenzhen 518114, China

2 The Center for Biotechnology and BioMedicine, Graduate School at Shenzhen, Tsinghua University, Shenzhen 518055, China

3 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3443 ~ 3455.

Abstract: Greenhouse effects and climate changes have great influence on the survival of plants by affecting the development and the process of water cycling in plant, especially on Orchidaceae plants with high adaptation to the environment. Based on the investigation of biological characteristics and the observation of reproductive behavior among the wild populations of *Cymbidium sinense* in Shenzhen City, we calculated the quantity of survival plants, the frequency of appearance, the quantity of filial generation and the spatial distribution pattern at different age class, made static life graph and reproductivity graph of the population, drew the survival curve and age pyramid, and made up the Leslie matrix model, Levins model and consecutive decline model, $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-2.329}$, to predict the dynamic procedure of population

基金项目:全国野生动植物保护及自然保护区建设工程项目(2005-122);深圳市科技计划资助项目(2006-464)

收稿日期:2009-05-22; **修订日期:**2009-06-22

致谢:陈旭辉、刘卫荣、温福岳、饶文辉协同参加调查、观察,特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuzj@sinicaorchid.org

quantity and test how *C. sinense* population responded to the climate changes combined with the analysis of meteorological data. The test result showed that, in conditions of low relative humidity arose from temperature rise and drought caused by rainfall imbalance, *C. sinense* showed a spatial structure of group distribution, and its age pyramid was kettle-shaped and the survival performance of population was similar to Deevey I type. The net reproduction rate, the intrinsic increase rate and finite increase rate of *C. sinense* were very low, indicating that the population was in a situation of downward tendency. And the reason is that, *C. sinense* is physiologically sensitive to drought condition and high temperature decreases its photosynthetic rate, which affects the accumulation of nutrients and directly restrains the differentiation of flower buds or even causes the abortion of flower buds, accordingly the sexual reproduction is influenced and the progeny production is reduced. Even though the sexual reproduction of *C. sinense* was achieved by attracting the honeybee, *Apis cerana*, to pollinate flowers by fragrance and extrafloral nectar and produced fruits with mass seeds, only a few seeds could germinate in wild and most of the germinated seedlings could not grow through the sexual reproductive stage due to drought. The dynamic of population quantity of *C. sinense* fluctuates along with the climate, which consequently confirmed that drought caused by climate warming and rainfall imbalance affected the reproduction and growing process of *C. sinense*, and became the lethal factor to the development of *C. sinense* population. If such influence continues or exacerbates, *C. sinense* would vanish from this region; therefore, it is necessary to carry out *ex-situ* conservation or artificial reservation of germ plasm resource of this species. The response of *Cymbidium sinense* to the climate change should arouse people's concern about the threat to the survival of plant caused by global warming.

Key Words: *Cymbidium sinense*; population dynamics; Leslie matrix model; Levins model; climate warming; water stress; endangering mechanism

随着温室效应和气候暖化的加剧,改变了植物由来已久所适应的环境,影响着植物生长发育过程和水分循环过程,威胁着植物的生存^[1~4]。温室效应的存在以及全球气候变暖的可能性和趋势以及严重性的事实不容置疑,但是,由于气候的变化是一种渐变的过程,对植物生存影响也是一个从量变到质变的过程,短时间内不一定出现激烈的变化,因此,对于一个植物物种是否和怎么受到气候暖化的影响和受到影响后的后果如何,必须通过长时间的实验才能验证。兰科植物被认为是与环境高度适应的物种^[5],对环境改变的响应具有敏感性。墨兰 *Cymbidium sinense* (Jackson ex Andr.) Willd. 是一个很有特色的兰科 (Orchidaceae) 植物,主要分布于中国的东南部,它生长于亚热带的顶极森林群落里的郁闭度较高、土壤湿润的林下坡地上^[6]。墨兰具有极高的观赏价值和文化价值,在中国有悠久的栽培历史,因此而遭受长期的滥采滥挖^[6];随着都市化进程的加快,生境也正受到人为因素的影响^[6~8]。由于墨兰是国际上一个备受关注的物种,已被列入《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的保护范围^[9]。原来在安徽(南部)、江西(南部)、福建、广东、广西、海南、云南(东南部)、香港、台湾等地有大量的分布,目前仅发现在极个别地方有零星分布。无可否认,商业性的采集和生长地被开发是其种群消失的一个重要原因,但可以肯定的是,气候的变化对其种群的存在和发展有直接影响,因此,全球暖化如何影响其种群的消长是一个急需研究的问题。尽管利用种群数量动态分析,预测濒危物种的种群发展趋势,制定保护策略和措施,合理利用现有资源方面已有许多报告^[10~14],但利用这种分析方法以阐明气候的变化怎样作用于兰科植物,影响种群的发展趋势,以证实全球气候暖化对物种生存的危害性少有先例^[7,9]。本文在墨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,推算出墨兰种群的动态趋势;构建 Leslie 矩阵模型和 Levins 模型预测种群动态变化状况,结合气候的变化与墨兰的空间格局、年龄锥体和繁殖策略及其种群数量动态的相关性分析,探讨这一物种的种群的动态的发展趋势的动力,以阐明温室效应和全球气候暖化对物种生存的威胁。

1 研究区概况

2007 年 12 月至 2009 年 4 月对生长于广东省深圳市梧桐山三洲田 (114°05'E, 22°34'N, 海拔 100 ~

500m)的墨兰野生居群和国家兰科植物种质资源保护中心(114°10'E, 22°35'N, 海拔 50m)的墨兰人工居群进行观察和实验。两研究区同属梧桐山区,位于城市组团之间。

野外居群研究区内植被主要为亚热带山地常绿阔叶林,以小乔木、灌木为主,林木平均高 3~4m,林分密度较大,郁闭度为 0.7~1.0。常见森林优势种为厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera* (Wight et Arn.) Beddome、大头茶 *Gordonia axillaris* (Roxb.) Dietr., 三花冬青 *Ilex triflora* Bl., 吊钟花 *Enkianthus quinqueflorus* Lour., 密花树 *Rapanea neriiifolia* (Sieb. et Zucc.) Mez 以及细轴堇花 *Wikstroemia nutans* Champ. ex Benth. 等。墨兰生长于从未被砍伐过、森林郁闭度为 0.8~0.9 的林下潮湿的坡地上,土壤的 pH 值为 4.15~5.48,腐殖质含量为 3.51%,与紫纹兜兰 *Paphiopedilum purpuratum* (Lindl.) Stein 生境相同^[15,16]。人工居群栽培于阴棚内。

2 方法

2.1 生物学特征调查

2007 年 12 月和 2008 年 12 月沿海拔高度(150~450m)设立 5m 宽样本带,调查样本带内墨兰植株对干旱的生长反应。2009 年 4 月,在墨兰的自然分布区内沿海拔高度(150~450m)设置 20 个 5m×5m 样地(约每 100m 海拔设置 4 个样地),以 50cm×50cm 为纵、横距对样方划线网格化后,对样地内的墨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;宿存假鳞茎的数量;具叶分株的生长、开花和结果状况。根据其每年每基株只生长一个新分株,叶片干枯后留下假鳞茎的特性,以其假鳞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每一花序的花朵数以及结实数。确定样方内达到有性繁殖期的基株的年龄,统计其 1 年生幼苗,以计算达到有性繁殖期基株产生子代数量^[14]。

2.2 有性生殖和生理的检测

2.2.1 交配系统的检测

利用栽培于国家兰科植物种质资源保护中心的墨兰植株进行交配系统的检测。在墨兰的花期内,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,将花粉块置入自花柱头上,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,将花粉块置入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^[17]。

2.2.2 传粉生物学观察

墨兰传粉生物学在野外居群中进行。在墨兰的花期内设立 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;在花期内连续 5d,每天 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(%);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、描述和录相;记录每一个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^[14,17]。

2.2.3 生理数据的引证和干旱反应的检测

引用相关的资料^[18]以分析在气候暖化条件下墨兰种群的表现。

为进一步检验干旱对墨兰产生的影响,将具有 1~5 龄期分株的墨兰植株栽培于不保水的粗砂粒和块状松树皮的植料中,置于温室内进行干旱试验。在不供给水分的条件下,每日观察和记录其生长反应,直至每一植株干枯死亡,以验证气温的升高而产生的干旱对墨兰生长的影响。

利用均达到有性繁殖的栽培墨兰植株与野外植株设立 25 个样本对,每个样本具有 10 个基株,将栽培植株置于在昆虫可以进入的塑料薄膜大棚内,进行人工管理^[8](在塑料棚顶喷井水保证棚内温度不超过 25℃;每 3 天浇水一次防止干旱发生)。统计人工管理和自然条件下的开花基株数和结实率,比较两者的有性生殖

的效果,探讨高温和干旱对墨兰有性繁殖的影响^[14],以验证气候暖化对墨兰种群动态的影响。

2.3 种群数量动态分析

2.3.1 静态生命表的编制

根据墨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^[14,19~21]。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, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

2.3.2 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^[9]。

2.3.3 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(以实测成熟基株数和1龄苗数计算)。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, $T = \sum X l_x m_x / \sum l_x m_x$ ^[14]。

2.3.4 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: $N_{t+1} = M \cdot N_t = M^{(t+1)} \cdot N_0$,式中: N_{t+1} 、 N_t 分别是种群在时间 $t+1$ 和 t 时的个体数量, N_0 为调查时的个体数量, M 为种群的射影矩阵(population projection matrix)^[14,22]:

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

2.3.5 单种集合种群动态的 Levins 模型

由于墨兰的生长特性和现存生境造成了居群在空间上存在隔离,彼此间需通过个体扩散才能相互联系。根据其生境的破碎的现状,利用集合种群动态的 Levins 模型对其进行定性和定量预测^[23]。

2.4 气象数据的引证和分析

本研究所用的气象数据来源于深圳市气象局,采集数据时间序列与倒推的墨兰的种群最大存活年龄相一致,推算出时间范围为1995~2008年。利用气象数据包括年平均气温、降雨量和极端高温的数据,研究墨兰分布区的气候变化趋势和气候情景变化。

3 结果与分析

3.1 墨兰生物学特性

3.1.1 生长状况

墨兰生长于沟谷具有深厚而疏松腐殖质、排水良好的林下阴蔽的斜坡地上。基株具极短的根状茎,根状

茎上具一列椭圆形直立假鳞茎,假鳞茎长 2~5 cm,最新的 1~7 代的假鳞茎顶端具 2~6 枚叶。居群中不同基株的叶片长短悬殊,从 10 cm 到 60 cm 不等。新分株通常在每年 2 月末 3 月初从最年轻的假鳞茎基部发出,叶片维持 5~7 年后干枯。假鳞茎落叶后宿存,年复一年形成了链状植株,可存活 14a。从假鳞茎上的花序残留物可以看到从幼苗到开花需要 3a 时间进行营养生长,最快到第 4 年才有可能开花进行有性繁殖。每年 8~10 月为花芽分化期,花朵开放期从 12 月下旬开始到来年 2 月份结束。不被授精的花其开放时间可持续 20d,授精花的果实在下一花期来临时成熟开裂散发种子,种子于来年在腐殖土内形成原球体,并生出短茎,短茎上产生叶芽,叶芽生长叶子,随叶片的伸长叶芽基部逐渐膨大成假鳞茎。经过一年孕育,植株在当年生长的假鳞茎的基部长出新芽形成新的分株。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基株每年均能开花,性成熟基株的开花率为 $(10.40 \pm 8.41)\%$ ($n=25$),有 $(33.19 \pm 15.94)\%$ 的花 ($n=10$) 被传粉昆虫传粉产生果实。

3.1.2 空间格局

墨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值高,为 $S^2/\bar{m} = 1.35$, $[\bar{m} = \sum f(x)/n, S^2 = ((\sum f(x))^2 - ((\sum f(x))^2/n))/(n-1)]$, 明显大于 1, 因此, 墨兰种群的空间结构为成群分布^[18]。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,并与墨兰形成共生关系以保证水和营养物的获得,其结果决定着墨兰的空间分布格局。因山体植被和裸露的岩石所分割而呈破碎化,所以墨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 1A),在空间上存在隔离;种子散布主要是在无风或少风状态下就近散发而萌发成幼苗(图 1B)形成成群分布。每成熟基株覆盖面积约为 40 cm × 40 cm,在立地条件均为适生地的条件下,最大容纳量约为 6.25 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不均匀,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的差别太大,幼年个体比例较少,老年个体占比例最少,尽管中年个体占很高比例,但种群的死亡率大于出生率,年龄锥体属于壶型锥体(图 2),表明了墨兰为下降型种群^[18]。

3.2 生殖机制和生理特性

3.2.1 交配系统

在交配系统的检测中,自然花的结果率为 $(35.50 \pm 13.26)\%$ ($n=10$),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,表明墨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%,表明墨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。

3.2.2 传粉机制

在整个观察期内仅观察到中华蜜蜂 *Apis cerana* 访问墨兰的花。蜜蜂受到墨兰开花散发出的花香及花被片基部和花柄基部分泌出的蜜滴(每天每花约产 0.5ml 含糖约 8% 的蜜)所引诱,降落在该朵花的唇瓣中裂片上,以足抱住中裂片的边缘,停留片刻后,沿着中裂片向唇瓣的基部方向爬行,然后进入唇盘内。由于唇瓣具有一定的弹性,当蜜蜂降落到唇瓣中裂片时,其体重会压迫唇瓣向下挪动,使唇瓣与蕊柱之间的空间增大,蜜蜂进入唇盘内。蜜蜂进入唇盘后,中裂片的基部向上翘起,唇盘向上闭合,把蜜蜂夹在唇盘、蕊柱以及两侧的花瓣组成的空间内,致使蜜蜂觅食后只能从原路退出。蜜蜂退出时,隆成的背部挤压到蕊喙上的粘盘,使整个花粉块被粘在背上。带着花粉团的蜜蜂飞到另一植株上,重复了以上过程时,背上的花粉团被蕊喙刮入柱头内,接着带走这朵花的花粉团,完成异花传粉(图 1C, D)。

由于墨兰具有混合交配系统,其成群分布的空间格局,花相对集中提高了传粉效率。同时,墨兰具总状花序,有花 8~15 朵,从花序基部向上每天开放 1~2 花。花刚开放时,蜜蜂访花时将花粉块连同药帽被粘在背上,经过一段时间药帽才脱落,防止了蜜蜂连续访问同一花序的花时发生自花授粉。但开放 3~5d 后的花被



图1 墨兰的生长状况和空间结构

Fig. 1 Growth condition and spatial structure of *Cymbidium sinense*

A, 野外的斑状居群; B, 种子萌发的幼苗; C, 开花植株; D, 中华蜜蜂访花而传粉; E, 具果实的植株 A. The porphyritic populations in wild; B. The seedlings; C. Flowering plant; D. *Apis cerana* visits flowers and its pollination; E. Fruited plant

蜜蜂访问时, 因花药水分减少, 蜜蜂可直接将花粉块带出或将花粉块连同药帽一起被带出, 但药帽很快与花粉

块分离,蜜蜂访问同一花序的另一朵花时就会发生同株异花授粉。因此,墨兰具有异花授粉和滞后同株异花授粉机制。墨兰每个果实可生产 31589 ± 16486 ($n = 10$) 个种子(图 1E)。

3.2.3 生理特性

潘瑞炽和叶庆生等^[13,19~21] 研究表明,墨兰是 C_3 植物^[24],是典型的阴生植物,光饱和点是夏季中午光强的 10% ~ 15%,生长极其缓慢。1 年生叶在 25℃ 时光合速率最大,25 ~ 35℃ 时下降^[25]。对于旱非常敏感,墨兰气孔对于旱胁迫反应的水势阈值是 - 1.0MPa 左右^[26]。土壤湿度为土壤最大保水力的 50% 时持续 90d

有 33% 死苗率发生,土壤最大保水力的 30% 持续 150d 死苗率为 100%^[18]。低温(20/15℃)可促进墨兰花芽分化和发育,花芽分化后若持续高温(30/25℃)则花芽不伸长,花芽全部败育^[18]。

干旱试验 90d 后,1 ~ 2 龄期的墨兰植株开始干枯,根系干缩,假鳞茎枯萎而死亡,随着干旱时间的延长,老龄的植株也逐渐死亡,到 150d 后已没有植株存活,与生理测试的结果相同^[18,26]。

人工栽培基株开花率为 $(93.20 \pm 10.69)\%$ ($n = 25$),花朵结实率为 $(60.53 \pm 21.47)\%$ ($n = 10$),与自然条件下的基株开花率和花朵结实率均存在显著差异($t = 30.4379$, $df = 48$, $P < 0.01$; $t = 3.2338$, $df = 18$, $P < 0.01$)。

3.3 种群动态和数量分析

3.3.1 墨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)编制墨兰种群生命表,其结果如表 1。

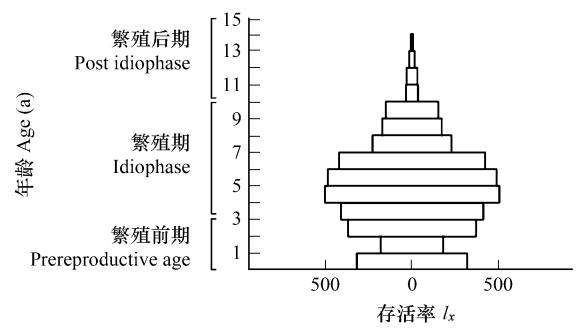


图 2 墨兰种群年龄锥体

Fig. 2 The age pyramid of *Cymbidium sinense* population

表 1 墨兰种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Cymbidium sinense* population

年份 Year	X	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
2008	1	33	635	270	425.2	500.0	6338.5	9.98	6.45	0.55
2007	2	19	365	-366	-1002.7	548.0	5838.5	16.00	5.90	-0.69
2006	3	38	731	-77	-105.3	769.5	5290.5	7.24	6.59	-0.10
2005	4	42	808	-192	-237.0	904.0	4521.0	5.60	6.69	-0.22
2004	5	52	1000	19	19.0	990.5	3617.0	362.00	6.91	-0.02
2003	6	51	981	154	157.0	904.0	2626.5	2.68	6.89	0.17
2002	7	43	827	365	441.4	644.5	1722.5	2.08	6.72	0.04
2001	8	24	462	116	251.1	404.0	1078.0	2.33	6.14	0.29
2000	9	18	346	38	109.8	327.0	674.0	1.95	5.85	0.12
1999	10	16	308	231	750.0	192.5	347.0	1.13	5.73	1.39
1998	11	4	77	19	246.8	67.5	154.5	2.01	4.34	0.28
1997	12	3	58	19	327.6	48.5	87.0	1.50	4.06	0.40
1996	13	2	39	20	512.8	29.0	38.5	0.99	3.66	0.72
1995	14	1	19	19	1000.0	9.5	9.5	0.50	2.94	-

从表 1 中可以看出墨兰 1 龄的死亡量达 21.26%,表明 1 龄苗进入 2 龄苗死亡较多,2、3、4 龄级死亡率为负,说明幼苗的成长未能顺利成长进入下一龄级,幼苗库严重不足,在幼苗(2 ~ 4 龄级)进入性成熟之前死亡率和种群消失率(K_x)较高,种群受到环境筛的强烈过滤作用,种群已经走向衰退。种群的下降趋势,与其年龄结构呈壶型锥体的结果相一致。成长到性成熟植株(5 ~ 6 龄)死亡量为 13.62%,而 7 ~ 10 龄级植株累积死亡量为 59.06%,以后各龄级的累积死亡量仅为 6.06%,这一方面说明了该种群的维持依赖于中龄个体,另一方面说明该种群进入中龄期后,个体对营养空间的需求不断增大,基于受到光照、水分、养分和空间等的生态因子作用,种群的他疏作用增强,导致较高的死亡量。在 11 龄级的个体进入生理衰老期后直至最大龄级,种

群老齡个体死亡率较低,说明了环境条件(主要是生长于土壤水分条件较好的地方)能较好的满足墨兰生长需要,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。

3.3.2 K-因子分析

表 1 表明,墨兰的死亡主要是集中在 1~2 龄期的幼苗,2007、2008 年旱季的野外观察发现,生长于森林郁闭度低保水能力差的坡地上的 1~2 龄幼苗容易干枯死亡,而生长于近溪流或土层深层保水能力强的幼苗能够生存,但叶色灰暗,表现出缺水征状。2a 共发现 1~2 龄幼苗 63 基株中有 12 基株干枯死亡。死亡率为 19.05%,与生命表的调查结果相近。在人工干旱试验中,幼齡分株最早出现干枯。由此可知,干旱是幼苗的致死因子(Killing factor)(k_{alevin}),它与总死亡率(k_{total})之间关系十分密切,墨兰幼苗阶段死亡率的变化会引起总死亡率和种群大小的波动^[23]。

3.3.3 墨兰种群的存活曲线分析

墨兰存活曲线和死亡率曲线如图 3。从图 3A 可知,墨兰种群存活以最高存活量为起点表现为近 Deevey I 型。存活曲线显示出 1 龄幼苗存活率不高外,植株高死亡率是出现在接近生理寿命的后期。从图 3B 可以看出,墨兰种群结构不稳定,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太大,幼年个体(1~3 龄级)数量不多,死亡率高,表现为下降的趋势;10~14 龄级,此阶段种群的生存质量较高但个体数很少。从存活曲线和死亡率曲线可以看出,种群内大量的幼齡个体不能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不能产生大量幼齡个体,致使种群稳定性不能维持。

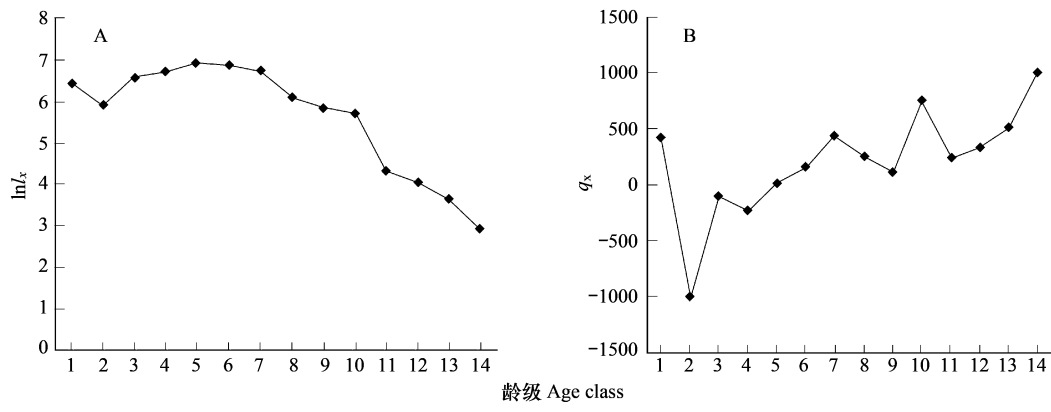


图 3 墨兰种群存活(A)及死亡率(B)曲线

Fig. 3 Survival rate (A) curve and mortality rate (B) curve of *Cymbidium sinense* population

3.3.4 墨兰种群生殖力表和重要参数的分析

墨兰种群生殖力表如表 2。从表 2 可计算出,墨兰的净增长率(Net reproductive rate, $R_0 = \sum l_x m_x$) ($\bar{m} = \sum f(x_1) / \sum (f(x_{4-14})) = 33/256 = 12.89\%$) 为 0.635,表明它的每一世代种群可以增殖 0.635 倍;内禀增长率(Intrinsic rate of increase, $r_m = \ln R_0 / T$) 为 -2.329, $r_m < 0$ 表明瞬时出生率少于瞬时死亡率;周限增长率(Finite rate of increase, $\lambda = e^r = e^{-2.329}$) 为 0.0974,表明墨兰种群将以 0.0974 倍的速度作几何数下降;世代平均周期(Generation span, $T = (\sum x l_x m_x) / R_0$) 为 6.517a,表明墨兰生殖期基株的平均年龄为 6.517a。参数 $R_0 > 1, r_m < 0, \lambda < 1$ 的结

表 2 墨兰种群生殖力表

Table 2 Fecundity schedule of <i>Cymbidium sinense</i> population				
<i>X</i>	<i>l_x</i>	<i>m_x</i>	<i>l_xm_x</i>	<i>Xl_xm_x</i>
1	0.635	—	—	—
2	0.365	—	—	—
3	0.731	—	—	—
4	0.808	0.129	0.104	0.416
5	1.000	0.129	0.129	0.645
6	0.981	0.129	0.126	0.756
7	0.827	0.129	0.107	0.749
8	0.462	0.129	0.060	0.480
9	0.346	0.129	0.045	0.405
10	0.308	0.129	0.040	0.400
11	0.077	0.129	0.010	0.110
12	0.058	0.129	0.007	0.084
13	0.039	0.129	0.005	0.065
14	0.019	0.129	0.002	0.028

果表明,墨兰种群不能完成自我更新,表现为下降型种群^[22,23]。

3.3.5 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,尤其是衰退的物种^[10-13,27]。本研究的墨兰 Leslie 矩阵模型,利用其生物学特性观察的结果,以在 20 个样方实测其每年每基株(具有性繁殖能力)平均可产子代幼苗 0.129 株(m_x)为生殖力,预测该种群在未来 20a 内种群数量和年龄结构变化。本实验采用的总体样品的平均生产后代数(m_x)计算的墨兰种群 Leslie 矩阵模型见表 3。

表 3 墨兰种群的 Leslie 矩阵模型
Table 3 Leslie matrix model of *Cymbidium sinense* population

0	0	0	0.141	0.118	0.107	0.095	0.117	0.091	0.045	0.093	0.077	0.042
1.096												
	1.404											
		1.175										
			1.096									
				0.913								
					0.713							0
						0.627						
							0.809					
								0.589				
									0.351			
			0							0.719		
											0.598	
												0.328
												0

虽然墨兰为多年生植物,有性繁殖延续到其生理期限之前,但其生殖能力较低,幼苗的补充能力不足,致使种群呈现下降趋势,动态数量模型为 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-2.329}$,式中, N_t 、 N_{t-1} 分别是种群在时间 t 和 $t-1$ 时的个体数量。利用这一模型对墨兰种群动态数量预测结果如表 4。

表 4 未来 20a 内墨兰连续下降模型种群数量动态预测
Table 4 Dynamics preestimate of population quantity with consecutive decline model of *Cymbidium sinense* in 20 years

年龄级 Age class	N_1	N_2	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	N_8	N_9	N_{10}	N_{11}
1	33	30	27	24	22	20	18	16	14	13	12
2	19	17	15	14	13	12	11	10	9	8	7
3	38	34	31	28	25	23	21	19	17	15	14
4	42	38	34	31	28	25	23	21	19	17	15
5	52	47	42	38	34	31	28	25	23	21	19
6	51	46	41	37	33	30	27	24	22	20	18
7	43	39	35	32	29	26	23	21	19	17	15
8	24	22	20	18	16	14	13	12	11	10	9
9	18	16	13	12	11	10	9	8	7	6	5
10	16	13	12	11	10	9	8	7	6	5	5
11	4	3	3	2	2	2	1	1	1	1	1
12	3	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1
13	2	2	2	1	1	1	1	1	1	0	-
14	1	1	1	1	1	1	1	0	-	-	-
总计 Total	346	311	278	251	227	205	185	166	150	134	121

续表

年龄级 Age class	N_{12}	N_{13}	N_{14}	N_{15}	N_{16}	N_{17}	N_{18}	N_{19}	N_{20}	N_{21}
1	11	10	9	8	7	6	5	5	4	4
2	6	5	5	4	4	3	3	2	2	2
3	13	12	11	10	9	8	7	6	5	5
4	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5
5	17	15	14	13	12	11	10	9	8	7
6	16	14	13	12	11	10	9	8	7	6
7	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5
8	8	7	6	5	5	4	4	3	3	2
9	5	4	4	3	3	2	2	2	1	1
10	4	4	3	3	2	2	2	1	1	1
11	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-
12	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
总计 Total	109	97	89	80	73	64	58	50	43	38

3.3.6 种群动态 Levins 模型与动态数量预测

决定一个集合种群动态的两个最基本的过程是局域种群的灭绝和新的局域种群的建立^[23]。因此,墨兰单种集合种群的动态的 Levins 模型可表示为:

$$dp/dt = mp(1 - p) - ep \tag{1}$$

(1)式中 m 、 e 分别为侵占和灭绝参数。 $'P=0$ 对应着种群的灭绝状态;当种群处于平衡状态,即 $dp/dt=0$ 时, $'P=1-e/m$,显然 $m < e$,则集合种群最终走向灭绝,而 $e < m$,则种群会续存,表明当局域种群的灭绝率小于某一临界值时,集合种群会持续地存在下去^[23]。将(1)式变换为:

$$dp/dt = (m - e)p[1 - p/(1 - e/m)] \tag{2}$$

(2)式中差值 $(m - e)$ 可以被认为是一个内在增长率^[23],墨兰的 $m - e$ 值为 -2.329 ,则有 $m < e$,其种群最终走向灭绝,如将 $(1 - e/m)$ 可以看成环境容量(3125)的等价值的话^[23],则有墨兰的 Levins 模型:

$$dp/dt = -2.329p(1 - p/3125) \tag{3}$$

结合表 3、表 4 可以看出:Leslie 矩阵模型的模拟和连续下降(负增长)模型的预测结果表明,墨兰种群为衰退(下降)种群,这与生殖力表的分析和生物学特征观察结果相一致。各龄级数量呈逐步下降趋势,特别是 1~4 年生幼苗数量呈现负增长,其顺利成长为中龄个体所占比例不大,中龄个体生殖力不强,而接近生理寿命前老龄基株又处于下降状态,种群从幼龄到中龄直至老龄均出现衰落态势。墨兰种群数量从目前的 $N_1 = 346$ 株/500m² 经过 20a 下降到 $N_{21} = 38$ 株/500m²。利用 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-2.329}$ 进一步预测,墨兰种群可能在未来约 36a 后在该分布地的数量为 0(图 4)。

3.4 气象数据与墨兰存活数的关系分析

1980 年以后的平均气温比 1980 年以前提高 0.7℃,增幅超过 1.0℃的月份是 1、10、11 月份,其中 10 月份增幅最大,达 1.4℃,月平均气温超过 25℃每年长达 5~6 个月(5~9 月份或 10 月份)。平均降雨量 1980~1989 年为 1877mm,1990~1999 年为 1956mm,2000

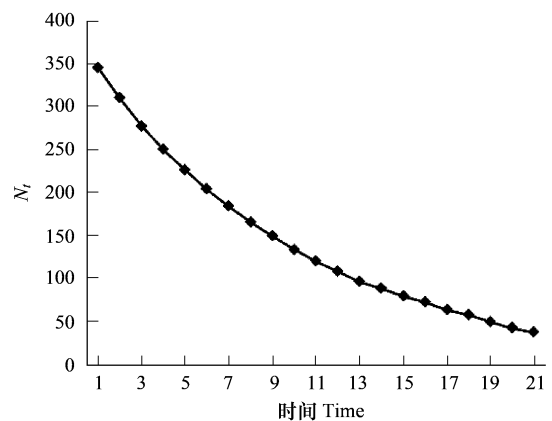


图 4 墨兰种群负增长模型曲线

Fig. 4 Negative growth model curve of *Cymbidium sinense* population

~2009 年为 1826mm(数据来自深圳气象局)。20a 的气象数据的变化表明,气温逐渐上升并维持着长时间的高温天气,降水日数减少,降雨量出现大幅波动,相对湿度减少,蒸发量提升,大多数年份都会出现秋冬连旱,甚至秋冬春连旱。尽管我们还不知道气温的升高与降雨量的升降的关系,一般认为,气温升高将会增加降雨量,但深圳的气象数据显示气温升高降雨量并不一定增加,而与气温相关的是随气温升高相对湿度下降蒸发量增加,引发干旱的频率增加。生命表的各年龄级存活数曲线与气象数据特别是降雨量的变化相吻合,尤其是在繁殖前期和繁殖期。降雨量较大的年份存活率较高,降雨量较低的年份存活率较低,存活率随降雨量的波动而波动。各龄级的存活率反映了种群的数量经历了该龄级之前的每个龄级的气候事件。到了中龄个体后期和老龄个体已被降雨量变化的多次选择而留存下来,对降雨量的响应没有幼龄个体那么敏感(图 5)。由于气温提升,降雨量失衡,蒸发量增大,幼龄植株的组织结构及根系的发育尚未完善,抗旱能力差,遇到高温干旱的气候致使着生于水分条件差的地方的幼苗死亡。成熟植株由于高温的光合速率下降而不能积累足够养分以及高温抑制花芽分化或造成花芽败育,影响了有性繁殖^[18,24~26]。

4 讨论与结论

通过生命表可以推断出墨兰年龄锥体,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,特别是对墨兰这种正处于下降的种群,是一种种群数量动态预测的有效方法。用连续下降模型 $N_t = N_{t-1} - N_{t-1}e^{-2.329}$ 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 Leslie 矩阵模型的研究结果相近。在单种集合种群动态的 Levins 模型中,经计算 $m < e$,表明墨兰集合种群最终会走向灭绝,如果气候条件得不到改善,正如连续下降模型预测的那样,这一物种将会在 36a 后在这一地区消失。

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^[28]。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^[29]。墨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的关键是幼苗的抗旱能力差,难于抵受干旱的气候变化。从墨兰生理特性可以看到幼苗存在这方面的缺陷,而气候暖化致使降雨失衡在短时间尺度内是不可逆转的趋势,成熟基株在高温条件(25~35℃)光合速率下降,8~10 月份的花芽分化期和花芽分化后的气温仍然维持在 25℃ 以上,直接导致有性繁殖效率降低,从基株开花率和花朵结实率可以看到,自然基株分别仅为人工栽培基株的 11.16% 和 54.83%,两者具明显差异(见 3.2.3),因此,墨兰的野外生存的状况是不容乐观的。

由于现代工业的迅速发展产生大量的 CO₂,导致地面温度升高产生温室效应,由于这效应的产生而致使气候逐渐暖化。气温的升高,改变了墨兰对温度的长期适应,就应对高温而言,它需降低细胞含水量,增加糖或盐的浓度,减慢代谢速率,以及产生旺盛的蒸腾作用避免植物的过热,可是伴随着高温的发生是降雨的天数减少和年间以及年内的大幅度的无规律波动形成较长时间的干旱,因而墨兰难以忍受持续的干旱和在持续干旱的条件下忍受持续高温,特别是幼苗或新生叶片的抗旱组织尚未形成,根系不发达吸收水分能力差,假鳞茎尚未发育完善不能储存太多水分。环境中水分的减少及体内消耗水分增加^[11],在这双重胁迫作用下墨兰幼苗大量死亡,而成年植株因抗旱组织较为完善和经受过环境的选择而保存下来,但因高温降低了有性繁殖能力。因此,墨兰种群要得到发展必须有大量幼苗补充并顺利进入下一龄级。事实上,气候暖化和降雨失衡成为幼苗致死和降低成熟基株的有性生殖能力的关键因子。在这一因子的作用下,无论是种子的产生还是幼苗的成长均存在困难,种群难以补充大量幼苗而走向衰亡。

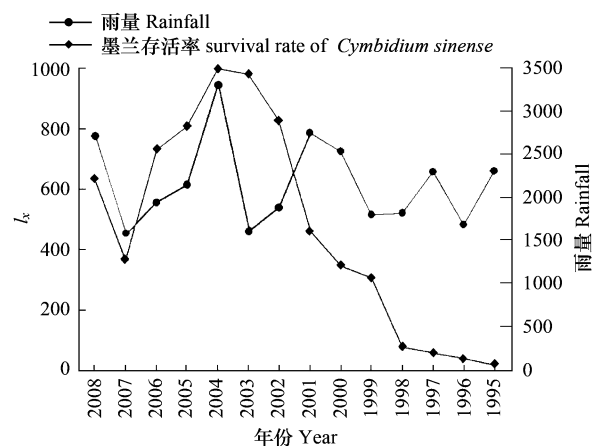


图 5 雨量曲线与墨兰存活率曲线

Fig. 5 Rainfall curve and survival rate curve of *Cymbidium sinense*

植被与气候间存在显著的耦合关系^[30],气候变化是形成区域植被的主要原因,那是长时间作用的结果,它主要是受到气温和降水的影响,这些因素在短时间急剧提升,这对于区域植被内的物种产生严重的影响,增温的负面效应主要在于增加水分的消耗而引起干旱^[31],水分的胁迫导致墨兰气孔关闭,蒸腾和光合作用都显著下降,在防止叶子失水的同时也减少了干物质的积累^[32]。这些因子可以对各个龄级的墨兰的植株产生不良影响,全程干扰了长期适应下来的整个生命进程对环境的适应。本研究表明墨兰对气温升高和水分减少极为敏感,证实了气候暖化和降雨失衡可能加速了物种的消亡。许多呈下降趋势种群的物种需要人工扰动以增加其幼苗对环境资源(主要是光照)的竞争力,但墨兰是典型阴生物种,光饱和点低,它需要的是保持对原生境的稳定,特别是各物候期所需的气温和水分的稳定。因此,对墨兰野外种群可适当进行种质资源保存和迁地人工环境下进行保护,通过人工繁殖实生苗,待条件成熟时回归野外。毫无疑问,墨兰的命运应引起人们对全球暖化给植物生存所带来的威胁的关注。

References:

- [1] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al.* Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, 363: 234—240.
- [2] Janack J, Stomatal limitation of photosynthesis as affected by water stress and CO₂ concentration. *Photosynthetica*, 1997, 34(4): 473—476.
- [3] Meier M, Fuhrer J. Effect of elevated CO₂ on orchard grass and red clover grown in mixture at two levels of nitrogen or water supply. *Environmental and Experimental Botany*, 1997, 38:251—262.
- [4] Zhao J F, Yan X D, Jia G S. Simulating the responses of forest net primary productivity and carbon budget to climate change in Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 92—102.
- [5] Liu Z J, Chen S C, Chen L J, *et al.* The Genus *Paphiopedilum* in China. Beijing: Science Press, 2009.
- [6] Liu Z J, Chen S C, Ru Z Z, *et al.* The Genus *Cymbidium* in China. Beijing: Science Press, 2006.
- [7] 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.
- [8] Liu Z J. Chinese Orchidology. Beijing: China Forestry Publishing House, 1998.
- [9] 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.
- [10] Yue C L, Jiang H, Zhu Y M. Analysis on numeric dynamic of population of *Cimicifuga nanchuanensis*, an endangered plant. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(5):793—796.
- [11] Zhang 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.
- [12] 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—2253.
- [13] 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.
- [14] Liu Z J, Chen L J, Rao W H, *et al.* Correlation between numeric dynamics and reproductive behaviour in *Cypripedium lentiginosum*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1):111—121.
- [15] Liu Z J, Zhang J Y, Ru Z Z, *et al.* Conservation biology of *Paphiopedilum purpuratum* (Orchidaceae). *Biodiversity Science*, 2004, 12(5): 509—516.
- [16] Liu Z J, Chen S C, Chen L J, *et al.* The genus *paphiopedilum* in China. Beijing: Science Press, 2009.
- [17] Liu K W, Liu Z J, Huang L Q, *et al.* Self-fertilization strategy in an orchid. *Nature*, 2006, 441:945—946.
- [18] Pan R C, Ye Q S. The physiology of *Cymbidium*. Beijing: Science Press, 2005.
- [19] Jiang H. Study on Population Ecology of *Picea asperata*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992.
- [20] Harper J L. The Population Biology of Plant. London: Academic Press, 1997.
- [21] Harcombe P A. Tree life tables. *Bioscience*, 1987, 37:557—565.
- [22] 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.
- [23] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, *et al.* Basic Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2003.
- [24] Ye Q S, Pan R C, Qiu C X. Study on the photosynthetic pathway of *Cymbidium sinense*, *Chinese Bulletin of Botany*, 1993, 35(6):441—446.
- [25] Ye Q S, Pan R C, Qiu C X. Study on leaf anatomy and photosynthesis of *Cymbidium sinense*. *Chinese Bulletin of Botany*, 1992, 34 (10):771—

776.

- [26] Pan R C, Zheng X N, Wen Z Q. Change of water physiology of *Cymbidium sinense* during soil drought period. *Acta Botanica Yunnanica*, 1994, 16 (4): 379—384.
- [27] 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.
- [28] Crawley M J. *Plant Ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- [29] Manuel C, Molles J. *Ecology, Concept and Applications* (2nd edn.). New York: McGraw-Hill Companies, 2002.
- [30] Hao Y P, Chen Y F. Progress in estimation of net primary productivity and its responses to climate change. *Advances in Earth Science*, 1998, 13 (6): 564—571.
- [31] Liang N, Maruyama K. Interactive effects of CO₂ enrichment and drought stress on gas exchange and water-use efficiency in *Alnus firma*. *Environmental and Experimental Botany*, 1995, 35: 353—361.
- [32] Janacek J. Stomatal limitation of photosynthesis as affected by water stress and CO₂ concentration. *Photosynthetica*, 1997, 34(3): 473—476.

参考文献:

- [4] 赵俊芳,延晓冬,贾根锁. 东北森林净第一性生产力与碳收支对气候变化的响应. *生态学报*, 2008, 28(1): 92~102.
- [5] 刘仲健,陈心启,陈利君,等. 中国兜兰属植物. 北京:科学出版社, 2009.
- [6] 刘仲健,陈心启,茹正忠,等. 中国兰属植物. 北京:科学出版社, 2006.
- [8] 刘仲健. 中国兰花. 北京:中国林业出版社, 1998.
- [9] 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.
- [10] 岳春雷,江洪,朱荫涓. 濒危植物南川升麻种群数量动态的分析. *生态学报*, 2002, 22(5): 793~796.
- [11] 张文辉,祖元刚. 濒危种裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照. *植物生态学报*, 1999, 23(1): 76~86.
- [12] 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): 2246~2253.
- [13] 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.
- [15] 刘仲健,张建勇,茹正忠,等. 兰科紫纹兜兰的保育生物学研究. *生物多样性*, 2004, 12(5): 509~516.
- [16] 刘仲健,陈心启,陈利君,等. 中国兜兰属植物. 北京:科学出版社, 2009.
- [18] 潘瑞炽,叶庆生. 国兰生理. 北京:科学出版社, 2005.
- [19] 江洪. 云杉种群生态学. 北京:中国林业出版社, 1992.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 叶庆生,潘瑞炽,丘才新. 墨兰光合途径的研究. *植物学报*, 1993, 35(6): 441~446.
- [25] 叶庆生,潘瑞炽,丘才新. 墨兰叶片结构及光合作用的研究. *植物学报*, 1992, 34(10): 771~776.
- [26] 潘瑞炽,郑先念,温兆清. 土壤干旱期间墨兰的水分生理变化. *云南植物研究*, 1994, 16(4): 379~384.
- [27] 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.
- [30] 郝永萍,陈育峰. 植被净初级生产力模型估算及其对气候变化的响应研究进展. *地球科学进展*, 1998, 13(6): 546~571.