

红花尔基沙地樟子松种群优势度增长 动态及自疏规律的研究^{*}

郑元润

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放实验室 北京 100093)

提 要 用逻辑斯谛模型分析了红花尔基沙地不同类型樟子松种群胸高断面积增长规律, 发现从坡底到坡顶, 环境容纳量逐渐减小, 种群内禀增长率降低, 种群胸高断面积最大增长速度逐渐减小, 种群的特征返回时间逐渐增大。樟子松种群自疏规律为: 平均胸径与密度的关系符合负幂函数模型。

关键词 Logistic 模型, 优势度, 特征返回时间, 自疏

樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 是我国北方沙地断续分布的天然针叶林的重要成林树种, 其核心分布区位于呼伦贝尔沙地的红花尔基。作为一个优良的固沙造林树种, 自 50 年代在辽宁章古台引种成功以来, 目前已被广泛地应用于我国“三北”防护林和防沙治沙工程建设中。早期营造的樟子松固沙林已经发挥了显著的生态效益和经济效益, 但树木生长锐减, 抗逆性及更新能力差, 呈现出林分不稳定的种种特征, 正在成为樟子松人工林经营的焦点。为此我们采用种群生态学的研究方法, 对红花尔基天然沙地樟子松种群的优势度增长过程及自疏规律进行了分析, 试图揭示出天然樟子松林稳定性的规律, 并作为经营樟子松人工林的借鉴。

1 自然概况和研究方法

1.1 自然概况

红花尔基沙地樟子松林位于呼伦贝尔沙地的南端、大兴安岭西坡中部向内蒙古高平原的过渡带, 北纬 47°36' ~ 48°35', 东经 118°58' ~ 120°32' 之间。属于中温带大陆性季风气候, 地处半湿润、半干旱地区。年平均温度 -1.5°, 10° 的年积温为 2 000°, 年降水量 344 mm, 降水季节分配不均, 主要集中于 7、8 两月, 年蒸发量为 1 174 mm, 干燥度为 1.33。本区风向以南、西南及西风为主, 西北风次之, 年均风速在 3.8 m/s。一般在 9 月上旬出现霜冻, 晚霜止于 6 月上旬, 平均无霜期为 90 天左右^[1]。

本区沙地的主要地貌类型为垄状、波状起伏的沙地, 海拔一般在 700 ~ 1 100 m 之间。林下植物种类多为达乌里-蒙古区系成分。基本无灌木, 偶尔见到的也是一些草原型旱生、半旱生的小灌木, 如冷蒿(*Artemisia frigida*)、百里香(*Thymus serpylum*)等, 在沙丘顶部的樟子松林下偶尔可见小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)稀疏生长。在生境条件较好的沙丘阴坡下部则可见生长良好的大灌木, 如光叶

收稿日: 1998-08-24, 修回日: 1999-01-10。作者: 男, 1968 年 5 月出生, 副研究员(博士), 主要从事沙地植物种群生态学、沙地生态系统恢复生态学研究。

* 国家自然科学基金资助项目(编号: 39770148), 国家重点基础研究发展规划项目“中国西部干旱区生态环境演变与调控研究”。

山楂(*Crataegus davurica*)^①。

1.2 研究方法

本项研究在人为干扰较少的樟子松林分内分坡顶、坡中及坡底3个类型设立样地，面积为600~1 500 m²；每个样地中逐一调查樟子松胸径，并记录个体总数。其中坡顶5块样地，总面积为4 100 m²，共调查715株；坡中4块样地，总面积为3 450 m²，共调查606株；坡底5块样地，总面积为4 396 m²，共调查1 137株。同时记录样地的生境条件，查阅当地现状气候资料，与文献资料进行比较，气候资料及植物区系资料均未发生本质变化。

逻辑斯谛方程为：

$$y = \frac{K}{1 + m \cdot e^{-rx}}.$$

其中，r为内禀增长率，常量；K为一定环境条件下种群胸高断面积的最大容纳量，常量；m为与K有关的常量；x为胸高断面积序列；y为林木胸高断面积^②。若y<K，则种群胸高断面积增长速度逐渐增加，增长加速度为正；若y>K，种群胸高断面积增长速度降低，增长加速度为负；若y=K，则种群胸高断面积增长达到最大值，加速度为0，达到一个稳定的平衡种群值。K作为环境容纳量主要决定于种群的生存空间、光照、营养面积等；r不受环境制约^③。

在这样的动态系统中，特征返回时间(characteristic return time)是用以估计受到一次干扰后种群恢复平衡时间的一个数量级(order of magnitude)^{④⑤}。 $T_R = 1/r$ 。

逻辑斯谛方程有3点假设：①种群内所有个体都具有相同的生物特性；②种群增长率只与当时的种群密度有关；③种群密度有上限，且种群增殖正比于种群密度与这个上限之差。对于樟子松种群，基本符合假设①，因为分布于同一地区的同一种群，其生物学特性应基本相同，变异较小；由于樟子松种群的增长率也受环境因素及其它因素的制约，因此，不完全符合假设②。但对于本文所讨论的处于3种小生境类型的樟子松的比较研究，种群密度是主要的影响因子；由于环境容纳量有限，种群的增长也应是有限的，且樟子松种群增殖在很大程度上正比于种群密度与这个上限之差。从上述可知，樟子松种群不完全符合逻辑斯谛方程的3个假设，但影响并不大。而且，作为生物系统这样一个非常复杂的巨系统完全符合某几种假设也是不可能的，只能进行近似研究。根据研究^⑥，逻辑斯谛方程可以作为一个经验方程使用，模拟具有S型变化规律的现象；对其进行曲线拟合，即作为经验方程对于某一事件，在确定的区间范围内是可信的。笔者即是将逻辑斯谛方程作为经验模型，拟合樟子松种群胸高断面积的增长过程，而且不将模型的拟合范围外推，因此它适合本文的研究。

将植株依胸径大小分级，每级间隔为5 cm，使0<DBH(diameter at breast height) 5 cm为第一径级，5<DBH 10 cm为第二径级，依此类推。把林木径级从小到大的顺序看作是时间顺序关系，第一径级对应T=1的时间，第二径级对应T=2的时间，…，第n径级对应T=n的时间。

分别样地统计各径级林木的胸高断面积数值之和，作为各径级胸高断面积的初值(S'_i)。累加第一径级至第i径级的胸高断面积初值，则为种群在第i径级的基面积为S_i，即： $S_i = \sum_{k=1}^i S'_k$ ，也即S_i为种群从第一径级到第i径级的胸高断面积总和。以径级为自变量，各径级到第一径级胸高断面积之和为因变量进行逻辑斯谛模型模拟，并求出各种群特征返回时间。结果见表1，表2，图1~3。

种群自疏规律的研究，采用胸径与密度的关系来揭示其变化趋势^⑦：DBH=ax^b。其中，DBH为胸径，x为密度，a，b为常数。结果见图4。

对于逻辑斯谛方程，当y=K/2时，胸高断面积具有最大的增长速度rK/4，对应的时间为t=1/r·lnm。其中，lnm为m的自然对数。

由于章古台与红花尔基属于半干旱区，影响植物生长的主要因子是水分，因此本文以干燥度为依据，以红花尔基天然樟子松种群的密度，估算章古台人工樟子松种群的密度。即，干燥度1 干燥度2=种群密度1 种群密度2。红花尔基与章古台地区的干燥度及红花尔基天然樟子松种群的密度已知，通过上式即可求出章古台地区樟子松种群的理论密度值。

表 1 各种群胸高断面积

Table 1 The DBH area of every Scotch Pine population (m²)

胸高断面 积序列 DBH area	坡顶种群 Population at top of slope	坡中种群 Population at middle slope	坡底种群 Population at foot of slope
S ₁	0.013 5	0.003 1	0.001 1
S ₅	0.862 5	1.188 1	0.399 1
S ₁₀	5.062 3	9.202 0	9.144 7
S ₁₅	15.897	20.151	32.379
S ₂₀	25.835	25.639	43.772
S ₂₅	26.485	26.718	44.590

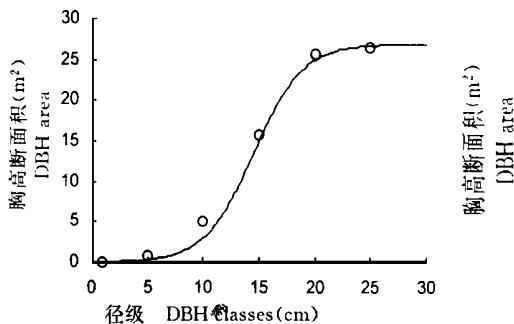


图 1 坡顶樟子松种群逻辑斯谛曲线
Fig. 1 Logistic curve of Scotch Pine population at the top of slope

表 2 各种群逻辑斯谛方程及特征返回时间

Table 2 Logistic equations and characteristic return time of every Scotch Pine population

种群 Population	逻辑斯谛方程 Logistic equations	特征返回时间 Characteristic return time
坡顶种群 Population at top of slope	$y = \frac{27.0093}{1 + 805.407 \cdot e^{-0.461k}}$	2.168 7
坡中种群 Population at middle slope	$y = \frac{27.0008}{1 + 1326.19 \cdot e^{-0.5116x}}$	1.954 6
坡底种群 Population at foot of slope	$y = \frac{45.0014}{1 + 86844.6 \cdot e^{-0.7372x}}$	1.356 4

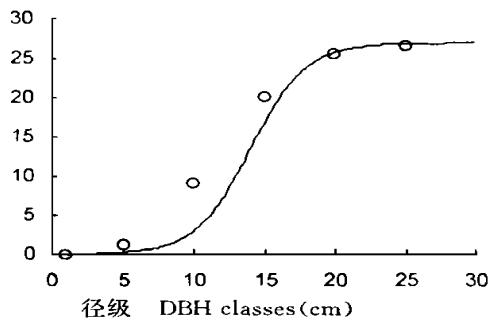


图 2 坡中樟子松种群逻辑斯谛曲线
Fig. 2 Logistic curve of Scotch Pine population at the middle of slope

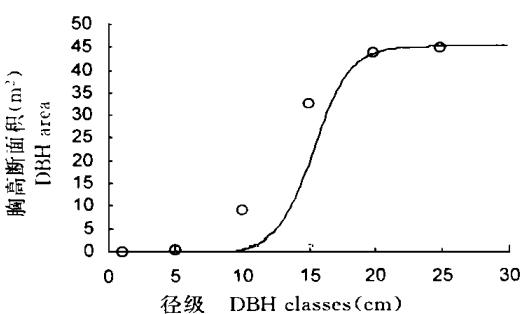


图 3 坡底樟子松种群逻辑斯谛曲线
Fig. 3 Logistic curve of Scotch Pine population at the foot of slope

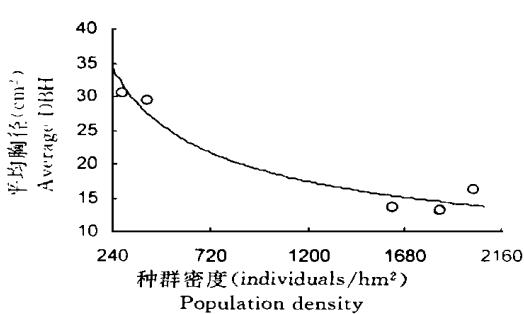


图 4 坡顶樟子松种群平均胸径与种群密度的关系
Fig. 4 Relationship between average DBH and population density of Scotch Pine population at the top of slope

2 结果与分析

2.1 樟子松种群的优势度增长动态

从表 2 及图 1~3 可见, 各种群逻辑斯谛方程拟合效果很好, 可以反映红花尔基沙地樟子松种群优势度的实际增长情况。

坡顶樟子松种群胸高断面积的最大增长速度为 3.1135 m²/径级, 对应胸径值为 14.5 cm。当胸径值低于 14.5 cm 时, 种群胸高断面积随时间增加, 增长速度不断提高, 增长加速度为正; 当胸径为 14.5 cm

时, 种群胸高断面积增长速度达到最大值, 增长加速度为 0; 当胸径大于 14.5 cm 时, 种群胸高断面积增长速度减慢, 种群的胸高断面积逐渐趋近于环境的最大容纳量。种群受到干扰后恢复到平衡状态的特征返回时间为 2.168 7。

坡中樟子松种群胸高断面积的最大增长速度为 $3.4535 \text{ m}^2/\text{径级}$, 对应的胸径值为 14.05 cm。表明当坡中樟子松种群的胸径低于 14.05 cm 时, 胸高断面积增长的加速度为正; 等于 14.05 cm 时, 加速度为 0; 高于 14.05 cm 时, 加速度为负。种群受到干扰后恢复到平衡状态的特征返回时间为 1.954 6。

坡底樟子松种群胸高断面积的最大增长速度为 $8.2941 \text{ m}^2/\text{径级}$, 对应的胸径值为 15.4 cm。表明当坡底樟子松种群的胸径低于 15.4 cm 时, 胸高断面积增长的加速度为正; 等于 15.4 cm 时, 增长加速度为 0; 高于 15.4 cm 时, 增长加速度为负。种群受到干扰后恢复到平衡点的特征返回时间为 1.356 4。

从 3 个种群的生境条件来看, 坡底生境土壤水分含量高, 腐殖质、有机质含量丰富, 枯枝落叶较多, 土壤肥沃; 坡中生境条件次之; 到坡顶土壤含水量已有较大减少, 由于风蚀作用, 林下枯枝落叶、腐殖质含量很少, 土壤瘠薄, 因而从坡底至坡顶形成一个明显的生态系列。从下到上环境的容纳量变化很大, 坡底的环境容纳量为坡中与坡顶的近 2 倍; 坡中与坡顶的环境容纳量几乎相同。坡底种群的内禀增长率明显高于坡中与坡顶种群; 坡中与坡顶种群的内禀增长率相差不大。坡底种群的胸高断面积最大增长速度为坡中与坡顶种群的 2 倍多, 对应的胸径值也较大; 坡中种群的最大增长速度大于坡顶种群, 对应胸径值相差不大。

从中可见, 随环境条件的改善, 其最大容纳量增大, 种群胸高断面积最大增长速度增大, 内禀增长率提高。表明在红花尔基影响种群增长的主要原因是环境条件的综合作用。

种群的特征返回时间可以反映种群抵抗外界干扰的能力及受到干扰后恢复到平衡状态时的能力。从坡顶到坡底环境条件逐渐改善, 种群的结构更加复杂, 内部各组分之间的关系较为协调, 系统的整体功能提高。在受到干扰后, 修复变化的能力增强, 速度提高, 其表现就是从坡顶到坡底种群的特征返回时间逐渐减小, 种群的稳定性提高。

综上所述, 要保持天然沙地樟子松林的稳定性, 就必须维持其生存条件不致遭受较大破坏, 或不断改善环境条件, 逐步提高环境的最大容纳量。这一点对于经营人工樟子松林也是极为重要的借鉴。

据 50 年代对生长于不同坡位的樟子松解析木资料分析, 胸高直径的最大生长期大约在 10~20 cm 处^①, 这与本文胸高断面积最大生长期在胸径 14~15 cm 处的分析结果一致。表明近 40 年来, 红花尔基樟子松分布区生境条件没有发生明显变化; 同时表明用逻辑斯谛方程可以较好地描述樟子松种群的胸高直径生长过程。

2.2 樟子松种群的自疏规律

描述植物种群的自疏规律已有许多较为成熟的方法, 如—3/2 法则, 产量恒值法则等。本文用胸径与密度的关系探讨樟子松种群的自疏规律。

以坡顶沙地樟子松种群为例, 胸径与密度的关系符合负幂函数模型。以密度为自变量, 胸径为因变量, 方程式为:

$$y = 360.3044x^{-0.4265}, r = -0.9617^{**}.$$

方程的含义是随种群密度的增大, 种群的平均胸径逐渐降低。从 200 株/ hm^2 到 500 株/ hm^2 , 种群的平均胸径急剧下降; 以后随种群密度的增加, 种群平均胸径的下降逐渐趋于平缓。

对种群自疏过程的研究, 有助于森林经营管理中的密度调控, 根据不同的经营目的, 通过调整种群的密度, 实现对种群平均胸径的合理调控, 定向控制立木的横向或纵向生长。

通过 Logistic 模型及自疏模型计算出红花尔基沙地樟子松 15~21 cm 径级时种群的最大密度, 进而根据红花尔基及章古台的干燥度估算出章古台人工樟子松林最大密度, 与文献中通过胸径与树冠面积计算出的最大密度及经营密度进行比较, 结果见表 3。

从表 3 可见, 如果仅从干燥度来考虑, 3 种方法计算出的章古台人工樟子松林的最大密度接近, 但

表 3 不同方法对人工樟子松林密度估算结果
Table 3 Results of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* population density calculated by various methods (Number of plants/ hm²)

胸径 DBH (cm)	自疏模型 模拟结果 Results calculated by self- thinning model	Logistic 模 型模拟结果 Results calculated by Logistic model	文献报道结果 Reference from Zhao Yuzhang et al.	
			最大密度 (1.0) Max. density (1.0)	经营密度 (0.7~0.8) Management density (0.7~0.8)
15	1 583	1 402	1 255	879~1 004
16	1 361	1 232	1 153	807~922
17	1 180	1 091	1 063	744~850
18	1 032	974	992	687~786
19	909	874	911	638~729
20	806	789	847	593~678
21	719	715	788	552~630

比文献报道的经营密度结果为高¹⁾, 表明章古台地区环境条件大部分较红花尔基为差。因此在樟子松合理密度调控的实施过程中, 不仅须重视水分条件, 也须注意其它环境因子的影响。

3 结论

(1) 用描述与密度有关的种群增长的逻辑斯谛方程, 分析红花尔基沙地樟子松种群优势度增长动态, 得出了较为满意的结果。表明从坡底到坡顶, 环境容纳量逐渐减小, 种群内禀增长率降低, 种群胸高断面积最大增长速度逐渐减小, 种群的特征返回时间逐渐增大。

(2) 用自疏定律可以较好地模拟种群密度与平均胸径的关系, 对于红花尔基, 它符合负幂函数模型。

(3) 用逻辑斯谛方程计算出环境的最大

容纳量与用自疏模型计算出的种群合理密度, 对应种群的胸高断面积十分接近。表明运用这两种方法可以客观地揭示红花尔基沙地樟子松种群的动态过程, 同时也可用天然沙地樟子松种群环境的最大容纳量作为判定同类樟子松人工林稳定性的一个指标。

参 考 文 献

- 1 赵兴梁. 内蒙呼伦贝尔沙地上的樟子松林初步调查报告. 植物生态学与地植物学资料丛刊, 1958, 第1辑: 90~180
- 2 曹广侠. 云冷杉林建群种的种群优势度增长动态研究. 植物生态学与地植物学报, 1991, 15(3): 207~216
- 3 May R M. Theoretical ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976
- 4 Beddington J R. The components of arthropod predation. . The predator rate of increase. *J Anim Ecol*, 1976, 45: 165~185
- 5 May R M. Time delays, density dependence, and single species oscillations. *J Anim Ecol*, 1974, 43: 747~770
- 6 崔启武, 刘家冈. 生物种群增长的营养动力学. 北京: 科学出版社, 1989. 209~211
- 7 James N L. Relationship between plant size and density in forest development. *For Ecol Manage*, 1981, 1: 191~206

¹⁾ 赵玉章等。沙地樟子松中、幼龄林抚育间伐技术的研究。辽宁省固沙造林研究所内部刊物, 1991, 2~10。

STUDY ON DOMINANCE DYNAMICS AND SELF-THINNING OF *PINUS SYLVESTRIS* VAR. *MONGOLICA* POPULATIONS ON SAND LAND AT HONGHUAERJI

Zheng Yuanrun

(*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany,*

The Chinese Academy of Sciences Beijing 100093)

Abstract The growth of DBH area of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* populations on sand land at Honghuaerji is well described by Logistic model in this paper. Environmental carrying capacity, intrinsic growth rate, and highest growth speed of DBH area of population gradually decrease, the characteristic return time of population increase gradually from the foot of slope to the top. Regulation of self-thinning is that relationship between DBH and average density of population accords with negative power function.

Key words Logistic model, Dominance, Characteristic return time, Self-thinning