

DOI:10.12403/j.1001-1498.20240142

秦岭中部太白山北坡 3 种栎类种群及其替代分布特征

黄睿智^{1,2,3}, 王 奇^{1,2}, 孙婧依^{1,2}, 杨绍微^{1,2},
赵倚霏^{1,2}, 刘建锋^{1,2*}, 肖文发³

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091; 3. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091)

摘要: [目的] 落叶栎类是我国温带与亚热带地区落叶阔叶林与针阔混交林的主要成分。为了探讨木本植物的海拔替代的潜在机制, 对秦岭中部太白山北坡 3 种海拔替代的栎类种群结构和替代分布特征进行了研究。[方法] 通过绘制种群静态生命表、存活曲线、死亡率与消失率曲线等, 分析了替代分布栎类种群的年龄结构、动态趋势以及海拔梯度的重要值的变化特征。[结果] 锐齿槲栎种群分布的海拔宽度和个体数量均高于栓皮栎和辽东栎; 栓皮栎以中小龄树和中龄树为主, 锐齿槲栎和辽东栎则以中龄树和中大龄树为主; 3 种栎类种群存活曲线均趋近于 Deevey-II 型; 在自然更新方面, 锐齿槲栎的幼树向小树的转化受阻严重, 辽东栎的幼苗更新较差; 3 种栎类树种的死亡率与消失率曲线变化趋势总体一致, 未来 2~8 个龄级时间内, 中径级及以上个体数量将先增加后减少, 而小径级个体的高死亡率可能是限制种群发展的不稳定因素; 在群落物种多样性方面, 辽东栎群落 α 多样性较高, 整体上栎类种群受水热条件的影响较大, 特别是栓皮栎和辽东栎的重要值对年平均气温和年降水量的响应截然不同, 这意味着未来区域气候暖干化可能对二者产生不同的影响。[结论] 太白山北坡锐齿槲栎的海拔分布宽度和种群规模上高于栓皮栎和辽东栎, 辽东栎种群具有一定的“边缘效应”特征; 由于中龄级充足的储备, 未来 3 种栎类种群中大径级个体数量呈上升趋势, 但小龄个体的低存活率可能是种群更新和未来发展的不稳定因素; 未来区域暖干化加剧背景下, 栎类树种的替代分布宽度可能产生位移或变化, 该研究可为理解海拔梯度上木本植物替代分布动态提供科学参考。

关键词: 栎类; 地理替代; 种群结构; 气候变化

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2025)01-0116-11

地理替代 (geographic substitution) 是指同一属内亲缘关系极近的物种或者同一种内的亚种或者变种在空间上相互替代的现象^[1]。植被的地理替代在水平和垂直均能呈现一定的变化特征, 地质变化、地理阻隔、物种扩散、人为活动等尤其是气候因素通过影响森林群落的功能和动态成为地理替代格局形成的主导因子^[2]。优势种的种群统计特征如

种群个体数量动态、年龄结构和配置等在时间和空间上的变化能够反映群落的动态和变化趋势, 是理解和预测物种分布动态的基础, 有助于揭示气候变化下森林群落动态变化过程^[3-4]。海拔梯度上水热条件在较小空间范围内的急剧变化能够导致群落物种组成的变化, 是气候和植被水平地带变化和更替的缩影, 因此海拔梯度将为替代树种在种群数量结

收稿日期: 2024-04-03 修回日期: 2024-11-17

基金项目: 国家自然科学基金 (42071065); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (CAFYBB2022ZA001)

作者简介: 黄睿智, 博士在读。主要研究方向: 植物地理。电话: 13811562380 E-mail: 1549080873@qq.com

* 通讯作者: 刘建锋, 研究员。主要研究方向: 植物地理与全球变化生态学。电话: 13683237677 E-mail: Liuji@caf.ac.cn

构、丰富度或者优势度差异相关研究提供天然实验室。目前对地理替代的文献多集中在替代规律性方面的报道, 缺少替代分布的形成机理研究^[5], 因此开展海拔梯度上种群结构和动态研究有助于揭示树种海拔替代分布的形成机理。

壳斗科栎属 (*Quercus*) 广泛分布于北半球, 其中落叶栎类树种是中纬度地区森林的主要组成树种, 也是北方森林的主要建群种和优势种^[6]。秦岭山脉作为我国北亚热带和南温带的过渡区, 是全国乃至全球生物多样性的热点地区, 植被资源丰富, 自下而上分布着大量落叶栎类, 构成了秦岭地区最主要的天然林类型^[7-8], 然而栎类资源作为山区群众生产生活不可或缺的自然资源和重要的收入来源, 栎类天然林受到不同程度的破坏, 大部分已成为次生林^[9]。太白山北坡位于秦岭北坡中段, 该地点发育了世界上最宽的山地垂直带^[10], 形成了以栓皮栎 (*Quercus variabilis* Blume) 为基带、锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acutiserrata* Maximowicz ex Wenzig) 为优势垂直带和辽东栎 (*Quercus wutaishanica* Mayr) 为先锋性亚带的落叶阔叶林山地垂直带, 带幅达 2 300 m, 是目前已发现的带幅最宽、结构最复杂的山地落叶阔叶林带^[11-12], 锐齿槲栎林与栓皮栎林和辽东栎林均能形成一定宽度的群落交错区, 3 种栎类群落在海拔上构成替代分布格局。

本研究基于秦岭主峰太白山北坡海拔梯度上连续替代分布的 3 种栎类样带的样地调查数据, 利用种群统计学等方法, 分析了 3 种替代分布的栎类种群的年龄结构、动态特征、重要值的变化以及与环境因子的关系, 以期理解栎类等木本植物海拔分布界限和替代分布格局的形成机制提供参考, 亦为秦岭地区乃至全国栎类种群的保护和修复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域

研究区域位于眉县蒿坪寺管护站 (34.05°~34.10° N, 107.67°~107.70° E), 该区域属秦岭主峰太白山国家级自然保护区北坡, 总面积约 5.6 万公顷。该地区属秦岭中段北坡, 由于受到西北大陆性气候的影响, 夏季高温多雨, 冬季寒冷干燥。研究区域海拔范围在 930~2 300 m, 几乎覆盖了所有落叶阔叶林的分布范围。在该范围内自下而上

分布着栓皮栎林、锐齿槲栎林和辽东栎林, 随着海拔的升高栓皮栎与锐齿槲栎形成交错区, 锐齿槲栎与辽东栎形成交错区, 3 种栎类构成地理替代格局, 其中最下面栓皮栎林分布于海拔 900~1 550 m 范围内, 中间的锐齿槲栎林分布于 (1 300~1 850 m), 而辽东栎林分布于海拔 (1 800~2 300 m), 其上限衔接着桦木林。研究区域内土壤类型为森林棕壤, 林带内除栓皮栎、锐齿槲栎、辽东栎外, 还分布有华山松 (*Pinus armandii* Franch.)、水榆花楸 (*Sorbus alnifolia* (Sieb. et Zucc.) K. Koch)、四照花 (*Dendrobenthamia japonica* (DC.) Fang var. *chinensis* (Osborn.) Fang)、山梅花 (*Philadelphus incanus* Koehne) 和青麸杨 (*Rhus potaninii* Maxim.) 等。

1.2 样地设置

基于前期踏查及查阅资料, 参照方精云等的样地设置方法^[13], 于 2022 年 8 月在太白山国家级自然保护区蒿坪管护站内沿海拔梯度共设置 13 块样地, 样地大小为 20 m × 20 m (海拔最高处辽东栎林地形复杂, 设置 2 块 20 m × 10 m 非标准样地), 总面积 5 200 m²; 在每个样地的四角各设置 1 个 5 m × 5 m 灌木小样方和 2 个 1 m × 1 m 的草本小样方, 对小样方内的更新幼树、灌木、草藤本进行调查, 记录植物名称、位置、株高、株数 (丛数)、盖度等, 样地信息见表 1。对样地内胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物进行调查, 并记录其胸径、冠幅、树高和坐标位置等。13 个样地共记录 DBH ≥ 1.5 cm 的维管束植物个体 729 株, DBH ≥ 5 cm 的栓皮栎 138 株, 锐齿槲栎 219 株, 辽东栎 98 株。样地内植物隶属于 48 科 78 属, 其中乔木隶属于 12 科 17 属, 灌木植物隶属于 29 科 40 属, 草本和藤本植物隶属于 22 科 26 属。

1.3 数据统计分析

1.3.1 径级划分 以 DBH 作为标准划分径级, 结合样地调查情况、3 种栎的生长规律和胸径整体情况, 将 3 种栎类树种划分为 9 个径级^[14-16]: I (1 cm ≤ DBH < 5 cm)、II (5 cm ≤ DBH < 10 cm)、III (10 cm ≤ DBH < 15 cm)、IV (15 cm ≤ DBH < 20 cm)、V (20 cm ≤ DBH < 25 cm)、VI (25 cm ≤ DBH < 30 cm)、VII (30 cm ≤ DBH < 35 cm)、VIII (35 cm ≤ DBH < 40 cm)、IX (DBH ≥ 40 cm), 并将 9 个径级划分为 5 个龄级阶段^[17-18],

表 1 秦岭北坡栎林样地基本信息

Table 1 Basic information of the sample site on the northern slope of Qinling Mountains

序号 Number	林型 Forest type	海拔 Altitude/m	地理位置 Geographic location	面积 Area/m ²	坡度 Slope gradient	坡向 Slope aspect	郁闭度/% Canopy density
1	SPL	930	107.67° E/34.10° N	400	35°	东南 Southeast	65
2	SPL	1 030	107.72° E/34.10° N	400	35°	南 South	30
3	SPL	1 180	107.69° E/34.09° N	400	25°	西南 Southwest	70
4	SPL-RCL	1 320	107.70° E/34.08° N	400	26°	东南 Southeast	75
5	SPL-RCL	1 550	107.69° E/34.07° N	400	35°	西南 Southwest	80
6	RCL	1 560	107.69° E/34.08° N	400	20°	东南 Southeast	65
7	RCL	1 640	107.69° E/34.07° N	400	22°	西 West	70
8	RCL	1 750	107.70° E/34.07° N	400	25°	西北 Northwest	70
9	RCL-LDL	1 830	107.70° E/34.06° N	400	20°	东南 Southeast	50
10	RCL-LDL	1 850	107.69° E/34.06° N	400	20°	北 North	50
11	LDL	2 050	107.70° E/34.06° N	400	25°	西北 Northwest	57
12	LDL	2 200	107.70° E/34.05° N	400	30°	西 West	40
13	LDL	2 300	107.70° E/34.05° N	400	20°	西南 Southwest	70

注：SPL、RCL、LDL、SPL-RCL和RCL-LDL分别代表栓皮栎纯林、锐齿槲栎纯林、辽东栎纯林、栓皮栎锐齿栎混交林和锐齿栎辽东栎混交林
Notes: SPL, RCL, LDL, SPL-RCL and RCL-LDL represent *Q. variabilis* forest, *Q. aliena* var. *acutiserrata* forest, *Q. wutaishanica* forest, *Q. variabilis* and *Q. aliena* var. *acutiserrata* mixed forest and *Q. aliena* var. *acutiserrata* and *Q. wutaishanica* mixed forest

幼龄阶段（Ⅰ径级），小龄阶段（Ⅱ～Ⅲ径级），中龄阶段（Ⅳ～Ⅴ径级），大龄阶段（Ⅵ～Ⅶ径级），老龄阶段（Ⅷ～Ⅸ径级）。

1.3.2 静态生命表 静态生命表多用于木本植物种群的统计研究。根据种群各龄级的株树数据编制的静态生命表，可反映多个世代重叠的植物种群在某一个特定时间的年龄分布，体现种群的生存和繁殖对策^[19]。以吴承祯等的方法作为参考^[20]，编制海拔梯度上 3 种栎类树种的种群静态生命表，为避免死亡率为负，将 x 龄级个体数（ A_x ）匀滑后得到 a_x ^[21]。公式如下：

$$l_x = (a_x/a_0) \times 1\ 000 \tag{1}$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \tag{2}$$

$$q_x = (d_x/l_x) \times 100\% \tag{3}$$

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

$$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \cdots + L_{x+n} \tag{5}$$

$$e_x = T_x/l_x \tag{6}$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \tag{7}$$

$$S_x = l_{x+1}/l_x \tag{8}$$

式中， l_x 代表 x 径级开始的标准化存活个体数（一般转化为 1 000）； d_x 代表从 x 到 $x + 1$ 径级的标准化死亡数； q_x 代表 x 到 $x + 1$ 径级间的死亡率； L_x 代表 x 到 $x + 1$ 径级间平均存活个体数； T_x 代表 x 径级到超过 x 径级的个体总数； e_x 代表第 x 径级的个体所能存活的平均年数期望，体现了个体的平均生存能力； K_x 代表各径级的消失率，与 q_x 均体现了种群随径级增加的动态变化； S_x 代表种群存活率。

1.3.3 生存分析 将生存函数 $S_{(t)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(t)}$ 、死亡密度函数 $f_{(t)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(t)}$ 用于种群生存分析^[22]，公式如下：

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots \times S_i \tag{9}$$

$$F_{(i)} = 1 - S_i \tag{10}$$

$$f_{(t)} = (S_{t-1} - S_t)/h_t \tag{11}$$

$$\lambda_{(t)} = 2(1 - S_t)/h_t(1 + S_t) \tag{12}$$

式中， $S_i = l_{i+1}/l_i$ ， h_i 为径级宽度， i 为径级， S_i 为存活率， F_i 累计死亡率， f_{ti} 为死亡密度， λ_{ti} 为危险率， h_t 为径级宽度。

1.3.4 存活曲线拟合 存活曲线一般分为 3 种类型：Deevey-Ⅰ型（直线型）、Deevey-Ⅱ型（凸

型)和Deevey-Ⅲ型(凹型),Ⅰ型存活曲线种群内的大多数个体均能达到生理寿命,Ⅰ型存活曲线种群内各龄级具有相同的死亡率,Ⅱ型存活曲线种群前期稳定后期死亡率高,Ⅲ型存活曲线种群前期种群死亡率高后期稳定,依据决定系数(R^2)和 F 检验值来判定存活曲线类型^[23]。

1.3.5 种群数量的时间序列模拟与预测 参照肖宜安的方法,采用时间序列分析中的一次平均推移法对替代分布的3种栎类种群的年龄结构进行模拟和预测^[24]:

$$M_x^{(1)} = \frac{1}{t} \sum_{k=x-t+1}^x X_k$$

(13)

式中, x 为径级时间, M_x 为种群经历未来 t 个径级后 x 径级的预测值,(1)表示1次平移, t 为需要预测的未来年限(径级), X_k 为前 k 径级的种群个体数量。本研究基于此模型,以3种栎种群实际的调查数据中各龄级对应的个体数为基准年数据来预测经过2、4、6、8个径级时间后的3种栎类种群各径级的个体数量。

1.3.6 生物多样性指数 物种多样性指数采用Simpson指数(D)和Shannon-Wiener指数(H'):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$$

(14)

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

(15)

采用Pielou指数(E)代表均匀度指数(Magurran, 1988)。

$$E = H' / \ln A$$

(16)

式中, P_i 为第 i 物种的相对重要值; A 为第 i 物种在样地内的物种总数。

1.3.7 重要值计算 采用重要值(importance value, IV)作为植物在群落中优势度的指标,参照方精云等的方法计算乔木物种的重要值(IV)^[13]:

$$IV = (RD+RH+RP)/3$$

(17)

式中:RD为相对密度,RH为相对高度,RP为相对显著度

1.3.8 环境因子 利用R语言的“raster”包中的getdata函数和extract函数结合样地经纬度和海拔信息获取相关环境因子:年平均气温(MAT)、年降水量(MAP)、最热月平均气温(MWMT)、最冷月平均气温(MCMT)、最热月平均气温与最冷月平均温差(TD)、相对湿度(RH)和哈格里夫斯参考蒸发(Eref)。土壤含水率(SWC)采用

烘干法测定,土壤pH采用电位法测定(水土质量比为1:2.5)^[25]。

1.3.9 数据分析 利用Excel和SPSS 22进行数据分析,采用Origin 2019进行绘图,运用R语言的“vegan”包进行CCA分析。

2 结果和分析

2.1 种群特征

2.1.1 静态生命表 由静态生命表(表2)可以看出,锐齿槲栎种群个体数量最多,占栎类个体总数的48.9%,且主要集中在Ⅳ~Ⅵ径级,二者占种群个体数量的60.4%,其中Ⅳ径级个体数量最多,为61株,占种群个体数量的23.9%;栓皮栎个体主要集中在Ⅲ~Ⅴ径级,占种群个体的60.5%,其中Ⅳ径级数量最多为40株,占栓皮栎种群的24.7%;辽东栎个体主要集中在Ⅳ~Ⅵ径级,占种群个体的70.5%,其中Ⅴ径级个体数量最多,为34株,占种群个体数的32.4%。3种栎类种群的径级结构均为非典型金字塔结构。辽东栎种群幼龄和小龄(Ⅰ~Ⅱ径级)个体数量均较少,3种栎类幼龄(Ⅰ径级)向小龄(Ⅱ径级)阶段的转化程度(Ⅰ/Ⅱ径级)均较低,其中锐齿槲栎的转化率最低为13.9%。存活数(a_x)和标准化存活数(l_x)均随径级的增加而逐渐减小。栓皮栎、锐齿槲栎和辽东栎种群的生存期望(e_x)均在Ⅰ径级最大,分别为3.24、4.11和3.19,且均随着龄级的增大先降低后增高再降低;而存活率(S_x)则分别在Ⅶ、Ⅷ和Ⅷ径级最低,依次为0.33、0.43和0.50。

2.1.2 死亡率与消失率分析 如图1所示,栓皮栎、锐齿槲栎和辽东栎种群的死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线变化趋势较为一致,随着径级的增加总体呈增加趋势,其中幼、小龄阶段的死亡率和消失率均在Ⅱ径级最大。

2.1.3 生存分析 种群生存分析结果表明(图2),3种栎类种群生存率 $S_{(t)}$ 和累计死亡率 $F_{(t)}$ 曲线的变化趋势相反,随着龄级的增加生存率 $S_{(t)}$ 逐渐降低,而累计死亡率 $F_{(t)}$ 逐渐升高。种群死亡密度曲线 $f_{(t)}$ 显示,3种栎类种群均在Ⅱ径级的死亡密度最大,表明从Ⅰ径级到Ⅱ径级,累计死亡率增加幅度大,种群个体数量大量减少,3种栎类植物种群危险率 $\lambda_{(t)}$ 均呈现上升趋势,辽东栎种群生存率 $S_{(t)}$ 和累计死亡率 $F_{(t)}$ 的平衡时间早于栓皮栎和锐齿槲栎。

表 2 太白山北坡替代分布 3 种栎类种群静态生命表

Table 2 Static life table of three geographic substitution *Quercus* species on the north slope of Taibai Mountain

物种 Species	龄级 Age class	径级 DBH class/cm	A_x	a_x	l_x	d_x	$\ln l_x$	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	I	1~5	24	42	1 000	143	6.908	0.14	929	3 238	3.24	0.15	0.86
	II	5~10	14	36	857	286	6.754	0.33	714	2 309	2.69	0.41	0.67
	III	10~15	27	24	571	71	6.348	0.13	563	1 595	2.79	0.13	0.88
	IV	15~20	40	21	500	119	6.215	0.24	440	1 059	2.12	0.27	0.76
	V	20~25	31	16	381	143	5.943	0.38	310	619	1.62	0.47	0.63
	VI	25~30	18	10	238	95	5.473	0.40	190	309	1.30	0.51	0.60
	VII	30~35	6	6	143	95	4.962	0.67	95	119	0.83	1.10	0.33
	VIII	35~40	2	2	48	48	3.863	1.00	24	24	0.50		
锐齿槲栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>	I	1~5	36	56	1 000	54	6.908	0.05	973	4 105	4.11	0.06	0.95
	II	5~10	5	53	946	286	6.853	0.30	803	3 132	3.31	0.36	0.70
	III	10~15	21	37	661	36	6.493	0.05	642	2 329	3.52	0.06	0.95
	IV	15~20	50	35	625	89	6.438	0.14	580	1 587	2.54	0.15	0.86
	V	20~25	61	30	536	107	6.284	0.20	482	1 107	2.07	0.22	0.80
	VI	25~30	43	24	426	196	6.060	0.46	330	624	1.46	0.61	0.54
	VII	30~35	18	13	232	107	5.447	0.46	179	295	1.27	0.62	0.54
	VIII	35~40	14	7	125	71	4.828	0.57	89	116	0.93	0.85	0.43
	IX	>40	7	3	54	54	3.981	1.00	27	27	0.50		
辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	I	1~5	8	29	1 000	138	6.908	0.13	931	3 190	3.19	0.15	0.86
	II	5~10	2	25	862	310	6.759	0.36	707	2 259	2.62	0.45	0.64
	III	10~15	13	16	552	103	6.313	0.19	500	1 552	2.81	0.21	0.81
	IV	15~20	23	13	448	103	6.105	0.23	307	1 052	2.35	0.26	0.77
	V	20~25	34	10	345	103	5.840	0.30	293	655	1.90	0.36	0.70
	VI	25~30	17	7	241	103	5.486	0.43	190	362	1.50	0.56	0.57
	VII	30~35	7	4	138	69	4.927	0.50	103	172	1.25	0.69	0.50
	VIII	35~40	0	2	69	34	4.234	0.50	52	69	1.00	0.69	0.50
	IX	>40	1	1	34	34	3.540	1.00	17	17	0.49		

注： A_x , a_x , l_x , d_x , q_x , L_x , T_x , e_x , K_x 和 S_x 分别代表 x 径级的个体数，匀滑后 x 径级的个体数， x 径级开始时标准化后的个体数，从 x 到 $x + 1$ 径级内标准化死亡率，从 x 到 $x + 1$ 径级内死亡率，从 x 到 $x + 1$ 径级内存活的个体数，从 x 径级到超过 x 径级的个体总数，进入 x 径级个体的生命期望或者平均期望寿命，种群消失率和种群存活率

Notes: A_x , a_x , l_x , d_x , q_x , L_x , T_x , e_x , K_x and S_x represent the number of individuals of x DBH class, the number of individuals of x DBH class after smooth, the number of individuals after standardization at the beginning of x DBH class, standardized mortality rate from x to $x + 1$ DBH class, mortality rate from x to $x + 1$ DBH class, the number of surviving individuals from x to $x + 1$ DBH class, the total number of individuals from x to over x DBH class, life expectancy or average life expectancy of an individual entering the x DBH class, vanish rate and Survival rate

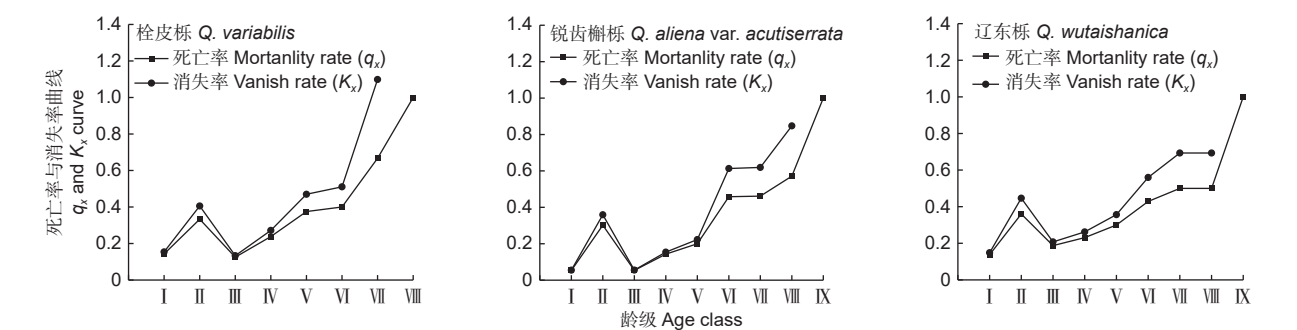


图 1 3 种替代分布栎类树种死亡率 (q_x) 与消失率 (K_x) 曲线

Fig. 1 Mortality (q_x) and vanish (K_x) curves of three geographic substitution *Quercus* species

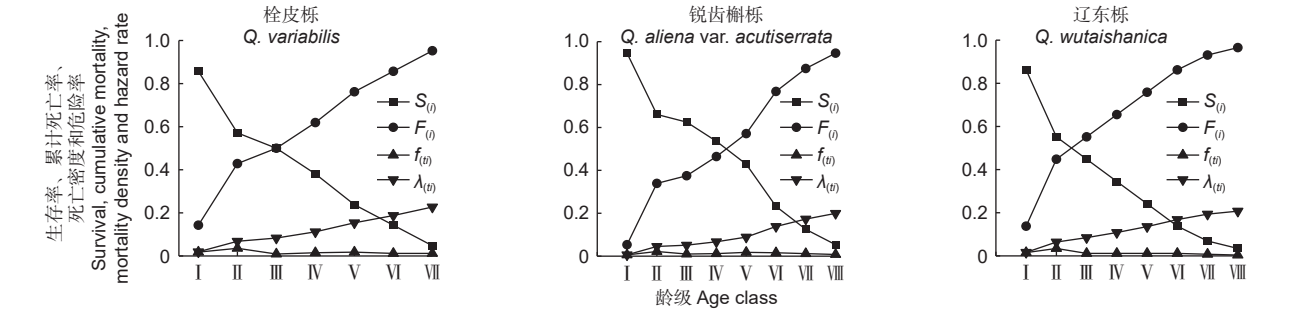


图 2 替代分布的 3 种栎类植物种群生存率 $S_{(t)}$ 、累计死亡率 $F_{(t)}$ 、死亡密度 $f_{(t)}$ 和危险率 $\lambda_{(t)}$ 曲线

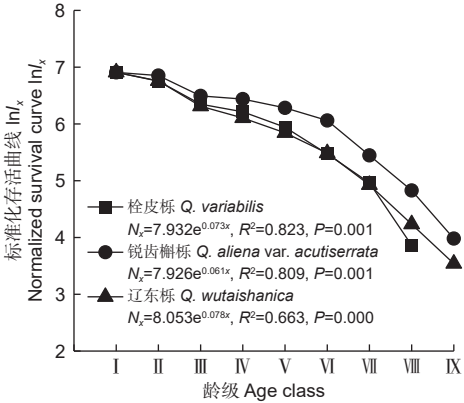
Fig. 2 Population survival, cumulative mortality, mortality density and risk curves of three geographic substitution *Quercus* species

2.1.4 存活曲线 替代分布 3 种栎类种群的标准
化存活曲线 ($\ln I_x$) 更符合 Deevey-II 型 ($p < 0.01$), 虽然 3 种栎类种群在 II ~ III 径级出现下降, 但是前期 (I ~ V 径级) 整体变化相对平稳, 而在 V 径级后种群存活数量下降明显, 说明这个阶段种群处于衰退阶段 (图 3)。

2.1.5 种群时间序列模拟与预测 按照一次平均
推移法对秦岭太白山北坡 3 种替代分布栎类种群在
未来 2、4、6、8 径级时间后的个体数动态变化趋势
进行预测 (表 3), 3 种栎类种群的 II 径级个体
数量均有增加趋势, 而 III 和 IV 径级个体数量呈
下降趋势, 栓皮栎种群的 V 径级个体数量呈先升
高后下降的趋势, 而锐齿槲栎和辽东栎种群在
V 径级的个体数量呈下降趋势, VI 和 VII 径级呈先
升高后下降的趋势。

2.2 替代的分布特征

2.2.1 替代分布栎类树种重要值分析 整体来
看, 太白山北坡栎类树种重要值随海拔的升高逐



注: b 、 N_0 和 N_x 分别代表死亡率、种群初始个体数和匀滑后 x 龄级内
存活数

Notes: b 、 N_0 and N_x represent the mortality rate, the number of
population initial individuals and the correction value of a_x

图 3 栓皮栎、锐齿槲栎和辽东栎标准化存活曲线 ($\ln I_x$)
Fig. 3 Survival curves of *Q. variabilis*, *Q. aliena* var. *acutiserrata* and *Q. wutaishanica*

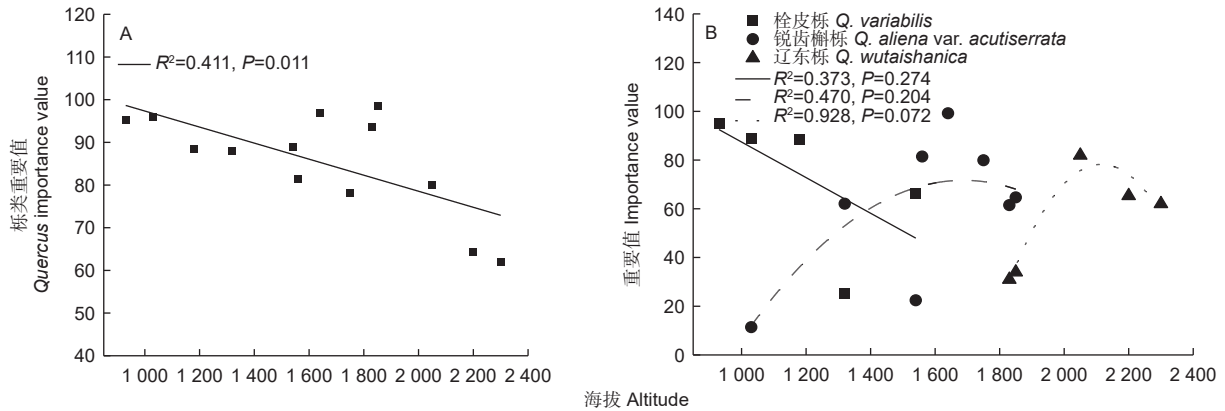
渐降低 (图 4A), 线性拟合显示关系显著 ($p < 0.05$)。3 种替代分布栎类树种来看 (图 4B), 栓

表 3 3 种栎类种群动态变化的时间序列预测

Table 3 Time series prediction of the population dynamics of three *Quercus* species

龄级 Age class	栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>					锐齿槲栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>					辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>				
	原始数据 Primary date	M_2	M_4	M_6	M_8	原始数据 Primary date	M_2	M_4	M_6	M_8	原始数据 Primary date	M_2	M_4	M_6	M_8
I	24					36					8				
II	14	19				5	21				2	5			
III	27	21				21	13				13	8			
IV	40	34	26			50	36	28			23	18	12		
V	31	36	28			61	56	34			34	29	18		
VI	18	25	29	27		43	52	44	36		17	26	22	16	
VII	6	12	24	23		18	31	43	33		7	12	20	16	
VIII	2	4	14	21	20	14	16	34	35	31	0	4	15	16	13
IX	--	--	--	--	--	7	11	21	32	27	1	1	6	14	12

注: M_2 、 M_4 、 M_6 、 M_8 : 分别代表经过 2、4、6、8 径级时间后种群大小的预测
Notes: M_2 , M_4 , M_6 and M_8 respectively represent the prediction of population size after 2, 4, 6 and 8 DBH class



注：A, 整体栎类种群。B, 不同栎类树种
Notes: A, *Quercus* community as a whole. B, different *Quercus* species

图 4 替代分布栎类树种重要值随海拔的变化

Fig. 4 The importance value of geographic substitution *Quercus* species along altitudes

皮栎在群落的重要值随海拔的升高呈下降趋势，锐齿槲栎和辽东栎在群落的重要值则表现为随海拔增加先升高后下降，线性和非线性拟合显示 3 种栎类树种的重要值与海拔变化关系不显著。

2.2.2 群落多样性 如图 5 所示，栓皮栎群落 α 多样性低于锐齿槲栎和辽东栎，辽东栎群落的 α 多样性较高。5 种栎类林的 α 多样性均偏低。海拔梯度上，当栓皮栎从核心区向交错区过渡时，群落 α 多样性升高；在锐齿槲栎分布区，其核心区 α 多样性低于其分布的上限和下限交错区；在辽东栎分布区，其分布核心区和下限交错区的 α 多样性变化不大。

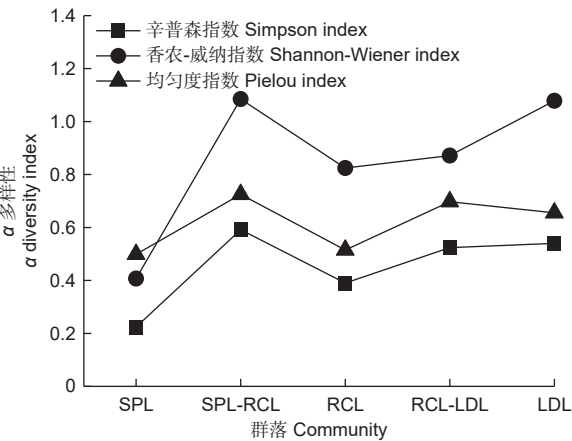


图 5 海拔梯度上 3 种替代分布栎类群落物种多样性
Fig. 5 Species diversity of three geographic substitution *Quercus* communities along the altitudinal gradient

2.2.3 群落特征的环境驱动因素 对替代分布栎类树种重要值的 CCA 分析发现，第 1 轴和第 2 轴对栎类群落特征解释度分别达 56.36% 和 39.74%

(图 6)。3 种栎类树种分布在 3 个不同象限，其中锐齿槲栎位于栓皮栎和辽东栎中间，这与野外实地分布格局相吻合。环境因素方面，海拔 (Alt)、哈格里夫斯参考蒸发量 (Eref) 和坡度 (Slope) 对栎类树种替代分布格局产生了极显著或显著影响。年平均气温 (MAT) 与栓皮栎重要值正相关，与辽东栎负相关，而年降水量 (MAP) 与栓皮栎重要值呈负相关，与辽东栎正相关，而与水热相关的环境因子对锐齿槲栎主要呈负相关。

3 讨论

3.1 替代分布栎类种群年龄结构

森林群落中幼树的生长受到森林环境和种间关系的强烈影响^[26]。本研究发现，3 种栎类树种的 II 径级个体数量相比 I 径级个体均出现降低的情况，其中锐齿槲栎的 I 径级个体向 II 径级的转化率仅为 13.9%，同时辽东栎幼龄 (I 径级) 个体很少，闫东锋对秦岭桐柏山区和伏牛山区中龄栎类天然次生林研究发现不同程度的间伐在一定程度上提高了幼苗更新密度、更新频度或更新多样性^[27]。同时水热光照条件以及地形、土壤、密度因子也均能显著影响幼苗的生长发育，进而影响栎类的更新^[28]，同时秦岭地区属于辽东栎分布的南边界，“中心-边缘”假说指出边缘种群在生境适宜性、种群规模、个体大小及群体遗传水平等方面上较差^[29]，进而导致种群更新能力相对较差^[30]。栎树能够产生大量种子，不仅能发育成大量幼苗还是许多野生动物的主要食物来源^[31]，但由于受到空间制约和幼龄个体之间的激烈竞争，幼树大量死亡导致更新受

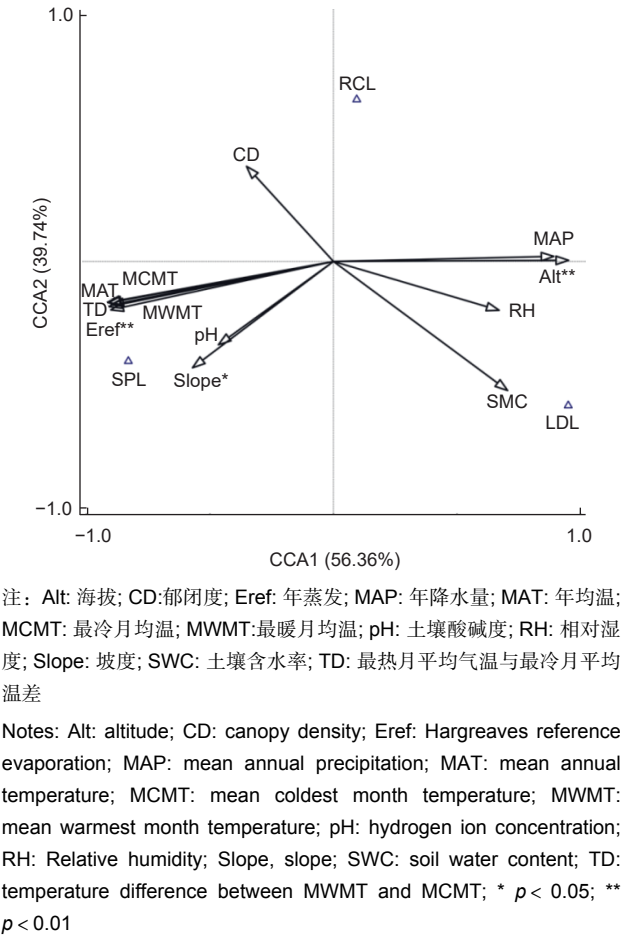


图 6 物种重要值与环境因子的典范对应分析 (CCA) 排序
Fig. 6 CCA ranking of importance values of *Quercus* and environmental factors

阻, 3 种栎类树种的死亡率 (q_x) 和消失率 (K_x) 在 II 龄级出现波峰印证了这一现象, 这与刘峰和任学敏等对锐齿槲栎种群结构和更新研究结果相似^[32-33], 郑维娜等对甘肃子午岭辽东栎研究指出林窗的出现是幼苗成功定居的重要前提^[34]。随着个体的增大, 其对环境资源的依赖性增强, 但由于林内的高郁闭环境条件, 最终只有极少数幼苗能够发育成小树, 说明强烈的环境筛选严重影响了幼树的生长发育, 吴敏等也发现秦岭北坡高郁闭度环境是限制栓皮栎自然更新的主要因子^[35]。本研究, 辽东栎林下幼树稀少, 可能是高海拔地区相对恶劣的气候和土壤条件不利于幼苗的生长发育, 邓磊等发现太白山北坡土壤石质颗粒多限制了辽东栎幼苗根系的生长^[36]。上述结果与其他树种的研究结果相类似, 如木荷 (*Schima superba* Gardner & Champ.) 和海南苏铁 (*Cycas taiwaniana* Carruth.)^[37-38], 田丽等研究发现通过黄土高原辽东栎通过萌生和实生共存的策略保证种群顺利通过“瓶颈期”^[39]。

3.2 替代分布三种栎类种群的动态趋势

通过种群年龄结构分析可以了解种群的稳定性和动态, 而结合存活曲线, 可以反映种群的现实情况^[40]。本研究中 3 种栎类树种的存活曲线前期的变化相对平稳, V 径级后快速下降, 符合 Deevey-II 型曲线的变化特征。谢立红等对五大连池火山蒙古栎的研究也发现, 该地区蒙古栎存活曲线属于 Deevey-II, 其依靠较为充足的中龄个体维持了种群的相对稳定, 但小龄个体的不足限制了种群的长期发展^[41]。3 种栎类种群的径级结构均呈非标准金字塔型, II 径级个体数量均出现降低, 尤其是锐齿槲栎的 I 和 II 径级的转化率仅 13.9%, 之后 3 种栎类种群个体数量随着径级的增加而增加, 并在 V 径级达到最大, 表明随着径级的增加, 种群突破了“瓶颈”, 小龄个体一旦占据一定的环境空间与资源, 竞争力将逐渐增强, 何春梅等对秦岭皇冠暖温性落叶阔叶林 25 hm² 森林动态检测样地研究指出: 锐齿槲栎的存活曲线也更符合 Deevey-II 型, 幼龄个体数具有一定优势, 但个体死亡率也较高^[42], 同样薛文艳对麻栎 (*Quercus acutissima* Carruth.) 种群的研究结果也与之相似^[43]。

种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线等反映了种群的基本特征和环境适应性^[44]。种内种间的竞争能够导致种群死亡率和消失率的升高, 期望寿命的下降。本研究中辽东栎种群的标准化存活曲线介于锐齿槲栎和栓皮栎中间, 但整体期望寿命最小, 这可能是由于辽东栎分布于高海拔地区, 恶劣的自然条件和有限的资源环境加剧了辽东栎的种内竞争, 限制了种群的发展, 辽东栎种群生存率 $S_{(0)}$ 和累计死亡率 $F_{(0)}$ 的平衡时间早于栓皮栎和锐齿槲栎也说明其平均寿命小于栓皮栎和锐齿槲栎, 有研究指出太白山地区辽东栎由于高海拔的低温环境受到一定程度的氮限制, 导致其生态适应性降低进而降低了其种群寿命^[45]。3 个栎树种群死亡率和消失率曲线均随龄级的增加呈先增加后减少再增加的趋势。3 种栎类种群死亡密度函数均在 I ~ II 龄级升高, 也说明了 3 种栎类树种幼树向小树的转化率低。对种群时间序列模拟与预测发现, 由于中龄级个体数量较多, 在未来 2~8 龄级时间内, 3 种栎类种群的中龄级以上个体数量有所增加, 而小树的存活率较低则可能会逐渐成为限制种群发展的不稳定因素^[46], 常文峰在对小陇山山门林场锐齿槲栎的研究指出, 其大量的幼龄个体能够补充各龄级的

自然损耗,充足的中龄个体能较好地维持着种群的稳定性^[47]。

3.3 替代分布 3 种栎类的分布特征及环境驱动因素

有研究表明,多变而敏感的气候导致了较宽的生态过渡带^[48]。秦岭复杂、敏感和多样的地理条件和气候特征是形成山地落叶阔叶林超级垂直带的重要因素^[49],并促进了该区域栎类树种替代分布格局的形成。在替代分布 3 种栎类带谱中,锐齿槲栎带谱最宽,其随着径级的增大,栎类对资源环境需求的增加加剧了种间竞争,加之其较强的抗逆性可能是导致其形成优势带谱的因素^[50]。海拔梯度上栎类群落的 α 多样性的变化研究显示:位于高海拔的辽东栎群落具有较高的 α 多样性,可能原因是该区域的辽东栎种群相比栓皮栎和辽东栎种群的竞争力较弱,其他树种在与其相互作用过程中也能占据一定的生态位。

海拔梯度上变化的地理气候条件制约着物种的分布和群落的构建^[51]。随着海拔的升高,水热条件的快速变化驱动了树种海拔分布界限的形成^[52-53]。重要值反映了植物在群落中的优势度,体现了种群对环境的适应性,本研究中单一栎类树种在其分布核心区拥有较高的重要值,且从核心区向边缘区过渡时重要值下降,说明边缘区环境适宜性降低,符合“中心-边缘”假说,因此栎类树种重要值的海拔梯度变化体现了树种的替代分布格局^[54]。本研究还发现,栎类树种替代分布格局主要受水热条件和地形因素的影响,但水热条件对栓皮栎和辽东栎的影响相反,而锐齿槲栎受水热条件的影响相对较小。赵家乐的研究发现秦岭辽东栎的生长受到水分条件的限制^[55]。未来区域气候的暖干化对 3 种栎类树种将产生不同的影响,栓皮栎种群分布上限可能上移,辽东栎种群的分布下限也可能向上抬升,秦岭处于辽东栎分布的南界,其对气候变化更加敏感,分布区将会被压缩,而锐齿槲栎分布于栓皮栎和辽东栎中间,其分布上下限均受到影响,整体来看气候变化的作用对其影响相对较小,种群相对稳定。

4 结论

本研究通过对秦岭中段太白山北坡海拔梯度上替代分布落叶栎类的种群结构和群落特征的分析,发现锐齿槲栎的海拔分布宽度和种群规模均高于栓皮栎和辽东栎,而辽东栎的分布具有一定的“边缘

效应”特征,这印证了秦岭北坡是辽东栎分布的南界。由于中龄级数量的储备,3 种栎类种群中大径级个体数量呈上升趋势,而小龄个体的低存活率可能是种群更新和未来发展的不稳定因素。栎类树种重要值随整体海拔的增加而下降,且不同树种的重要值主要受水热条件影响存在显著差异,意味着未来区域暖干化加剧背景下,栎类树种的替代分布宽度可能产生位移或变化。因此,未来该地区栎类天然林保护过程中,可通过适当的适当经营措施(如疏伐),以维持更新层发育,促进种群的稳定和健康发展。

参考文献:

- [1] WLIEY E O. Vicariance biogeography[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1988, 19(1): 513-542.
- [2] HUMPHRIES C J, ESCUDERO M, MARTIN-BRAVO S. Vicariance Biogeography[M]. Kansas: Elsevier, 2017.
- [3] KANG D, GUO Y X, REN C J, et al. Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwouling Mountains, China[J]. Scientific Reports, 2014, 4(3): 6873.
- [4] 刘 颖,田 斌,欧光龙.基于青冈和滇青冈生态位模拟的湿润和半湿润常绿阔叶林替代分布及气候解释[J].广西植物, 2022, 42(3): 460-469.
- [5] 王铁娟,杨 持,吕桂芬,等.中国北部六种沙蒿的地理替代规律及其主导生态因子[J].生态学报, 2005, 25(5): 1012-1018.
- [6] 周浙昆.中国栎属的起源演化及其扩散[J].云南植物学研究, 1992, 14(3): 227-236.
- [7] 岳 明.秦岭植物垂直带谱完整复杂[J].森林与人类, 2015(2): 76-81.
- [8] WAN P, ZHANG G Q, ZHAO Z H, et al. Short-term effects of different forest management methods on soil microbial communities of a natural *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Xiaolongshan, China[J]. Forests, 2019, 10(2): 161.
- [9] 甄学渊,郭 敏,胡晓静,等.秦巴山区陕南栎类生长特点及资源现状[J].西北植物学报, 2014, 34(10): 2101-2108.
- [10] 张百平,姚永慧,肖 飞,等.秦岭中部山地落叶阔叶林超级垂直带的发现与意义[J].地理学报, 2022, 77(9): 2236-2248.
- [11] 雷明德.陕西植被[M].北京:科学出版社, 1999.
- [12] 张百平,姚永慧.山体效应研究[M].北京:中国环境科学出版社, 2015.
- [13] 方精云,王襄平,沈泽昊,等.植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J].生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [14] 韩照祥,张文辉,山 仑,等.陕西地区栓皮栎种群统计特征的区域变异性研究[J].干旱区资源与环境, 2004, 18(3): 148-153.
- [15] 刘苗苗,邓正斌,李怀祥,等.五道峡自然保护区锐齿槲栎群落物种组成与群落特征研究[J].林业调查规划, 2023, 48(3): 53-58 + 213.
- [16] 郝少英.山西庞泉沟自然保护区辽东栎种群生命表研究[J].山西

- 林业科技, 2019, 48(1): 1-5 + 33.
- [17] 邱 婧, 韩安霞, 何春梅, 等. 秦岭优势乔木锐齿槲栎的空间分布格局及种内关联 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2035-2042.
- [18] 张金峰, 葛树森, 梁金花, 等. 长白山阔叶红松林红松种群年龄结构与数量动态特征 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(6): 667-677.
- [19] 张金峰, 葛树森, 梁金花, 等. 长白山阔叶红松林紫椴种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(13): 5381-5390.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] DEEVEY E S. Life tables for natural populations of animals [J]. Quarterly Review of Biology, 1947, 22(4): 283-314.
- [24] 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.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 3 版, 2000.
- [26] OMELKO A, UKHVATKINA O, ZHMERENETSKY A, *et al.* From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest [J]. Forest Ecology and Management, 2018, 411(1): 46-66.
- [27] 闫东锋, 马瑞婷, 杨庆培, 等. 间伐强度对栎类天然次生林幼苗更新的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(2): 187-192.
- [28] 黄 朗, 朱光玉, 康 立, 等. 湖南栎类天然次生林幼树更新特征及影响因子 [J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4900-4909.
- [29] 刘 雪. 秦岭主要栎类树种分化及生态遗传学研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [30] HARGREAVES A L, SAMIS K L, ECKERT C G. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range [J]. The American Naturalist, 2014, 183(2): 157-173.
- [31] SHIMADA T. Nutrient compositions of acorns and horse chestnuts in relation to seed-hoarding [J]. Ecological Research, 2001, 16(4): 803-808.
- [32] 刘 峰, 陈伟烈, 贺金生. 神农架地区锐齿槲栎种群结构与更新的研究 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 396-401.
- [33] 任学敏, 朱 雅, 陈兆进, 等. 太白山锐齿槲栎林乔木更新特征及其影响因子 [J]. 林业科学, 2019, 55(1): 11-21.
- [34] 郑维娜, 王孝安, 郭 华, 等. 微生境对辽东栎幼苗生长的影响 [J]. 干旱区研究, 2013, 30(6): 1049-1055.
- [35] 吴 敏, 张文辉, 周建云, 等. 不同分布区栓皮栎实生苗更新及其影响因子 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2106-2114.
- [36] 邓 磊, 张文辉, 何景峰, 等. 不同采伐强度对辽东栎林幼苗更新的影响 [J]. 西北林学院学报, 2011, 26(2): 160-166.
- [37] 彭 辉, 周红敏, 王宏翔, 等. 凤阳山常绿阔叶林优势种木荷的种群结构与动态 [J]. 林业科学研究, 2022, 35(3): 179-184.
- [38] 吴二焕, 李东海, 杨小波, 等. 海南苏铁种群结构与森林群落郁闭度的关系 [J]. 生物多样性, 2021, 29(11): 1461-1469.
- [39] 田 丽, 王孝安, 郭 华, 等. 黄土高原马栏林区辽东栎更新特性研究 [J]. 广西植物, 2007, 27(2): 191-196.
- [40] SVENSSON J S, JEGLUM J K. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 151(1-3): 67-79.
- [41] 谢立红, 黄庆阳, 曹宏杰, 等. 五大连池火山蒙古栎种群结构及动态特征 [J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(5): 960-970.
- [42] 何春梅, 李雨姗, 尹秋龙, 等. 秦岭皇冠暖温性落叶阔叶林优势树种的级组结构和数量特征 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(12): 1658-1667.
- [43] 薛文艳, 杨 斌, 张文辉, 等. 桥山林区麻栎种群不同发育阶段空间格局及关联性 [J]. 生态学报, 2017, 37(10): 3375-3384.
- [44] HOLEKSA J, SANIGA M, SZWAGRZYK J, *et al.* Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia [J]. European Journal of Forest Research, 2007, 126(2): 303-313.
- [45] 陈昊轩, 刘欣蕊, 孙天雨, 等. 太白山栎属树种叶片生态化学计量特征沿海拔梯度的变化规律 [J]. 生态学报, 2021, 41(11): 4503-4512.
- [46] MOOERS B H M, SILVERTON J. Introduction to plant population ecology [J]. Journal of Range Management, 1989, 42(3): 261.
- [47] 常文峰. 小陇山山门林区锐齿栎种群数量动态研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [48] BEALS E W. Vegetational change along altitudinal gradients: studies in Ethiopia show that discreteness of zonation varies with steepness of slope [J]. Science, 1969, 165(3897): 981-985.
- [49] 张百平. 中国南北过渡带研究的十大科学问题 [J]. 地理科学进展, 2019, 38(3): 305-311.
- [50] 姚成亮, 胡永春, 范新宇, 等. 木札岭世界地质公园优势种锐齿槲栎的种内关系和群落种间关系 [J]. 河南农业大学学报, 2019, 53(1): 56-63.
- [51] GUO Q F, KELT D A, SUN Z Y, *et al.* Global variation in elevational diversity patterns [J]. Scientific Reports, 2013, 3(1): 3007.
- [52] OJEDA F, MARANON N T, ARROYO J. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account [J]. Biodiversity and Conservation, 2000, 9(9): 1323-1343.
- [53] 唐志尧, 方精云, 张 玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释 [J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 115-122.
- [54] 黄睿智, 王 奇, 孙婧依, 等. 太白山南北坡栎类林物种组成与群落特征比较 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(8): 2055-2064.
- [55] 赵家乐. 秦岭和黄土高原基于水力性状的辽东栎群落构建机制 [D]. 西安: 西北大学, 2021.

Population Structure and Substitution Distribution Characteristics of Geographic Substitution *Quercus* Species on the Northern Slope of Taibai Mountain

HUANG Rui-zhi^{1,2,3}, WANG Qi^{1,2}, SUN Jing-yi^{1,2}, YANG Shao-wei^{1,2},
ZHAO Yi-pe^{1,2}, LIU Jian-feng^{1,2}, XIAO Wen-fa³

(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 2. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 3. Institute of Forest Ecology and Nature Conservation, Chinese Academy of Forestry, China 100091)

Abstract: [Objective] Deciduous *Quercus* spp. are key components of deciduous broadleaved forests and coniferous broad-leaved mixed forests in temperate and subtropical zones in China. The population structure and substitution distribution characteristics of three altitudinal substitution *Quercus* on the north slope of the Mts. Taibai in the middle part of the Mts. Qinling were investigated to address the potential mechanism on altitudinal substitution of woody species. [Method] The age structure, dynamics and changes in the importance value along the altitudinal gradient of the three *Quercus* species were analyzed. Static life tables, survival curves, and mortality and disappearance rate curves were plotted to assess the species' population characteristics and regeneration patterns. [Result] The altitudinal range and individual numbers of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* were higher than those of *Q. variabilis* and *Q. wutaishanica*. The population survival curves of the three *Quercus* species were similar to the Deevey-II type. As for the status of natural regeneration, the transformation of young trees to small trees was significantly hindered in *Q. aliena* var. *acutiserrata*, while seedling renewal in *Q. wutaishanica* was poor. The mortality (q_x) and vanish (K_x) curves of the three species followed similar trends, with medium- and large- diameter individuals increasing and then decreasing in the 2-8 age classes. High mortality rate of individuals with small diameter were identified as a destabilizing factor limiting the population development. In terms of community species diversity, the *Q. wutaishanica* community had higher α -diversity. The *quercus* populations were largely affected by hydrothermal conditions, with *Q. quercus* and *Q. wutaishanica* being particularly responsive to MAT and MAP. Future warming and drying climate may have a greater impact on *Q. variabilis* and *Q. wutaishanica*. [Conclusion] In the north slope of the Mts. Taibai, the altitudinal range and population size of *Q. aliena* var. *acutiserrata* are larger than those of *Q. variabilis* and *Q. wutaishanica*, and the latter exhibits certain "edge effect" characteristics. Given the significant reserves of middle age, future populations of the three *Quercus* species are expected to show an upward trend in the number of medium- and large-sized individuals. However, the low survival rate of young individuals may pose an instability factor for population regeneration and development. The distribution range of *Quercus* species may shift or change under the influence of intensified regional warming and drying in the future. This study contributes to understanding the dynamics of altitudinal distribution in woody species.

Keywords: *Quercus*; geographic substitution; population structure; climate change