

DOI: 10.20103/j.stxb.202304210824

何佳宁, 宁才文, 张闻涛, 玉米提·哈力克, 沈泽昊. 东天山北坡雪岭云杉种群结构动态的海拔格局. 生态学报, 2024, 44(12): 5389-5398.

He J N, Ning C W, Zhang W T, ÜmÜt Halik, Shen Z H. Altitudinal patterns of population structure dynamics of *Picea schrenkiana* in the northern slope of the eastern Tianshan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5389-5398.

东天山北坡雪岭云杉种群结构动态的海拔格局

何佳宁¹, 宁才文², 张闻涛¹, 玉米提·哈力克^{1,*}, 沈泽昊²

1 新疆大学生态与环境学院, 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830017

2 北京大学城市与环境学院, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要: 雪岭云杉 (*Picea schrenkiana*) 是天山特有树种, 也是天山森林优势种; 研究其种群结构动态的海拔梯度变化有助于保护、管理这一重要的森林资源。本研究以东天山北坡江布拉克景区的雪岭云杉种群为研究对象, 利用便携式背包雷达 (LiBackpack) 扫描与手测验证相结合的方法, 在 1800—2600 m 的海拔梯度上设置了 27 个 30 m × 30 m (共 24300 m²) 的样方进行调查测量, 基于树木胸径数据, 制作了雪岭云杉的静态生命表和存活曲线, 计算其种群数量动态变化指数和时间序列预测模型, 分析不同海拔高度雪岭云杉种群结构动态特征。结果表明: 1) 整体来看, 江布拉克景区雪岭云杉种群结构现状良好, 但幼苗 (DBH < 5 cm) 储备明显不足。低、高海拔雪岭云杉种群径级结构表现为“倒 J 型”, 中海拔段为“稳定型”。雪岭云杉种群在不同海拔高度存在幼龄树死亡率高的共性。2) 中海拔雪岭云杉种群动态变化指数最低; 低海拔种群危险率最低; 表明中海拔树木存活能力最强, 雪岭云杉种群在中海拔生长状况最好。3) 时间序列预测模型表明, 研究区雪岭云杉种群未来动态更新趋势良好, 未来 2、4、6、8 径级时, 低海拔段 II—VII 径级、高海拔段 II、IV—VIII 径级个体数量呈现增加的趋势; 中海拔不同径级个体数量变化较小。建议对低、高海拔雪岭云杉种群个体采取抚育、间伐措施, 中海拔砍伐过多的区域应移栽原生苗而促进雪岭云杉种群发育更新; 同时加大管理力度, 减少人为干扰。

关键词: 雪岭云杉; 海拔梯度; 径级结构; 便携式背包雷达; 保护策略

Altitudinal patterns of population structure dynamics of *Picea schrenkiana* in the northern slope of the eastern Tianshan Mountains

HE Jianing¹, NING Caiwen², ZHANG Wentao¹, ÜmÜt Halik^{1,*}, SHEN Zehao²

1 MOE Key Laboratory of Oasis Ecology, College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi, 830017, China

2 MOE Key Laboratory for Earth Surface Processes, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract: *Picea schrenkiana* is a unique tree species in the Tianshan Mountains and a constructive species of the Tianshan forest community. Studying the elevation gradient changes of the population structure dynamics of this species helps to protect and manage this important forest resource. This article took the *P. schrenkiana* population in the Jiangbulake scenic area on the northern slope of the Eastern Tianshan Mountains as the research object, combined portable backpack Lidar (LiBackpack) scanning and manual measurement verification, 27 sample plots with an area of 30 m × 30 m (total area of 24300 square meters) were set up at an altitude gradient of 1800—2600 meters for survey and measurement. Based on the obtained tree diameter data, we created a static life table and survival curve for *P. schrenkiana*, calculated its population dynamic change index and time series prediction model, and analyzed the dynamic characteristics of *P. schrenkiana* population structure at different altitudes. The results indicate that overall, the population structure of *P. schrenkiana* of

基金项目: 新疆维吾尔自治区区域协同创新专项上海合作组织科技伙伴计划及国际科技合作计划项目 (2023E01026); 国家自然科学基金项目 (41790425)

收稿日期: 2023-04-21; **网络出版日期:** 2024-04-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: halik@xju.edu.cn

Jiangbulake Scenic Area is good, but the reserve of seedlings (DBH<5 cm) is significantly insufficient. The diameter class structure of the low and high altitude *P. schrenkiana* population shows an “inverted J type”, while the middle to high altitude segment shows a “stable type”. The population of *P. schrenkiana* has a common feature of high mortality rate among young trees at different altitudes. 2) The dynamic change index of *P. schrenkiana* population in medium altitude is the lowest. Risk rate is lowest for mid-altitude population. The survival ability of trees at mid altitude is the strongest, and the growth status of the *P. schrenkiana* population is the best at medium altitude. 3) The future dynamic update trend of the *P. schrenkiana* population in the research area is good. The time series prediction model shows that the number of individuals in the low altitude section II—VII diameter class, high altitude section II, IV—VII diameter class will show an increasing trend in the future 2, 4, 6, and 8 diameter classes. The variation in the number of individuals of different diameter classes is relatively small. It is recommended to adopt nurturing and thinning measures for individuals of low and high altitude *P. schrenkiana* populations. Areas with excessive deforestation should be transplanted with native seedlings to promote the development and renewal of *P. schrenkiana* populations; At the same time, management efforts should be increased to reduce human interference.

Key Words: *Picea schrenkiana*; altitude gradient; DBH class; LiBackpack; protection strategy

植物的种群结构与动态是指植物种群年龄和空间结构及其在数量上的变化特征^[1-2],反映了种群对生境约束和干扰的响应,是种群生态学研究的核心内容^[3-4]。种群结构与动态的分布特征能够表征物种的生活策略,在物种现状评估和种群数量预测中已有广泛的应用^[5-6],对受干扰种群更新、濒危物种保护及维持生态系统稳定性极具意义。

山地是天然森林分布的主要区域。高大山地提供了显著的气候梯度,超越了多种植物的生态位宽度,从而成为研究植物种群结构和动态对环境梯度响应的理想区域^[7-9]。雪岭云杉(*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.)纯林在我国分布于新疆天山北坡,是天山森林生态系统的主要建群种,对天山森林生态系统生物多样性维持、水源涵养和气候调节起着重要作用^[10-12]。目前关于雪岭云杉种群结构已有不少研究,如刘贵峰等发现天山云杉种群年龄结构处于稳定状态^[13];宋于洋等研究表明天山云杉在小径级有死亡高峰^[14];阿地来·赛提尼亚孜等发现雪岭云杉林物种组成和结构在 10 年间内变化较小^[15]。此外,雪岭云杉相关研究还涉及树木年轮学^[9, 16-17]、土壤、叶片、枯落物化学计量学特征变化^[18-20]、生物量分配格局^[21]等。然而,以往研究存在样地并未覆盖其海拔分布范围的特点。因此,探究雪岭云杉在其整个海拔分布范围内的种群结构与动态变化特征,能够对不同海拔段的森林精准管理提供更加科学具体的建议。

江布拉克位于新疆奇台县境内。旅游业发展、放牧等对当地山区森林生态系统造成了严重干扰,然而关于该地区雪岭云杉种群在其海拔分布范围内的更新状况并未见相关报道。因此,本研究以天山东段江布拉克北坡雪岭云杉种群为研究对象,基于便携式背包激光雷达(LiBackpack),使用静态生命表、径级结构、存活曲线和时间序列预测模型,分析干扰生境下雪岭云杉种群结构现状和未来更新趋势,为该地区雪岭云杉种群管理和保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

江布拉克位于天山北麓、准噶尔盆地东南缘,属温带半湿润山地气候区,地理坐标为东经 89°25′15″—90°16′49″,北纬 43°25′06″—43°39′42″。年均气温约 2.5℃,年降水量约 420 mm。本次调查的雪岭云杉种群主要分布在海拔 1750—2650 m 之间的高山区域,该区域内乔木以雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)为主,森林分布上线则以灌木忍冬(*Lonicera japonica*)、方枝柏(*Juniperus saltuaria*)为主。

1.2 样方设置及调查方法

2022 年 7—8 月在天山东段江布拉克北坡进行样地调查。根据雪岭云杉分布范围(海拔 1750—2650 m)选定代表性样地(海拔 1800—2600 m),每间隔海拔 100 m 设置 3 个样地,每个样地大小为 30 m × 30 m,共设置 9 个梯度 27 个样地,样地面积共 24300 m²。用便携式背包激光雷达(LiBackpack)对每个样地进行扫描,记录海拔、经纬度、树木伐桩、幼苗数量及自然死亡等生境因子(表 1),后期用 Lidar 360 软件处理点云数据获取胸径、冠幅和树高等指标。样地中幼苗(DBH<5 cm)数量极少,并未作生命表等分析。

表 1 雪岭云杉种群样方基本情况

Table 1 Basic information of *P. schrenkiana* population plots

海拔 Altitude	样地编号 Plot code	冠幅面积/m ² Mean CA *	平均树高/m Mean TH	平均胸径/cm Mean DBH	伐桩/个 Stumps	幼树自然 死亡数/株 Number of death trees	幼苗数量/株 Number of seedlings
低海拔 Low altitude	1800-1	1679.04	17.75	19.74	18	9	4
	1800-2	1745.57	19.09	22.61	17	3	4
	1800-3	1603.80	14.10	17.34	12	6	6
	1900-1	1643.19	16.66	22.53	20	1	4
	1900-2	1429.54	14.25	19.36	10	5	3
	1900-3	1406.36	13.34	18.75	13	7	3
	2000-1	1299.69	9.35	11.91	21	14	2
	2000-2	1547.14	12.02	14.10	22	11	6
	2000-3	1695.57	15.96	19.93	11	11	4
中海拔 Medium altitude	2100-1	1861.49	15.14	22.67	12	0	4
	2100-2	1908.19	13.32	20.81	16	5	3
	2100-3	1197.62	16.38	25.99	17	7	2
	2200-1	897.80	18.05	28.92	14	3	1
	2200-2	645.30	19.71	32.59	19	1	0
	2200-3	1412.67	18.63	29.86	14	0	0
	2300-1	850.12	17.14	28.45	20	1	2
	2300-2	1041.21	17.48	25.90	10	1	1
	2300-3	1550.07	14.10	19.61	16	7	0
高海拔 High altitude	2400-1	935.42	10.18	16.62	1	15	3
	2400-2	725.60	9.28	14.96	10	9	2
	2400-3	822.43	9.94	16.73	5	8	4
	2500-1	666.69	6.81	13.54	0	3	3
	2500-2	804.70	11.34	17.69	0	2	2
	2500-3	833.65	12.46	23.82	0	1	3
	2600-1	228.05	7.48	15.48	0	0	1
	2600-2	387.40	10.52	24.14	0	0	1
	2600-3	514.06	12.82	26.30	0	0	0

* CA: crown area; TH: tree height; DBH: diameter at breast of height

1.3 种群径级结构、海拔段划分

生长锥会对树木造成损坏,在相同生境内树木的径级和龄级对环境具有相近的反应^[22—23]。因此,本研究用胸径代替年龄,并参考前人对雪岭云杉种群径级结构的划分标准^[12],以 5 cm 为一个刻度,共分八个径级,具体如下:5 cm ≤ I ≤ 10 cm、10 cm < II ≤ 15 cm、15 cm < III ≤ 20 cm、20 cm < IV ≤ 25 cm、25 cm < V ≤ 30 cm、30 cm < VI ≤ 35 cm、35 cm < VII ≤ 40 cm、40 cm < VIII,同时,将 8 个径级分为 4 个发育阶段,即幼龄阶段(I—II 径级)、中龄阶段(III—V)成龄阶段(VI—VII)和老龄阶段(VIII 径级)。根据雪岭云杉种群在海拔的分布范围、不同海拔样地径级结构相似程度及其特点,将雪岭云杉种群在海拔梯度上的分布范围共分为三个海拔段

(表 1)。

1.4 种群动态量化

本研究采用陈晓德提出,并得到广泛应用的种群径级结构动态量化分析法^[24],该方法以种群及群落结构参数为依据,运用加权法与条件概率乘法法则,定量推导出衡量种群径级结构及群落结构的动态指数。

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

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

式中, V_n 为种群内相邻两个径级间个体数量变化动态; V_{pi} 为无外部干扰下整个种群的数量动态变化; S_n, S_{n+1} 分别为第 $n, n+1$ 径级种群个体数。若考虑外在干扰时, 整个种群的数量动态变化指数还与各径级内的个体数 S_n 以及年径级数量(K)有关:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=i}^{k-1} (S_n, V_n)}{K \times \min(S_1, S_2 \cdots S_K) \sum_{n=i}^{K-1} S_n}$$

式中, V_n, V_{pi}, V'_{pi} 取正、零、负值时分别反映种群内两相邻级(或整个种群)个体数量的增长、稳定和衰退的动态关系。

1.5 雪岭云杉种群静态生命表

根据海拔高度划分编制不同生境下雪岭云杉种群静态生命表、绘制存活曲线。静态生命表主要参数的计算参照江洪的方法^[25]。考虑到静态生命表会造成死亡率为负值的情况, 本文采用匀滑方法对实际种群个体数进行匀滑修正得到 a_x 。

1.6 存活曲线拟合、死亡率和消失率

根据种群统计学方法, 以标准化存活数 L_x 为纵坐标, 以胸径表示的径级 x 为横坐标, 绘制雪岭云杉种群存活曲线。存活曲线采用指数函数 $N_x = N_0 e^{bx}$ 和幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 对存活数和径级关系进行拟合^[26], 依据决定系数 R^2 和 F 检验值确定最优模型。如果指数函数拟合效果好, 存活曲线即为 Deevey-II; 幂函数拟合效果好, 存活曲线则为 Deevey-III。以径级 x 为横坐标, 死亡率 q_x 、消失率 K_x 为纵坐标, 分别绘制种群死亡率曲线和消失率曲线^[27-28]。

1.7 生存分析

应用生存函数 $S_{(i)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(ii)}$ 进行种群的生存分析^[29-31]:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots \times S_i$$

$$F_{(i)} = 1 - S_i$$

$$f_{(ii)} = \frac{S_{i-1} - S_i}{h_i}$$

$$\lambda_{(ii)} = \frac{2(1 - S_i)}{[h_i(1 + S_i)]}$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为龄间宽度^[22]。

1.8 种群数量时间序列预测

本文参考肖宜安等^[27]的研究方法, 用一次平均推移法通过时间序列分析对不同海拔高度雪岭云杉种群径级结构进行模拟和预测:

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

式中, n 代表径级, t 为需要预测的未来年限(本研究以径级表示), X_k 为当前 k 径级的种群数量, $M_n^{(1)}$ 表示种群经历未来 t 径级时间后 n 径级的预测值。

本研究中,胸径数据获取在 Lidar 360 处理,统计分析在 Excel 2018 进行,用 Origin 2019 绘图。

2 结果与分析

2.1 雪岭云杉种群分布现状及结构特征

本文调查的雪岭云杉个体共 1958 株,低海拔段 I 径级株数最多,为 274 株。根据图 1,低海拔段、中海拔段和高海拔段雪岭云杉种群径级结构为“倒 J 型”、“稳定型”和“倒 J 型”,各海拔段更新状况分别呈现“增长”、“稳定”、“增长”型。

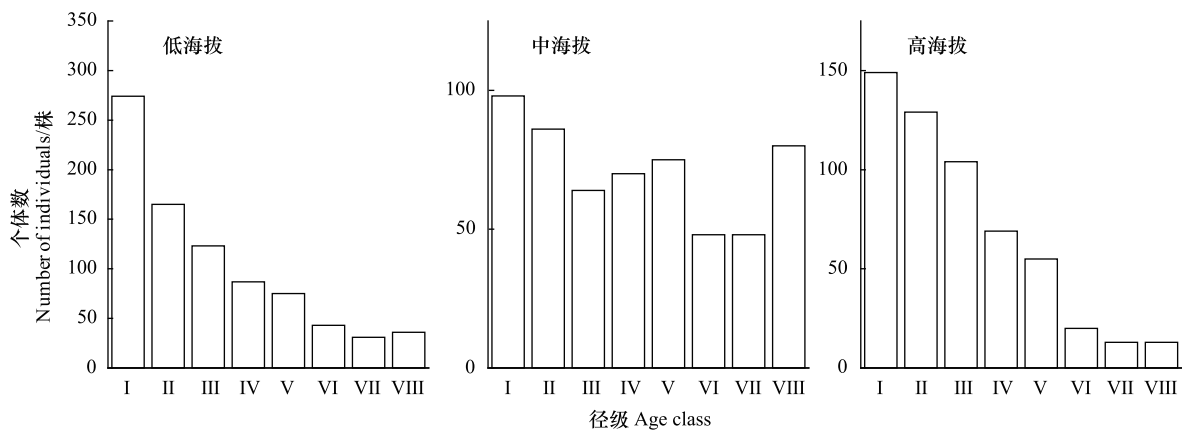


图 1 雪岭云杉种群径级结构

Fig.1 Age structure of *P. schrenkiana* population

图中 I、II、III、IV、V、VI、VII、VIII 径级划分为: $5\text{ cm} \leq \text{I} \leq 10\text{ cm}$ 、 $10\text{ cm} < \text{II} \leq 15\text{ cm}$ 、 $15\text{ cm} < \text{III} \leq 20\text{ cm}$ 、 $20\text{ cm} < \text{IV} \leq 25\text{ cm}$ 、 $25\text{ cm} < \text{V} \leq 30\text{ cm}$ 、 $30\text{ cm} < \text{VI} \leq 35\text{ cm}$ 、 $35\text{ cm} < \text{VII} \leq 40\text{ cm}$ 、 $40\text{ cm} < \text{VIII}$

根据雪岭云杉种群动态指数表(表 2):低海拔 $V_1—V_7$ 远大于零,中海拔 $V_1—V_2$ 、 V_5 、 V_7 大于零, $V_3—V_4$ 小于零, V_6 等于零,高海拔 $V_1—V_6$ 大于零, V_7 等于零。可见低、高海拔段树木在不同生长阶段,只有较少的树木才能在下一个径级继续存活;而大部分树木在中海拔更容易活到下一个径级。

表 2 雪岭云杉种群动态变化指数

Table 2 Dynamic indices of *P. schrenkiana* population

径级 Age class	V_n							V_{pi}	V'_{pi}
	1	2	3	4	5	6	7		
低海拔 Low altitude	39.78	25.45	29.27	13.79	42.67	27.91	16.13	28.54	0.1151
中海拔 Middle altitude	12.24	25.58	-9.38	-7.14	36.00	0.00	66.67	3.16	0.0082
高海拔 High altitude	13.42	19.38	33.65	20.29	63.64	35.00	0.00	24.64	0.2369

V_n :种群从 n 到 $n+1$ 的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population from age class n to $n+1$; V_{pi} :忽略外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is ignored; V'_{pi} :考虑外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is considered in the future

2.2 雪岭云杉种群静态生命表、存活曲线。

2.2.1 静态生命表分析

根据静态生命表(表 3),低海拔雪岭云杉种群生命期望值总体呈现出先增加后降低的趋势,表明低海拔

段,幼龄树进入中龄阶段后生存能力明显增强。中海拔 I、II、III、V、VI 的期望寿命高于低、高海拔段,可见中海拔雪岭云杉种群的生存能力更强。

表 3 雪岭云杉种群静态生命表
Table 3 Static life table of *P. schrenkiana* population

海拔 Altitude	径级 Age class	径级 DBH class	A_x	a_x	l_x	q_x	d_x	L_x	T_x	k_x	e_x	$\ln l_x$	S_x
低海拔 Low altitude	I	5<DBH≤10	274	274	1000	0.40	109	801	2453	0.51	2.45	6.91	0.60
	II	10<DBH≤15	165	165	602	0.25	42	526	1651	0.29	2.74	6.40	0.75
	III	15<DBH≤20	123	123	449	0.29	36	383	1126	0.35	2.51	6.11	0.71
	IV	20<DBH≤25	87	87	318	0.14	12	296	743	0.15	2.34	5.76	0.86
	V	25<DBH≤30	75	75	274	0.43	32	215	447	0.56	1.63	5.61	0.57
	VI	30<DBH≤35	43	43	157	0.28	12	135	232	0.33	1.48	5.06	0.72
	VII	35<DBH≤40	31	31	113	0.29	9	97	97	0.34	0.86	4.73	0.71
	VIII	40<DBH	36	22	80	—	—	—	—	—	—	4.39	—
中海拔 Middle altitude	I	5<DBH≤10	98	98	1000	0.12	12	939	4520	0.13	4.52	6.91	0.88
	II	10<DBH≤15	86	86	878	0.07	6	847	3582	0.07	4.08	6.78	0.93
	III	15<DBH≤20	64	80	816	0.18	14	745	2735	0.19	3.35	6.70	0.83
	IV	20<DBH≤25	70	66	673	0.12	8	633	1990	0.13	2.95	6.51	0.88
	V	25<DBH≤30	75	58	592	0.17	10	541	1357	0.19	2.29	6.38	0.83
	VI	30<DBH≤35	48	48	490	0.17	8	449	816	0.18	1.67	6.19	0.83
	VII	35<DBH≤40	48	40	408	0.20	8	367	367	0.22	0.90	6.01	0.80
	VIII	40<DBH	80	32	327	—	—	—	—	—	—	5.79	—
高海拔 High altitude	I	5<DBH≤10	149	149	1000	0.13	20	933	3161	0.14	3.16	6.91	0.87
	II	10<DBH≤15	129	129	866	0.19	25	782	2228	0.22	2.57	6.76	0.81
	III	15<DBH≤20	104	104	698	0.34	35	581	1446	0.41	2.07	6.55	0.66
	IV	20<DBH≤25	69	69	463	0.20	14	416	866	0.23	1.87	6.14	0.80
	V	25<DBH≤30	55	55	369	0.64	35	252	450	1.01	1.22	5.91	0.36
	VI	30<DBH≤35	20	20	134	0.35	7	111	198	0.43	1.48	4.90	0.65
	VII	35<DBH≤40	13	13	87	0.00	0	87	87	0.00	1.00	4.47	1.00
	VIII	40<DBH	13	13	87	—	—	—	—	—	—	4.47	—

A_x : x 径级内存活个体数, Actual survival number; a_x : 匀滑后 x 径级内的存活个体数, The correction value of A_x ; l_x : x 径级的标准化存活个体数, Logarithmic standard surviving number; q_x : 从 x 到 $x+1$ 径级的平均存活个体数, Survived individuals of the interval from x to $x+1$; d_x : 从 x 龄到 $x+1$ 龄的死亡个体数, Standardized death; q_x : 从 x 龄到 $x+1$ 龄的种群个体死亡率, Mortality rate; T_x : 大于等于 x 径级的存活个体总数, Total number of individuals from level x to greater than level x ; k_x : 种群消失率, Vanish rate; e_x : 期望生命值, Life expectancy; $\ln l_x$: 标准化存活数对数, The natural logarithm of l_x ; S_x : 种群存活率, Survival rate

2.2.2 存活、死亡率和消失率曲线分析

由存活曲线(图 2)可知,中海拔树木变化平缓,种群结构稳定;而 I—II 径级、V—VI 径级分别低海拔和高海拔雪岭云杉种群数量下降最快的节点,表明此径级阶段,雪岭云杉种群更新遇到了“瓶颈”。从不同海拔死亡率和消失率曲线(图 2)得知,低、高海拔树木死亡率和消失率最高;中海拔最低,可见在雪岭云杉的生长在边缘生境中更易收到限制。存活曲线的检验模型(表 4)表明,低、中、高海拔雪岭云杉种群更符合 Deevey-III 型,表明雪岭云杉种群在不同海拔段都存在幼年树死亡率高的特点。

2.3 种群的生存分析

2.3.1 种群的生存率和累积死亡率曲线

整体上看,低、中、高海拔树木随着径级的增加,生存率明显降低,累积死亡率明显增加,可见同时期的幼树,只有很小一部分才能存活到老龄阶段;低、高海拔生存率和累积死亡率在 I—II 径级间相交,中海拔则在 III 径级,表明幼龄树在中海拔的生存压力更小(图 3)。

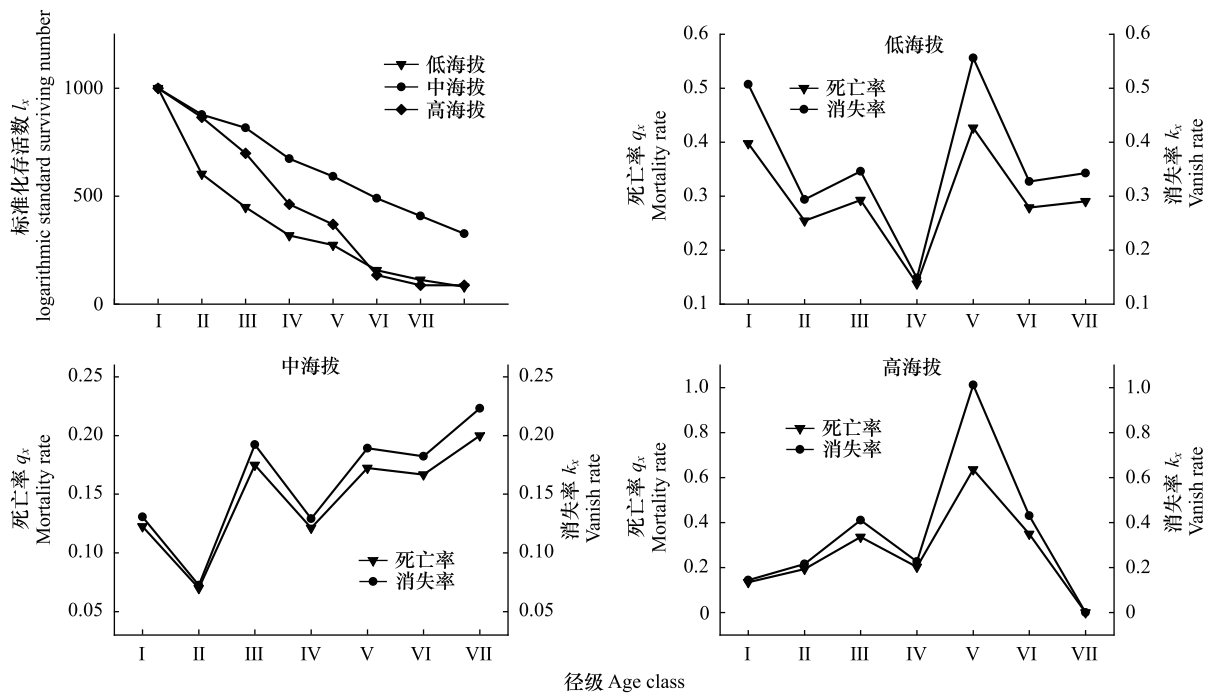


图2 雪岭云杉存活曲线、消失率、死亡率

Fig.2 Survival curves, mortality and vanish curves of *P. schrenkiana* population

表4 雪岭云杉种群存活曲线的检验模型

Table 4 Text model of survival curves of *P. schrenkiana* population

海拔 Altitude	方程 Equation	R^2	F	P
低海拔	$N_x = 1301.377e^{-1.171x}$	0.918	66.842	0.000
Low altitude	$N_x = 1328.194x^{-0.349}$	0.991	673.44	0.000
中海拔	$N_x = 1199.61e^{-0.513x}$	0.850	34.125	0.001
Middle altitude	$N_x = 1240.633x^{-0.159}$	0.986	413.11	0.000
高海拔	$N_x = 1746.496e^{-1.285x}$	0.794	23.062	0.003
High altitude	$N_x = 1940.835x^{-0.402}$	0.942	96.932	0.000

N_x : 匀滑后 x 径级内存活数 The correction value of A_x

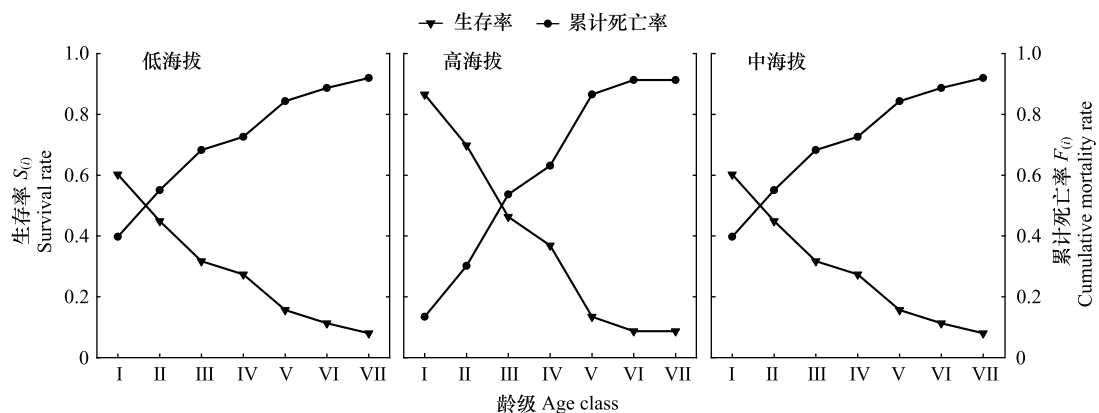


图3 雪岭云杉种群生存率和累计死亡率曲线

Fig.3 Survival rate and cumulative mortality rate curves of *P. schrenkiana* population

2.3.2 种群死亡密度和危险率曲线

根据死亡密度、危险率曲线(图4),低海拔各径级种群危险率整体高于中、高海拔段,且在Ⅱ径级时危险率最高,表明低海拔雪岭云杉种群幼树难以顺利度过幼龄阶段。中海拔种群危险率曲线平缓基本低于其他海拔段,表明中海拔地区雪岭云杉种群成功存活到下一径级的能力更强。整体上危险率显现为中海拔<高海拔<低海拔,表明中海拔为雪岭云杉种群生长最适宜生境。

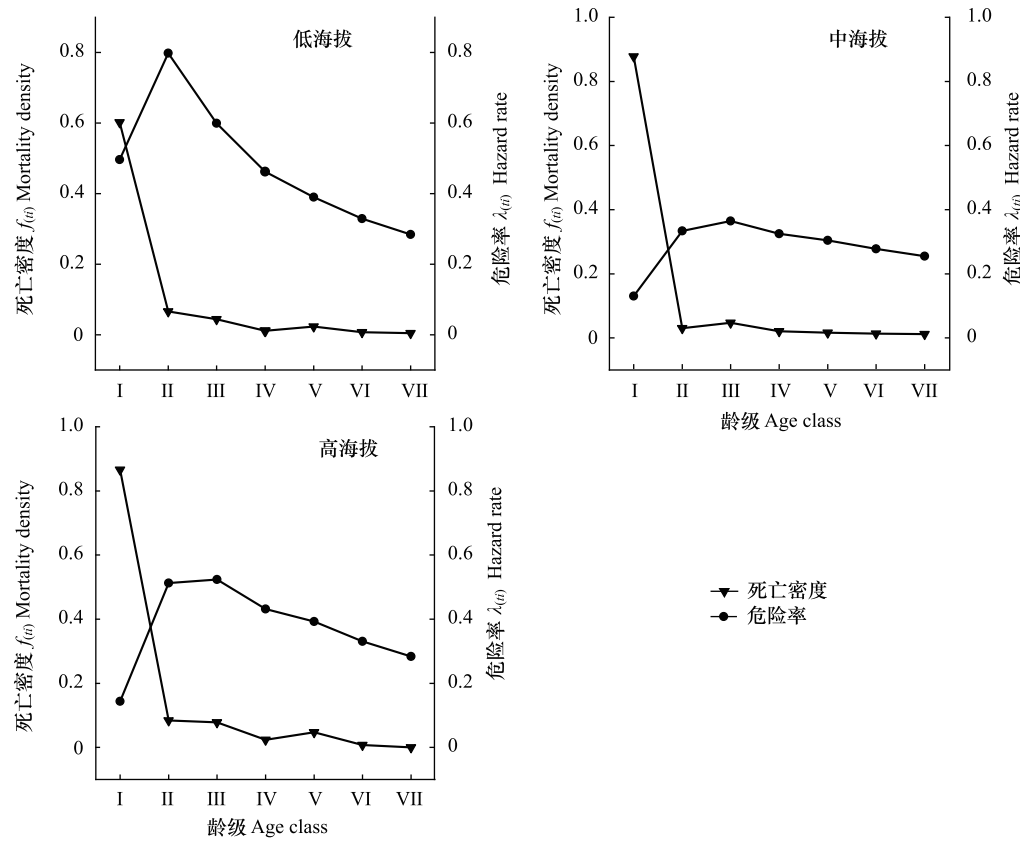


图4 雪岭云杉种群死亡密度和危险率曲线

Fig.4 Mortality density and hazard rate of *P. schrenkiana* population

2.4 种群时间序列预测

种群的时间序列预测分析表明,经历未来2、4、6、8径级的时间之后,低、高海拔雪岭云杉种群未来一定时间内更新状况持续良好,大径级树木增多;中海拔种群结构则变化较小(表5)。

表5 雪岭云杉种群时间序列预测

Table 5 Time sequence analysis of age structure of *P. schrenkiana* population

径级 Age class	低海拔 Low altitude					中海拔 Middle altitude					高海拔 High altitude				
	A_x	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	A_x	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	A_x	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$
I	274					98					149				
II	165	220				86	92				129	139			
III	123	144	162			64	75	80			104	117	113		
IV	87	105	113	128		70	67	74	74		69	87	89	88	
V	75	81	82	87	104	75	73	64	65	71	55	62	62	65	69
VI	43	59	59	66	70	48	62	60	64	59	20	38	39	46	50
VII	31	37	46	45	49	48	48	63	54	48	13	17	25	28	34
VIII	36	34	28	31	34	80	64	44	42	40	13	13	12	17	21

$M_t^{(1)}$: 经过2、4、6、8个径级后种群的大小 The population size after 2, 4, 6 and 8 age class time

3 讨论

3.1 种群的径级结构及时间序列预测

种群静态生命表、径级结构图、存活曲线等反映了雪岭云杉种群不同海拔高度的现状及未来更新动态^[28]。就种群结构现状而言,东天山雪岭云杉种群结构并未出现明显的衰退趋势,但该地区树木幼苗数量极少(表1),可见种子的萌发过程受到了严重限制,这可能是游客和牲畜在封育区活动的结果,应当引起重视。另一方面,雪岭云杉幼苗存在较强的耐阴特性^[29],研究区的砍伐一定程度上扩大了森林间隙增加了光照,但对幼苗更新的作用较小。除此之外,雪岭云杉种群在中海拔段幼树储量最低;可能由于中海拔树木胸径较大,林分结构处于成树阶段,需要的生存空间更大,自疏效应明显;也可能是母树被砍伐导致种子数量储备不足。时间序列预测表明,低、高海拔段未来雪岭云杉种群更新状况良好,而中海拔段种群各径级个体数量更倾向于维持“现状”,这是森林生长过程中成熟林本身具备的特性^[12];不同海拔生境下雪岭云杉种群径级结构存在明显差异,然而这种差异具体由哪些生物因子或者环境因子主导,有待进一步的研究。

3.2 种群的动态变化

低海拔的幼树成活率最低,这与宋于洋、刘贵峰等研究结果接近^[14]。此外,低海拔段雪岭云杉种群密度最大,表明密度制约效应下的竞争作用在低海拔可能更加明显^[30-31],这可能是导致低海拔树木成活率低的主要因素。一般而言,树木从一个径级生长到下一径级都存在一定的生长损失,但雪岭云杉种群在中海拔Ⅲ、Ⅳ径级时的种群动态变化指数小于零,分别为-9.38、-7.14,存在明显的数量增加现象,可见随着胸径的增加,中海拔Ⅲ、Ⅳ径级的树木对生境的适应性达到最大,这可能是竞争自疏的结果,自疏后树木“优胜劣汰”导致物理间距变大,竞争减弱^[32],除人为砍伐或腐朽外,一般不会出现死亡。种群存活曲线拟合结果显示,三个海拔段雪岭云杉种群存活曲线更趋向 Deevey-Ⅲ型,说明雪岭云杉种群幼龄树死亡率高,这与王婷等^[9]对天池雪岭云杉种群结构研究结果一致。一方面,幼树的高死亡率仍然是影响雪岭云杉种群数量的重要因素;另一方面,这是大多数乔木本身的生活史策略,因此相对于人为促进幼苗的更新,或许抚育、封育措施是更加符合植物本身的生长特性。

生存分析显示,虽然高海拔段雪岭云杉种群表现为增长型,但由于高海拔段雪岭云杉种群前期锐减趋势更明显,种群数量增长依然存在“瓶颈”。乔木在幼苗时期存活能力较弱,在山地森林中,更高的海拔往往意味着更恶劣的生境(如低温等)^[33],这可能是导致高海拔雪岭云杉种群前期锐减的主要成因。死亡密度和危险率函数显示,相较于低、高海拔段,中海拔种群危险率更低,相较于低、高海拔边缘生境,中海拔处于生态位的中间区域,种群的生长不易受限。

3.3 种群结构适应性

种群在不同生境中的径级结构差异可以反映种群对异质环境或梯度的适应性。何熙祥等研究发现,塔里木河胡杨的径级结构差异明显,越远离河道胡杨种群老树比例越高,体现了胡杨种群径级结构对于干旱环境的适应^[32];而江布拉克雪岭云杉主要分布在海拔 1750—2650 m 范围内,中海拔雪岭云杉种群处在其生态幅的最适区,各年龄段具有高存活力,树木往往能够存活到下一径级。存在高生存率的特点;而低、高海拔雪岭云杉种群处在其海拔分布范围的两端,生态幅狭窄,易受环境因子胁迫,具备高繁殖力的生存策略。低、中、高海拔的径级结构差异,反映了雪岭云杉种群对不同海拔生境的适应对策。

4 结论与建议

1) 整体来看,江布拉克景区雪岭云杉种群结构现状良好,但幼苗(DBH<5cm)储备明显不足。低、高海拔雪岭云杉种群径级结构表现为“倒J型”,中海拔段为“稳定型”。雪岭云杉种群在不同海拔高度存在幼龄树死亡率高的共性。

2) 种群危险率曲线显示,中海拔雪岭云杉种群动态变化指数低于高海拔和低海拔段,表明中海拔树木存活能力最强,雪岭云杉种群在中海拔生长状况最好。

3) 研究区雪岭云杉种群未来动态更新趋势良好, 时间序列预测模型表明, 未来 2、4、6、8 径级时, 低海拔段 II—VII 径级、高海拔段 II、IV—VIII 径级个体数量呈现增加的趋势; 中海拔不同径级个体数量变化较小。

根据本文研究结果, 建议江布拉克景区采取以下管理措施: 1) 旅游区修建时中海拔树木砍伐较多, 成龄树有锐减趋势, 对种群更新差的区域可移栽原生苗促进更新; 中海拔地区各径级树木成活率高, 可以适当提高移栽密度。2) 景区内随意进入封育区休憩以及放牧等人为活动较多, 应加大封育力度。

参考文献 (References):

- [1] 康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬. 荒漠绿洲过渡带柽柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 2019, 39(1): 265-276.
- [2] 雷颖, 何雪娜, 王佳敏, 刘俊婷, 谭兴旺, 赵彬, 刘锦春. 重庆喀斯特生境中桢楠种群结构与动态特征. 生态学报, 2022, 42(12): 4903-4911.
- [3] Aubin I, Messier C, Kneeshaw D. Population structure and growth acclimation of mountain maple along a successional gradient in the southern boreal forest. *Écoscience*, 2005, 12(4): 540-548.
- [4] 李晓田, 王铁娟, 韩文娟, 张丽, 张慧, 刘晓婷, 刘雅洁. 东阿拉善珍稀濒危植物绵刺种群结构与点格局分析. 植物生态学报, 2023, 47(4): 506-514.
- [5] 陈科屹, 张会儒, 张博, 何友均. 长白山北坡天然次生林典型建群种的种群结构及动态特征. 生态学报, 2021, 41(13): 5142-5152.
- [6] 王婷, 任海保, 马克平. 新疆中部天山雪岭云杉种群动态初步研究. 生态环境, 2006, 15(3): 564-571.
- [7] Wang T, Bao A M, Xu W Q, Yu R D, Zhang Q L, Jiang L L, Nzabarinda V. Tree-ring-based assessments of drought variability during the past 400 years in the Tianshan Mountains, arid Central Asia. *Ecological Indicators*, 2021, 126: 107702.
- [8] 彭正兵, 李新建, 张瑞波, 秦莉, 张合理, 陈友平, 刘蕊. 不同趋势方法的新疆东天山高低海拔雪岭云杉树轮宽度年表对气候的响应. 生态学报, 2019, 39(5): 1595-1604.
- [9] 石仁娜·加汗, 张同文, 喻树龙, 姜盛夏, 许仲林. 天山不同海拔雪岭云杉径向生长对气候变化的响应. 干旱区研究, 2021, 38(2): 327-338.
- [10] 刘贵峰, 丁易, 臧润国, 郭仲军, 张新平, 成克武, 白志强, 巴哈尔古丽·阿尤甫. 天山云杉种群分布格局. 应用生态学报, 2011, 22(1): 9-13.
- [11] 张震, 刘萍, 丁易, 刘黎明. 天山云杉林不同发育阶段种群分布格局研究. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 75-79.
- [12] Wang T, Liang Y, Ren H B, Yu D, Ni J, Ma K P. Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(2/3): 267-274.
- [13] 刘贵峰, 臧润国, 丁易, 郭仲军, 张炜银, 成克武, 白志强, 张新平, 巴哈尔古丽·阿尤甫. 天山云杉种群结构的研究. 林业科学研究, 2011, 24(5): 659-662.
- [14] 宋于洋, 赵自玉, 杨振安, 张文辉. 天山云杉种群数量动态研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2009, 33(1): 64-68.
- [15] 阿地来·赛提尼亚孜, 常顺利, 张毓涛, 孙雪娇, 李吉玫, 李翔. 天山雪岭云杉林群落组成与结构 10 年动态变化. 生态学杂志, 2021, 40(10): 3033-3040.
- [16] 贺春露, 高源, 李瑶, 刘旭, 王训, 王永敏, 王定勇. 天山雪岭云杉树木年轮记录对区域大气气历史演变的重建及其方法验证. 地球与环境, 2023, 51(4): 455-464.
- [17] 喻树龙, 李淑娟, 姜盛夏, 张同文, 张瑞波, 秦莉, 尚华明, 张合理. 天山北坡雪岭云杉树轮宽度年表梯度特征分析. 沙漠与绿洲气象, 2020, 14(2): 1-9.
- [18] 孙雪娇, 常顺利, 张毓涛, 宋成程, 韩燕梁, 芦建江, 李翔. 矿区道路两侧雪岭云杉叶片重金属富集效应. 生态学报, 2018, 38(9): 3155-3164.
- [19] 王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 李翔, 韩燕梁. 天山雪岭云杉林土壤有机碳密度空间分异及其与森林发育的关系. 山地学报, 2017, 35(3): 300-307.
- [20] 赵晶晶. 氮添加对新疆天山雪岭云杉细根生理生态特征的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2019.
- [21] 罗庆辉, 徐泽源, 许仲林. 天山雪岭云杉林生物量估测及空间格局分析. 生态学报, 2020, 40(15): 5288-5297.
- [22] 李敏敏, 刘鹏程, 孔维民, 马方莲, 李帅锋, 王萌. 濒危植物澜沧黄杉种群结构及动态特征. 生态学报, 2022, 42(13): 5504-5515.
- [23] 张金峰, 葛树森, 梁金花, 李俊清. 长白山阔叶红松林紫椴种群结构与动态特征. 生态学报, 2022, 42(13): 5381-5390.
- [24] 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.
- [25] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [26] Jr D E S. Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 1947, 22(4): 283-314.
- [27] 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.
- [28] 杨立荣, 张治礼, 云勇, 严武平, 陈宣, 张浪, 郑道君, 陈加利. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态. 生态学报, 2018, 38(8): 2802-2815.
- [29] Liu P C, Wang W D, Bai Z Q, Guo Z J, Ren W, Huang J H, Xu Y, Yao J, Ding Y, Zang R G. Competition and facilitation co-regulate the spatial patterns of boreal tree species in Kanas of Xinjiang, Northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2020, 467: 118167.
- [30] Alados C L, Saiz H, Gartzia M, Nuche P, Escós J, Navarro T, Pueyo Y. Plant-plant interactions scale up to produce vegetation spatial patterns: the influence of long- and short-term process. *Ecosphere*, 2017, 8(8): 233-242.
- [31] Das A, Battles J, Stephenson N L, van Mantgem P J. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 2011, 261(7): 1203-1213.
- [32] 何熙祥, 玉米提·哈力克, 董宗炜, 艾萨迪拉·玉苏甫, 艾里西尔·库尔班. 水分梯度下胡杨荒漠河岸林种内竞争及空间格局变化特征. 生态学报, 2023, 43(18): 7497-7506.
- [33] Kuennecke B. Temperate forest biomes. Westport, Conn.: Greenwood Press, 2008.