

# 东灵山辽东栎林主要树种种群 11 年动态变化

侯继华 黄建辉 马克平\*

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室 北京 100093)

**摘要** 该研究在北京东灵山区一个  $30\text{ m} \times 40\text{ m}$  的纯辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林永久性样地内进行, 林龄为 80 年左右。样地中高于 2 m 的成树密度在 1991、1997 和 2002 年 3 次调查中呈逐年递减趋势, 这种降低主要是由辽东栎个体的死亡引起的, 而树木总胸径面积呈逐年增加趋势, 主要是存活个体生长的结果。从 1991 年到 2002 年, 辽东栎种群的优势度变化不大, 且种群径级结构为单峰曲线, 差异不显著。为了探讨这种径级分布格局形成的机制, 应用离散模型对辽东栎种群的胸径年平均增长率  $\alpha(t, x)$ 、年平均死亡率  $M(t, x)$  及年平均增长率方差  $D(t, x)$  进行了计算, 发现辽东栎种群的死亡率曲线呈倒 J-型, 个体的年平均增长率与胸径呈显著的线性正相关 ( $p < 0.01$ )。离散模型的系数分析和  $\alpha(t, x) - \sqrt{D(t, x)}$  的关系曲线分析均表明辽东栎种群内存在非对称种内竞争, 即大胸径个体对小胸径个体的生长有抑制作用, 这种作用主要是由相对较高的种群密度引起的对光资源的竞争。非对称种内竞争有利于维持辽东栎种群和整个群落的稳定状态。

**关键词** 辽东栎 种群动态 离散模型 非对称种内竞争

## ELEVEN-YEAR POPULATION GROWTH DYNAMICS OF MAJOR SPECIES IN A *QUERCUS LIAOTUNGENSIS* FOREST IN THE DONGLING MOUNTAINS, NORTHERN CHINA

HOU Ji-Hua HUANG Jian-Hui and MA Ke-Ping\*

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract** The population dynamics of major species in a *Quercus liaotungensis* forest in the Dongling Mountain region, northern China was described based on data from a permanent plot ( $30\text{ m} \times 40\text{ m}$ ) collected over an 11-year period. The age of this forest is about 80 years. The total density of all trees  $> 2\text{ m}$  in height decreased from 1 658 trees  $\cdot \text{hm}^{-2}$  (1991), to 1 442 trees  $\cdot \text{hm}^{-2}$  (1997) and to 1 400 trees  $\cdot \text{hm}^{-2}$  (2002). This decrease in density was mainly due to the death of *Q. liaotungensis* individuals, which accounted for ca. 75.88%, 72.82% and 67.86% of total density in 1991, 1997 and 2002, respectively. The total basal area increased from 23.48  $\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$  to 27.38  $\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$  over the 11 years, reflecting the growth of surviving individuals. Despite a lack of saplings and new recruits, the *Q. liaotungensis* had an abundant population of adult trees and exhibited a unimodal size distribution in all three investigations (1991, 1997 and 2002) with no significant differences between them. The patterns of growth, mortality and competition in the *Q. liaotungensis* population were investigated for individuals  $> 2\text{ m}$  in height, based on the diffusion model. The mortality rate curve,  $M(t, x)$ , was inverse J-shaped and decreased significantly with DBH up to 10 cm, indicating size-dependent mortality. The mean value of absolute growth rates,  $\alpha(t, x)$ , was linearly correlated with DBH. The analysis of coefficients in the model and concave relationship of  $\alpha(t, x) - \sqrt{D(t, x)}$  in *Q. liaotungensis* population suggested asymmetric intraspecific competition, mainly for the limited light resource due to the relatively high density of the forest. Asymmetric competition might act as a structuring force to maintain the stability of *Q. liaotungensis* populations and community dynamics.

**Key words** *Quercus liaotungensis*, Population dynamics, Diffusion model, Asymmetric intraspecific competition

森林演替动态的研究是森林生态学的热点之一。由于森林动态的周期较长、可操作性低, 因此模型、演替序列法、树木年代学 (Dendrochronology)、孢

粉分析 (Pollen analysis) 等间接的方法常用来重建森林的干扰历史和演替过程 (Pickett, 1989; Davis, 1989; 阳含熙等, 1994)。但这些方法存在不足之处。树木

年代学和孢粉分析法不适用于研究种群动态的详细过程,如更新和死亡过程(Umeki & Kikuzawa, 1999)。而模型建立过程中,数据主要来源于森林营造的历史资料,其结果只适用于经营管理的森林群落(Hara, 1985)。演替序列法是以空间序列代替时间序列,在这种情况下,空间或其它因素引起的群落间的变化容易与群落在时间上的动态演化相混淆(Kenkel *et al.*, 1997)。因此,越来越多的学者强调自然森林群落长期重复研究的重要性(Umeki & Kikuzawa, 1999; Takahashi *et al.*, 2003)。利用永久性样地观察种群生长率和存活率随时间的变化,可以为分析种群动态、种内和种间竞争、物种共存机制和群落水平的演替格局提供极有价值的信息(Austin, 1981)。近年来,国外已有各类森林生态系统的长期监测研究报道(Nakashizuka, 1991),但在国内,在时间上对种群和群落动态进行长期连续监测的研究较少,仅见对南亚热带常绿阔叶林(彭少麟等, 1995; 1998)、热带山地雨林(黄世能等, 2000)和温带针阔混交林(吴刚等, 1998)的研究,而探讨其相关机理的研究更是鲜为报道。

辽东栎(*Quercus liaotungensis*, 现又称 *Quercus wutaishanica*)是我国暖温带落叶阔叶林的重要优势树种,对暖温带落叶阔叶林的外貌、结构、动态甚至种类组成有重要影响(陈灵芝等, 1990)。虽然已有大量的研究报道了辽东栎种群的结构、功能和天然更新过程(马克平等, 1995; 王巍等, 1999; Wang *et al.*, 1999),但对其种群动态进行长期定点研究较少。本文依据 1991~2002 年的观测数据,对辽东栎林中主要树种的种群动态进行时间上的对比分析,试图阐明辽东栎林的动态发展趋势,并利用离散竞争模型,探讨辽东栎种群的竞争关系,以期研究辽东栎林的演替动态提供有价值的信息。主要强调以下问题:(1)研究时段内各树种的种群数量特征是否有变化?(2)辽东栎种群是否存在种内竞争?种内竞争对辽东栎林发展的影响如何?

# 1 材料和方法

## 1.1 研究地点

本研究在北京东灵山的中国科学院北京森林生态系统定位研究站(Beijing forest ecosystem research station, BFERS)(115°26'E, 40°00'N)进行。该地区属于太行山脉小五台山的余脉,为暖温带大陆性季风气候。年均温 4.8℃,最热月(7月)平均温度 18.3℃,最冷月(1月)平均温度 -10.1℃。年降水

量为 612 mm, 6~8 月的降水量约占全年降水量的 78%。落叶阔叶林是该地区的地带性植被,分布极为广泛。辽东栎林是东灵山区分布最广的群落类型之一,主要分布在海拔 800~1 600 m 的阳坡、半阳坡和半阴坡。本研究样地是 1991 年建立的永久样地之一,投影面积为 30 m×40 m,林龄为 80 a 左右。乔木层主要树种是辽东栎、五角枫(*Acer mono*)、大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)和棘皮桦(*Betula dahurica*),其中辽东栎是优势种,灌木层优势种是二色胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和大花溲疏(*Deutzia grandiflora*),草本层优势种是野青茅(*Calamagrostis arundinacea*)等。在 1991 年对所有高于 2 m 的树进行挂标签,测量每株树的胸径(DBH)、树高和冠幅,并记录其生长状态。1997 和 2002 年分别对挂标签的树进行重复测量,并调查了新出现的高于 2 m 的植株(即更新幼树,Recruit)、死亡植株和低于 2 m 的幼苗。对高于 2 m 的辽东栎个体划分径级,将树高>2 m、胸径<4 cm 的个体归为一个径级,对于胸径≥4 cm 的大树,胸径每增加 2 cm 划分为一个径级,统计各径级个体的出现频率。

## 1.2 数据分析

### 1.2.1 离散模型(Diffusion model)和竞争方式

Hara(1984a; 1984b)提出了一个单种群生长和径级结构动态的随机模型,即离散模型:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} f(t, x) = & \frac{1}{\partial x^2} [D(t, x) f(t, x)] - \frac{\partial}{\partial x} [\alpha(t, x) f(t, x)] - M(t, x) f(t, x), \\ & \left[ -\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial x} \frac{D(t, x) f(t, x)}{\partial x} + \alpha(t, x) f(t, x) \right]_{x=x_{\min}} = R(t), \\ & \left[ -\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial x} \frac{D(t, x) f(t, x)}{\partial x} + \alpha(t, x) f(t, x) \right]_{x=x_{\max}} = 0 \end{aligned} \tag{1}$$

其中,  $x$  为该物种可测量的属性,如胸径、高度、生物量等,本文中指树木的胸径。 $f(t, x)$  是胸径为  $x$  的个体在  $t$  时刻的胸径分布函数; $\alpha(t, x)$ 、 $D(t, x)$  和  $M(t, x)$  分别是胸径为  $x$  的个体在  $t$  时刻的绝对生长率的平均值、绝对生长率方差和死亡率( $0 < x_{\min} \leq x \leq x_{\max}$ ),可由调查数据直接估算得到。更新率  $R(t)$  (单位时间内进入种群的个体数)给出了  $x = x_{\min}$  时的边界条件。 $\alpha(t, x)$  和  $M(t, x)$  函数表示与物种平均径级结构有关的特征,而  $D(t, x)$  函数表示物种特征的变化,这种变化是由环境异质性、基因变异和个体分布格局改变导致的邻株竞争效应引发的。

Kohyama ( 1991 )、Yokozawa 等( 1992 )、Hara 等( 1995 )和 Kubota 等( 1995 )相继发展了 Hara 的模型。他们利用光合作用模型从理论上推出了  $G(t, x)$  函数的一般形式 :

$$G(t, x) = x[ a_0 - a_1 \ln x - c_1 C(t, x) - c_2 C(t, x_{\min}) ]$$

( 2 )

其中  $x_{\min}$  是种群中最小个体的胸径 ;  $a_0$ 、 $a_1$ 、 $c_1$ 、 $c_2$  是与时间过程无关的非负常量 , 可依据实际估算的  $G(t, x)$ 、 $D(t, x)$  和  $M(t, x)$  值利用多元线性回归法求得。 $C(t, x)$  表示  $t$  时刻一定范围内( 本文中为到目标植株 5 m 的圆包括的范围 ) 胸径大于  $x$  的所有个体的累积胸径面积 ,  $c_1 C(t, x)$  表示胸径大于  $x$  的个体对胸径为  $x$  的个体的生长抑制作用。比率  $c_1/c_2$  定义了个体的竞争方式。当  $c_1 = 0$ 、 $c_2 > 0$  时 , 竞争是双向对称的( Two-sided and symmetric ) , 个体的生长受到其它个体的抑制( 包括大的和小的个体 ) 随着  $c_2$  ( $> 0$ ) 趋近于 0 , 而  $c_1 > 0$  , 竞争变为非对称( 但仍是双向的 ) ; 当  $c_1 > 0$ 、 $c_2 = 0$  时 , 竞争变为单向的( 单向竞争是非对称竞争的极端例子 ) ; 当  $c_1 = c_2 = 0$  时 , 则竞争不存在。对于  $x = x_{\min}$  , 单向竞争在效应上等同于非对称竞争 ; 对于  $x = x_{\max}$  , 单向竞争在效应上等同于无竞争。而且 , 非对称竞争效应是大小制约( Size-dependent ) 的 , 而对称竞争效应是非大小制约的。

1.2.2  $G(t, x)$  与  $\sqrt{D(t, x)}$  关系的估计

在对称竞争中邻株竞争效应的空间变化引起  $G(t, x)$  与  $\sqrt{D(t, x)}$  两变量直线相关 , 在非对称竞争中  $G(t, x)$  与  $\sqrt{D(t, x)}$  呈凹曲线相关( Hara *et al.* , 1991 )。如果  $G(t, x)$  与  $\sqrt{D(t, x)}$  呈直线相关 , 则表明非对称竞争的可能性很低。基因和环境的变化有助于  $G(t, x)$  与  $\sqrt{D(t, x)}$  直线相关。

2 结果与分析

2.1 辽东栎林主要树种数量特征的动态变化

辽东栎林乔木层中各树种在 3 次调查中表现出不同的变化趋势( 表 1 )。该样地中高于 2 m 的大树总密度在 3 次调查中呈递减趋势 , 即由 1991 年的 1 658 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> 减少到 1997 年的 1 442 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> 和 2002 年的 1 400 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup>。其中辽东栎植株密度由 1991 年的 1 258 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> ( 占总密度的 75.88% ) 减少到 1997 年的 1 050 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> ( 占总密度的 72.82% ) 和 2002 年的 950 株  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> ( 占总密度的 67.86% ) , 从 1991 到 2002 年 , 五角枫和大叶白蜡的植株密度都有所增加 , 而糠椴和棘皮桦的密度略有下降 , 说明样地中总体密度的下降主要是由辽东栎植株的死亡引起。

辽东栎林中各树种的总胸径面积( 不包括白桦 ( *Betula platyphylla* ) ) 呈现逐年上升的趋势( 表 1 )。样地总胸径面积( Total basal area ) 从 1991 年的 23.48 m<sup>2</sup>  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> 上升到 1997 年的 25.88 m<sup>2</sup>  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> 和 2002 年的 27.38 m<sup>2</sup>  $\cdot$  hm<sup>-2</sup> , 主要是存活个体的胸径生长。3 次调查中主要优势种辽东栎的胸径面积约占总胸径面积的 95.18% ( 1991 年 )、95.09% ( 1997 年 ) 和 94.52% ( 2002 年 ) , 变化不大 , 但其最大胸径从 1991 年的 29.1 cm 增加到 2002 年的 37.7 cm。除棘皮桦外 , 其它树种胸径面积均有所增加。

在 1991 ~ 2002 年间五角枫和大叶白蜡更新幼树较多 , 更新率大于死亡率 , 而辽东栎、糠椴和棘皮桦没有更新幼树出现 , 死亡率较高。辽东栎在林冠层占优势 , 但林下层以五角枫和大叶白蜡为优势( 表 1、图 1 )。

表 1 1991 ~ 2002 年辽东栎林主要树种种群特征的变化

Table 1 Population characteristics of tree species in *Quercus liaotungensis* forest in 1991 - 2002

物种 Species	胸径面积			密度			2002 年最大值		死亡率 Mortality ( % · a <sup>-1</sup> ) 1991 ~ 2002	更新率 Rate of recruit ( % · a <sup>-1</sup> ) 1991 ~ 2002
	Basal area ( m <sup>2</sup> · hm <sup>-2</sup> )			Density ( Trees · hm <sup>-2</sup> )			Maximums in 2002			
	1991	1997	2002	1991	1997	2002	胸径 DBH ( cm )	高度 Height ( m )		
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	22.34	24.61	25.88	1258	1050	950	37.70	11	2.23	0.00
五角枫 <i>Acer mono</i>	0.60	0.66	0.76	225	217	275	12.95	10	0.34	2.36
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	0.33	0.38	0.54	100	100	92	17.90	10	0.76	0.00
棘皮桦 <i>Betula dahurica</i>	0.18	0.19	0.14	25	25	17	11.15	10	3.03	0.00
大叶白蜡 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	0.03	0.04	0.07	50	50	67	5.05	4	1.52	4.55
总计 Total	23.48	25.88	27.38	1 658	1 442	1 400			1.87	0.46

表 2 辽东栎林中树高大于 2 m 的辽东栎个体的径级分布及死亡率分布  
Table 2 The size distribution of DBH and mortality of *Quercus liaotungensis* trees 2 m in height

径级 DBH classes ( cm )	出现频率 Frequency ( % )			死亡率 Mortality rate ( % )		
	1991	1997	2002	1991 ~ 1997	1997 ~ 2002	1991 ~ 2002
< 4	0.66	0.80	0.00	100.00	100.01	100.00
4 ~ 6	5.30	1.60	0.00	62.50	100.01	100.00
6 ~ 8	8.61	2.40	1.69	69.23	66.68	84.62
8 ~ 18	6.62	4.00	3.39	30.00	60.01	60.00
10 ~ 12	13.25	8.00	10.17	15.00	20.01	25.00
12 ~ 14	15.23	14.40	10.17	8.70	22.23	21.74
14 ~ 16	15.23	19.20	16.10	4.35	4.18	8.33
16 ~ 18	15.89	12.80	19.49	0	0	0
18 ~ 20	7.95	16.00	11.86	0	0	0
20 ~ 22	3.31	7.20	9.32	0	0	0
22 ~ 24	3.97	6.40	6.78	0	0	0
24 ~ 26	1.99	3.20	5.08	0	0	0
26 ~ 28	0.66	1.60	1.69	0	0	0
≥ 28	1.32	2.40	4.24	0	0	0

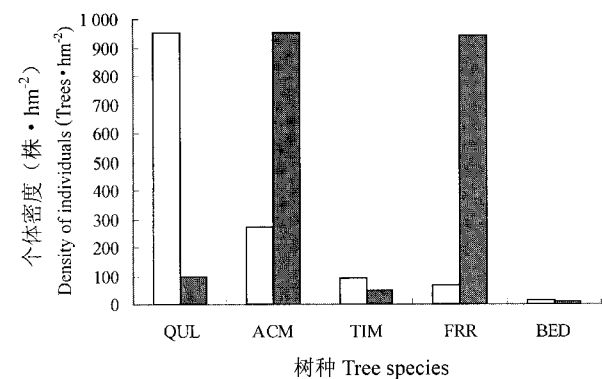


图 1 2002 年辽东栎林主要树种大树及幼苗的组成  
Fig.1 The composition of adult trees and seedling of major species in *Quercus liaotungensis* forest in 2002  
□ 大树 Adult individuals ■ 幼苗 Seedlings QUL 辽东栎 *Quercus liaotungensis* ACM : 五角枫 *Acer mono* TIM : 糠椴 *Tilia mandshurica* FRR : 大叶白蜡 *Fraxinus rhynchophylla* BED : 棘皮桦 *Betula dahurica*

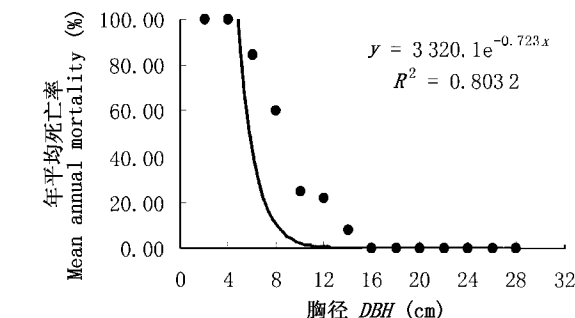


图 2 观测的辽东栎死亡率与径级的关系  
Fig.2 Relationship between DBH and observed mean annual mortality of *Quercus liaotungensis* population

2.2 辽东栎种群结构特征的动态变化

该样地中,辽东栎在乔木层中占优势,其它树种如五角枫、大叶白蜡、糠椴和棘皮桦所占的比例很

小。通过对辽东栎种群结构特征动态的进一步分析,发现辽东栎种群的径级结构在 1991、1997 和 2002 年 3 次调查中均为单峰曲线(表 2)。与 1997 年、2002 年相比,1991 年胸径小于 10 cm 的个体明显较多,约占总个体数的 21.19%。从 1991 年到 2002 年,辽东栎种群的径级结构有所变化,但差异不显著(表 2, Wilcoxon signed ranks test, 1991 ~ 1997 年  $p = 0.925$ , 1997 ~ 2002 年  $p = 0.925$ ),说明辽东栎种群处于一种稳定的状态。

由于 1991 ~ 1997 年和 1997 ~ 2002 年辽东栎种群的年平均死亡率差异不显著(表 2, Wilcoxon signed ranks test,  $p = 0.128$ ),说明 11 年内辽东栎种群的变化趋势相同,因而以后的计算只给出 1991 ~ 2002 年的结果。在研究的 11 年里,辽东栎种群的死亡率  $M(t, x)$  曲线为倒 J 型(Inverse J-shaped)(图 2),胸径小于 10 cm 个体的死亡率较高,而胸径大于 10 cm 的个体死亡率显著降低,其中胸径大于 16 cm 的个体几乎没有死亡。在死亡的个体中,断梢的死亡个体占总死亡个体的 43.24%。

2.3 辽东栎种群的生长动态与竞争作用

从 1991 到 2002 年,辽东栎个体的年平均生长率与胸径呈显著的线性正相关( $R^2 = 0.9284$ ),即随着胸径的增大,个体的年平均生长速度加大(图 3)。而且,个体的年平均生长率的频率分布表明,多数辽东栎个体表现为中速生长,具较低或较高生长速度的个体均较少(图 4)。

依据调查数据估算  $\alpha(t, x)$ 、 $\alpha(t, x)$  和  $\alpha(t, x_{\min})$  值,然后以  $\alpha(t, x)$  为因变量,对  $x$ 、 $x\alpha(t, x)$ 、 $x\alpha(t, x_{\min})$  进行多元线性回归,计算离散生长模型

的系数。由于  $x\ln(x)$  与  $x$  呈显著相关 ( $p < 0.01$ )，在本文的计算中这一项被去除。模型的参数见表 3 其中  $c_2 > 0$   $c_1 > 0$   $c_1/c_2 = 0.701$  表明在辽东栎种群内部存在着非对称性的种内竞争，但竞争仍然是

双向的。辽东栎种群的胸径年平均生长率  $G(t, x)$  和年生长率方  $\sqrt{D(t, x)}$  差均方表现为显著的凹曲线函数(图 5,  $p < 0.01$ )，从另一角度支持了这一结论。

表 3 辽东栎种群离散生长模型参数的估计  
Table 3 The coefficients of growth model based on the multiple linear regression analysis

$G(t, x)$	$n$	$a_0$	$c_1$	$c_2$	Adjusted $R$ square
	54	1.090E-02	2.196E-07	3.131E-07	0.738

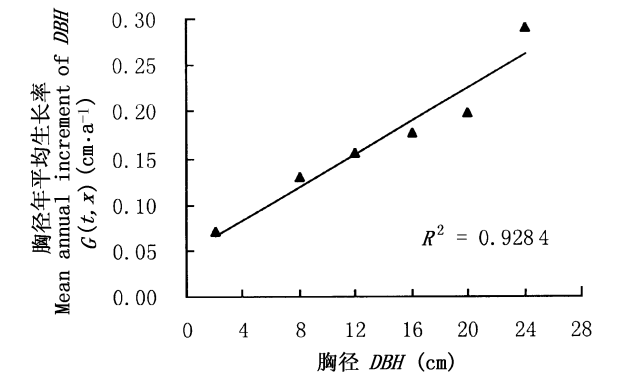


图 3 辽东栎的年平均生长率与胸径的关系  
Fig.3 Relationship between mean annual increment of DBH,  $G(t, x)$ , and the DBH of *Quercus liaotungensis* individuals in 1991~2002

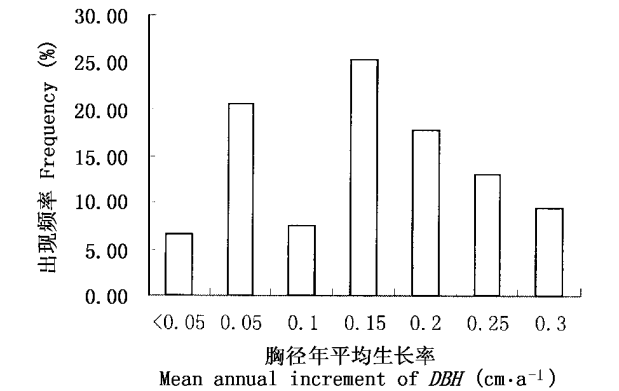


图 4 辽东栎个体年平均生长率的频率分布  
Fig.4 Frequency distribution of mean annual increment of DBH for *Quercus liaotungensis* individuals

### 3 讨论

#### 3.1 辽东栎种内竞争及种群动态

非对称竞争对种群结构动态的影响是更新匮乏的森林动态重要特征之一 (Umeki & Kikuzawa, 1999)。Kubota 和 Hara (1995) 采用离散模型对日本北海道大雪山 (Taisetsuzan) 国家公园亚北方森林顶级群落进行了分析, 发现不同的树种表现出不同的种内竞争方式, 4 种优势树种鱼鳞云杉 (*Picea*

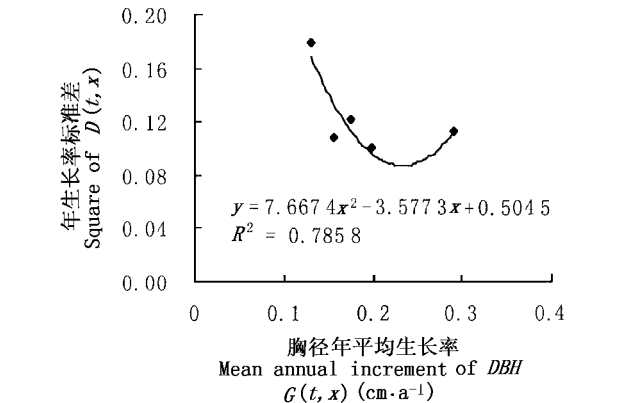


图 5 观测的辽东栎胸径年平均生长率和  $\sqrt{D(t, x)}$  的关系  
Fig.5 Relationship between observed 11-year mean increments  $G(t, x)$  and  $\sqrt{D(t, x)}$  of *Quercus liaotungensis*

*jezoensis*) 北美白枝杉 (*Picea glehnii*) 岳桦 (*Betula ermanii*) 和库页冷杉 (*Abies sachalinensis*) 的个体间存在着对称的种内竞争 ( $c_1 = 0$   $c_2 > 0$ )，年平均生长率  $G(t, x)$  与年生长率方差均方  $\sqrt{D(t, x)}$  呈直线相关，而两个次要树种朝鲜花楸 (*Sorbus commixta*) 和花楷槭 (*Acer ukurunduense*) 的个体间存在非对称种内竞争 ( $c_1 > 0$ )。在辽东栎种群中，离散模型的系数  $c_1 > 0$   $c_2 > 0$ ，而且年平均生长率  $G(t, x)$  与年生长率方差均方  $\sqrt{D(t, x)}$  呈凹曲线，表明种群中存在非对称竞争。这种非对称的种内竞争在其它密度较高的种群中也有出现，如日本北海道的库页冷杉人工林 (Hara, 1985) 和岳桦天然幼林群丛 (Hara *et al.*, 1991)。

非对称种内竞争主要是种群内个体对光资源的竞争，发生在该个体与最邻近个体之间，因此较大的邻近个体能显著地降低较小个体的生长率 (Ford & Diggle, 1981)。在本研究中，与大径级的辽东栎个体相比，小径级个体的年平均生长率低 (图 3)，说明邻近大个体可能通过抑制小个体对光资源的获得而影响其生长。胸径小于 10 cm 的辽东栎个体的死亡

率明显高于胸径大于 10 cm 的个体(表 2),死亡率  $M(t, x)$  曲线呈倒 J-型(图 2),进一步表明非对称种内竞争对辽东栎个体死亡的影响是与个体的大小密切相关。这与 Kenkel 等(1997)研究结果一致。他们在加拿大马尼托巴湖(Manitoba)东南部的北美短叶松(*Pinus banksiana*)种群中发现类似的死亡格局,并认为这种死亡格局是由局域尺度上个体对限制性资源(主要是光)的竞争决定的。

Hara 等(1995)在日本西南部大山(Daisen Mountain)一个榉树林的研究表明,*Acanthopanax sciadophylloides* 种群内存在对称的种内竞争,是由相对较高密度( $87.5 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ )和聚集性空间分布引起的;而五角枫和日本厚朴(*Magnolia obovata*)呈聚集性空间分布,它们相对较低的种群密度(各为  $38.3$  和  $28 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ )使得种群内不发生竞争。本研究样地中,辽东栎种群树高大于 2 m 的树木密度为 1991 年  $1\,258 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ ,显著地大于五角枫( $225 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ )、糠椴( $100 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ )、棘皮桦( $25 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ )和大叶白蜡( $50 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ ),而且在 1997 年和 2002 年仍然如此。研究结果说明辽东栎种群内存在较强的种内竞争,进一步证明竞争的程度与辽东栎种群密度相关。

还需指出,非生物因素与竞争效应存在相互作用。在本研究中,死亡的个体中,断梢的死亡个体所占的比重较大( $43.24\%$ ),说明非生物因素(如大风),可能会损坏辽东栎植株,削弱其竞争能力,最后导致死亡。

### 3.2 辽东栎种群对群落发展动态的影响

在本样地中,辽东栎更新苗较少,在乔木层占优势,而且它的年龄(由胸径推算)显著大于其它树种(表 1,图 1),说明其种群动态对群落的结构和动态有重要影响。在栎树(*Quercus crispula*)林中,也存在相似的种群结构(Takahashi *et al.*, 2003)。研究表明,在大的干扰(如火烧或砍伐)后,栎树(*Quercus* spp.)可以通过萌生形成次生林(Namikawa *et al.*, 1997)。因此,辽东栎群落发展的可能过程是,在 20 世纪 50 年代砍伐后,辽东栎通过萌生先于其它树种繁殖、定居,形成次生种群(陈灵芝等, 1990)。在本研究的 11 年里,辽东栎的更新率很低,但其较长的寿命和较多的大径级个体可以补偿幼苗和幼树的缺乏,同时强烈的萌生能力也可以不断地补充萌生苗到种群中(高贤明等, 2001),从而维持该种群的稳定及其在群落中的优势地位。从 1991 ~ 2002 年,群落中其它物种的组成和结构有所波动(密度和胸径面积变化)(表 1),但辽东栎种群动态的稳定决定了群

落水平上的稳定状态。这一结果与 Kubota 和 Hara (1995)的结论相一致,即存在非对称种内竞争的种群结构动态是稳定的,不受环境因素、更新率、异速生长、形态生理学参数和个体的空间分布格局的改变所影响。

综上所述,辽东栎种群内个体间对光资源的非对称竞争是影响辽东栎林动态的一个重要因素。尽管辽东栎林中其它物种的组成和结构有所变化,但总体上说,种内非对称竞争有利于维持辽东栎种群的稳定状态,是塑造种群结构和动态的重要动力之一。

### 参 考 文 献

Austin, M. P. 1981. Permanent quadrats: an interface for theory and practice. *Vegetatio*, **46**: 1 ~ 10.  
Chen, L. Z. (陈灵芝), X. C. Bao (鲍显诚), Q. L. Chen (陈清朗), Y. H. Hu (胡肆慧), F. Z. Kong (孔繁志) & Y. G. Miao (缪有贵). 1990. Study on vegetation ecology in Tianjin and Beijing region. In: Institute of Botany and Institute of Zoology (中国科学院植物研究所和动物研究所) eds. Study on the biology and ecology in Tianjin and Beijing region, Beijing: China Oceanography Press. 1 ~ 42. (in Chinese)  
Davis, M. B. 1989. Retrospective studies. In: Likens, G. E. ed. Long-term studies in ecology. New York: Springer-Verlag, 3 ~ 20.  
Ford, E. D. & P. J. Diggle. 1981. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*, **48**: 481 ~ 500.  
Gao, X. M. (高贤明), W. Wang (王巍), X. J. Du (杜晓军) & K. P. Ma (马克平). 2001. Size structure, ecological significance and population origin of *Q. wutaishanica* forest in Beijing mountainous area. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**: 673 ~ 678. (in Chinese with English abstract)  
Hara, T. 1984a. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, **109**: 173 ~ 190.  
Hara, T. 1984b. Dynamics of stand structure in plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, **110**: 223 ~ 239.  
Hara, T. 1985. A model for mortality in a self-thinning plant population. *Annals of Botany*, **55**: 667 ~ 674.  
Hara, T., M. Kimura & K. Kikuzawa. 1991. Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *Journal of Ecology*, **79**: 1085 ~ 1098.  
Hara, T., N. Nishimura & S. Yamamoto. 1995. Tree competition and species coexistence in a cool-temperate old-growth forest in southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 565 ~ 574.  
Huang, S. N. (黄世能), Y. D. Li (李意德) & B. S. Wang (王伯荪). 2000. Tree population mortality, recruitment and growth during a 15-year period of secondary succession in tropical montane rainforests at Jianfengling on Hainan Island, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 710 ~ 717. (in Chinese with English abstract)  
Kenkel, N. C., M. L. Hendrie & I. E. Bella. 1997. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of*

- Vegetation Science, **8**: 241 ~ 254.
- Kohyama, T. 1991. Simulation stationary size distribution of tress in rain forests. *Annals of Botany*, **68**: 173 ~ 180.
- Kubota, Y. & T. Hara. 1995. Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Annals of Botany*, **76**: 505 ~ 512.
- Ma, K. P. (马克平), X. M. Gao (高贤明) & S. L. Yu (于顺利). 1995. On the characteristics of the flora of Dongling Mountain area and its relationship with a number of other mountainous floras in China. *Bulletin of Botanical Research (植物研究)*, **15**: 501 ~ 515. (in Chinese with English abstract)
- Nakashizuka, T. 1991. Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 413 ~ 418.
- Namikawa, K., Y. Ishikawa & J. Sano. 1997. Stand dynamics during a 12-year period in a second-growth stand in a cool temperate forest in northern Japan. *Ecological Research*, **12**: 277 ~ 287.
- Peng, S. L. (彭少麟) & W. Fang (方炜). 1995. Studies on dynamics of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* population in forest succession of Dinghushan mountain. *Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报)*, **19**: 311 ~ 318. (in Chinese with English abstract)
- Peng, S. L. (彭少麟), W. Fang (方炜), H. Ren (任海), Z. L. Huang (黄志良), G. H. Kong (孔国辉), Q. F. Yu (余清发) & D. Q. Zhang (张德强). 1998. The dynamics on organization in the successional process of Dinghushan *Cryptocarya* community. *Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报)*, **21**: 245 ~ 249. (in Chinese with English abstract)
- Pickett, S. T. A. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens, G. E. ed. *Long-term studies in ecology*. New York: Springer-Verlag. 110 ~ 135.
- Takahashi, K., D. Mitsuishi, S. Uemura, J. I. Suzuki & T. Hara. 2003. Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management*, **174**: 39 ~ 50.
- Umeki, K. & K. Kikuzawa. 1999. Long-term growth dynamics of natural forests in Hokkaido, northern Japan. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 815 ~ 824.
- Wang, W. (王巍), C. R. Liu (刘灿然), K. P. Ma (马克平) & S. L. Yu (于顺利). 1999. Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain, Northern China. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **41**: 425 ~ 432. (in Chinese with English abstract)
- Wang, W., K. P. Ma & C. R. Liu. 1999. Removal and predation of *Quercus liaotungensis* by animals. *Ecological Research*, **14**: 225 ~ 232.
- Wu, G. (吴刚) & L. M. Dai (代力民). 1998. Structure and dynamics of a temperate deciduous-conifer mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **18**: 470 ~ 477. (in Chinese with English abstract)
- Yang, H. C. (阳含熙) & H. S. Xie (谢海生). 1994. Study on the reconstruction of disturbance history of *Pinus koraiensis* mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报)*, **18**: 201 ~ 208. (in Chinese with English abstract)
- Yokozawa, M. & T. Hara. 1992. A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self-thinning in plant populations. *Annals of Botany*, **70**: 305 ~ 316.

责任编辑 : 陈伟烈 责任编辑 : 姜联合