

福建省长汀县水土流失区马尾松 种群对干旱的响应与恢复

黎恬^{1,2}, 崔煜婕^{1,3}, 黄锦璐^{1,3}, 全城^{1,3}, 腾渝^{1,3}, 李守中^{1,2}

[1.福建师范大学地理科学学院, 福建福州 350007; 2.福建师范大学湿润亚热带山地生态
国家重点实验室培育基地, 福建福州 350007; 3.地理学国家级实验教学示范中心(福建师范大学), 福建福州 350007]

摘要: [目的] 探究福建省长汀县水土流失区先锋树种马尾松对干旱的响应与后续恢复, 为该区植被恢复与重建工作提供科学支持。[方法] 选择在长汀县河田镇的严重退化地, 建立 30 m×30 m 的种群监测样方, 测量样方内所有马尾松个体基径、树高和繁殖情况。借助存活生长函数与繁殖函数计算 2016—2020 年的马尾松各生命率变化情况, 并结合标准化降水蒸散指数(SPEI)计算的同期年度 SPEI 指数进行分析讨论。[结果] ①长汀县水土流失区发生年度干旱时, 马尾松各生命率响应明显。个体生长量减少, 存活率下降, 此时繁殖径级提前, 小径级马尾松繁殖概率增加, 马尾松为维持种群存在对策调整; ②长汀县水土流失区进入恢复期后, 小个体生长量增加, 存活率逐渐增加, 繁殖概率先增加后减少。大径级个体各生命率均逐渐回升, 恢复速度相对较快, 但所有个体均未恢复至干旱发生前状态。[结论] 严重退化地马尾松种群对干旱的响应程度较高, 各个生命率(存活、生长和繁殖)变化较快, 但种群的恢复能力较差。

关键词: 干旱; 马尾松; 生命率; 响应与恢复

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2022)04-0042-07

中图分类号: S761.1

文献参数: 黎恬, 崔煜婕, 黄锦璐, 等. 福建省长汀县水土流失区马尾松种群对干旱的响应与恢复[J]. 水土保持通报, 2022, 42(4): 42-48. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2022.04.006; Li Tian, Cui Yujie, Huang Jinlu, et al. Response and recovery of *Pinus massoniana* populations to drought in erosion zone of Changting County, Fujian Province [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2022, 42(4): 42-48.

Response and Recovery of *Pinus Massoniana* Populations to Drought in Erosion Zone of Changting County, Fujian Province

Li Tian^{1,2}, Cui Yujie^{1,3}, Huang Jinlu^{1,3}, Quan Cheng^{1,3}, Teng Yu^{1,3}, Li Shouzhong^{1,2}

[1.College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350007, China;

2.State Key Laboratory of Subtropical Mountain Ecology, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350007, China;

3.National Demonstration Center for Experimental Geography Education (Fujian Normal University), Fuzhou, Fujian 350007, China]

Abstract: [Objective] The response of the pioneer tree species *Pinus massoniana* to drought and subsequent recovery in the erosion zone of Changting County, Fujian Province was determined in order to provide scientific support for the recovery and reconstruction of vegetation in this zone. [Methods] A 30 m × 30 m population-monitoring sample area was selected in a severely degraded site in Hetian Town, Changting County. The basal diameter, tree height, and reproduction of each *P. massoniana* tree within the sample area were measured. The life rate changes for *P. massoniana* during 2016—2020 were calculated with the help of a survival growth function and a reproduction function, and analyzed and discussed with regard to the annual standardized precipitation evapotranspiration index (SPEI) calculated for the same period. [Results] ① When drought occurred in the erosion area of Changting County, the response of each life rate for *P. massoniana* was obvious. Individual tree growth and survival rate decreased. At this time, the reproductive diameter class advanced, the probability of reproduction of small-sized trees increased. *P. massoniana* adjusted responses to

收稿日期: 2021-12-06

修回日期: 2022-02-25

资助项目: 国家自然科学基金项目“南方丘陵红壤侵蚀退化地马尾松种群动态及其对生境变化的响应”(31971638)

第一作者: 黎恬(1995—), 女(汉族), 陕西省凤翔县人, 硕士研究生, 研究方向为种群动态模拟与机制研究。Email: slxyt2015@163.com。

通讯作者: 李守中(1977—), 男(汉族), 山东省沂南县人, 教授, 博士生导师, 主要从事侵蚀退化地生态恢复和种群动力学机制及其模拟研究。Email: lysz126@126.com。

maintain the existence of the population; ② After the erosion area entered the recovery period, the growth of small-sized trees increased, survival rate gradually increased, and the probability of reproduction first increased and then decreased. Each life rate of large-sized trees gradually rebounded, and the recovery rate was relatively fast. However, all individual trees did not recover to the state that existed before the drought occurred. [Conclusion] Severely degraded populations of *P. massoniana* has responded to drought to a high degree, and each life rate (survival, growth, and reproduction) changes rapidly, but the recovery ability of the tree population is poor.

Keywords: drought; *Pinus massoniana*; vital rate; response and recovery

气候变化的模型预测,未来干旱发生的频率和强度都将增加。干旱可能对树木生命力,甚至整个森林生态系统产生重要影响^[1-2]。1998年Brang等^[3]提出生命力是生物体吸收碳、抵抗胁迫,适应变化的环境条件和繁殖的能力。对植物生命力的评估则主要通过环境胁迫的影响来判定^[4]。森林种群的生命力受控于个体生命率(包括出生、存活、生长、繁殖和死亡等)^[5]。众多关于森林种群的研究发现,干旱对树木生长影响明显且具有长期性。如Gao等^[6]研究证实干旱对树干生长影响严重,并可能对树木生长产生持续影响,使树木的抗旱能力降低,影响干旱结束后树木个体生命率恢复。干旱也会导致树木死亡现象明显增加,繁殖级提前等生命率发生变化,并深刻影响着种群的生活史对策^[7-8]。研究^[9]证实,受气候变化影响森林对干旱响应较为明显的地区主要集中在亚热带。但目前众多关于干旱的研究主要集中在我国的干旱和半干旱地区,对湿润亚热带地区存在的干旱是如何影响树木个体生命率的关注度相对较低^[10]。除此之外此前关于多个树木生命率的研究,大多从模型拟合优化的角度进行讨论^[11],而部分关于亚热带地区植物对干旱的响应研究多从植物个体生理方面进行讨论^[12]。近几年,关于综合考虑生长、存活和繁殖等多个树木生命率的研究逐渐受到关注,并考虑到恢复水平、林下植被覆盖等多个可能影响生命率的因素。如Zhao等^[13]考虑不同恢复水平下的马尾松种群动态变化发现,随着恢复水平增加马尾松个体存活下降、生长增加以及繁殖推迟。孙睦涛等^[14]发现,随着林下植被覆盖度的增加,马尾松个体数量减少,成树的存活率上升,繁殖减少且更新困难。但是对于干旱影响下多个生命率的响应机制,以及干旱影响后树木生命率恢复的关注较少。

植被是控制水土流失的关键因素。严重侵蚀地由于植被稀疏,水热条件变化较为强烈,树木的恢复状态受多种因素影响,其中干旱是较为重要的影响因素之一^[15]。大多情况下,干旱后森林的恢复可能需要2~4a的时间,但严重侵蚀地的恢复能力是否需

要更长时间还不得而知^[16]。研究认为一个地区的造林时间较长时,可能会随着植被演替,土壤养分等逐渐改善,有利于植被存活^[17]。但当立地条件不同时,这一观点并不能完全反映现实情况。对严重退化的长汀来说,表土流失严重并存在大量风化的花岗岩颗粒,降水时空分布不均,水热变化剧烈,干旱的影响可能超过植物本身耐受性,使植物难以存活或长势较差,种群较难增长^[18],同时也会反过来加剧干旱胁迫。严重退化地的干旱对植物可能具有致命威胁,并严重影响植物的后续恢复。基于此,为进一步明确干旱影响下严重退化地上马尾松种群的变化规律及种群发展趋势,本研究利用福建省长汀地区2016—2020年5a的气象数据和种群测量数据讨论严重退化地的马尾松种群对干旱的响应与恢复。提出假设:严重退化地的马尾松种群容易受干旱影响,恢复能力较差。具体而言拟讨论以下问题:①在受到干旱影响时马尾松种群的响应问题,即发生干旱时马尾松生命率如何变化?②受到干旱影响后马尾松种群动态的恢复问题,即发生干旱后马尾松生命率的变化情况。以期为长汀水土流失区今后的区域植被治理提供一定科学依据和指导建议。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省西南部的长汀县(116°00′45″—116°39′20″E, 25°18′40″—26°02′05″N),属于中亚热带季风性湿润气候。年平均温度19.3℃,多年平均年降雨量1803mm,降水季节分布不均^[19]。地貌主要以低山、丘陵为主,土壤为花岗岩风化发育的红壤。该地区历史上由于严重的植被破坏,水土流失严重。从20世纪80年代开始采取封山育林等生态恢复工程,具有喜光、耐瘠薄和较强耐旱能力的马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林被广泛种植^[16],但部分地区的生态恢复现状仍然较差,水土保持与植被恢复工作仍在持续。

1.2 样地调查

试验样地设置在长汀县河田镇,样地群落类型以

先锋树种马尾松为主,少量伴生木荷(*Schima superba*)等其他阔叶树种,林下植被主要是铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)。样地坡度较大,植被覆盖度较低,土壤保水保肥能力差,属于严重侵蚀地(表 1)。在该样地建立长期监测样方,面积为 30 m×30 m(900 m²),为方便测量,再将其划分为 36 个 5 m×5 m 小样方。样方内所有马尾松个体均挂牌标记。每年的 7—8 月对所有个体基径、树高、繁殖情况进行测量。其中马尾松基径的测量借助游标卡尺(精度

0.01 mm)获得,并且首次测量时,在每个个体测量处进行标记,之后测量均以该位置为准;树高通过测高杆(量程 18 m)及卷尺测量获得;繁殖情况则通过肉眼观测,对每株个体产生的松果数量尽可能精确计数,如未产生松果计数则为 0。马尾松种群首次调查是 2016 年,样方内参与测量计算的马尾松个体共计 769 株。随后对以上所有个体在每年的 7—8 月重复上述测量步骤。本研究选择 2016—2020 年马尾松种群测量数据。

表 1 严重侵蚀地马尾松样地基本情况

样地位置	样地面积/m ²	海拔/m	坡度	林下植被覆盖度/%	林下植被高度/cm	土壤含水率/%	土壤 pH 值
25.625 2°N, 116.456 5°E	900	322	32°	43	45	6.47	5.01

1.3 数据处理与方法

1.3.1 标准化降水蒸散指数(standardized precipitation evapotranspiration index, SPEI) 基础气象数据从国家气象科学数据中心(<https://data.cma.cn/data>)申请获取,主要包括月平均温度、月降水量、月平均风速等。标准化降水蒸散指数(standardized precipitation evapotranspiration index, SPEI)使用 Vicente-Serrano 等人提出的公式计算^[20]。SPEI 计算基于 R4.0.3 软件。

(1) 使用 Thornthwaite 方法计算逐月潜在蒸散量:

$$PET = 16K \left(\frac{10T_i}{H} \right)^\alpha \quad (1)$$

式中: T_i 为月平均气温; H 为年际总加热指数; K 由纬度和月份序数决定; α 为 H 的决定系数。

(2) 计算逐月降水量与蒸散量间差值:

$$D_i = P_i - PET_i \quad (2)$$

式中: D_i 为降水与蒸散差值; P_i 为月降水量; PET_i 为月蒸散量。

(3) 计算标准化降水蒸散指数 SPEI:

$$SPEI = W - \frac{c_0 + c_1 W + c_2 W^2}{1 + d_1 W + d_1 W^2 + d_2 W^3} \quad (3)$$

式中: W 为蒸散降水推导函数的累计概率函数值; $c_0 = 2.515 517$, $c_1 = 0.802 853$, $c_2 = 0.010 328$, $d_1 = 1.432 788$, $d_2 = 0.189 269$, $d_3 = 0.001 308$ 。

根据中国气象局《气象干旱等级》^[21],对干旱等级进行划分,结果详见表 2。

表 2 标准化降水蒸散发指数(SPEI)干旱等级划分

干旱等级	无旱	轻旱	中旱	重旱	特旱
SPEI	> -0.5	(-1 - 0.5)	(-1.5 - 1)	(-2 - 1.5)	≤ -2

1.3.2 生命率函数 生命率表示单位时间内个体的死亡和补充,是植物生活史和种群动态的基本衡量标

准^[6]。生命率主要由出生、存活、生长、繁殖和死亡等变量组成^[22]。将马尾松种群测量数据与生命率(生长量、存活率和繁殖率)分别进行拟合。生命率函数的拟合分析均基于 R4.0.3 软件并输出对应的生命率函数图。

(1) 存活生长函数 $p(y, x)$ 。 $p(y, x)$ 表示基径为 (x) 的马尾松存活并可以生长至基径为 (y) 的概率。存活生长函数由存活函数 $s(x)$ 和生长函数 $g(y, x)$ 构成。其中存活函数 $s(x)$ 由前一年马尾松基径 (x) 与当年个体的存活状态进行回归得到。个体的存活状态为离散数据,因此 $s(x)$ 是基于二项式分布来构建,即存活记为 1,死亡记为 0。生长函数 $g(y, x)$ 则由前一年的基径 (x) 与当年的基径 (y) 线性回归获得,其中 $\mu(x)$ 为下一年的个体大小 $\sigma(x)$ 为生长残差函数。计算表达式为:

$$p(y, x) = s(x) \cdot g(y, x) \quad (4)$$

$$g(y, x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma(x)} e^{-[y - \mu(x)]^2 / 2\sigma(x)^2} \quad (5)$$

(2) 繁殖函数 $f(y, x)$ 。

$f(y, x)$ 表示基径为 (x) 的个体繁殖,并产生基径为 (y) 的个体数量。由繁殖概率函数 $p_r(x)$ 、繁殖数量函数 $f_e(x)$ 和新生幼苗分布函数 $f_d(y)$ 三部分构成:

$$f(y, x) = p_r(x) \cdot f_e(x) \cdot f_d(y) \quad (6)$$

式中: $p_r(x)$ 是由马尾松前一年基径 (x) 和当年繁殖状态建立回归方程得到。个体是否繁殖也是离散数据,因此 $p_r(x)$ 的构建也是基于二项式分布,即产生松果记为 1,未产生松果记为 0; $f_e(x)$ 是由前一年基径为 (x) 的个体与当年新生幼苗数量回归得到; $f_d(y)$ 是代表当年新生幼苗的大小分布,由正态分布方程表示。

2 结果与分析

2.1 SPEI 与干旱情况分析

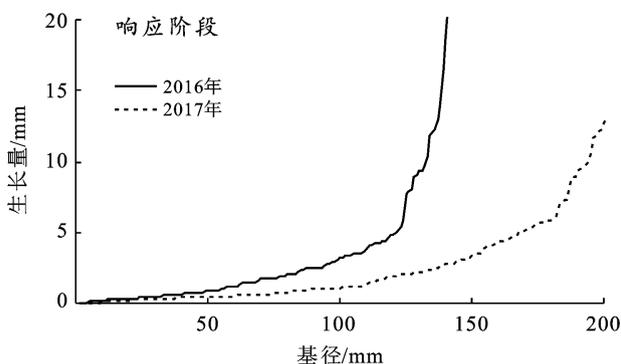
按照中国气象干旱等级划分标准,由长汀地区的年度 SPEI 指数(表 3)并结合图 1 可知,该地区除 2017 年发生轻度干旱(SPEI = -0.760)外,其余年份均未发生干旱(SPEI > -0.5)。亚热带湿润气候区热量充足,年际变化较小,水分条件是气候变量重要的限制因子。2017 年年内降水量骤减主要在 7—9 月间,此时月均温却为当年最高。说明该地区较少出现年度干旱主要是年内的降水变化引起的季节性干旱。马尾松虽为阳性树种,但抵抗干旱的能力相比干旱地区较差。从 2016 年无年度干旱到 2017 年高温少雨,土壤蒸发量增加,在严重胁迫地这种干旱会加强胁迫程度,此时的马尾松生命率对于干旱存在一定的响应。2018—2020 年连续 3 a 无旱,此时个体所处环境恢复到相对可以适应的程度。全年尺度的 SPEI 结果显示,年度降水可能弥补季节性干旱带来的压力。此时马尾松处于干旱后相对平稳的恢复期,其生命率的变化可以反映一定的恢复问题。基于此,本研究关于马尾松种群对干旱的响应与恢复以 2017 年为节点进行讨论,即 2016—2017 年为马尾松对干旱的响应阶段,2018—2020 年为恢复阶段。

表 3 长汀县年度 SPEI 与干旱等级

年份	年度 SPEI	干旱等级
2016	1.331	无旱
2017	-0.760	轻旱
2018	0.110	无旱
2019	0.212	无旱
2020	0.100	无旱

2.2 马尾松各生命率与 SPEI 的关系

2.2.1 马尾松个体生长量与 SPEI 的关系 在马尾松个体对干旱的响应阶段,结合表 3 和图 2 可以看



出,当 SPEI 值由 2016 年的 1.33 下降至 2017 年的 -0.76 时,马尾松个体的生长量减小,尤其较大径级个体(基径 > 50 mm)的生长量减小了 1~5 mm,生长明显放缓。这表明干旱对马尾松个体的生长量影响明显,尤其较大径级个体对 SPEI 指数显示发生的干旱事件响应更加强烈。通过表 4 可知,生长函数均具有显著性。其中生长方差函数的斜率显示,干旱发生时(2017 年)斜率最小(0.130),表明不同大小个体的生长量差异较小,生长量减小。马尾松经历干旱后,进入无旱期的马尾松个体恢复阶段,即 2018—2020 年。全年的 SPEI 值都较大,始终控制在 -0.5 以上,未在年际间反映出干旱趋势。此时马尾松生长量变化集中在较大径级个体(基径 > 50 mm)(图 2)。其中小径级个体(基径 < 20 mm)的生长量均较 2016 和 2017 年减小,但较大径级个体(基径 > 50 mm)的生长量在 2019 年存在较小幅度的减小后逐渐增加,2020 年较大径级个体的生长增量远远超过发生干旱(SPEI < -0.5)的 2017 年,甚至发生干旱前的 2016 年。这表明在严重侵蚀生境中的马尾松个体在年际干旱趋势减弱时,生长量恢复相对较快。2018 年开始的恢复阶段,生长方差函数的斜率较低(0.240)(表 4),此时不同径级个体生长量差异仍较小,且生长量也较小。这与下一年个体大小的变化趋势一致,反映出干旱对树木生长的影响可能会存在延续。

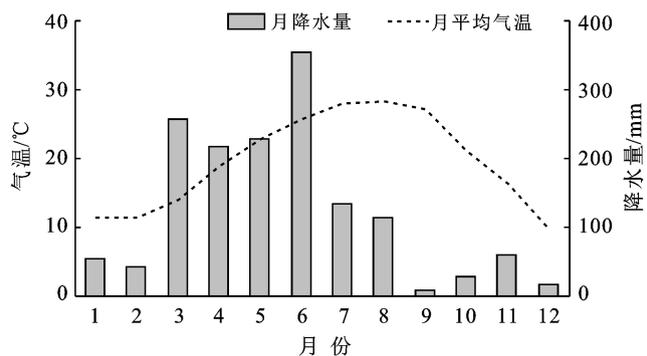


图 1 长汀县 2017 年月均温、月降水量

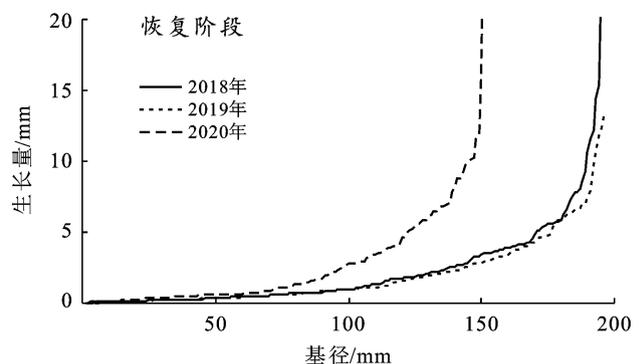


图 2 长汀县马尾松个体生长量变化

表 4 长汀县马尾松各生命率函数

生命率函数	种群参数	年份	模型	显著度
生长函数	下一年个体大小(μ)	2016	$\mu = 1.522(0.494) + 0.060(0.012)x$, $R^2 = 0.148$	$p < 0.001$
		2017	$\mu = 1.586(0.344) + 0.049(0.008)x$, $R^2 = 0.158$	$p < 0.001$
		2018	$\mu = 0.973(0.266) + 0.052(0.006)x$, $R^2 = 0.279$	$p < 0.001$
		2019	$\mu = 1.056(0.266) + 0.045(0.006)x$, $R^2 = 0.234$	$p < 0.001$
		2020	$\mu = 1.121(0.480) + 0.061(0.009)x$, $R^2 = 0.220$	$p < 0.050$
	生长方差(σ^2)	2016	$\sigma^2 = 0.348(0.172)x$, $R^2 = 0.021$	$p < 0.050$
		2017	$\sigma^2 = 0.130(0.114)x$, $R^2 = 0.258$	$p < 0.050$
		2018	$\sigma^2 = 0.240(0.049)x$, $R^2 = 0.104$	$p < 0.001$
		2019	$\sigma^2 = 0.241(0.064)x$, $R^2 = 0.104$	$p < 0.001$
		2020	$\sigma^2 = 0.671(0.185)x$, $R^2 = 0.075$	$p < 0.001$
存活函数	2016	$\text{Logit}(s) = 1.165(0.266) + 0.016(0.008)x$	$p < 0.001$	
	2017	$\text{Logit}(s) = 0.037(0.151) + 0.098(0.018)x$	$p < 0.001$	
	2018	$\text{Logit}(s) = 0.294(0.138) + 0.046(0.009)x$	$p < 0.050$	
	2019	$\text{Logit}(s) = 0.540(0.153) + 0.048(0.009)x$	$p < 0.001$	
	2020	$\text{Logit}(s) = 0.121(0.147) + 0.053(0.009)x$	$p < 0.001$	
繁殖函数	2016	$P_r = -4.145(0.513) + 0.064(0.010)x$	$p < 0.001$	
	2017	$P_r = -3.628(0.411) + 0.043(0.008)x$	$p < 0.001$	
	2018	$P_r = -2.258(0.244) + 0.024(0.005)x$	$p < 0.001$	
	2019	$P_r = -2.741(0.288) + 0.049(0.007)x$	$p < 0.001$	
	2020	$P_r = -2.807(0.317) + 0.055(0.008)x$	$p < 0.001$	

2.2.2 马尾松个体存活率与 SPEI 的关系 发生干旱时,马尾松个体存活率的变化较为明显。其中 2017 年 SPEI 值下降至 -0.76 , 出现全年干旱趋势 (SPEI < -0.5) 时(表 3), 严重侵蚀地中的马尾松个体存活率径级间的变化区别较大, 其中小径级个体(基径 < 20 mm)的存活率由 2016 年的 82% 减少至 58%, 较大径级个体(基径 > 50 mm)的存活率则由 90% 增加至 100%(图 3, 表 4), 马尾松个体存活率总体下降。马尾松不同径级个体在干旱影响下的不同结果也表明, 该样地中的马尾松小径级个体对季节性干旱的响应强烈, 而较大径级个体由于生理发育较为完善, 具备一定抵抗干旱的能力, 干旱对其影响较小。

2018 年开始 SPEI 值表明, 样地并未反映出年度干旱趋势, 外部环境较为适宜。即进入马尾松个体的恢复阶段。由图 3 和表 4 可知, 马尾松小径级个体(基径 < 20 mm)的存活率由 59% 增加至 65% 呈上升趋势。虽与干旱发生时的 2017 年相比有所增加, 但和近 5 a 全年 SPEI 值首次低于 -0.5 之前相比, 个体的存活概率仍然较低, 存活函数的拟合结果也显示马尾松小个体存活率在最初恢复阶段持续较低。较大径级个体马尾松的存活率相对稳定, 总体维持在 100% 左右(图 3)。这也反映出强度侵蚀地上的马尾松幼苗甚至幼树在干旱后的恢复能力较弱, 大径级个体的恢复能力相对较强。

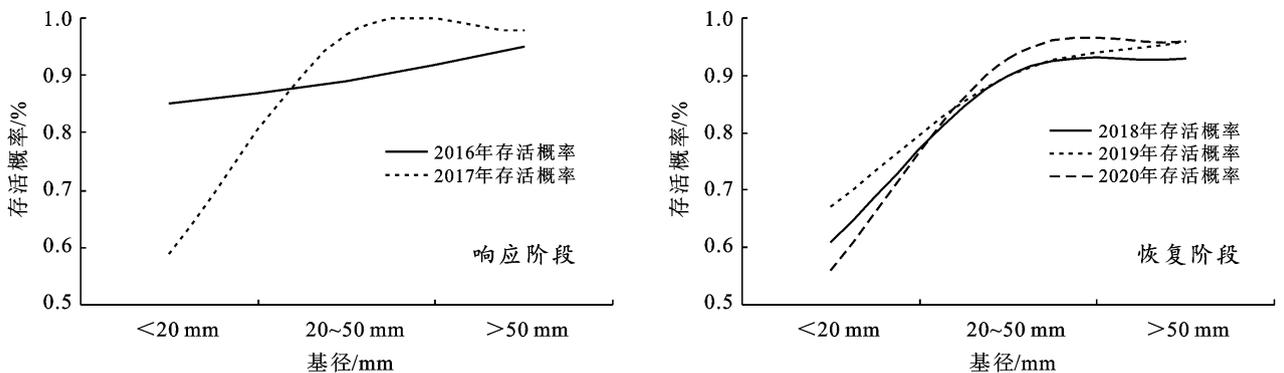


图 3 长汀县马尾松个体存活率变化

2.2.3 马尾松个体繁殖率与 SPEI 的关系 发生干旱时,马尾松个体繁殖率变化在全部大小径级的变化均存在差异。其中,当2017年SPEI值低于-0.5时,马尾松个体繁殖概率总体表现出下降趋势(图4,表4)。较大径级个体(基径>50 mm)的繁殖概率由30%下降至20%,大径级个体(基径>100 mm)的繁殖概率则由100%减小到80%。值得注意的是,2017年马尾松小径级个体(基径<20 mm)繁殖概率较2016年有所上升(图4),表明马尾松个体在受到这种季节性干旱影响时,繁殖径级出现提前,众多小径级个体也参与到种群的繁殖更新中。由图4和表4的

结果可知,从2018年开始的马尾松个体恢复阶段。马尾松小径级个体(基径<20 mm)的繁殖概率由1%继续增加至8%,2019—2020年逐渐减少到3%。马尾松个体在受到干旱影响时,为维持种群,小径级个体提前出现繁殖现象,这也反映出马尾松种群对策的调整。大径级个体(基径>100 mm)的繁殖概率在2018年持续减小到40%,从2019年开始马尾松大个体的繁殖概率逐渐增加至100%。这表明在未发生干旱的恢复阶段,马尾松个体的低繁殖概率仍然会持续一段时间,也反映出干旱对树木的影响存在一定滞后性。

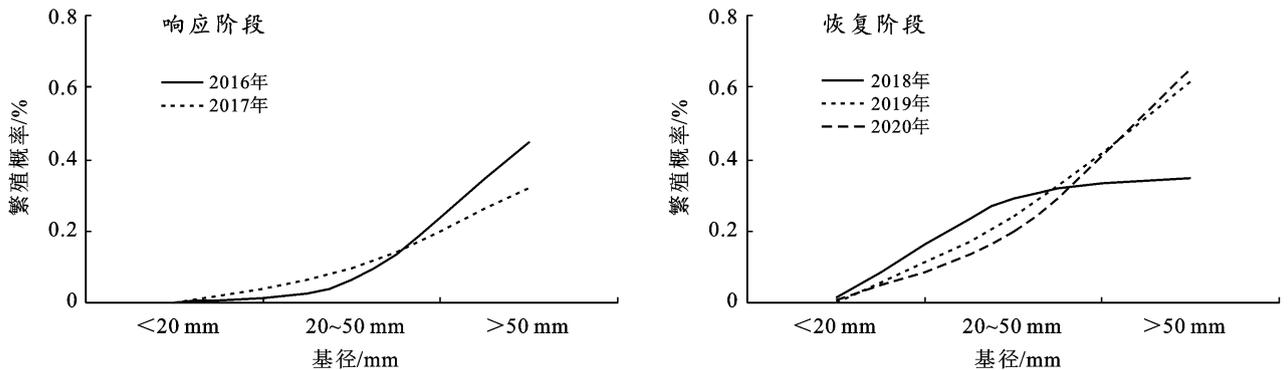


图4 长汀县马尾松个体繁殖率变化

3 讨论

3.1 干旱影响下的响应阶段马尾松生命率变化

气候变化引起的干旱频率和强度增加可能损害森林生态系统,以针叶树为主的种群对干旱的响应可能更敏感^[2]。本研究发现当年度SPEI值减小,反映出干旱的趋势时,严重侵蚀地中马尾松较大径级的个体(基径>50 mm)生长量会出现减小的趋势。这与Chakraborty等人^[22]的研究结果一致,干旱胁迫对树木生长具有一定制约作用。但与个体生长量变化不同的是,较大径级的马尾松个体由于根系相对发达^[23],个体存活受到干旱的影响较小,此时存活概率反而增加。根据资源分配假说,在多变的胁迫环境下,植物会通过调整分配策略来提高个体抵抗干旱的能力^[13]。对于小径级个体来说,SPEI指数减小发生干旱时,由于小径级个体(尤其幼苗)生理生态特征发育不成熟,是个体生长最脆弱、对环境变化最敏感的时期,也是个体数量变化最大时期^[24]。马尾松个体生长量减少存活概率下降明显。但此时小径级个体的繁殖概率有所增加(图4)。树木生长和繁殖间的权衡取决于干旱等外部环境压力的强度。在生长条件越差的年份,生命率间的权衡可能更明显。这是由

于植物个体繁殖所需能量较多,在受到干旱影响时,为满足种群演替,往往可能减少植物生长甚至存活以维持种群发展。受胁迫生境影响,这种生命率间的权衡是植物生活史变化最重要的驱动力^[19]。

3.2 干旱影响后的恢复阶段马尾松生命率变化

对退化的生态系统来说,受到干旱影响的敏感性较高,干扰后恢复能力也存在差异^[25]。在树木生活史中,尤其处在严重退化地中的种群,通过个体生命率的变化来调整分配策略^[13],以弥补此前受到干旱的负影响。在本研究中,马尾松同样表现出这种对策调整。从进入恢复阶段开始,小径级个体生长量下降,存活率降低,但这一径级的马尾松个体繁殖概率进一步增加。干旱对生命率的影响存在滞后效应,种群仍进行一定的对策调整。当进入恢复期时,小径级个体的生长量增加,存活率升高,此时的繁殖概率则下降。森林生态系统在发生干旱后,植物个体的存活率会明显下降,但幸存个体可以在降水恢复正常时迅速补偿干旱损失^[7],本研究也证实了这一观点。由于严重退化地中的较大径级马尾松个体能够在气候相对稳定时调整种群对策,以较快速度恢复到干旱发生前的状态。具体表现为存活率略微减小,但生长量和繁殖率明显增加。在树木生命率中,存活率始终是影

响种群增长最重要的生命率,这是长寿命树种的典型特征^[19],严重侵蚀地的马尾松个体存活的恢复情况仍不乐观。在均未显示发生年度干旱的恢复阶段,马尾松的恢复情况表明个体利用提高内在水分利用效率等一系列措施并不能完全减轻干旱胁迫带来的影响,种群仍然处于衰退状态。干旱后森林的恢复可能需要几年时间^[16],尽管证实裸子植物的恢复速度较快^[26],但对生长在严重退化地中的马尾松来说,预计未来面临的强烈、频繁季节性干旱风险的累积效应仍可能对马尾松造成严重影响,增加树木死亡的风险,对水土流失区的恢复进程产生阻碍。Brando 等^[27]提出的“退化”假说认为,首次干旱可能不会使大量树木死亡,但会削弱个体各项生理指标,预计会降低树木应对后来生理挑战的能力,恢复进程受阻。本研究数据结果显示在 2017 年后该地区未发生严重干旱,当前马尾松种群仍处于恢复阶段。因此本研究对马尾松种群恢复过程中再次发生干旱时的生命率变化情况不做深入讨论。研究发现当幼苗周围有较多不同种植物时,幼苗存活率更高^[28]。针对本研究中干旱威胁的马尾松个体生命率集中在小径级阶段,因此建议在严重侵蚀地区进行人为补植阔叶树种,进行一定程度的遮荫、生境改善,以提高马尾松幼苗的存活概率,加快种群恢复,防止植被进一步退化加剧水土流失。

4 结论

(1) 2017 年长汀水土流失区发生年度干旱,马尾松个体进入对干旱的响应阶段。此时马尾松生命率变化强烈。个体生长量减少,存活减少,小径级马尾松繁殖概率增加,繁殖径级提前,马尾松为维持种群使生命率存在一定对策调整。

(2) 2018 年长汀水土流失区连续 3 a 未发生干旱,进入马尾松个体的恢复阶段。此时小个体生长量增加,速率减缓,存活率逐渐增加,繁殖概率先增加后减少。大径级个体各生命率均逐渐回升,恢复速度相对较快。但所有个体均未恢复至干旱发生前状态。这也与本研究提出的假设一致,即严重退化地中的马尾松种群对干旱的响应能力较强,恢复能力较差。

[参 考 文 献]

[1] 段洪浪,吴建平,刘文飞,等.干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理[J].林业科学,2015,51(11):113-120.

[2] 蔡章林,吴仲民.极端天气事件对森林生态系统的影响[J].热带林业,2020,48(1):44-49.

[3] Brang Pete. Zustand und Gefährdung des Schweizer Waldes-eine Zwischenbilanz nach 15 Jahren Wald-

schadenforschung [M]. Sanasilva-Bericht: Bundesamt für Umwelt Wald und Landschaft; Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald Schnee und Landschaft, 1998.

- [4] Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review [J]. European Journal of Forest Research, 2005, 124 (4): 319-333.
- [5] 戈峰.现代生态学[M].北京:科学出版社,2002.
- [6] Gao han, Liu Ruishun, Zhou Tao, et al. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought [J]. Global Change Biology, 2018, 24 (11): 5380-5390.
- [7] 代永欣,王林,万贤崇.干旱导致树木死亡机制研究进展[J].生态学杂志,2015,34(11):3228-3236.
- [8] 郭辉.青藏高原东部马先蒿属繁殖对策随海拔的变化研究[D].甘肃 兰州:兰州大学,2010.
- [9] 秦大河,罗勇.全球气候变化的原因和未来变化趋势[J].科学对社会的影响,2008(2):16-21.
- [10] 李伟光,易雪,侯美亭,等.基于标准化降水蒸散指数的中国干旱趋势研究[J].中国生态农业学报,2012,20 (5):643-649.
- [11] 王晓红,魏娜,王千雪,等.基于 Logistic 模型的火后树木死亡率研究进展[J].温带林业研究,2021,4(1):14-20.
- [12] 王爱英,姜艳娟,郝广友,等.季节性干旱胁迫对石灰山三种常绿优势树种的水分和光合生理的影响[J].云南植物研究,2008,30(3):325-332.
- [13] Zhao Wenhao, Li Tian, Cui Yujie, et al. et al. Demographic performance of a pioneer tree species during ecological restoration in the soil erosion area of south-eastern China [J]. Global Ecology and Conservation, 2021,32:e01936.
- [14] 孙睦涛,王晓宁.不同林下植被覆盖度的马尾松种群结构与空间格局研究[J].福建农业科技,2020(12):49-54.
- [15] 吕振涛,李生字,彭中敏,等.蒙古国植被对干旱响应的敏感性研究[J].地理研究,2021,40(11):3016-3028.
- [16] Anderegg W R L, Schwalm C, Biondi F, et al. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models [J]. Science, 2015, 349(6247):528-532.
- [17] 林强.福建省长汀县水土流失区重建森林群落 β 多样性研究[J].水土保持通报,2020,40(4):148-154,162.
- [18] 阮伏水.关于南方花岗岩区侵蚀坡地治理中的若干问题思考[C]//水土保持发展战略:中国水土流失与生态安全综合科学考察及水土保持发展战略研讨会论文集,2008.
- [19] 杨贤宇,李守中,宋铁燕,等.长汀侵蚀退化区砍伐迹地马尾松种群动态[J].生态学报,2018,38(9):3175-3182.

- 大学学报(自然科学版),2010,38(5):495-504.
- [17] 王婷婷,杨学军,胡松竹,等.绿量测算方法比较研究[J].中国城市林业,2010,8(4):36-38.
- [18] 徐阳.上海市5种主要绿化树种三维绿量、叶面积指数等生态指标相关研究[D].北京:北京林业大学,2010.
- [19] 张志强,王礼先,余新晓.森林植被影响径流形成机制研究进展[J].自然资源学报,2001,16(1):79-84.
- [20] Link T E, Unsworth M, Marks D. The dynamics of rainfall interception by a seasonal temperate rainforest [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124(3/4):171-191.
- [21] Llorens P, Gallart F. A simplified method for forest water storage capacity measurement [J]. *Journal of hydrology*, 2000, 240(1/2):131-144.
- [22] 李吉跃,赵燕东,郑凌凌,等.沈阳城市森林三维绿量测算[J].北京林业大学学报,2006,28(3):32-37.
- [23] 黄建辉,李海涛,韩兴国,等.暖温带两种针叶林生态系统中茎流和穿透雨的营养特征研究[J].植物生态学报,2000,24(2):2488-251.
- [24] 董玲玲,康峰峰,韩海荣,等.辽河源3种林分降雨再分配特征及其影响因素[J].水土保持学报,2018,32(4):145-150.
- [25] 肖洋,陈丽华,余新晓.北京密云麻栎人工混交林降水再分配及树干茎流特征[J].东北林业大学学报,2007,35(8):16-18.
- [26] 王昱程.冀北山地阔叶林对降雨再分配的影响[J].水土保持通报,2018,38(1):107-110,115.
- [27] 董世仁,郭景唐,满荣洲.华北油松人工林的透流,干流和树冠截留[J].北京林业大学学报,1987,9(1):58-68.
- [28] 周彬,韩海荣,康峰峰,等.太岳山不同郁闭度油松人工林降水分配特征[J].生态学报,2013,33(5):1645-1653.
- [29] 吕瑜良,刘世荣,孙鹏森,等.川西亚高山不同暗针叶林群落类型的冠层降水截留特征[J].应用生态学报,2007,18(11):2398-2405.
- [30] 陈书军,陈存根,邹伯才,等.秦岭天然次生油松林冠层降雨再分配特征及延滞效应[J].生态学报,2012,32(4):138-146.
- [31] 王永忠,韩新生,蔡进军,等.树干茎流研究综述[J].宁夏农林科技,2019,60(12):25-27,43.
- [32] Deans E D F D. The effects of canopy structure on stemflow, throughfall and interception loss in a young sitka spruce plantation [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1978, 15(3):905-917.

(上接第48页)

- [20] Vicente-Serrano S M, Beguería S, López-Moreno J I. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index[J]. *Journal of climate*, 2010, 23(7):1696-1718.
- [21] 国家质量监督检验检疫总局中国国家标准化管理委员会.GB/T20481-2017 气象干旱等级[S].北京:中国标准出版社,2017.
- [22] Chakraborty T, Reif A, Matzarakis A, et al. How does radial growth of water-stressed populations of european beech (*Fagus sylvatica* L.) trees vary under multiple drought events? [J]. *Forests*, 2021, 12(2):129.
- [23] 吴语嫣,李守中,孙睦涛,等.长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态[J].生态学报,2019,39(6):2082-2089.
- [24] 刘从,田甜,李珊,等.中国木本植物幼苗生长对光照强度的响应[J].生态学报,2018,38(2):518-527.
- [25] 王晗生.干旱影响下人工林的天然更新进程[J].干旱区研究,2012,29(5):743-750.
- [26] 叶慧莹,赵平,李艳琼.华南地区裸子植物与被子植物季节性水分利用的比较研究[J].热带亚热带植物学报,2020,28(5):463-471.
- [27] Brando P M, Nepstad D C, Davidson E A, et al. Drought effects on litterfallwood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: Results of a throughfall reduction experiment [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series Biological Sciences*, 2008, 363(1498):1839-1848.
- [28] 童跃伟.红楠幼树生长与地形、邻株植物及自身大小的关系研究[D].湖南长沙:中南林业科技大学,2013.