 新世纪学术创新团队著作丛书

非线性生态模型

丛书主编 祖元刚

著 者 祖元刚 赵则海

于景华 杨逢建 等

国家自然科学基金项目资助(No.39470129)

国家自然科学基金“八五”重大项目资助(No.39391500)

国家自然科学基金“九五”重大项目资助(No.39893360)

科 学 出 版 社

北 京

The series of monograph produced by group of academic innovation in 21st century

Non-linear Ecological Modelling

Editor-in-chief for the series: Zu Yuan-gang

editors: Zu Yuan-gang, Zhao Ze-hai, Yu Jing-hua, Yang Feng-jian, et al.

Project sponsored

by

National Natural Science Foundation of China (No.39470129)

The key project of the National Science Foundation of China (No.39391500)

The key project of the National Science Foundation of China (No.39893360)

Science Press
Beijing

内 容 简 介

本书应用非线性科学的理论和方法,针对生物与环境相互关系中的生态结构、生态功能和生态结构与生态功能相互作用的复杂特征研究中对定量分析的需求,提出了非线性生态模型的概念,构建了非线性生态模型理论体系,总结了非线性生态模型的建模和参数分析的原则、取样技术、计算方法和模拟预测技术,并将这一工具应用于不同层次的生物系统量化研究中,很好地解释了一些复杂的生态现象,深刻地揭示了其内在的生态机理。全书分为十四章,各章通过实例揭示出植被的生态结构、生态功能以及生态结构和生态功能相互作用特征及生态学机理等内容。

全书内容丰富,结构严谨,语言流畅,具有系统性和科学性。不仅对从事植物学、生态学、保护生物学、生物多样性等研究工作的科研工作者具有重要的参考价值,也是相关专业研究生、本科生以及专科以上的专业技术人员的教学与科研的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

非线性生态模型/祖元刚等著. —北京:科学出版社, 2004
(新世纪学术创新团队著作丛书/祖元刚主编)

ISBN 7-03-014515-1

I. 非… II. 祖… III. 生态系统-非线性-数学模型 IV. Q147

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第119971号

责任编辑:马学海 王日臣 宛 楠/责任校对:钟 洋

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004年12月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2004年12月第一次印刷 印张: 47 1/2 插页: 8

印数: 1—1 500 字数: 931 100

定价: 120.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

《新世纪学术创新团队著作丛书》

丛书主编

祖元刚

本书著者名单

祖元刚	赵则海	于景华	杨逢建
张喜军	陈继红	黄 樨	马克明
张文辉	丛沛桐	刘兴华	谷会岩

丛书序言

自从宇宙大爆炸以来，自然天体即在介观的水平上，以夸克等粒子的随机碰撞为基本能量运动形式，由介观向纳观、微观、中观、宏观、宇观方向，以运动的异质性为自然演化的源泉，以无限性的宇量规模演化成太阳系、地球、生命系统，直至形成具有高度发达大脑的人类。

然而，人类直观认知自然界的视野仅限于宏观水平，对于从介观到宇观无限性宇量规模的认知也只能借助于各类观测工具由局部、定性、可数计量开始逐渐加深对自然界复杂性的认知，其间经历了数万年的发展历程，因而也推动着科学技术由定性研究到定量研究向智能研究，由单一学科到学科交叉向学科融合的方向发展，也规范着科学研究的行为由个体化向群体化方向发展。进入 20 世纪 90 年代，人类开始迅捷共享全球科技资源，科学研究的群体化整合进一步增强了科学家在整体观上全面认知自然界本质的凝聚力，因而酝酿着人类在 21 世纪通过学术团队创新来实现对自然界整体本质认知的重大突破。

我于 1972 年开始接触生命科学研究，1978 年开始从事生命科学研究，在大约 30 年的学术生涯中，逐渐认识到单一学科和个体化研究的局限性，为此，从 1990 年开始，下决心以重点实验室的形式组建学术团队，发挥集体智慧的优势，试图将宏观研究与微观研究结合起来，全面揭示生命系统与环境系统相互作用的内在机理。经过十几年的努力，积累了一些原始创新性的研究成果，现以《新世纪学术创新团队著作丛书》陆续出版，以利于自由探索式学术交流和集成发展。

祖尧刚

2004 年 1 月于哈尔滨

前 言

现代生态学在经历了定性描述和定位观测研究历程后，精确化定量研究应运而生。生命系统与环境系统之间通过相互作用而产生的生态运动是最复杂、最精细的物质运动形式之一，因而存在定量关系，其运动特征的本质是非线性的，但以往多用两个量之间存在正比关系和遵从叠加原理为本质特征的线性数学，采用简单的比例关系和时空中的平滑运动进行定量研究工具，由于忽略了二次以上的因素，因而不能精确刻画大量的复杂生态现象。

我于1981年开始，针对生命系统与环境系统相互关系中的生态结构、生态功能和生态结构与功能相互作用的复杂特征研究中对精确化定量工具的需求，以高于一次方的多项式函数关系和整体不简单等于局部之和为本质特征的非线性科学为定量研究工具，通过精确刻画生命系统与环境系统之间相互作用的规则运动向不规则运动的转化和跃变，特别是参量极微小的变动即可引起运动形式的定性改变和对简单关系的实质性偏离来研究复杂生态现象中的非线性生态机理，逐渐形成了非线性生态模型的理论体系和方法体系。

1981年，在硕士生导师、著名生态学家祝廷成教授的指导下，笔者应用李雅普诺夫(Lyapunov)的稳定性分析理论，建立了羊草(*Leymus chinensis*)种群能量流动的系统分析模型，并对该系统的状态进行了稳定性分析，得出了羊草种群能量流动的过程存在负反馈稳定性机制的结论。同时，还应用非线性回归的理论和方法，分析了各种环境条件对羊草种群光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的影响。

1985年，在博士生导师、著名生态学家周以良教授的指导下，笔者应用普里高津(I. Prigogine)的耗散结构理论，建立了羊草群落能量流动的扩展二分子模型，具体分析了羊草群落能流运行过程中能量吸收、能量固定、能量积累和能量损耗之间的相互关系及其产生极限环的条件，揭示了其周期性的能流运行规律。同时，还开展了植物群落演替过程中的耗散结构特征分析、植物生态场分析、东北羊草草原“三化”过程的综合速率模型研究、东北羊草草原土壤微生物能流的稳定性分析以及环境条件影响土壤微生物呼吸速率的趋势面分析研究。

1989年，我与董世林教授合作指导的硕士研究生刘兴华同志参加了我主持的生态位研究工作，应用生态位理论开展了羊草草原主要植物种群生态位的初步研究；1990年，我的硕士研究生陈继红同志应用逻辑斯谛分析和多元回归方法开展了松嫩草原主要植物群落地上部生物量增长规律的研究；1991年，我与周以良教授合作指导的博士研究生张喜军同志参加了我主持的国家自然科学基金课

题——连续时间马尔可夫方法在草原生态学中的应用，完成了松嫩平原人口、资源与环境协调发展的连续时间马尔可夫模型（CTM）的建模、参数分析和模拟预测研究；同年，我的硕士研究生马克明同志应用分形理论开展了羊草群落分布格局的分形研究，之后又作为我的博士研究生和研究骨干参加了我主持的国家自然科学基金课题——兴安落叶松林空间结构分形研究，并完成了他的博士学位论文；此外，张喜军同志也参加了羊草草原植被分形格局特征的研究。1993年，我组建的东北林业大学森林植物生态学国家教委开放研究实验室正式将非线性生态模型作为该实验室的研究方向之一；同年，我在与黄樾同志的学术讨论中发现他在生物生长规律的动力学分析研究方面与我已着手研究的生命能量系统混沌行为的学术思路颇为接近，随即邀请黄樾同志作为客座研究人员来我的实验室与我合作开展混沌理论在生命能量系统中的应用研究，后来，黄樾同志考取了我的博士研究生，系统地开展了生命能量系统混沌生态模型的研究。1994年，我与周以良教授合作指导的博士研究生张文辉同志参加了我主持的国家自然科学基金“八五”重大课题第一子课题——中国主要濒危植物的种群特征及生态模型，完成了裂叶沙参种群分形模型和时间序列模型的研究。1995年和1996年，我作为执行主席，与冯长根教授和李后强教授合作，分别两次以非线性科学为主题，主持了中国科学技术协会“青年科学家论坛”，并在论坛上作了题为“非线性生态模型的理论与方法”、“非线性生态模型的现状与发展”主题报告。1997年，我的硕士研究生赵则海同志开展了东灵山东辽栎林分形及小波分析的理论及应用研究并完成了他的硕士学位论文。1998年，丛沛桐同志来我室开展博士后研究工作，我是他的合作指导教师之一，他参加了我主持的国家自然科学基金“九五”重大课题——中国关键地区生物多样性保育的研究和国家“九五”重点科技攻关课题——三江平原低山丘陵区林农复合系统综合发展技术模式研究，分别开展了暖温带落叶阔叶林和温带针阔叶混交林区群落演替的生态场特征研究和神经网络特征研究。

2001年，我的博士研究生赵则海同志、杨逢建同志、于景华同志开始协助我整理我们在非线性生态模型方面的研究成果，在此基础上形成了包括以生态结构为研究对象的分形生态模型（fractal ecological model）、小波生态模型（wavelet ecological model）；以生态功能为研究对象的逻辑斯谛模型（logistic model）、非线性回归模型（non-linear regression）、混沌生态模型（chaos ecological model）、稳定性分析生态模型（stability analysis ecological model）和以生态结构与功能相互作用为研究对象的生态场理论（ecological field theory）、生态位（niche model）、综合速率生态模型（integrated rate methodology, IRM）、人工神经网络模型（artificial neural network, ANN）以及连续时间马尔可夫模型（continuous time Markov approach, CTM）为主要内容的非线性生态模型理论体系以及应用非线性生态模型的理论体系来研究生物器官、个体、种群、群落和生态系统不同层次

的非线性生态学特征而提出的模拟样带取样法、模拟冠幅分析法、网格覆盖树枝分析法、定株跟踪取样法、林窗样带取样法、土壤因子序列采样法，改进了半方差和双对数半方差图、小波方差分析和小波变换分析方法、植物生态势的计算公式，还编制出生态等势线和等势面绘制软件，因而形成了非线性生态模型的方法体系。

经过 20 多年的不懈努力，我们在非线性生态模型的研究方面，揭示了植被以同质基质为基本单元，通过自相似的逐级自组织而形成植被分形体的植被格局分形机制和植物分形生长机理，发现了植被多重分维特征和维数决定植物空间占据地位的原理，阐明了小波低频和高频信号在刻划样本空间分布复杂性细节的不同功能及生态学机理，提出了生命能量系统模型的建模理论、产生混沌的特征条件、处理复杂生态学事件的普适性，指出了该模型与洛特卡—沃特拉（Lotka-Volterra）模型的异同及优点，揭示了生物种群能流平衡态的负反馈稳定性机制，阐明了构成植物生态场的分量学说，推导了新的植物生态场计算公式，揭示了汇点变化规律；还成功地将自然控制因素和人为控制因素作用于植物资源的消长过程，实现了 IRM 的状态跃迁。上述研究结果，是我们在中国发展非线性生态模型这一新兴研究领域方面所做出的初步尝试。

使我感到欣慰的是，我在非线性生态模型方面浓厚的研究兴趣和强烈的好奇心，由与我志同道合的我的学生们共同组成的学术团队在体验深入草原和森林的艰辛观测中，在抽象思维和继承综合的煎熬中得以潜心探索和集成综合，这无疑是一次成功的学术合作。本专著总结了我和我的合作者在非线性生态模型方面的研究成果，其中绝大部分内容已经公开发表并予以引证，仅张喜军、陈继红两位同志的学位论文内容尚未公开发表。本书收入由我主编的《新世纪学术创新团队著作丛书》中，即此，谨向我的合作者和所有为本专著的出版作出努力的同仁们表示诚挚的谢意！

祖元刚

2004 年 3 月 28 日于哈尔滨

目 录

前言

第 1 章 非线性生态模型概论	1
1.1 非线性科学的概念	1
1.1.1 线性与非线性的基本概念和区别	1
1.1.2 非线性科学的基本内容	1
1.1.3 非线性科学的意义	3
1.2 非线性生态学的概念	3
1.3 非线性生态模型的基本内容	4
1.3.1 非线性生态模型的理论体系	4
1.3.2 以生态结构为研究对象的非线性生态模型	5
1.3.3 以生态功能为研究对象的生态模型	6
1.3.4 以生态结构与功能相互作用为研究对象的生态模型	7
第 2 章 逻辑斯谛生态模型	9
2.1 逻辑斯谛生态模型基础	9
2.2 逻辑斯谛生态模型应用实例	11
2.2.1 引言	11
2.2.2 研究地点概况	14
2.2.3 研究方法	15
2.2.4 羊草群落(保护区)生物量季节动态分析	17
2.2.5 羊草群落(放牧场)生物量季节动态分析	22
2.2.6 小獐茅群落生物量季节动态分析	27
2.2.7 马莲群落生物量季节动态分析	30
2.2.8 虎尾草群落生物量季节动态分析	35
2.2.9 碱蓬群落生物量季节动态分析	39
2.2.10 百里香群落生物量季节动态分析	42
2.2.11 针蒿群落生物量季节动态分析	45
2.2.12 野古草群落生物量季节动态分析	49
第 3 章 时间序列分析生态模型	54
3.1 时间序列分析生态模型基础	54
3.2 时间序列分析生态模型应用实例	55
3.2.1 引言	55

3.2.2	裂叶沙参种群的地理分布及自然环境条件	56
3.2.3	研究方法	65
3.2.4	裂叶沙参种群(总和)动态时间序列预测	65
3.2.5	不同海拔间裂叶沙参种群生态学时间序列预测	66
3.2.6	泡沙参种群(总和)动态时间序列预测及裂叶沙参种群(总和) 对照分析	69
第4章	非线性回归生态模型	72
4.1	非线性回归模型概述	72
4.2	植物生物量与环境因子相关性研究	72
4.2.1	环境因子变化规律与生物量变化的关系	72
4.2.2	环境因子与植物群落地上生物量的相关回归方程	85
4.3	植物能量代谢的非线性回归分析	91
4.3.1	羊草群落能量吸收速率的动态变化	91
4.3.2	羊草群落能量固定速率的动态变化	93
4.3.3	羊草群落能量积累速率的动态变化	94
4.4	羊草草原土壤微生物的分布及其与土壤因子之间关系分析	97
4.4.1	样地生境	97
4.4.2	研究方法	97
4.4.3	土壤微生物的分布及其与土壤因子之间关系的非线性回归模型	97
4.5	东北羊草草原土壤微生物呼吸速率的研究	102
4.5.1	研究地点	103
4.5.2	研究方法	103
4.5.3	土壤微生物呼吸速率的变化与环境因子之间的关系分析	103
第5章	生态位模型	107
5.1	概述	107
5.2	研究地点及自然条件	108
5.3	研究方法	110
5.3.1	主要生物及环境因子测定方法	110
5.3.2	生态位宽度及生态位重叠计测方法	110
5.4	生态位模型应用实例	117
5.4.1	一维环境因子梯度上生态位宽度的变化分析	117
5.4.2	二维环境因子梯度上生态位宽度的变化分析	145
5.4.3	三维环境因子梯度上生态位宽度的变化分析	158
5.4.4	羊草草原主要植物间生态位重叠关系的变化分析	163
5.4.5	几种生态位计测公式的讨论	172
5.4.6	结论与讨论	177

第 6 章 分形生态模型	181
6.1 概述	181
6.2 分形理论	182
6.2.1 欧氏几何维数	182
6.2.2 非欧几何的维数	183
6.2.3 分形理论的萌芽	184
6.2.4 分形体的概念	188
6.2.5 分形维数的定义	190
6.2.6 测量分形维数的实验方法	193
6.3 植被格局中的分形特点	194
6.3.1 植被格局具有分形特征	194
6.3.2 植被格局分形特征的应用	195
6.4 植被个体格局的分形模型	198
6.4.1 研究概况	198
6.4.2 研究方法	200
6.4.3 羊草地上部分生物量与株高的分形关系及生长方式研究	202
6.4.4 兴安落叶松树冠格局的分形特征	205
6.5 植物种群格局的分形模型	218
6.5.1 研究概况	218
6.5.2 研究方法	220
6.5.3 种群格局分形维数的含义	222
6.5.4 东北羊草草原植物种群格局的分形分析	226
6.5.5 小兴安岭红景天群落植物种群格局的分形特征	238
6.5.6 大兴安岭兴安落叶松种群格局的分形特征	240
6.5.7 裂叶沙参种群分布格局分形分析	262
6.6 植物群落格局的分形模型	270
6.6.1 研究概况	270
6.6.2 研究方法	272
6.6.3 羊草草原群落格局的分形特征及与环境因子的关系	277
6.6.4 兴安落叶松林群落格局的分形特征及与环境因子的相关关系	296
6.6.5 东灵山辽东栎林群落分形分析	304
6.6.6 喜树种群空间结构的分形分析	326
6.7 景观格局的分形模型	329
6.7.1 研究概况	329
6.7.2 研究方法	331
6.7.3 羊草草原景观格局的分形特征	331

6.7.4	兴安落叶松林景观格局的分形特征	333
第 7 章	小波生态模型	341
7.1	概述	341
7.2	小波理论	341
7.2.1	小波及小波变换	342
7.2.2	小波函数的选取	343
7.2.3	最佳小波分析尺度的选择	344
7.3	辽东栎群落主要种群的小波分析	345
7.3.1	研究概况	345
7.3.2	自然环境概况	345
7.3.3	研究方法	348
7.3.4	辽东栎群落主要乔木种群小波分析	348
7.3.5	辽东栎群落主要灌木种群小波分析	356
7.3.6	乔木种群分形分析结果的小波处理	366
7.3.7	样带内土壤因子变化趋势小波分析	372
7.4	兴安落叶松林窗分布规律的小波分析研究	378
7.4.1	引言	378
7.4.2	研究地区自然概况	379
7.4.3	调查方法	379
7.4.4	兴安落叶松林窗小波分布的分析	379
第 8 章	混沌生态模型	383
8.1	概述	383
8.2	混沌生态模型基础	388
8.2.1	混沌的概念	388
8.2.2	混沌对生命科学的影响	391
8.2.3	一维能量模型的复杂行为	393
8.2.4	二维能量模型的复杂行为	395
8.2.5	三维能量模型的混沌现象	399
8.3	研究方法	399
8.3.1	能量混沌模型的符号动力系统	400
8.3.2	能量系统的 Melnikov 方法	403
8.3.3	Liapunov 指数	406
8.4	生命能量系统与混沌生态学分析	410
8.4.1	研究概况	410
8.4.2	基本方法的建立及其生物的含义	416
8.4.3	生命能量的系统结构分析	421

8.4.4	能量系统的稳定性及功能性反应	432
8.4.5	生命能量系统的涨落响应机制	440
8.4.6	从植物生理生态数据分析看能量模型特征参数的测定	447
8.4.7	生命能量系统模型在种群生态学中的应用	457
8.4.8	生命能量系统生态模型在生态系统工程中的应用	466
第 9 章	耗散结构生态模型	474
9.1	概述	474
9.2	耗散结构理论	475
9.3	植物群落耗散结构的形成过程分析	476
9.3.1	植物繁殖体定居前的热力学平衡态	476
9.3.2	植物繁殖体定居时的远离平衡态	477
9.3.3	植物群落耗散结构的形成	478
9.4	能量系统的耗散生态模型	478
9.4.1	能量系统的熵变	478
9.4.2	能量系统的扩展二分子模型	481
9.4.3	能量系统的时间有序耗散结构	484
第 10 章	生态场模型	486
10.1	概述	486
10.2	生态场模型简述	487
10.3	辽东栎群落生态场分析	490
10.3.1	研究概况	490
10.3.2	自然概况与植被特征	491
10.3.3	研究方法	498
10.3.4	辽东栎群落主要种群生态场特征	498
第 11 章	综合速率生态模型	501
11.1	前言	501
11.1.1	IRM 模型的提出和含义	501
11.1.2	IRM 模型的理论基础	501
11.1.3	IRM 模型的基本假设	501
11.1.4	IRM 模型的应用	502
11.1.5	IRM 模型框架	502
11.2	IRM 模型基本理论	502
11.2.1	一种生态因子的情况	502
11.2.2	两种生态因子的情况	503
11.2.3	因子权重的确定	503
11.2.4	修改子	504

11.2.5	实际生长的转化	504
11.3	综合生态因子下辽东栎生长的 IRM 模型	505
11.3.1	IRM 模型建模程序	505
11.3.2	辽东栎生长预测模型分析	505
11.4	濒危植物——裂叶沙参生长的 IRM 模型	510
11.4.1	研究概况	510
11.4.2	裂叶沙参生长的 IRM 模型分析	511
11.4.3	裂叶沙参 IRM 模型的 r_n 值分析	514
11.5	东北草原“三化”过程的 IRM 模型	515
11.5.1	研究概况	515
11.5.2	东北草原“三化”过程 IRM 模型	516
11.6	东北羊草草原综合生态因子对微生物生长的 IRM 模型	523
11.6.1	研究概况	523
11.6.2	羊草草原土壤微生物生长的 IRM 模型分析	523
11.6.3	微生物生长的建模分析	525
11.6.4	微生物生长的 IRM 模型参数化过程	526
11.6.5	计算机模拟及分析	527
第 12 章	人工神经网络模型	530
12.1	概述	530
12.2	神经网络理论	530
12.3	根据植物地上茎叶图像仿真地下根系图像	537
12.4	应用神经网络技术预测树种的萌生枝产生规律	542
12.4.1	应用径向基函数计算萌芽更新动态的精确度分析	543
12.4.2	神经网络模型预测程序	543
12.4.3	预测精确性检验	546
12.5	生物多样性指数的神经网络预测	548
12.6	生态系统的自组织分类的神经网络模型分布	554
12.6.1	自组织神经树模型建立	555
12.6.2	辽东栎林自组织分类研究实例	556
12.7	森林生态系统演替的神经网络自组织特征	560
12.8	甘草经济蕴藏量的 BP 神经网络分析	560
12.8.1	研究概况	560
12.8.2	研究方法	562
12.8.3	神经网络模型的构建	565
12.8.4	神经网络模型的训练	568
12.8.5	甘草经济蕴藏量的 BP 神经网络预测	570

第 13 章 能量流动稳定性生态模型	573
13.1 概述	573
13.2 能量流动生态模型	573
13.3 羊草种群的能量流动及其稳定性分析	574
13.3.1 自然概况	574
13.3.2 研究方法	574
13.3.3 羊草种群的能量流动过程	575
13.3.4 羊草种群的能量流动稳定性分析	577
13.4 东北羊草草原微生物在能流中的作用	582
13.4.1 研究方法	582
13.4.2 东北羊草草原土壤微生物的能量流动过程	582
13.4.3 土壤微生物能量流动的稳定性分析	583
第 14 章 连续时间马尔可夫模型	587
14.1 概述	587
14.2 CTM 模型的数学基础	588
14.2.1 CTM 模型概述	588
14.2.2 CTM 建模方法	589
14.2.3 模型假设	591
14.2.4 模型的构建与求解	592
14.3 松嫩平原人口、资源与环境协调发展的 CTM 模型	592
14.3.1 研究概况	592
14.3.2 研究地点概况	602
14.3.3 研究方法	607
14.3.4 腰井子村人口、资源与环境系统分析	609
14.3.5 人口、资源与环境系统的 CTM 模型	646
14.3.6 人口、资源与环境的系统决策	666
14.3.7 人口、资源与环境协调发展决策	687
14.3.8 结论与建议	695
14.4 裂叶沙参种群濒危过程及保护的 CTM 模型	696
14.4.1 研究概况	696
14.4.2 控制因子分析	697
14.4.3 裂叶沙参种群 CTM 模型的建模	697
14.4.4 裂叶沙参种群密度模拟预测	703
14.4.5 裂叶沙参种群的濒危趋势的 CTM 模型	708
14.5 CTM 模型对穿龙薯蓣种群濒危因素综合分析及预测	709
14.5.1 引言	709

14.5.2	薯蕷种群濒危过程及保护的 CTM 模型	710
14.5.3	薯蕷种群密度模拟预测	714
14.5.4	综合分析	718
14.6	群落演替 CTM 模型	718
14.6.1	CTM 生态模型概述	718
14.6.2	辽东栎群落演替的 CTM 模型	719
14.6.3	群落演替的模拟	721
参考文献		724
图版		

第 1 章 非线性生态模型概论

1.1 非线性科学的概念

非线性科学是一门研究非线性现象共性的基础学科。它是 20 世纪 60 年代以来在多门以非线性为特征的分支学科的基础上发展起来的综合学科，被誉为 20 世纪自然科学的“第三次大革命”。

非线性科学几乎涉及了自然科学和社会科学的各个领域，并逐步改变人们对现实世界的传统看法。科学界认为：非线性科学的研究不仅具有重大的科学意义，而且对国计民生的决策和人类生存环境的利用也具有较大的影响。由非线性科学所引起的对确定论和随机论、有序与无序、偶然性与必然性等范畴和概念的重新认识，形成了一种新的自然观，将深刻地影响人类的思维方法，并涉及现代科学的逻辑体系的根本问题。

1.1.1 线性与非线性的基本概念和区别

“线性”和“非线性”是两个数学名词。

所谓“线性”，是指两个量之间所存在的比例关系，若从直角坐标系上看，是明显的直线性关系。由线性函数关系描述的系统叫做线性系统。在线性系统中，部分之和等于整体，描述线性系统的方程遵从叠加原理，即方程的不同解加起来仍然是原方程的解，这是线性系统最为本质的特征之一。

“非线性”是指两个量之间的关系不是“直线”关系，在直角坐标系中呈曲线关系。一切高于一次方的多项式函数关系都是非线性的，如一元二次方程即抛物线方程是最简单的非线性函数。由非线性函数关系描述的系统称为非线性系统。在实际生活中，我们所遇到的非线性函数往往十分复杂，表现形式千姿百态。对于含有微分、积分等运算的函数式，要用多少参数才能恰到好处地反映出一切性质不同的行为，并非是一个简单的问题。

1.1.2 非线性科学的基本内容

非线性科学的内容目前尚无定论。有人主张非线性科学应包括那些可以定量分析、精确计算、有数学理论或实验研究的领域；也有人认为耗散结构、协同学、突变论等应划归为非线性科学，因为这“三论”中的许多定量分析，一些概念、方法（如分岔、自组织、图形、分维等）是和非线性科学相同的。目前为止，大多数学者认为非线性科学的主体是混沌、分形和孤子。

孤子或孤波，为一种特殊的相干结构，是由于系统中的色散与非线性两种相互作用相互平衡的结果。孤子的特点是有出奇的稳定性。两个以不同速度运动的孤波相互碰撞后，其波形仍然保持不变，如同刚性粒子一样。在空间上局域，在时间上长寿。除孤子外，自然界还存在大量的其他相干结构。它们与孤波的不同之处在于，它们在相互作用时候并不严格保持形状不变，而是可以汇合、分裂。最引人注目的是各种尺度的涡旋，几个流体漩涡可集成一个大涡，一个大涡可被强大的外力作用打碎。对这些结构的形成机理的认识和它们之间的相互作用的研究，仍然是非线性科学的前沿。

混沌确定性系统中由于内禀随机性而产生的一种外在复杂的、貌似无规则的运动。混沌并不是无序和紊乱，更像是没有周期性的秩序。在理想模型中，它可能包含着无穷的内在层次，层次之间存在着“自相似性”。混沌的行为归宿就是奇怪吸引子，即分形。对混沌的研究是从对微分方程求解开始的。20世纪初，法国数学家和理论天文学家彭加勒发现某些特殊的微分方程的可解性与解值对其出示条件极为敏感，初始条件的细微差别可导致其解值的巨大偏差，甚至产生无解现象。1963年美国气象学家洛伦兹在计算机上再用微分方程模拟气候变化的时候，偶然发现输入的初始条件极细微的差别，可以引起模拟结果的巨大变化。洛伦兹打了一个比喻：在南半球某地一只蝴蝶的翅膀的偶然扇动所引起的微小气流，几星期后可能变成席卷北半球某地的一场龙卷风，这就是天气的“蝴蝶效应”。他的本质仍然是非线性耦合。洛伦兹的发现意味着混沌理论的诞生。

分形是不能用通常的长度、面积、体积表示的几何形体，其内部存在着无穷层次，具有自相似结构。自相似即局部与整体的相似性。适当放大或缩小几何尺寸，分形的整个结构并不改变，即标度不变性。换言之，分形是局部以某种方式与整体相似的形态。分形可分为多种类型，如简单分形、自仿射分形、多分形、随机分形、胖分形即复平面上的分形等。描述分形特征参数叫做分维，即维数，它是刻画图形占据空间的规模和整体复杂性的量度，是图形最基本的不变量。

小波分析技术是揭示分形局域标度性质的有力工具。分形为人们认识事物的局部与整体的关系提供了一种辩证的思维方式，为描述自然和社会的复杂现象提供了一种简洁有力的几何语言。而小波分析，则是在工具和方法上的重大突破，已成功地应用于许多非线性问题的研究。小波分析是在 Fourier 分析基础上发展起来的一种数学方法。小波变换解决了 Gabor 提出的窗口 Fourier 变换的窗口大小及形状均固定的问题，因而小波分析是一种窗口大小固定但形状可以改变的时频局部化分析，其核心是多分辨分析。通过小波变换，可以看到分形的丰富细节，为推测动力学根源提供了方便。

相干结构和孤子揭示了非线性作用引起的惊人的有序性，确定性系统中的混沌使人们看到了普遍存在于自然界，而人们多年来视而不见一种运动形式。分形

的研究把人们从点、线、面、体的常规几何观念中解放出来，而面对更为多样且更真实的大自然。自组织现象和图形生成反映了非线性耦合在一起的大量单元和子系统由于有序和混沌的竞争而形成的时空组织或时空过程。

1.1.3 非线性科学的意义

非线性问题的“个性”很强，处理起来十分棘手。历史上曾经有过一些解非线性方程的“精品”，但与大量存在的非线性方程相比，只能算是“凤毛麟角”。因此，长期以来对非线性问题的研究一直分散在自然科学和技术科学的诸多领域。20世纪中叶，计算机的出现和广泛应用为非线性科学研究注入了活力。人们几乎同时从非线性系统的两个极端方向取得了突破：一方面从可积系统中发现了“孤子”，发展起一套系统的数学方法，如反散射法、贝克隆变换等，对一些类型的非线性方程给出了解法；另一方面，从不可积系统的极端，如在天文学、生态学等领域对一些看起来相当简单的不可积系统的研究，都发现了确定系统中存在着对初值极为敏感的复杂运动，即混沌运动。非线性科学取得的进展为科研人员解决和处理非线性问题提供了新的视角，从非线性现象中发掘规律性，打破原有学科界限，从共性、普适性方面来探讨各种非线性系统的行为。

1.2 非线性生态学的概念

生态学经历了漫长的发展过程，欧洲文艺复兴时期以前是生态学思想的萌芽期，许多生态学现象已经被人们注意，如气候对生物的影响。直到19世纪，赫克尔(Haeckel 1969)首先定义了生态学的概念，即生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。从此生态学的概念逐步被充实、完善，经过近100年的时间，普遍为专家学者们接受的概念是：生态学是研究生物及其环境关系的科学。生态学从生物科学的一个分支学科，随着其他自然科学的迅速发展，已经成为多学科交叉的综合性学科。20世纪70年代以后生态学逐步实现了描述性与量化的结合。近十几年来，生态学同时从宏观和微观两个方向取得了巨大进展，从量化角度对生态学现象进行研究，随着计算机技术的广泛应用，数学模型在生态学研究领域中的地位越来越重要。

生命活动是自然界中最复杂、最精细的物质运动形式，生命活动的复杂性与精细性集中体现在生命系统与环境系统的相互作用方面。非线性生态模型就是用以描述生命活动复杂性、精细性以及生命组分和环境相互作用的有效工具。

非线性生态模型是应用非线性科学的理论与方法来研究生态系统中各生命类群之间的复杂关系以及生命系统与环境系统之间相互作用的量化工具。

由此可见，非线性生态模型是这样一门科学：引入非线性科学的研究方法和结论去研究生命类群之间的相互关系及生命系统与环境系统之间的相互作用，将

各种生态现象按其特征，用数学方法描绘出该类现象共同服从的变化规律，以指导生态学的研究与实践。

建立非线性生态模型的主要目的，一是根据生态学研究中的对象和问题，归纳出其内在的非线性规律，从而找出恰当的数学模型来加以描述，使模型简洁、严谨；二是运用已有的非线性理论解释生态现象，指导生态学研究，提供决策依据，解决实际问题；三是在非线性生态模型的研究中，可能会遇到一些新的非线性问题，提出一些新的研究方法。随着非线性生态模型研究工作的深入开展，必将为丰富整个非线性科学的知识宝库做出自己的一份贡献。

1.3 非线性生态模型的基本内容

现代生态学在经历了定性描述和定位观测研究历程之后，大量的复杂生态现象急需应用有效的数学工具来进行精确化的定量研究，以便从中揭示客观、严密的生态学规律。以两个量之间存在正比关系和遵从叠加原理为本质特征的线性数学由于忽略了二次以上的因素，因而不能用简单的比例关系和时空中的平滑运动来定量描述大量的复杂生态现象。近年来，以高于一次方的多项式函数关系和整体不简单地等于局部之和为本质特征的非线性科学，由于能够有效的定量表述规则运动向不规则运动的转化和跃变，特别是参量极微小的变动即可引起运动形式的定性改变，因而能够用相互作用中对简单关系的实质性偏离所产生的独特作用来精确刻画大量的复杂生态现象。非线性生态模型针对生物与环境相互关系中的生态结构、生态功能和生态结构与功能相互作用的复杂特征研究中对精确化定量工具的需求，提出了非线性生态模型的概念，构建了非线性生态模型理论体系，并将这一精确化定量工具应用于生物器官、个体、种群、群落和生态系统不同层次的复杂特征研究中，以便客观解释复杂的生态现象，深刻揭示内在的生态机理。

1.3.1 非线性生态模型的理论体系

生命系统与环境系统之间通过相互作用而产生的生态运动是最复杂、最精细的物质运动形式之一，其运动特征的本质是非线性的。针对生态运动中体现的生态结构、生态功能和生态结构与功能相互作用三方面的非线性生态学特征，将应用非线性科学的理论和方法分为三类（祖元刚 1997）：

(1) 以生态结构为研究对象的分形生态模型 (fractal ecological model)、小波生态模型 (wavelet ecological model) 以及混沌生态模型 (chaos ecological model)。

(2) 以生态功能为研究对象的逻辑斯谛模型 (logistic model)、非线性回归模型 (non-linear regression)、稳定性分析生态模型 (stability analysis ecological model) 以及耗散结构模型 (dissipative structure model)。

(3) 以生态结构与功能相互作用为研究对象的生态场理论 (ecological field theory)、综合速率生态模型 (integrated rate methodology, IRM)、生态位 (niche model)、人工神经网络模型 (artificial neural network, ANN) 以及连续时间马尔可夫模型 (continuous time Markov approach, CTM)。

基于生态结构、生态功能和生态结构与功能相互作用三个方面非线性生态模型理论体系建立, 能够有机地将非线性生态模型的建模理论、参数分析原则、取样技术、计算方法和模拟预测技术等精确化定量工具应用于生物器官、个体、种群、群落和生态系统不同层次的复杂特征研究中。多年的应用实践证明, 非线性生态模型的理论和方法能够客观地解释复杂的生态现象, 深刻地揭示内在的生态机理。

1.3.2 以生态结构为研究对象的非线性生态模型

生命系统中的任一组分和环境系统中的任一因子都处于一个特定的时空之中, 都有其空间分布格局, 据此形成相应的生态结构。以往研究生态结构, 主要应用欧氏几何学的整数维和样本统计中的求和平均法, 忽略了尺度变换对格局的影响和局部空间复杂性的特殊意义, 因而精确度不高。分形生态模型、小波生态模型以及混沌生态模型, 其维数求解与尺度变化无关, 其样本统计充分考虑局部空间特征, 因而为生态结构研究提供了精确化的定量工具。

1.3.2.1 分形生态模型

分形理论是以非线性图形以及自相似规律为基本研究内容, 它是非线性科学中普适性理论之一。植物群落及其生境因子的空间结构 (包括几何形状、镶嵌方式和分布格局) 均是无规则的, 甚至破碎不堪的。沿用传统的欧氏整数维来描述植物群落和生境因子的空间结构, 显然过于粗放。Mandelbrot 提出的应用局部以某种方式与整体相似形成分形体的自相似原理和用分形维数来描述分形体的分形特征的分形理论为我们提供了十分有效的研究途径和精确的数学工具, 在理论和实践上均具有重要意义。通过对植物器官、个体、种群、群落的几何形状、镶嵌方式和分布格局的分形特征及其占据、利用生态空间的能力进行研究, 产生了分形生态模型。分形生态模型具有三个建模原理: 生态参量与尺度的分形关系, 生态分形体的自相似性, 分形维数表征生物占据和利用生态空间的能力 (祖元刚等 1995)。分形模型的研究方法目前主要采用几何图形统计法、地统计学法和定株跟踪取样法。

1.3.2.2 小波生态模型

小波分析是在傅里叶 (Fourier) 分析基础上由法国科学家 Morlat 提出, 并和法国理论物理学家 Grossman 共同发展的连续小波变换几何体系, 其基础是仿

射群下的不变性。该理论可以将一个信号分解成对空间和尺度或时间与频率的独立贡献，同时又不失原有信号所包含的信息，进而刻划客体无规则动态变化中的细致行为并从中揭示内在的规律的理论。小波分析相当于一个数学显微镜，具有放大、缩小、平移等功能，可以在不同尺度上对植物群落和生境因子在空间分布的动态变化的动态特征进行了深入分析（祖元刚等 1999）。

1.3.2.3 混沌生态模型

根据确定性系统中由于内禀随机性而在相空间轨道产生的一种外在复杂的、貌似无规则的、呈高度不稳定的运动形式，即表面无序中高度有序的混沌行为的原理，对 n 个生物种群相互作用中的混沌行为进行了深入研究。同时，依照能量是推动生命活动的原动力的思路，首次提出了生命能量系统的概念，形成了混沌生态模型。

1.3.3 以生态功能为研究对象的生态模型

生命系统中的任一组分和环境系统中的任一因子都在特定的时空中处于一种运动状态，表现出相应的功效，据此形成相应的生态功能。以往研究生态功能，主要是定性描述、理想状态下的线性分析和热力学意义上的平衡态分析，忽略了动力学的状态和效率以及扰动对平衡态的影响，因而对运动的复杂性缺乏细致的了解。生态功能模型着重研究生态功能中的动力学行为的细致性和扰动因素对生态功能的影响具体结果，因而为生态功能研究提供了精确化的定量工具。

1.3.3.1 逻辑斯谛模型

逻辑斯谛模型在实际应用中，对于多自变量生态学分析，尤其是种群生长分析研究较多，如高度生长、生物量增长等生态过程。采用逻辑斯谛建模方法和 Logistic 回归算法分析草原种群逻辑斯谛生长过程，建立了逻辑斯谛增长方程。

1.3.3.2 非线性回归模型

非线性回归模型多用于生态学过程中参数拟合，如在一个生长季节期内，选择具有代表性植物对象的生态参数，借助 SPSS 等统计软件，探讨参数的动态变化，用非线性回归模型达到较好的拟合结果。

1.3.3.3 稳定性分析生态模型

根据分室模型的建模原理和李雅普诺夫稳定性分析理论，对生物种群的能流过程构建分室模型及其常微分方程，求解平衡态后，用初值扰动平衡态，最后判断其稳定性类型和机制，据此创建了稳定性分析生态模型。

1.3.3.4 耗散结构模型

生态系统是一个具有耗散结构和远离平衡态的非线性开放系统，它具有一系列分级层次的开放有序子系统。针对生态系统的基本特征，分别建立个体、种群、群落和生态系统四个层次的耗散模型以及能量系统耗散模型。

1.3.4 以生态结构与功能相互作用为研究对象的生态模型

生命系统中的任一组分和环境系统中的任一因子都与在特定的时空中所形成的生态结构和生态功能进行相互作用，因为生态结构是生态功能实现的基础，生态功能也必须凭借生态结构才能完成。因此，应用生态结构与功能相互作用的生态模型可以对生态结构与功能的相互作用进行综合分析，因而为生态结构与功能相互作用的研究提供了精确化的定量工具。

1.3.4.1 生态场理论模型

根据物理学中描述物体相互作用形成力的作用空间范围，即经典场论的原理，采用 Hin-I Wu 创建的生态场理论，对植物生态场的特征进行了深入研究。将生态结构与功能的相互作用划分为正相互作用和负相互作用。正相互作用表现为生物之间的共生现象和生物与环境之间的和谐状态；负相互作用表现为生物间的竞争现象和生物与环境间的对立状态。这种相互作用表现为生态干涉势，是一个不可观测的量，但可采用可观察量，即生态干涉势在生态场的空间梯度——生态场强来计算生态干涉势，最终选用生物的相对生长速率来计算生态干涉势，发展了生态场理论（祖元刚等 1991）。

1.3.4.2 综合速率模型

根据物理学中原子体系中的量子跃迁理论，采用 J.J. Sharpe 参考连续时间马尔可夫方法提出的综合速率模型，运用状态跃迁表示景观水平上植物资源的消长过程并用差分方程来表征植物资源在综合的人为因素和自然因素影响控制下的消长过程，采用经验模型、模糊数学等方法进行了参数分析，证明该模型能够很好的刻划在综合因素控制下，植物群落或景观水平生态结构与功能相互作用的内在规律（祖元刚等 1991）。

1.3.4.3 生态位模型

生态位是生态学中的一个非常重要的概念，已经广泛应用于种间关系、群落结构、物种多样性以及种群进化等方面的研究，已经成为解释自然群落物种间共存与竞争机制的基本理论之一。通过对植物种群的生态位宽度和生态位重叠的分析，定量描述了植物种群的资源利用以及多维生态位的特征。

1.3.4.4 人工神经网络模型

神经网络模型在实际应用中主要是人工神经网络的研究 (artificial neural network, ANN), 是由大量的简单神经元按某种方式连接成的智能仿生动态网络系统。人工神经网络的计算结构具有类似大脑的记忆、联想、分类识别、容错和集体运算功能。另外人工神经网络可以将不同种类、不同性质的变量联系在一起, 数据具有灵活性, 可将客观存在的生态系统特征映射到数字化系统中, 由此建立的生态学模型更加接近生态系统状态。

1.3.4.5 连续时间马尔可夫模型

连续时间马尔可夫模型主要是在实际数据分析基础上, 根据系统的结构、功能特性, 优选出系统的可能状态, 建立状态的转移 (跃迁) 模式、通道、跃迁发生条件、途径和跃迁后的状态分布, 进而采用数学模型的方式描述系统的结构功能与动态。生态系统总是处于不断变化之中, 受自然因素和人为因素的影响, 这种变化是具有随机成分的非线性过程, 因此连续时间马尔可夫模型得到了广泛的应用。应用连续时间马尔可夫模型进一步研究了草原资源利用, 人口与资源综合利用以及植物种群濒危机制等多项内容。

第 2 章 逻辑斯谛生态模型

2.1 逻辑斯谛生态模型基础

在自然界，种群不可能长期地指数增长。当种群在一个有限的空间中增长时，随着种群密度的上升，对有限空间资源和其他生活必需条件的种内竞争也增加（戈峰 2002）。

假设条件：①有一个环境条件下所允许的最大种群值，称为环境容纳量（carrying capacity） K ；②种群的增长随密度上升而逐渐地、按比例地减少，即 $f(N) = (K - N)/K$

从而构建模型有

$$dN/dt = rN[(K - N)/K] \quad (2.1)$$

积分式为

$$N_t = K/(1 + e^{-at})$$

式中： K ——空间被该个体所饱和时的密度（环境容纳量）； r ——每个个体的种群增长率（瞬时增长率）； t ——自然反应时间； a ——假设的积分参数。

种群增长曲线为“S”形。它常划分为 5 个时期：①开始期，也可称潜伏期，由于种群个数很少，密度增长缓慢；②加速期，随个体数增加，密度增长逐渐加快；③转折期，当个体数达到饱和密度一半（即 $K/2$ 时），密度增长最快；④减速期，个体数超过 $K/2$ 以后，密度增长逐渐变慢；⑤饱和期，种群个体数达到 K 值而饱和。

Crombie (1945) 人工饲养小谷蠹 (*Rhizopertha dominica*)。在 10 g 麦粒中，先从养一对甲虫开始。因雌虫只在麦粒的裂缝中产卵，麦粒均经挤压。每周可将麦粒过筛一次，并用新鲜压裂的麦粒将其补足到 10 g。这样，食物资源是大致不变的。用这类昆虫做种群试验很理想，因为食物是死物质，易于控制，而且成虫与幼虫取食同样食物。

实验的结果表明，该成虫种群稳步上升，直到一个成虫平均值为 338 头的稳定水平为止。符合“S”形增长曲线。

野外种群不可能长时期地、连续地增长。许多动物生活于具季节性变化的环境中，自然界中，像实验种群一样，由少数个体开始而装满“空”环境的情况是很少见的，只有在把动物引入海岛或某些新栖息地，然后研究其种群增长的少数实例，才能够见到。如绵羊引入澳大利亚马尼亚岛以后，增长初期显出一个“S”形曲线，1850 年后在 170 万头上下做不规则波动。

在实验室或野外对种群数量动态观察后，可测定其是否为逻辑斯谛增长，方程的拟合方法如下：

(1) 将积分式转为回归式

$$N = K / (1 + e^{-rt}) \Rightarrow \ln(K - N) / N = \alpha - rt \quad (2.2)$$

(2) 采用目测法、三点法和平均值法求 K 值；

(3) 通过直线回归估算 a, r 值；

(4) 得出 Logistic 方程。

根据模型的参数要求，在建立模型的时候一般遵从下列顺序：

(1) 假设与构建：假设种群增长过程中，从环境条件改变到引起种群增长的变化之间有一个反应时滞 (reaction time lag)，将改变逻辑斯谛方程中的 $(K - N) / K$ 项，构建改进的模型为

$$dN/dt = rN(K - N_{t-T}) / K \quad (2.3)$$

式中， T ——反应时滞，其他参数同 Logistic 模型。

(2) 模型的行为：逻辑斯谛曲线有了这种时滞之后，变化很大。如图 2.1 所示，当 rT 为 0.35 时，种群增长呈平滑地趋向于一个稳定点(即 K 值，图中是 1.0 的水平线)； rT 为 0.7 时，呈“S”形增长；当 rT 增大时，就产生振荡，先是减幅或阻尼振荡，以后是稳定的周期性振荡。

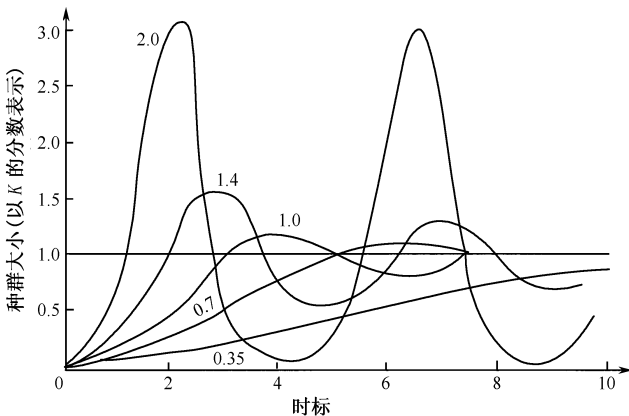


图 2.1 具不同时滞值的逻辑斯谛方程所产生的各种种群增长
曲线边的数字是种群增长率 r 与时滞值 T 的乘积，时滞越长，一般数量越不稳定

(仿 Kébs 1978)

该系统的稳定性依于 T / T_R ，即 rT 值。 rT 值小，即时滞短、速度慢，系统稳定； rT 值大，即时滞长、速度快，系统不稳定。

当 $0 < rT < e^{-1}$ ，种群增长呈单调阻尼，达平衡点。

$e^{-1} < rT < \pi/2$ ，阻尼振荡。

$\pi/2 < rT$, 呈极限环。

一旦 $rT \geq \pi/2$, 振荡的幅度、周期也就决定了, 周期大约为 $4T$ 。

2.2 逻辑斯谛生态模型应用实例

2.2.1 引言

在植被生态学研究, 植物群落生物量既是表征植物群落数量特征的重要参数, 又是反映植物群落初级生产力的重要指标。因此, 开展植物群落生物量及生物量增长规律的测定和研究, 在理论上可揭示植物群落初级生产力的形成规律, 具有重要的学术意义; 在实践上又可为植物群落的合理开发利用提供指导原则。

草原植被是草原生态系统形成和发育的物质基础, 草原植物群落生物量的高低直接关系到草原生态系统初级生产力的水平, 同时也影响着草原生态系统次级生产力的水平。因此, 深入研究草原植物群落的生物量及生物量的增长规律, 对于深刻揭示草原生态系统初级生产力变化规律, 在此基础上确定合理的载畜量和轮牧制, 科学地管理草原具有十分重要的意义 (鲁开宏 1987)。此外, 草原生态系统一般均处于干旱或半干旱地区的生态脆弱地带, 在生长季节内, 草原生态因子, 特别是降水、气温等限制因子对草原植物群落生物量的增长影响甚大。因此, 全面了解草原植物群落生物量增长规律与环境条件之间的相互关系, 可为提高草原植被的初级生产力提供可靠的科学依据。

以羊草草原为地带性植被和以淡黑钙土为地带性土壤的松嫩草原位于我国东北地区, 素以地势平坦、土壤肥沃、草质优良、产草量高而著称于世, 故属农牧交错地带, 既是我国重要的商品粮基地, 又是我国重要的畜牧业生产基地, 在我国的国民经济中占有十分重要的地位。

从地貌和地势上看, 松嫩草原为三面环山的低平地, 其周围长白山、小兴安岭和大兴安岭岩石中所含有的碳酸盐由于风化和淋溶作用往往随地下水输送至松嫩草原低平地地段内的土壤下层, 形成碳酸盐淀积层, 俗称“碱隔子”。另外, 该地区又具有因气温偏高、大风次数多、降水量偏少、蒸发量大等因素形成干燥度大的气候特点, 致使土壤下层的碳酸盐由于土壤的强烈蒸发而随毛细管作用富集于土壤表层, 使该草原具有潜在的盐碱化趋势。近年来, 由于松嫩草原地区人口大量增加, 人类的经济活动不断增强, 生产力水平迅速提高, 社会生产和人们生活对草原资源和耕地资源的需求及开发强度也越来越大。过度放牧、频繁割草, 造成草原优良牧草种类减少、品质下降及产草量降低, 草原载畜量一直处于超负荷状态; 盲目开荒、采挖药材, 致使草原面积大量减少。在这种自然因素和人为因素共同作用下, 特别是人为因素的干扰、破坏加剧了自然因素的作用程度, 因而使松嫩草原出现了大面积的盐碱化, 草原植物的初级生产力随之锐减,

进而直接影响了该地区的经济繁荣和社会发展，因此，通过探讨松嫩草原植物群落的生物量及其生长规律，借此来分析松嫩草原初级生产力的现状，在此基础上综合治理松嫩草原的盐碱化问题，尽快恢复松嫩草原的初级生产力，并全面提高松嫩草原的生物生产力，不仅十分必要，而且迫在眉睫。

国外关于草原植物群落生物量的研究始于 19 世纪中叶。随着西方国家商品生产迅速发展，对草地的利用规模日益扩大，草原作为一种再生资源的利用开始引起人们的注意。有关学者开始对草原植物区系、植物及其生态环境进行了研究，其中涉及植物群落生物量的，报道了并出版了区域性草原研究专著（马世骏 1991）。进入 20 世纪 60 年代，关于草原植物群落生物量动态和初级生产力的研究，已在有草原分布的国家和地区广泛开展。植物生态学家不仅对处于不同草原植物群落演替阶段和不同草原生态系统的初级生产力进行了比较研究，并指出了生长季节内有效积温、土壤含水量均对草原植物群落生物量的形成过程产生重要影响（Makoto Numata et al. 1969, Kayama et al. 1969）。Rednann (1975) 的研究，则强调土壤有机质含量与草原植物群落地上、地下生物量的产量密切相关。还有人对草原植物群落的结构与功能进行了深入研究，并建立了草原植物群落生物量季节动态的分室模型（Singh 1973）。上述研究工作均对草原植物群落生物量及初级生产力的研究起到重要的推动作用。

进入 20 世纪 70 年代以后，植物生态学开始与生物科学乃至整个自然科学的各个分支学科相互交叉、相互渗透，计算机技术的普遍应用和生态建模理论和方法日趋成熟，为植物群落生物量动态变化的定量模拟和预测创造了良好的学术条件，国外有关学者纷纷利用各种数学工具研究植物群落生物量的增长规律并建立了各种数学模拟和预测模型。其中，草原植物群落生物量增长规律的数学模型研究尤其活跃，其定量化程度和精确化程度不断提高。Webb (1983) 在前人大量工作基础之上，分析了以草原生态系统为主的地上净初级生产力与非生物变量的相关性，并根据大量数据推导出用生物及非生物因子来估算地上净初级生产力的预测模型。这些研究成果，推动了草原植物群落生物量和初级生产力研究的深入发展。

我国关于草原植物群落生物量及初级生产力的研究起步较晚。20 世纪 50~60 年代，我国有关此方面的研究成果仅有零星报道。进入 70 年代末期，我国有关此方面的研究工作才得以普遍开展。王义凤等 (1985) 对我国内蒙古东部重要的地带性草原植物群落——大茅草原的生物量季节变化进行了较深入的研究，同时对其群落结构和生物量与环境因子之间的关系也做了较详细的研究。陈建 (1991) 对于广泛分布于长江以南亚热带地区的芒萁群落，进行了在不同环境条件下其群落生物量动态变化规律的研究，并得出了芒萁群落生物量季节变化及与各环境因子相互关系的多元回归方程。邢福等 (1992) 对内蒙古东部另一重要的地带性草原植物群落——线叶菊草原的生物量及其净第一性生产力进行了研究，

结果表明该群落的建群种——线叶菊种群的地上生物量动态变化呈对数增长，其群落中的禾草、杂类草的地上生物量及该群落总地上生物量的季节增长规律符合 Logistic 增长，同时指出了该群落地上生物量的增长与相应的降水量， $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温呈显著正相关。胡自治等（1988）报道了甘肃线叶蒿草原、珠芽蓼草原的生物量季节变化。朱志诚（1991）报道了有关陕北黄土高原大油芒群落生物量方面的研究成果。

由于羊草草原广泛分布于我国东北西部和内蒙古东部，又是世界上面积最大的天然草原——欧亚草原在我国境内延伸的重要地带性植被，还是优良的放牧场与割草场。因此，我国有关学者对羊草草原生物量和初级生产力的研究十分重视，研究工作普遍开展。1980 年，祝廷成等首次将分层切割法应用于我国东北松嫩草原羊草群落生物量垂直结构的研究，同时研究了羊草群落地上部分净初级生产力及羊草群落种子生产与埋土种子量，指出了影响羊草群落地上部分生物量的主要生态因素为生长季节内羊草种群拔节期的降水。李月树等（1983，1984）对中国东北松嫩草原的羊草种群地上部分生物量的形成规律及其羊草群落地上部分生物量的动态与降水、气温的关系做了探讨，并估算出在生长季节内需有 66 mm 以上的降水条件，羊草群落生物量的正常积累才能得到保证，同时指出了羊草群落用于形成生物量的水分利用效率为 $0.4\sim 0.7 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{mm})$ ，进而为提高羊草群落的初级生产力提供了科学依据。戚秋慧等（1985）对我国内蒙古东部的羊草群落结构与生物量之间的关系进行了研究。杨持等（1985）还在同一地区不仅深入研究了羊草群落的水平格局、种间相关与种群联合格局，而且还研究了羊草种群地上部分生物量与水热条件的定量关系，较为深刻地揭示了羊草种群地上部分生物量与所处的环境条件之间的相互作用规律。高玉宝（1987）建立了人工栽培条件下羊草种群的高生长动态模型和生物量增长模型，同时对羊草人工草地和天然草地的生物量动态变化进行了比较研究。从上述研究成果可以看出，我国关于草原植物群落生物量及初级生产力的研究在近期内的发展是非常迅速的，成绩也是显著的。这些研究成果在个体、种群和群落水平上从定性描述到定量分析均开展了多层次的综合研究，而且研究地域也由我国北方的温带天然草原扩展到我国南方的亚热带草山草坡，其研究重点也不仅仅局限于天然草原的生物量和初级生产力，人工草地生物量和初级生产力的研究也得到了一定程度上的开展。然而，我国目前有关天然草原初级生产力的评价，仅局限于对其建群群落生物量的测定并据此对该地区天然草原的初级生产力进行理论上的粗略估算，因此误差较大。目前，有关在全面定位、定量测定某一特定地区天然草原主要植物群落生物量及探讨生物量增长规律，特别是对某一特定地区天然草原主要植物群落生物量动态变化和环境条件之间相互关系进行深入分析基础上进行该地区草原初级生产力客观评价的系统研究尚未见正式报道。此方面的问题在我国东北松嫩平原初级生产力的评价方面尤为突出。本文所选择研究的草原主要植物群落，是根据松嫩

草原的具体状况而定的。一些群落甚少见到研究报告,如小獐茅群落,百里香群落地上部分生物量的季节动态研究;一些群落还没见到对其地上部分生物量增长规律及其与环境因子之间相互关系的研究成果,如马莲群落、针蔺群落、碱蓬群落、虎尾草群落。这些植物群落的建群种都有其自身的特点。有些种类虽然饲用价值不很高,但具有耐旱、耐碱、耐践踏等特性,具有一定的经济价值,对于改良松嫩草原、治理“三化”及松嫩草原的立体开发都有着重要意义。本文研究提供的基础资料,将为客观评价松嫩草原的初级生产力,正确评定松嫩草原的载畜量,进而科学地开发和利用松嫩草原提供理论依据。

2.2.2 研究地点概况

松嫩平原位于中国东北地区,西为大兴安岭,北为伊勒呼里山,东为小兴安岭,南以松辽分水岭与西辽河平原为界,大体呈菱形,平均海拔120~200m,地势向西南倾斜,嫩江和松花江流经其间。

本项研究的地点在吉林省长岭县腰井子草原自然保护区,位于松嫩平原南部,其地理位置是:东经 $120^{\circ}31'$ ~ $124^{\circ}10'$,北纬 $44^{\circ}30'$ ~ $44^{\circ}45'$ (图2.2),属冲积-湖积平原,地势坦荡,呈微波起伏,海拔150~180m,主要由河漫滩,一级阶地以及湖沼洼地所组成。

该地气候为半湿润,半干燥温带季风气候。年平均气温 $4.6\sim 6.4^{\circ}\text{C}$, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 $2545\sim 3374^{\circ}\text{C}$,无霜期 $136\sim 163\text{d}$,年降水量 $313\sim 518\text{mm}$,由于受太平洋季风气候的影响,降雨主要集中在6月、7月、8月、9月四个月份,占全年降水的65%以上,雨热同期。

本地区的地带性土壤为淡黑钙土,同时还分布着其他类型土壤:苏打草甸土、盐碱土、沼泽土等。

地带性植被为羊草草原。该区内有星罗棋布的碱湖,以碱湖为中心,植被的生态序列呈同心圆状向四周展开,整个松嫩平原是被这样数以千计的生态序列所覆盖。碱湖周边土壤盐碱性强,主要分布着:碱蓬、角碱蓬、碱地肤、碱蒿、碱茅等。向外是广阔的平地,为黑土地带,但微地形变化大,呈波浪式起伏,造成盐分的再分配,形成不同程度的各类型土壤交错分布。在这广阔的平地上主要由羊草群落所覆盖。主要的割草场在这里。由于土壤的变化,次优势种和伴生种发生很大的变化,有柱状碱土地,植被破坏后出现碱斑地,使整个植被呈复合体分布。地形较高的坡地主要由羊草、狼针草和线叶菊等为建群种组成的各类草原,是主要的放牧场。最外围的岗地主要是榆树疏林和山杏灌丛,榆树过稀或破坏后常见到大针茅草原的侵入。