

生态系统的可靠性及其稳定性的维持*

党承林, 李永萍, 彭明春, 廖迎芸

(云南大学 生态学与地植物学研究所, 云南 昆明 650091)

摘要:生态系统的营养结构是由营养级组成的. 可靠性模型实验表明, 营养级的可靠性取决于物种的失效率大小, 物种丢失对物种丰富、失效率高的营养级的可靠性影响甚微, 而对物种贫乏、失效率低的营养级略大, 换言之, 营养级的可靠性与物种的丰富度无紧密关系. 其次, 在营养级可靠性相同的条件下, 简单系统的可靠性普遍略高于营养级多或食物链长的复杂生态系统. 生物多样性与生态系统的稳定性没有必然联系, 只要营养级还存在(无论剩下几个物种), 那么按串并联方式组合成的生态系统就不会崩溃. 生态系统的稳定性是冗余结构的稳定性. 生态系统经常遭受干扰, 但物种和个体的丢失可以通过来自其内外源源不断的冗余补充, 以维持生态系统营养结构的稳定性.

关键词:生态系统; 可靠性; 冗余; 稳定性

中图分类号: X 171.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0258-7971(2006)03-0257-05

自 1950 年代以来, 国际上关于多样性与稳定性之间的关系一直存在着 2 种对立的观点: 一是以 MacArthur^[1] 和 Elton^[2] 为代表的“多样性-稳定性”假说, 另一是以 May^[1,3,4] 为代表的生态学家认为“生物多样性与稳定性之间没有任何必然联系”. 至今为止, 还没有一种为大家所接受的稳定性理论. MacArthur 等的多样性导致稳定性假说缺乏规范的数学处理 (a formal mathematical treatment)^[5], 尽管有一些关于多样性导致稳定性的野外研究实例^[6] 和实验操作^[7,8], 但无法解释自然界中简单系统的稳定性. May^[4] 的数学模型推导严密, 但得出的“复杂系统比简单系统不稳定”的结论又解释不了复杂系统的稳定性. 那么, 生态系统究竟以什么方式维持稳定性的呢?

在生态学中, 有关稳定性的定义很多^[5,9,10], 但目前普遍比较认可的是抵抗力稳定性和恢复力稳定性. 抵抗力稳定性 (resistance stability) 是指生态系统抵抗干扰以及使其结构和功能保持原状的能力, 恢复力稳定性 (resilience stability) 则是生态系统遭受干扰后恢复原状的能力^[10]. 在自然界, 生态系统的这 2 种稳定性是最容易观察和识别的现象. 为此, 本文通过对生态系统可靠性的初步研究,

探讨生态系统是如何维持其稳定性的.

冗余假说来源于自动控制系统的可靠性理论^[11]. 在可靠性理论中, 冗余技术是提供系统可靠性的主要方式之一. 据有关文献报道, 最早把冗余假说引入生态学研究中的学者是 Odum^[10], 但直至 1990 年代, Walker^[12,13] 对物种冗余作了较全面的论述后, 冗余假说才引起生态学家的广泛注意, 并把它应用于生物多样性保护、群落和生态系统的稳定性^[7,9,11,14~19] 的研究. Naeem^[20] 应用可靠性理论模型解释生态系统的稳定性, 尽管他已注意到系统组分的组合方式及其失效率这 2 个关键要素, 但没有从模型分析中揭示物种多样性与稳定性的关系, 也没有阐明复杂系统和简单系统维持稳定性的内在机制.

1 冗余概念

在生态学中, 目前普遍使用的冗余概念有以下几个.

Odum 认为冗余是指 1 个以上的物种或组分具有执行某种相似功能的能力^[10].

Gitay 等^[9] 则把冗余概念界定为物种冗余 (species redundancy) 或生态冗余 (ecological redun-

* 收稿日期: 2006-02-15

作者简介: 党承林 (1943-), 男, 云南人, 教授, 博士生导师, 主要从事植被生态学和植物种群学方面的研究.

dancy),认为物种冗余是指某些物种的丧失不会对群落的结构和功能产生大的影响.不难看出,Gitay 等的定义过于狭窄.实际上,生命系统有多种多样的冗余类型,物种冗余仅仅为其中 1 种^[11,17].

可靠性理论认为,元件(成分)按并联方式组成系统可提高系统的可靠性.当某个元件因干扰而失效时,其余元件仍能正常工作,不会导致系统失效.即以冗余元件来提高系统的可靠性,叫做冗余^[11].

由上述可见,这几个定义的基本含义都比较接近,但笔者认为前 2 个定义都不如可靠性理论的冗余概念严谨,因为它们都是定性的,没有提出严格的数学模型,也没有明确指出组分(元件)的组合方式及其组分的失效率.完整的冗余概念应包括组分的组合方式及其失效率,二者缺一不可.Odum 认为冗余也可以提高生态系统的稳定性^[10],显然,生态系统的稳定性也同样是一个可靠性问题.

2 系统的可靠性

元件的组合方式与系统的可靠性有十分密切的关系.提高系统可靠性的途径之一是为可靠性低的元件提供冗余元件,或者说,建立 1 个功能关系上的并联系统.为了对生态系统的可靠性有个较系统了解,首先简要介绍一般系统的可靠性.根据元件组合方式通常把系统分为串联结构系统和并联结构系统,以及串并联结构系统.

2.1 串联结构系统的可靠性 系统是由若干元件组成的,其中每个元件都是不可缺少的,任何一个元件的失效都会引起系统的失效,按这种方式组合的系统叫做串联结构系统.

设失效(故障)率为 $F_i (i = 1, 2, \dots, n)$, 各元件的可靠性为 $R_i(t) (i = 1, 2, \dots, n)$, 则

$$R_i(t) = 1 - F_i. \quad (1)$$

若各元件的失效率为 F_i , 则系统的可靠性 $R_s(t)$ 等于各元件可靠性的乘积,即

$$R_s(t) = [1 - F_1][1 - F_2] \dots [1 - F_n] = R_1(t) \cdot R_2(t) \dots R_n(t) = \prod_{i=1}^n R_i(t), \quad (2)$$

由上式可知,当元件数目 n 增大时,串联系统的可靠性将急剧下降.

2.2 并联结构系统的可靠性 系统由若干个元件组成,只要其中 1 个元件正常,系统就能正常工作,即只有当所有元件都失效时,系统才失效,则称

这种系统为并联结构系统,亦称冗余系统.

设系统的元件可靠性为 $R_1(t), R_2(t), \dots, R_n(t)$, 则由这些元件组成的并联系统的可靠性

$$R_s(t) = 1 - [1 - R_1(t)][1 - R_2(t)] \dots [1 - R_n(t)] = 1 - \prod_{i=1}^n (1 - R_i(t)). \quad (3)$$

当各个元件的可靠性相等($R_1(t) = R_2(t) = \dots = R_n(t) = R(t)$)时,则系统的可靠性

$$R_s(t) = 1 - [1 - R(t)]^n. \quad (4)$$

由上式可知,当元件数目 n 增大时,系统的可靠性将迅速增大.

2.3 串并联结构系统的可靠性 设系统是由 n 个并联系统串联而成(即先并联后串联),而各并联子系统所含的元件(物种)数目可以不同,这样的系统称为串并联结构系统,则系统的可靠性为

$$R_s = \prod_{j=1}^n R_j = \prod_{j=1}^n \left[1 - \prod_{i=1}^m (1 - R_{ij}) \right], \quad (5)$$

显然,串并联结构系统也是 1 种稳定的系统.

3 生态系统的冗余结构

就生态系统的稳定性而言,本文只着重讨论的是生态系统营养结构的稳定性.生态系统是由若干个营养级(生产者、第 1 级消费者、第 2 级消费者等营养级)组成的复杂系统,每个营养级(功能群)内的物种是冗余的^[18],因此营养级可看作是由若干个物种按并联方式组合的生态系统的子系统^[20].如上所述,营养级即使丢失一个或几个物种,不会对其结构和功能造成大的影响,更不会造成营养级的消亡.

另外,我们常常用相互依存和环环相扣等语言来描述生态系统的食物链,这意味着只要其中一个营养级(营养级)失效,就会导致整个生态系统的崩溃,即各营养级之间不可能按并联方式组合,而是按串联方式组合的^[17],整个生态系统的营养结构是一个由营养级组成的串并联结构系统(式(5)).

只要获得营养级中所有物种种群的失效率,由式(3)、(5)便可分别获得营养级和生态系统的可靠性.鉴于自然界几乎不存在不受到干扰的生态系统,其次 1 个生态系统所包含的物种数量多,它们彼此之间关系复杂多样,实际操作极其困难,不可能在短时间内获得各个营养级的物种(尤其动物)随时间变化的失效率,为便于说明起见,下面以假

设的例子来阐明生态系统的可靠性及其稳定性的维持.

4 营养级的可靠性

在规定时间内(年或月)内,根据每个物种死亡个体数,计算其失效率分布函数及失效率,再由式(3)或(4)计算营养级的可靠性.这里,营养级的复杂程度用所含有的物种数多少来表示.

4.1 复杂营养级的可靠性

例1 设一个由9个物种组成的复杂营养级,在特定时间内,各个物种种群的可靠性较低,均为0.90,由(4)式得营养级的可靠性

$$R_g = 1 - (1 - 0.90)^9 = 1 - 0.1^9 = 0.999\ 999\ 999.$$

4.2 简单营养级的可靠性

例2 设一个由6个物种组成的简单营养级,各个物种的可靠性较高,分别为0.99,0.98,0.97,0.96,0.95,0.94,由(3)式则其营养级的可靠性

$$R_g = 1 - (1 - 0.99)(1 - 0.98)(1 - 0.97) \cdot (1 - 0.96)(1 - 0.95)(1 - 0.94) = 0.999\ 999\ 999.$$

由这2个例子可见,尽管营养级的物种可靠性不同,但只要营养级的物种可靠性高(或失效率高),即使物种丰富度低(例2),那么它与物种丰富度高、可靠性较低(失效率高)的营养级(例1)也可以有同样高的可靠性,这意味着一个营养级的可靠性不一定要以高物种多样性来维持.换言之,一个营养级的可靠性高低取决于物种的失效率大小.

4.3 营养级的物种丢失对其可靠性的影响 下面仍以上述2个例子来说明物种丢失对营养级可靠性的影响.

(1) 物种丢失对复杂营养级可靠性的影响 由9个物种组成的营养级(例1),若丢失一个种(可靠性0.90),则8个物种的营养级可靠性为:

$$R_g = [1 - (1 - 0.90)^8] = 0.999\ 999\ 990;$$

丢失2个种的营养级可靠性为:

$$R_g = [1 - (1 - 0.90)^7] = 0.999\ 999\ 900;$$

丢失3个种的营养级可靠性为:

$$R_g = [1 - (1 - 0.90)^6] = 0.999\ 999\ 000;$$

丢失4个种的营养级可靠性为:

$$R_g = [1 - (1 - 0.90)^5] = 0.999\ 990\ 000.$$

由此可见,物种多而失效率相对较高的营养级即使

丢失几个物种,对其可靠性的影响也相当小.

(2) 物种丢失对简单营养级可靠性的影响 对只有6个物种组成的营养级(例2),若丢失可靠性最高的1个物种(0.99),则营养级的可靠性为:

$$R_g = 1 - (1 - 0.98)(1 - 0.97)(1 - 0.96) \cdot (1 - 0.95)(1 - 0.94) = 0.999\ 999\ 928;$$

丢失前2个可靠性较高的物种,营养级可靠性为

$$R_g = 1 - (1 - 0.97)(1 - 0.96)(1 - 0.95) \cdot (1 - 0.94) = 0.999\ 996\ 400;$$

丢失前3个种,其营养级可靠性为:

$$R_g = 1 - (1 - 0.96)(1 - 0.95) \cdot (1 - 0.94) = 0.999\ 880\ 000.$$

相比较而言,尽管一个或几个可靠性高的物种丢失对营养级可靠性有所下降,但这种影响并不明显,营养级的可靠性仍相当高;反之,若丢失的是可靠性较低的后3个种,则对营养级的可靠性影响则略小一些(0.999 994 000).

以上计算结果表明,就物种丢失对营养级的影响来看,物种丢失对物种丰富度低的营养级的影响要比物种丰富度高的营养级大一些,然而,由于营养级的物种是按并联方式联结的,某个(或几个)物种的丢失只相当于并联结构系统中1个(或几个)元件的失效,对营养级可靠性的影响极其微弱.况且,在自然生态系统中,每个营养级中并非只有少数几个物种,常达10余个,甚至数十个种,因此,营养级的可靠性远比所举例子的要高.即使一个物种失效率高的营养级,如果物种十分丰富,那么营养级的可靠性也很高.

5 生态系统营养结构的可靠性

在生态学界,关于复杂系统与简单系统的稳定性争论很大.复杂系统是否就一定比简单系统稳定,或者相反呢?下面仍以2个假设的例子来说明.在获得每个营养级的可靠性后,就可由式(5)计算出营养结构按串并联方式组成的生态系统的可靠性:

5.1 复杂系统的可靠性

例3 设一个由5个营养级组成的复杂生态系统,假定测得的各营养级可靠性分别为0.999 8,0.999 4,0.999 2,0.999 0,0.996 0,则由式(5)计算得生态系统的可靠性

$$R_{sl} = \prod_{j=1}^n R_j = 0.999\ 8 \cdot 0.999\ 4 \cdot$$

$$0.9992 \cdot 0.9990 \cdot 0.9960 = 0.9934.$$

5.2 简单系统的可靠性

例 4 为了使系统的可靠性更有可比性,从上例的 5 个营养级中任选 3 个,按排列组合方式一共可组成 7 个简单生态系统,经计算,即使可靠性最低的 3 个营养级组成的 1 个简单生态系统其可靠性 ($R_{\Sigma} = R_j = 0.9992 \cdot 0.9990 \cdot 0.9960 = 0.9942$) 仍高于复杂系统的可靠性。

比较例 3 和例 4 的计算结果可以看出,简单系统的可靠性总体上比复杂系统还要略高一些,营养级多或食物链长的生态系统的可靠性反而有所下降。

6 结 语

对生态系统的可靠性(或稳定性)的研究,如果仅从生态系统的物种组成多少出发,或只注意物种丢失对生态系统功能(物种的变动性、生物生产力)的影响,而忽略了生态系统中物种的组合方式,我们就不可能深刻地认识生态系统稳定性的本质。这也是生态系统稳定性研究之所以一直争论不休的主要原因之一。

营养级中的物种按并联方式组合,并联结构是一种稳定的结构。可靠性模型实验结果表明,物种丢失对物种丰富度低的营养级的影响要比物种丰富度高的营养级略大一些;但是,由于营养级的物种是按并联方式联结的,某个(或几个)物种的丢失对营养级可靠性的影响极其微弱。生态系统营养级中某个或几个物种的灭绝对生态系统的结构不会产生大的影响。

生态系统的每个营养级是 1 个并联结构系统,所有营养级再按串联方式组合成 1 个生态系统,因此生态系统是 1 个串并联结构系统。串并联结构是 1 种稳定的结构,生态系统的稳定性是冗余结构的稳定性。因此,生态系统的冗余结构对外界的随机干扰具有较强的抵抗能力,它表现为生态系统的抵抗力稳定性。模型计算表明,简单系统的可靠性均比复杂系统略高一些,或者说营养级多的生态系统的可靠性反而有所下降。生物多样性-稳定性解释不了自然界中简单系统的稳定性,而可靠性模型能较合理地解释复杂系统和简单系统的稳定性。

生态系统的冗余是动态的,需要从系统内外不断地获得物种、个体、器官等的补充,进行自我修复。在 1 个并联系统中,其组分(或元件)的寿命是

有限的,失效(死亡)是不可避免的,如果没有冗余补充,一旦组分全部失效,那么整个系统必然崩溃。同样,在复杂多变的环境中,生态系统要长期存在下去,也必须不断地获得功能相同或相似的新组分补充,以代替失效的组分,新组分的补充称之为冗余补充(redundancy recruitment)。生态系统有多种多样的冗余补充类型,如物种冗余补充、个体冗余补充、器官冗余补充(再生)和缀块(patch)冗余补充等,当然最常见主要是物种冗余补充和个体冗余补充。生态系统的冗余结构是靠系统内外源源不断的冗余补充来维持的。从本质上看,生态系统的冗余补充就是 Odum 称之为的恢复力稳定性。总而言之,生态系统营养结构的稳定性是以前冗余结构和冗余补充来维持的。

必须指出的是, Tilman^[6], Naeem^[20]等学者采用野外实验或实验室获得的实验结果,应用可靠性模型来解释似乎更有说服力。当前有关生态系统冗余的大量讨论都集中在物种水平这一层次上。毋庸置疑,物种冗余是生态系统最重要的但不是惟一的冗余类型。在生物学系统的各个组织水平(从分子到全球生态系统)上都存在大量的冗余,它们在生态系统稳定性的维持中都起重要作用。

参考文献:

- [1] MACARTHUR R H. Fluctuation of animal population and a measure of community stability [J]. *Ecology*, 1955, 45:293-295.
- [2] EL TON C S. The ecology of invasions by animal and plants[M]. London: Chapman & Hall, 1958.
- [3] MAY R M. Will a large complex system be stable? [J] *Nature*, 1972, 238:413-414.
- [4] MAY R M. Stability and complexity in model ecosystems[M]. 2nd ed. Philadelphia: Princeton University Press, 1974.
- [5] PIMM S L. The complexity and stability of ecosystems [J]. *Nature*, 1984, 307:321-326.
- [6] TILMAN D, DOWNING J A. Biodiversity and stability in grassland[J]. *Nature*, 1994, 367:363-365.
- [7] MORIN P J. Functional redundancy, non-additional pond community[J]. *Ecology*, 1995, 76:133-149.
- [8] SHEHID N, THOMPSON L J P, LAWLEER S, et al. Declining biodiversity can affect the performance of ecosystem[J]. *Nature*, 1994, 368:734-737.
- [9] 黄建辉, 韩兴国. 生物多样性和生态系统稳定性[J]. *生物多样性*, 1995, 3(1):31-37.

- [10] ODUM E P. Basic ecology[M]. Philadelphia:Saunders College Publishing,1983,46-50.
- [11] 党承林. 植物群落的冗余结构——对生态系统稳定性的一种解释[J]. 生态学学报,1998,18(6):665-672.
- [12] WAL KER B H. Biodiversity and ecological redundancy [J]. Conservation Biology,1992,6(1):18-23.
- [13] WAL KER B H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience[J]. Conservation Biology,1995,9(4):747-752.
- [14] 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.
- [15] 盛承发. 生长冗余——作物对于虫害超越补偿作用的一种解释[J]. 应用生态学报,1990,1(1):26-30.
- [16] 张 荣,张大勇. 半干旱区春小麦不同年代品种根系生长冗余的比较实验研究[J]. 植物生态学报,2000,24(3):298-303.
- [17] 党承林,黄瑞复. 生态系统的冗余与营养结构模型[J]. 生态学杂志,1997,16(4):39-46.
- [18] GITA Y H, WILSON J B, LEE W G. Species redundancy:a redundant concept ? [J]. Journal of Ecology, 1996,84:121-124.
- [19] LAWTON J H, BROWN V K. Redundancy in ecosystems[M]// SCHULZE E D, MOONEY H A. Biodiversity and ecosystem function. Berlin: Springer-Verlag. 1993,255-270.
- [20] NAEEM S. Species redundancy and ecosystem reliability[J]. Conservation Biology,1998,12(1):39-45.

Ecosystem reliability and its stability maintenance

DANG Chen-lin, LI Yong-ping, PENG Ming-chun, LIAO Yin-yun
(Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstracts: Trophic structure of ecosystems is composed of several trophic levels. According to reliability model, the reliability of trophic level is depended on species failure rate, and there are little effects on the reliability of trophic levels with abundant species and high failure rate by species losing, but obvious effects on the trophic level with few species and low failure rate. In another word, there is no closely relationship between the reliability of trophic levels and species richness. In addition, if the reliability of trophic levels is same, simple ecosystems have higher reliability than complicated ecosystems with more trophic levels or longer food chains. So, there is no certain relationship between biodiversity and ecosystem stability. If trophic levels remained (no matter how many species left), ecosystems structured by series and parallel connection would not collapse. Ecosystem stability is a kind of the stability of redundancy structure. If ecosystems were frequently disturbed, species and individual loss would make up by inside and outside redundancy recruitment to maintain the stability of ecosystem trophic structure.

Key words: ecosystem; reliability; redundancy; stability