

长白山阔叶红松林马氏链模型*

阳含熙 潘愉德 伍业钢

(中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京)

摘 要

我们曾经对长白山自然保护区阔叶红松林做过分类、格局和结构(树种组成和年龄结构)的研究。在此基础上,本文成功地应用马氏链模型研究该森林生态系统的演替趋势。正如Horn(1975)第一次应用马氏链模型一样,其成功的基础在于长期的世代更替过程中,森林生态系统必然将自身所含有的足够的信息传递给下一世代(我们所研究的林分,其优势种的年龄约在400—500年间)。然而,成功的关键则在于转移概率的确定。对于森林生态系统的演替,我们必须恰当地考虑幼树和小径级林木生长进入主林层的概率和时间。本文采用二种新的确定转移概率的方法,其结果相当吻合。而且与过去国内林学家采用传统的演绎方法的一般认识是一致的。

Horn(1975)成功地应用马氏链(Markov Chain)来说明森林的演替过程。以后,许多学者都应用于森林和草原演替以及有关的研究(Stephen & Waggener, 1977; Shugar & West, 1979; Runkle, 1981; Debussche, 1977; Miles, 1985)。马氏链是一种特殊的随机运动过程。一个运动系统在 $t + 1$ 时刻的状态和 t 时刻的状态有关,而与以前的状态无关。这种性质称为马氏性(Markovity assumption)或无后效性。这一点用于森林生态系统特别合适。天然林演替是一个长期变化过程,是时间上大尺度的变化。经过数十年或千百年这样漫长的时间,变化积累的大量信息,在达到某一阶段时已经得到充分体现。因而下一阶段的情况可以由现阶段推断。马氏链在植被演替上的应用,一个关键步骤就是转移概率的确定。Horn(1975)等人都采用母树下的幼苗比例来确定转移概率。毫无疑问,目前母树下的幼树幼苗和小径木是代替母树的候选者,然而许多候选者将来成为现实的代替者只能是一株,假定密度不变的话。这种更替需要包括几个过程,首先是现存母树的消亡。一株母树死去,让出一个空间,幼树才能进入这一空间。母树的存活率和种群寿命是一个前提。其次,幼苗幼树的生长习性和速度是取得优胜的一个必要条件,有些树种幼苗很多,但早期迅速大量死亡。不同树种的天然稀疏过程是极不相同的。生长速度达到主林层所需年数,不同树种表现的快慢也不一致。在母树林冠下,各个树种表现的生长状况(一般称为耐阴性)也不相同,有的树种一经压抑,生长即不健康,将来林冠稀疏,它也不能重新恢复生长活力。而有的树种就具有这种能力。天然林中红松常表现受到一时期压抑,而后又能恢复旺盛生长的能力。在此基础上,我们提出新的转移概率的确定方法。

* 中国科学院科学基金资助课题。

本文于1986年10月3日收到。

一、研究地点及方法

1. 地点

取样地点在长白山自然保护区管理局后山(北纬 $42^{\circ}25'$,东经 $128^{\circ}6'$)阔叶红松林内。海拔740米;坡度约5度左右。土壤为火山灰形成暗棕色森林土。表土pH值为6.2;肥力较高。土层深厚,达130厘米以上。主林层(高 ≥ 16 米)内红松占株数组成的33.8%。主要混交阔叶树种有:紫椴(混有少量糠椴)、水曲柳(含少量黄披椴和核桃楸)、色木槭(含少量白牛槭)、春榆、枫桦、蒙古栎以及少量山杨和白桦。

2. 样方设计

采用样条调查方法。在离林缘二百米处随机选取一点开始设立样条。每一样条长五十米,宽十米。样条内又设 10×10 米记录样方。调查样条十四条,样地面积共0.7公顷。

3. 林冠划界

将每一株进入主林层树木林冠大小的投影用小绳圈出其范围,两林冠连接处间隙小于 10m^2 ,则平分归入其相邻林冠;大于 10m^2 就作为林间空地处理。这个办法的优点在于,不但考虑到母树林冠下幼树,而且将附近的幼树也考虑在内。

4. 记录项目

(1)主林层林木种名、胸径、高度(目测)。(2)用生长锥随机钻取不同种的不同径级样木,计算树木年龄。(3)按逐个林冠投影范围记录下层木(高 < 16 米,胸径 > 7.5 厘米)、幼树(胸径2.5至7.5厘米)、幼苗(胸径 ≤ 2.5 厘米)的种名、高度、胸径、树龄。

5. 树龄确定

林木的年龄是一个不易获得的数据,比较可靠的方法是利用生长锥。但年轮钻取比较费事,我们只能在不同径级内随机钻取一定的株数,然后进行线性回归;所得结果都达极显著水平。我们共钻取不同树种林木85株,占样地实际调查林木株数的27%左右,数量还嫌少了一些。

二、初始状态矩阵的确定

初始状态矩阵 $A_1 = 0$ 以主林层内各主要树种株数组成比例表示:

$$A_1 = 0 = \begin{pmatrix} 0.3380 \\ 0.2359 \\ 0.0845 \\ 0.1197 \\ 0.1197 \\ 0.0458 \\ 0.0564 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{红松} \\ \text{紫椴} \\ \text{水曲柳} \\ \text{色木槭} \\ \text{蒙古栎} \\ \text{春榆} \\ \text{杨桦} \end{pmatrix}$$

三、转移概率的确定过程

假定林分密度不变, 只有主林层中有一株母树死亡, 让出一个空间, 幼树才能进入这一空间, 我们必须了解母树的消亡过程或存活率。根据过去研究 (阳含熙、伍业钢1986), 六种主要林木的更新分为连续更新和集中 (间断) 更新两类, 需要采用不同方法来估算其存活率。集中更新的树种是红松、水曲柳、蒙古栎和山杨桦木, 存活率的估算采用下面方法。

1. 红松、水曲柳、蒙古栎和山杨、桦木的存活率, 种群寿命和进入主林层年龄

在林分中, 如以红松80年为一个世代, 红松81—160龄每公顷共117株, 而下一个世代 (161—240龄) 为16株, 故

$$80\text{年存活率} = \frac{\text{老一代林木株数}}{\text{新世代林木株数}} = \frac{16}{117} = 0.1318$$

$$\text{每10年平均存活率} = \sqrt[10]{0.1318} = 0.7792$$

而从161—240龄16株到241龄以上2株这一阶段, 每10年平均存活率为0.7711, 几乎一致。两数平均为0.7755。

按此计算, 每一世代到平均每100公顷仅存一株时所用的时间, 加现存活主木的平均年龄, 约为450年, 可以记为红松的种群寿命。这与一般的观察符合。

同理我们得知水曲柳每10年平均存活率为0.6342, 种群寿命为约280年。蒙古栎每10年平均存活率为0.6687, 种群寿命为约270年。山杨桦木每10年平均存活率为0.5961, 种群寿命为180年。

2. 紫椴、色木槭、春榆的存活率, 种群寿命和各种进入主林层年龄。

紫椴的年龄分布是倒J形, 可用下列指数方程表示:

$$N = 20.2809e^{-0.0450t}$$

$$r = 0.96 \quad F = 71.30 \quad n = 7$$

$$F_{0.01}(1, 6) = 13.74$$

从上式, 可以计算紫椴每10年平均存活率:

$$\begin{aligned} L_r &= \frac{be^{-at_2}}{be^{-at_1}} = e^{-a(t_2-t_1)} = e^{-10a} \\ &= e^{-10 \times 0.0450} = 0.6376 \end{aligned}$$

我们用积分公式:

$$N_r = \int_x^\infty be^{-at} dt$$

N_r 为X年后每公顷保存的株数。当 $N_r < 0.01$ 时, 即每公顷保存不到0.01株时 (也可解释为每一百公顷保存不到一株时), x 可以认为是种群寿命。

对于紫椴有:

$$N_r = \int_{240}^\infty 20.2819e^{-0.0450t} dt = 0.0092 < 0.01$$

即紫椴种群寿命为240年左右。这与一般观察符合。同理可计算出, 色木槭每10年平

均存活率为 0.6208, 种群寿命为约 250 年。春榆每 10 年平均存活率为 0.6898, 种群寿命约 260 年。

将上述七个树种的每 10 年平均存活率, 种群寿命及其进入主林层 (高 > 16 米) 的年龄 (根据高生长分析和一般观察得到) 列成表 1。

表 1 长白山自然保护区后山阔叶红松林各主要树种的存活率、
种群寿命和进入主林层 (高 > 16 米) 的年龄

Table 1 Survival rates, age growing into the Canopy storey (ht > 16m) and
life span of major species of the mixed broadleaf Koreanpine
forest in Changbaishan Biosphere Reserves, China (years)

树 种	红 松	紫 椴	水 曲 柳	色 木 槭	蒙 古 栎	春 榆	杨 桦
存 活 率	0.7755	0.6376	0.6348	0.6208	0.6687	0.6898	0.5961
种群寿命 (年)	450	240	280	250	270	260	180
进入主林层年龄 (年)	90	60	50	50	60	60	40

3. 林冠下幼树和小径木 (胸径 > 2.5 厘米) 的株数

通过实测, 可以得到林冠下幼树、小径木的株数列于表 2。

表 2 长白山自然保护区后山阔叶红松林各主要树种林冠下各种幼树和
小径木 (胸径大于 2.5 厘米) 的株数分布 (株/公顷)

Table 2 The number (no./ha) of saplings and young trees (DBH > 2.5cm) of each
species under the canopy of each species in the mixed broadleaf
Koreanpine forest in Changbaishan Biosphere Reserves, China

林冠下			红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	合计
母树	株数		12	7	7	10	1	9	1	47
红松			2	29	4	8	1	0	1	45
紫椴			2	3	0	4	0	0	0	9
水曲柳			2	6	6	5	10	0	2	31
色木槭			21	24	4	9	0	0	0	58
蒙古栎			0	0	3	6	0	1	4	14
春榆			1	7	4	4	0	6	2	24
杨桦			40	76	28	46	12	16	10	228
合计										

4. 实际参加更替的株数

如果确定每一步的转移周期都在这七个树种的年限中, 桦树进入主林层时间最短约 40 年, 假定以 40 年为下一步转移时间的周期。实际上, 根据各种每十年平均保存率, 经过 40 年林冠下各种的幼树和小径木仅有一定的株数保留参加更新过程。因此, 表 3 是各种林冠下幼树和小径木经过 40 年后保留的株数。

$$\text{保留株数} = \text{现实株数} \times (\text{种的十年存活率})^{1/4}$$

表 3 经过一步转移周期(40年)后, 母树林冠下各树种保留的株数(株/公顷)

Table 3 The number of surviving trees (no./ha) of saplings and young trees (DBH 2.5cm) of each species, growing under each species canopy after one step of transition period

母树	株数	林冠下	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	合计
红松			4.3	1.2	1.1	1.5	0.2	2.0	0.1	10.4
紫椴			0.7	4.8	0.6	1.2	0.2	0	0.1	7.6
水曲柳			0.7	0.5	0	0.6	0	0	0	1.8
色木槭			0.7	1.0	1.0	0.7	2.0	0	0.3	5.7
蒙古栎			7.6	4.0	0.6	1.3	0	0	0	13.5
春榆			0	0	0.5	0.9	0	0.2	0.5	2.1
杨桦			0.4	1.1	0.6	0.6	2.4	1.4	0.3	6.8
合计			14.4	12.6	4.4	6.8	4.8	3.6	1.3	47.9

由于不同种幼树的平均年龄不一样, 故经过四十年一步转移周期后进入主林层的比例也不一样, 四十年后种 i 进入主林层的比例系数 (r_i) 为:

$$r_i = \frac{\text{种 } i \text{ 幼树平均年龄} + 40}{\text{种 } i \text{ 进入主林层的年龄}}$$

表 4 长白山自然保护区后山各主要树种林冠下幼树和小径木的平均年龄及四十年后进入主林层的比例系数 r_i Table 4 The average ages of saplings and young trees (DBH>2.5cm) of each species growing under canopies and their weighted coefficients $r(i)$ of each species reaching the canopy storey

树 种	红 松	紫 椴	水 曲 柳	色 木 槭	蒙 古 栎	春 榆	杨 桦
平均年龄	73	24	25	25	25	11	23
比例系数 r_i	1.2556	1.0667	1.3000	1.3000	1.0833	0.9167	1.5750

经过四十年, 许多树种已经超过进入主林层的年限。如: 红松平均年龄是73年, 再过40年为113年, 则已超过该种进入主林层需90年的界线, 因而40年后, 更新进入主林层的株数需要用比例系数来加权, 即按各种的比例系数 r_i 乘以各种四十年后的幼树的保存株数, 才是最终参与更新过程的实际株数, 即四十年后实际进入主林层的株数。

按表5就可以计算出主林层内各主要种为其林冠下幼树和小径木更替的比例 (R_{ij})

$$R_{ij} = \frac{\text{种 } i \text{ 林冠下种 } j \text{ 的幼树株数}}{\text{种 } i \text{ 林冠下所有种幼树的总株数}}$$

下面要考虑经过四十年后, 主林层内有多少母树死去, 即有多少可被幼树更替。表7则是按40年后存活率计算的主林层内各种林木剩余株数、残存比例(即四十年后种的存活率)和死亡率(即幼树更新的比例 = 1 - 残存比例)。

表 5 长白山自然保护区后山阔叶红松林各主要种群林冠下幼树和小径木, 经加权后参与更新过程的株数 (株/公顷)

Table 5 The number of saplings and young trees to take part in the replacement after modified by weighted coefficient $r(i)$ (no./ha)

母树	林冠下 株数	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	合计
红松		5.4	1.3	1.4	1.9	0.2	1.8	0.1	12.1
紫椴		0.9	5.1	0.8	1.6	0.2	0	0.2	8.8
水曲柳		0.9	0.5	0	0.8	0	0	0	2.2
色木槭		0.9	1.1	1.3	0.9	2.2	0	0.5	6.9
蒙古栎		9.5	4.3	0.8	1.7	0	0	0	16.3
春榆		0	0	0.7	1.2	0	0.2	0.8	2.9
杨桦		0.5	1.2	0.8	0.8	2.6	1.3	0.5	7.7
合计		18.1	13.5	5.8	8.9	5.2	3.3	2.1	56.9

表 6 按最终参与40年后更新过程的实际株数计算的各种幼树和小径木的更替比例 R_{ij}

Table 6 The replacement ratios (R_{ij}) of saplings and young trees of the species after a period of 40 years

母树	林冠下 R_{ij}	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	合计
红松		0.4463	0.1074	0.1157	0.1570	0.0165	0.1488	0.0083	1.0000
紫椴		0.1023	0.5795	0.0909	0.1818	0.0227	0	0.0228	1.0000
水曲柳		0.4091	0.2273	0	0.3636	0	0	0	1.0000
色木槭		0.1304	0.1594	0.1884	0.1304	0.3188	0	0.0726	1.0000
蒙古栎		0.5828	0.2638	0.0491	0.1043	0	0	0	1.0000
春榆		0	0	0.2414	0.4138	0	0.0690	0.2758	1.0000
杨桦		0.0649	0.1558	0.1039	0.1039	0.3378	0.1688	0.0649	1.0000

表 7 主林层内各种四十年后残存林木株数 (株/公顷)、残存比例 (四十年后种的存活率 T_s) 和死亡率 ($T_m = 1 - T_s$)

Table 7 The survival number of canopy trees of each species (no./ha), survival rates after 40 years (T_s) and mortality rates ($T_m = 1 - T_s$)

母树种名	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦
残存林木株数	34.4	11.1	3.9	5.0	6.8	2.7	1.9
残存比例 (T_s)	0.3617	0.1653	0.1624	0.1485	0.2000	0.2264	0.1263
死亡率 (T_m)	0.6383	0.8347	0.8376	0.8515	0.8000	0.7736	0.8737

5. 转移概率矩阵

最终确定转移概率

$$P_{ij} = \begin{cases} R_{ij} \times T_m & \text{当 } i \neq j \text{ 时} \\ R_{ij} \times T_m + T_i & \text{当 } i = j \text{ 时} \end{cases}$$

P_{ij} 即种 i 为种 j 代替的转移概率

表 8 最终确定的长白山自然保护区阔叶红松林各主要树种更替过程的转移概率 P_{ij}

Table 8 Transition probabilities matrix in the replacement process of species of the mixed broadleaf Korean pine forest in Changbaishan Biosphere Reserves

母树	P_{ij}	林冠下							
		红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	合计
红松		0.6466	0.0686	0.0738	0.1002	0.0105	0.0950	0.0053	1.0000
紫椴		0.0854	0.6490	0.0759	0.1517	0.0190	0	0.0190	1.0000
水曲柳		0.3427	0.1904	0.1624	0.3045	0	0	0	1.0000
色木槭		0.1111	0.1357	0.1604	0.2595	0.2715	0	0.0618	1.0000
蒙古栎		0.4663	0.2110	0.0393	0.0834	0.2000	0	0	1.0000
春榆		0	0	0.1867	0.3201	0	0.2798	0.2134	1.0000
杨桦		0.0567	0.1361	0.0908	0.0908	0.2951	0.1475	0.1830	1.0000

经过 N 步转移证明, 初始状态 $A_t = 0$ 与 $A_t = n \rightarrow \infty$ 基本一致, 即现有林分种组成比与稳定状态时种组成比数一致的 (表 9)。因而可以说明, 长白山自然保护区阔叶红松林是一种稳态的植物群落类型。

表 9 长白山自然保护区后山阔叶红松林经过 N 步转移, 当 $N \rightarrow \infty$ 时, 即稳态时的种组比例 $A_t = N \rightarrow \infty$ 和现有状态的种组比例 $A_t = 0$

Table 9 The species in the current stage A_t ($n = 0$) and future stages after n steps of transition A_t ($n \rightarrow \infty$), resulted by transition probability matrix

树 种	红 松	紫 椴	水 曲 柳	色 木 槭	蒙 古 栎	春 榆	杨 桦
未来种组比例 $A_t = N \rightarrow \infty$	0.3216	0.2445	0.1014	0.1697	0.0800	0.0493	0.0335
主林层现有种组比例 $A_t = 0$	0.3380	0.2359	0.0845	0.1197	0.1197	0.0458	0.0564

四、用母树下主要树种断面积比例来确定转移概率

在做过上述确定转移概率方法后, 我们认为母树下幼苗、幼树和小径木的断面积比例, 是一个可以接近上述计算过程的一个数学指标。这是因为 (1) 断面积大小和林下幼树和小径木的更替能力是正相关的; (2) 降低了某些繁殖率过高而存活率又过低的幼苗的相对重要性; (3) 突出了小径木和幼树的更新作用。这些优点正是前面分析方法要达到的简化表

现。因此, 转移概率 P_{ij} 可按式确定。

$$P_{ij} = \frac{\text{在种 } i \text{ 林冠下种 } j \text{ 断面积之和}}{\text{在种 } i \text{ 林冠下全部种断面积之和}}$$

这种方法得到的转移概率见表10。

表 10 长白山自然保护区阔叶红松林马氏链模型按断面积比例确定的各主要树种转移概率表

Table 10 Transition probability matrix determined by the basal area of species in the replacement process of the mixed broadleaf Korean pine forest in Changbaishan Biosphere Reserves

主林层 \ 林冠下	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦	$\sum P_{ij}$
红松	0.4208	0.1975	0.0864	0.2482	0.0028	0.0222	0.0221	1.0000
紫椴	0.2667	0.5354	0.0174	0.1308	0.0065	0.0011	0.0421	1.0000
水曲柳	0.4544	0.3364	0.0010	0.2082	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
色木槭	0.0887	0.0544	0.2388	0.2568	0.3328	0.0003	0.0282	1.0000
蒙古栎	0.5661	0.2527	0.0216	0.1596	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
春榆	0.0000	0.0226	0.1256	0.3852	0.0232	0.2574	0.1860	1.0000
杨桦	0.3681	0.0571	0.3158	0.1617	0.0010	0.0906	0.0057	1.0000

将表10的转移概率用来计算一次转移的值表现为, 主林层内槭树略有增加, 从10.2%到20.9%蒙古栎略为减少, 从12.0%到4.3%; 其它树种变化不大。

经过 N 步转移, 当 $N \rightarrow \infty$ 时, 即稳态时的种组比例 $A_i = N \rightarrow \infty$, 我们列出表11将这两种方法的结果做个比较。

表 11 长白山自然保护区阔叶红松林马氏链模型两种不同确定转移概率方法, 其稳态时种组比例 $A_i = N \rightarrow \infty$ 结果比较

Table 11 A comparison of the results of two different methods for the determination of transition matrix

树 种	红松	紫椴	水曲柳	色木槭	蒙古栎	春榆	杨桦
方 法 I	0.3216	0.2445	0.1014	0.1697	0.0800	0.0493	0.0335
方 法 II	0.3169	0.2698	0.0936	0.2076	0.0721	0.0132	0.0268

显然, 二者是很接近的。这足以说明现有的阔叶红松林的种属组成比例是比较稳定的。断面积比例是一种简易可行的确定转移概率的方法, 当两种方法得出同一结果时, 就应采用较为简易的方法。

参 考 文 献

- Debusche, M., M. Godron, Lepart, J. & Romane, F. 1977 An Account of the Use of a Transition Matrix.
- Horn, H.S. 1975 *Scientific American* 232:90—98.
- Miles, J., et al 1985 A Preliminary of the Successional Status of a Stand of the mixed Broadleaved-Pinus Koraiensis Forest in Changbaishan, Kirin Province, Northeast China. 森林生态系统 No. 3.
- Runkle, J.R., 1981 Gap Regeneration in Some Old-growth Forest of the Eastern United States. *Ecology* 62, (4).
- Shugart, H.H. & D.C. West, 1979 MAB Report Series (52):24—27.
- Shugart, H.H. 1984 A Theory of Forest Dynamics.
- Waggener, P.E. and Stephens, G.R. 1977 *Nature* 225:1160—1161.
- 阳含熙, 伍业钢 1986 长白山自然保护区阔叶红松林树种组成, 年龄结构和更新策略的研究, 长白山森林生态系统国际学术讨论会文集, 1986, 1—20页.

MARKOV CHAIN MODEL OF SUCCESSION OF THE MIXED BROADLEAF KOREANPINE FOREST AT CHANGBAISHAN BIOSPHERE RESERVES IN CHINA

Yang Hanxi Pan Yude Wu Yegang

(The Commission for Integrated Survey of Natural Resources, Academia Sinica)

On the basis of our earlier papers on classification, pattern and structure (tree composition and age class) of the mixed broadleaf koreanpine forest at Changbaishan Biosphere Reserves, the present paper deals with succession trend of the same forest ecosystem. Markov model can be used successfully for succession study of the forest ecosystem, as first developed by H.S. Horn, the reason is thought due to the long-period of a generation of a forest ecosystem that sufficient information has been contained and passed over to the immediate next generation (i.e. in our case the age of the dominant is 400—500 yrs). However, proper choice of transition matrix is a crucial step, the probability and time of saplings and young trees growing to the canopy layer must be duly considered. Two new methods are used in the present paper for the choice of the transition matrix. The results are encouraging and agreed to the general belief of past studies of this forest based on traditional and deductive methods in China.