

简明植物种群生物学

第四版

[英] Jonathan Silvertown Deborah Charlesworth

李 博 董慧琴 陆建忠 等译

安树青 卢宝荣 校

8.15
36



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

Q1008.15
2x131

简明植物种群生物学

第四版

[英] Jonathan Silvertown 著
Deborah Charlesworth

李 博 董慧琴 陆建忠 等译

安树青 卢宝荣 校



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

图字:01 - 2002 - 5951 号

译自

Introduction to Plant Population Biology, Fourth Edition

Jonathan Silvertown, Deborah Charlesworth

©2001 by J. W. Silvertown & D. Charlesworth

The right of the Authors to be identified as the Authors of this Work has been asserted in accordance with the Copyright, Designs and Patents Act 1988.

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, except as permitted by the UK Copyright, Designs and Patent Act 1988, without the prior permission of the copyright owner.

This edition is published by arrangement with **Blackwell Publishing**, Oxford.

图书在版编目(CIP)数据

简明植物种群生物学(第四版) / (英)西尔维唐(Silvertown, J.),
(英)查尔斯沃斯(Charlesworth, D.); 李博等译. - 北京: 高等教育出版社, 2003. 3

书名原文: Introduction to Plant Population Biology, Fourth Edition
ISBN 7 - 04 - 011760 - 6

I. 简… II. ①西… ②查… ③李… III. 地植物学 IV. Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 104651 号

策 划 邹学英 编 辑 邹学英 封面设计 张 楠
版式设计 李 杰 责任印制 张小强

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号
邮政编码 100009
传 真 010 - 64014048

购书热线 010 - 64054588
免费咨询 800 - 810 - 0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所
印 刷 北京奥隆印刷厂

开 本 787 × 1092 1/16
印 张 20.75
字 数 600 000

版 次 2003 年 3 月第 1 版
印 次 2003 年 3 月第 1 次印刷
定 价 32.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题, 请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

中文版序

获悉复旦大学李博博士等已将《简明植物种群生物学》的第四版译成中文,我们感到格外高兴,因为中国学生也可以用自己的语言读到此教材。此教材自第一版于1982年问世以来,全世界已有数以万计的学生使用过,包括日本学生,他们拥有日文版。让我们感到特别欣慰的是,中国学生也将能以同样的方式受益。

自1982年以来,本书一直在跟踪本学科的发展,而且每一新的版本均对前一版本进行了完全的修订。也许,在过去的二十年中最明显的趋势是,种群生物学的生态学和遗传学分支逐渐整合(参见 Silvertown, J. and J. Antonovics. 2001. *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Oxford: Blackwell)。这一趋势在本版的第2章(植物种群中的变异及其遗传)、第3章(进化和生态遗传学)和第9章(植物生活史的进化:繁育系统)中得到了充分的体现,实际上,这些章节是全新的。此外,生态学、遗传学和进化的相互关系也在其他相关的章节中得到了进一步的强调。

我们深知,试图对植物种群生物学未来的发展趋势做出预测是一种冒险的行为,但有三种趋势看似可能:第一,植物种群生物学的重要性将会越来越突出,其理由是我们需要养活地球上越来越多的人口,也需要保护残留的野生植物的自然种群,这是出于实际的需要。本书所讲述的基本科学原理则不仅是作物科学的基础,也是保护生物学的基础。第二,我们相信,生态学和遗传学整合的趋势将会持续下去。第三,我们已经很清楚地看到,中国科学家将在这一领域的发展中起着越来越重要的作用。云南农业大学朱有勇博士及其同事所撰写的论文(见 Zhu, Y. Y. *et al.* 2000. *Nature*, 406: 718 ~ 722)已很好地说明这三种趋势,该文很清楚地表明,将遗传上不同的水稻品种种植在一起而构成的多样化的“混作”体系可以显著地减少稻瘟病的发生,并提高作物产量。我们希望中国下一代的植物科学家们能读到此书,并有助于他们去应付未来的挑战——养活数量庞大的人口,认识并保护他们国家丰富的植物资源。

Jonathan Silvertown

Deborah Charlesworth

2002年11月

献给 Rissa, Eva, Alfred, Brian 和 Jane

译者的话

2002年5月,我的导师——英国著名植物种群生态学家 Andrew R. Watkinson 教授应邀来华参加卢宝荣教授和我共同主持的“生物入侵与生物安全”东方论坛。上海之行,他带来了 J. Silvertown 的《简明植物种群生物学》第四版于2001年问世的消息,并在回国后,于7月底将该书寄赠给我。我拜读之后,感到这本书内容丰富、前沿性强,荟萃了当代植物种群生物学的精华;作为该领域的一本重要教材,几经改版之后愈见成熟。我又将该书给我的研究生们传阅,他们均觉得这的确是一本好教材。当我征求大家的意见,有没有兴趣译成中文时,大家均兴致很高。就这样,我们内部已确定翻译这本著作。之后,我立即与高等教育出版社生命科学分社的林金安社长取得了联系,向林社长推荐此书,并征求他的意见,是否有兴趣出版此书的中文版。他告诉我,只要是好教材,他们就愿意出。他一边与 Blackwell Science 出版公司联系版权事宜,我们一边翻译。译稿于2002年的国庆节基本完成,也算是我们献给祖国的一份生日礼物吧,尽管很微薄。

记得18年前,我刚开始上硕士研究生时,就有幸读到了此书的第一版,我和我同学李建华也翻译过这本书,下了点功夫,却没有联系到愿意资助出版该书的出版社,不过总算学到知识。后来,几经搬迁,但我始终保留着那发黄的译稿,以为总有用得着的时候;今又翻出来看看,发觉竟完全过时了,这次翻译第四版时连一个字的懒也没偷着,看来是完全没用了,终于将其处理了。不禁感叹知识更新太快,《简明植物种群生物学》一书连它过去的名字也放弃了。

J. Silvertown 的《简明植物种群生物学》第一版于1982年出版,当时的书名是《简明植物种群生态学》,正如其书名所指,主要介绍植物种群的生态学内容,东北林业大学出版社也曾出过此版的中文版。1987年,该书的第二版出版,尽管作者在第一版的基础上进行了较大的修订,但其内容仍是生态学,因为 Silvertown 博士本人是位生态学家。传统上,生态学家将种群看成是遗传上同质,而遗传学家较少考虑空间的异质性,这样,研究种群的学者就成了“两家”。但随着对种群认识的加深,人们发现要理解种群仅有生态学知识是不够的,这或许是作者在1993年出第三版时将其更名为现在的书名——《简明植物种群生物学》的缘故;其内容包括了植物种群的生态学和遗传学两个方面,作者也由原来的一人变成了两人(合著者:L. Lovett - Doust),不过内容还是以生态学为主,毕竟 L. Lovett - Doust 也是生态学家。也许 Silvertown 博士对第三版的内容不是十分满意,在出第四版时,合著者更换成了现在的 D. Charlesworth。他是一位进化生物学家,显然他的加入使得新版中遗传、进化的内容在第三版的基础上大大加强。所以,正如我在前面所说,此书作为植物种群生物学的教材已经很成熟了。

第四版的特点是:第一,作者将植物种群生态学、遗传学和进化生物学方面的知识有机地整合在一起;第二,强调生态学和遗传学之间的相互影响,种群生物学中微观手段与宏观手段的相互结合;第三,由于此书的作者长期从事该领域的教学工作,所以在写作风格上力求通俗易懂,案例丰富,这使得教师好教,学生好学;第四,书中附有大量非常有用、

时效性很强的参考文献,便于查阅。事实上,也正是因为这些特点才使我们下决心翻译此书。尽管作为译者向读者推荐此书似乎有点不合适,但我还是坚持这样做了,因为我的信念是:为了本学科的发展,应该让国内的同行和学生共享我们拥有的信息。其实,这也是我们要让该书的中文版尽早问世的初衷。

这里需要说明的一点是,书中有大量的植物拉丁学名,我们力求准确地将其译成中文,但有些无法找到相应的中文名,在此情况下我们仅用其拉丁学名。为了规范植物名称的汉译,我们始终采用朱家柮先生等编著《拉汉英种子植物名称》(第二版)(2001年)的译法,请读者注意其与旧名的差异;例如,*Arabidopsis thaliana* 在第一版时译成拟南芥菜,而新版则译成鼠耳芥;*Eichhornia* 过去译成凤眼莲属,而现在译成凤眼蓝属。

最后,我要特别感谢——

陈家宽教授:我的老师,给予了极大的支持和鼓励;

A. R. Watkinson 教授:我的博士研究生导师,将我引入了植物种群生态学领域,还为我提供了此书的英文版;

J. Silvertown 博士:频繁的沟通,并为中文版作序;

翻译合作者:为了使本书能尽早问世,投入了2002年的暑假;

两位校者:复旦大学卢宝荣教授和南京大学安树青教授在百忙之中挤出时间及时、认真校稿以保证译文的质量;

林金安先生:忠诚的合作和大量的幕后工作;

复旦大学生命科学学院:给予部分财政资助;

我的妻子和女儿:把2002年的国庆黄金周交给了我。

李 博
2002年国庆节
于复旦大学

致 谢

作者感谢 Brian Charlesworth、Greg Cheplick、David Gibson、Jeff Ollerton 就本版不同章节手稿所提出的建议,尤其要感谢 Richard Abbott 通读全书的手稿。但是,致谢并不等于我们之间在观点上保持一致,所以任何遗漏与错误全由作者本人负责。

我们对 Rissa de la Paz 和 Brian Charlesworth 所给予的一贯支持和帮助表示由衷的感谢。

目 录

第 1 章 绪论	(1)
1.1 植物	(1)
1.2 种群生物学	(1)
1.3 作为植物的后果	(9)
1.4 小结	(16)
第 2 章 植物种群中的变异及其遗传	(18)
2.1 引言	(18)
2.2 性状的类型	(19)
2.3 基因型与表型	(20)
2.4 数量遗传	(23)
2.5 非连续遗传变异	(27)
2.6 突变	(31)
2.7 植物的繁育系统与遗传变异: 导言	(32)
2.8 自交、异交与无性繁殖的后果	(40)
2.9 小结	(44)
第 3 章 进化和生态遗传学	(46)
3.1 引言	(46)
3.2 无选择条件下的基因与基因型频率	(47)
3.3 基因流	(55)
3.4 植物种群中遗传多样性的式样	(63)
3.5 自然选择	(65)
3.6 小结	(76)
第 4 章 种内竞争	(79)
4.1 引言	(79)
4.2 产量与密度	(80)
4.3 自疏	(83)
4.4 个体大小变异	(86)
4.5 邻株的影响	(90)
4.6 个体大小、密度与适合度	(95)
4.7 种群调节: 密度依赖	(97)

4.8 小结	(103)
第 5 章 种群动态	(105)
5.1 引言	(105)
5.2 种群统计学参数	(107)
5.3 无续存种子库的一年生植物	(108)
5.4 密度依赖动态	(110)
5.5 土壤种子库	(117)
5.6 小结	(130)
第 6 章 结构化种群的动态	(132)
6.1 引言	(132)
6.2 随机性、扰动和更新	(133)
6.3 具有年龄及发育阶段结构的种群动态	(136)
6.4 具续存种子库的一年生植物	(141)
6.5 多年生植物	(143)
6.6 小结	(151)
第 7 章 区域种群动态和集合种群	(154)
7.1 引言	(154)
7.2 经典集合种群模型	(156)
7.3 植物区域种群动态	(157)
7.4 灭绝	(161)
7.5 区域种群动态的遗传与进化后果	(164)
7.6 地理分布边界	(165)
7.7 入侵	(166)
7.8 系统发育地理学	(167)
7.9 小结	(170)
第 8 章 竞争与共存	(172)
8.1 引言	(172)
8.2 植物间相互作用的多样性	(173)
8.3 竞争	(175)
8.4 共存	(193)
8.5 小结	(206)
第 9 章 植物生活史的进化:繁育系统	(209)
9.1 引言	(209)

9.2	性的进化	(212)
9.3	自交率的选择压力	(213)
9.4	自交不亲和性	(217)
9.5	性别分离的进化	(219)
9.6	小结	(231)
第 10 章	植物生活史的进化:繁殖、生长、衰老和死亡	(233)
10.1	引言	(233)
10.2	繁殖成熟	(234)
10.3	种子产量的年际变异	(237)
10.4	种子	(240)
10.5	克隆生长	(249)
10.6	衰老和死亡	(253)
10.7	生活史对策	(256)
10.8	小结	(258)
附录	本书中的符号和术语	(260)
	参考文献	(263)
	生物名称索引	(312)
	主题索引	(317)

第1章

绪 论

1.1 植 物

植物及其产品是我们生活中必不可少的。你所拿的这本书曾经是植物,你所吸入的氧气来自植物的光合作用。你所穿的衣服可能也来自植物纤维,如果恰好不是的话,那它可能就是由多聚物纺成的,但要知道多聚物来自石油,而石油又来自古叶绿素,所以归根结底还是来自植物。也许,你身边刚好放着一杯咖啡或茶,它们会让你读这本书时不打瞌睡,其中起作用的就是咖啡(*Coffea arabica*)种子或茶树(*Camellia sinensis*)叶中含有的抵抗天敌捕食的次生物质。植物界不是一个呆板的世界,但如果真要了解植物特有的生活方式,就需要对其中的奥妙有一定的认识。为了满足无数有线电视频道及观众的猎奇心理,植物界中也能找到乱性和猝死的现象,只不过发生这一切的时候是静悄悄的。

这是一本植物种群生物学的简明教材,书中我们将从生态和进化的角度来探讨植物种群如何构建和如何变化。这一主题中基本的生态和进化原理并不为植物所特有,不过植物的确是研究这些基本问题的理想模式生物。然而,对我们人类这样能够活动的异养生物来说,确实很难直观地理解那些固着的自养生物的生活习性及其对环境变化的反应方式。而植物世界的奇妙之处就在于此。

1.2 种群生物学

所谓种群就是指生活在同一地区中,属于同一物种个体的集

合。例如,同一沟渠中的凤眼蓝(*Eichhornia crassipes*)、一块草坪中的多年生黑麦草(*Lolium perenne*)、一片森林中的挪威云杉(*Picea abies*)等均是种群。种群的这一定义包含了两方面的含义:一方面是遗传的——个体属于同一物种;另一方面是空间的——个体生活在同一地区。然而,无论从遗传上还是从空间上来看,种群都是异质的。种群的结构可以从如下几方面来考虑:

- 1) 遗传结构(genetic structure): 基因频率和基因型的斑块性(patchiness);
- 2) 空间结构(spatial structure): 种群内密度的变异;
- 3) 年龄结构(age structure): 种群内年幼个体和年长个体的相对数量;
- 4) 大小结构(size structure): 种群内大个体和小个体的相对数量。

种群生物学试图解释这些不同结构的起源,以及它们如何相互影响,如何和为何随时间而发生变化等问题。种群的遗传组成随时间的变化是进化的主题,种群的个体数量随时间的变化则是种群动态(population dynamics)的主题,这二者就是本书写作的两大主线。本章的后半部分将讨论影响种群统计学参数的植物特征。

1.2.1 种群统计学

种群生物学的精髓可以通过一个简单的方程来描述,即表征在时刻 t 时,某种生物的单位面积个体数(N_t)与单位时间后该生物单位面积个体数(N_{t+1})之间的关系:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad (1.1)$$

式中, B 是出生数, D 为死亡数, I 和 E 分别为迁入种群的个体数和从种群迁出的个体数, B 、 D 、 I 和 E 均称为种群统计学参数,它们是研究种群动态和进化的核心。种群的动态可以用 N_{t+1}/N_t 的比率来概括,我们通常将这一比率叫做年增长率(annual rate of increase)或有限增长率(finite rate of increase),并用希腊字母 λ 表示。导致种群大小 N_t 增长的两个参数(B 和 I)和另外两个导致种群 N_t 减小的参数(D 和 E)之间的平衡决定种群是稳定($N_{t+1} = N_t$, 即 $\lambda = 1$)还是增长($N_{t+1} > N_t$, 即 $\lambda > 1$),抑或是降低($N_{t+1} < N_t$, 即 $\lambda < 1$)。当然,在自然种群中 B 、 D 、 I 和 E 还会受到其他不同因子的影响,例如传粉者、草食者、植物病菌、土壤、气候、散布种子的动物,也受到植物种群自身的密度以及其他植物物种密度的影响。

由于自然种群常常存在遗传变异,有些个体对植物病害比其他个体更为敏感。举例来说,有些个体对草食者的适口性差,有些个体则可能对极端气候条件表现出较强的耐受性。所以,上面所提到的因子对种群统计学参数的作用也受到遗传结构的影响;其结果是:一个基因型可能在某一个环境中比较适合,而另一个基因型可能在另一环境中较为适合,这可能产生与环境条件相关的等位基因频率的局部差异。例如,挪威云杉在酸性磷酸酶(acid phosphatase, APH)位点的等位基因频率与奥地利的 Seetaler Alps 海拔高度相关(图 1.1e),从更大的尺度上来看,其与北欧的纬度相关(图 1.1d)。在这一位点上的多态性似乎表明,挪威云杉的基因组成与它在欧洲种群的地理分布存在普遍的相关性。Lagercrantz & Ryman(1990)对该种自然分布区内的大多数地点进行了更为广泛的取样,并对其 22 种酶的位点进行了研究,结果也发现了类似的地理相关性。需要注意的是,等位基因频率与环境的相关性并不意味着所研究的特定位点就是基因型之间生态差异的直接原因。APH

的位点和导致生态差异的基因之间的因果关系并不清楚,通常这些位点被称为遗传标记 (genetic marker)(见下一段和第2章)。

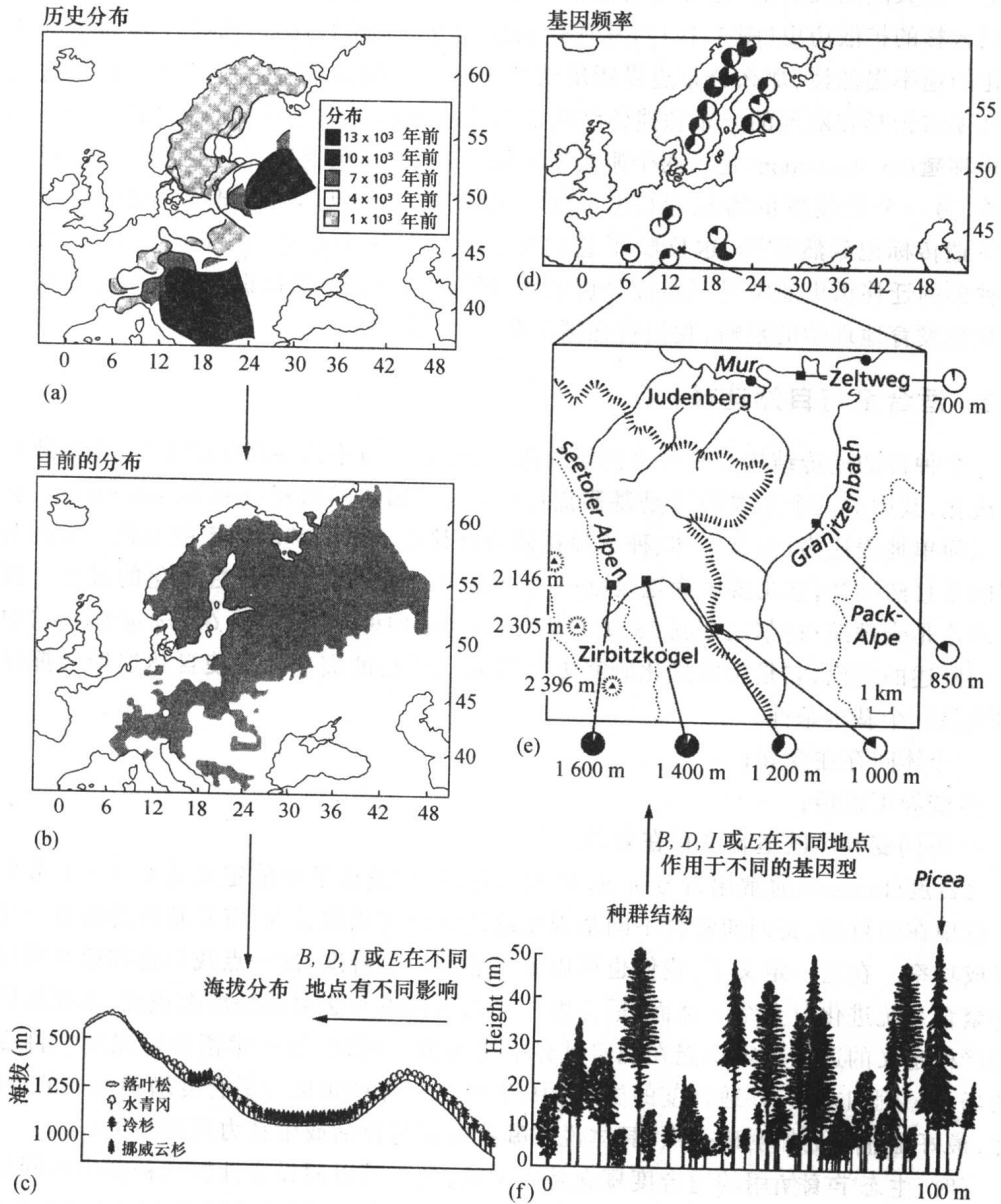


图 1.1 欧洲挪威云杉 (*Picea abies*) 种群统计学参数

可以解释其(a)扩散历史;(b)目前的地理分布;(c)局部和高度分布;(d)和(e)APH 等位基因频率;(f)种群结构(引自 Silvertown 1987)

种群过程决定物种的分布,也决定种内基因型的分布。在局域尺度上, *B*、*D*、*I* 和 *E* 的差异能说明,为什么挪威云杉在阿尔卑斯山脉形成明显的海拔高度带。分布可以通过

实验来进行研究,将所研究的物种沿着跨过分布区边界的样带进行播种或种植,然后分析为什么边界在那些地方(见第7章)。气候变化以及物种边界对它的反应在一定程度上是动态的。在大陆的尺度上,这种现象很容易通过比较研究来揭示,如比较上一次冰川期以来挪威云杉的扩散历史(图 1.1a)与其现在的地理分布(图 1.1b)。如果迁移的速率比气候变化的速率慢的话,那么分布边界所反映的是历史界限而非种群统计学界限。这适用于现在挪威云杉在欧洲的分布和遗传结构的特征。花粉证据表明,冰期后挪威云杉在西欧的再移殖(recolonization)是从两个避难所开始的:一个是包括意大利北部的阿尔卑斯山脉南麓,另一个是波罗的海东岸(图 1.1a)。现在这两个地区所发现的种群中,叶绿体 DNA 的遗传标记截然不同,这反映了它们有着不同的历史起源(Vendramin *et al.* 2000)。一个种群的迁移历史通常可以通过分析中性遗传标记的分布来认识。有关这方面的工作属于系统发育地理学的范畴,我们将在第7章中加以讨论。

1.2.2 适合度与自然选择

一个种群的遗传结构受到许多因子的影响,也正是由于这些因子的影响,才导致植物发生进化,其中的两个主要因子是基因流(gene flow)和自然选择(natural selection)。基因流可以简单地表述为:由于个体、种子和花粉的迁移所导致的基因频率的变化。人们关注最多的是自然选择,这主要因为这是唯一一个已知的可以引起适应性进化的过程。自然选择理论是查理斯·达尔文在其 1859 年发表的著作《物种起源》(*The Origin of Species*)中首次详细阐述的理论,它是生物进化研究史上伟大且不朽的突破。要使自然选择发挥作用必须满足三个基本条件:

- 个体间存在变异;
- 变异可遗传;
- 不同变异体的适合度存在差异。

适合度(fitness)(通常用符号 w 或 W 表示)在种群遗传学中的定义将在 3.5.1 节中给出。就现在的目的,我们通常将不同基因型的适合度精确定义为:将其基因传给下一代的相对成功率。在这一定义下,我们也可以定义表型的适合度,这一点我们将在第9章讨论植物繁育系统进化时介绍。然而,适合度一词的用法没有必要总是那么正式,主要是因为我们严格定义的适合度很少能在现实世界中测得出。所以,这一术语也可以用在许多其他的场合。例如在术语“适合度的要素”中,通常是指那些预期与适合度增加相关的特征;当然,最好是能够更加明确一点,具体说明哪些特征与存活或生育力直接相关。

有时,生态学家使用的适合度概念是广义的,甚至可以假设有性繁殖种群中不同基因型的个体彼此不发生交配。有时为了简便起见,我们假设不同的基因型之间不发生杂交,表型适合度概念则可以保证这一假设的合理性。例如,当一个新的基因型进入一个种群(如通过突变),这一假设还可以得出近似正确的推断,而且我们感兴趣的是回答其基因频率是否会增大。在这样的情况下,我们可以对不同的基因型通过应用方程 1.1,并用 λ 来估算其适合度。例如,在挪威云杉中,我们可以比较 Seetaler Alps 高海拔表型的 λ_H 与低海拔表型的 λ_L 。当海拔较低时,我们可以预见, $\lambda_L > \lambda_H$;而当海拔较高时,情况可能正好相反,即 $\lambda_L < \lambda_H$ 。按习惯,具有最高适合度的表型其适合度定义为 $W = 1$,其他表型的适合

度则表达为这个值的比例。适合度常常随环境的变化而波动,所以,如果 APH 表型对其各自出现频率最高的环境是适应的(当然,关于这一点并没有进行过实验验证),那么,在海拔较低的环境中,低海拔表型的适合度 W_L 应该等于 1,而高海拔表型的适合度 W_H 应该小于 1;在海拔较高的环境中,情况应该刚好相反,即 $W_H = 1, W_L < 1$ 。

只要个体间存在着可遗传的变异和适合度的差异(即具有某些特殊表型的基因型,其基因频率的提高比其他表型的基因型快),就会有适应性进化变化发生的潜力。而这种变化是否真正发生、朝什么方向发生则取决于该物种其他种群的适合度,也取决于相邻地区中种子和花粉迁移的速率,因为在相邻地区中,选择的方向可能不同。野外观察表明,自然选择的效应可能十分强烈,甚至足以使同种相邻种群之间产生显著的遗传差异,并形成对局部环境条件的适应。例如,一年生植物蚊母草(*Veronica peregrina*)生长在季节性池塘(春发塘,早春在美国加利福尼亚的中央河谷形成)或其周围。尽管这种池塘只有几米宽,但是塘中央的植物与其周边的植物存在有明显的遗传差异(Keeler 1978)。从表型来看,塘中央的植物更能忍受洪涝灾害(Linhart & Baker 1973),并在其他许多方面也表现出差异,使其能够更好地适应塘中央强烈的种内竞争环境,而不适应与其他禾草的竞争,而这种种间竞争能影响生长于池塘边缘的植物的基因型(图 1.2)(Linhart 1973)。在第 3 章中,我们将进一步探讨自然选择和其他的进化推动力(evolutionary force)。

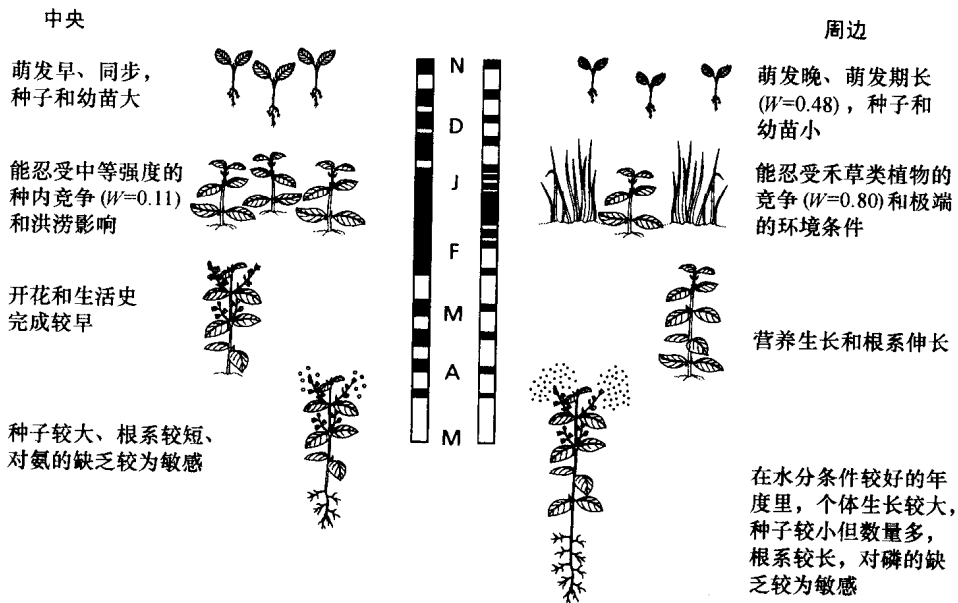


图 1.2 春发塘中央和周边的蚊母草(*Veronica peregrina*)在遗传上的差异

垂直柱表示在 11 月与 5 月之间的生长期, 期间两种小生境土壤水分充足。“W”表示当植物栽培在实验条件下, 与其他小生境相比较所得出的基于种子产量的相对适合度(仿 Linhart 1988)

1.2.3 生命表与年龄依赖性

个体死亡或繁殖的概率常常与其年龄有关,所以一个种群的年龄结构可能影响它的未来。幼苗的比例可以作为种群可能未来状况的预示,但是这还取决于个体存活到成年期的概率。传统上,这种信息可以很方便地用生命表(life table)的形式来总结(表 1.1)。

表 1.1 生长于澳大利亚的 *Acacia suaveolens* 种群的生命表和生育力表(fecundity schedule)

(数据自 T. Auld & D. Morrison, 个人通讯)

年龄/a x	个体数 N_x	存活比例 l_x	死亡比例 d_x	死亡率 (d_x/l_x) q_x	存活率 $1 - (d_x/l_x)$ p_x	种子/植株 m_x
0	1000	1.000	0.174	0.174	0.826	0
1	826	0.826	0.145	0.176	0.824	41
2	681	0.681	0.159	0.233	0.767	33
3	522	0.522	0.122	0.234	0.766	31
4	400	0.400	0.093	0.233	0.768	31
5	307	0.307	0.076	0.248	0.752	18
6	231	0.231	0.057	0.247	0.753	9
7	174	0.174	0.043	0.247	0.753	9
8	131	0.131	0.015	0.115	0.885	9
9	116	0.116	0.013	0.112	0.888	7
10	103	0.103	0.012	0.117	0.883	5
11	91	0.091	0.011	0.121	0.879	3
12	80	0.08	0.009	0.113	0.888	6
13	71	0.071	0.009	0.127	0.873	—*
14	62	0.062	0.007	0.113	0.887	—
15	55	0.055	0.007	0.127	0.873	2
16	48	0.048	0.005	0.104	0.896	3
17	43	0.043	—	—	—	3

* —表示缺数据。

注:表中参数的说明: x :按年龄的龄期; N_x : x 龄期开始时的存活个体数; l_x :原同生群(cohort)存活到每一龄期开始的比例,即特定年龄存活率(age-specific survival rate); d_x :原同生群在每一龄期中的死亡比例; q_x :每一龄期死亡个体的比例,即特定年龄死亡率(age-specific mortality rate); p_x :每一龄期存活个体的比例,称为存活率,即等于 $1 - q_x$; m_x :每一龄期每一存活植株所产生的种子数。(译者注)