

桉柏混交林种群生物量动态与密度调节*

石培礼 杨 修 (中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京 100101)
钟章成 (西南师范大学生物系, 重庆 630715)

【摘要】 研究了四川省盐亭县桉柏混交林中桉木和柏木种群的生物量动态、密度动态及种群密度对生物量动态的调节。结果表明, 桉木种群生物量在 18 a 内符合逻辑斯蒂增长, 柏木种群生物量在 20 a 内呈幂函数增长。而种群密度在 18 a 内均呈负幂函数降低。在桉柏混交林中, 密度制约是决定种群生物量动态的主要因素, 桉木和柏木平均单株生物量较符合 Yoda 提出的 $-3/2$ 自疏定律为快, 其自疏系数分别为 -2.33 和 -3.97 。个体平均生物量的增长比由密度下降引起的生物量降低快, 因此, 两种群生物量在密度调节过程中仍然保持增长状态, 其中柏木是生物量增长旺盛的种群。

关键词 桉木 柏木 生物量动态 密度动态 密度调节

Dynamics of population biomass and its density-dependent regulation in alder and cypress mixed forest. Shi Peili and Yang Xiu (Commission for Integrated Survey of Natural Resources, Academia Sinica, Beijing 100101), Zhong Zhangcheng (Southwest China Normal University, Chongqing 630715). -Chin. J. Appl. Ecol., 1997, 8(4): 341~346.

The biomass dynamics, density dynamics, and density-dependent regulation of biomass dynamics in alder and cypress mixed forest were studied at Yangting County of Sichuan Province. The results show that the biomass of alder accords with logistic growth in the past 18 years, and that of cypress conforms to power function growth in the past 20 years. The densities of alder and cypress show a negative power function growth in the past 18 years. In the mixed forest, density-dependent death is the key factor determining the dynamics of population biomass. The mean individual biomass is approximately related to the density by the $-3/2$ power law, and the self-thinning indices of alder and cypress are -2.33 and -3.97 , respectively. The increase in mean individual biomass is greater than its decrease caused by population density reduction. As a result, the biomass of the two populations still increases during the period of density-dependent regulation, and the biomass of cypress population increases more vigorously.

Key words *Alnus cremastogyne*, *Cupressus funebris*, Density dynamics, Biomass dynamics, Density-dependent regulation.

1 引言

桉柏混交林是近年来在川中紫色土丘陵区兴起并大力推广的人工林^[1]。桉柏混交有促进柏木生长、提高地力、提前林分郁闭的综合效益。近年来桉柏混交林在四川省发展较快, 面积已逾 $6.7 \times 10^5 \text{ hm}^2$, 仅盐亭县就达 $6.0 \times 10^5 \text{ hm}^2$ 。目前, 桉柏混交林已被作为长江中上游防护林体系工程的典型模式之一, 研究其生物量动态及密度调

节对川中丘陵区现有防护林的改造乃至长江中上游防护林的建设都有重要意义。

2 研究地区自然概况与方法

研究区位于四川省盐亭县, 以丘陵地貌为主, 海拔 400~600 m, 具盆地亚热带湿润季风气候特征, 年降雨量 880 mm, 年均温 17.3°C , 无霜期 294 d。植被以桉柏混交林和柏木疏林为主, 林

* 国家“八五”科技攻关项目(85-19-01-11-02)。
1994年9月23日收稿, 1996年6月4日接受。

下灌木草本稀疏. 主要乔灌木种有桤木(*Alnus cremastogyne*)、柏木(*Cupressus funebris*)、黄荆(*Vitex negundo*)、马桑(*Coriaria sinica*)、刺梨(*Rosa roxburghii*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)等; 草本多为禾本科、莎草科、菊科、唇形科和豆科植物所组成.

所研究的桤柏混交林初植密度 1.5×10^4 株 hm^{-2} , 桤柏混交比为 1:2, 根据立地条件、混交比例和初植密度一致的原则取样, 以空间代替时间的方法选取不同年龄的、人为干扰少和未采取任何疏伐措施的混交林群落进行调查, 取样面积 $10 \text{ m} \times 20 \text{ m}$, 每龄组 400 m^2 , 分种对活立木进行每木调查, 记录种名、树高、胸径和密度, 样地总面积 4400 m^2 .

根据 J. S. Huxley 的相对生长理论^[4] (Allometric theory) 建立桤木和柏木生物量(W)对胸径(D)和树高(H)的回归方程:

$$\text{桤木: } W_a = 0.1565(D_a^2 H_a)^{0.7388} \quad (r = 0.99, p < 0.01) \quad (1)$$

$$\text{柏木: } W_c = 0.2045(D_c^2 H_c)^{0.7499} \quad (r = 0.97, p < 0.01) \quad (2)$$

由(1)、(2)式计算林分中桤木和柏木种群的生物量.

3 结果与分析

3.1 种群的生物量动态

以种群年龄为横坐标, 种群总生物量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)为纵坐标, 分别拟合桤木、柏木种群生物量随时间变化的回归模型.

桤木种群生物量随时间变化呈“S”型曲线(图 1), 可用 Logistic 方程来拟合:

$$W_a = \frac{70136.0}{1 + e^{(2.9762 - 0.2897t)}} \quad (3)$$

$$(0 < t \leq 18, r = 0.98, p < 0.01)$$

桤木种群生物量到达拐点 $t = 10 \text{ a}$, 即 $W_a = W_k/2$, 生物量的增长速率 dW_a/dt 随着林龄增长而增长, 在 $t = 10 \text{ a}$ 时其值达到最大, 这与桤木平均单株净生产量也在 $10 \sim 12 \text{ a}$ 达最大值是同步的. 10 年以后, 随着种群年龄增大, dW_a/dt 逐渐减

小, W_a 逼近 W_k 值. 20 年生桤木种群生物量为 $66.046 \times 10^3 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 已经相当接近 W_k 值. 超过此年龄, 种群生物量增长速度小于衰老死亡引起的生物量减少的速度, 种群总生物量开始下降.

柏木种群生物量增长可用坐标平移后的幂函数来描述:

$$W_c = 30t^{2.7153} + 1763 \quad (4)$$

$$(0 < t \leq 18, r = 0.98, p < 0.01)$$

柏木种群生物量增长($0 \sim 18 \text{ a}$)可分为 2 个阶段, 第一阶段(8 龄前), 为种群生物量的缓慢增长期, 表现出柏木幼龄期生长缓慢的生物学特性; 第二阶段(8 龄以后), 柏木的生长节律加快. 再由于固氮树种桤木的“施肥”效应对柏木生长有促进作用, 种群生物量迅速增加(图 1).

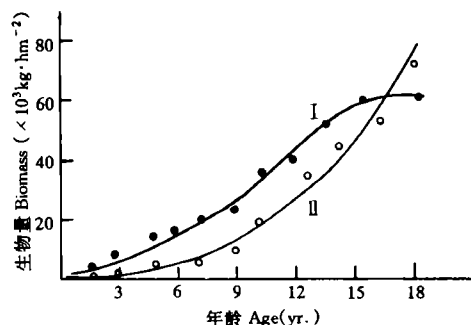


图 1 桤木和柏木生物量动态

Fig. 1 Biomass dynamics of alder and cypress trees.

I. 桤木 Alder, II. 柏木 Cypress. 下同 The same below.

3.2 种群密度动态

以林龄(年)为横坐标, 以各龄林分密度(株 $\cdot \text{hm}^{-2}$)为纵坐标, 得出桤木和柏木种群密度随时间的进程曲线(图 2).

桤木种群密度随时间变化的回归方程为:

$$D_a = 12176.15t^{-0.7826} \quad (5)$$

$$(0 < t \leq 18, r = -0.95, p < 0.01)$$

柏木种群密度随时间动态变化回归方程为:

$$Dc = 18295.89t^{-0.5722} \quad (6)$$

$$(0 < t \leq 18, r = -0.92, p < 0.01)$$

桉木和柏木种群密度随着林龄的增长均表现负幂函数降低。从第二年到第九年期间 2 种群密度下降非常迅速, 9 年以后, 桉木种群密度降低速率趋于平缓, 而柏木种群密度仍处于较快的降低状态, 说明桉木自我稀疏作用已明显减弱, 而柏木仍处于较强的自疏过程中, 这与桉木和柏木的生长速度在时间节律上的差异有着紧密的联系, 也说明了种群密度动态特征决定于植物的生物学特性。

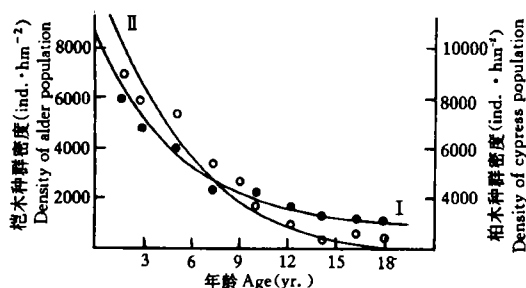


图2 桉木和柏木种群密度动态

Fig.2 Density dynamics of alder and cypress populations.

3.3 种群生物量动态与密度的关系

种群生物量动态过程实质上是一个密度调节过程。以尼科森为代表主张密度制约的生物学派, 认为种群是一个自我管理系统, 它们按自身的性质及其环境状况调节种群密度, 种群的数量动态是受种群自身密度制约机制调节的。密度制约经过负反馈机制进行自我调节, 使种群的数量保持动态平衡状态。种群个体生长和密度对环境资源载容量产生的压力, 可通过自疏作用减少种群密度来得以调控。

植物种群在自疏过程中, 存活个体植株平均生物量(\bar{W})与种群密度(d)之间关系式为^[5]:

$$\bar{W} = c d^{-a} \text{ 或 } \lg \bar{W} = \lg c - a \lg d \quad (7)$$

式中, a 和 c 都是常数, a 是从密度对数/

植株平均生物量的对数作图所得关系直线的斜率, 即自疏指数; c 是该直线在纵坐标上的截距。

根据表 1 数据和式(7)拟合植株平均生物量对数对种群密度对数的回归方程, 可得出桉木和柏木种群自疏曲线(图 3)。

桉木:

$$\lg \bar{W} = 4.2193 - 2.3255 \lg d$$

$$\text{或 } \bar{W} = 16570.22 d^{-2.3255} \quad (8)$$

$$(11 \leq d \leq 60, r = -0.98, p < 0.01)$$

模型可信度:

$$Cs = \frac{2 \times 198.5541}{221.5234 + 211.1738} \times 100\%$$

$$= 91.78\%$$

$Cs > 60\%$, 表明式(8)能够较好地表达桉木种群的自疏过程, 模型的可信度高^[2,3]。

柏木: $\lg \bar{W} = 7.2983 - 3.9663 \lg d$

$$\bar{W} = 1.9876 \times 10^7 d^{-3.9663} \quad (9)$$

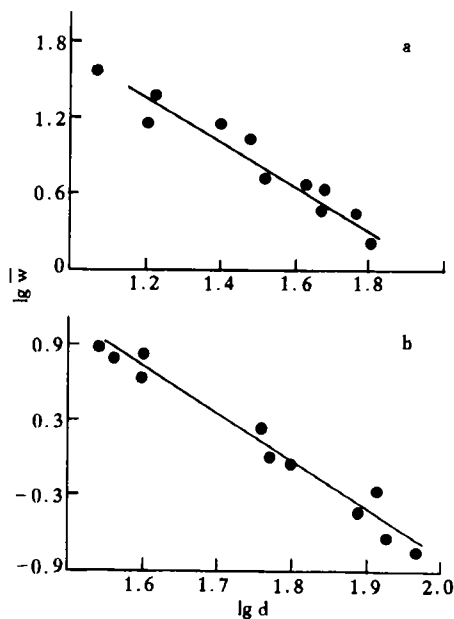


图3 桉木和柏木种群平均生物量与密度的关系

Fig.3 Relationship between mean plant biomass ($\lg \bar{W}$) and population density ($\lg d$) of alder and cypress.

a) 桉木种群 Alder population, b) 柏木种群 Cypress population.

表1 桤木和柏木种群平均生物量和密度的回归分析

Table 1 Regression analysis of mean plant biomass against density of alder and cypress population

样号 No.	年龄 Age (yr.)	种名 Species	平均树高 H	平均胸径 D	种群生物量 W	植物平均 生物量 \bar{W}	$\lg \bar{W}$	种群密度 d	$\lg d$	$\frac{\Lambda}{W}$	$\lg \frac{\Lambda}{W}$
1	2	A	1.79	1.02	39.9	0.665	-0.1772	60	1.7782	1.2140	0.08423
		C	0.84	-	19.1	0.191	-0.7190	100	2	0.2321	-0.6343
2	3	A	2.26	1.499	113.01	2.3063	0.3629	49	1.6902	1.9443	0.2888
		C	1.07	-	27.8	0.3089	-0.5102	90	1.9542	0.3525	-0.4528
3	5	A	4.99	4.27	146.8	3.67	0.5647	40	1.6021	3.1170	0.4937
		C	1.63	1.48	47.7	0.5963	-0.2246	80	1.9031	0.5624	-0.2499
4	6	A	6.45	5.71	148.3	4.1194	0.6148	36	1.5563	3.9824	0.6001
		C	1.99	1.75	52.1	0.6058	-0.2177	86	1.9345	0.4221	-0.3745
5	7	A	7.50	6.81	197.6	8.2333	0.9156	24	1.3802	10.2245	1.0096
		C	2.33	1.94	57.3	0.8815	-0.05476	65	1.8129	1.2815	0.1077
6	9	A	9.31	8.65	237.1	11.2905	1.0527	21	1.3222	13.9476	1.1445
		C	3.50	2.64	78.08	1.3013	0.1144	60	1.7782	1.7603	0.2456
7	10	A	10.03	9.78	366.2	15.9217	1.2020	23	1.3617	11.2882	1.0526
		C	4.26	3.67	217.9	3.7569	0.5748	58	1.7634	2.0137	0.3040
8	12	A	12.23	10.79	397.14	14.7089	1.1676	27	1.4314	7.7747	0.8907
		C	5.49	5.01	407.5	10.1875	1.0081	40	1.6021	8.7908	0.9440
9	14	A	12.79	11.23	535.3	41.1769	1.6147	13	1.1139	42.5449	1.6288
		C	6.25	5.97	458.2	13.4765	1.1296	34	1.5315	14.7484	1.2240
10	16	A	13.15	12.64	550.9	50.0818	1.6997	11	1.0414	62.7429	1.7976
		C	7.48	6.14	519.4	14.4278	1.1592	36	1.5563	13.3511	1.1255
11	18	A	13.57	12.97	649	59	1.7709	11	1.0414	62.7429	1.7976
		C	9.11	8.92	786.9	26.23	1.4188	30	1.4771	27.5154	1.4396

Λ : 桤木 *Alnus cremastogyne*, C: 柏木 *Cupressus funebris*. H: Mean height(m), D: Mean diameter(cm), W: Biomass of population($\text{kg} \cdot 100\text{m}^{-2}$), \bar{W} : Mean plant biomass($\text{kg} \cdot \text{tree}^{-1}$), d: Density of population($\text{ind} \cdot 100\text{m}^{-2}$).

$$(30 \leq d \leq 100, r = -0.99, p < 0.01)$$

$$C_s = \frac{2 \times 67.5293}{71.9635 + 73.0303} \times 100\% \\ = 93.15\%$$

$C_s > 60\%$, 说明式(9)具有较高的可信度.

自疏方程式(8)和式(9)表明, 桤木和柏木种群每减少2个单位密度, 平均植物生物量分别增加4.651和7.9326个单位, 说明两种群随着密度减小, 平均植物生物量较符合 $-3/2$ 自疏定律增长快. 个体平均生物量的增长速率比由密度下降引起的种群生物量降低的速率要快, 因此, 种群生物量在自疏过程中仍然保持增长状态. 比较两个种群的自疏指数(a)可知, 柏木生物量增长速率比桤木快, 柏木是生物量增长旺盛的种群.

4 讨 论

4.1 种群生物量动态

种群总生物量动态实质上包括单株生物量的增长和密度制约死亡两个动态过程, 前者是种群总生物量增长的因素, 后者则是种群总生物量降低的因素. 在低龄阶段, 密度降低导致的生物量降低小于个体生长引起的生物量增长的速度, 种群生物量逐渐增加. 这在12龄前的桤木种群和18龄前的柏木种群表现尤为明显. 但环境对种群生物量和密度的容纳量是有限的, 种群的总生物量有一个上限, 在到达此上限以前, 生物量的增长速率逐渐减慢, 使种群生物量增长呈现“S”型曲线. 桤木种群在12年以后, 由于自身的生物学特性、环境容纳量及种内种间竞争的压力, 种群密度逐渐降低, 同时个体生长也逐渐减慢, 虽然种群生物量仍有缓慢增长的趋势, 但随着时间的推移, 个体生长引起的生物量增长越来越不足以补偿密度下降导致的生物量降低, 种群总生物量呈逐渐减少的趋势.

柏木则由于幼龄阶段生长缓慢和喜侧方遮荫的生物学特性, 第 8 年以后生长速率加快, 并且受到固氮伴生树种固氮作用的促进, 因此, 18 龄前柏木生物量增长呈先慢后快的迅速增长态势。

4.2 种群密度动态

桉柏混交林林分郁闭度大, 实生苗存活力非常低, 种群缺乏幼苗的补充更新。同时, 随着林龄的增长, 由于个体生长对所需的资源和空间(如水、矿质元素、 CO_2 及光照条件等)产生竞争, 开始发生种群自疏, 种群密度下降。随着种群密度降低, 资源限制与生长的供需矛盾减弱, 种群密度降低的速度也逐渐减慢。可见种群密度动态变化是一个密度制约过程, 密度制约是种群内部调节的基础。

4.3 种群自疏特性

4.3.1 种群自疏与其生物学特性密切相关

桉木和柏木各自不同的生物学特性决定了 2 个种群在不同年龄阶段所处的地位和作用不同, 对资源的需求状况也不相同。幼龄阶段, 桉柏混交林的林冠就开始出现明显的分化, 柏木居下层, 桉木居上层。在此阶段, 由于柏木喜侧方遮荫和伴生树种桉木的固氮作用, 因此, 柏木生长受到促进。两物种因为生态位的差异, 种间竞争小于生态位接近的种内个体间的竞争。但随着林龄的增长, 由于林分密度较大, 种群内部开始自疏, 那些植株弱小, 遗传力差的个体, 因竞争能力不及较大的植株, 生长发育受到限制, 最终被淘汰, 种群密度下降; 而高大的个体, 生活力强, 生长发育旺盛, 从而进一步抑制弱小个体的生长。在种群密度下降的同时, 平均植物生物量增加, 这主要是随着密度下降, 减弱了处于资源利用相近的个体间的竞争, 促进了个体的生长和平均生物量的增长。

10 龄以后桉木种群密度下降减慢, 生

长接近高峰期, 自疏作用减弱。而柏木在 10 龄以后生长加速, 对光的需求越来越大, 种内个体间对光资源的竞争越来越强, 种群自疏仍很强烈, 密度继续下降, 这就是在式(7)中柏木自疏指数 α 值大于桉木的原因。种群在自疏过程中平均生物量的增长是以种群密度下降为代价的。

自疏的机制, 按 Silvertown^[5] 的理论可归因于种群成员的生长速率各不同相同资源利用等级体系的建立。“优势植株”对“受抑植株”个体生长的积极抑制和排斥是密度削弱的重要原因。

4.3.2 关于自疏指数 α 值问题

Yoda^[14] 指出自疏定律中自疏指数 α 值为 -1.5。White^[12] 曾把它称为植物种群生物学中的一个普遍规律。但近年来国外一些学者研究表明 α 值往往偏离 -1.5, 有时还有较大的偏离^[10, 11, 15], 文献报道热带雨林中种群自疏指数 α 值可达 -2.59 ~ 4.5^[9], 这说明种群在自疏过程中, 种群的平均生物量仍保持较快的增长态势。

在桉柏混交林中, 由于种内竞争强度弱于纯林中单种种群的种内竞争强度, 当密度因自疏而下降时, 种群生物量增长较快。这也是桉柏混交林群落生物量往往大于桉木或柏木纯林群落生物量的原因。

4.3.3 自疏与植物分类群和植物几何结构的关系

White^[13] 认为自疏方程式中的 C 值代表生物量——体积转换值, 表示在一定体积空间中环境资源所能够容纳的该种群生物量的上限。Lonsdale 计算了 219 例野外实验数据, 发现不同分类群植物自疏过程中相关直线的截距 C 值的排序为: 单子叶草本植物 > 双子叶草本植物 > 温带裸子植物 > 温带被子植物 > 热带被子植物, 此外, C 值还与植物的耐荫性呈显著的正相关^[7, 8]。桉柏混交林自疏方程(8)和(9)

表明, 柏木种群 C 值大于桉木种群, 证明 Lonsdale 的结论有普遍性。桉柏混交林中柏木由于幼龄期耐侧方遮荫和受益于桉木的固氮作用, 在个体生长过程中有着相对较高的耐荫闭和抗拥挤效应的“自我耐受力”(Self tolerance), 在自疏过程中, 当密度下降时, 有较强的快速的平均生物量增长能力, 因此, 柏木种群在自疏过程中生物量仍保持旺盛增长。桉木耐荫性较差和生活期相对较短的生物学特性, 导致桉木种群在自疏过程中平均生物量增长慢且单位体积环境资源容纳的生物量比重较低。

此外, C 值还与植物的几何结构和叶的形态有着重要的联系。Harper^[6]指出具塔型树冠的树种在自疏过程中截距 C 值高于具圆形树冠的树种, 无疑他所指的具塔形树冠的树种多为球果类裸子植物, 而具圆形树冠树种多为阔叶树种。White^[12]研究也表明球果类植物自疏的 C 值高于落叶阔叶树种, 禾草类植物高于双子叶植物。从叶形方面来说, 叶直立且窄小的禾草类和双子叶草本植物具有较高的 C 值, 而具宽大平展类型叶的植物 C 值往往较小^[7]。本文所得的结果与上述结论相当吻合, 说明不同植物类群在自疏过程中有其自身的规律性。由此可见, 植物在自疏过程中截距 C 值变化可能隐含某些光合生理机制, 一些耐荫的、具竖立窄形叶的草本植物和具塔形树冠的木本植物(包括禾草类、草本双子叶植物和裸子植物)和全部

C_4 植物, 因具有高的光合效能, 所以在自疏过程中呈现较高的 C 值。

参考文献

- 1 邓廷秀、刘国凡. 1987. 桉柏混交林的初步研究. 植物生态学与地植物学报, 11(1): 59~67.
- 2 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.
- 3 赵学农. 1991. 哀牢山木果石栎种群调节与竞争的初步研究. 植物生态学与地植物学报, 15(2): 183~189.
- 4 木村允著(姜恕译). 1981. 陆地植物群落的生产量测定法. 北京: 科学出版社, 58~118.
- 5 J. W. Silvertown 著(祝宁译). 1987. 植物种群生态学导论. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 141~168.
- 6 Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London, 185.
- 7 Lonsdale, W. M., Watkinson, A. R. 1983. Plant geometry and self-thinning. *J. Ecol.*, 71: 285~297.
- 8 Lonsdale, W. M. 1990. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology*, 71(4): 1373~1388.
- 9 O'Neill, R. V., DeAngelis, D. L. 1981. Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystem. In: Reichle D. E., ed. Dynamic Properties of Forest Ecosystem. Cambridge University Press, Cambridge, 411~449.
- 10 Weller, D. E. 1987. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 57: 23~43.
- 11 Weller, D. E. 1987. Self-thinning exponent correlated with allometric measure of plant geometry. *Ecology*, 68: 813~821.
- 12 White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. In: Solbrig O. T., ed. Demography and Evaluation in Plant Populations. University of California Press, Berkely, California, 21~48.
- 13 White, J. 1981. The allometric interpretation of the self-thinning law. *Journal of Theoretical Biology*, 89: 475~500.
- 14 Yoda, K., Kira, T., Qgawa, H. et al. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and nature conditions. *J. Bio. Osaka City University*, 14: 107~129.
- 15 Zeide, B. 1987. Analysis of the $-3/2$ power law of self-thinning. *Forest Science*, 33: 517~537.