

油松植物种群自疏规律模型的研究^{*}

吴承祯 洪 伟

(福建林学院资源环境系 南平 353001)

提 要 根据植物生长的密度理论和有关生物学假设,推导出一种新的植物种群自疏规律模型,即 $N = \exp(a \ln^2 B + b \ln B + c)$,这里 N 和 B 分别为种群密度和植物种群平均重量或平均胸高断面积, a 、 b 、 c 为参数。将该模型应用于油松种群密度变化规律研究中,证明该模型能很好地拟合实际的观测资料,并且具有表达式简单等特点。因而,该模型是油松植物种群自疏规律的有效描述。

关键词 自疏规律, 油松, 模型

植物种群自然稀疏现象,是植物种群生态的重要研究内容。生态学家们通过大量的试验观测,对植物种群自疏规律做了大量研究,于 60 年代提出了描述种群密度变化的 Tadaki 法则^[1]、描述竞争枯死阶段的 3/2 法则^[2]以及描述种群的初期密度与现存密度之关系的倒数法则。由于植物种群自疏规律在种群生态学中的重要性,它们仍然是人们讨论的焦点之一^[3]。特别是 Yada^[4]提出的 3/2 法则被人们称之为生态学中心法则^[5]和生态学基本原则^[6]。然而在林分生长发育过程中,由于树冠形状和林隙发生着动态变化,因而常常不满足 3/2 法则^[6]。为此,李凤日^[6]建议采用同一林分的林木大小及林木株数之间的动态变化规律,重新建立林分密度理论。尽管一些生态学家利用密度与生长的理论,提出了一些描述密度变化全过程的理论或经验模型^[7-10],但由于这些模型的复杂性限制了它的应用。因此,一个良好的生物学模型不仅要有一定的理论基础,而且要应用方便^[8]。为此,本文根据植物生长的密度理论及若干假设,在前人研究理论法则基础上,推导一个植物种群自疏规律模型,并应用于油松种群自疏规律研究。

1 模型的推导

首先,作如下假设:任一时期的种群密度(N)的变化都遵从下式的直线法则^[11]:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \alpha_0 + \alpha_1 t$$

积分得: $N = N_0 \exp(-\alpha_0 t - \alpha_1 t^2)$, (1)

式中 N_0 为初始密度; α_0 、 α_1 为常数; t 为时间。

植物种群在不同的生长阶段可以有不同的数量,但生物量积累随时间变化是和单株个体重量的积累紧密相关的,增长曲线为 S 型^[11]。对这种 S 形生长曲线,我们很自然想到逻辑斯谛方程或指数方程。事实上,有的实验结果就表明了这一点^[12]。因此伊藤嘉昭更明确提出“植物种群重量增加的逻辑斯谛性”这一特点^[13],可表示为:

收稿日: 1997-09-05, 修回日: 1998-01-12。第一作者: 男, 28 岁, 讲师(博士), 从事生态与系统工程领域研究, 主要研究方向为数量生态与林业系统工程。

^{*} 福建省自然科学基金资助项目。

$$dB/dt = rB(1 - B/k), \quad (2)$$

式中 $B(t)$ 为 t 时刻的种群生物量; r 为内禀增长率; k 表示环境容纳量。方精云^[8]在推导描述植物种群自然稀疏过程的经验模型时, 也是引用逻辑斯谛曲线。

从 (2) 式可知种群的最大增长速率在 $k/2$ ——曲线拐点处, 这有时与实际不符。因为最大增长率有可能在容纳量一半时, 也有可能是在容纳量一半之前或之后^[14]。为此, 张大勇等^[14]提出下式来描述植物种群的增长曲线:

$$dB/dt = rB[1 - (B/k)^\theta], \quad (3)$$

θ 为常数。(3) 式表明种群的最大增长速率在 $k/(1 + \theta)^{1/\theta}$ 处达到。即如果 $\theta > 1$, 那么在 $k/2$ 之后达到, 反之在 $k/2$ 之前。因此上式是种群生物量变化的一个较好的数学描述式。

为此, 可以说植物的生长过程满足 (3) 式, 即:

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r[1 - (B/k)^\theta], \quad (4)$$

或

$$B = k/(1 + ce^{-rt})^\theta, \quad (5)$$

$$c = k/B_0 - 1,$$

式中 B 为植物平均重量; k 为 B 的上限值; B_0 为 $t = 0$ 时的植物重或 B 的初期值; c 为积分常量。

$$\text{由 (5) 式可以得到: } t = \frac{1}{r} \ln c - \frac{1}{r} \ln \{ (k/B)^{1/\theta} - 1 \}. \quad (6)$$

将 (5) 式中的 $c = k/B_0 - 1$ 代入 (6) 式, 得到:

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{k - B_0}{B_0} + \frac{1}{r} \ln \frac{B^{1/\theta}}{k^{1/\theta} - B^{1/\theta}} = \frac{1}{r} \ln \frac{B^{1/\theta}}{B_0} + \frac{1}{r} \ln \frac{k - B_0}{k^{1/\theta} - B^{1/\theta}}. \quad (7)$$

因为 k 为 B 的上限值, 所以, 肯定有 k 大于 B 和 B_0 , 因此 (7) 式可以近似地写成:

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{B^{1/\theta}}{B_0} + \epsilon_1 (\epsilon_1 \text{ 为计算值与真实值之差}). \quad (8)$$

将 (8) 式代入 (1) 式得到:

$$\frac{N_0}{N} = \exp\left(\frac{\alpha_0}{r} \ln \frac{B^{1/\theta}}{B_0} + \frac{\alpha_1}{r^2} \ln^2 \frac{B^{1/\theta}}{B_0} + \epsilon_2\right). \quad (9)$$

式中 $\epsilon_2 = \epsilon_1^2 - \alpha_0 \epsilon_1 + \frac{2\epsilon_1}{r} \ln \frac{B^{1/\theta}}{B_0}$ (ϵ_2 为计算值与真实值之差)。

将 (9) 式写成一般形式有:

$$\ln N = -\frac{\alpha_1}{\theta^2 r^2} \ln^2 B + \frac{2\alpha_1 \ln B_0 - \alpha_0 r}{\theta^2} \ln B - \left(\epsilon_2 + \frac{\alpha_1}{r^2} \ln^2 B_0 - \frac{\alpha_0}{r} \ln B_0 - \ln N_0\right).$$

令 $a = \frac{-\alpha_1}{\theta^2 r^2}$ 、 $b = (2\alpha_1 \ln B_0 - \alpha_0 r)/(\theta^2)$ 、 $c = -(\epsilon_2 + \frac{\alpha_1}{r^2} \ln^2 B_0 - \frac{\alpha_0}{r} \ln B_0 - \ln N_0)$, 则:

$$\ln N = a \ln^2 B + b \ln B + c. \quad (10)$$

因为 B_0 、 N_0 已知或通过试验而获得, 故实际上只有 a 、 b 、 c 3 个参数。(10) 式即为本文所推导的植物种群自然稀疏规律模型。若 B 用单株平均胸高断面面积 G 代替, 则 (10) 式变为:

$$\ln N = a \ln^2 G + b \ln G + c. \quad (11)$$

其中 N 为单位面积株数 (株/hm²); G 为植物种群单株平均胸高断面面积 (cm²/株); a 、 b 、 c 为待定参数。

(11) 式经转化可变为下式:

$$G = \exp \{ \alpha \ln N - \beta \}^{0.5} + \gamma. \quad (12)$$

2 模型的应用

一个好的生物学模型不仅要有一定的理论基础, 而且要应用方便^[8], 以符合实际的观测结果。下面应用油松种群的试验调查结果来验证 (10) 式是否能表达现实的自然稀疏规律。

油松 (*Pinus tabulaeformis*) 林是华北地区代表性针叶林群落, 它分布的最北部为大兴安岭黄冈梁的

阳坡山地,南部与马尾松林的北界接壤,为秦岭淮河一线^[5]。其西界为青海省贵德县东山、坎布拉等地(拉鸡山一带)。表 1 为方精云等^[6]对分布区西缘的天然次生异龄油松种群的实测资料。

表 1 油松种群调查资料

Table 1 Investigation data of *Pinus tabulaeformis* population

| 样方 Plot | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---------------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|--------|
| 平均胸高断面面积(cm^2) Basal area at DBH | 133.79 | 114.09 | 195.00 | 19.08 | 70.74 | 50.83 | 236.02 | 334.14 | 222.07 |
| 种群密度(Trees/ hm^2) Population density | 2 693 | 3 647 | 1 562 | 14 798 | 6 217 | 4 034 | 1 101 | 909 | 1 450 |

由于森林木本植物生物量与林木胸高断面面积之间存在显著相关关系^[7],且胸高断面面积调查简单又准确,故本文以平均胸高断面面积 G 代替种群生物量来研究油松种群自疏规律。由(10)式可知,此方程为非线性方程,非线性方程一般采用麦夸方法拟合。但麦夸方法复杂,计算量大而繁琐。本文采用遗传算法对其进行最优拟合,遗传算法是一种新的搜索方法^[8],具体算法参阅文献[8]。

应用遗传算法,经计算机运算得到油松种群自然稀疏规律模型为:

$$N = \exp(0.0311851 \ln^2 G - 1.148911 \ln G + 12.709490)。$$

式中 G 为平均胸高断面面积($\text{cm}^2/\text{株}$); N 为种群密度(株/ hm^2)。根据计算,模型复相关系数 $R = 0.95$,因此,模型拟合效果较理想。

3 模型的意义

Yada^[9]提出的自然稀疏 3/2 法则(即(13)式)描述了在发生自然稀疏的种群中,种群所能承受最大密度的能力。所以它又被称为最多密度线(full-density curve)^[9]。本文探讨所提出的自疏规律模型其参数 a 、 b 、 c 与最多密度线,即与(13)式中 d 的关系。

$$\omega = K \rho^{-d}, \tag{13}$$

这里, ω 和 ρ 分别为达到最多密度线时的种群平均重和种群密度, K 和 d 分别为参数,其中 d 常常等于 3/2。

在双对数坐标轴上,最多密度线的斜率为:

$$\frac{d \ln \omega}{d \ln \rho} = -d。 \tag{14}$$

(10) 式微分得:
$$\frac{d \ln N}{d \ln B} = 2a \ln B + b。 \tag{15}$$

由(14)和(15)式可以得到, $-1/d = 2a \ln B + b$, 即:

$$2a \ln B + b + 1/d = 0, \tag{16}$$

这就是 a 、 b 与最多密度线的斜率 d 之间的关系。

由(10)式中,当 $a = 0$ 时,得 $\ln N = b \ln B + C$ 。推导可得 $\ln B = \ln(N^{-b} \cdot C)$, 故:

$$B = \omega = K N^{-d} = K \rho^{-d}。 \tag{17}$$

这就是 Yada^[9]所提出的自然稀疏 3/2 法则。因此本文所推导的自疏规律模型包含了自然稀疏的 3/2 法则, 3/2 法则仅为它的一个特例。

4 讨论

关于植物种群所特有的自疏现象引起了生态学家和林业工作者的极大兴趣,并进行了大量的理论研究。最突出的成果就是反映同龄纯林存活密度和平均个体重量之间关系的 3/2 自疏法则,这是植物种群生态学中已颇为成熟的理论。本文针对前人推导新的植物种群自然稀疏规律模型时生长过程用 Logistic 曲线的缺陷,根据植物种群生长的密度理论和若干假设,在以往理论法则基础上,推导出一种植物

种群自疏规律模型:

$$N = \exp(a \ln^2 B + b \ln B + C)。(18)$$

式中 N 和 B 分别为种群密度和植物种群平均重量或平均胸高断面面积。

对模型的性质和意义作了讨论,发现模型所表达的植物生长过程是 $3/2$ 法则的拓广, $3/2$ 法则仅为它的一个特例。如果我们接受这样的观点“ $3/2$ 法则是目前描述植物种内密度相关调节(regulation)的一个最有力的(robust)和具有广泛应用价值的理论模型^[20]”,公式(18)与公式(13)哪一个更为人们所接受是不难辨别的。将所推导的自疏模型研究油松天然异龄林种群密度变化规律,其模型为:

$$N = \exp(0.0311851 \ln^2 G - 1.148911 \ln G + 12.709490)。$$

式中 G 为平均胸高断面面积($\text{cm}^2/\text{株}$); N 为种群密度($\text{株}/\text{hm}^2$)。模型复相关系数 $R = 0.95$,说明模型拟合效果较好。

自疏现象的研究和植物种群密度变化规律的阐明,对于植物群落的管理具有理论和实际上的重要意义。尤其在林业经营实践上,它可以指导选择抚育时间,确定抚育次数和抚育标准。本文给出的数学模型则是重要的依据之一。

参 考 文 献

- 1 只木良也. 竞争密度效果と基なごた 幹材积收获预测. 林试研报, 1963, **154**: 1 ~ 19
- 2 Yada K, Kira T, Qgawa H *et al.* Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J Biol Osaka City Univ*, 1963, **14**: 107 ~ 129
- 3 Happer J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977.
- 4 Hutchings M L. Ecology's law in search of a theory. *New Scientist*, 1983, **98**: 765 ~ 767
- 5 White J. Demographic factors in populations of plants. In: Solbrig O T ed. Demography and Evolution in Plant Population. Oxford: Blackwell, 1980. 21 ~ 48
- 6 李凤日. 林分密度研究评述——关于 $3/2$ 乘则理论. 林业科学研究, 1993, **8**(1): 25 ~ 32
- 7 唐守正. 同龄纯林自然稀疏规律的研究. 林业科学, 1993, **29**(3): 234 ~ 241
- 8 方精云. 一种描述植物种群自然稀疏过程的经验模型. 林业科学, 1995, **31**(3): 247 ~ 253
- 9 Hozumi K. Ecological and methematical considerations on self-thinning in ever-aged pure stands. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning. *Bot Mag*, 1977, **90**: 165 ~ 179
- 10 Hozumi K. Ecological and methematical considerations on self-thinning in ever-aged pure stands. Effect of the linear growth factor on self-thinning. *Bot Mag*, 1983, **96**: 171 ~ 191
- 11 John P, Mctague. Stand and tree dynamics of uneven-aged ponderosa pine. *For Sci*, 1994, **40**(2): 289 ~ 302
- 12 Silvertown J W. Introduction of Plant Population Ecology. London and New York: Longman, 1982.
- 13 伊藤嘉昭(郇祥光译). 动物生态学, 上卷. 北京: 科学出版社, 1982. 80 ~ 82
- 14 张大勇, 赵松龄. 森林自疏过程中密度变化规律的研究. 林业科学, 1985, **21**(4): 369 ~ 374
- 15 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980.
- 16 方精云, 刘国华, 张舒寰. 分布区西缘油松种群的生长特征. 植物生态学与地植物学学报, 1993, **17**(4): 305 ~ 316
- 17 陈章和, 张宏达, 王伯荪等. 广东黑石顶常绿阔叶林生物量及其分配的研究. 植物生态学与地植物学学报, 1993, **17**(4): 289 ~ 298
- 18 吴承祯, 洪伟. 用遗传算法改进约束条件下造林规划设计的研究. 林业科学, 1997, **33**(2): 133 ~ 141
- 19 安藤贵. 同龄单纯林の 密度管理に 关する 生态学的研究. 林试研报, 1968, **210**: 1 ~ 152
- 20 Pitelka L F. Application of the- $3/2$ power law to clonal herbs. *Amer Nat*, 1984, **123**: 442 ~ 449

STUDY ON MODEL OF SELF-THINNING LAW OF *PINUS TABULAEFORMIS* POPULATION

Wu Chengzhen Hong Wei

(Resources and Environment Department of Fujian Forestry College Nanping 353001)

Abstract Based on the density theory of plant growth and related biological hypothesis, a new model of self-thinning law of plant population was proposed, i. e. $N = \exp(a \ln^2 B + b \ln B + c)$, where N and B is population density and weight mean plant or mean basal area at DBH and a, b and c are parameters. It was proved that the model fitted observed data very well from *Pinus tabulaeformis* population, and which was very simple. Therefor, the model is a satisfactory expression of self-thinning law of plant population.

Key words Self-thinning law, *Pinus tabulaeformis*, Model

作者须知

为了保证本学报稿件的质量, 现将向《武汉植物学研究》投稿中的图片、插图绘制, 磁盘文件的制备以及参考文献著录方法提出具体要求。

1 图片、插图绘制的要求

图片务必排列紧凑、整齐, 图与实物比例请用线段比例尺于图中标注, 或在图下说明, 以便制版时缩放自如。图版按 18 cm × 14 cm 版心拼贴。

插图中的照片图反差要大, 墨线图需要用硫酸纸或高级白纸黑墨清绘, 线条粗细均匀, 且墨色要深、浓。图中文字和数字用激光打印的字剪贴, 且要牢固。

2 磁盘文件的要求

可排版的计算机软件仅限北大方正排版的软件。

WPS 排版的结果(*. WPS), 仅当其转换为不含排版命令的*. TXT 文件后, 方可用。

其他处理软件(如 Word, Winwords 等)排版后生成的文件(如*. DOC), 只要已转换成在 DOS 下用 type 命令在屏幕可显示中英文内容的文本文件(如*. TXT), 即可收用, 但它的图不能保留。

无论何种磁盘文件, 均仅供参考, 以打印稿件为准。

(下转 64 页)