

生物多样性研究及其问题

岳天祥

(中国科学院地理科学与资源研究所, 资源与环境信息系统国家重点实验室, 100101 北京)

摘要: 围绕生物多样性主要有 3 个理论问题需要进一步深入研究, (1) 生物多样性与生态系统稳定性的关系; 本世纪 70 年代以前, 生态学家普遍认为, 稳定性随生物多样性增加而提高; 自 70 年代初一些理论生态学家向这一普遍看法提出挑战以来, 在物种多样性层次出现了观点截然不同的两大阵营; (2) 生物多样性和土地生产力的关系; 达尔文(1872)的研究表明, 生物多样性有利于土地生产力的提高, 这一结论已被许多国家运用于指导农业实践; 然而, 本世纪 70 年代以来, 一些生态学家向达尔文的这一观点提出了异议; (3) 生物多样性与景观连通性; 本世纪 90 年代中期以来, 一些景观生态学家认为, 景观连通性与生物多样性有正相关关系, 但目前为数不多的研究还不能肯定这一结论的正确性。通过总结生物多样性的研究历史, 发现, 以上的争论和结论基于 27 种不同的分析模型; 并且这些模型中的大多数在理论上是不完善的。认为, 运用理论上合理的模型、有关概念的统一正确定义和全面系统的实验对以上争论和结论进行更进一步的论证与实证是必要的。

关键词: 生物多样性; 生态系统稳定性; 土地生产力; 景观连通性; 理论模型

Studies and questions of biological diversity

YUE Tian-Xiang (State Key Laboratory of Resources and Environmental Information System, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100101 China)

Abstract: Three questions on biodiversity need to be continuously studied. (1) The relationship between biodiversity and ecosystem stability; before 1970s, ecologists believed that diversity begets stability; since some theoretical ecologists challenged the conventional wisdom that stability increases with species diversity in early 1970s, there have appeared two camps who have opposite opinions. (2) The relationship between biological diversity and land productivity in terms of Darwin (1872), the biodiversity of communities is caused by niche diversification of the co-occurring species and such diversification will lead to greater community productivity due to more effective resource exploitation, which has been applied to agricultural practices by many countries; but in the early 1970s, some ecologists made an objection to Darwin's results; (3) The relation between biological diversity and landscape connectivity; since the middle 1990s, some landscape ecologists think that landscape connectivity with biological diversity is positively interrelated, but the achievements from few studies are not enough to ensure the validity of this conclusion. Our study shows that the arguments and conclusions above are based on 27 different models for biodiversity, of which most are theoretically incomplete. It is necessary to use the theoretically perfect models, unified definition of the relative concepts and completely design biodiversity experiments to give satisfying solutions of the three questions.

Key words: biological diversity; ecosystem stability; land productivity; landscape connectivity; theoretical models

基金项目: 中国科学院知识创新工程(KZCX2-308-02)和中国科学院地理科学与资源研究所知识创新工程领域前沿(CX10G-D00-02)资助项目

收稿日期: 2000-01-18; 修订日期: 2000-08-10

作者简介: 岳天祥(1963~), 男, 甘肃省西峰市人, 博士, 研究员。主要从事信息提取模型、生态环境现状评价模型、发展预测模型和可持续发展模型及其与 GIS 集成研究。

文章编号:1000-0933(2001)03-0462-06 中图分类号:Q948 文献标识码:A

1 研究概述

根据联合国环境与发展大会报告^[1],生物多样性可在 3 个概念层次进行讨论:生态系统多样性,物种多样性和基因多样性。我国的一些专家将生物多样性划分为 4 个层次进行讨论:景观多样性,生态系统多样性,物种多样性和基因多样性^[2]。生物多样性指数有两个组成部分^[3,4],即:绝对密度(丰富性)和相对丰度(均一性)。也就是说,多样性指数是丰富性和均一性的统一。在物种多样性动态模拟过程中,物种多样性包括物种生物量多样性和物种个体数量多样性。生物量多样性与景观多样性有较密切的联系,而物种个体数量多样性与基因多样性有较密切的关系^[5]。

1.1 多样性与稳定性关系的争论

本世纪 70 年代以前,生态学家企图发展一种联系稳定性和多样性的通用理论。例如,Odum 的研究表明,通过食物网能量路径的数量是群落稳定性的度量^[6]。MacArthur 认为,随着食物网中链环数量的增加,稳定性提高^[7]。Elton 指出,如果生态系统变得比较简单,那么它们的稳定性就会变差^[8]。Hutchinson 断言,多样性所提供的稳定性对所有适应性最强的大动物都是很有价值的^[9]。

自从 Gardner 和 Ashby 及 May 向稳定性随物种多样性增加而提高的普遍看法提出挑战以来^[10,11],一些科学家的想法逐渐开始转变。例如,Gilpin 争辩说,他的研究结果不支持自然历史学家们多样性产生稳定性^[12]的普遍看法。Woodward 认为,较高的物种多样性并不总是意味着较稳定的生态系统功能^[13]。McNaughton 根据他在 Jasper Ridge 实验区的实验结果,认为没有证据可以证明,较大的多样性由较高的稳定性来伴随^[14]。Beeby 和 Brennan 认为,高度多样化的群落似乎更脆弱^[15]。

然而,许多科学家仍一直认为,多样性产生稳定性。例如,Odum 提出,较大的多样性意味着较长的食物链、更多的共生和对副反馈控制的更大可能性,这就减少了波动,并因此提高了稳定性^[16]。Watt 的环境科学原则之一为:按照自然法规稳定的环境允许生物多样性的积累,进而增进种群的稳定性^[17]。McNaughton 的研究表明,越多样的植物群落很可能更稳定^[18,19]。Glowka 等的研究结果表明,物种多样性和生态系统稳定性有正相关关系^[20]。Tilman 等根据他们在 147 个草地实验区的重复试验断言,生物多样性对生态系统稳定性有积极影响^[21]。

在景观单元多样性层次,许多生态学家认为多样性有利于区域生态环境安全。例如,在 1969 年,美国生态学家 Odum 提出了生态系统的发展战略,强调生态演替和人与自然的矛盾,即最大保护与最大产量的矛盾。战略的总体思想是:在有效能量投入和主要生存物理条件(如:土壤、水、气等)的约束范围内,使生态系统达到尽可能大和多样的有机结构。最舒适和最安全的景观是一个包含各种作物、树林、湖泊、河流、四旁、海滨和废弃用地的各种不同生态年龄群落的混合^[22]。德国生态学家 Haber 将这个生态系统发展战略运用于土地利用系统,并在 1971 年提出了分异土地利用的概念^[23]。经过多年的研究和实践,Haber 于 1979 年提出了适用于高密度人口地区的分异土地利用 DLU(Differentiated Land Use)战略:(1)在一个给定的自然区域中,占优势的土地类型不能成为唯一的土地类型,应至少有 10%到 15%土地为其它土地利用类型;(2)对集约利用的农业或城市与工业用地,至少 10%的土地表面必须被保留为诸如草地和树林的自然景观单元类型;这个‘10%急需规则’是一个允许足够(虽然不是最佳)数量野生动植物与人类共存的一般计划原则;这 10%的自然单元应或多或少的均匀分布在区域中,而不是集中在一个角落;(3)应避免大片均一的土地利用,在人口密集地区,单一的土地利用类型不能超过 8~10hm²^[24,25]。

生物多样性与稳定性关系的讨论应建立在完全一致的稳定性概念基础之上。根据 Grimm 和 Wissel 的研究成果^[26],在有关文献中可以发现 70 个不同的稳定性概念和 163 种定义。相关的其它名词还有永久性(Constancy),回弹性(Resilience),持久性(Persistence),阻抗(Resistance),弹性(Elasticity)和吸引域(Domain of attraction)等^[27]。虽然所有这些有关稳定性的概念和定义的基本点可归纳为系统受干扰时抵抗偏离初时态的**平方数据**受扰动之后返回初始态的能力^[28],但它们在出发点和一些细节上有相当大的差异。这些差异是引起多样性和稳定性关系争论的根源之一。

1.2 多样性与生产力关系的争论

根据 Darwin 的结论,群落的生物多样性是由共生物种的生态位多样化产生的,由于更有效的资源利用,这种多样化将导致更高的群落生产力^[29]。经济合作与发展组织(OECD)也认为,农业在基因层次以生物多样性作为基因库来提高作物和牲畜的生产力^[30]。景观单元多样性的减少,会使病虫害增加,因此,导致了大量农药的使用,这样,农田和农田以外的生物多样性遭到农药的破坏,并往往会形成恶性循环。Tilman 等在美国 147 个试验点的结果也支持 Darwin 的观点^[21]。即,他们认为生物多样性对生态系统生产力和稳定性有积极影响。

近年来,一些西方国家提倡诸如农林系统的多样化种植系统。它基于 4 方面的原因:(1)较高景观单元多样性对光、水、营养等资源有较好的捕获能力^[31,32];(2)可避免病虫害不断发生的恶性循环;(3)在多样化的种植系统中,一种作物的欠收不会对农民带来太大的影响;(4)农民不会对个别农产品价格的大幅涨落反应过于敏感。因此,多样化种植可保证农民收入的稳定性^[33~35]。然而,许多实验表明,由于养分增加而引起的生产力提高,几乎总是物种的数量减少^[36~39]。沿植物生产力自然梯度带的调查也显示了类似的结论^[40~43]。McNanghton 在美国 4 个实验区的研究结果也表明,物种的丰富性与草地的生产力有明显的负相关关系^[14]。Lawtow 和 Brown 在分析了有关历史研究成果后认为,物种丰富性不是生产力的主要决定因素^[44]。也就是说,在生物多样性与生产力的关系方面,也存在着不同的观点。

生物多样性实验的“隐藏处理(Hidden treatment)”是生物多样性与生产力关系争论的根源之一。换句话说,影响生物多样性及其功能的因素往往很多,但在许多生物多样性实验中,只观测部分因素或一种因素,因此,在解译实验结果时,一些影响实验反应的因素很可能就被忽略掉了。这种“隐藏处理”包括 3 种类型^[45]:(1)有意或无意地改变了生物或非生物条件,(2)非随机地选择了物种或景观单元,(3)在随机选择的物种或景观单元组群中,增大了起主导作用的物种或景观单元的统计概率。另外,土地承载能力的讨论在研究生物多样性和土地生产力关系中是必不可少的。

1.3 连通性与多样性

1736 年,瑞士数学家 L. Euler 发表了他关于七桥问题的研究结果。七桥问题的证明方法及其推广开始了图论研究的历史纪元^[46]。1927 年,图论研究中 Menger 定理的诞生,使连通性成为图论研究中一个最重要的方面^[47]。自本世纪 60 年代初以来,连通性已作为一种数学工具被运用于许多研究领域,并解决了一系列有关问题。本世纪 80 年代初,连通性术语首次被运用于景观生态学研究^[48~50]。1997 年以前,景观连通性研究仅限于其定义的讨论。

连通性包括点连通性,线连通性,网连通性和景观连通性。点连通性,线连通性和网连通性模型的研究已经历了较长的时间,它们在理论上已比较成熟。但景观连通性模型的研究才刚刚开始。1997 年,Mladenoff 等提出了一个景观连通性模型^[51]。但此模型在许多案例研究中,几乎大多数取值为无穷大。因此,Mladenoff 等提出的景观连通性模型被给予了全面的改进。景观连通性被定义为在景观单元中动物迁栖或植物传播运动的平均效率。根据 Haggett 和 Chorley 的观点,始于一个竞赛中心的运动效率可由从这个中心到景观单元边缘的距离来度量^[52]。对这个最小消耗(或最短距离)指数,Coxeter 提出了 3 个几何学准则^[53]:(1)规则多边形具有比非规则多边形更经济的形态;(2)圆是规则多边形中最经济的形态;(3)六边形是允许最大镶嵌的规则图形,从平均意义上讲,它与最小化运动(或最短化距离)是等价的。例如,一个个体从面积为 1km^2 正方形的中心运动到最远点的距离(最大半径距离)是 0.7071km ;如果这个个体从一个长是宽 3 倍的矩形(面积仍为 1km^2)的中心运动到最远点,其距离则为 1.291km 。

在严格数学推理的基础上,构造了一个可用于所有多边形最大半径距离(从中心运动到最远点的距离)的通用数学表达式^[54],并由此推导出了景观连通性模型。按照该景观连通性模型的构造过程,美国景观生态学家 Forman 的有关研究成果可表述为:景观连通性与生物多样性有正相关关系^[55]。1997 年在欧洲召开的两次国际会议上,一个日本学者和一个欧洲学者也报告了相同的结论。然而,景观连通性和生物多样性关系的初步数据,它们是否确实正相关,有待于进一步研究。

2 讨论

在生物多样性与稳定性、生产力和景观连通性等生态系统功能和过程关系的研究中,除运用正确统一的有关概念、系统地分析“隐藏处理”和考虑土地承载能力的重要作用之外,选择理论上完善的分析模型尤为重要。

自 1949 年以来,在生物多样性研究中,出现了 27 个不同的多样性模型^[56]。显然,使用不同模型,往往会得出不同的结论,这是多样性和稳定性关系以及多样性和生产力关系争论不休的原因之一。另一方面,在所使用的这些模型中,它们的大多数都有其不完善的地方。例如,使用最广泛的 Shannon 模型至少有 4 个缺陷^[5]:(1)没有考虑物种间生物量的区别,例如,1 棵大树和 1 根小草以及 1 头大象和 1 只蚂蚁对土地覆盖和土地承载力的作用是截然不同的;(2)根据 Shannon 模型的推导过程,如果要使用 Shannon 模型,每种物种的个数不能小于 100,但许多专家在使用这些模型时,并没有注意这个重要的前提条件;(3)人们已经普遍认为,在多大面积上分析问题对生物多样性研究是至关重要的,但在 Shannon 模型中并没有对面积参数有任何反映;(4)Shannon 模型不能够表达多样性的丰富性方面。

多样性模型中的这些问题已经引起过许多生态学家的重视,但遗憾的是,没有人提出一个模型来克服这些缺陷。例如,Odum 在他们的试验中发现,农药减少了昆虫物种相对于整体个体的数量(丰富性),但是,增加了幸免遇难物种的均一性,在这种情况下,均一性和丰富性这两个重要的多样性方面就相互抵消,所以,Shannon 模型的运行结果混淆了多样性这两个截然不同方面的表现^[22]。Pimm 认为许多多样性模型忽视了物种相对丰度的变化,只注重物种一览表本身^[57]。Harper 和 Hawksworth 指出,Shannon 模型和 Simpson 模型对一些目的是不恰当的,因为模型对物种丰富但不均一群落的运行结果比物种不丰富但均一群落的值小是可能的^[58]。Beeby 和 Brennan 发现,许多模型企图量测多样性,很难说都是成功的,一些模型假定了群落中均一性的基本模式,这本身就是有问题的;而另一些模型把所有物种同等对待,它们不能正确地反映物种对群落的各自重要性,因此,还没有一个多样性模型在所有情况下都被认为是很有有效的^[15]。为此,经过严密论证提出一个综合的生物多样性模型^[56]。目前,在拥有理论上合理的模型的新条件下,多样性与稳定性关系以及多样性与生产力关系的正确答案正在借助遥感技术和地理信息系统手段被论证和实证。

综合有关研究成果,需要人们继续深入研究以下 4 个问题:(1)是否生物多样性导致生态系统稳定性;(2)是否生物多样性有利于提高土地生产力;(3)景观单元多样性模型取何值时为最佳土地利用结构;(4)生物多样性是否与景观连通性正相关。在研究这些问题时,应明确所针对的多样性层次、空间尺度和时间尺度。它们的正确研究结论将是土地战略管理的可靠理论基础。

参考文献

- [1] United Nations. *Report of the United Nations Conference on Environment and Development*. New York: United Nations Publication, 1993.
- [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] Pielou E C. *Ecological Diversity*. New York: A Wiley-Interscience Publication, John Wiley and Sons, 1975.
- [4] Odum E P. *Basic Ecology*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983.
- [5] Yue T X, Haber W, Grossmann W D. Discussion on models for species diversity and suggestion on a comprehensive model. *ECOMOD*, 1998.
- [6] Odum E P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1953.
- [7] MacArthur R. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36(3): 533~536.
- [8] Elton C S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Methuen and Co Ltd, 1958.
- [9] Hutchinson G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 1959, 93: 145~159.
- [10] Gardner M, Ashby W R. Connections of large dynamic systems: critical values for stability. *Nature*, 1970, 228: 784.

- [11] May R M. Will a large complex system be stable? *Nature*, 1972, **238**: 413~414.
- [12] Gilpin M E. Stability of feasible predator-prey systems. *Nature*, 1975, **254**: 137~139.
- [13] Woodward F I. How many species are required for a functional ecosystem? In: Schulze E D and Mooney H A ed. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 271~291.
- [14] McNaughton S J. Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: Schulze E D and Mooney H A ed. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1994, 361~383.
- [15] Beeby A and Brennan A M. *First Ecology*. London: Chapman & Hall, 1997.
- [16] Odum E P. *Fundamentals of Ecology*. 3rd edition. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1971.
- [17] Watt K E F. *Principles of Environmental Science*. New York: McGraw-Hill, 1973.
- [18] McNaughton S J. Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, 1978, **274**: 251~253.
- [19] McNaughton S J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 1977, **111**: 515~525.
- [20] Glowka L, Burhenne-Guilmin F and Synge H *et al.* *A Guide to the Convention on Biological Diversity*. Cambridge, UK: IUCN-The World Conservation Union, The Burlington Press, 1994.
- [21] Tilman D, Wedin D and Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1997, **379**: 718~720.
- [22] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, **164**: 262~270.
- [23] Haber W. Landschaftspflege durch differenzierte Bodennutzung. *Bayerisches Landwirtschaftliches Jahrbuch*. 48. Jg., Sonderheft, 1971, **1**: 19~35.
- [24] Haber W. Using landscape ecology in planning and management. In: Zonneveld I S and Forman R T T ed. *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*. New York: Springer-Verlag, 1990. 217~231.
- [25] Haber W. Raumordnungs-Konzepte aus der Sicht der Ökosystemforschung. *Forschungs- und Sitzungsberichte Akademie f. Raumforschung und Landesplanung*, 1979, **131**: 12~24.
- [26] Grimm V and Wissel C. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 1997, **109**: 323~334.
- [27] 黄建辉. 生态系统内的物种多样性对稳定性的影响. 见: 中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 178~191.
- [28] 岳天祥, 马世骏. 生态系统稳定性研究. *生态学报*, 1991, **11**(4): 361~366.
- [29] Darwin C. *The Origin of Species*. 6th edn. Chicago: Thompson & Thomas, 1872.
- [30] Organization for Economic Co-operation and Development. *Environmental Indicators for Agriculture*. 75775 Paris Cedex 16, France; OECD Publications, 1997.
- [31] Hall R L. Plant diversity in arable ecosystems. In: Glen D M, Greaves M P and Anderson H M ed. *Ecology and Integrated Farming Systems*. Chichester: John Wiley & Sons, 1995. 9~15.
- [32] Herzog F. Konzeptionelle Überlegungen zu Agroforstwirtschaft als Landnutzungsalternative in Europa. *Zeitschrift für Kulturtechnik und Landentwicklung*, 1997, **38**(1): 32 ~ 35.
- [33] Stocking M, Bojö J and Abel N. Financial and economic analysis of agroforestry: Key issues. In: Prinsley R T ed. *Agroforestry for Sustainable Production*. London: Commonwealth Science Council, 1990. 13~119.
- [34] Prinsley R T. The role of trees in sustainable agriculture-an overview. *Agroforestry Systems*, 1992, **20**: 87~115.
- [35] Barbier E B. Economics for sustainable production. In: Prinsley R T ed. *Agroforestry for Sustainable Production*. London: Commonwealth Science Council, 1990. 389~404.
- [36] Silvertown J W. The dynamics of a grassland ecosystem: botanical equilibrium in the park grass experiment. *Journal of Application Ecology*, 1980, **17**: 491~504.
- [37] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: Wiley, 1979.
- [38] Huston M A. *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- [39] Austin M P and Austin B O. Behavior of experimental plant communities along a nutrient gradient. *Journal of E-*

- ecology*, 1980, **68**: 891~918.
- [40] Al-Mufti M M, Sydes C L, Furness S B, *et al.* A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 1977, **65**: 759~791.
- [41] Huston M A. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 1980, **7**: 147~157.
- [42] Bakker J P. *Nature management by grazing and cutting (Geobotany 14)*. Dordrech: Kluwer.
- [43] Keddy P A and MacLellan P. Centrifugal organization in forests. *Oikos*, 1990, **59**: 75~84.
- [44] Lawton J H and Brown V K. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E D and Mooney H A ed. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 255~270.
- [45] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, **110**: 449~460.
- [46] Euler L. *Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis*. Comment. Academiae Sci. Petropolitanae, 1736, **8**: 128~140.
- [47] Menger K. Zur allgemeinen Kurventheorie. *Fund. Math.*, 1927, **10**: 96~115.
- [48] Risser P G, Karr J R and Forman R T T. *Landscape Ecology: Directions and Approaches*. Illinois: Illinois Natural History Survey Special Publication Number 2, 1984.
- [49] Haber W. Über Landschaftspflege. *Landschaft + Stadt*, 1984, **16**: 193~199.
- [50] Merriam G. Connectivity; a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: Brandt J and Agger P ed. *Methodologies in Landscape Ecological Research and Planning*. Proceeding of the First International Seminar of the International Association of Landscape Ecology. Denmark: Roskilde, 1984, 5~15.
- [51] Mladenoff D J, Niemi G J and White M A. Effects of changing landscape pattern and U. S. G. S. Land cover data variability on ecoregion discrimination across a forest-agriculture. *Landscape Ecology*, 1997, **12**: 379~396.
- [52] Haggett P and Chorley R J. *Network Analysis in Geography*. New York: St. Martin's Press, 1969.
- [53] Coxeter H S M. *Introduction to Geometry*. New York: St. Martin's Press, 1961.
- [54] Yue T X. Models for connectivity. *Ecological Modelling*, 2000.
- [55] Forman R T T. *Land Mosaics; The ecology of landscapes and regions*. New York: Cambridge University Press, 1995.
- [56] Yue T X, Haber W, Grossmann W D *et al.* Towards the satisfying models for biological diversity. *Ekologia*, 1998, **17**. (supplementl): 129~141.
- [57] Pimm S L. Biodiversity and the balance of nature. In: Schulze E D and Mooney H A ed. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 347~359.
- [58] Harper J L and Hawksworth D L. Preface, In: Hawksworth D L ed. *Biodiversity: Measurement and estimation*. London: Chapman & Hall, 1996. 5~12.