

## 秦岭太白山巴山冷杉种内和种间竞争特性的研究

段仁燕<sup>1,2</sup>, 王孝安<sup>1\*</sup>, 黄敏毅<sup>2</sup>, 涂云博<sup>1</sup>, 汪超<sup>1</sup>

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

**摘要:** 通过对不同方法的比较分析, 提出了确定巴山冷杉(*Abies fargesii*) 植株间竞争强度和竞争范围的新方法, 并利用改进的方法研究了其种内和种间竞争强度。结果表明: 随对象木胸径的增大, 由于巴山冷杉种群自然稀疏过程中密度调节作用, 植株距离增加, 种内竞争强度降低; 巴山冷杉主要分布于亚高山地段, 群落内太白红杉(*Larix chinensis*) 数量较多, 胸径较大, 种内与种间竞争关系顺序为: 太白红杉-巴山冷杉 > 巴山冷杉-巴山冷杉 > 牛皮桦(*Betula utilis*)-巴山冷杉 > 其它树种-巴山冷杉; 竞争强度和对象木胸径的关系服从幂函数关系( $CI = AD^{-B}$ ), 当巴山冷杉胸径达到 25 cm 以上时, 种内和种间竞争强度变化较小。研究表明, 改进的方法能很好地预测巴山冷杉种内和种间的竞争强度。

**关键词:** 巴山冷杉; 种内竞争; 种间竞争

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2007)06-0581-05

### Study on Intraspecific and Interspecific Competition in *Abies fargesii* on Taibai Mountain

DUAN Ren-Yan<sup>1,2</sup>, WANG Xiao-An<sup>1\*</sup>, HUANG Min-Yi<sup>2</sup>, TU Yun-Bo<sup>1</sup>, WANG Chao<sup>1</sup>

(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)

**Abstract:** The improved competition index and method of qualify the competition zone reflecting objectively the competition and growth pattern of *Abies fargesii* were selected. The results showed that: with the increase of the size and the distance, the intraspecific competition intensity decreased, because of the population density regulation during self-thinning. In the community, the competition intensity of interspecific was more excessive than that of intraspecific. The order of competition intensity was *Larix chinensis*-*A. fargesii* > *A. fargesii*-*A. fargesii* > *Betula utilis*-*A. fargesii* > other species-*A. fargesii*. The relationship between competition intensity and individual growth of objective tree followed closely the following equation  $CI = AD^{-B}$ , and the changing of competition intensity was very small when the diameter of the objective tree grew to 25 cm. The improved method could simulate and predict the intraspecific and interspecific competition of *A. fargesii* efficiently.

**Key words:** *Abies fargesii*; Intraspecific competition; Interspecific competition

植物间的竞争是自然界中的普遍现象, 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(根系)对资源和空间的竞争。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, 树种间的竞争是指利用有限资源个体间的相互作用, 它既可以在利用共同资源的不同物种间发生, 也可以在同种个体间发生。竞争往往导致相关个体的适合度下降, 影响植物的存活、生长和形态建成。因此, 研究植物种内、种间竞争一直

是植物生态学研究的核心内容之一<sup>[1]</sup>。研究植物间的这种竞争关系, 首先要确定合适的竞争范围及选择适宜的度量竞争强度的竞争指数。目前, 有两类主要的竞争指数, 即依赖距离的竞争指数和不依赖距离的竞争指数<sup>[2,3]</sup>。不依赖距离的竞争指数只需要测量相关的密度和大小, 不需要对树木所在位置具体测量<sup>[2]</sup>。由于基株主要受邻近植株的影响, 受其它植株影响较小故较少采用, 用得较多的是依赖距离的竞争指数<sup>[4-6]</sup>。依赖距离的竞争指数很多, 国内常用的是张跃西的竞争指数<sup>[7]</sup>, 但在实际

收稿日期: 2007-03-30, 修回日期: 2007-06-11。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470324)。

作者简介: 段仁燕(1978-), 男, 湖北枣阳人, 讲师, 主要从事植物生态学方面的研究(E-mail: renyanduan@yahoo.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wangxa@snnu.edu.cn)。

应用中发现存在着“1 m 效应”,这与植物间竞争的实际不符,因此该竞争指数存在着一定的改进空间。当环境中可利用的资源低于种群最佳生长需要时,种群内个体之间就会产生竞争。Daniels<sup>[8]</sup>认为植物地上部分的竞争主要集中在树冠范围尺度上,但地下部分竞争很分散,也很难预测。若确定的邻体范围偏大或偏小,都不能准确反映基株所受到的干扰状况。目前,有很多确定竞争范围的方法,各有优缺点。如何对现有度量竞争指数和确定竞争范围的方法进行改进,以提出新的更具有说服力的方法,是亟待解决的问题。

巴山冷杉(*Abies fargesii*)为松科(Pinaceae)常绿乔木,是我国特有树种,在秦岭海拔 2400 m 以上常形成纯林或与太白红杉(*Larix chinensis*)、牛皮桦(*Betula utilis*)等形成混交林,在林业和生态环境建设中发挥着重要的作用。但以往对其研究主要集中于种群结构与分布格局等方面<sup>[9]</sup>,有关竞争特性的研究尚未见报道。本研究以太白山自然保护区巴山冷杉天然林为研究对象,提出了度量竞争强度的改进方法及确定竞争范围的新方法,并探讨这些方法在巴山冷杉群落种内种间竞争中的应用,旨在为邻体竞争研究中竞争指数的度量和邻体竞争范围的确定提供理论依据。

## 1 研究区域自然概况

研究区域位于陕西省太白山国家级自然保护区境内,地处 33°49′30″~34°07′30″N, 107°22′50″~107°51′30″E 之间。秦岭是一条横贯陕西省中南部的东西走向的山脉。北坡陡峭,南坡平缓,主峰太白山海拔 3767 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,年均降水量只有 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,雨量较充沛,年均降水量约 800~1100 mm,年均温 10.6~14.5℃。巴山冷杉生长地海拔 2500~3200 m,气候恶劣,年低温( $\leq 0^\circ\text{C}$ )天数为 150~200 d,绝对低温 -25~-20℃,6~9 月份平均气温 10~14℃,年均降水 800~900 mm;土壤为山地暗棕壤。植被垂直带谱明显,由下而上依次为落叶林带、桦木林带、山地针叶林带和高山灌丛草甸带<sup>[9]</sup>。

## 2 研究方法

### 2.1 野外调查

在全面考察巴山冷杉的分布状况、了解其群落

各种特征的基础上,在药王殿附近选取有代表性的 7 块巴山冷杉和太白红杉的混交林设置样地。每个样地面积为 40 m×40 m,在样地中进行逐株(胸径大于 5 cm)测定,记录植株的坐标值,同时测定胸径、树高、枝下高和冠幅等,分别编号。根据野外调查测定的每株植物的坐标数据,在计算机上绘制植物分布图。从每个样地的中部随机选取对象木 40 株,共选取对象木 280 株。凡是处于样地边缘的植株,由于受到样地外其它植株的影响,不宜作为对象木,只能作为竞争木,因此主要在样地中部选择对象木。

### 2.2 竞争范围的确定

由于邻体影响较为复杂,受基株与邻体的种类、大小、距离、邻体个数等多方面的影响,因此在确定邻体影响半径上存在着较大的争议<sup>[2,3,10-12]</sup>。有研究表明,植物接受光资源的能力决定着生长动态<sup>[2]</sup>,但其能力大小决定着自身和周围邻体的高度。假定所有对基株有影响的竞争木均会影响到基株的光照强度,这些竞争木的确定可采用高度角的方法。一定范围内,那些超过一定高度植株个体可被确定为竞争木,具体方法见图 1。其中, $\alpha$  的角度可根据光生态场理论的有效光照强度来确定。巴山冷杉生长的海拔较高,一天中可利用光照时间较短,我们假定  $\alpha$  的角度为  $60^\circ$ 。假定一个植株的高度为  $H_j$ ,距对象木  $i$  的距离为  $d_{ij}$ ,则可通过以下方法来判定该植株是否为竞争木。若  $H_j/\tan 60^\circ > d_{ij}$ ,则该植株为基株  $i$  的竞争木,否则,该植株不为竞争木。

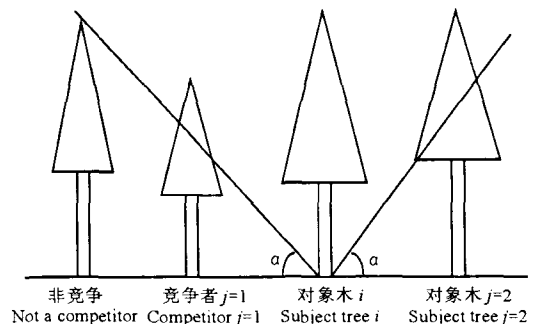


图 1 竞争木的选择

(通过距对象木  $i$  基部一定的高度角  $\alpha$  来确定)

Fig. 1 Competition chosen with a height angle of  $\alpha$  from the base of the subject tree  $i$

### 2.3 邻体竞争指数模型的改进

目前用的较多的竞争指数有以下 2 种:①张大有等<sup>[13]</sup>提出的改进模型:  $I_1 = \sum_{j=1}^n S_j S_i^{-1} d_{ij}^{-1}$ , ②张跃西<sup>[7]</sup>根据生态学原理及自疏规律又提出新的改进

模型:  $I_2 = \sum_{j=1}^n S_j^2 S_i^{-1} d_{ij}^{-2}$ 。上述2个公式中  $I_1, I_2$  分别为2个公式的竞争强度,  $S_j$  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;但在实际应用中发现,基株附近距离小于1 m的邻体的竞争指数远大于超出1 m的竞争指数。为了使数据更有可比性,对此公式进行了改进,其计算式为:  $I_3 = \sum_{j=1}^n S_j^2 S_i^{-1} (d_{ij} + 1)^{-2}$ ,  $I_3$  为改进后公式的竞争强度,其他各字母的意义同上式。

为了说明度量竞争强度公式改进的必要性,首先将竞争状况进行简化,即研究一对植株的状况(一个基株,一个竞争木)。假定基株和邻体的胸径相同,当邻体分别在距基株不同位置时(0.2 ~ 2.4 m),不同竞争指数的变化情况见图2。若基株和邻体的胸径相同,则  $I_1$  的值与胸径无关,显然不符合竞争规律,因此图2中没列出  $I_1$  的变化情况。从理论上讲,如果植株间的距离相差不大,植株间竞争强度的变化不会太明显。图2表明,竞争指数  $I_2$  存在着一定的差别,特别是在1 m范围内,其竞争强度远大于1 m范围外。而对改进的竞争指数  $I_3$  而言,当距离变化较小时,方差分析表明竞争强度不存在明显的变化。结果显示,以前的竞争指数可能夸大了距离的作用,特别是1 m范围内植株的竞争作用。从图2中可以看出,改进的竞争指数有效地避免了竞争强度在1 m左右竞争强度变化过大的现象,有一定的意义。因此,后面竞争指数的计算均采用改进的公式  $I_3$  计算。

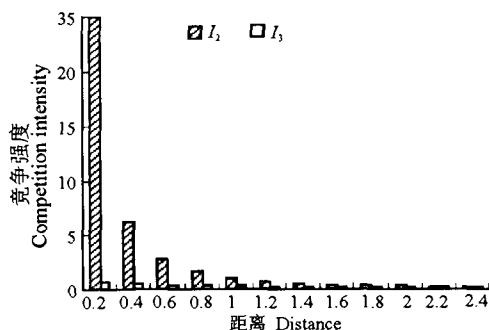


图2 邻体竞争强度  $I_2$  和  $I_3$  的变化  
(竞争木距基株不同范围)

Fig.2 The variety of  $I_2$  and  $I_3$  (when the distance between competitor and subjective tree is different)

## 2.4 数据分析处理

根据野外调查测定每株植物的坐标数据,在计算机上绘制植物分布图。根据上述竞争木的公式,结合对象木周围植株的树高、距离等因子确定竞争木的范围。然后,根据竞争指数公式  $I_3$  计算巴山冷

杉种内和种间的竞争强度。

## 3 结果与分析

### 3.1 对象木与竞争木特征

野外共调查巴山冷杉对象木280株,最小胸径6.37 cm,最大胸径37.26 cm,平均胸径16.51 cm。将调查对象木按径级分组(表1),其中,中小径级的巴山冷杉所占比例较高,胸径(DBH)小于或等于20 cm的占总株数的68.94%,280株对象木的胸径分布显示出林木趋于小龄化。由于主要研究的是巴山冷杉与太白红杉交错区的竞争状况,研究样地的海拔较高,除主要竞争树种太白红杉、牛皮桦外,其他物种种类和数量都较少。从表2可知竞争木(伴生树种)共4422株,包括太白红杉、巴山冷杉、牛皮桦,但树种的组成比例很不相同(表2)。还有一些树种,但所占比例很小,没有全部列入。其中,除太白红杉和巴山冷杉外,其他竞争木树种的胸径平均在10 cm以内。

表1 巴山冷杉对象木的胸径分布

Table 1 DBH distribution of objective tree of *Abies fargesii*

径级(cm) Diameter scale	株数 Number	百分比(%) Percentage
5 ~ 10	73	26.08
10 ~ 15	59	21.07
15 ~ 20	61	21.79
20 ~ 25	50	17.86
25 ~ 30	29	10.34
> 30	8	2.86
合计 Total	280	100.00

表2 竞争木的种类组成

Table 2 Species of competitive trees

种类 Species	胸径(cm) DBH	平均胸径(cm) Average of DBH	株数 Number	百分比(%) Percentage
巴山冷杉 <i>Abies fargesii</i>	5.06 ~ 40.45	14.12	978	44.91
太白红杉 <i>Larix chinensis</i>	5.03 ~ 56.78	19.78	1172	53.03
牛皮桦 <i>Betula utilis</i>	5.62 ~ 27.38	9.44	30	1.38
其他树种 Other species	5.27 ~ 35.24	8.29	15	0.68

### 3.2 巴山冷杉种内及其与伴生树种种间的竞争

巴山冷杉在生长过程中,由于不断与其自身发生种内竞争,并因此产生自疏现象,然而巴山冷杉种内竞争强度因对象木的径级不同而有很大的差别(图3)。与伴生树种之间也存在着一定的竞争,但种间竞争强度因树种的不同也有较大的差别(图4)。巴山冷杉种内竞争强度随径级的增大而减小,这与实际情况相符合。在样地内,巴山冷杉种群由

于自然调节的作用,随着对象木径级的增大,竞争木径级相对变小,林木因自然稀疏而加大对象木与竞争木间的距离,因此对光、温、水等生态条件及资源的竞争强度降低。由图4可以看出,竞争强度的顺序为:太白红杉-巴山冷杉>巴山冷杉-巴山冷杉>牛皮桦-巴山冷杉>其他树种-巴山冷杉。

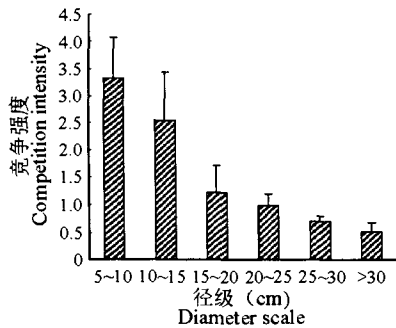
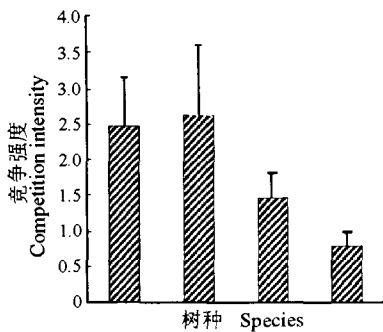


图3 巴山冷杉种内竞争强度

Fig. 3 Intraspecific competition intensity of *Abies fargesii*



1. 巴山冷杉; 2. 太白红杉; 3. 牛皮桦; 4. 其他

1. *Abies fargesii*; 2. *Larix chinensis*; 3. *Betula utilis*; 4. Other species

图4 巴山冷杉种间竞争强度

Fig. 4 Interspecific competition intensity of *Abies fargesii*

### 3.3 巴山冷杉种内种间竞争强度与对象木胸径的关系

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较大,并且胸径是林分调查的基本因子。以竞争强度为因变量,以对象木胸径为自变量,采用线性、双曲线、幂函数和对数方程等数学公式对竞争强度与对象木胸径间的关系进行回归拟合。结果表明,幂函数的相关系数均较大,这与张泽浦等<sup>[4]</sup>对日本落叶松(*Larix leptolepis*)和邹春静等<sup>[14]</sup>对沙地云杉研究的结果相似。因此幂函数为较优的回归模型,即:  $CI = AD^{-B}$ , 其中,  $CI$  为竞争强度,  $D$  为对象木胸径,  $A$  和  $B$  为模型参数。显著性检验结果表明均达到显著水平。从图5可以看出,不论是种内竞争强度还是种间竞争强度,都随对象木胸径的增加呈下降趋势。竞争强度下降到一定程度

后,下降趋势变得很缓慢,此时群落基本稳定。当巴山冷杉的胸径超过 25 cm 后,种内种间竞争强度变化很小。

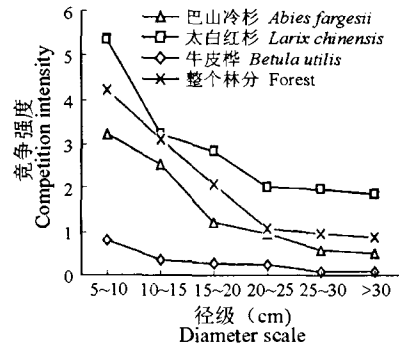


图5 巴山冷杉种内和种间竞争强度与对象木径级的关系

Fig. 5 The interspecific and intraspecific competition intensity and DBH of subjective tree

## 4 讨论

### 4.1 竞争范围和竞争指数改进的意义

研究植株间的种内种间竞争关系,首先要确定合适的竞争范围及选择适宜的度量竞争强度的竞争指数。确定合理的植株间的竞争范围是研究竞争的前提,若范围过大或过小均可能导致最终的结果不准确。植物的竞争,包括地上枝和地下根的竞争,对根竞争的研究较困难,目前大量工作仍集中在枝竞争上<sup>[14,15]</sup>。李树人<sup>[16]</sup>提出的光生态场理论认为,在1天中,日出日落时太阳高度角很小,与树干主轴夹角接近90°,树冠投影可达数百米,但此时光照很弱,植物光合作用基本停止。7:00~17:00光照强度大,为光合作用有效期,亦是树木光生态场有效期。但不同地点,太阳高度角会发生变化,而且光照时间变化更大。若结合光生态场理论,确定一个合理的光合作用有效期的高度角变化范围,在充分考虑了植株个体大小差异的基础上,基本上能较好地确定植物的竞争范围。本研究改进了确定竞争范围的方法,改进的方法充分考虑了植株间大小的差异,结合光生态场理论,较好地确定了植物的竞争范围。该方法既考虑了植物之间对光资源的竞争,而且从一定尺度上考虑了基株周围竞争木的差异,克服了以前方法理论上的缺陷,具有一定的说服力。

竞争指数是将植株与其邻近个体的竞争强度量化的数学表达式,选择一个适宜的竞争指数对度量植株间种内和种间竞争强度有重要意义。目前,有很多确定竞争强度的方法,各有优缺点。但我们在实际研究中发现,常用的公式存在着“1 m 效应”。

如图2所示,1 m前后的竞争强度变化较大,以前的竞争指数夸大了距离的作用,特别是1 m范围内植株的竞争作用。为了有效地避免“1 m效应”,我们对竞争指数进行了改进,改进后的公式很好地避免了1 m范围内竞争强度变化过大的缺陷,有一定的意义。

#### 4.2 巴山冷杉种内和种间竞争强度

我们以改进的竞争范围和竞争强度度量方法对太白山巴山冷杉群落进行了研究,结果发现这些改进的方法能较好地模拟巴山冷杉种内和种间竞争强度的变化。通过研究发现,巴山冷杉的种内竞争强度随径级的增大而减少,是因为随着对象木个体增大,其竞争能力也相应增大。由于群落内的优势树种为巴山冷杉和太白红杉,故巴山冷杉群落中竞争关系以巴山冷杉种内竞争和与太白红杉的种间竞争为主。巴山冷杉种内的竞争强度明显小于种间的竞争强度,主要因为巴山冷杉为阴性树种,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,导致种内竞争很弱;太白红杉为阳性树种,幼苗在混交林内很难生存,故在这些地段分布的太白红杉大都为较大径级的植株,种间竞争相对较高。其他一些树种可能不适应高海拔的生长环境,数量较少,相距较远,因而竞争作用不大。不同径级的巴山冷杉受到的种内和种间竞争强度有很大的区别,较小径级的受到种内和种间的竞争都很大,因此在巴山冷杉天然林更新中,应采取一定的人工措施,如择伐、人工抚育幼苗等措施来加强对中小径级的巴山冷杉的保护,促进其更新,提高幼苗的存活率;而当植株生长到一定阶段,很少受到周围其它植株的影响,可根据这一特性,合理经营和管理巴山冷杉天然林。

#### 参考文献:

- [1] Weiner J. Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals[J]. *J Ecology*, 1984, 72: 183 - 195.
- [2] Biging G S, Dobberty M A. Comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees[J]. *Forest Science*, 1992, 38: 695 - 720.
- [3] Biging G S, Dobberty M A. Evaluation of competition indices in individual tree growth models[J]. *Forest Science*, 1995, 41: 360 - 377.
- [4] 张泽浦, 方精云, 菅诚. 邻体竞争对植物个体生长速率和死亡概率的影响: 基于日本落叶松实验的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 340 - 345.
- [5] 吴巩固, 王政权. 水曲柳落叶松人工混交林中树木个体生长的竞争效应模型[J]. 应用生态学报, 2000, 11(5): 646 - 650.
- [6] 宋丁全, 姜志林, 郑作孟, 何文平. 光皮桦群落邻体干扰指数的研究[J]. 生态学杂志, 2002, 21(3): 15 - 17.
- [7] 张跃西. 邻体干扰指数模型的改进及其在造林中的应用[J]. 植物生态学及地植物学学报, 1993, 17(4): 352 - 357.
- [8] Daniels R F. Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth[J]. *Forest Science*, 1976, 22: 454 - 456.
- [9] 李景侠, 张文辉. 巴山冷杉种群结构及空间分布格局的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(5): 115 - 118.
- [10] 张跃西, 钟章成. 木本植物邻体干扰研究进展[J]. 生态学杂志, 1999, 18(2): 55 - 59.
- [11] 洪伟, 吴承祯. 邻体干扰指数模型的改进及其应用研究[J]. 林业科学, 2001, 37(sp. 1): 1 - 5.
- [12] 段仁燕, 王孝安. 太白红杉种内种间竞争的研究[J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 242 - 250.
- [13] 张大勇, 赵松岭, 张鹏云. 青杆林演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数模型[J]. 生态学报, 1989, 9(1): 53 - 59.
- [14] 邹春静, 徐文铎. 沙地云杉种内种间竞争的研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(3): 269 - 274.
- [15] 向言词, 彭少麟, 蔡锡安, 任海, 周厚诚. 林窗中植物竞争强度随林窗发育的变化[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 99 - 102.
- [16] 李树人, 赵勇, 阎志平. 日本落叶松林冠层光生态场研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(2): 123 - 126.