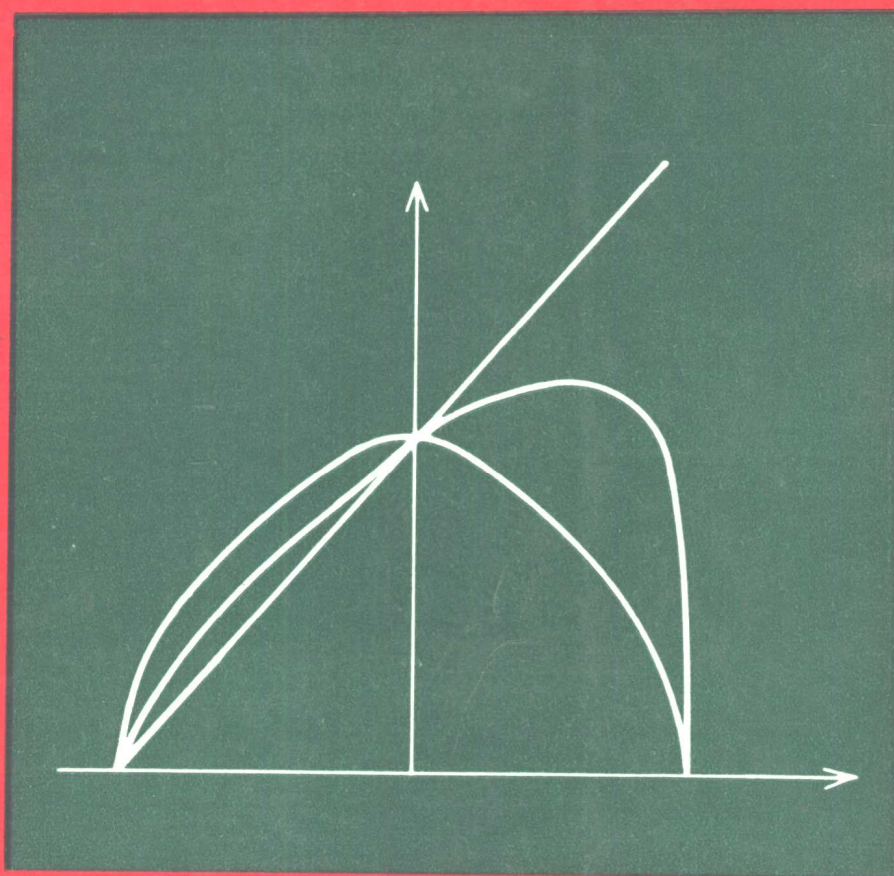


# 生物种群增长的营养动力学

崔启武 刘家冈 等著

科学出版社



Q145  
CQW

118886

# 生物种群增长的 营养动力学

崔启武 刘家冈 等著

科学出版社

1991

## 内 容 简 介

本书是生物科学中的新兴学科——营养动力学方面的一本专著。作者从物理学和生物学的一些基本原理出发,利用数学,尤其是微分方程作为手段,深入分析了营养物质在生物系统中的运转和流动特征及其与种群增长的密切关系,建立了一系列以营养动力学理论为基础的新的生态数学模型。本书也系统地介绍了营养动力学的建模理论、原则和方法。

本书可供从事生物科学研究,特别是生态学(尤其是理论生态学)、生理学、营养动力学、生物数学、生态系统分析的科研人员和高等学校有关专业师生参考,对于从事资源管理、农业、林业、渔业、养殖业、畜牧业的人员亦有一定的参考价值。

## 生物种群增长的营养动力学

崔启武 刘家冈 等著

责任编辑 于 拔 彭克里 曾桂芳

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1991年4月第一版 开本:787×1092 1/16

1991年4月第一次印刷 印张:17 3/4

印数:0001—d.300 字数:408 000

ISBN 7-03-002014-6/O·280

定价: 18.30元

## 序

种群生态学是研究物种特性的核心,种群数量动态则是预测有益和有害物种兴衰及其应采取对策的基本依据,因此,种群生态学研究从本世纪二三十年代开始一直受到生态学家的重视。生物生长发育和种群繁殖都需要吸取一定的营养物质。营养物质是讨论种群生态学必须考虑的基本因素。生物对食物的嗜好,视食物种类、食物所处状态以及生物自身状态和所处的环境而异。这说明营养物对生物种群的作用是有量与质的差别的。

生物繁殖需要一定空间,空间是研究种群生态学必须考虑的另一因素。一定空间的种群数量,即密度,密度高低可用以表示种群所在空间的适宜度,密度过高将导致种群内个体之间竞争或自我疏稀,亦间接地影响小环境气候。因而密度常用作表达种群变动的指标,甚至用以区分某些环境因素的作用性质,如密度独立因素(density independent factor)和密度非独立因素(density dependent factor)。

种群数量动态研究从早期的一般描述,发展到比较精确的定量研究,进而数量模型化,曾引起许多应用数学家及物理学家的兴趣,设计出不少数学表达式,以表示种群数量动态特征。其中逻辑斯谛模型被视为一个经典模型。由于设计某些数学表达方程时,忽视了种群生物学及其数量动态的复杂性,例如仅考虑某个单一因素,以致影响模式方程的实际应用价值。

上述的营养与空间两个因素通常是同时存在的。近年对生态位的研究,已揭示营养与空间对生物种群波动产生的互补关系。正由于此种相互作用的复杂关系,说明基于任何一个单因素建立的种群增长模型,在扩展应用时都应考虑它的局限性。

崔启武等编写的《生物种群增长的营养动力学》把营养动力学概念应用到种群增长模型中,把营养-种群生长-密度因素融合起来,修补了逻辑斯谛模型在这方面的不足。此外,本书在应用实例中进行的理论阐述,以及附篇中的模型讨论,都有助于加深对种群增长模型及崔-Lawson 方程的认识。我相信本书的问世,将会受到生物生态学及应用数学等有关专家的关注,对促进我国种群生态学的发展,特别在数学生态学方面做出贡献。

马世骏

1989年2月22日于北京

## 前 言\*

我是学物理的，后来长期在一个研究生物学的单位工作。虽然30多年来所从事的工作与我在大学中所学的专业不一致，但正是这种环境促使我长期思考一个问题：如何把物理学、数学和生物学结合起来以促进生物科学的发展。1980年我得到一个机会到英国陆地生态研究所进修和工作，该所所长、著名的国际生态系统分析学家 J. N. R. Jeffers 让我自由地开设一个课题，由他提供经费、助手和条件进行工作，因此，我就选择了一个以营养动力学观点建立生态数学模型的课题。具体地说，就是从物理学和生物学的一些基本概念和原理出发，用数学作为手段，来处理和分析生态系统中不同层次的问题。在英国短短的两年中，我只完成了单种种群的营养动力学模型，回国以后，得到国家自然科学基金委员会的资助继续开展这方面的工作。现在呈现在读者面前的是这项研究的系统总结，包括单种种群、捕食-食饵系统、种间竞争关系和有机残体分解等生态系统中几个主要营养过程的营养动力学模型，以及将这些模型联系起来的系统分析和组建这些模型的基本概念、理论和方法。当然，目前这个理论还在继续发展，我们建立新模型的工作并没有终止，但是可以说已经初见雏形，所以先行整理出来与读者见面。

本书在写作时力求做到深入浅出，既照顾到数学推导的严谨性，又考虑到数学模型的生物学背景和生物学意义及解释，使数学和生物学两科专业的人员都能接受。因而，对一些繁琐的公式推导过程尽量从简，也对一些生物学上太专门化的术语尽量避开，做到使具有一般生物学和高等数学知识的读者都能看懂和使用。

参加本书各章编写工作的有刘家冈(北京林业大学基础部)，李俊清、刘自强、高中信(东北林业大学)，王本楠(中国科学院生态环境研究中心)，李洪心(中国科学院沈阳自动化研究所)，郑根昌(哲里木盟农牧学院)，卢凤永、李文灿、李小竹、何芳良、宋波(中国科学院沈阳应用生态研究所)等同志，其中李文灿同志还做了大量的稿件抄写、图表整理、文献标注等工作。全部插图由毕广春同志描绘。

本书初稿完成后，曾作为讲义油印出来，在几所高等学校讲授过，并曾分送国内著名的生态学家和生物数学家征求意见，得到了马世骏、林昌善、阳含熙、周纪伦、高拯民、蒋有绪、陈兰荪、马知恩等的热情支持和推荐。马世骏教授特为本书写序。对以上同志的辛勤劳动和热情支持，特表谢意。

我也愿意借此机会感谢中国科学院沈阳应用生态研究所、中国科学院沈阳自动化研究所、中国科学院沈阳分院领导为本书的出版提供资助，以及英国陆地生态研究所 Jeffers 所长在课题开设和我国国家自然科学基金委员会生物科学部在课题继续研究方面所提供的基金资助；感谢英国陆地生态研究所的 Dr. Lawson 在课题研究中的大力协助。

崔启武

1989年7月5日

\* 本书是国家自然科学基金资助的课题。

# 目 录

## 序

## 前言

<b>第一篇 绪论</b> .....	1
第一章 生物生长与营养物质关系的研究历史概述.....	1
第二章 生物种群增长的营养动力学的研究范围和研究方法.....	10
<b>第二篇 生物种群增长的营养物质基础</b> .....	23
第三章 生物体的营养物质组成.....	23
第四章 营养物质缺乏所引起的生物系统功能失调.....	38
第五章 营养结构与生态平衡.....	52
<b>第三篇 营养物质对生物生长的作用方式(营养动力学的数学模型)</b> .....	67
第六章 线性模型——逻辑斯谛方程论.....	71
第七章 非线性模型 I.....	78
第八章 非线性模型 II——双构多态普适化捕食模型.....	92
第九章 两种以上的营养物质供应对生物生长速度的复合影响模式.....	101
第十章 生物对营养物质竞争的数学模型.....	107
第十一章 耗散结构理论与营养动力学模型.....	114
<b>第四篇 崔-Lawson 模型的应用</b> .....	131
第十二章 微生物种群培养和工业连续发酵的数学理论.....	131
第十三章 生物资源管理的数学模型.....	150
第十四章 崔-Lawson 模型在其他领域的一些应用.....	166
第十五章 营养动力学模型与生态系统分析(以森林为例).....	184
<b>附篇</b> .....	205
第十六章 崔-Lawson 模型和逻辑斯谛模型比较研究.....	205
第十七章 崔-Lawson 模型的差分形式——分岔与混沌行为.....	223
第十八章 崔-Lawson 模型的一些其他形式.....	229
第十九章 Rosenzweig-MacArthur 模型与崔-Lawson 模型.....	233
第二十章 营养动力学数学模型的数据拟合技术.....	236

# 第一篇 绪 论

## 第一章 生物生长与营养物质关系的研究历史概述

人类对生物(包括人)生长需要营养的认识,几乎与人类自身的历史一样悠久。这种认识的发展,大体可以划分为三个阶段(崔启武、李文灿,1987)。

### 一、启蒙阶段

这一阶段是从一些原始的猜想和一些感性认识开始到李比希植物营养学说的建立。

人类从脱离洞穴的野人生活开始群居以来,经历的第一个社会就是以“逐水草而居”为特征。这里指的“逐水草”显然不是为了追求一种“安宁”与“舒适”的环境,也不单纯是指“水”和“草”本身的价值,而主要是指人类要寻找一处易于获得食物(包括人所饲养的牲畜所需的饲料)的场所。因为一般而言,水草丰盛的地方除能提供大量的“水”和“草”以外(水和草也是人们和牲畜所需要的物质),也是生物产品和人类的食物和牲畜的饲料所能丰产的地方。

这个时代在人类发展的历史上占据了相当长时间和相当重要的位置。以至在西方和东方留下的早期文字记载和传说中,都有不少这方面的记述(陈世骧,1978)。这就是说,早在传说的远古时代,人类就从切身的生活体验中懂得了食物(包括水)对于生物和人类本身的生存和发展的重要性。所谓“民以食为天”就是说在人类的生存和发展中,食物的需要是占第一位的。对于植物生长需要养分的记载,我国西周时期的《周颂》中的《良桐篇》曾有“荼蓼朽止,黍稷茂止”的记载,意思是荼蓼烂了(才能)黍稷繁茂。古罗马诗人、哲学家季德·鲁克列齐在《物质自然界颂》中曾以诗的语言写道:“假如营养不能逐渐不断地由土地输送到树干以达到树冠来供给每一个小枝,那末树木顶部的小枝就不能变绿。”(陈伦寿,1984)。

这就是说,早在两千多年以前,东方和西方都认识到了植物的生长是依靠水分和营养物质支持的。这是人类少有的几个早期的科学认识之一,这种朴素的唯物主义思想在西方文艺复兴之后,就逐步发展成为植物营养和肥料的科学实验,取代了植物生长中早期存在的那种类似于化学发展史中的“燃素说”的“生命素学说”神话<sup>1)</sup>。

F. Bacou(1561—1624)认为植物重要的养料是水,Jan, Baptise, Ven Helmont(1577—1644)通过对柳树苗的实验认为水是植物的唯一养料,而德国化学家 R. Glauber(1604—1668)则认为植物的生长要素是硝酸钾(KNO<sub>3</sub>)而不是水。19世纪初,这种实验进入到一个新的阶段。法国科学家 Saussure 对植物的营养作了很多研究,他查明植物是需要多种养分的(包括水在内)。他从植物的灰分分析证明了水和灰分元素都是植物所必需的。它

1) 古代人所说的“生命素”和近代生物学中发现的“生长素”是两回事,后者是指激素类物质,是唯物主义的。而古代人所说的“生命素”是捉摸不定的神秘的带来生命的东西,是一种完全唯心主义的臆想。

们不是偶然地进入植物体内,而是由于植物生长需要从土壤中吸收过来的。V. D. Bousin-gaule 则做了田间试验和盆栽试验。他估计了整个轮作期间(五年轮作)作物中各种营养元素的增减,确定收获物中碳素较以厩肥施入土壤中者多,而植物体中所含灰分的增加则较施入土中者为少。他发现从土中吸取氮素最多的作物最易使土壤贫瘠,因而提出土壤衰竭作用主要是指土壤溶液中氮素的衰竭,因此为了使土壤肥力恢复到以前的程度,必须施入含有等量氮素的厩肥。同一时期的德国土壤学家 Sprengel 在他的肥料学中指出,盐分损失是连作产量降低的原因。他也指出归还矿物质于土壤的必要性。

在这些工作的基础上,著名化学家李比希总结性地发表了《化学在农业和生理学上的应用》专著,建立了植物营养学说。李比希在这本划时代的著作中第一次全面而系统地论述了植物有机体中的化学物质组成以及它们的来源和途径,初步查明了在植物有机体中,98%以上的物质是碳、氧、氢三种化学元素,其余的2%中包括氮、磷、钾、钙、镁、铁、铜、锰、硼、锌、钼等多种元素(现已知有60多种),其中氧和氢主要来自植物根吸收的水分,碳来自植物的光合作用,而氮、磷、钾等10多种元素,则是从土壤中获得,这就为生物(植物)生长依赖于营养物质这一理论奠定了科学的实验基础。

近代的生物地球化学大循环的学说支持了李比希的这种观点。近年来人们通过地球化学大循环的研究(此循环中的多数阶段是在各种生态系统内进行的),对生物圈获得了进一步的了解。生物地球化学大循环指非生物界的化学元素能够沿着一些特定的路线进行圆周运动,在此运动过程中,不同的循环路线将把各种元素引入生物体内,而后又由生物体引向环境,或者由海洋引向陆地,又由陆地引向海洋。这些元素进入生长着的动植

表 1.1 人体中主要化学元素含量百分比与岩石圈、大气圈和水圈中总含量比的比较

元 素	原子量	在岩石、大气、水圈中的含量 (%)	在人体中的含量 (%)
氢	1	0.95	9.31
碳	12	0.18	19.37
氮	14	0.03	5.14
氧	16	50.02	62.81
氟	19	0.10	0.009
钠	23	2.36	0.26
镁	24	2.08	0.04
铝	27	7.30	0.001
硅	28	25.80	
磷	31	0.11	0.64
硫	32	0.11	0.63
氯	35	0.20	0.18
钾	39	0.28	0.22
钙	40	3.22	1.38
锰	55	0.08	0.0001
铁	56	4.18	0.005



物组织内并完全同化于组织之中，当死亡降临时，各元素又返回环境，在未被其他生物重新利用前，这些元素还将在环境中进行重新分配，而且常常还要经历一些复杂的变化和地区转移。从生物地球化学物质大循环的观点来看，存在着的不过是各种元素和化学物质的反复循环，在循环运动中这些元素可以各种不同的形式存在于不同的组织中，在这种循环运动中并不存在新元素的产生和量的增减。因此，生命并不意味着增添了别的什么，不过就是营养物质运动的一种表现形式。生物体就如一部机器，不断地加工原料，将各种营养物质(或生命元素)重新加工组合成一些新的形式的有机体，完成化学元素在生命系统中的通过，完成大循环而已。地壳中大约有 60 多种元素存在于生物体中，其中大部分元素是生命活动所必需的。

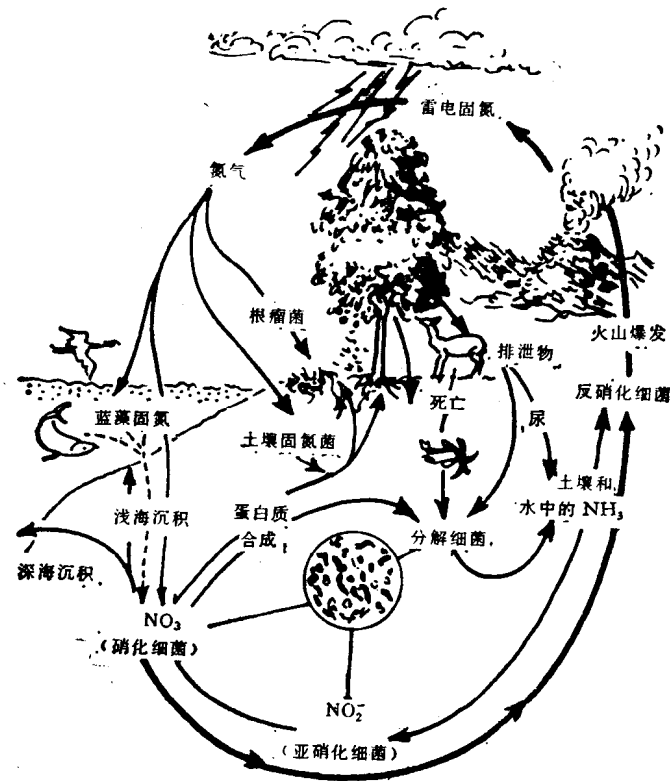


图 1.1 氮循环图

应该说，李比希的植物营养学说是生物地球化学大循环学说的一个重要组成部分。

李比希在他的《化学在农业和生理学上的应用》一书中，还概括性地提出了著名的最小因子定律。他写道：“植物在吸收土壤中存在各种元素时，当土壤中某种元素的完全缺乏或含量不足，可能阻碍植物对其他养分的功效，甚至减少其他养分的营养作用。”这就是说，植物的生长依赖于最缺的那种养分。

李比希的最小量定律可用多种方法进行表述。下面的营养桶图是一种通俗易懂的比较好的说明。

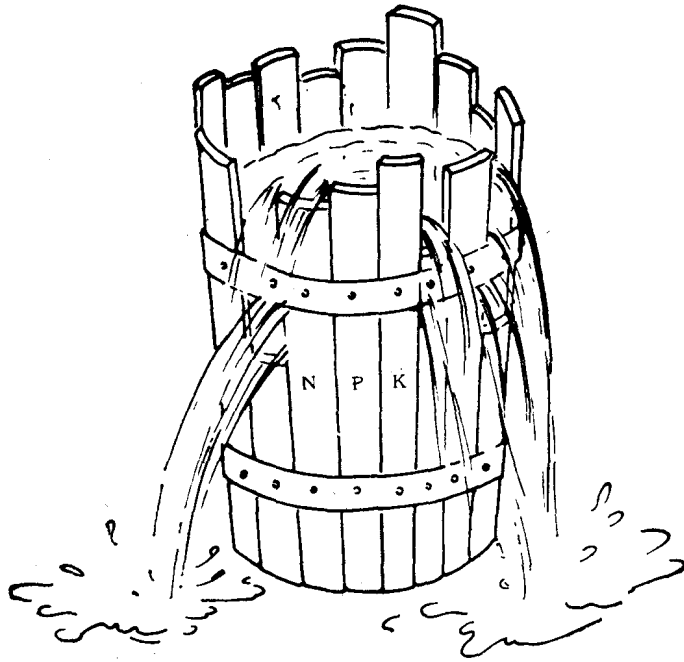


图 1.2 说明李比希最小量定律的营养桶

图1.2中的贮水桶由代表不同养分的长短木板所组成。木桶贮水的多少(即水平面的高低),表示作物产量水平的高低。它取决于表示最小养分的最短木板的高度,亦即作物产量受该种最小养分所制约。

李比希的最小量定律后来成为农业施肥中所公认的一条重要准则。大大促进了化学农业的兴起和近代农业的发展。

19世纪初西方的这些植物营养和肥料的科学实验工作。特别是李比希的总结性工作和植物营养学说,在营养动力学的发展史上占据着重要的位置。他们使人类对生物生长与营养关系的认识脱离了原始时期的猜想,而进入到真正的科学实验,这是人们第一次从唯物主义的角度揭开生物生长的秘密,懂得了生物生长不是凭空而来的,自然界也不存在神秘的“生命素”,生物的生长不过是由极普通的早就存在在自然界而为人们所熟知的各种化学元素(称为生命元素)的重新合成与组合,生物体就如一部机器,起“加工”的作用而已。这就为营养动力学的建立奠定了唯物主义的基础。

## 二、营养动力学发展的第二阶段

这是指本世纪20年代到40年代的营养动力生态学家们的工作。1927年,动物生态学家 Elton 指出:食物在动物的生活中起着最为重要的作用,营养关系形成了动物群落中各生物成员的主要联系,它应是生态学中的一个重要的甚至是中心的问题。

Elton 提出了研究生物(包括动物)群落的一些基本原理,大大扩充了营养动力学的应用范围。下面我们按在一个生态系统中存在的各种营养结构和营养关系分别加以叙

述。

### (一) 食物链和食物网

食物是动物生活中最重要的因子之一，是动物社会的中心问题。动物生活的主要驱动力就是去寻找足够的食物和取食适当的食物种类。观察自然界的其他生态学家也认识到食物对种群具有组织结构的影响，食物和取食的类型使人们能够预测各营养阶层之间有机体的相对数量、觅食对策、协同进化和能源之间的关系。

根据生物种群间的取食关系，Elton 首先提出了食物链这个概念，以表示群落中食物从植物转入到植食动物，再由植食动物转入到肉食动物，直到食物链的顶位。群落中所有食物链的联结就成为食物环，现在称为食物网。食物链的概念可用 Elton 提供的一个例子来说明：

松树 → 蚜虫 → 蜘蛛 → 小雀 → 鹰。

1942年，美国生态学家 Linderman 在明尼苏达的塞达波格 (Cedar Bog) 湖通过数年详细的研究，给出了食物链中各个环节间的数量关系，从力能学的观点发展了营养动力生态学的概念。在这之前，尽管人们对生物有机体的营养关系有了某些认识，但生态系统中的许多过程尚不清楚，缺乏一个完整的营养动力学的理解。Linderman 的工作，研究了一个孤立湖泊中的所有营养过程，提供了一个完整的画面，大大地促进了人们对营养动力学生态系统的理解。

### (二) 营养级或营养阶层

描述各种生物在食物链中所处的位置，也就是贮存在有机体中的营养物质在作为其他有机体的养分而沿着食物链的移动过程中，这些移动着的物质或养分在食物链中停留的位置叫做营养级或营养阶层。根据生物的取食习性，可以把具有同一营养方式的生物划入一个营养阶层，但有些生物可以同时处于两个或两个以上的营养阶层。绿色植物和一部分藻类、细菌等自养生物，处在最低的营养阶层中，它们是生态系统中较高级营养阶层中的生物生存和生长的物质和能量基础，构成第二个营养阶层的是食植动物，约有一半以上的昆虫都处于这个营养阶层，它们在生理上对于消化植物纤维具有特殊的功能。第三个营养阶层是较小的肉食动物，大部分捕食者和寄生者处于这个营养阶层。第四个营养阶层是大型肉食动物，还有第五个营养阶层。人是杂食者。处于第二个以上的各级营养阶层，直到最高的一层。

### (三) 生态金字塔

按照热力学第二定律，当能量以食物的形式在各营养阶层之间传递的时候，食物中潜藏的相当一部分能量一定要被转化为热量而耗散掉，剩余的合成新的生物成分的潜能可以储存下来，但这只是原有生物潜能的很少一部分。因此当食物(或养分)由第一个营养阶层逐级向上移动时，会越来越来少，而形成金字塔。Linderman 是以能量作为单位在研究营养食物在塞达波格湖中的食物链上转移时发现这种金字塔的。这种金字塔后来在其他生态系统食物链的研究中也多次出现过，说明它反映了生态系统中营养物质传递的一种普遍规律。不过，如果不是以能量作为计量单位，而是以生物个体数目作为计量单

位时,有时会出现倒置的情况。标准的能量金字塔是正锥形的金字塔(如图 1.3)。第一生产者传递的太阳能构成这个金字塔的基底,以后逐级向上(即各级消费者转运的能量)急剧地、梯级递减,每一级能量流大致减少 90%。只有大约百分之十的能量能有效地传递到下一个营养阶层,这就是营养动力学中著名的 Linderman 百分之十定律。当然,这个百分数字不是绝对的,大多数生态系统中发生的实际情况是,由第一个营养阶层转到第二个营养阶层的有效能量约为 5—20%, 而由第二个营养阶层转到第三个营养阶层的有效能量约为 3—15% 不等。

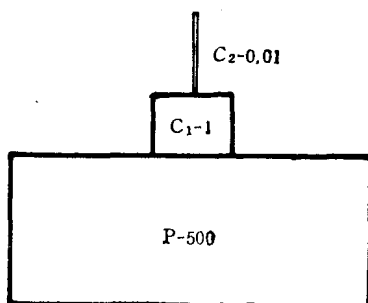


图 1.3 标准的能量金字塔 (转引自 E. Odum)

生态系统中生物个体数量在食物链中逐级相对减少的现象也是随处可见(当然也有明显的例外), Elton 把这种现象称为“数量金字塔(pyramid of numbers)”。他认为之所以有数量金字塔出现,是因为小型动物常是大型动物的食饵,而且被捕食者繁殖比捕食者快,因而能够维持大型动物的生存。Elton 在说明数量金字塔时,举了一个例子:“在一个池塘中,原生动物数量达几百万,水蚤(*Daphia*)和剑水蚤(*Cyclops*)也有几十万,甲虫的幼虫比它们少,小鱼则是非常稀少的”。因此, Elton 认为,在一个群落中,大动物是稀少的,小动物是普遍的。随着食物链的延长,处于金字塔顶端的动物,不但体型是大的,而且数量是稀少的。因为它们都需要有充分大的取食面积以提供足够的食物,因而动物社会中普遍存在着领域制度(system of territories),尤其是处于金字塔顶端的动物对领地的要求十分严格, Elton 曾把中国古时的谚语“一山不能藏二虎”作为他的动物生态学中第五章的压卷语,是不无道理的。

#### (四) 生物体型的大小与(取食)营养关系

在 Elton 的经典著作中,甚至把生物体型的大小、重量与取食关系也作为生长与营养的一个重要方面加以阐述,但现代的生态学家并不强调这一点。

食物大小对动物群落的组织有显著的影响。稍为考虑就可看出食物大小是哪些食物链存在的主要原因,它能解释与食物链有关的许多现象。

很明显,由于捕食者的力量和能力有限,捕食动物的食饵应有一个体积的上限。而另一方面,如果食饵体积过小,那末即使有较大数量的食饵,也难以满足捕食者对食物的需要,故捕食者的食饵也应有一个体积的下限,就是说,任何一种肉食动物的食饵都有一个体积的极限范围。

位于食物链上的动物,随着食物链的延长,体型会逐渐增大,但这仅是一般规律,实际

上有许多例外。如非洲大型的植食动物，一般的比它们的捕食者(狮子)更重，有一些蛇能够通过麻痹而毒杀比它体型大得多的动物。另一方面，社会性猎取行为使小型捕食者能够猎取大型的捕食动物，如狼。当然，如果把协同作战的集团看做为一个共同体的话，那么上述结论也许仍然是对的。

在食物链中，动物体型的改变，会相应地改变它们的取食对策。一般情况是随着动物体型增大，取食对策发生改变的顺序为：

植食 → 肉食 → 杂食 → 植食。

肉食动物一般大于它捕食的植食动物，但当肉食动物继续增大时，食物的满足越来越困难，尤其是体型增大减低了它的运动速度和灵活性，于是采取的取食对策就是变为杂食性。最后，由于生物体型太大，行动慢，不可能猎取动物性食性，于是被迫取食最丰富的食物资源——植物。在脊椎动物中，小型的鸟和哺乳动物多是植食动物，狗类和猫类是肉食动物，熊是杂食动物，而大象却是植食动物。昆虫似乎是特别能说明这种趋势的，因为体型增大使氧气扩散到细胞缓慢、体重急剧增加，使行动迟钝，因而重量最大的昆虫是一种金龟子(*Goliathus goliathus*)，它吃植物(Price, 1972)。动物为了适应自然的选择，进行“生态对策”时(包括上述的取食对策)，也是依赖于营养关系的。K对策者，一般是那些竞争能力强者，有强大的捕杀能力，它同时对营养条件和环境条件是要求严格或苛刻的，必须有足够的食物和营养才能维持它的生存，而对策者，则一般是竞争能力弱者，易于被捕杀，但是它们对生活条件要求则低，适应性广，易于繁殖与存活，它们的体型也较小，对食物和营养的要求不高。

营养动力生态学家们的工作，使我们认识到了营养关系是生态系统中的一种普通关系，是生态系统中生物与生物、生物与环境的一种本质联系，营养物质循环和能量流动是系统中众多生态现象产生的原因和对这些现象进行根本解释的唯一依据。他们的工作，特别是 Linderman 的工作被誉为系统水平的近代生态系统研究的范例与先驱，是当代生态学的核心组成部分。

营养动力生态学家们的工作在营养动力学的发展史上标志着一个深化的阶段。从此，人们不但了解到植物的生命是依靠营养物质的支持，而且认识到了整个的生物系统(在一个生态系统中各类生物之和)都是依靠营养物质的，即生态系统中的营养物质流反映了该系统中生物与生物，生物与环境间的本质联系。进一步的深入研究指明，一个复杂的生态系统的生存、发展和演化，有赖于生态系统中存在的这种内部的营养物质结构，它能影响对太阳能的利用效率，系统的生产能力，并左右自身发展进化的方向和速度。这种营养结构也就是由直接利用太阳能的绿色植物生产者和各级消费者和分解者的数量及其分布等所构成的营养物质传递和能量耗散的一个实体结构。也就是说，营养物质的传递依赖于营养物质的生物构成和它们传递营养物质的基本特性本身，这也就是生物系统有别于其他物理的和化学系统的地方。系统的结构影响着系统的功能，而系统的功能又反过来制约着系统的结构变化。这种相互反馈的机制控着生物系统的变化，使它们成为一个自组织的系统，即一个物质不断地循环和能量不断地耗散，而系统不断的向有序化方向进化的系统。这种系统称之为耗散结构系统，是自然生态系统的基本特征。

如果说 19 世纪，李比希的植物营养学说为营养动力学奠定了基础的话，那末 20 世纪营养动力生态学家们的工作，则充分展示了营养动力学的壮观全景，展示了它所涉及的范

围的广度和深度，它的复杂性和多样性以及与众多的复杂的生态系统中所发生的现象的联系，给营养动力学的发展提出了问题，指明了奋斗的方向。

### 三、营养动力学发展的第三个阶段

这一阶段是数学建模阶段，主要是从本世纪 80 年代开始的我们中国学者在种群动力学方面的一些初步的建模工作。Linderman 的工作是出色的，值得推崇和学习，但是也应该指出，他的工作还不是严格意义上的动力学。英文中有两个词，都可翻译成中文的动力学，一个是“dynamics”，另一个是“kinetics”，但二者还是有所区别的。dynamics 所指范围广泛，一般来说，凡涉及到探讨原因机制等过程的问题，都可以叫做 dynamics，有时又翻译成“动力关系”、“动态关系”。但是“kinetics”一词则比较严格，此词来源于“kinetic”（运动），纯指一种涉及运动过程，并采用微分动力方程来描述这个过程的一门精密科学。通常而言，自然科学中的每个分支学科，都是研究物质在某个领域内的运动过程，故从原则上说，都可以用微分动力方程来描述这个过程，因而都可能建立起自己领域内的 kinetics。但是由于各学科所涉及领域的物质运动复杂的程度不同，学科发展水平不一，有些学科领域到现在为止还没有摸清物质在该领域的运动特征和规律，还无法用定量的方法来描述那些未知的复杂过程，因而还没有建立起该领域的 kinetics 来。例如：生物学科所涉及的领域就比较复杂，在这个领域内物质的运动不但涉及到物理的变化和化学的变化，而且涉及到具有反馈复杂机制的生物学的变化。因而不能像物理科学（如物理学中的刚体力学、流体力学、天体力学等早已完成了建立 Kinetics 的任务）和化学学科<sup>1)</sup>那样，到现在为止，还没有建立起自己的 kinetics 来，在生物学科中，只有个别的分支领域，如生物化学中建立了酶动力学。而在宏观领域——生态学范围内，营养动力生态学家们的工作绝大部分还只是限于一般的营养物质运动过程中的原因与机制的定性论述，他们还没有或很少使用数学模型，特别是微分动力方程来描述这个过程，因而营养动力生态学家们在本世纪上半世纪的工作主要还是停留在 dynamics 的阶段，还没有深入到 kinetics 的范围。

80 年代崔启武在英国留学期间，曾利用酶动力学中关于酶活性与底物浓度的关系和微生物种群动力学和连续发酵理论中的 Monod 方程（描述微生物种群增殖与营养物质浓度之间关系的方程）到生态学中，探讨了种群生长与营养的关系，发展了一个种群生长的新数学模型（现在称为崔-Lawson 模型）。这个模型是一个营养动力学的微分动力方程，特别是由于它在两种极端情况下可以转化为生态学上的两个经典模型（马尔萨斯方程和逻辑斯谛方程），并从营养动力学的理论上解释了这两个经典模型的局限性和应用范围，从而受到理论生态学界的注目。继此之后，崔启武和他的同事们又从营养动力学的观点研究了捕食过程、有机残体的分解过程和种间竞争关系，分别提出了这些过程的微分动力方程（模型），由于这一系列的新的数学模型（这些模型将在第三篇中详细介绍）都具有一个统一的理论基础（营养动力学），而它们的特例又都是生态学上公认的经典模型，因而

1) 由于李远哲教授的努力，近些年来诞生了一门新兴的独立的学科化学动力学，李远哲教授并因此而获得诺贝尔化学奖。

易为人们所接受。在这个工作中，崔启武等还提出了营养动力学建模的三条原则和种群中的营养结构新概念等，为营养动力学由 dynamics 向 kinetics 发展奠定了初步基础。但是生物过程如此复杂，要使生态学由 dynamics 向 kinetics 转变，谈何容易！这恐怕需要我们整整一代生态学家和生物数学家的工作，需要我们大家共同的努力。崔启武等人的工作不过是才开步而已，今后的任务还十分艰巨！

## 第二章 生物种群增长的营养动力学的研究范围和研究方法

### 一、学科的定义和研究范围

营养动力学是生物学科的一个分支,它从物理学和化学中的基本概念和理论出发,运用数学和数学模型的手段,处理生物学中不同层次上的问题,研究生物生长如何地依赖于环境中的营养物质、种类、数量、研究营养物质或更本质地说生命元素如何地在生物系统中运动和转移的方向,速度和范围的一门科学。

所谓生命元素,是指生物机体中所含的那些基本的化学元素。它们在维持生物的生存和生物机体的各种活动中,是必不可少的,而在制造和合成新的机体时,是必须由生物所处的环境中提供,经由生物通过不同的途径纳入到机体中,并加以改造或同化成新的有机物的那些原始化学物质。这些原始化学物质或生命元素,包括水在内〔水又可分为氢和氧两种基本元素。但由于对所有生物,水都是一种极为重要的特殊化合物(占生物有机体总重量的90%以上),在生物机体中有独特的功能,故亦可单独进行统计计算〕。共约60余种(这些生命元素,可按一定的形式,组成供不同生物利用的、成千上万种无机的或有机的营养物质),含量各不相同。但一般而言,每种生物的机体都是按一定的比例吸收这些化学物质的。因而,尽管同种生物可能生长在不同浓度的化学物质所组成的不同环境中,但是同种生物,其机体内的化学物质组成却是恒定的(严格说来,应是同种生物的同部位生命体中的化学物质含量是恒定的,而且正是由于这种恒定,才决定了它吸收环境

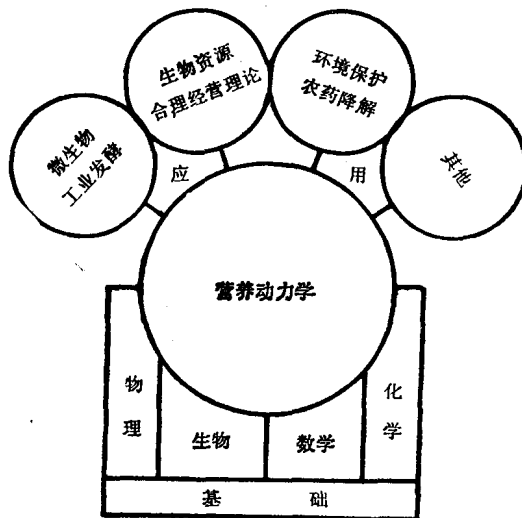


图 2.1 生物种群增长营养动力学的学科关系网



中的化学物质时,遵循一定的比例,而不是相反)。如果生物机体中所含的化学物质组成比例失调,就将阻碍正常的生命活动的进行,而发生各种生理病变。这时生物或将通过自身的复杂的反馈机制来调整它吸收各种化学物质的比例,直到生物机体所含的化学物质组成的比例达到正常为止,或者是直到整个生物机体的功能完全失调而死亡。

由于生物系统可以划分出不同的层次:细胞、器官、个体、种群、群落、生态系统直至生物圈,因此,营养动力学也可以分别地按照这些层次而相应地划分为:细胞的营养动力学,个体的营养动力学,种群的营养动力学,直到生态系统的营养动力学,生物圈的营养动力学等等。分别对应于不同层次生物系统中的生物生长与营养物质关系进行研究,其中个体以下层次的营养动力学,历来属于生物化学和生理学的研究范围。本书着重于种群水平的生物生长与营养关系的研究。当然细胞和个体的营养-生物生长关系仍然是基础,而多个种群群落和生态系统中的营养物质与生物生长的关系(这在传统上包括在生态学中)则是本书研究的自然扩充,这些势必在书中都将涉及。但是本书的重点集中描述和模拟种群的增长与环境中营养物质的关系,也就是着重研究生命元素在种群内的运动特征和规律,这点在这里是应首先说明的。

## 二、研究途径和方法

生物生长的本质是生命体中的物理的和化学的变化(作者相信任何生物学的变化过程都可以还原成微观上的物理和化学变化过程)。因此,生物生长的营养动力学实质上是研究生命系统中的物理动力学和化学动力学,特别是物理学中的能量和物质不灭定律和热力学定律(包括平衡态热力学和非平衡态的热力学)以及化学动力学中的质量作用定律和各级反应动力学方程。

在物理学和化学的这些领域,已经使用了包括高等数学在内的抽象思维方法以及各种现代的先进测试实验技术。生命系统更为复杂,因而在研究途径和方法的多样性和复杂性上有过之而无不及。在此,我们不必加以一一的复述,但是我们愿意在这里指出两个特点:

### (一) 类比

由于物理学和化学科学发展迅速,在这些领域内,都已建立了独立和完整的 *kinetics*。因而在研究生命系统中的这些相似问题时,在大多数情况下可以移用这些有益的成果,有些需加以处理和演化而成为生命系统中营养动力学的类似定律。当然,即使是在这种情况下,也要用生命系统中的实际资料数据对物理学和化学中的定律进行重新的检验和验证,在个别的情况下,也许还须加以若干补充和修正,但总的原则是,可以类比的进行研究。

应该懂得,类比是一门科学的艺术。开普勒发现行星轨道性质的出发点是假定太阳在星系中的作用,类似于父亲在家庭中的地位。开尔文注意到单片眼镜片的反光时,提出了制作反射式检流计的念头。阿基米德看到了浴室中浴盆内的水流到地板上的现象与精确鉴定黄金成分问题之间的相似性。牛顿的伟大贡献并不是“他指出了苹果下落的原因”,而是“他指出了苹果和星球之间的相似性”。科学史上有无数的例子是从类比出发进行推