



生态网络分析研究进展及其在农业生态系统氮循环中的应用前景

李晓波, KAZANCI Caner, 张 婧, 范如芹, 马倩倩, 杜建军

Application of ecological network analysis in nitrogen cycling in agroecosystems: Progress and prospects

LI Xiaobo, KAZANCI Caner, ZHANG Jing, FAN Ruqin, MA Qianqian, and DU Jianjun

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20210767>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[东北旱作区农业生态系统协同发展与权衡分析](#)

Synergies and trade-offs of agro-ecosystem in dry-farming areas in Northeast China

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(6): 892-902

[中国南方农业生态系统可持续发展面临的问题及对策](#)

Problems and countermeasures of sustainable development of agricultural ecosystem in Southern China

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(1): 13-18

[土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展](#)

Research progress on soil nitrogen internal cycling response to ecological cover change

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(10): 1543-1550

[农业生态效率研究进展分析](#)

Review of methodology and application of agricultural eco-efficiency

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(9): 1371-1380

[淮河流域农业生态系统中地下水氮源追溯](#)

Tracing groundwater nitrogen source in Huai River Basin agro-ecosystem

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(5): 665-676

[生态系统服务权衡最新研究进展](#)

Progress of research regarding the trade-offs of ecosystem services

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(10): 1509-1522



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20210767

李晓波, KAZANCI Caner, 张婧, 范如芹, 马倩倩, 杜建军. 生态网络分析研究进展及其在农业生态系统氮循环中的应用前景[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(3): 325-332

LI X B, KAZANCI C, ZHANG J, FAN R Q, MA Q Q, DU J J. Application of ecological network analysis in nitrogen cycling in agroecosystems: Progress and prospects[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(3): 325-332

生态网络分析研究进展及其在农业生态系统氮循环中的应用前景*

李晓波^{1,2}, KAZANCI Caner^{3,4}, 张婧¹, 范如芹¹, 马倩倩^{2,3**}, 杜建军¹

(1. 仲恺农业工程学院资源与环境学院/广东省普通高校农业产地污染综合防治工程技术研究中心 广州 510225; 2. 中国科学院华南植物园 广州 510650; 3. 佐治亚大学工程学院 佐治亚州 30602 美国; 4. 佐治亚大学数学系 佐治亚州 30602 美国)

摘要: 农业生态系统氮循环直接关系到粮食安全和生态环境保护, 受到国内外的广泛关注。生态系统氮循环包括氮在生态系统各个组分间迁移和转化的全部过程, 具有整体性和复杂性。然而, 现有研究大多集中在氮循环的单一或局部过程, 难以从全局水平上研究农业生态系统氮循环的变化规律。作为一种系统分析工具, 生态网络分析通过构建可以模拟复杂系统中物质或者能量流动结构的生态网络分室模型, 进而可以从全局的视角分析生态系统的内在、整体属性及其变化规律。因此, 利用生态网络分析从整体上审视农业生态系统氮循环规律具有良好的应用及发展前景。鉴于此, 该文介绍了生态网络分析方法的基本原理、作者在生态网络分析方法研究中取得的新进展, 包括基于自主提出的网络粒子追踪法(network particle tracking, 简称NPT)将生态网络分析的应用范围由稳态系统扩展至动态系统和新提出两个性能更优的系统评价指标。此外, 分析了生态网络分析方法主要优势、实现步骤及应用案例, 指出了阻碍生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中的应用的主要问题以及应对策略, 展望了生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中的可能应用。

关键词: 生态网络分析; 氮循环; 农业生态系统; 生态模型

中图分类号: S11

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Application of ecological network analysis in nitrogen cycling in agroecosystems: Progress and prospects*

LI Xiaobo^{1,2}, KAZANCI Caner^{3,4}, ZHANG Jing¹, FAN Ruqin¹, MA Qianqian^{2,3**}, DU Jianjun¹

(1. College of Resources and Environment, Zhongkai University of Agriculture and Engineering / Engineering and Technology Research Center for Agricultural Land Pollution Integrated Prevention and Control of Guangdong Higher Education Institutes, Guangzhou 510225, China; 2. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. College of Engineering, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA; 4. Department of Mathematics, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA)

* 国家自然科学基金项目(41977097, 31600392)、广东省自然科学基金项目(2019A1515012067, 2016A030310013)和广东省现代农业产业技术体系农业资源环境创新团队项目(2021KJ118)资助

** 通信作者: 马倩倩, 主要从事生态网络分析、全球变化生态学研究。E-mail: maqianqian@scbg.ac.cn

李晓波, 主要从事氮素生物地球化学循环及其生态环境效应研究。E-mail: 19841xb@163.com

收稿日期: 2021-11-08 接受日期: 2021-12-03

* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (41977097, 31600392), the Natural Science Foundation of Guangdong Province (2019A1515012067, 2016A030310013), and the Modern Agricultural Industrial Technology System of Guangdong Province (the Task of Innovation Team Building of Key Generic Technologies in Agricultural Resources and Environment) (2021KJ118).

** Corresponding author, E-mail: maqianqian@scbg.ac.cn

Received Nov. 8, 2021; accepted Dec. 3, 2021

Abstract: Nitrogen cycling in agroecosystems is directly related to food security and environmental protection and has received worldwide attention. Ecosystem nitrogen cycling involves the migration and transformation of nitrogen among various ecosystem components, characterized as integrity and complexity. However, existing studies have mostly focused on partial cycling processes and provide limited information about the changes in nitrogen cycling at the system level. By constructing an ecological network that simulates the flow of material or energy in a complex system, ecological network analysis (ENA) analyzes within-system interactions and system-wide properties from a holistic perspective. Therefore, applying ENA to examine agroecosystem nitrogen cycling as a whole has great application and development prospects. In this paper, we first introduce the principle and recent development of ENA, including the development of network particle tracking (NPT), which extends the application of ENA from steady-state to dynamic ecosystem models, and the application of NPT in developing new system-wide indicators, including the indirect effect index (IEI) and storage-based cycling index (SCI). Then, we introduce the main advantages of ENA and the primary procedures in the application of ENA and further demonstrate a case study of applying ENA to study nitrogen cycling in a rice field. Finally, we point out that the main problems hindering the application of ENA in agroecosystems are the difficulty and high cost of gathering empirical data required to build the network models and the scarcity of scientists who are knowledgeable in both ENA and the nitrogen cycling of agroecosystems. Regarding these problems, we provide possible coping strategies (e.g., building long-term experiments for data collection, making the best of historical data, developing more effective methods to facilitate network construction, and encouraging interdisciplinary cooperation) and further discuss the prospects of applying ENA in nitrogen cycling in agroecosystems.

Keywords: Ecological network analysis; Nitrogen cycling; Agroecosystems; Ecological modeling

氮是构成生命体的必需元素。在自然界中,氮以惰性分子态氮(N_2)、无机氮和有机氮 3 种形式存在,其中无机氮和有机氮各自又包含多种不同形态含氮化合物。这些不同的含氮物质在生态系统内部的流动及转化共同构成了生态系统氮循环。由此,生态系统氮循环可以被视为一个由多个含氮组分通过相互作用形成的复杂综合体。

工业革命之后,全球绝大部分新增的活性氮均以肥料氮的形式进入了农业生态系统,这对于保障人类生存和发展至关重要^[1-2]。然而,氮肥使用方式不合理普遍存在,这导致其在农业系统内的利用效率低下。一般来讲,氮肥留在农田中是养分,扩散进入周围环境后则常常成为污染物。肥料氮的大量流失引发了一系列严重的环境问题。因此,农业生态系统氮循环问题受到国内外的广泛关注^[3-7]。然而,现有关于农业生态系统氮循环的研究大多聚焦于氮循环的单一或局部过程,比如土地利用方式改变、不同田间管理措施等人为扰动对农业生态系统中特定形态氮库表观数量大小的影响,或者对氮循环中某个环节速率的改变等^[8-14]。这些工作虽然能够从不同角度探究生态系统氮循环的局部变化,但是难以在系统水平上探明农业系统氮循环的整体特征及变化规律。

作为一种系统分析方法,生态网络分析(ecological network analysis, ENA)^[15-17]是系统生态学的一个重要分支学科,最早源自经济领域的投入-产出分析^[18-20]。生态网络分析首先需要构建一个可以模拟生态系统物质或能量流动结构的生态网络模型,进而以该网络模型为研究对象从整体上分析生态系统

内的各种复杂关系,是研究生态系统结构、内部变化规律的有效工具。生态网络分析不仅可以用于研究指定生态系统的自身特性,而且可以用来比较不同条件下指定系统的特征差异^[21],或者比较不同系统之间的差异^[22]。因此,生态网络分析为在系统水平上研究农业生态系统氮循环规律提供了有效方法。

目前,生态网络分析在城市生态系统的研究中应用较多,主要包括能源、水资源等关键要素^[23-26]。这主要由于城市生态系统在更大程度上属于人工系统,该系统中的能源和水资源等要素主要受人为调控,相关信息较易获取。相比之下,自然或者农业生态系统中涉及的生态过程则具有自发性和高度复杂性,相关信息较难获取。因此,生态网络分析在生态系统氮循环的研究中应用较少,且主要偏向自然生态系统^[27-30],在农业生态系统中则很少应用^[31-32]。例如:Christian 等^[27]利用生态网络分析解析了美国北卡罗来纳州诺伊斯河口氮的去向以及氮输入和氮循环之间的关系。Small 等^[30]运用生态网络分析揭示了位于北美洲的苏必利尔湖、休伦湖和伊利湖各自通过反硝化作用去除氮的来源以及反硝化脱氮效率。Fores 等^[31]将生态网络分析应用于水稻(*Oryza sativa*)田生态系统氮素循环研究,分析并比较了西班牙埃布罗河三角洲不同生长时期稻田系统的氮素循环特征,定量揭示了不同来源氮素在研究区域稻作系统中的主要去向、水稻秸秆还田后对于水稻生长所利用氮素的贡献以及稻田系统对于输入氮素的循环利用能力。韩博平等^[32]以我国黄淮海平原典型农林生态系统沙兰杨(*Populus × canadensis* cv. 'Sacrou 79')-小麦(*Triticum aestivum*)-玉米(*Zea mays*)群落类型中氮、

磷、钾营养元素循环为研究对象, 结合中国科学院封丘实验站所报道的相关试验数据, 采用生态网络分析揭示了目标系统中氮、磷、钾 3 种元素的循环指数和滞留时间。

本文介绍了生态网络分析的主要方法原理及最新发展, 分析了生态网络分析方法主要优势及应用案例, 指出了导致生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中应用受阻的主要问题以及应对策略, 展望了其在农业生态系统氮循环中的可能应用, 以期推动生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中的应用和发展。

1 生态网络分析方法原理及发展

生态网络分析首先需要构建一个可以模拟物质或能量从输入系统、在系统内转移到输出系统整个过程的网络分室模型^[15,17,33], 进而以该网络分室模型为研究对象分析目标物质或能量循环系统的整体特征。其中, 模型中的分室代表生态系统中特定的功能单位 (例如物种、功能群等); 分室间或者分室与外部环境之间的有向连接 (流) 代表物质或能量的流动方向 (例如捕食、排泄、死亡等)。图 1 为一个网络分室概念模型, 该网络模型包括生产者、消费者和营养库 3 个分室。需要指出的是, 网络分室模型只

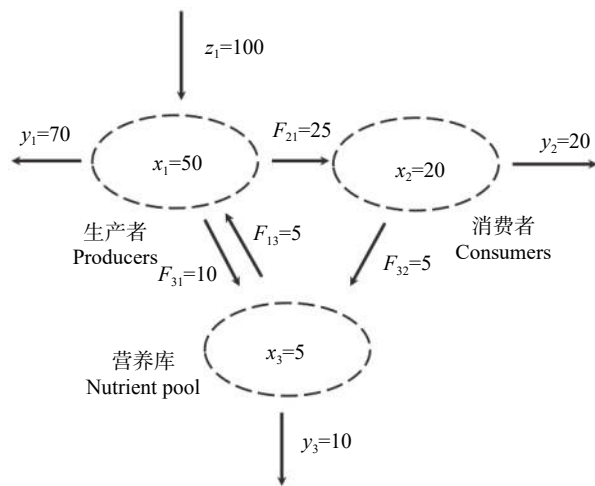


图 1 具有流量和储量信息的三分室生态网络概念模型^[34]

Fig. 1 A hypothetical three-compartment ecosystem model with flow and stock information^[34]

模型包括 3 个分室, 分别为生产者、消费者和营养库, 各自对应的储量 (x) 分别为 50 units (x_1)、20 units (x_2) 和 5 units (x_3)。 z 、 y 和 F 分别表示外部环境向分室的输入流速率、分室向外部环境的输出流速率和分室之间的流量速率。 This model consists of producers, consumers, and nutrient pool with stocks $x_1 = 50$ units, $x_2 = 20$ units and $x_3 = 5$ units, respectively. z , y and F represent rate of environmental input to compartment, rate of environmental output from compartment and rate of direct flow between compartments, respectively.

能尽可能地模拟目标系统的物质或能量流动, 无法实现完全复制。

生态网络分室模型通常以矩阵的形式表达。一个完整的生态网络分室模型包括环境输入 (environmental inputs, z)、环境输出 (environmental outputs, y)、储量 (storage values, x) 和流量矩阵 (flow matrix, F)。图 1 所展示的生态网络概念模型的环境输入 (z)、环境输出 (y)、储量 (x) 和流量矩阵 (F) 如下:

$$z = \begin{bmatrix} 100 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad (1)$$

$$y = \begin{bmatrix} 70 \\ 20 \\ 10 \end{bmatrix} \quad (2)$$

$$x = \begin{bmatrix} 50 \\ 20 \\ 5 \end{bmatrix} \quad (3)$$

$$F = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 25 & 0 & 0 \\ 10 & 5 & 0 \end{bmatrix} \quad (4)$$

式中: z_i 为外部环境向分室 i 的输入流速率, y_i 为分室 i 向外部环境的输出流速率, x_i 为分室 i 的储量, F_{ij} 为分室 j (列) 到分室 i (行) 的流量速率, $i, j=1, 2, 3$ (表示该网络模型中分室的总数为 3 个)。各参数的计量单位视实际需要而定, 流量 (z , y 和 F) 的单位可以是 $\text{kcal}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $\text{kg}(\text{N})\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $\text{g}(\text{C})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 等, 储量 (x) 的单位可以是 $\text{kcal}\cdot\text{m}^{-2}$ 、 $\text{kg}(\text{N})\cdot\text{hm}^{-2}$ 和 $\text{g}(\text{C})\cdot\text{m}^{-2}$ 等。

生态网络分室模型的具体特性可以通过采用相应的系统分析指标来量化。例如: 图 1 所展示的生态网络模型中的分室输入或输出通量 (throughflow, T_{in} 或 T_{out}) 和系统总通量 (total system throughflow, TST) 如下:

$$T_{i.in} = \sum_{j=1}^n F_{ij} + z_i = \begin{bmatrix} 105 \\ 25 \\ 15 \end{bmatrix} \quad (5)$$

$$T_{i.out} = \sum_{j=1}^n F_{ji} + y_i = \begin{bmatrix} 105 \\ 25 \\ 15 \end{bmatrix} \quad (6)$$

$$\text{TST} = \sum_{i=1}^n T_i = 145 \quad (7)$$

近半个世纪以来, 生态网络分析发展出一系列的分析方法^[15], 使得对生态系统的特性有了系统层面的新认识。路径分析 (structural pathway analysis) 主要用于分析生态网络的拓扑结构, 以此获取网络分室模型中不同分室之间的连接路径总数, 包括直接和间接路径。基于路径分析, 结合流量 (F) 和储量 (x) 信息, 而后发展出多种功能分析 (functional analysis) 方法, 例如流量分析 (flow analysis)、储量分析 (storage

analysis) 和效用分析 (utility analysis) 等。这些功能分析方法可以用来从不同角度揭示生态系统的内部特性^[15]。其中, 流量分析用于探明物质或能量在生态网络中的流动特征, 分析结果以矩阵 N (N_{ij} , $i, j=1, 2, \dots, n$, n 表示系统中分室的个数) 的形式呈现, N_{ij} 代表外界环境向分室 j 输入的每单位物质或能量对分室 i 总通量的贡献; 储量分析用来获取外界环境输入对网络中各个分室储量的贡献, 分析结果用矩阵 S 表示 (S_{ij} , $i, j=1, 2, \dots, n$, n 表示系统中分室的个数), S_{ij} 表示外界环境向分室 j 输入的每单位物质或能量对分室 i 储量的贡献; 效用分析用来定量解析网络中不同分室之间的相互关系类别及强度 (比如竞争、互利、中性等), 分析结果以矩阵 U 表示 (U_{ij} , $i, j=1, 2, \dots, n$, n 表示系统中分室的个数)。

除了以上功能分析指标外, 生态网络分析也发展出一系列用于衡量生态系统整体状况的系统评价指标, 例如滞留时间 (系统滞留时间和分室滞留时间, system and compartmental residence time)、循环指数 (Finn's cycling index, FCI; storage-based cycling index, SCI)、间接作用指标 (ratio of direct to indirect flows, I/D; indirect effect index, IEI)、连接密度 (link density)、系统总通量 (TST)、平均路径长度 (average path length) 等^[34-38]。其中, 滞留时间指标可以用来评价整个系统或系统内各个分室对物质或能量的容纳及持留能力; 循环指数可以用于表征系统对于物质或能量的循环

利用效率^[36,39]; 间接作用指标则可以反映系统内各个分室间的间接关联在系统中所有关联中的重要性高低^[34,40]。Kazanci 等^[35] 对于生态网络分析的主要指标进行了较为系统的整理。

对于传统的生态网络分析而言, 假定目标系统处于稳定状态是后续分析得以开展的基本前提。稳态系统是指系统的输入和输出相等, 且系统的总储量不随时间发生改变。然而, 这种理想意义上的稳态系统在自然界中很少存在, 这极大限制了生态网络分析的实际应用和发展。围绕该方法瓶颈, Kazanci 等^[41] 创新性采用个体为本的随机模拟方法来模拟生态系统 (也称网络粒子追踪法, network particle tracking, 简称 NPT), 在此基础上开展生态网络分析, 从而成功将生态网络分析的应用范围由稳态系统扩展到动态系统。NPT 方法原理如图 2 所示: 该方法将生态系统中的物质或能量平均划分为若干个表示同等数量或者质量的粒子 (例如: 1 kcal 能量、1 个氮原子等), 每个粒子拥有各自专属的数字标识。而后, NPT 根据网络分室模型中所有流 (包括环境输入、分室间流和环境输出) 的流速大小来确定下一个将要发生的流及其发生时刻, 并从供体分室 (流的起始分室) 随机选择一个粒子转移至受体分室 (流的终点分室)。如果发生的流是环境输入, 则标记一个新粒子进入目标系统; 如果是环境输出, 则标记一个粒子离开系统。由此, NPT 可以追踪并记录所有粒子在整个系

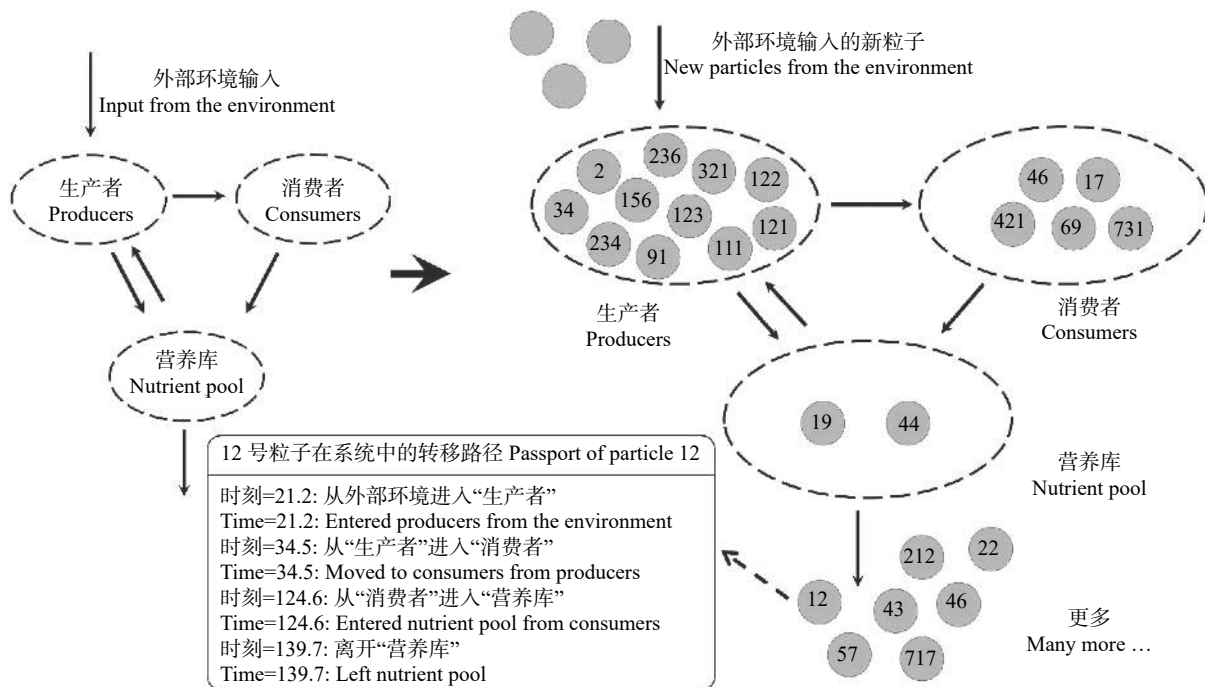


图 2 网络粒子追踪方法示意图^[36]

Fig. 2 Sketch map of Network Particle Tracking^[36]

统网络中不同分室间的转移轨迹以及每一步转移的具体时间点。图2中以12号粒子为例, NPT详细记录了该粒子从进入生态系统、在系统内不同分室间转移、到离开系统的整个轨迹, 包括粒子每一步转移所对应的具体时刻。NPT允许网络分室模型中各个流的流速既可以是恒定值(稳态系统), 也可以随时间改变(动态系统)。基于NPT模拟所获取的系统中所有粒子的路径信息, 可以后续开展一系列生态网络分析。NPT的提出和应用摆脱了以往生态网络分析常规使用矩阵方法的固有缺陷, 同时也使得生态网络分析在实际应用中变得更加直观^[34,36], 对生态网络分析的应用和发展起到关键推动作用。不过, 需要指出的是NPT的实际使用对于计算机的运算能力要求较高, 需要依托价格较为昂贵的服务器。

基于NPT, Ma等^[34,36]新提出了两个系统评价指标: 间接效应指数(indirect effect index, 简称IEI)和储量循环指数(storage-based cycling index, 简称SCI)。间接效应指数IEI对过往使用的间接效应指标做了进一步修正, 可以更加准确地量化生态系统各个分室间的直接和间接作用。此外, 针对以往常用的循环指数FCI(Finn's cycling index)忽视了物质或能量在系统中不同分室滞留时间的差异这一重要不足, 新提出的储量循环指数SCI对于目标系统物质或者能量循环变化的响应相比于FCI更加敏感^[36]。

2 生态网络分析方法在农业生态系统氮素循环中的应用案例

农业生态系统氮素循环是由多个含氮组分通过相互作用而形成的复杂综合体。然而, 现有方法大多局限于氮循环的单一或者少数几个环节, 很大程度上忽略了整个氮循环体系中不同含氮组分之间的复杂相互作用。这可能导致研究结论以偏概全, 从而在指导生产实践中常常发现事与愿违。生态网络分析作为一种系统分析方法, 在模拟农业生态系统中不同含氮组分及其相互转化结构的基础上, 对系统氮循环进行分析, 不仅可以从整个系统的视角认识氮循环中具体不同转化环节的特性及其变化规律, 而且可以获知系统氮循环的整体属性及其变化规律。不难看出, 生态网络分析统筹考虑了系统内不同含氮组分的相互作用, 更加注重目标系统氮循环的整体性特点, 可以从全局的视角来定量揭示农业生态系统氮循环的局部、整体属性及其变化规律。这恰好与农业生态系统氮素循环组分多、组分间相互作用复杂的基本特征相适应。因此, 生态网络分

析能够在较大程度上避免农业系统氮循环研究陷入分析问题片面化的不利境地, 可获得更加可信的研究结果, 有助于制定更加科学合理的管理措施, 从而进一步优化农业系统管理。

生态网络分析具体应用至农业生态系统氮循环研究的主要步骤包括数据收集、构建氮循环网络模型和基于构建模型开展生态网络分析。其中, 构建有效的氮循环网络模型是生态网络分析得以实现的关键。Fath等^[33]详细阐述了生态网络模型的构建路径, 已被广泛用于各种生态系统物质或能量循环模型的构建。以农业生态系统氮素循环为例, 构建模型的主要步骤包括: 1) 确定目标系统的边界, 根据具体科学问题将系统划分为若干个不同氮组分的分室; 2) 确定各分室间的氮素流动关系, 以及系统边界的氮素输入和输出, 绘制出直观的氮素循环网络流程图; 3) 根据获取的参数信息, 定量系统输入和输出、各个分室氮储量以及各分室间氮素转移速率, 此步是成功建模的关键。系统输入和输出、分室的氮储量一般相对容易获得。但由于生态系统的复杂性, 各分室间氮素的转移速率则难以全部测定。主要解决办法有: 充分挖掘利用目标系统或相似系统以往的氮循环相关参数信息; 利用系统内不同类别参数之间存在的数学关系, 尝试借助目标生态系统已有的氮循环之外的相关参数信息来间接估算相关氮循环参数; 利用计算机模拟技术结合已获参数信息来推算相关参数, 例如Hein等^[42]采用的逆向模型法(inverse modeling approach)。

Fores等^[31]将生态网络分析应用于稻田生态系统氮素循环研究, 分析并比较了西班牙埃布罗河三角洲不同生长时期下稻田系统的氮素循环特征。根据当地水稻不同生长时期的特点, 作者将整个水稻生长时期(158 d)划分为4个阶段: I 初始期(水稻种子萌发后21 d, 稻田无沉水植物)、II 水下生长期(11 d, 稻田水生生物开始兴盛)、III 出水生长期(46 d, 水稻冒出水面)和IV 收获后期(80 d, 秸秆深埋还田)。作者分别构建了稻田生态系统整个生长期氮素循环的网络分室模型(图3)以及上述4个时期各自所对应的网络分室模型。不同水稻生长时期的分室模型主要区别在于: I 期模型不含沉水植物, III 和IV 期不含浮游植物。该稻田氮循环系统的外部输入氮源主要是肥料氮, 其次是生物固氮。反硝化脱氮作用被当作该稻田氮循环系统的氮素输出主要途径。

基于以上4个水稻生长时期的网络分室模型, 作者首先采用流量分析对系统输入氮素的去向进行研

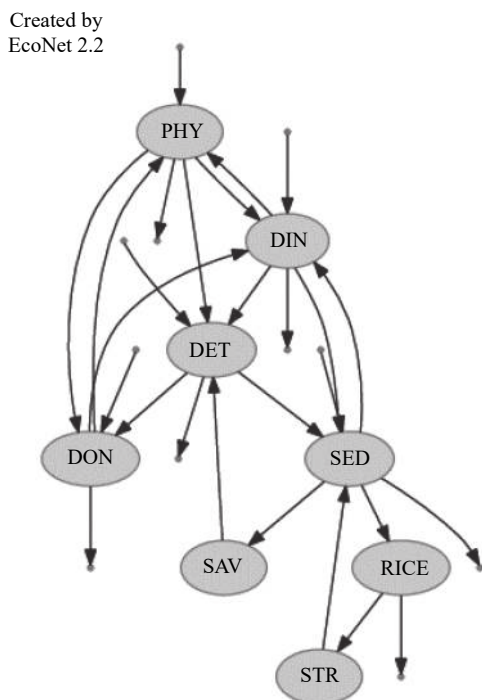


图 3 西班牙埃布罗河三角洲稻田氮循环的生态网络分室模型

Fig. 3 General ecological network compartmental model of nitrogen cycling in rice fields of the Ebro River Delta

PHY: 浮游植物; DON: 溶解有机氮; DIN: 溶解无机氮; DET: 碎屑+水生异养生物; SAV: 沉水水生植物; SED: 沉积物; STR: 水稻秸秆; RICE: 水稻。网络分室模型图采用 EcoNet^[43] 制作, 构建模型所需数据源于 Fores 和 Christian^[31]。PHY: phytoplankton; DON: dissolved organic nitrogen; DIN: dissolved inorganic nitrogen; DET: detritus plus aquatic heterotrophs; SAV: submersed aquatic vegetation; SED: sediment; STR: rice straw; RICE: rice. The diagram was generated in EcoNet^[43] based on data from Fores and Christian^[31].

究, 发现: 第一次所施肥料氮的 92.8% 在初期 I 为水稻所吸收, 通过反硝化作用损失的氮量仅占此次施入肥料氮量的 1.6%; 与第 1 次施肥不同, 第 2 次所施的肥料氮只有约一半在出水生长期 III 被水稻吸收, 而反硝化损失氮量高达 22.0%; 在水下生长期 II, 生物固氮量的 68.7% 被水稻吸收, 11.4% 通过反硝化损失; 翻埋还田的水稻秸秆也被发现是水稻的重要氮源, 水稻在整个生长期吸收总氮量的约 20% 来自秸秆, 这充分证明秸秆还田对于满足水稻氮素需求的重要性。此外, 作者计算了 4 个生长时期的稻田氮素循环指数 (FCI), 发现不同生长时期的 FCI 从高到低依次是 IV>III>I>II。整个水稻生长期的系统氮素循环指数高达 55.6%, 这说明该水稻种植系统对于氮素的整体循环利用效率较高。

综上, 通过把生态网络分析应用于稻田氮循环研究, 该研究定量揭示了不同来源氮素在所研究区域稻作系统中的主要去向、水稻秸秆还田后对于水

稻生长吸收氮素的贡献以及稻田系统对于输入氮素的循环利用能力, 有助于改进该区域稻田管理措施, 从而实现生态环境效益和经济效益更优化。

3 生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中的应用难点及展望

生态网络分析首先需要建立目标系统的网络分室模型, 而构建分室模型取决于一整套氮循环相关参数的有效获取。由于农业生态系统氮循环本身的复杂性和不可控性, 构建分室模型所需参数的获取难度可想而知。此外, 生态网络分析在农业系统氮循环中的顺利实施离不开同时具备生态网络分析和农业系统氮循环两方面研究背景的复合型稀缺专业人才。以上两个难题导致生态网络分析在农业生态系统氮循环中的实际应用具有较高的技术和人员门槛, 是阻碍生态网络分析在农业生态系统氮循环研究中顺利实施的关键原因。

面对以上问题, 未来可以尝试从如下 4 个方面开展工作: 1) 围绕构建氮循环网络模型开展长期定位试验, 初步建立目标系统氮循环的网络分室模型, 而后随着相关数据的不断积累和完善对模型进行持续完善和优化。2) 充分挖掘并利用已有的农业生态系统氮循环的相关试验数据构建可满足实际需求的网络模型。3) 发展更加简捷有效的网络分室模型构建方法也很重要, 例如 Kazanci 等^[44] 基于拓扑理论提出了连接重要性指数法 (Link Importance iNdeX, LINX), 该方法可以量化网络分室间所有连接路径各自的重要性, 从而有助于减少数据收集的工作量, 同时提高模型准确性。此外, 系统生态学者相继开发了一系列软件来方便生态网络分析的应用, 使得该方法的应用效率得到不断提升。主要的软件包括 ECOPATH^[45]、WAND^[46]、在线软件 EcoNet^[43]、Matlab ENA.m^[47] 和 R 语言包 enaR^[48] 等。4) 积极引导和鼓励具有不同专业背景的人员相互合作, 特别是具有生态网络分析和农业生态系统氮素循环研究背景的学者, 从而实现优势互补, 共同推动生态网络分析的实际应用和发展。

生态网络分析作为一种系统分析工具, 利用其从整体上探究农业生态系统氮素循环规律有助于改进农业管理措施, 优化生态环境效益和经济效益, 具有不可忽视的发展前景。以稻田系统氮素循环研究为例: 全球超过一半的人口以稻米为主食, 全世界的稻田面积达 1.35 亿 hm^2 。氮素是水稻产量最重要的限制因子, 氮肥的施用对于保证稻米产量至关重要。然而, 传统人工撒施氮肥方式下稻田系统的氮肥利

用效率常常较低。这导致大量的肥料氮从稻田流失,进而引发一系列生态环境问题(例如地表水富营养化、温室气体排放等)。氮肥深施一般被认为可以有效提高农田氮肥利用效率^[10,49]。然而,该施肥方式对于农田系统氮循环的具体影响机制仍然存在很大未知。通过利用生态网络分析的流量分析和储量分析方法,有望可以量化氮肥深施对于农田系统中各氮分室通量和储量的影响。此外,系统滞留时间和循环指数则可以用来量化氮肥深施对于农田系统氮素持留能力的影响。这些工作的开展将有助于阐明深施氮肥提高氮肥利用效率的内在机制,进而制定更加合理的田间管理措施进一步实现农业系统减氮增效。

参考文献 References

- [1] GALLOWAY J N, ABER J D, ERISMAN J W, et al. The nitrogen cascade[J]. *BioScience*, 2003, 53(4): 341–356
- [2] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153–226
- [3] YAN X Y, TI C P, VITOUSEK P, et al. Fertilizer nitrogen recovery efficiencies in crop production systems of China with and without consideration of the residual effect of nitrogen[J]. *Environmental Research Letters*, 2014, 9(9): 095002
- [4] 蔡祖聪, 颜晓元, 朱兆良. 立足于解决高投入条件下的氮污染问题[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(1): 1–6
CAI Z C, YAN X Y, ZHU Z L. A great challenge to solve nitrogen pollution from intensive agriculture[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014, 20(1): 1–6
- [5] 巨晓棠, 谷保静. 我国农田氮肥施用现状、问题及趋势[J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 783–795
JU X T, GU B J. Status-quo, problem and trend of nitrogen fertilization in China[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014, 20(4): 783–795
- [6] 王敬国, 林杉, 李保国. 氮循环与中国农业氮管理[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(3): 503–517
WANG J G, LIN S, LI B G. Nitrogen cycling and management strategies in Chinese agriculture[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(3): 503–517
- [7] 朱兆良. 农田中氮肥的损失与对策[J]. *土壤与环境*, 2000, 9(1): 1–6
ZHU Z L. Loss of fertilizer N from plants-soil system and the strategies and techniques for its reduction[J]. *Soil and Environmental Sciences*, 2000, 9(1): 1–6
- [8] LI X B, HE H B, ZHANG X D, et al. Distinct responses of soil fungal and bacterial nitrate immobilization to land conversion from forest to agriculture[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 81–89
- [9] LI X B, LI Z A, ZHANG X D, et al. Disentangling immobilization of nitrate by fungi and bacteria in soil to plant residue amendment[J]. *Geoderma*, 2020, 374: 114450
- [10] LI X B, XIA L L, YAN X Y. Application of membrane inlet mass spectrometry to directly quantify denitrification in flooded rice paddy soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2014, 50(6): 891–900
- [11] ZHANG J B, CAI Z C, ZHU T B, et al. Mechanisms for the retention of inorganic N in acidic forest soils of southern China[J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2342
- [12] ZHU T B, ZHANG J B, MENG T Z, et al. Tea plantation destroys soil retention of NO₃⁻ and increases N₂O emissions in subtropical China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 73: 106–114
- [13] 张金波, 程谊, 蔡祖聪. 土壤调配氮素迁移转化的机理[J]. *地球科学进展*, 2019, 34(1): 11–19
ZHANG J B, CHENG Y, CAI Z C. The mechanisms of soil regulating nitrogen dynamics[J]. *Advances in Earth Science*, 2019, 34(1): 11–19
- [14] 朱兆良. 中国土壤氮素研究[J]. *土壤学报*, 2008, 45(5): 778–783
ZHU Z L. Research on soil nitrogen in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(5): 778–783
- [15] FATH B D, PATTEN B C. Review of the foundations of network environ analysis[J]. *Ecosystems*, 1999, 2(2): 167–179
- [16] PATTEN B C. Environs: the superniches of ecosystems[J]. *American Zoologist*, 1981, 21(4): 845–852
- [17] ULANOWICZ R E. Quantitative methods for ecological network analysis[J]. *Computational Biology and Chemistry*, 2004, 28(5/6): 321–339
- [18] HANNON B. The structure of ecosystems[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1973, 41(3): 535–546
- [19] LEONTIEF W W. Input-output economics[J]. *Scientific American*, 1951, 185(4): 15–21
- [20] LEONTIEF W W. The Structure of American Economy, 1919–1939: An Empirical Application of Equilibrium Analysis[M]. New York: Oxford University Press, 1951
- [21] BORRETT S R, SHEBLE L, MOODY J, et al. Bibliometric review of ecological network analysis: 2010–2016[J]. *Ecological Modelling*, 2018, 382: 63–82
- [22] CHRISTIAN R R, FORÉS E, COMIN F, et al. Nitrogen cycling networks of coastal ecosystems: influence of trophic status and primary producer form[J]. *Ecological Modelling*, 1996, 87(1/2/3): 111–129
- [23] ZHANG Y, YANG Z F, FATH B D. Ecological network analysis of an urban water metabolic system: Model development, and a case study for Beijing[J]. *Science of the Total Environment*, 2010, 408(20): 4702–4711
- [24] ZHANG Y, YANG Z F, FATH B D, et al. Ecological network analysis of an urban energy metabolic system: Model development, and a case study of four Chinese cities[J]. *Ecological Modelling*, 2010, 221(16): 1865–1879
- [25] 程蕾, 郝增超, 曾维华. 基于生态网络分析法的煤化工水网络结构解析[J]. *中国环境科学*, 2017, 37(6): 2363–2368
CHENG L, HAO Z C, ZENG W H. Analysis of the water network structure of coal chemical industry based on ecological network analysis[J]. *China Environmental Science*, 2017, 37(6): 2363–2368
- [26] 张妍, 郑宏媚, 陆韩静. 城市生态网络分析研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(12): 4258–4267

- ZHANG Y, ZHENG H M, LU H J. A review of ecological network analysis in urban ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(12): 4258–4267
- [27] CHRISTIAN R R, THOMAS C R. Network analysis of nitrogen inputs and cycling in the Neuse River estuary, North Carolina, USA[J]. *Estuaries*, 2003, 26(3): 815–828
- [28] LI Y, CHEN B, YANG Z F. Ecological network analysis for water use systems — A case study of the Yellow River Basin[J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(22): 3163–3173
- [29] MAO X F, YANG Z F, CHEN B, et al. Examination of wetlands system using ecological network analysis: a case study of Baiyangdian Basin, China[J]. *Procedia Environmental Sciences*, 2010, 2: 427–439
- [30] SMALL G E, STERNER R W, FINLAY J C. An ecological network analysis of nitrogen cycling in the Laurentian great lakes[J]. *Ecological Modelling*, 2014, 293: 150–160
- [31] FORES E, CHRISTIAN R R. Network analysis of nitrogen cycling in temperate, wetland ricefields[J]. *Oikos*, 1993, 67(2): 299–308
- [32] 韩博平, 吴刚. 农林生态系统中营养元素N、P、K流动的网络分析[J]. *应用生态学报*, 1996, 7(1): 19–22
- HAN B P, WU G. Network analysis of N, P and K flows in an agroforestry ecosystem[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1996, 7(1): 19–22
- [33] FATH B D, SCHARLER U M, ULANOWICZ R E, et al. Ecological network analysis: network construction[J]. *Ecological Modelling*, 2007, 208(1): 49–55
- [34] MA Q Q, KAZANCI C. Analysis of indirect effects within ecosystem models using pathway-based methodology[J]. *Ecological Modelling*, 2013, 252: 238–245
- [35] KAZANCI C, MA Q Q. System-wide measures in ecological network analysis[M]//PARK Y S, LEK S, BAEHR C, et al. *Developments in Environmental Modelling*. Amsterdam: Elsevier, 2015: 45–68
- [36] MA Q Q, KAZANCI C. How much of the storage in the ecosystem is due to cycling?[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2014, 357: 134–142
- [37] ULANOWICZ R E. The dual nature of ecosystem dynamics[J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(16): 1886–1892
- [38] ULANOWICZ R E. *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*[M]. New York: Springer, 1986
- [39] FINN J T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1976, 56(2): 363–380
- [40] PATTEN B C. Energy cycling, length of food chains, and direct versus indirect effects in ecosystems[EB/OL]. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, 213: 119–138
- [41] KAZANCI C, MA Q Q. Extending ecological network analysis measures to dynamic ecosystem models[J]. *Ecological Modelling*, 2012, 242: 180–188
- [42] HEIN R, CRUTZEN P J, HEIMANN M. An inverse modeling approach to investigate the global atmospheric methane cycle[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1997, 11(1): 43–76
- [43] KAZANCI C. EcoNet: a new software for ecological modeling, simulation and network analysis[J]. *Ecological Modelling*, 2007, 208(1): 3–8
- [44] KAZANCI C, ADAMS M R, AL BASHEER A, et al. LINX: a topology based methodology to rank the importance of flow measurements in compartmental systems[J]. *Environmental Modelling & Software*, 2020, 133: 104796
- [45] CHRISTENSEN V, PAULY D. Ecopath II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics[J]. *Ecological Modelling*, 1992, 61(3/4): 169–185
- [46] ALLESINA S, BONDAVALLI C. Wand: An ecological network analysis user-friendly tool[J]. *Environmental Modelling & Software*, 2004, 19(4): 337–340
- [47] FATH B D, BORRETT S R. A matlab® function for network environ analysis[J]. *Environmental Modelling & Software*, 2006, 21(3): 375–405
- [48] BORRETT S R, LAU M K. enaR: An R package for Ecosystem Network Analysis[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(11): 1206–1213
- [49] XIA L L, LI X B, MA Q Q, et al. Simultaneous quantification of N₂, NH₃ and N₂O emissions from a flooded paddy field under different N fertilization regimes[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2292–2303