

天目山常绿阔叶林优势种群竞争的数量关系

江挺^{1,2}, 汤孟平²

(1. 浙江省嘉兴市南湖区农业经济局, 浙江 嘉兴 314051; 2. 浙江林学院 环境科技学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 采用相邻网格法调查获取数据, 应用优势度分析法, 确定 3 个常绿阔叶林优势种群, 占总株数的 71.6%, 占总胸高断面积的 44.6%。利用 Hegyi 简单竞争指数研究优势种群竞争的方法, 分析了天目山国家级自然保护区内的常绿阔叶林优势种群在群落中的竞争状况。结果表明: 100 m × 100 m 样地内, 胸径在 5 cm 以上的优势种群间存在较剧烈竞争, 常绿阔叶优势种群 > 非常绿阔叶优势种群。常绿阔叶优势种群的竞争更为显著, 其种内竞争强度大小为: 细叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinaefolia* > 青冈 *Cyclobalanopsis glauca* > 短尾柯 *Lithocarpus brevipendulus*; 种间竞争强度大小为: 细叶青冈 > 青冈 > 短尾柯; 以任一常绿阔叶优势种群为对象木时, 均有种内竞争 > 种间竞争。竞争指数与对象木胸径大小符合幂函数关系, 并达到显著水平, 优势种群种内、种间的竞争强度随着对象木胸径的增大而下降, 并维持在较低的水平。当对象木胸径达到 20 cm 后, 竞争强度变化不大。图 1 表 3 参 15

关键词: 森林生态学; 常绿阔叶林; 优势种群; 竞争指数; 种内竞争; 种间竞争; 天目山

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1000-5692(2008)04-0444-07

Quantitative relationships with competition of dominant tree populations in an evergreen broad-leaved forest on Mount Tianmu

JIANG Ting^{1,2}, TANG Meng-ping²

(1. Agricultural Economic Bureau of South Lake Region, Jiaxing 314051, Zhejiang, China; 2. School of Environmental Sciences and Technology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Adjacent grid points were used to obtain data for an analysis of dominant degree. Then, with a plot size of 100 m × 100 m, Hegyi's competition index model for individual trees was used to determine competition within dominant tree populations in an evergreen broad-leaved forest of National Nature Reserve of Mount Tianmu. We investigate trees greater than 5 cm diameter at breast-height (DBH), and determine the species and individual number. Results showed that there were 1 794 trees greater than 5 cm DBH, 82 species. From the analysis of dominant degrees showed it contained 8 dominant tree species which were 1 074 individuals in all, *Cyclobalanopsis myrsinaefolia*, *Cyclobalanopsis glauca*, and *Liquidambar formosana* of evergreen broad-leaved trees, and *Liquidambar formosana*, *Cunninghamia lanceolata*, *Quercus fabri*, *Torreya grandis*, and *Pistacia chinensis* of non-evergreen broad-leaved trees. The three evergreen broad-leaved dominant populations, had a total plant number of about 71.6% and a total basal area at breast-height of about 44.6%. In the plot, for trees greater than 5 cm DBH, competition among the 8 dominant populations revealed great competition, and an evergreen broad-leaved populations exhibited greater competition than non-broad-leaved populations. Competition in evergreen broad-leaved dominant populations for intraspecies and interspecies had an intensity order of *C. myrsinaefolia* > *C. glauca* > *L. formosana* with the interspecies competition greater than intraspecies. Competition intensity and DBH of a tree had an expo-

收稿日期: 2007-06-06; 修回日期: 2007-12-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30471390); 浙江省自然科学基金资助项目(Y305261); 浙江林学院科学研究发展基金资助项目(2006FR20); 浙江省教育厅资助项目(yb06074)

作者简介: 江挺, 助理工程师, 从事森林生态学研究。E-mail: xilihutu12@163.com。通信作者: 汤孟平, 教授, 博士, 从事森林经理学研究。E-mail: goodtmp@yahoo.com.cn

ponential relationship ($P < 0.01$) by regression analysis. Competition intensity of a dominant tree population decreased when tree DBH increased. When tree DBH reached 20 cm, the change range of competition intensity was narrow. Therefore, we can adjust the community structure and succession courses for evergreen broad-leaved forest according to this characteristic for effective protection and sustainable management. [Ch, 1 fig. 3 tab. 15 ref.]

Key words: forest ecology; evergreen broad-leaved forest; dominant population; competition index; intraspecific competition; interspecific competition; Mount Tianmu

竞争是塑造植物形态、生活史以及植物群落结构和动态的主要动力之一^[1], 在生态学中一直是研究的热点之一^[2-6]。一般是指 2 个以上有机体在所需的环境资源或能量不足的情况下, 因争夺某种必需的资源或有限空间而发生的相互关系。竞争的结果往往是一个有机体阻碍了其他有机体的正常生长和发育^[7], 从而产生植物个体在生长发育上的差异。对常绿阔叶林竞争的研究是亚热带地区环境治理、生物多样性保护和维持的基础^[8-10]。进一步研究常绿阔叶林优势种群竞争, 对阐明常绿阔叶林种群生态特性、群落形成及其稳定性与演替规律等都具有重要意义^[11]。本研究旨在通过对浙江天目山国家级自然保护区内的常绿阔叶林优势种群进行竞争研究, 正确认识这些种群在常绿阔叶林中的地位和作用, 以便深入研究亚热带常绿阔叶林的群落结构及演替进程, 为常绿阔叶林的保护和可持续经营提供参考依据。

1 研究地区和方法

1.1 研究地区概况

天目山国家级自然保护区位于浙江省西北部临安市境内, 地理位置为 30°18'30" ~ 30°24'55" N, 119°23'47" ~ 119°28'27" E。地处中亚热带北缘向北亚热带的过渡地带, 年平均气温为 8.8 ~ 14.8 °C, 最冷月平均气温 -2.6 ~ 3.4 °C, 极端最低气温 -20.2 °C, 最热月平均气温 19.9 ~ 28.1 °C, 极端最高气温 38.2 °C; 10 °C 积温 2 500 ~ 5 100 °C; 无霜期 209 ~ 235 d; 年均降水量 1 390 ~ 1 870 mm; 土壤以红壤、黄壤、棕黄壤为主。依据植物群落的种类组成、外貌结构和生态地理分布, 可分成以下植被类型和群系组: 常绿阔叶林(海拔 870 m 以下都有分布), 常绿、落叶阔叶混交林(海拔 850 ~ 1 110 m), 落叶阔叶林(海拔 1 110 ~ 1 380 m), 落叶矮林(海拔 1 380 m 以上), 竹林(海拔 350 ~ 900 m)。常绿阔叶林是天目山地带性植被^[12]。

1.2 调查方法

踏查全林分, 选定有代表性的地段设置样地。野外调查采用相邻网格(或格子)调查法, 把面积 100 m × 100 m 样地分割成 10 m × 10 m 的网格, 以每个网格为调查单元。用全站仪围测样地边界, 每隔 10 m 定边桩, 测定边桩基部 x, y, z 坐标, 填写样地边界测量表。

对每个样方(网格)进行每木检尺, 将所有胸径 ≥ 5 cm 的树木编号, 并记录网格号、树号、树种、胸径、树高、枝下高和冠幅等测树因子, 用全站仪测定每棵树木的 x, y, z 坐标, 并将上述调查因子的数据分别输入计算机中。

1.3 数据分析方法

群落的优势种采用优势度分析法确定^[13]。公式如下:

$$d = \frac{1}{N} \left\{ \sum_T (x_i - \bar{x})^2 + \sum_U x_j^2 \right\} \quad (1)$$

式(1)中: x_i 为前位树种(T)的相对基部面积(relative basal area, RBA), \bar{x} 为以优势种数量确定的优势种理想百分比, x_j 为剩余种(U)的百分比, N 为总种数。如果群落只有一个优势种, 则优势种的理想百分比为 100%。如果有 2 个优势种, 则它们的理想百分比为 50%, 如果有 3 个优势种, 则理想百分比为 33.3%, 依次类推, 分别计算 d 值。当 d 为最小值时前位种的种数(T)即为群落优势种数。计算时, 基部面积可以是树干基部断面积, 也可以是胸高断面积。本文采用胸高断面积。

优势种群的竞争指数:

$$I_{ci} = \sum_{j=1}^n (D_j/D_i) \times (1/L_{ij}), I_c = \sum_{i=1}^n I_{ci} \quad (2)$$

式(2)中: I_c 为某优势种群的竞争指数, 其值越大, 竞争越激烈; I_{ci} 为第 i 株对象木的竞争指数; D_i 为对象木 i 的胸径; D_j 为竞争木 j 的胸径; L_{ij} 为对象木 i 与竞争木 j 的距离; n 为第 i 株对象木周围的竞争木株数; N 为某优势种群的对象木株数。

1.4 竞争影响范围与边缘校正

竞争影响范围根据树冠的接触和遮阳状况而定, 因为植物个体越大, 受影响和竞争的范围越大。一般认为, 竞争影响范围由实际观测到林木间树冠交叉或重叠确定^[14]。常绿阔叶林中竞争木(胸径 5 cm) 种类较多, 竞争木株数也较多, 此次调查的树冠半径一般为 3 ~ 6 m, 因此采用半径为 6 m 的样圆, 计算结果较为合理。

当对象木 i 到最近邻体的距离大于它到样地边界的最近距离时需要进行边缘校正。本研究采用八邻域边缘校正。调查样地为 100 m × 100 m, 所有的对象木分布在该样地内。当选取的对象木靠近样地边缘时, 竞争木范围是根据坐标平移的办法来分别确定与原样地相邻、面积相等的 8 块样地, 形成 300 m × 300 m 的大样地。

2 结果与分析

2.1 优势种群确定

根据调查结果进行统计, 样地内胸径 5 cm 以上的林木共计 1 794 株 82 种, 因此, 常绿阔叶林结构复杂多样。本文采用 Ohsawa 优势度分析法确定群落的优势种群。表 1 为该常绿阔叶林的植物种群组成情况, 及部分优势种群计算数据。

表 1 群落优势种组成

Table 1 The dominant tree species of community

优势种	株数	百分比/%	胸高断面积/cm ²	百分比/%	相对基部面积/%
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	402	37.4	43 647.63	21.0	13.069 8
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	182	16.9	23 066.71	11.1	6.907 1
短尾柯 <i>Lithocarpus brevicaudatus</i>	186	17.3	25 324.04	12.2	7.583 0
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	51	4.7	31 956.04	15.4	9.568 9
白栎 <i>Quercus fabri</i>	69	6.4	22 279.46	10.7	6.671 4
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	42	3.9	23 681.79	11.4	7.091 3
榿树 <i>Torreya grandis</i>	95	8.8	18 927.36	9.1	5.667 6
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	47	4.4	18 876.07	9.1	5.652 3

2.2 常绿阔叶林优势种群种内种间的竞争

2.2.1 常绿阔叶林优势种群胸径及胸高断面积 本次共调查了 1 794 株胸径 5 cm 以上的树木, 并通过统计分析, 得到优势种群林木 1 074 株, 其中常绿阔叶优势种群(细叶青冈, 短尾柯和青冈) 林木 770 株, 占总株数的 71.6%, 其胸高断面积占总数的 44.6%; 其他非常绿阔叶优势种群林木 304 株, 占总株数的 28.4%, 其胸高断面积占总数的 55.4%(表 1)。总体来说, 常绿阔叶优势种群的植株个体普遍相对较小, 而非非常绿阔叶优势种群个体相对较大。因此, 常绿阔叶优势种群个体受外界的竞争压力相对较大。

2.2.2 常绿阔叶林优势种群种内及种间竞争 植物物种之间的竞争能力决定于该种的生态习性和生态幅度, 以及其在生态系统的生态位^[15]。一般情况下, 生态习性相近的种群, 种间竞争比较激烈。而当一个物种处于最适生态位时, 其在生态系统中占有主导地位, 竞争能力最强, 反之则竞争较弱。在由

优势种群组成的生物群落中, 所有常绿阔叶优势种群的总竞争指数(9 620.51) 大于所有非常绿阔叶优势种群的总竞争指数(2 430.22)。本次研究中, 非常绿阔叶优势种群的林木胸径比常绿阔叶优势种群大得多, 在一定范围内, 资源和生存空间竞争中占据绝对的优势。因此, 常绿阔叶优势种群受到较大的竞争压力。通常, 种内个体具有相同的生态需求, 因而常表现出较强的种内竞争。不同种群内的竞争强度存在较大的差异(表 2), 调查区域的常绿阔叶林优势种群种内竞争比种间竞争激烈, 种内竞争强度大小的顺序为: 细叶青冈 > 青冈 > 短尾柯。这是由于所研究的 3 个常绿阔叶优势种群属壳斗科 Fagaceae 植物, 该类植物的种子均较大而重, 一般集中分布在大树的附近, 形成集群分布。细叶青冈的数量明显多于其他优势种群, 且 3 个种群的平均胸径较为接近(短尾柯 136.15 cm², 青冈 130.12 cm², 细叶青冈 108.58 cm²), 故在一定区域的生境内, 种群内竞争比其他优势种群更激烈。一般地, 植物的胸径越小, 受到总的竞争强度越大; 反之, 胸径越大, 所受到总的竞争强度越小。研究中以各常绿阔叶优势种群分别作为对象木时, 种间竞争的强度大小为: 细叶青冈 > 青冈 > 短尾柯。根据公式(2), 竞争木确定不变时, D_i 增加, 林木的种间竞争则有所缓和。细叶青冈单木的平均胸高断面面积比青冈和短尾柯要小, 故其受到周围林木的竞争压力较大。以细叶青冈为对象木时, 竞争强度为: 细叶青冈 > 短尾柯 > 青冈; 以短尾柯为对象木时, 竞争强度为: 短尾柯 > 细叶青冈 > 青冈; 以青冈为对象木时, 竞争强度为: 青冈 > 细叶青冈 > 短尾柯。因此, 可以认为: 以任一常绿阔叶优势种群为对象木时, 种内竞争指数 > 种间竞争指数。同一种群的不同个体生态习性和生态幅度相近, 对资源和生存空间的需求相似, 故比种群之间竞争激烈。即使是 2 个常绿阔叶优势种群 A 和 B 之间, 在以 A 为对象木(B 为竞争木) 或者以 B 为对象木(A 为竞争木) 时, 2 个竞争指数之间也存在较大的差异, 这可能与种群的密度、年龄和分布格局等有一定的关系。

表 2 常绿阔叶林优势种群种内种间的竞争指数

Table 2 The competition index of intraspecific and interspecific competition for dominant population of broad-leaved evergreen forest

对象木	竞争木竞争指数							
	细叶青冈	短尾柯	青冈	杉木	枫香	白栎	榿树	黄连木
细叶青冈	2 723.01	386.75	272.60	255.38	390.24	250.68	224.30	273.75
短尾柯	225.13	1 277.69	126.16	120.30	56.10	202.85	68.62	83.52
青冈	291.57	156.05	1 882.79	41.95	37.70	115.53	86.19	71.66
杉木	44.96	22.03	16.42	228.83	12.71	9.87	26.10	5.07
枫香	35.12	16.64	11.07	10.36	108.79	4.17	11.04	8.45
白栎	100.92	58.94	73.05	20.04	22.38	303.49	27.34	6.48
榿树	189.73	75.64	65.65	76.19	54.17	25.54	222.26	19.18
黄连木	39.17	28.78	28.05	5.57	10.24	5.11	4.64	396.06

2.3 竞争指数与对象木个体大小的关系

林木的竞争能力受多种因素制约, 除了取决于生态需求外, 如植株个体大小、植株生长速度、不同发育阶段、个体生活力的高低和周围植株个体对它的影响等都会影响其竞争能力, 其中对象木个体大小对竞争能力影响很大。为探讨个体大小与竞争能力的关系, 本文将对象木所受到的竞争强度与其胸径大小进行回归分析, 通过几种数学模型比较, 发现两者的关系更近似地服从幂函数关系(表 3)。即:

$$I_{ij} = AD_i^B \quad (3)$$

式(3)中: I_{ij} 为竞争指数, D_i 为对象木胸径, A 和 B 为模型参数。模拟结果见表 3。

经检验, 相关系数(R)均达到极显著水平, 表明竞争指数与对象木胸径之间存在着幂函数关系。所有模型的次幂均为负值表明: 对象木的胸径越大, 种内与种间的竞争指数越小。也就是说, 对象木的个体越大, 其附近一定范围内生长的竞争木就少, 竞争木对对象木竞争的能力就弱。

表3 竞争指数与对象木大小的回归模型

Table 3 The regressing model between the competition index and the based diameter of objective tree

对象木	株数	模型	R	R _{0.01}	显著性
细叶青冈	398	$y = 45.359 0 x^{1.231 3}$	0.464	0.148	**
	286	$y = 8.673 3 x^{1.091 2}$	0.535	0.181	**
	242	$y = 3.608 2 x^{0.783 4}$	0.378	0.181	**
	402	$y = 87.247 0 x^{1.107 5}$	0.610	0.128	**
短尾柯	173	$y = 17.308 0 x^{0.840 2}$	0.253	0.208	**
	159	$y = 5.648 2 x^{0.767 0}$	0.359	0.208	**
	121	$y = 4.059 4 x^{0.812 3}$	0.354	0.254	**
	186	$y = 72.875 0 x^{0.999 0}$	0.470	0.208	**
青冈	158	$y = 35.746 0 x^{0.887 8}$	0.276	0.208	**
	154	$y = 25.661 0 x^{1.420 7}$	0.579	0.208	**
	136	$y = 10.600 0 x^{1.170 8}$	0.583	0.228	**
	182	$y = 79.422 0 x^{0.962 7}$	0.460	0.208	**
所有常绿阔叶对象木	720	$y = 26.625 0 x^{1.223 4}$	0.556	0.115	**
	770	$y = 78.751 0 x^{1.028 1}$	0.534	0.115	**
所有非常绿阔叶对象木	303	$y = 30.762 0 x^{1.083 8}$	0.703	0.148	**
	304	$y = 62.081 0 x^{0.950 8}$	0.588	0.148	**

一般情况下, 林木竞争能力取决于该物种的生态习性以及生态幅度, 另外, 林木生长速度、不同发育阶段也影响其竞争能力。从图 1 可以看出, 常绿阔叶优势种群种内、种间竞争强度随着对象木个体的增大而下降。当对象木胸径达到 20 cm 后, 竞争强度变化不大。因此, 可以根据这一特性, 调整常绿阔叶林的群落结构及演替进程, 充分发挥生态系统的整体功能, 实现常绿阔叶林的有效保护和可持续经营。

3 结论

采用 Hegyi 单木竞争指数模型分析常绿阔叶林种内和种间竞争强度。结果表明: 优势种群间存在较剧烈竞争, 常绿阔叶优势种群竞争 > 非常绿阔叶优势种群竞争。常绿阔叶优势种群的竞争更为显著, 其种内竞争强度大小为: 细叶青冈 > 青冈 > 短尾柯; 种间竞争强度大小为: 细叶青冈 > 青冈 > 短尾柯。以任一常绿阔叶优势种群为对象木时, 种内竞争 > 种间竞争。

从对象木所受到的竞争强度与胸径大小的回归分析结果来看, 相关系数均达到极显著水平, 表明竞争指数与对象木胸径之间存在着幂函数关系, 可以较好地反映两者之间的关系。结果表明, 常绿阔叶优势种群种内和种间竞争强度随着对象木个体的增大而下降。当对象木胸径达到 20 cm 后, 竞争强度变化不大; 胸径越大, 种间竞争强度与种内竞争强度的差异越不明显。

4 讨论

Hegyi 简单竞争指数主要应用于纯林, 在很大程度上代表林木间地上部分竞争的数量指标, 而实际上天然林中不同树种地上和地下部分的空间、资源的竞争能力不尽相同, 因此, 仅用地上部分的测树因子构成的竞争指数存在不足之处, 结合地上林冠分布会更加合理, 这值得进一步探索。

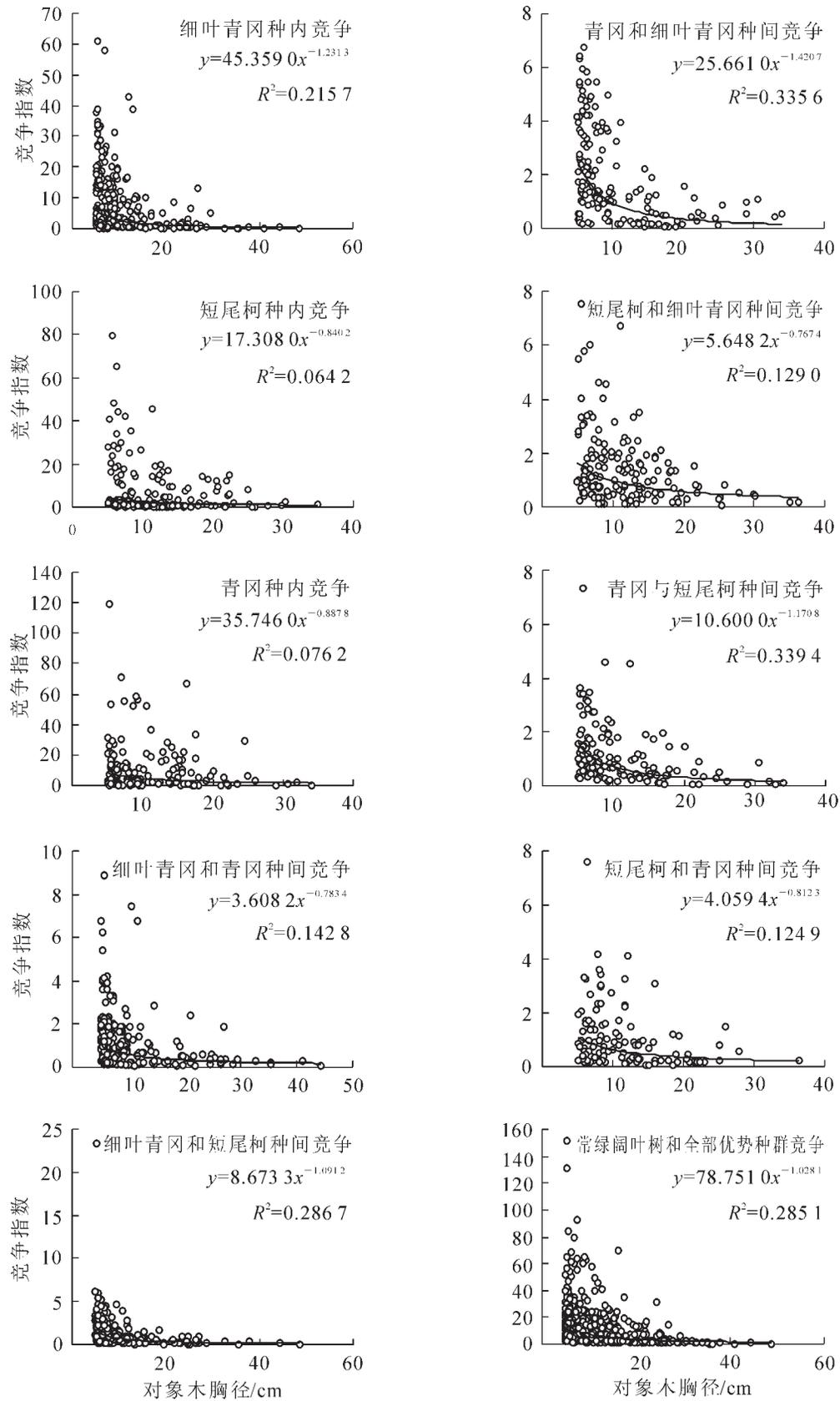


图 1 常绿阔叶林优势种群竞争指数与对象木胸径幂函数关系

Figure 1 The relationship between the competition intensity and the DBH of broad-leaved evergreen forest dominant populations meets exponential function

地上和地下竞争影响是一个比较复杂的问题,主要是林木间地下竞争要考虑的因素较多,如根系分布深度、宽度及重叠度等,这些因素在现实林分中很难测定。

为保护和持续利用常绿阔叶天然林资源,充分发挥该生态系统的整体功能,降低针叶树对常绿阔叶树的竞争强度,形成稳定的混交林生态系统,这样可逐步恢复天然常绿阔叶林植被。

致谢: 在外业调查中,得到天目山国家级自然保护区管理局的大力支持,在此表示衷心感谢。

参考文献:

- [1] 王政权, 吴巩固, 王军邦. 利用竞争指数评价水曲柳落叶松种内种间空间竞争关系[J]. 应用生态学报, 2000, 11 (5): 641 - 645.
- [2] ALEXANDRA W, PETER J. Indices of plant competition[J]. J Ecol, 2003, 91: 707 - 720.
- [3] CHARLES D C, PHILIP T L, DAVE C. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding[J]. Can J For Res, 2004, 34: 778 - 787.
- [4] 金则新, 周荣满. 木荷种内与种间竞争的数量关系[J]. 浙江林学院学报, 2003, 20 (3): 259 - 263.
- [5] 金则新, 朱小燕, 林恒琴. 浙江天台山甜槠种内种间竞争研究[J]. 生态学杂志, 2004, 23 (2): 22 - 25.
- [6] 张池, 黄忠良, 李炯, 等. 黄果厚壳桂种内与种间竞争的数量关系[J]. 应用生态学报, 2006, 17 (1): 22 - 26.
- [7] 邹春静, 韩士杰, 张军辉. 阔叶红松林树种间竞争关系及其营林意义[J]. 生态学杂志, 2001, 20 (4): 35 - 38.
- [8] 张思玉, 郑世群. 笔架山常绿阔叶林优势种群种内种间竞争的数量研究[J]. 林业科学, 2001, 37 (1): 185 - 188.
- [9] 曹永慧, 萧江华, 陈双林, 等. 竹阔混交林中阔叶树对毛竹生长的影响及竞争关系[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23 (1): 35 - 40.
- [10] 包维楷, 刘照光, 刘朝禄, 等. 亚热带常绿阔叶林主要乔木种群自然恢复 15 年来的变化[J]. 林业科学, 2001, 37 (1): 7 - 14.
- [11] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J]. 植物生态学报, 2001, 28 (3): 376 - 384.
- [12] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 等. 天目山常绿阔叶林群落最小取样面积与物种多样性[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23 (4): 357 - 361.
- [13] OHSAWA M. Difference of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji[J]. Vegetatio, 1984, 57: 15 - 52.
- [14] 林武星, 叶功富, 徐俊森, 等. 木麻黄-湿地松人工混交林中树木个体生长的竞争效应模型[J]. 林业科学, 2003, 39 (1): 42 - 46.
- [15] 廖宝文, 李玫, 郑松发, 等. 外来种无瓣海桑种内、种间竞争关系研究[J]. 林业科学研究, 2003, 16 (4): 418 - 422.