

关于生态系统概念的讨论*

刘增文¹, 李雅素², 李文华²

(1 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100)

[摘要] Tansley 提出的生态系统概念为众多生态现象的解释提供了一个框架, 但随着应用的深入, 该概念中存在的一些模糊性和歧义性愈发显露出来, 主要包括生态系统方法所假定的其在空间上的封闭性、均质性和物种可替代性, 以及由此引发的关于物种自然选择作用的弱化、生态稳定性的尺度和物种扩散等问题。由于生态系统在空间上是开放的、异质的, 自然选择是决定生态系统稳定性的一个重要过程, 只强调功能而削弱物种角色的生态系统概念不足以成为解释生态现象的一般理论, 一个完善的生态系统概念和理论必须能很好地解决生态系统的相对稳定性问题, 因此, 正确认识生态系统概念并加以完善和优化, 有助于该理论的进一步发展。

[关键词] 生态系统; 空间封闭性; 空间均质性; 物种可替代性; 生态稳定性; 物种扩散

[中图分类号] Q 14

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2003)05-0204-05

“在一定时间和空间范围内, 生物与生物之间、生物与物理环境之间相互作用, 通过物质循环、能量流动和信息传递, 形成特定的营养结构和生物多样性, 这样一个功能单位就被称为生态系统”, 这就是由英国生态学家 Tansley^[1]在 1935 年首次提出, 并经 Lindman^[2]、Whittaker^[3]、Odum^[4]和许多生态学者^[5-9]逐步完善的关于生态系统的概念, 也是被公认为生态学界至今为止最重要的一个概念^[9, 10]。

生态系统概念的提出要归功于系统分析方法的出现。自 20 世纪 30 年代以来, 科学界掀起“系统分析”的热潮, 极大地推动了关于“自然平衡”和早期群落稳定性问题的研究^[7]。因为“系统分析”将复杂的系统视为具有反馈机制和内部关联的各个分室, 从而使系统能稳定在相对恒定的平衡点上^[11]。从 Odum^[4]对生态系统的定义中可以看出系统分析的方法, 他指出: “生态系统是一个包括生物和非生物环境的自然单元, 二者相互作用产生一个稳定系统, 在系统中的生物与非生物环境之间通过循环途径进行着物质的交换”。

系统分析中的“机器类比法”是许多生态学者认可的一种研究手段^[12], 这一手段成为研究浩大而繁杂的自然系统的一种实用方法, 并有助于在系统模拟过程中进行计算机控制^[13]。由于这种方法具有形象化和易于被大众所接受的特点, 使得生态学概念得到了广泛的交流。

既然“生态系统”概念这样具有独创性, 且在生态学领域具有非常重要的地位, 那么为什么还要对其提出讨论呢? 一个不容回避的事实是: 生态系统理论不是关于自然的后时性试验观察, 而是一种以先时性理论审视自然的研究方法。这种方法聚焦于自然的某些特性, 但却同时忽视了其他特性。经过半个多世纪的应用, 这种概念和理论逐渐暴露出其存在的模糊性和歧义性, 从而引起了越来越多生态学者对其概念本身的争议。

1 问题的提出

在过去的几十年中, 关于环境问题的灾害预言曾经成为世界关注的热点。生态学领域过分夸张其预言命运的能力, 而后经实践检验, 这种对灾害的恐慌是不必要的, 且在一定程度上束缚着人类的自由并限制了经济的增长。曾有强烈的反对者提出, 人类智慧足以在未来人口不断增长的情况下, 为自己解决衣食和能源等问题^[14]。在生态预言中, 生态系统的概念和理论起到推波助澜的作用, 因而也成为众矢之的。反对者认为, “生态系统”根本不是一个科学的概念, 而是对生物进行物理束缚的观点。像“稳定性”和“生态系统”这样的概念其本身就是模糊的, 而且其定义也是互相矛盾的, 因为事实上根本不存在一个完整的、平衡的和内稳定的生态系统^[15]。反对者还认为, 如果根本没有稳定的平衡, 何须去保持

* [收稿日期] 2002-12-02

[作者简介] 刘增文(1965-), 男, 陕西横山人, 副教授, 博士, 主要从事生态与水土保持研究。E-mail: L iuzengwen@ fm365. com

呢?因为历来就存在物种的消失,那么对濒危物种的保护和恢复就是不必要的。如果不知道恢复的目标,怎么去恢复生态系统?如果通过增加边缘物种和生境片段化可以增加生物多样性,哪还存在什么环境危机呢?

当然,这些反对主张存在各种各样的理论偏见,但也有一定的道理。Pickett等^[16]提出一个明确的观点:“经典的生态学方法,由于强调稳定状态,并主张自然系统是一个封闭的、自调节和自然平衡的非科学的观点,将不再可以作为理论基础满足生态保护的要求”。

在生态学领域,曾有众多学者对质疑者提出的反对主张有过强烈的反击,然而这种反击却逐渐让人难以信服。大家越来越觉得,曾被拥护或攻击的生态系统理论已成为一个“历史工艺品”或一个“稻草人”,因为生态系统现在被广泛认为是非平衡的、开放的、具有层次结构和空间特性且具有尺度的空间单元^[16-18],也许对传统概念和理论的讨论将促进对一些问题的澄清。

2 对生态系统概念的困惑

像任何其他思想方法一样,“生态系统”理论也是一种思想方法,一种便捷的组织思想的途径,它实际上是人类认识复杂的真实世界的必然思维方法。在生态系统中,人们面对的是成千上万相互作用的群落,这些群落随着时间发生着复杂的变化,而且在任何尺度上都是异质的。“生态系统”概念综合了这些复杂的现象并集中于一点,即一个特定区域内所有种群的平均和整体特性。这种方法在研究如物质循环和能量流动等特性时具有极大的优越性,而且便于进一步研究其结构和功能的相对稳定性。

然而,为了这些优越性,“生态系统”概念以一系列限制人们思想的假定为前提。人们不得不经常检验这些假定的正确性,特别是要检验这些假定是否束缚了人们回答问题的能力,如相对稳定性问题。由于整合性、生态系统和稳定性等概念的模糊性,使得一些问题的讨论陷入困境。Pimm^[19]指出,这些概念含义的任何改变都将导致关于稳定性的不同结论。目前,人们以各种各样的方式应用着“生态系统”概念,但存在两种观念:一种观念认为,“生态系统”是一个很方便的术语,它说明一个地区有机生物与无机环境的相互关系;另一种观念认为,生态系统只是一个被精确设计的预测模型或理论,但却需要以许多假定为前提。随着对这些限制性假定的怀疑和不

断否定,对概念本身的困惑也与日俱增。

2.1 生态系统的空间封闭性?

生态系统和所有其他系统一样,是人们主观识别和想象的产物。一般人提到生态系统概念时,对其范围和大小并没有严格的限制^[8],但把特定生态系统作为研究对象时,首先应根据研究目的进行严格界定^[7]。一般来讲,生态系统在概念上指的是一个空间单元,如一个小流域或一个湖泊,它研究发生在这个空间单元边界之内的相互作用和生态过程。尽管生态系统概念也承认自己是一个开放系统,在边界上仍存在着有机生物、物质和能量的交换,但生态系统概念假定,对边界之内的研究已足以说明问题^[20]。

这个假定对于那些较大的或开放程度较小的生态系统,在研究一定时间尺度内的某些生态特征时是可取的,或者说是生态学者面对复杂研究对象的一种“无奈的选择”。然而,如果面对的是一个较小的或开放程度较大的生态系统,在研究较长时间尺度上的某些生态特征时,这个假定往往与实际不符合,因为群落组分的空间分布往往超出生态系统的边界,如常常可见到捕食动物个体分布远大于生态系统的边界。此外,由外部向生态系统边界之内的扩散是系统保持稳定的一个重要机制,所以,一个生态系统的稳定性,包括各种生态过程和系统的恢复,是不能仅以研究发生在人为设定的生态系统边界之内的机制来充分说明的。

2.2 生态系统的空间均质性

与生态系统的空间封闭性思维方法一样,生态系统概念尽管并不否定其内部的异质性特征,但还是假定空间单元具有均质性,并以此为前提来研究系统的整体特性。这在研究某些一般规律时是可行的,然而不能以偏概全。因为,正是内部异质性或较大空间范围上的异质性才保证了维持稳定性的生物种群的广泛分布。如果没有异质性,就不存在先锋物种,生态恢复也就不可能实现。一个均质的生态系统,正如一个完全等同的生物种类,不能对外界的变化做出及时反应,从而成为不稳定的系统。例如,2个具有相同平均特性的森林生态系统,会由于空间异质性差异的存在而具有不同的稳定性。所以,一个生态系统的稳定性不能以忽视异质性的理论来预测。

2.3 生态系统内物种的可替代性

传统的生态学研究以列出主要生物种类作为确定一个生态系统的标准方法。然而,“生态系统”概念

允许某种程度的物种替代。例如,一个生态系统尽管由于干扰使其优势生物种群发生改变,但如果在外貌和功能上仍能返回到原来状态,则认为这个生态系统得以“恢复”。也就是说,系统的功能特性得以恢复,但生物种类组成发生了改变。事实上,在许多生态系统的理论中,所关心的是功能过程,至于由哪些生物种类完成这些功能则不予考虑。

由于生态系统概念中的物种可替代性,常常引起一些模糊的认识。例如,考察一个正在富营养化的湖泊,如果生态系统被定义为一个空间位置的功能系统,那么尽管环境条件发生了改变,这个湖泊还是同一个湖泊。相反,如果生态系统以主要生物种类来定义,那么一个营养贫瘠的生态系统就可以被一个富营养化的生态系统取代,因为生物类群发生了改变。而且,由于生态系统在干扰后不能恢复到与原有生态系统具有完全相同的生物种群,所以将得出生态系统永远不稳定的结论。

如果生态系统以物种来定义,那么只有在极端恶劣的环境条件下才存在稳定的生态系统,如极地苔原。在这里只有少数生物种类能够生存,且在干扰并恢复后可以与原来生态系统具有完全相同的生物种类。由此得出的推论是:生态稳定性与生物多样性呈反相关关系。

既然以上两种定义生态系统的方法都有失偏颇,那么折衷的办法,即以功能特性和生物种类相结合来定义生态系统似乎是一条合理的途径,但仍然无法解决稳定性问题。例如,海岸生物群落在干扰后可以恢复到同样的生态功能,但是生物种类却不同^[21];在森林里,由于动物和林火的交互作用可以产生不同的稳定状态^[22, 23]。但令人疑惑的是,这些到底是具有不同终结状态的稳定生态系统呢?还是不稳定生态系统?另外,据波兰的历史记载^[24],在冰川时期,生物种类随着环境的变化而改变。一个地区的生物种类,即使是优势种群,也会由于温度等条件的变化而发生迁入或迁出,结果,一个地方群聚的生物种类持续不断地发生着变化。那么,按照较保守的生态系统的定义,这样的生态系统是不稳定的,或者说甚至可以说,在这里从未有过生态系统存在。

现在,再假定生态系统内物种可以替代,那么一个稳定的生态系统是一组功能的集合,包括生态系统在受扰后能恢复到与原来同样的生态地位、反馈过程和整合性等。这在解决稳定性问题时是一种简便的方法,但在应用于其他生态现象时却引出一些模糊的结论。例如,在群落交错区,由于其是群落类

型发生突然转变的地带,所以长期以来吸引着众多生态学家去研究^[3, 20-22],而且很显然,群落交错区是以生物种类(特别是主要种类)的变化来定义的。但由于在交错区两端附近环境条件非常相似,所以生态过程也较趋同。如果以功能特性来定义生态系统,那么在交错区两端的生态系统便没有什么差异,也可以说,所谓的交错区根本就不存在。

综上所述可见,强调功能而削弱物种角色的生态系统概念不足以成为解释一切生态现象的一般理论,但其至少可以为解决生态稳定性问题提供一条思路。

2.4 自然选择作用的弱化

如果生态系统概念假定了物种的可替代性,那也就是对自然选择作用的弱化和忽视,这也许是该概念在面对稳定性问题时的最严重的缺陷。自然选择是生物种群在与环境的长期适应和相互作用过程中优化自身,或最大程度地利用自然资源的结果。生态系统的功能是生物种群在环境的各种物理的和化学的胁迫下表现出来的,因此,生态系统的各种机制便可通过这些胁迫作用来预测。同时,自然选择是一个非常缓慢的过程,它伴随着生态系统的演替并与生态系统的行为特征休戚相关,它是预测生态过程的最有力的工具。极端地讲,强调生态系统中物种自然选择的作用可能否定了各生物组分的等同性,但很难想象,森林中的树种发生改变而各种生态功能和稳定性会依然维持不变。事实上,有许多物种入侵会使生态系统发生改变甚至毁灭^[25]。

生态系统是相互作用的生物种群的集合,种群因自然选择而发生改变,改变了的生物种群决定着生态系统的功能,正如环境的各种物理和化学的胁迫决定了生物种群一样。同理,自然选择也是决定生态系统稳定性的一个重要过程。

2.5 生态稳定性的尺度问题

离开尺度范围来讨论生态稳定性是不可能的,研究生态干扰问题时充分证明了这一点^[26, 27]。对于频繁发生但规模小于所研究生态系统边界的干扰,生态系统可通过内部调节机制予以反击,此时,可以认为生态系统是稳定的。当干扰的空间尺度增大但频率减小时,生态系统依然可以恢复,虽然恢复的机制已不是通过内部过程进行,但仍可以认为生态系统是相对稳定的。更进一步,当干扰的强度和空间尺度超过了生态系统的反应能力时,生态系统的稳定性必然受到破坏。有时,这种稳定性的丧失仅仅是个时间问题,例如沙漠化和地球灾难等事件,如果给予

足够长的时间, 稳定性的丧失是必然的。

以上分析说明, 稳定性取决于生态干扰的空间尺度, 或者说与生态系统本身的大小有关。两个大小不同的生态系统的稳定性不能仅通过内部机制作出说明, 当面临相同的干扰时, 较小生态系统稳定性要差一些, 因为它能维持的时间较短; 当面临不同的干扰时, 较小生态系统的稳定性不能仅通过内部机制作出判断, 一般来讲, 地处恶劣环境的生态系统稳定性肯定要差一些。

2.6 物种扩散问题

一个生态系统可以包括一系列空间尺度, 从局部生态系统到其内所有生物种类的潜在扩散范围。局部生态系统的恢复主要依赖于生物个体和种群向受害地区的扩散能力。物种的扩散性是解释生态系统稳定性的一个重要问题, 所以, 一个小地区的生态恢复范围并不决定于局部生态系统的边界, 而取决于生物组分的扩散范围。

物种的潜在扩散范围决定于环境对每个物种的胁迫、扩散障碍和物种扩散机制等。人们所研究的任何物理区域并不是物种的全部分布范围, 而是局部生态系统的一部分。由于物种扩散障碍的存在(如人类的土地利用), 物种的实际扩散范围要小于其潜在分布范围; 另一方面, 人类活动有时还可以通过提供新的扩散途径来扩大物种的扩散范围, 这表明人类活动对生态系统稳定性具有重要影响。人类活动还可以通过限制环境的变化来限制物种的潜在扩散范围。例如, 流域中一个坝的修建会使上游生态系统在面临人类对鱼类和其他生物捕杀活动时变得不稳定, 这时的环境变化具有一定的潜伏性, 因为在刚筑坝时, 上游生态系统稳定性的破坏并不立即表现出来。

具有智慧的人类是一个可以改变生态系统结构的重要生物种类^[28, 29], 通过设置扩散障碍, 人类可

以从本属其分布范围中赶走生物种群, 或者通过设置路径引入新的种群。因此, 土地利用的变化成为生态系统稳定性的重要影响因素, 而且这种影响可能具有更为长远的意义。

物种的潜在扩散范围不是恒定的, 它会随着环境(如气候)的变化而变化。地质活动对物种的扩散既可以造成障碍, 也可以消除障碍。这些变化可能是非常缓慢的, 种群因此可以做出相应的调整; 也可能是非常急速的, 使种群产生灾难性的突变。此外, 物种潜在扩散范围内的条件并不是均一的, 它会在一个较大范围内随着环境梯度的变化而变化, 在较小范围内则会因土壤、地貌和坡向等而变化。所以, 在生态系统边界范围之内被忽视的时空变化(异质性)可能会很重要, 因而在预测生态系统稳定性之前必须予以充分考虑。

3 结 语

生态系统概念的提出为解释众多生态现象提供了一个思维框架。自从国际生物学计划(BP 1969~1974年)实施以来, 随着大规模的生态学研究的展开, 对生态系统的研究始终是生态学研究的主流和前沿。目前, 生态系统的研究越来越关注生态稳定性和可持续发展等问题, 但由于生态系统概念在应用中存在的模糊性和歧义性, 所以在解释一些生态问题时越来越显得“无能为力”, 或者由于对生态系统概念认识的含糊不清, 当其被应用于生态稳定性等问题时存在许多疑义。

当然, 对传统的生态系统概念的讨论, 目的决不是要去否定它, 而是要正确地认识它并加以完善、发展和优化, 正如 Clifford Evans G^[30]所说, 生态系统“是一个需要时间才能发展的概念”, 这也正是关于生态系统概念讨论的意义所在。

[参考文献]

- [1] Tansley A G. The use and abuse of vegetational concepts and terms[J]. Ecology, 1935, 16: 284- 307.
- [2] Lindman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology[J]. Ecology, 1942, 23: 399- 418.
- [3] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California[J]. Ecological Monographs, 1960, 30: 279- 338.
- [4] Odum E P. The strategy of ecosystem development[J]. Science, 1969, 164: 262- 270.
- [5] Chpm an J L, Reiss M J. Ecology: principles and applications[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 187- 190.
- [6] Manuel C Molles. Ecology: concepts and applications[M]. New Mexico: McGraw-Hill Companies Inc, 1999. 300- 321.
- [7] 林 鹏. 植物群落学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1986. 272- 275.
- [8] 曹凑贵. 生态学概论[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002. 17- 20.
- [9] 金明仕 J P. 森林生态学[M]. 文剑平, 梁 辉, 刘曙光, 等译. 北京: 中国林业出版社, 1992. 25- 30.
- [10] 张和平, 刘云国. 环境生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002. 13- 18.

- [11] Hutchinson G E. Circular causal systems in ecology[J]. Annals of the New York Academy of Science, 1948, 50: 221- 246
- [12] Odum H T. Environment, power and society[M]. New York: Wiley Interscience, 1971. 235- 244
- [13] Olson J S. Analog computer models for movement of nuclides through ecosystems[A]. Schultz V, Kelments A W. Radiocology[C]. Ohio: Van Nostrand Reinhold, 1963. 121- 125
- [14] Myers N, Simon J. Scarcity or abundance[M]. New York: Norton, 1994
- [15] Soule M, Lease G. Reinventing nature? [M]. Washington: Island Press, 1995
- [16] Pickett S T A, Parker V T, Fiedler P L. The new paradigm in ecology: implications for conservation above the species level[A]. Fiedler P L, Jain, et al Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management[C]. New York: Chapman & Hall, 1992. 65- 88
- [17] O'Neill R V, Gardner R H, Weller D E. Chaotic models as representations of ecological systems[J]. American Naturalist, 1982, 120: 259- 263
- [18] Levin S A. Fragile dominion[M]. Massachusetts: Perseus Books, 1999
- [19] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems[J]. Nature, 1984, 307: 321- 326
- [20] O'Neill R V. Is it time to bury the ecosystem concept? [J]. Ecology, 2001, 82(12): 3275- 3284
- [21] Sutherland J P. Multiple stable points in natural communities[J]. American Naturalist, 1974, 108: 859- 873
- [22] Dublin H T, Sinclair A R E, McGlade J. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands[J]. Journal of Animal Ecology, 1990, 59: 1147- 1164
- [23] Dublin H T. Vegetation dynamics of the Serengeti-Mara ecosystem: the role of elephants, fire and other factors[A]. Sinclair A R E, Arcese P, et al Serengeti II: dynamics, management, and conservation of an ecosystem [C]. Chicago: University of Chicago Press, 1995. 71- 90
- [24] Davis M B. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests[J]. Geosciences and Man, 1976, 13: 13- 26
- [25] Schoger A W. The Passenger Pigeon[M]. Wisconsin: University of Wisconsin Press, 1955. 27- 33
- [26] O'Neill R V. Hierarchy theory and global change[A]. Rosswall T, Woodmansee R G, Risser P G, et al Spatial and temporal variability in biospheric and geospheric processes[C]. New York: John Wiley & Sons, 1988. 29- 45
- [27] Turner M G, Romme W H, Gardner R H, et al A revised concept of *Landscape equilibrium*: disturbance and stability on scaled landscapes[J]. Landscape Ecology, 1993, 8: 213- 227
- [28] Naiman R J, Mellillo J M, Hobbie J E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver[J]. Ecology, 1986, 67: 1254- 1269
- [29] Paine R T, Levin S A. Inertial landscapes: disturbance and the dynamics of pattern[J]. Ecological Monographs, 1981, 51: 145- 178
- [30] Clifford Evans G. 生态系统的研究和人类的未来资源[J]. 生态学杂志, 1976, 64(1): 1- 5

Discussion on the ecosystem concept

L IU Zeng-wen¹, L I Ya-su², L I Wen-hua²

(1 College of Resources and Environmental Science, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 College of Forestry, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Although the traditional term ecosystem has provided us an explanatory framework for ecological phenomena, with the deepening of its application, the ambiguities of this concept are becoming more and more apparent and leading to a vigorous backlash and question toward it. The backlash and question focuses on the spatial closure, spatial homogeneity and Latin binomial substitutability, which the traditional ecosystem concept has assumed. It also involves the natural selection minimized or ignored, scaled concept of stability and dispersal range of species. According to the fact, the ecosystem is spatial open and internal heterogeneous. Natural selection is one of the important processes that determine system stability. The concept of ecosystem, which is defined strictly in terms of function but minimizes the role of Latin binomials, is not adequate to be a general theory of ecological phenomena. In other words, an adequate theory of ecosystem must be able to deal with stability, which represents a fundamental phenomenon to be explained. So, to realize critically the ecosystem concept and then to improve and optimize it certainly seems to be an important target of ecology in future.

Key words: ecosystem; spatial closure; spatial homogeneity; Latin binomial substitutability; stability; species dispersal