

# 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析

程伟 吴宁\* 罗鹏

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

**摘要** 岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林是青藏高原东南缘亚高山暗针叶林的主要类型之一,在岷江上游地区,岷江冷杉林一般在2 800~3 800 m之间呈带状分布并且在阴坡形成林线。为了对岷江上游林线地段的岷江冷杉种群进行生存分析,在岷江上游林线附近弓杠岭(33°02'39" N, 103°43'11" E)设置了10个样地,使用侧生轮枝计数或WinDENDRO系统对个体年龄进行确定。调查数据经平滑技术处理,编制了岷江冷杉种群特定时间生命表,绘制了岷江冷杉种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线。结果表明:1)岷江上游林线地段岷江冷杉种群存活曲线趋于Deevey-III型。2)林线地段岷江冷杉种群生存率呈单调下降趋势,生存率下降趋势前期高于后期,说明岷江冷杉种群幼苗死亡率高,种群后期比较稳定。3)林线地段岷江冷杉林整个生长期中出现了两个死亡高峰期,一个出现在幼苗向幼树过渡时期(0~40年),另一个出现在中龄时期(180年)。岷江上游林线地段岷江冷杉种群幼苗死亡率较高的原因可能和林线地段的温度较低、积雪厚度、风向、水分等环境条件有关。

**关键词** 岷江冷杉种群 林线 特定时间生命表 存活曲线 生存分析

## SURVIVAL ANALYSIS OF *ABIES FAXONIANA* POPULATIONS NEAR TIMBERLINE ON THE UPPER MINJIANG RIVER

CHENG Wei WU Ning\* and LUO Peng

(Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

**Abstract** *Abies faxoniana* forests are one of the major types of sub-alpine dark coniferous forests on the eastern Tibetan Plateau. In the mountainous areas of the upper Minjiang River, it is distributed between altitudes of 2 800–3 800 m a. s. l and usually forms the upper timberline on shaded slopes. To explore the survival status of *A. faxoniana* populations, ten plots (20 m × 20 m) were investigated and analyzed in Gonggangling (33°02'39" N, 103°43'11" E). Individual ages were determined using WinDENDRO system or by counting tree branches. Time-specific life tables or vertical life table curves of survival-mortality based and hazard based age structures were drawn. The results showed that: 1) The survival curve of the population conformed to the type of Deevey-III; 2) With an increase in the population mortality ratio and a decrease in the survival rate, the mortality ratio greatly increased in ages 0–40 years, reaching 89.7%; 3) There existed two peaks of mortality in the lifespan, one was from seedlings to young trees (0–40 years) and the other in the adult stage (180 years). It is suggested that the mortality rate of *A. faxoniana* seedlings is impacted most by temperature, wind, snowpack depth, water and other environmental factors.

**Key words** Population of *Abies faxoniana*, Timberline, Time-specific life table, Survival curve, Spectral analysis

种群统计(Demography)是研究种群数量动态的一种方法,它的核心是建立种群全部生活史的各年龄组成、生活态级出生率及死亡率,甚至包括迁移率在内的信息综合表,即生命表(Life table)(周纪纶等,1992;谢宗强等,1999;闫淑君等,2002a, 2002b)。特定时间生命表(Time-specific life table)是在某一特

定时间断面上依据种群内部多个龄级的存活状况编成,其多应用于长寿种群,特别是乔木树种的生命表的编制。

岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林是青藏高原东南缘亚高山暗针叶林的主要类型之一,也是四川特有的森林类型,主要分布于青藏高原东南缘以及四川盆

收稿日期: 2004-01-05 接受日期: 2004-06-21

基金项目: 中国科学院重大项目(KSCX1-07)、重要方向项目(KSCX2-01-09)、国家“十五”攻关项目(2001BA606A-05)以及四川省青年科技基金项目(03ZQ026-043)

感谢魏太昌、石福孙、孙庚和松潘县农牧局对野外工作的鼎力帮助

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: wuning@cib.ac.cn

地西缘山地(四川植被协作组, 1980; 杨玉坡和李承彪, 1992)。岷江冷杉是青藏高原东南缘形成林线的主要树种之一, 在其分布的核心区域——岷江上游地区, 岷江冷杉常常在 3 000 m 以上区域以纯林形式存在, 为该地区阴坡林线的主要建群树种, 是区域森林生态屏障的主体, 但人为干扰和破坏也比较严重。近年来, 有关高山林线的成因问题已成为气候变化生态学效应以及高山植被格局变化研究的热点之一。本文旨在通过对林线附近岷江冷杉进行生存分析, 为进一步探讨青藏高原东南缘现状林线成因及森林格局变化的机理提供参考(吴宁, 1998)。

## 1 研究区域概况

研究区域位于青藏高原东南缘岷山山脉东段的弓杠岭, 是长江重要支流岷江的发源地, 地理位置约为 33°02'39" N, 103°43'11" E, 主峰海拔高 3 858 m。该地带的年平均气温为 2.8 °C, 1 月均温 -7.6 °C, 7 月均温 9.7 °C, 无绝对无霜期, 年  $\geq 10$  °C 积温 428.6 °C; 年平均降水量 717.7 mm, 其中 80% 集中在 5 ~ 10 月。研究地点位于林线以下的亚高山段, 紫外辐射强, 气温变化大, 昼夜温差大, 土壤主要是山地暗棕壤, 土层较厚, 地表凋落物较多(陈文年等, 2003)。

岷江冷杉在本地区分布以沟谷阴坡和半阴坡湿润环境为主, 其下部与紫果云杉(*Picea purpurea*) 群落相接, 在植被垂直带谱中, 共同组成亚高山暗针叶林的主体, 其分布上至 3 700 m 处形成林线(部分地段可沿沟谷上升到 3 800 m)。在弓杠岭的林线附近岷江冷杉基本以纯林形式存在, 部分地点由于砍伐和自然形成的林窗有阔叶树种侵入, 并可形成一定的郁闭度。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置及取样

在对岷江冷杉林的整个分布区做全面勘查的基础上, 以岷江上游弓杠岭阴坡林线及附烬地段为主要调查地点, 在海拔 3 500 ~ 3 700 m 地段采用相邻格子法设置典型样地 10 个, 每个样地面积为 20 m × 20 m, 记录每个样地的海拔、坡向、坡度等指标, 对样地内进行每木调查, 调查样地内所有树木的胸径、树高和冠幅等数据(张利权, 1990; 刘智慧, 1990; 刘峰等, 2000)。对灌木层采用 5 m × 5 m、草本层采用 1 m × 1 m 样方进行调查。同时记录样地内外的植物生长情况。

### 2.2 年龄确定及结构分析

由于岷江冷杉种群生长周期长, 不可能追踪所有个体的生长周期, 因此只有通过研究现实不同年龄阶段的个体数量统计来推断种群时间上的动态过程。对于 20 龄以下的岷江冷杉采取数侧生轮枝的方法, 确定其年龄。对于侧生轮枝不明显的 20 龄以下和 20 龄以上的岷江冷杉个体, 则使用生长锥在胸径处(1.3 m)取样, 每木取 3 个样品, 带回实验室使用 WinDENDRO 年轮分析系统(Made in Régent Instrument INC, Canada)确定其年龄, 并建立相关的年龄-胸径回归方程。对于病腐树木及所谓空心树, 则测量出其胸径, 用年龄-胸径回归方程估算其年龄。

## 3 结果与分析

### 3.1 生命表的编制

由于所研究岷江冷杉为天然林, 而且所收集的数据是同一时期岷江冷杉种群所有个体的年龄数据, 它反映了多个世代重叠的年龄动态历程的一个特定时间, 而不是对同生种群的全部生活史的追踪(冯士雍, 1983), 因此在生命表的编制中会出现死亡率为负值的情况, 对于这种现象的出现, 有人认为(江洪, 1983)“生命表分析中产生的一些负的  $D$  值  $X$  值, 这与数学假设不符, 但仍能提供有用的生态学记录, 即表明种群处于迅速发展或衰落之中”。因此本文采用匀滑技术处理数据, 经匀滑修正得  $a_x$ , 再据此编制出岷江冷杉的特定时间生命表(表 1)(毕晓丽等, 2001)。

### 3.2 存活曲线、死亡率曲线及消失率曲线

以岷江冷杉的特定时间生命表为基础, 以标准化存活数  $l_x$  为纵坐标, 以龄级中值为横坐标绘制存活曲线(图 1), 以  $q_x, K_x$  为纵坐标, 以龄级中值为横坐标绘制死亡率曲线和消失率曲线(图 2)。

根据 1947 年 Deevey(江洪, 1983)的划分, 存活曲线可以分为 3 种类型: Deevey-I 型, Deevey-II 型, Deevey-III 型曲线。从图 1 来看, 弓杠岭冷杉种群的存活曲线更接近于 Deevey-III 型。

岷江冷杉的存活曲线表明前期的存活数呈直线下降趋势, 环境筛的选择强度大, 大约只有 10% 的幼苗能通过此筛进入下一龄级, 一旦进入下一龄级, 幼树生长趋势趋于稳定, 动态变化趋于平衡。

如图 2 所示, 岷江冷杉的死亡率曲线和消失率曲线大致重合, 变化趋势基本一致。死亡率和消失率都出现两个高峰期。第一个高峰期出现在 0 ~ 40 年, 幼苗死亡率高达 90%, 其原因可能与岷江冷杉

表 1 岷江冷杉种群特定时间生命表  
Table 1 The time specific life table of *Abies faxoniana*

$x$	$\Delta_x$	实际数目 Actual number	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$S_x$	$K_x$
20	40	369	369	1 000	897.02	0.900	551.49	909.21	0.91	0.10	2.27
60	40	38	38	102.98	2.71	0.026	101.63	357.72	3.47	0.97	0.03
100	40	13	37	100.27	18.97	0.190	90.79	256.10	2.55	0.81	0.21
140	40	15	30	81.30	18.97	0.230	71.82	165.31	2.03	0.77	0.27
180	40	23	23	62.33	29.81	0.480	47.43	93.50	1.50	0.52	0.66
220	40	12	12	32.52	8.13	0.250	28.46	46.07	1.42	0.75	0.29
260	40	53	9	24.39	18.97	0.780	14.91	17.62	0.72	0.22	1.50
300	40	35	2	5.42	5.42	1	2.71	2.71	0.50	0	1

$x$ : 单位时间的龄级中值(单位为 a)  $\Delta_x$ : 龄级宽度(单位为 a)(根据岷江冷杉种群的生物学特性, 龄级宽度划分标准以 40 年为一龄级)  
 $a_x$ : 在  $x$  龄级内现存的个体数  $l_x$ : 在  $x$  龄级开始时标准化存活个体数,  $l_x = a_x/a_0 \times 1000$   $d_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  间隔期内标准化死亡数  $q_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间个体死亡率  $q_x = d_x/l_x$   $L_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间平均存活的个体数,  $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$   $T_x$ : 从  $x$  龄级到超过  $x$  龄级的存活个体总数,  $T_x = \sum L_x$   $e_x$ : 进入  $x$  龄级个体的生命期望寿命,  $e_x = T_x/l_x$   $S_x$ : 存活率, 即  $x+1$  期存活个体数与  $x$  期存活个体数之比,  $S_x = l_{x+1}/l_x$   $K_x$ : 致死力或消失率, 即从  $x$  到  $x+1$  器受到的阻力,  $K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$ 。  $x$ : Midpoint age  $x$  (in years)  $\Delta_x$ : Width of age (in years)  $a_x$ : Number of alive organisms at age  $x$   $l_x$ : Proportion organisms surviving from the beginning of the life table to age  $x$ ,  $l_x = a_x/a_0 \times 1000$   $d_x$ : Number of dead organisms from age  $x$  to  $x+1$ ,  $d_x = a_x - a_{x+1}$   $q_x$ : Mortality rate from age  $x$  to  $x+1$ ,  $q_x = d_x/l_x$   $L_x$ : Number of year of lived by the total of the cohort 100 000 births in the interval  $x$ ,  $x+1$   $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$   $T_x$ : Total number of alive organisms from age  $x$ ;  $T_x = \sum L_x$   $e_x$ : Life expectancy at age  $x$ ,  $e_x = T_x/l_x$   $S_x$ : Age-specific survival,  $S_x = l_{x+1}/l_x$   $K_x$ : Age-specific mortality,  $K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$

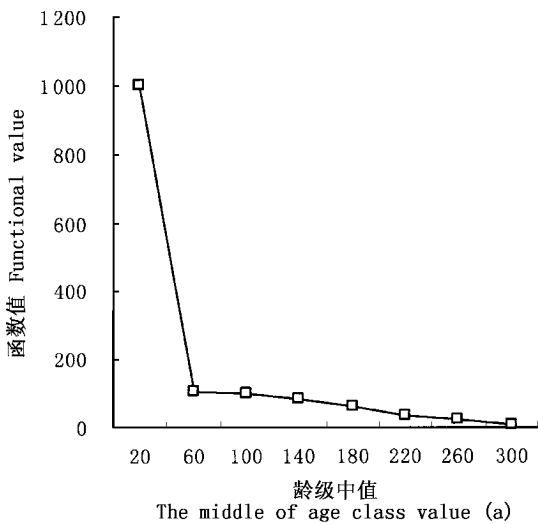


图 1 岷江冷杉种群存活曲线

Fig.1 Survival curve of *Abies faxoniana* population

望寿命。岷江冷杉的生命期望表明岷江冷杉幼苗一旦长成树, 则有高的生命期望寿命。

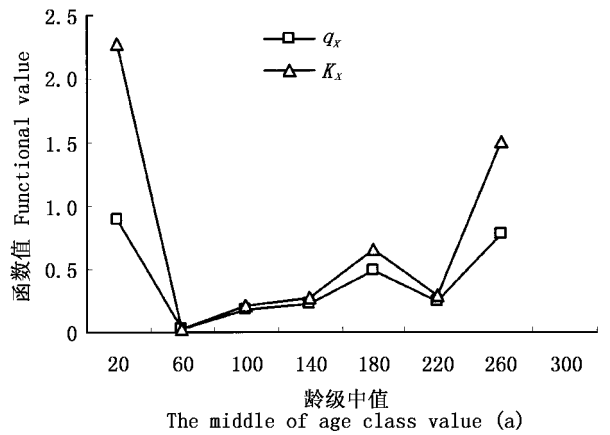


图 2 岷江冷杉种群死亡率( $q_x$ )及消失率( $K_x$ )曲线

Fig.2 Mortality ( $q_x$ ) and hazard rate ( $K_x$ ) of *Abies faxoniana* population

林的更新模式和所处位置有关。岷江冷杉天然林更新模式主要为林窗更新, 幼苗生长空间相对狭小, 幼苗成活率与灌丛盖度、温度、湿度以及光照条件等有关。另外, 弓杠岭的岷江冷杉林分布于林线地段, 气候条件恶劣, 导致幼苗成活率极度降低。第二个死亡高峰期处于 180 年附近, 推测可能是该阶段岷江冷杉处于青壮年期, 个体对营养空间的需求不断增大, 林内光照、水分和空间等因子不能满足其需求, 植株间竞争激烈, 自疏和他疏作用增强, 个体差异显著, 导致第二个死亡高峰期出现。

平均生命期望( $e_x$ )反映  $x$  龄级内个体的生命期

### 4 讨论

岷江上游林线附近岷江冷杉种群生存分析表明, 岷江冷杉种群死亡最高峰出现在幼苗阶段, 岷江冷杉的存活曲线接近 Deevy-III 型。岷江冷杉幼苗死亡率高的原因可能与其生物学特性及环境因素有关。本文研究的林线地段海拔位于 3 500 ~ 3 700 m 附近, 相对于林线下方地段, 树木已经接近其生长上限, 树木的成活率可能与环境因子在海拔梯度上的变化有关(Hoch *et al.*, 2002)。在温带地区林线地段夏季最热月温度一般在 10 °C 左右(Kömer &

Larcher, 1988; Körner, 1998), 低于此温度树木则由于热量亏损而导致不能生存, 相对于光合作用来说, 生长对温度更敏感。在岷江上游林线地段, 温度低于植物生长所要求的最低温度, 导致植物形成新的细胞及组织逐渐变慢甚至不可能, 意味着温度对幼树有更大的限制作用, 造成林线地段幼树死亡率较高。Häteenschwiler 和 Smith(1999)研究表明, 林线地段风向、积雪厚度也是决定树苗成活率的关键因素: 在迎风向, 由于风的原因, 积雪很少, 导致幼苗几乎不能存活。在下风向, 积雪厚度在 0.5 ~ 1.5 m 之间对幼苗生长有利, 太多的积雪导致生长季节的缩短和碳平衡的不足; 太少的积雪则导致生长季节和繁殖期水分的不足。冬季寒冷造成的干燥也可能是导致树木存活率降低的原因, 特别是冬末或初春季节, 由于气温回暖可促使树木地上部分提前萌动生长, 而根部由于还处在冻土中, 则会导致树木生理性的干旱, 这种损害对幼树的影响更加明显 (Marchand & Chabot, 1978; 吴宁和刘照光, 1998)。在弓杠岭的林线附近, 冻土往往要到 5 月底才完全解冻, 而这时的日均温已上升到 7 ~ 8 °C, 因此这种影响是显而易见的。此外可能还有一些次要因素也导致了幼苗成活率降低, 如在林线附近树木受到的机械性损伤很难被修复, 植物体内糖和氨基酸的合成过程不能达到组织更新所需要的最小速率 (James *et al.*, 1994; Benecke & Havranek, 1980)。总的来说, 岷江冷杉种群幼树对于林线区域环境条件的耐受性远远低于成年树, 死亡率较高的原因是林线地段温度较低、风向、积雪厚度、冬季干燥导致干旱缺水等因素综合作用的结果。

以前的静态生命表多采用“空间序列”代替“时间序列”的基本思路, 即以径级代替龄级进行生命表分析。在林线区域, 由于大量树木畸形生长及矮曲林的出现, 这种径级代替龄级的方法影响了分析结果的准确性, 在此情况下, 对用径级来代表龄级的办法应采取谨慎的态度。本文使用 WinDENDRO 年轮分析系统, 结合生长锥取样法确定岷江冷杉的种群寿命, 既避免了使用解析木对林木本身的破坏, 又最大限度地保证了数据的准确性。

### 参 考 文 献

- Benecke U, Havranek WM (1980). Gas-exchange of trees at altitudes up to timberline. In: Benecke U, Davis MR eds. *Mountain Environments and Subalpine Tree Growth*. Forest Research Institute Technical, New Zealand, 70, 195 - 212.
- Bi XL (毕晓丽), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承祯), Yan SJ (闫淑君) (2001). Life table analysis of *Castanopsis carlesh* 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 WN (陈文年), Wu N (吴宁), Luo P (罗鹏), Yan ZL (晏兆莉) (2003). Species diversity and arbor population distribution pattern of *Sabina przewalskii* community in the forest-grassland ecotone in the watershed of upper Minjiang river. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 9, 221 - 225. (in Chinese with English abstract)
- Collaborating Group for Vegetation of Sichuan (四川植被协作组) (1980). *Vegetation of Sichuan* (四川植被). Sichuan People's Press, Chengdu, 133 - 187. (in Chinese)
- Feng SY (冯士雍) (1983). Survival analysis III. *Mathematics in Practice and Theory* (数学的实践与认识), 1, 70 - 76. (in Chinese with English abstract)
- Hoch G, Popp M, Körner C (2002). Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests in limitation growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 98, 361 - 374.
- James JC, Grace J, Hoad SP (1994). Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal in Scotland. *Journal of Ecology*, 82, 297 - 306.
- Jiang H (江洪) (1983). *Population Ecology of Spruce* (云杉种群生态学). Science Press, Beijing, 11 ~ 13. (in Chinese)
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445 - 459.
- Körner C, Larcher W (1988). Plant life in cold climates. *Plant and Temperature*, 42, 25 - 57.
- Liu F (刘峰), Chen WL (陈伟烈), He JS (贺金生) (2000). Population structure and regeneration of *Quercus aliena* var. *a-cuteserrata* in Shennongjia. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 396 - 401. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZH (刘智慧) (1990). A primary study on the structure and dynamics of *Castanopsis fargesii* in Jinyun mountain, Sichuan Province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 14, 120 - 127. (in Chinese with English abstract)
- Marchand PJ, Chabot B (1978). Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington. *Arctic and Alpine Research*, 10, 105 - 116.
- Häteenschwiler S, Smith WK (1999). Seedling occurrence in alpine conifers: a case study from the Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica*, 20, 219 - 224.
- Wu N (吴宁) (1998). The ecological characteristics of *Abies fabric* population in Gongga Mountain. In: Chen FB (陈富斌), Luo J (罗辑) eds. *The Ecological Studies on Alpine Environment of Gongga Mountain* (贡嘎山高山生态环境研究). Vol.2. China Meteorological Press, Beijing, 16 - 22. (in Chinese with English abstract)
- Wu N (吴宁), Liu ZG (刘照光) (1998). Probing into the causes of geographical pattern of subalpine vegetation on the eastern

- Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 3, 290 – 297. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZQ (谢宗强), Chen WL (陈伟烈), Lu P (路鹏), 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, 523 – 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) (2002a). Life process and spectral analysis of *Castanopsis fargesii* population. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 8, 351 – 355. (in Chinese with English abstract)
- Yan SJ (闫淑君), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承桢), Bi XL (毕晓丽), Lan B (蓝斌) (2002b). The structure and distribution pattern of dominant population in *Castanopsis carlesii* community. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 10, 15 – 21. (in Chinese with English abstract)
- Yang YP(杨玉坡), Li CB (李承彪) (1992). *Forest in Sichuan* (四川森林). China Forestry Publishing House, Beijing, 196 – 218. (in Chinese)
- Zhou JL (周纪纶), ZHeng SZ (郑师章), Yang C (杨持) (1992). *Population Ecology of Botany* (植物种群生态学). Higher Education Press, Beijing, 45 – 125. (in Chinese)
- Zhang LQ (张利权) (1990). The age structure and spatial pattern of population of *Pinus taiwanensis* in Songyang county, Zhejiang Province. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 14, 328 – 334. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 党承林 责任编辑: 张丽赫

## “第三届现代生态学讲座”会议通知

近些年来,生态学在国际范围内获得迅速发展,它的应用范围越来越广。为了交流现代生态学的理论、方法与发展趋势,探讨中国生态学今后的发展方向,北京师范大学和中国科学院植物所在国家自然科学基金委员会支持下,决定于 2005 年 6 月 1~7 日在北京师范大学组织召开“现代生态学讲座(III)暨学术讨论会”,组织国内外相关学科和领域的科学家对世界生态学的发展开展开放式的学术交流和综合性的学术讨论。通过这次讲座,拟提出 10 个专题报告(分子与进化生态学、生理生态学、种群与群落生态学、生态系统生态学、景观生态学、全球变化及其生态响应、生物多样性与生态系统功能、保护生物学、恢复生态学以及生态健康、生态评价和生态服务),内容涉及多学科、多领域、多层次,对现代生态学研究的热点问题加以综述,以期反映现代生态学的新理论、新观点、新方法及国际上生态学的热点。该讲座的目的是纵观国际生态学发展趋势和进展,展望与制定中国生态学发展战略和生态学科重点(优先)发展领域(纲领),凝炼今后中国在生态学科上的重大科学问题,为国家生态环境与经济建设提供更为有效的服务。

会议秘书处

负责人: 葛剑平 010-58808999, gejp@bnu.edu.cn

白永飞 010-82595771, yfbai@ibcas.ac.cn

联络人: 王天明 010-58805291, moderneco@126.com

王红芳 010-58805291, wanghf6.6@163.com

详情请登陆 <http://www.moderneco.net> 欲参加者请于 5 月 20 日前注册