

小陇山锐齿栎天然林结构动态分析

赵中华¹, 刘文桢², 石小龙², 李安民², 郭小龙², 张弓乔¹, 惠刚盈^{1*}

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木重点培育实验室, 北京 100091;

2. 甘肃省小陇山林业实验局林业科学研究所, 甘肃 天水 741020)

摘要: [目的] 为了解锐齿栎天然林群落动态变化过程。[方法] 采用每木定位监测样地重复观测的方法, 对甘肃小陇山林区百花林场王安沟营林区内的锐齿栎天然林进行研究, 从树种组成及多样性结构、径级结构、空间结构等几方面分析了锐齿栎天然林群落的结构动态特征。[结果] 表明: 2次调查群落树种组成和优势树种的重要值排序变化不大, 有2个稀少种退出群落, 死亡林木40株, 死亡率8.3%; 群落乔木层的物种丰富度和树种空间多样性下降, 优势树种的集中性变大, 物种个体数目分配的均匀程度下降。林分径级结构由典型的反“J”型分布变化为左偏的单峰状曲线; 群落的空间结构没有发生显著变化, 林木分布格局仍为随机分布, 中林层和上林层林木个体增加, 垂直结构更趋复杂; 树种隔离程度下降, 建群种锐齿栎的优势度增强, 膀胱果、白桦和青榨槭种群的优势度下降。[结论] 锐齿栎天然林群落组成和结构变化是一个复杂和缓慢的过程, 6年间仅发生了一些微小的波动。

关键词: 小陇山; 锐齿栎; 天然林; 结构动态

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

Structure Dynamic of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* Natural Forest on Xiaolongshan

ZHAO Zhong-hua¹, LIU Wen-zhen², SHI Xiao-long², LI An-min², GUO Xiao-long²,
ZHANG Gong-qiao¹, HUI Gang-ying¹

(1. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Xiaolongshan Research Institute of Forestry of Gansu Province, Tianshui 741020, Gansu, China)

Abstract: Xiaolongshan forest area of the West Qinling Mountains, China, is an important natural forest system in northwest China. The zonal vegetation type of the area is pine-oak mixed forest. The structure of a *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural forest established in 2007 in the Wangangou forest range, Baihua Forest Farm, Xiaolongshan forest area, Gansu Province, was reexamined in 2013 via fixed sampling of individual trees and their positions. The dynamic characteristics of the community were analyzed in terms of species composition, diversity, and stand structure. No significant changes were observed in either community species composition or the order of importance values of dominant tree species. However, two rare species had exited the community, and 40 trees had died, resulting in a mortality rate of 8.3%. The species richness of overstory layer, tree species spatial diversity, and the number of individual species in the community all decreased from 2007 to 2013, whereas the concentration of dominant tree species increased. The spatial structure of the stand did not change significantly, the distribution pattern of trees in the community remained random, and the abundance of individuals in the intermediate and upper layers increased. The vertical structure of the community a typical reverse J-shaped distribution to a single peak curve

收稿日期: 2015-01-19

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(Rif2014-10)

作者简介: 赵中华(1976—), 男, 内蒙古人, 副研究员, 主要从事森林经营、森林培育研究。

* 通讯作者。

skewed to the left. The spatial structure of became more complex, and the segregation of tree species decreased. The dominance of the constructive species, *Q. var. acuteserrata*, and its main associated tree species increased, whereas the dominance of pioneer tree species decreased.

Key words: Xiaolongshan; *Quercus aliena* var. *acuteserrata*; natural forest; structure dynamics

群落动态包括群落在时间上的任何变动,从群落的生理状态到整个群落各类组成的改变,它既是时间的函数,也与植被性质有关^[1]。植被动态一直是森林生态学的热点问题之一^[2],因为,变化和发展是植被的基本属性,深入地认识和正确地管理、合理地利用植被离不开群落动态的研究。植物群落动态主要表现在群落的波动、更新、演替、进化以及边缘效应等^[3]方面,国内外学者在这些方面做了大量的工作,比如在群落演替研究中提出了“单元顶极论”、“多元顶极论”和“顶极群落格局假说”等理论;研究种子雨、种子库的动态、种子的萌发、幼树生长的时空动态以及林窗的形成、特征及其在森林动态中的作用等主要是用来了解群落更新动态。森林空间结构研究是近年来森林结构特征研究的热点,但对于其动态的监测研究尚不多见。群落动态的研究内容丰富,难度较大,不同的研究目的、对象和内容研究方法也多种多样,但总归纳起来,这些研究方法可分为2类,一类为利用永久样地长期观察,这种方法被认为是研究群落动态较为可靠的方法;另一类是通过空间序列推断演替的时间序列,即空间代替时间的方法^[3]。近年来,利用永久监测样地已成为研究森林动态的核心手段,国内外均开始建立永久样地来系统研究森林生态系统的动态过程^[5-9]。永久性监测样地,可获得森林植被组成、生长率、死亡率、增补率及格局变化等一系列基础数据,进而了解群落物种多样性的维持机制,为森林保护、经营和评估等提供科学依据。甘肃省小陇山林区是我国西北地区重要的天然林区,对于维护区域生态平衡、提高环境质量、保护生物多样性等方面发挥着不可替代的作用。本文基于固定样地2次连续观测数据,研究分析过去6年间锐齿栎天然林组成和结构等的变化,并对其原因进行探讨,以期对小陇山林区天然林经营、保护和恢复提供依据。

1 研究区及样地概况

小陇山林区处于黄河、长江中上游地区的渭河、嘉陵流域。林区海拔2 200 m以下主要是以锐齿栎

(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim.)和辽东栎(*Q. liaotungensis* Koidz.)为主的天然林;研究区位于甘肃小陇山林区百花林场(106°15'~106°30'E,34°16'~34°25'N)王安沟营林区。境内山体相对高度不大,地势由西北向东南倾斜,坡度一般在26~45°。最高海拔2 489.2 m,最低海拔1 442.0 m;年平均气温10.9℃,年均降水量800 mm,年平均蒸发量1 420 mm,湿润度0.36~0.45,相对湿度69%,无霜期184.8 d,土壤以山地棕壤和山地褐土为主。2007年7月在百花林场王安沟经营区91林班14号小班内设置了1块60 m×60 m的锐齿栎天然林每木定位样地,2013年9月对该样地进行了复测。

2 数据调查与分析

采用常规调查方法对样地进行调查,内容包括胸径、树高、树种、郁闭度、断面积等。对样地内胸径大于5 cm的林木进行每木检尺,复查时对新增进阶木采用测量其与最近3株林木的距离,运用2点间距离公式反算其坐标。记录死亡林木的树种、胸径;树高用超声波测高仪测量样地中所有胸径大于5 cm林木的树高,样地位置(地理坐标、海拔)采用GPS确定;坡向、坡度采用罗盘仪测定;在样地4个角和中心分别设置10 m×10 m的样方,再把10 m×10 m的样方划成4个5 m×5 m的小样方,调查灌木、草本及幼树。

(1) 多样性分析

树种重要值^[1]:

$$I_v = D_r + P_r + F_r \quad (1)$$

式中: I_v 为树种重要值, D_r 为相对多度, P_r 为相对显著度, F_r 为相对频度。

Shannon-Wiener指数^[12]:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (2)$$

式中: p_i 为第*i*个树种株数在林分树木总株数中所占百分比, S 为林分中树种的数目。

Pielou均匀度指数^[13]:

$$E = H' / \ln S \quad (3)$$

式中: H' 为Shannon-Wiener指数, S 为树种数;

Simpson 多样性指数^[14]:

$$\lambda = \sum_{i=1}^s (p_i)^2 \quad (4)$$

式中: S 为树种数, p_i 为第*i*个树种株数在林分树木总株数中所占百分比。

树种空间多样性^[15]:

$$TSS = MS_{sp1} + MS_{sp2} + \dots + MS_{spn} = \sum_{sp=1}^n \left[\frac{1}{5N_{sp}} \sum_{i=1}^{N_{sp}} (M_i \cdot S_i) \right] \quad (5)$$

式中: n 为群落中的树种数, N_{sp} 为某个种的个体数, MS_{sp} 为某个种的平均空间状态, M_i 为树种混交度, S_i 为结构单元中的树种数。

(2) 胸径生长率,采用普雷斯勒公式^[16]。

$$P_d = \frac{\left(\frac{d_a - d_{a-n}}{n} \right)}{\left(\frac{d_a + d_{a-n}}{2} \right)} \times 100\% \quad (6)$$

(3) 林分空间结构 运用森林空间结构分析软件 Winkelmass 计算林分角尺度、混交度、大小比数^[17-18]等空间结构参数,此外,还计算林分修正的混交度^[18]和树种优势度^[19]。在计算林分空间结构时设置 5 m 缓冲区,避免边缘效应对林分结构的影响。

树种优势度计算公式为^[19]:

$$D_{sp} = \sqrt{P_r \cdot (1 - \bar{U}_{sp})} \quad (7)$$

式中: D_{sp} 为树种优势度; P_r 为相对显著度; \bar{U}_{sp} 为树种大小比数。

树种优势度的值在 0~1 之间。接近 1 表示非常优势,接近 0 表示几乎没有优势。

修正的林分混交度均值(\bar{M}')公式计算^[18]:

$$\bar{M}' = \frac{1}{5N} \sum (M_i n'_i) \quad (8)$$

式中: N 表示所调查的林木株数; M_i 表示第*i*株树的混交度; n'_i 表示第*i*株树所处的结构单元中树种个数。

(4) 差异显著性检验 2次调查的结构参数差异显著性检验运用经典的 K-S 检验方法^[19-20]。

3 结果与分析

3.1 锐齿栎天然林群落乔木树种组成

2007年记录到活立木 483 株,33 属 49 种;林分郁闭度为 0.9,平均胸径 14.7 cm,平均树高 14 m,胸高断面积 22.63 m²·hm⁻²;2013 年复查,记录到活

立木 444 株,31 属 47 种,林分郁闭度 0.9,平均胸径 16.0 cm,平均树高 14.5 m,胸高断面积 24.80 m²·hm⁻²;活立木较 2007 年减少了 39 株,其中,进阶林木 1 株,死亡林木 40 株,死亡率为 8.3%,物种树减少了 2 种。由 2 次调查样地中林木个体数大于 10 株的树种组成变化情况(表 1)可以看出:6 年间,群落物种组成保持相对稳定,树种的重要值排序变化不大。群落中锐齿栎种群个体数减少了 7 株,但其重要值较 2007 年上升,由 2007 年的 65.9 上升到 71.5,建群种的优势程度进一步增强;青榨槭、膀胱果、三桠乌药、湖北花楸、山梅花等种群均有个体死亡,但他们的重要值下降较少,而白桦种群个体数减少了 3 株,其在群落中的重要值则下降了 5.2%,死亡的 3 株白桦均为大树,其中,有 1 株胸径达到 52.7 cm。6 年内,群落中林木个体的平均胸径由 2007 年的 14.7 cm 增加到 2013 年的 16 cm,平均每年增加 0.2 cm;胸高断面积由 22.63 m²·hm⁻²增加到了 24.8 m²·hm⁻²,平均每年增加 0.36 m²·hm⁻²,蓄积量由 153.9 m³·hm⁻²增加到 164.4 m³·hm⁻²,平均每年增加 1.75 m³;各树种胸径平均生长率为 1.62 mm·a⁻¹,群落建群树种锐齿栎的胸径平均生长率高于群落的胸径平均生长率,为 2.47 mm·a⁻¹。

3.2 锐齿栎天然林群落多样性变化

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,是反映群落中物种数及其个体分配均匀度的结合,分析物种多样性可以更好地认识群落的组成、变化和发展^[22]。基于样地每木调查数据和小样方调查数据(表 2)可知:锐齿栎天然林群落乔木层的树种多样性的物种丰富度减少,由 2007 年的 49 种下降为 2013 年的 47 种,Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数均有所下降,但幅度均较小,说明群落乔木层的物种多样性下降,优势树种的集中性变大,群落内物种个体数的分配均匀程度有所下降。树种空间多样性指数(TSS)不受调查株数多少和样地大小的影响并对稀少种和群落结构变化的反映灵敏,其最大值为树种数,最小值为 0。锐齿栎天然林群落的 TSS 值由 2007 年的 35.951 下降为 2013 年的 34.579,这是由于群落中有 2 个稀少种个体死亡,种群退出了群落,其次是由于群落中的优势树种锐齿栎种群的优势度和集中性上升,导致群落的多样性下降,这也进一步验证了树种空间多样性指数对稀少种和群落结构变化敏感的特点。2013 年调查表明,锐齿栎天然林灌木层平均高度 1.9 m,

平均盖度 41.7%, 草本层平均高度 0.47 m, 平均盖度 10.5%。从群落灌木层和草本层的物种多样性可以看出: 2 次调查的数据变化不大, 锐齿栎天然林

灌木层的物种丰富度较乔木层和草本层的高, Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数的排序一致, 为草本层 > 灌木层 > 乔木层。

表 1 锐齿栎天然林群落不同时间树种组成及各树种胸径平均生长率

树种名称	个体数/株		死亡 个体数/株	胸径平均 生长率/%	重要值/%	
	2007 年	2013 年			2007 年	2013 年
锐齿栎 (<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> Maxim.)	135	128	7	2.47	65.9	71.5
青榨槭 (<i>Acer davidii</i> Franch.)	41	34	7	3.40	15.8	13.4
白桦 (<i>Betula platyphylla</i> Suk.)	10	7	3	0.85	13.4	8.2
膀胱果 (<i>Staphylea holocarpa</i> Hemsl.)	40	35	5	1.09	13.3	12.6
漆树 (<i>Rhus verniciflora</i> Stokes)	24	23	1	4.59	11.6	12.9
三桠乌药 (<i>Lindera obtusiloba</i> Blume)	24	21	3	1.55	11.0	10.7
湖北花楸 (<i>Sorbus hupehensis</i> Schneid.)	20	17	3	0.84	10.7	10.1
少脉椴 (<i>Tilia paucicostata</i> Maxim.)	20	19	1	1.61	10.3	10.8
华山松 (<i>Pinus armandi</i> Franch.)	10	9	1	1.32	9.2	9.3
泡花树 (<i>Craibiodendron stellatum</i> (Pierre) W. W. Sm)	21	20	1	1.53	7.4	7.6
多毛樱桃 (<i>Cerasus polytricha</i> (Koehne) Yü et Li.)	12	12	1	1.26	6.9	7.1
五角枫 (<i>Acer mono</i> Maxim.)	12	12	0	2.11	6.3	7.0
山梅花 (<i>Philadelphus incanus</i> Koehne)	12	9	3	1.52	5.1	4.7
甘肃山楂 (<i>Crataegus kansuensis</i> Wils.)	11	10	1	1.04	5.1	5.1

表 2 2007 年和 2013 年锐齿栎天然林群落物种多样性变化

植被层	调查时 间(年)	物种 丰富度	Shannon-Wiener 指数	Simpson 指数	Pielou 指数	TSS
乔木层	2007	49	2.924	0.893	0.751	35.951
	2013	47	2.845	0.890	0.739	34.579
灌木层	2007	55	3.259	0.938	0.813	-
	2013	54	3.142	0.925	0.819	-
草本层	2007	51	3.531	0.962	0.898	-
	2013	52	3.547	0.968	0.876	-

3.3 群落径级结构变化

2 次群落径级结构调查结果的 K-S 差异显著性检验 (\hat{D} 为 0.122, $D_{\alpha=0.05}$ 为 0.089, $\hat{D} > D_{\alpha=0.05}$) 表明: 该林分的径级结构发生了明显地变化。2007 年调查时, 整个样地 (图 1) 的林木直径结构呈典型的反“J”型分布, 径阶宽幅为 53 cm, 其中, 5~7 cm 的林木所占比例最高, 为 23.2%, 其次为 7~9 cm, 占 21.1%, 随着直径增大, 林木株数减少; 2013 年调查结果则呈现左偏的单峰状曲线, 径级分布幅度变窄, 最大径阶为 43 cm; 全样地林木胸径在 7~9 cm 所占比例最大, 为 17.8%, 其次为胸径 9~11 cm 的林木, 所占比例为 16.4%, 而胸径为 5~7 cm 的林木所占比例为 13.3%, 胸径达到 11 cm 后, 随着直径的增大, 各径阶林木的株数比例减少。林分径级结构发生改变的一个原因可能是由于林分郁闭度较大, 影响林分中更新林木生长, 虽然经过 6 年的生长, 幼树胸径仍然达不到起测胸径, 从而引起胸径在 5~7 cm 的林木总数下降; 另外, 胸径 5~7 cm 的林木死

亡引起总数下降也是一个重要的原因, 这也可能说明在锐齿栎天然林中, 林木在 5~7 cm 径级时是一个关键的阶段, 决定林木个体能否进一步发展。2013 年调查时, 林分中 2 株白桦大树死亡, 胸径分别为 52.7、45.0 cm, 导致林分林木径级分布变窄。白桦为锐齿栎天然林中的先锋树种, 随着群落演替的进展, 将逐渐退出群落。群落径级结构的变化也可以说明, 对于天然林而言, 研究其群落动态, 应主要关注群落中的小径级林木和大径级林木的动态变化, 因为小径级林木主要体现了群落的更新, 而大径级林木则反映了群落的演替规律, 对于中间林木而言则一般是处于一中稳定的状态。

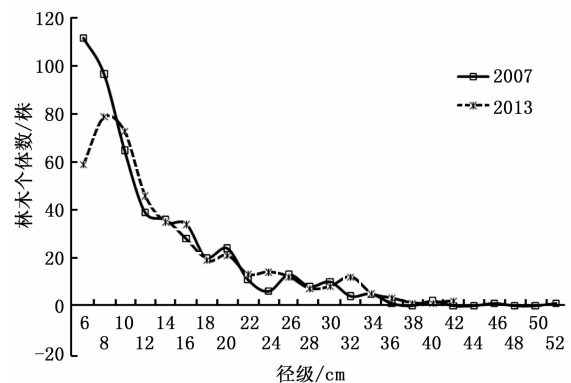


图 1 锐齿栎天然林径级结构变化

3.4 锐齿栎天然林群落空间结构变化

3.4.1 垂直结构变化 按 $H < 10$ m、 $10 \text{ m} \leq H < 15$ m 和 $H \geq 15$ m 将群落中的林木划分为下林层、中林

层和上林层 3 个层次,并统计各林层林木的分布频率,以此来了解群落不同林层的垂直结构变化。由群落高度级分布(图 2)可见:该群落的高度级分布是一个纺锤型结构,即下层林与上层林的林木个体分布大致相等,而中层林个体占群落的大多数。2 次调查结果表明:乔木层 $H < 10\text{ m}$ 的林木个体数量明显下降,由 2007 年的 19.8% 下降到 2013 年的 14.1%,而 $10\text{ m} \leq H < 15\text{ m}$ 和 $H \geq 15\text{ m}$ 的林木个体反而有增加的趋势,其中, $10\text{ m} \leq H < 15\text{ m}$ 增加较快,林木个体由 61.5% 增加到 66.1%。发生这样的变化,一方面可能是由于种群竞争导致的自疏作用所产生的结果,另一方面是由于经过 6 年的生长,一部分林木由低一层次进入到下一层次产生的结果;但从 K-S 差异显著性检验结果看 (\hat{D} 为 0.057, $D_{\alpha=0.05}$ 为 0.098, $\hat{D} < D_{\alpha=0.05}$),6 年间,林层结构没

有发生显著变化。

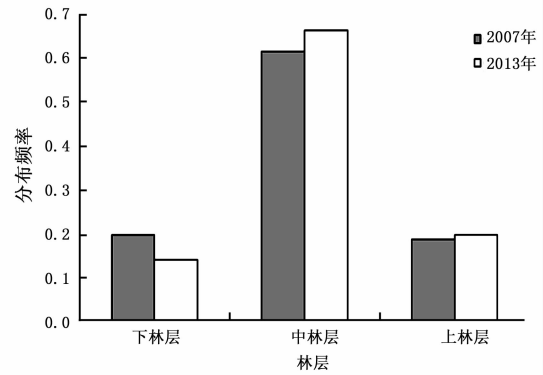


图 2 锐齿栎天然林林层结构变化

3.4.2 林木分布格局变化

2 次调查林分中林木分布的点格局和角尺度频率分布见图 3、4A。2007 年和 2013 年林分的平均角

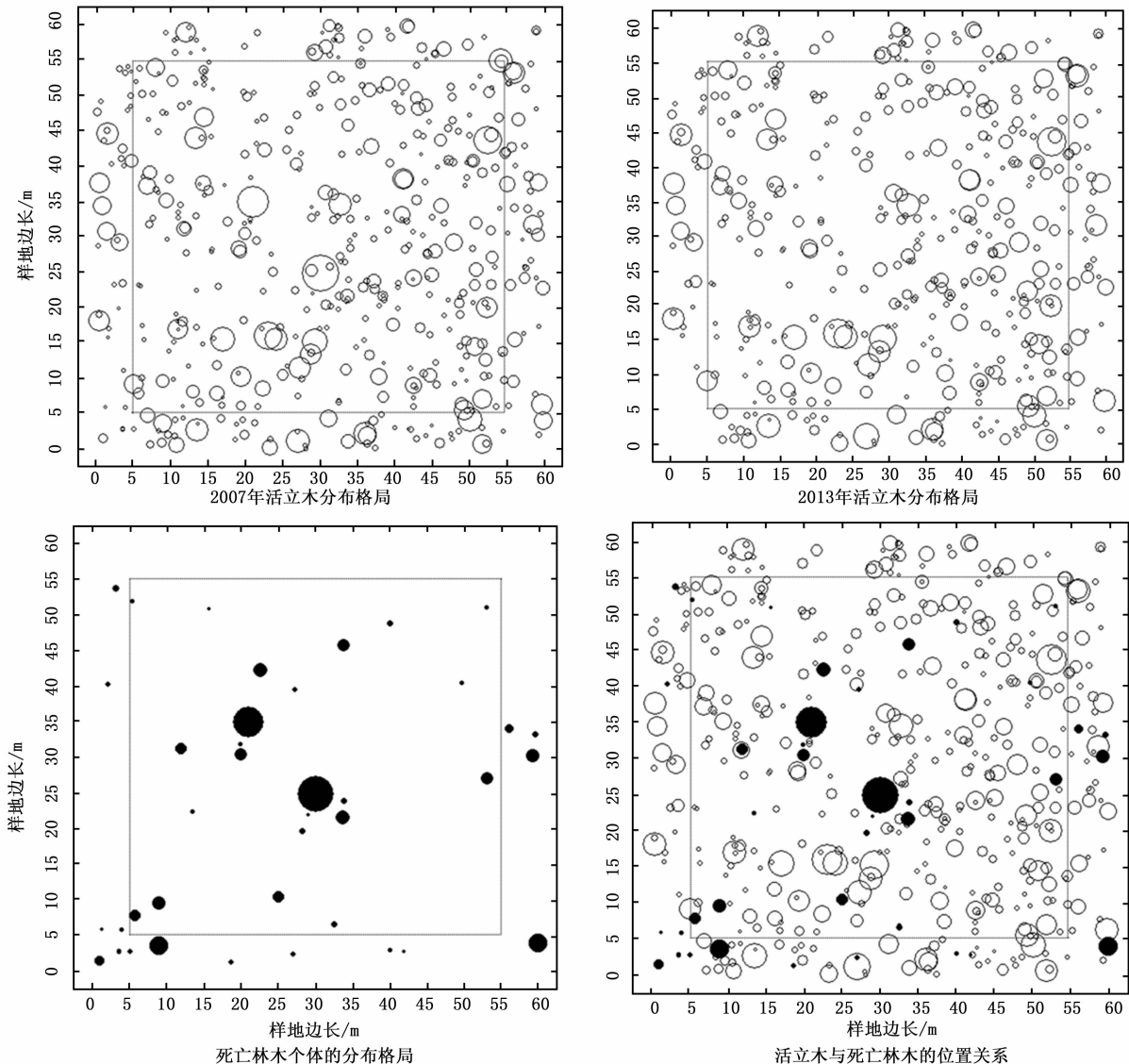


图 3 锐齿栎天然林林木分布格局的变化

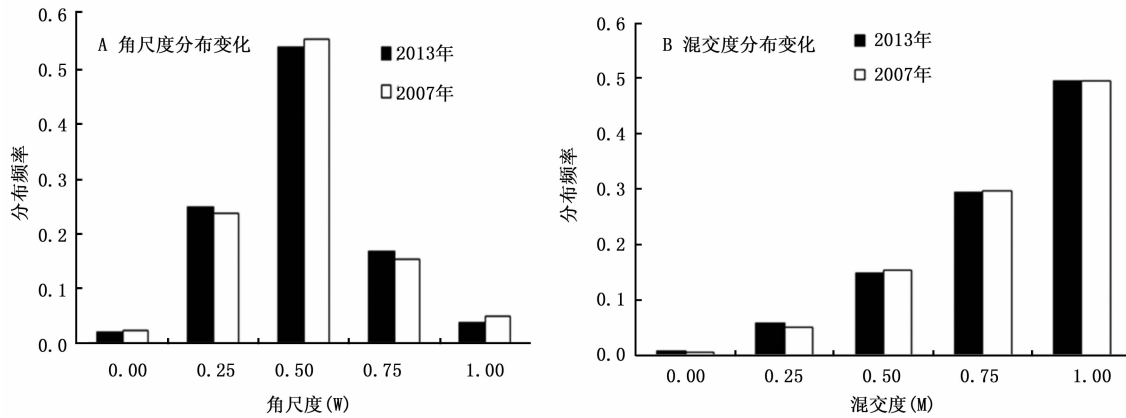


图4 2007年和2013年锐齿栎天然林林木空间分布格局和树种隔离程度的变化

尺度分别为0.491和0.488,林分中林木个体属随机分布,说明6年来林分中林木的分布格局没有发生明显变化,K-S差异显著性检验结果也体现了这一结论(\hat{D} 为0.010, $D_{\alpha=0.05}$ 为0.110, $\hat{D} < D_{\alpha=0.05}$)。从角尺度的分布频率看, $W_i = 1$ 和 $W_i = 0.5$ 的分布频率2013年较2007年有所下降,而 $W_i = 0.25$ 和 $W_i = 0.75$ 的分布频率有所上升, $W_i = 0$ 的分布频率几乎没有改变。6年中,样地中共有40株林木死亡,其中,核心区死亡林木24株。6年来死亡林木个体的分布格局表明,林分中死亡林木的角尺度为0.576。运用角尺度检验方法可知:死亡林木的分布格局为随机分布,因此,死亡林木也没有对林分的分布格局产生较大的影响,这说明群落的水平分布格局的变化是一个漫长的过程。

3.4.3 树种隔离程度变化 混交度说明混交林中树种空间的隔离程度,而树种的分隔程度取决于树种数量及其空间分布,树种数量越多且混交度越大,树种分隔程度就越高^[23]。由图4B可以看出:6年间,群落中 $M_i = 1$ 和 $M_i = 0.75$ 的比例几乎没有变化,而 $M_i = 0.25$ 和 $M_i = 0$ 的分布频率有所上升, $M_i = 0.5$ 的分布频率有所下降,但幅度很小,说明群落中大多数林木与其它树种相伴而生,但与相邻木均为同一树种的比例略有上升。K-S差异显著性检验结果(\hat{D} 为0.008, $D_{\alpha=0.05}$ 为0.110, $\hat{D} < D_{\alpha=0.05}$)表明:锐齿栎天然林群落的混交度分布没有发生显著变化。计算修正的林分平均混交度结果表明:2007年调查时林分平均混交度为0.715,而2013年的结果为0.606,说明群落的树种隔离程度有所下降,一方面是由于群落中树种数下降,导致相同树种为相邻木机会增加,而另一方面可能是由于林木的死亡增加了同种为相邻的机会。

3.4.4 主要树种大小分化程度的变化 选择胸径作为比较指标,对群落中总断面积较大的14个树种的平均大小比数进行了计算(图5)。由图5可以看出:群落中青榨槭、少脉槲、多毛樱桃和湖北花楸种群的平均大小比数上升,山杨、华山松和五角枫种群平均大小比数不变,其他种群的平均大小比数均有所下降,其中,鹅耳栎种群的下降幅度最大,由2007年的0.594下降为2013年的0.469,说明鹅耳栎种群在群落中的竞争优势明显增强;其次为白桦种群,由2007年的0.05下降为0,说明白桦个体周围的相邻木都较白桦小。平均大小比数的变化说明,群落中青榨槭、膀胱果、五角枫和多毛樱桃种群个体与其4株最近相邻木相比总体上处于劣势,而白桦、青麸杨等种群个体与其最近4株相邻木相比处于优势地位,这可能与不同树种的生长率有关。平均大小比数仅能反映群落中种群个体与其最近4株相邻木大小关系的平均状态,并不能反映种群整体的优劣态势,因此,计算了2次调查各树种的大小比数与断面积相结合的树种优势度。从图6可以看出:建群种锐齿栎种群的优势度进一步增强,仍在群落中处于绝对优势;鹅耳栎、华山松、漆树、青麸杨和少脉槲等种群的优势度较2007年上升,而膀胱果、多毛樱桃、湖北花楸、三桠乌药和青榨槭种群的优势度下降,但变化的幅度均很小;白桦种群的优势度下降最为明显,这与白桦种群重要值的变化及个体死亡密切相关。

4 结论与讨论

4.1 锐齿栎天然林群落乔木层树种组成与多样性变化

植物群落动态特征主要体现在物种组成和群落

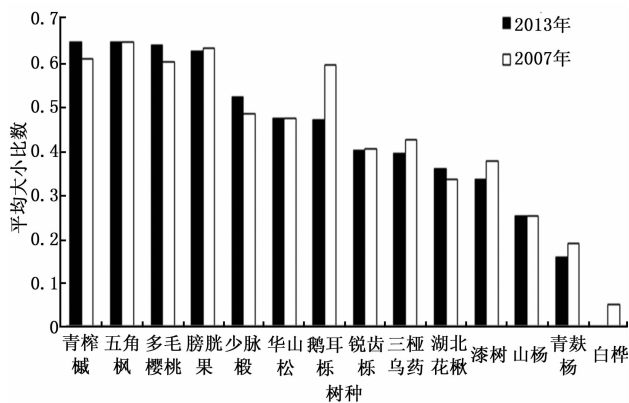


图5 锐齿栎天然林主要树种的平均大小比数

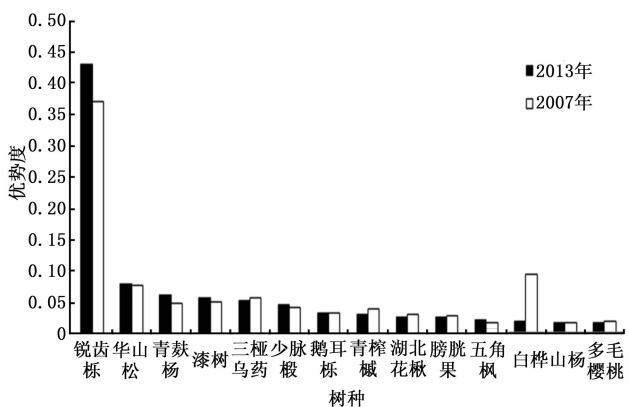


图6 锐齿栎天然林主要树种的优势度

结构的变化方面,因此,对群落物种组成结构的变化分析显得更为重要^[24]。通过对锐齿栎天然林群落6年定位研究发现,群落物种组成保持相对稳定,乔木层仅有2个树种因个体死亡而退出群落,而这2个树种本身为灌木或小乔木,由于上层林木的竞争和遮荫,导致其死亡,因此,在演替过程中退出群落也属于群落组成正常的波动。群落中各树种的重要值也反映了群落树种组成发生了小的波动,建群种锐齿栎的重要值明显上升,虽然锐齿栎死亡个体占全部死亡林木的六分之一,但其优势程度进一步增强;先锋树种白桦种群的重要值下降较多,随着演替的进展,白桦最终将退出群落。乔木层、灌木层和草本层物种 α 多样性指数的计算结果也表明,各层次的物种丰富程度变化不大,只是在物种分配的均匀程度上发生了一些波动。树种空间多样性指数(TSS)是近年来刚刚提出的一个树种多样性的空间测度指标,其对稀少种和群落结构变化反映灵敏,群落树种空间多样性的变化体现了这一特点。

4.2 锐齿栎天然林群落直径级结构变化

林分直径分布是最重要、最基本的林分结构,它

反映群落中不同大小林木的分布状态。异龄林的径级比同龄林的结构复杂的多,其分布曲线类型受树种特征及组成、年龄结构、立地条件、自然灾害、更新方式及过程、采伐方式及强度等多种因素的影响。不同的学者针对不同的林分研究得出了不同的结论,认为异龄林直径分布除了呈典型的反“J”型曲线外,还经常呈现为不对称的单峰或多峰山状曲线^[16,25-26]。2次调查结果表明,锐齿栎天然林胸径大于5 cm的林木直径分布结构发生了明显变化,由典型的反“J”型曲线转化为单峰山状曲线,一方面是由于5~7 cm胸径的林木生长进入下一径阶,而进入起测径阶的林木补充不足,导致5~7 cm胸径的林木总数下降;另一方面,是由于5~7 cm胸径内的死亡个体较多,导致其总数下降。锐齿栎群落的直径结构变化说明异龄林直径结构具有动态变化的特征,在不同演替时期直径结构不同。

4.3 锐齿栎天然林群落空间结构变化

森林空间结构是森林生长过程的驱动因子,对森林未来的发展具有决定性的作用^[27]。森林的垂直结构特征可以通过成层性来描述,水平空间结构则主要包括林木个体的分布格局、大小分化程度和树种隔离程度^[28]。锐齿栎天然林的林层结构比较复杂,下层林与上层林的林木个体分布大致相等,而中层林个体占群落的大多数,随着演替的进展,群落将向乔木的上层发展,其垂直结构将更趋复杂。群落格局的演替是一个长期的过程,有研究认为,北方森林群落林木空间分布格局的变化是从年轻林分的聚集分布到年老林分的均匀分布^[29-30];侯向阳等^[31]对红松种群、李明辉等^[32]对天山中部的天山云杉种群以及张文辉等^[33]对秦岭北坡的栓皮栎种群的研究表明,随着年龄的增长,种群的分布格局呈聚集强度下降的趋势。张家诚等^[34]通过对温带、亚热带和热带森林群落演替的研究认为,一个发育成熟的顶极森林群落,其优势树种的总体分布呈现随机格局,各优势树种也呈随机分布镶嵌于总体的随机格局中。锐齿栎天然林经过6年的演变,虽然群落中有一部分林木死亡,但群落中林木个体的分布格局没有发生明显的变化,仍为随机分布,树种空间隔离程度取决于树种数量及其空间分布,由于群落中树种数减少,群落的树种隔离程度略有下降;树种隔离程度在一定程度上也反映了群落的多样性,其变化结果与群落多样性指数结果相一致。随着群落演替进展,群落中不同树种的大小分化程度进一步

加大,建群种和主要伴生树种的优势度增强,而先锋树种的优势程度在逐步减小,这些变化在一定程度上体现了各树种在群落中的生态位。

参考文献:

- [1] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海:华东师范大学出版社,2001:241-296.
- [2] Rees M, Condit R, Crawley M, *et al.* Long-term studies of vegetation dynamics[J]. *Science*,2001,293: 650-655.
- [3] 周灿芳. 植物群落动态研究进展[J]. *生态科学*,2000,19(2):53-59.
- [4] 彭少麟. 植物群落演替研究 II: 动态研究的方法[J]. *生态科学*, 1994(2):117-119.
- [5] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995,10: 18-22.
- [6] Takahashi K, Mitsuishi D, Uemura S, *et al.* Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003,174: 39-50.
- [7] 马克平. 大型固定样地:森林生物多样性定位研究的平台[J]. *植物生态学报*,2008,32(2):237.
- [8] Yamada T, Aiba S, Kubota Y, *et al.* Dynamics of species diversity in a Japanese warm-temperate secondary forest [J]. *Ecosphere*, 2011,2:1-19.
- [9] Feeley K J, Davies S J, Perez R, *et al.* Directional changes in the species composition of a tropical forest[J]. *Ecology*, 2011, 92:871-882.
- [10] 赵中华,惠刚盈,袁士云,等. 小陇山锐齿栎天然林的树种多样性和结构特征[J]. *林业科学研究*,2008, 21(5):605-610.
- [11] 赵中华,惠刚盈,袁士云,等. 小陇山天然林空间结构特征[J]. *林业科学*, 2009,45(3):1-6.
- [12] Shannon C E, Weaver W, *The mathematical theory of communication*[M]. Urbana: University of Illinois Press, 1949:117.
- [13] Pielou E C, *Ecological Diversity*[M]. New York: A Wiley-Interscience Publication,1975:165.
- [14] Simpson E H. Measurement of diversity [J]. *Nature*, 1949, 163: 688.
- [15] Hui Gangying, Zhao Xiuhai, Zhao Zhonghua, *et al.* Evaluation tree species spatial diversity based on neighborhood relationship [J]. *Forest science*. 2011, 57(4):292-300.
- [16] 孟宪宇. 测树学: 第二版[M]. 北京:中国林业出版社, 1996: 188-216.
- [17] Hui G Y, v Gadov K, Matthias A, *The neighbourhood pattern—* a new structure parameter for describing distribution of forest tree position[J]. *Scientia silvae sinicae*, 1999, 35(1): 37-42.
- [18] 惠刚盈, v Gadov K. 森林空间结构量化分析方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2003:16-18.
- [19] Kolmogoroff A N. Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione[J]. *Giornale Istituto Italiano Attuari*, 1933,4:441-452.
- [20] Smirnov N W. On the estimation of the discrepancy between empirical curves of distribution for two independent samples [J]. *Bull. Universite Moscou*, 1939,2(2):3-8.
- [21] 惠刚盈, v Gadov K, 胡艳波,等. 结构化森林经营[M]. 北京: 林业出版社,2007: 29-36.
- [22] Hurlbert S H. The nonconcept of species diversity: a criteria and alternative parameters[J]. *Ecology*, 1971,52:577-586.
- [23] 惠刚盈,胡艳波,赵中华. 基于相邻木关系的树种分隔程度空间测度方法[J]. *北京林业大学学报*,2008,30(4):131-134.
- [24] 彭少麟,方 炜. 广州白云山次生常绿阔叶林的群落结构动态[J]. *应用与环境生物学报*,1996,2(1):22-28.
- [25] 苏 薇,岳永杰,余新晓. 油松天然林群落结构及种群空间分布格局[J]. *东北林业大学学报*,2009,39(3):18-21.
- [26] 徐化成,范兆飞. 兴安落叶松原始林年龄结构动态的研究[J]. *应用生态学报*, 1993,4(3):229-233.
- [27] Pretzsch, H. Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony [J]. *Forest Ecology and Management*, 1997, 97: 237-253.
- [28] 惠刚盈. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究[J]. *北京林业大学学报*,2013,35(4):1-8.
- [29] 刘贵峰,丁 易,臧润国,等. 天山云杉种群分布格局[J]. *应用生态学报*,2011,22(1):9-13.
- [30] 葛结林,熊高明,邓龙强,等. 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态[J]. *生物多样性*,2012,20(6):643-653.
- [31] 侯向阳,韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析[J]. *植物生态学报*,1997,21(3):242-249.
- [32] 李明辉,何风华,刘 云,等. 天山云杉种群空间格局与动态[J]. *生态学报*,2005,25(5):1001-1006.
- [33] 张文辉,卢志军,李景侠,等. 陕西不同林区栓皮栎种群空间分布格局及动态的比较研究[J]. *西北植物学报*,2002,22(3):476-483.
- [35] 张家城,陈 力,郭泉水,等. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究[J]. *植物生态学报*,1999,23(3):256-268.