应用与环境生物学报 2011, 17(5): 632~637
Chin J Appl Environ Biol=ISSN 1006-687X
2011-10-25
DOI: 10.3724/SP.J.1145.2011.00632

# 天山云杉的种群动态*

刘贵峰[1,2] 臧润国[2**] 成克武[3] 张新平[4] 郭仲军[4] 丁 易[2]
张炜银[2] 白志强[4] 巴哈尔古丽·阿尤甫[4]
([1]内蒙古民族大学农学院 通辽 028000)
([2]中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态与环境重点实验室 北京 100091)
([3]河北农业大学园林与旅游学院 保定 071000)
([4]新疆林业科学院森林生态所 乌鲁木齐 830000)

**摘 要** 选择我国新疆境内天山山脉从西到东处于不同经度位置5 个地区(昭苏、巩留、乌苏、乌鲁木齐和哈密)的天山云杉林进行垂直样带调查, 采用静态生命表法, 分析5 个地区天山云杉种群的存活曲线和死亡率曲线, 为天山云杉种群数量统计和生态保护提供依据. 结果表明: 其存活曲线为DeeveyⅡ型, 表明天山云杉种群处于动态稳定状态; 5 个地区天山云杉种群均有两个死亡率曲线高峰, 死亡高峰主要出现在幼年时期、近成熟前期、成年阶段和老年期. 种群的死亡强度和死亡高峰在时间格局上各地区有明显的差异. 图2 表6 参31

**关键词** 天山云杉; 种群动态; 生命表; 种群存活曲线
**CLC** S718.54 (245)

# Population Dynamics of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* in the Tianshan Mountains, China*

LIU Guifeng[1,2], ZANG Runguo[2**], CHENG Kewu[3], ZHANG Xinping[4], GUO Zhongjun[4], DING Yi[2], ZHANG Weiyin[2], BAI Zhiqiang[4] & AYOUFU Bahaerguli[4]
([1]*Agricultural College, Inner Mongolia University for the Nationalities*, Tongliao 028000, Inner Mongolia, China)
([2]*Institute of Forest Ecology Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration of China*, Beijing 100091, China)
([3]*College of Landscape Architecture and Tourism, Agricultural University of Hebei*, Baoding 071000, Hebei, China)
([4]*Institute of Forest Ecology, Xinjiang Forestry Academy*, Urumqi 830000, China)

**Abstract** Five vertical transects were investigated on the population dynamics of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* to lay a foundation for the population statistics and ecological protection. The transects were located from west to east along the Tianshan Mountains in Zhaosu, Gongliu, Wusu, Urumqi, and Hami of Xinjiang, China, respectively. The population static life tables were made, and the population curves of survivorship and mortality rate were formulated and drawn based on the data from 91 plots. The results showed that the survival curve of the populations could be generally summarized as the type of DeeveyⅡ, suggesting stable population dynamics. There were two mortality peaks for each of the populations in the five sites. The mortality peaks could be for young, fore-adult, adult and old-age groups but varied significantly among the different sites. Fig 2, Tab 6, Ref 31

**Keywords** *Picea schrenkiana* var. *tianschanica*; population dynamics; static life table; population survivorship curve
**CLC** S718.54 (245)

种群动态是研究种群大小或数量在时间、空间上的变化规律, 是植物个体生存能力与外界环境相互作用的结果, 是植物生态学研究的主要内容之一[1~6]. 生命表和存活曲线是研究种群数量动态变化和进行种群统计的重要工具. 生命表结构分析是解释种群变化的手段, 存活曲线是常见而又直观的方法. 根据生命表可以预测出物种在某些特定条件下存活与繁殖的可能性, 了解种群的现存状态, 分析过去种群的结构与受干扰状态, 预测未来的种群动态[7~8]. 在种群生命表中, 可列出每个年龄段或龄级的出生率和死亡率[9], 进而分析种群的出死亡率、损失率等重要参数, 从而为种群数量统计提供更多信息[10].

天山山系是亚洲中部最大的山系, 西起乌兹别克斯坦的克孜尔库姆沙漠以东, 经哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦进入我国新疆境内, 长约2 500 km, 宽约250~300 km, 在我国境内约1 700 km. 天山云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*)是第三纪森林植物中的残遗, 是亚洲中部山地的特有种, 在我国仅见于新疆[11], 在新疆山地森林中分布最广、蓄积量最大、用途极广、材质优良, 是森林群落的建群树种, 天山云杉林面积占新疆天然林有林地总面积的44.9%, 是构成天山乃

收稿日期: 2010-10-17 接受日期: 2011-01-07
*林业公益性行业科研专项项目(No. 200904010)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(Nos. CAFYBB2007040, CAFRIF200716)资助 Supported by the Forestry Public Sector Research and Development Special Project of China (No. 200904010) and the Special Basic Research Fund for Central Public Research Institutes of China (Nos. CAFRIF200716, CAFYBB2007040)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zangrung@caf.ac.cn)

至新疆森林生态系统的主体，对天山的水源涵养、水土保持和新疆其他生态系统的形成与维护起着主导性作用. 有关天山云杉种群动态的研究主要集中在对某一地区的种群进行研究[12~14]，在较大空间尺度上对不同经度天山云杉种群动态的研究尚未见报道. 本文选择我国新疆境内天山山脉不同经度5个地区（昭苏、巩留、乌苏、乌鲁木齐和哈密）的天山云杉种群进行野外调查，采用静态生命表法，统计分析其种群动态特征，以期为天山云杉种群生态学研究及合理保护提供理论依据和基础资料.

# 1 研究区概况

选择新疆境内天山山脉从西到东处于不同经度5个地区的天山云杉林进行垂直样带调查，5个地区的分布图见图1. 在天山北坡，天山云杉分布在海拔1 250~1 600 m至2 700~2 800 m之间的中山—亚高山带，构成了一条森林垂直带. 除哈密外，其他4个地点的大多数海拔范围内分布着天山云杉的纯林，小部分海拔范围内混生有一定数量的阔叶树，其蓄积量或断面积组成仅占10%以下. 在哈密，海拔2 200 m为天山云杉纯林，2 200~2 650 m为天山云杉和新疆落叶松的混交林.

# 2 研究方法

## 2.1 调查方法

2006年6~9月，在天山山脉不同经度位置每个调查地区的阴坡，从天山云杉林自然分布的下限到上限，海拔每隔50 m各选取1个20 m × 20 m的样地，共设91个样地，见表1. 将每个20 m × 20 m样地划分为16个5 m × 5 m的小样方，在其中进行木本植物的调查，分别测量乔木胸径、树高、冠幅、枝下高，测量灌木高度、基径和冠幅. 在上述调查完成后还测定各样地的坡向、坡度、坡位等环境因子.

## 2.2 年龄结构分析方法

年龄结构是种群的重要特征，它可以提供种群过去及现在的更新状况[15]. 种群年龄结构的分析是探索种群动态的有效方法. 许多学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[3, 16~21]. 根据样地调查所得胸径数据资料，结合天山云杉生活史特点，将种群划分为10个径级，第1径级胸径为0~4 cm，之后每级间隔8 cm，即4~12 cm为第2径级，12~20 cm为第3径级，余此类推. 以径级代表龄级，即第1径级对应第1龄级，第2径级对应第2龄级，以此类推，统计各龄级株数，分别编制5个地区天山云杉种群的静态生命表.

## 2.3 生命表编制

特定时间生命表一般包含如下内容：$x$是单位时间年龄等级的中值；$a_x$：在$x$龄级内现有个体数；$l_x$：在$x$龄级开始时标准化存活个体数（一般转化为1 000）；$d_x$：从$x$到$x$+1龄级间隔期内标准化死亡数；$q_x$：从$x$到$x$+1龄级间隔期间死亡率；$L_x$：从$x$到$x$+1龄级间隔期间还存活的个体数；$T_x$：从$x$龄级到超过$x$龄级的个体总数；$e_x$：进入$x$龄级个体的生命期望寿命；$K_x$：消失率（损失度）. 生命表中各项是相互关联的，可以




图1　5个调查地区分布示意图
Fig. 1　Locations of the 5 survey sites

**表1　研究地区概况**
Table 1　Situation of the 5 sampling sites

| 地区 Site | 纬度 Latitude | 经度 Longitude | 云杉林海拔 Altitude (*h*/m) | 样地数 |
|---|---|---|---|---|
| 昭苏北山<br>Northern Mountains of Zhaosu | 43°14′ | 81°05′ | 2000~2700 | 15 |
| 西天山国家级自然保护区<br>Western Tianshan National Nature Reserve | 43°08′ | 82°53′ | 1300~2600 | 27 |
| 乌苏巴音沟<br>Bayin Channel of Wusu | 44°02′ | 84°50′30″ | 1750~2700 | 20 |
| 乌鲁木齐水西沟天山森林生态系统定位研究站<br>Tianshan Forest Ecosystem Research Station of Shuixigou in Urumqi | 43°25′ | 87°27′30″ | 1800~2700 | 19 |
| 哈密白石头乡口门子林场<br>Koumenzi Forestry Station of Baishitou in Hami | 43°18′30″ | 93°41′30″ | 2200~2650 | 10 |

通过实测值求得，其关系为：$l_x = a_x/a_0 \times 1000$；$d_x = l_x - l_{x+1}$；$q_x = d_x/l_x \times 100\%$；$L_x = (l_x + l_{x+1})/2$；$T_x = \Sigma L_x$；$e_x = T_x/l_x$；$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$. 为了更好地分析天山云杉种群的结构形式，阐明其生存规律，本文引入生存分析中的4 个函数用于天山云杉种群生命动态分析，即生存率函数$S(t)$、积累死亡率函数$F(t)$、死亡密度函数$f(t)$、危险率函数$\lambda(t)$ [22~23]. 在生命表中这4 个函数常用下列公式估算：

$$\hat{S}_i = \hat{p}_1\hat{p}_2 \cdots \hat{p}_i (\hat{p}_i\text{为存活频度})$$

$$\hat{F}_i = 1 - \hat{S}_i$$

$$\hat{f}_i(t_i) = \frac{\hat{S}_{i-1} - \hat{S}_i}{h_i} = \frac{\hat{S}_{i-1}\hat{q}_i}{h_i} (h_i\text{为区间长度，}\hat{q}_i\text{为死亡频率});$$

$$\hat{\lambda}(t_i) = \frac{2\hat{q}_i}{h_i(1+\hat{p}_i)}$$

# 3 结果与分析

## 3.1 生命表

**3.1.1 生命表数据处理** 静态生命表用同一时期收集的种群所有个体的径级编制而成，反映的是世代重叠种群的年龄动态历程中的瞬间状态，而不是对同生种群的全部生活史连续变化，在生命表中会出现死亡率为负的情况. 对此，Wratten等认为，生命表分析中产生一些负值，这与数据假设技术不符，但仍提供有用的生态记录，即表明种群并非静止不动，而是在发展或衰落之中[24]. 对此，本文采取文献[25~26]中的匀滑技术进行处理，经匀滑修正后得$a_x$（表2~6），然后，再根据此编制出天山云杉种群静态生命表.

**3.1.2 生命表编制** 以匀滑技术处理后得到的$a_x$值，根据静态生命表的编制方法，同时引入生存分析中的4个生存函数. 由表可知，5 个地区的天山云杉种群个体的存活数都随着年龄的增加而降低，但其死亡的强度或速率并不一致（表2~6）. 5个地区天山云杉种群龄级大小明显不同，巩留天山云杉种群最长，为17个龄级，乌鲁木齐次之，为10个龄级，乌苏和哈密都为8个龄级，昭苏最短，为7个龄级. 这与天山云杉所处的环境、气候条件等因素有关，巩留西天山国家级自然保护区位于新疆伊犁哈萨克自治州巩留县东部，保存有天山林区生长最好的天山云杉林，保护区与天山北麓中部林区相比，年平均气温偏高1~2 ℃，年平均降水量偏多200~400 mm，空气相对湿度偏高10%以上；一月平均气温及极端最低气温较河谷平原区分别偏高4~5 ℃和8~10 ℃. 其优越的气候条件，为天山云杉生长创造了条件.

## 3.2 存活曲线

存活曲线能够反映种群个体在各年龄级的存活状况，依据存活个体数即可推算特定龄级的死亡率. Deevey把存活曲线分成3种类型，I型（又称A型）存活曲线呈凸型，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，几乎同时死亡；Ⅱ型（又称B型）存活曲线呈对角线型，表示各龄级具有相同的死亡率；Ⅲ型（又称C型）存活曲线呈

**表2 昭苏天山云杉种群的静态生命表**

Table 2 Static life table of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* population in Zhaosu

| 龄级 Age class | 径级 DBH class | 组中值 Mean value | 存活数 Survival number | $a_x$ | $l_x$ | $\ln l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $k_x$ | $S(t)$ | $F(t)$ | $f(t)$ | $\lambda(t)$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0~4 | 2 | 216 | 378 | 1000 | 6.908 | 217 | 0.217 | 892 | 2317 | 2.317 | 0.245 | 0.783 | 0.217 | 0.054 | 0.061 |
| 2 | 4~12 | 8 | 360 | 296 | 783 | 6.663 | 217 | 0.277 | 675 | 1426 | 1.821 | 0.324 | 0.566 | 0.434 | 0.027 | 0.040 |
| 3 | 12~20 | 16 | 328 | 214 | 566 | 6.339 | 217 | 0.383 | 458 | 751 | 1.327 | 0.483 | 0.349 | 0.651 | 0.027 | 0.059 |
| 4 | 20~28 | 24 | 113 | 132 | 349 | 5.856 | 275 | 0.788 | 212 | 294 | 0.841 | 1.551 | 0.074 | 0.926 | 0.034 | 0.163 |
| 5 | 28~36 | 32 | 28 | 28 | 74 | 4.305 | 34 | 0.464 | 57 | 82 | 1.107 | 0.624 | 0.040 | 0.960 | 0.004 | 0.076 |
| 6 | 36~44 | 40 | 1 | 15 | 40 | 3.681 | 34 | 0.867 | 22 | 25 | 0.633 | 2.015 | 0.005 | 0.995 | 0.004 | 0.191 |
| 7 | 44~52 | 48 | 1 | 2 | 5 | 1.666 | – | – | 3 | 3 | 0.500 | 1.666 | 0.000 | 1.000 | 0.001 | 0.250 |

**表3 巩留天山云杉种群的静态生命表**

Table 3 Static life table of *P. schrenkiana* var. *tianschanica* population in Gongliu

| 龄级 Age class | 径级 DBH class | 组中值 Mean value | 存活数 Survival number | $a_x$ | $l_x$ | $\ln l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $k_x$ | $S(t)$ | $F(t)$ | $f(t)$ | $\lambda(t)$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0~4 | 2 | 135 | 135 | 1000 | 6.908 | 659 | 0.659 | 670 | 2819 | 2.819 | 1.077 | 0.341 | 0.659 | 0.165 | 0.246 |
| 2 | 4~12 | 8 | 51 | 46 | 341 | 5.831 | 30 | 0.087 | 326 | 2148 | 6.304 | 0.091 | 0.311 | 0.689 | 0.004 | 0.011 |
| 3 | 12~20 | 16 | 22 | 42 | 311 | 5.740 | 30 | 0.095 | 296 | 1822 | 5.857 | 0.100 | 0.281 | 0.719 | 0.004 | 0.013 |
| 4 | 20~28 | 24 | 29 | 38 | 281 | 5.640 | 30 | 0.105 | 267 | 1526 | 5.421 | 0.111 | 0.252 | 0.748 | 0.004 | 0.014 |
| 5 | 28~36 | 32 | 18 | 34 | 252 | 5.529 | 30 | 0.118 | 237 | 1259 | 5.000 | 0.125 | 0.222 | 0.778 | 0.004 | 0.016 |
| 6 | 36~44 | 40 | 32 | 30 | 222 | 5.404 | 30 | 0.133 | 207 | 1022 | 4.600 | 0.143 | 0.193 | 0.807 | 0.004 | 0.018 |
| 7 | 44~52 | 48 | 33 | 26 | 193 | 5.261 | 30 | 0.154 | 178 | 815 | 4.231 | 0.167 | 0.163 | 0.837 | 0.004 | 0.021 |
| 8 | 52~60 | 56 | 33 | 22 | 163 | 5.094 | 30 | 0.182 | 148 | 637 | 3.909 | 0.201 | 0.133 | 0.867 | 0.004 | 0.025 |
| 9 | 60~68 | 64 | 31 | 18 | 133 | 4.893 | 30 | 0.222 | 119 | 489 | 3.667 | 0.251 | 0.104 | 0.896 | 0.004 | 0.031 |
| 10 | 68~76 | 72 | 20 | 14 | 104 | 4.642 | 15 | 0.143 | 96 | 370 | 3.571 | 0.154 | 0.089 | 0.911 | 0.002 | 0.019 |
| 11 | 76~84 | 80 | 11 | 12 | 89 | 4.487 | 15 | 0.167 | 81 | 274 | 3.083 | 0.182 | 0.074 | 0.926 | 0.002 | 0.023 |
| 12 | 84~92 | 88 | 6 | 10 | 74 | 4.305 | 15 | 0.200 | 67 | 193 | 2.600 | 0.223 | 0.059 | 0.941 | 0.002 | 0.028 |
| 13 | 92~100 | 96 | 10 | 8 | 59 | 4.082 | 15 | 0.250 | 52 | 126 | 2.125 | 0.288 | 0.044 | 0.956 | 0.002 | 0.036 |
| 14 | 100~108 | 104 | 7 | 6 | 44 | 3.794 | 15 | 0.333 | 37 | 74 | 1.667 | 0.405 | 0.030 | 0.970 | 0.002 | 0.050 |
| 15 | 108~116 | 112 | 6 | 4 | 30 | 3.389 | 15 | 0.500 | 22 | 37 | 1.250 | 0.693 | 0.015 | 0.985 | 0.002 | 0.083 |
| 16 | 116~124 | 120 | 2 | 2 | 15 | 2.696 | 7 | 0.500 | 11 | 15 | 1.000 | 0.693 | 0.007 | 0.993 | 0.001 | 0.083 |
| 17 | 124~132 | 128 | 1 | 1 | 7 | 2.002 | – | – | 4 | 4 | 0.500 | 2.002 | 0.000 | 1.000 | 0.001 | 0.250 |

表4 乌苏天山云杉种群的静态生命表

Table 4 Static life table of *P. schrenkiana* var. *tianschanica* population in Wusu

| 龄级 Age class | 径级 DBH class | 组中值 Mean value | 存活数 Survival number | $a_x$ | $l_x$ | ln $l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $k_x$ | $S(t)$ | $F(t)$ | $f(t)$ | $\lambda(t)$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0~4 | 2 | 67 | 113 | 1000 | 6.908 | 106 | 0.106 | 947 | 3757 | 3.757 | 0.112 | 0.894 | 0.106 | 0.027 | 0.028 |
| 2 | 4~12 | 8 | 75 | 101 | 894 | 6.795 | 106 | 0.119 | 841 | 2810 | 3.144 | 0.126 | 0.788 | 0.212 | 0.013 | 0.016 |
| 3 | 12~20 | 16 | 113 | 89 | 788 | 6.669 | 106 | 0.135 | 735 | 1969 | 2.500 | 0.145 | 0.681 | 0.319 | 0.013 | 0.018 |
| 4 | 20~28 | 24 | 107 | 77 | 681 | 6.524 | 106 | 0.156 | 628 | 1235 | 1.812 | 0.169 | 0.575 | 0.425 | 0.013 | 0.021 |
| 5 | 28~36 | 32 | 83 | 65 | 575 | 6.355 | 372 | 0.646 | 389 | 606 | 1.054 | 1.039 | 0.204 | 0.796 | 0.046 | 0.119 |
| 6 | 36~44 | 40 | 23 | 23 | 204 | 5.316 | 97 | 0.478 | 155 | 217 | 1.065 | 0.651 | 0.106 | 0.894 | 0.012 | 0.079 |
| 7 | 44~52 | 48 | 5 | 12 | 106 | 4.665 | 97 | 0.917 | 58 | 62 | 0.583 | 2.485 | 0.009 | 0.991 | 0.012 | 0.212 |
| 8 | 52~60 | 56 | 1 | 1 | 9 | 2.180 | – | – | 4 | 4 | 0.500 | 2.180 | 0.000 | 1.000 | 0.001 | 0.250 |

表5 乌鲁木齐天山云杉种群的静态生命表

Table 5 Static life table of *P. schrenkiana* var. *tianschanica* population in Urumqi

| 龄级 Age class | 径级 DBH class | 组中值 Mean value | 存活数 Survival number | $a_x$ | $l_x$ | ln $l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $k_x$ | $S(t)$ | $F(t)$ | $f(t)$ | $\lambda(t)$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0~4 | 2 | 476 | 476 | 1000 | 6.908 | 206 | 0.206 | 897 | 2418 | 2.418 | 0.231 | 0.794 | 0.206 | 0.051 | 0.057 |
| 2 | 4~12 | 8 | 375 | 378 | 794 | 6.677 | 225 | 0.283 | 682 | 1521 | 1.915 | 0.333 | 0.569 | 0.431 | 0.028 | 0.041 |
| 3 | 12~20 | 16 | 282 | 271 | 569 | 6.344 | 225 | 0.395 | 457 | 839 | 1.474 | 0.502 | 0.345 | 0.655 | 0.028 | 0.061 |
| 4 | 20~28 | 24 | 155 | 164 | 345 | 5.842 | 225 | 0.652 | 232 | 382 | 1.110 | 1.057 | 0.120 | 0.880 | 0.028 | 0.121 |
| 5 | 28~36 | 32 | 54 | 57 | 120 | 4.785 | 55 | 0.456 | 92 | 150 | 1.254 | 0.609 | 0.065 | 0.935 | 0.007 | 0.074 |
| 6 | 36~44 | 40 | 31 | 31 | 65 | 4.176 | 53 | 0.806 | 39 | 58 | 0.887 | 1.642 | 0.013 | 0.987 | 0.007 | 0.169 |
| 7 | 44~52 | 48 | 6 | 6 | 13 | 2.534 | 6 | 0.500 | 9 | 19 | 1.500 | 0.693 | 0.006 | 0.994 | 0.001 | 0.083 |
| 8 | 52~60 | 56 | 2 | 3 | 6 | 1.841 | 2 | 0.333 | 5 | 9 | 1.500 | 0.405 | 0.004 | 0.996 | 0.000 | 0.050 |
| 9 | 60~68 | 64 | 1 | 2 | 4 | 1.435 | 2 | 0.500 | 3 | 4 | 1.000 | 0.693 | 0.002 | 0.998 | 0.000 | 0.083 |
| 10 | 68~76 | 72 | 1 | 1 | 2 | 0.742 | – | – | 1 | 1 | 0.500 | 0.742 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.250 |

表6 哈密天山云杉种群的静态生命表

Table 6 Static life table of *P. schrenkiana* var. *tianschanica* population in Hami

| 龄级 Age class | 径级 DBH class | 组中值 Mean value | 存活数 Survival number | $a_x$ | $l_x$ | ln $l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $S(t)$ | $F(t)$ | $f(t)$ | $\lambda(t)$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 0~4 | 2 | 271 | 271 | 1000 | 6.908 | 535 | 0.535 | 732 | 1883.764 | 1.884 | 0.465 | 0.535 | 0.134 | 0.183 |
| 2 | 4~12 | 8 | 126 | 126 | 465 | 6.142 | 52 | 0.111 | 439 | 1151.292 | 2.476 | 0.413 | 0.587 | 0.006 | 0.015 |
| 3 | 12~20 | 16 | 112 | 112 | 413 | 6.024 | 137 | 0.330 | 345 | 712.177 | 1.723 | 0.277 | 0.723 | 0.017 | 0.049 |
| 4 | 20~28 | 24 | 75 | 75 | 277 | 5.623 | 137 | 0.493 | 208 | 367.159 | 1.327 | 0.140 | 0.860 | 0.017 | 0.082 |
| 5 | 28~36 | 32 | 38 | 38 | 140 | 4.943 | 85 | 0.605 | 98 | 158.672 | 1.132 | 0.055 | 0.945 | 0.011 | 0.108 |
| 6 | 36~44 | 40 | 15 | 15 | 55 | 4.014 | 26 | 0.467 | 42 | 60.886 | 1.100 | 0.030 | 0.970 | 0.003 | 0.076 |
| 7 | 44~52 | 48 | 1 | 8 | 30 | 3.385 | 26 | 0.875 | 17 | 18.450 | 0.625 | 0.004 | 0.996 | 0.003 | 0.194 |
| 8 | 52~60 | 56 | 1 | 1 | 4 | 1.306 | – | – | 2 | 1.845 | 0.500 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.250 |

凹型，表示幼体死亡率高，以后的死亡率低而稳定[27]. 本研究以径级为横坐标，以存活数量为纵坐标，绘得天山云杉种群的存活曲线图（图2-A）. 选用两种数学模型对Deevey Ⅱ型和Deevey Ⅲ型进行检验，即用指数方程$Y = ae^{bx}$用以描述Deevey Ⅱ型存活曲线，幂函数$Y = ax^b$用以描述Deevey Ⅲ型存活曲线，运用SPSS统计软件进行拟合建立相应模型，采用指数模型的$F$检验及相关指数$R$值检验，结果显示5个地区天山云杉种群的存活曲线均为Deevey Ⅱ型，表明天山云杉种群目前总体上正处于一种动态稳定状态.

### 3.3 死亡率曲线

以死亡率（$q_x$）为纵坐标，以径级相对的龄级为横坐标，作死亡率曲线（图2-B）. 死亡率曲线反映了不同地区天山云杉种群死亡率的动态变化. 由图可以看出，昭苏在第4、6龄级出现死亡高峰；巩留在第1、15、16龄级出现死亡高峰；乌苏在第5、7龄级出现死亡高峰；乌鲁木齐在第4、6龄级出现死亡高峰；哈密在第1、5、7龄级出现死亡高峰. 从整体上讲，5 个地区天山云杉种群死亡高峰主要出现在以下4个时期：（1）幼年时期；（2）近成熟前期；（3）成年阶段；（4）老龄阶段. 在幼年时期只有巩留和哈密死亡率高，但这并不说明其他3个地区的天山云杉幼苗幼树生长都较好，产生这种情况的原因是在昭苏和乌苏幼龄个体数量少；在乌鲁木齐虽然幼龄个体数量很多，然而4~12 cm龄级的个体也很多，导致幼龄期的死亡率较低；在近成熟前期和成年期，天山云杉生长良好，对阳光、水分等资源的需求加大，种内竞争增大，出现死亡高峰；由于在巩留天山云杉生长周期也最大，除了在幼年时期死亡率较高外，其他各个时期，死亡率相差不大，只是在进入老龄阶段，死亡率较高.

### 3.4 损失度曲线

以损失度（$K_x$）为纵坐标，以龄级为横坐标，作损失度曲线（图2-C），并计算出5 个地区天山云杉在7龄级时的总亏

损度（$K_{total}$）. 结果为昭苏（6.908）> 哈密（5.602）> 乌鲁木齐（5.067）> 乌苏（4.727）> 巩留（1.814），这与5 个地区的天山云杉种群的年龄级数不同有相似之处，昭苏天山云杉龄级最少，所以在7龄时大多已经死亡，总亏损度最大.

### 3.5 危险率函数曲线

从生存分析中4个函数的估计值（表2~6）可知种群死亡率与危险率动态趋势基本相似. 积累死亡率单调增加，生存率单调下降. 其增加或下降幅度是前期高于后期，说明天山云杉种群幼树死亡率较高. 生命期望的极大值与死亡密度的极小值相对应. 4 个函数估计值说明天山云杉具有前期增长，后期稳定，树木死亡随年龄的增加而增加的特点，仅以5个地区的危险率函数值作图（图2-D）为例，同死亡率曲线相比，结果是一致的.

## 4 讨 论

对天山云杉种群生命表的分析表明，其种群死亡率高峰出现在幼年阶段、近成熟前期、成年阶段和老年阶段，主要出现在近成熟前期和成年阶段，其形成原因与其生物生态学特性及环境因素有关. 植物有机体生活在复杂的群落中，其死亡的原因也是复杂的，其生长不仅受所生长的生物环境的影响，还受到气候条件的影响，即种群的死亡和生存是种群内在的变化与环境条件相互作用的结果. 在幼年阶段天山云杉死亡率较高，是因为天山云杉幼树需要一定的光照条件，与林下灌木、草本竞争加剧了死亡；在近成熟前期和成年阶段，天山云杉生长良好，对阳光、水分等资源的需求加大，种内竞争增大，出现死亡高峰. 天山云杉种群的死亡强度和死亡高峰在时间格局上各地区有明显的差异. 新疆不同经度位置气候的差异总体是：来自大西洋的水汽在西风环流作用下穿过西部山地的山口、河谷进入新疆，产生相对较多的降水，在天山地区降水表现出西部多于东部[28]，到天池一带湿度达到最大，再向东经奇台、木垒至巴里坤一带，由于受蒙古-西伯利亚高压反气旋的作用，山地又逐渐变得干燥起来[29]，西部伊犁地区温暖湿润，降雨量丰富，有全疆保护最好的天山云杉原始林，中部乌鲁木齐地区雨量相对居中，而东部哈密地区干旱炎热，雨水较少. 不同经度天山云杉生长的土壤也不相同. 天山西部林区土壤为山地淋溶灰褐色森林土，中部是山地普通灰褐色森林土，而在东部分布的则是山地碳酸盐灰褐色森林土. 土壤养份含量由西向东呈现逐渐降低的趋势[30]. 由此可见，不同经度天山云杉种群死亡率差异是天山云杉自身生物学特性、气候因子和土壤因子等共同作用的结果.

种群的存活曲线有DeeveyⅠ、DeeveyⅡ和DeeveyⅢ 3种类型，所绘制的存活曲线到底属于哪种类型，大多凭存活率对比确定，缺乏科学的检验方法. 本文采用Hett和Loucks的检验估算方法，即指数方程式$Y = ae^{bx}$用于描述DeeveyⅡ型曲

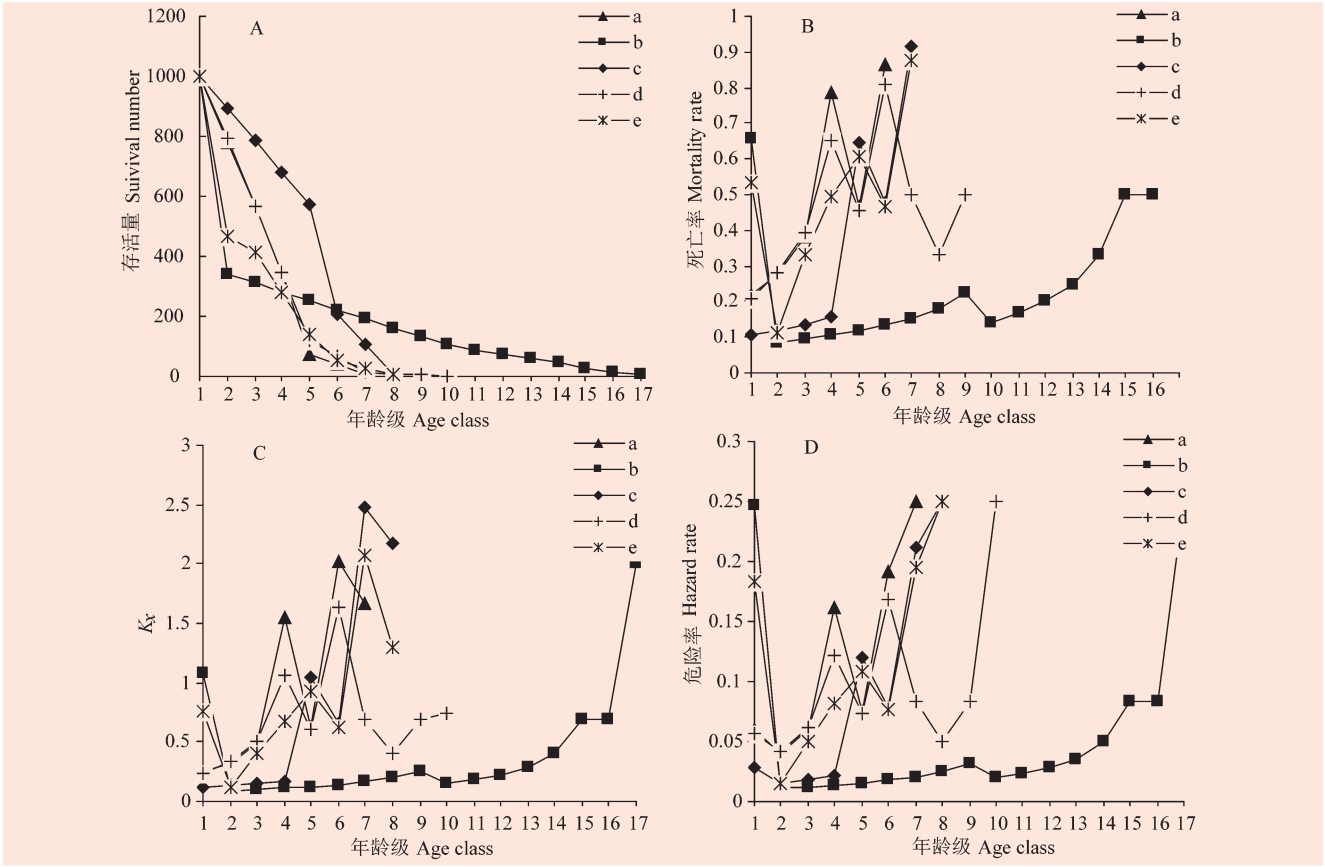



图2 天山云杉种群的存活曲线（A）、死亡率曲线（B）、$K_x$值曲线（C）和危险率函数曲线（D）

Fig. 2 Survival curve (A), mortality rate curve (B), $K_x$ value curve (C), and hazard rate function curve (D) of *P. schrenkiana* var. *tianschanica*

1: 0~4 cm; 2: 4~12 cm; 3: 12~20 cm; 4: 20~28 cm; 5: 28~36 cm; 6: 36~44 cm; 7: 44~52 cm; 8: 52~60 cm; 9: 60~68 cm; 10: 68~76 cm; 11: 76~84 cm; 12: 84~92 cm; 13: 92~100 cm; 14: 100~108 cm; 15: 108~116 cm; 16: 116~124 cm; 17: 124~132 cm.

a：昭苏；b：巩留；c：乌苏；d：乌鲁木齐；e：哈密 a: Zhaosu; b: Gongliu; c: Wusu; d: Urumqi; e: Hami

线, 幂函数式$Y = ax^b$描述Deevey Ⅲ型曲线, 并进行$F$检验和相关性检验, 有一定的可取之处. 存活曲线分析表明, 天山云杉种群存活曲线经统计检验更接近Deevey Ⅱ型, 也就是说天山云杉种群动态目前总体上正处于一个动态稳定状态.

前人应用生存分析理论研究了长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)、灰胡杨(*Populus pruinosa*)等珍稀种群的结构与动态变化, 表明该理论在种群生命表分析中有着很高的实际应用价值, 在说明种群结构与动态变化上显得更合理、直观具体[10, 31]. 应用生存分析函数对不同经度位置的天山云杉种群分析表明, 危险率曲线呈波浪状, 变动幅度较大, 生存率函数与存活曲线的变化形式基本一致. 生存率及积累死亡率曲线则反映了种群在特定径级上的生存及死亡率. 在原始状态下, 天山云杉两曲线前期大, 后期小. 死亡密度函数曲线较好地说明了生命期望曲线的起伏, 两者呈互补形式, 生命期望曲线的凸点往往与死亡密度曲线的凹点相对应. 4 个函数的应用说明生存分析理论在生态学中具有广泛应用前景.

## References


1 Andrzejczyk T, Brzeziecki B. The structure and dynamics of old-growth *Pinus sylvestris* (L.) stands in the Wigry National Park, north-eastern Poland. *Plant Ecol*, 1995, **117** (1): 81~94

2 Hytteborn H, Packham J, Verwijst T. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibäcken, northern Sweden. *Plant Ecol*, 1987, **72** (1): 3~19

3 Knowles P, Grant MC. Age and size structure analyses of engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine, and limber pine in Colorado. *Ecology*, 1983, **64** (1): 1~9

4 Díaz S, Mercado C, Alvarez-Cardenas S. Structure and population dynamics of *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *For Ecol & Manage*, 2000, **134**: 249~256

5 Arista M. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *For Ecol & Manage*, 1995, **74**: 81~89

6 Bergeron Y. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 2000, **81** (6): 1500~1516

7 Stewart GH. The dynamics of old-growth *Pseudotsuga* forests in the western Cascade Range, Oregon, USA. *Plant Ecol*, 1989, **82** (1): 79~94

8 Stewart GH, Rose AB. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Plant Ecol*, 1990, **87** (2): 101~114

9 Holla TA, Knowles P. Age structure analysis of a virgin white pine, *Pinus strobus*, population. *Can Field-naturalist*, 1988, **102** (2): 221~226

10 Wu CZ (吴承祯), Hong W (洪伟), Xie JS (谢金寿), Wu JL (吴继林). Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2000, **11** (3): 333~336

11 Xinjiang Forest Editorial Board (新疆森林编辑委员会). Xinjiang Forest. Urumqi, China: Xinjiang People's Publishing House (乌鲁木齐: 新疆人民出版社); Beijing, China: China Forestry Publishing House (北京: 中国林业出版社), 1989

12 Zhang MG (张明刚), Chen YL (陈云龙), Dai LN (戴丽娜), Ran HC (冉海成), Chu GM (楚光明). Population structure characteristics of *Picea schrenkiana* in Dongdatang Shihezi. *Anhui Agric Sci Bull* (安徽农学通报), 2009, **15** (7): 158~160, 149

[3 Wang T (王婷), Ren HB (任海保), Ma KP (马克平). A preliminary study on *Picea schrenkiana* population dynamics in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Ecol & Environ* (生态环境), 2006, **15** (3): 564~571

14 Song YY (宋于洋), Zhao ZY (赵自玉), Yang ZA (杨振安), Zhang WH (张文辉). Population quantity and structure dynamics of plant population of *Picea schrenkiana*. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), 2009, **33** (1): 64~68

15 Agren J, Zackrisson O. Age and size structure of *Pinus Sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden. *J Ecol*, 1990, **78** (4): 1049~1062

16 Johnson JB. Stand structure and vegetation dynamics of a subalpine wooded fen in Rocky Mountain National Park, Colorado. *J Veget Sci*, 1997, **8**: 337~342

17 Lorimer CG. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology*, 1980, **61** (5): 1169~1184

18 Rebertus AJ, Veblen TT. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth Nothofagus forests in Tierra del Fuego, Argentina. *J Veget Sci*, 1993, **4**: 641~654

19 Yan SJ (闫淑君), Hong W (洪 伟), Wu CZ (吴承祯), Bi XL (毕晓丽). Life process and spectral analysis of *Castanopsis fargesii* population. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2002, **8** (4): 351~355

20 Harper JL. Population Biology of Plants. New York, USA: Academic Press, 1997

21 Parker AJ, Peet RK. Size and age structure of conifers forests. *Ecology*, 1984, **65**: 1685~1689

22 Li XY(李性苑), Li XG (李旭光), Li DP (李东平). Research of the population ecology of *Taiwania flousiana* Gaussen in Leigong Mountain Guizhou. *J Sounthwest Agric Univ* (西南农业大学学报), 2005, **27** (3): 334~338

23 Yan GQ (闫桂琴), Zhao GF (赵桂仿), Hu ZH (胡正海), Yue M (岳明). Population structure and dynamics of *Larix Chinenesis* in Qinling Mountain. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2001, **12** (6): 824~828

24 Wratten SD. Field and Laboratory Exercises in Ecology. London, UK: Edward Arnold, 1980

25 Jiang H (江洪). Population Ecology of *Picea asperata*. Beijing, China: China Forestry Publishing House (北京: 中国林业出版社), 1992

26 Chen YZ (陈远征), Ma XQ (马祥庆), Feng LZ (冯丽贞), Huang YL (黄勇来) , Zheng QR (郑群瑞). The population life table and periodic fluctuation of *Cinnamomun micranthum*, an endangered plant. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2006, **26** (12): 4267~4272

27 Deevey ES. Life tables for natural populations of animals. *Q Rev Biol*, 1947, **22** (4): 283~314

28 Li JF (李江风). Xinjiang Climate. Beijing, China: Meteorological Press (北京: 气象出版社), 1991

29 Lou AR (娄安如). Ecological gradient analysis and environmental interpretation of mountain vegetation in the middle stretch of Tianshan Mountain. *J Plant Ecol* (植物生态学报), 1998, **22** (4): 364~372

30 Wang Y (王燕), Zhao SD (赵士洞). Productivity pattern of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* forest. *J Plant Ecol* (植物生态学报), 2000, **24** (2): 186~190

31 Han L (韩路), Wang HZ (王海珍), Peng J (彭杰), Xi LQ (席琳乔), Ma CH (马春晖). Survival analysis of *Populus pruinosa* population in the upper reaches of Tarim river. *Sci Silv Sin* (林业科学), 2010, **46** (1): 131~135