

生态网络中物质、能量流动的时间链分析

韩博平

(中山大学生物系, 广州, 510275)

Q144

A

摘要 本文以 Markov 过程理论为基础, 利用转移矩阵对生态网络中物质、能量流动和随机行为进行了描述, 将输入的物质、能量在生态网络中宏观分布随时间的变化定义为物质、能量流动的时间链, 并给出了一般生态网络中物质、能量流动时间链的分析方法。两个稳态生态网络中物质、能量流动的时间链分析表明, 时间链直观地反映了物质、能量在流动中流失或耗散的宏观行为。由于物质再循环机制的普遍存在, 使得物质流动的时间链与能量流动的时间链有着质的差别。

关键词: 时间链, 生态网络, Markov 过程。

物质, 能量

1 引言

在随机过程中, 具有 Markov 性质的那一类, 被称为 Markov 过程, Markov 过程已被广泛应用于不同领域^[1]。在生态学中, Markov 过程最初被应用于植物群落演替的研究^[2], 而首次应用于生态系统中物质、能量流动分析则是从 Barber 开始的。Barber 利用 Markov 过程研究了生态系统中物质、能量流动指标的随机特征^[3-4]; Patten 在讨论生态系统中物质、能量流动行为时, 利用了转移矩阵来评价贮存和再循环机制的作用^[5]。本文在 Markov 过程理论的基础上, 将着重讨论物质、能量在生态网络中宏观分布随时间的变化。

2 生态网络中的有关概念

生态网络是以有向网络来表示的生态系统中物质、能量的流动结构^[6-7], 其基本单位是分室和路径。生态网络中所有分室的集合称为分室空间, 记为 CS , 每一分室号码用一整数表示, 它是分室空间的一个元素。根据物质、能量在分室中流动行为的不同, 分室又分为 3 类: 源分室、汇分室和瞬分室。源分室指只有输出流的分室, 汇分室是只有输入流的分室, 瞬分室是同时具有输出流和输入流的分室。源分室及汇分室是便于分析而引入的两个虚拟分室。生态网络的分室空间可分为 3 个相应的子集, 即源分室集、瞬分室集和汇分室集, 分别记为 CS_s , CS_t 和 CS_m 。对于一个具有 $N+1$ 个分室的生态网络, 有 $CS = \{0, 1, 2, \dots, N\}$, 其中将所有源分室合并为分室 0, 由 1 至 n 分室表示所有瞬分室, $n+1$ 至 N 分室为所有汇分室, 即有 $CS_s = \{0\}$, $CS_t = \{1, 2, \dots, n\}$, $CS_m = \{n+1, n+2, \dots, N\}$ 。以下给出分析过程中采用变量的说明:

F_{ij} , $i, j \in CS$, 分室 i 到 j 的流量(单位时间上);

$Z_i = F_{0i}$, $i \in CS_t$, 由源分室到瞬分室 i 的输入流;

$Y_i = \sum_{j \in CS_m} F_{ij}$, $i \in CS_t$, 瞬分室到汇分室的输出流;

$TOF_i = \sum_{j \in CS_m} F_{ij}$, $i \in CS$, 分室 i 的总输出流;

$TIF_i = \sum_{j \in CS_m} F_{ij}, i \in CS$, 分室 i 的总输入流;

$X_i, i \in CS_T$, 分室 i 的现存量;

$dx_i/dt, i \in CS_T$, 分室 i 的增长率;

$dx_i/dt = TIF_i - TOF_i, i \in CS_T$, 网络的状态方程;

$P_{ij} = F_{ij}/TOF_j, ij \in CS_T \cup CS_m$, 分室 i 到 j 的转移概率。

3 Markov 过程及 Markov 链

设一随机过程为 $\{\eta(t), t \in T\}, t_1 < t_2 < t_3 < \dots < t_n < t_{n+1}$, 若在 $t_1, t_2, t_3, \dots, t_{n+1}$ 时刻的测定值, 分别为 Y_1, Y_2, \dots, Y_{n+1} , 其概率函数满足:

$$P(\eta(t_{n+1}) = y_{n+1}, \eta(t_n) = y_n, \dots, \eta(t_1) = y_1) = P(\eta(t_{n+1}) = y_{n+1}, \eta(t_n) = y_n) \quad (1)$$

称这样的性质为 Markov 性质. 具有 Markov 性质的随机过程为 Markov 过程. $\eta(t_i)$ 为 t_i 时刻随机事件所处的状态或位置, 对于状态有限的 Markov 过程, 其状态可用整数 i 表示. 则 $p_{ij} = P(\eta(t_{n+1}) = j, \eta(t_n) = i)$ 为状态 i 到状态 j 的一步转移概率, 以 p_{ij} 为元素的矩阵称为转移矩阵. 对于稳态过程, 其 Markov 过程又称为 Markov 链. 在 Markov 链中, 由于稳态性质的存在, 对于固定的时间长度, 转移概率函数只与转移步次有关, 设 $p_{ij}(k)$ 为由 i 经过 k 步到达 j 的转移概率. $P(k)$ 为相应的转移矩阵, 则有关系

$$p_{ij}(k+1) = \sum_l p_{il}(k) \cdot p_{lj}(1) \quad (2)$$

称为 Markov 方程, 其矩阵表示为

$$P(k) = P(k-1) \cdot P(1) \quad (3)$$

对于生态网络, ij 表示两个分室. P_{ij} 为物质或能量由分室 i 到达分室 j 的概率, 以 P_{ij} 为元素的矩阵为物质或能量在生态网络中的转移矩阵, 稳态生态网络的转移矩阵 P 满足 Markov 方程.

4 生态网络中物质、能量流动的时间链

4.1 某一时间微段 ds 上输入的物质、能量在网络中流动的时间链

由源分室流出的物质、能量首先进入瞬分室集 CS_T , 然后一部分物质、能量进入汇分室集 CS_m , 从而发生物质、能量的流失和耗散. 将物质、能量在瞬分室集和汇分室集的分布结构随时间的变化形式称为时间链.

设 $\vec{V}_0^s(t_0)$ 为时间微段 $(t_0, t_0 + ds)$ 上源分室的能量输出向量. $P_0^s(t_0)$ 为此时的一步转移矩阵, $t_{k+1} = t_k + \Delta t$. $\vec{V}_0^s(t_k)$ 为 $\vec{V}_0^s(t_0)$ 时刻 t_k 时在生态网络中的分布向量, 有

$$\begin{cases} \vec{V}_0^s(t_1) = \vec{V}_0^s(t_0) \cdot P_0^s(t_0) \\ \vec{V}_0^s(t_2) = \vec{V}_0^s(t_1) \cdot P_0^s(t_1) \\ \vdots \\ \vec{V}_0^s(t_k) = \vec{V}_0^s(t_{k-1}) \cdot P_0^s(t_{k-1}) \end{cases} \quad (4)$$

即有

$$\vec{V}_0^s(t_k) = \vec{V}_0^s(t_0) \cdot P_0^s(t_0) \cdot P_0^s(t_1) \cdots P_0^s(t_{k-1}) \quad (5)$$

对于稳态生态网络则有

$$\vec{V}_0^s(t_k) = \vec{V}_0^s(t_0) \cdot [P_0^s(t_0)]^k \quad (6)$$

设 $\lambda_0^e(t)$ 、 $R_0^e(t)$ 分别为 $\bar{V}_0^e(t)$ 在所有瞬分室、所有汇分室的分量之和,即

$$\begin{cases} \lambda_0^e(t) = \sum_{j \in CS_T} V_{0j}^e(t) \\ R_0^e(t) = \sum_{j \in CS_m} V_{0j}^e(t) \end{cases} \quad (7)$$

其中, $V_{0j}^e(t)$ 为向量 $\bar{V}_0^e(t)$ 在分室 j 中的分量。利用 $\lambda_0^e(t)$ 、 $R_0^e(t)$ 可获得图 1 所示的能量时间链,其中 $\lambda = \lambda_0^e(t)$ 、 $R^e = R_0^e(t)$ 。

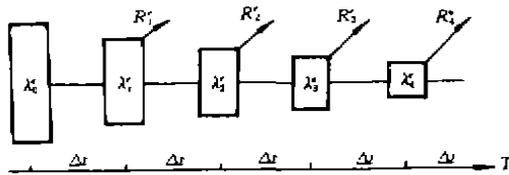


图 1 一般生态网络中能量流动的时间链

Fig. 1 The time chain of energy flow in a general ecosystem

在上述参量中,如果将上标 e 换为 m 时,就可以获得生态网络中物质流动的时间链。

4.2 一定时间长度 L 上输入的物质、能量在生态网络中流动的时间链

在时间微段 ds 上,可以将由源分室输入到瞬分室集的物质、能量当着一次性输入的。但对于一定时间长度 L ,由于时间差的存在,就必须考虑物质、能量进入瞬分室后转移的时间过程。

设时间长度 $L = t - t_0$, 分成 h 个长度为 ΔL 的微段, $t_1 = t_0 + \Delta L$, $t_h = t_0 + \Delta L \cdot h$, $t = t_h$; \bar{V}_0^e 为 t_0 时刻输入的能量, t 时刻在网络中的分布向量; \bar{V}_i^e 为时间段 $(t_i, t_i + \Delta L)$ 上由源分室输出的能量向量; P_i^e 为 t_i 时刻能量在网络中的转移矩阵,有

$$\begin{cases} \bar{V}_{0h}^e = \bar{V}_0^e \cdot P_0^e \cdot P_1^e \cdots P_{h-1}^e \\ \bar{V}_{1h}^e = \bar{V}_1^e \cdot P_1^e \cdot P_2^e \cdots P_{h-1}^e \\ \vdots \\ \bar{V}_{h-1h}^e = \bar{V}_{h-1}^e \cdot P_{h-1}^e \\ \bar{V}_{hh}^e = \bar{V}_h^e \end{cases} \quad (8)$$

设 $\bar{V}^e(t_0, t, \Delta t)$ 为时间段 $L = t - t_0$ 上,输入的能量 $t + \Delta t$ 时刻在生态网络中的分布向量,则有

$$\begin{cases} \bar{V}^e(t_0, t, 0) = \sum_{i=0}^h \bar{V}_{ih}^e \\ \bar{V}^e(t_0, t, \Delta t) = \bar{V}^e(t_0, t, 0) \cdot P^e(t) \\ \bar{V}^e(t_0, t, \Delta t \cdot 2) = \bar{V}^e(t_0, t, 0) \cdot P^e(t + \Delta t) \\ \vdots \\ \bar{V}^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) = \bar{V}^e(t_0, t, 0) \cdot P^e(t + \Delta t \cdot (k - 1)) \end{cases} \quad (9)$$

其中, $P^e(t)$ 为时刻 t 时能量在生态网络中的转移矩阵,对示稳态生态网络有

$$\bar{V}^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) = \bar{V}^e(t_0, t, 0) \cdot [P^e(t)]^{k-1} \quad (10)$$

设 $\lambda^e(t_0, t, \Delta t \cdot k)$ 、 $R^e(t_0, t, \Delta t \cdot k)$ 分别为时间段 L 上由源分室输出的能量在所有瞬分室、所有汇分室中的分量之和, $V_i^e(t_0, t, \Delta t \cdot k)$ 为 $\bar{V}^e(t_0, t, \Delta t \cdot k)$ 在分室 i 的分量,即有

$$\begin{cases} \lambda^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) = \sum_{i \in CS_T} V_i^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) \\ R^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) = \sum_{i \in CS_m} V_i^e(t_0, t, \Delta t \cdot k) \end{cases} \quad (11)$$

当 k 取值 $0, 1, 2, \dots$ 时, 可获得类似于图 1 所示的时间链。同样, 将上述参数中的上标 e 换为 m 时, 就可获得关于物质流动的时间链。

在稳态生态网络中, 由于转移概率不随时间变化, 其时间链分析就较为简单; 而在非稳态网络中, 公式(5)、(8)、(9)中的转移概率为时间函数, 其瞬时值依赖于系统的状态方程。

5 两个稳态生态网络的时间链分析

为了清楚地说明生态网络中物质、能量流动的时间链分析方法及研究意义, 下面对两个稳态生态网络进行实例分析。

例 1, 图 2 为一海洋生态系统中能量流动的稳态网络^[4], 具有 1 个源分室、3 个瞬分室和 1 个汇分室, 其中流量参数 F_{ij} 单位为 $\text{KJ}/\text{m}^2 \cdot \text{a}$, 其值分别为 $F_{01} = 4581.28, F_{12} = 1963.96, F_{13} = 1672, F_{14} = 1145.32, F_{23} = 668.8, F_{24} = 1095.16, F_{34} = 2340.8$ 。由源分室的能量输出向量为 $\bar{V}_0^e(t_0) = \{4581.28, 0, 0, 0, 0, 0, 0\}$, 能量在网络中的转移矩阵为 $P_0^e(t_0)$ 有

$$P_0^e(t_0) = \begin{bmatrix} 0.0000 & 0.3850 & 0.3650 & 0.2500 \\ 0.0000 & 0.3937 & 0.2299 & 0.3764 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 1.0000 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 1.0000 \end{bmatrix}$$

这里取时间段 Δt 为 1 年, 由(6)和(7)式可得:

$\lambda_0^e(t_1) = 3435.96, \lambda_0^e(t_2) = 1099.942, \lambda_0^e(t_3) = 433.023, \lambda_0^e(t_4) = 170.473, \lambda_0^e(t_5) = 67.110, R_0^e(t_1) = 1145.32, R_0^e(t_2) = 3481.338, R_0^e(t_3) = 4148.257, R_0^e(t_4) = 4410.807, R_0^e(t_5) = 4514.170$, 图 3 为相应的时间链。 $\lambda_0^e(t), R_0^e(t)$ 的单位为 KJ/m^2 其中 $\lambda_i^e = \lambda_0^e(t_i), R_i^e = R_0^e(t_i)$ 。

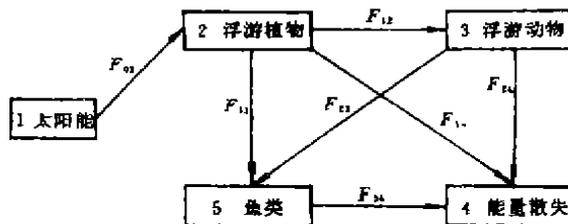


图 2 一海洋生态系统中能量流动网络

Fig. 2 The network of energy flow in a marine ecosystem
1. Sun energy 2. Phytoplankton 3. Zooplankton
4. Energy dissipation 5. Fish

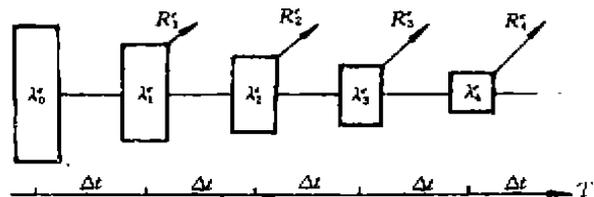


图 3 图 2 所示生态网络中能量流的时间链

Fig. 3 The time chain of energy flow in the ecosystem shown as fig. 2

例 2, 图 4 为一水生生态系统中磷流动的稳态网络^[9], 有 5 个分室, 包括一个源分室、三个瞬分室以及一个汇分室。流动参数 F_{ij} 的单位为 $\text{mg}/\text{m}^2 \cdot \text{d}$, 其值为: $F_{01} = 100.0, F_{12} = 247.5, F_{14} = 27.3, F_{21} = 74.8, F_{23} = 172.7, F_{31} = 100.0, F_{34} = 72.7$ 。源分室的磷输出向量为 $\bar{V}_0^e(t_0) = \{100.0, 0, 0, 0, 0\}$, 磷在网络中的转移矩阵为:

$$P_0^m(t_0) = \begin{bmatrix} 0.0000 & 0.9007 & 0.0000 & 0.0993 \\ 0.3022 & 0.0000 & 0.6978 & 0.0000 \\ 0.5790 & 0.0000 & 0.0000 & 0.4210 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.1000 \end{bmatrix}$$

这里取时间间隔 Δt 为 1d, 由 (6)、(7) 式可得, $\lambda_0^m(t_1) = 90.07, \lambda_0^m(t_2) = 90.07, \lambda_0^m(t_3) = 60.907, \lambda_0^m(t_4) = 57.293, \lambda_0^m(t_5) = 49.355, \lambda_0^m(t_6) = 37.759, \lambda_0^m(t_7) = 34.283, R_0^m(t_1) = 9.930, R_0^m(t_2) = 9.930, R_0^m(t_3) = 39.093, R_0^m(t_4) = 42.707, R_0^m(t_5) = 50.645, R_0^m(t_6) = 62.241, R_0^m(t_7) = 65.717$ 。图 5 为相应的时间链, $\lambda_0^m(t), R_0^m(t)$ 的单位为 mg/m^2 , 其中 $R_i^m = R_0^m(t), \lambda_i^m = \lambda_0^m(t)$ 。

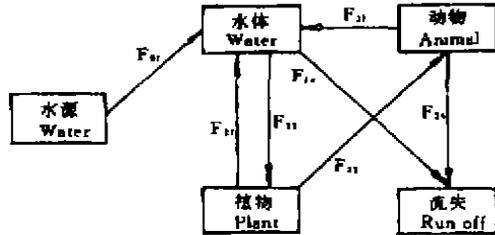


图 4 一水生生态系统中磷流动网络

Fig. 4 The flow network of nutrient element P in a freshwater ecosystem

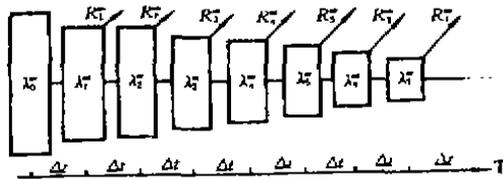


图 5 图 4 所示生态网络磷流动的时间链

Fig. 5 The time chain of nutrient element P in the ecosystem shown as fig. 4

比较上述两个生态网络所对应的的时间链, 可以发现, 在例 1 中的能量时间链上, 由源分室输出的能量(太阳能), 随着在网络中的流动, 很快就被耗散了, 即时间链较短。而在例 2 中由于磷再循环过程的存在, 输入的磷需要较长的时间才能流失, 即其时间链较长。因而, 对于一个循环效率较高的生态网络, 其时间链就较长, 说明了物质在生态网络中的滞留时间就越长。因此, 生态网络中物质、能量流动的时间链直观地反映了物质、能量在网络中流动的宏观行为。

6 小结

Markov 过程是一类极为重要的随机过程, 假设生态网络中物质、能量流动的随机特性具有 Markov 性质是应用 Markov 过程来研究生态网络中物质、能量流动的前提。时间链是指流入网络中物质、能量在网络中分布结构随时间的变化形式。本文利用 Markov 过程的基本理论, 给出了一般生态网络中物质、能量流动时

间链的分析方法。通过对两个简单生态网络的分析发现, 时间链直观地反映了物质、能量在流动过程中的流失和耗散行为。这种行为依赖于生态网络中流动特征和网络所处的状态。由于物质再循环的普遍存在, 使得物质流动的时间链与能量流动的时间链有着质的差别。时间链的特征反映了生态网络中流动行为与滞留时间之间的内在联系。

参 考 文 献

- 1 Bailey N T J *The elements of stochastic process with applications to the natural science*. John Wiley and Sons, 1964. 47-85
- 2 Huston M and Thomas S. Plant successional life history and competition. *The American Naturalist*, 1987, 130(2): 168-198
- 3 Barber M C. A retrospective markovian model for ecosystems, resource flow. *Ecol. Modell.* 1978, 5: 125-135
- 4 Barber M C. A markovian model for ecosystems flow analysis. *Ecol. Modell.* 1978, 5: 193-206
- 5 Patten B C. Energy cycling in the ecosystem. *Ecol. Modell.* 1985, 28: 1-71
- 6 韩博平. 生态网络分析的研究进展. *生态学杂志*, 1993, 12: 41-45
- 7 韩博平. 生态网络与生态网络分析. 全国首届新学说新观点学术讨论会文集(生命科学). 北京: 中国科学技术出版社.

1993, 196—200

8 云南大学生物系编. 植物生态学. 北京: 人民教育出版社, 1980, 327—333

9 Jeffers J N R. 系统分析及在生态学中的应用. 郎所、王献博、陈灵芝译. 北京: 科学出版社, 1983, 67—80

THE TIME CHAIN ANALYSIS OF MATTER AND ENERGY FLOW IN ECONETWORKS

Han Boping

(*Biology Department, Zhongshan University, Guangzhou, 510275*)

In the present paper, the stochastic behaviours of matter and energy flow in econetworks are described by transition probability matrix on the basis of Markov process. The time chain of matter and energy flow is defined as the matter and energy marcodistribution structure changing with time in an econetwork. The basic principle of time chain analysis is given for steady and insteedy state econetworks. The analysis of two steady state econetworks indicates that the time chains directly show the marco-dispasive and losing behaviours of matter and energy with time and that the time chain of matter flow is naturally different from that of energy flow because of the cycling mechanism.

Key words: time chain, econetwork, Markov process.