

能值理论在生态系统稳定性研究中的应用

蔡博峰¹, 秦大唐

(北京环境保护科学研究院, 北京 100037)

摘要: 通过对生态系统稳定研究的回顾, 分析了争论的根源, 从而提出划分 2 种稳定性的分析角度, 并利用能值理论较为准确、量化的度量了生态系统第二类稳定性。

关键词: 生态系统; 生态系统稳定性; 能值理论

中图分类号: X171 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2004)05-0010-05

Application of Energy Theory in Research of Ecosystem Stability

CAI Bo-feng, QIN Da-tang

(Beijing Municipal Research Academy of Environmental Protection, Beijing 100037, China)

Abstract: According to the review of the research in ecosystem stability, the crucial reason of the debate was analyzed and the view that distinguishing two different kinds of stability as a starting point is advanced. The energy theory can be used as a sharp method to measure and assess the ecosystem stability in a relatively exact and quantitative way.

Key words: ecosystem; ecosystem stability; energy theory

生态系统稳定性问题是生态学界长期研究和争论的热点。从上世纪初历经百年, 学术界在此领域取得了长足发展, 并出现了恒定性(constancy)、持久性(persistence)、惯性(inertia)、弹性(elasticity)、周期稳定性(cyclical stability)、轨迹稳定性(trajec-tory stability)^[1~3]等描述和表征生态系统稳定的概念。然而, 稳定性和复杂性关系这一根本问题仍然无法达成共识, 争议很大, 度量稳定性的标准也因此千差万别, 有些甚至背道而驰, 这就难以确立一组共认标准, 以资评价和比较不同生态系统或同一生态系统不同阶段的稳定性。H. T. Odum 在 20 世纪 80 年代创立了能值(energy)分析理论和方法^[4], 经过系统的发展, 逐渐被生态学界所认同, 并广泛应用于理论和实践, 从这一角度思考生态系统稳定性问题, 可以为人们提供一个全新的视角和方法。

1 关于生态系统稳定性的讨论

系统稳定性指系统受到外界干扰后, 系统的偏差量(状态偏离平衡位置的数值)过渡过程的收敛性。如果系统受到干扰后, 偏差量变大, 趋于发散, 则系统是不稳定的, 反之如果偏差量变小, 趋于收敛, 即存在负反馈机制使系统不断弱化初始偏差量直至恢复到扰动前, 则系统是稳定的。

20 世纪 70 年代以前, 许多知名生态学家如 Elton、MacArthur 和 Odum^[5~7]等都认为多样性导致稳定性, 70 年代以后, Garder 和 Ashby, May^[8,9]

利用数学模型研究生态系统稳定性后, 相继提出生态系统的复杂性即多样性会降低系统稳定性的结论。

Tilman 等^[10~12]通过受控实验, 对人工草地群落进行了长达 13 年的观察研究后指出, 物种多样性高的样地有利于维持群落生产力的稳定, 也有利于群落经受干旱干扰后生产力的恢复。Naeem 等人通过人工设置不同物种数的微生物群落研究多样性和稳定性的关系, 发现随着物种数目的增加, 群落的生物量和密度趋于稳定^[13]。

Moore 等人在研究中发现群落中存在资源分隔(compartment)和生境分隔, 随着物种多样性的增加, 隔间数目也在增加, 这便弱化了物种间的相互作用^[14]。McNaughton 通过草地实验, 认为物种在群落中是以隔区(block)形式存在, 物种多样性增加弱化了物种之间的作用强度^[15]。

McCann^[16]对稳定性-多样性的研究和讨论做了经典综述和评价, 认为稳定性和复杂性的争论并没有本质上的矛盾, 而是需要对生态系统作更深入的研究, 尤其是对食物网和营养层的研究是解决问题的根本所在。他认为多样性可以弱化食物网中取食者-被食者(consumer resource)之间的强作用从而提高了生态系统的稳定性。Gary 认为 McCann 的模型具有创新性, 考虑捕食者的有限能力, 被捕食者的

收稿日期: 2003-11-17; 修订日期: 2004-02-30

作者简介: 蔡博峰(1977~), 男, 硕士, 主要研究方向为生态经济和城市生态。

增加可以防止其中某个物种的灭绝,表明复杂使系统趋向稳定,从而消除了多年来理论生态学家和经验生态学家间的隔阂^[17]。

Wilmer^[18]等人也赞同 McCann 的观点,并采用初始物种为 1 种,之后逐次递增的生态系统动态模型来证明多样性和稳定性的关系,并进一步深化了 McCann 的观点,即食物网中物种多样性低往往导致相互作用强度大,而多样性高的生态系统中,相互作用较弱,系统波动较小。

Pimm^[19]等人指出生态系统多样性和稳定性之间并不存在简单的相关关系,不同的多样性、稳定性概念导致不同的结果,如多样性包括物种丰富度、相互作用强度以及均匀度等;稳定性则用弹性、抗性、差异性来衡量。这些概念和层次上的复杂性,都是导致无法正确了解多样性与稳定性之间真实关系的原因。国内学者也认为复杂性、稳定性问题的争论来源于对稳定性的界定不清,应该针对不同性质的稳定性进行专门研究^[3,19~22],马世骏先生还认为试图建立复杂性和稳定性之间的因果关系是非常困难的^[20]。同时国内学者^[3,19,20,22,23]和 McCann 的观点相似,也认为研究食物网和营养级的结构是稳定性研究的一个突破口。

从发展趋势来看,食物网中物种之间的作用强度逐渐成为关注和研究的热点,而这种从生态系统内物种间作用强度角度考察的稳定性和从生态系统作为整体抵抗外界扰动的角度所考察的稳定性之间的差异十分显著。

笔者认为也许这一差异正是解决生态系统稳定性和复杂性的重要出路,即稳定性很有可能是 2 种生态功能的表现,一种为系统受外界干扰的反应,一种为系统对内部扰动的反应。因此从干扰和胁迫的特征入手分析稳定性是一个新思路,也是梳理和解决关于稳定性问题争端和矛盾的一个有效途径。

系统的稳定性针对不同的扰动和胁迫所作出的反应是不同的,可以把干扰分为对系统整体的干扰和对系统结构性的干扰。前者指不破坏系统基本结构而对系统造成的胁迫或压力,相应系统的反应称为第一类稳定性;后者在于破坏了系统原有的基本结构,相应系统的反应称为系统的第二类稳定性。而第一类稳定性由于是系统对外部扰动的反应,因而往往比较容易从实践观察中获得,而从理论模型往往容易揭示第二类稳定性。这就可以解释,持复杂性导致稳定性观点的学者大多得之于经验观察或者人工实验。Elton^[5]用于支持他观点的 6 条证据中有 5

条来自经验观察,Odum 观点建立的基础也是观察事实^[7],Tilman 等则是^[10~12]通过受控实验来证明其观点的。而从理论模型出发,如 Garder 和 Ashby, May^[8,9]等人往往得出相反的结论,即理论模型研究的往往是系统对系统自身所产生振荡进行的负反馈调节,而生物生态学家研究的问题是生态系统作为整体对外界的抗干扰能力。

对于第一类稳定性,复杂系统更具有抵抗优势,因为进化形成的复杂系统的自我调节能力和负反馈能力要高于简单系统。然而对于第二类稳定性,简单系统则显示出优势,因为越是简单的系统,系统内部的分工就越低,相似性就越高,因而破坏某一部分不能对系统造成致命损伤,而复杂系统内部高度精细化和分工化,对结构的损伤往往造成整个系统无法正常运转。正如人和蚯蚓分别是复杂系统和简单系统,对于拦腰砍断,人必然毙命,而蚯蚓却可以继续存活;而对于外界环境因素的扰动(如气候变异),蚯蚓却可能大批死亡,而人体各种调节功能却能确保人安然无恙。这种稳定性的分类和马世骏先生总结了国内外理论研究和实验结果所作出的综述和评价一致,即一般来说,生态系统的持久性、抵抗性随复杂性增加而增加,恢复性随复杂性增加而降低^[20]。

自然界任何事物的发展都有代价,永远不可能有面面俱增而毫无减损的情况,生态系统的稳定性也不例外。当生态系统的结构越来越高级复杂时,它抵御外界干扰的能力、系统自调节和自组织能力自然提高了,但精细的分工和高强度的能量流却使得一旦系统的结构受到破坏,则整个系统就很难运转以发挥各种功能,生态系统这 2 种稳定性某种程度上存在着此消彼长的关系,即复杂性增加是以第二类稳定性的降低为代价的。

2 稳定性的测度与评价

Odum 提出了稳定生态系统在群落能量、群落结构、营养物质循环和生活史等 7 个方面 22 项指标的特征^[24]。MacArthur 首先提出用 Shannon Weaver 指数描述的营养水平多样性作为稳定性的度量^[6],后被大家广泛采用,之后生态学界又逐渐出现了许多关于生态系统稳定性的概念和指标。国内学者结合我国生态建设的需要,也提出了一些测度方法和指标,如生物多样性、自然灾害类型、自然保护区所占比重等^[25,26],但总得来讲,这类评价标准都是针对第一类稳定性的。

对于第二类稳定性,主要是度量系统内部各组

分之间的作用强度和依赖关系的.如 Garder 和 Ashby, May^[8,9]采用矩阵模拟反馈机制,利用 Hurwitz 准则判断系数矩阵的特征方程的所有根均具有负实部,来确定稳定性.但该方法被批评为随机模型和真实生态系统相差太远.关键种理论从生态系统中物种之间的相互作用的不同强度方向研究生态系统稳定性^[27],但对其它物种及物种生物量对稳定性的贡献评价过低,同时因为缺乏有效的量化标准,所以其影响不大.利用熵理论研究稳定性^[28,29],以超熵 δP 的值来定量研究系统受到外界扰动后的发散和收敛特性,其分析的扰动性质过于单一,因此也未得到广泛认可. Moore 和 McNaughton^[14,15]等人的隔室、隔区思想都难以量化和标准化,所以无法作为度量标准.

毫无疑问,度量第二类稳定性必然要从生态系统内部种间作用强度入手,即食物网-营养级是分析问题的关键.笔者认为 McCann、Wilmer 等人进一步提出的作为重点研究的食物网中的相互作用——能量流(flux)正是解决第二类稳定性问题的关键.因为物种在食物网里的相互作用反映了物种间作用的强度,这种强度的大小体现了物种间的相互依赖性,而物种的相互依赖性正是生态系统第二类稳定性的决定因素.生态系统中物种之间,以及物种和环境之间的能量流越剧烈,活动强度越大,则生态系统的第二类稳定性越低.因而对这种能量流强度的度量就成为评价和比较生态系统第二类稳定性的关键.因此如何测度和评价这种能量作用强度,就成为评价生态系统第二类稳定性的决定因素.而 Odum 的能值理论却正是衡量能流强度和效率的成功方法.

3 能值理论和方法在生态系统稳定性研究中的应用

能值分析理论和方法是美国著名生态学家、系统能量分析先驱 H. T. Odum 于 20 世纪 80 年代创立的,随着理论的不断深化和实践的广泛应用,能值方法逐渐成熟,并成为生态学重要的研究方法之一.能值的定义是一流动或储存的能量所包含另一种类别能量的数量.通常以太阳能值(solar energy)衡量某一能量的能值,即任何流动或储存的能量所包含太阳能之量,即为该能量的太阳能值^[13].

太阳能值是形成产品或生物个体过程中直接和间接应用的太阳能.它是产品形成过程中做功所需要的能量.即一个物种个体所具有的能值反应了经过食物链各个环节直到形成该生物个体所需要的

太阳能.即这个能值的大小是生态系统中各种能量之间转化强度一种反应.

生态系统中的能量形式多样,各种能量之间不能直接进行比较,用 Odum 的话说,就是这些能量的能质(energy quality)不同,正如比较不同营养级生物的生物量的现实意义并不大一样,因为不同营养级的生物物质结构和营养成分有很大差异.因此研究生态系统食物网中物种间的能流强度不能直接用能量流进行计算,因为这些能量的差别很大,无法反应物种间作用的强度.而将这些不同能质的能量转换为同一种能量——太阳能,就能较为科学的量化食物网中物种间的能流强度.

同时 Odum 又从生态系统食物链和热力学原理引出能流转化率(transformity),用以表示能量等级系统中不同类别能量的能质.能值转化率就是单位某种类别的能量或物质所含能值之量.在任何一个能量转化过程中,低质量的能量通过相互作用和做功,转化为高质量的能量,形成 1 J 高质量、高等级的能量,需要许多焦耳低质量、低等级的能量.能值和能值转化率可以将经济生态系统内流动和储存的各种不同类别的能量和物质转化为同一标准的能值,进行定量分析研究^[4].

随着能值理论的发展,其应用也逐步涉入生态系统稳定性的研究, Bastianoni 等人利用 Energy/Exergy 用来表征系统自组织和保持稳定性的效率^[30], Odum 本人也认为能值理论会在生态系统能量等级和稳定性方面有广泛的应用^[31].但这些研究主要是针对系统对能量的利用效率,而对生态系统内部种间相互作用少有涉及.笔者采用系统内能值转化率的数学平均值来表征系统的第二类稳定性,即平均能值转化率越高,生态系统第二类稳定性越低,反之亦然.

以 McCann 在他文章中所提到的用以说明取食者-被食者作用强度假说的一个小模型为例,见图 1.图 1a 为 McCann 设计的原图, C 为消费者, R1、R2 分别为资源,且 C 对 R1 依赖性强,对 R2 依赖性弱. McCann 认为由于有了 R2 的存在,所以缓冲了 C 和 R1 的作用强度和依赖性,因此由于多了 R2,物种多样性增加使这个系统的稳定性提高.再进一步分析这个问题,假如系统中又多了一个 R3,如图 1b,或者多了以 C 为食的取食者 C2(原 C 变为 C1),如图 1c,那么这 2 种情况,哪种稳定性更高呢?根据 McCann, Gary 及 Wilmer 的观点,在图 1b 中,由于 C 的取食种类增加了,因而弱化了各类被捕食者的

捕食强度,防止了 R_1 , R_2 , R_3 其中的任一种趋于灭绝,因此稳定性增加了;而图 1c 中恰恰相反, C_2 和 C_1 的作用增强,因而稳定性趋于降低.显然,这图 1b 和图 1c 2 种情况都是多样性增加了,但却不一定都导致稳定性增加.

用能值转化率来分析这一问题,在生态系统中,营养级越高的物种能值转化率也就越高,假设 R_1 , R_2 , R_3 都是草本植物, C_1 为食草动物, C_2 为食肉动物,在 Odum 等人给出的草本植物能值转化率一般在 10^4sej/J 这一量级上;食草动物能值转化率一般在 10^6sej/J 量级上,食肉动物的能值转化率差异较大,但一般至少会比食草动物高出 2 个量级,因此容易得出图 1b, a 所示系统的物种平均能值转化率要低于图 1c 所示系统,即图 1b, a 所示系统的稳定性要高于图 1c 所示系统,同理 b 系统的稳定性要高于 a 系统.

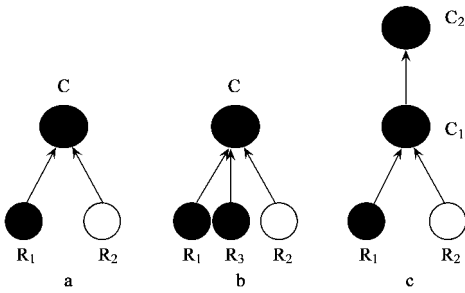


图 1 食物网中多样性与稳定性的关系

Fig.1 The schematic diagram of diversity-stability in food web

这个例子其实也说明了为什么有时候物种多样性提高的同时,生态系统稳定性却降低的现象.

这一结论和 McCann 在另一篇文章中利用微分方程构建的数理模型所得出的基本结论也一致^[32].他认为食物网中有一定杂食性物种的存在有利于增加稳定性,同时食物结构的网状要比链状稳定性更高,这同样可以利用能值转化率量化解释和比较,因为杂食性物种和网状食物结构对比同样物种多样性的其它类型食物结构,其物种间的能值转化率的跨度要低,因此平均值也较低,所以稳定性也就较高.

4 结论

综上所述,能值理论和方法可以将生态系统第二类稳定性量化以便进行比较和评价,具有非常独特的功效和深入研究的意义.同时能值方法又有很强的实践操作性,从而使对生态系统稳定性的度量逐步有了较为一致和明确的标准,同时当前能值理

论在城市生态系统中也广泛应用,因此结合第一类和第二类稳定性,更有利于评价和比较城市生态系统的稳定特征,在我国生态城市建设上有着深远的意义和广阔的应用前景.

此外把能值大小和能值转化率结合起来综合评价生态系统第二类稳定性,其结论的科学性、系统性和可信度无疑会更强,同时把生态系统第二类稳定性和测度生态系统第一类稳定性的诸如物种多样性、群落多样性、自然灾害的类型及强度等指标结合起来,才是真正客观、准确度量生态系统稳定性多元归一的最方向,这尚需要进一步的理论研究和野外实验.

参考文献:

- [1] Pimm S. The complexity and stability of ecosystems [J]. Nature, 1984, **307**: 321 ~ 326.
- [2] Kimmins J P. 文剑平等译. 森林生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1992. 407 ~ 409.
- [3] 马风云. 生态系统稳定性若干问题研究评述 [J]. 中国沙漠, 2002, **22**(4): 401 ~ 407.
- [4] 蓝盛芳, 钦佩, 陆宏芳. 生态经济系统能值分析 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2002.
- [5] Elton C S. The ecology of invasions by animals and plants [M]. London: Chapman & Hall, 1977.
- [6] MarArthur R. Fluctuation of animal populations, and a measure of community stability [J]. Ecology, 1995, **36**: 533 ~ 536.
- [7] Odum E P. Fundamentals of ecology [M]. Philadelphia: Saunders, 1971.
- [8] Gardner M R, Ashby W R. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability [J]. Nature, 1970, **228**: 784.
- [9] May R M. Will a large complex system be stable [J]. Nature, 1972, **238**: 413 ~ 414.
- [10] Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability [J]. Ecology, 1996, **77**(2): 350 ~ 363.
- [11] Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands [J]. Nature, 1994, **367**: 363 ~ 365.
- [12] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles [J]. Ecology, 1999, **80**(5): 1455 ~ 1474.
- [13] Naeem S, Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability [J]. Nature, 1997, **390**: 507 ~ 509.
- [14] Moore J C, Hunt H W. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems [J]. Nature, 1988, **333**: 261 ~ 263.
- [15] McNaughton S J. Stability and diversity of ecological communities [J]. Nature, 1978, **274**: 251 ~ 253.
- [16] McCann K S. The diversity-stability debate [J]. Nature, 2000, **405**: 228 ~ 233.
- [17] Gary A P. Stability is woven by complex webs [J]. Nature, 1998, **395**: 744 ~ 745.
- [18] Wilmers C C, Sinha S, Brede M. Examining the effects of species richness on community stability: an assembly model approach [J]. OIKOS, 2002, **99**: 363 ~ 367.
- [19] 何芳良. 生态系统的复杂性及稳定性 [J]. 生态学进展, 1988, **5**

- (3):157~162.
- [20] 周集中,马世骏.生态系统稳定性.现代生态学透视[M].北京:科学出版社,1990.54~71.
- [21] 黄建辉.生物多样性和生态系统稳定性[J].生物多样性,1995,3(1):31~37.
- [22] 王国宏.再论生物多样性与生态系统的稳定性[J].生物多样性,2002,10(1):126~134.
- [23] 黄建辉,白永飞,韩兴国.物种多样性与生态系统功能:影响机制及有关假说[J].生物多样性,2001,9(1):1~7.
- [24] 戈峰主编.现代生态学[M].北京:科学出版社,2002.356~367.
- [25] 朱瑜馨,赵军,曹静,祁连山山地生态系统稳定性评估模型[J].干旱区研究,2002,19(4):33~37.
- [26] 李晓秀.北京山区生态系统稳定性评价模型初步研究[J].农村生态环境,2000,16(1):21~25.
- [27] 孙刚,盛连喜.生态系统关键种理论的研究进展[J].动物学杂志,2000,35(4):53~57.
- [28] 岳天祥,马世骏.生态系统稳定性研究[J].生态学报,1991,11(4):361~366.
- [29] 李全胜,王兆骞.熵理论在生态系统稳定性研究中的应用[J].生物数学学报,1994,9(3):234~241.
- [30] Bastianoni S, Marchettini N. Emergy/exergy ratio as a measure of the level of organization of systems[J]. Ecological Modelling, 1997,99:33~40.
- [31] Odum H T. Emergy evaluation. International Workshop on Advances in Energy Studies: Energy flows in ecology and economy [C]. Italy:Porto Venere.1998.
- [32] McCann K, Hastings A, Huxel G R. Weak trophic interactions and the balance of nature[J]. Nature,1998,395:794~798.

《环境科学》征稿简则

本刊为中国科学院生态环境研究中心主办的学术性期刊.是目前国内唯一被《EI》检索系统收录摘要的环境科学类中文期刊.对来稿的要求为:

(1) 来稿报道的成果要有创新性,观点明确,数据可靠,层次分明,结构完整,文字精练(一般不超过8000字).

(2) 来稿附中英文摘要,关键词(4至8个),英译题目,作者姓名的汉语拼音,工作单位英文名称和作者简介.作者简介包括性别,出生年月,籍贯,学位,职称和主要研究方向.

(3) 来稿应达到定稿要求.A4纸激光打印样,一式3份.暂时不从网上投稿.

(4) 易混淆的外文字母请用铅笔标明文种,大小写,正斜体.文中首次出现的生物名称要给出拉丁学名;首次出现的缩写字母要先给出中文名称,括号内给出英文全名和缩写.插图除在文中相应处附上外,还需另附2份激光打印样或绘图纸黑墨精绘样;照片必须黑白反差大,清晰;图的大小要适中(坐标图最好为长方形,左右不超过80mm).表为三线表.

(5) 文中图表题要有英文对照.

(6) 来稿必须使用国务院颁发的《中华人民共和国法定计量单位》(SI).论文中物理计量单位用字母符号表示,如mg(毫克),m(米),h(小时)等.科技名词术语用国内通用写法,作者译的新名词术语,文中第一次出现时应注明原文.

(7) 未公开发表的资料不列入参考文献.文献按文中出现的先后次序编排,一般不少于15篇.常见文献书写格式:

期刊:作者(外文也要姓列名前).论文名[J].期刊名,年,卷(期):起页~止页.

书籍:作者.书名[M].版次(第一版不标注).出版地:出版社,年.起页~止页.

文集:作者.论文名[A].见(In):编者.文集名[C].出版地:出版社(单位),年.起页~止页.

学位论文:作者.论文名[D].出版地:出版单位,出版年.

报告:作者.论文名[R].出版地:出版单位,出版年.

专利:专利所有者.专利题名[P].专利国别:专利号,出版日期.

(8) 来稿文责自负,切勿一稿两投.编辑对来稿可作文字上和编辑技术上的修改和删节.来稿在3个月未收到处理意见可向编辑部查询.本刊暂不收审稿费.对未刊稿件一般不退,请自留底稿.

(9) 来稿请注明是否为国家或省部级科技攻关项目,国家自然科学基金项目和国际合作项目及编号等.

(10) 来稿请附作者单位详细地址,邮编,电话号码,挂号寄至北京市2871信箱《环境科学》编辑部.邮编:100085,电话:010-62941102