

自然种群中混沌的检测及其在种群动态研究中的意义

张 真^{1,2}, 李典谟^{1*}, 张培义², 王鸿斌², 孔祥波²

(1. 中国科学院 动物研究所, 北京 100080; 2. 中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要:混沌现象广泛地存在于自然界, 20 世纪 70 年代以来, 通过大量的生物模型模拟说明混沌也存在于生物系统中。几十年来生态学家一直在努力寻找混沌在自然生态系统存在的证据, 但所获不多, 这是源于自然的现实还是由于检测方法的不当和数据的局限? 一直困扰着生态学家, 自然界中对混沌的检测成为一个要点, 也是一个难点。在概述混沌概念和性质的基础上, 着重介绍目前在自然生态系统检测混沌的方法, 对各种方法的应用条件和范围进行了概述。这些方法包括功率谱法、时间序列的自相关函数分析、模型参数估计、庞加莱截面法、全局和局域李雅普诺夫特征指数的估计、吸引子关联维的确定、非线性预测。大量研究结果显示, 虽然在自然界检测到的混沌的例子还不多, 但其存在却是不容怀疑的。问题是什么样的系统在什么样的条件下会出现混沌? 研究表明食物链的结构、种群的迁入和迁出、环境噪音都会对种群的复杂性动态特征产生影响。混沌动态可能对产生系统的多样性和适应性有利, 它比随机系统对外界干扰的抵抗能力更强。自然界的变化和系统的维持是持续性和混沌相互矛盾统一的结果。害虫种群复杂性动态的研究为害虫的管理提供了更多的理论依据。混沌控制的理论和方法有可能为害虫管理提供新的思路和途径。在孤立的种群中, 混沌会增加种群的灭绝概率, 而在集合种群中, 混沌动态降低了各局域种群的同步性和同时灭绝的倾向, 所以混沌虽然能增加局域种群灭绝的概率, 但却能减少整个集合种群灭绝的概率。系统结构及其时空动态与混沌及种群灭绝之间的关系, 是保护生物学及生物多样性保护研究的一个重要方面。今后的研究应更多地从种群、群落、生态系统及景观不同层次上的时空动态入手, 利用 3S 等信息技术和空间动态分析方法, 研究复杂性动态产生的条件及其在系统调控中的作用机制。

关键词:混沌; 非线性动力学; 种群; 复杂性动态

Detection of chaos in natural population and its significance in the study of population dynamics

ZHANG Zhen^{1,2}, LI Dian-Mo^{1,*}, ZHANG Pei-Yi², WANG Hong-Bin², KONG Xiang-Bo²

(1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing, 100080, China; 2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(10): 1951~1962.

基金项目:中国科学院创新方向课题资助项目(KSCX2-SW-103; KSCX2-1-02); 国家自然科学基金资助项目(30271091)

收稿日期:2002-10-11; **修订日期:**2003-05-10

作者简介:张 真(1961~), 女, 博士生, 副研究员, 主要从事昆虫生态学和害虫管理研究。E-mail: zhangzhen@prot. forestry. ac. cn

* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: lidm@panda. ioz. ac. cn

Foundation item: Chinese Academy of Sciences Programs (No. KSCX2-1-02; KSCX2-SW-103) and National Natural Science Foundation of China (No. 30271091)

Received date: 2002-10-11; **Accepted date:** 2003-05-10

Biography: ZHANG Zhen, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly study on ecological entomology and pest management, E-mail: zhangzhen@prot. forestry. ac. cn

Abstract: Chaos widely exist in nature and shows also exist in biological system by the iterations of biological models since 70's of 20th century. For decades ecologists have been searching for evidences of existence of chaos in natural populations but got limited catches. This puzzled them. Is it the reality in nature or because of the bad data and method? The detection of chaos in natural population is a significant and difficult issue. Based on the introduction of concept and theory of chaos, the methods of detecting chaos in natural population are summarized in this paper. These include analysis of power spectrum, time series autocorrelation function (ACF), estimate of model parameter, Poincaré section, estimation of global and local Lyapunov exponents, measure of the dimension of the attractor and nonlinear forecasting. Advantages, disadvantages and data requirements of each method are discussed. Though there are limited examples of chaos in natural population, its existence is undoubted. The more important questions are in what kind of system and in what condition the chaos comes up. From this point of view the estimation of local Lyapunov exponent is recommended which can be used to analyze this kind of questions. It has been proved that structure of food chain, immigration and emigration, environment noise can influence the pattern of complex population dynamics. Chaotic dynamics may contribute to generation of diversity and hence adaptability. Chaotic systems are also more robust than stochastic ones for externally imposed perturbation. The sustainability and chaos are combined together in nature so as to maintain the system and made it ongoing. The study of chaos and complex dynamics can provide guidance for the rational pest management. The theory and method of chaos control will lead to new pest control tactics and methods. In isolated populations chaos will increase the probability of extinction while in a meta-population situation the decorrelating effect of chaotic oscillations would reduce the degree of synchrony among local populations and thus the likelihood that all are simultaneously extinguished. The relationship between spatial structure and population extinction is an important aspect in conservation biology. More effort should be made in the study of complex and chaotic dynamics from population, community and ecosystem levels by means of remote sensing and GIS so as to understand more about how the chaos exist in nature and what is the role of it.

Key words: chaos; nonlinear dynamics; population; complex dynamics

文章编号:1000-0933(2003)10-1951-12 中图分类号:Q14,Q968.1 文献标识码:A

科学的混沌的研究始于 19 世纪对天体力学的研究,庞加来(J. H. Poincaré)在研究三体问题时发现太阳、月亮和地球三者的相对运动与单体问题二体问题不同,它是无法求出精确解的。于是 1903 年庞加来在他的“科学与方法”一书中提出庞加来猜想。指出三体问题中,在一定的范围内,其解是随机的,实际上这是一种保守系统中的混沌。另一个里程碑是 1963 年洛伦兹(Lorenz)发表的论文“确定性非周期流”,在耗散系统中首先发现了混沌,他对洛伦兹方程的研究,是由确定的方程导出混沌解的第一个事例^[1]。他随后又完成了一系列重大发现:揭示混沌运动对初值的敏感性,发现了洛伦兹吸引子,并首创了用数值计算方法研究混沌。随之的 20 世纪 70 年代混沌理论在许多学科中都取得了大量的研究成果。1975 年美籍华人李天岩和美国数学家 J. Yorke 发表的著名论文“周期 3 意味着混沌(Period three implies chaos)”,深刻揭示了从有序到混沌的演化过程。文章中“混沌”一词便在现代意义下正式出现在科学语汇中^[2]。1976 年 R. May 在“自然”杂志发表的“具有复杂动力学过程的简单数学模型”等论文^[3-5],通过对著名的逻辑斯谛(Logistic)方程的研究,演示出种群系统随着参数 μ 的增大,由稳定到周期分叉,到混沌一系列复杂行为的演化过程,该研究揭示了生命系统中混沌存在的可能性。从此以后,混沌思想迅速扩展到生命系统及生态系统各领域的研究中。从单种种群、寄主与寄生物系统、猎物与捕食者系统,到食物链及复杂生态系统;从微生物、昆虫到哺乳动物的种群演化,生态学家正积极寻找并验证混沌存在的证据。另一方面,混沌对生命系统演化、系统动态的作用和意义,对生态系统功能的影响等科学问题都在不断地深入研究之中。

目前混沌的思想和方法广泛地渗入到数学、物理学、化学、计算机科学、气象学、工程学、医学、经济学、社会学等科学和社会的各个领域,给这些学科的传统思想形成了巨大冲击,改变了人们对世界的认识,正如刘世达在“混沌:对科学和社会的冲击”一书的序言中指出的那样:“过去我们只知道,确定的系统只有确定的结果,现在我们更知道,确定的系统也可以有不确定的结果,这是非线性动力系统的内在随机性;过去我们只知道,离散的动力系统(映射)的迭代可以收敛到不动点,现在我们更知道,它还会收敛到混沌吸引子,若用过去的观点看,这似乎应该叫不收敛;……总之,混沌的提出使我们对过去认识不到的问题有了新的认识,混沌由于其对问题的认识的概念有所突破,有所深化,它成为 21 世纪的科学前沿已成定局”^[6,7]。

所以对混沌的研究也将是新世纪生态学研究的的前沿。但是虽然很多种群数学模型都能演示出混沌,但至今为止,在自然界直接检测出混沌的例子还很有限,所以对自然种群中是否存在混沌还一直存在争议,这是无论混沌的研究者还是生态学家都十分关心的问题,更重要的是混沌在种群生态学中有什么意义?作者曾对马尾松毛虫种群的复杂性动态及混沌的存在进行过研究,该文将就这些问题根据研究过程的一些体会和有关的文献作一综述,以促进该领域的研究。

1 混沌的定义及数学模型

1.1 混沌的定义

通常所指的混沌是指不清楚、缺乏次序的状态,科学的混沌概念与日常的混沌概念有所不同。最简单而且普遍接受的定义是混沌系统具有对初值敏感的依赖性。它是一种貌似无规则的运动,指在确定性非线性系统中,不需要附加任何随机因素亦可出现类似随机的行为(内在随机性)。在混沌之父洛伦兹所作的“混沌的本质(The Essence of Chaos)”一书中还把混沌分为完全混沌(full chaos)和有限混沌(limited chaos),前者是指一个动力系统中大多数轨迹显示敏感依赖性;后者是指一个系统中某些特殊的轨迹是非周期的,但大多数轨迹是周期的或准周期的。洛伦兹曾用“蝴蝶效应”来形象而生动地描述混沌:一个月前亚马逊河流丛林中一只蝴蝶扇动一下翅膀,一个月后引起纽约的一场暴风雨^[8]。用一句中国的成语来说就是“失之毫厘,差之千里”。

混沌理论(chaos theory)是关于复杂非线性动力系统规律的研究。一种对混沌理论的误解认为混沌理论是关于无序(disorder)的理论,实际上混沌理论研究的是无序中的有序(order)。虽然混沌理论认为小的变化能引起大的波动,但尽管不可能预测系统的确切状态,而完全可能,甚至更容易模拟系统的总体行为。所以混沌理论研究的重点不是系统的无序和由此而产生的不可预测性,而是系统中的有序,相似系统的总体行为^[9]。

1.2 生物系统中的混沌数学模型

混沌系统模型是研究混沌系统及其规律的最基本的方法。生物学中最著名的混沌系统模型是逻辑斯谛(logistic)模型: $X_{n+1} = \mu X_n(1 - X_n)$ 。May 最早在这个模型中发现了混沌^[3]。设 $0 < X < 1$, $0 < \mu < 4$,随着 μ 增大,非线性增强,显示出不同的长期动态行为(图 1): $\mu < 3$ 时为稳定平衡,在 $\mu = 3$ 时产生了新的轨迹,双周期分叉,然后不断进行分叉,对所有的 n ,为 2^n 次分叉。随着 n 的增加,每次分叉所增加的 μ 的值减小,在 μ 增加到临界值 3.57 时,分叉积累在一起,超过这一点,就产生了混沌行为,在混沌区中间又出现很多参数“窗”,在

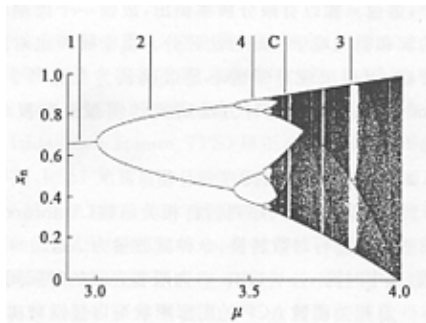


图 1 逻辑斯谛图的分叉图解

Fig. 1 Bifurcation diagram for the logistic map

对每一个 μ 值,迭代 1000 次,将最后 400 个点垂直地画于图上,图中标出几个不同行为的参数区域:(1)稳定平衡(2)稳定周期 2 轨迹,(3)混沌区域中周期窗,可见周期 3 轨迹(4)周期 4,(C)混沌 For each μ value, the map was iterated one thousand times, and the final four hundred iterations are plotted vertically. A few parameter regions where various behaviours occur are labeled: stable equilibrium(1), stable period two orbit(2), period four(4), chaos(C) and a periodic window within the chaotic region where period three orbits can be seen (3) (Lloyd, A L and Lloyd, D 1995)

这些窗中出现稳定的周期行为^[10]。在这之前,生态学家仅仅把种群的大幅度波动归于无法解释的气候、疾病流行和其它的所谓环境噪音。人们认为如果没有噪音,系统自然地将在平衡水平徘徊。这个模型告诉我们仅仅由于像增长率这样简单的内在因子,就足以产生很多自然的复杂信号,种群的波动也有可能仅由系统内部原因引起^[10]。

除 logistic 模型以外,有各种模型用于研究系统中的混沌行为,如细胞自动机模型(cellular automata, CA)、偶连逻辑斯谛模型(coupling logistic model, CLM)和自相关域值模型(threshold autoregressive model, TAR)等^[11]。数学模型为生态系统中混沌的理论研究提供了基础。

2 自然种群中混沌的检测

自从 May 指出最简单的种群模型也能显示混沌的动态以来,生态学家就一直努力寻找自然种群存在混沌的证据,然而到目前为止所能找到的证据还非常有限,所以,在自然生态系统中是否存在混沌还存在争议,这主要是目前对自然种群混沌行为的研究还非常有限,研究的方法还存在很多不足,所以这方面的研究非常重要,现将目前常用的检测方法概述如下。

2.1 功率谱法

对周期吸引子,其功率谱是间隔规则的离散谱;准周期函数的功率谱是包含各种频率且频率间的比率是无理数的离散谱;而混沌功率谱的特征是出现宽峰,功率谱是连续的。在实际计算中,由于数据只能取有限个,谱也只能以有限分辨率识出,故而一个周期十分长的解和混沌难于用此方法区分。由于噪声也对应于宽带谱,因而出现宽带谱不足以确认为混沌^[11]。Cheke and Holt 曾采用这种方法研究沙漠蝗虫的复杂性动态^[12]。

2.2 种群动态的时间序列分析

可以采用时间序列的自相关函数(Autocorrelation function ACF)来分析种群的复杂性动态^[13]。分析前对数据进行对数转换,令种群数量为 N_t , $L_t \equiv \log N_t$ 。通过计算 L_t 与 $L_{t-\tau}$ 的相关系数来估计自相关函数,其中时滞 $\tau(\tau=1, 2, \dots)$ 为两项之间的时间间隔。然后以时滞 τ 为函数对相关系数作图。

自相关函数 ACF 的图形形状可以显示种群动态的平稳性和周期性。如果序列的自相关系数逐渐趋向 0,不管是单一的,还是周期性的,则种群动态是平稳的。非平稳性的种群动态有几种形式,当 ACF 不趋于 0,而是以固定的振幅围绕 0 上下波动,则种群动态是周期性的。周期性往往是系统的外因如季节变化等所引起,常被称为“相记忆性半循环”(phase-remembering quasi-cycles)^[14,15]。当种群动态为减幅波动、有限循环或弱混沌时,种群的波动主要由系统内因所决定,这被称作“相忘记性半循环”(phase forgetting quasi-cycles)。这样的系统 ACF 为趋于 0 的减幅波动。相反由指数稳定性引起的非周期性的平稳系统 ACF 单调地趋于 0(图 3)。这种方法可以分析种群动态的特征和出现混沌的可能性,但还不能完全确定系统是否是混沌的,而且它是线形的,不能用于模拟种群的波动,一般常与其它非线性模型的方法结合起来研究,如 Turchin and Taylor 把自相关分析与响应面方法(response surface method RSM)结合起来分析种群的复杂性动态^[13]。

2.3 模型参数估计

通过野外实际数据对模型的参数进行估计,然后用估计的模型对种群的动态进行模拟,可以模拟出种群的动态行为,以此确定种群动态的类型。如 Hassel 等采用简单的单种群离散的 logistic 模型对 24 种昆虫的野外数据进行模型参数估计,然后用估计的模型进行动态分析^[16]。这种方法需要有比较详细的种群动态

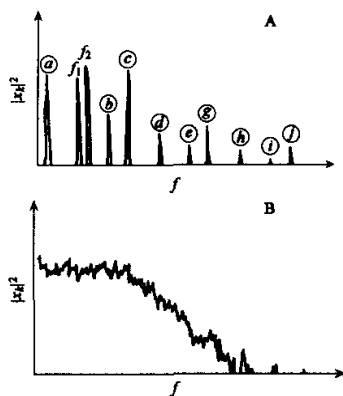


图 2 拟周期函数(A)和混沌(B)的功率谱图
Fig. 2 Power spectrum of quasi-periodicity and chaos

a: $f_2 - f_1$ b: $3f_1 - f_2$ c: $f_1 + f_2$ d: $3f_1$ e: $5f_1 - f_2$ g: $3f_1 + f_2$ h: $5f_1$ i: $7f_1 - f_2$ j: $5f_1 + f_2$

数据,如种群的增长率等。一般对实验种群和具有多世代的生命表研究数据时可以采用这种方法。

2.4 庞加莱截面法

通过庞加莱截面可以描述吸引子的空间结构,对于周期吸引子,庞加莱截面上只有一个点;若是环面上的周期运动,表明在相空间中对应几条周期轨道,则在庞加莱截面上有几个点穿过,这些点是映射的不动点;拟周期吸引子的庞加莱截面为圆、椭圆、类似于8字型或圆滚线;而混沌吸引子的运动轨道常常在三维或三维以上的空间中表现出极其复杂的图像,以至于其内部结构从外面根本看不出来。通过庞加莱映像,可以使其庞加莱截面是沿一条线或一曲线路径的分布轨迹。Schaffer 等用庞加莱截面法分析了麻疹流行、蓟马(*Thrips maginis*)和加拿大猞猁(*Canada lynx*)的时间序列动态,结果均为混沌的^[17]。

2.5 李雅普若夫特征指数法

(1)全局李雅普若夫指数 全局李雅普若夫特征指数(Lyapunov exponent) λ 定义为初始条件下一个非常小的差异的长时间增长后两条轨迹之间偏差的指数率。正的 λ 是刻画混沌系统的主要特征,而 λ 为负或0的系统则不是混沌的^[10]。

可以通过时间序列模型估计系统动态的特征和李雅普若夫特征指数 λ 。在中等的数据点(约1 000左右的数据点)的情况下,有多种模型能给出确定系统可靠的李雅普若夫特征指数,如 Wolf 方法、Jacobian 方法、 p -范数法等^[18]。在序列较短的数据(50~500个数据点)情况下,有3种模型适于具噪声的低维系统动态:响应面方法(response surface method RSM)、薄盘样条(thin-plate splines TPS)和正向神经网络(feed forward neural network FNN)。对20~50数据点的时间序列,RSM 尤其适合,这样的数据量对高维动态是不够的,而RSM 对这样数据量的低维动态运行良好。FNN 适合于有50~500数据点的数据(如病害流行的月或周数据)^[19]。生物系统中通常数据量较小,多用这3种模型。Solé 和 Bascompte 发展了一种采用空间信息检测混沌的方法,只要网格的面积足够大,采用这种方法可以估计时空李雅普若夫特征指数 λ (spatiotemporal Lyapunov exponent),而只需要很短的时间序列(约10个时间点)^[20],这种方法很值得在实践中研究应用。

(2)局域李雅普若夫指数 全局李雅普若夫指数 λ 是一定时间内两个变动轨迹的总平均偏差,而局域李雅普若夫指数去除了这种平均,而表示对一定空间中的一定初始点经过一定时间变动轨迹的偏差。数学定义采用单一变量时间序列 $\{N_0, N_1, N_2, \dots\}$ 的时间延迟动态,可考虑噪声也可不考虑噪声。令 M 为时间横轴(监测偏差的模拟步数)。系统在 N_t 的扰动 $N_t^* = N_t + \varepsilon$ 后,到时间 $t+M$ 时的局域指数为:

$$\lambda_M(t) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{1}{M} \log(|N_{t+M}^* - N_{t+M}|/\varepsilon)$$

全局李雅普若夫指数 λ 是一定时间内两个变动轨迹的总平均偏差,而随着种群动态的波动,指数也是波动的,所以全局李雅普若夫指数还不能很好地检测自然种群的中混沌。局域李雅普若夫指数 λ_M 能更好地表示混沌的存在与否和产生混沌的条件。在种群动态的研究中,了解什么情况下出现混沌和混沌出现的频率比了解系统是不是混沌的更加重要和有用^[19]。作者对马尾松毛虫种群动态的研究进一步说明了这一点,通过局域李雅普若夫指数可以比较容易地分析李雅普若夫指数的变动情况和噪声对混沌产生的影响。虽然检测结果全局李雅普若夫指数均为负,局域李雅普若夫指数也在0以下波动,但在增加一个小的噪声的

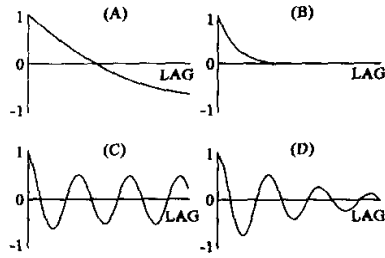


图3 自相关函数的理论模式

Fig. 3 Theoretical shapes of autocorrelations

(A) 非平稳非周期过程; (B) 指数趋于平衡稳定态; (C) 外部周期变化驱动过程, 或相记忆性半循环; (D) 内部周期驱动的稳态过程, 或相忘记性半循环 (A) a process with nonstationary mean and no periodicity; (B) a stationary process with exponential return to equilibrium; (C) a process driven by an exogenous periodic force, or phase-reminiscent quasi-cycle; (D) a stationary process with endogenously generated periodicity, or phase-forgetting quasi-cycle. (Turchin and Taylor, 1992)

情况下,局域李雅普若夫指数可以在 0 以上波动(图 4),这说明系统对噪音非常敏感,噪音对系统的动态和混沌的出现产生很大的影响,可以使其从非混沌转向混沌^[21]。

2.6 吸引子关联维的确定

考察一组随时间变化的观察值,通过相空间重构和关联维的计算,可以确定时间序列的性质。如果关联维的估计值随嵌入维的增长趋于无穷大,表示吸引子不存在,被诊断的时间序列是一个随机系统;对于白噪声关联维与嵌入维成线性函数;而对于混沌系统,关联维可达到饱和,即存在饱和嵌入维。这种方法从理论上说,要求具有不低于 260 点的时间序列,对象飞虱、蚜虫、螨类这样时代周期短而且世代重叠而形成连续时间序列的种群较为合适,而对世代周期较长而非重叠的种群就很难得到这样的时间序列。另外噪音的影响和关联维估计的误差都会影响结果的准确性。马飞等曾用这种方法检测稻飞虱种群动态^[22]。

2.7 预测法

对于一些较短的时间序列(几百个点),可以采用非线性预测的方法来检测混沌,采用时间序列的一部分建立行为模式,然后用建立的模型对剩余的序列进行预测,对确定的或非混沌的动态,随时间的增加预测值和观察值的相关性应很高,混沌动态在短时间内将显示高的相关,而随时间增加,相关性降低。但是具有噪音的线性自相关也能产生这种类型的动态。另外一种预测的方法是取不同数量临近点的数据采用线性模型进行预测,将预测结果的准确性作为采用数据点的数量的函数作图,如果时间序列是混沌的,最近的数据得出最好的预测,如果具有噪音,采用的数据点太少就不能得到好的预测结果。如果时间序列是线性随机的,采用的预测点越多,预测结果越好^[10]。Sugihara 等采用非线性预测法分析了 1948 至 1966 年麻疹的月动态数据,结果预测准确性随时间大幅度下降^[23]。但这种方法还不能完全确定为混沌^[24]。

总之,以上方法各有不同的特点和适用范围,研究时需要根据种群的特性和数据的特点选用合适的方法,有时需要多种方法结合起来分析。

3 自然种群研究的实例

对实验种群和野外种群都进行过混沌检测研究。Hassell 等对 24 种自然种群进行检测,结果 22 种为单调衰减(monotonic damping),1 种为减幅波动(damped oscillations),1 种为极限环(limited cycle),没有检测出混沌种群^[16]。有研究认为这是因为该研究采用单种模型,缺乏密度制约的时滞效益。Turchin 和 Taylor 用时间序列的自相关分析(ACF)和响应面方法(引入了密度制约的时滞效益)对 14 种昆虫种群进行了检测,1 种为非调节(unregulated),3 种为指数稳定(exponentially stable),6 种为减幅波动(damped oscillation),1 种为极限环(limited cycles),2 种为准周期波动(quasi-periodic oscillations),1 种为混沌(chaos)^[13]。Ellner 和 Turchin 分别采用响应面方法(response surface method RSM)、薄盘样条(thin-plate splines TPS)和正向神经网络(feed forward neural network FNN)模型拟合出最佳模型参数,然后估计李雅普若夫指数,对 30 种实验室种群数据和 20 种野外种群数据进行了检测,其结果包括了从完全噪音为主导和强稳定的动态到弱混沌全部范围的不同类型动态,几种模型对混沌检测的结果如表 1^[19],说明不同模型检测的结果有差异,而且检测出混沌的种群不多,但所检测的大部分种群的李雅普若夫指数接近 0。

Dennis 等和 Costantino 等研究了实验条件下面粉甲虫(*Tribolium*)的动态,发现成虫的死亡率为高的指数增长情况下,随着成虫期增长率(recruitment rate)指数增加,种群动态从平衡变为半周期循环,再变为混沌^[25,26]。该研究影响很大,使人们更加坚信自然种群一定存在混沌。

另外如前所述麻疹流行、蓟马和加拿大山猫均为混沌动态^[17]。稻飞虱发生的一维时间序列存在奇怪吸引子,具有混沌现象^[22]。Cheke 和 Holt 对 66a 沙漠蝗虫发生的数据进行了分析,虽然对沙漠蝗虫内蒙增长

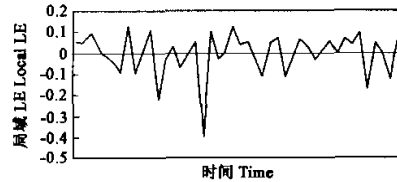


图 4 金寺山各代时间序列具噪音(平均数为 0,标准差为 0.001)的局域李雅普若夫指数

Fig. 4 Local Lyapunov Exponent of MPC generation time series with noise (mean 0, variability 0.001) in jinsishan Forest Farm Dongzhi County Anhui

率的估计显示了混沌的可能性,用响应面方法(response surface method RSM)的一阶模型检测的结果却为指数稳定^[12]。马尾松毛虫种群不具混沌,但在噪音影响下可能进入混沌状态^[21]。

表 1 Ellner 和 Turchin 检测结果^[19]

Table 1 Results of Ellner and Turchin detection

实验混沌种群 Laboratory data sets			野外混沌种群 Field data sets		
响应面方法 RSM	薄盘栓 TPS	正向神经网络 FNN	响应面方法 RSM	薄盘栓 TPS	正向神经网络 FNN
3	0	2	0	0	2

4 为什么在自然种群中很少检测到混沌?

4.1 自然种群混沌检测存在的问题

从上述研究可以看出,目前的检测方法检测出混沌的例子非常少,野外种群尤其如此。事实上一开始 May 就曾警告过他的同事们“你们可能很难在野外找到混沌”,因为环境噪音很难去除。所以生态学家们一直在努力寻找方法去除数据中的环境噪音。Costantino 等对实验面粉甲虫实验种群的研究之所以成功,就是因为实验室条件下可以将环境噪音降到最小。目前而言,还没有找到在野外种群中去除噪音的理想方法。总之由于在统计理论上通过非线性时间序列模型检测混沌的方法还很新,且不完善^[19],存在 3 个方面的问题:(1)参数估计方面的问题,不同的估计方法对模型和预测结果会很敏感;(2)不同的模型可能都与数据拟合得同样好,但却可能预测出不同的种群行为;(3)即使应用了最佳的参数,简单的模型也可能不能捕捉到所观察的动态^[27]。尤其是这样的方法需要很长的时间序列,这样的数据在物理系统中很容易得到,在生物系统中却很困难。自然界中的种群受多种内外因子的影响,其行为远比模型所预测的复杂。另外以往的方法没有或较少从空间动态考虑,可能也是一个重要的原因。任何生态现象和生态过程都具有空间特征,自然界的种群在空间上是不均匀的,空间和时间的联合动态将会提供更丰富的信息,空间生态学被称为“生态学理论的最后前沿”^[28],所以今后的研究应更多地采用时空联合动态的方法进行。

4.2 生态学的现实

也有研究认为在野外种群中检测到混沌的例子不多,也可能不是因为数据的问题,而是生态学的现实。Ellner 和 Turchin 所研究的种群中,一些是稳定的,很多在混沌的边缘,非常少的几种呈现出弱混沌^[19]。自然种群好象只是处在混沌的边缘,而不是像模型所预测的那样深深地进入其中。Upadhyay 和 Rai 设计了两个食物链模型,对模型的动力学研究表明混沌只存在于一个窄的参数范围内,在大部分的参数值范围内其动态为稳定点、稳定极限环^[29]。按洛伦兹的定义应为有限混沌。Kivin McCann 及其同事首先研究了只有一个捕食者的简单食物链的动态,然后将该模型与一个具有两个猎物种或猎物必须与另一个种由于食物而竞争的模型进行比较,结果只依赖一种猎物的种群进入了混沌状态,而增加另外一种猎物,尽管其作用很弱,混沌却消失了^[30]。

总之,对于为什么自然种群很少检测到混沌这个问题,有不同的观点,一种认为混沌是存在的,只是由于缺乏具有所有有关变量的长时间序列的数据,如 May 就持这种观点;另一种观点认为自然界具有通过种群间的相互制约关系,如食物网,避免混沌产生的趋向;有的,如 Ellner 和 Turchin、Patten 认为混沌在自然界只是偶尔会出现,重要的不是研究有没有混沌,而是研究什么情况下会出现混沌^[19,31]。

5 混沌在生物系统的功能

最初人们认为混沌动态在生理学系统中是一种病态^[32]。但很快发现高度变化的动态可能对生理过程中保持正常功能起作用^[33],例如随着年龄的增加,人的心脏动态复杂性降低^[34]。为什么有些生物过程是混沌的?对一个有机体或生态系统通过混沌能得到什么样的好处?混沌是否能产生一些噪音不能起到的作用?Conrad 认为混沌动态可能对产生多样性和适应性有利^[35]。主要的好处在于:(1)在进化方面混沌可能在多样性的产生和测验过程中起重要作用;(2)在多样性保护方面有利于系统的防御,如躲避捕食者;(3)防止功能流失,混沌有利于保持神经系统各部分的独立功能,能增加系统的适应性并减少捕食者的预测

性;(4)消减干扰,混沌过程可被看成建立了一个动态中心,它可以吸收外界扰动,以保持功能的完整性。混沌系统比随机系统更抗外界干扰^[10,36]。

6 混沌与种群的复杂性动态

Zimmer 在阐述生命中的混沌时举了一个有趣的例子,充分说明了研究种群复杂性动态的重要性^[30]。10 多年前,Maria Minicich 定期监测了大堡礁雀鲷的种群数量,监测结果种群波动幅度非常大,有时她的诱捕器里只有几条鱼,有时却多至上千条,有一次鱼把整个诱捕器揣到了海底,总共有 28000 条。她试图分析这种波动的原因,将鱼的数量与所有有关的因子(几百个变量)进行分析,没有得到任何有用的结果,事实上在她之前很多海洋生态学家也有过同样的失败,只好将其认定为随机波动。1990 年,她偶然在自然杂志(Nature)上看到了 Sugihara 和 May 关于浮游植物的研究^[23],该种群波动的形式与她的非常相似,但他们的方法与她的不同,她采用的是线性分析,而他们采用了非线性分析,她惊奇地发现这正是她所需要的方法。结果她与 Sugihara 和他的研究生用非线性模型方法分析了她的数据,结果得到了 3 个主要影响因素:月相、礁石周围的水流(turbulence)和水面的风^[37]。

非线性动态的数学理论将种群生态学实验和理论研究带到了一个阶段,对所观察到的种群数量动态的解释具有不同的行为特征:稳定平衡,种群数量保持恒定;周期循环,种群数量围绕一个固定的值波动;准周期循环,特点是周期波动限定于一个称作不变环的稳定吸引子;极限环,随时间增大被吸引一个完全重复的周期,也称作稳定或吸引周期;混沌,种群数量变动不规则,并且变动对初值的微小差别具有敏感性^[38]。由于在自然界中种群并不总是混沌的,所以研究种群的复杂性动态对种群生态学研究来说是更为重要的。这些不同的行为特征产生的条件和相互之间的转换及其与环境的关系是种群复杂性动态需要研究的问题。

6.1 通向混沌的途径

系统从非混沌向混沌演变有多种途径,已对 3 种途径进行了广泛的研究,对生态学家来说最了解和最熟悉的是周期倍增途径(period doubling route);第二个途径是阵发途径(intermittence route),在规则的行为中分布着突发的混沌动态;第三个著名的途径是准周期途径(quasiperiodic route),也称作环形圆纹曲面破裂途径(torus-breakdown route),系统动态初期经过从稳定平衡点分叉,进入周期波动^[39]。还有一种称为危机途径(Crisis route),与阵发途径一样,危机途径也是间歇的,但它是由全局演化引起的,如跨越稳定与不稳定流型时。毫无疑问还存在其它未知的通往混沌的途径,特别是在高维系统中^[7]。

6.2 种群动态与环境的颜色

当一个时间序列没有明显的优势频率时被称作白色,种群动态以低频率为优势频率时称作红色,而种群变动以高频率为优势频率时称为蓝色^[40]。

已知环境噪音会影响种群动态的颜色^[41]。Kaitala 等发现在 Moran-Ricker 动态的稳定范围内,任何颜色的环境噪音依内秉增长率不同而使种群动态变红或变蓝。处于红色或蓝色环境噪音下的种群动态比处于白色环境噪音更红或更蓝。对不同环境噪音的敏感性随复杂性增加而降低,在种群动态的混沌区域完全消失^[40]。

混沌系统是噪音放大器^[42],在一个波动发生后,外部环境的波动随时间被系统内部动态放大,这时系统本身和外部波动同时对系统的不可预测性产生影响。非混沌系统是噪音的消音器,外部波动的影响随时间而减小而渐近趋于零^[19]。

6.3 迁入和迁出对种群动态行为的影响

已有研究证明将一个简单的迁入因子加入生态模型能对系统的动态产生非常明显的影响^[43]。当在两个离散的种群增长模型中将迁入和迁出考虑进去的时候,显示出非常不同的动态^[44]。通过称为周期变更过程迁入可以抑制混沌的产生^[39,45,46]。Andujar 和 Perry 用一个非常小的迁入(迁入率 0.01)修改 Cavalieri 和 Kocak 的模型^[47],使原来是混沌的动态变为循环动态^[48]。混沌动态可能被限定在比较孤立的种群中^[49]。集合种群(metapopulation)中的局域种群间一个比较小的扩散,可导致更可预测和简单的动态,通常具有震荡特性,从而大幅度地降低模型中出现混沌的可能性^[50]。

6.4 混沌与系统持续性的关系

可持续系统能在较长时间保持其状态,而混沌系统可不断由于微小的原因产生剧烈变化,并且存在不可预测性。这两种属性是正好相反的,混沌破坏持续性,持续性排斥混沌。生态系统中的生命持续过程的主要部分是规则的(well-behaved),但不规则的混沌(poorly-behaved)至少偶尔会出现^[31]。当混沌产生,突然变化轨迹的形式,非持续性或分叉产生,持续性被打断。不同的时间和空间尺度下系统的动态是不一样的,更短或更小尺度下的系统相对于更长或更大尺度下的系统规则性较差,较高尺度水平下的系统行为更平稳和规则^[51]。

混沌可以是确定性的,也可以是非确定性的,它的数学基础是非线性^[62]。持续性从其特点来说更趋向于线性。非线性系统和非线性动态是不同的概念,线性系统的行为被限定在线性范围之内,非线性系统不因为被迫进行线性动态而成为线性系统,它从定义和数学上来说仍然是非线性系统,相似地,线性系统也能进行非线性动态,这也不能使它从根本上变成非线性系统。Patten 通过把非线性因子放入参数域,线性因子放入状态域,将非线性导致的混沌和与线性相关的持续性结合在动态模型中,使模型能适应规则的 and 突发的两种相反的属性^[31]。

7 混沌的控制与害虫管理

虽然对混沌在自然界中的存在还有一些争议,但的确发现了在害虫种群中存在混沌的证据^[13,19,23,28]。害虫种群复杂性动态的研究为害虫的管理和种群的预测提供了更多的理论依据和指导。

害虫管理中一个重要的方面就是对害虫发生动态的预测,以便及时采取有效的措施,防止其暴发。依系统状态不同,系统内部因子和外部因子对系统的不可预测性的作用大小是不一样的。其作用状态不但影响预测的正确性,而且影响到预测努力应放在什么地方。当系统内部因子为影响预测的主要因子时,要得到好的预测结果,就需要监测更多的状态变量,或者更加准确地测定状态因子。而当系统外部因子为主要因子时,测定系统状态因子的努力就是浪费,如果可能的话,应该增加外部因子的信息,才能提高预测的准确性^[19]。对于混沌系统来说,长期预测是不可能的,但短期预测是可能的,所以不断地对系统状态进行监测就十分重要。Wilder 利用一个舞毒蛾的简单种群动态模型研究了在混沌动态和与非混沌吸引子结合的分型域边界两种条件下对初值的敏感性,结果显示两种情况下均极大地限制了模型对未来行为的预测能力,甚至短的时间规模也是如此。研究还表明了一个事实:短时间的瞬变值能引起的哪怕是小的初始种群密度差异也能导致对未来 10a 行为预测的错误结论。这个研究说明了在用单一年份的种群数据作预测时数据质量的重要性,同时也说明即使是模型能很好地反应种群动态,模型参数也已确定,要得到可靠的预测结果初始数据的误差需非常小^[33],而在实践中这很难做到。

混沌控制的理论已在物理学系统中进行了验证,也成为病虫害管理中的重要研究课题。Suarez 提出并讨论了在生态领域控制系统动态的技术。在真实的系统中应用该技术的重要点一是在估计系统参数时包含噪音的量,另一个重要问题是系统中控制参数所需扰动的确定,在野外种群生物学中进行这种估计在理论上的可能性为在害虫管理中应用这种技术提供了机会^[54]。

在害虫管理中一个应用混沌理论的例子是 Cavalieri 和 Kocak 的工作。他们建立了欧洲玉米螟(European Corn Borer, ECB, *Ostrinia nubilalis*)的模型系统,为开发有效的防治技术提供科学基础。模型中包括了可用于欧洲玉米螟生物防治的寄生菌和产毒素的基因工程菌。模拟结果显示感染死亡率增加或感染后生殖率的降低、受气候条件影响的变量能导致混沌,种群高峰比混沌产生前更高。在两种生物防治剂存在的情况下,种群的峰值更高。结果说明在导致种群混沌动态的条件下,生物防治有时不能取得好的效果^[47]。

8 混沌与生物多样性保护

已有很多有关混沌与种群灭绝关系的研究,有一种观点认为相互的选择和(或)种群灭绝的增加在参数的混沌区,这种观点的基础是大的波动和最低种群密度与混沌状态有关。事实上,只有在孤立的单种群的时候混沌对种群的存活才是有害的。自然界大部分的种总是与多个种群通过迁移互相联系的,在这种情况下混沌实际上能降低灭绝的概率^[55]。集合种群中各局域种群之间的交流会影响种群的动态行为,各斑块

的面积、距离不同,种群的动态和灭绝概率也不同。Allen 等人通过建立集合种群的局域和地区性的扰动模型对这些问题作了说明,随着种群动态复杂性的增加,局域种群的灭绝概率增加,但混沌动态降低了各局域种群的同步性,所以能减少整个集合种群灭绝的概率。所以可通过建立合理的系统空间格局,促进局域种群之间的交流,从而使系统中的生物多样性得到更好地保护,该研究也说明了空间动态在种群复杂性动态和混沌动态研究中的重要性。Shulenburg 的研究也对瞬时的混沌在没有外部干扰的情况下也能导致生态系统中种群的灭绝的观点提出异议,并且认为由瞬时混沌引起的种群灭绝可以通过一个对种群在生态上可行的(如改变种群数量或对环境的小干扰)适时小扰动而有效地防止^[56],该研究结果对种群的保护很有意义。总之,系统复杂性动态和持续性的研究也是保护生物学和生物多样性保护中的一个重要的研究内容。

综上所述,从目前的研究来看,虽然在自然界中的种群并不总处于混沌状态,但在一定条件下是会出现混沌动态的,所以对自然种群中复杂性动态的研究,对于深入了解种群的动态规律,更好地进行生态系统管理、生物多样性保护、病虫害的预测和管理都是十分必要的。今后的研究应着重于对自然种群复杂性动态和混沌的检测方法,尤其要研究复杂性动态产生的条件及其在系统调控中的作用机制,研究应更多地从种群、群落、生态系统及景观不同层次上的时空动态入手,利用 3S 等信息技术,捕捉空间信息,发展新的研究方法,以便更好地揭示混沌及其复杂性动态的发生和作用机制。

References:

- [1] Lorenz E N. Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmos. Sci.*, 1963, **20**(2):130~141.
- [2] Li T Y and Yorke J A. Period three implies chaos. *Am. Math. Monthly*, 1975, **82**:985~992.
- [3] May R M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, 1974, **186**:645~647.
- [4] May R M. Simple mathematical models with very complex dynamics. *Nature*, 1976, **261**:459~467.
- [5] May R M and Oster G F. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *American Naturalist*, 1976, **110**:573~599.
- [6] Huang R S. *Chaos and its applications*. Wuhan University Press, 2000.
- [7] Grebogi C and York J A. *The impact of chaos on science and society*. The United Nations University, 1997. Translated by Yang Li, Liu Ju-bin, et al. Hunan Science and Technology Press, 2001.
- [8] Lorenz E N. *The essence of chaos*. Authorized translation from the English language edition published by UWP. University of Washington Press, 1993.
- [9] Chaos Homepage; <http://www.zeuscat.com/andrew/chaos/chaos.html>.
- [10] Lloyd A L and Lloyd D. Chaos: its significance and detection in biology. *Biological Rhythm Research*, 1995, (2): 233~252.
- [11] Ma Z F, Xie B Y, Li D M. Application and development of chaos theory on modern ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20** (Supp):18~23.
- [12] Cheke R A and Holt J. Complex dynamics of desert locust plagues. *Ecological Entomology*, 1993, **18**:109~115.
- [13] Turchin P and Taylor A D. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology*, 1992, **73**:289~305.
- [14] Box G E. and Cox D R. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistic Society B*, 1964, **26**:211~252.
- [15] Nisbet R M and Gurney W S C. *Modeling fluctuating populations*. John Wiley & Sons, Chichester, England, 1982.
- [16] Hassell M P, Lawatto J H, and May R M. Patterns of dynamical behavior in single species populations. *Journal of Animal Ecology*, 1976, **45**:471~486.
- [17] Schaffer W M. Order and chaos in ecological systems. *Ecology*, 1985, **66**:93~106.
- [18] Lu Jinhu, Zhang Suochun. The Numerical calculating method of Lyapunov Exponent. *Journal Nonlinear Dynamics in Science and Technology*, 2001, **8**(1):84~92.

- [19] Ellner S and Turchin P. Chaos in a noisy world; new methods and evidence from time-series analysis. *The American Naturalist*, 1995, **145**(3):343~375.
- [20] Solé R V and Bascompte J. Measuring chaos from spatial information. *J. Theor. Bio.*, 1995, **175**:139~147.
- [21] Zhang Z, Li D M, Zha G J. Time series analysis and complex dynamics of mason pine caterpillar, *Dendrolimus punctatus* Walker (Lepidoptera Lasiocampidae). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(7):1061~1067.
- [22] Ma F, Deng Z Z, Shen L Y, *et al.* Phase space reconstruction of one-dimension time searies on *Nilaparvata lugens* (stål) occurrence and determination of chaotic attractor dimension. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(9):1542~1448.
- [23] Sugihara G and May R M. Nonlinear forecasting as a way of distinguishing chaos from measurement error in time series. *Nature*, 1990, **344**, 19April:734~741.
- [24] Casdagli M. Chaos and deterministic versus stochastic non-linear modling. *J. R. Stat. Soc.*, B., 1992, **54**:303~328.
- [25] Dennis B, Desharnais R A, Cushing J M, *et al.* Nonlinear demographic dynamics; mathematical modes, statistical methods, and biological experiments. *Ecological Monographs*, 1995, **65**(3): 261~281.
- [26] Costantino R F, *et al.* Chaotic dynamics in an insect population. *Science*, 1997, **275**:389~391.
- [27] Morris W F. Problems in detecting chaotic behavior in natural population by fitting simple discrete models. *Ecology*, 1990, **71**:1849~1862.
- [28] Kareiva P. Space, the final frontier for ecological theory. *Ecology*, 1994, **75**(1):1.
- [29] Upadhyay R K and Rai V. Why chaos is rarely observed in natural populations. *Chaos, Solitons & Fractals*, 1997, **8**(12):1933~1939.
- [30] Zimmer C. Life after chaos. *Science*, 1999, **284**(2 April):83~86.
- [31] Patten B C. Synthesis of chaos and sustainability in a nonstationary linear dynamic model of the American black bear (*Ursus americanus* Pallas) in the Adirondack Mountains of New York. *Ecological Modelling*, 1997, **100**:11~42.
- [32] Glass L, Shrier A and Belair L. *Chaotic cardiac rhythms*. In "Chaos". In: A. V. Holden, ed. Manchester Univ. Press, Manchester, U. K., 1986. 237~256.
- [33] Pool R. Is it healthy to be chaotic? *Science*, 1989, **243**:604~607.
- [34] Kaplan D T, Furman M I, Pincus S M, *et al.* Aging and the complexity of cardiovascular dynamics. *Biophys. J.*, 1991, **59**:945~949.
- [35] Conrad M. *What is the use of chaos?* In "Chaos". In: A. V. Holden, ed. Manchester Univ. Press, Manchester, U. K., 1986. 3~4.
- [36] Schaffer W M and Kot M. *Differential systems in ecology and epidemiology*. In: A. V. Holden, editor. Chaos. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA., 1986. 158~178.
- [37] Dixon P A, Milicich M J, Sugihara G. Episodic fluctuations in larval supply. *Science*, 1999, **283**, 5 March:1528~1530.
- [38] Logan J A and Allen J C. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. *Annu. Rev. Entomo.*, 1992, **37**: 455~477.
- [39] Rohani P and Miramontes O. Immigration and the persistence of chaos in population Models. *J. Theor. Biol.*, 1995, **175**: 203~206.
- [40] Kaitala V, Ylikarjula J, Ranta E, *et al.* Population dynamics and the colour of environmental noise. *Proc. R. Lond. B*, 1997, **264**:943~948.
- [41] Sugihara G. From out of the blue. *Nature*, 1995, **378**:559~560.
- [42] Deissler R J, Farmer J D. Deterministic noise amplifiers. *Physica D*, 1992, **55**:115~165.
- [43] McCallum H I. Effects of immigration on population dynamics. *J. Theor. Biol.*, 1992, **154**:277~284.
- [44] Sinha S and Parthasarathy S. Behaviour of simple population models under ecological processes. *J. Biosci.*, 1994, **19**(2):247~254.

- [45] Stone L, Landan G and May R. Detecting time's arrow: a method for identifying nonlinearity and deterministic chaos in time-series data. *Proc. R. Soc. Lond B*, 1996, **263**: 1509~1513.
- [46] Glass L, Mackey M. Pathological conditions resulting from instabilities in physiological control systems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1979, **316**: 214~235.
- [47] Cavalieri L F, Kocak H. Chaos in biological control systems. *J. Theor. Biol.*, 1994, **169**: 179~187.
- [48] Gonzalez-Andujar J L and Perry J N. Reversals of chaos in biological control systems. *J. Theor. Biol.*, 1995, **175**: 603.
- [49] Tilman D and Wedin D. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial. *Nature*, 1991, **353**: 653~655.
- [50] Gonzalez-Andujar J L and Perry J N. Chaos, metapopulation and dispersal. *Ecol. Modelling*, 1993, **65**: 22255~263.
- [51] Simon H A. The organization of complex systems. In: Pttee H. H. Eds. *Hierarch Theory*. Braziller, 1~27, New York, 1973.
- [52] Goerner S J. *Chaos and the evolving ecological universe*. Gordon and Breach, Luxembourg, 1994.
- [53] Wilder J W. Effect of condition sensitivity and chaotic transients on predicting future outbreaks off gypsy moths. *Ecological Modelling*, 2001, **136**: 49~66.
- [54] Suarez I. Mastering chaos in ecology. *Ecological Modelling*, 1999, **117**: 305~314.
- [55] Allen J C, Schaffer W M, Rosko D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*, 1993, **364**: 229~232.
- [56] Shulenburger L, Lai Y C, Yalg'nkaya T, *et al.* Controlling transient chaos to prevent species extinction. *Physics Letters A*, 1999, **260**: 156~161.

参考文献:

- [6] 黄润生. 混沌及其应用. 武汉: 武汉大学出版社, 2000.
- [7] Grebogi C and York J A. 混沌: 对科学和社会的冲击. 1997. 杨立, 刘巨斌, 等译. 长沙: 湖南科学技术出版社, 2001.
- [8] Lorenz E N. 混沌的本质. 1993. 刘式达, 刘式适, 严中伟译. 气象出版社, 1997.
- [11] 马祖飞, 谢保瑜, 李典谟. 混沌理论在生态学中的应用和发展. 生态学报, 2000, **20**(Supp): 18~23.
- [18] 吕金虎, 张锁春. Lyapunov 指数的数值计算方法. 非线性动力学学报, 2001, **8**(1): 84~92.
- [21] 张真, 李典谟, 查光济. 马尾松毛虫种群动态的时间序列分析及复杂性动态研究. 生态学报, 2002, **22**(7): 1061~1067.
- [22] 马飞, 丁宗泽, 沈龙元, 等. 褐飞虱发生的一维时间序列相空间重构及混沌吸引子维数的确定. 生态学报, 2001, **21**(9): 1542~1448.