



城市生态承载力 理论与方法研究

——以深圳为例

城市生态承载力理论与方法研究

——以深圳为例

张林波 著

中国环境科学出版社·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

城市生态承载力理论与方法研究: 以深圳为例/张林波著.
北京: 中国环境科学出版社, 2009

ISBN 978-7-80209-916-6

I. 城… II. 张… III. 城市环境: 生态环境—承载力—
研究—深圳市 IV. X321.2 X21

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 001936 号

责任编辑 周 煜

封面设计 王筱婧

出版发行 中国环境科学出版社
(100062 北京崇文区广渠门内大街 16 号)

网 址: <http://www.cesp.com.cn>

联系电话: 010-67112765 (总编室)

发行热线: 010-67125803

印 刷 北京中科印刷有限公司

经 销 各地新华书店

版 次 2009 年 6 月第 1 版

印 次 2009 年 6 月第 1 次印刷

开 本 787×960 1/16

印 张 12

字 数 200 千字

定 价 35.00 元

【版权所有。未经许可请勿翻印、转载, 侵权必究】

如有缺页、破损、倒装等印装质量问题, 请寄回本社更换

目 录

第1章 绪 论.....	1
1.1 研究背景与研究意义.....	1
1.2 研究目标与总体思路.....	6
1.3 研究内容与本书结构.....	7
第2章 人类承载力研究面临的困境.....	9
2.1 承载力研究的起源与发展.....	9
2.2 人类承载力研究面临的困境.....	24
2.3 人类承载力困境产生的原因.....	30
第3章 生态承载力理论探索.....	34
3.1 生态承载力内涵与定义.....	34
3.2 生态承载力自然运行机制.....	40
3.3 生态承载力文化影响因素.....	45
3.4 生态承载力阈值调控机制.....	56
3.5 生态承载力的二象性特点.....	69
第4章 城市生态承载力估算方法研究.....	72
4.1 城市生态承载力估算特点.....	72
4.2 城市生态承载力估算的步骤程序.....	74
4.3 城市生态承载力指标体系构建.....	76
4.4 城市生态承载力定量估算方法.....	80
第5章 深圳生态承载力估算与生态城市建设对策.....	85
5.1 深圳城市生态系统分析.....	85
5.2 深圳资源环境约束分析.....	95

5.3 深圳城市生态承载力估算.....	135
5.4 基于生态承载力调控的生态城市建设对策.....	156
5.5 小结.....	168
第 6 章 结语与未来展望.....	170
6.1 主要论点与结论.....	170
6.2 特色.....	172
6.3 研究体会与未来展望.....	172
参考文献.....	174
后记与致谢.....	184

第 1 章 绪 论

——问题与思路

1.1 研究背景与研究意义

1.1.1 研究背景

如果将地球存在的时间比作一天 24 小时，那么人类在地球上出现和存在的时间是惊人的短暂。在这 24 小时里，直到午夜前的 55 秒钟在东非干燥的平原上才有第一个类人猿开始直立行走，而真正的人类出现则在其后的 20 秒钟左右，完全现代的人类则出现在最后 1 分钟的最后 4 秒钟（Morrison, 1999）。但是人类与地球上曾经存在的所有其它生物物种都有着巨大的区别，自从 12000 年前人类掌握了农业生产技术以后，特别是工业革命以来，人类在如此之短的时间里就已经具备了与火山作用、自然选择、风化等地理过程一样的改造地球的能力，科学家们相信从 18 世纪末期开始地球已经进入了以人类活动主宰为特征的新的地质时代——“人类纪（Anthropocene Era）”（Crutzen, 2002）。

人类对整个地球已经造成了前所未有的和无与伦比的（no-analogue state）巨大破坏与影响（Clark, Crutzen and Schellnhuber, et al., 2004; Cohen, 1997; Crutzen, 2002; Ruddiman, 2003），人类的影响使地球环境变化的规模和速率都已经超出了过去 50 万年里自然波动的范围，这种影响是在此之前地球历史上任何一个时期、任何一种其它生物以及工业化革命前人类社会都前所未有的，其可能造成的后果无法类比和预测（Steffen, Sanderson and Tyson, et al., 2004）。

在 21 世纪，人类人口、经济、消费、科技等大多数对地球产生巨大影响的驱动力仍将保持过去一个世纪里的发展趋势，甚至作用强度更加强烈，人类经济

社会发展对地球的压力将继续增加。在未来半个世纪里人类人口将有可能增长 50%，人类对食物的需求将增加 80%，城市基础设施将增加 100%，能源需求将有可能增加 200%。相应地 10%~20%的草地和林地将会发生转化，对水资源的需求增长 30%~85%，陆地中活性氮的流通量将增加 2/3，大气中 CO₂ 浓度升高将造成全球平均温度升高 1.4~5.8℃，海平面相应升高 9~88 cm (Borad On Sustainable Development and National Research Council, 1999; Clark, Crutzen and Schellnhuber, et al., 2004; Jones, 2003; Laurance, 2001; Millennium Ecosystem Assessment, 2005)。

因此，以地球唯一主人身份登上地球舞台的独特生物物种——人类，在 21 世纪的行动决定着地球的命运，决定着地球上数百万种生物的命运，也决定着人类自身的命运 (Williams, 2000)。如果人类不能改变自己而继续以唯我独尊的方式在地球上存在下去，仍然以枯竭和消耗一次性自然资本为代价发展经济，当人类耗尽地球上有限资源、造成难以逆转的全球性环境危机的时候，生活在孤立星球上的人类的命运就将如同复活节岛史前文明崩溃的命运一样，无处可逃、无人可救 (Diamond, 2002; Nagarajan, 2006)。自 20 世纪 60 年代爆发全球性环境危机以来，人类已经开始逐渐认识到要避免复活节岛史前文明崩溃的命运，人类必须走可持续发展的道路，可持续发展已经成为全球人类共同的发展理念。

可持续发展实践依赖于系统、科学、定量的研究人类经济社会与生态环境的关系，生态学中的承载力 (Carrying Capacity) 概念就是衡量人类经济社会活动与自然环境之间相互关系的科学指标，是人类可持续发展的度量和决策的重要依据 (Abernethy, 2001; Young, 1998)。自从马尔萨斯人口论至今 200 多年的时间里取得了长足的发展，但是，当生态承载力这个概念扩展到人类生态系统的研究时，建立于种群数量动态基础之上的生态承载力理论、方法和实证数据都遇到了极大的挑战，生态承载力理论方法也反复不断地受到批评、质疑甚至否定，由此引发的关于生态承载力的大量争论经过二百年的时间一直到现在也没有停息过 (Barrett and Odum, 2000; Dasmann, 1964; Del Monte-Luna, Brook and Zetina-rejo, et al., 2004; Dhondt, 1988; Edwards and Fowle, 1955; Smith, 1992; Trewavas, 2002)。

本书以中国深圳为案例，系统考证论述了生态承载力研究的起源发展进化的历程，分析了目前人类生态承载力研究存在的困境与难题，从人类生态系统不同于自然生态系统的本质特点入手，全面系统地探讨和阐释了人类生态承载力机理、特点和影响因素，提出了可为决策服务的城市生态系统生态承载力计算方法，为进一步深入研究人类生态承载力提供一点思路与初步探索。

1.1.2 研究意义

1) 生态承载力是生态学研究热点、难点和理论前沿

生态承载力是生态学的第一戒律(Hardin, 1986), 是生命科学中最为重要的概念之一(Mayr, 1997)。从来没有其它任何一个生物学命题如同生态承载力一样, 涉及如此之多的学科方向, 应用于如此之广的范围, 引起如此激烈的争论。

在生态承载力研究发展的过程中, 生态学及其它相关学科最新、最前沿的理论研究成果都被吸纳和应用于生态承载力的分析与研究, 例如盖娅假说、耗散结构理论、生态灾变理论、生态系统健康理论、生态系统服务功能价值评估分析、环境库兹涅茨曲线分析、史前文明环境考古研究、能值分析理论、生态系统复杂理论等。在这一过程中, 生态承载力研究所涉及的内容逐渐由生态科学、环境科学、资源科学扩展到地球系统科学、生态经济学、考古学、物理学、科学哲学等各个领域。

生态承载力理论研究的应用范围也越来越广, 从以非人类生物种群的增长规律研究逐渐转向人类经济社会发展面临的实际问题, 从食物、环境或资源某一单要素制约生态承载力发展到多要素制约的系统生态承载力, 应用范围从野生动物管理逐渐扩展到人类经济社会活动的各个尺度和领域。在可持续发展理念被全球各国普遍接受的今天, 几乎任何一项人类开展的宏观性社会实践活动中都需要这样一个科学理论加以指导, 在区域经济发展、城市规划、区域开发等实践中有着巨大的需求和吸引力。

生态承载力研究也几乎涉及或引发了各个时期生态学最激烈的学术争论, 就如 Costanza 所指出的那样: “没有其它任何问题会像经济增长、生态承载力和环境问题一样使经济学家和生态学家的观点如此截然不同。”(Costanza, 1995) 从马尔萨斯人口论开始, 每一项重要的生态承载力研究成果几乎都伴随着同样强烈的悲观派的掌声和乐观派的批判, 《增长的极限》更是引发了关于科技进步、环境库兹涅茨曲线、贸易及全球化的环境影响的大量争论。随着时间的推移, 关于人类增长极限或地球生态承载力的争论并没有停息, 而是一直延续到今天, 争论的内容愈加广泛而激烈。

因此, 生态承载力是可持续发展概念提出后生态学、经济学研究的热点、难点和理论前沿。直到今天, 生态承载力仍然处于争论和探索过程之中, 仍有大量尚未解决的问题和争论, 在理论和方法上仍然不成熟, 这使本应该得到广泛而有

效应用的生态承载力概念更多的是作为一种纯理论性的研究和探索性的尝试,而不能有效地为人类可持续发展的实践活动提供指导和依据。经过二百多年的发展仍然吸引着各国学者孜孜以求地不断加以研究和完善,开展生态承载力研究具有重要的理论意义。

2) 城市生态承载力是人类可持续发展实践的关键

在世界范围内,城市化已经成为人类社会发展的不可逆转的趋势,21世纪将是人类的“第一个城市世纪”(Hall and Pfeiffer, 2000)。1800年世界上大约每50人之中有一个人生活在城市,1950年世界上每4个人之中就有一个生活在城市当中,从1950年到2000年世界城市人口几乎增加了四倍,2005年全球城市人口首次超过农村人口。未来30年,城市人口将从2000年的28.62亿猛增至49.81亿,世界新增城市人口约21.19亿人,占世界全部新增人口的95.8%,相当于每年世界新增加8000万城市人口,相当于每年世界新建20个大型城市(great city)或20个巨型城市(megacity),届时世界城市人口比重将达到60.2%。

在世界城市化过程中,伴随着城市人口的增加,大城市的数量和规模也都在增加。世界100个最大城市的平均人口数量在1800年不足20万,而到1990年增加至超过500万。1950年,世界上人口规模在100万~1000万的大城市有81个,到1990年则增加到270个。1950年,世界上只有纽约和伦敦两个巨型城市,到1990年世界上共有21个巨型城市,其中15个在中低收入国家。预计到2015年人口规模在100万~1000万的大城市数量将增加到516个,巨型城市数量将增加至33个。居住于巨型城市的人口数量将从1975年的2.7%上升到2015年的8.9%(Binde, 1998; Borad On Sustainable Development and National Research Council, 1999; Cohen, 2006; Cohen, 1997; National Research Council, 2003; United Nations, 2002)。

虽然世界城市土地面积仅占全球陆地面积2%,但是大部分全球性和区域性环境问题都源于城市。城市依赖于其行政边界以外的区域生态系统提供必要的生态服务功能,城市生产生活所需要的粮食、原料、能源、资源等物质和能量需要通过贸易从外界输入,城市物质能量代谢所产生的废物也依赖于外部生态系统的吸收分解与消纳功能。世界城市资源消耗和污染性排放量占全球总量的70%以上,城市排放的温室气体占到全球排放总量的78%,美国一半以上濒危物种数量下降由城市化引起;快速城市化过程也将不可避免地导致大量耕地、林地、草地、水域等转化成居住用地、商业用地、工业用地等城市建设用地。以美国为例,1992—1997年期间,美国城市土地消耗速率是过去十年的两倍,人口超过100万的美国城市土地面积增长速率平均为人口增长速率的2.65倍(Alberti, 2005; Binde,

1998; Bryant, 2006; Folke, Jansson and Larsson, et al., 1997; Rees, 1996; Rees and Wackernagel, 1996)。

可以说,城市化在推动了人类经济、社会、文化、教育、科技快速发展的同时,也在区域和全球尺度上造成了资源短缺、环境污染、生态破坏等一系列严重的生态与环境问题。未来 30 年伴随着城市人口的急剧增加和经济的快速发展,城市对于人类可持续发展的实践将起到至关重要的作用,所以研究城市生态承载力有着积极的现实意义。

3) 深圳是研究和解决城市问题的理想试验场和示范区

本书案例城市——深圳作为中国的经济特区自建立以来,经过短短 20 多年的发展就由一个边陲小镇发展成为中国最为年轻的特大城市,创造了世界工业化、城市化和现代化发展史上的奇迹。在经济发展方面,深圳 GDP 平均以 30% 以上的速度增长,26 年共增长 1 400 余倍,人均 GDP 增长 89 倍,工业化进程突飞猛进,经济发展迅速由初级工业化阶段跨越到工业化中后期成熟阶段,其经济增长之快、持续时间之长、质量效益之好在世界上也是罕见的;在城市建设方面,城市建成区面积增长了 176.9 倍,常住人口增长 17.7 倍,暂住人口增长了 2 709.9 倍,人口发展到近千万,在中国率先完成了城市化进程,成为中国第一个没有农业人口的城市。

然而,在过去 26 年里深圳的高速发展是建立在资源能源的大量消耗、占用、人口迅速膨胀以及环境恶化基础上的,惊人的经济社会发展造成了极为剧烈的资源消耗和生态、环境破坏。资源环境问题已经成为深圳未来发展的瓶颈与制约,剩余可供建设的土地资源十分有限,本地水资源十分匮乏,主要依赖于外部调水,难以支撑未来经济发展的需要,环境容量已经严重透支,环境生态承载力难以为继,劳动密集型的经济发展模式将使城市人口更加密集,城市基础设施难以满足需要。

深圳极其短暂、快速而又剧烈的发展使深圳压缩了城市化发展历程,在不到 30 年的时间里就完成了其它城市几百年甚至上千年的城市化历程,浓缩的城市化发展历程使深圳成为研究城市的理想实验场。深圳极其短暂、快速而又剧烈的发展也使许多出现在不同城市或同一城市不同发展阶段的资源环境问题在深圳集中出现、叠加并相互交织在一起,复合型资源环境问题非常具有代表性,深圳过去和现在发展过程中所出现的问题可能就是许多城市已经和将要面临的问题。探索解决深圳发展面临的资源环境问题不仅对于深圳自身可持续发展具有重要的意义,而且对于积极落实科学发展观的中国,特别是对于经济快速发展地区有着重要示范作用。

1.2 研究目标与总体思路

1.2.1 研究目标

1) 系统探索生态承载力影响因素及调控机理

目前生态承载力理论的主要缺陷和不足在于简单套用生物种群增长规律,而忽视了人类科技、贸易、消费、制度等社会文化因素对生态承载力的巨大影响。本文在总结生态承载力起源发展历程的基础上,从人类不同于其它生物的本质特点出发,分析目前生态承载力研究存在的主要困境及原因,以人类社会文化因素为重点,系统地探讨和阐释生态承载力的影响因素、调控机理及主要特点,提出人类生态承载力 K 值调控概念模型,从而完善生态承载力理论,为进一步深入开展生态承载力理论分析探讨提供基础。

2) 提出可为决策服务的生态承载力估算方法

由于生态承载力理论所存在的以上缺陷和不足,目前的生态承载力方法缺乏足够的说服力,不同方法之间的估算结果差异巨大,还不能为人类经济社会活动提供有效的决策论据。本文在生态承载力理论探索的基础上,根据生态承载力影响因素和调控机理,提出符合人类生态系统特点的生态承载力估算方法,为城市、区域、流域等生态承载力估算提供参考。

3) 为深圳开展生态城市建设提供决策依据

本书以深圳为案例,分析深圳发展面临的资源环境问题,构建生态承载力系统动力学模型,通过情景方案设计,模拟不同发展情景下深圳城市社会经济与生态环境的动态关系,为深圳提出相对切实可行的社会经济发展宏观决策论据。

1.2.2 总体思路

本研究以面向深圳生态城市建设服务的生态承载力估算为案例,以人类生态承载力与生物承载力的本质不同为贯穿整个论文的主线,从人类承载力的社会属性和地球生态系统的复杂性两个方面,针对人类承载力是否具有客观性、人类承载力不符合 Logistic 方程曲线特征的原因机理和如何构建可为决策服务的生态承载力方法这三个人类承载力研究目前存在的 key 困惑,广泛收集和吸纳了生态科

学、地球科学、物理科学、环境考古学等诸多领域的最新研究成果,采用理论分析、案例实证和假想推导等方法,系统探索分析了人类生态承载力的承载机理、调控机制以及主要特点,提出城市生态承载力估算的原则、程序和步骤、判断标准和系统动力学模型构建方法。在此基础上,通过资料收集、遥感调查、现场考察等方法,采用城市生态学、景观生态学、遥感和 GIS 技术等理论方法,分析案例城市深圳生态系统的特点和可持续发展的资源环境约束,利用本文提出的城市生态承载力系统动力学模型估算了深圳城市生态承载力,提出深圳生态承载力调控以及生态城市建设的对策。

1.3 研究内容与本书结构

第1章绪论,是对本书的总体介绍,通过介绍世界及中国城市化发展的进程,指出城市是人类可持续发展的重要载体,研究城市生态承载力对于实现全球可持续发展的意义,并引出对人类生态承载力研究困境的思考以及本书的整体思路和方法。

第2章人类承载力研究面临的困境,考证论述了生态承载力研究起源发展进化的历程,将生态承载力研究的发展分为起源奠基、应用探索和理论深化三个阶段,并系统总结了每个阶段生态承载力理论研究的主要特点、所涉及的主要学科领域以及争论的主要观点,分析了目前人类承载力研究存在的疑惑、困境与难题,在此基础上,本书分析了人类承载力研究存在的疑惑、困境与难题,并指出了人类承载力未来研究的主要方向和重点,以此作为整个论文研究的出发点。

第3章生态承载力理论探索,是本书的重点章节和理论基础,针对第二章提出的困惑,从人类生态系统不同于自然生态系统的本质特点入手,通过环境考古、绿洲城市、资源型城市、现代功能城市资料以及假想的理想城市模型分析人类生态承载力的实质和客观必然性,探索人类生态承载力不符合 Logistic 方程曲线特征的原因机理和调控机制,为本书提出的城市生态承载力估算方法提供理论依据。

第4章城市生态承载力估算方法研究,根据本书理论部分指出的人类生态承载力特点和城市生态系统的特点,提出了基于城市发展目标的生态承载力估算的原则、程序和步骤、判断标准和系统动力学模型构建方法等。

第5章深圳生态承载力估算与生态城市建设对策,主要是对前面理论和方法的应用和验证。该章从人类生态系统的角度入手,分析案例城市深圳生态系统的

特点和可持续发展的资源环境约束，特别针对城市最小生态用地面积、城市适宜人居环境规模、大气和水环境容量和水资源约束等方面展开详细研究和论述，根据分析结果利用第 4 章提出的城市生态承载力系统动力学模型估算深圳城市生态承载力，并根据城市生态承载力的调控机制，制定相应的生态城市建设的对策。

第 6 章结语与未来展望，总结了全书的主要论点和特色，并根据本书在研究写作过程中遇到的问题对未来研究提出了展望。

第 2 章 人类承载力研究面临的困境

——人类生态承载力到底在哪里？

2.1 承载力研究的起源与发展

承载力理论起源于人口统计学、应用生态学和种群生物学（Cohen, 1995; Dhondt, 1988; Graymore, 2005; Price, 1999; Seidl and Tisdell, 1999）。在人口统计学方面, 1798 年 Malthus 人口理论为承载力理论起源奠定了坚实的基础, 比利时数学家 Verhulst (Verhulst, 1838) 和美国学者 Pearl 及其同事 Reed (Pearl and Reed, 1920) 分别独立提出的 Logistic 方程为承载力理论提供了数学表达公式; 在应用生态学方面, 20 世纪 20 年代美国西部牧场最大载畜量管理及野生动物种群保护实践的需要促使承载力概念被明确提出; 在种群生物学方面, 20 世纪早期开展的实验室环境下和野外生物种群数量增长研究为承载力理论提供了大量实证。这些研究及随后 Odum《生态学基础》(Odum, 1953) 一书和罗马俱乐部发表的《增长的极限》(梅多斯, 1984) 都成为承载力研究起源和理论发展过程中的重要里程碑。综观承载力研究起源发展进化的历史, 可以将承载力研究的起源与发展分为起源奠基阶段、应用探索阶段和理论深化阶段 (图 1)。

2.1.1 起源奠基阶段

从 1798 年英国学者马尔萨斯提出人口论 (Malthus, 1798) 一直到 1953 年 Odum 所著的《Fundamentals of Ecology》(Odum, 1953) 一书将承载力与逻辑斯蒂曲线 K 值联系起来, 是承载力理论起源的奠基阶段。在这一阶段的研究奠定了承载力的理论基础, 世界各国的学者分别从人口统计学、种群生物学和应用生态学的角度, 对生物在某一资源环境约束下的种群数量增长规律进行了描述,

提出了生物种群增长的数学表达式，分析研究了生物种群增长的调控机理，并开展了大量的实证研究，这一阶段的一些研究成果成为了世界各国教科书的经典案例和基础理论。

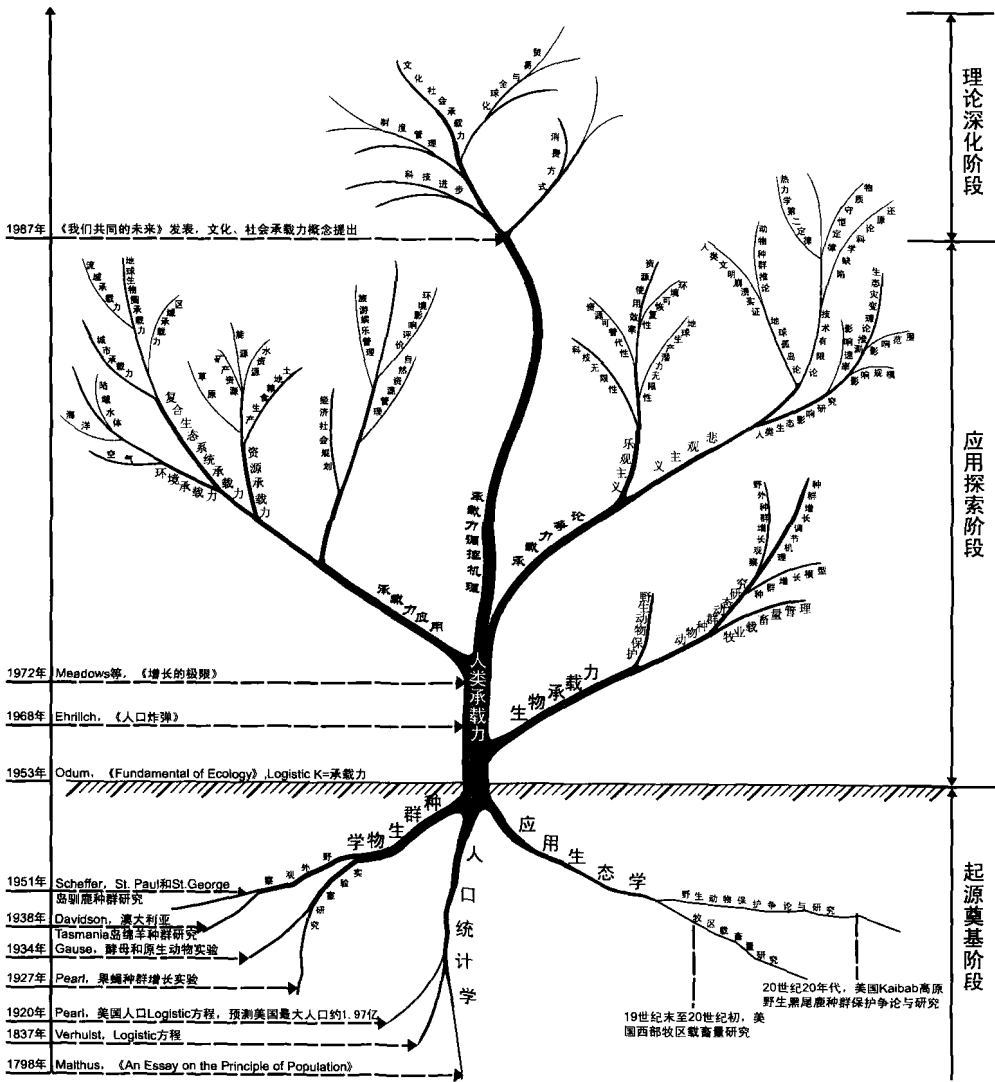


图1 承载力研究起源与发展进化树

Fig. 1 Evolutionary Tree of Carrying Capacity

马尔萨斯 (Reverend Thomas Robert Malthus, 1766—1834) 于 1798 年发表了《An Essay on the Principle of Population》一文, 对 19 世纪和 20 世纪人类文化产生了广泛而深远的影响, 特别是对达尔文自然选择论的提出、现代进化生物学及生态学形成和人口统计学的形成和发展作出了重要贡献 (Clarke, 2002; Seidl and Tisdell, 1999; Trewavas, 2002)。在该文中马尔萨斯论述了食物生产对人类人口增长的影响, 认为由于人类食物供应呈线性增长 (1, 2, 3, 4, 5…), 而人类的人口增长是呈几何级数增长或指数增长 (1, 2, 4, 8, 16, 32…), 由于食物的短缺人类将永远面临饥饿和营养不良, 最终所产生的“邪恶和悲惨 (Vice and misery)”后果, 如疾病、饥荒或战争, 将对人类人口的增长产生抑制作用, 因此人口数量将不可能无限制地增长下去。马尔萨斯人口论反映了生物 (人类) 与自然环境 (粮食) 之间的关系, 认为生物具有无限增长的趋势, 而自然因素是有限的, 生物的增长必然受到自然因素的制约。马尔萨斯人口论中隐含的这些假设条件构成了承载力理论的基本要素和前提, 后来的承载力研究学者都是基于这样一些基础假设条件, 因此马尔萨斯人口理论为承载力理论起源奠定了第一块坚实的基石。

承载力理论发展的另外一个里程碑是逻辑斯蒂方程 (Logistic equation) 的提出。1838 年, 比利时数学家 Pierre F. Verhulst 第一次用 Logistic 数学公式表达了马尔萨斯人口理论 (Cohen, 1995; Seidl and Tisdell, 1999), 为承载力理论提供了数学模型 (图 2)。并用 19 世纪初法国、比利时、俄罗斯和英国艾塞克斯 (Essex) 20 年的人口数据检验了方程结果, 这些国家和地区的实际人口数据与逻辑斯蒂方程吻合结果比较理想 (Seidl and Tisdell, 1999)。1920 年美国马里兰州的生物几何学和人口统计学的 Raymond Pearl 教授及其同事 Lowell J. Reed 在并不知道 Verhulst 研究工作的情况下独立地提出了 logistic 增长曲线方程, 并利用美国 1790—1910 年人口统计数据对所提出的方程进行了验证, 发现方程拟合结果较好地与那一时期的美国人口统计数据基本吻合 (Pearl and Reed, 1920)。该方程表达为:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

式中, N 为人口总数; dN/dt 为人口增长速率; r 为增长系数, 也被称马尔萨斯参数, $r = b - d$; K 为承载力。当种群数量达到 K 值时, 出生率 b 等于死亡率 d , 种群数量达到稳定 ($dN/dt = rN = 0$, $r = 0$)。

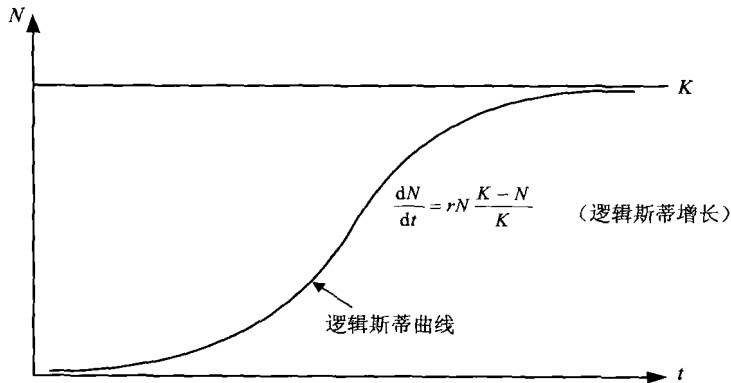


图2 逻辑斯蒂增长曲线

Fig. 2 Logistic Population Growth Curve

除了以上理论探索外,在20世纪早期世界各地的科研人员分别在实验室环境下和野外调查对各种生物种群,如微生物(Gause, 1934)、昆虫(Pearl, 1927)和驯鹿(Scheffer, 1951)、绵羊(Davidson, 1938)等生物种群数量增长开展了大量实证的研究,发现在实验室培养环境下的生物种群数量增长能够较好地遵循 Logistic 曲线特征,而野生生物种群则很难找到符合 Logistic 曲线增长特征的例子(Clarke, 2002; Krebs, 2001; Price, 1999)。例如, Scheffer (Scheffer, 1951) 对美国阿拉斯加州西南部白令海峡区域普里比洛夫群岛(Pribilof Islands)中 St. Paul 和 St. George 两个岛上驯鹿种群的研究(图3)。虽然一些教科书中常常将澳大利亚 Tasmania 岛上绵羊种群数量增长规律作为野外生物种群逻辑斯蒂增长的实例(图4),但其研究者 Davidson 认为该岛上绵羊种群数量维持在一个稳定数量的原因并不是由于自然条件的约束造成的,牧场主为防止过牧造成牧场退化的管理措施才是绵羊种群数量维持相对稳定的原因,因此这个实例也不能为逻辑斯蒂方程提供实证(Davidson, 1938; Price, 1999)。野生生物种群不符合逻辑斯蒂方程的主要原因是 logistic 方程过于简单和刚性,该方程主要基于以下几个刚性假设条件:参数 r 和 k 假定不随着时间而变化;环境可以稳定不变地为生物的增长提供营养和资源;生物种群的空间范围是已知的和固定的;系统是封闭的,没有迁入和迁出,没有输入和输出(Cohen, 1995)。事实上,自然界中生物种群与自然环境之间的关系远远比这些简单的假设条件复杂,因此在野外很难找到逻辑斯蒂特征的野生生物种群。