

暗针叶林下华西箭竹 (*Fargesia nitida*) 对岷江冷杉 (*Abies faxoniana*) 幼龄植株种群动态的影响

李 媛, 陶建平*, 王永健, 余小红, 席 一

(西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室 重庆 400715)

摘要 通过不同华西箭竹 (*Fargesia nitida*) 环境中岷江冷杉 (*Abies faxoniana*) 幼龄植株种群生命表及存活曲线、死亡曲线、消失率曲线和生存函数曲线, 分析种群动态趋势, 并根据野外取样分析华西箭竹对岷江冷杉幼龄植株生物量分配的影响。结果表明: 在暗针叶林下, 岷江冷杉幼龄植株总的种群结构呈明显的金字塔型, 存活曲线 Deevey III 型, 幼苗个体丰富, 死亡率高, 进入小树阶段后有较高的生命期望。小密度华西箭竹增大了岷江冷杉幼苗、幼树的死亡率, 该环境下的岷江冷杉幼龄植株种群存活曲线为 Deevey II 型, 而无竹环境为 Deevey III 型。大密度华西箭竹环境中岷江冷杉小幼苗叶重比显著增大, 异速生长显著增高。过于密集的华西箭竹严重抑制了岷江冷杉幼苗的定居, 而小密度华西箭竹的存在对岷江冷杉的更新并非完全不利。

关键词 华西箭竹, 岷江冷杉幼龄植株, 种群动态, 生命表, 生存分析, 生物量分配

文章编号: 1000-0933 (2007) 03-1041-09 中图分类号: Q145, Q948 文献标识码: A

Effects of *Fargesia nitida* on the population dynamics of *Abies faxoniana* at initial stage in dark coniferous forest

LI Yuan, TAO Jian-Ping*, WANG Yong-Jian, YU Xiao-Hong, XI Yi

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir, College of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 1041 ~ 1049.

Abstract : The effect of dwarf bamboo *Fargesia nitida* on the regeneration and on the dynamics of the dominant population in subalpine dark coniferous forest, *Abies faxoniana*, were analyzed in different environments of the dwarf bamboo. Three different environments of dwarf bamboo, including high density of bamboo (30 — 50 plants/m²) (HB), low density of bamboo (10 — 15 plants/m²) (LB) and without bamboo (WB), were found in the experiment site. The initial *A. faxoniana* population was classified into three categories: seedling ($H < 33\text{cm}$), sapling ($H \geq 33\text{cm}$, $D < 2.5\text{cm}$), and small tree ($2.5\text{cm} \leq D < 7.5\text{cm}$). In each stand, height, diameter at breast height (for saplings lower than 150 cm, the basal diameter was measured), and diameter of crown of each *A. faxoniana* were determined in all 5 m × 5 m plots. For seedlings, only height and number were noted. We had got 103 plots in total: 38 in LB, 35 in HB and 30 in WB. It's hard to discuss the dynamics of *A. faxoniana* population in HB because of low number of individuals. Therefore three static life

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30300047, 30500388), 国家重点基础研究发展规划资助项目 (2002CB111505)

收稿日期 2006-09-22; 修订日期 2007-01-16

作者简介 李媛 (1981 ~) 女, 山西省太原人, 硕士生, 主要从事植物种群生态学研究. E-mail: xly1126@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taojianping@163.com

致谢 感谢四川卧龙亚高山暗针叶林生态系统定位研究站为野外工作提供的便利

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30300047; 30500388), National Key Basic Research and Development Program of China (No. 2002CB111505)

Received date 2006-09-22; **Accepted date** 2007-01-16

Biography LI Yuan, Master candidate, mainly engaged in population ecology. E-mail: xly1126@163.com

tables of *A. faxoniana* population at initial stage including LB , WB and all stands were worked out. The curves of their survival rate , mortality rate , disappearance rate and survival function were drawn to analyze the population dynamics. Parallel , at least three *A. faxoniana* individuals were obtained from each size class (0.1—0.3 cm , 0.3—0.6 cm , 0.6—0.9 cm and 0.9—1.1 cm) in three densities of bamboo (HB , LB and WB) to analyze the biomass allocation pattern. The results were as follows : in all stands , the survival curve of the *A. faxoniana* initial population appeared to be a type of Deevey-Ⅲ with an abundant seedling bank , high mortality rate in sapling stage and a higher life expectancy in small tree stage. The *A. faxoniana* initial population appeared to be a type of Deevey-Ⅱ in LB , and a type of Deevey-Ⅲ in WB. There was a larger seedling bank but much lower mortality rate of seedlings in WB than those in LB. The curve of disappearance rate reached two peaks at the stage of seedling and small tree in LB , but just one at the stage of sapling in WB. During the stage from seedling to sapling , the number of *A. faxoniana* individuals was always larger in WB than those in LB , and it's reversed in the late stage of sapling. Both of the leaf weight ratio and the allometry (height / basal diameter) increased in HB. Our work shows that the *A. faxoniana* seedling establishment is prohibited intensively by a dense population of *F. nitida* , but the effect of low density of *F. nitida* may be two-sided.

Key Words : *Fargesia nitida* ; *Abies faxoniana* at initial stage ; population dynamics ; life table ; survival analysis ; biomass allocation

植物种群的动态研究对揭示种群与环境间的相互关系 ,阐明种群在群落中的作用和地位具有重要意义^[1-2]。研究不同生境条件下群落中优势种群的动态 ,分析各龄级出生率、死亡率、以及种群空间分布格局 ,不仅能对种群的未来做出预测 ,而且能为阐明群落恢复机理提供依据^[3-5]。岷江冷杉 (*Abies faxoniana*)林既是构筑长江上游生态屏障的森林主要类型之一 ,也是重要的用材林和大熊猫等众多珍稀动物的栖息场所 ,具有十分重要的经济价值和生态效益^[6]。研究云冷杉林的更新对亚高山针叶林生态系统的恢复与重建有重要意义。

在群落演替中 ,小径竹类作为亚高山针叶林群落灌木层优势种群 ,一方面乔木、灌木和苔藓的分布和更新影响着其更新与分布 ,另一方面小径竹类的更新与分布又影响着优势树种幼苗更新。小径竹类在卧龙亚高山森林内分布广泛 ,其密集丛生的秆枝和盘根错节的根系可能影响乔木树种的更新和幼苗、幼树的生长 ,同时也可能降低森林群落的物种多样性^[7-11]。从种群结构动态角度探讨华西箭竹 (*Fargesia nitida*)对岷江冷杉幼龄植株的影响 ,有利于进一步了解小径竹类在亚高山暗针叶林优势种更新中的生态作用。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区

四川省卧龙自然保护区位于横断山脉东部的邛崃山系南坡 ,是四川省最大的自然保护区之一 ,为四川盆地向川西高原过渡地带。土壤为发育于冷杉林下的山地棕色暗针叶林土 ,厚度约 25 ~ 70cm。属青藏高原气候区范围 ,气候凉爽、干湿季明显、相对湿度大 ,年平均气温 4.3℃ ,年降水量 848.9mm ,年蒸发量 772.5mm ,日照时数 1185.4h ,降水天数长达 200d 以上 ,年平均相对湿度 80.1%^[7]。

本研究在保护区境内四川卧龙亚高山暗针叶林生态系统定位研究站 (102°58'21"E , 30°51'41"N ,海拔 2750 ~ 2760m)附近的原始岷江冷杉暗针叶林内进行。群落植物种类组成较丰富 ,层次结构明显。植被分布情况见王微等的研究^[12]。

1.2 研究方法

在卧龙自然保护区岷江冷杉林下选择样地 ,分别在 3 种华西箭竹密度环境中以 5m × 5m 的样方为单位进行种群调查。小密度 10 ~ 15 株/m²、大密度 35 ~ 50 株/m²以及无竹环境。共设置样方 103 个 ,其中小密度 38 个 ,大密度 35 个 ,无竹 30 个 ,调查总面积为 2575m²。在每个样方中对岷江冷杉进行每木检尺 ,记录其高度、胸径/基径、冠幅等数量特征 ,其中幼苗 (*h* < 33cm)只记录高度和数量 ,低于 150cm 的幼树记录其高度、基径、

冠幅和数量。3种华西箭竹密度环境中,分别按大小级(0.1~0.3cm 0.3~0.6cm 0.6~0.9cm 0.9~1.1cm)取冷杉幼龄植株,每个径级至少取3株,做生物量分析。

1.3 数据处理

岷江冷杉幼龄植株划分为幼苗($H < 33\text{cm}$)、幼树($H \geq 33\text{cm}$, $DBH < 2.5\text{cm}$)、小树($2.5 \leq DBH < 7.5\text{cm}$)^[3]。其中幼苗又划分为小幼苗($H < 20\text{cm}$)和大幼苗($20 \leq H < 33\text{cm}$)^[1]。

采用 one-way ANOVA 分析3种华西箭竹密度环境中岷江冷杉幼龄植株生物量的差异,包括根冠比、叶重比、茎重比、枝重比、根重比的差异,并做多重比较。使用 Regression 对不同华西箭竹密度环境中岷江冷杉的存活数和径级进行曲线拟合,并进行显著性检验。所有数据分析均用 SPSS10.0 完成。

2 结果与分析

2.1 不同华西箭竹环境下岷江冷杉幼龄种群的生命表分析

利用空间代替时间的方法,即大小级代替年龄级,将岷江冷杉幼龄植株划分为8个大小级,分别用1、2、3、4、5、6、7、8代表,1代表幼苗阶段(高度 $H < 33\text{cm}$)、2、3代表幼树阶段($H \geq 33\text{cm}$, 2的基径 $D < 1.5\text{cm}$, 3的基径 $1.5\text{cm} \leq D \leq 2.5\text{cm}$)、4至8代表小树阶段($H > 33\text{cm}$, $2.5\text{cm} \leq D \leq 7.5\text{cm}$),相邻大小级的小树基径相差1cm。

大密度华西箭竹环境中,岷江冷杉幼龄植株数量很少,所以分别做总体环境、小密度华西箭竹环境、以及无华西箭竹环境的岷江冷杉幼龄植株的生命表。对小密度华西箭竹环境中的岷江冷杉幼龄植株做匀滑技术处理^[4]。结果见表1、表2、表3。

从总体生命表(表1)可以看出,岷江冷杉幼龄植株的种群结构呈明显的金字塔型。幼苗阶段个体丰富,占幼龄植株的53%,约一半的个体成功进入幼树阶段,幼树生长过程中,经受环境筛的强度过滤和筛选,以高达73.2%的死亡率为代价,得以发育成为小树,整个小树阶段死亡率呈波动性变化,最低15.8%,最高达62.5%,最终少数个体进入中树阶段。岷江冷杉幼苗在进入小树阶段之后生命期望很高,小树第1径级达到最大值,小树阶段的第3径级次之。岷江冷杉消失率起伏较大,在幼树阶段有一个高峰,小树阶段在第2、4径级也有很高的消失率。

表1 岷江冷杉种群幼龄植株的总体静态生命表

Table 1 Static life table of <i>Abies faxoniana</i> at initial stage in all stands									
大小级 Size class	ax	lx	dx	qx	Lx	Tx	Ex	Sx	Kx
1	391	1000	416.880	0.418	791.560	1869.565	1.870	0.583	0.539
2	228	583.120	401.535	0.689	382.353	882.353	1.513	0.311	1.167
3	71	181.586	132.992	0.732	115.090	304.348	1.676	0.268	1.318
4	19	48.593	7.673	0.158	44.757	122.762	2.526	0.842	0.172
5	16	40.921	25.575	0.625	28.133	74.169	1.813	0.375	0.981
6	6	15.345	2.559	0.167	14.066	33.248	2.167	0.833	0.182
7	5	12.788	7.673	0.600	8.951	17.903	1.400	0.400	0.916
8	2	5.115			2.556	5.115	1.000		

ax x 龄级现存个体数 Survival individuals $\mu'x$ 匀滑技术处理后的存活个体数 Survival individuals after smooth out lx 标准化存活个体数 Standard survival individuals μx 标准化死亡数 Standard mortality individuals μx 死亡率 Mortality rate Lx x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的平均存活个体数 Survival individuals Tx 从 x 到超过 x 龄级的个体总数 Total individuals Ex 进入 x 龄级个体的期望寿命 Expecting life Sx 存活率 Survival rate Kx 消失率 Killing power ;下同 the same below

在小密度华西箭竹环境中(表2),从岷江冷杉幼龄植株的生命表可以看出,岷江冷杉幼苗库量较大,达149株/950m²,即0.157株/m²,占幼龄植株的65.4%。幼苗的死亡率很高,为70.5%。约有三分之一的幼苗穿越环境筛成为幼树,幼树到小树阶段也保持相当高的死亡率,直至进入小树阶段经历死亡率较平缓的时期后,再次受到环境筛的强度选择,进入中树阶段。在幼龄植株阶段,小树第2径级的生命期望最高。岷江冷杉

的幼苗期和小树第 1 径级的消失率达到高峰 ,在这两个阶段岷江冷杉生长遇到的阻力最大。

表 2 小密度华西箭竹环境下岷江冷杉种群幼龄植株的静态生命表
Table 2 Static life table of *Abies faxoniana* at initial stage in LB

大小级 Size class	<i>ax</i>	<i>a'x</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>Lx</i>	<i>Tx</i>	<i>Ex</i>	<i>Sx</i>	<i>Kx</i>
1	149	149	1000	704.698	0.705	647.651	1630.872	1.631	0.295	1.220
2	51	44	295.302	107.383	0.364	241.611	630.872	2.136	0.636	0.452
3	16	28	187.919	107.383	0.571	134.228	335.570	1.786	0.429	0.847
4	4	12	80.537	53.691	0.667	53.691	147.651	1.833	0.333	1.099
5	5	4	26.846	6.711	0.250	23.490	67.114	2.500	0.750	0.288
6	1	3	20.134	6.711	0.333	16.779	40.268	2.000	0.667	0.405
7	1	2	13.423	6.711	0.500	10.067	20.134	1.500	0.500	0.693
8	1	1	6.711	6.711		3.356	6.711	1.000		

在无竹环境下 (表 3) ,幼苗库量较有竹环境大 ,达 241 株/750m² ,即 0.321 株/m² ,占幼龄植株的 50% 。无竹环境岷江冷杉幼苗的死亡率较有竹环境大大降低 ,仅为 28.6% 。70% 的幼苗成功进入幼树阶段 ,幼树阶段保持着 73% 左右的高死亡率 ,随后再一次经历环境筛的强度选择 ,仅有 1/4 成为小树 ,死亡率逐渐平缓 ,进入中树阶段。岷江冷杉幼龄植株的生命期望从幼树到小树阶段呈现出明显的钟形 ,在小树的第 2 径级达到生命期望的最高值 ,同时岷江冷杉幼苗也有很高的生命期望。整个岷江冷杉幼龄阶段 ,幼树的消失率最高。

表 3 无华西箭竹环境下岷江冷杉种群幼龄植株的静态生命表
Table 3 Static life table of *Abies faxoniana* at initial stage in WB

大小级 Size class	<i>ax</i>	<i>lx</i>	<i>dx</i>	<i>qx</i>	<i>Lx</i>	<i>Tx</i>	<i>Ex</i>	<i>Sx</i>	<i>Kx</i>
1	241	1000	286.307	0.286	856.846	2004.149	2.004	0.714	0.337
2	172	713.693	518.672	0.727	454.357	1004.149	1.407	0.273	1.297
3	47	195.021	145.228	0.745	122.407	290.456	1.489	0.255	1.365
4	12	49.793	33.195	0.667	33.195	95.436	1.917	0.333	1.099
5	4	16.598	4.149	0.250	14.523	45.643	2.750	0.750	0.288
6	3	12.448	4.149	0.333	10.373	29.046	2.333	0.667	0.405
7	2	8.299	0	0	8.299	16.598	2.000	1.000	0.000
8	2	8.299	8.299		4.149	8.299	1.000		

2.2 不同华西箭竹环境下岷江冷杉幼龄种群的成活过程分析

2.2.1 存活曲线分析

以存活数为纵坐标 ,径级为横坐标分别做小密度华西箭竹、无竹以及总体环境中岷江冷杉幼龄植株的存活曲线。如图 1 所示 ,从岷江冷杉幼苗到幼树阶段 ,岷江冷杉个体存活数始终是无竹环境 > 总体环境 > 小密度华西箭竹环境。而从岷江冷杉幼树后期到小树第一径级 ,小密度华西箭竹环境中的岷江冷杉存活数逐渐大于无竹环境。进入小树阶段之后 ,岷江冷杉幼龄植株种群较平稳。幼苗幼树阶段 ,小密度华西箭竹比无竹环境的斜率大 ,说明小密度华西箭竹环境中岷江冷杉幼苗幼树死亡强度更大。

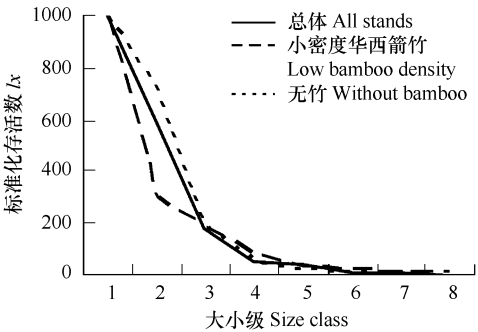


图 1 岷江冷杉种群幼龄植株存活曲线

Fig. 1 Survival curve of *Abies faxoniana* population at initial stage

按 Deevey 的划分,存活曲线一般有 3 种基本类型。Hett 和 Loucks 在检验估算的存活状况是符合 Deevey II 型曲线还是 Deevey III 型曲线时,采用两种数学模型进行检验,即指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 用以描述 Deevey II 型存活曲线,幂函数式 $N_x = N_0 x^{-b}$ 描述 Deevey III 型存活曲线^[5]。分别做小密度华西箭竹、无竹和总体环境的曲线拟合,由表 4 可知,总体来讲,岷江冷杉幼龄植株的存活曲线属于 Deevey III 型,岷江冷杉幼苗阶段的存活率低,进入幼树阶段存活率有所升高。而华西箭竹的存在使岷江冷杉幼龄植株的存活曲线倾向于 Deevey II 型,即在整体幼龄植株阶段,岷江冷杉的存活率相差不大。

2.2.2 死亡率和消失率分析

分别以死亡率和消失率为纵坐标,以径级为横坐标作小密度华西箭竹、无竹以及总体环境中岷江冷杉幼龄植株的死亡率和消失率曲线(图 2)。

表 4 不同华西箭竹环境中岷江冷杉幼龄植株存活曲线类型

项目 Items	小密度 Low bamboo density	无竹 Without bamboo	总体 All stands
指数函数 Exponential function	$y = 546.3638e^{-0.6435x}$	$y = 754.0052e^{-0.7523x}$	$y = 794.5567e^{-0.7381x}$
F 值 / R 值	204.0253/0.9880	38.4067/0.9406	110.4825/0.9781
幂函数 Power function	$y = 468.6274x^{-1.9874}$	$y = 776.3243x^{-2.4947}$	$y = 722.9474x^{-2.3468}$
F 值 / R 值	72.7608/0.9673	220.9933/0.9889	172.5109/0.9858
存活曲线类型 Type of survival curve	Deevey II	Deevey III	Deevey III

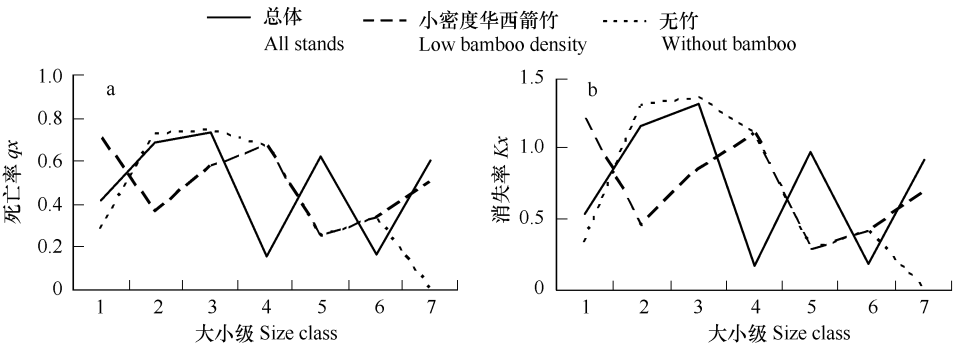


图 2 岷江冷杉种群幼龄植株死亡率和消失率曲线

Fig. 2 Mortality rate (a) and disappearance rate (b) curves of *Abies faxoniana* population at initial stage

死亡率和消失率曲线趋势一致。小密度华西箭竹环境中,在岷江冷杉幼苗阶段和小树第一径级出现死亡率高峰,无竹环境中仅在岷江冷杉幼树阶段出现死亡率高峰。峰值相差不多,死亡强度相当。岷江冷杉幼苗阶段,有竹环境幼苗死亡率高于无竹环境,进入幼树期,无竹环境幼树死亡率始终保持在较高水平,小密度华西箭竹环境岷江冷杉幼树死亡率逐渐增大。小树阶段前期无竹与小密度华西箭竹环境曲线重合,后期小密度华西箭竹环境死亡率高于无竹环境。

2.3 不同华西箭竹环境下岷江冷杉幼龄种群的生存函数分析

生存分析理论在生态学中具有广泛应用前景^[6]。它采用 4 个生存函数及生存曲线:生存率函数 S_i ;累计死亡率函数 F_i ;死亡密度函数 f_i ;危险率函数 $\lambda(t_i)$ ^[7,18]。计算公式如下: $S_i = P_1 P_2 P_3 \dots P_i$ (P_i 为存活频率); $F_i = 1 - S_i$; $\lambda(t_i) = 2(1 - P_i) / (h_i(1 + P_i))$; $f(t_i) = (S_{i-1} - S_i) / h_i$; h_i 是第 i 个间隔期的时间长度,即龄级宽度 ΔX)

根据上述 4 个生存函数估算值绘制生存率曲线、累计死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。所有的曲线均是前期变化剧烈,后期较平稳(图 3)。

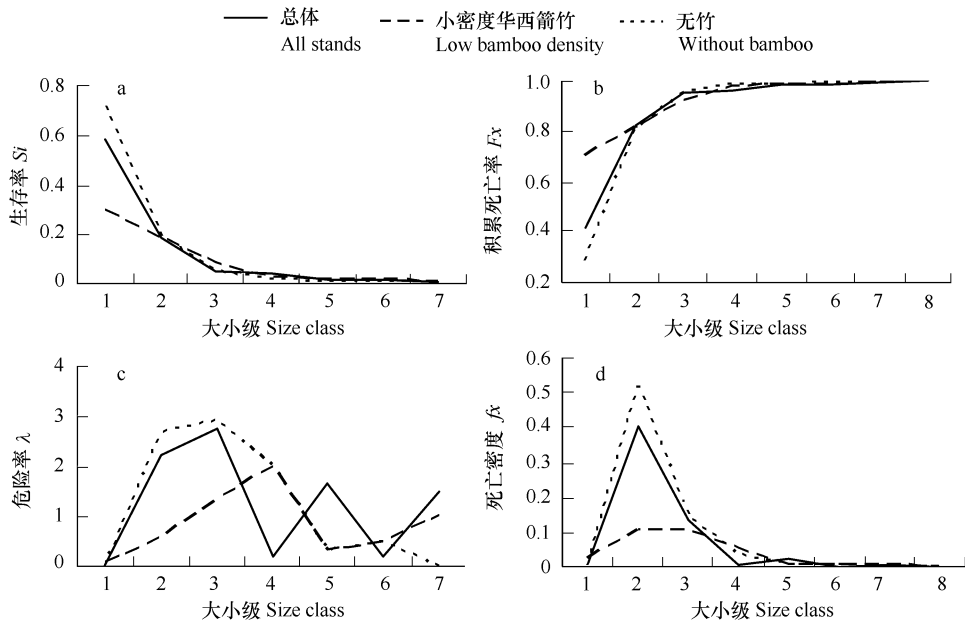


图3 不同华西箭竹环境中岷江冷杉幼龄植株的生存函数曲线

Fig. 3 Survival function curve of *Abies faxoniana* population at initial stage with different *Fargesia nitida*

a 生存率曲线 Survival rate curve ;b 积累死亡率曲线 Cumulative mortality curve ;c 危险率曲线 Risk curve ;d 死亡密度曲线 Mortality density curve

生存率及积累死亡率曲线反映了种群在特定径级上的生存及死亡率。在不同华西箭竹环境中,岷江冷杉幼龄植株两曲线都呈现出前期变化大,后期趋于稳定。幼苗幼树期变化较剧烈,进入小树阶段则较平稳。危险率与死亡率函数的曲线形式一致,但是前者在说明种群结构上显得更直观、更合理。岷江冷杉幼龄植株种群危险率曲线呈波浪状,变动幅度较大。幼苗幼树阶段,有竹环境的岷江冷杉植株的危险率小于无竹环境。死亡密度函数曲线较好地说明了生命期望曲线的起伏。在岷江冷杉幼树阶段死亡密度最高,说明这个阶段岷江冷杉植株的生命期望最低,进入小树阶段后,岷江冷杉死亡密度保持在较低的水平,这个阶段岷江冷杉的生命期望最高,种群更加稳定。

2.4 不同华西箭竹环境下岷江冷杉幼龄种群的生物量分析

在不同的华西箭竹密度环境中,除叶重比和高度基径比外,岷江冷杉幼龄植株的茎重比、根重比、枝重比以及根冠比在不同华西箭竹环境中都没有显著差异($P>0.05$)。如图4,对岷江冷杉小幼苗来说,大密度华西箭竹环境中叶重比显著大于小密度华西箭竹环境。岷江冷杉大幼苗和幼树呈现相同的趋势,无竹环境中叶比重显著大于有竹环境($P<0.05$)。高度基径比仅在小幼苗阶段表现出差异。大密度华西箭竹环境中,岷江冷杉小幼苗的异速生长显著高于无竹和小密度华西箭竹环境($P<0.05$)。

3 讨论

在卧龙自然保护区,亚高山暗针叶林优势种岷江冷杉幼龄植株总体的存活曲线属于DeeveyⅢ型,幼苗个体数量丰富,约一半幼苗在环境筛的过滤作用下死亡,这与李先琨等^[9]对元宝山冷杉的研究结果相似。整个幼龄阶段处在不稳定状态中,仅有少数个体成功长成小树,但一旦进入小树阶段,岷江冷杉幼龄植株有较高的生命期望。不同华西箭竹环境中,岷江冷杉幼龄植株种群的存活曲线不同。华西箭竹的存在使岷江冷杉整个幼龄阶段都处于相同的死亡强度下。与无竹环境相比,小密度华西箭竹相对降低了岷江冷杉幼苗阶段的存活率,而相对的增大了其幼树阶段的存活率。如表5,小密度华西箭竹环境中,岷江冷杉幼龄植株种群的存活曲线属于DeeveyⅡ型,而无竹环境中则为DeeveyⅢ型。

在卧龙亚高山暗针叶林群落演替中,灌木层优势种群小径竹类与优势种群云冷杉之间存在相互作用。一方面乔木、灌木和苔藓的分布和更新影响着小径竹类的更新与分布^[7]。有研究发现在亚高山森林中,光照随

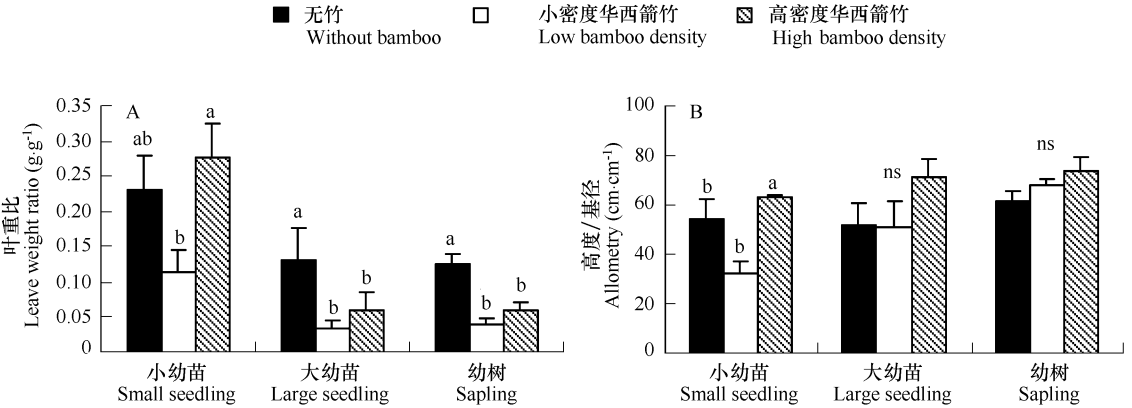


图4 不同华西箭竹环境下岷江冷杉幼龄植株叶重比和异速生长 (平均值 ± 标准误)

Fig. 4 The leaf weight ratio and allometry of *Abies faxoniana* population at initial stage in different density of *Fargesia nitida* (mean ± SE)
图中不同字母表示均值间差异显著 The values sharing the different letters are significantly different at $p < 0.05$

林冠郁闭度的增大而减弱,华西箭竹分株种群的长势也随林冠郁闭度的增大而渐差^[20]。另一方面小径竹类的更新又影响着优势树种的幼苗更新^[7]。宋丽霞等^[20]在卧龙亚高山暗针叶林下的野外调查中发现,华西箭竹生长较好的林窗内,冷杉幼苗的数量明显低于有相同环境条件而箭竹盖度小的林窗。作者的研究也有类似结论。小径竹类的存在一方面减少了优势树种幼苗的数量,如无竹环境单位面积岷江冷杉幼苗数量是小密度华西箭竹环境的2倍,可能与无竹环境较有竹环境更干燥,种子不易腐败,同时也降低了动物对种子的取食^[21]有关;另一方面小径竹类的存在增大了优势树种幼苗的死亡率,如小密度华西箭竹环境中岷江冷杉幼苗的死亡率是无竹环境的2倍多。Taylor等也有类似研究结果^[11]。这可能与岷江冷杉的生物学特性有关。同洪伟等的研究结果类似,岷江冷杉是耐荫种,但乔木幼苗的生长比下层灌木更需要充足的阳光^[22]。华西箭竹成丛出现,增大了灌草层的盖度,加上地下华西箭竹的根系盘根错节^[7],而幼苗个体小,生长和竞争能力不够强,所以受到环境筛的强烈筛选。

不同小径竹环境中,林下优势种幼苗的生物量分配也有差异。光照环境不良的环境中,烤树幼苗的生物量分配偏向于地上部分,尤其是叶和茎^[23]。实验也有类似结论。对不同华西箭竹环境中岷江冷杉生物量分配的分析可知,大密度华西箭竹环境中光线明显不足,小幼苗显著增大其叶重比(见图4A),分配更多的生物量到叶片,促进光合产物的生成。同时大密度华西箭竹环境中岷江冷杉小幼苗异速生长显著高于其余环境($P < 0.05$),在这种环境中,岷江冷杉幼苗高度基径比(异速生长)显著增大,将更多生物量分配到茎的伸长,获取更多光照,为其生长提供更多的营养物质。岷江冷杉幼树耐荫^[24],进入幼树期后,少量华西箭竹的存在反而为成功过渡到幼树阶段的岷江冷杉提供了一个较适宜的荫蔽环境,所以在岷江冷杉的幼树阶段,有竹环境岷江冷杉的死亡率和危险率都较低。随着岷江冷杉幼苗的生长,对光的依赖性减少,华西箭竹的存在使得有竹环境中地下资源的竞争愈发激烈,所以无竹环境叶重比显著大于有竹环境($P < 0.05$)。最终,少量岷江冷杉植株进入小树阶段,岷江冷杉的生长和竞争能力得到进一步提高,华西箭竹的影响较小,岷江冷杉的生长趋于稳定。这个阶段岷江冷杉幼龄植株的生命期望最高(图3d),相关研究也有类似结论^[25]。

植株的幼龄阶段对外界环境条件的变化极为敏感。在岷江冷杉的幼龄阶段,华西箭竹的存在对岷江冷杉幼龄植株的种群动态和生物量分配都有影响。大密度华西箭竹环境中岷江冷杉幼苗数量很少,过于密集的花西箭竹严重抑制了岷江冷杉幼苗的定居,这与申国珍等^[26]的研究结果类似。研究发现小密度华西箭竹的存在的确增大了岷江冷杉幼苗幼树的死亡率,但在进入幼树阶段后,华西箭竹的负面影响减小,少量竹丛的存在反而为耐荫的岷江冷杉提供了一个相对良好的生存环境,岷江冷杉幼龄植株的生长趋于稳定。小密度华西箭竹的存在对岷江冷杉的更新并不是完全的消极作用。

References :

- [1] Cai F, Song Y C. A study on the structure and dynamics of *schima suprema* population on Wuyi Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica* ,1997 21 (2) :138 — 148.
- [2] Cao C Y, Jiang D M, Alamsa *et al.* Ecological process of vegetation restoration in *Caragana microphylla* sand-fixing area. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2000 ,11 (3) :349 — 354.
- [3] Li B ed. *Ecology*. Beijing : Higher Education Press 2000. 164 — 186.
- [4] Xu W D. Type and characteristics of sandy forest community. In : Xu W D and Zou C J eds. *Sandy Forest Ecosystem of China*. Beijing : China Forestry Press ,1998. 67 — 71.
- [5] Zhang W H, Xu X H, Li D W *et al.* Dynamics of *Sophora davidii* population in a hilly region closed for thirty years in Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2006 ,17 (2) :182 — 186.
- [6] Liu Q, Yang Q X, Wu Y *et al.* Community structure and population dynamics of typical type on subalpine coniferous forests. In : Liu Q ed. *Ecological research on subalpine coniferous forests in China*. Chengdu : Sichuan University Publishing House 2002. 99 — 141.
- [7] Qin Z S, Alan H T, Cai X S eds. *Bamboo and forest dynamic succession in the ecological environment of Giant Panda in Wolong*, Beijing : China Forestry Publishing House ,1993. 1 — 23 211 — 319.
- [8] Alan H T, Qin Z S. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 1988 ,76 :1204 — 1218.
- [9] González M E, Veblen T T, Donoso C *et al.* Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in South-Central Chile. *Plant Ecology* 2002 ,161 :59 — 73.
- [10] Noguchi M, Yoshida T. Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan, roles of establishment substrate and dwarf bamboo. *Forest Ecology and Management* 2004 ,190 (2 ~ 3) :335 — 344.
- [11] Alan H T, Huang J Y, Zhou S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China, a 12-year study. *Forest Ecology and Management* 2004 ,200 :347 — 360.
- [12] Wang W, Hu K, Tao J P *et al.* The regeneration of tree species in subalpine dark coniferous forest in the Wolong Nature Reserve. *Journal of Wuhan Botanical Research* 2006 ,24 (2) :130 — 134.
- [13] Zhao C M, Chen Q H, Qiao K W *et al.* Structure and spatial pattern of a natural *Abies faxoniana* population on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Phytoecologica Sinica* 2004 ,28 (3) :341 ~ 350.
- [14] Jiang H ed. *Picea asperata* Mact Population Ecology. Beijing : China Forestry Press ,1992. 8 — 26.
- [15] Silvertown J W, Zhu N Trans. Introduction to plant population ecology. Haerbin : Northeast Forestry University Press ,1987. 19 — 74.
- [16] Wu C Z, Hong W, Xie J S *et al.* Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2000 ,11 (3) :333 — 336.
- [17] Yang F X, Wang S Q, Xu H G *et al.* The theory of survival analysis and its application to life table. *Acta Ecologica Sinica* ,1991 ,11 (2) :153 — 158.
- [18] Li J G, Pan C D, Peng S K *et al.* Demography and survival analysis of *Picea schrenkiana*. *Journal of Beijing Forestry University* 2001 ,23 (1) :84 — 86.
- [19] Li X K, Xiang W S, Tang R Q. Analysis of the life table of endangered population *Abies yuanbaoshanensis*, *Journal of Tropical and Subtropical Botany* ,2002 ,10 (1) :9 — 14.
- [20] Song L X, Tao J G, Wang W *et al.* The ramet structures of the clonal bamboo *Fargesia nitida* in different canopy conditions in subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica* ,2006 ,26 (3) :730 — 736.
- [21] Abe M, Miguchi H, Tohru N. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 2001 ,127 :281 ~ 286.
- [22] Hong W, Wang X G, Wu C Z *et al.* Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2004 ,15 (6) :1109 — 1112.
- [23] Chen B, Da L J, Song Y C. Seed germination and seedling growth of *Castanopsis fargesii* in evergreen broadleaved forest and in gaps. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* 2002 ,10 (3) :207 — 214.
- [24] Han J J, Xiao W F, Luo J C. Effects of different cutting methods on regeneration and habitat for *Spruce-fir* forests. *Scientia Silvae Sinicae* 2000 ,10 (3) :207 — 214.
- [25] Yuan Z Z, Bao W K, He B H. Life table and survival analysis of *Cupressus chengiana* population in the western of Sichuan, China. *Acta Botanica*

Yunnanica 2004 26 (4) 373—381.

[26] Shen G Z ,Li J Q ,Jiang S W. Structure and dynamics of subalpine forests in Giant Panda habitat. Acta Ecologica Sinica 2004 24 (6) :1294—1299.

参考文献：

[1] 蔡飞,宋永昌. 武夷山木荷种群结构和动态的研究. 植物生态学报 1997 21 (2) 138~148.

[2] 曹成有,蒋德明,阿拉木萨,等. 小叶锦鸡儿人工固沙区植被恢复生态过程的研究. 应用生态学报 2000 11 (3) 349~354.

[3] 李博编著. 生态学. 北京:高等教育出版社 2000. 164~186.

[4] 徐文铎. 沙地森林群落的类型与特征. 见:徐文铎,邹春静主编. 中国沙地森林生态系统. 北京:中国林业出版社 1998. 67~71.

[5] 张文辉,徐学华,李登武,等. 黄土高原丘陵沟壑区封禁 30 年前后狼牙刺种群动态研究. 应用生态学报 2006 17 (2) 182~186.

[6] 刘庆,杨启修,吴彦,等. 亚高山针叶林代表类型的群落结构与种群动态. 见:刘庆主编. 亚高山针叶林生态学研究. 成都:四川大学出版社 2002. 99~141.

[7] 秦自生,秦勒,蔡绪慎主编. 卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林动态演替. 北京:中国林业出版社 1993. 1~23 211~319.

[12] 王微,胡凯,陶建平,等. 卧龙自然保护区亚高山暗针叶林树种更新研究. 武汉植物学研究 2006 24 (2) 130~134.

[14] 江洪. 云杉种群生态学. 北京:中国林业出版社 1992. 8~26.

[15] Silvertown J W 著. 祝宁译. 植物种群生态学导论. 哈尔滨:东北林业大学出版社 1987. 19~74.

[16] 吴承祯,洪伟,谢金寿,等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报 2000 11 (3) 333~336.

[17] 杨凤翔,王顺庆,徐海根,等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报 1991 11 (3) 153~158.

[18] 李建贵,潘存德,彭世授,等. 天山云杉种群统计与生存分析. 北京林业大学学报 2001 23 (1) 84~86.

[19] 李先琨,向悟生,唐润琴. 濒危植物元宝山冷杉种群生命表分析. 热带亚热带植物学报 2002 10 (1) 9~14.

[20] 宋利霞,陶建平,王微,等. 卧龙亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹分株种群结构特征. 生态学报 2006 26 (3) 730~736.

[22] 洪伟,王新功,吴承祯,等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析. 应用生态学报 2004 15 (6) 1109~1112.

[23] 陈波,达良俊,宋永昌. 常绿阔叶林内和林窗中栲树的种子萌发和幼苗生长. 热带亚热带植物学报 2002 10 (3) 207~214.

[24] 韩景军,肖文发,罗菊春. 不同采伐方式对云冷杉林更新与生境的影响. 林业科学 2000 36 (1) 90~96.

[25] 袁志忠,包维楷,何丙辉. 川西地区岷江柏种群生命表与生存分析. 云南植物研究 2004 26 (4) 373~381.

[26] 申国珍,李俊清,蒋仕伟. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和动态特征. 生态学报 2004 24 (6) 1294~1299.