

# 可由能量塔推知消費者總能量嗎？

蔡任圃

臺北市立中山女子高級中學

## 壹、案情說明

生態系中各營養階層的能量流轉與物質循環，一直是高中生物教材中的重要一環，也是各種考試常出題的範疇。民國 92 年生物科指考中有一題相關的考題(第 34 題)，其答案與背後的原理，對學生與對高中教師而言，很難完整又正確地解釋，此題題目如下：

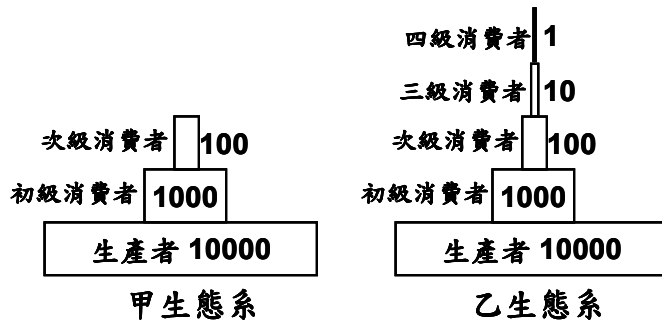
研究人員在甲、乙兩個不同的生態系調查後，發現兩個生態系的生產者總能量相同，甲生態系只有初級和 2 級消費者，乙生態系則有初級、2 級、3 級和 4 級消費者。如果其他的因素都一樣，則下列何項敘述正確？

- (A) 甲、乙兩個生態系消費者的總能量都小於生產者的總能量
- (B) 甲生態系的消費者總能量小於生產者的總能量，但乙生態系則相反
- (C) 甲生態系的消費者總能量大於乙生態系的消費者總能量
- (D) 乙生態系的消費者總能量大於甲生態系的消費者總能量
- (E) 甲、乙兩個生態系的消費者總能量相等

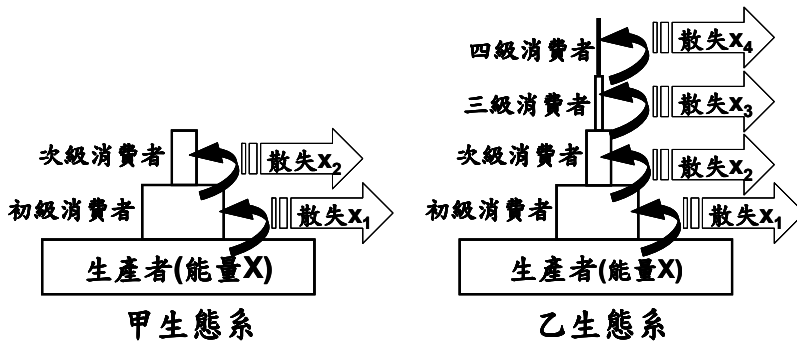
大考中心提供的答案為 A 與 C。A、B 兩選項師生很容易推論出答案，但 C、D、E 選項中為何答案為 C，則是傷透許多師生的腦筋。師生常見的解題方式有以下三類：

1. 許多學生常以「能量塔符合十分之一律」的理由，認為若生產者總能量的數值為 10000，則初級、2 級、3 級和 4 級消費者的總能量數值依序為 1000、100、10 與 1，則甲生態系的消費者總能量應為 1000+100，乙生態系的消費者總能量應為 1000+100+10+1，故乙生態系的消費者總能量應大於甲生態系的(1111>1100)(圖一)。此推論支持 D 選項。
2. 許多高中教師以「營養階層越多，能量的散失就越多」為立論基礎，在營養階層較多的生態系中，因能量散失較多，所以留在生物體內的總能量即較少，以圖二為例，甲生態系的消費者總能量為  $X-(x_1+x_2)$ ，乙生態系的為  $X-(x_1+x_2+x_3+x_4)$ ，因此甲生態系的消費者總能量(散失較少)應大於乙生態系(散失較多)。此推論支持 C 選項。
3. 部分師生的解題策略，是尋找科學家調查研究所得的能量塔數據，比較具不同長短食物鏈的生態系，其各營養階層的能量數值，就可推論出食物鏈的長短對消費者總能量的效應。例如：銀泉的水域生態系<sup>註一</sup>(圖三)，其能量塔由低至高的數值依序為：

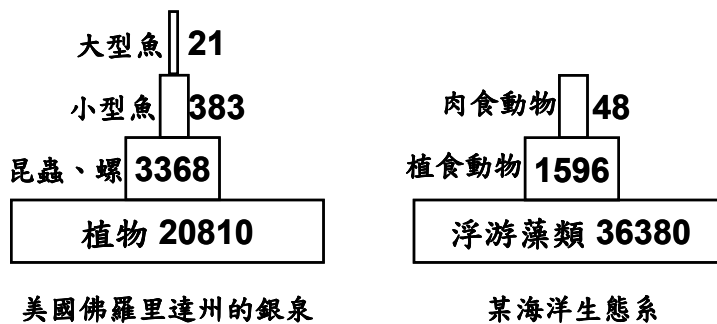
20810、3368、383、21(kcal/m<sup>2</sup>.y)，而某一海域生態系<sup>註二</sup>則為：36380、596、48(kcal/m<sup>2</sup>.y)，後者雖營養階層較少，且生產者能量高於前者(36380>20810)，但其消費者總能量卻低於前者(596+48<3368+383+21)，以此例推論應支持 D 選項。



圖一 以「十分之一法則」推論甲、乙生態系消費者總能量的示意圖。



圖二 以「營養階層越多，能量散失就越多」推論甲、乙生態系消費者總能量的示意圖。



圖三 以實際能量塔數值進行比較(能量塔數值單位為 kcal/m<sup>2</sup>·y)。

## 貳、能量塔中各數值的意義為何？

高中生物教科書對能量塔的定義為「生態系中各營養階層所含的總能量，其單位為焦耳或大卡(Kcal)，或是卡/平方公分」(與圖三能量塔的單位不同)。事實上，這樣的定義與單位並不合適。

能量塔是指能量在各營養階層間的流動速率，而非各營養階層之生物體體內的能量總和，能量塔的單位常為「單位時間(年)、空間(平方公尺)內流經的能量大小(焦耳或大卡)」(Chapman and Reiss, 1999)。數量塔與生物量塔可由短期內所獲取的樣本獲得數據(數量與質量)，但能量塔必須經長期觀測，才能計算能量在各營養階層間的流通速率，並非單純由數量塔或生物量塔換算生物體內能量而得。

能量塔的另一名稱--生產力塔(Pyramid of productivity)更能表達其意義，「生產力(productivity)」是指一營養階層於單位面積(或體積)與單位時間內可提供給下一營養階層的能量流動速率(亦可用質量或碳量的流動速率表示)。能量由一營養階層傳遞給下一階的過程中，必定有能量的散失，若以一個三階層食物鏈中的初級消費者為例(圖四)，前一營養階層(生產者)的生產力為  $P_1$ ， $I_2$  代表被初級消費者吃下之食物所攜帶的能量， $D_1$  代表未被捕食的能量( $D_n = P_n - I_{n+1}$ )，生產力中被下一階捕食的比例，稱為取食效率(exploitation efficiency)。即使被捕食後，許多能量未被消化吸收而排出(圖四中以  $W_n$  表示)，被消化吸收的能量占捕食攝入能量的比例，稱為同化效率(assimilation efficiency)。即使已吸收進入體內的能量，也會因生物的行為、生理活動而散失於環境中，例如產生體熱、呼吸作用過程中散失熱能等，這些因生理活動而散失的能量以  $R_n$  表示，生物所消化吸收的能量最後仍儲存於身體，而未因生理活動而散失的比例，稱為淨生產效率(net production efficiency)，而粗生產效率(gross production efficiency)是指生物由光合作用(針對生產者)或自食物中(消費者)所經同化作用所獲得能量的效率。

以圖四中的消費者為例，其各項能量流轉速率可計算如下：

$$\text{取食效率} = \frac{I_n}{P_{n-1}}$$

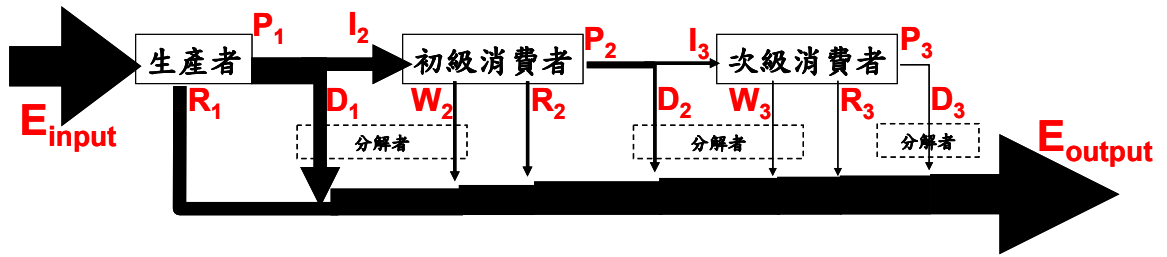
$$\text{同化效率} = \frac{I_n - W_n}{I_n}$$

$$\text{淨生產效率} = \frac{(I_n - W_n) - R_n}{I_n - W_n} = \frac{P_n}{I_n - W_n}$$

$$\text{粗生產效率} = \frac{I_n - (W_n + R_n)}{I_n} = \frac{P_n}{I_n}$$

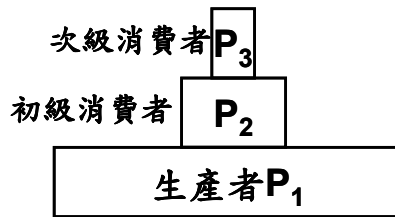
生態效率(營養階層間的轉換效率, trophic efficiency or ecological efficiency)

$$= \text{取食效率} \times \text{同化效率} \times \text{淨生產效率} = \frac{P_n}{P_{n-1}}$$



圖四 三階層食物鏈的能量流轉示意圖(各代號意義請見文中說明)

總而言之，當生產者可傳遞至初級消費者的能量流動速率( $P_1$ )，在傳遞至初級消費者之前與之後，皆有能量流失，結果初級消費者可傳遞至次級消費者的能量流動速率( $P_2$ )會減少許多。以此例而言，上述所謂的生產力塔(能量塔)，即是  $P_1$ 、 $P_2$  與  $P_3$  的塔狀關係(圖五)。



圖五 圖四之三階層食物鏈的能量塔。

### 參、由生態塔可以推知消費者總能量嗎？

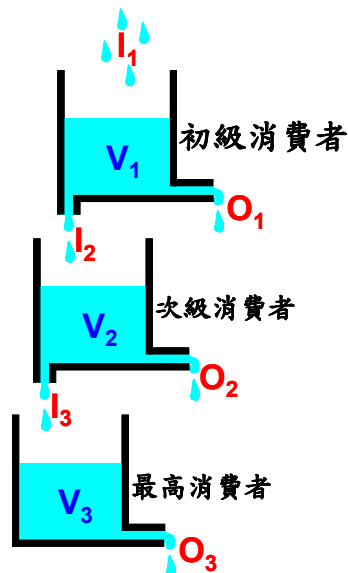
十分之一法則是指「營養階層間能量流動速率的轉換效率很低，大約為 10%」，並非是指「某一特定時間點各營養階層總能量間的比例關係」，也就是能量塔的概念不是用來表達各營養階層總能量的差異，而是用來說明能量在營養階層間流動的效率及損耗。因此不宜如前文用「十分之一法則」推論甲、乙生態系消費者總能量的差異(圖一)。

能量塔的數值呈現的是能量流動的速率，那可以推論消費者總能量嗎？答案是可以用，但需長期監測，以計算各項能量流轉速率後，方可推論，就像是無法由降雨速率直接推算一湖泊的水量。

為了驗證營養階層的多寡如何影響消費者的總能量，可建立簡化的模型來模擬能量的累積情形。若能量的流動與累積如同流水與積水一樣(圖六)，若水流入一水塔的流速為  $I_n$  ( $n \geq 1$ )，水流出該水塔的路徑有二，一為流入下一階的水塔(流速為  $I_{n+1}$ )，另一為流失至水塔外(流速為  $O_n$ ，即圖四中的  $W_n + R_n + D_n$ )，該水塔的積水體積為  $V_n$ 。若進出水塔的流速自始保持一致( $I_n = I_{n+1} + O_n$ )，則水塔的積水體積( $V_n$ )維持為 0。若水塔有積水( $V_n >$

0)，則代表至少有一段時間流入速率大於流出速率( $I_n > I_{n+1} + O_n$ )。以此例模擬營養階層的能量流動，每營養階層需先歷經一段「能量輸入速率大於輸出速率」，而之後才轉變為「能量輸入速率等於輸出速率」而達平衡。

若一營養階層一開始無能量流失( $I_{n+1} + O_n = 0$ )，此時其能量累積速率為  $I_n$ ，隨後因能量流失( $I_{n+1} + O_n$ )的幅度增加，使得能量累積速率( $I_n - (I_{n+1} + O_n)$ )逐漸減少。以物體運動比擬，當「初速」為  $v_0$ ，「加速度」為  $a$ ，則時間  $t$  時，該物體移動距離為  $s$ ， $s = v_0t + \frac{1}{2}at^2$ ；一營養階層的能量累積的初速為  $I_n$ ，能量累積的加速率為  $a_n$  ( $a_n$  為負值，使得能量累積速率逐漸減少而終止於 0)，則時間  $t$  時，該營養階層累積的能量為  $V_n$ ， $V_n = I_n t + \frac{1}{2}a_n t^2$ 。假設能量由生產者流入初級消費者的初速為 100 千卡/平方公尺·年(無能量流失)，隨後以每年減少 10% 的幅度衰減(即能量累積的加速率 =  $a_n = (-10\% \times I_n)/\text{年}$ )，則各階層消費者的相關參數與總能量計算公式如表一。因最高級消費者的能量流失只有 0 而無  $I$ (無下一階消費者)，故其能量流失的速率應與其他階層的消費者不同，假設最高消費者每年能量累積的速率以每年減少 7.5% 的幅度衰減( $a_n = (-7.5\% \times I_n)/\text{年}$ )，其餘消費者為 10%)，直到各階層能量流失速率達能量流入的 100% ( $I_{n-1} + O_n = I_n$ )，此時能量累積速率為 0。以上述條件分別計算具 2 階與 4 階消費者的食物鏈中，其消費者能量總合的變化(圖七)：在第 1 至第 7 年間，具 2 階消費者的能量總合略低於具 4 階消費者的，但當能量進出達平衡時(第 13 年以後)，具 2 階消費者的能量總合(約 566.625 千卡/平方公尺)大於具 4 階消費者的(約 555.666 千卡/平方公尺)。故以上述條件的模擬計算後，可支持 92 指考第 34 題的 D 選項(乙生態系的消費者總能量大於甲生態系的消費者總能量)，但此案例實際上可能存在，也可能不存在。

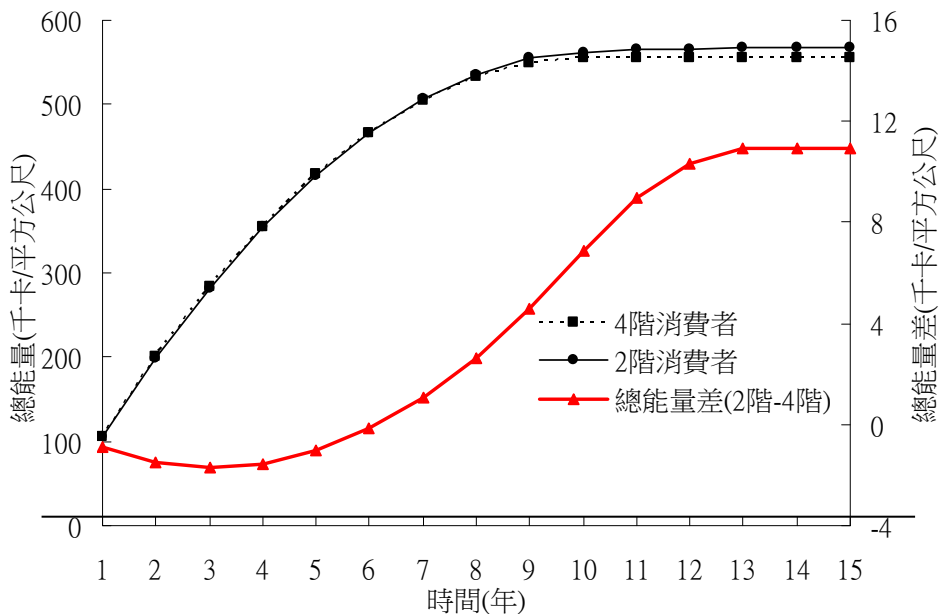


圖六 以流水與積水的模型模擬能量在各營養階層的流動與累積情形。

表一 各營養階層之消費者總能量的參數設定與計算公式。

營養階層數		4 階消費者	2 階消費者
參數設定	I	$I_1 = 100$ 千卡/平方公尺·年 $I_2 = 10$ 千卡/平方公尺·年 $I_3 = 1$ 千卡/平方公尺·年 $I_4 = 0.1$ 千卡/平方公尺·年	$I_1 = 100$ 千卡/平方公尺·年 $I_2 = 10$ 千卡/平方公尺·年
	a	$a_1 = -10$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup> $a_2 = -1$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup> $a_3 = -0.1$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup> $a_4 = -0.0075$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup>	$a_1 = -10$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup> $a_2 = -0.75$ 千卡/平方公尺·年 <sup>2</sup>
各階消費者能量	初級	$V_1 = I_1t + \frac{1}{2}a_1t^2$ $= 100 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 10 \cdot t^2$	$V_1 = I_1t + \frac{1}{2}a_1t^2$ $= 100 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 10 \cdot t^2$
	次級	$V_2 = I_2t + \frac{1}{2}a_2t^2$ $= 10 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 1 \cdot t^2$	$V_2 = I_2t + \frac{1}{2}a_2t^2$ $= 10 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 0.75 \cdot t^2$
	三級	$V_3 = I_3t + \frac{1}{2}a_3t^2$ $= 1 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 0.1 \cdot t^2$	
	四級	$V_4 = I_4t + \frac{1}{2}a_4t^2$ $= 0.1 \cdot t - \frac{1}{2} \cdot 0.0075 \cdot t^2$	
消費者總能量		$V_1 + V_2 + V_3 + V_4$	$V_1 + V_2$

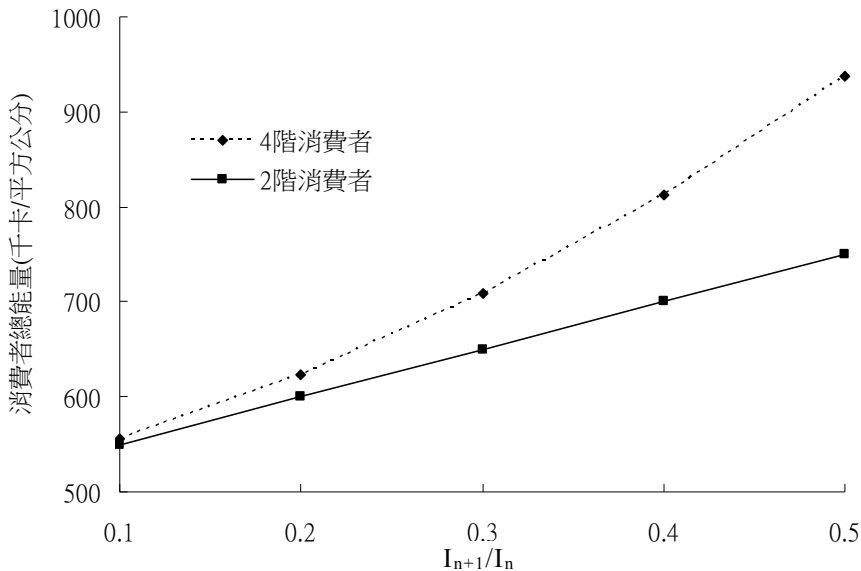
註：t 為時間，單位為：年；a<sub>n</sub> 為各階層能量累積的加速率，皆為負值，即能量累積速率的衰退速率。



圖七 依表一的參數設定，所計算出之4階、2階消費者總能量與總能量差隨時間的變化。

當能量進出達平衡時，具 2 階消費者的能量總合必定大於具 4 階消費者的嗎？如果改變上述模擬所設定的參數，例如改變能量階層間的傳遞效率( $I_{n+1}/I_n$ )與每年能量累積加速率( $a_n$ )，結果又會如何呢？

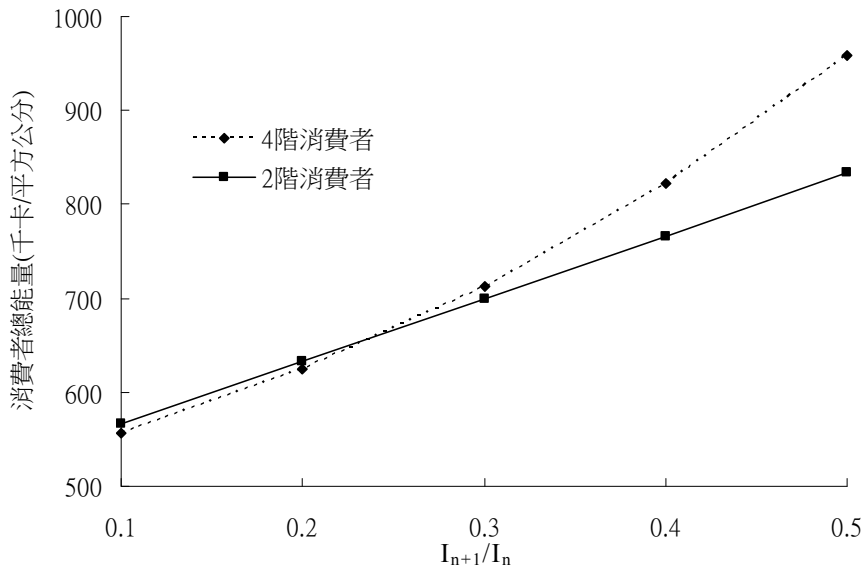
若最高消費者的能量累積加速率與其餘消費者一致，即  $a_n = (-10\% \times I_n)/\text{年}$ ，則無論能量階層間的傳遞效率( $I_{n+1}/I_n$ )高或低，具 4 階消費者的能量總合皆大於具 2 階消費者的(圖八)，此時的能量累積情形就與 92 指考第 34 題的 D 選項相反。



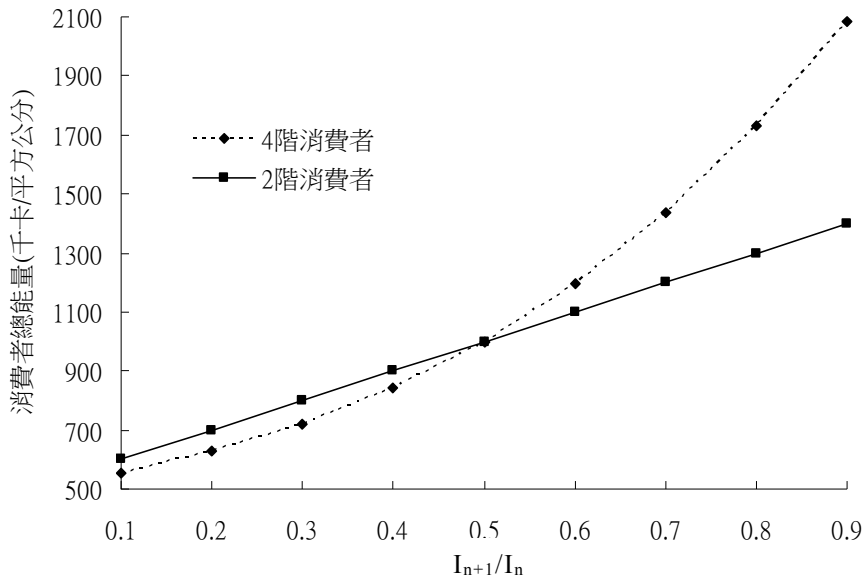
圖八 若各階層能量加速率( $a_n$ )皆一致(皆為 $-10\% \times I_n$ )，在不同階層間的傳遞效率( $I_{n+1}/I_n$ )狀態下的消費者總能量。

若最高級消費者的能量加速率為 $(-7.5\% \times I_n)/\text{年}$ ，其餘消費者的為 $(-10\% \times I_n)/\text{年}$ ，則只有在能量階層間的傳遞效率( $I_{n+1}/I_n$ )較低時(階層間傳遞效率小於 20%)，具 4 階消費者的能量總合才大於具 2 階消費者的(圖九)。若最高級消費者的能量加速率降低至 $(-5\% \times I_n)/\text{年}$ ，其餘消費者的為 $(10\% \times I_n)/\text{年}$ ，則能量階層間的傳遞效率小於 50%時，就可呈現 4 階消費者的能量總合大於 2 階消費者的現象(圖十)。綜上所論，92 指考第 34 題的 D 選項(乙生態系的消費者總能量大於甲生態系的消費者總能量)必須在特定的條件範圍內方可成立：

1. 最高級消費者的能量累積加速率( $a_n$ )需小於其餘消費者，且差距越大越容易成立。
2. 能量階層間的傳遞效率( $I_{n+1}/I_n$ )需較低。



圖九 若最高級消費者的能量加速率為 $(-7.5\% \times I_n)/$ 年，其餘消費者的為 $(-10\% \times I_n)/$ 年，在不同階層間的傳遞效率 $(I_{n+1}/I_n)$ 狀態下的消費者總能量。



圖十 若最高級消費者的能量加速率為 $(-5\% \times I_n)/$ 年，其餘消費者的為 $(-10\% \times I_n)/$ 年，在不同階層間的傳遞效率 $(I_{n+1}/I_n)$ 狀態下的消費者總能量。

簡而言之，各階消費者的能量總和與其能量累積與流失的歷程有關，以模型模擬的結果可知，若 92 指考第 34 題的 C 選項成立(較少階層消費者的總能量總和大於較多階層的消費者的)，則最高級消費者的能量累積速度的衰退程度必須小於其餘階層，且各階層



的間能量傳遞比率必須很低，方可產生「兩階層食物鏈的第二階消費者累積的能量，大於四階層食物鏈的第二階消費者，且多出的能量大於四階層食物鏈的第三、四階消費者總和(因為第二階傳給第三、四階的能量很少)」的現象。

## 肆、後記：「十分之一法則」是怎麼來的？

十分之一法則又稱琳德曼能量轉換效率法則(Lindeman's Law of trophic efficiency)，為琳德曼(Raymond L. Lindeman, 1915-1942)於 1942 年的研究報告中，以自己在賽達伯格(Cedar Bog)湖的研究數據與 Juday(1940)對門多塔(Mendota)湖的研究數據中(表二)，提出營養階層間的能量流動必有能量散失，故能量在營養階層間的轉換效率不高，且能量階層越高則能量轉換效率越高的法則。其中後者已被其他學者證實能量轉換效率也不一定與能量階層的高低有關(Chapman and Reiss, 1999)。

表二 兩個湖泊生態系各營養階層的能量轉換效率(Lindeman, 1942)。

營養階層	營養階層間的轉換效率	
	門多塔(Mendota)湖	賽達伯格(Cedar Bog)湖
生產者	0.4%	0.1%
初級消費者	8.7%	13.3%
次級消費者	5.5%	22.3%
三級消費者	13.0%	—

這篇論文是琳德曼的最後一篇論文，在他過世(26 歲)後才刊登。他以  $\Lambda_n$  表示一營養階層的能量隨時間的變化情形，其中  $\Lambda_n$  代表第 n 階營養階層能量總和， $\lambda_n$  代表從上一階(n-1)營養階層流入第 n 階的能量速率， $\lambda'_n$  代表在第 n 階能量的流失速率，其中  $\lambda_n$  被定義成第 n 階的生產力(productivity)，因為各營養階層必有能量流失( $\lambda'_n < 0$ )，故  $\lambda_0 > \lambda_1 > \lambda_2 > \lambda_3 > \lambda_4 > \lambda_5$ 。這篇論文也討論湖泊在消長與老化過程中的能量流動情形，但並沒有描述生產力在營養階層間的轉換效率為十分之一(或 10%)，十分之一法則應為後人的詮釋。許多學者的研究數據亦已指出，營養階層間的轉換效率變異很大(不一定恰好為 10%)，例如在草原中的小型草食性哺乳類的能量轉換效率小於 0.1%，而捕食浮游藻類的浮游動物，轉換效率可能大於 20%(Chapman and Reiss, 1999)。琳德曼的這篇論文奠定了生態系統中能量流動的量化觀念，為生態學的理论發展奠定了基礎。

## 伍、致謝

本文承蒙國立臺灣師範大學生命科學系林登秋教授，提供許多學理解釋的指導與文章表達的建議，特此感謝。

## 陸、附註：

註一：資料來源為 <http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/lectures/klings/energyflow/highertrophic/trophic2.html> (檢索日期：2015 年 12 月 1 日)

註二：資料來源為 [https://en.wikipedia.org/wiki/Food\\_web](https://en.wikipedia.org/wiki/Food_web) (檢索日期：2015 年 12 月 1 日)

## 參考資料

Chapman, J. L. and Reiss, M. J. 1999. *Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.

Juday, C. 1940. The annual energy budget of an inland lake. *Ecology*. 21 : 438-450.

Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 23: 399-418.