

森林生長模式的建立

馮豐隆* 楊榮啟*

[提要] 林木生長模式是一個數學函數式或函數式系統，用以表示實際生長速率為林分變數的函數。一般為應用生物統計學原理，根據林木生長實態導出之後，再應用最小二乘法算出模式內母數之推算值，用以解析林木生長行為及做預測之用。生長模式已在許多分野上應用，早已成為基礎林學的柱石。本文僅就生長模式在生物統計學中的地位及其與森林演替及林木育種間的關係加以論述，希望森林學家增加對於建立生長模式的認識及使用，並且對於生長模式的建立有所改進。

[關鍵詞] 生長統計學、森林生長、林木育種、森林生態。

FOREST GROWTH MODELLING

Fong-Long Feng* Yong-Chi Yang*

[Abstract] Forest growth model is a mathematical function or system of functions that is used to relate actual growth rate to stand variables. In general, it is derived from the principles of biometry and the rate forest conditions. The parameters of a forest growth model are estimated by using the least squares method. The experimental equation of a forest growth model is used to analyze the growth behavior of a stand and to predict the future stand growth. Growth models are applied in many fields. Forest growth modelling has always been one of the main stones in the foundation of forestry. In this paper, we discuss the status of growth modelling in biometry and review the models development in forest succession and forest genetics. The purpose of this paper is to enable the foresters to be familiar with the knowledge of forest growth modelling and the application of it. Finally, we hope that the art of forest growth model building in Taiwan will be improved.

[Keywords] Biometry, forest growth, forest genetics, forest ecology.

I、緒言

* 國立台灣大學森林研究所，台北市。
Dept. of Forestry, National Taiwan University, Taipei, R.O.C.

數學模式是使用數式表示合乎邏輯的擬說。這種模式必須利用觀測資料求出實驗式，再根據該式適當描述擬說所描述的現象。

數學模式稱做生長模式(growth model)。林木生長模式是一個數學函數式或函數式系統，用以表示實際生長速率為林分變數的函數。一般為應用生物統計學原理根據林木生長實態導出之後，再應用最小二乘法或最大概似法算出模式之母數推算值，用以解析林木生長行為及做預測之用。

生長模式在許多分野上應用，在森林、農藝、昆蟲、漁業生物、醫學、生態等生物科學上佔相當重要的地位，早已為大家所共知。經濟學使用生長模式研究供需關係，化學以其來研究反應的效果。其他在社會及政治學研究中，亦常有使用生長模式的例證。林學研究上不僅限於林木經營上使用，在林木育種改良及林業經濟上更是需要。林木育種改良的工作費時長、佔地廣、族群大、變數多，所以需要健全的生長模式來支持及驗證其育種增加的效益，縮減試驗的年限，提高選種的效率，更可使新品種由試驗室或試驗地走向造林地而完成推廣工作。林業經濟研究的重心—林業經濟生產函數，其實也是生長模式的一種，藉以瞭解生產規模及解決訂價的問題，所以生長模式的建立及分析可以說是森林學研究不可或缺的工具。

本文將就森林生長模式在生物統計學的地位以森林生長模式與森林演替之關係、森林生長式與林木育種之關係，加以論述。至於生長在林業經濟及林業經營上的應用，容再另為文論述。

II、森林生長模式在生物統計學的地位

從過去到現去，數量化研究(quantitative investigation)在生物學研究上所扮演的角色，不如在其他科學如物理學研究上的重要。物理學家所處理的當是精確的現象，使他們容易做數學分析。然而，生物學家所研究之活的組織是非常多變的，比物理資料具有更複雜的特性。此外，生物學數量化所需要的資料，必須花費很多年的長時期做廣泛的蒐集，才能從中得到有用的資訊。近年，隨著快速計算輔助工具的普遍應用，便於處理數量龐大的生物資料，於是造成近十年來生物學的數量化研究，在其所屬的不同分野上皆有顯著的進步。林學屬於生物學的一個分野，當然亦不例外，將生物學數量化技巧，廣泛的在實際業務上及試驗研究上應用。例如：生物學家所導出之貝爾陀蘭斐模式(後經植物學理查梓氏做一般化修正)，現在即為森林學家所最常使用的生長模式。

生物統計學(biometry)的古典定義為：“生物學的數量化研究”，而在英國生物統計學學會所下的定義為：“數學及統計學方面的生物學”。我們翻閱當代的生物統計學刊物所得到的觀念是：生物統計學就是統計學，只不過將生物資料代入統計學內，而就其理論及方法加以探討。現代很明顯的證據是：生物統計學與數學及統計學的關

聯，比其與生物學的關聯更多。生物學需要做量化研究，因而構成生物統計學的一部分，並非將問題數量化之後，即將其摒除在生物學之外，而專心投入在數學及統計學的理論及方法上。這表示使用數量化方法所達成之嚴正生物學的探討，應該將生物統計學上的探討合併在內，同時，數學或統計學的探討也是必需的，亦須將其併入。當然，我們也不能武斷的說，只有生物統計學的量化方法對生物學的進步發展有貢獻。反過來說，是為了探討生物的現象，而促使了統計學的進步發展。例如：Fisher 氏及其同事在較短的時間內，使統計學理論及方法有輝煌的進步，大部分是得自協助生物學家做研究的成果。

生物化學與生物統計學同是一種橋樑學科，而事實上，生物化學中的化學比生物學有更受重視的趨向。生物化學給我們一個印象，即它比生物統計學更能整合其所組成的各個學科。我們可以發現一些不同點：生物化學處理器官所製造的化合物，也將生物之新陳代謝反應的運作特徵化。然而，器官不是由數學符號所構成，數學也不能使器官運作。生物學與其他任何學科相同，使用數學當做工具，但這不能阻擋它與生物學的基礎發生密切的關係。因此，生物統計學的內容必須儘可能的對於數學(尤其是統計學)及生物學採取同等的重視地位。一個生物統計學家在理論上應該是對於其所包括的學科，皆有同樣程度的學習。

“生長”許久以來即被生物學家及統計學家做為量化研究的題目。生物學家的問題在於生長曲線研究是否能夠提供有用的生物資訊？假設答案是肯定的，這項研究所得到的數學資訊，必須與生物觀念及調查項目相整合，以使這項資訊對於生物學家所做的調查能有最大的用途。使用量化法做研究會有一個危險性即喪失原來所追尋的生物學目標。當進入一個數學迷宮之後，甚至完全離開生物學的研究領域。現有使用數量化方法探討植物生長的研究著作主要傾向於各種量化方法在生物學上的應用，而不考慮方法的相對優點與缺點以及它們在統計學上的正確性。

III、森林生長模式與森林演替的關係

過去，對於森林演替(forest succession)的研究，是探討生態系隨時間變化的森林動態。關於動態生態系的正確型，常由推論而得並不是直接測定而得。這種由推論所得的型帶有主觀性，已經激起了許多爭論，造成混淆不清的狀態(Shugart et al., 1980)。因此，最近研究森林演替的生態的生態學家開始使用森林動態學的數學模式。模式有正式探討有關演替結構推論的優點，能夠分析以產生有關長期生態系統動態的預測。在1960年代早期，美國有數個研究機構的森林生態學家，各個使用電子計算機來設計有關森林組成變化的數學模式，這些及其他的森林模擬方法經過測驗，而被用做研究森林行為的工具。一些最近發展出的模式，能夠模擬演替的型，並且已經被用來對長期森林動態及生態演替性質做深入的探討及瞭解。“模擬”在1960年代早期，主要是用

做研究生產預算、植物—土壤系統的元素循環或營養級的動態。但是，在 1960 年代後期，則以數學方法探究演替理論發展。

現在，森林學家已經體驗到森林模式在經營實務上及試驗研究上的重要性。森林收穫預測主要所仰賴的收穫表，如果環境改變時，種植林木在育種上有所改進時，或是森林經過施處理或間伐撫育時，便無法再正確無誤的使用。因此，他們開始探究建立模式的技術，達成一個更適當的結構模式，以了解林木生長與森林收穫。

今後，森林生態學家與森林測計學家應該攜手密切合作，互相交換有關資訊，應用生物統計學知識，共同開發關於森林生態的演替模式。

IV、森林生長模式與林木育種的關係

(一)基本模式

使用近似值對生長模式所做的第一次估算，是將生命母數(life parameter)在一般生育時間內，依照林木個體的存活、再生及枝死等習性，而加以簡化。在這種極端簡化的觀念下，省略隨著年齡而變化的過程，將全部的生命有關事項總括成簡單的類別，暫不考慮各種作用或交感作用所發生的時間。例如：假設我們每隔 20~30 年觀測一個孤立林分時，有許多樹木將會在連續觀測中出現，而又有許多樣木將會枯死。在林分的區域內或是在其鄰近的區域，其他植生亦將有生長及枯死。因此，我們可以想像，樹木族群是從小的群體開始，其株數逐漸增加。我們可以更進一步假定族群的擴展有一上限，族群內成員依據其相對頻度(次數)的比例而被除掉，於是族群維持一定限度，因此我們就族群內成員相對頻度所做的預測，仍然會相當的準確。

族群在這種情況下，在每一時期都是按照對數比率(logarithmic rate)生長，是根據每一株樹木再生或枯死的相對習性而決定。設生長速率為 m ，族群在開始時有 n 個個體，經過一段期間生長之後將成為 $m \cdot n$ 個。假設使用右肩上的文字代表期間的個數及使用 $n^{[0]}$ 代表開始時林木株數，則在第一個期間時的 $n^{[1]}$ ，等於 $mn^{[0]}$ 。在第二個期間時的 $n^{[2]}$ ，為 $mn^{[1]} = m(mn^{[0]}) = m^2 n^{[0]}$ 。一般化之後，在第 t 個時期時的 $n^{[t]}$ ，即 $n^{[t]} = m^t n^{[0]}$ ，如以對數形式表示時，則成為：

$$\ln(n^{[t]}) = \ln(n^{[0]}) + t \ln(m) \dots \dots \dots (1)$$

(1)式已經轉換成為 $\ln(m)$ 的線性函數式，時間成為僅有的變數。

我們也可以使用同樣手法重新創造如上所述之族群生長模式，但是要使其隨連續時間尺度而變化，以及將代表林木習性的生長速率(ω)按極短生長區間表出。例如：假設在時間 t 的株數為 $n^{[t]}$ ，經過一段極短時間 δt 的生長之後而成為 $n^{[t+\delta t]}$ ，則其生長量為： $n^{[t+\delta t]} - n^{[t]}$ 。由此求得代表林木習性的生長速率(ω)，是〔增加的株數〕對〔期初

株數×期間長度)的比率，可以數式(相當於森林測計上以定期平均生長量所表出之生長率)表示如下：

$$\omega = \frac{n^{[t+\delta t]} - n^{[t]}}{n^{[t]} \cdot \delta t} \dots \dots \dots (2)$$

現在，我們可以求出當 δt 成為很小時之 ω 的極限值。當(2)式之 $\delta t \rightarrow 0$ 時，可以導出其微分形式的方程式如下：

$$\omega = \frac{dn(t)}{n(t)dt} = \frac{[d \ln(n(t))]}{dt} \dots \dots \dots (2)'$$

式中的 n 現在已經成為時間的連續函數($n(t)$)，以及 \ln 是自然對數。此與我們先前對 m 所做的定義(株數按對數比率增加)相同，只不過是以速率母數 ω 代替 m 。通常將 m 稱做馬爾薩斯(Malthus)母數。我們對(2)'式積分，可以導出下式：

$$\int \omega \cdot dt = \int d \ln(n(t))$$
$$\omega_t = \ln(n(t)) - \ln(n(0))$$
$$e^{\omega t} = \frac{n(t)}{n(0)}$$
$$\ln(n(t)) = \ln(n(0)) + \omega \cdot \Delta t$$
$$\text{或 } n(t) = n_{(0)} e^{\omega t} \dots \dots \dots (3)$$

其與分立變值的場合相同。不論在何種場合，族群在到達密度依賴(density-dependent)的變化之前，是依照指數率(exponential rate)而生長。其後，或另有一種力量使模式改變。例如：有兩個樹種或兩個族群侵入一個新的生育地時，二者按照他們的習性而繁殖(例如族群擴展時的適應程度)，其中具有較高代替速率(replacement rate, ω)的族群，將佔領較多的領域而成為優勢或支配族群。或是當枯死使整個族群變小時，優勢族群將更具代表性。

這類的族群生長模式已經成為建立遺傳模式(genetic models)的主要基礎，許多種複雜而實際的族群生長模式就是由此而發展出來。事實上，這類模式尚未在育種學上受到廣泛的應用。今後，熟習林木生態的森林學家及其他育種學家，應該推廣這類模式的應用。例如：樹種間競爭(interspecific competition)對於基因型(genotype)的相對適應性會產生主要作用，所以任何有用的族群生長模式，皆應將頻度依賴(frequency-dependent)作用包括在內。此外，我們又可以很明白的看出當環境改變時，年齡依賴(age-dependent)的過程亦會有顯著的變化，競爭及密度常會對存活林木及林子種子發芽過程引起顯著的頻度依賴的作用。從上面的討論可知，將模式擴展使其涵蓋基因的多元及可變作用，實在有其必要性。這類模式必須發展成為能夠反應變異的因果關係。現有的育種模式，使用推理函數式(logistic function)形式表出基因型的組間及組內競爭

作用，給研究密度依賴的基因作用開闢了許多新的途徑。在討論從簡單族群模式所導出的基因模式(genetic model)之前，我們應該先討論一些複雜的族群生長模式。

(二)密度依賴及競爭模式

有很多森林學家已經知道，不同樹種對不同密度依賴(density-dependent)的過程中，在密林內生存及再生的相對能力亦各異。當模式包括樹木生長及環境影響的因子時，對於生長在密林內的林木，使其再生率減少或是提高其枯死率，皆能導致族群的發展有一上限。最普遍使用的方法是使模式母數能夠包括這種作用，在生長速率上乘上一個有減少作用的因子，以使其族群大小趨近一個上限 a 。例如：在公式(2)中隨時間而變化的 $n(t)$ 可以寫成微分方程式的形式，由 $dn/dt = \omega \cdot n$ ，乘上 $(1-n/a)$ ，則密度依賴模式成為：

$$\frac{dn}{dt} = \omega \cdot n \left(1 - \frac{n}{a}\right) \dots \dots \dots (4)$$

式中的 ω 及 a 為決定族群相對生長速率的母數。假設基因型或族群的活存林木使用一個相對頻度的簡單函數式時，則其相對成功度(relative success)亦是依賴族群密度而變化。例如：每一基因型對於樹種可能夠提供較大或較小的 ω 或 a 因子。在低密度的林分內，具有較大 ω 因子型的樹種會生長較為快速，但是比在高密度林分內具有較大 a 因子型的樹種容易受到損害。通常族群生長達到使枯死或繁殖產生差別的影響時， a 值則成為重要因子。

在很概略及過度簡化情形下，樹種可以二分成：(1)對 ω 因子做激烈選擇者及(2)對 a 因子做激烈的選擇者。在老林地上，先鋒樹種(pioneer species)被認為是繁殖快速及具有入侵新領域能力的樹種。例如在北方，柳樹、白楊及松類常是先鋒樹種，侵入領域後使環境惡化，以便於他們自身的繁殖，常是徹底地清除他種植物之後，才能達到繁殖目的。在樹種內及樹種間競爭下， ω 值大的樹種多半是屬於成功型的。在與此相對照的情況下，極盛相樹種(climax species)是安定植生社會的分子，而要在強烈樹種競爭下具備生長的能力，比較成功的樹種應該要有大的母數 a 。這類模式只考慮到株數效果，而未顧及到競爭者的基因型。當競爭的基因型影響其成功度時，就需要將基因型間或樹種間作用包括在每一型之競爭者密度模式內。古典的植物種間的競爭模式包含自身調節(self-regulation)及種間調節(interspecific regulation)的現象，如高斯—佛德拉(Gause-Volterra)模式。這一模式包括了密度限制作用(density-limiting effect)，第二基因型對第一基因型的密度限制作用與第二基因型的個體數目 n_2 成比例，而使第一基因型的置換率減少 αn_2 。同理，第一基因型對第二基因型的密度限制作用與第一基因型的個體數目 n_1 成比例，而使第二基因型的置換率減少 βn_1 。因此，(4)式中 n_1 的抑制率

(rate of depression) $(1 - \frac{n_2}{a_1})$ 將修正成 $(1 - \frac{n_1}{a_1} - \alpha n_2)$ ， n_2 的抑制率將修正成

$(1 - \frac{n_2}{a_2} - \beta n_1)$ 。式中的 a_1 及 a_2 表兩種型的密度限制作用。這兩個生長速率方程式如下

所示：

$$\frac{dn_1}{dt} = \omega_1 \cdot n_1 (1 - \frac{n_1}{a_1} - \alpha n_2)$$

$$\frac{dn_2}{dt} = \omega_2 \cdot n_2 (1 - \frac{n_2}{a_2} - \beta n_1)$$

我們能將上列方程式推廣應用到包括多種樹種的植物社會，組成一階常微分方程式表出。植物社會的穩定性可以直接由本法分析得知，但此法用在森林研究的實例並不多見。

推理模式(logistic model)可以對自身調節提供解釋。但是對實際生長現象僅能做粗略的推算。多項式或其他非線性式皆可用做測試樹木的生長，或是將導致樹木枯死的病蟲害因素也包括在內。然而，研究穩定平衡的存在與否，通常可由高斯—佛得拉模式探討。

(三)年齡依賴模式

當考慮到各個樹木的活存及再生能力限度在生活過程中的變化時，模式將會增加不同程度的複雜性。生活史的變異能使族群生長模式之母數產生顯著的變化。樹木由生長達到成熟階段，影響生長過程之性態值的均數及變異數，將會有劇烈的變化。因此，我們必須將生命週期作用包括在研究族群相對生長速率及個體活存機率之內。此外，樹種間競爭思想在密度依賴的推理模式中，將會受到由年齡變化所產生的競爭作用所影響。

假設，現在我們再回到最簡單的族群對數生長模式，式中沒有表示密度依賴的關係存在，同時又假定活存及再生林木的習性尚無任何競爭或自身調節的形式出現，而僅將年齡依賴因子加入，導出一個只有極限的族群生長模式。我們為了使問題簡化，假定林木生長只包括三個階段：(A)苗木；(B)幼齡林木；(C)成熟林木，並且假定每一階段林木的存活及再生機率是可以預測的。根據三級所發展出的理論及方法，可以推廣到包括任意數目的直徑級，而得到不同生長階段的完整模式。例如：樹齡可以組成 5 年、10 年或 50 年或其他任意時段的樹齡級。

我們尋求僅包括 A、B、C 三個齡級的模式時，必須先假定 A 級(苗木級)林木生長到 B 級(幼齡林)林木的存活率是 30%，從 B 級到 C 級(成熟林木)的存活率是 40%，其

他林木皆將枯死，但在枯死前能繁殖出 A 級林木。我們還要做進一步的假定，A 級林木不能產生種子，B 級林木可以結種並且平均可以生產 4 株活存苗木(屬於 A 級林木)，C 級林木將平均生產 2 株活存苗木(屬於 A 級林木)。假如有一森林族群在某一觀測點時之各齡級林木所佔比率為：3(A)：2(B)：1(C)，則族群的期望生長量可以推算出來。例如：一個有 600 株林木的族群，其中 300 株 A 級林木只有 30% 活存而進入 B 級，即將有 B 級林木 90 株，這一級林木不生產新 A 級林木；200 株 B 級林木只有 40% 活存而進入 C 級，即將有 C 級林木 80 株，這一級林木生產 800 株新 A 級林木。100 株 C 級林木將在這一期內被移出，但是將生產 200 株新 A 級林木。這一族群下一代的各齡級株數比率為：10(A)：0.9(B)：0.8(C)。生長過程按照這種直徑級株數分配進行，族群的發展可從期初推算求出如下：

$$\begin{pmatrix} n_A \\ n_B \\ n_C \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 300 \\ 200 \\ 100 \end{pmatrix} \text{ 到 } \begin{pmatrix} 1,000 \\ 90 \\ 80 \end{pmatrix} \text{ 到 } \begin{pmatrix} 520 \\ 300 \\ 36 \end{pmatrix} \text{ 到 } \begin{pmatrix} 1,272 \\ 156 \\ 120 \end{pmatrix}, \text{ 等等}$$

假如這種過程繼續進行，可以出現一些有趣的類型。族群大小增加的趨勢是從 600 到 1,170，再到 856、1,548 等等。假如我們以每一代株數除前一代株數所算出之比率，可以得到一個穩定的常數。例如：1,170：600，856：1,170，...，呈一連續數列為：1.95，0.732，1.808，...，趨向極限值 1.1196，但會產生一些波動，而其變異則越來越小。各直徑級大小的增加，亦將趨向於同樣的極限值 1.1196 而波動，假如經過期間(林木生長代數)夠長時，齡級株數比率(A：B：C)將趨向 1：0.2679：0.0239 的常數比率而穩定。假如期初的齡級分布不是 3：2：1，而是其他種任意比率值時，亦可能達到同樣的“極限值比率”。假如我們考慮推演過程是屬於簡單形式，可以一代一代的逐步轉移(例如：從每一齡級到枯死，或是到上一齡級，或是自身的再生繁殖)時，即可以預測其結果。計算方法為連續乘以相同的生命機率(life probabilities)，但以採用矩陣乘法為最簡捷。

設期初族群(initial population)的 $\begin{pmatrix} n_A \\ n_B \\ n_C \end{pmatrix}^{[0]}$ 是下一測定期($n_A^{[1]}$)的稚苗來源時，則 $n_A^{[1]}$

對期初族群的關係式如下所式：

$$\begin{aligned} n_A^{[1]} &= 0n_A^{[0]} + 4n_B^{[0]} + 2n_C^{[0]} \\ &= (0,4,2) \begin{pmatrix} n_A \\ n_B \\ n_C \end{pmatrix} = (0,4,2)\underline{n}^{[0]} \end{aligned}$$

式中的 $\underline{n}^{[0]}$ 為在 0 期時之 n 的行向量(columu vector)。同理，可以求出：

$$\begin{aligned} n_B^{[1]} &= (0.3)n_A^{[0]} + 0 \cdot n_B^{[0]} + 0 \cdot n_C^{[0]} \\ &= (0.3, 0, 0)\underline{n}^{[0]} \\ n_C^{[1]} &= (0, 0.4, 0)\underline{n}^{[0]} \end{aligned}$$

因而求得：

$$\begin{pmatrix} n_A \\ n_B \\ n_C \end{pmatrix}^{[1]} = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 2 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_A \\ n_B \\ n_C \end{pmatrix}^{[0]}$$

上式也可以寫成：

$$\underline{n}^{[1]} = M\underline{n}^{[0]}$$

式中的 M 為生命係數(life coefficient)矩陣，為 $n^{[t]}$ 第 t 期時各齡級之期望株數矩陣。矩陣 M 包括：(1)第一列為每一齡級的更新率；(2)第二及第三列各為活存與晉升到 B 及 C 級的機率。 M 的係數為按各時期而決定，可以明白的定出族群的生長速率。由此可知，乘以矩陣 M ，等於在簡單情況時乘以連續冪(次)數 m 。我們也可以假定各齡級比率呈穩定狀態，則株數向量必能逐漸得一共通比率，可以使用數式表示如下：

$$\underline{n}^{[t]} = M\underline{n}^{[t-1]} = M \cdot M \cdot \underline{n}^{[t-2]} = M^2 \underline{n}^{[t-2]} = M^t \underline{n}^{[0]}$$

如此逐漸推演下去，再設 $\underline{n}^{[t]} = \lambda \underline{n}^{[t-1]}$ ，又將其代入上式，再移項，則得出： $\lambda \underline{n}^{[t-1]} - M\underline{n}^{[t-1]} = 0$ 將 $\underline{n}^{[t-1]}$ 提出得 $(M - \lambda I)\underline{n}^{[t-1]} = 0$ ，則 $M - \lambda I = 0$ 。

為了能夠滿足在任意矩陣 M 下的上式，我們必能求出一組 λ 值，將其稱做特徵值(eigenvalue)，可以跟簡單族群模式所用之馬爾薩斯母數相對比。伴隨每一特徵值，將有一個齡級株數向量 \underline{n} ，將其稱做特徵向量(eigenvector)。此一特徵向量有助於齡級相對生長量的計算。在生命表(life table)中所存在的正值 M 矩陣，可以用傅羅本尼期定理(Frobenius' theorem)解釋其特徵值。我們可以斷言一定會有一個正及非複數(noncomplex)的特徵值，其係數大於所有其他的根，並且有一個包括全部正值元素的伴隨特徵向量。因此，對於方程式 $(M - \lambda I)\underline{n} = 0$ 常有一個解及一個齡級比率向量。族生長將逐漸趨近於這一向量。最大特徵值 λ 將是族群生長速率所逐漸趨近的值，同時亦將是齡級所到達的平衡比率，因而取代了 m 的地位，用以推算將來的族群生長。

前述的指數生長模式，在某一時段所期望的實際株數，常產生波動現象，使某一齡級產生超額株數，因而會影響所有各齡級。這種波動強烈地影響族群總株數的變化。假如有任何伴隨樹齡的遺傳或其他頻度分佈變化產生時，這些測定值也將變化，直到齡級分布達到穩定時為止。安德遜及金恩(Anderson and King, 1970)的研究結果顯示：當齡級分布頻度及基因分布頻度發生變化時，皆能影響族群基因的頻度分布，由此而又使齡級分布發生混亂現象。例如：當族群之齡級或基因頻度分布呈不穩定平衡

且沒有其他促使這種波動的因子時，仍需要很長一段時間才能達到平衡。假如我們檢查矩陣方程式的其他根時，可以發現這種類型的波動也能預先推定。

使用一個包括正實數的矩陣，通常我們可以得到根據前一個齡級株數，置換現在齡級株數的方程式，而轉移機率矩陣(transition probability matrix)具有全秩 r (r full rank)。一般而言，矩陣 M 的 r 個根皆可以清楚的求得。在這種情形下，根據轉移機率矩陣的變化，可以求得族群的波動情形，因而可以推算族群的未來演進。矩陣 M 的特徵值 λ_i 有一與其相關聯的特徵向量 $\underline{n}[i]$ ，我們可以得出： $(M - \lambda I)\underline{n}[i] = 0$ ，其整組特徵向量可以寫成：

$$\left[M - \begin{bmatrix} \lambda_1 & & & 0 \\ & \lambda_2 & & \\ & & \ddots & \\ 0 & & & \lambda_r \end{bmatrix} [I] \underline{n}[1]\underline{n}[2]\cdots\underline{n}[r] = [0] \right]$$

註： M ：生活係數矩陣，各期之族群生長速率。

λ_i ：特徵值；族群生長速率所趨近的值。

$\underline{n}[i]$ ：特徵向量，各齡級株數的向量。

$[I]$ ：單位矩陣。

其與 $(M - \lambda I)N = [0]$ 相等

式中的

$$\Lambda = \begin{bmatrix} \lambda_1 & & & 0 \\ & \lambda_2 & & \\ & & \ddots & \\ 0 & & & \lambda_r \end{bmatrix}$$

及 $N = (\underline{n}[1] \cdot \underline{n}[2] \cdots \underline{n}[r])$

整組特徵向量包括一個向量空間 M 及任一基初年齡分布向量 N ，可以寫成特徵向量的線性函數式如下：

$$MN = N\Lambda$$

各邊乘 N^{-1} ，則得 $M = N\Lambda N^{-1}$

$$\therefore MN^{-1} = [I] \therefore M^2 = N\Lambda^2 N^{-1}$$

⋮

$$M^t = N\Lambda^t N^{-1}$$

其中特例是當任一期初年齡分布為 $\underline{n}^{[0]}$ 時，其每一齡級株數的演進，可以使用 $\underline{n}^{(t)} = M^t \underline{n}^{[0]}$ 或 $\underline{n}^{(t)} = N\Lambda^t N^{-1} \underline{n}^{[0]}$ 數式表出，本式是當求出 Λ 及 N 後，即能很容易的算

出。根據上列最後一個公式，我們可以清楚的看出，每一特徵向量可以表出穩定的齡級株數分配，而這一分配與特徵值大小成比例，因此在任何時段數目下，總合每一特徵向量(利用其所關聯的特徵值加權)，再以時段數目做為次冪，即可求出族群生長的推演。我們又可以清楚的看出，當時段數目增大時，由於特徵值的貢獻是按指數而增大，所以其中的最大特徵向量將具有支配性。然而，在期初的幾代，齡級分配不穩定作用，常按照方程式的複數根(complex roots)而求出。

在連續時間的情況下，比較模式的開發是相當直接而且是容易誘導出有意義的統計數的方法，尤其是當齡級數目很大或是出生與枯死在任何合理時間發生時，更可發揮其優點。基礎模式是將時段縮減成零。因此，出生與死亡過程成為時間的連續函數。

在傳統的族群及人口級的研究上，曾經使用二種類型的函數。第一種與矩陣模式相同，為第二種模式有用的導引。第二種是時間連續模式。第一種函數利用二個時間指標或變數 t 及 x ，以區別不同時間點。在時間 t 的株數為 $N(t)$ ，與 x 時段前的株數 $N(t-x)$ 相關聯。詳言之，亦即與那一時段的族群生長速率 e^{rx} 相關聯。 e^{rx} 是簡單矩陣模式的指數生長速率。例如： $N(t) = N(t-x)e^{rx}$ ，或是設 $N(t)$ 表連續活存的株數，當其在 x 時段前的株數為： $N(t-x) = N(t)e^{-rx}$ 。特別用在新發芽齡級上，其關係式為： $B(t-x) = B(t)e^{-rx}$ 。另一方面，在 t 時的某一個齡級株數，也是為較幼齡級株數及活存率的函數。其特例是，從種子發芽生長到 x 齡級，假定其活存率是 $\ell(x)$ 時，則 x 齡級在 t 時的株數為 $N(x, t)$ ，則 $N(x, t) = B(t-x) \cdot \ell(x)$ 。設 $m(x)$ 表種子豐量度，則在 t 時的總發芽株數 $B(x)$ ，等於每一齡級種子豐量度乘以其齡級株數，即 $m(x, t) \cdot N(x, t)$ 。又假定 $m(x)$ 在整個期間不變時，則其全部齡級的 $B(t) = \sum N(x, t)m(x)$ ，又根據前述公式可以得出： $B(t) = \sum_x B(t-x)\ell(x)m(x)$ 。又，假如 B 齡級也按照這一簡單比例生長法則生長時， $B(t) = B(t-x)e^{rx}$ 或 $B(t-x) = B(t)e^{-rx}$ ，則 $B(t) = \sum_x B(t)e^{-rx} \cdot \ell(x) \cdot m(x)$ 。族群生長速率母數 r 是 $\ell(x)$ 及 $m(x)$ 組合的函數，其數學分析結果指出，一個穩定族群具有 $B(t) = B(t-x)e^{rx}$ 時，在任何 $\ell(x) m(x)$ 的組合下，將有一個 r 能夠滿足 $\sum_x e^{-rx} \ell(x) \cdot m(x) = 1$ 。事實上，可能有與齡級數目相等的很多個根，但是最大的正值根決定其漸近線的行為(asymptotic behavior)。求解矩陣所得的 λ 個值，則是這些解的 r 個根。

在連續的情況下，一個具有與 $\ell(x)$ 與 $m(x)$ 相關聯的族群，將在 Δx 時段內以 $\ell(x)m(x)\Delta x$ 的速率產生後裔。假設 Δx 縮短到無限小的 dx 時，我們總和各齡級的母樹後裔，將可求出在簡單生活期間之全部產生後裔的期望值： $\int \ell(x)m(x)dx$ 。一個包括不同齡級個體樹木的族群若使用 x 的函數， $f(x)$ 來描述族群時，在瞬間 t ，我們可以使

用 $\ell(x)m(x)$ 組合推算族群中的年齡輪廓。整個族群的新萌芽樹木，其混合的年齡頻度分布可以使用 $f(x)$ 表出時，我們可以利用 $\int f(x)\ell(x)m(x)dx$ 加以推算。因為 $f(x)$ 是 x 齡級的現在活存林木株數，為 $\ell(x)m(x)$ 在過去時間所產生的。假如 $\ell(x)m(x)$ 組合是常數時，則我們可以推定現在的 $f(x)$ 與 t 時以前的 $f(x)$ 成比例。現在是年齡 x 的樹木個體，必定是在 x 時段前所發芽的，而現在又將成為新後裔的親代樹木。因此在 t 時，從 x 年齡級個體所生產的株數 $b(x)^{(1)}$ ，可以下列公式算出：

$$b(x)^{(1)} = b(t-x)\ell(x)m(x)$$

由此可以得出在 t 時推算全部齡級所產生的林木株數 $b(t)$ 公式如下：

$$b(t) = \int b(t-x) \cdot \ell(x) \cdot m(x) dx$$

生長模式之任一齡級的生長量，是以每一齡級族群瞬間生長速率 e^r 的倍數而表出，所以現在(在 t 時)萌芽株數，等於以前(在時間 $t-x$)萌芽株數乘以 e^{rx} 。因此，得出下列數式：

$$b(x) = b(t-x)e^{rx}, \quad b(t-x) = b(t)e^{-rx}$$

代入上列之積分式，則能求得：

$$\begin{aligned} b(t) &= \int b(t-x) \cdot \ell(x) \cdot m(x) dx \\ &= \int b(t)e^{-rx} \cdot \ell(x) \cdot m(x) dx \end{aligned}$$

再以 $b(t)$ 除上式兩邊，得出：

$$1 = \int e^{-rx} \cdot \ell(x)m(x) dx$$

由此我們可以得出對任意函數式 $\ell(x)m(x)$ 的積分式，解積分式所求得的 r 根，就是種內自然生長速率(instantaneous intrinsic rate of natural increase)。

因為族群生長量是以時間的指數函數式表出，所以我們能夠看出在生命表中 $\ell(x)$ 、 $m(x)$ 母數對 r 的主要效應變異，在生命的早期階段有較大的影響。 $\ell(x)m(x)$ 組合的變異，在生命的晚間階段比較不顯著。Fisher (1958) 及 Lewontin (1965) 的研究結果曾有這種顯示。Demetrius (1969) 曾以分立齡級的 Leslie 矩陣模式對前述立論加以證實。我們從 Keyfitz (1968) 使用積分式形式結果得到清楚的推論。幼齡級的 $\ell(x)$ 及 $m(x)$ 組合，不僅對於族群生長能做最有效的描述，同時也能夠反應出選種的條件。具有最大 r 值的個體比具有較小 r 值的個體具有優勢。例如：德達松的生長或其他行為差異，對於繁殖成功與否的影響，在 15 年生時比在 50 年生時能有顯著的影響。

(四)變異的作用

在任何生命表上，任何真實族群發展的過程必會產生變異。因此，所期望的生長速率將不會很精密地實現。例如：任何族群如具有一定的枯死率時，則族群期望值所產生的變異，將會一樣。如前何從 A 級到 B 級的活存率是 0.4 時，則族群取樣變異可以很合理地推算為： $[P(1-P)/N]=0.24/N$ ，即使活存機率及再生(更新)機率也有這樣的變異時，族群生長期望值及族群齡級分布的輪廓也能求出。Pollard (1966)創造出一種方法，可以求出族群發展過程中不同齡級之株數的均數、變異數、共變異數期望值。當有取樣誤差發生及每株樹木存活及再生為獨立時，則整個族群事件等於所有直徑級二項分布事件的總和。在這種情況下，決定性模式所預測的均數皆相同。然而，如果調查許多族群時，所期望的變異數會得較大值，任何單一族群的生長趨勢與平均值間會有很大的差異。

在逢機單株樹木環繞活存林木平均值的變異之外，尚有活存林木平均值與再生(更新)期望值間的變異。事實上，可以根據林分在空地上發展及衝過上層林木競爭發展的生活條件變化，以觀這些變異。環境條件在同一時間內將隨地區不同而變化，而在同一地區內又將隨不同時間而變化，凡此皆能影響活存及產生具有生育性種子的機率。因此，隨時間及空間變化所產生的地位變異，將會影響環繞平均期望生長速率的變異及族群年齡分配。我們可以使用修正的 Leslie 矩陣(Sykes, 1969)方法由決定性模式預測將來齡級分配的均數及變異。一般言之，由於取樣偏差及生活事件實際機率所產的變異，可能促使齡級變異及族群株數增加快速，其快速的程度將大於族群大小的平方。因此，這些變異非常強勢，能續誘發直徑分布的不均衡。例如：假如我們知道或是能夠推算母數及其變異時，可以預測將來之平均齡級分配。然而，當有持久的大波動時，會造成不是我們所期望的極端事件。除此之外，假如我們僅能夠估算出其穩定性時，則真實的族群穩定性必須抑賴其他因子如密度等而定，不可能從自身誘導過程而加以預測。

(五)基因不同的族群

在我們所研究的齡級內，另外還有會影響族群生長的變異來源。樹種很明顯地比我們所想像的要複雜得多。樹種的構成，會隨著各樹種活存、競爭及再生(更新)能力而變化。任何影響存活或再生的可變基因特性，皆具有與族群置換率相關聯的遺傳變異。例如：影響遺傳型子或對立配偶子的變異，能使適合度產生可測定的變異。在簡單模式中，族群將會改變其平均適合度。我們可以明顯看出：種內遺傳變異的適合度，會有一些適合度的變異，這種情形與種間的關係相似。變化率與變異間的關係(the relationship between variance and rate of change)已經被 Fisher (1958)氏所導出，已經成為自然淘汰的基本定理(fundamental theorem of natural selection)。這一定理也將所有可能遺傳型子的交互配偶效應包括在內。

用最簡單模式研究單一族群生長時，其生長速率可以族群大小的對數函數式表示，即

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

註：由(2)式： $\omega = \frac{dn(t)}{n(t)dt}$ $\frac{dn(t)}{dt(t)} = \omega \cdot n$

式中的 $\omega = r$ 為增加率

$$n = N \text{ 初期林木株數}$$

假如一個族群內有一個以上的樹種型時，則 r 將隨不同樹種型的株數及生長速率而變化，此時族群的生長速率如下式所示：

$$\frac{dN}{dt} = N_1 r_1 + N_2 r_2$$

再設 \bar{r} 為 r_1 及 r_2 的加權平均，可以簡單的表示如下：

$$\bar{r} = \frac{N_1}{N} r_1 + \frac{N_2}{N} r_2$$

式中的 $N = N_1 + N_2$ ，是每一樹種型的實質生長率。因為 $\frac{N_1}{N}$ 及 $\frac{N_2}{N}$ 比率將會變化， \bar{r} 也將隨著變化，所以能簡單地以下表示：

$$\frac{d\bar{r}}{dt} = \frac{d[pr_1 + (1-p)r_2]}{dt}$$

式中的 $p = \frac{N_1}{N}$ ， $1-p = \frac{N_2}{N}$

因此得出

$$\begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= \frac{d(N_1/N)}{dt} \\ &= \frac{1}{N} \cdot \frac{dN_1}{dt} - \frac{N_1}{N^2} \cdot \frac{dN}{dt} \\ &= p(r_1 - \bar{r}) \end{aligned}$$

所以求得

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{r}}{dt} &= p(r_1 - r_2)(r_1 - \bar{r}) \\ &= p(1-p)(r_1 - r_2)^2 \end{aligned}$$

假如 r_1 的發生頻度為 p 及 r_2 的發生頻度為 $(1-p)$ ，則 r 的變異數可以導出如下：

$$\sigma_r^2 = p(1-p)(r_1 - r_2)^2$$

因此，平均族群適合度(fitness)的變化率，確實等於族群內各樹種型適合度的變異數。將此一理論應用到交互配偶族群的基因型子上時，則需要進一步導出基因型子的期望頻度。否則，我們假定每一樹種型有其族群的簡單對數生長模，式並且具有連續生長速率者，是一個合理的模式。假如族群具有二個配偶子(A:a)及其位置上的頻度為 p:(1-p)時，則三個接合子基因型(AA:Aa:aa)，可以根據接合體的組合方式而產生任一相對頻度組。假如沒有外力(例如：相配或不相配的配對，減數分裂等)影響接合體配對時，則族群接合子型的頻度將會跟逢機組合機率成比率。在大族群中，不管其親代級的接合子如何排列，AA 的頻度為 p^2 ，Aa 的頻度為 $2p(1-p)$ ，aa 的頻度為 $(1-p)^2$ 。這種均衡頻度可以由逢機配對方式導出，特別將其稱做哈定—溫伯格均衡(Hardy-Weinberg equilibrium)。我們可以將平均適合度(average fitness) $\bar{\omega}$ 定義如下：

$$\bar{\omega} = W_{AA}p^2 + W_{Aa}2p(1-p) + W_{aa}(1-p)^2$$

因為假如樹木對立配偶子的基因型為 Aa 或 AA 時，其一個對立性配偶子的適合度貢獻將會改變，所以必須將對立配偶子的平均應加以定義。A 之平均效應的合理定義為，接合子型的適合度使用與 A 相關聯及 a(在 Aa 樹木內)對立配偶子頻度加權(在 AA 樹木內)。如下所示：

$$\begin{aligned} W_A &= p(W_{AA}) + (1-p)W_{Aa} \\ W_a &= p(W_{Aa}) + (1-p)W_{aa} \\ \bar{\omega} &= pW_A + (1-p)W_a \\ &= p^2W_{AA} + 2p(1-p)W_{Aa} + (1-p)^2W_{aa} \end{aligned}$$

$\bar{\omega}$ ：適合度

AA, Aa, aa：接合子基因型

p：發生頻度

因此，我們可以利用 p 的變化導出 $d\bar{\omega}/dt$ ，其導算過程如下：

$$\frac{d\bar{\omega}}{dp} = 2(W_A - W_a)$$

其在簡單非遺傳的情況下為：

$$\begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= \frac{1}{N} \cdot \frac{dN_A}{dt} - \frac{p}{N} \cdot \frac{dN}{dt} & \because N_1 &= Np \\ \frac{dp}{dt} &= \frac{1}{N} \cdot \frac{dN_1}{dt} - \frac{N_1}{N_2} \cdot \frac{dN}{dt} \end{aligned}$$

我們已經假定生長速率可以使用對數形式表出，所以求得下列結果：

$$\frac{dN_A}{dt} = W_A \cdot N_a$$

以及

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N\bar{w} \\ \frac{dp}{dt} &= pW_A - p\bar{w} \\ &= p(W_A - \bar{w})\end{aligned}$$

因此，

$$\begin{aligned}\frac{d\bar{w}}{dt} &= \frac{d\bar{w}}{dp} \cdot \frac{dp}{dt} \\ &= 2p(W_A - \bar{w})(W_A - W_a)\end{aligned}$$

如果使用 Fisher (1958) 氏的符號，則如下所示：

$$\frac{d\bar{w}}{dt} = 2pa\partial$$

式中的 $a = W_A - \bar{w}$ 為基因替換的平均超額， $\partial = W_A - W_a$ 為基因替換的平均效應，我們也可以將上式改寫如下：

$$\frac{d\bar{w}}{dt} = 2p(1-p)(W_A - W_a)^2$$

以為對立配偶子平均適合度的變異。例如：Fisher (1958) 氏所導出的“自然淘汰的基本定理”：任何族群在任何時間之適合度的增加速率，等於在同一時間之適合度的遺傳變異數。我們所應該注意的是，上述的遺傳變異數是平均基因效應間的變異數，並不包括由三種基因型成為優勢時所產生的全部基因變異數。

由上可知，遺傳變異數在預測及引導族群基因之將來變化上非常重要。因此，在族群遺傳學上，我們所關心的是，族群變異數及族群均數。

用在推導這些變異數的模式，是非常的簡單，並且僅涉及到族群生長的母數化問題。應用範圍較廣的一般化的族群生長模式，其所要求的假定條件(assumptions)比簡單對數生長速率模式所要求的來得多些，所以要使用複雜的模式，才能表出族群行為的基因效應。然而，加法性模式，能夠做第一次的合理估算，以及提供有價值之族群分析的第一步。

V、引用文獻

1. 楊榮啟，1977，森林生長模式，台灣林業，3(1):6-10.

中華林學季刊 21(4)3-15 (1988)

Q. Jour. Chin. For. 21(4)3-15 (1988)

2. 楊榮啟，1987，森林生物統計學，國立編輯館，66118(4):25-36.

3. Arderson, W. W., and C. E. King. 1970. Age-specific selection. *Natl. Acad. Sci. Proc.* 66:780-786.

4. Causton, D. R. and J. C. Venus. 1981. *The biometry of plan growth.* Edward Arnold. 307pp.

5. Denetrius, L. 1969. The sensitivity of population growth rate to perturbation in the life cycle components. *Math. Biosci.* 4:129-136.

6. Fisher, R. A. 1958. *Genetical theory of natural selection.* 291pp.

7. Keyfitz N. 1968. *Introduction to the mathematics of population.* John Wiley & Sons, Inc. 450pp.

8. Namkoong, G. 1979. *Introduction to quantitative genetics in forestry.* U. S. Forest Service. 342pp.

9. Pollard, J. H. 1960. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. *Biometrika*, 53:397-415.

10. Shugart, H. H. and D. C. West 1980. Forest succession models. *Bioscience*, 30(5):308-313.

11. Slobodkin, L. B. 1961. *Growth and regulation of animal populations.* Holt, Rinehart and Winston Co. New York. 184pp.

12. Sykes, Z. M. 1969. Some stochastic versions of the matrix model for population dynamics. *J. Am. Stat. Assoc.* 64:111-130.