

火烧迹地上红松种群自然更新格局的讨论*

韩铭哲

(内蒙古林学院)

摘要

本文运用数学生态学一维格局的数学模式对小兴安岭火烧迹地上红松(*Pinus koraiensis*)种群自然更新的格局进行了分析和讨论。负二项分布和奈曼(*Neyman, n→∞*)分布的拟合结果表明,这两种数学模式均可以作为格局的理论分布。但由统计分析推断,负二项分布较之奈曼分布更为理想。研究结果表明,迹地上红松种群的更新格局是聚集强度较高的群团型格局,这一群聚形式有利于种群的自然选择和竞争,是红松种群在一定时期内生存和繁衍的最佳分布方式。

红松是东北小兴安岭林区海拔300—900m森林植被的代表种和红松林的建种群。

研究火烧迹地自然更新格局具有理论和实践意义。由于格局可以反映林火对红松种群运动的生态影响,有助于了解在火烧迹地这一特定的环境下红松种群的生物学特性及其与环境因子相互作用的基本规律。格局的数量指标可以使林业和生态工作者确立适宜的抽样方法及最佳的实验方案(如样方大小,抽样数据的转换与处理等),从而提高了科研成果的精度。尤其,综合格局和其它因素的全面分析,对火烧迹地的目的树种制订正确的生物控制策略和经营措施是十分重要的。

一、空间格局和一维格局的数学模型

空间格局是生物种群个体数量的空间配置方式。研究空间格局最简便的方法(便于取样和分析)是应用一维格局的数学模式进行拟合与分析。人们通过长期的实践和研究,把种群的空间格局归纳为三种类型:均匀型、随机型和群团型,并相应地建立了理论分布的数学模型(E.C.皮洛,1978)。

(I) 均匀型(二项分布)

理论分布的概率公式

$$P(\xi=r)=\frac{n!}{r!(n-r)!}p^r q^{n-r}$$

式中, $r=0,1,2,\dots,n$, $p+q=1$,

r —样方中的个体数,下同。

(II) 随机型(Poisson分布)

理论分布的概率公式

$$P(\xi=r)=\frac{m^r}{r!}e^{-m}$$

*本文承东北林业大学李世达教授指导和审阅,特此致谢。

本文于1987年3月17日收到。

式中， $r = 0, 1, 2, \dots$

m ——每单位面积上的平均个体数。

(Ⅲ) 群团型——该型分布是两个基础机制(团内和团间)的复合分布，故理论分布的数学表达式有多种形式，实践上常采用下面三种理论分布。

a、负二项分布 (Poisson—Logarithm)

理论分布的概率公式

$$P(\xi=r) = C_{k+r-1}^r p^r q^{-k-r}$$

式中， $r = 0, 1, 2, \dots, k = \text{const}, p, q > 0$

且 $q = 1 + p$ 。

b、奈曼 (Neyman) 分布 (Poisson—Poisson)

理论分布的概率公式

$$P(\xi=r) = \frac{e^{-\lambda_1} \cdot \lambda_2^r}{r!} \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(\lambda_1 e^{-\lambda_2})^j}{j!} \cdot j^r \right\}$$

式中， $r = 0, 1, 2, \dots$

λ_1 ——每单位平均的群团数。

λ_2 ——群团内部每单位平均的个体数。

c、(Poisson—二项) 分布

因本文未涉及此分布，故省略。

上述三种类型的理论分布，关于总体方差 (v) 和均值 (m) 的比值 ($A = v/m$) 各异，

(I) 型： $A < 1$ ；(II) 型： $A = 1$ ；(III) 型： $A > 1$ 。

尽管我们不能肯定地从样本值：

$$\begin{cases} \bar{X} = \sum_i f_i x_i / \sum_i f_i \\ S^2 = \left\{ \sum_i f_i x_i^2 - (\sum_i f_i x_i)^2 / \sum_i f_i \right\} / \left\{ \sum_i f_i - 1 \right\} \end{cases}$$

的比值 (S^2/\bar{X}) 来确定总体类型。但如果从 (S^2/\bar{X}) 的理论分布出发，通过统计检验，由给定的冒险率，去推翻“随机格局”的假设却是完全可行的。

二、火烧迹地上红松种群自然更新格局的理论分布

(一) 更新格局的资料

本文的统计资料(详见表2)是1982年考察小兴安岭红松林火烧迹地时测取的更新调查资料。在火烧年代不同且发生红松种群自然更新的迹地上，用传统的 $2 \times 2\text{m}$ 更新样方，以机械布点、系统抽样的方法共获得1500个样方资料，对于每个更新样方分别观测红松幼苗幼树的株数、年龄、高度和生长状态等项内容。

(二) 更新格局类型的判定

由三块不同火烧年代迹地红松种群的更新资料可知，方差和均值之比 (S^2/\bar{X}) 都大于1(表1)，说明格局资源偏离Poisson分布。

为了追究其偏离程度是否是本质的，我们进行统计检验。 H_0 ：格局是随机型。在 H_0 的

假设下，随机变数 $A = S^2/\bar{X}$ 服从 $N(1, 2n/(n-1)^2)$ 分布（丁岩钦，1980），其可靠性为95%的置信区间为 $(1 - 2\sqrt{2n/(n-1)^2}, 1 + 2\sqrt{2n/(n-1)^2})$ ，当 $n = 500$ 时的置信区间是 $(0.873, 1.127)$ 。表 I 中三个不同火烧年代更新资料的 A 值均处于置信区间之外且分布其右侧，故推翻随机格局的假设，判

表 1 方差与均值之比

Table 1 The ratio of sample variance to sample average

林火年代	1971	1975	1979
样本方差 (S^2)	1.53	1.18	0.85
样本均值 (\bar{X})	4.63	3.24	2.164
比值 ($A = S^2/\bar{X}$)	3.03	2.75	2.54

表 2 更新资料与理论频数分布的 χ^2 检验 ($2 \times 2m^2$)

Table 2 The regenerative material and χ^2 —examine of theoretical frequency distribution ($2 \times 2m^2$)

更新株数 (x)	观察频数 (f)			负二项分布的理论频数 (c_1)			奈曼分布 ($n \rightarrow \infty$) 的理论频数 (c_2)		
	1971	1975	1979	1971	1975	1979	1971	1975	1979
0	222	260	306	224.33	216.50	308.84	233.55	265.89	309.37
1	107	103	93	105.61	102.82	92.22	97.86	89.88	83.94
2	63	55	43	61.42	54.51	43.70	60.68	56.94	47.84
3	37	31	24	37.98	31.38	23.26	40.89	35.32	26.79
4	22	16	15	24.19	18.77	13.06	27.02	21.44	14.75
5	17	13	9	15.67	11.49	7.56	17.57	12.82	8.06
6	9	10	6	10.27	7.14	4.47	11.27	7.57	4.32
7	8	6	2	6.79	4.48	2.68	7.15	4.42	2.31
8	6	3	0	4.51	2.83		3.99	2.56	
9	4	2	1	3.01	1.80	4.21	2.78	1.47	
10	3	0	1	2.02	3.24				2.62
11	1	1					7.28	1.69	
12	0			4.20					
13	1								
$\sum f$:	500	500	500				自由度 (Freedom)		
X	1.53	1.18	0.85	9	8	6	8	8	6
S^2	4.63	3.24	2.164				χ^2 值 (Value of χ^2)		
$A = S^2/\bar{X}$	3.03	2.75	2.54	3.24	3.87	2.49	5.84	5.92	2.76
χ^2 的理论值 (Theoretical value of χ^2)									
$\chi^2_{0.05}(8) = 15.507$ $\chi^2_{0.01}(9) = 16.919$ $\chi^2_{0.05}(6) = 12.592$									

定自然更新格局是群团型格局。

3、一维理论分布的拟合

因为火烧迹地上红松种群自然更新的格局是属于群团型格局，所以用典型的群团型理论分布——负二项分布和奈曼 ($n \rightarrow \infty$) 理论分布进行拟合，详见表 2。

由统计分析发现，两种理论分布同时可以被更新格局所接受。由 χ^2 检验可知负二项分布的拟合度远优于奈曼分布，因此，用负二项分布作为红松种群自然更新格局的理论分布是适宜的。负二项分布的参数估计列于表 3。

值得注意的是：①只考察更新样方中个体数的观察集，是不能对集聚型总体格局的基础机制作出任何肯定性的结论。②负二项分布和奈曼分布同时可被接受这一事实，说明很多理

论分布彼此相似，有待于深入地研究基础格局。

三、结论与讨论

(一) 综上所述，红松林火烧迹地上红松种群自然更新的格局是群团型格局，用负二项分布作为格局的理论分布是适宜的。

2，负二项分布的参数K值，当总体均值不变时、反映格局的集聚强度。事实上，由负二项分布的矩母函数 ($m \cdot g \cdot f$)

$$\begin{aligned} M(\theta) &= \sum_{r=0}^{\infty} \{C_{k+r-1}^r p^r q^{n-r} e^{r\theta}\} \\ &= (q - pe^{\theta})^{-k}, \text{ 式中, } pq^{-1}e^{\theta} < 1 \end{aligned}$$

可得负二项分布的期望 (m) 和方差 (v)

$$\begin{aligned} m &= \frac{dM(\theta)}{d\theta} \Big|_{\theta=0} = p \cdot k \\ v &= \left\{ \frac{d^2 M}{d\theta^2} \Big|_{\theta=0} \right\} - m^2 = m + \frac{m^2}{k} \end{aligned}$$

由 Dava 和 Moore 共同设计的集聚指标 $I = v/m - 1$ ，可得负二项分布的集聚指标 $I^* = m/k$ 。由此可知，k 值是影响负二项总体格局集聚强度的重要参数。另一方面，k 值不受总体随机波动的影响 (Taylor, 1961)，同时当 $k \rightarrow \infty$ 时， $v \rightarrow m$ ，即

$$\lim_{k \rightarrow \infty} v = \lim_{k \rightarrow \infty} \left(m + \frac{m^2}{k} \right) = m$$

因此，当 m 值不变时，k 值增大时格局的集聚强度显然降低，故用 $1/k$ 作为二项分布的集聚强度指标是适宜的。

但对于不同火烧年代的迹地，就红松种群更新资料获得的 k 的估计值 \hat{k} 和 I 的估计值 I^* ($X / (S^2 - \bar{X})$) 并不具有 \hat{k} 值与 I^* 值反比例的关系，必须考虑均值的影响，表 4。

在表 4 中， $\hat{K}_{1971} > \hat{K}_{1975} > \hat{K}_{1979}$ ，即更新时间越长 \hat{K} 值就愈大。但 $I^*_{1971} > I^*_{1975} > I^*_{1979}$ ，就是集聚强度也随之增加。这种现象可以解释为在特定时期内种群生存斗争的结果。另一方面，在东北林业大学凉水试验林场第 28 林班及相邻林班的调查中，发现从 1944 年火灾后，历经 37 年（截止于 1981 年）自然更新的红松林其格局用 Poisson 分布拟合的十分理想（另文报道），说明更新格局的集聚性质是一个复杂的现象。

(二) 在火烧迹地上红松种群自然更新调查中，使用了传统的 $2 \times 2m^2$ 更新样方。这是人为的样本单位而不是天然的样本单位。显然，样方大小的影响是存在的。

表 3 负二项分布的参数估计
Table 3 Parameter estimation of negative binomial distribution

\hat{k}	$\hat{k}_{1971} = 0.68$	$\hat{k}_{1975} = 0.59$	$\hat{k}_{1979} = 0.46$
\hat{p}	$\hat{p}_{1971} = 2.25$	$\hat{p}_{1975} = 2.00$	$\hat{p}_{1979} = 1.85$
\hat{q}	$\hat{q}_{1971} = 3.25$	$\hat{q}_{1975} = 3.00$	$\hat{q}_{1979} = 2.85$

表 4 关于 \hat{K} 和 I^* 的值
Table 4 Value of I^* and \hat{K}

林火年代	1971	1975	1979
\hat{K}	0.68	0.59	0.46
$I^* = \bar{X} / \hat{K}$	2.25	2.00	1.85

(三) 红松种群的自然更新密切地联系着动物的取食活动, 其幼苗阶段要求较严格的庇荫条件, 这可能是形成群团型格局的主要原因之一。由 I^* 值表明, 其格局的聚集强度是较高的。

参 考 文 献

- E.C. 皮洛 1978 数学生态学引论。82—147页, 科学出版社。
 丁岩钦 1980 昆虫种群数学生态学原理及应用。科学出版社。
 中国科学院林业土壤研究所 1980 红松材。农业出版社。
 S.B. 查普曼等 1980 植物生态学的方法。科学出版社。
 Waters, W.E. 1959 A quantitative measure of aggregation in insects *J. Econ. Ent.*, 52:1180—1184.
 David, F.N. and P.G. Moore, 1954 Notes on contagious distribution in plant populations, *Ann. Bot. Lond. N.S.* 18: 47—53.
 Skellam, J.G. 1952 Studies in statistical ecology:1. Spatial pattern. *Biometrika* 39:346—362.

DISCUSSION ON THE PATTERN OF NATURAL REGENERATION OF *PINUS KORAIENSIS* ON BURNED AREAS

Han Mingzhe
(Inner Mongolia Forestry College)

The spatial pattern of natural regeneration of *Pinus Koraiensis* on the burned areas in Lesser Xingan mountain has been analyzed. The *Pinus Koraiensis* forest communities on burned areas are at very serious level of damage, but the natural regeneration certainly begins with fitting ecological condition as time goes on. The regenerative pattern of *Pinus Koraiensis* population is aggregation, both Negative Binomial Distribution and Neyman's Distribution ($n \rightarrow \infty$) are accepted. The former is fitter than the later, so it is suggested to regard N. B. D. as the theoretical distribution of the regenerative pattern.

Finally, the artical presents an idea that the regenerative pattern would change from aggregative type into random type with the lapse of time.