应用数学和力学．第12卷第7期（1991年7月）
Applied Mathematics and Mechanics

应用数学和力学编委会编
重庆出版社出版

非线性生态系统的复杂动力学行为研究（Ⅲ）*

訾廷全　刘宗超

（兰州大学，1990年8月20日收到）

摘　要

本文继续文献[1～2]的研究，首先引进了生态系统的系综概念，在此基础上比较详细地讨论了生态协同学的微观方法和宏观方法．将这二者结合起来，利用生态系统输出（或可以测得）的宏观数据，建立广义金兹堡-朗道方程(GGLE)，把握广义相变（群落演替）前后的信息变化，找出其微观对客观结果的作用机制，这也许是对复杂生态系统作用机制研究的一条新途径．

关键词　生态系统　非线性　系综　吸引子　信息　协同

一、生态系统的系综概念

生态系统的非线性变化具有如下特点[1]，当某控制参数达到临界值时，子系统产生相干效应，进入协同一致的集体运动状态，生态系统从无序走向有序，产生时空耦合"花样"，各子系统之间的相互关系被确定下来，这种有序结构的形成具有突变性，是一种广义相变．群落演替、社会更替、舆论的形成都是典型的例子．

生态系统的协同变化具有内禀性[2]．对特定的生态系统而论，具有特定的合目的性，这种合目的性就是生态系统进行自组织性协同变化的动力，涨落是该动力的来源，系统的内禀特性对这种涨落进行选择，只有与临界点要求相适应的涨落才能被放大而波及全局，成为生态系统的主控因子．

一个现存的生态系统是业已经历的一系列演化的目前阶段，也是即将经历的未来演化的起点．生态系统的历史就是其状态连续更替的链条．为了进一步研究生态系统的演化，下面我们引进生态系统群的概念[3]．

尽管系统概念使用甚广，但把一塘芦苇、一片临时工棚等当作一个系统看待也是不妥的．事实上，在事物尚未形成系统之前，诸个体之间的作用还不具有协同性，它所表现出的作用只是诸个体作用的叠加，至多是整体等于部分之和，这是任何事物在形成一个系统之前所必须经历的阶段，我们称这样的研究对象为系统群，它是对各个体在尚未形成而正在形成系统之前这段时间内诸个体之集合的描述．系统群和系统的区别在于系统是有特定功能的；而系统群没有整体特定功能，它的各个体之间的作用往往具有盲目性．有了系统群的概念后，对生态系统也可进行类似的考虑，划分出生态系统群和生态系统．

* 吴学谋推荐．本研究得到中科院青年奖励基金和兰州大学青年科研基金资助．

生态系统群的概念有助于我们引进生态系统的系综概念。例如，要研究某种已经历了25年的树的生长状况，因为该树“记忆”或“体现了环境对它的约束，所以研究方法分为两种，其一是追踪法，就是有一名守林员对该树进行25年的记录，这当然就是一个愚蠢的方法；其二是把历史序列变换到状态空间中，即找出具有各种年龄的25棵树，对其总体进行研究。这种把某一系统在时间上的序列变换到状态空间中的一系列思维复本就是统计物理学中的系踪方法，在研究生态系统时我们把这一系列思维复本的集合称为生态系综。这些生态系综就是我们所研究的具有前系统性的生态系统群。生态系统正是从这些生态系统群演变而来的。各种状态的生态系统群向生态系统的转变具有相同的概率，又要经过足够的时间，生态系统会遍历各种不同的生态系统群状态。

二、微观协同方法

生态系统系综的概念有助于我们用协同学微观方法的基本原理对生态系统广义相变行为（如群落演替等）进行描述。生态系统系综中的诸子系统都可以作为影响整个生态系统的因子，通常以系统的平均值$\langle X(t)\rangle$来表示$X(t)$随时间变化关系。系综是由n个个样本（思维复本）的轨迹$X_i^{\alpha}(t)$所组成，其平均值可定义为：

$$\langle X_i(t)\rangle=\frac{1}{n}\sum_{\alpha=1}^{n}X_i^{\alpha}(t) \tag{2.1}$$

因为微观变量受随机涨落力的影响，初始宏观变量的精确值在严格意义上讲是不知道的，只能研究各个值出现的概率分布函数。从生态系综的观点出发引入：

$$P(X_1,\ X_2,\cdots,X_n;\ t)dX_1dX_2\cdots dX_n \tag{2.2}$$

表示在体积为$d\tau(\mathbf{X})=dX_1dX_2\cdots dX_n$的相空间中，诸生态变量$(X_1,\ X_2,\cdots,X_n)$在时刻$t$出现的概率。称$d\tau(\mathbf{X})$为由$(X_1,\ X_2,\cdots,X_n)$所组成的生态系统相空间的体积元，它极大地方便了我们对生态系统状态变化的讨论。

假定现存的生态系统有一组宏观变量值$\{X_i\}$，该生态系统任意可能状态的宏观变量值为$\{Y_k\}$，互相转化的概率流如下图所示（郭治安、姜璐、沈小峰，1986）[4,5]：

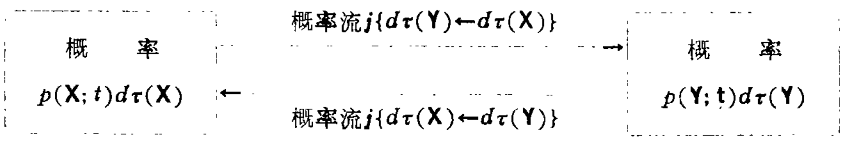

图1 生态系统相空间中两体积元之间的概率流

图1中的概率流可利用相空间中的转移概率表示如下：

$$\left.\begin{aligned}j[d\tau(\mathbf{Y})\leftarrow d\tau(\mathbf{X})]&\equiv[d\tau(\mathbf{Y})W(\mathbf{Y}\leftarrow\mathbf{X})]d\tau(\mathbf{X})P(\mathbf{X};\ t)\\ j[d\tau(\mathbf{X})\leftarrow d\tau(\mathbf{Y})]&\equiv[d\tau(\mathbf{X})W(\mathbf{X}\leftarrow\mathbf{Y})]d\tau(\mathbf{Y})P(\mathbf{Y};\ t)\end{aligned}\right\} \tag{2.3}$$

其中 $d\tau(\mathbf{X})W(\mathbf{X}\leftarrow\mathbf{Y})$是单位时间内从宏观变量值$\{Y_k\}$转移到$d\tau(\mathbf{X})$的概率；$d\tau(\mathbf{Y})W(\mathbf{Y}\leftarrow\mathbf{X})$则是单位时间内从宏观变量值$\{X_i\}$向$d\tau(\mathbf{Y})$的转移概率。

结合(2.2)、(2.3)两式，我们可导出生态系统的主方程。

$$dP(\mathbf{Y};\ t)/dt=d\tau(\mathbf{X})[W(\mathbf{Y}\leftarrow\mathbf{X})P(\mathbf{X};\ t)-W(\mathbf{X}\leftarrow\mathbf{Y})P(\mathbf{Y};t)] \tag{2.4}$$

其中 $\mathbf{X}$和$\mathbf{Y}$可以是时间的函数。

要精确求解(2.4)式是相当困难的，但是如果生态系统满足细致平衡条件，即生态系统的转移概率在相反方向等同的情况下，则可明显地构造出生态系统处于定态时的概率分布。在细致平衡条件下，概率满足以下关系：

$$W(\mathbf{Y}\leftarrow\mathbf{X})P(\mathbf{X})=W(\mathbf{X}\leftarrow\mathbf{Y})P(\mathbf{Y}) \tag{2.5}$$

(2.4)式的定态解可写为：$P(\mathbf{Y})=N\mathrm{Exp}[\phi(\mathbf{Y})]$ (2.6)

其中 N为积分常数，$\phi(\mathbf{Y})$定义为：

$$\phi(\mathbf{Y})=\phi(\mathbf{X}_0)+\sum_i \ln\left\{\frac{W(X_{i+1},X_i)}{W(X_i,X_{i+1})}\right\} \tag{2.7}$$

一般情况下，从主方程(2.4)求解 $P(\mathbf{Y};t)$ 是很困难的，但又要给出所解决问题的主方程，并由此导出一阶矩（均值）及二阶矩（方差、相关矩）所满足的方程——矩方程即可求解平均值、方差及相关矩。最常用的方法是母函数方法。

定义 对于$P(\mathbf{X};t)$，令$F(u)\equiv\langle u^X\rangle=\sum\limits_{\mathbf{X}\in D}P(\mathbf{X};t)u^X \quad (0<u\leqslant 1)$ (2.8)

为$P(\mathbf{X};t)$的母函数，D为定义域，$\mathbf{u}=(u_1, u_2, \cdots, u_n)$是向量。

母函数有如下性质：

[**性质 1**] 若有向量$\mathbf{r}=(r_1, r_2,\cdots,r_n)$，则

$$\nabla^r F=r!u^{-r}\langle C_X^r u^X\rangle,\quad \langle C_X^r u^X\rangle=\frac{u^r}{r!}\nabla^r F \tag{2.9～2.10}$$

[**性质 2**] 若有单位向量$\mathbf{1}=(1,1,\cdots,1)$，则$\nabla^r F\ (1;t)=\langle C_\xi^X\rangle\cdot r!$ (2.11)

其中ξ是物种X的种群数量。

现在我们用母函数方法研究一个生态学模型，其动态机制如下：

$$A+X\xrightarrow{k_1}2X,\quad X+Y\xrightarrow{k_2}2Y,\quad Y+B\xrightarrow{k_3}E+B \tag{2.12}$$

它所代表的方程称之为 Lotka-Volterra 方程(May, 1974)：

$$dX/dt=k_1AX-k_2XY,\quad dY/dt=k_2XY-k_3BY \tag{2.13}$$

式中 X代表使用A的草食动物，而Y代表以牺牲草食动物为代价而繁殖的肉食动物，k_1，k_2，k_3为转化系数。将(2.13)式改写成主方程形式：

$$\begin{aligned}\partial P(X,Y;t)/\partial t=&k_1A[(X-1)P(X-1,\ Y;t)-XP(X,Y;t)]\\&+k_2[(X+1)(Y-1)P(X+1,\ Y-1;t)-XP(X,Y;t)]\\&+k_3B[(Y+1)P(X,Y+1;t)-YP(X,Y;t)]\end{aligned} \tag{2.14}$$

(2.14)式的母函数方程为：

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t}F(u,v;t)=&k_1A(u-1)u\frac{\partial F(u,v;t)}{\partial u}\\&+k_2(v-u)v\frac{\partial^2}{\partial u\partial v}F(u,v;t)+k_3B(1-v)\frac{\partial}{\partial v}F(u,v;t)\end{aligned} \tag{2.15}$$

从(2.15)式知，要求出解析解还是很困难的，现在根据二阶矩的演变讨论过程的涨落性质。

令： $\psi(u,t)=\ln F(u;t)/N$ (2.16)

(2.15)式可写成矩方程：

$$NF\frac{\partial\psi}{\partial t}=k_1A(u-1)u\,NF\frac{\partial\psi}{\partial t}+k_2\,(v-u)vN^2F\left(\frac{\partial^2\psi}{\partial u\partial v}+\frac{1}{N}\frac{\partial^2\psi}{\partial v^2}\right)$$
$$+k_3B\,(1-v)NF\frac{\partial\psi}{\partial v} \tag{2.17}$$

方程(2.17)式的解显然比(2.15)或(5.14)简化了许多，其详细解见[6]，该解的特点是生态系统将围绕定态旋转，并且存在无穷多个围绕定态的周期轨道。

解主方程的另一种方法是近似法，即将主方程展开为 Taylor 级数并取至第二项，便可得到福克-普朗克方程，其详细法另文专论。

对于简单的生态系统，种数数N可作为序参数。但对于复杂的生态系统，因为作用因子很多，如何选出支配参量-慢变量，对于研究生态系统的演化是非常重要的。

三、宏观协同方法

一个生态系统的变量往往是很多的，甚至是无穷的．但惊奇的是，在新结构出现的临界点附近，起关键作用的变量往往只有几个，这一点具有重要意义。从数学上讲，它使我们有可能以最经济的方式来处理生态系统这一高维问题；从物理上讲，它告诉我们生态系统在本质上是简单的，复杂的结构本身又由少数几个序参量主宰，这可称之为生态系统进化的简单性原则。宏观层次的性质并不能完全从微观性质上得到，因为当从微观层次过渡到宏观层次时，生态系统一次又一次地出现新的特征。为了研究复杂的生态系统，我们要寻找合适的变量或相关量去描述生态系统的性质。无论哪一种宏观变量都会使信息受到巨大的压缩，此时我们关心的不再是单个微观数据，而必须对最终导致宏观数据的微观事件作猜想。为了达到这个目的，我们引进以下的信息概念。

设生态系统由一组状态变量$\mathbf{X}=(X_1(t),\ X_2(t),\cdots,\ X_n(t))$来描述，其动力学方程为

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt}=N(\mathbf{X},\ \alpha)+\mathbf{F}(t) \tag{3.1}$$

式中 $N(\mathbf{X},\alpha)$是决定论函数部分，$\mathbf{F}(t)$是涨落力，α为控制参数。该生态系统可以有许多类型的吸引子，如不动点，极限环、混沌吸引子等。当$\mathbf{F}(t)$变化时，系统可能从一个吸引子态跳到另一吸引子态。为了定义生态系统的信息，设有某“消息”和某吸引子，它们之间的联系是生态系统在收到该息消后被驱动于该吸引子。如果生态系统收到消息j后到达吸引子k上，则对该过程赋予矩阵元$M_{jk}=1$，否则取$M_{jk}=0$。考虑到生态系统的内部涨落，单个消息借助于涨落可能将系统驱到n个不同的吸引子态上，且$\sum\limits_k M_{jk}=1$

定义相对重要性为：

$$P_j=\sum_k L_{jk}P'_k=\sum_k\frac{M_{jk}}{\sum\limits_{j'}M_{j'k}+\varepsilon}P'_k \tag{3.2}$$

(3.2)式中P'_k为其他吸引子的相对重要性的数值，并满足

$$\sum_j P_j=\sum_k P'_k=1 \tag{3.3}$$

有了相对重要性的概念，我们可建立一种与热力学类似的方法，即用宏观的观测量来处理复杂的生态系统，这些宏观的观测量可以是种群数量、第一性生产力等。据此可以推测产

生生态系统宏观结构与行为的微观机理。

定义信息为： $S=-K_B\sum_i P_i \ln P_i$ (3.4)

其中 K_B为 Boltzmann 常数，P_i为相对重要性，满足(3.3)式的归一化条件。

设生态系统的态矢量$\mathbf{X}=(X_1, X_2, \cdots, X_n)$是可观测的宏观参量，进一步假定$X_i$的统计平均以及它们的四阶以下的各阶矩都是已知的，引入变量f作为约束

$$\left.\begin{aligned} f_i&=\langle X_i\rangle \\ f_{ij}&=\langle X_iX_j\rangle \\ f_{ijk}&=\langle X_iX_jX_k\rangle \\ f_{ijkl}&=\langle X_iX_jX_kX_l\rangle \end{aligned}\right\} \tag{3.5}$$

约束(3.5)式的作用将通过 Lagrange 乘子考虑，利用 Lagrange 乘子使生态系统的信息取最大值，我们可得信息：$S=\exp\{V(\lambda,X\}$ (3.6)

其中V由下式给出：

$$V(\lambda,X)=\lambda+\sum_i \lambda_i X_i+\sum_{ij}\lambda_{ij}X_iX_j$$

$$+\sum_{ijk}\lambda_{ijk}X_iX_jX_k+\sum_{ijkl}\lambda_{ijkl}X_iX_jX_kX_l \tag{3.7}$$

为了与非平衡相变相联系，令：

$$\frac{\partial V}{\partial X_i}=0 \qquad (i=1,2,\cdots,n) \tag{3.8}$$

设X^0为合适的极值位置，改变控制参数跟踪X^0，令

$$X=X^0+\varepsilon \tag{3.9}$$

势能$V(X^0+\varepsilon)$在ε处有最高的对称性，将V以新的变量重写为：

$$V(\lambda,X)=\tilde{V}(\tilde{\lambda},\varepsilon)$$

$$=\tilde{\lambda}+\sum_i\tilde{\lambda}_i\varepsilon_i+\sum_{ij}\tilde{\lambda}_{ij}\varepsilon_i\varepsilon_j+\sum_{ijk}\tilde{\lambda}_{ijk}\varepsilon_i\varepsilon_j\varepsilon_k$$

$$+\sum_{ijkl}\tilde{\lambda}_{ijkl}\varepsilon_i\varepsilon_j\varepsilon_k\varepsilon_l \tag{3.10}$$

式中$\tilde{\lambda}_{ij}$由下式给出：

$$\tilde{\lambda}_{ij}=\frac{1}{2}\left.\frac{\partial^2 V}{\partial X_i\partial X_j}\right|_{X^0} \tag{3.11}$$

诸约束条件统一改写为：

$$\tilde{f}_{ij}=\left\langle\frac{\partial\tilde{V}(\tilde{\lambda},\varepsilon)}{\partial\tilde{\lambda}_{ij}}\right\rangle \tag{3.12}$$

因为上式对于指标ij是对称的，因此有：$\tilde{\lambda}_{ij}=\lambda_{ji}$ (3.13)

因而矩阵$[\tilde{\lambda}_{ij}]$可通过实本征值$\hat{\lambda}$对角比，即有

$$\varepsilon_i=\sum_k a_{ik}\xi_k \tag{3.14}$$

式中 $[a_{ik}]$为变换系数矩阵，ξ_k是经过对角化后生态系统处于ξ有最大的对称性。这时，势函数可表示为：

$$\tilde{V}(\tilde{\lambda},\varepsilon)=\hat{V}(\hat{\lambda},\xi)$$

$$=\hat{\lambda}+\sum_{k}\tilde{\lambda}_{k}\xi_{k}^{2}+\sum_{k\lambda\mu}\hat{\lambda}_{k\lambda\mu}\xi_{k}\xi_{\lambda}\xi_{\mu}++\sum_{k\lambda\mu\tau}\tilde{\lambda}_{k\lambda\mu\tau}\xi_{k}\xi_{\lambda}\xi_{\mu}\xi_{\tau} \tag{3.15}$$

在$\xi=0$附近，可以区分出正、负$\tilde{\lambda}$. 事实上，$\tilde{\lambda}\geqslant 0$所对应的$\xi_u$称为生态系统的序参量，利用序参量四阶以下的矩方程，就可以详细研究涨落对生态系统稳定性的影响.

四、展　望

本文只是协同方法在非线性生态系统分析中应用的唯象理论，还有大量的工作有待于进一步开展. 但是，有了微观方法与宏观方法的结合，使我们坚定了这样的信心：尽管非线性生态系统的作用机制很难把握，但我们可以利用生态系统输出(可以测量到)的宏观数据，找出微观对宏观结果的作用机制，使生态系统的建模及预测建立在严格的科学理论基础之上.

参 考 文 献

[1] 昝廷全，非线性生态系统的复杂动力学行为研究(Ⅰ)，应用数学和力学，9，10 (1988)，925—931.

[2] 昝廷全，非线性生态系统的复杂动力学行为研究(Ⅱ)，应用数学和力学，10，2 (1989)，161—166.

[3] 王天思，系统群初探，哲学研究，9 (1988)，24—29.

[4] 沈小峰、郭治安，《普里高津与耗散结构理论》，陕西科技出版社 (1986).

[5] 郭治安、沈小峰，评哈肯的《信息与自组织》——一种研究复杂的宏观方法，大自然探索，1 (1988)，143—144.

[6] 黄润荣、任光跃，《耗散结构与协同学》，贵州人民出版社 (1988).

[7] Haken, H., *Advanced Synergetics*, Springer-Verlag (1983).

Study on the Complicated Dynamical Behaviors of Nonlinear Ecosystems (Ⅲ)

Zan Ting-quan　　Liu Zong-chao

(*Lanzhou University, Lanzhou*)

Abstract

This paper is a continuous study of references[1-2]. At first, we introduce the concept of assembles of ecosystems, and then we discuss macro-and micro-synergetical methods for ecology study. combining the two methods, by use of the macroscopic data (observable) outputted from the ecosystems, we can construct GGLE equations, master their information changes between, before and after the generalized phase changes (e. g. community successions) and find out the action mechanisms of microscopic factors on macroscopic results. This may be a new approach for the study of action mechanisms of complex ecosystems.

Key words ecosystems, nonlinearity, assemble, attractor, information, synergetics