

非线性生态系统的复杂动力学 行为研究(I)*

答廷全

(兰州大学, 1988年2月12日收到)

摘 要

本文从拟系统讨论非线性生态系统的复杂动力学行为及其内在机制。本文简要论述了生态学研究日益重要的意义, 述评了生态理论落后于社会实践的状况和原因, 指出了现代生态学研究应遵从的程序; 比较详细地论述了生态系统的四个基本特征: 层次性、开放性、非线性与远离平衡; 最后系统地论述了非线性生态系统的平衡与非平衡、稳定与不稳定以及动态行为的外在随机性和动力随机性, 指出在非线性生态系统的确定性行为和随机行为之间存在由此及彼的桥梁, 由此将导致生态预测新模式。

一、引 言

随着全球性的人口、粮食、资源、能源和环境问题(称为五大危机)的日益尖锐突出, 世界上很多国家的研究机构纷纷从不同的角度对这些问题进行研究和预测, 试图寻求解决问题的途径和办法。尽管到目前为止还没有解决上述危机的理想方案, 但有一点是十分清楚的: 我们必须寻求和探索新的资源, 更好地了解人类赖以生存的环境, 建立一种人与自然较少破坏性的共存关系。现代生态学恰恰以人与自然之间的关系作为主要研究内容。因此, 我们有理由认为生态学在解决上述危机和协调人与自然关系的过程中必将发挥日益重要的作用。

尽管现在的生态理论已经能够解释很多复杂的生态现象, 有效地处理相当复杂的生态问题, 成功地设计了许多优化高效的生态工程, 但对一些常见的生态问题却常常显得无能为力, 生态理论落后于社会实践的状况仍然相当严重。例如, 人们还不能有效地控制自然生态过程, 特别是如何调控才能使一个生态系统的生态、经济和社会效益同时达到最优化等。对于诸如此类的问题, 生态理论目前还不能给出令人满意的回答。总之, 生态理论还远远不能满足社会实践的需要。

生态理论落后于社会实践的一个重要原因就是传统的生态研究要么偏重于对生态现象的描述记载和定性解释(这相当于生态学发展的最初阶段); 要么强调以假定存在平衡为前提

* 吴学谋推荐。

本研究得到中国科学院青年奖励基金和兰州大学青年科研基金资助。

的数学模拟(这相当于生态学发展的第二阶段),我们把这一时期的生态学称为“平衡生态学”,这是因为这一时期所建立的数学模型及其变型都存在数学平衡点。例如, Lotka-Volterra 模型:

$$\frac{dX}{dt} = r_x \left(1 - \frac{X}{K_x}\right) X - C_{xy} XY$$

$$\frac{dY}{dt} = r_y \left(1 - \frac{Y}{K_y}\right) Y - C_{yx} XY$$

这里 X, Y 为两个竞争种群, r_x 和 r_y 分别为种群 X 和 Y 的内禀增长率, K_x 和 K_y 分别为种群 X 和 Y 的环境容量, C_{xy} 和 C_{yx} 分别为种群 X 和 Y 的竞争系数。平衡生态学的实际困难在于它们不能外推应用于小的空间区域。例如, Logistic 方程

$$\frac{dN}{dt} = r(1 - N/K)N$$

该方程存在一个平衡点。令

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

求得平衡点

$$N^* = K$$

根据线性稳定性分析知道, 这个平衡点是稳定的。但是, Logistic 方程不能描述生态系统的非确定性动力学行为。

在过去的十几年里提出了大量的数学模型, 它们每一个在一定范围内都能说明一些生态学问题。令人遗憾的是, 虽然很多生态学家作了大量艰苦的工作, 但对于生态过程的变化机制和动态行为没有予以足够的重视。根据全球生态学的观点, 前述全球性的五大危机就是人类生存所依赖的诸生态因素的失调和失控。这些问题的解决一定要依靠对生态系统的动态行为及其内在机制的研究。生态理论落后于社会实践的另一个重要原因可能是研究方法的落后, 这里不作详述。

为了建立适合现代社会实践需要的生态学体系, 要求生态学必须从定性转向定量、从静态形式描述走向动态机制研究和从现场观测走向实验室模拟研究等。为此, 笔者曾提出生态学研究的如下研究程序^[1]:

生态学问题 → 生态过程的物理本质 → 数学模型

在生产实践和科学研究中提出生态学问题, 通过对生态过程的物理本质的分析研究, 揭示生态过程和现象所遵从的规律。过程是状态连续更替的链条。要提炼生态学问题的数学模型, 第一步也是关键的一步, 就是对生态系统状态的描述问题。找到了描述生态系统的状态参量, 再把生态问题所遵从的规律用状态参量的形式表达出来, 经过整理就得到了生态学问题的数学模型, 模型的合理与否可根据生态学问题再进行修正。本文从将遵从生态学研究的这一基本规则, 下面从生态系统的基本特征开始我们的讨论。

二、生态系统的基本特征

生态系统的概念是现代生态学的中心概念之一, 最初由英国生态学家坦斯黎 (Tansley,

1936) 提出,几乎与坦斯黎同时,苏联学者苏卡切夫(Suckuqiff, 1937) 提出了生物地理群落的概念。二者都认为生物和非生物环境是相互作用、彼此依赖的统一体。1965年在丹麦哥本哈根会议上决定生态系统和生物地理群落是同义语。由此看来,生态系统思想的产生具有一定的历史必然性。生态系统概念的产生使生态学产生了划时代意义的进展,以生态系统为中心,形成了现代生态学研究的特点。

生态系统是一个具有耗散结构和远离平衡的非线性开放系统,它具有一系列分级层次的开放有序子系统。生态系统的基本特征主要包括以下四个方面^[2]:首先,生态系统具有层次性。生态系统的层次结构是生态学中的重要概念之一。在生态系统中根据个体以上生物系统组织水平的不同,可以把它划分为个体、种群、群落和生态系统四个层次。它们分别对应于个体生态学、种群生态学、群落生态学和系统生态学。生物圈可以看作是地表各种水域生态系统和陆地生态系统的最大一级组合。

辩证唯物主义观点认为,不同层次的物质具有不同的运动形态、性质和规律等^[3~4]。个体生态学主要研究生物个体对它赖以生存的环境的适应过程。具体来说,就是探求生物个体对各种生态因素的适应极限以及它的生长、发育、繁殖、生理活动和代谢过程的生物化学反应的动力学行为。因此,个体生态学的研究主要与生理学、形态学和生物化学等学科紧密相联。种群生态学相对于个体生态学而言处于高一级的层次上,在种群水平上出现了在个体水平上所没有的新特征,它有了种群的整体变化,其特征量是其动态的密度、性比、年龄结构和生态型分化等。对这些问题的研究就构成了种群生态学的主要内容。群落是以种群为其子系统而构成的,它的主要特征量为丰度、多度、层次空间结构、种间竞争、共生、寄生、他感以及它的总体动态(演替)行为等。关于这些问题的研究就构成了群落生态学的主要研究内容。生态系统是生物群落和环境构成的一个基本功能单位,它是自然系统中结构与功能和谐统一的典范,具有前三个层次所没有的新质,是一个独立的层次,以生态系统为对象就形成了系统生态学的新研究。

不同的层次具有不同的运动形态,也就是说,生态系统的各个层次都有自己独特的特征。一般说来,高层次的生态系统是以低层次的生态系统为其载体的,低层次是高层次的子系统,因而高层次的生态系统制约和支配着低层次生态系统的状态和行为。另外,各个层次的生态系统又有其相对独立性,都有其相应的学科领域(见前文)。因此,从研究程序上讲,没有哪一个层次比另一些层次更为优越。各个层次可以同时研究,也可以单独研究。

生态系统的第二个基本特征是其开放性。所谓生态系统的开放性是指它与环境之间存在物质、能量和信息的交换。生态系统不能脱离环境而存在。从热力学观点来看,生物靠消耗负熵才能维持,它只有不断地与环境交换物质、能量和信息才能维持其高度有序性。生态系统通过其生产者绿色植物固定太阳能,经过消费者复杂的食物链和分解者渠道流通转化,最后将“废物”又输出到环境中去。因此,我们说,生态系统、乃至生物圈都是开放系统,并且至少是从属于太阳能流的开放系统。

开放的生态系统不断地与环境进行物质、能量和信息的交换。环境的物质和能量从系统外部输入,通过食物链所形成的营养结构,在系统内部定向而有规律地传输、转化和积累,其余部分从系统表面输出。这个过程连续进行,使得生态系统处于低熵状态,并使之结构越来越复杂,越来越有序。我们可以用熵来测度生态系统的有序度。熵值越高,系统越无序,反之系统越有序。生态系统的熵变(ds)可写为:

$$ds = d_i s + d_e s, \quad d_i s \geq 0$$

这里 $d_i s$ 为生态系统内部的熵产生,当内部不可逆过程为零时 $d_i s=0$,否则 $d_i s>0$, $d_e s$ 为系统与环境之间的熵流,它的值可正可负也可以为零.因此, ds 值的大小取决于 $d_i s$ 和 $d_e s$ 的算术值的相对大小.当 $ds>0$ 时,生态系统的无序度增大,趋于解体;当 $ds=0$ 时,生态系统处于热力学意义上的定态;当 $ds<0$ 时,生态系统向着有序度增大的方向进化.

生态系统的第三个基本特征是非线性.通常根据生态系统内部相互作用的性质把它分为两部分:线性生态系统和非线性生态系统.所谓线性生态系统,就是说其内部各个因素共同作用的结果等于每个因素单独作用时效果的机械叠加.用数学语言来说就是满足叠加原理.设 X_1, X_2, \dots, X_n 为 n 个不同的作用因素,算子 L 代表每个因素的作用.如果满足

$$L(C_1 X_1 + C_2 X_2 + \dots + C_n X_n) = \sum_{i=1}^n L(C_i X_i) = \sum_{i=1}^n C_i L(X_i)$$

其中 C_1, C_2, \dots, C_n 为常数,则我们称该生态系统是线性的.否则为非线性生态系统.

之所以把生态系统分为线性和非线性的两类,是因为它们之间存在着很大的差别.对线性生态系统,它的每一个特定的相互作用因素组合都对应一个且仅对应一个效果或称为可能状态.因为两点可以确定一条直线,我们可以通过确定系统的两个状态在状态空间中画出一条直线.据此,人们既可以追溯生态系统的过去,也可以预测其将来变化,这样就可以完整地描述其动态行为.因此,我们讲这类生态系统从本质上讲是十足简单的.本文主要讨论非线性生态系统.

现实中的生态系统基本上都是非线性的,例如, Lotka-Volterra方程^[5]

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - N_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j}{K_i} \right) \quad (i=1, 2, \dots, n)$$

其中 n 为种群数, N_i 为第 i 种群密度, r_i 为第 i 种群内禀增长率, α_{ij} 为第 j 种群对第 i 种群的竞争系数, t 为时间,以及考虑扩散作用的捕食者-猎物模型^[6]:

$$\frac{\partial X}{\partial t} = X \left(1 - dX - \frac{\beta Y}{X+1} \right) + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial z^2}$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = \alpha Y \left(1 - \frac{Y}{X} \right) + D_Y \frac{\partial^2 Y}{\partial z^2}$$

与

$$\frac{\partial X}{\partial t} = \alpha_1 X \left(1 - \frac{X}{c} \right) - \beta_1 Y (1 - \exp[-X]) + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial z^2}$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = Y [1 - \alpha_2 + \beta_2 (1 - \exp[-X])] + D_Y \frac{\partial^2 Y}{\partial z^2}$$

等等,其中 X 和 Y 为捕食者和猎物种群, D_x 和 D_Y 为种群扩散系数, $c, d, \alpha, \beta, \alpha_1, \alpha_2, \beta_1$ 和 β_2 都是正实数.

因此,非线性是生态系统固有的动态属性.生态系统的变化大都属于非线性过程,其中小的输入可能产生大的结果(初值敏感性),它强调的是非平衡、不稳定和多样化等.实际上,正是由生态系统的非线性,才产生了错综复杂的生态过程和现象.现在人们越来越认识到非平衡、不稳定和多样化等才是生态系统的主要特征,非线性过程才是生态过程的基本和主导过程.然而,总的来说人们现在还不能有效地对付非线性问题的挑战.这部分地是因为

现实中的生态系统并不象传统生态理论描述得那样简单,而是一个以非线性方式运动变化和发展的五彩缤纷的世界。

生态系统的第四个基本特征是远离平衡.关于这个问题在下节的讨论中有系统的论述。

三、非线性生态系统的动态机制:外在随机性和动力随机性

讨论了生态系统的基本特征之后,我们现在讨论非线性生态系统的动态机制,主要从外在随机性和动力随机性两个方面论述。

关于生态系统动态行为研究的重要性是众所周知的.笔者1986年申请的“我国黄土高原岛屿状林区森林生态系统的演替研究”课题获中国科学院青年奖励基金资助,笔者从事的“生态系统演替的耗散结构模型研究及其在西北开发中的应用”课题获兰州大学青年科研基金资助,这两个课题的共同目标在于揭示生态系统演替的动力行为、过程机制和系统自组织的原理和规律,认识黄土高原半干旱地区各类林区森林生态系统的演替过程、稳定性和趋势行为等.具体研究内容包括生态系统的时空格局(拓扑结构)、演替阶段及其稳定性的定量判别指标、演替的热力学必要条件及其预测模型,和关于西北黄土高原半干旱地区岛屿状林区森林生态系统的恢复和开发对策的建议.其中的一个关键问题就是关于生态系统动态行为的内在机制研究。

在建立生态系统的数学模型和研究其动力学演化的机制时,历来有两种不同的方式:即随机的和确定的.由于生态系统过程和现象的复杂多样,以前,大多数生态学家在思想上往往倾向于对真实生态系统进行随机性的描述和统计性的分析.他们之所以采用确定性模型,是因为随机模型的数学处理过于复杂,而将确定性模型视为随机模型的极端情况.建立生态系统的随机模型通常有三种方式:第一,是在确定性平衡模型中加上“白噪声”;第二,是在确定性平衡模型中加上离散干扰项;第三,是把确定性平衡模型中的参数换成随机变量.Hanson和Tuckwell (1978)利用上述方法,在Logistic方程的基础上加上一个随机项而提出了一个随机模型:

$$\frac{dN}{dt} = rN(1-N/K) - s d\pi(\lambda, t)$$

这里 $d\pi(\lambda, t)$ 表示Poisson过程的无限小增量, λ 为Poisson参数, s 是干扰的振幅.Lewontin和Cohen(1969)从确定性离散模型:

$$N_{t+1} = r(N_t)N_t$$

出发,假定内禀增长率 r 完全由随机环境而不是种群大小决定,由此得到了随机性数学模型.另外,典型的随机模型还有Leslie矩阵模型等.总之,在生态系统的随机模型研究方面生态学家们已做大量的工作(Sousa 1979, Lawton和Strong 1981, Sale和Douglas 1984, 等等).

尽管生态系统的环境随机性(或称为外在随机性)是客观存在的,随机性生态数学模型的确可以解释一些生态问题,但我们认为左右生态系统过程和现象的根本和主导过程存在于系统的内部.生态系统的动态行为一方面受制于环境的非平衡约束,另一方面更主要地取决于系统的内在调节机制.生态系统的内部相互作用十分复杂,为研究问题的方便起见,我们把它们大致分为两大类:合作机制和抗衡机制.前者是扩张性的,后者是抑制性的.二者相互联系、相互制约,由此决定着生态系统的动态特性.当合作与抗衡作用大致相等时,生态

系统就处于动态平衡状态之中。实际上,生态系统的平衡是暂时的、相对的,不平衡是绝对的。正是由于非线性生态系统的平衡,才产生了丰富多采的生态图景。

在稳定的相互作用的生态系统中,生物相互作用占主导地位,环境的随机干扰较小,系统在某一平衡态附近摆动。干扰所引起的偏离将被系统固有的生物相互作用(反馈)所抗衡,使系统很快又回到原来的平衡态;在非稳定相互作用的生态系统中存在正反馈,这种内在的正反馈机制驱使生态系统远离平衡,其内部的相互作用太强以致生态系统不能稳定地生存下去。我们称这种情况为生物反馈不稳定;在内部相互作用较弱的生态系统中,随机作用(包括内部涨落和环境随机性)将使系统偏离稳定平衡状态,干扰的作用大于系统的内部相互作用。这时,生态系统的动态行为将由随机作用支配。

生态系统的随机性包括环境随机性和动力随机性(dynamical Stochasticity)或内在随机性。关于生态系统的环境随机性以前研究得较多,这里不再赘述。生态系统内在随机性的一个典型原因是因为生态系统既包括生物成分,又包括非生物成分,涉及范围广,影响因素多;这样自然就产生涨落等随机现象。May(1974)发现^[7],在一定的种群生态系统中存在复杂的动力学行为,包括分岔和混沌(Chaos)。而且,上述这些复杂动力学行为都是由确定性方程所得出的结果。接着,May(1976)又发表了一篇论文^[8],系统地论述了如下单种群数学模型

$$N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - N_t/K)]$$

和

$$N_{t+1} = N_t [1 + r(1 - N_t/K)]$$

以及两个种群的竞争差分模型:

$$N_1(t+1) = N_1(t) \exp\{r_1[K_1 - a_{11}N_1(t) - a_{12}N_2(t)]/K_1\}$$

$$N_2(t+1) = N_2(t) \exp\{r_2[K_2 - a_{21}N_1(t) - a_{22}N_2(t)]/K_2\}$$

其中 r_i (r)和 K_i (K)分别为内禀增长率和环境容量, a_{ij} 为竞争系数。结果发现,就是这些简单的确定性模型在一定条件下,可以出现稳定平衡点、稳定极限环和混沌行为。

生态系统的混沌行为是系统在远离平衡的条件下,经过多次分岔所达到的一种状态,因而是一种由高度非线性方程描述的运动。已有的研究表明,一维以上的迭代方程、二维以上的非自治方程和三维以上的自治方程都可以呈现混沌运动。混沌运动包含有随机的含义,但又不同于一般的随机运动。它由确定性方程描述,因而是完全确定的运动。由于这种运动的相轨道是高度不稳定的,长时间的观察将显示一种混沌性,对相空间一定区域的平均将显示典型的随机性。必须指出,生态系统的内在随机性(混沌)完全不同于在确定性方程中引入环境随机性,如白噪声和随机参数等之后所产生的随机行为,后者由于环境随机性的引入使得方程不再是确定性方程而是随机性方程。

通过前面的论述不难看出,以前把生态系统的确定性描述和随机性描述截然分开的做法是不妥当的。非线性生态系统可以演化为一种既表现出确定性行为又具有对初始条件敏感的不可预测的自然趋势。这种随机性既不是确定性的例外,也不是环境随机影响的产物,而是非线性生态系统内在随机性或动力随机性的表现。也就是说,对于非线性生态系统在确定性和随机性之间没有不可逾越的鸿沟,而是存在着由此及彼的桥梁。在生态系统的演化过程中,内在随机性和外在随机性同时起作用,以致人们很难对它们二者的作用作出实质性的区分,由此迫使人们不得不重新考察关于生态预测的传统方式和探索新的预测模型。

参 考 文 献

- [1] 曾廷全, 生态系统的内环境熵论与西北开发, 西北开发探索文集(第二集), 四川科技出版社(1987), 36—38.
- [2] 曾廷全、赵松岭, 生态系统的热力学理论, 首届全国熵与交叉科学学术会议论文集, 气象出版社(待出版).
- [3] 曾廷全, 系统方法在冻土研究中的应用, 自然杂志, 11 (1985), 825—829.
- [4] 曾廷全, 冻结壁系统热力学熵模型(I), 应用数学和力学, 8, 8 (1987), 743—749.
- [5] May, M., *Theoretical Ecology*, Blackwell Scientific Publishers (1981), 167—191.
- [6] Bhargava, S. C., Karmeshu and T. E. Unny, Role of diffusion in some growth models, *Ecological Modelling*, 24 (1984), 1—8.
- [7] May, M., Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos, *Science*, 186 (1974), 645—647.
- [8] May, M., Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature*, 261 (1976), 459—467.

Study on the Complicated Dynamical Behaviors of Nonlinear Ecosystem (I)

Zan Tin-quan

(Lanzhou University, Lanzhou)

Abstract

This series of papers is prepared to develop systematically the complicated dynamical behaviors of nonlinear ecosystem and its internal mechanism. In this paper, we state briefly the increasing importance of ecology, describe and comment on the situations and reasons why ecology theory is behind practice. Then, we point out a procedure which modern ecology research should obey, and discuss the four basic characteristics of ecosystem in detail: level, opening, nonlinear and far-from-equilibrium. At last, we discuss systematically equilibrium and nonequilibrium, stable and unstable, environmental stochasticity and dynamical stochasticity, and conclude that there exists a bridge between deterministic behaviors and stochastic behaviors, which will result in a new model for ecological prediction.