

植物群落演替的线性与非线性 系统及数字预测

赵松岭 陈庆诚 李自珍 王 刚 王孝安
(兰州大学)

一、关于演替的线性与非线性的概念

植物群落的演替过程是一个系统。植物群落的演替的各个阶段，就是一个一个的子系统，亦即状态。在一定条件下，它可以由一种状态（原象）转移到另一种状态（映象），这种状态转移的过程就是所谓的演替系统，这种由各种状态或者子系统组成的系列，就构成了植物群落的演替系统。

就其过程而论，演替系统可以分为线性系统和非线性系统两种类型。假定系统记为 $S(X)$ ，而它又符合迭加原理。则为线性系统：

$$\begin{aligned} S[\lambda_1 X_1(t) + \lambda_2 X_2(t)] \\ = \lambda_1 S[X_1(t)] + \lambda_2 S[X_2(t)] \end{aligned}$$

其中 λ_1, λ_2 是常量。 X_1, X_2 为状态。否则称为非线性系统。

植物群落演替中线性系统一般都是必然演替过程。演替的初始状态不管是什么原因造成的，当外因作用不超过植物群落演替的抗性，在它的负载能力允许范围之内，也就是说外界因素不造成演替方向的改变，植物群落就发生内因生态演替，其主要动力则是植物间的竞争，依次更替的结果，就必然终结在地带性顶极植被类型中，它的稳定特征是线性唯一的，这种线性演替系统最简单的行为图可表示为：

$$X_1 \xrightarrow{(P)} X_2 \xrightarrow{(P)} X_3 \xrightarrow{(P)} X_4 \xrightarrow{(P)} X_5 \leftarrow$$

其中 (P) 为状态转移矩阵，这种行为图显然是理想化的，最简单的典型模式，在自然界是罕见的，但在过去的演替研究中，却有很多学者把不少演替过程都用这种特殊的模式来表述，把植物群落演替这个甚为复杂的事物过于简单化了，舍弃了过多的演替信息。

植物群落的演替系统一般都是随机性系统，在人类对自然植被干扰能力如此强大的今天，大多数植被的演替过程是在持续的或周期性的强度外因干扰下进行的。如象放牧演替就表现得十分典型，它的演替阶段、优势种种群更替的顺序、演替的速度、演替的趋势、终结的类型等，主要决定于外因作用的方式、强度和频率。非线性演替系统的终局稳定类型，往往是亚演替顶极、偏途演替顶极或转化顶极等。演替阶段的顺序性有确定性和随机性两种形式，但往往表现为后者。从发生的概率来讲，各种可能性都有，如在线性系统的行为图中，假定 $X_1 \rightarrow X_2$ 的状态转移概率为 $P = 0.7$ 、 $X_2 \rightarrow X_3$ 、 $X_3 \rightarrow X_4$ 的转移概率均为 $P = 0.5$ 、 $X_4 \rightarrow X_5$ 的概率为 $P = 0.4$ ，而 $X_1 \rightarrow X_5$ 的概率为 $P = 0.2 \dots \dots$ 等等，这样的系统则是随机系统。它的行为图完全是随机的：

		状 态				
↓		X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅
条 件	G ₁	X ₂	X ₁	X ₃	X ₅	X ₄
	G ₂	X ₁	X ₂	X ₃	X ₂	X ₃
	G ₃	X ₁	X ₂	X ₂	X ₅	X ₄
	G ₄	X ₂	X ₃	X ₁	X ₅	X ₅

其中 G_1, G_2, G_3, G_4 为条件, 如放牧强度; X_1, X_2, X_3, X_4, X_5 为状态, 即演替阶段。这种随机的非线性演替系统, 却是自然界常见的一种普遍现象。而确定性的线性系统, 则是一种典型的, 特殊类型。

从数学方法上, 演替系统可用马尔柯夫过程去表述。线性演替系统可用马氏链描述。而非线性的演替系统, 则可用局部线性化的方法, 即局部用转移矩阵来刻画。

二、线性演替系统的模型及实例预测

根据以上对线性演替系统的讨论。我们研究了兰州附近马衔山林区森林植物群落的演替过程。马衔山林区是孤立干黄土高原上的山地岛屿状林区, 海拔高度1,800—3,620米, 平均雨量550—700毫米。该林区垂直带气候顶极类型为以青杆 (*Picea neoviethii*) 为主的暗针叶林。解放前夕大面积遭到砍伐破坏, 五十年代初开始封山育林, 在原有的林地上又发育起灌木林、山杨 (*Populus tremula* var. *daurica*) 林、白桦 (*Betula platyphylla*) 林, 在种源充足的地段, 青杆更新良好, 已进入青杆恢复阶段。

过去的不少研究者都把山杨和白桦作为同一状态中的相等成份来看待。一律称为小叶林阶段。由于山杨为根蘖萌生, 占空能力极强, 侵入空地的初期阶段, 往往占据优势地位。而白桦由于世代寿命较长, 形体高大, 造成对阳性速生树种山杨的阴蔽, 白桦将逐步取代山杨而成为优势, 其间虽然没有必然的更替关系, 但在半现实性的模型中, 却有概率转移的明显特征。

因此, 可以把这种演替系统特征, 近似地看作一个线性系统。状态之间的转移, 取其乔木的优势树种的优势度为指标, 并且假定现存立木的死亡率是固定的, 山杨30年后, 白桦和青杆分别为60年和120年后剩下10%进行估计的。根据统计数据, 计算得如表1的林木更替表。

表1 森林植物群落演替的林木更替表

现 在		今后30年		
		山 杨	白 桦	青 杆
山	杨	10+30	51	9
白	桦	2	32+20	46
青	杆	0	3	56+41

注: 其中主对角线上的元素为现存立木优势度的百分比加上30年内被种内另一些立木所更替的百分比。

由表1可知林木转移矩阵

$$P = \begin{pmatrix} 0.40 & 0.51 & 0.09 \\ 0.02 & 0.52 & 0.46 \\ 0 & 0.03 & 0.97 \end{pmatrix}$$

由于假定死亡速率不变, 所以在相同时间间隔, 即80年, 由前一种状态可推得后一种状态, 其关系为 $X_2 = P^T X_1, X_3 = P^T X_2, \dots$ 一般的有递推公式 $X_{i+1} = P^T X_i (i = 1, 2, 3, \dots)$, 其中 P^T 为 P 的转置矩阵, $X_i = \begin{pmatrix} P_{1i} \\ P_{2i} \\ P_{3i} \end{pmatrix}$ 为 i 时刻的状态向量, 而分量 P_{1i}, P_{2i}, P_{3i} 分别为 i 时刻的山杨、白桦、青杆所占的百分比, 亦即概率。

由观察数据知, 在灌丛阶段林木中山杨占70%、白桦约占30%。假定这是演替的初始状态。根据上述递推公式, 预测结果是:

表 2 青杆林演替成份的预测

林 龄 (年)	0	30	60	90	120	150	∞
山 杨	70	29	12	6	3	1	0
白 桦	30	51	42	29	20	14	3
青 杆	0	20	46	65	77	84	97

根据以上预测表, 可以进行演替阶段的划分。从表中看出, 30年以前, 在灌木林中更新起山杨和白桦, 称为灌丛阶段, 但灌木没有列入计算; 30—60年以白桦和山杨为主, 称为小叶林阶段; 60年左右—90年, 是以白桦、山杨和青杆构成的混交林, 称为青杆林恢复阶段; 90年以后林木成份以青杆为主, 为暗针叶林阶段。

根据以上我们对阶段的划分, 同时将预测值的表 2 和观察值的表 3 进行比较, 可以看出, 对于这个近乎线性的演替系统, 用线性模型去预测, 其结果基本上是一致的。另外对于没有观察到的 120 年和 150 年两个年龄阶段, 表 2 也给出了预测值。

表 3 演替阶段的划分及林木更替表

演 替 阶 段	灌 丛	小叶林阶段	青杆恢复阶段	青 杆 林			
林 龄 (年)	0	30	60	90	120	150	∞
山 杨	70	32	15	8			0
白 桦	30	49	40	22			0
青 杆	0	19	45	70			100

三、非线性演替系统的预测探讨

从我们对非线性演替系统的概念出发, 我们认为针茅草原放牧衰退演替过程是一个比较典型的非线性演替系统。从演替起因上讲, 它完全是受外因, 即畜群的采食和践踏造成的。就演替的方向而论, 随着放牧强度的加重, 一般分为以针茅(*Stipa breviflora*)为主的密丛禾草阶段; 以赖草(*Agropyron cristatum*)为主的疏丛禾草阶段; 以冷蒿(*Artemisia frigida*)为主的

轴根深根系的蒿类阶段以亚氏旋花(*Convolvulus ammannii*)为主的小半灌木偏途顶极类型。这几个逆行演替阶段,在空间上的分布,则表现为随机的镶嵌体。这些阶段之间并没有严格的顺序关系,由于各阶段建群种种群的生态学与生物学的特性的差异,随着放牧强度的加重,它可能一般地表现为以上的序列。

这个序列的状态间是否是非线性的,为了证明它,我们以各阶段的优势种的重要值(相对优势+相对频度+相对多度,记为IV.)为指标,给出下列矩阵进行运算验证:

演替阶段 各阶段的优势种	I (IV)	II (IV)	III (IV)	IV (IV)
St	129	67	40	26
A _g	41	85	62	45
A _r	27	58	96	36
C _o	8	13	35	89

为了满足概率数据的需要,将上面矩阵中的重要值转换成相对百分数,按线性模型进行运算,计算结果表明,数据中出现了>1及负数的数值。作为概率这是不可能的,从而说明它的非线性特征。因此,我们用局部线性化的方法处理,将状态 $X_1 \rightarrow X_2$, 状态 $X_2 \rightarrow X_3$, 一般状态 $X_i \rightarrow X_{i+1}$ 的每一个状态间的转移看成线性的,显然每一个状态仅与现状及放牧强度有关,这种状态的转移仍是马氏过程。因此,可以计算其各状态间的转移矩阵,根据数据计算得:

第一阶段到第二阶段的转移矩阵为:

$$P_1 = \begin{pmatrix} 0.45 & 0.28 & 0.21 & 0.06 \\ 0.04 & 0.85 & 0.10 & 0.01 \\ 0.05 & 0.12 & 0.75 & 0.08 \\ 0.10 & 0.30 & 0.25 & 0.35 \end{pmatrix}$$

第二阶段到第三阶段的转移矩阵是:

$$P_2 = \begin{pmatrix} 0.40 & 0.20 & 0.30 & 0.15 \\ 0.10 & 0.48 & 0.25 & 0.17 \\ 0.04 & 0.04 & 0.84 & 0.08 \\ 0.03 & 0.25 & 0.30 & 0.40 \end{pmatrix}$$

第三阶段到第四阶段的转移矩阵是:

$$P_3 = \begin{pmatrix} 0.30 & 0.10 & 0.10 & 0.50 \\ 0.15 & 0.40 & 0.30 & 0.15 \\ 0.09 & 0.20 & 0.20 & 0.50 \\ 0.06 & 0.08 & 0.06 & 0.80 \end{pmatrix}$$

通过这种非线性演替系统的局部线性方法,我们就可以对草原放牧衰退演替各阶段进行定量分析,由于这是一个最简单的,确定非线性系统,局部线性化后,状态可根据 $X_2 = P_1^T X_1$, $X_3 = P_2^T X_2$, $X_4 = P_3^T X_3$, ... 来计算。

但其各阶段的转移形式主要是随机性的。如果外因暂时解除和减轻,也可以逆向成进展演替,进展演替由于种源等原因,也不具有严格的顺序性。根据我们对针茅草原放牧衰退演

替阶段现存状态的研究, 通过随机取样调查, 依其各种状态存在的比率, 如果不考虑时态变化, 可以给出一个具有随机特征的, 在各个放牧强度下, 各阶段优势种种群的保存率、逆行和进展的十分复杂的状态转移图 (图 1)。

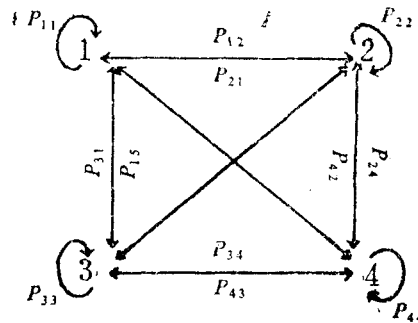


图 1 转移图

其中 P_{ij} 是状态转概率, $i, j = 1, 2, 3, 4$

四、结 果 讨 论

植物群落演替的研究, 如果从 Laurent 和 Gouglas (1849, 1888) 第一次使用“演替”一词算起的话, 已经有一百多年的历史了, 一百多年来对植物群落演替的研究, 虽然有许多学者进行了分类, 但基本上是在离散地描述性的道路上缓慢地前进着。近代生态学发展的一个基本特征, 就是由定性转为定量, 植物群落演替的研究更应该如此。

我们把植物群的演替首次归为系统, 并把系统论的理论和方法引入植物群落演替的研究中。既然归为系统, 就可以用系统的一些基本特征, 如系统的组合及状态变换; 连续时间系统和离散时间系统; 时变系统和时不变系统; 确定性系统和随机性系统; 稳定性系统和非稳定性系统; 因果系统和非因果系统; 线性系统和非线性系统等去研究、表述和刻画它。我们认为这种平移是很自然的, 并不生涩, 相信它为定量地研究植物群落的演替提供了重要的理论基础和方法论。

把线性系统和非线性系统的概念引入植物群落的研究中, 是植物群落演替理论发展和深化的必然, 在此之前的文献中, 对植物群落演替的线性与非线性的划分, 已有了相应的术语, 但并没有从概念上给予严格的说明。作者等在本文中, 试图对线性演替系统与非线性演替系统给出定义, 同时拟建立非线性演替系统的数学预测方法。为定量研究植物群落的演替提供一种可能。

从系统的观点出发, 把植物群落的演替过程分为线性系统与非线性系统是必要的, 但也是极其相对的。之所以说是必要的, 就是把纷繁复杂的演替现象, 进行简单地再分类, 便于应用定量化方法, 探求其间的规律性。但线性系统是自然界事物一种理想的、典型化了的状态。线性演替系统也是抽象化的结果, 但在严格假设下, 会为演替系统的研究在方法论上给定一种手段。但这种分类又是相对的。因为在现实的演替系统中, 线性系统极为罕见。绝大部分为非线性系统。我们之所以把马衙山林区的青杆林进展演替过程作为线性的实例, 仅仅把它看成近似于线性系统的原因。而实际上它是一个不典型的非线性演替系统。因此, 线性

演替系统与非线性演替系统是极其相对的概念。

在数学方法上,不管是线性的或非线性的系统,都可以归为马尔柯夫过程。只是在线性演替系统中,大多数用马氏链来描述。而非线性系统,由于用局部线性化的方法来刻画,则可归为马氏过程。因此,马尔柯夫过程,可能是研究植物群落演替系统的重要的数学理论和方法论。

参 考 文 献

- 复旦大学数学系《概率论与数理统计》.上海科技出版社。p.188—204。
艾什比, W. R. (张理京译) 1965 《控制论导论》. 科学出版社。p.7—32。
梅, R. M. 等 (孙儒泳等译) 1980 《理论生态学》. 科学出版社。p.188—204。
Smith, R. L. 1974 Ecology and field biology. 258—289. 2nd. Ed. New York.
Spurr, S. N. 1952 Origin of the concept of forest succession ecology. p.426—427.

LINCAR AND UNLIEAR SYSTEMS AND MATHEMATICAL CALCULATION OF PLANT COMMUNITY SUCCESSION

Zhao Songling Chen Qingcheng Li Zizhen Wang Gang Wang Xiaolan
(Lanzhou University)

The succession is regarded as a system in this article. It can be divided into two types, linear and unlinear systems, in the aspect of the succession process. The method of calculation is established with Markufe process and succession is calculated with practical examples. The calculation of linear System well coincides with the practical example. The result of calculation of unlinear System also obtains good result.