

## 基于 Lefkovitch 矩阵模型的山酢浆草种群动态分析

尤海梅<sup>1</sup>, 小池文人<sup>2</sup>

(1. 徐州师范大学 城市与环境学院, 江苏 徐州 221116; 2. 横浜国立大学 环境情报学府, 神奈川 横浜 240-8501)

**摘要:** 依据林下多年生草本植物山酢浆草 *Oxalis griffithii* 的形态学特征, 将其生活史划分为 4 个阶段, 并根据 3 种生境下山酢浆草种群的野外调查资料建立了不同种群的 Lefkovitch 结构矩阵模型, 在此基础上预测了山酢浆草种群的动态及其阶段结构的变化; 同时, 运用敏感度、贡献率指标分析了影响种群动态的关键生活史阶段。结果表明: 不同生境下山酢浆草种群的动态发展趋势不尽相同, 常绿阔叶林下的种群(MD)呈稳定发展状态, 其他 2 种生境下种群表现出衰退的发展趋势; 种群的动态变化过程受个体的生长、残存、萎缩和繁殖等的综合影响; 不同生活史阶段对种群动态的影响差异显著, 种群动态过程及其发展趋势主要受种群内较大阶段个体的影响。图 2 表 5 参 19

**关键词:** 植物学; 矩阵模型; 山酢浆草; 种群动态; 生活史阶段

中图分类号: S718.3 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2011)01-0066-06

## Population dynamics of *Oxalis griffithii* using the Lefkovitch matrix model

YOU Hai-mei<sup>1</sup>, KOIKE Fumito<sup>2</sup>

(1. City and Environment College, Xuzhou Normal University, Xuzhou 221116, Jiangsu, China; 2. Department of Environment and Natural Sciences, Graduate School of Environment and Information Sciences, Yokohama National University, Yokohama 240-8501, Kanagawa, Japan)

**Abstract:** To elucidate the population dynamics of the perennial understory herb and explore the critical life-cycle stage affecting the population growth, the perennial herb, *Oxalis griffithii*, was selected and investigated. Total eight long-term plots with 2.0 m × 1.6 m area were set up in three habitats (evergreen broadleaf forest, *Chamaecyparis obtuse* plantation, conifer and broadleaf mixed forest). The life history of *Oxalis griffithii* was divided into four stages (seed stage, seedling stage, juvenile stage and mature stage) according to its individual morphological characteristics. Next, Lefkovitch structural matrix models of these populations in three habitats were established based on field investigation data. Then, population dynamics and their structural changes were analyzed by mean matrix models of three given habitats. Also, critical life-cycle stage affecting population dynamics was estimated using sensitivity analysis and elasticity analysis. Results of developmental trends for population dynamics in the three habitats, given by the dominant eigenvalue of the matrices, showed that in the evergreen broadleaf forests population was stable, whereas in the other habitats population was decayed. Survival, growth and reproduction varied significantly through stage, and sensitivity parameters (sensitivity and elasticity) also varied through stage. Also, population growth rate was significantly correlated with the sensitivity and elasticity of larger stage survival. This result indicated that the plants at a larger stage were the most important to population dynamics. Therefore, conserving the plants at a larger stage is very important for protecting and conserving the perennial herb population. [Ch, 2 fig. 5 tab. 19 ref.]

**Key words:** botany; matrix model; *Oxalis griffithii*; population dynamics; life-cycle stage

生物在其生命过程中通常要经历若干个不同的生长发育阶段, 不同阶段的个体在种群中的地位和作用不同, 区分生活史阶段对描述种群动态具有极其重要的意义。矩阵模型能较好地预测种群数量和结构

收稿日期: 2010-03-31; 修回日期: 2010-08-14

作者简介: 尤海梅, 博士, 从事种群生态学、群落生态学等研究。E-mail: haimeiyu@xzn.edu.cn

的动态变化<sup>[1]</sup>，是理解具有复杂生活史的生物种群动态的有效途径，近年被广泛地应用于生物种群统计分析中<sup>[2]</sup>。以等距年龄分组的 Leslie 矩阵模型是最早、最简单的种群动态预测模型<sup>[2-3]</sup>，尽管该模型在应用上也存在一些难以克服的缺点<sup>[4-5]</sup>，但在植物生态学中仍得到了大量的应用<sup>[1,6-8]</sup>。而与 Leslie 矩阵模型相比，以大小或发育阶段分级的不等间距 Lefkovitch<sup>[4]</sup>矩阵模型在生活史复杂、个体年龄估计困难的植物种群研究方面的应用更为广泛、方便和精确<sup>[9]</sup>。胡玉佳等<sup>[10]</sup>曾利用 Lefkovitch 矩阵模型对海南岛热带雨林优势种青梅 *Vatica hainanensis* 种群动态进行研究，并取得了较好的效果。同时，种群动态受种群内各生活史阶段参数的影响，敏感度分析可以直观地描述出各因子对种群未来发展动态的影响<sup>[11]</sup>。山酢浆草 *Oxalis griffithii* 是一种具有复杂生活史的林下多年生药用草本植物，也是研究种群动态的良好材料。因此，选取山酢浆草种群为研究对象，通过对不同生境下自然种群内个体的追踪调查，依据山酢浆草的形态学特征划分生活史阶段，计算生活史阶段间的转移概率，建立 Lefkovitch 矩阵模型，并依据该模型预测种群动态及其阶段结构的变化；同时利用敏感度分析确定影响种群动态的关键生活史阶段，并根据种群动态及关键生活史阶段提出种群保护的具体措施，以期对具有复杂生活史的植物种群研究以及濒危植物的就地保护提供有效的方法和途径。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区自然概况

研究地点位于日本岛根县松江市内，地理位置为 35°28'N，133°03'E。松江市北邻日本海，境内丘陵环绕，地势起伏，最高峰海拔为 290 m。该市地处暖温带海洋气候区，年均温为 14.3 °C，极端最低气温 -8.6 °C，年平均降水量 1 894.8 mm，年蒸发量 840.0 mm，平均相对湿度 77%，全年日照时数 1 782 h。该地区的丘陵山地土壤以由火山喷发物和火山碎屑物发育而成的黄棕壤为主，土层较厚，土壤黏重，呈中性至弱碱性。松江市的植被类型主要为以壳斗科 Fagaceae 的青冈属 *Cyclobalanopsis*，栗属 *Castanea* 和栎属 *Quercus* 等树种构成的阔叶林，还混有日本扁柏 *Chamaecyparis obtuse* 和日本柳杉 *Cryptomeria japonica* 等针叶树种的针阔混交林，以及日本扁柏林等人工林。

### 1.2 研究方法

1.2.1 调查方法 环境变化是影响种群统计的重要因素<sup>[12]</sup>，不同生境条件下多个种群的对比研究，可避免环境和统计的偶然性<sup>[13]</sup>。为此，选取 3 种生境下的山酢浆草栖息地(人工林地、常绿阔叶林和针阔混交林地)建立调查样地，根据调查地内山酢浆草个体均质分布的面积大小，分别设立 2 ~ 3 个 2.0 m × 1.6 m 的永久样方，建立起 8 个山酢浆草种群。不同生境条件下山酢浆草的伴生物种虽有差异，但其主要的伴生种为高粱泡 *Rubus lambertianus* 和蕨 *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*，各山酢浆草种群的生境特征见表 1。用号码带分别标记各种群内出现的山酢浆草个体，并于 1996 年 4 月至 1998 年 4 月逐月(开花结实期为每周)跟踪调查各种群内山酢浆草的个体生活状态、个体开花结实量、最大叶长、叶数、新生个体及其来源(有性或无性繁殖)等，同时标识并记录无性繁殖的母体。另外，为确定种子产量，在种子成熟期(4 月和 10 月)先后采收距永久样地 5 m 外的山酢浆草果实若干，统计单粒果实的种子数量。同时，将采集的种子平均播种在设置于样地四周 40 cm × 40 cm 的种子发芽试验地内，采后即播，播种 2 次·a<sup>-1</sup>(4 月和 10 月各 1 次)，观测种子的发芽情况。

1.2.2 阶段结构矩阵模型的建立 ① 生活史阶段的划分。山酢浆草是一种具有复杂生活史的多年生的草本植物，对其个体的年龄判定远不如对其大小判定直观、方便。为此，依据山酢浆草个体的最大叶长，参考个体的年龄、株高、叶数、种子产量和地下茎规模等特征，将山酢浆草的生长发育过程分为种

表 1 各山酢浆草种群的生境特征

Table 1 Habitat characteristics of each *Oxalis griffithii* population

生境	调查地代码	种群代码	主要伴生种	种群密度/ (株·m <sup>-2</sup> )
日本扁柏 人工林	HD	HD1	高粱泡	104.29
		HD2	高粱泡	109.64
		MD1	蕨	74.64
常绿 阔叶林	MD	MD2	蕨	77.50
		MD3	蕨	65.00
		LD1	高粱泡	32.86
针阔 混交林	LD	LD2	蕨, 高粱泡	32.14
		LD3	高粱泡	25.31

子阶段、幼苗阶段、未成熟阶段和成熟阶段等4个阶段(表2)。②初始矩阵。依据山酢浆草的生活史及各生活史阶段间的相互关系(图1),利用1996-1997年和1997-1998年2个时间段调查数据,分别计算8个样方种群各生活史阶段个体在每一时段间的转移概率 $a_{ij}$ ,进而建立了2个时段8个样方共16个种群的阶段转移矩阵。而为综合阐述种群动态变化趋势,本研究将同一生境下2个时段各样方种群的阶段参数进行了加权平均,建立了3个生境种群的综合阶段转移矩阵(表3)。本研究主要依据3个综合转移矩阵对种群动态进行分析。

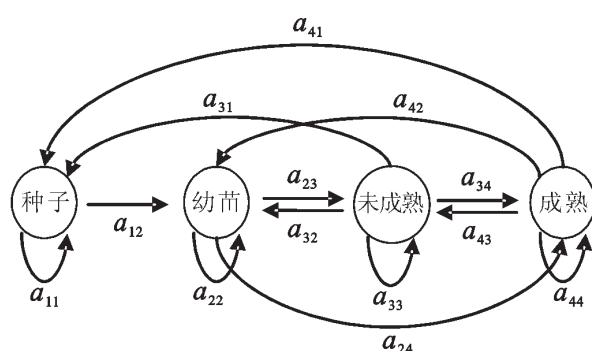


图1 山酢浆草的生活史模式图  
Figure 1 Life-cycle graph of *Oxalis griffithii*

1.2.3 分析方法 运用Lefkovich不均等阶段组的矩阵模型 $n_{t+1} = Mn_t$ ,计算各初始矩阵的种群周限增长率( $\lambda$ ,即矩阵 $M$ 的最大正特征根),并以此推测各种群的动态发展趋势,即, $\lambda > 1$ 种群无限增长; $\lambda = 1$ 种群稳定平衡; $\lambda < 1$ 种群趋于灭亡<sup>[14]</sup>。

由于种群动态或 $\lambda$ 值受种群内各生活史阶段参数 $a_{ij}$ 的影响,而敏感度指数可以直观地描述出各种因子对种群未来发展动态的影响<sup>[11]</sup>。因此,可利用敏感度分析探讨影响山酢浆草种群动态的关键生活史阶段。敏感度( $S_{ij}$ )是指某一生活史阶段参数 $a_{ij}$ 的微小变化引起的种群周限增长率 $\lambda$ 的变化<sup>[15]</sup>。阶段参数的敏感度值越大,说明该参数对种群动态的影响程度越大。敏感度的计算公式为: $S_{ij} = \Delta\lambda/\Delta a_{ij}$ 。而就植物而言,矩阵模型中各生活史参数 $a_{ij}$ 的取值范围差异较大(如,单位个体的种子产量通常大于1,而发芽率、残存率等阶段参数的取值范围则在0~1之间)。为此,本研究在评价影响种群动态的关键阶段时,还运用了周限增长率 $\lambda$ 和 $a_{ij}$ 的相对比率,即贡献率这一指标。其表达式为<sup>[16]</sup>: $E_{ij} = a_{ij} \times S_{ij}/\lambda$ ;  $\sum E_{ij} = 1$ 。其中, $a_{ij}$ , $S_{ij}$ , $E_{ij}$ 分别表示矩阵中第 $j$ 行第 $i$ 列参数、敏感度、贡献率。本研究选取 $\Delta a_{ij} = 0.001$ 。本研究采用单因素方差分析检验生活史阶段间的差异,运用双因素方差分析检验生境(调查地点)对种群及生活史阶段参数的影响。

## 2 结果与分析

### 2.1 种群动态

由种群的阶段结构和概率矩阵模型计算获得的各种群周限增长率可知,3种生境条件下山酢浆草种群的动态变化趋势不同(图2)。种群MD的周限增长率 $\lambda_{MD} = 0.960$ ,介于0.95~1.05,种群处于稳定发

表2 山酢浆草4个生活史阶段的特征

Table 2 Stage class criteria for 4 life-cycle stages of *Oxalis griffithii*

生活史阶段	特征			
	年龄/a	叶长/cm	地下茎规模	种子产量
种子阶段	0	0	无	无
幼苗阶段	$\leq 2$	$\leq 7$	纤细,柔弱	无
未成熟阶段	$> 2$	$> 7$ and $\leq 14$	中等	少
成熟阶段	$> 2$	$> 14$	粗壮	多

表3 3个生境样地山酢浆草种群的平均矩阵

Table 3 Three average transition matrices of *Oxalis griffithii* populations

调查地	生活史阶段	生活史阶段			
		种子阶段	幼苗阶段	未成熟阶段	成熟阶段
LD	种子阶段	0.000	0.000	1.765	9.677
	幼苗阶段	0.186	0.333	0.137	0.203
	未成熟阶段	0.000	0.027	0.556	0.689
	成熟阶段	0.000	0.000	0.097	0.251
MD	种子阶段	0.000	0.000	0.000	8.033
	幼苗阶段	0.053	0.145	0.000	0.088
	未成熟阶段	0.000	0.106	0.138	0.039
	成熟阶段	0.000	0.043	0.488	0.868
HD	种子阶段	0.000	0.000	0.769	4.400
	幼苗阶段	0.112	0.078	0.000	0.246
	未成熟阶段	0.000	0.041	0.264	0.315
	成熟阶段	0.000	0.000	0.214	0.443

展状态；其他 2 个种群的周限增长率  $\lambda < 1$ ，均属衰退型种群，但这 2 个种群的衰减或灭绝速度不同。

## 2.2 生活史阶段参数的变化

种群动态与种群内个体在生活史阶段间的转换状况紧密相关。山酢浆草种群动态具有显著的阶段差异，这种差异主要表现在阶段间个体的存活(或死亡)、生殖和生长等方面<sup>[17]</sup>。表 3 显示了不同生境下种群各生活史阶段个体的变化概率。首先，山酢浆草个体生长(包括种子发芽和植物体由较低的生活史阶段生长发育至较高阶段)能力具有显著的阶段差异( $F = 25.992$ ,  $P < 0.000 5$ )，较大个体的生长能力往往较强；不同生境下种群的阶段生长能力稍有差异( $F = 2.757$ ,  $P > 0.050 0$ )，种群 LD 中幼苗阶段个体生长发育成为未成熟阶段个体的能力最强，而种群 MD 和种群 HD 中未成熟阶段个体生长能力更突出。其次，不同阶段的个体残留于其所处生活史阶段的能力明显不同( $F = 8.484$ ,  $P < 0.005 0$ )，幼苗阶段个体的残存率最低，而较高生活史阶段个体的残存能力最强；且不同生境下种群的阶段残留能力并无显著差异( $F = 0.733$ ,  $P > 0.500 0$ )。再者，山酢浆草的繁殖以有性繁殖为主，无性繁殖为辅，不同阶段个体繁殖能力具有明显差异(有性繁殖： $F = 20.114$ ,  $P < 0.000 1$ ；无性繁殖： $F = 5.362$ ,  $P < 0.050 0$ )。成熟阶段个体的有性繁殖和无性繁殖能力均显著高于其他阶段。3 种生境下种群生殖的阶段分配格局不同，种群 LD 中较高阶段(未成熟和成熟阶段)个体均参与了 2 种生殖过程，种群 MD 则只有成熟阶段个体具有生殖能力，而种群 HD 中也有少数未成熟阶段的个体开花结实。此外，不同阶段个体由较高阶段萎缩至较低阶段的比率明显不同( $F = 8.541$ ,  $P < 0.005 0$ )，成熟阶段个体的萎缩率最高，这与成熟阶段部分个体的生活力下降有关。

## 2.3 种群动态的变化过程

由种群各生活史阶段参数变化可知，不同生境条件下种群的动态变化过程不同。种群 LD 初始密度虽然较低，但其种子发芽能力以及幼苗阶段个体生长、存活能力却较高，因此，种群内未成熟阶段个体有一定累积；然而，由于未成熟阶段个体的生长能力不高，成熟阶段个体又因过多地将能量分配给生殖过程而部分死亡或萎缩到未成熟阶段，导致种群内成熟阶段个体数量减少，活力下降；而成熟阶段个体的这种变化，进一步影响着下一时段种子的数量和质量以及幼苗阶段个体的数量等。因此，种群 LD 中未成熟阶段个体生长能力、成熟阶段个体的数量和质量导致了种群内个体数量的减少，致使种群整体呈现出了衰退的变化趋势。

种群 MD 的种子发芽率较低，但其幼苗阶段和未成熟阶段个体向高级阶段生长的能力较强，确保了种群内较大阶段个体的数量；而成熟阶段个体的存活和生殖能力较强，个体萎缩到较低阶段的比率较低，成熟阶段个体数量的变动不大。因此，种群内各阶段个体的分布及动态变化基本保持稳定，尽管种群个体数量可能因种子的数量和质量、发芽率等的变化而稍有波动，但种群 MD 整体仍呈现出稳定的发展动态。

种群 HD 密度较高，尽管其种子发芽率较高，但由于存在种内竞争，个体生长率和残存率都较低，致使种群内各阶段个体数量补充不足，较大阶段个体数量逐渐减少；同时，成熟阶段个体无性生殖率较高，无性繁殖产生的新个体因与母体分享同一地下茎，致使部分母体因营养供给不足而萎缩到较低阶段甚至死亡，阶段个体数量减少。种群 HD 各阶段个体数量的减少，致使种群整体呈现出衰退的变化趋势。

## 2.4 种群的关键生活史阶段

敏感度计算结果显示，不同生境条件下山酢浆草种群各生活史阶段参数对种群动态的影响程度不同(表 4)。低密度种群 LD 中，各阶段个体的生长、残留和繁殖等过程的敏感度最大值均与未成熟阶段相关联，即种群对其幼苗阶段个体生长发育成为未成熟阶段个体，未成熟阶段个体的存留及其种子生产等过程最为敏感，说明未成熟阶段对种群动态影响最大，也最为重要。中密度种群 MD 中，各生活史阶

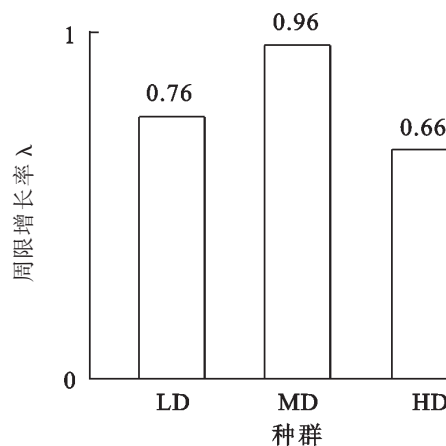


图 2 各种群的周限增长率

Figure 2 Population growth rates of three average populations

段参数的敏感度最大值均与成熟阶段相关,该种群对其成熟阶段个体的残存、种子的产量和质量(影响种子发芽)、无性繁殖产生的新个体等最敏感,成熟阶段对种群 MD 的动态影响最显著。高密度种群 HD 中,各生活史阶段参数的敏感度最大值与成熟阶段的关系最为密切,幼苗阶段次之,表明高密度种群中成熟阶段个体残存、繁殖对种群动态至关重要,而较小个体的生长、补充对该种群的维持作用亦不容忽视。

从贡献率矩阵可以看出,各生活史阶段参数对其种群动态的贡献不同,不同生境下对种群动态贡献最大的生活史阶段亦略有差异(表5)。低密度种群 LD 中,阶段参数贡献率的最大值和阶段总贡献率的最大值均出现在未成熟阶段,表明未成熟阶段对种群 LD 动态的贡献最大,是影响该种群变化的关键生活史阶段。中密度种群 MD 中,成熟阶段个体的残存及其阶段贡献率最突出,说明成熟阶段对种群变化至关重要。高密度种群 HD 中,尽管阶段参数和阶段整体贡献率的最大值均出现在成熟阶段,但未成熟阶段整体的贡献率亦达到了 33.1%,说明成熟阶段是影响种群动态的最关键阶段,未成熟阶段对种群动态也有一定的调控作用。

### 3 结论与讨论

3 种生境条件下山酢浆草种群的动态发展趋势不尽相同,常绿阔叶林下的自然种群 MD 处于稳定的发展状态,其他 2 种生境下的种群则呈衰退的变化趋势。种群动态受多因素的影响,生长、残存(或死亡)、生殖等生活史过程都是影响种群动态的重要环节,但这些生活史过程对种群动态的影响程度却因种群而异,在 3 个生境种群的动态全过程中,没有任何一个生活史过程对种群动态的影响始终是最重要的。因此,多年生植物种群的动态受生长、残存(或死亡)、生殖等生活史过程的综合影响,但任一过程都并非种群动态的决定因素<sup>[8,10,18]</sup>。种群动态与生活史阶段结构密切相关,不同生活史阶段的个体对种群动态的影响程度不同。3 种生境条件下山酢浆草种群的动态过程都与较高生活史阶段(成熟阶段或未成熟阶段)相关联,而且高生活史阶段(残存率也高)对种群动态的贡献最大,表明残存率高的生活史阶段对山酢浆草种群动态至关重要,决定着种群的未来发展趋势,这与许多多年生植物种群的情况一致<sup>[10,18-19]</sup>。植物的生活史阶段比生活史过程(生长、残存和生殖等)对揭示种群的动态更有价值,利用 Lefkovich 矩阵模型可明确推断影响种群动态的关键生活史阶段(或决定因素),这对濒危植物的保护具有重要的指导意义。

表 4 种群各生活史阶段参数的敏感度矩阵

Table 4 Sensitivity matrices for three average populations

调查地	生活史阶段	生活史阶段			
		种子阶段	幼苗阶段	未成熟阶段	成熟阶段
LD	种子阶段	0.000	0.000	<b>0.010</b>	0.002
	幼苗阶段	0.196	0.103	0.041	0.008
	未成熟阶段	0.000	<b>1.607</b>	<b>0.641</b>	0.123
	成熟阶段	0.000	0.000	1.081	0.208
MD	种子阶段	0.000	0.000	0.000	<b>0.006</b>
	幼苗阶段	<b>0.887</b>	0.069	0.000	0.106
	未成熟阶段	0.000	0.316	0.064	0.485
	成熟阶段	0.000	0.533	0.108	<b>0.818</b>
HD	种子阶段	0.000	0.000	<b>0.004</b>	<b>0.004</b>
	幼苗阶段	0.183	0.045	0.000	0.023
	未成熟阶段	0.000	<b>0.640</b>	0.331	0.330
	成熟阶段	0.000	0.000	0.594	<b>0.593</b>

说明:加粗体表示参数的最大敏感度值。

表 5 种群各生活史阶段参数的贡献率矩阵

Table 5 Elasticity matrices for three average populations

调查地	生活史阶段	生活史阶段			
		种子阶段	幼苗阶段	未成熟阶段	成熟阶段
LD	种子阶段	0.000	0.000	0.024	0.025
	幼苗阶段	0.048	0.045	0.007	0.002
	未成熟阶段	0.000	0.057	<b>0.472</b>	0.112
	成熟阶段	0.000	0.000	0.139	0.069
	合计	0.048	0.102	<b>0.642</b>	0.208
MD	种子阶段	0.000	0.000	0.000	0.049
	幼苗阶段	0.049	0.010	0.000	0.010
	未成熟阶段	0.000	0.034	0.009	0.020
	成熟阶段	0.000	0.024	0.055	<b>0.740</b>
	合计	0.049	0.068	0.064	<b>0.819</b>
HD	种子阶段	0.000	0.000	0.005	0.027
	幼苗阶段	0.031	0.005	0.000	0.009
	未成熟阶段	0.000	0.040	0.133	0.158
	成熟阶段	0.000	0.000	0.193	<b>0.399</b>
	合计	0.031	0.045	0.331	<b>0.593</b>

说明:加粗体表示参数贡献率最大值。

## 参考文献:

- [1] 刘仲健, 陈利君, 饶文辉, 等. 长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)种群数量动态与生殖行为的相关性[J]. 生态学报, 2008, **28** (1): 111 – 121.  
LIU Zhongjian, CHEN Lijun, RAO Wenhui, *et al.* Correlation between numeric dynamics and reproductive behaviour in *Cypripedium lentiginosum* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28** (1): 111 – 121.
- [2] COCHRAN M E, ELLNER S P. Simple methods for calculating age-specific life history parameters for stage-structured populations [J]. *Ecol Monogr*, 1992, **62**: 345–364.
- [3] 郑元润, 张新时, 徐文铎. 沙地云杉种群增长预测模型研究[J]. 植物生态学报, 1997, **21** (2): 130 – 137.  
ZHENG Yuanrun, ZHANG Xinshi, XU Wenduo. Model forecast of population dynamics of spruce on sandy land [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1997, **21** (2): 130 – 137.
- [4] LEFKOVITCH L P. The study of population growth in organisms grouped by stages [J]. *Biometrics*, 1965, **21**: 1 – 18.
- [5] 祖元刚, 张文辉, 阎秀峰, 等. 濒危植物裂叶沙参的保护生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 182 – 224.
- [6] 韩照祥, 张文辉, 李军乔, 等. 陕西不同地区栓皮栎种群年龄结构动态模型的研究[J]. 西北植物学报, 2004, **24** (2): 254 – 258.  
HAN Zhaoxiang, ZHANG Wenhui, LI Junqiao, *et al.* Study on dynamics model of age structure of *Quercus variabilis* in different region in Shaanxi [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2004, **24** (2): 254 – 258.
- [7] 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[J]. 植物生态学报, 2004, **28** (2): 252 – 257.  
XIAO Yi'an, HE Ping, LI Xiaohong, *et al.* Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2004, **28** (2): 252 – 257.
- [8] 李伟成, 葛滢, 盛海燕, 等. 濒危植物明党参种群生存过程研究[J]. 生态学报, 2004, **24** (6): 1187 – 1193.  
LI Weicheng, GE Ying, SHENG Haiyan, *et al.* Analysis on population surviving process of *Changium smyrnioides*, an endangered plant [J]. *Acta Ecol Sin*, 2004, **24** (6): 1187 – 1193.
- [9] 李典漠, TUMMAL R L. 橙足负泥虫种群系统的灵敏度分析[J]. 生态学报, 1987, **7** (2): 129 – 137.  
LI Dianmo, TUMMALA R L. Sensitivity analysis of cereal leaf beetle (*Oliglema melanopus*) population system [J]. *Acta Ecol Sin*, 1987, **7** (2): 129 – 137.
- [10] 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[J]. 生态学报, 1988, **8** (2): 104 – 110.  
HU Yujia, WANG Shousong. A matrix model of population growth of dominant tropical rain forest species *Vatica hainanensis* in hainan island [J]. *Acta Ecol Sin*, 1988, **8** (2): 104 – 110.
- [11] LAMBERSON R H, NOON C, MCKELVEY K. Reserve design for terrestrial species: the effects of patch size and spacing on the viability of the Northern Spotted Owl [J]. *Conserv Biol*, 1994, **8**: 185 – 195.
- [12] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响[J]. 生态学报, 2003, **23** (3): 80 – 485.  
LIN Zhenshan. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, **23** (3): 480 – 485.
- [13] LANDE R. Genetics and demography in biological conservation [J]. *Science*, 1988, **241**: 1455 – 1460.
- [14] 陈克伟. Leslie 矩阵模型的参数灵敏度分析[J]. 北京师范大学学报, 1986 (2): 1 – 3.  
CHEN Kewei. The sensitivity of parameters in Leslie matrix model [J]. *J Beijing Norm Univ*, 1986 (2): 1 – 3.
- [15] SILVERTOWN J, FRANCO M, PISANTY I, *et al.* Comparative plant demography relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials [J]. *J Ecol*, 1993, **81**: 465 – 476.
- [16] CASWELL H, TREVISAN M C. The sensitivity analysis of periodic matrix models [J]. *Ecology*, 1994, **75**: 1299 – 1303.
- [17] 尤海梅, 小池文人. 林下山酢浆草的物候、生活史及种群间差异[J]. 徐州师范大学学报, 2003, **21** (4): 32 – 35.  
YOU Haimei, KOIKE Fumito. Phenology and life cycle of *Oxalis griffithii* in woodland and interpopulation difference [J]. *J Xuzhou Norm Univ*, 2003, **21** (4): 32 – 35.
- [18] HORVITZ C C, SCHEMSKE D W. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis [J]. *Ecol Monogr*, 1995, **65** (2): 155 – 192.
- [19] WISDOM M J, MILLS L S, DOAK D F. Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation [J]. *Ecology*, 2000, **81** (3): 628 – 641.