# 山东半岛北部黑松海防林幼龄植株生长动态及其种群数量特征*

韩广轩** 张志东 王光美 毛培利 刘苏静 薛钦昭
(中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所,山东烟台 264003)

**摘 要** 黑松海防林是山东半岛北部海岸带典型的生态系统类型,对于维护沿海地区生态安全具有重要作用。为了对黑松海防林的天然更新动态和生存状况进行评价和预测,在山东半岛北部黑松海防林内设置3个样地,调查黑松幼龄植株的生长动态和种群数量特征。使用查数轮生枝法确定黑松幼龄植株的年龄,以空间代替时间的方法,探讨黑松幼龄植株的生长动态、年龄结构和空间分布特征;以种群生命表及生存分析理论为基础,编绘黑松幼龄植株的时间生命表,绘制存活曲线。结果表明:(1)3个样地中幼龄植株高生长、基径生长与年龄均分别呈指数函数、直线和二次函数关系;(2)3个样地黑松幼龄植株年龄结构存在着明显差异,分别表现为纺锤形、残缺型和金字塔型;(3)幼龄植株主要集中分布在距最近立木0.3~1.2 m,离立木越近或越远幼龄植株均逐渐减少;(4)对样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株生命表和存活曲线的分析表明,随年龄的增加,黑松幼龄植株生命期望值基本上呈递减趋势,黑松幼龄植株种群存活数也随着年龄的增加而降低;样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株种群存活曲线近似于Deevey Ⅱ型,表明2个样地黑松幼龄植株种群处于稳定发展阶段;(5)样地Ⅱ幼龄植株种群结构很不完整,表明该种群属于衰退型,与人为干扰及坡度等有关。

**关键词** 海防林;黑松;数量特征;生长动态;山东半岛北部
**中图分类号** S718.55 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2009)06-1013-08

**Growth dynamics and quantitative population characteristics of young trees in coastal *Pinus thunbergii* windbreak forest in northern Shandong Peninsula.** HAN Guang-xuan, ZHANG Zhi-dong, WANG Guang-mei, MAO Pei-li, LIU Su-jing, XUE Qin-zhao (*Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai* 264003, *Shandong, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(6): 1013-1020.

**Abstract**: Coastal *Pinus thunbergii* windbreak forest is a typical ecosystem in the coastal zone of northern Shandong Peninsula, and plays a key role in regional ecological security. To study the natural regeneration pattern of the forest, the growth dynamics and quantitative characteristics of regenerated *P. thunbergii* trees were investigated in three plots. The tree ages were determined by counting tree branches, and the growth dynamics, age structure, and spatial distribution of regenerated young trees were studied by the method of spatial series substituting for time series. Based on the life table of population and the theory of survival analysis, the life tables of regenerated young *P. thunbergii* trees were established, and the survivorship curves were drawn with field data. The results showed that in the three plots, the height and basal diameter growth of regenerated young *P. thunbergii* trees had exponential, linear, and quadratic functional relations with age, and the age structure was of spindle, discrete, and pyramid types, respectively. Most of the regenerated young trees were distributed at 0.3-1.2 m from their nearest standing trees, and the individuals of the young trees decreased near to or far from the nearest standing trees. In

* 山东省科技攻关计划项目(2007GG2QT06019)、烟台市科学技术发展计划项目(2008155)和中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所前沿领域资助项目(A3JO708BX)。
** 通讯作者 E-mail:gxhan@yic.ac.cn
收稿日期:2008-10-14 接受日期:2009-01-13

plots Ⅰ and Ⅲ, the expected average life of regenerated young *P. thunbergii* trees had a decreasing trend with their increasing age, and the survival number of the population also decreased with increasing population age. The survivorship curves of regenerated young *P. thunbergii* trees in the two plots approximated to the type of Deevey Ⅱ, indicating that the young *P. thunbergii* populations in the plots were at stable development stage. The population structure of regenerated young *P. thunbergii* trees in plot Ⅱ was lesser integral, suggesting that the population was of declining type, being related to human disturbance, slope and other environmental factors.

**Key words**: coastal windbreak forest; *Pinus thunbergii*; quantitative characteristics; growth dynamics; northern Shandong Peninsula.

黑松(*Pinus thunbergii*)海防林是山东半岛北部海岸带典型的生态系统和重要的土地利用类型,是抵御风暴潮、海蚀和风沙等自然灾害的第一道有效防线,生态区位重要。黑松具有喜海洋气候,适应性强,抗海风,耐瘠薄,在中性或微碱性砂滩、海岸能良好生长等特点(朱教君等,2002),成为我国北方沙质海岸基干林带的主要造林树种之一。虽然黑松具有适应海岸生长的特点,但是沿海沙地生态环境脆弱,造林困难,如何使现有防护林的防护效益不间断仍是目前黑松海防林经营的一个难点(朱教君等,2002)。天然更新充分依靠自然的力量来实现森林自然恢复,并且能够培育出合乎自然规律的高生物多样性和高生态质量的森林(刘足根等,2007)。

天然更新是森林生态系统自我繁衍、恢复的手段和基础(金永焕等,2005),这个过程包括种子的生产、扩散、土壤种子库中种子的活力、幼苗转化、更新萌发体的形成及生长等。在植物生活周期中,幼龄植株是个体生长最为脆弱、对环境变化最为敏感的时期(Guariguata,2000),因而,也是个体数量变化最大的时期。树木幼龄植株的生长受生物因素和非生物因素综合作用的影响,受到环境筛的强烈过滤作用(陈迪马,2006),在某种程度上,幼龄植株发生比种子散布更影响物种的分布。幼龄植株在不同群落中的发生、生长及成活特性决定着树木种群在群落演替系列中的位置以及成年树木种群在群落中的地位,因此,幼龄植株的定居和生长发育是植物种群维持和实现更新的一个重要阶段(彭闪江等,2004),对树木幼龄植株的生长规律和种群特征进行研究具有重要的理论和实际意义。

种群结构与动态对阐明种群生态特性、更新对策乃至群落的形成及其稳定性与演替规律等都具有重要意义(Nanami *et al.*,2004)。研究群落中优势种群的数量特征,分析各龄级的出生率、死亡率以及空间分布格局,不仅能对种群的未来做出预测,而且能为阐明群落恢复机理提供依据(李博,2000;李媛等,2007)。本文以山东半岛北部黑松海防林为研究对象,分析黑松更新幼龄植株的生长动态,探讨黑松幼龄植株种群的数量特征及动态,研究幼龄植株的空间分布与其周围立木之间的关系,有助于阐明黑松防护林的天然更新过程与机制,为黑松沿海防护林的保育和可持续经营提供科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于山东半岛北部黑松分布区,该分布区位于烟台市境内(图1)。所处区域属暖温带东亚季风型大陆性气候,年平均温度11.5 ℃,降水量760 mm,无霜期200 d左右,年平均绝对湿度为71%,年平均日照时数为2642.7 h,日照率为60%。土壤为滨海砂地土壤,机械组成以砂为主,有机质含量很低,一般不超过1%。

黑松林栽植于20世纪50年代,大多为纯林,黑松林下植被比较简单,灌木主要由紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *simplicifolia*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)等树种组成;草本层主要为羊胡子草(*Carex rigescens*)、软毛虫实(*Corispermum puberulum*)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica* var. *ruthenica*)、白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)、肾叶打碗花(*Calystegia soldanella*)、毛鸭嘴草(*Ischaemum antephoroides*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)、鸭跖草(*Commelina communis*)、西伯利亚滨藜(*Atriplex sibirica*)和龙葵(*Solanum nigrum*)等。

### 1.2 调查方法

为较全面地反映黑松防护林更新幼龄植株的生长动态,在充分踏查的基础上,选择了西山北头(Ⅰ号样地)、东山北头(Ⅱ号样地)和云溪(Ⅲ号样地)3个地段作为调查样地(图1),3个样地的情况见表1。

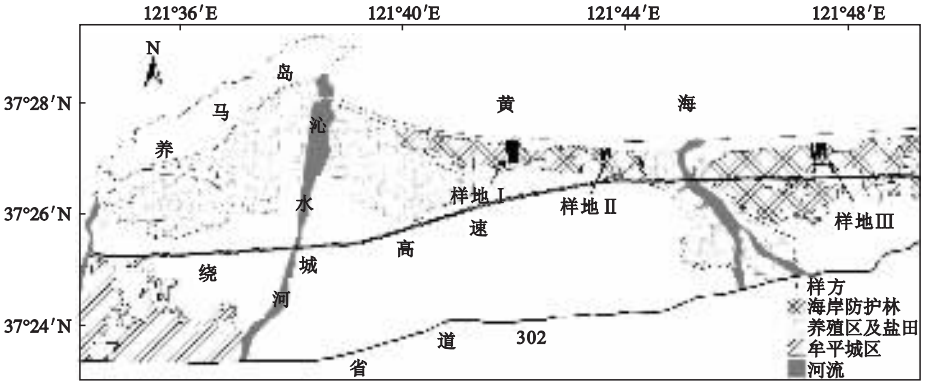


**图1 山东半岛北部黑松海防林3个样地的布设示意图**

**Fig. 1 Distribution of 3 plots of *Pinus thunbergii* coastal protection forest in the northern Shandong Peninsula**

**表1 山东半岛北部黑松海防林样地基本特征**

**Tab. 1 Plot characteristics of *Pinus thunbergii* coastal protection forest in the northern Shandong Peninsula**

| 样地 | 经度(E) | 纬度(N) | 地形 | 地下水埋深(m) | 平均胸径(cm) | 平均树高(m) | 种群平均密度(株·$hm^{-2}$) | 小样方数 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ⅰ | 121°41′52.09″—121°41′54.73″ | 37°26′55.42″—37°27′17.49″ | 地势平坦,海拔1~2 m | 1.1 | 7.0 | 4.9 | 3013.1 | 42 |
| Ⅱ | 121°43′33.29″—121°43′41.74″ | 37°26′59.67″—37°27′9.25″ | 在缓坡上,坡度<8° | 1.4 | 8.2 | 5.3 | 2333.3 | 12 |
| Ⅲ | 121°47′18.59″—121°47′33.08″ | 37°26′59.70″—37°27′14.12″ | 地势平坦,海拔1~2 m | 1.0 | 6.6 | 4.4 | 3016.7 | 18 |

在3个样地中布置了8条与海岸线垂直的固定样线,其长度根据黑松防护林的宽度变化而变化。其中,Ⅰ号和Ⅲ号样地分布设置3条样线,Ⅱ号样地设置2条样线,每个样地中的样线间距为200 m。在样线上每隔50 m布置1个样方(10 m×10 m)。Ⅰ号样地每条样线设置14个样方,Ⅱ和Ⅲ号样地每条样线设置6个样方。整个研究区域共设置10 m×10 m的样方共72个。采用查数轮生枝法确定幼龄植株的林龄(苗木林龄小,轮枝清楚,较为准确),并记录其高度、基径、数量及其与最近立木的距离。

### 1.3 年龄结构

用查数轮生枝法确定黑松幼龄植株林龄,然后以幼龄植株平均高度和林龄作曲线,参照曲线拐点处的林龄和实际情况把黑松幼龄植株划分为幼苗(1~3年生)、幼树(4~9年生)、小树(10~12年生)(张远彬等,2006)。统计每一样地各龄级的株数,将所有样地各龄级的株数合并,组成各种群的年龄结构基本数据。

### 1.4 静态生命表编制

统计12个龄级内的黑松更新株数,按照静态生命表的编制方法编制黑松种群的静态生命表(张文辉等,2004;杨慧等,2007),表2包含以下内容:$x$为年龄;$a_x$为在$x$年龄内黑松的存活数;$l_x$为存活数标准化;$d_x$为$x$到$x+1$的标准化死亡数,$d_x = l_x - l_{x+1}$;区间寿命;$q_x$为$x$到$x+1$的死亡率,$q_x = d_x/l_x \times 100\%$;$L_x$为从$x$到$x+1$年龄期间还存在的个体数,$L_x = (l_x - l_{x+1})/2$;$T_x$为总寿命,表示从$x$年龄起超过$x$年龄的存活个体总数,$T_x = \sum L_x$;$e_x$为生命期望,表示第$x$期的个体在未来所能存活的平均年数,$e_x = T_x/l_x$;$K_x$为种群消失率,$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$。

### 1.5 存活曲线绘制

存活曲线的绘制方法有2种,一是以存活量的对数值$\lg l_x$为纵坐标,以年龄为横坐标作图;另一种方法是用存活数量和年龄作图,但年龄用平均寿命期望的百分离差来表示(王婷等,2006)。本文以生命表中的标准化存活数的常用对数值$\lg l_x$为纵坐标,以年龄为横坐标,绘制种群的存活曲线。

### 1.6 数据处理

运用非线性回归方法分析黑松幼龄植株平均树高和平均基径与林龄的关系;运用线性回归方法分析黑松幼龄植株种群$\lg l_x$与林龄的关系。采用SPSS 12.0统计分析软件进行数据统计分析,绘图在SigmaPlot 9.0软件中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 黑松幼龄植株生长动态

由图2可见,黑松幼龄植株高度和基径均随着林龄增加呈增长趋势,3个样地中树高与林龄的回归方程分别为:

样地Ⅰ: $y = 0.0897e^{0.2093x}$

$(R^2 = 0.983, P < 0.0001, n = 12)$ (1)

样地Ⅱ: $y = 0.0015x^2 + 0.1457x - 0.1279$

$(R^2 = 0.953, P < 0.0001, n = 7)$ (2)

样地Ⅲ: $y = 0.1247x - 0.1534$

$(R^2 = 0.972, P < 0.0001, n = 12)$ (3)

式(1)、式(2)、式(3)中,$y$ 为幼龄植株树高(m),$x$ 为林龄。

黑松幼龄植株基径与林龄的回归方程分别为:

样地Ⅰ: $y = 0.1885e^{0.2029x}$

$(R^2 = 0.962, P < 0.0001, n = 12)$ (4)

样地Ⅱ: $y = -0.0077x^2 + 0.2862x - 0.4086$

$(R^2 = 0.981, P < 0.0001, n = 7)$ (5)

样地Ⅲ: $y = 0.2272x - 0.2603$

$(R^2 = 0.952, P < 0.0001, n = 12)$ (6)

式(4)、式(5)、式(6)中,$y$ 为幼龄植株基径(cm),$x$ 为林龄。

在黑松幼龄生长阶段,样地Ⅰ中黑松幼龄植株树高、基径与林龄呈指数关系,说明样地Ⅰ黑松幼龄植株还处在高生长阶段;样地Ⅱ中黑松幼龄植株树高、基径与林龄均呈二次函数关系,幼龄植株生长前期,树高和基径生长速率较大,但在幼龄植株生长后期,树高和基径生长速率降低。如5~6年生时,树高生长速率为0.30 m·a$^{-1}$,基径生长速率为0.25 cm·a$^{-1}$;而10~12年生时,树高生长速率为0.03 m·a$^{-1}$,基径生长速率仅为0.05 cm·a$^{-1}$;样地Ⅲ中黑松幼龄植株树高、基径与林龄均呈直线函数关系,幼龄植株生长阶段树高和基径生长速率变化不大,说明样地Ⅲ黑松幼龄植株处在稳定生长阶段。

从幼龄植株树高和基径生长动态对比来看,在前4年中,3个样地中黑松幼龄植株高度和基径差别均不大,但在4年之后,3条曲线一直保持一定的距离,样地Ⅲ树高和基径生长均高于样地Ⅰ和样地Ⅱ(图2)。样地Ⅲ中,12年龄级黑松幼龄植株的高度为1.29 m,高于样地Ⅰ的1.05 m和样地Ⅱ的0.90 m;样地Ⅲ幼龄植株基径为2.21 cm,大于样地Ⅰ的2.02 cm和样地Ⅱ的1.90 cm。

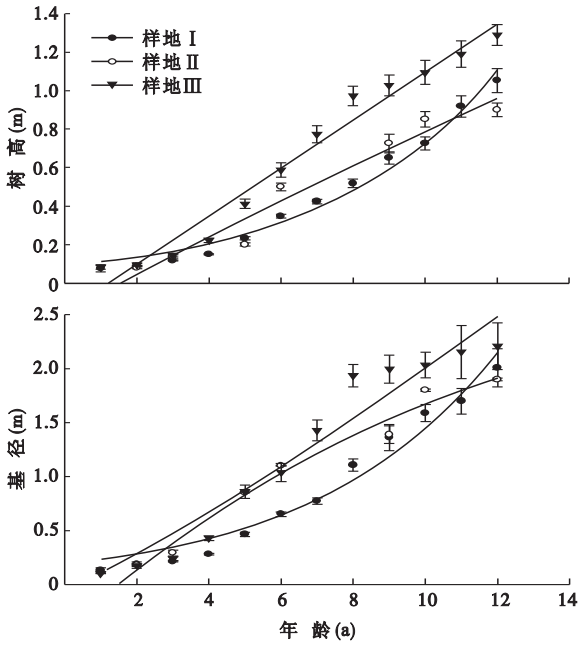


图2 山东半岛北部黑松幼龄植株树高和基径随林龄变化的生长动态

Fig.2 Growth dynamics of individual height and basal diameter of young *Pinus thunbergii* trees with age change in the northern Shandong Peninsula

### 2.2 黑松幼龄植株年龄结构

由图3可见,3个样地中黑松幼龄植株种群年龄结构存在明显差异。首先,各样地中幼龄植株年龄结构的分布形状明显不同。根据年龄结构分布形状,可将样地分为3种类型,即纺锤型(样地Ⅰ)、残缺型(样地Ⅱ)和金字塔型(样地Ⅲ)。从图3可见,黑松幼龄植株的年龄结构比较完整,整体表现为"纺锤型"的变化趋势,3年生种群数量最大,密度为988.7株·hm$^2$;>3年生阶段,幼龄植株种群数量随林龄的增加而减小。样地Ⅱ黑松幼龄植株的年龄结构不完整,多个龄级缺失,表现为"残缺型"。这种类型较脆弱,不利于幼龄植株种群结构维持,容易进一步衰退。样地Ⅲ黑松幼龄植株的年龄结构完整,整体表现为"金字塔型"的变化趋势,幼龄植株数量随着林龄增长而下降,基本符合种群自然增长特征,说明该样地黑松幼龄植株种群是处于一种稳定增长的状态。

另外,各样地间的更新密度也存在差异。样地Ⅰ的更新密度最大,为259株·hm$^{-2}$,其次为样地Ⅲ,为200株·hm$^{-2}$,样地Ⅱ的更新密度最小,仅为32株·hm$^{-2}$。样地Ⅰ、样地Ⅱ和样地Ⅲ中,1~3年生幼苗的更新密度分别为429、73和296株·hm$^{-2}$;

4~9 年生幼树的更新密度由大到小的顺序为样地Ⅰ(276 株·$hm^{-2}$)>样地Ⅲ(218 株·$hm^{-2}$)>样地Ⅱ(20 株·$hm^{-2}$);而 9 年以上的小树却是样地Ⅲ最大,为 65 株·$hm^{-2}$,是样地Ⅱ(13 株·$hm^{-2}$)的 5 倍。从更新密度上看,样地Ⅲ的幼树分布更合理,是更稳定的林分,而样地Ⅱ更新密度较低,影响种群的稳定。

## 2.3 黑松幼龄植株与最近立木距离的关系

从图 4 可见,3 个样地中黑松幼龄植株与最近立木距离之间存在着一定的相似性。首先,各调查样地中,幼龄植株与最近立木距离的分布趋势一致,表现为单峰型,均属正态分布;其次,幼龄植株的集中分布区在距最近立木 0.3~1.2 m,这一范围内的样地Ⅰ、样地Ⅱ、样地Ⅲ中,更新总数占全部更新株数的百分比分别为 85.7%、84.2% 和 72.9%。第三,离立木越近或越远幼龄植株均逐渐减少。距最近立木≤0.3 m,样地Ⅰ、样地Ⅱ和样地Ⅲ中黑松幼龄植株占全部更新株数的比例分别为 7.8%、5.3% 和 9.7%;幼龄植株离立木的最远距离为 3.3 m,但距最近立木>2.1 m,样地Ⅰ、样地Ⅱ和样地Ⅲ中黑松幼龄植株占全部更新株数的分别为 0.39%、10.5% 和 3.2%(图 4)。

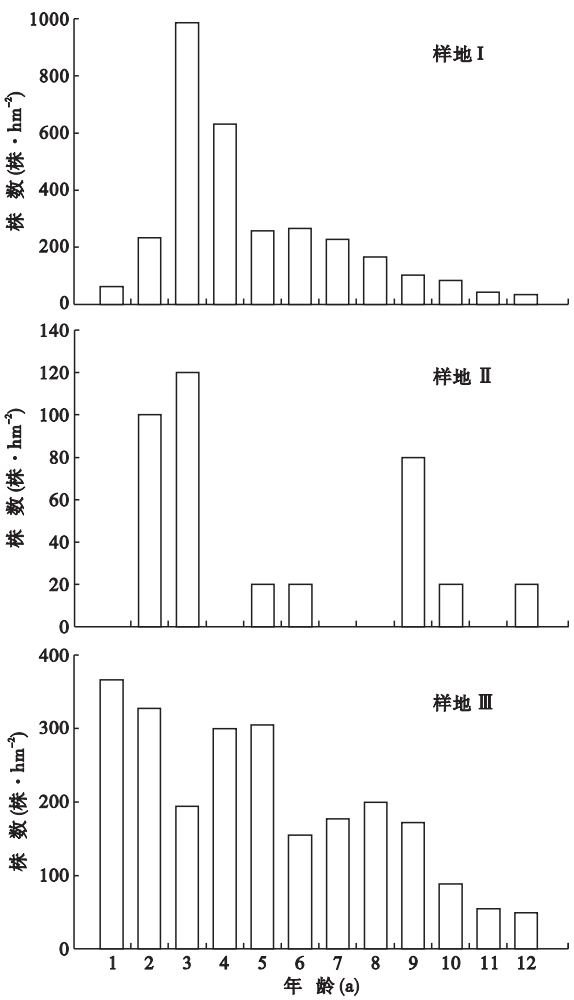


图 3 黑松海防林幼龄植株的年龄结构

Fig. 3 Age structure of young *Pinus thunbergii* trees

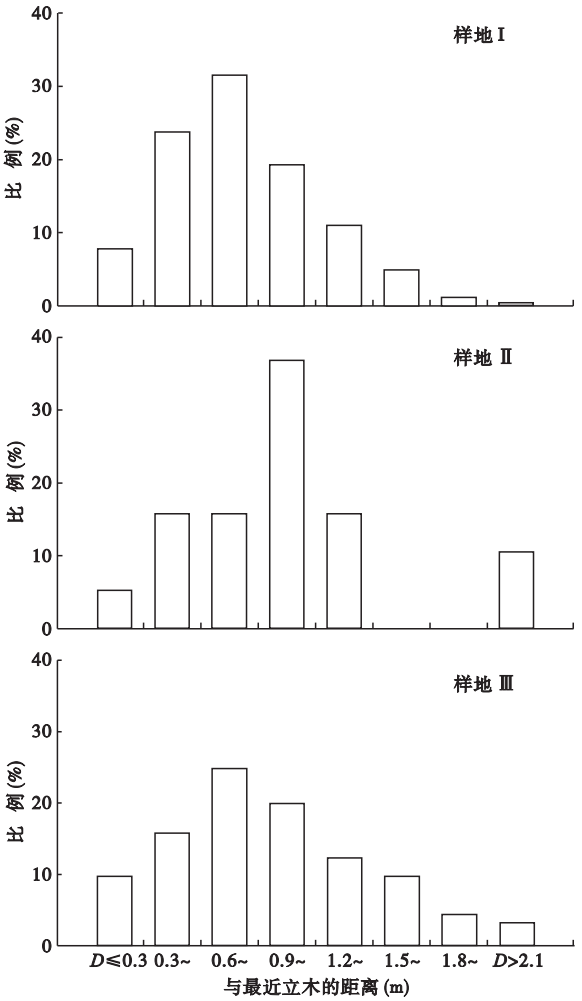


图 4 黑松幼龄植株与最近立木的距离

Fig. 4 Distance of young *Pinus thunbergii* trees from the nearest standing tree

## 2.4 幼龄植株种群静态生命表

利用空间代替时间的方法,编制黑松幼龄植株的生命表。样地Ⅱ中,黑松幼龄植株数量很少,且年龄结构很不完整,不宜做静态生命表。本文仅对样地Ⅰ和样地Ⅲ做黑松幼龄植株的生命表(表 2 和表 3)。

从表 2 可以看出,除 1、2 年生外,样地Ⅰ黑松幼龄植株种群存活数随着林龄的增加而降低,但不同时段其死亡强度或速率差异较大。3 年生幼苗库最

大,达989 株·$hm^{-2}$,占幼龄植株的31.7%;4 年龄级的黑松幼树种群死亡率和消失率相对较高,分别为58%和86%,环境条件特别是光照条件可能是幼苗生长的关键制约因素;10 年龄级的幼龄植株种群死亡率和消失率又出现一个高峰,分别为47%和63%,此阶段个体对空间生态位的需求增大,种间竞争加剧可能导致了死亡率上升。

从表3 可见,样地Ⅲ黑松幼龄植株的种群结构呈明显的金字塔型。幼苗阶段个体相对丰富,达367 株·$hm^{-2}$,占幼龄植株的37.1%。幼树生长过程中,随着个体增长,对环境条件的需求增大,造成较大的种内竞争,产生自疏现象。整个幼树阶段死亡率呈波动性变化,最低为14%,最高为49%,最终少数个体进入小树阶段。随林龄的增加,样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株生命期望值基本上呈递减趋势,这种趋势符合种群的生物学特征,体现了生命力下降的趋势(杨慧等,2007)。

## 2.5 幼龄植株种群存活曲线

以黑松种群静态时间生命表为基础,以标准化存活数 $l_x$ 为纵坐标,以年龄为横坐标,分别绘制样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株种群的存活曲线。从图5 可见,黑松幼龄植株阶段,样地Ⅲ黑松幼龄植株存活数始终大于样地Ⅰ,说明样地Ⅲ幼龄植株更新相对较好。另外,样地Ⅰ比样地Ⅲ的斜率大,说明样地Ⅰ中黑松幼龄植株死亡强度更大。存活曲线是对生命表的重要反映,按 Deevey 的划分,存活曲线一般有3 种基本类型:DeeveyⅠ型,曲线呈凸型,表示种群的大多数个体均能实现其平均的生理寿命,在达到平均寿命时节,几乎同时死亡;DeeveyⅡ型,曲线呈对角线型,表示各龄级具有相同的死亡率;DeeveyⅢ型,曲线呈凹型,表示幼苗的死亡率高,以后的死亡率低而稳定。如果以种群个体数目最多的年龄(标准化成1000 的年龄)为起点,样地Ⅰ和样地Ⅱ黑松幼龄植株种群存活曲线均属于DeeveyⅡ型。

**表2 样地Ⅰ黑松幼龄植株种群静态生命表**

**Tab.2 Life table of young *Pinus thunbergii* population of Plot Ⅰ**

| 年龄 $x$ (年) | 存活数 $a_x$ | 标准化存活数 $l_x$ | 标准化死亡数 $d_x$ | 死亡率 $q_x$(%) | 区间寿命 $L_x$ | 总寿命 $T_x$ | 生命期望 $e_x$ | 消失率 $K_x$ | $\ln l_x$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 63 | 64.1 | -173.74 | -271 | 151 | 3116 | 48.61 | -1.31 | 4.16 |
| 2 | 235 | 237.8 | -762.17 | -321 | 619 | 2965 | 12.47 | -1.44 | 5.47 |
| 3 | 989 | 1000 | 360.57 | 36 | 820 | 2346 | 2.35 | 0.45 | 6.91 |
| 4 | 632 | 639.4 | 368.45 | 58 | 455 | 1526 | 2.39 | 0.86 | 6.46 |
| 5 | 268 | 271.0 | 9.10 | 3 | 266 | 1071 | 3.95 | 0.03 | 5.60 |
| 6 | 259 | 261.9 | 29.75 | 11 | 247 | 805 | 3.07 | 0.12 | 5.57 |
| 7 | 230 | 232.1 | 62.66 | 27 | 201 | 558 | 2.40 | 0.31 | 5.45 |
| 8 | 168 | 169.5 | 64.09 | 38 | 137 | 357 | 2.10 | 0.48 | 5.13 |
| 9 | 104 | 105.4 | 19.94 | 19 | 95 | 219 | 2.08 | 0.21 | 4.66 |
| 10 | 85 | 85.4 | 39.88 | 47 | 66 | 1070 | 12.53 | 0.63 | 4.45 |
| 11 | 45 | 45.6 | 9.97 | 22 | 41 | 1716 | 37.64 | 0.25 | 3.82 |
| 12 | 35 | 35.6 | | | 18 | 2349 | 66.00 | - | 3.57 |

**表3 样地Ⅲ黑松幼龄植株种群静态生命表**

**Tab.3 Life table of young *Pinus thunbergii* population of Plot Ⅲ**

| 年龄 $x$ (a) | 存活数 $a_x$ | 标准化存活数 $l_x$ | 标准化死亡数 $d_x$ | 死亡率 $q_x$(%) | 区间寿命 $L_x$ | 总寿命 $T_x$ | 生命期望 $e_x$ | 消失率 $K_x$ | $\ln l_x$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 367 | 1000.0 | 106.9 | -11 | 947 | 6025 | 6.03 | 0.11 | 6.91 |
| 2 | 328 | 893.1 | 363.3 | -41 | 711 | 5079 | 5.69 | 0.52 | 6.79 |
| 3 | 194 | 529.8 | -287.6 | -54 | 674 | 4367 | 8.24 | -0.43 | 6.27 |
| 4 | 300 | 817.4 | -15.1 | -2 | 825 | 3694 | 4.52 | -0.02 | 6.71 |
| 5 | 306 | 832.6 | 408.7 | 49 | 628 | 2869 | 3.45 | 0.68 | 6.72 |
| 6 | 156 | 423.9 | -60.6 | -14 | 454 | 2240 | 5.29 | -0.13 | 6.05 |
| 7 | 178 | 484.4 | -60.6 | -13 | 515 | 1786 | 3.69 | -0.12 | 6.18 |
| 8 | 200 | 545.0 | 75.7 | 14 | 507 | 1272 | 2.33 | 0.15 | 6.30 |
| 9 | 172 | 469.3 | 227.1 | 48 | 356 | 764 | 1.63 | 0.66 | 6.15 |
| 10 | 89 | 242.2 | 90.8 | 38 | 197 | 409 | 1.69 | 0.47 | 5.49 |
| 11 | 56 | 151.4 | 15.1 | 10 | 144 | 212 | 1.40 | 0.11 | 5.02 |
| 12 | 50 | 136.2 | | | 68 | 68 | 0.50 | - | 4.91 |

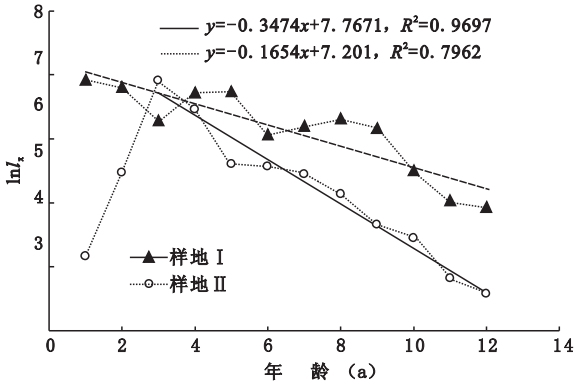


图5 样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株种群的存活曲线

Fig.5 Survival curve of young *Pinus thunbergii* population of plots Ⅰ and Ⅲ

○样地Ⅰ;▲ 样地Ⅲ。

## 3 讨 论

从黑松幼龄植株的年龄结构可以看出,样地Ⅰ中1~2年生黑松幼苗相对较少,而中间层次的幼龄植株个体在数量上表现出优势地位。以种子繁殖为主植物种群在缺少幼苗时,一般判断为衰退型种群。但实际上,这些1~2年生幼苗的种群命运很不确定,受环境的影响较大,从发生到死亡均不确定。相对来说,中间层次的个体对确定幼龄植株种群未来命运是至关重要的,因为这个阶段的个体处于种群的建立阶段(杨玲,2007)。因此,有理由判断该黑松幼龄植株种群是处于一种相对稳定状态。样地Ⅲ黑松幼龄植株的年龄结构完整,整体表现为"金字塔型"的变化趋势,表明该样地黑松幼龄植株种群是处于一种稳定增长的状态。

样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株种群存活数随着林龄的增加呈现降低趋势。同时,随林龄的增加,样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株生命期望值基本上呈递减趋势,这种趋势符合种群的生物学特征。黑松种群存活曲线近似于直线型,存活曲线若为一条直线则表示该种群是稳定种群、若为"凹型"则为增长型、若为"凸型"则为下降或衰退种群。从存活曲线上看,样地Ⅰ和样地Ⅲ黑松幼龄植株种群处于稳定发展阶段,与年龄结构分析结果一致。从种群保护的角度看,样地Ⅰ和样地Ⅲ可作为重点保护生境,只要控制人类对森林生态系统的破坏,即可在一定时期内保持稳定状态,发挥其良好的生态功能。

样地Ⅱ黑松幼龄植株种群缺乏中间层次的幼龄植株,天然更新不良,严重影响种群发展、增长。影响森林天然更新的障碍因子普遍存在,并随着树种、林型以及立地条件的不同而有所差异(王贺新等,2008)。该幼龄植株种群衰退的原因可能有两个方面:一是该样地处于沙坡上,且具有一定坡度,土壤种子库中黑松种子储量较少(雷妮娅等,2007);二是该样地离村庄较近,受到的人为干扰最严重。每年春初、秋末2季,村民要进行"打草",即把黑松凋落物和枯草收集作柴薪。打草活动会对黑松更新造成影响,一方面,凋落层中的种子被收集,会减少了土壤种子库的储备;另一方面,村民用铁耙收集枯落物,容易对幼龄植株造成伤害。另外,成年黑松种群密度、距海岸距离、草本和灌木盖度也可能影响黑松幼龄植株的定居和生长,如何影响还需要进一步研究。

从幼树空间分布上看,幼龄植株主要集中分布在距最近立木0.3~1.2 m,离立木越近或越远幼龄植株均逐渐减少(图3),这与金永焕等(2005)的研究结果相同。与最近立木的距离不同,相应的微环境也发生变化,林内的光照、温度、水分等环境因子可能会表现出明显的斑块性,这些生境条件的空间异质性特征,使幼龄植株具有很强的格局性。黑松为不耐荫树种,距立木比较近的局部小范围内,上层较密的林冠抑制林下植被的发展,影响黑松幼龄植株的存活和定居。更新幼苗的存活率与临近同种树的胸高断面积有负的相关性,越靠近母树,更新幼苗的死亡率越高(Itoh *et al.*,1997)。对于这种现象的解释,主要有2种假设(陈迪马,2006):一种解释可称为逃逸假设,即距离母树较远时,可逃离密度制约的死亡,如较高的病原菌致死率及捕食率;另外一种解释称为占据假设,更新个体扩散到距离母树较远的地方,能够增加占据林隙等干扰区的机会,利于更新个体的发生及存活。但在距最近立木>2.1 m,黑松幼龄植株逐渐减少,这可能受种子扩散距离的影响,种子扩散影响种子密度、被捕食率、种子与母树的距离等(Seidler & Plotkin,2006),进而影响幼苗幼树和母树的关系;也可能由于这一范围内林冠层比较稀疏、林内光照条件好,来自草本和灌木等下层植物的竞争可能会加剧,从而减弱了幼龄植株的生长,特别是在土壤营养含量低的立地(Jokela & Martin,2000;McGuire *et al.*,2001)。

### 参考文献

陈迪马. 2006. 天山云杉天然更新微生境及其幼苗格局与动态分析(硕士学位论文). 乌鲁木齐:新疆农业大学.

金永焕，李敦求，姜好相，等. 2005. 长白山区次生林恢复过程中天然更新的动态. 南京林业大学学报(自然科学版)，29(5)：65-68.

雷妮娅，陈 勇，李俊清，等. 2007. 四川小凉山珙桐更新及种群稳定性研究. 北京林业大学学报，29(1)：26-30.

李 博. 2000. 生态学. 北京：高等教育出版社.

李 媛，陶建平，王永健，等. 2007. 暗针叶林下华西箭竹(*Fargesia nitida*)对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼龄植株种群动态的影响. 生态学报，27(3)：1041-1049.

刘足根，朱教君，袁小兰，等. 2007. 辽东山区长白落叶松天然更新调查. 林业科学，43(1)：42-49.

彭闪江，黄忠良，彭少麟，等. 2004. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素. 广西植物，24(2)：113-121.

王 婷，任海保，马克平. 2006. 新疆中部天山雪岭云杉种群动态初步研究. 生态环境，15(3)：564-571.

王贺新，李根柱，于冬梅，等. 2008. 枯枝落叶层对森林天然更新的障碍. 生态学杂志，27(1)：83-88.

杨 慧，娄安如，高益军，等. 2007. 北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局. 植物生态学报，31(2)：272-282.

杨 玲. 2007. 天童常绿阔叶林萌枝更新的生态学研究(硕士学位论文). 上海：华东师范大学.

张文辉，李景侠，李 红，等. 2004. 独叶草种群年龄结构及动态分析. 应用生态学报，15(4)：561-565.

张远彬，王开运，鲜骏仁. 2006. 岷江冷杉林林窗小气候及其对不同龄级岷江冷杉幼苗生长的影响. 植物生态学报，30(6)：941-946.

朱教君，李凤芹，松崎健，等. 2002. 间伐对日本黑松海岸林更新的影响. 应用生态学报，13(11)：1361-1367.

Guariguata MR. 2000. Seed and seeding ecology of tree species in neotropical secondary forest: Management implications. *Ecological Applications*, **10**: 145-154.

Itoh A, Yamakura T, Ogino K, *et al*. 1997. Spatial distribution patterns of two predominant emergent trees in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia. *Plant Ecology*, **132**: 121-136.

McGuire JP, Mitchell RJ, Moser EB, *et al*. 2001. Gaps in a gappy forest: Plant resources, longleaf pine regeneration, and understory response to tree removal in longleaf pine savannas. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**: 765-778.

Jokela EJ, Martin TA. 2000. Effects of ontogeny and soil nutrient supply on production, allocation, and leaf area efficiency in loblolly and slash pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 1511-1524.

Jones RH, Allen BP, Sharitz RR. 1997. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages? A test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany*, **84**: 1714-1718.

Nanami S, Kawaguchi H, Tateno R, *et al*. 2004. Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castanopsis species* in an evergreen broad-leaved forest in southern China. *Ecological Research*, **19**: 341-348.

Seidler TG, Plotkin JB. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, **4**: 3132-2137.

**作者简介** 韩广轩，男，1978年生，博士，副研究员。主要从事陆地生态系统碳循环与碳收支、植物生态学研究，发表论文14篇。E-mail：gxhan@yic.ac.cn

**责任编辑** 王 伟