

毛竹林物种多样性 对集约经营的响应模型

杨清培¹ 时培建¹ 王兵^{2*} 赵广东² 郭起荣³ 杨光耀¹

(1. 江西农业大学 江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 江西 南昌 330045; 2. 中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 3. 国际竹藤网络中心, 北京 100102)

摘要: 根据岛屿生物地理学理论及其物种—面积关系: $S = cA^z$ 构建数学生态模型, 研究集约经营对毛竹林物种多样性的影响。得出两点: (1) 竹林生物多样性对集约经营的响应具有一定的面积效应, 即原粗放经营竹林的面积越大, 物种减少幅度就越大, 原竹林越小, 物种减少幅度就越小; (2) 毛竹林诱导扩张过程符合 Logistic 方程, 随着时间的延长, 竹林内物种多样性会达到极限。

关键词: 毛竹林; 集约经营; 物种多样性; 响应模型

中图分类号: S795.702 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2011)01-0063-05

Simulation of Species Diversity in *Phyllostachys edulis* Forest Responses to the Habitat Destruction due to Intensive Management

YANG Qing-pei¹, SHI Pei-jian¹, WANG Bing^{2*},
ZHAO Guang-dong², GUO Qi-rong³, YANG Guang-yao¹

(1. Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, JAU, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Forest Ecology Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China; 3. International Centre for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China)

Abstract: From a landscape perspective and based on the theory of island biogeography and its species-area relationship: $S = cA^z$, mathematic ecological models were established to analyze the changes of species diversity in *Phyllostachys edulis* forests or woody forests responses to the habitat destruction due to intensive management. Here the activity range of species apart from the borders of forests is also considered as a part of the area in the species-area formula. The followings were found: (1) intensive management had an influence on species diversity in the *Ph. edulis* forest (i. e. the larger the area of forest was, the larger the species loss was; the smaller the area of forest was, the smaller the species loss was during intensive management); (2) the expansion to woody forest of the *Ph. edulis* forest fulfilled the Logistic equation, and the loss of species diversity could reach its limit as time went on.

Key words: *Phyllostachys edulis* forest; intensive management; species diversity; responding model

收稿日期: 2010-08-31 修回日期: 2010-12-15

基金项目: 国家林业科技支撑计划课题(2006BAD03A0703、2006BAD19B0102) 和江西省教育厅科学技术研究项目(GJJ08192)

作者简介: 杨清培(1970—), 男, 副教授, 博士, 主要从事森林生态学科科研工作, E-mail: Qingpeiyang@126.com; * 通讯作者: 王兵, 研究员, 博士, 主要从事森林生态系统关键过程研究, E-mail: wangbing@caf.ac.cn.

不断加剧的人类活动破坏了越来越多的生境,而生境毁坏进一步导致了全球范围的生物多样性丧失,这使得生境毁坏对物种多样性的影响研究成为国际上生态学和生物多样性保护研究的热点内容之一^[1-3]。毛竹(*Phyllostachys edulis*)是中国南方十分重要的经济价值很高的笋材两用竹种^[4]。近年,随着社会对其笋材需求急剧增加,对毛竹林逐渐进行集约经营(劈山、复垦、施肥等方式),大面积天然粗放的物种丰富的竹木混交林逐步被改造毛竹纯林^[5]。许多结果表明,集约经营不但改变了竹林群落结构,而且也改变了林内环境条件,从而导致林内动植物种类和数量发生了较大的变化^[6-11],但这些研究都是从群落水平对毛竹林生物多样性的进行静态研究,不具有时空动态性。本文试根据岛屿生物地理学理论,试从景观水平探讨纯林经营面积扩大和竹林向阔叶林诱导扩张过程,分析集约经营对毛竹林物种多样性的影响,以期对毛竹林的科学经营和区域物种多样性保护提供依据。

1 理论基础与假设

岛屿生物地理学中关于物种—面积关系的经典公式^[12]为

$$S = cA^z \tag{1}$$

其中 S 表示物种数目; A 表示栖息地岛 (habitat island) 面积; z 是无维参数,在 $0.18 \sim 0.35$; c 是比例常数。

假设粗放经营毛竹林、竹阔混交林或阔叶林中的一些物种可以在集约经营竹林中活动,但是这些物种不能长久生活在这里,那么物种—面积关系公式中栖息地岛的面积还应该包括物种距离栖息地岛边界向外活动的范围。

2 模型构建与分析

2.1 毛竹林生物多样性对集约经营的响应

为了方便分析,我们借鉴 Tilman 等^[13]构建广义生态位模型 (generalized niche model) 的思路,假设某天然粗放毛竹林形状为矩形(图1),其长为 a ,宽为 b ,面积为 A_1 ,原林地的物种数目为 S_1 ;正在进行集约经营的毛竹林也是矩形,长为 D_1 ,宽为 D_2 ,物种活动的距离为 d ;未被经营竹林面积为 A_2 ,保留有物种数为 S_2 则有:

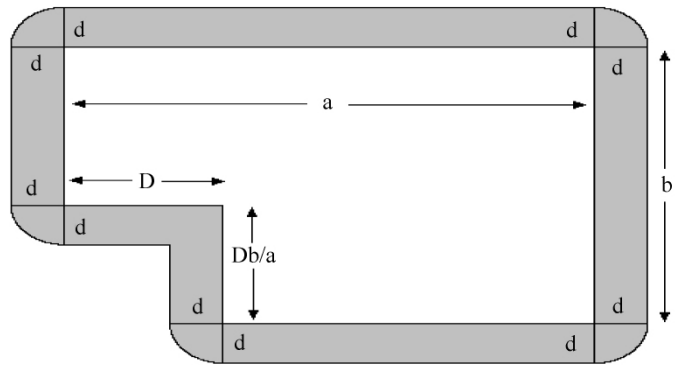


图1 集约经营向粗放经营竹林扩展

Fig.1 Expanding illustration of the intensive management forest toward to extensive management *Ph. edulis* forests

$$\frac{S_2}{S_1} = \frac{cA_2^z}{cA_1^z} = \left(\frac{A_2}{A_1}\right)^z = \left(1 - \frac{D_1D_2 + d^2 - \frac{\pi}{4}d^2}{ab + 2d(a+b) + \pi d^2}\right)^z \tag{2}$$

如果正在集约经营的毛竹林的长宽总呈比例增长,令其长度为 D ,其宽就为 Db/a ,其面积为 q (图1) 则公式(2)变为:

$$\frac{S_2}{S_1} = \left(1 - \frac{\frac{b}{a}D^2 + d^2 - \frac{\pi}{4}d^2}{ab + 2d(a+b) + \pi d^2}\right)^z = \left(1 - \frac{q + d^2 - \frac{\pi}{4}d^2}{ab + 2d(a+b) + \pi d^2}\right)^z \tag{3}$$

将 S_2/S_1 简记为 p ,用来表示未被改造竹林内的物种数目占原天然竹林物种数目的比例,则 $1-p$ 就表示集约经营对竹林物种多样性的影响程度。

在公式(3)中,当 $D \rightarrow a$ 时 $D^2b/a \rightarrow ab$,即有 $q = ab$,那么

$$p \approx \left(\frac{2d + \frac{5\pi d^2}{4(a+b)} - \frac{d^2}{a+b}}{\frac{ab}{a+b} + 2d + \frac{\pi d^2}{a+b}}\right)^z \tag{4}$$

a 和 b 决定了竹林的形状和面积, 当 a 和 b 较大而 d 较小时, 则有:

$$p \approx \left(\frac{2d}{\frac{ab}{a+b} + 2d} \right)^z \tag{5}$$

由式(5)可看出, 当 $a, d \geq 2d$ 时 $ab \geq a + b$ 。此时, 若 $ab/(a + b) \gg 2d$ 对 p 值产生影响的最大变量是 a, b 和 z 。图 2 直观地展示了这 3 个变量对 p 值的影响, 由图可以清晰地看出在集约经营过程中竹林形状对物种多样性的影响趋势类似, 但这一过程具有面积效应, 在经营干扰比例相同的情况下, 较大毛竹林相对于较小毛竹林而言, 损失物种比例更大。

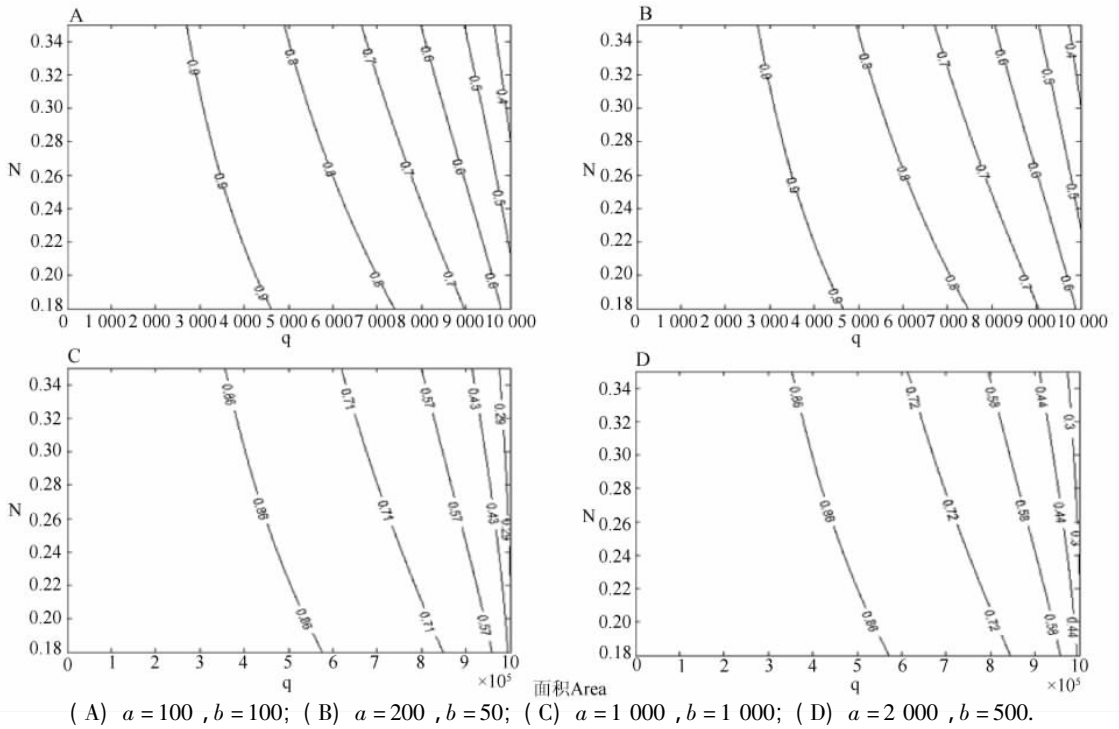


图 2 集约经营对不同形状和面积竹林物种多样性的影响

Fig. 2 Influence of intensive management on species diversity in *Ph. edulis* forest with different shapes and different areas

由图 2 还可看出, 在 z 值正常的取值范围内, 生物竹林生境的破坏都会引起灭绝债务问题, 即当生境破坏增大到一定临界值时, 每增加一个单位的竹林生境破坏就会引起很多的物种灭绝^[14-15]。

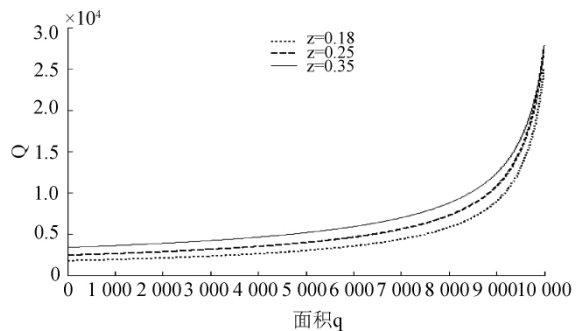
为了反映灭绝债务问题, 可以对 $1 - p$ 求偏导数, 见式(6)。同时, 给出了不同 z 值下的 Q 值随面积 q 增加的变化情况(图 3)。

$$Q = \frac{\partial(1 - p)}{\partial q} = \frac{z}{ab + 2d(a + b) + \pi d^2} \left(1 - \frac{q + d^2 - \frac{\pi}{4}d^2}{ab + 2d(a + b) + \pi d^2} \right)^{z-1} \tag{6}$$

由图 3 可以看出, 当 q 在 $(0, 9\ 000)$ 内, Q 值增加平缓; 当 q 在 $(9\ 000, 10\ 000)$ 的范围内 Q 迅速激增, 说明毛竹林在一定的集约经营面积范围内, 物种多样性受到的影响不大, 仍然可保持在原来物种数目 50% 左右, 但当 90% 的竹林受到经营干扰时, 物种数目的快速减少, 减少程度与原竹林面积大小有密切的关系, 即原有竹林的面积越大, q 在其面积比例的 $(9/10, 1)$ 处下降的幅度越大。

2.2 毛竹林向阔叶林诱导扩张对生物多样性的影响

在毛竹经营过程中, 为了扩大竹林的面积, 还



$a = 100, b = 100$.

图 3 不同 z 值下的灭绝债务

Fig. 3 Extinction debt under different z and q values

采取了诱导毛竹林向阔叶林扩张措施,许多地方将竹林边缘的阔叶树环割致死,利用毛竹林强大的扩鞭能力,引毛竹向阔叶林入侵扩张,同时,通过砍杂抚育限制阔叶树种更新恢复,这样就导致原阔叶林或竹阔混交林逐渐转变成毛竹纯林^[4-5,16]。假设仅阔叶林向毛竹林单向转变而不可逆,则有

$$\frac{d\bar{A}_2}{dt} = r\bar{A}_2(\bar{A}_1 - \bar{A}_2) - m\bar{A}_2 \tag{7}$$

其中 r 表示毛竹林的扩张率; m 表示环境对毛竹林扩张的抑制率,此处的 \bar{A}_1 和 $\bar{A}_2(t)$ 分别指在 A_1 和 A_2 中不包含生物活动的范围,例如 $\bar{A}_2(t)$ 只表示在图1中不包括阴影部分的面积。那么,这个微分方程的解为:

$$\bar{A}_2(t) = \frac{\bar{A}_1 - m/r}{1 + \left(\frac{\bar{A}_1 - m/r}{\bar{A}_2(0)} - 1\right) \exp[(m - \bar{A}_1 r)t]} \tag{8}$$

其中 $\bar{A}_2(0)$ 表示毛竹林的面积,是一个常数,令其为 $D^2(0) b/a$; $\bar{A}_2(t)$ 表示扩张到 t 时刻的毛竹林面积,即 $D^2(t) b/a$; \bar{A}_1 表示原有包括竹林在内的森林面积,即 ab 。公式(8)可以写成:

$$\frac{dD}{dt} = \frac{D}{2} \left[r \left(ab - \frac{b}{a} D^2 \right) - m \right] \tag{9}$$

这个方程的解为:

$$D^2(t) = \frac{a^2 - am/(br)}{1 + \left[\frac{a^2 - am/(br)}{D^2(0)} - 1 \right] \exp[(m - abr)t]} \tag{10}$$

当 $t \rightarrow +\infty$ 时,在 $ab \geq m/r$ 的条件下,则:

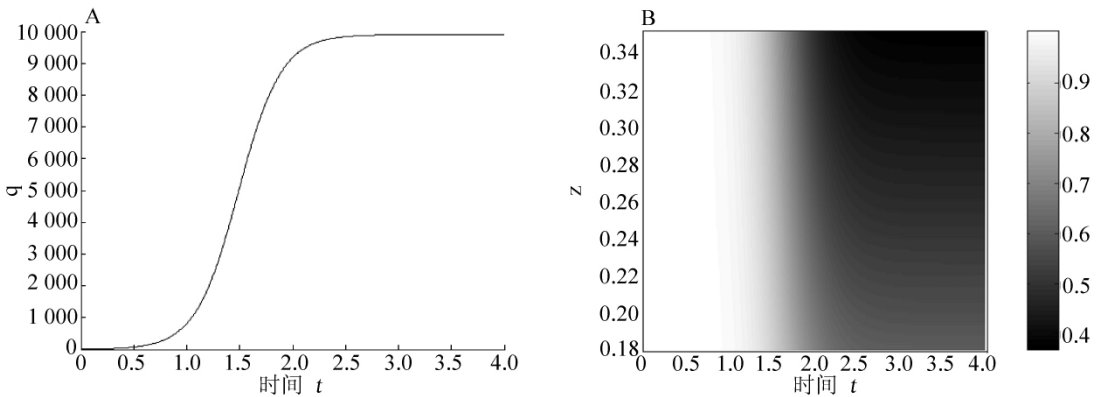
$$\hat{D} = \sqrt{a^2 - \frac{am}{br}} \tag{11}$$

进而可以得到毛竹林增长的极限面积为:

$$\frac{b}{a} \hat{D}^2 = ab - \frac{m}{r} \tag{12}$$

将(11)式的平方根代入(3)式,可用以分析一定时间内毛竹林扩张导致物种多样性减少的趋势。

毛竹林扩张过程造成对生物栖息地的影响,大多数物种只能生活在剩余森林中,物种多样的变化趋势(图4)。由图4-A、图4-B可知,毛竹林诱导扩张过程符合 Logistic 方程,即(0-1)开始时间,毛竹林面积增长比较缓慢,物种多样性受到的影响不大, p 值维持在 0.9 以上水平; (1-2) 时间段,毛竹林面积迅速扩张,物种多样性受到极大影响, p 值由下降至 0.5 以下。随后(2-∞)毛竹林会逐渐占领全部阔叶林,将整个研究区域全部转变成毛竹纯林。森林内物种多样性会降低到极限值,这一变化过程与 z 值有关, z 值越大,物种多样性下降越快, z 值越小,物种多样性下降就越慢。



(A) 毛竹林的扩张趋势 Explosive trend of *Ph. edulis* forest; (B) 毛竹林扩张对剩余森林物种数目的影响。

Influence of expansion of *Ph. edulis* forest on the number of species in the remaining forest; $a = 200$, $b = 50$, $d = 1$, $D(0) = 5$, $r = 0.0005$, $m = 0.05$ 。

图4 毛竹林扩张对剩余森林内物种多样性的影响

Fig. 4 Influence of expansion of *Ph. edulis* forest on the number of species in the remaining forest

3 结论和讨论

假设岛屿生物地理学的物种—面积公式中,面积不但包括栖息地岛本身的面积,还包括栖息地内物种沿边界所能活动的范围。同时假设竹林是一个简单的矩形,分析集约经营过程中,未被经营改造竹林内物种的数目和原竹林物种的数目比值(即 p),作为衡量集约经营对竹林栖息地破坏,进而导致物种多样性减少的一个核心指标。模型分析表明,随着经营面积增加所发生的变化,原竹林面积的大小对 p 值有重要影响,在集约经营过程中不同竹林形状对物种数目减少的影响相似,但原竹林面积越大,物种数目减少幅度就越大。

另外,在自然和人工诱导的条件下,毛竹林不断向阔叶林扩张^[16-17]。假设毛竹可以侵入阔叶林,而后者不能转变成毛竹林,结果阔叶林逐渐转变成毛竹林,导致物种多样性减少。模型表明,毛竹林诱导扩张符合 Logistic 方程,即存在初期扩张速度较慢,但一定时间速度明显加快,最后会扩张到一个极限面积。在这一扩张过程中,随着时间的增加,区域森林内物种多样性因此也会发生相应地变化,最后也降低到极限值。这一极限值与原森林的形状、面积以及毛竹林的扩散率和死亡率都有关系。

经营管理对毛竹林生物多样性的影响相当复杂,竹林本底生物多样性状况、经营强度、干扰频度等因素都会对不同生物造成不同程度的影响。本文在竹林形状或经营速度上作了等比例假设,对竹林集约经营和扩张对生物多样性的影响作为了一个理论分析,没有对其具体的生物类型、具体的干扰时间做详细验证,也没对集约竹林斑块状分布对当地整体生物多样性的影响做分析,这些都有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Haila Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology [J]. *Ecological Applications*, 2002, 12(2): 321–334.
- [2] Hanski I. Metapopulation dynamics [J]. *Nature*, 1998(396): 41–49.
- [3] Deconchat M, Balent G. Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests [J]. *Forestry*, 2001(74): 105–118.
- [4] 郑郁善. 面向 21 世纪毛竹林生态经营战略 [J]. *林业经济问题* 2000 20(4): 203–206.
- [5] 陈存及. 竹木混交林的科学经营 [J]. *竹子研究汇刊* 2001 20(1): 5–9.
- [6] 郑成洋, 何建源, 罗春茂, 等. 不同经营强度条件下毛竹林植物物种多样性的变化 [J]. *生态学杂志* 2003 22(6): 1–6.
- [7] 高志勤, 傅懋毅. 不同结构毛竹林下植被物种多样性比较 [J]. *浙江林业科技* 2005 25(4): 1–5.
- [8] 张刚华. 不同类型毛竹林结构特征与植物物种多样性研究 [D]. 中国林业科学研究院, 2006.
- [9] 杨淑贞, 杜晴洲, 陈建新, 等. 天目山毛竹林蔓延对鸟类多样性的影响研究 [J]. *浙江林业科技* 2008 28(4): 43–46.
- [10] 郭文霞, 牛树奎, 张彦龙, 等. 经营强度对毛竹林植物多样性的影响 [J]. *河北农业大学学报* 2009 32(4): 46–52.
- [11] 张飞萍, 侯有明, 尤民生. 不同管理措施对毛竹林节肢动物群落结构和组成的影响 [J]. *昆虫学报* 2005 48(6): 928–934.
- [12] Diamond J M, May R M. Island biogeography and the design of natural reserves [C]//May R M Ed. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1981: 163–186.
- [13] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations [J]. *PNAS*. USA, 1997, (94): 1857–1861.
- [14] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities [J]. *The American Naturalist*, 1997(149): 407–435.
- [15] Tilman D, May R M, Lehman C L, et al. Habitat destruction and the extinction debt [J]. *Nature*, 1994(371): 65–66.
- [16] 丁丽霞, 王祖良, 周国模, 等. 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张遥感监测 [J]. *浙江林学院学报*, 2006 23(3): 297–300.
- [17] 朱长龙, 上官林平. 井冈山毛竹林扩边对生物多样性的影响初探 [J]. *国土与自然资源研究*, 2009(3): 45–46.