

常绿阔叶林次生演替的一种系统动力学模型*

A SYSTEM KINETIC MODEL FOR THE SECONDARY SUCCESSION
OF BROAD-LEAVED EVERGREEN FOREST

李兴东, 宋永昌

S718.54

植物群落的演替过程是一个系统,这一系统具有一般系统的基本规律。植物群落演替过程的每个阶段可视为系统的不同状态。就演替系统而言,在一定条件下系统可由一种状态转移到另一种状态。这种系统状态间转移的过程实际上对应着演替过程^[1,2]。植物群落演替系统是动态系统,就是说系统的要素随时间的变化而变化^[3]。动态系统都可用微分方程(组)描述其发展变化的规律。这种用微分方程(组)描述的反映系统动态特征的数学表达式称为系统动态数学模型(动力学模型),系统动态数学模型按解决问题目的的不同可分为一般动态模型和最优化模型。一般动态模型是用微分方程(组)或差分方程(组)来反映系统动态行为的模型。它是研究动态系统内在运动规律和在控制条件下系统如何运行的重要工具,是进行动态系统决策的主要依据。动态数学模型按时间取值形式不同又有连续型模型和高离散型模型之分。连续型模型是指时间变量 t 在某一时间范围内可连续取值的模型。该类模型的特点是模型各变量的导数存在,故可用微分方程(组)描述。植物群落演替系统是属于连续型模型这种类型的。

本文所涉及的研究区域——浙江东部地区在中国植被区划上属于亚热带常绿阔叶林区域、东部(湿润)常绿阔叶林亚区域、中亚热带常绿阔叶林地带。该地区的常绿阔叶林由于长期遭受人为干扰活动而大都处于次生演替状态。因而建立其次生演替系统的动力学模型对于揭示系统的内在运动规律从而为林业、资源管理、环境保护等部门提供科学决策具有重要意义。

1 研究方法

由于大多数系统的运动规律可以用微分方程(组)来描述,因此在系统理论中常使用所谓状态空间描述分析法^[4]。这种方法是选择系统中若干变量作为状态变量,建立描述各状态变量随时间变化规律的方程,它一般是一阶微分方程组。植物群落演替系统有很多状态变量,一般的模型是不可能包含所有变量的。由于状态变量在系统中的作用和性质各不相同,因此系统一般可用主要变量的动态来描述^[5,6]。本文以次生演替系统中群落的生物量(B)、物种密度(D)、土壤有机质含量(O)、土壤全氮含量(N)和土壤酸度(A)作为描述系统的状态变量。选择这些变量的依据是:首先,这些变量是植被演替系统的主要指标^[7]并且在演替过程中富于最大的变化;其次,就变量的性质而言这些变量既有生物因子(生物量、物种密度)又有非生物因子(土壤有机质、全氮、酸度)。

本文用“空间序列代替时间序列”的演替研究方法^[7]测得各状态变量在演替过程中的动态变化数值,各状态变量的微分方程(变化规律)用多元非线性回归方法建立。

本文研究了两种类型的次生演替系统:(1)次生演替过程没有人为干扰活动,就是说,森林被皆伐后,对采伐迹地施行封山育林,植被恢复期间没有人为活动。本文称这种类型为自然次生演替系统。(2)次生演替过程经常遭受人为干扰活动,干扰的形式是对森林的灌木层植物进行定期采伐,采伐频率为2—3a 1次,采伐强度小于30%(每 m^2 灌木层植被采伐面积小于 $0.3m^2$)。这种干扰形式是以促进乔木层的发育为目的,对植物群

* 本文得到国家自然科学基金的资助。

本文于1991年11月23日收到,修改稿于1992年9月14日收到

落而言不是灾难性的。本文称这种次生演替类型为干扰次生演替系统。

不同时期的植物群落的年龄是通过测定群落中最大乔木的年轮,查阅有关林场生产档案以及访问当地居民等途径获得的。野外对群落的乔木层用点-四分法取样,对灌木层和草本层用样方法取样。根据群落的最少点数(乔木层)和最小面积,本文对灌木层的取样面积为 $5\text{m} \times 6\text{m}$;对草本层的取样面积为 $2\text{m} \times 2\text{m}$;对乔木层的随机取样点数为 20 个。土壤样品是在每个灌木层样地中采集的。野外工作于 1989—1990 年完成,共记录样地 110 个、随机点数 180 个。

本文所研究的植物群落其顶极类型是以木荷(*Schima*)、青冈(*Cyclobalanopsis*)、栲(*Castanopsis*)、石栎(*Lithocarpus*)等种类为建群种的群落(常绿阔叶林)。

2 结果与讨论

自然次生演替系统的动力学模型(系统状态空间微分方程组)为:

$$(1) \begin{cases} dB/dt = -93.37292 + 39.79374 \cdot A + 1.029321 \cdot B \cdot N - 7.290329 \cdot D \cdot N \\ \quad + 0.335528 \cdot D \cdot A - 4.743132 \cdot O \cdot N + 165.3546 \cdot N^2 - 4.359338 \cdot A^2 \\ dD/dt = -1.220048 - 0.012311 \cdot B \cdot D - 0.035927 \cdot O^2 + 0.146206 \cdot A \cdot O \\ \quad - 0.609642 \cdot N \cdot A \\ dO/dt = -43.176320 - 1.045479 \cdot D + 17.28077 \cdot A + 0.014913 \cdot B \cdot D \\ \quad - 0.025882 \cdot B \cdot A \\ dN/dt = -1.96424 + 0.687246 \cdot A + 0.000533 \cdot B \cdot D + 0.008209 \cdot D \cdot N \\ \quad - 0.061072 \cdot A^2 \\ dA/dt = -1.191608 + 0.460627 \cdot B - 0.09553 \cdot B \cdot A + 0.001931 \cdot D^2 + 0.003869 \cdot O^2 \\ \quad - 0.398941 \cdot N \cdot O + 0.018085 \cdot A \cdot O + 0.744539 \cdot N \cdot A \end{cases}$$

此方程组为多元非线性微分方程组。方程组中 B 表示群落生物量, A 表示土壤酸度(pH 值), N 表示土壤全氮量, D 表示群落物种总密度, O 表示土壤有机质含量(下同)。通过建立系统各状态变量间的相关方程,可以将方程组(1)化为一元非线性微分方程组(II):

$$(II) \begin{cases} dB/dt = -1.0217 + 0.8045 \cdot B - 0.1113 \cdot B^2 + 0.0042 \cdot B^3 \\ dD/dt = -21.6621 + 7.4991 \cdot D - 0.8982 \cdot D^2 + 0.0456 \cdot D^3 - 0.0008 \cdot D^4 \\ dO/dt = -6.7202 + 4.1091 \cdot O - 0.8857 \cdot O^2 + 0.0820 \cdot O^3 - 0.0028 \cdot O^4 \\ dN/dt = -0.0468 + 0.2070 \cdot N - 1.1678 \cdot N^2 \\ dA/dt = -83.5996 + 31.4068 \cdot A - 0.8352 \cdot A^2 + 0.0099 \cdot A^3 \end{cases}$$

利用方程组(II)可以对不同的状态变量分别进行系统仿真。

图 1 是自然次生演替系统各状态变量变化率的动力学特征。不难看出,自然次生演替系统的动力学具有阻尼振荡(衰减振荡)系统的特点,不过其振荡周期和频率可能是比较复杂的。系统各状态变量的变化率经演替前期较大的振荡后逐渐衰减,至演替末期则在振幅为零(平衡状态)的附近波动。由于演替是生态系统吸收外界能量并与外界进行物质和能量交换以发展结构和程序的自组织过程^[5],因此,次生演替系统是开放系统。耗散结构是开放系统的典型发展形式。耗散结构理论认为,远离平衡态的动态开放系统由于与环境发生物质与能量交换,系统的活动就处于一定的涨落范围,它超出一定的界限就产生突变,系统就由无序走向有序,形成耗散结构。系统由于是开放的,与外界进行物质和能量交换过程中通过系统的反馈机制,系统也就具有高度的组织,也就是非线性动力学特征。系统的有序性可能是这一阻尼振荡的主要阻尼因子。对植被次生演替系统的耗散结构而言,远离平稳态意味着群落即使处于稳定(顶极)状态,其结构和功能仍将在较小的尺度上(如层片结构 *synusia* 或小群落 *microcoenoses*)发生不断变化以实现同环境进行物质和能量的交换,平衡是相对的。实际上,现实中的顶极植物群落也正是具有这种格局。因此,演替的阻尼振荡系统不会静止在某一状态,振荡是永恒的。

干扰次生演替系统的动力学模型是:

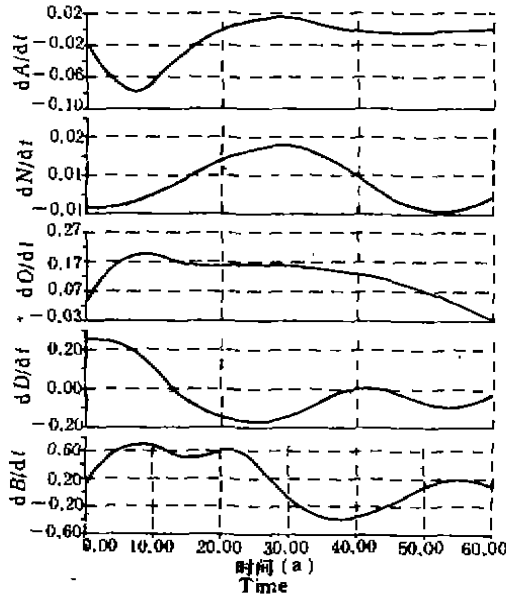


图 1 自然次生演替系统主要状态变量变化率的动力学特征

Fig. 1 The kinetic features of the main state variable variation ratios of natural secondary succession system

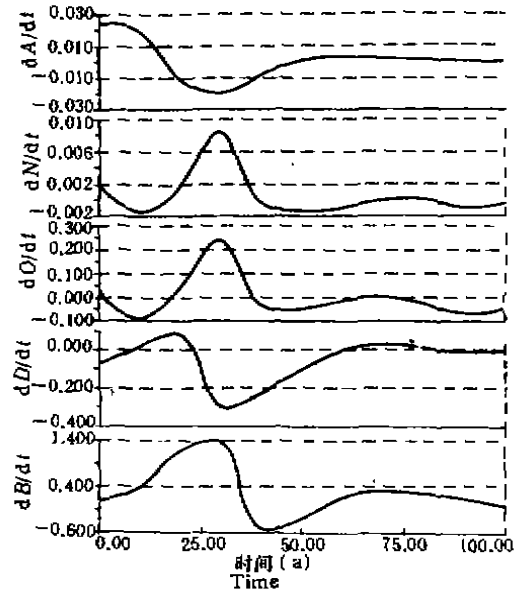


图 2 干扰次生演替系统主要状态变量变化率的动力学特征

Fig. 2 The kinetic features of the main state variable variation ratios of perturbation secondary succession system

$$\begin{aligned}
 & dB/dt = 2587.112 - 23.39583 \cdot B - 159.8835 \cdot O + 5025.24 \cdot N \\
 & \quad - 1052.236 \cdot A - 0.2058 \cdot B^2 + 0.255262 \cdot B \cdot D + \\
 & \quad 1.335281 \cdot B \cdot O + 3.892524 \cdot B \cdot A - 0.071935 \cdot D^2 - \\
 & \quad 0.636417 \cdot O^2 + 29.30685 \cdot A \cdot O - 975.2648 \cdot N \cdot A \\
 & \quad + 108.5881 \cdot A^2 \\
 & (I) \quad \left. \begin{aligned}
 dD/dt &= 6.377204 - 0.612095 \cdot D - 0.482208 \cdot O + 0.018864 \cdot D^2 \\
 & \quad - 0.004865 \cdot O^3 \\
 dO/dt &= 105.5197 - 45.27873 \cdot A + 0.009354 \cdot B \cdot D - 0.037112 \cdot B \cdot O \\
 & \quad - 0.002595 \cdot D^2 - 0.094086 \cdot D \cdot N + 2.315183 \cdot N \cdot O \\
 & \quad + 4.823876 \cdot A^2 \\
 dN/dt &= 0.035201 - 0.000015 \cdot B^3 + 0.000218 \cdot B \cdot D - 0.000806 \cdot B \cdot O \\
 & \quad - 0.000192 \cdot D^2 + 0.000715 \cdot D \cdot A + 0.047308 \cdot N \cdot O \\
 dA/dt &= 0.069919 - 0.006074 \cdot B + 0.000153 \cdot B^3 - 0.00006 \cdot D^2
 \end{aligned} \right\}
 \end{aligned}$$

方程组(I)也是多元非线性微分方程组,通过系统各状态变量间的相关方程,可以将其化为下述一元非线性微分方程组(W):

$$(N) \begin{cases} dB/dt = -0.1660541 + 0.2164896 \cdot B - 0.0009158 \cdot B^3 + 0.000001 \cdot B^5 \\ dD/dt = 1.73538 - 0.1571666 \cdot D + 0.0000005 \cdot D^5 \\ dO/dt = -0.617287 + 0.241657 \cdot O - 0.021609 \cdot O^2 \\ dN/dt = -0.042851 + 0.383545 \cdot N - 0.828112 \cdot N^2 \\ dA/dt = 8.107577 - 3.407190 \cdot A + 0.357787 \cdot A^2 \end{cases}$$

图2是干扰次生演替系统各状态变量变化率的动力学特征。与自然状态次生演替系统相似,干扰次生演替系统也具有阻尼振荡系统的特点。但是,其最大振幅出现的时间明显地比自然次生演替系统的延迟了(参见图1),并且它的振幅一般比自然次生演替系统的大,显然这是干扰作用的结果。

从演替的时间方面来看,自然次生演替系统经历60a左右的时间系统各状态变量开始趋向稳定,而干扰次生演替系统则经80a左右系统各状态变量才开始趋向稳定(图1,图2)。实际上,这里的60a和80a分别对应着常绿阔叶林自然和干扰次生演替过程群落基本结构和功能的恢复时间。当然,这时群落还没有达到一般意义上的顶极阶段。以后的过程,群落将不断自我完善而趋向顶极。由于群落结构和功能的逐渐复杂,这一过程与其前面的相比将是缓慢的。

本文所研究的这两种次生演替系统及其规律基本反映了研究区域(中亚热带东部)的一般情况。本地区农业历史悠久,森林的开发和经营是本地区重要农业活动之一。因此,本文所研究的干扰次生演替系统在本地区更具普遍性。由于人为干扰(对灌木层的采伐)延缓了能量积聚速度(群落)及相对简化了群落的结构,因此,这种次生演替类型的进程较自然次生演替(无人为干扰)要缓慢,其最大振幅出现较晚及演替过程所需时间较长也是必然的。由于干扰因素的存在,群落要抵御这种干扰并保持发展就必须具有较大的变化速率,所以干扰次生演替系统的振幅比自然次生演替系统的要大。根据作者对这两种演替类型其它方面的研究结果,干扰次生演替过程群落的生产力(尤其是乔木层)比自然次生演替过程的一般都高,因此从林业生产的角度来看,这种以林业生产为目的的干扰活动是比较成功的。

参 考 文 献

- (1)王伯荪. 植物群落学. 北京:高等教育出版社,1987,86—211
- (2)赵松岭. 植物群落演替的线性与非线性系统及数学预测. 生态学报,1981,1(3):235—240
- (3)董肇君. 系统工程学原理. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1987,461—516
- (4)王众托. 系统工程引论. 北京:电子工业出版社,1984,114—142
- (5)Odum H T. Systems ecology. New York, John Wiley and Sons, 1983, 443—471
- (6)Patten B C. Systems analysis and simulation in ecology. New York and London: Academic Press, 1971, 368—440
- (7)Mueller-Dombois D et al. 鲍显诚等译. 植被生态学的目的和方法. 北京:科学出版社,1986,18—89,250—251

李兴东

Li Xing-Dong

(中国科学院植物研究所,北京,100044)

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044)

宋永昌

Song Yong-Chang

(华东师范大学环境科学系,上海,200062)

(Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai)