

马尾松人工林种群自然稀疏模型的研究

江希钊 王素萍 杨锦昌

(福建农林大学林学院, 福建 南平 353001)

摘要: 在福建北部丘陵山区生长发育正常的各种类型的马尾松人工林中, 设置固定样地, 测算胸径、株高、优势高、株数、蓄积量、年龄等数据, 以植物种群生物量增长模型 $\frac{dB}{dt} = rB [1 - (B/K)^n]$ 和 3/2 自疏法则为理论依据, 推导出森林自然稀疏过程密度变化规律的模型: $N = \{ [A(1+ce^{-rt})]^n - [A(1+ce^{-rt_0})]^n + N_0^n \}^{-\frac{1}{n}}$, 该模型适用于描述各种密度林分的自然稀疏规律。经用闽北马尾松人工林固定样地资料验证, 证明此模型能很好地拟合实际的密度观察资料, 显示了较高的准确性和较大的适用性, 有良好的使用价值。

关键词: 马尾松; 人工林; 自然稀疏模型

中图分类号: Q948.121

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)04-0295-06

SELF-THINNING MODEL IN PLANTATION OF *PINUS MASSONIANA* LAMB.

JIANG Xi-dian WANG Su-ping YANG Jing-chang

(Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Nanping 353001, China)

Abstract: Data for breast height diameter, stand height, number of individuals, standing biomass, plant age were measured from 256 temporary plots and 24 permanent undisturbed plots of *Pinus massoniana* plantations on hilly land of north Fujian. Each plot covered an area of 0.06~0.08 hm². Permanent plots were investigated for five times in the study. The original stand density was 3 000~4 500 trees aged from 8 to 34 with site index of 16 m. Self-thinning model was based on the model for biomass of population growth, ie. $\frac{dB}{dt} = rB [1 - (B/K)^n]$, and by law of 3/2 self-thinning, from which the following model was deduced: $N = \{ [A(1+ce^{-rt})]^n - [A(1+ce^{-rt_0})]^n + N_0^n \}^{-\frac{1}{n}}$. This model can well imitate the actual population density observed, suggesting that it is a more accurate and applicable model.

Key words: *Pinus massoniana*; Plantation; Self-thinning model

自然稀疏现象是植物种群生态的一大特征, 是植物种内竞争反馈调节的结果。许多研究者采用模型技术来描述植物种群的自然稀疏规律, 提出了一些描述密度变化过程的理论模型^[1-4]。张大勇^[5]根据“3/2 自疏法则”和植物种群生物量增长模式, 提出了森林自疏过程中种群密度变化规律的

收稿日期: 2000-11-28

基金项目: 福建省自然科学基金资助项目(B0010019)、福建省教育厅科学基金资助项目

模型,较好地描述了环境容量的最大生物量负荷。但是,它只适用于描述最大密度林分在自疏过程的密度动态,无法对未达到最大密度的一般林分在自疏过程中密度的变化规律作出恰当的解释,因此,实际应用中存在局限性。本文在张大勇^[1]提出的森林种群自疏过程密度变化模型的基础上,对其作了进一步的改进,提出了一个新的可以描述一般密度的林分(包括最大密度的林分)自然稀疏模型。实际资料验证表明该模型能很好地反映森林在不同自疏阶段的密度变化规律。

1 研究区概况

研究区地处福建北部,属于闽北丘陵山区,一般海拔在 500-1 000 m。该区气候属于亚热带气候区域,气候温暖,雨量充沛,湿度大,阴天多,年平均气温 14-19℃,极端最高气温 39.7℃,在高海拔处的极端最低温度-11.5℃,年平均降水量在 1 500-1 900 mm,雨量分布不均,最大在 7-8 月,最小在 1-2 月,年蒸发量 1 200-1 500 mm,相对湿度为 80%-85%。土壤主要为发育在花岗岩、砂岩、片麻岩、页岩等成土母岩上的红壤、黄红壤,土层深厚,质地为轻壤至中粘壤,A+AB 层大部分大于 25 cm,土壤肥沃。典型森林植被为阔叶林,主要建群种为米槠(*Castanopsis carlesii*)、栲树(*C. fargesii*)、甜槠(*C. eyrei*)、苦槠(*C. sclerophylla*)等树种,主要人工植被为温暖湿润性针叶林,群落组成主要有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)等。

2 研究方法

2.1 资料收集

在闽北地区生长发育正常的马尾松人工林各类型林分中设置 265 块临时样地和 24 块固定样地,按常规方法测算样地的平均胸径、平均高、优势高、株数、蓄积量、年龄等各项测树因子,每块样地面积 0.06-0.08 hm²。固定样地取自未经间伐和人为干扰或未遭受自然灾害的自然生长的林分,观察 5 次,初始密度 3 000-4 500 株 hm⁻²,年龄 8-34 年,地位指数 16 m。

2.2 模型的构建

植物种群在不同的生长阶段可有不同的数量,但生物量积累随时间的变化是和单株个体重量的积累紧密相关的,其增长曲线为 S 型^[2]。对于这种 S 型的植物种群增长曲线,张大勇提出用下式描述:

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

式中: B 为种群生物量, t 为时间, r 为增长率, θ 为一常数, K 表示环境容纳量。(1)式建议种群的最大增长率在 $K/(1+\theta)^{1/\theta}$ 处达到,即如果 $\theta > 1$,那么在 K/2 之后,反之在 K/2 之前。因此,(1)式实际上包括了著名的逻辑斯谛方程,可认为是种群生长量变化的一个较好的数学描述式。而种群生物量与植株存活密度之间有如下关系^[3]:

$$W = \alpha N^{-\beta} \quad (2)$$

$$\text{或 } B = \alpha N^{-\beta+1} \quad (3)$$

式中: W 为平均个体重量, N 为种群存活密度, α 、 β 为常数, $B = WN$ 。由于 β 近似等于 3/2,故把

(2)式称为3/2自疏法则,它描述了植物种群在自然稀疏过程中所能承受的最大密度。因此,又称(2)式或(3)式为最大密度线。在最大密度线上,要描述种群在自然稀疏过程中的密度随时间的变化规律,只要将(1)、(3)两式联立,就可得出下式:

$$\frac{dN}{dt} = -r'N \left[1 - \left(\frac{A}{N} \right)^d \right] \quad (4)$$

其中: $r' = \frac{r}{\beta-1}$, $A = \left(\frac{\alpha}{K} \right)^{\frac{1}{\beta-1}}$, $d = (\beta-1)\theta$ 。对(4)进行求解运算得出:

$$N = A(1 + ce^{-ft})^{\frac{1}{b}} \quad (5)$$

式中: $c = \frac{A}{N_0^{\frac{1}{b}}} - 1$, $b = \frac{1}{d}$, $f = r'd$ 。 N_0 为 $t=0$ 时 N 的初期值, c 为积分常量。即为张大勇提出的自然稀

疏模型。由于该模型是以3/2自疏法则为依据推导而出,故适用于描述最大密度的林分在自然稀疏过程中密度的变化规律,对于未达最大密度的一般林分则不适用。由于在现实林分中,大量的未达最大密度的一般林分,因此,研究一般林分自疏过程的密度变化规律更具有普遍性,对指导林分密度管理和模拟林分的生长动态有重要作用。

为描述一般林分的自然稀疏规律,首先对(5)式取微分:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = - \frac{b f c e^{-ft}}{1 + c e^{-ft}} \quad (6)$$

(6)式描述了最大密度的林分在自然稀疏过程中,株数减少的相对速率与年龄的关系。对于未达最大密度的一般林分,各年龄株数减少的相对速率除与年龄有关外,还取决于现实林分的密度,其变化规律是在(6)式最大密度林分株数减少的相对速率的基础上,乘以一个以现实林分密度为自变

$$\text{量的修正函数,即 } \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = - \frac{b f c e^{-ft}}{1 + c e^{-ft}} \times f(N) \quad (7)$$

修正函数 $f(N)$ 是密度 N 的函数,在同样年龄时,密度越大,自然稀疏越快,所以 $f(N)$ 是 N 的增函数,当 $N=N_{\max}$ 时,现实林分成为最大密度的林分,这时(7)式应等于(6)式。不妨假设 $f(N) = (N/N_{\max})^p$, 它表示现实林分接近最大密度的程度。当某一年龄的最大密度 N_{\max} 由(5)式确定时,(7)式可写成:

$$\frac{dN}{N dt} = - \frac{b f c e^{-ft}}{1 + c e^{-ft}} \times \left[\frac{N}{A(1 + c e^{-ft})^{\frac{1}{b}}} \right]^p \quad (8)$$

此式即为一般林分的自然稀疏方程式,它描述了一般林分包括最大密度林分在自然稀疏过程中,林分株数减少的相对速率与年龄之间的关系,其中 p 是与树种有关的常数,可称为自稀疏指数,作为特例,对于最大密度的林分, $N=N_{\max}$, 即 $N/[A(1 + c e^{-ft})^{\frac{1}{b}}] = 1$, 此时(8)式变为(6)式。

解微分方程(8)式,可得:

$$-\frac{1}{p} N^p = -\frac{1}{p} A^p (1 + c e^{-ft})^{-bp} + \delta \quad (9)$$

其中 δ 是由初始条件确定的积分常数,当 $t=t_0$, $N=N_0$ 时

$$\delta = \frac{1}{p} A^p (1 + c e^{-ft_0})^{-bp} - \frac{1}{p} N_0^p \quad (10)$$

将其代入(9)式,得:

$$-\frac{1}{p}N^n = -\frac{1}{p}A^{-p}(1+ce^{-f})^{-bp} + \frac{1}{p}A^{-p}(1+ce^{-f})^{-bp} - \frac{1}{p}N_0^n \quad (11)$$

整理后为:

$$N = \{ [A(1+ce^{-f})^{-b}]^n - [A(1+ce^{-f})^{-b}]^n + N_0^n \}^{\frac{1}{n}} \quad (12)$$

(12)式即为本文所提出的一般林分自然稀疏过程密度变化的模型,它描述了某一生境下一般林分在自然生长过程中,随年龄增加存活株数不断减少的变化规律。

2.3 参数估计

在(12)式中,需要估计的参数共有 5 个,由于 A、c、f、b 反映的是最大密度林分在自然稀疏过程中存活株数随年龄变化的参数。因此,应与自稀疏指数 p 分开估计。

对于 A、c、f、b 这四个参数的估计,所用材料最好采用同类型林分在自然生长过程中,已连续发生大量自然稀疏时所观察到的各年龄存活株数。如果缺乏这些材料,则可采用空间序列来代替时间序列的方法,即选取同一生境在不同地段上不同年龄已发生大量自然稀疏的高密度林分,组成种群自然稀疏过程密度变化的时间序列,按(5)式进行估计。

自稀疏指数 p 的估计应采用固定样地的两次观察资料,若一个样地经过多次复测,可以把相邻两次的观测值作为一对复测资料,组成 n 对样本。

$$(t_i, N_i, t_i, N_i) \quad (i=1, 2, \dots, n)$$

其中 t_i, N_i 表示第 i 样地初测年龄和单位面积上的株数, t_i, N_i 表示第 i 样地复测年龄和单位面积上的株数,以残差平方和 Q 最小,即 $Q = \sum_{i=1}^n (N_i - \hat{N}_i)^2 = \min$ 为目标函数,按(12)式迭代求解自稀疏指数 p 值,迭代求解的方法有多种,一种简便实用的方法是黄金分割法,在给定的区间内,迭代求其最优的 p 值。

3 实例验证

现用闽北地区的马尾松人工林样地资料对本文提出的自然稀疏模型(12)式进行验证。由于在所收集的材料中,缺乏同一林分在连续发生大量自然稀疏时所观察到的各年龄存活株数的实际高密度试验材料,我们采用空间序列来代替时间序列,即选取 16 m 指数级在不同地段上不同年龄已发生大量自然稀疏的 28 块高密度样地。组成种群自然稀疏过程密度变化的时间序列,应用改进单纯形法对(5)式进行最优拟合,得到最大密度林分的自然稀疏模型:

$$N = 204.6487 (1 + 6.3254e^{-0.03466x})^{1.9961} \quad R^2 = 0.9809 \quad (13)$$

该式描述了马尾松人工林最大密度的林分中单位面积活立木株数与年龄的数量关系,表明随着林分年龄的增加,活立木株数逐渐减小,符合植物种群自然稀疏规律。在此基础上,根据 24 块固定样地的相邻二次密度观察值,应用黄金分割法求解自稀疏指数 p 值为 0.518。由此得到马尾松人工林一般林分的自然稀疏模型:

$$N = \{ [204.6487(1 + 6.3254e^{-0.03466x})^{1.9961}]^{-0.518} - [204.6487(1 + 6.3254e^{-0.03466x})^{1.9961}]^{-0.518} + N_0^{-0.518} \}^{\frac{1}{0.518}} \quad (14)$$

经计算(14)式的相关指数达0.9872,株数剩余标准差为72株 hm^{-2} 。因此,模型拟合效果极显著,可用来模拟一般林分在自然稀疏过程中密度随时间而发生的动态变化规律。

为说明本文所建立的马尾松人工林自然稀疏过程密度变化模型的准确性和优越性,现应用John^[8]、Clutter^[9]、Pienaar^[10]提出的种群自然稀疏模型,分别模拟闽北马尾松人工林种群自然稀疏规律(表1)。由于本文所构造的马尾松人工林自然稀疏模型理论基础扎实,可以客观地反映种群自然稀疏过程的密度变化规律,因此拟合效果明显优于其它模型。

表1 马尾松种群自然稀疏模型拟合对比
Table 1 Comparison of self-thinning models in *Pinus massoniana* community

提出者 Authors	模型 Models	参数 Parameters			相关指数 Correlation index	标准差 Standard deviation
		a_1	a_1	a_2		
John (1994)	$N=N_0 \exp\{-a_1(t-t_0)-a_2(t-t_0)^2\}$	0.03141	0.008054		0.9713	108
Clutter (1980)	$N=[N_0^a + a_1(t-t_0)^a]^{-1/a}$	0.05005	0.1082	0.1091	0.9635	122
Pienaar (1981)	$N=N_0 \exp\{-a_1(t-t_0)^{a_2}\}$	0.004473	1.7097		0.9776	95
Jiang X D et al	(14)式 Formula 14 in this paper				0.9872	72

4 讨论

Yoda 提出的自然稀疏 3/2 法则,描述了发生自然稀疏的种群所能承受的最大密度,又被称为最大密度线。因此,以 3/2 自疏法则和植物种群生物量增长模式为依据推导出的自稀疏模型,适合于描述最大密度的种群在自然稀疏过程中的密度变化规律,对于未达最大密度的种群则不适用,而本文推导的自然稀疏密度变化模型,实际上包括了张大勇提出的模型,即张大勇提出的模型仅是本文模型的一个特例。因此,既可用于描述未达最大密度的一般林分在自然稀疏过程中的密度变化规律,也适用于最大密度的林分,显示了较强的适用性。

利用收集的闽北马尾松人工林种群密度变化资料建立了自然稀疏密度变化模型,相关指数达0.9872,剩余标准差为72株 hm^{-2} ,说明模型拟合效果很好,可在马尾松人工林生长动态模拟中应用。四种不同的活立木株数模型拟合对比表明,本文所提出的植物种群密度变化模型具有更大的优越性和较高准确性,可在其它植物种群自然稀疏机制研究中应用。

现有的自然稀疏模型大多为非线性方程,无法采用线性最小二乘法估计参数,一般多采用麦夸方法拟合^[11]。但麦夸方法复杂,需要求偏导,计算量大而繁琐。本文采用改进单纯形法来实现模型的最优拟合。实例拟合表明,该方法简单易行,有很强的非线性拟合能力,是生态学、生物学及林学领域大量非线性模型的理想拟合方法。

参考文献:

- [1] 方精云.一种描述植物种群自然稀疏过程的经验模型[J].林业科学,1995,31(3):277-282.
- [2] 唐守正.同龄纯林自然稀疏规律的研究[J].林业科学,1993,29(3):234-241.
- [3] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant weight-density

- trajectory during the course of self-thinning [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1977, 90: 165-179.
- [4] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. III. Effect of the linear growth factor on self-thinning and its model [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1983, 96: 171-191.
- [5] 张大勇, 赵松林. 森林自疏过程中密度变化规律的研究 [J]. *林业科学*, 1985, 21(4): 369-374.
- [6] 只木良也. 竞争密度效果な基にした干材积收获予测 [J]. *林试研报*, 1963, 154: 1-19.
- [7] Yoda K, Kira T, Ogawa H, et al. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions [J]. *J Biol Osaka City Univ*, 1963, 14: 107-129.
- [8] John P et al. Stand and tree dynamics of uneven-aged ponderosa pines [J]. *For Sci*, 1994, 40(2): 289-302.
- [9] 克拉特 J L, 弗尔 J C, 布雷斯特 C H, 等. 范济洲, 董乃钧, 于政中, 等译. 用材林经理学一定量方法 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1987, 101-106, 127-130.
- [10] Pienaar L V, Shiver B D. Survival functions for site prepared slash pine plantations in the flatwoods of Georgia and northern Florida [J]. *J App For*, 1981, 5(2): 59-62.
- [11] 中国科学院计算中心概率统计组. 概率统计计算 [M]. 北京: 科学出版社, 1979, 157-174.