

西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群结构特征研究

郭其强, 卢 杰*, 罗大庆, 方江平, 王贞红

(西藏农牧学院 高原生态研究所, 西藏 林芝 860000)

摘 要:通过对海拔 4 320 m 以上林线 0.8 hm² 样地方枝柏(*Sabina saltuaria*)种群的每木调查, 分析了阳坡林线特征、种群结构、数量动态及时间序列预测。结果表明, 西藏色季拉山海拔 4 320 m 为森林郁闭上限, 阳坡林线上限为 4 520 m, 属渐变型林线; 方枝柏种群径级结构中 I ~ IV 龄级个体所占比重较大, 此后种群数量随径级增大而急剧减少; 种群存活曲线介于 Deevey I 和 Deevey II 之间, 基本趋于稳定。死亡率(q_x)和消失率(k_x)变化基本趋势一致, 都在 III 龄级出现低谷, 以后死亡率和消失率曲线均随龄级增加而上升; 时间序列分析表明, 未来种群发展老龄个体逐渐增多。说明方枝柏种群在 IV 龄级前能够适应高山林线区域特殊的生境条件, 生长较好并发育到青壮年期, 此后由于竞争加剧, 导致种群发生自疏。这也是种群自身生物学特性和环境条件等因素共同作用的结果, 也是高山生态系统恶劣生境中种群的一种适应对策。

关键词:方枝柏; 年龄结构; 生命表; 存活曲线; 时间序列

中图分类号:S718.54 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2010)02-0015-04

Ecological Characteristics of *Sabina saltuaria* Population at the Timberline Ectone on the Sunny Slope of the Sejila Mountain

GUO Qi-qiang, LU Jie*, LUO Da-qing, FANG Jiang-ping, WANG Zhen-hong

(Institute of Plateau Ecology of Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Linzhi, Tibet 860000, China)

Abstract: *Sabina saltuaria* is an endemic timberline tree in the Qinghai-Tibetan Plateau, China. It is mainly distributed in the elevations between 4 320 m and 4 520 m on the sunny slope of the Sejila Mountain. One 0.8 hm² sample plot was established at the timberline >4 320 m on the sunny slope of the Mountain. Parameters, such as tree height, DBH, or diameter at base for seedlings and saplings, and location of each individual were recorded. The timberline features, population structure, dynamic and the time sequence prediction were investigated. The results showed that: (1) the upper elevation limit of the closed forests was found to be 4 320 m; the timberline elevations was 4 520 m on the sunny side with a gradual type; (2) for the diameter class structure of the populations, most individuals were from I to IV, the number decreased sharply with the increase of diameter class, the survival curves were between Deevey type I and II, with an approximately stable trend; the variation trends of mortality rate (q_x) and hazard rate (k_x) were similar; (3) the analysis by time sequence model demonstrated that the individuals of the older age class would be increasing, indicating that *S. saltuaria* grew well before reaching the age class IV, and could adapt the timberline habitat conditions; but after IV, population self-thinning appeared because of the fiercer competition. It resulted from the biological characteristic of *S. saltuaria*, environment, as well as an adaptation strategy in ecological restoration of the high-altitude ecosystem.

Key words: *Sabina saltuaria*; age structure; life table; survival curve; time sequence

收稿日期: 2009-03-30 修回日期: 2009-07-20

基金项目: 国家科技支撑项目(2007BAC06B08); 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究(2006-2010); 林业生态工程生态效益监测与碳汇计量技术专题子课题(2006BAD03A0702/wb03)。

作者简介: 郭其强, 男, 讲师, 主要从事森林生态学和物种多样性保护研究。

* 通讯作者: 卢 杰, 男, 讲师, 主要从事种群生态学研究。E-mail: tibetlj@163.com

高山林线把高山区分为郁闭森林和高山植被 2 种截然不同的生态系统^[1],具有明显的过渡带性质,对区域和全球气候变化具有敏感的指示作用^[2]。高山林线作为长时间尺度气候变化的产物成为研究全球气候变化的热点之一。环境因子引起林线植物种群和群落动态变化反映了林线与气候变化相互作用的机制,是研究植被对气候变化响应的基础^[2-3]。色季拉山位于西藏东南部的原始林区,该区分布的全球海拔最高的过渡带高山林线尤其适合高山生态学研究^[4]。方枝柏(*Sabina saltuaria*)是我国特有树种,主要分布在青藏高原东南部高山或高原地区,在西藏的集中分布区位于色季拉山阳坡海拔 4 320~4 520 m 的区域,是该区森林群落的建群种^[5],也是形成高山林线的优势树种。由于其生存环境的特殊性,以往针对西藏色季拉山林线的研究主要有阴坡冷杉种群特征^[5]、森林土壤物理性质以及生物多样性等方面^[6-8],但是对该区域阳坡优势种方枝柏种群的相关研究还未见报道。以西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群为研究对象,目的是从种群生态学的角度进行种群结构特征和发育过程分析,以期了解方枝柏种群的生态特征以及对环境的适应,为进一步探讨西藏高山林线的成因和格局变化的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

色季拉山位于西藏工布自然保护区林芝县境内,在地理位置上处于念青唐古拉与喜马拉雅两大山系东段的交汇地带,山体位于 93°12′~95°35′E、29°10′~30°15′N。地处西藏东南部湿润气候区与半湿润气候区的分界面上,受印度洋季风的影响,气候呈冬温夏凉、干湿季分明的特点。据西藏林芝色季拉山生态站(3 850 m)多年观测资料,该区域年均气温-0.73℃,7 月平均气温最高 9.23℃,1 月平均气温最低-13.98℃。年均日照时数 1 150.6 h,日照百分率 26.1%,其中 12 月日照百分率最高,为 40%(151.7h)。年均相对湿度为 78.83%。年均降水量 1 134 mm,蒸发量 544.0 mm,雨季为 6~9 月,其中以 8 月最为集中,占全年降水的 30%。土壤以酸性棕壤为主,pH 为 4~6,土层较厚,腐殖化过程明显。

色季拉山主要植被类型为山地温带暗针叶林,主要森林植被类型为山地温带暗针叶林,以急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)为建群种,并有林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)林、

云冷杉混交林及冷杉(*Abies fabri*)、方枝柏混交林等。方枝柏为阳坡的林线群落优势树种。在色季拉山阳坡林线群落以灌木层为主,乔木层仅有方枝柏,平均高度为 8 m,郁闭度较低;灌木层主要有扫帚岩须(*Cassiope fastigiata*)、林芝杜鹃(*Rhododendron niyingchiense*)、小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*)和直立悬钩子(*Rubus etans*)等;草本层有车前状垂头菊(*Cremanthodium plantagineum*)、双花堇菜(*Viola biflora*)和红景天(*Rhodiola rosea*)等,盖度小于 25%。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及野外调查 在色季拉山生态站的上方阳坡林线区(坡向为 173°,坡度为 10~12°)以海拔 4 320 m、94°12′15″E、94°12′15″N 为中心,以垂直于坡向的方向和平行于坡向的方向沿海拔向上设置 80 m×100 m 的样地,通过森林罗盘仪测量树木基部与中心点的方位角和高度角、测距仪测量树木与中心点的距离进行方枝柏每木定位调查。调查内容包括树高、胸径、南北向的冠幅;在大样方中随机设置 10 个 5 m×5 m 的小样方,调查灌木层物种组成、高度和盖度等;并在其中设置 1 m×1 m 小样方测定草本层高度和盖度等。野外调查工作于 2007 年 9 月中旬进行。

1.2.2 种群级结构测定、分析方法 由于方枝柏生长缓慢且材质坚硬,用生长锥钻取木芯来确定其年龄较为困难。因此,本研究采用径级结构代替年龄结构的方法分析种群结构^[9]。方枝柏种群的径级结构以胸径大小为标准,胸径 $D \leq 3$ cm 为第 1 径级, $3 < D \leq 6$ cm 为 2 级,依次为 3、4、5……径级,绘制种群径级结构图。

1.2.3 种群静态生命表编制及曲线绘制 种群生命表的年龄结构以径级结构替代来编制。把方枝柏种群径级从小到大的顺序看做时间顺序,第 I 径级对应第 I 龄级,第 2 径级对应第 II 龄级,以此类推,统计各径级株数并将数据标准化。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。

1.2.4 种群数量动态的时间序列预测

$$M_t^{(1)} = M_{t-1}^{(1)} + \frac{X_t - X_{(t-n)}}{n}$$

式中, $M_t^{(1)}$ 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。本文以 n 值为各龄级株数; t 分别取种群经历 3 年龄级、5 年龄级和 7 年龄级的时间后,对未来种群发展趋势进行预测,其原理与方法见文献[10]。

2 结果与分析

2.1 阳坡林线特征

高山区特殊的温度、热量和水分等外界环境条件对树木生长产生限制形成了森林分布的上限^[1-2]。西藏色季拉山阳坡 4 320 m 以下能够形成郁闭的森林;4 320 m 以上树木亦能够生长,但不能成林;4 320~4 520 m 为林线区域,是林分稀疏、灌木为主、方枝柏为优势种的群落类型,属渐变型林线(表 1)。

表 1 色季拉山阳坡林线方枝柏种群特征
Table1 Features of *S. saltuaria* population
in the timberline ectone on sunny slope of Sejila Mt.

海拔 /m	样地面积 /hm ²	方枝柏种群		
		平均高度 /m	平均胸径 /m	个体数 /(株·km ⁻²)
4 320~4 420	0.8	6.86	12.26	60

2.2 种群径级结构

由图 1 可知,在色季拉山阳坡林线区域,方枝柏种群的径级分布总体呈现下降的趋势,0~12 cm 径级的种群个体数占种群总数的 68%,且各径级之间种群数量相差不大;>12 cm 以后种群数量随径级增大而减少,胸径>21 cm 的方枝柏个体数仅为 15 株·hm⁻²。

表 2 色季拉山阳坡林线方枝柏种群特定时间生命表
Table1 Time specific life table of *S. saltuaria* population in the timberline on the sunny slope of Sejila Mt.

龄级	径级	存活数 a_x	存活量 l_x	死亡量 d_x	死亡率 q_x	区间寿命 L_x	总寿命 T_x	期望寿命 e_x	$\ln l_x$	消失率 K_x
I	1	112	1 000	152	0.152	103.5	544.0	0.544	6.908	0.165
II	2	95	848	—27	—0.032	96.5	440.5	0.519	6.743	—0.031
III	3	98	875	—45	—0.051	100.5	344.0	0.393	6.774	—0.050
IV	4	103	920	179	0.194	93.0	243.5	0.265	6.824	0.216
V	5	83	741	188	0.253	72.5	150.5	0.203	6.608	0.292
VI	6	62	554	268	0.484	47.0	78.0	0.141	6.316	0.661
VII	7	32	286	152	0.531	23.5	31.0	0.109	5.655	0.758
VIII	8	15	134	—	—	7.5	7.5	0.056	4.897	—

2.4 存活曲线、死亡率曲线及消失率曲线

如图 2 所示,方枝柏种群存活曲线介于 Deevey I 和 Deevey II 之间。在图 3 中,方枝柏种群死亡率(q_x)曲线和消失率(K_x)曲线变化基本趋势一致,都在 III 龄级出现低谷;此后死亡率和消失率曲线均随龄级增加而上升。

2.5 种群数量动态的时间序列预测

以色季拉山阳坡林线方枝柏种群的各龄级株数为原始数据,按一次平移法^[11]预测各龄级在经历未来 3 龄级、5 龄级及 7 龄级时间后的株数,将结果绘制成年龄级与株数关系图。从图 4 可看出,方枝柏

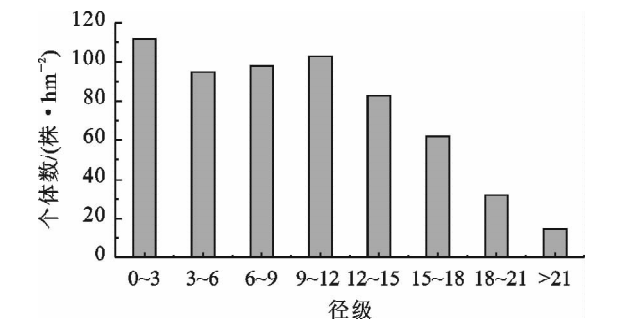


图 1 色季拉山阳坡林线方枝柏种群径级结构
Fig. 1 DBH class structure of *S. saltuaria* population
at the timberline ectone on the sunny slope of Sejila Mt.

2.3 种群特定时间生命表

以方枝柏种群各龄级对应的存活数(a_x)计算出标准存活量(l_x)、死亡量(d_x)、区间寿命(L_x)和期望寿命(e_x)等。从表 2 可以看出,种群存活量在 IV 龄级以前均较高,而死亡量和死亡率则在 IV 龄级呈上升趋势。种群的期望寿命反映的是个体的平均生存能力,色季拉山阳坡林线方枝柏种群期望寿命在 I~II 龄级较高,说明幼龄方枝柏能够适应林线区域高寒的气候特点,生存质量较好;随着龄级增加期望寿命逐渐下降,说明随着方枝柏种群个体生长发育和种群密度增加,群落内种内和种间竞争导致个体对空间、阳光和养分等生存因子的需求不断增大,种群生存力逐渐下降。

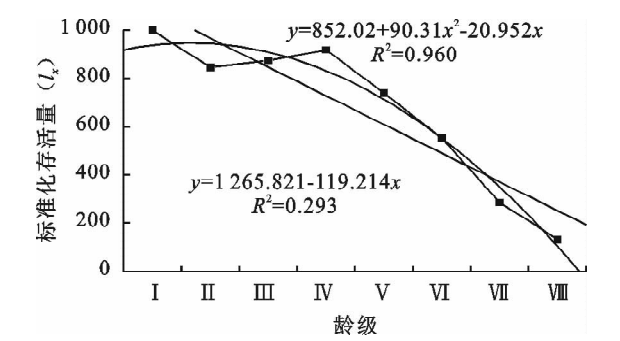


图 2 色季拉山阳坡林线方枝柏种群存活曲线
Fig. 2 Survival curve of *S. saltuaria* population
in the timberline on the sunny slope of Sejila Mt.

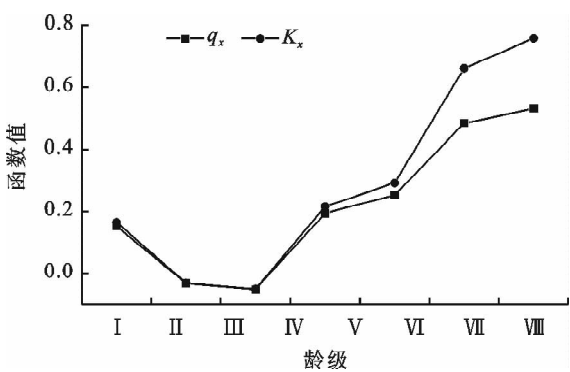


图3 色季拉山阳坡林线方枝柏种群死亡率曲线(q_x)及消失率曲线(k_x)

Fig. 3 Mortality rate(q_x)and hazard rate(K_x)of *S. saltuaria* population in the timberline on the sunny slope of Sejila Mt.

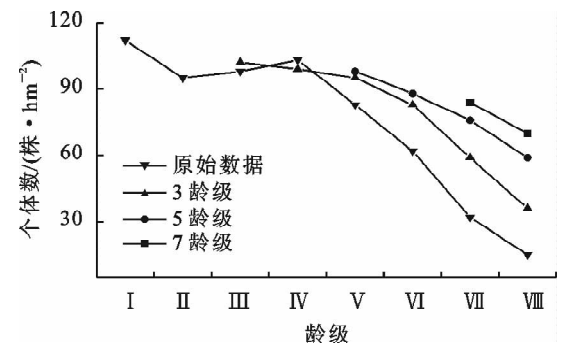


图4 色季拉山阳坡林线方枝柏种群数量动态时间序列预测

Fig. 4 Time sequence prediction of number dynamics of *S. saltuaria* population in the timberline on the sunny slope of Sejila Mt.

种群各龄级与株数峰值在预测序列中依次向后推移,≥V 龄级个体逐渐增多,但幼龄株数减少,最终使得老龄株数呈持续下降的趋势。由此可以推断,随着幼龄个体的减少,而大龄个体随着年龄增长竞争加剧和生存力降低,种群未来必将趋于衰退。

3 讨论

研究区以西藏色季拉山阳坡林线分布的垂直宽度 200 m 范围为基础,由于方枝柏种群具有耐寒、喜光和抗风等特性,形成较宽的过渡带,属渐变型林线。方枝柏种群 I 龄级数量为 112 株·hm⁻²,占种群总数的 18.67%;这与张桥英等^[12]研究针对白马雪山方枝柏种群研究幼苗数量仅为 17 株·hm⁻²的结论不同。这是由于树种生物学特性、不同地区的环境条件和人为干扰程度等因素所致。西藏色季拉山是当地保存较好的原始林区之一^[4],林下枯落物较为丰富^[13],土壤水肥条件较好^[14],种子落地后容易定居并萌发,幼苗依赖于成年树为其创造的林下生境,以减少霜冻、强光等不利因素的威胁而存活。另外,方枝柏的分布区位置海拔高且地势陡峭,游人极少能够到达,种群受干扰和破坏较少,幼龄种群存活率较高。这对保持方枝柏种群延续和维持阳

坡林线稳定意义重大。

方枝柏种群存活曲线基本呈 Deevey I 和 Deevey II 之间,接近稳定型。IV 龄级以前种群存活量相对较多,但此后死亡率较高;对种群数量的时间序列预测表明,种群随着时间推移,老龄级株数依然呈减少的趋势。老龄级个体株数较少是二者反映的共同特征,结果形成了阳坡林线区域的稀疏林分。

种群年龄结构只反映一个种群的年龄结构状况,而静态生命表是根据某一特定时间断面考察在不同年龄阶段的个体存活状况估计每个年龄组中的死亡率。通过分析研究现实不同年龄阶段的个体数量来推断种群是时间上的动态过程,已经成为研究种群动态的有效途径^[15-16]。静态生命表是以某一特定时间对种群年龄结构进行调查的资料编制的,对于多世代重叠的种群,静态生命表能够反映出种群出生率和死亡率随年龄而变化的规律。但静态生命表中个体出生于不同年代,经历的环境条件也不同。而编制静态生命表是在假设种群所经历的环境条件是没有变化的,但实际情况并非如此,因此,静态生命表存在一定的误差,其最大的局限是不能直接反映环境年际变化的影响和死亡原因。因此,采用种群直径代替年龄来编制静态生命表,虽然存在缺陷,但是如果用法得当,还是有价值的^[5,16],尤其是针对长寿命的乔木树种,在目前依然是较为现实的唯一途径。

方枝柏种群老龄(>IV 龄级)个体的存活率低,反映了种群的自身生物学特性和阳坡林线区域特殊的环境因子胁迫效应^[17]。种群在≤IV 龄级前,由于树种自身生物学特性使得存活率较高,且在 IV 龄级时期达到一个高峰,说明此时方枝柏处于青壮年期,适应能力相对增强,此时个体生长需要更多营养、空间和光照等生存条件^[12],与成年树的关系由依赖变为竞争,必然导致此后种群的强烈的自疏现象发生;以后随着种群年龄增加,自身抗逆性和营养积累的速率都呈现下降的趋势^[18],再加上林线处冬季大风、低温和干燥等环境因素的影响,都会使得种群死亡率较高。自疏现象有利于不同龄级个体对资源的充分利用^[19],从长期看对种群的生存和延续是有利的,这也是高山生态系统恶劣环境中种群的一种适应对策^[20]。

4 结论

西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群生物学特性和所处环境条件,使得种群在年龄结构、存活曲线及时间序列预测呈现出自身的特点。总体而言,该地

(下转第 44 页)

[31] PENDELL E G, HARDEN J W, TRUMBORE S E , *et al.* I-
sotopic approach to soil carbonate dynamics and implications
for paleoclimatic interpretations[J] . Quaternary Research,
1994,42:60-71.

[32] CHEN J, AN Z S, WANG H T, *et al.* An isotopic study of
the S1 paleosol carbonates from the central loess plateau of
north China [J]. Chinese Science Bulletin, 1996,41(1):1542-
1545.

[33] 刘再华. 岩溶作用动力学与环境[M]. 北京:中国地质出版社
2007:163-164.

[34] KHADEMI H, MERMUT A R. Submicroscopy and stable i-
sotope geochemistry of carbonate and associated palygorskite
in Iranian Aridisols[J] . European Journal of Soil Science ,
1999 , 50 ; 207-216.

[35] CERLING T E. The stable isotopic composition of modern
soil carbonate and its relationship to climate[J] . Earth and
Planetary Science Letters, 1984,71:229-240.

[36] CERLING T E, QUADE J. Stable carbon and oxygen iso-
topes in soil carbonate[C]. Washington D C: American Geo-
physical Union, 1993: 217-231.

[37] CERLING T E, SOLOMON D K, QUADE J, *et al.* On the
composition of carbon in soil carbon dioxide [J]. Geochimica
et Cosmochimica Acta, 1991, 55: 3403-3405.

[38] MAGARITZ M, AMIEL A J. Calcium carbonate in a calcar-
eous soil from the Jordan Valley, Israel: its origin as revealed
by the stable carbon isotope method[J]. Soil Science Society
of America Journal, 1980, 44: 1059-1062.

[39] ROCHETTE P, FLANAGAN L B. Quantifying rhizosphere
respiration soil in a corn crop under field conditions[J] . Soil
Sci. Soc. Am. J. ,1997,61:466-474.

[40] 郑兴波,张岩,顾广虹,等. 碳同位素技术在森林生态系统碳循
环研究中的应用[J],生态学杂志,2005,24(11):1134-1338.

[41] DRR H, M ÜNNICH K O. Annual variations in soil respira-
tion in selected areas of the temperate zone [J]. Tellus,1987,
39B: 114-121.

(上接第 18 页)

区方枝柏种群幼苗数量充足,但中龄级以后种群自
疏严重,老龄个体减少,未来种群呈衰退趋势。随着
全球气候的变暖,一旦有其他树种的入侵,种群衰退
更为明显和迅速。

林线过渡带被认为对气候变化特别敏感。根据
组成林线的植物种群年龄结构的变化得出气候变化
对高山森林响应的证据,这个问题在很长时间内是
极其重要的^[21]。因此,应继续开展对高山林线过渡
带的研究,以揭示气候对高山植被的影响。

参考文献:

[1] 戴君虎,崔海亭. 国内外高山林线研究综述[J]. 地理科学,
1999,19(3):243-249.

[2] 王襄平,张玲,方精云. 中国高山林线分布高度与气候的关系
[J]. 地理学报,2004,59(6):871-879.

[3] BROWN D G. Predicting vegetation at treeline using topogra-
phy and biophysical distribution variables[J]. Journal of Vege-
tation Science,1994,5:641-656.

[4] 青藏高原综合科学考察队. 西藏森林[M]. 北京:科学出版社,
1985:40-55.

[5] 任青山,杨小林,崔国发,等. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构
与动态[J]. 生态学报,2007,27(7):2669-2677.

[6] 任青山. 西藏冷杉原始森林土壤物理性质特征分析[J]. 林业科
学,2002,38(3):57-62.

[7] 任青山. 西藏冷杉原始林群落物种多样性初步研究[J]. 生态学
杂志,2002,21(2):67-70.

[8] 杨小林,崔国发,任青山,等. 西藏色季拉山林线植物群落多样

性格局及林线的稳定性[J]. 北京林业大学学报,2008,30(1):
14-20.

[9] 徐学红,于明坚,胡正华,等. 浙江古田山自然保护区甜槠种群
结构与动态[J]. 生态学报,2005,25(3):645-654.

[10] 谢衷洁. 时间序列分析[M]. 北京:北京大学出版社,1990.

[11] 张文辉. 裂叶沙参种群生态学研究[M]. 哈尔滨:东北林业大
学出版社,1998:44 -54.

[12] 张桥英,张运春,罗鹏,等. 白马雪山阳坡林线方枝柏种群的生
态特征[J]. 植物生态学报,2007,31(5):857-864.

[13] 方江平,项文化. 西藏色季拉山原始冷杉林生物量及其分布规
律[J]. 林业科学,2008,44(5):17-23.

[14] 钟国辉,辛学兵. 西藏色季拉山暗针叶林凋落物层化学性质研
究[J]. 应用生态学报,2004,15(1):167-169.

[15] HARPER J L. Population biology of plant[M]. London:Ac-
ademic Press,1997:56-61.

[16] 李博,杨持,林鹏. 生态学[M]. 北京:高等教育出版社,2000:
41-58.

[17] 张金屯,孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局
分析[J]. 生态学报,2004,24(1):35-40.

[18] JAMES J C,GRACE J,HOAD S P. Growth and photosynthes-
is of *Pinus sylvestris*at its altitudinal in Scotland [J]. Journal
of Ecology,2004,82:297-306.

[19] 沈泽昊,方精云,刘增力,等. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉
种群的结构与动态[J]. 植物学报,2001,43(12):1288-1293.

[20] 杨振林,石培礼. 高山树线交错带的景观格局与生态过程[J].
地理科学进展,2007,26(1):44-55.

[21] 王晓春,周晓峰,李淑娟,等. 气候变暖对老秃顶子林线结构特
征的影响[J]. 生态学报,2004,24(11):2412-2421.