

秦岭巴山冷杉(*Abies fargesii*)种群结构与动态*

党海山 张燕君 张克荣 江明喜 张全发**

(中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态学重点实验室, 武汉 430074)

摘要 为了阐明秦岭巴山冷杉(*Abies fargesii*)种群的结构特征和动态规律,对位于秦岭中段南坡佛坪保护区内不同海拔分布的巴山冷杉种群的年龄结构、生命表以及存活曲线等进行了研究。结果表明:在海拔2350、2500和2700 m,巴山冷杉种群都表现为衰退型,种群个体主要聚集在中龄级,幼龄级的个体都极度缺乏。在各海拔巴山冷杉种群生命表中,死亡量(d_x)、死亡率(q_x)和消失率(K_x)都为负值,反映了种群幼龄个体的缺乏程度。随着海拔的升高,幼龄级个体数量增加而大龄级个体数量减少。巴山冷杉种群生命表和存活曲线的分析表明,巴山冷杉种群个体存活量最多的年龄级和出现最大死亡率的年龄级都随着海拔的降低而依次后推。随着海拔的升高,巴山冷杉种群的分布格局由随机分布类型过渡为聚集分布类型。

关键词 巴山冷杉;存活曲线;种群动态;分布格局;生命表

中图分类号 Q145 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)08-1456-06

Population structure and its dynamics of *Abies fargesii* in Qinling Mountains. DANG Hai-shan, ZHANG Yan-jun, ZHANG Ke-rong, JIANG Ming-xi, ZHANG Quan-fa (Key Laboratory of Aquatic Plant and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China). *Chinese Journal of Ecology* 2009 28(8):1456-1461.

Abstract: To explore the population structure and its dynamics of *Abies fargesii* in the Foping National Nature Reserve on the south-facing slope of the middle Qinling Mountains, an investigation was made on the age structure, life table, and survival curve of the populations at different altitudes. All the *A. fargesii* populations at different altitudes (2350 m, 2500 m, and 2700 m) displayed a declined pattern. The majority of the individuals were in the middle age class, while the individuals in young age class were fewer. The mortality (d_x), mortality rate (q_x), and disappearance rate (K_x) of the *A. fargesii* populations were in negative values, showing that young trees were very insufficient at each altitude. With increasing altitude, young age class individuals increased, while elder age class individuals decreased. The analysis on the life table and survival curve of the *A. fargesii* populations indicated that the age classes of the individuals with the maximum survival rate and the maximum mortality rate all decreased with decreasing altitude, and the distribution pattern of the *A. fargesii* populations changed from random at low and mid altitudes (2350 m and 2500 m) to clumped at high altitude (2700 m).

Key words: *Abies fargesii*; survival curve; population dynamics; distribution pattern; life table.

种群是构成群落的基本单位,其结构直接影响着群落的结构,而且还能客观体现群落的发展和演变趋势(朱学雷等,1999;于大炮等,2004),因此一直是宏观生态研究的热点之一。种群的年龄结构反映了种群内不同年龄个体数量的组配情况和种群数量动态及其发展趋势,并在很大程度上体现了种群与环境之间的相互关系以及种群在群落中的作用

和地位。种群的分布格局是种群在水平空间上的配置状况,是植物与其生存环境条件长期相互作用的结果,是研究种群动态的重要手段(张文辉等,2004;张金屯和孟东平,2004;石胜友等,2005)。植物种群动态是植物个体生存能力与外界环境因素相互作用的结果,反映了种群大小或数量在时间、空间上的变化规律。因此,植物种群动态研究对揭示种群与环境之间的相互关系,阐明种群在群落中的作用和地位具有重要意义(侯琳等,2005)。生命表和

* 中国科学院“百人计划”资助项目(0629221C01)。

** 通讯作者 E-mail: qzhang@wbcas.cn

收稿日期:2008-12-12 接受日期:2009-05-09

存活曲线是研究种群数量动态变化的重要工具。研究不同生境条件下植物种群的年龄结构、分布格局、生命表和存活曲线,不仅可以反映种群的现实状况,而且还能反映植物种群与环境的关系以及对种群的未来趋势做出预测(Zhang, 1999; Manuel & Molles, 2002; 张文辉等, 2005)。

巴山冷杉(*Abies fargesii*)是松科(Pinaceae)常绿乔木,是我国特有树种,秦岭、巴山山地是其分布中心。在秦岭,巴山冷杉广泛分布于海拔2400 m以上的区域,且在海拔2400 m以上常形成纯林或与牛皮桦(*Betula utilis*)、金背杜鹃(*Rhododendron clementinae* sub sp. *aureodorsale*)和太白红杉(*Larix chinensis*)等形成混交林(雷明德, 1999)。巴山冷杉在区域水源涵养、生物多样性保护、亚高山脆弱带保护以及天然林保护和生态环境建设中发挥着极大的作用,国内对巴山冷杉的群落特征、种间竞争特性以及种子雨等已开展了相应的研究(段仁燕等, 2007; 邹莉等, 2007)。本研究以位于秦岭中段南坡的佛坪自然保护区内巴山冷杉天然林为对象,通过研究巴山冷杉种群的生态学特性,明确种群的结构与特征,揭示其生命活动规律,对于分析和探讨未来环境变化对该种群的结构和动态的影响具有重要意义,也为巴山冷杉林的保护和利用提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究区域位于秦岭中段南坡的佛坪国家级自然保护区内(107°41'E—107°55'E, 33°33'N—33°46'N),该保护区的北界为秦岭主脊,最低点海拔为890 m,最高点海拔为2904 m,相对高差2014 m。本区域处于北亚热带与暖温带的过渡地带,年均温为13℃,7月均温为27℃,1月均温-2℃,年降雨量950~1200 mm,雨季集中在7—9月。由于海拔高差的影响,保护区内表现出差异明显的山地气候,大致2000 m以下为温暖湿润,年均温6℃~11℃。2000 m以上为凉温湿润,年均温为1℃~6℃。土壤由低山至亚高山逐渐过渡,依次为黄棕壤(<1300 m)、棕壤(1300~2500 m)、暗棕壤(2400~2800 m)和草甸土(2600~2904 m)。在佛坪自然保护区,植被垂直带谱明显,由下而上依次为落叶阔叶林、山地针叶林和亚高山灌丛草甸带,巴山冷杉林占据了海拔2400~2800 m的广大地段,是这一海拔高度的稳定群落。

1.2 样地调查

在全面踏查的基础上,沿海拔梯度分布在海拔2350、2500和2700 m处各设置一个20 m×100 m的固定样地。将每个20 m×100 m的样地分成20个10 m×10 m的样方,在每个10 m×10 m的样方内,设置4个2 m×2 m的小样方。在每个10 m×10 m的样方内采取每木尺检的方法,记录所有胸径>2.5 cm乔木树种的种名、胸径、高度、冠幅等,在每个2 m×2 m的小样方内,调查胸径<2.5 cm的幼苗、幼树的株数和高度,并记录坡向、坡度等环境因子。

1.3 年龄结构

在实际工作中常用空间代替时间的方法(即径级代替龄级的方法),但在不同的生境中,例如不同的海拔上,这一方法往往会导致较大的误差(周晓峰等, 2002)。因此,在本研究中,我们对样地内所有高度>2 m的树木利用生长锥在尽可能贴近地面处钻芯取样,树芯晾干后,按着树木年轮学的方法和步骤对树芯进行处理,首先利用砂纸把树芯打磨出一个光滑的平面,使各年轮的边界清晰可见,然后根据树芯的年轮数目确定树木的年龄。通常情况下,一轮表示一年,对于偏离树髓的树芯,采用几何学的方法进行估算(Villalba & Veblen, 1997),对于树干内部腐朽未能取到树髓的树芯,利用Norton等(1987)提出的缺失轮估算方法估计树芯缺失的轮数。对于高度<2 m的幼苗和幼树,采用计数主侧轮生枝的轮数确定年龄。为了减小和降低树木年龄确定的误差,以20年为一个龄级,统计每一个样地内各龄级的株数。

1.4 生命表的编制

以种群各龄级数据为基础来编制巴山冷杉种群的静态生命表(江洪, 1992; Manuel & Molles, 2002; 于大炮等, 2004)。特定时间的生命表一般包含的栏目有: x , 龄级等级; a_x , 在 x 龄级内的个体数; a_0 , 具有最大个体数量的龄级内所出现的个体数; l_x , 在 x 龄级开始时标准化存活个体数; l_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内的标准死亡数; q_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内的标准死亡率; L_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内的平均存活个体数; T_x , 从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x , 进入 x 龄级个体的生命期望寿命; K_x , 消失率。

生命表各项可以通过实测值 a_x 根据下述公式求出:

$$l_x = a_x/a_0 \times 1000 \quad ; \quad d_x = l_x - l_{x+1} ;$$

$$q_x = d_x / l_x \quad L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2 ;$$
$$T_x = \sum l_x \cdot p_x = T_x / l_x \quad K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$$

1.5 种群分布格局

测定种群分布格局的方法较多,本文采用点格局分析的方法测定巴山冷杉种群在不同分布海拔(2350、2500 和 2700 m)地带的分布格局,分布格局的判定采用方差均值比法和 Morisita 分散指数法(李海涛,1995;张金屯,1995)。

方差均值比法: $V = \sum_{i=1}^N (X_i - m)^2 / (N - 1),$

$m = \sum_{i=1}^N X_i / N$ 式中, V 为样本方差, m 为样本均值, N 为小样方数, X_i 为第 i 个样方内的个体数。当 $V/m = 1$ 时,为随机分布; $V/m < 1$ 时,为均匀分布; $V/m > 1$ 时,为聚集分布。实测值与预期值的偏差程度可用 t 检验来确定;

Morisita 分散指数法: $I_\delta = N \frac{\sum_{i=1}^N (X_i - 1)X_i}{n(n - 1)},$

$n = \sum_i X_i$ n 为样地内个体总数, N 为小样方数, X_i 为第 i 个样方内的个体数。当 $I_\delta = 1$ 时,为随机分布;当 $I_\delta > 1$ 时,为聚集分布;当 $I_\delta < 1$ 时,为均匀分布。用 F 检验来检验偏差的显著性。

2 结果与分析

2.1 年龄结构

从图 1 可以看出,各海拔巴山冷杉种群的年龄结构均呈现出正态分布,而且都缺少 1 龄级的巴山冷杉个体(即都缺少年龄 < 20 年的巴山冷杉幼苗和幼树),而且幼龄级的个体数量都严重不足,说明分布于不同海拔的巴山冷杉种群均为衰退型种群(图 1)。随着海拔的降低,小龄级(2~5 龄级)的巴山冷杉个体数量逐渐减少,而大龄级(9~12 龄级)的巴山冷杉个体数量逐渐增加。在海拔 2700 m 处,巴山冷杉种群的年龄主要集中分布在 4~7 龄级,缺乏第 12 龄级的大龄个体;在海拔 2500 m 处,巴山冷杉种群的年龄主要集中分布在 6~8 龄级,缺少 1~2 龄级的幼龄个体;在海拔 2350 m 处,巴山冷杉种群的年龄主要集中分布在 6~10 龄级,缺少 1~3 龄级的幼龄个体。随着海拔的升高,巴山冷杉年龄结构呈正态分布的中心逐渐向小龄级偏移(图 1),说明随着海拔的升高巴山冷杉种群的幼龄个体数量逐渐增

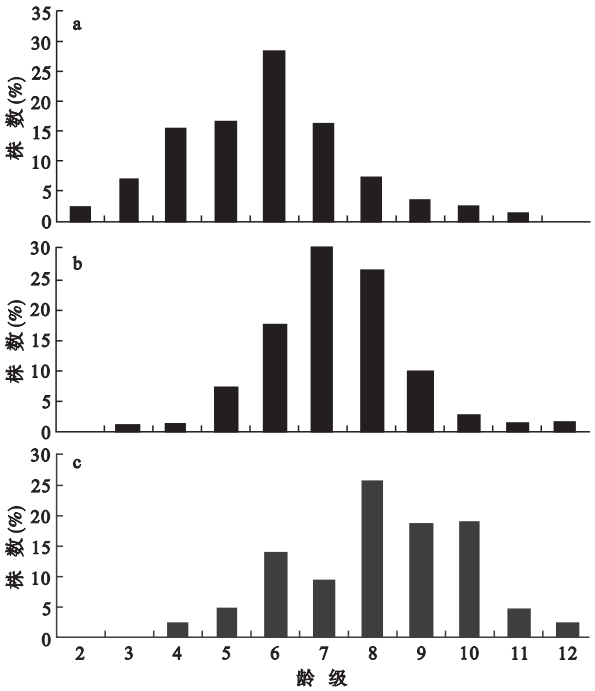


图 1 不同海拔巴山冷杉种群年龄分布
Fig. 1 Age class distribution of *Abies fargesii* population at different elevations
a 为海拔 2700 m 处, b 为 2500 m 处, c 为海拔 2350 m 处。

多,而大龄的个体数量逐渐减少。

2.2 种群分布格局

表 1 为巴山冷杉在不同海拔位置的分布格局判定结果。方差均值比法和 Morisita 分散指数法对巴山冷杉种群的判断结果一致,均显示为随海拔的升高巴山冷杉种群呈现出不同的分布格局:在海拔 2350 和 2500 m 地带,巴山冷杉都呈随机分布格局;而在海拔 2700 m 地带,巴山冷杉呈聚集分布格局。

2.3 种群生命表

表 2 是不同海拔调查样地按 20 年为 1 个龄级所编制的巴山冷杉静态生命表。由于巴山冷杉幼苗和幼树的缺失,所以分别把第 2 龄级、3 龄级和 4 龄级幼树作为海拔 2700、2500 和 2350 m 巴山冷杉生命表的起点。从表 2 可以看出,该种群在海拔

表 1 不同海拔巴山冷杉种群空间分布格局
Tab. 1 Distribution pattern of *Abies fargesii* population at different elevations

海拔 (m)	方差均值比法			Morisita 分散指数法		
	V/m 值	T 检验	分布 格局	I_δ 值	F 检验	分布 格局
2700	4.33	5.50	聚群	3.13	3.98	聚群
2500	2.36	1.93	随机	1.06	2.36	随机
2350	0.61	0.50	随机	0.97	0.61	随机

表 2 巴山冷杉静态生命表
Tab. 2 Static life table of *Abies fargesii* population at different elevations

海拔 (m)	龄级	龄级距	龄级 中值	a_x (No. · hm ⁻²)	标准存 活量 l_x	死亡量 d_x	死亡率 q_x	L_x	T_x	期望寿命 e_x	$\ln l_x$	消失率 K_x
2700	2	20 ~ 40	30	10	83	- 167	- 2. 000	166. 667	3500. 000	42. 000	4. 423	- 1. 099
	3	40 ~ 60	50	30	250	- 292	- 1. 167	395. 833	3333. 333	13. 333	5. 521	- 0. 773
	4	60 ~ 80	70	65	542	- 42	- 0. 077	562. 500	2937. 500	5. 423	6. 295	- 0. 074
	5	80 ~ 100	90	70	583	- 417	- 0. 714	791. 667	2375. 000	4. 071	6. 369	- 0. 539
	6	100 ~ 120	110	120	1000	417	0. 417	791. 667	1583. 333	1. 583	6. 908	0. 539
	7	120 ~ 140	130	70	583	333	0. 571	416. 667	791. 667	1. 357	6. 369	0. 847
	8	140 ~ 160	150	30	250	125	0. 500	187. 500	375. 000	1. 500	5. 521	0. 693
	9	160 ~ 180	170	15	125	42	0. 333	104. 167	187. 500	1. 500	4. 828	0. 405
	10	180 ~ 200	190	10	83	42	0. 500	62. 500	83. 333	1. 000	4. 423	0. 693
	11	200 ~ 220	210	5	42	42	1. 000	20. 833	20. 833	0. 500	3. 730	3. 730
	12	220 ~ 240	230	5	42	42	1. 000	20. 833	20. 833	0. 500	3. 730	3. 730
2500	3	40 ~ 60	50	5	42	0	0. 000	41. 667	3270. 833	78. 500	3. 730	0. 000
	4	60 ~ 80	70	5	42	- 208	- 5. 000	145. 833	3229. 167	77. 500	3. 730	- 1. 792
	5	80 ~ 100	90	30	250	- 333	- 1. 333	416. 667	3083. 333	12. 333	5. 521	- 0. 847
	6	100 ~ 120	110	70	583	- 417	- 0. 714	791. 667	2666. 667	4. 571	6. 369	- 0. 539
	7	120 ~ 140	130	120	1000	125	0. 125	937. 500	1875. 000	1. 875	6. 908	0. 134
	8	140 ~ 160	150	105	875	542	0. 619	604. 167	937. 500	1. 071	6. 774	0. 965
	9	160 ~ 180	170	40	333	250	0. 750	208. 333	333. 333	1. 000	5. 809	1. 386
	10	180 ~ 200	190	10	83	42	0. 500	62. 500	125. 000	1. 500	4. 423	0. 693
	11	200 ~ 220	210	5	42	0	0. 000	41. 667	62. 500	1. 500	3. 730	0. 000
	12	220 ~ 240	230	5	42	42	1. 000	20. 833	20. 833	0. 500	3. 730	3. 730
	13	240 ~ 260	250	5	42	42	1. 000	20. 833	20. 833	0. 500	3. 730	3. 730
2350	4	60 ~ 80	70	5	91	- 91	- 1. 000	136. 364	3863. 636	42. 500	4. 510	- 0. 693
	5	80 ~ 100	90	10	182	- 364	- 2. 000	363. 636	3727. 273	20. 500	5. 203	- 1. 099
	6	100 ~ 120	110	30	545	182	0. 333	454. 545	3363. 636	6. 167	6. 302	0. 405
	7	120 ~ 140	130	20	364	- 636	- 1. 750	681. 818	2909. 091	8. 000	5. 896	- 1. 012
	8	140 ~ 160	150	55	1000	273	0. 273	863. 636	2227. 273	2. 227	6. 908	0. 318
	9	160 ~ 180	170	40	727	0	0. 000	727. 273	1363. 636	1. 875	6. 589	0. 000
	10	180 ~ 200	190	40	727	545	0. 750	454. 545	636. 364	0. 875	6. 589	1. 386
	11	200 ~ 220	210	10	182	91	0. 500	136. 364	181. 818	1. 000	5. 203	0. 693
	12	220 ~ 240	230	5	91	91	1. 000	45. 455	45. 455	0. 500	4. 510	4. 510
	13	240 ~ 260	250	5	91	91	1. 000	45. 455	45. 455	0. 500	4. 510	4. 510
	14	260 ~ 280	270	5	91	91	1. 000	45. 455	45. 455	0. 500	4. 510	4. 510

2700、2500 和 2350 m 的最大编表年龄分别为 214 年、222 年和 239 年 ,呈现随海拔升高而降低的趋势 ,且种群个体存活量最多的年龄级依次后推 ,反映了巴山冷杉种群为适应不同海拔的环境条件在适应方式上所作的调整 ,并且这一特点与年龄结构的分析基本一致。各海拔 5 龄级以下的巴山冷杉个体数量相对很小 ,死亡量(d_x)、死亡率(q_x)和消失率(K_x)等为负数 ,说明不同海拔的巴山冷杉种群中幼苗极度缺乏 ,该种群要保证持续发展则需要补充相应数量的幼苗 ,否则该种群将走向衰退。从死亡率(q_x)和消失率(K_x)来看(表 2) ,海拔 2700 m 的巴山冷杉种群在第 7 龄级(120 ~ 140 年)有着最大的死亡率和消失率 ;而海拔 2500 和 2350 m 的巴山冷杉种群分别 在第 9 龄级(160 ~ 180 年)和第 10 龄级(180 ~ 200 年)有着最大的死亡率和消失率。

2.4 种群存活曲线

存活曲线是特定年龄存活率和死亡率对龄级的

相关曲线。存活曲线的走势反映了生存率和死亡率随年龄变化的趋势 ,因此 ,种群存活曲线能够直观的描绘出种群发育过程中各龄级的死亡比率 ,反映出种群动态的重要趋势。从图 2 可以看出 ,不同海拔巴山冷杉种群存活曲线都基本呈现正态型 ,如果以标准化最高存活量为起点 ,各海拔巴山冷杉种群的存活曲线均属于 Deevey C 型 ,这表明不同海拔巴山冷杉的幼、老龄个体数少 ,说明幼苗库严重不足 ,该种群要保持持续发展 ,需要补充一定数量的幼苗 ,否则该种群将走向衰退。对不同海拔区间巴山冷杉种群存活曲线的比较可以得出 ,海拔 2700 m 处的巴山冷杉多数个体都能达到 6 龄级(100 ~ 120 年) ,超过 6 龄级后死亡率较高 ;海拔 2500 m 处的巴山冷杉多数个体都能达到 7 龄级(120 ~ 140 年) ,达到 8 龄级(140 ~ 160 年)后死亡率较高 ,超过 10 龄级(180 ~ 200 年)后死亡率减缓 ;而在 2350 m 处的巴山冷杉多数个体都能达到 8 龄级(140 ~ 160 年) ,在超过 9

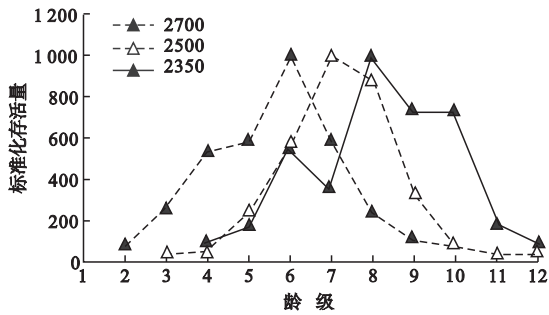


图2 不同海拔巴山冷杉种群存活曲线

Fig. 2 Survival curve of *Abies fargesii* population at different elevations

龄级(160~180年)后死亡率较高(图2)。

3 讨论

种群的年龄结构在很大程度上反映了种群与环境之间的相互关系以及其在群落中的作用和地位,种群的生命表是描述种群生死过程的一个有用方式,因此,研究种群的年龄结构和生命表特征对于深入分析种群动态和进行预测预报具有重要意义(孙儒泳等,1994;Svensson & Jeglum, 2001)。本研究表明,各海拔巴山冷杉种群的幼龄级个体数量极度缺乏,且海拔越低其缺乏的程度越严重,而各海拔巴山冷杉种群的中老龄级个体数量较大(图1,表2)。以种子繁殖为主的植物种群在缺少幼苗时,一般判断为衰退型种群(Manuel, 2000),说明了随着时间的推移,该区域的巴山冷杉种群将趋于衰退。然而,李景侠和张文辉(2001)对秦岭太白山巴山冷杉种群结构的研究结果显示,巴山冷杉种群为进展型,巴山冷杉幼苗和幼树的后备资源储备量大,而且种群在I—IV发育阶段存在较高的死亡率。出现这种不同结果的原因可能在于不同研究区域环境条件的差别。在本研究区域内,巴山冷杉林下灌草层中占绝对优势的华桔竹(*Fargesia spathacea*)高度达1.5~2.5 m,密度达100杆·m⁻²,盖度常在85%以上,有时可以达到100%(任毅等,1998),给巴山冷杉幼苗的形成带来了极大的困难,从而严重的影响了巴山冷杉幼苗的更新,导致了巴山冷杉种群幼龄级个体数量的严重不足,而且这种情况还广泛的发生在我国四川以及日本、南美洲等亚高山森林中(Taylor & Qin, 1988; Nakashizuka, 1991; Holz & Veblen, 2006; Dang et al., 2009)。另外,随着海拔的升高巴山冷杉种群的幼龄级个体数量逐渐增多,大龄的个体数量逐渐减少,出现这种情况是因为以华桔竹占绝对优势的林下灌草层的盖度随海拔的升高而减弱,从而在一定程度上有利于巴山冷杉幼苗的补充和更新

(Taylor & Qin, 1988; Taylor et al., 2006; Dang et al., 2009)。

种群的分布格局是物种与环境长期相互适应、相互作用的结果,是种群相对静止的一种表现形式,它不仅与物种的生物学特性和种群间的竞争排斥有关,而且也与物种的生境有密切的关系(孙儒泳等,1994;尹爱国等,2006;王绪高等,2008)。巴山冷杉种群分布格局的分析结果表明,在海拔2350和2500 m处,巴山冷杉种群呈随机分布,而在高海拔地段(2700 m)则呈聚集分布类型(表1)。这是因为在巴山冷杉分布的中、低海拔地带,是较为适合巴山冷杉生长的区域,巴山冷杉各个体间的竞争差异不大,呈现一种随机分布格局。而随着海拔的升高,环境条件如温度、降雨等逐渐不利于巴山冷杉的生长,根据“聚集有利于个体生存”的观点,巴山冷杉在高海拔地带呈现聚集分布是对生态环境的一种适应。

静态生命表能够反映种群的基本属性,由于静态生命表是根据同一时期对植物种群年龄调查结果而编制的,反映了多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而不是对同生群生活史的追踪(孙儒泳等,1994)。生命表中的一些负值,与数据假设不符,但仍能提供有用的生态记录,即表明种群是在发展或衰退过程中而非静止不动的(Wretten, 1980)。本研究表明,不同海拔巴山冷杉种群的死亡率(d_x)、死亡率(q_x)和消失率(K_x)等均为负值(表2),说明各海拔的巴山冷杉种群都极度缺乏幼苗,种群处于衰退趋势中(江洪,1992;孙儒泳等,1994;Manuel, 2000)。巴山冷杉最高死亡率出现的龄级随着海拔的降低而后推,各海拔巴山冷杉种群存活曲线表明,尽管各种群所处的海拔不同,但若以标准化最高存活量为起点,各海拔巴山冷杉种群的存活曲线均属于Deevey C型(图2),这与李景侠和张文辉(2001)和史小华等(2009)在秦岭的太白山等区域对巴山冷杉种群的研究结果相一致,说明巴山冷杉种群个体早期存在较高的死亡率,只有少数个体能生存到生理寿命,在进入生理衰退年龄之后,死亡率会趋于稳定(孙儒泳等,1994;Manuel & Molles, 2002)。另外,巴山冷杉种群主要靠种子繁殖后代,巴山冷杉的耐荫性及产生的大量种子为幼苗的产生提供了坚实的基础,而大量产生的幼苗必然会增强种内对有限生存空间和环境资源的竞争(金则新等,2004;孙澜等,2008),导致种群在I—IV发育阶段存在较高的死亡率,但随着年龄的增长,由于种群的自疏作用以及种群的抗性和适应

环境的能力逐渐增强,种群的死亡率逐渐趋于稳定。

种群的数量特征是种群生物学特性与多种环境因素共同作用的结果(Manuel & Molles 2002),维持种群稳定的关键因素是要为种子的萌发、幼苗的定居和生长创造适宜的条件(张文辉等 2004),因此,当环境条件改善时,种群目前的不利状态可以得到改变。巴山冷杉是耐荫物种,出现目前衰退特征的主要原因是以华桔竹占绝对优势的林下灌草层过于发达(任毅等,1998),致使巴山冷杉的种子不能萌发、幼苗无法定居。一旦环境条件发生变化,例如森林干扰导致林窗的出现、竹子的大片死亡等,都能为巴山冷杉种子的萌发、幼苗的形成创造条件,使巴山冷杉种群得到更新和维持(Taylor & Qin, 1992; 任毅等, 1998; 李永兵等 2008; Dang *et al.* 2009)。

4 结 论

3个海拔上巴山冷杉种群的幼龄级个体都极度缺乏,均表现为衰退型种群,但随着海拔的升高,巴山冷杉幼龄级个体的数量呈增加趋势而大龄级的个体数量呈减少趋势。在海拔2350和2500 m上,巴山冷杉种群呈随机分布格局,而海拔2700 m的巴山冷杉呈聚集分布格局,巴山冷杉分布格局的这种沿海拔梯度的变化是其所对环境适应的一种方式。3个海拔巴山冷杉种群年表的死亡量(d_x)、死亡率(q_x)和消失率(K_x)等都为负数,说明不同海拔的巴山冷杉种群都极度缺乏幼龄级的个体,而且,巴山冷杉种群个体存活量最多的年龄级和出现最大死亡率的年龄级都随着海拔的降低而依次后推。

参考文献

- 段仁燕,王孝安,黄敏毅,等. 2007. 秦岭太白山巴山冷杉种内和种间竞争特性的研究. 武汉植物学研究, 25(6): 581-585.
- 侯琳,雷瑞德,刘建军,等. 2005. 黄龙山林区封育油松种群动态研究. 生态学杂志, 24(11): 1263-1266.
- 江洪. 1992. 云杉种群生态学研究. 北京: 中国林业出版社.
- 金则新,朱小燕,林恒琴. 2004. 浙江天台山甜槠种内与种间竞争研究. 生态学杂志, 23(2): 22-25.
- 雷明德. 1999. 陕西植被. 北京: 科学出版社.
- 李海涛. 1995. 植物种群分布格局研究概况. 植物学通报, 12(2): 19-26.
- 李景侠,张文辉. 2001. 巴山冷杉种群结构及空间分布格局的研究. 西北农林科技大学学报, 29(5): 115-118.
- 李永兵,王辉,付菁. 2008. 子午岭辽东栎林林窗主要树种更新生态位. 生态学杂志, 27(12): 2062-2066.
- 任毅,王玛丽,岳明,等. 1998. 秦岭大熊猫栖息地植物. 西安: 陕西科学技术出版社.
- 石胜友,郭启高,成明昊,等. 2005. 涪陵磨盘沟自然保护区桫欏种群分布格局的分形特征. 生态学杂志, 24(5): 581-584.
- 史小华,刘毅,彭佳龙,等. 2009. 秦岭冷杉和巴山冷杉种群年龄结构及动态的比较分析. 东北林业大学学报, 37(1): 10-14.
- 孙澜,苏智先,张素兰,等. 2008. 马尾松-川灰木人工混交林种内、种间竞争强度. 生态学杂志, 27(8): 1274-1278.

- 孙儒泳,李博,诸葛阳,等. 1994. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 王绪高,郝占庆,叶吉,等. 2008. 长白山阔叶红松林物种多度和空间分布格局的关系. 生态学杂志, 27(2): 145-150.
- 尹爱国,苏志尧,李彩红. 2006. 广东石门山自然保护区山顶矮林优势种群分布格局及动态. 生态学杂志, 25(1): 55-59.
- 于大炮,周莉,董百丽,等. 2004. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析. 生态学杂志, 23(5): 30-34.
- 张金屯,孟东平. 2004. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 24(1): 35-40.
- 张金屯. 1995. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社.
- 张文辉,王延平,康永祥,等. 2004. 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, 12(3): 361-369.
- 张文辉,许晓波,周建云,等. 2005. 濒危植物秦岭冷杉种群数量动态. 应用生态学报, 16(10): 1799-1804.
- 周晓峰,王晓春,韩士杰,等. 2002. 长白山岳桦苔原过渡带动态与气候变化. 地学前缘, 9(1): 227-231.
- 朱学雷,安树青,张立新. 1999. 海南五指山热带山地雨林主要种群结构特征分析. 应用生态学报, 10(6): 641-644.
- 邹莉,谢宗强,李庆梅,等. 2007. 神农架巴山冷杉种子雨的时空格局. 生物多样性, 15(5): 500-509.
- Dang HS, Jiang MX, Zhang YJ, *et al.* 2009. Dendroecological study of a subalpine fir (*Abies fargesii*) forest in the Qinling Mountains, China. *Plant Ecology*, 201: 67-75.
- Holz CA, Veblen TT. 2006. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes. *Journal of Vegetation Science*, 17: 19-28.
- Manuel C, Molles Jr. 2002. *Ecology: Concept and Applications* (2nd.). New York: McGraw-Hill.
- Manuel CM. 2000. *Ecology: Concepts and Applications*. Beijing: Science Press.
- Nakashizuka T. 1991. Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. *Journal of Vegetation Science*, 2: 413-418.
- Norton DA, Palmer JG, Ogden J. 1987. Dendroecological studies in New Zealand. I. An evaluation of tree age estimates based on increment cores. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 373-383.
- Svensson JS, Jeglum JK. 2001. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline. *Forest Ecology and Management*, 151: 67-79.
- Taylor AH, Jiang SW, Zhao LJ, *et al.* 2006. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 223: 303-317.
- Taylor AH, Qin ZS. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 76: 1204-1218.
- Taylor AH, Qin ZS. 1992. Tree regeneration after bamboo die-back in Chinese *Abies-Betula* forests. *Journal of Vegetation Science*, 3: 253-260.
- Villalba R, Veblen TT. 1997. Improving estimates of total tree ages based on increment cores samples. *Ecoscience*, 4: 535-542.
- Wratten SD, Fry GLA. 1980. *Field and Laboratory Exercise in Ecology*. New York: Edwar Amod.
- Zhang WH, Zu YG. 1999. Study on population life table and survivorship curves of *Adenophora lobophylla*, an endangered species, compared with *A. potaninii*, a wide spread species. *Acta Phytocologica Sinica*, 23: 76-86.

作者简介 党海山,男,1978年6月生,博士,助理研究员。主要从事植被生态学和树木年轮生态学方面的研究,发表论文20余篇。E-mail: dangkey@wbcas.cn
责任编辑 王伟

