植物生态学报 2008，32（1）95～105
Journal of Plant Ecology（*Chinese Version*）

秦岭水灾迹地油松和华山松更新种群数量特征

费世民[1] 何亚平[1] 陈秀明[1] 蒋俊明[1] 郭志华[2]
（1 四川省林业科学研究院，成都 610081）（2 中国林业科学研究院，北京 100091）

摘 要 不同植物种群种间比较研究利于揭示种群的形成机制和影响因素。该文研究了秦岭地区蔡玉河流域范家庄段水灾迹地恢复17年后群落优势种油松（*Pinus tabulaeformis*）和华山松（*P. armandii*）的种群数量特征。水灾灾后第一年（1989年）就有油松和华山松个体进入迹地，由于较大的高生长速度和侧生长速度，油松种群的平均高度和地径高于华山松，占据了较大的垂直和水平空间。相对来说，油松和华山松高度结构和径级结构模式不同，二者均是小个体数量居多，大个体数量极少，但油松中等大小个体多于华山松。油松和华山松种群的年龄结构模式不同，油松的为单峰右偏曲线，华山松的则近似于正态分布。坡向对油松的年龄结构模式没有影响，但对华山松种群有影响。油松和华山松种群不同高度级、径级和年龄级之间存在显著正或负相关关系，缺少一致性，表明种群大小结构不一定反映年龄结构。油松和华山松种群的密度动态和存活曲线类型一致，均为Ⅱ型，表明二者具有相同的种群动态。总体上说，油松和华山松具有不同的树种生物学特性，使得种群的大小结构和年龄结构不同，但对种群更新存活动态没有影响。

关键词 秦岭 种群 数量特征 油松 华山松 水灾迹地

QUANTITATIVE FEATURES OF POPULATIONS OF *PINUS TABULAEFORMIS* AND *P. ARMANDII* REGENERATED FOLLOWING WATER DAMAGE AT QINLING MOUNTAIN, CHINA

FEI Shi-Min[1], HE Ya-Ping[1], CHEN Xiu-Ming[1], JIANG Jun-Ming[1], and GUO Zhi-Hua[2]
[1]*Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China, and* [2]*Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*

Abstract ***Aims*** Comparison of populations of different plant species can reveal the formation mechanism and the influencing factors of the populations. We compared quantitative features of populations of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii*, which are the dominants in naturally regenerating communities, following water damage 17 years ago in part of the Fanjiazhuang section of the Caiyuhe Watershed of Qinling Mountain. We asked whether biological features of *P. tabulaeformis* and *P. armandii* influence the population size, age structure and population survival dynamics.

Methods We measured the height, basal diameter and age (number of whorled branches) of two individuals in a total plot area of 11 900 m^2 in 2005.

Important findings As a result of faster height and lateral growth, *P. tabulaeformis* had greater mean height and basal diameter than *P. armandii*, and individuals occupied larger vertical and horizontal space. The two populations had different height, diameter and age structures, and no consistenay, which indicated that size structure did not always reflect the age structure. The populations had different age structures, with that of *P. tabulaeformis* skewed to older trees and that of *P. armandii* in a near normal distribution. The age structure of *P. armandii* population was influenced by slope aspect, but that of *P. tabulaeformis* population was not. Both survivorship curves were the type Ⅱ, which indicated that both populations had similar survival dynamics. Therefore, the different biological characteristics of *P. tabulaeformis* and *P. armandii* led to different population size and age structure features, but not survival processes. This implied that environmental factors were the main determinants of population survival dynamics.

Key words Qinling Mountain, population, quantitative features, *Pinus tabulaeformis*, *P. armandii*, water damage

收稿日期：2006-04-20 **接受日期**：2007-10-19
基金项目：国家十五攻关项目（2002BA516A17-19）、国家自然科学基金重大研究计划面上项目（90211006）和国家林业局生态环境与资源实验室资助项目
E-mail：feism@163.com

在植物种群生态学中,种群特征是指植物种群的空间分布特征、数量特征和遗传特征。种群数量统计学是种群生态学的核心,主要探讨种群的出生、死亡、迁移、性比、年龄结构、大小结构等在时间和空间上的数量变化规律。种群数量特征,如密度、高度结构、年龄结构、径级结构、存活数和死亡数等,都从不同的侧面表征了种群个体数量的分配状况、形成过程和发展趋势,这些种群参数对于揭示种群的形成机制和维持机制具有重要意义。目前,单个物种的种群数量特征研究已经很多,涉及许多物种,如长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*)(肖宜安等,2004)、栲树(*Castanopsis fargesii*)(刘智慧,1988)、马尾松(*Pinus massoniana*)(董鸣,1988)、黄山松(*Abies huwangshanensis*)(罗世家等,1999)、秦岭冷杉(*A. chensiensis*)(张文辉等,2005)、岷江冷杉(*A. faxoniana*)(程伟等,2005)、天山云杉(*Picea schrenkiana*)(李建贵等,2001)、米槠(*Castanopsis carlesii*)(毕晓丽等,2001)、银杉(*Cathaya argyrophylla*)(谢宗强等,1999)、长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)(吴承桢等,2000)、毒药树(*Slandenia celastrifolia*)(陈国科和彭华,2006)、岷江柏(*Cupressus chengiana*)(袁志忠等,2004)、丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)(闫淑君等,2002)、油松(*Pinus tabulaeformis*)(马丹炜,1999)、白桦(*Betula platyphylla*)(孙冰等,1994)、川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)(刘兴良等,2005)、*Pinus nelsoni*(Suzan-Azpiri *et al*., 2002)等。基于探讨物种生物学特性对种群数量特征及其演替更新过程影响研究的需要,对多个种群特征进行比较研究极为必要,国外近期无相关报道,但这种比较需要满足以下两个条件:1)这几个种可以在特定空间尺度上共存;2)具有裸地(原生裸地,或者是次生裸地,但对研究物肿来说是相对原生的)提供相同的存活和定居环境。在一定程度上说,山地森林区水灾迹地及其主要树种入侵、存活和定居的更新过程为研究这一问题提供了机会。到目前为止,种间种群数量特征的比较研究还未出现。

秦岭九华山东坡是"8.14"水灾(1988 年 8 月 14 日蔡玉河水灾)的起源区,洪水和泥石流使得河溪生态系统及沟坡地带的林地表层富含繁殖体的土层全部卷走,演变为次生裸地。蔡玉河流域范家庄段的主要植被类型为常绿针叶落叶阔叶林,为次生林,针叶树以油松和华山松(*Pinus armandii*)为主。一般来说,土壤种子库中各类种子及其附属体分布在表层凋落物层和 0 ~ 10 cm 土层中(费世民等,2004;费世民,2004)。但由于华山松和油松都是依赖种子繁殖,即使该裸地剩余土层里含有植物繁殖体,也不包括这两个种的种子,相对这两个种来说是原生裸地。油松种子小,具翅,风传播,华山松种子较大,动物传播。油松和华山松的枝叶形态数量、材质等方面也各不相同,因此二者树种生物学特性明显不同。秦岭为油松和华山松分布的交汇区,在一些群落中常见其混交共存,以油松或华山松占优势(兰国玉等,2005;雷瑞德等,1996)。"8.14"水灾距今 17 年,从最早定居的物种至今年龄最多不过 16 年,除了几株油松结实外,其余均未到结实年龄,个体入侵完全依赖外界种源。这个水灾干扰迹地的植被恢复过程为研究树种生物学特性对种群更新过程和种群特征影响提供了绝好材料。

本文借助"8.14"水灾迹地更新恢复 17 年后的群落样地,研究了两种主要天然更新树种——油松和华山松的种群数量特征,利用水灾迹地这一同样的环境背景和类似裸地的立地条件来探讨以下两个问题:1)油松和华山松树种生物学特征对种群大小结构和年龄结构的影响;2)油松和华山松树种生物学特性对种群更新动态的影响。最后,在此基础上综合分析了树种生物学特性在种群形成中的作用。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于秦岭北坡九华山东坡的蔡玉河流域,该流域全长约 20 km,属于柞水县九间房乡的全部范围。秦岭北坡属于暖温带半湿润地区,年平均气温 6 ~ 8 ℃,降水主要集中在夏秋两季,北坡为背风坡,年降水量比南坡少 200 ~ 400 mm。油松和华山松在秦岭分布比较广,主要分布于海拔 1 100 ~ 2 100 m 的中山地带,主要土壤类型为黄棕壤和棕壤。主要植被类型为常绿针叶落叶阔叶林,主要组成树种有油松、华山松、锐齿槲栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)、漆树(*Toxicodendron* sp.)、山杨(*Populus* sp.)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、青榨槭(*Acer davidiana*)、毛柳(*Salix capre*)和河柳(*S. gilgiana*),还有核桃(*Juglans cathayensis*)和板栗(*Castanea mollissima*)等经济树种。秦岭的油松和华山松林群落类型和结构特征见参考文献(雷瑞德等,1996;兰国玉等,2005)。

"8.14"水灾迹地经历 17 年后,自然恢复植被郁闭度较小,平均为 0.34,浮动在 0.2 ~ 0.5 之间,乔木

高度平均为 7.69 m(5.25 ~ 12.00 m)；灌木平均高度为 2.38 m(1.65 ~ 3.10 m)，平均盖度为 47.18%(20% ~ 65%)；草本平均高度为 1.01 m(0.9 ~ 1.2 m)，草本盖度为 85.32%(72.5% ~ 100%)(表 1)。庙沟、阳坡沟、筒子沟、崔家后沟、下头沟 5 条主要小流域植被状况良好，主要树种为油松、华山松、杨树、柳树(毛柳和河柳)、白桦(主要在阴坡)、核桃等，阳坡小流域和河道杨树和山杨树生长速度较大，占领上层空间，部分油松和华山松暂居灌木层。油松和华山松是同属的松科植物，完全依靠种子繁殖，种子来自于水灾迹地两侧的油松和华山松林，尽管在不同河段存在差异，但总体上密度较大，平均密度分别为 1 376 株·hm^{-2}(油松为 151 ~ 2 466 株·hm^{-2})和 1 045 hm^{-2}(华山松为 35 ~ 2 983 株·hm^{-2})。

1.2　研究方法

华山松和油松种群特征数据收集在该流域上游范家庄段水灾迹地，该段长度约 700 m，把区域洪水和泥石流涉及的主要河溪生态系统包括在内，该地主要河溪生态系统分布示意图如图 1 所示。范家庄段主要为庙沟、阳坡沟、筒子沟、崔家后沟和下头沟 5 条主要小流域；河道作为蔡玉河流域主河段的一部分，单做一个调查类型。由于河溪小流域水灾中泥石流发生的范围和形状不规则，长度不等，宽在约 1 ~ 15 m 之间、河道宽度在 5 ~ 40 m 之间浮动，固定样地调查法难以得到运用，只能在全样地进行每木检尺，调查全部水灾迹地油松和华山松的苗木特征数据。调查样地为小流域主沟部分全部泥石流更新恢复群落样地，考虑到工作量，以溪流为界，庙沟、下头沟、阳坡沟调查左侧，崔家后沟、筒子沟调查右侧，河道调查两侧。水灾迹地灾后恢复植物群落概况和环境特征，如乔木、灌木、草本、裸石面积分段调查，求其平均值。样地面积根据估测的宽度平均值和长度进行计算，各小流域平均宽度、长度和样地面积如表 1 所示。对所选样地里油松和华山松进行每木检尺，测定油松和华山松的地径和高度。计算轮枝数测定年龄(一年仅一个生长季，一轮就代表生长一年，苗木年龄小，枝下高较小，轮枝清楚，以轮枝数量计数年龄极为准确)。两个种均为自然种群，没有人为砍伐，仅在筒子沟小流域的几株油松被砍伐，可忽略不计。取样面积共 11 900 m^2，测量油松 1 226 株，华山松 772 株。

油松和华山松的高度级划分以 0.5 m 为单位均匀划分，如 $0 \leqslant H < 0.5$ m 为第一级，$0.5\ \text{m} \leqslant H < 1.0$ m 为第二级，共划分为 16 级。地径以 1.3 cm 为单位均匀划分，如 $0 \leqslant D < 1.3$ cm 为第一级，$1\ \text{cm} \leqslant D < 2.6$ cm 为第二级，分别统计每一级的个体数目，共划分 16 级。划分油松和华山松高度级、径级的 16 级的目的是和种群 16 年的生长发育时间相对应，便于分析高度、径级和年龄结构之间的一致性。把油松和华山松更新种群各年龄级的个体数目进行标准化，以年龄级为横坐标，阳坡、阴坡和总体标准化存活数为纵坐标绘制存活曲线。传统种群的大小级和

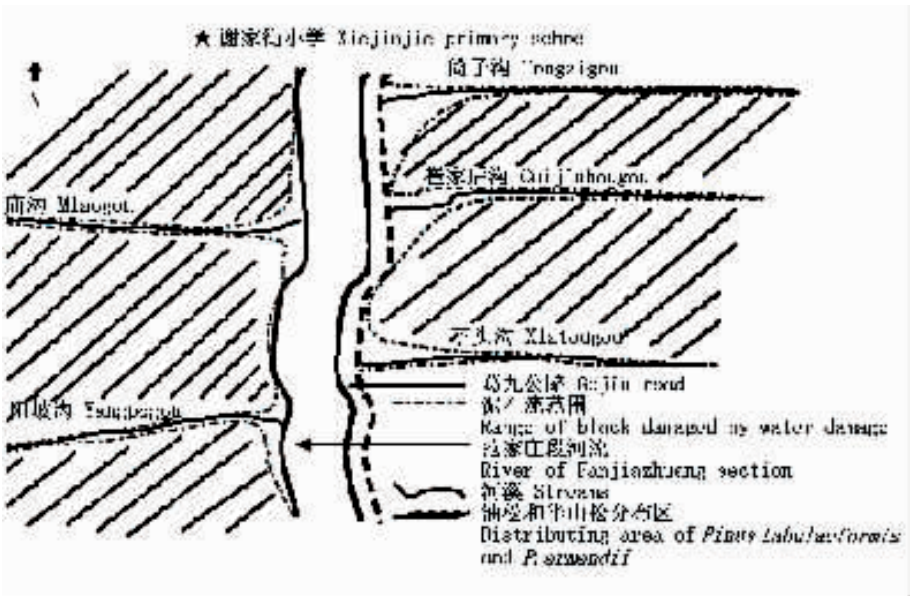


图 1　蔡玉河流域范家庄段油松和华山松种群调查地点分布示意图

Fig. 1　Distribution sketch map for study sites of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations in Fanjiazhuang section, Caiyuhe Watershed

表 1 蔡玉河流域范家庄段主要河溪水灾灾后植被恢复的群落环境特征

Table 1 Community and environment characteristics of the main riparian ecosystems regemerated following water damage in Fanjiazhuang section, Caiyuhe Watershed

	筒子沟 Tongzigou	崔家后沟 Cuijiahougou	下头沟 Xiatougou	阳坡沟 Yangpogou	庙沟 Miaogou	河道 River road
郁闭度 Canopy density	0.36	0.40	0.20	0.50	0.45	0.10
乔木高度 Height of trees (m)	6.07	5.50	5.25	8.00	9.30	12.00
灌木高度 Height of shrub (m)	2.02	2.40	1.65	3.00	3.10	2.10
灌木盖度 Coverage of shrub (%)	65.0	56.3	32.5	53.0	56.3	20.0
草本高度 Height of grass (m)	0.98	1.00	0.95	1.00	0.90	1.20
草本盖度 Coverage of grass (%)	82.0	84.4	90.0	83.0	72.5	100.0
裸石面积 Area of bare land (%)	65.0	35.6	35.0	60.0	55.0	90.0
坡向 Aspect	西 West	西 West	西 West	东 East	东 East	–
长度 Length (m)	500	400	400	300	600	700

年龄级划分要考虑种群年龄阶段的差异,岷江柏种群大小级划分时参考了个体大小和年龄之间的对应性,大小级间距不等(袁志忠等,2004)。米槠种群依据等距离的大小结构划分来直接代替年龄级(毕晓丽等,2001)。一般来说,受到空间异质性的影响,天然更新种群个体生长发育速度各异,个体大小和年龄之间存在异速关系,种间和种内的个体大小和年龄阶段的关系可能很难确定。为了比较和探讨这一关系,本研究就进行油松和华山松种群的大小结构的等距离划分,同时还参照了年龄划分等级,均划分为 16 级。

1.3 数据分析

本文数据用 Microsoft Excel 2003 作图。为了探讨油松和华山松种群的年龄分布特点,对油松和华山松种群和阴阳坡种群的密度动态、高度结构、径级结构及年龄结构进行了回归分析,绘制曲线,但阴坡和阳坡华山松种群无法进行回归分析,仅绘制移动平均图,以示变化趋势。还把标准化存活数和年龄对应绘制存活曲线,并通过回归确定存活曲线类型,以便分析油松和华山松种群的入侵、存活和定居过程,并进行比较;还对阴、阳坡的油松和华山松种群分别绘制了存活曲线和进行了回归分析。除了把高度级和径级划为与年龄相同的 16 个等级以外,还把高度结构、径级结构和年龄结构绘制在一个图上,并回归曲线,以便分析三者的一致性。用 SPSS 进行高度级、径级和龄级之间的相关系数计算和显著性检验。

2 实验结果

2.1 油松和华山松种群的密度动态

"8.14"水灾迹地经过 17 年的自然恢复,目前调查个小流域样地的油松和华山松密度平均为 1 376 和 1 045 株·hm^{-2}。油松和华山松种群的密度动态变化趋势如图 2 所示。油松和华山松种群随自然更新恢复时间的延续,种群密度持续稳定上升,密度变化曲线符合三次多项式模型。油松的密度增长快于华山松的密度增长,总体上油松的种群密度高于华山松。

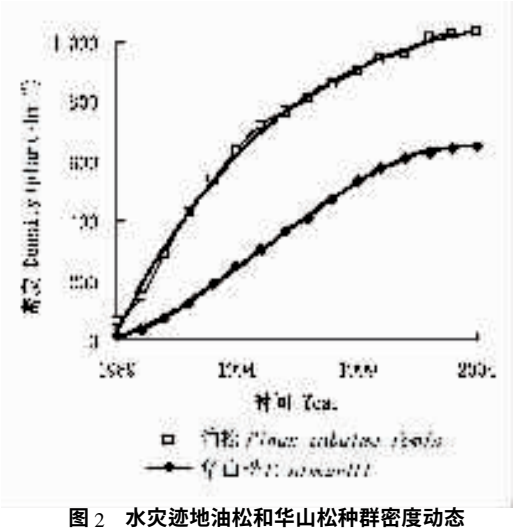


图 2 水灾迹地油松和华山松种群密度动态

Fig.2 Density dynamics of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

2.2 油松和华山松种群的高度和径级结构

种群的高度结构能反映种群占据垂直和水平空间的状况和能力。华山松的平均高度为 1.43 m (n = 772),其中阴坡为 1.52 m (n = 389),阳坡为 1.38 m (n = 195);平均高生长速率为 0.15 m·a^{-1}。油松的平均高度为 3.14 m (n = 1 226,包括河道),其中阴坡为 3.61 m (n = 461,不包括河道),阳坡为 2.87 m (n = 593,不包括河道);平均高生长速率为 0.27 cm·a^{-1}。油松和华山松种群高度级分布模式

不同，二者拟合的曲线明显不同，均为多项式（图3）。华山松高度级曲线变化开始较急，慢慢变得平滑；油松种群高度级的曲线变化开始较为平缓，高度级到9以后便开始陡然下降。从曲线模式来看，华山松种群高度较低的个体比例占多数，而中等和较高的个体较少；而油松较低和中等的个体比例占多数，较高的个体数量较少。由于油松高生长速度较快，种群平均高度较大，占据垂直空间的能力优于华山松。种群的径级结构能反映种群占据水平空间的状况和能力。华山松更新种群个体的平均地径为2.86 cm（n = 772），平均侧生长速率为0.28 cm·a^{-1}；油松的平均地径为6.83 cm（n = 1226），平均侧生长速率为0.63 cm·a^{-1}。水灾迹地油松和华山松种群的径级分布模式不同，总体变化趋势一致，曲线符合多项式模型。随着径级增大，油松和华山松开始时小径级的个体数量较多，但都陡然下降，此后变化模式便有不同（图3）。华山松个体数量继续逐渐下降，而油松却又回升，变化平稳，最后下降较快。华山松更新种群小径级个体数量较多，中等径级和大径级的个体较少；而油松则是小径级和中等径级的个体数量较多，大径级个体数量较少。由于油松的侧生长速率较大，油松更新种群的平均地径较大，占据水平空间的能力优于华山松。

2.3　油松和华山松种群的年龄结构

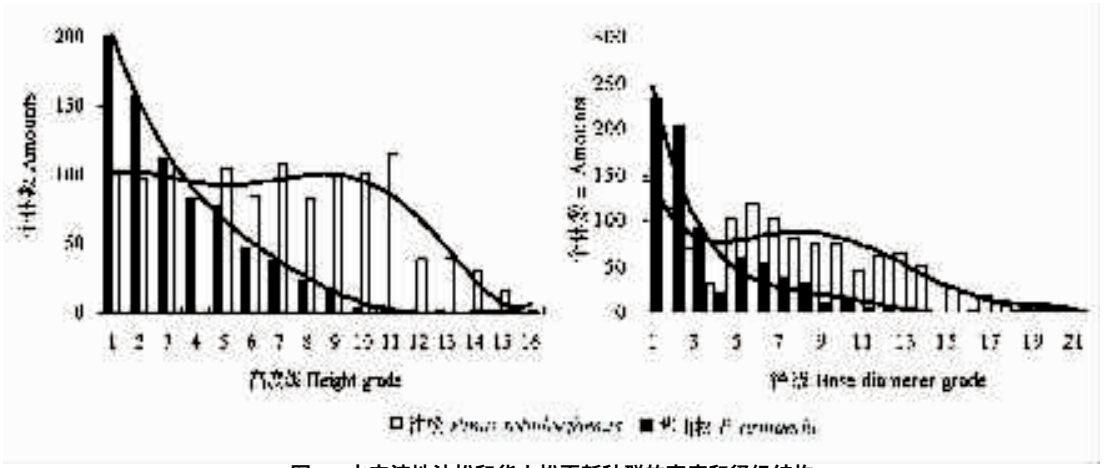


图3　水灾迹地油松和华山松更新种群的高度和径级结构

Fig.3　Structure of height and base diameter grade in *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

油松更新种群个体的平均年龄为10.8年，其中阴坡平均年龄为11.55年，阳坡为11.36年。华山松为12.2年，其中阴坡平均年龄为8.97年，阳坡为9.25年。蔡玉河流域范家庄段水灾迹地更新恢复种群油松和华山松的年龄结构如图4所示，二者拟合的曲线模式明显不同，均为单峰曲线，华山松为接近于正态分布，而油松为单峰偏右。华山松种群中年龄较小和较大的个体数量相对较少，而年龄中等的个体占多数。油松种群中年龄较小的个体数量较少，中等的个体数量稍多，而年龄较大的个体数量最多，但年龄最大的个体数量稍有下降（图4）。通过对蔡玉河流域范家庄段不同坡向油松和华山松年龄结构模式的树种差异进行对比分析，发现油松和华山松的阴坡种群年龄结构模式和油松和华山松种群总体的年龄结构模式较为一致，只是华山松年龄分布偏右（图5）。阳坡种群在油松和华山松年龄结构之间差异极为明显，油松还为单峰曲线偏右，但华山松个体数量随年龄变化不明显，波动不大（图5）。

油松年龄结构的这一模式不存在坡向差异，筒子沟、崔家后沟和下头沟这些阴坡水灾迹地的种群数据和庙沟、阳坡沟这些阳坡种群的统计数据的年龄结构都为这一模式（图6）。华山松种群的年龄结

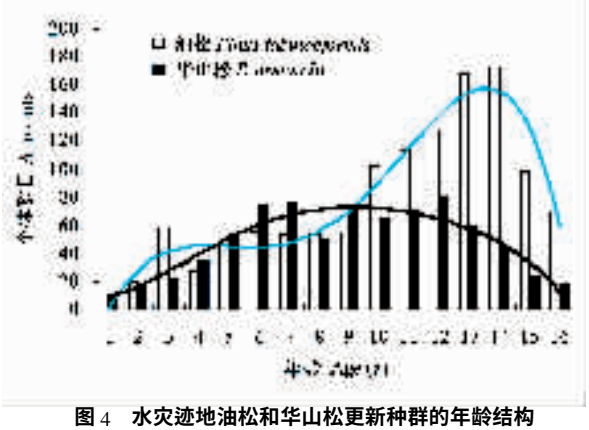


图4　水灾迹地油松和华山松更新种群的年龄结构

Fig.4　Age structure of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

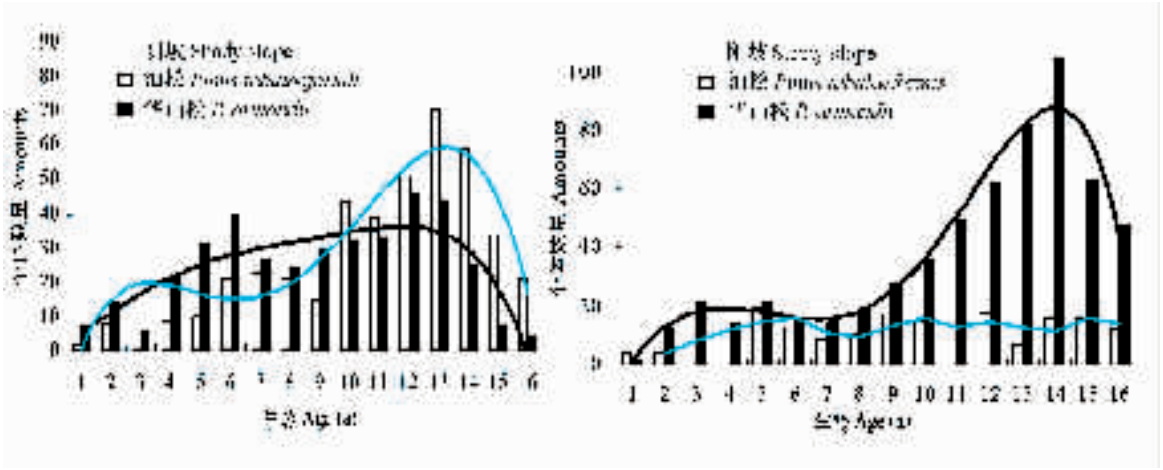


图 5 水灾迹地油松和华山松阴阳坡种群年龄结构的树种差异

Fig.5 Species differences of age structure between *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

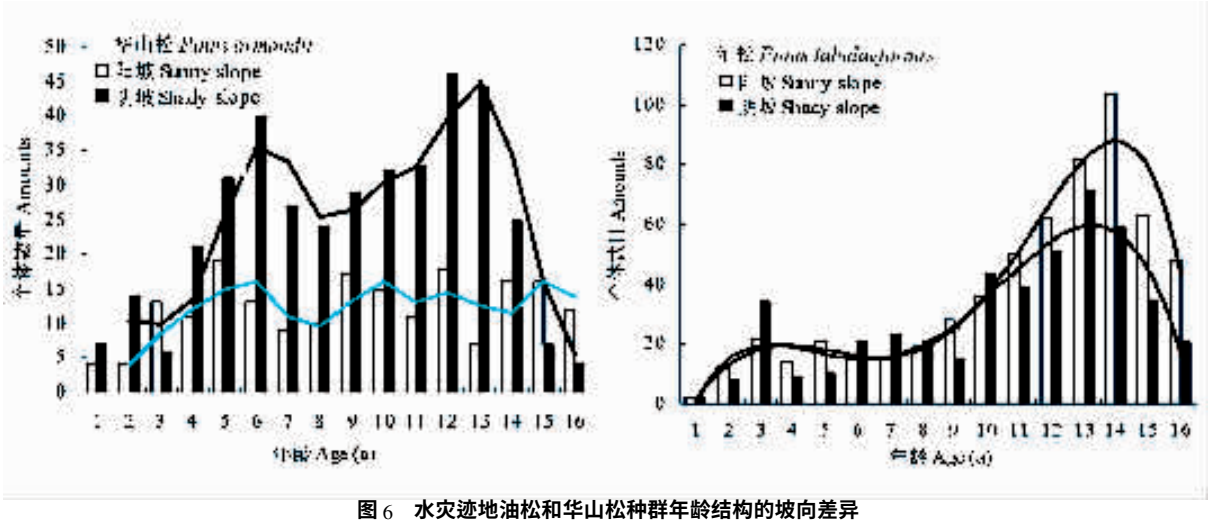


图 6 水灾迹地油松和华山松种群年龄结构的坡向差异

Fig.6 Aspect differences of age structure between *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

构模式存在坡向差异,阳坡为波浪形,但总体平稳;阴坡为双峰形,起伏较大。因此,油松种群在阴坡和阳坡以及总的种群年龄结构模式中均表现出稳定的单峰曲线,而华山松种群年龄结构不稳定,阴坡波动大,而阳坡平稳。

在高度和地径分级时充分考虑了高度级、径级和年龄级的对应性,统一把二者化为 16 级,与龄级一致。把油松和华山松种群的高度结构、年龄结构和径级结构分种绘制在一起,就可以得到图 7。华山松更新种群不同径级和高度级个体数目变化大体类似,相关系数高达 0.918($p < 0.01$);而不同年龄级和高度级、年龄级和径级个体数目之间相关系数较低,分别为 -0.543($p = 0.03$)和 -0.573($p = 0.02$)。油松更新种群不同高度级和径级、高度级和龄级,以及径级和龄级之间相关系数分别为 0.709($p < 0.01$)、-0.755($p = 0.01$)和 -0.528($p = 0.035$)。相关分析结果表明,油松和华山松更新种群不同高度级和径级个体数目之间存在显著的正相关,但在径级和龄级、高度级和龄级个体数目之间存在显著的负相关。因此,水灾迹地更新恢复油松和华山松种群高度级和径级与龄级结构的曲线之间一致性均较差,相关系数低(尽管都达显著水平),高度级和径级与年龄级之间数量变化趋势一致性程度不高。

2.4 油松和华山松种群的存活曲线

油松和华山松的存活曲线均为Ⅱ型,符合直线方程:$y_{华山松} = -73.708x + 1\ 189.7$($r = 0.99$);$y_{油松} = -62.019x + 1\ 200$($r = 0.96$)(图 8)。结果表明,在水灾迹地更新种群入侵、存活和定居的 17 年间,每个龄级定居的油松和华山松个体数目较为稳定。存活曲线类型不存在坡向差异,阴坡种群和阳坡种群均符合直线方程 在阴坡,$y_{油松} = -56.637x +$

1 191.3(r = 0.93)，$y_{华山松}$ = −65.158x + 1 130.1(r = 0.996) 在阳坡，$y_{油松}$ = −62.728x + 1 192.4(r = 0.96)，$y_{(华山松)}$ = −73.047x + 1 181.8(r = 0.99)(图 9)。从图 8 和图 9 还可以看出，油松的存活曲线总是位于华山松的上方，这是一个稳定的特征。该结果表明，同一时期油松的定居和存活均大于华山松，水灾干扰后先锋树种油松和华山松入侵和定居迹地的能力不同，导致其存活曲线类型稍有差异。此外，水灾迹地油松种群的存活曲线为曲线，但又和存活曲线的Ⅲ型差别很大(前期存活率高，但持续时间不够长)，在进行直线回归时，得出直线方程。

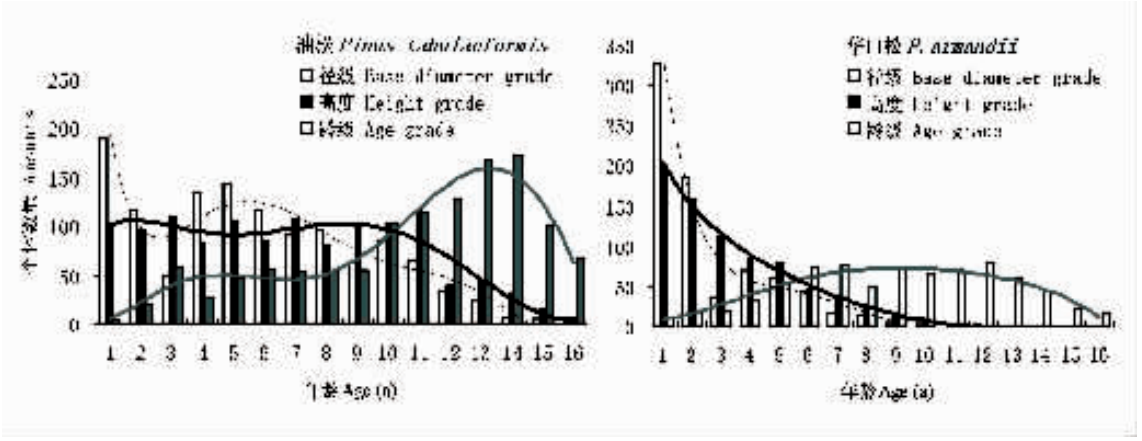


图 7　水灾迹地油松和华山松种群径级、高度和年龄结构的种内比较

Fig.7　Comparison within species among the diameter, height and age structures of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

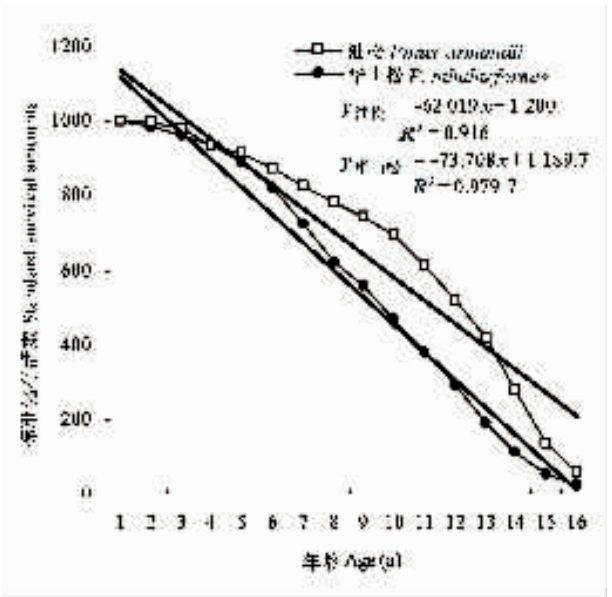


图 8　水灾迹地油松和华山松种群的存活曲线

Fig.8　Survival curve of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage

3　讨　论

植物种群的数量特征(即表现结构)是现时和过去生物和非生物环境因素共同作用的结果，是种群发育过程中每个个体实现其增长机会的一种表达，也是对立地条件优劣及植物对环境适应性的反应(张文辉等，2004)。过去对种群数量特征的研究主要局限在单个物种种群数量特征的描述上，主要用于分析和揭示重要物种的濒危机制，或者探讨种群形成、维持和发展趋势。不同种群数量特征间的比较研究有利于揭示种群形成和维持机制，探讨种群形成的影响因素，这种比较研究可以从种内种群和种间种群的比较两方面入手。关于不同种内种群的研究已见不同群落类型的白桦种群(孙冰等，1994)、不同群落的油松种群(马丹炜，1999)和不同群落的太白红杉(*Larix chinensis*)种群(张文辉等，2004)、川滇高山栎种群海拔的差异(刘兴良等，2005)、不同人为干扰下的毒药树种群(陈国科和彭华，2006)等。由于缺乏严格比对和一致性环境背景，种间种群特征的比较研究还较少见，而这种研究有利于分析不同物种生物学特征对种群形成的作用机制。水灾是一种重要的自然干扰形式，水灾发生后一次性产生了连续性、大面积的次生裸地，成为其它物种入侵、定居和竞争的场所，不同入侵种群均具有一致的环境背景。

水灾迹地具有相同的立地条件，油松和华山松为同属物种，在进化上亲缘关系较近。油松在秦岭及其以北地区分布，华山松在秦岭及其以南地区分布，可能油松耐旱和耐寒特性优于华山松，二者具有

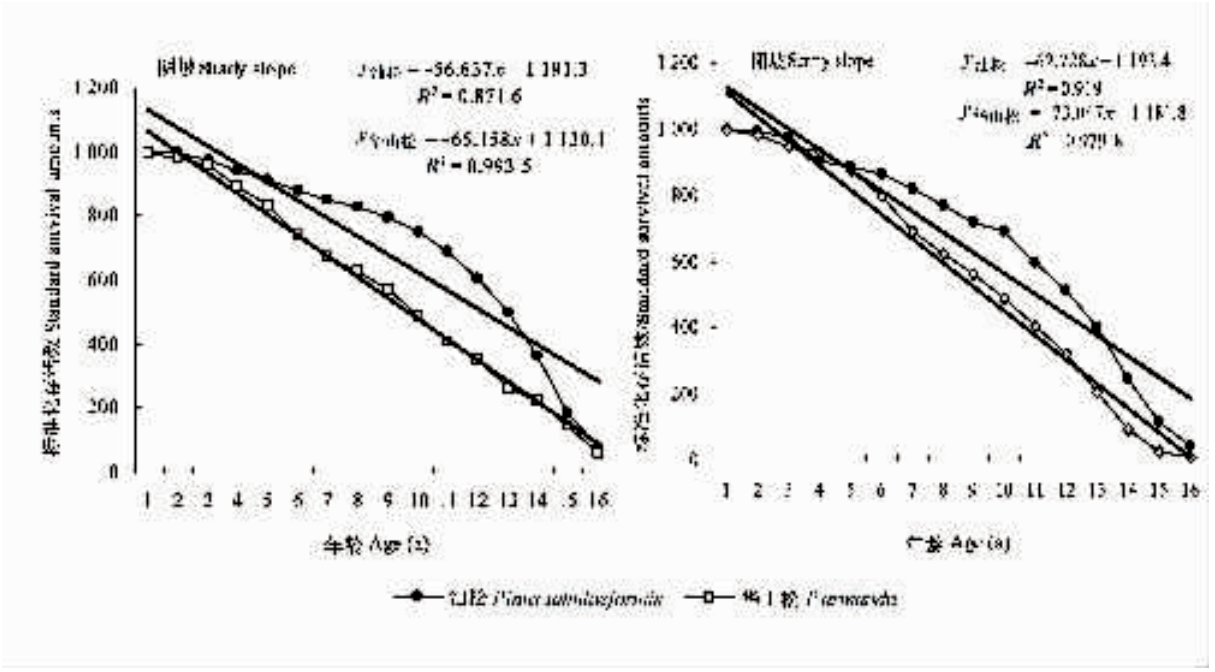


图 9 水灾迹地阳坡和阳坡油松和华山松种群的存活曲线

Fig. 9 Survival curve of *Pinus tabulaeformis* and *P. armandii* populations regenerated following water damage in sunny and shady slope

不同的树种生物学和生态学特性。根据植物更新生活史模型,种子生产、种子传播、幼苗建成、幼树生长和树木成熟均是植物更新的重要环节,也是影响种群更新的因素(肖治术等,2003)。水灾迹地立地条件相同,油松和华山松种子具有相同的种子萌发、幼苗建成和幼树生长条件。水灾迹地两侧均为华山松和油松次生林,种源较为稳定,但其种子生产能力可能存在树种差别。油松为风传播种子,华山松为动物传播种子,显然前者传播效果稳定可靠;后者受取食动物本身习性和环境因素影响,对华山松种子传播稳定性差。这两点因素使得华山松种群在1989 ~ 1995 年间入侵、存活和定居水灾迹地的能力不如油松,此期间华山松个体数目较少。随着草本植物的入侵,以及其它树种的定居,竞争加剧,种源稳定的油松定居数量下降,并一直持续到 2004 年。华山松在 1995 年以后定居能力和油松相当,2000 年后开始下降。因此,油松和华山松更新种群的年龄结构曲线明显不同,油松大龄个体较多,单峰偏右,而华山松种群中等年龄个体占优,近似于正态分布。与华山松相比,油松具有较大的高生长和侧生长速率,相应地占据了较大的垂直空间和水平空间,定居水灾迹地的能力强于华山松。

坡向对华山松入侵和定居水灾迹地影响较大,而对油松没有影响。在阴坡,华山松和油松种群年龄结构和总体年龄结构一致;在阳坡,油松年龄结构和总体种群结构曲线一致,而华山松种群的年龄结构和总体种群稍有差异。对于油松来说,阴阳坡的年龄结构一致;对于华山松来说,阴阳坡种群的年龄结构差异较大。因此,坡向对年龄结构的影响即存在树种间差异,也存在种内差异。就种子传播途径来说,坡向对动物传播种子的华山松影响较大,而对风传播种子的油松影响较小。华山松年龄结构的坡向差异可能受以下因素的影响:1)华山松种子的传播动物可能存在坡向差异;2)华山松种子发芽和幼苗建成可能受光温水等微环境气候条件的影响,这种影响存在坡向差异;3)阴、阳坡华山松的种子来源(生产量)存在差异。这些因素都可能使得华山松种群定居水灾迹地的能力存在阴阳坡的差异和阴阳坡年龄结构不同。

水灾迹地油松和华山松种群的高度结构、年龄结构和径级结构在树种内部表现得也不一致(图 6)。总体上,油松和华山松种群高度结构和径级结构之间存在极显著正相关,而高度结构和年龄结构、径级结构和年龄结构之间存在显著负相关。显然,油松和华山松种群的高度结构、径级结构和年龄结构存在较大的差异。一般来讲,年龄大的个体高度和地径较大,种群特征如高度、地径和年龄结构之间可能存在一致性,至少在树种内部存在这种关系。

但受到群落环境和立地空间异质性的影响，一部分个体生长速度极快或者极慢，影响了高度、地径和年龄之间的关系。油松和华山松种群的高度结构、径级结构和年龄结构之间不存在一致性。由于年龄和地径之间关系的曲线性，岷江柏径级结构和年龄结构之间也不存在一致性，作为龄级划分指标编制生命表会存在误差（袁志忠等，2004 ;程伟等，2005）。也基于这个原因，油松和华山松种群的存活曲线没有使用树高和径级作为龄级的代用指标，直接使用年龄。

存活曲线表征种群的入侵、存活和定居过程中的存活数量和死亡数量，利于分析种群在更新过程中的动态。按照 Krebs（1985）的划分，存活曲线类型的划分可分为以下 3 类：Ⅰ型为凸型，Ⅱ型为对角线型，Ⅲ型为凹型，分别表示 3 类不同的种群动态变化过程。Ⅲ型或凹型表示幼体死亡率很高，而成体死亡率很低的种群；Ⅱ型或者对角线型则表示在不同年龄阶段的死亡率较为稳定。树木的存活模式多数为Ⅲ型，如岷江冷杉（程伟等，2005）、天山云杉（李建贵等，2001）、秦岭冷杉（张文辉等，2005）、米楮（毕晓丽等，2001）等，或者Ⅱ型如银杉（谢宗强等，1999）、长苞铁杉（吴承桢等，2000）、岷江柏（袁志忠等，2004）、栲树（刘智慧，1988）、丝栗栲（闫淑君等，2002）、黄山松（罗世家等，1999）等。由于水灾迹地群落历史较短，入侵物种种间的群落关系松散，油松和华山松种群年幼，死亡率较为稳定，属于Ⅱ型。这种种群个体存活模式不存在树种差异和坡向差异（图 7，图 8）。这也表明树种生物学特性不会影响到存活曲线的类型，水灾迹地油松和华山松更新种群的存活曲线类型一致。前人研究结果表明，天山云杉、岷江冷杉、长苞铁杉、银杉、岷江柏、丝栗栲、黄山松、秦岭冷杉等这些树种生物学特性不同的植物树种存活曲线类型不同，有的为Ⅲ型，有的为Ⅱ型。因此，影响存活曲线类型的可能主要是环境因素，而不是树种生物学特性。先锋树种白桦和油松在不同演替阶段的群落中，种群结构极为不同，油松和白桦占主体的群落中种群结构稳定，在针阔叶树林中油松和白桦逐渐衰退，表现为过度种群（孙冰等，1994 ;冯丹炜，1999）。进一步分析油松种群标准化存活个体随龄级变化趋势后发现，油松种群存活曲线为Ⅱ型，但青杄（*Picea wisonii*）林油松种群的存活个体数却在Ⅰ和Ⅱ龄级之间呈现大幅度降低，Ⅱ和Ⅲ龄级之间变化较小，类似于Ⅲ型（马丹炜，1999）。因此，存活曲线类型可能和种群的发展阶段有关，受树种生物学特征影响不大，与环境因素关系密切。环境因素中人为干扰在人类对自然影响加剧的情况下，对种群存活动态影响显著，有的甚至使种群处于濒危状态。毒药树（陈国科和彭华，2006）和长柄双花木（肖宜安等，2004）研究就说明这一点，充分证明了人为干扰影响了种群存活动态。

油松和华山松种群密度在水灾迹地植被自然更新恢复过程中，均是稳定上升，但油松在 2004 年的密度明显高于华山松，占据相对优势。马尾松的种群密度随种群年龄的变化先表现为幂函数，随后表现为指数函数，种群密度先大幅度上升，后来逐渐由快速下降变为平稳下降（董鸣，1988）。由于水灾迹地油松和华山松种群自然更新恢复时间较短（仅仅为 16 年），其密度动态仅仅表示种群处于发展的初期——稳定增长期。但从 2004 年种群存活的个体数目极少来看，此后油松和华山松个体再侵入迹地的可能性很小。因此，可以预测水灾迹地油松和华山松种群可能要经历激烈的竞争而进入强烈的自疏和他疏阶段。

已有的研究结果表明，种群的数量特征受环境因素，如乔木层郁闭度、土壤厚度、土壤 pH 值、土壤含水量、平均降雨量、人为干扰等的影响（张文辉等，2004）。此外，群落环境也会影响到共存物种的种群结构，在林肯国家森林公园优势种 *Quercus gambelii* 的存在使得林下光照较弱、缺少林隙和红鹿觅食，使得其它种幼苗更新困难，种群停留在幼树阶段，呈现非正态分布（Ryniker *et al*., 2006）。水灾迹地类似于裸地，环境因素和立地条件一致，油松和华山松更新种群数量特征的差异反应在二者树种生物学特征的差异上。本研究结果表明，树种生物学特征，如种子特征和个体生长速度等的差异使得油松和华山松种群入侵、存活和定居水灾迹地的过程不同，会影响到种群的大小结构和年龄结构。但立地条件相同，不同的树种生物学特性没有影响到油松和华山松的存活曲线的类型，存活曲线的类型可能主要受环境因素的影响。近期，种群动态模拟结果表明，不同时间和空间尺度上的环境变异均会影响到生境质量，进而对种群动态施以复杂的影响，形成和维持现时的种群数量特征（De Falco *et al*., 2006）。本文通过对两树种种间种群数量特征的比较研究也间接地证明了环境因素在决定种群更新过程中的重要作用，同时树种特性本身也起着决定性作用，这似乎表明在种群水平上，“基因型（树种生物学特征）+ 环境饰变（环境影响）= 表现型（现时种群数量特征）”仍然是决定和维持种群现时特征的机制。

参 考 文 献

Bi XL (毕晓丽), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承桢), Yan SJ (闫淑君) (2001). Life table analysis of *Castanopsis carlesii* population in Wuyishan. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 9, 243 – 247. (in Chinese with English abstract)

Chen GK (陈国科), Peng H (彭华) (2006). Quantitative characteristics of two populations of *Slandenia celastrifolia* under different levels of human disturbance. *Journal of Plant Ecology* (formerly *Acta Phytoecologica Sinica*) (植物生态学报), 30, 426 – 431. (in Chinese with English abstract)

Cheng W (程伟), Wu N (吴宁), Luo P (罗鹏) (2005). Survival analysis of *Abies faxoniana* populations near timerline on the upper minjiang river. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 29, 349 – 353. (in Chinese with English abstract)

De Falco I, Della Cioppa A, Tarantino E (2006). Effects of extreme environmental changes on population dynamics. *Physica A*, 369, 619 – 631.

Dong M (董鸣) (1988). A preliminary demographic study on *Pinus massoniana* at Jinyun Mounatain, Sichuan Province. In: Zhong ZC (钟章成) ed. *Ecological Study on Evergreen Broadleaved Forest* (常绿阔叶林生态学研究). Southwest Normal University Publishing House, Chongqing, 267 – 280. (in Chinese)

Fei SM (费世民), He YP (何亚平), Wang P (王鹏), Jiang JM (蒋俊明), Chen XM (陈秀明), He F (何飞), Lei CH (雷彻虹), Tu DL (涂代伦) (2004). The soil seed bank and seedling patterns of *Quercus franchetii* forests in the valleys of Ertan Reservoir. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 25(2), 15 – 20. (in Chinese with English abstract)

Fei SM (费世民) (2004). *Studies on the Restoration Mechanisms of Forest Vegetation in Mountainous Fragile Eco-Regions in Southwest Sichuan* (川西南山地生态脆弱区植被恢复机理研究). PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. (in Chinese with English abstract)

Krebs CJ (1985). *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance* 3rd edn. Harper and Row, New York.

Lan GY (兰国玉), Lei RD (雷瑞德), An F (安锋), Chen W (陈伟) (2005). Sdudy on community dynamics of *Pinus armandii* in the Qinling Mountains. *Journal of Northwest Forestry College* (西北林学院学报), 20(3), 48 – 52. (in Chinese with English abstract)

Lei RD (雷瑞德), Peng H (彭鸿), Dang KL (党坤良) (1996). Community-types and structure of *Pinus tabulaeformis* forest at Huoditang forest region. *Journal of Northwest Forestry College* (西北林学院学报), 11(Suppl.), 65 – 70. (in Chinese with English abstract)

Li JG (李建贵), Pan CD (潘存德), Peng SK (彭世揆), Zhou LS (周林生) (2001). Demography and survival analysis of *Picea schrenkiana*. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 23(1), 84 – 86. (in Chinese with English abstract)

Liu XL (刘兴良), Yue YJ (岳永杰), Zheng SW (郑绍伟), Liu SR (刘世荣), Shi ZM (史作民), Yang DS (杨冬生), Yang YP (杨玉坡), Ma QY (马钦彦) (2005). The altitudinal gradient changes of population demography characteristics of *Quercus aquifolioides* population. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 26(4), 9 – 15. (in Chinese with English abstract)

Liu ZH (刘智慧) (1988). A preliminary study on the structure and dynamics of *Castanopsis fargesii* population on Jinyun Mountain, Sichuan Province. In: Zhong ZC (钟章成) ed. *Ecological Study on Evergreen Broadleaved Forest* (常绿阔叶林生态学研究). Southwest Normal University Publishing House, Chongqing, 281 – 296. (in Chinese)

Luo SJ (罗世家), Zou HY (邹慧渝), Yu SM (于盛明), Liang SW (梁师文) (1999). Quantitative characteristics of *Pinus hwangshanensis* population. *Forestry Science & Technology* (林业科技), 24(4), 1 – 4. (in Chinese with English abstract)

Ma DW (马丹炜) (1999). The static life table of *Pinus tabulaeformis* population in Jiuzhaigou Valley Nature Reserve. *Journal of Southwest Nationalities College* (Natural Science Edition) (西南民族学院学报(自然科学版)), 25, 59 – 62. (in Chinese with English abstract)

Ryniker KA, Bush JK, van Auken OW (2006). Structure of *Quercus gambelii* communities in the Lincoln National Forest, New Mexico, USA. *Forest Ecology and Management*, 233, 69 – 77.

Sun B (孙冰), Yang GT (杨国亭), Li H (李弘), Ma RP (马瑞萍) (1994). Study on the age structure of *Betula platyphylla* population and the succession of its community. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 22(3), 43 – 48. (in Chinese with English abstract)

Suzan-Azpiri H, Sanchez-Ramos G, Martinez-Avalos G, Villa-Melgarejo S, Franco M (2002). Population structure of *Pinus nelsoni* Show, an endemic pinyon pine in Tamaulipas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 165, 193 – 203.

Wu CZ (吴承桢), Hong W (洪伟), Xie JS (谢金寿), Wu JL (吴继林) (2000). Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 11, 333 – 336. (in Chinese with English abstract)

Xiao YA (肖宜安), He P (何平), Li XH (李晓红), Deng HP (邓洪平) (2004). Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 252 – 257. (in Chinese with English abstract)

Xiao ZS (肖治术), Zhang ZB (张知彬), Wang YS (王玉山) (2003). Models of plant regeneration based on propagules of seeds. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(4), 70 – 75. (in Chinese with English abstract)

Xie ZQ (谢宗强), Chen WL (陈伟烈), Lu P (陆鹏), Hu D (胡东) (1999). The demography and age structure of the endangered plant population of *Cathaya argyrophylla*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 521 – 528. (in Chinese with English abstract)

Yan SJ (闫淑君), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承桢), Bi XL (毕晓丽) (2002). Life process and spectral analysis of *Castanopsis fargesii* population. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 8, 351 – 355. (in Chinese with English abstract)

Yuan ZZ (袁志忠), Rao WK (包维楷), He BH (何丙辉) (2004). Life table and survival analysis of *Cupressus chengiana* population in the western of Sichuan, China. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 26, 373 – 381. (in Chinese with English abstract)

Zhang WH (张文辉), Wang YP (王延平), Kang YX (康永祥), Liu XJ (刘祥君) (2004). Study on the relationship between *Larix chinensis* population's structure and environment factors. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 41 – 47. (in Chinese with English abstract)

Zhang WH (张文辉), Xu XB (许晓波), Zhou JY (周建云), Xie ZQ (谢宗强) (2005). Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1799 – 1804. (in Chinese with English abstract)

责任编委：王政权　责任编辑：刘丽娟