

DOI: 10.5846/stxb201801280222

吴语嫣, 李守中, 孙睦涛, 杨贤宇, 黄思彤, 王凯. 长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态分析. 生态学报, 2019, 39(6): - .

Wu Y Y, Li S Z, Sun S T, Yang X Y, Huang S T, Wang K. Population dynamics of *Pinus massoniana* on eroded land in the soil erosion area of Changting county. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态分析

吴语嫣^{1,2}, 李守中^{1,2,*}, 孙睦涛^{1,2}, 杨贤宇^{1,2}, 黄思彤^{2,3}, 王 凯^{2,3}

1 福建师范大学湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

2 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

3 地理学国家级实验教学示范中心(福建师范大学), 福州 350007

摘要:先锋树种马尾松种群的生存状态是南方红壤侵蚀退化区开展水土流失治理措施的关键前提。通过对长汀水土流失区侵蚀劣地“小老头松林”的样地调查, 基于种群统计的方法, 建立年龄结构图和静态生命表、绘制存活曲线和生存分析函数、应用时间序列模型, 对侵蚀退化生境马尾松种群动态变化过程开展研究。结果表明: 马尾松种群年龄结构呈基部极宽、顶部狭窄的金字塔型, 幼龄个体数量丰富但续存率低, 成年个体很少, 种群增长性低; 死亡在各个生活史阶段均有出现, 个体存活曲线属于 Deevey-II 型, 种群处于动态稳定状态; 种群在幼龄期和壮龄期的生存状况不稳定, 新生苗和壮龄期个体死亡密度大; 种群时间动态预测显示, 未来成年个体数量将增多, 种群呈增长趋势。今后的森林生态管理中, 可针对幼龄个体和壮龄成年个体采取抚育措施, 提高小老头松林的生态效益。

关键词:马尾松; 年龄结构; 静态生命表; 生存分析; 种群动态

Population dynamics of *Pinus massoniana* on eroded land in the soil erosion area of Changting county

WU Yuyan^{1,2}, LI Shouzhong^{1,2,*}, SUN Suitao^{1,2}, YANG Xianyu^{1,2}, HUANG Sitong^{2,3}, WANGK Kai^{2,3}

1 State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology (Founded by Ministry of Science and Technology and Fujian Province), Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 National Demonstration Center for Experimental Geography Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: The survival of populations of the pioneer species *Pinus massoniana* is a key precondition for controlling soil and water loss in red soil erosion and degradation areas in southern China. Based on studies conducted in degenerating *Pinus massoniana* forest plot on the eroded land, the age structure of the population was established, a static life table was compiled, survival curves and the survival analysis function were constructed, and a time-sequence forecasting model was applied to evaluate the characteristics of *Pinus massoniana* population dynamics under habitat stress. The age structure of the *Pinus massoniana* population was pyramid type with a wider bottom and narrow top. Young individuals were abundant, with a low renewal survival rate of deposit, and there were fewer middle-aged and older individuals; the growth rate of the population was low. Death occurred at all life cycle stages, and the survival curve was a Deevey-II type, which indicates that the population fits in the habitat but is sensitive to environmental disturbances. The instabilities of population was in young and middle-age, while the death density of the newborn seedlings and the middle-aged individuals were high during the population growth process. The time-sequence model demonstrated that the number of adult individuals would increase as

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31470633); 国家重点研发计划(2017YFC05054)

收稿日期: 2018-01-28; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lsz126@126.com

the whole population is growing. We suggest appropriate artificial measures to promote survival of the young and middle-aged individuals, in order to facilitate the continued ecological benefits of *Pinus massoniana*.

Key Words: *Pinus massoniana*; age structure; static life table; survival analysis; population dynamics

植物种群动态是植物种群生态学研究的核心问题之一^[1-2],主要研究生存在特定环境空间里的植物种群随时间呈现的个体数量消长和分布变迁规律^[1]。植物种群内部个体的生命过程(出生、成长、发育、繁殖和死亡)由物种生物学特性与生境条件共同作用的结果来决定^[3],不同生活史阶段的个体呈现不同生命率,会直接影响植物种群数量动态及其发展趋势^[4]。种群统计是种群动态研究的基础,通过统计调查能够迅速获取种群的出生、死亡、增殖以及年龄结构等直观数据,研究生活史各阶段的种群数量变化特征及其变化原因^[5]。目前年龄结构分析、静态生命表、存活曲线、生存分析和时间序列预测是植物种群动态研究中普遍应用的重要统计方法^[6],应用到灌木、长寿命乔木和濒危、稀有树种的很多研究中^[7-13],揭示了植物种群生物学特性与环境间的关系和种群在群落中的地位和作用^[14-18],为种群的管理和开发利用提供理论指导^[2,14-15,17,19-20]。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.),松科松属,适生能力强、分布范围广、生长迅速,是我国亚热带红壤水土流失区生态恢复与重建的乡土树种和先锋树种^[21-22]。福建省长汀县是我国典型的花岗岩红壤侵蚀区,马尾松次生林是当地最主要的森林类型,马尾松种群成为植被组成中的重要部分。另一方面,由于亚热带红壤生态系统的潜在脆弱性^[23],该地区降雨侵蚀力大、地表径流冲刷强、地形破碎、地表水热变化剧烈、土壤持水性差且肥力极低^[24-25],生长于侵蚀劣地的马尾松面临极端环境因素带来的生存胁迫,常常形成生长受抑制、稀疏矮小的“小老头松”林。作为开展水土流失后续治理措施的关键前提,整体把握侵蚀劣地的马尾松种群生存现状和发展状况十分必要。

本研究以空间代替时间,以径级结构代替年龄结构,依据某一特定时间断面不同年龄阶段的植株数量配置建立静态生命表,应用生存分析理论和时间序列预测模型,分析侵蚀退化生境马尾松种群的存活状态和数量变化规律,探究其生物学特性与环境间的适应度,并根据种群发展的薄弱环节,提出相应的抚育措施,以期长为汀水土流失区侵蚀劣地“小老头松林”的管理与改造提供重要依据。

1 研究区概况

研究区位于福建省长汀县河田镇(25°30′—25°44′N, 116°16′—116°34′E),地处武夷山脉南麓,地形以低山、丘陵为主。属中亚热带季风气候,年平均气温 18.3℃,年均降水量 1700 mm,降雨主要集中在 4—7 月,季节性干旱常见于 7—8 月。土壤类型为抗蚀性差且酸性强的山地红壤,保水保肥能力低。由于历史上长期以来的人类掠夺式开发,原生植被几乎消失殆尽^[26],现存马尾松次生林多为 20 世纪 80 年代经过飞播、封育和改造措施形成。而“小老头松”林则主要分布于环境恶劣的花岗岩侵蚀坡地^[27],长期封禁下的植被稀疏、自我恢复能力弱,乔木层仅以马尾松为主,灌木层有稀少的木荷(*Schima superba*)、黄瑞木(*Adinandra millettii*)、油茶(*Camellia oleifera*)和胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、草本植物有芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、芒草(*Miscanthus sinensis*)等。

2 研究方法

2.1 样地设置与种群调查

综合考虑土壤、坡度、海拔、人为干扰、植被覆盖度等指标,选择了长汀县河田镇伯公岭和伯湖村的“小老头松”林为研究对象,共设置 4 个 30 m×30 m 样地。采用相邻网格法将每个样地划分成 36 个 5 m×5 m 小样方,对样方内马尾松进行每木调查,记录每株个体的基径、树高和冠幅等指标,同时测定并记录样地的生境信息,样地基本情况见表 1。

表 1 侵蚀劣地马尾松林的样地基本情况

Table 1 Basic information of degenerating *Pinus massoniana* forest plots

样地 Plot	调查面积 Area/m ²	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude/m	坡度 Slope	覆盖度 Coverage/%	平均基径 Mean basal diameter/mm	平均树高 Mean height/m	土壤含水量 Soil water content/%
B1	900	25°37'06"N, 116°27'18"E	365	30°	40	31.62±2.15	1.11±0.05	5.03
B2	900	25°37'02"N, 116°27'19"E	360	30°	42	31.89±2.03	1.15±0.05	5.05
B3	900	25°36'08"N, 116°27'16"E	378	31°	40	32.93±2.08	1.10±0.06	5.00
B4	900	25°36'02"N, 116°27'16"E	390	32°	35	26.77±2.08	1.03±0.04	4.85

B1:伯湖村 1 样地; B2:伯湖村 2 样地; B3:伯公岭 3 样地; B4:伯公岭 4 样地

2.2 年龄结构的确定和量化分析方法

由于实际工作中无法追踪马尾松所有个体的生长周期,相关研究认为同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致^[28],因此本文采用空间推时间,径级结构代替年龄结构的方法分析种群结构动态^[16,18,29-30]。基于样地调查数据和马尾松生活史特点,将植株划分为幼龄期、壮龄期和成熟期三个生长阶段。具体龄级划分如下:新生苗设置为 I 级;树高≤25 cm,基径≤20 mm 时为 II 级;25 cm<树高≤50 cm,基径≤40 mm 时为 III 级;树高>50 cm,基径按 20 mm 划分为 1 个龄级,40 mm<IV≤60 mm,……,IX>140 mm。共划分 9 个龄级,其中 I—III 龄分别表示繁殖前期的新生苗、幼苗、幼树,IV—VI 龄表示具有繁殖能力的壮龄个体,VII—IX 龄表示成熟个体。

引入种群内相邻龄级间个体数量变化动态(V_n)、整个种群年龄结构的数量变化动态(V_{pi})以及考虑随机的外部环境干扰时的整个种群年龄结构的数量变化动态(V'_{pi})来定量描述马尾松种群年龄结构的数量变化动态^[31]。具体计算公式如下:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} 100\% \quad (1)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n \cdot V_n) \quad (2)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k \cdot \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (3)$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \cdot V_n)}{k \cdot \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (4)$$

式中, V_n 、 V_{pi} 和 V'_{pi} 的值取正、负、零时分别反映种群的增长、衰退和稳定的结构动态关系。

2.3 静态生命表、存活曲线与生存分析

建立生命表能直观反映种群从出生到死亡的动态过程,是种群统计的核心^[32]。编制静态生命表的方法^[33]如下:存活数 a_x 为径级 x 内出现的个体数,标准化存活量 $l_x = a_x/a_0 \times 1000$,标准化存活量的自然对数值为 $\ln l_x$,死亡量 $d_x = l_x - l_{x+1}$,死亡率 $q_x = d_x/l_x$,区间寿命 $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$,总寿命 $T_x = \sum L_x$,期望寿命 $e_x = T_x/l_x$,消失率 $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

存活曲线是对生命表的重要反映^[15],本文以存活量 l_x 的对数值为纵坐标,以龄级为横坐标作出马尾松种群存活曲线。

生存分析采用 4 个函数即生存函数 $S_{(t)}$ 、累积死亡率函数 $F_{(t)}$ 、死亡密度函数 $f_{(t)}$ 、危险率函数 $\lambda_{(t)}$,用于分析马尾松种群动态^[34-35]。公式如下:

$$S_{(t)} = S_1 \cdot S_2 \cdot S_3 \cdot \dots \cdot S_i \quad (5)$$

$$F_{(t)} = 1 - S_{(t)} \quad (6)$$

$$f_{(t)} = [S_{(t-1)} - S_{(t)}] / h_i \quad (7)$$

$$\lambda_{(t)} = 2(1 - S_i) / [h_i(1 + S_i)] \quad (8)$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为龄级宽度。

2.4 时间序列预测

采用线性平稳时间序列分析中的一阶移动平均模型对马尾松种群年龄结构动态进行预测,具体算法如下^[9]:

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (9)$$

式中, n 表示所需预测的时间, t 表示龄级, $M_t^{(1)}$ 表示经过 n 时间后未来 t 龄级的种群大小, X_k 表示第 k 龄级内的个体数。本文对经过 n 为 3、5、7 龄级时间的马尾松种群未来各龄级的个体数进行预测。

3 结果与分析

3.1 马尾松种群年龄结构

由图 1 可知, 幼龄期 (I—III 龄) 植株数量丰富, 占种群的 78.58%。I 龄个体超过种群总数量一半, 使马尾松年龄锥体呈现宽基底; II 龄数量是 I 龄的 33.16%, III 龄数量是 II 龄的 66.80%, 表明幼龄阶段个体续存率低。壮龄期 (IV—VI 龄) 植株占种群比例的 18.24%, 年龄锥体横柱从下往上缓慢变窄。成熟期 (VII—IX 龄) 植株只占种群年龄比例的 3.18%, 个体数量变化不大。因此, 马尾松不同龄级个体数量分布呈基部极宽顶部狭窄的金字塔形。

马尾松相邻龄级间的数量变化动态关系如表 2 所示, 相邻龄级个体数量变化动态 V_n 、整个种群年龄结构的总体数量变化动态 V_{pi} (不考虑外界干扰)、 V'_{pi} (考虑外界干扰) 均大于 0, 并且种群结构对随机干扰的敏感性指数 P 、 P'_{pi} 趋向 0, 说明长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群结构总体表现为增长型, 但增长性低, 对外界干扰的敏感性高。

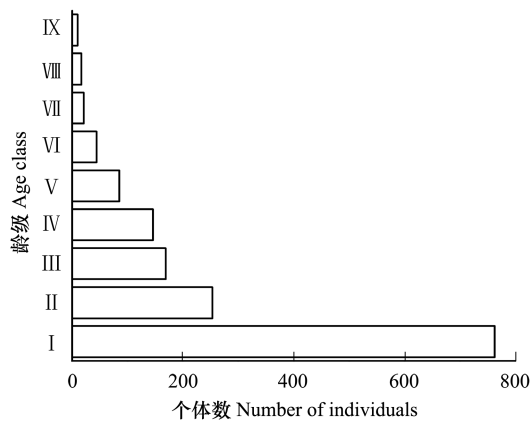


图 1 马尾松种群年龄结构图

Fig. 1 Age structure of *Pinus massoniana* population in plot

I: 新生苗; II: H (树高, height of individuals) ≤ 25 cm, BD (基径, basal diameter of individuals) ≤ 20 mm; III: 25 cm $< H \leq 50$ cm, BD ≤ 40 mm; IV: $H > 50$ cm, 40 mm $< BD \leq 60$ mm; V: $H > 50$ cm, 60 mm $< BD \leq 80$ mm; VI: 80 mm $< BD \leq 100$ mm; VII: 100 mm $< BD \leq 120$ mm; VIII: 120 mm $< BD \leq 140$ mm; IX: $BD > 140$ mm

表 2 马尾松种群龄级结构动态变化指数

Table 2 Dynamic indices of *Pinus massoniana* population and size structure

种群动态指数 Dynamic index	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7	V_8	V_{pi}	P_{max}	V'_{pi}
动态指数值 Dynamic index value	0.668	0.332	0.136	0.418	0.482	0.523	0.190	0.412	0.503	0.011	0.006

V_n : 种群内两相邻龄级间个体数量变化动态指数; V_{pi} : 不考虑未来外部环境干扰的整个种群结构的数量变化动态指数; P_{max} : 衡量种群结构动态对干扰的敏感性指标; V'_{pi} : 考虑未来外部干扰的整个种群结构的数量变化动态指数

3.2 马尾松种群静态生命表和存活曲线

由马尾松静态生命表看出 (表 3), 实际存活数 (a_x) 逐渐减少, 死亡出现在种群各个生活史阶段; 反映个体死亡概率的特定年龄死亡率 (q_x) 在 I 龄级最大, 幼龄期 (I—III 龄) 逐渐减小, 壮龄期 (IV—VI 龄) 逐渐变大, 成熟期 (IV—VI 龄) 波动变化, 反映个体平均生存能力的生命期望值 (e_x) 在 II 龄级最大, II—V 龄级逐渐下降, 后期 V—VII 龄级略有升高, 之后再次下降, 说明种群在死亡过程中, 不同生活史个体的适应力差异显著; 消

失率 k_x 反映了个体对总死亡效应的贡献,幼龄期、壮龄期和成熟期个体分别占总死亡效应的38.11%、44.80%和17.09%,说明壮龄期是死亡的重要阶段;新生苗占总死亡效应的25.40%,新生苗是死亡的主体,对死亡贡献最大。

表3 马尾松种群的静态生命表
Table 3 Static life table of *Pinus massoniana* population

龄级 x	a_x	l_x	lnl_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x
I	763	1000	6.91	668.41	0.67	665.79	1476.41	1.48	1.10
II	253	332	5.80	110.09	0.33	276.54	810.62	2.44	0.40
III	169	221	5.40	30.14	0.14	206.42	534.08	2.41	0.15
IV	146	191	5.25	79.95	0.42	151.38	327.65	1.71	0.54
V	85	111	4.71	53.74	0.48	84.53	176.28	1.58	0.66
VI	44	58	4.05	30.14	0.52	42.60	91.74	1.59	0.74
VII	21	28	3.32	5.24	0.19	24.90	49.15	1.79	0.21
X III	17	22	3.10	9.17	0.41	17.69	24.25	1.09	0.53
IX	10	13	2.57	0.00	0.00	6.55	6.55	0.50	0.00

x :龄级 Age class; a_x :存活数 Survival number; l_x :存活量 Survivors; d_x :死亡量 Death; q_x :死亡率 Mortality rate; L_x :区间寿命 Span life; e_x :期望寿命 Life expectancy; k_x :消失率 Vanish rate

存活曲线按 Deevey 的划分一般有 3 种基本类型^[36]: I 型是凸曲线,表示幼体存活率高,老年个体死亡率高,在接近生理寿命前只有少数个体死亡; II 型是对角线,表示整个生活期中的死亡率较稳定; III 型是凹曲线,表示幼体死亡率高,以后的死亡率低而稳定。由图 2 可看出,马尾松种群存活曲线早期呈现“凹凸凸”的变化趋势。Hett 和 Loucks 检验估算存活状况符合 Deevey—II 型存活曲线还是 Deevey—III 型存活曲线时,分别采用指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数式 $N_x = N_0 x^{-b}$ 这两种数学模型^[37]。通过模型拟合的决定系数与 Deevey—II 型有更高的相关性(表 4),判断得出:马尾松种群存活曲线属于 Deevey—II 型,即种群总体上死亡率相近且相对稳定。

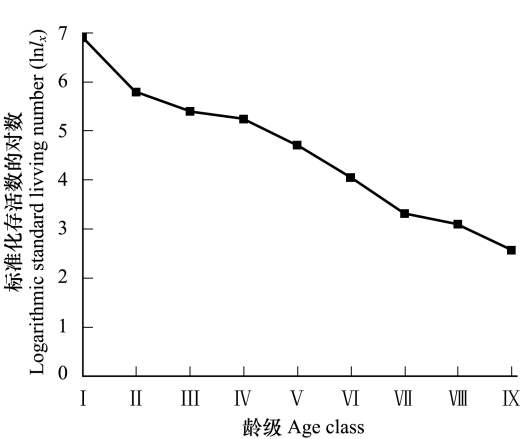


图2 马尾松种群存活曲线
Fig.2 Survive curve of *Pinus massoniana* population

表4 存活曲线的拟合方程
Table 4 Survival curve fitting equations of *Pinus massoniana* population

存活曲线类型 Types	拟合模型 Model fitting	拟合结果 Fitting results	F	P	R^2
Deevey-II	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.864e^{-0.118x}$	258.687	0.001	0.974
Deevey-III	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 7.902x^{-0.418}$	37.842	0.001	0.844

3.3 马尾松种群生存分析

由图 3 可知,随着龄级的增长,马尾松种群的生存函数 $S_{(t)}$ 单调下降,累积死亡率函数 $F_{(t)}$ 单调上升,且两条曲线的斜率在 VI 龄级前变化明显,在 VI 龄级后平缓,说明种群在幼龄期和壮龄期生存状况不稳定,成熟期适应生境的生存能力提高。

由图 4 可知,马尾松种群死亡密度函数 $f_{(t)}$ 与危险率函数 $\lambda_{(t)}$ 变化趋势一致,都在 I—II 龄急剧下降,II 龄级后平缓波动, I 龄级处于死亡密度函数和危险率函数最高峰值,壮龄期(IV—VI 龄)的死亡密度都较大,说明新生苗和壮龄个体是马尾松种群增长过程中的脆弱部分。

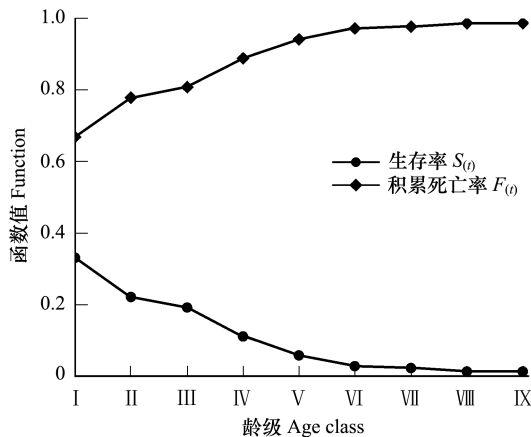


图3 生存率 $S_{(t)}$ 和累积死亡率 $F_{(t)}$ 函数曲线

Fig.3 Survival rate $S_{(t)}$ and cumulative mortality rate $F_{(t)}$ functional curves

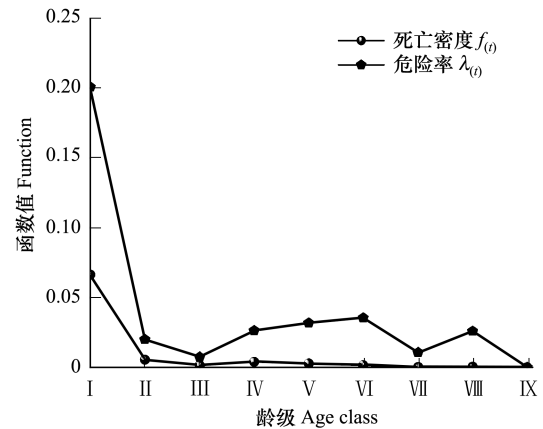


图4 死亡密度函数 $f_{(t)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(t)}$ 曲线

Fig.4 Mortality density $f_{(t)}$ and hazard rate $\lambda_{(t)}$ functional curves

3.4 马尾松种群数量的时间序列分析

基于马尾松种群的统计数据,利用时间序列预测模型,对经过3、5、7龄级时间后种群各龄级内的个体数量进行预测。可看出(图5),随时间推移,各龄级的个体数量均呈现增加趋势,如经过3、5、7龄级时间后,第Ⅶ龄级个体数量分别增加了138.10%、86.00%和127.96%,Ⅷ龄级个体数量分别增加了58.82%、133.33%和66.67%,表明未来马尾松种群呈增长趋势。随着成年个体的增多必然会加剧侵蚀退化贫瘠生境中的土壤养分和水分争夺,抑制个体生长,形成更多“小老头松”。

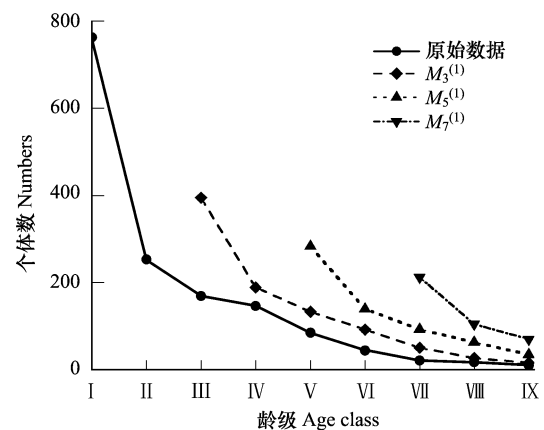


图5 马尾松种群数量动态时间序列预测

Fig.5 Time series prediction of *Pinus massoniana* population

$M_t^{(1)}$: 经过3、5、7龄级时间后的种群大小; (1): 移动平均法中的一次移动平均法标识

4 讨论

4.1 马尾松种群结构特征与适宜性

种群年龄结构是植物对外界环境适应性的体现,反映林木更新过程中经受的重大干扰事件^[38]。调查结果

显示,样地内马尾松种群结构呈基部极宽顶部狭窄的金字塔形,属于增长种群但增长性低。马尾松天然更新能力强,在自然干旱环境的长期选择下,种子已经具有适应水分胁迫机制^[39],能在贫瘠生境内萌发并建成幼苗;样地内林木稀疏,植被覆盖度低,尤其春季光热充足、降水丰富,有利于马尾松土壤种子吸水萌发。通过野外调查发现种群首年生产松果数达734颗,次年新生幼苗数达763株,一定程度上说明了马尾松种源充足,能以有性繁殖保证新生苗的数量,因此马尾松的生物学特性是新生苗建立的关键。

建成限制是制约更新的重要机制^[40],年龄结构中只有约33.16%的新生幼苗成长至幼苗阶段,表明样地环境筛选的强烈过滤作用是新生苗定居困难的重要因素。该地降水频繁,土壤侵蚀严重,基岩裸露,养分含量极低,尤其夏季暴雨后光照辐射强烈,干热化程度异常,地温最高达60℃,新生苗的定居直接受极端生境因子的影响,植株数量大幅度减少。幼苗是种群天然更新的瓶颈^[41],幼苗根系浅,个体小,生理生态发育不完全^[21],在频繁遭受生境带来的土壤掩埋、干热胁迫、养分不足的限制后,个体数量继续减少,约66.80%的幼苗发育成幼树。因此,严酷的生存环境严重降低了幼龄个体的续存率。

幼龄个体数量为种群更新发育提供物质基础,维持种群稳定性^[7],种群中的成年个体占种群总量的 21.42%,其中,9.68%的个体来源于幼龄的补充,所以低续存下的幼龄仍能进入种群更替层,补充成年个体,促进种群更新。

4.2 马尾松种群动态特征和发展趋势

植物种群生命表和存活曲线的分析可以推断种群时间上的动态,反映种群与环境的竞争关系^[42]。本研究中,种群不同生活史阶段的死亡率和生存能力差异显著,Ⅰ龄是种群死亡的最大贡献者,这一时期的新生苗需要争夺较多土壤水分以满足生存,同时抵抗外界环境变化的能力最为脆弱^[43],因此新生苗阶段以高死亡率为代价应对个体间竞争和生境强烈胁迫效应^[16];幼苗阶段生命质量值最高,说明经历前期的环境筛选作用后,植株抗性增强,生理活动旺盛;马尾松从幼树成长为大树的过程中,由于植株进入营养生长和生殖生长,对养分、水分、光照等资源需求增加,有限的生境资源导致种群内部资源竞争激烈自疏作用增强,死亡个体逐渐增多,种群在整个壮龄期的死亡率和消失率持续升高、生存能力下降,在Ⅵ龄迎来死亡率次高峰,Ⅵ龄个体处于壮龄后期,生理生态特征发育成熟,抵御生境胁迫的能力提高,生命期望值略有上升;种内竞争的加剧导致进入成熟期的个体数量锐减,内部生存资源的竞争压力减小,加上Ⅶ龄个体适应生境的能力提升,此时的死亡率下降,生命期望值提高;研究表明,植物生长发育过程中,生长、繁殖、防御等机能间存在资源分配的权衡,某一过程的投入增加要以减少另一过程投入为代价^[44-45],成熟个体后期挤向主林层的过程中需要最优化权衡分配资源来适应环境的变化,马尾松成熟个体是产生种子的主要来源^[21],繁殖生命过程需要植株配置大量资源,那么抵御复杂生境因子的资源投入和生长资源投入相对减少,植株生长十分不利,死亡率上升,生命力下降。

尽管不同阶段马尾松种群的生存和死亡波动较大,但马尾松存活曲线呈现 Deevey—Ⅱ型,表明种群总体上处于动态稳定状态。已有的研究表明,光源竞争导致的数量消长是引起马尾松种群结构动态变化的主导因子,在生境条件严酷的马尾松疏林地,光源充足,马尾松能够自我维持^[46]。时间序列分析预测,未来 3、5、7 龄级时间后马尾松壮龄和成熟龄个体逐渐增多,说明了马尾松作为强阳性树种,环境适应力强,种群更新良好,能适应侵蚀劣地生境,体现了马尾松作为该地区生态恢复与重建树种的优越性。

4.3 侵蚀劣地马尾松种群抚育与经营措施

以上分析结果表明,侵蚀劣地马尾松林当前阶段幼龄个体众多,上层木少且普遍低矮,水土流失区的反复侵蚀,地形破碎陡峭、土壤持水保肥能力差、干热化严重等很容易加重幼龄个体的低续存率问题。未来随着更多成年植株进入林冠层,土壤旱瘠矛盾会使壮龄个体间资源竞争更为突出,加剧成熟龄个体繁殖和生长资源分配失衡,导致更多成年马尾松衍化成生长受限繁殖能力不足的“小老头松”,难以发挥亚热带森林应有的生态效益。

针对马尾松种群不同阶段的生长发育特点采取抚育措施是“小老头松”林可持续发展的关键。由于生境胁迫和种内竞争的共同作用,种群在幼龄期和壮龄期生存很不稳定,采取人工措施对其干预有一定合理性。短期内,草本植物的覆盖有利于改善近地面小气候,防治水土流失,建议种草提高植被覆盖度来减轻水土流失对小个体带来的生存压力和小个体间的养分争夺。对于既要应对个体间资源竞争又要权衡繁殖和生长的资源分配的成年个体,应施肥促进其生长和繁殖质量。

参考文献 (References):

- [1] 周纪纶, 郑师章, 杨持. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992: 8-20.
- [2] Murray B. Plant population dynamics. New Phytologist, 2002, 155(2): 201-202.
- [3] 张文辉, 卢彦昌, 周建云, 张晓辉, 史小华. 巴山北坡不同干扰条件下栓皮栎种群结构与动态. 林业科学, 2008, 44(7): 11-16.
- [4] Silvertown J, Charlesworth D. 简明植物种群生物学. 李博, 译. 北京: 高等教育出版社, 2003: 158-160.
- [5] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学. 广州: 广东高等教育出版社, 1995: 39-40.
- [6] 董鸣. 生态学透视. 北京: 科学出版社, 2016: 144-145.
- [7] 陈国鹏, 赵文智. 毛乌素沙地南缘沙柳(*Salix psammophila*)丛生枝年龄结构与动态特征. 中国沙漠, 2015, 35(6): 1520-1526.

- [8] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉种群的结构与动态. 植物学报, 2001, 43(12): 1288-1293.
- [9] 肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 2004, 28(2): 252-257.
- [10] 王立龙, 王亮, 张丽芳, 刘玉洋, 徐世健. 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征. 植物生态学报, 2015, 39(10): 980-989.
- [11] 陈倩, 杨晔, 史琛媛, 徐学华. 木兰围场天然次生林优势种群的结构与动态. 应用生态学报, 2017, 28(1): 37-46.
- [12] 张桥英. 青藏高原东缘高山林线乔木种群生态特征研究[D]. 成都: 中国科学院研究生院(成都生物研究所), 2006.
- [13] 刘国军, 张希明, 朱军涛, 吕朝燕, 鲁艳. 准噶尔盆地东南缘梭梭种群结构与动态研究. 西北植物学报, 2011, 31(6): 1250-1256.
- [14] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 张海娜, 李善家. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, 2014, 34(15): 4272-4279.
- [15] 韩路, 王家强, 王海珍, 宇振荣. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态. 生态学报, 2014, 34(16): 4640-4651.
- [16] 任青山, 杨小林, 崔国发, 王景升, 黄瑜. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态. 生态学报, 2007, 27(7): 2669-2677.
- [17] 易雪梅, 张悦, 王远遐, 姬兰柱, 吴培莉. 长白山水曲柳种群动态. 生态学报, 2015, 35(1): 91-97.
- [18] 宋萍, 洪伟, 吴承祯, 封磊, 范海兰, 朱慧, 林勇明, 张琼. 珍稀濒危植物杪椌种群结构与动态研究. 应用生态学报, 2005, 16(3): 413-418.
- [19] 何东, 魏新增, 李连发, 江明喜, 杨敬元, 喻杰. 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态. 植物生态学报, 2009, 33(3): 469-481.
- [20] 张文辉, 卢彦昌, 周建云, 张晓辉, 史小华. 巴山北坡不同干扰条件下栓皮栎种群结构与动态. 林业科学, 2008, 44(7): 11-16.
- [21] 林培治. 福建长汀水土流失区马尾松种群动态及其机制研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2013.
- [22] 岳辉, 钟炳林. 长汀县水土保持监测实践与探讨. 亚热带水土保持, 2006, 18(3): 63-64.
- [23] 谢锦升, 杨玉盛, 解明曙. 亚热带花岗岩侵蚀红壤的生态退化与恢复技术. 水土保持研究, 2004, 11(3): 154-156.
- [24] 张欣影, 宁秋蕊, 李守中, 姜良超, 刘溶, 张昊泽, 陶晶晶. 亚热带红壤侵蚀区马尾松针叶生态化学计量特征. 水土保持研究, 2017, 24(2): 156-161.
- [25] 赵颖. 长汀红壤退化区生态恢复过程中植被—土壤系统养分动态研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2014.
- [26] 朱洪如. 南方红壤侵蚀区退化马尾松林改造治理模式及实施技术. 林业勘察设计, 2017, 37(1): 58-60.
- [27] 阮伏水. 关于南方花岗岩侵蚀坡地治理中的若干问题思考//水土保持发展战略——中国水土流失与生态安全综合科学考察及水土保持发展战略研讨会论文集. 北京: 中国水土流失与生态安全综合科学考察领导小组办公室, 中国小流域治理管理项目指导委员会秘书处, 中国水土保持委员会秘书处, 2008: 5-5.
- [28] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience*, 2000, 7(1): 38-44.
- [29] 韩路, 席琳乔, 王家强, 王海珍, 宇振荣. 塔里木河上游灰胡杨种群生活史特征与空间分布格局. 生态学报, 2013, 33(19): 6181-6190.
- [30] 于大炮, 周莉, 董百丽, 代力民, 王庆礼. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析. 生态学杂志, 2004, 23(5): 30-34.
- [31] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [32] Harcombe P A. Tree life tables. *BioScience*, 1987, 37(8): 557-568.
- [33] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992: 8-10.
- [34] 李金昕, 吴定军, 章世鹏, 何显湘, 陈坚, 史清茂, 胥晓. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈种群生命表及动态分析. 植物研究, 2016, 36(1): 68-74.
- [35] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [36] 赵志刚, 郭俊杰, 曾杰, 徐建民. 广西大明山格木种群的空间分布格局与数量动态特征. 林业科学, 2014, 50(10): 1-7.
- [37] Silvertown J W, Charlesworth D. Introduction to plant population biology. Oxford: Blackwell Science, 2001.
- [38] 张文辉, 许晓波, 周建云, 谢宗强. 濒危植物秦岭冷杉种群数量动态. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1799-1804.
- [39] 谭健晖, 唐生森, 陈虎. 马尾松抗旱性研究进展. 广西林业科学, 2017, 46(1): 1-7.
- [40] Swamy V, Terborgh J, Dexter K G, Best B D, Alvarez P, Cornejo F. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 195-201.
- [41] Sánchez-Coronado M E, Coates R, Castro-Colina L, Gamboa de Buen A, Paez-Valencia J, Barradas V L, Huante P, Orozco-Segovia A. Improving seed germination and seedling growth of *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) for restoration projects in tropical rain forests. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(1): 144-155.
- [42] 王金山, 哈力克·玉米提, Cyffka B, 吾斯曼·库尔班, 彭树宏. 塔里木河下游胡杨林胸径结构及林木分布特征. 植物学通报, 2008, 25(6): 728-733.
- [43] Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds[D]. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- [44] Bazzaz F A, Chiariello N R, Coley P D, Pitelka L F. Allocating Resources to Reproduction and Defense: new assessments of the costs and benefits of allocation patterns in plants are relating ecological roles to resource use. *Bioscience*, 1987, 37(1): 58-67.
- [45] 孙儒泳. 生活史对策. 生物学通报, 1997, 32(5): 2-4.
- [46] 李根前, 唐德瑞, 王迪海, 何景峰. 陕南马尾松种群结构与动态的初步研究. 西北植物学报, 1994, 14(4): 307-313.