

黄土高原四种乡土牧草群落种-面积曲线拟合及最小面积的确定¹

唐 龙¹, 郝文芳¹, 孙洪罡¹, 梁宗锁^{1,2}

(1. 西北农林科技大学生命科学学院; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 探讨了黄土高原4种乡土牧草的种-面积曲线应遵从的基本条件, 分别对7个经典模型进行拟合, 从中确定以下4个模型作为研究方法, $S = b + a \ln A$ $S = a \ln(bA + 1)$ $S = aA^b$ $S = aA / (1 + bA)$, 采用了 SAS8.1、MATLAB6.5 系统对其分别进行拟合求解及作图, 以 F 值检验结果作为评价指标, 检验后淘汰前三个模型, 以曲线 $S = aA / (1 + bA)$ 作为标准, 提出求取该曲线的二阶导数, 以其二阶导数趋于 0 的点为群落的最小面积的新方法, 并得出达乌里胡枝子 无芒隐子草 冰草 白羊草的群落最小面积分别为 3.4 4.1 1.4 4.8 m²。由于4个群落都符合该模型故可以认为它是黄土高原草本植物群落的种-面积曲线的最优模型。

关键词: 黄土高原; 植物群落; 种-面积曲线; 拟合

中图分类号: S 181 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2005)04-0083-06

植物群落中的物种并非杂乱的堆积而是有规律的组合着, 并与环境有机的结合为一个整体, 这就要求实际群落调查必须是基于正确取样面积及适量重复从而达到获取群落的基本、整体信息的目的。种-面积曲线关系是解决如何确定取样面积这一问题的有效方法之一。其应用存在两种观点: 一是群落调查需要若干个取样单位, 每个取样单位的面积均须大于或等于最小面积, 即取样单位是指实际调查中的样地; 另一种是指一个群落中若干个取样单位的面积之和必须大于或等于该群落最小面积^[1], 故笔者认为调查应该包括两步: 首先, 利用种-面积曲线关系确定群落最小面积^[2]; 而后, 各种原始的数据在此范围内获得, 以确保获得的信息与群落所包含的整体信息基本吻合。目前有多种函数被用作种-面积曲线的拟合^[3~6], 使得对同一研究对象选取不同的模型拟合所得结果差异较大, 另外, 对于该类曲线的趋于水平标志也应由科学、严密的推导而确定, 但尚缺乏此类研究。

本研究目的是确定黄土高原典型4种牧草群落的种-面积曲线模型, 提出以种-面积曲线的二阶导数趋于或等于 0 对应的面积为最小面积的新方

法, 为其他研究确定取样范围。解决此问题是研究草本群落的基础, 从而为进一步的工作提供理论依据。

1 研究地点及其自然条件

此次研究选定分布广泛、产草量高的达乌里胡枝子 [*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.]、冰草 [*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.]、白羊草 [*Bothriochia ischaemum* (L.) Keng]、无芒隐子草 [*Kengia songorica* (Hook. f.) Rosh] 群落为研究对象。样地分别位于陕西省延安市安塞县高桥乡墩儿沟山和竹塌山, 具体如表 1。

高桥试验区地处黄土高原丘陵沟壑区, 属中温带半干旱大陆性季风气候, 多年平均气温 8.8℃, ≥10℃有效积温 3 524.1℃; 年平均日照时数 2 397.3 h, 总辐射量 117.74 kcal/cm²; 多年平均降雨量 513 mm, 年际变化较大, 每年的降雨多集中在 7、8、9 三个月, 占全年降雨量 60%; 土壤类型主要为黄绵土, 质地为轻壤。区内地形复杂多变, 梁峁起伏, 沟壑密度大, 生境恶化。植被类型主要为人工林和天然草地, 是典型的黄土高原地貌。

¹ 收稿日期: 2004-10-18

基金项目: 中国科学院知识创新基金(KZCX01-06-2-4); 国家自然科学基金西部生态建设计划项目“黄土高原森林-草原过渡带植被演替过程的水分平衡与调控机理”(90302005)。

作者简介: 唐 龙(1976-), 男, 陕西扶风县人, 硕士生, 主要从事干旱地区植物生理生态学研究。

通信作者: 梁宗锁, Email: liangzs819@163.net。

表 1 4 种群落分布区域

Table 1 Distribution districts of 4 kinds of community

群落类型 Community type	中心经纬度 Longitude and latitude U(N), Q(E)	海拔 Altitude Halt (m)	面积 Area (m ²)	坡度 Slope A(°)	坡向 Aspect
达乌里胡枝子	36°40.479, 109°13.071	1127	260	35	阳 South
Lespedeza davurica (Lax m.) Schindl	36°41.203, 109°14.011	1284	180	60	半阳 Semi-south
白羊草	36°40.423, 109°12.812	1301	125	30	阳 South
Bothriochioa ischaemum (L.) Keng	36°41.396, 109°12.734	1310	200	60	阳 South
无芒隐子草	36°40.271, 109°13.167	1205	230	45	半阳 Semi-south
Cleistogenes songorica (Roshev) Ohwi	36°40.064, 109°12.709	1290	130	45	阳 South
冰草	36°39.158, 109°14.013	1260	210	40	阳 South
Agropyron cristatum (L.) Gaertn	36°41.003, 109°13.114	1295	90	60	半阳 Semi-south
	36°39.951, 109°12.984	1310	160	60	阳 South
	36°41.064, 109°14.034	1190	150	30	半阳 Semi-south
	36°39.366, 109°11.788	1220	60	40	半阳 Semi-south
	36°40.176, 109°10.349	1160	80	40	阳 South

注: 以各群落中优势种为群落名称, 下同。

Note: The communities were named according to the preponderant species, the same as below.

2 研究方法

2.1 取样方法

取样方法与过程取决于植被调查的目的^[7], 调查采用巢式样方排列法调查以便确定群落最小面积, 各群落分别选取 3 个样地, 2003 年 8 月中旬进行, 5 次重复, 每群落共计 15 次。

2.2 模型选择

对于同一类型模型而言, 参数越多, 约束条件越少, 拟合的效果将越好^[8], 另外, 由于种—面积关系的尺度依赖性较强, 而本文侧重于小尺度上群落的研究, 因此, 从多个模型中初步筛选确定以下 7 种。

$$\begin{aligned}
 (1) S &= c - ae^{-bA} & (2) S &= b + \ln A \\
 (3) S &= (b + \ln A)^c & (4) S &= \ln(bA + 1) \\
 (5) S &= aA^b & (6) S &= c / (1 + ae^{-bA})
 \end{aligned}$$

$$(7) S = aA / (1 + bA)$$

其中 A 为面积, S 为面积 A 中出现的物种数; 式 (1)、(3)、(5)、(6) 中 a、b 是模型中的参数; 对数方程 (2) 中的 b 表示单位面积, a 代表面积每扩大 e 倍所增加的物种数; 方程 (4) 中 a 对应单位面积, b 为空间异质性的度量; 方程 (6) 是 Logistic 曲线; 双曲线 (7) 中 a/b 表示整个群落中的总物种数的估算。数据处理过程中涉及 SAS8.1 数据处理系统、MATLAB 6.5.1 作图系统和 EXCEL 表格软件。

3 结果与分析

3.1 方程拟合

以达乌里胡枝子为例对 7 个方程采用 SAS 8.1 软件系统对原始数据进行拟合求解, 结果如表 2。

表 2 七个方程拟合结果

Table 2 The fitting results of 7 models

方程 Model	a	b	c	F 值 Value of F	Pr > F
(1)	- 1.85E10	1.8509E9	14.8594	-	-
(2)	3.9722	7.9770	-	200.22	< 0.0001
(3)	163.5	64.2223	0.4650	1895.70	< 0.0001
(4)	4.0958	6.4253	-	2609.28	< 0.0001
(5)	8.9850	0.2795	-	2319.40	< 0.0001
(6)	- 9.254E9	9208341	14.8594	-	-
(7)	11.6476	0.5851	-	2894.68	< 0.0001

从表中可知方程 (1) 与 (6) 并未通过 F 检验, 方程无效舍去, 将其余 5 个方程利用 MATLAB 6.5 软

件作图 (图 1), 图中方程 (3) 具有突变不符合生物学意义舍去, 故所剩以下 4 个方程:

(2) $S = b + a \ln A$ (4) $S = a \ln(bA + 1)$

(5) $S = aA^b$ (7) $S = aA / (1 + bA)$

由于 F 检验值与复相关系数 R 之间有如下关系:

$$F = \frac{R^2 / q}{(1 - R^2)(n - q - 1)}$$

上式中 q 为自由未知量维数, n 为原始数据个数。在本文中 q = 1, 故有此式:

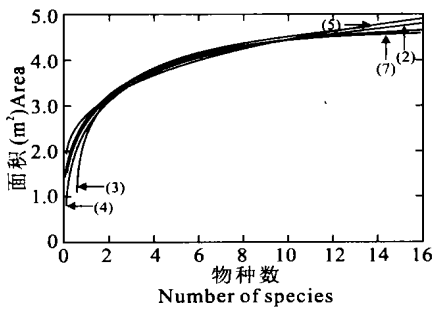


图1 达乌里胡枝子群落五个模型的种-面积曲线
Fig. 1 Species-area curves of 5 models of *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl community

$$R = \frac{1}{\frac{n-2}{F} + 1}$$

计算所剩 4 个方程的复相关系数如表 3。

根据复相关系数 R 的大小判定方程 (4) 拟合的最优, 将拟合参数代入方程 (4), 其结果见图 2。

$$S = 11.6476A / (1 + 0.5851A)$$

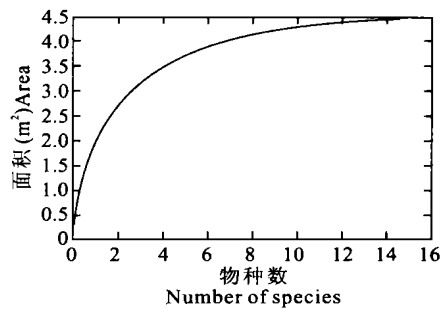


图2 达乌里胡枝子群落最优种-面积曲线
Fig. 2 The optimal species-area curve of *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl community

表 3 4 个模型的复相关系数

Table 3 The complex correlation coefficients of 4 models

方程 Model	(2)	(4)	(5)	(7)
复相关系数 Correlation coefficient	0.8722	0.9881	0.9867	0.9893

3.2 群落最小面积的确定

目前生物学界对最小面积的求法有很多种。笔者认为确定最小面积的方法是对种-面积曲线求二阶导数, 并将二阶导数为 0 的点对应的面积为最小面积, 因为二阶导数为 0 的点为函数的拐点, 即函数凹凸性改变的点, 由于种-面积曲线为递增的凸函数, 拐点在图形上表现为水平, 此时变化量的增量趋于 0。利用 Matlab6.5 对上式 $S = 11.6476A / (1 + 0.5851A)$ 关于 A 求二阶导数:

$$S'' = -170375269 / 12500000 / (1 + 5851 / 10000A)^2 + 996865698919 / 125000000000A / (1 + 5851 / 10000A)^3$$

利用 Matlab6.5 做 S'' 的曲线如图 3, 由于 S'' 是一个凸函数并没有拐点, 但可以近似的以其极限为 0 的点为拐点, 当 A 为 3.4 时 S'' 值接近为 0, 此时可认为 3.4 m² 既是陕西省延安市安塞县高桥乡墩儿沟山和竹塌山地区达乌里胡枝子群落的最小面积。使用同样方法对其余 3 个草种的群落进行处理。

3.3 白羊草、无芒隐子草、冰草群落数据处理

对于白羊草、无芒隐子草、冰草进行同样的数据

处理, 结果见表 4。表中第一列表示不同群落的不同方程, 第 2、3 列为参数值, 第 4 列为方程拟合的复相关系数, 最后一列表示用不同的方程计算出的群落最小面积。如第 2 行表示白羊草的方程 (2) 为: $S = 9.6518 + 3.9606 \ln A$ 。拟合的复相关系数为 0.9355, 此方程二阶导数趋于 0 的点为 1.6, 得出群落的最小面积为 1.6 m²。从表中可以看出 3 种草的第 7 个方程复相关系数最大, 拟合最优, 可作为 3 种草的最终种-面积曲线。黄土高原其余 3 种乡土牧草的种-面积的方程如下:

白羊草群落最优种-面积的方程为
 $s = 15.0004A / (1 + 0.7056A)$

无芒隐子草群落的最优种-面积的方程为
 $s = 14.1552 / (1 + 0.7773A)$

冰草群落的最优种-面积的方程为
 $s = 18.5223A / (1 + 1.2075A)$

其余 3 种乡土牧草群落的种-面积的最优曲线分别如图 4~6。

根据以上分析, 4 种乡土生态型牧草的种-面积曲线均为 $S = aA / (1 + bA)$ 最优, 达乌里胡枝子、

无芒隐子草、冰草、白羊草的群落最小面积分别为 3.4、4.1、1.4、4.8 m²。

表 4 白羊草、无芒隐子草、冰草群落拟合结果

Table 4 The fitting results of *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Cleistogenes songorica* (Roshev) Ohwi and *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn

群落类型 Community type	方程 Model	a	b	复相关系数 R Correlation coefficient	最小面积(m ²) Least area
白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	(2)	3.9609	9.6518	0.9355	2
	(4)	4.0269	10.4524	0.9956	4
	(5)	10.5932	0.2477	0.9943	3
	(7)	15.0004	0.7056	0.9968	8
无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i> (Roshev) Ohwi	(2)	3.2766	8.7312	0.9264	3
	(4)	3.3088	13.5.63	0.9954	5
	(5)	9.5075	0.2324	0.9941	4
	(7)	14.1552	0.7773	0.9970	8
冰草 <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn	(2)	9.2354	2.1878	0.8827	3
	(4)	2.1871	68.0415	0.9958	3
	(5)	9.6804	0.1574	0.9949	4
	(7)	18.5223	1.2075	0.9978	7

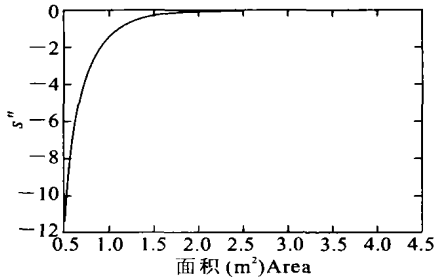


图 3 S 的曲线

Fig. 3 Curve of S

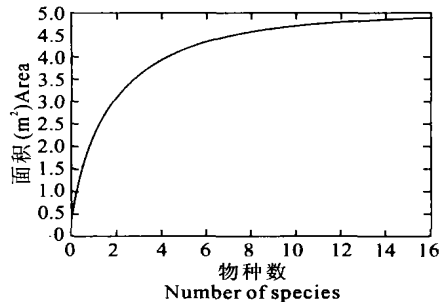


图 4 白羊草群落种-面积曲线

Fig. 4 The optimal species-area curve of *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng

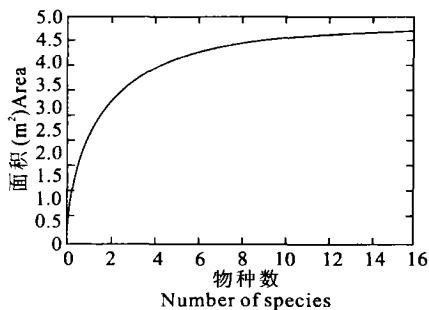


图 5 无芒隐子草种-面积曲线

Fig. 5 The optimal species-area curves of *Cleistogenes songorica* (Roshev) Ohwi

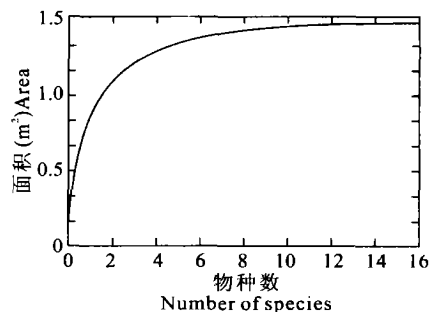


图 6 冰草群落最优种-面积曲线

Fig. 6 The optimal species-area curves of *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn

3.4 结果分析

从本文选定的 7 个常用的种面积方程的拟合情况来看,广泛适用的生长型 Logistic 曲线(方程(7))和酶动力学广泛采用的 Michaelis-Menton 模型曲线(方程(1))并不适合黄土高原 4 种乡土生态型牧

草的种-面积曲线,表现为这两个方程在曲线拟合的第一步就无法通过 F 检验,方程无效。方程(3)虽然通过了第一步 F 检验,但由于其图形具有突变,尽管有学者认为种-面积曲线实际呈 S 型^[9],但仍然无法对其在如此小面积上(1.05 m²)物种数先降

后升进行生物学解释。余下的4个方程似乎均可以作为种-面积曲线,但仔细分析后发现由于方程拟合的复相关系数不同,进一步求解群落的最小面积时会有较大的差距。以白羊草为例,方程(2)、(4)、(5)、(7)的复相关系数分别为0.9355、0.9943、0.9956、0.9968,得出的物种的最小面积分别为1.2、1.8、2.4、4.8 m²,可以看出虽然复相关系数差异不大但得出的最小面积有较大的差异。从统计学的角度出发认为复相关系数越大说明曲线拟合的越好,因此认为方程(7)最符合实际,反映到生物学上也可以看到方程(7)所得的物种的最小面积最符合实际。而且通过方程的拟合还可以看到黄土高原4种乡土生态型牧草的种-面积曲线均以 $S = aA / (1 + bA)$ 为最优,可以认为黄土高原的乡土牧草的种面积曲线也以此方程为最优。

4 小结与讨论

1) 如引言所述,笔者认为种-面积关系科学界定取样面积,在此面积中所得的数据反映了整个群落性质,获得的信息与群落所包含的整体信息是基本吻合,具有较高的可信度,因为它的出发点是将群落作为一个有机的整体。换言之,群落的最小面积中包含的信息可以较完整、客观的代表群落生物学基本特征,尽管如此以来,不同群落对应的面积在数值上有区别,但在生物学意义上是统一的。例如“物种丰富度”,此概念本身就限定了必须在一个合理的范围去描述种群所包含的物种,否则,将无法正确说明。Lep J. & Stursa 认为用种-面积曲线关系比单一的物种数目可以更好地描述植物群落的物种丰富度^[10],作者赞同这一观点,在这一范围中,群落包含的物种将既不会被遗漏也不会重复的统计,并降低了偶见种对指数的影响。

2) 同一生物学命题的模型都有其一定的理论背景即侧重点,从而使其适应性有所差异,应根据具体的研究目的选择模型。Buys et al. 指出物种数目必须是面积的非减函数^[11],并在此基础上进一步说明随面积的增加,物种数目应渐进的趋向于有限的物种数,即在给定的区域中有限的物种数应该是模型的一个参数。1999年,刘灿然、马克平等学者指出了另一个条件:当面积>0时,物种>0,物种的出现必须要有一定的面积即曲线在纵坐标轴上不能有正截距,对应的,横轴上不能有负截距^[8]。但是,当给曲线限制条件太多时,会使其灵活性降低,拟合效果随之变差。结合调查的实际情况,满足两个条件的模型

即可。

3) 最小取样面积的确定,在一定程度上还应取决于进一步分析的目的、具体指标及所允许的误差范围,因而最小取样面积的确定应尽可能的多指标化。1998年,余世孝进一步指出最小取样面积的含义一般应基于具体的群落类型即植被分类的基本单位——群丛来确定才有其实质意义^[12]。

4) 对于非线性方程进行参数估计时,许多学者对其进行线性转换,进而对线性方程进行参数估计,然后将线性方程转换成非线性方程。笔者认为将非线性转换为线性必然会产生误差,经过多次迭代后造成误差的积累,使结果可信度降低。直接对非线性方程进行参数估计可以提高拟合方程的精度和准确性。

5) 对于群落的最小面积选取,本文认为科学的确定最小面积的方法是对种-面积曲线求二阶导数,并得二阶导数为0或趋于0对应的面积为最小面积,即种-面积曲线的变化量的增量等于或逼近于0时对应的面积。

6) 偶见种在各个群落中的存在使我们必须对群落的种类组成高度重视,充分考虑取样效率。在四个群落中都存在偶见种,达乌里胡枝子群落中绢茸毛火绒草(*Leontopodium smithianum* (Hand))与冰草群落中的狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.))只出现一次,无芒隐子草群落中香薷(*Elsholtzia ciliata* (Thunb.))与白羊草群落中的紫苑(*Aster tataricus* (Linn.))出现两次,因此在以后的调查中可简便的根据法国 CEPE 的规定,把巢式样方中达到含有样地总物种数 84% 的面积作为群落的最小面积。

参考文献:

- [1] Fisher R A, Corbert S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population [J]. *Journal of Animal Population*, 1943, 12: 42- 58.
- [2] Barkman J J. A Critical evaluation of minimum area concept [J]. *Vegetatio*, 1989, 85: 89- 104.
- [3] Williams M R. An extreme-value function model of the species incidence and species-area relationship [J]. *Ecology*, 1995, 76: 2607- 2616.
- [4] Gitay H, Rexburg S H, Wilson J B. Species-Area relation in a New Zealand tussock grassland. with implications for nature reserve design and for community structure [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2: 113- 118.
- [5] de Caprariis P, Lindemann R H, Collins C M. A method for determining optimum sample size in species diversity studies [J]. *Mathematical Geology*, 1976, 8(5): 575- 581.

- [6] Miller R I, Weigert R G. Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora[J]. *Ecology*, 1989, 70(1): 16- 22.
- [7] Kenkel N C, Juhasz-Nagy P, Podani J. On sampling procedures in population and community ecology [J]. *Vegetatio*, 1989, 83: 195-207.
- [8] 刘灿然, 马克平, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究——种—面积曲线的拟合与评价[J]. *植物生态学报*, 23(6): 490- 500.
- [9] Niering W A. Terrestrial ecology of Kapingamarangi Atoll, Caroline Islands[J]. *Ecological Monographs*, 1963, 33: 131-160.
- [10] Lep J. & Štursa. Species-area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships [J]. *Vegetatio*, 1989, 83: 249- 257.
- [11] Buys M H, Maritz J S, Boucher C, et al. Van Der Walt. A model for species-area relationships in plant communities [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1994, 5: 63- 66.
- [12] 余世孝, 宗国威, 陈兆莹, 等. 随机与系统取样的生态学信息量比较[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(5): 473- 480.

Fitting and assessment of species-area curves of four native pasture communities on Loess Plateau

TANG Long¹, HAO Wen-fang¹, SUN Hong-gang¹, LIANG Zhong-suo^{1,2}

(1. College of Life Science, Northwest A&F University; 2. Institute of Water and Soil Conservation, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: According to the investigation scale and the research purpose, the basic conditions for species-area curves on Loess Plateau have been analyzed. Four typical models were adopted in the study: $S = b + a \ln A$, $S = a \ln(bA + 1)$, $S = aA^b$, $S = aA / (1 + bA)$. With the aid of SAS8.1 and MATLAB6.5 system, the first three models were fallen into disuse according to the F value of fitting curves. The model $S = aA / (1 + bA)$ was regarded as the standard curve to get second derivative species-area for the communities of *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl, *Cleistogenes songorica* (Roshev) Ohwi, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn, and *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, that is, 3.4 m², 4.1 m², 1.4 m² and 4.8 m². Since this model fitted all the communities well, it was considered as the best species-area model for the herbage plant communities on Loess plateau.

Key words: Loess Plateau; plant community; species-area curve; fit