

中亚热带檫树群落种间竞争及其种群密度调节的研究*

程煜 洪伟** 吴承祯 封磊 王新功

(福建农林大学森林生态研究所 福州 350002)

摘要 研究中亚热带檫树群落种间竞争关系结果表明,平衡时檫树与其主要伴生树种光皮桦、丝栗栲重要值分别占80.64%、12.47%和6.89%,呈共优状态但分布极不均匀。利用自疏模型并经改进单纯形法最优拟合求得檫树种群密度效应模型,且拟合结果达显著水平,反映出檫树种群自疏过程密度调节规律。

关键词 檫树种群 种间竞争 种群密度 伴生树种 自疏模型

Study on the inter-species competition of *Sassafras tsumu* community in the mid-subtropics and the population density adjustment. CHENG Yu, HONG Wei, WU Cheng-Zhen, FENG Lei, WANG Xin-Gong (Institute of Forest Ecology, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002), *CJEA*, 2004, 12(4): 163~166

Abstract The inter-species competition of *Sassafras tsumu* community in the mid-subtropics is studied. The results show that in a steady state, the important percentages of *Sassafras tsumu* and its main associated species—*Betula luminifera* and *Castanopsis fargesii* are 80.64%, 12.47%, and 6.89%, respectively. They share the environment resources in a good state, but the distribution is uneven. The density effective model is given by using the self-thinning model and adjusting the optimum adaption, the simulate result is good, reflecting the natural thinning of *Sassafras tsumu* Hemsl population more accurately.

Key words *Sassafras tsumu* population, Inter-species competition, Population density, Associated species, Self-thinning model

檫树(*Sassafras tsumu*)是我国南方诸省用材和绿化树种,也是重要特种用材树种^[1],主要分布长江以南13省区内海拔高度<800m的山区。本研究建立了檫树及其伴生树种的竞争模型和种内自然稀疏模型,探讨了檫树群落主要物种间竞争及其种群密度调节的规律,为合理营造人工檫树混交林提供理论依据^[2~7]。

1 研究区域概况与研究方法

研究区域位于福建省建阳市,东经117°27′~117°53′,北纬27°35′~27°55′,属亚热带季风性湿润气候,年均气温19℃,年降雨量1800mm,年均相对湿度为85%左右。檫树群落分布地海拔高度210~300m,坡度25°~40°,土壤类型为花岗石发育而成的山地红黄壤且土层较厚。该群落是在杉木采伐迹地上经封山育林天然形成,演替时间为20年左右,目前檫树位于群落的主林层,群落郁闭度为0.7~0.9,主要伴生树种有丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、苦槠(*Quercus myrsinaefolia*)、木荷(*Schima superba*)、中华杜英(*Elaeocarpus chinensis*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等,灌草及藤本植物主要有玉叶金花(*Mussaenda pubescens*)、苦竹(*Pleioblastus amarus*)、莢迷(*Viburnum dilatatum*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、乌毛蕨(*Blechnum orientale*)、芒萁(*Dicranopteris dicotoma*)和毛鳞省藤(*Calamus thysanolepis*)等。采用样地调查法,在建阳市典型檫树天然更新林分中选择具代表性地段设置13块样地,每样地面积600m²(其中1块由于地形原因面积为500m²),并分割成6个10m×10m的样方,共有77个样方,面积7700m²,对样地内林木进行每木检尺(起测径阶≥4cm)并记录样方内所有个体的种名、树高和胸径等,整理檫树各样地内各物种的密度、胸高断面积和频度等指标。

2 结果与分析

2.1 檫树与其伴生树种种间竞争规律

调查区内树种丝栗栲、光皮桦、酸枣、苦槠等分布不均匀,种群类型不稳定,组分也有较大变化。由于环

* 福建省自然科学基金项目(B0110026)和福建省自然科学基金重大项目(2001F007、2001Z025)共同资助

** 通讯作者

收稿日期:2003-05-27 改回日期:2003-06-30

境资源的有限性,群落优势树种间存在广泛的生态位重叠,对共同资源进行共享性竞争,制约着橡树及伴生树种个体生长和种群数量。其竞争模型可用 Lotka-Volterra 方程表示为^[3-7]:

$$dN_i/dt = r_i N_i [1 - (N_i + a_{ij} N_j) / K_i] \quad (i \neq j) \quad (1)$$

式中, $i, j = 1, 2, \dots, n (i \neq j)$ 表示 n 个生长在一起的物种, K_i 表示种 i 的环境容纳量, r_i 为种 i 的内禀增长率, a_{ij} 表示种 i 对种 j 的竞争系数, N_i 表示种 i 的优势度。 K_i, N_i 在原定义中为种群密度,但由于密度受个体大小的影响,不能充分体现各优势树种在林分中的地位和作用,用优势度则相对客观^[4],因此本文用优势度代替密度,以橡树种群在群落中的最大优势度为其 K_i 值,取调查区外一块生境相同或相似、以伴生树种为优势树种的成熟阔叶林作为伴生树种的 K_i 值。经调查计算橡树环境容纳量为 $608954 \text{cm}^2/\text{hm}^2$,光皮桦环境容纳量为 $482533.96 \text{cm}^2/\text{hm}^2$,丝栗栲环境容纳量为 $554887.68 \text{cm}^2/\text{hm}^2$ 。调查区亚热带森林群落优势种较多,且橡树及其伴生树种在群落中处于主林冠层,可认为它们之间的相互影响是对称的^[4-7],即 $a_{ij} = a_{ji}$, a_{ij} 只与植物本身和代表这个生境的生态因素有关,根据相互作用等同的生态位重叠计算竞争系数为^[4]:

$$a_{ij} = a_{ji} = \sum_{l=1}^n (P_{il} P_{jl}) / \left(\sum_{l=1}^n P_{il}^2 \sum_{l=1}^n P_{jl}^2 \right)^{1/2} \quad (2)$$

原定义中 P_{il} 和 P_{jl} 分别为种 i 和种 j 在 n 个林分中的相对优势度。森林群落中重要值是相对密度、相对频度和相对优势度的综合指标,包含了植物显著度(相对优势度)及林下幼苗更新(相对密度)和个体分布的相对频度,更能客观地反映植物在群落中的地位和作用^[4]。本研究以重要值百分数代替原定义中的相对优势度,重要值百分数为某树种重要值与所有种的总重要值之比(见表 1),根据重要值百分数按式(2)可计算得橡树与其伴生树种间竞争系数 $a_{AB} = 0.7245, a_{BC} = 0.7245, a_{AC} = 0.8846$ 。 $a_{ij} (i \neq j) < 1$ 表明橡树群落中植物种内竞争大于种间竞争,橡树及其伴生树种间有可能共存于某个平衡点^[4],平衡时 $\sum N_i > \max K_i$ 。自然条件下当 $t \rightarrow \infty$ 时, $dN_i/dt = 0$ (即达到平衡状态),此时:

$$\begin{cases} N_A + 0.7245 N_B + 0.8846 N_C = 608954 \\ N_B + 0.7245 N_A + 0.7245 N_C = 482533.96 \\ N_C + 0.8846 N_A + 0.7245 N_B = 554887.68 \end{cases} \quad (3)$$

表 1 橡树及其伴生树种的重要值

Tab. 1 The important value of *Sassafras tsumu* and its associated species

样地号 No. of plots	样地面积/m ² Area of plots	树 种 Species	相对优势度/% Relative dominant degree	相对密度/% Relative density	相对频度/% Relative frequency	重要值百分数/% Percentages of important value
1	600	橡 树	44.16	15.07	20.00	26.41
		光皮桦	5.31	6.85	10.00	7.39
		丝栗栲	30.27	38.36	16.67	28.43
2	600	橡 树	47.20	23.53	23.08	31.27
		光皮桦	1.53	2.94	7.69	4.05
		丝栗栲	34.81	39.71	19.23	31.25
3	600	橡 树	62.17	37.50	22.22	40.63
		光皮桦	1.08	4.17	11.11	5.45
		丝栗栲	22.22	29.17	22.22	24.54
4	600	橡 树	64.77	40.74	22.22	42.58
		光皮桦	1.47	1.85	3.70	2.34
		丝栗栲	11.49	12.96	14.81	13.09
5	600	橡 树	59.83	34.69	26.09	40.20
		光皮桦	6.35	10.20	13.04	9.86
		丝栗栲	14.78	18.37	13.04	15.40
6	600	橡 树	67.26	46.94	24.00	46.07
		光皮桦	0.00	0.00	0.00	0.00
		丝栗栲	7.04	8.16	16.00	10.40

续表

样地号 No. of plots	样地面积/m ² Area of plots	树 种 Species	相对优势度/% Relative dominant degree	相对密度/% Relative density	相对频度/% Relative frequency	重要值百分数/% Percentages of important value
7	600	橡 树	71.82	37.80	18.75	42.79
		光皮桦	0.00	0.00	0.00	0.00
		丝栗栲	9.39	14.63	15.63	13.22
8	600	橡 树	67.72	36.49	17.65	40.62
		光皮桦	0.41	1.35	2.94	1.57
		丝栗栲	6.33	13.51	11.76	10.53
9	600	橡 树	57.32	38.46	20.69	38.82
		光皮桦	3.86	7.69	6.90	6.15
		丝栗栲	8.86	13.85	6.90	9.87
10	600	橡 树	65.08	52.48	27.27	48.28
		光皮桦	8.54	8.91	13.64	10.36
		丝栗栲	18.21	28.71	27.27	24.73
11	600	橡 树	41.20	38.38	20.69	33.42
		光皮桦	20.21	22.22	20.69	21.04
		丝栗栲	15.65	15.15	13.79	14.86
12	600	橡 树	54.79	52.00	17.65	41.48
		光皮桦	9.70	8.00	11.76	9.82
		丝栗栲	12.06	7.00	8.82	9.29
13	500	橡 树	62.23	30.43	2.00	31.55
		光皮桦	3.20	2.90	8.00	4.70
		丝栗栲	17.48	28.99	12.00	19.49

解此方程组得 $N_A = 512750$, $N_B = 79320$, $N_C = 43790$ 。由 N_A 、 N_B 、 N_C 可得平衡时橡树及其伴生树种的重要值百分数(见表 2), 平衡点预测结果表明, 随橡树群落的不断演替, 在平衡生长点橡树及其伴生树种光皮桦、丝栗栲的重要值百分数分别为 80.64%、12.47% 和 6.89%, 呈共优状态, 但橡树种群占主导地位。随时间的推移, 群落不断演替发展, 橡树与光皮桦数量将

表 2 橡树群落平衡时种间重要值百分数

Tab. 2 The important value percentages of *Sassafras tsumu* community of interspecies at steady state

种 间 Inter-species	橡 树 <i>Sassafras tsumu</i>	光皮桦 <i>Brtula lumiinifera</i>	丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	合 计 Total
优 势 度/m ² ·hm ⁻²	51.275	7.932	4.379	63.586
平衡时相对优势度/%	80.640	12.470	6.890	100.000
现阶段相对优势度/%	73.910	5.950	20.140	100.000

表 3 优势树种 K 值比

Tab. 3 Ratios of K value between the dominant species

树 种 Species	橡 树 <i>Sassafras tsumu</i>	光皮桦 <i>Brtula lumiinifera</i>	丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i>
橡 树	1.0000	1.2600	1.1000
光皮桦	0.7924	1.0000	0.8696
丝栗栲	0.9100	1.1500	1.0000

有所增加, 而丝栗栲数量将有所减少。对野外橡树群落调查表明橡树占较大优势。从竞争结果可知, 橡树及其伴生树种的优势度之和为 63.586m²/hm², 大于任一 K_i 值, 与理论相符, 表明橡树及其伴生树种组成的共优群落由于生态位叠加而更能充分利用环境资源, 这对天然橡树群落的人工干预群落

及人工橡树混交林树种选择与配置有较好理论指导作用。进一步用竞争系数与 Lotka-Vikterra 竞争模型中的 K_i 值比分析优势种间竞争关系, 2 物种竞争结果或物种 1 取胜, 物种 2 被挤掉; 或物种 2 取胜, 物种 1 被挤掉; 或 2 物种在竞争中共存^[5]。通常 2 个种的竞争结果可由 2 个种的竞争系数 a_{ij} 、 a_{ji} 与 K_i 、 K_j 的比值关系决定。 K_i 值比分析表明, 橡树与光皮桦及丝栗栲竞争中, $a_{AB} < K_A/K_B$, $a_{AC} < K_A/K_C$ 且 $a_{BA} < K_B/K_A$, $a_{CA} < K_C/K_A$, 说明目前橡树与光皮桦、丝栗栲能共存, 并达到某种相对稳定的平衡状态(见表 3)。

2.2 橡树种群密度调节规律

前人对植物自疏作用与他疏作用提出了大量的效应模型^[8-12], 如张大勇等^[8] 在研究云南松、山杨等树

种自疏过程密度变化规律时根据生物量增长与种群密度之间关系推导出1个森林自疏过程中密度变化的一般规律模型,吴承祯等^[9,10]则将张大勇等提出的森林密度变化规律方程式进一步发展推导出新模型:

$$N = \exp[\alpha \ln^2(1 + ce^{-r}) + \beta \ln(1 + ce^{-r}) + \gamma] \quad (4)$$

式中, N 为种群存活密度(株/hm²), t 为植物种群平均年龄, α 、 β 、 γ 、 c 、 r 为待定参数, r 为内禀增长率。这些模型各具优点,又具有一定的适用条件、范围及局限性。本研究以吴承祯等^[10]研究由平均单株基面积(S)和树高(H)提出并应用于种群不同立地条件下不同发育阶段的密度调节模型,研究檫树种群密度调节规律:

$$N = \exp(a_1 H^{b_1} \ln^2 S + a_2 H^{b_2} \ln S + a_3 H^{b_3}) \quad (5)$$

式中, N 表示种群存活密度(株/hm²), S 为林分平均单株基面积(cm²), H 为优势木平均高度, a_1 、 a_2 、 a_3 、 b_1 、 b_2 、 b_3 为待定参数。利用调查所得样地资料(见表4),运用改进单纯形法进行最优拟合,即得檫树种群密度效应模型为:

$$N = \exp(-0.09800501H^{0.3242582} \ln^2 S + 0.000996H^{2.302594} \ln S + 8.337791H^{0.06107605}) \quad (6)$$

式中, N 表示檫树种群密度(株/hm²), S 为檫树平均单株基面积(cm²), H 为檫树优势木平均高度(m)。其相关系数 $r=0.7013$,残差平方和 $Q=274254.1$,拟合效果达显著水平,能反映檫树自疏过程密度调节规律。

表4 檫树种群分布状况

Tab.4 The situations in *Sassafras tsumu* population

项 目 Items	样地号 No. of plots												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
树 高 / m	13.818	13.906	14.841	13.291	13.219	11.409	13.613	13.422	13.264	18.917	12.150	9.608	12.262
单株基面积/cm ² ·株 ⁻¹	151.510	154.900	177.910	145.180	138.190	106.340	149.870	144.380	146.910	294.320	129.930	76.030	120.730
种群密度 / 株·hm ⁻²	183.330	266.670	450.000	366.670	283.330	383.330	516.670	450.010	416.670	883.340	633.330	866.670	420.000

3 小 结

檫树群落物种数量动态受种内、种间竞争的影响与制约,本研究采用修订了的 Lotka-Volterra 竞争方程研究种间竞争关系,预测结果表明平衡时檫树与其主要伴生树种光皮桦、丝栗栲的重要值分别为 80.64%、12.47% 和 6.89%,呈共优状态但分布极不均匀,仍显示出檫木占主导地位。竞争系数与 Lotka-Volterra 竞争模型中的 K 值比分析表明,随群落不断演替,檫树种群在群落中将一直处于优势地位。用改进单纯形法拟合建立的檫树种群密度效应模型能合理反映一定生境下檫木种群的自我密度调节规律。

参 考 文 献

- 1 柳江,洪伟,吴承祯等.天然更新檫木林竞争规律研究.江西农业大学学报,2001,23(2):240~243
- 2 Silvertown J. W. 著.植物种群生态学导论.哈尔滨:东北林业大学出版社,1987
- 3 余世孝.数量生态学导论.北京:科学技术文献出版社,1995
- 4 赵学农.哀牢山木果石栎林种群调节与竞争的初步研究.植物生态学与地植物学学报,1991,15(2):183~189
- 5 宋丁全,姜志林,郑作孟.光皮桦林优势树种间的竞争.南京林业大学学报,2000,24(4):26~28
- 6 吴承祯,洪伟,吴继林等.长苞铁杉群落种间竞争的研究.西北植物学报,2001,21(1):154~158
- 7 洪伟.闽江流域森林生态研究.厦门:厦门大学出版社,2000
- 8 张大勇,赵松龄.森林自疏过程中密度变化规律的研究.林业科学,1985,21(4):369~374
- 9 吴承祯,洪伟.杉木林自疏过程密度调节规律的研究.热带亚热带植物学报,2000,8(1):28~34
- 10 吴承祯,洪伟.杉木数量经营学引论.北京:中国林业出版社,2000
- 11 刘金福,洪伟.格氏栲种群调节模型的研究.热带亚热带植物学报,1998,6(4):309~314
- 12 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.应用生态学报,2000,11(3):333~336