

# 水杉人工林建植 50 年后的分化特征

何 东<sup>1,2,3</sup>, 卢振兰<sup>4</sup>, 李德志<sup>2\*</sup>

(1. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 2. 华东师范大学环境科学系, 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200062; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 4. 吉林农业大学资源与环境学院, 吉林 长春 130011)

**摘要:**通过种群统计学、格局分析和树干解析等对 50 a 生水杉人工林林分的分化特征进行了研究。结果表明:小个体林木占有相对多数(>50.4%);林木分化现象显著,特别是树高与材积的分化十分突出,林分已出现一定强度的自然稀疏;基于 TSTRAT 程式的林木分级结果表明,亚优势木占绝对优势(45.7%),其树冠构成该林分的主林冠;竞争指数依次为优势木级 < 亚优势木级 < 中庸木级 < 被压木级,各级的基尼系数基本上低于全林总计;优势木绝对生长率和相对生长率在林分成熟期以前均大于标准木,且胸径速生期持续时间较标准木长;林分高度生长受抑制程度低于胸径生长;林木分布格局总体呈均匀型,与造林初始基本一致;优势木和被压木为聚集分布,中庸木和枯死木为随机散布,亚优势木的分布型则介于随机和聚集之间。林木种群分化既表现在个体大小的不均等性上,也表现在空间分布的非均匀性上。目前林分结构特征的主要成因可以归结为密度压力下的种内竞争。

**关键词:**水杉; 大小级结构; 林木分化; 空间格局; 生长过程; 种内竞争

中图分类号:Q948.1

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2009)02-0122-09

## Differentiation Characteristics of a 50-year-established *Metasequoia glyptostroboides* Plantation

HE Dong<sup>1,2,3</sup>, LU Zhen-lan<sup>4</sup>, LI De-zhi<sup>2\*</sup>

(1. Wuhan Botanical Garden, the Chinese Academy of Science, Wuhan 430074, China; 2. Department of Environmental Science, East China Normal University, Key Laboratory of Urbanization Ecological Process and Ecological Restoration of Shanghai, State Field Station for Scientific Research of Forest Ecosystem, Tiantong, Zhejiang, Shanghai 200062, China; 3. Graduate University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China; 4. College of Resource and Environment, Jilin Agriculture University, Changchun 130011, China)

**Abstract:** To describe the differentiation characteristics of a 50-year-established *Metasequoia glyptostroboides* plantation, we examined its size structure, spatial pattern and growth process. Small-size individuals accounted for the majority (> 50.4%). To some extent, self-thinning had occurred, as a result of high differentiation of tree height and volume. Tree-status classification structure based on TSTRAT stratification algorithm demonstrated that co-dominant trees represented an overwhelming portion (45.7%) and formed the general canopy of the stand. Value of competition index was the lowest for dominant class, successively followed by co-dominant, intermediate and suppressed class. Gini coefficient value of each class was basically inferior to that of the whole stand. Both in absolute and relative rates, dominant trees grew faster than standard trees before stand maturation. Furthermore, fast-growth stage of DBH for the former lasted longer than that for the latter. At stand level, DBH growth was more seriously restricted than height growth. The general pattern of all stems remained uniform, the same as onset of the plantation. However, occurrence of divergent tree-classes was spatially heterogeneous, with dominant and suppressed class being aggregated, intermediate and dead class randomly scattered, and co-dominant class

收稿日期:2008-06-10 接受日期:2008-10-25

基金项目:国家自然科学基金项目(30370245; 30470288); 上海市生态学重点学科项目; 华东师范大学 211 工程项目资助

\* 通讯作者 Corresponding author

intervened between randomness and aggregation. Our results suggested that differentiation of tree population was reflected not only in size inequality but also in heterogeneity of spatial configuration. Current stand structure might attribute to intraspecific competition induced by high density.

**Key words:** *Metasequoia glyptostroboides*; Size structure; Tree differentiation; Spatial pattern; Growth process; Intraspecific competition

同龄纯林涉及的生态因素和过程相对简单,是检视密度效应、大小差序(size hierarchy)、种内竞争、生境异质性作用等问题的理想材料<sup>[1-8]</sup>。密度是一个重要的林分特征指标,关系到林冠的郁闭状况、林木对立地资源的利用程度与方式以及环境条件的变化等等,而这一切又通过林木之间的相互作用,影响到林木的生长发育<sup>[9]</sup>。低密度的林分中由于竞争不剧烈,个体大小一般为正态分布。而高密度林分中的个体分布最初为对称分布,随着林分的生长,分布倾向于左偏,即多数小个体和少数大个体的非对称的L型分布,形成一个大小差序。这种差序可能是Harper所谓“资源利用位序(hierarchy of exploitation)”<sup>[10]</sup>的反映,即小个体在利用资源方面远比大个体处境更为不利。一些最小的个体因为长久得不到足够的资源(特别是光照)而可能出现生长衰退,甚至枯死,即自然稀疏。个体在“资源利用位序”上的位置(可称为种群内的“社会地位”)和整个林分的大小级结构,取决于个体间内禀生长率差异、相互的空间竞争关系和立地生境质量。以往的研究较多关注这些因素在大小差序或“资源利用位序”生成、变动或维持中的作用<sup>[1,5,7-8,10-12]</sup>。

早有研究者认识到树木是有其确定空间位置的单位。这种空间位置肇源于林分动态和内因子的交互作用,反过来也构成影响林分发育的因素,因此,有必要把林木的空间格局作为林分结构的一个元素来处理<sup>[13-14]</sup>。我们认为,均质林分的分化,包括种群统计学和空间分布特征上的变动(如自疏就可能使分布格局发生变化)。另外,测树学上相当成熟的生长过程分析方法也可以引入林分结构的研究,因为林木分化意味着林木之间生长过程的差异,并且生长特征和分布格局可能相互构成解释的根据。如果依照Oliver & Larson的林分结构定义林分内部个体的物理性和时间性分布<sup>[15]</sup>,完备的林分结构研究应当包括大小级分布、空间格局和生长发育过程3方面的内容。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)是中国特有种、孑遗植物,为国家一级保护稀有种<sup>[16]</sup>。水杉是

我国重要的用材林与景观林造林树种之一。有关水杉的研究集中在形态学、遗传学、系统进化、园艺和森林经营领域<sup>[17-20]</sup>,而林分水平上的生态学仅涉及林分统计学结构、异速生长和产量分配等方面<sup>[21-23]</sup>。水杉人工林在长期建植后的结构与格局迄今还未见报道。本文尝试分析建植50a的水杉人工林林分结构,以了解林木分化的特征,为科学经营水杉人工林提供参考。

## 1 自然概况

样本林分位于上海市华东师范大学中山北路校区内图书馆西侧。上海属亚热带季风气候区,温和湿润,年平均气温15.8℃,最热月(7月)均温27.3~27.8℃,最冷月(1月)均温3.0~3.7℃,无霜期222~235d,日均温稳定通过0℃的活动积温在5560~5741℃d之间。年降水量1027~1111mm,70%集中在4~9月<sup>[23]</sup>。上海为坦荡平原地形,海拔在3~5m之间。土壤的主要成土母质为江河湖海综合形成的第四纪石灰性冲积物,养分丰富,适宜作物生长,以粉砂壤土、粉砂粘壤土、细砂土为主,缺乏团粒结构,土层深厚,但耕作层浅,质地疏松<sup>[24]</sup>。

## 2 材料和方法

### 2.1 样地概况

样本林分为人工营造的景观林,林龄为50a,林相基本均匀整齐。造林之初,植株配置基本上呈现均匀格局。管理方面曾在地被层做过大面积清理,但未进行过抚育间伐。目前整个1750m<sup>2</sup>林地内共有水杉258株,其中244株为活立木,14株为枯死木,平均立木度为1475株hm<sup>2</sup>,郁闭度为0.75。水杉完全占据乔木层,局部未经人工清理的区块有小蜡(*Ligustrum sinense*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、棕榈(*Trachycarpus fortunei*)等灌木萌生。地被物绝大多数为栽种的土麦冬(*Liriope spicata*),无水杉幼苗,也无水杉倒木。林地的东、南两侧为高约10m的房屋,其余两面为道路。

## 2.2 样地调查

全林每木调查,调查内容包括树高、胸径、冠幅、枝下高,枯死木仅测胸径。在展开进一步工作之前,我们对样本林分的完整性进行了检测。一般认为,不论树种、林龄和立地条件是否相同,同一林分的林木胸径分布具有如下规律:林分中小于平均胸径的林木占总株数的 57.5% 而大于平均胸径的占 42.5%,林分最小胸径和最大胸径分别是平均胸径的 0.4 倍和 1.7 倍。以此判别林分是否完整<sup>[26]</sup>,胸径统计的上述数据分别是 53.9%, 46.1%, 0.4, 1.8, 结果经卡方适合度检验( $\chi^2 = 1.565$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.667$ )为吻合,所以该水杉人工林可视为完整林分。

## 2.3 林分垂直分层与林木分级

以 Latham 等的 TSTRAT 量化程式<sup>[27]</sup>估定林分垂直分层。该程式假设各层之间存在一个竞争截止点,最激烈的竞争发生在树冠上部 60% 的高位段上,某一层的竞争截止点可由该层最高树木中最大冠长者(预先将所有树木高度和冠长降序排列)确定,该点高度为此树的枝下高加上冠长的 40%,即  $0.4 \times CL(\text{crown length}) + HBLC(\text{height-to-base of the live crown})$ 。所有高过或等于此竞争截止高度的树木都将划在同一层。低于此高度的剩余树木再选出最高者中的最大冠长者,计算下一层的竞争截止高度。如此重复直到预定的分层下限为止。林木分级参照 Oliver & Larson 方案<sup>[15]</sup>划分。

## 2.4 林木空间分布格局分析

在林地核心 20 m × 60 m 区内进行每木空间定位(以林地的某一边为 X 轴,垂直边为 Y 轴,确定每木的坐标值,绘制单木位点分布图)。采用 Hopkins & Skellam 的 A 指数、Clark & Evans 的 R 指数来进行格局判断<sup>[28-29]</sup>。A = 1 表示随机格局型, A > 1 和 A < 1 分别表示聚集型(C)和均匀型(U); R = 1 表示随机型,而 R > 1 和 R < 1 则分别表示均匀型和聚集型。邻体距离从单木空间定位的数据中获得。

## 2.5 林分生长调查

根据每木调查结果确定标准木和优势木的标准,各选取有代表性的 3 株用生长锥钻取树芯,用软件 WinDENDRO™ 2003a 测定年轮生长,计算相对于年龄的连年生长量与平均生长量,绘制胸径生长曲线;选取新近死亡的枯立木 1 株(由于林分属于校园内的风景林,严禁过多采伐取样;我们充分考虑了样本的代表性,以弥补样本量少的问题)伐

倒作为解析木,以 2 m 分段截取圆盘,测量胸径、树高、材积,绘制连年生长曲线和平均生长曲线。以 Pressler 公式,即  $RGR_i = 200 \times (S_i - S_{i-n}) / (S_i + S_{i-n}) / n$  计算相对生长率,其中  $S_i$  和  $S_{i-n}$  分别为第  $i$  和第  $i-n$  年的生长量,  $n$  为生长期间的年份数<sup>[30]</sup>。

## 2.6 数据统计

高径比(H/DBH)用于量化表示某单木的“社会地位”,一般潜在优势个体的高径比大于 100;对于生长正常的个体略小于 100;濒死个体远远小于 100<sup>[31]</sup>。单木竞争指数(CI)采用 Hegyi 模型<sup>[32]</sup>计算,  $CI = \sum (DBH_i / DBH) / L_i$ ,其中 DBH 为胸径,对象木 5 m 半径内出现的个体为竞争木,  $DBH_i$  是竞争木  $i$  的胸径,  $L_i$  为竞争木  $i$  与对象木间的距离。CI 值越大表示受到的竞争压力越大。基尼系数(G)用以衡量单木个体大小的不均等性(size inequality), G 值越大表示个体大小越不均等。  $G = 1 - \sum (Q_i - W_i) / N$ ,其中 N 为个体数,  $W_i$  为第  $i$  个个体的胸径占胸径总和的比例,  $Q_i$  为  $W_i$  的累加值<sup>[33-34]</sup>。

## 3 结果和分析

### 3.1 林木大小级结构

从大小级的统计学分布(图 1)来看,该水杉人工林中相对细小的个体占多数,低于胸径、树高和材积平均水平的个体分别占总数的 53.9%、50.4% 和 61.1%。活立木株数按径级的分布呈正态分布(图 1a, Kolmogorov-Smirnov Z 检验,  $Z = 0.526$ ,  $P = 0.945$ ),偏度仅为 0.006(表 1)。枯死木全为平均水平以下的小径木,其胸径均值极显著低于活立木(单项 ANOVA,  $df = 1$ ,  $F = 12.266$ ,  $P < 0.001$ ),变异度同比也小于活立木。这些小个体枯死木的出现表明林分内已经存在一定强度的自疏作用。林木高度大多数居于中等或偏下水平,呈现出明显的多峰突出的分布格局(图 1b),林分垂直层次分化的特征较为明显。林木的材积则普遍较小,分布峰左偏极为显著(图 1c)。胸径、树高、材积表现出程度不一的分化特征。其中,胸径分布相对均匀,树高和材积分布有突出的峰位,说明后两者的分化较前者可能更剧烈。树高与胸径、冠幅之间存在显著的弱相关,相关系数均小于 0.5;而胸径与冠幅的相关性则较高,相关系数接近 0.75(表 2)。

### 3.2 林分垂直分层和林木分级

利用 TSTRAT 程式可以将该林分分为 3 层(图 2 实线):14 m 以上为第一层;11 m 以下为第三层;两者之间为第二层。第一层在数量上占绝对优势

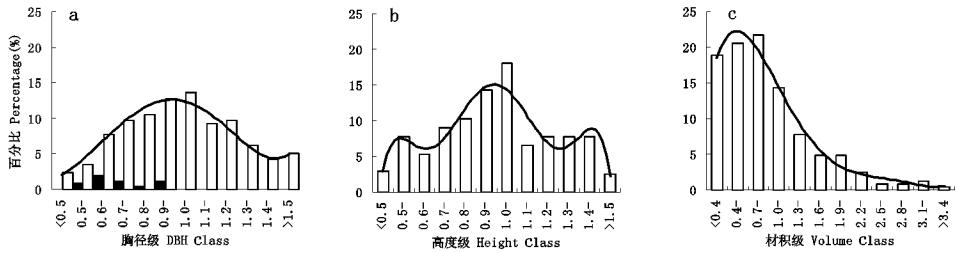


图 1 水杉林分的相对大小级分布

Fig. 1 Distribution of relative size class of *M. glyptostrobooides* plantation

□活立木 Live tree; ■ 枯死木 Dead tree

表 1 测树因子统计表

Table 1 Statistics of mensuration indexes of *M. glyptostrobooides* plantation

统计学参数 Statistical parameters	胸径 DBH (cm)			树高 Height (m)	材积 Volume (m <sup>3</sup> )
	活立木 Live tree	枯死木 Dead tree	总和 Total		
范围 Range	8.1 ~ 36.0	10.4 ~ 19.3	8.1 ~ 36.0	8.0 ~ 23.0	0.020 ~ 0.720
中位值 Median	20.1	14.2	19.7	15.5	0.153
均值 Mean value	20.2	14.8	19.9	15.5	0.189
标准差 Standard deviation	5.7	2.9	5.7	3.4	0.132
变异系数 Coefficient of variation (%)	28.22	19.30	28.64	22.01	69.82
偏度 Skewness	0.006	1.298	-0.075	0.951	0.729
峰度 Kurtosis	-1.106	0.758	-1.216	1.199	-1.267

表 2 测树因子间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients among mensuration indexes of *M. glyptostrobooides* plantation

	胸径 DBH	树高 Height	冠幅 Crown width
胸径 DBH	1.000	-	-
树高 Height	0.497**	1.000	-
冠幅 Crown width	0.744**	0.436**	1.000

n = 244, \*\* P < 0.01

(约为总数的 70%), 构成该林分的上冠层。在直观上可以看出此层树冠的下限在某种意义上构成全林垂直方向的“公共冠阈线”(general canopy level)。第二层可以视为下冠层, 约占 14%, 整体高度不高, 但是树冠有伸入公共冠域。第三层数量与第二层大致相当(约 10.5%), 但高度基本处于公共冠域之下, 其树冠完全被上层遮盖, 同时可能被一、二层的树冠深而长的个体挤压。

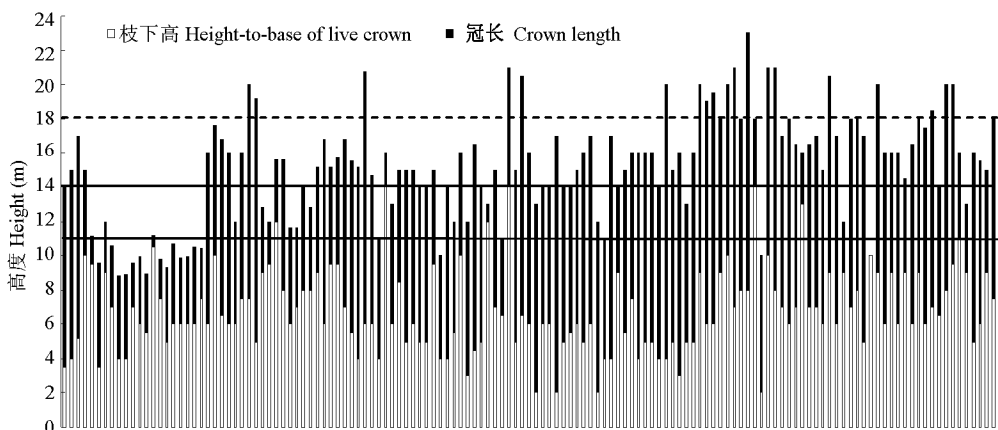


图 2 林分垂直分层结构图

Fig. 2 Vertical structure of *M. glyptostrobooides* plantation

垂直柱表示单木 Vertical bars represent individual trees; 横线为层间界线 Horizontal lines represent the boundaries between stratum.

从高度频率分布上看,在相对等级 0.6(即 10 m)和 1.1(即 18 m)处存在断裂。前者大致契合第三层的界线,后者则表明优势群体(第一层)内部可能存在分化, TSTRAT 程式没有反映出来。根据实地观察和数据统计,我们将 18 m(图 2 虚线)以上的树木作为一个独立的层次,树冠伸出在公共冠阈线之上,几乎不受荫蔽限制,可划入优势木。余下 3 层分别定为亚优势木、中庸木和被压木。这也大致符合 Oliver & Larson 的林木分级方案<sup>[15]</sup>的标准。

各林木级的平均高径比均低于 100,显示林分形态生长总体比较正常。平均高径比按优势木、亚

优势木、中庸木和被压木递减,前三级之间差异不显著;被压木的平均高径比(63.67,表 3)显著低于全部活立木,也低于其他林木级,其高度生长明显受到上层林木的压抑。竞争指数沿着林木分级的梯度逐渐升高,优势木与被压木、枯死木间差异显著,亚优势木、中庸木与全林平均相近,分级与竞争的位序很大程度是契合的。全林的大小级不均等性高于各林木级内(但中庸木和被压木的胸径不均等性例外),被压木的大小级不均等性高于优势木,但枯死木的胸径不均等性却与优势木大致相等。

表 3 水杉人工林林木分化状况

Table 3 Tree differentiation of *M. glyptostroboides* plantation

林木级 Tree class	%	高径比 H/DBH	竞争指数 Competition index	基尼系数 Gini coefficient		
				胸径 DBH	树高 Height	材积 Volume
优势木 Dominant trees	24.4	85.60a	1.9860a	0.1191	0.0367	0.2414
亚优势木 Co-dominant trees	45.7	84.28 a	3.6329ab	0.1307	0.0361	0.2582
中庸木 Intermediate trees	14.0	76.58a	4.1141ab	0.1796	0.0344	0.3500
被压木 Suppressed trees	10.5	63.67b	7.2151bc	0.1731	0.0387	0.3312
枯死木 Dead trees	5.4	-	8.7308c	0.1053	-	-
活立木 Live trees	94.6	81.13a	3.6786ab	0.1596	0.1249	0.4671
全部立木 All trees	100	-	4.0529ab	0.1623	-	-

不同字母表示单项方差分析达显著差异( $P < 0.05$ ). Different letters present significant difference at 0.05 level by one way ANOVA.

### 3.3 林木空间分布格局

图 3 可看出,水杉人工林的林木分布相对均匀,但不完全整齐。其中,亚优势木占据了绝大部分面积;优势木、中庸木和枯死木数量不多,零星地散布在林地各处;被压木的分布则显得比较集中。

用格局检测方法分析,优势木和被压木均显示为聚集格局、而中庸木和枯死木为随机格局。Hopkins & Skellam 检验显示亚优势木为聚集状态,

而 Clark & Evans 检验则为随机状态。因此,亚优势木的格局可能处于随机-聚集连续统的某个位置上。全部立木为显著的均匀分布,排除枯死木以后,其格局无变化。亚优势木的级内平均最近邻体距离与全林均值无显著差异。优势木、中庸木、枯死木和被压木周围出现同级个体的最近距离均显著大于全林均值,以优势木最大,枯死木次之,其余两类在 3.3 m 左右。

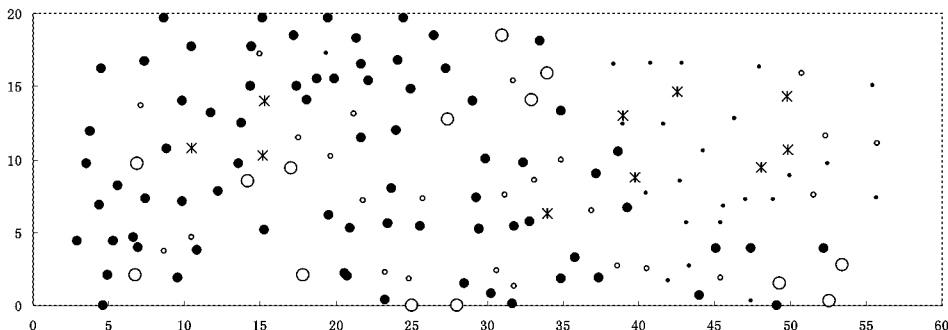


图 3 水杉人工林典型区域单木空间分布

Fig. 3 Individual distribution of *M. glyptostroboides* plantation at typical area

○ 优势木 Dominant tree; ● 亚优势木 Co-dominant tree; ○ 中庸木 Intermediate tree; · 被压木 Suppressed tree; \* 枯死木 Dead tree

表 4 林木空间分布格局参数

Table 4 Parameters of spatial pattern of *M. glyptostroboides* plantation

林木级 Tree class	样本数 Sample size	级内平均最近邻体距离(m) Mean nearest neighbor distances within class	Hopkins & Skellam		Clark & Evans	
			A	格局型 Pattern type	R	格局型 Pattern type
优势木 Dominant trees	14	4.07a	2.96	C**	1.09	C*
亚优势木 Co-dominant trees	50	2.06b	3.88	C**	1.13	R
中庸木 Intermediate trees	25	3.30a	1.06	R	1.01	R
被压木 Suppressed trees	23	3.30a	2.74	C**	0.97	C*
枯死木 Dead trees	10	3.86a	1.33	R	0.75	R
活立木 All live trees	50	1.99b	0.48	U**	1.43	U**
全部立木 All trees	60	1.87b	0.51	U**	1.39	U**

不同字母表示单项方差分析差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different letters present significant difference at 0.05 level by one way ANOVA. R: 随机格局 Random pattern; C: 聚集格局 Clumped pattern; U: 均匀格局 Uniform pattern. \* 和 \*\* 表示 A 值或 R 值偏离 1 达到显著 ( $P < 0.05$ ) 和极显著水平 ( $P < 0.01$ )。\* and \*\* present significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively, as the A or R value compared with 1.

### 3.4 林分生长过程分析

该水杉人工林标准木胸径 48 a 的平均生长量为  $0.41 \text{ cm a}^{-1}$ , 总生长量约 20 cm。胸径生长高峰期为 12 ~ 18 a, 生长量为  $0.85 \text{ cm a}^{-1}$ 。以后, 胸径平均生长量平稳下降, 而连年生长量约为  $0.20 \sim 0.40 \text{ cm a}^{-1}$ 。优势木胸径生长量最大值与标准木一样, 也出现在 12 ~ 18 a 间, 其旺盛生长期较标准木长, 可一直延续到 30 a 以后, 连年生长量不低于  $0.67 \text{ cm a}^{-1}$ 。优势木在 20 a 以后, 连年生长量出现剧烈起伏, 平均生长量在 30 a 时达到峰值, 此后缓慢下降。优势木 48 a 的平均生长量为  $0.57 \text{ cm a}^{-1}$ , 约为标准木的 1.4 倍。标准木胸径激烈分化期在 12 ~ 24 a 间, 优势木无明显的胸径激烈分化期。18 a 以前, 优势木和标准木的胸高断面面积相对生长率大致相等, 之后则前者大幅高于后者(图 5)。

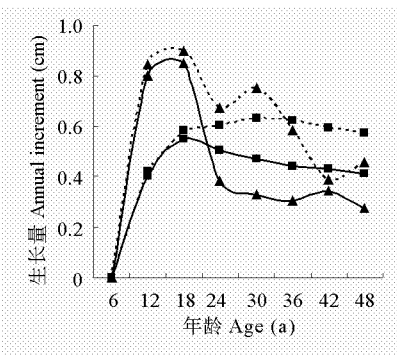


图 4 标准木和优势木胸径生长曲线

Fig. 4 DBH growth curve of standard tree and dominant tree

— 标准木 Standard tree; ··· 优势木 Dominant tree  
▲ 连年 Current; ■ 平均 Mean

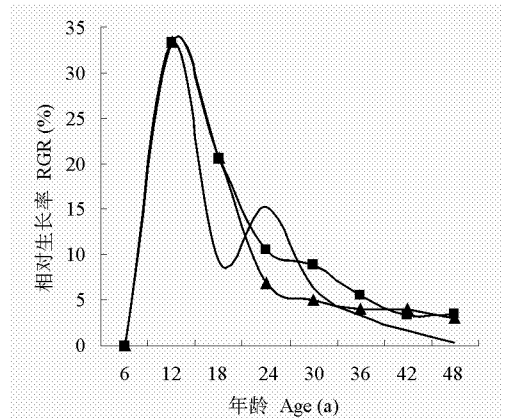


图 5 标准木、优势木和枯死木胸高断面面积相对生长率

Fig. 5 RGR of cross sectional area at breast height of standard tree, dominant tree and dead tree

▲ 标准木 Standard tree; ■ 优势木 dominant tree;  
— 枯死木 Dead tree

枯死木胸径在前 12 a 生长较为迅速, 生长速率不低于优势木。随后生长出现大幅波动, 18 a 的连年生长量降至平均生长量以下, 24 a 时又重新焕发生机, 形成第二次速生期。30 a 后的连年生长量又迅速下降, 胸高断面面积相对生长率明显低于优势木和标准木。

枯死木树高连年生长量和平均生长量高峰均出现在 30 a 左右, 二者的曲线相交在 30 ~ 36 a 间, 相对于胸径生长曲线(图 6)的交点靠后约 5 a。树高的速生期在 12 ~ 33 a, 期间连年生长量多超过  $0.4 \text{ m a}^{-1}$ 。24 ~ 36 a 为树高的激烈分化时期。36 a 后平均生长量下降, 树高生长平缓。

材积生长在前 18 a 十分缓慢, 随后进入速生

期,持续到 42 a。连年生长量峰值在 30 ~ 36 a,平均生长量在 36 a 最大,二者曲线相交于 42 a,为数

量成熟龄。由此粗略估测,在目前的立地条件与经营状况下,该林分约在 40 a 时实现数量成熟。

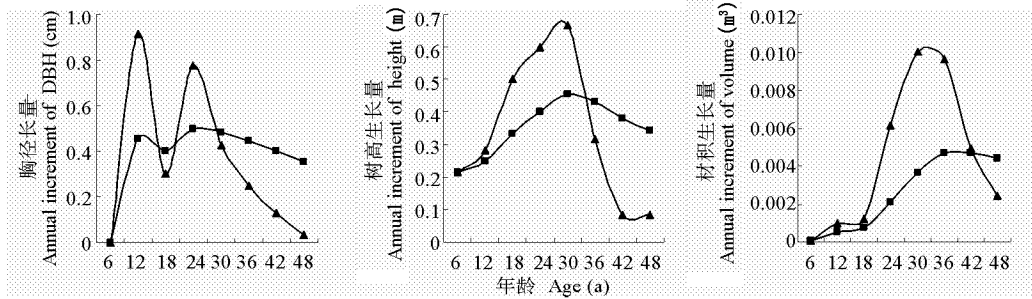


图 6 枯死木生长曲线

Fig. 6 Growth curve of dead tree

▲ 连年 Current; ■ 平均 Mean

将各因子的连年生长量标准化后,以欧氏距离为聚类统计量,用类间平均链锁法进行聚类(图 7)。结果表明,该水杉人工林的生长发育过程大致可分为 4 个阶段:(1)幼林期,约为 0 ~ 6 a,胸径、树高生长缓慢;(2)速生期,约为 6 ~ 24 a,胸径和树高生长进入速生期,两者生长量占各自总生长量的 38% ~ 53%,同时林木胸径发生激烈分化;(3)杆材阶段,约为 24 ~ 36 a,进入材积速生期,材积的生长量为其总生长量的 60%,树高发生激烈分化;(4) 36 a 以后,林分趋于成熟,材积连年生长曲线与平均生长曲线出现交叉。

有明显的峰位突起,可见林木分化已经相当明显。其中,小个体占有相对多数,说明某些林木的生长受到某种程度的压抑,林分内可能存在高密度压力下的竞争。在单种林分中,植物的大小不均等性受密度的影响非常强烈,种内竞争的作用非常重要<sup>[35]</sup>,因此竞争可能是最具有解释力的一种生态因子。一般林分的树高与材积变异度为 6% ~ 10%、40% ~ 60%<sup>[26]</sup>,而该水杉林分分别为 22% 和 69%,远远高于一般水平。且材积的基尼系数高达 0.46,更显示竞争关系可能很紧张。

Harper 认为密度压力下的竞争有 3 种征象:小个体占有数量优势;密度相关的个体死亡;树木发生形态调整<sup>[10]</sup>。Ford 则认为竞争在更大程度上与 3 种情况有关:个体大小级的左偏双峰分布(大小级区间须分化为 12 个以上);自疏效应下存活个体的均匀分布格局;优势个体的非常高的相对增长率<sup>[1]</sup>。特别是在高密度、个体均匀分布的情况下,大小不均等性高可能是不对称竞争的强有力证据<sup>[8]</sup>。这些现象在本研究中都有,除了个体大小的左偏双峰分布。Mohler 等把双峰分布视为一个次要的因素<sup>[2]</sup>。

在密度压力下,林木可能倾向于分配相对多的能量用于垂直方向的生长和伸长,以形态调整来缓解竞争<sup>[6]</sup>。由于水平空间受到压抑,胸径生长变化的敏感性相对树高生长变化要大,即前者受到的限制性影响大于后者<sup>[6]</sup>,这样,胸径与冠幅(水平生长同受抑制)的相关性在理论上应高于这二者分别与树高(垂直生长受限轻微或者不受限)的相关性。本研究的结果与这种预期一致。

另外,Harrington 等报道密度会限制基部断面

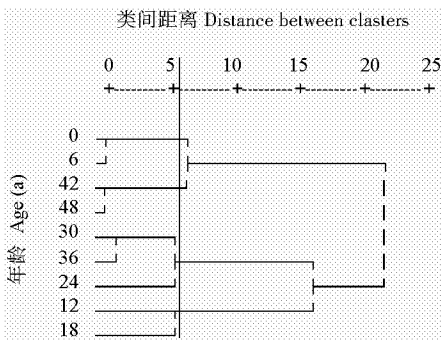


图 7 林分生长发育阶段聚类谱

Fig. 7 Hierarchical cluster spectrum of stand developmental stages

## 4 讨论

某林分的林木株数达到一定数量(200 株左右)时,其胸径、树高和材积等因子的分布会表现出某种统计学的规律。这种分布规律是林木分化的静态表现形式,可能是林分空间分布特征和各个体在“资源利用位序”上的竞争能力的反映<sup>[5,9]</sup>。本研究中的水杉人工林经 50 a 生长发育后,径级分布曲线略微右偏,而高度和材积分布曲线剧烈左偏,且

积的生长率及其延续时间,不会限制树高生长的延续时间<sup>[36]</sup>。本研究中枯死木树高连年生长曲线和平均生长曲线相交于30~36 a间,相对于其胸径生长曲线的交点要靠后。树高的速生期在12~33 a,持续20 a之久;而林分胸径生长的速生期在30 a以前即告结束,且生长速率极不稳定,标准木速生期只有大约10 a(优势木受限程度小,速生期持续约20 a,可另当别论),此结果在一定程度上契合Harrington等的结论,并可能也支持前文关于林分密度偏大使水平生长受限严重的推测。一般林分密度适中或更小时,树高平均生长量达到高峰的年龄早于胸径<sup>[26]</sup>,本研究枯死木树高的激烈分化期晚于胸径,可能也有密度压力的缘故。

处于一定空间的种群不断发生个体生长、死亡与补充过程,从而形成不断变化的林分结构,因此林分的空间特征是分析种群动态、理解生态过程和物种生活史的相互作用的有效方式<sup>[13,38]</sup>。人工林的格局在最初由造林时的人为因素(造林密度与配置格局)决定,但此后,邻体的干涉性竞争、立地微生境等因素会产生相当大的作用<sup>[35,37]</sup>。本研究表明,水杉林分在50 a的生长发育过程中,最初的林木配置格局没有发生大的变化,仍为均匀型。但是,明显的林木分化和自然稀疏现象,使林分最初的同质性不复存在。

在垂直方向上,林冠发生了层次的分化,形成一个光资源的利用位序,其在很大程度上决定了个体在林分中所处的“社会地位”,由此形成一个林木种群的“社会阶层结构”。约60%的林木处于亚优势和中庸的地位,优势和被压各有24%、10%,另有5%在竞争中被稀疏掉。Mohler等认为,高密度同龄林在生长发育过程中会产生特征明显的由优势个体形成的亚种群<sup>[2]</sup>。在我们的观察中诸如材积的大小级结构和林分垂直分层结构也显示出优势亚种群的迹象。在水平方向上来观察不同社会地位的个体配置,其格局也是非匀质的。属于种群主体阶层的亚优势木的分布型介于随机和聚集之间,处于两极的优势木和被压木则为聚集分布;中庸木和枯死木随机地散布。可见,林木分化既在数量统计的不均等性上有所表现,也在空间分布特征有所表现。

不同大小或者不同社会地位的个体分据不同的垂直层,水平方向分布格局也表现出一定程度的差异,这可能是竞争使林木的空间关系调整并有效

配置资源的结果,立地生境的异质性可能也有贡献。在目前有自疏发生的情况下,存活的个体依然呈均匀分布,这显然就与竞争有关。

如果在匀质生境条件下,劣势和优势个体的分布在理论预期上会分别趋于弱均匀性和更均匀化,并且优势与劣势群体的空间相关性会高于优势群的自相关性<sup>[35]</sup>。我们观察到的情况是:中庸木和中庸木以下都已偏离均匀分布,向随机甚至聚集靠近,与预期大致吻合;优势木的聚集态则不符合预期,优势木与被压木之间的空间相关也不是正相关,两者的级间平均最近邻体约为8 m(未列表数据),远大于优势木的级内平均最近邻体距离4 m,说明该林分的分化过程可能有更为复杂的因素。

林分结构的形成,特别是林木分化格局与自疏效应的出现,既取决于造林密度和配置格局等因素,也与林木的生长过程密切相关。不同大小个体之间的生长率差异在相当程度上影响种群结构;而对于竞争中的个体来说,其生存空间、相对生长率和大小有着直接的关联,并对该个体具有同等重要的意义<sup>[2,5]</sup>。水杉优势木48 a胸径平均生长量约为标准木的1.4倍,而速生期内优势木胸高断面面积相对生长率明显高于标准木。在Ford看来,竞争的存在与存活个体的均匀分布格局以及优势个体显著的高生长率具有一致性<sup>[1]</sup>,这一结果显然支持前文关于竞争作用的推测。在无竞争的情况下,相对生长率与个体大小是负相关的,而竞争将导致个体间相对生长率不均等性升高,渐使相对生长率正相关于个体大小并加重大小差序化<sup>[5]</sup>,目前优势木、标准木和枯死木的相对生长率是逐级减小的,说明竞争作用还在持续进行中。36 a后,枯死木相对生长率低于标准木远甚于优势木高过标准木,表明在竞争激烈并有自疏作用的林分中,劣势个体生长与林分平均水平相脱节,甚至可能与整体林分的相对生长率分布有断裂。也就是说,与优势木的亚种群对应,濒死的被压木也有某种形成亚种群的迹象。被压木的平均高径比显著低于其他林木级和全部活立木总计也可佐证同样的迹象。

## 参考文献

- [1] Ford E D. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures [J]. *J Ecol*, 1975, 63(1): 311-333.
- [2] Mohler C L, Marks P L, Sprugel D G. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands [J]. *J Ecol*, 1978, 66(2): 599-614.
- [3] Weiner J, Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures [J]. *Oikos*, 1986, 47(2): 211-222.



- [4] Schmitt J, Eccleston J, Ehrhardt D W. Dominance and suppression, size-dependent growth and self-thinning in a natural *Impatiens capensis* population [J]. *J Ecol*, 1987, 75(3): 651–665.
- [5] Bonan G B. The size structure of theoretical plant populations: Spatial patterns and neighborhood effects [J]. *Ecology*, 1988, 69(6): 1721–1730.
- [6] Knowe S A, Hibbs D E. Stand structure and dynamics of young red alder as affected by planting density [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 82: 69–85.
- [7] Yastrebv A B. Different types of heterogeneity and plant competition in monospecific stands [J]. *Oikos*, 1996, 75(1): 89–97.
- [8] Weiner J, Stoll P, Muller-Landau H, et al. The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations [J]. *Amer Nat*, 2001, 158(4): 438–450.
- [9] Yi Z W (易宗文). Forestry [M]. Changsha: Hunan Science and Technology Press, 1985: 95–106. (in Chinese)
- [10] Harper J L. A Darwinian approach to plant ecology [J]. *J Ecol*, 1967, 55: 247–270.
- [11] Benjamin L R, Hardwick R C. Sources of variation and measures of variability in even-aged stands of plants [J]. *Ann Bot*, 1986, 58: 757–778.
- [12] Thomas S C, Weiner J. Growth, death and size distribution change in an *impatiens pallida* population [J]. *J Ecol*, 1989, 77(2): 524–536.
- [13] Wells M L, Getis A. The spatial characteristics of stand structure in *Pinus torreyana* [J]. *Plant Ecol*, 1999, 143: 153–170.
- [14] Chokkalingam U, White A. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine [J]. *Plant Ecol*, 2000, 156: 139–160.
- [15] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics [M]. New York: Wiley, 1996: 1–194.
- [16] Fu L K, Chin C M. China Plant Red Data Book — Rare and Endangered Plants. Vol. I [M]. Beijing: Science Press, 1992: 150–151.
- [17] Liu Y C (刘永传), Zhou X T (周心铁), Su P L (苏丕林). Dawn Redwood [M]. Wuhan: Hubei People's Press, 1978: 1–144. (in Chinese)
- [18] Zhang P Y (张卜阳). Living Fossil — Dawn Redwood [M]. Beijing: Chinese Forestry Press, 2000: 1–169. (in Chinese)
- [19] Wang X Q (王希群), Ma L Y (马履一), Guo B X (郭保香). History and research progress on the silviculture of *Metasequoia glyptostroboides* in China [J]. *J NW For Univ (西北林学院学报)*, 2004, 19(2): 82–88. (in Chinese)
- [20] Lepage B A, Williams C J, Yang H. The Geobiology and Ecology of *Metasequoia* [M]. Dordrecht: Springer, 2005: 1–404.
- [21] Gao Z H (高智慧), Jiang G H (蒋国洪). A study on the biomass of *Metasequoia glyptostroboides* plantation in Zhejiang Plain [J]. *Acta Phytocol Geobot Sin (植物生态学与地植物学报)*, 1992, 16(1): 64–71. (in Chinese)
- [22] Fang S Z (方升佐), Xu X Z (徐锡增), Tang L Z (唐罗忠). Studies on crown structure and biomass production of *Metasequoia glyptostroboides* plantations [J]. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, 1995, 6(3): 225–230. (in Chinese)
- [23] Williams C J, Lepage B A, Vann D R, et al. Structure, allometry, and biomass of plantation *Metasequoia glyptostroboides* in Japan [J]. *For Ecol Manag*, 2003, 180: 287–301
- [24] Yan J Y (严济远), Xu J L (徐家良). Climate of Shanghai [M]. Beijing: Meteorology Press, 1996: 1–2. (in Chinese)
- [25] Duan S B (段绍伯). Natural Environment of Shanghai [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1989: 13–74. (in Chinese)
- [26] Zhuge Y (诸葛俨). Forest Mensuration [M]. Beijing: Chinese Forestry Press, 1984: 65–173. (in Chinese)
- [27] Latham P A, Zuuring H R, Coble D W. A method for quantifying vertical forest structure [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 104: 157–170.
- [28] Clark P J, Evans F C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in population [J]. *Ecology*, 1954, 35: 445–453.
- [29] Hopkins B, Skellam J G. A new method for determining the type of distribution of plant individuals [J]. *Ann Bot*, 1954, 18: 213–227.
- [30] Husch B, Miller C I, Beers T W. Forest Mensuration [M]. New York: The Ronald Press Company, 1972: 304.
- [31] Schnitzler A, Closset D. Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): Structure, architecture and light patterns [J]. *For Ecol Manag*, 2003, 183: 205–220.
- [32] Hegyi F. A simulation model for managing jack pine stands [C]// Fried J. Growth Models for Tree and Stand Simulations. Stockholm: Royal College of Forest, 1974: 74–90.
- [33] Weiner J, Solbrig O T. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations [J]. *Oecology*, 1984, 61: 335–336.
- [34] Chen C B (陈传波), Ding S J (丁士军). On calculation and decomposition of Gini coefficient [J]. *Shanghai Statist (上海统计)*, 2001, 7: 20–24. (in Chinese)
- [35] Silvertown J, Charlesworth D. Translated by Li B (李博), Dong H Q (董惠琴), Lu J Z (陆建忠), et al. Introduction to Plant Population Biology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 79–103. (in Chinese)
- [36] Harrington T B, Tappeiner J C. Competition affects shoot morphology, growth duration, and relative growth rates of Douglas-fir saplings [J]. *Can J For Res*, 1991, 21: 474–481.
- [37] Hegazy A K, Kabil H F. Significance of microhabitat heterogeneity in the spatial pattern and size-class structure of *Anastatica hierochuntica* L. [J]. *Acta Oecol*, 2007, 31: 332–342.
- [38] Paluch J G. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.)-silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective [J]. *For Ecol Manag*, 2007, 253: 161–170.