

太白红杉 (*Larix chinensis*) 混交林径级结构与竞争的关系

段仁燕^{1,2}, 王孝安^{1,*}, 黄敏毅², 涂云博¹, 汪超¹

(1. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; 2. 安庆师范学院生命科学系, 安徽 安庆 246011)

摘要 混交林的径级结构和竞争关系的研究可在一定程度上预测群落的动态变化趋势。探讨了太白山太白红杉 (*Larix chinensis*) 混交林的径级结构和竞争关系, 并对该区域森林的动态变化趋势进行了预测。结果表明 ① 在混交林内, 太白红杉幼苗数量较少, 更新差, 种群径级结构呈衰退型; 而巴山冷杉 (*Abies fargesii*) 幼苗数量较多, 更新良好, 种群径级结构为增长型。② 太白红杉种内竞争强度大于种间竞争强度, 巴山冷杉种内竞争强度小于种间竞争强度。在混交区域, 巴山冷杉处于群落的优势地位, 而太白红杉处于劣势地位, 应加强对太白红杉的保护, 合理抚育管理太白红杉幼苗。

关键词 太白红杉; 巴山冷杉; 竞争; 径级结构; 动态

文章编号: 1000-0933 (2007) 11-4919-06 中图分类号: 文献标识码: A

The size structure and competitive relationships of *Larix chinensis* in mixed-conifer forest types on Taibai Mountain, China

DUAN Ren-Yan^{1,2}, WANG Xiao-An^{1,*}, HUANG Min-Yi², TU Yun-Bo¹, WANG Chao¹

1 College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

2 The Life Science Department of Anqing Teachers College, Anqing, Anhui 246011, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) 4919 ~ 4924.

Abstract : Competition among plants exists when resource availability falls below the sum requirement for optimal growth of the community. By studying the size structure and competitive relationships of mixed forest, the dynamics of community can be predicted. The size structure and competitive relationships of the *Larix chinensis* mixed-conifer forest type on Taibai mountain were studied. The results were as follows, ① The quantity of *Larix chinensis* seedlings and saplings was low, and the size structure indicated a declining population, while the quantity of *Abies fargesii* seedlings and saplings were relatively great, and the size structure indicated a growing population. ② For *L. chinensis*, the intraspecific competition intensity was stronger than interspecific; in *A. fargesii* the reverse was true, which implies that *A. fargesii* is the superior competitor. In the mixed-conifer forest, management activities, such as cutting non-target species, should be taken, so as to promote optimal environmental conditions for seedling recruitment in the rare *L. chinensis*.

Key Words : *Larix chinensis*; *Abies fargesii*; competition; size structure; dynamics

种群的径级结构和植株间的竞争关系可在一定程度上预测群落的动态变化与演替趋势^[1]。有研究表

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30470324); 安徽省教育厅自然科学基金资助项目 (2006KJ154C, KJ2007B169)

收稿日期 2007-01-02; 修订日期 2007-09-18

作者简介 段仁燕 (1978 ~), 男, 湖北枣阳人, 博士, 主要从事植物生态学研究. E-mail: renyanduan@yahoo.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

Foundation item The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30470324), the Natural Science Foundation of Anhui (No. 2006KJ154C, KJ2007B169)

Received date 2007-01-02; **Accepted date** 2007-09-18

Biography DUAN Ren-Yan, Ph. D., mainly engaged in plant ecology. E-mail: renyanduan@yahoo.com

明,竞争的结局取决于种内种间竞争强度和竞争者的更新能力^[2]。孙儒泳等^[3]认为,当两个物种存在竞争时,如果某物种的种间竞争强度大,而种内竞争强度小,则该物种会成为优势种,将在竞争中取胜;反之,若某物种种间竞争强度小,而种内竞争强度大,则该物种将失败,会被其他物种取代。此外,桑卫国^[2]认为具有较弱更新与生长能力的物种,始终处于竞争的劣势,也不宜在这样的群落中生存。因此,研究群落中的径级结构与竞争关系能在一定程度上反应群落的动态变化趋势。

太白红杉 (*Larix chinensis*) 亦称太白落叶松,为松科落叶松属红杉组植物,属于国家 2 级珍稀濒危保护植物,是秦岭山区森林上限的唯一乔木树种,在涵养水源、稳固山石等方面具有非常重要的作用^[4~9]。巴山冷杉 (*Abies fargesii*) 为松科常绿乔木,为我国特有树种,在秦岭海拔 2 400 m 以上常形成纯林或与太白红杉等形成混交林^[10]。以前关于太白红杉和巴山冷杉的研究主要集中在纯林上^[4~9],尚无有关混交林区域径级结构与竞争关系的研究。在太白红杉和巴山冷杉的混交林带,存在着较强的种内和种间竞争,而这种竞争关系影响着二者的动态变化及演替趋势。本文试图通过对太白红杉混交林的径级结构和种内种间竞争关系的分析,探讨太白红杉和巴山冷杉的动态变化趋势,为太白红杉的有效保护和永续利用提供一定的理论支撑。

1 研究地区自然概况

研究区域位于陕西太白山国家森林公园和太白山国家级自然保护区境内,地理范围在 107°22'50" ~ 107°51'30"E, 33°49'30" ~ 34°07'30"N 之间。秦岭是横贯陕西省中南部的一条山脉。北坡陡峭,南坡平缓,主峰太白山海拔 3 767 m (拔仙台),是青藏高原以东我国大陆的最高峰,为黄河和长江两大水系的分水岭。北坡主要受西北大陆气候的影响,年降雨量只有 500 ~ 956 mm,年均温 5.9 ~ 7.5℃,略显干燥。南坡主要受东南季风的影响,雨量充沛,年降雨量约 800 ~ 1 100 mm,年均温 10.6 ~ 14.5℃。群落所在地土壤为山地灰化棕壤,土层薄,土壤冻期长,呈酸性或弱酸性。巴山冷杉生长在海拔 2 400 ~ 3 200 m,而太白红杉的生长海拔比巴山冷杉稍高,在海拔 2 600 ~ 3 600 m 之间^[10]。太白山生长着林相整齐的太白红杉,在接近森林线和山梁地区形成大面积连片分布,下部常于巴山冷杉和牛皮桦 (*Betula utilis*) 等混交^[6],混交区域主要灌木为太白杜鹃 (*Rhododendron clementinae*)、头花杜鹃 (*R. capitatum*) 等^[10]。

2 研究方法

2.1 野外取样

在全面考察太白红杉混交林的分布状况、了解其群落各种特征的基础上,在太白山国家森林公园和太白山自然保护区选取有代表性样地 6 块 (表 1)。太白红杉和巴山冷杉是样地内的绝对优势树种,牛皮桦仅有少量分布。因牛皮桦的数量较少,研究中没有调查牛皮桦的个体数量特征。每个样地面积为 40 m × 40 m,在样地中进行逐株编号、测定,记录每个植株 (胸径大于 5 cm) 的坐标值,同时测定胸径、树高、枝下高和冠幅等。另外参考张文辉^[9]的方法测定相关立地因子,如 海拔、坡度、坡向、土壤厚度、土壤湿度等 (表 1)。

表 1 太白红杉混交区域的环境因子

Table 1 The environmental factors of the mixed conifer forest types of <i>Larix chinensis</i>						
环境因子 Environmental factors	样地 1 Plot 1	样地 2 Plot 2	样地 3 Plot 3	样地 4 Plot 4	样地 5 Plot 5	样地 6 Plot 6
海拔 Altitude (m)	3100	3115	3090	3120	2950	2890
坡度 Gradient (°)	35	12	25	23	33	30
坡向 Slope aspect	西 West	西北 Northwest	北 North	南 South	东 East	东南 Southeast
坡位 Slope position	中上 Middle-upper	中 Middle	上 upper	上 upper	中 Middle	中 Middle
乔木层盖度 Coverage of tree layer (%)	80	85	70	60	72	63
土壤厚度 Soil thickness (cm)	30	50	32	60	46	38
土壤含水量 Water content of soil (%)	18	10	20	21	23	15

2.2 径级结构划分

在径级划分时,把高度在 1.3 m 以下或者径级在 5 cm 以下的植株均记为 I 级,高度超过 1.3 m,则根据胸径大小划分径级,胸径在 5 cm 以上每隔 5 cm 为 1 级^[11],共划分为 10 个径级,分别为 I、II、III、IV、V、VI、VII、VIII、IX、X。按以上标准分别统计其个体数,以径级为横坐标,以个体数为纵坐标,作太白红杉和巴山冷杉径级结构图。

2.3 种内种间竞争强度度量

本文的竞争范围采用段仁燕等^[12]的逐步扩大范围法,通过对该区域分析发现,植株间的竞争范围为 6 m 左右。因此,以 6 m 作为太白红杉和巴山冷杉的竞争范围,竞争指数采用张跃西^[13]提出的单木竞争指数模型来计算太白红杉和巴山冷杉的种内和种间竞争强度。其计算公式为:

$$CI = \sum_{i=1}^n S_j^2 S_i^{-1} d_{ij}^{-2}$$

式中,CI 为竞争指数, S_j 为第 j 邻体的胸径大小, S_i 为基株的胸径大小, d_{ij} 为邻体 j 到基株 i 的距离, n 为竞争木的株数。

3 结果与分析

3.1 太白红杉混交林优势种群的径级结构

年龄结构是种群的重要特征,种群年龄结构的分析是探索种群动态的有效方法。许多学者在研究工作中用大小(径级)结构分析法替代年龄结构,效果良好^[9],本文也采用径级结构分析太白红杉混交林优势种群的结构及其动态。图 1 是太白红杉混交林内太白红杉和巴山冷杉种群的径级结构。从图中可以看出二者的径级结构存在着明显的差异。太白红杉最小的两个径级 I 和 II 个体数为 6.67 株/hm² 和 26.67 株/hm²,分别占总个体数的 1.87% 和 7.46%,两个径级个体的比例之和仅为 9.33%,而个体数量较多的 3 个径级分别为 III、VI、VII,个体数分别为 63.33 株/hm²、63.34 株/hm² 和 66.67 株/hm²,分别占总个体数的 17.74%、17.75% 和 18.67%,三者比例之和高达 54.16%。可见,太白红杉的幼苗和幼树数量较少,大、中型成熟植株较多,径级呈现双峰曲线,种群内缺乏更新资源,总体上呈现衰退趋势。

而巴山冷杉最小的 2 个径级 I 和 II 个体数为 113.33 株/hm² 和 93.33 株/hm²,分别占总个体数的 30.36% 和 25.01%,二者比例之和为 55.37%,超过其他径级个体比例之和。表明巴山冷杉林下有较多的幼苗、幼树和少量成熟植株,更新良好,呈现出倒“J”型结构,种群处于稳定发展阶段。

3.2 种内和种间竞争状况

由于太白红杉混交林分布的海拔相对较高,林内乔木树种主要为太白红杉和巴山冷杉,牛皮桦仅有少量分布,其竞争关系主要为太白红杉和巴山冷杉的竞争。故在太白红杉和巴山冷杉的种内种间竞争关系中,分别以太白红杉和巴山冷杉的个体作为对象木计算竞争指数值。为便于研究,用 CI_{11} 表示太白红杉种内竞争强度, CI_{12} 表示太白红杉种间(对巴山冷杉)竞争强度; CI_{22} 表示巴山冷杉种内竞争强度, CI_{21} 表示巴山冷杉种间(对太白红杉)竞争强度。

在群落中每个种群既受到竞争种群的影响,又影响竞争种群的生长发育。图 2 表示了混交林内 2 种主要竞争树种的竞争关系。从中可以看出,太白红杉种内竞争强度 CI_{11} 平均值为 3.492,种间竞争强度 CI_{12} 平均值为 2.642,种内竞争强度大于种间竞争强度,表明太白红杉种内的自疏作用较大,而太白红杉对巴山冷杉的

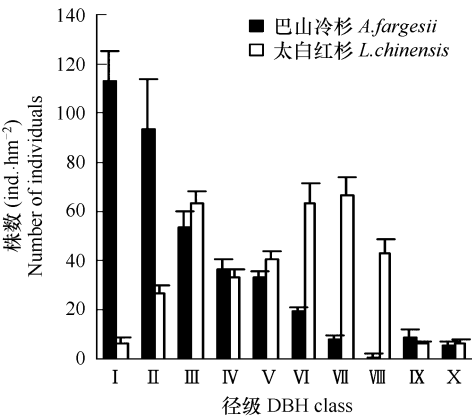


图 1 太白红杉和巴山冷杉的径级结构
Fig. 1 Size structures of *L. chinensis* and *A. fargesii* populations

疏作用较小。巴山冷杉种内竞争强度 CI_{22} 平均值为 2.345 ,种间竞争强度 CI_{21} 平均值为 2.782 ,种内竞争强度小于种间竞争强度 ,表明巴山冷杉种内的自疏作用较小 ,而巴山冷杉对太白红杉的他疏作用较大。对太白红杉和巴山冷杉种内和种间竞争强度采用方差分析表明 ,不同值间差异均达到显著水平 (图 2)。

植株的竞争能力还取决于物种的生态幅度和生态特性。研究表明 ,在林冠下 ,一些耐荫树种尽管目前竞争强度较小 ,但从进展演替的发展趋势来看 ,这些树种很可能存在较强的竞争能力^[4]。由于巴山冷杉为耐荫树种 ,而太白红杉为喜光树种 ,因此随着时间的推移 ,在混交林内 ,巴山冷杉对太白红杉的竞争影响会越来越强 ,而太白红杉对巴山冷杉的影响相反会越来越弱 ,太白红杉在竞争中将处于劣势地位。

4 讨论

4.1 太白红杉混交林的结构

对太白红杉混交林内 2 种优势树种的径级结构研究表明 ,在混交区域 ,太白红杉小径级个体较少 ,中老径级个体数量较多 ,表明种群更新较差 ,种群处于衰退阶段 ,与张文辉等^[9]对太白红杉年龄结构的研究结果一致。这与太白红杉的生物学、生态学特性及所处的环境紧密相关。太白红杉属于喜光 ,长寿命 ,多次结实的木本植物^[4,9]。王孝安等^[7]对太白红杉生殖状况进行了研究 ,发现其生殖状况受环境的影响较大。我们在 4 年的野外观察期间 ,其中 3a 由于其所处的高山环境气候较为恶劣 ,导致其败育或不育 ,整个群落内很难见到太白红杉当年生球果 ,特别是在混交林内结实的太白红杉个体较少 ,生殖力较差。研究区域位于太白红杉分布的下线 ,海拔在 2900 ~ 3200m 之间 ,群落郁闭度较大、环境潮湿 (表 1) ,林窗较少 ,不利于喜光的太白红杉生存 ,造成其更新较差。巴山冷杉种群径级结构整体上呈倒“J”形 ,结构合理 ,基本处于稳定状态 ,属于进展型种群。巴山冷杉种群小径级的数量较大 ,表现出丰富的后备资源。可能因为该树种耐荫性强 ,林下更新容易 ,而混交区域群落郁闭度较高 ,有利于其更新。因此在目前情况下 ,如无人干扰及自然灾害 ,该种群将会长期延续下去^[10]。

4.2 太白红杉混交林的竞争状况

植株间竞争关系的规律性研究 ,对于了解群落结构与功能 ,预测群落的发展动态 ,更好地发挥群落的整体生态功能具有十分重要的理论与实际意义 ,也为探索森林生物保护学研究提供新途径^[4,15]。本文研究结果表明 ,太白红杉种内竞争强度大于种间竞争强度 ,巴山冷杉种内竞争强度小于种间竞争强度。主要因为太白红杉为阳性树种 ,幼苗在混交林内很难生存^[12] ,故在这些地段分布的太白红杉大都为较大径级的植株 ,种内竞争相对种间竞争较高 ;巴山冷杉为耐荫树种 ,生存能力较强 ,生长速度较快 ,一般径级较小而个体高大 ,这样竞争木与对象木个体相距较远 ,导致种内竞争相对较低^[10]。

大多研究表明 ,具有相似生物学和生态学特性的物种 ,在森林植被发育过程中 ,存在绝对竞争 ,而具有较弱更新与生长能力的物种 ,始终处于竞争劣势 ,不宜于在这类的群落中生长 ,而具有较强更新和生长的树种在群落中处于优势地位^[2,16,17]。苏文华^[18]在对西双版纳热带季雨林林冠种群种内、种间竞争的研究后认为 ,若种群被其它竞争种群的干扰很小 ,反而对竞争种群有很大的干扰 ,种群处于竞争优势的地位。太白红杉和

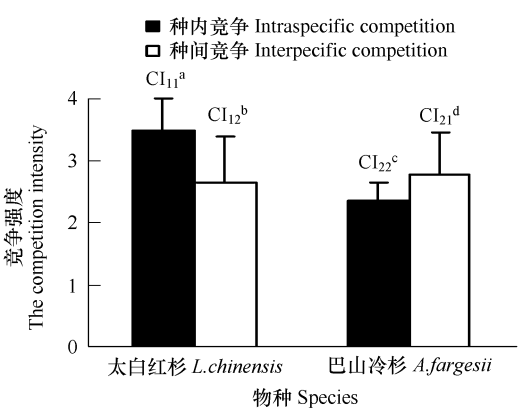


图 2 太白红杉和巴山冷杉种内和种间竞争强度

Fig. 2 The intraspecific and interspecific competition intensity of *L. chinensis* and *A. fargesii*

CI_{11} 表示太白红杉种内竞争强度 , CI_{12} 表示太白红杉种间 (对巴山冷杉)竞争强度 ; CI_{22} 表示巴山冷杉种内竞争强度 , CI_{21} 表示巴山冷杉种间 (对太白红杉)竞争强度 ;不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$) CI_{11} denotes the intraspecific competition intensity in *L. chinensis* , CI_{12} denotes the interspecific (to *A. fargesii*) competition intensity in *L. chinensis* ; CI_{22} denotes the intraspecific competition intensity in *A. fargesii* , CI_{21} denotes the interspecific (to *L. chinensis*) competition intensity in *A. fargesii* ; The values sharing the different letters mean different at $p < 0.05$

巴山冷杉的竞争是导致群落结构动态变化的主导因素之一。通过长期的自然选择,太白红杉在群落内占据了一定的生态位,其本身及其他树种通过种内种间竞争而暂时达到一种平衡状态。更新能力的差异将会使群落从一个平衡状态向另一个平衡状态转换。太白红杉幼苗较少,更新能力较差;巴山冷杉幼苗较多,更新能力较强(图1),为其在群落动态变化过程中的兴起以致于最后占据并长期保持优势地位提供了充足的后备基础。因此,在混交林区域,巴山冷杉将处于群落的优势地位,而太白红杉处于劣势地位。而维持该区域太白红杉稳定性的关键是要为种子萌芽、幼苗定居和生长创造适宜的条件,可采用干扰地被物、间伐乔木层非目的树种(如巴山冷杉和牛皮桦)等措施,促进太白红杉的更新^[9]。

References :

[1] Biging G S , Dobbartin M A . Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science* ,1995 ,41 :360 — 377.

[2] Sang W G . Simulation competition between trees of two species by using forest dynamics model. *Acta Ecologica Sinica* ,2001 ,21 (11) :1802 — 1807.

[3] Sun R Y , Li B , Zhu G Y , *et al.* General ecology. Beijing :Higher Education Press ,1992. 104 — 113.

[4] Cui H T , Dai J H , Tang Z Y , *et al.* Stability of alpine timber line ecotone on Taibai Mountain , China. *Journal of Environmental Sciences* , 1999 , 11 (2) :207 — 210.

[5] Yan G Q , Zhao G F , Hu Z H , *et al.* Population structure and dynamics of *Larix chinensis* in Qinling Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2001 ,12 (6) :824 — 828.

[6] Wang Z G , Wang X A , Xiao Y P . Studies on niche of dominant species in *Larix chinensis* communities. *Acta Bot Boreali-occidentalia Sinica* , 2003 ,23 (10) :1780 — 1783.

[7] Wang X A , Wang Z G , Xiao Y P . Analysis on reproduction age in *Larix chinensis* and effect factors. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica* , 2004 ,24 (5) :855 — 858.

[8] Wang X A , Zhao X J . Adaptive analysis of apical buds and branching pattern in a woody plant *Larix chinensis*. *Acta Ecologica Sinica* 2004 ,24 (11) :2616 — 2620.

[9] Zhang W H , Wang Y P , Kang Y X , *et al.* Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant , *Larix potaninii* var. *chinensis*. *Biodiversity Science* 2004 ,12 (3) :361 — 369.

[10] Li J X , Zhang W H . Study on *Abies fargesii* population structure and spatial pattern. *Journal of Northwest Sci-Tech Univ. of Agri. And For.* (Nat. Sci. Ed.) , 2001 ,29 (5) :115 — 118.

[11] Liu F , Chen W L , He J S . Population structure and regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in Shennongjia. *Acta Phytoecologica Sinica* , 2000 ,24 (4) :396 — 401.

[12] Duan R Y , Wang X A . Intraspecific and interspecific competiotion in *larix chinensis*. *Acta Phytoecologica Sinica* 2005 ,29 (2) :242 — 250.

[13] Zhang Y X . Study on the improvement and application of the neighborhood interference index model. *Journal of Plant Ecology* ,1993 ,17 (4) :352 — 357.

[14] Liu J F , Hong W , Li J Q , *et al.* Study on competition relationship and predictive dynamics of dominant species in natural forest of *Castanopsis kawakamii*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* 2003 ,11 (3) :211 — 216.

[15] Wang Z Q , Wu G S , Wang J B . Application of competition index in assessing intraspecific and interspecific spatial relations between *manchurian ash* and *dahurian larc*. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2000 ,11 (5) :641 — 645.

[16] Cheng G W , Luo J . Successional features and dynamic simulation of sub-alpine forest in the Gongga Mountain , China. *Acta Ecologica Sinica* , 2002 ,22 (7) :1049 — 1056.

[17] Ding S Y , Song Y C . Application of succession study in tending and restoration of evergreen broadleaved forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2003 ,14 (3) :423 — 426.

[18] Su W H . A preliminary study on the intraspecific and interspecific competitions of canopy populations in tropical rain forest in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,1997 ,8 (sp) :50 — 54.

参考文献：

[2] 桑卫国. 用动态模型研究森林群落中物种间的竞争. 生态学报, 2001, 21 (11): 1802 ~ 1807.

[3] 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 等. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992. 104 ~ 113.

[5] 闫桂琴, 赵桂仿, 胡正海, 等. 秦岭太白红杉种群结构与动态的研究. 应用生态学报, 2001, 12 (6): 824 ~ 828.

[6] 王志高, 王孝安, 肖娅萍. 太白红杉群落优势种的生态位研究. 西北植物学报, 2003, 23 (10): 1780 ~ 1783.

[7] 王孝安, 王志高, 肖娅萍. 太白红杉生殖年龄及其影响因素分析. 西北植物学报, 2004, 24 (5): 855 ~ 858.

[8] 王孝安, 赵相健. 太白红杉顶芽与分枝格局的适应性分析. 生态学报, 2004, 24 (11): 2616 ~ 2620.

[9] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. 生物多样性, 2004, 12 (3): 361 ~ 369.

[10] 李景侠, 张文辉. 巴山冷杉种群结构及空间分布格局的研究. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2001, 29 (5): 115 ~ 118.

[11] 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. 植物生态学报, 2000, 24 (4): 396 ~ 401.

[12] 段仁燕, 王孝安. 太白红杉种内种间竞争的研究. 植物生态学报, 2005, 29 (2): 242 ~ 250.

[13] 张跃西. 邻体干扰模型的改进及其在营林中的应用. 植物生态学报, 1993, 17 (4): 352 ~ 357.

[14] 刘金福, 洪伟, 李俊清, 等. 格氏栲林优势种竞争关系及其预测动态的研究. 热带亚热带植物学报, 2003, 11 (3): 211 ~ 216.

[15] 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. 应用生态学报, 2000, 11 (5): 641 ~ 645.

[16] 程根伟, 罗辑, 贡嘎山亚高山森林自然演替特征与模拟. 生态学报, 2002, 22 (7): 1049 ~ 1056.

[17] 丁圣彦, 宋永昌. 演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用. 应用生态学报, 2003, 14 (3): 423 ~ 426.

[18] 苏文华. 西双版纳热带季雨林林冠种群种内、种间竞争的初步研究. 应用生态学报, 1997, 8 (sp): 50 ~ 54.