

森林动态理论

——森林演替模型的生态学原理



〔美〕H. H. 斯嘉特

贵州科技出版社

森林动态理论

——森林演替模型的生态学原理

〔美〕 H. H. 斯嘉特 著

李承彪 杨钦周
邹伯才 刘晓鹰 译

杨钦周 李承彪 邹伯才 校

贵州科技出版社

1992.1

特约责任编辑 陈克贤

封面设计 石俊生

技术设计 李东升

Heriman H. Shugart

A THEORY OF FOREST DYNAMICS

The Ecological Implications of Forest Succession Models

1984 by Springer-Verlag New York Inc.

森 林 动 态 理 论

——森林演替模型的生态学原理

[美] H. H. 斯嘉特 著

李承彪 杨钦周

邹伯才 刘晓鹰 译

杨钦周 李承彪 邹伯才 校

贵州科技出版社出版发行

(贵阳市中华北路 289 号)

四川新华彩印厂印刷 各地新华书店经售

1992 年 1 月第一版

开本: 850×1168 1/32

1992 年 1 月第一次印刷

印张: 11.5

印数: 0001—2000

字数: 298 000

ISBN7—80584—171—3

S · 053 定价: 14.50 元

译者的话

森林动态是指一个地区的森林植被、动物区系、土壤和小气候等，随着时间的推移而发生的各种变化所组成的整个循环过程。从19世纪后期到20世纪70年代，人们对森林植被动态的研究内容，主要是着重于对演替理论和演替过程的论述。20世纪70年代末期，提出了森林动态模拟模型，使前期的森林演替研究得到了进一步发展。这种动态研究，在于它不仅揭示了森林植被的物种组成变化，而且能够以量化的形式表达出森林主要树种各属性（如生物量、材积、树高、直径生长量等指标）的变化过程，从而得到森林动态过程的定量预测。

生态学家在野外工作时，都对群落间的相互关系，特别是各种群落的发生和发展感兴趣，常常提出自己的见解，但由于研究者所处的地理区域不同，植被类型、动植物区系和气候条件均有不同程度的差异，从而对植被演替概念的理解出现了各种观点。当代一些著名的生态学家如 Odum、Whittaker、Daubenmire 等，对演替的观点基本上接近于 Clements 的顶极学说。自 Tansley (1935) 提出了生态系统概念后，其研究的内容从而扩展到动植物、微生物、生态环境以及生物量、生长量、矿物质和养分循环等各个领域。Odum 认为，仅以种群不足以作为群落是否处于顶极的指标，而群落的光合量 (P) 与呼吸量 (R) 之比或其它功能参数可以加强指标的可靠性。Miles (1979) 等称之为新 Clements 学派。Emberlir (1983) 对顶极群落提出了质疑，认为演替包含着随机过程。

Bormann 提出了稳定态概念，将演替分为四个时期：更新期 (10-20 年)；积累期 (100 年左右)；过渡期 (时间不定)；稳定态 (总生物量变动趋于某一平均值)，并称之为移动镶嵌稳定态 (shifting mosaic equilibrium)，以代替演替顶极概念，其

模型称为积累模型。

Shugart 认为，演替多表现为镶嵌性的斑块的局部变化，以林窗方式形成局部演替，为此，设计了林窗演替的模拟模型。由 Bormann 和 Shugart 等的演替观点形成了森林动态理论（或称林窗更新理论）。

本书运用森林演替的一系列计算机模型（或称林窗模型）来探索森林的动态反应。其重点集中在运用模型来扩展理论，深入而系统地分析和讨论森林动态研究中若干关键性和一些有争议的理论问题，其结构体系简明扼要，重点突出，对一些实例和命题作了精湛的剖析。本书中所提到的许多观点和概念，如“林窗更新”、“波状更新”、“移动镶嵌性稳定态”、“斑块动态”等理论和各种森林动态模拟模型，对于我们在进行研究和应用时颇为方便和奏效，是一本理论性、实用性和启发性较强的论著。

本书在翻译过程中，承中国科学院杨含熙教授和中国林科院吴中伦教授热情支持和鼓励，特此致谢。限于译者水平，在翻译中对某些名词和术语的提法及其它，难免有不当之处，请读者惠予指正。

译者 1992年1月于成都

前 言

本书讨论的是森林系统在时间和空间规模上的动态，这一讨论将运用近 15 年发展起来，并且逐渐得到完善的一系列称之为“林窗模型”（Gap model）的生态学模型。所以，本书的主要内容就是运用这些模型作为工具，来探讨生态演替的理论。

从生态学领域以外来看，生态演替是自然系统最明显的和最容易描述的特征之一。当老师在向年轻人介绍生态系统的内部作用和动态特征时，常常会引用演替理论。在众多的自然丛书中和张贴画上，也常见到演替理论和演替例子。讨论生态系统如何变化的课题练习是一件非常愉快的事，因为导致系统变化的内在机理可以通过观察而被发现出来。

演替概念已经受到了非生态学家很大的关注，而演替概念对于生态学家则更显得举足轻重。至于演替是什么和什么现象应该运用演替概念，绝大多数的生态学家都有他自己比较明确的看法。但是，将演替作为一种严密的科学理论来具体应用时，常常会遇到各种各样的问题。例如，演替理论的准确定义是什么？它应该用在什么地方？演替理论是如何起源的？其总的情况如何？正是由于对这些问题的看法不一致，所以在演替问题上长期存在着分歧。

目前对生态系统的表示方法是，把几个树种的自然历史过程合并到树木种群的动态模型中，把模型得到的细节用数字计算机进行处理。我个人对这些模型的兴趣，是来自于 70 年代参加《美国国际生物学计划的东部落叶林生物群落（Biome）项目》（The Eastern Deciduous Forest Biome Project of the United States International Biological Program）的工作。当

时, J.M.Hett, T.R.Crans 和我所感兴趣的是建立一系列的森林空间演替模型, 但在这方面真正有所进展, 那是到了 1975 年 (田纳西大学冬季的系统生态学班和后来与 D.C.West 在橡树岭国家实验室的工作), 对 JABOWA 模型[为〔Botkin 等发展起来 (1972a,b)〕进行了修改, 并针对阿巴拉契落叶林提出了 FORET 模型。从那时起, 在很多同行的协助下, 对 FORET 模型进行修改并应用到一系列森林生态系统的研究中。在模型扩充方面, 最初的目的是用模型作为分析手段来模拟森林, 对于不同系统发展的模型一般都是以 FORET 模型为基础, 修改 FORET 模型使之适合于被研究的森林类型。用一组与建模不相关的数据 (假如可能) 来检验模型, 并在某些实际工作中应用模型。本书就是对这一过程中所获得的有关生态演替研究的综合。

关于模型的研究工作是协作努力的结果。在此, 我要向在这方面进行过艰苦工作, 并给予我帮助的很多同行表示谢意。D.C.West, D. L. DeAngelis, W.R. Emanuel, E. M. Post 和 A. M. Solomon, 在 FORET 模型的发展、检验、分析和应用过程中提供了资料和支持, 他们都从事这方面有关的各项研究工作。类似的合作和帮助还有 I. R. Noble 对 BRIND 模型; M.S. Hopkins, A. T. Mortlock 和 I. P. Burgess 对 KIAM BRAM 模型; D. L. Mielke 和 L. K. Mann 对 FORAR 模型; J. E. Swierzbinski 对 FORMIS 模型和 T. M. Doyle 对 FORICO 模型。M.I. Tharp 改进了 FORET 模型及其衍生出来的一系列模型的计算机程序, 她对改进附录中所给出的程序代码所做的工作是非常宝贵的。我特别乐意和几位研究生一起就本书中所提到的一些话题展开讨论 (上面已经提到了一些学生), 其它还有 T.M.Smith D.A. Weinstein, S.W. Seagle, J.G. Saldarriaga, D.E. Weller, D. I. Urban, M.D. Mackenzie 和 D.M. Moorhead。本研究主要是由国家科学基金生态系统研究计划 (BSR-76-00761, BSR-77-26722, BSR-77-25781 和

BSR-80-21024) 和美国能量部 (及其前代办处) 碳化物联合有限公司 (Union Carbide Corporation, 合同号 W-7405-ENG-26) 提供绝大部分资助。我还获得了美国原子能委员会 (the U.S. Atomic Energy Commission)、美国政府能源研究和发 展部 (the U.S. Department of Energy Research and Development Administration)、美国能源部 (the U.S. Department of Energy)、澳大利亚联邦科学与工业研究组织 (the Australian Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization)、澳大利亚国立大学 (the Australian National University) 和田纳西大学 (the University of Tennessee) 的资助。

R.L. Burgess, A.M. Solomon, W.M. Post, J.R. Krummel, S.B. McLaughlin, G.M. Lovett, T.J. Blasing, D.L. DeAngelis, J.W. Ranney, D.S. Johnson, S.W. Seagle, M.I. Dyer, R.L. Lu-xmoore, R.I. Van Hook, D.E. Reichle 和 S.I. Auerbach 都阅读了本书的不同章节并提出了修改意见。在这些同行的建议下, 我随后对本书作了修改, 然后, 由 G.R. Carter, K.E. Gibson, L.J. Tennings, L.W. Littleton 和 D.D. Rhew 重新打印并组织了对被删改、重贴和无数次涂改后的手稿进行修改。而 N.T. Millemann 在编辑技术上给予了必不可少的帮助。最后, 特别感谢 R.V. O'Neil, W.K. Lauenroth, J. Pastor 和 L.B. Brubaker, 他们对全书作了认真地阅读和分析, 所提出的批评性意见给予我很大的帮助。尽管我有幸得到如此众多的帮助和建议, 但我责无旁贷的对本书中存在的错误全权负责。

(杨钦周 译)

内 容 简 介

本书是作者结合自己在美洲、澳洲的工作，针对全世界范围内有关森林动态演替方面工作，进行系统研究总结的专著。书中把森林的动态与演替从数学的角度予以升华，同时融合了目前已经建立起来的有关数学模型，对森林动态、演替的过程与内部机理都作了详尽的论述。书中所提到的许多观点和概念，如“林窗更新”、“斑块动态”等理论，对于我们在研究和应用森林的动态演替过程都是颇为方便和有效的。全书图文并茂，通俗易懂，普遍利用图解以说明森林动态、演替的特点与规律。

本书自1990年开始译校以来，经多次审校定稿。可供林学、植物生态学和地植物学工作者，特别是森林经营管理工作者参考，亦可作为大专院校林学、生物学、自然地理学等专业和其他有关人员教学及科研的参考。

目 录

译者的话	(i)
前言	(iii)
引论	(1)
第一章 森林演替	(5)
1.1 个体特性与演替	(6)
1.1.1 竞争与互利	(7)
1.1.2 种群动态的重要性	(9)
1.1.3 植被的不稳定性	(12)
1.1.4 演替中的个体数学模型	(13)
1.2 生态系统演替	(16)
1.2.1 生态系统模式的一致性	(18)
1.2.2 生态系统的整体性	(23)
1.2.3 系统理论的探讨	(27)
1.3 结论	(30)
第二章 森林演替的计算机模型	(33)
2.1 建模理论	(34)
2.2 森林演替模型的规模	(36)
2.3 同龄单种树木的空间模型	(38)
2.4 同龄单种树木的非空间模型	(41)
2.5 同龄多种树木的非空间模型	(42)
2.6 异龄单种树木的空间模型	(43)
2.7 异龄单种树木的非空间模型	(45)
2.8 异龄多种树木的空间模型	(45)
2.9 异龄多种树木的非空间模型	(49)
2.10 异龄多种非空间的林窗模型	(49)

2.11 异龄多种空间的林窗模型	(53)
2.12 结论	(53)
第三章 林窗模型	(55)
3.1 树木生长	(56)
3.2 光照对树木生长的限制	(60)
3.3 树木生长的温度效应	(64)
3.4 树木生长与养分循环	(66)
3.5 树木生长的水分效应	(69)
3.6 树木的内禀生长	(72)
3.7 树木的死亡	(74)
3.8 模拟林窗的大小	(76)
3.9 结论	(79)
第四章 林窗模型的运用	(80)
4.1 林窗模型模拟种类组成动态的一般模式	(84)
4.1.1 澳洲的山地桉树林	(84)
4.1.2 阿肯色州的高地森林	(88)
4.1.3 澳洲的亚热带雨林	(104)
4.1.4 阿巴拉契山脉南部地区的落叶阔叶林	(104)
4.1.5 密西西比河洪泛平原的森林	(105)
4.1.6 北方阔叶林	(111)
4.1.7 波多黎哥的山地雨林	(120)
4.1.8 南方湿地植被	(120)
4.2 林窗模型的扩展对种类组成的测试	(123)
4.3 林窗模型对森林结构模式的模拟	(129)
4.4 结论	(139)
第五章 嵌合性森林的斑块动态	(140)
5.1 林窗更新周期	(140)
5.2 小规模干扰的林窗模型	(143)
5.3 更新与林窗大小	(145)
5.4 决定林窗大小的参与种	(147)

5.5	斑块动态中的参与种	(149)
5.5.1	参与种 1	(150)
5.5.2	参与种 2	(151)
5.5.3	参与种 3	(153)
5.5.4	参与种 4	(153)
5.6	参与种与森林生态系统动态	(155)
5.7	结论	(164)
第六章	景观生物量反应	(165)
6.1	均质性景观的生物量反应	(165)
6.2	森林生物量反应的实例	(169)
6.3	理想景观的林窗动态模型	(172)
6.3.1	单一树种森林景观的动态	(173)
6.3.2	多树种森林的理想景观动态	(176)
6.4	用带谱方法研究树种对景观生物量 动态的影响	(178)
6.5	在一维空间中斑块相互影响下的景 观动态	(181)
6.6	在二维空间中斑块相互影响的景观动 态	(185)
6.7	结论	(190)
第七章	动态景观的种类	(191)
7.1	外源干扰与斑块动态	(193)
7.2	景观系统的统计学解释	(194)
7.3	非稳定景观与准——稳定景观实例	(198)
7.4	固有的非稳定景观	(200)
7.5	干扰强度与干扰频度	(203)
7.6	准——稳定景观的计算机模型	(206)
7.7	景观模型的应用	(214)
7.8	结论	(214)
第八章	动物与嵌合性景观	(218)

8.1	动物在生态系统中的作用	(218)
8.2	生态位理论: 简要回顾	(222)
8.3	生境成分的嵌合性单元	(224)
8.4	动物群落对生境嵌合性单元的选择	(229)
8.5	结论	(233)
第九章	从小规模的变化预测大规模的后果	(235)
9.1	空气污染物对森林的影响	(235)
9.1.1	问题的提出	(235)
9.1.2	模型的应用和结果	(237)
9.2	估测二氧化碳施肥的潜在影响	(242)
9.2.1	问题的提出	(243)
9.2.2	模型的应用和结果	(244)
9.3	重建史前植被	(246)
9.3.1	背景	(247)
9.3.2	问题的提出	(249)
9.3.3	模型的应用和结果	(249)
9.4	结论	(253)
第十章	森林动态理论	(255)
10.1	林窗模型的应用范围	(257)
10.2	林窗模型的效果	(263)
	跋	(266)
	附录	(268)
	参考文献	(285)
	索引	(348)

引 论

城市的污染，
给人类带来了
心灵上的窒息，
精神上的伤残。
当我步入森林的时候，
犹如回归到家园般的梦乡。
梦想那大森林的宁静，
能呈现出曾被掠去的平安。
但愿那柔静的大自然，
为人类解除这无端的厌烦。
然而森林中的树木，
总是大小生长分弱强。
全都是生存竞争！
显示出与人类一般。
悬铃木，
驱使着栎树衰亡。
纤瘦的幼年小树，
承受着藤蔓绞缠。
常春藤的缠绕攀援，
抑制着榆树高大健强^①。

一般说来，森林那种看起来宁静的表面下，树木经过数百

^①摘自托马斯·哈迪(Thomas Hardy)诗集，J. Gibson 编，纽约，麦克米兰(Macmillan)，1978。

年的挣扎以形成其种的景观，而要从其中抽象出这种真实的动态机理是相当困难的。对于人类用肉眼看来，森林是一种变化缓慢的生态系统，以致于从表面上看起来，一年与另一年之间并无明显的差别。实际上，这种表面看起来的宁静状态是树木大量繁殖潜力与大量死亡率的一种平衡。一棵单独的树木，在其生活史中，具有产生数千万（在某些种甚至能产生数亿）后代的潜力，这种繁殖潜力大大的超过了绝大多数动物的繁殖率，这就使得如像野兔和旅鼠的高繁殖率相形见绌。当人们把一棵树木的繁殖潜力与地球上这种树木长到的最大个体联系起来，就会呈现出一棵树所能产生的生态奇观。例如，如果一棵白栎（*Quercus alba*）所产生的后代都全部存活，并全部长到典型林冠树木的大小，两代后，这些树木的总生物量将会超过目前在地球上所有生命物质的生物量总和。

人们不必为树木如此大量的繁殖能力感到恐惧，因为只需要一点简单的数学思考，并结合树木的大小和在秋天落到栎树下的种子的多少，就很容易得出这种潜在的繁殖能力。这种增长的力量必然被死亡和捕食等降低的力量所平衡。当考虑到树木的寿命比人的寿命长得多时，那么，在某一特定的时间内就很难获得森林动态的全部细节。例如，如果（在一个种群中）个体的平均适应性（Mean Fitness）趋近于 1，那么，在林冠栎类树木的整个生命期所产生的 2 亿多种子中，仅仅有 1 颗种子可能最终变成 1 棵林冠树木。也许从事植物能量研究的生态学家可能想把种子的这种数量变化过程罗列出来，说不定还要教会儿孙和孙子帮忙，把以后一百多年中某一颗种子生长到林冠树木阶段的数据收集起来。目前这类研究还处于收集生态学文献阶段。

由此可见，组成森林的树木，其内部特性使得完整的收集自然森林动态的数据是不可能的。人们所掌握的是森林动态的不同阶段，将不同时间上零星观察的结果汇集，然后，把这些零星的数据和某一推论相结合，从而获得森林动态的一幅完整

画面。实际上，正是由于森林生态学的很大一部分内容，都是通过这种部分数据的推论而得，因此，在这一领域中所产生的分歧意见也最多。每一位为生态学献身的科学家好像正在沉浸于这一光怪陆离的迷宫中进行探索，而且这一迷宫的很多部分还不完整。只有通过一生的观察之后，才能对这一迷宫获得一些认识。但不巧的是，这些新获得的认识并不一定和原来的完全一样，人们只能收集到反映森林动态结果的数据，并不是关于动态本身的数据，而我们关于森林长期动态的知识则主要是依靠科学的推理。

正是由于对推论的依赖，森林动态的数学模型能够提供一种很有价值而又容易操作的，并被认为是森林演替中重要机理的标准化形式。面对着这一目标，在60年代初期，几位森林生物学家开始设计森林种类组成变化的模型。林学家认识到，在当前森林实践中的某些变化（例如：树木的遗传改良和为了增产的目的而使用肥料），可能导致在过去几十年通过不断的实验发展起来的林分产量表变得没有什么用处。某些林学家正在发展森林生长和产量的模型，这些模型可以用于经典的林分表校正，也可以用来存储森林工业中发生的某些变化。同时，生态学家对于森林类型这种静态的认识越来越感到不满意，它们对生态系统的动态特性进行了广泛的研究，最好的例子就是国际生物学计划（International Biological Programme）。这种对生态系统动态特性的兴趣日益增长，自然导致了森林模型的发展。到了70年代中期，已经有两种相当明确的森林动态建模手段：即森林模型和树木模型。

森林模型 (Forest Models)

这类模型讨论的重点是森林本身。森林的林分特性（例如：生物量、树木的数量、多样性系数、或材积）是建立这些模型的状态变量。这些模型有一个较有趣的特征，那就是它们

包含有很多尚未确定的假设。预测林分动态的重要因子都是森林林分结构层次上出现的因子。

树木模型 (Tree Models)

这些模型试图通过计算林分中每一单株树木的变化，以模拟某种森林的动态。这些模型的复杂程度，从一个树种的一棵树被另一个树种的一棵树替代的概率，这样很简单的列表形式到特别详细的模型，包括个体树木林冠形状的几何空间，用于确定个体之间竞争的特别详细的模型。

把这两种显然不一样的建模手段，作为 Clement's (1928) (或 Odum, 1969) 的生态系统动态的整体观念，与 Gleason (1939a) 的个体演替学派观点对比是再恰当不过了。一般说来，偏向于两种建模手段是对同一现实情况从不同方面的反映。这样认识的部分原因是，由于在演替中，两种模型都在应用，只是其所解决的规模不同（比如 Shugart 等，1973, Shugart 和 West, 1977），用这两种手段中的任何一种手段进行工作，其间并无明显的间断，更进一步说（这在第七章将要讨论），一种模型（树木模型）的软件在特殊情况下能够衍生出另外一种模型（森林模型）。

在本书中，森林动态的数学模型将被作为一种手段来探讨森林动态。这种森林动态更多地被称作“演替”现象。本书将尽可能地避开围绕“演替”这一名词术语的准确定义所产生的争论，不过，也将涉及到目前被生态学家所使用的演替概念。虽然这种概念化过程并不是把某一术语变成一种教条，但这些术语必须要准确。因为就本书讨论的森林系统动态的数学模型来说，这些术语的准确性将要决定着方程和计算机程序的形式。

(杨钦周 译)