

鼎湖山森林群落分析

VI. 非线性演替系统

彭少麟

王伯荪

(中国科学院华南植物研究所) (中山大学)

摘要

在自然界中，植物群落的演替不存在严格的线性演替系统，只有近似的线性演替系统，而非线性演替系统却广泛存在。鼎湖山森林群落的演替系统，是接近线性系统的非线性演替系统。本文通过对鼎湖山森林群落非线性演替系统进行局部线性化，以研究演替的进程，并作出相应的预测，其结果将比线性演替模型分析有更高的可信度。

本文试图进一步明确非线性演替系统的一般概念，并提出区别森林群落演替中的线性系统与非线性系统的一般方法，以期解决这个一直较为模糊的问题。

森林群落演替之研究，无论在理论研究或实践应用上，均有重要的意义。运用定量研究方法，将鼎湖山森林群落的演替过程作为线性演替系统加以研究，并用马氏链加以描述，可以得到一些重要的结论^[2]。但是，鼎湖山森林群落演替系统，严格的是非线性的，将之视为近似的线性演替系统，其研究结果势必略为粗糙。本文将鼎湖山森林群落的演替过程按非线性演替系统加以分析，进一步深入研究其演替进程，并对演替过程作出更精确的预测。

一、方 法

(一)、非线性演替系统的研究方法

植物群落的演替过程可以用马尔柯夫过程加以研究。线性演替系统可用马氏链加以描述^[2, 8, 9]。而对非线性的演替系统，研究起来则较为麻烦。实际上，虽然整个演替系统是非线性的，但在一定的演替阶段中却会是线性的或较接近线性的。因此，可以对各个演替阶段进行分割，形成局部线性化。分割后局部的线性演替过程仍是马尔柯夫过程。这样，各个演替阶段可以根据 $X_2 = P_1^T X_1$, $X_3 = P_2^T X_2$, $X_4 = P_3^T X_3$, ……来计算，则有：

$$X_i + I = P_i^T X_i$$

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

(二) 对鼎湖山森林群落非线性演替系统进行局部线性化

将鼎湖山森林群落的演替视为非线性演替系统，主要在于各林木成份的死亡速率在不同的演替阶段中不同，因而影响整个演替系统的线性。根据野外调查的情况以及有关的文献资料^[1, 3, 4]，鼎湖山森林群落的演替过程，主要可以分为三个较大的阶段：1、马尾松纯林—针阔叶混交林阶段；2、针阔叶混交林—阳性阔叶树种为优势的常绿阔叶林阶段；3、阳性阔叶树种为优势的常绿阔叶林—中生性常绿阔叶林阶段。分割为三个阶段后，各个阶段比较整个演替过程来说，其线性更强。

(三) 调查三个演替阶段各自的林木成份转移矩阵 P_1 、 P_2 、 P_3

取群落中不同性质的各类乔木(Ⅱ级以上立木)的相对多度为指标，调查马尾松针叶树，椎树、荷木、藜蒴等阳性阔叶树种以及厚壳桂、黄果厚壳桂等中性阔叶树种在不同演替阶段中的死亡速率和更替概率。根据数据统计，得到三个演替阶段中的三个不同的林木成份转移矩阵：

1、马尾松纯林—针阔叶混交林阶段

$$P_1 = \begin{pmatrix} 0.30 & 0.63 & 0.07 \\ 0.04 & 0.54 & 0.42 \\ 0.00 & 0.08 & 0.92 \end{pmatrix}$$

2、针阔叶混交林—阳性阔叶树种为优势的常绿阔叶林阶段：

$$P_2 = \begin{pmatrix} 0.22 & 0.69 & 0.09 \\ 0.02 & 0.58 & 0.40 \\ 0.00 & 0.06 & 0.94 \end{pmatrix}$$

3、阳性阔叶树种为优势的常绿阔叶林—中生性常绿阔叶林阶段：

$$P_3 = \begin{pmatrix} 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.48 & 0.52 \\ 0.00 & 0.02 & 0.98 \end{pmatrix}$$

各个演替阶段中的演替状况，可以用演替系统的线性模型加以研究。

二、结 果

根据公式(1)，再由 P_1 、 P_2 、 P_3 可以得到表 1 的结果。

表 1 鼎湖山森林群落演替过程林木成份预测*

Table 1 Expectation to wood components in the succession process of the forest communities in Ding Hu Shan

编号 wood components	林龄 ages										
	0	25	50	75	100	125	150	175	200	∞
A 马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)针叶树种	90	27	7	3	1	0	0	0	0		0
B 荷木(<i>Schima superba</i>)、椎树(<i>Castanopsis chinensis</i>)、藜蒴(<i>C. fissa</i>)等阳性阔叶树种	10	62	55	39	28	15	10	7	5		4
C 厚壳桂(<i>Cryptocarya chinensis</i>)、黄果厚壳桂(<i>C. concinna</i>)等中性常绿阔叶树种	0	11	38	58	71	85	90	93	95		96

*表中的数据表示林木成份多度的百分数。

三、讨论

(一)、植物群落非线性演替系统的概念

植物群落的线性演替系统一般都是必然演替过程^(8, 9, 10)。其简单的行为可用图1表示。

从图1可见,由于行为方向以及(P)不变,所以线性演替系统的演替顺序、演替速度、演替终结等均为一定的,这显然是典型化和简单化了。因为演替的顺序、速度、终

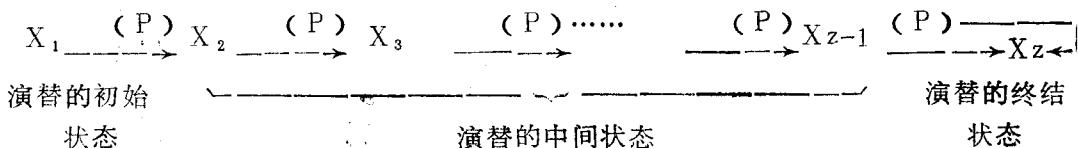


图1 植物群落线性演替系统行为图

Fig. 1 Behaviour of linear succession system of plant community

注:设演替经过 z 个状态; (P)为林木成分转移矩阵; X_1-z =状态_{1-z}

结等,很大程度决定于外因的作用方式、强度和频率,在人类对植物群落干扰如此巨大的今天,植物群落的演替不能不受影响。即使受外界干扰较少的群落,也很难保证林木成份的更替转置矩阵(P)完全稳定。在群落自身演替过程中,生境也随之改变⁽⁸⁾,林木的更替速度必然受影响。而当(P)不稳定时,演替系统的线性显然受影响,实际上是非线性演替系统了。例如鼎湖山森林群落在自然状态下的演替系统。在人类活动的干扰下,群落在状况 X_i 时演替为 X_{i+1} 或 $X_{i+2} \dots \dots$ (或 $X_{i-1}X_{i-2} \dots \dots$)均有一定的发生概率,取决于干扰的强度和方式。其演替终结也很可能为亚演替顶极或偏途演替顶级等。这样的演替系统显然与图1不符,不是线性演替系统。因此,植物群落的非线性演替系统可以理解为群落的演替顺序、演替速度、演替终结非一定的演替系统。非线性演替系统是自然界普遍存在的,因而对非线性演替系统的研究,具有更为重要意义。

(二)、可信度

若根据表1对鼎湖山森林群落演替过程进行时间划分,不难发现其结果与线性模型分析的结论相同,这是由于鼎湖山森林群落演替系统较为接近线性系统。但是,实际预测时,把鼎湖山作为非线性演替系统比作为线性演替系统具有更高的可信度(表2)。这也说明鼎湖山森林群落的演替系统是接近线性演替系统的非线性演替系统。

(三)、植物群落的线性与非线性演替系统的区分

本文对非线性演替系统进行局部线性化后，在研究方法上已经大为简化，而获取植物群落演替的转移矩阵却较为麻烦，需要大量的野外调查和数据统计工作。如果将整个演替系统作为线性系统就简单很多^[2,6]。在自然状态下一般不存在严格的线性演替系统，只有接近的线性系统而用线性模型来近似描述。那么在什么情况下才可以将植物的演替系统当作线性系统加以研究呢？植物群落的线性与非线性演替系统之间并没有严格的界限。在实际研究时，一般可依据以下两个原则加以区分：

表2 几个森林群落25年来演替的观察与预测结果比较

Table 2 Comparison between practical observation and expectant of succession in some forest communities by 25 years

群落名称	林木成份	25年前	25年来的演变		
			实际观察	线性模型预测	非线性模型预测
藜萌群落	A	0	0	0	0
	B	90	56	50	53
	C	10	44	50	47
马尾松十椎树十荷树群落	A	45	18	12	16
	B	55	82	12	84
	C				
马尾松十苏铁蕨群落	A	91	21	88	28
	B	9	76	24	62
	C	0	3	11	10

*A, B, C表示的林木成份同表1；表中数据表示林木成份的百分数。

1、要求定量预测结果较精确，需将演替系统作为非线性演替系统加以研究，反之则可当线性演替系统。

2、一般保护良好的植物群落，较少受外界因素影响，而林木死亡率相对稳定的群落，其演替过程可以当成线性演替系统加以研究，反之则应当为非线性演替系统。

例如，鼎湖山森林群落的演替过程得到良好的保护，虽有部分人为干扰，但外因的作

用未超越植物演替的抗性及其负荷能力的范围，群落的动态发展是以种群间竞争为动力的。这样使群落演替能向气候顶极类型发展，故将之作为线性或非线性演替系统加以研究，其效果相近。如作为线性演替系统进行研究则更为方便。但若要求更高的精确度，则仍需作为非线性演替系统加以研究。这要视研究的具体情况而定。

应用数学方法研究植物群落演替时，线性演替系统可以用马氏链加以描述；非线性演替系统局部线性化后的各个阶段的演替，仍是马尔柯夫过程。显然，马尔柯夫过程对植物群落的演替研究具有重要的意义。

参 考 文 献

- [1] 王伯荪、马曼杰, 1982: 鼎湖山自然保护区森林群落的演变。热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 142—156页。
- [2] 王伯荪、彭少麟, 1985: 鼎湖山森林群落分析、V、群落演替。中山大学学报(自然科学版), 第4期。
- [3] 王铸豪、何道泉等, 1982: 鼎湖山自然保护区的植被。热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 77—141页。
- [4] 吴厚水等, 1982: 鼎湖山自然地理特征及其动态。热带亚热带森林生态系 统 研究, 第1集, 1—10页。
- [5] 复旦大学数学系, 1980: 概率论与数理统计。上海科技出版社。
- [6] 赵松岭等, 1981: 植物群落演替的线性与非线性系统及数字预测。生态学报, 1卷3期, 235—240页。
- [7] 张宏达、王伯荪, 1955: 高要鼎湖山植物群落之研究。中山大学学报(自然科学版), 第3期, 19—167页。
- [8] 彭少麟, 1984: 森林群落植物种群分布格局变因探讨。生态科学, 1期, 10—15页。
- [9] May, R.M. (孙儒泳等译), 1982: 理论生态学。科学出版社, 188—204页。
- [10] West, D.C., Shugart, H.H. and Botkin, D.B., 1981: Forest Succession.
- [11] Whittaker, R.H., 1975: Communities and Ecosystem. 2nd ed.

ANALYSIS ON THE FOREST COMMUNITIES OF DING HU
SHAN VI. UNLINEAR SUCCESSION SYSTEM

Peng Shao-lin

Wang Bo-sun

(South China Institute of
Botany, Academia Sinica)

(Zhongshan University)

Abstract

There isn't strict linear succession system to the succession of plant community with natural condition, but there are close linear succession systems. The unlinear system are extensive existence. The succession of forest community on Ding Hu Shan is unlinear succession system, but is nearly linear succession system. The paper researches the succession process of the forest community on Ding Hu Shan with unlinear succession model. The result has higher precision then linear succession model.

The paper shows the implication of the unlinear succession system and shows the way of distinguishing between linear system and unlinear system.