

# 生态系统生态学的最新研究进展\*

张晓爱 刘泽华 赵亮

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁)

## 摘 要

本文从以下 9 个主题介绍了生态系统生态学近 20 年来的主要研究成果和发展趋势: (1) 结构、功能及过程的基本概念; (2) 生态系统的网络性质; (3) 食物网的结构与理论; (4) 系统的行为 (5) 系统的演替; (6) 系统的进化; (7) 系统的“流”控制和调节; (8) 熵与焓理论; (9) 发展趋势——“复杂系统生态学”的诞生。

关键词: 生态系统; 发展; 熵与焓; 进化

虽然生态系统生态学是本世纪中期才发展起来的新兴学科, 但每项内容都已形成庞大的理论体系和多元化的研究方法。本文仅就几个最重要的问题作以评述。

## 生态系统的结构、功能及过程概念

生态系统生态学是研究生态系统的结构、功能、过程及其相互作用的科学, 因此, 该学科的所有发展都是在这几条线上进行。

### 1. 结构

生态系统的结构已经远不只是 Lindemen 所定义的初级生产者、消费者及分解者组成的 3 种功能性结构。结构包括互相影响、互相依存的物理环境——空间异质性结构(水平部分)和生物成分——营养结构(垂直部分)两部分在不同时空尺度上形成的等级状的网络结构。营养结构主要指食物网图形结构、多样性、复杂性、链长、节间比及特征值等(Pimm, 1982; Cohen, 1990)。此外, 系统的大小和边界的划分(Allen and Hoekstra, 1992)及组成一个系统的基本单位——生态小系统(eco-system, Jørgensen et al., 1992)都是研究生态系统结构的主要内容。

\* 本项目是中科院海北生态系统开放实验站基金资助项目。  
本文于 1997 年 10 月 5 日收到。

## 2. 功能

生态系统的功能与结构密切相关。根据生态系统所具备的有机体性质，一切生物学的研究手段都可以用于揭示其功能。在这种意义上的功能应该包括：(1) 生理学功能，如能量、物质及信息的传递；(2) 行为功能，包括稳定性、恢复力及对扰动因子的抵抗力；(3) 胚胎学功能，也叫个体发育功能，生物群落或食物网的演替过程便是揭示这种功能的手段；另外，(4) 适应功能，生态系统为了生存和繁衍必须适应其环境的特殊性质，为此，Conrad (1983) 在其颇有影响力的著作《适应性》中专门诠释了这一主题；(5) 进化功能，是指基因型和物种的变化与替换及系统在各个等级水平上的组织和长期变化。后两种功能是生态系统最基本的性质，直接关系到系统的稳定性和持续性。

## 3. 过程

研究生态系统的过程代表了如何寻找自然的“序”。“序”的概念和方法反映了一特定时间和地点的主题或事件。过程可看作是系统的复杂行为或进化行为，是受速度制约的结构与功能之间相互关系的表达。结构是象征性的、非速度制约的，并随观察者所选择的尺度而变化，一旦结构被限定，观察者的方案亦被确定。而行为不随观察者所选择的尺度变化。

生物学系统包括了以多种方式表达的、在不同尺度和等级上进行的许多过程。如放牧系统中的“食草”本身包括了动物吃叶片和叶片生长的两种相关过程，这两种过程以不同的速率出现，单个叶子被吃是快过程，补偿性的叶生长是相对缓慢的过程。目前讨论的最主要的过程是分子遗传、光合作用、生活史进化的资源分配、种群大小的变化、种的替代、群落的构建及系统的结构—功能的自组过程 (Kirsta, 1992) 等等。一种过程常受另一种或几种过程的加强，这种“自我加强”将使得过程渐变为永久性结构，因此结构本身也是一种过程。系统内部循环的联系与系统外部的联系密切相关，但内部的联系要比外部紧密而且快速，运动的相对速率限定了系统的表面结构。

# 生态系统的网络性质

生物圈本身就是一个非常复杂、非常神秘的网络，因而网络是分析复杂系统的必要手段，亦是生态学建模的基础。生态学网络包括生命网络和非生命网络两种类型。生命网络是描述沿食物链结构进行的物质、单种化学元素或能量涌动的路径 (path)。生态系统的网络是由成员种的捕食与被食的上、下关系决定的食物链组成。链上的节 (种) 常以多种资源为食，因而形成由许多侧链组成的网，网与网之间通过时空尺度上相互作用关系的疏、密或连接力再结成更复杂的网络。能量、物质及信息将沿网络在不同等级水平上有序地传递、循环，形成了一个复杂的有机整体。生态系统生态学便是研究这种网络结构与功能的组织变化如何受环境制约的科学，因此，网络透视法是生态系统的基本方法之一 (张晓爱, 1995)。网络研究有两种不同的处理方法：一是确定连接物 (交叉点或网上的节)。它们是相互作用的中心 (如有机体或种)，比路线更重要，因为它们不是简单的原子携带者，而是

自然选择的靶子。相互作用在每个节处停留或重新开始,并使穿越网的直接作用力通过节减小到最低。二是网节间流动物路线的分析。从流动体的开始处截取部分已知体积作为一段流动网络。这段流动网络必须符合所需流量、压力及抗阻等条件,如围绕许多峡弯或岛屿的一段海岸的水循环,或模拟通过一结构简单的食物网携带能量的碳流。因此,生态学家必须把“线”和“节”结合在一起考虑。由于通过一个有组织系统的物质和能量流动所经历的能量衰变与信息的增量相当,其结果使网络的性质发生变化或进化,“节”进化较快,“线”可以重新组织。

## 食物网的理论和方法

食物网的结构的研究最早始于Eldon (1927), Pimm (1982, 1991) 将食物网分成12大类,讨论了每种结构形成的机制。并提出三种结构成分:链长度,复杂性及物种数与系统的3种功能:恢复力,营养循环及抵抗力之间的九种结合关系是分析生态系统性质的重要依据。Cohen (1990) 收集了大量食物网资料,从中分析出5条普遍适用的规律:①食物链的循环是罕见的。②食物链是短的,常见的是数2~3环,一般不超过5环。③食物链的顶位、中位及基位种数的比例是恒定的。④基位种数与中间环数的比例不变。⑤环数与种数之间维持一定的比例。

以Fretwell (1977, 1987) 和Oksanen (1981, 1988) 为代表的达尔文进化论学派提出了生态系统组织的“食物链动态理论”,认为随着初级生产力的增加,食物链长亦随之增加。捕食者和资源种交替着在偶数和奇数链时起控制作用。

Pahl-Wostl (1993) 把一个顶端捕食者控制下的所有营养级个体看作一个生态系统单位并介绍了在不同的时-空尺度上食物网结构相互作用的等级模块(modular)、网络描述法。Higashi 和Burns (1991) 和Teramoto (1993) 运用食物网展开技术描述了能量营养级的动态的网络结构。这些研究都为描述生态系统结构和功能提供了最新的方法。

## 稳定性与复杂性

系统行为的研究主要集中在稳定性与复杂性的关系上。稳定性一般分为局部稳定性、全球稳定性及种删除稳定性三种类型。不同的稳定性与复杂性的作用结果有所不同。

### 1. 局部稳定性与复杂性

局部稳定性是指在受到外界干扰后,使系统稍微离开平衡状态一段时间,随后即可回到平衡点。Elton (1958) 从经验上和理论上推断,越复杂的系统越稳定。MacArthur (1955) 推断稳定性大约与食物网上的种间连接的数量成比例,当一种群密度突然地上升或下降时,具有多种营养链的系统的能量与物流不会有大的变化。然而,May (1972) 所作的线性系统模型分析表明,随机集合的较复杂的系统稳定性较差。由此他推测生态系统可能是由种块(block)组成,块内比块间的种间相互作用要密切得多。随后McNaughton (1978)、Rejmanek 和Stary (1979) 及Moore 和Hunt (1988) 证实了自然群落是由类似于营养团(guild)的种块(block)组成;不同种块的种间关系很弱或无关系;链节的连

接度和数量随种数的增加而降低,从而支持了这一假设。

DeAngelis (1975) 分析了一种具有营养结构的供体控制系统,认为稳定性不是未受复杂性的影响就是随复杂性的增加而增加,但从来随复杂性的增加而降低。然而,Pimm 和 Lawton (1977) 发现在半随机组建的系统中,杂食种影响系统的稳定性,并随营养级数量的增加,系统的稳定性变得越来越差。

局部稳定性可用群落矩阵的方法来鉴别,如果群落矩阵的实际特征值都是负的,那么该系统是局部稳定系统。其稳定条件也可从使用 Routh-Hurwitz 标准的矩阵元素直接检验 (Gantmacher, 1959)。局部稳定性可分成 D-稳定性、总稳定性、符号-稳定性及连接稳定性等几种类型 (Kawasaki et al., 1991)。这些稳定性之间的数学关系已由 Svirezhev 和 Logofet (1978) 讨论过。

## 2. 全球稳定性与复杂性

全球稳定性是指,当一系统遭受任何干扰后还能回到最初状态的性质。这种性质常用一组特殊的 Lotka-Volterra 模型来分析。一方面 MacArthur 和 Levins (1967) 把它当作开发-竞争 (exploitative-competition) 群落模型来分析。分析表明,具有全球稳定平衡点的系统在平衡点附近的可利用资源和实际使用的资源之差是最小的。相互作用矩阵的元素是由竞争种之间资源-开发重叠的程度决定的,因此该矩阵是对称的。许多学者把他们的模型扩展到用于解释生态位分割和有限相似性的分析中。另一方面,Shigesada 等 (1984, 1989) 把 Lotka-Volterra 当作相互干预 (interference) 的竞争模型来处理。他们假定相互作用矩阵中的每个元素是干预力和敏感性两个因子的乘积,并分析了所有非负数的平衡点及在稳定平衡点附近的群落种成分。

## 3. 种-删除稳定性

种-删除稳定性是 Pimm (1979) 定义的,当一个种被移出某群落时,所有剩余种保持在局部稳定平衡点。模拟结果是对初级生产者的剔除而言,越复杂的系统越稳定。

# 生态系统的“流”控制和调节

生态学家们提出生态系统的结构是由控制论的正、负反馈 (Odum and Biever, 1984) 和食物链动态 (Fretwell, 1987; Oksanen, 1988) 控制的两种理论 (张晓爱等, 1996)。最近对系统功能——“流”的控制与调节也提出了新观点。Matsuno (1995) 提出生态系统在进化过程中的营养动态处于这样两个极端之间:完全地供应者调节和完全地消费者调节。在完全地供应者调节的一端,当整个生态系统由于营养级的任何一级能量的耗尽而使得整个系统频繁地破产或阻断时,营养动态趋使资源可利用的效率达到最大;另一方面,在完全消费者调节的一端,整个生态系统将保持在一种不明确地静态平衡中。在这一宽阔的连续谱内,实际的营养动态是靠近消费者调节的一端,因为种的灭绝是相当罕见的,在实际进化中不可能形成规律,只能是临时地占优势。因此, Matsuno (1995) 得出:消费者的能力是主要的进化驱动力的结论。

资源的可利用性一般受自然条件的限制,资源的获得和利用决定着有机体的生存和

竞争能力。因此,有机体必须把这些物质的投资调节到能补偿它们消耗所损失的程度。对更为复杂的生态系统来说,也是按这种方式在不同营养级之间分享、传递资源。Schulze (1995)认为这种方式的调节与细胞代谢路径的调节过程有相似之处。不同的是个体水平上的调节是决定论意义上发生的调节,而自然生态系统的调节是建立在随机事件基础上的调节。

自然生态系统包含了一组功能等级(生产者、食草者、食肉者及分解者),每个等级都包含有转换点(switch point),通过转换点能量的物质不是向高等级的消费者传递就是向低等级的分解者传递。一般地讲,环境对这些等级的影响从植物、食草者到食肉者依次递减,然而从顶端到底部的反馈证据却很少。与这种垂直结构相反,在每个等级内,个体间存在着明显的水平效应,尤其表现为与密度有关的过程。因此,系统内单个有机体的活动受到垂直相互作用(如资源供应和捕食作用)和水平相互作用(如诸密度制约参数)的双重制约。在这种制约下,系统的自我调节表现为:①个体获得资源的自私性。②相互作用网络中牢固的链结和不可逆转的顺序。③与该系统中其他成员的拮抗作用等方面。生态系统中的大多数种是特化者,它们以独特的方式结合,在食物网或食物链的能量和物质流动中具有特定的位置。因此这种垂直和水平的相互作用包含有决定论控制系统的性质。

Schulze (1995)把细胞、有机体与包含多重路径、器官、机体或种的生态系统作了比较。提出可以把器官、个体或种及它们将物质转变成产品的活动等同于催化特殊反应的酶的作用。种或种群的个体密度相当于一种酶的浓度。有了这样一种对应相似性作基础,便可运用代谢控制分析设计的原理来研究生态系统的“流”控制。

## 生态系统的演替

演替过程也叫系统的发育过程,它对系统的结构起着决定性作用。在一长时间尺度上的系统发育期间,群落中种的替换叫演替;种特征的变化叫进化。一个种入侵到某个群落后就改变了它的种组成,通过一系列新种入侵也就改变了群落的结构。演替通过影响系统的稳定性而影响系统的功能。

### 1. 演替的性质

Odum (1969)在阐明生态系统的发育对策时提出了演替的3种性质:

- (1) 演替是群落向一定方向发育的有序过程,因此是可以预测的。
- (2) 虽然物理环境决定了演替的格局、速率及终点,但群落也可引起物理环境的改变。
- (3) 它以最大生物量或最高信息量及以单位可利用能流达到顶点来维持有机体间的共生。

另外,他还讨论了系统发育阶段中生产量、生物量、呼吸率之间比例关系的变化和多样性与稳定性关系。首先从动态系统的稳定性条件得到外来种入侵规律,然后从入侵规律中知道演替方向,最后从演替方向来预测其结构。

## 2. 演替的阶段

Kawasaki (Higashi and Buren, 1991) 提出演替分两个阶段: 入侵和生态学变化。入侵阶段是指一新种试图入侵该系统而未成功之前, 系统处在平衡状态。当新种随机进入系统时, 该入侵种的种群密度是增加还是减少将取决于整个系统 (包括新种) 出现平稳状态之前的稳定性。在这种状态下, 当入侵种的增长率是负的时, 该种迅速灭亡, 入侵失败, 系统保持不变; 另一方面, 当入侵种变成正增长时, 该种成为群落新成员, 此阶段将持续到新种入侵成功。生态学变化阶段是指在生态学时间尺度期间, 系统按动态方程变化, 即从先前的平稳状态到一新的稳定的平稳状态, 最后, 系统可能达到任何种都不能侵入的状态——顶极状态。

## 3. 演替的极值曲线原理

第二热力学原理把物理和化学的不可逆过程解释为在绝热过程中熵总是不断增加。因此假定, 生态系统的演替和进化是以增加生物学状态函数的原理设计的不可逆过程, 这种原理叫极值曲线原理 (extremal principle)。极值曲线是生态学中动态模型的一种, 在 MacArthur (1970) 的开发竞争模型中的总利用函数是随演替过程的延续而增加。Lotka 曾推断, 一个系统的演替或进化为的是 (与制约相比) 使通过系统的总能量达到最大。H. T. Odum (1971) 强调功率 (力和流的乘积) 的最大化。Margalef (1968) 提出系统可使输入到初级生产者中的每单位能量所维持的总生物量的“效率”随演替过程的增加而增加。Ulanowicz (1986) 把“优势度” (在一流动网络中总流量与共同信息的乘积) 作为系统演替的增量。

Nakajima (1985) 提出用准稳态 (quasi-stationary) 过程 (类似于热力学的中的半静止状态方法) 来推导极值曲线的新方法, 以确定演替方向和顶极状态结构。

## 生态系统的进化

生态系统生态学最初忽略了进化问题, 或许是因为以能量和营养物质为“通货”的宏观思维与现代达尔文进化论的思维方法之间有较大距离的缘故。近年来生态学家们越来越关注从有机体到生物圈等级上的进化过程, 目前已经成为两大学派争论的焦点之一。争论的主要问题是“种—种群”水平以上的等级实体是否也按传统进化论描述的不同方式进化? 下面让我们从进化论的发展过程来看生物学家们是如何回答这一问题的。

### 1. 达尔文论进化

达尔文进化论包括了 3 项基本原则: ① 自然选择在不同有机体之间进行, 从而引起种的起源和进化。② 自然选择是所有环境因子共同作用的总和。③ 有机体间以某种未知的方式引起种的变异, 并在种群中逐步积累。因为只有种群中某些个体的亚型被选择, 所以进化是种群的进化。个体只有生与死的变化, 没有进化发生, 但它可能是自然选择的靶子。例如, 因为存活时间较长比存活时间较短的个体产生较多后代而被选择。选择是由环境来决定什么样的特征最适合并能达到较大的繁殖成功。随后, 生物学家们开始揭

示哪些环境因素是影响研究特征最重要的因子，即确定选择压的问题。

由于达尔文主义是一种有机体的“种—种群”进化的假设，因此他在《物种起源》中指出：通过许多微小的步骤使这种特征逐步改进，一旦相互繁殖种群变化到繁殖上相互隔离的程度时，两个同源的但独立的种形成。变异体是早期潜在的种，自然选择把有机体驱赶到特定的生态位中形成新的变异体。随着时间的推移，这些变异体的某些逐步在形态学上趋异，在杂交过程中使越来越多的个体变得不育，致使分类学家们把它们划分为独立的种（引自 Higashi 和 Burns, 1991）。因此，达尔文主义从本质上未涉及到其他生物学等级上的进化。

## 2. 新达尔文主义论进化

新达尔文主义是以孟德尔遗传学和经典达尔文的自然选择的综合为特征的。遗传学提供了达尔文主义的遗传机制和变异来源。以 Fisher、Haldane 及 Wright 等为代表的种群遗传学家认为非常小的选择速率就能改变种群的遗传成分 (Provine, 1982)。然而，是否这种过程可以外推到谱系发生的多样化（物种形成）问题中，是目前争论的主题。现代综合论的代表们把注意力集中在进化动态的单个水平上，并主张新达尔文的范例是解释所有进化现象的必要而充分的条件。如进化综合论的创建者之一，Mayr (1980) 把生态学系统的进化定义为：“进化是系统的变化，一个极端复杂系统在极端复杂的一系列选择和随机力影响下的改进或调节”。

## 3. 种间相互作用的进化

有机体在进化中的作用是由不同概念来解释两个相互作用部分互相应答的变化，如协同进化、红后假说及逐步升级 (escalation) 假说的陈述。来自 Ehrlich 和 Raven (1964) 在一篇关于蝴蝶与植物之间的相互作用的论文中提出了协同进化的概念，为以后 Van Valen (1973) 提出红后假说 (Red queen hypothesis) 奠定了基础。红后假说认为一种群灭绝的概率是近似恒定的，与分类群的年龄没有关系。他们注意到这种恒定性是由于一个物种的进化变化带来的另一物种的环境恶化，必定由后一物种的连续进化来补偿。因此，科学家们用一西方古老的寓言故事来比喻一个物种要生存下去就得像“红后告诉艾利丝的那样：‘你必须在原地不停地跑，不然就被魔镜吸走！’”即任何物种必须不断地改变自己，以适应不断变化的环境，否则就导致灭绝。红后假说包含了一个重要的总资源分配的零-总 (zero-sum) 假定 (Van Valen, 1980)，认为有机体不是灭绝就是进化的主要动因。

Vermeij 于 1987 年发表了一本详尽解释达尔文进化思想的著作——《进化与逐步升级》。作者提出的逐步升级 (escalation) 假说诠释了天敌——捕食者、竞争者及危险的牺牲者是单个机体间最重要的选择动因。在显生宙 (Phanerozoic) 时期，为了适应天敌，有机体不得不从形态学、生态学及行为学等方面形成长期的进化趋势。由于作者强调了天敌的进化作用，因此，逐步升级就成为有机体本身是由“顶端向下” (top-down) 进化的方式影响进化的理论 (Vermeij, 1994)。

#### 4. 间断平衡进化论者的观点

上段提及的协同进化、红后假设及逐步升级3种进化假说已经受到以 Vrba 和 Eldredge (1984)、Gould (1980, 1985) 等学者为代表的间断进化学派的批判。该学派也是建立在遗传结构基础上的有机体论者,他们对将自然选择的种群过程和遗传漂变二者的有效性和贴切性看作决定进化的唯一重要机制产生了怀疑。于是,他们开始转变把许多不同空间和时间尺度上的实体视为同一种进化方式的观念,并假设不同水平上的进化过程是由不同机制引起的。他们的论点主要集中在“种—种群”水平以上的进化问题上,因此,他们正在为认识一种更有普遍意义的进化论而努力。

虽然间断平衡论者怀疑新达尔文主义解释化石记录中观察到的大进化模式的充分性,但并没有否认低水平上的变化(如基因频率的变化)不是必要条件。Gould 主张,自然选择在个体水平上的作用对总的进化格局的贡献只有偶然的和瞬间的意义,竞争不一定是自然选择的重要机制。按照他的推论,决定物种形成和亲缘种系灭绝的因子不仅与自然选择无关,而且在它们的长期变化中某些因子超过自然选择的影响。其次, Margulis (1991) 提出进化的改进主要来自历史上分离之前的基因组整体中的共生结果,随机产生的突变体间的自然选择在进化变化中至多是次要动因。另外,还有一些学者认为进化是由与气候、大地构造有关的外部变化控制的,而不是有机体本身引起的。

#### 5. 系统进化的物理学原理

近来部分生态学家用物理学和普通系统论的研究方法,把进化看作改变远离平衡系统的自组织过程——序变化的过程,用熵代替适合度。这种理论目前与新达尔文主义一样受到重视 (Allen, 1981; Csanyi, 1982; Jantsch, 1981)。产生这种观点的许多证据来自化学反应系统 (Eigen, 1971; Haken, 1977; Prigogine, 1980)、生命的起源 (Fox and Dose, 1972)、外遗传系统 (Ho and Saunders, 1979; 1984)、细胞的进化 (Schwemmler, 1984) 及生物圈 (Margulis and Lovelock, 1974) 等领域的研究。他们的共同结论是:进化是远离平衡系统的自我组织变化。该理论诠释了进化的实质是在更大的相互作用系统内的实体和环境二者同时受进化的调节和制约。为了避免把不同等级水平上的问题混淆,持这类观点的系统生态学家们把生理生态学、种群生态学、群落生态学及生态系统生态学统一在一种普遍适合的进化模型中叫等级进化手段 (Allen and Starr, 1982; O' Neill et al., 1986; Higashi and Burns, 1991)。因此,生态学和进化生物学家们已开始认识到在不同等级和在不同时-空尺度上的实体的变异、选择及进化或类似进化过程的发生 (Stanley, 1975; Wade, 1977; Wilson, 1980; Gould, 1982)。

Miller (1978) 的“生命系统”理论是把普通系统论的构架用于生态学等级中的一种尝试。在每种等级上,研究的焦点都应是实体和它的亚系统(如繁殖者和摄食者),并认为实体是通过与环境之间进行能量-物质及信息交换的响应方式来进化。MacMahon 等 (1978) 介绍了一种以有机体为中心的复合等级原理。他们认为这种实体在解剖学、系统发生、协同进化及能量-物质交换等性质上是唯一共同的。

进化生物学最终必须描述在各种时-空尺度的生态学系统中,实体间相互进化影响的网络。Patten 等 (1976, 1982) 介绍了等级网络的一般系统形式。他提出把实体与它的输



入和输出环境两者结合在一起作为生态系统进化的基本单位——生态子 (environ) 概念, 相当于物理学中相对论的基本粒子, 作为形成生态学网络的基本构件。图 1 显示了代表系统最贴近的直接和间接相互作用顺序的, 具有输入和输出关系的一个进化生态子。H 代表实体, 是网络的“节 (node)”, 是由变化着的有机体组成。“节”之间的连线代表生态学的相互关系和进化影响路径。该网络可以看成是代表外遗传系统、有结构的同类群或生态系统中的种—种群。自然选择可在“节”和路径两方面起作用, 但速率不同。不过目前还没有测定所有进化影响的实践方法, 尤其是对生态系统。能量-物质的生物地理化学流及其信息交换的研究仅仅是触及该问题的开始。

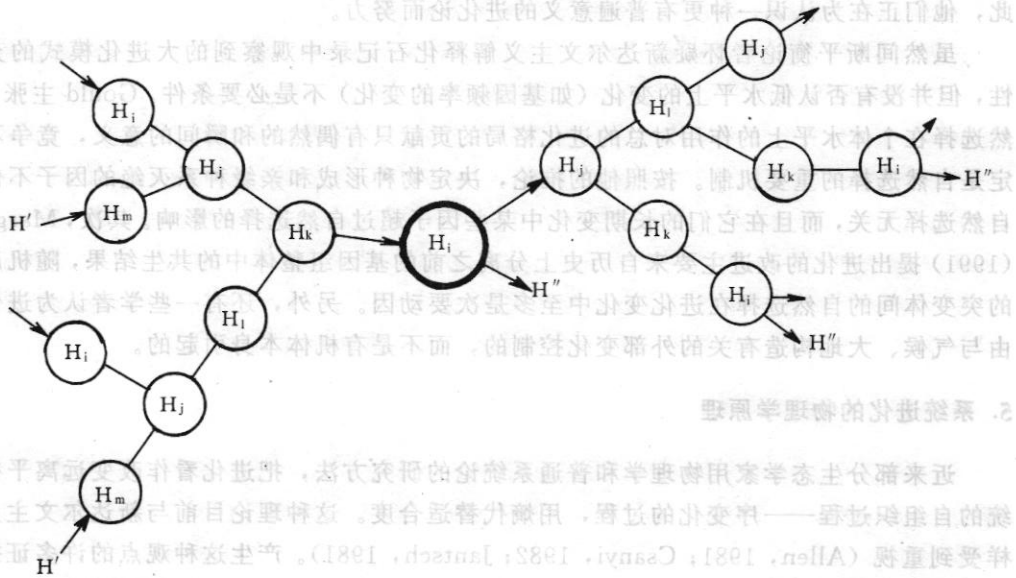


图 1 某系统  $H_i$  节的输入和输出生态子示意图 (引自 Higashi and Burns, 1991)

Fig. 1 A diagram showing the input and output environs of node  $H_i$  of a system (After Higashi and Burns, 1991).

Burns 等 (1991) 在 Patten 理论的基础上阐明了自然选择是如何调节生态子和在输入、输出生态子上起作用的及周期性的因果网络协同进化的分析方法。他们的结论是:

(1) 达尔文的“种—种群”水平进化的自然选择原理不能完全用于描述生态系统水平的进化过程。需要把生物学实体的生态学和进化生物学之间的联系看作像包括许多部件的更大相互作用那样的进化系统。用生态学网络模型可以直接描述任何尺度和瞬间的生物和非生物实体对另一种实体施加进化影响的结构。这种网络系统对外部进化力是开放的, 在内部是等级状的。

(2) 进化实体和它的系统内相互作用的子网络组成了进化的生态学单位——生态子。他们定义了通过生态子起作用的两种选择类型。首先, 在较大网络中, 单个实体组成的整体 (如种—种群) 是否存活。其次, 某些变异体能存活下来是由于它的某些特征比其他变异体更适合。

(3) 选择直接作用在一个进化实体上, 然后间接地作用在该实体的输出生态子中的所有其他实体上。当一种生态学的变异体被选择时, 生态系统中的子网络则被选择。如果选择特征包括了与其他网络成分的相互作用, 那么一个相互作用者的子网络将导致对

一实体（生态子）的选择。

(4) 协同进化只能出现在周期性的因果网络中，如生态系统。进化网络中的闭合物可能是协同进化的充分而必要的条件。

(5) 生物学实体是通过生态学网络中与不相关的实体的相互作用影响其后代的进化，被称作间接地自我选择。所有生态系统存在时间上地“复制”（有限的自我更新）及具备 Riedl 的 4 种“序”形式。像有机体一样，可能有类似的遗传性，但是它们不像有机体组成的“种—种群”那样的方式进化。

### 1. 熵、焓概念

生物体所用能量主要来自光合生物吸收的光能转化成的化学能。这些化学能中只有一部分用于做功，而其余部分以热能或含低能量的废弃物的形式损失掉。机体用于做功的能叫自由能，它对机体尤为重要。对于给定一个系统，根据热力学原理，得到：

$$W = Q(T_1 - T_2)/T_1 \quad (1)$$

式中  $W$  代表系统所做的功或自由能， $Q$  代表系统吸收的总能量， $T_1$  和  $T_2$  分别是系统在开始和结束时的温度。只有  $T_2=0$  时， $W=Q$ ，即全部能量都用于做功，但这种情况在有机体中是不存在的。由 (1) 得到：

$$W = Q - (Q/T_1)T_2 \quad (2)$$

我们把因数  $(Q/T_1)$  称为该系统的熵 (entropy)，通常用  $S$  表示，它代表一个体系紊乱程度。它是与一个像内能那样的状态函数，是来判断系统进行的方向。因为对于一个封闭的系统来说，自发过程只有在按系统熵值增加的方向才发生。把系统从特定状态变化到与其周围介质达到平衡时所做的最大功称为焓 (exergy)，即系统所需的最大能量，用  $H$  表示，即  $H=Q$ ，因此，(2) 式可写成

$$W = F = H - ST \quad (3)$$

式中  $T$  代表系统做功后的温度。自由能、熵及焓的变化分别用  $\Delta F$ 、 $\Delta S$ 、 $\Delta H$  代表。其关系式为：

$$\Delta F(\text{或 } \Delta G) = \Delta H - T \cdot \Delta S, \quad (4)$$

(4) 式说明自由能的变化 ( $\Delta F$ ) 等于焓的变化 ( $\Delta H$ ) 减去  $T$  度时熵的变化 ( $T \cdot \Delta S$ )。根据热力学第二定律，一个能自发进行的化学反应总伴随着自由能的降低，即在进行反应时必然放出自由能。自由能降低越多，反应进行的推动力就越大，反应进行的越彻底。从 (4) 式还看出，化学总热量变化 (焓变化) 并不完全代表这一反应的自由能变化，自由能的变化要比总热量变化小，其差为  $T$  度时的熵。在有些情况下，熵的变化很小， $\Delta F$  才能与  $\Delta H$  近似相等。有时，成为熵的能量也可以很大，超过  $\Delta H$ ，这时就必须从外界吸收热量。自由能和熵之间的关系可以理解为只有失去自由能的化学反应才能自发进行，反应进行的驱动力与自由能的降低成正比。因此，一物质所含自由能越少就越稳定。

熵和焓有着密切关系，当一系统处于热力学平衡状态时，则系统的焓等于零。如果

熵等于零,则意味着系统内的一切活动都停止,此时的熵达到最大;反之,熵达到最小。对生命系统而言,尽管它是一高度有序化的系统,但任何生命都不能达到绝对有序。所以,系统的熵的下限值为零,但没有上限;而系统的熵的有上限值但没有下限值。因此熵和焓是一对相互依存的概念,它们表达的信息都是系统的有序化程度,但意义相反。

## 2. 熵、焓理论与生态系统的组织

熵和焓是系统有序化或混乱度的度量。在任何一个状态下,系统都具有—特定的熵和焓。一个系统变为更混乱时,它的熵值增加。也就是说,对一个封闭的系统来说,只有熵值总和增加时,才能自发的进行。焓理论目前已成为研究生态系统组织过程的物理学描述方法(Jørgensen et al., 1992)。生命系统的特征是分子结构的高度有序化,因此生命系统具有很高的热力学信息。焓代表了系统有序化的程度,焓愈大系统的组织性愈高,稳定性愈好,反之亦然。在等压过程中,能量则用焓来表示,系统的吸热就等于焓增量。

Jørgensen 等(1992)用量子力学的信息和热力学的第二定律的熵原理描述了生态系统自组过程的进化,用焓作为组织能力的指数。他用  $\Delta E_x$  代表焓增量,如果太阳辐射能是  $W$ , 平均温度的总和是  $T_1$ , 则组织变化由下式表示:

$$\Delta E_x = T_1 W (1/T_0 - 1/T_1) \quad (5)$$

式中焓,  $E_x$  是由  $T_0 NS$  来定义,其中  $T_0$  是环境温度,  $NS$  是与环境有关的系统的熵,即  $E_x$  代表该系统具有与它的环境有关的自由能。 $\Delta E_x$ , 是组织能力的变化,代表了与它的环境有关的自由能的变化,即相当于把组织或结构排列的净变化看作系统的组成单位——生态小系统中离散的焓变化的总和。

焓可对生态系统的静止状态进行评估,也可对系统的各种变化过程及其产生的结果进行动态的分析。如定期测定一系统各组分的焓,比较这些值就能看出系统向哪个方向发展,再根据焓提供的信息找出一些导致系统变化的因子,然后采取必要的措施来调节系统。焓理论用于建模中使模型的预报能力大大提高。这是因为焓有很强的操作性,它能准确反映模型中参数的变化(孙平跃和陆健健, 1997)。

## 生态系统生态学的发展趋势

在生命系统中已经应用了物理学,化学及生物学的理论,但把它们与工程学、建筑学、控制论、管理学及组织论的结合还是在本世纪下半叶才发展起来的。为了更好地认识生态系统本质的复杂性,需要网络、信息、灾变和混沌、远离平衡的新热力学手段及量子论的所有研究以不同方式的结合。复杂性是生物学实体的基础和本质,是研究的焦点。要设计一种能覆盖所有性质的生态系统生态学理论似乎是不可能的,因为生态系统太复杂,又不能简化,再加上我们观察到的资料的不确定性妨碍了任何准确地描述。不过目前由 Jørgensen、Patten 和 Straškraba (1992) 三位学者正在酝酿和组织一门更新的,试图把基础物理学、远离平衡点的热力学、化学、生物化学、生物学、生态学、生态学模型法及其他分支学科联系在一起的综合性学科的“复杂系统生态学”(Ecology of com-

plex systems) 的开拓性尝试, 是生态系统生态学的主要发展趋势。

“复杂生态学”需要回答以下问题: 生态系统的自我组织是怎样出现的? 自我组织的本质是什么? 自我组织行为的更复杂形式包括增加复杂性、适应性、对抵抗和平复变化的缓冲能力、合作与协合作用 (synergism)、控制论控制及空间分割和宇宙聚合的突现是怎样发育成的? 另外还有驱动生态系统中不同物种作功的力的起源问题, 那种表现型能变成生态小系统的活动中心的规则问题, 及当最低限度的表现型的永久性变化变得迫切时, 应该构造什么样的生态学原理来解释这些过程的问题等都是它的重要任务。从目前已发表的一组颇有新意的理论和方法设计来看, 可以预见, 一种综合的、统一的复杂生态系统生态学理论、方法将在下个世纪正式诞生。

### 参 考 文 献

- 孙平跃、陆健健, 1997, 埃三极 (Exergy) 理论—生态系统研究的新方法. 生态学杂志, 16: 32~37.
- 张晓爱, 1995, 生态系统营养动态网络透视图, 生态学杂志, 14 (5): 36~42.
- 张晓爱、邓合黎, 1996, 生态系统的组织理论: 食物链动态论与互惠共生-控制论, 动物学研究, 17: 429~436.
- Allen, P. M., 1981, The evolutionary paradigm of dissipative structures. In the Evolution Vision. AAAS Selected Symp. No. 61. ed. E. Jantsch, pp. 25~72. Boulder: Westview Press.
- Allen, T. F. H., T. B. Starr, 1982, hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Allen, T. F. H., T. W. Hoekstra, 1992, Toward a Unified Ecology. Columbia University Press.
- Burns T. P., B. C. Patten, M. Higashi, 1991, Hierarchical evolution in ecological networks. In Theoretical Studies of Ecosystems: The Network Perspective. ed by Higashi, M. and Burns T. P. pp. 211~235. Cambridge Univ. press, Cambridge.
- Cohen, J., 1990, Community Food Webs: data and Theory. Springer-Verlag, New York, NY.
- Conrad M., 1983, Adaptability. The significance of variability from molecule to ecosystem, Plenum Press, New York.
- Csanyi, V., 1982, General Theory of Evolution. Studia Biol. Acad. Sci. Hungaricae, Vol. 18. Budapest Akademiai Kiado.
- DeAngelis, D. L., 1975, Stability and connectance in food web models, Ecology, 56: 238~243.
- Ehrlich P. R., P. H. Raven, 1964, Butterflies and plants: A study in coevolution. Evolution 18: 586~608.
- Eigen M., 1971, Self-organization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwissenschaften, 58, 465~523.
- Elton, C., 1958, The ecology of invasion by animals and plants. London: Methuen.
- Fretwell S. D., 1977, The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. Perspect. Biol. Med. 20: 169~185.
- Fretwell S. D., 1987, Food chain dynamics: the central theory of ecology? Oikos 50: 291~301.
- Fox S. W., K. Dose, 1972, Molecular Evolution and the Origin of Life. San Francisco: W. H. Freeman Co.
- Gantmacher, F. R., 1959, Applications of the theory of matrices. New York, London, Sydney: John Wiley & Sons.
- Gould S. J., 1980, Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 6: 119~30.
- Gould S. J., 1982, The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In Perspectives on Evolution. ed. R. Milkman, pp. 83~104. Sunderland: Sinauer.
- Gould S. J., 1985, The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology, paleobiology, 11: 2~12.
- Haken, H., 1977, Synergetics: An Introduction. Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry, and Biology. 2nd ed. 1978, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Higashi, M., T. P. Burns (Editors), 1991, Theoretical Studies of Ecosystems: The Network Perspective. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- Ho M. W., P. T. Saunders, 1979, Beyond neo-Darwinism: an epigenetic approach to evolution. *J. Theor. Biol.*, 78: 573~91.
- Ho M. W., P. T. Saunders, 1984, *Beyond neo-Darwinism*. London: Academic Press.
- Jantsch E., 1981, Unifying principles. In the *Evolution Vision*. AAAS Selected Symp. No. 61. ed. E. Jantsch, pp. 83~115. Boulder: Westview Press.
- Jørgensen, S. E., B. C. Patten, M. Straskraba, 1992, *Ecosystems Emerging: Toward An Ecology of Complex Systems in Complex Future*. *Ecol. Modelling*, 62: 1~28.
- Kawasaki K., H. Nakajima, N. Shigesada, E. Teramoto, 1991, Structure, stability and succession of model competition systems. In *Theoretical Studies of Ecosystems: The Network Perspective*. ed. Higashi, M. and Burns, T. P. pp. 179~208. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kirsta, Yu. B., 1992, Time-Dynamic quantization of molecular-genetic, photosynthesis and ecosystem hierarchical levels of the biosphere. *Ecol. Modelling*, 62: 259~274.
- MacArthur, R. H., 1955, Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 522~526.
- MacArthur, R. H., R. Levins, 1967, The limiting similarity, convergence, and divergence of coexistence species. *Am. Nat.*, 101, 377~385.
- MacArthur, R. H., 1970, Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Popul. Biol.*, 1, 1~11.
- MadMahon, J. A., D. L. Phillips, J. V. Robinson, D. J. Schinpe, 1978, Levels of biological organization: an organism-centered approach. *Bio. Science*, 28: 700~704.
- Matsuno, K., 1995, Consumer power as the maior evolutionary force. *J. theor. Biol.*, 173, 137~145.
- Margalef, R., 1968, *Perspectives in ecological theory*. Chicago: University of Chicago Press.
- Margulis, L., J. E. Lovelock, 1974, Biological modulation of the Earth's atomosphere. *Icarus*, 21: 471~489.
- Margulis, L., R. Fester, 1991, *Symbiosis as a source of evolutionary innovation; speciation and morphogenesis*. Cambridge massL; MIT Press.
- Mayr, E., W. B. Prologue, 1980, IN the evolutionary Synthesised. E. Mayr & W. B. Provine, pp. 1~48. Campridge MA; Harvard University Press.
- May, R. M., R. H. MacArthur, 1972, Niche overlap as a function of environmental varibility. *Proc. Natl. Acad. Sci. USE*, 69: 1109~1113.
- McNaughton, S. J., 1978, Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, 274, 251~252.
- Miller, J. G., 1978, *Living Systems*. New York; McGraw-Hill.
- Moore, J. C., H. W. Hunt, 1988, Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature*, 333, 261~263.
- Nakajima, H., 1985, Succession of model competition system. *Mem. of the Res. Inst. of Sci. and eng. ritsumeikan Univ.* 44: 1~12.
- Odum, H. T., 1971, *Environment, Power and Society*. New York: Wiley.
- Odum, E. P., 1969, The strategy of ecosystem development. *Sinence*, 164, 262~269.
- Odum, E. P., L. J. Biever, 1984, Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. *Am. Nat.*, 124: 360~376.
- Oksanen L., 1988, Ecosystem organization; mutualism and cyberneticsor plain Darwinian struggle for existence? *AM. Nat.* 118: 240~261.
- Oksanen L., S. D. Fretwell, J. Arruda, 1981, Exploitation ecosystems in gradienta of primary productivity. *AM. Nat.*, 118: 240~261.
- O'Neill, R. V., D. L. deAngelis, J. B. Waide, T. F. H. alllen, 1986, *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 253pp.
- Pahl-Wosti, C., 1993, Food webs and ecological networks across temporal and spatial scales. *Oikos*, 666: 415~432.

- Patten, B. C., 1982, Environs: relativistic elementary particles for ecology AM. Nat. 119, 179~219.
- Patten, B. C., R. W. Bosserman, J. T. Finn, W. G. Cale, 1976, Propagation of cause in ecosystems. In systems Analysis and Simulation in Ecology, Vol. 4, ed.
- Patten, B. C., 1978, A systems approach to the concept of environment. Ohio J. Sci., 78, 206~222.
- Pimm, S. L., 1979, The structure of food webs. Theor. Popul. Biol., 16, 144~158.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton, 1977, Number of trophic levels in ecological communities. Nature, 268, 329~331.
- Pimm, S. L., 1982, Food Webs. London: Chapman and Hall.
- Pimm, S. L., J. Lawton, J. Cohen, 1991, Food webs patterns and their consequences. Nature, 350: 669~674.
- Prigogine, I., 1967, introduction too thermodynamics of irreversible proceees. New York: Wiley.
- Prigogine, I., 1980, From being to becoming: Tiome and Compexity in Physical Sciences. Adn Francisco: W. H. Freeman.
- Provine, W. B., 1982, Influence of Darwin's ideans on the study of evolution. BilScience, 32, 501~506.
- Rejmanek M., P. Stary, 1979, Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. Nature 280: 311~13.
- Schwemmler, W., 1984, Reconstruction of Cell Evolution: A Periodic System. Boca Raton; CRC press, Inc.
- Schulze, E. D., 1995, Flux control at the ecosystem level. TREE, 10: 40~43.
- Shigesada, N., K. Kawasaki, E. Teramoto, 1984, The effect of interference competition on stability, structure and invasion of a multi-system. J, Math. Biol., 21: 97~113.
- Shigesada; N., K. Kawasaki, E. Teramoto, 1989, Direct and indirect effects of invasions of predators on a multiple-species community. Theor. Popul. Biol. 36: 311~38.
- Stanley, S. M., 1975, A theory of evolution above the species level. Pros. Natl. Acad. Sci (USA), 72, 646~650.
- Svirezhev, Yu. M., D. O. Logofet, 1978, Stability of Biological Communities. Moscow; Mir Publishers.
- Wade, M. L., 1977, An experimental study of group selection. Evolution, 31, 134~53.
- Wilson, D. S., 1980, Natural selection of populations and communities. Menlo Park; Benjamin/Cummings.
- Vermei, j, G. J., 1994, The evolutionary interaction among species; selection, escalation, and coevolution. Annu, Rev. Ecol. Syst. 25: 219~236.
- Van Valen L., 1973, A new evolutionary law. Evol. Theor. 1: 1~18.
- Van Valen, J. M., 1980, Evolution as a zero-sum game for energy. Evo. Theo. 4: 289~300.
- Vrba, E. S., N. Eldredge, 1984, Individuals, hierarchies and processes; towards a more complete evolutionary theory. Paleobiology, 10: 146~171.
- Ulanowicz R. E., 1986, Growth and Development: Ecosystems Phenomenology. New York: Springer Verlag.
- Zobel, M., 1982, Plant species coexistence the role of historical, evolutionary and ecological factors. -Oikos, 65: 314~320.

## THE NEW ADVANCES OF STUDYING ECOSYSTEMS ECOLOGY

Zhang Xiaoai    Liu Zehua    Zhao Liang

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

### Abstract

The new advances of theories and approaches to study structure, function and process of websystems are introduced here. They contain 9 aspects as following: (1) basic concepts of

structure, function and process; (2) food web theories; (3) the network quality of ecosystem; (4) ecosystem stability; (5) entropy and exergy theories; (6) Flux control at the ecosystem level; (7) succession of ecosystem; (8) the evolution of ecosystem; (9) the developing tendency of Ecosystem Ecology.

**Key words:** Ecosystem; Advance; Entropy and Exergy; Evolution

Provine, W. B. 1982. Influence of Darwin's ideas on the study of evolution. *Bioscience*, 32: 301-308.

Romanek M. P. 1975. Constraints in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature* 256: 311-313.

Schwemmer, W. 1984. Reconstruction of Cell Evolution. A Periodic System. Boca Raton: CRC Press, Inc.

Schulze, E. D. 1985. Flux control at the ecosystem level. *TREE*, 10: 40-43.

Shigesada, N., K. Kawasaki, E. Tetsuno. 1984. The effect of interference competition on stability, structure and invasion of a multi-system. *J. Math. Biol.*, 21: 93-113.

Shigesada, N., K. Kawasaki, E. Tetsuno. 1985. Direct and indirect effects of invasions of predators on a multiple species community. *Theor. Popul. Biol.* 28: 311-331.

Stanley, S. M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 72: 616-620.

Switshchev, Yu. M., D. O. Lobot. 1978. Stability of Biological Communities. Moscow: Mir Publishers.

Wade, M. L. 1977. An experimental study of group selection. *Evolution*, 31: 134-53.

Wilson, D. S. 1980. Natural selection of populations and communities. Menlo Park: Benjamin Cummings.

Veresh, J. G. J. 1984. The evolutionary interaction among species, selection, coexistence, and coevolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 219-236.

Van Valen, L. 1975. A new evolutionary law. *Evol. Theor.* 1: 1-16.

Van Valen, L. M. 1986. Evolution as a zero-sum game for energy. *Evol. Theor.* 4: 330-335.

Vohr, E. S. 1984. Individuals, heritability, heritability and processes towards a more complete evolutionary theory. *Psychobiology*, 10: 148-171.

Ulanowicz, R. E. 1986. Growth and Development: Ecosystem Phenomenology. New York: Springer-Verlag.

Xobai, M. 1982. Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 63: 314-320.

## THE NEW ADVANCES OF STUDYING ECOSYSTEMS ECOLOGY

Zhang Xizong    Liu Xuejun    Zhao Liang

(Northern Chinese Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

### Abstract

The new advances of theories and approaches to study structure, function and process of ecosystems are introduced here. They contain 9 aspects as following: (1) basic concepts of