

DOI: 10.20103/j.stxb.202110263011

张维伟, 尹代皓, 雷雨婷, 韩晓婷, 彭洁莹, 赵忠. 黄土高原南部麻栎不同群落类型乔木种群结构及演替模拟. 生态学报, 2024, 44(6): 2572-2581.

Zhang W W, Yin D H, Lei Y T, Han X T, Peng J Y, Zhao Z. Structural dynamics and succession simulation of the dominant populations in three types of *Quercus acutissima* community in southern of the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(6): 2572-2581.

黄土高原南部麻栎不同群落类型乔木种群结构及演替模拟

张维伟^{1,2,3}, 尹代皓^{1,2,3}, 雷雨婷^{1,2,3}, 韩晓婷^{1,2,3}, 彭洁莹^{1,2,3}, 赵 忠^{1,2,3,*}

1 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

2 陕西省林业综合重点实验室, 杨凌 712100

3 黄土高原林木培育重点开放实验室, 杨凌 712100

摘要: 由于对黄土高原南部麻栎天然次生林的群落稳定机制缺乏了解, 以不同群落类型麻栎天然次生林为研究对象, 通过样地监测及时间序列模型预测的方法, 重点研究了不同群落类型中重要乔木的种群结构动态, 并根据不同群落类型重要乔木种群的年龄结构数据, 用时间序列模型预测未来 20、30、40 和 50 年的种群发展趋势。结果表明: (1) 不同群落类型中各重要乔木种群生存能力均较好, 但松栎混交林中的榿栎种群及麻栎纯林中的茶条槭种群生存能力欠佳; (2) 除麻栎纯林中杜梨种群及栎阔混交林中榿栎种群, 其余乔木种群的存活曲线皆呈 Deevey-III 型; (3) 不同麻栎群落类型中各个重要值较高的乔木种群幼龄级个体数量相对丰富, 时间序列分析表明, 在未来 20、30、40 和 50 年中, 不同群落类型中各重要乔木种群均可持续发育, 并未出现衰退迹象。同时麻栎纯林具有向混交林演替的趋势, 说明未来对不同类型麻栎林经营均应以顺应自然演替规律的近自然经营方式为主。研究结果可为促进次生林持续经营及恢复提供理论依据。

关键词: 麻栎; 重要值; 种群数量动态; 时间序列预测; 种群稳定性

Structural dynamics and succession simulation of the dominant populations in three types of *Quercus acutissima* community in southern of the Loess Plateau

ZHANG Weiwei^{1,2,3}, YIN Daihao^{1,2,3}, LEI Yuting^{1,2,3}, HAN Xiaoting^{1,2,3}, PENG Jieying^{1,2,3}, ZHAO Zhong^{1,2,3,*}

1 College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Key Comprehensive Laboratory of Forestry, Shaanxi Province, Yangling 712100, China

3 Key Laboratory of Silviculture on the Loess Plateau State Forestry Administration, Yangling 712100, China

Abstract: *Quercus acutissima*, a broad-leaved deciduous tree of genus *Quercus* (oaks) in the family Fagaceae, is one of the zonally tree species in Qiaoshan of southern the Loess Plateau. There are three main types of *Q. acutissima* communities in this region: pure forests of *Q. acutissima* (PF), mixed forests of *Q. acutissima* with broad leaved tree like *Q. wutaishansea* and *Q. aliena* (QBF), and mixed forests of *Q. acutissima* and *Pinus tabulaeformis* (QPF). These forests are essential for regional ecological security. However, due to unreasonable initial planning and the lack of management for decades, most of the local *Q. acutissima* forests have been seriously destroyed with unclear inter- and intra- relationship between species. In order to investigate the succession dynamics of the main population in *Q. acutissima* forests and to elucidate the stabilization mechanism of the natural secondary forests, the age structure, life expectancy and survival curve of four tree populations with the highest important values in different communities (PF, QPF and QBF) were analyzed, and the succession process

基金项目: 国家自然科学基金项目 (2017YFC0504605)

收稿日期: 2021-10-26; 网络出版日期: 2023-12-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaozh@nwafu.edu.cn

in the next 20, 30, 40, and 50 years were predicted by time series prediction models based on the age structure of these population. The results showed that (1) Except for *Q. aliena* population in *Q. acutissima* and *P. tabulaeformis* mixed forest and *Acer ginnala* population in *Q. acutissima* pure forest, other tree populations with higher importance values had better survival ability in *Q. acutissima* forests of different forest types; (2) The survival curves of all dominant populations were of Deevey-III, except for the *Pyrus betulifolia* population in pure forests of *Q. acutissima* and the *Q. aliena* population in the mixed forests of *Q. acutissima* with broad leaved tree; (3) The number of young individuals of tree populations with higher importance values in different *Q. acutissima* community types was relatively abundant. Time series analysis showed that in the next 20, 30, 40 and 50 years, the four tree populations with the highest importance values in the three community types showed no signs of decline. In conclusion, all three types of communities could developed sustainably, and pure forests of *Q. acutissima* showed a tendency to evolve into broadleaves mixed forest, which indicated that the further forest management of *Q. acutissima* forests should all be based on the close-to-nature forest management that follows the natural succession law. Our results might provide a theoretical basis for sustainable development and management of natural secondary of *Q. acutissima* in southern the Loess Plateau.

Key Words: *Quercus acutissima*; important value; population dynamics; time series prediction model; population stability

种群是物种共存和进化的基本单位,也是生物群落的主要组成成分^[1-2]。种群数量动态是指种群规模或密度在时空尺度上的变化,反映个体生存能力与环境因子的相互作用,是种群生态学研究的主要内容^[3-4]。其中,种群年龄结构不仅可以通过描述不同年龄组配情况,进而反映种群当前的结构状态^[5-6],而且可以揭示种群未来的动态,反映林木更新过程长短和更新速度快慢^[7]。以静态生命表中的重要参数,即期望寿命为依据制作出的期望寿命曲线既能直观的看出种群的生存质量,也可反映出种群在应对不同生境条件下的对策^[8]。基于静态生命表绘制的种群存活曲线本质是个体存活到不同阶段的概率图,通过存活曲线追踪个体在时间尺度的动态变化,可以反映种群的生命过程和生存现状^[9-10]。时间序列分析则是基于种群现状预测其未来数量动态和发展趋势,反映其稳定性及抗干扰性^[11-12]。因此,综合利用种群年龄结构分析、期望寿命曲线、存活曲线和时间序列预测等方法,有助于了解种群生存现状和发展趋势,阐明物种共存机制及群落演替规律,为种群和群落的合理利用、保护及恢复提供重要依据^[3-4]。

麻栎(*Quercus acutissima*)为桥山林区主要建群种之一,该地区的天然次生林生态系统保存相对完整且典型。多以麻栎纯林,松(油松)栎(麻栎)混交林、栎(麻栎)阔(其他阔叶树种,如,辽东栎,槲栎)混交林的形式存在,对于区域气候调节、生物多样性保护及区域生态安全维持至关重要^[13]。然而,由于初始规划不合理及经营管理措施的缺乏,该地区大面积麻栎林破坏严重,不同类型麻栎林种群内部及种间相互关系、群落演替方向均不明确。为促进麻栎次生林的恢复与重建,首先需要阐明麻栎群落中优势种群的生存现状,并通过模型预测未来较长时间内各种群的发展趋势。但目前有关该区域不同类型麻栎群落中优势种群数量动态的研究鲜有报道,这阻碍了对于群落稳定性的了解及麻栎林的可持续经营。

本文基于3种群落类型麻栎群落调查,通过绘制每一群落中重要值最高的4种树种的年龄结构、期望寿命曲线、存活曲线,同时结合时间序列预测模型分析种群数量特征,旨在揭示该区域不同麻栎群落优势种群的结构特征并预测种群及群落的演替规律,进而为桥山林区麻栎天然次生林的保护与恢复及经营管理提供依据和指导。

1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市黄陵县双龙镇北沟和王村沟流域(东经 108°91′—109°12′,北纬 35°64′—35°72′,海拔 900—1500 m)。属于子午岭林区,是黄土高原南部麻栎林分布最集中的区域。该区属典型暖温带气候区,年均温 10.2℃,最热月为 7 月(均温 21.9℃),最冷月为 1 月(均温 -4.7℃),年均降水量 683.2 mm,

集中在 5—10 月(占全年降水量的 80%)。土壤类型主要为森林褐土及灰褐土。

该区域麻栎林最初作为薪炭林,经过多年乱砍滥伐及缺乏科学管理,在 1950 年左右沦为残败次生林。林内乔木平均胸径仅为 7 cm 左右,且林分结构不合理,分布稀疏,郁闭度 60%左右。为恢复该区域麻栎林生态功能,该片区自 1965 年实施封禁,仅在 1985 年左右进行过一回轻度间伐(强度约为 20%),主要措施是去劣留优:在伐桩萌生丛群中保留优良个体;清除藤本和劣质个体^[14]。

麻栎林为桥山林区的主要林型,约占总森林覆盖面积的 60%,主要以 3 种群落类型存在于该区域,分别为麻栎纯林(PF),松(油松)栎(麻栎)混交林(QPF)、栎(麻栎)阔(其他阔叶树种,如,辽东栎、槲栎)混交林(QBF)。其中,麻栎在 PF 群落中占据绝对优势,约占乔木总数量的 90%,狼牙刺(*Sophora davidii*)为该群落中主要灌木。QBF 中除麻栎外,辽东栎(*Q. wutaishansea*)和槲栎(*Q. aliena*)也是主要的冠层树种,同时伴生茶条槭(*Acer ginnala*)、杜梨(*Pyrus betulifolia*)、白桦(*Betula papyrifera*)等,胡枝子(*Lespedeza bicolor*)是最主要的林下灌木。麻栎及油松(*Pinus tabulaeformis*)在 QPF 中占据主导地位,约占乔木总数的 80%,该林型中主要灌木为南蛇藤(*Celastrus orbiculatus*)。针叶藁草(*Carex onoei*)在 3 种麻栎林中的草本层占据主要地位^[14]。

2 研究方法

2.1 样地设置

前期通过对桥山林区天然次生麻栎林的充分踏查,于 2018 年 7—8 月,采用典型选样的方法,在林相整齐,麻栎分布较为集中的区域分别设置 20 m×30 m 的 PF, QBF, QPF 样地各 4 块。保证所有样地坡度、坡向、郁闭度相似,且每个样地间隔>1 km,样地基本信息及设置方法在我们之前的研究中被报道^[13–15]。

2.2 样地调查

乔木调查:对所有样地内胸径大于 4 cm 的乔木每木检尺,并记录其坐标。同时记录树种名称,使用直尺、胸径尺测定冠幅、胸径,使用激光测高仪测定树高及第一活枝下高。

乔木树种幼苗幼树调查:在灌木及草本样方中,对样方内乔木树种幼苗幼树进行每木检尺,测定并记录每一个体的种名、株高、冠幅、当年新梢长度。以三个样方平均数推算所在样地的乔木幼苗幼树相关参数。

灌木及草本调查:在灌木及草本样方中,对样方内每一株灌木、草本物种进行测量,记录其种名、基径、冠幅、个体数及盖度。

物种频度调查:于 1 m×20 m 样方带内,凡乔木、灌木、草本个体冠幅投影到样方内,算为存在 1,否则为不存在,记为 0,然后统计频度和相对频度。

2.3 物种重要值

$$\text{乔木层重要值} = (\text{相对显著度} + \text{相对密度} + \text{相对频度}) / 3$$
$$\text{灌木层重要值} = (\text{相对盖度} + \text{相对密度} + \text{相对频度}) / 3$$
$$\text{草本层重要值} = (\text{相对盖度} + \text{相对密度} + \text{相对频度}) / 3$$

优势乔木树种的认定根据重要值的大小确定。文中物种重要值有关数据已发表^[13]。根据先前研究,在 PF 中重要值最高的四种乔木为:麻栎、辽东栎、茶条槭、杜梨。在 QBF 中重要值最高的四种乔木为:麻栎、辽东栎、槲栎、白桦。在 QPF 中重要值最高的四种乔木为:麻栎、油松、辽东栎、槲栎。

2.4 种群年龄结构划分

不同麻栎群落类型重要值较高的个别树种木材材质较为紧密,如栎类、油松,使用生长锥难以获取完整树芯,故无法确定其年龄。据前人研究,通过对植物种群每一植株的树高(苗高)及胸径(地径)的测量,可以用于年龄结构确定,从而反映种群动态结构。由于各树种生长速度及对资源分配策略不同,因此不同种群采用不同的年龄结构划分标准^[16–17]。本研究中,不同乔木种群根据各自生活史特点,采用不同的径级结构代替年龄结构的方法,探究不同麻栎群落类型中高重要值树种种群结构特征。

2.4.1 栎类树种种群年龄结构

由于本文中出现的辽东栎、槲栎与麻栎为同属植物,因此使用同一方法以确定其年龄结构。将高

度(H) ≤ 50 cm 划分为 I 龄级, $50 \text{ cm} < H \leq 100$ cm 为第 II 龄级, $H > 100$ cm 且胸径(DBH) < 4 cm 为第 III 龄级, $4 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 8$ cm 为第 IV 龄级, 从第 IV 龄级开始, DBH 每增加 4 cm 为一个龄级, 共划分为 10 个龄级。将同一群落类型中各个样地的栎类树种个体数通过龄级划分的形式进行合并, 用于表征不同栎类树种的种群年龄结构。具体原理和方法详见参考文献^[14-15]。

2.4.2 白桦种群年龄结构

参考前人研究, 将白桦种群划分为 10 个龄级, DBH ≤ 4 cm 为第 I 龄级, $4 \text{ cm} < \text{DBH} \leq 8$ cm 为第 II 龄级, DBH 每增加 4 cm 为一个龄级, 以此类推, 直至第 X 龄级^[18-19]。将同一群落类型中不同样地的白桦个体数分龄级合并, 用于表征白桦的种群年龄结构。

2.4.3 茶条槭种群年龄结构

根据茶条槭生活史特点及参考前人研究, 可将茶条槭种群划分为 10 个龄级, $H < 130$ cm 且 DBH ≤ 4 cm 划为第 I 龄级, $4 \text{ cm} < \text{DBH} \leq 8$ cm 为第 II 龄级, 之后按胸径大小, 每增加 4 cm, 划分一个径级, 直至第 X 龄级^[20]。将同一群落类型中不同样地的茶条槭个体数分龄级合并, 用于表征茶条槭的种群年龄结构。

2.4.4 杜梨种群年龄结构

根据杜梨生活史特点并参考其他学者的研究, 可将杜梨种群划分为 10 个龄级, $H < 33$ cm 为第 I 级, $H < 66$ cm 且 DBH < 2 cm 为第 II 龄级, 之后按胸径, 每级间隔 2 cm, 划分一个龄级^[21]。将同一群落类型中不同样地的杜梨个体数分龄级合并, 用于表征杜梨的种群年龄结构。

2.4.5 油松种群年龄结构

根据油松生活史特点, 将 $H \leq 50$ cm 划分为 I 龄级, $50 \text{ cm} < H \leq 100$ cm 为第 II 龄级, $H > 100$ cm 且胸径(DBH) < 5 cm 为第 III 龄级, $5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10$ cm 为第 IV 龄级, 之后按照胸径每增加 5 cm 为一个龄级, 共划分为 10 个龄级^[22]。将同一群落类型中不同样地的油松个体数分龄级合并, 用于表征油松的种群年龄结构。

2.5 存活曲线及期望寿命曲线的编制

存活曲线是以时间间隔为横坐标, 以生命表中标准化的存活数为纵坐标, 绘制成的具有反映种群生命过程中存活个体数的曲线。期望寿命曲线可反映该种群的生存质量^[23-24]。具体计算公式如下:

$$e_x = \frac{\sum_{x=0}^n (l_x + l_{x+1}) / 2}{(a_x / a_1) \times 1000}$$

式中, x 为龄级, 通过对各乔木物种的径级结构划分所得; l_x 为第 x 龄级个体标准化存活数量(标准化系数为 1000); a_x 为第 x 龄级各物种个体存活数量; e_x 第 x 龄级该物种全部个体期望寿命。

2.6 种群数量动态的时间序列预测模型

该预测模型如下^[24]:

$$M_t = M_{t-1} + \frac{x_t - x_{t-n}}{n}$$

式中, M_t 为第 n 周期的移动平均, 也可称为第 n 个观测值在 t 时刻的平均值; t 为龄级; x_t 为在 t 龄级时样地内个体存活数量; n = 预测时间/10。

2.7 数据分析

将不同群落类型中各种群结构特征参数以样地为单位进行统计, 并将同一群落类型中 4 块样地的数据进行整合, 后取平均值作为数据。采用 Excel 2013 软件统计不同群落中各种群的年龄结构并计算其期望寿命。所有图形均使用 Origin 9.1 进行绘制。

3 结果与分析

3.1 不同群落类型重要乔木年龄结构

年龄结构分析揭示了种群的生存现状和发展趋势。不同类型麻栎林群落中重要值最高的 4 个乔木树种

的种群年龄结构呈反“J”型曲线,表现为增长型种群(图1);然而,不同树种个体存活数在不同龄级相差较大。在PF中,麻栎个体数量在各龄级均最高,说明该群落发展过程中麻栎始终是最主要树种。4种树种均表现为幼苗幼树数量多于大树数量;同时,在第Ⅲ龄级观察到较为丰富的杜梨幼树,说明未来如保持现有的经营策略,不进行过多的人为干预,该群落可能发展为混交林;QBF中,4种树种幼苗幼树(I—Ⅲ龄级)个体数量表现为麻栎略大于辽东栎、槲栎、白桦,中、高龄级(Ⅳ—X龄级)个体数量差别不大,说明该群落无需过多人为经营;在QPF中,尽管油松幼苗(I龄级)数量低于麻栎,但Ⅲ—V龄级油松个体数量明显高于麻栎,说明该群落内油松种群具有足够的后续资源,具有较好的发展潜力。

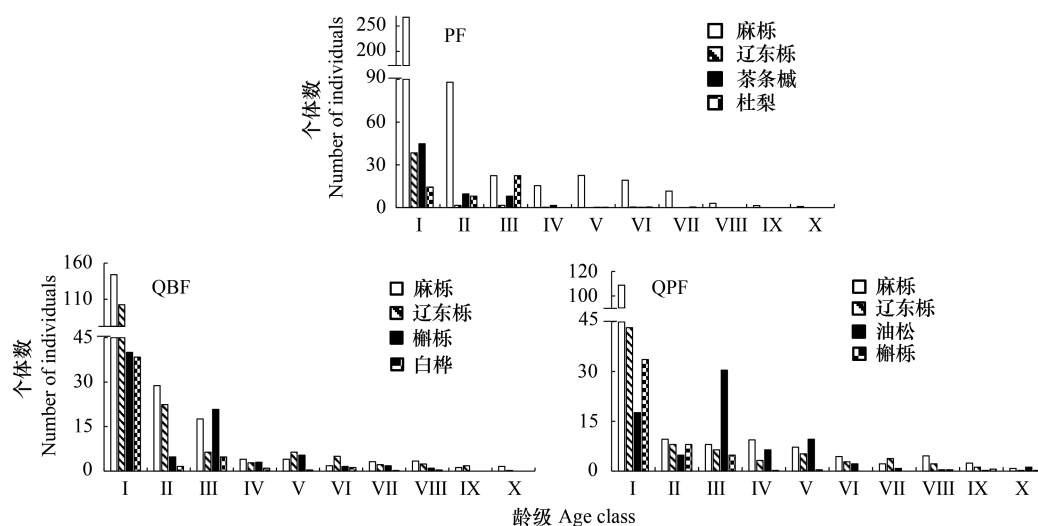


图1 不同群落类型重要乔木种群年龄结构图

Fig.1 Age class of important arbor in different community types

PF: 麻栎纯林; QBF: 栎阔混交林; QPF: 松栎混交林. I: 1龄级; II: 2龄级; III: 3龄级; IV: 4龄级; V: 5龄级; VI: 6龄级; VII: 7龄级; VIII: 8龄级; IX: 9龄级; X: 10龄级

3.2 不同群落类型重要乔木期望寿命曲线

期望寿命曲线不仅可以反映出种群的生存质量,还可以用于评估种群的生存能力。PF群落中,总体来说,麻栎的期望寿命值最高,说明麻栎种群生存质量最好(图2);大树阶段(VIII—X龄级)辽东栎、杜梨、茶条槭的期望寿命值均为0,说明辽东栎、杜梨、茶条槭种群在大树阶段并不存在,然而, I—II及V—VI龄级杜梨种群表现出最高期望寿命值,说明此阶段杜梨的生存质量最好,有可能在PF群落中占据更重要的生态位。QBF中,在幼苗到小树阶段,各树种期望寿命最大值和最小值交替出现(图2),说明4个树种在前期均有较高的生存质量,大树阶段以麻栎和辽东栎期望寿命值最高,且差异不大,说明该群落趋于稳定;在QPF中,麻栎的期望寿命值全龄级趋于平稳,处于第II龄级的油松和第IV龄级的槲栎期望寿命值最高(图2),这表明在松栎混交林中,槲栎和油松种群的生存能力较强,生存质量较高,如不进行多余的人为干预,则这两种群在松栎混交林中的重要值可能会更高。

3.3 不同群落类型重要乔木存活曲线

种群未来发展趋势由存活曲线直观地展示,各群落中重要乔木种群存活曲线皆为标准的Deevey-III型,PF中的杜梨种群及QBF中的槲栎种群除外。在PF群落中,在II—III龄级时杜梨种群存活量明显高于其他种群,但高龄级时最少。说明该种群在III龄级后存在瓶颈,自然状态下较难成为优势种。可加以适当的人工抚育及合理的管理措施,为杜梨生长提供资源及空间,以将纯林向阔叶混交林培育(图3);在QBF中,尽管III—V龄级槲栎个体数量最多,但高龄级仍以麻栎为主,说明麻栎相较于其他种群具有明显的竞争优势,无需过多的人为干预(图3);在QPF中,II—VI龄级个体数量均以油松最多,X龄级大树也以油松为主,说明群落

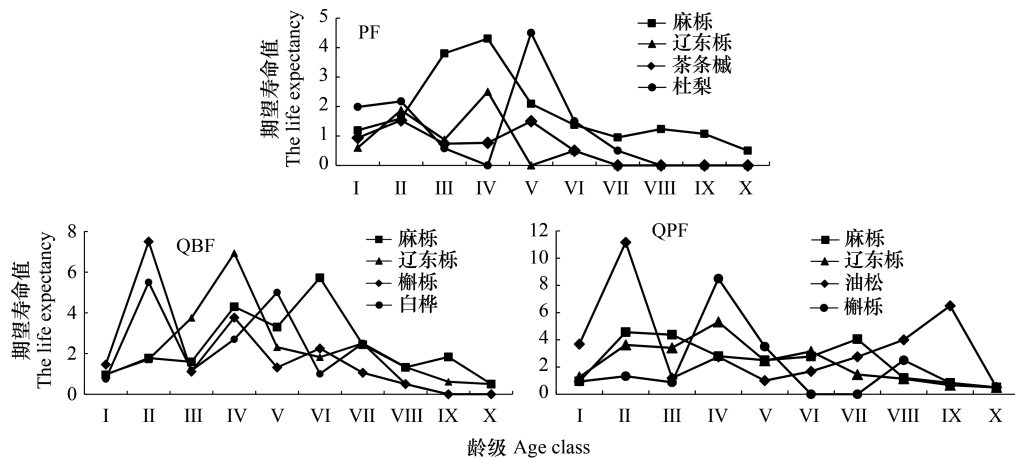


图2 不同群落类型重要乔木期望寿命曲线

Fig.2 The life expectancy curve of important arbor in different community types

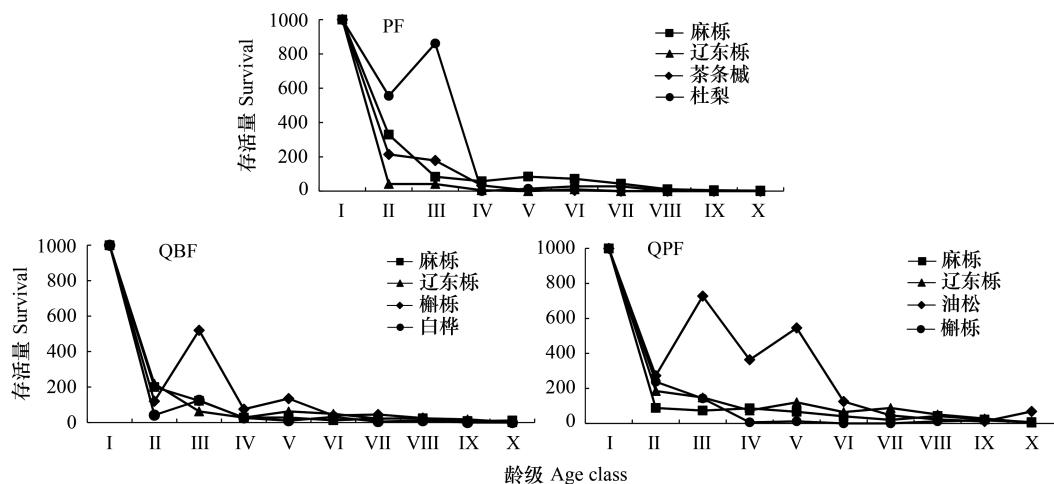


图3 不同群落类型重要乔木存活曲线

Fig.3 Survivor ship curve of important arbor in different community types

内有充足的中龄级个体储备用于油松种群的后继发展,但仍应注重油松幼苗的生存(图3)。

3.4 不同群落类型重要乔木种群时间序列预测

以四种重要乔木种群各龄级株数为原始数据,按照一次平均推移法预测各龄级在未来20年、30年、40年及50年后的变化趋势。PF群落中,麻栎、辽东栎和茶条槭种群随着龄级的增加,个体数量呈依次递减的趋势(图4),但幼龄数量丰富。时间序列分析还表明,杜梨种群在Ⅲ龄级个体数量呈现峰值,说明随着时间的推移,该物种可能成为麻栎纯林另一优势树种。QBF中,麻栎、辽东栎和白桦种群的株数峰值与PF群落中的麻栎、辽东栎及茶条槭的变化规律基本一致,即种群幼苗个体数量充足,且有相当数量的老龄个体(图4),说明麻栎阔叶混交林中这3种群趋于稳定。此外,虽然时间序列分析的结果表明槲栎个体在Ⅱ龄级时较少,但其在Ⅲ龄级的个体数量充足,且中老龄株数也随着时间的推移逐渐增加,未来应注意槲栎种群在QBF群落中的更新,以保证该种群的稳定。QPF群落中,麻栎、槲栎和辽东栎幼苗数量均较为丰富,同时具有一定高龄级个体(图4),说明松栎混交林中3种阔叶树种均具有自我更新潜力,在自然恢复条件下,这些种群的个体数量会逐步增加,使该群落更加稳定;时间序列分析表明,油松个体数量虽然在Ⅱ龄级时不足,但其在Ⅲ龄级的个体数量足以弥补Ⅱ龄级的缺失,这并不会影响油松种群的发展趋势,并且,油松种群个体数量在高龄级时仍

然占据优势,这说明未来油松可能在该群落中的重要值会更高。

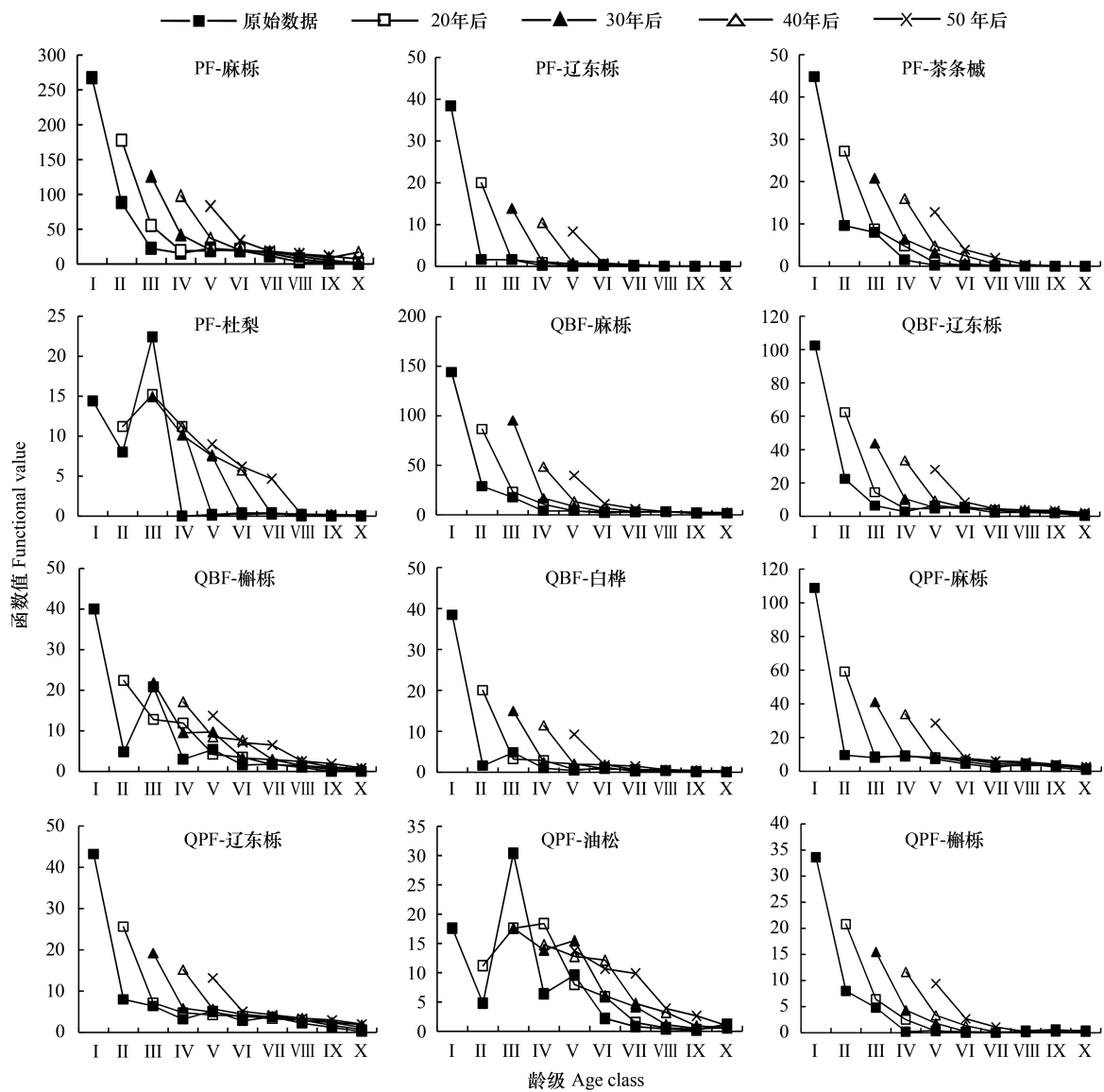


图 4 不同群落类型重要乔木种群时间序列预测
Fig.4 Time sequence prediction of important arbor in different community types

4 讨论

4.1 种群基本特征

桥山林区不同类型麻栎群落中重要物种种群数量动态分析表明,各优势种群年龄结构均呈倒“J”型;低龄级个体数较多,中老龄个体数量相对较少,属于增长型种群。此外,种群将随着时间的推移趋于稳定。种群年龄结构在不同群落中的变化趋势具有差异^[25-26]。在 PF 群落中,4 个优势种群总体趋于稳定。麻栎、辽东栎、茶条槭种群从幼苗到幼树阶段个体数量呈明显单调下降趋势,且期望寿命值和存活量降幅大,说明幼苗阶段是麻栎纯林群落这 3 种优势种群发展最敏感阶段;而杜梨种群在幼苗阶段到幼树阶段呈现增长趋势,说明此阶段杜梨种群具有发展趋势,且该种群发展的敏感阶段在幼树阶段;在 QBF 群落中,各个优势树种均储备了较为丰富的幼龄个体,且各种群期望寿命值差异不大,说明该群落中各种群结构较为稳定,如不进行大规模

人为扰动,该群落可持续发展;QPF 群落中,幼树阶段油松个体数量及期望寿命值高于其他 3 个优势种群,可以弥补其在幼苗阶段个体的缺失。存活曲线表明,QPF 群落中油松的存活量在各龄级均最高,尤其在幼树阶段,这是由于油松树冠结构较其它阔叶树种更加狭窄,导致更多的光照及雨水进入 QPF 群落中,所形成的环境异质性致使油松幼苗具有更加优越的生长环境,因此,在该群落中,油松未来的重要值可能会进一步提升。此外,虽然各群落由于不同的物种结构导致了环境异质性,但各群落优势种群的存活曲线基本属于 Deevey-III 型,属于进展型种群,即早期个体死亡率高,进入生理衰退年龄后,死亡率趋于稳定,这种趋势说明种群具有较强的延续性。对不同群落中优势物种在未来 20、30、40 和 50 年后时间序列预测结果可表明,纯林未来有向阔叶混交林演化的可能,混交林种群结构均趋于稳定,种群个体数量、期望寿命值和存活量均呈现幼龄个体高于老龄个体的趋势,说明有足够的后续资源维持种群稳定。要提高桥山林区麻栎天然次生林的生态功能并实现其可持续发展,需要对现存的林分实行严格的保护,并进行合理抚育,促进多个优势种群共同发展,麻栎林将得以更好的延续。

4.2 种群稳定性

种群年龄结构和期望寿命曲线以及对种群时间序列预测反映种群的基本数量动态,是种群生物学特征的直观体现。本研究中麻栎种群的数量动态特征与其他研究对辽东栎、杜松等种群的描述非常相似^[25-26]。这是由于这些树种相似的生物学特性:均为喜光、长寿、质硬的木本植物。此外,种群所处的环境因素也会影响种群数量动态和稳定性。桥山林区的麻栎林在 1950—1960 年前经过度砍伐且未经管理后沦为残败次生林,经过多年封禁,尽管有研究表明其生态功能正在逐渐恢复^[13-15],但我们的研究发现该地区麻栎林仍存在种群结构不合理的问题。鉴于麻栎生长对抚育措施敏感,我们建议未来应加强麻栎林的管理,如采取合理的间伐,调整林分结构,促进目标种群更新,以发挥更大的水土保持和生态改善功能,使桥山林区麻栎林得以延续^[27-28]。PF 中,尽管幼苗数量较多,但阔叶树郁闭度较高,林内光照条件较差,导致幼苗死亡率较高,麻栎以外的其他种群更新不良^[29-30]。通过改变林内环境条件,如在冠层开辟林窗^[31],待落种后人为扰动地下凋落物以促进种子萌发^[32],适当进行人为抚育,间伐部分被压木并进行砍灌^[33],以助于其他种群种子萌发和幼苗定居。总的来说,在 PF 群落中,4 种优势种群数量皆呈稳定的增长趋势。意味着这些种群皆能完成自我更新,群落稳定性较强,且经过适当人为干扰后,纯林群落有成为混交林的可能。QBF 中种群更新和群落发展情况与 PF 类似。QPF 群落中,尽管各优势种群幼龄个体数量少于其他两种群落类型,但其死亡率皆较低,这可能是由于油松树冠相对较窄,松栎混交林冠层结构更合理,有充足的光照进入林地,促进了林内幼苗的更新^[34]。因此,维持种群可持续性的关键是让种群具有良好的更新,即为种子萌发、幼苗及幼树的生长创造适宜条件^[34-35]。现阶段,桥山林区麻栎林皆为生殖能力较为旺盛的中龄林,应充分利用麻栎群落的这一特征,采取间伐、地被物扰动等抚育措施,促进天然次生林稳定持续更新。

4.3 对黄土高原南部麻栎次生林恢复的启示

次生林的自然恢复过程,本质上是森林群落的自然演替动态过程。不同演替阶段表现出更新幼苗幼树的组成结构、分布密度与格局的动态变化。因此,天然更新,尤其是木本植物幼苗幼树的数量动态,直接影响种群的发展,并最终可能影响次生林群落演替和可持续发展。本研究结果表明,桥山林区麻栎纯林下乔木幼苗幼树种类较多且数量丰富,但在中高龄级阶段其他种群的优势不明显,这一方面可能是由于纯林内荫蔽的生境抑制了其他树种的生长,另一方面麻栎生长旺盛且在群落内优势较大,使其他树种很难更新,进而导致了难以改变的单一群落结构。但我们的研究提示麻栎纯林建群种的种群配置是可以改变的。针对幼龄阶段各种群更新死亡率高的问题,建议通过合理经营,加强对幼龄个体生存环境的改善,以提高其生存质量,在保证麻栎林相对稳定性的基础上优化群落结构。同时,现阶段桥山林区麻栎林多为中龄林或近熟林,为森林间伐提供了可行条件。间伐应考虑不同群落的特点,遵循近自然经营法,避免不当间伐导致成年个体减少,产种量下降,阻碍种群恢复。具体而言,针对麻栎纯林群落,应实行适度间伐或开辟林窗,配合对地被物的扰动,使林下不同种群的幼苗均能得到更好的生存条件,以提高其存活率,促进幼苗更新,使该林分发展为结构更为稳

定,生物多样性更高的混交林。现存的混交林群落结构较稳定,混交树种种群有一定的更新能力,在 QBF 群落中,应对乔木层“弱、病、残、枯”及非目的性树种进行适当间伐,并及时进行砍灌;在 QPF 中,应在落种后入冬前对地被物进行适当扰动,使油松种子可以更大面积的接触土壤或埋于土壤之中,提高种子萌芽率,同时保护幼树幼苗,为其定居及生长创造有利条件,以增加 QPF 群落的混交度。

本研究采用时间序列模型预测种群未来发展趋势,但外界环境干扰导致种群结构被破坏时,该模型对种群发展趋势的预测便会产生偏差。因此,为使种群持续稳定发展,并保证本研究提出的森林管理措施的合理性和可行性,建议加强对麻栎林的保护,严厉打击乱砍滥伐,避免因干扰过度破坏幼苗导致高龄级个体数量锐减、局部中断甚至衰退。未来还应加强对种群更新和群落稳定性的遗传和生理机制的研究,以期更准确的预测气候变化背景下黄土高原南部桥山林区麻栎林种群动态和群落演替趋势,进而指导该地区次生林的保护与恢复。

5 结论

本研究通过对不同群落类型中 4 种重要乔木种群进行种群结构研究并对各种群进行时间序列预测,旨在揭示黄土高原南部桥山林区麻栎林种群动态及群落演替趋势。通过对各种群的年龄结构分析发现,种群个体数量在低龄级居多,高龄级个体数量较少,呈倒“J”型曲线分布。期望寿命曲线表明,不同群落中各种群生存能力皆较好,但 PF 中的辽东栎、杜梨及茶条槭种群生存能力较差。不同群落各种群存活曲线皆呈 Deevey-III 型。通过时间序列模型分析,在未来 20、30、40 和 50 年中,由于低龄级个体数量丰富,不同群落中各种群趋于稳定,应遵循近自然经营法,无需过多人为干扰。

参考文献 (References):

- [1] 张文辉, 祖元刚. 濒危种裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照. 植物生态学报, 1999, 23(1): 76-86.
- [2] 金慧, 赵莹, 尹航, 秦立武, 刘丽杰, 王超, 贾翔, 李冰岩. 长白山濒危植物牛皮杜鹃 (*Rhododendron chrysanthum*) 种群数量特征与动态分析. 生态学报, 2017, 36(11): 3123-3130.
- [3] 王春晖, 陈昕, 王本忠, 徐展宏. 湖南高望界国家级自然保护区雪峰山梭罗种群结构与动态特征. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2022, 46(03): 57-64.
- [4] 陈列. 长白山阔叶红松林主要树种种群结构及其林木径向生长对气候响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [5] 张晓鹏, 于立忠, 杨晓燕, 黄佳琪, 殷有. 辽东山区天然更新红松幼苗种群结构与动态. 应用生态学报, 2022, 33(2): 289-296.
- [6] 董溪. 濒危植物短叶黄杉种群结构动态与系统发育分析[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2021.
- [7] 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.
- [8] 张维, 焦子伟, 任艳利, 杨允菲, 李建东. 新疆野核桃自然保护区不同坡向野核桃种群生命表与波动周期. 西北植物学报, 2015, 35(6): 1229-1237.
- [9] 李辛雷, 孙振元, 李纪元, 殷恒福, 范正琪, 徐翊, 罗建. 濒危植物杜鹃红山茶种群结构和动态变化. 植物资源与环境学报, 2018, 27(2): 19-25.
- [10] Holeska J, Saniga M, Szwagrzyk J, Dziedzic T, Ferenc S, Wodka M. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. European Journal of Forest Research, 2007, 126(2): 303-313.
- [11] Armesto J J, Casassa I, Dollenz O. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. Vegetatio, 1992, 98(1): 13-22.
- [12] Harcombe P A. Tree life tables. BioScience, 1987, 37(8): 557-568.
- [13] 张维伟, 薛艳艳, 杨斌, 赵忠. 桥山林群落结构特征与物种多样性相关关系分析. 生态学报, 2019, 39(11): 3991-4001.
- [14] 张维伟. 黄土高原南部桥山林区麻栎群落结构特征研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [15] 张维伟, 赵忠, 刘金良, 邓平. 桥山林区 3 种麻栎群落类型的种群动态与幼苗特征. 林业科学, 2021, 57(7): 1-10.
- [16] 高贤明, 王巍, 杜晓军, 马克平. 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义. 植物生态学报, 2001, 25(6): 673-678.
- [17] 陈科屹, 张会儒, 雷相东. 天然次生林蒙古栎种群空间格局. 生态学报, 2018, 38(10): 3462-3470.
- [18] 薛瑶芹, 张文辉, 何景峰. 黄龙山白桦种群结构及其时间序列预测分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(12): 121-128.

- [19] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 海龙, 张雷, 张胜利, 徐鹏雁. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.
- [20] 王祎玲, 张钦弟, 郝晓杰, 闫桂琴. 山西七里峪茶条槭的种群结构与空间分布格局. 西北植物学报, 2012, 32(5): 1027-1035.
- [21] 韩恩贤, 赵辉, 罗伟祥. 黄土高原杜梨生长调查分析. 陕西林业科技, 2001(4): 16-19.
- [22] 赵阳, 曹秀文, 李波, 齐瑞, 曹家豪, 陈学龙, 杨萌萌, 陈林生. 甘肃南部林区4种天然林种群结构特征. 林业科学, 2020, 56(9): 21-29.
- [23] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [24] 张文辉. 裂叶沙参种群生态学研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 63-114. 1998.
- [25] 张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. 生物多样性, 2004, 12(3): 361-369.
- [26] 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 生态学杂志, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [27] 张亚芳, 李登武, 王梅, 刘盼. 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态. 林业科学, 2015, 51(2): 1-10.
- [28] 张小鹏. 抚育间伐对华山松人工林生长及其天然更新的影响研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [29] 高云昌, 张文辉, 何景峰, 王晋堂. 黄龙山油松人工林间伐效果的综合评价. 应用生态学报, 2013, 24(5): 1313-1319.
- [30] 杨旭, 杨志玲, 雷斌, 陈慧, 麦静. 濒危植物凹叶厚朴幼苗更新及环境解释. 林业科学, 2013, 49(12): 36-42.
- [31] Alexander H D, Mack M C. Gap regeneration within mature deciduous forests of Interior Alaska: implications for future forest change. Forest Ecology and Management, 2017, 396: 35-43.
- [32] Gavinet J, Prévosto B, Bousquet-Melou A, Gros R, Quer E, Baldy V, Fernandez C. Do litter-mediated plant-soil feedbacks influence Mediterranean oak regeneration? A two-year pot experiment. Plant and Soil, 2018, 430(1): 59-71.
- [33] Owings C F, Jacobs D F, Shields J M, Saunders M R, Jenkins M A. Individual and interactive effects of white-tailed Deer and an exotic shrub on artificial and natural regeneration in mixed hardwood forests. Aob Plants, 2017, 9(4): plx024.
- [34] 郭华, 王孝安. 黄土高原子午岭人工油松林冠层特性研究. 西北植物学报, 2005, 25(7): 1335-1339.
- [35] 贺一鸣, 李青丰, 贺晓, 樊如月, 段茹晖, 刘洋. 环境因子对蒙古莠种子萌发及幼苗建成的影响. 生态学报, 2018, 38(13): 4724-4732.