

96, 16(5)
449-460
第16卷第5期
1996年10月

生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 16, No. 5
Oct., 1996

生态学范式变迁综论

邬建国

(美国亚利桑那州立大学生命科学系)

摘要 拟总结生态学研究在若干方面的最新进展, 并涉及到平衡与非平衡、同质性与异质性、决定性与随机性, 以及单一尺度与等级关联等问题。在此基础上, 作者将对生态学中的范式变迁作一论述。模块动态观点和等级理论的结合, 使尺度与空间异质性明确地联系在一起, 从而正在形成一个新的生态学范式, 并导致了关于生态学系统时空动态的新观点。等级模块动态范式的主要内容包括模块等级系统概念、系统动态与模块变化观点、格局-过程-尺度观点、非平衡观点和兼容与复合稳定性原理。环境的随机性和生物反馈作用均可引起生态学系统不稳定性。减缓这些不稳定因素的一个极为重要的机制即空间和时间尺度上的兼容和复合稳定性过程。等级模块动态范式的最重要贡献之一就在于它为生态学提供了一个新理论构架, 使异质性、尺度和等级特征相结合, 并使平衡态, 多平衡态及非平衡态等观点相统一。

关键词: 范式, 生态学理论, 自然均衡, 平衡, 非平衡及多平衡态观点, 生态稳定性, 等级理论, 尺度, 格局与过程, 等级模块动态范式。

PARADIGM SHIFT IN ECOLOGY: AN OVERVIEW

Wu Jianguo

(Department of Life Sciences, Arizona State University West, 4701 West
Thunderbird Road, P. O. Box 37100, Phoenix, Arizona 85069 USA)

Abstract Paradigm refers to the world view and a system of concepts, theories and methods shared and used by a scientific community. Scientific advances are usually accompanied by shift in paradigms. A common assumption historically in ecology is evident in the term "balance of nature". The phrase usually implies that undisturbed nature is ordered and harmonious, and that ecological systems return to a previous equilibrium after disturbances. The more recent concepts of point equilibrium and static stability, which characterize the classical equilibrium paradigm in ecology, are traceable to the assumptions implicit in "balance of nature". However, the classical equilibrium view failed not only because equilibrium conditions are rare in nature, but also because of our past inability to incorporate heterogeneity and scale multiplicity in our quantitative expressions for stability. The theories and models built around these equilibrium and stability principles have misrepresented the foundations of resource management, nature conservation, and environmental protection.

This paper synthesizes recent developments that advance our understanding of equilibrium

• 收稿日期: 1995 11 27.

vs. non-equilibrium, homogeneity vs. heterogeneity, determinism vs. stochasticity, and single-scale phenomenon vs. hierarchical linkages in ecological systems. The integration of patch dynamics with hierarchy theory has led to new perspectives in spatial and temporal dynamics with explicit linkage between scale and heterogeneity. The major elements of the hierarchical patch dynamics paradigm include the idea of nested hierarchies of patch mosaics, ecosystem dynamics as a composite of patch changes in time and space, the pattern-process-scale perspective, the non-equilibrium perspective, and the concepts of incorporation and metastability. Both environmental stochasticities and biotic feedback interactions can cause instability and contribute to the dynamics observed at various scales. Stabilizing mechanisms that dampen these destabilizing forces often involve spatial and temporal incorporation. In contrast to the stability that derives from an assumed self-regulation in a closed system, the concepts of incorporation and metastability deal explicitly with multiple-scale processes and the consequences of heterogeneity. The most important contribution of hierarchical patch dynamics lies in the framework provided for incorporating heterogeneity and scale explicitly, and for integrating equilibrium, multiple equilibrium, and non-equilibrium perspectives.

Key words: Ecological theory, paradigm shift, equilibrium, stability and instability, metastability, hierarchy theory, scale, patch dynamics, pattern and process, modeling, hierarchical patch dynamics paradigm (HPDP).

范式(Paradigm)是现代科学和哲学的一个极为重要的概念^[1~5]。Thomas Kuhn 的一系列有关科学革命的结构和机制的论述起了重大作用^[4,5]。范式是一个科学群体所共识并运用的,由世界观、置信系统(Belief system)及一系列概念、方法和原理组成的体系;反过来说,一个科学群体是由享有共同范式的个体组成^[3,6]。科学家们自觉地或不自觉地依循范式来定义和研究问题,并寻求其答案。范式不但为科学家提供研究路线图,而且还对如何来制作这些图起着重要指导意义^[5]。伴随着对范式认识的深化,新的概念、理论和研究方法将不断出现。范式是科学理论产生的媒介,同时,在一定意义上讲,也是科学群体所共享的“最大理论”^[3,6]。因此,“范式”和“理论”的界线有时是相对的,从而导致两词在某些时候可替换使用。

在科学发展史中,随着人们对研究对象认识的不断深化及新问题的出现,旧范式将必然为新范式所取代。这一过程即所谓的范式变迁(Paradigm shift)。因此,范式变迁是科学进步的动力,也是其必然产物。当一个新范式萌生时,其内容、成分及理论体系尚未清晰可识;往往以“轮廓”的形式出现,其发展和充实则有赖于那些能够充分吸引科学群体的、对现有知识及未来发展的高度概括和综合^[6]。

范式有不同的存在与应用范畴,从而形成“范式等级系统”(Paradigm hierarchies,如现代科学整体范式-单学科范式-分支学科范式等)。就整个现代科学而言,范式包括唯物论(Materialism)、因果论(Causality)、简化论(Reductionism)及整体论(Holism)。涉及到整个生态学领域的范式有平衡范式(Equilibrium paradigm)、非平衡范式(Non-equilibrium paradigm)及多平衡态范式(Multiple equilibrium paradigm)等。而生态学中又有学科范式,如种群生态学范式和生态系统生态学范式。纵观生态学的历史,范式的作用是显然的,范式变迁是深刻的,认识生态学范式变迁的内涵和实质对这一学科在理论和应用方面的发展和完善具有极为重要的意义^[3,7]。本文拟对生态学中几个主要范式及其变迁作一简要叙述,并着重介绍正在形成之中的一个生态学新范式,即等级模块动态理论^[11]。

1 平衡范式

如前所述,范式存在并运用于学科等级系统的不同水平上。由于有些范式可能同时涉及到几个学科

层次,因此对范式等级的划分会有一定的主观性。本文仅讨论生态学中几个对其理论和应用有显著作用的范式,即平衡范式(或经典生态学范式)、非平衡范式、多平衡态范式,以及最突出的两个学科范式——种群生态范式和生态系统范式。并将对各范式的主要特点、彼此间的联系、及范式变迁作简要讨论(有关自然均衡观和平衡及非平衡理论的较详细讨论,请见文献 8~11)。

自然均衡观(Balance of nature)是西方文化传统的一部分,它在中国古代哲学中也有体现(如阴阳和五行学说)。自然均衡是生态学中历史最悠久,影响最广泛、最深远的传统观点和隐喻之词(Metaphor)。顾名思义,自然均衡在生态学中常被释为,自然界在不受人类干扰情况下总是处于稳定平衡状态;各种不稳定因素和作用相互抵消,从而使整个体系表现出自我调节、自我控制的特征^[8~11]。这一思想被广泛地应用于生态学的各个领域,形成了生态学的经典范式或平衡范式。例如,在群落生态学中,占统治地位几十年的密度相关(Density-dependent)理论是自然均衡观在种群水平的反映^[9,11]。传统的群落稳定性理论基于平衡模型,强调竞争、捕食和其它过程的致稳作用,反映了群落水平上的自然均衡思想。例如,Clements^[12]最有代表性地把自然均衡观应用到植物生态演替研究中,提出所谓单向的、由植物群落内部控制的、循序渐进而达到顶级的“群落有机体”演替理论。Marglef^[13]和 Odum(1969)将这一观点进一步发展并使其成为早期生态系统生态学的理论核心^[14]。在生物地理学中,岛屿生物地理学平衡理论使该领域在 60 至 70 年代间发生了“革命性”变化,其影响至今泛及生态学中多个方面^[15~17]。在全球尺度上,“大地女神假说”(Gaia hypothesis)认为,生物圈及其环境构成自我控制和调节的系统,能够阻抑各种不利于生命的变化^[18,19]。这种观点似乎已成为生态哲学(Ecophilosophy 或 Deep ecology)中的重要概念^[9,10]。

由上可见,平衡理论往往把生态系统看作是封闭的、具有内部控制机制的、可预测的以及确定型的(Deterministic)。因此,平衡范式强调生态系统的平衡和稳定性,无疑,这两个概念在现代生态学中仍处于核心地位。一般而言,平衡是指生态系统中各种过程相互抑制或抵消时所表现出来的均衡状态;稳定性在生态学中用法不一,并引起许多误解和争议^[10,20](见 Pimm)。综上,稳定性有 4 种相关但不相同的涵义和用法:(1) 抗变性或阻力(Resistance),即系统阻抑外界干扰的能力,常以某一变量在干扰后偏离平衡点的程度来度量;(2) 复原性或恢复力(Resilience),即系统在受干扰后恢复到先前平衡点的能力,常用所需时间来度量;(3) 持续性或持续力(Persistence),即在干扰作用下系统虽然变化在某一区域之间但仍能保持生存的能力,常以系统生存时间来度量;(4) 变异性(Variability)或恒定性(Conistancy),二者从不同角度来度量系统在一定时空尺度上所表现的不定性或变异程度。在经典生态学范式中,所谓的稳定性往往是指抗变性和复原性,二者均基于稳定平衡点存在的假设之上。而持续性和变异性(或恒定性)定义较广,且与平衡假设无关,因此其使用范围远远超出平衡范式之外。

近 20 年来的生态学研究表明,自然界并非处于均衡状态,经典的平衡范式往往难以解释实际的生态学现象^[21,22,9~11]。例如,Hall^[23]曾采用一批据称是支持平衡模型的实际数据,对几个最有影响的生态学平衡模型(包括 Logistic 和 Lotka-Volterra 的不同类型)进行了仔细的分析。他发现,所有的实际数据均与模型预测值大相径庭。与此相似,Gilbert^[24]在大量的野外资料中却难以找到确凿证据来全面支持岛屿生物地理平衡理论的预测结果^[15,25,34,26,17]。无疑,平衡范式的这些缺陷和无效性是促进非平衡范式以及其它范式的形成和发展的重要动力。

2 非平衡及多平衡态范式

非平衡范式强调生态学系统的瞬变动态(Transient dynamics)、开放性以及外部环境对系统的作用。对于许多生态学系统能够长期存在的解释,非平衡理论不将其归因于平衡点和系统内部自控和自调机制的存在^[30,11]。在种群生态学中,密度无关学说(Density-independent theory)是非平衡范式的典型体现。它认为控制种群动态的主导因素是与其密度无关的环境变化。极端的种群密度无关观点显然是不成立的,因为倘若种群动态完全由环境变化而决定,那就很难想像自然界会有这么多生物种群长期存活。因此,近年来又出现了更为推崇的所谓种群“密度模糊控制”(Density-vague regulation)理论,即种群动态在大部分时候受密度无关过程控制,而在其很小或很大时,密度相关机制将起作用^[27]。群落生态学中的非平衡观点既强调物理环境的随机作用,同时也强调长期性环境变化,以及群落的历史因素。尤其值得一提的是,

对环境干扰和群落结构的新认识导致了群落水平缀块动态观点(Patch dynamics perspective),并使得群落生态学中一系列基本概念和理论(如平衡,稳定性,演替)发生了根本性变化^[26,29]。在生态系统研究中,以平衡稳定和自调、自控为核心的 Marglef-Odum 生态系统理论的主导地位已为强调随机事件、空间异质性、格局和过程相互作用以及开放系统特征的非平衡观点所取代^[30~34]。新兴的景观生态学(尤指其北美学派)的基本概念构架显然超越了传统的平衡范式,它强调空间异质性、人为和自然干扰过程以及不同时空尺度上空间格局与生态过程的相互作用^[35]。而欧洲景观生态学学派突出生物控制论的观点,在一定程度上延伸了传统平衡范式中的某些概念和理论^[25,10]。

在用非平衡观点描述或解释生态学系统的稳定性时,前面谈及的持续性和变异性概念往往被采用^[37,38]。此外,非平衡态热力学的一些概念,如耗散结构(Dissipative structure)和内部调控准稳定性(Homeorhesis),也出现在生态学理论研究中^[39~41]。自 70 年代以来,非线性数学和非平衡态热力学在生态学中的应用促进了多平衡态生态学观点的发展。例如,Levin^[42~45]将扩散-反应方程(Diffusion-reaction equations)加以推广,使其能包含空间异质性,从而为解释具有空间结构的生态学系统的多平衡态现象提供了一个数学理论。这一理论认为,空间缀块化(Spatial patchiness)有助于系统内部发展不尽相同的局部稳定性,而整个系统则成为一个由许多具平衡特征的子系统组成^[44]。显然这一思想在时间维度上亦可推广。非线性系统可表现出重要的临界行为(Shreshold behavior)或歧变(Bifurcation),即当一些参数经过吸引域(Domains of attraction)边界时,系统状态会表现出非连续性的陡然变化。研究生态学系统在吸引域边界的行为,在理论上和实践上都有重要意义^[46]。混沌理论(Chaos theory)和灾变理论(Catastrophe theory)的主要研究内容之一即解释临界现象,它们在生态学中的应用已为了解不同生态学动态提供了新见解。这些理论使生态学家对非线性系统行为的复杂性和莫测性有了新的、更深刻的理解。例如,非线性反馈作用可使生态学系统对某些微小扰动特别敏感,进而发生涨落或歧变。这一观点在定性意义上与耗散结构理论相似^[42]。此外,混沌理论还表明,系统的确定性(或非随机性)并不一定增加其稳定性,相反,它却成为混沌行为的产生条件之一。这一辩证观点显然与传统的平衡范式相抵触。

多平衡态理论,作为传统平衡理论的一个扩展或取代,为许多生态学现象(尤其是多物种共存和多样性问题)提供了满意的解释。例如,Holling^[46]利用来自水生和陆生生态系统的许多实例试图说明多平衡状态或多个吸引域的存在。他指出,随机性气候变化和干扰(如火、虫害的突发)可使生态学系统从一个平衡点转移到另一个平衡点。许多近期理论和实验研究结果似乎支持这种多平衡态观点^[45,47~50]。

3 种群生态范式与生态系统范式

长期以来,生态学内部最有代表性、对照也最鲜明的分支学科范式是种群生态与生态系统范式^[3,39,51,2]。种群生态学将研究对象集中于生物个体和种群,主要研究生物有机体在空间和时间上的分布、格局及其变化的原因和机制。通常种群范式强调个体行为、繁殖特征,以及竞争和其它生物间相互作用。非生物因素通常看作是影响生物个体和种群动态的外界环境。因此,虽然个体和种群存在于生态系统之中,但能量流动和物质循环的特点对种群动态的影响长期以来却被忽略。而生态系统范式则正是强调能量和物质运动的规律及其控制过程,因此,将生物有机体及其物理环境作为一个整体来研究。但是,种类繁多的有机体通常被作为类似于“黑箱”的功能团(Functional groups,如生产者、消费者、分解者)来处理。与种群生态学显然不同,生态系统生态学的研究重点在于系统的输入、输出、能量转化、物质库的大小(Pool)以及物质和能量转移速率等。前面谈及的平衡、非平衡和多平衡态范式在这两个分支学科范式中都有明显的影响。而种群生态学和生态系统生态学为生态学范式的发展和变迁起了重大的作用。

种群生态学和生态系统生态学这两种范式的存在,不仅反映了从不同角度来研究生态学现象的必要性,同时也反映了在研究方法上力求简单易行的原则。生态学的发展历史表明,这两种范式指导下的途径都可以是很有效的^[39,3]。然而,能量流动和物质循环对种群动态和生物群落的结构会有重要影响^[52,53],而种群动态和群落的种类组成变化亦会显著地影响生态系统的能量和物质运动及其稳定性^[54~56]。因此,这两种范式的结合对于促进各个领域的发展,深化生态学理论有着重要意义,同时也代表着现代生态学研究中的前沿和热点之一^[51,3]。

4 等级缀块动态范式

从以上几个部分的讨论可见,生态学中长期以来有关平衡与非平衡和稳定与不稳定性的争议可归因于以下几个方面:(1)定义多异,用法混淆;(2)对于空间异质性在生态学过程中作用的认识和表达不同;(3)缺乏对时空尺度效应的考虑;(4)研究方法的理论基础不同,如简化论(Reductionism)与整体论(Holism)的区别,或然论(Probabilism)与确定论(Determinism)的区别,以及个体论(Individualism)与超有机体论(Superorganismic doctrine)的区别等。关于这些方面较为详细的讨论请参阅文献 57,58,10,11,近年来的大量研究表明,明确认识并表达广泛存在的时空缀块性,以及格局和过程的尺度特征已成为生态学理论发展的必然^[59,26]。平衡范式、非平衡范式及多平衡范式均不足以提供一个能将异质性、尺度和多层次关联作用整合为一体的概念构架。Wu 和 Loucks^[11]在总结前人工作的基础上,将缀块动态观点(Patch dynamics)和等级理论(Hierarchy theory)相结合,提出了等级缀块动态范式(Hierarchical patch dynamics paradigm)的概念,并对其内涵和意义作了系统的分析下面是这一新范式的一个概述:

早在 1947 年,英国生态学家 A. S. Watt 就认识到生态系统是许多具有不同特征的缀块组成的镶嵌体,系统的结构与功能反映了这些缀块的综合特征。这一观点的重大意义在于它抓住了许多不同类型生态系统的共同特征——缀块性,因而使理论上和研究方法上的推广和归纳成为可能^[26,28,60~62]。缀块动态观点是对传统的、基于组织层次(如,个体-种群-群落-生态系统)的途径的一个重要补充。这是因为,传统的组织水平并不形成一个包含型等级系统(Nested hierarchy),因而不利于研究时间和空间尺度对生态学格局和过程的影响。例如,当考虑时空维度时,种群比群落或生态系统可以大得多。这一问题在缀块动态途径中则不会出现。值得注意的是,缀块动态概念可与各组织水平的研究相结合,产生新见解、新观点,例如,复合种群理论(Metapopulation theory)和景观生态学即分别从种群和景观两个方面体现了缀块动态的观点^[26,62~64]。

自从 80 年代以来,等级系统理论在生态学的多个领域广为应用,为理解生态学系统结构、功能和动态的复杂性提供了一个新的理论构架,并促进了新方法、新观点的产生和发展^[45,39,42,3,65]。生态学系统可以看作是具有若干组织层次(或水平)的等级系统。等级系统有两种类型:包含型(Nested)和非包含型(Non-nested)。在包含型等级系统中,每一等级层次的所有单元被上一层完全地、专一地包含。例如,植被、土壤、地理等分类系统均构成包含型等级系统。而非包含型等级系统,各层次单元并非一定为上一层绝对包含。例如,美国生物科学协会(AIBS)由许多学会组成(如生态学会、植物学会、分类学会、真菌学会等),各学会又由众多个人组成,从而形成一个等级系统。然因许多人并不只属于一个学会,因此该等级系统便不具绝对包含性,应属非包含型。由此不难想象,食物网往往形成非包含型等级系统。总之,高等级层次生态学过程往往是大尺度,低频率,慢速度,而低等级层次的过程则常表现为小尺度,高频率,快速度^[39,42]。处于高层次的格局与过程对低层次过程有制约作用,而低层次的动态又为高层次的格局提供机制方面的解释。等级理论的要点之一是所谓的“可分解性”(Decomposability),即等级系统即使很复杂,但通过对其繁多组分的重新组合,系统可以分解为若干数目的相互作用的单元,从而使分析和理解大大简化^[39,42]。根据等级理论,自然界的生态学实体在空间和时间尺度上的分布(如植被格局、生物有机体分布、动物体重分布、干扰频度)应该表现出离散性(Discreteness)或断点(Breaking points)的特征。近年来不少研究在一定程度上已证实了这一点^[67,50,68]。值得注意的是,虽然人们并非必须懂得等级理论方能认识到尺度的重要性,等级结构确实为解释尺度效应及发展新途径提供了一个有效的理论基础。O' Neill^[66]指出,迄今为止,等级理论对生态学的最大贡献之一就是大大地增强了生态学家的“尺度感”,并且为许多领域研究多尺度或不同尺度问题提供了新观点。此外,等级理论超脱了简化论和整体论的片面性和狭隘性,是二者的有效结合和升华^[26,3]。

基于对缀块动态观点和等级理论的高度综合,以及对生态学中多学科纵横发展的概观,Wu 和 Loucks^[11]认为等级缀块动态是生态学中正在形成和发展中的一个新范式。它的要点包括以下 5 个方面,

4.1 生态学系统是由缀块镶嵌体组成的包容型等级系统。例如,一片森林是一个由许许多多大小不同、年龄不同的林窗(Tree gaps)组成的系统。像风倒、火以及洪水这些干扰因素可以造成空间尺度逐渐增大的

缀块,其结果是,由不同过程产生的不同大小的缀块形成一个具有等级层次的镶嵌体。这一概念同样适应于草原系统、荒漠系统、以及水生系统。当然,在不同类型的生态系统中,缀块的真实意义及其形成过程往往是不同的^[26,69,76]。例如,草原中的缀块可能是由掘穴动物产生的大小和演替年龄不同的土丘^[69],或由生物和非生物过程(如竞争、放牧和火)产生的尺度更大的斑片^[20]。这一概念的合理性可以从以下的两个方面的事实中得出:首先,缀块镶嵌体概念已经成功地运用到许多生态学系统中,包括森林、草原、湿地及水生环境^[28,26,62];其次,近年来不少研究表明,许多生态学系统存在有等级结构^[71,67,60],而且缀块镶嵌体概念在不同组织水平上应用的合理性不断得到肯定。^[28,26,72]

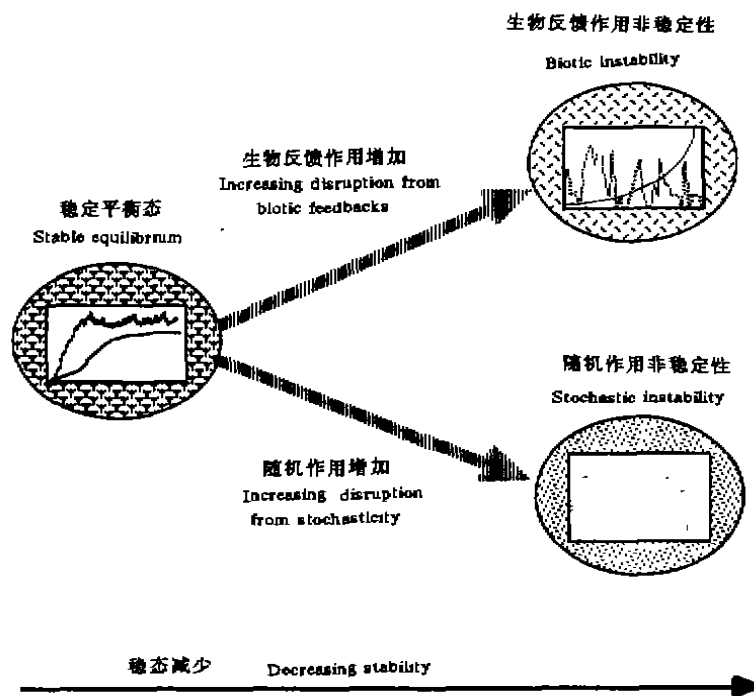
4.2 系统动态是,也只能是缀块动态的总体反映。在具有等级结构的生态学系统中,系统的动态是小尺度缀块和大尺度镶嵌体变化的总体表现,但不是简单的“部分之和”。例如,森林动态可看作是林窗动态以及涉及不同尺度上与土壤和地理格局有关的生物及非生物过程变化的总体反映。同样,景观动态是由其组成部分(生态系统或景观缀块)的变化和它们相互之间及与基底和廊道之间的作用来决定的。根据等级理论,系统动态取决于多层次的过程,而等级层次间的相互作用则随着距离而减少。因此,在生态学研究中同时考虑除核心尺度(Focal scale)以外的邻近尺度是很有必要的^[42,73]。这往往要涉及到现代生态学中一个相当重要的概念——尺度推绎(Scaling)。所谓尺度推绎,是指利用某一尺度上所获得的信息和知识来推测其它尺度上的现象,或者通过在不同尺度上的研究而探讨格局或过程的特点。尺度推绎包括尺度上推(Scaling up)和尺度下推(Scaling down),它将不可避免地采用数学模型作为重要工具^[59,62,11]。

4.3 格局-过程-尺度观点。空间格局与生态学过程的关系是生态学中的核心问题之一^[59]。过程产生格局,格局作用于过程。若要正确理解格局与过程的关系,就必须认识到其依赖于尺度的特点。无论是时空上还是结构与功能上的格局,都与观察尺度密切相关。因此,寻求格局时应注意对过程的理解,研究过程时不应忽略格局的影响,而在研究格局和过程或二者的关系时,则应考虑尺度效应^[70,62,74]。

许多生态学格局随空间尺度显著变化^[75,67,64,76],并表现出以断点为标志的“尺度域”(Domains of scale),统计变量(如方差、分维)在一系列尺度上表现出阶梯状变化,从而间接说明了生态学系统的等级结构的存在^[67,66]。格局的空间尺度断点或尺度域对生态学过程有重要指示意义。它们往往反映了不同的生态学过程在不同尺度上起主导作用,从而有助于使格局和过程的研究结合到一起,并增加人们对其相互作用的理解。此外,在同一尺度域中,由于过程的相似性,尺度推绎容易,模型简单适宜,预测准确性高;而当跨越多个尺度域时,由于不同过程在不同尺度上起作用,而又有相互间的作用,尺度推绎则必然复杂化。在尺度域间的过渡带多会出现混沌、灾变、或是其它难以预测的非线性变化。

4.4 非平衡观点。与传统平衡范式不同,等级缀块动态范式把非平衡和随机过程作为生态学系统稳定性的组成部分。一般来讲,生态学系统中有两类非稳定机制:生物和非生物因素的随机性,以及强生物反馈作用(见图1)^[77,10]。一般而言,由于小尺度现象易受随机因素干扰,或由于环境的同质性而受非线性生物反馈作用影响强烈,因此常表现出非平衡特征。另一方面,若考虑特定时空尺度时,地质、气候和进化因素则不能忽略,这是生态学系统也往往表现出非平衡态特征。生态学系统如何与非平衡因素相抗衡而表现出一定的稳定特征,这就涉及到了新范式的第5个方面(详细机制可参见文献10,11)。

4.5 兼容(Incorporation)机制和复合稳定性(Metastability)概念。兼容和复合稳定性二者相互联系但又有区别,其来源均与等级理论和非平衡态热力学有关。所谓兼容,是指低层次非平衡过程被整合到高层次稳定过程的现象;而系统的这种在高层次上表现出的“准”平衡态特性称为复合稳定性(这里译“Meta”为“复合”意在表达这种稳定性是来自缀块复合镶嵌体,而不是均质系统)。复合稳定性反映了一种“有序来自无序”的情形。例如,森林中树木倒亡,产生林窗,物种侵入、定居,然后通过竞争和稀疏作用,最终往往只能有一株大树挺立茂生。而当这棵树由于受某种干扰而倒下时,上面所描述的局部演替过程便会重新出现。显然,在林窗尺度上森林是处于非平衡态的(假定时间尺度是几年到几十年)。然而,在考虑整个森林的总体动态时,这种瞬变态特征经“空间过滤”(Spatial filtering)作用而“平滑”(Smoothing),从而使得整个森林的动态表现得比较稳定,即所谓的“变化镶嵌体稳定态”(Shifting mosaic steady state)^[30,14]。一般来说,火干扰会使森林生态系统向非平衡态变化,但从区域或景观尺度上讲,新的复合稳定态又可能出

图 1 生态稳定性及非稳定因素的类型^[77,11]Fig. 1 A schematic representation of different types of instability in ecological systems^[77,11]

现。

Levin 和 Paine^[78,79]对潮汐带群落的理论研究和野外实验结果都支持兼容原理和复合稳定性概念。他们发现缀块水平上的随机过程在景观水平得到兼容,从而表现出稳态。Loucks^[80]所提出的“波形动态”(Wave-form dynamics)假说,实际上是兼容现象在时间尺度上的一个范例。兼容和复合稳定性可以定量化,但是这方面的研究工作尚少。反映变异性的空间统计方法^[81-87]以及空间模型^[82,82]显然是最适宜、最有效的方法。Wu 和 Loucks^[11]对缀块动态的数学理论和不同模型途径作了较系统的综述。

5 讨论和结论

现代生态学经历了一个由平衡理论、非平衡理论和多平衡态理论为代表的范式变迁。而近年来的发展表明,一个新的范式(等级缀块动态范式)正在形成。这一新范式的产生和发展是建立在已存在的不同生态学范式和理论基础之上的,而其中最重要的和最直接的思想来源是等级理论和缀块动态观点(见图 2)。

传统的生态学平衡范式的重大缺陷在于它未能考虑空间异质性和格局与过程的尺度多重性。然而,当平衡假设松弛后(例如采用持续性概念),并同时考虑等级结构时,平衡理论和模型在描述某些尺度范围内的生态学现象时仍有用处。非平衡和多平衡态范式能够解释一些平衡理论所不能解释的生态学现象,但其概念构架的局限性有碍于发展生态学统一性理论。等级理论综合了简化论和整体论的独到之处,并吸取了现代系统论、信息论和控制论的许多特点。缀块动态观点与等级理论的高度综合为发展生态学理论和方法提供了一个具有普遍性和启发性的概念构架。景观生态学作为一新的学科分支,其发展趋势在一定程度上反映了正在形成中的等级缀块动态范式的积极作用。传统的景观概念只限于较大尺度,即几公里到几十公里范围^[89](如 Forman 和 Godron 1986),不利于其理论和方法的发展^[83,84,72]。比如,对于不同生物来说,景观的绝对尺度会很不相同^[85,26]。因此,人为地规定景观应该有多大,在一定程度上反映了生

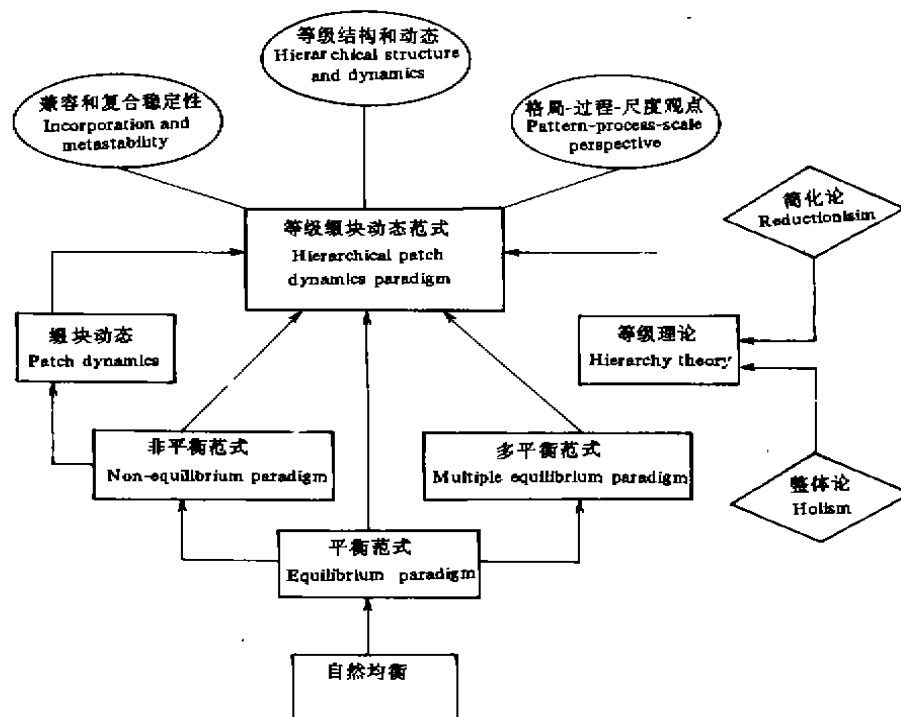


图2 生态学范式和理论的发展及其相互关系图

Fig. 2 Conceptual development of ecological paradigms and theories and their relationship

态学中长期存在的“以人的意志为准”的尺度观。近年来,一个具有等级结构的景观概念已日渐形成,使景观生态学所研究的对象、内容及其方法发生了重要变化^[83,72,62,35]。这种具有等级斑块动态思想的景观生态学概念强调相对尺度,它考虑格局与过程的异质性、多层次性和尺度特征,能够充分利用种群生态、群落生态和生态系统研究的大量资料,并对野外实验研究有指导意义^[60,72]。实践表明,复合种群理论(Metapopulation theory)已成为景观生态学最重要的基本理论之一。

因此,等级斑块动态范式促使人们从新的角度认识传统学科间的关系,并为多学科综合提供了一个新的理论构架。具体而言,生态学实体在自然界中形成等级系统,而个体、种群、群落和生态系统生态学往往只是研究其中某一等级层次上的结构、功能和动态^[73-3]。在图3中可以清楚地看到这一情形。然而,等级斑块动态范式表明,同时考虑毗邻层次将对各有关学科以及整个生态学的发展有促进作用。虽然每个学科有其独特的核心等级层次(或尺度),机制性原理往往在其以下的层次揭示,而环境制约条件则往往在考虑其以上层次时才能了然。一般来说,随着层次的升高,研究的空间范围(Extent)和基粒大小(Grain size)增加,而分辨率(Resolution)则下降。因此各有关学科应该一起构成一个相互联系的等级生态学科金字塔(图3)。显然,尺度推绎对于每一学科来讲都是重要的,也是必需的。景观生态学的近期发展正是体现了这些方面,从而使其不但代表着一门新兴学科,同时也代表了一种新观点、新概念构架。因此,其思想和方法在种群、群落和生态系统生态学以及地理学、土壤学和其它有关领域受到广泛的应用。

等级斑块动态范式对应用生态学也有重要的指导意义。与传统的平衡范式不同,新范式强调而不是忽视干扰、异质性和尺度多重性在管理和自然保护中的作用^[22,9,14,26]。例如,斑块动态范式表明,小尺度过程往往是高频率、快节奏,因此小的种群和其它生态学系统容易被生物反馈作用或随机因素毁灭。通过强调格局与过程的相互作用,新范式提倡在资源管理和自然保护中要同时重视生物及其所在环境的结构、功能和系统的完整性。仅仅保护物种的途径是不可取的,也是行不通的。此外,新范式强调动态观点,与自然均衡观截然不同。生态学系统以及整个自然界总是处于不断变化之中,传统的平衡稳定性难以

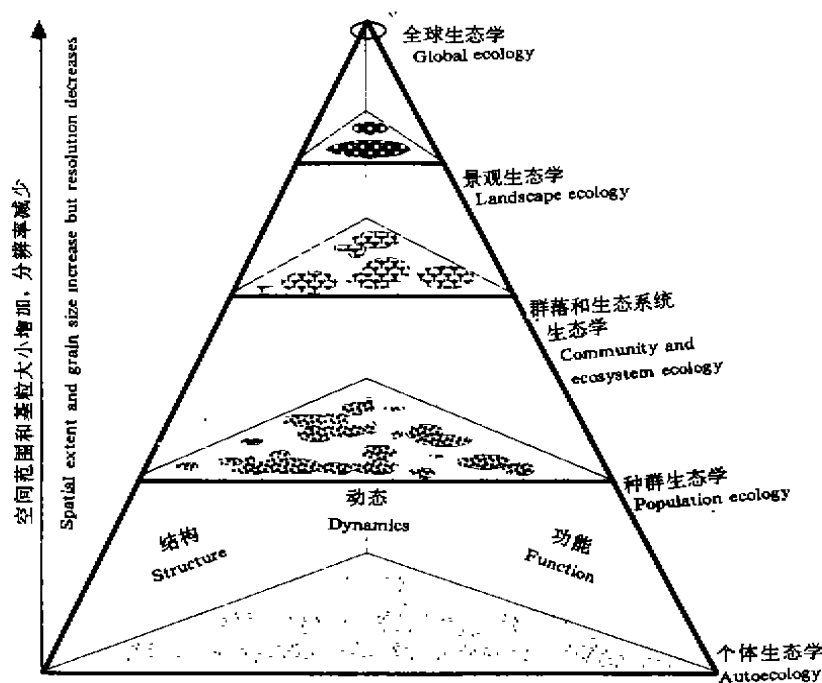


图3 生态学学科等级金字塔

Fig. 3 Hierarchical pyramid of ecology, which shows the foci of, and the relationship among, different disciplines in ecology

存在,也无法维持。那么,人们应该探讨和追求的,也许只能是人类与其唯一的,然而已是破碎化、多污染的自然界一起所构成的某种复合稳定性,或变化缀块镶嵌体稳态。等级缀块动态范式将为更全面而准确地理解和预测生态系统结构、功能和动态,并实现上述人与自然的协调目标,在理论和方法上均会起到积极的推动作用。

参 考 文 献

- 1 Cohen I B. *Revolution in Science*. harvard Univ. Press. Cambridge. 1985
- 2 Cohen H F. *The Scientific Revolution, A Historiographical Inquiry*. Univ. of Chicago Press, Chicago. 1994
- 3 Pickett S T, Kolasa A J and Jones C G. *Ecological Understanding, The Nature of Theory and The Theory of Nature*. Academic Press, San Diego. 1994
- 4 Kuhn T. *The Structure of Scientific Revolutions* 1st ed. Univ. of Chicago Press, Chicago. 1962
- 5 Kuhn, T. *The Structure of Scientific Revolutions*. 2nd ed. Univ. of Chicago Press, Chicago. 1970
- 6 Capra F. Paradigms and paradigm shifts. *ReVision*, 1986, 9(1): 11~12
- 7 郭建国. 略谈理论和模型在生态学中的作用, *生态学杂志*, 1994, 13(3): 76~79
- 8 Egerton F N. Changing concepts of the balance of nature. *Q. Rev. Biol.* 1973, 48: 322~350
- 9 Wu, Jianguo. Balance of Nature and environmental protection: a paradigm shift. In: *Proc. 4th Intern. Conf. Asia Experts*, Portland State Univ., Portland. 1992, 22

- 10 邬建国, Loucks O L. 自然均衡观与现代生态学理论——生态学思想中的一场根本性变革. 当代生态学博论(中华海外生态学者协会), 北京: 中国科学技术出版社. 1992, 16~29
- 11 Wu, Jianguo and Loucks O L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Q. Rev. Biol.* 1995, 70:439~446
- 12 Clements E F. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution, Washington. 1916
- 13 Margalef R. *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. of Chicago Press, Chicago. 1968
- 14 邬建国. 自然保护与自然保护生物学: 概念和模型. 当代生态学博论(中华海外生态学者协会). 北京: 中国科学技术出版社. 1992, 174~186
- 15 邬建国. 岛屿生物地理学理论: 模型与应用. 生态学杂志, 1989, 8(6), 34~39
- 16 Wu, Jianguo and Vankat J L. A system dynamics model of island biogeography. *Bull. Math. Biol.* 1991, 53: 911~940
- 17 Wu Jianguo and Vankat J L. island Biogeography: Theory and Applications. In: Nierenberg W A ed., *Encyclopedia of Environmental Biology*, II. Academic Press. New York. 1995, 371~379
- 18 Lovelock J E. *Gaia, A New Look at Life on Earth* (2nd ed.). Oxford Univ. Press, Oxford. 1987
- 19 韩兴国. 大地女神假说. 当代生态学博论(中华海外生态学者协会). 北京: 中国科学技术出版社. 1992, 3~15
- 20 黄建辉. 生态系统内的物种多样性对稳定性的影响. 生物多样性研究的原理与方法(中国科学院生物多样性委员会). 北京: 中国科学技术出版社. 1994, 178~191
- 21 Botkin D B. *Discordant Harmonies: A New Ecology for the 21st Century*. Oxford Univ. Press, Oxford. 1990
- 22 Pickett S T A, Parker V T, Fiedler P L. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. In: P L Fielder and S. K. Jain(eds). *Conservation Biology*. Chapman and Hall, New York. 1992, 65~88
- 23 Hall C A S. An assessment of several of the historically most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in their support. *Ecol. Modell.* 1988, 43, 5~31
- 24 Gilbert F S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.* 1980, 7, 209~235
- 25 邬建国. 自然保护理论和麦克阿瑟-威尔逊模型. 生态学报, 1990, 10(2): 187~191
- 26 邬建国. 数学模型与自然保护. 应用生态学报, 1992, 3(3), 286~288
- 27 Strong D R. Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. In: Price P W, Slobodchukoff C N and Gaud W S eds., *A New Ecology: Approaches to Interactive Systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge. 1984, 313~327
- 28 Pickett S T A, White P S. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego. 1985
- 29 Pickett S T A and McDonnell M J. Changing perspectives in community dynamics: a reply to Waters. *TREE*, 1990, 5: 123~124
- 30 Bormann F H and Likens G E. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *Am. Sci.* 1979, 67: 660~669
- 31 Engelberg J and Boyarsky L L. The noncybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.* 1979, 114: 317~324
- 32 Risser P G. Landscape pattern and its effects on energy and nutrient distribution. In: Zonneveld I S and Forman R T T, (eds). *Changing Landscapes: An Ecological perspective*. Springer-Verlag, New York. 1990, 45~56
- 33 Woodmansee R G. Biogeochemical cycles and ecological hierarchies. In: Zonneveld I S and Forman R T T, eds. *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*, Springer-Verlag, New York. 1990, 56~71
- 34 Remmert H. (ed). *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin. 1991
- 35 Hansson L, Fahrig L and merriam G, (eds). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London. 1995
- 36 Naveh Z and Lieberman A S. *Landscape Ecology: Theory and Application*. Springer-Verlag, New York. 1984
- 37 Botkin D B and Sobel M J. Stability in time-varying ecosystems. *Am. Nat.* 1975, 109: 625~646
- 38 Pimm S L. *The Balance of Nature?* The Univ. of Chicago Press, Chicago. 1991
- 39 O'Neill R V, DeAngelis D L, Waide J B, et al. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton Univ. Press, Prince

- ton. 1986
- 40 Naveh Z. Biocybernetic and thermodynamic perspectives of landscape functions and land use patterns. *Lands. Ecol.* 1987, 1: 75~83
- 41 周 鸿. 生态系统与耗散结构. 生态学杂志, 1989, 8(4): 51~54
- 42 邬建国. 耗散结构、等级系统理论与生态系统. 应用生态学报, 1991, 2(2): 181~186
- 43 Levin S A. Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 1974, 108: 207~228
- 44 Levin S A. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1976, 7: 287~310
- 45 Levin S A. Multiple equilibria in ecological models. In: *Proc. Int. Symp. Mathematical Modelling of Man-Environment Interaction*. Tellavi, Georgia(USSR), Sep. 1978. 164~230
- 46 Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1973, 4: 1~23
- 47 Sutherland J P. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 1974, 108: 859~873
- 48 May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 1977, 269: 471~477
- 49 Sharma P and Dettmann E H. Multiple equilibria in modeling open-lake algal dynamics. *Math. Comput. Modell.* 1989, 12: 227~240
- 50 Holling C S. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Monogr.* 1992, 62: 447~502
- 51 Jones C G and Lawton J M, (eds). *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, New York. 1994
- 52 Cale W G. Characterizing populations as entities in ecosystem models, Problems and limitations of mass-balance modeling. *Ecol. Model* 1988, 42: 89~102
- 53 de Ruiter P C., Neutel A M and Moorre J C. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*. 1995, 269: 1257~1260
- 54 Marks P L. The role of pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr* 1974, 44: 73~88
- 55 Paine R T. Intertidal community structure; experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologica*, 1974, 15: 93~120
- 56 Vitousek P M. Biological invasions and ecosystem properties; can species make a difference? In: Mooney H A and Drake J A. (eds). *Comparative Analysis of Ecosystems: patterns, Mechanism, and Theories* Springer-Verlag, New York. 1989, 287~298
- 57 McIntosh, R P. *The Background of Ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1985
- 58 Pickett S T A, Collins S L and Armesto J J. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*. 1987, 69: 109~114
- 59 Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73: 1943~1967
- 60 Wiens J A, Stenseth N C, Horne Van B, et al. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*. 1993, 66: 369~380
- 61 Wu, Jianguo. Modeling the landscape as a dynamics mosaic of patches, some computational aspects. *Cornell Theory Center Technical Report Series*, CTC93TR140, Cornell Univ., Ithaca, New York. 1993
- 62 Wu, Jianguo and Lvin S A. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecol. Monogr.* 1994, 64(4): 447~464
- 63 Levin S A, Steele J H and Powell T M. (eds). *Patch Dynamics*. Springer-Verlag, new York. 1993
- 64 Wu, Jianguo, Vankat J L and Barlas Y. Effects of patch connectivity and arrangement on animal metapopulation dynamics; a simulation study. *Ecol. Modell.* 1993, 65: 221~254
- 65 Allen T F H and Starr T B. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. The Univ. of Chicago Press, Chicago. 1982
- 66 O'Neill R V. Recent developments in ecological theory; hierarchy and scale. *Ann. Conf. Surv. Mapp. Am. Soc. Photogr. Rem. Sens.*, Charlotte, Feb. 27-March 2. 1995. (preprint)
- 67 O'Neill R V, Gardner R H, Milne B T, et al. Heterogeneity and spatial hierarchies. in: Kolasa J and pickett S T A (eds). *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York. 1991, 85~96

- 68 Wu, Jianguo, Jelinski D E and Qi Y. Spatial pattern analysis of a boreal forest landscape: scale effects and interpretation. In: *Proc. VI Intern. Conf. Ecology*. Univ. of Manchester, Manchester, Aug. 21~26, 1994, 165
- 69 Forman R T and Godron M. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York, 1986
- 70 Loucks O L, Plumb-Mentjes M L and Rogers D. Gap processes and large-scale disturbances in sand prairies. In: Pickett S T A and White P S, (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and patch Dynamics* Academic Press, Orlando, Florida, 1985, 71~83
- 71 Kolasa J. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. *Ecology*, 1989, **70**: 36~47
- 72 Wu Jianguo. Modeling dynamics of patchy landscapes, linking metapopulation theory, landscape ecology and conservation biology. In: *Yearbook of Systems Ecology*. Chinese Academy of Sciences, Beijing, 1994, 20
- 73 Allen T F H and Hoekstra T W. *Toward a Unified Ecology*. Columbia Univ. Press, New York, 1992
- 74 Jelinski D E and Wu J. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landsc. Ecol.* 1996
- 75 Turner M G, O'Neil R V, Gardner R H. *et al.* Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landsc. Ecol.* 1989, **3**: 153~162
- 76 Qi Y and Wu J. Effects of changing spatial resolution on the results of landscape pattern analysis using spatial autocorrelation indices. *Landsc. Ecol.* 1995, **11**: 39~50
- 77 DeAngelis D L and Waterhouse J C. Equilibrium and non-equilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 1987, **57**: 1~21
- 78 Levin S A and Paine R T. Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 1974, **71**: 2744~2747
- 79 Paine R T and Levin S A. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 1981, **51**: 145~178
- 80 Loucks O L. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am. Zool.* 1970, **10**: 17~25
- 81 Levin S A and Buttel L. *Measures of patchiness in ecological systems*. Ecosystems Research Center Report No. ERC-130, Cornell Univ., Ithaca, New York, 1986
- 82 Turner M G, Romme W H, Gardner R H. *et al.* A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landsc. Ecol.* 1993, **8**: 213~227
- 83 Wiens J A and Milne B T. Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landsc. Ecol.* 1989, **3**: 87~96
- 84 Wiens J A. What is landscape ecology, really? *Landsc. Ecol.* 1992, **7**: 149~150