

文章编号: 1000-5692(2002)02-0148-05

# 半天然杉阔混交林杉木及其伴生树种种群空间格局

曹光球<sup>1</sup>, 林思祖<sup>1</sup>, 曹子林<sup>1</sup>, 丁昞<sup>2</sup>

(1. 福建农林大学 林学院, 福建 南平 353001; 2. 福建省林业科学研究院, 福建 福州 350012)

**摘要:** 采用聚集强度各指标对福建省虎头山半天然杉阔混交林杉木及其伴生树种的种群空间格局进行分析。综合聚集强度各指标的结果表明: 不同立木级杉木及其伴生树种的种群空间分布基本呈聚集分布, 随着立木级的增大, 各种群扩散趋势越来越明显。其中杉木、米槠和少叶黄杞聚集强度表现为大→小的趋势, 拟赤杨和木荷聚集强度表现为大→小→大→小的趋势, 虎皮楠和丝栗栲聚集强度表现为小→大→小的趋势。低立木级阶段引起聚集分布的原因主要是环境作用, 高立木级阶段引起的树种聚集分布的原因主要是环境作用或自身聚集性。表2参13

**关键词:** 半天然混交林; 杉木; 伴生树种; 空间分布格局

**中图分类号:** S711 **文献标识码:** A

大面积杉木 *Cunninghamia lanceolata* 纯林连栽会导致地力衰退和自毒作用<sup>[1,2]</sup>。人们对半天然杉阔混交林的研究大都从生物多样性和生态位等方面进行, 至今对半天然杉阔混交林杉木空间分布格局未见报道<sup>[3,4]</sup>。本文采用聚集强度各指标, 对虎头山半天然杉阔混交林杉木及其伴生树种的不同立木级种群空间分布格局进行探讨, 为合理经营、改造和保护半天然杉阔混交林提供参考。

## 1 自然概况

虎头山位于福建省顺昌县, 26°39'~27°13'N, 117°13'~118°14'E, 年平均日照时数 1 719.8 h, 日均温≥10.0℃, 年均降水量为 1 696.9 mm, 平均湿度 82%, 年蒸发量 1 374.1 mm, 海拔 470~530 m。主坡为东向, 坡度 14.0°~37.5°。土壤为发育在绿色黑云母石英片岩上的山地黄红壤, 土层厚度 100 cm 以上, 疏松湿润。杉木林地前身为松杂木疏林地, 多苦竹 *Pleioblastus amurus*, 1919 年和 1923 年用杉木“火苗”插条造林, 林地曾间种小米 *Setaria italica*、芝麻 *Senamum indicum* 和山豆 *Vigna rudiata* 等, 造林第 2 年进行过补植, 幼林连续抚育 3 a, 此后没采取过任何经营措施。林下灌木主要有冬青 *Ilex purpurea*, 黄瑞木 *Adinandra millettii*, 乌饭 *Vaccinium bracteatum*, 山矾 *Symplocos sumuntia*, 盐肤木 *Rhus chinensis*, 杜茎山 *Maesa japonica* 等; 草本和蕨类主要有五节芒 *Mischanthus floridulus*, 芒萁 *Dicranopteris dichotoma*, 东方乌毛蕨 *Blechnum orientale*, 狗脊 *Woodwardia japonica*, 观音座莲 *Angiopteris fokiensis* 等。天然侵入的木荷 *Schima superba* 丝栗栲 *Castanopsis fargesii* 等已伸入杉木林层, 但大部分仍居杉木林冠之下, 形成第 2 亚层甚至第 3 亚层。

## 2 材料与方法

### 2.1 材料来源

收稿日期: 2001-09-24; 修回日期: 2002-01-11

基金项目: 福建省科学技术委员会资助项目(97-Z-219); 福建省自然科学基金资助项目(C88021)

作者简介: 曹光球(1974-), 男, 福建上杭人, 见习研究员, 硕士, 从事化学生态和森林培育研究。

按群落结构特点，随机设置 36 个样地，样方面积按 50 m<sup>2</sup> 作乔木每木调查<sup>[5]</sup>。每样方内取 4 个 2 m×2 m 小样方作灌木层植物种常规调查和 4 个 1 m×1 m 小样方作草本层植物种常规调查。

## 2 2 研究方法

2.2.1 立木级分级及伴生树种确定方法 按曲仲湘立木级的划分标准，依次把每一种群个体划分为 5 个立木级<sup>[6]</sup>。杉木伴生树种的确定是根据虎头山半天然杉阔混交林常规调查的数据，依据生态种组原理，采用模糊选择以及集对分析方法选择出来的杉木适宜伴生树种<sup>[7,8]</sup>。

2.2.2 空间格局测定方法 采用聚集强度各指标对虎头山半天然杉阔混交林杉木及其伴生树种不同立木级种群空间分布类型进行分析。具体计算方法和判断标准见表 1。

表 1 空间分布各种聚集度指标计算方法和测定标准

Table 1 Calculation method and test standard of the aggregated indices

指 标	扩散系数 $c$	负二项指数 $k$	扩散型系数 $i_0$	David 指标 $i$	Cassie 指标 $C_a$	平均拥挤度 $m^*$	聚块性指数 $m^*/m$	种群聚集均数 $\lambda$
计算方法	$c = \frac{s^2}{x}$	$k = \frac{x^2}{s^2 - x}$	$i_0 = n \frac{\sum x_i^2 - N}{N(N-1)}$	$i = \frac{s^2}{x} - 1$	$C_a = \frac{s^2 - \bar{x}}{x^2}$	$m^* = \bar{x} + (\frac{s^2}{x} - 1)$	$\frac{m^*}{x}$	$\lambda = \frac{\bar{x}}{2k} \times r$
判断标准	=1 随机分布 >1 聚集分布 <1 均匀分布	<8 聚集分布 >8 均匀分布	=1 随机分布 > 聚集分布 <1 均匀分布	=0 随机分布 >0 聚集分布 <0 均匀分布	=0 随机分布 >0 聚集分布 <0 均匀分布	=m 随机分布 >m 聚集分布 <m 均匀分布	=1 随机分布 >1 聚集分布 <1 均匀分布	<2 聚集可能是由于环境作用引起 >2 聚集性可能是由于环境作用或本身的聚集性引起

说明： $s^2$  为样本个体数方差； $x$  为样方平均个体数； $N$  为样方数； $r$  为具有自由度等于  $2k$  的  $\chi^2$  分布的函数

## 3 结果与分析

### 3.1 第 I 立木级杉木与伴生树种空间格局分析

从表 2 可以看出，第 I 立木级除杉木、木荷、少叶黄杞 *Engelhardtia terzelii*、虎皮楠 *Daphniphyllum oldhamii*、米槠 *Castanopsis carlesii* 和拟赤杨 *Alniphyllum fortunei* 等树种不存在外，综合丝栗栲的聚集强度各指标，均表明丝栗栲的空间格局呈聚集型分布。从种群聚集均数  $\lambda$  来看，丝栗栲的  $\lambda$  值为 0.436 9，这说明丝栗栲聚集分布主要是因为环境作用引起的。

### 3.2 第 II 立木级杉木与伴生树种空间格局分析

从表 2 可知，处于第 II 立木级的树种，杉木、木荷、少叶黄杞、丝栗栲、米槠和拟赤杨等树种的聚集强度各指标，表明此立木级树种的空间分布格局呈聚集型分布。综合虎皮楠聚集强度各指标，表明此立木级的空间分布格局呈均匀分布。从种群聚集均数  $\lambda$  来看，呈聚集分布的各树种其  $\lambda$  值均小于 2，引进聚集分布主要是因为环境因素引起的。

### 3.3 第 III 立木级杉木与伴生树种空间格局分析

从表 2 可以看出第 III 立木级的树种，除杉木在此立木级不存在外，丝栗栲、米槠和拟赤杨的聚集强度各指标均表明此立木级树种的空间分布格局呈聚集型分布；木荷、少叶黄杞和虎皮楠的聚集强度各指标说明此立木级树种的空间分布格局呈均匀分布。从种群聚集均数  $\lambda$  来看，呈聚集型分布的各树种其  $\lambda$  均小于 2，引进聚集分布主要是因为环境因素引起的。

### 3.4 第 IV 立木级杉木与伴生树种空间格局分析

表 2 可知，第 IV 立木级的树种，除少叶黄杞在此立木级不存在外，其余的树种如杉木、木荷、丝栗栲、虎皮楠、米槠以及拟赤杨等树种的聚集强度各指标总体上表明此立木级树种的空间格局都呈聚集型分布。从种群聚集均数  $\lambda$  来看，杉木的  $\lambda$  值大于 2 外，引起其聚集分布的原因主要是环境因素或本身聚集性因素，其余伴生树种  $\lambda$  值均小于 2，引起其聚集分布的原因则主要是环境因素。

### 3.5 第 V 立木级杉木与伴生树种空间格局分析

从表 2 可以看出第 V 立木级的树种，除木荷、少叶黄杞、虎皮楠、米槠和拟赤杨等树种不存在外，综合丝栗栲的聚集强度各指标，可推断出丝栗栲的空间格局呈均匀分布，杉木的聚集强度各指标

表明此立木级的杉木空间分布格局呈聚集性分布。从种群聚集均数  $\lambda$  来看, 杉木的  $\lambda$  值大于 2, 引起杉木聚集分布的原因是因为环境因素或本身聚集性因素引起的。

表 2 虎头山杉木及伴生树种空间分布动态

Table 2 Spatial pattern of Chinese fir and its associated species in Mount Hutuo

树种	立木级	平均数	方差	扩散型系数	David 指数	负二项指数	Cassie 指标	扩散系数	平均拥挤度	聚块性指数	种群聚集均数
杉木	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.1875	0.5273	12.8000	1.8125	0.1034	9.6667	2.8125	2.0000	10.6667	0.7203
	III	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	IV	2.3750	10.4219	2.4589	3.3882	0.7010	1.4266	4.3882	5.7632	2.4266	6.5077
	V	3.5625	20.7461	2.3748	4.8235	0.7386	1.3540	5.8235	8.3860	2.3540	5.2646
木荷	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.4062	0.5537	2.0513	0.3630	1.1192	0.8935	1.3630	0.7692	1.8935	1.0874
	III	0.1563	0.1318	0.0000	-0.1562	-1.0000	-1.0000	0.8438	0	0	0
	IV	0.4063	0.4912	1.6410	0.2091	1.9425	0.5148	1.2091	0.6154	1.5148	0.8130
	V	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
少叶黄杞	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.0938	0.1475	10.6667	0.5729	0.1636	6.1111	1.5729	0.6667	7.1111	0.3601
	III	0.0625	0.0586	0	-0.0625	-1.0000	-1.0000	0.9375	0	0	0
	IV	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	V	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
丝栗栲	I	0.1875	0.2148	2.1333	0.1458	1.2857	0.7778	1.1458	0.3333	1.7778	0.4369
	II	0.7500	1.1875	1.8551	0.5833	1.2857	0.7778	1.5833	1.3333	1.7778	1.7475
	III	0.5625	0.9336	2.3007	0.6597	0.8526	1.1728	1.6597	1.2222	2.1728	1.2672
	IV	0.6563	2.2256	4.8762	2.3914	0.2744	3.6440	3.3914	3.0476	1.6440	2.5210
	V	0.0625	0.0586	0	-0.0625	-1.0000	-1.0000	0.9375	0	0	0
虎皮楠	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.2813	0.2646	0.8889	-0.0590	4.7647	-0.2099	0.9410	0	0	0
	III	0.1250	0.1094	0	-0.1250	-1.0000	-1.0000	0.8750	0	0	0
	IV	0.2813	0.6396	6.2222	1.2743	0.2207	4.5309	2.2743	1.5556	5.5309	1.0804
	V	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
米槠	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.4063	1.5537	8.6154	2.8245	0.1438	6.9527	3.8245	3.2308	7.9527	1.5606
	III	0.2188	0.3584	4.5714	0.6384	0.3427	2.9184	1.6384	0.8571	3.9184	0.8403
	IV	0.1875	0.2773	4.2667	0.4792	0.3913	2.5556	1.4792	0.6667	3.5556	0.7203
	V	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
拟赤杨	I	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺
	II	0.2813	0.5146	4.4444	0.8299	0.3389	2.9506	1.8299	1.1111	3.9506	1.0804
	III	0.3750	1.2344	7.7576	2.2917	0.1636	6.1111	3.2917	2.6667	7.1111	1.4406
	IV	0.0938	0.1475	10.6667	0.5729	0.1636	6.1111	1.5729	0.6667	6.3054	0.3601
	V	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺	缺

说明: “缺”表示在样地内此立木级树种不存在; “0”表示计算结果数据小于 0.00005

#### 4 小结与讨论

综合聚集强度各指标可看出, 虎头山半天然杉阔混交林中, 杉木及其伴生树种种群空间格局随立木级的变化趋势不一。杉木、米槠和少叶黄杞的聚集强度表现为随着立木级增大, 其聚集强度逐渐减弱, 少叶黄杞在高立木级阶段呈均匀分布; 拟赤杨和木荷聚集强度表现为大→小→大→小, 木荷在第 II 级立木级呈均匀分布; 虎皮楠和丝栗栲聚集强度表现小→大→小, 虎皮楠在低立木级呈均匀分布。从总体上看, 杉木及其伴生树种表现为在低立木级阶段的聚集性强度较大, 随着林木的生长, 在高立木级阶段聚集性强度逐渐减弱, 但基本上呈聚集分布, 这说明群落中杉木及其伴生树种种群的分布型变

化小。

在本研究中, 杉木种群是由人工营造的, 但由于杉木幼苗喜光且不耐荫, 在林下更新困难, 长期的自然演替过程中有被阔叶树种取代的趋向, 从研究结果也可看出在低立木级的杉木分布较少。杉木第 II 立木级呈聚集分布, 主要是由于在某一时期林木枯死后形成林窗, 这种刚形成的林窗林下植被较少, 光照较强, 而且杉木种子能充分接触土壤, 这样就为杉木天然下种更新提供了较佳的生态环境条件。处于第 IV 和第 V 立木级的杉木, 由于长期的自然分化、种间及种内竞争以及人为干扰等因素, 导致某个地段的杉木自然枯死以及被砍伐, 从而造成杉木的空间分布格局由原来的均匀分布演变成聚集分布。

伴生树种聚集强度出现各种变化趋势, 究其原因, 是与伴生树种的生物学、生态学特征和环境综合作用密不可分的。在幼苗阶段, 地形变化和生境差异导致形成的幼苗分配不均匀, 生长的非均匀和斑块有利于个体生存的倾向, 即幼苗阶段出现较高强度的聚集现象。在幼苗向幼树转化过程中, 各个种群幼苗之间竞争比较缓和, 所以使林内分布的幼树依然保持较高强度聚集分布。由幼树向小树以及大树转化过程中, 由于林木生长需要充分的光照和必要的营养物质, 势必造成种内以及种间竞争的加剧。正是由于这种环境筛的强度过滤, 使同一种群内的个体间出现分化, 产生自然稀疏, 因此种群聚集强度愈来愈小, 出现大树为均匀分布。值得一提的是, 种间竞争可以使一个种群由聚集强度较高向聚集强度较低转变, 同时也可以使一个种群由均匀分布向低强度聚集分布转变, 因而产生了虎皮楠、丝栗栲、拟赤杨和木荷的种群空间分布格局。

半天然杉阔混交林中杉木与伴生树种种群之间能保持较长时期的聚集分布, 这与杉木与伴生树种种群之间出现的生态位的分离有一定的关联。杉木与伴生树种混交形成复层林, 这种在地上部分的生态分离不仅不会造成杉木和混交树种对光照的竞争, 而且有利于整个群落对光照的利用。在地下部分, 混交林分根系成层分布, 从而在吸收营养空间上也形成生态位的分离。正是由于这种地上和地下营养空间生态位的分离, 使得杉木与伴生树种种群之间竞争较缓, 杉木与混交树种形成共优群落。

此外, 在自然生态系统中, 影响植物群落的种间结构构成的诸多因素中, 化感作用是一个不容忽视的因素<sup>[9, 10]</sup>。杉木与伴生树种各种群之间能较长期保持聚集状态, 这也与杉木和主要伴生树种之间的良好化感作用有一定的关系<sup>[11, 12]</sup>。

调查的虎头山半天然杉阔混交林是杉木人工林经 80 a 的自然演替形成的群落。从表 2 中可以看出在低立木级阶段, 杉木及其部分伴生树种残缺不全, 这是由于树种的生物学和生态学特性、林内光照、林内温度以及动物啃食作用等综合引起的。如杉木种子萌发需一定的光照条件, 而杉阔混交林林内光照不足, 不能提供杉木种子萌发所需的光照条件, 故杉木难以在林内自然更新; 在高立木级阶段, 伴生树种也残缺不全, 这说明针阔混交林向常绿阔叶林演替需一段较长的时间。在经营半天然杉阔混交林时, 应采取相应的人为干扰, 调节种间关系, 可采取择伐和种子库保护等措施, 增加林内光照, 合理开发利用天然更新的伴生树种的幼苗幼库<sup>[13]</sup>, 从而使杉阔混交林朝着稳定的群落发展。

## 参考文献:

- [1] 盛炜彤. 人工林地力衰退研究[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1992. 243—250.
- [2] 林思祖, 黄世国, 曹光球, 等. 杉木自毒作用的研究[J]. 应用生态学报, 1999, (6): 661—664.
- [3] 黄世国, 林思祖, 林云珠. 武夷山杉阔混交林种群生态位特征[J]. 福建林学院学报, 2001, 21(2): 149—152.
- [4] 黄世国, 林思祖, 曹光球, 等. 不同生境中杉阔混交林物种多样性特征初步研究[J]. 生物多样性, 2001, 9(2): 162—167.
- [5] 王伯荪. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究( I ) 种间联结测试的探讨与修正[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 342—346.
- [6] 曲仲湘. 植物生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1982. 102—118.
- [7] 林思祖, 刘玉宝, 王大友, 等. 不同立地类型组杉木适宜伴生树种的模糊选择[J]. 福建林学院学报, 2000, 20(2): 97—100.
- [8] 黄世国, 林思祖, 洪伟, 等. 集对分析在伴生树种选择上的应用[J]. 福建林学院学报, 2001, 21(1): 45—48.
- [9] Putnam A R. Allelopathy [J]. *Chem*, 1985, 33: 1—8.
- [10] Horsley S B. Allelopathy in forest ecology system [J]. *Can J For Res*, 1977, 7: 205—216.
- [11] 黄志群, 林思祖, 曹光球, 毛竹、苦槠水浸液对杉木种子发芽的效应[J]. 福建林学院学报, 1999, 19(3): 249—252.

- [12] 刘雁, 林思祖, 曹光球, 等. 杉木及其伴生树种化感物质的分离与生物测定[J]. 福建林学院学报, 2001, 21(3): 268-271.
- [13] 林思祖, 黄世国. 论中国南方近自然混交林营造[J]. 世界林业研究, 2001, 14(2): 73-78.

## Spatial distribution pattern of Chinese fir and its associated tree species in Mount Hutuo

CAO Guang-qiu<sup>1</sup>, LIN Si-zu<sup>1</sup>, CAO Zi-lin<sup>1</sup>, DING Bi<sup>2</sup>

(1. Faculty of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Nanping 353001, Fujian, China; 2. Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350012, Fujian, China)

**Abstract:** The spatial distribution pattern of *Cunninghamia lanceolata* (Chinese fir) and its associated tree species in Mount Hutou were analyzed using different indices of aggregated intensity. The result showed that spatial distribution pattern of different tree class of Chinese fir and its associated tree species were aggregation distribution basically, the more large of tree class, the more apparent the dispersion of different populations. The aggregated intensity of *Cunninghamia lanceolata*, *Castanopsis carlesii* and *Engelhardtia ferzeli* were presented from bigness to smallness, *Alniphyllum fortunei* and *Shima superba* presented from bigness, smallness, bigness and to smallness, *Daphniphyllum oldhamii* and *Castanopsis fargesii* presented from smallness, bigness and to smallness. The main reason of aggregation distribution in low tree class was environment, the main reason of aggregation distribution in high tree class was environment or aggregation nature of itself.

**Key words:** semi-natural mixed forest; *Cunninghamia lanceolata* (Chinese fir); associated tree species; spatial distribution pattern