

生 态 学 名 著 译 丛

# Fundamentals of Ecological Modelling Third Edition

## 生态模型基础 (第三版)

[丹] S. E. Jørgensen [意] G. Bendoricchio

何文珊 陆健健 张修峰 译



高等教育出版社  
Higher Education Press

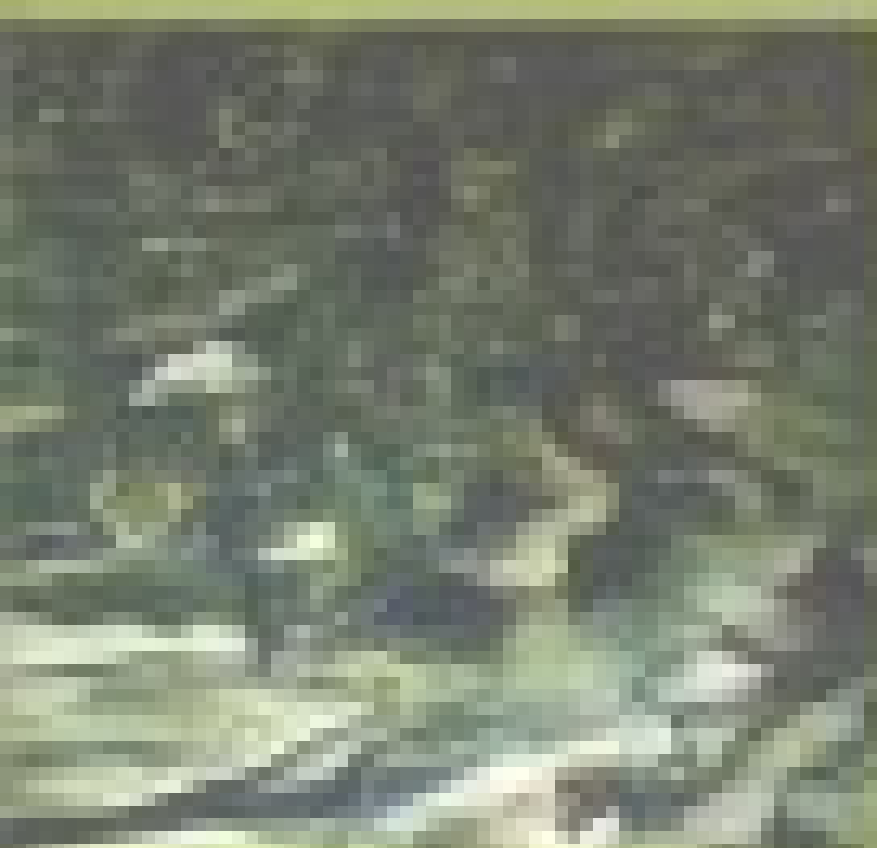
中国科学院植物研究所  
中国科学院南京地质古生物研究所

中国科学院南京地质古生物研究所  
中国科学院南京地质古生物研究所

# 生态模型基础 (第2版)

[英] H. T. Odum, [美] R. M. May, [美] R. M. May, [美] R. M. May

何国雄 何国雄 何国雄 何国雄



中国科学院植物研究所  
中国科学院南京地质古生物研究所

生态学名著译丛

# Fundamentals of Ecological Modelling

(Third Edition)

## 生态模型基础

(第三版)

[丹麦] Sven Erik Jørgensen

[意大利] Giuseppe Bendoricchio

何文珊 陆健健 张修峰 译

高等教育出版社

图字:01-2007-0374号

This third edition of **Fundamentals of Ecological Modelling** by **S. E. Jorgensen** and **G. Bendoricchio** is published by arrangement with ELSEVIER BV, of Sara Burgeharstraat 25, 1055 Amsterdam, The Netherlands

© 2001 Elsevier Science B. V.

All rights reserved.

### 图书在版编目(CIP)数据

生态模型基础:第3版/[丹]扬戈逊,[意]班道雷切编著;何文珊,陆健健,张修峰译. —北京:高等教育出版社,2008. 1

书名原文:Fundamentals of Ecological Modelling  
ISBN 978-7-04-022041-4

I. 生… II. ①扬…②班…③何…④陆…⑤张…  
III. 生态学-数学模型-研究生-教材 IV. Q141

中国版本图书馆CIP数据核字(2007)第191609号

策划编辑 李冰祥 责任编辑 陈正雄 封面设计 张楠 责任绘图 杜晓丹  
版式设计 马敬茹 责任校对 俞声佳 责任印制 张泽业

出版发行 高等教育出版社  
社址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100011  
总机 010-58581000

经销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印刷 中国农业出版社印刷厂

开本 787×1092 1/16  
印张 30.75  
字数 580 000

购书热线 010-58581118  
免费咨询 800-810-0598  
网址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版次 2008年1月第1版  
印次 2008年1月第1次印刷  
定价 58.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 22041-00

## 内 容 提 要

生态模型是生态学中发展最迅速的领域之一,自 1994 年本书第二版出版以来的 10 多年间,生态模型的种类得到了极大的丰富,数量也数倍于以前。但是除了目前已经有一些专门针对种群动态等生态模型的书籍,能够全面阐述生态模型理论与过程,涵盖各类生态模型的书尚不多见。本书(即第三版)阐述了生态建模的概念和过程,代表了该领域的最新发展和权威介绍,为读者提供了构建生态模型的工具。在综合阐述生态模型的理论、方法和应用的基础上,更加注重读者独立建模的实践性。为了帮助读者更好地掌握生态建模技术,多数章节末尾设有相应的练习。和前两版相比,本版更注重对建模过程的分步且详细的讨论,阐述了建模过程中涉及的子模型和单元过程,并对不同的模型进行概述、举例、复杂性和应用性的阐述,尤其深入描述了最新的模型技术。

本书适用于做生态模型课程的研究生教材,也是从事生态学和环境工作的工程师与生态学家的优秀参考书。

# 译者序

丹麦皇家科学院的 Sven Erik Jørgensen 教授是国际著名的生态模型专家,他于 1975 年创办并担任主编的《国际生态模型学报》(*International Journal of Ecological Modelling*),30 余年来一直在国际上引领着一支独特的生态模型学派,他在系统生态学、湿地科学和生态工程学等方面都有很高的造诣。

Jørgensen 教授也是一位高产的学者,他已出版了 18 部丹麦文专著,42 部英文专著,300 多篇学术论文。他还是 9 种国际学术期刊的编委,在全球 27 个国家开设过生态模型培训班。

我与 Jørgensen 教授于 1986 年相识,当时,他应邀到中国科学院南京地理研究所(即现在的“中国科学院南京地理与湖泊研究所”)举办的“生态模型和水资源研讨班”做主讲,而我刚留美回国不久,应湖泊所特邀担任研讨班的专业翻译。从那时起我与 Jørgensen 教授的合作一直没有中止过。1986—1990 年 Jørgensen 教授被聘为我承担的国家环境保护总局课题“淀山湖富营养化防治研究”的学术顾问;1989 年 Jørgensen 教授邀请我访问丹麦哥本哈根大学和其研究基地,进行了湖泊生态方面的学术交流;1990 年我翻译出版了 Jørgensen 教授的成名著作《生态模型法原理》(第一版);1994 年我赴荷兰海洋研究所做访问学者,期间继续与 Jørgensen 教授进行近海生态和生态模型方面的合作;2004 年 Jørgensen 教授与美国的 Mitch 教授分享斯德哥尔摩水奖,而那年 4 月 Jørgensen 教授应邀来我校开设“生态模型法原理”研究生课程,他是在那次讲课期间得知获此大奖的消息。这次我参与高等教育出版社“生态学名著译丛”翻译计划,也得到了 Jørgensen 教授的大力支持。他是我校今年教育部“111 计划”的国际首席专家。

生态模型是生态学中发展最迅速的领域之一,自 1994 年本书第二版出版以来的 10 多年间,生态模型的种类得到了极大的丰富,数量也数倍于以前。但是除了目前已经有的一些专门针对种群动态等生态模型的书籍,能够全面阐述生态模型理论与过程,涵盖各类生态模型的书尚不多见。本书(即第三版)阐述了生态建模的概念和过程,代表了该领域的最新发展和权威介绍,为读者提供了构建生态模型的工具。在综合阐述生态模型的理论、方法和应有的基础上,更加注重读者独立建模的实践性。为了帮助读者更好地掌握生态建模技术,多数章节末尾设有相应的练习。和前两版相比,本书更注重对建模过程的分步且详细的

讨论,阐述了建模过程中涉及的子模型和单元过程,并对不同的模型进行概述、举例、复杂性和应用性的阐述,尤其深入描述了最新的建模技术。适用于做生态模型课程的研究生教材,也是从事生态学和环境工作的工程师与生态学家的优秀参考书。

1990年我与周玉丽女士合作翻译了本书第一版。这次翻译的是本书的第三版,更新的内容较多,由 Jørgensen 教授和 G. Bendoricchio 教授合著,翻译主要由何文珊博士担纲,张修峰博士协助,最后由我完成了统稿。本书出版得到高等教育出版社李冰祥博士和陈正雄编辑的大力协助,周婧、马安娜、李静会、沙晨燕、高阳和吴翔等研究生参与图表清绘和校读,在此一并表示感谢。

本书涉及内容广泛,又与多学科交叉,而且原著者和译者的母语都非英语,在语言上可能有不少理解不透彻的地方;加上译者水平有限,译作中遗漏或谬误之处难免,敬请广大读者不吝指正。

陆健健

2007年12月8日



## 第三版前言

本书是为生态和环境领域的各类工程师和生态学家编写的,因为他们希望获得有关生态学和环境科学领域快速发展的模型介绍。本书假定读者对环境问题和生态学已有所了解,就如已出版的《环境科学与技术原理》教材一书中所提到的,此外具备微分方程、矩阵计算的基础知识或已经阅读了附录,因为这些问题在附录中已进行了大致介绍。

在已出版的书中,很少有介绍生态模型的。尽管有些书中涉及建模的一些方面,如种群动态,但在一本书中涵盖了生态建模的所有方面的尚不多见。因此,为这一课题编写一本教材还是需要的。虽然在这一标题下已出版了许多书籍,但大多数情况下,它们都要求读者已经了解了这个领域,或者至少在建立生态模型方面有些经验。本书的目的就是要填补这个空白。

作者的目的一方面是概括地介绍这个领域,包括最新研究进展,另一方面是使读者能建立自己的模型。为了达到这些目的,作者试图阐明如下几点:

① 详细地讨论建模顺序,逐步阐明模型建立的过程。讨论每一步的优缺点,并用简单的例子来说明这些步骤。本书中包括许多说明和例子,说明部分是对模型从细节上的解释,以使读者能够建立自己的模型,而例子就是建模过程的本身。大多数章节后面,都提供了进一步训练的习题。

② 通过理论介绍、应用概况表、复杂性、实例和说明来阐明大多数模型类型。

③ 通过简单的和复杂的实例,详细地介绍了实践中如何建立模型。充分考虑了选择最终模型的原因,特别是其复杂性,以确保读者能够理解建模的详细过程。本书的前一版给出了很多的模型信息,但如今要进行广泛的概括几乎是不可能的,因为在过去的5~10年里,这个领域发展得如此迅速以至于如今的参考文献中包括了将近两倍于1994年第二版时的模型。

重点强调了对模型性质的理解。在生态学和环境管理中,模型是很有用的工具,但如果粗枝大叶地建立和使用模型,可能会有百害而无一利。建立模型不是做数学练习,需要对所要建模的系统有深入的理解。本书再三强调了这一点。

在第1章绪论之后,第2章阐明了建模的过程。作者试图对如何模拟生物学系统给读者一个完整的回答。

第3章概括了可应用于模型的子模型或单元过程(即要素)。在这一版中



本章进行了相当大的扩展。本书第三版的合作者 Bendoricchio 教授在帕多瓦大学讲授“环境和生态学建模”的课程中,使用的是本书的第二版,发现在建模过程中需要对大多数基本的方程提供更为全面的介绍。本书对应用数学表达式进行全面概括后,价值得到了提升。另外,作为一名数学家,Bendoricchio 教授在子模型之后提供了更为准确的数学分析。

第4章综述了模型概念化的不同方法。由于不同的建模者偏爱不同的方法,所以提供所有能够利用的方法是重要的。

雄心勃勃的建模者想建立动态模型,但问题往往是,系统和(或)数据可能只需要应用一个简单的静态模型就足够了。在许多情况下,静态模型完全会令人满意。第5章提供了不同类型的静态模型并且提供了模型的详细内容,对建立静态模型进行了很好的说明并且很有实用价值。

种群模型和其他模型之间原则上没有区别,但它们有不同的历史背景,用于解决不同的问题。第6章介绍了种群模型的概况,但要更加全面地了解这方面的内容,必须寻找着重讨论这类模型的书。广义的生态模型也包含种群的动态模型,因此这类生态模型的应用也包括在这一章。

第7章介绍动态生物地球化学模型。富营养化模型和湿地模型被用来说明这类模型。

环境和生物有机体中的有毒物质的模型在第8章中讲述。这种模型近来在环境评估中有着广泛的应用。考虑到其重要性,因此对生态毒理模型的建模及应用进行了全面的论述。

最后,第9章阐明了生态模型最近的发展:如何使模型具有生态系统所具有的弹性和灵活性特点。本章阐述和讨论了对这一问题的不同处理方法。本章也包括了混沌理论和灾变理论在建模中的应用,最后一节阐述了四个近期发展的建模技术,包括生态建模中使用的机器学习和人工神经网络。

本书最后以三个附录和主题索引而结束。为了帮助读者找到索引名词,所有的索引词汇在本书中均以斜体标注。

Sven Erik Jørgensen

丹麦哥本哈根

Giuseppe Bendoricchio

意大利帕多瓦

2001年7月

## 致 谢

作者对 Poul Einar Hansen, Leif Albert Jørgensen, Henning F. Mejer, Søren Nors Nielsen, Bent Halling Sørensen, Sara Morabito 和 Luca Palmeri 等人在本书成稿过程中所给予的建设性建议和鼓励表示感谢。我们也特别感谢如下几人: Søren Nors Nielsen, 他把一些模型翻译成计算机语言; Henning F. Mejer, 他主要对于一些模型的数学方面给予了帮助; Poul Einar Hansen, 在第 6 章的种群动态模型中, 他提供了一些有价值的建议并且是附录中数学部分的作者; Silvia Opitz, 他提供了第 5 章中静态模型的基本输入; Bent Halling Sørensen, 他对第 8 章中的生态毒理学部分提出了建设性的批评意见。

## 高等教育出版社自然科学学术出版中心

高等教育出版社是教育部所属的国内最大的教育出版基地,其自然科学学术出版中心下设研究生教育与学术著作分社和自然科学学术期刊分社,正努力成为中国最重要的学术著作出版单位和最大的学术期刊群出版单位。

研究生教育与学术著作分社充分发掘国内外出版资源,为研究生及高层次读者服务,已出版《教育部推荐研究生教学用书》、《当代科学前沿论丛》、《中国科学院研究生院教材》、《中国工程院院士文库》、《长江学者论丛》等一系列研究生教材和优秀学术著作。

自然科学学术期刊分社主要负责教育部大型英文系列学术期刊出版项目 *Frontiers in China* 中基础科学、生命科学、工程技术类期刊的出版工作,目标是搭建国内学术界与海外交流的平台,以及国内学术期刊界合作的平台。

地 址:北京市朝阳区惠新东街4号富盛大厦15层(100029)

网 址:<http://academic.hep.com.cn/>

购书电话:010-58581114/1115/1116/1117/1118

# 目 录

|                  |     |
|------------------|-----|
| 第三版前言            | I   |
| 致谢               | III |
| 第 1 章 绪论         | 1   |
| 1.1 物理和数学模型      | 1   |
| 1.2 模型作为管理的工具    | 2   |
| 1.3 模型作为科学的工具    | 3   |
| 1.4 模型和整体论       | 6   |
| 1.5 生态系统作为研究的目标  | 8   |
| 1.6 本书大纲         | 9   |
| 1.7 生态和环境模型的发展   | 12  |
| 1.8 模型应用现状       | 13  |
| 第 2 章 建模的概念      | 16  |
| 2.1 引言           | 16  |
| 2.2 模型的组成        | 16  |
| 2.3 建模过程         | 19  |
| 2.4 模型的类型        | 25  |
| 2.5 模型类型的选择      | 29  |
| 2.6 模型的复杂性和结构的选择 | 32  |
| 2.7 验证           | 44  |
| 2.8 灵敏度分析        | 51  |
| 2.9 参数估计         | 54  |
| 2.10 证实          | 69  |
| 2.11 生态建模和量子理论   | 70  |
| 2.12 模型的约束       | 73  |
| 问题               | 81  |
| 第 3 章 生态过程       | 82  |
| 3.1 物理过程         | 82  |
| 3.1.1 空间尺度和时间尺度  | 82  |
| 3.1.2 物质运输       | 85  |

|                               |     |
|-------------------------------|-----|
| 3.1.3 物质平衡 .....              | 95  |
| 3.1.4 能量因素 .....              | 99  |
| 3.1.5 沉降和再悬浮 .....            | 105 |
| 3.2 化学过程 .....                | 111 |
| 3.2.1 化学反应 .....              | 111 |
| 3.2.2 化学平衡 .....              | 116 |
| 3.2.3 水解 .....                | 119 |
| 3.2.4 氧化还原作用 .....            | 121 |
| 3.2.5 酸碱性 (acid - base) ..... | 124 |
| 3.2.6 吸附和离子交换 .....           | 126 |
| 3.2.7 挥发 .....                | 133 |
| 3.3 生物过程 .....                | 136 |
| 3.3.1 水生环境里的生物地球化学循环 .....    | 136 |
| 3.3.2 光合作用 .....              | 156 |
| 3.3.3 藻类生长 .....              | 158 |
| 3.3.4 浮游动物生长 .....            | 163 |
| 3.3.5 鱼类生长 .....              | 166 |
| 3.3.6 单种群增长 .....             | 169 |
| 3.3.7 生态毒理过程 .....            | 171 |
| 问题 .....                      | 176 |
| <b>第4章 概念模型</b> .....         | 178 |
| 4.1 引言 .....                  | 178 |
| 4.2 概念模型的应用 .....             | 178 |
| 4.3 概念模型的类型 .....             | 180 |
| 4.4 概念框图作为建模工具 .....          | 186 |
| 问题 .....                      | 188 |
| <b>第5章 静态模型</b> .....         | 189 |
| 5.1 引言 .....                  | 189 |
| 5.2 网络模型 .....                | 190 |
| 5.3 网络分析 .....                | 193 |
| 5.4 ECOPATH 软件 .....          | 198 |
| 5.5 响应模型 .....                | 211 |
| 5.5.1 生态毒理学响应模型 .....         | 211 |
| 5.5.2 营养状态响应模型 .....          | 212 |

|                                         |     |
|-----------------------------------------|-----|
| <b>第 6 章 模拟种群动态</b> .....               | 218 |
| 6.1 引言 .....                            | 218 |
| 6.2 基本概念 .....                          | 218 |
| 6.3 种群动态增长模型 .....                      | 219 |
| 6.4 种群间的相互作用 .....                      | 222 |
| 6.5 矩阵模型 .....                          | 233 |
| 问题 .....                                | 235 |
| <b>第 7 章 动态的生物地球化学模型</b> .....          | 236 |
| 7.1 引言 .....                            | 236 |
| 7.2 动态模型的应用 .....                       | 237 |
| 7.3 富营养化模型 I: 概述和两个简单的富营养化模型 .....      | 238 |
| 7.4 富营养化模型 II: 一个复杂的富营养化模型 .....        | 247 |
| 7.5 湿地模型 .....                          | 260 |
| 问题 .....                                | 266 |
| <b>第 8 章 生态毒理学模型</b> .....              | 268 |
| 8.1 生态毒理学模型的分类与应用 .....                 | 268 |
| 8.2 环境风险评价 .....                        | 270 |
| 8.3 生态毒理学模型的特点和结构 .....                 | 279 |
| 8.4 总结: 模型在生态毒理学中的应用 .....              | 287 |
| 8.5 生态毒理学参数的估算 .....                    | 291 |
| 8.6 生态毒理学研究实例 I: 模拟铬在一个丹麦峡湾中的分布 .....   | 298 |
| 8.7 生态毒理学研究实例 II: 镉和铅对农产品的污染 .....      | 304 |
| 8.8 生态毒理学研究实例 III: 亚历山大 Mex 湾的汞模型 ..... | 309 |
| 8.9 逸度分布模型 .....                        | 317 |
| 问题 .....                                | 322 |
| <b>第 9 章 生态和环境建模研究展望</b> .....          | 326 |
| 9.1 引言 .....                            | 326 |
| 9.2 生态系统的特征 .....                       | 326 |
| 9.3 结构动态模型 .....                        | 334 |
| 9.4 四个说明性的结构动态研究实例 .....                | 342 |
| 9.5 混沌理论在建模中的应用 .....                   | 353 |
| 9.6 灾变理论在生态建模中的应用 .....                 | 359 |
| 9.7 建模技术中的新方法 .....                     | 368 |
| 问题 .....                                | 378 |

---

|                          |     |
|--------------------------|-----|
| 附录 I 数学工具 .....          | 379 |
| A.1 向量 .....             | 379 |
| A.2 矩阵 .....             | 383 |
| A.3 方阵、特征值和特征向量 .....    | 389 |
| A.4 微分方程 .....           | 396 |
| A.5 微分方程(组)系统 .....      | 404 |
| A.6 数值法 .....            | 412 |
| 附录 II 表达式、概念和指标的定义 ..... | 421 |
| 附录 III 逸度模型参数 .....      | 425 |
| 参考文献 .....               | 427 |
| 索引 .....                 | 457 |



# 第1章 绪 论

## 1.1 物理和数学模型

人们总是使用模型作为解决问题的工具,因为它能使实际问题简单化。模型当然不可能包括真实系统的所有特性,否则,它将是真实系统本身了。然而,使模型包括所需求解或描述问题的基本特征是极为重要的。

使用模型所依据的基本原理最好用一个例子来说明。多年来我们常用船舶的物理模型来决定船舶的外形,使它在水中受到的阻力最小。这个模型包括实际船舶的形状、大小和有关的主要尺寸,但并不涉及其他诸如仪器使用、船舶安排等的详细资料,这些细节显然是与该模型的目的不相干的。船舶的其他模型是为其他目的服务的,如电线布线的蓝本、各种机舱的布置安排、管线的图纸等。

相应的,一个生态模型必须包括这样的特性,这些特性对于管理或解决科学问题具有重要意义。生态系统是较船舶复杂得多的系统,因此要抓住对生态问题具有重要意义的主要特征是极为复杂的事。不过,由于近几十年的认真研究,已有可能建立实用的生态模型了。

生态模型能够同地图相媲美(地图本身也是模型)。不同类型的地图是为不同的目的服务的:如为飞机、轮船、汽车、铁路以及地理学家和考古学家等使用的地图,它们都不相同,因为它们有着不同的着眼点。根据地图的用途和基本知识,有不同比例尺的地图可供选择,而且一张地图不可能包括一个特殊地区的所有详细内容,因为它们可能是不相关的,并且将分散地图的主题。例如,如果一张地图包含所有汽车在给定时间的停放地点的所有细节,也许在地图尚未作好之前,汽车已经开到了新的地点。因此一张地图可能只包括使用者想要的相关信息。

同样的道理,生态模型主要集中在对兴趣的目标所考虑的问题上——很多不相关的细节可能阻碍模型的主要目标。因此,对于同一个生态系统可能建立许多不同的生态模型,应该根据目标,选择一个最为适合的模型。

模型可以是物理模型,如上面用于测量阻力的船舶模型,也称为缩影。模型也可以是数学模型,它用数学术语描述生态系统以及有关问题的主要特性。

物理模型在本书中只是非常简单的涉及,本书讨论的重点集中于数学模型的建立。最近20年中,生态建模得到了非常迅速的发展,得益于如下三个基本因素:

- ① 计算机技术的发展,使得我们能处理非常复杂的数学问题;
- ② 对污染问题的共识,虽然对污染的完全消除是不现实的(“零排放”),但利用有限的经济资源,适当控制污染,需要严肃考虑污染对生态系统的影响;
- ③ 我们对环境和生态问题的认识得到了显著提高,特别是我们已经获得了更多的生态系统中的定量关系以及生态特征和环境因素之间的定量关系。

模型可以被认为是对生态系统特定问题的认识和假设,而不是统计分析,因为统计分析只是揭示数据间的关系。而模型能够包括我们所有的关于系统的知识:

- ① 系统的组成成分同其他的组分间的相互作用,如浮游动物以浮游植物为食;
- ② 过程常常可用被证明是普遍有效的数学公式来表示;
- ③ 过程的重要性跟问题有关。

一个生态模型中通常包含了多方面的知识。也就是说,对于系统,模型能够提供比统计分析更深刻的理解,因此,对于如何解决主要环境问题,能够产生一个更好的管理方案。但这并不是说统计分析结果在建模过程中就不重要。相反,模型是建立在能够同时得到的所有的工具之上,包括数据统计分析、物理学-化学-生态学知识、自然规律、一般常识等,这正是建模的优点。

## 1.2 模型作为管理的工具

应用生态管理模型所依据的思想见图1.1。城市化和技术的发展对环境的压力日益增大。能量和污染物释放到生态系统中,可能引起藻类或细菌的迅速生长,可能危害物种,或者使整个生态系统结构发生变化。一个生态系统是极其复杂的,所以预测污染物环境效应的任务也变得十分艰巨,模型应运而生。只要具备坚实的生态学知识,就能从生态系统中找到与所考虑的污染问题有关的那些特征,而这些特征就是形成生态模型的基础(见第2章的讨论)。如图1.1所示,所形成的模型可用来选取最适宜于解决特殊环境问题的环境技术,或者确立减少或限制污染物排放的立法依据。

图1.1体现了20世纪70年代时引入生态模型作为管理工具的一种思想。如今,环境管理更加复杂,必须应用环境技术,清洁生产技术作为现有技术的替代,以及生态工程或生态技术。后面这种技术应用于解决非点源或扩散污染问