

DOI: 10.5846/stxb201710201892

赵阳, 齐瑞, 焦健, 陈学龙, 曹家豪, 冯宜明, 杨萌萌. 尕海-则岔地区紫果云杉种群结构与动态特征. 生态学报, 2018, 38(20): - .

Zhao Y, Qi R, Jiao J, Chen X L, Cao J H, Feng Y M, Yang M M. The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* at the Ga hai-ze cha area. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20): - .

尕海-则岔地区紫果云杉种群结构与动态特征

赵 阳^{1,2,3}, 齐 瑞^{2,3}, 焦 健^{1,*}, 陈学龙^{2,3}, 曹家豪^{2,3}, 冯宜明^{1,2,3}, 杨萌萌^{2,3}

1 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

2 甘肃省白龙江林业管理局林业科学研究所, 兰州 730070

3 甘肃白龙江森林生态系统国家定位观测研究站, 舟曲 746300

摘要: 紫果云杉 (*Picea purpurea*) 为我国特有树种, 为了解其种群生存现状及动态特征, 以尕海-则岔自然保护区则岔沟的紫果云杉天然纯林为研究对象, 通过样地调查和数据统计, 绘制了种群结构图, 编制了静态生命表, 分析了存活曲线, 运用生存分析理论与数量化分析法研究种群结构与动态, 并运用时间序列模型对种群数量动态进行预测, 以揭示本区域紫果云杉的种群结构与动态特征。结果表明, 紫果云杉种群龄级结构、高度结构和冠幅结构总体均呈倒“J”型。种群自然更新能力强, 幼苗、幼树储量丰富, 前期有较高的死亡率, 种群存活曲线符合 Deevey-III 型。生存分析也说明紫果云杉种群具有前期锐减, 中、后期稳定的特点。竞争和自疏作用造成的幼苗、幼树存活率偏低是影响紫果云杉种群自然更新和结构的关键因素。种群动态指数 $V_{pi} > 0$, 表明种群属于增长型, V'_{pi} 趋近于 0, 表明该种群趋近于稳定型。时间序列预测分析表明, 在未来 2、4、6、8 个龄级后, 紫果云杉个体数均有所增加, 种群呈一定的增长趋势。说明该保护区的成立使本区域紫果云杉种群得到了相对完整的保存, 该种群适应当前的生存环境, 能实现自然更新且仍有一定的增长潜力。紫果云杉种群更新主要受制于建成限制, 幼苗、幼树存活率过低, 可采取适当的人为干扰措施来促进种群更新与增长, 而保护幼苗生存环境并提高幼苗质量和存活率才是种群更新和发展的关键。

关键词: 尕海-则岔; 紫果云杉; 种群结构; 生命表; 动态特征

The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* at the Ga hai-ze cha area

ZHAO Yang^{1,2,3}, QI Rui^{1,3}, JIAO Jian^{2,*}, CHEN Xuelong^{1,3}, CAO Jiahao^{1,3}, FENG Yiming^{1,3}, YANG Mengmeng^{1,3}

1 Gansu Agricultural University Forestry College, Lanzhou 730070, China

2 Institute of Forestry Science of Bailongjiang in Gansu Province, Lanzhou 730070, China

3 GanSu Bailongjiang National Forest Ecosystem Research Station, Zhouqu 746300, China

Abstract: *Picea purpurea* is a unique tree species in China. To determine the population survival status and dynamic characteristics, natural *P. purpurea* forests at Zecha valley in Gahai-zecha nature reserve were used as the study organisms. Based on field surveys and data analysis, a population structure diagram, static life table, and survival curve were drawn. Using the method of the analysis in amount and survival analysis, population survival status was determined. The population dynamics were predicted by time-sequence model, this study aimed at revealing the population structure and dynamic characteristics of *P. purpurea* in this area. The results showed that the *P. purpurea* population age structure, height structure, and crown structure exhibited an inverted 'J' type. The *P. purpurea* population had a strong natural rebirth ability, the seedlings and saplings were rich in reserves, juvenile stage mortality was high, and the survival curve of the

基金项目: 甘肃省科技支撑计划项目 (144FKCK072); 甘肃省林业科技项目 (2015kj051, 2016kj058, 2016kj060, 2017kj041); 甘肃省陇原青年创新人才计划

收稿日期: 2017-10-20; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiaoj@gsau.edu.cn

population conformed to the Deevey-III type. The survival analysis also showed that the population of *P. purpurea* was characterized by a sharp decline in the early stage, and stability during the middle and late stages. The low survival rate of seedlings and young trees caused by competition and self-thinning was the key factor, which affected the natural regeneration and population structure of *P. purpurea*. The population dynamic index $V_{pi} > 0$ indicated that the population belonged to the growth type, and V'_{pi} was close to 0 indicating that the population tended to be stable. Time series predictive analysis showed that the number of *Picea purpurea* individuals have increased after the 2, 4, 6 and 8 age classes, the population showed a degree growth trend. It was indicated that the establishment of the protected area had relatively completely preserved the *P. purpurea* population in this area. The population had adapted to the current living environment, could achieve natural regeneration, and had certain growth potential. The population regeneration of *P. purpurea* was subjected to establishment limitation. The survival rates of young seedlings and young trees were too low. Appropriate anthropogenic interference measures could be adopted to promote population renewal and growth. The keys to population regeneration and development were to protect the survival environment of the seedlings and improve their quality and survival rate.

Key Words: Gahai-zecha; *Picea purpurea*; population structure; life table; dynamic characteristics

种群结构与数量动态是种群生态学研究的核心问题,种群结构反映了种群不同个体的配置情况,也反映了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的相互关系及它们在群落中的地位和作用^[1-2]。种群动态是指种群大小或数量在时间和空间上的变化规律^[3]。生命表作为种群统计学的核心,不仅能够反映种群当前适应环境的状态,其相关研究还能反映种群已经历的生态学过程^[4],预测种群未来的变化趋势及其在特定条件下生存与繁衍的可能性^[4-6]。可见,研究种群结构,正确描述并判定种群动态变化规律,揭示种群与环境的关系及其在群落中的地位和作用,预测其演化趋势对种群及群落的更新和生态系统的恢复具有重要意义。

紫果云杉(*Picea purpurea*)是我国特有树种,为高大针叶乔木,喜阴湿、耐寒,幼林耐阴性强。主要分布于青海、四川和甘肃,在甘南广泛分布于白龙江林区、洮河林区和大夏河林区,海拔 2800—3600 m 的阴坡、半阴坡及河谷地带,是甘南高原高寒阴湿地带森林更新和荒山造林的重要树种,在涵养水源、防止水土流失等方面也起着重要作用^[7],其分布范围小,成片分布极为罕见。作为亚高山区域重要的优势树种和建群种,紫果云杉与云杉(*Picea asperata*)、冷杉(*Abies fabri*)等种群在稳定区域生态系统、遏制草地扩展及生态退化方面起着重要的屏障作用。目前关于紫果云杉的研究主要集中在种子萌发^[8]、育苗技术^[9]及对气候的响应^[10]等方面,刘鑫等^[11]研究了紫果云杉原始林群落结构但未研究种群结构与动态。有关紫果云杉种群结构除曹广侠^[12]的研究外,资料甚少,关于其种群更新的研究更是未见报道。这就极大地限制了人们对紫果云杉生命过程的认知和种群保护策略的制定。因此,研究紫果云杉种群结构,揭示种群生活史特征,探究种群更新机制对该种群的保护和经营尤为重要。鉴于此,本研究以尕海-则岔国家级自然保护区则岔沟的紫果云杉天然林为对象,从种群结构、生命表、生存分析及时间序列预测等方面进行探讨,揭示种群结构特征及生存状态,阐明种群更新与维持机制,以期为该物种的保护及资源管理提供科学依据,并为本研究区紫果云杉种群的更新保育提供基础数据和理论依据。

1 研究区概况

本研究在尕海-则岔国家级自然保护区则岔沟进行。尕海-则岔自然保护区位于甘肃省甘南州碌曲县境内,地理坐标:34°05'—34°31'33"N,102°11'05"—102°46'37"E,地处青藏高原东部边缘,黄土高原与甘肃东南部山区的交汇地带,是黄河的主要补给源——洮河的发源地之一。属青藏高原湿润气候区,年均降水量 633.9 mm,年总日照时数 2351.8 h,年均气温 2.3℃,大风日数多,无绝对无霜期^[13]。是我国少见的集森林资源、珍稀野生动植物资源、高原湿地和高原草甸等多种自然资源于一体的国家级自然保护区^[14]。区内山岭陡峻,河谷

深陷,海拔 2900—4300 m,水资源极为丰富。土壤属于棕色森林土,植物区系是横断山植物区系的一部分,地带性植被为典型的寒温带针叶林,森林群落的主要建群种为紫果云杉,青海云杉(*Picea crassifolia*),岷江冷杉(*Abies faxoniana*)等。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2017 年 7—8 月,在对研究区进行了多次踏查的基础上,选择紫果云杉天然纯林设置 20 m×20 m 的标准样地 8 块,海拔 3154—3510 m,坡度 23—30°,西南坡。采用相邻格子法以 5 m×5 m 为基本单元,记录样地内胸径(D) ≥ 5 cm 的全部乔木树种的胸径、树高和冠幅等指标,对乔木幼苗、幼树胸径(D) < 5 cm 的逐一测量并记录其地径、高度、冠幅。各样地用 GPS 定位,记录其经纬度、海拔高度和郁闭度等因子。

2.2 种群结构的划分

根据同一树种龄级和径级对相同环境反应规律具有一致性^[15-16]的特点,采用空间代替时间及应用生态学中的大小结构分析法来研究紫果云杉种群结构。龄(径)级划分:按胸径大小以 5 cm 为一级,即 I 龄级 $D < 5$ cm,II 龄级 $5 \leq D < 10$ cm...,以此类推,将胸径大于 75 cm 的全部归为 XVI 龄级,全部林木共划为 16 个龄级,同时结合紫果云杉调查数据及云杉属的生活史特点将其划分为 5 个生长阶段^[17](表 1);高度级划分:1 级 $H < 0.5$ m,2 级 $0.5 \leq H < 1.5$ m,3 级 $1.5 \leq H < 2.5$ m 级,4 级 $2.5 \leq H < 5$ m...,2.5 m 以上以 2.5 m 为级差进行划分,全部林木共划为 16 级;冠幅级划分:冠幅以经过树冠中心东西、南北直径的乘积表示,1 级 $C < 2.5$ m²,2 级 $2.5 \leq C < 5$ m²,3 级 $5 \leq C < 10$ m²,4 级 $10 \leq C < 20$ m²...,冠幅 10 m² 以上以 10 m² 为级差分^[1],130 m² 以上全部划为一级。3 种分级相互独立。

表 1 紫果云杉种群结构级划分

Table 1 Division of structure class of *P. purpurea* population

龄级指标/cm Age indexes	龄级 Age class	生长期 growing period	高度指标/m Height index	高度级 Height class	冠幅指标/m ² Crown index	冠幅级 Crown class
0—5	I	幼苗、幼树	0—0.5	1	0—2.5	1
5—10	II	小树	0.5—1.5	2	2.5—5	2
10—15	III		1.5—2.5	3	5—10	3
15—20	IV		2.5—5.0	4	10—20	4
20—25	V	中树	5.0—7.5	5	20—30	5
25—30	VI		7.5—10	6	30—40	6
30—35	VII		10—12.5	7	40—50	7
35—40	VIII		12.5—15	8	50—60	8
40—45	IX	成年树	15—17.5	9	60—70	9
45—50	X		17.5—20	10	70—80	10
50—55	XI		20—22.5	11	80—90	11
55—60	XII		22.5—25	12	90—100	12
60—65	XIII	大树	25—27.5	13	100—110	13
65—70	XIV		27.5—30	14	110—120	14
70—75	XV		30—32.5	15	120—130	15
75 以上	XVI		32.5 以上	16	130 以上	16

2.3 静态生命表的编制

静态生命表不是对某一种群全部生活史的追踪,而是反映多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间^[18],由于本研究所调查的紫果云杉是自然种群,利用不同龄级结构的个体数来研究特定时间段的种群动态,难免会因系统抽样误差产生与数学假设不符,出现死亡率为负的情况,对此,许多学者采用匀滑技术^[19-20]

对统计数据进行处理。本研究采用方程拟合法进行匀滑,以龄级为自变量,存活株数为因变量拟合方程,并编制生命表,以结构级为横坐标,对应个体数为纵坐标,绘制紫果云杉种群结构图。

生命表计算公式为:

$$\begin{aligned} l_x &= (a_x/a_0) \times 1\,000; \\ D_x &= l_x - l_{x+1} \\ q_x &= (d_x/l_x) \times 100\%; \\ L_x &= (l_x + l_{x+1})/2; \\ T_x &= L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \cdots + L_{x+n}; \\ e_x &= T_x/l_x; \\ K_x &= \ln l_x - \ln l_{x+1} \\ S_x &= l_{x+1}/l_x; \end{aligned}$$

式中, l_x 为 x 的标准化存活数; d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间的标准化死亡数; q_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率, L_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间仍存活的个体数或区间寿命, T_x 为第 x 龄级到超过第 x 龄级的个体总数; e_x 为进入第 x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命; S_x 为存活率; K_x 为消失率。

2.4 存活曲线拟合

以龄级为横坐标,实际存活个体数 A_x 和存活个体的对数值 $\ln A_x$ 为纵坐标,绘制紫果云杉种群存活曲线。采用指数函数和幂函数进行存活数和龄级关系的拟合,依据决定系数、 F 检验值来判定模型拟合效果。如果指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 拟合效果好,存活曲线为Deevey II型;若幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 拟合效果好,存活曲线为Deevey III型^[21]。

2.5 生存分析

基于静态生命表和生存分析理论^[22],应用生存分析中的4个函数,即种群生存函数 $S_{(i)}$ 、累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(ii)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(ii)}$ 来分析紫果云杉种群生存状况。公式如下:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \times \cdots \times S_i \quad (1)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (2)$$

$$f_{(ii)} = (S_{(i-1)} - S_{(i)})/h_i \quad (3)$$

$$\lambda_{(ii)} = 2(1 - S_{(i)})/[h_i(1 + S_{(i)})] \quad (4)$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为区间长度,即龄级宽度。

2.6 种群动态数量化分析

种群数量化分析是根据种群内两相邻龄级间个体数量变化动态指数(V_n)和整个种群年龄结构的数量变化动态指数(V_{pi})及考虑未来外部干扰时种群年龄结构动态指数(V'_{pi})客观精确地定量比较评价种群结构动态^[23-24]。计算公式如下:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\% \quad (5)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n) \quad (6)$$

式中, V_n 表示种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化动态, V_{pi} 表示整个种群结构的数量变化动态指数, S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 龄级的个体数, k 表示种群大小级数量, $\max/\min(\cdots)$ 取括号中数列极大/小值, $V_n \in [-1, 1]$, V_n 取正、负、零值时分别反映种群两相邻龄级个体数(或整个种群年龄结构)增长、衰退、稳定的结构动态关系^[23-24]。 V_{pi} 仅适用于不考虑未来外部环境干扰的种群结构动态比较,当考虑未来外部干扰时,种群年龄结构动态(V'_{pi})还与龄级数量(k)及各龄级个体数(S_n)有关,因此将式(6)修正为:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) k \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (7)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (8)$$

式中, V'_{pi} 也可作为衡量种群结构动态对随机干扰的敏感性指标。 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、负、零值时反映的动态关系与 V_n 一致, P 为种群对外界随机干扰所承担的风险概率, 只有当 P 值为最大时才对种群动态 V_{pi} 构成最大影响^[20]。

2.7 时间序列模型预测

采用时间序列分析中的一次平均推移法对紫果云杉种群未来 2、4、6、8 个龄级的动态进行预测, 模型为:

$$M_t^1 = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (9)$$

式中, n 为需要预测的未来时间年限; t 为龄级; M_t^1 为未来 n 年时 t 龄级的种群存活数, 是近期 n 个观测值在 t 时刻的平均值, 称为第 n 周期的移动平均; X_k 为当前 k 龄级种群存活数。

3 结果与分析

3.1 种群结构

3.1.1 龄级结构

种群龄级结构能清晰地反映种群的生存状态^[1]。本次调查紫果云杉共计 1459 株(图 1), 最大胸径 98.7 cm, 最大树龄 131 a。I 龄级个体数为 908 株, 占调查总数的 62.23%, II 龄级 251 株, 占总数的 17.20%, 前 3 龄级个体数之和占总数的 88.28%。I—IV 龄级的个体数随龄级增大迅速减少, IV 龄级后, 数量变化趋于平缓。总体来看, 紫果云杉龄级结构呈典型的倒“J”型, 个体数随龄级增大而减小, 表现为增长型种群。

3.1.2 高度结构

种群高度结构能直观地显示不同高度种群个体在群落垂直结构中的地位^[1], 是揭示种群生存现状和更新状况的重要指标^[25]。由图 2 可知, 紫果云杉个体数随高度级的变化总体为前期增大, 中期递减后期有一定波动。前 4 级个体数之和占总数的 62.71%, 个体数最多的第 3 级为 260 株, 占总数的 17.82%, 之后个体数迅速下降, 到第 9 级后变化趋于平缓并有轻微波动, 第 16 级仅剩 9 株。可见, 紫果云杉高度主要分布在 0—15 m 之间, 大于 15 m (9 级之后) 的为 171 株, 仅站总数的 11.72%。如果将前 4 级看作幼龄、幼树, 可以认为, 紫果云杉种群高度结构也呈倒“J”型。

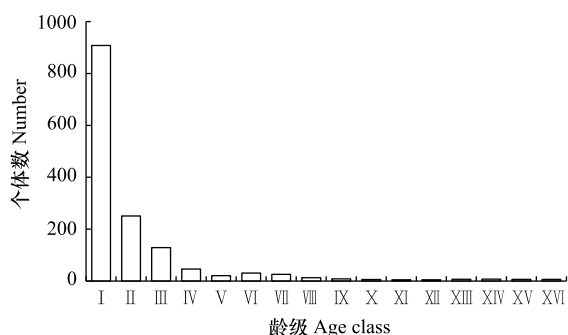


图 1 紫果云杉径阶结构

Fig.1 Diameter class structure of *P. purpurea* population

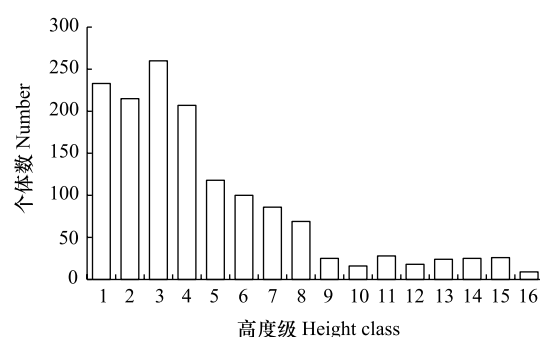


图 2 紫果云杉高度结构

Fig.2 Height class structure of *P. purpurea* population

3.1.3 冠幅结构

冠幅在一定程度上表明了树木的同化能力及空间占据和利用能力^[1]。由图3可知,个体数最多的第1级为614株,占总数的42.08%,前4级个体数迅速下降,第4级为103株,仅占总数的7.06%,4级之后下降趋势减缓,局部出现轻微波动,前三级个体数之和为1098株,占总数的72.26%。可见,紫果云杉冠幅主要集中在0—10 m²之间。总体来看,紫果云杉冠幅结构也呈较典型的倒“J”型。

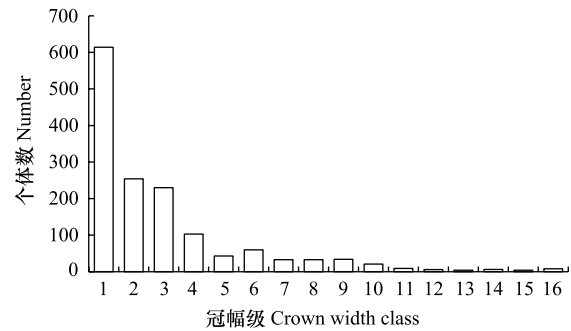


图3 紫果云杉冠幅结构

Fig.3 Crown width class structure of *P. purpurea* population

3.2 静态生命表与生存分析

3.2.1 静态生命表

生命期望值(e_x)反映的是 x 龄级开始时林木个体的平均期望生存能力^[26]。由表2可知,紫果云杉种群不同龄级个体存活数差别较大,总体表现为个体数随龄级增大而下降。在I—II龄级,存活个体数量迅速下降,可见,幼苗、幼树对环境适应能力极弱,竞争及环境筛选淘汰了总数的78.48%。II—IV龄级,随着林木生长及生存能力逐渐增强,个体数量下降趋势减缓。V龄级之后,紫果云杉个体数微略下降并出现一定的波动,生命期望值逐渐增大,说明林木已具备了较强的适应能力,生命期望在第IX龄级达到峰值,说明此期间紫果云杉生存能力最强,林木质量最优。

表2 紫果云杉种群静态生命表

Table 2 Static life table of *P. purpurea* population

龄级 Age class	龄级指标/cm Age class index	A_x	a_x	l_x	lnl_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
I	0—5	908	1110	1000	6.908	785	0.785	608	954	0.954	1.536	0.215
II	5—10	251	239	215	5.372	128	0.593	151	346	1.606	0.899	0.407
III	10—15	129	97	88	4.473	41	0.471	67	195	2.217	0.638	0.529
IV	15—20	46	51	46	3.836	18	0.390	37	128	2.748	0.494	0.610
V	20—25	21	31	28	3.341	9	0.332	24	91	3.186	0.404	0.668
VI	25—30	31	21	19	2.937	5	0.289	16	67	3.523	0.342	0.711
VII	30—35	26	15	13	2.596	3	0.256	12	51	3.754	0.296	0.744
VIII	35—40	13	11	10	2.300	2	0.230	9	39	3.875	0.261	0.770
IX	40—45	4	9	8	2.039	2	0.208	7	30	3.882	0.233	0.792
X	45—50	6	7	6	1.805	1	0.190	6	23	3.771	0.211	0.810
XI	50—55	5	5	5	1.594	1	0.175	4	17	3.540	0.193	0.825
XII	55—60	5	5	4	1.401	1	0.163	4	13	3.187	0.177	0.837
XIII	60—65	7	4	3	1.224	1	0.151	3	9	2.708	0.164	0.849
XIV	65—70	3	3	3	1.060	0	0.142	3	6	2.102	0.153	0.858
XV	70—75	2	3	2	0.907	0	0.133	2	3	1.367	0.143	0.867
XVI	75 以上	2	2	2	0.764	2		1	1	0.500		

l_x : 标准化存活数, Standardized survival; d_x : 标准化死亡数, Standardized deaths; q_x : 死亡率, Mortality rate; L_x : x 到 $x+1$ 龄级间隔期间存活个体数, Individuals who survived the interval from x to $x+1$; T_x : 第 x 龄级到超过第 x 龄级的个体总数, Total number of individuals from level x to greater than level x ; e_x : 生命期望, Life expectancy; S_x : 存活率, Survival rate; K_x : 消失率, Killing rate

紫果云杉种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线(图4)变化趋势一致,均随龄级增大而单调递减。结合表2可看出,紫果云杉幼苗储备量大,I—V龄级,苗木大量死亡,在幼苗到幼树(I龄级)这一过程中,死亡量达到高峰。小树阶段前期(II龄级)死亡率也高达59.28%,前5个龄级死亡率均在30%以上,只有不到1/30的苗木存活并进入以后的生长阶段。

3.2.2 存活曲线

存活曲线分为 3 种类型: I 型是凸曲线, 属于该型的种群绝大多数个体均能实现其平均生理寿命, 早期死亡率较低, 但当活到平均生理年龄时, 短期内全部死亡; II 型是直线, 属于该型的种群各年龄死亡率基本相同; III 型是凹曲线, 属于该型的种群幼体死亡率高, 一旦存活到一定年龄, 死亡率低而稳定, 只有极少数个体能活到生理寿命。

由图 5、6 可知, 以 A_x 作存活曲线图曲线为凹型, 以 $\ln A_x$ 作存活曲线图曲线介于凹型与直线型之间, 因此, Fig.4 Mortality q_x and killing K_x curves of *P. purpurea* population 要判定存活状况是符合 Deevey-II 型还是 Deevey-III 型曲线时, 需采用 2 种数学模型进行检验, 即用指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 描述 Deevey-II 型存活曲线, 用幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 描述 Deevey-III 型存活曲线^[21]。

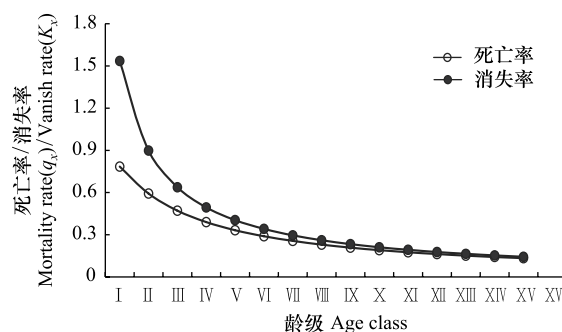


图 4 紫果云杉种群死亡率 q_x 和消失率 K_x 曲线

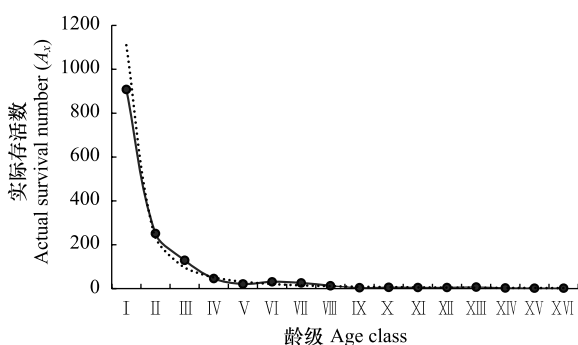


图 5 紫果云杉种群存活曲线 (A_x)

Fig.5 Survival curve of *P. purpurea* population (A_x)

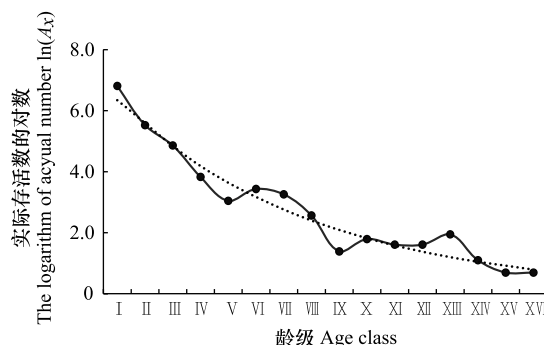


图 6 紫果云杉种群存活曲线 ($\ln A_x$)

Fig.6 Survival curve of *P. purpurea* population ($\ln A_x$)

以 A_x 为因变量拟合得到方程为:

$$y = 308.075e^{-0.349x} \quad (R^2 = 0.868, F = 91.672, P < 0.001)$$

$$y = 1109.670x^{-2.218} \quad (R^2 = 0.960, F = 336.977, P < 0.001)$$

以 $\ln A_x$ 为因变量拟合得到方程为:

$$y = 7.290e^{-0.139x} \quad (R^2 = 0.916, F = 151.769, P < 0.001)$$

$$y = 10.178x^{-0.789} \quad (R^2 = 0.814, F = 61.526, P < 0.001)$$

对比 4 个方程可知, 以 A_x 为因变量拟合的幂函数模型 R^2 和 F 值均最大, 因此可以确定紫果云杉种群存活曲线符合 Deevey-III 型, 表明紫果云杉种群幼年死亡率高, 这与种群结构和生命表的分析结果一致。

3.2.3 生存分析

生存分析结果见图 7、8, 由图可知, 累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 单调递增, 生存率函数 $S_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 及危险率函数 $\lambda_{(i)}$ 均单调递减。在前 4 龄级, 紫果云杉种群生存率大幅下降, I—II 龄级下降幅度最大, 为 59.28%, 累积死亡率则相反。说明在此期间, 紫果云杉幼苗大量死亡, 到 V 龄级后累积死亡率达到 98.11%, 存活率不足 2%, 但变化趋于平缓。死亡密度函数和危险率函数均在前期大幅下降, 最大值均出现在 I 龄级, 但随着龄级的增加和林木对环境抵抗力的增强, 死亡密度及危险率下降幅度减缓并在后期趋于平稳。综合 4 个生存函数可知, 紫果云杉种群整体表现为前期锐减, 中、后期稳定的特征。

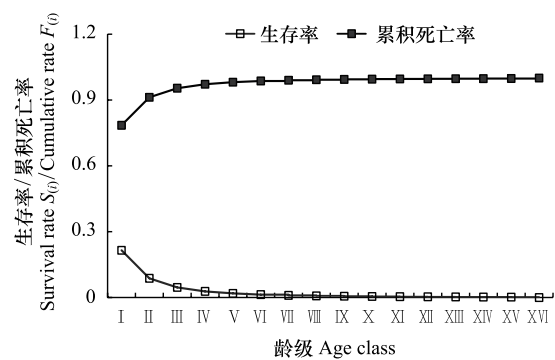


图 7 生存率函数 $S_{(i)}$ 与累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 曲线

Fig.7 Survival Rate $S_{(i)}$ and Cumulative Mortality Rate $F_{(i)}$ Functional Curve

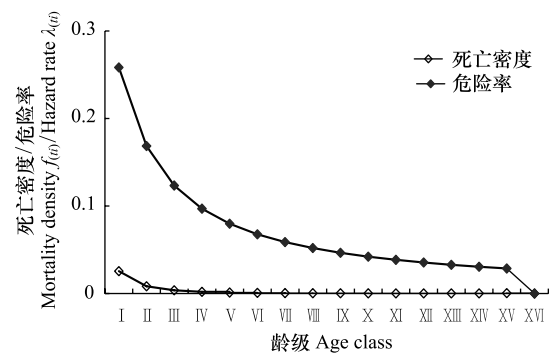


图 8 死亡密度函数 $f_{(i)}$ 与危险率函数 $\lambda_{(i)}$ 曲线

Fig.8 Mortality Density $f_{(i)}$ and Hazard Rate $\lambda_{(i)}$ Functional Curve

3.3 种群动态与时间序列预测

3.3.1 种群动态量化分析

由表 3 可知,紫果云杉种群相邻龄级间数量变化动态指数随龄级的增大呈现较大波动,其中 V_5 、 V_9 、 V_{12} 小于 0,说明 V—VI、IX—X、XII—XIII 龄级之间种群呈衰退的结构动态。 V_{pi} 为正值表明种群总体呈增长趋势, $V'_{pi}=0.0195$ 趋近于 0,种群结构对随机干扰的敏感指数即随机干扰风险极大值 $P_{max}=0.031$,说明受外界环境干扰时,紫果云杉种群仍表现为增长型,但种群结构增长性低,趋于稳定型,且对外界干扰敏感度较高。

表 3 紫果云杉种群动态变化指数
Table 3 Dynamic index of *P. purpurea* population

龄级 Age class	动态指数级 Dynamic index class	动态指数 Dynamic index/%	龄级 Age class	动态指数级 Dynamic index class	动态指数 Dynamic index/%
I—II	V_1	72.36	X—XI	V_{10}	16.67
II—III	V_2	48.61	XI—XII	V_{11}	0.00
III—IV	V_3	64.34	XII—XIII	V_{12}	-28.57
IV—V	V_4	54.35	XIII—XIV	V_{13}	57.14
V—VI	V_5	-32.26	XIV—XV	V_{14}	33.33
VI—VII	V_6	16.13	XV—XVI	V_{15}	0.00
VII—VIII	V_7	50.00	种群动态指数 V_{pi}		62.49
VIII—IX	V_8	69.23	Population dynamics index		
IX—X	V_9	-33.33	随机干扰敏感指标 V'_{pi}		1.95
			Random disturbance index		
			随机干扰风险概率 P_{max}		3.13
			Random disturbance probability		

3.3.2 时间序列预测

以紫果云杉各龄级实际存活数为原始数据,按照一次平均推移法预测各龄级在未来 2、4、6、8 个龄级后存活的个体数。由表 4 可知,在未来 2、4、6、8 个龄级后,紫果云杉种群个体数均有增加,同一龄级经历时间越长增加数量越多。可见,由于幼苗、幼树储量丰富,随着幼龄树木的生长,中、成年树的比例会因其数量逐渐得到补充而相对提高,种群结构趋于合理。

4 结论与讨论

4.1 种群结构特征

本研究结果显示,紫果云杉种群个体数随龄级、高度级和冠幅级的变化总体上均呈倒“J”型,幼苗、幼树

储备量丰富,属于增长型种群。随着龄级,高度级和冠幅级的增加个体数减少,尤其在幼苗、幼树阶段数量急剧下降,且存活率过低。这与卢杰等^[1]对高山松(*Pinus densata*)、张婕等^[18]对辽东栎(*Quercus liaotungensis*)的研究结果一致。已有研究表明,幼苗阶段是森林更新过程中最重要和敏感的阶段^[18,21],有限的资源和空间往往成为种群更新的限制因子^[25]。紫果云杉幼苗储量大,说明种群自然更新能力强,自然萌生形成的幼苗大都集中分布在树冠下,随着生长过程中对资源和空间竞争不断加剧,幼苗、幼树大量死亡。经过竞争及环境筛选后存活下来个体具有了较强的生存力^[6,18],苗木质量提高,林木个体数减小趋势变缓,数量逐渐趋于稳定。

表 4 紫果云杉种群数量动态时间序列预测

Table 4 Time sequence prediction of number dynamics of *P. purpurea* population

龄级 Age class	实际存活数 Survival number	M_2	M_4	M_6	M_8
I	908				
II	251	580			
III	129	190			
IV	46	88	334		
V	21	34	112		
VI	31	26	57	228	
VII	26	29	31	84	
VIII	13	20	23	44	178
IX	4	9	19	24	65
X	6	5	12	17	35
XI	5	6	7	14	19
XII	5	5	5	10	14
XIII	7	6	6	7	12
XIV	3	5	5	5	9
XV	2	3	4	5	6
XVI	2	2	4	4	4

M_2 : 未来 2 个龄级时各龄级的种群存活数, the number of surviving individuals at each age level after the next 2 age class; M_4 : 未来 4 个龄级时各龄级的种群存活数, the number of surviving individuals at each age level after the next 4 age class, ……

4.2 生命表和生存状况

种群生命表和存活曲线可以反映种群现实状况及种群对环境的适应机制。对生命表的分析表明,紫果云杉前期死亡率很高,随着年龄的增大,死亡及消失率减小幅度逐渐降低,生命期望值随龄级的增大先增大后减小,存活曲线为 Deevey-Ⅲ型,这与李荣等^[27]对天山云杉(*P. schrenkiana*)的研究结果相同,与曹广侠等^[12]的研究有一定差异。可见,种群存活曲线并非一类种群或某一生长阶段所固有^[21],环境因子可能是影响种群存活状况的主要因素^[28]。

紫果云杉种群幼苗丰富,虽为耐阴树种,但由于幼苗分布特点及幼苗群对光照和营养空间需求不断增加,竞争加剧导致强烈的“自疏和他疏”现象^[6,29],也不排除病虫害和极端天气的影响,仅少量个体进入小树阶段。此外,本次调查发现本区域紫果云杉大树枝下高普遍较低,幼苗、幼树长到一定高度后,除个体间相互竞争外还要与大树的下枝争夺生长资源和空间,这也很大程度上阻碍了幼龄个体顺利地进入林冠层。因此可以认为,由于空间、营养等资源限制及幼苗的竞争能力弱,致使幼龄个体无法向下一级林木大量转化^[27]已成为本区域紫果云杉种群更新和发展的“瓶颈”。紫果云杉幼苗耐阴性强,林下更新相对容易,但如何提高存活率使其能以较多的存活数和较高的质量进入小树及之后的生长阶段是现今急需研究的问题。

4 个生存函数比存活曲线更能直观、具体的反应种群结构与动态^[25]。生存分析表明,紫果云杉种群具有前期快速减少、中期后期稳定的特点,这与生命表及存活曲线的分析结果一致,与卢杰等^[1]对高山松和矢佳昱等^[7]对油松(*P. tabulaeformis*)等许多研究结果有所不同。根据从者福^[30]的研究可知,云杉天然林成熟林期

为 121—160 a, 而此次调查的紫果云杉树龄最大为 131 a, 即紫果云杉虽已生理成熟但尚未到达生理衰老期, 故危险率函数单调降低符合本区域紫果云杉林的生理特点。

4.3 种群动态与发展趋势

种群数量动态是种群个体生存能力与环境相互作用的结果^[31], 时间序列分析是研究种群未来年龄结构和发展趋势的理想手段^[1], 对植物种群动态预测具有较高的精准性^[23,32]。紫果云杉种群在未来 2、4、6、8 个龄级后, 个体数均有不同程度的增加, 种群数量动态值($V_{pi}=0.625$) 为正值进一步说明紫果云杉属于增长型种群。这与卢杰等^[1,33]对藏东南高山松和急尖长苞冷杉(*A. georgei*) 的研究结果相似。可见预见, 在保护好现有生存环境的前提下, 未来一段时间内, 紫果云杉种群有相对充足的幼龄个体维持后续龄级的更新, 保持种群的增长趋势。此外, 种群动态指数明显波动说明种群处于关键和敏感时期^[24], 在 V—VI 龄级, 经过环境筛选的林木已具有较强的生存能力, 自疏效应已不作为个体数减少主要因子, 其波动很可能是外力干扰所致, 在 IX—X 和 XI—XII 龄级, 存活的个体数量已相对很少, 少数个体的死亡都将影响到种群的动态走向。但从整个种群生存繁衍的角度来说, 老龄树死亡为树龄较小的个体占领上层空间资源提供了契机, 生存繁殖力更强的个体占据优势, 使整个群落形成较为闭合的、性能良好的动态循环系统^[7], 这将有利于紫果云杉种群更新和增长。

4.4 种群更新及保护建议

植物种群更新主要受种源、传播和建成的限制^[34], 幼苗补给及存活情况往往决定着种群更新的成败^[20]。尕海-则岔自然保护区的成立使本区域的紫果云杉天然林得到了较好的保存, 幼苗补给充足, 种群结构相对完整, 具有良好的延续性且仍有一定增长潜力。虽属于顶级群落, 紫果云杉幼苗对环境的影响却极度敏感^[10], 当渡过幼苗期并成林后其结构又极为稳定, 除破坏性灾害和人为因素外极少受其他因素影响。需要说明的是, 本区域紫果云杉分布区与尕海-则岔石林景区相邻且有交集, 林草过渡带围栏陈旧且损坏较多, 林内常见牲畜踪迹, 也偶见伐桩、倒木。由此可见, 除受自身生物学特性和环境阻力外^[35], 人为因子也通过影响幼苗、幼树的生存环境而左右着紫果云杉的更新与动态。因此可以推测, 尕海-则岔地区的紫果云杉种群更新主要受建成限制, 既幼苗、幼树阶段生长环境的限制^[34]。

鉴于此种现状, 建议在今后的经营中应当重点加强对幼苗生存环境的保护和改善, 提高幼苗质量和存活率才是种群保持增长的关键^[35]。因此, 可采取适当的人为干扰措施, 如人工间苗, 减小竞争, 改善幼苗生存环境, 减小环境阻力, 提高幼苗质量; 人工修枝, 增加大树枝下高高度, 为幼苗及幼树释放生长空间, 促进苗木成林; 人工间伐, 选择性的伐掉“老、弱、病、残”及个别“霸王树”等多余个体, 使林下较小的林木更多的进入林冠层, 提高中、成年树比例。同时, 加强保护管理, 避免过度的人为干扰, 防止游人踩踏和过度放牧等因素对幼苗及其环境造成不可逆的破坏, 严厉打击非法采伐、偷砍乱伐等行为。巩固并保护好现有的种群结构及生境状况, 释放种群增长潜力, 紫果云杉种群的增长趋势将进一步增加。

参考文献 (References):

- [1] 卢杰, 郭其强, 郑维列, 徐阿生. 藏东南高山松种群结构及动态特征. 林业科学, 2013, 49(8): 154-160.
- [2] 范繁荣, 潘标志, 马祥庆, 沈琼桃, 谢荣樟. 白桂木的种群结构和空间分布格局研究. 林业科学研究, 2008, 21(2): 176-181.
- [3] 滕毅, 张青, 亢新刚, 杨英军, 王全军. 长白山臭冷杉种群结构与动态. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(3): 49-56.
- [4] 张笑菁, 赵秀海, 康峰峰, 王娟, 贺自书, 马钦彦, 卢文敏, 药占文. 太岳山油松天然林林木的空间格局. 生态学报, 2010, 30(18): 4821-4827.
- [5] Harcombe P A. Tree life tables. BioScience, 1987, 37(8): 557-568.
- [6] 白卫国, 徐惠玲, 吴庆标, 李铁华, 李加博, 廖国勇. 广西雅长林区铁坚油杉种群结构分布研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2017, 41(3): 71-76.
- [7] 矢佳显, 韩海荣, 程小琴, 董玲玲, 田慧霞, 蔡钰柯, 康峰峰. 河北辽河源自然保护区油松种群年龄结构和种群动态. 生态学杂志, 2017, 36(7): 1808-1814.
- [8] 王桔红, 张勇, 崔现亮, 杜国祯. 不同海拔梯度糙皮桦和紫果云杉种子的萌发变异. 生态学杂志, 2009, 28(4): 589-594.

- [9] 严明, 张慧娟, 李俊臻, 刘诚. 甘南州高寒地区紫果云杉育苗技术. 甘肃林业科技, 2015, 40(1): 42-46.
- [10] 赵志江, 康东伟, 李俊清. 川西亚高山不同年龄紫果云杉径向生长对气候因子的响应. 生态学报, 2016, 36(1): 173-179.
- [11] 刘鑫, 包维楷. 青藏高原东部近林线紫果云杉原始林的群落结构与物种组成. 生物多样性, 2011, 19(1): 34-40.
- [12] 曹广侠, 林璋德, 张联敏. 甘南地区紫果云杉-岷江冷杉生命表. 生态学报, 1991, 11(3): 286-288.
- [13] 吴逸群, 刘迺发. 甘南则岔林区蓝马鸡冬季昼间行为观察. 动物学杂志, 2010, 45(3): 67-71.
- [14] 马斌. 甘肃甘南尕斯库勒湖-则岔国家级自然保护区有效性评价. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [15] Forst I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience*, 2000, 7(1): 38-44.
- [16] Wu J X, Zhang X M, Deng C Z, Liu G J, Li H. Characteristics and dynamics analysis of *Populus euphratica* populations in the middle reaches of Tarim River. *Journal of Arid Land*, 2010, 2(4): 250-256.
- [17] 李晓笑, 王清春, 崔国发, 杨传东. 濒危植物梵净山冷杉野生种群结构及动态特征. 西北植物学报, 2011, 31(7): 1479-1486.
- [18] 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [19] 李金昕, 吴定军, 章世鹏, 何显湘, 陈坚, 史清茂, 胥晓. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群生命表及动态分析. 植物研究, 2016, 36(1): 68-74.
- [20] 陈国鹏, 鲜骏仁, 曹秀文, 刘锦乾, 杨永红, 雷炜. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6475-6486.
- [21] Silvertown J W. *Introduction to Plant Population Ecology*. London: Longman Group United Kingdom, 1982.
- [22] 杨凤祥, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [23] 韩路, 王家强, 王海珍, 于振荣. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态. 生态学报, 2014, 34(16): 4640-4651.
- [24] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [25] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 王广艳, 张小平. 大别山五针松种群结构及动态研究. 长江流域资源与环境, 2016, 25(1): 55-62.
- [26] 李贵祥, 柴勇, 邵金平, 王元忠, 和丽萍, 方波. 大树杜鹃种群空间分布及生命表分析. 森林与环境学报, 2016, 36(3): 332-336.
- [27] 李荣, 罗惠文, 宋于洋, 李园园. 天山北坡天山云杉的种群结构特征和空间分布格局. 干旱区资源与环境, 2013, 27(1): 91-96.
- [28] 费世民, 何亚平, 陈秀明, 蒋俊明, 郭志华. 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, 2008, 32(1): 95-105.
- [29] 杨怀, 李意德, 许涵, 陈仁利, 骆土寿, 陈德祥, 缪宁, 盛大勇. 海南特有种东方琼楠种群结构特征. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1451-1457.
- [30] 从者福. 天山云杉林生长发育阶段龄级划分新探. 新疆农业科学, 1989, (4): 28-29.
- [31] Bierzychudek P. Plant biodiversity and population dynamics // Monson R K, ed. *Ecology and the Environment*. New York, NY: Springer, 2013, 8: 29-65.
- [32] 林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊. 水杉原生母树种群结构与动态. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1531-1538.
- [33] 卢杰, 潘刚, 罗大庆, 郑维列, 郭其强, 秦元丽. 濒危植物急尖长苞冷杉种群生命表分析. 水土保持研究, 2010, 17(5): 212-216, 221-221.
- [34] 李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. 生态学报, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [35] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 张海娜, 李善家. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, 2014, 34(15): 4272-4279.