

生态系统中流动路径多样性的测度

韩博平

(暨南大学水生态科学研究所, 广州 510632)

摘要 路径作为生态网络组成的一个基本单元,是生态系统中物质、能量流动的通道。生态系统的结构和功能是通过生态系统中不同路径上能量和物质的流动来实现的。路径多样性是反映生态系统营养结构多样性的一个重要侧面。本文在定义基路径和等价基路径的基础上,给出了生态系统中流动路径多样性的测度。

关键词 多样性,基路径,等价基路径,生态网络,生态系统

The measures of flow path diversity in ecosystems/Han Boping //CHINESE BIODIVERSITY. —1996, 4(2): 114~118

Paths are flow channels of energy and matter in ecosystems. The structures and functions of ecosystems are supported by the flow paths passing energy and matter. The path diversity is one aspect of the trophic structure diversity of ecosystems. In the present paper, the measure reflecting the flow path diversity in ecosystems along the path length are formulated by defining base paths and equivalent base paths.

Author's address Institute of Aquatic Ecoscience, Jinan University, Guangzhou 510632

Key words diversity, base path, equivalent path, econetwork, ecosystem

1 引言

生态系统多样性是指生物圈内生境、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^[1,2]。生态系统中不同营养结构和营养过程,是生态系统多样性的两个主要方面,生态系统结构和过程的多样性则是通过能量和营养物质的流动路径来实现的。因而,研究生态系统中流动路径的多样性有助于对生态系统营养结构和营养过程多样性的认识。生态网络是对生态系统中物质、能量流动模拟的结构模型,路径和分室是其两个基本单元,它强调生态系统中相互作用的方式(通过路径传递物质和能量)和强度(路径上的流量大小)^[3]。宏观营养动力学通过对生态网络中现存量和流通量的分割和聚合,揭示了生态系统营养结构多样性的来源^[4]。Patten 在研究生态网络中能量转移时,提出用相邻矩阵(adjacent matrix)来反映生态网络中不同组分之间的连接方式,并给出了不同长度路径的计算方法^[5]。但其方法应用于生态系统中路径多样性分析时存在三个问题:(一)镶嵌路径的存在,极大地增加了生态系统中路径的数量;(二)在有循环过程的生态系统中,理论上存在无穷多条路径;(三)不同长度的路径所传递的流量不同,即不同路径的非等价性。本文针对上述问题,试图给出生态系统中路径多样性的分析方法。

2 生态系统的流矩阵和相邻矩阵

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} 分别为由外界输入流及向外界的输出流。其流矩阵(Flow Matrix)为:

$$FM = \begin{pmatrix} F_{11} & F_{12} & \cdots & F_{1n} \\ F_{21} & F_{22} & \cdots & F_{2n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ F_{n1} & F_{n2} & \cdots & F_{nn} \end{pmatrix} \quad (1)$$

输入向量为 $z = \{F_{01}, F_{02}, \cdots, F_{0n}\}$, 输出向量为 $Y = \{F_{10}, F_{20}, \cdots, F_{n0}\}$, 现存量向量为 $X = \{x_1, x_2, \cdots, x_n\}$ 。流矩阵反映了生态系统内部各组份间能量交换的方式和数量, 是描述生态系统相互作用结构的基本参量。Patten 根据流矩阵 FM 定义了相邻矩阵 A , $A = [A_{ij}]_{n \times n}$, 当 $F_{ij} \neq 0$ 时, $A_{ij} = 1$, 否则 $A_{ij} = 0$ 。因而相邻矩阵反映了生态网络中两个分室间通过长度为 1 的路径的连接水平, 矩阵 $A^2 = A \times A$ 则反映了生态网络中两个分室间通过长度为 2 的路径的连接水平, 类似地, A^m 反映了生态网络中两个分室间通过长度为 m 的路径的连接水平, 而总和

$$SUM = \sum_{m=1}^{\infty} A^m \quad (2)$$

则反映了生态网络中各分室间通过所有长度路径的连接水平。在有循环路径的生态系统中, SUM 是非收敛的, 也就是说理论上存在无穷多条路径。对于任意路径长度 m 的连接矩阵 A^m 等于 $A^{m-k} \cdot A^k$, 即长度为 $m-k$ 和长度为 k 的路径相连接的结果, 也就是说存在大量镶嵌路径。同时, 宏观营养动力学表明, 不同路径所传递的流量不同, 它们对生态系统的结构和功能的维持所起的作用也不同。因而镶嵌路径、循环过程和路径的非等价性是生态系统路径多样性分析中必须首先解决的三个基本问题。

3 生态系统中的基路径和等价基路径

生态系统的功能就是从外界获取能量和物质, 来维持自身的结构和过程, 路径则是实现生态系统中能量和物质运转的通道。宏观营养动力学在研究生态网络的营养结构时, 能量和物质的流动与转移是由生态系统从外界吸收能量和物质开始的, 因此, 我们把有初始输入(F_{0i})的路径定义为基路径, 没有初始输入的路径为扩展路径, 基路径上一部分称为镶嵌路径。所以在结构上, 所有扩展路径必镶嵌于基路径中。我们把能量或物质从外界到生态系统的一步转移定义为长度为 1 的路径, 二步转移相应的路径长度为 2, m 步转移相应的路径长度为 m 。下面我们给出生态系统中不同长度的基路径数量的计算方法。

设 $I_0 = \{I_{01}, I_{02}, \cdots, I_{0n}\}$, 对应于 $Z = \{F_{01}, F_{02}, \cdots, F_{0n}\}$, 当 $F_{0i} \neq 0$ 时, $I_{0i} = 1$, 否则 $I_{0i} = 0$; 长度为 k 的所有基路径为 $B(k)$, 则

$$B(k) = I_0 \cdot A^{k-1} \cdot I \quad (3)$$

其中 A 为相邻矩阵, I 为元素均为 1 的列向量。对于有循环过程的生态网络, 在不考虑流量大小条件下, 当 k 无限增长时, $B(k)$ 趋于无穷。这时如不考虑路径上所传递的流量强度而仅计算路径数量, 路径数量的多样性就不能反映生态系统结构特征。因此, 由于生态系统中不同路径的贡献不同, 在计算生态系统的路径多样性时必须考虑路径所传递流量的大小。

设 TIF_i 为分室 i 的流通量, TTF 为生态网络中的总流通量, 则有

$$TTF = \sum_{i=1}^n TIF_i \quad (4)$$

TTF 沿着宏观营养级的分布向量 $\lambda = \{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_G\}$, G 为宏观营养级的总数。宏观营养级 k 的定义是由能量和物质从外界到生态系统的 k 步转移来定义的, 即与基路径的长度相等。宏观营养级上的流量 λ_k 即长度为 k 的所有基路径所传递的流量。设

$$P(k) = \lambda_k / TTF \quad (5)$$

$P(k)$ 反映了所有长度为 k 的路径对总流量传递的贡献。在路径多样性的计算中, 为了保证每条路径的可比性, 设全部的基路径的数目为 N , 所传递的总流量为 TTF , 需要 M 条传递相同流量的路径——等价基路径, 则长度为 k 的等价基路径的数量为

$$EB(k) = P(k) \cdot M \quad (6)$$

M 是任意设定的常数, 在以后的多样性分析中可以发现 M 值的大小不会影响多样性的值, 为方便计算, 本文中取 M 为 1。由于任意两条不同长度的等价基路径所传递的流量相同, 因而采用等价基路径进行路径多样性分析可解决路径的非等价性问题。

4 生态系统中流动路径多样性的测度

生态系统中流动路径的多样性是指生态系统中所有不同属性的路径, 其中路径长度是所有属性中最有代表和能够测度的属性。采用基路径和等价基路径的概念解决了镶嵌路径、循环路径以及路径的非等价性问题。由于在考虑路径上的流量强度时, 长度为 k 的等价基路径的数量与 $P(k)$ 相等, 所以在生态网络中, 等价基路径的多样性等于总流量沿路径长度分布特征的多样性。在无循环过程的生态网络中, 基路径数量的多样性可作为生态系统路径多样性的参考; 而在有循环过程的生态网络中, 基路径数量的多样性不能反映生态系统结构的特征。对于一般的生态系统, 应采用等价基路径的多样性作为反映生态系统路径多样性的指标。

根据 Simpson 多样性指数的定义, 生态网络中基路径及等价基路径的数量分布多样性分别记为 $DP_{SI}(B)$ 和 $DP_{SI}(EB)$, 则有

$$DP_{SI}(B) = 1 - \sum_{k=1}^G P_k^2(B) \quad (7)$$

$$DP_{SI}(EB) = 1 - \sum_{k=1}^G P_k^2(EB) \quad (8)$$

其中 $P_k(B) = B(k) / \sum_{k=1}^G B(k)$, $P_k(EB) = EB(k) / \sum_{k=1}^G EB(k)$ 。 $DP_{SI}(B)$ 和 $DP_{SI}(EB)$ 的取值范围为 $[0, 1 - 1/G]$; 可将其归一化, 即有: $DP_{SI}^*(B) = DP_{SI}(B) / (1 - 1/G)$; $DP_{SI}^*(EB) = DP_{SI}(EB) / (1 - 1/G)$ 。

类似地, 由 Shannon 多样性指数的定义, 生态网络中基路径及等价基路径的数量分布多样性分别为 $DP_{SH}(B)$ 和 $DP_{SH}(EB)$, 则有

$$DP_{SH}(B) = - \sum_{k=1}^G P_k(B) \ln P_k(B) \quad (9)$$

$$DP_{SH}(EB) = - \sum_{k=1}^G P_k(EB) \ln P_k(EB) \quad (10)$$

$DP_{SH}(B)$ 和 $DP_{SH}(EB)$ 的取值范围为 $[0, \ln G]$; 可将其归一化, 即有: $DP_{SH}^*(B) = DP_{SH}(B) / \ln G$; $DP_{SH}^*(EB) = DP_{SH}(EB) / \ln G$ 。

对于一般的生态系统, $DP_{SI}(EB)$ 和 $DP_{SH}(EB)$ 可作为度量其流动路径多样性的基本测度, 归一化后的多样性即为其相应的均匀度指数。

5 一个典型生态系统中流动路径多样性分析

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过程的两个

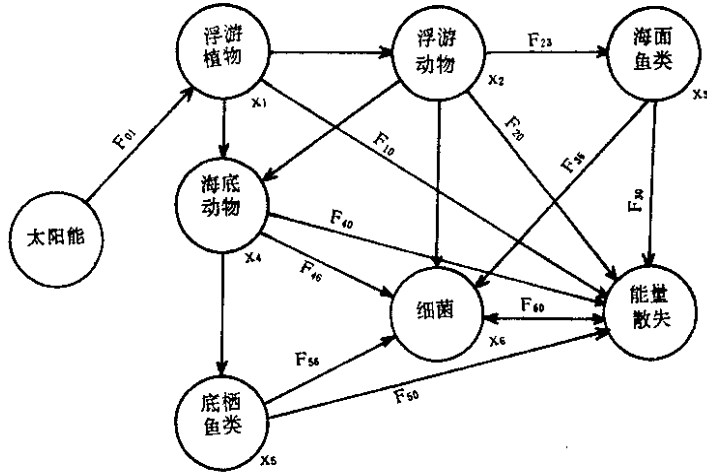


图 1 一个具有 6 组份的生态系统中能量流动网络

Fig. 1 The flow network of energy in an ecosystem with 6 compartments: phytoplankton, zooplankton, pelagic fish, benthic fauna, demersal fish and bacteria

其中 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 $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。(Brydimisky M., 1972)
 x_i is the standing stock in compartment i . F_{ij} is the flow from compartment i to j , in unit $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ and $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ respectively (Brydimisky M., 1972)

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。本文仍以 Harvey 于 1950 年研究的英吉利海峡生态系统为例^[6]。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 $\text{Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。 $x_1 = 200$, $x_2 = 8.3$, $x_3 = 9.9$, $x_4 = 85.0$, $x_5 = 6.2$, $x_6 = 0.7$, $F_{01} = 1096$, $F_{12} = 422$, $F_{14} = 400$, $F_{10} = 274$, $F_{23} = 48$, $F_{24} = 160$, $F_{26} = 94$, $F_{20} = 120$, $F_{36} = 3$, $F_{30} = 45$, $F_{45} = 33$, $F_{46} = 22$, $F_{40} = 505$, $F_{56} = 2$, $F_{50} = 31$, $F_{60} = 121$ 。根据定义, 相邻矩阵 A 为,

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

对该生态系统的路径多样性的研究分三步进行, (一)营养结构分析, 获得不同长度的基路径上所传递的流量; (二)基路径的分析, 求得不同长度基路径的分布; (三)等价基路径及其多样性测度的计算。根据宏观营养动力学, 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 给出了不同路径长度上基路径、等价基路径和所传递的能量比率。采用公式(6)计算时, M 取值为 1。

表 1 不同路径长度上基路径、等价基路径和所传递的能量比率

Table 1 The base paths, equivalent base paths and their passing energy ratios along all path lengths

Path length	$k = 1$	$k = 2$	$k = 3$	$k = 4$	$k = 5$
$B(k)$	1	2	5	4	1
$EB(k)$	0.4807	0.3605	0.1497	0.0088	0.0003
$P(k)$	0.4807	0.3605	0.1497	0.0088	0.0003

根据路径多样性分析方法和表 1, 可求得该生态系统中的路径多样性, 即有:

$$\begin{aligned} DP_{SI}(B) &= 0.72189, & DP_{SI}^*(B) &= 0.90237, \\ DP_{SH}(B) &= 1.41274, & DP_{SH}^*(B) &= 0.87779, \\ DP_{SI}(EB) &= 0.61646, & DP_{SI}^*(EB) &= 0.77058, \\ DP_{SH}(EB) &= 1.04807, & DP_{SH}^*(EB) &= 0.65120. \end{aligned}$$

上述多样性的计算和分析是由生态网络分析和模拟系统 ENAMS 中的多样性分析模块完成的。

6 小结

生态系统多样性是生物多样性的一个重要层次, 生态系统营养结构多样性是其中最重要的侧面之一。生态系统营养结构的多样性主要强调生态系统中营养物的现存量 and 流通量在不同分室及不同宏观营养级上分布特征的多样性, 它是综合考虑营养结构和过程强度的结果。宏观营养级长度和基路径长度的定义是一致的, 即生态系统营养结构和过程的多样性是通过不同的路径来具体实现的, 因而生态系统的路径多样性从另一侧面反映了生态系统结构和过程多样性。路径分析是生态系统中流动路径多样性分析的前提, 通过基路径和等价基路径的定义, 解决了镶嵌路径、循环路径和路径的非等价性三个问题。在考虑路径上的流量强度时, 长度为 k 的等价基路径的数量为 $P(k) \cdot M$, 其中 M 是参考常数, 即等价基路径的多样性等于总流通量沿路径长度分布特征的多样性。在无循环过程的生态网络中, 基路径数量的多样性可作为生态系统路径多样性的参考; 而在有循环过程的生态网络中, 基路径数量的多样性已不能反映生态系统结构的特征。对于一般的生态系统, 等价基路径的多样性可作为反映生态系统路径多样性的一个测度。本文根据 Simpson 和 Shannon 多样性指数, 定义了生态系统中有关基路径和等价基路径的两类多样性。由于所定义的等价基路径是与强度有关的一类参量, 因而在同一生态系统中, 对于不同的营养物, 流动方式和强度不同, 其多样性也不同。

参 考 文 献

- 1 中国科学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 韩博平. 生态网络与生态网络分析. 自然杂志, 1993, (7~8): 46~50
- 4 Higashi M, T P Burns. Food network unfolding: an extension of trophic dynamics for application to natural ecosystems. *J. Theor. Biol.*, 1989, **140**: 243~261
- 5 Patten B C. Energy cycling. *Ecol. Modell.*, 1985, **28**: 1~71
- 6 Brydimsky 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