

鼎湖山森林优势种群数量动态

王伯荪

(中山大学, 广州)

彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州)

摘 要

本文分析研究了鼎湖山森林群落优势种群的数量动态, 结果表明厚壳桂和黄果厚壳桂的增长曲线是与逻辑斯谛曲线相一致, 椎栗的增长曲线则是一条近似的抛物曲线。拟合组建了种群增长方程(6)、(7)、(8)、(9)、(12), 并论证了可信度及生态意义。

种群生态主要涉及决定种群数量和种群变化过程, 而种群数量无疑是种群生态的核心, 种群数量变化是种群变化的重要表现特征。“研究测量各种重要生物种群特征的更好方法, 是当今生态学研究上很有前途的方向”, 而“准确地测量一、二个特征比粗糙地测量许多特征更有价值”(Odum, 1983)。种群定量研究的理论和方法, 大多来自动物或昆虫或微生物种群生态, 对植物种群来说, 这些理论和方法的可行性大多仍是个未知数。因此, 植物种群生态的定量研究显然具有重要的理论和实践意义。

鼎湖山约位于北纬 $23^{\circ}08'$, 东经 $112^{\circ}35'$, 地处南亚热带, 以厚壳桂群落(*Cryptocarya community*)为代表的南亚热带常绿阔叶林是典型的地带性植被类群(王伯荪、马曼杰, 1982; 王伯荪、彭少麟, 1985; 彭少麟, 王伯荪, 1984, 1985)。厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)以及椎栗(*Castanopsis chinensis*)是组成群落的主要优势种群。本文以它们为对象, 分析了种群的数量动态、拟合、组建了种群的增长模型, 以期深化南亚热带常绿阔叶林的研究。

一、取 样

数据选自1955年至1985年30年间先后共9次的野外样地取样。野外取样均以 10×10 平方米样地为一取样单位, 每个群落类型的取样总面积均不少于1,200平方米的最小面积。选取种群的个体数, 统计其密度, 以其100平方米平均值进行种群动态的定量研究。

二、结 果

1. 种群增长曲线

根据历年来取样数据(表1), 绘出厚壳桂、黄果厚壳桂和椎栗3个种群在厚壳桂群落, 以及在马尾松(*Pinus massoniana*)、椎栗、桐树(*Schima superba*)群落的30年种群增长曲线(图1、图2)。

本文于1985年7月30日收到。

表 1 3 个种群增长模型预测结果与实测结果比较表

Table 1 A comparison table of observed value and expected value for three population growth model

群落名称	种群名称	密度(株/100米 ²)	年份	1955	1963	1967	1978	1979	1980	1982	1984	1985	CS值(%)
		测 项											
黄果厚壳桂、椎栗、厚壳桂-栲树群落	厚壳桂	实 测		43.00	47.00	59.50	96.50	97.85	98.25	100.00	101.60	101.20	
		(9)式预测		43.01	56.89	65.44	89.01	91.03	93.01	96.87	100.55	102.32	97.4
		(6)式预测		43.00	58.22	67.78	94.67	97.00	99.29	103.74	107.99	110.04	97.2
	黄果厚壳桂	实 测		244.60	309.50	406.50	571.50	580.80	582.00	586.50	558.75	589.00	
		(7)式预测		230.07	334.69	391.03	536.87	548.46	559.68	580.96	600.64	609.88	97.5
		(8)式预测		231.37	340.39	398.70	546.50	557.97	569.02	589.83	608.90	617.79	95.6
	椎 栗	实 测		11.35	9.00	7.00	2.50	1.00	0.55	0.53	0.40	0.40	
		(12)式预测		7.60	6.00	5.14	2.42	2.15	1.88	1.32	0.75	0.46	88.7
	马尾松、椎栗、栲树群落	实 测		2.00	3.00	3.50	6.00	6.00	7.55	8.50	9.50	9.40	
		(12)式预测		2.00	3.82	4.78	7.12	7.31	7.50	7.68	8.21	8.38	88.7
		实 测		0.20	•	•	4.50	•	7.00	8.00	10.00	12.00	
	厚壳桂	实 测		0.20	•	•	0.50	•	1.00	4.00	4.00	4.50	

* 未调查

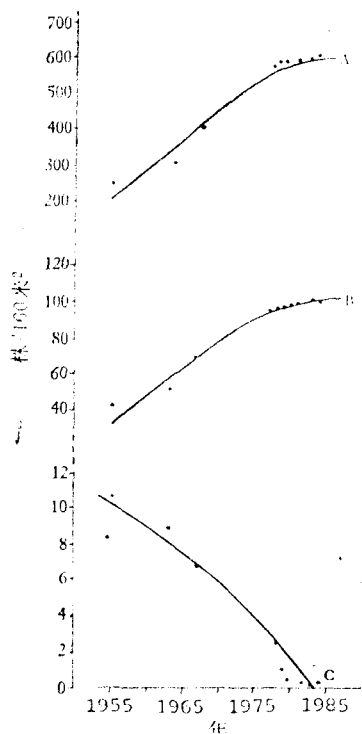


图 1 厚壳桂群落优势种群30年增长曲线
Fig.1 The population growth curve of dominant species in *Cryptocarya* forest community after 30 years

A. 黄果厚壳桂 B. 厚壳桂 C. 椎栗

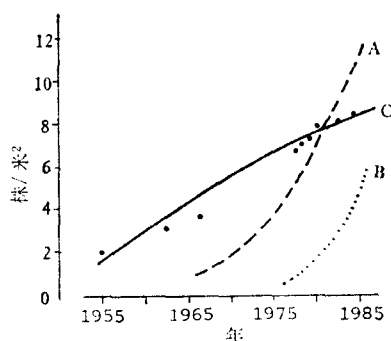


图 2 马尾松-椎栗-栲树群落优势种群30年增长曲线
Fig.2 The population growth curve of dominant species in *Pinus-Castanopsis-Schima* community after 30 years

A, B, C. 同图 1

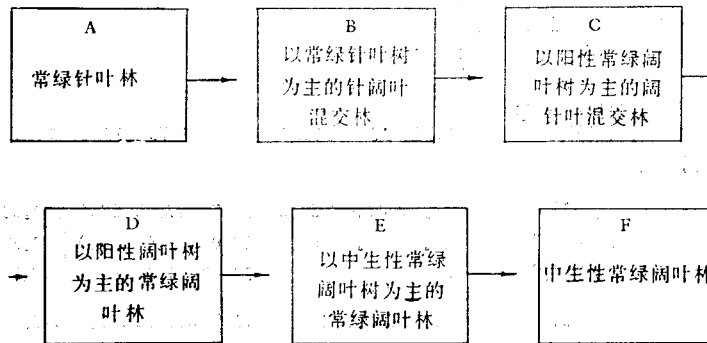


图3 鼎湖山森林群落的演替模式
Fig. 3 The forest succession model in Dinghushan

根据鼎湖山森林群落的演替模式 (图3)、(王伯荪、马曼杰, 1982; 王伯荪, 彭少麟, 1985; 彭少麟、王伯荪, 1985), 很明显目前的厚壳桂群落是处于群落演替系列的 E 阶段。马尾松、椎栗、栲树群落处于群落演替系列的 C 阶段, 而在 30 年前, 该群落则是处于群落演替系列的 B 阶段。这样, 理论上可以认为在时间序列上厚壳桂群落是马尾松、椎栗、栲树群落动态演替的必然结果。据此, 如果将图 1 和图 2 并合, 可以看出厚壳桂和黄果厚壳桂的种群增长曲线是近似于 S 型的逻辑斯谛增长曲线。椎栗的种群增长曲线显然不是一个简单的逻辑斯谛曲线型, 其增长与消亡两曲线基本相应, 亦即其增长速率与消亡速率相近似, 因而整条增长曲线近似于一条抛物曲线 (图 4)。

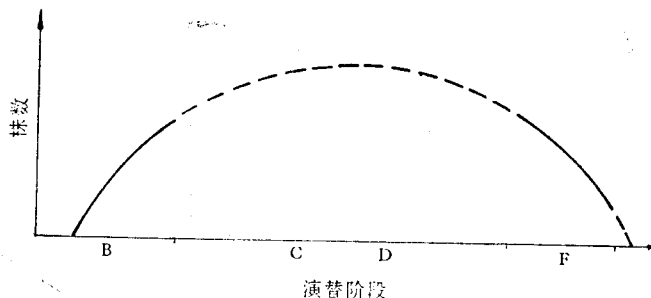


图4 椎栗种群增长曲线模拟
Fig. 4 The population growth curve model of *Castanopsis chinsis*
——实测模拟 预测模拟

2. 种群增长模型

1) 厚壳桂和黄果厚壳桂的种群增长模型 厚壳桂和黄果厚壳桂的种群增长曲线近似于逻辑斯谛增长曲线, 其种群增长模型可依据逻辑斯谛方程进行拟合与组建。确定该方程的参数, 若根据微分方程理论, K 值可依

$$K = \frac{2N_1N_2N_3 - N_2^2(N_1 + N_3)}{N_1N_3 - N_2^2} \quad (1)$$

估算, 式中的 N_1 、 N_2 、 N_3 分别为时间 t_1 、 t_2 、 t_3 的种群数量, 并要求 $t_2 - t_1 = t_3 - t_2$ 。 r 、 a 值

可依

$$\ln \frac{K-N}{N} = a - rt \quad (2)$$

估算。如根据随机理论, 可令 t 为等差数列, 则

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{K} + \frac{e^a}{K} e^{-rt} \quad (3)$$

如令

$$Y = \frac{1}{N}, A = \frac{1}{K}, \frac{e^a}{K} = B, \text{ 则}$$

$$Y = A + B e^{-rt} \quad (4)$$

令时间序列 $t_1, t_2, \dots, t_i, t_{i+1}, \dots, t_n$ 的公差为 $\Delta t = t_{i+1} - t_i$; $P = A(1 - e^{-r\Delta t})$; $Q = e^{-r\Delta t}$ 。由 (4) 式可导出:

$$Y_{i+1} = P + QY_i \quad (5)$$

可见 Y_{i+1} 与 Y_i 成线性关系, 条件为 t_i 成等差数列。由观察数据则可用最小二乘法求出 Q , 再而求 r 。至此, (4) 式的 A 、 B 已可确定, 最后根据 (4) 式的条件, 可求得 a 、 K 。

根据厚壳桂群落的调查数据, 取 $t_1 - t_2 = t_3 - t_2 = 12$ 时, 如 $1967 - 1955 = 1979 - 1967 = 12$ (年), 则厚壳桂和黄果厚壳桂种群密度分别为 $N_1 = 43$, $N_2 = 69$, $N_3 = 97$; $N_1 = 244$, $N_2 = 406$, $N_3 = 580$ 。

根据 (1) 式, 拟合厚壳桂种群 N_A , 则

$$K = \frac{2 \times 43 \times 69 \times 97 - 69^2(43 + 97)}{43 \times 97 - 69^2} \doteq 154$$

根据 (2) 式, 则有联立方程组:

$$\begin{cases} \ln \frac{154 - 43}{43} = a - r \\ \ln \frac{154 - 97}{97} = a - r \end{cases}$$

解之得: $r \doteq 0.06435$, $a \doteq 1.01267$ 。将 a 、 r 、 K 值代入 (2) 式得:

$$N_A = \frac{154}{1 + \exp(1.01267 - 0.06435t)} \quad (6)$$

同理拟合黄果厚壳桂种群 N_B 得:

$$N_B = \frac{754.5}{1 + \exp(0.81580 - 0.07747t)} \quad (7)$$

现由 (5) 式拟合黄果厚壳桂种群 N_B 。取 $\Delta t = 12$, 则有联立方程组:

$$\begin{cases} \frac{1}{406} = P + \frac{1}{244}Q \\ \frac{1}{558} = P + \frac{1}{396}Q, \end{cases}$$

解之得: $Q \doteq 0.10283$ 。由 $Q = e^{-r\Delta t}$, 解之则得: $r \doteq 0.07424$ 。代入 (4) 式, 有联立方程组:

$$\begin{cases} \frac{1}{244} = A + Be^{-0.07424 \times 1} \\ \frac{1}{558} = A + Be^{-0.07424 \times 24} \end{cases}$$

解之得: $A \doteq 0.00131$, $B \doteq 0.00303$ 。由 (4) 式条件有:

$$K = \frac{1}{A} = \frac{1}{0.00131} \doteq 761.9;$$

$$a = \ln(BK) = \ln(0.00303 \times 761.9) \doteq 0.83797.$$

将 K 、 a 、 r 值代入逻辑斯谛方程, 则:

$$N_{Bt} = \frac{761.9}{1 + \exp(0.83797 - 0.07424t)} \quad (8)$$

同理拟合厚壳桂种群 N_{At} , 得:

$$N_{At} = \frac{141.6}{1 + \exp(0.89106 - 0.6162t)} \quad (9)$$

比较 (6) 式和 (9) 式以及 (7) 式和 (8) 式可以看出所测得的结果很近似。

2) 椎栗种群的增长模型 椎栗种群的增长曲线显然不是逻辑斯谛增长曲线, 而是条近似的抛物线 (图 4)。据此, 可用二次三项式, 即:

$$N = at^2 + bt + c \quad (10)$$

来拟合、组建椎栗种群的增长模型。

令马尾松、椎栗、桐树群落 1955 年为 $t = 1$, 根据图 4 模式和马尔柯夫模型的预测结果 (王伯荪、彭少麟, 1985; 彭少麟、王伯荪, 1985), 则从该群落演替到类似厚壳桂群落的群落类型约需 125 年; 再设 1.5 米以上的立木才算成活, 则统计取样数据为: $t_1 = 1$, $N_1 = 2$; $t_2 = 25$, $N_2 = 7.5$; $t_3 = 125$, $N_3 = 11$; $t_4 = 150$, $N_4 = 0.5$ 。令数据点 (t_1, N_1) 在曲线上, 设 $T = t$, $n = (N - N_1)/(t - t_1)$, 由 (10) 式可得:

$$n = (b + at_1) + aT \quad (11)$$

通过对此线性回归式拟合后, 并将结果及取样数据代入 (10) 式, 则 a 、 b 、 c 值可以确定。由以上数据和 (10) 式与 (11) 式, 解之得: $a \doteq 0.00184$, $b \doteq 0.27712$, $c \doteq 1.72483$ 。则椎栗种群增长模型 N_c 为:

$$N_c = -0.00184t^2 + 0.27701t + 1.72483 \quad (12)$$

三、讨 论

1. 可信度

度量模型的可信度, 最直观可靠的方法是将预测与直接观察的结果相比较, 以两者的吻合程度来衡量。现用相似性系数 (coefficient of similarity, 简称 CS) 来定量测度模型预测和直接观察结果的相似 (吻合) 程度。

$$CS = 2c/(a + b) \quad (13)$$

对本文测定来说, (13) 式中的 a 、 b 分别是实测和预测的某一定量值的总和, c 是实测和预测两者某一定量值的相对低值的总和。测计结果记于表 1。由于 (6)、(7)、(8)、(9)、(12) 式预测的结果与实测结果的 CS 值均超过 60%, 充分表明两者的吻合程度良好, 因此, 可以认为上述所拟合、组建的种群增长模型 (6)、(7)、(8)、(9)、(12) 式对表现厚壳桂、黄果厚壳桂以及椎栗等 3 个植物种群的增长, 是具有一定可信度的。

2. 模型的生态学意义

在逻辑斯谛方程中, 当 $N=K/2$ 为拐点, 则拐点上 dN/dt 最大; 在拐点之前, dN/dt 值随着种群的数量增加而上升, 称为正加速期。拐点之后, 随种群的增长, $N \rightarrow K$, $dN/dt \rightarrow 0$, 为负加速期。从表 1 可以看到这种趋势, 黄果厚壳桂种群和厚壳桂种群密度则分别达到 $K/2 = 754/2$ 和 $K/2 = 154/2$ 后, 两个种群的增长速率明显下降。

实际上, K 值的大小是变化着的, Christianson 等 (1977) 曾指出 K 值在其他因素改变下的变化:

$$\frac{dx}{dt} = X[b - (d + Lx)] \quad (14)$$

式中的 $b-a$ 相当于 r , 而 $(b-d)/L$ 相当于 K , 表明了当环境恶化, r 、 K 将下降, 意味着种群在恶化的环境条件下出生率、死亡率与种内竞争系数 L 间会达成新的平衡。这一点在森林群落演替过程中也可以观察到。例如树木成林后, 改变了立地生境而增大了 r 、 K 值等。但对于森林群落植物种群来说, K 值在相当长的时间内是比较稳定的, 这点比较其他生物种群是有差别的。

r 是种群瞬时增长速率, 表示种群平均变化率, 或称为生态增长率或实际增长率。通常逻辑斯谛方程用于单种群的增长模拟, 本文用作为森林群落某一种群的增长模型, 是因为所用的是生态出生率和死亡率, 实际上已经考虑了时间、空间的变化过程中其他种群的影响及效应了。因而, 描述结果的可信度良好。 r 与理论研究常提到的 r_m (内禀增长率) 的生态学意义是不同的, 两者之差则构成种群的生长潜能 (赵志模、周新远, 1984; Pielou, 1977)。

二次三项式的参数意义远没有逻辑斯谛模型明确, 但可以求出 (12) 式的最大值 N_m :

$$\begin{aligned} N_m &= \frac{4ac - b^2}{4a} \\ &= \frac{4 \times (-0.00184) \times 1.72483 - 0.27701^2}{4 \times (-0.00184)} = 12.2 \end{aligned}$$

N_m 表示种群增长的最高值。椎栗种群密度增长至每 100 平方米有 12—13 株 II 级以上立木时就开始下降, 这与野外实测的结果基本一致。而从演替 B 阶段到椎栗拥有最大密度所需的时间为:

$$\begin{aligned} T_m &= -b/2a \\ &= -0.27701/2 \times (-0.00184) = 75.3 \text{ (年)} \end{aligned}$$

这与马尔柯夫模型的预测结果相近 (王伯荪、彭少麟, 1985; 彭少麟, 王伯荪, 1985)。

3. 两类种群增长模型差异的生态分析

厚壳桂、黄果厚壳桂等的种群增长曲线基本上属于逻辑斯谛增长曲线, 可以用逻辑斯谛

增长模型近似地描述,而椎栗的种群增长曲线却近似于抛物线,本文应用二次三项式模型拟合。造成这种差异无疑地是由于种群本身各自的生物学和生态学特性,以及森林群落演替的生态因素所促成。厚壳桂与黄果厚壳桂属中生性常绿阔叶树种,而椎栗属阳生性常绿阔叶树种。在森林群落演替过程中,早期阶段的马尾松构成的单优林,种类单纯,盖幕作用小,林下透光率大,使阳生性树种得以入侵并发展。阳生性常绿阔叶树的迅速生长,造成群落生境的变化,其阴蔽度也增大。这个结果一方面造成马尾松的后代无法生长而被排斥,另一方面使中生性树种有能以生存的生境。中生性常绿阔叶树的入侵并生长,使群落生境的阴蔽度更加强,相应的光、湿、温、水等生态因子也起变化,使阳生性常绿阔叶树种群的后代无法正常更新而步马尾松的后主被排挤,这种先增长后渐亡的模式,正好是一条近似的抛物线型。而中生性常绿阔叶树种群不断发展,但增长到一定程度,由于资源的限制以及反馈机制的作用,使这些种群接近 K 值时就基本稳定,这种增长模式因而可以用逻辑斯谛模型来拟合。

从表 1 可以看出,应用逻辑斯谛模型和二次三项式来描述中生性常绿阔叶树种群和阳生性常绿阔叶树种群具有一定的可信度。但是,由于逻辑斯谛模型的 6 条前提条件很苛刻(赵志模、周新远, 1984; Christianson *et al.*, 1977; Pielou, 1977),而本文在拟合椎栗种群的二次三项式模型也有一些假设,因而使组建的模型(6)、(7)、(8)、(9)、(12)式均与实际仍有一定的距离,但在定量研究这 3 个种群上是有价值的。而且,由于阳生性和中生性常绿阔叶树种群各自的生物学特性以及森林群落动态发展的生态学原因,规定了这两类种群的发展格式,本文从方向性上说明了这两类种群增长模型,应当是有普遍意义的。

参 考 文 献

- 王伯荪、马曼杰 1982 鼎湖山自然保护区森林群落的演变。热带亚热带森林生态系统研究 第 1 集,第 142—156 页。
王伯荪、彭少麟 1985 鼎湖山森林群落分析 V. 线性演替系统。中山大学学报(自然科学版) 1985(4):75—80。
赵志模、周新远 1984 生态学引论。科学技术文献出版社重庆分社。
彭少麟、王伯荪 1984 鼎湖山森林群落分析 II. 种群分布格局。热带亚热带森林生态系统研究 第 2 集,第 24—37 页。
——— 1985 鼎湖山森林群落分析 VI. 非线性演替系统。热带亚热带森林生态系统研究 第 3 集,第 25—31 页。
Christianson, F. B. *et al.* 1977 (西南农学院农蛭生态组译 1984 种群生态学模型。西南农学院学报增刊,第 2 号)。
Machin, D. 1976 Biomathematics: An Introduction (马斌荣译 1979 生物数学入门。人民卫生出版社)。
May, R. M. 1975 Stability and Complexity in Model Ecosystem, 2nd ed. Princeton University, Princeton.
——— 1976 Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publication Oxford.
Odum, E. P. 1971 Fundament of Ecology, third ed. W.B. Saunder company, London.
——— 1983 Basic Ecology. W.B. Saunder company, London, Pielou, E.C. 1977 Mathematical Ecology, 2nd ed. Wiley-Interscience, New York.
Solomon, M.E. 1976 Population Dynamics. Edward, Arnold, London.
Southwood, T.R.E. 1978 Ecological methods 2nd ed. (罗河清等译 1984 生态学研究方法——适用于昆虫种群的研究。科学出版社)。

QUANTITATIVE DYNAMICS OF THE DOMINANT POPULATION IN THE FOREST COMMUNITIES OF DINGHUSHAN

Wang Bosun

(Zhongshan University, Guangzhou)

Peng Shaolin

(South China Institute of Botany, Academic Sinica, Guangzhou)

In this paper, the quantitative dynamics of main dominant populations of Dinghushan forests are analysed. The population growth curve of *Cryptocarya chinensis* and *Cryptocarya concinna* conforms with the logistic curve, but the population growth curve of *Castanopsis chinensis* is approximate to a parabolic curve. The equations of population growth (6), (7), (8), (9), (12), are fitted and established for *Cryptocarya chinensis*, *Cryptocarya concinna* and *Castanopsis chinensis*. They have a considerable confidence.