

高寒草甸生态系统非线性 振荡行为周期性的研究

Ⅲ. 藏羊种群波动的周期性

周立 王启基

周琪

(中国科学院西北高原生物研究所) (吉林市职工大学)

摘 要

本文运用随机过程功率谱分析的理论和方法,依据高寒草甸生态系统1950—1990年的藏羊种群数量数据,探讨藏羊种群振荡行为的周期性。

功率谱分析的结果表明,高寒草甸的藏羊种群存在一个3—4年的平均波动周期。藏羊作为家畜,其种群数量必然受到人类经营管理方式的制约。但就局部波动行为而言,主要是由外部环境条件,特别是食物条件的变化和种群内部调节机制引起。这与野生动物种群发生数量波动的原因是一致的,因而由此推测高寒草甸的小哺乳动物及其捕食者也存在3—4年的平均种群波动周期。

高寒草甸生态系统的主要非生命因子——降水和气温以3—4年或3年的平均周期低频振荡。在这个振荡源的激励下,初级生产力也以3—4年的平均周期振荡。在周期性振荡的非生命因子和初级生产者的共同作用下,动物种群亦呈现以3—4年为平均周期的低频振荡。因此,高寒草甸生态系统非线性振荡行为的主周期是3—4年(精确地说3.600年),也就是说在高寒草甸生态系统的频率结构中,0.2778周/年是系统的主频率。

关键词: 高寒草甸生态系统;非线性振荡行为周期性;藏羊种群波动的主周期;生态系统频率结构;随机过程功率谱分析

生态系统是非线性的,其行为的基本模式是随机扰动下的周期性振荡,在时间、空间上呈现周期性组织,亦即生态系统相当于随机扰动下的非线性振荡器。由大气因子和土壤因子等构成的生态系统边界条件,可能是周期性变化的,也可能是非周期性变化的,

- 国家自然科学基金和中科院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助项目。
- 青海省海北州门源种马场提供藏羊种群数据,特此致谢。

甚至可能是不变的, 但不管边界条件如何变化, 系统的非线性决定它必然呈现周期性振荡行为 (Wiener, 1964; Platt 等, 1975)。如果系统的边界条件 (维持系统结构的能量源) 非周期变化, 则系统的周期性振荡行为只依赖于系统本身的非线性性质, 而与边界条件无关。若系统的边界条件周期性变化, 亦即系统的能量供给是周期性变化的, 则系统的周期性振荡行为可能是由周期性外力诱发的 (受迫振荡), 其振荡频率很可能是外力变化频率的简单函数 (Cardon 等, 1970)。

在高寒草甸生态系统中, 其主要驱动变量——降水和气温均呈现周期性波动。年降水以 3—4 年的平均周期波动, 而气温则以 3 年的平均周期振荡。位于生态系统边界的气候因子是生物群落的驱动力和边界条件。它们的周期性波动激励生物群落周期性振荡, 初级生产力变化就呈现出与年降水一样的 3—4 年平均波动周期 (本研究 I, I)。初级生产力是生态系统一切消费者的基本食物和能量来源。随机扰动下 3—4 年周期波动的气候因子和初级生产力, 显然是诱发各营养层次消费者周期性波动的振荡源。那么高寒草甸生态系统的各种消费者是否也呈现周期性种群波动? 其平均波动周期是否也为 3—4 年? 这就是本文要探讨的问题。

Finerty (1980) 发现世界北部冻原地带的小哺乳动物及其捕食者普遍存在 3—4 年的种群平均波动周期。处于同一地带的海北高寒草甸生态系统, 其小哺乳动物及其捕食者种群似乎也应有类似的波动周期。

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站, 自 1976 年建站以来已经 17 个年头, 积累了大量的野外观测数据。遗憾的是各类小哺乳动物及其捕食者种群的数据不完整, 否则, 尽管数据较少还是可以粗略地分析其波动规律。鉴于此, 本文转而分析非野生的藏羊种群数量波动规律。作为初级消费者的藏羊, 其放牧方式是在天然草地上游牧, 因而其种群数量既受人类控制 (出栏), 又受天然草地的调节 (繁殖率和死亡率)。长时间尺度的变化趋势可能与畜牧业政策及草地负载能力的变化有关。但藏羊种群短时间尺度的局部波动行为应该视为主要由环境因素 (气候、初级生产者等) 变化和种群内部调节机制引起的, 因而其局部波动的周期性一定程度上反映了高寒草甸生态系统中各消费者种群的周部波动模式, 所以探讨的重点放在藏羊种群短时间局部波动上。

既然周期性振荡是生态系统行为的基本模式, 那么生态系统振荡行为的频率结构自然成为生态系统结构的重要组成部分之一。因而更完整地描述一个生态系统, 就应该包括阐明其行为的基本频率结构。生态系统频率结构的研究, 不仅深化对生态系统随时间运动规律的认识, 而且也为依据其规律合理开发、利用系统资源提供依据。

藏羊种群数量

青海省门源种马场是一个有很长历史的国营牧场。地处青藏高原东北隅、祁连山东段的冷龙岭南麓, 总面积 3.564 万公顷, 可利用草场面积 2.994 万公顷。中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站位于门源种马场境内, 两者地理、气候条件相似, 其自然概况请参看周立等 (1995) 的研究 I、I, 此处不再赘述。门源种马场过去以培养优良种马和养马业为主, 兼营牦牛和藏羊。但自 70 年代中期以来, 社会对马匹的需求量减少,

因而养马业呈萎缩趋势。与此同时，向社会提供消费畜产品的养羊业和养牛业有较大地发展。以藏羊数量增加最快，变化幅度最大。牦牛数量变化平缓且幅度较小。我们以门源种马场的藏羊种群为依据，分析高寒草甸生态系统藏羊种群的波动规律。门源种马场解放以来历年藏羊种群数量列于表 1，其动态曲线绘于图 1。

表 1 1950—1990 年藏羊种群个体数量 (只)

Table 1 Numbers of individual in Tibetan sheep population (Sheep) in 1950—1990

年 Year	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956
数量 Number	317	1483	118	113	4427	4882	7525
年 Year	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963
数量 Number	15835	14810	1041	2672	3191	3255	3667
年 Year	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
数量 Number	4619	5843	6350	6701	6775	6566	5469
年 Year	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
数量 Number	5816	6243	5955	5590	6000	12355	13234
年 Year	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984
数量 Number	11616	13461	14932	15772	20774	20474	21649
年 Year	1985	1986	1987	1988	1989	1990	
数量 Number	21191	22138	22445	25050	25552	24598	

功率谱分析方法

功率谱分析方法，是目前已知唯一的确定生态系统频率结构的数学方法。周立等 (1995) 在研究 I 已较详细地叙述了功率谱分析的理论和方法。此处只简要地列出本文用到的主要计算公式，不做理论性探讨。

以 X_t 表示第 t 年的藏羊种群数量，则历年的藏羊种群数量集合 $\{X_t, t \in (1, 2, \dots)\}$ 构成一个离散时间序列 (离散随机过程)。表 1 所列的藏羊种群数量有限时间序列 (记为 $x_t, t = 1, 2, \dots, 41$) 是时间序列 X_t 的一个样本函数。我们依据样本函数 $x_t (t = 1, 2, \dots, 41)$ 来估计时间序列 X_t 的统计特性。从图 1 可以看出，藏羊种群数量波动含有明显上升趋势。然而，时间序列的概率统计理论大多是关于平稳时间序列 (stationary time series) 的 (Chatfield, 1980)。为了应用这些理论，通常移去时间序列的变

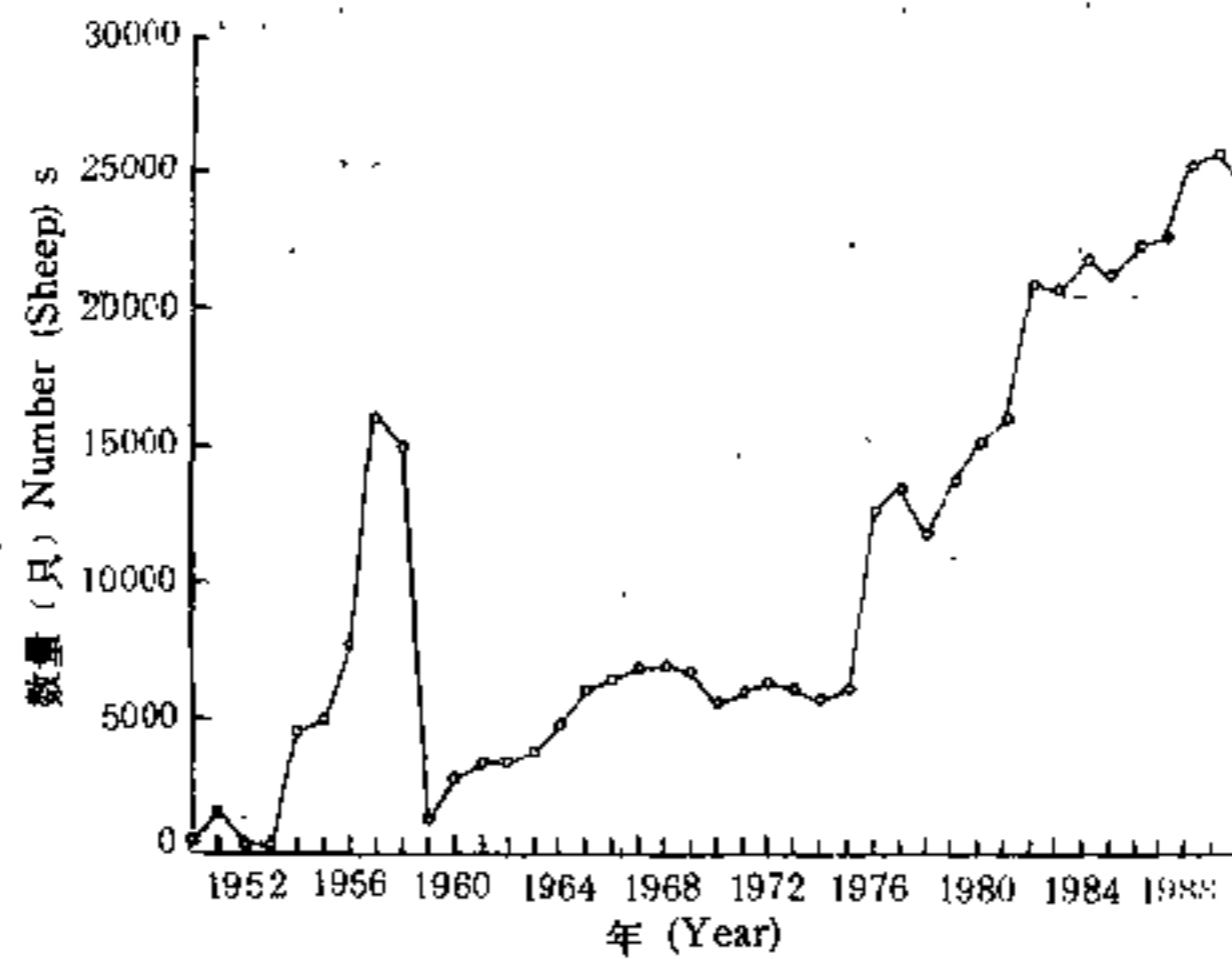


图1 藏羊种群动态

Fig. 1 Dynamics of Tibetan sheep population:

化趋势, 将非平稳的时间序列转换为平稳时间序列。对时间序列 X_t 进行一阶向前差分 (记为 ∇) 滤波

$$Y_t = X_{t+1} - X_t = \nabla X_t \quad (1)$$

得到一个新的时间序列 Y_t ($t=1, 2, \dots$)。通常, 一阶差分滤波器足以滤去趋势使输出 Y_t 达到平稳, 并且不影响原来时间序列所固有的周期性 (Box and Jenkins, 1970)。令

$$Y_t = x_{t+1} - x_t = \nabla x_t \quad (2)$$

$$(t=1, 2, \dots, 40)$$

显然, $\{Y_1, Y_2, \dots, Y_{40}\}$ 是时间序列 $\{Y_t\}$ 的一个样本函数。下面我们对平稳离散时间序列 Y_t 的样本函数 Y_t ($t=1, 2, \dots, N, N=40$) 进行功率谱分析, 确定其波动的频率特性, 揭示时间序列 $\{Y_t\}$, 进而揭示原来的时间序列 $\{X_t\}$ 变化的周期性及主频率。

样本函数 $\{Y_t, t=1, 2, \dots, N, N=40\}$ 的样本均值为

$$\bar{Y} = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N y_t \quad (3)$$

样本自协方差函数为

$$R_k = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^{N-k} (Y_t - \bar{y})(Y_{t+k} - \bar{Y}) \quad (4)$$

$$(k=0, 1, \dots, N-1)$$

下标 k 称为相关延迟 (lag)。进而得到样本自相关函数

$$r_k = R_k / R_0 \quad (5)$$

$$(k=0, 1, \dots, N-1)$$

以相关延迟 k 为横轴, 相关系数 r_k 为纵轴, 所绘制的自相关系数 r_k 二维图, 称为自相关图 (autocorrelogram)。

平稳时间序列 Y_t 的估计功率谱或样本功率谱, 通常用截断样本协方差函数的加权福里哀 (Fourier) 交换

$$\hat{f}(\omega) = \frac{1}{\pi} \left\{ \lambda_0 R_0 + 2 \sum_{k=1}^M \lambda_k R_k \cos \omega k \right\} \quad (6)$$

$$\omega \in [0, \pi]$$

计算。式中 ω 表示角频率, π 是可分辨最高角频率, 称为拆叠频率或奈奎斯特 (Nyquist) 频率, 可用 (6) 式估计 $[0, \pi]$ 区间上任一角频率的功率谱。 M 是截断点 (truncation point) ($M < N$)。 (6) 式中只有被截断的一部分自协方差函数 R_k ($k=0, 1, \dots, M$) 参加离散福里哀变换。这是因为随着相关延迟 k 的增大, R_k 的精度越来越低, 所以只截取前面一部分精度高的 R_k ($K \leq M < N$) 参加运算。 λ_k ($k=0, 1, \dots, M$) 是延迟窗口 (lag window), λ_k 的值随着 k 的增大而越来越小, 意味着精度低的 R_k 起的作用越来越小。选取最常用的 Tukey 窗口。

$$\lambda_k = \frac{1}{2} \left(1 + \cos \frac{\pi k}{M} \right) \quad (7)$$

$$(k = 0, 1, \dots, M)$$

作为 (6) 式中的延迟窗口 $\{\lambda_k\}$ 。截断点 M 采用 Finerty (1980) 方法选取, 即选取 3 个最靠近 $N/10$, $\frac{1}{2}(N/10 + N/4)$ 和 $N/4$ 的整数, 分别利用 (6) 式估计功率谱, 以便找出最相近的估计。对于 Tukey 窗口, 其自由度 $\nu = 8N/3M$, 估计功率谱 $\hat{f}(\omega)$ 与自由度 ν 之积与真正功率谱密度函数 $f(\omega)$ 之比: $\nu \hat{f}(\omega) / f(\omega)$, 近似服从 χ^2 分布, 窗口带宽

$$b = \frac{4}{3M} \cdot 2\pi \quad (8)$$

(Jenkins 等, 1968)。 b 的单位与角频率相同, 均为弧度/单位时间, 本文单位时间 = 1 年。

藏羊种群波动周期

从图 1 可以看出, 藏羊种群数量的变化趋势分为 3 个阶段: 1950—1959 年期间种群数量大幅度急剧波动。1959—1975 年间小幅度波浪式上升, 而 1975—1990 年期间呈大幅度波浪式上升。这些变化趋势与当时的社会、政治、经济环境变化有关, 也与人口数量增加、草地负载强度加大有关。但考虑到政策变化的阶段性, 藏羊种群的短时间尺度局部波动, 主要是由气候、食物条件等环境因素变化和藏羊种群内部调节机制引起的, 因而在一定程度上反映了其他食草动物种群的短时间尺度波动模式。

利用 (2) 式对 1950—1990 年的藏羊种群数量时间序列 x_t ($t=1, 2, \dots, 41$) 进行差分滤波, 滤掉趋势的新时间序列 y_t ($t=1, 2, \dots, 40$) 已基本上达到平稳 (图 2)。但图 2 显示的 y_t 波动, 有些是 3 年完成一次波动 (例如 $y_1 - y_{13}$, $y_{26} - y_{32}$), 而其他的则不然。因此很难直观判断 y_t 的波动是否存在主周期, 以及主周期的大小 (假如存在的话)。于是, 我们对 y_t ($t=1, 2, \dots, N$, $N=40$) 进行功率谱分析。首先按 (3), (4) 式计算

其自协方差函数 R_t ，然后采用 Tukey 窗口((7)式)按(6)式计算在 $[0, \pi]$ 区间上等距离散点 $\omega_j = \pi j/Q$ ($Q=0, 1, \dots, Q$) 上的估计功率谱 $\hat{f}(\omega_j)$ 。对于角频率 ω_j ($j=0, 1, \dots, Q$)，其对应的频率 f_j 为

$$f_j = \frac{\omega_j}{2\pi} = \frac{\pi j/Q}{2\pi} = \frac{j}{2Q} \quad (9)$$

$(j = 0, 1, \dots, Q)$

由于藏羊种群被采样的时间间隔是1年，因而角频率 ω 的单位是弧度/年，频率 f 的单位是周期/年。当 $j=Q$ 时， ω_Q 达到最高角频率 π 弧度/年；由(9)式，最高可分辨频率或奈奎斯特频率 $f_Q = 0.5$ 周期/年。如果 y_t 的波动存在主周期，由于 y_t 至少有5次波动的周期是3年(图2)， y_t 可能有一个3年左右的主周期。因此，我们取 $Q=9$ ，此时 $f_9 = 6/18 = 1/3$ 周期/年((6)式)，频率 f_9 的周期恰好是3年，便于考察 y_t 在3年周期附近的功率

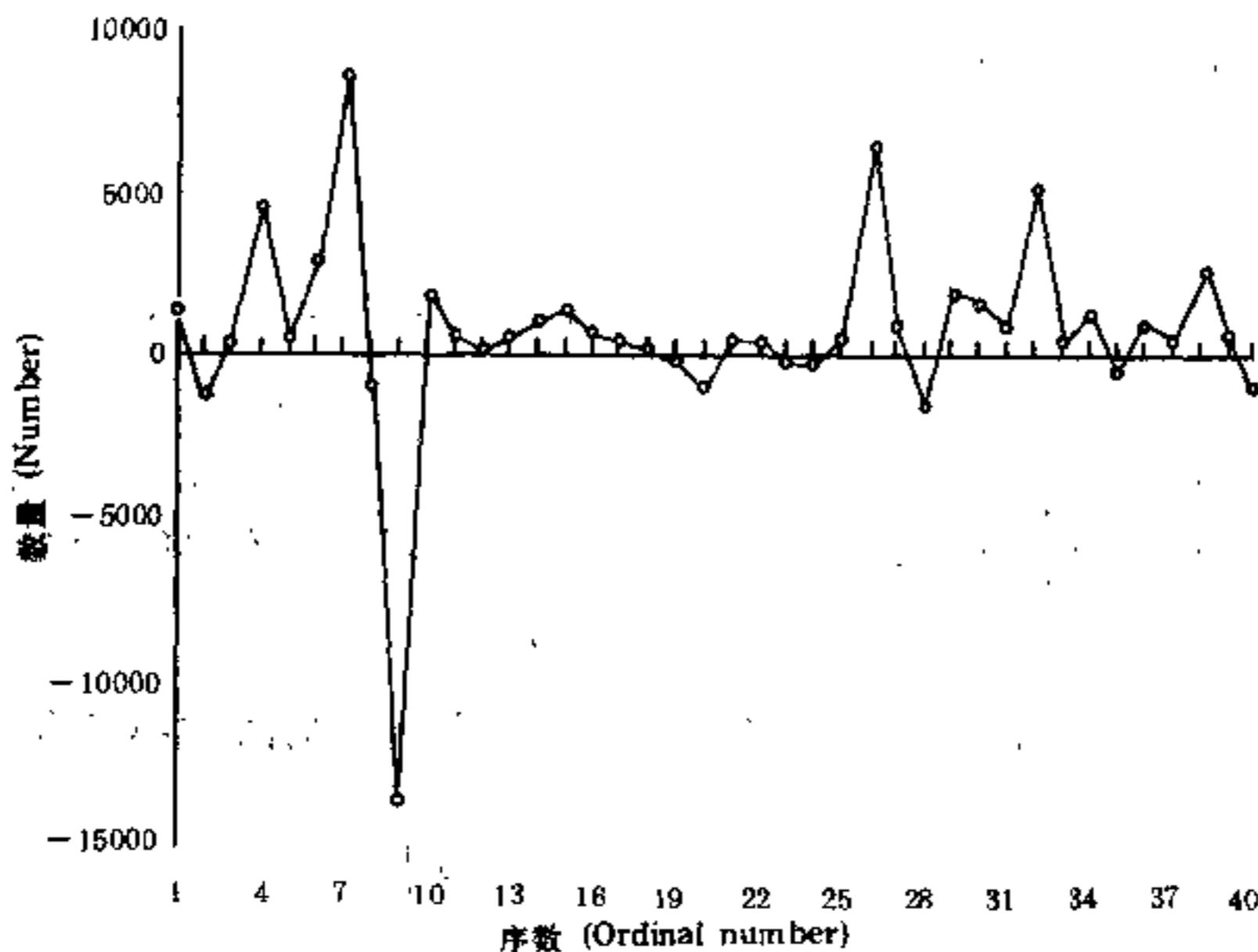


图2 差分藏羊种群数量时间序列得到的新时间序列 y_t ($t=1, 2, \dots, 40$)

Fig. 2 A new time series y_t ($t=1, 2, \dots, 40$) resulting from differencing the time series of numbers in Tibetan sheep population

谱。由于窗口的频带宽度 b 与截断点 M 的大小成反比((8)式)，为了防止因窗口过宽把谱峰平滑掉或因窗口过窄产生虚假的谱峰，依前已述及的 Finerty (1980) 方法选取3个截断点(即3个窗口带宽)： $M=4, 7, 10$ ，对每一个 M 分别计算离散功率谱 $\hat{f}(\omega_j)$ ($j=0, 1, \dots, 9$)，得到一条功率谱折线。然后比较3条不同窗口带宽的功率谱折线，有2条以上折线同时出现峰值的频率，即为波动的主频率。整个计算过程在微机上自动完成。

以频率 f 为横坐标，以估计功率谱 $\hat{f}(\omega)$ 为纵坐标，将 $M=4, 7, 10$ 三条估计功率谱折线一并绘于图3。图3显示，在频率 $f=0.2778$ 周/年处三条谱线均达到各自唯一的最

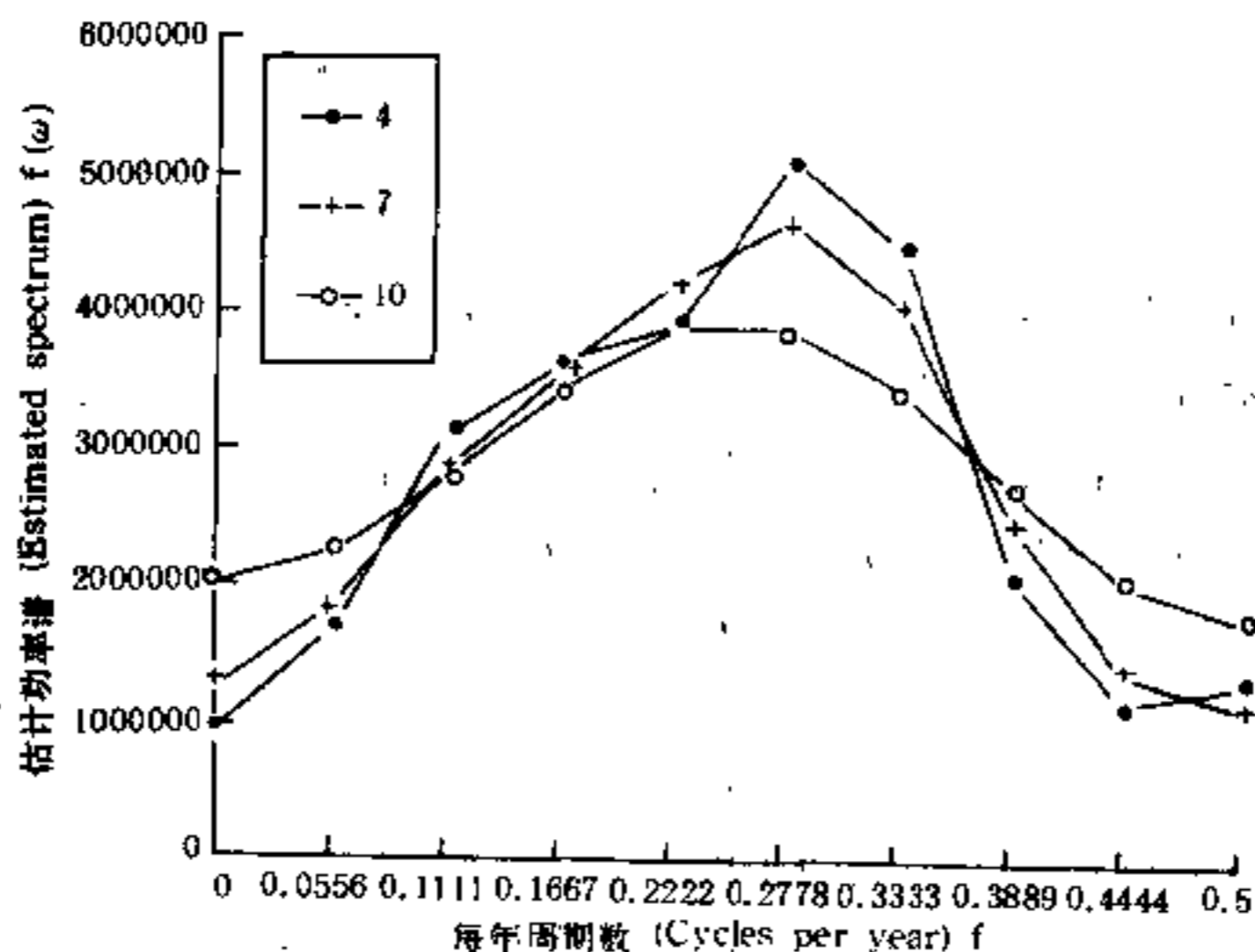


图3 高寒草甸生态系统藏羊种群波动的估计功率谱 (a) $M=4$; (b) $M=7$; (c) $M=10$ 。

Fig. 3. Estimated power spectra for the oscillations of Tibetan sheep population at alpine meadow ecosystem with (a) $M=4$; (b) $M=7$; (c) $M=10$.

大峰值,表明频率 $f=0.2778$ 周/年的正弦波对藏羊种群数量波动的方差贡献最大。藏羊种群数量波动存在一个 $f=0.2778$ 周/年的主频率,即存在一个大约 $\frac{1}{f}=3.600$ 年的主周期,或者说藏羊种群也存在3—4年的平均波动周期。根据(8)式并注意 $\omega=2\pi f$, $M=4, 7, 10$ 时的 Tukey 窗口宽度分别为 0.33, 0.19 和 0.13 周/年。随着窗口宽度变窄功率谱线的谱峰由平坦逐渐变得尖锐。对于精确功率谱的置信区间估计,观测数据量还是显得不够多,因而估计区间较宽,这里就不再列出了。

讨 论

世界北部各地的高寒冻原地带的小哺乳动物及其捕食者,普遍存在3—4年的种群平均波动周期 (Finerty, 1980)。处于同一地带的海北高寒草甸生态系统,其主要气候因子降水和气温以3—4年或3年的平均周期波动。在它们的驱动下,初级生产力也以3—4年的平均周期波动 (周立等, 1995 研究 I, I)。本文的研究结果表明,在天然草地上游动采食的大型食草动物藏羊,其种群也存在着3—4年的平均波动周期。

野生动物种群的波动行为与外部环境因子,特别是食物条件变化和种群内部调节机制有关。作为家畜的藏羊,除此之外,人类的管理经营方式也起重要作用。在计划经济体制下,牧场的经营管理政策具有阶段性和阶段内相对稳定性。其阶段性变化在很大程度上反映在藏羊种群的变化趋势上。而在政策相对稳定的阶段内,藏羊种群的波动主要是由环境因子和种群内部调节机制引起的。因此,去掉变化趋势,即去掉政策变化影响的藏羊种群短时间尺度局部波动,应该能在一定程度上反映各野生动物种群的波动行为,

或者说各种小哺乳动物及其捕食者在很大程度上也存在3—4年的种群平均波动周期。

高寒草甸生态系统的降水、初级生产力和藏羊种群的平均波动周期比较精确地重合在一起(均为3.600年),表明在高寒草甸生态系统非线性振荡行为的频率结构中,3.600年是系统的主周期,或0.2778周/年是系统的主频率。在高寒草甸生态系统,降水的年际变化是引起初级生产力年际变化的最主要非生命因子(周立等,1991;1995),因而年降水的低频振荡可能是诱发初级生产力以相同周期振荡的振荡源。初级生产力是系统内一切消费者的基本食物和主要能量来源。初级生产力的低频振荡,相当于各动物种群的振荡能量补给源,这个振荡源激励各动物种群以同样的周期振荡。高寒草甸生态系统处于不断运动之中,就其随时间运动的局部波动(时域波动)而言,主要非生命因子、初级生产和消费者均以3—4年的平均周期协调振荡。

由于存在着随机扰动,高寒草甸生态系统的主要状态变量不可能精确地周期性波动。再考虑到不同营养层次能量补给效应的滞后性和各生物系统自身的调控能力。系统的主要状态变量振荡之间的关系,虽然同主频率,但在相位上不一定同步。

生态系统内部和外部参数的改变可能引起系统的某种变化趋势。就像近10年来高寒草甸生态系统降水和气温的上升趋势。也许这些趋势还预示着系统可能并存长周期的振荡,但这需要更长时间尺度的观测记录支持。短时间尺度的监测只能发现系统的短周期波动。

参 考 文 献

- 周立、王启基,1991.高寒草甸生态系统初级生产者亚系统模拟模型及应用程序:方案1.0.周立、王祖望主编,高寒草甸生态系统研究的若干数学模拟模型:45—111,科学出版社。
- Box G E P, Jenkins G M, 1970, Time series analysis, forecasting and control, San Francisco, Holden-Day.
- Cardón S Z, Iberall Á S, 1970, Oscillations in biological systems. *Curr. mod. Biol.* 3: 237—249.
- Chatfield C, 1980, *The analysis of time series, an introduction*. Second edition, London and New York; Chapman and Hall.
- Finerty J P, 1980. *The population ecology of cycles in small mammals*. New Haven and London, Yale Univ.
- Jenkins G M, Watts D G, 1968, *Spectral analysis and its applications*. San Francisco, Holden-Day.
- Platt T, Denman, K L, 1975, Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 189—210.
- Wiener N, 1964, On the oscillations of non-linear systems. In Gurland, J. (ed) *Stochastic models in medicine and biology*. Mathematics and Research Center Publications, 10, 393. Madison, Wisconsin Univ., p167—174.

STUDIES ON THE CYCLES OF NONLINEAR OSCILLATION BEHAVIOR AT THE ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

III. THE CYCLES OF NUMBER FLUCTUATION IN TIBETAN SHEEP POPULATION

Zhou Li Wang Qiji

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences)

Zhou Qi

(Labour Worker University of Jilin City)

Abstract

The alpine meadow ecosystem is a nonlinear system, the fundamental mode of its behavior is nonlinear cyclic oscillations acting random disturbances. Therefore, the ecosystem tends to a cyclic (periodic) organization in time, in space, or in both. According to this view, the ecosystem may be seen as an ensemble of nonlinear oscillators. For this reason, a complete description of the ecosystem would include a frequency structure: a list of the frequencies of all of its dominant cycles in studied on the structure, function and development of the ecosystem.

To recognize dominant cycles of ecosystem behavior in the presence of random effects can be a formidable task, the only known applicable mathematical technique is the method of power spectrum analysis.

In this paper, using observed data on individual numbers in Tibetan sheep population in 1950—1990 at Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station and the theory and method of power spectrum analysis for time series, we discuss the existence of cycles for nonlinear oscillation behavior in Tibetan sheep population at the alpine meadow ecosystem, and determine its dominant cycles or frequencies.

The results of spectrum analysis indicate that oscillation cycle with an average period of 3 to 4 years (3.600 years) is actually existed in the individual number fluctuations of Tibetan sheep population at the alpine meadow ecosystem.

Tibetan sheep is a domestic animal, individual number in the sheep population is certainly controlled by the management patterns of mankind. But for local fluctuations, variations of external envi-

ronment conditions, especially, the variation of food condition, and regulation mechanism within the sheep population are main sources causing population fluctuations. However, these sources are consistent with sources causing fluctuations of wild animal population. Therefore, we infer that small animals and their predators also have average cycles of 3 to 4 years in population oscillation behavior.

Main abiotic factors in the alpine meadow ecosystem, rainfall and temperature, oscillate with cycles of 3 to 4 years; primary productivity oscillates with an average period of 3 to 4 years under the excitation of cyclic abiotic factors; further, animal populations also oscillate with average cycles of 3 to 4 years under the excitation of the cyclic abiotic factors and primary productivity. Therefore, cycle with an average period of 3 to 4 years (3.600 years) is dominant cycle, or 0.2778 cycles per year is dominant frequency in the frequency structure of nonlinear oscillation behavior at the alpine meadow ecosystem.

Key words: Alpine meadow ecosystem; The cyclic behavior of nonlinear oscillation; The dominant cycle of fluctuation for the population of Tihetan sheep; The frequency structure of ecosystems; The power spectrum analysis of stochastic process