

# 滇牡丹自然种群数量动态

李奎<sup>1</sup> 郑宝强<sup>1</sup> 王雁<sup>1\*</sup> 卜文圣<sup>2</sup>

<sup>1</sup>林木遗传育种国家重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; <sup>2</sup>中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

**摘要** 运用种群静态生命表、存活曲线、生殖力表和Leslie矩阵模型研究了中国西南特有濒危植物滇牡丹(*Paeonia delavayi*)种群数量动态过程。静态生命表和种群存活曲线表明: 滇牡丹在株龄3–6 a之间经历了较强的环境筛, 其单株生理寿命为15 a左右, 平均周期为8 a, 种群的净增殖率( $R_0 = 0.9857$ )、内禀增长率( $r_m = -0.0017$ )和周限增长率( $\lambda = 0.9983$ )表明其为衰退型种群; 滇牡丹种群存活表现为台阶型曲线(B1型), 分别在6 a和12 a阶段种群死亡率( $K_x$ )较高。Leslie矩阵模型的模拟结果表明, 在未来30 a内种群数量呈现出下降趋势, 大约下降了50%, 其种群数量靠自身根系的萌蘖和种子繁殖共同维持。野生滇牡丹种群数量下降与其自身繁殖特性有关, 但主要原因是人为采挖和生态环境的破坏。

**关键词** 濒危植物, Leslie模型, 种群数量动态, 滇牡丹

## Numeric dynamics of natural populations of *Paeonia delavayi* (Paeoniaceae)

LI Kui<sup>1</sup>, ZHENG Bao-Qiang<sup>1</sup>, WANG Yan<sup>1\*</sup>, and BU Wen-Sheng<sup>2</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding; Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; and <sup>2</sup>Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

### Abstract

**Aims** *Paeonia delavayi* (Paeoniaceae) is an endangered plant restricted to southwestern China. Our objective was to study the numerical population dynamics of the largest and most concentrated natural population in Shangri-La, Yunnan Province, China.

**Methods** The distribution area of *P. delavayi* was investigated from 2009 to 2011. We studied the numerical dynamics of the population using static life table, survivorship and mortality curves, fecundity schedule and Leslie matrix model.

**Important findings** *P. delavayi* underwent strong environmental screening at ages three to six years. The physiological life span was about 15 years, and generation span was eight years. The net reproductive rate ( $R_0 = 0.9857$ ), intrinsic rate of increase ( $r_m = -0.0017$ ) and finite rate of increase ( $\lambda = 0.9983$ ) were relatively low, indicating that the population was decreasing. The Leslie matrix model showed that plant numbers from seedlings and sprouts declined about 50% during the past 30 years. The survival rate exhibited a steep curve (B1 type). The mortality rate of individuals was different at every stage, and the killing power ( $K_x$ ) was high at the ages of six and 12 years. The present population is maintained mainly by sprouts and seedlings. Likely key threats to the species are the damaged ecological environment and human disturbances.

**Key words** endangered plant, Leslie matrix model, numeric dynamics of population, *Paeonia delavayi*

滇牡丹(*Paeonia delavayi*)属芍药科芍药属牡丹组(Sect. Moutan)植物, 分布于云南中部至西北部、四川西南部和西藏东南部(王莲英, 1997), 是芍药属分布最南的一个牡丹类群。1992年《中国植物红皮书》将滇牡丹列为渐危种(冯国楣, 1992), 1996年中华人民共和国野生植物保护条例将其定为国家二级保护植物。近年来对滇牡丹的研究报道较多, 但多集中在形态学(洪德元和潘开玉, 1999)、孢粉学

(何丽霞等, 2005; 李奎等, 2011)、细胞学(龚洵等, 1991)以及种子萌发(王志芳, 2007)方面, 其生态环境及种群数量动态研究未见报道。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(Crawly, 1986), 其种群年龄结构和生命表以及存活曲线不仅反映种群生存现状, 也能反映种群的数量动态及变化趋势, 并在很大程度上体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(Molles, 2002)。此类研究目前已在 大花黄牡丹(*Paeonia ludlowi*) (杨小林等, 2007)、长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*) (肖宜安等, 2004)、南川升麻(*Cimicifuga nanchuanensis*) (岳春雷等, 2002)等濒危植物中逐步展开。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, 在濒危物种保护和管理上具有重要的应用价值, 其研究方法相对成熟, 也比较典型。而滇牡丹作为一种具有极高观赏价值的特有种园艺资源和极高药用价值的药材资源, 其分布区域狭窄, 数量较少, 自然更新能力相对较差, 加之生态环境的破坏和人为采挖, 其种群结构和数量不断变化。为此, 本文在大量野外调查的基础上, 运用种群静态生命表、生殖力表、存活曲线探讨滇牡丹种群的动态变化过程, 并在此基础上建立了Leslie矩阵模型, 应用时间序列对种群数量动态进行了预测, 定量分析其种群数量变化特点, 为深入研究濒危原因及更好地保护和合理利用其珍贵资源提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地自然概况

本研究地点位于滇西北香格里拉县城以西25 km左右的滑雪场附近(27°57' N, 99°35' E), 是目前我们调查发现的滇牡丹最集中、花色最丰富、面积最大的分布区域。该区属温带高原半湿润季风气候, 海拔3 318 m, 年平均气温5.9 °C, 最冷月平均气温-0.4 °C, 最热月平均气温13.3 °C, 无霜期123.8天, 年降水量648.6 mm, 年蒸发量1 616.8 mm, 年日照时数2 155.9 h, 年平均相对湿度69%, 10 °C以上积温1 539.2 °C (以上气象数据来源于迪庆藏族自治州气象局), 土壤类型主要为山地棕壤和石灰岩地。

该区域地带性森林是以针叶树为优势种的群落类型, 滇牡丹分布在此区域林缘及峡谷灌丛地带, 乔木层郁闭度0.1左右, 灌木层盖度35%–55%, 草本层盖度10%–25%。伴生植物乔木类主要有冷杉(*Abies fabri*)、高山松(*Pinus densata*)、滇杨(*Populus yunnanensis*), 灌木类主要有川滇柳(*Salix rehderiana*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、毛杜鹃(*Rhododendron pulchrum*)、灰背栎(*Quercus senescens*)、滇边蔷薇(*Rosa forrestiana*)、小檗(*Berberis* spp.), 草本及藤本植物主要有铁线莲(*Clematis*

*florida*)、毛轴蕨(*Pteridium revolutum*)、车前草(*Plantago asiatica*)、桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum*)、矮紫苞鸢尾(*Iris ruthenica*)、蛇莓(*Duchesnea indica*)、高山蓝玉簪龙胆(*Gentiana veitchiorum*)等。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 野外调查和统计分析

2009–2011年连续3年在滑雪场附近滇牡丹集中分布典型区域, 选择了11个10 m × 10 m样地作群落调查统计, 对株丛逐一记录植株基径、株龄及不同年龄级的单株结实量, 用于Leslie矩阵中与结实量相关的二元回归方程的构建。统计当年萌蘖植株的数量, 记录种子实生苗数, 并将二者作为一年生植株进行分析, 之后根据其生长年限归入相应的年龄级。植株年龄是根据根茎上每年留下的茎痕和枝条年轮来确定的, 滇牡丹开花后花枝当年干枯, 于次年在花枝下方叶腋形成一个至多个新枝, 逐年向上生长, 可清楚记录植株年龄及其每年的生长量。同时通过结实量和种子实生苗数量, 确定有效种子产量及种群更新状况等。

### 1.2.2 种群静态生命表的编制

木本植物生命周期较长, 在种群研究中多以5 a为一个年龄级, 而滇牡丹为矮小亚灌木丛状分布, 生命周期相对较短, 根据其生物学特性及调查统计结果, 本文以3 a为一个年龄级对其进行初步研究, 并采用“空间代替时间”(岳春雷等, 2002)的方法进行其静态生命表的编制。静态生命表包含年龄级、实际存活数、标准化存活数、标准化死亡数、个体死亡数、平均存活个体数、个体存活总数、个体平均生命期望和种群消失率, 其中 $x$ 为年龄级;  $a_x$ 为 $x$ 年龄级实际存活数;  $l_x$ 为 $x$ 年龄级开始时的标准化存活数, 即:  $l_x = a_x / a_m \times 1000$  ( $a_m$ 为实际存活数的最大值);  $d_x$ 为从 $x$ 到 $x+1$ 年龄级的标准化死亡数, 即以 $l_x$ 为标准的年龄级从 $x$ 到 $x+1$ 死亡的数量,  $d_x = l_{x+1} - l_x$ ;  $q_x$ 为 $x$ 年龄级个体死亡数,  $q_x = d_x / l_x \times 1000$ ;  $L_x$ 为从 $x$ 到  $x+1$ 的平均存活个体数,  $L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$ ;  $T_x$ 为 $x$ 年龄级及 $x$ 年龄级以上的个体存活总数,  $T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots$ ;  $e_x$ 为进入 $x$ 年龄级个体平均生命期望,  $e_x = T_x / l_x$ ;  $K_x$ 为种群消失率,  $K_x = \ln x - \ln(x+1)$ 。

### 1.2.3 种群生殖力表的编制

种群生殖力表可用于分析种群的增长或衰退趋势, 其内容包含年龄级、存活率和平均子代数,

其中 $x$ 为年龄级;  $l_x$ 为 $x$ 年龄级时存活率;  $m_x$ 为 $x$ 年龄级植物生产的平均子代数。根据以上数据计算种群净增殖率( $R_0$ ) =  $\sum l_x m_x$ , 内禀增长率( $r_m$ ) =  $\ln R_0 / T$ , 周限增长率( $\lambda$ ) =  $e^{r_m}$ 以及世代平均周期( $T$ ) =  $\sum x l_x m_x / \sum l_x m_x$ 。

### 1.2.4 存活及死亡曲线绘制

通过特定年龄级的个体数量相对时间作图来描述特定年龄的死亡率(杨小林等, 2007)。存活曲线以存活数量的自然对数值( $\ln l_x$ )为纵坐标、年龄级( $x$ )为横坐标作图。死亡曲线以 $x$ 年龄级个体死亡数( $q_x$ )为纵坐标, 年龄级( $x$ )为横坐标作图。

### 1.2.5 Leslie矩阵模型构建分析

Leslie矩阵模型是将生命表中的种群年龄结构、各年龄级的存活率及其生育力作为矩阵的元素, 并可用计算机计算出任何时刻的种群年龄的理论数量及总数量(肖宜安等, 2004)。其计算方法参照郑元润等(1997)、祖元刚等(1999)和岳春雷等(2002)的文献, 并以3 a为一个年龄级进行模拟计算。

## 2 结果

### 2.1 滇牡丹静态生命表

根据2009–2011年对11个样地的调查统计结果, 结合滇牡丹自然环境生存状态, 以3 a为一个年龄级进行种群静态生命表的编制, 结果见表1。滇牡丹一年生植株在样方内总数量为482, 接近于存活数量的最大值(标准化存活数为986), 其中306株为实生苗, 176株为萌蘖植株, 并且多数萌蘖植株均可进入下一龄级并开花结实, 实生植株则需3 a后才能

实现生殖生长过程。由表1可知, 滇牡丹在龄级3–6 a之间种群死亡率为负值, 1–3 a和6–9 a死亡率相对较高, 说明在此期间种群内个体对养分、光照等的竞争受到一定的环境影响, 同时也有人为破坏痕迹, 尤其对一年生实生苗有显著影响。幼苗对环境资源的竞争力相对较弱, 对环境破坏的承受力也相对较弱, 因此实生苗进入下一龄级的比例较低, 1–3 a死亡率较高, 6–9 a则多受人为干扰, 之后在12 a左右种群消失率( $K_x$ )保持了稳定的缓慢下降, 15 a后死亡率上升完成生理寿命过程。

种群年龄结构分析是揭示种群生存现状和更新策略的重要途径之一(张文辉等, 2005), 根据样地调查所得不同龄级的存活数, 绘制了滇牡丹种群的年龄结构(图1)。图1年龄结构表明, 滇牡丹种群以6 a之前植株数量最多, 9年龄级则快速下降。调查发现, 滇牡丹的老年个体较少, 种子实生幼苗也不能表现数量优势, 并且受环境竞争和人类活动的影响, 部分不能存活进入有效生殖年龄, 但株丛周围有较多以萌蘖方式形成的新个体, 从而可补充实生苗数量的不足。因此, 种群数量的维持在一定程度上依赖于萌蘖植株。

### 2.2 滇牡丹种群生殖力表

生殖力表主要用于阐释滇牡丹种群增长模型, 从表2可以看出, 滇牡丹种群的净增殖率( $R_0$ )为0.985 7, 表明每一个世代种群将以0.985 7的倍数减少( $R_0 < 1$ ); 内禀增长率( $r_m$ )为-0.001 7, 说明种群整体上瞬时出生率小于瞬时死亡率( $r_m < 0$ ), 表现为缓慢衰退模型; 周限增长率( $\lambda$ )为0.998 3, 这也表明滇

表1 滇牡丹种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Paeonia delavayi* population

$x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$a_x$	$\ln a_x$	$\ln l_x$	$K_x$
1	986	145.194	147.303	913.088	913.088	0.926	482	6.178	6.893	0.159
3	840	-159.509	-189.781	920.245	1 833.333	2.181	411	6.019	6.734	-0.174
6	1 000	347.648	347.648	826.176	2 659.509	2.660	489	6.192	6.908	0.427
9	652	161.554	247.649	571.575	3 231.084	4.953	319	5.765	6.481	0.285
12	491	312.883	637.500	334.356	3 565.440	7.265	240	5.481	6.196	1.015
15	178	32.720	183.908	161.554	3 726.994	20.948	87	4.466	5.181	0.203
18	145	145.194	1 000	317.097	4 044.091	27.853	71	4.263	4.978	4.978

$a_x$ ,  $x$ 年龄级实际存活数;  $d_x$ ,  $x$ 到 $x+1$ 年龄级的标准化死亡数;  $e_x$ , 进入 $x$ 年龄级个体平均生命期望;  $K_x$ , 种群消失率;  $l_x$ ,  $x$ 年龄级的标准化存活数(以1 000为标准);  $L_x$ ,  $x$ 到 $x+1$ 年龄级的平均存活个体数;  $q_x$ ,  $x$ 年龄级个体死亡数;  $T_x$ ,  $x$ 年龄级及 $x$ 年龄级以上的个体存活总数;  $x$ , 年龄级。

$a_x$ , the number of survival at age  $x$ ;  $d_x$ , the number of death at age ( $x, x+1$ );  $e_x$ , observed expectation of life at age  $x$ ;  $K_x$ , killed power;  $l_x$ , the number of standardized survival at the age  $x$ , supposing the number of population at the beginning is 1 000;  $L_x$ , the number of individual survival during unit time ( $x, x+1$ );  $q_x$ , the proportion of death during the interval age ( $x, x+1$ );  $T_x$ , total number of survival from age  $x$ ;  $x$ , age class.

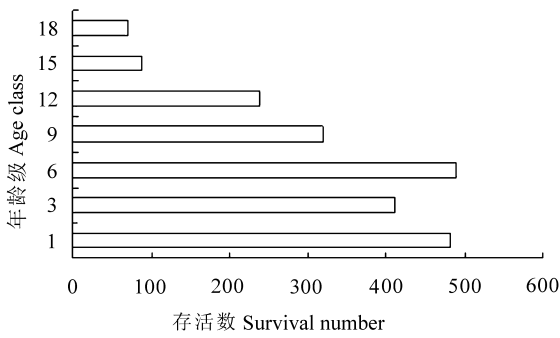


图1 滇牡丹种群年龄结构。  
Fig. 1 Age structure of *Paeonia delavayi* population.

表2 滇牡丹种群生殖力表  
Table 2 Fecundity schedule of *Paeonia delavayi* population

$x$	$l_x$	$m_x$	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
1	0.986	0.000	0.000	0.000
3	0.840	0.151	0.127	0.380
6	1.000	0.335	0.335	2.012
9	0.652	0.414	0.270	2.429
12	0.491	0.358	0.176	2.110
15	0.178	0.287	0.051	0.767
18	0.145	0.183	0.027	0.479

种群净增殖率 Net reproductive rate of population  $R_0 = 0.9857$   
 内禀增长率 Intrinsic rate of increase  $r_m = -0.0017$   
 周限增长率 Finite rate of increase  $\lambda = 0.9983$   
 世代平均周期 Generation span  $T = 8.2967$

$l_x$ ,  $x$  年龄级标准化存活数(以1为标准);  $m_x$ ,  $x$  年龄级植物生产的平均子代数;  $x$ , 年龄级。  
 $l_x$ , the number of standardized survival at age  $x$ , supposing the number of population at the beginning is 1;  $m_x$ , the number of average generations at age  $x$ ;  $x$ , age class.

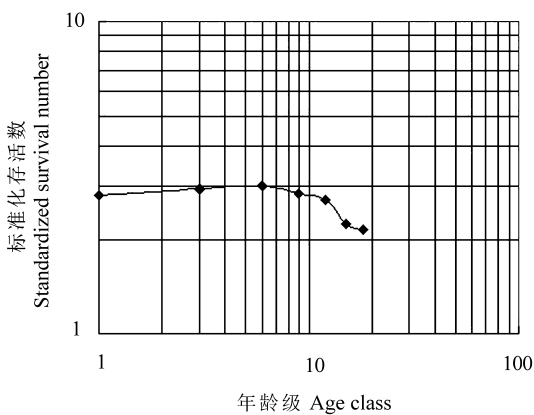


图2 滇牡丹种群年龄级与标准化存活数双对数曲线。  
Fig. 2 Double logarithm curve of age class and standardized survival number of *Paeonia delavayi* population.

牡丹种群将以0.9983倍的速率作几何级数的减少。

以上3个参数都说明滇牡丹种群数量表现为下降趋势, 但下降速度相对较慢, 属缓慢衰退型( $\lambda < 1$ )。表2中计算出的世代平均周期( $T$ )仅为8.2967, 说明滇牡丹种群的平均世代年龄仅为8 a, 在本木植物亚灌木中相对较低, 因此种群内世代重叠现象也极为显著。

### 2.3 种群存活及死亡曲线分析

存活曲线是以个体死亡数来表述特定年龄的死亡率, 根据静态生命表中存活数( $l_x$ )的对数值相对时间变量绘制而成, 是描述种群数量特征的基本方法之一(姜汉侨等, 2010)。根据Deevey的方法对滇牡丹进行分析, 以年龄级( $x$ )为横坐标, 标准化存活数( $l_x$ )对数值为纵坐标绘制曲线。按照Odum (1983)更进一步划分的方法, 滇牡丹种群存活曲线为B1型, 即: 台阶型曲线, 在生活史的不同阶段个体的死亡率有较大差异。龄级为6 a时开始出现下降, 9 a到12 a趋于平稳, 之后迅速下降。Leak (1975)指出, 种群双对数化的存活曲线如果为一条直线, 表明该种群是稳定种群。利用此方法对滇牡丹种群存活曲线进行双对数化处理(图2), 其结果并未趋于一条直线, 而是表现为“凸型”, 表明该种群属于衰退种群, 但其凸型表现并不突出, 与周限增长率( $\lambda = 0.9983$ )所表现的缓慢下降趋势吻合。死亡曲线则直接以种群个体的死亡数为纵坐标, 年龄级为横坐标绘图, 其结果同样表明滇牡丹一年生植株死亡率较高, 其种群的6 a和12 a的2个快速消亡过程, 与静态生命表的种群消亡率( $K_x$ )结果保持一致。

### 2.4 Leslie矩阵模型构建及分析

根据2009–2010年连续2年的调查统计数据确定种子的饱满率和自然生境下饱满种子的发芽率, 利用SPSS软件分析建立了滇牡丹单株结实量与植株年龄、基径之间的回归方程, 得出的二元回归方程结实量 $y = -1.129x_1 + 2.108x_2 - 0.228$  ( $x_1$ 为年龄级,  $x_2$ 为植株基径, 决定系数 $R^2 = 0.881$ ), 并用于估算各个年龄级植株的单株结实量。调查结果表明, 滇牡丹种子虫食率高达80%, 饱满率为12%, 自然萌发率仅为9%左右, 根据肖宜安等(2004)和马万里等(2007)有效种子产量的计算方法得出滇牡丹的有效种子生产率仅为1.08%。以上相关数据用以进行Leslie矩阵模型的构建和分析。

种群静态生命表的构建是在假设种群数量和

年龄结构不变的前提下进行的(Harper, 1977), 但对于一个多年生并且多次结实的种群, 种群数量和年龄结构总会随各个年龄级个体的产生和死亡不断变化。本文采用Leslie (1945)有关生殖种群年龄结构研究中使用的Leslie矩阵模型, 应用静态生命表中的相关参数, 对滇牡丹种群数量和年龄结构进行定量的描述和预测。如表3所示, 滇牡丹种群从3 a到18 a在一定时间内平均产生的后代数不同, 以6 a和9 a最高, 分别为0.217和0.207, 12 a后稍有下降, 18 a后平均生殖的后代数仅为0.092。

在特定的存活率和特定的生育力(姜汉侨等, 2010) (平均每个x龄级个体在一定时间内的存活概率与一定时间内生殖的后代数)保持不变时, 利用Leslie矩阵预测未来30 a滇牡丹的种群数量动态(表4)。由表4可知, 滇牡丹种群各个年龄级的个体数及种群总数均表现为持续下降的趋势, 种群从现有的2 099下降到923, 下降了约50%, 表明滇牡丹为衰退种群, 且下降趋势明显, 未来30 a种群数量减半与滇牡丹特定生育力较低、有效种子生产率极低有

关, 样方内实生植株为306株, 但部分在环境竞争和人为破坏下消亡。另一方面滇牡丹具有较强的根萌蘖能力, 能在一定程度上补充种子实生幼苗的不足, 尽管一年生萌蘖植株数量只有实生苗数量的一半, 但对种群数量的影响是显著的, 萌蘖植株能很快进入生殖生长阶段, 授粉结实, 在很大程度上与实生苗共同维持了种群的相对数量, 萌蘖植株与实生苗整体的下降趋势与生殖力表(表2)中所表现出来的下降趋势一致。

### 3 讨论

#### 3.1 滇牡丹的生物学特性及其濒危原因

植物种群动态是植物个体生存能力与外界环境相互作用的结果(Crawly, 1986), 滇牡丹种群静态生命表、生殖力表、存活和死亡曲线表明其种群为缓慢衰退型, Leslie矩阵模型中也表现为衰退种群, 滇牡丹的潜在种群是由种子实生苗和无性繁殖体共同组成, 受人为干扰严重。不同群落条件下的种群特征, 不仅可以反映一个地区种群的生存与生殖

表3 滇牡丹种群Leslie矩阵模型

Table 3 Leslie matrix model of *Paeonia delavayi* population

	0	0.182	0.217	0.207	0.169	0.130	0.092
1.255	0	0	0	0	0	0	0
0	0.898	0	0	0	0	0	0
0	0	0.692	0	0	0	0	0
矩阵 Matrix (M) =	0	0	0	0.585	0	0	0
0	0	0	0	0	0.483	0	0
0	0	0	0	0	0	0.449	0
0	0	0	0	0	0	0	0

表4 未来30 a滇牡丹种群数量动态

Table 4 Numerical dynamics of *Paeonia delavayi* population in future 30 years

年龄级 Age class	$N_0$	$N_1$	$N_2$	$N_3$	$N_4$	$N_5$	$N_6$	$N_7$	$N_8$	$N_9$	$N_{10}$
1	482	305	310	290	265	242	222	204	187	172	157
3	411	605	383	390	365	332	304	279	256	234	215
6	489	369	543	344	350	327	298	273	250	230	210
9	319	338	255	376	238	242	227	207	189	173	159
12	240	187	198	149	220	139	142	133	121	110	101
15	87	116	90	96	72	106	67	68	64	58	53
18	71	39	52	40	43	32	48	30	31	29	26
合计 Total	2 099	1 959	1 832	1 686	1 552	1 422	1 307	1 193	1 097	1 006	923

$N_0$ , 现有存活数;  $N_1-N_{10}$ , 未来3–30 a预测的存活数。

$N_0$ , current survival number;  $N_1-N_{10}$ , survival number of prediction in future 3–30 years.

适应的现状, 还可以展现植物种群与环境抗争的关系(El Maâtaoui & Pictot, 2001)。虽然野生滇牡丹种子库有效种子数量有限且生产率极低, 但是其根系萌蘖能力较强, 萌蘖植株在一定程度上补充了幼苗量的不足, 从而维持了滇牡丹现有的种群数量。但长期的营养繁殖很可能不利于滇牡丹后代对环境改变的适应机制, 而种子繁殖对环境改变的适应性和选择性以及开拓新区域有着营养繁殖无法替代的作用。因此, 减少人为破坏、促进生境内实生植株的形成, 能减缓滇牡丹种群数量的下降趋势, 进而保障种群的稳定, 甚至实现生态位的拓展。

2009–2011年连续3年的调查研究发现, 导致滇牡丹种群数量下降的原因主要有两个方面:

其一为滇牡丹自身的生物学特性, 其有效种子幼苗生产转化率仅为1.08%, 且种子重量大, 千粒重为1 060 g (李奎等, 2010), 传播力小, 二次移动困难, 生态位很难拓展。种群数量动态是反映生殖适应性与环境因子作用下的生态抉择(Kojina *et al.*, 1998)。我们发现, 在乔木层郁闭度较高或是灌木层盖度较大的区域, 滇牡丹很难开花结实, 母株周围也很难找到实生幼苗, 并且幼苗自身生长势也较弱。在这种条件下, 对养分、光照等的竞争迫使滇牡丹减少对生殖生长的投入, 而一贯的无性生殖不能通过遗传重组产生适应环境变化的遗传变异组合, 从而进入进化上的盲端, 环境竞争力下降, 最终导致种群数量的不断下降。滇牡丹种群数量多数靠根系萌蘖维持, 而母株萌蘖形成的个体具有相同的基因型(杨小林等, 2007), 种群的补充与更新, 则是其生态特性和幼苗与环境筛相互作用的过程, 这不仅影响种群的数量动态, 也影响其空间分布格局, 萌蘖植株自身调节机制较差, 自然选择力不足, 其他植物种群的扩张必然导致滇牡丹种群密度下降, 生态位紧缩, 进而走向消亡。

滇牡丹种群数量下降的第二个原因是人为采挖和生境破坏, 这也可能是种群数量下降的主要原因。自2008年起, 我们就开始对野生滇牡丹主要分布区域展开大量的调查, 在云南昆明、大理、丽江、香格里拉、德钦、维西等地共发现了12个居群(李奎等, 2009), 由于各个居群环境条件和人为干扰强度不同, 种群密度及植株的生长更新和开花生殖等情况也不尽相同, 其种子有效生产和幼苗生长受阻也很可能与人类活动有关, 适合种子萌发和幼苗生长

的微环境遭到破坏, 造成实生幼苗不能及时补充。人为影响主要体现在以下方面: 首先, 滇牡丹作为一种重要的药材资源, 当地人对其根系“丹皮”的采挖极为严重, 这使得种群数量不断下降, 同时也造成其生境破碎化, 有性繁殖严重受阻; 其次, 滇牡丹部分居群分布在旅游景区, 游人采摘花朵使种子繁殖能力急剧下降; 第三, 部分居群周边耕地面积不断扩张, 迫使滇牡丹生存空间日趋狭窄; 第四, 城市建设和公路修建与滇牡丹生境的重叠, 在一定程度上破坏了滇牡丹的生存空间, 造成种群的隔离和数量的下降。另外, 当地居民长期放牧对滇牡丹生境地面的踩踏造成的种子萌发困难和植株根系不能有效扩张, 同样不利于其生存空间的扩展。近年来美化城市运动兴起, 当地城市直接应用野生滇牡丹进行园林绿化, 但由于缺少引种驯化等前期工作, 急功近利, 盲目种植, 其结果必然是养护困难、成活率低, 连年采挖造成其生境的严重破坏和种群数量的急剧下降。长期处于人类活动影响下的植物种群呈现出间断的“岛状”或“点状”分布, 单株散生(王普昶等, 2010)。破碎化生境中的小种群, 对其正常扩散和迁移活动产生直接障碍, 基因流受阻, 导致自交和遗传漂变, 种间竞争力下降(赖江山等, 2003), 使滇牡丹种群更新的空间扩展能力降低, 数量下降。

### 3.2 对滇牡丹种质资源保护及利用的建议

滇牡丹拥有栽培牡丹品种中少有的黄色花系基因, 资源极为珍贵, 且为我国西南所特有, 分布区域狭窄, 野生条件下人为干扰破坏严重, 造成种子繁殖困难, 种群数量不断下降, 加强保护势在必行。为此, 我们提出如下建议:

第一, 减少对滇牡丹生态环境的破坏, 严格控制任何形式的采挖, 建立自然保护区和种质资源库。滇牡丹种群本身具备一定的种子生产和根萌蘖能力, 在减少破坏的条件下, 适当降低居群内其他植物的郁闭度, 滇牡丹在一定程度上仍然具有生态位恢复和拓展的潜力。

第二, 加强滇牡丹虫害率高达80%的原因分析, 采取相应的防治措施, 提高种子产量。在此基础上加强滇牡丹种子生产率低的生理生态及其生物学特性的研究, 应用现代分子生物学与种群生态学等多学科结合的方法, 探讨种子生产和萌发机理及特性, 充分利用种子繁殖的遗传变异重组优势, 提高

种群的环境竞争力, 维持种群的数量动态平衡。

致谢 “十二五”农村领域国家科技计划课题(2011AA10020701)资助。

## 参考文献

- Crawly MJ (1986). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- El Maâtaoui M, Pictot C (2001). Microsporogenesis in the endangered species *Cupressus dupreziana* A. Camus: evidence for meiotic defects yielding unreduced and abortive pollen. *Planta*, 213, 543–549.
- Feng GM (冯国楣) (1992). *Paeonia lutea* (黄牡丹). In: *China Plant Red Data Book—Rare and Endangered Plants (Volume 1)* (中国植物红皮书——稀有濒危植物 (第一册)). Science Press, Beijing. 530–531. (in Chinese)
- Gong X (龚洵), Gu ZJ (顾志建), Wu QA (武全安) (1991). A cytological study of seven populations in *Paeonia delavayi* var. *lutea*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 13, 402–410. (in Chinese with English abstract)
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York. 33–147.
- He LX (何丽霞), Li R (李睿), Li JJ (李嘉珏), Zhang YD (张延东) (2005). Studies on pollen morphology of the wild peony. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报(自然科学版)), 41(4), 43–49. (in Chinese with English abstract)
- Hong DY (洪德元), Pan KY (潘开玉) (1999). Taxonomical history and revision of *Paeonia* sect. *Moutan* (Paeoniaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 37, 351–368. (in Chinese with English abstract)
- Jiang HQ (姜汉桥), Duan CQ (段昌群), Yang SH (杨树华), Wang CY (王崇云), Su WH (苏文华) (2010). *Plant Ecology* (植物生态学) 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. 166–191. (in Chinese)
- Kojima T, Nagaoka T, Noda K, Ogihara Y (1998). Genetic linkage map of ISSR and RAPD markers in Einkorn wheat in relation to that of RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 96, 37–45.
- Lai JS (赖江山), Li QM (李庆梅), Xie ZQ (谢宗强) (2003). Seed germinating characteristics of the endangered plant *Abies chensiensis*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 661–666. (in Chinese with English abstract)
- Leak WB (1975). Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. *Ecology*, 56, 1451–1454.
- Leslie PH (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183–212.
- Li K (李奎), Wang Y (王雁), Zheng BQ (郑宝强), Zhu XT (朱向涛), Wu HZ (吴红芝), Shi QQ (史倩倩) (2011). Pollen morphology of 40 wild *Paeonia delavayi* (Paeoniaceae) populations. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 33(1), 94–103. (in Chinese with English abstract)
- Li K (李奎), Zheng BQ (郑宝强), Wang Y (王雁), Hu XX (胡晓雪), Wu HZ (吴红芝) (2010). Effects of <sup>60</sup>Co-ray irradiation on seed germination and seedling growth of *Paeonia lutea*. *Journal of Yunnan Agricultural University* (云南农业大学学报), 25, 840–843. (in Chinese with English abstract)
- Li K (李奎), Zheng BQ (郑宝强), Wang Y (王雁), Zhu XT (朱向涛), Wu HZ (吴红芝) (2009). An investigation of wild resources of *Paeonia delavayi*. *Journal of Chinese Urban Forestry* (中国城市林业), 7(6), 61–63. (in Chinese with English abstract)
- Ma WL (马万里), Luo JC (罗菊春), Jing T (荆涛), Kujansuu J (2007). Study on dynamics of *Juglans mandshurica* population from Changbai mountain. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 27, 249–253. (in Chinese with English abstract)
- Molles MC Jr (2002). *Ecology, Concept and Applications* 2nd edn. McGraw-Hill Companies, New York. 186–437.
- Odum EP (1983). *Basic Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Wang LY (王莲英) (1997). *Pictorial Record of Chinese Tree Peony Varieties* (中国牡丹品种图志). China Forestry Publishing House, Beijing. 2–7. (in Chinese)
- Wang PC (王普昶), Yi J (易津), Zhao LL (赵丽丽) (2010). Correlations between numeric dynamics and reproductive characteristics of *Ceratoides arborescens* population in north China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 29, 1081–1086. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZF (王志芳) (2007). *Study on the Germination of Paeonia lutea Seeds and the Dynamic Changes of Nutrition and Endogenous Hormone During the Germination* (黄牡丹种子萌发及其营养物质和内源激素的动态变化研究). Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract)
- Xiao YA (肖宜安), He P (何平), Li XH (李晓红), Deng HP (邓洪平) (2004). Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus*

- cercidifolius* var. *longipes*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 252–257. (in Chinese with English abstract)
- Yang XL (杨小林), Wang QJ (王秋菊), Lan XZ (兰小中), Li CY (李春燕) (2007). Numeric dynamics of the endangered plant population of *Paeonia ludlowii*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 1242–1247. (in Chinese with English abstract)
- Yue CL (岳春雷), Jiang H (江洪), Zhu YM (朱荫湄) (2002). Analysis on numeric dynamics of population of *Cimicifuga nanchuanensis*, an endangered plant. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 793–796. (in Chinese with English abstract)
- Zhang WH (张文辉), Xu XB (许晓波), Zhou JY (周建云), Xie ZQ (谢宗强) (2005). Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1799–1804. (in Chinese with English abstract)
- Zheng YR (郑元润), Zhang XS (张新时), Xu WD (徐文铎) (1997). Model forecast of population dynamics of spruce on sandy land. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 21, 130–137. (in Chinese with English abstract)
- Zu YG (祖元刚), Zhang WH (张文辉), Yan XF (阎秀峰), Ge S (葛颂) (1999). *Conservation Biology of Endangered Plant Adenophora lobophylla* (濒危植物裂叶沙参保护生物学). Science Press, Beijing. 182–224. (in Chinese)

特邀编委: 杨允菲 责任编辑: 王 葳