

## 藏东南察隅县针阔混交林乔木树种种群结构特征

黄迪<sup>1,2,3,4,5</sup>, 任毅华<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, 杨守志<sup>1,2,3,4,5</sup>

(1. 西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏 林芝 860000;  
3. 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000; 4. 西藏高寒植被生态安全重点实验室, 西藏 林芝 860000;  
5. 林芝生态监测站, 西藏 林芝 860000)

**摘要:**以藏东南察隅县车因沟天然针阔混交林为对象,采用典型样地法对群落进行调查,从径级结构、静态生命表与生存分析等方面来研究各乔木种群的结构特征,以揭示当地天然针阔混交林的生存现状及发展趋势。结果表明,1)群落中乔木树种主要为察隅冷杉 240 株、华山松 222 株、糙皮桦 97 株,其中,3 个种群 1~4 径级个体数依次占各种群总数量的 78%、66% 与 88%,之后随着径级的增大,各种群数量均呈无规律波动,并缺失较多中大径级林木。2)静态生命表显示,察隅冷杉与糙皮桦的存活曲线趋向于 Deevey-Ⅱ型,即不同龄级间的存活率相似;华山松的存活曲线为 Deevey-Ⅲ型,说明该种群幼龄阶段存活率较低。3 个种群死亡率与消失率曲线均呈现无规律的波浪状态,种群发展状况差。生存分析表明,3 个种群均从中龄级开始衰退,龄级结构相对不稳定。建议应进一步加强生境保护,并采取适当的干预措施促进群落内种群稳定发展。

**关键词:**径级结构;静态生命表;存活曲线;针阔混交林

**中图分类号:**S718.54

**文献标志码:**A

**文章编号:**1001-7461(2023)05-0079-07

## Structural Characteristics of Arbor Species in Coniferous and Broad-Leaved Mixed Forest in Chayu County, Southeast Tibet

HUANG Di<sup>1,2,3,4,5</sup>, REN Yi-hua<sup>1,2,3,4,5\*</sup>, YANG Shou-zhi<sup>1,2,3,4,5</sup>

(1. Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Tibet, China;  
2. National Forest Ecosystem Observation and Research Station of Tibet, Nyingchi 860000, Tibet, China;  
3. Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau, Ministry of Education, Nyingchi 860000, Tibet, China;  
4. Key Laboratory of Alpine Vegetation Ecological Security in Tibet, Nyingchi 860000, Tibet, China;  
5. Nyingchi Ecological Monitoring Station, Nyingchi 860000, Tibet, China)

**Abstract:** Taking the natural coniferous and broad-leaved mixed forest in Chayu County, southeast Tibet, as the research object, the community was investigated using the typical sample plot method, and the structural characteristics of each tree population were studied from the aspects of diameter class structure, static life table and survival analysis to reveal the survival status and development trend of the local natural coniferous and broad-leaved mixed forest. The results showed that 1) the main tree species in the community were *Abies chayuensis*, *Pinus armandii* and *Betula utilis* with the number of 240, 222, and 97, respectively. Among them, the number of individuals in the 1–4 diameter class of the 3 populations accounted for 78%, 66% and 88% of the total number of various populations, respectively. For the diameter classes more than 4, the number of various populations fluctuated irregularly with the increase of the diameter class, and lacking large- and medium-sized trees. 2) The static life table showed that the survival curves of *A. ch-*

收稿日期:2022-09-21 修回日期:2023-01-27

基金项目:中央引导地方项目(XZ202101YD0016C);西藏高寒植被生态安全重点实验室开放课题(STAQ-2021T-2)。

第一作者:黄迪。研究方向:森林生态学。E-mail:605317885@qq.com

\* 通信作者:任毅华,博士,副教授。研究方向:森林生态学。E-mail:xz\_ryh@163.com

*ayuensis* and *B. utilis* tended to be Deevey-Ⅱ type, i. e., the survival rates of different age classes were similar. The survival curve of *P. armandii* was Deevey-Ⅲ type, which indicated that the survival rate of this population at young stage was low. The death rate and disappearance rate curves of the 3 populations showed irregular waves, and the population development was poor. The survival analysis showed that the 3 populations began to decline from the middle age class, and the age class structure was relatively unstable. According to the research results, it is suggested to further strengthen the protection of the habitat and take appropriate intervention measures to promote the stable development of the population in the community.

**Key words:** diameter class structure; static life table; survival curve; mixed coniferous and broad-leaved forest

种群结构不仅可以认识种群内不同龄级个体数量的分布状况,还可以了解种群进化、受干扰状态及演变趋势等<sup>[1]</sup>,长期以来一直是植物生态学研究热点。种群静态生命表是分析种群现状及发展规律的重要手段,结合存活曲线、生存函数分析等方法可以进一步反映植物与环境之间的契合度<sup>[2]</sup>。目前,大量植物种群相关研究均采用这些方法,杨彪等<sup>[3]</sup>对新龙县雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)的研究表明,该种群更新后劲乏力且面临灭绝的可能。任毅华等<sup>[4]</sup>在研究色季拉山东坡种群结构动态过程中发现,运用各指标结合气候、生境等因素判定目标种群应处于稳定期而非增长期。相较而言,近年来对察隅县森林群落的研究主要集中于种子区系研究<sup>[5]</sup>、云南松种群结构、物种多样性和群落特征等方面<sup>[6-7]</sup>,而对于察隅县天然针阔混交林的研究尚未见报道。

察隅县是藏东南的重要组成部分,森林资源丰富,具有 10 多种国家级珍贵树种<sup>[8]</sup>,对藏东南生态安全屏障建设及维系当地百姓生计具有重要意义。经实地生态踏查后发现,察隅县天然针阔混交林内中大径级林木的冠幅普遍偏小,据经验判断,该群落可能存在一定的天然更新等问题。基于此,本研究通过样地调查,采用径级结构、静态生命表、生存分析等方法对察隅县天然针阔混交林 3 种主要乔木种群结构进行分析,旨在阐明针阔混交林的乔木种群发展趋势,为该地区的天然针阔混交林资源的保护、修复和可持续利用等工作提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

察隅县位于西藏自治区东南部,属横断山脉西段地带的藏东南高山峡谷区。总面积 31 659 km<sup>2</sup>,平均海拔 2 800 m,地势由西北向东南倾斜,该地区属亚热带湿润季风气候,温和多雨<sup>[8]</sup>,水系发达,年均降水量 1 134 mm,日照时间长,年均气温 12 ℃,土壤以酸性棕壤为主,腐殖质化过程明显,土壤 pH 为 4~6<sup>[9]</sup>。

试验样地设置于藏东南察隅县车因沟天然针阔混交林内。林内植物种类十分丰富,其中乔木层植物主要有察隅冷杉(*Abies chayuwensis*),华山松(*Pinus armandii*),糙皮桦(*Betula utilis*),灌木层植物主要有五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*),川西樱桃(*Prunus trichostoma*),滇结香(*Edgeworthia gardner*)等。草本层植物有毛叶吊钟花(*Enkianthus deflexus*),偏翅唐松草(*Thalictrum delavayi*),扭瓦韦(*Lepisorus contortus*)等。

### 1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查 选择具有代表性的地段设置 3 块 50 m×50 m 的固定样地,即 3 个重复(C1、C2、C3),记录样地基本信息(表 1)。以正东为 X 轴,正北为 Y 轴,建立坐标系,并将每块样地划分为 4 个 25 m×25 m 的调查单元,采用相邻网格法对林内乔木(基径≥0.1 cm)及林下灌木进行每木调查,记录物种种名、基径、胸径、高度等信息。同时,在每个样地内设置 20 个 1 m×1 m 的小样方,通过抽样法记录草本信息,如种名、高度、盖度等。

1.2.2 径级、龄级划分 参考任毅华等<sup>[4]</sup>的方法选取基径和胸径 2 个指标对林内乔木径级进行划分。由于乔木树种的年龄较难确定,在实际工作中多采用径级代替龄级的方法<sup>[10]</sup>,具体划分标准见表 2。因胸径≥80 cm 的数量较少,故将 11~24 径级都归并于第Ⅺ龄级。

1.2.3 静态生命表的编制及存活曲线 各参数计算参考吴承祯等<sup>[11]</sup>的公式进行,具体数据见表 3。

$$l_x = (a_x/a_1) \times 1\,000 \quad (1)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (2)$$

$$q_x = (d_x/l_x) \times 100\% \quad (3)$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1})/2 \quad (4)$$

$$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots + L_{x+n} \quad (5)$$

$$e_x = T_x/l_x \quad (6)$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \quad (7)$$

以龄级为横坐标,ln $l_x$ 为纵坐标,绘制乔木种群的存活曲线,分别采用指数函数  $N_x = N_0 e^{-bx}$  和幂函数  $N_x = N_0 x^{-b}$  模型检验乔木种群的存活曲线类型<sup>[12]</sup>。

1.2.4 种群的生存分析 计算种群生存率( $S_x$ )、累计死亡率( $F_x$ )、死亡密度( $f_x$ )、危险率( $\lambda_x$ ),并绘制生存率、累计死亡率、死亡密度和危险率曲线<sup>[13]</sup>。

$$S_x = P_1 \times P_2 \times \cdots \times P_i \tag{8}$$

$$F_x = 1 - S_x \tag{9}$$

$$f_x = \frac{(S_{(x-1)} - S_x)}{h_i} \tag{10}$$

$$\lambda_x = \frac{2(1 - S_x)}{h_i(1 + S_x)} \tag{11}$$

式中: $P_i$  为存活率; $h_i$  为龄级宽度。

表 1 样地信息

Table 1 Sample plot information

样地号	经纬度	海拔/ m	坡度/ (°)	坡向	郁闭度	枯枝落叶层 厚度/cm	腐殖质 厚度/cm	林分密度/ (株·hm <sup>-2</sup> )	草本盖度 (%)	树种比例	灌木盖度 (%)
C1	97°27′33.1873″E 28°56′44.1241″N	3 061.79	4	西北	0.75	2.65	18.74	264	55	5 : 5.3 : 1	79
C2	97°27′35.9778″E 28°56′48.1222″N	3 045.75	21	西北	0.64	2.47	18.99	244	45	1.6 : 1 : 1.3	67
C3	97°27′32.2211″E 28°56′48.1449″N	3 071.53	7	西北	0.66	2.53	17.13	248	35	2.4 : 2.3 : 1	54

注:树种比例指察隅冷杉:华山松:糙皮桦。

表 2 径级龄级划分

Table 2 Classification of diameter class and age class

龄级	径级	基径/cm	胸径/cm	龄级	径级	基径/cm	胸径/cm
I	1	0.1≤ $D_j$ <2	$D$ <10	XI	13	—	100≤ $D$ <110
II	2	2≤ $D_j$ <5	$D$ <10	XI	14	—	110≤ $D$ <120
III	3	$D_j$ ≥5	$D$ <10	XI	15	—	120≤ $D$ <130
IV	4	—	10≤ $D$ <20	XI	16	—	130≤ $D$ <140
V	5	—	20≤ $D$ <30	XI	17	—	140≤ $D$ <150
VI	6	—	30≤ $D$ <40	XI	18	—	150≤ $D$ <160
VII	7	—	40≤ $D$ <50	XI	19	—	160≤ $D$ <170
VIII	8	—	50≤ $D$ <60	XI	20	—	170≤ $D$ <180
IX	9	—	60≤ $D$ <70	XI	21	—	180≤ $D$ <190
X	10	—	70≤ $D$ <80	XI	22	—	190≤ $D$ <200
XI	11	—	80≤ $D$ <90	XI	23	—	200≤ $D$ <210
XI	12	—	90≤ $D$ <100	XI	24	—	210≤ $D$ <220

2 结果与分析

2.1 种群的径级结构

样地内共有察隅冷杉、华山松、糙皮桦 3 种乔木 559 株,其数量顺序为察隅冷杉(43%)>华山松(40%)>糙皮桦(17%)。径级统计结果表明(图 1):察隅冷杉呈双峰形分布,1 径级数量最多,占种群整体 29%,胸径≥10 cm 株数仅占 34%,第 2 峰值在第 8 径级,此外缺失第 15~23 径级;华山松 1~4 径级占种群总数量 66%,5~11 径级呈波浪形分布,缺失 14、15、17 径级,同察隅冷杉相似,在 4 径级之后个体数骤减,且数量在径级上的分布呈无规律波动;糙皮桦只有 7 个径级,且胸径均<50 cm,胸径≥10 cm 的株数仅占种群整体 31%。表明 3 个种群有一定的更新能力,但更新后劲不足,中大径级个体数偏少,且波动性较大,种群呈不稳定趋势。

2.2 种群的静态生命表

3 个种群的静态生命表表明(表 3),察隅冷杉随

着龄级的增加,标准化存活数在 I-II 龄级迅速下降,II-III 龄级略降,III-V 龄级又急速下降,V 龄级后虽有波动,但整体呈下降趋势;生命期望值随着龄级增大呈先增大后减小的趋势,VII 龄级时达到峰值。华山松随龄级增加,标准化存活数在 I-II 龄级迅速下降,II-IV 龄级缓慢下降,IV-V 龄级又大幅度下降,V 龄级后,除 VI-VII、IX-XI 龄级上升外,其余龄级均呈下降趋势;生命期望值随着龄级增大表现出一定的波动,在 V、VI、IX 龄级分别达到峰值。糙皮桦随着龄级的增加,I-II 龄级标准化存活数同前 2 个种群一样迅速下降,II-III 缓慢下降,III-IV 上升后随之急剧下降;生命期望值随龄级增大呈先增大后减小的趋势,在 III 龄级达到峰值。表明察隅冷杉与华山松在中龄级具备较高的生存期望,糙皮桦在幼龄级具有相对较高的生存期望。

2.3 乔木种群生存力

2.3.1 存活曲线 分析 3 个种群存活曲线(图 2)可知,3 个种群标准化存活个体数对数值在 I 龄级时均达

到峰值,随龄级增大,察隅冷杉标准化存活数对数值除Ⅶ-Ⅷ龄级略有上升外,总体呈均匀下降趋势;华山松标准化存活数对数值总体呈现先降低后上升的趋

势,最低值出现在Ⅸ龄级上,但曲线存在较大波动;糙皮桦标准化存活数对数值经历了Ⅰ-Ⅲ龄级下降、Ⅲ-Ⅳ龄级上升和Ⅳ-Ⅶ龄级再下降 3 个阶段。

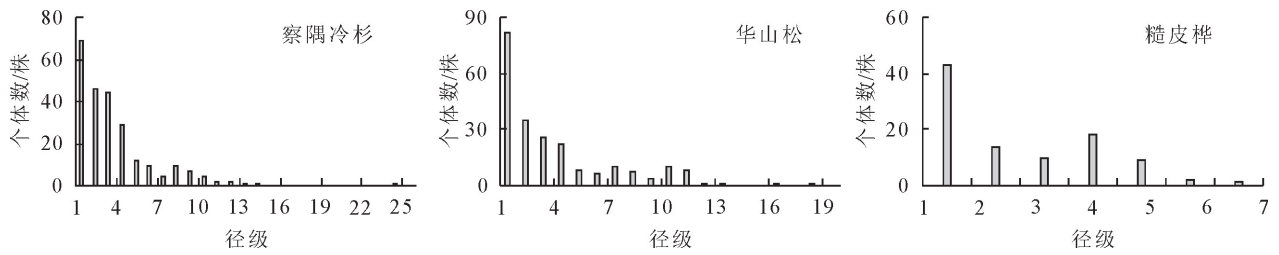


图 1 3 种乔木种群径级结构

Fig. 1 Diameter class structure of 3 tree populations

表 3 3 种乔木种群生命表

Table 3 Life table of 3 tree species

种群	龄级	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$K_x$
察隅冷杉	I	69	1 000	6.908	333	0.333	833	2 906	2.906	0.405
	II	46	667	6.502	29	0.043	652	2 072	3.109	0.044
	III	44	638	6.458	217	0.341	529	1 420	2.227	0.417
	IV	29	420	6.041	246	0.586	297	891	2.121	0.882
	V	12	174	5.159	43	0.250	152	594	3.417	0.288
	VI	9	130	4.871	72	0.556	94	442	3.389	0.811
	VII	4	58	4.060	-72	-1.250	94	348	6.000	-0.811
	VIII	9	130	4.871	29	0.222	116	254	1.944	0.251
	IX	7	101	4.620	43	0.429	80	138	1.357	0.560
	X	4	58	4.060	29	0.500	43	58	1.000	0.693
	XI	7	29	3.367	—	—	14	14	0.500	—
华山松	I	82	1 000	6.908	573	0.573	713	2 207	2.207	0.851
	II	35	427	6.056	110	0.257	372	1 494	3.500	0.297
	III	26	317	5.759	49	0.154	293	1 122	3.538	0.167
	IV	22	268	5.592	171	0.636	183	829	3.091	1.012
	V	8	98	4.580	24	0.250	85	646	6.625	0.288
	VI	6	73	4.293	-49	-0.667	98	561	7.667	-0.511
	VII	10	122	4.804	37	0.300	104	463	3.800	0.357
	VIII	7	85	4.447	37	0.429	67	360	4.214	0.560
	IX	4	49	3.887	-73	-1.500	85	293	6.000	-0.916
	X	10	122	4.804	-24	-0.200	134	207	1.700	-0.182
	XI	12	146	4.986	—	—	73	73	0.500	—
糙皮桦	I	43	1 000	6.908	674	0.674	663	1 756	1.756	1.122
	II	14	326	5.786	93	0.286	279	1 093	3.357	0.336
	III	10	233	5.449	-186	-0.800	326	814	3.500	-0.588
	IV	18	419	6.037	209	0.500	314	488	1.167	0.693
	V	9	209	5.344	163	0.778	128	174	0.833	1.504
	VI	2	47	3.840	23	0.500	35	47	1.000	0.693
	VII	1	23	3.147	—	—	12	12	0.500	—

注: $a_1$ . 第 I 龄级现有个体数; $a_x$ .  $x$  龄级现有个体数; $l_x$ .  $x$  龄级开始时标准化存活个体数; $d_x$ . 从  $x$  到  $x+1$  相邻龄级间的标准化死亡数; $q_x$ . 从  $x$  到  $x+1$  相邻龄级间的死亡率; $L_x$ . 从  $x$  到  $x+1$  相邻龄级间还存活的个体数; $T_x$ . 从  $x$  龄级到超过  $x$  龄级的个体总数; $e_x$ . 进入  $x$  龄级个体的生命期望; $K_x$ . 消失率。

采用 2 种数学模型分别对各种群的存活曲线进行拟合检验(表 4),通过对比  $R^2$  察隅冷杉与糙皮桦存活曲线更趋近直线型(Deevey-Ⅱ型),表明在各龄级阶段死亡率相似。华山松存活曲线更趋近直线型(Deevey-Ⅲ型),表明高死亡率集中在幼龄阶段。

2.3.2 死亡率与消失率曲线 3 个种群死亡率和消失率曲线(图 3)变化走向相似,但变化幅度有所差异,消失率一直略大于死亡率。察隅冷杉死亡率和消失率曲线在 I-VI 龄级呈无规律波动,分别在 IV、VI 龄级出现相对较高值,在 VI-VII 龄级陡然下降,



Ⅶ龄级时达到最低值,Ⅶ-Ⅸ龄级缓慢上升后在Ⅹ龄级达到较高值。华山松死亡率和消失率曲线总体呈无规律波动,在Ⅰ-Ⅷ龄级呈先降后升的往复波动趋势,分别在Ⅰ、Ⅳ、Ⅷ龄级达到相对较高值,随后Ⅷ-Ⅹ龄级呈先降后升的趋势,其中Ⅸ龄级时达到最低值。糙皮桦死亡率和消失率总体呈先降后升的趋势,除在Ⅱ、Ⅲ龄级出现较低值外,其余龄级均处于较高值。因本研究将察隅冷杉与华山松 11~24 径级的数量都归并入Ⅺ龄级,故 2 个种群Ⅹ龄级的死亡率与消失率值较小。3 个种群均多次达到较高的死亡率与消失率,呈现波动不定的趋势,说明 3 个种群始终受到相当程度的环境筛选和竞争压力,处于

极不稳定状态,种群发展状况差。

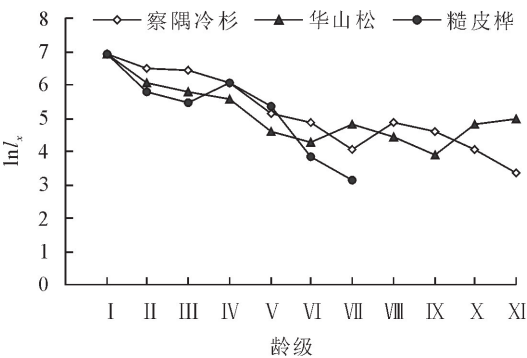


图 2 3 个种群存活曲线

Fig. 2 Survival curves of 3 populations

表 4 3 种乔木种群存活曲线的拟合方程

Table 4 Fitting equations of survival curve of 3 tree species

种群	指数函数		幂函数	
	方程	$R^2$	方程	$R^2$
察隅冷杉	$y=7.466e^{-0.065x}$	0.907 3	$y=7.816 7x^{-0.274}$	0.797
华山松	$y=6.312 7e^{-0.038x}$	0.618 7	$y=6.833 5x^{-0.192}$	0.786
糙皮桦	$y=7.990 2e^{-0.114x}$	0.781 9	$y=7.506 4x^{-0.324}$	0.660 7

注:  $y$  为  $\ln l_x$  的值,  $x$  为龄级。

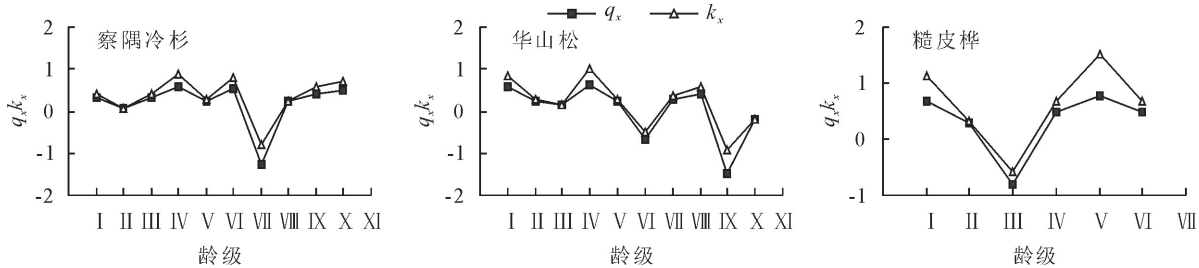


图 3 3 个种群死亡率与消失率曲线

Fig. 3 Mortality and disappearance rate curves of 3 populations

2.3.3 乔木种群的生存分析 对 3 个种群生存函数进行分析,结果表明(图 4),由于 3 个种群存在死亡率为负值的情况,因此 3 个种群生存率与累计死亡率为负值的情况,因此 3 个种群生存率与累计死亡率 2 种曲线并非呈单调上升或下降趋势,且二者为互补关系。察隅冷杉在Ⅱ-Ⅲ龄级间达到平衡状态,从Ⅵ龄级开始,生存率和累计死亡率曲线趋于缓和,说明种群开始出现衰退趋势;种群死亡密度在初期(Ⅰ-Ⅲ龄级)和中后期(Ⅵ-Ⅷ龄级)波动较大,在

中期(Ⅲ-Ⅵ龄级)趋于平缓;种群危险率经历了Ⅰ-Ⅱ龄级的急降、Ⅱ-Ⅵ龄级的平缓、Ⅵ-Ⅶ龄级的急降、Ⅶ-Ⅹ龄级的缓慢上升 4 个阶段。华山松累积死亡率始终高于生存率,所以 2 条曲线无交叉点,2 条曲线从Ⅳ龄级开始缓和,即有衰退趋势;死亡密度与危险率总体均呈先急降后平缓再上升的趋势。糙皮桦生存率在Ⅰ-Ⅲ龄级间存在较大波动,在Ⅲ-Ⅴ龄级间持续下降,之后趋于平缓,累计死亡率与之互

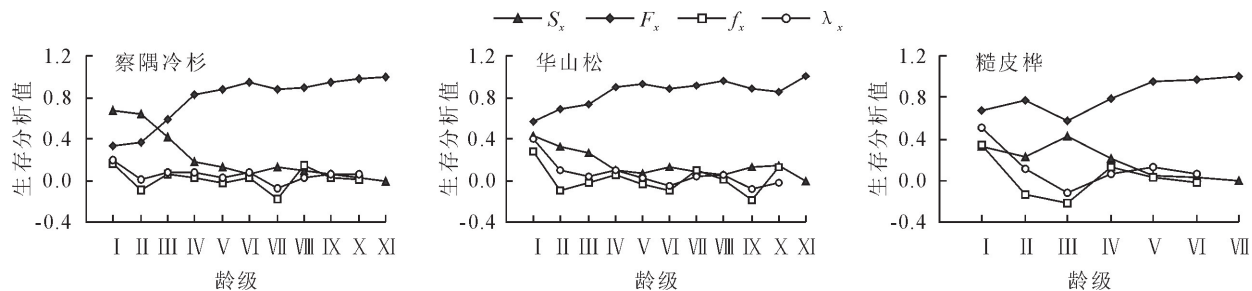


图 4 3 个乔木种群的生存分析

Fig. 4 Survival analysis of 3 tree populations

补,说明种群从第Ⅴ龄级开始趋于衰退;死亡密度与危险率总体均呈先急剧下降后缓慢上升再缓慢下降的波动趋势。总的来看,3个种群均在中龄级进入衰退期,且死亡密度与危险率波动性大,表明3个种群龄级结构相对不稳定,抗外界干扰能力较差。

### 3 结论与讨论

#### 3.1 结论

察隅冷杉、华山松个体数主要集中在1~4径级,且缺失较多径级,糙皮桦仅在1~7径级有数量分布,无中大径级林木。

静态生命表、存活曲线与生存分析表明,察隅冷杉与糙皮桦的存活曲线均为Deevey-Ⅱ型,即各龄级死亡率相似;华山松的存活曲线为Deevey-Ⅲ型,说明该种群高死亡率发生在早期。3个种群均从中龄级开始衰退,龄级结构相对不稳定,抗外界干扰能力较差。

察隅冷杉、华山松与糙皮桦虽有较高的幼苗储备,但更新后劲不足,中大径级数量得不到补充,群落处于相对不稳定状态。综合分析藏东南察隅县天然针阔混交林的种群结构特征,对于理解不同种群在资源环境下的适应机制、物种的天然更新及保护和高原生态保持与恢复等工作具有重要意义。

#### 3.2 讨论

3.2.1 乔木树种的种群结构特征 种群的径级结构是反映群落的演替过程以及稳定维持状况重要指标之一<sup>[14]</sup>。本研究发现,察隅冷杉与华山松虽在1~4径级数量占各种群总数比例均较大,但从4径级之后,呈现明显的减少趋势,大径级数量占比均较低,缺失较多中大径级。说明2个种群虽具有充足的幼苗储备,但更新成大树林木数量较少,可能与环境条件及物种的生物学特性有关。本研究区域草本盖度较高,有研究表明,草本植物虽可能在一定程度上有助于改善微生境,但多数情况下会与更新幼苗发生激烈的种间竞争,抑制林下幼苗生长<sup>[15]</sup>;另外,调查区域内灌木种群有28种共1276株。在乔木生长阶段,灌木作为生物邻体与幼苗、幼树生长有着密切关系,灌木种群与更新林木争夺所需的空間、光照等资源,导致林下更新困难。察隅冷杉与华山松1~4径级个体数缓慢下降,4径级之后急速下降,说明种子的萌发率高,但幼苗幼树的存活率较低,可能与环境筛选有关,而这种筛选可能只对小径级林木起限制作用。察隅冷杉与华山松4径级后数量存在波动,且中大径级缺失较多,说明该森林生态系统可能经历过一些干扰,如异常气候、病虫害等自然灾害,但具体原因还需进一步深入研究。糙皮桦

小径级个体数比例大,中径级占比少,缺乏大径级,可能是因为该种群处于衰退时期。

3.2.2 乔木树种的静态生命表特征 众多研究表明,有限的资源和空间往往成为种群更新的限制因子<sup>[16]</sup>,本研究中3个种群的中幼龄个体存在种内种间竞争,因而受环境影响更明显。由静态生命表可见,察隅冷杉与华山松幼龄级和大龄级生存期望值均较低,可能与种内种间竞争以及个体生命力的衰退有关。糙皮桦除在Ⅱ、Ⅲ龄级具备较高生命期望值外,其余龄级生存期望值均较低,且各龄级生命期望值均低于察隅冷杉与华山松,可能是因为糙皮桦幼苗的更新、生长依赖于林隙斑块<sup>[17]</sup>,而研究区内大龄级林木数量较少,林隙较为发达,为糙皮桦幼苗更新提供了有利条件,故该阶段生存期望在整个生命周期中相对较高。随着时间推移,冠幅生长需要更多的生存空间,但因处于察隅冷杉与华山松主林层之下,导致糙皮桦种群生存期望值越来越低,随着群落演替,糙皮桦将有可能被淘汰。拟合存活曲线可知,华山松种群符合Deevey-Ⅲ型,与姚慧芳等<sup>[18]</sup>在波密岗乡对华山松种群结构研究结果一致,而察隅冷杉与糙皮桦符合Deevey-Ⅱ型,结合种群死亡率与消失率曲线发现,3个种群均出现多次死亡峰值,稳定性均较差。华山松可能由于幼龄级抵抗力弱,经历了环境筛选、种内种间竞争后大量Ⅰ龄级幼苗死亡,而察隅冷杉属于耐阴树种,并未在Ⅰ龄级出现死亡峰值。随着种群生长,察隅冷杉与华山松因存在与灌木层的种间竞争、密度制约效应等,致使幼苗均在中龄级出现了相对较高的死亡率,最后这2个种群因生理衰老、病虫害、自然灾害等影响导致生长发育遇到瓶颈,再次出现了较高的死亡率。糙皮桦可能因属于阳性阔叶树种,且生存于林下层,所以整个生命周期均受到强烈的环境筛选与资源竞争的压力,各龄级均有较高的死亡率。对3个种群4个生存函数分析可知,3种乔木均从中龄级开始衰退,与径级结构、静态生命表和存活曲线的分析结果相统一。

3.2.3 天然针阔混交林保护与恢复措施 根据藏东南察隅县天然针阔混交林的生态环境以及干扰情况,加强对察隅冷杉、华山松及糙皮桦的保护和抚育是其可持续发展的关键。本研究区内3个乔木种群的幼苗充足,可以满足群落发展,但中大径级林木较少,说明幼苗更新受限,可能与林下植被有关,应通过人工干预措施改善幼苗的生存环境,提高幼苗存活率,选择性地伐掉“老、弱、病、残”等多余个体,使林下小径级林木更多地进入林冠层,以维持察隅县针阔混交林内种群存续。

## 参考文献:

- [1] 李俊,郑小贤.将乐林场栲树种群结构与分布格局[J].西北林学院学报,2015,30(5):187-190,213.  
LI J,ZHEN X X. Structure and distribution pattern of katus population in Jiangle forest farm[J]. Journal of Northwest Forestry University,2015,30(5):187-190,213. (in Chinese)
- [2] 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 Yeliguan forest area [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020,35(4):37-44. (in Chinese)
- [3] 杨彪,张全建,龚旭,等.雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)种群结构与动态特征[J].生态学报,2020,40(4):1184-1194.  
YANG B,ZHANG Q J,GONG X,et al. Population structure and dynamic characteristics of *Salweenia bouffordiana* [J]. Acta Ecologica Sinica,2020,40(4):1184-1194. (in Chinese)
- [4] 任毅华,罗大庆,方江平,等.色季拉山东坡急尖长苞冷杉种群结构与动态[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2021,49(7):59-68.  
REN Y H,LUO D Q,FANG J P,et al. Structure and dynamics of *Abies georgei* var. *smithii* population in eastern slope of the Sejila Mountains[J]. Journal of Northwest A&F University: Nat. Sci. Ed.,2021,49(7):59-68. (in Chinese)
- [5] 薛敬丽,李照青,卢杰,等.西藏察隅自然保护区种子植物区系研究[J].湖北农业科学,2018,57(10):49-53,59.  
XUE J L,LI Z Q,LU J,et al. Study on the flora of seed plants in the Chayu nature reserve in Tibet[J]. Hubei Agricultural Sciences,2018,57(10):49-53,59. (in Chinese)
- [6] 张铎,薛敬丽,李照青,等.察隅县云南松群落物种组成及多样性研究[J].高原农业,2019,3(6):597-605.  
ZHANG D,XUE J L,LI Z Q,et al. Study on community composition and species diversity of *Pinus yunnanensis* community in Chayu County[J]. Journal of Plateau Agriculture,2019,3(6):597-605. (in Chinese)
- [7] 薛敬丽,卢杰,李照青,等.察隅县云南松林下主要优势物种生态位研究[J].高原农业,2018,2(4):334-341.  
XUE J L,LU J,LI Z Q,et al. Study on ecological niche of major dominant species in *Pinus yunnanensis* forest in Chayu County[J]. Journal of Plateau Agriculture,2018,2(4):334-341. (in Chinese)
- [8] 高邠,薛敬丽,李照青,等.察隅县云南松种群结构与空间格局分析[J].高原农业,2018,2(6):669-675.  
GAO T,XUE J L,LI Z Q,et al. Analysis of structure and spatial pattern of *Pinus yunnanensis* population in Chayu County [J]. Journal of Plateau Agriculture,2018,2(6):669-675. (in Chinese)
- [9] 杨阳,冉飞,王根绪,等.西藏高原云南松生物量模型及碳储量[J].生态学报,2013,32(7):1674-1682.  
YANG Y,RAN F,WANG G X,et al. Biomass model and carbon storage of *Pinus yunnanensis* on Tibet Plateau of China [J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(7):1674-1682. (in Chinese)
- [10] 马凯,李根有,朱雷杰,等.稀有濒危植物堇叶紫金牛(紫金牛科)的种群结构和分布格局[J].生态学报,2013,33(2):72-79.  
MA K,LI G Y,ZHU L J,et al. Population structure and distribution patterns of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae) [J]. Acta Ecologica Sinica,2013,33(2):72-79. (in Chinese)
- [11] 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. (in Chinese)
- [12] DEEVEY J R E S. Life tables for natural populations of animals [J]. The Quarterly Review of Biology,1947,22(4):283-314.
- [13] 张悦,易雪梅,王远遐,等.采伐对红松种群结构与动态的影响[J].生态学报,2015,35(1):38-45.  
ZHANG Y,YI X M,WANG Y X,et al. Impact of tree harvesting on the population structure and dynamics of *Pinus koraiensis* (Pinaceae) [J]. Acta Ecologica Sinica,2015,35(1):38-45. (in Chinese)
- [14] 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. (in Chinese)
- [15] 殷正,范秀华.长白山不同演替阶段温带森林林下草本植物对乔木幼苗的影响[J].生态学报,2020,40(7):2194-2204.  
YIN Z,FAN X H. Effects of herbs on tree seedlings in different succession stages of temperate forests in Changbai Mountain, China [J]. Acta Ecologica Sinica,2020,40(7):2194-2204. (in Chinese)
- [16] SILVERTOWN J W. Introduction to plant population ecology Longman [J]. Harlow and NY,1982,3(76):20-22.
- [17] 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. (in Chinese)
- [18] 姚慧芳,卢杰,王超,等.波密岗乡自然保护区华山松种群结构与数量动态特征[J].林业资源管理,2020(5):108-115,130.  
YAO H F,LU J,WANG C,et al. Population structure and quantitative dynamics of *Pinus armandii* in Bomigang Township nature reserve [J]. Forest Resources management,2020(5):108-115,130. (in Chinese)