

DOI: 10.5846/stxb201301110082

陈海滨, 唐海萍. 盖娅假说: 在争议中发展. 生态学报, 2014, 34(19): 5380-5388.

Chen H B, Tang H P. Gaia hypothesis: developing in disputes. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(19): 5380-5388.

盖娅假说: 在争议中发展

陈海滨^{1,2,3}, 唐海萍^{1,3,*}

(1. 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875; 2. 西北农林科技大学经济管理学院, 杨凌 712100;

3. 北京师范大学资源学院, 北京 100875)

摘要: 自从 1972 年 Lovelock 提出盖娅假说已经过去了 40 年, 但围绕它的争议却从未停止过。盖娅假说在反对者的批评中与支持者的证明中不断发展。当前, 最极端形式的盖娅假说基本上已被摒弃, 尤其是那种明显带有目的论的说法。弱盖娅提出的“有机体可以影响他们的环境, 有机体与环境的反馈耦合可以塑造两者的进化”这两个观点也已经是普遍接受的事实。除此之外, 盖娅假说提出的其他 3 个命题却饱受争议。(1) 内在平衡的盖娅: 生物调节反馈有助于环境的内在平衡。反对者认为, 生物反馈稳定全球环境的说法, 与冰芯记录和大量的气候反馈研究结果相矛盾的。支持者认为, 地球生物-环境系统的内在平衡可以产生于正负反馈的混合。盖娅假说关心的是地球几十亿年的历史, 盖娅假说在较短时间尺度内可证伪, 并不意味着其在较长时间尺度内也可证伪。(2) 最优的盖娅: 生物调节环境, 使环境更加适合生物的生存。关于有机体的繁荣主要是由于他们对环境的改变, 还是由于他们对环境的适应, 目前尚未有结论。但盖娅的支持者认为, 当生物-环境系统受到干扰或崩溃时, 主导过程将显现。拥有较强环境反馈的系统, 将易于快速过渡到新的状态, 而由适应主导的过程将改变得较为平缓。反对者同意生物通过生物调节作用影响环境条件以使自身受益, 但是生物首先要适应环境条件通过自然选择才能得以繁荣发展的。地球形成这样的环境条件, 很可能纯粹是一种运气。(3) 自然选择的盖娅: 生物调节反馈产生于达尔文式的自然选择。反对者认为, “自然选择支持促进生命效应”的说法并非普遍有效, 只有当遗传特征赋予携带者繁殖优势时, 自然选择才会支持它。自然选择是机制, 而非原则。支持者认为自然选择并不是盖娅系统环境调节的必要条件; 基于副产品的自然选择, 可以解决许多进化论学者提出的物种合作中的欺骗问题; 自然选择并不总是支持促进生命的效应, 但在当遗传特征使携带者相对非携带者受益时, 自然选择可以使特征携带者产生进化优势。虽然争议依然存在并将持续下去, 但作为假说生产者, 盖娅假说已经证明了它的价值。但是在人类活动对生物圈影响不断增强的背景下, 盖娅假说必须与人类活动相结合, 否则必然走向衰落, 并被其他理论或假说所替代。在此基础上, 未来盖娅假说的研究者们需要继续努力探索可以应用于生物圈的一般性原则, 并坚持系统性的思考方法。在具体的方法方面, 可以利用系统度量指标; 建立新的模型, 尤其是建立关于生物地球化学循环过程的机理模型; 搞清楚不同尺度过程的成本与收益。

关键词: 盖娅假说; 雏菊世界模型; 自然选择; 内在平衡

Gaia hypothesis: developing in disputes

CHEN Haibin^{1,2,3}, TANG Haiping^{1,3,*}

1 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing 100875, China

2 College of Economics & Management, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Forty years ago Lovelock introduced the Gaia hypothesis and the criticisms by opponents and support by proponents are continuously developing. Currently, the extreme teleological version of Gaia has been ignored. The weak form of the Gaia hypothesis, which has been generally accepted, are the views that life collectively has a significant effect on

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(41030535); 国家“十二五”科技支撑项目(2011BAC07B01)

收稿日期: 2013-01-11; **网络出版日期:** 2014-03-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tanghp@bnu.edu.cn

earth's environment and the feedback coupling system of life and environment can shape their coevolution. However, three other Gaia propositions are strongly debated: the Homeostatic Gaia, the Optimal Gaia, and the Gaia based on natural selection. The Homeostatic Gaia states that biologically mediated feedbacks contribute to environmental homeostasis. Opponents argue this proposition contradicts ice core records and the findings of climatic feedback research. Proponents argue the homeostasis of the earth's biota-environment system results from a combination of positive and negative feedbacks. The primary concern of the Gaia hypothesis is focused on billions years of the earth history. Although the Gaia hypothesis can be falsified in relatively short timescales, that does not indicate it can be falsified in longer timescales. The Optimal Gaia states that life regulates the physical and chemical environment to meet the biosphere's needs. Although a conclusion has not been formed regarding alteration of or adaption to the environment, proponents assert that when the biota-environment system is perturbed or collapses, the dominant effect will appear. A system with strong environmental feedback will be prone to rapid transitions between states, whereas one where adaptation dominates will change more slowly. Opponents agree life can benefit itself by the biologically mediated effect on the environmental condition, but they claim life should firstly adapt to the environmental condition by natural selection. It is very likely the earth evolved to this environmental condition only by chance. The last proposition, Gaia based on natural selection, specifies that biologically mediated feedbacks come from Darwinian natural selection. The opponents argue the statement that life-enhancing effects are favored by natural selection, but this is not always valid, except when a heritage trait confers a reproductive advantage to its carrier. Natural selection is a mechanism, not a principle. Proponents believe that natural selection is not an essential condition to environmental regulation. Natural selection based on by-products can resolve the cheat issue in interspecific cooperation raised by many evolutionists. Proponents acknowledge natural selection does not always favor life-enhancing effects, however, when a heritage trait benefits its carriers compared to non-carriers, natural selection can confer an evolutionary advantage to carriers. Disputes continue, but as a hypothesis generator, the Gaia hypothesis has proven its worth. Since the industrial revolution, the impact of human activities on the biosphere has been constantly enhanced. Under this situation, the Gaia hypothesis must incorporate human activities or it will decline and be substituted by other theories or hypotheses. In the future, scientists researching the Gaia hypothesis should strive to explore the general principle, which can apply to the whole biosphere and insist on systematic thinking. In terms of specific methods, consideration to experimenting with biosphere-scale metrics, such as GPP and cycling ratio is recommended. Scientists must build new mathematic models and particularly new mechanic models with regards to biogeochemistry. Costs and benefits need to be addressed on different scales when discussing life benefiting the environment.

Key Words: Gaia hypothesis; daisyworld model; natural selection; homeostasis

从太空中看到地球,所有人都会立即想到地球是活的。地球与其他行星的首要区别是它的大气层。地球的大气层目前 79% 是 N_2 , 21% 是 O_2 , 还有少量 CO_2 、 CH_4 、Ar 等痕量气体。而我们的姐妹行星——金星和火星的大气层,则 95%—96% 是 CO_2 , 3%—4% 是 N_2 , 以 O_2 、 CH_4 、Ar 等为痕量气体。这个差异就是盖娅的魔力,它能够将行星的外层空间改造成适合生物进一步生长的环境。例如,28 亿年前,细菌和能够光合作用的海藻就开始从大气层中吸收 CO_2 , 释放出 O_2 , 为创造更大、更高级的生物(包括人类)奠定了基础。

1972 年,盖娅假说由英国大气物理学家 James Lovelock 提出^[1]。20 世纪 60 年代, Lovelock 受美国喷气推进实验室与 NASA 的邀请,帮助设计实验以检测火星上的生命。海盗号火星探测飞船收集和测试了一些火星土壤,搜寻生命迹象,无果而终。Lovelock 通过分析火星大气层,发现它处于死平衡状态。相反,地球的大气层则远离均衡状态,这意味着地球表面发生着某些复杂的过程以保持这样一个不可能的平衡。这令他想到,如果海盗号降落在南极洲冰面上,也许也不会发现有任何生命迹象。揭示真相必须进行完整的大气分析,而海盗号飞船并没

有装备这样的设备。Lovelock 的想法在 NASA 并不受欢迎。虽然海盗号并没有发现生命的证据,但 Lovelock 却获得了从外太空观察地球的视角。他认为地球是一个能够自我进化、自我调节的有生命系统。他以古希腊大地女神的名字命名这个系统,称之为盖娅^[2]。

提出伊始,盖娅假说的“超级生命有机体(superorganism)”这样略带神秘的概念受到了科学保守主义者,尤其是新达尔文主义者的强烈批评,认为它是伪科学,是目的论的。例如, Richard Dawkins 认为,“盖娅不能产生于达尔文式的生命进化,地球作为物理实体不是自然选择的单元”^[3]。至今,由于上述明显不充分的定义以及明显同个体水平的自然选择不兼容的现实,盖娅假说仍然处于主流生物学的边缘^[4]。同时,“盖娅”这样一个带有隐喻与宗教色彩的名称也遭到广泛反对。虽然盖娅假说自身也在不断发展,但围绕盖娅假说的争议却从未停止过。然而糟糕的是,很多批评者对它的印象仍然停留在其最初版本上。例如,很多生态学家认为盖娅是通过自然选择进化的“超级有机体”,而这个概念需要追溯到 20 世纪 70 年代,并且在 20 世纪 80 年代初已被摒弃。因此,这些批评往往是错误的,并且是误导的,澄清当前的主要争议是有必要的。

1992 年,韩兴国首次为国内生态学界系统地介绍了盖娅假说^[5],之后有零星几位学者分别从哲学、美学、社会学、生态学的角度研究了该假说^[6-10]。总体来说,国内生态学界对该假说的研究比较缺乏,并且相对滞后。

本文在简单介绍盖娅假说定义及其发展历程的基础上,着重阐述当前围绕盖娅假说的 3 个方面的争议,为其未来发展提供一些思路和建议。

1 盖娅假说

1.1 盖娅的定义

由于盖娅假说不断发展,关于盖娅的定义不同的学者有不同的看法。总体来说,可以分为以下 3 种类型的盖娅^[11]。

弱盖娅:认为生命全体对地球环境有显著影响(有影响的盖娅, Influential Gaia), 因此生命的进化和环境的进化是相互交织,相互影响的(共同进化的盖娅, Coevolutionary Gaia)。

强盖娅:宣称生物圈可以建模为单个超级有机体(地球生理学的盖娅, Geophysiological Gaia), 并且生命最优化物理和化学环境以使之最适合于自身的需求(最优的盖娅, Optimal Gaia)

内在平衡的盖娅(Homeostatic Gaia):处于强盖娅与弱盖娅之间,认为生物反馈控制大气圈与生物圈的相互作用,有助于稳定全球环境。

1.2 盖娅假说的发展

Lenton 和 Wilkinson 认为,盖娅假说的发展经历了经典的 3 个阶段^[12]:一是“它明显是错误的”;二是“它可能有些是正确的”;三是“我们一直都知道它”。这个过程经过了 40 多年的时间。

第一阶段 盖娅假说认为,地球超级有机体能调节地球系统的物理、化学成分,以使星球成为生命最优的栖息地^[13]。这个阶段的盖娅假说是目的论的,因为他没有提出一个机制来说明,生物之间似乎需要某种秘密的共识来达成行星水平的环境自我调节^[14]。Lovelock 在其后来的文献中也承认了这个时期的错误^[15]。

第二阶段 为了应对批评, Lovelock 引入雏菊世界模型,显示了行星水平的自我调节可以自然地产生于假定的温度—增长率关系,不需要目的论基于自然选择就可以解释地球的温度调节^[16-17]。

第三阶段 盖娅假说在批评与证明中不断完善,新版本的盖娅假说定义为“地球系统的物理、化学和生物组成部分可以调节星球,以维持其作为生命的栖息地”^[15]。生命有机体对气候系统有重要影响已经不再有争议^[11]。Lenton 在 Nature 上发文指出:“物理系统是稳定的,生物系统可不断自我增殖,因此存在一个生物生长的物理最优状态;行星自我调节的反馈机制产生于生物体的自然选择”^[18]。而进化生物学家也承认盖娅假说值得严肃思考,因为它可以解释很多重大问题。

1.3 雏菊世界模型

为了证明盖娅假说, Lovelock 提出了一个雏菊世界的寓言。雏菊世界是一个假想的世界,它围绕着一颗辐射能量缓慢增大的恒星做轨道运动,它意图模拟太阳—地球系统。在 1983 年版的雏菊世界中,只种植着两种雏菊以代表生命形式——白雏菊和黑雏菊。白雏菊和黑雏菊通过反射较多和较少太阳光,改变着各自的局地温度,后者反过来又决定了雏

菊的增长率。该模型模拟了当太阳辐射缓慢增强时,两种雏菊的种群动态以及雏菊世界的温度变化。结果证明,在太阳辐射变化的相当大范围内,雏菊世界的温度保持几乎恒定^[17]。在后来的雏菊世界模拟中,加入了兔子、狐狸和其他物种。结果表明,物种数量越多,整个行星的稳定性越强;也就是说,温度调节能力越强;甚至当行星受到干扰时,系统也可以保持强健和稳定^[19]。这些发现都支持了生物多样性与稳定性存在正向关系的观点。另外,雏菊世界原型中的黑白雏菊个体具有改变环境的特征,并不具备达尔文自然选择的特征。Robertson 等人在他们的雏菊世界模型修改版本中增加了雏菊的适应特征,认为具有适应特征的雏菊失去了温度调节能力^[20]。Lenton 等人认为对雏菊适应特征的约束可以恢复它们的温度调节能力^[21]。Pujol 和 Sugimoto 等人也进行了相关研究^[22-23]。

雏菊世界模型的优点在于它对纷繁复杂的地球系统的简化,使其成为回答“生物与环境相互作用会怎样”这类问题的杰出模型^[24]。虽然它无法解释地球内部是如何自组织的,但是它却提供了地球系统中生物与环境紧密耦合的一般经验。在雏菊世界模型出现以后的近 30 年时间里,很多文献努力通过模型的修订来证明或反对盖娅假说^[25]。

当前,雏菊世界模型已经扩展到众多学科领域,包括非线性动态、生态系统与食物网、进化论、生理学、最大熵产生以及人造生命等。虽然仍然与盖娅理论紧密相关,但雏菊世界模型已经发展成一个独立的模型^[25]。因此,在讨论雏菊世界模型与盖娅假说的关系之外,该模型也可以用于发展整合人类活动的地球系统模型的研究。

2 关于盖娅假说的争议

当前,最极端形式的盖娅假说基本上已被摒弃,尤其是像地球超级生命有机体那种明显带有目的论的说法。而另一方面,弱盖娅提出的“有机体可以影响他们的环境,有机体与环境的反馈耦合可以塑造两者的进化”这两个观点也已经是普遍接受的事实^[11]。除此之外,盖娅假说提出的其他 3 个命题却饱受争议:(1)生物调节反馈有助于环境的内在平衡;(2)生物调节环境,使环境更加适合生物的生存;(3)生物调节反馈产生于达尔文式的自然选择。

2.1 内在平衡的盖娅?

2.1.1 支持者的观点

生物与环境的反馈可以是正反馈,也可以是负反馈。正负反馈的混合并不排除环境调节。相反,很多复杂系统的调节产生于正负反馈的混合。地球生物-环境系统的内在平衡也产生于正负反馈的混合。“内在平衡”和“间断平衡”都适用于盖娅系统,“间断平衡”试图描述较长时间的相对稳定期(由负反馈主导),穿插着较短时间的过渡期(由正反馈主导)。

当考虑哪个反馈起主导作用时,时间尺度很重要。盖娅假说关心的是地球几十亿年的历史,而关注于过去或未来几个世纪是不可能给出一个具有代表性的结论,特别是当人们处在一个不同寻常的过渡期。更普遍的是,正反馈主导较短时间尺度,而负反馈主导较长时间尺度。盖娅假说在较短时间尺度内可证伪,并不意味着其在较长时间尺度内也可证伪。反对者们忽视了较长时间尺度(几百万年以上)中盖娅系统主要变量(大气 O_2 , CO_2 和大气温度的)的生物调节^[12]。

将有利环境影响称之为“盖娅的”,不利环境影响称为“非盖娅的”或“反盖娅的”是有缺陷的,支持者们后来也承认这个错误^[12,18]。由于盖娅是作为地球生物-环境系统的名称,“反盖娅”这个词用于系统内是没有意义的。建议今后谈到环境影响或反馈时不再使用“盖娅的”、“非盖娅的”或“反盖娅的”。

冰期—间冰期的循环,显著保持大气温度、 CO_2 和 CH_4 浓度在恒定的上下限之内,主要是由于快速的正反馈和较缓慢的负反馈影响的。这是控制论关于产生振荡的观点。正如 Lovelock 提出的,振荡可能意味着盖娅系统接近于状态的过渡^[26-27]。

关于未来的全球变暖问题,最重要的是考虑反馈的总体符号,这不能简单地从正负反馈的数量多寡推导出来。当前,可以清楚地看到大气 CO_2 反馈的符号是负的。在过去 20 多年里,化石燃料燃烧和土地利用变化排放的 CO_2 一半以上被陆地和海洋碳汇吸收^[28]。同样有理由预期,在 10^4 到 10^5 年的时间尺度上,大部分人为排放的 CO_2 将最终被负反馈吸收^[29]。

2.1.2 反对者的观点

2009 年,著名的古生物学者 Peter Ward 提出了一

个关于生物与地球生物圈关系的革命性、颠覆性的反盖娅的观点——美狄亚假说 (Medea Hypothesis)^[30]。美狄亚假说是盖娅假说的邪恶面的孪生姐妹^[31], 他使用最新的地质勘测成果, 得出了与盖娅假说截然相反的结论, 认为由于生命本身自我毁灭的特性, 地球上的生物多样性与生物量处于不断减少的趋势。高级生物是趋向于自我毁灭的, 微生物引发的大灭绝将使地球回归到微生物控制的状态。

除了美狄亚假说以外, 总体而言, 盖娅假说的反对者们认为, 生物圈与物理环境的耦合, 可能产生正的或负的反馈, 并且反馈的结果对于任何有机体群体可能是有利的, 也可能是有害的。他们认为盖娅假说的支持者们狭隘地认为有机体与环境相互作用只产生负反馈, 并称之为“盖娅的”。而正反馈, 或那些看似有害的, 则典型地称之为“非盖娅的”或“反盖娅的”^[32-33]。

反对者认为, 盖娅假说提出的生物反馈典型地稳定全球环境的命题, 是与冰芯记录和大量的气候反馈研究结果相矛盾的。例如, 生物反馈对全球变暖的调节, 既有正反馈, 也有负反馈。正负反馈的混合作用结果, 可能是放大全球变暖^[34]。负反馈包括: (1) 大气 CO₂ 浓度升高增加光合作用, 导致生物碳封存; (2) 全球变暖导致干旱, 因此中纬度地区植被更稀疏, 沙漠化增加, 增加行星反射率和大气粉尘浓度; 正反馈包括: (1) 温度升高增加土壤呼吸速率, 释放土壤中存储的有机碳; (2) 温度升高增加火灾频率, 老龄的大树被幼龄的小树所取代, 导致森林存储碳的净释放; (3) 大气 CO₂ 浓度升高可以增加植物的耐旱性, 导致灌木向沙漠的入侵, 因此减少行星反射率和大气粉尘浓度; (4) 全球变暖导致苔原被北方针叶林取代, 减少行星反射率; (5) 土温升高加速 CH₄ 产生, 超过 CH₄ 消耗, 导致 CH₄ 净释放; (6) 土温升高加速 N₂O 产生的速率。

对于盖娅假说的支持者提出的二甲基硫醚 DMS 对大气温度的调节, 反对者也提出不同的意见。南极海洋中 DMS 的生产受到大气粉尘的限制, 大气粉尘为其生产过程提供铁元素^[35]。南极冰芯记录与这个观点一致, 显示在冰期大气粉尘沉降更多, 因此产生更多的 DMS 混合物, 降低了 CO₂ 和 CH₄ 的浓度, 降低了温度。因此, 由于 CO₂ 和 DMS 相互作用, 在过去的冰期—间冰期过渡时期, 海洋生物对大气温度

的影响是正反馈^[36]。也就是, 地球变冷时, 它使地球更冷; 地球变暖时, 它使地球更暖。

2.2 最优的盖娅?

2.2.1 支持者的观点

盖娅假说最令人感兴趣的是, 它提出环境条件正好符合生物需求既不是偶然的, 也不是仁慈的上帝的杰作, 而是有机体与环境相互作用的结果。简而言之, 如果有机体对环境有显著的影响, 那么“有机体将最优化他们的舒适度 (也就是, 繁衍更多的后代)。通过这种方式, 环境条件维持或改善以满足它们的利益^[13]”。

这个观点验证了人们内心一直存在的对自然的惊奇感和敬畏感, 因此很多人称赞它是一个伟大的发现。但是对于地球环境长期以来具有弹性的问题, 仍然需要有一个合理的机理来解释, 否则很容易落入目的论的圈套。例如, 冰芯记录显示, 经过过去 4 次冰期—间冰期循环, 大气化学组成和温度围绕着一个狭窄的上限和下限振荡, 是什么样的机制设置这样的上限和下限, 什么样的过程控制气候来回振荡? 这些问题仍然是未知的, 对这些问题的研究是科学的最高挑战^[37]。

Alex Kleidon 运用热力学第二定律和最大熵产生原理来解释行星地球的环境调节作用, 并用“沙漠世界”和“绿色行星”等气候模型来证明^[38-41]。认为在整个地球历史过程中, 生物的丰富度、复杂度和多样性不断增加, 并显著改变着地球的环境, 使得地球环境系统不断远离热力学均衡状态。这似乎违背了热力学第二定律, 该定律认为孤立系统不断耗散它的梯度和自由能, 最终达到热力学均衡状态。然而由于生命物质的存在, 通过光合作用不断向这个孤立系统中输入自由能, 使之形成一个具有等级的、生物-环境耦合的、不断演化的非均衡热力学系统。这个系统最终达到远离原有均衡状态的所谓的最大熵产生非均衡状态。对于这个观点, Ackland 认为雏菊世界并不适用最大熵产生原理, 它遵循的是进化动力学而不是哈密顿动力学, 系统进化的目的是为了最大化生命的数量^[42]。

有机体对环境的适应, 以及环境改变以适应有机体都是有机体与环境的良好匹配。但有机体的繁荣主要是由于他们对环境的改变, 还是由于他们对环境的适应, 目前还不清楚。Lenton 认为, 当生物-

环境系统受到干扰或崩溃时,主导过程将显现^[12]。拥有较强环境反馈的系统,将易于快速过渡到新的状态,而由适应主导的过程将改变得较为平缓。这已经在雏菊世界模型的二维修订版中得到论证。

热带雨林也是一个很好的现实世界的案例。如果环境的改变及其反馈起主导作用,当雨林系统受到充分干扰时,会看到系统迅速过渡到另一个状态。例如由于毁林或气候干旱使雨林系统越过某一临界阈值,雨林系统过渡到干草原或沙漠状态。而如果是环境适应起主导作用时,我们不会看到如此迅速的崩溃。某些学者也模拟了类似灾难性的崩溃^[43]。

2.2.2 反对者的观点

同意生物受益于生态系统提供的各种产品和服务,但不同意环境是为生物量身打造的。在生态系统中,生物通过生物调节作用强烈地增强生物地球物理和生物地球化学条件以使自身受益^[33],但是这些生物正是在特定环境条件下通过自然选择得以繁荣发展的。也就是说,生物需要先适应环境,才能为自身改善环境条件。地球形成这样的环境条件,很可能纯粹是一种运气^[11]。

例如,热带雨林是潮湿的,很大程度上是由于雨林自身的蒸腾作用产生的水。雨林植被因此免受高温和干旱的胁迫。但它仍然要应付其它热带雨林独有的环境挑战,例如由于拥挤导致的光和养份胁迫,或者由于潮湿环境下大量病菌的寄生。雨林环境中繁荣的有机体将会高度进化以应付这些生存的威胁,并且依赖(或利用)雨林环境的普遍潮湿。如果蒸腾水循环受到干扰,雨林将会变得干燥,它的植被也会受到威胁。因此雨林的健康依赖于它内部有机体提供的环境服务。在这个案例中,盖娅假说支持者可能会说,雨林植被为了自身的利益改善环境条件。这种说法在机制上是错误的。正确的说法应该是,自然选择使得雨林中的有机体依赖于雨林条件,而这个环境条件部分由它们自身改造。

在全球尺度上,全球环境似乎非常适合有机体的需求。全球环境任何主要参数(温度、pH 值、氧化还原潜力等)的较大变化,对于大多数有机体,尤其是在目前环境条件下占优势的有机体来说,地球将变成相当不舒适的地方。但基于这一点认为,环境是为了生物总体而剪裁的,就像通过调查赢得头奖的获奖者来评估百万彩票大奖的获奖机率一样。今

天人们所观察到的生命形式是遗传自一组地球环境对其有利的非常有限的进化谱系,而其他地球环境对其不利的谱系,或者已经灭绝,或者躲藏在某些避难所(例如厌氧的沉积物)以免受地球普遍环境条件的伤害。

2.3 自然选择的盖娅?

2.3.1 支持者的观点

地球生物—环境系统的功能与自然选择学说一致,但这并不意味着行星尺度的调节必须是自然选择的产品,也就是说自然选择并不是地球环境调节的必要条件。一个著名的案例是种群的密度依赖控制^[44]。在 20 世纪 60 年代,通常认为种群调节是自然选择的产品,但现在很清楚的是它是生态系统的整合特征。

对于反对者提出的遗传特征改变环境对携带者和非携带者同等影响的问题,支持者称之为基于副产品的自然选择,并且认为这种选择可以解决许多进化论学者提出的物种合作中的欺骗问题^[45-46]。基于副产品的自然选择不存在选择优势,相反对于携带者却有成本(尤其当副产品是排泄物时),欺骗相对于合作将会更加成本高昂^[47]。很多全球重要的生物环境反馈产生于基于副产品的自然选择。最著名的案例包括 DMS 的产生,生物放大的硅酸盐风化产生的 CO₂ 汇,从及生物放大的磷风化产生的 O₂ 源。

基于副产品的自然选择与雏菊世界模型描述的最优状态的自然选择在性质上是不一样的。盖娅假说的支持者认为,虽然自然选择并不总是支持促进生命的效应,但在很多情况下却是正确的,尤其是当遗传特征使携带者相对非携带者受益。

对这个命题进行证明的主要工具是雏菊世界模型及其后来的许多修订版本。雏菊世界模型的最初版本清晰描述了潜在机理^[17]。该模型呈现了当太阳光照强度不断增加的情况下(类似于地球过去几十亿年的经历),地球如何仅仅基于自然选择,通过生物调节反馈来稳定地球的环境。

另一个重要案例是氮固定过程。固氮生物增加自身有效氮的供给,最终增加周围环境中有效活性氮的数量。当环境中活性氮相对于其他营养元素不足时,固氮生物可以固氮,从而相对于非固氮生物获得选择优势。而当活性氮扩散到周围环境中时,这种选择优势逐渐减小。拥有固氮生物与非固氮生物

的系统将逐渐趋于稳定状态。这个机制可以在陆地生态系统(例如,草原、湖泊)观测到^[48-49],并且被认为是全球海洋氮平衡的关键机制^[50]。

2.3.2 反对者的观点

如果一个遗传特征为所有生物改善环境,从而使携带者和非携带者同等受益,自然选择将对其没有影响。因此,盖娅假说宣称“自然选择支持促进生命效应”并非普遍有效的,因为该特征的携带者和非携带者以同等速率传递基因给下一代。只有当遗传特征赋予携带者繁殖优势时,自然选择才会支持它。自然选择是机制,而非原则。它并没有追求特定的目标(稳定和改善环境从而使特定的生物受益),它只是传递遗传特征,具有繁殖优势的生物将会更繁荣。自然选择对改善环境和破坏环境的特征同等支持,只要这些特征使携带者产生繁殖优势。

以雏菊世界模型为例,当雏菊世界是冷的,黑雏菊并不因为他们暖化环境而使自身受自然选择支持。相反,他们是由于暖化自身而受自然选择支持,因此在较冷环境中比白雏菊繁殖得更快。但是,在某种程度上,他们也暖化了环境,因此使环境更适合于白雏菊,更不适合自己的进化优势逐渐减小。在同白雏菊的竞争中,如果黑雏菊根本对环境没有影响,他们将拥有更大的进化优势,因为星球会保持较冷,对黑雏菊更有利。

同时,雏菊世界模型只有满足特定假设的前提下,才能产生地球系统的内在平衡与环境条件优化。由于这些假设前提在真实的地球中不可能实现,雏菊世界模型仅仅展示了理论的可能性而不是自然世界的指导原则^[11]。例如,在真实地球中,植被反射率对气候有较弱的影响,由于云和雾霾遮蔽了大部分的表面。在真实地球中植被对温度的响应是相对较弱的,在雏菊世界中,当温度变化 1℃,雏菊的覆盖可以从 0 增加到 45%。并且在真实的世界中,植被对温度的反馈可能是正反馈:当其他条件不变的情况下,更高的温度将使森林向极地扩展,使地球表面反射率更高,因此放大全球变暖。

当然,生物调节反馈不可能过度破坏环境,单个反馈回路不可能导致负责它的有机体灭绝。例如,光合作用植物不可能过度固定 CO₂,使大气 CO₂浓度低于光合作用补偿点。同理,消费者不可能耗光植物,把自己囚禁在充满 CO₂的空气中。但是反对者

认为,这些远不是盖娅假说构想的改善环境的效应。

3 结论与发展

争议依然存在并将持续下去。

Kirchner 用一个寓言描述了盖娅假说目前的困境:“生命有机体不仅仅是乘客,消极地乘坐在这个太空船上。在某种程度上,生物总体正在驾驶着这艘飞船,但他们盲目地驾驶着,而且各种生物正在角力着控制权。地球表面环境维持稳定,并足以支撑生命繁衍生息了数十亿年,但并不清楚是否是因为生物反馈^[11]”。面对争议,在 Lovelock 在《盖娅的复仇》一书中引用 William Hamilton 的话说:“正如哥白尼的发现需要牛顿来解释一样,我们也需要另一个牛顿来解释为什么达尔文的自然选择会导致一个宜居的星球^[51]”。

无论如何,盖娅假说改变了科学界对自然、地球的观点,并推动了地球系统科学的发展。盖娅假说也激发了许多探索生物调节过程的原创性研究,包括浮游植物 DMS 的生产,以及微生物加速矿物风化等。通过对盖娅假说的争论,促进了地质学、大气物理学、气象学、生物学等相关学科的发展,同时也促进了多学科的交叉、融合。作为假说生产者,盖娅假说已经证明了它的价值。

然而,由于盖娅假说主要考虑生物—环境的关系,没有将人类活动考虑进去,最近全球变化的许多事实都在盖娅假说的讨论范围之外。近代工业革命以来,人类活动显著改变着地球陆地、海洋、大气、岩石等圈层,并影响生物组成、结构与分布。在这样的背景下,盖娅假说如果不考虑人为因素的影响,其得出的结论往往与现实相悖。例如,盖娅假说预测大气组成将受生物过程的调节,并保持适合生物生存的水平。但自从工业革命以来,地球大气 CO₂浓度已经上升了 35%,生物圈吸收 CO₂的速度却只提高了 2%^[52]。Lovelock 在《盖娅的复仇》和《盖娅消失的面孔:最后的警告》中也提到了,他认为“地球即将进入一个长达 10 万年的病态发热期^[51,53]”从这个角度来说,盖娅假说如果不与人类活动相结合,很难承担起为生态学研究作统筹全局的理论支撑的作用,盖娅假说必然走向衰落,并被其他理论或假说所替代。而人类目前是“地球历史中真正重要的物种之一”,在面对越来越亮的太阳时,注定要帮助盖娅生

存下来^[15]。2014 年,在其新书《奔向未来的艰难旅行:盖娅的下一轮进化》中,Lovelock 认为,当太阳一直在变热,而人类的集体努力又无法减少 CO₂ 的排放时,适应将是唯一的出路。未来的人类可能躲在受空调系统保护的高科技城市中以免受气候变化的侵害,或者与电子元器件结合形成一种更加耐热的智能生命形式,使用生物与人工智能感知和调节地球的状态。最终,湿的有机生命将被干的电子生命所替代,以更好地适应过于炎热的太阳^[54-55]。

关于盖娅假说未来的发展,虽然传统盖娅假说的一些命题已经被摒弃,但科学界仍然需要坚持 Lovelock 早期研究的精华:包括努力探索可以应用于生物圈许多具体实例(例如大气 O₂、CO₂、温度和海洋盐度等内在稳定)的一般性原则^[46],以及系统性的思考方法。在具体方法方面,首先,可以建立盖娅系统的度量指标,如 Kleidon 提出的 GPP, Volk 提出的元素循环比率。拥有这些度量指标,研究人员可以比较盖娅系统的不同状态,寻求盖娅系统的最优发展模式。其次,需要建立不同于雏菊世界模型的新的模型,尤其是建立关于生物地球化学循环过程的机理模型,以便于研究生物-环境系统的一般性原则。最后,科学家们在不清楚生命有机体改善环境条件所需要的成本的情况下,不能够泛泛地声称所谓“自然选择有利于改善环境条件的生命有机体”。科学家们需要搞清楚不同尺度过程的成本与收益。

References:

- [1] Lovelock J E. Gaia as seen through the atmosphere. *Atmospheric Environment*, 1972, 6(8): 579-580.
- [2] Lovelock J E. *Gaia, A New Look at Life on Earth*. Oxford: Oxford University Press, 1979.
- [3] Dawkins R. *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene (Popular Science)*. Revised Edition. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [4] Andrew F, Nicholas H B. Do evolution and ecology need the Gaia hypothesis?. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(11): 611-619.
- [5] Han X G. A review on gaia hypothesis // Liu J G, ed. *Advances in Modern Ecology*. Beijing: China Science and Technology Press, 1992: 3-15.
- [6] Xiao G L. Gaia hypothesis: a new systematic view of the earth. *Journal of Dialectics of Nature*, 2001, 23(1): 87-91.
- [7] Ye S X. Goddess revival in the process of seeking for the root of western culture-from gaia hypothesis to goddess civilization. *Theory and Criticism of Literature and Art*, 2002, (4): 28-38.
- [8] Shen Q. A review on today's gaia hypothesis research. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(2): 105-108.
- [9] Liu H J. Gaia hypothesis: moving from fringe to mainstream. *Thinking*, 2009, 35(2): 112-116.
- [10] Liu X T. Rising and awakening: an ecoaesthetic reflection on Gaia and Pangu. *Journal of China University of Geosciences: Social Sciences Edition*, 2011, 11(4): 19-23.
- [11] Kirchner J W. The Gaia Hypothesis: fact, theory, and wishful thinking. *Climatic Change*, 2002, 52(4): 391-408.
- [12] Lenton T M, Wilkinson D M. Developing the Gaia Theory: a response to the criticisms of Kirchner and Volk. *Climatic Change*, 2003, 58(1/2): 1-12.
- [13] Lovelock J E, Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the gaia hypothesis. *Tellus*, 1974, 26(1/2): 2-10.
- [14] Doolittle W F. Is nature really motherly?. *The Co Evolution Quarterly*, 1981, 29: 58-63.
- [15] Lovelock J E. *The Ages of Gaia: A Biography of Our Living Earth*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 1995: 213-216.
- [16] Lovelock J E. Daisy World-a cybernetic proof of the Gaia hypothesis. *The Co-Evolution Quarterly Summer*, 1983: 66-72.
- [17] Watson A J, Lovelock J E. Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld. *Tellus B*, 1983, 35(4): 284-289.
- [18] Lenton T M. Gaia and natural selection. *Nature*, 1998, 394(6692): 439-447.
- [19] Lovelock J E. A numerical model for biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1992, 338(1286): 383-391.
- [20] Robertson D, Robinson J. Darwinian daisyworld. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, 195(1): 129-134.
- [21] Lenton T M, Lovelock J E. Daisyworld is Darwinian: constraints on adaptation are important for planetary self-regulation. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, 206(1): 109-114.
- [22] Pujol T, Fort J, Méndez V. Consequences of inter-specific competition among multiple adaptive species in Daisyworld. *Theoretical and Applied Climatology*, 2005, 81(3/4): 137-147.
- [23] Takeshi S. Darwinian evolution does not rule out the gaia hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*, 2002, 218(4): 447-455.
- [24] Lenton T M, Lovelock J E. Daisyworld revisited: quantifying biological effects on planetary self-regulation. *Tellus*, 2001, 53(3): 288-305.
- [25] Wood A J, Graeme J A, James G D, Hywel T P W, Timothy M L. Daisyworld: a review. *Reviews of Geophysics*, 2008, 46(1), RG1001, doi:10.1029/2006RG000217.
- [26] Lovelock J E. *Gaia: The Practical Science of Planetary Medicine*. Oxford: Oxford University Press.
- [27] Lovelock J E, Kump L R. Failure of climate regulation in a geophysiological model. *Nature*, 1994, 369(6483): 732-734.
- [28] Prentice I C, Farquhar G D, Fasham M J R, Goulden M L, Heimann M, Jaramillo V J, Keshgi H S, Le Quéré C, Scholes R J, Wallace D W R. *The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon*

- Dioxide. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 183-237.
- [29] Archer D, Keshgi H, Maier R E. Dynamics of fossil fuel CO₂ neutralization by marine CaCO₃. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998, 12(2): 259-276.
- [30] Peter W. The Medea Hypothesis: Is Life on Earth Ultimately Self-Destructive? Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2009.
- [31] Ward P. Gaia's evil twin: Is life its own worst enemy?. *The New Scientist*, 2009, 202(2713): 28-31.
- [32] Gillon J. Earth systems; feedback on Gaia. *Nature*, 2000, 406(6797): 685-686.
- [33] Kleidon A. Testing the effect of life on earth's functioning: how gaian is the earth system?. *Climatic Change*, 2002, 52(4): 383-389.
- [34] Lashof D A, de Angelo B J, Saleska S R, Harte J. Terrestrial ecosystem feedbacks to global climate change. *Annual Review of Energy and the Environment*, 1997, 22(1): 75-118.
- [35] Watson A J, Bakker D C E, Ridgwell A J, Boyd P W, Law C S. Effect of iron supply on southern ocean CO₂ uptake and implications for glacial atmospheric CO₂. *Nature*, 2000, 407(6805): 730-733.
- [36] Watson A J, Liss P S. Marine biological controls on climate via the carbon and sulphur geochemical cycles. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 1998, 353(1365): 41-51.
- [37] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Hogberg P, Linder S, Mackenzie F T, Moore B, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290(5490): 291-296.
- [38] Axel K. Life, hierarchy, and the thermodynamic machinery of planet Earth. *Physics of Life Reviews*, 2010, 7(4): 424-460.
- [39] Kleidon A. Beyond gaia: thermodynamics of life and earth system functioning. *Climatic Change*, 2004, 66(3): 271-319.
- [40] Kleidon A. Non-equilibrium thermodynamics, maximum entropy production and Earth-system evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series A*, 2010, 368(1910): 181-196.
- [41] Mahesh K, Arto A. Gaia again. *Biosystems*, 2009, 95(1): 82-87.
- [42] Ackland G J. Maximization principles and daisyworld. *Journal of Theoretical Biology*, 2004, 227(1): 121-128.
- [43] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [44] Hambler C. The new gaia. *British Ecological Society Bulletin*, 1997, 28: 101-104.
- [45] Volk T. Gaia's Body-Toward A Physiology of the Earth. New York: Copernicus, 1998.
- [46] Volk T. Toward a future for Gaia theory. *Climatic Change*, 2002, 52(4): 423-430.
- [47] Wilkinson D M, Sherratt T N. Horizontally acquired mutualisms, an unsolved problem in ecology? *Oikos*, 2001, 92(2): 377-384.
- [48] Schindler D W. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 1977, 195(4275): 260-262.
- [49] Smith V H. Effects of nitrogen: phosphorus supply ratios on nitrogen fixation in agricultural and pastoral ecosystems. *Biogeochemistry*, 1992, 18(1): 19-35.
- [50] Tyrrell T. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, 1999, 400(6744): 525-531.
- [51] Lovelock J E. The Revenge of Gaia. New York: Basic Books, 2006.
- [52] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore B III, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414(6860): 169-172.
- [53] Lovelock J E. The Vanishing Face of Gaia: A Final Warning. New York: Basic Books, 2009.
- [54] Lovelock J E. A Rough Ride to the Future. London: Allen Lane, 2014.
- [55] Lenton T M. Earth systems: No place like home. *Nature*, 2014, 508: 41-42.

参考文献:

- [5] 韩兴国. 大地女神假说. 见: 刘建国编, 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 1992: 3-15.
- [6] 肖广岭. 盖娅假说——一种新的地球系统观. *自然辩证法通讯*, 2001, 23(1): 87-91.
- [7] 叶舒宪. 西方文化寻根中的“女神复兴”——从“盖娅假说”到“女神文明”. *文艺理论与批评*, 2002, (4): 28-38.
- [8] 沈琪. 在当今的地球环境下看盖娅假说. *生态学杂志*, 2004, 23(2): 105-108.
- [9] 刘华杰. 盖娅假说: 从边缘到主流. *思想战线*, 2009, 35(2): 112-116.
- [10] 刘心恬. 盖娅的崛起与盘古的觉醒——论中西创世神话的生态维度. *中国地质大学学报: 社会科学版*, 2011, 11(4): 19-23.