

四川缙云山森林群落的同期发生演替及其模型预测*

熊利民 钟章成

(西南师范大学生物系, 重庆)

摘 要

同期发生演替是指在原生植被遭到破坏的地段, 顶极植物种、演替系列种和演替先锋种一起侵入定居, 先形成三者的混生林, 再经过一系列的演替阶段而发展成顶极群落的过程。本文通过实例说明了缙云山存在比较典型的同期发生演替现象。通过研究认为: 同期发生演替其侵入样地的初期种是随机的, 演替的历程也具随机性, 但演替的终极阶段却是一致的。对缙云山两类由不同种类开始的同期发生演替用马尔可夫模型进行预测, 发现将形成种类组成相似的常绿阔叶林, 即演替是收敛的。

关键词: 常绿阔叶林, 同期发生演替, 马尔可夫模型预测。

在一般情况下, 森林群落演替总是从先锋群落经过一系列的阶段达到中生性顶极群落, 也就是先锋树种、演替系列种、演替顶极种依次出现。过去对演替系列的划分及对演替的研究多集中在这类演替研究上。但在自然界, 尤其在次生演替中同期发生演替更为普遍。所谓同期发生演替是指在原生植被遭到破坏的地段, 顶极植物种、演替系列种、演替初期种可以一起侵入定居**, 先形成混生林, 随着植物群落的生长、发育、环境越来越不适应演替初期种和演替系列种, 从而发展成为顶极植物群落类型。但在演替过程中, 受人为因素影响或其它外来因素干扰, 演替可以停留在初期种、系列种和顶极种并存或其它任何阶段。作者在对缙云山的森林群落进行次生演替研究时发现, 这里也存在同期发生演替。

一、缙云山的自然概况及研究方法

缙云山位于四川重庆西北部, 地处中亚热带, 具有亚热带季风气候特征。

本研究采用非定位性研究方法。在对缙云山自然保护区踏查的基础上, 选择10个400m²的样地, 记录每株树的种名、胸径、高度等, 并注意对苗木和更新情况的调查, 并在每样地选不同径级、不同种类树木测年轮, 其它树用回归统计方法计算。

二、缙云山同期发生演替现象

在一个原生植被被破坏五年的样地上的次生演替, 其种类组成为: 马尾松 (*Pinus massoniana*)、白毛新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *glauca*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*)、小叶栲 (*Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*)、樟叶灰木 (*Symplocos laurina*)、润楠

* 国家自然科学基金资助项目。工作中得到刘玉成副教授的帮助, 特此致谢。

本文于1989年8月16日收到。

** 张大勇, 1986, 马御山林区同期发生演替过程的优势种间竞争及演替模型的研究(油印本)。

(*Machilus pingii*)、光叶灰木(*Symplocos lancifolia*)、罗浮柿(*Diospyros morrisiana*)。另一块弃耕了3年的样地上,调查的苗木组成为:

马尾松、野櫻桃(*Prunus plurinervis*)、桦木(*Betula luminifera*)、白栎(*Quercus fabri*)、椴木(*Aralia chinensis*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)。

以上并不能说明是同期演替,因为在这些苗木中,马尾松是阳性树种,最初竞争能力强,先形成马尾松林。常绿阔叶树种的幼苗耐荫,马尾松幼苗喜光,逐渐就形成了马尾松、阔叶树混交林,接着马尾松退出混交林,形成了常绿阔叶林。因为常绿阔叶林的次生裸地的土壤条件很适合常绿树种的幼苗生长,加之此树种种源丰富,所以也可能直接形成马尾松、阔叶树混交林。

马尾松和常绿树种的年龄并无明显差异,说明同期发生的演替。此外,还有5个样地也是同期发生演替。

三、同期发生演替的性质

受周围种源的影响,同期发生演替具有极大的随机性。由于马尾松种子有翅,传播极方便,常绿树种子传播受到局限,所以同期发生演替初期样地都出现了马尾松。

同期发生演替初期种类组成的随机性,决定了它演替历程的随机性。如果顶极种侵入得较多,则形成由顶极种和初期种组成的混交林,然后再形成常绿阔叶林;如果顶极种侵入得较少,演替则要经过一系列的中间阶段才能到达顶极群落。

四、同期发生演替的马尔可夫模型

美国生态学家 Horn(1975)等一些学者把演替看作是一种随机过程。这样就可以把植物群落的演替过程看作一个系统,植物群落演替的各个阶段,就是一个一个的子系统,亦即状态。在一定条件下,它可以由一种状态转移到另一种状态,这种状态转移的过程就是演替。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^[1]。可以简单表示为:

$$X_1 \xrightarrow{(P)} X_2 \xrightarrow{(P)} X_3 \cdots \cdots X_{z-1} \xrightarrow{(P)} X_z$$

X_1 是演替的初始状态; $X_2 \cdots X_{z-1}$ 为演替的中间状态; X_z 为演替的顶极状态; P 为状态转移矩阵。

对不呈线性过程的演替,则可以对各个演替阶段进行分割,形成局部线性化的方法处理,即将状态 $X_1 \rightarrow X_2$, $X_2 \rightarrow X_3$, \cdots , $X_i \rightarrow X_{i+1}$ 的每一个状态间的转移看作线性的,这种状态的转移仍是马氏过程。这时就可计算各状态间的更替概率矩阵^[1,2]。设第一阶段到第二阶段的更替概率矩阵为 P_1 , 第二阶段到第三阶段的更替概率矩阵为 P_2 , 则第三阶段到第四阶段的更替概率矩阵为 P_3 , \cdots 。

通过这种非线性演替系统的局部线性化方法,我们可以对非线性演替进行定量分析。由于这是一个最简单的确定非线性系统的方法,局部线性化后,状态可根据下式来计算:

$$X_2 = P_1 X_1, \quad X_3 = P_2 X_2, \quad \cdots, \quad X_{i+1} = P_i X_i$$

式中 X_i 代表演替过程的状态(阶段), P_i^T 为 i 状态中的转移矩阵的转置矩阵。

但各阶段的转移形式是随机的, 如果外界干扰因子解除和减轻, 就可以成线性演替过程。

在应用马尔可夫模型进行预测时, 其关键是更替概率 P_i 的确定。往往无法精确地计算出一种植物被本身和其它种所代替的概率参数, 更替概率的获取, 理想的是在野外直接观察什么取代死亡或者正在死亡的树木^[5]。

但是这对寿命长的物种是难以做到的。因此更常用的方法是间接地估计更替概率参数: 假定一个物种被另一个物种更替的概率是与下一种的幼树在前一种大样木树冠下的数目成正比。根据这个假定作出的许多计算十分接近实际观察结果^[4]。例如, 假定在马尾松林下共有 100 株幼苗, 其中有 20 株大头茶, 15 株栲树, 还有一些其它树种, 但无马尾松。这种情况下, 马尾松将被马尾松更替的概率为 0, 被大头茶更替的概率为 0.20, 被栲树更替的概率为 0.15。本文就采用此法计算缙云山森林群落演替的概率转移参数。

五、同期发生演替的模型预测

由于同期发生演替初侵入种的随机性, 在应用马尔可夫模型进行预测时, 就要求分别对各种具有不同的初期侵入种的类型统计出林木更替概率矩阵, 再用马尔可夫模型进行预测。研究中我们发现, 在应用马氏模型去预测缙云山森林群落的演替时, 采用对演替系列分割成二个阶段(以马尾松、阔叶树混交林为界), 分别求取更替概率矩阵的方法更接近实际。

当初侵入种为马尾松、樟叶灰木、香樟、白毛新木姜子、小叶栲、润楠等时用马尔可夫模型预测, 分二步统计出林木更替概率:

由初侵入到形成马尾松、阔叶树混交林的概率矩阵:

$$P_1 = \begin{pmatrix} 0.60 & 0.30 & 0.07 \\ 0.34 & 0.39 & 0.27 \\ 0.16 & 0.11 & 0.73 \end{pmatrix}$$

由马尾松与阔叶混交林到常绿阔叶林的林木更替概率矩阵:

$$P_2 = \begin{pmatrix} 0.48 & 0.15 & 0.37 \\ 0 & 0.29 & 0.71 \\ 0 & 0.13 & 0.87 \end{pmatrix}$$

代入马氏模型, 在计算机上运算^[6], 得表 1。

表 1 同期发生演替 1 林木成分预测
Table 1 Species composition prediction of synchronously-established succession 1

林龄(年)	5	25	45	65	85	105	125	145	165	185	205
林木成分											
马尾松	0.68	0.49	0.43	0.40	0.34	0.16	0.08	0.04	0.02	0.01	0
演替系列种	0.16	0.30	0.30	0.29	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16
演替顶极种	0.16	0.21	0.27	0.31	0.50	0.67	0.76	0.80	0.82	0.84	0.84

表中的演替系列种指大头茶、香樟、栎木、白毛新木姜子等, 顶极种指小叶栲、润楠、栲树等。初始值以在次生演替定位站内调查的林龄为 5 年的群落为准。

表 2 1林木观测值
Table 2 Data of observation

群落地理位置	次生演替定位站	次生演替定位站	停车场下方
林龄	5	20	50
马尾松	0.68	0.44	0.45
演替系列种	0.16	0.34	0.29
演替顶极种	0.16	0.22	0.25

此阶段到常绿阔叶林阶段的更替概率为 P'_2 。

$$P'_1 = \begin{pmatrix} 0.53 & 0.23 & 0.24 \\ 0.24 & 0.33 & 0.43 \\ 0 & 0.14 & 0.86 \end{pmatrix} \quad P'_2 = \begin{pmatrix} 0.11 & 0.41 & 0.48 \\ 0 & 0.41 & 0.59 \\ 0 & 0.39 & 0.61 \end{pmatrix}$$

把这两个林木更替概率矩阵分别代入模型，运算，得表3（以一个弃耕3年的样地调查资料为初值）。观测值列于表4。可见，观测值与预测值吻合较好。

表 3 同期发生演替 2 林木成分预测表
Table 3 Species composition prediction of synchronously-established succession 2

林龄(年)	3	23	43	63	83	103
马尾松	0.67	0.43	0.27	0.16	0.01	0
演替系列种	0.22	0.22	0.22	0.28	0.40	0.40
演替顶极种	0.11	0.35	0.50	0.56	0.60	0.60

表 4 2林木观测值
Table 4 Data of observation

群落位置	弃耕 3 年 裸地	次生演替 定位站	杉木园	洛阳桥
林龄(年)	3	20	40	50
马尾松	0.67	0.44	0.25	0.09
演替系列种	0.22	0.34	0.21	0.35
演替顶极种	0.11	0.22	0.54	0.56

两类不同的初侵入种同期发生演替，虽然演替的历程不同，但最终都形成了常绿阔叶林。说明在足够长的时间条件下，缙云山的同期发生演替是收敛的。不同的初侵入种同期发生演替，其更替概率矩阵不同，到达顶极阶段的时间长短也就不同，但演替的终极阶段却是一致的。

六、讨 论

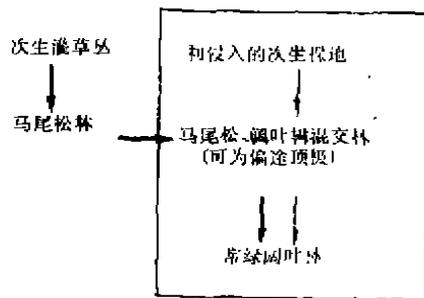


图 1 同期发生演替与线性演替间关系
粗箭头代表线性演替，细箭头代表同期演替。
Fig.1 The relationship between synchronously-established succession and linear succession

为了验证预测可信度，将调查值列于表2。观测值与预测值(表1)对照，吻合程度较高。

当初侵入种为马尾松、桦木、白栎、栲树等时，统计林木更替概率矩阵同样分二步，先求出初侵入到马尾松、阔叶树种混交林阶段的更替概率为 P'_1 ，再求出由

亚热带地区常绿阔叶林被小范围破坏后，在周围有丰富的常绿阔叶树种种源的地段，同期发生演替是存在的。如果常绿阔叶林遭大规模破坏，其演替仍遵从：马尾松林→马尾松、阔叶混交林→常绿阔叶林的模式，而不是同期发生演替。同期发生演替与线性演替关系见图1。

马尔可夫模型应用中有如下缺点：(1)在一般的情况下，调查所得数据不足以估计可靠更替概率。(2)马尔可夫模型只能对演替现象进行描述，而缺乏对演替的内在动态机

理的研究^[6]。尽管如此，马尔可夫模型应用于植被演替研究中，已被证明是有效、方便的^[1,2,4,7]。

参 考 文 献

- [1] 赵松岭、陈庆诚等, 1981, 植物群落演替的线性系统与非线性系统及其数学预测, 生态学报 1(3): 235—240。
 [2] 张巨洪、刘祖照等, 1983, 《BASIC语言程序库·自动化工程中常用算法》, 第351—364页, 清华大学出版社。
 [3] R. 梅(孙德泳等译), 1976, 《理论生态学》, 第49—70页, 第188—204页, 科学出版社。
 [4] Krebs, C.I., 1985, *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance* (third edition), Harper and Row Publishers, 486—612。
 [5] 彭少麟、王伯荪, 1986, 鼎湖山森林群落分析, 热带亚热带森林生态系统研究 3: 25—31。
 [6] John, N. R. 杰弗斯(郎所等译), 1983, 《系统分析及其在生态学上的应用》, 第98—107页, 科学出版社。
 [7] Horn, H.S., 1975, Forest Succession, *Scientific American* 232(6), 90—98。

THE SYNCHRONOUSLY-ESTABLISHED SUCCESSION AND MODEL PREDICTION OF FOREST COMMUNITY ON MOUNT JINYUN OF SICHUAN, CHINA

Xiong Li-Min Zhong Zhang-Cheng
 (Department of Biology, Southwest China Normal University)

The synchronously-established succession is the process that pioneer, seral, and climax species grow altogether at the same time, reaching the mixed forest of masson pine and broad-leaved species firstly, then through a series of successional stages, finally developing into the climax community where the primary vegetation was destroyed. With examples in this paper, it illustrated that there was typical synchronously-established succession on Mount Jinyun. The process of succession is stochastic because the invasion of the initial species is stochastic, but the final stage of succession is the same. Markovian model is used to analyse two kinds of synchronously-established succession, the conclusion is that the final stages are evergreen broad-leaved forests with similar species composition, i. e. the succession is convergent.

Key words: evergreen broadleaved forest, synchronously-established succession, Markovian model prediction.