

生态系统中流的分解与能量最小耗损原理

朱振源 马芬荣
(中国科学院地理研究所)

本文从一般的生态系统模式出发讨论生态系统的几个基本问题。考虑图1表示的陆地生态系统，整个系统由六个子系统（或称分室）组成，分别为植物群，不同营养层次的动物群，枯落物和土壤，近地面空气层（图1）。系统与环境之间有物质和能量交换，是一个开放系统。箭头表示流向， ρ_{ij} 、 μ_{ij} 、 τ_{ij} 和 λ_{ij} 分别表示各个有关分室的呼吸速率常数、死亡加排泄的速率常数、摄食速率常数和输运速率常数， p 、 g 、 r 分别表示 x_1 分室的吸收速率常数， x_i 表示各分室和环境的质量。

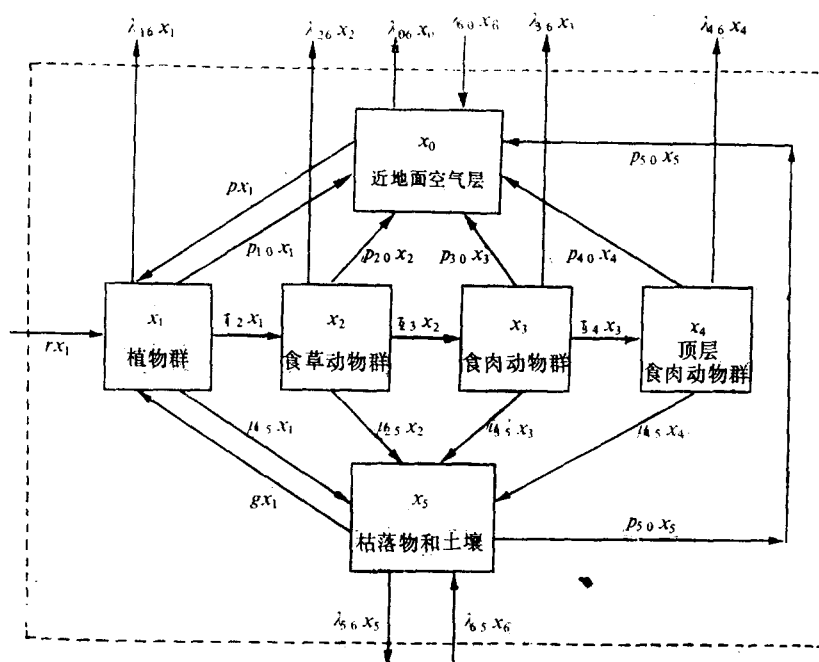


图1 陆地生态系统模式图

一、生态系统的质量平衡方程

由图1表示的关系可建立生态系统及各分室的质量平衡方程：

$$\frac{dx_0}{dt} = \sum_{i=1}^5 \rho_{i0} x_i + \lambda_{06} x_0 - \lambda_{00} x_0 - p x_1 \quad (1.1)$$

$$\frac{dx_1}{dt} = (p + g + r - \tau_{12} - \mu_{16} - \rho_{10} - \lambda_{16}) x_1 \quad (1.2)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \tau_{12} x_1 - (\tau_{23} + \mu_{26} + \rho_{20} + \lambda_{26}) x_2 \quad (1.3)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \tau_{23} x_2 - (\tau_{34} + \mu_{36} + \rho_{30} + \lambda_{36}) x_3 \quad (1.4)$$

$$\frac{dx_1}{dt} = \tau_{34}x_3 - (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{46})x_4 \quad (1.5)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \sum_{i=1}^4 \mu_{45}x_i + \lambda_{65}x_5 - \lambda_{56}x_5 - \rho_{50}x_5 - gx_1 \quad (1.6)$$

$$\frac{dx}{dt} = \sum_{i=0}^5 \frac{dx_i}{dt} = rx_1 + \lambda_{60}x_3 + \lambda_{65}x_5 - \sum_{i=0}^5 \lambda_{43}x_i \quad (2.1)$$

$$= (p+g+r)x_1 - \sum_{i=1}^4 (\rho_{40} + \mu_{45} + \lambda_{46})x_i + \frac{dx_0}{dt} + \frac{dx_5}{dt} \quad (2.2)$$

式(2.1)的前三项表示流入系统的物质流, 第四项表示流出系统的物质流。式(2.2)的第一项表示流入 x_1 分室的物质流, 第二项表示流出 x_1, x_2, x_3 和 x_4 各分室的物质流, 第三项表示 x_3 和 x_5 分室的质量变化速率。

当 x_1 分室的输入等于输出, x_0 为周期函数时, 生态系统有稳定解: x_1 至 x_4 有定态解, x_3 和 x_5 有周期解。

生态系统的定态是非平衡的定态, 只有依靠系统与环境之间不断进行物质流的循环才能维持, 所以生态系统的定态实际上是一种循环平衡态(黄惠慈, 1979)。周期态也是一种循环平衡态, 但它的平衡不是随时都可以实现的, 而是经过一个周期后才实现的, 即前半周期内系统的输入流大于(或小于)输出流, 后半周期相反, 整个周期内系统的输入等于输出。

x_1 分室的输入和输出可以在不同的量值水平上相等, 所以生态系统的稳定解可以不同, 这表示生态系统有不同的类型(如各种地带性生态系统)。

类似质量平衡方程可建立生态系统及各分室的熵平衡方程

$$\frac{ds_0}{dt} = -\frac{\omega}{T} \left(\sum_{i=1}^5 \rho_{40}x_i + \lambda_{63}x_5 - \lambda_{06}x_0 - px_1 \right) \quad (3.1)$$

$$\frac{ds_1}{dt} = -\frac{\omega}{T} (p+g+r-\tau_{12}-\mu_{15}-\rho_{10}-\lambda_{16})x_1 \quad (3.2)$$

$$\frac{ds_2}{dt} = -\frac{\omega}{T} (\tau_{12}x_1 - (\tau_{23} + \mu_{25} + \rho_{20} + \lambda_{26})x_2) \quad (3.3)$$

$$\frac{ds_3}{dt} = -\frac{\omega}{T} (\tau_{23}x_2 - (\tau_{34} + \mu_{35} + \rho_{30} + \lambda_{36})x_3) \quad (3.4)$$

$$\frac{ds_4}{dt} = -\frac{\omega}{T} (\tau_{34}x_3 - (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{46})x_4) \quad (3.5)$$

$$\frac{ds_5}{dt} = -\frac{\omega}{T} \left(\sum_{i=1}^4 \mu_{45}x_i + \lambda_{65}x_5 - \lambda_{56}x_5 - \rho_{50}x_5 - gx_1 \right) \quad (3.6)$$

$$\frac{ds}{dt} = \sum_{i=0}^5 \frac{ds_i}{dt} = -\frac{\omega}{T} \left(rx_1 + \lambda_{60}x_3 + \lambda_{65}x_5 - \sum_{i=0}^5 \lambda_{43}x_i \right) \quad (4.1)$$

$$= -\frac{\omega}{T} \left[(p+g+r)x_1 - \sum_{i=1}^4 (\rho_{40} + \mu_{45} + \lambda_{46})x_i + \left(\frac{dx_0}{dt} + \frac{dx_5}{dt} \right) \right] \quad (4.2)$$

其中 ω 表示化学势, T 为绝对温度。

式(4.1)的前三项表示流入系统的负熵流, 第四项表示流出系统的正熵流。式(4.2)的第一项为流入 x_1 分室的负熵流, 第二项为 x_1 至 x_4 各分室的熵产生与正熵流之和, 第三项为 x_3 和 x_5 分室的熵变化速率。在上述同样的条件下系统的熵也有稳定解。

二、生态系统中流的分解

当生态系统处于定态时, 即 $\frac{dx_i}{dt} = 0, i=0, 1, \dots, 5$, 式(1)和(2)可改写成:

$$px_1 = \sum_{i=1}^5 \rho_{40} x_i + \lambda_{60} x_6 - \lambda_{00} x_0 \quad (5.1)$$

$$(p+g+r)x_1 = \sum_{i=1}^4 (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45}) x_i \quad (5.2)$$

$$\tau_{12} x_1 = \sum_{i=2}^4 (\mu_{45} + \rho_{41} + \lambda_{45}) x_i \quad (5.3)$$

$$\tau_{23} x_2 = \sum_{i=3}^4 (\mu_{45} + \rho_{42} + \lambda_{45}) x_i \quad (5.4)$$

$$\tau_{34} x_3 = (\mu_{45} + \rho_{43} + \lambda_{45}) x_4 \quad (5.5)$$

$$gx_1 = \sum_{i=1}^4 \mu_{45} x_i + \lambda_{65} x_6 - \lambda_{56} x_5 - \rho_{50} x_5 \quad (5.6)$$

$$rx_1 + (\lambda_{60} + \lambda_{65}) x_6 = \lambda_{00} x_0 + \lambda_{10} x_1 + \lambda_{50} x_5 + \sum_{i=2}^4 \lambda_{40} x_i \quad (6)$$

同样熵平衡方程可改写成与式(5)和(6)非常类似的方程, 仅等式两边各乘有常数 $\frac{\omega}{T}$.

式(6)表示由环境流入系统(通过 x_0 、 x_1 和 x_5 三个分室)的物质流(熵流)可以分解成两部分, 第一部分是 x_0 、 x_1 和 x_5 分室分别流回环境的物质, 称为系统的可逆平衡流(可逆平衡熵流), 第二部分是先流过系统的其它分室, 然后再流回环境的物质, 称为系统的循环平衡流(循环平衡熵流(钱敏平, 1979)). 由式(5.2)进一步可见流入 x_1 分室的物质流可分解为 x_1 至 x_4 各分室的呼吸流, 死亡与排泄流及输运流, 即是说流入 x_1 分室的负熵流可以分解为 x_1 至 x_4 各分室的熵产生和正熵流。可以证明, 定态时生态系统的熵产生为各平衡流上熵产生之和(钱敏平, 1979)

上述分析表明同一般物理系统相同, 生态系统的稳定态也只能由可逆平衡和循环平衡两种方式实现。

物质流的转移可以用矩阵表示: 矩阵的元 R_{ij} 表示第 i 分室流入第 j 分室的物质流, R_{ii} 表示第 i 分室物质流的变化速率。这样得到的矩阵称为物质流转移矩阵, 于是定态时物质流的分解可用其转移矩阵的分解来表示, 即转移矩阵可分解成可逆平衡流矩阵和循环平衡流矩阵。具体结果如下:

$$\begin{pmatrix} 0 & px_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \lambda_{00} x_0 \\ \rho_{10} x_1 & 0 & \tau_{12} x_1 & 0 & 0 & \mu_{15} x_1 & \lambda_{10} x_1 \\ \rho_{20} x_1 & 0 & 0 & \tau_{23} x_2 & 0 & \mu_{25} x_2 & \lambda_{20} x_2 \\ \rho_{30} x_1 & 0 & 0 & 0 & \tau_{34} x_3 & \mu_{35} x_3 & \lambda_{30} x_3 \\ \rho_{40} x_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \mu_{45} x_4 & \lambda_{40} x_4 \\ \rho_{50} x_5 & gx_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \lambda_{50} x_5 \\ \lambda_{60} x_6 & rx_1 & 0 & 0 & 0 & \lambda_{65} x_6 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \sum_{i=1}^5 \rho_{40} x_i + \lambda_{60} x_6 - \lambda_{00} x_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{10} x_1 & 0 & \sum_{i=2}^4 (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45}) x_i & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{20} x_1 & 0 & 0 & \sum_{i=3}^4 (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45}) x_i & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{30} x_1 & 0 & 0 & 0 & \sum_{i=3}^4 (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45}) x_i & 0 & 0 \\ \rho_{40} x_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sum_{i=3}^4 (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45}) x_i & 0 \\ \rho_{50} x_5 & \sum_{i=1}^4 \mu_{45} x_i - \rho_{50} x_5 + \lambda_{65} x_6 - \lambda_{56} x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{60} x_6 & \sum_{i=1}^4 \lambda_{40} x_i + \lambda_{00} x_0 + \lambda_{50} x_5 - \lambda_{10} x_1 - \lambda_{55} x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & \lambda_{00}x_0 \\ 0 & \mu_{15}x_1 & \lambda_{10}x_1 \\ 0 & \mu_{25}x_2 & \lambda_{20}x_2 \\ (\mu_{45} + \rho_{40} + \lambda_{45})x_4 & \mu_{35}x_3 & \lambda_{30}x_3 \\ 0 & \mu_{45}x_4 & \lambda_{40}x_4 \\ 0 & 0 & \lambda_{50}x_5 \\ 0 & \lambda_{55}x_5 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_{00}x_0 & & & & & & \\ & \lambda_{10}x_1 & & & & & \\ & 0 & & & & & \\ & 0 & & & & & \\ & 0 & & & & & \\ & 0 & & & & & \\ & \lambda_{50}x_5 & & & & & \end{pmatrix} + \\
\begin{pmatrix} 0 & \rho_{10}x_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{10}x_1 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \rho_{20}x_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \rho_{20}x_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{20}x_2 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \end{pmatrix} + \\
\begin{pmatrix} 0 & \rho_{30}x_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \rho_{30}x_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \rho_{30}x_3 & 0 & 0 & 0 \\ \rho_{30}x_3 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \rho_{40}x_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \rho_{40}x_4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \rho_{40}x_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \rho_{40}x_4 & 0 & 0 \\ \rho_{40}x_4 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \\ 0 & & & & & & \end{pmatrix} + \\
\begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{K_1}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{K_1}\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ \frac{1}{K_1}\rho_{50}x_5 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \mu_{15}x_1 - \frac{1}{K_1}\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & \mu_{15}x_1 - \frac{1}{K_1}\rho_{50}x_5 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \end{pmatrix} + \\
\begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mu_{25}x_2 - \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \\ 0 & \mu_{25}x_2 - \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & & & & & \\ 0 & 0 & & & & & \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_{25}x_2 - \frac{1}{K_2}\rho_{50}x_5 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mu_{35}x_3 - \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \mu_{35}x_3 - \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \mu_{35}x_3 - \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_{35}x_3 - \frac{1}{K_3}\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix} 0 & (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mu_{45}x_4 - (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mu_{45}x_4 - (1 - \sum_{i=1}^3 \frac{1}{K_i})\rho_{50}x_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 \mu_{45}x_4 - \left(1 - \sum_{t=1}^3 \frac{1}{K_t}\right) \rho_{50}x_5 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & \mu_{45}x_4 - \left(1 - \sum_{t=1}^3 \frac{1}{K_t}\right) \rho_{50}x_5 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \mu_{45}x_4 - \left(1 - \sum_{t=1}^3 \frac{1}{K_t}\right) \rho_{50}x_5 & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & \frac{\lambda_{80}x_0 - \lambda_{06}x_0}{N_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{\lambda_{45}x_5 - \lambda_{01}x_0}{N_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{60}x_0 - \lambda_{06}x_0}{N_1} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 \frac{\lambda_{60}x_0 - \lambda_{06}x_0}{N_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_5 - \lambda_{56}x_5}{N_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{45}x_5 - \lambda_{56}x_5}{N_1} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & \frac{\lambda_{65}x_5 - \lambda_{56}x_5}{N_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_5 - \lambda_{56}x_5}{N_1} & 0 & 0 & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \lambda_{20}x_2 + \left(\frac{\lambda_{06}x_0 + \lambda_{56}x_5 - \lambda_{60}x_0 - \lambda_{05}x_0}{N_1}\right) \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & \lambda_{20}x_2 + \left(\frac{\lambda_{06}x_0 + \lambda_{56}x_5 - \lambda_{60}x_0 - \lambda_{05}x_0}{N_1}\right)
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & \lambda_{30}x_3 + \left(\frac{\lambda_{00}x_0 + \lambda_{50}x_5 - \lambda_{60}x_6 - \lambda_{65}x_6}{N_1} \right) \\
 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & \frac{\lambda_{60}x_6 - \lambda_{06}x_6}{N_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{\lambda_{60}x_6 - \lambda_{06}x_6}{N_2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{06}x_6}{N_2} & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{60}x_6 - \lambda_{06}x_6}{N_2} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 \frac{\lambda_{60}x_6 - \lambda_{06}x_6}{N_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{56}x_5}{N_2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{56}x_5}{N_2} & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{56}x_5}{N_2} \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{56}x_5}{N_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda_{65}x_6 - \lambda_{56}x_5}{N_2} & 0 & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & \lambda_{30}x_3 + \left(\frac{\lambda_{00}x_0 + \lambda_{50}x_5 - \lambda_{60}x_6 - \lambda_{65}x_6}{N_1} \right) & 0 & 0 & 0 & 0 & 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 \lambda_{30}x_3 + \left(\frac{\lambda_{00}x_0 + \lambda_{50}x_5 - \lambda_{80}x_8 - \lambda_{65}x_6}{N_2}\right) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \lambda_{30}x_3 + \left(\frac{\lambda_{00}x_0 + \lambda_{50}x_5 - \lambda_{80}x_8 - \lambda_{65}x_6}{N_2}\right)
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6) & 0 \\
 0 & 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6) \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6) & 0 & 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6) & 0 & 0 & 0 \\
 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{00}x_0 - \lambda_{06}x_6)
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 \\
 0 \\
 0 \\
 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{65}x_6 - \lambda_{50}x_5) & 0 \\
 0 & 0 & 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{65}x_6 - \lambda_{50}x_5) \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{65}x_6 - \lambda_{50}x_5) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 - \lambda_{55}x_5) & 0 & 0 \\
 0 & 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 - \lambda_{55}x_5) \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & (1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 - \lambda_{55}x_5) & 0
 \end{pmatrix} +$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & \lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)) & 0 \\
 0 & 0 & 0 & \lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)) \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 \lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)) & 0 & 0 & 0 \\
 0 & (\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5) & (\lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5))) & (\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)
 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix}
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0 \\
 \lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)) & 0 & 0 \\
 (\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5) & 0 & (\lambda_{45}x_4 + ((1 - \frac{1}{N_1} - \frac{1}{N_2})(\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5))) \\
 0 & 0 & (\lambda_{05}x_0 + \lambda_{55}x_5 - \lambda_{00}x_0 - \lambda_{55}x_5)
 \end{pmatrix}$$

$$0$$

上述矩阵等式中的每一个矩阵，它的元满足下述等式：

$$\sum_{i=0}^6 \sum_{j=0}^6 R_{ij} = \sum_{i=0}^6 \sum_{j=0}^6 R_{ji}$$

上式表示系统动态时各分室流入的物质等于流出的物质。同样熵流的转移和分解也可以用矩阵表示，其形式完全雷同。

三、生态系统的最小耗能原理

生态系统的熵变可以表示为:

$$ds = d_{is} + d_{es}$$

其中 d_{is} 为系统的熵产生,是系统内部的不可逆过程所引起的熵变化; d_{es} 为熵流,是生态系统与环境进行物质与能量交换引起的熵变化。当 $ds=0$ 时,系统处于稳定态,如果 $ds \neq 0$,不论是大于零或小于零,系统都要发生演变。

生态系统的演替及其稳定性一直是吸引人们注意的并存在广泛争论的课题。为什么会产生演替?又为什么会出现所谓的顶极生态系统?我们认为可以用非平衡热力学的理论给以解释。

实际测量证明,演替过程中生态系统的变化如表1所示(Emlen 1973)。

表1

系 统 的 特 性	早 期	后 期
1. 总生产力/呼吸(P/R)	>1 或 <1	$\rightarrow 1$
2. 总生产力/生物量(P/B)	高	低
3. 可维持的生物量/单位能量流(食物利用效率)	低	高
4. 净生产力($P-R$)	高	低
5. 食物链形式	简单(链状)	复杂(网状)
6. 总生物量(B)	小	大

表1说明演变初期总生产力与系统呼吸之比值不等于1,这说明输入生态系统的负熵流不等于熵产生,所以有 $ds \neq 0$,因而生态系统一定要演变;演替后期总生产力与呼吸之比趋向于1,即负熵流趋向于与熵产生相等,所以有 $ds \rightarrow 0$,因而生态系统趋向稳定状态。再从单位能量流所能维持的生物量(即食物利用率)来看,早期能量利用率很低,后期大大提高,即不能利用而耗散了的能量随演替的进展累加起来达到极大,但每一演替阶段不能利用而耗散了的能量则逐步减少。前者就是孤立系统的熵极大原理在开放系统中的反映,后者就是非平衡热力学中的最小熵产生原理在生态系统中的具体表现。可用下面模式图表示:

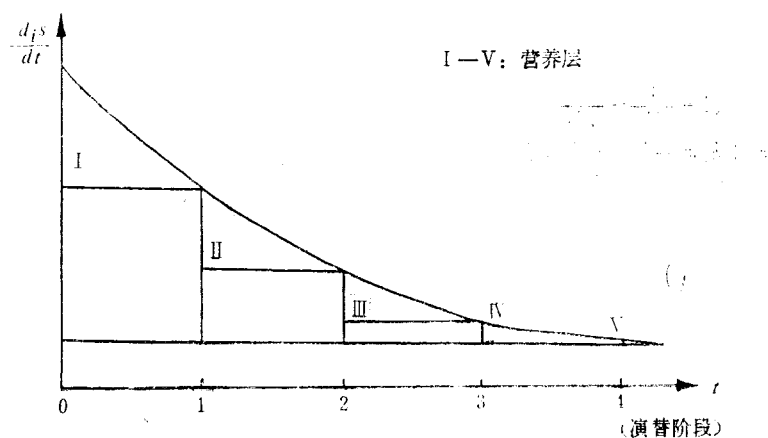


图2 生态系统中不同营养层能量耗散的演替模式图

产生这种现象的原因,我们认为这是由于随着演替的进展,生态系统的营养层数增多,形式复杂化的缘故。按著名的“十分之一”规律,随着营养层逐步提高,各级营养层所利用的能量占系统总输入能量的比例愈来愈小,耗损愈来愈大;但就各级营养层利用的能量占该营养层输入(吸收)的能量的比例(层级能

量利用率)来说则逐级增大,耗散的能量逐级减小。前者说明系统中不可逆过程所产生的熵累积起来的话愈来愈多,后者说明熵随营养层逐级产生出来,但其量逐级减小。在生态系统演替的每一个阶段,情形都是如此,仅在不同阶段时,营养层数不同,形式复杂程度不同,因而其量值也不同。最终演替到顶极生态系统时,熵累积达到极大值,而熵产生减小到极小值。

顶极生态系统中各级营养层都表现为生物种类繁多,生态型各异。层间的联系形式为网络状形式,营养层数达到最大,等等。这都是为了实现在给定的条件下更多的利用进入生态系统的能量,并通过减少逐级的能量耗损,使整个系统的能量沿着食物网络定向转移时耗损达到最小。这可称为生态系统中的能量最小耗损原理。

以上分析表明,要维持生态系统于某一定态或周期态,只有让系统产生的熵流出系统或给系统输入与熵产生相等的负熵流。例如流入生态系统的低温气流是一种负熵流,向环境中扩散和传输热量可使系统产生的熵流出系统。所以气候变化出现异常,必定会促使生态系统演变,离开原来的状态,乃至崩溃(出现另一种新的生态系统)。

由熵变不等于零引起生态系统演变的例子还有许多。例如荒漠生态系统中的局部地区,由于不断流入水分,使该地区太阳能的利用率提高,从而提高了系统的生产力,减少了耗损的能量,因而使该地区的熵减小,导致该地区演变为绿洲。再如过度放牧的草场生态系统,由于牲畜采食过度,使植物生产力大大下降和大批植物死亡(熵产生增加)导致熵增大,使草场系统遭到破坏。

物质包含着能量,能量参与物质的演变过程,所以进入生态系统的太阳能有一部分可以看成是流入系统的物质流(信息流,负熵流),而取走生态系统中的产品是物质流出系统。因此要使生态系统维持稳定,必须在熵平衡同时实现信息平衡,这说明在生态系统中,信息产生过程与熵产生过程同时进行。

参 考 文 献

- 钱敏平 1979 马氏链的可逆性,不可逆性及其环流分解。生物化学与生物物理进展28(4): 5-9。
黄惠慈 1979 Lotka—Volterra模型。生物化学与生物物理进展28(4): 1-5。
Emlen, J.M. 1973 Ecology: An Evolutionary Approach. Reading, Mass., Addison-Wesley, 493P.

RESOLUTION OF FLOW AND PRINCIPLE OF MINIMUM LOSS OF ENERGY IN AN ECOSYSTEM

Zhu Zhenyuan Ma Fenrong

(Institute of geography, Academia sinica)

When an ecosystem appears in a steady states, its flow can been resolved into parts; reversible equilibrium and cyclic equilibrium. Succession and stability of the ecosystem should be explained with non-equilibrium thermodynamic theory. With advance of succession, loss of energy minimized as it transfer directionally along food web after entering ecosystem. This is called principle of minimum loss of energy.