

# 生态系统营养结构多样性的测度\*

韩博平

(中山大学生物系, 广州 510275)

**摘要** 生态系统层次上的生物多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程以及生态系统的多样性, 营养结构和营养过程的多样性是其中最重要的一个方面。本文通过宏观营养动力学的理论和方法, 对生态系统营养结构进行分析, 定义了反映生态系统营养结构多样性的两类指标, 即营养物与流量沿宏观营养链分布特征的多样性( $D_I$ ), 以及所有宏观营养级上营养物与流量在不同分室上分布特征的多样性( $D_{II}$ )。这两类多样性是度量生态系统营养结构多样性的两个基本测度。

**关键词** 多样性, 营养结构, 生态网络, 生态系统, 宏观营养级

**The measurement of ecosystem trophic structure diversity/Han Boping // CHINESE BIODIVERSITY. —1995, 3(4): 222 ~ 226**

The diversity of trophic structure and process is one of the most important aspects of ecosystem diversity. In the present paper, the macroscopic trophic structures of ecosystems are analyzed by the methodology of macroscopic trophic dynamics, and two indexes revealing the diversity of ecosystem trophic structure are defined. The diversity indexes of ecosystem trophic structure are the distribution diversity of standing stocks and flows along the macroscopic trophic chain ( $D_I$ ), and the distribution diversity of standing stocks and flows in all compartments ( $D_{II}$ ). The indexes of diversity are two fundamental measures to reflect the diversity of trophic structure in an ecosystem.

**Author's address** Biology Department, Zhongshan University, Guangzhou 510275

**Key words** diversity, trophic structure, network, ecosystem, macroscopic trophic level

## 1 引言

生物多样性分为遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。生态系统多样性指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样性以及生态系统内生境和生态过程的多样性<sup>[1,2]</sup>。生态系统结构和过程的多样性则是通过营养结构多样性来体现的。测度生态系统营养结构的多样性需分析生态系统营养结构。这是生态系统营养动力学的主要研究内容。

1938 ~ 1941 年间, Lindeman 在 Cedar Bog Lake 生态系统的研究中所进行的营养结构与动态的研究, 建立了生态系统营养动力学<sup>[3]</sup>。营养级、金字塔和生态效率是其理论的三个核心概念。至今绝大多数生态系统营养动力学的研究均以此为基础。Lindeman 的营养动力学的基本思路是根据捕食的相似性, 将生态系统的不同组分为几个大的营养级, 从而研究营养物的分布以及不同营养级间的生态效率。其出发点是线性食物链, 忽视了生态系统中复杂的相互营养关系。考虑这种复杂的相互营养关系时, 如何分析生态系统的营养结构成为关键问题<sup>[4]</sup>。

生态网络是对生态系统中物质、能量流动模拟的结构模型, 它强调生态系统中的相互作用。1989 年, Higashi 在 Levine, Ulanowicz 以及 Burns 等人研究的基础上, 将能量生态网络进行分割和聚

合为一个宏观营养链( Macroscopic trophic chain ),并研究了类似于 Lindeman 的能量分布和生态效率<sup>[5]</sup>。本文作者于 1993 年实现对生态网络分割的表达<sup>[6]</sup>。从生态网络分析出发的宏观营养动力学,区别于 Lindeman 的营养动力学,它更强调生态系统中的相互作用。

## 2 生态系统的营养结构分析

反映生态系统中物质、能量流动的网络结构称为生态网络,分室是生态网络的基本单元,代表生态系统中特定的功能单位。设一生态网络有  $n$  个分室,  $F_{ij}$  为分室  $i, j$  间的流,  $F_{0i}, F_{i0}$  分别为由外环境的输入流及向外环境的输出流。  $TIF_i$  为分室  $i$  的总输入流( 流通量 ),则有

$$TIF_i = \sum_{j=1}^n f_{ji} TIF_j + f_{0i} TIF_i \tag{1}$$

其中  $f_{ji} = F_{ji}/TIF_i$ ,  $f_{0i} = F_{0i}/TIF_i$ 。设  $TIF = \{TIF_1, TIF_2, \dots, TIF_n\}^T$ ,  $z = \{F_{01}, F_{02}, \dots, F_{0n}\}^T$ ,

$Y = \{y_1, y_2, \dots, y_n\}^T$ ,  $y_i = F_{i0}$ ,  $f_0 = \{f_{01}, f_{02}, \dots, f_{0n}\}^T$ ,  $Q_{II}^T = [f_{ij}]_{n \times n}$  为第二类流矩阵。生态网络中一个分室的营养来源可以是多方面的, Burns 和 Higashi 将生态网络中营养物的一步转移定义为一个宏观营养级( Macroscopic trophic level ),又称为转移级( transfered level );营养物在宏观营养级上的分布结构称为生态系统的宏观营养结构<sup>[5]</sup>。假设每一分室的现存量、输入、输出分属于不同的等级,分属部分与输入流成比例。设  $x_i, TIF_i, y_i$  分别为分室  $i$  的现存量、总输入流和耗散流;  $x_i(k), TIF_i(k), y_i(k)$  为其分属于宏观营养级  $k$  的部分;  $\Lambda_k, \lambda_k, R_k$  分别为生态网络中宏观营养级  $k$  上所有的现存量、输入流和耗散流。存在下列关系:

$$x_i = \sum_{k=1}^G x_i(k), \Lambda_k = \sum_{i=1}^n x_i(k), TIF_i = \sum_{k=1}^G TIF_i(k), \lambda_k = \sum_{i=1}^n TIF_i(k), y_i = \sum_{k=1}^G y_i(k),$$

$$R_k = \sum_{i=1}^n y_i(k), \text{其中 } G \text{ 为宏观营养级的总数, 设 } \lambda(k) = \{TIF_1(k), TIF_2(k), \dots, TIF_n(k)\}^T,$$

$X(k) = \{x_1(k), x_2(k), \dots, x_n(k)\}^T$ ,  $R(k) = \{y_1(k), y_2(k), \dots, y_n(k)\}^T$ ,  $X = (x_1, x_2, \dots, x_n)^T$ 。根据分割与聚并准则有:

$$\begin{aligned} X(k) &= f_0^T Q_{II}^{k-1} H(X) \\ \lambda(k) &= f_0^T Q_{II}^{k-1} H(TIF) \\ R(k) &= f_0^T Q_{II}^{k-1} H(Y) \end{aligned} \tag{2}$$

其中  $H(X), H(TIF), H(Y)$  分别为对角矩阵  $[\text{diag}(X)], [\text{diag}(TIF)], [\text{diag}(Y)]$ 。设  $C = \{1, \dots, 1\}^T$ , 宏观营养级  $k$  上的现存量、输入流和耗散流为:

$$\begin{aligned} \Lambda_k &= X(k)^T C \\ \lambda_k &= \lambda(k)^T C \\ R_k &= R(k)^T C \end{aligned} \tag{3}$$

利用(1)~(3)式,对生态网络营养结构进行分析,从而可了解营养物在不同宏观营养级上的分布以及每一宏观营养级上的营养物在不同分室上的分布。

## 3 生态系统营养结构多样性的测度

生态系统营养结构的多样性,强调生态系统中营养结构由于不同的营养方式(过程)导致的多样性。主要包括营养物沿着宏观营养链分布特征的多样性,记为  $D_I$ ,又称为第一类多样性;以及宏观营养链上的营养物在不同分室上分布特征的多样性,记为  $D_{II}$ ,又称为第二类多样性。

### 3.1 生态系统中营养物的现存量分布特征的多样性

设  $P_i(k) = x_i(k)/x_i$ ,反映了分室  $i$  中营养物的现存量在宏观营养级  $k$  上的分布概率。根据 Shannon 多样性指数,现存量  $x_i$  沿宏观营养链的分布多样性为:

$$D_1(x_i) = \sum_{k=1}^G P_i(k) \log P_i(k) \quad (4)$$

$x_i$  在整个生态系统的现存量  $\sum_{j=1}^n x_j$  中的比例为  $x_i / \sum_{j=1}^n x_j$ , 则:

$$D_1(x) = \sum_{i=1}^n (x_i / \sum_{j=1}^n x_j) D_1(x_i) \quad (5)$$

$D_1(x)$  反映了整个生态系统中营养物的现存量沿着宏观营养链分布特征的多样性。

设  $Q_i(k) = x_i(k) / \Lambda_k$ , 反映了宏观营养级  $k$  上的现存量分布于分室  $i$  的概率。 $\Lambda_k$  在所有不同分室上分布的多样性为:

$$D_{II}(\Lambda_k) = \sum_{i=1}^n Q_i(k) \log Q_i(k) \quad (6)$$

$\Lambda_k$  在所有宏观营养级上现存量中的比例是  $\Lambda_k / \Lambda$ , 则:

$$D_{II}(\Lambda) = \sum_{k=1}^G (\Lambda_k / \Lambda) D_{II}(\Lambda_k) \quad (7)$$

其中  $(\Lambda) = \sum_{k=1}^G (\Lambda_k) = \sum_{i=1}^n (x_i)$ 。 $D_{II}(\Lambda)$  反映了整个生态系统中所有宏观营养级上现存量在不同分室上分布特征的多样性。

### 3.2 营养物的流通量分布特征的多样性

生态系统中分室间的流反映了两个分室间的营养方式和营养强度。流通量在宏观营养链上分布的多样性侧重从过程的角度反映了营养结构的多样性。

设  $S_i(k) = TIF_i(k) / TIF_i$ , 反映了分室  $i$  的流通量  $TIF_i$  分布于宏观营养级  $k$  上的概率, 分室的流通量沿宏观营养链分布特征的多样性为:

$$D_1(TIF_i) = \sum_{k=1}^G S_i(k) \log S_i(k) \quad (8)$$

$TIF_i$  在整个生态系统的总流量  $TST = \sum_{j=1}^n TIF_j$  中的比例为  $TIF_i / TST$ , 则有

$$D_1(TST) = \sum_{i=1}^n (TIF_i / TST) D_1(TIF_i) \quad (9)$$

$D_1(TST)$  反映了整个生态系统中总营养物的流通量沿着宏观营养链分布特征的多样性。

设  $W_i(k) = \lambda_i(k) / \lambda_k$ , 反映了分室  $i$  的流通量在宏观营养级  $k$  上的分布概率。 $\lambda_k$  在所有不同分室上分布的多样性为

$$D_{II}(\lambda_k) = \sum_{i=1}^n W_i(k) \log W_i(k) \quad (10)$$

$\lambda_k$  在所有宏观营养链上总流量中的比例是  $\lambda_k / \lambda$ , 则

$$D_{II}(\lambda) = \sum_{k=1}^G (\lambda_k / \lambda) D_{II}(\lambda_k) \quad (11)$$

其中  $\lambda = \sum_{k=1}^G \lambda_k = TST = \sum_{i=1}^n TIF_i$ 。 $D_{II}(\lambda)$  反映了整个生态系统中所有宏观营养级上流通量在不同分室上分布特征的多样性。

## 4 一个典型生态系统营养结构的多样性分析

生态多样性是所有层次上生物多样性研究最为薄弱的, 现有的工作局限于对不同生态系统定性描述。生态系统多样性深入研究的主要困难来源于生态系统结构以及维持这种结构的过程两个方面的复杂性。目前能够提供完整营养结构信息的生态系统研究还不多。寻找一个研究已较为完整的生态系统进行分析, 对于理论上的尝试极为重要。本文以 Harvey 于 1950 年研究的英

吉利海峡生态系统为例<sup>[7]</sup>。图 1 为该生态系统中能量流动的网络  $x_i$  为分室  $i$  的现存量,  $F_{ij}$  为分室  $i, j$  间的流, 单位分别为  $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2}$  和  $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。  $x_1 = 200, x_2 = 8.3, x_3 = 9.9, x_4 = 85.0, x_5 = 6.2, x_6 = 0.7$ ;  $F_{01} = 1096, F_{14} = 400, F_{12} = 422, F_{10} = 274, F_{24} = 160, F_{25} = 94, F_{23} = 48, F_{20} = 120, F_{36} = 45, F_{30} = 45, F_{45} = 33, F_{46} = 22, F_{40} = 505, F_{56} = 2, F_{50} = 31, F_{60} = 2$ 。

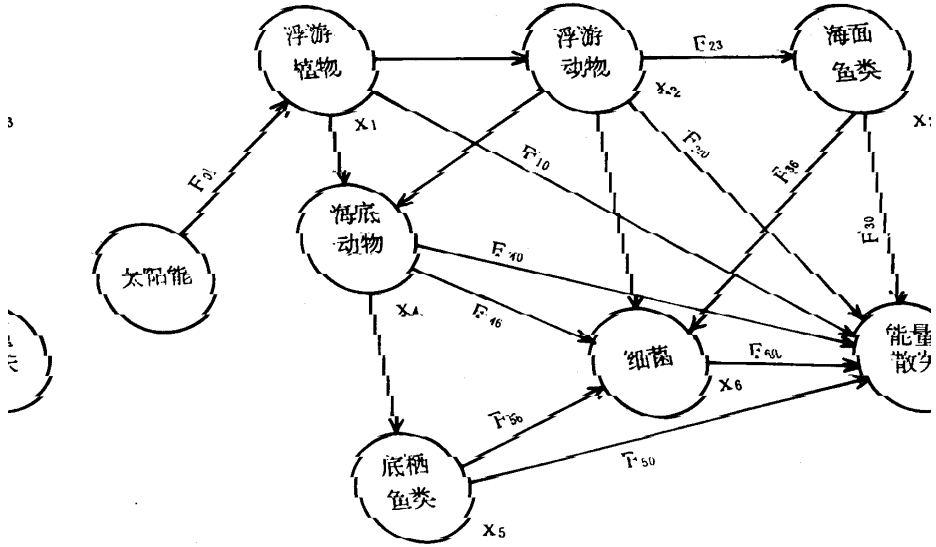


图 1 一生态系统中能量流动的网络

Fig. 1 The flow network of energy in an ecosystem.

由定义, 第二类流动矩阵  $Q_{II}$  为

$$Q_{II} = \begin{vmatrix} 0.0000 & 1.0000 & 0.0000 & 0.7143 & 0.0000 & 0.0000 \\ 0.0000 & 0.0000 & 1.0000 & 0.2857 & 0.0000 & 0.7769 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0248 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 1.0000 & 0.1818 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0165 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 \end{vmatrix}$$

对该生态系统营养结构多样性的研究分两步进行, 即营养结构分析和多样性测度的计算。根据式(1~3)所表达的宏观营养动力学, 可将该生态系统营养结构分割为 5 个宏观营养级或转移级, 即  $G=5$ 。表 1 为宏观营养链上的现存量、输入流和耗散流, 表 2 和表 3 分别为每一宏观营养级上的现存量和流量在不同分室上的分布。

表 1 宏观营养链上的现存量、输入流和耗散流

Table 1 The standing stocks, throughflows and respirations along the macroscopic trophic chain.

Level $k$	$k=1$	$k=2$	$k=3$	$k=4$	$k=5$
$\Lambda_k$	200.000	69.014	39.249	1.833	0.003
$\lambda_k$	1096.000	822.000	341.826	20.143	0.571
$R_k$	274.000	480.714	321.143	19.571	0.571

表 2 宏观营养链上的现存量的在不同分室上的分布

Table 2 The distribution of standing stocks in all compartments along the macroscopic trophic chain.

Level $k$	compartment $i$					
	$i = 1$	$i = 2$	$i = 3$	$i = 4$	$i = 5$	$i = 6$
$k = 1$	200.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
$k = 2$	0.0000	8.3000	0.0000	60.7143	0.0000	0.0000
$k = 3$	0.0000	0.0000	9.9000	24.2857	4.4286	0.6347
$k = 4$	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.7714	0.0620
$k = 5$	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0033

表 3 宏观营养链上的流通量在不同分室上的分布

Table 3 The distribution of throughflows in all compartments along the macroscopic trophic chain.

Level $k$	compartment $i$					
	$i = 1$	$i = 2$	$i = 3$	$i = 4$	$i = 5$	$i = 6$
$k = 1$	1096.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
$k = 2$	0.0000	422.0000	0.0000	400.0000	0.0000	0.0000
$k = 3$	0.0000	0.0000	48.0000	160.0000	23.5714	109.7143
$k = 4$	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	9.4286	10.7143
$k = 5$	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.5714

根据  $D_I$ 、 $D_{II}$  的分析方法和表 1、表 2 及表 3, 可求得该生态系统营养结构的多样性, 即有  $D_I(X) = 0.2549$ ,  $D_{II}(\Lambda) = 0.0051$ ,  $D_I(TST) = 0.2497$ ,  $D_{II}(\lambda) = 0.6241$ 。

## 5 小 结

由于生态系统结构与功能的复杂性, 使得生态系统层次上的多样性研究一直停留于对不同类型生态系统的定性描述。营养结构和营养过程是反映生态系统结构和功能最重要的侧面之一, 因而生态系统营养结构的多样性成为生态系统多样性研究的重点。本文对生态系统营养结构的多样性研究分两步进行, 首先根据近几年发展起来的宏观营养动力学 (Macroscopic trophic dynamics) 对生态系统营养结构进行分析, 研究生态系统中营养物的现存量和流通量在不同分室及不同宏观营养级上的分布特征。其次是根据这些分布特征, 定义了两类多样性  $D_I$ 、 $D_{II}$ 。 $D_I$  强调营养物在宏观营养链上分布特征的多样性;  $D_{II}$  强调营养物在不同分室上分布特征的多样性。对于营养物的现存量和流通量, 都有相应的  $D_I$ 、 $D_{II}$ 。现存量的两类多样性指数  $D_I(X)$  和  $D_{II}(\Lambda)$  反映了营养物分布的结构多样性; 而流通量的两类多样性  $D_I(TST)$  和  $D_{II}(\lambda)$  侧重反映了维持现存营养物分布结构的过程多样性。

## 参 考 文 献

- 1 中科院生物多样性委员会, 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 1992, 219 ~ 233
- 2 马克平, 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1993, 1(1) 20 ~ 22
- 3 Lindeman R L, The trophic - dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 1942, **23** 399 ~ 418
- 4 Burns T P, Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*, 1989, **70**(5) 1355 ~ 1362
- 5 Higashi M and Burns T P, Food network unfolding: an extension of trophic dynamics for application to natural ecosystems. *J. theor. Biol.*, 1989, **140** 243 ~ 261
- 6 韩博平, 生态网络与生态网络分析. 自然杂志, 1993 (7 ~ 8) 46 ~ 50
- 7 Brydinsky M, Steady - state sensitivity analysis of energy flow in a marine ecosystem. In: Patten B C (ed.), *System Analysis and Stimulation in Ecology* (II), New York: Academic Press, 1972, 81 ~ 101