

國立交通大學

資訊科學與工程研究所

碩士論文

生態系統之複雜網路流量分析
—外來物種與指標物種之互動

Complex Network Flow Analysis of Ecosystem –
Interaction between Alien Species and Indicator Species

研究生：莊謹譽

指導教授：孫春在 教授

中華民國 一 百 年 六 月

生態系統之複雜網路流量分析—外來物種與指標物種之互動

Complex Network Flow Analysis of Ecosystem
— Interaction between Alien Species and Indicator Species

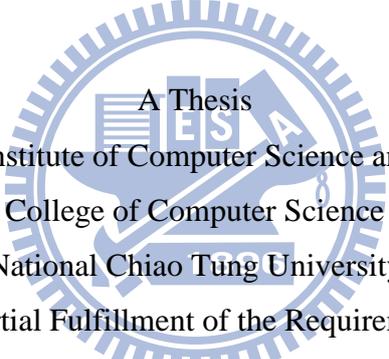
研究生：莊謹譽

Student : Chin-Yu Chuang

指導教授：孫春在

Advisor : Chuen-Trai Sun

國立交通大學
資訊科學與工程研究所
碩士論文



A Thesis
Submitted to Institute of Computer Science and Engineering
College of Computer Science
National Chiao Tung University
in partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of
Master
in
Computer Science

June 2011

Hsinchu, Taiwan, Republic of China

中華民國一百年六月

生態系統之流量網路分析 —外來物種與指標物種之互動

學生：莊謹譽

指導教授：孫春在 教授

國立交通大學資訊科學研究所碩士班

摘要

以往生態系統的研究，多半集中在物種與物種間的兩兩交互作用特性上。然而，一旦生態系統的規模擴大，物種間的交互作用就越顯複雜，其複雜性可能到達難以估算的程度。隨著小世界網路、無尺度網路等複雜網路研究的興起，可將物種與物種間的交互作用簡化為物種與物種間的關係，並用統計的方式去觀察生態網路整體的性質。但這種方式卻接連遭遇到生態網路既不是小世界網路，也不是無尺度網路的定位問題。

本研究站在前人複雜網路的研究基礎上，從流量網路的角度出發，重新納入複雜系統中物種與物種間的交互作用，發現生態網路在連結數分布上與流量分布上並不一致，而流量分布則具有無尺度網路的冪次律特性，可將生態網路重新給與無尺度網路的定位。

進一步，本研究以流量網路分析來探討外來物種的影響。以往研究外來物種對生態系統的影響多集中在外來物種本身的特性上，一個與原生物種習性、食性相似，卻在生殖與掠食能力上具有優勢者，可預期會對生態系統造成影響，但每個物種在生態系統中的角色不盡相同，其受外來物種影響的程度與影響擴散的範圍亦不盡相同。

因此，本研究從生態保育的角度出發，鎖定觀察外來物種對生態系統中指標物種之影響，並評估指標物種受影響之程度與影響擴散的範圍。進而從其影響程度與範圍得出指標物種間的相關性及保育上的優先性，期望透過保育指標物種的方式，減低外來物種對生態系的威脅。

關鍵字：複雜網路、生態系統、流量網路、外來物種、指標物種

Flow Network Analyses of Ecosystem – Interaction of Alien Species and Indicator Species

Student : Chin-Yu Chuang

Advisors : Dr. Chuen-Trai Sun

Institute of Computer and Information Science
National Chiao Tung University

ABSTRACT

In the past, research about the ecosystem was concentrated on the cause-effect interaction between species. However, when the ecosystem becomes more and more complex, the interaction between species becomes more and more difficult to analyze. Fortunately, with the development of complex network models, the interaction between species has been simplified as relations in a network. Therefore, we can apply statistical methods to analyze the collective characteristics of ecological networks. But this method encountered a series of challenges about how to type the ecological networks, because relation-based ecological networks looked like neither small-world networks nor scale-free networks.

Our research is based on complex network but taking the interaction of species into consideration and transforming an ecosystem into a flow network. We discovered that flow distribution does not consist with degree distribution but obey the power-law existing in scale-free network. Accordingly, we can hereafter classify ecological network as scale-free network. Based on this theoretical finding, we studied the influence of alien species on an ecosystem. Previous research about the impact of alien species on ecosystems was focused on the ability of alien species. If an alien species not only has advantages on predation and reproduction but also has similar feeding habits with a native species, we could expect that it would make influence on the ecosystem. But each species plays different roles on an ecosystem, one species would not suffer the same impact as others and the expanding range of impact would not be identical, either.

Therefore, from the viewpoint of ecological conservation, we evaluated the impact suffered by indicator species and the expanding range of the impact when the indicator species was influenced by alien species. As a consequence, we can identify the relation between indicator species and priority of ecological conservation. Hence, we can alleviate the threat of alien species by protecting certain indicator species.

Keywords: Complex Network, Ecosystem, Flow Network, Alien Species, Indicator Species

誌謝

終於要畢業了，回顧過去這些日子，心底著實有些五味雜陳，好在過程雖不算順遂，但在許多人的幫助下，仍有一個不錯的結局。

首先要感謝的，便是指導教授 孫春在老師，感謝老師讓我們在研究上自由探索，同時又在關鍵時刻給予指導，並一路帶領我們，從問題的觀察分析到研究的方法態度，去領略研究的滋味，使我們不僅對「什麼是研究」、「如何做研究」有充分的瞭解，還進一步沉浸在研究當中。其次要感謝 黃崇源學長，學長身為長庚大學教授，卻仍不時抽空往返交大指導我們，甚至還不厭其煩地在長庚大學撥冗與我們討論，對我而言，學長就如同另一位指導教授，因此我對學長的感激，亦不在老師之下。

除此之外，學習科技實驗室的各位學長也同樣給予許多幫助。如宜睿學長在研究初期時的啟發，以及王豪學長每周一次的討論，乃至於基成學長寶貴意見，都讓我獲益良多。不僅如此，聖文學長在我鑽牛角尖時引導我的思考，鵬羽、立先、勝毅、宇軒學長，有的教我蒐集資料，有的教我使用書目管理軟體，有的則以過來人的身分，排解研究上的疑問。也多虧學長們從不同層面給予的協助，讓研究事半功倍。真的非常感謝。

當然，還要感謝同屆的全榮、泰源、嘉宏、璽文、壯為、柏志的互相砥礪、加油打氣。尤其是璽文，更一同經歷換實驗室的酸甜苦辣。而實驗室學弟妹三不五時的打球唱歌亦是紓壓的良好。特別感謝承宏，撇開研究所的時間，光十年的交情就絕非三言兩語所能形容，所以只能簡單的說聲「謝謝」，並將所有的感謝放在其中。

最後要感謝女友暉婷，在我研究遭遇低潮、感覺脆弱無助時的陪伴。然而，家人永遠是最重要的，但這段日子對家人的虧欠卻最多，感謝家人的支持與原諒，期盼能在往後的日子加以彌補。

最後謝謝大家，讓這張畢業證書如此與眾不同。

目 錄

摘 要	i
ABSTRACT	ii
目 錄	iii
圖目錄	vi
表目錄	x
第一章 研究動機	1
1.1 研究背景	2
1.2 研究目標	8
1.3 研究問題	10
1.4 研究貢獻與重要性	11
第二章 文獻探討	12
2.1 生態網路分析	12
2.2 複雜網路模型	15
2.2.1 小世界網路	16
2.2.2 無尺度網路	17
2.2.3 小世界網路與無尺度網路的比較	18
2.3 自然界的複雜網路	20
2.3.1 食物網	20
2.3.2 新陳代謝網路	21
2.3.3 基因與蛋白質調控網路	21
2.4 生態學	22
2.4.1 食物鏈、食物網與營養層級	22
2.4.2 生態系統	22
2.4.3 生物多樣性	23
2.4.4 外來物種與外來入侵物種	23
2.4.5 指標物種	25
第三章 研究模型與研究方法	27

3.1 系統模型描述	28
3.2 資料蒐集	29
3.3 複雜網路流量分析	30
3.3.1 計算物種流量與連結數	31
3.3.2 統計流量與連結分布	33
3.3.3 依流量與連結數移除物種	34
3.3.4 計算物種流量變化	34
3.3.5 評估物種滅絕情況	36
3.4 外來物種與指標物種之互動	38
3.4.1 尋找指標物種	38
3.4.2 加入外來物種	40
3.4.3 調整外來物種流量	41
3.4.4 計算生態系統流量變化	42
3.4.5 觀察各物種生存情況	43
第四章 研究發現及分析	44
4.1 連結與流量上的生態系統特性	44
4.2 指標物種與外來物種的互動	50
4.2.1 外來物種對優勢物種的影響	50
4.2.2 外來物種對關鍵物種的影響	54
4.2.3 外來物種對保護傘物種的影響	57
4.2.4 小結	60
第五章 結論	61
5.1 複雜網路	61
5.2 生態系統	62
5.3 未來展望	63
參考資料	64
附錄	68
Crystal River Creek	68
Everglades Graminoid Marshes	71
Florida Bay	78

Charca de Maspalomas	84
Lake Michigan	88
Mondego Estuary	95
St. Marks River	100



圖目錄

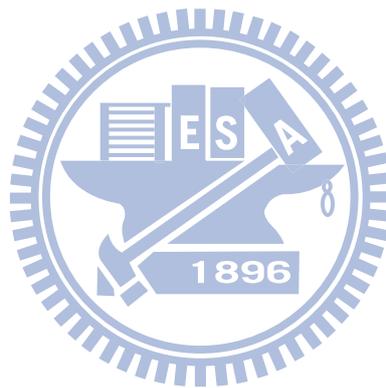
圖 1 外來物種與生態系統的互動	2
圖 3 指標物種	3
圖 2 外來物種對不同原生物種之影響	3
圖 4 掠食者與獵物間的回饋關係	5
圖 5 系統動態學中的 Lotka-Volterra equation	5
圖 6 系統動態學中的因果關係圖	6
圖 7 研究架構與面向	8
圖 8 簡單的食物網	12
圖 9 通用能量符號	13
圖 10 無向圖、有向圖、加權有向圖、流量圖	14
圖 11 切薩皮克灣生態網路	15
圖 12 小世界網路與正規網路和隨機網路的關係	16
圖 13 小世界網路的範疇	17
圖 14 無尺度網路的形成	18
圖 15 指數律與冪次律分布	19
圖 16 不同層次的複雜網路	20
圖 17 台灣的外來物種	24
圖 18 Keystone 示意圖	25
圖 19 系統層面	28
圖 20 複雜網路流量分析流程圖	30
圖 21 生態系統能量模型	31
圖 22 生態系統流量圖	31
圖 23 生態系統有向圖	32
圖 24 生態系統流量圖之鄰接矩陣	32
圖 25 生態系統有向圖之鄰接矩陣	32
圖 26 Matlab Distribution Fitting Tool	33
圖 27 移除物種後的鄰接矩陣	35
圖 28 恢復流量平衡的鄰接矩陣	35
圖 29 國際自然保育聯盟(IUCN)物種瀕危分類	36
圖 30 外來物種與指標物種互動之分析流程	38
圖 31 影響不同營養層級之外來物種	38
圖 32 外來物種供需流量	40
圖 33 加入外來物種後的鄰接矩陣	42
圖 34 平衡加入外來物種後的鄰接矩陣	42
圖 35 生態系統流量變化	43



圖 36 連結分布	45
圖 37 流量分布	45
圖 38 物種連結數及其滅絕對系統之影響	46
圖 39 物種流量及其滅絕對系統之影響	46
圖 40 物種連結數及其滅絕對系統之影響 2	48
圖 41 物種流量及其滅絕對系統之影響 2	48
圖 42 生物量與流量之相關性	49
圖 43 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響 1	50
圖 44 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響 2	51
圖 45 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 1	52
圖 46 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 2	52
圖 47 外來物種與優勢物種之互動 1	53
圖 48 外來物種與優勢物種之互動 2	53
圖 49 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	54
圖 50 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	55
圖 51 外來物種與關鍵物種之互動	56
圖 52 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	57
圖 53 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	58
圖 54 外來物種與保護傘物種之互動	59
圖 55 指標物種間的關係	63
圖 56 Crystal River Creek 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	68
圖 57 Crystal River Creek 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響	68
圖 58 Crystal River Creek 外來物種與優勢物種之互動	68
圖 59 Crystal River Creek 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	69
圖 60 Crystal River Creek 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	69
圖 61 Crystal River Creek 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	70
圖 62 Crystal River Creek 外來物種與保護傘物種之互動	70
圖 63 Everglades Graminoid Marshes 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	71
圖 64 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響 ...	71
圖 65 Everglades Graminoid Marshes 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 ...	72
圖 66 Everglades Graminoid Marshes 外來物種與優勢物種之互動	72
圖 67 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響 ...	73
圖 68 Everglades Graminoid Marshes 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 ...	73
圖 69 Everglades Graminoid Marshes 外來物種與關鍵物種之互動	74
圖 70 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	75
圖 71 Everglades Graminoid Marshes 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 ...	76
圖 72 Everglades Graminoid Marshes 外來物種與保護傘物種之互動	77
圖 73 Florida Bay 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	78

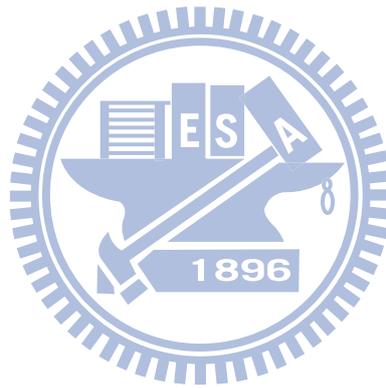
圖 74 Florida Bay 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響	78
圖 75 Florida Bay 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	79
圖 76 Florida Bay 外來物種與優勢物種之互動	79
圖 77 Florida Bay 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	80
圖 78 Florida Bay 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	81
圖 79 Florida Bay 外來物種與關鍵物種之互動	82
圖 80 Florida Bay 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	83
圖 81 Florida Bay 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	83
圖 82 Florida Bay 外來物種與保護傘物種之互動	83
圖 83 Charca de Maspalomas 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	84
圖 84 Charca de Maspalomas 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響	84
圖 85 Charca de Maspalomas 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	85
圖 86 Charca de Maspalomas 外來物種與優勢物種之互動	85
圖 87 Charca de Maspalomas 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	86
圖 88 Charca de Maspalomas 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	86
圖 89 Charca de Maspalomas 外來物種與關鍵物種之互動	86
圖 90 Charca de Maspalomas 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	86
圖 91 Charca de Maspalomas 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	87
圖 92 Charca de Maspalomas 外來物種與保護傘物種之互動	87
圖 93 Lake Michigan 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	88
圖 94 Lake Michigan 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	88
圖 95 Lake Michigan 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	89
圖 96 Lake Michigan 外來物種與優勢物種之互動	89
圖 97 Lake Michigan 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	90
圖 98 Lake Michigan 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	90
圖 99 Lake Michigan 外來物種與關鍵物種之互動	91
圖 100 Lake Michigan 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	92
圖 101 Lake Michigan 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	93
圖 102 Lake Michigan 外來物種與保護傘物種之互動	95
圖 103 Mondego Estuary 物種連結流量及其滅絕對系統之影響	95
圖 104 Mondego Estuary 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響	95
圖 105 Mondego Estuary 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	95
圖 106 Mondego Estuary 外來物種與優勢物種之互動	96
圖 107 Mondego Estuary 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響	96
圖 108 Mondego Estuary 關鍵物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響	97
圖 109 Mondego Estuary 外來物種與關鍵物種之互動	97
圖 110 Mondego Estuary 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響	98
圖 111 Mondego Estuary 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響	98

圖 112	Mondego Estuary 外來物種與保護傘物種之互動.....	99
圖 113	St. Marks River 物種連結流量及其滅絕對系統之影響.....	100
圖 114	St. Marks River 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響.....	100
圖 115	St. Marks River 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響.....	101
圖 116	St. Marks River 外來物種與優勢物種之互動.....	101
圖 117	St. Marks River 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響.....	102
圖 118	St. Marks River 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響.....	103
圖 119	St. Marks River 外來物種與關鍵物種之互動.....	104
圖 120	St. Marks River 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響.....	105
圖 121	St. Marks River 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響.....	105
圖 122	St. Marks River 外來物種與保護傘物種之互動.....	106



表目錄

表 1 生態系統與其他理論網路之比較	7
表 2 小世界網路與無尺度網路之統整比較	19
表 3 生態系統與其他理論網路之比較	21
表 4 指標物種之描述	26
表 5 不同類型之生態系統資料	29
表 6 生態系統資料之內容格式	29
表 7 國際自然保育聯盟(IUCN) 物種瀕危分類標準	37
表 8 不同指標物種之特性概述與判定方法	39
表 9 外來物種的流量層級	41
表 10 不同物種類型及其對應顏色	43
表 11 指標物種與外來物種間的關係	50
表 12 指標物種受外來物種影響後的整體反應	60



第一章 研究動機

人類的生活有賴於生態系統，而生態系統的健全則取決於生物多樣性，但外來物種的入侵卻是破壞生態系統、造成物種滅絕與生物多樣性喪失的重要因素(Clavero & Garciaberthou, 2005)。早在 1992 年，世界各國於里約熱內盧簽訂之生物多樣性公約第八條就已明確表示，應「避免引進、控制、清除那些威脅到生態系統、棲地或物種的外來物種」(Convention on Biological Diversity[CBD], 1992, Article 8)。

有鑑於此，聯合國大會決議(United Nations General Assembly, 2006)，將 2010 年訂為「國際生物多樣性年(International Year of Biodiversity)」，屆時，由各國國際組織單位組成的「2010 生物多樣性指標夥伴(2010 The Biodiversity Indicators Partnership)」將共同檢驗第六屆生物多樣性會議訂定之「2010 年生物多樣性目標(2010 Biodiversity Target)」，其中七大關鍵領域之「生物多樣性的威脅」，即同樣以「外來入侵物種」做為檢視重點(Balmford et al, 2005)。由此可知，外來物種入侵所造成的威脅早已不容忽視，更是迄今 20 年來，各國與各國國際單位組織持續關注的重要議題。

然而，生態系統一旦遭受外來物種的侵襲，其影響不單會造成數以千計的物種滅絕，還會對經濟與人民健康造成重大損害。據估計，全球已為外來物種入侵付出每年 1.4 兆美金的經濟代價！這相當全球國民生產毛額的百分之五(Pimentel et al., 2001)！而著名的福壽螺也已為台灣帶來近百億的損失(http://tesri.coa.gov.tw/show_index.php)，此外，近年的紅火蟻則在短時間擴散至台北、桃園、嘉義等縣市，除造成農民無法下田耕作等經濟損失外，更讓民眾心裡不安，伴隨著健康上的危害。

美國也同樣為外來物種付出相當大的經濟代價，其中包括白蟻每年 10 億美金，紅火蟻 20 億美金，斑馬紋貽貝 31 億美金，關島褐色樹蛇上百萬美金，總計每年至少 1230 億美金(Pimentel, Zuniga, & Morrison, 2004)。扣除經濟損失，由南美入侵美國的紅火蟻亦對國民健康造成威脅。因此 1999 年由柯林頓總統頒布 13112 號行政命令，成立了「全國入侵種委員會」(The National Invasive Species Council)，就是期望透過各部門彼此合作，解決外來物種入侵的危害(Executive Order 13112, 1999)。所以綜合以上幾點，不論生態保育、經濟發展或是與民眾的健康安全上，外來入侵種的入侵都是急需處理的迫切問題！

1.1 研究背景

然而在大多數情況下，生態系統面對外來物種皆有一定的恢復能力，並不是每個外來物種都能發展成入侵物種，事實上有許多外來物種如蕃茄、玉米、馬鈴薯等，還是我們賴以維生的物種，唯有當外來物種對生態系統造成負面影響時，才能稱之為外來入侵物種 (<http://tasin.tfri.gov.tw/>)。因此，扣除調查、監測、移除入侵物種等手段，如何預測、評估外來物種可能對生態系統造成的影響，就成為另一個需要研究的工作。仔細觀察外來物種進入生態系統的過程，其結果不外乎以下三種：

- 一、外來物種在競爭資源過程中居於劣勢、或在原生物種中遭遇天敵等種種不適應因素下被消滅。
- 二、外來物種與系統原生物種彼此達成新的生態平衡，進而成功融入系統，形成新的生態系統面貌。
- 三、外來物種挾帶生殖與競爭上的優勢，發展成入侵物種，在缺乏天敵的生態系統中建立起廣大的族群，嚴重導致某些原生物種的滅絕，瓦解生態系統的穩定，造成生物多樣性的降低。

從以上三點來看，我們會發現，外來物種對生態系統的影響，不僅建立在外來物種本身的能力上，更建立在外來物種與系統原生物種的交互作用上。因此，在評估外來物種對系統之影響時，不能單考慮外來物種本身的能力，還必須從系統的角度去思考，將系統原生物種在系統中所扮演的角色與系統中原生物種彼此間的關係也包含進去。

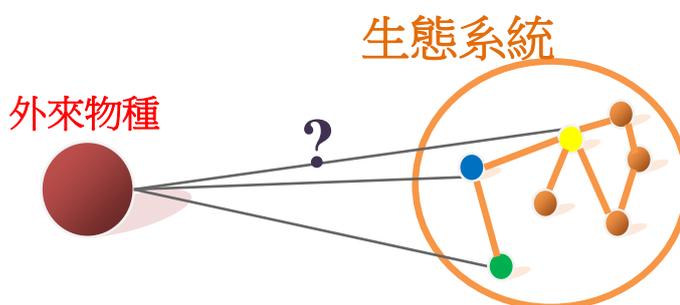


圖 1 外來物種與生態系統的互動

只是，以往看外來物種的入侵很少關注在外來物種所影響的對象，其焦點多半集中在掠食與競爭這兩個關係上，如圖 2 所示：

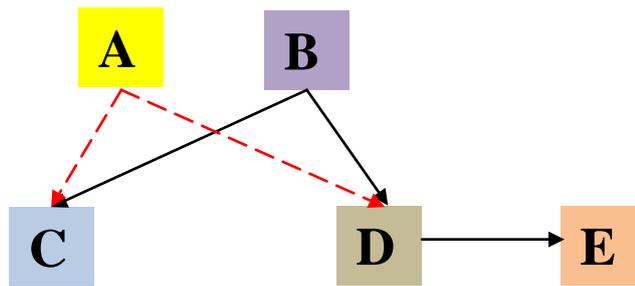


圖 2 外來物種對不同原生物種之影響

當外來物種 A 進入生態系統掠食 C 物種時，C 物種必定會受到影響，而 B 物種與 A 物種食性相同，也會因為競爭關係而受到影響。但是，與 C 物種相似的 D 物種，一旦受外來物種 A 影響，其對系統之影響絕不會等同於 A 物種影響 C 物種一般，因為他還會連帶影響到 E 物種。換言之，每個物種在生態系統中關聯的物種都不盡相同，因此定位也不相同，外來物種對生態系統的影響，也會隨著影響的原生物種不同而有所差異。

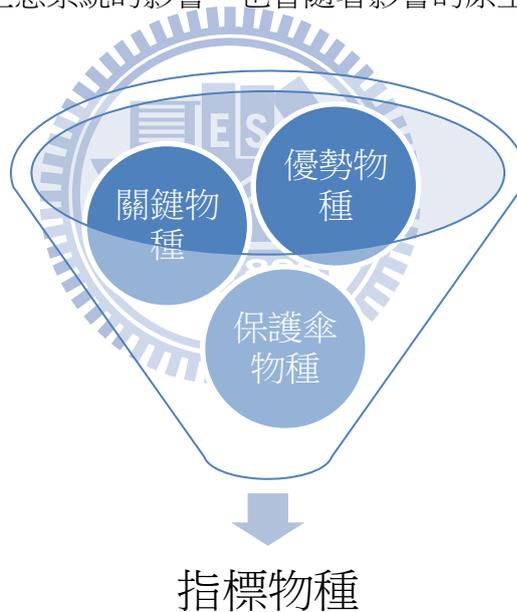


圖 3 指標物種

生態學家在保育生態系統時，常針對生態系統中幾個特定物種做為優先保護與觀察的對象(Carignan & Villard, 2002)。因為，這些物種或許代表環境特性，又或是對環境特別敏感。於是，這些物種形成所謂的指標物種，其中包括：優勢物種、關鍵物種與保護傘物種。每種指標物種所代表的意義都不盡相同，也各有其重要性。因此，觀察外來物種對指標物種之影響，以及影響擴散的程度，當能進一步了解對外來物種對生態系統的影響。

然而，光鎖定受影響的原生物種還不足以了解外來物種對生態系統的衝擊，我們還須了解生態系統本身受內外因素影響下，導致物種數量發生變動時，生態系統的調節能力。生態系統在沒有外在干擾的情況下，當羊群過度消耗生態系統中的雜草時，會造成草原的供給不足，但羊群數量的大幅度增加又為老虎等其他掠食者提供了豐富的食物，導致掠食者數量的增加，於是，大量掠食者捕食羊群，使羊群數量受到抑制，草原得以生長，生態系統便逐漸恢復正常。

另一方面，當外在干擾發生，如自然界的氣候變遷，造成生態系統中某些物種數量減少或發生變動時，物種為維持生存，就必須適時地調整群體數量，以維持營養、能量間的供需平衡，重新恢復系統的恆定。於是，整個生態系統會一直處在一個動態平衡，物種數量盡可能維持在一個水平，進而讓物種數量呈現出穩定消長與周期性波動的現象以維持所有物種的生存。

但系統是透過什麼樣的機制，具備這種調節能力，進而呈現出穩定消長與周期性波動的現象？1920 年代，義大利生物學家 Umberto D'Ancona 觀察到地中海魚群數量有周期性的變化，緊接著，義大利著名數學家 Vito Volterra 以及美國數學家 Alfred J. Lotka 分別利用統計分析的方法與化學反應對生態系統的推廣，分別推導出下方的 Lotka-Volterra equation，亦名 predator-prey equation，來解釋此一現象(Goel, Maitra, & Montroll, 1971)。

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$
$$\frac{dy}{dt} = \gamma xy - \delta y$$

x 是獵物的數量； y 是掠食者的數量； dy/dt 與 dx/dt 表示族群數量的變化率； t 表示時間； α, β, γ 與 δ 表示與兩物種互動有關的係數。圖 4 呈現方程式包含的回饋機制，也就是能量和物質在生態系統內流動或循環的過程中，每發生一種變化，其結果必然反過來又影響這一變化的本身，使生態系統能不斷自我調節以維持正常功能。

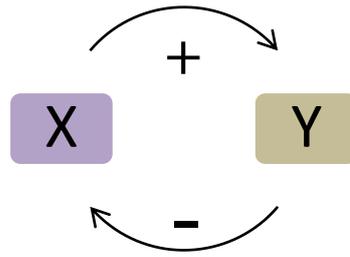


圖 4 掠食者與獵物間的回饋關係

但 Lotka-Volterra equation 充其量解釋了兩個物種彼此存在掠食與被掠食者關係時，兩個物種族群數量的變化。它無法解釋廣大生態系統中，物種與物種之間如何透過回饋的機制彼此調控。因此，1956 年由 Forrester 提出以回饋控制理論為基礎的系統動態學，就被應用到生態系統族群變化的研究上(陶在樸，1999)。

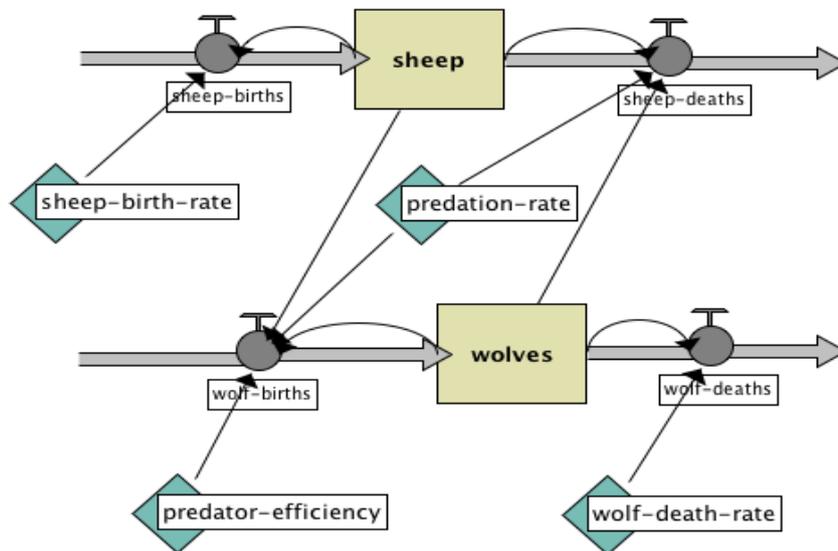


圖 5 系統動態學中的 Lotka-Volterra equation

註：此處為模擬草原上狼群掠食羊群時，兩個族群間數量的消長變化。

資料來源：Wilensky, U. (2005). *NetLogo Wolf Sheep Predation (System Dynamics) model*.

如圖 5 所示，透過系統動態學，我們不僅能將前面所提到的 Lotka-Volterra equation 給納入進來，更重要的是，系統動態學能處理大量因果回饋關係的變數，以高階非線性的方式，明確表達系統內部因素與外部因素間的交互影響，並透過系統中因果回饋的環環相扣，找到影響系統行為的架構，為處理非線性系統提供了一個視覺化的分析，讓人對於系統行為能有更深入的了解。

近十年來，有越來越多學者開始研究複雜系統底層下所蘊藏的複雜網路。這些研究發現，許多不同領域、不同尺度的複雜系統都存在複雜網路。比如，生物與化學系統中的食物鏈、細胞蛋白質的新陳代謝、線蟲神經網路，乃至於描繪人與人之間彼此互動的社會網路和電腦與電腦之間彼此串連的網際網路等等(Buchanan, 2002; Newman, 2003)。

隨著研究進展，複雜網路研究已經從發現複雜系統具有之複雜網路架構，慢慢轉變到不同複雜網路拓撲所具有的特性，以及這些複雜網路在不同領域、不同系統中面對不同問題時，網路架構之不同所帶來的優勢與劣勢。譬如無尺度網路對於在網際網路的隨機性攻擊，其錯誤容忍就比小世界網路來的佳，而小世界網路面對網際網路的目的性攻擊，其錯誤容忍則比無尺度網路來得好(Albert, Jeong, & Barabási, 2000; Tu, 2000)。

然而，若想透過複雜網路研究外來物種對生態系統之影響，我們首先得面對複雜網路無法將生態系統清楚定位的問題。如表 1 所示，若就群聚度、分隔度或是連結數分布來看，生態網路都不完全符合小世界網路與無尺度網路的特性。其特性反倒像一般的隨機網路。但過去已有學者質疑生態系統屬於隨機網路的結論。因此，如何將生態系統在複雜網路中重新給予定位，就成為我們的首要目標(May, 1973; Yodzis, 1981; Solé & Montoya, 2001; Dunne, Williams, & Martinez, 2002)。

表 1 生態系統與其他理論網路之比較

網路	群聚度	分隔度	連結數分布
Chesapeake Bay 生態網路	低(0.12)	低(2.86)	指數律分布
小世界網路	高	低	指數律分布
無尺度網路	低	低	冪次律分布
隨機網路	低	低	指數律分布

1.2 研究目標

本研究架構圖 7 所構築的三個面向：外來物種、生態系統流量、複雜網路。以下就目標一一給予說明。

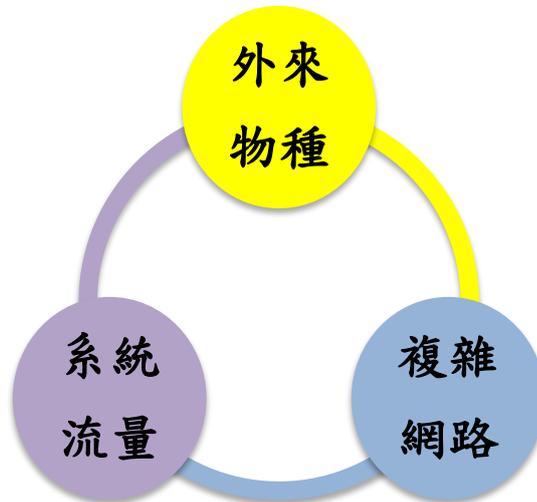


圖 7 研究架構與面向

過去看複雜網路面臨外在攻擊時，主要站在網路中某些節點移除後，整體網路是否連通、以及連通狀況下，任兩節點最短路徑的改變與網路半徑的影響上。但真實的網路攻擊往往不是移除節點，而是在節點依舊存在的狀況下，讓網路發生異常。以網路網路為例，病毒、蠕蟲、阻斷服務攻擊都不是移除電腦，而是透過受影響的電腦來癱瘓整個網路。

生物網路也是如此，如基因調控網路受到致癌物質的影響，導致基因發生異常與癌症的誕生。同樣，生態網路也很少發生原生物種受外來影響瞬間滅絕的情況，反倒是外來物種對於系統原生物種的影響，或許會導致某些物種數量的改變，進而破壞整個生態的平衡。因此，本研究想釐清生態網路中，原生物種受到外來物種干擾後對生態系統之影響。

另一方面，過去的研究主要站在生態棲位(Ecological Niche)的角度思考外來物種對生態系統的影響上(Thuiller et al, 2005)。生態棲位由Grinnell(1917)首次提出，指的是物種所處的環境及其本身習性的總稱。每個物種都有自己獨特的生態棲位，如覓食的地點與物種種類等等。如果外來物種與原生物種的生態棲位發生重疊的現象時，外來物種就會與原生物種發生競爭與掠食的關係。然而，生態棲位的觀念雖有助於我們判別哪些外來物種會對生態系統造成影響，卻沒將受影響的原生物種在生態系統扮演的角色融入。

2009年，開始有學者嘗試在生態棲位模型上，看外來物種對不同營養階層原生物種之影響，其結果顯示，有近半數外來物種成功入侵生態系統，但就現實情況而言，外來物種成功入侵的比率不到十分之一(Romanuk et al., 2009)。因此，我們嘗試站在這個基礎上，但採用複雜網路的形式，就生態系統中具代表性的指標物種來看外來物種對其之影響。

最後，我們試圖將生態系統流量與複雜網路做更密切的結合。複雜網路本來是為了解決複雜系統的問題，因此複雜網路研究不應停留在複雜網路的架構與連結等圖形特性上，而必須納入系統其他的特性。若忽略了系統特性，則生態系統在複雜網路領域中就會遭到定位上的困難，變成只能在某些條件下，說該生態系統是小世界網路或無尺度網路，這違背了複雜網路一開始所追尋跨領域的普遍性、一致性、與尺度大小無關的特性。因此，本研究重新將生態系統中物種間營養的流動引入複雜網路，期盼藉由網路流量的分析，能給與生態網路一致性的定位。



1.3 研究問題

本研究透過流量網路分析生態系統，將生態系統在複雜網路中給與定位，同時觀察外來物種與指標物種互動後，對整體生態系統之影響。以下分別就兩部分所包含的內容予以說明。

- 以複雜網路流量分析生態系統

1. 流量與連結上的複雜網路類型

先找出流量與連結的分布，觀察其分布狀態屬於哪種複雜網路類型—小世界網路的指數分布或無尺度網路的冪次分布。比較流量與連結分布顯示的複雜網路類型，並透過移除節點的方法，觀察生態系統的變化，看生態系統是否呈現所屬網路類型受到外來攻擊時的反應。

2. 比較流量與連結所能代表之節點重要性

觀察節點所擁有的流量與連結，比較不同流量與連結數下，移除節點後生態系統的變化，看何者—流量大小或連結多寡—能顯示出一個節點對生態系統的重要性。

- 外來物種對指標物種之影響

1. 外來物種的形態對指標物種影響之程度

我們先透過指標物種的定義，找出生態網路中的指標物種。再將外來物種分別以掠食者和被掠食者的形態加入生態網路，觀察外來物種以不同形態與指標物種互動後，其他物種流量的變化，來評估生態系統中物種受影響之程度。

2. 指標物種受影響後的擴散程度

當指標物種受到外來物種影響後，觀察有多少物種的流量因此受到影響，以及其他物種是否因而發生劇烈的改變，進而觀察影響的擴散程度。

1.4 研究貢獻與重要性

Monge 和 Contractor (2003)認為目前複雜網路研究缺乏一個高層次框架來整合貫串概念上、理論上和實證上的研究，並提出以下幾個問題

1. 僅應用單一的理論，所以只能解釋幾種不同網路。
2. 系統相關的屬性並沒有滲透到網路研究中。
3. 缺乏實際資料。
4. 缺少了網路動態分析。
5. 純粹以結構來看網路，誤導對真實世界的認識。

因此，就此角度來看，本研究提供一個高層次框架來整合概念上、理論上和實證上的研究。我們藉由生態系統的理論，解決了單一理論所發生的問題，也同時解決缺乏系統屬性的缺點；另外，我們也以真實生態系統的資料為基礎，以避免缺乏實證資料的缺點。此外，我們以流量網路的流量變化來分析，更可解決缺少網路動態分析與純粹就網路結構研究所產生的誤解。

其次，就複雜網路而言，經由流量網路的概念，能使複雜網路多一個具有一致性、普遍性的指標去研究複雜系統，從而提供新的觀點，擴大複雜網路理論所涵蓋的範圍，解決複雜網路在分析網路架構上的瓶頸。

最後，就生態系統而言，在已知外來物種與原生物種的生態棲位發生重疊、外來物種會與原生物種發生競爭與掠食關係的狀況下，使用本研究的方法還可將受影響的物種種類給考慮進去，觀察不同指標物種受到外來物種影響下對系統之影響，進而建立外來物種入侵下保育與防禦的策略。

第二章，文獻探討

本研究運用流量網路分析生態系統，其內容涵括幾個不同領域，如：圖論、複雜網路，及生態學。因此，為釐清本研究所探討的問題及其定位，以下將分別介紹各領域其理論背景與相關文獻。

2.1 生態網路分析

以往生態學多半運用田野調查或野外實驗，來觀察生態系統在不同層級上，生物與環境的關係。近年來，由於系統論、控制論與資訊理論的引入，使得生態學在研究與理論上有了進一步的發展，像是生態學融合系統論後所發展的系統生態學，不再將生物圈中各個部分獨立，而是將之整合起來，成為一個相互影響、不可分割的整體。而生態網路分析正是在這樣一種情況下，在生態學與複雜網路理論相遇之前，結合資訊領域中的流量網路後所誕生的一種方法。

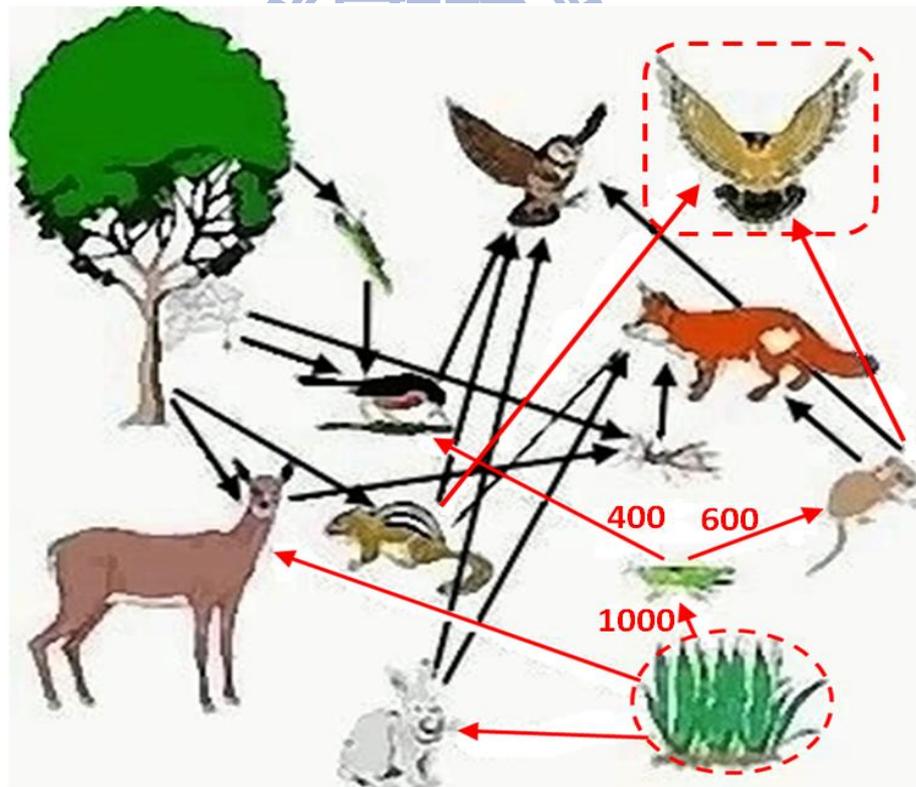


圖 8 簡單的食物網

圖 8 是一個簡單的食物網。食物網是生態學的核心概念，也是自然界食物供需的關係網。它除了以圖形表達生物間彼此的掠食關係，更重要的是，它還描述了營養與能量在整個生態系統中不同生物間的流動(Wilbur, 1997)。

早在 1950 年代，美國生態學家 Howard T. Odum 就開始研究測量生態系統的能量流動 (energy flow)，他利用電子能源網路的概念，類比創造了一系列符號，來建立生態系統的能量模型(Golley, 1993)，Odum 相信，透過這些符號與簡單圖表，將生態系統複雜性簡化為能量，可以讓我們發現生態系統的普遍性原則(Bocking, 1997)，而這種呈現系統整體並省略細節的思維(Madison, 1997)，也成為系統生態學的最早濫觴 (Kangas, 2004)。

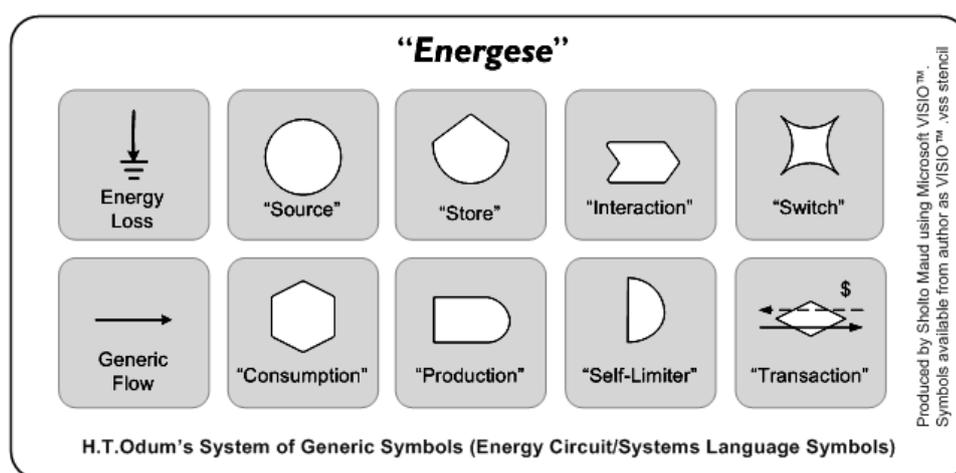


圖 9 通用能量符號

而這種流動，不僅孕育了系統生態學，同時也為流量網路在生態學中找到應用，進而在系統生態學的基礎上開創出生態網路分析。流量網路源自於數學與資訊領域中的圖論，因此，在進入生態網路分析與下一節的複雜網路前，我們先了解圖論中一些常見的基本圖形與概念。

針對圖 10 有色節點，Degree 代表節點上的連結數；Weight 代表權重；Flow 代表流量；而 In-Out 則分別代表連結進出節點的情況。從圖中，我們可以很明顯的發現雖然這些圖形都呈現相同的網路拓樸架構，但由於網路中連結所攜帶資訊的不同，整個網路所呈現的資訊也就大不相同，而這也就決定了這些圖形所能應用的範圍。一般而言，流量圖多用來描述水管中的水流，而在水管的容量限制下，水管中任何一點都不該發生水流阻塞或水流逆轉的情況，換言之，無論何時，水流方向必須維持固定，流入和流出必須相等 (Cormen et al.2001)。

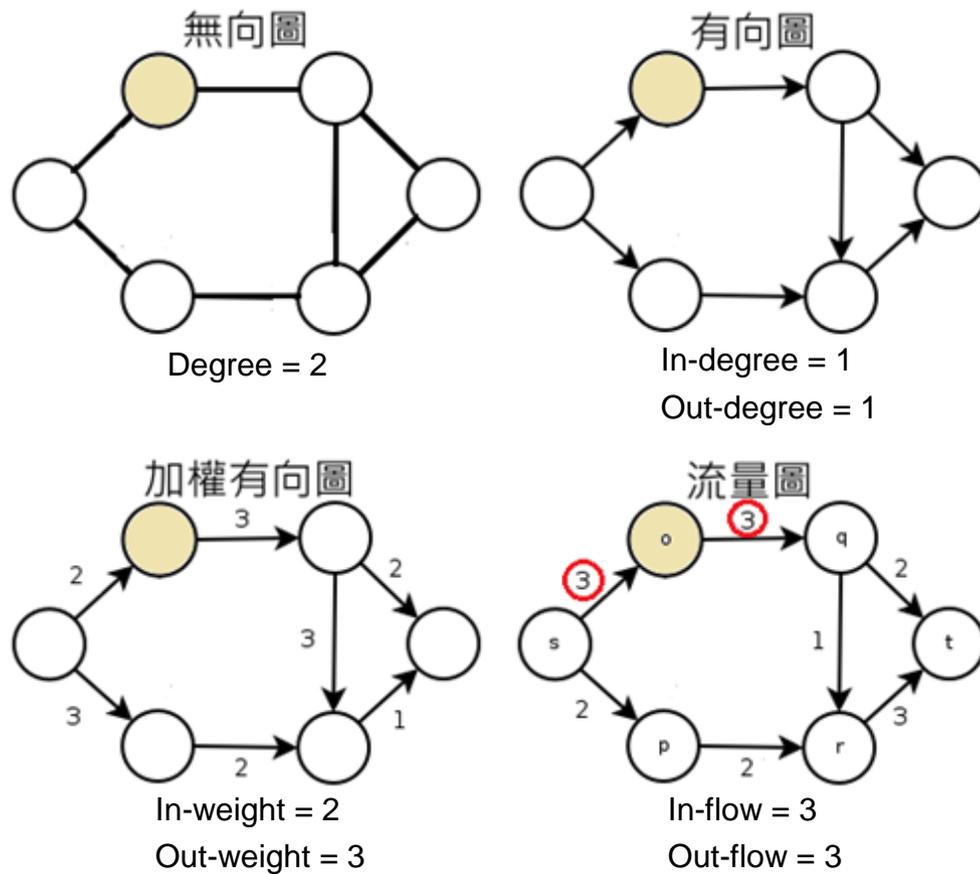


圖 10 無向圖、有向圖、加權有向圖、流量圖

食物網中的流動其實與流量圖非常相似。不論是「大魚吃小魚」或是「小魚吃蝦米」，每種生物都有固定的幾種獵物，而透過掠食，營養與能量便在生物與環境間相互傳遞，除此之外，一個穩定的生態系統，其營養與能量的進出也同樣會處於穩定的狀態，因此，就如同流量圖上的連結一般，不僅方向固定、流入與流出也同樣相等。

而由美國馬里蘭大學理論生態學教授 Ulanowicz 所開創的生態網路分析，正是透過食物網中的生物量(biomass)與能量流(energy flow)來建立生物與環境間的連結網路，進而研究生態系統隨時間的演變(Ulanowicz, 1986)。圖 11 我們可以一窺 Ulanowicz 為切薩比克灣所生態系統所建立的網路圖，從中，運用了 Howard T. Odum 研究生態系統能量時所創造的符號。

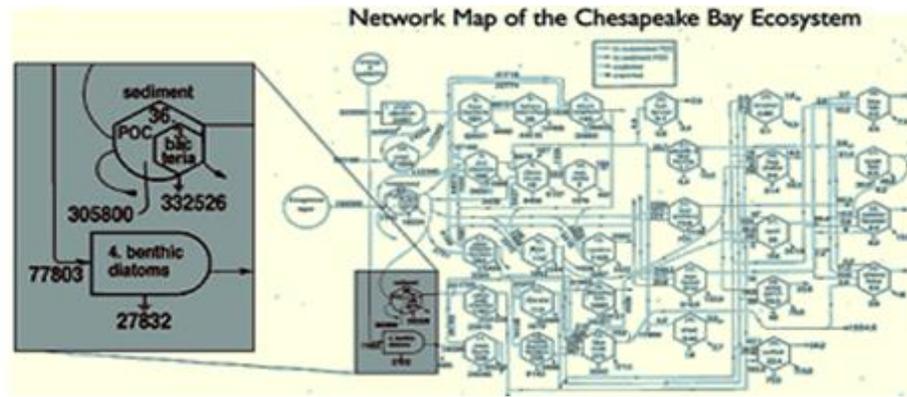


圖 11 切薩皮克灣生態網路

資料來源：Baird, D. and Ulanowicz, R. E. (1989). The seasonal dynamics of the chesapeake bay ecosystem. *Ecological Monographs*, 59(4):329–364.

2.2 複雜網路模型

自然界許多複雜系統都可透過網路來分析。我們將系統中每個部份對應成一個點，每個關係對應成一條線，進而描繪出系統的網路。透過網路分析，省略多餘的細節，系統間所擁有的共通性質便慢慢浮現，因此，不管是細胞中蛋白質的相互抑制活化、人與人之間的友誼、又或是網際網路上的網頁連結，乃至於生態系統中的食物網，網路都是分析上的重要工具(Newman, 2003)。

然而，真實世界的網路仍舊相當複雜而難以釐清，面對這樣的問題，過去的研究往往將其簡化，成為理論上的正規網路(Regular network)或隨機網路(Random Network)，但簡化的結果總是與真實情況有一段差距。隨著研究的進展，學者慢慢發現，真實世界的網路具有許多統計上的特性，而這些特性並不像過去所想的正規網路或隨機網路一般，而是介於兩者之間，於是，「複雜網路」的理論就漸漸誕生了(Watts, 2003)

複雜網路為近年來新興的跨領域科學，它包含了物理學、統計學、圖論、計算機科學以及社會學等不同領域的學問。我們可以從近幾年複雜網路的論文數量中發現，這個領域正如火如荼地發展。複雜網路有許多統計上的特徵，而這些特徵也決定了網路整體架構，其中最重要的是小世界網路與無尺度網路(Watts, 2003; Barabási, 2003)。

2.2.1 小世界網路

小世界網路(Small-world Network)是第一個發現的複雜網路模型，其研究來自於人們的小世界經驗——亦即朋友的朋友往往也是朋友，而陌生的兩個人，卻在交談後，意外發現兩人原竟然有共通的朋友。1967年，著名的哈佛大學心理學教授 Stanley Milgram 針對此現象做了一次實驗，讓參與實驗的人透過朋友關係，輾轉將信件傳遞給原先不認識的人，結果發現，任兩個陌生人之間，平均只需要六次傳遞，即可將郵件送達，因而建立六度分隔理論(Watts, 2003)。

1998年，Watts 與 Strogatz 為研究螢火蟲的同步發光與心臟的同步收縮，回頭探查小世界現象的網路架構，結果發現，在原先的正規網路中，逐漸增加每個邊隨機連結發生的機率，會慢慢形成一種介於隨機網路與正規網路間、節點具有「高群聚度(High Clustering Coefficient)」與「低分隔度(Low Separation Coefficient)」的網路，而這種網路能解釋人們認知中的小世界現象，故被稱為「小世界網路」(Watts & Strogatz, 1998)。

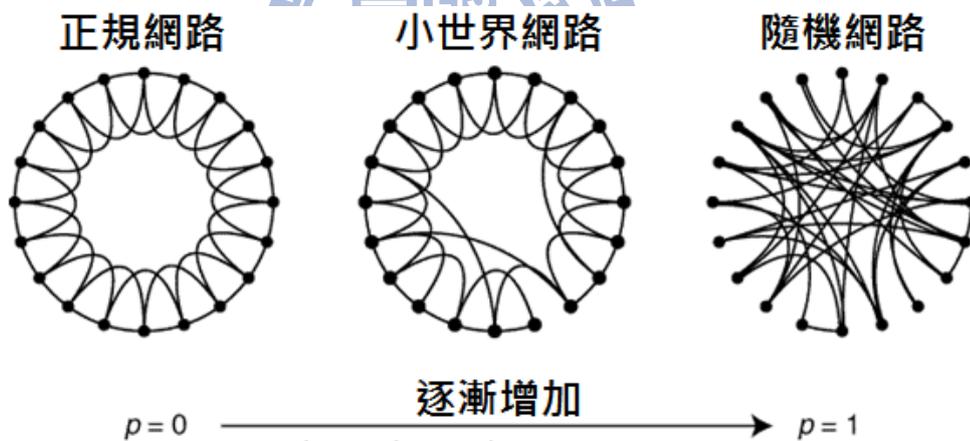


圖 12 小世界網路與正規網路和隨機網路的關係

註： p 代表網路中每條連結發生隨機連結的機率。在正規網路下，每個節點都擁有 4 條連結，分別和左右兩個節點相連。

資料來源：Watts, D. J. and Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684):440–442.

如圖 12 所示，當 $p = 0$ 時，網路則恢復成原來的正規網路，當 $p = 1$ 時，網路中則到處充滿隨機的聯結，形成一般的隨機網路。至於 p 介於 0 跟 1 之間的時候，我們可以調整 p 的大小，以便讓網路反應出較大的群聚度與較小的分隔度，形成我們概念中的小世界網路(Watts & Strogatz, 1998)。此外，也因為小世界網路建立在節點連結數相同、 $p = 0$ 的正規網路與節點連結數呈隨機分布、 $p = 1$ 的隨機網路上，因此在這種情況下，形成「每個節點的連結數大致相同」的指數分布。

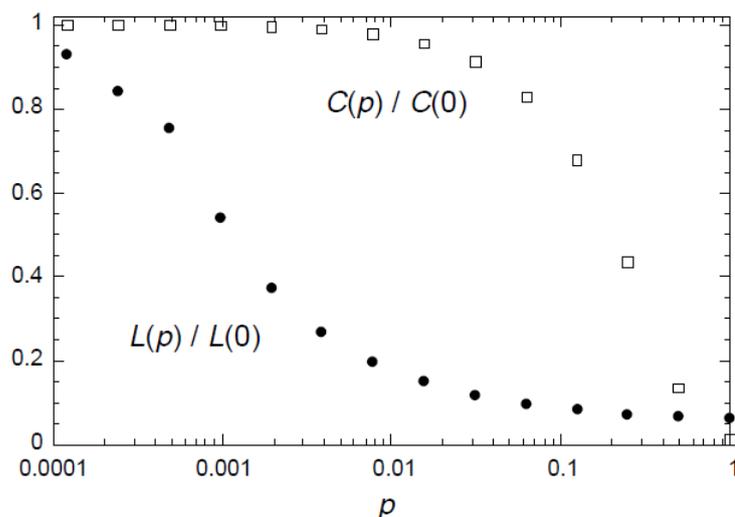


圖 13 小世界網路的範疇

註： C 表示群聚度； L 表示分隔度。 $C(0)$ 與 $L(0)$ 分別代表正規網路下 $p = 0$ 的群聚度和分隔度。隨著 p 值增加，網路的隨機連結增加，而相對於正規網路，群聚度幾乎不變，但分隔度卻開始快速下降。而這兩條線包夾、代表高群聚度與低分隔度的區域，即為小世界網路。

資料來源：Watts, D. J. and Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684):440–442.

2.2.2 無尺度網路

繼 Watts 和 Strogatz 提出小世界網路之後，Albert、Jeong 及 Barabási(1999)從網際網路的架構出發，提出無尺度網路(Scale-free Network)。在無尺度網路中，節點上連結數的分布符合幂次律(Power-Law Distribution)，換言之，少數節點擁有網路中大部份的連結，形成所謂的集散點，但大多數的節點卻只有少數的連結。這個現象，不論網路規模的大小、也不管從什麼尺度下去看都存在，故被稱為「無尺度網路」。

Barabási 與 Albert(1999)透過模擬來觀察無尺度網路形成，結果發現，「優先連結」與「成

長」是形成無尺度網路最主要的兩個因素。「成長」是指，網路發展的過程中一直會有新的節點加入，而「優先連結」則是當新的節點進入網路，它會選擇連結數較多的連點做連結。因為這兩個因素的作用，使得某些節點變得越來越熱門，進而讓網路逐漸演化成連結數極度不均勻的無尺度網路。

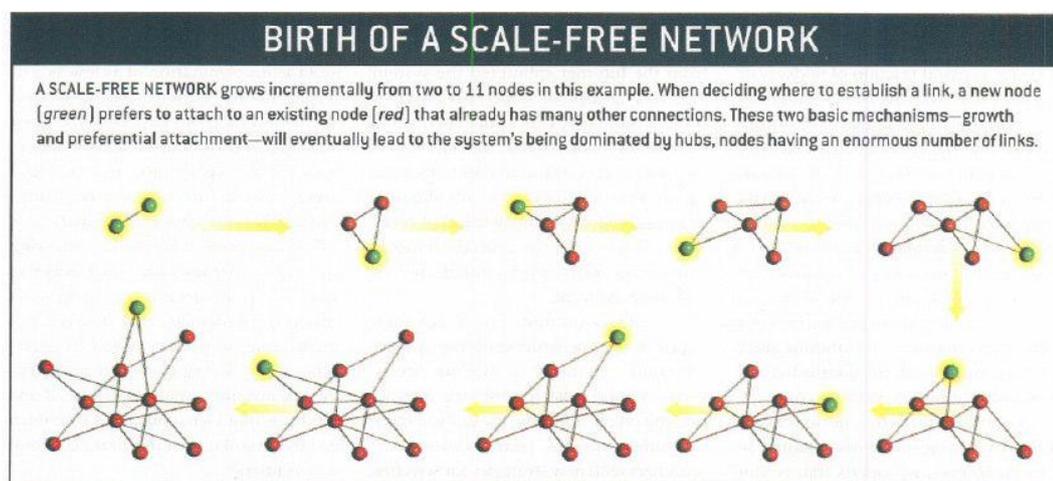


圖 14 無尺度網路的形成

註：圖中的綠色節點代表新加入網路的節點，顯示網路的「成長」，而每個新加入的節點都擁有兩條連結，此時，新加入的節點以網路中擁有較多連結的節點做「優先連結」，而逐漸形成「無尺度網路」。

資料來源：Barabási, A.-L. L. and Bonabeau, E. (2003). Scale-free networks. *Scientific American*, 288(5):60–69.

2.2.3 小世界網路與無尺度網路的比較

圖 15 呈現網路節點的連結數分布。右邊的幕次律是無尺度網路的代表特徵，我們可以發現隨著節點連結數增加，節點數量就越少，反之，擁有少數連結的節點卻占了網路的絕大多數；然而，左邊的指數律其實是隨機網路的典型特徵，但由於小世界網路建立在連結數量相同的正規網路與隨機連結上，因此，整個分布將從原先箭頭所指的地方逐漸往左右兩旁移動，慢慢逼近隨機網路所近似的 Poisson 分布，導致其形狀在遠離峰值的地方呈指數下降。

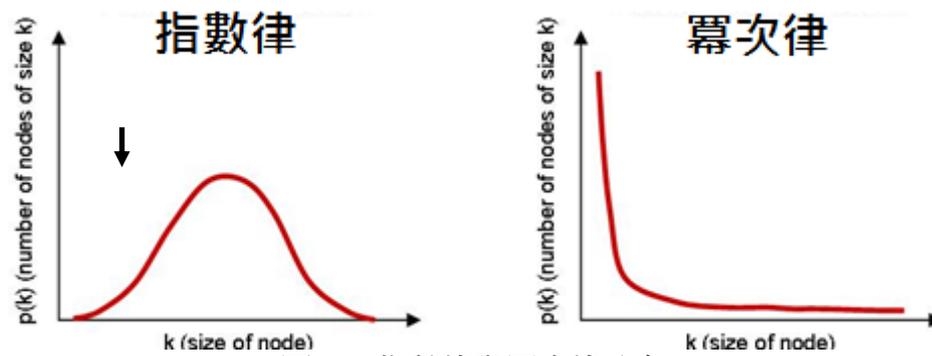


圖 15 指數律與冪次律分布

註：橫軸為節點的連結數，縱軸為擁有相同連結數的節點數量。

資料來源：Watts, D. J. (2003). *Six Degrees: The Science of a Connected Age*. W. W. Norton & Company, 1st edition.

最後，用表 2 將小世界網路與無尺度網路間差異做一統整比較。而其中的連結分布和容錯能力將是我們之後研究分析時的重點。

表 2 小世界網路與無尺度網路之統整比較

	小世界網路	無尺度網路
連結分布	指數律分布	冪次律分布
群聚度	高	低
平均路徑長度	短	短
容錯能力	任何攻擊 傷害大致相同	隨機攻擊傷害小 目標攻擊傷害大
外來實體影響	?	?

2.3 自然界的複雜網路

自然界存在許多複雜系統，不論是細胞內基因蛋白質彼此調控完成細胞生長過程的基因調控系統，還是神經細胞彼此接收傳遞訊息，產生適當反應的神經系統，又或是生物體中各種反應物質彼此活化、調節、抑制所構成的新陳代謝系統，乃至大自然中物種彼此提供營養、傳遞能量所構成的生態系統。這些複雜系統散布在結構大小不同的各個層次上，但不論從什麼層面來看，這些複雜系統都與我們休戚相關(Oltvai & Barabási, 2002)。

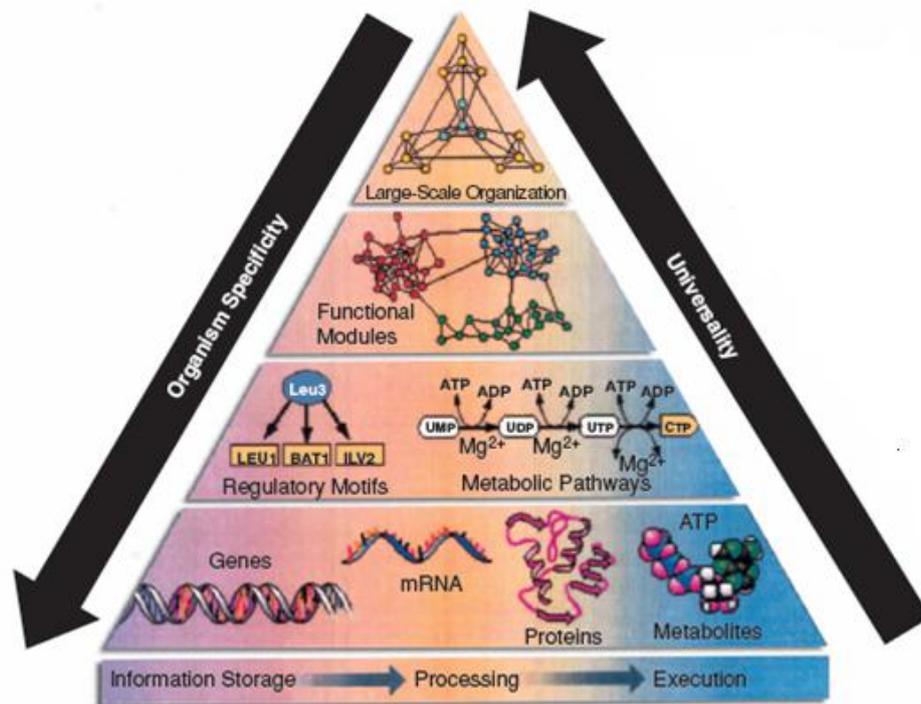


圖 16 不同層次的複雜網路

資料來源：Oltvai, Z. N. and Barabási, A.-L. (2002). Life's complexity pyramid. *Science*, 298(5594):763–764.

2.3.1 食物網

在食物網中，每個節點代表物種其實就代表一個物種，而節點間具方向性的連結，則代表獵物與獵食者，也就是生產與消費的關係。1970年代，May(1973)利用隨機網路模型研究生態的穩定性，得出與經驗相反的結論。1981年，Yodzis 從真實世界的生態網路出發研究生態穩定性，得出與經驗相符的結論(Yodzis, 1981)。

2001 年，Solé 與 Montoya 首先從複雜網路的角度對食物網進行分析，發現食物網具有無尺度網路的特徵(Solé & Montoya, 2001)。然而，Dunne、Williams 與 Martinez(2002)對另外 16 個物種數量從 33 到 172 的食物網做分析後，推翻食物網具備無尺度網路的特性，同時發現食物網的群聚度其實比較貼近典型的隨機網路，甚至有些食物網的群聚度還低過隨機網路，另外，在最短路徑的問題上，食物網也比較接近隨機網路。因此，食物網展現的特性，似乎更貼近小世界網路。

表 3 生態系統與其他理論網路之比較

網路	群聚度	分隔度	連結數分布
Chesapeake Bay 生態網路	低(0.12)	低(2.86)	指數律分布
小世界網路	高	低	指數律分布
無尺度網路	低	低	冪次律分布
隨機網路	低	低	指數律分布

2.3.2 新陳代謝網路

生命是一連串的新陳代謝，基底則為參與反應的物質，同時也是另一個反應的產物。所以，如果我們將基底看成節點，並將基底間的反應用具備方向性的連結給串連起來，如此一來，新陳代謝就成了名符其實的複雜網路。2000 年，Jeong、Tombor、Albert、Oltvai 與 Barabási(2000)研究細菌、真核生物(如動物、植物)、部分原核生物等 43 種不同有機體的新陳代謝網路，發現他們全部都具有無尺度網路的特性。

2.3.3 基因與蛋白質調控網路

蛋白質網路中，每個節點代表一種蛋白質，而節點與節點之間的連結則反應出彼此間的相互影響。而基因調控網路中，每個節點可以是蛋白質或是基因，而彼此間的連結則表示調控關係。2001 年，Jeong、Mason、Barabási 與 Oltvai(2001)研究酵母菌中的蛋白質網路，發現蛋白質網路中同樣具有無尺度網路的特徵，2002 年，Maslov 與 Sneppen(2002)的研究，同樣驗證了這個結果，並進一步去比對鄰近節點間，節點上的連結數量，發現不論是蛋白質網路又或是基因調控網路，節點的連結數量與其周遭節點的連結數量有極大的相關性，也就是，某節點的連結數越多，其周圍節點的連結數就越少。而這樣的特性被許多研究學者認為，是提供細胞穩定與快速調控的來源。

2.4 生態學

生態學原為生物學的分支，研究生物彼此和周遭環境的互動(Begon, Townsend, & Harper, 2006)，其概念由德國生物學家 Haeckel 於 1866 年率先提出(Frodin, 2001)，並逐漸成為一個獨立的學科。從這個定義出發，生態學包含的範圍變得非常廣大，舉凡生物個體、族群、群落等生命層級，以及空氣、水、土壤、乃至於溫度、濕度、鹹度和酸鹼性等環境因素，所有生物與環境構成的生態系，如沙漠、海洋、湖泊、高山、河流，甚至於整個生物圈，都是生態學所嘗試瞭解的對象(Campbell, Williamson, & Heyden, 2006)。除此之外，為了解生物和環境間彼此不斷地進行的物質循環和能量流動，生態學更成為一個橫跨地理學、地質學、大氣科學、以及物理化學等學科的跨領域科學。

2.4.1 食物鏈、食物網與營養層級

食物鏈由英國動物學家 Elton(1927)率先提出，其形式是將不同物種根據營養供給的關係，組成一個鏈條，來代表物質和能量在物種之間傳遞流動的關係。然而，物種多半不會只仰賴一個物種為生，因此，當這些不同的食物鏈彼此交錯，就構成了一個包含生態系統中所有物種的食物網。



2.4.2 生態系統

生態系統一詞由 Clapham 於 1930 年創造，並由英國生態學家 Tansley 於 1935 年進一步詮釋提倡，指的是環境中所有生物與物質成分所構成的系統，亦即自然界一定範圍內，一群共同生活、相互依賴的生物，如動物、植物、微生物，以及所處的周圍環境像空氣，土壤，水和陽光等(Willis, 1997)。因此，生態系統的大小並沒有一定的限制，小至池塘、大至森林，都可以算是一個生態系統(Campbell, Reece, Taylor, & Simon, 2009)。

然而，生態系統不是僅由環境與生物構成而已。生態系統中，生物與環境會不斷進行能量傳遞和物質交換。而這種交換，不僅構成了生態系統的結構，更使生態系統成為一個統一的整體。而為維持能量流動和物質循環，則有賴於生態系統的穩定。一旦環境變化太快，超出生態系統自我調節的能力，導致生態系統物種比例、資源數量無法恢復時，將造成生態系統的破壞(Odum, 1971)。

2.4.3 生物多樣性

生物多樣性是生態學用來傳達地球上所有生物間的變異、評估生態系統健康狀況的一種概念。然而，也因為生物多樣性只是一種概念，所以生物多樣性並沒有標準定義。不過，雖然不存在標準且一致的定義，但依照生物多樣性公約(CBD)與國際自然保護聯盟(International Union for Conservation of Nature, 簡稱 IUCN)的標準，生物多樣性是指「生物體之間變異的所有來源...包括物種內、物種間和生態系統間的多樣性」(CBD, 1992, Article 2; IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group, 2000)。因此，一般狀況下，生物多樣性多從以下三種角度來描述探討：

1. 物種多樣性 (species diversity)
2. 遺傳多樣性 (genetic diversity)
3. 生態系統多樣性 (ecosystem diversity)

而在所有生物多樣性的概念中，最為人熟悉的便是「物種」多樣性。物種多樣性指的是，區域內的物種數目以及各物種個體占該區域全部物種個體的相對數量。當生態系統內物種的分布越多樣、食物網越錯綜複雜，物質和能量流動的路徑就越多，相對來說，這代表系統恢復穩定的能力就越強。

2.4.4 外來物種與外來入侵物種

外來物種的入侵一直是個重要的議題。早在 1958 年，著名生態學家 Elton 就開始關注外來物種的入侵，其著作《動植物入侵生態學》(The Ecology of Invasions by Animals and Plants)中就曾提到「物種的引進，造成許多地域的特有生命多樣性不斷喪失」，而這也成為生態學分支—「入侵生態學」—的開端(Davis, Thompson, & Grime, 2001; Elton, 1958)。

但外來物種的入侵不單會造成生物多樣性降低，若我們仔細分析外來物種的入侵，我們會發現，它其實還包含許多負面影響，如：掠食原生物種、與原生物種競爭、排擠原生物種、危害作物棲地、造成疾病與寄生蟲傳染，以及雜交導致的基因混雜等。

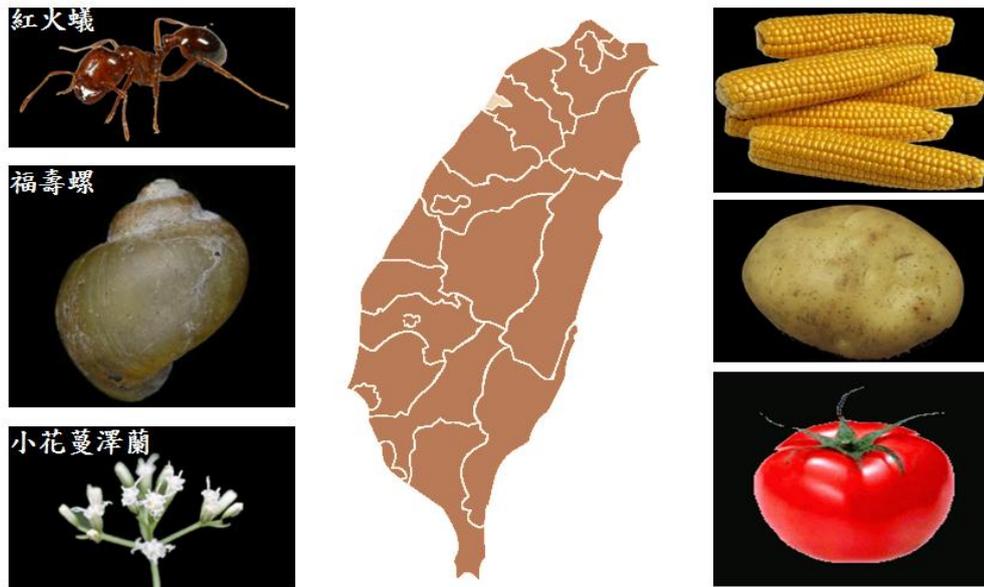


圖 17 台灣的外來物種

然而，乍看之下外來物種似乎非常可怕，但外來物種並不等於外來入侵物種。依照國際自然保護聯盟(IUCN)於 2000 年公布之「避免外來入侵種導致生物多樣性喪失指導方針 (IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species)」中的定義(IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group, 2000)

1. 外來物種 (Alien, non-native, non-indigenous, foreign, exotic species)：指一物種、亞種乃至於更低的分類群(可能存活與繁殖的任一部份)出現於其原先未分布之地區及可擴散範圍之外的生物。
2. 外來入侵物種 (Alien invasive species)：指已於自然或半自然生態環境中繁殖並建立一穩定族群，進而威脅原生物種、降低生物多樣性、對生態系統造成危害的外來物種。

因此，外來物種雖有可能破壞生態系統，但卻不是所有外來物種都是有害的外來入侵物種。一旦不屬於原生生態系統的外來物種通過生態系統一連串的考驗，打破原生生態系統內生物和環境的平衡，進而成功入侵、繁衍生存者，就會對原生生態系統的其他物種造成嚴重的傷害，造成生物多樣性的喪失，但大部分情況下，外來物種都不會對我們造成危害。

2.4.5 指標物種

指標物種指的是那些可以用來定義一個環境特性的物種，有時也是對環境最敏感的物種，所以常用來監測生態系統的健康狀況。然而，哪些物種算是指標物種，生物學家並沒有一致的答案，因而有許多替代性指標(Lindenmayer, Margules, & Botkin, 2000)。在此，我們將介紹優勢物種、關鍵物種與保護傘物種這三種保育上常用的指標物種。

■ 優勢物種

俗話說「人多勢眾」，優勢物種也是同樣的道理，此物種之所以在生態系統具有優勢，是因為它的族群數量或生物量占生態系統絕大部分，因此，這種物種對生態系統的影響多半舉足輕重，譬如人類就是地球的優勢物種，而人類的一舉一動也往往改變了生態系統。而當棲地受到破壞，優勢物種數量減少時，將進一步造成其他物種滅絕(Tilman, May, Lehman, & Nowak, 1994)。

■ 關鍵物種

關鍵物種是由生態學家 Paine(1969)提出的生態學概念，如今已是保育生物學的普遍認知。關鍵物種指的是某些特定物種，其生物量雖看似無關緊要，但透過複雜的食物網，卻能對生態系統造成極大的影響，其影響與生物量幾乎不成正比。這種生物在生態系中所扮演的角色就像弧形建築結構中的冠石(keystone)一樣，雖然生物量或數量很小，但如果被移除，整個生態系就會受到劇烈的影響、甚至瓦解(Mills, Soulé, & Doak, 1993)。

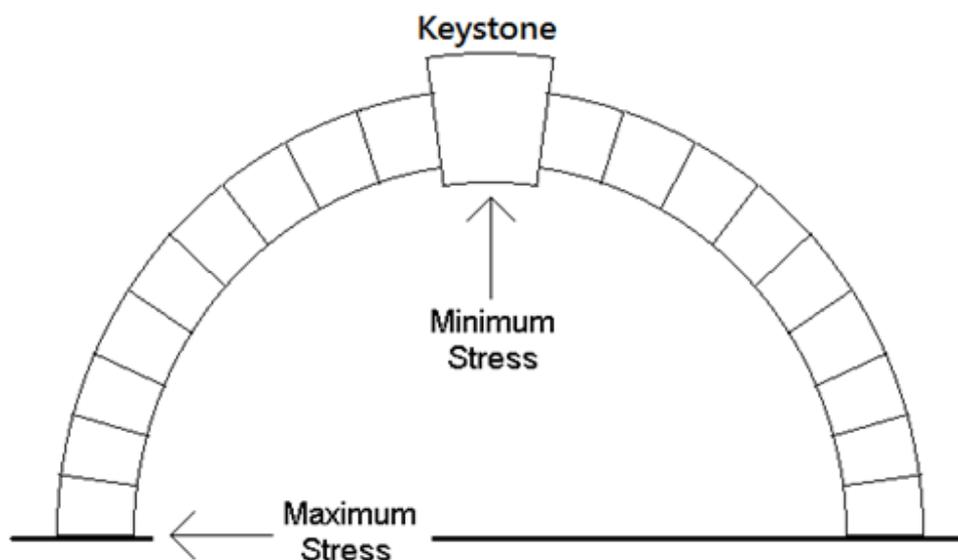


圖 18 Keystone 示意圖

■ 保護傘物種

保護傘物種指生態系統中某些特定物種，它們較其他物種對環境有較大的需求及較高的環境品質，因此，它們對環境的變化也就較為敏感，當環境改變或惡化時，他們常是最先受到影響與瀕臨絕種的生物。基於這個特性，保護傘物種常用來決定生態系統的組成架構和保育相關的決策，因為每種生物在生態系統中扮演的角色都非常不同，在有限的時間經費等資源限制下，科學家很難從眾多物種中決定，保育該由哪個物種下手，透過保護傘物種，能間接地保護其他物種，以最有效率的方式維持生態多樣性，簡化保育上的措施(Roberge & Angelstam, 2004)。

表 4 指標物種之描述

指標物種(Indicator species)	描述
優勢物種(Dominant species) 如：人類、紅樹林。	物種生物量占生態系大部分者。一般而言，生物量大的物種可預期對大型的生態系造成巨大的影響。
關鍵物種(Keystone species) 如：招潮蟹。	物種存亡對整個生態系有重要影響。然而生物量相對稀少，與影響性不成比例。
保護傘物種(Umbrella species) 如：黑面琵鷺、櫻花鉤吻鮭	1. 對環境的品質要求較高或較敏感的物種，當棲地逐漸惡化，牠們通常是最早消失的生物。也因此，當該物種被保護時，其它物種自然保存下來。 2. 往往是食物鏈最頂端之物種

第三章 研究模型與研究方法

過去，生態學多以「調查森林生態系」、「研究啄木鳥生態棲地」之類的野外調查研究為主，爾後則逐漸產生以局部生態系統進行的野外實驗以及用人工模仿自然環境、簡化生態系統、建立生態系統縮影的實驗生態學，這些方法，不僅建構了許多生態系統理論，更形成生態學研究的重要基礎。

而站在這些研究基礎上，運用野外調查和野外實驗所獲得的資料，建立的「生態系統模型」，可以反過來描述生態系統、檢視生態系統的問題，甚至進一步預測生態系統的發展，提供了解生態系統的研究方向。除此之外，經由這些模型，科學家還可以避免長期野外調查所需的時間經費，以及野外實驗可能帶來的污染等問題，因此，「生態系統模型」不僅有助於建構生態系統理論，推展許多重要的生態學概念，更成為研究上極為有用的工具。

本研究依循同樣的概念，分為四個小節。第一節先剖析整個研究問題，對接下來的系統模組作一簡單描述；緊接著，第二節蒐集並說明過去許多生態系統研究的實地調查資料，為生態系統模型建立真實可靠的研究基礎；第三節以流量網路建立生態系統模型，並納入複雜網路理論，比較一般複雜網路分析方法與複雜網路流量分析方法之結果，確立生態系統的複雜網路類型；最後則以上一節的方法，找出生態系統中的指標物種並加入外來物種，觀察指標物種受到外來物種影響後，對生態系統之影響。

3.1 系統模型描述

整個研究問題其實圍繞在「如何分析生態系統」、「受影響的原生物種」與「外來物種的形態」等三個層面上。這三個層面帶動了往後的研究方法及流程，因為，我們必須先找到具備代表性的原生物種，才能在不同形態外來物種進入生態系統時，瞭解物種受外來物種影響後所造成的生態系統變化。而按照這個順序，我們將研究分為兩個部分。



圖 19 系統層面

第一部分為生態系統之複雜網路流量分析，其目的在剖析整個生態系統。這部份採用真實生態系統所得的實際資料，來建構生態系統之流量網路模型，並運用複雜網路理論，得到生態網路之連結分布與流量分布等相關統計特性，以確立生態系統之複雜網路型態，討論連結分布與流量分布在複雜網路型態上所扮演的角色。

第二部分則是外來物種與指標物種之互動，為了解生態系統中某些特定原生物種受外來物種影響後，整個生態系統的變化。站在前者的基礎上，利用移除物種的方式，觀察生態系統中其他物種流量的變化，找出生態系統中的指標物種，並針對指標物種加入外來物種，看不同的互動(掠食與被掠食)與不同的互動強度(兩者間的流量大小)，會使外來物種對生態系統會造成何種影響，最後則討論不同指標物種在面對外來物種時的反應，探討指標物種間的關係。

3.2 資料蒐集

為建立可靠的生態系統模型與後續分析，研究必須站在堅實的研究資料基礎上，然而大規模的野外調查非常曠日廢時，因此，在有限的時間與經費下，本研究採用知名軟體 Pajek 提供之食物網資料集，其原始資料來自於以往許多生態系統研究的實地調查資料 (<http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/data/bio/foodweb/foodweb.htm>)，其中不乏許多代表性的生態系統。除了這些具代表性的生態系統，資料集更涵括了河流、沼澤、湖泊、港灣、河口、沙丘等不同類型，其尺度規模也是不盡相同。所以，透過這些生態系統，不僅能幫助我們建立生態系統模型，其多樣性更能讓我們了解不同生態系統間的共通特徵，避免研究單一生態系統時所可能產生的盲點。

表 5 不同類型之生態系統資料

生態系統	節點數	連結數	類型
Chesapeake Bay	39	177	河口灣
Crystal River Creek	24	125	河川
Everglades Graminoid Marshes	69	916	沼澤
Florida Bay	128	2106	河口海洋
Charca de Maspalomas	24	82	沙丘礁湖
Lake Michigan	39	221	湖泊
Mondego Estuary	46	400	河口
St. Marks River	54	356	河川

這些資料依照固定格式，將生態系統每個部分對應成一個節點，並用連結將節點聯繫起來。節點分成五個類別，分別描述不同的對象、反應不同的生物量與連結特性，而透過連結的搭載，則將生物與環境資源間交換的能量以能量流的方式呈現出來。

表 6 生態系統資料之內容格式

類別	描述	生物量
Living compartment	代表生態系統中各式各樣的生物。	有
Other compartment	代表生態系統中的環境資源。	有
Input	代表進入生態系統的能量，如：太陽光。	無
Output	以可利用方式離開生態系統的能量，如：為人類採收的果實。	無
Respiration	代表離開生態系統無法再運用的能量，如：熱能。	無

3.3 複雜網路流量分析



圖 20 複雜網路流量分析流程圖

複雜網路流量分析與一般複雜網路分析在研究上有許多相似之處。一般複雜網路分析是將連結數分布視為網路整體的統計特性，並觀察移除連結數不同的節點後，整個網路的平均路徑與連通性發生怎樣的影響。但複雜網路流量分析轉為將焦點放在節點所擁有的流量大小上，其原因在於，過去複雜網路分析方法在生態系統的研究上產生許多歧見，這凸顯出連結數在生態系統分析上的困境；而另一方面，即便物種種類相同的兩個生態系統，物種數量也不見得相同，同樣地，生態系統中的族群消長也會使其產生不同的面貌，因此，若光用連結來表達族群間的關係，將無法分辨出兩個物種種類相同、數量卻不同的生態系統，也無法呈現生態系統內部族群消長的變化，有鑑於此，我們有必要以流量的方式將物種間的關係給予重新考量。以下我們將按照上圖流程予以解說。

3.3.1 計算物種流量與連結數

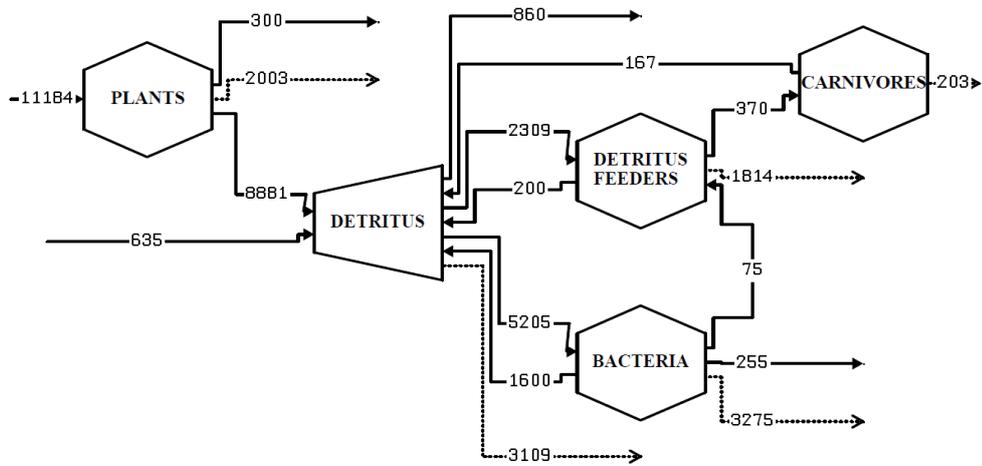


圖 21 生態系統能量模型

資料來源：Tilly, L. (1968). The structure and dynamics of cone spring. *Ecological Monographs*, 38 (2):169197.

圖 21 是以 Howard T. Odum 所創造的能量符號，來描述生態系統中物種與資源間能量流動的生態系統能量模型，我們將以這張做為往後分析時的簡單範例。透過有向圖與流量圖，我們可以將它轉換為圖 22 和圖 23。圖 22 為流量圖，其中連結包含了節點間所傳遞交換的能量大小；而圖 23 為有向圖，僅顯示兩個節點彼此間有能量流動的關係。這兩張圖分別代表複雜網路流量分析與一般複雜網路分析所抱持的不同的觀點。兩張圖都描述相同的生態系統，但在節點上，也就是物種與環境資源上，兩張圖並沒有什麼不同，其關鍵在於連結上的差異。

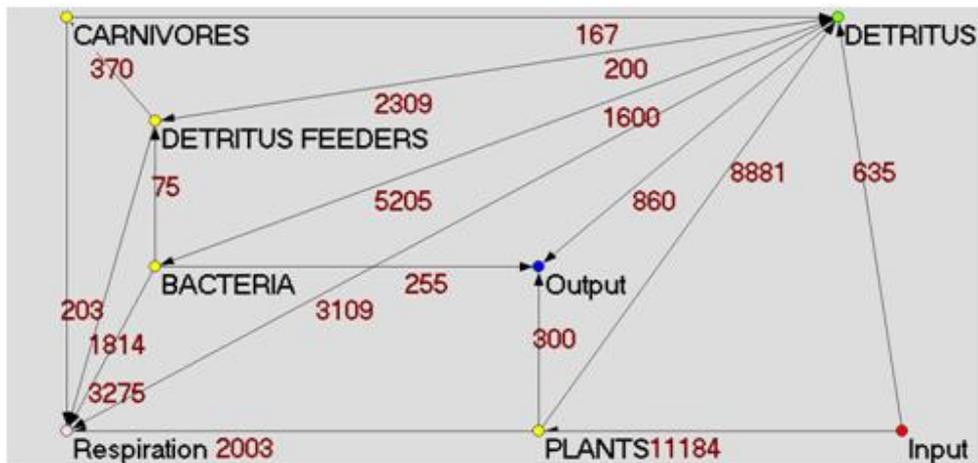


圖 22 生態系統流量圖

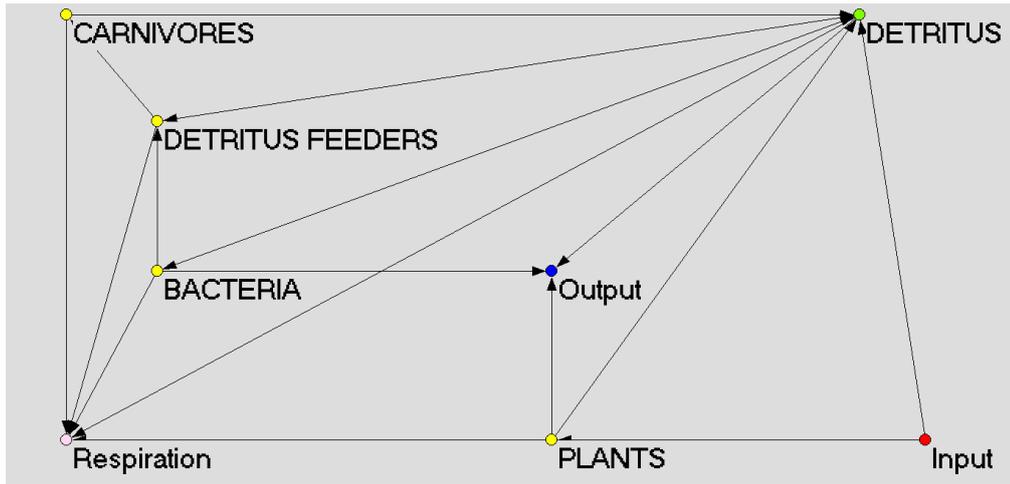


圖 23 生態系統有向圖

圖 22 和圖 23 可進一步運用圖論中的鄰接矩陣(Adjacent Matrix)來將連結對應至矩陣中的元素，並轉換成圖 24 和圖 25。這有助於我們統計每個節點的流量與連結數。簡單來說，節點的流量就是流經節點的總流量，而節點的連結數則是所有與之相連的連結總數。因此，要計算每個節點所擁有的流量與連結數，只需將鄰接矩陣中節點所在位置的行列加總即可。然而，與連結不同的是，在生態平衡的情況下，節點的流入流出相等，因此為了計算上的方便，我們將只針定其中一行或一列做加總。

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	8881	0	300	2003	11184
Bacteria	0	0	75	0	1600	0	255	3275	5205
Detritus Feeders	0	0	0	370	200	0	0	1814	2384
Carnivores	0	0	0	0	167	0	0	203	370
Detritus	0	5205	2309	0	0	0	860	3109	11483
Import	11184	0	0	0	635	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	11184	5205	2384	370	11483				

圖 24 生態系統流量圖之鄰接矩陣

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	1	0	1	1	3
Bacteria	0	0	1	0	1	0	1	1	4
Detritus Feeders	0	0	0	1	1	0	0	1	3
Carnivores	0	0	0	0	1	0	0	1	2
Detritus	0	1	1	0	0	0	1	1	4
Import	1	0	0	0	1	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	1	1	2	1	5				

圖 25 生態系統有向圖之鄰接矩陣

3.3.2 統計流量與連結分布

連結以整數為單位，可以離散的方式加總，此外，每個節點最多跟系統中其他節點都有連結，所以範圍大小也是固定的。因此，要計算連結分布，我們只須將擁有相同連結數的節點給分門別類歸納起來，再進一步計算出不同連結數下的節點個數即可。

但流量與連結不同，無法用這種方法來統計。流量並非離散，也不以整數為單位，其大小範圍亦不受節點數量與連結多寡的影響。因此在這種情況下，不同節點擁有相同流量的可能性可說是微乎其微，若以連結的方法來計算，我們將看到每個節點分別代表各自流量而完全失去統計意義。所以為了統計，我們必須依照每個生態系統流量尺度大小之不同，來為其調整適當的間距。

等上述統計結果都完成之後，我們再利用 Matlab 所提供之 Distribution Fitting Tool 來為我們畫出適當的回歸曲線。下方是使用 Distribution Fitting Tool 時的畫面。

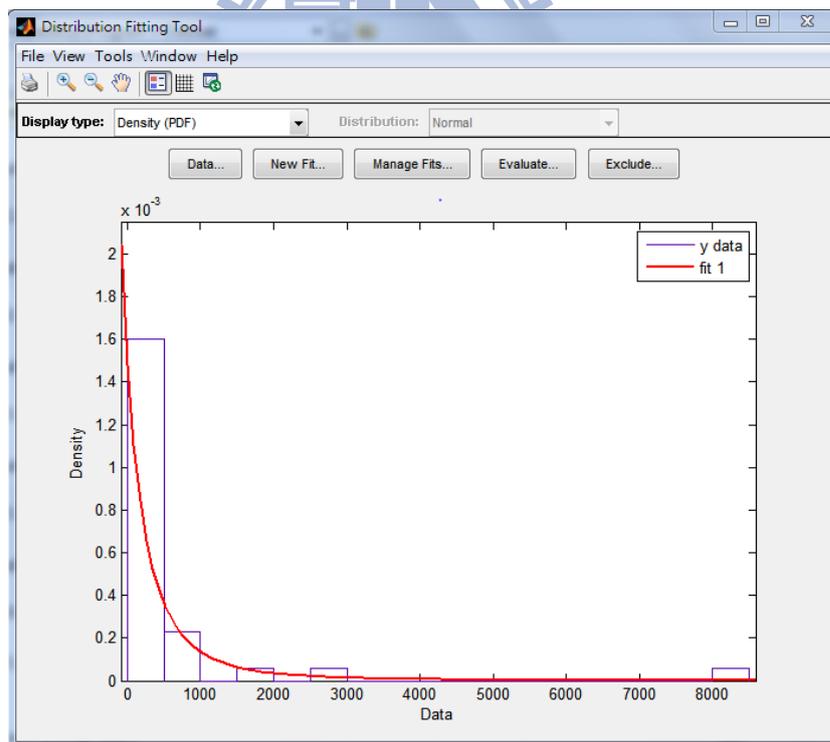


圖 26 Matlab Distribution Fitting Tool

3.3.3 依流量與連結數移除物種

在以往複雜網路理論中，連結扮演相當重要的腳色，其分布不僅決定複雜網路類型，也會反映出節點受到外部攻擊時的反應。仿照以往的研究，我們將以流量與連結數兩種不同的方法來移除物種，並搭配先前的流量分部與連結分布，觀察移除後生態系統流量變化，其反映出的複雜網路類型，是否與其分布相同。

3.3.4 計算物種流量變化

本研究以流量變化來判斷網路所受到的影響，不同於過去以連結為主軸、並計算連通性的方法。其原因在於，生態系統的健全並非單純靠物種間的連通來維持，舉例而言，當網路連通性遭到破壞，固然會造成某些物種孤立於其他物種，以至喪失食物來源，但即便連通性受到的影響甚小，若主食來源遭到破壞，其生存也將大受威脅。

因此，我們將回歸到物種能否繼續生存的根本問題上來評估對物種的影響。物種能否繼續生存取決於物種數量，而物種數量則與物種流量則呈現一體兩面的關係，當物種數量減少，其營養需求同樣減少，所能提供的營養亦將減少，反映出來即是物種的流量降低，反過來，若物種的數量上升，也會相對需要更多的食物、供應更多獵物，造成流量的提升。有鑑於此，我們將捨棄連通性，以流量變化做為判斷的方法。

為計算物種流量變化，我們必須仰賴一些現有的工具。在此我們採用 NETWRK 的 Balancing algorithm(Ulanowicz & Kay, 1991)。其原因在於，NETWRK 為著名的生態網路分析工具，有許多學者採用，此外，比起其他生態網路分析工具，NETWRK 不須先建立系統中物種與資源間的線性方程式，再動用諸如奇異值分解等方法解決額外的代謝方程式(Christensen & Pauly, 1992)，其唯一所需的資訊就只有彼此間的流量，所以在以流量為研究主要方法的情況下，NETWRK 的 Balancing algorithm 對我們而言無疑是最佳選擇。而為方便研究，我們將以 Matlab 重新撰寫，以便大量批次處理。

以下以鄰接矩陣的方式簡單呈現當物種移除後，生態網路的流量變化。舉例來說，當 Carnivores 滅絕、被移除生態系統，代表此物種不再與其它生物或環境資源有任何聯繫，因此其所在行列流量全部歸零。這無疑造成生態系統某些部分流量上的不平衡，如 Detritus Feeders 和 Detritus。因此，為使生態系統重新恢復平衡，我們必須調整目前鄰接矩陣中的流量。其調整方法是以大自然不可能提供無限的能量為基礎，來鎖定生態系統接收的能量，並以最低限度的變更來做調整。

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	8881	0	300	2003	11184
Bacteria	0	0	75	0	1600	0	255	3275	5205
Detritus Feeders	0	0	0	0	200	0	0	1814	2014
Carnivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Detritus	0	5205	2309	0	0	0	860	3109	11483
Import	11184	0	0	0	635	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	11184	5205	2384	0	11316				

圖 27 移除物種後的鄰接矩陣

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	8786	0	300	2003	11089
Bacteria	0	0	68	0	1572	0	254	3252	5146
Detritus Feeders	0	0	0	0	214	0	0	1966	2180
Carnivores	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Detritus	0	5146	2112	0	0	0	854	3088	11200
Import	11089	0	0	0	628	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	11089	5146	2180	0	11200				

圖 28 恢復流量平衡的鄰接矩陣

3.3.5 評估物種滅絕情況

要評估流量降到何種程度可視為物種面臨生存威脅的訊號，我們需要建立一套評估指標。在此，我們參考全球廣泛接受、極具權威性的「國際自然保護聯盟物種瀕危分類及標準 (IUCN Red List Categories and Criteria)」 (IUCN, 2001)。

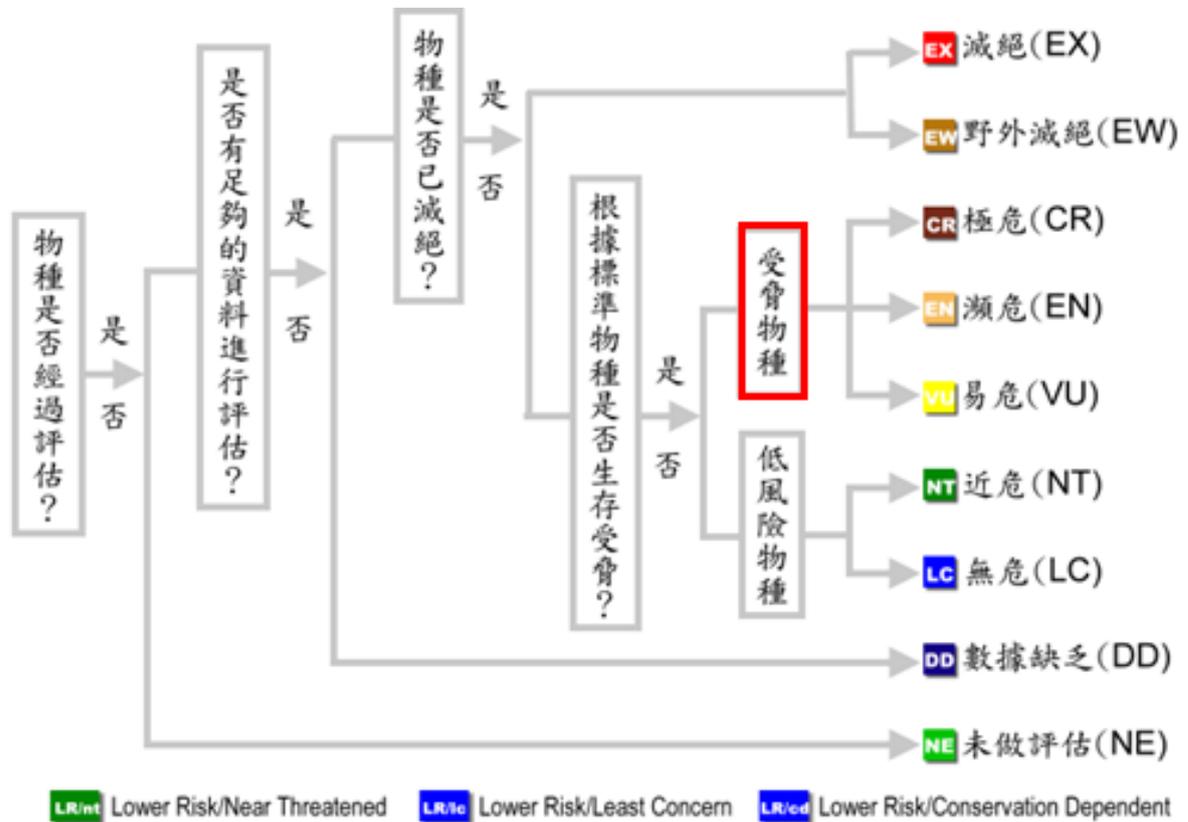


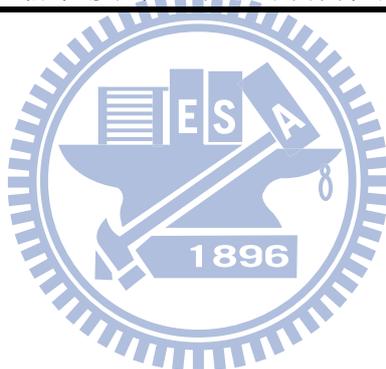
圖 29 國際自然保育聯盟(IUCN)物種瀕危分類

資料來源：<http://fishdb.sinica.edu.tw/images/IUCNCategory.gif>

下表是參照其分類標準中物種剩餘比例後所產生的簡化表格。我們可以發現，由於其評估標準建立在物種剩餘比例上，所以我們不需考慮單位的問題，也因此不管是物種的流量或數量，利用這個比例都可以讓我們得知物種目前的生存狀態。其中受(威)脅物種包含易危、瀕危、極危這三類，這三類就剩餘比例來說，分別是 50%、30%、10%。因此，一旦物種流量剩餘比例降到 50% 以下，我們即判定此物種受到威脅而瀕臨絕種。而當移除某物種，使其他物種瀕臨絕種，我們將用紅色標誌這個物種，反之，則標為綠色。

表 7 國際自然保育聯盟(IUCN) 物種瀕危分類標準

指標	描述	剩餘比例
絕滅	如果目前所存最後一個個體已確定死亡，則該物種被視為絕滅。	0%
野外絕滅	只生活在栽培、圈養條件下或者只作為自然化種群(或種群)生活在遠離其過去的棲息地時，即認為該物種屬於野外絕滅。	0%
極危	野生種群面臨即將絕滅的機率非常高。	10%
瀕危	其野生種群在不久將來面臨絕滅的機率很高。	30%
易危	在中期內可能有較高滅絕威脅。	50%
近危	當一物種未達到極危、瀕危或者易危標準，但在未來一段時間，可能接近或符合受威脅等級	70%
無危	雖然存在威脅但是目前並不嚴重	90%
數據缺乏	沒有足夠資料來直接或者間接地了解物種的分佈狀況，因此在評估絕滅的危險程度時，即認為該物種屬於數據缺乏。	



3.4 外來物種與指標物種之互動



圖 30 外來物種與指標物種互動之分析流程

外來物種一旦進入生態系統，勢必會與生態系統中原有的生物開始互動。而互動的結果會受原生物種與外來物種本身形態，以及兩者間互動強度的影響。以下，我們將按照上方的流程圖，介紹每個流程，並說明每個流程的研究方法。

3.4.1 尋找指標物種

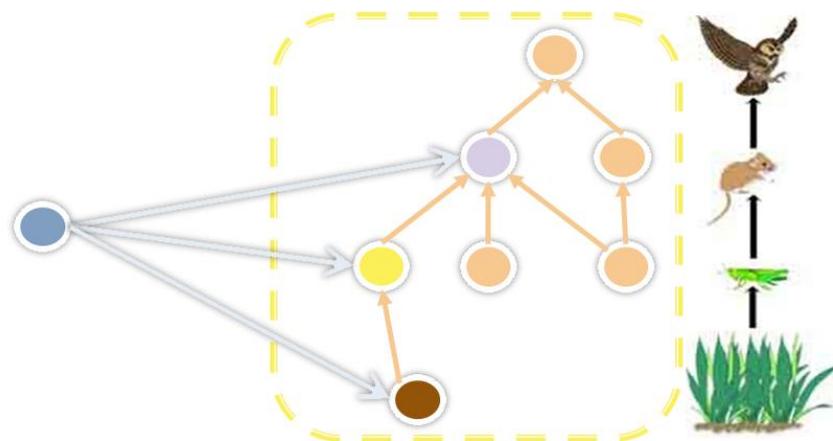


圖 31 影響不同營養層級之外來物種

原生物種在生態系統中扮演的腳色都不盡相同，過去曾有研究針對物種本身營養層級來

觀察外來物種對它們的影響，但營養層級代表的是物種在食物鏈中的位置，因此，相同營養層級不代表它們相同重要，猶如梁柱一般，同一層也不代表每根承受相同的壓力，有些移除會嚴重損傷整個建築結構，有些不會。因此，我們期望針對生態系統結構中的決定性物種，來觀察它們受到外來物種影響時，生態系統的變化。

因此，本研究將焦點鎖定在生態系統中的「指標物種」，並以以下三種指標物種—優勢物種、關鍵物種、保護傘物種—做為我們研究的對象。然而，這三種指標物種雖然在生態學中皆有描述，但光是描述並不足夠，因為我們仍缺乏精確的定義來尋找這些物種。所以下表即是我們依照其概念，按照流量與生物量的相關性，將這些描述轉換而成的判定方法。

表 8 不同指標物種之特性概述與判定方法

物種分類	特性概述	判定方法
優勢物種	生物量大，其數量對生態系統有舉足輕重的影響。	流量佔生態系統總流量百分之十以上之物種。
關鍵物種	生物量小的看似無關緊要，但移除後卻會對生態系統造成劇烈的影響。	流量不足生態系統總流量百分之十，但移除後卻會使其他物種流量少於原先流量百分之五十、導致生存受到威脅的物種。
保護傘物種	對環境需求較高，對環境變化亦較敏感，一旦環境發生變化，往往首當其衝。	當其他物種移除，流量降至原先流量百分之五十以下、生存受到威脅次數最多的物種。

3.4.2 加入外來物種

除非是已知的生態系統與外來物種，否則要大規模檢視許多不同的生態系統在真實外來物種入侵前，指標物種受外來物種影響後的情況，實在不是件容易的事。更何況外來物種的可能性太多，任何一種物種都可能是其他生態系統的外來物種，所以，要釐清外來物種會與哪些物種發生關係就變成一件幾乎不可能的任務。我們必須要有新的方法。

一個物種可能與其他物種有許多錯綜複雜的關係，除了耳熟能詳的「螳螂捕蟬，黃雀在後」這種掠食關係外，物種之間還有可能為資源而發生競爭，甚或是寄生、共生等關係。但撇開物種間這種錯綜複雜的關係，站在每個物種的角度上，情況就會變成單純許多，因為一個外來物種對一個物種而言不外乎三種情形，一是提供能量，二是消耗能量，最後一種則是不消耗也不提供，等於一點關係也沒有，我們不需考慮，只須就前面兩種情況予以討論。現在，加入外來物種就變得非常單純，每次外來物種進來，我們只須鎖定一個物種，並將提供能量與消耗能量的關係簡化成流入流出，當作某種形式的掠食與被掠食即可。

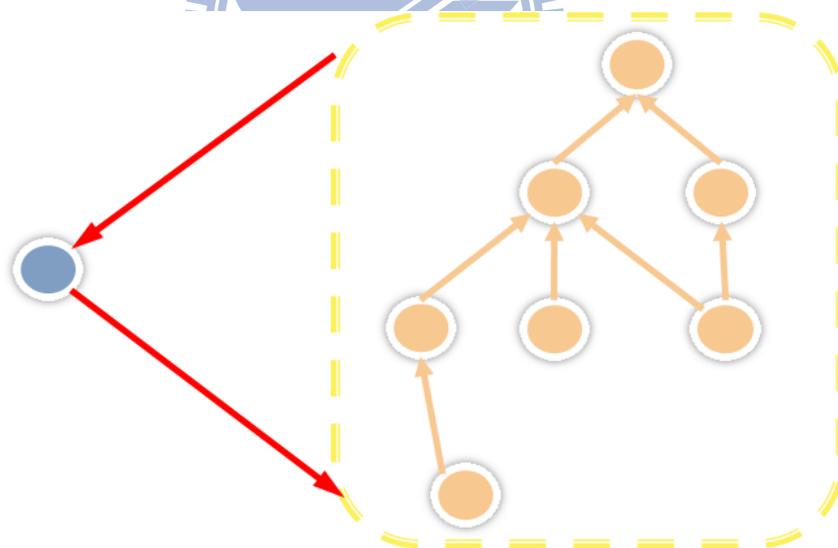


圖 32 外來物種供需流量

3.4.3 調整外來物種流量

回顧先前關於「優勢物種」的描述，優勢物種之所以為優勢物種就在於其生物量大、流量大，因此對其他物種的影響也大。所以，我們沒有理由認為，一個外來物種的流量大小，不會對生態系統造成不同的影響。

但流量該如何調整？是以十、一百，又或是一千來做調整？與先前統計流量時所碰到的問題相似，每個生態系統的尺度不盡相同，因此很難用單一尺度來做調整，此外，即便是同一個生態系統中，每個物種的流量也會有很大的差異，如果用單一尺度來調整，很可能會發生，對甲物種無關痛癢，但對乙物種來說卻已超過負荷的情況。

為解決這個問題，我們還是回歸到，以物種角度來看外來物種的流量大小。當一個物種面對外來物種，其流量大小是評估外來物種流量大小的最好標準。因此，與其考慮單一尺度，又或是生態系統流量總比例的方式，我們以每個物種本身的流量來設定外來物種流量所能調整的範圍，並將物種流量的五倍設為上限，此後，再將它畫分成一百等份，來觀察不同流量下，外來物種會對指標物種乃至於生態系統造成怎樣的影響。

物種流量 = F									
大小	0.05F	0.1F	0.5F	...	F	2F	3F	4F	5F
等份	1	2	10	...	20	40	60	80	100

表 9 外來物種的流量層級

3.4.4 計算生態系統流量變化

在此我們還是採用 NETWRK 的 Balancing algorithm 做為計算生態系統流量變化的工具。與前面不同的是，此處是加入物種而非移除物種，因此流量矩陣的行列將會增加。除此之外，為專注在外來物種對指標物種的影響，外來物種不會再與其他物種發生關係，其流量平衡將由自身的代謝(Respiration)與耗散至生態系統外部(Export)的方式來完成。以下是外來物種從植物獲得營養後，整個生態系統的平衡過程。

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Alien species	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	560	8881	0	300	2003	11744
Bacteria	0	0	75	0	0	1600	0	255	3275	5205
Detritus Feeders	0	0	0	370	0	200	0	0	1814	2384
Carnivores	0	0	0	0	0	167	0	0	203	370
Alien species	0	0	0	0	0	0	0	187	373	560
Detritus	0	5205	2309	0	0	0	0	860	3109	11483
Import	11184	0	0	0	0	635	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	11184	5205	2384	370	560	11483				

圖 33 加入外來物種後的鄰接矩陣

	Plants	Bacteria	Detritus Feeders	Carnivores	Alien species	Detritus	Import	Export	Respiration	Sum
Plants	0	0	0	0	546	8669	0	294	1955	11464
Bacteria	0	0	73	0	0	1563	0	250	3202	5088
Detritus Feeders	0	0	0	361	0	195	0	0	1774	2330
Carnivores	0	0	0	0	0	163	0	0	198	361
Alien species	0	0	0	0	0	0	0	182	364	546
Detritus	0	5088	2257	0	0	0	0	840	3040	11225
Import	11464	0	0	0	0	635	0	0	0	
Export	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Respiration	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sum	11464	5088	2330	361	546	11225				

圖 34 平衡加入外來物種後的鄰接矩陣

3.4.5 觀察各物種生存情況

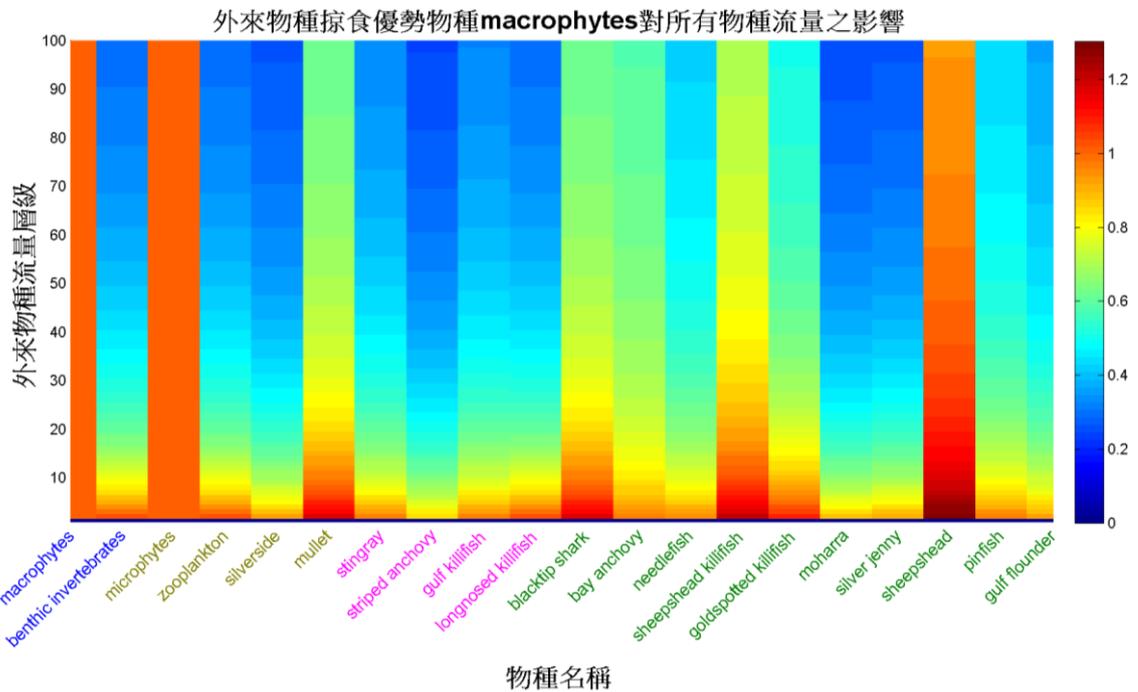


圖 35 生態系統流量變化

上方是外來物種掠食某優勢物種後，所有物種的流量變化，搭配先前的評估指標，我們可以從中觀察物種的生存情形。左方數字從 1 到 100，代表之前畫分的 100 個流量層級，右方色階則反映外來物種加入前後的流量改變比例，按照其顏色，我們可以看出流量的增減，其中 1 表示前後流量無任何變動，小於 1 則表示流量減少，反之大於 1 則為流量增加。下方文字顯示物種名稱，除此之外，每個物種名稱還有其對應的顏色，不同的顏色意味著不同的物種種類，如下表所示，優勢物種、關鍵物種、保護傘物種與其他物種分別用不同的顏色來表達，這有助於我們了解不同類型的物種面對外來物種時的反應。

表 10 不同物種類型及其對應顏色

物種	優勢物種	關鍵物種	保護傘物種	其他物種
顏色	藍色	黃褐色	桃紅色	綠色

第四章 研究發現及分析

過去幾年有越來越多複雜系統的研究利用複雜網路來分析，因為複雜網路可提供複雜系統研究一個簡單有力的工具，為複雜系統建立具普遍性的網路研究架構模型，釐清那些讓人眼花撩亂的複雜關係，進而從中一窺其根本特性。

然而，回顧傳統複雜網路對於生態系統的研究，有許多前後矛盾的情況，本研究從此出發，提出不同的觀點來看複雜網路，進而發現，跳脫以往複雜網路專注在網路拓撲、連結多寡和連結分布的方法，改由節點流量來看生態系統，似乎更能表達出生態系統的樣貌。而這些研究發現與結果將於 4.1 中呈現。

此外，運用這個觀點，我們繼續深入探討生態系統面對外來物種時的反應。然而，同樣不採取過去的做法，我們轉而以生態系統的指標物種下手，來觀察一旦外來物種與指標物種互動後，會對整個系統造成怎樣的影響，進而呈現出什麼不同的現象。而這些分析結果將於 4.2 中呈現。

最後，由於生態系統眾多，本章將以切薩皮克灣生態系統(Chesapeake Bay)為例，並將其他生態系統的研究發現與分析結果置於附錄中。

4.1 連結與流量上的生態系統特性

下方兩張圖分別代表 Chesapeake 生態系統的連結數與流量分布。紅色線條代表回歸曲線。從中，我們可以發現兩點。第一，連結與流量的分布型態並不一致，以連結分布來看，生態系統屬於小世界網路，但若以流量分布來看，生態系統卻屬於無尺度網路。這意味著如果以連結或流量這兩種不同的方法去觀察生態系統，我們會對一個生態系統得到兩種截然不同的結論；從這衍生了第二個問題—我們該以哪一個為主？我們不能因為過去以連結為主的複雜網路分析在研究生態系統時出現問題，就改採流量做為分析方法，這樣的結論不僅過於武斷，過程也過於草率粗糙，我們有必要做進一步的研究確認。

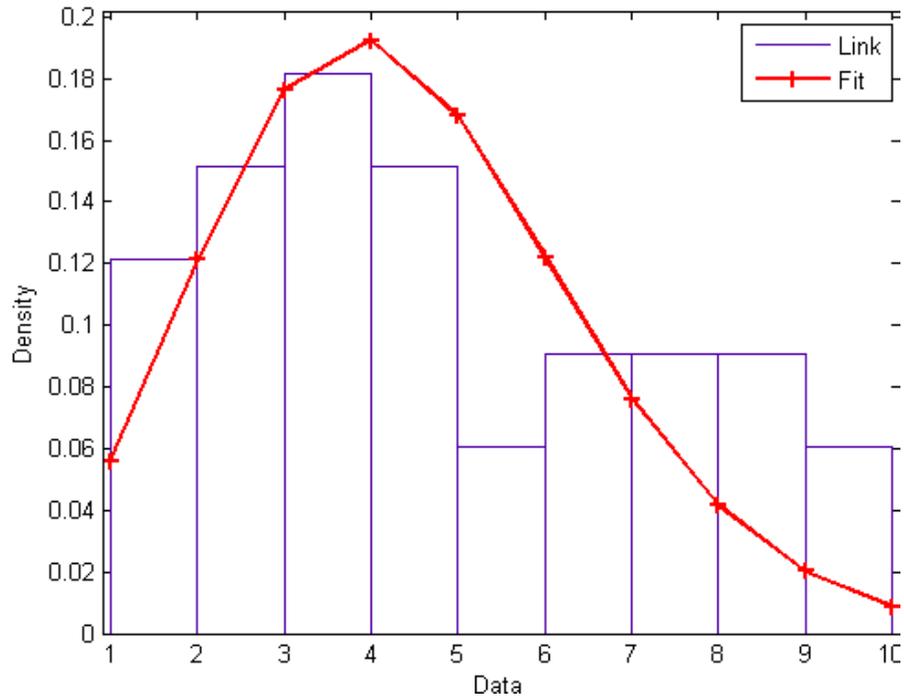


圖 36 連結分布

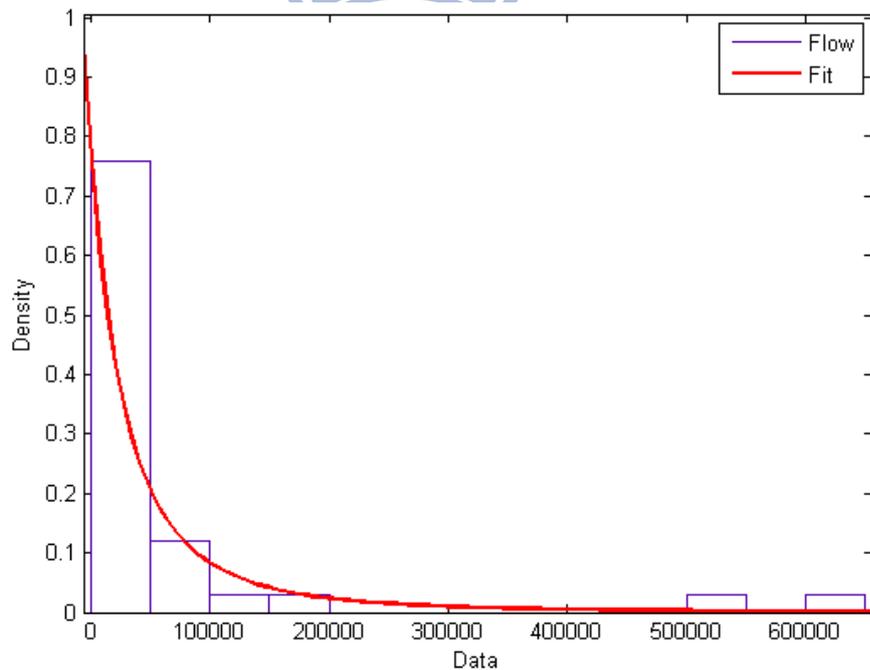


圖 37 流量分布

還記得過去複雜網路研究，曾分析不同複雜網路類型遇到外在攻擊時的反應，我們可以反過來運用這些現象，來確定生態系統為何種複雜網路。這不啻於提供我們從另一個角度來驗證生態系統的類型。假設為小世界網路，但節點移除後的反應卻不同於小世界網路，又或是假設為無尺度網路，但移除節點後，卻不如預期般呈現無尺度網路的現象，則我們可以推翻原先的假設，達到驗證生態系統的目的。

然而值得一提的是，過去分析不同複雜網路類型面對外在攻擊時，是以連結數來考量，如今我們如法炮製，並採用流量做為另一種觀點。這兩種觀點並行不悖，純粹看我們以何種方式—連結分布或流量分布—得到生態系統的複雜網路類型，即用何種觀點來分析其面對外在攻擊時的反應。但不論何者，小世界網路與無尺度網都該保持一貫的特色—亦即不論移除小世界網路中何種節點，其影響都大致相同、對整體影響也不大，而移除無尺度網路中的節點，其影響則端看節點是否擁有眾多連結或流量來決定。

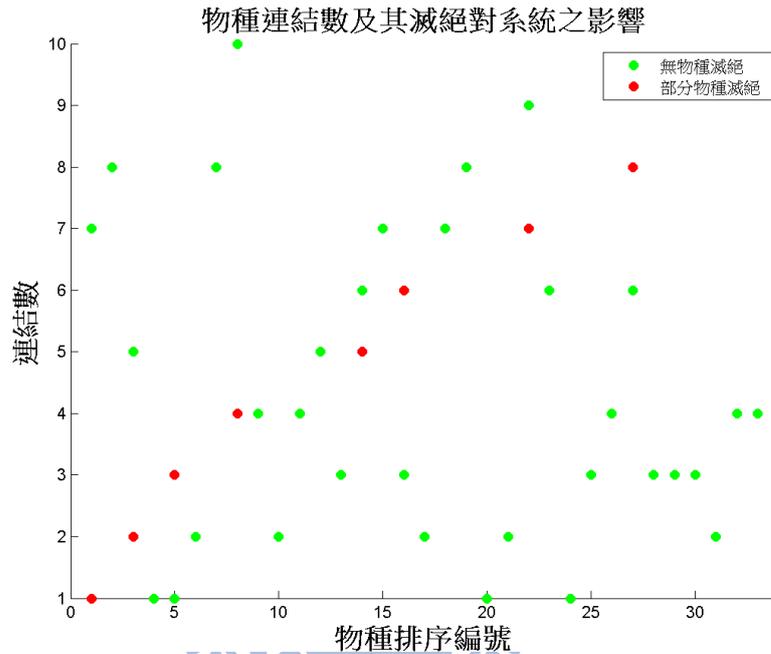


圖 38 物種連結數及其滅絕對系統之影響

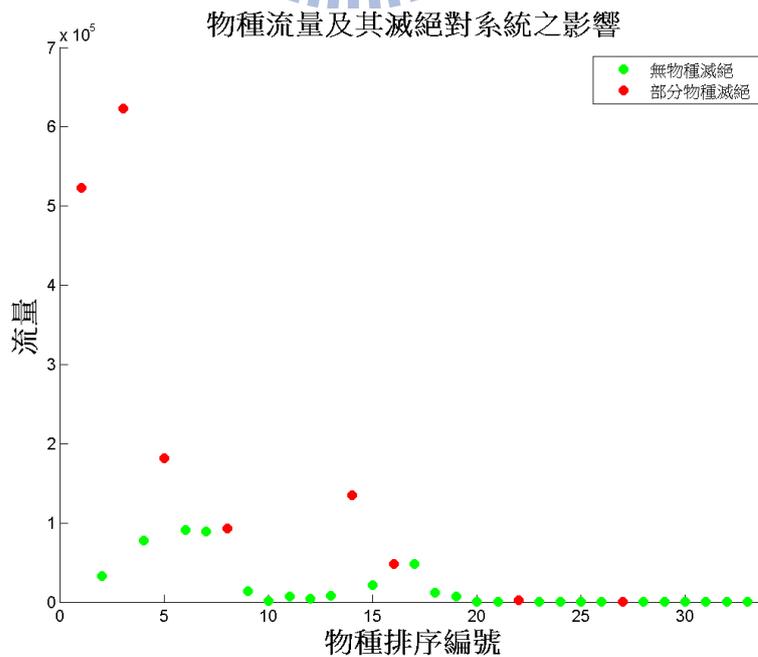


圖 39 物種流量及其滅絕對系統之影響

圖 38 和圖 39 皆顯示移除物種後對生態系統的影響，其差別在縱軸的不同，一是以連結數為主，一是則以流量為主。不同的顏色標記代表移除後不同的生態系統狀況，其中紅色表示有物種隨之瀕臨絕種，綠色則否。

按照先前的連結統計，生態系統為小世界網路，但圖 38 我們卻很明顯發現，有些物種移除後，會使其他物種滅絕，有些則否，此外，在相同連結數的情況下，也沒有呈現相同的反應，跟小世界網路的典型特徵—不論移除小世界網路中何種節點，其影響都大致相同、對整體影響也不大—可說是截然不同。因此，就這張圖來看，從連結的角度出發觀察生態系統，似乎就已出現一個前後矛盾的情況，顯示出連結做為評定複雜網路形態的方法有著一定的瑕疵，其分布也沒有真實反映一個生態系統的架構，當然，更沒有反應出一個節點的重要性。

先前的流量統計，顯示生態系統為無尺度網路，而從圖 39 我們可以發現，流量的確集中在少數節點身上，而且這些流量大的物種，一旦移除生態系統，均會導致某些物種瀕臨絕種，造成生態系統失去平衡，而那些流量小的物種，除零星幾個之外，移除後對生態系統完全沒有影響。這跟前面流量分布所得的無尺度網路特性相符。因此，以流量來判定複雜網路類型，比起連結數，其結果似乎更為準確一致，而能真實呈現一個生態系統的複雜網路型態，迴避許多研究上不必要的矛盾。

圖 40 和圖 41 分別按照流量與連結數大小排序，我們可以看得更清楚，在以流量為縱軸的這張，物種可以很明顯的分群，按流量高中低來看，流量最高的幾個物種，皆顯示為紅色流量，而流量最低、數目占整體後三分之一的物種，則皆顯示為綠色，而在這兩者中間、流量中等的物種，則有幾個紅色標誌散布其中。對比起連結數，固然連結數最大的兩個物種移除後也會對生態系統造成影響，但整體來看，連結數從最高到最低，每一層都有物種移除後會對生態系統造成影響，即便最低一層也是一樣。從這個角度出發，我們就會發現，用流量來看節點，著實比連結更能看出節點的重要性。

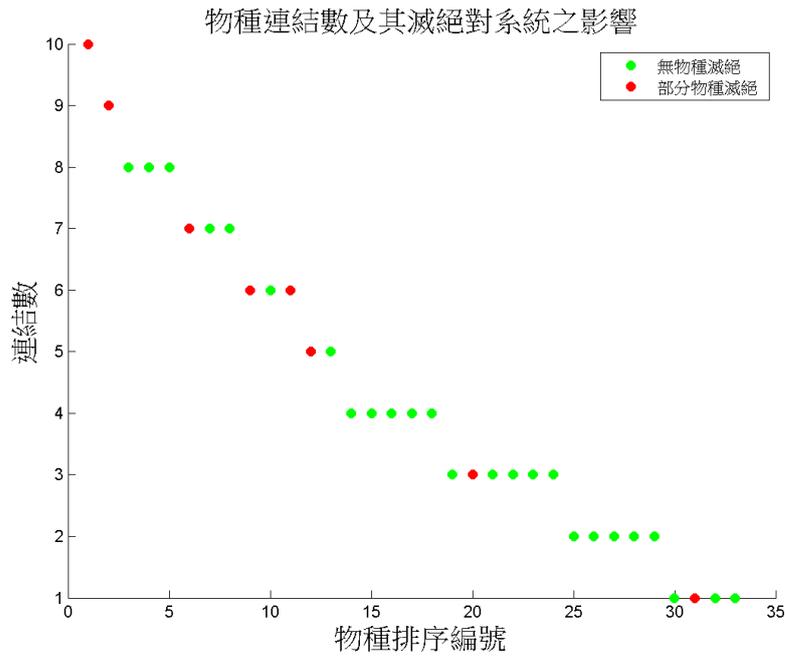


圖 40 物種連結數及其滅絕對系統之影響 2

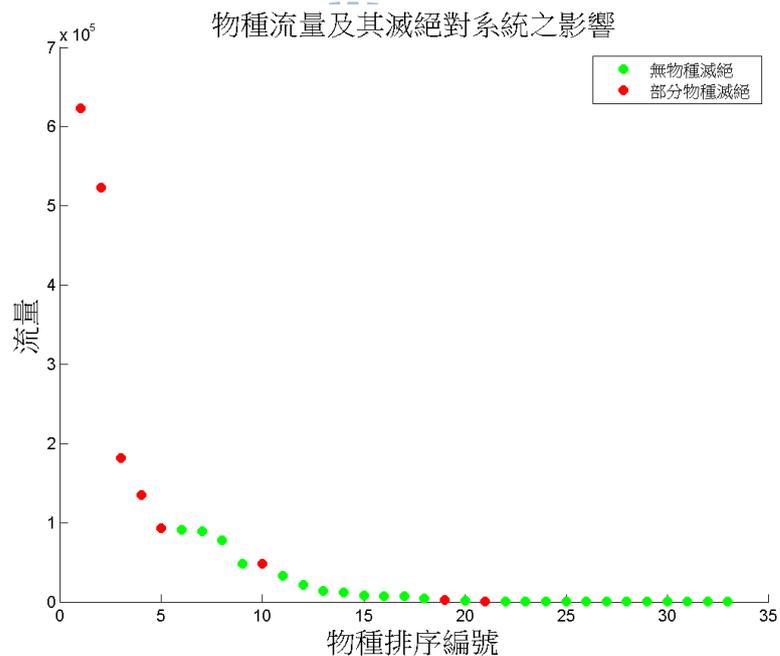


圖 41 物種流量及其滅絕對系統之影響 2

然而，流量除了有助於分群與了解節點重要性，再仔細觀察流量中等、標誌成紅色的物種，他們的流量雖然不大，但對移除後同樣會對生態系統造成巨大影響。這是過去複雜網路研究所觀察不到的地方，因為過去複雜網路的研究框架中，並沒有中間地帶，這類節點往往與其它節點一視同仁，而直接忽略、視為不具重要性，我們無法看到這類節點中間的細微差異，也就無法找到這些看似無足輕重，卻可能非常重要的節點，因為其中可能蘊藏了真實生態系統中非常重要的現象。

回顧生態學中的指標物種，其中包括優勢物種與關鍵物種，這兩類物種都對生態系統非常重要，差別在前者生物量大、後者生物量小。參照圖 42，我們會發現，生物量與流量彼此呈現一個高度的相關性。因此，這解釋了先前，有少部分物種，雖然流量不大，卻同樣呈現紅色的情況。也同時闡明了，如果像過去複雜網路的研究般先將節點依不同特性做設定，之後即把同類節點視為一樣，所可能產生的誤差。也為我們用流量來找出指標物種的方法給了一個有力的註腳。

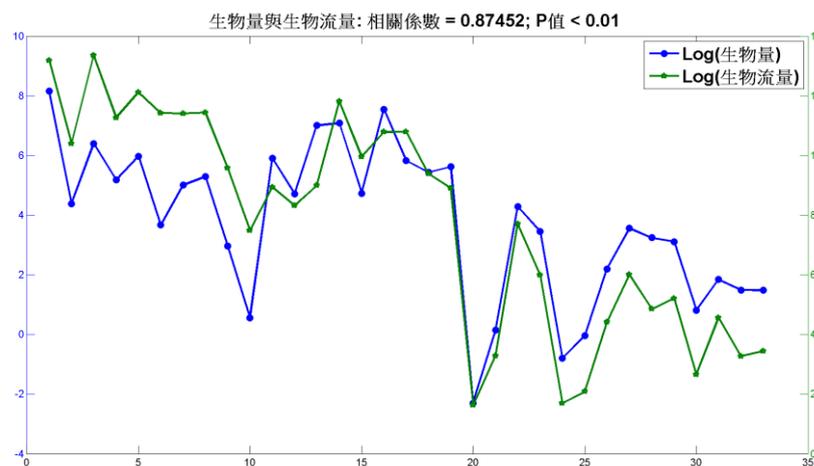


圖 42 生物量與流量之相關性

總結這節，我們從幾個方向來討論流量與連結在複雜網路類型上所扮演的角色，其中包含它們的分布和它們代表節點重要性的程度，以及生態學上的對應。而這些結果，不僅顯示流量與連結的差異，也顯示流量在研究上所能提供的視角並不輸於連結。因此，以下我們將用這一套方法來討論指標物種與外來物種的互動。

4.2 指標物種與外來物種的互動

表 11 指標物種與外來物種間的關係

外來物種 \ 指標物種	消耗 (掠食者)	供給 (被掠食者)
優勢物種	外來物種對指標物種 的影響	
關鍵物種		
保護傘物種		

如表 11 所示，指標物種與外來物種的互動建立在三種不同的指標物種與兩種不同形態的外來物種之上。其中，外來物種對於指標物種的消耗與供給，我們將它視為另一種形式的掠食與被掠食，以便描述和討論。以下，我們將站在優勢物種的角度，分別用三小節來看優勢物種、關鍵物種、保護傘物種受外來物種影響後，生態系統的反應。最後在簡單下個小結。

4.2.1 外來物種對優勢物種的影響

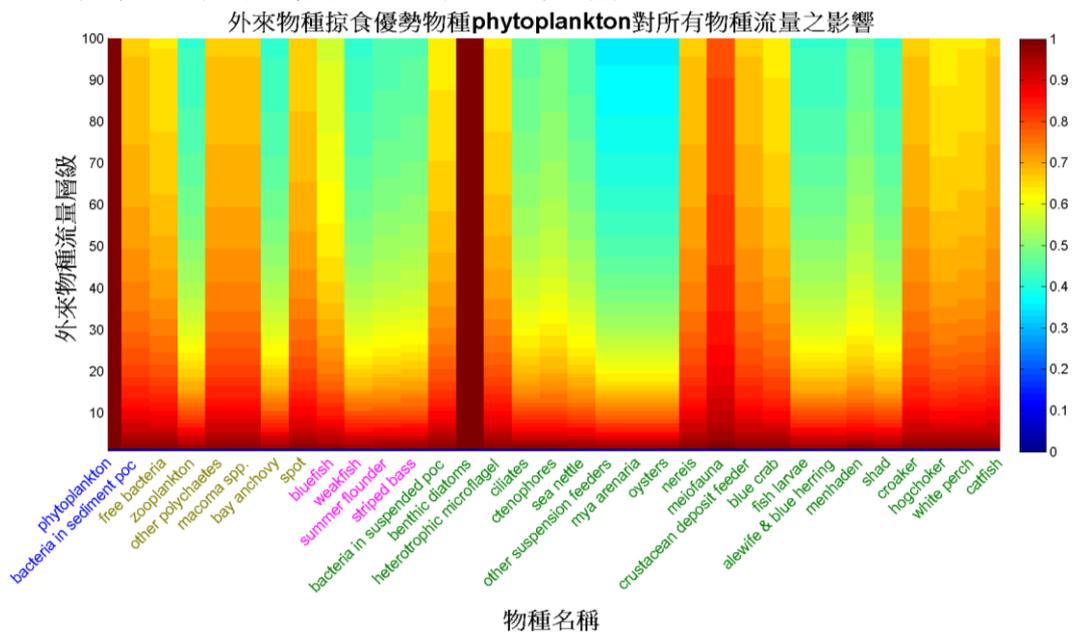


圖 43 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響 1

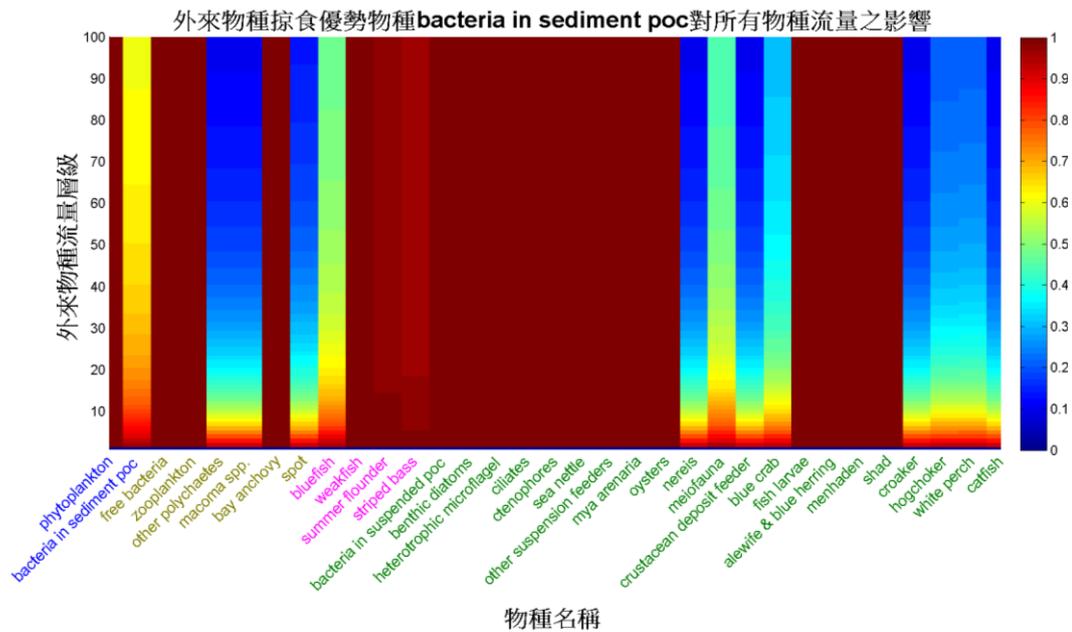


圖 44 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響 2

圖 43 和圖 44 是外來物種分別掠食不同優勢物種後，生態系統流量變化。左邊的 1 到 100 代表不同的流量階層，數字越大流量越多，而下方為物種名稱，以不同的顏色代表不同的物種類別，每個類別中的物種名稱分別按流量大小排列。右邊的色階顯示流量的剩餘比例，若等於 1，代表外來物種加入前後流量不變，大於 1 則表示流量增加，反之小於 1 代表流量減少，其中以 0.5 做為分界，小於 0.5 代表物種已受到威脅、乃至於瀕臨絕種。

從這我們可以發現，對優勢物種本身而言，外來物種的掠食並不具毀滅性的影響。就上圖來說，bacteria in sediment poc 的流量比例雖然下降至 0.6，但仍不到受威脅的程度，而下方的 phytoplankton 更是一點影響也沒有，其比例始終保持在 1 的位置。這顯示，優勢物種能經得起外來物種掠食。

然而，優勢物種雖經得起外來物種掠食，但其他物種卻深受波及。以 bacteria in sediment poc 這張圖而言，幾個物種的流量急遽下降、趨近於 0，顯示這些物種幾乎完全滅絕，而在 phytoplankton 這張圖中，受影響物種雖不像前面流量下降得那樣劇烈，但影響的物種個數卻比前者來的廣，似乎是將影響分散給其他物種來減低其劇烈程度。而綜合這兩張圖來看，優勢物種一旦遭外來物種掠食，對生態系統的影響將非常深廣。

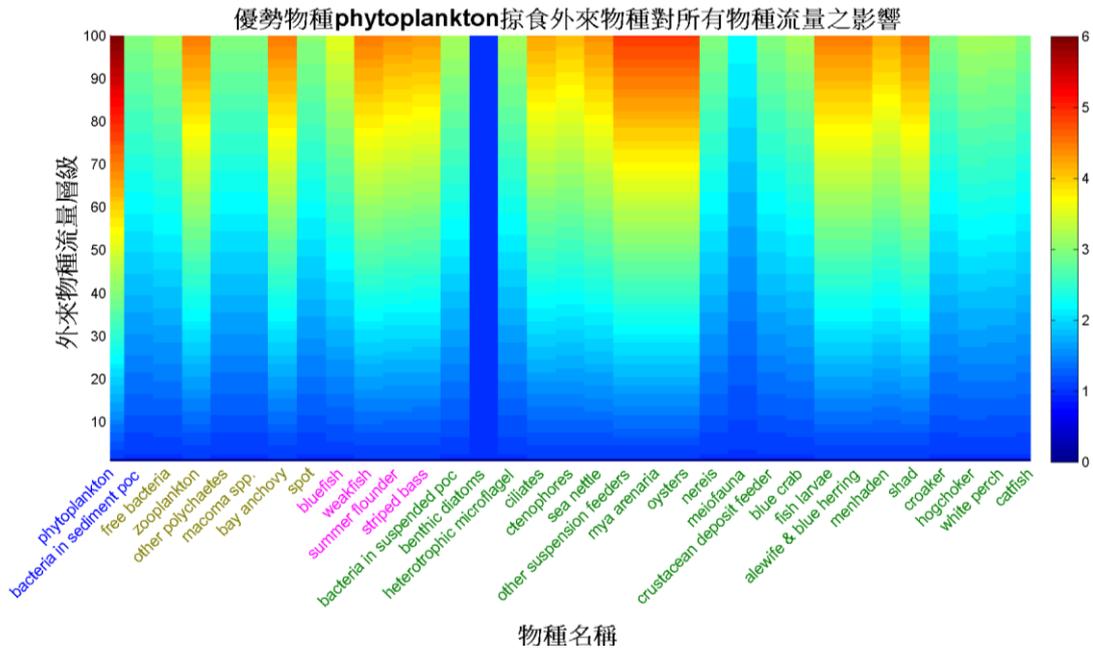


圖 45 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 1

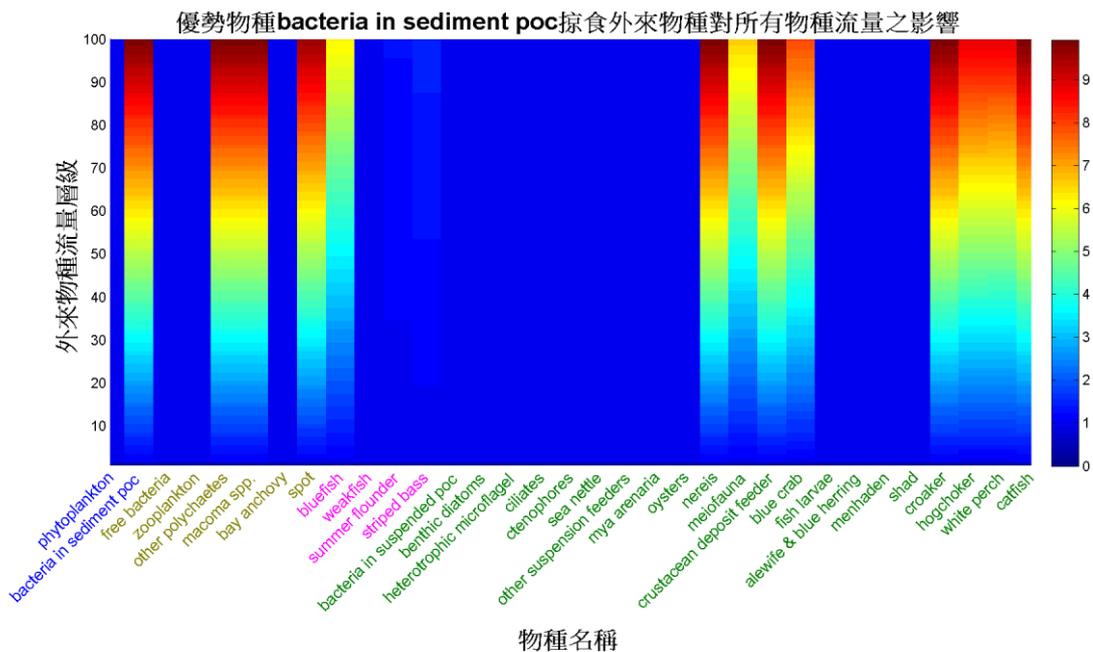


圖 46 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響 2

圖 45 和圖 46 是優勢物種掠食外來物種後，生態系統流量變化。從這兩張圖中，我們發現，與面臨外來掠食者非常不同的是，優勢物種的流量全都發生了變化；此外，它同樣連帶影響其他物種，而這些物種與面臨外來掠食者時相同。整體而言，流量的變化均是上升，但所影響的物種數目與變化幅度卻同樣非常深廣，

與優勢物種：phytoplankton之互動2

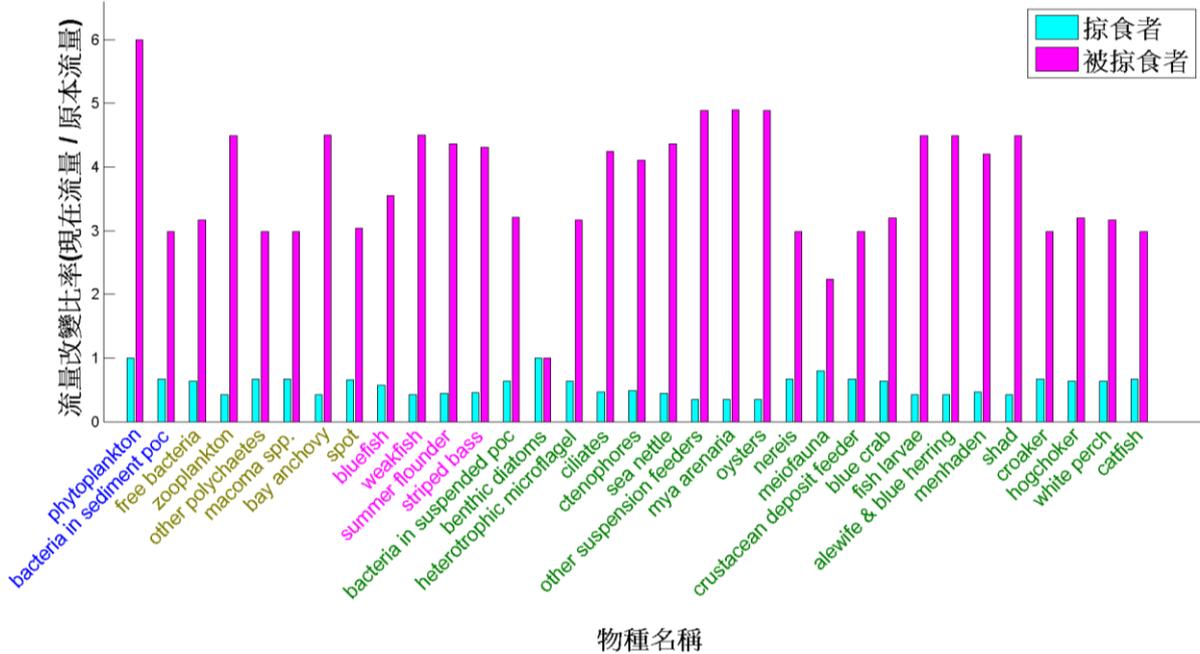


圖 47 外來物種與優勢物種之互動 1

與優勢物種：bacteria in sediment poc之互動2

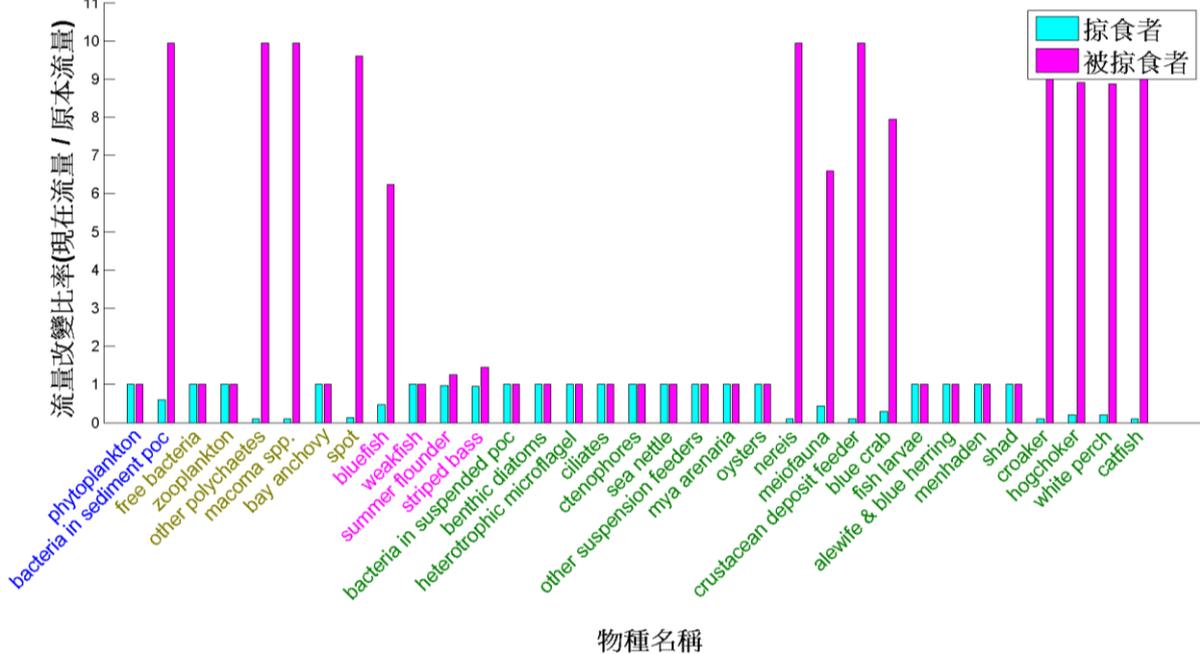


圖 48 外來物種與優勢物種之互動 2

最後用圖 47 和圖 48 來為優勢物種面對外來物種做個簡單歸納。這兩張圖濃縮了外來物種掠食與被掠食的角色，並呈現最高流量層級狀況下所有物種的流量變化，以方便觀察其變化趨勢。很明顯，優勢物種經得起外來物種掠食，其原因應在於優勢物種本身流量大的緣故，然而透過複雜網路的作用，這些影響卻擴散到其他物種。但值得一提的是，在這劇烈的改變中，仍有物種完全不受影響，其原因有待進一步的研究。

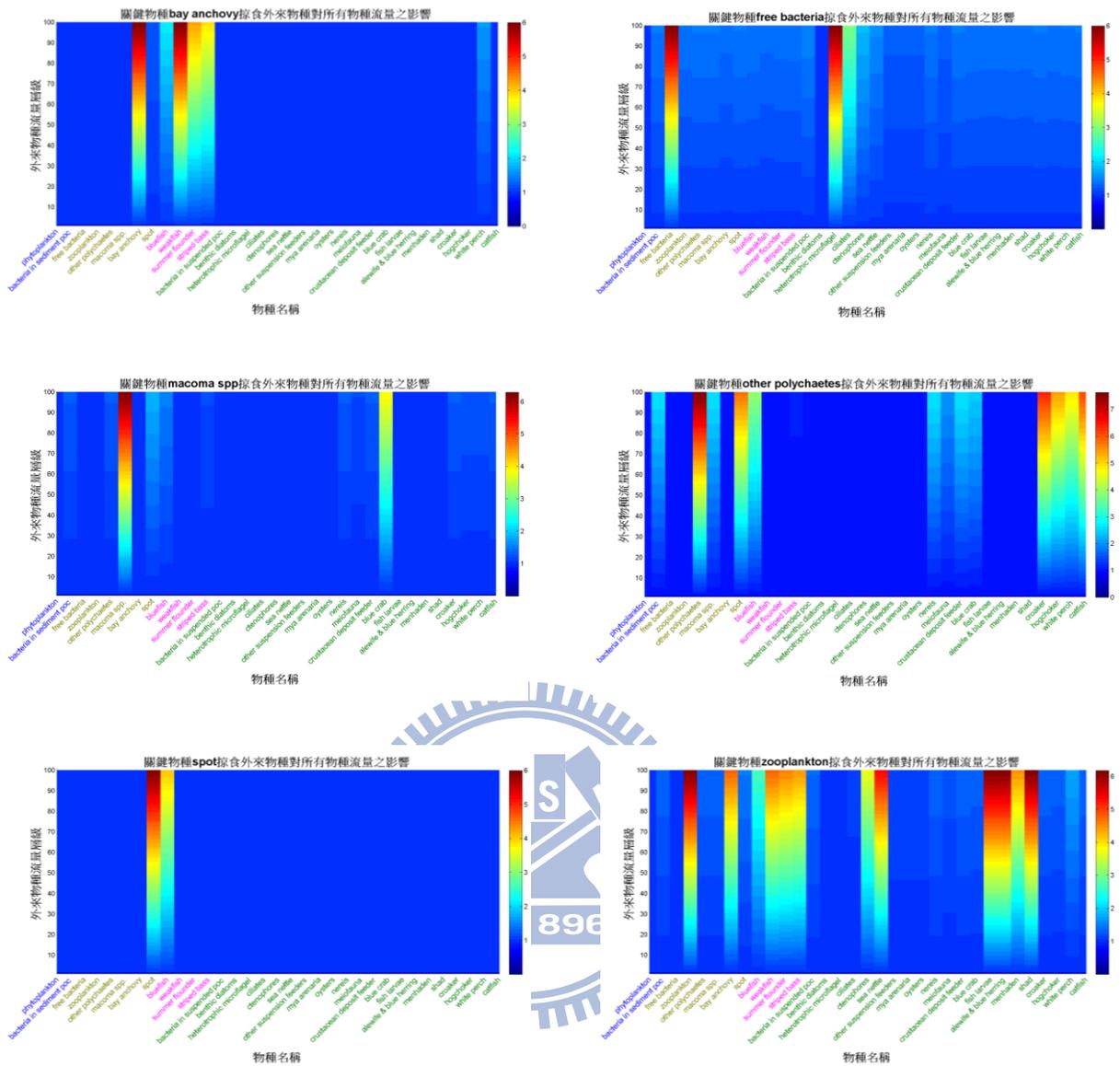


圖 50 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

圖 50 是關鍵物種掠食外來物種後的流量變化。與先前截然不同的，外來物種掠食關鍵物種時，關鍵物種的流量並沒有發生什麼顯著的變化，但是，當關鍵物種掠食外來物種時，每個關鍵物種本身的流量都明顯的提高。其次，還是有其它物種流量受到影響、發生變化，這些物種與受外來物種掠食時相同，但流量改變的趨勢則正好相反。

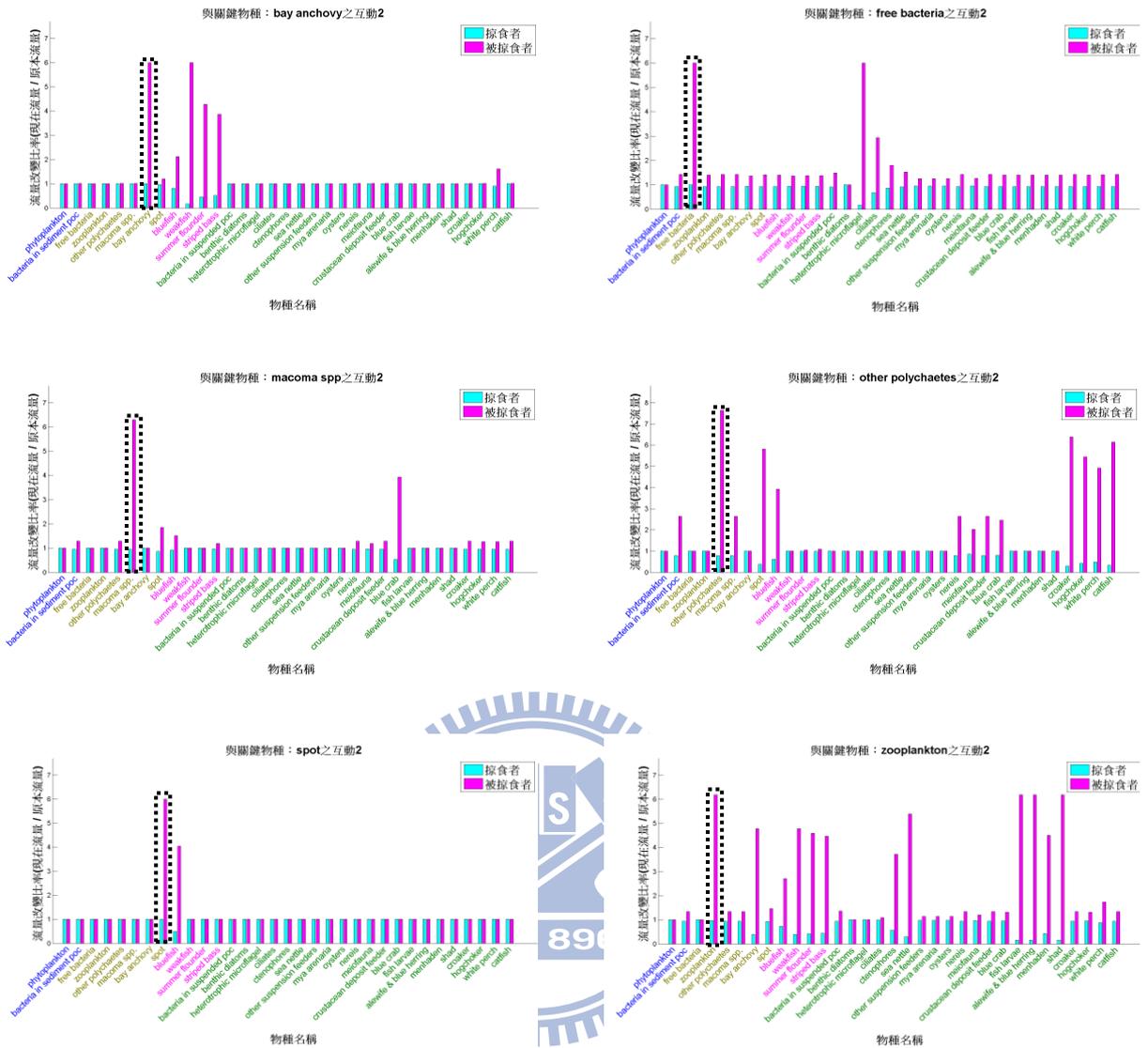


圖 51 外來物種與關鍵物種之互動

最後這圖 51 就關鍵物種的角度來看不同形態之外來物種對生態系統的影響，所採取的方法同樣是最大流量，以方便觀察變化趨勢。從黑色虛線框起來的地方，是先前談到的東西—關鍵物種掠食外來物種會導致流量增加，但外來物種掠食關鍵物種卻不會降低關鍵物種的流量。可是，如果外來物種以被掠食者的角度進入生態系統，他等於為關鍵物種提供了額外的食物，也因此造成關鍵物種的流量大幅增加。

4.2.3 外來物種對保護傘物種的影響

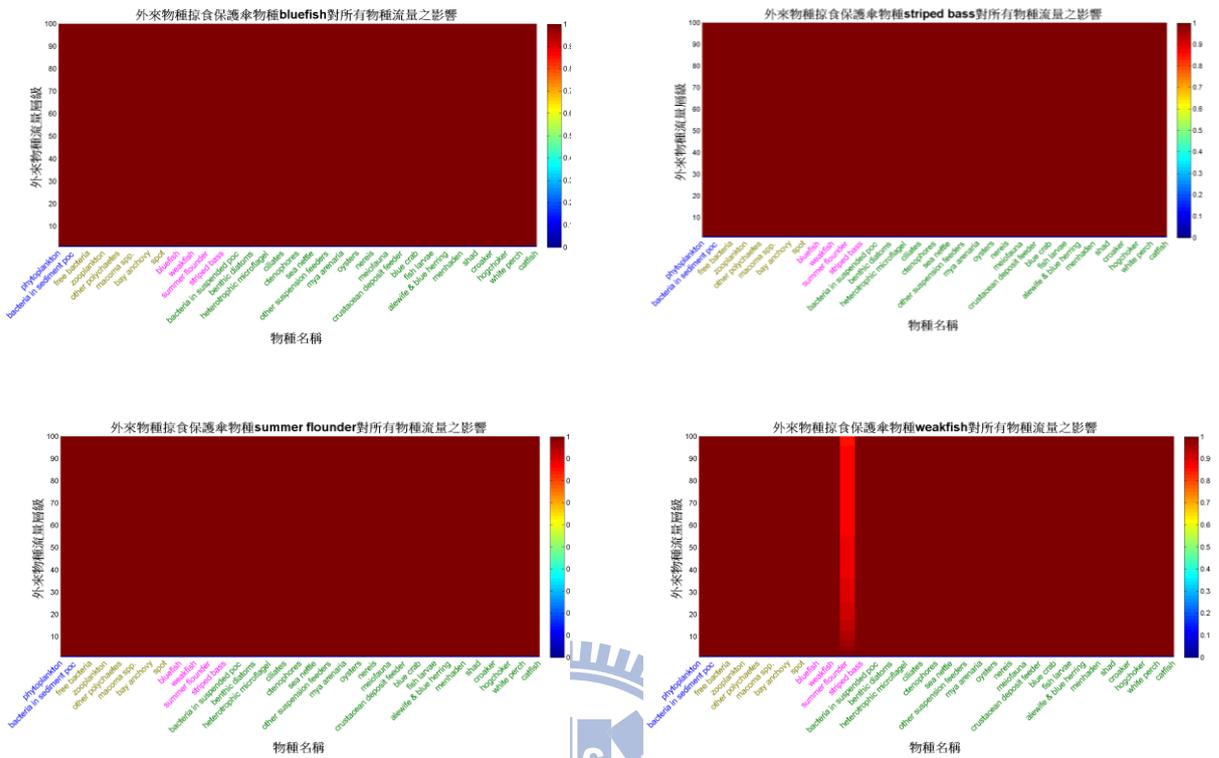


圖 52 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

圖 52 是外來物種掠食保護傘物種後，生態系統流量變化。跟先前不同的是，不論如何影響保護傘物種，保護傘物種本身的流量幾乎沒有改變，而且其他物種的流量都沒有發生變化，顯示出不論外來物種如何掠食保護傘物種，生態系統都完全不受影響。這跟優勢物種與關鍵物種遭遇外來物種掠食的情形完全不一樣。

然而細究其原因，應在於保護傘物種往往是食物鏈頂層的物種，換言之，沒有物種會與外來物種競爭掠食保護傘物種，而且下方有整個生態系統構築的能量金字塔，形成非常龐大的流量做為支撐，所以，除非外來物種對保護傘物種的需求超過整個生態系統的負荷，不然外來物種對保護傘物種的需求將因為其他物種的供應而分散、變得微乎其微。

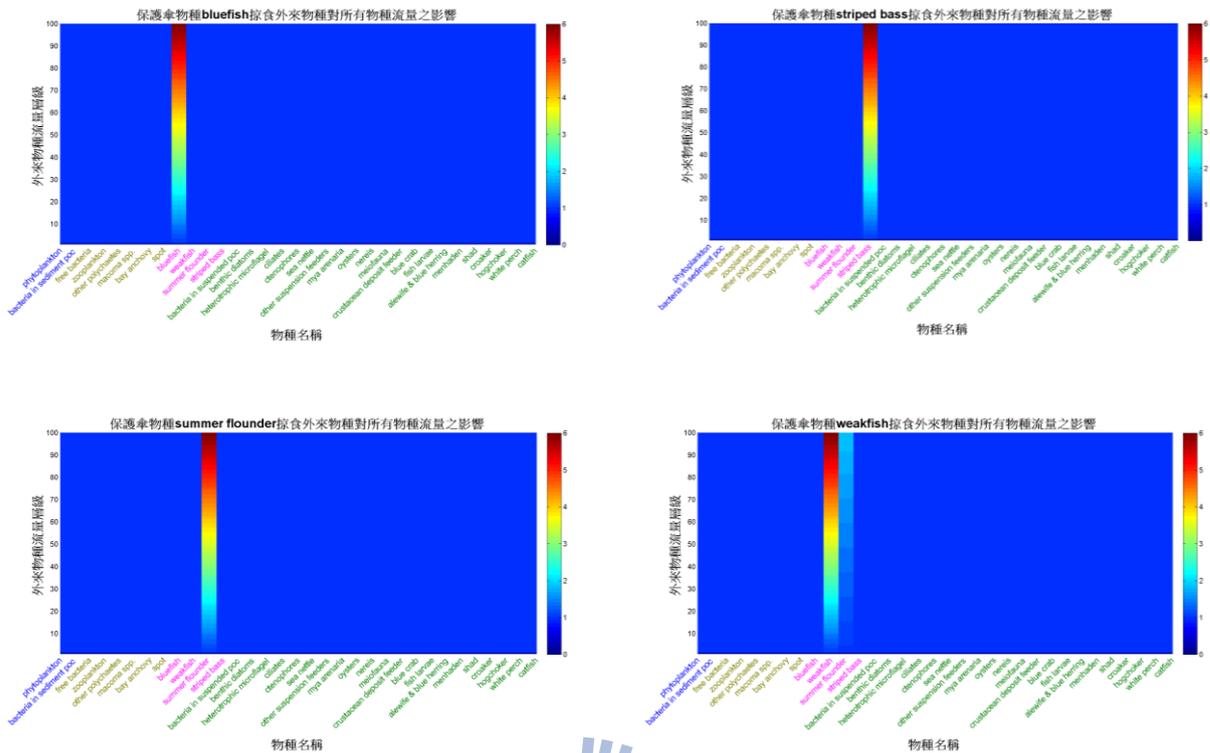


圖 53 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

圖 53 是保護傘物種掠食外來物種後，生態系統流量改變。從這裡我們可以發現，保護傘物種的流量變化與面臨外來掠食者時的反應很不一樣，因為這次保護傘物種的流量明顯的上升，對照右方的色階，幾乎是外來物種提供多少流量，保護傘物種就增加多少流量，然而，同樣的對其他物種一點影響也沒有。其原因應在於保護傘物種位於食物鏈頂端，並非其他物種的食物來源，因此造成外來物種流量完全供給保護傘物種而造成保護傘物種流量劇增、一支獨秀的情況。

最後，圖 54 從保護傘物種的角度說明不同形態之外來物種對生態系統的影響。這裡同樣以外來物種最大流量的方式呈現，以方便觀察變化趨勢。注意下方黑色虛線所框住的區域，從中凸顯不論外來物種掠食哪個保護傘物種，保護傘物種的流量都幾乎沒有改變，不過，與關鍵物種類似的是，外來物種若被保護傘物種掠食，保護傘物種的流量也會大幅增加，然而這種增加並不會改變其他物種的流量。

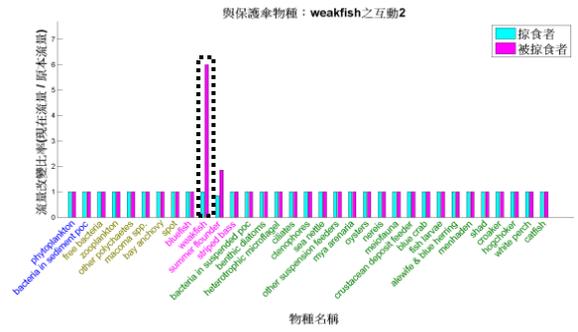
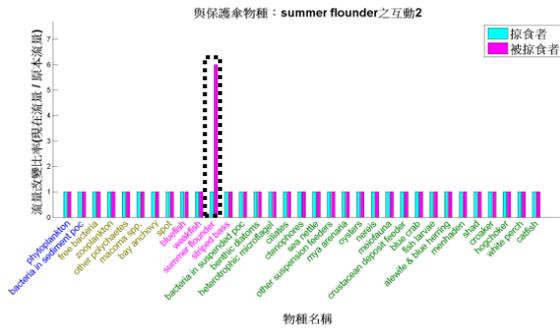
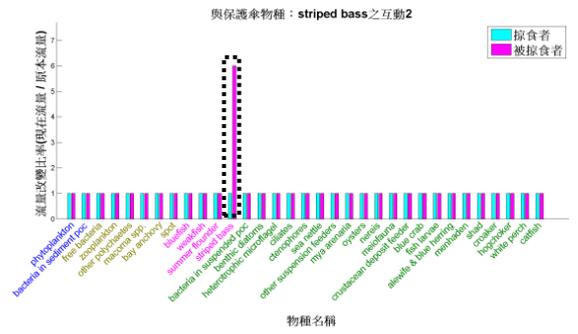
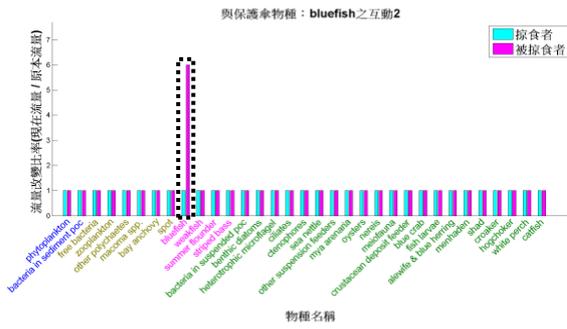


圖 54 外來物種與保護傘物種之互動



4.2.4 小結

總結來看，外來物種對於指標物種的影響可以用表 12 來顯示。每個指標物種面對不同形態之外來物種時的反應都不盡相同，而影響物種的範圍更是大異其趣，我們可以從這看出每種指標物種的獨特性，以及它們不同於以往生態學描述的角色，有助於我們未來擬定防範外來物種的計畫。

表 12 指標物種受外來物種影響後的整體反應

	掠食外來物種	外來物種掠食	影響物種範圍
優勢物種	本身流量上升，連帶部分物種流量上升。	流量間或下降或無變化，但造成部分物種流量驟降。	廣泛。從數來個到幾乎整個生態系統都有。
關鍵物種		本身幾乎不受任何影響，但影響部分物種流量下降。	一般。從一個到數來個。
保護傘物種	本身流量上升，但其餘物種不受影響。		有限。幾乎只限於一個物種。

第五章 結論

本研究分兩部分，其中包含以流量為主的生態系統複雜網路流量分析，以及生態系統中外來物種與指標物種的互動。前者運用不同的研究方法，交互分析論證，探討流量與連結所扮演的角色，嘗試解決以往複雜網路研究上所碰到的矛盾情形，以及研究過程中所習慣性忽略的地方；後者則利用這套方法，分析生態系統中指標物種與外來物種之間的互動，釐清指標物種間的關係。以下，我們將針對這兩者，分別提出複雜網路與生態系統上的建議。

5.1 複雜網路

過去幾年，複雜網路的研究仍舊集中在如何透過網路的拓樸、連結數與節點所提供有關複雜系統特性。然而，這樣的觀點固然解決許多複雜系統研究無法回答的問題，但在面臨生態系統時，卻發生無法定位的情況—生態系統究竟是小世界網路、無尺度網路？還是隨機網路？如果無法回答這個問題，我們就無法針對生態網路做一個統整分析。透過流量網路分析，我們得到以下結論。

- 連結數分布與流量分布不必然一致

除了群聚度與分隔度，連結數分布一直是判斷複雜網路架構的重要指標。以小世界網路而言，其連結數分佈就呈現指數律，而無尺度網路則呈現幂次律。即便過去也有研究指出在連結數呈幂次律分布的狀況下，順帶發現流量呈現幂次律分布的情形，但本研究發現，連結數分布與流量分布並不一致。因此，在研究複雜網路時，不能單看連結數分布，應該將流量分布給獨立出來單獨研究。

- 流量與連結所代表之節點重要性

我們研究發現，節點的重要性並不存在節點所擁有的連結數多寡上，反而存在流量大小上，而且其重要性同樣符合無尺度網路的幂次律特性，亦即流量越大的節點越重要，且數量稀少；而流量越小的節點越不重要，且數量眾多。當流量退化為 0 與 1 時，流量分布其實就等同於連結數分布，因此利用流量分布來分析複雜網路，不僅可包含過去的連結數分布，同時可以避免連結數分布在結構定義上的問題。

■ 幕次律所忽略的現象

幕次律注重流量大的節點，因為流量越大的節點越重要，流量越小的節點越不重要。但是在真實生態網路中，即便流量呈現幕次律，卻有少數節點，其流量雖小但對系統仍具有重大影響。若單純以幕次律來判斷節點的重要性，將遺失這些節點所掌握的系統關鍵。

5.2 生態系統

■ 外來物種對於生態系統的影響

不論外來物種的形態是掠食者或被掠食者，其影響生態系統的程度同樣劇烈，但是，真正會造成原生物種滅絕的還是外來掠食者。以台灣而言，10大入侵種物種其中有八成是外來掠食者，分別是：緬甸小鼠、松材線蟲、中國梨木蝨、蘇鐵白輪盾介殼蟲、入侵紅火蟻、福壽螺、河殼菜蛤、多線南蜥，因此，防範外來物種的入侵應以外來掠食者為主。

■ 指標物種的關係與受影響後的擴散程度

指標物種是為了簡化保育上的困難，而期望藉由少數物種來掌握整個生態系統的健康狀態。然而不同指標物種在應用與觀察上常常無法釐清。透過本研究，我們發現不同指標物種受外來物種影響後的擴散程度，其中以優勢物種最為廣泛，關鍵物種次之，而保護傘物種則最為有限，而搭配上不同指標物種移除後對生態系統的影響，我們發現保護傘物種適合做觀察的對象，但關鍵物種與優勢物種才是優先保護的對象。這不啻於提供我們一個建議，有助於我們進一步擬定保育與防範外來物種上的對策。

■ 生物防治不該只從目標物種下手

生物防治是指利用各種天敵及微生物消滅害蟲，有時也會引入外來物種做為生物防治之用。但是我們發現，外來物種掠食目標物種時，目標物種的數量不見得會大幅度的下降，反倒是某些物種會因為目標物種數量的些微變動而滅絕。因此，在引入外來物種做生物防治時，不該單就目標物種下手，也該把其他物種的影響也考慮進去。

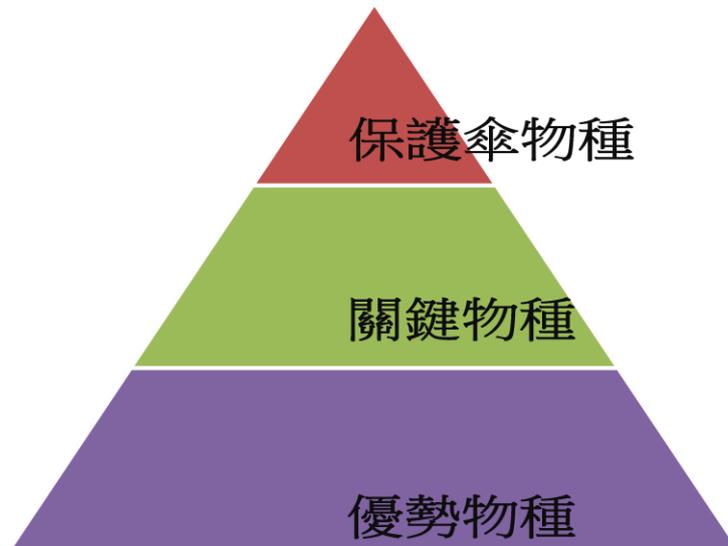


圖 55 指標物種間的關係

5.3 未來展望

本研究期望未來可以將複雜網路流量分析應用在預測基因改造生物對於生態系統的影響，同時推廣至其他領域，找出其他複雜系統中的「指標物種」，瞭解這些「指標物種」受到外來物影響時的系統變化，例如在疾病醫療上，細胞面對外來病毒、朊毒體時的反應，以及藥物對治療癌細胞的影響(Kitano, 2004, 2007)。

參考資料

陶在樸，1999，系統動態學，台北：五南圖書出版社。

Albert, R., & Barabási, A. L. (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1), 47–97.

Albert, R., Jeong, H., & Barabasi, A. L. (1999). The diameter of the world wide web. *Nature*, 401, 130–131.

Albert, R., Jeong, H., & Barabasi, A.-L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(6794):378–382.

Baird, D. and Ulanowicz, R. E. (1989). The seasonal dynamics of the chesapeake bay ecosystem. *Ecological Monographs*, 59(4):329–364.

Balmford, A., Bennun, L., Ten-Brink, B., Cooper, D., Côte, I. M., Crane, P., et al. (2005). Ecology: The Convention on Biological Diversity's 2010 target. *Science*, 307(5707), 212–213.

Barabási, A.-L. and Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439), 509–512.

Barabasi, A.-L. (2003). *Linked: How Everything Is Connected to Everything Else and What It Means*. Plume, reissue edition.

Barabási, A.-L. L. and Bonabeau, E. (2003). Scale-free networks. *Scientific American*, 288(5), 60–69.

Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. L. (2006). *Ecology: From Individuals To Ecosystems*. Blackwell Pub.

Bocking, S. (1997). *Ecologists and environmental politics: a history of contemporary ecology*. Yale University Press.

Buchanan, M. (2002). *Nexus: Small Worlds and the Groundbreaking Science of Networks*. W. W. Norton & Company.

Campbell, N. A., Williamson, B., and Heyden, R. J. (2006). *Biology: Exploring Life*. Pearson Prentice Hall.

Campbell, N., Reece, J., Taylor, M., and Simon, E. (2009). *Biology: Concepts and Connections*. Pearson Benjamin Cummings, sixth edition.

Carignan, V. and Villard, M.-A. A. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78(1), 45–61–61.

- Christensen, V., & Pauly, D. (1992). ECOPATH II -- a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61(3-4), 169-185.
- Clavero, M., & Garcíaberthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(3), 110-110.
- Convention on Biological Diversity. (1992). *Text of the Convention on Biological Diversity*.
- Cormen, T. H., Leiserson, C. E., Rivest, R. L., and Stein, C. (2001). *Introduction to Algorithms*. The MIT Press, 2nd revised edition edition.
- Davis, M. A., Thompson, K., & Grime, J. P. (2001). Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*, 7(1-2), 97-102.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., and Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922.
- Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Executive Order 13112. (1999). *Invasive Species*. Fed. Regist. 64, 6183-6186.
- Frodin, D.G. (2001). *Guide to Standard Floras of the World*. Cambridge University Press.
- Gleick, J. (1988). *Chaos: Making a New Science*. Penguin (Non-Classics), 1st edition.
- Goel, N. S., Maitra, S. C., and Montroll, E. W. (1971). On the volterra and other nonlinear models of interacting populations. *Reviews of Modern Physics*, 43(2), 231-276.
- Golley, F. B. (1993). *A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More than the sum of the parts*. Yale University Press.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the california thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433.
- IUCN (2001) *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- IUCN/SSC Invasive Specialist Group (2000). *IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Jeong, H., Tombor, B., Albert, R., Oltvai, Z. N., and Barabási, A. L. (2000). The large-scale organization of metabolic networks. *Nature*, 407(6804), 651-654.
- Jeong, H., Mason, S. P., Barabási, A. L., and Oltvai, Z. N. (2001). Lethality and centrality in protein networks. *Nature*, 411(6833), 41-42.
- Kangas, P. (2004). The role of passive electrical analogs in H.T. Odum's systems thinking. *Ecological Modelling*, 178(1-2), 101-106.

- Kitano, H. (2007). A robustness-based approach to systems-oriented drug design. *Nature Reviews Drug Discovery*, 5(3), 202–210.
- Kitano, H. (2004). Biological robustness. *Nature Reviews Genetics*, 5(11), 826–837.
- Madison, M. G. (1997). 'Potatoes Made of Oil': Eugene and Howard Odum and the Origins and Limits of American Agroecology. *Environment and History*, 3, 209-238.
- Maslov, S. and Sneppen, K. (2002). Specificity and Stability in Topology of Protein Networks. *Science*, 296(5569), 910-913.
- May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.
- Mills, L. S., Soulé, M. E., and Doak, D. F. (1993). The Keystone-Species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4).
- Monge, P. R. and Contractor, N. (2003). *Theories of Communication Networks*. Oxford University Press, USA.
- Newman, M. E. J. (2003). The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 45(2), 167–256
- Odum, E. P. (1971). *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: Saunders.
- Oltvai, Z. N. and Barabási, A.-L. (2002). Life's complexity pyramid. *Science*, 298(5594), 763–764.
- Paine, R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103:91–93.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., et al. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84(1), 1-20.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273-288.
- Roberge, J.-M., & Angelstam, P. (2004). Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, 18(1), 76-85.
- Romanuk, T. N., Zhou, Y., Brose, U., Berlow, E. L., Williams, R. J., and Martinez, N. D. (2009). Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1743–1754.
- Solé, R. V. and Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039-2045.
- Strogatz, S. H. (2001). Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825), 268–276.

- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pysek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., and Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11(12), 2234-2250.
- Tilly, L. (1968). The structure and dynamics of cone spring. *Ecological Monographs*, 38 (2), 169-197
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65-66.
- Tu, Y. (2000). How robust is the internet? *Nature*, 406(6794), 353–354.
- Ulanowicz, R. E. (1986). *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. New York: Springer-Verlag.
- Ulanowicz, R. E., & Kay, J. J. (1991). A package for the analysis of ecosystem flow networks. *Environmental Software*, 6(3), 131-142.
- Ulanowicz, R. E. (2000). *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. iUniverse.
- United Nations General Assembly. (2006). Resolution 61/203. International Year of Biodiversity, 2010.
- Waldrop, M. M. (1992). *Complexity: The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos*. Simon & Schuster.
- Watts, D. J. and Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684), 440–442.
- Watts, D. J. (1999). Networks, dynamics, and the Small-World phenomenon. *The American Journal of Sociology*, 105(2), 493–527.
- Watts, D. J. (2003). *Six Degrees: The Science of a Connected Age*. W. W. Norton & Company, 1st edition.
- Wilbur, H. M. (1997). Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*, 78(8), 2279-2302.
- Wilensky, U. (2005). *NetLogo Wolf Sheep Predation (System Dynamics) model*.
- Willis, A. J. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. *Functional Ecology*, 11(2), 268-271.
- Yodzis, P. (1981). The stability of real ecosystems. *Nature*, 289(5799), 674–676.

附錄

附錄中呈現 3.2 節所蒐集之其他生態系統的分析資料。由於這些資料數量龐大，為避免讀者在閱讀第四章研究發現時發生困難，所以沒有在第四章全部呈現，但其研究結果與發現皆已在第四章描述，因此以下資料純為對照參考之用，不再另外說明。

Crystal River Creek

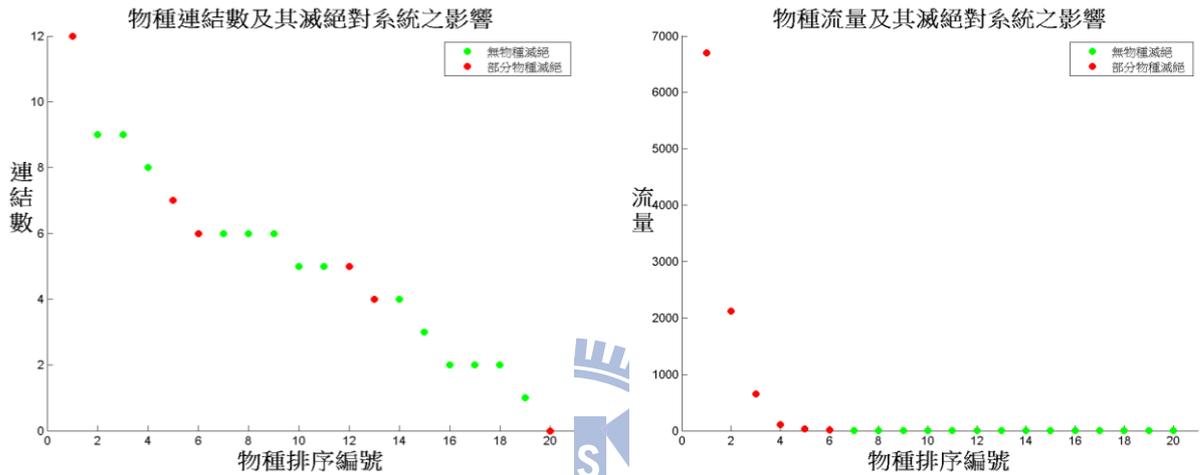


圖 56 Crystal River Creek 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

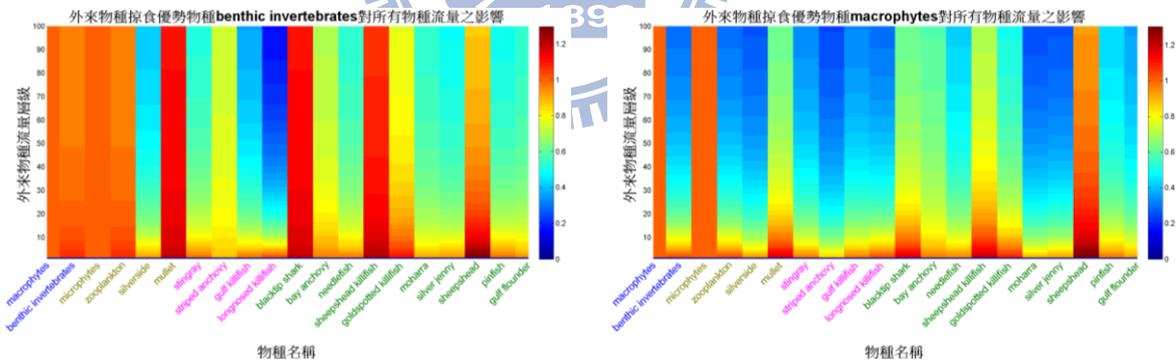


圖 57 Crystal River Creek 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

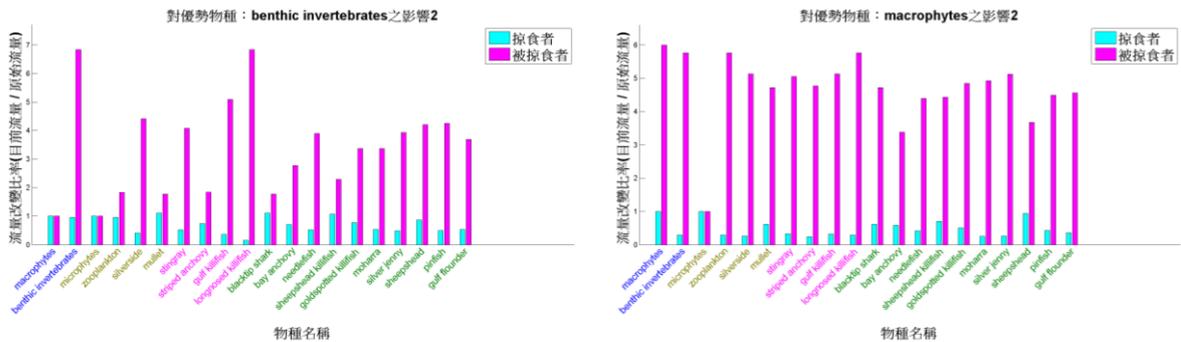


圖 58 Crystal River Creek 外來物種與優勢物種之互動

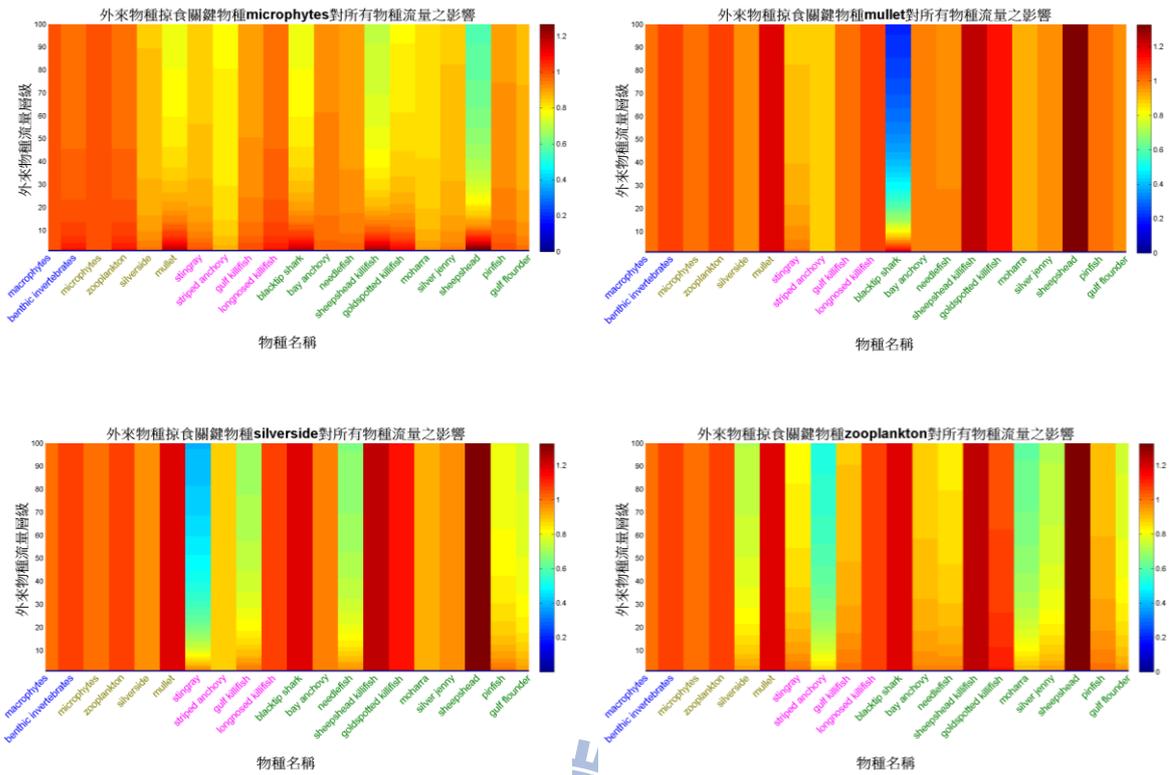


圖 59 Crystal River Creek 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

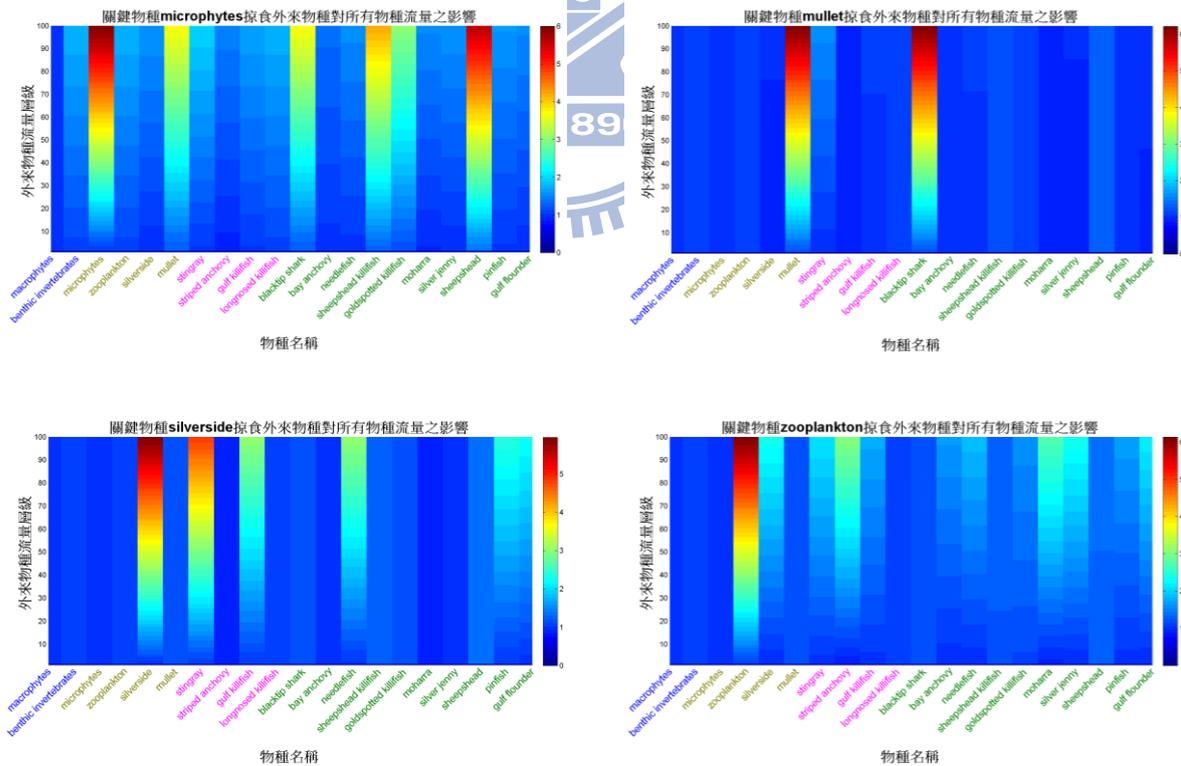


圖 60 Crystal River Creek 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

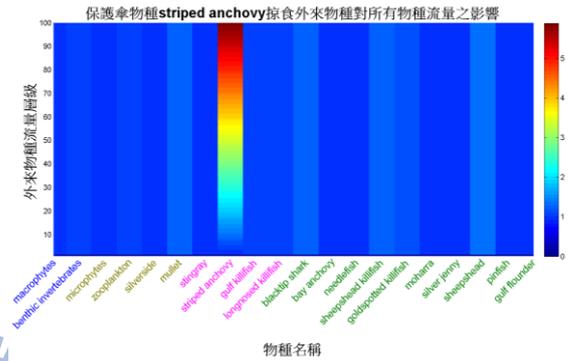
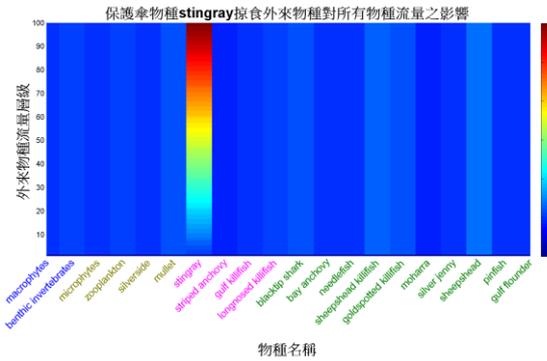
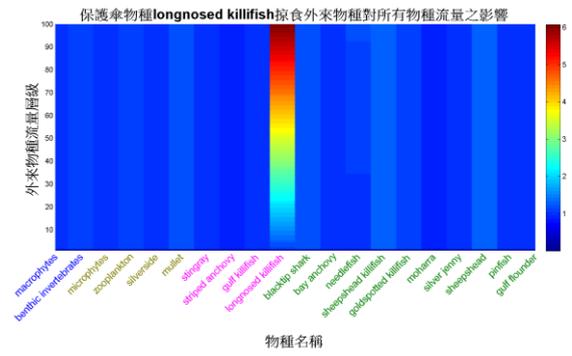
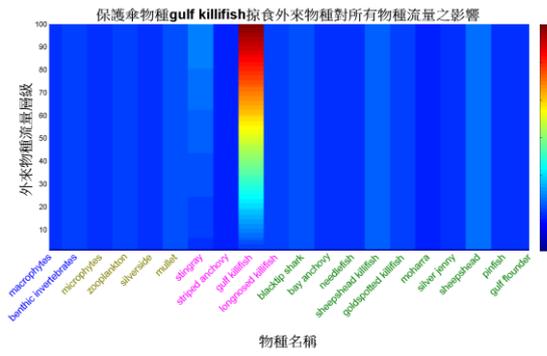


圖 61 Crystal River Creek 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

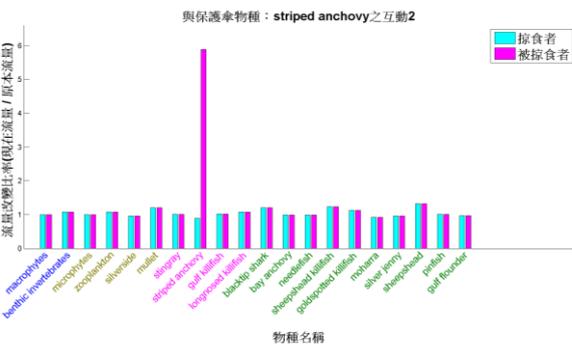
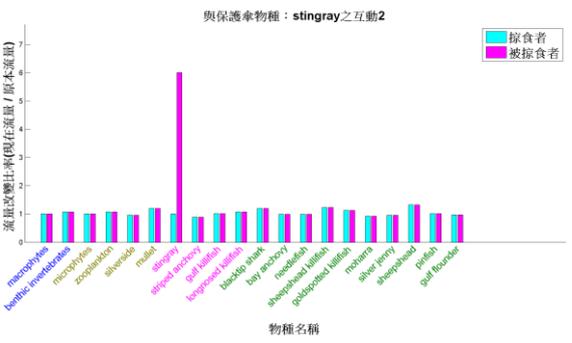
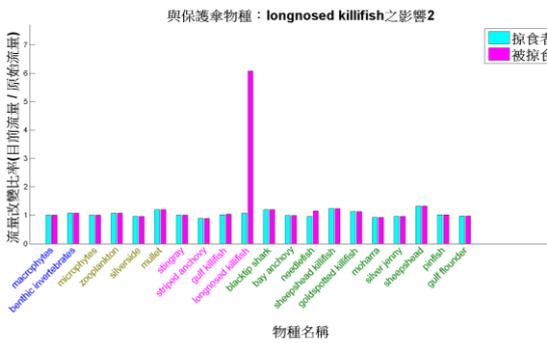


圖 62 Crystal River Creek 外來物種與保護傘物種之互動

Everglades Graminoid Marshes

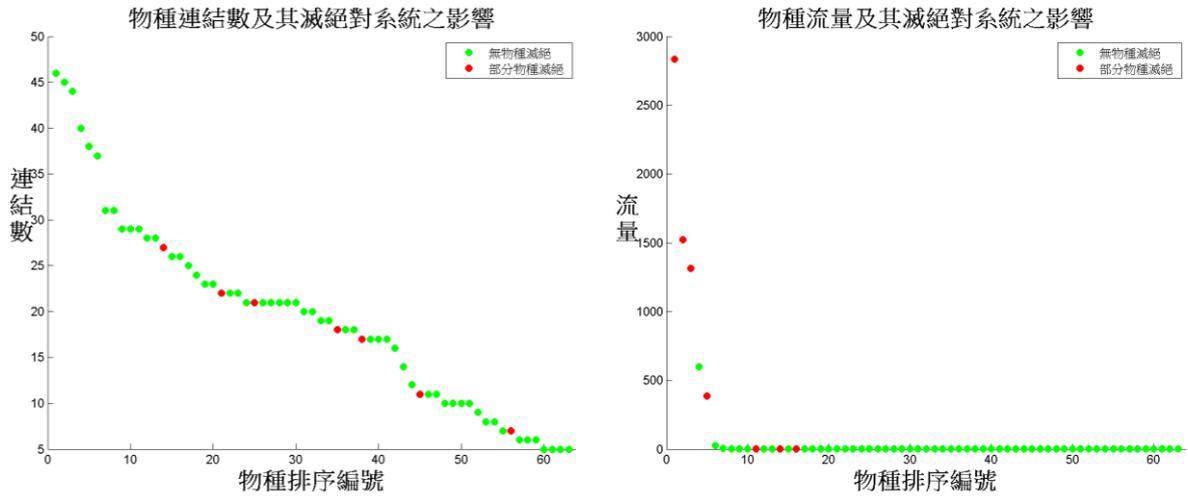


圖 63 Everglades Graminoid Marshes 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

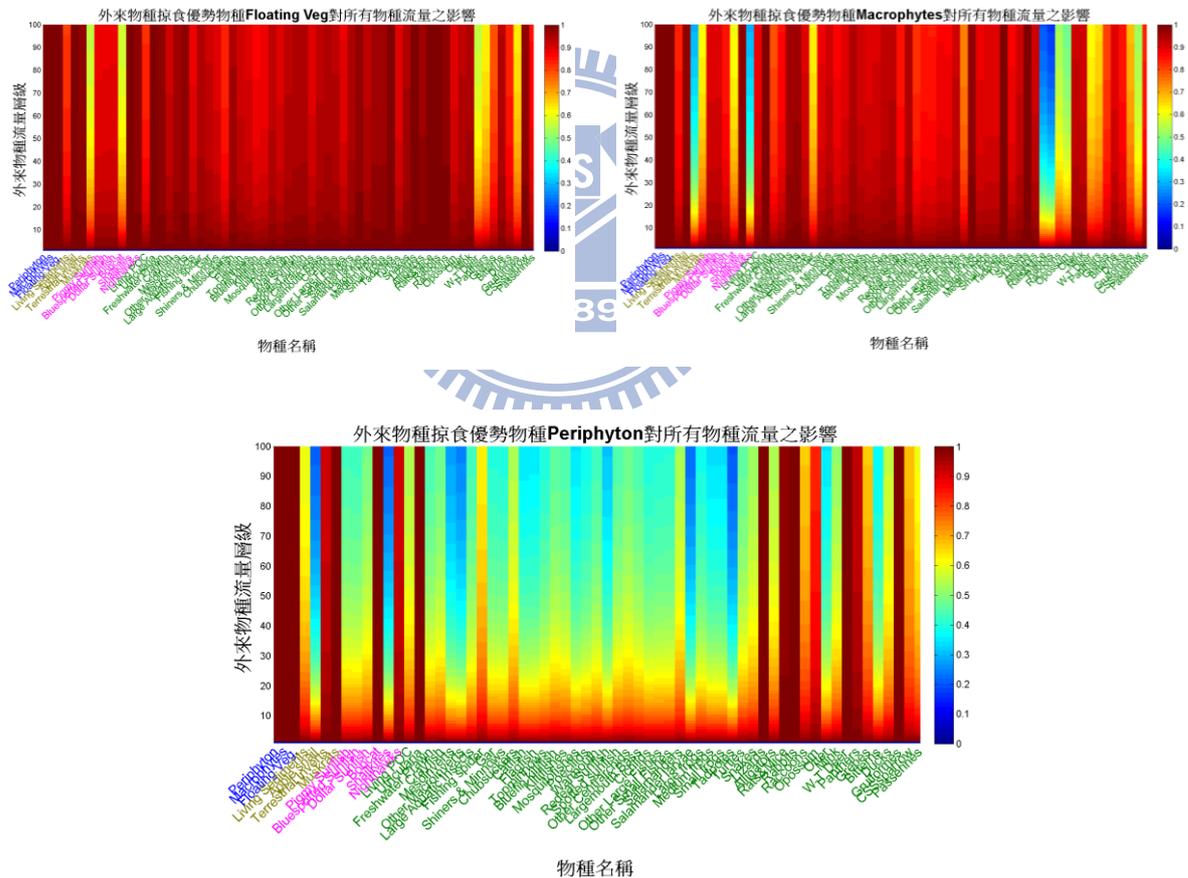


圖 64 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

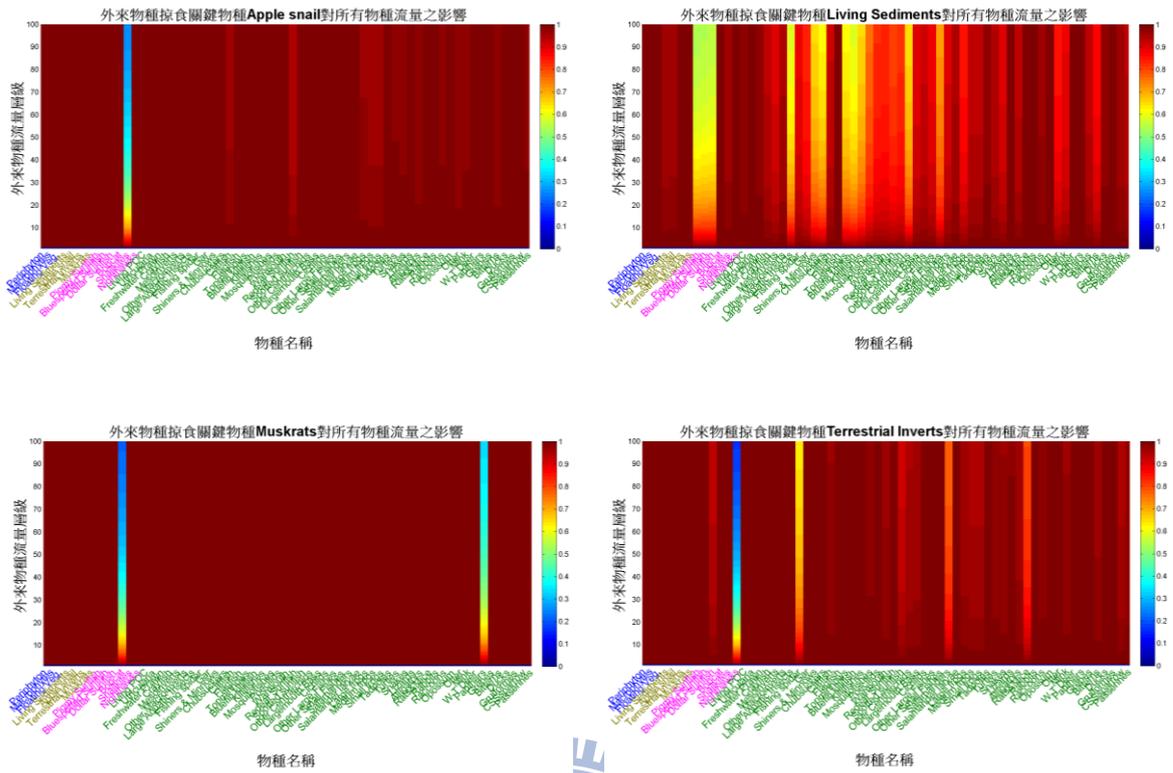


圖 67 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

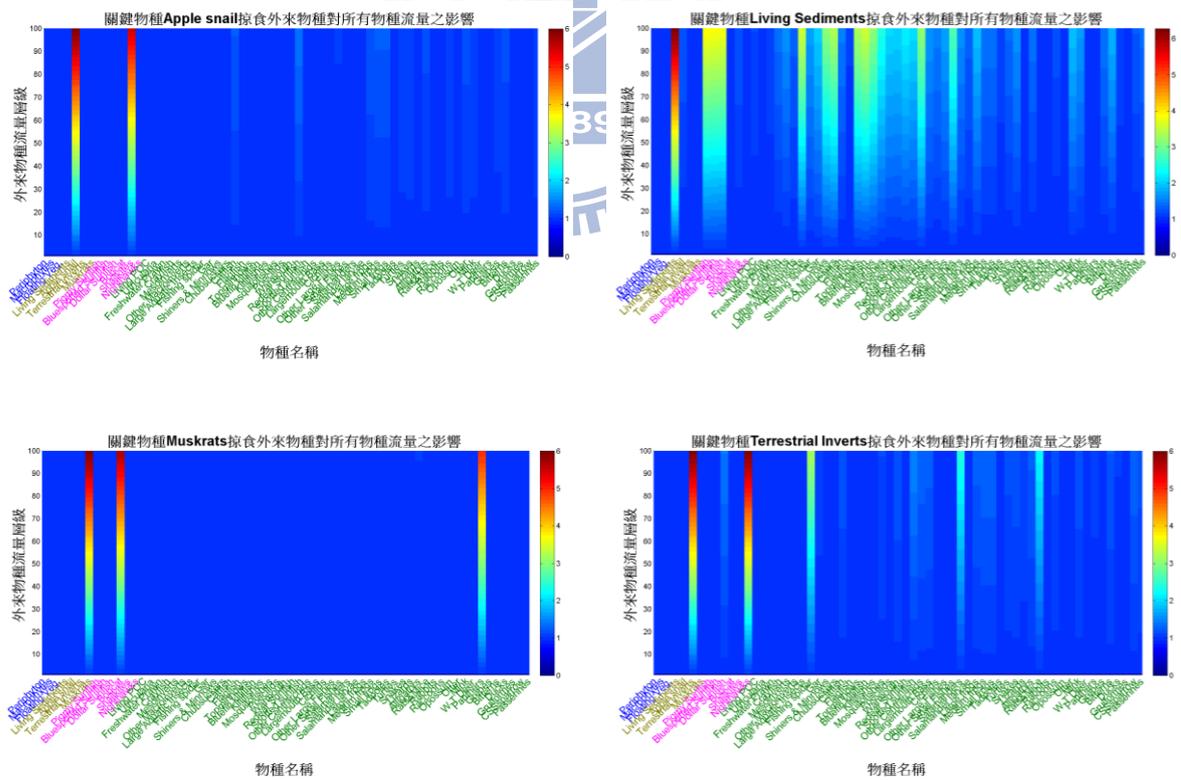


圖 68 Everglades Graminoid Marshes 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

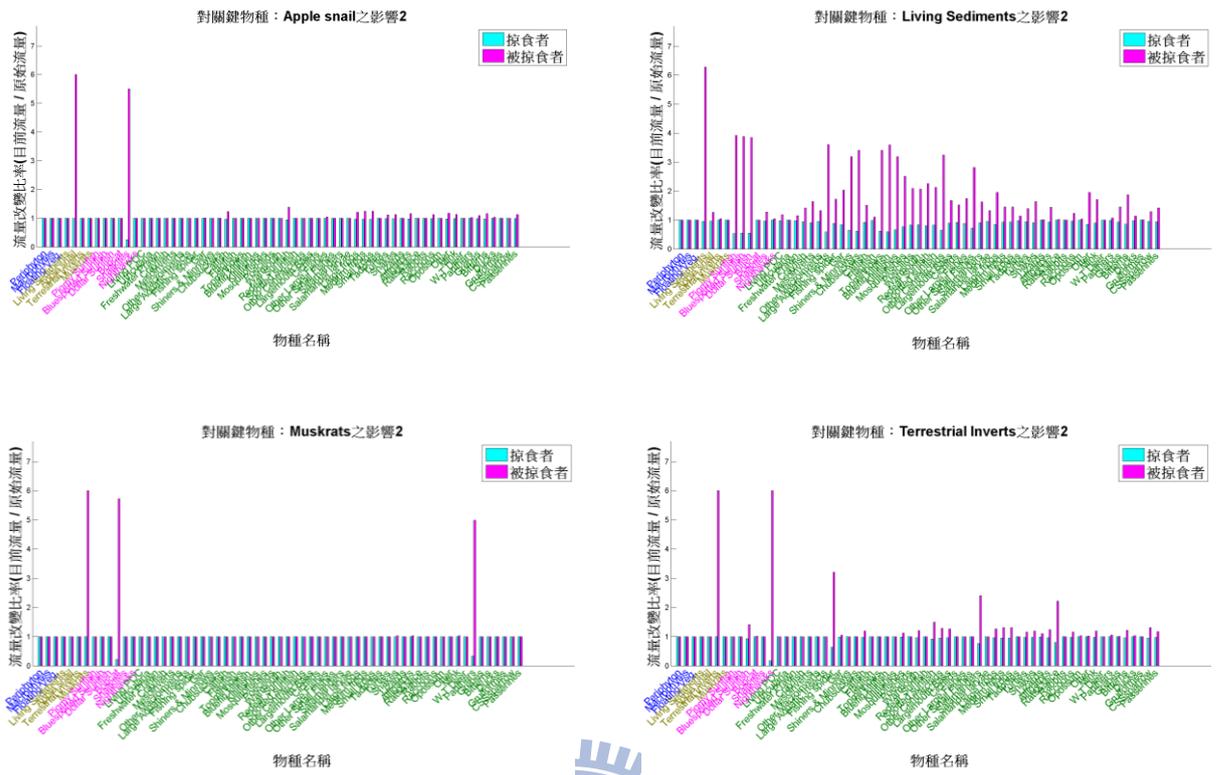


圖 69 Everglades Graminoid Marshes 外來物種與關鍵物種之互動



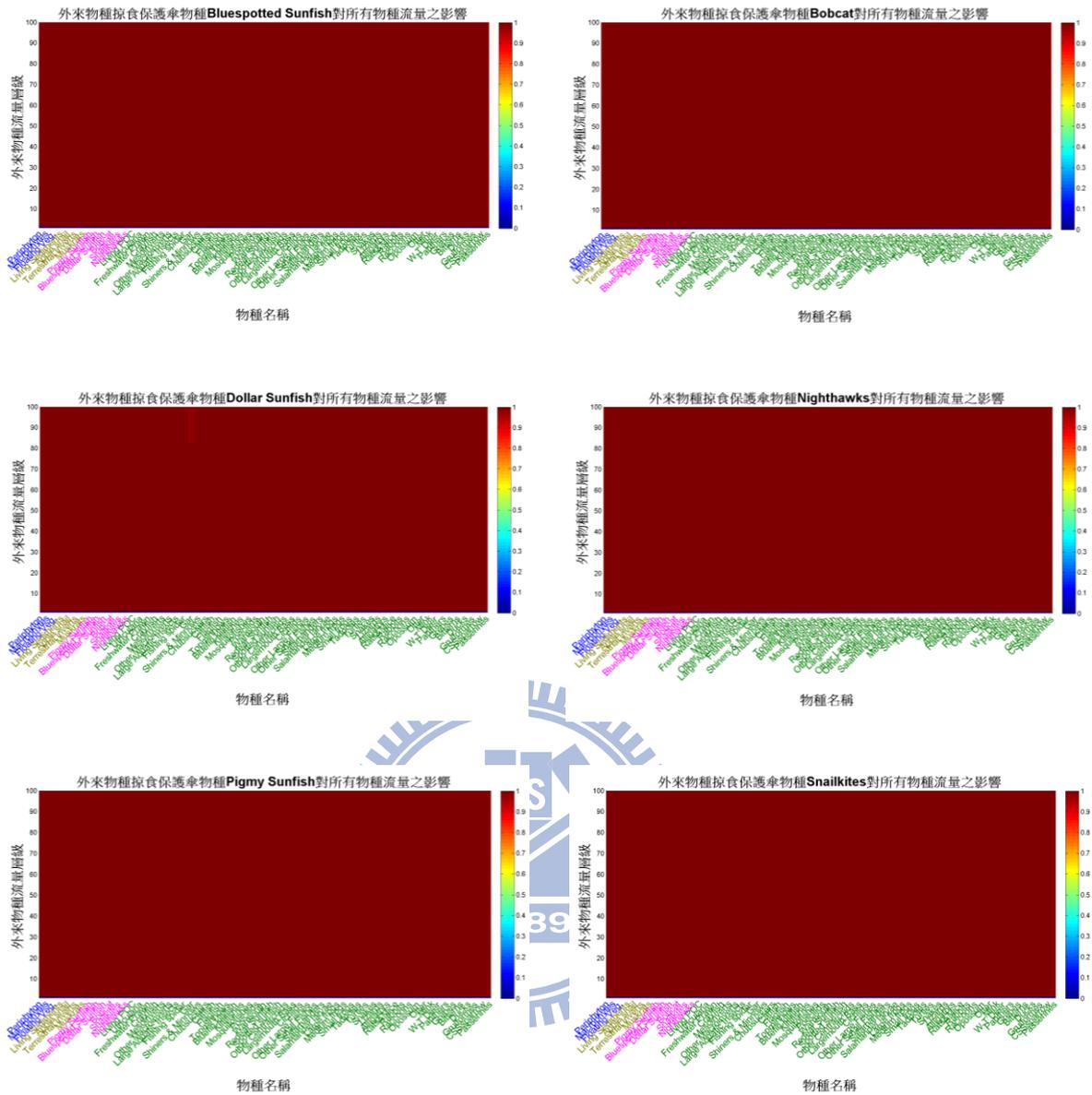


圖 70 Everglades Graminoid Marshes 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

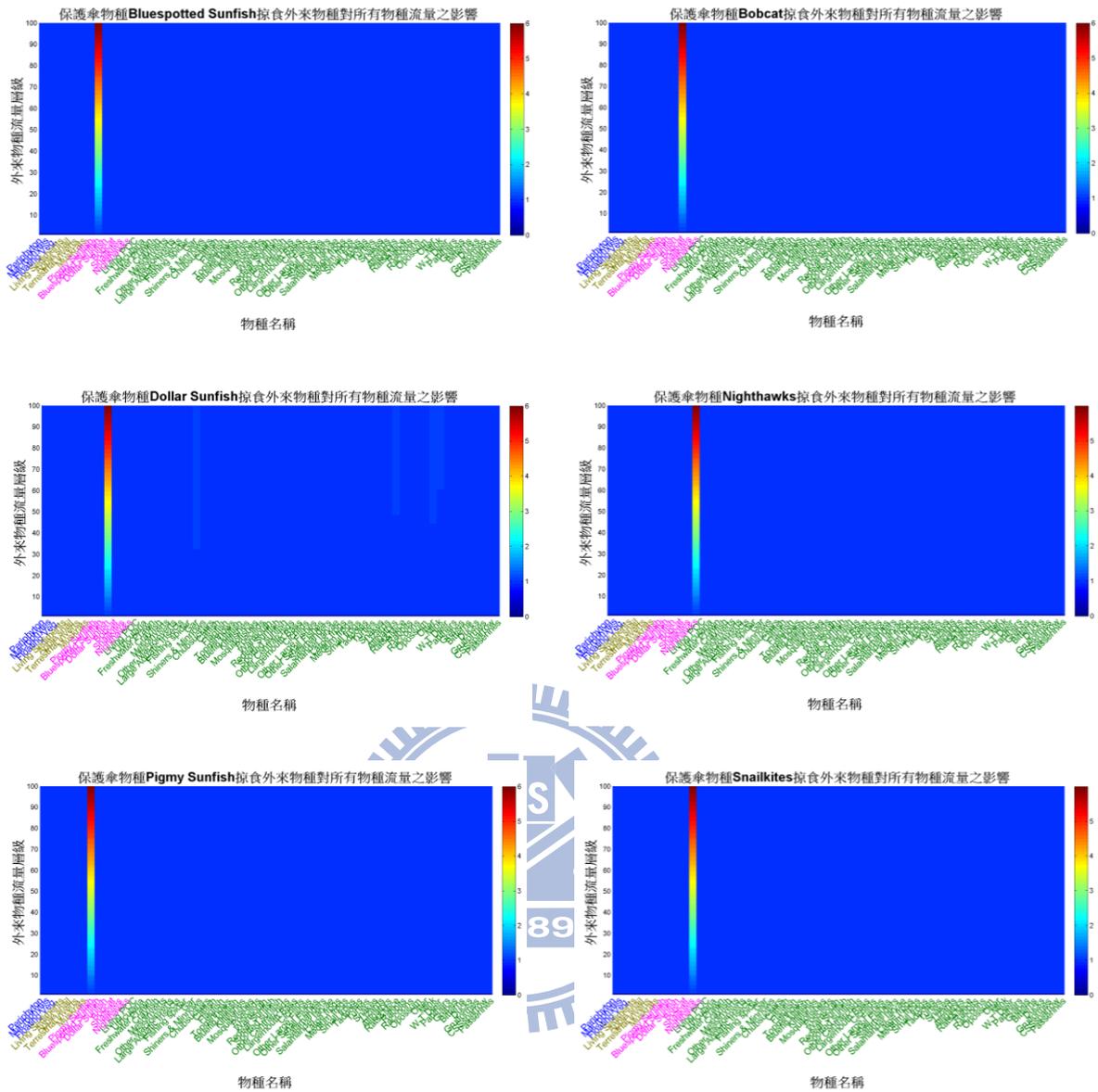


圖 71 Everglades Graminoid Marshes 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

Florida Bay

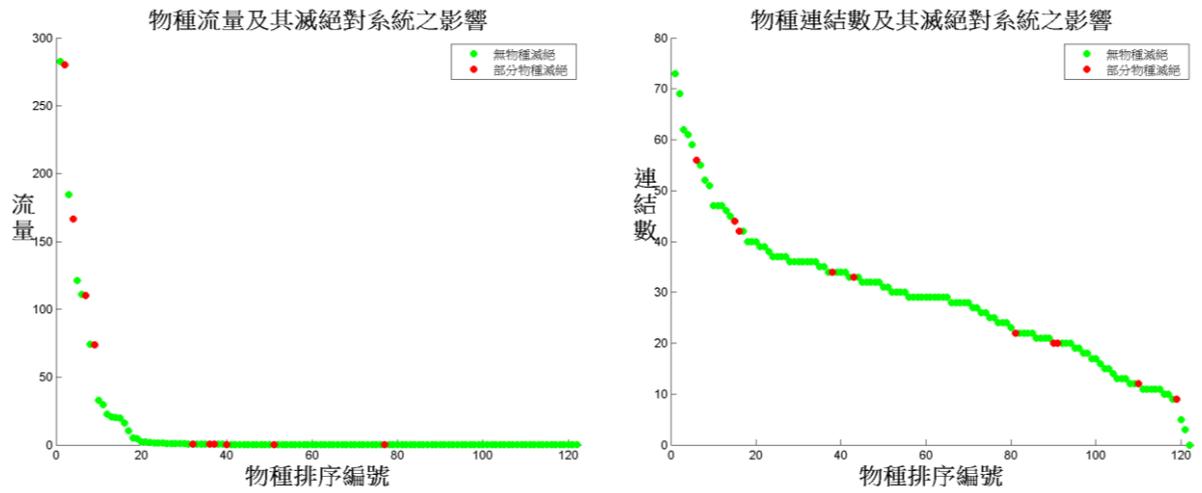


圖 73 Florida Bay 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

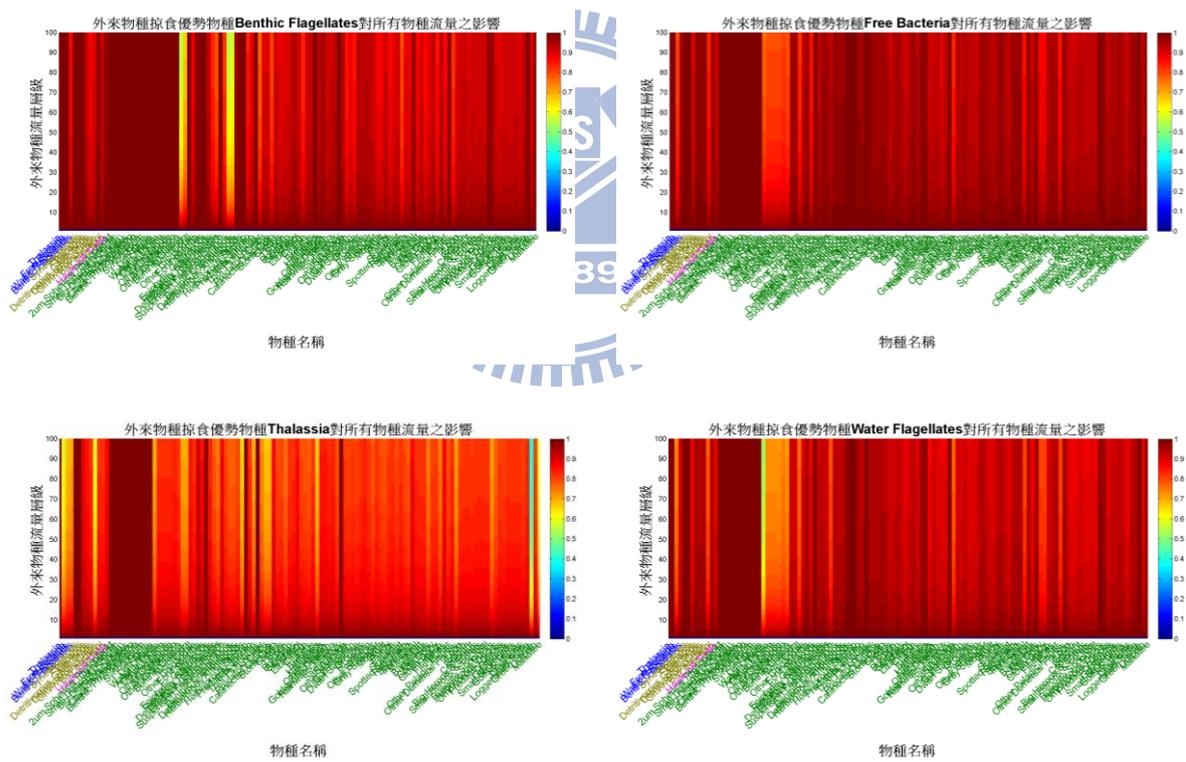


圖 74 Florida Bay 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

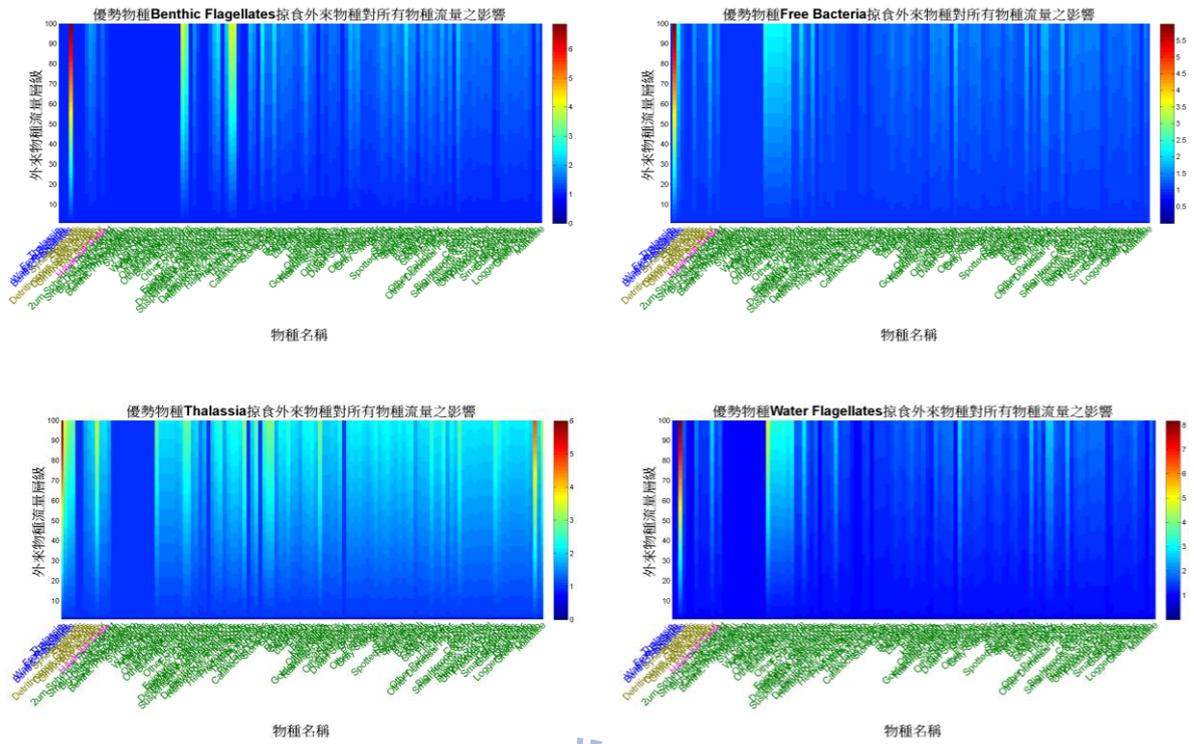


圖 75 Florida Bay 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

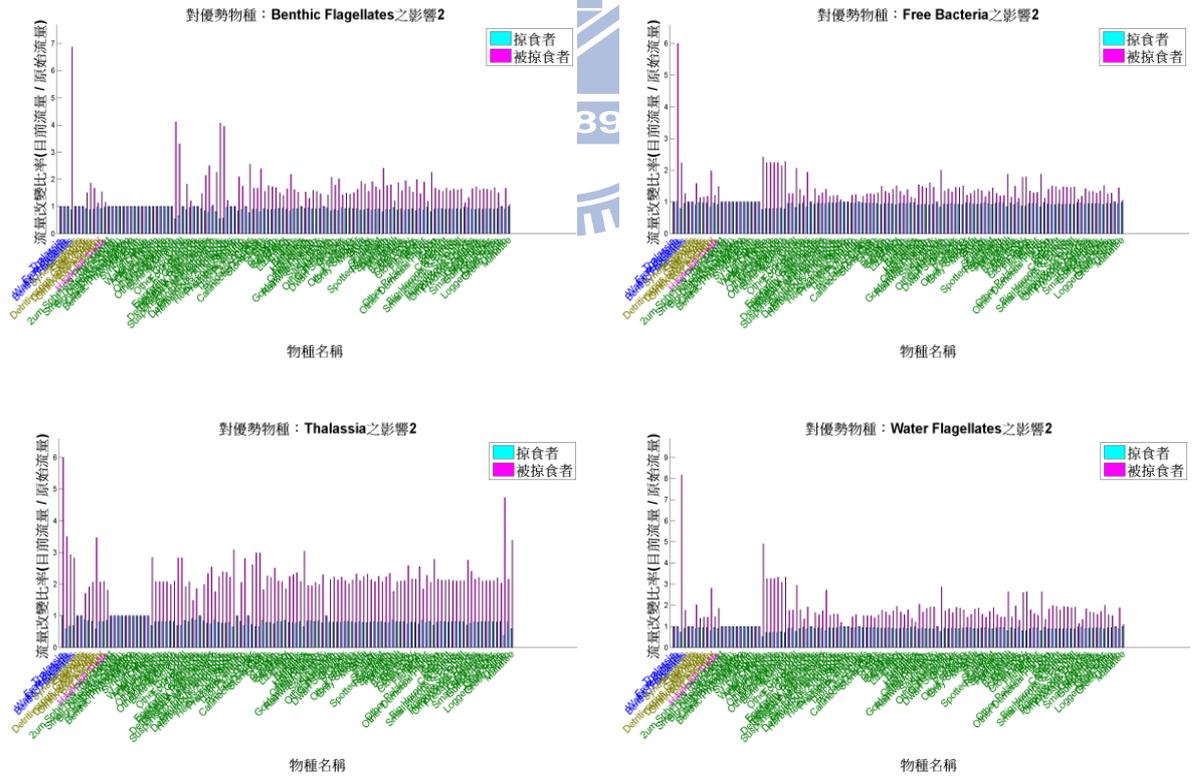


圖 76 Florida Bay 外來物種與優勢物種之互動

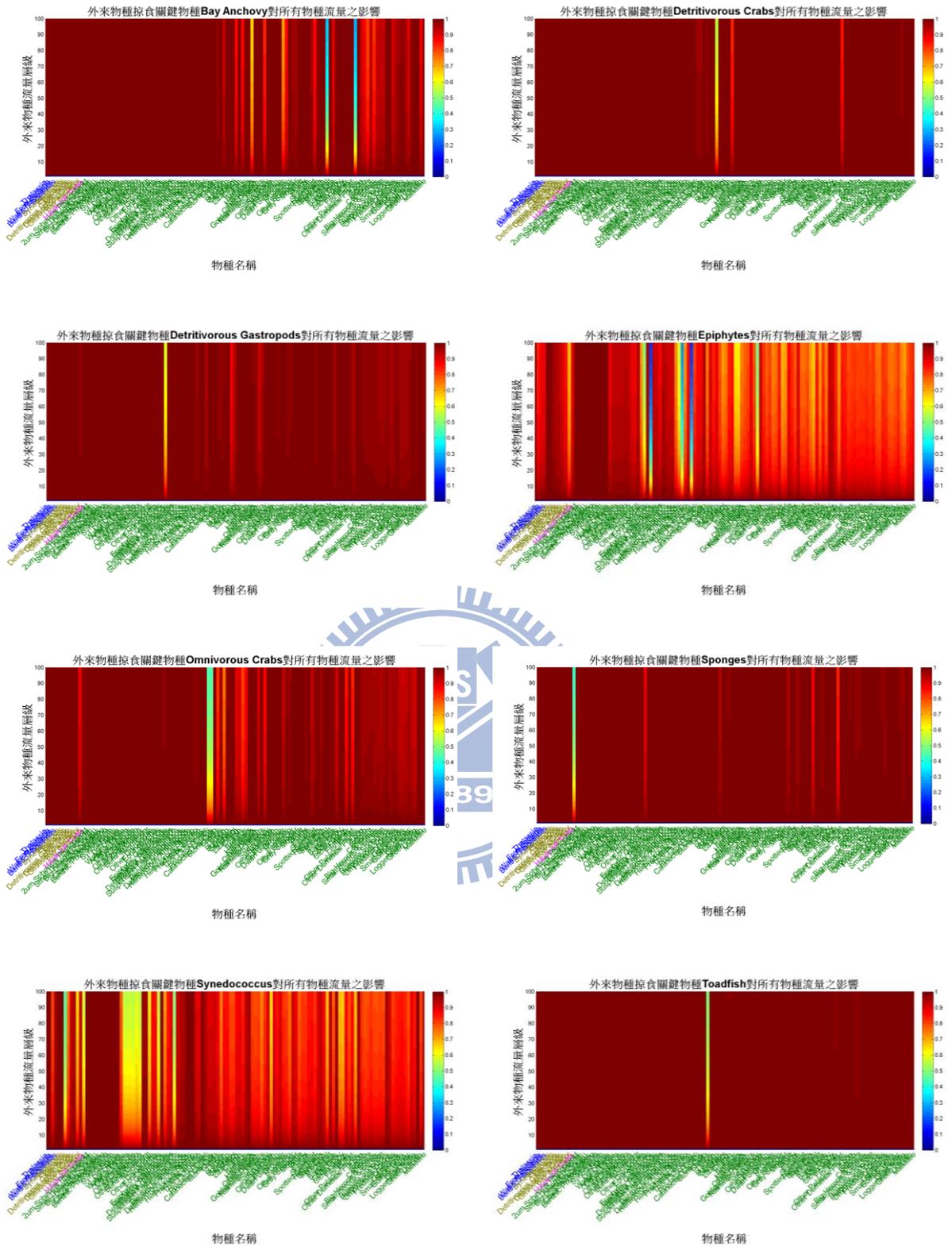


圖 77 Florida Bay 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

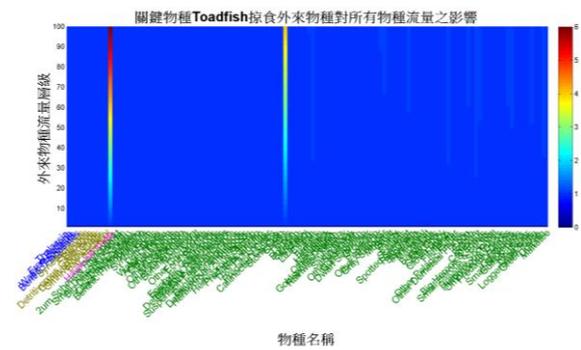
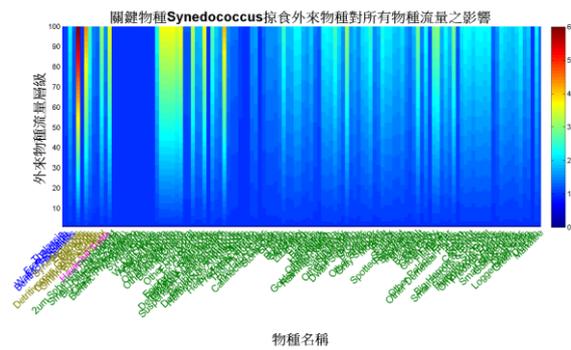
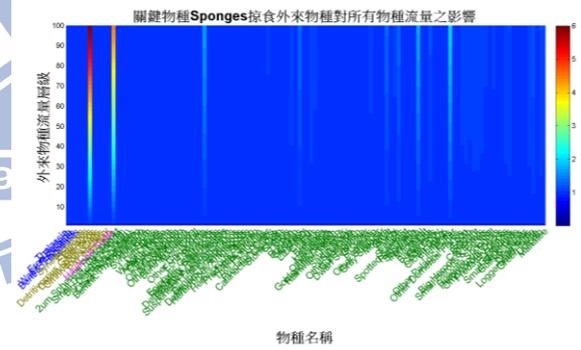
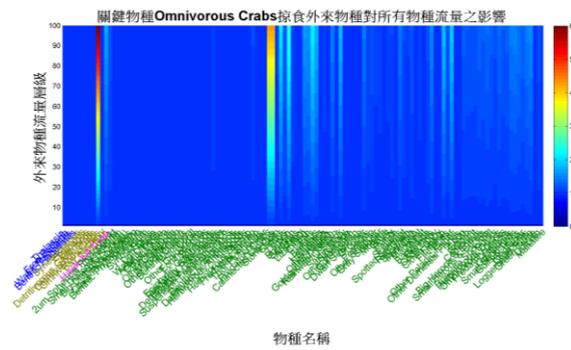
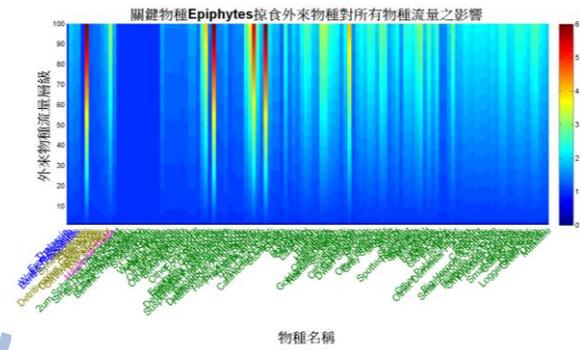
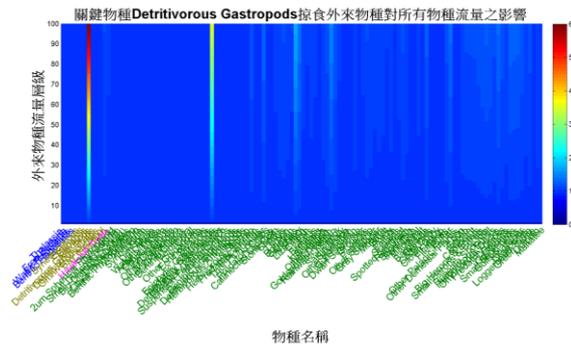
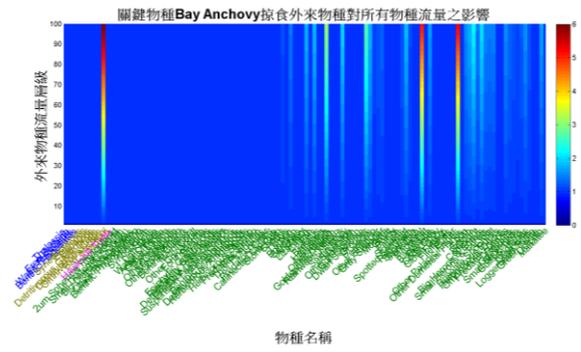
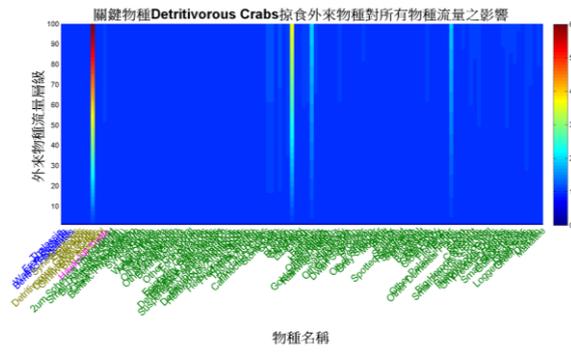


圖 78 Florida Bay 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

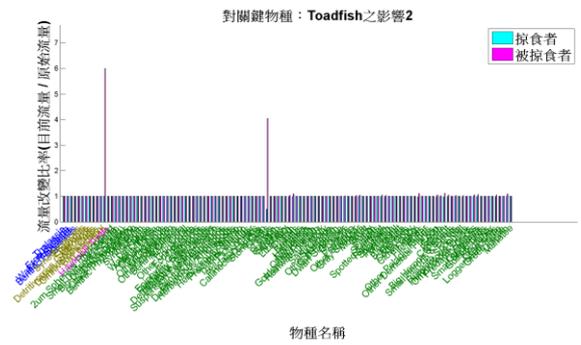
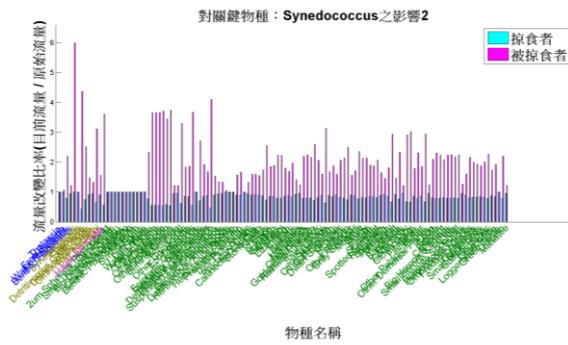
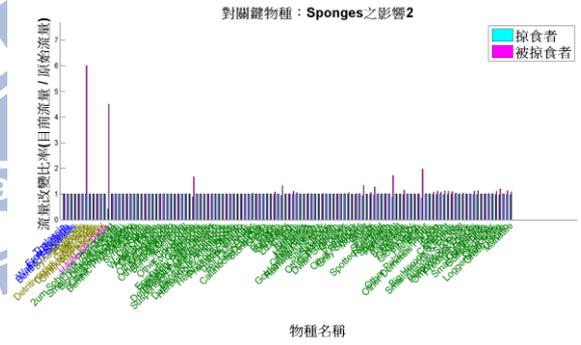
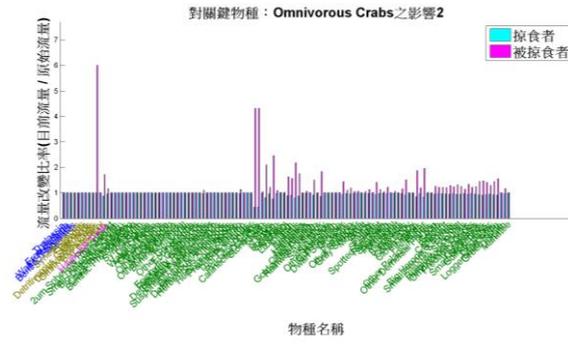
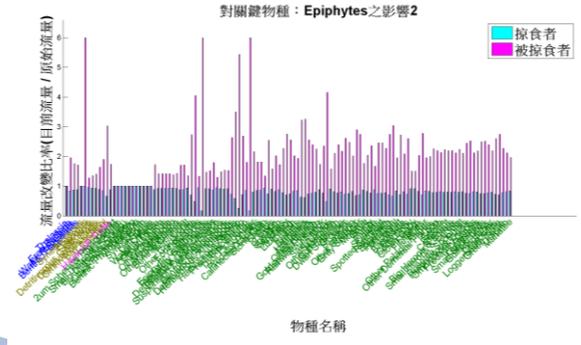
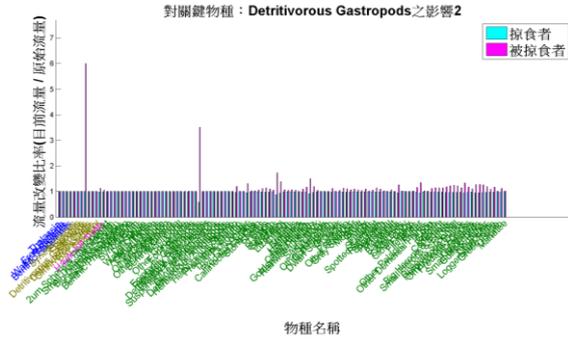
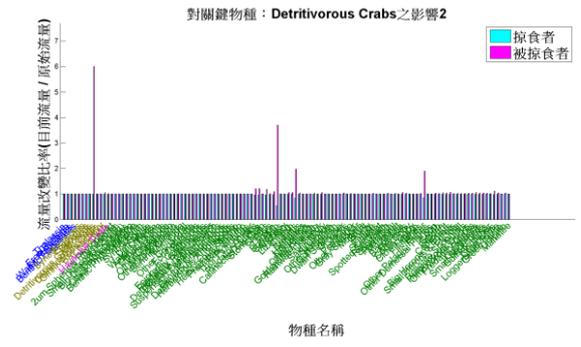
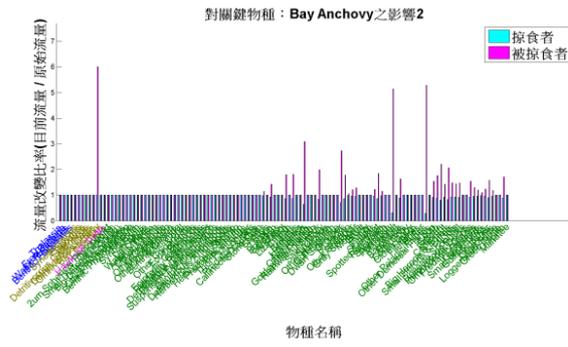


圖 79 Florida Bay 外來物種與關鍵物種之互動

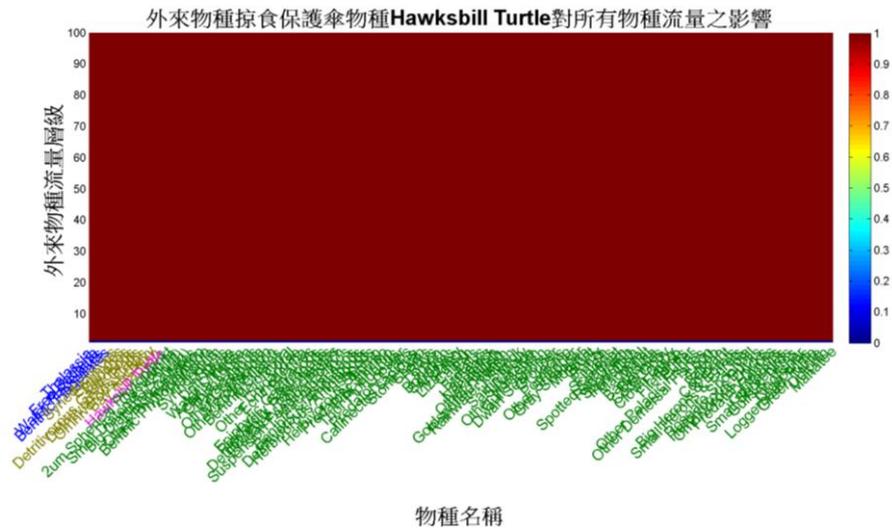


圖 80 Florida Bay 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

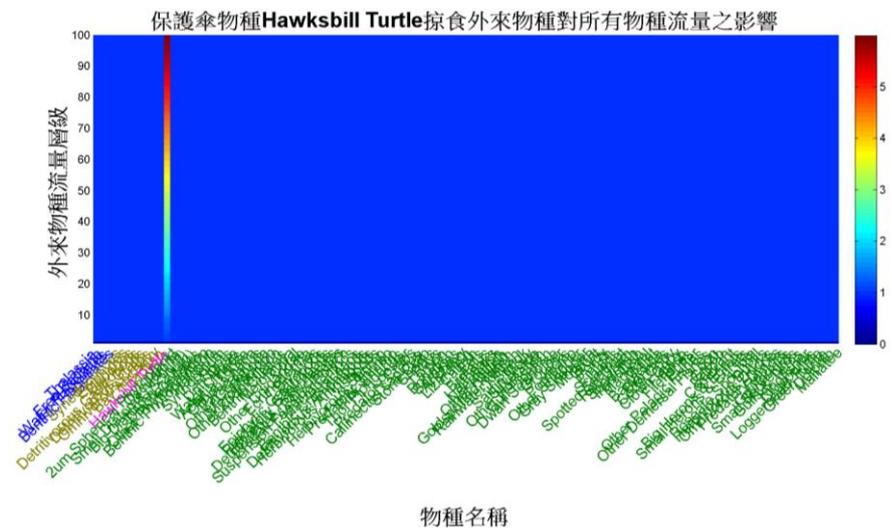


圖 81 Florida Bay 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

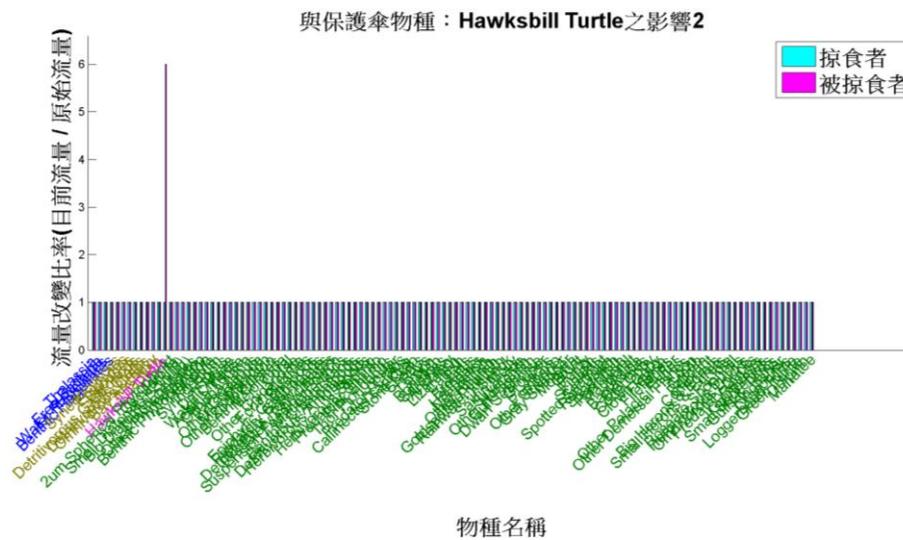


圖 82 Florida Bay 外來物種與保護傘物種之互動

Charca de Maspalomas

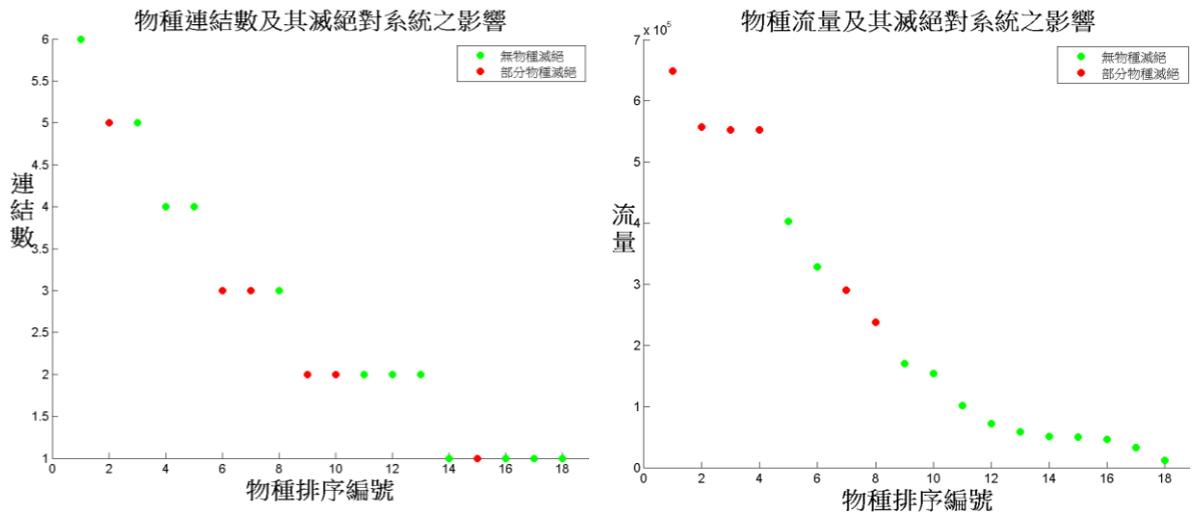


圖 83 Charca de Maspalomas 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

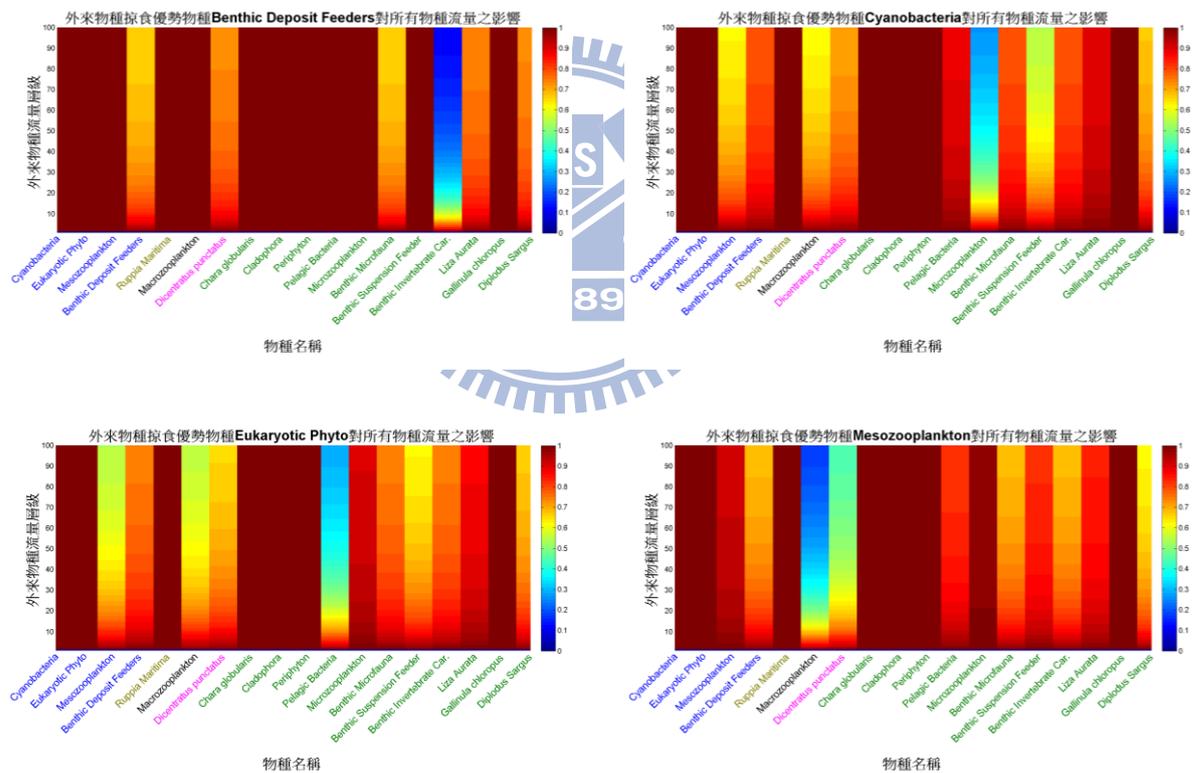


圖 84 Charca de Maspalomas 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

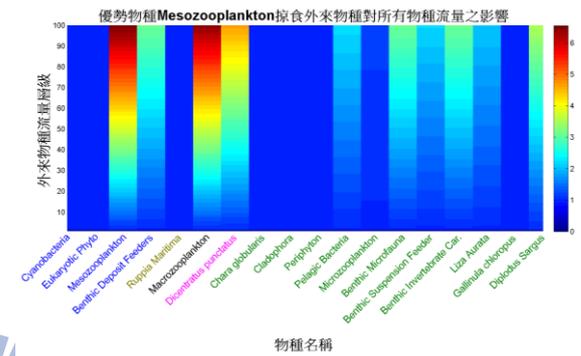
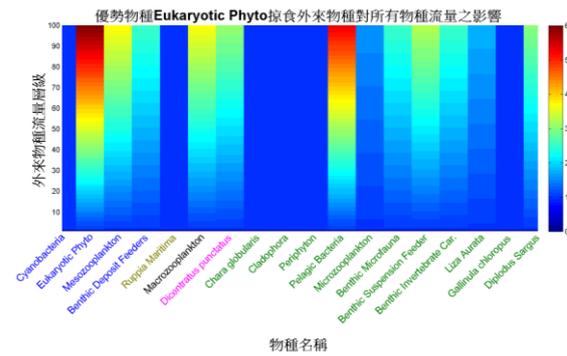
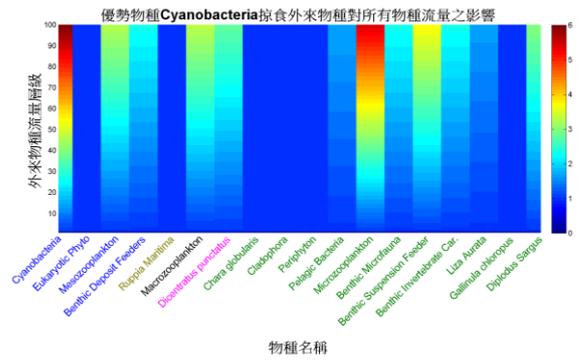
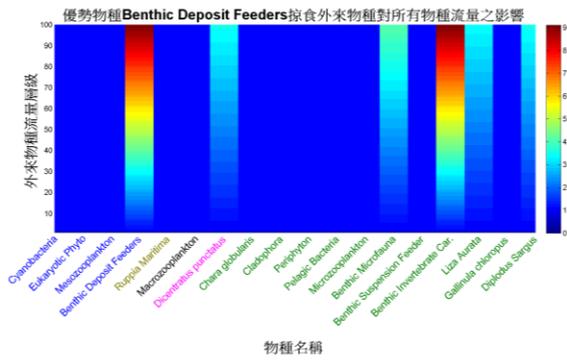


圖 85 Charca de Maspalomas 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

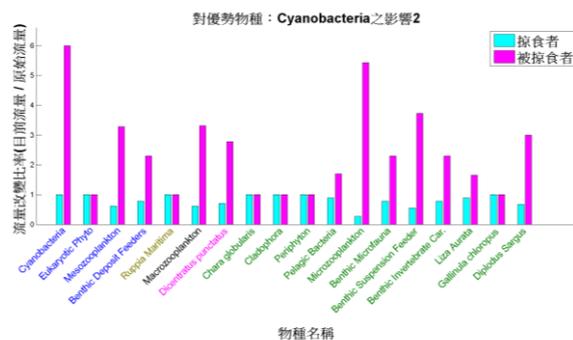
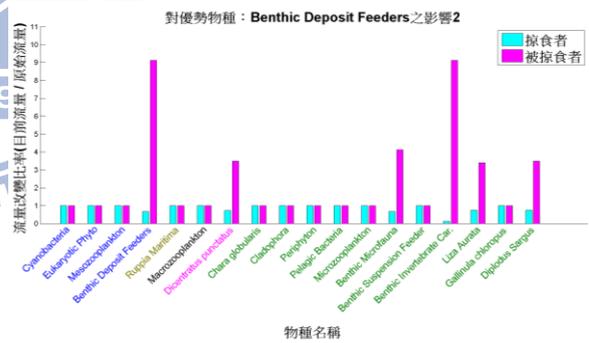
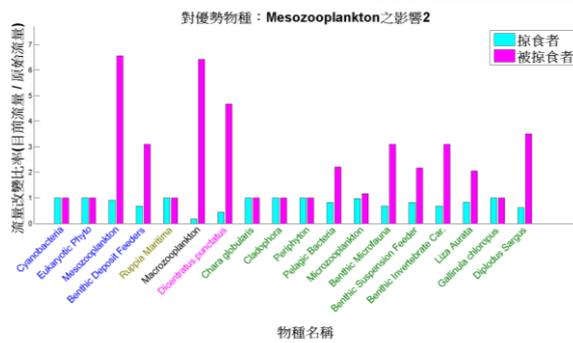


圖 86 Charca de Maspalomas 外來物種與優勢物種之互動

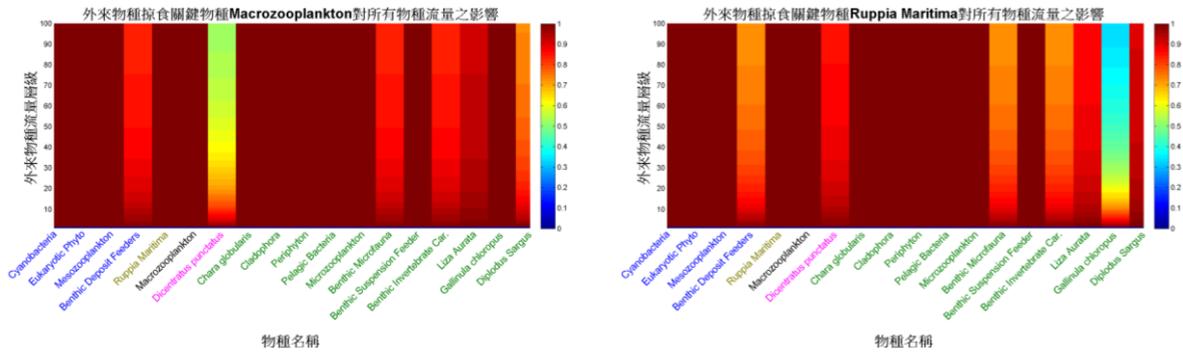


圖 87 Charca de Maspalomas 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

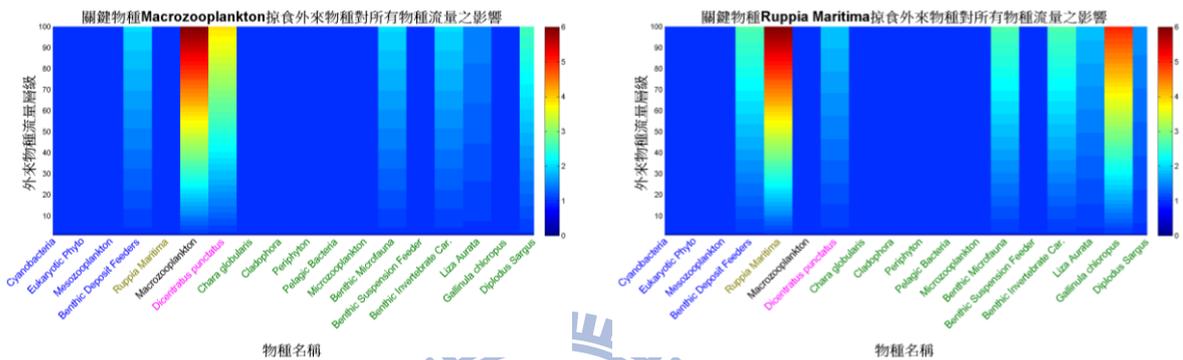


圖 88 Charca de Maspalomas 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

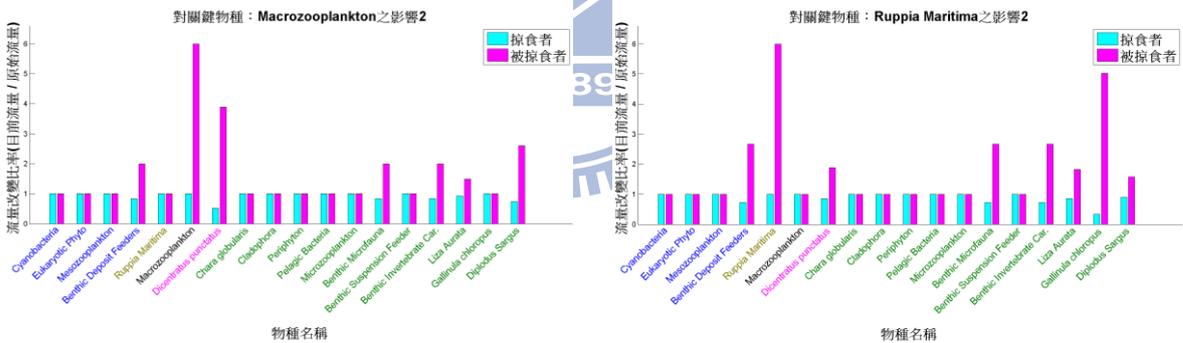


圖 89 Charca de Maspalomas 外來物種與關鍵物種之互動

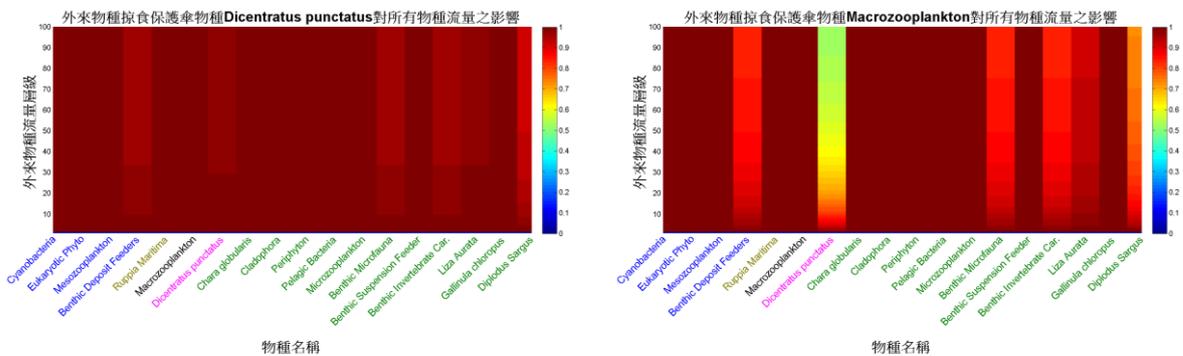


圖 90 Charca de Maspalomas 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

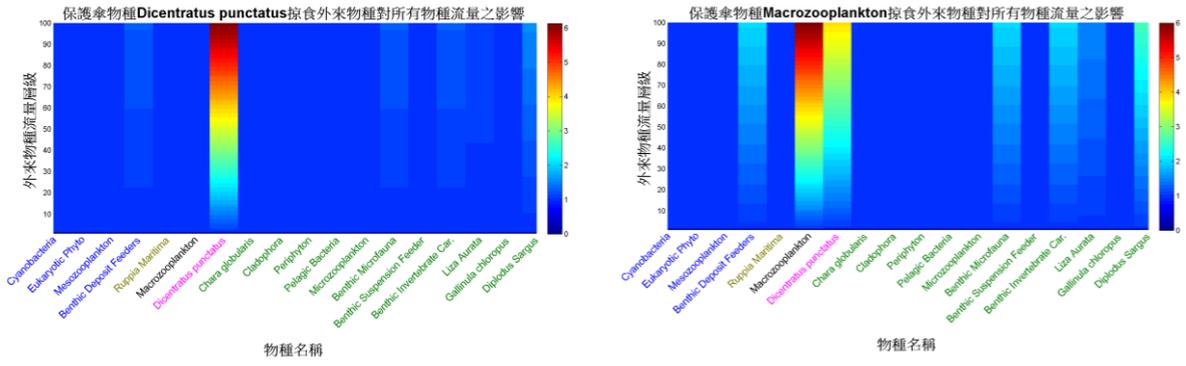


圖 91 Charca de Maspalomas 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

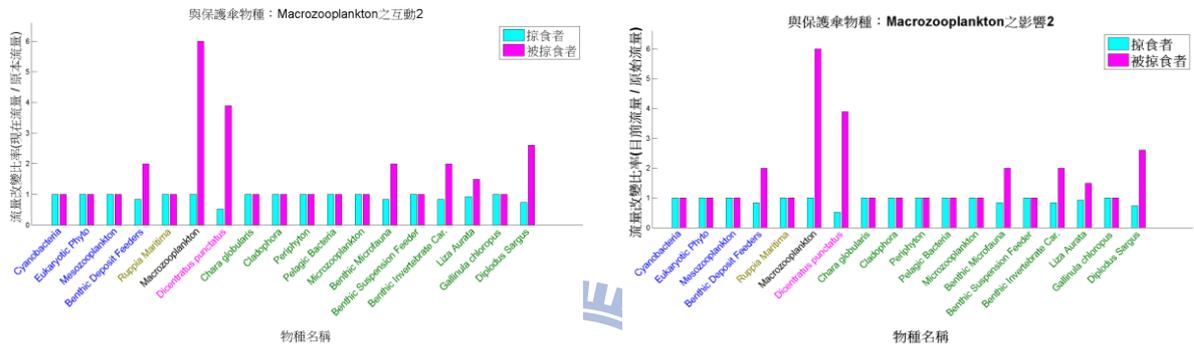


圖 92 Charca de Maspalomas 外來物種與保護傘物種之互動



Lake Michigan

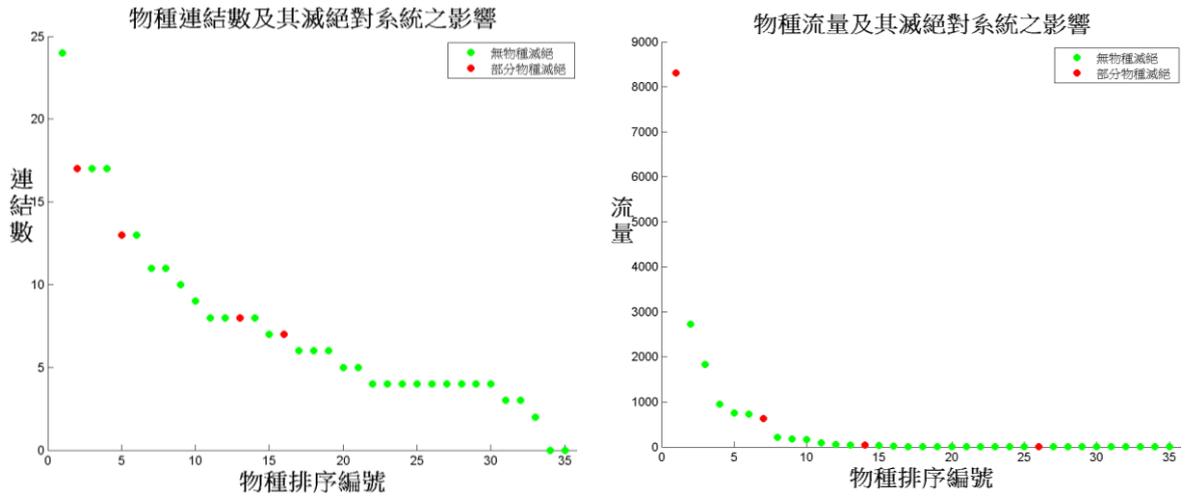


圖 93 Lake Michigan 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

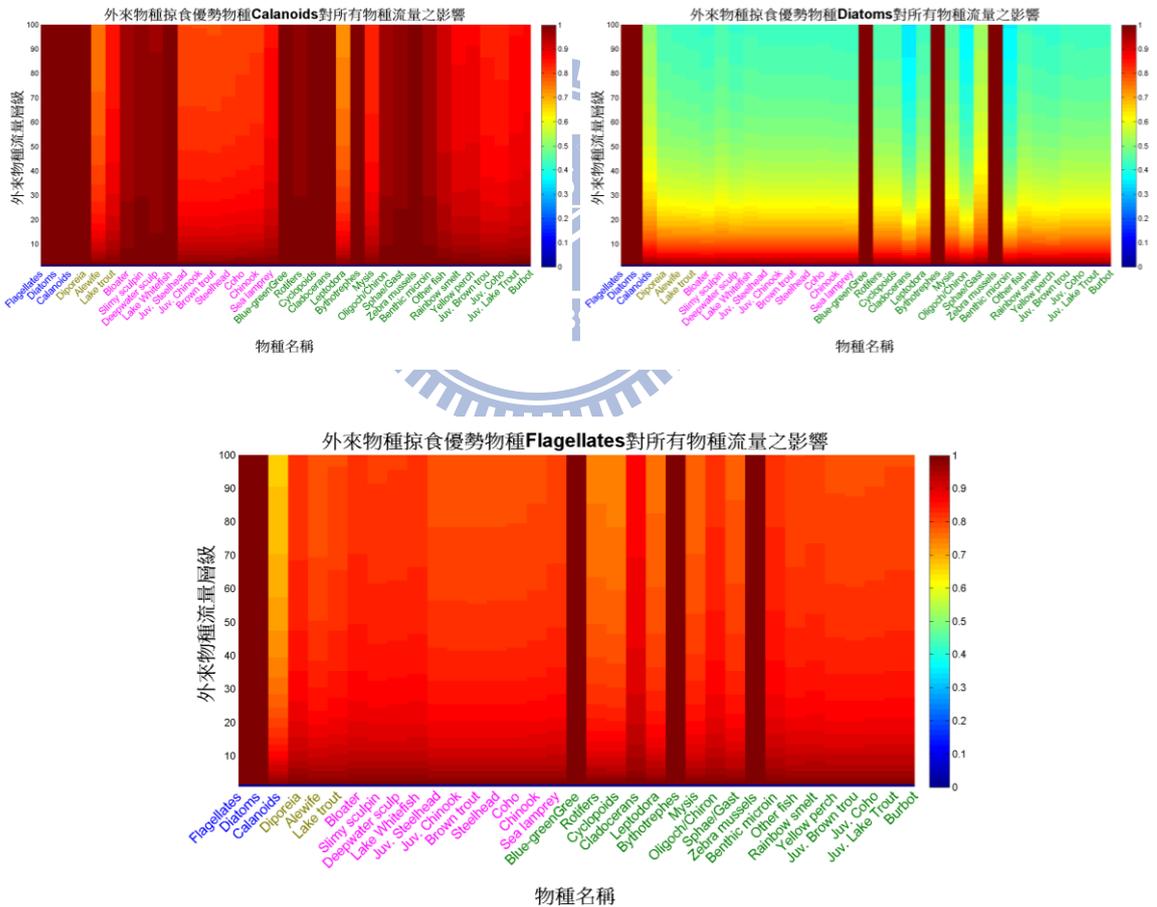


圖 94 Lake Michigan 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

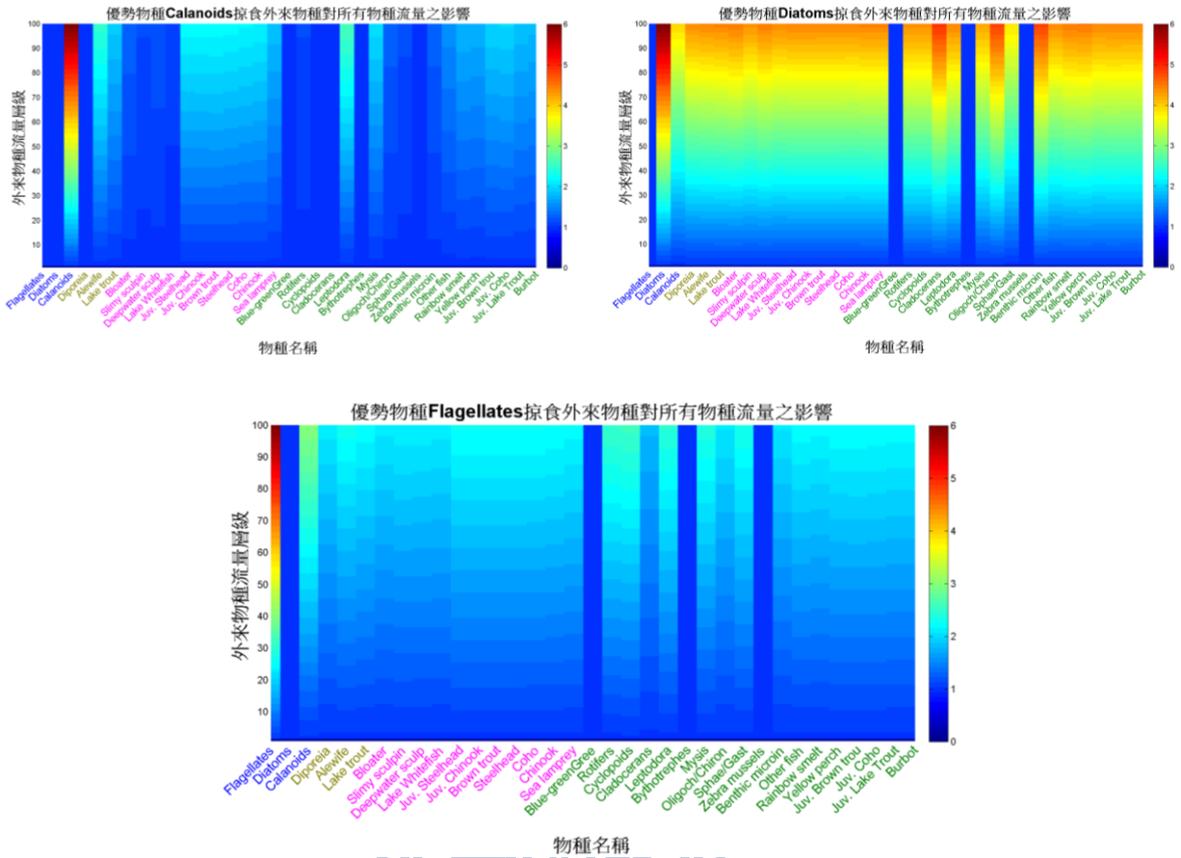


圖 95 Lake Michigan 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

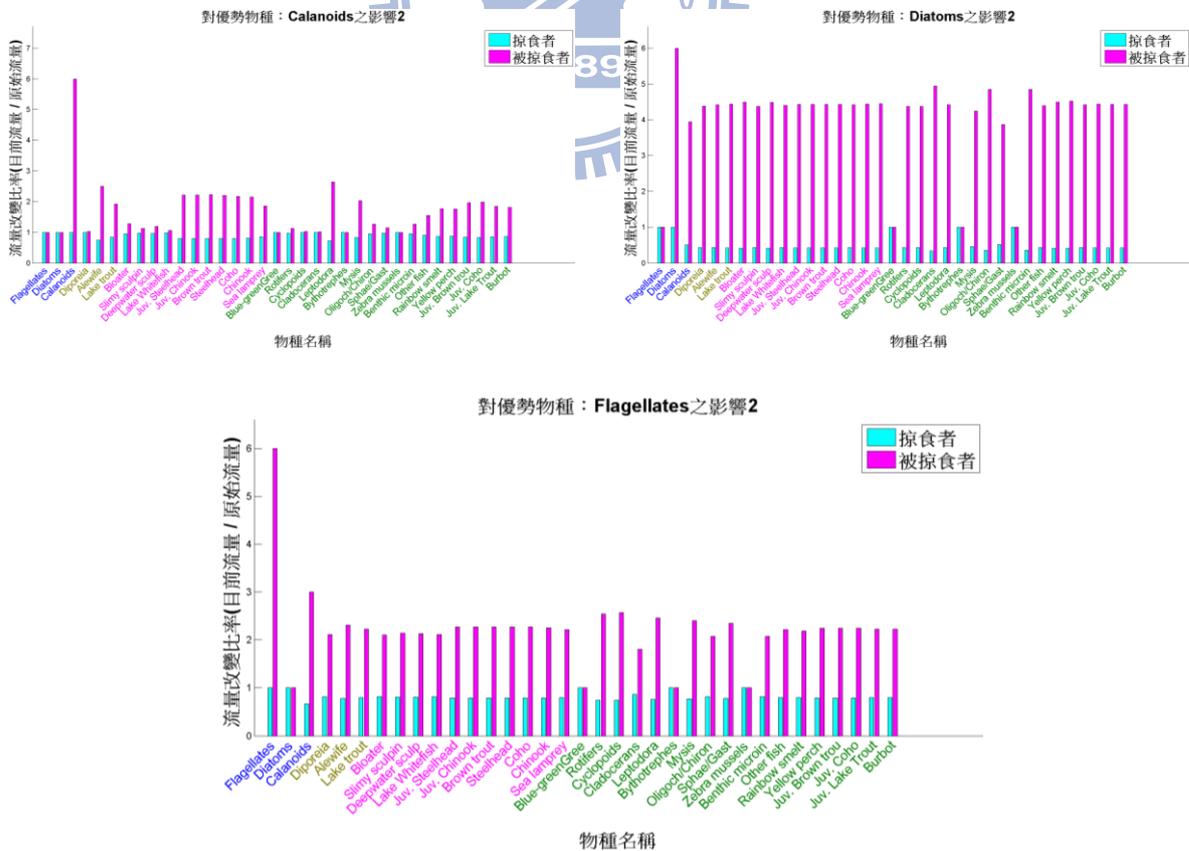


圖 96 Lake Michigan 外來物種與優勢物種之互動

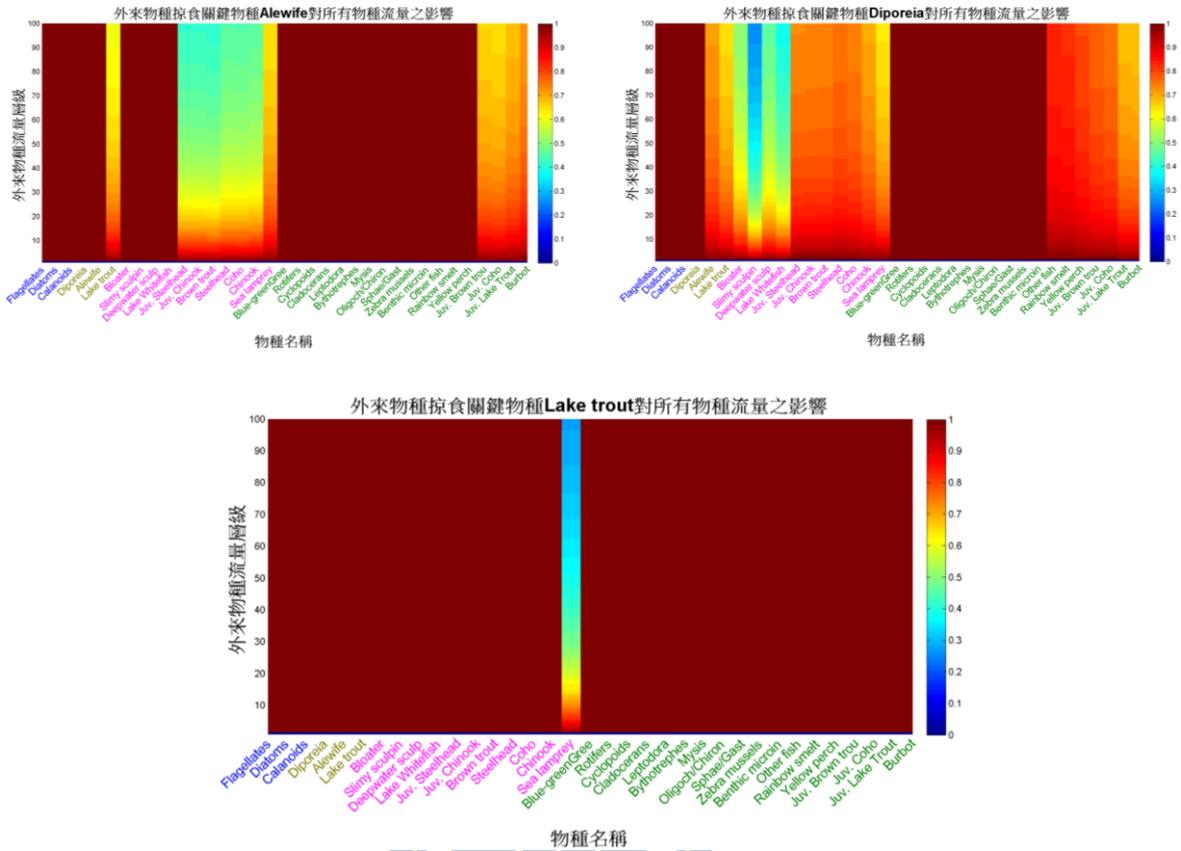


圖 97 Lake Michigan 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

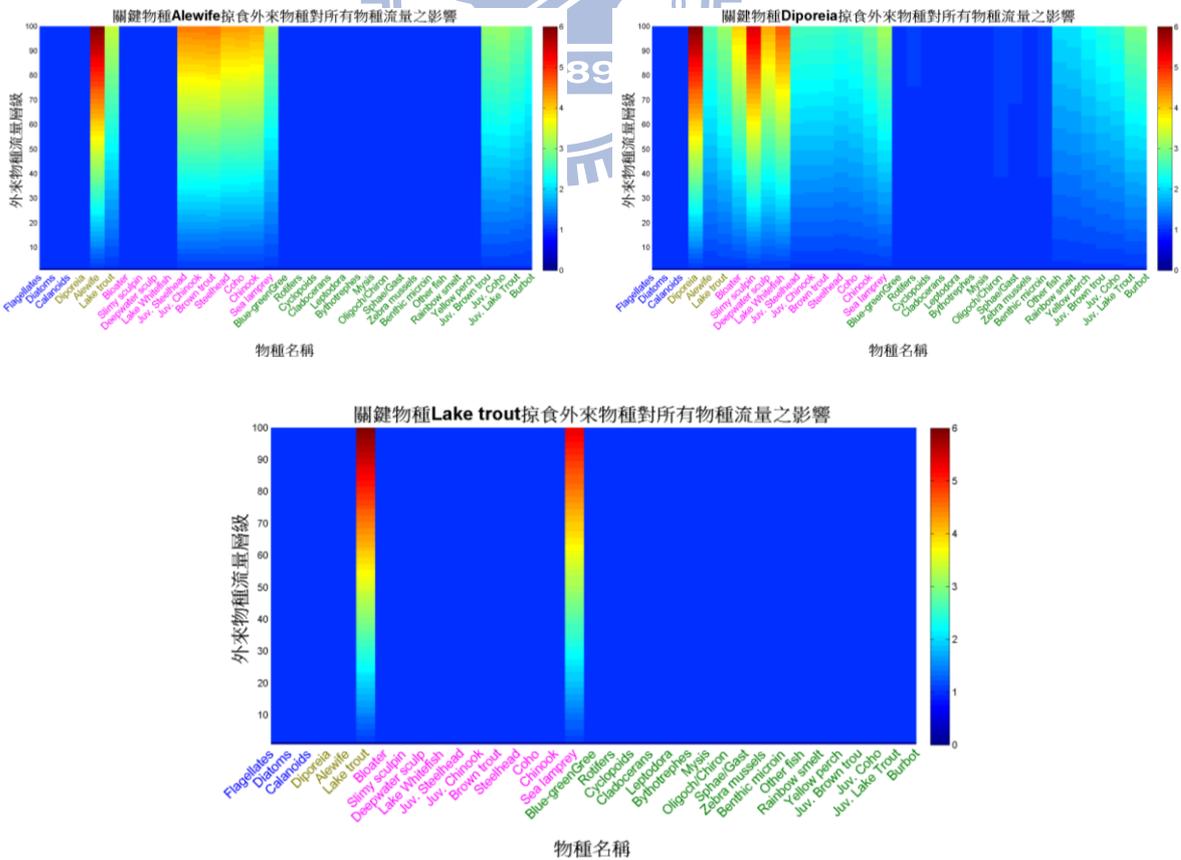


圖 98 Lake Michigan 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

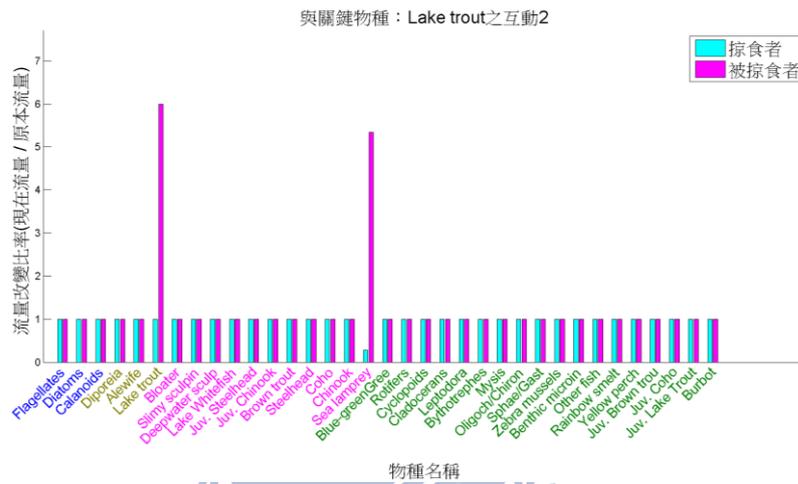
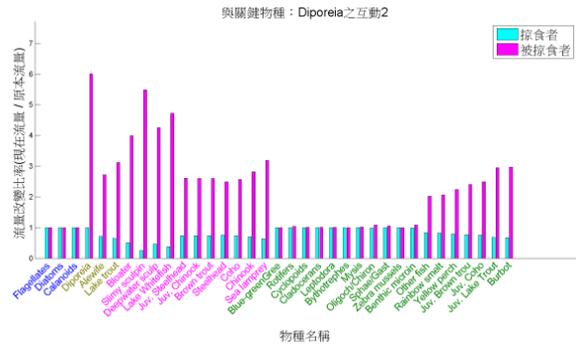
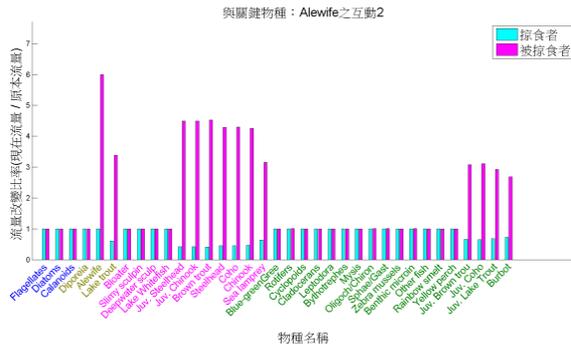


圖 99 Lake Michigan 外來物種與關鍵物種之互動



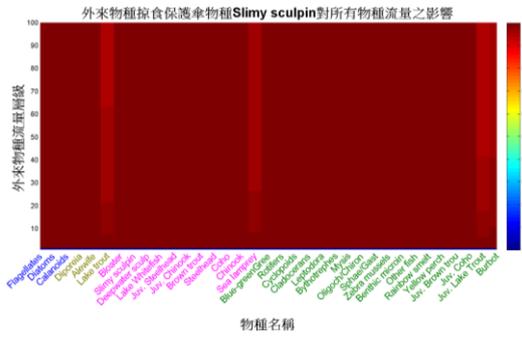
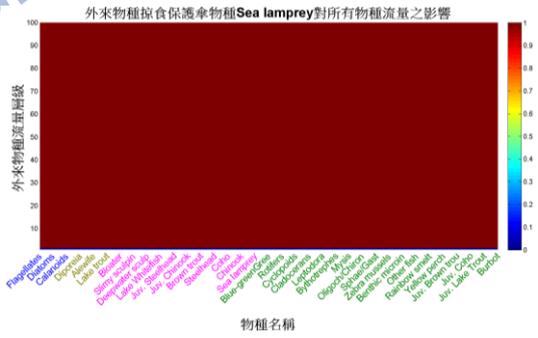
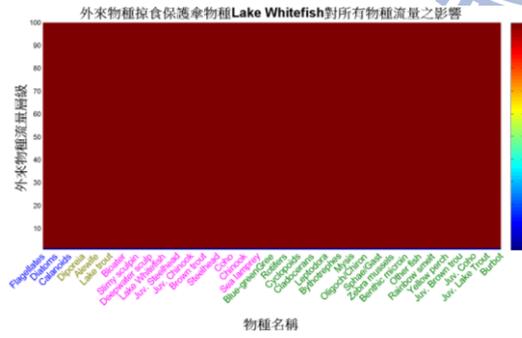
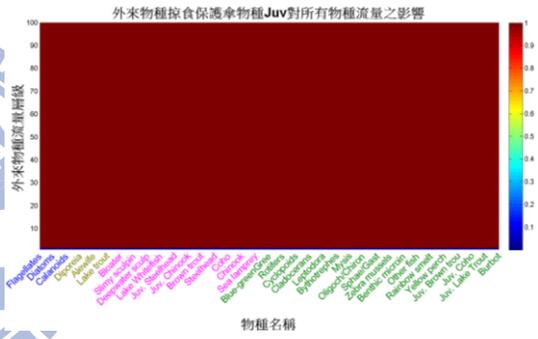
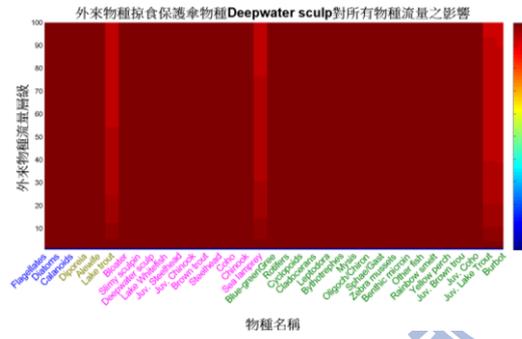
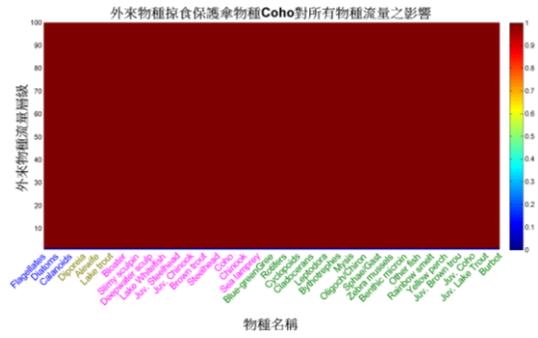
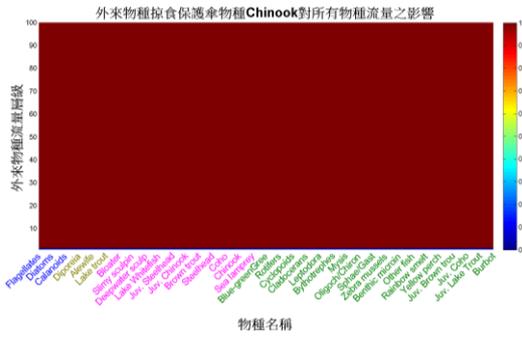
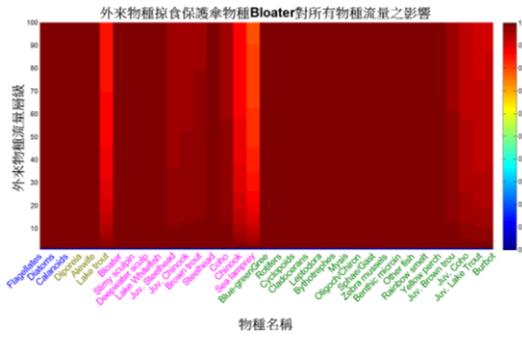


圖 100 Lake Michigan 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

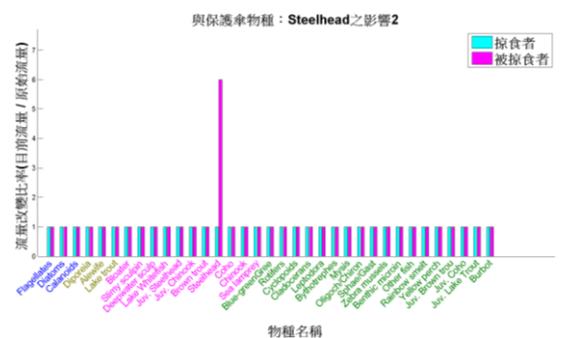
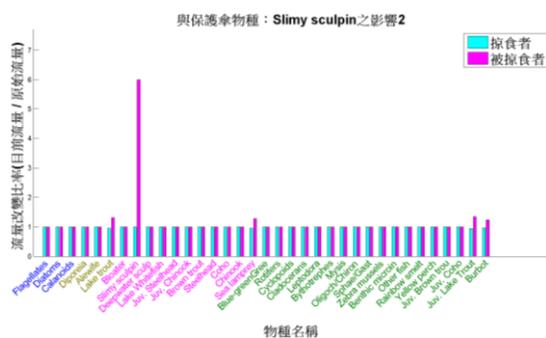
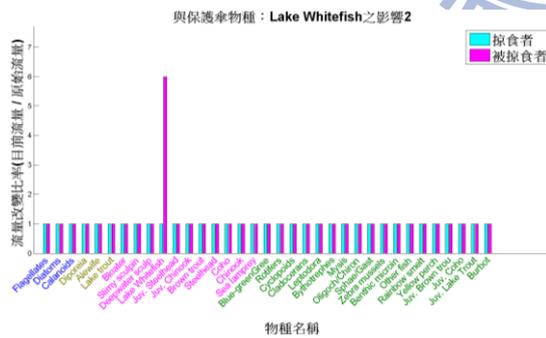
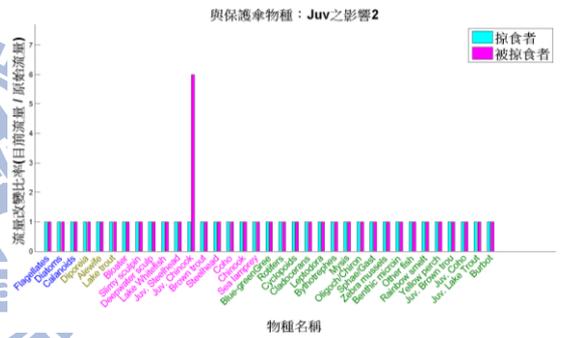
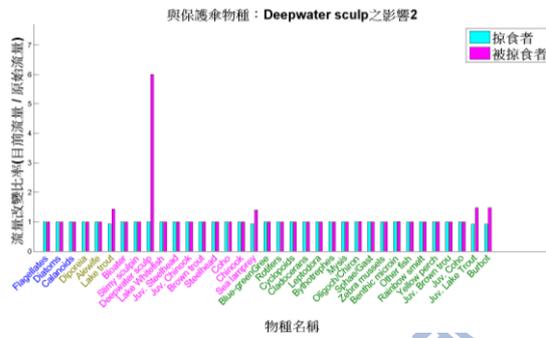
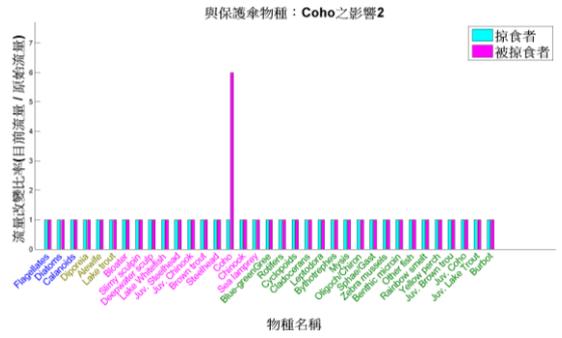
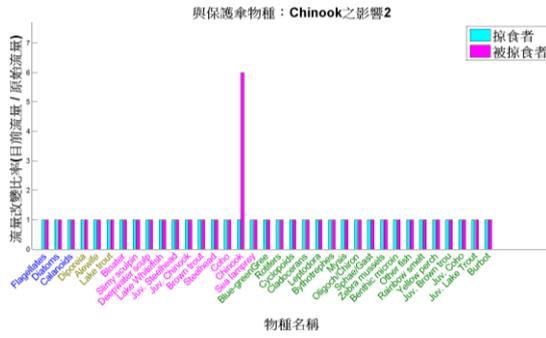
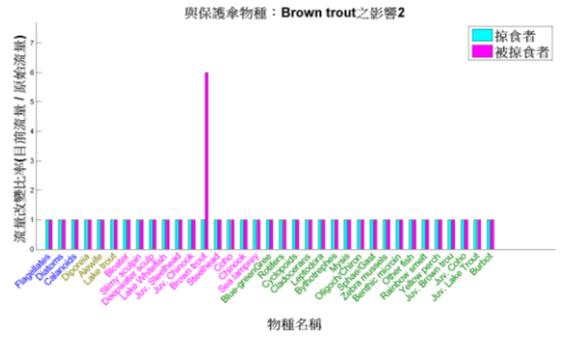
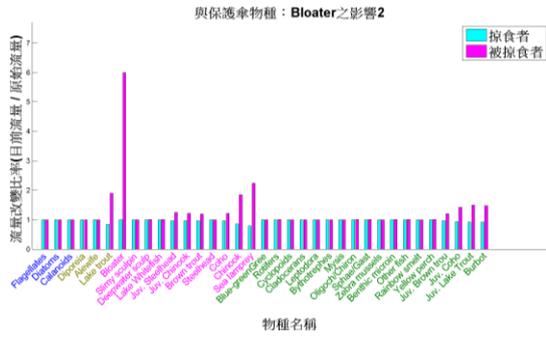


圖 102 Lake Michigan 外來物種與保護傘物種之互動

Mondego Estuary

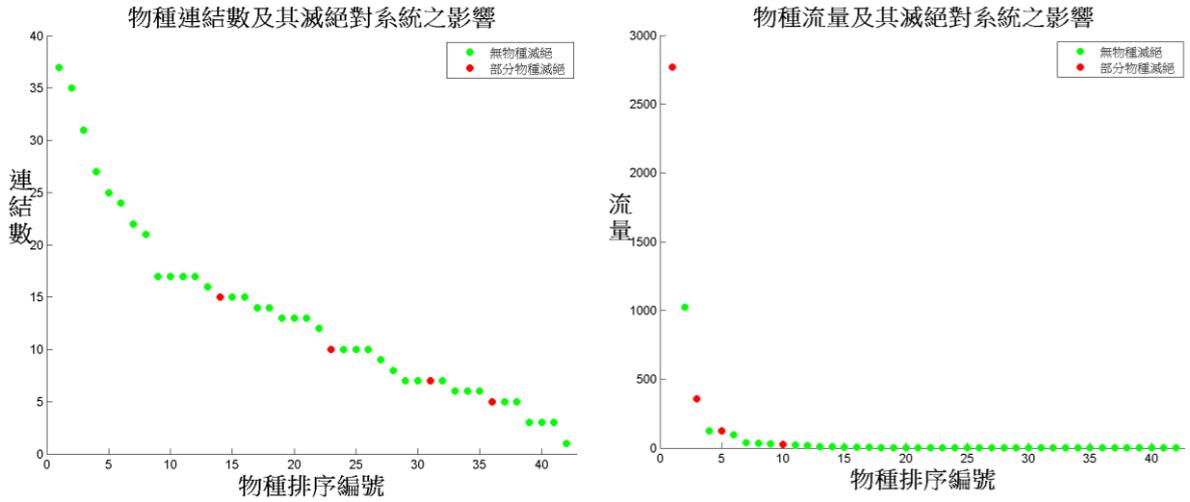


圖 103 Mondego Estuary 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

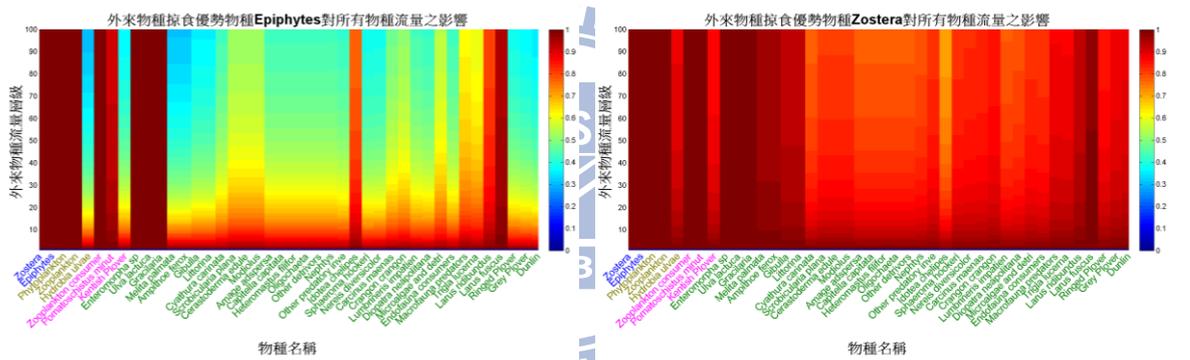


圖 104 Mondego Estuary 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

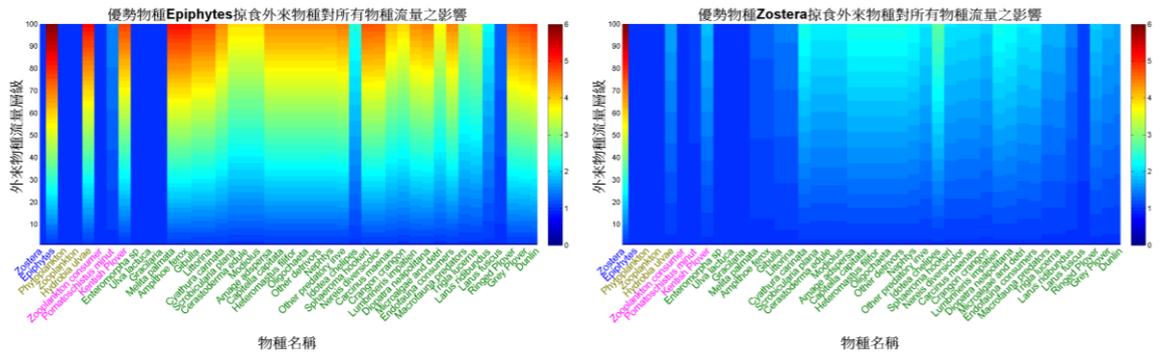


圖 105 Mondego Estuary 優勢物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

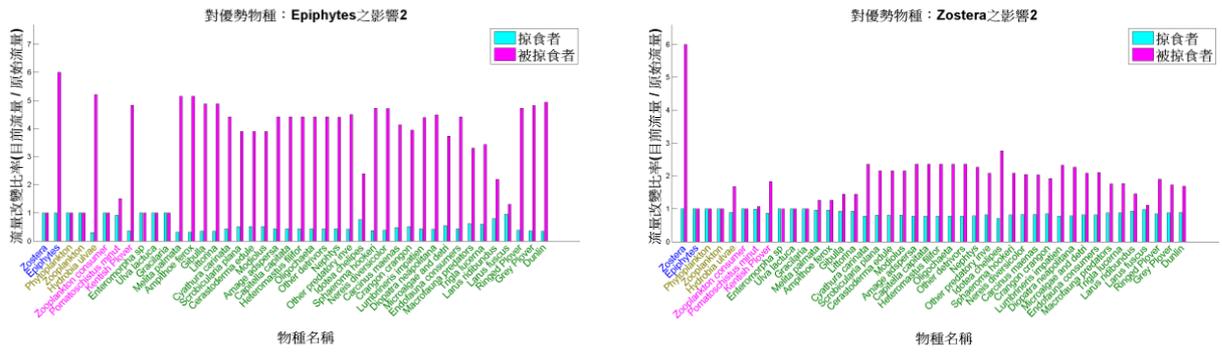


圖 106 Mondego Estuary 外來物種與優勢物種之互動

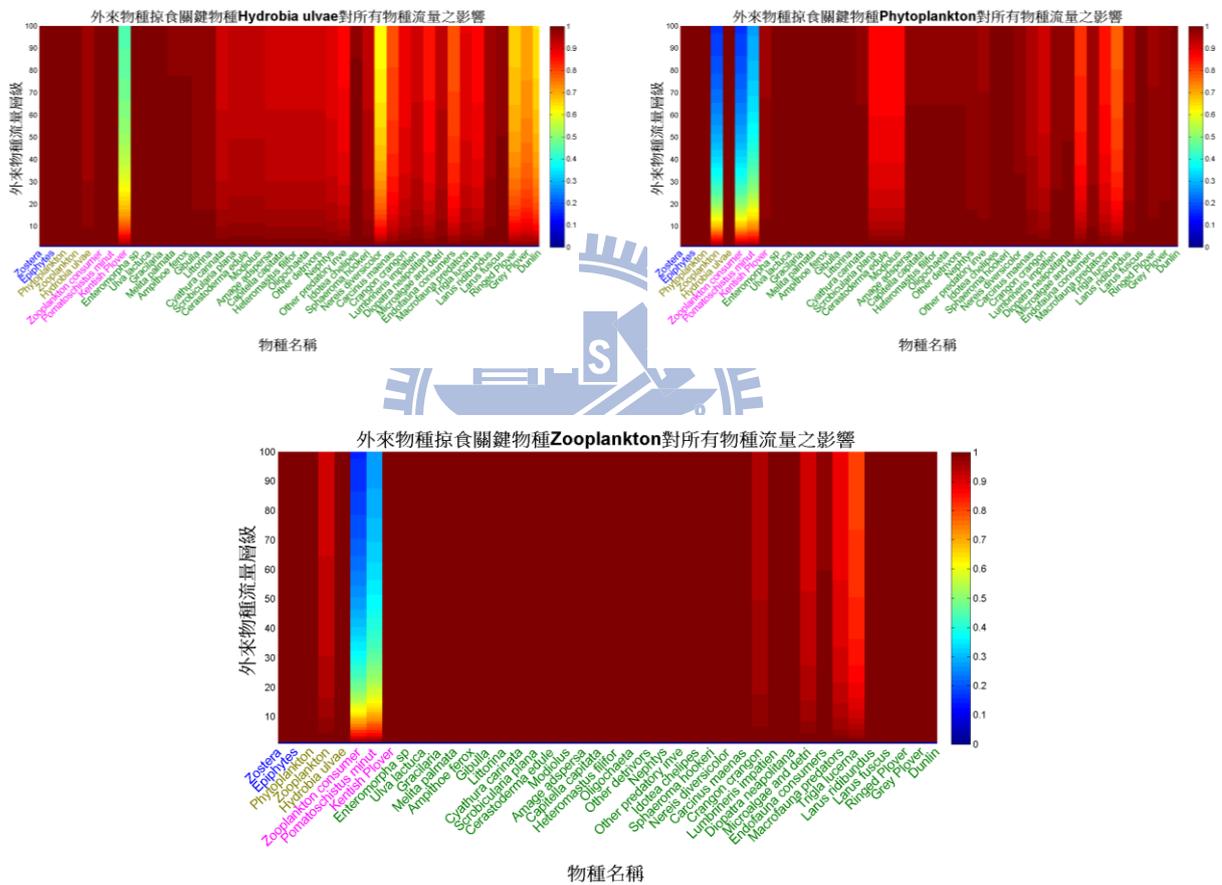


圖 107 Mondego Estuary 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

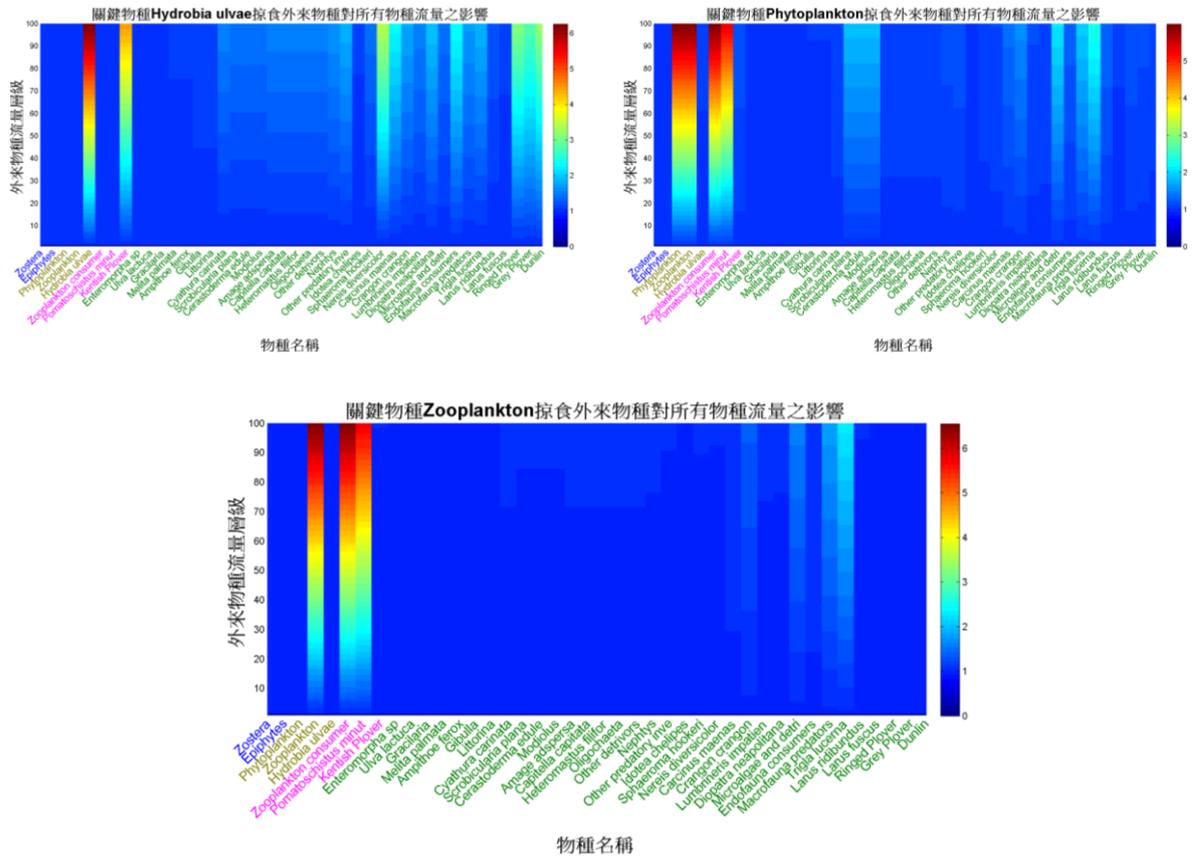


圖 108 Mondego Estuary 關鍵物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

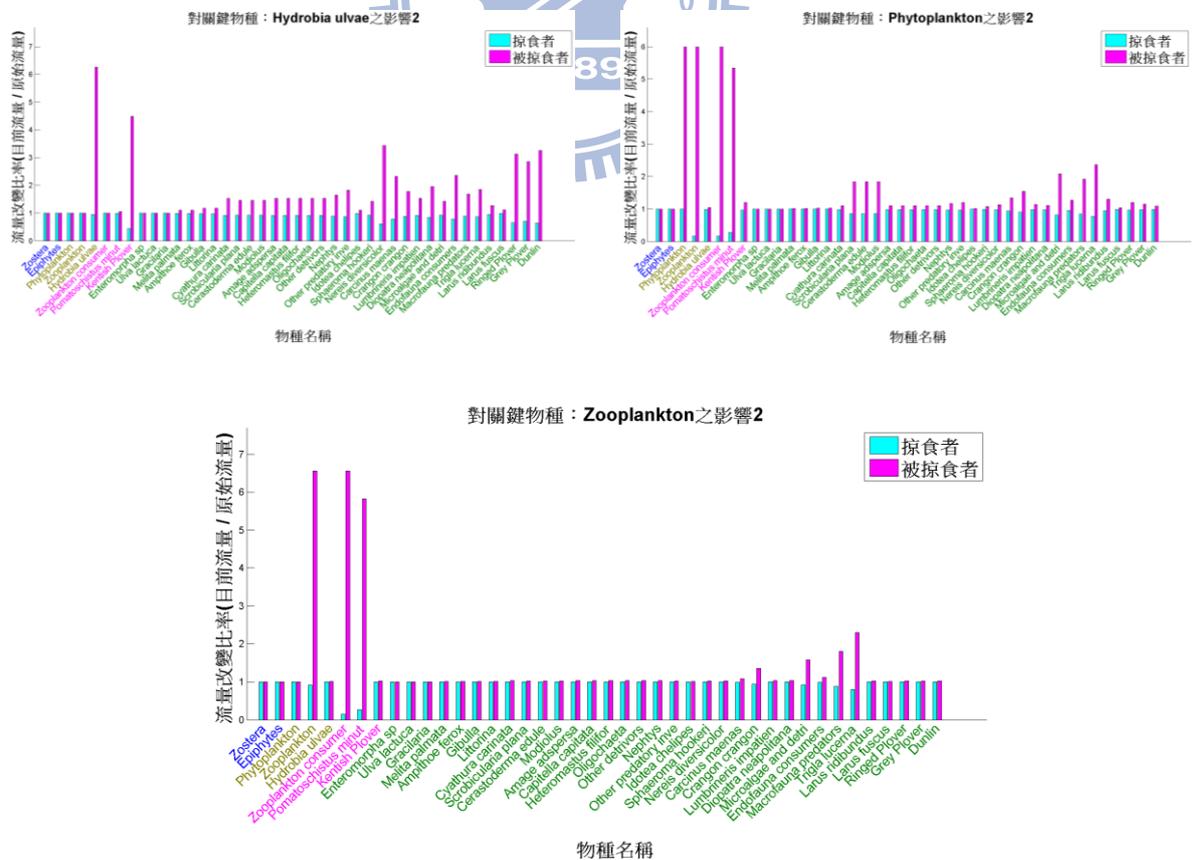


圖 109 Mondego Estuary 外來物種與關鍵物種之互動

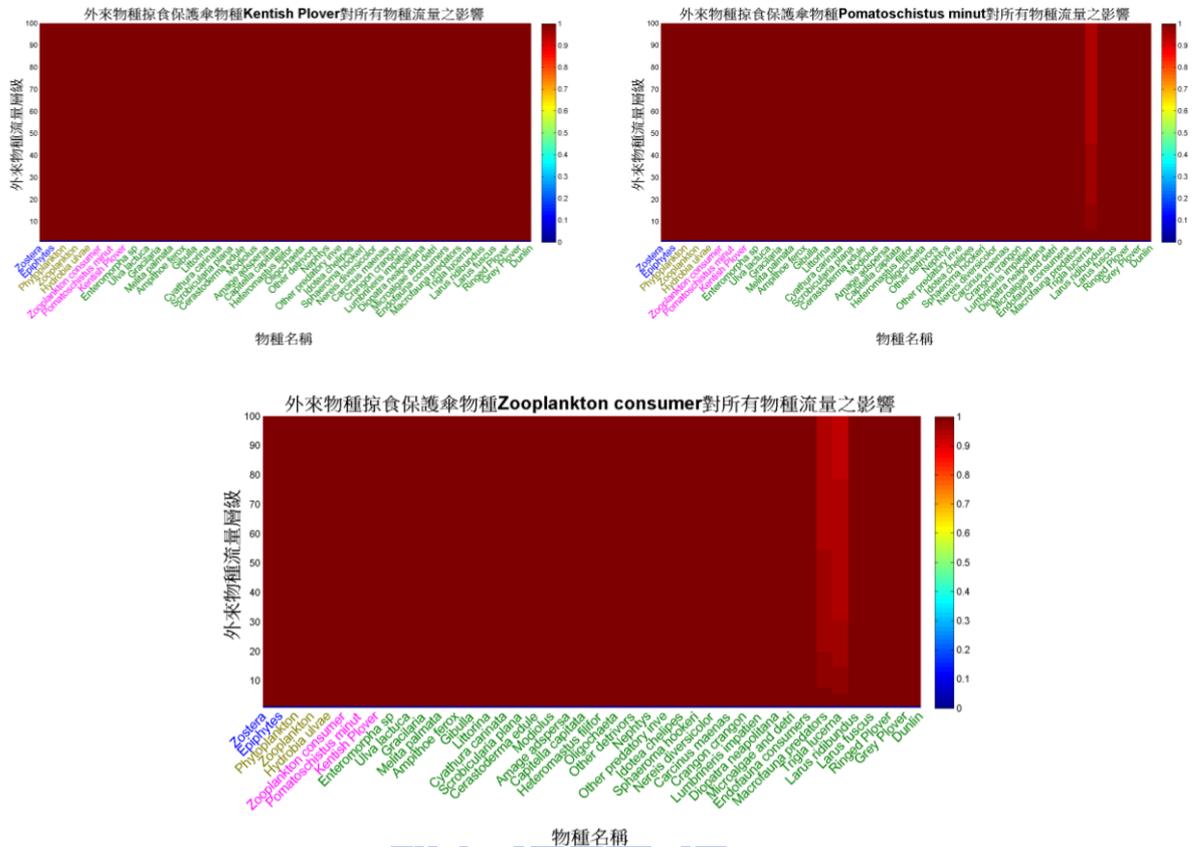


圖 110 Mondego Estuary 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

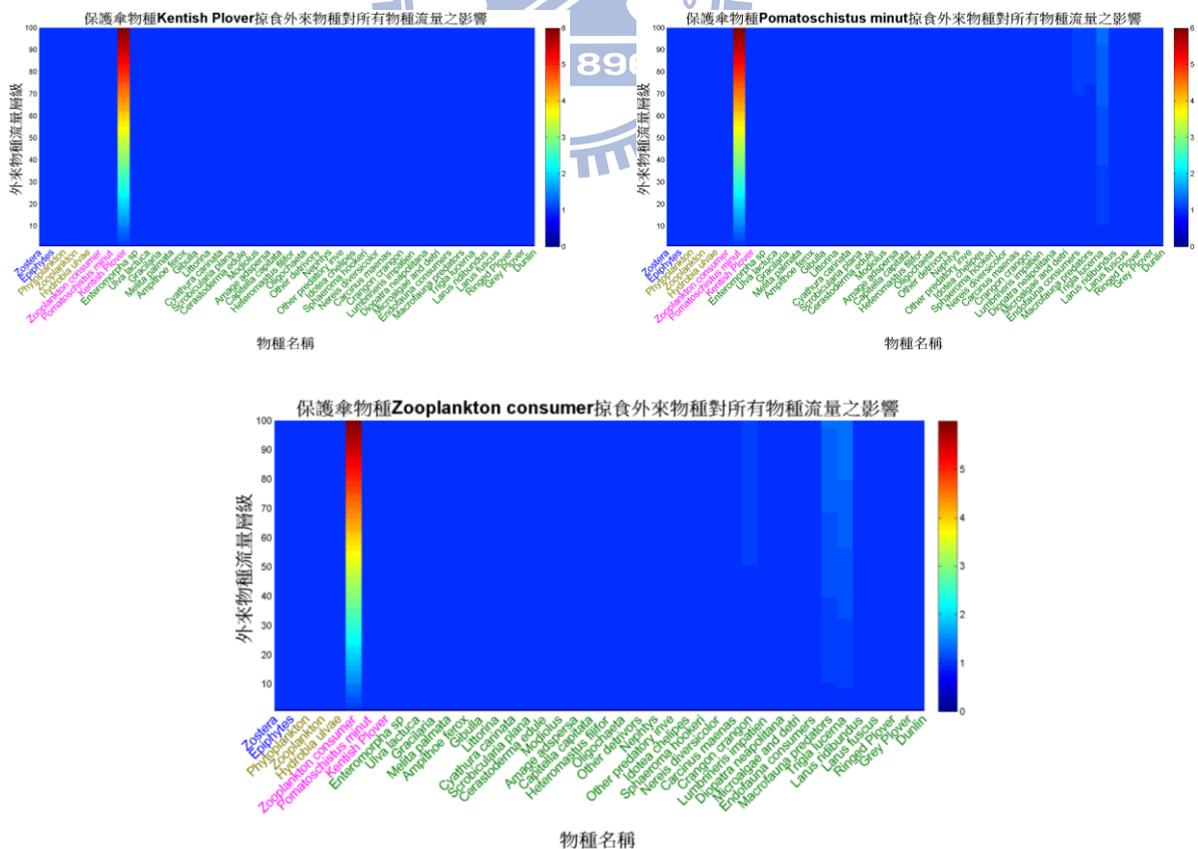


圖 111 Mondego Estuary 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

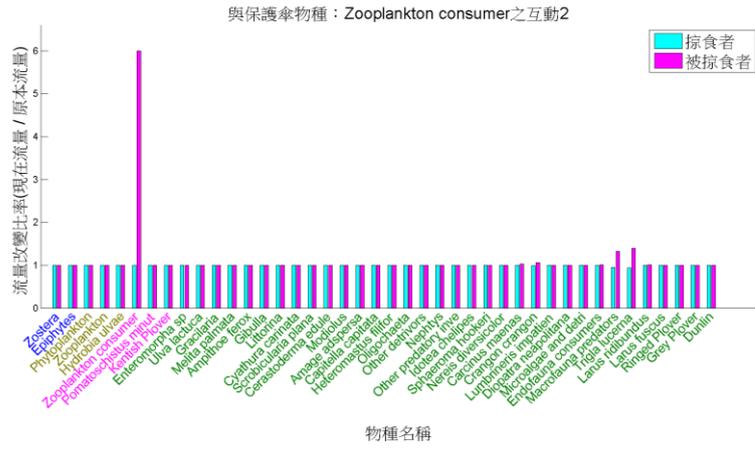
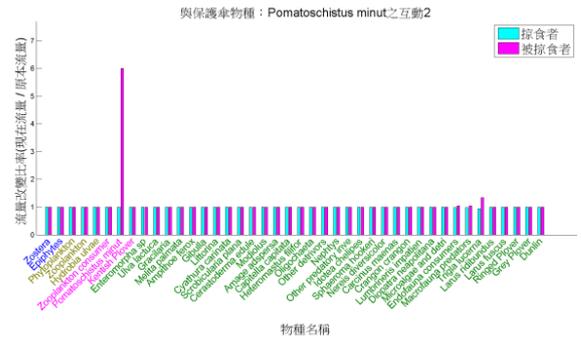
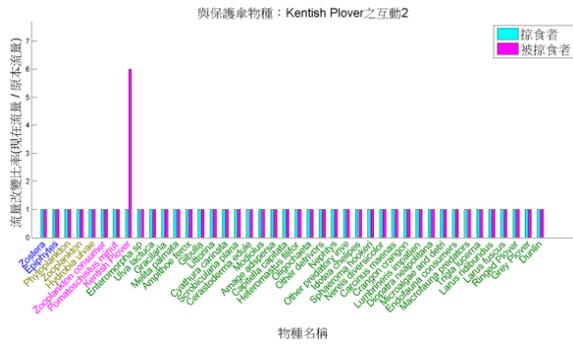


圖 112 Mondego Estuary 外來物種與保護傘物種之互動



St. Marks River

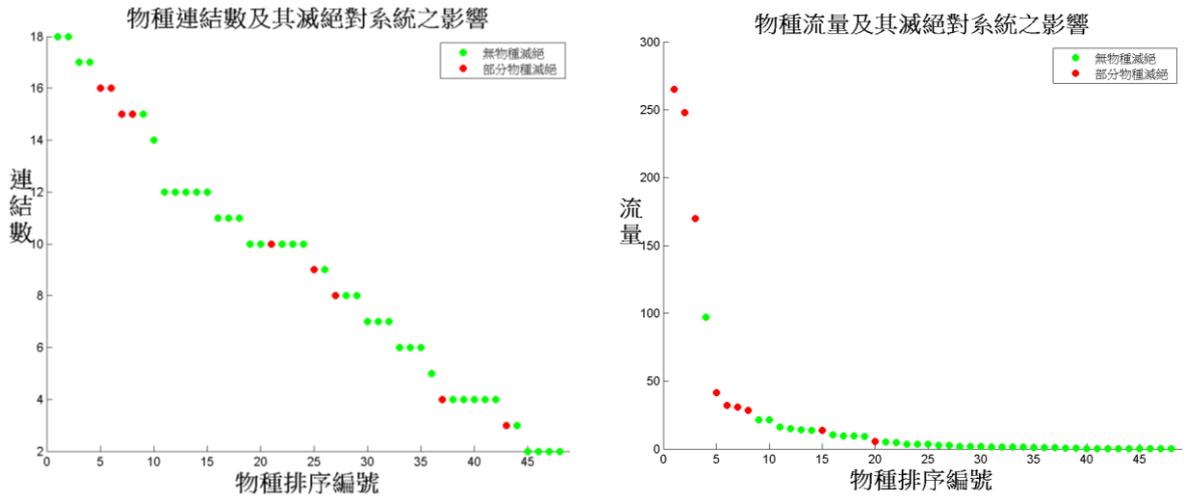


圖 113 St. Marks River 物種連結流量及其滅絕對系統之影響

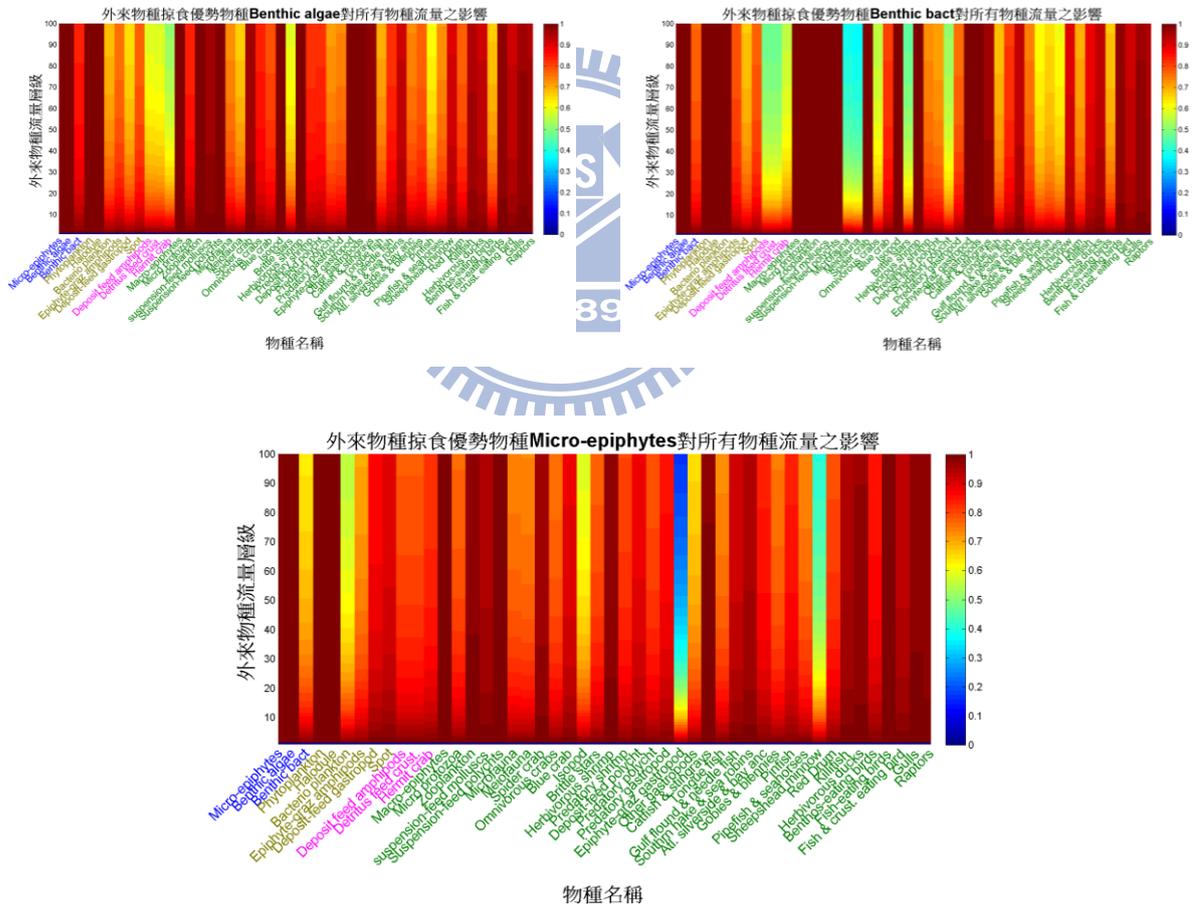


圖 114 St. Marks River 外來物種掠食優勢物種對所有物種流量之影響

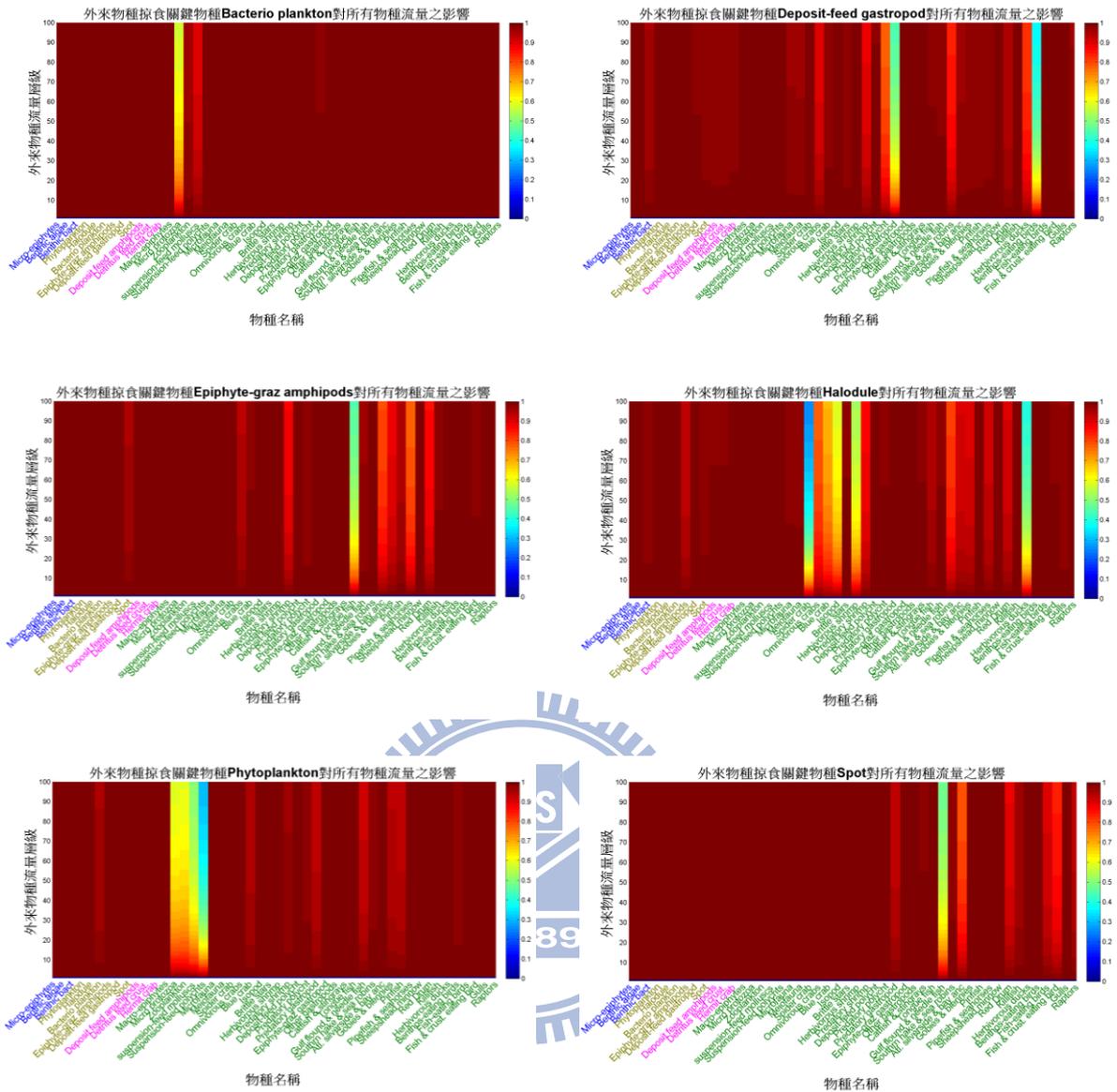


圖 117 St. Marks River 外來物種掠食關鍵物種對所有物種流量之影響

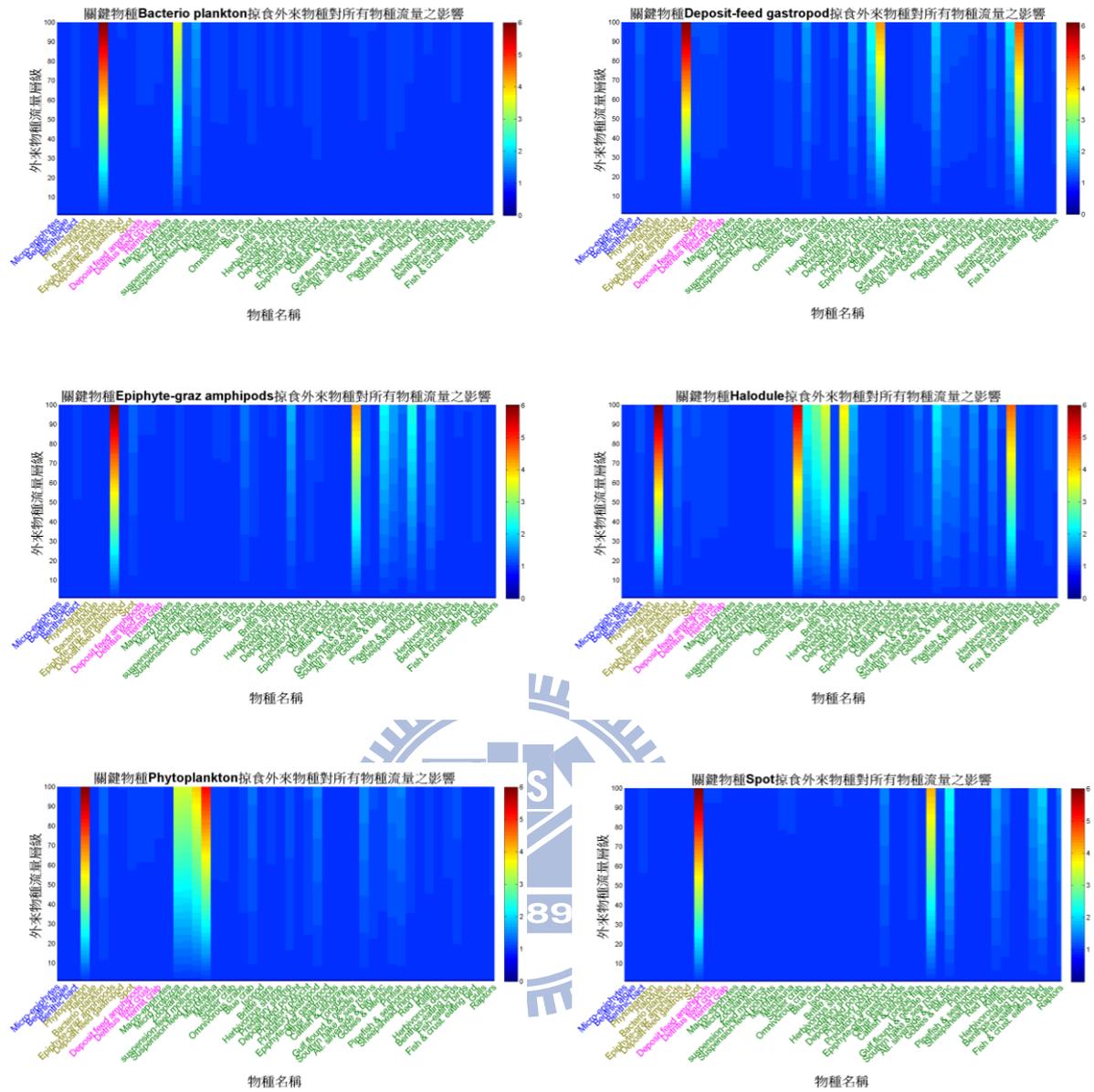


圖 118 St. Marks River 關鍵物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

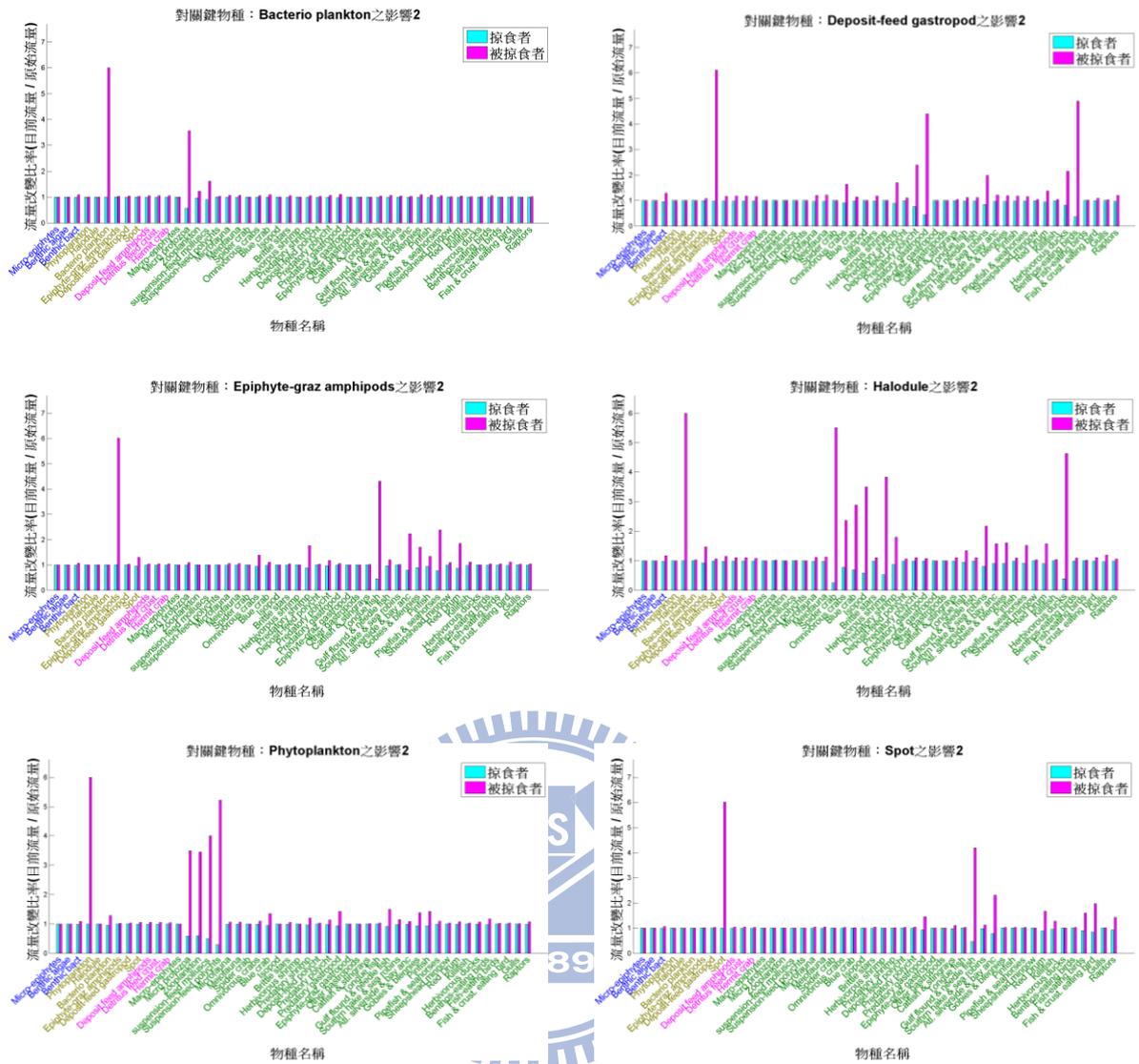


圖 119 St. Marks River 外來物種與關鍵物種之互動

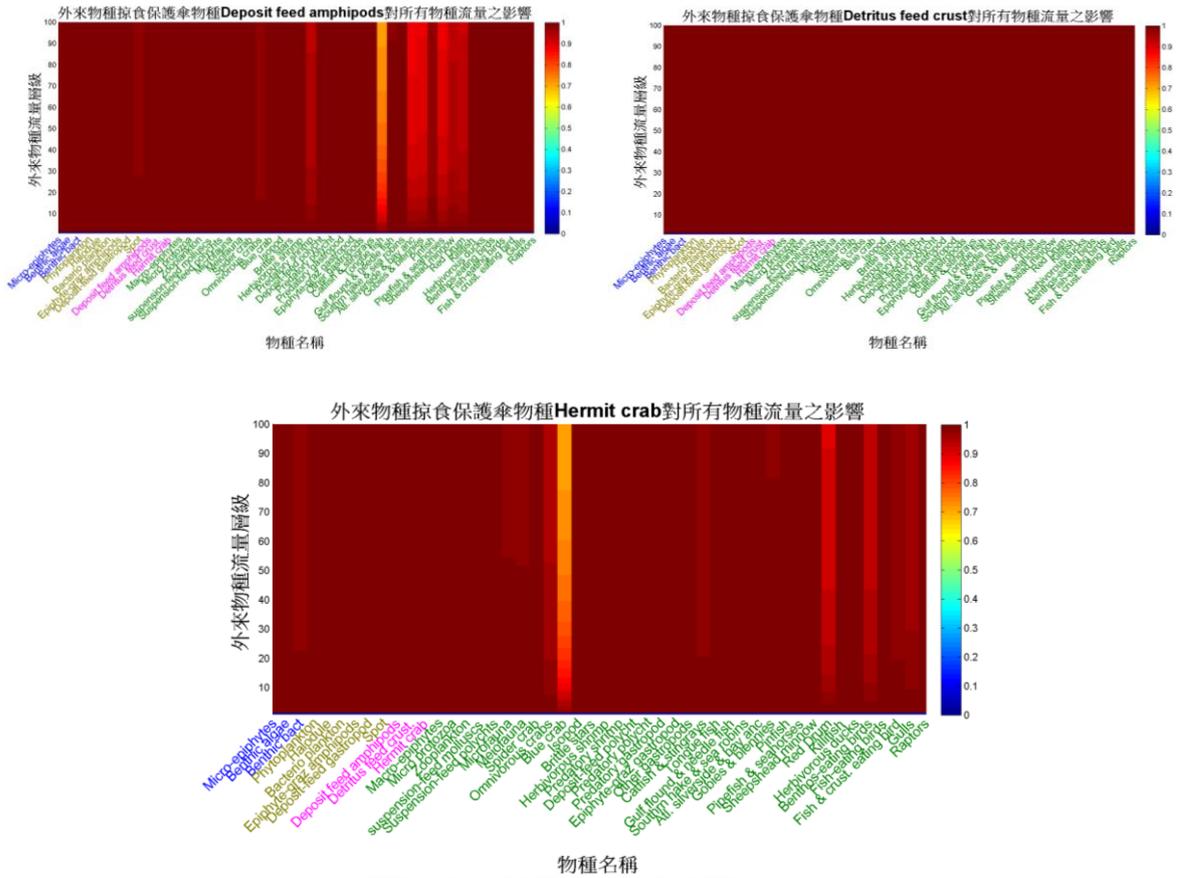


圖 120 St. Marks River 外來物種掠食保護傘物種對所有物種流量之影響

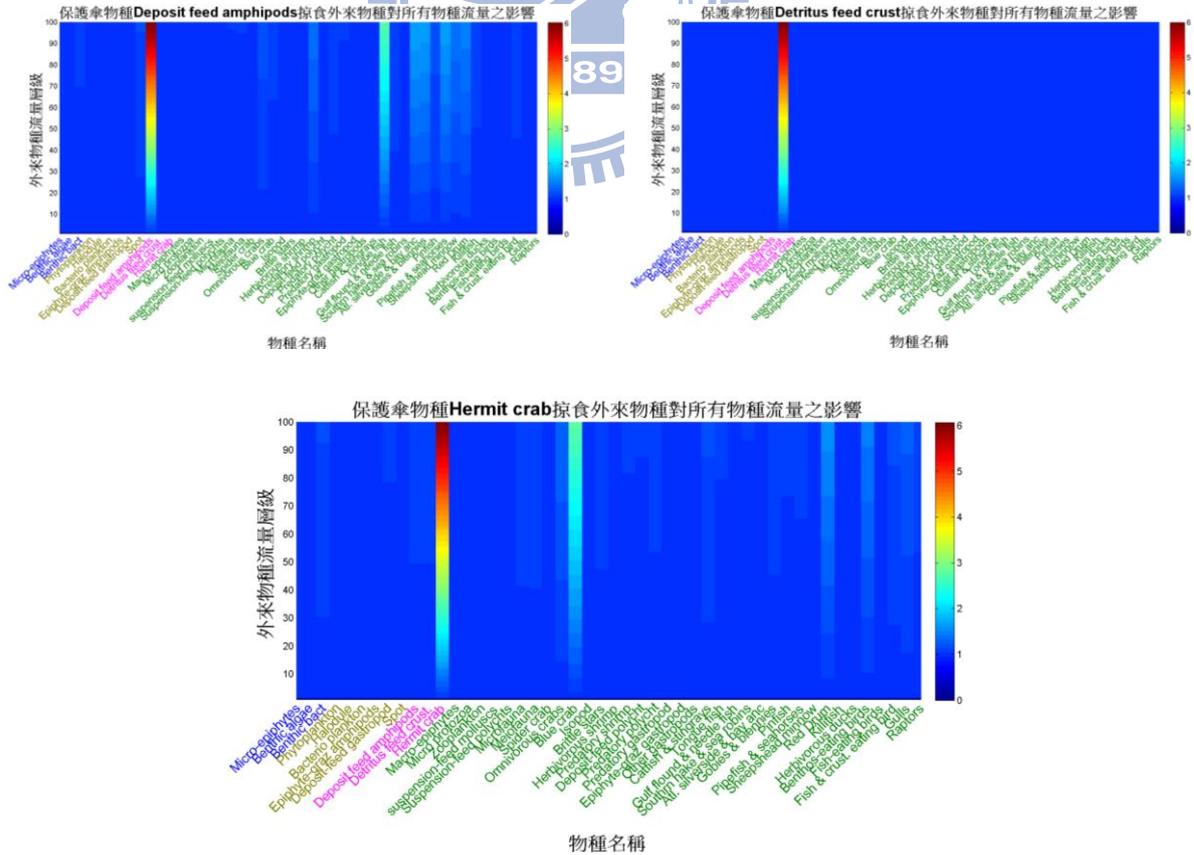


圖 121 St. Marks River 保護傘物種掠食外來物種對所有物種流量之影響

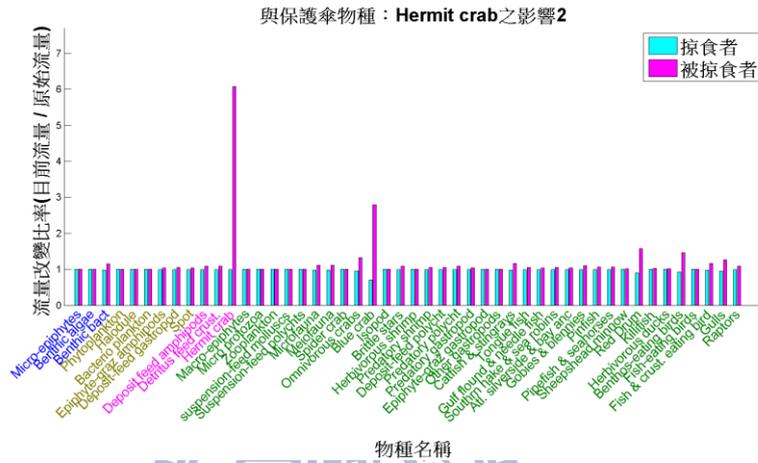
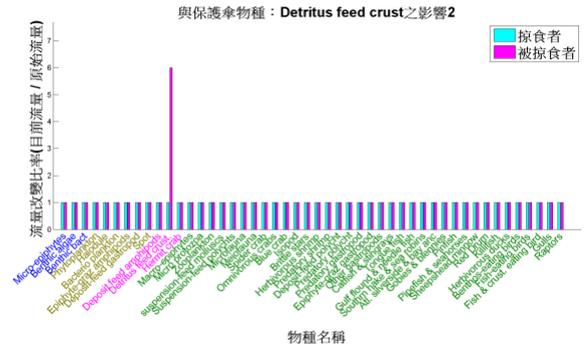
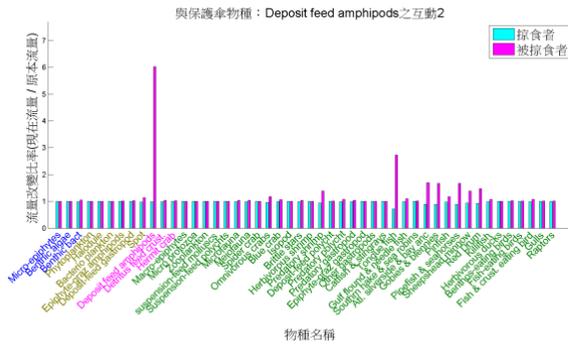


圖 122 St. Marks River 外來物種與保護傘物種之互動

