

纯林自然稀疏研究综述

薛 立¹, 原秋男²

(1. 华南农业大学林学院, 广州 510642; 2. 琉球大学理学院, 日本冲绳 903-0213)

摘要:自然稀疏是林分内的个体由于竞争有限的资源而引起的一部分个体死亡的现象。评述 40a 来世界上有关纯林自然稀疏的研究内容, 包括了自然稀疏法则, 异速生长模型、平均个体重与密度的时间轨线, 种的自然稀疏线和自然稀疏动力线的关系, 自然稀疏线的斜率与生物量的关系, 自然稀疏与竞争密度效果的关系, 自然稀疏的机理。

关键词:自然稀疏法则; 异速生长模型; 种的自然稀疏线; 自然稀疏动力线

Summary and evaluation of the researches on self-thinning pure stands

XUE Li¹, HAGIHARA Akio² (1. College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Faculty of Science, University of the Ryukyus, Okinawa 903-0213, Japan)

Abstract: Self-thinning is a phenomenon of the mortality of some individuals caused by intraspecific competition. The researches on self-thinning pure stands for 40 years in the world were summarized and evaluated including self-thinning rule, allometric model, mean individual weight-density trajectory during the course of self-thinning, species self-thinning line and dynamic thinning line, the relationship between the slope of self-thinning line and biomass, the relationship between the self-thinning and competition density effect, and self-thinning mechanism.

Key words: self-thinning rule; allometric model; species self-thinning line; dynamic thinning line

文章编号: 1000-0933(2001)05-0834-05 中图分类号: S718.5 文献标识码: A

随着植物生长, 越来越多的空间被占据, 导致植物个体间为资源而竞争, 最终引起一部分个体死亡, 即自然稀疏。自然稀疏包括两种情况, 一种是一个林分的平均个体重和密度随着时间的推移而呈现的关系, 另一种是同一个种的不同年龄不同地点的林分平均个体重和密度之间的关系。

1 自然稀疏法则

长期以来, 生态学家对于用数学公式表达林分中具有竞争关系的平均个体重和密度具有浓厚的兴趣。所谓自然稀疏法则就是用数学公式定量地描述平均个体重和密度的关系。³⁰ 多年来, 围绕自然稀疏法则展开了激烈的争论。由于缺乏数学基础和统计方法及没有查阅足够的有关文献, 导致一部分生态学者对这个法则的误解。自然稀疏法则^[1]描述了拥挤的纯林中平均个体重 w 与密度 ρ 的关系如下:

$$w = K\rho^{-\alpha} \quad (1)$$

式中 K 为常数, $-\alpha$ 为 w - ρ 的双对数图上自然稀疏线的斜率。不论种、年龄和立地条件如何, $-\alpha$ 值接近于 $-3/2$ 。方程(1)是一个简单的几何模型, 它基于两个假设: 第一, 林分保持最大密度; 第二, 一个种所有的植物不论尺寸和生长情况如何, 形状上都是几何相似的。按照以上假设, 一个植物所占据的平均面积 A 与线性维数 l 的平方成正比, 即 $A \propto l^2$, 而植物重量 w 与这个维数的立方成正比, 即 $w \propto l^3$ 。因为平均面积 A 与密

基金项目: 国家教委留学回国人员基金([1999]363)资助项目

收稿日期: 1999-09-23 修回日期: 2000-09-28

作者简介: 薛 立(1958~), 男, 湖南桃江人, 博士, 副教授。主要从事林分密度和养分研究。

度的倒数 $1/\rho$ 成正比,所以 $w \propto l^{-3/2}$,因此方程(1)成立。

吉良和依田^[2]在《北方林业》杂志中最初提出了自然稀疏法则。1963 年,依田等^[1]在大阪市立大学学报中,发表有关自然稀疏法则的英文论文。70 年代开始英国的 Harper 和他的共同研究者们^[3~6]将许多植物个体群的自然稀疏的研究成果发表。Gorham^[7]收集 29 个种的最密林分的资料,用这些资料求出这些种的共同的自然稀疏线的斜率为 $-3/2$ 。White^[8]收集已发表的有关自然稀疏线的资料和一些林分资料,在个体平均重和密度的双对数图上绘出一条自然稀疏线,其平均斜率为 $-3/2$ 。这些研究结果使得自然稀疏法则逐渐被人们所接受。Ford^[9]注意到 $w-\rho$ 双对数图上的自然稀疏线的斜率并非必定是 $-3/2$,但是由于受新法则被发现而引起的兴奋所影响,世界上趋于接受自然稀疏线的斜率为 $-3/2$ 。这个法则被用于从苔藓到树木的植物王国^[7,10~14],被称为植物生态学的唯一的法则^[15]。虽然各种植物的自然稀疏线的斜率接近 $-3/2$ 这一观点定性地被接受,但是需要对支持这个法则的资料进行严密的统计检验。Weller^[16]对于有关自然稀疏论文的资料进行统计检验,发现至今支持自然稀疏法则林分的自我稀疏线几乎都显示出与 $-3/2$ 不同的斜率,因此得出自然稀疏法则不应该称为法则。接着兴起对自然稀疏法则重新评估的热潮^[17~25]。同时 Weller^[18]提出了异速生长模型解释为什么自然稀疏线的斜率能偏离 $-3/2$ 。

2 异速生长模型

异速生长模型可以被写成:

$$w = K\rho^{-1/2\phi} \tag{2}$$

式中 $-1/2\phi$ 是 $w-\rho$ 双对数图上的斜率。方程(2)是基于以下假设:高度 H ,一个植物占据的面积 A 和这个植物占据的空间的生物量密度 $d(=w/(AH))$ 分别按照异速生长关系 $H \propto w^\theta, d \propto w^\delta$ 和 $R \propto w^*$ (R 是植物所占据面积 A 的半径)随植物重 w 变化。如果被一个植物占据的空间 v 近似圆柱体,则 $v = \pi R^2 H$ 和植物重 $w = v d = \pi R^2 H d$,从而导出 $w \propto w^{2\phi} w^\theta w^\delta, 2\phi + \theta + \delta = 1$,因此

$$\phi = 0.5 - 0.5\theta - 0.5\delta \tag{3}$$

将方程(3)代入方程(2)得出

$$w = K\rho^{-1/[1-(\theta+\delta)]} \tag{4}$$

式中 $-1/[1-(\theta+\delta)]$ 相当于方程(1)中的 $-\alpha$,表示 $w-\rho$ 双对数图上的斜率。方程(4)使得自我稀疏线的斜率能从异速生长指数 θ 和 δ 的值来推定。从方程(4)可知,只有当 $1-(\theta+\delta)$ 等于 $2/3$ 时自然稀疏线的斜率才等于 $-3/2$ 。因为 θ 和 δ 随植物种类而异,所以自然稀疏线的斜率能不同于 $-3/2$ 。自然稀疏法则的局限在于假设植物生长是几何相似的,即植物在三维空间的 3 个方向的生长速度成比例。满足这一条件方程(1)才成立。因为许多植物的生长速度不是等比例的,方程(1)不能解释为什么有的种的自然稀疏线偏离 $-3/2$ 。因此方程(1)应该被看成异速生长模型的一个特例,后者可以作为一个普遍通用的模型^[25]。

3 平均个体重和密度的时间轨线

在未达到最大密度的林分中,随着林龄增加,平均个体重 w 不断增加,而密度 ρ 不断下降,在双对数图上 $w-\rho$ 的关系遵从一条时间轨迹的曲线,最后到达和沿着这个林分的自然稀疏线移动。这里把这条自然稀疏线称作自然稀疏动力线,因为它是一条被 $\log w - \log \rho$ 的时间轨线所走近,进而沿着其移动的直线。不同密度的林分,其 $\log w - \log \rho$ 的时间轨线是不同的。低密度的林分自然稀疏开始迟,最初林分的死亡率很小,因而其 $\log w - \log \rho$ 的关系开始遵从一条几乎垂直的轨线,后来随着死亡率增加, $\log w - \log \rho$ 的关系逐渐接近自己的自然稀疏动力线。高密度的林分,从一开始死亡率较大,林分的 $\log w - \log \rho$ 的轨线很快到达自己的自然稀疏动力线。到达自然稀疏动力线的林分的 $\log w - \log \rho$ 的关系随着时间推移沿着这条自然稀疏动力线前进^[26,27]。

一些生态学家提出了数学模型模拟 $\log w - \log \rho$ 的轨线^[28~34]。只木^[28]首先提出了自然稀疏林分的 $\log w - \log \rho$ 的轨线模型如下:

$$\rho^{-1} = Aw + B \tag{5}$$

式中 A 和 B 为常数。只木的经验模型很好地描述了未达最大密度林分中不断增加的平均个体重和对应的不断减少的密度关系轨线逐渐走近并到达其自然稀疏动力线的过程^[28,36],但是这个公式偏离了林分到达

自然稀疏动力线后的时间轨线^[27,29],因而不适合描述林分到达自然稀疏动力线以后的情况。原^[34]结合自然稀疏林分的竞争密度效果和自然稀疏线公式,从理论上提出了自然稀疏林分的 $\log w - \log \rho$ 的时间轨线模型如下:

$$w = \frac{K\rho^{-\alpha}\left(1 - \frac{\rho}{\rho_o}\right)^{\alpha-1}}{1 + \frac{\rho_i^*}{\rho_o}\left(\frac{\rho_i^*}{\rho} - \frac{\rho_i^*}{\rho_o}\right)^{-\left(\frac{1}{\nu}+1-\alpha\right)}} \quad \left(\frac{1}{\rho_o} = \frac{1}{\rho_i} - \frac{1}{\rho_i^*}\right) \quad (6)$$

式中 K 是常数, $-\alpha$ 是 $w-\rho$ 的双对数图上自然稀疏动力线的斜率, ρ_i 是林分的最初密度, ρ_i^* 是 ρ_i^* 林分的最初密度,而 ρ_i^* 林分是从最初的生长阶段就到达自然稀疏动力线的林分^[27,37], μ 是林分充足生长后的死亡率。原的理论模型描述了自然稀疏林分到达自然稀疏动力线并沿着这条线移动的整个自然稀疏过程,有助于从竞争密度效果和自然稀疏的观点了解林分生长的整个过程^[27,34]。

Zeide^[35]认为林冠郁闭度在林分发育早期达到最大,随后逐渐下降以利于更新,因此随着树木生长,林分逐渐偏离而不是走近自然稀疏动力线。

4 种的自然稀疏线与自然稀疏动力线

一个种的自然稀疏线是可能的林分平均个体重和密度结合的上限,这些林分中应该包括那些生长在该种的中心产区的遗传基因优良的林分^[19]。种的自然稀疏线的斜率可以用异速生长模型求出,然后通过目测在 $\log w - \log \rho$ 图上选择那些位于图的右上方的资料点来确定^[22~24]。自然稀疏动力线是一条被一个林分的 $\log w - \log \rho$ 的时间轨线所走近和跟随的直线^[19,24]。因此,一个种的不同林分有不同的自然稀疏动力线。一个种的绝大多数 $\log w - \log \rho$ 的组合位于这个种的自然稀疏线下,只有极少数具有最大 $\log w - \log \rho$ 的组合(这些林分生长于良好的立地条件上,具有优良的遗传基因)位于这条自然稀疏线上,这些少数林分被用来确定种的自然稀疏线。一个种的自然稀疏动力线是可变的,在 $\log w - \log \rho$ 图上一般位于种的自然稀疏线之下。那些位于种的自然稀疏线上的林分的自然稀疏动力线有可能与种的自然稀疏线重合^[19,24]。在早期的论文中种的自然稀疏线和自然稀疏动力线被看成是相同的^[1],后来的研究表明两者是不同的^[11,19]。

一个林分的 $\log w - \log \rho$ 的时间轨线是一条曲线,而自然稀疏动力线是一条直线。在林分生长初级阶段,二者在双对数图上相距较远,随着林分的生长,时间轨线逐渐走近自然稀疏动力线,最后重合。自然稀疏法则所描述的自然稀疏线包括自然稀疏动力线及由同一个种的不同年龄不同地点林分的平均个体重和密度在双对数图右上方的资料点来确定的自然稀疏线。根据自然稀疏法则的定义,这两类自然稀疏线的斜率均接近 $-3/2$ 。

5 自然稀疏线的斜率与生物产量

当自然稀疏线的斜率小于 -1 时,表明由自然稀疏林分的平均个体重的增加引起的林分生物量的增加量大于因密度减少而损失的分生物量,因而林分的生物量稳定地增加^[26]。随着林龄的增加,林分的生长率下降,积累生物量的速度减慢,最后到达一个阶段,因个体增大而积累的生物量恰好等于因死亡而减少的生物量。在这个阶段,生存个体的进一步生长只有通过其他个体的死亡才有可能,生长明确地补偿损失^[38]。这时自然稀疏线的斜率由小于 -1 变到 -1 ^[10,13],即

$$w = K\rho^{-1} \quad (7)$$

$$Y = w\rho = K\rho^{-1}\rho = K \quad (8)$$

此时林分产量达到其最大产量并保持一个常数。

6 自然稀疏与竞争密度(C-D)效果

Shinozaki 和 Kira^[39]首次提出的 C-D 效果的倒数式为:

$$\frac{1}{w} = A\rho + B \quad (9)$$

式中 w 为平均个体重, ρ 为密度, A 和 B 为系数。原^[40]指出式(9)局限于非自然稀疏的林分,进而他提出了自然稀疏林分的 C-D 效果公式为:

$$\frac{1}{w} = A_i \rho + B \quad (10)$$

方程(10)和(9)在形式上虽然相同,但方程(10)中的系数 A_i 和方程(9)中的系数 A 具有不同的定义^[40,41]。当林分充分生长后,方程(10)的系数 B 变得小到可以忽略不计,此时 $w = (1/A_i)\rho$, $w - \rho$ 的关系在 $\log w - \log \rho$ 的图上为一条直线。在这种情况下,容易与自然稀疏动力线混淆,因此这儿说明两者的区别。C-D 效果描述一个确定的时间点,生长在相似立地上的若干同龄纯林的平均个体重如何随密度而变化,而自然稀疏动力线为被一个林分的平均个体重和密度的时间轨线所走近和跟随的直线。在 C-D 效果中 $\log w - \log \rho$ 直线的斜率随生长阶段不同,在 0 和 -1 之间变化。林分经过充足的生长后到达最终收量阶段,此时斜率由大于 -1 变到 -1,但是不会小于 -1^[1]。自然稀疏动力线的斜率通常小于 -1,林分经过充足生长后,到达最终收量阶段,其斜率由小于 -1 变到 -1^[10,13]。

7 自然稀疏的机理

Weiner 和 Thomas^[42]提出自然稀疏是由于个体为竞争光而产生的假说。这个假说的理论基础是林分中的“非对称竞争”,即相邻个体间相互影响的效果与他们的尺寸不成比例。当光成为植物生长的限制性资源时,非对称竞争最可能发生。高的个体对矮的个体单方面遮光。由于被遮光,低于光补偿点的矮的个体死亡,即自然稀疏^[38]。

在低密度的林分中,由于竞争不紧张,个体均匀地分布在平均个体的两侧,而高密度林分的个体分布最初为对称分布,随着林分的生长,分布强烈地偏向左边,即具有多数小的个体和少数大的个体的非对称的 L 型分布。自然稀疏开始后,最小的个体首先死亡,引起个体尺寸差异的下降,产生一个比原先对称的个体尺寸分布^[26,42]。林分中最小个体的死亡对于自然稀疏过程中平均个体重的增加作出了贡献^[43]。

许多实验结果支持“非对称竞争”假设^[44]。这些实验结果被包括在以下 4 个方面:(1)植物密度越高,非对称竞争开始得越早,竞争越激烈;(2)在拥挤林分中相对生长速度与个体大小成正相关;(3)出苗早几天的个体先占据自己周围的空间,在竞争中处于有利地位,收获时和出苗晚的个体产生许多倍的大小差异;(4)据观察大的植物个体对小的植物个体有压抑影响,而小的个体对大的个体影响很小,甚至没有。

参考文献

- [1] Yoda K, Kira T, Ogawa H, *et al.* Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI.). *J. Biol., Osaka City Univ.*, 1963, **14**:107~129.
- [2] 吉良龙夫,依田恭二. 林分密度と生産力. 北方林业, 1957, 160~165.
- [3] Harper J L. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977.
- [4] Harper J L. Plant demography and ecological theory. *Okios*, 1980, **35**:244~253.
- [5] Harper J L and Bell A D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: Anderson R. M. *et al.* eds. *Population Dynamics*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979. 29~52.
- [6] Harper J L and white J. The dynamics of plant populations. In: Den P. G. and Gradwell G. R. eds. *Dynamics of Populations*. Wageningen, The Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. 44~63.
- [7] Gorham E. Shoot height, weight and standing crop in relation to density in monospecific plant stands. *Nature*, 1979, **279**:148~150.
- [8] White J. Demographic factors in populations of plants. In: Solbrig O. T. ed. *Demography and Evolution in Plant Population*, 1980. 21~48.
- [9] Ford E D. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *J. Ecol.*, 1975, **63**:311~333.
- [10] White J and Harper J L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.*, 1970, **58**:467~485.
- [11] White J. The allometric interpretation of the self-thinning rule. *J. theor. Biol.*, 1981, **89**:475~500.
- [12] Hutchings M J and Budd C S T. Plant competition and its course through time. *BioScience*, 1981, **31**(9):640~645.
- [13] Westoby M. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.*, 1984, **14**:167~225.
- [14] Hamilton W B, Matthews C and Lemaire G. In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Ann. Bot.*, 1995, **76**:569~577.

- [15] Hutchings M. Ecology's law in search of a theory. *New Scientist*, 1983, **98**: 765~767.
- [16] Weller D E. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.*, 1987, **57**:23~43.
- [17] Zeide B. Analysis of the $3/2$ power law of self-thinning. *For. Sci.*, 1987, **33**: 517~537.
- [18] Weller D E. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. *Ecology*, 1987, **68**: 813~821.
- [19] Weller D E. Will the real self-thinning rule please stand up? A reply to Osawa and Sugita. *Ecology*, 1990, **71**: 1204~1207.
- [20] Osawa A and Sugita S. The self-thinning rule; another interpretation of Weller's results. *Ecology*, 1989, **70**:279~283.
- [21] Lonsdale W M. The self-thinning rule: dead or alive. *Ecology*, 1990, **71**: 1373~1388.
- [22] Osawa A and Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. *Ecology*, 1993, **74**:1020~1032.
- [23] Osawa A. Inverse relationship of crown of fractal dimension to self-thinning exponent of tree populations: a hypothesis. *Can. J. For. Res.*, 1995, **25**:1608~1617.
- [24] Xue L, Ogawa K, Hagihara A, *et al.* The self-thinning boundary line and dynamic thinning line in Prince Rupprecht's larch (*Larix principis-rupprechtii* Mayr) stands. *Nagoya Univ. For. Sci.*, 1997, **16**:17~21.
- [25] Xue L, Ogawa K, Hagihara A, *et al.* Self-thinning exponents based on the allometric model in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) and Prince Rupprecht's larch (*Larix principis-rupprechtii* Mayr) stands. *For. Ecol. Manage.*, 1999, **117**: 87~93.
- [26] Begon M, Harper J L, Townsend C R, *et al.* *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Oxford: Blackwell Science, 1996.
- [27] Xue L and Hagihara A. Density effect, self-thinning and size distribution in *Pinus densiflora* Sieb. *et Zucc.* stands. *Ecol. Res.*, 1999, **14**:49~58.
- [28] 只木良也. 竞争密度效果を基にした干材积收获予測. 林试研报, 1963, **154**:1~19.
- [29] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning. *Bot. Mag.*, Tokyo 1977, **90**:165~179.
- [30] Smith G L and Hann D W. A new analytical model based on the self-thinning rule. *Can. J. For. Res.*, 1984, **14**: 605~609.
- [31] Smith G L and Hann D W. A growth model based on the $-3/2$ power rule of self-thinning. *Can. J. For. Res.*, 1986, **16**:330~334.
- [32] Firbank L G and Watkinson A R. A model of interference within plant monocultures. *J. Theor. Biol.*, 1985, **116**:291~311.
- [33] Tang S, Meng C H, Meng F R, *et al.* A growth and self-thinning model for pure even-aged stands: theory and applications. *For. Ecol. Manage.*, 1994, **70**:67~73.
- [34] 原秋男. 自己間引き个体群における平均个体重—密度の軌迹に関する理论的研究. 名大演报, 1996, **15**:51~67.
- [35] Zeide B. Self-thinning and stand density. *For. Sci.*, 1991, **37**:517~523.
- [36] Xue L, Hagihara A, Tadaki Y, *et al.* Self-thinning in Prince Rupprecht's larch (*Larix principis-rupprechtii* Mayr) stands. *J. For. Res.*, 1997, **2**:221~226.
- [37] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. II. Growth analysis of self-thinning. *Bot. Mag.*, Tokyo 1980, **93**:149~166.
- [38] Hutchings M J. The structure of plant populations. In: Crawley M. J. ed. *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, 1997. 325~358.
- [39] Shinozaki K and Kira T. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst. Polytech.*, Osaka City Univ., 1956, **7**:35~72.
- [40] 原秋男. 自己間引き个体群における密度效果のロジスチック理论. 名大演报, 1996, **15**:31~50.
- [41] Xue L and Hagihara A. Growth analysis on the self-thinning stands of *Pinus densiflora* Sieb. *et Zucc.* *Ecol. Res.*, 1998, **13**:183~191.
- [42] Weiner J, Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 1986, **47**:211~222.
- [43] Silvertown J W and Doust J L. *Introduction to Plant Population Biology*. Oxford: Blackwell Science, 1993.
- [44] Weiner J. Asymetric competition in plant population. *Tree*, 1990, **5**:360~364.