第11卷 第4期　　生 态 学 报　　Vol. 11, No. 4
1 9 9 1年12月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Dec., 1 9 9 1

生态系统稳定性研究

岳天祥　马世骏

（中国科学院生态环境研究中心，北京）

摘　　要

本文对生态系统稳定性的有关研究作了归纳和分析。在此基础上，将热力学稳定性理论引入了生态系统的相应研究。在一般意义下，讨论了K型增长种群的稳定性。证明了K型增长种群的局部稳定区为〔$\frac{K}{2}$, K〕；整体稳定区域为〔$(1-\frac{1}{\sqrt{3}})\cdot\frac{K}{2}$, $(1+\frac{1}{\sqrt{3}})\cdot\frac{K}{2}$〕。明确了人类生态系统发展的最佳区间为〔$\frac{K}{2}$, $(1+\frac{1}{\sqrt{3}})\cdot\frac{K}{2}$）。并运用这一理论，对甘肃省河西地区的人口及资源承载能力进行了定量分析。

关键词：稳定性，超熵产生，K型增长种群，定量分析。

一、前　　言

70年代中期以前，生态学家集中于稳定性和物种多样性的一般理论研究。从Garder和Ashby及May向"随着物种多样性的增加，生态系统稳定性加强"的定则提出挑战以来[1,2]，许多专家的传统观念逐渐转变。Goodman(1975) 指出，大多数领域的研究和食物网数学模型都说明，随着复杂性增加而稳定性加强的传统思想是没有充分根据的[3]。在生态系统的有关研究中，一般讨论的都是局部平衡问题，因为大多数生态系统都一直受到破坏初始状态的扰动。由于任何生态系统所承受的扰动不都是无穷小量，因此，考虑系统对相对大的扰动的反应是很重要的。

许多事实说明，生态系统一般都处于不断地被扰动之中，绝对平衡态几乎是不能达到的。生态系统的平衡是通过一定相互协调的结构与功能所形成的动态平衡[4,5]。由于稳定的平衡态存在性很难保证，所以稳定性的广泛应用受到了限制。还有一些科学家认为，生态系统稳定性的定义应建立在相对于初始态的基础之上，而不是平衡态。Sutherland提出，常驻的成熟群落可以当作生态系统对扰动稳定性的初始点，但这并不意味着它代表平衡态[6]。

生态学家把生态系统对扰动的反应已经分成了两个方面，即当系统受扰动时，抵抗偏离初始态的能力和受扰动之后返回初始态的能力。近几年的有关研究表明，稳定性和生态系统某个单一属性(如复杂性)之间一般关系的研究是毫无意义的。但我们认为，给出生态系统稳定性的一般研究方法是可能的。

二、稳定性的热力学基础与生态系统的稳定性分析模型

由热力学第二定律，在封闭系统中当自由能减少时，不可利用能增加，而熵是不可利用能的度量。它是广延量，即系统的总熵等于各部分熵的总和；且熵的变化可分成两部分，即：

本文于1989年11月25日收到。

$$dS = d_iS + d_eS \tag{1}$$

其中d_eS为由物质和能量的流出和流进的过程引起的熵流项，d_iS为系统内部的不可逆过程产生的熵产生项。即：

$$d_iS \geqslant 0 \tag{2}$$

是热力学第二定律的最一般数学表达式。因此对孤立系统$d_eS=0$，此时总熵变化：

$$dS = d_iS \geqslant 0 \tag{3}$$

对开放系统而言，总熵变dS可以小于零，只要

$$d_eS < -d_iS \tag{4}$$

可见负熵流可以使系统的熵减少。

由于熵不是守恒量，一个系统的总熵随时间的变化可以表达为：

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} &= \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\int_v S\mathrm{d}v \\ &= -\int_\Sigma \mathrm{d}\Sigma\ \boldsymbol{n}\cdot J_S + \int_v \cdot\mathrm{d}v\cdot\sigma\end{aligned} \tag{5}$$

其中J_s代表通过单位面积的熵的交换速率，即熵流；σ为单位体积中产生熵的速率，即熵产生。则有：

$$\begin{aligned}\frac{d_iS}{\mathrm{d}t} &= \int_v \sigma\cdot\mathrm{d}v = P \\ \frac{d_eS}{\mathrm{d}t} &= -\int_\Sigma \mathrm{d}\Sigma\ \boldsymbol{n}\cdot J_s\end{aligned} \tag{6}$$

若J_k表示和速率有关的k种不可逆过程的广义流，X_k代表和推动力有关的第k种不可逆过程的广义力，则熵产生可表达为：

$$\sigma = \sum_k J_k\cdot X_k \tag{7}$$

对于开放系统，当边界条件迫使体系离开平衡态时，宏观不可逆过程随即开始，于是广义力和广义流皆不为零。因为广义力是产生广义流的原因，可以认为广义流是广义力的某种函数。假定这种函数关系存在且连续，并可以以平衡态（力和流皆为零的态）作为参考态作Taylor展开

$$\begin{aligned}J(x) &= J_0(x_0) + \left(\frac{\partial J}{\partial x}\right)_0\cdot(X-X_0) + \frac{1}{2}\left(\frac{\partial^2 J}{\partial x^2}\right)\cdot(X-X_0)^2+\cdots \\ &= \left(\frac{\partial J}{\partial x}\right)_0\cdot X + \frac{1}{2}\left(\frac{\partial^2 J}{\partial X^2}\right)_0\cdot X^2+\cdots\end{aligned} \tag{8}$$

当广义力很弱，系统偏离平衡态很小，则力X的高次幂可以忽略，则

$$J = \left(\frac{\partial J}{\partial x}\right)_0\cdot X \tag{9}$$

满足这种线性关系的非平衡态称为非平衡态的线性区。当广义力不是很弱时，$J(x)$的展开

式中包含有力的高次项，于是广义流是广义力的非线性函数，这时的非平衡态称为非平衡态的非线性区。此时将熵S和熵产生P在定态附近展开并经过严密推导可得如下关系：

$$\frac{d}{dt}\cdot\left(\frac{1}{2}(\delta^2 S)\right)=\int dv\cdot\sum_k \delta J_k\cdot\delta X_k$$

$$=\delta_x P \tag{10}$$

即$\frac{1}{2}(\delta^2 S)$的时间导数正好是超熵产生$\delta_x P$。

对于平衡态，系统的稳定性可以从熵S的极值行为以及它们的时间发展行为来确定。在非平衡态的线性区，体系的稳定性可以从$P\geqslant 0$ 和$\frac{dP}{dt}\leqslant 0$两式判定。而在非平衡非线性区，由热力学第二定律可知，$\left[\frac{1}{2}\delta^2 S\right]\leqslant 0$，则超熵$\frac{d}{dt}\left(\frac{1}{2}\delta^2 S\right)$大于零，小于零和等于零分别对应系统稳定，不稳定和临界的情况，即

$\delta_x P>0$	系统稳定
$\delta_x P<0$	系统不稳定
$\delta_x P=0$	临界

早在1957年，H.T.Odum 就提出，如果稳定状态存在，则在生态系统中运用热力学方法是可行的。事实上，在流域系统的稳定性研究中，已经成功地运用了热力学稳定性理论[7-9]。在运用热力学稳定性理论的过程中，我们发现，对一个具体的生态系统，当它是封闭系统时，问题的关键是确定相应的熵函数；非平衡线性系统则是确定相应的广义力和广义流；非平衡非线性系统则是确定广义力和广义流相对于稳定态的扰动所引起的超熵变化。

三、K型增长种群的稳定区域

种群都具有增长的特征，并且其基本增长型可分为两种，即r型增长和K型增长。例如，个体体积大，寿命长，再生产率低，且具有高程度体内环境恒定性控制的脊椎动物种群，可以认为是K型增长的。体积小，寿命短，再生产率高的昆虫为r型增长[10]。

对相对没有环境阻力的r型增长，其数学表达式为：

$$\frac{dN}{dt}=r\cdot N \tag{11}$$

其中N为种群数量，r为内禀自然增长率。在这种条件下，系统的广义力为$X=r$，它是种群能增长的固有能力，广义流$J=N$。

对受环境阻力影响的K型增长，可用逻辑斯谛方程描述

$$\frac{dN}{dt}=r\cdot N\cdot\left(1-\frac{N}{K}\right) \tag{12}$$

其中K为环境容量，显然，广义流为$J=N$，广义力$X=r\cdot\left(1-\frac{N}{K}\right)$。由第二部分的讨论可

知，这个系统为非平衡态的线性区。于是，熵产生

$$P=N\cdot r\cdot\left(1-\frac{N}{K}\right) \tag{13}$$

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t}=r^2\cdot N\left(1-\frac{N}{K}\right)\left(1-\frac{2N}{K}\right) \tag{14}$$

显然 $P\geqslant 0$；且，当 $\frac{K}{2}\leqslant N\leqslant K$ 时，$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t}\leqslant 0$。因此，$\frac{K}{2}\leqslant N\leqslant K$ 时，系统局部稳定。

在非平衡态的非线性区[11]：

$$J=N$$

$$X=r\left(1-\frac{N}{K}\right)\left(\frac{2N}{K}-1\right)\cdot N \tag{15}$$

超熵产生

$$\delta_x P=\mathrm{d}N\cdot\mathrm{d}\left(r\left(1-\frac{N}{K}\right)\left(\frac{2N}{K}-1\right)\cdot N\right)$$

$$=-\frac{6r}{K^2}\left(N-\left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)\cdot\left(N-\frac{K}{2}\cdot\left(1-\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\right)\cdot(dN)^2 \tag{16}$$

当 $\left(1-\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}<N<\left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}$ 时，$\delta_x P>0$，即系统整体稳定。

当 $N=\left(1-\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}$ 或 $N=\frac{K}{2}\cdot\left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)$ 时，$\delta_x P=0$，则系统处于临界状态。

当 $0\leqslant N<\left(1-\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}$ 或 $\left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}<N\leqslant K$ 时，系统不稳定，因为，此时，$\delta_x P<0$。

根据以上的讨论，$\frac{K}{2}\leqslant N<\left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}$ 时，系统局部稳定且整体稳定。因此，对"以人的行为为主导，自然环境为依托，资源流动为命脉，社会体制为经络的人工生态系统"，人口在 $\left(\frac{K}{2},\ \left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)$ 区间发展最佳。

四、应用实例

1986—1989年期间，对甘肃省河西地区的人口容量和人口增长进行了较详细地研究，结

果见表1、表2。

表1　甘肃省河西地区人口容量（万人）

Table 1　Land carrying capacity in Hexi

时间 / 生活水平 / 其它	极限值			2000年			1990年		
	科学营养型	小康型	温饱型	科学营养型	小康型	温饱型	科学营养型	小康型	温饱型
卡路里可供养人口	6333.7	6881.6	6672.3	1935.4	2066.6	2142.8	1214.4	1297.4	1346.6
蛋白质可供养人口	5474.7	6374.7	7526.5	1761.8	1881.6	2032.7	1376.1	1595.9	1865.0
其中动物蛋白可供养人口	1402.7	4039.5	7627.9	92.4	196.1	369.3	68.4	145.8	273.6
合　　计	2460.7	4641.6	6672.3	355	630.3	967.3	274.2	519.0	846.0

表2　甘肃省河西地区人口预测

Table 2　The analysis of population in Hexi

年代	人口总数（万人）	相应概率
1986	385.55	1
1990	398.46	0.803
	410.73	0.931
	410.77	0.784
1995	424.87	0.799
	435.781	0.960
	437.013	0.801
2000	454.23	0.834
	461.45	0.987
	464.239	0.642
2005	477.47	0.827
	487.66	0.891
	491.68	0.807
2010	503.00	0.814
	514.33	0.899
	519.947	0.742
2015	515.27	0.809
	541.39	0.977
	549.012	0.756
2020	526.249	0.817
	551.297	0.954
	578.88	0.765

因此，1990年，在温饱生活水平下，$K=846$万人，

$$\left(\left(1-\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2},\ \left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)$$

$$=(178.774,\ 667.226)$$

$$\left[\frac{K}{2},\ \left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)$$

$$=[423,\ 667,226)$$

在小康生活水平下，$K=519$ 万人。则

$$\left[\frac{K}{2},\ \left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)$$

$$=[259.5,\ 409.33)$$

由于河西地区的实有人口为410.73万人，因此，在温饱型生活水平下，这个地区除能养活自身的人口之外，还可以向国家提供大量商品粮。在小康型生活水平下，则勉强能承载当地的人口。

2000年，在小康生活水平下，$K=630.3$万人，$N=461.45$万人。则

$$\left[\frac{K}{2},\ \left(1+\frac{1}{\sqrt{3}}\right)\cdot\frac{K}{2}\right)=[315.15,497.1)$$

所以，这一时期，人民的生活水平可以达到小康水平，且能够为国家提供相当数量的商品粮。

参考文献

〔1〕Gardner, M. R. & Ashby, W. R., 1970, connectoions of large dynamic systems: critical values for stability, *Nature* 228: 784.

〔2〕May, R. M., 1972, will a large complex system be stable, *Nature* 238: 413—414.

〔3〕Goodman, D., 1975, The theory of diversity-stability relationships in ecology, *Quarterly Review of Biology* 50: 237—266.

〔4〕Ma Shijun, 1985, Ecological engineering: Application of ecosystem priciples, *Environmental Conservation*, 12(4), Winter 1475—1477.
〔5〕马世骏，1983，生态工程-生态系统原理的应用，生态学杂志（4），20—22.
〔6〕Sutherland, J. P., 1981, the fouling community at Beaufort, North Carolina, a study in stability, *The American Naturalist* 118, 499—519.
〔7〕艾南山、岳天祥，1988，流域系统的信息熵及其计算方法，《熵与交叉科学》，第118—122页，气象出版社.
〔8〕艾南山、岳天祥，1988，再论流域系统的信息熵，水土保持学报 2(4)：1—9.
〔9〕岳天祥、艾南山、张英保，1989，论流域系统稳定性判别指标——超熵，水土保持学报 3(2)：20—27.
〔10〕Begon M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1986, Ecology, Blackwell scientific publications 101—547.
〔11〕Ma Shijun, Wang Rusong, 1989, Complex Ecosystem and Sustainable Development, In: Wang Rusong, ed., Human Ecology in China, China Science & Technology press, 1—12.

ECOSYSTEM STABILITY AND ITS ANALYSING MODEL

Yue Tian-Xiang Ma Shi-Jun
(Research Center for Eco-Environmental Sciences, Academia Sinica, Beijing)

In this paper, the studies concerning ecosystem stability and niche were reviewed and analysed. On this basis, the theory of thermodynamic stability is introduced into the study of ecosystem. At an equilibrium state, the stability of ecosystem can be determined according to the behaviour of extrem value and development with time of entropy S; in the linear region of nonequilibrium it can be judged of from the entropy production $P \geqslant 0$ and $dP/dt < 0$; and in the nonlinear region of noneguilibruim superentropy $d(0.5\delta^2)S/dt$ superior to zero, Minor to and equal to zero are corresponding to a stable, instable and critical state respectively. It was found that in a closed system the key to the settlement of the problem lies in entropy runction; in the linear region of nonequilibruim it lies in the generalized force and flux; and in the nonlinear region of nonequilibruim in the disturbance of generalized force and flux from the reference state and the changed superentropy. Furthermore, the theory of niche was reviewed in order to clear the structure of ecosystem and the concept of vector niche was put forward so that the differenty that niche application faced can be resolved.

Key words: stability, superentropy production, niche, generalized force, generalized flux, coupling.