

西藏色季拉山川滇高山栎种群结构与动态

王国严^{1,2}, 罗建^{2*}, 徐阿生², 庄颖梅¹

(1. 西藏农牧学院, 西藏 林芝 860000; 2. 青藏高原生态研究所, 西藏 林芝 860000)

摘要:采用种群大小级结构、生命表、生命曲线和秩相关分析对西藏色季拉山川滇高山栎种群的结构与数量动态以及种群高度—环境关系的研究得出:川滇高山栎种群总体呈增长型,不同地段种群的年龄分布差异较大($P < 0.001$),种群表现出林隙更新和阶段性更新的特征,迹地型种群以大量同龄或近同龄林出现,幼苗缺失,呈现出偏途顶极的特征,存在被其他树种替代的可能。川滇高山栎存活曲线介于 Deevy II 与 Deevy III 型之间,整个生命过程出现 4 次死亡高峰,以幼苗进入幼树时期最为强烈(死亡率 77.3%),高死亡率会带来高的生命期望值,种内资源竞争是影响个体寿命和造成种群波动的主要原因。环境因子对川滇高山栎种群高度的影响程度排序为:土壤湿度 > 年降水量 > 坡位 > 坡向 > 坡度 > 海拔,土壤湿度和年降水量是影响川滇高山栎种群高度分化的显著因子,另外种群对海拔的适应幅度较宽,对坡度响应不强,水分格局是影响个体增长和种群发展的重要因素。

关键词:色季拉山;川滇高山栎;种群结构;静态生命表;种群高度;环境

中图分类号:S718.54

文献标识码:A

Population Structure and Dynamics of *Quercus aquifolioides* in Sejila Mountain, Tibet, China

WANG Guo-yan^{1,2}, LUO Jian², XU A-sheng², ZHUANG Ying-mei¹

(1. Tibet Agriculture and Animal Husbandry College, Nyingchi 860000, Tibet, China;

2. Research Institute of Tibet Plateau Ecology, Nyingchi 860000, Tibet, China)

Abstract: *Quercus aquifolioides* is a representative broadleaf evergreen species on the Qinghai-Tibet Plateau, which has a extensive, continuous distribution in the southeast Tibet forest region. It plays an important role on soil and water conservation of the alpine-gorge areas. The population structure, quantitative dynamics, the relationships between height and environment were studied using composition of size classes, life table, survival curve, and rank correlation analysis. The result indicated that: (1) the whole *Quercus aquifolioides* population took on a growing trend and the distribution of tree ages differed among plots ($P < 0.001$), population regeneration better in gaps and was discontinuous in time domain. Slash-type population had approximately even-aged trees, showing the feature of disclimax, which would be possibly succeeded by another forest. (2) The survivorship curve was between Deevy type II and III. There were 4 mortality peaks in the tree's life, and the largest occurred while the seedlings growing into saplings (mortality reached 77.3%). The high mortality might result in high life expectation, the main reason of individual lifespan and population fluctuation is intraspecific resource competition. (3) The degree order of six factors influencing the population height was: Soil moisture > Annual rainfall > Position > Slope aspect > Slope > Altitude, the soil moisture and annual precipitation had significant impacts on the population's canopy height differentiation. In addition, the population had a wide adaptation on altitude and a weak response to the slope. The spatial water pattern significantly affected the individual growing and population development.

Key words: Sejila Mountain; *Quercus aquifolioides*; population structure; static life table; population height; environment

收稿日期: 2010-06-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(30860026)和西藏林芝高山森林生态系统定位研究项目资助

作者简介: 王国严(1983—),男,河南邓州人,讲师,主要研究方向:植物种群生态学。

* 通讯作者: E-mail: luojian-sh@sohu.com

优势种群的生态、生物学特征及发生和发展动态对群落的外貌、结构、演替方向都有至关重要的影响^[1]。种群的年龄结构不仅反映了种群中不同年龄个体的组成情况,也反映了种群数量动态及其发展趋势,并在很大程度上反映了种群与环境间的相互关系以及它们在群落中的作用和地位^[2]。色季拉山是藏东南原始森林区的心腹地,亦是工布自然保护区的重要组成部分,该区域森林大多分布在我国及周边国家大江大河的上游,在维护江河中下游地区的生态平衡和国民经济发展中发挥着重要作用^[3]。高山栎类硬叶常绿阔叶林是世界上分布最高的常绿阔叶林类型,也是青藏高原特色的森林和景观类型,其中以川滇高山栎(*Quercus aquifolioides* Rehd. et Wils.)林分布最广,是青藏高原最具有代表性的主要高山栎类林类型,对地区水土保持和水源涵养具有十分重要的防护作用^[4]。目前国内外对栎属(*Quercus* L.)高山栎组的种群动态研究较少,由于川滇高山栎林在藏东南林区的广泛分布和在不同生境中显著的表形分化特征^[4-5],以及所属类群的分布、演化与青藏高原隆升的密切联系^[6-8],很多学者先后对青藏高原川滇高山栎种群投入过很多关注^[8-10],但至今尚未见关于其种群结构与动态以及高度分化(矮化)机理的完整报道^[11]。本文对色季拉山川滇高山栎的种群结构、数量动态特征以及种群高度与环境因子的关系进行调查研究,对于了解川滇高山栎种群的生存现状,揭示种群的整体活力、发展特征、动态规律和群落的稳定性等具有重要意义,为合理利用生物资源和充分发挥其生态价值、保护区域生态稳定提供科学依据。

1 研究地自然概况

色季拉山位于西藏东南部雅鲁藏布江大峡谷西北侧,系念青唐古拉山向南延伸的余脉,与喜马拉雅山向东发展的山系相连,山脉走向大致西北至东南,主峰海拔高度5 200 m。主要植被类型有高山稀疏垫状植被、以云冷杉为主的暗针叶林、以川滇高山栎为主的常绿硬阔叶林和以杨桦林为主的落叶阔叶林等。本项研究的主要范围29°33′~30°00′ N, 94°19′~94°53′ E,海拔3 000~3 900 m,属湿润山地暖温带和半湿润山地温带气候;冬春少雨,降水主要集中在夏秋,雨热同季;年平均气温-1.8℃,最冷月(1

月)平均气温-7.8℃,最热月(7月)平均气温9.8℃;年均降水量800.0 mm,年均相对湿度64%。土壤为漂灰化山地暗棕壤,土层平均厚度60 cm,腐殖质化程度不明显^[12]。

色季拉山川滇高山栎林分结构相对单一,多以纯林分布,有时与高山松(*Pinus densata* Mast.)混交成为次林层优势种。研究林分乔木层主要有川滇高山栎、高山松、糙皮桦(*Betula utilis* D. Don),偶尔出现华山松(*P. armandi* Franch.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)等,个别林下有急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii* Cheng et L. K. Fu)或林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis* Cheng et L. K. Fu)幼苗;灌木层主要有:雅致山马蝗(*Desmodium elegans* DC.)、粉背野丁香(*Leptodermis potaninii* var. *glauca* (Diels) H. Winkl.)、西南野丁香(*L. purdomii* Hutch.)、拉萨小檗(*Berberis hemsleyana* Ahrndt)、山杨(*Populus davidiana* Dode)、绢毛蔷薇(*Rosa sericea* Lindl.)、小叶栒子(*Cotoneaster microphyllus* Wall. & Lindl.)、杯萼忍冬(*Lonicera inconspicua*)、金露梅(*Potentilla fruticosa* L.)等;草本层有:秦岭榭蕨(*Drynaria sinica* Diels.)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum* L.)、尼泊尔大丁草(*Leibnitzia nepalensis*)、柔毛委陵菜(*Potentilla griffithii* Hook. f.)、粘毛鼠尾草(*Salvia roborowskii* Maxim.)、双参(*Triplostegia glandulifera* Wall. ex DC.)、丝颖针茅(*Stipa capillacea* Keng)、矮泽芹(*Chamaesium paradoxum* Wolff)、缘毛紫菀(*Aster souliei* Frach.)、固沙草(*Orinus thoroldii* (Stapf) Bor)等;藤本有防己叶菝葜(*Smilax menispermoidea* A. DC.)和绣球藤(*Clematis montana* Buch. - Ham. et DC.)等。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2006年6月到2007年8月,以色季拉山为主体展开野外调查,从雅鲁藏布江以北川滇高山栎在我国分布西限——工布江达县金达镇开始,向东延伸至林芝县东久一带,覆盖川滇高山栎在我国青藏高原的主要分布区^[6],海拔范围3 050~3 800 m,气候自东向西逐渐从高原湿润气候向半湿润气候过渡^[13]。选择代表区域种群特征的典型样地展开调查,共设置20 m×20 m样地13个(图1),共计调查面积5 200 m²。

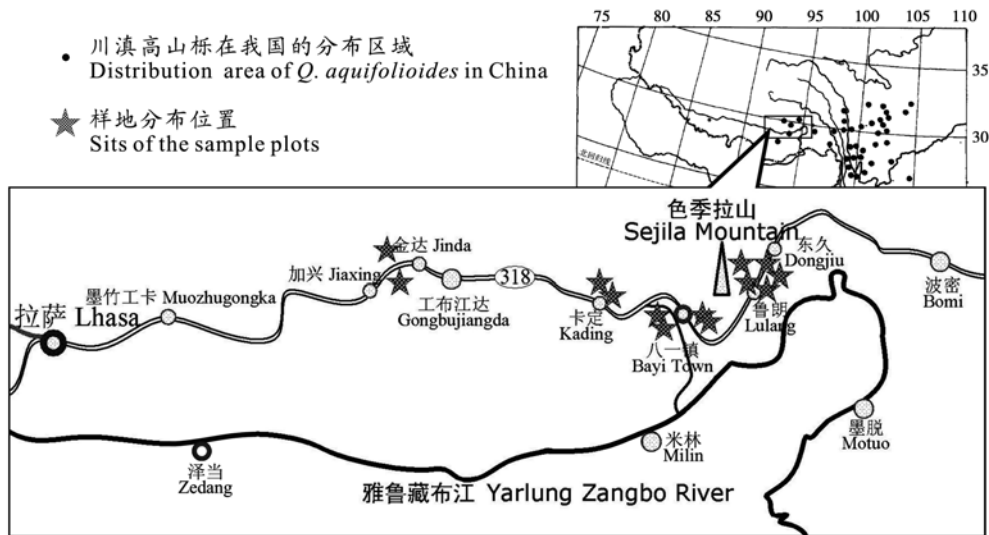


图1 川滇高山栎在我国的分布(贺金生等, 1995)和调查区域示意图

记录样地的海拔高度、经纬度、坡度、坡向、各层次高度、郁闭度和死地被层及土壤等指标。对高度大于 1.5 m 的目的树种川滇高山栎进行定位和每木检尺,包括胸径、树高、冠幅、生长状况以及林内更新状况等指标,测量样方内高度小于 1.5 m 大于等于 0.3 m 的川滇高山栎的高度,并记录高度小于 0.3 m 幼苗的株数。在每个样地内按 5 点取样法设置 5 个 2 m × 2 m 的灌木小样方,并在每个灌木样方选取 1 m × 1 m 草本小样方,分别记录 2 m × 2 m 面积内灌木层和 1 m × 1 m 面积内草本层的种类、株(丛)数、高度和盖度等。

2.2 环境指标的测度与取值

对野外调查中样地环境指标的测度方法如下:

表1 样方环境指标定义与取值

样方号	地形因子				水分因子	
	海拔/m	坡向/(°)	坡度/(°)	坡位	土壤湿度	年降水量
Q1	3 104	109	15	2	6	140.306
Q2	3 050	82	4	0	6	164.55
Q3	3 420	59	37	3	5	164.02
Q4	3 065	162	39	1	2	140.29
Q5	3 112	139	29	3	1	144.54
Q6	3 330	110	42	2	4	164.52
Q7	3 380	135	24	2	2	164.01
Q8	3 053	164	3	1	5	130.251
Q9	3 060	149	10	2	5	165.28
Q10	3 087	152	12	1	3	131.441

注:(1) 坡向值域: 0~180°, 坡位: 3, 2, 1, 0, 参照胡志伟 [14].

(2) 土壤湿度值域: 1~7, 参照林大义 [15].

(3) 西藏年降水量和水分分布情况总趋势是由东向西逐渐减少,调查区域是西藏气候自湿润向半湿润区的过度地带,降水量和湿度变化梯度呈现明显的自东向西随经度减少而逐步减少的趋势(中国科学院西藏综合科学考察队, 1984),因此使用样地实测经度反映年降水量情况。

2.3 种群统计

研究种群的年龄结构对深入分析种群动态和进行预测预报具有重要价值 [16],大量研究已经充分证明壳斗科及栎属的径级与年龄存在着高度相关性 [17-19],许多学者认为有时大小(径级)是比年龄更好的繁殖产量的预测者,在研究工作中用大小(径级)结构分析法替代年龄结构,效果良好 [19-21],本研究采用径级结构分析川滇高山栎的种群结构与动态。

川滇高山栎存在两种不同的生长形式:单株实生和无性系“灌丛”两种类型,参照 Fernando J P 对其近缘种冬青栎 (*Q. ilex* L.) [22] 的种群结构的研究,将两种生长形式作如下处理:前者测量单株胸径,后者测量一丛无性系分株中的最大植株胸径 [18]。川滇高山栎种群大小级结构划分如下: I 级幼苗 $h < 0.3$ m; II 级幼苗 $0.3 \text{ m} \leq h \leq 1.5$ m; III 级小树 $DBH \leq 10$ cm, $h > 1.5$ m; 胸径大于 10 cm 的个体每增加 10 cm 径级增加 1 级 [23]。

为尽可能描述自然状态的种群特征,剔除 4 个有明显人为干扰痕迹(砍伐痕迹或林下有牲畜粪便等)的样地,选择 9 个样地的数据进行统计。根据川滇高山栎株数在每一龄级出现频次比例,绘制川滇高山栎种群的年龄结构图。

对色季拉山川滇高山栎多样地的胸径数据进行单因素方差分析;基于种群在各径级的分布频数对样地进行 Friedman 多相关样本非参数检验;对川滇高山栎林各样地的幼苗数量—环境因子和冠层高度—环境因子分别进行 Spearman 秩相关分析 [24],

查找影响川滇高山栎林分更新和种群高度的主要相关环境因子。采用 SPSS16.0 统计软件进行统计分析。

2.4 种群静态生命表的编制及曲线绘制

以不同径级个体数量为基础,根据种群静态生命表的编制方法^[25-26],计算生命表中各参数,内容包括: x :单位时间内年龄等级的组中年龄; a_x :在 x 龄级内出现的个体数; l_x :在 x 龄级开始时标准化存活个体数(一般转化为 1 000), $l_x = n_x/n_0 \times 1\ 000$; d_x :在 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x :从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡率, $q_x = d_x/l_x \times 100\%$; L_x :从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还活着的个体数,即生物种群在 x 到 $x+1$ 年龄之间还活着的种群数, $L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$; T_x :从 x 龄级至超过 x 龄级的个体总数, $T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots$; e_x :进入 x 龄级个体的生命期望值, $e_x = T_x/l_x$; K_x :各年龄组致死力(损失度), $K_x = \lg l_x - \lg l_{x+1}$ 。对不符合种群发展时间序列上的数学假设技术的数据采用匀滑技术^[26]进行处理,完成川滇高山栎种群静态生命表。

以生命表为基础,以标准化存活数 l_x 为纵坐标,以径级相对的龄级为横坐标绘制存活曲线,以 q_x 、 K_x 、 e_x 为纵坐标、以径级相对的龄级为横坐标绘制死亡率曲线、致死力和生命期望曲线。

3 结果与分析

3.1 种群结构特征

9 个样地共调查到川滇高山栎 652 株(丛),形成径级结构图(图 2):一方面种群小树和中幼树比例大,第 I 龄级和第 III 龄级分别占 34.7% 和 37.7%,说明种群总体更新状况较好;另一方面反映

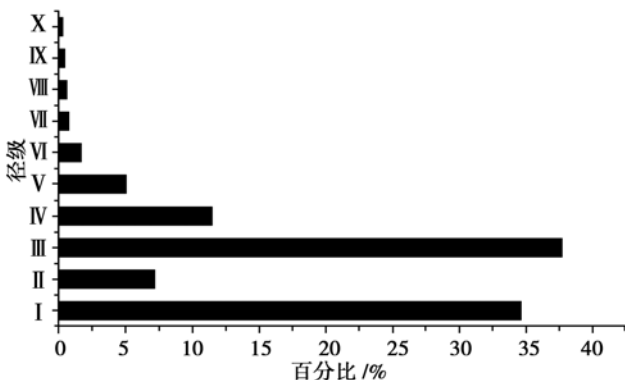


图 2 川滇高山栎种群径级结构

出川滇高山栎具有很多栎属植物种群共同的生长特征,即可能由于林分起源于火烧迹地等原因形成明显的同龄或近同龄林^[4, 18, 27],造成在整个研究区域中川滇高山栎种群在 $h > 1.5\text{ m}$, $DBH \leq 10\text{ cm}$ 范围呈现比例最大。种群结构图形整体呈近金字塔形,各龄级比例随径级增大大致呈递减趋势,说明在整个色季拉山区域的大尺度范围内川滇高山栎种群接近增长型。

对各样地川滇高山栎胸径数据进行单因素方差分析显示,样地间差异显著(结果如表 2, $P < 0.001$);Friedman 多相关样本检验显示,样地间种群径级分布差异显著(卡方 46.4, $df = 8$, $P < 0.001$)。说明川滇高山栎种群各个地段年龄结构存在较大的不均衡性。

表 2 川滇高山栎胸径单因素方差分析

项目	SS	自由度	均方	F	P
样方间	24 861.168	8	2 762.352	15.427	<0.001
样方内	66 071.578	369	179.056		
总体	90 932.746	378			

各样地川滇高山栎种群大小结构如图 3。Q1、Q2、Q3 样地林分植株高大,接近于乔木类型,年龄结构相对完整。Q1 样地生长环境较为湿润,林分为高大乔木,有林窗(郁闭度 0.7),幼苗丰富,种群结构呈明显的增长型,Q2 种群径级相对完整但幼苗缺失,该样地林下干燥,有约 2 cm 未分解干枯落叶层覆盖,说明林下干燥的土壤和堆积的川滇高山栎角质落叶层不利于种群的正常更新。Q8 靠近尼洋河岸,与高山松混生,川滇高山栎主要居于次林层(林冠平均高度 4.9 m),种群小树比例较大(I、II、III 龄级共占 93.6%),种群结构呈增长型。

Q4~Q7 中种群大小结构分布不规则,主要分布于第 III 和第 IV 龄级,呈灌丛或高灌丛状(冠层 8 m 左右),林分可能属于迹地类型,呈现出近同龄林特征,普遍幼苗缺失。通过对各样地幼苗数量与环境因子的 Sperman 秩相关分析研究影响种群更新的主要环境因子,结果显示,川滇高山栎种群更新情况与各环境因子间未呈现显著相关性($P > 0.05$),而与林分郁闭度呈显著负相关($r = -0.739^*$, $P = 0.015$),说明川滇高山栎种群更新受林分郁闭度影响较大,高郁闭度导致种群幼苗较少甚至缺失,而在较稀疏林分或林窗中种群更新相对较好。体现了川滇高山栎具有林隙更新和阶段性更新的特征,即在某一阶段由于林窗出现等原因促使种群幼苗大量出

现(如 Q1),并在成长过程中形成郁闭(郁闭度达 0.8 以上)、逐渐自疏,资源竞争激烈,抑制了林下的持续更新,此阶段实生苗较少(如 Q3)或缺失(如 Q4、Q9 等)。

另外调查中发现 Q6 样地林下有大量林芝云杉幼树出现(占林分总株数 10.2%),而未发现川滇高山栎幼苗,一定程度上说明该居群极不稳定易被林芝云杉替代。

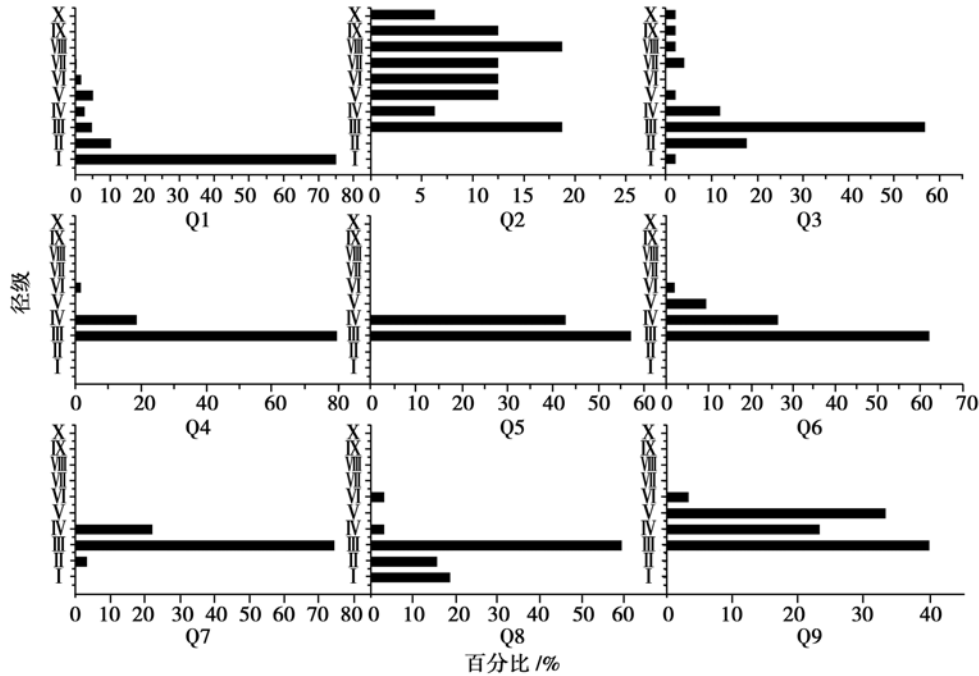


图3 各样地种群径级结构

3.2 种群动态分析

林分在不同生境条件和群落背景下的种群数量动态可以认为是以某平均值为基础所产生的变形,平

均值则可以看成是该地区该林分的基本属性,用于与其它森林作比较^[26]。整合 9 个样地数据编制川滇高山栎静态生命表(表 3),并绘制存活曲线^[28](图 4)。

表 3 川滇高山栎种群静态生命表

龄级	径级	a_x	l_x	lgl_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	$h \leq 0.3$ m	220	1 000	3.00	772.73	0.77	613.64	1 138.64	1.14	0.64
II	$0.3 \text{ m} < h \leq 1.5$ m	50	227.27	2.36	68.18	0.30	193.18	525	2.31	0.15
III	$DBH \leq 10$ cm, $h > 1.5$ m	35	159.09	2.20	77.27	0.49	120.45	331.82	2.09	0.29
IV	$10 \text{ cm} < DBH \leq 20$ cm	18	81.82	1.91	13.64	0.17	75.00	211.36	2.58	0.08
V	$20 \text{ cm} < DBH \leq 30$ cm	15	68.18	1.83	36.36	0.53	50.00	136.36	2.00	0.33
VI	$30 \text{ cm} < DBH \leq 40$ cm	7	31.82	1.50	9.09	0.29	27.27	86.36	2.71	0.15
VII	$40 \text{ cm} < DBH \leq 50$ cm	5	22.73	1.36	4.55	0.20	20.45	59.09	2.60	0.10
VIII	$50 \text{ cm} < DBH \leq 60$ cm	4	18.18	1.26	4.55	0.25	15.91	38.64	2.13	0.12
IX	$60 \text{ cm} < DBH \leq 70$ cm	3	13.64	1.13	4.55	0.33	11.36	22.73	1.67	0.18
X	$70 \text{ cm} < DBH \leq 80$ cm	2	9.09	0.96	4.55	0.50	6.82	11.36	1.25	0.30
XI	$80 \text{ cm} < DBH \leq 90$ cm	1	4.55	0.66	0.00	0.00	4.55	4.55	1.00	0.00

川滇高山栎种群结构存在波动性,幼苗阶段个体较丰富,成年阶段相对稳定。幼苗经过环境筛的强度过滤和筛选,以高死亡率(77.3%)为代价,仅有少量的个体穿越环境筛发育为幼树,并在之后的逐渐成长、逐步筛选中完成全部生活史。川滇高山

栎存活曲线 lgl_x 介于 Deevy II 与 Deevy III 型^[28]之间,即整个生命过程中死亡率大致均衡,并表现出早期死亡率高的特点。

特定时间生命表(表 3)及死亡率曲线 K_x (图 5)显示,川滇高山栎种群生长过程中出现了 4 次死亡

高峰,同时致死力曲线 q_x (图5)表现出相一致的变化,即在死亡高峰期处出现致死力的极大值,反映出大的环境选择压力与高死亡率的对应。

第一次死亡高峰出现于第 I 龄级幼苗时期 ($h \leq 0.3$ m),在调查过程中发现川滇高山栎幼苗主要集中在较为湿润的林下或林窗中,说明良好的水分条件有利于川滇高山栎种子萌发,而后随着植株个体的增长,幼苗大量死亡,种内资源竞争是川滇高山栎幼年期高致死力的重要因素。

反映各龄级个体平均生存能力的期望寿命 (e_x) 从第 I 到第 VII 龄级滞后于死亡率曲线 K_x 出现了 3 个峰值,表明每次经过环境筛作用带来的死亡高峰后,生存压力的减小带来种群个体生长活力的提高。而后随着个体的增大,个体间竞争的增强, e_x 再次逐渐降低。

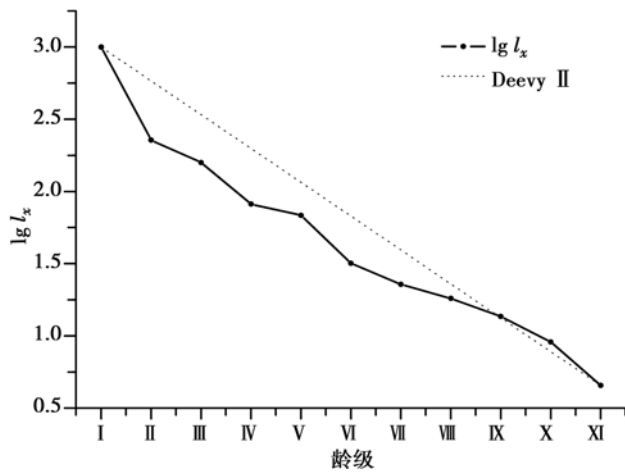


图4 川滇高山栎种群存活曲线 $lg l_x$

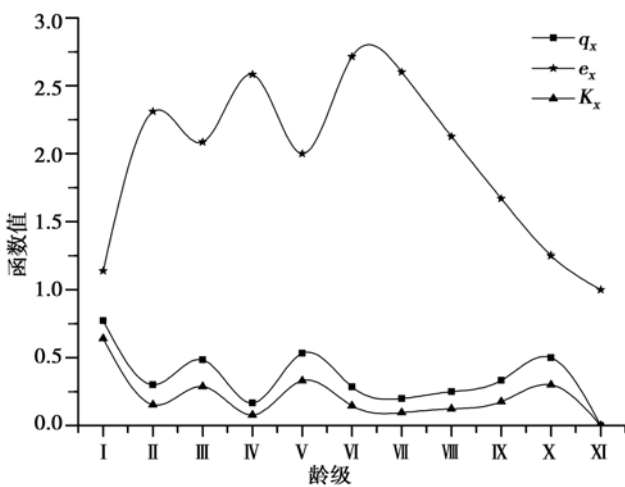


图5 川滇高山栎种群死亡率 (q_x)、致死力 (K_x) 和寿命期望 (e_x) 曲线

幼树时期的死亡高峰过后,种群在胸径 30 cm 左右再次出现致死高峰,死亡率达到 53.3%,同时生命期望值出现低谷 ($e_x = 1.97$),这一时期是川滇高山栎个体由次林层向主林层发展的阶段,竞争较为激烈,死亡率很高。到 VI 龄级,个体生存条件得到改善,种群进入生长旺盛期,生命期望达到最高 ($e_x = 2.71$),进入主林层的植株个体在其它植株由于自疏作用死亡之后,获得新的生存空间,对光照和空间的竞争减弱,生物量得到迅速发展。

直到第 VII、VIII 龄级,致死力、死亡率缓慢上升。最后一次死亡高峰发生于第 X 龄级以后 ($DBH > 70$ cm),川滇高山栎个体成长为主林层优势个体,此次死亡高峰并未带来高的生命期望值,主要致死原因可能是川滇高山栎种群达到了一定年龄,生理机能开始退化而出现老死。个别植株可以生长到极大年龄(在调查的 652 株中胸径大于 90 cm 的仅出现 1 株,胸径 206.9 cm)。

3.3 种群高度与环境因子相关分析

川滇高山栎种群在现实生境中存在明显的高度分化(矮化)现象,很多学者将其划分为乔、灌两种类型^[4, 29]。探索生物对不同环境的适应机制、寻找控制生物表形变化的主要环境因子是生态学界长期关心的话题^[28],本文采用不同地段川滇高山栎林冠层高度与环境因子的 Spearman 秩相关分析,探究川滇高山栎种群发生高度分化的主要影响因素。

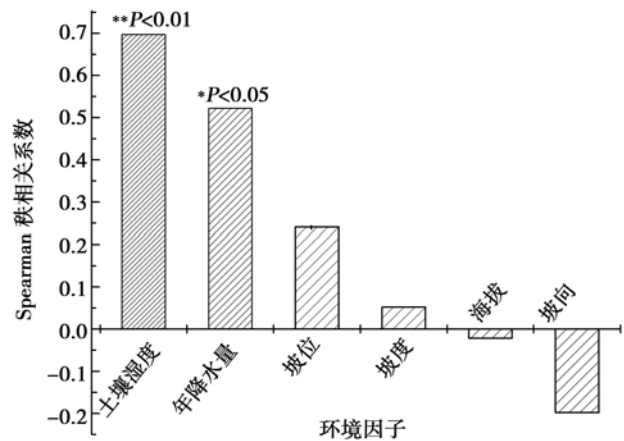


图6 川滇高山栎种群高度与各环境因子相关关系

如图6显示,各环境因子对川滇高山栎种群高度的相关程度排序为:土壤湿度 > 年降水量 > 坡位 > 坡向 > 坡度 > 海拔,其中川滇高山栎种群高度与土壤湿度、年降水量、坡位、坡度呈正相关,与坡向、海拔呈负相关。土壤水分状况是促使川滇高山栎种群发生高度分化的极显著影响因子 ($r = 0.697^{**}$,

$P < 0.01$); 种群高度与年降水量呈显著正相关($r = 0.522^*$, $P < 0.05$), 依旧是种群对水分格局的响应, 说明水因子是影响川滇高山栎种群发生高度分化的重要因素。

种群高度与坡向呈负相关($r = -0.198$, $P = 0.259$), 说明随着坡向由阴坡向阳坡的转变, 川滇高山栎种群存在逐渐变矮的趋势; 本研究所得出的种群高度与海拔的相关性并不显著($r = -0.022$, $P = 0.473$), 不同于李俊清等^[9]研究结果, 主要原因可能是研究区域气候状况受河道与山体影响远大于海拔的影响, 另外也体现出川滇高山栎种群对海拔的适应幅度较宽, 与管中天^[4]等结论一致; 坡度与川滇高山栎种群高度的相关性也不显著($r = 0.052$, $P = 0.433$), 说明川滇高山栎种群生长受坡度影响较小, 同时解释了该种群对大坡度、贫瘠环境具有较强适应能力。

4 结论与讨论

川滇高山栎整个生命过程中死亡率大致均衡, 并表现出早期死亡率高的特点。幼年期的死亡率高是由水分条件和川滇高山栎本身的生物学特性所决定的, 在条件优越的生境中, 川滇高山栎种子大量萌发, 而后随着植株个体的增大, 对资源的需求增大, 川滇高山栎死亡率随之升高。同时高死亡率会带来之后的高生命期望值, 说明在某一生境条件下种内资源竞争是影响个体寿命和种群动态变化的主要原因。

川滇高山栎种群在不同地段年龄结构差异较大, 但种群整体呈现出动态的增长特征, 体现了种群对环境较强的适应能力。各地段幼苗比例差异显著, 林隙更新特征、生命过程中死亡率的波动性、幼树时期强烈的种内竞争, 这些原因共同导致种群表现出阶段性更新特点。部分地段川滇高山栎种群属于迹地先锋树种性质, 幼苗缺乏, 呈现出偏途顶极(Disclimax)^[30]的特征, 一旦干扰终止, 极易被林芝云杉等树种替代。

川滇高山栎为乔木树种, 而在很多地方生长为灌木状乃至矮灌丛^[4, 29], 水分格局是促使种群发生高度分化的显著影响因子。本研究中川滇高山栎种群高度与坡位呈正相关(图6), 说明在坡位较高的地方种群高度相对较高, 在调查中亦发现, 在河谷地带特别是尼洋河中下游, 河道两旁的川滇高山栎种群主要分布于山体上部, 山体下部反而裸露无植被

覆盖, 究其原因可能与尼洋河道的干旱河谷现象有关^[31]。说明川滇高山栎种群分布受水分分布影响较大, 虽然川滇高山栎种群适应性强, 生态适应幅度较宽, 但湿度依然是制约其个体增长和种群发展的主要因素。

川滇高山栎种群在各地段的发展和演替具体差异与环境因素、林分起源、种子萌发策略、抗性生理以及人为干扰都有关系, 有待进一步深入研究。

参考文献:

- [1] 张峰, 上官铁梁. 山西翅果油树群落优势种群分布格局研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 590-594
- [2] Peng S L. Fluctuation of forest community[J]. Chin J Appl Ecol, 1993, 4: 120-125
- [3] 罗大庆, 郭泉水, 薛会英, 等. 西藏色季拉山冷杉原始林林隙更新研究[J]. 林业科学研究, 2002, 15(5): 564-569
- [4] 管中天. 森林生态研究与应用[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2005
- [5] Junqing L, Yush G, Romane F. Environmental heterogeneity and population variability of Sclerophyllous oaks (*Quercus Sec. suber*) in east Himalayan region[J]. Forestry Studies in China, 2000(1): 1-15
- [6] 贺金生, 陈伟烈, 王金亭. 我国的硬叶常绿阔叶林及青藏高原的隆升对它们的影响[C]//钱迎倩, 甄仁德. 生物多样性研究进展——首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 中国科学技术出版社, 1995: 303-317
- [7] 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系[J]. 地球科学进展, 2003, 18: 884-890
- [8] 杨钦周. 中国-喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类[J]. 植物生态学报, 1990, 14(3): 43-48
- [9] 李俊清, 郭玉实, 李青, 等. 西藏高山栎类生活史多样性调查报告[J]. 北京林业大学学报, 1995, 18(1): 94-98
- [10] 李进, 陈可咏, 李渤生. 川滇高山栎群体遗传结构的初步研究[J]. 1997, 19(2): 93-98
- [11] 王国严, 徐阿生. 川滇高山栎研究综述[J]. 四川林业科技, 2008, 29(2): 23-29
- [12] 徐凤翔. 青藏高原森林生态研究[M]. 沈阳: 辽宁大学出版社, 1995
- [13] 中国科学院西藏综合科学考察队. 西藏气候[M]. 北京: 科学出版社, 1984
- [14] 胡志伟, 沈泽昊, 吕楠, 等. 地形对森林群落年龄及其空间格局的影响[J]. 植物生态学报, 2007, 27: 2669-2677
- [15] 林大仪. 土壤学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002
- [16] 李博. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000
- [17] Panaiotis C, Carcaillet C, MHamedi M. Determination of the natural mortality age of an holm oak (*Quercus ilex* L.) stand in Corsica (Mediterranean Island)[J]. Acta Oecologica, 1997, 18(5): 519-530
- [18] Polido F J, Diaz M, de Trucios S J H. Size structure and regeneration of Spanish holm oak *Quercus ilex* forests and dehesas: effects of

- agroforestry use on their long-term sustainability[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146: 1-13
- [19] Plieninger T, Pulido F J, Konold W. Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration[J]. *Environmental Conservation*, 2003, 30(1): 61-70
- [20] 闫桂琴, 赵桂仿, 胡正海, 等. 秦岭太白红杉种群结构与动态的研究[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 824-828
- [21] ZU Y G, Chen H F, Wang W J, *et al.* Population structure and distribution pattern of *Taxus cuspidata* in Muling region of Heilongjiang Province, China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2006, 17(1): 80-82
- [22] 周浙昆. 中国栎属的起源演化及其扩散[J]. *云南植物研究*, 1992, 14: 227-236
- [23] 蔡飞, 宋永昌. 武夷山木荷种群结构和动态的研究[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(2): 43-53
- [24] Groot T V M, Stift M, Ostermeijer G B, *et al.* Population structures of two understory plant species along an altitudinal gradient in Costa Rican montane oak forests[J]. *Ecological Studies*, 2006, 185: 191-206
- [25] 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[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 333-336
- [26] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992
- [27] Garrison B A, Otahal C D, Triggs M L. Age structure and growth of California black oak (*Quercus kelloggii*) in the central Sierra Nevada, California[R]. USDA Forest Service Gen Tech Rep PSW-GTR-184, 2002
- [28] Chapman J L, Reiss M J. *Ecology: Principles and Applications* [M]. 2 ed. Beijing: Tsinghua University Press, 2005
- [29] 李文华. 西藏森林[M]. 北京: 科学出版社, 1985
- [30] Menges E S, Hawkes C V. Interactive effects of fire and microhabitat on plants of Florida scrub[J]. *Ecological Applications*, 2008, 8: 935-946
- [31] 王金锡. 四川西部干旱河谷的生态环境与退耕还林[J]. *四川林业科技*, 2001(1): 27-31