

巴山松针叶群体数量和寿命的水平 与垂直变化趋势分析

肖瑜

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 根据对巴山松针叶群体的水平和垂直变化特征及趋势进行的研究, 得到如下结果: (1) 单株木的针叶总数和各龄针叶总数随胸径增加而增多, 随密度增加而减少; 当年生针叶数量所占比例随径阶增加而增大, 2年生针叶比例与此相反, 而1年生和3年生针叶比例基本保持稳定。(2) 单株木的径阶愈小, 针叶平均寿命亦愈长; 就针叶平均生存期限而言, 劣势木最短, 优势木次之, 而平均木最长。(3) 各龄级针叶群体的数量一般在树冠中部所占比例最大, 下部所占比例次之, 上部比例最小。在林分中处于不同地位的林木表现形式略有差异, 与树冠内光照的分布有关。(4) 针叶的内禀增长率随着径阶的增大、树高的增加及相对光照强度的增高而增加; 树冠中针叶的平均寿命随树高增加而减小。另外, 对产生上述结果的原因也进行了部分探讨。

关键词 巴山松; 针叶群体; 叶片寿命; 内禀增长率; 光照状况

了解种群动态及自然选择的作用是当代种群生态学的两个主要研究内容之一^[34]。为了更好地解释种群动态过程中的一些基本问题, 阐明植株的构件 (Module) 在不同条件下的变化特征, 对于上述问题的解决无疑将会有很大的帮助, 有些学者甚至认为这是研究种群动态的出发点^[12, 35, 36]。许多研究表明, 植冠结构是植物光合生产力的一个主要决定性因素^[24], 由于树木 (尤其是针叶树) 叶片的光合作用速率是受年龄制约的^[9, 13], 不同叶龄的叶片具有不同的生理学意义, 各龄级叶片的比例及它们对净光合作用的相对贡献极大地影响了树木的生产力^[10, 19, 22, 29, 33, 38], 所以对针叶树叶龄结构的研究历来受到广泛的重视, 在促进树木种群生态学整体水平的提高上起到了一定作用。但纵观以往的各项研究, 由于对预期结果的要求不同, 所收集到的数据很难用种群统计学 (Demography) 的方法做进一步分析^[34], 因此至今对叶群体的变化特征了解不够。虽然目前对植物叶群体生态学的研究已提出一些假说, 但主要是针对作物、草本或灌木的^[35], 有关树木的资料比较缺乏。鉴此, 我们对巴山松 (*Pinus henryi*) 针叶群体在水平和垂直两个层次结构上的数量与寿命变化规律进行分析, 这样可进一步了解自然状态下枝条的稀疏过程、树冠的动态变化过程、针叶的周转和它们与林木生产力的关系以及林冠内光照分布对叶群体动态和生长的影响, 并能够对某些假说进行检验。

1 研究方法

调查区设置在陕西省南郑县黎坪林场^[9]。工作期间按常规方法共建立并调查了 14 个

本文于 1992 年 9 月收到, 1993 年 4 月收到修改稿。

巴山松天然同龄林标准地。在每一标准地内根据立木株数按径阶的分布选择各胸径级的标准木,随后将其伐倒,采用分层切割法,与生物量和生产力的测定同步进行。由树冠基部向上,以枝系(包括枝条和针叶)同生群(Cohort,即轮生枝层)为单位分层测定枝叶重量与数量。经实测,巴山松树木每一轮生枝层由3—8个活枝组成,在砍下这些枝条全部称重后,选择一标准枝,采摘下全部针叶按年龄称重各龄针叶,并分别取样以供内业分析。同时测定这一标准枝主枝系上各年龄枝条的生长长度与中央直径,由此可以推算各年龄枝条在主枝上的表面积,最后再按等级分别称重这些枝条^[9]。经测定与观察发现,巴山松的针叶生长密度(各龄枝条单位面积上着生的针叶总数或疤痕数)基本一致,约为2.3叶/cm²,据此可估算各龄级针叶的凋落量。采用这一工作方法直到树冠顶部,共测定标准木71株。同时在标准地内均匀布设30个样点,用宁夏产XZ-1型相对照度计测定各标准地内的相对光照强度。

在内业工作中,根据各层次分别取得的各龄针叶样品,分别按各龄针叶的数量-干重关系推算该层次各轮枝条上这一年龄级的针叶总数。这样可依次得到各枝系同生群内各龄级针叶的目前存活数量,累计后就为单株木的针叶总数或各龄针叶总数。

单株木或各轮枝条上针叶的平均寿命采用特定时间生命表法进行估算^[1,12,21]。为了解各轮枝层针叶的生长对整个枝系的影响及枝条自然稀疏的情况,用下式求得针叶的年周限自然增长率^[5,20],

$$\lambda = \text{某年生长的针叶总数} / \text{前一年生长的针叶总数}$$

这一指标也称为种群趋势指数^[11]或群体净替代率^[16],也可作为一种自然选择的适合性量度^[26]。为使其表达更广泛的意义及方便起见,我们采用内禀增长率(r)表示各龄叶群体的动态变化。两者关系如下^[6,8],

$$r = \ln \lambda$$

2 结果与分析

2.1 叶群体数量的水平变化特征

根据71株标准木的统计结果,表明单株木胸径与针叶总数或各龄针叶总数之间存在密切的异速生长关系(图1)。针叶总数离差平方和中90%的变异可由图中的经验方程表示,因此采用这一方程也能比较精确地预测单株木的总叶数。另外,平均单株木的针叶总数随密度增加而降低(图2),这一结果与White总结草本植物叶片数与密度的关系后得出的结论一致^[35]。由图中还可看出,当年生针叶数量也与密度有较密切的关系, $r = -0.768 (p \leq 0.01)$ 。

经分析发现,在森林这类由个体间差异非常显著的高大乔木组成的群落内部,即使在同一密度条件下,不同径阶的林木之间针叶数量也有显著差异(表1)。以胸径为准对1192株巴山松立木各叶龄针叶数量的统计可以发现,8径阶立木株数最多,为239株,但针叶总数在12径阶最多,达10773482束(为更清楚地表示各径阶针叶数量之间的关系,将其整化为10000,其它径阶叶数按比例缩小)。各径阶林木中,当年生针叶数量所占的比例随径阶增加而增大,2年生针叶比例的变化表现出相反的趋势,而1年生和3年生针叶数量所占比例基本保持稳定。由针叶数量与胸径的关系可以看出(图1),在所有密度条件

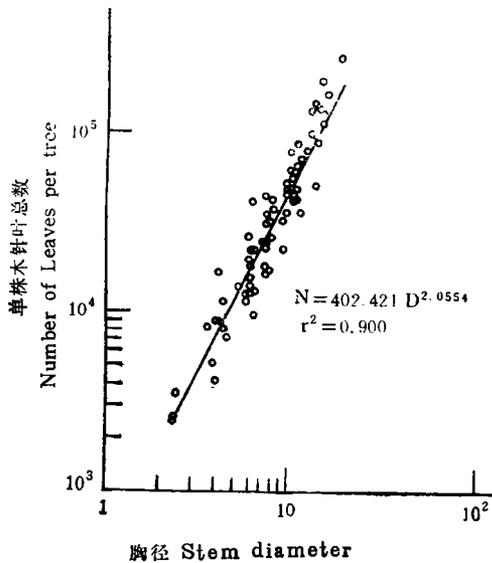


图1 巴山松单株木胸径与总叶数间的关系
Fig. 1 The allometric relationship between stem diameter at breast height (D) and leaf number (N) per tree for Henry pine

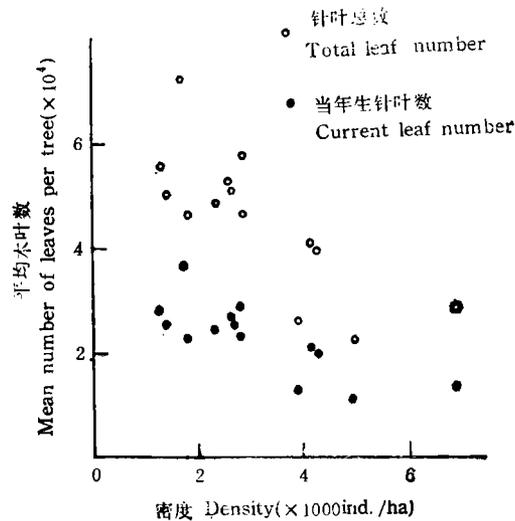


图2 单株木针叶总数和当年生针叶总数在不同密度林分中的表现
Fig. 2 The number of total and current leaves per tree in different forest densities

(1300—6930株/ha)下, 针叶总数并未因密度的差异而远离回归直线。所以在森林中, 立木所处的微生境及其在各密度林分中的地位是决定其叶群体总数的关键因素。即在同一密度条件下, 不同径阶的立木间针叶数量有显著的差异。而在草本植物的单株间叶片数量不会有这么大的差异, 这一点也许是木本植物与草本植物的明显差别之一。

2.2 叶群体寿命的水平变化特征

经用生命表方法对 71 株标准木的针叶群体进行分析, 得到了它们的特定年龄生存率、死亡率及预期寿命(表 2)。这 71 株立木的针叶平均寿命约为 1.5 年, 但在个体间有一定差异(表 1)。一般来说, 树木的径阶愈小, 高度也愈低, 可利用的光照资源也愈缺乏, 寿命也就愈长。这种情况在其它一些植物群落中也有同样的体现^[25, 37]。Williams 等研究后认为, 一般情况下阳生叶比阴生叶的建造消耗高, 建造叶片的消耗与寿命呈负相关关系, 即建造叶片的消耗增加, 叶片寿命降低。Kikuzawa 也认为, 叶片寿命是由建造叶片和保持叶片的消耗与叶片的收益或制造光合产物的效益之间的平衡所决定, 是植物对变化着的环境条件的一种适应对策和进化的结果^[17]。他在研究森林中不同层次植物的叶片寿命后得出林下植物种类的叶片寿命一般较长的结论。但是, 由于这一问题非常复杂, 涉及到植物体内部的生理、生化、遗传、进化等过程, 仅靠生态学的手段是不能全部解决的, 加之目前这方面工作开展时间不长, 积累的资料不多, 今后有必要更多的收集不同类型植物的叶片寿命资料。

表1中同时列出各径阶巴山松立木枝系同生群95%的叶群体成员平均死亡时间, 由此可大致了解在林分中处于不同地位的立木其针叶平均生存期限。可以看出, 从出生至95%的针叶个体死亡这段时间内, 小径阶木最短, 优势木次之, 而平均木最长(1192株林木的平

表1 标准地林木针叶总数与寿命按径阶的分布
Table 1 Total leaf number and leaf longevity of different stem size class of all sample plots

径阶 Size class(cm)	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
平均树高 Height(m)	4.76	6.36	7.75	9.02	10.04	10.74	11.56	11.80	12.12	12.40
总立木数 No. of trees	31	210	217	239	159	162	97	48	23	6
针叶数量/比例 Leaf number/percentage (%)										
总数 Total	$\frac{48}{100}$	$\frac{1355}{100}$	$\frac{3223}{100}$	$\frac{6411}{100}$	$\frac{6747}{100}$	$\frac{10000}{100}$	$\frac{8220}{100}$	$\frac{6021}{100}$	$\frac{3267}{100}$	$\frac{1058}{100}$
当年生 Current	$\frac{22}{45.8}$	$\frac{641}{47.3}$	$\frac{1560}{48.4}$	$\frac{3154}{49.2}$	$\frac{3360}{49.8}$	$\frac{5040}{50.4}$	$\frac{4176}{50.8}$	$\frac{3083}{51.2}$	$\frac{1682}{51.5}$	$\frac{549}{51.9}$
1年生 1-year-old	$\frac{18}{37.5}$	$\frac{511}{37.7}$	$\frac{1215}{37.7}$	$\frac{2423}{37.8}$	$\frac{2550}{37.8}$	$\frac{3780}{37.8}$	$\frac{3107}{37.8}$	$\frac{2276}{37.8}$	$\frac{1235}{37.8}$	$\frac{400}{37.8}$
2年生 2-year-old	$\frac{7}{14.6}$	$\frac{160}{11.8}$	$\frac{326}{10.1}$	$\frac{577}{9.0}$	$\frac{560}{8.3}$	$\frac{770}{7.7}$	$\frac{600}{7.3}$	$\frac{415}{6.9}$	$\frac{216}{6.6}$	$\frac{67}{6.3}$
3年生 3-year-old	$\frac{1}{2.1}$	$\frac{43}{3.2}$	$\frac{122}{3.8}$	$\frac{257}{4.0}$	$\frac{277}{4.1}$	$\frac{410}{4.1}$	$\frac{337}{4.1}$	$\frac{247}{4.1}$	$\frac{134}{4.1}$	$\frac{42}{4.0}$
平均寿命 Life expectancy (yr)	1.70	1.62	1.57	1.53	1.51	1.48	1.47	1.45	1.44	1.43
$t_{0.95}^{(1)}$	2.65	3.24	3.34	3.36	3.34	3.30	3.26	3.23	3.20	3.16

1) 针叶同生群95%个体死亡时间 Time required for the death of 95% individuals of a leaf cohort (yr)

表2 巴山松针叶群体的生命表
Table 2 Life table of leaf populations of Henry pine

x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0	1000	258	258	871	1478	1.48
1	742	524	706	480	607	0.82
2	218	200	917	118	127	0.58
3	18	18	1000	9	9	0.50

均胸径为 8.65cm)。这一结果似乎说明,阳光不足或经常处于阳光中都会缩短叶片的生存期限,而处于中等光照状况下的叶片则有较长的生存期限,这种结果可能与叶片生存期限与净光合作用速率之间的负相关关系有关^[9,23,32],由补偿效应引起。

在林分中处于不同地位立木的叶片生存曲线也有差异(图3)。一般来说,小径阶木比大、中径阶木叶片在前2年内有较高的存活率,但随后死亡率增加,超过大、中级木的叶片。从叶片生存曲线的形状来看,均具有Deevey I型生存曲线的明显特征,这一形式在其它植物,如白桧(*Abies veitchii*)^[18]、黄肉楠(*Actinodaphne longifolia*)^[39]、亚麻(*Linum usitatissimum*)^[7]、格林兰喇叭茶(*Ledum groenlandicum*)、泥泽山月桂(*Kalmia polifolia*)

和湿原蹄躅(*Chamaedaphne calyculata*)^[28]等的叶片中也有发现。White 在分析了所有植物叶片均为 I 型分布的曲线形式后提出了一个解释性的假说: 叶片在幼年期接近和制

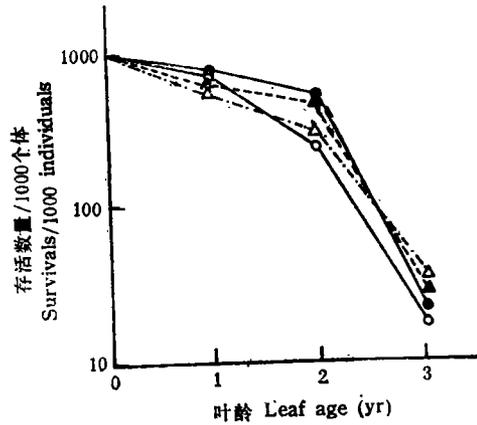


图 3 巴山松针叶的生存期限
Fig. 3 Survivorship curves of Henry pine leaves
 ○ 71 株标准木总计 Total of 71 sample trees
 ● 劣势木 Inferior tree
 ▲ 平均木 Average tree
 △ 优势木 Dominant tree

造食物形成了有利的生存条件^[35]。另外,各径阶立木叶片在不同年龄阶段的成活和死亡率可能与它们所处的微生境有关,选择压力作用于各径阶木叶片生活史中生长最脆弱的环节^[14],因而形成略有差异的叶片生存形式。

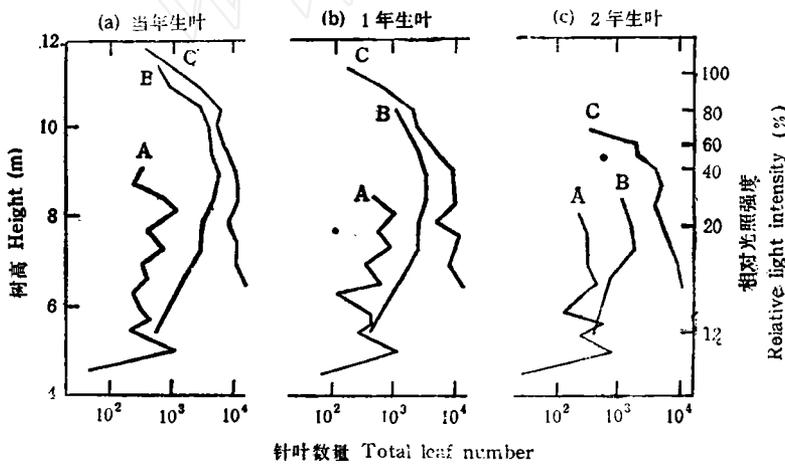


图 4 不同叶龄针叶数量随树高的分布及其与相对光照强度的关系
Fig. 4 Vertical distribution of leaf numbers of different age groups and its relation to relative light intensity in the canopy for (a) current-year leaves, (b) one-year-old leaves, and (c) two-year-old leaves
 A: 劣势木 Inferior tree B: 平均木 Average tree C: 优势木 Dominant tree

2.3 叶群体数量的垂直变化趋势

在以往对叶群体垂直分布的研究中,往往采用生产结构图表示叶片重量、面积或密度在空间的分布规律,而很少表示数量的分布规律^[2],实际上叶重量的垂直分布^[3]与数量的垂直分布(图4)具有较大的相似性。在此我们仅选择在林分中处于不同地位的3株标准木(劣势木、平均木、优势木)进行分析。

巴山松立木各叶龄针叶数量的垂直变化趋势与该立木在林分中所处地位有密切关系。71株标准木的统计结果表明,各叶龄针叶的数量一般在树冠中部所占比例最大,下部所占比例次之,上部比例最小。而且叶龄愈大,其中、下部针叶数量比例亦愈高。树冠上部针叶数量少是由于这一区域能生长叶片的枝条数量较少或未充分展开造成的,而下部叶数量的比例较低却是与光照状况有关的。一般来说,随着密度增加和树冠下部遮阴程度的增强,较老叶片的死亡速率快于同年龄处于光照较好状况下的叶片(参见表1)^[35]。优势木在林分中处于主导地位,其叶片主要分布于树冠中、下部。经测定,即使在其树冠最下部的叶片也可接收到全光照的17%;平均木在林中也处于相对有利的位置,由于大树较少,一般树冠上部的叶片也能获得充足的阳光,但树冠下部的光照仅为全光照的12%,低于优势木。在这种情况下,当年生针叶的数量在中部最多,但随着叶龄的增大由于遮阴的原因造成同龄叶在树冠垂直位置上偏离正态的分布,但与优势木一样,平均木叶数量的分布也表现出比较规则的形式;劣势木在林分中处于从属地位,即使树冠最上部的叶片也仅能获得全光照40%的阳光,明显受到遮阴的影响,叶数的垂直分布也表现出极大的不规则性。我们认为,这种不规则性的出现与光照状况不良及各轮生枝层针叶间对光的竞争有关。在调查中经常可以发现,同生群内新生枝系的生长量基本是一致的,但随着枝龄的增大暨愈接近树冠下部,同一轮枝层的枝叶生长在多方面均显示出极大的差异,这可能是因对光照竞争引起的同生群内部生长分化的结果。新生枝系如果在出世后的5—6年间得不到充分的发展,达到一定的生长量,很可能被上部的枝条生长所压制,长势愈来愈弱,最终可能造成这轮枝条先亡于下部的枝条(例如,图4中平均木在5.49m和6.69m处均有活枝层,但在6.09m处为枯枝层,死亡时仅生存了6年),这种结果与轮生枝层间的枝叶生长差异、它们之间的相互关系和年间的气候波动有密切联系,限于本文内容,这里不作详细分析。

2.4 叶群体生长与寿命的垂直变化趋势

尽管在叶群体的生长与死亡达到相对平衡,年间生长量基本保持稳定时,在树冠内的不同位置上,由于针叶所处的微生境不同,产生了树冠总体针叶年生产量基本保持一致,但树冠内部具有较大差异的现象。一般来说,各级巴山松林木的针叶年生长率在树冠的中、上部最高(图5)。根据内禀增长率(r)的性质^[4,21,27],当 $r > 0$ 时,群体数量增长; $r = 0$ 时,群体保持生长与死亡的相对稳定; $r < 0$ 时,群体的数量减少。据此可知,劣势木在树冠中、上部的枝条上针叶就出现了负增长(即 $r < 0$),平均木和优势木分别在树冠中、下部和下部出现负增长。图中劣势木不同树冠位置上的针叶内禀增长率有波动,和前文所述原因有关,因为这一生长率的计算是以数量为基础的。各径阶立木间产生这种生长分化可能仍与它们在林分中所处地位不同,因而在对各种生活资源的竞争中获得的收益差别有关。就同一轮枝条上生长的针叶而言,各径阶木的 r_{01} (当年生针叶的生长总数与1年生

针叶的生长总数之比,下同) $<r_{12}<r_{23}$,但小径阶木的年间生长差异明显大于平均木和优势木,说明前者近年来的生长势小于后者。我们可以认为,随着枝条自然稀疏过程不可避免的发生,针叶内禀增长率 $r_{01}<0$ 以下的枝条因生长的适合性降低将会在近年内死亡。原因可能是针叶生长率的降低会使该轮枝条上的针叶数量减少,从而影响枝条的生长势;而枝条的生长减弱,又会进一步降低下一年度的针叶生长量,它们的生长与衰亡是紧密联系互为因果关系的。另外,一株立木上的轮枝数与该植株的遗传特性、生长级和所处环境有关。平均来说,树木成年后每新生一轮枝条将会有一轮老枝条死亡。据此估计4—5年内各级树木的树冠基部位置将会上移到图5中箭头所标示的高度,但劣势木的针叶生长在年间波动较大,不好预测。

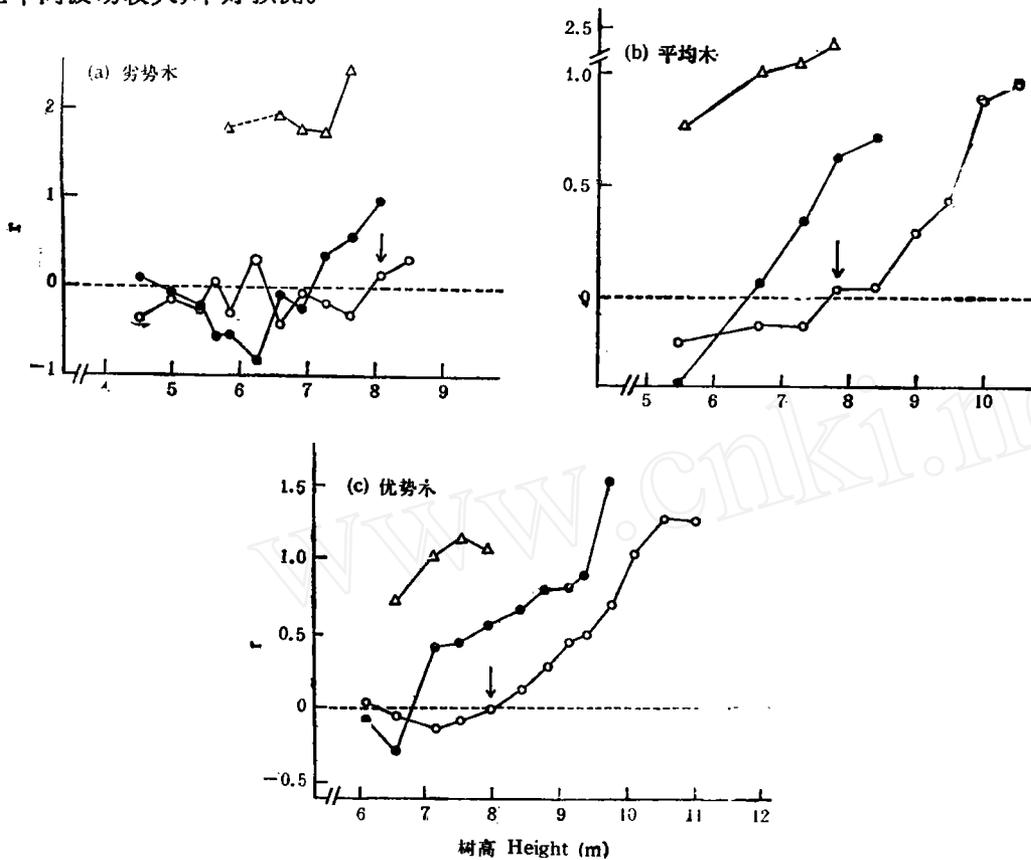


图5 不同树高位置上针叶内禀增长率(r)的变化

Fig. 5 Variation of intrinsic rate of increase (r) in different height position for leaves of (a) inferior tree;

(b) average tree and (c) dominant tree

○—○: 0—1年生叶 Current to one-year-old leaves

●—●: 1—2年生叶 1-to 2-year-old leaves

△—△: 2—3年生叶 2-to 3-year-old leaves

树冠内不同位置上针叶的内禀增长率与该处的光照状况也有较为密切的关系(图6)。与水平位置上劣势木可利用的光照资源贫乏一样,树冠下部的相对光照强度也低,该处针叶所处的地位相当于水平位置上劣势木在林分中所处的地位;平均木和优势木的针叶在

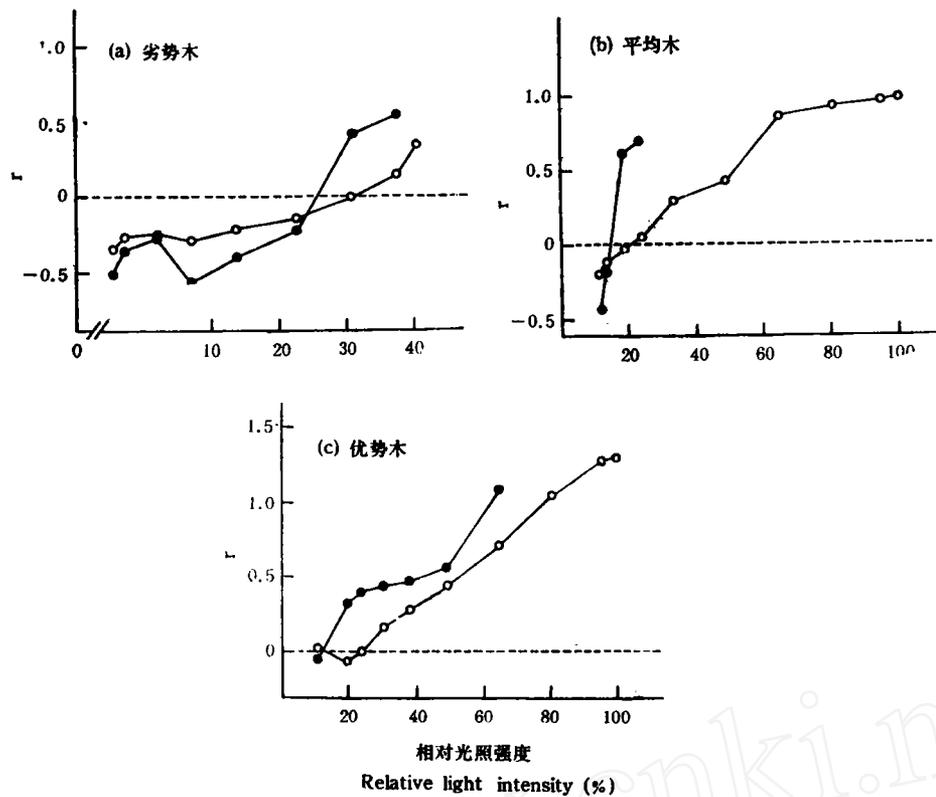


图 6 针叶内禀增长率(r)与相对光照强度的关系

Fig. 6 Relationship between intrinsic rate of increase (r) of leaves and relative light intensity in the canopy for (a) inferior tree, (b) average tree, and (c) dominant tree
 ○—○: 0—1 年生叶 Current to one-year-old leaves
 ●—●: 1—2 年生叶 1-to 2-year-old leaves

垂直位置上也表现出同样的趋势。针叶内禀增长率变化的总趋势是向着光照增强的方向增加,但不同径阶立木的增加幅度有一定差异。劣势木的最上部叶片仅能获得全光照的 40%, $r_{01} = 0.32$, 出现负增长的枝条上的针叶可利用阳光均在全光照的 25% 以下。平均木与优势木的针叶出现负增长区域内相对光照强度约为 20%。因此可大致把这一数值作为一个临界点,低于此值巴山松针叶的生长量将会逐年下降直至整个枝条死亡,高于这一数值则针叶群体保持稳定或增长。经对其它砍伐标准木的分析,也有基本相同的结果。

树冠内不同轮生枝层上针叶的平均寿命也有差异(图 7)。在不同立木的基部和上部,劣势木针叶平均寿命长于平均木,而后者又长于优势木。就同一株立木的针叶平均寿命随树高的变化而言,一般均随着树高增加针叶平均寿命降低,这一结果与前文分析针叶寿命的水平变化特征得出的结论一致,可能仍与阳生叶或阴生叶的建造消耗和寿命之间的负相关关系有一定联系^[37]。

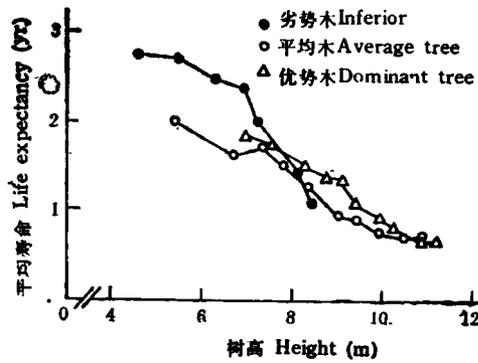


图7 叶群体平均寿命随树高的变化趋势

Fig. 7 Life expectancy of leaf populations in different tree height positions

3 讨论

由于现实环境条件下的林木生长有明显的分化及树冠不同位置的微生境有差异,所以这些林木上同年出生的叶片将会有不同的发展变化趋势,它们的生理生态特性反映出它们对自身所处地位的适应,也可能是一种长期的进化结果。例如,一年生植物的第1片新生叶几乎全部比以后长出的叶片寿命短^[16]。在多年生植物中,因目前缺乏足够的资料,尚不能得出一般性的结论。但根据本文对巴山松的分析结果可知,树冠上部的针叶确实比树冠中、下部同年出生的针叶寿命短。随着枝条自然稀疏过程的不断发生,原先在树冠上部生长的枝条逐渐被以后的新生枝条取代而成为树冠中、下部的成员,新生叶片的寿命将会不同程度的延长,据此也许可以得出下述推论:同一轮枝条上的叶片寿命随枝龄的增大而逐渐延长。根据图4的结果、叶重与面积的垂直分布^[8]及野外的观察来看,随着叶龄增大,针叶确有向中、下层集中的趋势,而上部很少有大龄叶。这些结果从一个侧面反映了树冠下部的枝条比中、上部枝条上同期出生的针叶寿命长,用叶片建造的碳消耗/获得比假说^[97]基本上能解释上述结果。因为针叶树的叶片在一生中净光合作用速率的高峰期很短^[18,80],所以研究枝龄与叶片寿命的关系不仅可以明确枝条自然稀疏的速度,而且还能了解其对单株木生产力的影响。目前这方面的研究尚未开展,本文的资料只表示了一种生态学的研究结果,进一步探讨树冠不同位置上叶片寿命的变异原因及它们与净光合作用速率的关系等内部生理学机制,将会有助于对本文结果的解释和对目前一些假说的验证。

在以往对种群密度和内禀增长率关系的研究方面,曾推论出它们之间的负相关关系^[11,27]。本文对针叶群体内禀增长率的研究是在植物器官(或构件)水平上进行的,我们认为叶群体仍可视作在对环境资源(尤其是光)的利用方面具有一定密度的存在实体。树冠上部的针叶在利用光资源上相对处于低密度、群体内部的竞争不剧烈、生长分化不明显的环境中,而树冠下部的针叶由于受到中、上部针叶数量逐渐累积的影响,相对处于高密度的环境中,使用不足的资源,这样它们生长环境的适宜性就相应降低,内禀增长率下降。

本文图 5 和图 6 的结果也可采用上述理论解释。

因为植物种群的动态与构成组合群(Metapopulation, 即单株植物)的各构件生长动态和过程有相似之处^[12, 95], 所以有关种群统计学研究的理论和方法也可以部分地应用到构件的群体动态分析中来。虽然目前对植物种群或个体生长过程的划分还存在争论^[4], 但我们认为, 一株植物划分为由各构件组成的组合群, 具有很大的实用性, 从而也能加强了解个体的未来生长趋势。根据本文对巴山松针叶群体的研究结果可知, 针叶的生长动态直接影响到着生枝条的生长, 进而影响到单株木的繁殖和生存。所以对构件动态和生长的研究, 不仅对个体水平上的种群动态研究是一个补充, 而且它对后者的理论体系形成是一个重要的完善和发展, 这一点也许是构件概念目前受到普遍重视和进行研究的主要原因之一。

参 考 文 献

- [1] 丁岩钦, 1980: 昆虫种群生态学原理与应用, 科学出版社。
- [2] 江洪、林鸿荣, 1983: 云南松同化器官数量垂直分布的规律, 生态学报, 3: 111—118。
- [3] 肖瑜, 1992: 巴山松天然林生物量和生产力的研究, 植物生态学与地植物学学报, 16: 227—233。
- [4] 林鹏, 1986: 植物群落学, 上海科学技术出版社。
- [5] E. P. 奥德姆, 1982: 生态学基础, 人民教育出版社。
- [6] R. M. 梅等, 1980: 理论生态学, 科学出版社。
- [7] Bazzaz, F. A. and Harper, J. L., 1977: Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytol.*, 78: 193—208.
- [8] Brewer, R. and McCann, M. T., 1982: Laboratory and field manual of ecology. Saunders College, Philadelphia.
- [9] Chabot, B. F. and Hicks, D. J., 1982: The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 229—259.
- [10] Freeland, R. O., 1952: Effects of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Pl. Physiol.*, 27: 685—690.
- [11] Gadgil, M. and Bossert, W. H., 1970: Life historical consequences of natural selection. *Amer. Natur.*, 104: 1—24.
- [12] Harper, J. L., 1981: Population biology of plants, Academic press, London.
- [13] Harper, J. L., 1989: The value of a leaf. *Oecologia*, 80: 53—58.
- [14] Harper, J. L. and White, J., 1974: The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419—463.
- [15] Hedrick, P. W., 1984: Population biology: The evolution and ecology of populations. Jones and Bartlett, Boston.
- [16] Humphries, E. C. and Wheeler, A. W., 1963: The physiology of leaf growth. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 14: 385—410.
- [17] Kikuzawa, K., 1986: Leaf survival strategy of forest trees. *Jap. J. Ecol.*, 36: 189—203.
- [18] Kimura, M., Mototani, I. and Hogetsu, K., 1968: Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VI. Growth and dry matter production of young *Abies* stand. *Bot. Mag.*, 81: 287—296.
- [19] Kinerson, R. S., Higginbotham, K. O. and Chapman, R. C., 1974: The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. *J. Appl. Ecol.*, 11: 347—353.
- [20] Koike, F., 1986: Canopy dynamics estimated from shoot morphology in an evergreen broad-leaved forest. *Oecologia*, 70: 348—350.
- [21] Krebs, C. J., 1978: Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 2nd edn., Harper & Row, New York.
- [22] Ludlow, M. M. and Jarvis, P. O., 1971: Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong. Carr). I. General characteristics. *J. Appl. Ecol.*, 8: 925—953.
- [23] Mahall, B. E. and Bormann, F. H., 1978: A quantitative description of the vegeta-

- tiye phenology of herbs in a northern hardwood forest. *Bot. Gaz.*, 139, 467—481.
- [24] Monsi, M., Uohijima, Z. and Oikawa, T., 1973, Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 301—327.
- [25] Nilsen, E. T., 1986, Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. *Amer. J. Bot.*, 73, 822—831.
- [26] Nur, N., 1987, Population growth rate and the measurement of fitness: a critical reflection. *Oikos*, 48, 338—341.
- [27] Pianka, E. R., 1983, *Evolutionary ecology*. 3rd edn., Harper & Row, New York.
- [28] Reader, R. J., 1978, Contribution of overwintering leaves to the growth of three broad-leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family. *Can. J. Bot.*, 56, 1248—1261.
- [29] Rook, D. A. and Corson, M. J., 1978, Temperature and irradiance and the total daily photosynthetic production of the crown of a *Pinus radiata* tree. *Oecologia*, 36, 371—382.
- [30] Schaedle, M., 1975, Tree photosynthesis. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, 26, 101—115.
- [31] Sharitz, R. R. and McCormick, J. F., 1972, Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*, 54, 723—740.
- [32] Small, E., 1972, Photosynthetic rates in relation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Can. J. Bot.*, 50, 2227—2233.
- [33] Smith, J. H. G., 1972, Persistence, size and weight of needles of Douglas fir and western hemlock branches. *Can. J. For. Res.*, 2, 173—178.
- [34] Solbrig, O. T. ed., 1980, *Demography and evolution in plant populations*, pp1—20. Blackwell, Oxford.
- [35] White, J., 1979, The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 109—145.
- [36] White, J., 1980, Demographic factors in populations of plants. In "Demography and Evolution in Plant Populations", ed. O. T. Solbrig, pp21—48. Blackwell, Oxford.
- [37] Williams, K., Field, C. B. and Mooney, H. A., 1989, Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *Amer. Natur.*, 133, 198—211.
- [38] Woodman, J. N., 1971, Variation of net photosynthesis within the crown of a large forest-grown conifer. *Photosynthetica*, 5, 50—54.
- [39] Yukawa, J., Yamauchi, S., Nagai, S. and Tokuhisa, E., 1977, Leaf longevity and the defoliating process in saplings of *Actinodaphne longifolia*. *Jap. J. Ecol.*, 27, 171—175.

HORIZONTAL AND VERTICAL FLUCTUATION OF NUMBER AND LONGEVITY OF LEAF POPULATIONS IN HENRY PINE (*PINUS HENRYI*) FOREST

Xiao Yu

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001)

Abstract

I analyzed the horizontal and vertical dynamic characteristics, fluctuating trends and the demography of leaf populations of Henry pine stands, and obtained the following results,

(1) The leaf number per tree and number of leaves of varying ages increased with stem diameter, but decreased with stand density. The percentage of current-year leaves increased with stem diameter, but the opposite was true

for 2-year-old leaves. The ratio of 1-year-old leaves to 3-year-old leaves kept stable.

(2) The stem diameter was negatively correlated to the leaf life expectancy. The life expectancy of the leaves in the inferior trees were the shortest, and the average trees the longest, while the dominant trees fell in between.

(3) Generally, the number of leaves of varying age classes was highest in the middle part of the canopy, but difference existed in the structure of leaf populations among tree types. This could be ascribed to the light conditions in the canopy.

(4) The intrinsic rate of increase of the leaf populations increased with stem diameter, tree height and relative light intensity in the canopy. The life expectancy of leaves in different branch cohorts decreased with tree height. It was inferred that the life expectancy of leaves in the same branch cohort would increase with branch age.

Key words *Pinus henryi*; Leaf population; Leaf longevity; Intrinsic rate of increase; Light condition

《保护生物学概论》

(ESSENTIALS OF CONSERVATION BIOLOGY)

内容简介 当今日趋严重的物种消亡、遗传变异性减少、甚至整个生物群体绝灭的现象引起了科学界及公众的深切关注。面临这一危机的、一门多学科交叉的新兴学科——保护生物学出现了。尽管过去 10 年间无论在学术研究领域内还是在广大学生之中对保护生物学的兴趣都与日俱增,但却没有对这一新学科作全面系统的介绍。美国波士顿大学生物系教授 Richard Primack 的“保护生物学概论”一书满足了大家寄盼已久的期望。

“保护生物学概论”一书将理论、应用和基础研究相结合用以阐明保护生物学和环境生态学、伦理学、法律及社会科学之间的各种联系;强调指出在解决生物保护问题上需要理论指导、科学研究以及多学科交叉。作者对保护生物学领域内呈现出众多令人鼓舞的新发展表示了极大的热忱,提出了许多积极建议以向读者展示物种面临的诸多威胁是可以得到克服的。

该书分六大部分,每章开始均从最新资料所载的精彩实例中引出一般概念和基本原理。具有指导性的例子均套以方框以突出有关物种和有特殊意义的问题,例如对北方斑纹猫头鹰(Northern Spotted Owl)的争议、捕鲸、拯救非洲象等事例。第一部分给出生物多样性定义。概括介绍生态学、进化及生物地理等学科的基本知识。第二部分介绍当前物种迅速消亡的情况和物种面临的威胁。第三部分从经济、道德伦理方面论述保护生物多样性的紧迫性。第四部分讨论小物种面临的问题并提供了保护种群所需的信息。第五部分提出在野外(in wild)和在保护区内(in captivity)进行物种多样性保护的策略,介绍了物种再引入方法。本部分还强调了与当地居民合作建立、设计和管理公园的问题。第六部分阐述在地区、国家及国际等层次上保护物种的法规和经费机制。本书结尾提出了保护生物多样性所需要的变革措施并指出生物保护科学工作者在促进这种变革中应起的作用。

本书阐述简明、版面精美、不仅宜于生物专业本科生、研究生使用,也可供其它专业学生和有关科研人员、管理干部和政府部门内的有关公务人员参考。本书于 1993 年 8 月问世以来受到好评,已被数十所大学采用其为教材。美国康乃尔大学教授 Thomas Eisner 称赞该书是“一部介绍当今至关重要课题的杰出著作。今后十年必不可少的优秀教科书”。

全书 564 页,图例 190 幅,由 Sinauer Associates 出版公司出版。

(缪世利)