高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集 1988 年 10 月
THE PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL
SYMPOSIUM OF ALPINE MEADOW ECOSYSTEM Oct., 1988

高寒草甸草场封育后植物类群消长的数值预测*

周兴民 赵新全
(中国科学院西北高原生物研究所)

高寒草甸草场广布于青藏高原东部,是重要的草场资源. 长期以来,由于缺乏科学的经营管理,过牧引起草场退化,严重影响草地畜牧业的发展. 为此,人们采取多种方法来恢复和提高退化草场的生产力,封育草场是其中有效方法之一. 当退化草场被封育后,组成草场植被的植物种群在数量比例、高度、盖度、产量等方面均发生明显的变化,导致草场植被的结构发生变化,植物群落的这种演替被国内外学者所重视. 在国外,许多学者进行了草场植被演替过程中植物种群消长的研究,并把这种演替看作是马尔可夫(Марков)过程 (Van, 1979; Horn, 1975). 在我国,对于草场植被演替中植物种群消长进行过一些研究(陈庆诚, 1981; 赵松岭等, 1982),但对高寒草甸草场封育后植物种群消长的数值预测研究尚未报道. 为了进一步探索高寒草甸草场在封育后植物种群的演替规律和模拟演替趋势,笔者于 1983—1984 年在海北高寒草甸生态系统定位站进行了高寒草甸草场封育后植物种群消长关系的研究,现将结果报道如下.

一、研究方法

在研究封育草场演替规律和模拟演替趋势之前,首先面临的困难就是对植物种群的选择,根据对高寒草甸多年的研究和草场利用为目的,我们放弃了单个种群的变化,而着重选择了有代表意义的经济类群——莎草、禾草和杂草,利用马尔可夫链来研究它们之间的变化规律,进而模拟高寒草甸草场的演替趋势.

试验地封育前是以矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 为建群种的高寒草甸草场. 平均每平方米有 20—30 种植物,主要优势种和伴生种有异针茅 (*Stipa aliena*)、草地早熟禾 (*Poa pratensis*)、无脉苔草 (*Carex enervis*)、羊茅 (*Festuca ovina*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、落草(*Koeleria cristata*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)、麻花艽 (*Gentiana straminea*)、雪白委陵菜 (*Potentilla nivea*)、美丽风毛菊 (*Saussurea superba*)、矮火绒草 (*Leon topodium nanum*) (周兴民等,1982). 莎草、杂草、禾草的株

* 参加野外调查的还有张松林、林亚平二位同志,特此致谢。

数分别是 1754、1502 和 1372 株，其数量百分比分别为 39.91%、32.45% 和 29.64%，为初始 (t_0) 状态时的各类草的数量比例。

运用马尔可夫链的转移概率来研究封育草场 3 类草的动态特征——即它们数量比例变化规律。在进行计算和模拟之前，利用 12 个样方 2 年测定的统计概率值为基础，建立了从 t_0 到 t_2 状态时(封育 2 年) 3 类草之间的转移概率矩阵。在随时间(t)的推移(步长为 2 年)，模拟出封育后 3 类草转移概率及数量比例变化情况。同时，我们还利用马尔可夫链的稳定状态方程，计算出达到相对稳定状态时各类草的数量比例。

二、类群变化的基本规律

首先，我们引出马尔可夫链的转移概率矩阵：

$$P=\begin{bmatrix} P_{00} & P_{01} & P_{02}\cdots\cdots P_{0\,N-1} \\ P_{10} & P_{11} & P_{12}\cdots\cdots P_{1\,N-1} \\ P_{20} & P_{21} & P_{22}\cdots\cdots P_{2\,N-1} \\ \cdots & \cdots & \cdots \quad \cdots \\ P_{N-1\,0} & P_{N-1\,1} & P_{N-1\,2}\cdots P_{N-1\,N-1} \end{bmatrix} \tag{1}$$

转移概率矩阵每一元素有以下特点：

1) $0 \leqslant P_{ij} \leqslant 1$ 即各元素非负

2) $\sum_{j=0}^{N-1} P_{ij} = 1$ 即每行元素之和为 1

表 1 列举了 3 类草 ($N=3$) 从 t_0 到 t_2 状态时转移概率矩阵。

表 1 封育前(t_0)到封育 2 年 (t_2) 莎草、杂草、禾草转移概率矩阵

Table 1 The matrix of transition probability of sedges, forbes and grasses from t_0 to t_2.

t_0 状态 t_0 state	t_2 状态 t_2 state		
	莎草(0) Sedges(0)	杂草(1) Forbes(1)	禾草(2) Grasses (2)
莎草(0) Sedges (0)	P_{00} 0.87	P_{01} 0.03	P_{02} 0.10
杂草(1) Forbes(1)	P_{10} 0.06	P_{11} 0.72	P_{12} 0.22
禾草(2) Grasses (2)	P_{20} 0.03	P_{21} 0.02	P_{22} 0.95

表中各元素的含意是：

P_{00}：封育前(t_0)在某样地出现莎草，经封育 2 年(t_2)仍然出现莎草的概率是 0.87。

P_{01}：封育前(t_0)在某样地出现莎草，经封育 2 年(t_2)出现杂草的概率是 0.03。

P_{02}：封育前(t_0)在某样地出现莎草、经封育两年后 t_2 出现禾草的概率是 0.10。

表中其它元素的含义同上。

根据马尔可夫链的性质和条件概率的定义，可以运用马尔可夫链的基本方程：

$$P_{ij}^{(t)} = \sum_{k=0}^{N-1} P_{ik}P_{ik}^{(t-2)} = \sum_{k=0}^{N-1} P_{ik}^{(t-2)}P_{kj} \tag{2}$$

表 2 封育后莎草、杂草、禾草的转移概率矩阵变化

Table 2 Change in matrix of transition probability of sedges, forbes and grasses after fencing.

封育时间(年) Time of fence (years)	转移概率矩阵 Matrix of transition probability			封育时间(年) Time of fence (years)	转移概率矩阵 Matrix of transition probability		
2	0.87	0.03	0.10	34	0.24	0.08	0.68
	0.06	0.72	0.22		0.20	0.08	0.72
	0.03	0.02	0.95		0.19	0.07	0.74
4	0.76	0.05	0.19	36	0.24	0.08	0.68
	0.10	0.53	0.37		0.20	0.07	0.73
	0.06	0.04	0.19		0.19	0.07	0.74
6	0.67	0.06	0.27	38	0.23	0.08	0.69
	0.13	0.39	0.48		0.20	0.07	0.73
	0.08	0.04	0.88		0.19	0.07	0.74
8	0.60	0.07	0.33	40	0.23	0.08	0.69
	0.15	0.29	0.56		0.20	0.07	0.73
	0.10	0.05	0.85		0.19	0.07	0.74
10	0.53	0.08	0.39	42	0.22	0.08	0.70
	0.17	0.23	0.60		0.20	0.07	0.73
	0.11	0.06	0.83		0.20	0.07	0.73
12	0.48	0.08	0.44	44	0.22	0.08	0.70
	0.18	0.18	0.64		0.20	0.07	0.73
	0.13	0.05	0.81		0.20	0.07	0.73
14	0.44	0.08	0.48	46	0.22	0.07	0.71
	0.18	0.15	0.67		0.20	0.07	0.71
	0.14	0.06	0.80		0.20	0.07	0.73
16	0.40	0.08	0.52	48	0.22	0.07	0.71
	0.19	0.13	0.68		0.20	0.07	0.73
	0.15	0.07	0.78		0.20	0.07	0.73
18	0.37	0.08	0.55	50	0.21	0.07	0.71
	0.19	0.11	0.70		0.20	0.07	0.73
	0.15	0.07	0.88		0.20	0.07	0.73
20	0.34	0.08	0.58	52	0.21	0.07	0.72
	0.19	0.10	0.71		0.20	0.07	0.73
	0.16	0.07	0.77		0.20	0.07	0.73
22	0.32	0.08	0.60	54	0.21	0.07	0.72
	0.20	0.09	0.71		0.20	0.07	0.73
	0.17	0.07	0.76		0.20	0.07	0.73
24	0.30	0.08	0.63	56	0.21	0.07	0.72
	0.20	0.09	0.71		0.20	0.07	0.73
	0.17	0.07	0.76		0.20	0.07	0.73
26	0.28	0.08	0.64	58	0.21	0.07	0.72
	0.20	0.08	0.72		0.20	0.07	0.73
	0.18	0.07	0.75		0.20	0.07	0.73
28	0.27	0.08	0.65	60	0.21	0.07	0.72
	0.20	0.08	0.72		0.20	0.07	0.73
	0.18	0.07	0.75		0.20	0.07	0.73
30	0.26	0.08	0.66	62	0.21	0.07	0.72
	0.20	0.08	0.72		0.20	0.07	0.73
	0.19	0.07	0.74		0.20	0.07	0.73
32	0.25	0.08	0.67	64	0.20	0.07	0.73
	0.20	0.08	0.72		0.20	0.07	0.73
	0.19	0.07	0.74		0.20	0.07	0.73

根据方程(2),可以求出封育后 t 年时 3 类草转移概率矩阵 $P^{(t)}$ 中的各元素 $P_{ij}^{(t)}$. 借助于计算机可求出 $t_2 \to t_\infty$ 时各步的转移概率矩阵(表 2)

从表 2 可知,当 $t = 64$ (年)时,转移概率达到相对稳定状态,即转移概率矩阵表中每行元素值趋于稳定. 显然随时间(t)的变化,就构成一个随机过程.

封育 2 年后莎草占的比例

$=$(封育前莎草占的比例)$\times P_{00}^{(2)}+$(封育前杂草占的比例)$\times P_{10}^{(2)}+$(封育前禾草占的比例)$\times P_{20}^{(2)} = 37.91 \times 0.87 + 32.45 \times 0.06 + 29.60 \times 0.03 = 35.82\%$

表 3 封育后莎草、杂草、禾草数量百分比变化

Table 3 Change in number percentage of sedges, forbes and grasses after fence.

封育时间(年) Time of fence (years)	数量百分比 Number percentage		
	莎草 Sedges percentage (%)	杂类草 Forbes percentage (%)	禾草 Grasses percentage (%)
0	37.91	32.45	29.64
2	35.82	25.10	39.08
4	33.84	19.92	46.24
6	32.02	16.29	51.96
8	30.39	13.72	55.89
10	28.94	11.91	59.15
12	27.66	10.62	61.72
14	26.56	9.71	63.73
16	25.60	9.07	65.33
18	24.78	8.60	66.62
20	24.07	8.27	67.66
22	23.47	8.03	68.50
24	22.95	7.85	69.20
26	22.52	7.73	69.75
28	22.15	7.63	70.32
30	21.83	7.57	70.60
32	21.53	7.51	70.52
34	21.34	7.48	71.18
36	21.15	7.45	71.40
38	21.00	7.42	71.58
40	20.85	7.41	71.74
42	20.74	7.39	71.87
44	20.64	7.38	71.98
46	20.56	7.37	72.07
48	20.49	7.37	72.14
50	20.44	7.36	72.20
52	20.39	7.36	72.25
54	20.35	7.35	72.30
56	20.31	7.35	72.34
58	20.20	7.30	72.50
60	20.20	7.00	72.80
62	20.20	7.00	72.80
64	20.00	7.00	73.00

封育 2 年后杂草占的比例

$=$（封育前杂草占的比例）$\times P_{11}^{(2)}+$（封育前莎草占的比例）$\times P_{01}^{(2)}+$（封育前禾草占的比例）$\times P_{02}^{(2)}=32.45\times 0.72+37.91\times 0.03+29.64\times 0.02=25.09\%$

封育 2 年后禾草占的比例

$=$（封育前禾草占的比例）$\times P_{22}^{(2)}+$（封育前莎草占的比例）$\times P_{02}^{(2)}+$（封育前杂草占的比例）$\times P_{12}^{(2)}=29.64\times 0.95+37.91\times 0.10+32.45\times 0.22=39.09\%$

同样，借助计算机，模拟出从封育前到封育 64 年（t_{64}）后 3 类草的数量比例变化情况（表 3）。

从表 3 可以看出，随着封育时间的延长，3 类草的数量比例发生了巨大的变化，特别是封育前期，3 类草的数量比例变化快，后期则处于稳定（图 1）。封育前处于建群种地位的矮嵩草而被异针茅、羊茅、早熟禾和垂穗披碱草等禾本科牧草夺取空间上升为优势种，杂类草和莎草的数量比例则逐渐下降。

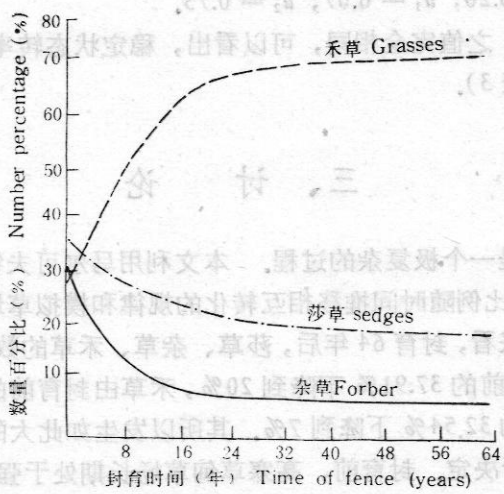

图 1　封育后莎草、杂草、禾草的数量百分比变化

Fig. 1　Change in number percentage of sedges, forbes and grasses after fencing.

下面，讨论系统的稳定性问题。从表 2 可知，经过 64 年封育（t_{64}），转移概率矩阵各元素趋于相等，即：$P_{i0}=0.20$；$P_{i1}=0.07$；$P_{i2}=0.73$，$i=0,1,2$。就是说，封育后每个种群经过长时间的竞争，各个对象最终占有的比例与他们初始状态（t_0）的比例无关。表明系统已达到相对稳定状态，这时的转移概率叫稳定转移概率，即有：

$$\lim_{t\to\infty} P_{rs}^{(t)}=a_s \quad s=0,1,2\cdots N-1.$$

稳定状态下的转移概率 a_s 之值，不仅象前面所述那样，一步一步地计算出 $P_{rs}^{(t)}$，并使 $t\to\infty$，得到 a_s 之值；也可以直接由初始状态下的转移概率矩阵求出，此时只要加一个附加条件：$\sum_{s=0}^{N-1} a_s=1$

所以得出下列联立方程组：

$$\begin{cases} a_s = \sum_{r=0}^{N-1} a_r P_{rs} \\ 1 = \sum_{s=0}^{N-1} a_s \end{cases} \tag{3}$$

(3)式称马尔可夫链的稳定状态方程，就本例（$N=3$）来说，有：

$$\begin{cases} a_1 = a_0 P_{01} + a_1 P_{11} + a_2 P_{21} \\ a_2 = a_0 P_{07} + a_1 P_{12} + a_2 P_{22} \\ 1 = a_0 + a_1 + a_2 \end{cases}$$

代入初始状态下转移概率矩阵各元素之值后得：

$$\begin{cases} a_1 = a_0 \times 0.03 + a_1 \times 0.72 + a_2 \times 0.02 \\ a_2 = a_0 \times 0.10 + a_1 \times 0.22 + a_2 \times 0.95 \\ 1 = a_0 + a_1 + a_2 \end{cases}$$

解方程得：$a_0 = 0.20$；$a_1 = 0.07$；$a_2 = 0.73$。

以上结果与 $P_{ij}^{(64)}$ 之值完全相同，可以看出，稳定状态转率概率之值就是各类草最终占有的数量比例（表 3）。

三、讨　论

植物群落的演替是一个极复杂的过程。本文利用马尔可夫链来研究草场封育后莎草、杂草和禾草的数量比例随时间推移相互转化的规律和模拟草场演替的趋势。

从系统模拟结果来看，封育 64 年后，莎草、杂草、禾草的数量比例发生了明显的变化。莎草科植物由封育前的 37.91% 下降到 20%，禾草由封育前的 29.64% 增加到 73%，而杂类草则由封育前的 32.54% 下降到 7%。其所以发生如此大的变化，是由于各类牧草的生态－生物学特性所决定。封育前，高寒草甸草场长期处于强度放牧利用之下，禾本科牧草被牲畜反复啃食，抑制了它的生长和发育。相反，组成高寒草甸优势种矮嵩草，为地下芽短根茎植物，以营养繁殖为主，并具有耐放牧践踏的特点，因此，在长期放牧利用之下，并不影响它的繁殖。杂类草一般属阳性植物，为牲畜不食或不喜食的毒、杂草，它们在过牧和禾草被抑制的状态下，使它得以充分的生长和发育；而在封育或解除放牧压力之后，禾草得到休养生息的机会，并随着封育时间的推移，它们得到恢复和复壮，占据了高层空间，形成了群落内部的阴湿环境，导致了那些阳性杂类草的逐渐减少；具有适应高寒气候的生态-生物学特性的莎草科植物如矮嵩草、二柱头藨草、苔草等在封育后，其数量并非绝对减少，而是随禾本科牧草的比例增大而使它的数量比例相对减少。同时，它们根系集中分布在地下 10 厘米处，而禾本科牧草的根系较深，土壤养分能够充分供应，故二者处在相对平衡状态。使高寒草甸草场从封育前的单层结构变成双层结构。

另外，从马尔可夫链的稳定方程可知，莎草、杂草、禾草的数量比例随着封育时间的延长，直到封育后 64 年（t_{64}）时，达到相对稳定状态。由此可说明，在海北地区目前所分布的以矮嵩草为建群种的草甸植被是长期放牧利用的产物——即放牧演替的顶级群落，一旦解除放牧压力，它会逐渐演替为以多年生中生禾草为建群层片的植物群落。

参 考 文 献

曲仲湘、吴玉树、王焕校、姜汉侨、唐廷贵编，1983，植物生态学(第二版)，206—222，高等教育出版社.

周兴民、李健华，1982，海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. 高寒草甸生态系统，9—18，甘肃人民出版社.

陈庆诚、赵松林、杨凤翔，1981，针茅草原放牧演替中种群消长的数学模型，植物学报，**23**(4): 323—328.

赵松岭、杨凤翔、陈庆诚，1982，针茅草原放牧演替的模糊数学分类. 植物学报，**24**(4): 366—373.

W. 费勒著[美](刘文译)，1979，概率论及其应用(下册)，370—395，科学出版社.

Horn, H. S., 1975, Markovian properties of forest succession, in Ecology and Evolution of Communities, M. Cody and J. Diamond (Eds), Harvard U. P., Cambridge, Mass. pp. 196—211.

Van. H. R., 1979, On the dynamics of vegetation: Markov chains as models of succession. *Vegetation*. **40**: 3—14.

NUMERAL FORCASTING OF PLANT POPULATION SUCCESSION AFTER FENCED ALPINE MEADOW

Zhou Xingmin Zhao Xinquan

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

In this paper we employ a Markov chain model of plant succession for fenced alpine meadow. Based on plant by plant replacemen mechanism. the adow. Based on plant by plant replacement mechanism. The matrix of transition probability has been found from t_0 (unfenced) to t_2 (fenced two years. Table 2).Afterward, according to the Uhapman-Kalomogorov equation of Markov chain:

$$P_{ij}^{(t)} = \sum_{K=0}^{N-1} P_{ik}P_{kj}^{(t-2)} = \sum_{k=0}^{N-1} P_{ik}^{(t-2)}P_{kj}$$

The matrix of transition probability and number percentage of sedges, forbes and grasses were simulated with computer from t_0 to t_{64} (Table 2 and 3). It is shown that the fenced can change the number percentage of sedges, forbes and grasses, for example, the number percentage of sedges, forbes and grasses were 37.91, 42.45 and 29.64 for unfenced pasture and that will have been achieved 28.94, 11.91 and 59.15 after fenced 10 years respectively. Finally when t is 64 (years), the modle yields a mathematical characterization of the climax state. At that time, the number percentage of sedges, forbes and grasses will be 20.00, 7.00 and 73.00 respectively.

参 考 文 献

[illegible]

[illegible]

[illegible]