

网络出版时间:2022-01-10 15:41 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.07.008
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20220107.2108.007.html

青藏高原东缘 3 种次生林优势种的 种群结构与数量动态

王 飞^{1,2}, 曹秀文^{1,2}, 刘锦乾^{1,2}, 齐 瑞^{1,2}, 赵 阳^{1,2}, 张 涛^{1,2}, 陈学龙^{1,2},
李 波^{1,2}, 杨 静^{1,2}, 白青蒙^{1,2}, 王若鉴^{1,2}, 要 静^{1,2}

(1 甘肃省白龙江林业科学研究所, 甘肃 兰州 730070;

2 甘肃白龙江森林生态系统国家定位观测研究站, 甘肃 舟曲 746300)

【摘 要】【目的】以青藏高原东缘甘肃南部 3 种主要次生林为研究对象, 探讨其优势种种群结构和数量动态。

【方法】选择具有代表性的辽东栎、红桦和糙皮桦种群, 各设置 8 块 40 m×40 m 的样地, 对样地内所有树木进行每木检尺, 以测定的胸径数据为基础, 以径级代替龄级, 将胸径<3 cm 作为 I 龄级, 其后以 4 cm 为标准进行龄级划分, 统计各龄级个体数量并进行相关整理后, 分析各种群的龄级结构, 编制包括死亡率(q_x)、消失率(K_x)和平均期望寿命值(e_x)等参数在内的种群静态生命表, 绘制存活曲线, 计算考虑外部干扰时的种群数量变化动态指数(V_{pi})、不考虑外部干扰时的种群数量变化动态指数(V'_{pi})和对外界干扰所承担的风险概率指数极大值(P_{max}), 最后对未来经过 2, 4, 6, 8 个龄级后各种群的数量动态进行时间序列预测, 以揭示青藏高原东缘甘肃南部 3 种次生林优势种的种群现状、种群结构及预测种群未来发展趋势。【结果】① 辽东栎、红桦和糙皮桦 3 种次生林种群 I 龄级幼苗数量不足, 均以 II 龄级幼苗数量最多, 分别占种群个体总数的 43.62%, 30.07% 和 43.30%; 其后随着龄级的增大, 种群个体平稳下降, 虽然群落为稳定型, 但是林木径级较小, 各龄级个体数分布不合理。② 辽东栎、红桦、糙皮桦种群的 q_x 和 K_x 在 I 龄级最大, q_x 分别为 78.0%, 72.0% 和 76.2%, K_x 依次为 151.3%, 127.3% 和 143.5%, 且随着龄级的增加, q_x 和 K_x 均逐渐减小; 各种群 e_x 随着龄级增加先增大后减小, 辽东栎和红桦均在 VI 龄级最大, 糙皮桦在 V 龄级最大; 种群结构均呈增长型, 且存活曲线趋近于 Deevery-III 型。③ 3 种次生林种群结构的 V_{pi} 大于 V'_{pi} 且均大于 0, P_{max} 也均大于 0, 说明 3 种次生林均属于对外界干扰敏感的增长型种群。④ 时间序列预测结果表明, 未来经过 2, 4, 6, 8 个龄级后, 各种群个体发展呈增长趋势, 但辽东栎和红桦种群在发展过程中存在波动性, 表现出前期略减、后期稳定的特征。【结论】3 种次生林种群结构和发展趋势均呈稳定增长型, 但是 I 龄级幼苗数量不足, 应采取禁牧、禁采等措施, 保护幼苗成活, 保证种群的更新发展。

【关键词】次生林; 种群结构; 静态生命表; 存活曲线; 青藏高原东缘; 时间序列预测

【中图分类号】S718.54

【文献标志码】A

【文章编号】1671-9387(2022)07-0063-10

Structure and quantity characteristics of three secondary forests on the eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

WANG Fei^{1,2}, CAO Xiuwen^{1,2}, LIU Jinqian^{1,2}, QI Rui^{1,2}, ZHAO Yang^{1,2}, ZHANG Tao^{1,2},
CHEN Xuelong^{1,2}, LI Bo^{1,2}, YANG Jing^{1,2}, BAI Qingmeng^{1,2}, WANG Ruojian^{1,2}, YAO Jing^{1,2}

(1 Gansu Bailongjiang Institute of Forestry Science, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2 Gansu Bailongjiang National Forest Ecosystem Research Station, Zhouqu, Gansu 746300, China)

Abstract: 【Objective】The purpose of study was to explore the population structure and quantity dy-

【收稿日期】2021-08-23

【基金项目】甘肃省林业科技创新与国际合作项目(KJCX201909, KJCX 202001); 甘肃省林业科技项目(2016kj058)

【作者简介】王 飞(1986—), 男, 甘肃定西人, 工程师, 从事森林生态研究。E-mail: 173763825@qq.com

【通信作者】刘锦乾(1968—), 男, 甘肃庆阳人, 正高级工程师, 从事林业土壤研究。E-mail: 1336190642@qq.com

namics of dominant tree species in three secondary forests (*Quercus wutaishansea* Mary, *Betula albosinensis* Burk and *Betula utilis* D. Don) in southern Gansu on the eastern edge of Qinghai Tibet Plateau. 【Method】 Eight sample plots with size of 40 m×40 m were set up in each secondary forests. Then, data of all trees including tree species, tree height, DBH, crown width were collected. DBH was used to classify ages with $DBH < 3$ cm as the I age-class and each age-class covered 4 cm. After the number of individuals in each age-class was counted and sorted out, the age-class structure of various groups was analyzed, the population static life table including mortality (q_x), disappearance rate (K_x) and average life expectancy (e_x) was compiled, and the survival curve was constructed. Then, the indexes of population (V_{pi}), population by external interference (V'_{pi}) and maximum of probability in random disturbance (P_{max}) were calculated. Finally, the quantitative dynamics of various groups after 2, 4, 6 and 8 age-classes in future were predicted. 【Result】 (1) The number of I age-class seedlings of the three secondary forests populations was insufficient, and the number of II age-class seedlings was the largest with contributions of 43.62%, 30.07% and 43.30% to total number of individuals in *Q. wutaishansea*, *B. albosinensis* and *B. utilis*, respectively. When the age-class was older than II, the individual population decreased steadily with the increase of age-class. The community was stable, but the tree size-class was small and number distribution was unreasonable. (2) Main secondary forests had the largest q_x and K_x in the I age-class with q_x values of 78.0%, 72.0% and 76.2% and K_x values of 151.3%, 127.3% and 143.5% for *Q. wutaishansea*, *B. albosinensis* and *B. utilis*, respectively. The q_x and K_x values decreased gradually with the increase of age-class, while e_x of each population first increased and then decreased with the increase of age-class. *Q. wutaishansea* and *B. albosinensis* had the largest e_x in the VI age-class, while *B. utilis* had the largest in the V age-class. The population structure showed an increasing trend and the survival curve was close to the Deevey-III type. (3) The V_{pi} of the three secondary forests was greater than V'_{pi} and greater than 0, and P_{max} was also greater than 0, indicating that the three secondary forests were sensitive to external interference. (4) After 2, 4, 6 and 8 age-classes, the individual development of various groups would show an increasing trend, but the populations of *Q. wutaishansea* and *B. albosinensis* would fluctuate in the development process, showing the characteristics of slight decrease in the early stage and stable in the later stage. 【Conclusion】 The population structure and development trend of the three secondary forests were in stable growing trend, but the number of I age-class seedlings was insufficient. Measures such as grazing prohibition and mining prohibition should be taken to protect seedlings and ensure the renewal and development of populations.

Key words: secondary forest; population structure; static life table; survival curve; eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau; time sequence prediction

种群是物种进化的基本单位^[1],是指同一物种个体在同一地区、同一时期的集合^[2]。种群结构是种群最基本的特征,包括年龄结构、径级结构、高度结构等不同类型,与种群动态同为种群生态学研究的核心问题之一^[3]。生命表是种群统计学的核心,其反映种群对当前环境的适应状态^[4]。利用静态生命表和生存分析展现种群现状及其发展规律,并结合基于种群数量动态变化的时间序列分析,对种群内不同大小个体数量的分布状况和未来时空变化规律进行预测^[5-6],有利于揭示种群生物学特征与生境之间的关系^[7],对物种多样性保护和管理具有重要意义^[8]。次生林是因人为破坏或异常自然干扰使原

始林的林分结构、建群种组成或基本功能发生显著变化,随后经过天然更新或人工诱导天然更新恢复形成的林分^[9]。甘肃南部林区主要以白龙江和洮河林区为主,20 世纪六七十年代大规模采伐以后,形成了以辽东栎(*Quercus wutaishansea* Mary)、红桦(*Betula albosinensis* Burk)和糙皮桦(*Betula utilis* D. Don)等为主的次生林,在涵养水源、保持水土、调节气候以及碳循环中发挥着重要作用,也对农业生产起着屏障保护作用,其森林生态服务功能价值占甘肃省的 20% 以上^[10]。相关学者对次生林种群结构研究较多,如张婕等^[3]对灵空山辽东栎的研究表明,其生存曲线为 Deevey-II 型,且表现出前期衰

败、中期增长、后期稳定的特征;王进等^[11]研究发现,鄂西南亮叶桦幼龄苗数量不足,种群生存能力较低,趋于衰退,亮叶桦作为群落演替先锋树种逐渐被优势种代替;郭垚鑫等^[12]认为,小陇山林区红桦次生林占明显优势地位,并在未来仍具有生长优势,但从径级结构看,其幼苗匮乏,天然更新不良;田慧霞等^[13]通过分析得出,山西太岳山白桦种群为衰退型。相较而言,近年来对甘肃南部白龙江、洮河林区的研究多针对人工林和亚高山灌丛^[14-16],而对次生林群落结构和动态变化等的研究较少。

甘肃南部白龙江林区和洮河是甘肃重要的水源涵养区,也是长江、黄河上游重要的水源补给区和生态屏障,对生态安全起到重要作用。本研究以白龙江、洮河林区辽东栎、红桦和糙皮桦这 3 种次生林为对象,通过实地调查,利用种群数量变化动态指数和生存分析方法,分析 3 种次生林的种群结构和生存现状,揭示种群动态发展趋势,以期为甘肃南部群落资源和次生林的健康发展提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区设在甘肃南部白龙江和洮河林区,位于东经 102°46′~104°52′,北纬 33°04′~35°09′,海拔

2 000~3 500 m,地处青藏高原东缘与黄土高原、秦巴山地和四川盆地的交界处,其地理位置独特,也是长江和黄河上游交汇区,汇集了森林资源、珍稀野生动植物资源、高原湿地、高原草甸等多种自然资源^[17],属于典型的高山地形,温度、降水具有明显的垂直分布和水平差异^[18]。林区成土母质为坡积母质,土层厚度在 1 m 以内,表层石砾含量少;全年平均气温 1.3℃,年降水量 1 048 mm,多集中在 5—10 月,年平均空气相对湿度 80%,无霜期 80~103 d^[15]。经过上世纪的采伐后,林区形成了以红桦、辽东栎和糙皮桦为主的天然次生林。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2019 年 7—9 月,依据甘肃南部 3 种次生林的基本分布情况和实地踏查结果,采用典型抽样法,选择具有代表性的辽东栎、红桦和糙皮桦种群,各设置 8 块 40 m×40 m 的标准样地(样地信息见表 1),对样地内胸径(DBH)≥3 cm 的所有树木进行每木检尺,测量胸径、冠幅、树高、枝下高等指标。采用相邻格子法,以 5 m×5 m 为基本单元,对 DBH<3 cm 的树木逐一测量地径、株高、冠幅。样地采用 GPS 定位,记录经、纬度和海拔,同时记录调查时间、坡向、坡度、郁闭度等因子。

表 1 甘南 3 种次生林优势种样地信息

Table 1 Plot information of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu

种群类型 Species	海拔/m Elevation	坡向 Slope aspect	坡度/(°) Slope	胸径/cm DBH	平均树高/m Mean tree height	林分密度/ (株·hm ⁻²) Stand density	郁闭度 Canopy density	主要优势种 Major species
辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	2 306.9±99.4	半阳坡 Half sunny	23.77±4.23	7.02±6.55	6.54±2.99	2 294.04±105.31	0.68±0.09	刺叶高山栎、山杨 <i>Quercus spinosa</i> , <i>Populus davidiana</i>
红桦 <i>B. albosinensis</i>	2 549.0±93.8	半阳坡 Half sunny	27.37±5.88	8.30±4.59	9.18±3.15	3 344.25±182.15	0.75±0.13	白桦、山杨 <i>Betula platyphylla</i> , <i>P. davidiana</i>
糙皮桦 <i>B. utilis</i>	2 962.0±42.3	半阳坡 Half sunny	24.00±6.25	9.70±6.54	11.54±4.74	3 213.34±190.76	0.82±0.08	红桦、五角槭 <i>B. albosinensis</i> , <i>Acer pictum</i>

1.2.2 龄级划分 种群的径级和龄级有所不同,但同一环境、同一种群的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[19]。由于在不破坏树木情况下很难获取种群具体的树龄,故多数学者采用径级结构代替龄级结构^[20-21],本研究也用径级结构代替龄级结构分析种群数量动态。因 3 种次生林均属于同一地区且形成原因一致,故采用相同的径级划分方法,具体为:按胸径大小每 4 cm 为一级,DBH<3 cm 为Ⅰ龄级,3 cm≤DBH<7 cm 为Ⅱ龄级,7 cm≤DBH<11 cm 为Ⅲ龄级,⋯,依此类推。据此将辽东栎划分为 11 个龄级,红桦划分为 12 个龄级,糙皮桦划分为

9 个龄级。按上述划分标准,统计 3 个种群每个龄级的个体总数,建立种群静态生命表。

由林木中各个径级株数所占比例能够推测出林分的动态变化和群落的发展趋势^[22]。利用 Meyer^[23]的负指数分布和 q 值理论可得出异龄林径级与株数的关系,其公式为:

$$N=ke^{-ad};$$
$$q=ke^{ah}。$$

式中: N 为株数, d 为胸径, k 和 a 为负指数分布的结构常数, q 为相邻径阶株数之比, h 是径阶距。

1.2.3 种群静态生命表编制与生存分析 静态生

命表利用同一时期种群所有个体的径级编制而成,不是对某一种群全部生活史的追踪^[17],实际上反映了种群在某一特定时刻的数量存活情况,也反映了多个世代重叠的年龄动态历程中一个特定时间内种群数量动态的变化规律。对于自然种群,在调查中可能存在系统误差,死亡率可能会成为负值,为了避免这一情况^[1],采用匀滑处理^[24]后的数据制作静态生命表。

静态生命表主要包括以下参数: a_x 是种群在 x 龄级的实际存活数, A_x 是 a_x 匀滑处理后的结果, l_x 是种群在 x 龄级的标准化存活数, d_x 是种群从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化死亡数, q_x 是种群从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化死亡率, L_x 是种群从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化存活个体数, T_x 是种群从 x 龄级到超过 x 龄级的个体数, e_x 是进入 x 龄级个体的平均期望寿命, K_x 为消失率(损失度), S_x 为存活率,其计算公式如下^[25-29]:

$$l_x = (A_x / a_1) \times 100;$$

$$d_x = l_x - l_{x+1};$$

$$q_x = d_x / l_x;$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2;$$

$$T_x = \sum L_x;$$

$$e_x = T_x / l_x;$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1};$$

$$S_x = l_{x+1} / l_x。$$

存活曲线借助存活个体数量来描述特定年龄的死亡率,反映种群在各个龄级的生存现状^[30]。本研究以标准化存活数(l_x)为纵坐标、以龄级为横坐标绘制存活曲线。存活曲线分 3 种类型,Deevey-I 型为凸线型,符合该线型曲线的种群前期死亡率低,到一定生理年龄时,种群出现大量死亡,死亡率增大;Deevey-II 型是直线型,种群在各个龄级死亡率基本相同;Deevey-III 是凹线型,种群前期死亡率高,高龄级死亡率相对较低^[31]。采用 2 种数学模型对存活曲线进行拟合检验,即用指数函数方程式 $l_x = ae^{-bx}$ 描述 Deevey-II 存活曲线,用幂函数指数方程式 $l_x = ax^{-b}$ 描述 Deevey-III 存活曲线,以检验各种种群存活状况更符合哪种曲线。式中 l_x 为标准化存活数, x 为龄级, a 和 b 为常数。

1.2.4 种群动态分析和时间序列预测 种群动态量化分析方法参考陈晓德^[32]的种群与群落结构动态量化分析方法。忽略外部干扰时,用 V_{pi} 表示整个种群结构的数量变化动态指数,用 V_n 表示 n 到 $n+1$ 龄级的种群数量变化, S_n 和 S_{n+1} 分别表示第 n 和

$n+1$ 龄级的种群个体数, k 为种群龄级, P 表示种群对外界干扰所承担的风险概率。当考虑未来的外部干扰时, V_{pi} 还与种群龄级(k)以及各龄级内的个体数(S_n)相关,可进一步用修正后的 V'_{pi} 表示。其计算公式分别如下:

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

$$V_{pi} = \left[\frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \right] \times \sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n;$$

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

$$P_{\max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, \dots, S_k)}。$$

式中 V_n 、 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、负、0 值时,分别反映种群个体数量的增长、衰退和稳定的结构动态关系。仅当 P 取值为最大时,才会对种群动态 V'_{pi} 构成最大的影响^[1]。

另外,采用时间序列分析中的一次移动平均法^[32],对 3 种次生林种群的龄级结构进行预测,其公式为:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k。$$

式中: M_t 表示未来 n 年时 t 龄级的种群存活数; n 表示需要预测的未来时间年限; t 为龄级; X_k 为 k 龄级内的个体数, $k=t-n+1$ 。本研究对未来经过 2, 4, 6, 8 个龄级后各种种群的数量进行了时间序列预测^[33]。

2 结果与分析

2.1 3 种次生林优势种种群的龄级结构

种群龄级结构是对种群现状的客观反映,也可以通过其预测未来种群的变化趋势。如图 1 所示,辽东栎、糙皮桦和红桦均以 II 龄级个体最多,分别占该种群总数的 43.62%, 43.30% 和 30.07%;辽东栎和糙皮桦种群结构均呈单峰变化, I 龄级个体数小于 II 龄级,其后随着龄级的增大种群个体数逐渐减少;红桦种群结构呈双峰变化,第 1 个峰值出现在 II 龄级,第 2 个峰值出现在 IX 龄级。辽东栎 I 龄级个体数占总数的 26.42%, III ~ XI 龄级个体数之和只占总数的 29.96%, II 龄级以后个体逐步减少且种群结构趋于稳定,故研究区辽东栎主要以 I 和 II 龄级个体为主。辽东栎 I 龄级个体数量大于红桦和糙皮桦, 3 种次生林种群 I ~ IV 龄级个体数之和和分别

占个体总数的 91.23%,80.98%和 91.44%,说明 3 种次生林种群主要以幼树为主。

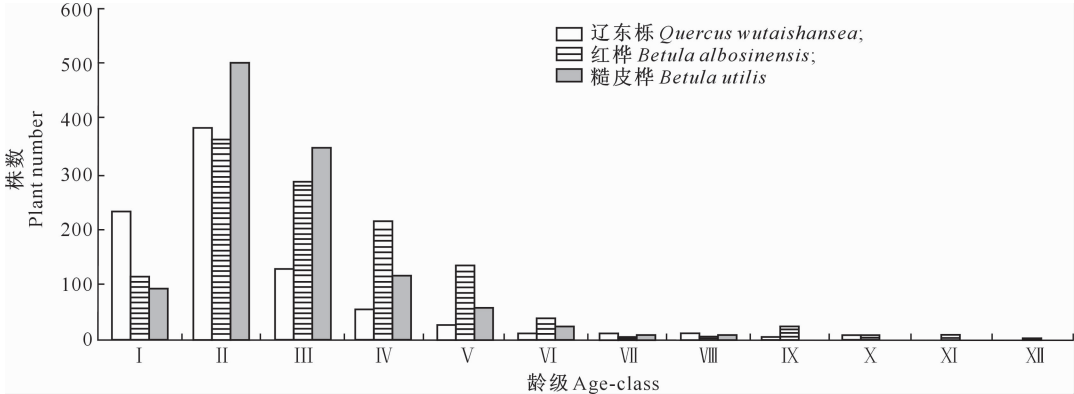


图 1 甘南 3 种次生林优势种种群的龄级结构

Fig.1 Population age-class structure of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu

利用负指数分布和 q 值理论对 3 种次生林种群径级分布进行拟合后的参数见表 2,其中 a 值表示林木株数相对于径级的递减速率,其值越大,说明林木株数随径级的增加迅速下降,相反说明随着径级的增加而平稳下降^[34]。由表 2 可知,3 种次生林种群 a 值均相对较小,说明种群株数随着径级的增大平稳下降;但 R^2 值较低,表明拟合效果不佳。异龄混交林的径级结构 q 值以 1.2~1.7 为标准,当 q 值小于 1.2,表明林木径级较小; q 值大于 1.7,则表明林木径级较大^[32]。3 种次生林的 q 值在 1.012~1.024,均小于 1.2,说明林木径级较小,龄级结构呈“钟型”。上述结果表明,虽然 3 种次生林群落为稳定型,但是各龄级株数分布不合理。

表 2 甘南 3 种次生林优势种种群径级分布的拟合参数

Table 2 Fitting parameters of population diameter distribution of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu					
种群类型 Species	a	k	R^2	q	方程 Equation
辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	0.006	28.023	0.695	1.024	$N=28.023e^{-0.006d}$
红桦 <i>B. albosinensis</i>	0.005	31.761	0.545	1.020	$N=31.761e^{-0.005d}$
糙皮桦 <i>B. utilis</i>	0.003	19.979	0.395	1.012	$N=19.979e^{-0.003d}$

注: N 为株数, d 为胸径, a 和 k 为负指数分布的结构常数, q 为相邻径阶株数之比。
Note: N is number of plants, d is DBH, a and k are structural constants of negative exponential distribution;and q is ratio of the number of adjacent diameter steps.

2.2 3 种次生林优势种种群的静态生命表和生存分析

段,反映种群在某一时间段内的生存现状。3 种次生林优势种种群的静态生命表如表 3 所示。

静态生命表是种群动态分析的一种强有力的手

表 3 甘南 3 种次生林优势种种群的静态生命表

Table 3 Static life table of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu												
种群类型 Species	龄级 Age-class	a_x	A_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	S_x	L_x	T_x	e_x	K_x
辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	I	232	760	3 276	8.094	2 555	0.780	0.220	1 999	3 127	0.955	1.513
	II	383	167	721	6.581	424	0.587	0.413	510	1 128	1.564	0.885
	III	130	69	298	5.696	139	0.466	0.534	228	619	2.078	0.628
	IV	56	37	159	5.068	61	0.386	0.614	128	390	2.457	0.487
	V	26	23	98	4.581	32	0.328	0.672	82	262	2.686	0.398
	VI	13	15	66	4.183	19	0.286	0.714	56	181	2.755	0.337
	VII	13	11	47	3.847	12	0.253	0.747	41	124	2.657	0.291
	VIII	11	8	35	3.555	8	0.227	0.773	31	84	2.387	0.257
	IX	5	6	27	3.298	6	0.205	0.795	24	52	1.940	0.230
	X	8	5	21	3.068	4	0.188	0.812	19	28	1.312	0.208
	XI	1	4	17	2.860	—	—	—	9	9	0.500	—

表 3(续) Continued table 3

种群类型 Species	龄级 Age-class	a_x	A_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	S_x	L_x	T_x	e_x	K_x
红桦 <i>B. albosinensis</i>	I	113	713	6 307	8.749	4 540	0.720	0.280	4 037	7 456	1.182	1.273
	II	362	200	1 767	7.477	927	0.525	0.475	1 303	3 419	1.936	0.744
	III	286	95	839	6.732	344	0.410	0.590	667	2 116	2.522	0.528
	IV	214	56	495	6.204	166	0.336	0.664	412	1 449	2.929	0.410
	V	134	37	328	5.795	93	0.284	0.716	282	1 038	3.159	0.335
	VI	38	27	235	5.460	58	0.246	0.754	206	756	3.217	0.283
	VII	6	20	177	5.177	39	0.217	0.783	158	550	3.105	0.245
	VIII	6	16	139	4.932	27	0.194	0.806	125	392	2.829	0.216
	IX	24	13	112	4.715	20	0.176	0.824	102	267	2.391	0.193
	X	9	10	92	4.522	15	0.161	0.839	85	165	1.795	0.175
	XI	10	9	77	4.347	11	0.148	0.852	72	81	1.043	0.160
	XII	2	7	66	4.187	—	—	—	33	9	0.137	—
糙皮桦 <i>B. utilis</i>	I	90	730	8 107	9.001	6 176	0.762	0.238	5 019	8 107	1.000	1.435
	II	501	174	1 931	7.566	1 097	0.568	0.432	1 382	3 088	1.599	0.839
	III	349	75	834	6.726	374	0.449	0.551	647	1 705	2.044	0.596
	IV	118	41	460	6.131	170	0.370	0.630	375	1 058	2.301	0.462
	V	59	26	290	5.669	91	0.314	0.686	244	683	2.358	0.377
	VI	22	18	199	5.292	54	0.273	0.727	172	439	2.210	0.319
	VII	9	13	144	4.972	35	0.241	0.759	127	268	1.853	0.276
	VIII	8	10	110	4.696	24	0.216	0.784	98	141	1.284	0.244
	IX	1	8	86	4.452	—	—	—	43	43	0.500	—

注: a_x , x 龄级实际存活数; A_x , a_x 匀滑处理的结果; l_x , x 龄级的标准化存活数; d_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化死亡数; q_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化死亡率; S_x , 存活率; L_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化存活个体数; T_x , x 龄级到超过 x 龄级的个体数; e_x , 进入 x 龄级个体的平均期望寿命; K_x , 消失率。

Note: a_x , Survival number of age x ; A_x , The result of smoothing treatment a_x ; l_x , Standardized survivors number of age x ; d_x , Standardized number of mortality from age x to $x+1$; q_x , Mortality from age x to $x+1$; S_x , Survival rate; L_x , Number of survivors from age x to $x+1$; T_x , Total individual number of age x and beyond; e_x , Life expectation of individual in age x class; K_x , Elimination rate.

辽东栎、红桦、糙皮桦种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)均在 I 龄级最大,死亡率分别是 78.0%, 72.0%和 76.2%,消失率依次是 151.3%,127.3%和 143.5%;随着龄级的增加,3 种次生林的死亡率和消失率均依次减小,说明由于环境的筛选和种内、种间的竞争,导致幼苗死亡率高,而中龄木和成熟木对环境的适应能力更强。种群期望寿命(e_x)反映个体在 x 龄级的生存能力,3 种种群期望寿命值均随

着龄级的增加先增大后减小,辽东栎和红桦均在 VI 龄级最大,糙皮桦在 V 龄级最大,都表现为在中龄级最大,说明中龄级次生林种群的生存能力最强。

从图 2 可知,3 种次生林种群存活曲线均在低龄级时曲线斜率较大,植株死亡较多,在 V 龄级以后均表现出死亡株数减少,种群呈相对平稳的发展趋势。总体来看,3 种次生林种群存活曲线介于 Deevery-II 和 Deevery-III 之间。

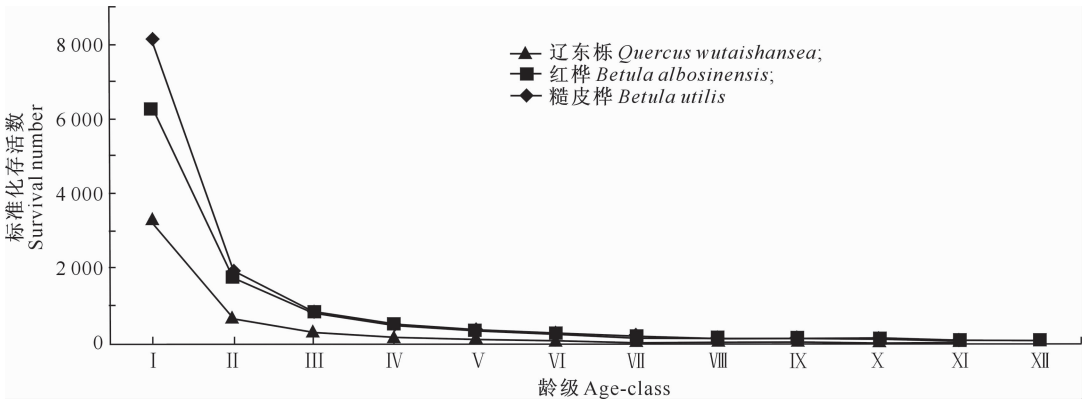


图 2 甘南 3 种次生林优势种种群的存活曲线

Fig. 2 Survival curves of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu

采用 2 种数学模型分别对不同次生林种群的存活曲线进行拟合检验,结果如表 4 所示。由表 4 可知,3 种次生林种群的存活曲线用幂函数拟合的 R^2

均大于用指数函数拟合,因此 3 种次生林种群存活曲线更趋近于 Deevey-Ⅲ型。

表 4 甘南 3 种次生林优势种种群存活曲线的拟合方程

种群类型 Species	指数函数 Exponential function equation		幂函数 Power function	
	方程 Equation	R^2	方程 Equation	R^2
辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	$l_x=1\ 657.1e^{-0.465x}$	0.900 1	$l_x=3\ 276.3x^{-2.183}$	0.999 9
红桦 <i>B. albosinensis</i>	$l_x=3\ 159.9e^{-0.364x}$	0.895 1	$l_x=6\ 307.1x^{-1.836}$	0.998 9
糙皮桦 <i>B. utilis</i>	$l_x=5\ 720.8e^{-0.519x}$	0.911 9	$l_x=8\ 107.3x^{-2.07}$	0.999 8

注: l_x . x 龄级的标准化存活数; x . 龄级。
Note: l_x . Standardized survivors number of age x ; x . Age-class.

2.3 3 种次生林优势种种群的动态分析和时间序列预测

由表 5 可知,不同次生林种群相邻龄级的 V_n 随龄级的增加呈现出不同的变化规律。3 种次生林 V_1 均小于 0,表明Ⅰ龄级种群个体数少于Ⅱ龄级,这是因为环境承载能力有限以及种群竞争所致。辽东栎在Ⅸ-X 龄级出现了一次衰退($V_9<0$),红桦在Ⅷ-Ⅸ和Ⅹ-Ⅺ龄级出现了 2 次衰退($V_8<0, V_{10}<0$),这种衰退是由于较小龄级个体数不足造成的;糙皮桦除 V_1 外均大于 0,说明种群处于良好的增长状态。3

种次生林种群的动态指数 V_{pi} 均大于 0,以糙皮桦最大,红桦最小,表明种群均为增长型,其中糙皮桦增长潜力最大。3 种种群的 V'_{pi} 也均大于 0,且辽东栎最大,红桦最小,表明受外界干扰时各种群也表现为增长型。种群对外界干扰所承担的风险概率极大值 P_{max} 以辽东栎最大,这与各种群的 V'_{pi} 表现一致,说明辽东栎增长潜力最大但受干扰的概率也最大;红桦和糙皮桦 P_{max} 较小,表明其受外界干扰的概率较小,种群更加稳定。

表 5 甘南 3 种次生林优势种种群的动态变化指数

Table 5 Population dynamics of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu				
龄级 Age-class	指数 Index	辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>	红桦 <i>B. albosinensis</i>	糙皮桦 <i>B. utilis</i>
Ⅰ-Ⅱ	V_1	-39.42	-68.78	-82.03
Ⅱ-Ⅲ	V_2	66.05	20.99	30.33
Ⅲ-Ⅳ	V_3	56.92	25.17	66.18
Ⅳ-Ⅴ	V_4	53.57	37.38	50.00
Ⅴ-Ⅵ	V_5	50.00	71.64	62.71
Ⅵ-Ⅶ	V_6	0	84.21	59.09
Ⅶ-Ⅷ	V_7	15.38	0	11.11
Ⅷ-Ⅸ	V_8	54.54	-75.00	87.50
Ⅸ-X	V_9	-37.50	62.50	—
Ⅹ-Ⅺ	V_{10}	87.50	-10.00	—
Ⅺ-Ⅻ	V_{11}	—	80.00	—
	V_{pi}	33.26	24.62	36.87
	V'_{pi}	6.65	4.10	4.61
	P_{max}	0.200	0.167	0.125

注: $V_1\sim V_{15}$. 相邻龄级种群数量动态变化指数; V_{pi} . 种群数量变化动态指数; V'_{pi} . 受外界干扰时种群数量变化动态指数; P_{max} . 干扰风险概率极大值。
Note: $V_1\sim V_{15}$. Quantitative dynamics index of adjacent age class; V_{pi} . Quantitative dynamicsindex of population; V'_{pi} . Quantitative dynamics index of population by external interference; P_{max} . The maximum of probability in random disturbance.

以各种群不同龄级实际存活数为原始数据,运用一次移动平均法预测未来经过 2,4,6,8 个龄级后种群各龄级存活个体数,结果如表 6 所示。由表 6 可知,3 种种群在未来Ⅱ龄级种群个体数呈减小的趋势;随着时间的推移,辽东栎和红桦种群数量偶有

衰退,但很快便能得到补充,衰退现象消失。总体来看,3 种次生林种群都有较好的发展,种群数量前期锐减但后期稳定,总体更新能力较强,种群呈现出稳定的增长趋势。

表 6 甘南 3 种次生林优势种种群数量动态的时间序列预测

Table 6 Prediction of population dynamics of dominant species in 3 secondary forests in southern Gansu

龄级 Age-class	辽东栎 <i>Q. wutaishansea</i>					红桦 <i>B. albosinensis</i>					糙皮桦 <i>B. utilis</i>				
	M_0	M_2	M_4	M_6	M_8	M_0	M_2	M_4	M_6	M_8	M_0	M_2	M_4	M_6	M_8
I	232					113					90				
II	383	307				362	238				501	296			
III	130	256				286	324				349	425			
IV	56	93	200			214	250	244			118	233	265		
V	26	41	149			134	174	249			59	89	257		
VI	13	19	56	140		38	86	168	191		22	41	137	190	
VII	13	13	27	104		6	22	98	173		9	16	52	176	
VIII	11	12	16	42	108	6	6	46	114	145	8	9	25	94	145
IX	5	8	11	21	80	24	15	19	70	134	1	5	10	36	133
X	8	7	9	13	333	9	17	11	36	90	—	—	—	—	—
XI	1	5	6	9	17	10	10	12	16	55	—	—	—	—	—
XII	—	—	—	—	—	2	6	11	10	29	—	—	—	—	—

注: M_0 表示种群各龄级原始存活个体数, M_2 、 M_4 、 M_6 、 M_8 分别表示未来经过 2,4,6,8 个龄级后种群各龄级个体数。
Note: M_0 indicates number of original survivors, M_2 、 M_4 、 M_6 and M_8 indicate the number of every age class after 2,4,6 and 8 age class time, respectively.

3 讨 论

植物种群结构是种群动态变化规律的体现,也是植物对立地环境条件适应性的反映^[33]。3 种次生林种群结构变化基本一致,都是Ⅱ龄级幼苗个体最多,Ⅰ龄级少于Ⅱ龄级,从Ⅰ龄级到Ⅱ龄级幼苗个体明显减少,这与郭垚鑫等^[12]、陈国鹏等^[35]、赵阳等^[17]的研究结果一致。对于红桦和糙皮桦次生林而言,产生这种现象的原因,一方面可能是由于红桦和糙皮桦林内郁闭度较高,林下光照不足,种群竞争激烈,环境承载有限,从而导致Ⅰ龄级幼苗大量死亡^[36];另一方面,可能是因为红桦和糙皮桦幼苗的更新、生长强烈依赖于林窗斑块^[37],而研究区种群生长良好,成熟林死亡个体较少,但幼苗耐阴性差,致使部分Ⅰ龄级幼苗死亡。而对于辽东栎次生林,可能是因为其种群分布于半阳坡,林内光照充足,水分蒸发较快,林下比较干燥,Ⅰ龄级幼苗较少可能是受水分和种群竞争的影响,这与于世川等^[37]对黄龙山辽东栎种群结构的研究结果相似。通过负指数分布和 q 值理论对 3 种次生林径级分布进行拟合可知,3 种群落株数随着径级的增大平稳下降, q 值较小,种群总体径级较小,且Ⅰ龄级幼苗较少,后期如果得不到及时补充,种群可能逐渐走向衰退,向老龄化演替^[38-39]。种群龄级结构总体呈“钟型”,虽然群落为稳定型,但是各龄级株数分布不合理,需调整径级结构培养稳定的林分状态。

静态生命表可以判断植物种群发展趋势,反映种群现状,展现种群与环境的动态关系,对植物保护和利用具有重要意义^[1]。3 种次生林种群静态生命

表显示,种群期望寿命值随着龄级的增加先增大后减小,呈正态分布。随着种间、种内对环境和营养物质的竞争,致使 3 种次生林种群在Ⅰ、Ⅱ龄级植株死亡较多,但在竞争中存活下来的植株生存能力更强。各种群死亡率均以Ⅰ、Ⅱ龄级较高,Ⅶ龄级后较低,种群存活曲线均趋向于 Deevey-Ⅲ型,这与王道亮等^[40]对黄龙山辽东栎种群结构的研究结果一致,但与赵阳等^[17]认为甘肃南部辽东栎种群存活曲线为 Deevey-Ⅱ型不同,也与冯云等^[41]对北京东灵山辽东栎存活曲线呈 Deevey-Ⅰ的研究结果不同,可能是立地条件和方法的选择不同所致。赵阳等^[17]选择腊子口一个地方,区域具有局限性,且辽东栎种群均以成熟林为主,平均胸径为 15.65 cm,而本研究样地设置面较广,种群主要是采伐以后形成的次生林;冯云等^[41]选择的是连续山体组成的样带,这也可能导致与本研究辽东栎存活曲线不同。因环境承载能力有限以及种群之间的竞争,种群受外界干扰的风险概率指数也不相同,总体而言,辽东栎种群增长潜力虽然最大,但由于其分布海拔较低,分布区人类活动较多,加之辽东栎是很好的用材树种,所以受人类活动的影响较大,受干扰程度也最大;红桦和糙皮桦受干扰程度相对较小,因此种群更加稳定。

时间序列分析是对种群未来龄级结构动态和发展趋势的预测^[21]。本研究对 3 类种群未来经过 2,4,6,8 个龄级后的数量动态进行时间序列预测,表明前期各种群数量锐减,但是很快能得到补充,后期稳定,总体种群更新能力强,结构合理,呈稳定的增长趋势。本研究中 3 个树种均是喜光树种,幼苗耐阴性差,个体死亡率高,幼苗转化成幼树的比例低,

这可能导致种群在整个生活史中形成自身生理生长与环境不协同的瓶颈。3 种次生林种群数量变化动态存在波动性,除 I-II 龄级种群数量变化出现负值外,辽东栎种群还在 IX-X 龄级出现负值,红桦种群则在 VIII-IX 和 X-XI 龄级 2 次出现负值,说明辽东栎和红桦种群在后期生长中的数量补充并不是连续和稳定的,或者可能是自身生理障碍的原因,但类似报道尚未见到;糙皮桦种群后期数量变化动态均为稳定连续增长,相比较糙皮桦未来种群更加稳定,结构更加合理。

4 结 论

青藏高原东缘甘肃南部 3 种次生林优势种群 I~VI 龄级个体数之和均占种群个体总数的 80% 以上,且 II 龄级个体数量最多,林木径级较小,需调整径级结构培养稳定的林分状态;3 种次生林种群结构变化基本一致,存活曲线均为 Deevey-III 型,I 龄级幼苗个体数量少于 II 龄级,II 龄级以后总体随着龄级的增大种群个体数减少,但是各龄级成活个体分布不合理,株数相差较大;I 龄级幼苗死亡率最高,后期降低,种群期望寿命值随着龄级的增加先增大后减小;预测未来 3 种次生林优势种群数量变化动态和发展呈稳定增长趋势,但存在波动性,后期生长中个体数量补充并不连续。

[参考文献]

- [1] 姜在民,和子森,宿 昊,等.濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征[J].生态学报,2018,38(7):2471-2480.
Jiang Z M, He Z S, Su H, et al. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(7): 2471-2480.
- [2] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, et al. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation [J]. Oecologia, 2011, 165(1): 175-184.
- [3] 张 婕,上官铁梁,段毅豪,等.灵空山辽东栎种群年龄结构与动态[J].应用生态学报,2014,25(11):3125-3130.
Zhang J, Shanguan T L, Duan Y H, et al. Age structure and dynamics of *Quercus wutaishanica* populations in Lingkong Mountaion of Shanxi Province, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [4] 赵 阳,杨萌萌,刘锦乾,等.冶力关林区紫果云杉天然林种群结构特征[J].西北林学院学报,2020,35(4):37-44.
Zhao Y, Yang M M, Liu J Q, et al. Population structure characteristics of *Picea purpurea* natural forest in Yeliguang forest area [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(4): 37-44.
- [5] 江 波,周先容,尚 进,等.中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态[J].生态学报,2018,38(3):1016-1027.
Jiang B, Zhou X R, Shang J, et al. Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch, a plant endemic to China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(3): 1016-1027.
- [6] 刘普幸.疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究[J].自然资源学报,2011,26(3):429-439.
Liu P X. Study on population structure and dynamics of *Populus euphratica* in the middle and lower reaches of the Shule River Basin Oasis, Hexi [J]. Corridor Journal of Natural Resources, 2011, 26(3): 429-439.
- [7] 王立龙,王 亮,张丽芳,等.不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征[J].植物生态学报,2015,39(10):980-989.
Wang L L, Wang L, Zhang L F, et al. Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 980-989.
- [8] 吴承祯,洪 伟,谢金寿,等.珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析[J].应用生态学报,2000,11(3):333-336.
Wu C Z, Hong W, Xie J S, et al. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(3): 333-336.
- [9] 朱教君,刘世荣.次生林概念与生态干扰度[J].生态学杂志,2007(7):1085-1093.
Zhu J J, Liu S R. Conception of secondary forest and its relation to ecological disturbance degree [J]. Chinese Journal of Ecology, 2007(7): 1085-1093.
- [10] 邱书志,王 伟,丁 骞,等.洮河林区森林生态系统服务功能及价值评估[J].中南林业科技大学学报,2018,38(2):97-102.
Qiu S Z, Wang W, Ding Q, et al. Forest ecosystem service function and value evaluation in Taohe forest area [J]. Journal of Central South University & Technology, 2018, 38(2): 97-102.
- [11] 王 进,姚 兰,艾训儒,等.鄂西南不同区域亮叶桦种群结构与动态特征[J].应用生态学报,2020,31(2):357-365.
Wang J, Yao L, Ai X R, et al. Structure and dynamic characteristics of *Betula luminifera* populations in different regions from Southwest Hubei Province, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2): 357-365.
- [12] 郭堉鑫,康 冰,李 刚,等.小陇山红桦次生林物种组成与林木的点格局分析[J].应用生态学报,2011,22(10):2574-2580.
Guo Y X, Kang B, Li G, et al. Species composition and point pattern analysis of standing trees in secondary *Betula albo-sinensis* forest in Xiaolongshan of west Qinling Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(10): 2574-2580.
- [13] 田慧霞,李钧敏,毕润成,等.山西太岳山白桦种群结构与空间分布格局[J].生态学杂志,2017,36(1):1-10.
Tian H X, Li J M, Bi R C, et al. *Betula platyphylla* population structure and its spatial distribution pattern in Taiyue Mountain of Shanxi, China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(1): 1-10.
- [14] 冯宜明,陈学龙,齐 瑞,等.甘肃亚高山云杉人工林下植物种

- 群生态位特征 [J]. 草业科学, 2018, 35(4): 807-815.
- Feng Y M, Chen X L, Qi R, et al. Niche characteristics of the primary understory populations of a *Picea asperata* plantation in the subalpine region of Gansu Province [J]. Pratacultural Science, 2018, 35(4): 807-815.
- [15] 杨永红, 王 飞, 曹秀文, 等. 甘南白龙江上游高山林线过渡区地被物及土壤水文特性 [J]. 水土保持研究, 2018, 25 (2): 145-150.
- Yang Y H, Wang F, Cao X W, et al. The surface cover and soil hydrological characteristics of alpine timberline ecotone in the upper reaches of Bailong River [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2018, 25(2): 145-150.
- [16] 王 飞, 陈国鹏, 齐 瑞, 等. 甘南白龙江上游小流域主要林分地被物层的持水特性分异 [J]. 水土保持研究, 2016(6): 242-247.
- Wang F, Chen G P, Qi R, et al. Water-holding performance of major forest litter layer in Bailong River upstream watershed of Gannan [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2016 (6): 242-247.
- [17] 赵 阳, 曹秀文, 李 波, 等. 甘肃南部林区 4 种天然林种群结构特征 [J]. 林业科学, 2020, 56(9): 21-29.
- Zhao Y, Cao X W, Li B, et al. Structural characteristics of 4 natural populations in the southern forest region of Gansu province [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(9): 21-29.
- [18] 邱祖青, 杨永宏, 曹秀文, 等. 白龙江干旱河谷木本植物多样性及其区系地理特征 [J]. 甘肃农业大学学报, 2007, 42(5): 119-125.
- Qiu Z Q, Yang Y H, Cao X W, et al. Species diversity and floristic characteristics of woody plants in the dry valley of the Bailong River, China [J]. Jouranl of Gansu Agricultural University, 2007, 42(5): 119-125.
- [19] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests [J]. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [20] Kai M, Gen Y L, Lei J Z, et al. Population structure and distribution patterns of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae) [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(2): 72-79.
- [21] Kang H J, Chen Z L, Liu P, et al. The population structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in Dapanshan Natural Reserve of Zhejiang Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(1): 389-396.
- [22] 任建华. 大兴安岭蒙古栎次生林结构优化技术研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- Ren J H. Study on structure optimization technology of Mongolian oak secondary forest in Daxingan Mountains [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019.
- [23] Meyer H R. Structur, growth and drain in balanced uneven-aged forests [J]. Journal of Forestry, 1952, 50(2): 85-92.
- [24] 江 洪. 云杉种群生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- Jiang H. Spruce population ecology [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992.
- [25] 洪 伟, 王新功, 吴承祯, 等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1109-1112.
- Hong W, Wang X G, Wu C Z, et al. Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15 (6): 1109-1112.
- [26] 卢 杰, 郭其强, 郑维列, 等. 藏东南高山松种群结构及动态特征 [J]. 林业科学, 2013, 49(8): 154-160.
- Lu J, Guo Q Q, Zheng W L, et al. Population structure and dynamic characteristics of *Pinus densata* in southeast Tibet [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(8): 154-160.
- [27] 张亚芳, 李登武, 王 梅, 等. 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态 [J]. 林业科学, 2015, 51(2): 1-10.
- Zhang Y F, Li D W, Wang M, et al. Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of Loess Plateau [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2015, 51(2): 1-10.
- [28] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用 [J]. 生态学报, 1991(2): 153-158.
- Yang F X, Wang S Q, Xu H G, et al. The theory of survival analysis and its application to life table [J]. Acta Ecologica Sinica, 1991(2): 153-158.
- [29] Silvertown J W. Introduction to plant population ecology [J]. Vegetatio, 1984, 56(2): 86.
- [30] 秦爱丽, 马凡强, 许格希, 等. 珍稀濒危树种峨眉含笑种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 2020, 40(13): 4445-4454.
- Qin A L, Ma F Q, Xu G X, et al. Population structure and dynamic characteristics of rare and endangered tree species *Michelia wilsonii* Finet et Gagn [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(13): 4445-4454.
- [31] Taylor A H, Qin Z. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong natural reserve, Sichuan, China [J]. Journal of Ecology, 1988, 76(4): 1204-1218.
- [32] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究 [J]. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- Chen X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(2): 214-217.
- [33] 肖宜安, 何 平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(2): 252-257.
- Xiao Y A, He P, Li X H, et al. Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2004, 28(2): 252-257.
- [34] 惠刚盈. 结构化森林经营原理 [M]. 北京: 北京林业出版社, 2007.
- Hui G Y. Principles of structured forest management [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2007.
- [35] 陈国鹏, 鲜骏仁, 曹秀文, 等. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6475-6486.
- Chen G P, Xian J R, Cao X W, et al. Effects of canopy gap on the survival dynamics of *Abies faxoniana* seedlings in a subalpine coniferous forest [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36 (20): 6475-6486.

1429-1433.

Liu G Q, Zhu H J, Zhou B B, et al. Effects of drought and flooding stress on photosynthetic characteristics of pecan *Carya illinoensis* Wangenh and ultrastructure of its chloroplasts [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2012, 28 (6):1429-1433.

[23] Farquhal G D, von Caemmerer S. Physiological plant ecology II [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982.

[24] 许榕榕, 王卓敏, 薛立. 淹水胁迫对 3 种园林植物幼苗光合特性的影响 [J]. 亚热带植物科学, 2017, 46(1): 15-19.

Xu R R, Wang Z M, Xue L. Effect of waterlogging stress on photosynthetic characteristics of seedlings of three landscape plants [J]. Subtropical Plant Science, 2017, 46(1): 15-19.

[25] 蔡进. 2 个铁线莲品种对淹水胁迫的光合生理响应 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2018.

Cai J. Photosynthetic physiological responses of two varieties of clematis to flooding stress [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2018.

[26] 吴静. 水分胁迫对鸡爪槭幼苗生理生化特性的影响研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.

Wu J. The effect of water stress on physiological-biochemical characteristics of *Acer palmatum* seedlings [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2014.

[27] Bi J J, Liu J D, Ye B X, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of the summermaize leaf [J]. Meteorological and Environmental Sciences, 2008, 31 (1):10-15.

[28] 李娟娟, 许晓妍, 朱文旭, 等. 淹水胁迫对丁香叶绿素含量及荧光特性的影响 [J]. 经济林研究, 2012, 30(2): 43-47.

Li J J, Xu X Y, Zhu W X, et al. Effects of flooding stress on chlorophyll content and fluorescence characteristics in *Syringa* L. [J]. Nonwood Forest Research, 2012, 30(2): 43-47.

[29] 周艳威, 陈金慧, 鲁路, 等. 杂交鹅掌楸体胚再生植株淹水胁迫下叶片超微结构及光合特性变化 [J]. 林业科学, 2018, 54 (3):19-28.

Zhou Y W, Chen J H, Lu L, et al. Changes on leaf chloroplast ultrastructure and photosynthetic characteristics of *Liriodendron sinoamericanum* somatic embryo regeneration seedlings under waterlogging stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54 (3):19-28.

[30] 童梦莹, 黄家权, 李长江. 淹水胁迫对樱桃番茄苗期形态特征及叶绿素荧光特性的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2019, 38(11): 8-15.

Tong M Y, Huang J Q, Li C J. Effects of waterlogging on morphology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* at seedling stage [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2019, 38(11): 8-15.

[31] 张虎, 曹福亮, 范俊俊, 等. 淹水胁迫对湖北海棠生长及叶绿素荧光动力学的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(1): 35-40.

Zhang H, Cao F L, Fan J J, et al. Effects of flooding stress on the growth and chlorophyll fluorescence kinetics of *Malus hupehensis* [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2018, 42(1): 35-40.

[32] 梁启, 王泽军, 林宝庆, 等. 淹水胁迫对花椒树苗生理指标及叶片荧光特性的影响 [J]. 吉林林业科技, 2019, 48(4): 15-17.

Liang Q, Wang Z J, Lin B Q, et al. Effects of flooding stress on seedling physiological indexes and leaf fluorescence characteristics of *Sorbus pohuashanensis* [J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 2019, 48(4): 15-17.

(上接第 72 页)

[36] 林玥, 任坚毅, 岳明. 太白山红桦种群结构与空间分析 [J]. 植物生态学报, 2008(6): 1335-1345.

Lin Y, Ren J Y, Yue M. Population structure and spatial analysis of *Betula albosinensis* at Taiba Mountain, Northwestern China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2008(6): 1335-1345.

[37] 于世川, 张文辉, 李罡, 等. 黄龙山林区不同郁闭度对辽东栎种群结构的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37(5): 1537-1548.

Yu S C, Zhang W H, Li G, et al. Effects of different crown densities on structure of *Quercus wutaishanica* populations in Huanglong Mountains, Northwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(5): 1537-1548.

[38] 冯广. 鄂西南常绿阔叶混交林群落自然恢复特征分析 [D]. 湖北恩施: 湖北民族学院, 2016.

Feng G. Analysis of the characteristics of natural restoration of evergreen-deciduous mixed broad-leaved forest in southwest Hubei Province [D]. Enshi, Hubei: Hubei University for Nationalities, 2016.

[39] 陈俊, 艾训儒, 姚兰, 等. 木林子次生林中典型群落的结构及多样性研究 [J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2017, 37 (6): 75-82.

Chen J, Ai X R, Yao L, et al. The typical forest community structure and diversity of the secondary forest in Mulinzi [J]. Journal of Southwest Forestry University (Nat Sci), 2017, 37 (6): 75-82.

[40] 王道亮, 李卫忠, 曹铸, 等. 黄龙山天然次生林辽东栎种群空间格局 [J]. 生态学报, 2016, 36(9): 2677-2685.

Wang D L, Li W Z, Cao Z, et al. Spatial pattern of *Quercus wutaishanica* in natural secondary forest of Huanglong Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(9): 2677-2685.

[41] 冯云, 马克明, 张育新, 等. 北京东灵山地区辽东栎(*Quercus liaotungensis*)种群生活史特征与空间分布 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(8): 1443-1448.

Feng Y, Ma K M, Zhang Y X, et al. Life history characteristics and spatial pattern of *Quercus liaotungensis* population in Dongling Mountain of Beijing, China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(8): 1443-1448.