

沙地云杉种内、种间竞争的研究

邹春静 徐文铎

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015)

摘要 根据调查资料,采用 Hegyi 提出的单木竞争指数模型 $CI = \sum_{j=1}^N (D_j/D_i) \cdot \frac{1}{L_{ij}}$ 对内蒙古白音敖包自然保护区的沙地云杉种内、种间的竞争强度进行定量分析。结果表明:沙地云杉种内竞争强度随着林木径级的增大而逐渐减小;种内竞争和种间竞争的强度顺序为:山杨>沙地云杉种内>白桦>家榆。竞争强度与对象木的胸高直径服从幂函数关系 $CI = AD^{-B}$,当沙地云杉胸高直径达到40cm 以上时,竞争强度变化很小。利用模型预测了沙地云杉种内、种间的竞争强度。说明 Hegyi 的单木竞争模型可为种内、种间竞争指数的研究提供可适用的数量指标。

关键词 沙地云杉 种内竞争 种间竞争 竞争指数 竞争强度

STUDY ON INTRASPECIFIC AND INTERSPECIFIC COMPETITION OF *PICEA MONGOLICA*

Zou Chunjing and Xu Wenduo

(Institute of Applied Ecological, Academia Sinica, Shenyang 110015)

Abstract By using Hegyi's competition index model for individual tree ($CI = \sum_{j=1}^N (D_j/D_i) \cdot 1/L_{ij}$), the intraspecific and interspecific competition in *Picea Mongolica* forest in Baiyinaobao Natural Preserve, Inner Mongolia Autonomous Region were investigated. The results show that intraspecific competition intensity of *Picea mongolica* reduced with increase in diameter scale of the trees. The order of competition intensity is: *Populus davidiana* > intraspecific > *Betula platyphylla* > *Ulmus pumila*. The relationship between competition intensity and individual growth of objective tree follows closely the following equation $CI = AD^{-B}$. The model can simulate and predict the intraspecific and interspecific competition. That suggests that Hegyi's competition model for individual tree can provide quantitative index for study on intraspecific and interspecific relationship in plant population ecology.

Key words *Picea mongolica*, Intraspecific competition, Interspecific competition, Competition index, Competition intensity

自从达尔文“自然选择,生存竞争,优胜劣汰”的理论产生以来,许多生态学家对植物竞争进行了大量的研究(Schoener, 1983; Connell, 1983; Grime, 1979; Tilman, 1982),认为

竞争是指两个以上有机体在所需的环境资源或能量不足的情况下,或因某种必需的环境受限制,或因空间不够而发生的相互关系。竞争的结果是一个有机体阻碍了另一个有机体的正常生长和发育。但很多问题尚无满意的回答和解释,如植物竞争发生的条件,树木之间的竞争指数系统,干旱区植物之间是否存在竞争等。Grime认为,具有最快生长速率的植物(最大的获得能量的能力)将是竞争的“赢家”;而Tilman认为,具有最小资源需要量的植物种群将在竞争中“取胜”。Connell指出,竞争发生必须具备3个条件:(1)植物的密度发生改变;(2)植物的生长条件、生理状况、死亡率发生变化;(3)植物的生态位改变。然而Harper(1982)提出的种的“共存理论”却认为,那些有生态关联的,有较相近生境的种的共存机率比较大。许多早期生态学家认为,极端环境,如干旱区植物分布的空间较大,竞争较少发生(Shreve, 1931; Grime, 1977),然而Fowler(1986)认为,干旱区植物竞争发生的频率可能性较小,但对植物群落的结构形成却很重要。关于植物竞争的研究方法,可分为三类:一是在自然条件下进行实验和观察;二是人工条件下的实验和观察;三是通过统计和数学模型对种的空间分布进行分析。关于树木之间的竞争指数系统如何确定也进行了大量的有益的探讨和研究(邵国凡, 1985; Bella, 1971)。那么植物竞争现在的研究方向是什么呢,Keddy(1989)在《竞争》中写道:“在下一个十年中,竞争研究有两个方向,一是认识组合规则(Assembly rule),二是认识表达规则(Response rule)”。植物竞争领域的研究正向这种了解植物种内、种间的组合及表达规则的方向而努力。

在号称八百里瀚海的内蒙古小腾格里沙漠东部边缘的固定沙丘上,分布着非常特殊的森林生态系统类型——沙地云杉(*Picea mongolica*)林。在生态条件十分恶劣的脆弱地区,能残遗生存如此繁茂的沙地森林景观,实属世界罕见(徐文铎, 1993)。这些沙地云杉林与周围浩瀚无垠的草原和沙坨景观形成了极其鲜明的对照,多年来一直发挥着强大的防风固沙生态效益、经济效益和社会效益。由于它的存在,为改造我国北方沙地、防治沙漠化及“三北”防护林体系的建立提供了可贵的线索。

但是,由于近年来人类活动干扰的日益加剧,造成了沙地云杉种群破碎化,分布面积越来越小,集中成片只分布于克什克腾旗白音敖包自然保护区内,亟待加强保护。本文研究沙地云杉种内、种间的竞争指数和竞争强度,试图为保护好现存的沙地云杉林资源和扩大其造林面积提供科学依据。

1 自然概况及研究方法

1.1 研究地点自然概况

白音敖包自然保护区位于内蒙古自治区克什克腾旗西北90km,地理位置为 $43^{\circ}30' \sim 43^{\circ}36'N$, $117^{\circ}06' \sim 117^{\circ}16'E$,是大兴安岭山地向蒙古高原的过渡地带,海拔1300~1500m,为固定沙地和半固定沙地,沙层厚度一般为40~80m。土壤为生草沙土向灰色森林土过渡的灰沙土类型。根据白音敖包气象站资料,这里年平均气温 $-1.4^{\circ}C$, $5^{\circ}C$ 的积温为1942 $^{\circ}C$,无霜期78天,年降水量448.9mm,6~8月降水量约占全年的68%,水热同期。沙丘阴坡生长着林相整齐的沙地云杉,并混交着一定数量白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)和少量的家榆(*Ulmus pumila*)(徐文铎, 1993)。

1.2 研究方法

1.2.1 外业调查

首先选择样地,在样地内选择任一沙地云杉作为对象木(Objective tree),测量其胸高直径、林木高度、枝下高和冠幅并编号。以该对象木为中心,测量半径为6m的样圆以内的所有乔木(DBH>5cm)的胸高直径、林木高度、枝下高、冠幅,并实测这些竞争木(Competitive tree)与对象木之间的距离。测量时标记竞争木以免重测。

1.2.2 内业分析

单木竞争指数的研究较多,提出了一些模型,但以 Hegyi 的模型预测效果最好,因此本文采用 Hegyi(1974)提出的单木竞争指数模型来计算竞争指数的大小。其指数为:

$$CI = \sum_{j=1}^N (D_j/D_i) \cdot \frac{1}{L_{ij}}$$

其中,CI——竞争指数。CI 越大,表明竞争越激烈。 D_i ——对象木 i 的胸径。 D_j ——竞争木 j 的胸径。 L_{ij} ——对象木 i 与竞争木 j 之间的距离。 N ——竞争木的株数。

首先计算出每个竞争木对对象木的竞争指数,将 N 个单木间的竞争指数累加和平均即得沙地云杉种内及其与伴生树种之间的竞争强度。

2 结果与分析

2.1 对象木与竞争木的测树因子特征

共选择了50块样地,调查对象木(沙地云杉)50株,最小胸径6.5cm,最大胸径42.0cm,平均胸径19.3cm。50株对象木的胸径分布显示出林木趋于小龄化(表1)。

表 1 对象木的胸径分布

Table 1 DBH distribution of objective tree

| 径级(cm) Diameter scale | 6~10 | 11~15 | 16~20 | 21~25 | 26~30 | 31~35 | 36~40 | 41~45 | 合计 Sum |
|--------------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------|
| 株数 Number | 7 | 11 | 9 | 7 | 5 | 4 | 4 | 3 | 50 |
| 百分比(%) Percentage | 14.0 | 22.0 | 18.0 | 14.0 | 10.0 | 8.0 | 8.0 | 6.0 | 100.0 |

由于沙地环境条件比较脆弱,除了沙地云杉以外,与其伴生的树种较少,竞争木共4种758株,包括沙地云杉、白桦、山杨和家榆,但树种的组成比例很不相同(表2)。

表 2 竞争木的种类组成

Table 2 Species composition of competitive tree

| 种类 Species | 沙地云杉 <i>Picea</i> | 白桦 <i>Betula</i> | 山杨 <i>Populus</i> | 家榆 <i>Ulmus</i> | 合计 Sum |
|----------------------|----------------------|---------------------|----------------------|--------------------|-----------|
| 株数 Number | 450 | 242 | 60 | 6 | 758 |
| 百分比(%) Percentage | 59.4 | 31.9 | 7.9 | 0.8 | 100.0 |

沙地云杉所处生态条件十分恶劣,只有适于沙地的树种才能生存,因此竞争木种类较少,但竞争木株数较多,平均每株对象木在半径为6m,面积为113.04m²的样地内有竞争木14.2株,而黑龙江省凉水林场的红松(*Pinus koraiensis*)老龄林中的红松平均每株在半径为8m,面积为

200.96m²的样地内只有竞争木9.5株(马建路等,1994)。

2.2 沙地云杉种内及其与伴生树种种间的竞争

沙地云杉在生长的过程中,不断与其本身发生竞争关系,并因此产生自疏现象。然而沙地云杉种内竞争强度随林木径级的变化而有所不同(表3)。与伴生树种之间也有竞争,但种间竞争强度因树种不同而有很大差异(表4)。

表 3 沙地云杉种内竞争强度

Table 3 Interspecific competition intensity of spruce

| 径级(cm) Diameter scale | 6~10 | 11~15 | 16~20 | 21~25 | 26~30 | 31~35 | 36~40 | 41~45 |
|--------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 竞争强度 | 0.330 | 0.292 | 0.262 | 0.247 | 0.175 | 0.139 | 0.130 | 0.105 |
| C. I. | | | | | | | | |
| 标准差 | 0.218 | 0.145 | 0.099 | 0.230 | 0.116 | 0.051 | 0.027 | 0.031 |
| S. D. | | | | | | | | |
| 样本数 | 29 | 23 | 21 | 20 | 17 | 8 | 6 | 7 |
| S. N. | | | | | | | | |

沙地云杉种内竞争强度随径级的增大而减小,这符合实际情况。沙地云杉由于种群调节,林木径级越大,林木因自然稀疏而加大距离,因此对光、温、水等资源的竞争强度降低,同时林木渐渐趋于均匀化。

种间的竞争能力决定于种的生态习性和生态幅度。生态习性相近的种,种间竞争激烈。当一个种处于最适生态位时,其竞争能力最大。但种间竞争强度还与群落的动态有关。一般而言,先锋树种在群落初期竞争能力较大,随着群落的进展演替,先锋树种的退出,其竞争能力就会减小。在沙地植被中,山杨是先锋树种,演替初期,其个体数很多,竞争能力很大(表4),而且径级多在10cm左右。随着先锋树种的入侵和定

表 4 沙地云杉种间竞争强度

Table 4 Intraspecific competition intensity of spruce

| 种类 Species | 沙地云杉 <i>Picea</i> | 白桦 <i>Betula</i> | 山杨 <i>Populus</i> | 家榆 <i>Ulmus</i> |
|---------------|----------------------|---------------------|----------------------|--------------------|
| 竞争强度(C. I.) | 0.217 | 0.147 | 0.359 | 0.121 |
| C. I. | | | | |
| 标准差(S. D.) | 0.095 | 0.114 | 0.128 | 0.107 |
| S. D. | | | | |
| 样本数(S. N.) | 78 | 61 | 47 | 6 |
| S. N. | | | | |

居,形成上层林相,在林下开始发育沙地云杉幼树,随着幼树个体的生长,当沙地云杉径级达到20cm以上时,山杨逐渐退出群落。调查中发现,大龄沙地云杉林内几乎没有山杨混交,即使有也处于亚乔木层。白桦在演替的初期为沙地云杉的更新创造了庇阴条件,当沙地云杉个体生长成熟时,白桦只稀疏地与其混交,因此竞争强度小于沙地云杉种内竞争。

2.3 竞争强度与对象木胸径的关系及其预测结果

竞争能力受多种因素制约,其中个体胸径的大小对竞争能力影响很大。通过多种数学模型模拟结果的比较,发现竞争强度与对象木胸径严格地服从幂函数关系(表5),即:

$$CI = AD^{-B}$$

其中, CI ——竞争指数, D ——对象木胸径, A, B ——模型参数。通过模拟, 得到如下参数 (因山杨过早退出群落, 家榆数量少而未作模拟)。

表 5 竞争强度与对象木胸径的模型参数

Table 5 Model parameters of C. I. and DBH of objective tree

| | A | B | R | N | $R_{0.01}$ | 显著性 Significance |
|---|-------|-------|-------|----|------------|---------------------|
| 沙地云杉与整个林分 <i>Picea</i> and forest | 2.823 | 0.581 | 0.825 | 43 | 0.3827 | * |
| 沙地云杉与伴生树种 <i>Picea</i> and other trees | 1.835 | 0.672 | 0.933 | 90 | 0.2673 | ** |
| 沙地云杉种内 Intraspecific | 0.944 | 0.506 | 0.894 | 97 | 0.2606 | ** |
| 沙地云杉与白桦 <i>Picea</i> and <i>Betula</i> | 0.987 | 0.616 | 0.947 | 59 | 0.3248 | * |

因所有模型均达到显著水平以上, 可用来进行预测 (表 6)。

表 6 沙地云杉种内种间竞争强度与对象木胸径的模型预测

Table 6 Model prediction of interspecific and intraspecific CI and DBH

| 径级 (cm) Diameter scale | 6~10 | 11~15 | 16~20 | 21~25 | 26~30 | 31~35 | 36~40 | 41~45 | 46~50 | 51~55 | 56~60 | 61~65 |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 沙地云杉与整个林分 <i>Picea</i> and forest | 0.844 | 0.636 | 0.527 | 0.457 | 0.407 | 0.370 | 0.341 | 0.318 | 0.298 | 0.281 | 0.267 | 0.254 |
| 沙地云杉与伴生树种 <i>Picea</i> and other trees | 0.454 | 0.327 | 0.263 | 0.223 | 0.196 | 0.175 | 0.159 | 0.147 | 0.136 | 0.127 | 0.120 | 0.113 |
| 沙地云杉种内 Intraspecific | 0.331 | 0.258 | 0.219 | 0.193 | 0.176 | 0.161 | 0.150 | 0.141 | 0.133 | 0.127 | 0.121 | 0.116 |
| 沙地云杉与白桦 <i>Picea</i> and <i>Betula</i> | 0.274 | 0.203 | 0.166 | 0.143 | 0.127 | 0.115 | 0.105 | 0.097 | 0.091 | 0.086 | 0.081 | 0.077 |

从预测结果可以看出, 沙地云杉种内、种间竞争强度随着对象木个体的增大而减小。然而当对象木胸径达到 40cm 以后, 竞争强度的变化不大。因此可以根据这一特性, 合理经营和管理沙地云杉天然林和人工林, 即: 若要获得高产量的沙地云杉木材时, 在其胸径达到 40cm 前都必须进行人工抚育; 若要合理保护沙地云杉, 必须使其与其他阔叶树种混交, 达到“栽阔保针”的目的 (徐文铎, 1993)。

3 讨论

植物间的竞争是普遍现象, 特别是在高密度的情况下, 不论种内还是种间经常见到植株间的抑制作用, 主要表现在植物地上部分和地下部分的根系资源和空间的竞争。竞争的结果是一个有机体阻碍了另一个有机体的正常生长和发育。在生态学上, 树种间的竞争一

直局限于实验的方法,而在竞争强度上缺乏数量指标。60年代以来,一些学者为更准确地预测林木生长,相继提出了许多描述林木间竞争强度的数量指标,即竞争指数系统,从而形成了用单木生长模型来预测林木生长的方法。本文以沙地云杉林为研究对象,采用 Hegyi(1974)的竞争指数模型来分析沙地云杉林种内和种间的竞争指数和竞争强度,通过林窗动态的研究发现:沙地云杉的林窗半径一般为6m,因此选择6m 做为竞争影响的半径。研究中发现 Hegyi 的模型能较好地模拟沙地云杉林的竞争关系,可为合理经营现有的沙地云杉林提供理论依据。

参 考 文 献

- 马建路等,1994:红松老龄林红松种内种间竞争的数量研究,植物种群生态学研究现状与进展,147~153。
- 邵国凡,1985:关于林木竞争指标,东北林业大学译丛,(1) 1~6。
- 徐文铎,1993:内蒙古白音敖包自然保护区沙地云杉林的基本特征、存在问题与解决途径,生态学杂志,12(5)39~44。
- 徐文铎,1993:沙地云杉苗期生长与干物质生产关系研究,应用生态学报,4(1) 1~6。
- Bella I. E. ,1971:A new competition model for individual tree,*Forest Science*. (17) 367~372.
- Connell J. H. ,1983:On the prevalence and relative importance of interspecific competition; Evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122**:661~961.
- Fowler N. L. ,1986:The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology Systematics*, **17**:89~110.
- Grime J. P. ,1979:*Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, London. pp. 120~154.
- Harper J. L. ,1982:Population biology of plants Academic Press, London. pp. 432~460.
- Schoener T. W. ,1983:Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, **122**:240~279.
- Tilman G. D. ,1982:*Resources competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 92~115.