

五大连池火山蒙古栎种群结构及动态特征

谢立红^{1,2}, 黄庆阳¹, 曹宏杰¹, 杨帆¹, 王继丰¹, 王建波¹, 倪红伟^{2,3}

(1. 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 湿地与生态保育国家地方联合工程实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040; 3. 黑龙江省林业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 【目的】分析五大连池4座老期火山南坡蒙古栎种群结构特征, 揭示蒙古栎种群的生存现状, 预测种群的发展趋势, 以期在五大连池火山森林植被的演替、恢复与可持续发展提供科学依据。【方法】通过样地调查和数据统计, 绘制种群年龄结构图, 编制种群静态生命表, 拟合种群存活曲线, 运用生存分析与数量化分析法研究种群结构及动态, 通过时间序列模型预测种群发展趋势。【结果】4座火山蒙古栎种群均低龄数量不足, 以V~VII龄级成熟树个体为主, 表现为稳定型种群, 存活曲线均为Deevey II型; 生存分析表明: 4个种群具有前期逐渐减少、中期趋于稳定的特点, 但危险率加剧上升, 种群在VI龄级之后开始进入生理衰退期, 预示种群后期有衰退的趋势; 数量化动态分析表明: 东焦德布山、小孤山和南格拉球山蒙古栎种群忽略外部干扰的种群数量变化动态指数(V_{pi})大于0, 种群表现为增长型, 考虑外部干扰的种群数量变化动态指数(V'_{pi})等于或趋近于0, 种群表现为稳定型, 而尾山蒙古栎种群 V_{pi} 和 V'_{pi} 都小于0, 种群表现为衰退型, 且4个种群对外界随机干扰均具有较高的敏感性; 时间序列预测表明: 4个种群在未来2、4、6个龄级后个体数量均有减少趋势。【结论】4座老期火山南坡蒙古栎种群当前均为稳定型, 但小树阶段有限的环境资源导致个体数量下降趋势显著, 种群老龄个体数量发展潜力较小, 形成该种群更新和发展的瓶颈, 随着种群发展有向衰退转化的趋势。图5表5参40

关键词: 五大连池火山; 蒙古栎; 年龄结构; 静态生命表; 存活曲线; 生存分析; 种群动态指数

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2022)05-0960-11

Population structure and dynamic characteristics of *Quercus mongolica* in Wudalianchi Volcanoes, China

XIE Lihong^{1,2}, HUANG Qingyang¹, CAO Hongjie¹, YANG Fan¹, WANG Jifeng¹, WANG Jianbo¹, NI Hongwei^{2,3}

(1. Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 2. National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 3. Heilongjiang Academy of Forestry, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the population structure characteristics of *Quercus mongolica* on the south slope of four old volcanoes in Wudalianchi, reveal the survival status of the population and predict the population development trend, so as to provide scientific basis for the succession, restoration and sustainable development of forest vegetation in Wudalianchi. [Method] Based on field survey and data analysis, the population age structure diagram, static life table, and survival curve were drawn. The population structure and dynamics were studied using survival analysis and quantitative dynamics analysis. The population development trend was predicted by time-sequence model. [Result] The population of *Q. mongolica* in the four

收稿日期: 2021-12-03; 修回日期: 2022-04-06

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31770497); 中央引导地方科技发展专项(ZY20B15); 黑龙江省自然科学基金项目(LH2021C079); 黑龙江省科学院科学研究基金项目(KY2022ZR03)

作者简介: 谢立红(ORCID: 0000-0001-8094-9862), 副研究员, 从事生态学研究。E-mail: Xielihong903@163.com。通信作者: 倪红伟(ORCID: 0000-0003-0087-0498), 研究员, 博士, 博士生导师, 从事生态学研究。E-mail: nihongwei2000@163.com

volcanoes was young and insufficient, mainly composed of mature trees of age class V–VII, which showed a stable population, and the survival curve was Deevey II type. The survival analysis showed that the four populations gradually declined in the early stage and tended to be stable in the middle stage, but the risk function increased sharply, and the population began to enter the physiological decline period after this age class, indicating that the population had a decline trend in the later stage. The population dynamic analysis indicated that the population index V_{pi} of *Q. mongolica* in East Jiaodebu Volcano, Xiaogu Volcano and South Gelaqiu Volcano was greater than 0, belonging to the growing type, and V'_{pi} was equal to or close to 0, indicating that the population was a stable type. The population dynamic index $V_{pi} < 0$ and $V'_{pi} < 0$ in Wei Volcano indicated that the population was a declining type. And the four populations were highly sensitive to external random interference. Time series prediction showed that the number of *Q. mongolica* individuals of the four populations would decrease after 2, 4, and 6 age classes in the future. [Conclusion] The four populations are stable at present, but the number of individuals decreases significantly due to the limited resources in the sapling stage, which leads to the low development potential of aged individuals in the population and forms a bottleneck of regeneration and development, and the population tends to decline in the later stage. [Ch, 5 fig. 5 tab. 40 ref.]

Key words: Wudalianchi Volcano; *Quercus mongolica*; age structure; static life table; survival curve; survival analysis; population dynamic index

种群是物种存在、发展进化以及自然演替的基本单元。种群的结构及动态是种群生态学重要研究内容^[1], 既反映种群内个体的配置状况、数量动态及种群的未来发展与演变趋势^[2-3], 又反映种群与环境的关系^[4]。研究种群结构及动态的基本方法是种群统计, 年龄结构、静态生命表、存活曲线、生存分析、动态指数和时间序列分析等是种群统计学的核心内容。年龄结构是反映种群结构现状的基本指标, 也是植物对立地条件适应能力的具体体现。种群目前的存活状态及植物与环境之间的适合度可通过种群静态生命表与其构建的存活曲线和生存分析来反映^[5-6]。种群经历的生态学过程及预测种群发展趋势可通过种群动态量化分析和时间序列预测来阐明^[7]。开展种群结构及动态特征研究有助于揭示种群的生存现状和发展方向, 对于揭示群落演替规律和指导森林生态系统保护修复工作具有重要意义。火山喷发为研究植被演替尤其是原生演替提供了难得的条件^[8]。五大连池火山处于小兴安岭和松嫩平原的交错地带, 由距今时间跨度 300 a 至 200 万 a 的 2 座新期火山和 12 座老期火山组成^[9]。五大连池火山区生态条件独特复杂, 由熔岩裸地到演化中的不同生境内可见低等植物和高等植物 (演替中的不同植被生态系列)^[10]。五大连池火山群具有保存完好的内陆单成因火山地貌, 原生而完整的植被生态演替过程, 是研究火山干扰、种群的生态学过程和植被演替等诸多科学问题难得的科研基地^[11]。近年来对火山生境生态学的研究集中在物种多样性、土壤养分、生态价值等方面, 但对火山生境种群的结构和动态的研究仅见于长白山区。植被动态是植被生态学研究的主要内容之一, 而植被演替是植被动态研究的核心内容^[12]。群落各阶段通过优势种群的数量增长和消亡来表达群落的演变特征, 种群动态则是揭示演替过程的关键^[13]。蒙古栎 *Quercus mongolica* 具有相对耐贫瘠、耐寒、耐干旱、萌生能力强等特性, 广泛分布在东北地区阳坡的低海拔地段, 形成典型的蒙古栎林, 对中国北方森林群落的演替与发展具有重要意义^[14]。蒙古栎是五大连池老期火山南坡乔木层中的优势种群^[15]。本研究设置 4 座老期火山 (东焦得布山、小孤山、尾山和南格拉球山) 南坡为研究样地, 以蒙古栎种群为研究对象, 采用种群统计法分析种群的结构与动态特征, 揭示种群的生存状态及发展方向, 为五大连池火山森林植被的演替、恢复与可持续发展提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

样点设在黑龙江黑河 (五大连池) 国家森林生态系统定位观测研究站 (48°30'~48°50'N, 126°00'~

126°45'E), 是中国第1个以火山自然环境及生态系统为保护对象的自然保护区^[16]。研究区属温带大陆性季风气候, 夏季温暖短促, 冬季严寒漫长, 温度与降水四季变化明显, 年均气温为-0.50℃, 无霜期为121 d, 年均降水量为476.33 mm, 土壤主要为火山石质土、火山灰土。主要森林植被类型为温带落叶阔叶混交林, 乔木层优势植物有蒙古栎、黑桦 *Betula davurica*、紫椴 *Tilia amurensis*、山杨 *Populus davidiana*、白桦 *Betula platyphylla* 等, 灌木层有珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia*、山刺玫 *Rosa davurica*、榛 *Corylus heterophylla*, 草本层有万年蒿 *Artemisia vestita*、乌苏里苔草 *Carex ussuriensis* 等^[17]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与样品采集 本研究区的4座老期火山景观已经17~80万a的演化, 过去曾是针阔混交林, 由于人为对针叶树的间伐, 形成现阶段主要分布在火山锥山头附近半原生状态的郁闭度较大的阔叶林^[18]。于2020年10—11月, 在4座山南坡受人为干扰少的山顶附近蒙古栎种群, 从高海拔向低海拔方向设置20 m × 20 m相邻样方各3个, 样地信息见表1和参考文献[14, 19]。利用生长锥对样方内胸径≥2.5 cm的植株, 在胸高1.3 m处锥取1~2个年轮条, 保留过髓心的样品, 并记录胸径、树高和幼苗更新情况。对于10 a以下的小龄树从最末端枝条往主干溯源确定树龄(温带的树木通常1 a内只形成1个生长轮, 且每年生长结束与来年生长之间会形成1个明显的节痕, 将1节枝条划分为1龄, 2节枝条划分为2龄, 以此类推)^[20]。将野外采取的年轮样芯, 带回实验室固定在木槽内自然风干, 待木芯完全风干后, 用乳白胶固定在木槽上。固定后的芯样用砂粒由粗到细的砂纸打磨抛光, 直到年轮清晰可见。用LINTAB年轮分析仪测年^[21]。

表1 样地基本信息

Table 1 Basic information of plots

研究区	地理位置	喷发时间/万a	海拔/m	坡向	坡度/(°)	胸径/cm	郁闭度	乔木树种
东焦德布山	48°39'13"N, 126°16'30"E	17~19	531.9	南	35~40	14.05±3.23	0.65	247蒙+6色+3黑
小孤山	48°40'45"N, 126°22'06"E	28~34	453.5	南	37~42	13.61±3.21	0.70	309蒙+6色+4黑+1白
尾山	48°47'23"N, 126°15'26"E	40~50	516.6	南	30~35	14.95±5.12	0.60	187蒙+31色+7黑+5黄
南格拉球山	48°44'13"N, 126°00'46"E	70~80	596.9	南	45~50	11.74±3.11	0.70	324蒙+20色+2黑+2黄

说明: 胸径数值为平均值±标准差; 蒙指蒙古栎; 色指色木槭 *Acer pictum*; 黑指黑桦; 白指白桦; 黄指黄槩 *Phellodendron amurense*; 乔木树种中的数值表示株数

1.2.2 龄级的划分 以10 a为1个龄级^[22], 1~10 a为龄级I, 11~20 a为龄级II, 以此类推龄级III、VI、V、IV、VII、..., 以龄级为纵坐标, 对应个体数为横坐标, 绘制蒙古栎种群的年龄结构图。

1.2.3 静态生命表的编制 种群统计核心是编制静态生命表。静态生命表不是对某一种群全部生活史的追踪, 而是反映多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间^[23], 由于本研究所调查的蒙古栎是自然种群, 利用不同龄级结构的个体数来研究特定时间段的种群动态, 难免会因系统抽样误差与数学假设不符, 出现死亡率为负的情况, 对此有学者采用匀滑技术对统计数据进行处理^[24]。本研究采用方程拟合法进行匀滑, 以龄级为自变量, 存活株数为因变量拟合方程, 并编制静态生命表, 计算公式参考文献[23-24]。

1.2.4 存活曲线拟合 存活曲线是借助于存活个体数量描述特定年龄死亡率, 反映种群个体在各年龄段存活状态的曲线。本研究经过SPSS 20.0拟合存活数和龄级关系的指数函数和幂函数的模型, 依据决定系数(R^2)、 F 检验值来判定模型拟合效果, 依据HETT和LOUCKS的数学模型^[25], 如果指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 拟合效果好, 存活曲线为Deevey II型, 若幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 拟合效果好, 存活曲线为Deevey III型。其中: N_x 为 $\ln N_x$ 数值, x 为树龄, N_0 、 b 为常数。以龄级为横坐标, 标准化存活数对数 $\ln N_x$ 为纵坐标, 绘制蒙古栎种群存活曲线。

1.2.5 生存分析 基于静态生命表和生存分析理论, 应用生存分析中的4个函数, 即种群生存率函数 $S(i)$ 、累积死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(t)$ 和危险率函数 $\lambda(t)$ 来分析蒙古栎种群生存状况, 计算公式参考文献[26], 其中: t 为时间, i 为时间段龄级。

1.2.6 种群动态数量化分析 种群数量化分析是根据种群内两相邻龄级间个体数量变化动态指数 (V_n)、忽略外部干扰时种群的数量变化动态指数 (V_{pi}) 及考虑外部干扰时种群的数量变化动态指数 (V'_{pi}) 客观精

确地定量比较和评价种群结构动态，计算公式参考文献 [24, 27]，其中： n 为时间段龄级、 p_i 为种群的所有龄级时间段， P_{\max} 为风险概率极大值。

1.2.7 时间序列模型预测 采用时间序列分析的一次移动平均法对蒙古栎的种群龄级结构进行模拟和预测，计算公式参考文献 [28]，分别对种群经历 2、4 和 6 个龄级的时间后，种群未来发展趋势进行预测。

2 结果与分析

2.1 种群年龄结构

本研究调查蒙古栎共计 1 195 株 (图 1)，最大胸径为 26.3 cm，最大树龄为 76 a。东焦德布山共 8 个龄级 275 株；尾山共 7 个龄级 208 株；小孤山和南格拉球山各有 6 个龄级，分别为 350 和 362 株。4 座火山蒙古栎种群年龄结构龄级 I 的个体数占 10.10%~11.71%；龄级 II~IV 的个体数占 1.09%~6.35%；龄级 V~VI 或龄级 VI~VII 的个体数高达 83.15% 以上，其中，小孤山和南格拉球山的龄级 V~VI 的个体数分别占 87.14% 和 83.15%，东焦德布山和尾山的龄级 VI~VII 的个体数分别占 83.64% 和 83.65%；均处于成熟树阶段，种群的稳定性都较好，表现为稳定型种群。

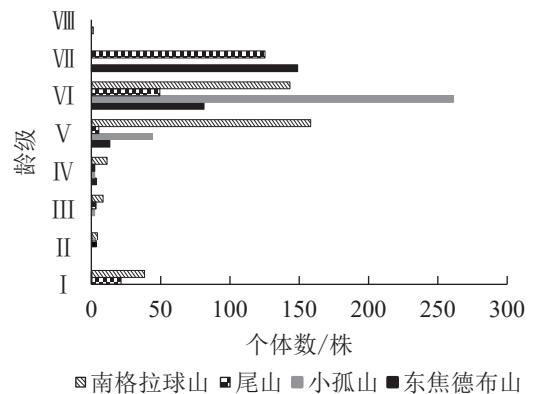


图 1 五大连池火山蒙古栎种群的年龄结构

Figure 1 Age structure of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

2.2 种群静态生命表和存活曲线

2.2.1 种群静态生命表 静态生命表分析结果显示 (表 2)：4 座火山蒙古栎种群的标准存活数 (l_x)、个体的期望寿命 (e_x) 和存活率 (S_x) 均随年龄增加而逐渐减小，这与其生物学特性一致；死亡率 (q_x) 和消失率 (K_x) 均随龄级增加而上升，且龄级 VI 和 VII 显著高于龄级 I~V。

2.2.2 种群存活曲线、死亡率曲线和消失率 由图 2 可知：4 座火山的蒙古栎种群进入龄级 V 后下降趋势开始加剧，这与死亡率和消失率进入龄级 V 后的快速上升趋势相一致 (图 3)，且个体期望寿命 (e_x) 在龄级 V 后下降趋势也更显著，说明蒙古栎在龄级 IV 前的生存能力较好，从龄级 V 起个体生存能力开始快速下降。由表 3 可知：4 座火山指数模型的 R^2 和 F 均大于幂函数模型， P 值更小，且均达到了显著水平 ($P < 0.05$)，说明指数模型的拟合效果更好；4 座火山蒙古栎种群的存活曲线均属于 Deevey II 型，表明蒙古栎种群随着年龄的增长，存活个体数逐渐减少，这与静态生命表的分析结果基本相同。

2.3 种群的生存分析

图 4 和图 5 显示：生存率和累计死亡率在龄级 I~V 分别呈单调的下降和上升趋势，到龄级 VI 时，种群的生存率小于 1%，而累计死亡率大于 99%，种群在此龄级之后开始进入生理衰退期；死亡密度在龄级 I~V 都平缓保持在 0.02 以下，而危险率整体逐渐上升，到龄级 VI 死亡密度降为 0，危险率加剧上升，表明随着个体逐渐进入生理衰退期，其受环境影响更明显。综上，4 座火山蒙古栎种群具有前期逐渐减少、中期趋于稳定的特点，这与种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线结果一致。

2.4 种群动态量化分析

由表 4 可见：东焦德布山和南格拉球山种群的数量变化动态指数分别呈明显的波动，东焦德布山种群的数量变化动态指数 V_1 和 V_7 大于 0、 $V_3 \sim V_6$ 小于 0，南格拉球山种群动态指数 V_1 和 V_5 大于 0、 $V_2 \sim V_4$ 小于 0，表明这 2 座山蒙古栎种群整体上表现为“增长—衰退—增长”的结构动态关系。小孤山和尾山均呈现种群的数量变化动态指数 $V_1 \sim V_3$ 呈明显的波动， $V_4 \sim V_7$ 都小于 0，表明小孤山和尾山蒙古栎种群开始表现为衰退的结构动态关系。不考虑外部干扰的情况下东焦德布山、小孤山和南格拉球山种群总体数量变化动态指数 (V_{pi}) 均为正值，表明忽略外部干扰时这 3 座山蒙古栎种群表现为增长型种群；而考虑随机干扰的情况下种群总体数量变化动态指数 (V'_{pi}) 分别为 0、0 和 0.66，等于 0 或趋近于 0，随机干扰所承担的风险概率极大值 (P_{\max}) 分别为 0、0.07 和 0.04，说明受外界环境干扰时，这 3 座火山蒙古栎种群表现为稳定型，且对外界随机干扰均具有较高的敏感性。尾山 V_{pi} 和 V'_{pi} 均为负值， P_{\max}

表2 五大连池火山蒙古栎种群静态生命表

Table 2 Static life table of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

研究区	龄级	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
东焦德布山	I	28	229	1000	6.908	162	0.162	919	3111	3.111	0.176	0.838
	II	0	192	838	6.732	162	0.193	758	2192	2.614	0.214	0.807
	III	0	155	677	6.517	162	0.239	596	1434	2.119	0.273	0.761
	IV	3	118	515	6.245	162	0.314	434	838	1.626	0.376	0.686
	V	13	81	354	5.868	162	0.457	273	404	1.142	0.610	0.543
	VI	81	44	192	5.258	162	0.841	111	131	0.682	1.838	0.159
	VII	149	7	31	3.420	26	0.857	17	19	0.622	1.946	0.143
	VIII	1	1	4	1.474	4	1.000	2	2	0.458	1.474	0.000
小孤山	I	41	446	1000	6.908	193	0.193	904	2608	2.608	0.214	0.807
	II	0	360	807	6.694	193	0.239	711	1704	2.111	0.273	0.761
	III	2	274	614	6.421	193	0.314	518	993	1.616	0.377	0.686
	IV	2	188	422	6.044	193	0.457	325	475	1.127	0.611	0.543
	V	44	102	229	5.432	193	0.843	132	132	0.577	1.852	0.157
	VI	261	16	36	3.580	36	1.000	18	18	0.502	3.580	0.000
尾山	I	21	260	1000	6.908	154	0.154	923	3269	3.269	0.167	0.846
	II	3	220	846	6.741	154	0.182	769	2346	2.773	0.201	0.818
	III	3	180	692	6.540	154	0.222	615	1577	2.278	0.251	0.778
	IV	2	140	538	6.289	154	0.286	462	962	1.787	0.336	0.714
	V	5	100	385	5.952	154	0.400	308	500	1.300	0.511	0.600
	VI	49	60	231	5.441	154	0.667	154	192	0.832	1.099	0.333
	VII	125	20	77	4.343	77	1.000	38	38	0.494	4.343	0.000
南格拉球山	I	38	158	1000	6.908	196	0.196	902	2557	2.557	0.218	0.804
	II	4	127	804	6.689	196	0.244	706	1655	2.059	0.280	0.756
	III	8	96	608	6.410	196	0.323	509	949	1.562	0.390	0.677
	IV	11	65	411	6.020	196	0.477	313	440	1.070	0.648	0.523
	V	158	34	215	5.372	196	0.912	117	127	0.590	2.428	0.088
	VI	143	3	19	2.944	19	1.000	9	9	0.474	2.944	0.000

说明： A_x 为 x 龄内个体数； a_x 为 A_x 匀滑后的个体数； l_x 为 x 龄标准化存活数； $\ln l_x$ 为 l_x 的对数； d_x 为从 x 龄到 $x+1$ 龄间的标准化死亡数； q_x 为从 x 龄到 $x+1$ 龄间的死亡率； L_x 为 x 龄到 $x+1$ 龄间的平均存活数； T_x 为超过 x 龄的个体总数； e_x 为 x 龄个体的生命期望值； K_x 为消失率； S_x 为 x 龄开始时个体存活率

为0，表明在有或无随机干扰时尾山蒙古栎种群都表现为衰退型，且对外界随机干扰敏感度较高。

2.5 种群数量的时间序列分析

时间序列预测表明(表5)：在未来经过2、4、6个龄级后，4座火山蒙古栎种群个体的数量整体上均呈减少趋势。在未来经过2个龄级后，4座火山蒙古栎种群仅有II龄级的个体数增加，其他龄级的个体数均减少；在未来经过4个龄级后，4座火山蒙古栎种群仅有IV龄级的个体数增加，其他龄级的个体数均减少；在未来经过6个龄级后，4座火山蒙古栎种群各龄级的个体数量均减少。由此可知，种群低龄个体的数量较少，中、成年个体数会随着

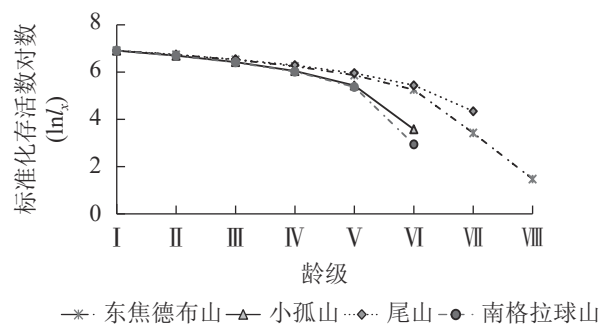


图2 五大连池火山蒙古栎种群存活曲线

Figure 2 Survival curve of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

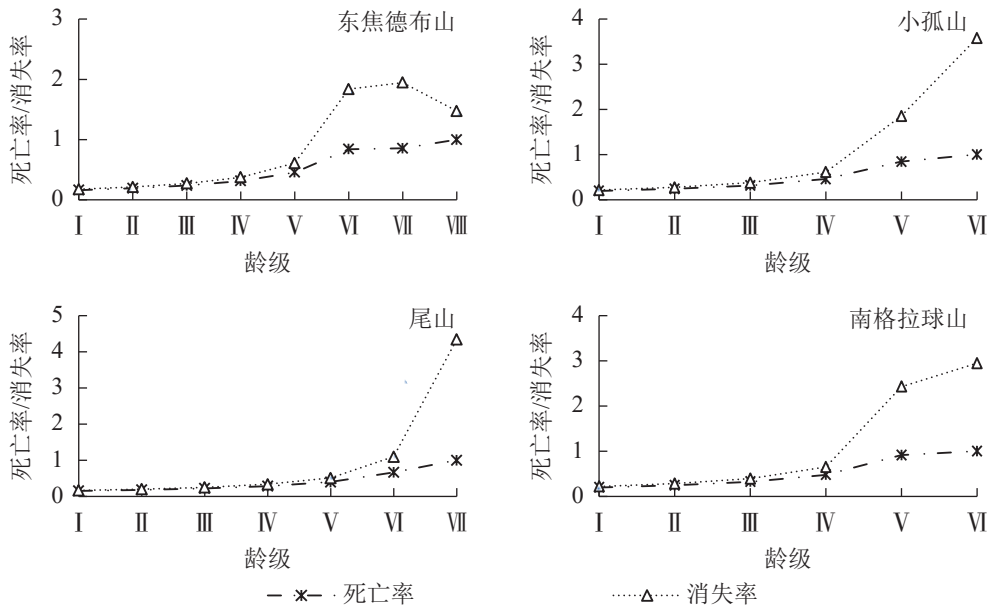


图 3 五大连池火山蒙古栎种群死亡率和消失率

Figure 3 Mortality and vanish rate of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

林木生长而得不到补充，种群结构趋于不合理。

3 讨论

3.1 种群的结构特征

植物种群的生物学特征与环境因素共同作用的结果通过种群龄级结构体现^[29]。本研究发现：4 座火山蒙古栎种群在龄级 I~IV 时，种群个体数量随着龄级的增加而减少，80% 以上个体都处于龄级 V~VI 的成熟树阶段，种群结构总体呈稳定型，但种群在小树阶段个体数量显著减少，导致老龄树个体数量的发展潜力较小，种群有向衰退转化的趋势。蒙古栎喜光不耐荫的习性导致随着幼树的生长，其个体数量大幅度减少，这种高死亡率现象主要是由幼树阶段有限的光照资源所致^[30]。本研究区火山锥地势高，坡度大，多碎屑岩，风化过程和成土过程都较缓慢，土壤上层厚 30~50 cm，疏松且夹有 1~2 cm 大的砾石块，下层砾石块增大增多，pH 6.6。发育着不完善的粗骨土的干燥阳坡，土层浅薄且石粒较多，腐植质含量甚微，显著影响了蒙古栎幼树的正常生长。本研究区蒙古栎林的郁闭度高于 0.60，在此生境中，空间和光照不足进一步加剧了小龄级树木死亡，导致种群幼龄树很难向中龄树和成龄树阶段转化，这在一定程度上制约了蒙古栎种群的自然更新。本研究的结果与解婷婷等^[30]、陈国鹏等^[24]、赵阳等^[31]的研究结果一致，即幼树阶段的高死亡率是种群更新和发展的瓶颈。

3.2 种群的动态特征

种群个体在各龄级的存活状况和种群的发展趋势可以通过种群静态生命表及存活曲线来判断^[32]，死亡率和消失率反映了种群数量随龄级增加的动态变化^[33]。本研究 4 座火山蒙古栎种群的存活曲线都为 Deevey II 型，表明当前各种群总体处于稳定状态。种群个体数量的变化直接受种群更新情况和个体存活情况的影响，蒙古栎种群幼龄个体相对不足，随龄级增大种群死亡率和消失率都呈上升趋势，且在进入龄级 V 后快速上升，这可能因为火山区的独特生态条件和老龄个体的生理生长极限导致老龄个体对环境资源的利用能力下降，致使老龄个体的发展遇到了瓶颈，目前依靠数量较为充足的中龄个体维持种群的相对稳定，但是长期来看种群存在偏离稳定状态的风险。在野外调查时发现：较多蒙古栎存在萌发生

表 3 五大连池火山蒙古栎种群存活曲线的检验模型

Table 3 Test models of survival curves of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

研究区	方程	R^2	F	P	类型
东焦德布山	$N_x=10.725e^{-0.177x}$	0.672	12.311	0.013	Deevey II
	$N_x=9.433x^{-0.506}$	0.450	4.908	0.069	
小孤山	$N_x=8.505e^{-0.114x}$	0.775	12.350	0.025	Deevey II
	$N_x=7.739x^{-0.276}$	0.561	5.119	0.086	
尾山	$N_x=7.845e^{-0.068x}$	0.835	25.235	0.004	Deevey II
	$N_x=7.505x^{-0.188}$	0.635	8.709	0.032	
南格拉球山	$N_x=9.090e^{-0.143x}$	0.692	8.997	0.040	Deevey II
	$N_x=8.024x^{-0.342}$	0.498	3.972	0.117	

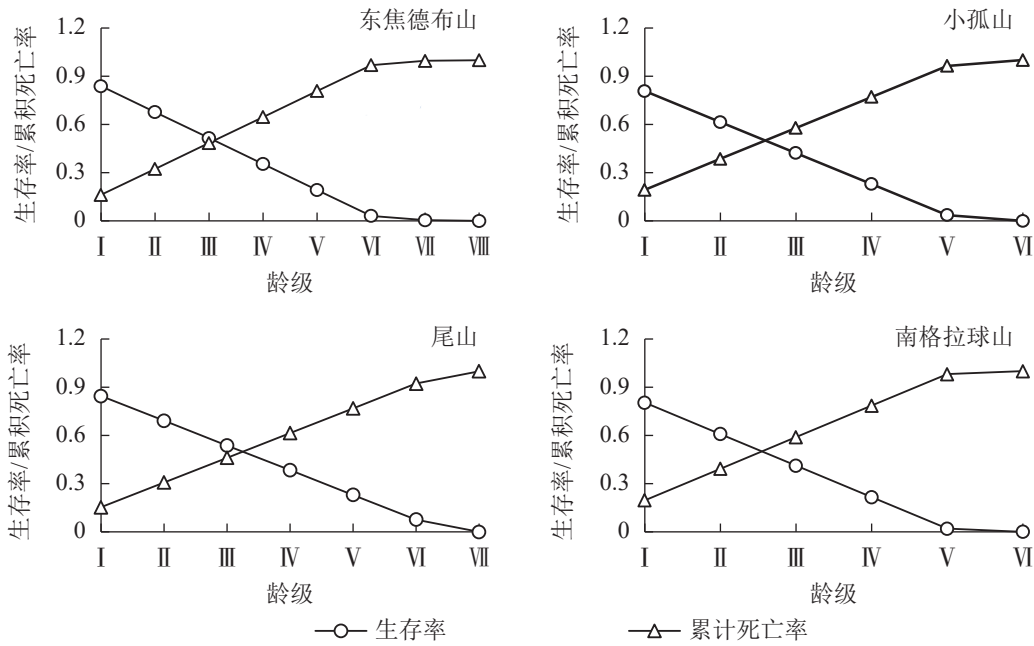


图4 五大连池火山蒙古栎种群生存率和累积死亡率

Figure 4 Survival rate and cumulative mortality rate of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcano

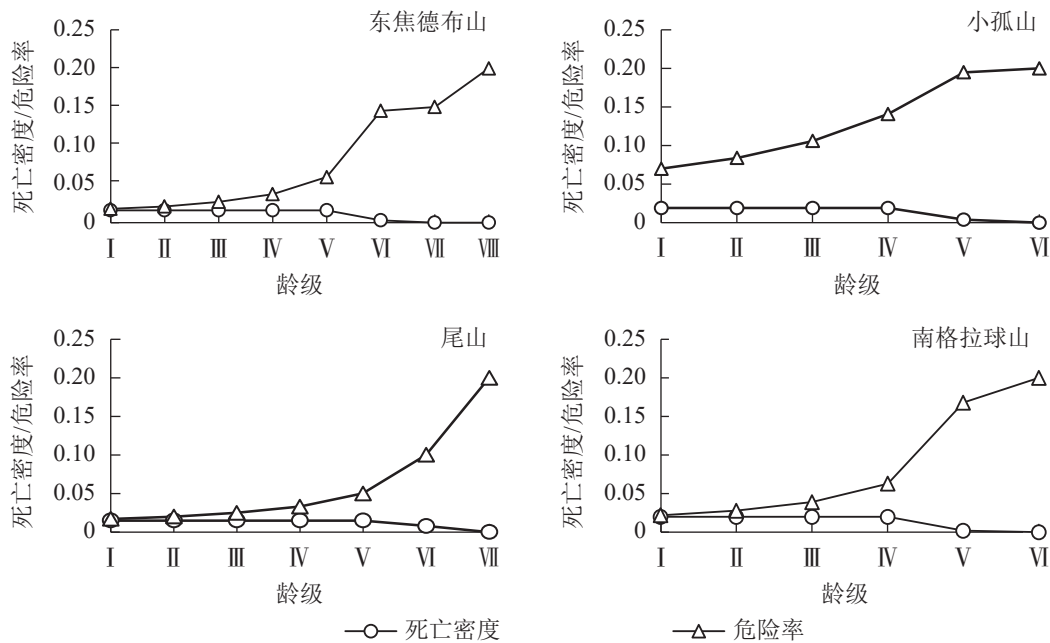


图5 五大连池火山蒙古栎种群死亡密度和危险率

Figure 5 Mortality density and hazard rate of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcano

长,更新个体主要源于母树根部,萌生蒙古栎的寿命期远低于实生个体,个体数量的扩繁和种群范围的扩大均受到较大限制^[34]。种群结构与动态更进一步直观地反映可以通过4个生存分析函数来表达。本研究生存分析表明:4座火山蒙古栎种群到龄级VI,种群的累计死亡率大于99%,而生存率小于1%,说明种群在此龄级之后开始进入生理衰退期,同时死亡密度降为0,危险率加剧上升,也表明蒙古栎种群目前相对稳定,种群后期有衰退的趋势。种群数量变化动态反映种群个体生存能力与环境的相互作用^[35],研究种群未来年龄结构和发展趋势的有力手段是时间序列分析^[36]。4座火山蒙古栎种群动态量化分析结果显示:东焦德布山、小孤山和南格拉球山在忽略外部干扰时种群表现为增长型,在受外界环境干扰时为稳定型,且对外界随机干扰均具有较高的敏感性;尾山蒙古栎种群在2种情况下都表现为衰退型,且对外界随机干扰敏感度较高,这可能是只有尾山的南坡山麓地带大面积土石被移走,储藏的资源更少有关。时间序列分析结果显示4座火山蒙古栎种群未来的发展趋于衰退,主要原因可能是缺乏幼龄个

表 4 五大连池火山蒙古栎种群动态指数

Table 4 Dynamic index of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

研究区	种群动态 指数级 V_n	动态指 数值/%	研究区	种群动态 指数级 V_n	动态指 数值/%	研究区	种群动态 指数级 V_n	动态指 数值/%	研究区	种群动态 指数级 V_n	动态指 数值/%
东焦德布山	V_1	100.00	尾山	V_1	85.71	小孤山	V_1	100.00	南格拉球山	V_1	89.47
	V_2	0.00		V_2	0.00		V_2	-100.00		V_2	-50.00
	V_3	-100.00		V_3	33.33		V_3	0.00		V_3	-27.27
	V_4	-76.92		V_4	-60.00		V_4	-95.45		V_4	-93.04
	V_5	-83.95		V_5	-89.80		V_5	-83.14		V_5	9.49
	V_6	-45.64		V_6	-60.80		V_{pi}	2.82		V_{pi}	15.79
	V_7	99.33		V_{pi}	-19.86		V'_{pi}	0.00		V'_{pi}	0.66
	V_{pi}	45.92		V'_{pi}	-1.42		P_{max}	0.07		P_{max}	0.04
	V'_{pi}	0.00		P_{max}	0.00						
	P_{max}	0.00									

说明： V_n 是 n 到 $n+1$ 龄级之间个体数量变化动态指数； V_{pi} 是忽略外部干扰时种群的数量变化动态指数； V'_{pi} 是考虑外部干扰时种群的数量变化动态指数

表 5 五大连池火山蒙古栎种群数量动态时间序列预测

Table 5 Time sequence prediction of number dynamics of *Q. mongolica* populations in Wudalianchi Volcanos

研究区	龄级	实际存活数	M_2	M_4	M_6	研究区	龄级	实际存活数	M_2	M_4	M_6	
东焦德布山	I	28				尾山	I	21				
	II	0	14				II	3	12			
	III	0	0				III	3	3			
	IV	3	2	8			IV	2	3	7		
	V	13	8	4			V	5	4	3		
	VI	81	47	24	21		VI	49	27	15	14	
	VII	149	115	62	41		VII	125	87	45	31	
	VIII	1	75	61	41							
小孤山	I	41				南格拉球山	I	38				
	II	0	21				II	4	21			
	III	2	1				III	8	6			
	IV	2	2	11			IV	11	10	15		
	V	44	23	12			V	158	85	45		
	VI	261	153	77	58		VI	143	151	80	60	

说明： M_2 表示未来经过2个龄级时各龄级的种群个体存活数； M_4 表示未来经过4个龄级时各龄级的种群个体存活数； M_6 表示未来经过6个龄级时各龄级的种群个体存活数

体的补充。

3.3 种群的发展趋势

植物种群的发展是复杂且漫长的过程，不仅有物种内和物种间的竞争，同时还伴有物种和环境的适应过程^[37]。蒙古栎种群的年龄结构与动态特征与其繁殖策略和有限的环境资源密切相关。本研究调查发现：4座火山蒙古栎种群样地内幼龄个体几乎都为根蘖苗，因此蒙古栎种群的更新很难通过有性生殖的方式完成。根蘖繁殖所导致的聚集分布模式使蒙古栎种群大多数幼龄个体因上层林冠的庇荫而死亡，难以成长为低龄和中龄个体。蒙古栎由低龄级向中高龄级生长的过程中，虽然过渡到低龄个体在抗性方面有所增强，但自身对环境资源的需求增大，有限的环境资源成为限制蒙古栎种群增长的重要因素。本研究中，4座火山南坡有限的环境资源条件使蒙古栎种群在龄级V就开始处于高危险率和低生存率中。种群动态是揭示演替过程的关键所在^[13]。不耐荫的蒙古栎生物学特性决定其在演替过程中将被耐荫的树种

取代,加之森林的自我恢复能力,最终蒙古栎林可向原生林方向演替^[38]。五大连池火山蒙古栎林是针阔混交林针叶树被间伐,逐步形成半原生状态的郁密度较大的阔叶林。本研究区1974年就成立五大连池自然保护区管理机构,通过相关政策和保护措施,保护和恢复了该区的天然林资源。多年的样地调查发现:随着立地条件的改善,更新层中已出现较多的色木槭,且在五大连池火山群中的新期火山老黑山北坡已出现面积较大的山杨-白桦-兴安落叶松 *Larix gmelini* 针阔混交林群落,老黑山熔岩台地上也零散分布有红松 *Pinus koraiensis* 幼树。在老期火山块状熔岩包围的“孤岛”上分布兴安落叶松纯针叶林群落,孤岛面积小,分布离散^[39]。在黑龙江省各地的蒙古栎林观察发现:蒙古栎林在不被人类活动所影响下,会逐渐演替为阔叶混交林,直至演替为红松针阔叶混交林^[40]。以红松为优势种的针阔混交林是小兴安岭等地的地带性植被,目前伊春市丰林自然保护区蒙古栎林下红松幼苗和幼树发育良好^[40]。本研究区域蒙古栎种群地处火山锥山头附近,生境十分特殊,难以排除地形顶极群落的可能,在没有外界因素干扰的情况下,蒙古栎林演替发展是否与已有研究结果一致,向地带性植被红松针阔混交林方向演替还有待进一步研究。

4 结论

五大连池4座老期火山蒙古栎种群当前均为稳定性型,但目前幼苗数量较少,自然更新较差,容易受外界环境的干扰。种群自然更新过程中低龄个体死亡率高,制约了种群的更新和发展,种群的增长潜力较小。时间序列预测结果表明:未来随着中、老龄个体的不断衰老、死亡,种群将趋于衰退。但对于火山生态条件下的蒙古栎种群演替动态规律还有待进一步研究。

5 参考文献

- [1] 杨立荣,张治礼,云勇,等.濒危植物海南龙血树的种群结构与动态[J].生态学报,2018,38(8):2802-2815.
YANG Lirong, ZHANG Zhili, YUN Yong, et al. The population structure and dynamics of *Dracaena cambodiana*, an endangered tree on Hainan Island [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(8): 2802-2815.
- [2] KANG Di, GUO Yaixin, REN Chengjie, et al. Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwuling Mountains, China[J/OL]. *Sci Rep*, 2014, 4(1): 6873[2021-11-15]. doi: 10.1038/srep06873.
- [3] 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 Bo, ZHOU Xianrong, SHANG Jin, et al. Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch., a plant endemic to China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(3): 1016-1027.
- [4] 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 Yafang, LI Dengwu, WANG Mei, et al. Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of Loess Plateau [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, 51(2): 1-10.
- [5] HARCOMBE P A. Tree life tables [J]. *Biol Sci*, 1987, 37(8): 557-568.
- [6] 周资行,李毅,焦健.兰州市南北两山不同生境红砂种群数量动态研究[J].自然资源学报,2011,26(10):1726-1737.
ZHOU Zixing, LI Yi, JIAO Jian. Quantity dynamics of *Reaumuria soongorica* populations from different habitats in the south-north hills in Lanzhou [J]. *J Nat Resour*, 2011, 26(10): 1726-1737.
- [7] 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 Zaimin, HE Zisen, SU Hao, et al. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(7): 2471-2480.
- [8] JONES G A, HENRY D H R. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic [J]. *J Biogeogr*, 2003, 30(2): 277-296.
- [9] 谢立红,黄庆阳,曹宏杰,等.五大连池火山色木槭叶功能性状特征[J].生物多样性,2019,27(3):286-296.
XIE Lihong, HUANG Qingyang, CAO Hongjie, et al. Leaf functional traits of *Acer mono* in Wudalianchi Volcano, China [J]. *Biodiversity Sci*, 2019, 27(3): 286-296.
- [10] 吴征镒.中国植被[M].北京:科学出版社,1980.
WU Zhengyi. *Chinese Vegetation*[M]. Beijing: Science Press, 1980.

- [11] 周志强, 徐丽娇, 张玉红, 等. 黑龙江五大连池的生态价值分析[J]. *生物多样性*, 2011, **19**(1): 63 – 70.
ZHOU Zhiqiang, XU Lijiao, ZHANG Yuhong, *et al.* An analysis of the ecological value of Wudalianchi, Heilongjiang Province, China [J]. *Biodiversity Sci*, 2011, **19**(1): 63 – 70.
- [12] 李瑞. 植被动态研究进展及展望[J]. *中国水土保持科学*, 2013, **10**(2): 115 – 120.
LI Rui. Progress and prospect of vegetation dynamics [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2013, **10**(2): 115 – 120.
- [13] SOLOMON M E. Population dynamics [J]. *J Anim Ecol*, 1976, **24**: 200 – 202.
- [14] 王传宽, 周晓峰, 赵惠勋. 蒙古栎森林生态系统: 中国森林生态系统长期研究[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994.
WANG Chuankuan, ZHOU Xiaofeng, ZHAO Huixun. *Forest Ecosystems of Quercus mongolica: A Long-term Study of Forest Ecosystems in China*[M]. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994.
- [15] 谢立红, 曹宏杰, 黄庆阳, 等. 五大连池火山森林群落多样性与稳定性[J]. *浙江农林大学学报*, 2021, **38**(2): 235 – 245.
XIE Lihong, CAO Hongjie, HANG Qingyang, *et al.* On the diversity and stability of forest communities in Wudalianchi Volcanoes [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2021, **38**(2): 235 – 245.
- [16] 刘艳华, 王洪兴, 石秋生, 等. 五大连池火山群野生植物资源调查研究与应用[J]. *中国园艺文摘*, 2011(3): 59 – 63.
LIU Yanhua, WANG Hongxing, SHI Qiusheng, *et al.* Investigation and application of wild plant resources of Wudalianchi Volcano Group [J]. *Chin Hortic Abs*, 2011(3): 59 – 63.
- [17] 黄庆阳, 谢立红, 曹宏杰, 等. 五大连池火山山杨叶功能性状的变异特征[J]. *北京林业大学学报*, 2021, **43**(2): 81 – 89.
HUANG Qingyang, XIE Lihong, CAO Hongjie, *et al.* Variation characteristics of leaf functional traits of *Populus davidiana* in Wudalianchi Volcano, northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2021, **43**(2): 81 – 89.
- [18] 孙文昌. 五大连池地区火山自然地理景观[J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 1980(4): 84 – 96.
SUN Wenchang. Natural geographical landscape of volcano in the area of Wudalianchi [J]. *J Northeast Norm Univ Nat Sci Ed*, 1980(4): 84 – 96.
- [19] 谢立红, 黄庆阳, 曹宏杰, 等. 五大连池火山蒙古栎和紫椴径向生长对气候变化的响应[J]. *西北林学院学报*, 2021, **36**(3): 1 – 9.
XIE Lihong, HUANG Qingyang, CAO Hongjie, *et al.* Response of radial growth for *Quercus mongolica* and *Tilia amurensis* in Wudalianchi Volcano, China to climate change [J]. *J Northwest For Univ*, 2021, **36**(3): 1 – 9.
- [20] 张亮, 王孝安, 刘鹏, 等. 陕西子午岭北桑寄生的种群生命表与生存分析[J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(7): 687 – 693.
ZHANG Liang, WANG Xiao'an, LIU Peng, *et al.* Life table and survival analysis of *Loranthus tanakae* population in Mount Ziwuling [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38**(7): 687 – 693.
- [21] 河海. 使用 WinDENDRO 测量树轮宽度及交叉定年方法[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2005, **22**(4): 39 – 44.
HE Hai. Measurement of tree-ring width with WinDENDRO and Crossdating methods [J]. *J Chongqing Norm Univ Nat Sci Ed*, 2005, **22**(4): 39 – 44.
- [22] 杨允菲, 祝廷成. 植物生态学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2011.
YANG Yunfei, ZHU Tingcheng. *Plant Ecology*[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2011.
- [23] 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 Jie, SHANGGUAN Tieliang, DUAN Yihao, *et al.* Age structure and dynamics of *Quercus wutaishanica* population in Lingkong Mountain of Shanxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25**(11): 3125 – 3130.
- [24] 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 Guopeng, XIAN Junren, CAO Xiuwen, *et al.* Effects of canopy gap on the survival dynamics of *Abies faxoniana* seedlings in a subalpine coniferous forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36**(20): 6475 – 6486.
- [25] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of Balsam Fir and Eastern Hemlock [J]. *J Ecol*, 1976, **64**: 1029 – 1044.
- [26] 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, **11**(2): 153 – 158.
YANG Fengxiang, WANG Shunqing, XU Haigen, *et al.* The theory of survival analysis and its application to life table [J]. *Acta Ecol Sin*, 1991, **11**(2): 153 – 158.
- [27] 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 Xiaode. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, **18**(2): 214 – 217.

- [28] 谢衷洁. 时间序列分析[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990.
XIE Zhongjie. *Time Sequence Analysis* [M]. Beijing: Beijing University Press, 1990.
- [29] SVENSSON J S, JEGLUM J K. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline [J]. *For Ecol Manage*, 2001, **151**(1/3): 67 – 79.
- [30] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J]. 生态学报, 2014, **34**(15): 4272 – 4279.
XIE Tingting, SU Peixi, ZHOU Zijuan, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert-oasis ecotone [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(15): 4272 – 4279.
- [31] 赵阳, 刘锦乾, 陈学龙, 等. 洮河上游紫果云杉种群结构特征[J]. 植物生态学报, 2020, **44**(3): 266 – 276.
ZHAO Yang, LIU Jinqian, CHEN Xuelong, *et al.* Population structure characteristics of *Picea purpurea* in the upstream of Taohe River [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, **44**(3): 266 – 276.
- [32] 易雪梅, 张悦, 王远遐, 等. 长白山水曲柳种群动态[J]. 生态学报, 2015, **35**(1): 91 – 97.
YI Xuemei, ZHANG Yue, WANG Yuanxia, *et al.* Population structure of *Fraxinus mandshurica* on Changbai Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(1): 91 – 97.
- [33] 杨彪, 张全建, 龚旭, 等. 雅砻江冬麻豆种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2020, **40**(4): 1184 – 1194.
YANG Biao, ZHANG Quanjian, GONG Xu, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of *Salweenia bouffordiana* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40**(4): 1184 – 1194.
- [34] 陈科屹, 张会儒, 雷相东. 天然次生林蒙古栎种群空间格局[J]. 生态学报, 2018, **38**(10): 3462 – 3470.
CHEN Keyi, ZHANG Huiru, LEI Xiangdong. Spatial pattern of *Quercus mongolica* in natural secondary forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(10): 3462 – 3470.
- [35] BIERZYCHUDEK P. Plant biodiversity and population dynamics[M]//MONSON R K. *Ecology and the Environment*. New York: Springer, 2013: 29 – 65.
- [36] 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 Jie, GUO Qiqiang, ZHENG Weilie, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of *Pinus densata* in southeast Tibet [J]. *Sci Silv Sin*, 2013, **49**(8): 154 – 160.
- [37] 程子敏, 王南, 穆枫, 等. 冀北山地不同海拔天然山杏种群的结构与动态[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(12): 2303 – 2313.
CHENG Zimin, WANG Nan, MU Feng, *et al.* Structure and dynamic of natural *Armeniaca sibirica* populations at different altitudes in mountain areas of northern Hebei [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2018, **38**(12): 2303 – 2313.
- [38] 于顺利, 马克平, 陈灵芝. 中国北方蒙古栎林起源和发展的初步探讨[J]. 广西植物, 2000, **20**(2): 131 – 137.
YU Shunli, MA Keping, CHEN Lingzhi. Preliminary discussion on the origin of *Quercus mongolica* forest in north China [J]. *Guihaia*, 2000, **20**(2): 131 – 137.
- [39] 沈海滨, 王小德, 董立军. 黑龙江五大连池风景区主要植被类型特征[J]. 北方园艺, 2000, **20**(2): 131 – 137.
SHEN Haibin, WANG Xiaode, DONG Lijun. Characteristics of main vegetation types in Wudalianchi scenic spot of Heilongjiang Province [J]. *North Hortic*, 2000, **20**(2): 131 – 137.
- [40] 于顺利, 马克平, 陈灵芝, 等. 黑龙江省不同地点蒙古栎林生态特点研究[J]. 生态学报, 2001, **21**(1): 41 – 46.
YU Shunli, MA Keping, CHEN Lingzhi, *et al.* The ecological characteristics of *Quercus mongolica* forest in Heilongjiang Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, **21**(1): 41 – 46.