

北京东灵山地区植物群落多样性的研究

Ⅲ. 几种类型森林群落的种-多度关系研究*

马克平[#] 刘灿然[✓] 于顺利 王 巍

(中国科学院植物研究所, 北京, 100093)

Q948.15
S718.54

A

摘要 选用描述种-多度关系的二类共8个模型(对数级数分布 LS、对数正态分布 LN、负二项分布 NB 和几何分布 GOM 以及“分割线段”模型 BSM、生态位优先占领模型 NPM、Zipf 模型 ZM 和 Zipf-Mandelbrot 模型 ZMM)对东灵山地区9个类型的森林群落进行了研究。结果表明,LS 和 NB 对大多数群落可以很好地拟合, LN 和 GOM 对每一个群落都不能很好地拟合;ZMM 可以很好地、NPM 也可以较好地拟合每一个群落,ZM 可以很好地拟合大多数群落,而 BSM 则反之。LS 中的参数 α 与4个丰富度指数呈极强的线性关系,与3个多样性指数也有较强的线性关系。因此, α 可以作为群落的一个多样性指数使用,并且它更多地反映了群落的丰富度。本研究也表明,将包含多个参数的非线性方程组逐渐化为只含一个参数的非线性方程,再将 Monte Carlo 方法、区间二分法和迭代法相结合以求解该方程,从而实现参数估计,这种算法是可行的;在拟合三参数模型 ZMM 时,先固定参数 β ,再通过线性化求出另外2个参数,经过多次计算,求出一组参数值作为下一步非线性方程拟合的初值,这种算法也是成功的。在进行种重要性顺序-多度表模型的评价时,不能只考虑剩余标准差或相关指数,它们是基于误差平方和的两个指标,对真实的误差有某种夸张作用;应该尽可能地考虑平均绝对误差这个指标。

关键词: 森林群落,种-多度关系,种-多度分布,种重要性顺序-多度表,多样性,模型,拟合,评价。

植物群落多样性, 生态学, 环境科学
PLANT COMMUNITY DIVERSITY IN DONGLING
MOUNTAIN, BEIJING, CHINA

Ⅲ. SPECIES-ABUNDANCE RELATIONS OF
SEVERAL TYPES OF FOREST COMMUNITIES

Ma Keping Liu Canran Yu Shunli Wang Wei

(Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China)

Abstract Nine types of forest communities in Dongling Mountain, Beijing, China, were studied with 8 models, which are logseries (LS), log normal (LN), negative binomial (NB), geometric (GOM), broken stick (BSM), niche preemption (NPM), Zipf (ZM), and Zipf-Mandelbrot (ZMM) models. The former 4 belong to species-abundance distribution models, and the latter 4 ranked-abundance list models. The result shows that most of the communities can be fitted well with LS, NB and ZM. All the communities can be fitted well

* 国家自然科学基金资助项目(39570125)和国家基础重大项目(85-PD-31-03)的部分内容。

[#] 通讯作者。

收稿日期:1997-05-15,修改稿收到日期:1997-08-15。

with ZMM and NPM.

The result with ZMM is always better than that with NPM. Correlation analyses between parameter α in LS and each of 15 diversity indices were also performed. It is concluded that there exist very strong linear correlations between α and each of 4 richness indices, and strong correlations between α and each of 3 diversity indices of OD, HP and HB. So α can be considered as a diversity index, and it reflects the richness of community to a greater degree of extent. Our study also indicates that it is practicable to estimate the parameters by transforming the nonlinear equation sets with several parameters into an equation with only one parameter and integrating Monte Carlo, interval dichotomization, and iteration methods. And it is successful to calculate the initial values of the parameters of ZMM by fixing the parameter β first, then calculating another two. Through many times of calculation, one set of parameters corresponding to the minimum residual sum of squares can be obtained. When assessing the ranked-abundance list models, not only be the residual deviation or correlation index considered, but also the average of absolute residuals.

Key words: forest community, species-abundance relationship, species-abundance distribution, ranked-abundance list, diversity, model, fitting, assessment.

种-多度关系是群落结构的一个基本方面^[1],是群落生态学研究中有意思的问题^[2]。生态学家据此还提出了若干与群落本质有关的重要问题,例如,对种-相对多度格局的数学描述产生了群落稳定性、能流、资源配置、种-面积关系以及和进化过程有关的一些理论^[3]。现在已经提出了很多模型来描述种-多度关系,很多学者对其进行过介绍与评述^[2-5],但应用这些模型对植物群落进行系统研究还不多见,本节将以东灵山及其毗邻地区常见的森林类型为对象在这方面作些尝试,并对拟合方法予以探讨。

1 研究方法

本研究采用样地法调查了北京东灵山及其毗邻地区几种常见的森林类型:(1)辽东栎林(*Quercus liaotungensis* forest)、(2)阔叶混交林(Deciduous broad leaved mixed forest)、(3)棘皮桦林(*Betula dahurica* forest)、(4)白桦林(*Betula platyphylla* forest)、(5)硕桦林(*Betula costata* forest)、(6)胡桃楸林(*Juglans mandshurica* forest)、(7)侧柏林(*Platycladus orientalis* forest)、(8)油松人工林(*Pinus tabulaeformis* plantation)和(9)华北落叶松人工林(*Larix principis-rupprechtii* plantation)。具体调查方法见文献[10,11],以个体数作为多度指标。

1.1 模型的选择、拟合与评价

描述种-多度关系的模型可以分为两类:种-多度分布(species-abundance distribution)模型和种重要性顺序-多度表(ranked-abundance list)模型。它们对数据组织形式的要求是不同的,前者要求数据为出现 r 个个体的种数($r=1,2,\dots$);而后者则要求第 i 种的个体数(即多度)($i=1,2,\dots,S$),其中 S 为观察到的种数。

1.1.1 种-多度分布模型

1) 对数级数分布(LS)

对数级数分布是由 Fisher 1943年推导出的,具有 r 个个体的期望种数为^[12]

$$E_r = \alpha X^r / r \quad r = 1, 2, \dots$$

其中, X 是与样本有关的参数,且 $0 < X < 1$; α 是不受样本大小影响的一个参数,它反映了群落的内在性质,且 $\alpha > 0$ 。

用方程组

$$S = \alpha[-\ln(1-X)]$$

$$N = \alpha X / (1-X)$$

来估计参数 α 和 X 。其中, S 和 N 分别为观察到的总种数和总个体数。

2) 对数正态分布(LN)

这里所说的对数正态分布是指左端截断的对数正态分布,而非完整的对数正态分布。Preston 1948年首次将该分布引入种-多度关系的研究^[13]。该分布可表示为^[14]

$$P(x) = A \exp[-(x - \alpha)^2 / (2\sigma^2)]$$

其中, $x(>0)$ 是从所考虑的某“倍程”(octave)到原点(即截断点)的距离, α 是与样本大小有关的一个参数, $\sigma(>0)$ 是与样本大小无关的一个参数,参数估计采用文献[14]介绍的极大似然估计方法。

3) 负二项分布(NB)

Brain 1953年首次将负二项分布引入种-多度关系的研究。它也是左端截断的,其理论分布可表示为^[15]

$$q_r = [\Gamma(k+r)/(\Gamma(k)\Gamma(r))][P/(1+P)]^k / [(1+P)^k - 1] \quad r = 1, 2, \dots$$

其中, k 和 P 为两个参数, q_r 为一个种可以被样本中的 r 个个体代表的概率。

可以由方程组

$$N/S = kP/[1 - (1+P)^{-k}]$$

$$[\sum_{r=1}^{\infty} r^2/n_r] / \sum_{r=1}^{\infty} n_r = kP(1+P+kP)/[1 - (1+P)^{-k}]$$

来估计参数 k 和 P , 其中, N 和 S 的意义同上, n_r 为样本中具有 r 个个体的种数。

4) 几何分布(GOM)

几何分布的理论分布为^[16]

$$q_r = [P/(1+P)]^{r-1} / (1+P) \quad r = 1, 2, \dots$$

其中, q_r 为一个种可以由样本中的 r 个个体代表的概率, P 为分布中的参数,它可由

$$N/S = 1 + P$$

估计出来。其中, N 和 S 的意义同上。

1.1.2 种重要性顺序-多度表模型

这类模型又称为优势度/多样性模型(dominance/diversity model),文献[7]对此类模型做过系统的介绍。本文只涉及到其中的4个模型,即“分割线段”模型(broken stick model)、生态位优先占领模型(niche preemption model)、Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型。

1) “分割线段”模型(BSM)

“分割线段”模型是由 MacArthur 于1957年提出的,其中多度反映了资源在几个竞争种之间的随机分配是沿着一个一维梯度进行的。该模型可表示为

$$A_i = A_m \sum_{j=1}^S 1/j$$

其中, A_i 第 i 个最富有是种的理论多度, A_m 是该模型中唯一的一个参数,它是所有种的平均多度, S 为观察的总种数。

2) 生态位优先占领模型(NPM)

生态位优先占领模型又称为几何模型。该模型认为“最成功的种”(被认为是具有最大竞争能力的种)占有 k 份资源,从而也近似地形成了 k 份多度,第二个最成功的种占有剩余资源的 k 份,从而也近似地形成了相应的 k 份多度,等等。该模型也可表示成

$$A_i = A_1 k^{i-1}$$

其中, A_i 是 S 个种中第 i 个最富有种的多度, A_1 和 k 是模型的两个参数, A_1 是拟合的最富有种的多度。

3) Zipf 模型(ZM)和 Zipf-Mandelbrot 模型(ZMM)

Mandelbrot 模型最初是与信息系统有关的,应用于植物群落时,一个种的存在认为是依赖于以前的物

理条件和存在的物种。先锋种付出较低的代价,即要求很少的条件;后期演替种要付出较高的代价才能侵入。种之间这些差别给出了 Zipf 或者 Zipf-Mandelbrot 模型。就象对数正态分布是由很多因子同时作用于物种而产生的一样,Zipf-Mandelbrot 模型可以认为是由很多因子序贯地作用于物种而产生的。Zipf 模型可表示为

$$A_i = A_1 i^{-\gamma}$$

其中, A_i 是第 i 个最富有种的理论多度, A_1 和 γ 为两个参数, A_1 是拟合的最富有种的多度。

Zipf-Mandelbrot 模型是由 Mandelbrot 将 Zipf 模型推广而得到的, 该模型可表示为

$$A_i = A_1 (i + \beta)^{-\gamma}$$

其中, β 是另一个参数, A_1 和 γ 的意义同上。

1.1.3 模型的拟合与评价

1) 种-多度分布模型

除几何分布只包含1个参数(从一个简单的方程可直接求出)以外,其余的3个分布至少包含2个参数,需要解非线性方程组才能得到,将方程组逐步化为只含其中一个参数的非线性方程,把 Monte Carlo 方法、迭代法和区间二分法结合起来求解该方程,再将这个参数值代入其它方程而得到其它参数的值,最后,将求出的参数值代入模型得到理论分布,再用 χ^2 统计量进行分布的适合性检验。

2) 种重要性顺序-多度表模型

除“分割线段”模型是线性的以外,其余3个都是非线性模型(这里的线性与非线性都是对参数而言的)。采用 Gauss-Newton 方法和 Marquardt 方法进行非线性模型的拟合。对生态位优先占领模型和 Zipf 模型先将其线性化,再将求出的参数作为非线性最小二乘拟合的初值,Zipf-Mandelbrot 模型是一个包含三参数的纯非线性模型,不能直接线性化,本文采用这样的方法来处理它:首先选取 β 的一个区间(经验证明 β 不可能很大),将其 m 等分,每次取其中的一个值,即先将 β 固定,再将模型线性化为

$$\ln(A_i) = \ln(A_1) - \gamma(i + \beta)$$

求出另外两个参数 A_1 和 γ , 用这样得到的3个参数求出残差平方和。这样做 m 次,将最小的残差平方和对应的一组参数值作为初值进行非线性最小二乘拟合。如果得不到非线性最小二乘解,就意味着初值选得不好,再给出 β 的另一个区间,重复上述过程。如果 β 的几个区间合起来已经覆盖了 β 的所有可能的取值范围,而还不能得到非线性最小二乘解,就将上述过程中最小的残差平方和对应的一组参数值作为参数的估计值。

对于这类模型,本文选取了下面几个指标来进行模型的评价。

A 剩余标准差^[15](RSE)

$$RSE = \left[\sum_{i=1}^S (A_i - AO_i)^2 / (S - t - 1) \right]^{1/2}$$

B 相关指数^[18](CRI)

$$CRI = 1 - \left[\sum_{i=1}^S (A_i - AO_i)^2 \right] / \left[\sum_{i=1}^S (AO_i - AO_m)^2 \right]$$

C 平均绝对偏差(AAD)

$$AAD = \left[\sum_{i=1}^S |A_i - AO_i| \right] / S$$

其中, t 为模型中参数个数, S 为观察到的种数, A_i 和 AO_i 分别为第 i 个最富有种的理论值和观察多度, AO_m 为观察的平均多度,而 AAD 是本文设计用来进行模型评价的。

这3个指标的评价准则是:相关指数 CRI 越大,或剩余标准差 RSE 越小,或平均绝对偏差 AAD 越小,则模型的拟合程度就越高。

1.2 本文中用到的几个多样性指数

关于下述几个多样性指数的具体说明请参阅文献[8,16]。

1.2.1 丰富度指数

(1) S ——样本中观察的物种数

这个指数虽说缺乏理论上的优美性,却提供了一个最简单、最实用和最客观的物种丰富度的度量^[16]。

$$(2) \quad R_1 = (S-1)/\log N$$

$$(3) \quad R_2 = S/\log N$$

$$(4) \quad R_3 = S/N^{1/2}$$

其中, S 和 N 的意义同上。

1.2.2 多样性指数

(1) Simpson 多样性指数

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S [N_i(N_i - 1)] / [N(N - 1)]$$

其中, S 和 N 分别为涉及到的总种数和总个体数, N_i 为第 i 种的个体数。

(2) Gini 多样性指数

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

(3) 多样性奇数测度

$$OD = \left(\sum_{i=1}^S P_i^2 \right)^{-1} - 1$$

(4) Shannon-Wiener 多样性指数

$$HP = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i$$

(5) Brillouin 多样性指数

$$HB = (1/N) \log [N! / (N_1! N_2! \cdots N_s!)]$$

(6) McIntosh 多样性指数

$$DM = (N - U) / (N - N^{1/2})$$

其中, S 和 N 分别为涉及到的总种数和总个体数, N_i 为第 i 种的个体数, $P_i = N_i/N, i=1, 2, \dots, S$;

$$U = \left(\sum_{i=1}^S N_i^2 \right)^{1/2}$$

1.2.3 均匀度指数

(1) Pielou 的均匀度指数

$$J_{sw} = \left(- \sum_{i=1}^S P_i \log P_i \right) / \log S$$

(2) 基于 Gini 指数的均匀度指数

$$J_{gi} = \left(1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \right) / (1 - 1/S)$$

(3) Sheldon 均匀度指数

$$Es = \exp \left(- \sum_{i=1}^S P_i \log P_i \right) / S$$

(4) Heip 均匀度指数

$$Eh = [\exp(- \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i) - 1] / (S - 1)$$

(5) Alatalo 均匀度指数

$$Ea = \left[\left(\sum_{i=1}^S P_i^2 \right)^{-1} - 1 \right] / \left[\exp \left(- \sum_{i=1}^S P_i \log P_i \right) - 1 \right]$$

其中, P_i 和 S 的意义同上。

2 研究结果

2.1 种-多度分布模型

2.1.1 拟合结果 对4个模型的拟合结果见表1~4。从表1可以看出,除辽东栎群落以外,其余8个群落都符合对数级数分布,而辽东栎群落不符合对数级数分布主要是由于第3和第4“倍程”中的种数多,而第8和第9“倍程”中的种(即常见的种)数少而造成的。从该表中还可以看出,参数 X 的值都很接近于1(一般都大于0.98)。在文献[17,18]中也有同样的结果,这提示我们在解非线性方程求 X 的估计值时,一开始就付给 X 大于0.9的初值,这样会提高计算效率。

表1 对数级数分布的拟合结果^{*}

Table 1 The result with logseries distribution

群落 Community	X	σ	χ^2
1	0.9992	9.7431	22.5548
2	0.9966	17.6206	6.2172
3	0.9991	11.0334	3.4315
4	0.9984	12.1199	5.4679
5	0.9980	10.5979	10.9752
6	0.9977	13.8661	10.0880
7	0.9994	8.3319	9.3852
8	0.9976	15.2783	6.8021
9	0.9963	15.1530	9.0732

* 自由度 Degree of freedom is 6

表2 对数正态分布的拟合结果

Table 2 The result with log normal distribution

群落 Community	A	α	σ	χ^2
1	0.2194	5.0361	1.8236	100.5896
2	0.2190	4.7105	1.8236	126.5857
3	0.1997	5.3182	2.0059	81.4296
4	0.2194	5.0384	1.8236	137.1537
5	0.2191	5.3511	1.8236	63.8321
6	0.2197	4.7853	1.8236	138.0794
7	0.1992	5.9626	2.0060	100.5559
8	0.2196	4.8478	1.8236	159.4151
9	0.2198	4.7469	1.8236	141.9156

* 自由度 Degree of freedom is 6

从表2可以看出,9个群落都不符合对数正态分布,主要是由于具有各种个体数的种数分布相对较均匀,而没有充分地表现出中间“倍程”中的种数多,而其它“倍程”中的种数少的格局,即稀有种和常见种数比模型期望的要多。

表3 负二项分布的拟合结果

Table 3 The result with negative binomial distribution

群落 Community	k	P	χ^2
1	1.3886×10^{-6}	3551.7260	37.2960
2	1.1902×10^{-6}	332.2743	6.4580
3	1.1902×10^{-6}	2503.2900	29.6376
4	1.9226×10^{-8}	1383.1040	4.3256
5	1.7242×10^{-6}	476.9240	10.9657
6	1.3886×10^{-7}	803.6938	17.7939
7	5.4108×10^{-8}	1459.4330	10.6361
8	1.7242×10^{-7}	599.8178	8.0524
9	6.0730×10^{-7}	314.8611	9.7044

自由度 Degree of freedom is 6

表4 几何分布的拟合结果

Table 4 The result with geometric distribution

群落 Community	P	χ^2	自由度 Degree of freedom
1	182.4857	362.2585	6
2	50.1900	171.2094	6
3	152.7273	311.5043	6
4	95.7821	220.9376	6
5	80.1970	91.5116	6
6	69.3929	266.4229	7
7	228.0323	193.5630	5
8	67.2935	281.8380	7
9	47.4941	169.3703	6

从表3可以看出,除辽东栎林和棘皮桦林以外,其余7个群落都符合负二项分布。辽东栎林主要是由于中等多度的种太多而富有种太少,棘皮桦林主要是由于稀有种太多而富有种太少。从该表中还可以看出,参数 k 的估计值都接近于0(在 10^{-5} 量级以下),这也提示在解非线性方程求 k 的估计值时,一开始就付给 k

小于 10^{-5} 的初值会加快收敛速度。

从表4可以看出,9个群落都不符合几何分布。模型要求落叶阔叶混交林和华北落叶松人工林要有较多中等多度的种,要求辽东栎林、棘皮桦林、油松人工林有较多的富有种,而要求白桦林、硕桦林和核桃楸林有较多较富有的种,而观察的群落没有达到相应的要求。

2.1.2 模型参数与多样性指数之间的关系 对9个群落计算的(广义的)多样性指数(包括丰富度指数、物种多样性指数和均匀度指数)见表5,由于对数级数分布中的参数 α 是反映群落特征的一个参数,它是群落的一个内在性质^[5,17,18],做了 α 与各多样性指数之间的回归分析和相关分析,显著相关的结果示于表6。从表中可以看出 α 与4个丰富度指数之间的线性相关程度极高,与3个多样性指数(OD、HP、HB)也有比较显著的线性相关性。因此,对数级数分布中的参数 α 也是反映群落多样性的一个参数,且更大程度上反映的是群落的丰富度。

2.2 种重要性顺序-多度表模型

2.2.1 拟合结果 对4个模型的计算结果见表7~表10。从表7可以看出,从RSE、CRI和AAD等3个指标看,“分割线段”模型对9个群落的拟合效果都不好;相对来说,对落叶阔叶混交林和华北落叶松人工林两个群落的拟合效果优于其它7个群落。

从表8可以看出,生态位优先占领模型对9个群落的拟合效果都很好,其中,以对阔叶混交林和华北落叶松人

表5 多样性指数的计算结果

Table 5 The calculated results of diversity indices

群 落 Community	多样性指数				Diversity index			
	S	R_1	R_2	R_3	D	D_1	OD	HP
1	70	7.2934	7.3991	0.6177	0.7235	0.7234	2.6153	1.9165
2	100	11.5915	11.7086	1.3977	0.9351	0.9349	14.3597	3.2844
3	77	8.1032	8.2098	0.7077	0.7885	0.7884	3.7267	2.4413
4	78	8.6234	8.7354	0.8977	0.8168	0.8167	4.4541	2.5321
5	66	7.5700	7.6865	0.9016	0.9110	0.9108	10.2131	3.0018
6	84	9.5568	9.6719	1.0924	0.8641	0.8639	6.3481	2.7151
7	62	6.3801	6.4847	0.5203	0.8972	0.8972	8.7231	2.6918
8	92	10.4052	10.5196	1.1607	0.9045	0.9044	9.4574	2.9936
9	85	10.0912	10.2113	1.3239	0.9236	0.9234	12.0500	3.1303

群 落 Community	多样性指数				Diversity index		
	HB	DM	J_{sw}	J_{gi}	E_s	E_h	E_a
1	1.9047	0.4783	0.4511	0.7339	0.0971	0.0840	0.4511
2	3.2441	0.7554	0.7132	0.9443	0.2669	0.2595	0.5589
3	2.4263	0.5450	0.5620	0.7988	0.1492	0.1380	0.3553
4	2.5099	0.5785	0.5812	0.8273	0.1613	0.1504	0.3846
5	2.9732	0.7111	0.7165	0.9248	0.3049	0.2942	0.5341
6	2.6863	0.6394	0.6128	0.8743	0.1798	0.1699	0.4500
7	2.6811	0.6851	0.6522	0.9419	0.2380	0.2256	0.6340
8	2.9635	0.6996	0.6620	0.9143	0.2169	0.2083	0.4989
9	3.0887	0.7346	0.7046	0.9344	0.2692	0.2605	0.5507

表6 对数级数分布中的参数 α 与多样性指数之间的回归分析与相关分析Table 6 The regression and correlation analyses between parameter α in log series distribution and each of the diversity indices

多样性指数 Diversity index	截距 Intercept	斜率 Slope	相关系数 Correlation coefficient	显著度 Significance
OD	8.84	0.48	0.6245	0.072
HP	-1.09	5.00	0.6892	0.040
HB	-1.11	5.05	0.6804	0.044
NS	-6.29	0.24	0.9700	<0.001
R_1	-3.24	1.79	0.9980	<0.001
R_2	-3.40	1.79	0.9980	<0.001
R_3	3.57	9.47	0.9649	<0.001

表7 分割线段模型的拟合结果

Table 7 The result with broken stick model

群落 Community	A_m	RSE	CRI	AAD
1	365.09	637.26	0.36	183.49
2	79.19	70.30	0.66	51.19
3	284.71	483.87	0.37	153.73
4	176.49	274.90	0.41	96.78
5	121.28	103.82	0.68	81.20
6	123.95	165.80	0.48	70.39
7	355.84	306.42	0.68	229.03
8	113.96	127.00	0.57	68.29
9	74.96	67.22	0.66	48.50

表8 生态位优先占领模型的拟合结果

Table 8 The result with niche preemption model

群落 Community	A_1	k	RSE	CRI	AAD
1	5784.48	0.49	160.64	0.96	58.49
2	704.72	0.84	17.04	0.98	12.06
3	5074.44	0.31	125.23	0.96	65.78
4	2843.38	0.44	78.03	0.95	41.18
5	1036.72	0.75	37.31	0.96	26.11
6	1680.85	0.61	51.31	0.95	26.54
7	2708.41	0.80	70.76	0.98	35.70
8	1259.78	0.74	56.78	0.91	26.95
9	641.74	0.82	29.10	0.94	14.66

工林两个群落的拟合效果最好。

从表9可以看出,Zipf 模型对阔叶混交林和侧柏林两个群落的拟合效果最差,对其它7个群落的拟合效果都很好,其中以白桦林为最好。

表9 Zipf 模型的拟合结果

Table 9 The result with Zipf model

群 落 Community	A_1	γ	RSE	CRI	AAD
1	5874.68	1.4231	209.89	0.9308	74.57
2	7751.52	1.8160	731.71	-35.3366	99.22
3	5052.76	1.6655	67.65	0.9877	33.75
4	2903.96	1.4359	32.62	0.9917	14.61
5	1204.36	0.9586	36.58	0.9597	25.30
6	1783.19	1.1453	48.80	0.9550	21.46
7	51645.46	2.4038	6417.06	-140.2983	976.07
8	1531.32	1.0368	30.66	0.9747	22.27
9	825.04	0.9157	29.40	0.9349	20.49

从表10可以看出,Zipf-Mandelbrot 模型对9个群落的拟合效果都很好,其中以阔叶混交林和华北落叶松人工材为最好。

表10 Zipf-Mandelbrot 模型的拟合结果

Table 10 The result with Zipf-Mandelbrot

群 落 Community	A_1	$Gama$	$Beta$	RSE	CRI	AAD
1	58360.96	2.4681	1.5482	179.12	0.9496	42.1384
2	10892040.00	3.3938	16.0405	16.94	0.9805	8.0710
3	1783.26	1.0194	-0.6452	36.14	0.9965	30.1945
4	1786.55	1.1771	-0.3439	28.58	0.9936	16.8462
5	10511.81	1.7471	2.6005	17.92	0.9903	10.0216
6	11030.97	1.9068	1.6456	40.19	0.9695	12.5737
7	45057.89×10^{14}	7.4677	30.7790	76.08	0.9801	34.0361
8	2314.15	1.1965	0.4420	29.32	0.9769	18.2871
9	8721.12	1.7005	3.2946	22.69	0.9612	9.6057

从群落类型来看,辽东栎林和华北落叶松人工林可以由 ZMM、NPM 和 ZM(模型的顺序是按从好到坏的顺序排列的,下同)很好地拟合,阔叶混交林和侧柏林可以由 ZMM 和 NPM 很好地拟合,棘皮桦林、白桦林、硬桦林和核桃楸林可以由 ZMM、ZM 和 NPM 很好地拟合。

2.2.2 模型以及拟合方法的比较 从表7~表10可以看出,单参数模型 BSM,虽说计算简单,但拟合效果普遍较差;对于两参数模型 NPM 和 ZM,虽说可以线性化,但从本研究的计算过程中发现,线性最小二乘得出的结果比非线性最小二乘得出的结果要差得多,所以,笔者认为以线性最小二乘的结果作为非线性最小二乘的初值也是恰当的。上述算法对 NPM 是适合的,对9个群落都得出了非线性最小二乘的最优结果,相比之下,上述算法对 ZM 就不象对 NPM 那样合适,9个群落中就有2个未算出非线性最小二乘的最优结果,可能是初值选取不当造成的,看来通常的初值选取方法对 ZM 并不总是奏效的,需要探索新的方法,如

线性化方法与 Monte Carlo 方法相结合可能更好,这还有待进一步研究。

对于三参数模型 ZMM,其拟合难度比上述3个模型要大得多,它是纯非线性模型,不能线性化,因此,参数初值的选取问题是最突出的问题。从表10可以看出,参数初值的选取方法是比较成功的,9个群落中只有2个没有得出非线性最小二乘的最优结果。

三参数模型 ZMM 的缺点是较难拟合,Wilson(1991)也发现了这个问题^[7]。但其最大的优点是对数据的适应性强,并且拟合精度也高,即使没有得出非线性最小二乘的最优结果,其次优结果也比其它几个模型好。

在三参数模型 ZMM 的参数初始化过程中,本文采用的方法是固定 β ,还有一种可能的替代方法是固定 γ ,即首先选取 γ 的一个区间 $[\gamma_1, \gamma_2]$ (该区间最大可以是 $(0, +\infty)$,但 Frontier 认为,在生态学中 γ 值正常情况下不会大于3^[7]。本研究中的9个群落只有3个大于3。由于拟合的困难性,Wilson(1991)将 γ 的上限设为10,再取其中的一个 γ (这个 γ 可以是随机选取的,也可以是等分该区间的某一个分点),代入原模型的线性化形式

$$A_i^{-1/\gamma} = A_1^{-1/\gamma} i + A_1^{-1/\gamma} \beta$$

再利用线性最小二乘法,即可求出 A_1 和 β ,并求出对应的残差平方和。重复上述过程多次,取最小的残差平方和对应的一组参数值作为下一步非线性最小二乘的初值。在研究中发现,该方法在很多情况下不能求出非线性最小二乘的最优结果。因此,建议还是采用固定 β 的方法。

对于模型的评价问题,本文采用的3个评价指标 RCI 、 RSE 和 AAD 并不总是存在这样的关系,即 RCI 越大,则 RSE 和 AAD 就越小;或者 RSE 越小,则 AAD 就一定越小。如果出现不一致的情况,应该尽量选择最小的 AAD 对应的模型。因为 RCI 和 RSE 都是基于误差平方和的指标,它们对真实的误差有一定的夸张作用,而 AAD 反映的才是真正的误差。

3 结论

通过描述群落种-多度关系的2类共8个模型对东灵山地区9个类型森林群落的研究,得出如下结论:

(1)对数级数分布和负二项分布适合大多数群落,而对数正态分布和几何分布则基本上不适合这些群落。

(2)生态位优先占领模型比较容易拟合,并且对各种群落的拟合效果也较好;Zipf-Mandelbrot 模型较难拟合,但拟合效果最好;Zipf 模型拟合成功,则效果也很好;一旦失败,则效果极差,这个模型不太稳健;“分割线段”模型最容易拟合,但效果一般都不太好。

(3)在进行种-多度分布中的参数估计时,将 Monte Carlo 方法、区间二分法和迭代法等非线性方程求解方法综合应用是可行的。

(4)在进行种重要性顺序-多度表模型的拟合时,如果是二参数,就利用线性化的结果作为下一步非线性最小二乘计算的初值;如果是三参数,就先固定一个参数,再通过线性化求出另外2个参数,经过多次计算选出一组参数初值,本研究证明,这些算法也是比较成功的。

(5)通过线性相关分析发现,对数级数分布中的参数 α 与4个丰富度指数有极强的线性相关,与3个多样性指数也有较强的线性相关。因此, α 可以作为一个多样性指数使用,且它更多地反映了群落的丰富度。

参考文献

- 1 Wilson J B. Plant community structure, and its relation to the vertical complexity of communities, dominance/diversity and spatial rank consistency. *Oikos*, 1994, 70(1): 91~98
- 2 May R. Patterns of species abundance and diversity. In: M. T. Cody, J. M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Community*, Cambridge MA, Harvard University Press, 1975, 81~120
- 3 Ludwig J A and Reynolds J F. *Statistical ecology*. New York, Jhon Wiley & Sons INC, 1988
- 4 Pielou E C. *Ecological diversity*. New York, John Wiley & Sons INC, 1975
- 5 Pielou E C, 卢泽愚译. 数学生态学(第二版). 北京, 科学出版社, 1988
- 6 Magurran A E. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, Princeton University Press, 1988

- 7 Wilson J B. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2: 35~46
- 8 马克平. 生物群落多样性的测度方法. 钱迎倩、马克平主编, 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 141~165
- 9 刘灿然, 马克平, 周文能. 生物群落多样性测度方法 ■ 与物种-多度分布模型有关的统计问题. 生物多样性, 1995, 3 (3): 157~169
- 10 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 I 植物群落的基本类型. 钱迎倩, 甄仁德主编, 生物多样性研究进展. 北京: 科学技术出版社, 1995. 318~334
- 11 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 I 丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 1995, 15(3): 268~277
- 12 Fisher R A, Corbet A S and Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random samples of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 1943, 12: 42~58
- 13 Preston F W. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 1948, 29: 254~283
- 14 Slocumb J, Stauffer B and Dickson K L. On fitting the truncated lognormal distribution to species-abundance data using maximum likelihood estimation. *Ecology*, 1977, 58: 693~696
- 15 周纪芳. 回归分析. 上海: 华东师范大学出版社, 1993
- 16 Peet P K. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. System*, 1974, 5: 285~307
- 17 Taylor L R, Kempton R A and Woiwod I P. Diversity statistics and the log-series model. *J. Anim. Ecol.*, 1976, 45: 255~272
- 18 Kempton R A and Taylor L R. Log-series and log-normal parameters as diversity discriminants for the Lepidoptera. *J. Anim. Ecol.*, 1974, 43: 381~399