

格氏栲种群调节模型的研究

刘金福 洪伟

(福建林学院资源与环境系, 南平 353001)

李茂瑾

(福建永春碧卿国有林场, 永春 362606)

摘要 在前人对植物种群自然稀疏过程的研究基础上, 结合自适应通用增长模型, 推导出一种能描述密度变化全过程的理论模型; $\ln N = a \ln^2 S + b \ln S + c$, 其中 N 和 S 分别为种群密度和单株基面积, a 、 b 、 c 为参数。该模型所表达的植物生长过程是一种 Gompertz 曲线, 进而提出应用于格氏栲种群不同立地条件下不同发育阶段的密度效应模型: $N = \exp(0.0462994 H^{-0.00299305} \ln^2 S - 1.221487 H^{-0.01501599} \ln S + 6.253176 H^{0.189134})$, 经用格氏栲种群密度资料验证, 拟合结果理想, 具有良好使用价值, 为格氏栲林经营活动提供科学依据。

关键词 格氏栲; 自疏模型

中图分类号 Q948.15

A STUDY ON REGULATIVE MODEL OF CASTANOPSIS KAWAKAMII POPULATION

Liu Jinfu Hong Wei

(Resources & Environment Dept. Fujian College of Forestry, Nanping 353001)

Li Maojin

(Biqing Forest Farm of Yongchun, Yongchun 362606)

Abstract Based on the study of natural thinning process in plant populations being described by predecessors, the authors induced a theoretical model describing the whole density change process combined with self-adaptive and general model (SGM), i.e. $\ln N = a \ln^2 S + b \ln S + c$, where N and S represent population density and mean basal area per plant, and a , b and c are parameters. It was found that the growth process of plants shown in the model is a kind of the Gompertz Curve. Meantime, the authors proposed a tree density effect model in the stand that can be used in different site conditions and growth stages. The model is described as $N = \exp(0.0462994 H^{-0.00299305} \ln^2 S - 1.221487 H^{-0.01501599} \ln S + 6.253176 H^{0.189134})$, which is very well proved by observed data from *Castanopsis kawakamii* population density, and which is very useful in practice and will provide a scientific basis for forest management.

Key words *Castanopsis kawakamii*; Self-thinning model

福建省自然科学基金资助项目

1997-11-24 收稿; 1998-05-07 修回

格氏栲 (*Castanopsis kawakamii* Hayata), 也称青钩栲、吊皮锥, 属国家二级保护植物, 为亚热带珍贵稀有树种之一, 也是南方林区营造阔叶混交林的树种之一^[1]。其自然分布范围较为狭窄, 仅在福建、江西、广东、广西和台湾等地区分布。福建三明小湖、瓦坑一带几万亩几乎呈纯林状态的格氏栲林是较为罕见的天然群落^[2,3]。

种群自我调节是一个多因素的复杂过程, 其主要特点是通过对种群的出生、死亡和生长等过程的控制, 使种群的数量维持在生境可以容纳的最大水平上。尽管影响种群动态的因素可分为密度制约因素与非密度制约因素两大类, 但在植物中, 尤其多年生木本植物中, 主要是密度制约起着种群调节和控制作用^[4], 这种调控的过程反映了种群对群落结构及相应环境条件的适应和利用方式, 主要表现为植物种群拥挤效应^[4]。本文主要是考察格氏栲种群依据密度自我调节的过程和机制, 揭示格氏栲种群不同疏阶段中的密度变化规律, 对格氏栲种群经营管理具有重要的理论与实践意义。

1 调查区自然概况

格氏栲自然保护区位于三明市西南方, 面积近 700 hm², 该地区处于北纬 26°7′-26°10′、东经 117°24′-117°27′, 属福建武夷山东伸支脉地带, 其东南方为戴云山脉, 海拔 200-500 m。多地形雨, 年均温度为 19.4℃, 极端最低温为 -5.5℃, 最高温为 40℃, 大于 10℃ 年积温为 6215℃; 年平均降雨量 1500 mm, 3-8 月降雨量为全年的 75%, 大于 0.1 mm 的年降雨日数 163.3 d; 年平均相对湿度 79%; 年平均风速 1.6 m s⁻¹; 四季分明, 冬短夏长、光照充足、无霜期长, 春夏季温热多雨, 秋冬稍干旱, 表现出温热湿润的亚热带气候的特色, 有利于植物生长, 对岩石风化、土壤淋溶作用和富铝化作用也较为有利。土壤类型主要为暗红壤, 其次为紫色土, 土层比较厚, 多数达 1.0-1.5 m, 土层腐殖质丰富, 水肥条件均较好。在亚热带气候条件影响下, 植物种类丰富, 群落类型多样, 林冠层呈波浪状, 郁闭度多达 0.8 左右, 林木树干通直, 树皮有一定的剥裂, 林相整齐, 呈黄绿色, 整个群落浓郁苍翠, 形成中亚热带常绿阔叶林所特有的外貌特征^[3,5,6]。

2 研究方法

2.1 调查方法

选择福建三明格氏栲自然保护区内生长在海拔 200-500 m 的格氏栲天然林的较纯林及混交林等不同生境条件, 在生长发育正常的林分中依次在代表性地段设置 18 块样地, 面积共为 10400 m², 对每块样地进行每木检尺, 按 100 m² 选择一株格氏栲优势木, 记录样地所有个体的种名、树高、胸径、冠幅、枝下高(起测径阶 > 4 cm) 和各树种的调查密度、盖度。各样地中的格氏栲种群分布情况如表 1。

2.2 拥挤效应模型的推导

前人研究种群增长模式 (Verhulst, 1838、Smith, 1963、Gompertz, 1972、崔-Lawson, 1982、张大勇等, 1985), 均反映种群的实际增长受到环境阻力的限制, 这种阻力包括多种限制种群增长必需条件的因素, 如有限的资源和空间以及种内个体增加造成的种内竞争加剧, 导

表1 18块样地的格氏栲种群分布情况

Table 1 The distribution of *Castanopsis kawakamii* in the 18 quadrats

样地 Quadrats	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
D	150	150	167	150	300	167	117	100	160	113	200	222	167	238	280	280	329	100
H	21.83	23.48	20.84	24.60	25.65	21.00	19.10	18.90	18.20	20.67	22.27	21.73	22.20	22.60	21.73	21.83	22.67	22.00
BA	1332	2425	945	2543	938	957	1696	1574	920	2774	1355	516	996	1137	869	1114	627	996

D = 密度 (株 hm^{-2}), Density (plant hm^{-2}); H = 优势木平均高, Mean height of dominant trees (m); BA = 林分平均基面积, Mean basal area ($\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$)

致种群增长率下降, 即为拥挤效应, 其大致规律是随着密度的增加, 种群中单株的生长量减少。人们通过大量的试验观察, 对种群密度的变化规律提出了密度变化的理论或经验表达式: Farr 在 19 世纪采用 $Y=ad^b$ 来表现人口死亡率与密度之间的关系; 美国 Rieneke L. H. (1933) 首先提出林分密度竞争效应的乘幂式 $N=KD^a$, N 为每英亩株数, D 为平均直径, a、K 为因树种而变的常数, 他认为在充分密集的林分中每英亩株数是林分平均胸径的函数, 与地位级和年龄无关, 许多不同树种 a 都接近 -1.655; 日本的吉良龙天 (Yoda, 1953) 发现了草本植物密度与生长之间存在的关系:

$$V=KN^a \quad (1)$$

V 为平均个体重量, N 为单位面积密度。(1) 式须在林分疏密度相同时, 才有意义; 在研究自疏过程中, Silvertown J. W. (1982) 也同样提出这种模型; 对优势木高 (H) 相同的一系列林分, 有人提出:

$$V=A-BN \quad (2)$$

为了研究林分的生长而变化的规律, 引入用优势木高 (H) 表示林分类型参数值, 这样得到:

$$V=a_{11}H^{b11}-a_{12}H^{b12}N \quad (3)$$

安腾贵 (1968) 在考虑林分生长过程中, 不断分化出来的生长落后的被压木因光照和营养不足, 最后导致自然枯死, 于是提出 $V=aN^l-b$ 。前人的研究较多应用 (1) 式来研究森林自疏和密度效应规律, 尹泰龙 (1978)、刘景芳 (1983)、David A. Petter (1984)、O' Heill 和 Deaugelies (1981)、赵学农 (1991) 等均采用 (1) 式, 但采用 (1)、(2)、(3) 式反映林分的密度效应均存在缺陷: (1) 式基本上须在相同立地条件和相同林分生长阶段里才能使用这些模型, 使模型应用受到限制; (2) 式无法从多个因子范围来研究它们之间共同作用的效应规律等, 由此陈辉^[7] 提出模型:

$$V=aN^{\beta 1} \cdot H^{\beta 2} \quad (4)$$

V 为单株材积, N 为单位面积株数, H 为林分优势木高度, a、 $\beta 1$ 、 $\beta 2$ 为参数, 但也未能与种群生长连结。方精云^[8]、吴承祯^[1] 均根据生长的密度理论和若干假设基础上提出各自种群自疏模型表达式。吴承祯是以假设任一时期的种群密度 (N) 的变化都遵从下列规律^[9]:

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = a_0 + a_1 t \quad \text{积分得: } N = N_0 \times \text{Exp}(a_0 t + a_1 t^2) \quad (5)$$

1) 吴承祯. 杉木人工用材林优化经营技术研究. 硕士学位论文, 1996

式中 N_0 为初期密度, a_0 、 a_1 为常数, t 为时间。(5) 式结合张大勇等^[10] 提出用来描述种群生长过程的逻辑斯谛增长曲线即得:

$$\frac{dB}{dt} = rB[1 - (B/k)^\theta] \quad (6)$$

$B(t)$ 为 t 时刻的种群生物量, r 为内禀增长率, k 为环境容纳量, θ 为参数。

为此, 本文将采用 (6) 式的改进模式即格氏栲种群自适应通用增长过程曲线^[11]:

$$\frac{dS}{dt} = rS(1 - \frac{S^\theta}{k^\varphi}) \quad (7)$$

$S(t)$ 为 t 时刻种群基面积, r 为内禀增长率, k 为环境容纳量, θ 、 φ 为参数。比较 (6) 式和 (7) 式, (6) 式只是 (7) 式当 $\theta = \varphi$ 的特例, 即 (7) 式包含 (6) 式, 同时也包含逻辑斯谛方程 (1838)、Smith 模型 (1963)、Gompertz 模型 (1972) 和崔-Lawson 模型 (1982), 可见 (7) 式为种群基面积变化的一个理想的数学描述式^[11], 其转化形式:

$$\frac{1}{S} \cdot \frac{dS}{dt} = r(1 - S^\theta/K^\varphi) \quad (\varphi \ln K > \theta \ln S) \quad (8)$$

$$\text{或 } S = (\frac{K^\varphi}{1 + ce^{-at}})^{1/\theta} \quad (9)$$

其中 $c = (K^\theta/S_0^\theta) - 1$, $a = r\theta$, S 为基面积, K 为 S 的上限值, S_0 为 $t=0$ 时初期值。

现以 (5) 式为假设前提, 植物的生长过程满足 (7) 式来进行推导。由 (9) 式可以得到:

$$t = \frac{1}{\alpha} \ln c - \frac{1}{\alpha} \ln(\frac{K^\varphi}{S^\theta} - 1) \quad (10)$$

将 (9) 式中 c 代入 (10) 式得:

$$t = \frac{1}{r\theta} (\ln \frac{S^\theta}{S_0^\theta} + \ln \frac{K^\varphi - S_0^\theta}{K^\varphi - S^\theta}) \quad (11)$$

因为 K 是 S 的上限值, 且 K^φ 一定恒大于 S^θ 、 S_0^θ 。(11) 式可近似地写成:

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{S}{S_0} + \varepsilon_1 \quad (12)$$

其中 ε_1 视为计算值与真实值之差。将 (12) 式代入 (5) 式, 得到:

$$\frac{N}{N_0} = \exp[\frac{a_0}{r} \ln \frac{S}{S_0} + \frac{a_1}{r^2} \ln^2 \frac{S}{S_0} + \varepsilon_2] \quad (13)$$

(ε_2 为计算值与真实值之差), 将 (13) 式两边取对数得:

$$\ln N = a \ln^2 S + b \ln S + c \quad (14)$$

式中: $a = a_1/r^2$ 、 $b = a_0/r - (2a_1/r^2) \ln S_0$ 、 $c = \varepsilon_2 + (a_1/r^2) \ln^2 S_0 - (a_0/r) \ln S_0 + \ln N_0$, 即 a 、 b 、 c 为待定参数; N 为单位面积株数; S 为林分平均基面积; S_0 、 N_0 从已知或通过调查试验而获得, 即 (14) 式为本文研究分析格氏栲种群的自我调节规律模式。

2.3 效应模型的意义

Yada 提出的自然稀疏 3/2 法则, 是模式 (14) 的特例, 模式 (14) 中的参数 a 、 b 、 c 与 $S = kN^d$

中 d 有关系, 这里 S 、 N 分别为达到最多密度线 (full-density curve) 时种群平均植株基面积与种群密度^[8], k 、 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:

$$\frac{d \ln S}{d \ln N} = -d \quad (15)$$

将 (14) 式微分得: $\frac{d \ln N}{d \ln S} = 2a \ln S + b$ (16)

(15) 式和 (16) 式得到: $2a \ln S + b + 1/d = 0$ (17)

即 a 、 b 与最多密度线的斜率 d 之间的关系, 在 (14) 式中, 当 $a=0$ 时, 得: $\ln N = b \ln S + c$, 导出 $\ln S = -b' \ln N + \ln c' = \ln(N^{-b'} \cdot c')$, 即 $S = c' \cdot N^{-b'} = kN^{-d}$, 为 Yada 所提出的自然稀疏 $3/2$ 法则。

将 (14) 式经转化变为下式: $S = K \cdot \exp[(\alpha \ln N - \beta(N_0))^{1/2}]$ (18)

式中: $K = \exp(\gamma)$ 、 α 、 $\beta(N_0)$ 为参数, 即植物自疏过程中, 平均植株基面积 (S) 与种群密度 (N) 的函数关系。由于 N 与 t 的关系可采用 $N \propto \exp(f(t))^{[12]}$ 表示, (18) 式实际上是生长生物学上常用的 Gompertz 生长方程式的一种变形, 即包含在 (15) 式中的植物生长过程的一种 Gompertz 生长曲线, 其式不仅与时间有关, 且与初始密度有关; 同时, 在生长后期, 植物的生长仅与时间有关。可见, (18) 式均体现上述种群生长的特点, 说明模式 (14) 的密度效应模型应用范围的广泛性、合理性。

3 结果与分析

将调查所得的全部样地资料, 按照密度级计算各级的平均单株基面积共有 18 组资料, 将这些资料代入 (9) 式, 即得拟合结果。

$$\ln N = 10.9831 - 1.1245 \ln S + 0.0435 \ln^2 S \quad (19)$$

$(r = 0.6667)$

式中: N 为格氏栲林分每公顷株数, S 为林分平均单株基面积。将 (19) 式改写为:

$$S = \exp[12.925287 - SQR(-0.6465592 + 0.172 \ln N)/0.174] \quad (20)$$

这里 $100 \leq N \leq 329$, 即为单位面积株数决定种群单株平均基面积的关系式。该式表明, 随着单位面积株数增大, 种群单株平均基面积逐步减小, 较符合 $-3/2$ 自疏定律的植物减小。格氏栲林是由多种优势种组成, 各树种的生态位不同, 种内竞争强度小于单种种群的种内竞争, 且受到不同环境、不同年龄的群落的影响, 格氏栲生长状况差异较大, 即使种群密度一致, 反映格氏栲种群单株平均基面积增长也有差异 (从实际调查资料看出)。因此 (14) 式单纯来研究整个格氏栲林各林分类型显然不适宜, (19) 式拟合结果就发现这种现象。由推导可知, 对优势木平均高 (H) 相同的一系列林分中的密度效应规律采用 (14) 式加以描述是比较理想的。为了研究林分的生长, 随立地的变化而变化的规律, 须引入用优势木平均高 (H) 表示林分类型参数值, 这样可包含不同的海拔、土壤条件、气候条件、坡向等所有生境来研究格氏栲林密度调节。

(14) 式引入优势木平均高的参数形式: $a = a_1 H^{b_1}$, $b = a_2 H^{b_2}$, $c = a_3 H^{b_3}$, 得到:

$$N = \exp(a_1 H^{b_1} \ln^2 S + a_2 H^{b_2} \ln S + a_3 H^{b_3}) \quad (21)$$

即满足密度效应规律 (14) 式在不同立地条件不同发育阶段的研究要求。

(21) 式方程为非线性方程, 一般往往采用麦夸方法拟合, 但麦夸方法复杂, 计算量大且繁

琐,同时对初值选取的依赖性大。本文采用改进单纯形最优拟合方法,其方法是假定(21)式中 b_1 、 b_2 、 b_3 三参数的值为0,即为(14)式,对所有样地材料进行平均木单株胸高断面积与林分单位面积株关系的拟合得到(19)式,以(19)式为(21)式初始模式,利用改进单纯形优化法^[7]对(21)式六个参数进行计算机优化得最优回归模型最优解,即格氏栲种群密度效应模型:

$$N = \exp(0.0462994H^{-0.00299305} \ln^2 S - 1.221487H^{-0.01501599} \ln S + 6.253176H^{0.189134}) \quad (22)$$

复相关系数 $r=0.8263$,总离差平方和 $L_{\text{总}}=77521.77$,剩余离差平方和 $Q=24589.82$,进行残差分析,求得 $F=0.0576 < F_{0.05}(2, 16)=3.63$,可见模型(22)拟合效果显著。

4 小结

格氏栲种群为异龄种群,每个个体在种群内的地位和作用不同,对资源环境的要求也不相同。在相同资源条件下,生活力强、遗传性强的个体尽可能占据林冠层,获取尽可能多的资源(如光照),并控制其它个体对资源的获取,成为支配者;年龄小或生长弱小、遗传性差的个体,因竞争能力远不及较大的植株,只能占据剩余空间和依靠剩余资源生存,处于林冠下层,生长发育受到抑制,存活率和繁殖率下降,逐步被淘汰。生活力强、处于林冠层的高大个体,生长发育更加旺盛,进一步抑制林分个体的生长,使整个种群的密度下降,平均植株断面积上升。

不同生境条件,种群的环境容纳量产生差异,即生境的差异使种群调节控制的强度表现不同,生境差时,调节控制的强度高,调控灵敏性强;生境好时,调节控制强度较低,调控灵敏性弱。

依据植物生长的密度理论和有关生物学假设,推导了一种与格氏栲种群自适应通用增长过程有关的密度效应模型(14)式,该式所表达的植物生长过程是一种 Gompertz 曲线。

模式(22)结合林分类型即优势木平均高,明显反映出生境对种群调控能力的影响,同时能在不同的立地条件生长发育阶段下进行研究,从而克服前人其他模型的考虑因素单一性和应用范围有限等局限性,特别 Yada 提出二分之三法则模型,要求在同一立地条件、满足接近于饱和和密度状态下研究种群调节的局限性,显示(22)模式更确切,更能合理反映不同立地条件的格氏栲种群调节,为格氏栲林分进行定量抚育间伐奠定了理论基础。

考虑模式(22)是非线性模型,对于格氏栲生产弹性分析、边际产量分析有待于进一步研究讨论。

参考文献

- 1 国家环境保护局,中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危保护植物名录,第一册. 北京:科学出版社,1987,68
- 2 中国植被编委会. 中国植被. 北京:科学出版社,1983,144-159,394,867-870
- 3 林鹏,丘喜昭. 福建三明瓦坑的赤枝栲林. 植物生态学报,1986,10(4):241-253
- 4 江洪. 云杉种群生态学. 北京:中国林业出版社,1992,51-92
- 5 章浩白. 福建森林. 北京:中国林业出版社,1993,107-116
- 6 樊后保. 福建三明格氏栲群落的结构特征. 福建林学院学报,1996,16(1):14-19
- 7 洪伟,林思祖. 计量林学研究. 成都:电子科技大学出版社,1993,247-251,328-333
- 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 John P M, William F S. Stand and tree dynamics of uneven-aged ponderosa pine. For Sci, 1994, 40(2):289-302
- 10 张大勇,赵松岭. 森林自疏过程中密度变化规律的研究. 林业科学,1985,21(4):369-373
- 11 刘金福,洪伟,李家和等. 格氏栲种群生态学 III. 格氏栲种群优势度增长动态规律研究. 应用生态学报,1998,9(5):453-457
- 12 Happer J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977