

河北辽河源自然保护区油松种群 年龄结构和种群动态

矢佳昱 韩海荣* 程小琴 董玲玲 田慧霞 蔡锰柯 康峰峰

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要 本文基于种群生命表和生存分析理论,应用“空间代替时间”的方法和匀滑技术,编制了辽河源自然保护区油松(*Pinus tabuliformis*)种群的静态生命表,并绘制了其死亡率曲线、消失率曲线、存活曲线以及生存函数曲线。结果表明:油松种群呈波动式的发展,经历3次死亡高峰;种群年龄结构呈倒“J”型,幼苗数量较多,但从幼苗发展到幼树(第1龄级→第2龄级)阶段需通过环境筛的高强度选择,经历第1次死亡高峰;第2次和第3次死亡高峰分别发生在油松由次林层向主林层过渡时期(第7龄级→第8龄级)和生长后期(第11龄级→第12龄级),分别是竞争导致的自疏作用和步入生理死亡年龄的结果;种群的存活曲线趋近于Deevy-II型,为稳定型种群;4个生存函数表明,种群动态具有前期减少,中期稳定,后期衰退的特点。

关键词 油松; 种群; 静态生命表; 生存分析

Age structure and dynamics of *Pinus tabuliformis* population in the Liaoheyuan Nature Reserve of Hebei Province. SHI Jia-yu, HAN Hai-rong*, CHENG Xiao-qin, DONG Ling-ling, TIAN Hui-xia, CAI Meng-ke, KANG Feng-feng (Key Laboratory of Forest Cultivation and Conservation of the Province and the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China).

Abstract: Based on the population life table and the theory of survival analysis, the static life table of *Pinus tabuliformis* population in Liaoheyuan Nature Reserve was compiled by using the “space-for-time” substitution approach and the stage-smoothing technique. The graphs of mortality rate curve, killing power curve, survival rate curve, and survival function curve were also sketched. The results showed that *P. tabuliformis* population presented a fluctuating trend of development and would experience three death peaks. The age structure of *P. tabuliformis* population showed an inverted J-type pattern and the number of seedlings was large. However, due to the high intensity selection through environmental sieve in the stage from seedling to sapling (from age class 1 to 2), the *P. tabuliformis* population would experience the first death peak. The second and the third death peak occurred during the transition period from the sub-forest layer to the main forest layer (from age class 7 to 8) and the later stage of growth (from age class 11 to 12), which were caused by the competition-induced self-thinning and the physiological death, respectively. The survival curve of *P. tabuliformis* population was similar to the Deevy-II type, thus the population was classified as a stable one. The four survival functions indicated that the population dynamics of *P. tabuliformis* was characterized by decreasing in the early stage, being stable in the medium stage and depressing in the later stage.

Key words: *Pinus tabuliformis*; population; static life table; survival analysis.

种群数量特征是植物种群生态学的主要内容, 年龄特征作为其中的重要指标, 能从不同角度探讨个体数量的变化、种群的形成过程及群落的演替方向(费世民等, 2008; 袁宏波等, 2011; 张婕等, 2014)。观测性研究是研究种群年龄结构与动态的主要手段, 其中种群统计学是一种重要的研究方法(Burkart, 2001)。种群统计学的核心是生命表(Harcombe, 1987), 对生命表的结构进行剖析不仅能够了解种群目前适应环境的状态, 还能够预测种群未来的变化趋势及其在一些特定条件下生存与繁衍的可能性(陈远征等, 2006; 魏新增等, 2008)。存活曲线和生存函数可以直观分析种群特定年龄死亡率、累计死亡率、危险率等多项指标, 能更加全面地描述种群的存活状态, 是辅助生命表分析的重要工具(吴明开等, 2012)。因此, 正确描述并判定种群动态变化规律有助于深化对种群和群落结构的认识, 对反映种群过去所经历的生态学过程及预测其演化趋势亦具有非常重要的意义(张笑菁等, 2010)。

油松(*Pinus tabulaeformis*)是中国特有树种, 具有根系发达, 耐干旱、瘠薄, 适应性强的特点, 其分布范围横跨中国 14 个省市(赵金龙等, 2014), 在中国温性针叶林中是分布最广的森林群落类型, 也是中国“三北”地区荒山造林的主要树种(张玲等, 2012; 尹文珂, 2016)。辽河源自然保护区是河北省最大的自然保护区, 也是京津地区风沙源防治的重要生态屏障。油松是构成该区植被的最主要类型, 在 950~1350 m 的垂直高度均有分布, 对发挥水源涵养、水土保持等功能及维持区域景观多样性具有重要的意义, 具有一定的利用及保护价值。目前, 有关该地区天然油松林的研究多集中于土壤理化特性(赵伟红等, 2016)、土壤微生物碳代谢特征(立天宇等, 2015)、水文特性(宋小帅等, 2015)、景观格局特征(于晓文等, 2015)和生物多样性(王烁鑫等, 2016)等方面, 但尚未见有关该区油松种群数量特征的报道。区域内曾保留有大面积完好的天然油松林, 但近年来过于频繁的人为活动超越了保护区作为脆弱生态交错带的承载和抵抗能力(赵伟红等, 2014), 天然油松林的面积不断减少。因此, 分析油松种群的年龄结构及动态变化特征, 了解其现存状态并提出相应的经营和保护措施迫在眉睫。鉴于此, 本文以保护区内天然油松林为研究对象, 从统计学的角度编制静态生命表, 分析油松种群生存率、死亡率等

相关参数, 以期了解油松种群现状及数量变动规律, 为实现天然油松林保护和生态系统平衡提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

辽河源自然保护区位于河北省承德市北部(118° 22' 39" E—118° 37' 21" E, 41° 01' 30" N—41° 21' 15" N), 地处内蒙古高原和华北平原的过渡地带。保护区总面积 33554.4 hm², 属大陆性季风气候, 年平均气温 7.3 °C, 昼夜温差大, 夏短冬长。辽河源日照充足, 降雨充沛, 年平均降雨量 550 mm, 年日照率达 65%, 无霜期 118 d。积雪期较长, 多为 11 月至翌年 4 月初。土壤类型主要为褐土和棕壤土, 呈微酸性, 有机质含量较丰富。地壳运动和火山喷发的作用形成了山地、丘陵等多种地貌, 结晶岩和花岗岩为主要岩石类型。

辽河源有着非常丰富的森林资源, 森林覆盖率达 71.8%。植被类型以天然油松林为主, 林冠单层, 林下灌草丰富, 主要为胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、锦带花(*Weigela florida*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、照山白(*Rhododendron micranthum*)、细叶薹草(*Carex rigescens*)、银背风毛菊(*Saussurea nivea*)、野青茅(*Deyeuxia pyramidalis*)和大油芒(*Spodiopogon sibiricus*)等。

1.2 样地调查

对辽河源自然保护区进行全面勘察, 发现该地区分布成片油松纯林, 选取代表性地段设置了 15 块样地(样地概况见表 1), 样地面积 30 m×20 m, 通过

表 1 样地基本情况

Table 1 General situation of sampling sites

样地	海拔 (m)	坡度 (°)	坡位	坡向	种群密度 (株·hm ⁻²)	平均年龄 (a)	郁闭度
1	1097	27	中坡	东	2567	30	0.67
2	1094	29	中坡	东	2334	30	0.50
3	1058	30	中坡	东	1900	30	0.68
4	1011	31	中坡	东	884	40	0.68
5	1004	27	中坡	南	1017	40	0.62
6	1008	30	下坡	东	1034	40	0.62
7	993	30	下坡	东	850	50	0.60
8	1000	27	下坡	东	667	50	0.45
9	1018	31	中坡	东	867	50	0.48
10	1066	29	中坡	西	917	60	0.50
11	1080	31	中坡	西	934	60	0.42
12	1089	30	中坡	西	717	60	0.47
13	995	17	上坡	北	367	>60	0.35
14	999	18	上坡	北	434	>60	0.37
15	972	19	上坡	东	284	>60	0.25

生长锥钻取木芯和查数分枝的方法测定树木年龄。记录样地内林分密度、郁闭度、海拔、坡度、坡向、坡位等环境因子。按相邻格子法将每个样地划分为24个5 m×5 m的小样方,对样地内胸径≥5 cm的油松进行每木检尺,测量其胸径、树高、冠幅及枝下高,记录坐标位置,胸径不足5 cm的则测量其基径、高度并记录数量。在每个样地的对角线上设置5个5 m×5 m的小样方,调查并记录灌木的种类、高度、盖度,在每个小样方内沿对角线设置5个1 m×1 m的样方,测量并记录草本植物的种类、高度、盖度。

1.3 种群径级结构

年龄结构是种群的重要特征,许多学者采用径级或高度级代替龄级进行分析,取得良好效果(苏薇等,2009;蔺雨阳等,2014)。本研究也采用同样的方法分析油松种群的年龄结构及其动态,按油松胸径大小分级,第1径级为0~1 cm(上限排外),第2径级为1~5 cm,之后每隔4 cm划分一个径级,共划分13个径级。以径级为横坐标,对应个体数为纵坐标,绘制油松种群径级结构图。

1.4 静态生命表编制

将林木径级由小到大的顺序看作时间顺序,第1径级对应第1龄级,以此类推(何亚平等,2008)。依据相应方法,编制油松种群的静态生命表(吴承祯等,2000;李玲等,2011)。由于静态生命表是在特定时间断面上观察种群的年龄比率,是由“空间推时间”、“横向导纵向”,因此在生命表编制过程中常会出现死亡率为负的情况。对此,采用匀滑技术进行处理(江洪,1992)。

1.5 种群存活曲线绘制

以生命表中径级所对应龄级为横坐标,以标准化存活数的自然对数为纵坐标,绘制油松种群的存活曲线,并用指数和幂函数模型对其进行进一步的检验,进而得出研究区油松种群存活曲线类型。

1.6 生存函数分析

引入4个函数即:生存率函数(S_i)、累计死亡率函数(F_i)、死亡密度函数(f_{ii})以及危险率函数(λ_{ii})进行生存分析(杨凤翔等,1991;王卓等,2009;张悦等,2015),以便辅助静态生命表对油松种群动态和生存规律进行更为全面的分析。

2 结果与分析

2.1 种群径级结构

油松种群个体数随径级数增加而减少,径级结

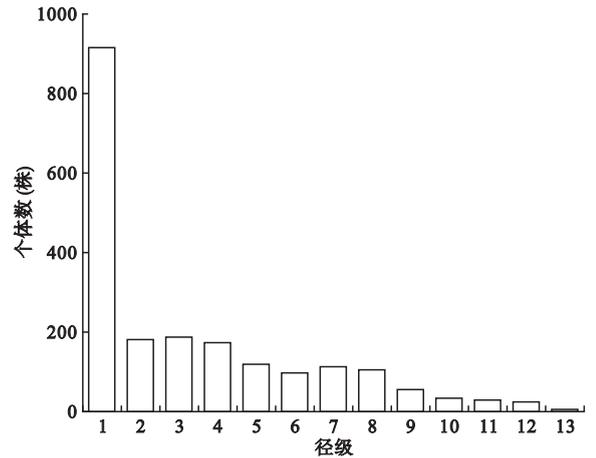


图1 油松种群径级结构

Fig.1 DBH class structure of *Pinus tabulaeformis* population

构呈倒“J”型(图1)。第1级油松数量最多,为910株,占总数的45%,表明油松种子萌发情况良好,大量幼苗构成了种群繁衍的重要储备。第2~4龄级各级间数量差异不大,但远小于第1龄级,该阶段个体数为540株,占总数的26.6%。第5~8级个体数为433株,占总数的21.4%,4个径级间个体数相当。第9~13级油松数量较少,个体数为141株,占总数的7.0%。

2.2 种群静态生命表

由表2可知,油松种群的死亡率(q_x)和消失率(K_x)随龄级增加先降低再升高,表现出基本一致的变化趋势。死亡率和消失率在第1龄级出现最大值(0.789和1.556),仅有21.1%的油松幼苗存活进入营养生长。进入第2龄级,死亡率和消失率较低(0.047和0.049),但呈现缓慢增加的趋势。到第8龄级,死亡率和消失率出现第二次峰值,分别为0.450和0.597。第三次峰值出现在第12龄级,死亡率和消失率分别为0.545和0.788。

生命期望值(e_x)能够反映龄级内个体生命力和平均生存能力的高低。随着龄级增加,油松种群的生命期望值整体呈下降趋势。第2龄级生命期望值最高,表明该阶段群落内资源丰富,竞争小,具有较高的生存环境质量。随着年龄不断增长,林窗逐渐郁闭,光照逐渐匮乏使生存环境质量降低,生命期望值逐渐下降。在死亡率出现峰值的第8龄级之后,生命期望值有所回升。油松种群死亡率、消失率与生命期望值的变化趋势能够相互解释,表明二者间存在着密切关系。

表 2 油松种群静态生命表

Table 2 Life table of *Pinus tabulaeformis* population

龄级	径级	组中值	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	p_x	K_x
1	<1	0.5	910	910	1000	6.908	789	0.789	606	1834	1.834	0.211	1.556
2	1~5	3	180	192	211	5.352	10	0.047	206	1228	5.820	0.953	0.049
3	5~9	7	188	183	201	5.303	9	0.045	197	1022	5.085	0.955	0.046
4	9~13	11	172	175	192	5.257	24	0.125	180	825	4.297	0.875	0.134
5	13~17	15	119	153	168	5.124	20	0.119	158	645	3.839	0.881	0.127
6	17~21	19	96	135	148	4.997	19	0.128	139	487	3.291	0.872	0.137
7	21~25	23	115	117	129	4.860	20	0.155	119	348	2.698	0.845	0.168
8	25~29	27	103	99	109	4.691	49	0.450	85	229	2.101	0.550	0.597
9	29~33	31	53	55	60	4.094	13	0.217	54	144	2.400	0.783	0.244
10	33~37	35	32	43	47	3.850	13	0.277	41	90	1.915	0.723	0.324
11	37~41	39	28	31	34	3.526	12	0.353	28	49	1.441	0.647	0.435
12	41~45	43	23	20	22	3.091	12	0.545	16	21	0.955	0.455	0.788
13	45~49	47	5	9	10	2.303	10	1	5	5	0.500	0	-

2.3 种群存活曲线特征

依据 Deevy 的划分,存活曲线有 3 种基本类型: I 型呈凸曲线型,种群在幼龄期存活率较高,大多数种群个体都能活到生理年龄,但之后会大量死亡;II 型呈直线型,又称对解线型,种群在各个年龄阶段存活率相当,较为稳定;III 型呈凹曲线型,种群在早期死亡率极高,但过了某一年龄阶段,死亡率较低。

本文以径级所对应的龄级为横坐标,以标准化存活数的自然对数值 $\ln l_x$ 为纵坐标,绘制油松种群的存活曲线(图 2)。结果表明,油松种群存活率整体呈下降趋势,第 1~2 龄级存活曲线的斜率最大,表明该阶段油松存活数下降最快,死亡个体多。第 2~7 龄级呈较为平稳的下降趋势。第 8 龄级后,曲线下降幅度变大,死亡率提高。说明油松幼苗虽然数量较多,但在前期死亡率也较高。为数不多的幼苗存活下来后逐渐发展成种群的主要力量。

整体看来,油松种群的存活曲线类型为介于 Deevy-II 型和 Deevy-III 型之间。Hett 和 Loucks 在检验存活状况是符合 Deevy-II 型还是 Deevy-III 型时,用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 描述 Deevy-II 型曲线;用幂函数式 $N_x = N_0 x^{-b}$ 描述 Deevy-III 型曲线(韩路等, 2013)。本文同样采用这两种模型对油松种群的存活曲线类型进行检验,建立相应模型:

$$N_x = 7.1079e^{-0.068x} (F = 71.206, r = 0.931, P < 0.01)$$

$$N_x = 7.5772x^{-0.312} (F = 25.727, r = 0.837, P < 0.01)$$

由于指数模型的 F 检验值和相关系数 r 值大于幂函数模型的 F 检验值和相关系数 r 值,因此可认为油松种群的存活曲线更趋近于 Deevy-II 型。

2.4 种群生存函数分析

油松种群生存函数估计值见表 3。以径级所对应的龄级为横坐标,生存率函数值(S_i)、累计死亡率函数值(F_i)、死亡密度函数值(f_{ii})以及危险率函数值(λ_{ii})为纵坐标,绘制相应曲线(图 3)。第 1 龄级时,油松种群有着相对较高的生存率和相对较低的累计死亡率。随着龄级增加,油松种群的生存率单

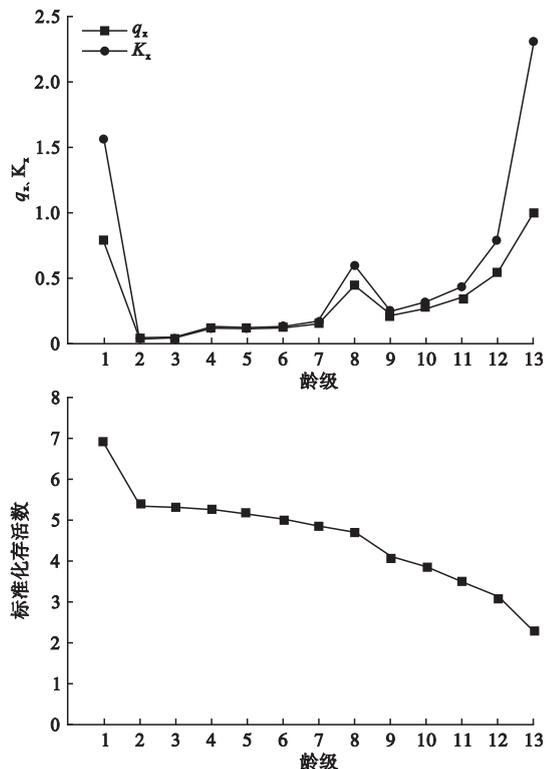


图 2 油松死亡率、消失率以及存活曲线
Fig.2 Mortality rate (q_x), age-specific mortality (K_x) and survival curve of *Pinus tabulaeformis* population

表3 油松种群生存函数估计值

Table 3 Parameter estimated values of survival function of *Pinus tabulaeformis* population

龄级	径级	p_x	q_x	S_i	F_i	f_{ii}	λ_{ii}
1	<1	0.211	0.789	0.211	0.789	0.0025	0.326
2	1~5	0.953	0.047	0.201	0.799	0.0025	0.012
3	5~9	0.955	0.045	0.192	0.808	0.00225	0.011
4	9~13	0.875	0.125	0.168	0.832	0.006	0.033
5	13~17	0.881	0.119	0.148	0.852	0.005	0.032
6	17~21	0.872	0.128	0.129	0.871	0.00475	0.034
7	21~25	0.845	0.155	0.109	0.891	0.005	0.042
8	25~29	0.550	0.450	0.06	0.94	0.01225	0.145
9	29~33	0.783	0.217	0.047	0.953	0.00325	0.061
10	33~37	0.723	0.277	0.034	0.966	0.00325	0.080
11	37~41	0.647	0.353	0.022	0.978	0.003	0.107
12	41~45	0.455	0.545	0.010	0.990	0.003	0.188
13	45~49	0	1	0	1	0.0025	0.500

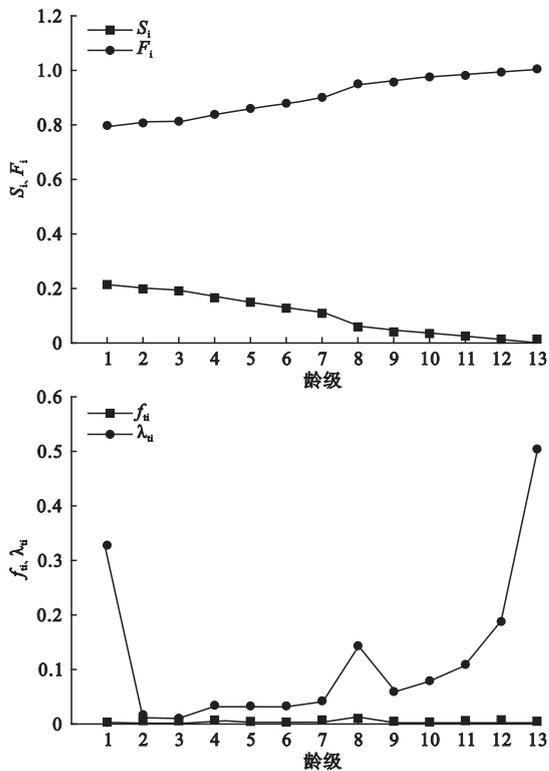


图3 油松种群的生存率、累计死亡率、死亡密度以及危险率曲线

Fig.3 Survival rate, cumulative mortality rate, mortality density and hazard rate of *Pinus tabulaeformis* population

调递减,累计死亡率单调递增,二者互补,符合物种的生物学特性。生存率和累计死亡率变化的趋势总体较为平稳,但下降或上升的幅度均表现为前、中期略大于后期。进入第12龄级,生存率为1.0%,累计死亡率达99.0%,说明油松种群在该龄级后逐渐进入生理死亡期。

第1龄级处危险率很高,达到了32.6%。第2~

7龄级,危险率曲线呈缓慢上升趋势,第8龄级出现峰值后(14.5%)有所下降,随后危险率上升加快,最高达50%,危险率变化趋势和静态生命表一致。死亡密度曲线变化较为平缓,表现为前、中期略高于后期。综合4个生存函数曲线,油松种群动态整体表现为前期减少,中期稳定,后期衰退的特征。

3 讨论

对于长寿命多年生的植物种群,针对样地内所有个体测定年龄不仅工作量极大,还会对植物体本身造成一定破坏,一些无年轮植物其年龄甚至难以测定。因此,运用按时间顺序发生、空间分布不同的基面积水平(胸径)或高度级水平(树高)来替代龄级,这种“空间代替时间”的基本思路对于种群数量特征的研究具有非常重要的现实意义(毕晓丽等,2001;何亚平等,2008)。

辽河源自然保护区油松种群的径级结构呈倒“J”型,这与蔺雨阳等(2014)对秦岭西段油松种群研究结果相同,但不同的是,辽河源地区第1龄级的幼苗数量远高于秦岭地区。对于天然油松林来说,林下种群的大小标志着其更新能力的大小,更揭示了种群在群落中优势度的可持续性。种群更新受林分密度、群落环境、凋落物厚度、土壤理化性质、降雨量、地形因子(坡向、坡度、坡位)、林窗大小及形成时间等多因子影响(张文辉等,2004;费世民等,2008;张希彪等,2009)。对比秦岭地区,辽河源地区油松幼苗数量较多可能有两点原因:(1)油松是阳性生树种,种子萌发需要一定光照条件。秦岭地区油松天然林更新层的木本植物种类远高于辽河源地区,锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)、短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)等栎类植物是该地区主要的地带性植被组成物种,极易入侵到天然油松林群落中,形成更新层优势种,加之大量灌草易形成荫蔽的小环境,必然阻滞了油松种子的萌发(康冰等,2011);(2)辽河源天然油松林下的凋落物厚度在1.5 cm左右,低于秦岭地区(4 cm左右)。研究表明,3 cm以上的凋落物会显著降低油松种子萌发率及推迟始萌发时间,这是因为凋落物不仅阻碍了种子与土壤的接触,还会使种子为克服机械阻力而消耗尽贮存的碳水化合物(王贺新等,2008;韩文娟等,2014)。

Wretten(1980)认为,标准生命表可以由多森林的生命表综合而成。这是因为同一地区的纯林群落

具有基本相同的气候和环境条件,依不同林龄设置样地进行调查研究能够弥补因单一随机取样带来的不足,所得生命表是标准生命表的变形,能够反映种群的基本属性(江洪,1992;胡尔查等,2013)。生命表的分析结果表明,油松种群经历了3次死亡高峰。辽河源地区油松种群的幼苗个体丰富,但仅有21.1%的幼苗能发育成幼株,说明油松从幼苗向幼株的生长阶段(第1龄级→第2龄级)以高死亡率为代价通过了一个选择强度高的环境筛(宋萍等,2008;王卓等,2009)。由于扩散限制的作用,种子多散落在母树周围,成聚集分布,这可能有利于油松幼苗阶段的生存,但也加剧了幼苗对养分、水分的争夺。同时,调查发现当年长势较好的幼苗来年春天大量死亡,辽河源地区积雪期较长,说明油松幼苗抵抗力较弱无法越冬(徐化成等,1986;立天宇,2015)。此外,频繁人为活动对油松幼苗踩踏可能也是导致其死亡率较高的原因(于晓文等,2015)。第二次死亡高峰发生在由次林层向主林层过渡的阶段(第7龄级→第8龄级),山西霍山、秦岭西段等地的研究也出现了类似结果(苗艳明等,2008;蔺雨阳等,2014)。在一个相对稳定的生境中,环境容纳量是相对固定的。随着油松个体的不断生长,对空间、营养的需求与日俱增,与相邻个体的生态位重叠不断变大,种内种间竞争加剧,当环境承载力达到一定阈值,密度制约效应产生,种群出现死亡高峰。也就是说,油松种群日益增长的资源需求和相对一定的环境容纳量之间的矛盾决定了油松在中龄级期间会出现死亡高峰(张钦弟等,2010),其本质是油松个体对光照的利用性竞争。第三次死亡高峰发生在生长后期(第11龄级→第12龄级),该阶段生存率为1.0%,累计死亡率达99.0%,说明油松步入生理年龄而逐渐死亡,但从整个种群生存繁衍的角度来说,老龄树的死亡为油松幼龄树、中龄树占领上层光照、空间资源提供了契机,生存力、繁殖力更强的个体占据优势,整个油松群落形成了较为闭合的、性能良好的动态循环系统。

油松种群的死亡率、消失率曲线呈现出一致的变化趋势,两个特征值总体随龄级增加而上升,但在峰值出现后会下降。这可能有两方面的原因:一方面,由自然筛选、经历过资源强烈争夺的油松本身具有更强的生存能力,死亡高峰出现后生命期望值有所回升也正好说明了这一点;另一方面,自疏他疏后的油松群落生态位得到一定释放,环境压力变

小。种群所表现出“张弛有度”的生存过程既保证了后续生长所需资源的充足,又将优秀的个体保留下来,有利于整个种群的繁衍。生存曲线是生命表的直观体现,本文油松种群的生存曲线趋于Deevey-II型,这与胡尔查等(2011)的研究结果相同,但张峰等(1992)对山西云蒙山油松种群研究表明,存活曲线为Deevey-III型,这是由于其研究样地设置在林场的采伐作业区内和采伐区外,研究区的立地条件和调查方法存在差异而产生了不同结果。对比其他树种,辽东栎(*Quercus wutaishanica*) (张婕等,2014)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*) (张钦弟等,2010)、白桦(*Butula platyphylla*) (胡尔查等,2013)等这些生物学特性不同的树种存活曲线类型不同,同一树种在不同研究区的存活曲线类型也会存在差异,有的为Deevey-II型,有的为Deevey-III型,说明环境因子可能是影响存活曲线类型的主要因素(费世民等,2008)。

引入4个生存函数很好地反映了任意时刻油松种群数量和结构的动态变化,有很高的实际应用价值。生存率函数曲线和累计死亡率函数曲线总体表现为逐渐下降或逐渐上升的趋势,且前、中期斜率略高于后期。油松种群危险率函数曲线和死亡率曲线、消失率曲线呈现出几乎一致的变化趋势,其凸点与生命表中的死亡高峰相对应,并且解释了生命期望值的波动变化。综合本文运用的4个生存函数分析,油松种群整体表现为前期减少、中期稳定、后期衰退的动态特征,这和静态生命表、存活曲线所反映出的信息是一致的。

对生命表和生存函数的综合分析表明,辽河源自然保护区油松种群从个体生长到种群数量都呈波动式的发展,反映了种群在不同生活史阶段与环境的相互作用,是群落优势种具有稳定性的表现(伍业钢等,1988)。辽河源地区油松种群虽然幼苗数量充沛,但环境筛和人为干扰的作用使其发挥的效能较低,应对此采取相应措施,增加油松种群中龄级个体数量,增强其更新能力,保护辽河源地区天然油松林资源。

参考文献

- 毕晓丽,洪伟,吴承祯,等. 2001. 武夷山米槠种群生命表分析. 热带亚热带植物学报, 9(3): 243-247.
陈远征,马祥庆,冯丽贞,等. 2006. 濒危植物沉水樟的种群生命表和谱分析. 生态学报, 26(12): 4267-4272.
费世民,何亚平,陈秀明,等. 2008. 秦岭水灾迹地油松和华

- 山松更新种群数量特征. 植物生态学报, **32**(1): 95-105.
- 韩路, 席琳乔, 王家强, 等. 2013. 塔里木河上游灰胡杨种群生活史特征与空间分布格局. 生态学报, **33**(19): 6181-6190.
- 韩文娟, 曹旭平, 张文辉. 2014. 地被物对油松幼苗早期更新的影响. 林业科学, **50**(1): 49-54.
- 何亚平, 费世民, 蒋俊明, 等. 2008. 不同龄级划分方法对种群存活分析的影响——以水灾迹地油松和华山松种群生存分析为例. 植物生态学报, **32**(2): 448-455.
- 胡尔查, 王晓江, 刘永宏, 等. 2011. 乌拉山自然保护区油松种群年龄结构与分布格局研究. 林业科学研究, **24**(3): 363-369.
- 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 2013. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析. 生态学报, **33**(9): 2867-2876.
- 江洪. 1992. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社.
- 康冰, 王得祥, 崔宏安, 等. 2011. 秦岭山地油松群落更新特征及影响因子. 应用生态学报, **22**(7): 1659-1667.
- 李玲, 张光富, 王锐, 等. 2011. 天目山自然保护区银杏天然种群生命表. 生态学杂志, **30**(1): 53-58.
- 立天宇, 康峰峰, 韩海荣, 等. 2015. 冀北辽河源自然保护区土壤微生物碳代谢特征对凋落物分解主场效应的响应. 应用生态学报, **26**(7): 2159-2166.
- 蔺雨阳, 王得祥, 雷瑞德, 等. 2014. 秦岭西段天然油松种群的数量特征研究. 水土保持研究, **34**(4): 180-185.
- 苗艳明, 刘任涛, 毕润成. 2008. 山西霍山油松种群结构和动态研究. 武汉植物学研究, **26**(3): 288-293.
- 宋萍, 洪伟, 吴承祯, 等. 2008. 珍稀濒危植物桫欏种群生命过程及谱分析. 应用生态学报, **19**(12): 2577-2582.
- 宋小帅, 康峰峰, 韩海荣, 等. 2015. 辽河源典型森林类型土壤水文效应研究. 水土保持通报, **35**(2): 101-105.
- 苏薇, 岳永杰, 余新晓. 2009. 油松天然林群落结构及种群空间分布格局. 东北林业大学学报, **37**(3): 18-20, 61.
- 王卓, 黄荣凤, 王林和, 等. 2009. 毛乌素沙地天然臭柏种群生命表分析. 中国沙漠, **29**(1): 118-123.
- 王贺新, 李根柱, 于冬梅, 等. 2008. 枯枝落叶层对森林天然更新的影响. 生态学杂志, **27**(1): 83-88.
- 王烁鑫, 韩海荣, 程小琴, 等. 2016. 辽河源自然保护区油松群落结构及物种多样性. 生态学杂志, **35**(2): 314-320.
- 魏新增, 黄汉东, 江明喜, 等. 2008. 神农架地区河岸带中领春木种群数量特征与空间分布格局. 植物生态学报, **32**(4): 825-837.
- 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等. 2000. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报, **11**(3): 333-336.
- 吴明开, 沈志君, 刘海, 等. 2012. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析. 生态学杂志, **31**(6): 1419-1424.
- 伍业钢, 韩进轩. 1988. 阔叶红松林红松种群动态的谱分析. 生态学杂志, **7**(1): 19-23.
- 徐化成, 唐谦, 张淑娟, 等. 1986. 油松气候生态型的研究. 林业科学, **22**(1): 10-20.
- 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 1991. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, **11**(2): 153-158.
- 尹文珂, 胡理乐, 卢希, 等. 2016. 秦岭中段油松天然次生林群落物种多样性研究. 西北农林科技大学学报, **44**(5): 55-62.
- 于晓文, 康峰峰, 韩海荣, 等. 2014. 冀北辽河源森林景观格局特征及破碎化研究. 安全与环境学报, **14**(2): 278-282.
- 于晓文, 宋小帅, 康峰峰, 等. 2015. 冀北辽河源典型森林群落稳定性评价. 干旱区资源与环境, **29**(5): 93-99.
- 袁宏波, 张锦春, 褚建民, 等. 2011. 库姆塔格沙漠典型植物种群年龄结构特征. 西北植物学报, **31**(11): 2304-2309.
- 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 等. 2014. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, **25**(11): 3125-3130.
- 张玲, 苗艳明, 孙永星, 等. 2012. 油松种群不同龄级的空间格局与关联性分析. 植物研究, **32**(1): 91-98.
- 张悦, 易雪梅, 王远遐, 等. 2015. 采伐对红松种群结构与动态的影响. 生态学报, **35**(1): 38-45.
- 张峰, 上官铁梁. 1992. 山西云蒙山油松种群的年龄结构和动态特征. 武汉植物学研究, **10**(4): 321-324.
- 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 等. 2010. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析. 应用与环境生物学报, **16**(1): 1-6.
- 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 2004. 太白红杉种群结构与环境的关系. 生态学报, **24**(1): 41-47.
- 张希彪, 王瑞娟, 上官周平. 2009. 黄土高原子午岭油松林的种子雨和土壤种子库动态. 生态学报, **29**(4): 1877-1884.
- 张笑菁, 赵秀海, 康峰峰, 等. 2010. 太岳山油松天然林林木的空间格局. 生态学报, **30**(18): 4821-4827.
- 赵金龙, 王烁鑫, 韩海荣, 等. 2014. 辽河源不同龄组油松天然次生林生物量及空间分配特征. 生态学报, **34**(23): 7026-7037.
- 赵伟红, 康峰峰, 韩海荣, 等. 2016. 冀北辽河源地区不同林龄山杨天然次生林土壤理化特征的研究. 中南林业科技大学学报, **36**(1): 52-56.
- 赵伟红, 康峰峰, 韩海荣. 2014. 冀北辽河源地区不同林龄油松天然次生林土壤理化特征的研究. 西北林学院学报, **29**(3): 1-8.
- Burkart M. 2001. River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: A review of a poorly understood plant distribution pattern. *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 449-468.
- Harcombe PA. 1987. Tree life tables. *BioScience*, **37**: 557-567.
- Wretten SD. 1980. Field and Laboratory Exercise in Ecology. New York: Edward Arnod, 10: 66-105.

作者简介 矢佳昱, 女, 1994年生, 硕士研究生, 主要从事植物生态方面的研究. E-mail: 450473581@qq.com
责任编辑 张敏