

黄土高原子午岭柴松种群生殖特性研究

赵 峰^{1,2}, 张文辉², 薛瑶芹^{1,2}

(1 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2 西部环境与生态教育部重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

[摘要] 【目的】探索柴松(*Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis*)种群的基本生殖特性,为柴松种群的持续发展和合理经营管理提供依据。【方法】在对黄土高原子午岭地区柴松分布范围进行全面踏查的基础上,选择不同生境(阴坡、半阴坡和半阳坡)柴松生长发育较好的地段设置 12 块样地,分析不同生境下柴松种群的生殖年龄(A_r)、球果在树冠上的分布格局、结实和产种数量、生殖力表以及环境因子。【结果】(1)柴松种群的最小生殖年龄($A_{r_{min}}$)、最大生殖年龄($A_{r_{max}}$)、平均生殖年龄(\bar{A}_r)和周限生殖年龄(A_{pc})值分别为 18, 130, 48 和 112 年,不同生境条件下柴松种群的生殖年龄差异较大,其中 $A_{r_{min}}$ 和 \bar{A}_r 值为阴坡>半阴坡>半阳坡, $A_{r_{max}}$ 和 A_{pc} 值为半阳坡>半阴坡>阴坡。(2)不同生境中的柴松种群均具有结实能力,阴坡种群的单株球果数和种子数均较高,各种群球果主要分布在树冠上部及东、北方向。(3)生殖力表显示,随着年龄的变化,生殖力存在低→高→低的趋势,阴坡和半阴坡柴松种群的生殖旺盛期为 50~90 年,半阳坡为 30~50 年;并且阴坡柴松种群具有较强的生殖能力,是柴松种群的最适生存环境。(4)主成分分析表明,人为干扰(0.984)和土壤水分含量(-0.974)是影响柴松种群生殖的最主要因子。【结论】柴松林经营管理要以就地保护为主,并应根据种群所在区域的生境条件进行分类管理。

[关键词] 柴松种群;生殖特性;生殖年龄;种子与球果;生殖力表

[中图分类号] S791.259.01;S718.51

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2009)10-0067-09

Study on reproductive characteristics of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* populations in Ziwuling region of the Loess Plateau

ZHAO Feng^{1,2}, ZHANG Wen-hui², XUE Yao-qin^{1,2}

(1 College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Ministry of Education Key Laboratory of Environment and Ecology in West China, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】The study was done in order to characterize reproduction ecology of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* populations and to produce some theoretical basis for reasonable exploitation and utilization. 【Method】Reproductive age, fecundity table and the environmental factors of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* populations in different natural habitats, and 12 plots (shade slope, semi-shade slope and semi-sunny slope) located in the better sections of growth and development were investigated through comprehensive investigation in concentrated distribution area of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* populations in Ziwuling region of the Loess Plateau. 【Result】(1) The values of $A_{r_{min}}$, $A_{r_{max}}$, and A_{pc} of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* populations were 18, 130, 48 and 112 years respectively; The values of $A_{r_{min}}$ and \bar{A}_r were cloudy slope>semi-cloudy slope>semi-sunny slope, and the values of $A_{r_{max}}$ and A_{pc} were Semi-sunny slope>semi-cloudy slope>cloudy slope; (2) The results showed that 3 populations had potential to produce

* [收稿日期] 2009-01-14

[基金项目] 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD09B03);中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-05)

[作者简介] 赵 峰(1980-),男,甘肃天水人,硕士,主要从事植物生态研究。E-mail: tsi9280@yahoo.com.cn

[通信作者] 张文辉(1955-),男,陕西岐山人,教授,博士生导师,主要从事植物生态和生物多样性保护研究。

E-mail: zwhckh@163.com

seeds, and the higher yield occurred in the population located in the shade slope; The most cones appeared on the upper foliage of the tree, and the south and east aspects of the crown; (3) The fecundity table showed that reproductive ability and value took on low \rightarrow high \rightarrow low tendency with age increasing, and the booming of cloudy slope and semi-cloudy slope were 50—90 years and the booming of semi-sunny slope was 30—50 years; Furthermore, *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* population in cloudy slope had the longest life span and the greatest fitness; (4) According to the principal components analysis (PCA) of the main environmental factors, the human disturbance (0.984) and water content of soil (-0.974) were the most important factors. 【Conclusion】 Site conservation and classification management based on different habitats should be carried out in the future for the *P. tabulaeformis* f. *shekannesis*.

Key words: *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* population; reproductive characteristic; reproductive age; cone sand seed; fecundity table

植物种群的繁衍依赖于其生殖过程^[1]。植物在生殖过程中的生殖年龄、结实和产种数量以及影响因子,是种群生殖生态学的主要研究内容,也是阐明种群持续发育潜力的一个基本问题。

柴松(*Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis*)是松科松属植物^[2],一般认为是油松在黄土高原上发生的生态变型,仅集中分布于陕甘交界的子午岭地区,其中最集中分布区位于桥北林业局的和尚塬林场。这片森林有文字记载的历史可以追溯到清同治年间,距今约有 140 多年^[3],目前已经申请了陕西柴松省级自然保护区,面积为 338 hm²。与油松相比,柴松生长快,树皮光滑,树体高大,树干通直,天然整枝好,材质软,单株及林分高、径、蓄积生长均优于油松,是速生丰产用材林的一个优良变型,有极高推广价值。近年来,随着柴松日益受到重视,不少学者已经对该区柴松的形态特征、群落特征、种群特征以及生理生态等方面进行了研究^[2-9],但对柴松种群生殖特性的研究还未见报道。从柴松林林分结构和林下更新情况看,柴松种群结实量大,林下幼苗丰富,森林更新不存在问题;从目前种群特征分析,柴松种群应该处于扩展状态。但近几十年来,柴松面积基本维持不变,这说明环境因素对柴松种群的持续发育具有重要影响。生殖是种群维持和扩展的基础,研究种群生殖生态及其与环境因素的关系,对阐明种群维持的基本原理具有重要意义。

为此,本研究对不同生境条件下柴松种群的生殖年龄、球果在树冠上的分布格局、结实和产种数量、生殖力表以及影响因子进行了系统分析,旨在阐明柴松种群生殖生态的基本特性,从而为其种群的持续发展和合理经营提供理论依据。

1 研究区自然概况

研究区域选择在柴松分布最集中的陕西省富县

大麦秸沟(35°56'~36°01'N, 108°40'~108°43'E)。该地区属暖湿气候,年平均气温 9℃左右,最低气温 -22.7℃,最高气温 35.7℃,≥10℃积温为 3 200~3 300℃,年平均降雨量 600 mm 左右。土壤为灰褐色森林土, pH 值 8.2~8.5,土壤含氮 1~2.2 g/kg^[4]。枯枝落叶层以针叶为主,厚度一般为 5 cm,局部地段可达 10 cm。该地区的地带性植被为温带针阔混交林,主要群落类型有油松林、松栎混交林和松桦混交林,柴松在该区取代了油松而在群落中占优势地位。柴松林多分布于海拔 1 200~1 450 m,主要分布在东坡、西坡和北坡。

柴松林中混生的阔叶林主要有辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、茶条槭(*Acer ginnala*)等;针叶树种为侧柏(*Platycladus orientalis*)。灌木种类有绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、葱皮忍冬(*Lonicera ferdinandii*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)和胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等,草本植物有苔草(*Carex* sp.)、羊茅(*Festuca ovina*)和野棉花(*Anemone upehensis*)等^[4-5]。

2 研究方法

2.1 样地调查

在对柴松分布范围进行全面踏查的基础上,于不同生境选择生长发育较好的地段设置样地 12 块,其中阴坡 5 块,半阴坡 2 块,半阳坡 5 块,样地面积均为 20 m×20 m。每块样地沿对角线设 5 m×5 m 灌木样方 3 个,1 m×1 m 草本样方 3 个。调查内容有:①生境。包括地形地貌、人为干扰、土壤、海拔及坡向、坡位因子;②群落学特征。包括群落组成,乔木、灌木和草本层的高度、盖度等;③柴松种群调查。对样地内所有柴松个体进行每木检尺;④柴松生殖

特点调查。对有结实个体,分年龄段(以 10 年为 1 个龄级)并于每个年龄段选择平均标准木 3 株(不足 3 株的,以实际株数统计),记录全株的结实枝条数,并在树冠东、南、西、北及其上、下共 8 个部位,将每个枝条均转化为标准枝,采集标准枝 16 枝,计算每个标准枝的结实数量,统计每个球果的平均种子数。

2.2 个体年龄的确定

在柴松生长良好的样地中,伐取 1 株胸径较大的活立木,以 2 m 为区分段,截取圆盘带回,具体方法参见文献[10]。根据柴松的解析木资料,利用 SPSS(16.0)求得胸径(DBH)与年龄的关系方程为:

$$y=0.233x^2+1.4249x+0.0997,$$

$$R^2=0.9968, F=2820.439.$$

式中: y 为个体年龄, x 为胸径。 F 检验表明,该方程达到极显著水平($P<0.01$)。在所调查样地中,对 $DBH\geq 3$ cm 的柴松个体,依据上式确定年龄;而对 $DBH<3$ cm 的个体,则根据轮生枝确定年龄。

2.3 生殖年龄的计算

种群的生殖年龄包括最小生殖年龄(Ar_{\min})、最大生殖年龄(Ar_{\max})、平均生殖年龄($\bar{A}r$)和周限生殖年龄(Apc)。种群的平均生殖年龄($\bar{A}r$)用下式计算:

$$\bar{A}r=\sum_{i=1}^n A_i/n。$$

式中: $\bar{A}r$ 为种群中具有生殖个体的平均年龄, A_i 为种群中第 i 个生殖个体的年龄, n 为种群中生殖个体的总数。

种群的周限生殖年龄(Apc)是指种群在其生活周期内的最长生殖期限年龄,用下式计算:

$$Apc=Ar_{\max}-Ar_{\min}。$$

2.4 球果及种子数的测定

根据柴松种群具有结实株数的平均株高、胸径数据与年龄的对应关系,在每块样地中选择并标记 3 株平均木作为计测球果及种子数量的标准株。在球果成熟(尚未开裂)时,爬上树冠中部采集球果,方法同 2.1;等球果开裂后计测每个标准枝的结实量,并统计每个球果的平均种子数。应用以下公式计算各层各方向(各区域)的球果数和种子数,并分别推算标准株和样地的球果数及种子数^[11]。

上(下)层各方向球果(种子)数=上(下)层各方向标准枝的球果(种子)数 \times 上(下)层各方向的标准枝数;

上(下)层球果(种子)数=上(下)层东向球果(种子)数+上(下)层西向球果(种子)数+上(下)层南向球果(种子)数+上(下)层北向球果(种子)数;

标准株球果(种子)数=上层球果(种子)数+下层球果(种子)数;

样地产种数=标准株种子数平均值 \times 样地内结实个体数。

合并同一种群不同样地的球果数和种子数,以其平均值代表种群的球果数(由于柴松球果能在树冠上存留 3 年左右,而在野外调查时不易确定球果年限,因此单株球果数应为 3 年球果数总和)和种子数。

2.5 生殖力表的编制

在编制静态生命表的基础上编制柴松的生殖力表,生殖力表中包括龄级中值(x)、 x 年龄时的存活率或存活的概率(l_x)、生育力(b_x ,为年龄 x 时种群的平均生育力,用每个球果上的种子数乘以每株球果数表示)等指标。根据生殖力表可计算出下列参数:

(1)种群净增殖率(R_0)。指每一世代种群增加 1 倍所需的时间, $R_0=\sum l_x \cdot b_x$;

(2)种群的世代平均周期(T)。即亲代出生的平均周期(或生殖期植株的平均年龄), $T=\sum x \cdot l_x \cdot b_x / \sum l_x \cdot b_x$;

(3)种群的内禀增长率(r_m)。在特定环境条件下描述种群增长潜力的数值,当环境有利时 r_m 为正值,种群增长;当环境不利时, r_m 为负值,种群下降;一般采用其近似算法,即 $r_m=\ln R_0/T$;

(4)种群的周限增长率(λ)。指每一植株在一定条件下,经过单位时间(如年)的增殖倍数,即种群在此条件下,以 λ 倍的速度不断做几何级数增长, $\lambda=e^{r_m}$;

(5)种群加倍时间(t)。即要使种群增加 1 倍所需的时间, $t=0.6931/r_m$;

(6)毛生殖率(G)。指 1 个在整个生殖期间存活的亲代产生后代的期望数, $G=\sum b_x$ 。

2.6 环境因子的测定与分析

本研究选定的主要环境因子见表 1。海拔高度因子用手持气象站 Kestrel 4000 测定;坡向与坡度因子用罗盘仪测定;总郁闭度、乔木层盖度、灌木层盖度、草木层盖度、腐殖质层厚度、土壤 pH 值、土壤有机质含量、土壤水分含量及柴松种群密度等环境因子,均为各群落不同样地调查的平均值,其中不同样地土壤取样于 2007-08-15—08-20 集中进行,其中土壤水分采用烘干法测定,土壤有机质采用重铬酸钾法测定,土壤 pH 值采用 ZD-2 型电位滴定计测定。人为干扰强度因子根据调查结果人为赋值,最大为 1,最小为 0^[12-13]。如本研究中对遭受人为践

踏,灌木、草木有损坏痕迹,有旅游垃圾的林地,认定为人为干扰强度最大,赋值 1;若林地无人干扰痕迹,则认为干扰最小,赋值为 0。坡向、坡度和坡位依据如下指标进行分级:按光照条件由弱到强的梯度,用数字将 8 个方位坡向分为 8 级:以正东方向为起点(作为 0°),沿顺时针方向旋转,1 表示北坡(247.5°~292.5°),2 表示东北坡(292.5°~337.5°),3 表示西北坡(202.5°~247.5°),4 表示东坡(337.5°~22.5°),5 表示西坡(157.5°~202.5°),6 表示东南坡

(22.5°~67.5°),7 表示西南坡(112.5°~157.5°),8 表示南坡(67.5°~112.5°);按所测坡度上下限,均分为 6 级:1 级为 11°~15°,每 5°增加 1 级,6 级为 36°~40°;上坡位定为 1 级,中坡位为 2 级,下坡位为 3 级^[14]。根据以上规则对坡向、坡度和坡位分别赋值,其他环境因子则采用各样地的平均值,应用 SPSS(16.0)进行主成分分析^[15-16],筛选出对种群的生殖年龄以及生殖年龄结构影响最大的环境因子。

表 1 供试柴松种群各生境所在区域环境因子的统计

Table 1 Statistics of environmental factors in different habitats

序号 Num	环境因子 Environment factor	阴坡 Shade slope	半阴坡 Semi-shadeslope	半阳坡 Semi-sunny slope
1	海拔高度/m Altitude	1 232~1 289	1 240	1 310~1 350
2	坡向 Slope face	北 N	西 W	东 E
3	坡度/° Slope degree	9~23	26	5~17
4	坡位 Slope site	中上 Middle Up	中 Middle	上 Up
5	总郁闭度/% Coverage	90	75	80
6	乔木层盖度/% Coverage of tree layer	80	50	0.65
7	灌木层盖度/% Coverage of shrub layer	27	30	15
8	草本层盖度/% Coverage of glass layer	27	20	15
9	腐殖质层厚度/cm Thickness of humus	2.62	1.20	2.80
10	土壤 pH 值 pH value of soil	8.22	8.58	8.48
11	土壤有机质含量(0~20 cm)/(g·kg ⁻¹) Organism content of soil	3.7	1.4	3.2
12	土壤水分含量(0~20 cm)/(g·kg ⁻¹) Water content of soil	167.2	149.2	164.9
13	种群密度/(株·dam ⁻²) Mean density	112.5	65.25	52.16
14	人为干扰强度 Intensity of human disturbance	0	1	0.5

3 结果与分析

3.1 柴松种群的生殖年龄

植物种群的生殖年龄实际上是植物种群生殖能力与外界环境因素相互作用的结果,通过生殖年龄研究可以直接获知植物种群在与环境筛选抗争中所

取得的成果^[17]。不同生境柴松种群生殖年龄的分析计算结果如表 2 所示。从表 2 可以看出,不同生境中柴松种群的最小生殖年龄(Ar_{min})以半阳坡最小,为 18 年;阴坡和半阴坡的 Ar_{min} 值基本一致,分别为 25 和 24 年。半阳坡与阴坡柴松种群的最大生殖年龄值(Ar_{max})几乎相等,均接近 130 年。

表 2 不同生境柴松种群生殖年龄的比较

Table 2 Reproductive age *P. tabulaeformis* f. *shekannensis* population in different habitats

生境类型 Habitat	Ar_{min}	Ar_{max}	$\bar{A}r$	Apc	年
阴坡 Shade slope	25	129	61	104	
半阴坡 Semi-shade slope	24	107	47	63	
半阳坡 Semi-sunny slope	18	130	35	112	

柴松种群的平均生殖年龄($\bar{A}r$)和周限生殖年龄(Apc)与生境环境条件密切相关。在群落结构复杂的阴坡生境中,柴松种群的 $\bar{A}r$ 接近中老年期(>60 年),该生境中处于生殖阶段的个体趋于老化;在较阴坡群落结构简单的半阴坡生境中,柴松种群的 $\bar{A}r$ 值处于中龄生殖期(40~60 年);而在群落结构最简单的半阳坡生境中,柴松种群的 $\bar{A}r$ 值处于幼龄生殖期(<30 年)。柴松种群的周限生殖年龄在不同生境中也有差异,其中阴坡为 104 年,半阴坡

为 63 年,半阳坡为 112 年。

3.2 不同生境柴松球果在树冠上的分布格局

植物结实格局的形成是植物种群与环境长期适应的结果,也是种群为适应特定环境所采取的生殖对策^[11]。合并同一生境各样地中得到的标准株在各个方向和冠层的球果数,并计算其在整株球果中所占的比例,可得到柴松球果在树冠不同方向及不同冠层的分布格局图(图 1,2)。

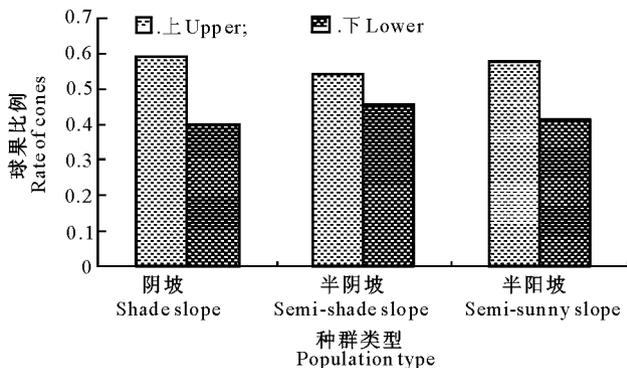
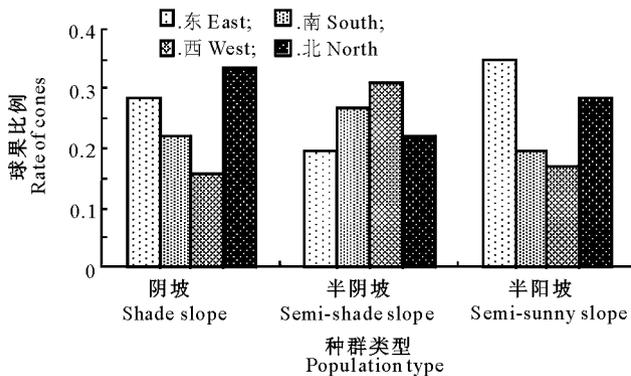


图 1 不同生境柴松种群球果在树冠上的分布格局

Fig. 1 Distribution pattern of cones with the crown direction of different *P. tabulaeformis* f. *shekannensis* populations

图 2 不同生境柴松种群球果在树冠层位的分布格局

Fig. 2 Distribution pattern of cones on crown position of different *P. tabulaeformis* f. *shekannensis* populations

从图 1 可以看出,在阴坡和半阳坡生境下,柴松树冠东向和北向球果量较多,而半阴坡则以树冠南向和西向球果最多。从图 2 可以看出,3 种生境冠层间球果数量的差异较小,树冠上层的球果均多于下层,但原因有所不同:阴坡生境光照不足,只有树冠上层的球果能够接受到相对充足的光照而生长发育;半阴坡生境虽然光照较为充足,但柴松种群密度较大,林内较为荫蔽,因此树冠下层球果较少;而在半阳坡生境中,由于人为干扰较为严重,导致树冠下层球果数减少。这表明虽然光照条件对于球果在树冠上的分布有一定影响,但其他条件如种群密度、人为干扰等因素,对柴松开花结实的影响也不容忽略。

3.3 不同生境柴松单株的球果数及种子数

产种数量能够反映种群的生殖能力,球果数在一定程度上反映了植株对繁衍后代的贡献作用^[11]。比较不同柴松种群的平均单株球果数和种子数(表 3,4)可以发现,就种群总体而言,单株球果数最小为 9 枚,最大为 195 枚;单株种子数最小 232 粒,最大为 5 600 粒。可见各种群间球果数和种子数的变异幅度均较大,其中阴坡种群的单株球果数和种子数均最大,分别为 108.8 枚/株和 3 093.6 粒/株;半阳坡种群的最小,仅为 35.9 枚/株和 1 037.3 粒/株。单因素方差分析表明,不同种群的单株球果数及种子数均有显著差异(表 4, $P < 0.05$)。

表 3 不同生境柴松种群标准株特征及结实个体数统计

Table 3 Characters of standard strain and the number of reproductive individuals in different *P. tabulaeformis* f. *shekannensis* populations plots

种群 Population	样地号 Plot number	标准株特征 Character of standard strain		单株球果数 Quantity of cones	单株种子数 Quantity of seed	样地(400 m ²)结实株数 Average No. of reproductive individuals	样地(400 m ²)产种数 Seed production		
		树高/m Height	胸径/cm DBH						
阴坡 Shade slope	1	11.0	9.3	50	1 432	7	26 293.9		
		10.3	8.9	77	2 192				
		8.2	8.5	36	1 016				
	2	7.2	9.0	190	5 400	48	18 0801.6		
		6.2	8.1	186	5 140				
		5.7	7.2	29	760				
阴坡 Shade slope	3	13.0	17.0	195	5 600	38	15 4534.6		
		12.0	12.1	140	4 064				
	12.0	9.1	88	2 536					
	4	7.9	10.2	92	2 640			57	23 0428.2
		9.6	15.2	190	5 448				
5	8.8	13.7	141	4 040	20	40 906.0			
		9.5	11.6	48	1 384				
		10.7	12.8	130	3 624				
		8.0	10.2	40	1 128				

续表 3 Continued table 3

种群 Population	样地号 Plot number	标准株特征 Character of standard strain		单株球果数 Quantity of cones	单株种子数 Quantity of seed	样地(400 m ²)结实株数 Average No. of reproductive individuals	样地(400 m ²)产种数 Seed production
		树高/m Height	胸径/cm DBH				
半阴坡 Semi- shade slope	6	7.8	9.1	41	1 160	1	36 372.3
		7.8	9.2	50	1 320		
		6.3	6.4	39	1 040		
	7	10.7	12.7	84	2 384	2	39776.0
		8.1	10.3	32	872		
		9.6	11.6	79	2 168		
半阳坡 Semi- sunny slope	8	10.8	11.5	21	640	2	37 032.6
		12.0	11.9	35	920		
		7.3	7.5	9	232		
	9	7.8	9.1	41	1 160	1	36 372.3
		7.8	9.2	50	1 320		
		6.3	6.4	39	1 040		
10	8.2	10.7	42	1 128	6	44 064.0	
	8.8	9.3	46	1 230			
	7.2	9.7	49	1 314			
11	9.4	9.5	22	632	0	55 038.0	
	9.8	11.2	24	712			
	11.2	13.7	58	1 408			
12	9.2	11.7	46	1 256	1	52 262.7	
	9.0	13.5	48	1 328			
		7.2	9.5	44	1 240		

表 4 不同生境柴松种群平均单株球果数及种子数的比较

Table 4 Cone number and number yield per individual tree of different *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* populations

种群 Population	标准株特征 Character of standard strain		球果数/ (枚·株 ⁻¹) Cone			种子数/ (粒·株 ⁻¹) Seed		
	树高/m	胸径/cm	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	最小值 Minimum	最大值 Maximum
阴坡 Shade slope	9.3±2.2	10.9±2.8	108.8±62.3 a	29	195	3 093.6±1 774.6 a	760	5 600
半阴坡 Semi-shade slope	8.4±1.5	9.9±2.2	54.2±22.0 b	32	84	1 490.7 b±629.5 b	872	2 384
半阳坡 Semi-sunny slope	8.8±1.6	9.7±2.0	35.9±13.5 b	9	58	1 037.3 b±340.0 b	232	1 408

注:同列数据后标不同字母者表示种群间差异显著($P<0.05$)。

Note: The different letters indicate significant difference between populations after one way ANOVA ($P<0.05$).

3.4 不同生境柴松种群的生殖力表

生殖力是环境条件与种群生物学特性共同作用的结果,反映了种群的存活率(或死亡率)以及种群的生殖潜力。通过编制生殖力表可以直观反映出种群在各年龄组的生殖和生存状况。同时根据生殖力表可以计算出净增值率(R_0)、内禀增长率(r_m)、周限增长率(λ)、世代平均周期(T)、种群加倍时间(t)和毛生殖率(G)等参数。

阴坡生境柴松种群产生种子的生殖力表如表 5

所示。经计算该种群净增殖率为 610.362,表明每一世代种群可以增殖 610.362 倍;内禀增长率为 0.096,表明阴坡柴松种群呈增长状态,瞬时出生率大于死亡率;周限增殖率为 1.101,说明该种群从理论上讲应以 1.101 倍作几何级数增长;阴坡生境柴松种群的世代平均周期大约为 67 年;种群加倍时间理论上约为 7 年;1 个单株一生的毛生殖率为 58 946 粒种子。

表 5 阴坡柴松种群的生殖力表

Table 5 Fecundity of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* population in shade slope

龄级 Age class	x	l_x	b_x	$l_x \cdot b_x$	$x \cdot l_x \cdot b_x$
I	5	0.507	0	0	0
II	15	1	0	0	0
III	25	0.277	376	85.352	2 133.8
IV	35	0.033	3 196	105.468	3 691.38
V	45	0.009	6 392	57.528	2 588.76
VI	55	0.005	8 366	41.83	2 300.65
VII	65	0.005	8 460	42.3	2 749.5
VIII	75	0.005	10 058	50.29	3 771.75
IX	85	0.005	8 468	42.32	3 597.2
X	95	0.009	5 734	28.67	2 684.7
XI	105	0.028	3 948	110.544	11 607.12
XII	115	0.005	2 068	10.34	1 189.1
XIII	125	0.019	1 880	35.72	4 465

注(Note): $R_0=610.362, r_m=0.096, \lambda=1.101, T=66.811, t=7.22, G=58 946$ 。

半阴坡生境柴松种群产生种子的生殖力表见表 6。该种群净增殖率为 424.532,表明每一世代种群可以增殖 424.532 倍;内禀增长率为 0.12,表明阴坡柴松种群呈现增长状态,瞬时出生率大于死亡率;

周限增殖率是 1.127,说明该种群从理论上讲应以 1.127 倍作几何级数增长;半阴坡生境柴松种群的世代平均周期大约为 51 年;种群加倍时间理论上约为 6 年;1 个单株一生的毛生殖率为 43 680 粒种子。

表 6 半阴坡柴松种群的生殖力表

Table 6 Fecundity of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* population in semi-shade slope

龄级 Age class	x	l_x	b_x	$l_x \cdot b_x$	$x \cdot l_x \cdot b_x$
I	5	1	0	0	0
II	15	0.056	0	0	0
III	25	0.023	2 184	50.232	1 255.8
IV	35	0.033	4 032	133.056	4 656.96
V	45	0.013	5 292	68.796	3 095.82
VI	55	0.013	5 376	68.888	3 788.84
VII	65	0.003	5 880	17.64	1 146.6
VIII	75	0.003	6 720	20.16	1 512
IX	85	0.005	7 392	36.96	3 141.6
X	95	0.005	4 284	21.24	2 017.8
XI	105	0.003	2 520	7.56	793.8

注(Note): $R_0=424.532, r_m=0.12, \lambda=1.127, T=50.43, t=5.78, G=43 680$ 。

半阳坡生境柴松种群产生种子的生殖力表见表 7。该种群净增殖率为 372.12,表明每一世代种群可以增殖 372.12 倍;内禀增长率为 0.201,表明半阳坡柴松种群呈现增长状态,瞬时出生率大于死亡

率;周限增殖率是 1.223,说明该种群从理论上讲应以 1.223 倍作几何级数增长;半阴坡生境柴松种群的世代平均周期大约为 30 年;种群加倍时间理论上约为 4 年;1 个单株一生的毛生殖率为 7 420 粒种子。

表 7 半阳坡柴松种群的生殖力表

Table 7 Fecundity of *P. tabulaeformis* f. *shekannesis* population in semi-sunny slope

龄级 Age class	x	l_x	b_x	$l_x \cdot b_x$	$x \cdot l_x \cdot b_x$
I	5	1	0	0	0
II	15	0.118	840	99.12	1 486.8
III	25	0.085	1 295	110.075	2 751.875
IV	35	0.045	1 925	86.625	3 031.875
V	45	0.035	1 855	64.925	2 921.625
VI	55	0.015	385	5.775	317.625
VII	65	0.005	280	1.4	91

续表 7 Continued table 7

龄级 Age class	x	l_x	b_x	$l_x \cdot b_x$	$x \cdot l_x \cdot b_x$
VIII	75	0.005	350	1.75	131.25
IX	85	0.005	385	1.925	163.625
X	95	0	0	0	0
XI	105	0	0	0	0
XII	115	0	0	0	0
XIII	125	0.005	105	0.525	65.625

注(Note): $R_0=372.12, r_m=0.201, \lambda=1.223, T=29.46, t=3.448, G=7420$ 。

3.5 环境因子对柴松种群生殖力的影响

环境因素对柴松种群的生殖力具有重要影响。为了明确各因子的影响程度,本研究从表 2 中选取 10 个相对独立的环境因素进行主成分分析,分析结

果如表 8 所示。由于前 2 个主成分的累计贡献率已经达到 99.599%,故本研究仅对前 2 个主成分进行了分析。

表 8 影响柴松种群生殖环境因子的主成分分析

Table 8 Principal components analysis of environmental factors for *P. tabulae formis* f. *shekannensis* population

序号 Num	环境因子 Environmental factor	主成分 1 Component 1	主成分 2 Component 2
1	海拔 Altitude	-0.382	0.924
2	坡位 Slope site	0.646	-0.763
3	坡向 Slope face	0.896	0.444
4	坡度 Slope degree	0.941	-0.338
5	土壤水分含量(0~20 cm) Water content of soil(0~20 cm)	-0.974	0.225
6	土壤 pH 值 pH value of soil	0.909	0.417
7	腐殖质层厚度 Thickness of humus	-0.902	0.433
8	柴松种群密度 Mean density of <i>P. tabulae formis</i> f. <i>shekannensis</i> population	-0.613	-0.790
9	总郁闭度/% Coverage	-0.933	-0.361
10	人为干扰强度 Intensity of humandisturbance	0.984	0.178
贡献率/% Component devotion		70.552	29.047
累计贡献率/% Accumulative devotion		70.552	99.599

由表 8 可知,人为干扰强度的负荷量为 0.984,表明该因子是影响柴松种群生殖的最主要正面影响因子;土壤水分含量的负荷量为 -0.974,是影响柴松种群生殖的最主要负面影响因子。此外,坡度(0.941)、总郁闭度(-0.933)、海拔(0.924)、腐殖质层厚度(-0.902)和土壤 pH 值(0.909)的负荷量也较高,这些因素对柴松种群的生殖发育均具有重要影响。因此,对生境适当扰动,增加林内光照和土壤水分,均有利于柴松种群的良性发展。

4 结论

对柴松种群生殖年龄的分析表明,柴松种群的 Ar_{\min} 、 Ar_{\max} 、 $\bar{A}r$ 和 Apc 的值分别为 18, 130, 48 和 112 年,不同生境条件下生殖年龄各不相同,其中不同种群柴松的 Ar_{\min} 和 $\bar{A}r$ 值表现为阴坡 > 半阴坡 > 半阳坡, Ar_{\max} 和 Apc 值表现为半阳坡 > 半阴坡 > 阴坡;种群中幼龄个体数量丰富,中龄级和老龄级个体数量相对较少,种群结构呈稳定增长型。

环境条件对种群的球果分布、单株球果数和种

子数均有较大影响。从总体上看,在光照条件适中、种群密度适中、人为干扰较低的阴坡生境条件下,球果在树冠上的分布较为均匀,且单株球果数和种子数均较高。

生殖力表研究显示,不同生境柴松种群的生殖力参数有较大差异。3 个生境柴松种群均为增长型,但以阴坡种群的生殖能力最强,半阳坡最弱,说明阴坡是柴松种群的最适生存环境。

主成分分析表明,起积极影响的环境因素是人为干扰、坡度、海拔和土壤 pH 值;而负面影响的主要因素是土壤水分含量、总郁闭度和腐殖质层厚度;其中,人为干扰强度(0.984)和土壤水分含量(-0.974)是影响柴松种群生殖的最主要因子。

5 建议

柴松种群保护经营应以就地保护为主。在现有资源保护中,应该充分利用有利的生态因素,抑制不利因素,促进种群的生殖过程。在位于阴坡和半阴坡柴松适生生境的种群中,应适当间伐浓密的灌木

层,适度清理或扰动浓密的草本活地被物,使柴松种子能顺利落入土壤。应根据柴松幼苗喜光的特性,注意保护并充分利用群落内的林窗地段,促进柴松团块状更新。对位于阳坡的种群,应加强成年期植株的抚育,保护成年结实个体,促进结实,并注意营造有利于种子萌发和幼苗生长的郁闭环境。另外,也可以在集中分布区周边气候和环境条件相似的地区,进行引种扩大其栽培面积,以利于柴松种群的稳定扩展。

[参考文献]

- [1] 苏智先,钟章成. 四川大头茶种群生态学研究. II: 种群生物量生殖配置格局研究 [J]. 生态学报, 1998, 18(4): 379-385.
Su Z X, Zhong Z C. Studies on the reproductive ecology of *Gordonia Acuminata* population. II: The patterns of reproductive allocation on the biomass in the population [J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(4): 379-385. (in Chinese)
- [2] 乐天宇. 陕甘宁盆地植物志 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1957.
Le T Y. Ordos basin flora [M]. Beijing: Chinese Forestry Press, 1957. (in Chinese)
- [3] 朱志诚. 柴松——少脂油松生态型形成的初步分析 [J]. 陕西林业科技, 1987(4): 1-2.
Zhu Z C. A primary study on the formation ecotype of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* [J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 1987(4): 1-2. (in Chinese)
- [4] 朱志诚, 黄 可, 李继璇, 等. 柴松林的基本特征 [J]. 陕西林业科技, 1988(3): 23-27.
Zhu Z C, Huang K, Li J Z, et al. The primary character of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* forest [J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 1988(3): 23-27. (in Chinese)
- [5] 刘政鸿. 黄土高原天然柴松林群落学特性的初步研究 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1486-1490.
Liu Z H. A preliminary study on community characteristics of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* on Loess Plateau [J]. Acta Bot Boreal-Occiden Sin, 2003, 23(9): 1486-1490. (in Chinese)
- [6] 夏 昶. 油松变异形态的观察 [J]. 陕西林业科技, 1987(2): 15-16.
Xia C. Observation of the morphology variations of *Pinus tabulaeformis* [J]. Shaanxi Forest Science and Technology, 1987(2): 15-16. (in Chinese)
- [7] 王凯博, 上官周平. 黄土高原子午岭天然柴松林种群结构与动态研究 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2553-2559.
Wang K B, Shangguan Z P. Structure and dynamics of natural *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* populations in Ziwuling forest region of the Loess Plateau [J]. Bot Boreal-Occiden Sin, 2006, 26(12): 2553-2559. (in Chinese)
- [8] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原子午岭天然柴松林细根垂直分布特征 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2007, 35(7): 69-74.
Wei L Y, Shangguan Z P. Vertical distribution of the fine root

- of the natural *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* forest in Ziwuling Loess Plateau [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2007, 35(7): 69-74. (in Chinese)
- [9] 周秦钟, 侯润平, 朱东霞. 柴松育苗造林技术 [J]. 陕西林业, 1995(5): 14-15.
Zhou Q Z, Hou R P, Zhu D X. Technique on raise seedling and forestation of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannesis* [J]. Forest of Shaanxi, 1995(5): 14-15. (in Chinese)
- [10] 刘悦翠. 森林计测学 [M]. 陕西 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2000.
Liu Y C. Measurement science of forest [M]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University Press, 2000. (in Chinese)
- [11] 张文辉, 许晓波, 周建云. 濒危植物秦岭冷杉生殖生态学特征 [J]. 生态学报, 2006, 26(8): 2417-2424.
Zhang W H, Xu X B, Zhou J Y. Study on reproduction ecology of endangered species *Abies chensiensis* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(8): 2417-2424. (in Chinese)
- [12] 张 峰, 上官铁梁. 山西云蒙山油松种群的年龄结构和动态特征 [J]. 武汉植物学研究, 1992, 10(4): 321-324.
Zhang F, Shangguan T L. The age structure and dynamic feature of *Pinus tabulaeformis* populations in Yunmeng Mountain, Shanxi Province [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1992, 10(4): 321-324. (in Chinese)
- [13] 张金屯. 植被数量生态学方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995: 1-370.
Zhang J T. Method in quantitative vegetation ecology [M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1995: 1-370. (in Chinese)
- [14] 邱 扬, 张金屯. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用 [J]. 生态学报, 2000, 20(2): 199-206.
Qiu Y, Zhang J T. The ordination axes clustering based on detrended canonical correspondence analysis ordination and its application to the analysis of the ecological gradients of plant communities [J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(2): 199-206. (in Chinese)
- [15] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析 [J]. 生物多样性, 2004, 12(3): 361-369.
Zhang W H, Wang Y P, Kang Y X, et al. Age structure and time sequence predication of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis* [J]. Biodiversity Science, 2004, 12(3): 361-369. (in Chinese)
- [16] 李志辉, 罗 平. SPSS for Windows 统计分析教程 [M]. 2 版. 北京: 电子工业出版社, 2007.
Li Z H, Luo P. SPSS for Windows statistical analysis course [M]. 2nd Edition. Beijing: Publishing House of Electronics Industry, 2007. (in Chinese)
- [17] 张文辉. 裂叶沙参种群生态学特性研究 [M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1998: 63-96.
Zhang W H. The population ecology on *Adenophora lobophylla* [M]. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1998: 63-96. (in Chinese)