

生态系统演替过程的数学模型

何芳良

钟扬

(中国科学院沈阳应用生态研究所)

(中国科学院武汉植物研究所)

提 要 本文应用系统控制论方法,初步建立了生态系统的特征函数。据此,定性分析了植物群落的演替过程,探讨了顶极群落和最大生物量等问题。

关键词 生态系统演替; 数学模型; 特征函数; 瞬态响应; 稳态响应

引 言

生态系统的研究始于本世纪30年代中期,迄今为止已成为生态学中最引人注目的领域之一。

S.E.Jorgensen 和 H.F.Mejor 曾经认为^[5],“规范”的生态系统研究必须包括3种途径:

- (1) 生态系统的发展与进化理论;
- (2) 建模的总体性观念;
- (3) 系统控制理论。

生态系统的发展与进化是生物在个体和系统水平上长期竞争与选择的结果。进化理论是解释这一过程,并预测未来发展趋势的理论基础。

目前,对生态系统的研究主要是应用系统能量学的方法来认识生态系统中能量的流动和转化规律,同时确定系统模型的总体性观念。虽然人们普遍认为,一个发展成熟的生态系统是一个和谐和统一的自然单位(natural unit),但很多研究工作往往只强调了某一部分的和谐而忽略了总体的统一。

就系统生态学方法而言,一方面“从作用上讲,部分不能从整体分隔开来,因而生态系统是应用系统分析技术最合适的生物组织层次”^[7];另一方面,系统与控制理论确实为解决复杂的生态系统问题提供了新的方法论。以稳定性为例,系统控制理论中的 Lyapunov 稳定性理论及方法业已成为研究生态系统稳定平衡的有效工具^[6]。

本文旨在综合考虑上述3条途径的基础上,尝试性地建立生态系统的特征函数。据此,定性分析植物群落的动态演替过程,并初步探讨目前尚有争议的顶极群落和最大生物量等问题。

数学模型的建立

生态系统是具有自组织和自调节能力的开放系统^[1,7]。它通过第一性生产者的光合作用吸收和固定太阳能,然后经消费者和分解者将能量归还于环境。因此,可以将太阳辐射能作为输入量,而将生态系统中净生物量(能量净积累量)作为状态变量,用系统方框图(图1)表示:

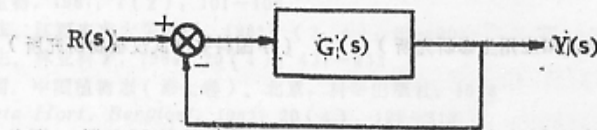


图1 生态系统框图

Fig. 1 Block diagram of ecosystem

其中, $R(S)$ 、 $Y(S)$ 分别是系统输入量 $r(t)$ 和状态变量 $y(t)$ 的拉氏变换。

在生态系统中, 状态变量 $y(t)$ 的变化将决定系统的发展与进化方向。设:

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

其中, m 是一切同化过程所固定的能量之和, n 是一切异化过程耗散掉的总能量及自然枯死或动物(或人为)从生态系统中移去的能量。

根据生态学原理, 当 $dy/dt = 0$ 时, $m = n$ (或 $m/n = 1$), 系统处于稳定状态; 当 $dy/dt > 0$ 时, $m > n$ ($m/n > 1$), 系统发生进化演替; 当 $dy/dt < 0$ 时, $m < n$ ($m/n < 1$), 系统发生逆行(退化)演替。显然, 若设 $\beta = 1 - m/n$ (β 称为系统状态特征值), 它就包含了系统发展与进化所有方向的信息。

1. 太阳辐射能输入量 $r(t)$:

太阳辐射能是一周期函数, 作为输入量的 $r(t)$ 是太阳辐射能中被光合作用所固定的部分, 同样也是周期函数。在理想情况下, $r(t)$ 可以近似认为是周期为 24 hrs 的方

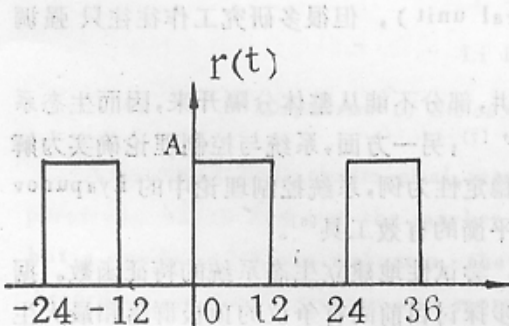


图2 $r(t)$: 周期方波函数

Fig. 2 $r(t)$: Periodic square wave function

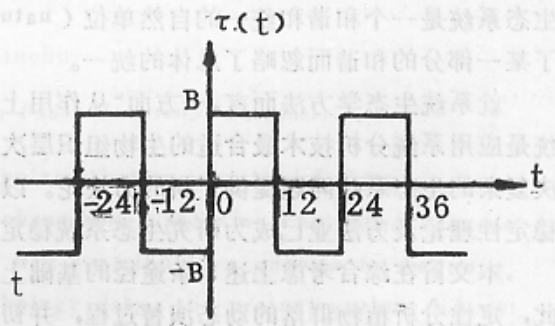


图3 $\tau(t)$: 周期方波函数

Fig. 3 $\tau(t)$: Periodic square wave function

波函数(如图2):

$$r(t) = \begin{cases} 0 & -12 < t \leq 0 \\ A & 0 < t \leq 12 \end{cases}$$

将其展开成 Fourier 级数:

$$r(t) = \frac{A}{2} + \frac{2A}{\pi} \left[\sin \omega t + \frac{1}{3} \sin 3\omega t + \frac{1}{5} \sin 5\omega t + \dots \right]$$

2. 状态变量 $y(t)$ 的稳态响应

一个稳定的生态系统中, 系统同化过程与异化过程达到一个相对平衡状态, 系统状态特征值 $\beta = 0$ 。在一个周期内, 白天固定的太阳能多于呼吸消耗, 而夜间呼吸作用耗掉了白天净积累, 其过程也是一个周期为 24hrs 的方波周期函数(图3):

$$\tau(t) = \begin{cases} -B & -12 < t \leq 0 \\ B & 0 < t \leq 12 \end{cases}$$

用 Fourier 级数展开得到稳态响应:

$$\tau(t) = \frac{4B}{\pi} \left(\sin \omega t + \frac{1}{3} \sin 3\omega t + \frac{1}{5} \sin 5\omega t + \dots \right) \quad (3)$$

在输入信号 $r(t)$ 的作用下, $y(t)$ 的稳态分量也是一个周期函数, 根据 Lyapunov 稳定性意义有: $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \tau(t)$, $\tau(t)$ 就是未受干扰的系统状态变量的轨迹。

3. 状态变量 $y(t)$ 的瞬态响应

由于生物的内生生长潜力和环境资源的负载能力, 生物个体的生长过程往往具有指数型规律(如 Logistic 方程), 而生态系统由生物个体组成, 可近似地将瞬态响应函数看作指数函数。结合对(1)式的分析, 有瞬态响应:

$$y_r(t) = \alpha e^{(1-m/n)t} = \alpha e^{\beta t} \quad (4)$$

其中 α 是常数。

以上分析说明, 生态系统的响应由稳态响应和瞬态响应两部分组成。太阳辐射能的输入 $r(t)$ 是固定的, 系统传递函数 $G(S)$ 由系统结构与功能所确定。因此, 将 $y(t)$ 的稳态响应与瞬态响应结合起来构成系统状态对 $r(t)$ 的响应过程, 即:

$$y(t) = \tau(t) - \alpha e^{\beta t} \quad (5)$$

称为生态系统演替过程的特征函数。

定性分析

下面以植物群落和森林生态系统为例, 对其演替过程进行定性分析。

1. 顶极 (Climax) 演替过程

当 $\beta = 0$ 时, $dy/dt = 0$, 式(5)中系统的特征函数 $y(t) = \tau(t) - \alpha$ 。系统在 Lyapunov 稳定性意义下是稳定的。

在现实的生态系统中, $y(t) = \tau(t) - \alpha$ 就是生态系统平衡时, 系统的变化情况, 即系统演替处于顶极阶段。例如, 原始森林群落符合这一规律, 只要外界干扰不超过生态阈值, 或者说 dy/dt 在 0 的一个足够小的邻域内变化, 那么生态系统将一直持续稳定, 系统靠自身的负反馈结构起着调节作用。这时森林生态系统虽在进行演替过程, 但能量的变化是不明显的, 在一定范围内作振荡变化。

2. 系统的退化演替过程

当 $\beta > 0$ 时, $dy/dt < 0$, 这时系统特征函数 $y(t)$ 有 $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = -\infty$, 所以系统是不稳定的。

外界的干扰超过了生态阈值, 则 $dy/dt < 0$, 系统趋于崩溃。由 (5) 式可见, 系统的退化是按指数速度下降的, 这在实际的生态系统中是经常可见的。例如, 我国西北地区针茅草原由于过度放牧而发生严重退化, 就是这种情况⁽²⁾。

3. 系统的进化演替过程

当 $\beta < 0$ 时, $dy/dt > 0$, 这时系统特征函数 $y(t)$ 有: $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \tau(t) - \lim_{t \rightarrow \infty} \alpha e^{\beta t} = \tau(t)$, 系统在 Lyapunov 意义下是稳定的。

这说明由于外界干扰的排除, 系统发生进化演替。当 $t > t_0$ 时, $y(t) = \tau(t)$ 。例如, 我国东北和西南亚高山的暗针叶林的采伐迹地上系统的恢复过程就是近似于此。

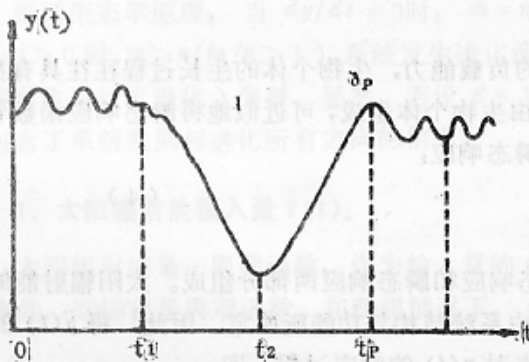


图4 系统演替的特征曲线

Fig. 4 Characteristic curve of ecosystem succession

上述对生态系统演替的三个过程的初略分析, 可以利用特征函数来描述生态系统的平衡破坏不平衡恢复平衡的运动过程。首先, 设生态系统处在演替的顶极阶段, 经过时间 t_1 后, 由于外界压力 (干扰) 的作用, 系统发生退化 ($\beta > 0$); 经过一段时间 t_2 后移去干扰作用, 则系统由于有负反馈作用的存在, 具有自调节能力, 而发生进化演替 ($\beta < 0$); 又经过调节时间 t_0 后, 系统趋于新的平衡。根据 (5) 作特征曲线 (图 5), 描述生态系统演替的整个过程。

讨 论

1. 以上结果表明, 生态系统的稳定性是极为有限的。一旦外界干扰超过生态阈值, 则其退化速度将呈正指数型变化, 而系统的恢复却是很慢的, 尤其是在恢复后期, 其

恢复速度呈负指数型变化。

2. 进化演替的系统是否存在顶极阶段，是一个长期争论的问题。从下式来看：

$$y(t) = \tau(t) - \alpha e^{\beta t} \quad (\beta < 0)$$

似乎只有 $t \rightarrow \infty$ ，才有 $y(t) \rightarrow \tau(t)$ 。但是，根据控制论观点，只要 $t > t_0$ （调节时间）后，响应曲线与稳态值之差不超过 $\pm 5\%$ 至 $\pm 2\%$ 就可以认为系统满足了响应要求，即 $|y(t) - \tau(t)| < 5\% - 2\%$ 时，认为生态系统达到了顶极状态。可见，顶极阶段作为生态系统演替的极限，仍然是一种理想的状态。

3. 一个生态系统的最大生物量究竟出现在系统接近平衡的时候，还是在平衡态？上述定性分析表明， $y(t)$ 经 $r(t)$ 激励后的响应值在峰值时间 t_p 发生一超调量。由此可以解释为什么最大生物量不出现在系统的平衡态，而是在接近平衡的时候。

生态系统演替过程的特征曲线已为许多学者所观察到^[3,4]。如 R. H. Whittaker (1963) 认为顶极系统是一个围绕均值的振荡稳态 (图 5)^[4]。

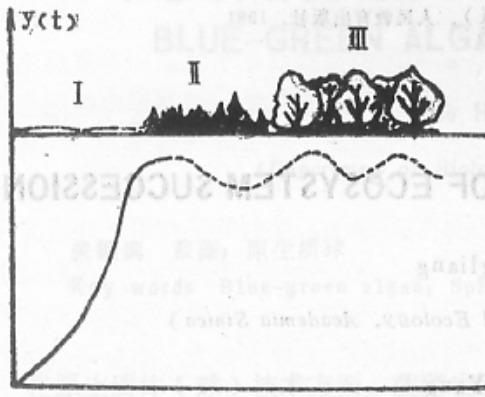


图 5 Whittaker (1963) 的特征曲线

- I: 裸地
- II: 先锋群落
- III: 顶极群落

Fig. 5 Whittaker's characteristic curve

- I. Bare land
- II. Initiative community
- III. Climax community

F. H. Borman 等在 Hubbard 溪流生态系统研究的基础上，根据 15 年试验数据，提出了森林生态系统在垦伐后恢复过程的稳定状态模型（生物量变化）的特征曲线，形如图 4。他们将曲线分成重组阶段（reorganization）、积累阶段（aggradation）、缓和（过渡）阶段（transition）和稳定阶段（steady state）^[3]。

由于生态系统演替规律的复杂性，对不同的系统现阶段还难建立普适性较强的模型。目前工作的突出问题是需要采用较多的简化假定，这一方面减少了建模的复杂性；另一方面也降低了模型精度，特别是在随机干扰较大的情况下。如何克服这些困难，减少理论模型的误差，则需进一步研究。

参 考 文 献

- 1 曲仲湘等. 植物生态学 (第二版). 高等教育出版社, 1983
- 2 陈庆诚等. 植物学报, 1981; 23(4): 323-328
- 3 Borman F H et al. Pattern and process in a forested ecosystem. Spring-Verlay, N.Y. Press, 1979
- 4 Gopal B et al. Elements of ecology. Vikas Publishing House Pet LTD, 1979
- 5 Jorgensen S E et al. Trends in ecological modelling. Paper presented at ISEM's 3rd international Conf., Colorado State University, 1982
- 6 Mauricillo D A et al. Glodal stability concepts for complex ecosystem models. Paper presented at ISEM's 3rd international conf., Colorado State University, 1982
- 7 Odum E P (孙儒泳等译). 生态学基础 (第三版). 人民教育出版社. 1981

THE MATHEMATICAL MODEL OF ECOSYSTEM SUCCESSION

He Fangliang

(Shenyang Institute of Applied Ecology, Academia Sinica)

Zhong-Yang

(Wuhan Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract By using the systematic control theory, the characteristic function of ecosystem was given, and thereby the succession of plant community was qualitatively analysed as well as the problems about climax community and the biggest production were discussed in the present paper.

Key words Ecosystem succession; Mathematical model; Characteristic function; Instantaneous response; Steady response