

DOI: 10.5846/stxb202206261819

陶琼, 缪宁, 杨玉婷, 李茂萍, 薛盼盼, 岳喜明. 川西亚高山天然林岷江冷杉的更新结构与数量动态. 生态学报, 2023, 43(10): 4109-4120.

Tao Q, Miao N, Yang Y T, Li M P, Xue P P, Yue X M. Regeneration structure and dynamics of Minjiang fir in four typical natural forest types in subalpine area in western Sichuan, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4109-4120.

川西亚高山天然林岷江冷杉的更新结构与数量动态

陶 琼, 缪 宁*, 杨玉婷, 李茂萍, 薛盼盼, 岳喜明

四川大学生命科学学院, 教育部生物资源与生态环境重点实验室, 成都 610065

摘要: 岷江冷杉 (*Abies fargesii* var. *faxoniana*) 的天然更新是川西亚高山地区天然次生林生态恢复的关键。为揭示川西亚高山 4 种典型天然林林型 (杜鹃-岷江冷杉林、箭竹-岷江冷杉林、红桦-岷江冷杉林和红桦林) 中岷江冷杉的更新结构及其幼龄植株的生存过程, 基于 4 块 1 hm² 样地的调查, 通过单因素方差分析和多重比较对比不同林型中岷江冷杉的更新结构和更新质量; 通过对数回归建立了岷江冷杉幼龄植株高度与年龄间的关系; 通过建立幼龄植株的静态生命表、绘制存活曲线和计算数量动态指数分析其生存特征和存活瓶颈期。结果表明: 4 种林型中岷江冷杉的更新质量和幼龄植株存活状态依次为杜鹃-岷江冷杉林 > 红桦林 > 红桦-岷江冷杉林 > 箭竹-岷江冷杉林。各林型中岷江冷杉幼龄植株的死亡率与相邻龄级间的个体数量动态 (V_n 指数) 随龄级增加的波动大。综合死亡率与 V_n 指数的龄级差异, 杜鹃-岷江冷杉林和箭竹-岷江冷杉林中幼龄植株存活的年龄瓶颈期分别为第 21—25 年 (树高 0.66—1.04 m) 和第 11—15 年 (树高 0.46—0.73 m); 红桦-岷江冷杉林和红桦林中幼龄植株存活的年龄瓶颈期分别为第 16—20 年 (树高 0.60—0.89 m) 和第 11—15 年 (树高 0.19—0.40 m)。本研究通过比较川西亚高山 4 种典型天然林中岷江冷杉的更新结构及其幼龄植株数量动态, 揭示了各林型中岷江冷杉的更新质量, 探明了制约幼龄植株存活的瓶颈阶段。本研究可为川西亚高山天然林中岷江冷杉更新的抚育和管理提供技术支撑。

关键词: 岷江冷杉; 更新; 存活瓶颈; 静态生命表; 结构动态

Regeneration structure and dynamics of Minjiang fir in four typical natural forest types in subalpine area in western Sichuan, China

TAO Qiong, MIAO Ning*, YANG Yuting, LI Maoping, XUE Panpan, YUE Ximing

College of Life Sciences, Sichuan University/Key Laboratory of Bio-resource and Eco-environment of Ministry of Education, Chengdu 610065, China

Abstract: The natural regeneration of Minjiang fir (*Abies fargesii* var. *faxoniana*) plays an important role in the forest ecology restoration in the subalpine region of western Sichuan Province. Previous studies on the regeneration of Minjiang fir have mainly focused on the density of seedlings in different forest types, the effects of bamboo abundance and temperature increase on seedlings, spatial association analysis between young individuals and dominant species trees of different diameter classes, regeneration dynamics in the treeline ecotone, etc. However, comparative studies on the regeneration structure, regeneration quality of Minjiang fir, and the survival bottleneck periods of young Minjiang fir between primary forest with Minjiang fir as the dominant species and natural secondary forest after logging are rare. Therefore, the objective of this study was to reveal the size-class structure, regeneration quality of Minjiang fir and the age structure, quantitative dynamics, and development trend of the young Minjiang fir population in four typical natural forest types (*Rhododendron*-Minjiang fir forest, *Fargesia*-Minjiang fir forest, *Betula albosinensis*-Minjiang fir forest, and *B. albosinensis* forest) of the subalpine forest in western Sichuan. Based on four 1 hm² plots for each forest type, we analyzed the size-class structure, regeneration quality, and survival bottleneck stages of young Minjiang fir in the four forest types by height-age regression

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31200477, 31770490)

收稿日期: 2022-06-26; 采用日期: 2023-02-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: miaoning@scu.edu.cn

models, the crude density of regeneration, stationary life table, survival curve, and dynamic quantization of age structure. The results showed that the order of regeneration quality and survival status of Minjiang fir in the four forest types was *Rhododendron*-Minjiang fir forest, *B. albosinensis* forest, *B. albosinensis*-Minjiang fir forest, and *Fargesia*-Minjiang fir forest. The mortality and dynamic index of the population age structure (V_n index) of the young Minjiang fir population fluctuated greatly with the increasing age of young Minjiang fir. The results of the mortality and the V_n index showed the survival bottleneck stages for the growth of the young Minjiang fir in the *Rhododendron*-Minjiang fir forest and *Fargesia*-Minjiang fir forest were from the ages of 21 to 25 (tree heights of 0.66—1.04 m) and the ages of 11 to 15 (tree heights of 0.46—0.73 m). The survival bottleneck stages for the growth of the young Minjiang fir were from the ages of 16 to 20 (tree heights of 0.60—0.89 m) and the ages of 11 to 15 (tree heights of 0.19—0.40 m), respectively, in the *B. albosinensis*-Minjiang fir forest and *B. albosinensis* forest. By comparing the regeneration structure and quantitative dynamics of young Minjiang fir, we revealed the regeneration quality of Minjiang fir and explored the age bottleneck and height bottleneck stages that critically constrain the survival of Minjiang fir in the four typical forest types. Our findings provide support for the targeted care and management of young Minjiang fir individuals in subalpine natural forests of western Sichuan Province.

Key Words: *Abies fargesii* var. *faxoniana*; regeneration; survival bottleneck; stationary life table; structural dynamics

川西岷江上游的亚高山天然林是成都平原的重要水源地和生态屏障,在长江经济带发展和国家生态安全构建中具有重要作用^[1]。20 世纪 50 年代到 1998 年期间,川西亚高山林区内以冷杉(*Abies* spp.)和云杉(*Picea* spp.)为优势树种的原始暗针叶林被大面积采伐,随后在采伐迹地上发生了人工更新和天然更新^[2]。1998 年以来,林区相继实施了天然林资源保护、退耕还林等生态工程,全面实施了禁伐封育。经历近 50 年的自然恢复与人工更新,逐渐形成了不同林龄的人工林、天然次生的针阔混交林(如桦木-岷江冷杉林)、次生阔叶林(如桦木林)、人工林及天然林的混交林和残留的原始暗针叶林(如杜鹃-岷江冷杉林和箭竹-岷江冷杉林)镶嵌分布的景观格局^[3-4]。岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)为该区原始暗针叶林的主要优势种,其天然更新是川西亚高山次生林自然恢复的关键^[5]。

不同森林类型的立地条件以及群落结构差异使得岷江冷杉的更新状况或质量表现各异^[5]。研究表明,在卧龙的华西箭竹(*Fargesia nitida*)-岷江冷杉原始林中,岷江冷杉在幼树阶段的死亡密度最高^[6];在桦木-岷江冷杉原始林中岷江冷杉的天然更新良好,种群大体呈增长型^[7-8]。在王朗的岷江冷杉原始林中岷江冷杉幼苗个体丰富,种群结构为增长型^[9];岷江冷杉老龄林中,岷江冷杉幼苗在基径 0.7—0.8 cm 时处于关键和敏感阶段^[10]。在米亚罗林区对比藓类和箭竹岷江冷杉林型之间的天然更新发现,该区藓类林型的岷江冷杉天然更新优于箭竹林型^[5]。以往对岷江冷杉的更新状况的研究多集中在原始林或者次生林中,对原始林与天然次生林间岷江冷杉更新状况的比较研究较少^[5]。

以往对岷江冷杉更新的研究主要包括林窗更新^[10-13]、箭竹(*Fargesia* spp.)对其更新的影响^[6,13-17]、幼苗根系生物量^[18]、增温对幼苗生长的影响^[19-23]、不同径级优势种对其幼龄个体空间分布的关联分析^[24-27]、林线交错带内的更新动态^[28]等。生命表与存活曲线分析可以反映其存活状态,结合结构动态量化分析可以进一步分析种群受干扰状况及其变化趋势^[10],对岷江冷杉幼龄植株更新结构和数量动态的研究有利于揭示其存活瓶颈期和存活数量变化趋势。然而,以往关于不同林型之间岷江冷杉更新质量以及幼龄植株存活瓶颈期的对比研究则鲜见。

因此,本研究以川西亚高山 4 种典型天然林(杜鹃-岷江冷杉林、箭竹-岷江冷杉林、红桦-岷江冷杉林和红桦林)为研究对象,分析各林型中岷江冷杉的更新结构与数量动态,明确 4 种林型的更新质量以及制约岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈阶段,以期探索川西亚高山不同林型天然林中促进岷江冷杉更新的经营管理技术提供参考和依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于川西阿坝州理县米亚罗林区(31°24'—31°55' N, 102°35'—103°4' E), 地处青藏高原向四川盆地过渡的高山峡谷区, 海拔 2200—5500 m, 坡度多在 30°以上。米亚罗林区的森林状况和经营历史, 在整个川西林区具有典型性和代表性^[29]。本区地处青藏高原气候区, 冬寒夏凉。年均气温约 9℃, 年降水量 700—1000 mm, 年蒸发量 1000—1900 mm^[4]。米亚罗林区植被呈明显的垂直带状分布, 亚高山暗针叶林是海拔 2700—4000 m 的原生林型, 主要优势树种为岷江冷杉^[30]。本研究中, 红桦林与红桦-岷江冷杉林采伐前均为岷江冷杉原始林。箭竹-岷江冷杉林、红桦-岷江冷杉林及红桦林森林景观主要分布在米亚罗海拔 2800—3600 m 的阴坡、半阴坡, 以及沟谷两旁山坡下部的阴湿生境中; 杜鹃-岷江冷杉林森林景观主要分布在海拔 3600 m 以上阴坡和半阴坡的高寒生境中^[3]。

1.2 样地选取与调查

在米亚罗林区的 4 种典型林型: 杜鹃-岷江冷杉林(原始林, 2018 年调查)、箭竹-岷江冷杉林(原始林, 2014 年调查)、红桦-岷江冷杉林(次生针阔混交林, 2005 年调查) 和红桦林(次生阔叶林, 2005 年调查) 中各选择 1 块 1 hm² 样地进行调查(表 1)。箭竹-岷江冷杉林样地内的乔木层郁闭度为 0.67, 优势种为岷江冷杉, 伴生有红桦(*Betula albosinensis*)、云杉(*Picea asperata*)等; 灌木盖度为 0.50, 优势种为华西箭竹, 伴生有陕甘花楸(*Sorbus koehneana*)、华西蔷薇(*Rosa moyesii*)、栒子木(*Cotoneaster multiflorus*)等。杜鹃-岷江冷杉林样地内的乔木层郁闭度为 0.47, 优势种为岷江冷杉, 伴生有红杉(*Larix potaninii*)、理县杜鹃(*Rhododendron trichogynum*)等, 灌木盖度为 0.06, 优势种为红背杜鹃(*Rhododendron rufescens*), 伴生有冰川茶藨子(*Ribes glaciale*)、唐古特忍冬(*Lonicera tangutica*)等。红桦林样地内的乔木层郁闭度为 0.60, 优势种为红桦, 伴生有岷江冷杉、中华槭(*Acer sinense*)、川西云杉(*Picea likiangensis* var. *rubescens*)等, 灌木层盖度为 0.35, 主要有华西蔷薇、冰川茶藨子、唐古特忍冬等。红桦-岷江冷杉林样地内的乔木层郁闭度为 0.64, 优势种为岷江冷杉和红桦, 伴生有陕甘花楸、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)、云杉等, 灌木层盖度为 0.45, 主要有华西箭竹、栒子木、唐古特忍冬等。

表 1 四个样地的基本情况

Table 1 Basic information of the four research plots

林型 Forest types	经纬度 Longitude and latitude	海拔/m Altitude	坡向 Slope	坡度/(°) Gradient	优势种 Dominant species	优势种密度 (DBH ≥ 5 cm) Density of dominant species/(株/hm ²)	经营历史 Management history
F-A	31°42' N, 102°43' E	3622	N	30	岷江冷杉	483	保留的原始林斑块, 几无人 为干扰
R-A	31°51' N, 102°43' E	3987	N	30	岷江冷杉	536	保留的原始林斑块, 几无人 为干扰
B-B	31°42' N, 102°44' E	3282	NW	28	红桦	1251	20 世纪 70 年代大规模采伐 后天然恢复形成的次生林
B-A	31°42' N, 102°43' E	3348	NW	28	岷江冷杉, 红桦	435, 1000	20 世纪 70 年代大规模采伐 后天然恢复形成的次生林

F-A: 箭竹-岷江冷杉林 *Fargesia-A. fargesii* var. *faxoniana* forest; R-A: 杜鹃-岷江冷杉林 *Rhododendron-A. fargesii* var. *faxoniana* forest; B-B: 红桦林 *Betula albosinensis* forest; B-A: 红桦-岷江冷杉林 *B. albosinensis-A. fargesii* var. *faxoniana* forest; DBH: 胸径 Diameter at breast height

将每块样地分为 25 个 20 m×20 m 的样方, 测定其中岷江冷杉的高度(H)和胸径(DBH)数据, 并记录植株的生长(死活)状态。不同生长阶段岷江冷杉的划分标准为: 幼苗($H < 30$ cm); 幼树($30 \text{ cm} \leq H < 2 \text{ m}$); 母树($\text{DBH} \geq 25 \text{ cm}$, 年龄超过 110 年)^[26]。4 种林型的 1 hm² 样地中, 岷江冷杉幼苗和幼树数量均较多, 无法全部查数年龄。因此, 为满足建立年龄与树高的回归模型样本量, 我们对样地中的部分幼龄植株(幼苗和幼树, $H < 2 \text{ m}$) 年龄采用查数轮生枝法确定。杜鹃-岷江冷杉林、箭竹-岷江冷杉林、红桦-岷江冷杉林和红桦林中的幼龄

植株样本量分别为 407、787、519 株和 1259 株。

1.3 更新质量衡量

根据岷江冷杉的高度、胸径和生长(死活)状况等数据,统计岷江冷杉各生长阶段内个体数量,将样地中幼苗和幼树密度之和与母树密度的比值(粗密度 Crude density)作为衡量岷江冷杉更新质量的指标。个别 20 m × 20 m 样方内岷江冷杉母树或幼龄植株的数量为零或因聚集而数量极多,为了避免岷江冷杉空间分布的聚集性对林型之间更新质量对比分析产生影响,4 种林型的粗密度数值以整个样地内的母树、幼树和幼苗密度来计算。用单因素方差分析(ANOVA)对不同林型中幼苗、幼树和母树密度的差异显著性进行分析,选择 LSD 模型进行多重比较。

1.4 幼龄植株的静态生命表编制

幼龄植株(幼苗和幼树, $H < 2$ m)的静态生命表能在一定程度上反映岷江冷杉幼龄植株的定居过程。由于岷江冷杉更新存在年际波动性,生命表有可能会出现死亡率为负值的情况,因此参照江洪的匀滑技术对各龄级的实际个体数(A_x)进行匀滑修正得到 a_x (实际存活个体数经匀滑处理后所得存活数)^[31]。以 5 年为一个龄级,将已知年龄的幼龄植株划分为 8 个龄级,编制出岷江冷杉幼龄植株的静态生命表。分别以标准化存活个体数的对数 $\ln l_x$ 和死亡率 q_x 为纵坐标,龄级为横坐标,绘制岷江冷杉幼龄植株的存活曲线和死亡率曲线。

1.5 幼龄植株的种群数量动态分析

为更准确判定岷江冷杉幼龄植株受到外界干扰的影响或制约较大的年龄阶段,用陈晓德^[32]的种群结构动态量化方法对(幼龄)种群进行定量描述。相邻龄级间的个体数量动态量化指数(V_n)、整个种群年龄结构的数量变化动态指数(V_{pi})与外部干扰纳入影响因子后的年龄结构动态指数(V'_{pi})取正值、负值和零的意义分别反映相邻龄级或种群个体数的增长、衰退和稳定的动态关系^[32]。计算公式如下:

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

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

式中, V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 级的个体数量变化动态; V_{pi} 为种群年龄结构的数量变化动态指数; S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 年龄级种群个体数; $\max(S_n, S_{n+1})$ 表示取括号中数列最大值; k 为种群大小级数量。 V_{pi} 仅适用于不考虑外部干扰时的种群结构动态比较, 当考虑外部干扰时, 则 V_{pi} 还与年龄级数量(k)及各年龄级个体数(S_n)两因素相关, 因此对 V_{pi} 修正为:

$$P_{极大} = \frac{1}{k \times \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)}$$

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

式中, $P_{极大}$ 为干扰下种群承担的最大风险概率; $\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)$ 表示取括号中数列最小值。

统计分析在 SPSS 26.0 中进行, 图表绘制采用 Origin 2018 进行, 检验显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 4 种林型中岷江冷杉的种群结构

从整体看, 四个林型中岷江冷杉种群均呈现为增长型(图 1)。即使在不同林型间, 岷江冷杉种群的径级

结构依然相似。其中,红桦-岷江冷杉林与箭竹-岷江冷杉林树高 ≤ 1.3 m 个体占比均在 50%—60%间,树高 > 1.3 m 个体占比随着径级的增大而先减后增;红桦林的种群结构波动较大,体现在 0—20 cm 径级的个体占比不随径级的增大而减小,而是呈现先增后减的波动趋势。杜鹃-岷江冷杉林中树高 ≤ 1.3 m 的个体占比(82.59%)与其他径级差距极大,其余径级占比最高仅为 4.29%。

随着岷江冷杉径级增大,死树占比越来越小。不同林型间树高 ≤ 1.3 m 的幼龄存活个体占其种群的比例依次为:杜鹃-岷江冷杉林(82.59%)>红桦林(61.03%)>红桦-岷江冷杉林(48.38%)>箭竹-岷江冷杉林(48.27%)(图 2)。

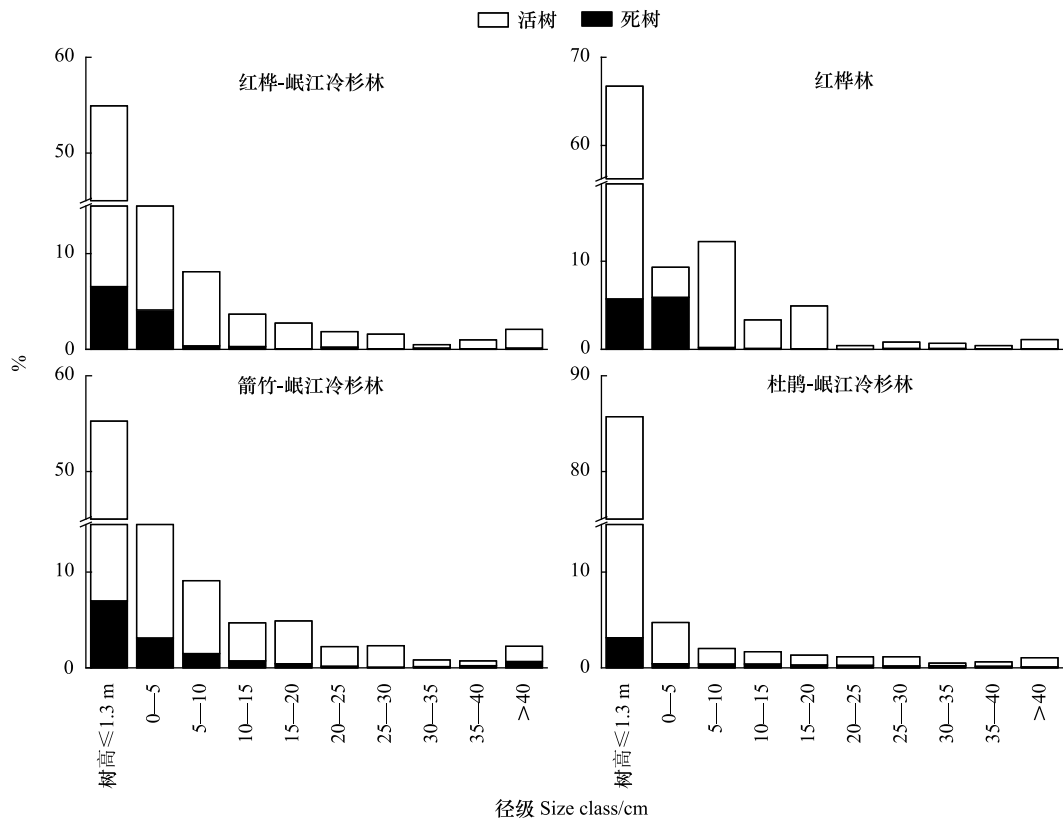


图 1 4 种林型中岷江冷杉种群的径级结构

Fig.1 Size-class distributions of the Minjiang fir in the four forest types

基于岷江冷杉幼龄植株的高度和年龄数据,建立了其高度-年龄的回归模型(图 2)。4 种林型中幼龄植株的高度和年龄拟合模型均为对数模型,拟合参数均达到显著水平($P < 0.05$),表明拟合效果较好。在 2972 株岷江冷杉幼龄植株中,仅有 3 株高度小于 2 m 的幼龄植株年龄超过 40 年,其余 99.9% 的幼龄植株年龄均在 40 年以内(见图 2 虚线部分)。

2.2 4 种林型中岷江冷杉的更新质量

在 4 种林型中,不同生长阶段岷江冷的杉密度均表现为幼苗>幼树>母树(表 2)。杜鹃-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株的密度均显著大于其他三种林型,母树密度与箭竹-岷江冷杉林间无显著差异($P < 0.05$)。红桦林中岷江冷杉幼龄植株密度仅次于杜鹃-岷江冷杉林,但其母树密度却为最小,与红桦-岷江冷杉林中的母树密度无显著差异($P < 0.05$)。4 种林型间箭竹-岷江冷杉林的粗密度最小(4.8),红桦-岷江冷杉林的数值(10.3)为箭竹-岷江冷杉林的 2.1 倍,红桦林的粗密度(24.8)为箭竹-岷江冷杉林的 5.2 倍,杜鹃-岷江冷杉林的粗密度值最大(26.1),为箭竹-岷江冷杉林的 5.5 倍。

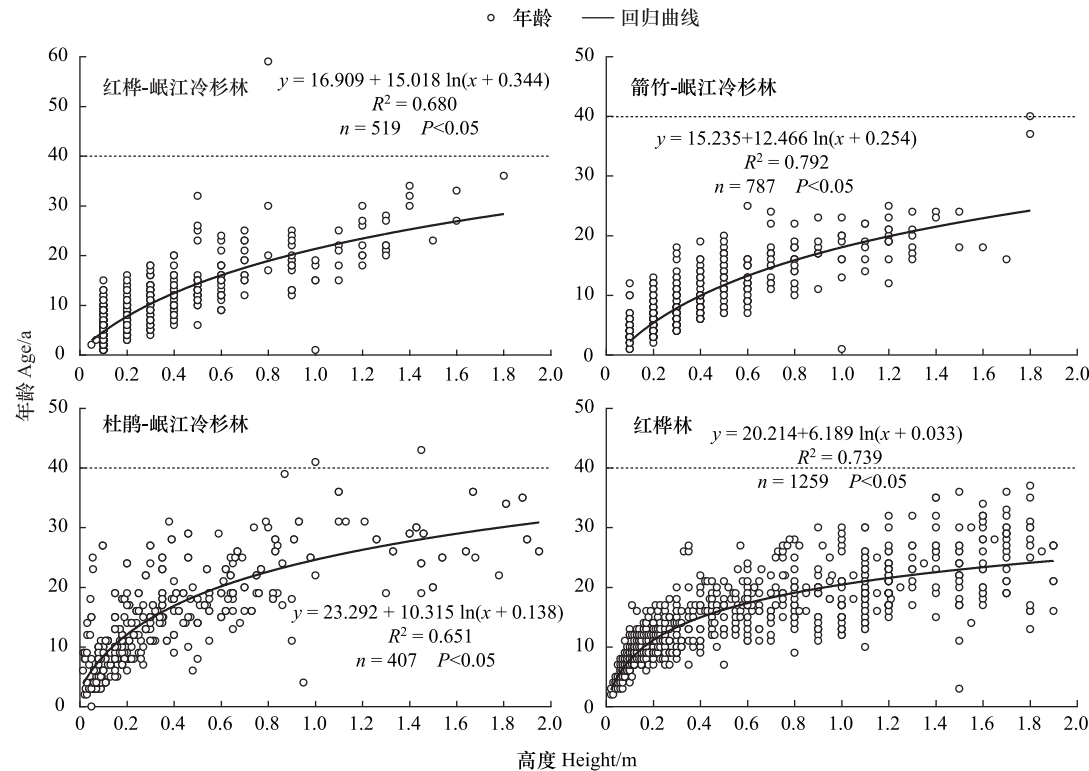


图 2 不同林型中岷江冷杉幼龄植株高度与年龄的回归方程

Fig.2 Regression equations between tree age and height of young Minjiang fir in the four forest types

表 2 4 种林型中的粗密度更新指标

Table 2 Crude density in the four types of forest

林型 Forest types	幼苗/(株/hm ²) Seedlings	幼树/(株/hm ²) Saplings	母树/(株/hm ²) Parent trees	粗密度 Crude density
箭竹-岷江冷杉林 <i>Fargesia-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	502±156 b	350±68 b	179±18 a	4.8
杜鹃-岷江冷杉林 <i>Rhododendron-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	3887±807 a	1619±235 a	211±25 a	26.1
红桦-岷江冷杉林 <i>B. albosinensis-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	455±83 b	337±63 b	77±13 b	10.3
红桦林 <i>B. albosinensis</i> forest	650±113 b	565±99 b	49 ±10 b	24.8

不同小写字母表示林型间的差异 ($P < 0.05$)

2.3 4 种林型中岷江冷杉幼龄植株的生存过程

总体上,不同林型间岷江冷杉幼龄植株的年龄结构相似,每个林型的实际存活总数(A_x)中超过 56%的幼龄个体均分布在第 I—III 龄级(1—15 年)间(表 3)。4 种林型中,岷江冷杉幼龄植株的标准化存活数(l_x)随龄级增大而趋于减少,死亡率(q_x)与消失率(K_x)随着龄级增大的波动较大。

各林型中岷江冷杉幼龄植株的存活数量随龄级变化的总趋势表现为:随龄级增加其存活数量趋于下降,存活数量排序依次为:杜鹃-岷江冷杉林>红桦林>红桦-岷江冷杉林>箭竹-岷江冷杉林(图 3)。各林型中幼龄植株的死亡率随龄级增大的变化剧烈(图 3),反映了岷江冷杉种子大小年和林冠更替周期波动的更新特点。

表 3 4 种林型岷江冷杉幼龄植株的静态生命表

Table 3 Stationary life tables of the young Minjiang fir in the four forest types

林型 Forest types	龄级 Age classes	A_x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	$Ln l_x$	K_x
杜鹃-岷江冷杉林 <i>Rhododendron-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	I (1—5 a)	59	96	1000	135	0.135	932	3693	6.908	0.146
	II (6—10 a)	94	83	865	135	0.157	797	2760	6.762	0.170
	III (11—15 a)	77	70	729	135	0.186	661	1964	6.592	0.205
	IV (16—20 a)	82	57	594	135	0.228	526	1302	6.386	0.259
	V (21—25 a)	41	44	458	83	0.182	417	776	6.128	0.201
	VI (26—30 a)	36	36	375	219	0.583	266	359	5.927	0.875
	VII (31—35 a)	15	15	156	125	0.800	94	94	5.051	1.609
	VIII (36—40 a)	3	3	31	—	—	—	—	3.442	—
箭竹-岷江冷杉林 <i>Fargesia-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	I (1—5 a)	448	448	1000	596	0.596	702	1276	6.908	0.906
	II (6—10 a)	181	181	404	230	0.569	289	574	6.001	0.842
	III (11—15 a)	78	78	174	38	0.218	155	285	5.160	0.246
	IV (16—20 a)	61	61	136	107	0.787	83	129	4.914	1.546
	V (21—25 a)	17	13	29	9	0.308	25	47	3.368	0.368
	VI (26—30 a)	0	9	20	9	0.444	16	22	3.000	0.588
	VII (31—35 a)	0	5	11	9	0.800	7	7	2.412	1.609
	VIII (36—40 a)	2	1	2	—	—	—	—	0.803	—
红桦-岷江冷杉林 <i>B. albosinensis-A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i> forest	I (1—5 a)	204	204	1000	235	0.235	882	2027	6.908	0.268
	II (6—10 a)	156	156	765	363	0.474	583	1145	6.639	0.643
	III (11—15 a)	82	82	402	206	0.512	299	561	5.996	0.718
	IV (16—20 a)	40	40	196	88	0.450	152	262	5.279	0.598
	V (21—25 a)	22	22	108	74	0.682	71	110	4.681	1.145
	VI (26—30 a)	9	7	34	15	0.429	27	39	3.536	0.560
	VII (31—35 a)	4	4	20	15	0.750	12	12	2.976	1.386
	VIII (36—40 a)	0	1	5	—	—	—	—	1.590	—
红桦林 <i>B. albosinensis</i> forest	I (1—5 a)	199	400	1000	158	0.158	921	2956	6.908	0.171
	II (6—10 a)	388	337	843	158	0.187	764	2035	6.736	0.207
	III (11—15 a)	294	274	685	158	0.230	606	1271	6.529	0.261
	IV (16—20 a)	215	211	528	320	0.607	368	665	6.268	0.933
	V (21—25 a)	83	83	208	53	0.253	181	298	5.335	0.292
	VI (26—30 a)	62	62	155	120	0.774	95	116	5.043	1.488
	VII (31—35 a)	14	14	35	28	0.786	21	21	3.555	1.540
	VIII (36—40 a)	3	3	8	—	—	—	—	2.015	—

A_x :存活个体数 Survivor; a_x :平滑处理后存活个体数 Survivors number after smoothing treatment; l_x :标准化存活个体数 Standardized survivors number; d_x :标准化死亡个体数 Standardized number of mortality; q_x :死亡率 Mortality; L_x :标准化平均存活的个体数 Standardized mean survivors number; T_x :标准化存活个体总数 Standardized total individual number; $Ln l_x$:标准化存活个体的自然对数 The natural logarithm of standardized survivors number; K_x :消失率 Vanish rate; I—VIII:第1—8龄级 1st to 8th age classes; “—”表示无数据

2.4 4 种林型中岷江冷杉幼龄植株的数量动态

随着龄级的增加,杜鹃-岷江冷杉林和红桦林中岷江冷杉幼龄植株的龄级结构动态量化指数 V_n 在第 I 龄级均为负值 (−37.23% 和 −48.71%), 而箭竹-岷江冷杉林和红桦-岷江冷杉林中的 V_n 指数却分别第 I 龄级和第 II 龄级取得最大的正值 (59.60% 和 36.27%)。除第 I 龄级, 在杜鹃-岷江冷杉林和红桦林中, V_n 指数随着龄级增加的波动较大, 且这两种林型中幼龄植株在第 III、第 V 龄级和第 VII 龄级的 V_n 指数小于前一龄级。箭竹-岷江冷杉林中幼龄植株第 III 龄级和第 V 龄级的 V_n 指数小于前一龄级, 且其第 VI 龄级和第 VII 龄级为零。红桦-岷江冷杉林幼龄植株的 V_n 指数在第 II 龄级出现峰值后, 随着龄级的增加, V_n 指数逐渐减小, 但均维持在正值 (图 4)。

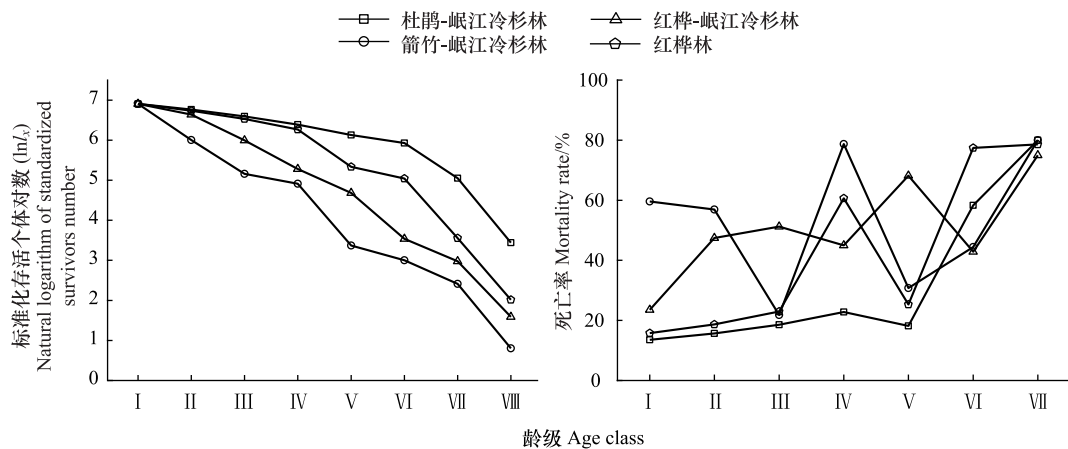


图3 4种林型中岷江冷杉幼龄植株的存活曲线和死亡率曲线

Fig.3 Survival curve and mortality curve of the young Minjiang fir in the four forest types

I—VIII: 第1—8龄级

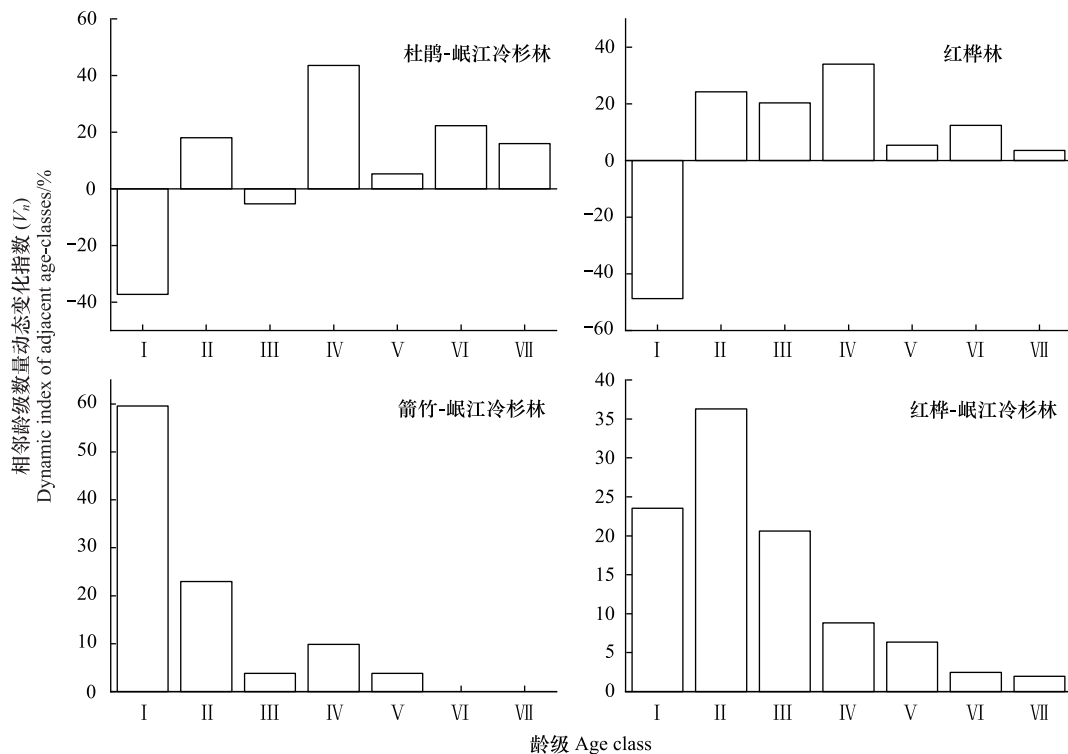


图4 4种林型中岷江冷杉幼龄植株相邻龄级数量变化的动态指数(V_n)

Fig.4 Dynamic index (V_n) of quantitative changes of adjacent age-classes of the young Minjiang fir in the four forest types

4种林型中表征岷江冷杉幼龄植株相邻龄级种群结构动态的指数 V_n 变化趋势各异(图4),结合幼龄植株死亡率在不同林型和不同龄级间的变化趋势(图3),可以综合分析出幼龄植株存活率急剧下降的龄级阶段。原始林中,杜鹃-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株的死亡率在第I—V龄级之间均在22%以下,较为平稳,但从第V龄级到第VI期间,死亡率随龄级开始急剧上升,直至第VII龄级的80%(图3);此外,种群龄级结构动态量化指数(V_n 指数)值从在第IV龄级的43.62%降低为第V龄级的5.32%(图4)。因此,我们推断第V龄级(第21—25年,树高0.66—1.04 m)为该林型中岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期。箭竹-岷江冷杉林中幼龄植株的死亡率在第III龄级前逐渐下降,但从第III龄级到第IV龄级期间,死亡率开始从第III龄级急剧上升至第IV龄级

的 78%, 该死亡率仅次于第Ⅶ龄级 80% 的死亡率峰值(图 3); 此外, 种群龄级结构动态量化指数(V_n 指数) 值从第Ⅱ龄级的 22.99% 降为第Ⅲ龄级的 3.79% (图 4)。因此, 我们推断岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期为第Ⅲ龄级(第 11—15 年, 树高 0.46—0.73 m)。

次生林中, 红桦-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株的死亡率在第Ⅳ龄级前的增长趋势较平缓, 从第Ⅳ龄级开始其死亡率急剧上升至 68%, 在第Ⅴ—Ⅶ龄级的死亡率呈现出较大的波动(42%—75%, 图 3); 此外, 种群龄级结构动态量化指数(V_n 指数) 值从第Ⅲ龄级的 20.59% 降为第Ⅳ龄级的 8.82% (图 4)。因此, 我们推断第Ⅳ龄级(第 16—20 年, 树高 0.60—0.89 m) 是红桦-岷江冷杉林中幼龄植株存活的瓶颈期。红桦林中岷江冷杉幼龄植株的死亡率在第Ⅲ龄级前较低且变化平缓, 从第Ⅲ龄级开始其死亡率急剧上升至 60%, 且第Ⅳ—Ⅶ龄级的死亡率呈现出较大的波动趋势(25%—78%, 图 3); 此外, 种群龄级结构动态量化指数(V_n 指数) 值从第Ⅱ龄级的 24% 降低为第Ⅲ龄级的 20% (图 4)。因此, 我们推断第Ⅲ龄级(第 11—15 年, 树高 0.19—0.40 m) 为红桦林中的岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期。

依据岷江冷杉幼龄植株年龄结构动态的 V_{pi} 和 V_{pi}' 指数模型, 在无外部干扰时, 岷江冷杉幼龄植株的种群年龄结构数量变化动态指数 V_{pi} 在箭竹-岷江冷杉林中为最高(40.43%), 杜鹃-岷江冷杉林中为最低(9.73%), 中间依次为红桦-岷江冷杉林(24.51%) 和红桦林(11.37%) (图 5)。当有外部干扰时, 4 种林型中岷江冷杉幼龄植株的种群年龄结构指数 V_{pi}' 随林型的变化呈现出与 V_{pi} 相同的变化规律, 但 V_{pi}' 值分别锐减至 2.53%、0.41%、0.77% 和 0.47%; V_{pi} 和 V_{pi}' 均为正值(图 5), 种群均为增长型。其中, 箭竹-岷江冷杉林林中岷江冷杉幼龄植株的种群结构始终有最大的增长潜力, 而杜鹃-岷江冷杉林林中岷江冷杉幼龄植株的种群结构的生长潜力始终最低。

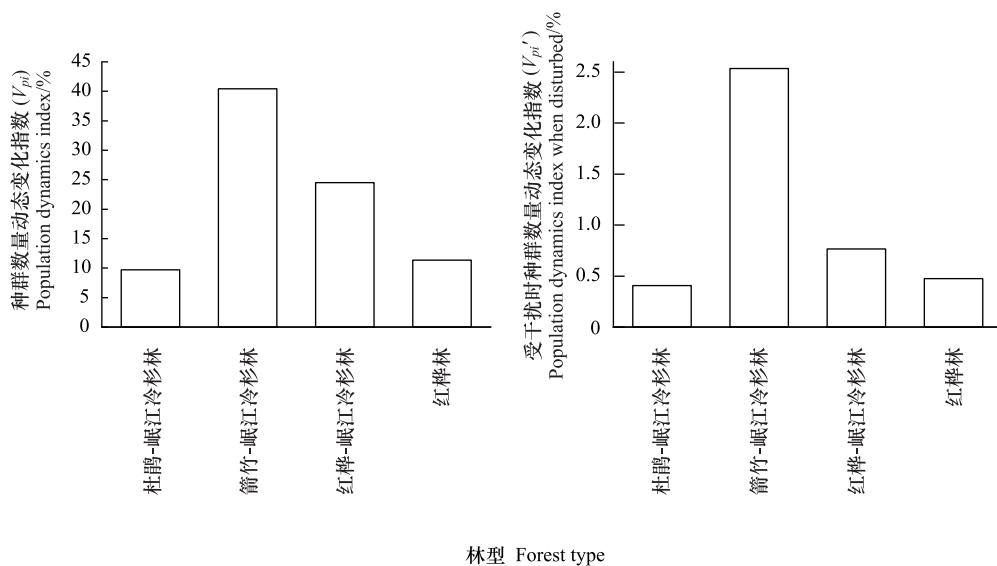


图 5 4 种林型中岷江冷杉幼龄植株年龄结构的数量变化动态指数 (V_{pi} 和 V_{pi}')

Fig.5 Dynamic index (V_{pi} and V_{pi}') of quantitative changes in the age structure of the young Minjiang fir in the four forest types

3 讨论

3.1 杜鹃-岷江冷杉林中岷江冷杉的更新质量和更新潜力

本研究中, 杜鹃-岷江冷杉林中岷江冷杉的幼苗和幼树密度均显著高于箭竹-岷江冷杉林、红桦-岷江冷杉林和红桦林, 且其更新质量和幼龄植株的存活状态亦优于其余三种林型。有研究亦表明, 岷江冷杉更新密度的变化与海拔密切相关, 如张远东等^[28]证实在靠近林线的海拔 3800—4000 m 范围内, 幼龄植株密度达到峰值。杜鹃-岷江冷杉林中的高密度更新可能与林下光照充足和无箭竹等灌木的制约有关^[28]。此外, 杜鹃作为

高海拔林线区域及其下方的优势树木,与岷江冷杉整体上形成了共存关系。缪宁等^[24]在川西鹧鸪山的林线附近发现,凝毛杜鹃(*Rhododendron phaeochrysum* var. *agglutinatum*)大树在小尺度范围内对岷江冷杉幼树具有庇护作用,幼龄岷江冷杉个体的存活和生长可能一定程度上依赖于杜鹃的庇护和遮阴。Germino 等^[33]在美国 Medicine Bow 国家森林公园的研究也发现,高山林线环境下杜鹃的郁闭作用促进了银云杉(*P. engelmannii*)和毛果冷杉(*A. lasiocarpa*)幼苗的定居,这在高山林线森林群落的构建过程中起着重要的作用。

杜鹃-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株相邻龄级数量变化的动态指数(V_n)为负值的龄级数量较其余林型更多,表明该林型中的幼龄植株生存受到干扰的龄级更多,且其种群增长潜力(V_{pi} 和 V_{pi}')在4种林型中表现最低,这可能是由于该林型处于林线环境,幼龄植株受到极端生境的胁迫和压力较大^[34-35]。第V龄级(第21—25年,树高0.66—1.04 m)为该林型中岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期,该阶段幼龄个体死亡率从18%开始急剧上升,直至第VII龄级的80%,表明从第V龄级开始绝大部分幼龄植株难以存活至下一阶段。在幼龄阶段第VI—VII龄级,岷江冷杉死亡率急剧上升的阶段现象,可能与数量众多的杜鹃中树对岷江冷杉小树的抑制或者排斥作用有关^[24]。

3.2 箭竹-岷江冷杉林中岷江冷杉的更新质量和更新潜力

同为未采伐的原始林,箭竹-岷江冷杉林中岷江冷杉母树密度与杜鹃-岷江冷杉林中母树密度的差异不显著,说明其母树提供种源的能力大致相当。然而,箭竹-岷江冷杉林中岷江冷杉的粗密度和幼龄植株在各龄级中的存活量却比其他三种林型更低,其更新质量和幼龄植株的存活状态均表现为最差。此外,该林型幼龄植株存活的瓶颈期(第11—15年,树高0.46—0.73 m)也较杜鹃-岷江冷杉林更早出现,这可能是两原始林林下灌木层片优势种的不同导致。研究表明,杜鹃-岷江冷杉林下灌木层优势种杜鹃与岷江冷杉间总体上是促进和庇护的有利关系^[24],而箭竹-岷江冷杉林下的箭竹对岷江冷杉幼龄植株通常表现出抑制和阻碍作用^[14,16,27]。

箭竹-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株在第I和第II龄级(10年内幼苗)的死亡率明显高于其余三种林型,可能是因为林下箭竹严重制约了第1—10年,即树高0.10—0.45 m阶段幼龄植株的生存和生长。研究表明,箭竹通过地下茎的无性繁殖蔓延扩张,并通过其密集交错的秆枝和根系与岷江冷杉幼苗争夺光照、水分、养分等资源^[7,16]。此外,箭竹常形成不易分解的厚凋落物层,层下生境阴湿,不利于岷江冷杉幼苗的存活^[17]。然而,箭竹-岷江冷杉林中岷江冷杉幼龄植株的种群增长潜力(V_{pi}')大于其余三种林型。有研究表明箭竹对幼龄岷江冷杉的生长并非始终是负面作用,比如,在四川卧龙的原始岷江冷杉暗针叶林内,低密度(10—15株/ m^2)竹丛的条件下,当其进入幼树阶段后,箭竹对其的抑制作用减弱,能为其提供相对良好的微生境^[6]。因此,该林型中岷江冷杉的增长潜力大可能是由于其林下箭竹的平均密度相对较低(0.1株/ m^2)。

3.3 不同林型间岷江冷杉幼龄植株生存的制约瓶颈阶段差异

本研究中,阔叶林阶段的红桦林中岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期(第11—15年,树高0.19—0.40 m)较针阔混交林阶段的红桦-岷江冷杉林(第16—20年,树高0.60—0.89 m)更早出现。对岷江冷杉皆伐后次生群落结构和物种多样性演替动态的研究表明,随着次生演替的进行,从桦木阔叶林阶段至桦木-岷江冷杉混交林阶段,林下草本层的盖度由70%逐渐减小至30%左右,而灌木层盖度由70%升至80%的更高水平^[36]。因此,这种阔叶林中幼龄植株存活瓶颈期的更早出现可能与该区域红桦阔叶林的林下草本盖度比针阔混交林的草本盖度更大,且草本对岷江冷杉幼苗生长的抑制作用有关^[5,22]。此外,两种天然次生林中的岷江冷杉幼龄植株存活的瓶颈期较杜鹃-岷江冷杉原始林(第21—25年,树高0.66—1.04 m)均更早出现。这可能是由于两种次生林中的灌木茂密、草本盖度大^[36],导致第III龄级以上(10年以上)的幼苗死亡率显著上升,而杜鹃-岷江冷杉林中杜鹃灌丛相对稀疏、林下透光率较高^[28],对岷江冷杉幼龄个体早期(年龄<21年,树高<0.66 m)的存活和生长有利。岷江冷杉幼苗的定居和存活相对母树和其他龄级个体独立^[26,37],初期定居仅对幼苗周边的微生境条件,如苔藓、凋落物、光照等较为依赖^[5];随着岷江冷杉年龄和树高的增加,更高大的草本、灌木(如,箭竹^[6,15,17]或杜鹃^[24,38])和优势乔木(如,岷江冷杉^[37]与红桦^[39])则会依次对其存活、生长和空间分布产

生直接影响。

4 结论

本研究对比分析了川西亚高山地区 4 种典型天然林林型中岷江冷杉的更新结构、更新质量和幼龄植株龄级结构的数量动态特征。不同林型中岷江冷杉天然更新幼龄植株的数量丰富,但更新幼龄植株存活至后续生长阶段的比率较低。4 种林型间岷江冷杉的更新质量和幼龄植株存活状态表现依次为:杜鹃-岷江冷杉林>红桦林>红桦-岷江冷杉林>箭竹-岷江冷杉林。原始林中,箭竹-岷江冷杉林中幼龄植株存活的瓶颈期(第 11—15 年,树高 0.46—0.73 m)比杜鹃-岷江冷杉林(第 21—25 年,树高 0.66—1.04 m)更早出现。天然次生林中,幼龄植株存活的瓶颈期比杜鹃-岷江冷杉原始林中的幼龄植株更早出现;处于阔叶林阶段的红桦林中幼龄植株存活瓶颈期(第 11—15 年树高,0.19—0.40 m)比处于针阔混交林阶段的红桦-岷江冷杉林(第 16—20 年,树高 0.60—0.89 m)更早出现。4 种典型天然林林型间的更新差异不仅来自于母树密度和灌木层的竞争差异,还与海拔密切相关,并且海拔变化也同时引起灌木种类及其盖度的变化,这些因素交织在一起,对岷江冷杉的更新格局共同产生影响。在对不同林型中岷江冷杉进行人工促进天然更新时,可在次生林中岷江冷杉幼龄个体到达瓶颈期之前及时清除其周边杂草和灌木;在原始林中则采取局部透光伐的抚育措施,以提升 25 年以上幼龄植株的存活率。

本研究对川西亚高山典型林型中岷江冷杉幼龄植株存活瓶颈期产生的原因进行了初步分析,针对幼龄植株受制约阶段的关键影响因子及其生态学机制还有待于深入研究。在全球气候变化背景下,高海拔针叶林中更新状况的变化趋势如何,也有待进一步揭示,故对不同林型更新动态的持续性监测和评估非常必要。

参考文献(References):

- [1] 刘世荣,史作民,马姜明,赵常明,张远东,刘兴良. 长江上游退化天然林恢复重建的生态对策. 林业科学, 2009, 45(2): 120-124.
- [2] 史立新,王金夕,宿以明,侯广维. 川西米亚罗地区暗针叶林采伐迹地早期植被演替过程的研究. 植物生态学与地植物学学报, 1988, 12(4): 306-313.
- [3] 张远东,刘世荣,赵常明. 川西亚高山森林恢复的空间格局分析. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [4] 张远东,刘彦春,顾峰雪,郭明明,缪宁,刘世荣. 川西亚高山五种主要森林类型凋落物组成及动态. 生态学报, 2019, 39(2): 502-508.
- [5] 马姜明,刘世荣,史作民,张远东,缪宁. 川西亚高山暗针叶林恢复过程中岷江冷杉天然更新状况及其影响因子. 植物生态学报, 2009, 33(4): 646-657.
- [6] 李媛,陶建平,王永健,余小红,席一. 暗针叶林下华西箭竹(*Fargesia nitida*)对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼龄植株种群动态的影响. 生态学报, 2007, 27(3): 1041-1049.
- [7] Taylor A H, Qin Z S. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. Journal of Ecology, 1988, 76(4): 1204-1218.
- [8] Taylor A H, Qin Z S. Tree replacement patterns in subalpine *Abies-Betula* forests, Wolong Natural Reserve, China. Vegetatio, 1988, 78(3): 141-149.
- [9] 谭留夷,赵志江,康东伟,康文,李俊清. 王朗自然保护区岷江冷杉林(*Abies faxoniana*)更新及其种群结构分析. 四川林业科技, 2011, 32(1): 31-37.
- [10] 陈国鹏,鲜骏仁,曹秀文,刘锦乾,杨永红,雷炜. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6475-6486.
- [11] 陈国鹏,鲜骏仁,李广. 林窗对岷江冷杉幼苗种群优势度增长与周期性波动的影响. 自然资源学报, 2018, 33(9): 1542-1551.
- [12] 杨娟,葛剑平,刘丽娟,丁易,谭迎春. 卧龙自然保护区针阔混交林林隙更新规律. 植物生态学报, 2007, 31(3): 425-430.
- [13] Kang W, Tian C, Kang D W, Wang M J, Li Y X, Wang X R, Li J Q. Effects of gap microsites and bamboo on *Abies faxoniana* regeneration in a subalpine forest, China. Journal of Plant Interactions, 2015, 10(1): 59-64.
- [14] 王微,陶建平,胡凯,李宗峰,宋利霞. 华西箭竹对岷江冷杉林主要乔木树种幼苗结构及分布格局的影响. 林业科学, 2007, 43(1): 1-7.
- [15] 王永健,陶建平,李媛,余小红,席一. 华西箭竹对卧龙亚高山森林不同演替阶段物种多样性与乔木更新的影响. 林业科学, 2007, 43(2): 1-7.
- [16] Taylor A H, Jang S W, Zhao L J, Liang C P, Miao C J, Huang J Y. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. Forest Ecology and Management, 2006, 223(1/2/3): 303-317.

- [17] Taylor A H, Qin Z S. Tree regeneration after bamboo die-back in Chinese *Abies-Betula* forests. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(2): 253-260.
- [18] 陈国鹏, 鲜骏仁, 俞筱桢. 林窗对岷江冷杉更新幼苗根系生物量积累与分配的影响. *生态学报*, 2021, 41(14): 5685-5694.
- [19] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗物候与生长对模拟增温的响应. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1061-1071.
- [20] 曾郅玮, 赵世杰, 鲜骏仁, 陈国鹏, 王玉荧, 秦慧, 马俊, 符鑫. 长期增温对树线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶大小与出叶强度关系的影响. *生态学报*, 2021, 41(14): 5782-5791.
- [21] 曾瑞琪, 赵家国, 刘银占, 陈国鹏, 鲜骏仁. 川西林线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶形态对长期模拟增温的响应. *生态学报*, 2018, 38(11): 4008-4017.
- [22] 庞晓瑜, 袁秀锦, 王奥, 李迈和, 刘兴良, 潘红丽, 于飞海, 雷静品. 模拟增温和功能群去除对岷江冷杉幼苗存活和生长的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 687-695.
- [23] 杨兵, 王进闯, 张远彬. 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. *生态学报*, 2010, 30(21): 5994-6000.
- [24] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 薛泽冰, 喻泓, 何飞. 青藏高原东缘林线杜鹃-岷江冷杉原始林的空间格局. *生态学报*, 2011, 31(1): 1-9.
- [25] 李茂萍, 缪宁, 喻泓, 马姜明. 青藏高原东缘红桦-岷江冷杉次生林中大径级保留木对其他林木的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(12): 1263-1272.
- [26] Miao N, Liu S R, Yu H, Shi Z M, Moermond T, Liu Y. Spatial analysis of remnant tree effects in a secondary *Abies-Betula* forest on the eastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 104-111.
- [27] 刘文敬, 徐雨, 王浪杰, 缪宁. 川西亚高山箭竹-岷江冷杉原始林优势树种的空间格局分析. *林业资源管理*, 2014(6): 85-90.
- [28] Zhang Y D, Miao N, Liu S R. Has tree density increased at alpine treelines on the eastern Tibetan Plateau? *Environmental Research Communications*, 2021, 3(12): 121005.
- [29] 张远东, 赵常明, 刘世荣. 川西米亚罗林区森林恢复的影响因子分析. *林业科学*, 2005, 41(4): 189-193.
- [30] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 喻泓, 刘兴良. 川西亚高山红桦-岷江冷杉林优势种群的空间格局分析. *应用生态学报*, 2009, 20(6): 1263-1270.
- [31] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992: 11-12.
- [32] 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.
- [33] Germino M J, Smith W K, Resor A C. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 2002, 162(2): 157-168.
- [34] 程伟, 罗鹏, 吴宁. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群(*Abies faxoniana* Rehd.et Wild)的生态学特点. *应用与环境生物学报*, 2005, 11(3): 300-303.
- [35] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 349-353.
- [36] 缪宁, 周珠丽, 史作民, 冯秋红. 岷江冷杉林皆伐后次生群落结构和物种多样性的演替动态. *生态学报*, 2014, 34(13): 3661-3671.
- [37] 缪宁, 史作民, 冯秋红, 刘兴良, 何飞. 川西亚高山岷江冷杉种群的空间格局分析. *林业科学*, 2008, 44(12): 1-6.
- [38] 王飞, 霍怀成, 赵阳, 曹秀文, 刘锦乾, 杨永红, 张涛, 齐昊, 王若鉴. 甘南高山林线岷江冷杉—杜鹃种群结构与动态. *植物研究*, 2019, 39(5): 664-672.
- [39] 冯秋红, 蒲远凤, 李登峰, 陈素芬, 刘兴良, 陈艳, 康永鸿, 陈进. 疏伐桦木对川西亚高山岷江冷杉+桦木混交林林下岷江冷杉更新的影响研究. *四川林业科技*, 2018, 39(3): 35-39.