

用动态模型研究森林群落中物种间的竞争

桑卫国

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要:研究了以过程为基础的模型在物种竞争试验模拟及实践中的应用。应用森林动态林窗模型模拟了群落内物种竞争规律。结果表明:同一群落中具有不同生物、生态学特征的物种竞争过程与环境条件有密切关系,由此确定,竞争是与外部条件密切相关的,不是一个单独衡量物种特征的指标;具有相似生物和生态学特性的物种,在森林植被发育过程中,存在绝对竞争,具有较弱更新与生长能力的物种,始终处于竞争劣势,不宜于在这样的群落中生长,而具有较强更新和生长的树种在群落中处于优势地位。

关键词:演替; 竞争; 模型

Simulation competition between trees of two species by using forest dynamics model

SANG Wei-Guo (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China), *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1802~1807.

Abstract: Botkin *et al* developed a individual-tree based model of forest dynamics by using the methods of forest growth and yield model, depending on gap theory of forest dynamics. This type of model called Gap Model was widely used in many different forest types world wide, such as boreal forest, warm temperate deciduous broad-leaved forest, subtropical forest and tropical forest. Gap Model can be used as tool to probe into theory of forest dynamics in landscape and regional area on long-term forest development, and have gained more notable results. Usually Gap Model was used to research long-term dynamics process of natural forest on constant environment or varied environment conditions. It is rarefied to use this kind of model to study competition between species. This research will expand the application of Gap model to solve new ecological problems, which is a pretty new way to apply it to other ecological theory such as competition theory *etc.*

This research focused on the process of tree species competitions in northeast China, Heilongjiang Province, by using Gap Model. I chose two tree species *Acer mono* and *Betula platphylla* as simulated species in forest community. *Acer mono* and *Betula platphylla* are two common species in mountain area of northeast China, distribute in warm temperate conifer-broad leaved mixed forest in North China and deciduous broad-leaved forest in northeast China. *Acer mono* is middle shade tolerant species and likes to live in moist fertilized soil. *Betula platphylla* is shade intolerant species, likes light and cool climate, lives in slow slope and flat terrain, and can grow the fastest in middle soil water site. As we observed, it is unusual that both species occur at the same stand at real forests. The phenomena show that both tree species are exclusive each other, that I explained from the point of view of competition theory.

Forest dynamics Gap Model consists of two parts, one is tree growth; another environment. In this

基金项目:中国科学院知识创新工程(KZCX1-10-05, KSCX2-1-07)和国家自然科学基金(49571030)资助项目

收稿日期:2000-02-10; **修订日期:**2001-06-15

作者简介:桑卫国(1965~),男,山东人,博士,研究员。主要从事植物生态学研究。

study, we focused on the interaction of tree species in same community, and just used the basic equations of tree growth part. The model parameters were estimated by deviation from physics-math equation and experimentally statistical analysis fitting methods. Data that was used to estimated parameters and tested the model come from management practices and field surveys.

The initial assumption conditions of simulated forest were as follows. There are two species in the forest community, both of which could generate in the environment, the site is clear-cutting forest land where plenty of seeds of two species in the stand, and natural resources such as light, temperature, water and nurturance are suitable for tree to growth and generate. The area of simulated plots is 0.1 hm², simulation was repeated 10 time at each situation, and the total area is 1 hm². Time duration of simulation is 500 years. Outputs of simulation results are number of trees of each species, total number of trees, biomass of each and both species.

The simulation shows both tree species can generate at the same time in clear-cutting forest lands, but there is different generation rate between two species at the beginning phase of forest development, i. e. *Betula platphylla* has a bigger generation rate than *Acer mono*. There is almost the same generation rate at middle phase of forest development and later *Acer mono* has a higher generation rate. As biomass change of tree species in simulated forest was considered, we found that biomass of *Betula platphylla* is bigger than *Acer mono* at beginning phrase, and smaller after that phrase. According to simulated research on competition between two species in a forest community, we can concluded that status of competition is not same in the whole process of forest development, because the environmental condition changed greatly and capacity of competitor varied dramatically, So there is no such thing as absolute dominant species in a forest community.

The second simulation was initiated at a similar environment condition with the first one, but the tree species were different. One is *Acer mono*, another virtual tree with same biological characteristic as *Acer mono* except generation capacity. The simulated results show that the species with better generation become dominant in forest, and its biomass percentage is very high, while another species with low generation rate smaller. Therefore Gaus principle has been approved in this model experiment.

The research results show: Competition of tree species with different biological and ecological features has closer relation with immediate environments. Thus we concluded that species competition depended on environmental factors, and it is not constant character of tree species. There are absolute competitions between tree species with similar biological and ecological features during the development of forest vegetation. Species with poor regeneration and growth capacity are always not well in forest development, and not suitable to such community. Species with stronger generating and growth capacity have advantages in forest community. Such competition relation among tree species can be used as a guide in restoring degraded forest ecosystem, especially in plantation establishment, management and assessments. We can rationally design and arrange the composition of tree species in restoring degraded forest ecosystems and reestablishing man-made forest ecosystems, reduce competition among tree species, and insure the realization of forest ecological benefits.

Key words: succession; competition; forest dynamics gap model

文章编号:1000-0933(2001)11-1802-06 中图分类号:Q948 文献标识码:A

演替是植物群落动态变化的最根本反映,是群落过程的集中体现。群落动态变化过程物种的出现与消亡是由于群落内部的生物机制与外部环境相互作用而产生,在这个动态过程中群落内部的相互作用机制在制约物种的消亡中扮演了比较重要的角色。

群体环境中物种的竞争原理及机制历来是理论生态学研究的前沿。在这方面的研究过程中,提出过许多理论原则,进行过多次试验,但每次新理论的提出和试验结果的报道都引发了无数争议,产生了大量疑问。

由于考虑到试验对象的不同,试验的难易程度差别很大,过去物种竞争试验均用个体较小,寿命较短的物种为对象,并且大多数物种是动物。但利用这种试验所获得的结论很难具有普遍的意义,在推广应用过程中产生了许多相反的结果。在森林生态系统中,乔木树种占据主导地位,森林动态演替的主要表现是森林中树木的种类和数量发生了变化。所以树木的竞争是研究森林演替机制的最重要部分,但树木的个体大、寿命长,考虑到劳动量和时间,很难用传统的方法对树木进行竞争试验。随着计算机技术的发展和生态学模型模拟技术的进步,采用模型的方式进行室内试验为许多生态学研究提供了非常好的工具,也成为研究长时间大空间尺度对象提供了一种良好的方法^[1]。本文即利用森林动态模型的方法从理论上研究森林演替过程中具有相异和相似生物学特性的树种在相同环境条件下种间竞争过程,探讨森林演替动态的生物学和生态学机制。

1 原理与方法

1.1 竞争排斥原理

在森林生态系统中树木之间的竞争表现为间接的竞争,这种竞争主要原因是树木间对养分、水分、光照等资源和对空间的争夺而产生的。高斯^[2]经过长期的观察和试验证明,提出了高斯定理或称为竞争排斥原理,即“两个种的生活需求越接近,这两个种的竞争也就愈激烈;两个要求完全一致的种不能共存,其中一个种,经过一定时间必然被排斥掉”。这条著名的定理,在相当长的时间内成为指导人们了解物种间竞争的一条准则。但直到目前关于这条定理的争论仍然存在,特别是关于它的普遍适用性需要做进一步的研究及验证,并且仍然需要人们进行深入研究。

1.2 森林动态林窗模型原理

根据森林林窗动态变化原理,Botkin等^[3]利用生长模型的建模方法,建立了以树木个体为基础的模型,这种模型已用于许多森林动态演替的研究中,称为林窗模型(Gap model)^[4]。林窗模型大多用来探讨景观或区域上森林长期动态变化(演替)理论问题,在这方面应用中取得了较为明显效果。林窗模型在解决其他生态学理论和实践问题上应用目前探讨的较少,本文研究从两个树种竞争方面着手,探讨利用过程模型研究生态学中的理论问题,期望取得具有一定意义结果。

林窗模型通过模拟某一林窗大小面积林地上各树种更新、生长和死亡来重现森林变化过程,在模拟生长中,首先计算林木的最优生长,最优生长由于环境资源条件限制而减少,减少的量用取值在0~1之间的函数表示。更新表示为受光照和微立地影响的随机函数。死亡过程分两种,一是与树种寿命相关的死亡,它与种的遗传特性有关,在一定条件下,所有健康的树木都有死亡的可能性,这种可能性表示为呈指数分布的概率函数;另一种是生长状况不好的树木死亡概率增大,生长状况用直径生长量或生长效率表示^[5]。

林窗模型中假设树木生长的环境资源条件在模拟林窗内均匀分布,林木间通过利用资源间接竞争,个体的竞争地位决定于自身对林窗环境的适应状况。影响树木生长的环境条件包括两部分:其一为林地上的其他树木对目的树木生长的限制,这部分环境条件如果定量化可表示为植物的密度状况;其二为非生物因素,这部分因素由光照、大气降水、土壤水分、温度和养分状况等组成。综合来说林窗模型建模过程包括两方面:一是森林中各树种本身的生物学特征模型化;二是影响树种生长的环境因素模型化。林窗模型大多用来探讨原始天然林在环境不变和环境变化条件下的长期动态过程。但在探讨演替过程物种竞争方面的应用很少,本文的研究将为这种模型在这方面的应用提供一种思路,寻找一种解决问题的方法。

1.3 研究对象和数据获得方法

本文研究选择两个生态学和生物学特性上具有一定程度差异的树种色木槭(*Acer mono*)和白桦(*Betula platphylla*)作为模拟森林中乔木树种组成,在森林发育过程中,这两个树种生态位有交错

模型参数建立所需数据,通过实际调查和历史资料收集而获得。树种参数通过野外调查方法给出。

1.4 模型结构和参数估计

森林动态林窗模型由生物学和环境两部分组成,这两部分基本方程在不同林窗模型中表现形式有一定差异,但基本上可以分为两类,一类比较简单,模型基本不考虑树木生长的机制过程;另一类比较完整地考虑了树木生长的生理过程,尤其是光合作用机理和活非同化器官的呼吸作用^[7]在模型中得到了恰当表示。由于本文是从理论上研究物种的相互作用,所以仅仅用到模型的基本过程和方程。模型参数的估计采用物理学推导和统计分析经验拟合的方法求出,所用到的模型方程见桑卫国^[7],参数见表 1。计算参数所用数据来自过去野外实际调查数据^[7],参数计算和求解用经验(统计)和机理(物理)方法。

表 1 树种及参数值

Table 1 Tree species and model parameter values

树种 Species	树种参数及值 Tree Species parameters and values											
	ϵ	C	H_m	S	c	a	λ	G	γ	δ	η	ϵ'
色木槭 <i>A. mono</i>	0.40	22.0	0.88	28.00	300.0	7	4	15.71	0.041	0.13	0.031	0.369
白桦 <i>B. platyphylla</i>	0.21	25.0	1.09	50.00	650.0	10	5	78.39	0.204	0.10	0.046	0.369

模型参数 Model parameters and values

$I_0 = 450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ $K = 0.4$ $\text{Area} = 0.05 \text{ Hm}^2$

C 幼树叶面积与胸径平方之比; H_m 最大树高; S 幼树的树高直径之比; c 树种光补偿点; a 树种光半饱和点; E 平均更新株数; G 死亡树木平均萌生株数; γ 光合作用常数; δ 活非同化组织呼吸作用常数; η 边材向心材年转化率; ϵ 树木年死亡率; ϵ' 树木受压死亡率; I_0 林冠上部的光强; K 林分的消光系数; Area 模拟样地的面积

2 结果分析

2.1 树种竞争模拟

同一植物群落中不同种之间竞争是植被动态和演替的主要原因,也是研究和了解森林变化机理的关键问题,以下用林窗动态模型对这个问题进行模拟,并从森林树种变化的角度对这个问题进行探讨。设在某个森林地段上有两个树种白桦、色木槭可以更新,并设这个森林地段是采伐后的次生裸地,两个树种的种子充裕,环境条件适宜。模拟样地的面积为 0.1 hm^2 ,模拟重复 10 次,总面积为 1 hm^2 。模型的输出有不同时间内树种株数、林木总数、各树种的生物量和森林总生物量。模型模拟输出结果见图 1 和 2。

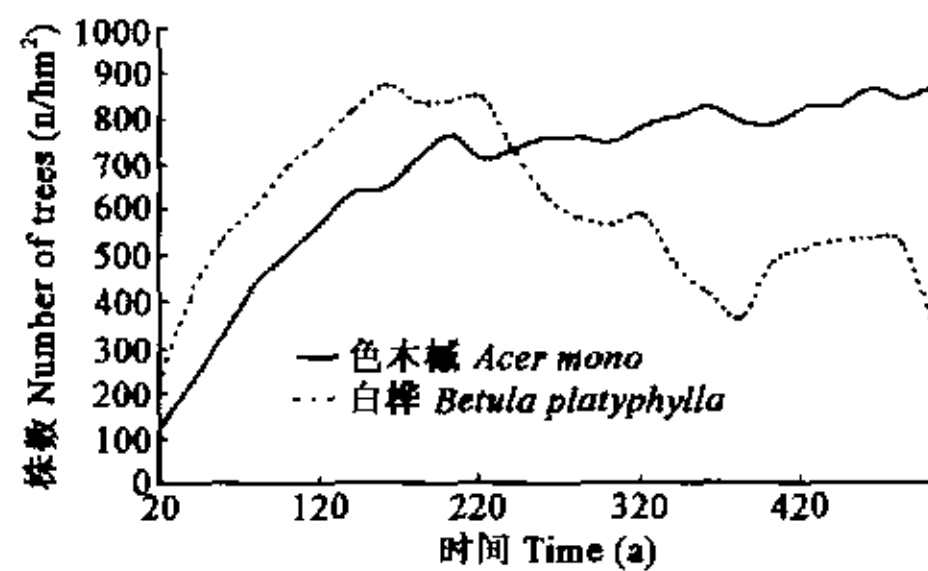


图 1 两个树种株数变化

Fig. 1 Composition change of two tree species

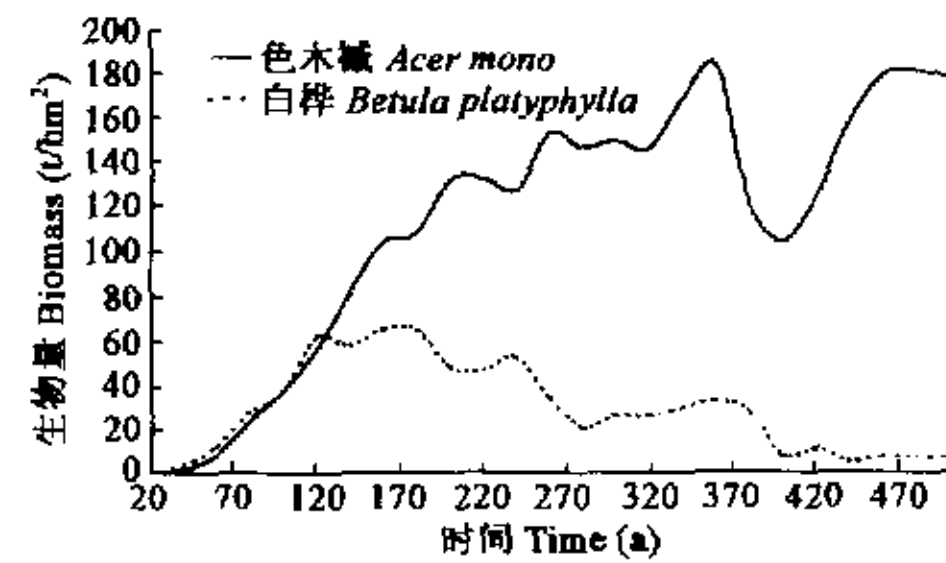


图 2 两个树种生物量变化

Fig. 2 Change of two species biomass

由图 1 树种组成变化可见,在次生裸地上,白桦和色木槭两个树种可以同时更新,但更新的速率不同,显然初始阶段白桦的更新速度要快得多,在大约 50 a 以后,这两个树种的更新增长速度相差不大。白桦从模拟的时间开始到 170 a 左右的时间内从树种株数变化来看,除去死亡的株数,总量是在增加,到 180 a 时白桦个体数最大,达到近 900 株/ hm^2 ,这种株数较高的状况持续到 220 a 左右,开始下降,以后一直到 500 a 时白桦的个体数在持续减少。色木槭株数在开始时期到 200 a 左右时增加的速度较快,超过 200 a 后增加速率开始减少,总量处在一个略有增加但较稳定的时期,有一定波动,但幅度不大,这两种树木的个体数在 240 a 之前,白桦多于色木槭,240 a 之后白桦远远少于色木槭。

从图2两个树种的生物量变化可见,开始阶段白桦的生物量增加虽然大于色木槭,但没有显著的差别,到120 a时白桦的生物量开始减少,随后有一定波动,但总的趋势是减少。色木槭的情况与白桦相反,其生物量一直增加到340 a时达到最大值,随后有一次大的减少,但随后又增加,分析产生较大波动的原因,是由于模型在模拟死亡时用到了树种的寿命,在340 a,大树死亡较多,生物量下降,产生了明显的林窗效应。

2.2 具有相同生物、生态学特性物种的竞争

根据竞争排斥原理,设在某个地段上的森林林分中包括2个树种色木槭和1个与色木槭的生物与环境利用特性完全相同,但更新能力要小于色木槭的假设树种称为槭树。模型运行时森林的初始条件与以上相同为皆伐后的次生裸地,其它假设与上相同。输出与上也相同。模拟的结果见图3。

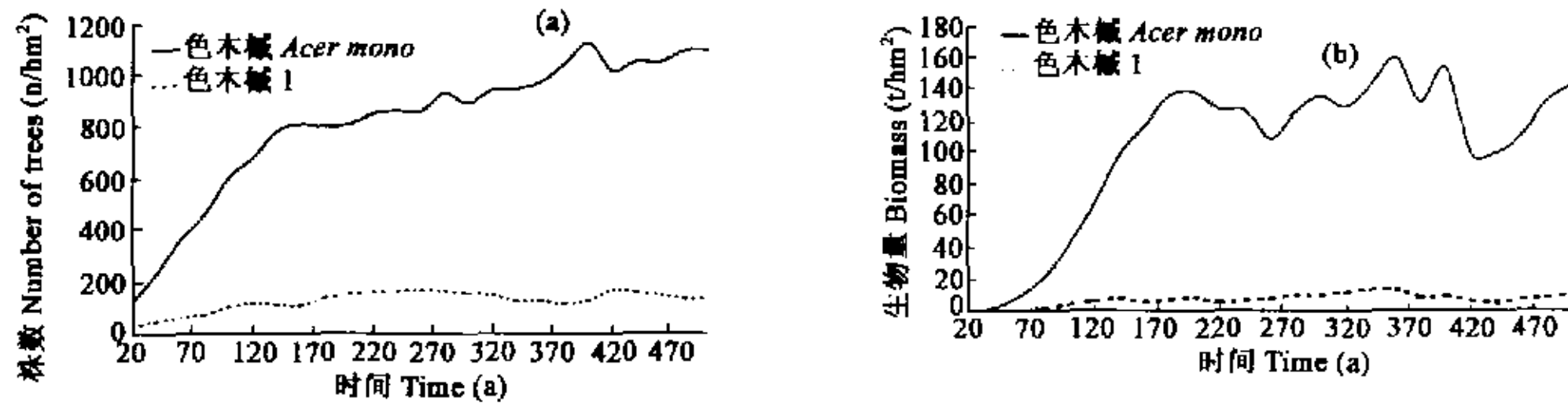


图3 同一群落中生物学和生态学相似物种的竞争过程模拟

Fig. 3 Modeling competition of two tree species with similar biological and ecological characters in community

(a) 株数变化 Change of individuals; (b) 生物量变化 Change of biomass.

由图3(a)林窗动态模型模拟的具有相同特性树种的株数变化可见,两个种仅仅由于更新上具有一些差异,而反映出完全不同的竞争特点,更新状况较好的树种,在林内的个体组成上占据优势,是群落内的优势种,并且这种状况不随森林小环境变化而改变,这种竞争应该是一种绝对的竞争。这一点从图3(b)模拟的生物量组成动态上也可以看出来,甚至更加明显。从生物量组成上色木槭的优势是绝对的,另一树种的生物量组成很低。但由于这个种的更新是存在的,所以始终有这个种的更新,不能通过竞争除去这个假设树种。

3 结论与讨论

本研究模拟所用的两个树种色木槭和白桦是中国北方山区的常见种,它们在我国暖温带针阔混交林区和落叶阔叶林区都有分布。色木槭的生态习性为中等耐荫树种,常生长在湿润肥沃土壤上,出现在我国北方针阔混交林或阔叶林内^[6]。白桦是阳性树种,喜光、耐寒,生长在平地和缓坡上,在水分适中地带生长最好。这两个树种在实际林分同时存在时两者所占比例都较少,或同时存在可能性较小,从实际上就可以证明其存在着相互排斥的现象,本文研究主要是从理论上解释这种现象存在的原因。

通过本次用森林动态林窗模型对同一群落中两个树种间竞争的模拟可以认为,物种之间的竞争在森林生态系统的不同发育阶段,随着环境条件的逐渐变化,其竞争地位也在不断发生变化。当说明物种的竞争状况和竞争特点时,必须说明物种所在区域的环境条件。由此可以确定,竞争是与外部条件密切相关的,它不是一个独立的衡量指标。

以上的模拟在一定程度上验证了高斯关于竞争的原理,由于竞争失败物种长期在模拟群落中生存,似乎与竞争排斥的生态学理论不完全相同。但是在现实中,由于林内无成熟的树木,缺少这个种的种源,竞争失败的种在样地上就会消失。所以本文模型的试验与经典生态学的竞争排斥理论并不矛盾。

竞争排斥原理是生态学上的一个较早理论,在本文模型的设计之初,根本就没有将这一竞争过程加入的想法,但通过纳入群落中的关系确实在模型的结果中体现了这一原则,说明了模型能够提供一种工具来了解生态学的原理。这种模型是探索生态学理论的一个有用的方法。

通过本文的研究,可以认为,生物学和生态学特性差异较大的树种,他们在群落的发育过程中由于生

长的空间、所利用资源的不足,必然会发生竞争,但这种竞争是与环境条件有密切关系的,竞争的有利或不利完全是环境条件变化结果。因此在森林经营、退化生态系统的恢复、人工生态系统重建的过程中,要充分利用物种竞争的这种原则,促进植被恢复、保证人工林营造的成功率。

具有相似生物和生态学特性的物种,在森林植被的发育过程中,存在着绝对竞争。具有较弱更新与生长能力的物种,始终处于竞争的劣势,不宜于在这样的群落中生存。因此在生态学实践中要充分了解物种的特性,合理配置人工林或人工群落物种,减少不必要竞争,确保生态公益的实现。

参考文献

- [1] Lauenroth W K, C D Canham, A P Kinzig, *et al.* Simulation modeling in ecosystem science. In: Michael L. Pace & Peter M. eds. *Successes, Limitations, and Frontiers in Ecosystem Science*, Groffman, Springer, New York, 1998, 404~415.
- [2] Gause G & A Witt. Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. *American Naturalist*, 1935, **69**: 596~609.
- [3] Borkin D B, J F Janak and J R Wallis. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.*, 1972, 849~872.
- [4] Borkin D B. *Forest dynamics: An ecological model*. Oxford University Press, Oxford, 1993.
- [5] Shugart, H H. *A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag, New York, 1984. 278.
- [6] 周以良,董世林,聂绍荃. 黑龙江树木志. 哈尔滨:黑龙江科学出版社,1986. 120~128.
- [7] 桑卫国,马克平,陈灵芝,等. 森林动态模型概论. *植物学通报*, 1999, **2**: 1~11.

欢迎订阅 2002 年《生态学报》

《生态学报》是中国生态学会主办的综合性学术刊物,创刊于 1981 年。主要报道生态学各领域(如:动物生态、植物生态、微生物生态、农业生态、森林生态、草地生态、土壤生态、海洋生态、淡水生态、景观生态、区域生态、化学生态、污染生态、经济生态、系统生态、城市生态、人类生态等众多学科)的学术论文;特别欢迎能反映现代生态学发展方向的综述性文章;创造性研究报告和研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;生态学重要书刊评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。为促进学术、科研信息的交流,欢迎踊跃投稿。

《生态学报》多年来受到广大读者的欢迎和赞誉。为进一步适应生态学学科发展和学术交流的需要,本刊自 2001 年起由双月刊改为月刊,以加快出版周期,使《生态学报》更好地为国内外从事生态学研究的科技工作者、广大干部及高等院校师生服务。

《生态学报》为月刊,每期 128 页,信息容量约 27 万字。期定价 20.00 元,年定价 240.00 元。国内统一刊号:CN 11 2031/Q;国际标准刊号:ISSN 1000-0933;国外发行代号:M670;国内邮发代号:82 7。全国各地邮局均可订阅。

《生态学报》编辑部地址:北京海淀区双清路 18 号,邮政编码:100085,电话:(010)62941099

E-mail:Shengtaixuebao@sina.com;Shengtaixuebao@mail.rcees.ac.cn