



## 南亚热带森林群落种-多度的对数正态分布模型研究

殷祚云<sup>1</sup>, 廖文波<sup>2</sup>

(1 广东省林业科学研究院, 广东广州 510520; 2. 中山大学生命科学院, 广东广州 510275)

**摘要:** 通过对地处南亚热带的广东省黑石顶自然保护区森林群落的定点研究结果的分析表明: 当用 1, 2, 3, ... 分组每种个体数  $r$  时, 5 个不同类型的群落样地的种-多度分布的直方图都呈明显的倒 J-形; 经 Preston“倍程 (octaves)”法分组  $r$  后, 其种-多度都服从对数正态分布。由种-多度模型可以推出另一新的模型一个体-多度分布模型, 即  $I(R) = 2^{R/a} S_0 \text{EXP} \left[ \frac{(\ln 2)^2}{4a^2} \right] \text{EXP} \left\{ -a^2 \left( R - (R_0 + \ln 2 / 2a^2) \right)^2 \right\}$ , 它也符合对数正态分布。另外, 还运用积分方法推导出估计总体 (整个群落) 中总种数  $S^*$  和总个体数  $I^*$  理论值的公式, 用此公式估计的结果较为合理。

**关键词:** 群落; 种-多度; 对数正态分布 南亚热带森林

中图分类号: S718.5 文献标识码: A

## Studies on log normal distribution patterns of species abundance of south subtropical forest community, China

YIN Zuo-yun<sup>1</sup>, LIAO Wen-bo<sup>2</sup>

(1. *Guangdong Forest Research Institute, Guangzhou, 510520, China*; 2. *School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou, 510275, China*)

**Abstract:** Reserch data of forest community in the permanent plots in Heishiding Nature Reserve, Fengkai County of Guangdong province, are analysed. The results show: When 'r' value (number of individuals every species) is divided into groups with 1, 2, 3, ..., species abundance distribution histogram of each of five state quadrats (1 600 square meters each) assumes inverted J-form. When 'r' value is divided into groups with Preston's octaves method, species abundance distribution of every state quadrat is subordinated to log normal distribution pattern. Moreover 'a' value, one of coefficients of log normal distribution pattern, is almost equal to 0.2. This paper also deduces with integral method the formula estimating theoretical value of total number of species ( $S^*$ ) and of individuals ( $I^*$ ) in population (that is, the whole community). The results calculated with the above formula are relatively reasonable. A conclusion is drawn that species abundance distribution of forest community in south subtropical area, China, obeys log normal distribution.

**Key words:** Community; species abundance; log normal distribution

收稿日期: 1998-04-17

作者简介: 殷祚云 (1966-), 男, 工程师, 理学硕士, 从事林业生态研究。

Preston(1948)在灯光诱虫器捕获的蛾子集合中首先提出了拟合正态分布<sup>(1,2)</sup>。他拟合的种-多度对数正态分布曲线为:  $S(R) = 48 \text{EXP}(-0.207(R-R_0)^2)$  ..... (1)

其中  $S(R)$  是第  $R$  个倍程种数,  $R_0$  是众数倍程<sup>(2)</sup>。此后生态学者们又进行了更广泛的研究<sup>(3)</sup>, 并发现在大多数群落中, 种-多度分布都服从离散型对数正态分布<sup>(4)</sup>, 表示为:

$$S(R) = S_0 \text{EXP}(-a^2(R-R_0)^2) \dots\dots\dots (2)$$

式中:  $S(R)$  为第  $R$  个倍程的物种数;  $S_0$  为对数正态分布的众数倍程的物种数;  $R_0$  为众数的倍程数;  $a$  为常数, 它是分布宽度的倒数<sup>(5)</sup>(下文同)。在大多数情况下,  $a \approx 0.2$ <sup>(6,7)</sup>。

对数正态分布本身是随机过程的产物, 当每一个物种在取样中的个体数量随机决定而不依赖于其它物种时, 其种-多度常表现为对数正态分布<sup>(8)</sup>。符合这种模型的群落大多属于环境条件较好、物种丰富而分布较均匀的群落, 如热带雨林或海湾森林群落及多数昆虫群落<sup>(9)</sup>。

对数正态分布左边的截断是由于有些种很稀疏, 以致在现在大小的样本中其期望个体数小于 1。但如果拟合数据的截断对数正态曲线以下的面积等于样本 (sample) 的总物种数, 则完整对数正态曲线以下的面积就是总体 (population) 中总物种数的估计值  $S^*$ <sup>(1)</sup>。

尽管有人认为从来就没有真正符合对数正态分布的生态学实验数据, 但多数生态学家在评价对数正态分布的应用前景时持肯定态度<sup>(5)</sup>。

本文以地处南亚热带的广东省黑石顶自然保护区森林群落的定点研究结果<sup>(10)</sup>为基础进行分析, 发现: 在用 1, 2, 3, ..., 分组每个种的个体数  $r$  时, 5 个群落样地的种-多度直方图(histogram)皆呈倒 J-形。本文用 Preston 倍程法分组  $r$  以拟合对数正态分布, 并试图推出另一对数正态分布模型-个体-多度关系模型, 从而以这两种模型估计总体中的总种数  $S^*$  和总个体数  $I^*$ 。

## 1 研究方法

### 1.1 将种-多度数据对函数式 (2) 用最小二乘法进行回归, 得出参数 $S_0$ 、 $a$ 值, 从而拟合出种-多度分布的对数正态曲线方程并且进行 $\chi^2$ 检验。

用式(2)推导出个体-多度模型为:  $I(R) = r \cdot S(R) = 2^R S(R)$  ..... (3)

即在倍程  $R$  处的所有种个体数之和  $I(R)$  等于每个种的个体数  $r$  (即  $2^R$ ) 与该个体数代表的种数  $S(R)$  之积, 或表示为:  $I(R) = 2^R \cdot S_0 \text{EXP}((\ln 2)^2 / 4a^2) \text{EXP}\{-a^2(R - (R_0 + \ln 2 / 2a^2))^2\}$  ..... (4)

式 (3)、(4) 中  $2^R$  为第  $R$  倍程的每种个体数,  $I(R)$  为  $R$  倍程处或  $(R-1, R)$  内所有种的个体数之和。

从式 (4) 中可知,  $I(R) - R$  或个体-多度也服从对数正态分布, 其众数倍程为  $R_0 + \ln 2 / 2a^2$ , 在

横坐标上比  $S(R)$  右移了  $\ln 2 / 2a^2$  个单位倍程; 与  $I(R)$  的众数倍程对应的个体数 (即最大个体数) 为  $2^{R_0} S_0 \text{EXP}[(\ln 2)^2 / 4a^2]$ , 是  $S(R)$  最大值的  $2^{R_0} \text{EXP}[(\ln 2)^2 / 4a^2]$  倍。

### 1.2 推导出估计总体中总种数 $S^*$ 和总个体数 $I^*$ 的计算式, 并算出各样地的 $S^*$ 、 $I^*$ 、与观察值比较。

先用倍程法分组  $r$  (表 1)。

由表 1 可知:  $R_m = R - 0.5$  ..... (5)

显然用组中值估计种数和个体数更接近实际情况, 但由式 (2)、(5) 可知:

表 1 种-多度数据 Preston 倍程法分组表  
Table 1 For dividing data of species abundance into groups with Preston's method of octaves

倍程 R	0	1	2	3	...	R
R 区间 (R-1, R)	-1~0	0~1	1~2	2~3	...	R-1~R
r 区间 ( $2^{R-1}$ , $2^R$ )	0.5~1	1~2	2~4	4~8	...	( $2^{R-1}$ , $2^R$ )
组中倍程 $R_m$	-0.5	0.5	1.5	2.5	...	R-0.5
组中值 $2^{R_m}$	$2^{-0.5}$	$2^{0.5}$	$2^{1.5}$	$2^{2.5}$	...	$2^{R-0.5}$

1)  $2^{R_0}$  为与组中倍程  $R_m$  对应的每种个体数  $r$  的组中值

$$S(R_m) = S_0 \text{EXP}\{-a^2[(R-0.5)-(R_0-0.5)]^2\} = S(R) \dots\dots\dots (6)$$

而据式 (3)、(5)、(6) 得组中倍程  $R_m$  处的个体数为:

$$I(R_m) = S(R_m) \cdot 2^{R_m} = S(R) \cdot 2^{R-0.5} = 2^{-0.5} I(R) \dots\dots\dots (7)$$

根据 Pielou 的观点(如前述)<sup>(1)</sup>, 总体中的总种数  $S^*$  可由  $R \in (-\infty, \infty)$  内的积分得出:

$$\begin{aligned} S^* &= \int_{-\infty}^{\infty} S(R_m) d(R_m) = \int_{-\infty}^{\infty} S(R) d(R-0.5) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} S_0 \text{EXP}\{-a^2(R-R_0)^2\} dR \dots\dots\dots (8) \end{aligned}$$

$$\text{令 } R-R_0=t \quad 2 \int_0^{\infty} S_0 \text{EXP}\{-a^2 t^2\} dt$$

$$\text{令 } a^2 t^2 = x \quad S_0/a \int_0^{\infty} x^{1/2} e^{-x} dx$$

$$= S_0/a \Gamma(1/2)$$

$$\text{故有: } S^* = \pi^{1/2}(S_0/a) \dots\dots\dots (9)$$

同理可推出估计总体中总个体数的公式:

$$I^* = \int_{-\infty}^{\infty} I R_m dR_m = \pi^{1/2}(S_0/a) 2^{R_0-0.5} \text{EXP}\{(\ln 2)^2/4a^2\} \dots\dots\dots (10)$$

由式 (9)、(10) 可知,  $I^*$  是  $S^*$  的  $2^{R_0-0.5} \text{EXP}\{(\ln 2)^2/4a^2\}$  倍, 如果用  $I(R)$  估计总体中的所有个体数, 则:  $I^* = \pi^{1/2}(S_0/a) 2^{R_0} \text{EXP}\{(\ln 2)^2/4a^2\}$  ..... (11)

由于  $R$  在分组区间  $(R-1, R)$  的右端, 致使每个倍程处的个体数  $I(R)$  (见式 (3)) 都偏大, 从而使式 (11) 中的  $I^*$  估计过大 (是式 (10) 的  $2^{1/2}$  倍)。故式 (10) 较为合理。

## 2 结果与讨论

从黑石顶自然保护区的研究资料<sup>[10]</sup>中可整理出种-多度数据如表 2。

从表 2 中可看出, 5 个群落样地都在倍程为 1 时有一个高峰, 而后有一个长长的“尾巴”。据此拟合 Preston 对数正态分布曲线为式 (2), 即:  $S(R) = S_0 \text{EXP}\{-a^2(R-R_0)^2\}$  其中  $R_0 = 1$ ,  $S_0$ ,  $a$  及其它统计量见表 3。

一般认为, 当  $x^2$  理论值大过  $x^2$  观察值的概率  $> 5\%$  时, 就可以接受观察值与理论值的差异由抽样误差引起的假设, 即认为两者相符<sup>[11]</sup>, 故由表 3 可知, 5 个样地群落的种-多度都符合对数正态分布。5 个样地模型的参数  $a$  都接近 0.2, 众数倍程  $R_0$  都为 1。

表 2 黑石顶森林群落样地 A,B,C,D,E 种-多度分布  
Table 1 Species abundance distribution of quadrat A,B,C,D,E of forest community in Heishiding

倍程	(R)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	$S_x$	$I_x$
实	A	7	11.5	6.5	2	1	2	1	1	0	32	237
测	B	8.5	13	13.5	5	2	2	4	1	0	49	451
种	C	8	11	8.5	4.5	1	3	1	0	2	39	480
数	D	7.5	10.5	8.5	4.5	4	2	1	2	0	40	374
	$S_0(R)$	E	15	20.5	10	10	5.5	7	4	0	73	753

注:  $S_0$  为各样地总种数,  $I_x$  为各样地总个体数。各样地的面积都是 1600m<sup>2</sup>。样地 A,D 为皆伐火烧后经 20 a 左右演替而成, B,C 为针阔混交林封园样地(其中 C 曾被择伐), E 为常绿阔叶林封园样地。样地 A,B 为马尾松(*Pinus massoniana*)+杉木(*Cunninghamia lanceolata*)+鸭脚木(*Schefflera octophylla*)群落; 样地 C, D 为马尾松+木荷(*Schima superba*)+杉木群落, 样地 E 为黄樟(*Cinnamomum porrectum*)+泡吹(*Meliosma fordii*)+藤叶灰木(*Symplocos adenophylla*)群落。

表 3 各样地种-多度数据拟合对数正态分布曲线的参数及卡方测验结果

Table 3 Parameters and chi-square tests of species abundance pattern (log normal distribution) of every quadrat in Heishiding

样地	参数	参数	标准偏	相关指	卡平方	概率
Quadrat	$S_0$	$a$	差 $s$	数 $R^2$	$\chi^2$	$P(>\chi^2)$
A	7.5	0.282	2.253	0.706	7.23	>0.250
B	10.4	0.251	2.771	0.740	8.91	>0.100
C	7.6	0.213	2.378	0.679	9.72	>0.100
D	8.3	0.244	1.401	0.871	3.84	>0.500
E	15.0	0.249	3.062	0.812	6.93	>0.250

区间〔0, 8〕内各样地群落总种数、总个体数理论值的计算方法为:

$$S_g^* = \int_0^8 S(R)dR \dots\dots\dots(12)$$

$$I_g^* = \int_0^8 2^{R-0.5} S(R)dR \dots\dots\dots(13)$$

$S^*$ 、 $I^*$ 的计算公式见式(9)、(10)。

5个群落类型样地在倍程〔0, 8〕内的总种数、总个体数理论值  $S_g^*$ 、 $I_g^*$  与实测值  $S_g$ 、 $I_g$  的增减幅度几乎都不超过 10%，表明  $S_g^*$ 、 $I_g^*$  的估计较为恰当，也从另一侧面证明 5 个群落类型种-多度、个体-多度分布符合对数正态分布模型。群落总体中总种数  $S^*$  (总个体数  $I^*$ ) 比样本中总种数的观察值和理论值  $S_g$ 、 $S_g^*$  (总个体数  $I_g$ 、 $I_g^*$ ) 都大，也表明上述估计较合理。另外，用辛普生法解积分的 BAISC 程序<sup>〔12〕</sup>求得(8)的  $S^*$  值与用公式(9)计算出的  $S^*$  值是一样的， $I^*$  也如此，这说明式(9)和式(10)及其推导是正确的。

在各群落类型样地中，总体总种数  $S^*$  与 0~8 倍程内实测种数  $S_g$ 、理论种数  $S_g^*$  大小排列次序几乎一致，只是样地 C、D 略有变化；总体中总个体数  $I^*$  与 0~8 倍程内实测个体数  $I_g$ 、理论个体数  $I_g^*$  大小排列次序也基本上一样，只是样地 C 与样地 E 各自交换了名次，其中原因有待进一步探讨。或许是样地 C 经过择伐后总体中总个体数会大大增加，但毕竟后来产生的个体较小，故在实际调查中易被忽视。

总之，黑石顶南亚热带不同类型群落（针阔混交林、常绿阔叶林）的种-多度分布也同热带雨林等一样服从对数正态分布，这是因为这里的生境条件较好、物种丰富且分布均匀。5 个群落类型对数正态模型中参数  $a$ 、众数倍程  $R_0$  的相近，表明这 5 个群落的某些特征的相似，关于这一点还有待于进一步研究。

**参考文献:**

(1) Pielou E C, 卢泽恩译. 数学生态学引论 [M]. 北京: 科学出版社, 1978. 219~223  
 (2) Preston P W. The commonness and rarity of species [J]. *Ecology*, 1948, 29: 254~283  
 (3) 中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性专著 1. 生物多样性研究的原理与方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 141~165  
 (4) Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns [J]. *Amer. Nat.*, 1980, 116, 770~787  
 (5) 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I.  $\alpha$ 多样性的测度方法(上) [J]. 生物多样性, 1994, 2(3), 162~168  
 (6) May R M. Patterns of species abundance and diversity In [A]: M L Cody, J M Diamond (eds), *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge: Harvard University Press, 1983, 81~120  
 (7) Krebs C. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance* (2nd ed) [M]. New York: Harper & Row Publishers, 1975  
 (8) 尚玉昌, 蔡晓明编. 普通生态学(上册) [M]. 北京: 北京大学出版社, 1992  
 (9) 赵志模, 郭依泉. 群落生态原理与方法 [M]. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1990. 134~146  
 (10) 李鸣光, 陆 阳, 余世孝等. 黑石顶森林生态系统动态演替的定位研究报告 I. 永久样地设置与植物群落概况 [J]. 生态科学, 1987, 1. 2 (合刊): 67~83  
 (11) 南京农学院主编. 田间试验与统计方法 [M]. 北京: 农业出版社, 1979. 254~256  
 (12) 张巨洪, 宋军, 刘祖照等编. BASIC 语言程序库 [M]. 北京: 清华大学出版社, 1983. 123~124

表 4 各样地在倍程  $R \in [0, 8]$  和  $(-\infty, +\infty)$  时总种数、总个体数观察值与理论值之比较

Table 4 Comparison between observed value and theoretical one of total number of individuals and of species in every quadrat in Heishiding

样地 Quadrat	〔0, 8〕			〔0, 8〕			(-∞, ∞) (-∞, ∞)	
	$S_g$	$S_g^*$	± %	$I_g$	$I_g^*$	± %	$S^*$	$I^*$
A	32	30.6	-4.4	237	250.6	+5.7	46.8	298.6
B	49	46.4	-5.3	451	482.0	+6.9	73.4	693.7
C	39	38.1	-2.3	480	531.2	10.7	63.5	1270.3
D	40	37.6	-6.0	374	413.5	10.6	60.0	636.5
E	73	67.3	-7.8	753	710.5	-5.6	106.6	1042.4

注:  $S_g$ 、 $S_g^*$  和  $I_g$ 、 $I_g^*$  分别为在倍程区间〔0, 8〕内各样地群落总种数、总个体数的观察值和理论值,  $S^*$ 、 $I^*$  分别为总体中总种数、总个体数理论值