

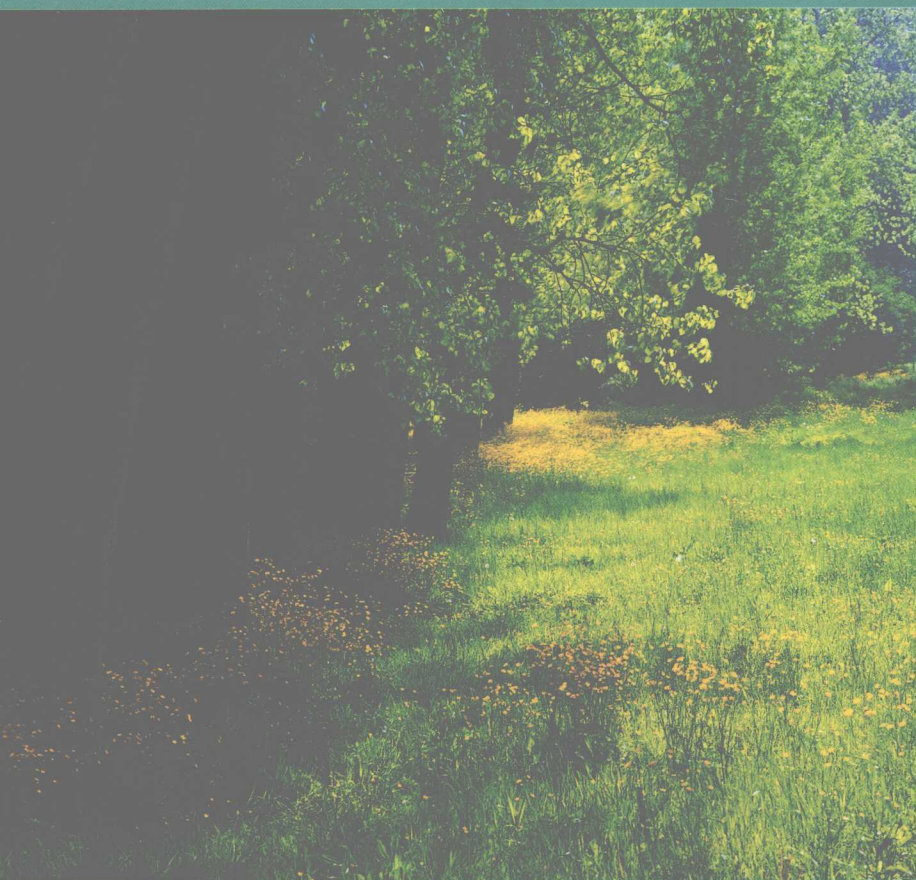
生 态 学 名 著 译 丛

 CENGAGE
Learning

Fundamentals of Ecology Fifth Edition

生态学基础 (第五版)

[美] Eugene P. Odum Gary W. Barrett 著
陆健健 王 伟 王天慧 何文珊 李秀珍 译



高等教育出版社
Higher Education Press

生态学名著译丛

Fundamentals of Ecology

(Fifth Edition)

生态学基础

(第五版)

[美] Eugene P. Odum Gary W. Barrett 著
陆健健 王伟 王天慧 何文珊 李秀珍 译

高等教育出版社

图字:01-2007-3740号

Higher Education Press is authorized by Cengage Learning to publish and distribute exclusively this simplified Chinese edition. This edition is authorized for sale in the People's Republic of China only (excluding Hong Kong, Macao SAR and Taiwan). Unauthorized export of this edition is a violation of the Copyright Act. No part of this publication may be reproduced or distributed by any means, or stored in a database or retrieval system, without the prior written permission of the publisher.

本书中文简体翻译版由圣智学习出版公司授权高等教育出版社独家出版发行。此版本仅限在中华人民共和国境内(但不允许在中国香港、澳门特别行政区及中国台湾地区)销售。未经授权的本书出口将被视为违反版权法的行为。未经出版者预先书面许可,不得以任何方式复制或发行本书的任何部分。

Copyright © 2005 by Brooks/Cole, a division of Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ is a trademark used herein under license.

Original language published by Cengage Learning. All Rights reserved. 本书原版由圣智学习出版公司出版。版权所有,盗印必究。

图书在版编目(CIP)数据

生态学基础:第五版/[美]奥德姆(Odum, E. P.),
[美]巴雷特(Barrett, G. W.)著;陆健健等译.—北京:
高等教育出版社,2009.1

书名原文:Fundamentals of Ecology

ISBN 978-7-04-025153-1

I. 生… II. ①欧…②巴…③陆… III. 生态学
IV. Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第163569号

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街4号	免费咨询	800-810-0598
邮政编码	100120	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司	网上订购	http://www.landrac.com
印 刷	中国农业出版社印刷厂		http://www.landrac.com.cn
		畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787×1092 1/16	版 次	2009年1月第1版
印 张	34.5	印 次	2009年1月第1次印刷
字 数	800 000	定 价	68.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 25153-00

序

《生态学基础》是生物学领域中一部标志性的教科书——以阅读本书进入生态学领域并成为研究者和教师的学生数量为依据,本书是最有影响力的。这本经典著作的新版与前面的版本相比,有很大的修改,但仍沿用先前的书名。

即使在 20 世纪早期,生态学被认为不过是对自然历史的描绘和思想派系,它也已经具备了作为一门学科的必然性。生态学一直都是关于生物群体的最高和最复杂层次的学科。生态学始终研究整体论和涌现论,是一门自上而下研究生命特性的科学。即使是在实验室工作的倔强的科学家们,他们关注最简单的(更易接近的)分子和细胞层次,在他们的内心深处,也深知生物学家最终还是要到达生态学这个层次。为了彻底理解生态学,就要了解生物学的所有方面,而要做一个彻底的生物学家就是做一名生态学家。但在《生态学基础》出第一版的时候,生态学还是最受冷落的学科,被封围在一个知识的角落里,除了一些分散碎片外,难以进行描述。Odum 这本书犹如一张地图,让我们得以辨明方向。我们仍需要它来学习生态学的范畴和主要特征。2002 年,美国生物科学研究所对《生态学基础》早期几个版本的效果进行了一项调查,表明本书引导了最多的专业人士进入个体和环境生物学领域(Barrett 和 Mabry, 2002)。

与第一版相比,第五版展现了我们在有关复杂的理论和模型方面实质性的进步和实验研究进展。最初的基本主题——生态系统分析、能量和物质循环、种群动态、竞争、生物多样性等——已经成为学科分支。它们相互之间以及与个体生物学的相关性不断增强。

此外,生态学如今被认为不只是一门生物科学,还是一门人类科学。人这个物种的未来取决于我们对其的理解程度,以及我们利用生态学来明智管理自然资源的程度。我们以市场经济(我们的日常福利所必需)为生,同时也以自然经济为生,后者是我们的长远福利(甚至关乎我们的生存)所必需的。可以说对公共健康的追求在很大程度上是生态学的一个应用。这丝毫没什么令人吃惊的。毕竟我们是生态系统里的一个物种,适应这个星球表面特有的条件,和其他生物物种遵循相同的生态学原理。

这一版《生态学基础》提供了生物组织较高层次间的一个平衡方法。它可以作为大学主修课的一个基础生态学课本——不仅是生态学和普通生物学,还包括保育生物学和自然资源管理等新专业。此外,它对诸如可持续性、环境问题解决以及市场资本和自然资本间关系等重要主题进行了未来展望。

Edward O. Wilson

前 言

《生态学基础》(第五版)保留早期几个版本中生态学经典的整体论方法,但更强调基于等级理论的多级方法,更关注生态学原理在诸如人口增长、资源管理和环境污染等人类困境方面的应用。这一版一方面更强调超越所有组织水平之上的功能(Barrett等,1997),另一方面也关注了个体水平上独特的涌现特性。

如同前几个版本,第五版强调了生态学和环境科学丰富的发展历史(第1章),对生态系统概念和方法的理解(第2章)。第3章至第5章聚焦于生态系统(景观)动态的主要功能组分,即系统能量(第3章)、生物地球化学循环(第4章)和调节因子和过程(第5章)。

为了与生态学更大时空尺度的方法相一致,第6章至第11章逐步涉及各个组织水平,包括超越所有水平之上的过程,这些组织层次为种群(第6章)、群落(第7章)、生态系统(第8章)、景观(第9章)、区域/生物群区(第10章)和全球水平(第11章)。最后一章题为“面向生态学专业学生的统计学思维”,提供了生态学领域的一个定量综合方法。贯穿整本书的目标是将理论和应用相结合,介绍整体论和还原论的方法,将系统生态学和进化生物学相整合。第五版附有一组电子图像和照片可供下载,网址为<http://www.brookscole.com/biology>。

尽管 Arthur G. Tansley 在 1935 年首先提出“生态系统”一词,1942 年 Raymond L. Lindeman 注重生态系统结构和功能间的营养动态关系,但是 Eugene P. Odum 在 1953 年出版了《生态学基础》(第一版),教育了全世界的几代生态学家。第二版由 Eugene P. Odum 和他的弟弟 Howard T. Odum 合作完成,在这一版中,他们对水生生态系统和陆生生态系统的整体论方法的清晰认识和热情极为引人注目(Barrett 和 Likens, 2002)。事实上,对美国生物科学研究所(AIBS)成员的一个调查发现,《生态学基础》已被列为生物科学领域最有影响的专业培训课本(Barrett 和 Mabry, 2002)。

自从 1970 年以来,生态学已经从生物科学的根基中完全显现出来,成为一门独立学科,如生态学一词的希腊文词根“oikos(住所)”,它是一门综合生物、自然环境和人类的学科。按照我们的观点,生态学作为对地球家园的研究,已经足够成熟,是将环境作为一个整体的基础和综合科学,它促进了 C. P. Snow 的“第三文化”,是一座联结科学和社会所需的桥梁(Snow, 1963)。

每周出版的科学期刊 *Nature* 有一个不定期的特辑称为“观念(Concepts)”,是一页由著名科学家写的评论。在 2001 年的一篇题为“《宏观进化:大景象》(*Macroevolution: The Big Picture*)”的评论中,Sean B. Carroll 提出,“许多遗传学家声称宏观进化显而易见是微观进化的一个产物,但一些古生物学者相信在更高组织层次所执行的过程也有进化趋势。”在 2002 年的一篇题为“《复杂性:更大景象》(*Complexity: The Bigger Picture*)”的评论中,Tamas Vicsek 对这一观点进行了扩展:“描述复杂系统行为的规律同那些支配单元的规律,存在性质上的差异。”在

《生态学基础》(第五版)中,我们格外强调宏观进化是传统进化理论的延伸,并强调复杂系统发展和调节中的自我调节理论。

连续版本的教科书通常会变得越来越宽泛,逐渐扩充为在某一术语下包含太多内容的大百科全书。当1971年完成《生态学基础》第三版时,我们决定下一版将缩减内容并更换不同的书名。因此,1983年出版第四版时更名为《基础生态学》。现在第五版我们仍沿用最初的书名,即《生态学基础》。

与前面几个版本一样,这一版本是美国佐治亚大学生态学研究所学生和同事共同努力的一项成果。我们尤其感谢已故的 Howard T. Odum,他的许多成果都被应用于本书。

Eugene P. Odum 和 Gary W. Barrett

致 谢

感谢 Eugene P. Odum 博士邀请我合著《生态学基础》(第五版)。Odum 博士是我的终身导师和长久以来的朋友。我很荣幸在过去十年间担任美国佐治亚大学生态学的 Odum 教授之职。2002 年 8 月 10 日,88 岁高龄的 Odum 博士过世,在此前不久,他和我刚递交了本书的草稿。因此,这使得接下来应对出版者的大量审阅产生的变化成为我的责任。

特别要感谢萨瓦纳河国家实验室(Savannah River National Laboratory)的 R. Cary Tuckfield 所贡献的第 12 章“面向生态学专业学生的统计学思维”,另外感谢哈佛大学的 Edward O. Wilson 为本书写序。Odum 博士和我要感谢 Terry L. Barrett 为整本书抄写、编辑并提出建议。我要感谢 Lawrence R. Pomeroy 对本书的第 4 章进行审阅,并提出有益的建议;还要感谢 Mark D. Hunter 对第 6 章的编辑建议。尤其感谢佐治亚大学的电脑画家 Krysia Haag 对本书图像方面的贡献。其他在第五版中提供信息和材料的人有:匹兹堡大学的 Walter P. Carson、萨瓦纳河生态学实验室的 Steven J. Harper、Joseph W. Jones 生态学研究中心的 Sue Hilliard,佐治亚大学的 Stephen P. Hubbell,堪萨斯州立大学的 Donald W. Kaufman,俄亥俄州迈阿密大学的 Michael J. Vanni。我还要感谢那些审阅文字的人,包括科罗拉多大学波尔得分校的 David M. Armstrong 博士、Whitworth 学院的 David L. Hicks 博士、北卡罗来纳州立大学的 Thomas R. Wentworth 博士,以及南伊利诺伊州大学的 Matt R. Whiles 博士。

诚挚感谢 Thomson Brooks/Cole 出版社的出版人 Peter Marshall、开发编辑 Elizabeth Howe 以及编辑制作项目经理 Jennifer Risdén 在出版过程各个方面的工作。我要感谢 G & S 图书公司的出版协调人 Gretchen Otto,感谢文字编辑 Jan Six、图片编辑 Terri Wright 在各自领域的优秀表现。

如果我不感谢所有那些致力于本书早期几个版本的同事和 Odum 博士的研究生们也会是我的疏忽。我已经从事生态学教学近 40 年,其中 26 年在俄亥俄州迈阿密大学,我感谢所有那些在生态学教育中与我教学相长的学生们。我相信本书的第五版将帮助未来几代人意识到理解与决策环节相关的生态学理论、概念、机理和自然规律的重要性,就像第二版曾深刻影响我的事业和对生态学的理解。

Gray W. Barrett

目 录

序	v	3.2 太阳辐射和能量环境	73
前言	vii	3.3 生产力的概念	77
致谢	ix	3.4 食物链及食物网中的能量 分配	97
第1章 生态学的范畴	1	3.5 能质:能值	109
1.1 生态学的历史及与人类的 关系	1	3.6 新陈代谢和个体大小:3/4 幂法则	111
1.2 生物组织层次	3	3.7 复杂性理论,能量学的尺度 及收益递减规律	113
1.3 涌现性原理	6	3.8 承载力及可持续性的概念	114
1.4 超越性功能和控制过程	7	3.9 净能的概念	118
1.5 生态交叉学科	8	3.10 以能量为基础的生态系统 分类	119
1.6 生态学模型	9	3.11 能量的未来	122
1.7 学科还原论到跨学科整体论	12	3.12 能量和金钱	123
第2章 生态系统	15	第4章 生物地球化学循环	126
2.1 生态系统和生态系统管理的 概念	15	4.1 生物地球化学循环的基本 类型	126
2.2 生态系统的营养结构	19	4.2 氮循环	130
2.3 梯度和生态交错带	21	4.3 磷循环	134
2.4 生态系统实例	24	4.4 硫循环	136
2.5 生态系统多样性	33	4.5 碳循环	138
2.6 生态系统的研究	37	4.6 水循环	140
2.7 地球化学环境的生物控制: 盖亚假说	38	4.7 周转与滞留时间	146
2.8 全球生产和分解	41	4.8 流域生物地球化学	147
2.9 微宇宙、中宇宙和宏宇宙	53	4.9 非必需元素的循环	151
2.10 生态系统控制论	59	4.10 热带的营养循环	153
2.11 人类技术生态系统	63	4.11 循环途径:循环指数	155
2.12 生态足迹的概念	66	4.12 全球气候变化	158
2.13 生态系统分类	67	第5章 限制与调节因子	160
第3章 生态系统中的能量	69	5.1 限制因子的概念:李比希最小	
3.1 与能量相关的基本概念: 热力学定律	69		

因子定律	160	7.8 生物多样性	284
5.2 因子补偿作用与生态型	164	7.9 古生态学:古代群落结构	294
5.3 作为调节因子的生存条件	166	7.10 从种群和群落到生态系统和景观	297
5.4 土壤:陆地生态系统的组分	168	第8章 生态系统发育	303
5.5 火生态	175	8.1 生态系统发育的策略	303
5.6 其他物理限制因子	179	8.2 顶极的概念	320
5.7 毒性物质的生物放大	193	8.3 生物圈的进化	324
5.8 人为胁迫是工业社会的限制因子	196	8.4 与宏观进化、人工选择和基因工程相比的微进化	327
第6章 种群生态学	201	8.5 生态系统发育与人类生态学的相关性	331
6.1 种群的特性	201	第9章 景观生态学	336
6.2 有关率的基本概念	212	9.1 景观生态学的定义及其与组织水平概念的关系	336
6.3 内禀自然增长率	214	9.2 景观要素	338
6.4 环境承载力的概念	216	9.3 群落和景观水平上的生物多样性	346
6.5 种群波动和周期性振荡	221	9.4 岛屿生物地理学	349
6.6 种群调节的密度制约和非密度制约机制	229	9.5 中性理论	352
6.7 种群分布格局	231	9.6 时空尺度	355
6.8 群聚的阿利氏规律与庇护	234	9.7 景观几何学	358
6.9 巢区和领域性	236	9.8 景观可持续性的概念	362
6.10 复合种群动态	240	9.9 人类主导的景观	362
6.11 能量分配和优化: r -选择和 K -选择	241	第10章 区域生态学:主要生态系统类型与生物群区	370
6.12 种群遗传学	248	10.1 海洋生态系统	371
6.13 生活史特性和策略	252	10.2 淡水生态系统	379
第7章 群落生态学	254	10.3 陆地生物群区	386
7.1 两个物种间相互作用的类型	254	10.4 人类设计和管理的系统	407
7.2 协同进化	257	第11章 全球生态学	409
7.3 共同进化:群体选择	259	11.1 从年轻到成熟的过渡:走向可持续文明	409
7.4 种间竞争与共存	260	11.2 生态-社会差距	413
7.5 正/负相互作用:捕食、食草、寄生和化感作用	266	11.3 全球可持续发展能力	416
7.6 正相互作用:偏利共生、原始合作和互利共生	274	11.4 情景方案	420
7.7 栖息地、生态位和同资源种团的概念	281	11.5 长期转变	424

第 12 章 面向生态学专业学生的统计学思维	426	12.9 正确问题的明确表述	441
12.1 生态系统和尺度	426	12.10 出版还是“出家”?	442
12.2 理论、知识和研究设计	428	12.11 证据导向的选择	444
12.3 生态学研究单元	430	12.12 两条发现之路	452
12.4 推理方法及可靠性	432	12.13 证据力范式	454
12.5 生态学实验与观测方法的比较	435	术语表	456
12.6 生态学中的统计学思维	436	参考文献	480
12.7 证据的性质	438	鸣谢	527
12.8 证据与假说的检验	440	索引	529
		译后记	536

第 1 章 生态学的范畴

- 1.1 生态学的历史及与人类的关系
- 1.2 生物组织层次
- 1.3 涌现性原理
- 1.4 超越性功能和控制过程
- 1.5 生态交叉学科
- 1.6 生态学模型
- 1.7 学科还原论到跨学科整体论

1.1 生态学的历史及与人类的关系

“Ecology”一词源于希腊文,由词根“oikos”和“logos”演化而来,“oikos”表示“家庭”或“住所”,“logos”表示“研究”。对住所的研究必然包括所有生活在住所中的有机体以及各种提高住所可居住性的功能过程,因此,从字面意义上讲,生态学(ecology)是研究生物住所的科学,强调有机体与其栖息环境之间的相互关系,这个定义作为标准定义收录于词典中(《韦氏词典》(第 10 版))。

“Economics”(经济学)一词也源于同一希腊文词根“oikos”,而“nomics”表示“管理”,经济学可以解释为“家庭的管理”,因此,生态学与经济学应该是具有密切相关性的科学。然而,许多人却认为生态学家和经济学家是观点对立的对手。表 1.1 试图列出经济学和生态学之间在感知上存在的一些差异。在本书的后面章节,将进一步阐述由于各自学科研究视角的相对狭窄性而导致的二者之间一些冲突,但重在阐述一门新兴交叉学科的发展——生态经济学,它是正在开始联系生态学和经济学的桥梁(Costanza, Cumberland 等,1997;Barrett 和 Farina,2000;L. R. Brown,2001)。

表 1.1 经济学与生态学的认知差异

特征	经济学	生态学
学派	丰饶学派	新马尔萨斯
流通	货币	能量
生长型	J-型	S-型
选择压力	r-选择	K-选择

续表

特征	经济学	生态学
技术方法	高新技术	适用技术
系统服务	经济资本提供服务	自然资本提供服务
资源利用	线性	循环
系统调节	指数增长	环境容量
未来目标	探索与发展	可持续性 with 稳定性

在人类历史的早期,生态学还仅仅是一种实践兴趣。在原始社会,每个人都必须了解他们周围的环境,也就是说为了生存每个人都必须了解自然的力量,了解他们周围的动植物特征。实际上,文明社会是从人类学会使用火和其他工具来改造环境的时候开始的。而随着技术的不断发展,人们的日常所需似乎不再依赖于自然环境,我们中的许多人忘记了我们仍需从自然界获取空气、水和间接获得食物,忽略了自然界为人类提供分解废物、娱乐休闲和许多其他服务。还有,无论在何种政治意识形态下,经济学体系依据是否使个体获利来评定人造产物的价值,但却忽略了自然界为人类社会所提供的物质和服务的货币价值。人们总是认为从自然界中获取物质产品和服务是理所应当的,直到危机出现。即使人们知道诸如氧气和水等生活必需品可能是可循环的但却不可替代的,可还是会想当然地认为自然界的物质和服务是无限的,或者可以通过技术革新找到替代品。只要人们可以不受约束的享受自然界为人类提供的生命支持服务体系,那么在当前市场体系下,这些服务就是没有货币价值的(参见 H. T. Odum 和 E. P. Odum, 2000)。

和其他学科的发展一样,生态科学在有历史记载以来,是一个逐步的、间歇的发展过程。在古希腊的 Hippocrates(希波克拉底)、Aristotle(亚里士多德)等众多哲学家的著作里,很明显地包含了生态学的内容。然而,希腊人并没有创出“ecology”一词。“ecology”这个词是近代起源的,它首先由德国生物学家 Ernst Haeckel(厄尔斯特·赫克尔)提出。赫克尔将“ecology”定义为“对自然环境,包括生物与生物之间以及生物与其环境间相互关系的科学的研究”(Haeckel, 1869)。在此之前,18~19世纪生物学复兴阶段,许多学者已经致力于这门学科,尽管他们并没有使用“生态学”这个词。例如,18世纪早期,以最早使用显微镜而闻名的 Antoni van Leeuwenhoek(列文虎克),开创了“食物链”和“种群调节”研究;英国的植物学家 Richard Bradley 在他的著作中揭示了对“生物生产力”的理解。以上提到的三个主题都是现代生态学重要的研究领域。

大约从1900年开始,生态学成为一门公认的、独立的科学领域,但也仅仅在过去的几十年,“生态学”一词才成为一个常用的词汇。起先,生态学研究领域根据分类学界限来严格划分(如植物生态学和动物生态学),而 Frederick E. Clements 和 Victor E. Shelford(谢尔福德)提出的生物群落概念, Raymond Lindeman(林德曼)和 G. Evelyn Hutchinson(哈钦松)的食物链和物质循环概念, Edward A. Birge 和 Chauncy Juday 的整体湖泊研究,这些都有助于建立普通生态学的基础理论。以上这些先驱者的工作将在本书后面章节中时常提及。

随着宇航员从太空拍摄了地球的第一张照片, 1968 到 1970 年的两年间, 环境意识运动在世界范围内掀起。因为这是人类历史上第一次, 我们能够完整地观测地球, 并意识到盘旋在太空中的地球是这么孤单和脆弱(图 1.1)。20 世纪 70 年代, 随着大众出版物对环境问题的广泛关注, 突然间, 几乎每个人都开始关注污染、自然区域、人口增长、食物和能源消耗以及生物多样性。1970 年 4 月 22 日是首个地球日 (Earth Day), 由此 20 世纪 70 年代经常被称为“环境年代(decade of the environment)”。由于对犯罪、冷战、政府预算和福利等人类关系问题的关注, 20 世纪 80~90 年代, 环境问题被赋予一定政治背景。进入 21 世纪早期阶段后, 由于人类滥用地球资源程度的逐步升高, 环境问题再次成为前沿焦点。我们在此阶段, 打个医学上的比方, 将重点集中在如何去预防而非单纯地治疗, 希望本书所阐述的生态学理论对保育技术和生态系统健康能有所裨益(Barrett, 2001)。

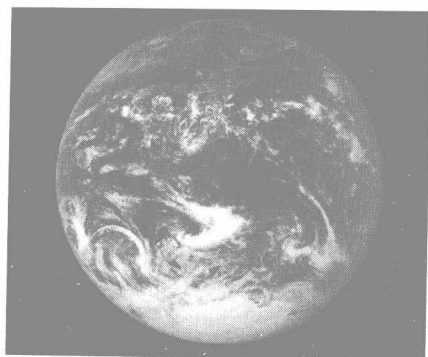


图 1.1 从探月旅行的阿波罗 17 号宇宙飞船拍摄的地球全景图, 这是来自外层空间的生态圈视图

公众关注的增强对理论生态学的发展具有深远的影响。20 世纪 70 年代以前, 生态学通常被认为是生物学的子学科。那时, 生态学家隶属于生物学系, 生态学通常仅开设在生命科学课程中。此后, 尽管生态学依然是根植于生物学, 但却已经开始从生物学中跃出成为一门新兴的综合学科, 连接物理学和生物学过程, 成为自然科学和社会科学的桥梁(E. P. Odum, 1977)。目前, 多数大学都将生态学设为学校选修课, 并且有了生态学独立的专业、系、学院、中心或研究所。生态学的范围正日益扩大, 生物个体和物种间如何界定, 如何利用资源等研究正逐步加强。在下文将列出生态学的多级研究方法, 可以归纳为“进化论”方法和“系统论”方法, 它们是最近几年来的主流研究方法。

1.2 生物组织层次

也许生物组织水平(levels of organization)是现代生态学最好的划分方式, 图 1.2 和图 1.3 分别形象地列出了生态学组织层次谱和更进一步的生态学划分层次。层次(Hierarchy)的意思是“等级系列排列”(《韦氏词典》(第 10 版))。各组织层次和物理环境(物质和能量)相互作用形成特定的功能系统。根据标准定义, 系统(system)指“各组分相互作用、相互依赖形成的统一体”(《韦氏词典》(第 10 版))。系统包含生物成分和非生物成分, 从而构成生物系统, 其范畴从基因系统延伸到生态系统层次(图 1.2)。可以从图 1.2 所示的生物组织层次谱的任一层次开展研究, 另外, 为了分析的方便和可行, 也可以在两个层次间展开研究。如, 寄主-寄生物系统或者相互连接的双物种系统(如真菌-藻类结合成为苔藓)就是种群和群落的中间层次。

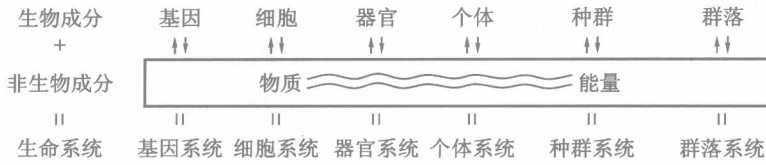


图 1.2 表明生物成分和非生物成分相互关系的生态学组织层次谱

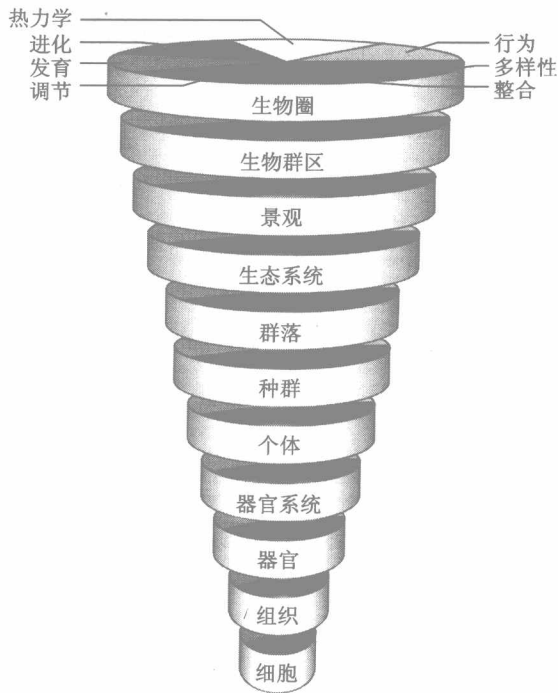


图 1.3 生态学组织层次等级;包括 11 个综合组织层次,每个层又纵向分为 7 个超越性过程或功能(仿 Barrett 等,1997)

生态学的研究对象主要是个体以上的系统层次(图 1.3、图 1.4)。种群(population)这个词最初用于人类,在生态学里,种群指某种生物个体的集合。同样,群落(community)(有时称为生物群落)在生态学中的定义指一定面积内所有种群的集合。群落和非生物环境相互作用形成生态学系统或者生态系统(ecosystem)。生物群落和生物地理群落(按字面意思,指生命和地球结合的功能单位)这两个词常见于欧洲和俄罗斯的著作中,分别大致等同于群落和生态系统的概念。如图 1.3 所示,生态系统以上的层次是景观,这个词最初和绘画有关,指“视线范围内的风景”(《韦氏词典》(第 10 版))。而景观(landscape)在生态学中的定义是指“由相互作用的生态系统镶嵌构成,并以类似形式重复出现,具有高度空间异质性的区域”(Forman 和 Godron,1986)。由于集水区通常具有明确的自然分界,因此它是在大尺度研究和管理

中的一个景观水平的便利单位。生物群区广泛应用于大区域或次大陆系统研究中,通常根据优势植被类型或其他可识别的景观外貌来划分不同生物群区,如温带落叶林生物群区或大陆架海洋生物群区。区域指大的地理或行政面积,其范围可能包括多个生物群区,如,中西部地区、阿巴拉契亚山脉或太平洋海岸带。生态圈(ecosphere)是最大、最接近自足的生物系统,它是地球上所有与自然环境相互作用的生命有机体所组成的统一整体,维持自我调节的、松散控制的波动状态(更多关于波动的概念见本章后文)。

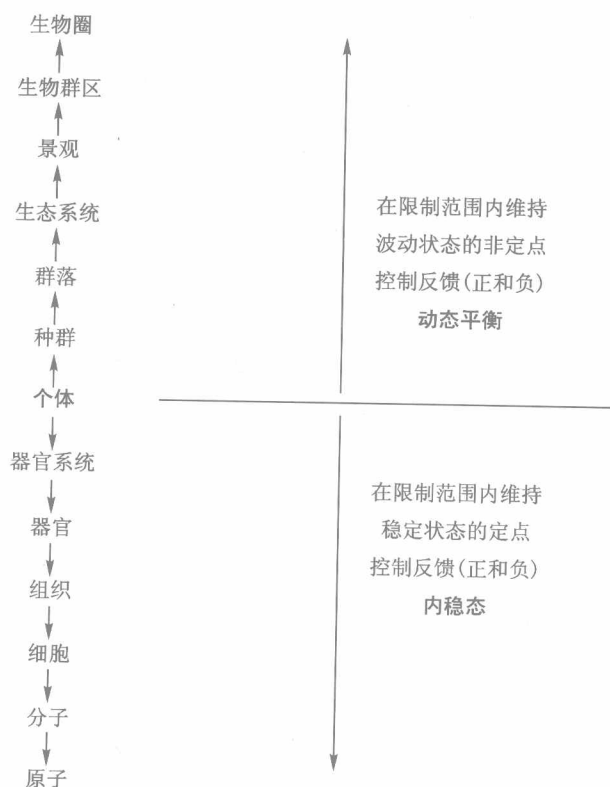


图 1.4 与个体及以下层次的较强定点控制相比,种群及以上层次的组织和功能的调控相对松散,有更大的波动和无序行为,但它们仍受正负反馈控制——换言之,与内稳态相对应它们表现为动态平衡。控制论无法区分这种差异已导致对许多自然平衡产生混淆

层次理论为复杂情形或广阔梯度的细分和研究提供了便利的构架,然而,我们不能简单地把层次理论当做一个有用的等级序列。它是一个全面理解和处理复杂问题的整体方法,也是一个把问题降低到较低层面分析来寻求答案的还原论者的可选方法(Ahl 和 Allen, 1996)。

半个多世纪以前,Novikoff(1945)指出宇宙的演化同时具有连续性和间断性。发育可以看做是连续的,因为它是由连续的变化组成的,但同时它也是间断的,因为它经过一系列不同的

组织层次。生命的组织状态是由连续但又逐步的能量流动来维持的,这些我们将在第3章中讨论。因此,在许多实例研究中梯度序列或者层次的划分都存在一定随意性,但有时可以基于自然的间断性对这些层次进行进一步细分。因为在组织层次谱中,每一个层次都是“整合的”,或者是和其他层次相互依赖的,因此层与层之间在功能上不存在明显的界线或间断,即便在个体和种群间也是如此。例如,如同没有有机体器官将无法作为一个自保持单元长期存活一样,个体脱离种群也无法长期存活。同样,没有生态系统的物质循环和能量流动,群落也不能存在。这个观点同样可以用来推翻前面讨论过的人类文明可以脱离自然界而存在的谬论。

强调在自然界中,层次理论的“嵌套”是非常重要的,也就是说,每一个层都是由更低层次的单元群体组成的(如,种群由个体群组成)。与此截然相反,政府、企业、高校或军队等人类组织层次中就不存在这种“嵌套”(如,军官不是由士兵群组成的)。因此,相对自然组织层次,人类组织层次有更严格和明确的划分。想了解更多有关层次理论,可以参见 T. F. H. Allen 和 Starr(1982)、O'Neill 等(1986)以及 Ahl 和 Allen(1996)等人的研究。

1.3 涌现性原理

组织层次的一个重要意义是组分或者子集合可以联合起来产生更大的功能整体,从而涌现新的功能特性,这些特性在较低层次是不存在的。因此,每个生态层次或者单元上的涌现性(emergent property),是无法通过研究层次或单元的组分来预测的。这个概念的另一种表述是不可还原性(nonreducible property),也就是说,整体的特征不能还原成组分特性的综合。尽管对一个层次的研究发现会有助于另一个层次的研究,但却不能完全解释发生在另一层次的现象,另一个层次发现的也只能通过对其详细的研究才能获得。

上述涌现性可以通过下面的物理学和生态学领域的两个例子来阐明。氢气和氧气发生作用成为某一分子结构即生成水,水的特性完全不同于生成它的两种气体。某种藻类和腔肠动物演化成珊瑚,会形成一个高效的营养循环机制从而能够在低的营养供给的水体中维持高效生产力。珊瑚礁惊人的生产力和多样性是仅在珊瑚礁群落的层次才有的一种涌现性。

为区别于以前定义的涌现性,Salt(1979)提出综合特性(collective properties)一词,指组分行为的综合。涌现性和综合特性都是整体特性,但综合特性却不涉及整体单元功能的新的或唯一的特性。出生率是一个种群层次的综合特性,它仅仅指某一特定阶段个体出生的总合,表示为种群内全部个体数量的分数或百分数。新特性的产生是由于组分间的相互作用,而非组分的基础特征发生改变。组分不是削弱了,而是相互整合产生新的独特的特性。在相同数量单元情况下,整合层次系统的组分比非层次系统的组分演化更快速,这是可以精确证明的;另外,整合层次系统对外界干扰具有更强的恢复能力。理论上,当层次体系被分为各个层次的亚系统时,后者仍可相互作用并重整成为更高层次的复杂体系。

如前所述,一些特性在更高组织层次会变得更加复杂和多样化,但通常另有一些特性在从低层次到高层次时复杂性和多样性都会变低。由于反馈机制(控制和平衡、作用和反作用)的

作用,较大单元内部小单元功能波动的幅度趋于减弱。统计结果表明,整体系统特征的变化要低于部分特征变化的综合。例如,一个森林群落光合作用速率的变化幅度要比群落内单个的树叶或树木的光合作用变化幅度小,这是因为当群落内一个组分的光合作用削减时,可能会通过另一组分光合作用的加强得以弥补。当我们研究每一层次的涌现性和渐增的内稳态时,首先要从了解整体的角度进行研究,这样才能更好把握各个组分。这一点很重要,因为一些人认为在对低层次单元未完全了解的情况下研究复杂种群和群落是做无用功。恰恰与之相反,倘若既考虑所研究的层次也考虑相邻的层次,那么我们可以在层次谱的任何一个点开始研究。正如我们前面提到的,有些特性(综合特性)是可以预测的,而有些(涌现性)则不可以。理论上,一个系统水平的研究包括三个层次:系统、亚系统(其下的层次)和超系统(其上的层次)。想更多了解涌现性的内容,可以参见 T. F. H. Allen 和 Starr(1982), T. F. H. Allen 和 Hoekstra(1992)以及 Ahl 和 Allen(1996)等人的研究。

每一个生物系统层次既存在涌现性和差异的降低,又存在它的亚系统组分的综合特性。民间有句谚语说森林不仅仅是树木的集合,这其实是生态学的最初实践理论。尽管哲学总是强调整体分析,试图从整体角度全面了解现象,但最近几年实践科学却多聚焦在越来越低层次的研究上。Laszlo 和 Margenau(1972)把科学的发展历史描述为还原论和整体论的选择(也有人称为还原论-构造论的对立,或原子论-整体论的对立)。收益递减规律在这里很适用,物极必反。

自从牛顿(Isaac Newton)的重大科学发现后,还原论的方法一直支配着科学技术的发展。例如,细胞和分子水平的研究为生物个体水平癌症的治疗和预防建立了稳固的基础。然而,细胞水平的科学研究对人类的安康和生存没有太多作用,如果我们不能充分地了解更高组织层次,我们将无法找到方法来解决种群爆发、污染以及其他社会和环境无序问题。必须认识到整体论和还原论具有相同的价值,二者是同时存在的而非二者择一的(E. P. Odum, 1977; Barrett, 1994)。生态学倾向于整体论,而不是个体论。整体论复兴的部分原因是由于某些专业科学家对一些急需关注的大尺度问题持淡漠态度,这一点引起了民众的不满。(1980年历史学家 Lynn White 在《大众科学——生态学》一文中就涉及这个观点,推荐阅读)。因此,我们应该从生态系统层次来讨论生态学原理,适当地关注个体、种群和群落这些生态系统以下的层次以及景观、生物群区和生物圈这些更高层次。这正是本书各章结构的哲学基础。

很幸运,在过去 10 年,技术的发展使人们能够定量地研究更大、更复杂的系统,如生态系统和景观。示踪法、质量化学(光谱法、比色法和色谱法)、遥感技术、自动监测技术、数学模型、地理信息系统(GIS)以及计算机技术的发展为生态学的研究提供了更有利的工具。当然,技术是把双刃剑,既可以用来更好地了解人类和自然界构成的整体,但同时它又可能会破坏这个整体。

1.4 超越性功能和控制过程

虽然生态组织层次的每个水平都有其独特的涌现性和综合特性,但是,也会有控制所有层次的基础功能。超越性功能(transcending functions)指一些行为、发展、多样性、能量学、演