

森林动态模型概论^①

桑卫国 马克平 陈灵芝 郑豫

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

摘要 讨论了模拟森林分动态变化的模型,并把模型分为森林生长模型和演替模型。森林生长模型包括:全林分模型、林分级模型和单木模型;演替模型包括马尔可夫类模型和林窗模型。文中给出了演替模型的基本原理和适用性,在比较早期和最新发展的林窗模型后,叙述了林窗模型的新进展。生长和演替模型的结构和数据要求不同决定了它们的在时间和空间上的适应性,最后指出模型将向综合总体方向发展。

关键词 森林动态,生长模型,演替模型

A BRIEF REVIEW ON FOREST DYNAMICS MODELS

SANG Wei-Guo MA Ke-Ping CHEN Ling-Zhi ZHENG Yu

(Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract In this review, models designed to simulate the dynamics of forest stand were discussed and classified into forest growth model and succession model. Forest growth model includes stand models, stand class models and individual tree models; succession model includes Markov-type models and gap models. Principles and application of both Markovian and gap succession models were introduced. The new advance of gap models was stated, after the early and later gap models were compared, with differences being pointed out. The structure and data requirement for growth and succession models affected their spatial and temporal applicability as well as their predictive value. The integration of different kinds of models may be the most general model for predicting tree growth and stand succession dynamics in future.

Key words Forest dynamics, Growth model, Succession model

模型是人们对真实世界的抽象或简化、是人们认识和研究自然现象不可缺少的工具(邬建国,1994)。在林业生产和森林生态学研究过程中,由于规划和预测的需要人们建立了大量的数学和计算机模型,其中森林动态模型是一类非常重要的林业模型。森林植被的组成、结构及其动态变化一直是森林生态学研究的一个热点,由于构成森林生态系统主体的乔木个体大、寿命长,其动态变化涉及的空间尺度大、时间范围长,因而系统建模和模拟就成为研究这类自然现象一种必要的方法。森林动态模型可以模拟和预测森林群落发生、发展的过程、变化的速度和机理,能深入了解环境变化情况下森林植被反应的特点和原因,能为合理地保护和持续利用森林提供理论基础、操作依据和数量指标(Solomon 和 Shugart, 1993)。

©1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.

① 中国科学院“九五”特别支持重大项目 KZ95T-04。

1 引言

森林群落动态指群落结构随时间和空间的变化,包括在外界干扰时和干扰后林分的行为(Oliver 和 Larson, 1990)。Shugart (1984)指出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,这种变化形成一种循环的过程。从 19 世纪后期到 20 世纪 50 年代,人们对森林植被动态的研究内容,主要着重于演替理论和演替过程的论述。20 世纪中期,开始了以模型的方式研究森林动态,在这之后森林动态研究得到了进一步发展。以模型方式进行森林动态研究,不仅揭示了森林植被的组成变化,而且能够以量化的形式表达出森林主要树种各种属性(如生物量、生产力、商品材材积、年龄、树高、直径)的变化过程,从而实现森林动态过程的定量预测。森林群落动态变化的模拟可以充分了解群落内树木间及树木和环境因子间的关系和相互作用,这些关系是人们有效管理森林的基础(Whittaker, 1975; Waring 和 Schlesinger, 1985; Kimmins, 1987)。计算机模型能明显地加强人们处理森林动态变化这种长时间大尺度因果关系问题的能力,森林动态模型可以作为结构框架和关系纽带,通过提供秩序和连贯性将经验资料加工成了解森林变化的知识体系、形成森林动态的理论基础(邬建国, 1994)。

2 森林动态模型

森林动态的计算机模型发展到现在已有 30 多年的历史,本世纪 60 年代初,森林生物学家开始使用数字计算机设计能模拟森林组成变化的数学模型(Hool, 1966; Odum 1962, Olson, 1963),这些模型已经过检验并用作了解森林行为的工具,某些模型已被用作研究演替格局和了解森林演替和长期动态的主要方法之一。60 到 70 年代模型和计算机在生态学中的应用成为生态学研究的一个主题,国际生物学计划(IBP)把模型研究作为一个主要内容,成为生态系统分析研究的主要方法。进入 80 年代开展的国际地圈和生物圈计划(IGBP)更是注重模型的应用,特别强调对植被、土壤和大气物质循环规律的研究,并产生了 Biome (Prentice 等, 1992)和 HYBRID(Friend 等, 1993)等更注重大尺度上的植被动态和小尺度生理生态过程的模型。

由于森林动态模型的数量很大、种类繁多,每个分类者的出发点不同、分类的原则不同,因而产生了多种多样的分类结果。

Shugart (1980)按模型模拟空间单元的大小,把模型分为三类:树木模型,以单木个体作为模拟的对象,有简单的个体转移概率模型及考虑树种、大小和三维空间结构的复杂模型;林窗模型,动态模拟一定单元面积上个体的变化特性;森林模型,以一定空间单元面积上森林的总体特征为模拟的基本单位,输出结果也以森林的集合特征表示。

Shugart (1984)按模型模拟对象的组成、年龄结构及空间格局把森林动态模型分为九类:同龄纯林非空间模型;同龄纯林空间模型;同龄混交林非空间模型;同龄混交林空间模型;异龄纯林非空间模型;异龄纯林空间模型;异龄混交林非空间模型;异龄混交林空间模型和异龄混交林的林窗模型。

Kimmins (1994)按森林动态模型提出的时间顺序和预测生产力的方式把模型分为三代:第一代模型为以林木材积或林分蓄积与年龄的关系而得到的收获表;第二代模型是根

据树木生长的生理生态学过程来预测生长和收获及森林动态变化的过程性模型;第三代模型为以树木的结构特性和生长环境关系预测森林动态的综合性模型。

Dale(1985)把森林动态模型分为两类:生长模型,用于林木的生长和收获预测;生态学模型,用于评价群落对环境影响的反应。本文以 Dale 的分类方法为基础,参考了 Prentice(1986)、Prentice 和 Helmisaari(1991)的分类观点并根据模型的特性,将森林动态模型分为生长收获模型和演替过程模型,并重点论述了演替过程模型。

2.1 森林生长模型

森林生长模型是群落动态模型中理论最完善、类型最多样的一类,这种模型从最早的正常收获表到现代的单木模型几乎形成了一个连续模型统一体(Leary, 1991)。

Avery 和 Burkhardt(1983)把生长模型定义为:依据森林群落在不同立地、不同发育阶段的现实状况,经一定的数学方法处理后,能间接地预估森林生长、死亡及其它内容的图表、公式和计算机程序等。1987 年世界森林生长模拟和模型会议上指出:森林生长模型是指一个或一组数学函数,它描述林木生长与森林状态和立地条件的关系。

Avery 和 Burkhardt(1983), Davis(1987)根据模型模拟对象的尺度将生长模型分为三类:全林分模型、林分级模型和单木模型。

2.1.1 全林分模型 这类模型应用最为广泛,选择林分总体特征指标作为模拟的基础,将林分的生长量或收获量作为林分特征因子,以年龄、立地、密度及经营措施等的函数来预估将来林分的生长和收获。这类模型又可分为:与密度无关和与密度有关的两类,二者的区别在于是否将林分密度(SD)作为自变量。传统的正常收获表及经验收获表均属于与密度无关的模型。可变密度生长和收获模型则以密度作为自变量,林分密度通常用单位面积的株数、断面积、树冠竞争因子和相对密度等来表示。

2.1.2 林分级模型 林分级模型把林木分级,以林分级作为模拟的基本单位,是全林分模型(单级)和单木模型(每个树木分一级)的一种中间过渡模型。林分不必按森林调查中的固定分级方式来进行(例如:10 cm 的直径级),一般是采用生态学中分簇方式进行。预测方法包括林分预估方法,即未来林分直径分布通过当前林木直径分布中每一级生长的方法来预估,每一级中的直径分布或从生长方程中预估;或者用林分生长数据库中数据来直接预测,预测结果以各个级的生长量来表示。

2.1.3 单木模型 单木模型模拟林分中的每一株树木,一般为从林木竞争机制出发,模拟林分内每株树木的生长过程。自从 Newham(1964)首次研究单木模型后,随着生理生态学理论、方法和电子计算机模拟技术在林业中的应用和发展,单木模型的研究工作取得了很大进展。单木模型与全林分模型的区别在于林木间竞争的考虑方式不同,在单木模型中,竞争指标主要通过分析竞争圈内林木对生长空间的竞争关系来构造,单木竞争指标是描述某一林木由于受周围竞争木的影响而承受竞争压力的数量尺度。竞争指标构造的好坏直接影响到单木模型的性能和使用效果,因此如何构造竞争指标成为建立单木模型的关键和中心问题。一般根据是否把林木间的距离作为构成指标的因子,而分为与距离有关和与距离无关的竞争指标两类。

森林生长模型由于其实用性很强,对森林经营者有较大的经济效益,因而得到了广泛应用。随着计算机计算速度的增加、存储容量增大和硬件价格降低,模型的运行费用减

少,更加促进了生长模型发展。生长模型的缺点在于没有包括树木更新过程,不能用于研究森林的更替过程。在模型参数求解中使用林木生长的历史数据,预测未来森林状况时假设环境条件不变,因而生长模型不适合长时间森林动态预测。

2.2 演替过程模型

一般在建立模型时常常把演替理论和观点以不同的形式反映到数学模型中。早期生态学家的演替理论如:Clements (1936)的物种动态作用理论、Gleason (1939)的动态系统种特征的重要性理论、Tansley (1935)的生态系统概念理论和 Watt (1947)的系统内部动态和空间格局关系理论,均为建立演替动态模型的基础。

森林演替的数学模型多种多样,模型方式的多样性是由模型构造者的知识背景和多种多样的生态系统理论形成的。从这种方式上来说,模型实际上表示了生态系统功能和行为的预先假设。这些模型的限制条件,它的成功和失败也反映了我们对生态系统的认识程度。森林演替模型分为两类:以马尔可夫过程思想为基础的转移概率模型和林窗模型。

2.2.1 转移概率模型 早期演替模型以马尔可夫过程为主,生态学文献中有大量基于马尔可夫理论的随机模型,这些模型中较有影响的是 Waggoner (1971) 和 Horn (1975a, 1975b)等发展的森林动态模型,Waggoner 等对这类模型的发展作出了重要的贡献,但 Horn 的森林动态模型影响更为广泛,它奠定了马尔可夫模型在植被演替研究中的重要地位。近些年来,马尔可夫模型被广泛应用在植物群落演替动态中 (VanHulst, 1979; Baker, 1989),并在模拟时考虑了外部干扰、空间异质性等过程。

以马尔可夫理论为基础的模型明确或隐含地包括如下假设:第一,演替是一种随机而不是确定性的过程;第二,演替从一个阶段到另一个阶段的转移概率只依赖于现在的状态,而与先前的状态无关,也即历史因素对演替影响甚微以至可以忽略, VanHulst (1979)认为“演替可以完全根据现实的相互作用(尤其是竞争)来理解”,从生物学角度来看,这种观点在许多条件下不适用;第三,演替转移概率具有时间上的不变性,模型状态变量表示的个体、种群或群落被另一状态替代时,现在状态的转移概率不随时间而变化。因此,就演替结果来说,马尔可夫模型具有收敛性特点,符合 Clements 的经典演替理论,但与现代演替观点有很大不同。

2.2.2 森林动态林窗模型 森林的格局与过程,后又发展成森林循环动态理论是英国生态学家 Watt (1947)提出的,他曾对森林动态理论作了较经典的论述,这一理论的中心内容是森林的动态反应可被描述成一种循环:“森林总是处于不断的发展过程中,森林内随着一棵大树死亡,在林中形成林窗,在林窗空地上林木的更新率增加,生长加快,森林形成,林冠郁闭,林窗消失,在以前的林窗附近成熟林中大树又死亡,形成循环”。外部环境因子也影响着森林的动态变化过程,表现在对森林的作用,决定了森林中林木的存在方式和保存时间。所以林窗是森林更新和生长的一潜在空间。Watt (1947)、Bray 和 Curtis (1957)及林窗现象最早的观察者 Jones (1945)指出:“成熟的森林生态系统就是无数林窗较为固定动态平衡的反映,许多树种在成熟林中存在与否,很大程度上取决于对林窗中环境状况的适应程度。根据森林林窗动态变化的原理,Botkin 等(1972)利用生长模型的建模方法,建立了以树木个体为基础的模式,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) (Botkin, 1993)。

林窗模型通过模拟某一林窗大小面积林地上各树种的更新、生长和死亡来重现森林的变化过程。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。

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。

最早林窗模型用来模拟木本植物占优势的北美落叶阔叶林群落(Botkin 等, 1972; Shugart 和 West, 1977),以后便于各种森林类型,从北方针叶林(Leemans 和 Prentice, 1989; Bonan, 1989)到热带雨林(Doyle, 1981)都有,近来也把这种个体模拟的方法应用到以生活型中草本植物占优势的生态系统中(Coffin 和 Lauenroth, 1989)。

目前林窗模型向以下三方面发展:

第一、生长过程的计算更加详细真实

林窗模型发展到今天已有了许多改进,第一代林窗模型以 JABOWA 和 FORET 为代表,生长方程的结构比较简单,影响生长的环境因子较少。最近发展的林窗模型如 FORSKA 和 FORSKAL 等,环境因子函数计算过程详细,树木生长方程的结构更接近于实际。另由于计算机技术进步,模型程序的计算容量增大,同时模拟样地个数增多,缩短模型重复运行时间,可消除由于模型中包括随机函数产生的误差,结果更加真实。FORSKA 林窗模型采用了不同的生长、更新和死亡过程方程,对林窗模型作了较大的改进,是林窗模型最新发展的代表,表 2 是早期和最近发展林窗模型的比较:

第二、考虑模拟单元内树木的空间位置

早期发展的林窗模型不考虑树木个体的空间位置,难以精确计算林木个体的竞争状态,近年来包括树木空间位置的林窗模型也已出现。空间定位的林窗模型与非空间定位模型的差异在于,由于明确考虑了树木的空间位置,改变了竞争函数计算,较详细地模拟林分竞争过程。

现有两类空间定位的林窗模型,一类以 ZELIG(Smith 和 Urban, 1988)为代表,这种模型把大样地分成小栅格,计算竞争指数时考虑邻接栅格,首先模拟单个栅格上植被动态过程,加总形成整个样地上的植被动态,由于这类模型的空间特性,它实际是一种形式上的森林动态地理信息系统模型。另一类以 SPACE(Busing, 1991)为代表,是完全定位的空间林窗模型,每株树在样地水平空间上有确定的位置,竞争指数计算比较复杂,这类模型能模拟林窗范围内林分的水平和垂直结构,ZELIG 和 SPACE 模型的主要差别是模拟时叶面

积和生物量计算的不同(ZELIG 模型用栅格内树木的叶面积或生物量加上与之边邻接四个方格叶或生物量面积的一半,再加上与之四角邻接栅格叶面积或生物量的四分之一;SPACE 模型计算以树木为中心,10 米为半径圆内的叶面积或生物量)。虽然空间模型计算过程更复杂,输出内容更具体,但在模拟效果上并不优于非空间的林窗模型。

表 1 早期林窗模型(以 FORET 为代表)与近期林窗模型(以 FORSKA 为代表)结构和计算方程的比较

过程	计算方程	
	FORET	FORSKA
单木叶面积方程	$L = CD^2$	幼树叶面积 $L = CD^2$
叶年生长率	$\Delta L = 2 CD \Delta D$	$\Delta L = 2 CD \Delta D - \alpha L$
林冠层高 h 处光强	$I(h) = I_0 \exp(-k \int LA(h) dh)$	同左
光反应方程	$r(Ih) = a \{1 - \exp[-b(I-d)]\}$	$P(h) = \frac{KIh - c}{KIh + a - c}$
生长方程	$\frac{d(D^2 H)}{dt} = G(1 - \frac{DH}{D_{max} H_{max}})$	$\frac{d(D^2 H)}{dt} = S_L [\gamma P(h) - \delta H] dh$
树高和直径关系	$H = 1.3 + b_2 D - b_3 D^2$	$H = 1.3 + (H_{max} - 1.3) [1 - \exp(-\frac{SD}{H_{max} - 1.3})]$
密度竞争方程	$DF = 1 - \frac{SBIOS}{SOILQ}$	同左
更新函数	以平均年更新数为数学期望的均匀分布函数	以平均年更新数为数学期望的泊松分布函数
正常死亡函数	$P = 1 - (1 - \epsilon)^n$	同左
		$P = \frac{U_1}{[1 + (\frac{E_{rel}}{\theta})^p]}$
受压死亡率	$P = 0.368$	

变量说明:

- L …单木叶面积

D …胸高直径

ΔD …直径年生长量

t …边材向心材的年转化率

$I(h)$ …林冠高 h 处的光强

I_0 …林冠上部的光强

LA …样地中林冠高 h 处的叶面积指数

K …林分的消光系数

$r(h)$ …光合速率指数

$P(h)$ …光反应函数

c …光补偿点

α …光半饱和点

$D^2 H$ …材积指数

H …树高

D_{max} 树种的最大胸径

H_{max} 树种的最大树高

B …枝下高

$S_{L(h)}$ …叶密度

$SBIOS$ …样地的生物量

$SOILQ$ …样地的最大生物量

P …树木死亡概率

ϵ …树木年死亡率

n …树木年龄

U_1 …树木平均受压死亡率

E_{rel} …树木活力指数

θ …受压死亡阈值

ρ …死亡曲线斜率

$a, b, c, d, C, R, \gamma, \delta$ 常数

第三、考虑树木的生理生态学过程

在林窗模型中加入了光合作用、呼吸作用和水分循环等树木的生理过程。这些过程与林窗模型中林木生长、环境影响等进行耦合能解释环境变化时森林反应的原因,因而广

泛用于全球变化研究中。这类模型最典型的是 HYBRID (Friend, 1993, 1997), 它把 ZELIG 模型同 FOREST-BGC (Running, 1988) 以及 PGEN (Friend, 1991) 相结合形成了一个杂合性的模型。

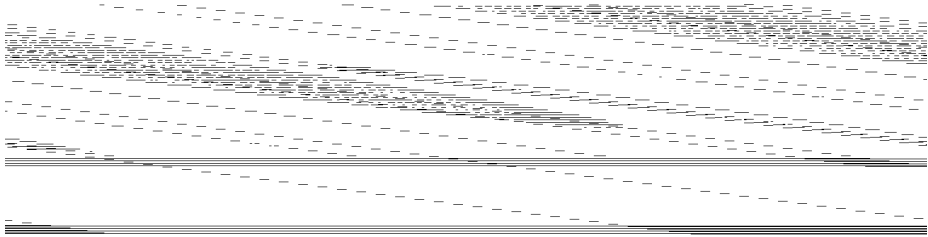


图 1 两种空间林窗模型空间结构图
左图为 ZELIG 模型的空间网格示意图, 其中阴影部分的面积是在计算中间网格单元的叶面积指数和单位面积生物量时考虑的空间区域; 右图为 SPACE 模型的树木空间位置示意图, 其中 A、B、C 和 D 为单木的位置及计算叶面积和生物量时所考虑的区域。

2.3 分析和结论

从以上讨论可见, 模拟森林生态系统时空动态的方法很多, 不同模型解决问题的方法及途径不同, 采用的变量也不同。森林生长模型一般通过确定性的方法, 建立变量之间的关系, 得到结果明确的树木生长和林分发展预测方程。马尔可夫模型用森林的群体特征, 如组成和结构(树种生物量百分比和盖度等)来描述林分的状态。相反, 以单木为基础的林窗模型, 通过模拟单木生长过程得到林分的动态变化。这三种方法各有其优缺点, 应用时要考虑研究者的目的要求。

生长模型和演替模型有以下三点根本差别:

(1)使用的时间尺度

由于生长模型利用的是环境条件不变时树木特征数据, 只能预测较短时间内林分动态过程, 特别是这类模型中, 没有树种的更新过程, 最多只能预测一代树木生长。森林演替模型特别是林窗模型中包括环境变化过程的函数, 因而能预测长时间(一个世纪到几个世纪)森林变化。

(2)建立模型需要的数据

生长模型需要大量外业调查数据, 工作量大、时间长、耗资较多; 演替模型只需森林经营方面的数据, 容易收集、花费较小。

(3)模型检验方式

生长模型主要是基于森林经营需要和为纯粹商业上木材产量预测而发展的, 要求预测精度很高, 必须用实际调查数据检验。演替模型目的是为了了解释森林演替机制和解决演替中的生态学理论问题, 对其检验大多是进行趋势性预测, 不进行预估结果的精度分析。

3 发展趋势

过去几十年间森林动态模型发展很快, 这些模型产生的萌芽大都于 60 年代中期。到

了 70 年代这些模型已发展的相当成熟,并用于解决大量理论和实际问题。进入 80 年代至 90 年代初之后,新模型出现的并不多,但许多非常成熟的模型已开始加入新内容,这些内容与人类面临的资源环境问题有关,如气候变化、环境污染和资源的可持续利用等。综合来说森林动态模型有向以下两方面发展的趋势:

第一、向综合性森林生态系统模型方向发展,为满足不同用户对模型的要求,把复杂程度不同的模型联接成结构统一的有机体。这种模型也称为复合性模型,如 Kimmins 等 (1994)FORCYTE 的研究,吸收了生长模型预测结果精确和演替模型预测内容灵活的特点,较好地满足了不同目的使用者的需要。

第二、由于生理生态学的发展、实验仪器及分析方法的改进,已可建立生物生长过程机理模型,它可以模拟树木光合作用、呼吸作用、养分和水分循环等树木生长的生理生态学过程,这种模型不同于以往以回归分析为基础的经营模型,一般模拟的尺度比较小,如以分子、细胞和器官等为模拟对象。由于这类模型以生理生态学过程为其建模理论基础,因而适应面广、可移植性强、有助于探讨生态学理论和认识森林动态变化的机理。

参 考 文 献

- 邬建国, 1994. 生态学杂志, **13**(3): 76~79
- Avery T E, Burkhart H E, 1983. Forest measurements (Third edition) McGraw-Hill book company
- Baker W C, 1989. *Landscape Ecology*, **2**: 111~133
- Bonan G B, Korzhun M D, 1989. *Vegetatio*, **84**(1): 31~44
- Botkin D B, 1993. Forest dynamics: An ecological model. Oxford: Oxford University Press
- Botkin D B, Janak J F, Wallis J R, 1972. *J Ecol*, 849~872
- Bray R J, Curtis J T, 1957. *Ecol Monogr*, **27**: 325~349
- Bray J R, 1985. *Ecology*, **37**: 598~600
- Brokaw N V C, 1985. *Ecology*, **66**: 682~687
- Busing R T, 1991. *Vegetatio*, **92**: 167~179
- Clements F E, 1936. *J Ecol*, **24**: 252~284
- Coffin D P, Lauenrath W K, 1989. *Ecological Modeling*, **49**: 229~236
- Dale V H, Doyle T W, Shugart H H, 1985. *Ecol Modeling*, **29**: 145~169
- Davis I S, Johnson K N, 1987. Forest management Ed 3, McGraw-hill, New York, pp 790
- Doyle T W, 1981. In: West D C, Shugart H H, Botkin D B eds. Forest Succession: Concepts, Applications New York: Springer-verlag, pp 56~73
- Friend A D, 1991. *Plant Cell Environment*, **14**: 895~905
- Friend A D, Shugart H H, 1993. *Ecology*, **74**(3): 792~797
- Friend A D, Stevens A K, Knox R G, Cannell M G R, 1997. *Ecological modeling*, **95**: 249~287
- Gleason H A, 1939. *Naturalist*, **21**: 92~110
- Hool J N, 1966. *Forest Sci Monogr*, **12**: 1~26
- Horn H S, 1975a. *Scientific American*, **232**: 90~98
- Horn H S, 1975b. In: Cody M L, Diamond J M eds. Ecology evolution in communities Cambridge, MA: Harvard University Press, pp 196~211
- Jones E W, 1945. *New Phytologist*, **44**: 130~148
- Kimmins J P, 1987. Jpkimmins (ed) Forest ecology. New York: Macmillan, pp 531
- Kimmins J P, Sollins, 1994. New York: Macmillan, pp 202~220
- Leary R A, 1991. *Can J For Res*, **21**: 353~362
- Odum E P, 1962. *Jpn J Ecol*, **12**: 1-8-118
- Leemans R, Prentice I C, 1989. FORSKA, a general forest succession model, 89/2 Meddel , enf ranvax biologiska Institutionen, Uppsala
- Munro D D, 1974. Forest growth models A prognosis. In: J Fries Editor. Growth models for tree and stand simulation Res Note 30, Department of Forest Yield Research, Royal College of Forestry Stockholm, pp 7~21
- (6)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.

的 PSI 可能同高等植物和多数绿藻有明显的差异。为了深入研究这一问题, 我们已对褐藻的色素-蛋白质复合物进行了分离和研究, 结果将另文报导。

参 考 文 献

- 李良璧, 高振洋, 马红等, 1992. 中国科学, **7**: 696~702
- 周百成, 郑舜琴, 曾呈奎等, 1974. 植物学报, **16**: 146~154
- 储钟稀, 许春辉, 毛大璋等, 1980. 植物生理学报, **6**: 164~172
- Barrett J, Anderson J M, 1980. *Biochim Biophys Acta*, **599**: 309~323
- Berkaloff C, Duval J C, Jupin H, 1981. In: Photosynthesis III. George Akoyunoglou (ed.), pp. 485~494
- Berkaloff C, Caron L, Rousseau B, 1990. *Photosyn Res*, **23**: 181~193
- Caron L, Dubacq J P, Berkaloff C et al., 1985. *Plant Cell Physiol*, **26**: 131~139
- Haworth P, Watson J, Arntzen D J, 1983. *Biochim Biophys Acta*, **724**: 151~158
- Kuang T Y, Argyroudi-Akoyunoglou J H, Nakatani H Y et al., 1984. *Arch Biochem Biophys*, **235**: 618~627
- Strbac D, Rodrigues M A, Santos C P et al., 1994. *Planta*, **195**: 138~141
-
- (上接 200 页)
- Newham R M, 1964. The development of a stand model for Douglas-fir. Ph D thesis. Vancouver, B C; University of British Columbia
- Odum E P, 1962. *Jpn J Ecol*, **12**: 1~8
- Oliver C D, Larson B C, 1990. Forest stand. dynamics. New York; McGraw-Hill
- Olson J S, 1963. Analogue computer models for movement of nuclides through ecosystems, In: V Schuitv, A W Klement, eds, Radio ecology New York; Reinhold, pp 121~125
- Prentice I C, 1986. *Vegetatio*, **67**(2): 131~141
- Prentice I C, Helmisaari H, 1991. Silvical data for north European trees, their implication for forest succession modeling For Ecol Manage 22
- Prentice I C, Leemans R, 1990. *J Ecol*, **78**: 340~355
- Prentice I C, Cramer C W, Harrison S P et al., 1992. *J Biogeogr*, **19**: 117~134
- Running S W, Coughlan J C, 1988. *Ecological Modeling*, **42**: 125~154
- Shugart H H, 1980. *Bioscience*, **30**: 308~313
- Shugart H H, 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models New York; Springer-Verlag
- Shugart H H, West D C, 1977. *J Environ Manage*, **5**: 161~179
- Smith T M, Urban D L, 1988. *Vegetatio*, **74**(2~3): 143~150
- Solomon A M, Shugart H H, 1993. Vegetation dynamics & global change New York; Chapman & Hall
- Tansley A G, 1935. *Ecology*, **16**: 284~307
- Urban D L, Bonan G B, Smith T M et al., 1991. *Management*, **42**: 95~110
- Vancley J K, 1995. *For Sci*, **41**(1): 7~42
- Van Hulst R L, 1979. *Vegetatio*, **40**: 3~14
- Waggoner P E, Stephens G R, 1971. *Nature*, **225**: 93~114
- Watt A S, 1947. *J Ecol*, **35**: 1~22
- Waring R H, Schlesinger W H, 1985. Forest ecosystems: Concepts and management. New York; Academic press
- Whittaker R H, 1975. Communities and ecosystems. New York; Macmillan