

海南岛热带雨林优势种 青梅种群增长的矩阵模型

胡玉佳

王寿松

(中山大学生物系)

(中山大学数学系)

摘 要

本文应用Lefkovitch矩阵技术,研究海南岛热带雨林优势种青梅*Vatica hainanensis* (*V. astrotricha*)种群数量动态,建立种群增长的矩阵模型,模拟种群增长的可能变化。

计算得出青梅初始矩阵的特征根是1.0004,它已相当接近种群稳定时的理论值1.0,而且种群初始和稳定时的个体分布十分相似,从而证明青梅是一个稳定的顶极种群。种群增长模拟结果表明,在青梅种群生活史中,种子和老龄阶段对于扰不敏感,而具最大繁殖潜力的阶段对于扰最敏感。

青梅 *Vatica hainanensis* (*V. astrotricha*) 广泛分布在我国海南岛东南、中南、西南部700米以下山地和岛东南沿海滩涂,是海南岛热带雨林主要优势种和珍贵木材。本文应用Lefkovitch矩阵技术和对青梅种群的野外观测试验数据,建立种群增长模型,测试种群的稳定性分布并进一步模拟种群增长动态的可能变化,为热带植被的保护、森林经营管理提供理论依据和信息。

一、生 命 表

根据1982年11月至1983年10月共12个月时间内在海南岛坝王岭林业局乌烈林场重合岭2,000平方米混合青梅林样地内的观测和试验数据,编制了青梅种群生命表(表1)。表1列出了青梅从种子到>60厘米胸径的13个阶段,代表了青梅的生活史。

生命表中的种子(第1阶段)数据是根据样地内5株15—80厘米胸径的青梅结实林木各自的当年种子量并参考有关单位采种历史记录所推算的总种子量。然后又分别观测收集这5株林木种子释放时残留在树冠及其他构件上的种子量,依此算出真正落在林地内的种子比例。在林内分别选3个1米²的小样地实验测出种子在林内自然条件下的存活率和死亡率。把这些数据逐一扣除后便得出样地内种子的真正存活个体数并算出存活率和死亡率。因为种子存活数都是指能够萌发成幼苗的,所以种子进入下一体积级(第2阶段)的比例应是1.0。第2—13阶段中的总个体数(表1第1列)是1982年11月对2,000米²样地每木调查的实际数据。存活个体数(表1第2列)则是12个月后于1983年10月对同一样地重新每木调查的实际数据。存活率(表1第3列)是各阶段的存活个体数与原先总个体数之比。第2—5阶段高度

本文于1985年11月15日收到。

表 1 青梅生命表^{**}Table 1 Life table for *Vatica hainanensis* on study plot (2000m²) Bawang Ridge in Hainan Island, from November 1982—October 1983

序	阶段数	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
列	高度级 (厘米)	种子	<15	15~50	50~80	80~150	>150	—	—	—	—	—	—	—
	胸径级 (厘米)		—	—	—	—	<5	5~10	10~15	15~20	20~30	30~40	40~60	>60
1	总个体数	9104	1087	189	151	43	18	28	21	16	16	6	3	3
2	存活个体数	1639	136	96	79	31	16	27	20	16	15	6	3	3
3	存活率	0.18	0.125	0.509	0.526	0.71	0.89	0.95	0.96	*0.97	0.94	*0.99	*0.75	*0.75
4	死亡率	0.82	0.875	0.491	0.474	0.29	0.11	0.05	0.04	*0.03	0.06	*0.01	*0.25	*0.25
5	生长量	高度 (厘米)	—	9.6	18.7	30.8	31.7	—	—	—	—	—	—	—
6	胸径 (厘米)	—	—	—	—	—	0.12	0.32	0.36	0.35	0.32	0.27	0.22	0.22
7	进入下一体积级的比例	1.0	0.97	0.27	0.35	0.43	0.20	0.25	0.09	0.187	0.06	*0.04	*0.01	0
8	留在原体积级的比例	0	0.03	0.73	0.65	0.57	0.80	0.75	0.91	0.813	0.94	*0.96	*0.99	1.0
9	种子输入量比例值	—	—	—	—	—	—	—	—	0.157	0.314	0.176	0.147	0.206
10	平均每个个体产种子数	—	—	—	—	—	—	—	—	89	178	267	446	625

* 为插入值

**海南岛坝王岭, 样地面积2,000米², 1982年11月—1983年10月

生长量 (表 1 第 5 列) 是在样地内各阶段的种群中分别选取 10—50 株生长正常的个体实际观测的平均值。由于青梅乔木胸径生长很慢, 在 12 个月内难以用一般仪器度量其生长量, 因此 9—13 阶段的胸径生长量 (表 1 第 6 列) 是伐取样地周围胸径在 3—65 厘米范围内的 29 株自然林木, 应用测树学原理进行逐一树干解析后综合计算的数据。2—13 阶段中进入下一体积级的比例 (表 1 第 7 列) 是进入下一级的个体数与原体积级个体数之比。进入下一体积级的个体数则是生长量加进它们原来的实际高度或胸径中以后所达到下一体积级的个体数。留在原体积级比例 (表 1 第 8 列) 是进入到下一体积级后所剩下的余数。9—13 阶段的种子输入量比例值 (表 1 第 9 列) 是根据样地内各胸径级青梅乔木实际采种量推算该阶段内所有个体的种子量与种子总产量之比。9—13 阶段中各阶段每个个体产种子数 (表 1 第 10 列) 则是样地内总种子数分别乘以各阶段的种子输入量比例值, 然后除以该阶段的乔木个体数。表 1 有 * 号的是插入值 (interpolated Values)。这些插入值有的 (如第 9、11 阶段) 是根据计算机计算时需要而随意插入, 它们并不影响计算结果; 有的 (如 12、13 阶段的存活率和死亡率) 则是依据该阶段乔木某些死亡特征——树干空洞程度所推算, 并非是一个准确值。

二、矩阵模型与初始矩阵

根据 Lefkovitch (1965) 描述有机体生活史不均等阶段组的矩阵模型 $n_{t+1} = Mn_t$, 青梅生命表中所代表的种群生活史的 13 个阶段可表示为矩阵:

这里的 m_i , j 是阶段 j ($j = 1, 2, 3, \dots, 13$) 对阶段 i ($i = 1, 2, 3, \dots, 13$) 的基值 (Contribution)。利用生命表 (表 1) 中的数据, 可以计算出青梅初始矩阵的各项元素 (图 1)。

$$M = \begin{pmatrix} m_{1,1} & m_{1,2} & m_{1,3} & \cdots & m_{1,13} \\ m_{2,1} & m_{2,2} & m_{2,3} & \cdots & m_{2,13} \\ m_{3,1} & m_{3,2} & m_{3,3} & \cdots & m_{3,13} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ m_{13,1} & m_{13,2} & m_{13,3} & \cdots & m_{13,13} \end{pmatrix}$$

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.18 & 0.004 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.121 & 0.372 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.137 & 0.342 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.184 & 0.404 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.3 & 0.712 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.178 & 0.713 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.234 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 89 & 178 & 267 & 446 & 625 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.874 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.086 & 0.789 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.18 & 0.88 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.056 & 0.95 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.04 & 0.75 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.007 & 0.75 \end{pmatrix}$$

图 1 青梅的初始矩阵

Fig.1 Initial matrix for *Vatica hainanensis*

$m_{1,1}$ 来自种子在阶段 1 中产生的种子数及留在阶段 1 中的个体比例, 它们都是 0, 所以 $m_{1,1} = 0$ 。此外, 阶段 2 到阶段 8 都不产生种子, 故 $m_{1,j} = 0 (j = 2, 3, \cdots, 8)$ 。 $m_{1,9}$ 到 $m_{1,13}$ 是在一特定时间内种群个体所产生的种子数 (表 1 第 10 列) 矩阵中主对角线的元素 (这里 $i = j$, 如 $m_{2,2}, m_{3,3}, \cdots, m_{13,13}$) 是保留在 j 阶段的个体数比例 (表 1 第 8 列) 与 j 阶段存活率 (表 1 第 3 列) 之乘积。下对角线的元素 (这是 $i = j + 1$, 如 $m_{2,1}, m_{3,2}, \cdots, m_{13,12}$) 是从 j 阶段进入到 $j + 1$ 阶段的个体数比例 (表 1 第 7 列) 与 j 阶段存活率之乘积。除了这两条对角线外, 在初始矩阵中 2—13 行的其他元素都是 0。因为一个个体在一年时间中不会倒退一个阶段 (如 $m_{2,3} \neq 0$, 则表示一个个体从阶段 3 退到阶段 2), 也不会多跳跃一个阶段 (如 $m_{3,1} \neq 0$, 则表示一个个体从阶段 1 跃到阶段 3)。

从数学上分析, 如果一个种群的初始矩阵 M 自乘足够高次幂以后, 其所有元素已变化不大了, 既存在足够大的整数 k , 使得 $Y = M^k$ 的每个元素除以 $Z = M^{k+1}$ 的对应元素所得矩阵的元素几乎全等于 1, 则说明初始矩阵的最大特征根应该等于 1, 因而证明这个种群

是稳定的。根据矩阵计算方法, 用 BASIC 语言编写了一个计算机计算程序, 通过 Apple- II 微型计算机分别对青梅种群初始矩阵进行了第 64、128 和 256 次幂 ($K=64, 128, 256$) 的自乘, 得出青梅种群初始矩阵的三个特征根小数后第 5 位四舍五入后分别是 1.0009、1.0004 和 1.0004。这些特征根值都已十分接近稳定时的理论值 1.0, 但又以 128 和 256 次幂时的特征根值更加接近理论值。在这之前, Usher (1966) 对英国 Scot 的松林动态研究时所得的特征根值是 1.204; Bosch (1971) 对红杉 (*Sequoia sempervirens*) 的动态研究时所得的特征根值却是 12.87; Hartshorn (1972, 1975) 对哥斯达黎加潮湿热带雨林的 *Pentaclethra macroloba* 和 *Stryphnodendron excelsum* 两个种群动态研究时得出的特征根值是 1.002 和 1.047。除后者外, 前两人研究所得的特征根值都与理论值相差较远。

特征根只表明种群大小增减或保持原状, 并不反映在特定大小的种群内个体的分布或稳定性。通过种群初始阶段的分布 (表 1 第 1 列) 乘以稳定矩阵 Y , 可以获得种群的稳定列向量或称种群的稳定阶段分布。计算结果表明, 青梅种群初始阶段个体的分布 (实际现存个体分布) 与稳定阶段个体分布 (预测个体分布) 是相对地比较接近的 (表 2)。

表 2 青梅种群初始阶段个体分布与稳定阶段个体分布的比较

Table 2 Comparison of the initial stage distribution with the stable stage distribution for *Vatica hainanensis*

阶 段 数	初始阶段	分 布	稳定阶段	分 布
1	9,104	85.21	10,398	80.87
2	1,087	10.18	1,879	14.62
3	189	1.77	362	2.82
4	151	1.42	76	0.59
5	43	0.41	24	0.19
6	18	0.17	25	0.20
7	28	0.27	15	0.12
8	21	0.20	28	0.22
9	16	0.15	12	0.10
10	16	0.15	17	0.14
11	6	0.06	19	0.15
12	3	0.03	3	0.03
13	3	0.03	1	0.01
合 计	10,685	100.05	12,895	100.06

从表 2 可见, 青梅种群生活史各阶段的初始个体分布与稳定时个体分布除个别阶段稍有差别外, 其余都相对比较接近。这种预测量与实际量比较接近是表明青梅种群是稳定种群的又一重要论据。因此, 特征根和稳定阶段分布证明, 海南岛坝王岭的青梅是一个稳定的顶极种群。

三、种群增长的模拟

特征根和初始与稳定分布的计算结果只说明种群现在和停留在稳定状态时的状况。但一个种群增长模型还需了解种群在背离稳定状态时的原因和结果, 以寻求对策。利用改变生命

表中各阶段的存活率以改变初始矩阵中一个或多个元素并计算改变元素值后的特征根值。根据这些特征根值减少量的变化,可以了解种群是否背离了稳定状态,其原因和后果如何,并依此对种群增长作预测和决定种群生活史各阶段中对干扰的敏感性。这就是种群增长的模拟。青梅种群增长模拟结果详见表3。

表 3 青梅种群增长模拟变化的特征根计算结果

Table 3 Dominant latent roots resulting from simulated changes in survival of *Vatica hainanensis* population

阶 段	矩阵元素	原来值→变化后新值	特 征 根 ($k=128$)
	按原矩阵元素	不 变 化	1.0004
1	$m_{2,1}$	0.18 → 0.09	0.9872
1	$m_{2,1}$	0.18 → 0.009	0.9590
2	$\{m_{2,2}$ $m_{3,2}$	0.004 → 0.002 0.12 → 0.06	0.9870
3	$\{m_{3,3}$ $m_{4,3}$	0.372 → 0.186 0.137 → 0.069	0.9828
4	$\{m_{4,4}$ $m_{5,4}$	0.342 → 0.171 0.184 → 0.092	0.9831
5	$\{m_{5,5}$ $m_{6,5}$	0.404 → 0.202 0.30 → 0.15	0.9821
6	$\{m_{6,6}$ $m_{7,6}$	0.712 → 0.356 0.178 → 0.089	0.9738
7	$\{m_{7,7}$ $m_{8,7}$	0.713 → 0.357 0.234 → 0.117	0.9738
8	$\{m_{8,8}$ $m_{9,8}$	0.874 → 0.437 0.086 → 0.043	0.9635
9	$\{m_{9,9}$ $m_{10,9}$	0.789 → 0.395 0.18 → 0.09	0.9705
10	$\{m_{10,10}$ $m_{11,10}$	0.88 → 0.44 0.056 → 0.028	0.9672
11	$\{m_{11,11}$ $m_{12,11}$	0.95 → 0.475 0.04 → 0.02	0.9780
12	$\{m_{12,12}$ $m_{13,12}$	0.75 → 0.375 0.007 → 0.0035	0.9993
13	$m_{13,13}$	0.75 → 0.375	1.0001
1—13	矩阵中所有元素值减少10%		0.9031
1—13	矩阵中所有元素值减少50%		0.0 ≤

当1—13阶段中每一阶段存活率各自减少50%,即首先是第1阶段存活率减少50%,其他各阶段保持原来数值,然后2—13阶段的成活率也分别如此类推,分析比较它们各自的成活率变化后对初始矩阵特征根的影响以说明各阶段对干扰的敏感性。表3结果分析表明,当存活率减少50%时,第12和13阶段即青梅繁殖末期的老龄阶段(胸径>40厘米)对干扰最不敏感。这时初始矩阵的特征根值分别是0.9993和1.0001,都极其接近1.0的理论值,表明种群仍然是稳定的。因为这些阶段中,种群个体已经趋于衰老,繁殖也进入末期,它们对于种群的稳定无关紧要。这种事实启示我们,在森林经营管理中,适当地较大量砍伐繁殖末期的林木,对于种群以至植被的稳定没多大影响。第1阶段(种子阶段)对干扰相对也不大敏感,当存活率减少50%时,其初始矩阵的特征根值仍达0.9872。这说明,适当的采种对种群的稳定性也无多大影响。然而,第8、9、10三个阶段对干扰最敏感。当存活率减少50%

时,其初始矩阵的特征根分别是0.9635、0.9705和0.9672,相对于其他各阶段,特征根值的减少量最大(表3)。这种情况的出现是合理的。因为一株乔木具有最大繁殖潜力是在它刚进入繁殖期或将进入繁殖期的时候。从青梅生命表(表1)中可见,第8、9、10阶段正是处于这个时期。在这个时期,如果减少它的存活率,毫无疑问,将会严重影响种群的繁殖潜能,削弱种群的出生率,导致种群数量的大幅度下降。对于那些繁殖期长的长命种类尤其严重。此外,由于青梅种群个体胸径年增长量很少,在特定时间内通向这些阶段的个体数不多(见表1),更增加了这些阶段对于干扰的敏感性。这种事实给我们在研究自然植被的保护提供了有力的理论依据。即维护植被的稳定性,首先要注意保护优势种群,而又必须十分注意保护那些刚进入和即将进入繁殖期具有最大繁殖潜能的个体。在林业生产经营管理上则要求细致地研究选择砍伐的径级(龄级)和采伐方式,切勿乱砍滥伐,否则会严重威胁物种的生存和生态系统的平衡。进一步把1—13各阶段的存活率同时减少10%时,其初始矩阵的特征根减少到0.9031,种群数量更加急剧下降。当1—13各阶段的存活率同时减少50%时,其初始矩阵的特征根趋于0,意味着种群将会趋于灭绝的可能,该种群所在的生态系统也将会遭受完全的破坏。

四、讨 论

1. 本文研究了我国海南岛热带雨林优势种青梅种群数量动态,应用Lefkovitch模型建立了青梅种群增长的矩阵模型。研究表明,Lefkovitch模型也适用于热带乔木种群并可推广于其他乔木,只要这些植物种群在其生活史阶段中具有明显的形态学变化特征则可。

2. 通过模型的计算所得初始矩阵特征根大小变化,可以测定种群性质和动态。一个稳定的顶极种群,其增长模型的特征根值一定会极其接近1.0的理论值。如果种群背离稳定状态,其增长模型的特征根不是小于1.0就是明显大于1.0。当特征根值明显大于1.0,则表明种群处于演替阶段;当特征根值小于1.0,则表明种群受到严重干扰。依此,测定森林群落中一个或多个优势种群增长模型的特征根值亦可测知该森林群落的性质和动态,以便为植被保护和森林经营管理提供对策,在生产实践上具有重要意义。

参 考 文 献

- 王兰州 1985 广东海南岛青皮原植物的研究。中山大学学报(自然科学版) 3:94—97。
张宏达 1963 海南岛的青皮林,植物生态学与地植物丛刊, 1 (1—2):142。
胡玉佳 1983 海南岛龙脑香森林的群落特征及其类型,生态科学, 2:16—24。
Bosch, C.A. 1971 Redwood: A population model. *Science* 172:345—349。
Hartshorn, G.S. 1972 The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculobea* a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. dissertation, Univ. Washington, Seattle. 85—100。
Hartshorn, G. S. 1975 A matrix model of tree population dynamics. In, F. B. Golly and E. Medina. (Eds.), Tropical Ecological Systems, Trend in Terrestrial and Aquatic Research. pp. 41—51. Springer-Verlag, New York.
Lefkovitch, L. P. 1965 The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1—18。
Usher, M. B. 1966 A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forest. *J. Appl. Ecol.* 3:355—367。

A MATRIX MODEL OF POPULATION GROWTH OF DOMINANT TROPICAL RAIN FOREST SPECIES *Vatica hainanensis* IN HAINAN ISLAND

Hu Yujia

(Department of Biology, Zhongshan University)

Wang Shousong

(Department of Mathematics Zhongshan University)

In this paper the population dynamics of dominant tropical rain forest species *Vatica hainanensis* (*V. astrotricha*) in Hainan Island is studied by Lifkovitch's matrix technique. A matrix model of the population growth is developed and possible changes in the population growth are simulated with the model.

The dominant latent root for the initial matrix of *V. hainanensis* is 1.0004 by computing, which is remarkably close to the theoretical value of 1.0 for population stability. The relative distributions of initial and stable populations are very similar. Both the dominant latent root and stable stage distribution indicate that *V. hainanensis* is a stable climax population. The simulated changing in the model of the population growth shows that the seed and old-age tree stages are least sensitive to disturbance and the tree stages of the maximum reproductive potential are the most sensitive to disturbance in the population life cycle.