

哀牢山木果石栎林种群调节与竞争的初步研究*

赵学农

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

摘要

本文研究了哀牢山徐家坝地区优势种群木果石栎的自我调节, 其自疏指数为-2.8208。采用重要值百分数求取竞争系数, 以优势种群在正常纯林中的优势度作为其容纳量, 并用Lotka-Volterra竞争方程讨论木果石栎群落的优势种群木果石栎、景东石栎、腾冲栲的竞争, 结果表明平衡时, 相对优势度分别为29.52%、39.90%、30.58%。即木果石栎群落将由木果石栎、景东石栎、腾冲栲三种植物共优组成。

关键词 种群自疏; 种间竞争; 重要值百分数; 木果石栎

环境资源是有限的, 因此植物种群不可能无限地增长。在结构复杂, 种类丰富的植物群落中, 植物种群数量变化受气候因素影响较小, 而受生物因素影响较大。种群大小受两方面的作用所控制, 一是种群密度的压力导致的种内竞争, 二是不同种群争夺资源而导致的种间竞争。本文以哀牢山徐家坝地区优势种群木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*)为对象, 研究其自疏规律及与其它优势种竞争的动态变化, 为进一步开展森林生态系统研究, 合理利用资源提供必要的资料和依据。

一、研究方法

哀牢山位于云南中南部, 在中段偏北的徐家坝地区($N24^{\circ}31'--24^{\circ}35'$, $E101^{\circ}00'--101^{\circ}03'$)海拔2400—2600m范围内分布着以木果石栎为标志的中山湿性常绿阔叶林, 面积约29.22km²。乔木层中除木果石栎外, 还有相当数量的景东石栎(*Lithocarpus chingtungensis*)、腾冲栲(*Castanopsis wattii*)等^[5]。

取样采用系统性较强的相邻格子样方法, 以 10×10 m²为单位, 对乔木(高大于3m, 胸径大于2.5cm)进行每木调查; 每一样方内取一个 2×2 m²的小样方调查灌木和苗木; 在样方两对角取一个 1×1 m²的小样方调查种子。野外工作于1988年5月进行, 共调查样地总面积为11800m²(表1)。

木果石栎的年龄和种群生物量的确定采用在同一地区建立的回归模型推算^[4,6]。

二、结果与讨论

1. 木果石栎种群的自我调节

在自疏过程中, 平均植株生物量(\bar{B})与密度(D)间存在幂函数关系^[14]:

本文于1989年11月收到, 1990年6月收到修改稿。

*论文是在导师姜汉桥教授的指导下完成, 邱学忠副研究员, 刘伦辉副研究员给予不少帮助, 野外工作承党承林、王宝荣、李寿昌同志的协助, 在此一并致谢。

$$\bar{B} = CD^{-a} \quad (1)$$

式中 a 是密度和平均植株生物量双对数图中的斜率, c 是与植物本身的生长特性有关的常数。

表1 袁牢山徐家坝地区7个样地内木果石栎种群及环境资料

Table 1 The data of *Lithocarpus xylocarpus* population and its environment conditions in seven plots in XuJiaBa region, AiLao Mts. Yunnan

项目 Index	地理位置 Geographical site	群落类型 Type of comm.	海拔高度 Above sea level (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope	种群密度 Population density (stems/ha)	样地面积 Plot area (m ²)	种群生物量 Population biomass (t/ha)	群落盖度 Coverage
1	山门口右侧	木果石栎萌生林	2400	NW10	25	1051	800	5.0	60
2	山门口林缘	木果石栎幼林	2320	NW80	40	500	1000	15.5	80
3	三棵树	木果石栎, 景东石栎, 腾冲栲林	2450	NW30	20	220	1000	159.6	95
4	三棵树	同上	2440	NW30	20	205	2000	257.0	95
5	三棵树	同上	2460	NW80	5	110	4000	153.0	95
6	三棵树外侧	木果石栎成熟林	2450	NE60	18	90	1000	—	95
7	三棵树沟口	景东石栎林	2410	NE5	3	—	2000	—	90

由于样地1—5种群密度呈逐渐减少趋势,且样地5是过熟林,因此认为是木果石栎种群自疏程序列。根据表1中所列资料,以种群密度的对数为横轴,平均植株生物量的对数为纵轴,得种群自疏曲线图(图1),对 \bar{B} 和 D 按(1)式进行回归分析(表2)得回归方程:

$$\lg \bar{B} = 6.2613 - 2.8208 \lg D \quad (2)$$

$$\text{或} \quad \bar{B} = 182567.081 D^{-2.8208}$$

$$(110 \leq D \leq 1501)$$

相关系数 $r = -0.9670$, 显著性检验 $p < 0.01$ 。

\bar{B} 、 D 的单位分别为 t/ha 、 $stems/ha$ 。可信度:

$$CS = \frac{2 \times 2.4320}{3.4091 + 4.2348} = 63.63\%$$

大于60%,表明(2)式较好地表达了种群自疏过程,模型是可信的^[3]。

木果石栎种群为异龄种群,每个个体在种群内的地位和作用是不同的,它们对资源环境的要求也不相同。在相同资源条件下,生活力强,遗传性强的个体尽可能占据林冠层,获取尽可能多的资源(如光照),并控制其它个体对资源的获取,成为支配者。而年龄小,或生长弱小,遗传性差的个体,因竞争能

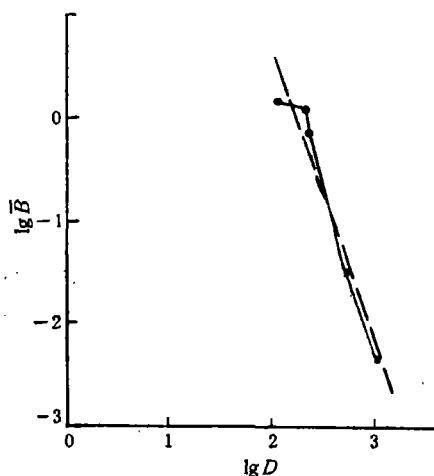


图1 木果石栎种群自疏曲线

Fig.1 Self-thinning curve of *Lithocarpus xylocarpus* population (solid curve stand for observed value, broken line stand for model estimator)

力远不及较大的植株,因而只能占据剩余空间和剩余资源而生存,处于林冠下层。它们生长发育受到抑制,存活率和繁殖率下降,逐步被淘汰。而生活力强处于林冠层的高大个

体,生长发育更加旺盛,进一步抑制林下个体的生长,从而使整个种群的密度下降,平均植株生物量上升。

表2 木果石栎种群的平均生物量和密度的关系分析

Table 2 The correlative analysis between the mean plant biomass and the density of *Lithocarpus xylocarpus* population

项 目 样地号 No. of plot	种群生物量 Population biomass B_p (t/ha)	植株平均生物量 Mean plant biomass \bar{B} (t/ha)	$\lg \bar{B}$	种群密度 Population density D (stems/ha)	$\lg D$	$\lg \bar{B}$	\bar{B}
1	5.0	0.0048	-2.3188	1051	3.0216	-2.2619	0.0055
2	15.5	0.0310	-1.5086	500	2.6690	-1.3520	0.0445
3	159.6	0.7241	-0.1402	225	2.3424	-0.3461	0.4508
4	257.0	1.2537	0.0982	205	2.3118	-0.2597	0.5499
5	153.5	1.3955	0.1447	110	2.0414	0.5030	3.1841

Yoda等指出,自疏定律中的幂指数一般约-1.5^[18],但这个结论不是绝对的,O'Nai-ll & DeAngelis证实热带雨林中的娑罗双(*Shorea robusta*)和柚木(*Tectona grandis*)的自疏指数为-2.59和-4.5^[18],Ernst研究林内草本*Allium ursinum*的自疏指数为-3.2^[8]。我们研究木果石栎种群为-2.82,即平均植株生物量每5.64个单位的变化,相应平均植株密度有2个单位的变化。随着密度的减小,平均生物量较符合-3/2自疏定律的植物增长快。徐家坝地区木果石栎林由多种优势种组成,各树种的生态位不同,种内竞争强度小于单种种群的种内竞争,因此当密度下降时,平均生物量增长较快,整个群落比单优群落有较大的总生物量;另一方面,木果石栎有较强的萌生能力,一个植株上的萌枝可视为一个遗传单位,在高密度压力下能以自疏方式消除掉一些萌枝,延缓了密度下降^[10,12,15]。

2. 木果石栎林优势种间的竞争

木果石栎林现阶段是由木果石栎、景东石栎、腾冲栲等组成的共优群落,它们都处于林冠层,但种群组合不恒定,在不同生境,不同年龄的群落中,组配状况不相同。由于环境资源的有限性,优势种之间存在着广泛的生态位重叠,对共同资源进行利用性竞争,制约个体生长和种群数量的增长,可用Lotka-Volterra竞争模型表达^[2]:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i + a_{ij} N_j}{K_i} \right) \quad (i \neq j) \quad (3)$$

式中*i, j = 1, 2, …, 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*j*对种*i*的竞争系数, N_i 是种*i*的优势度。 K_i, N_i 在原定义中为种群密度,但密度受个体大小的影响,不能满意地表示各优势乔木树种在森林中的地位和作用,用优势度则相对客观,因此本文用优势度代替密度。用在正常成熟林中第*i*种植物优势度(胸面积值)作为 K_i (表3)。

木果石栎、景东石栎及腾冲栲在群落中处于林冠层,它们之间的相互影响可以认为是对称的,即 $a_{ij} = a_{ji}$, a_{ij} 只与物种本身和代表这个生境的生态因子有关。根据相互作用等同的生态位重叠计算公式^[9,11]:

表3 几种优势种的 K_4 值
Table 3 K_4 Value of the dominant species

植物名称 Plant species	木果石栎 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	景东石栎 <i>Lithocarpus chintungensis</i>	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>
K_4 值 K_4 value (cm^2/ha)	664222	625049	641370

$$a_{ij} = a_{ji} = \sum_1^n (p_{in} p_{jn}) / \left(\sum_1^n p_{in}^2 p_{jn}^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad (4)$$

可算出竞争系数。原定义中, p_{in} 和 p_{jn} 分别为种 i 和种 j 在 n 个群落个体中的相对优势度。在森林群落中, 重要值是相对密度, 相对频度和相对优势度的综合指标, 既包含了植物的显著度(相对优势度), 也重视了林下幼苗的更新(相对密度)和个体的分布(相对频度), 更

表4 7个样地中优势种的重要值百分数
Table 4 The calculation of the percentage of importance value of dominant species in seven plots

项目 Index	植物种类 ¹⁾ Plant species	优势度 Dominance (cm^2/ha)	相对优势度 Relative dominance (%)	种群密度 Population density (stems/ ha)	相对密度 Relative density (%)	相对频度 Relative frequency (%)	重要值百分数 Percentage of importance value (%)
1	A	20413	28.53	1501	73.65	50.00	50.73
	B	48914	68.37	338	23.69	37.50	43.19
	C	2215	3.10	38	2.66	12.50	6.09
2	A	48410	60.69	500	70.42	45.45	58.85
	B	25752	32.28	180	25.35	40.91	32.85
	C	5609	7.03	30	4.23	13.64	8.30
3	A	155738	33.69	220	27.16	29.63	30.16
	B	104592	22.63	250	30.86	33.33	28.94
	C	201879	43.68	340	41.98	37.04	40.90
4	A	261990	77.13	205	61.19	52.78	63.70
	B	23190	6.83	50	14.93	16.67	12.81
	C	54491	16.04	80	23.88	30.56	23.49
5	A	157046	35.62	110	24.55	32.94	31.04
	B	178804	40.56	148	33.04	28.24	33.95
	C	104992	23.82	198	42.41	38.82	35.02
6	A	664222	75.16	90	32.14	41.18	49.49
	B	32833	3.72	40	14.29	23.53	13.85
	C	186663	21.12	150	53.57	35.29	36.65
7	A	0.5	0.00	5	0.70	4.76	1.82
	B	625049	99.36	705	98.60	90.48	96.15
	C	4021	0.64	5	0.70	4.76	2.03

1) A: 木果石栎 *Lithocarpus xylocarpus*; B: 景东石栎 *Lithocarpus chintungensis*;

C: 腾冲栲 *Castanopsis wattii*

能客观反映植物在群落中的地位和作用。必须指出,在山地环境的条件下,重要值受小环境的影响较大,仅仅是一项相对指标。为简便起见,在这里只考虑优势种的作用,即用重要值百分数(percentage of importance value)代替原定义中的相对优势度。根据表4所算出的重要值百分数,按(4)式求得竞争系数(表5)。

表5 优势种竞争系数表

Table 5 Competitive coefficient between dominant species

竞争系数 Competitive coefficient		植物名称 ¹⁾ Plant species	A	B	C
植物名称 ¹⁾ Plant species	A				
A	1		0.5337	0.7649	
B	0.5337		1	0.4635	
C	0.7649		0.4635	1	

1) A、B、C: 同表4。See table 4.

从表中可以看出 $a_{ij} < 1 (i \neq j)$, 即种内竞争大于种间竞争, 几个优势种有可能共存于某个平衡点^[2]。由于资源利用的全局重叠, 平衡时就有 $\sum N_i > \max K_i$ ^[7]。

将表3和表5内数据代入(3)式, 便有

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + 0.5337 N_2 + 0.7649 N_3}{664222} \right) \quad (5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + 0.5337 N_1 + 0.4635 N_3}{625049} \right) \quad (6)$$

$$\frac{dN_3}{dt} = r_3 N_3 \left(1 - \frac{N_3 + 0.7649 N_1 + 0.4635 N_2}{641370} \right) \quad (7)$$

式中, N_1 、 N_2 、 N_3 分别为木果石栎、景东石栎和腾冲栲的优势度。在自然状况下, 当 $t \rightarrow \infty$ 时, $\frac{dN_i}{dt} = 0$ 。即达到平衡状态, 这时:

$$N_1 + 0.5337 N_2 + 0.7649 N_3 = 664222 \quad (8)$$

$$0.5337 N_1 + N_2 + 0.4635 N_3 = 625049 \quad (9)$$

表6 平衡时3个优势种的相对优势度

Table 6 The relative dominance of three dominant species at steady state

植物名称 ¹⁾ Plant species		A	B	C	总计 sum.
项 目 Index	优 势 度 Dominance (cm ² /ha)	264243	357140	273687	895070
平衡时相对优势度 Relative dominance at steady state	29.52	39.90	30.58	100.00	
现阶段平均相对优势度 Mean relative dominance current	44.40	39.11	16.49	100.00	

1) A、B、C: 同表4。See table 4.

$$0.7649N_1 + 0.4635N_2 + N_3 = 641370 \quad (10)$$

解此方程组：

$$N_1 = 264243, N_2 = 357140, N_3 = 273687$$

则平衡时3个优势种的相对优势度即可得出(表6)。

从预测可知,木果石栎林在自然状态下,仍将维持以木果石栎、景东石栎、腾冲栲等多种乔木组成多优林。这与云南植被研究中所提出滇中南亚热带常绿阔叶林由多种优势种共优的结论是一致的^[1]。随着群落的发展,木果石栎的组分将减少,景东石栎基本不变,腾冲栲组分将增加,与野外调查腾冲栲的幼树幼苗较木果石栎多得多的现象相符合。从表6还可看出,现阶段优势种的组配和最终竞争结果基本相似,可以认为该群落处于近顶极阶段。

根据野外调查和观察,3种优势种为非均匀分布,随小生境的差异而有所不同。景东石栎更为喜好阴湿的环境,在山谷溪流旁的潮湿地段分布相对集中;而木果石栎则较喜好相对干燥一些的环境,多分布于山麓和坡面上;腾冲栲则在山凹处最多。木果石栎、腾冲栲与景东石栎的产果丰年也是交替出现。也就是说,它们的生态位有部分分离。这或许就是它的能稳定共存的原因。除此之外,它们的丰盛度可能体现了优先占领原则,即谁先占有该立地,则它的丰盛度就相对较大,并可提供充分的种子进行繁殖,或由残桩萌生,抑制其它种类的生长,保持其较高的优势度。

从竞争的结果还可以看出,优势种的总和优势度达 $895070\text{cm}^2/\text{ha}$,大于任一 K_i 值,与理论预测相符。说明由多个优势种组成的群落,由于生态位的叠加而能够更充分地利用环境资源。这对多种多样的人工群落的配置和组建具有较好的理论指导作用。

必须指出,在模型中我们假定 a_{ij} 保持不变,这与实际情况有差异,伴随着种间的竞争,各物种间的数量和重要值百分数都会发生变化,因此 a_{ij} 也会有所变化,但这种微小变化对整个竞争的趋势不发生显著的影响。

三、结 论

1. 木果石栎种群的调节主要是通过密度制约的自疏进行,自疏指数为-2.8208,比通常-1.5小。这可能是亚热带常绿阔叶林或多优群落的一项共同特征。

2. 在种类复杂的山地常绿阔叶林中,使用重要值百分数计算种间生态位重叠值作为竞争系数为竞争系数的求取提供了一条新途径。

3. 木果石栎林优势种群竞争的预期结果是木果石栎、景东石栎、腾冲栲的相对优势度各为29.52%,39.90%,30.58%。它们呈共优状态,即该地区中的湿性常绿阔叶林在自然状况下将由多种优势种组成。

参 考 文 献

- [1] 云南植被编写组,1987: 云南植被,科学出版社。
- [2] 王伯荪,1987: 植物群落学。高等教育出版社。
- [3] 王伯荪,1987: 鼎湖山森林优势种群的数量动态。生态学报7(3)214—221。
- [4] 邱学忠、谢寿昌、荆贵芬,1984: 云南哀牢山徐家坝地区木果石栎林生物量的初步研究。云南植物研究6(1)85—92。
- [5] 游承侠,1987: 哀牢山徐家坝地区的植被分类,云南哀牢山森林生态系统研究,云南科技出版社,74—117。
- [6] 谢寿昌、邱学忠、荆贵芬,1987: 木果石栎林主要组成树种生长规律的初步研究,云南哀牢山森林生态系统研究,云南科技出版社,183—201。
- [7] Christianson, F. B. et al, 1971(西南农学院农端生态组译): Theories of Population in Biological Communities. 种群生态学模型。西南农学院学报增刊(2)。
- [8] Ernst, W. H. , 1979: Population Biology of *Allium ursinum* in northern Germany. J. , Eco. 67 347—362.
- [9] Hurlbert, S. H. , 1978: The measurement of niche overlap and some relations. Eco. 59(1)67—77.
- [10] Hutchings, M. I. , 1979: Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $\frac{3}{2}$ Power Law. J. Eco. 67: 21—23.
- [11] May, R. M. , 1975 Some notes on estimating the competition matrix, 2. Eco. 56(8)737—741.
- [12] Mark, J. H. & J. van der Toorn, 1982 The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. Effect on yield and its relationships with shoot density. J. of App. Eco. 19: 501—517.
- [13] O'Neill, R. V. & D. L. DeAngelis, 1981 Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystem, pages 411—449 in D. E. Reichle editer. Dynamic properties of forest ecosystem. Cambridge University pres, Cambridge England.
- [14] Silvertown, J. W. , 1982 Introduction to Plant Population Ecology. Longman London and New York.
- [15] Weller, D. E. , 1987 A reevaluation of the $\frac{3}{2}$ power rule of plant self-thinning. Eco. Monographs, 57 (1)23—43.
- [16] Yoda, K. , Kira, T. , Ogawa, H. & Hozumi, K. , 1963 Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and nature conditions. J. of Biology. Osaka city university, 14: 107—129.

A PRELIMINARY STUDY OF THE REGULATION AND COMPETITION OF THE DOMINANT PLANT POPULATIONS IN XUJIABA REGION, AILAO MTS TUNNAN

Zhao Xue-nong

(Kunming Institute of Ecology, Academica Sinica)

Abstract

This paper focuses on the self-regulation of *Lithocarpus xylocarpus* population, which is one of main dominant species of the mountainous humid evergreen broad-leaf forest in Xujiaba region, Ailao Mountain situated in the mid-south of Yunnan province ($24^{\circ}31' - 24^{\circ}35' N$, $101^{\circ}00' - 101^{\circ}03' E$). It has been found that the relationship between the population density (D) and the mean plant biomass (B) during the self-thinning can be described as:

$$B = 1825267.081D^{-2.8208} \quad (110 \leq D \leq 1051)$$

where B is in t/stem, D is in stems/ha.

The percentages of importance value of *Lithocarpus xylocarpus*, *Lithocarpus chintungensis* and *Castanopsis wattii* have been regarded as the measure of the niche overlap, which results in a new method to calculate competition coefficient. the final result of competition has been discussed with the Lotka-Volterre equation of competition. The analysis showed that the relative dominance of *L. xylocarpus*, *L. chintungensis* and *C. wattii* are respectively 29.52%, 39.90% and 30.58%. Hence three species can jointly dominate a community.

Key words Population self-thinning; Interspecific competition; Percentage of important value; *Lithocarpus xylocarpus*