

植物群落演替过程的预测模型

中国科学院武汉植物研究所 钟 扬

中国科学院林业土壤研究所 何芳良

编者按：许多事实表明，自然系统和社会经济系统往往有某些相似之处，本文虽然是一篇关于生态系统方面的预测文章，但对搞社会经济、特别是商品预测的读者，也许不无启发，预测应用领域很广，预测的方法也很多，相互交流和补充，往往会收到意想不到的效果。

群落是植物的动态体系。组成群落的各种植物都有其生长、发育、传播和死亡的过程，这一过程同时受到种群间的关系（内因）和环境条件（外因）两方面的影响。经过一定时间的积累，从环境条件和群落结构的数量变化之中，逐渐产生了性质的变化，即一个群落最终为另一个群落所取代，这就是群落间的演替现象。植物群落演替过程的预测，不仅为研究生态系统的结构和功能带来一定的方便，而且可以为人类改造、控制和合理利用植物群落提供定量化的依据。

现有的各种预测手段大致可分为两类：定性的和定量的方法。长期以来，演替过程的研究一直是沿着定性的描述性的方向缓慢前进。定性方法一般是根据历史资料和现有的生态学理论来推测群落未来发展和变化的趋势。其突出的问题是不能得到较为精确的结果，同时，也不可避免地要加入预测人员的主观因素，可能产生较大的误差。

现代植物生态学研究的一个基本特征是由定性描述转变的定量分析。植物群落演替过程预测的数学建模问题，已经引起了人们的重视。下面，我们简单介绍几个数学模型，以供参考。

一、特征函数分析

从生态系统的发展与进化理论及建模的总体性观念出发，我们建立了生态系统的特征函

数。据此，可以对植物群落的动态演替过程进行定性分析。

生态系统中，状态变量 $y(t)$ 随时间的变化可写成：

$$\frac{dy}{dt} = m - n \quad (1)$$

其中， m 是一切同化过程所固定的能量之和， n 是一切异化过程消耗掉的总能量及自然枯死或动物（人为）从系统中移去的能量。

设系统状态特征值 $\beta = 1 - m/n$ ，存在如下三种情形：

1) $\beta = 0$ ，即 $m = n$ ， $dy/dt = 0$ ，系统处于平衡态。

2) $\beta > 0$ ，即 $m < n$ ， $dy/dt < 0$ ，系统发生退化演替。

3) $\beta < 0$ ，即 $m > n$ ， $dy/dt > 0$ ，系统发生进化演替。

可见， β 包含了系统演替方向的所有信息。

以太阳辐射能中被光合作用所固定部分作为输入量的生态系统，其状态变量的稳态分量是一周期函数。根据Lyapunov稳定性意义，

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \tau(t), \quad \tau(t) \text{ 就是未受干扰时系}$$

统状态变量的轨迹。

欲求状态变量的瞬态分量则较为困难。对生物个体来说，其生长过程一般可以用指数函数（如Logistic方程）描述。复杂的生态系统仍是由较为简单的生物个体所组成，因此其瞬

态响应函数同样应当符合指数型规律:

$$Y_r(t) = \alpha e^{(1-\frac{m}{n})t} = \alpha e^{\beta t} \quad (2)$$

其中 α 是常数。

将(1)、(2)两式合并,可得生态系统演替过程的特征函数:

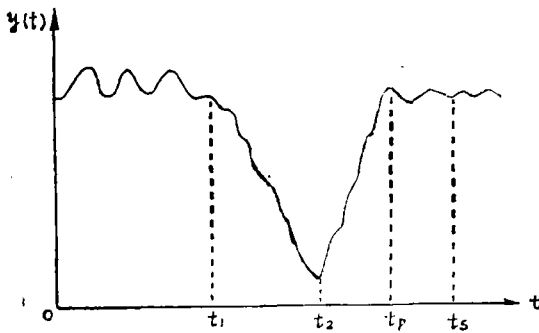


图1

$$y(t) = \tau(t) - \alpha e^{\beta t} \quad (3)$$

对(3)式可描绘出群落演替的大致过程(图1)。

对该模型定性分析,即根据不同 β 值对所表征的植物群落演替趋势进行讨论。

1) 顶极演替过程。 $\beta = 0$ 时, $y(t) = \tau(t) - \alpha$ 。原始森林群落或群落外界干扰不超过生态阈值时,生态系统的稳定性可以一直持续下去。

2) 退化演替过程。 $\beta > 0$ 时,系统的退化按正指数速度下降。 $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = -\infty$,系统不

稳定。例如,过度放牧的草原群落,其退化现象往往十分严重。

3) 进化演替过程。 $\beta < 0$ 时,系统的进化按负指数递度增长。 $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} [\tau(t) -$

$\lim_{t \rightarrow \infty} \alpha e^{\beta t} = \tau(t)$,系统稳定。如森林采伐迹

地上,系统的恢复过程大致如此。

可见,特征函数是一种理论性演绎模型,它可以用来定性分析和预测系统未来发展的趋势。但毕竟是定性定量之间的过渡桥梁,问题在于,采用了较多的简化假定,虽然减少了模型的复杂性,但同时也降低了模型精度,尤

其不适合于随机干扰较大的情况。此外,有关参数的辨识还比较困难,需要其它模型的帮助。实用价值有待进一步研究。

二、数理统计方法

在野外调查的基础上,应用回归分析等数理统计方法得到植物群落演替过程中种群动态的经验方程式,这是目前最常见的一种数学预测模型。

统计建模首先必须掌握足够的原始资料,依据生态学理论正确划分出群落的演替阶段;然后计算出各阶段植物的优势度(或重要值)等数量指标,并求出它们随时间变化的特征曲线方程,最后根据图形,进行分析。

以王孝安(1984)对陇南马街山森林群落进展演替的研究工作为例。该森林群落演替过程可分为灌木、小叶阔叶林、混交林和针叶林(I)、(II)等5个阶段。采用点—四分法测定不同演替阶段的原始数据,计算出优势度。各阶段乔木树种侵入的时间分别是5、25、45、165、225年,以此作为演替时间,计算出各类植物优势度(C)随时间(T)变化的曲线方程如下:

$$C_{\text{草本}} = 40.45 (\ln T)^{-0.71} \\ (r = -0.9022, p < 0.05)$$

$$C_{\text{箭竹}} = 0.01 (\ln T)^{4.82} \\ (r = 0.9305, p < 0.1)$$

$$C_{\text{灌木}} = 165.18 T^{-0.52} + 6.20 \\ (r = -0.9968, p < 0.001)$$

$$C_{\text{阔叶树}} = 0.51 (\ln T)^{8.57} e^{0.29 (\ln T)^2} \\ (R=1)$$

$$C_{\text{青杆}} = \frac{1}{0.013 + 102.85 e^{-1.1 \ln T^2}}$$

$$(r = 0.9995, p < 0.001)$$

$$C_{\text{总}} = 102.31 (\ln T)^{0.15} \\ (r = 0.9897, p < 0.01)$$

作出图形(图2):

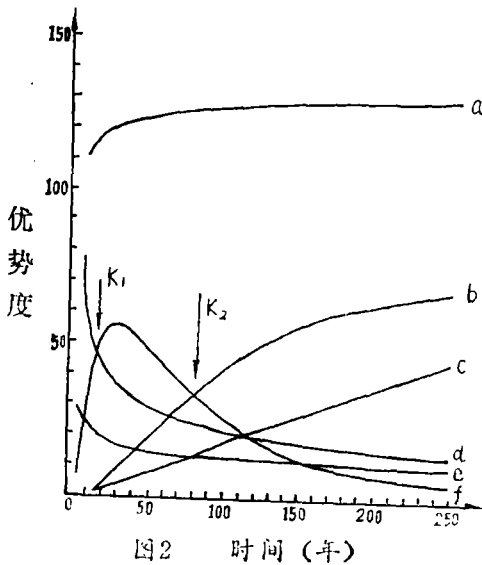


图2 时间(年)

从图中可以看出两个更替点(K_1 、 K_2),即一种植被类型代替另一种植被类型,或者说是植被类型发生根本转变的转折点。更替点 k_1 时,小叶阔叶树的树龄约为15年,更替点 k_2 时,小龄阔叶树的树龄约为75年,针叶树的树叶约为55年。

应用数理统计方法或数量化理论建立经验方程式模型,其方法比较容易掌握。很多工作还表明,与其它多元分析方法相配合效果更好。但是,由于数理统计以概率论作为基础,本身并不能回答形成某种事物的内在原因,因而对结果的分析必须根据实际情况,结合生态学知识来判断。另外,静态拟合模型若作为长期预测方法,误差往往还是较大的,在应用中需要注意。

三、马尔可夫模型

植物群落的演替系统一般都是随机性系统。因为,大多数演替过程是在持续的或周期性的外因干扰下进行的。例如,放牧演替过程,其演替阶段,优势种群更替的顺序,演替的递度,演替的趋势,终结的类型等等,主要决定于放牧的方式、强度和频率。从数学方

法上来看,这类随机系统可以用马尔可夫过程表述。

1) 线性演替。在某些情况下,特定植物群落演替阶段的状态近似满足线性条件。用马尔可夫链描述,其数学模型为:

$$X_{i+1} = P^i X_i \quad (i=1,2,\dots) \quad (4)$$

其中 X_i 为各演替阶段的状态, P^i 为转移矩阵 P 的转置。

关键是转移矩阵 P 的求取。一般假设群落中现存立木的死亡率是固定的,状态之间的转移取乔木优势树种的优势度(或重要值等)为指标,再用各阶段立木优势度的百分比剩下10%时的数据估计出转移矩阵,其中主对角线上的元素为现有立木优势度的百分比加上下一个演替阶段内被种内另一些立木所更替的百分比。

然而,在现实的植物群落演替过程中,线性系统几乎是不存在的,它是一种理想模型。

2) 非线性演替。演替状态如果不满足线性条件,就必须考虑使用非线性模型。例如,将其一群落各阶段的优势种的重要值转换成相对百分数矩阵为:

$$\begin{pmatrix} 0.63 & 0.30 & 0.18 & 0.13 \\ 0.20 & 0.38 & 0.26 & 0.23 \\ 0.13 & 0.26 & 0.41 & 0.18 \\ 0.04 & 0.06 & 0.15 & 0.46 \end{pmatrix}$$

若按线性模型处理,转移矩阵中将出现大于-1或小于0的数值。显然,作为概率是不可能的。

转移矩阵的处理可应用局部线性化的方法。每一状态间的转移视为线性的,仍然构成马尔可夫过程。计算出状态 $X_i \rightarrow X_{i+1}$ 的转移矩阵 $P_{i/i+1}$ (简记为 P_i)。演替状态:

$$X_{i+1} = P_i^T X_i \quad (5)$$

与线性模型相比,非线性模型更接近于真实的演替过程。由于各阶段的转移形式是随机性的,如果处因条件发生变化,植物群落的演替过程往往要随之而变。因此,非线性演替过
(下转第18页)

表4

| 因子 | 出现 级别 | 列联系数 | | | | | C_{ij} | | | | | |
|-------|----------|---------------|------|-------|-------|-------|----------|-------|-------|-------|--------|--------|
| | | θ_{ij} | | | | | C_{ij} | | | | | |
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| x_1 | 3 | 0.5129 | 0.31 | 0.417 | 0 | 0.89 | 0.730 | 0.159 | 0.213 | 0 | 0.43 | 0.37 |
| x_2 | 1 | 0.7621 | 0 | 0.39 | 0 | 0.39 | 0.714 | 0 | 0.29 | 0 | 0.29 | 1.31 |
| x_3 | 2 | 0.705 | 0.27 | 1.125 | 1.125 | 0.75 | 0.325 | 0.19 | 0.793 | 0.793 | 0.529 | 0.23 |
| x_4 | 2 | 0.6619 | 0 | 0.375 | 0 | 1.125 | 1.3 | 0 | 0.24 | 0 | 0.74 | 0.86 |
| x_5 | 3 | 0.6656 | 0 | 0 | 0 | 0.5 | 1.35 | 0 | 0 | 0 | 0.33 | 0.9026 |
| x_6 | 2 | 0.6530 | 0.88 | 1.31 | 1.27 | 0.66 | 0.55 | 0.575 | 0.856 | 0.783 | 0.43 | 0.725 |
| x_7 | 3 | 0.5758 | 0.69 | 0 | 0 | 0.9 | 0.4 | 0.397 | 0 | 0 | 0.5182 | 0.23 |
| P_i | | | | | | | | 1.32 | 2.39 | 1.57 | 3.67 | 4.8 |

由表中结果知, P_5 最大, P_4 次之, 即1984年预测虫情可能发生级别是5级, 即预测为重发生, 而实况则属中发偏重, 属4级。认为预测基本准确, 但有偏高。

比较表4中构成 P_4 , P_5 的两列列联比值。易见主要是第2, 第5行值相差较大, 才导致 $P_5 > P_4$, 再结合 x_2 , x_5 的列联表知, 历史数据中, 当 x_2 为第1水平, x_5 为第3水平时, 样本中分别有71.42% ($5/7 = 71.42\%$) 和75% ($3/4 =$

75%) 对应的 y 值为第5级, 而1984年的 x_4 , x_5 正是分别是这样的水平, 这是预测偏误的原因。

作为一种统计预测, 综合列联比方法仍是要依赖历史数据, 其特点是依据变量之间相关关系, 进行多指标综合, 这一点与Fuzzy方法不无相似之处。(用此方法进行内插检验, 其结果还是准确的)

(注): 资料取自《预测》86年第3期

(上接第15页)程没有严格的顺序性, 而是一个十分复杂的状态转移图。以具有四个演替阶段的系统为例, 其状态转移图(图3)为:

赵松岭等(1981)和彭少麟等(1985)根据上述方法, 对甘肃马衔山和广东鼎湖山森林群落的演替过程进行了预测。结果表明, 马尔可夫过程是研究植物群落演替系统的重要数学理论和方法论。

目前, 在植物群落演替过程预测的数学方法中, 随机模型占据了愈来愈重要的地位。而卡尔曼滤波理论等各种适合工程系统预测建模的参数辨识技术也已经逐渐引入到植物群落演替过程的研究中, 给这一领域带来了生机勃勃的局面和十分光明的前景。

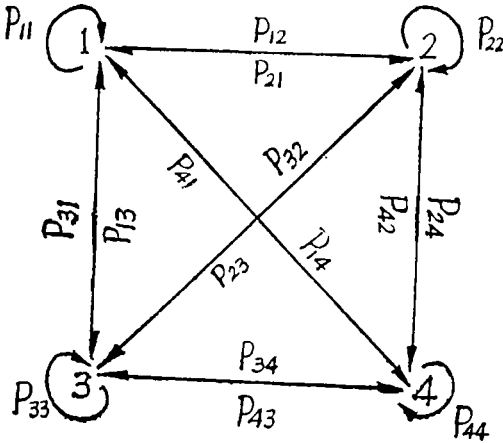


图3