

DOI: 10.20103/j.stxb.202304030666

杨斌,薛文燕,张维伟,卢彦磊,张文辉.基于树种更新特征和生长过程模型的次生麻栎林经营方向和目标.生态学报,2025,45(8):3933-3945.

Yang B, Xue W Y, Zhang W W, Lu Y L, Zhang W H. Study on development directions and objectives of secondary *Quercus acutissima* forest based on tree species regeneration characteristics and growth processes models. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3933-3945.

基于树种更新特征和生长过程模型的次生麻栎林经营方向和目标

杨 斌^{1, 2}, 薛文燕², 张维伟², 卢彦磊², 张文辉^{2, *}

1 山西农业大学林学院, 太谷 030801

2 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

摘要:以黄土高原中部的麻栎次生林为研究对象,通过分析更新树种从幼苗到幼树再到乔木的变化规律,并构建林木生长模型,来探讨群落发展的方向和目标。结果表明:麻栎次生群落在天然状态下的更新序列完整,能够自我更新,更新全程受 8 个生境因子的影响(解释度 48.0%—96.0%);更新苗死亡率在 I—II 期最高,郁闭度大和坡向湿冷的生境更有利于幼苗度过此期。在幼苗、幼树到乔木的发展进程中,麻栎和油松的重要值分别由 57.70% 和 8.22% 上升到 62.20% 和 10.80%,竞争态势明显高于其它树种,群落整体表现出麻栎—油松主导的针阔混交林发展趋势,人工辅助经营应以此为基础。麻栎生长最优模型为 Richard 模型,数量成熟期在 150 年左右,预测目标胸径、树高和材积分别为 45.00 cm、17.5 m 和 1.1569 m³;其生长发育可划分为 6 个显著的阶段:幼龄期(1—18a)、快速生长期(19—46a)、稳定生长期(47—100a)、近成熟期(101—150a)、成熟期(151—204a)以及过熟期(205a 以上),弥补了传统以固定龄级(20 a)划分次生林龄组的不足。研究结果为指导栎类次生林相关经营决策提供了新的参考。

关键词:栎林;天然更新;间伐;重要值;生长规律

Study on development directions and objectives of secondary *Quercus acutissima* forest based on tree species regeneration characteristics and growth processes models

YANG Bin^{1, 2}, XUE Wenyan², ZHANG Weiwei², LU Yanlei², ZHANG Wenhui^{2, *}

1 College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China

2 College of Forestry, Northwest A&F University, Yanglin 712100, China

Abstract: In the central Loess Plateau of China, a comprehensive study was conducted on secondary forests dominated by *Quercus acutissima* to analyze the developmental patterns of regeneration from seedlings to saplings and eventually to mature trees. The research aimed to construct a growth model for these trees and explore the direction and objectives of community development. The findings revealed that the *Quercus acutissima* secondary forest exhibits a complete natural regeneration sequence, capable of self-sustaining renewal. This regeneration process is influenced by eight key habitat factors, which explain between 48.0% and 96.0% of the observed variability. Notably, seedling mortality was highest during the initial stages (I—II), with survival rates significantly improved under conditions of high canopy closure and on slopes with cooler, wetter microclimates, which provide a more favorable environment for seedling establishment. As the forest progresses from

基金项目:山西省重点研发计划项目(202102090301007);黄龙山松栎林质量与功能精准提升技术推广示范(K4030121002);山西农业大学博士科研启动项目(2021QB14)

收稿日期:2023-04-03; **网络出版日期:**2025-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwhckh@163.com

seedlings to saplings and then to mature trees, the importance values of *Q. acutissima* and *Pinus tabulaeformis* increase markedly. Specifically, the importance value of *Q. acutissima* rises from 57.70% to 62.20%, while that of *P. tabulaeformis* increases from 8.22% to 10.80%. This trend indicates a clear competitive advantage of these two species over others in the community, suggesting a developmental trajectory toward a mixed coniferous-broadleaf forest dominated by *Q. acutissima* and *P. tabulaeformis*. Consequently, any assisted management strategies should be designed to support and enhance this natural progression. The study identified the Richards model as the optimal growth model for *Q. acutissima*. According to this model, trees reaches its quantitative maturity at approximately 150 years, with predicted target values for diameter at breast height (DBH), height, and volume being 45.00 cm, 17.5 m, and 1.1569 m³, respectively. The growth process of *Q. acutissima* was further divided into six distinct stages: 1—18 years (initial growth phase), 19—46 years (rapid growth phase), 47—100 years (stable growth phase), 101—150 years (near-maturity phase), 151—204 years (maturity phase), and ≥ 205 years (over-maturity phase). This detailed stage-based classification addresses the limitations of traditional methods that rely on fixed age classes (e.g., 20-year intervals) for categorizing secondary oak forests, providing a more nuanced understanding of their growth dynamics. The results of this study offer valuable insights for guiding management decisions related to secondary oak forests. By understanding the natural regeneration patterns and growth stages of *Q. acutissima*, forest managers can develop targeted strategies to enhance forest productivity. These findings are particularly relevant for the Loess Plateau, where secondary forests play a critical role in ecological restoration and sustainable land management. Moreover, the principles derived from this research can be applied to similar ecosystems, where secondary forest regeneration is a key component of broader conservation and restoration efforts. In summary, this study underscores the importance of recognizing and supporting the natural regeneration processes of *Q. acutissima* secondary forests. By leveraging the insights provided by the Richards growth model and the detailed stage-based classification of growth phases, forest managers can make informed decisions that align with the ecological trajectory of these forests, ultimately promoting their long-term sustainability and ecological function.

Key Words: oak forest; natural regeneration; thinning; important value; growth regularity

在黄土高原中部,分布着大面积的栎类(*Quercus*)次生林,而且大部分是处于次生恢复的中期阶段,其群落发展和更新是维持黄土高原生态系统稳定的主要途径之一^[1-2]。但是,当前这些栎林绝大多数还是处于单纯的保护或简单抚育状态^[3],对于恢复和林木培育没有明确的方向和目标,甚至在经营时采用了和普通慢生树种相同的措施,极大地削弱了栎类森林的生产力和多功能发挥^[4]。

在森林群落之中,幼苗、幼树以及乔木的数量分布情况和发育所遵循的规律,对于群落能否实现稳定、持续发展起着极为关键的作用^[5]。在次生林恢复过程中,树种重要值的变化从某种程度上预示着群落内的顶替树种构成,反映了物种的更新和演替^[6]。根据演替理论,处于演替前期的树种注定被处于后期的树种所取代,所以在当前群落中,处于演替后期的树种就有较大的竞争态势和发展潜力^[7]。因此,可以根据各树种的重要值及其动态变化来预测,什么树种在群落中会有比较好的发展趋势,什么树种将被逐步淘汰,这对森林经营方向的把握具有重要意义^[8]。

森林生产力的提升是以林木生长为基础的。如果能够精准掌握林木的生长规律,便可以科学预测林分的发展态势,这对于制定森林管理决策意义重大。而年轮的形成是林木生长最有力的证明,然后根据实际年轮的生长过程来划分生长阶段,揭示其生长规律^[10]。然而,目前许多基础林业生产单位都会以固定龄阶(慢生树种为 20 年)或几个龄阶组合来划分出不同的生长阶段^[4],并指导经营规划,具体到不同树种生长过程的划分界限也没有针对性,方法相对粗放。而利用现实林分生长状态和林木生长模型计算各阶段生长界限,可以增加林木生长阶段划分的准确性和严密性^[11]。因此有必要对实际经营生产中明显有误差的栎类次生林生长过程进行重新划分,以实现其精准化管理。

本研究以黄土高原中部麻栎次生林为对象,通过分析不同高度级更新苗从幼苗、幼树到乔木发展全程的更新树种的变化动态,并构建麻栎林木生长全周期模型,以期:(1)揭示不同树种在群落更新过程中的重要值响应规律及竞争态势,以预测群落更新趋势;(2)评估和量化生境因子对各生长阶段更新苗存活率的贡献,为改善更新条件提供数据支持;(3)优化林木生长阶段的划分方法,明确麻栎次生林木的生长目标,为栎林精细化经营决策提供依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

本次研究区域地处黄土高原中部,子午岭山脉的桥山林区范围(地理坐标为北纬 35.4795°至 35.6118°,东经 109.2048°至 109.5322°,详见图 1)。该区域处于暖温带半干旱与半湿润气候的过渡地带,海拔在 1100m 至 1750m 之间,年平均气温处于 8—9℃,年平均降水在 588mm 至 630mm 之间,其中 70%以上降水在 6—9 月,年平均相对湿度 63%—68%,一年当中,平均的无霜期大约是 180 天^[12-13]。区域内的土壤以钙质褐土为主,是经由原始或者次生的黄土母质演变而来^[14]。林区内地带性森林群落为暖温带阔叶落叶林,以栎林为主,麻栎林占阔叶林总面积 80%—83%^[2]。

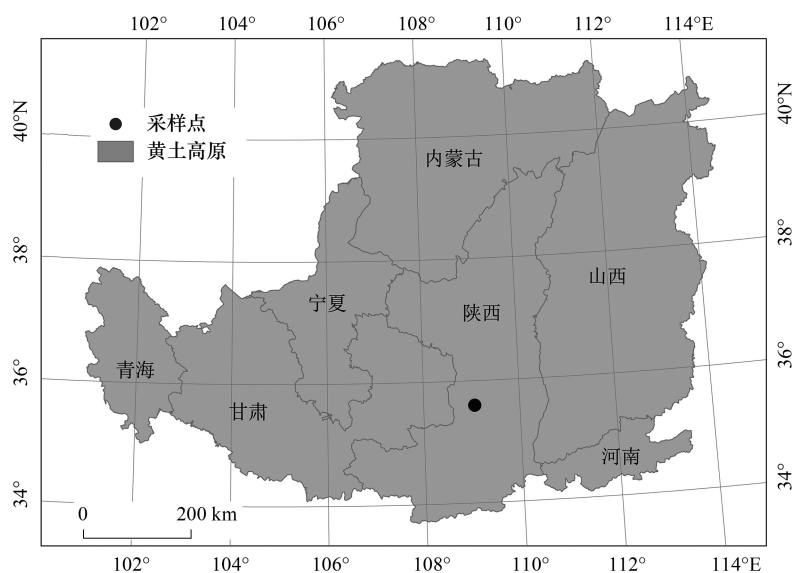


图 1 研究区地理位置

Fig.1 Geographic location of study area

1.2 样地设置及调查

采用典型选样法,在陕西省延安市桥山林区麻栎次生林的主要分布区域开展野外实地踏查工作。在此基础上,挑选林相保存状况良好、受人为干扰程度相对较轻的林分来设置调查样地。总共设置了 21 块标准样地(具体概况详见表 1),每块样地的面积均为 20m×30m,样地内西南角、中间和东北角各设有 1 个 5m×5m 的幼苗幼树样方。野外调查工作在 2019 年 7—9 月进行,主要调查指标如下:

(1)立地调查:海拔(m)、坡向、坡度(°)、土壤类型等。

(2)乔木层树木调查:针对样地里面所有胸径大于或等于 5cm 的乔木,开展编号并钉牌的工作,明确其树种类别。同时,测定这些乔木的树高(H)以及胸径(DBH)。

(3)更新苗调查:对样方中全部高度小于 3m 的更新苗树种进行记录,同时测量其高度、基径和冠幅。其中,更新苗高度小于 1.3m 的为幼苗,高度大于等于 1.3m 且小于 3m 的为幼树。

更新苗高度(H)级划分^[15]:更新苗生长全程分为 10 阶段,高度满足 $0 \leq H < 30\text{cm}$ 的为第 I 阶段; $30\text{cm} \leq H$

<60cm 的为第 II 阶段;60cm≤H<90cm 的为第 III 阶段;90cm≤H<120cm 的为第 IV 阶段;120cm≤H<150cm 的为第 V 阶段;150cm≤H<180cm 的为第 VI 阶段;180cm≤H<210cm 的为第 VII 阶段;210cm≤H<240cm 的为第 VIII 阶段;240cm≤H<270cm 为第 IX 阶段;270cm≤H<300cm 的为第 X 阶段。

(4) 枯落物调查:沿样地对角线 Z 字型选择 9 个点,测量每个点的枯落物厚度(cm)后取平均值。

(5) 土壤调查:土壤样品采用土钻法进行采集,采集时沿着样地的对角线以 Z 字形随机挑选 9 个点位。首先清理掉这些点位上的凋落物,然后使用高度为 20cm、口径为 10cm 的土钻,采集地表 0—20cm 层的土壤样本。把每一块样地内所采集到的样品进行充分混合,使其成为 1 个新的样品。对混合好的新样品做好标记后,带回实验室。将样品置于 80℃ 的环境下烘干,直至达到恒重状态,然后进行理化分析。土壤 pH 采用酸度计法(土水比例 1:5)测定;容重用环刀法测定;有机质和有机碳采用重铬酸钾容量法-外加热法测定;对于土壤养分的测定,全氮含量的测定运用凯氏定氮法;全磷含量的测定,先使用高氯酸-硫酸进行消煮处理,之后采用钼锑抗比色法;全钾含量的测定,则是先用高氯酸—硝酸进行消煮,再利用火焰光度法来测定其含量。碱解氮采用碱解扩散法测定;速效磷采用 0.5 mol/L NaHCO₃ 浸提,钼锑抗比色法测定;速效钾采用 1.0 mol/L NH₄ OAc 浸提,火焰光度法测定。

表 1 研究区麻栎林样地概况

Table 1 Overview of the sample plots in the study area of *Q. acutissima* forests

项目 Item	指标 Indicators	均值±标准偏差 Mean value± Standard deviation	项目 Item	指标 Indicators	均值±标准偏差 Mean value± Standard deviation
地形状况 Topographic situation	坡度/(°)	15±5	土壤性质 Soil characteristics	容重/(g/cm ³)	1.17±0.07
	坡向	0.42±0.39		pH 值	7.58±0.41
	海拔/m	1612.42±21.58		有机碳含量/%	1.15±0.33
林分特征 Forest stand characteristics	枯落物厚度/cm	10.4±3.1		有机质含量/%	1.96±0.52
	树高/m	13.2±2.7		全氮含量/(g/kg)	2.17±0.70
	胸径/cm	17.37±1.55		碱解氮含量/(mg/kg)	81.61±20.08
	蓄积量/(m ³ /hm ²)	130.87 ±24.15		全磷含量/(g/kg)	0.59±0.12
	郁闭度	0.7±0.1		速效磷含量/(mg/kg)	5.70±1.7
				全钾含量/(g/kg)	14.31±1.21
				速效钾含量/(mg/kg)	164.91±48.35

1.3 树木解析及生长模型构建

于固定样地的缓冲区域周边,依据典型取样的方式,挑选没有遭受病虫害侵袭、而且受人为干扰程度轻的麻栎标准木开展树干解析工作。根据样地调查数据,林区内胸径分布在 5—35cm 之间,共选择 18 株麻栎标准木进行树干解析(标准木概况见表 2)。解析木测定和生长量计算参照孟宪宇^[16]的方法进行,相邻木统计时选取与解析木树冠投影重叠且树高不低于解析木 2m 的林木^[17]。为进行年轮分析,分别在麻栎树干的基部、胸径所在处以及每个区分段的底端截取圆盘(大约 5cm 厚)。带回实验室后把各个圆盘的工作面进行打磨处理,扫描高清成图像。随后,运用 Win DENDRO 软件针对圆盘的图像开展交叉定年工作。

麻栎生长模型构建,以 3 种慢生树种适用性较强的理论生长方程为基础^[18],借助非线性回归 Levenberg-Marquardt 算法,分别对 DBH、H 和 V 模型进行参数估计。3 种生长模型公式如下:

理查德(Richard)生长模型:

$$Y=a(1-e^{-bt})^c$$

逻辑斯蒂(Logistic)生长模型:

$$Y=a/(1+e^{b+ct})$$

坎派兹(Compertz)生长模型:

$$Y = ae^{-be^{-ct}}$$

式中, Y 为胸径、树高或材积, t 为林龄, a 、 b 和 c 为方程参数。

表 2 解析木统计概况

Table 2 Statistical overview of trees used for analysis

径级/cm Diameter range	平均树高/m Mean tree height	平均胸径/cm Mean DBH	平均冠幅/m Crown breadth	平均冠长/m Crown height	相邻木数量 Number of adjacent woods
5—10	6.6±1.5	7.33±2.15	1.8±0.5	1.7±0.3	5±2
10—15	8.4±2.1	13.08±1.82	3.9±0.9	2.5±0.8	4±2
15—20	12.6±4.4	18.30±1.55	5.2±1.4	4.6±1.1	6±1
20—25	13.7±5.5	22.13±2.03	5.7±1.5	4.7±1.3	5±1
25—30	15.1±6.1	27.41±1.99	6.4±1.3	5.7±1.7	6±1
30—35	16.3±6.2	32.05±1.75	7.3±1.6	6.0±1.5	5±1

DBH: 胸径 Diameter at breast height

1.4 数据处理

坡向指标换算公式^[19]如下:

$$P = (1 - \cos((A - 30) \pi / 180)) / 2$$

式中, P 代表坡向指数, 其取值范围在 0 至 1 之间; A 代表坡向角度, 其取值范围在 0 至 360° 之间。当 P 的数值越大时, 意味着坡向所处环境越趋向于干热的特征(环境湿度低且温度高); 相反, 当 P 值越小时, 坡向环境就越呈现出湿冷的特征(环境湿度高温度低)^[19]。

群落特征指标计算公式如下^[20]:

$$RD = (D_i / \sum_{i=1}^S D_i) \times 100$$

$$RM = (M_i / \sum_{i=1}^S M_i) \times 100$$

$$RC = (C_i / \sum_{i=1}^S C_i) \times 100$$

$$RF = (F_i / \sum_{i=1}^S F_i) \times 100$$

$$IV = (RD + RM + RF) / 3$$

$$\text{或 } IV = (RD + RC + RF) / 3$$

式中, RD 指树种的相对密度; RM 指树种的相对显著度; RC 指树种的相对盖度; RF 指树种的相对频度; IV 指树种(乔木或幼苗)的重要值; S 指树种的丰富度; D_i 指第 i 树种的个体数量与全部树种个体数量的比值; M_i 指第 i 树种的胸高断面积与全部树种胸高断面积的比例; C_i 指第 i 树种的盖度与全部树种盖度的比例; F_i 指第 i 树种的频度与全部树种的频度之比。

多样性指数计算公式^[21]如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

$$D = 1 / \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中, H' 代表 Shannon-Wiener 指数; D 代表 Simpson 指数; S 指树种的丰富度; P_i 指第 i 树种的株数与全部株数之比。

有序样本聚类计算公式^[22]如下:

分类样品离差平方和用 $D(i, j)$ 表示,

$$D(i,j) = \sum_{l=i}^j (X_l - X_{ij})^2$$

$$X_{ij} = \frac{1}{j-i+1} \sum_{l=i}^j X_l$$

式中, $D(i,j)$ 为某一类样品的直径, X_l 为有序样品为 n 维向量, X_{ij} 为某一类样品均值, i 为某一类样品起点, j 为某一类样品终点。

分类结果误差函数用 $\varphi[P(m,n)]$ 表示,

$$\varphi[P(m,n)] = \sum_{j=1}^m D(i_j, i_{j+1} - 1)$$

$\varphi[P(m,n)]$ 值越小, 其分类结果就越合理。最小误差函数表示为:

$$\varphi[P(m,n)] = \frac{\min}{m \leq j \leq n} \{ \varphi[p_0(m-1, j-1)] + D(j,n) \}$$

式中, n 为样品总数, m 为分类数, i 为某一类样品起点, j 为某一类样品终点。

1.5 数据分析

数据统计分析在 R version 3.2.3 中完成。K-S 检验用于分析数据的正态性分布。线性逐步回归分析用于构建群落更新密度与生境因子之间的关系, 筛选出非共线性变量来进行贡献度分析。非线性回归分析用于麻栎生长模型参数的估计。

2 结果与分析

2.1 麻栎群落更新苗多样性和分布规律

对麻栎群落中 63 个更新苗样方进行调查, 共统计到更新苗种类 19 种, 株数 1845 株, 其中, 幼苗有 1785 株, 幼树有 60 株。乔木树种总的更新苗密度达到 11714 株/hm², 具体来看, 幼苗的密度为 11333 株/hm², 幼树的密度是 381 株/hm² (表 3)。经计算, 从幼苗成长到幼树的存活率仅为 3.36%。更新苗的 Shannon-Wiener 指数达到了 1.80, Simpson 指数为 0.69。

表 3 麻栎群落更新苗多样性

Table 3 Regeneration seedling diversity in *Q. acutissima* community

项目 Item	更新苗密度 Seedling density/($\times 10^4$ 株/hm ²)	物种丰富度 Species richness	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index
多样性指数 Diversity index	1.17 $\pm$ 0.36	6 $\pm$ 4	1.80 $\pm$ 0.53	0.69 $\pm$ 0.27

群落内更新苗的生长发育规律如图 2 所示, 在更新苗生长进程中, 乔木树种丰富度整体呈下降态势, 即更新苗的高度级越高, 对应的树种丰富度就越低。其中, I、II 阶段的更新苗树种丰富度最大, 均达到了 19 种; 而第 X 阶段的更新苗树种丰富度最小, 仅包含麻栎和油松 2 个树种。这一现象表明, 在生长过程中大部分物种的更新苗会被逐渐淘汰。和树种丰富度变化情况相似, 更新苗密度样呈现出降低趋势, 其分布形态呈典型倒“J”型, 并且在各个阶段都有一定数量的更新苗分布, 具有完整的更新序列。具体而言, 第 I 阶段的更新苗密度最大, 达到了 8851 株/hm²; 第 II 阶段的更新苗密度则大幅下降, 仅留存 1784 株/hm², 死亡率高达 79.84%; 第 III—VIII 阶段, 更新苗密度的下降速度有所减缓, 平均密度为 172 株/hm², 死亡率处于 25.00% 到 36.36% 范围之间; 第 IX、X 阶段更新苗的平均密度为 22 株/hm², 不过存活率却高达 80.00%。

2.2 麻栎群落更新特征和生境因子关系

逐步回归分析的结果 (表 4) 显示, 群落内更新苗树种的多样性主要受海拔、坡向、土壤有效磷含量以及林分平均胸径 4 个因素的影响, 其对更新苗多样性变异的解释比例在 47.3%—90.5% 之间。而总更新苗密度主要受土壤全氮含量和林分平均胸径 2 个因素的影响, 其共同对更新苗密度变异的解释比例达到了 84.3%。就

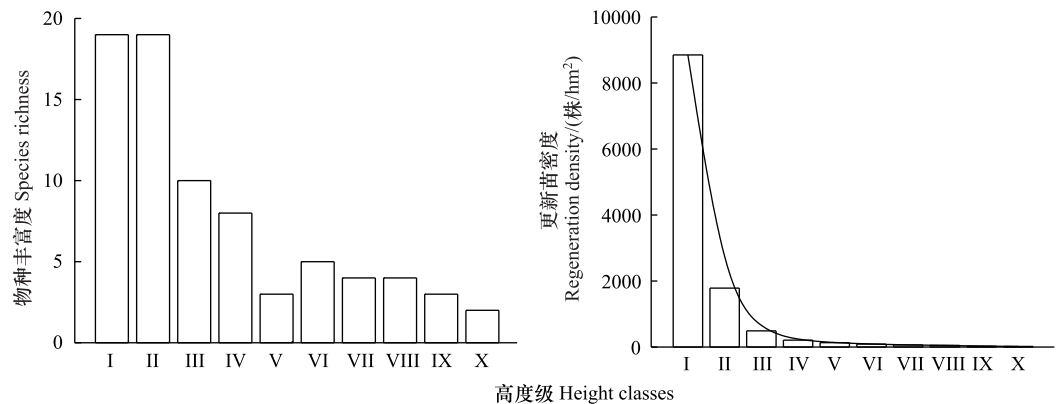


图2 麻栎群落更新苗各阶段的树种密度和丰富度

Fig.2 Species density and abundance at various stages of regeneration seedling in *Q. acutissima* community
I:0cm≤H<30cm; II:30cm≤H<60cm; III:60cm≤H<90cm; IV:90cm≤H<120cm; V:120cm≤H<150cm; VI:150cm≤H<180cm; VII:180cm≤H<210cm; VIII:210cm≤H<240cm; IX:240cm≤H<270cm; X:270cm≤H<300cm

各个高度级的更新苗密度而言,其受生境因子影响的关系相对复杂。更新苗生长全程受到 8 种生境因子的综合作用,且在不同生长阶段,起作用的生境因子有较大差异,这些因子的解释比例处于 48.0%—96.0%范围。值得注意的是,林分郁闭度是在所有解释变量中参与次数最多的一个,它参与到了更新苗生长发育的 4 个不同阶段。

表4 麻栎更新特征与生境因子的逐步回归关系

Table 4 Stepwise regression relationships between regeneration characteristics and habitat factors in *Q. acutissima* community

更新特征 Regeneration characteristics	回归模型 Regression models	R^2	F	P
总更新苗密度 Regeneration density	$y = 451.433 x_1 - 2664.651 x_2 + 10648.811$	0.843	18.801	<0.01
Simpson 指数 Simpson index	$y = 0.0003 x_3 - 0.042 x_4 + 0.461$	0.826	16.617	<0.01
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	$y = 0.001 x_3 - 0.028 x_1 + 0.905$	0.905	33.170	<0.01
物种丰富度 Species richness	$y = -13.889 x_5 + 11.433$	0.473	7.194	<0.05
I	$y = 8550.827 x_7 + 2830.327$	0.637	14.066	<0.01
II	$y = 87.712 x_8 + 512.076$	0.567	10.488	<0.05
III	$y = 646.349 x_7 + 43.926$	0.928	102.541	<0.01
IV	$y = 346.267 x_7 - 28.317$	0.960	190.342	<0.01
V	$y = 3.765 x_3 + 17.593 x_9 + 3.544 x_{10} - 103.499$	0.952	39.328	<0.01
VI	$y = -48.078 x_7 + 30.271 x_{11} + 64.078$	0.811	15.042	<0.01
VII	$y = -3.375 x_8 + 111.751$	0.540	9.406	<0.05
VIII	$y = -0.193 x_{12} + 82.181$	0.480	7.391	<0.05
IX	$y = -1.956 x_{10} + 14.498 x_{13} + 36.668$	0.819	15.804	<0.01
X	$y = -1.086 x_8 + 33.672$	0.624	13.262	<0.01

I:0cm≤H<30cm; II:30cm≤H<60cm; III:60cm≤H<90cm; IV:90cm≤H<120cm; V:120cm≤H<150cm; VI:150cm≤H<180cm; VII:180cm≤H<210cm; VIII:210cm≤H<240cm; IX:240cm≤H<270cm; X:270cm≤H<300cm; x_1 :林分平均胸径 DBH; x_2 :全 N Total nitrogen; x_3 :海拔 Elevation; x_4 :有效 P Available phosphorus; x_5 :坡向 Aspect; x_6 :全 P Total phosphorus; x_7 :林分郁闭度 Crown density; x_8 :坡度 Slope; x_9 :pH; x_{10} :全 K Total K; x_{11} :有机质 Organic matter; x_{12} :有效 K Available K; x_{13} :土壤容重 Bulk density; R^2 :决定系数 Coefficient of determination; F :F 统计量 F-statistic

2.3 麻栎群落树种重要值分析

更新苗和乔木树种重要值统计结果如图 3 所示,对于更新苗来说,麻栎更新苗在群落内的重要值最大,为

57.70%;红桤杨(*Rhus punjabensis*)、槲栎(*Quercus aliena*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、茶条槭(*Acer ginnala*)以及辽东栎(*Quercus wutaishanica*)树种的更新苗重要值处在 7.54%—11.94%之间,这些树种重要值的总和占到了全部更新苗重要值总和的 38.77%,这对于维持麻栎群落更新物种的多样性至关重要。就乔木层来看,麻栎的乔木占据着显著的主导地位,其重要值高达 62.20%,是其它乔木层树种重要值的 5.76—91.47 倍。油松的重要值(10.80%)在乔木树种里位居第二,其次是辽东栎和槲栎,重要值分别达到了 6.93%和 4.84%,同样是构成麻栎群落不可或缺的重要树种。此外,山楂(*Crataegus pinnatifida*)、杜梨(*Pyrus betulifolia*)、白蜡树(*Fraxinus chinensis*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、山荆子(*Malus baccata*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)和茶条槭等乔木在群落中分布比较常见,它们的重要值处在 1.60%—2.93%之间。而其它树种在麻栎群落中则分布较少,重要值仅在 0.68%—0.93%之间。

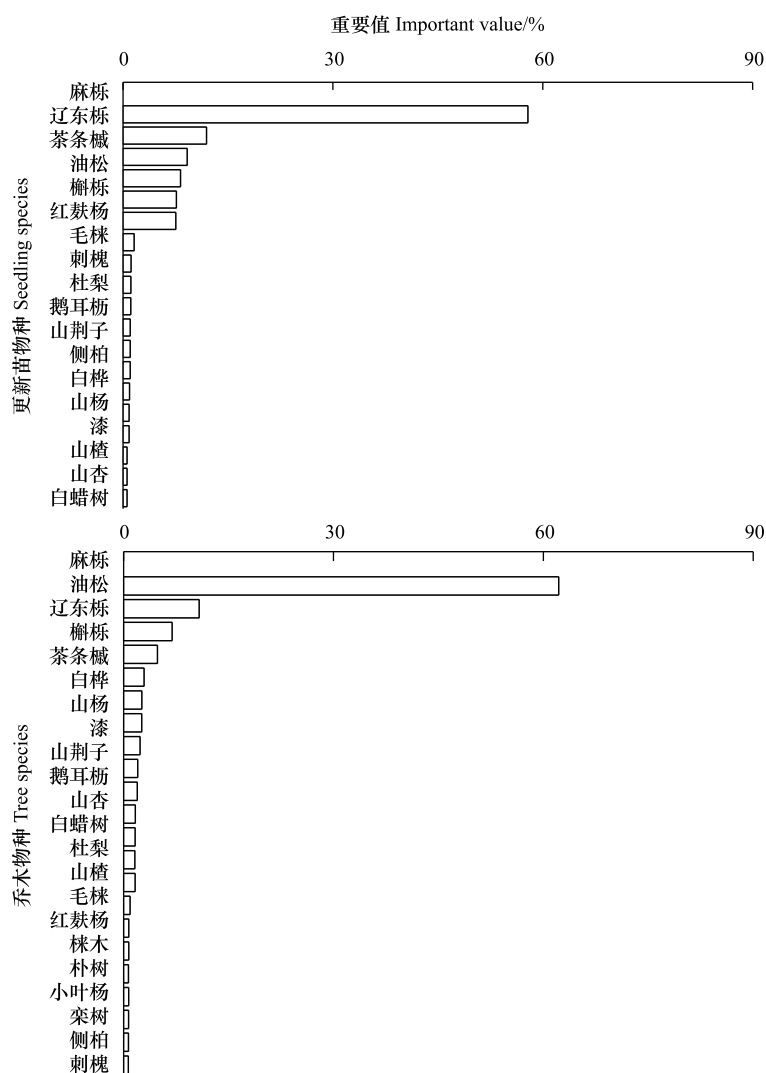


图3 更新苗和乔木树种重要值对比

Fig.3 Comparison of important values of seedlings and trees

通过对更新苗重要值和乔木重要值比较,发现群落中油松乔木重要值(10.80%)要高于其更新苗的重要值(8.22%),而辽东栎(6.93%)、槲栎(4.84%)、茶条槭(2.93%)等乔木树种的重要值均低于其更新苗重要值(分别为 11.94%、7.63%、9.17%、)。可见在群落的发展进程中,油松由低重要值发展到高重要值,其在群落中

的竞争优势要大于其它树种,这也验证了图 2 的结果(X 级幼树期时只有麻栎和油松)。

2.4 麻栎生长模型构建及验证

麻栎林木生长模型回归结果(表 5)表明,拟合优度最高、残差平方最小的模型为理查德(Richard)方程,其 DBH、 H 和 V 的最优模型表达式分别为: $y = 60.0008 \times (1 - e^{-0.0075x})^{1.1983}$ 、 $y = 19.9072 \times (1 - e^{-0.0232x})^{1.1221}$ 和 $y = 1.9867 \times (1 - e^{-0.0115x})^{2.7543}$ 。各变量的最优模型的验证结果(表 6)显示,其预测值与实测值之间的相对误差均比较小。

表 5 麻栎生长模型
Table 5 Growth models of *Q. acutissima* trees

响应变量 Dependent variables	方程形式 Equation form	R^2	RSS	P
胸径 DBH	$y = 60.0008 \times (1 - e^{-0.0075x})^{1.1983}$	0.995	0.0460	<0.01
	$y = 48.6858 \times (1 + e^{2.0774 - 0.0229x})^{-1}$	0.987	1.0621	<0.01
	$y = 51.5989 \times e^{-2.7373e^{-0.0148x}}$	0.917	2.8809	<0.01
树高 Tree height	$y = 19.9072 \times (1 - e^{-0.0232x})^{1.1221}$	0.996	0.0915	<0.01
	$y = 19.3986 \times (1 + e^{1.6295 - 0.0452x})^{-1}$	0.972	0.6715	<0.01
	$y = 19.5629 \times e^{-2.2668e^{-0.0339x}}$	0.986	0.3349	<0.01
材积 Volume	$y = 1.9867 \times (1 - e^{-0.0115x})^{2.7543}$	0.995	0.0005	<0.01
	$y = 1.6865 \times (1 + e^{3.1416 - 0.0265x})^{-1}$	0.982	0.0043	<0.01
	$y = 1.8366 \times e^{-4.7947e^{-0.0157x}}$	0.977	0.0012	<0.01

y : 林木胸径、树高或材积; DBH, Height or volume of trees; x : 林木年龄 Tree age; RSS: 残差平方和 Sum of squares of residual

表 6 麻栎生长模型的预测相对误差

Table 6 Relative error of prediction in the growth model of *Q. acutissima*

林龄 Age/a	材积 Volume/ m^3			树高 Height/m			胸径 DBH/cm		
	预测值 Predicted values	实测值 Measured values	相对误差 Relative error	预测值 Predicted values	实测值 Measured values	相对误差 Relative error	预测值 Predicted values	实测值 Measured values	相对误差 Relative error
5	0.0007	0.0002	0.0005	1.7	1.4	0.3	1.15	0.97	0.18
10	0.0044	0.0009	0.0035	3.4	2.9	0.5	2.57	2.11	0.46
15	0.0124	0.0023	0.0101	5.0	4.4	0.6	4.09	3.49	0.60
20	0.0254	0.0096	0.0158	6.5	6.1	0.4	5.65	5.25	0.40
25	0.0436	0.0180	0.0256	7.9	7.7	0.2	7.23	7.00	0.23
30	0.0668	0.0321	0.0347	9.2	9.4	-0.2	8.80	8.85	-0.05
35	0.0948	0.0593	0.0355	10.3	10.7	-0.4	10.36	10.56	-0.20
40	0.1273	0.0871	0.0402	11.3	12.0	-0.7	11.90	12.29	-0.39
45	0.1637	0.1133	0.0504	12.2	13.2	-1.0	13.41	14.00	-0.59
50	0.2036	0.1678	0.0358	13.1	13.9	-0.8	14.90	15.36	-0.46
55	0.2465	0.2260	0.0205	13.8	14.2	-0.4	16.36	16.59	-0.23
60	0.2919	0.2790	0.0129	14.4	14.6	-0.2	17.78	17.82	-0.04
65	0.3394	0.3348	0.0046	15.0	15.0	0.0	19.17	19.11	0.06
70	0.3884	0.3884	0.0000	15.6	15.3	0.3	20.52	20.35	0.17
75	0.4387	0.4491	-0.0104	16.0	15.7	0.3	21.84	21.64	0.20

2.5 麻栎林木生长过程分析

黄土高原中部麻栎林木胸径的生长表现为“缓慢-快速-缓慢”的周期规律(图 4)。依据连年生长量的最优聚类分割结果(表 7),其胸径的生长过程可明确划分为 6 个阶段:1—18 年为生长初期、19—46 年为速生期、47—100 年为稳定生长期、101—150 年为近熟期、151—204 年进入成熟期、 ≥ 205 年则步入过熟期,大致在

速生期结束后,每隔 50 年左右便进入下一个阶段,并且速生期与初期的生长周期总共也在 50 年左右。这 6 个生长阶段对应的胸径范围依次为:0—4.63cm、4.94—14.31cm、14.55—28.04cm、28.26—37.84cm、37.96—44.87cm以及 ≥ 44.98 cm。在整个胸径生长过程中,连年生长量呈现出“大小年”的情况,最大连年生长量达到 0.40cm/a,最小为 0.08cm/a,年均生长量为 0.19cm/a。

表 7 麻栎胸径连年生长量有序样本聚类

Table 7 Clusteranalysis for ordered samples of DBH growth rhythm of *Q. acutissima*

分类数 Number of clusters	误差函数 Error function	分割结果 Delineation stage
3	0.8116	1—17、18—48、49—259
4	0.5724	1—10、11—19、20—47、47—259
5	0.2325	1—9、10—17、18—48、49—149、150—259
6	0.1306	1—18、19—46、47—97、98—150、151—204、205—259

从图 4 可以看出,麻栎树高的生长主要在初期和速生期较为集中。在这两个时期,树高的年均生长量能够达到 0.29m/a。而到了稳定期和近熟期,树高的生长速度明显放缓,年均生长量仅为 0.06m/a。当麻栎进入成熟期之后,树高生长基本处于停滞状态,并且在大约 150 年时达到“封顶”状态,这一情况在树高总生长量曲线里也得到了印证,其最大树高大概在 19.9m 左右。树高的连年生长量同样存在“大小年”的波动现象。特别是在速生后期(34—46 年),这种波动的幅度尤为显著。这一现象反映出在速生后期,麻栎林木为获取上层空间展开了激烈的竞争。可以说,这一阶段是决定麻栎林木能否在林分上层占据优势地位的关键时段。

从麻栎材积生长曲线(图 4)可以看出,麻栎材积的年均生长量为 0.0068m³/a,其生长的峰值大概出现在第 150 年前后,此时的年均生长量可以达到 0.0077m³/a。观察其连年生长过程,在第 6 年时连年生长量最慢,仅为 0.0001m³/a;而在第 76 年时出现最高的连年生长量,为 0.013m³/a。处于稳定生长期的麻栎,其材积的连年生长量达到最高水平。但在进入近熟期之后,麻栎材积的生长速率显著下降。大约在第 150 年时,材积的连年生长曲线与平均生长曲线相交,标志着麻栎材积达到数量成熟。这一成熟年龄与树高和胸径达到成熟的年龄基本吻合,此时麻栎的材积为 1.1569m³。

3 讨论

3.1 黄土高原中部麻栎群落更新特征及发展方向

位于黄土高原中部的麻栎次生林,其更新过程主要依赖天然更新苗的萌发和生长^[23]。本研究中,麻栎群落更新序列完整,具备自然更新能力。有研究认为,由于群落内存在扩散限制和外界影响,群落内乔木层物种多样性与更新层幼苗组成通常存在显著分异,普遍维持在 0.57 的相似系数值^[24]。然而,本研究结果显示,麻栎林乔木种群和更新苗的物种构成呈现高度一致性。这一现象表明,在天保工程措施下,外界干扰较轻,群落处于一个比较稳定的恢复发展阶段^[25]。在经营管理中,应延续保护现有的自然更新过程,避免过度采伐和利用,以维持更新序列的完整性^[26]。

森林群落的更新与林分特征密切相关^[27]。研究认为林分的郁闭程度与更新苗数量和密度成负相关,高郁闭度限制了下层幼苗的光照和生长空间,导致较高的死亡率^[28—30]。在黄土高原中部麻栎群落中,Ⅰ级更新苗的死亡率高达 80%,通过分析发现,这种高的死亡率主要与其林分郁闭度有关;进一步的逐步回归分析结果表明,更新苗密度与林冠郁闭度及林分平均胸径呈显著负相关,在郁闭度阈值超过 0.8 且林木平均胸径大于 18.40cm 的样地中,更新苗密度普遍较低。同时,地形特征(如坡向、坡度)对光照和降水的再分配有显著影响,也是影响更新苗生长和空间分布的关键环境因子^[31]。在坡度较缓、坡向偏湿冷的区域,麻栎林的更新苗密度和物种多样性较高,而在坡度较陡、坡向偏干热的区域则较低,这与张希彪等^[32]的研究结果一致。因

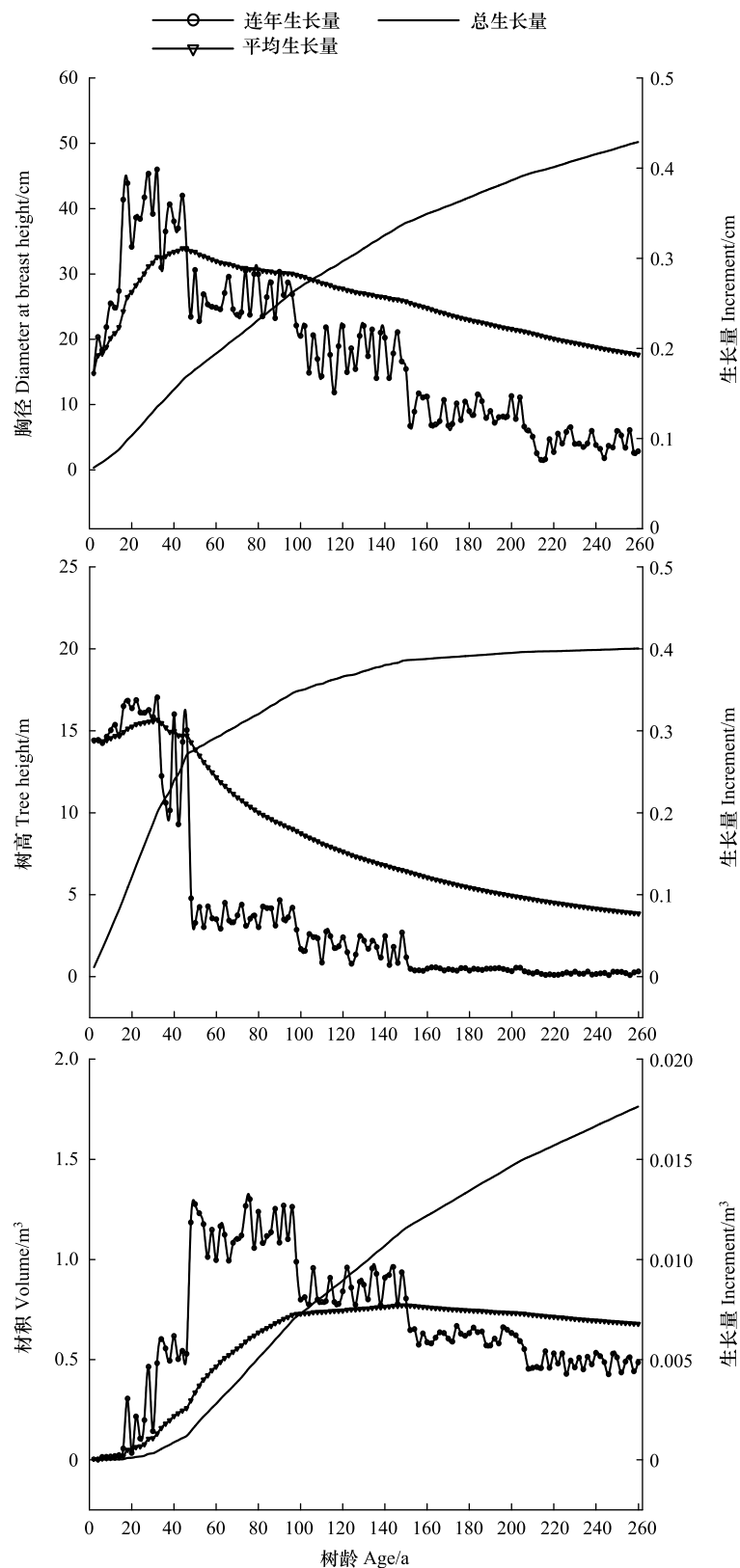


图4 麻栎林木胸径、树高和材积生长曲线

Fig.4 Tree DBH, height, and volume growth law of *Q. acutissima*

此,幼苗补植应优先选择坡度较小、坡向偏湿冷的区域进行,以提高幼苗存活率,同时,通过适度间伐调整郁闭度,为幼苗生长提供更多空间,并在间伐过程中选择性保留更新优势树种(如油松、白桦、山杨、漆、山荆子等)

以优化更新效果和群落稳定性。

树种重要值的变化在林分发展中表明着森林演替的进行,也从某种意义上预示着顶替树种构成^[33]。在本研究中,由于麻栎群落中的油松重要值在不断升高,随着群落发展,其在群落中的竞争优势要大于其它树种,预示着该树种将逐步形成次优势树种。而且,幼树调查数据也验证了这种趋势,在 X 级幼树中,只统计到了麻栎和油松 2 个树种。这一趋势意味着,在当前群落发展过程中,以麻栎和油松为主的针阔混交林模式将会成为稳定发展的主向。因此,森林经营管理应着重促进麻栎与油松的合理混交,并通过适度补植或间伐来维持两者的健康竞争关系,从而加速演替进程^[6]。

3.2 麻栎次生林木生长过程及目标

利用树木解析数据建模是研究林木生长的最可靠方法之一^[34]。本研究利用麻栎解析木数据构建的最优生长模型,全面揭示了麻栎林木生长的全过程。麻栎的个体发育过程可依据全周期生长量划分为 6 个阶段(20a、30a、50a、50a、50a、50a),这有助于更好地适应麻栎生长的自然节奏,弥补了以 20 年固定龄级划分生长阶段的不足,从而合理安排森林经营计划。考虑到麻栎的生长周期较长,经营管理中应注重长期效益,关注生态功能的维持和恢复能力^[7]。

针对黄土高原中部麻栎林木的生长特点,当前的经营管理策略应进行有针对性的调整^[4]。本研究中,麻栎林木胸径理论上生长的上限为 60.00cm 左右,但实际在数量成熟期 150 年左右才能达到 45.00 cm 的目标胸径,这一信息对麻栎林的管理实践具有重要的指导价值。麻栎树高发育呈现阶段特异性,其生长集中于速生阶段之前,当形成冠层优势以后生长就趋于停滞。基于当前立地条件分析,目标树高设为 17.5m(速生期结束时)比较合理,且需保证 50 年林龄前达到这一高度,这对维持林分结构稳定和提升材质等级等具有重要参考意义。因此管理中应重点关注如何在速生期(19—46 岁)内加强经营管理(间伐、施肥和灌溉等)来促进树高的稳定增长^[18]。此外,通过与区域内人工培育下麻栎林木相比,次生麻栎林生长速率显著滞后于人工培育林^[35],因此亟需对麻栎次生林辅以人工抚育措施,特别是在速生期内的林分管理。在本研究中,麻栎林木材积数量成熟期大约为 150 年,成熟材积在 1.1569m³ 左右,这一时期是麻栎材积的最优采伐期,也是目前黄土高原中部麻栎林木的目标材积。

4 结论

(1)黄土高原中部麻栎群落处于低干扰状态,不同生长阶段的更新苗形成了完整的更新序列,具备自我更新能力。林冠郁闭度是调控幼苗更新的主导环境因子,高郁闭度、低海拔及阴坡向的生境条件更有利于麻栎幼苗更新。麻栎群落更新进程中,油松表现出显著竞争优势,形成以麻栎、油松为主的针阔混交林为优势的群落更新格局,其恢复经营应该以此为基础开展。

(2)黄土高原中部麻栎林数量成熟期在 150 a 左右,经营目标胸径、树高和材积分别为 45.00 cm、17.5 m 和 1.1569 m³ 左右。麻栎作为黄土高原中部具有代表性的慢生树种,当下采用固定 20 年为一个龄级来划分龄组,以此方式指导其经营抚育工作,或许会出现较为明显的误差。应该以 20 a、30 a、50 a、50 a、50 a、50 a 为生长周期划分依据开展经营决策。

参考文献(References):

- [1] Yang B, Ma R H, Zhai J, Du J R, Bai J H, Zhang W H. Stand spatial structure is more important than species diversity in enhancing the carbon sink of fragile natural secondary forest. *Ecological Indicators*, 2024, 158: 111449.
- [2] Yang B, Xue W Y, Yu S C, Zhou J Y, Zhang W H. Effects of stand age on biomass allocation and allometry of *Quercus acutissima* in the central Loess Plateau of China. *Forests*, 2019, 10(1): 41.
- [3] 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.
- [4] 薛文艳, 杨斌, 张文辉, 于世川. 桥山林区麻栎种群不同发育阶段空间格局及关联性. *生态学报*, 2017, 37(10): 3375-3384.
- [5] Sun Y H, Zhang S R, Xu Q H, Li Y W, Shen W, Wang T, Zhou Z Z, Zhang R C. Quantitative indicative significance of pollen assemblages on

- vegetation coverage in deciduous *Quercus* forest in the central Loess Plateau, China. *Science China Earth Sciences*, 2019, 62(6): 992-1001.
- [6] Xu H W, Wang X K, Qu Q, Yang Z Y, Wang M G, Liu G B, Xue S. Variations and factors characterizing ecological niches of species in a stable grassland plant community. *Ecological Indicators*, 2021, 128: 107846.
- [7] Dong X B, Wang X W, Wei H J, Fu B J, Wang J J, Uriarte-Ruiz M. Trade-offs between local farmers' demand for ecosystem services and ecological restoration of the Loess Plateau, China. *Ecosystem Services*, 2021, 49: 101295.
- [8] Geng Q L, Ren Q F, Yan H M, Li L H, Zhao X N, Mu X M, Wu P T, Yu Q. Target areas for harmonizing the grain for green programme in China's Loess Plateau. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(3): 325-333.
- [9] Pretzsch H. Trees grow modulated by the ecological memory of their past growth. Consequences for monitoring, modelling, and silvicultural treatment. *Forest Ecology and Management*, 2021, 487: 118982.
- [10] Miranda Z P, Guedes M C, Rosa S A, Schöngart J. Volume increment modeling and subsidies for the management of the tree *Mora paraensis* (Ducke) Ducke based on the study of growth rings. *Trees*, 2018, 32(1): 277-286.
- [11] Giroud G, Bégin J, Defo M, Ung C H. Ecogeographic variation in black spruce wood properties across Quebec's boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 2016, 378: 131-143.
- [12] 刘淑明. 陕西子午岭自然保护区气候特征. *干旱区研究*, 2004, 21(4): 466-469.
- [13] Kang D, Guo Y X, Ren C J, Zhao F Z, Feng Y Z, Han X H, Yang G H. Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziuling Mountains, China. *Scientific Reports*, 2014, 4: 6873.
- [14] Deng L, Wang K B, Chen M L, Shanguan Z P, Sweeney S. Soil organic carbon storage capacity positively related to forest succession on the Loess Plateau, China. *Catena*, 2013, 110: 1-7.
- [15] 宾粤, 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琰瑜. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地幼苗的分布. *生物多样性*, 2011, 19(2): 127-133.
- [16] 孟宪宇. 测树学. 3 版. 北京: 中国林业出版社, 2006.
- [17] 廉琪, 张弓乔, 萨日娜, 卢彦磊, 刘文桢, 胡艳波, 赵中华. 基于树冠重叠面积的天然混交林林木竞争指数. *生态学报*, 2024, 44(5): 2057-2068.
- [18] 刘小军, 刘平宇, 赵苗苗, 谭佳伟, 杨斌, 张文辉. 天然麻栎次生林生长规律研究. *西北林学院学报*, 2019, 34(1): 175-179.
- [19] Roberts D W, Cooper S V. Concepts and techniques of vegetation mapping. General technical report INT-U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station (USA). 1989.
- [20] Linares-Palomino R, Ponce Alvarez S I. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape *Cordillera*, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 2005, 209(3): 261-272.
- [21] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(上). *生物多样性*, 1994, 2(3): 162-168.
- [22] 龙时胜, 曾思齐, 肖化顺, 刘发林, 刘洵, 向博文. 基于林木生长阶段的青冈栎生长方程研究. *西北林学院学报*, 2018, 33(6): 204-209.
- [23] Song Y H, Zhai J Y, Zhang J Y, Qiao L L, Wang G L, Ma L H, Xue S. Forest management practices of *Pinus tabulaeformis* plantations alter soil organic carbon stability by adjusting microbial characteristics on the Loess Plateau of China. *Science of the Total Environment*, 2021, 766: 144209.
- [24] Schoener T W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 1970, 51(3): 408-418.
- [25] 杨斌. 桥山林区麻栎群落及其碳汇功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [26] 张维伟, 薛文艳, 杨斌, 赵忠. 桥山林区麻栎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.
- [27] Debnath B, Das S K, Debnath A. Diversity, community characteristics and regeneration status of tree species in rowa wildlife sanctuary: an indo-Burmese hotspot—Tripura, North East India. *Vegetos*, 2021, 34(1): 153-160.
- [28] 欧芷阳, 朱积余, 曹艳云, 何琴飞, 黄小荣, 彭玉华, 庞世龙. 蚬木生存群落木本植物与土壤和地形因子的耦合关系. *生态学杂志*, 2013, 32(12): 3182-3189.
- [29] 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 马莉薇. 不同分布区栓皮栎实生苗更新及其影响因子. *应用生态学报*, 2013, 24(8): 2106-2114.
- [30] 康冰, 王得祥, 李刚, 高妍夏, 张莹, 杜焰玲. 秦岭山地锐齿栎次生林幼苗更新特征. *生态学报*, 2012, 32(9): 2738-2747.
- [31] Albrecht M A, McCarthy B C. Seedling establishment shapes the distribution of shade-adapted forest herbs across a topographical moisture gradient. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 1037-1049.
- [32] 张希彪, 上官周平, 王金成, 毛宁. 子午岭人工油松林群落更新特征及影响因子. *山地学报*, 2014, 32: 561-567.
- [33] Li Y F, He J A, Yu S F, Wang H X, Ye S M. Spatial structures of different-sized tree species in a secondary forest in the early succession stage. *European Journal of Forest Research*, 2020, 139(5): 709-719.
- [34] Weiskittel A, Kuehne C, McTague J P, Oppenheimer M. Development and evaluation of an individual tree growth and yield model for the mixed species forest of the Adirondacks Region of New York, USA. *Forest Ecosystems*, 2017, 4(1): 66-82.
- [35] 魏国余, 覃德文, 孙灿岳, 秦武明, 阳纯. 麻栎人工林生长规律模拟与研究. *西北林学院学报*, 2014, 29(4): 145-150.