

云杉种群生态学

江洪 著



中国林业出版社

云杉种群生态学

江 洪 著

中 国 林 业 出 版 社

(京)新登字033号

云杉种群生态学

江 洪 著

中国林业出版社出版(北京西城区刘海胡同7号)

新华书店北京发行所发行 北京管庄印刷厂印刷

787×1092毫米16开本 11.5印张 280千字

1992年8月 第一版 1992年8月 第1次印刷

印数 1—1000册 定价: 10.00元

ISBN 7-5038-1183-8/S·0668

序 言

种群生态学是研究物种之间和物种内部个体间的相互关系和作用的一门分支生态学。种群是物种有机体与环境协同进化的结果，它是自然界中的动态单位，既要经过自然界环境的自然选择和物种间的生存竞争，又要经过物种自身的适应性和协调作用。

种群在生物群落中具有特殊的意义和位置，它是一个物种在立地上的物理因素和生物关系的一种特殊组合，藉以满足其在群落中的生命活动和继续的生存，这就是种群生态位；同时，物种种群生态位，必须有它本身的和特殊的结构适应性，生理协调性和一定行为格局，并由这几方面的综合作用达到最佳的结果。种群生态位是自然界群落结构和群落组成的基本单位，也是分析物种多样性的根据，这在目前世界上的环境保护和发展方面，具有现实的和重要的意义。

云杉林是我国西南林区的主要地带性森林植被之一，主要分布于四川岷江流域上游，大、小金川流域，陕西西南部，甘肃东部，白龙江流域和洮河流域等地区；是属于森林线以下的亚高山和中山上部的针叶林区，云杉是我国的珍贵树种，在川西地区可形成纯林，天然更新良好。木材白色，纹理通直，材质坚实，是优良的建筑材、纸浆材和家具材。

《云杉种群生态学》是在研究群落结构和组成上，通过定性到定量，由宏观到微观的过程，并把数学方法和系统理论结合起来，对云杉针叶林的发生、发展和成熟及其更新过程，进行了全面和系统的分析，这在理论和方法上是一种飞跃。本书大量地应用了数学生态学，数学生态学的发展是近20年左右的科学成就。必须指出，边缘（或交叉）科学的出现，在科学的发展史上，经常是对本门学科和相邻学科的发展起着推动作用，生态学本身就是一门具有多边缘性的学科，其发展和成就，也必然是多方面的。

《云杉种群生态学》的问世，标志着森林生态系统和森林群落的研究向着纵深方向深入和发展。以云杉针叶林林分的生命过程、空间分布格局和在不同过程中的内在机制，来说明其种群的生殖、增长、调节和稳定阶段。这些不同阶段的空间格局，说明了云杉生态系统的平衡性、有序性、整体性和空间性等。这就是从理论上证明说，云杉针叶林生态系统具有很好的生态效益、经济效益和社会效益，本书把这三种效益的关系进行了最佳的组合。

最后，希望这本《云杉种群生态学》能够发挥它的最大的作用，并愿我们的生态学和林业事业，繁荣昌盛！

王业莲

1992年1月25日

前 言

种群 (Population) 是生命系统中一个非常重要的层次,也是进行生态系统研究的主要对象和基础。

种群一词源于拉丁文 *Populus*, 原意是人口。对于种群,有着多种解释,如: Ernst Mayr (1970) 认为: “一个种群可以定义为一群个体,其中任何两个有相等交配产生后代,它们是性成熟的、异性的,且对性选择是等机会的”。“种群是指一个规定地区内具有可能交配的个体群,一个局部种群内所有个体组成的一个基因库”。Eugene P. Odum (1971) 则指出: “种群是指一群任何同一地区同一物种的结合体,或者其它能交换遗传信息的个体集合体,具有许多特征,其中最好用统计函数表示,是集体特有而不是其中个体的特性。这些特征是密度、出生率、死亡率、年龄分布、生物潜能、分布和生长形态。种群又具有遗传特征,直接有关它的生态,即是适应性、生殖适应性和持续性,如长期遗留后代的概率。” J. P. Dempster (1975) 提出: 一个种群是一群同物种的个体,多少清楚地在时间和空间中和其它同物种的群体分开。E. O. Wilson (1975) 认为: “种群是指属于同一物种,在同一时间和居住在同一局限的地区,在有性生殖的生物中。种群是一群地理上局限的个体,在自然情况下,能彼此自由交配、繁殖。” T. C. Emmel (1976) 则以为: “一个种群是由一群遗传相似而居住在一定时间和空间结构的个体所组成的”。D. Sothworth 和 T. M. Hwrs (1979) 的见解是: “种群是一群同物种的生物个体,生活得能够接近而形成一个杂交繁殖的单位。” 丁岩钦 (1980) 则认为: 种群应系指一个地区内同属于一个种的个体组成的群体,它具有群体的特征,如种群生长型,种群密度,生殖力,死亡率,扩散迁移等,每个种群的个体之间具有一定的生理遗传学及物候学关系。种群作为一个系统,它亦具有群体的信息传递、行为适应、数量反馈控制的功能。一个物种有时不只有一个种群,每一个种群都占据一定的空间,种群的大小部分地依赖于空间和栖居环境的连续,而空间的分割必然会影响到种群的大小。周纪伦 (1981) 提出: 种群是特定空间里的同种个体集合。包括由于集居的种内个体自由杂交,它们共享同一基因库内基因的交流 and 重组的机会。接受特定生境的自然选择,产生定向的遗传适应或分化。种群内个体的生死或迁移过程,在特定的环境制约下,表现为种群数量 (个体数或生物量) 随时间而变化。曲仲湘等 (1983) 认为: “种群是占据特定时间的,且有潜在交配能力的同一种生物的个体群”。我的观点较倾向于 E. P. Odum、丁岩钦和周纪伦先生的意见。

种群生态学的研究,可以追溯到很远的古代。但是真正形成一门学科,则公认为起源于人口统计学 (Demography) 和应用动物学 (伊藤嘉昭, 1982, Chares, J. Krebs, 1978)。其中作出了重大贡献的有 Malthus (1798) 出版的人口论 (Essay on population)。虽然其中关于种群增长的理论早在 1525 年由 Machiavelli 和 1751 年由 Buffon 及其他一些学者进行过论述,但由于 Malthus 的著作,才使这一思想得到社会的普遍注意,并成为了 Darwin 自然选择理论的基础之一。

比利时学者 Verhulst 在 1838 年发表的论文中首次提出了种群增长的逻辑斯蒂 (Logistic) 方程,他的工作在 1920 年被美国的 Pearl 和 Reed 重新发现后,至今仍然是种群生态学的基本

法则。

但是,种群生态学受制于多方面的原因,长时间以来都以人类、昆虫和动物等为主要研究对象,许多重要的理论和方法都源于此(E.P.Odum,1971,M.Begon和M.Mortimer,1981,P.W.Price,1981),植物在种群生态学中一直没有受到应有的重视。虽然这方面有过一些零星的工作,如在E.Warming经典的《植物生态学》中已有了关于植物资源生态位思想的萌芽和对竞争及自疏现象的描述(E.Warming,1909)。苏联的安季宾(1939)曾对某些草本植物种群的种子库问题进行过初步的研究(E.A.贝科夫,1953)。至于种群增长和种群调节亦有过一些研究(Riemker,1936;Yoda等,1963)。

真正确立植物种群生态作为植物生态学的一个重要层次,并使之成为一门重要学科的是英国植物生态学家J.L.Harper。他的著作《植物种群生物学》(Population Biology of Plant)起到了为植物种群生态学奠基的作用。这部巨著分为5个部分,共24章,论述了植物的扩散、休眠与更新;邻体的影响;捕食者的影响;自然植物种群的动态;植物、植被与进化等问题。随后,O.T.Solbrig(1980)的《植物种群生命统计与进化》,M.Begon和M.Motimer(1981)的《种群生态学》,J.W.Silvertown(1982)的《植物种群生态学导论》等著作的出版,为深化和普及这门学科的思想、内容及应用作出了重要的努力。1982年在墨西哥为纪念达尔文逝世一百周年召开的植物种群生物学会会议,把这方面的研究又提到一个新的高度(Rodolfo,Dirzo和Jose Sarukhan,1984)。

这门崛起在80年代初的新的学科,是目前日益蓬勃发展的世界科学技术革命在植物生态学领域中的反应。它受到了生物学家、生态学家和遗传学家的密切关注,反响十分强烈。我国一些著名的生态学家自80年代初以来,为这门学科在我国的传播和发展作出了重要的贡献(周纪伦,1982,曲仲湘等,1983)。最近国内陆续有了植物种群生态等方面研究工作的报道。其中,董鸣(1986,1987)对马尾松种群生态进行了初步的研究;李相敢(1987)对山东崂山麻栎林种群动态进行了考察;王义弘等(1987)对黑龙江帽儿山地区水曲柳种群生态进行了细致的研究;王伯荪(1987)对鼎湖山森林优势种群数量动态开展了工作。

在云杉属的植物中,系统进行其种群生态研究的报道甚少。Davis对北美云杉(*Picea rwbens*)种群的年龄结构作过报道(Davis,1972)。乌弘奇(1987)在对中国东北云杉林的研究中曾涉及到种群动态的内容。

云杉(*Picea asperata* Mact),是我国西南林区特有树种,产于四川岷江流域上游及大、小金川流域和陕西西南部、甘肃东部及白龙江流域和洮河流域。其材质优良,是分布区的主要更新造林树种,生产经营上具有十分重要的经济地位。同时,云杉的分布区是长江上游重要的水源涵养林地区,在生态效益上具有十分重要的价值。

由于四川的亚高山针叶林在群落学和生态学方面具有古老性、复杂性和独特性,一向为中外植物学家所瞩目。自“鸦片战争”后,外籍人以各种方式和手段对四川亚高山针叶林区的动物、植物资源,当然也包括云杉进行了一些标本收集和考察工作(Wilson, E.H,1913; Sargent, C.S.1913—1917; Handel—Marrettii.H, 1921; Limpricht, W.1922; Ward, F.K.1935)。我国学者在本世纪20年代后期亦开始将注意力集中于此(方文培,1928; 郑万均,1931、1939; 俞德浚,1934; 曲仲湘,1938; 刘有栋,1938; 樊庆生,1938; 刘慎谔,1939; 吴中伦,1941、1956、1959; 杨玉坡等,1956、1961、1963; 姜恕,1960; 蒋有绪,1963,等),这些有关的论述,对这一区域的深入研究具有先导性的意义。但是早期(50年

代以前)由于研究目的和当时条件的限制,多为局部的与路线式的标本采集和考察。50年代以后进行了较多和较广泛的植被与群落学(包括云杉)方面的研究工作,获得了大量的资料(蒋有绪,1981、1982;杨玉坡等,1980,1987;李承彪等,1984)。尤以1958、1959两年,中苏综合考察队对滇、川的林型考察,涉及云杉的范围较广。

作者自1982年以来,对云冷杉林和植物种群生态、群落生态与生态遗传进行了很多探讨,本著作是作者在1983—1989年参加国家“六·五”攻关项目“云杉优良林分选择与母树林建设”,主持四川省科委应用基础项目“云杉林分结构、生产力状况和立地质量评价的研究”等工作的基础上,结合作者的硕士和博士学位论文研究而完成的。

本著作的目的是:进行云杉种群的数量及数量动态,年龄结构,空间分布格式,种群内个体间及种群间的相互关系,种群按照环境条件调节其自身密度的自我调节能力,以及种群发生与发展的过程诸方面的考察,运用数学模型和系统分析的思想与方法,找出其内在的规律。

由于国内外系统进行木本植物的种群生态学研究工作甚少,尤其是有关云杉属的植物。因此,本著作在理论上阐述了木本植物种群生态研究的理论和方法,从实践上可以为西南高山林区、东北林区和西北林区的云杉更新造林方式与措施、林分的合理开发利用等工作提供依据,使种群结构实现优化,以取得更大的经济效益和生态效益。

目 录

序 言

前 言

第一章 调查地区自然概况	(1)
第一节 地理概况	(1)
第二节 气候特点	(1)
第三节 土壤概况	(2)
第四节 植被和群落的特点	(4)
第二章 木本植物种群生态野外调查方法与资料的收集	(6)
第一节 野外调查	(6)
第二节 室内测定	(7)
第三章 云杉种群的数量统计	(8)
第一节 种群生命表的类型与编制	(8)
第二节 云杉种群生命表和存活曲线的编制与比较分析	(11)
第三节 云杉种群生殖力表的编制与比较分析	(28)
第四节 云杉种群的Leslie矩阵	(32)
第四章 云杉种群的空间分布格局	(41)
第一节 离散分布的生物学意义与理论拟合的方法	(41)
第二节 聚集强度各指数的测定和生物学意义	(42)
第三节 云杉种群不同发育阶段的空间分布格局	(45)
第四节 不同林型中云杉种群的空间分布格局	(46)
第五节 云杉种群空间分布格局的综合分析	(48)
第五章 云杉种群的增长与调节	(51)
第一节 云杉种群增长的规律	(51)
第二节 云杉种群增长与生境因子关系的系统研究	(61)
第三节 云杉种群的调节	(66)
第四节 云杉种群中单株增长与生境因子关系的系统研究	(87)
第五节 云杉种群增长与调节的综合分析	(91)
第六章 云杉种群的生殖生态特征	(93)
第一节 云杉种群的生殖值 (V_x)	(93)
第二节 云杉种群的生殖分配 (RA)	(98)
第三节 云杉种群生殖生态的综合分析	(105)
第七章 云杉种群的生态对策	(106)
第一节 种群生态对策研究概况	(106)
第二节 云杉种群生态对策的表现	(107)
第三节 云杉种群 $r-k$ 连续统的排序研究	(109)

第四节	云杉种群生态对策类型的划分·····	(115)
第五节	云杉种群生态对策的综合分析·····	(118)
第八章	云杉种群的生态遗传特点和性状变异·····	(120)
第一节	云杉种群性状分化的研究·····	(120)
第二节	云杉种群性状分化与海拔梯度的关系·····	(122)
第三节	云杉种群性状变异的排序研究·····	(128)
第四节	云杉种群性状变异的类型划分·····	(131)
第五节	云杉种群性状分化与地理分布的关系·····	(133)
第六节	云杉亲本群性状与子代性状的关系·····	(139)
第七节	云杉种群生态遗传和性状变异的综合分析·····	(140)
第九章	云杉种群稳定性的分析·····	(143)
第一节	云杉种群的自组织与稳定现象·····	(143)
第二节	云杉种群稳定性的定量分析·····	(146)
第三节	云杉种群稳定性产生与维持的协调观·····	(148)
第十章	云杉种群的经营·····	(150)
第一节	云杉种群结构优化模式的研究·····	(150)
第二节	云杉种群经营的多目标局势决策·····	(157)
第三节	云杉种群经营利用方式与途径的探讨·····	(164)
后 记	·····	(166)
参考文献	·····	(168)

第一章 调查地区自然概况

第一节 地理概况

研究地区位于四川省西部高山林区的松潘、南坪、若尔盖、红原、马尔康、黑水和阿坝；甘肃省洮河与白龙江流域的迭部、舟曲、卓尼、临潭、夏河、武都和文县；青海省的班玛等县。东经 101° — $104^{\circ} 52'$ ；北纬 32° — $35^{\circ} 09'$ 。调查地区的海拔高度为2400—3500m，相对高差为500—800m。

第二节 气候特点

一、主要气候特点

调查区位于青海高原的东部边缘，海拔高且河谷深，气候十分复杂。不仅具有明显的垂直变化，即使在水平方向上，短距离内可能也有很大的差异。该地区深受西藏高原西风环流动力作用的影响。冬季蒙古高压强大的冷空气南下时，仅在2000m以下有显著作用，而本地区主要受高空西风带辐合影响，风力微弱。西风南支在这里多形成一气旋性的低涡。由于高原热量大量辐射，冬季为一冷源，且气流下沉，降水稀少。夏季，本地区位于西南季风深入大陆的北缘和它与北方气流形成的辐合带上，深厚的西南季风带来了水汽，复合上升的结果，形成多量降水。春秋为环流的过渡时期。但随着高空西风南支急流向北撤退，或向南分支，环流形势均发生跳跃性转变。本地区也随着环流形势的转变，在一年内有明显的干季和湿季。大约5—10月为降水季节。

因本地区海拔均在2500m以上，虽然陆地表面夏季受日照强，温度垂直递减率小于自由大气，但仍远比平原地区凉爽。冬季高原表面散热强，加深了冬季的寒冷。但是热带的纬度上，受热量仍较多。因此，本地区除高海拔山地外，获得了夏凉冬不严寒的气候特征。本地区气候年较差不大，各地气温年变化曲线比较平缓。在我国季风气候范围内，表现着高原大陆性的气候。但是在日际变化及日变化的急剧方面已有所表现。

由于高原夜间的强烈辐射和夜间山坡冷气流的下沉，每月均有低温出现，故谷底全年都有结霜的可能。海拔越高，相对湿度越大；岩坡越陡，结霜的可能性越大。

本区虽然偏居内陆，但降水尚称丰富，年平均在600—900mm。降水的主要来源是夏季的西南季风。5—6月，西风急流北撤，西南季风顺高原东南坡北上，在高原的东缘作气旋性的旋转，并与北方气流间有复合线，多降水。冬季，在高原强烈辐射和下沉冷气流控制下，降水稀少，形成明显的干季和湿季。

由于山地起伏，气流移行时下部受到摩擦和阻力，气流作多次的升降，因此降水性质以局部阵性为主。夏季夜间，高原辐射强，从高原向东移动的冷平流往往使本地区及川西一带云层上部急速冷却，加强了云层的不稳定性，因此多夜雨。

由于地势高寒，本地区全年相对湿度均不低，在50%—70%。冬季降水少，湿度低，各月

平均相对湿度在50%左右。6月起,随着西南季风和东南季风的深入,降水有显著的增加,相对湿度增至65%以及75%以上。相对湿度与降水有同样的增减趋势。11月以后,又进入冬季状态,相对湿度降至60%或稍低。但相对湿度的日变化、垂直变化以及地区之间的水平差异还是很大的。相对湿度在坡底、山坡及山顶均有不同。沟谷海拔、沟谷方向和风向等,均影响相对湿度的变化。

本地区深受青藏高原环流动力作用的影响。500mb (约5000m) 自由大气流动, 以西风为最频繁, 冬季较强, 夏季转弱。而700mb (3000m) 的流向, 亦以偏西风居多。但受地形影响, 冬夏都有复合现象, 风向有气旋性的旋转。至于河谷中的风向则完全受地形的控制, 常年风向一般均与谷向一致。山谷风虽为短时间的大风, 但对浅根性的冷杉、云杉等树种, 有着相当程度的破坏作用。局部地区风倒及风折现象严重。

二、地形条件对小气候的影响

1. 海拔高度 海拔高度对气温、地温、水分条件等小气候有着较大的影响, 海拔平均每升高100m, 年气温平均下降0.58℃。下降值各月不同, 变动范围在0.38—0.71℃, 每年12月、1月和2月的下降值均低于0.58℃。海拔低处的日较差总是低于海拔高处的日较差, 晴天尤为突出。一般情况下海拔低处的地面温度和土温总是高于海拔高处的。低海拔处的大气绝对湿度大, 而高海拔处的相对湿度大。高海拔处的降水量大于蒸发量, 水保系数高。低海拔处则蒸发量大于降水量、水保系数低。

2. 坡向 不同的坡向影响到日照时数的长短以及阳光与坡面的交角, 从而影响到不同坡向所获得的光照与热能的多少。阳坡比阴坡的气温和土温要高。阴坡的降雨量大于阳坡, 蒸发量则相反。相对湿度和绝对湿度都是阴坡大于阳坡, 尤以晴天的中午明显。

第三节 土壤概况

云杉林下土壤的性状, 由不同的气候、坡向、坡度和水分状况来决定, 云杉林各林型的形成与其有着密切的关系。在这些条件的综合作用下, 形成了不同的土壤。本文依据不同林型(林型的特征和划分方法见后), 讨论云杉林下土壤的特征和特性。

一、草类云杉林 (表1—1)

表1—1 草类云杉林土壤特征表

层次	厚度 (cm)	特 征
A'	0—3	苔藓等死地被物, 疏松
A''	3—6	半分解枯枝落叶层
A ₁	6—19	暗灰棕色, 局部为褐色重壤土, 粉屑—粉状, 少量粒状结构, 比较坚固, 细根很多, 颜色过渡明显
B ₁	19—39	棕黄色带灰, 石质壤土, 粉屑—粉状结构, 根较多, 但比上层少, 过渡明显
B ₂	39—50	暗棕带微黄, 石质壤土, 粉屑结构, 少量粒状结构, 根分布较少, 石砾约占50%, 过渡明显
BC	50—64	暗灰带淡棕黄色, 大部分为石砾, 有少量的粉质壤土, 无结构, 细根穿入此层, 过渡明显

注: 属发育在古生代片岩积残积物母岩上的山地棕色森林土。

二、箭竹云杉林 (表1—2)

表1—2 箭竹云杉林土壤特征表

层次	厚度 (cm)	特 征
A'_0	0—2—3	苔藓、竹子、云杉等的凋落物
A''_0	2—3—9	近黑色带褐色，带粘性，湿润，有分解良好的泥炭，云杉根多竹根少，过渡明显
A_1	9—24	黑色，湿润，小粒状结构明显，带个别团块和核粒状结构，重壤土，有大量细根，主要是竹根，疏松，过渡明显
B_1	24—58	棕黄色，颜色鲜艳，重壤土，含石质40%—50%，根很多，但比上层少，只有竹根，逐渐过渡
B_2	58—78	黄色，颜色较上层浅，不鲜艳，中壤土，石质含量为60%以上，重湿，竹根分布较少，逐渐过渡
CD	78—112	黄色带灰，石砾很多，含少量的壤土，竹根很少

注：属发育在片岩石质残积物上的泥炭质腐殖质山地棕色森林土。

三、藓类云杉林（表1—3）

表1—3 藓类云杉林土壤特征表

层次	厚度 (cm)	特 征
A_0	0—20—22	7cm以上为活苔藓，7—12cm为苔藓残体，12cm以下为泥炭层，过渡十分明显 A_0 与 A_2 之间少部分有1cm左右厚的 A_1 层，具明显的灰色带，玫瑰色，与上下层有明显的区别。同时此层有斑点状污蓝的潜育现象，结构明显，为粒状-核粒状结构，过渡明显
B_1	29—30—36	黑色带淡棕褐色，中壤土，微紧，粉屑结构，根不多，过渡逐渐
CD	48—50—80	灰色，含石砾多，在石块缝隙间有少量壤土

注：整个剖面以 A_0 与 A_3 层湿度最大，根系分布主要在40cm处，属于山地泥炭潜育棕色假灰化土。

四、灌木云杉林（表1—4）

表1—4 灌木云杉林土壤特征表

层次	厚度 (cm)	特 征
A_0	0—10—11	0—2—3cm为云杉苔藓的残体，其下为棕黄色分解不良的苔藓等死地被物
A_1	10—11—15—16	暗褐色，稍松，分布较多的灌木和草本植物的细根，粉屑—细粒状结构，重壤土，含少量石砾，稍干，有蚯蚓，过渡明显
AB	15—16—33—35	暗褐色比 A_1 层稍浅，块状—粒状结构，棱角明显，重壤土，比 A_1 层稍湿，云杉和灌木根主要分布于此层
B_2	33—35—64—65	暗褐色带棕色，块状、核状及细粒状结构，根分布比AB层多，有虫穴，过渡明显
CD	64—65—75	为强度分化的片岩石块角砾，在石块之间含有少量的壤土

注：林下的土壤没有灰化特征。

各林型土壤的枯枝落叶层的重量相差很大。草类云杉林的较低，平均约18.92t/ha，灌木和箭竹云杉林稍多，平均约28.24t/ha和29.36t/ha，最多是藓类云杉林，平均约58.71t/ha。由于枯枝落叶层对于土壤的重大作用，其数量和质量的差异将给土壤和林木生长带来很大的影响。

从各林型土壤的全量分析、土壤粘粒的全量分析、土壤活性铁分析、土壤化学分析、土壤代换性阳离子组成、土壤的腐殖质组成、土壤机械分析与微团聚体分析和土壤含水量分析等可以看出，枯枝落叶层的CaO，MgO， P_2O_5 ， SO_3 和MnO的含量，以灌木云杉林为最多，其次是藓类云杉林、草类云杉林，箭竹云杉林为最少。而 SiO_2 ， Fe_2O_3 和 Al_2O_3 则以箭竹云杉林最多，藓类云杉林最少，草类云杉林和灌木云杉林居中。藓类云杉林和草类云杉

林土壤的上层有明显的 SiO_2 结聚，而后者积聚是在 A_1 层。箭竹云杉林和灌木云杉林土壤的上层无 SiO_2 积聚的现象。上层土壤中代换性阳离子的总数以灌木云杉林土壤为最高，达45—85mmol/100g土。代换性阳离子在土壤中的分布，随着深度的增加而显著降低。在代换性阳离子中，除藓类云杉林外，多以Ca和Mg占居多数；而在藓类云杉林中，H占总和的半数以上，这也说明藓类云杉林土壤内进行着强度的淋溶。

在土壤的腐殖质含量组成上各林型间有较大的差异。在箭竹云杉林和灌木云杉林的土壤中， A_1 层含量特别高，达20%左右。这对于土壤的肥力和结构的形成有很大作用。在箭竹云杉林和灌木云杉林的土壤中，一般而言，古敏酸的含量比富里酸多， $C_{\text{古敏酸}}/C_{\text{富里酸}} > 1-2$ 。这种情况较接近于黑土，而远不同于灰化土。但是，在箭竹云杉林土壤30—40cm的土层中，却发生着富里酸的淋溶现象，使 $C_{\text{古敏酸}}$ 和 $C_{\text{富里酸}}$ 的比率降至0.27。这种现象也发生在藓类云杉林的土壤中， $C_{\text{古敏酸}}$ 和 $C_{\text{富里酸}}$ 的比率为0.51—0.15，表明富里酸在土壤中的强度淋溶。而在灌木云杉林土壤中，则出现古敏酸的结聚。由于云杉林土壤中腐殖质的含量很高，使土壤具有良好的结构，对于土壤的抗侵蚀能力起着很大的作用。

不同林型的土壤上层水分含量，以藓类云杉林为最多，其次是箭竹云杉林和灌木云杉林，草类云杉林的含量最少。故在水分序列上，箭竹云杉林与灌木云杉林居于中生性，藓类云杉林偏湿，草类云杉林偏旱（蒋有绪，1963；熊惠，1963；毕国昌，1964）。

第四节 植被和群落的特点

川西高山林区是西南高山林区东部的组成部分。从纬度地带性来讲，它是在亚热带范围内高山和中山上部森林线下，由多种针叶树种组成的森林的总称。亦有习惯将此类森林的立体部分称为“阴暗针叶林”。

本林区的植物区系具有辐凑性质，包含有几个不同区的植物成分。该林区的暗针叶林树种很丰富，系由松科的云杉属（*Picea*）、冷杉属（*Abies*）、落叶松属（*Larix*）、松属（*Pinus*）、铁杉属（*Tsuga*）及柏科的圆柏属（*Sabina*）共2科6属、40种树种组成。从树种成分上分析足以证明本区确处于区系的交汇地位（蒋有绪，1963）。另从该地区云杉、冷杉和圆柏占全国同属种数的比例分别为42.3%、47.8%和50%来看，这3属种类在四川西部亚高山针叶林区的高度密集，并在自然情况下组成大面积的森林群落，无疑地使这一地区成为这3属植物的现代地理分布中心（杨启修，1980）。

从本区森林植物的成分可以看出，它们不仅有我国华北区的植物成分的欧亚广布种（如蹄盖蕨（*Athyrium acrostichoides*）、醋柳（*Hippophae rhamnoides*）、短柄草（*Brachypodium Sylvaticum*）、蓝果金银花（*Lonicera coerulaea*）、野菜豆（*Vicia Sativa*）、羊毛草（*Festuca ovina*）、驴蹄草（*Caltha palustre*）、升麻（*Cimicifuga foetide*）等），而且也有越过我国大陆、西伯利亚、日本的暗针叶林区具有的共同种（如有气食状乌头（*Aconitum ranunculoides*）、水仙状银莲花（*Anemone arcissiflora*）、蒙古锦鸡儿（*Caragana arborescens*）、兴安老鹳草（*Geranium dahuricum*）、圆叶鹿蹄草（*Pyrola rotundifolia*）、贝加尔唐松草（*Thalictrum baicalensis*）等数十种），同时还有喜马拉雅山区系的植物。

苔藓植物区系也具有北方暗针叶林的共同种，如塔藓（*Hylocomium proliferum*）、

山羽藓 (*Abietinella abietina*)、树状万年藓 (*Climacium dendroides*)、树藓 (*Girgensohnia ruthenica*)、垂枝藓 (*Rhytidium rugosum*)、毛梳藓 (*Ptilium crista-castr-ensis*)。其它如对叶藓 (*Distichium capillaceum*)、拟白发藓 (*Paraleucobryum albicans*) 和扭口藓 (*Barbula unguiculata*) 等十余种欧亚北部的习见种也有大量分布; 与华中、华北等地有关的有尖叶紫萼藓 (*Grimmia apiculata*)、疣金发藓 (*Pogonatum urnigerum*)、羽藓 (*Thuidium tamariscinum*)、白齿藓 (*Leucodon soliuroides*) 等。锦丝藓 (*Actinotrichidium hookeri*) 成为优势的层片和灰藓 (*Hypnum cupressiforme*)、合叶苔几种的分布可以说明与喜马拉雅区系的密切联系。

本林区的暗针叶林是属于北半球分布较南的暗针叶林区。虽然林下的灌木、草本、苔藓植物的主要属都与北方暗针叶林相同, 如灌木有忍冬、荚蒾、花楸等, 草本植物有酢酱草、鳞毛蕨、驴蹄草、堇菜、老鹳草、砧草、木贼等, 但这是处于低纬度、高海拔(低温)而形成的暗针叶林, 与高纬度的寒温带暗针叶林不尽相似, 有着自己的特点(蒋有绪, 1963);

1. 暗针叶林树种丰富, 且普遍有近缘的混交现象。如云杉和紫果云杉混交, 冷杉、岷江冷杉和紫果冷杉混交, 常组成同一森林分子(同时更新起来的世代)。在形态上有差异的同属不同的大面积而普遍的混交, 似乎又不表现有生态学上和群落学作用上的巨大差异。这一现象是很特殊的, 值得深入研究。

2. 本区暗针叶林带具有古老的温暖生植物区系的残余。竹类(箭竹)成为下木, 并具有建群种的地位; 林内还有高大的乔木状杜鹃 (*Rhododendron przewalskii*) 等。这些现象在北方暗针叶林中是未见的。

3. 本林区暗针叶林带的层外植物比北方暗针叶林发育得显著。许多云、冷杉的枝上常挂满了松萝 (*Usnea Longissima*), 成为独特的层片。树生藓类及地衣的种类也很可观, 有波叶平藓 (*Neckera pennata*)、白齿藓 (*Leucodon flagelliformis*)、叉苔 (*Metzgeria furcata*)、羽苔 (*Plagiochila schtcheang*) 等。很多土生藓类如白发藓 (*Leucobryum* sp.)、提灯藓 (*Mnium rostratum*)、棉藓 (*Plagiothecium lactum*)、疣灯藓 (*Trachystis flagellaris*) 等也由于林内空气湿度高而由土面延展成为基于树干生的类型了。

4. 苔藓植物的主要种在植被发育上的作用与北方暗针叶林是不同的。在北方泰加林区无论林内或林外常发育有纯泥炭藓沼泽, 泥炭藓种类丰富。本林区泥炭藓种类很少, 而且很少发育成纯泥炭藓沼泽。因为本地区死地被物分解较好, 并且在陡坡地上不易停滞水分, 故缺乏泥炭藓沼泽发育的条件。但是, 在本林区锦丝藓、塔藓有时却发育得很好。

5 本林区土壤也因气候及地形条件的特殊而与北方泰加林区不同。仅仅有个别的假灰化现象, 没有强烈的灰化作用。

第二章 木本植物种群生态野外调查方法与资料的收集

基础资料的搜集包括：外业调查、室内观测及有关资料的引证。

第一节 野外调查

野外调查主要在1984年、1987年和1988年进行。调查样地的面积为 1200m^2 ($30 \times 40\text{m}$)，按林分面积3%—5%比例典型抽样，共调查了样地328个。同时引用了中国林业科学研究院(1958年)和杨玉坡等(1963年)在马尔康和小金等地对成、过熟林的调查资料。

一、生境因子调查

详细地搜集了调查地区所在县气象站历年的气候观测资料。

每个样地实测了地形(海拔、坡向、坡位、坡度)、土壤(土壤厚度、腐殖层厚度、土壤pH、土壤质地、土壤含水率、土壤容重等)因子。

地貌大致有：高山狭谷区、丘陵高原区及两区的过渡地带。海拔2800—3500m，相对高差500—700m；坡向有阳坡、阴坡、半阴坡和半阳坡；坡位有上、中、下；坡度有缓坡、陡坡。土壤厚度一般为30—110cm；腐殖层厚为1—36cm；土壤pH值5—7.5；土壤平均容重为0.4—1.2；土壤平均含水率15%—60%。

二、林分调查

在样地内调查林分起源、组成、立木株数。年龄的测定按下述方法进行：有14个样地(含7种林型)内胸径 $\geq 4\text{cm}$ 的林木全部于树干基部用生长锥测定年龄，并用优势木、平均木和被压木的树干解析资料进行比较校正；胸径小于4cm的幼树和幼苗，实测高度和地径，随机抽取700株具代表性的幼苗、幼树截取基底圆盘或掘出全株幼苗，于室内解剖镜下查数年轮，在年龄与地径和苗高之间建立回归模型，推测幼苗和幼树年龄。其余样地抽样实测了全样地一半胸径 $\geq 5\text{cm}$ 以上的林木的基部年龄，建立了年龄与胸径、树高的回归模式，估测全样地立木的年龄(估测精度一般达95%)；幼树和幼苗则调查了地径和苗高，代入幼苗、幼树年龄的回归式中，估测年龄。

每株立木调查了胸径(精度为0.01cm)、树高(精度为0.1m)、第一活枝高(精度为0.1m)和冠幅(横山与顺山两个方向)。目测了侧枝夹角、侧枝粗度、分枝型、生长级和结实状况，还调查了针叶密度和树皮厚度。

按胸径和树高选取样木进行了优势木、平均木与部分被压木的树干解析。抽取14个典型样地实测和绘制了林木树冠投影和幼树幼苗的位置图。按投影法测定林分郁闭度，另用常规方法计算疏密度。

三、植被调查

目测样地内下木、地被层的总盖度，平均高及分布状况。在样地内作对角线机械抽样($5 \times 5\text{m}$)调查时，记载各个种的盖度、多度、数量和生活强度等。

四、生物量测定

1.地上部分 按收获法 (Harvest Method) 进行。即在样地内按胸径和树高找出标准木2—3株伐倒,按1—2m的长度切割成若干个区分段,然后逐段用“分层切割法”测定树干、树皮、树枝、针叶、雌雄球花和球果的鲜重。采用抽样的方法,根据树冠不同层次(上、中、下),分别不同方位(东、南、西、北)采下带针叶、球花、球果的枝条,测出单位重量的针叶、球花、球果和枝条的比例,再按各区分段带针叶、球花、球果和枝条的总重,分别求出枝、叶、球花和球果的鲜重。

分别树木的不同层次,抽取干、皮、枝、叶、花、果的样品6—9份,在105℃的烘箱中烘至炉干重。以其鲜重和干重的比值,推算出各样木其地上部分各器官的生物量,并换算成单位面积的生物量。

2.地下部分 抽取典型生态条件中的样地15个,调查23株林木的地下部分。将根系按照自然状态挖出,分别按根颈、粗根(2cm以上)、中根(1—2cm)和细根(1cm以下)分级称鲜重。并抽取样品烘干至恒重,计算出地下部分单位面积的生物量。再根据胸径(D)、树高(H)与单株地下部分的生物量(W_c)建立的回归方程式 $W_c = 0.149707(D^2H)^{0.0013}$ (相关系数 $r = 0.9577$, $P \geq 95\%$)估算其它样地的地下部分生物量。

3.幼树和下木层 在样地内按对角线设置5×5m的样方4—5块,逐个统计幼树和下木的种类、数量,分别称量鲜重,并对每种分别干、枝、叶烘干至恒重,换算成单位面积的生物量。

4.草本地被物层 在幼树和下木层调查的样方中,选设1×1m的样方5块,逐一统计草本植物和苔藓类的种类和数量,分别采样称鲜重,烘至恒重,换算成单位面积的生物量。

五、更新调查

按分层度法在植被和生物量调查的幼树、下木层样方(5×5m)中,分别树种、株数、生长状况和高度进行测定,根据高度(1m以下、1m以上但在林层下限、主林层)分为更新层、更替层和主林层。

第二节 室内测定

将随机抽取的样品带回室内后,进行测定。

一、针叶的测定

用游标卡尺测定针叶长度、宽度,并且用解剖镜观测针叶气孔线数目和视野下的气孔数目,进行了计数,共测定不同样品的针叶约4000多枚。

二、球花的测定

分别测定了雌球花和雄球花的雌蕊数目与雄蕊数目。共测定雌球花和雄球花各900个。

三、球果的测定

用游标卡尺测定了球果的长度、宽度(直径),球果鳞片的长度和宽度,计数球果的鳞片数目。共测定球果800个。

四、植株结实量的估计

根据各年龄植株的球果生物量及球果的出种率、种子的平均千粒重等参数,估测植株结实(种子)的数量。另外,根据种子数量和平均发芽率,求出各年龄植株产生苗木的理论数值。

第三章 云杉种群的数量统计

种群统计 (Demography) 是研究种群数量动态的一种方法, 它的核心是生命表 (Life Table) (周纪伦, 1982)。Stephen, D. Wratten等 (1980) 也指出: 生命表结构分析通常是解释种群变化的前提, 生命表结构研究又是这一分析的首要工作。本部分乃研究云杉种群生命表和生殖力表的编制, 并从中分析出生率、死亡率等重要参数, 用方差分析的方法研究其变化的原因。还将计算云杉种群的Leslie矩阵, 使从生命表和生殖力表中获得的数据, 能提供更多关于种群年龄结构和数量统计方面的信息。

第一节 种群生命表的类型与编制

一、概述

生命表 (Life Table) 又称为寿命表, 就是按照种群各年龄组的存活率和相应的各年龄组的生殖率的一览表 (丁岩钦, 1980; G. C. Vavrleg, 1974; Jonathan, W. Silvertown, 1982; 伊藤嘉昭, 1984)。根据生命表可以预测出该物种在某些特定条件下存活与繁殖的可能性, 从而可估计出种群数量动态的大趋势。

生命表起源于17世纪英国人Evraunt (1662), 后由Hallay (1693) 用于人口的寿命统计 (Demography), 在国外的人寿保险业务中有着广泛的应用 (伊藤嘉昭, 1982; Jonathan, W. Silvertown, 1982; Stephen, D. Wretten, 1980; 赵志模、周新远, 1984)。最先把生命表应用于生物 (动物和昆虫) 种群生态学的是Pearl与Park (1921) 和Morris与Miller (1954)。在植物中应用生命表的方式来研究种群的数量动态, 则迟至70年代末期 (J. W. Silvertown, 1982; S. D. Wretten, 1980)。关于木本植物种群生命表的编制的报道甚少。董鸣 (1981) 对马尾松种群静态生命表的编制, 仅列出了各年龄的比例, 没有完整反映出生命表的基本内容。王义弘等 (1987) 对落叶松和水曲柳中幼龄林编制的特定年龄生命表和特定时间生命表, 较好地反映了这两种木本植物种群早期动态的内容, 但在时间跨度上似嫌稍短。

生命表作为种群数量动态研究手段, 具有系统性、阶段性、综合性的主次分明的特点。这些特点体现在它系统地记录了自然条件或实验室条件下, 种群在整个生活周期中各个年龄或发育阶段的死亡数量、致死原因和生殖力。因此, 可以明确不同致死因子对种群数量变动所起作用的大小, 从而分析确定关键因子, 并根据死亡和出生的数据估计下一代种群消长的趋势 (Michal Begon和Martiro Mortvrer, 1981; 赵志模、周新远, 1984)。这在生产、经营中具有十分重要的价值, 它是经营决策的生物学基础。

二、生命表的类型和编制方法

1. 生命表的类型 生命表的类型一般有特定年龄生命表 (Age-specific Life Table) 和特定时间生命表 (Time-specific Life Table) 之分 (S. D. Wretten等, 1980; T. R. E Southwood, 1978)。其中特定年龄生命表又称为: 动态生命表 (Dynamic Life Table) (单国桢, 1983), 同生群生命表 (Cohort Life Table) (M Begon和Mortimer, 1981;