

农业生态系统

资料选编

(第一辑)

华南农学院科技情报室编

一九八一年十月

译著消息

已交科学出版社和农业出版社的下列译著，1982年起将陆续出版。

植物生物化学

(Plant Biochemistry)

〔美〕J. Bonner等主编

梁继健 薛德榕 蔡耀垣 等译

北京植物研究所

科学出版社出版

植物细胞学

〔日〕小川和朗等著，薛德榕译

科学出版社出版

根系研究法

(Methods of Studying Root Systems)

〔西德〕W. Böhm著

薛德榕 谭协麟译

科学出版社出版

岩波 生物学辞典(第2版)

〔日〕山田常雄等编

(生态学部分：薛德榕 吴万春译)

科学出版社出版

农业研究统计方法

(Statistical procedures for Agricultural Research)

K. A. Gomez等著

罗林 刘奕田 薛德榕译

农业出版社出版

目 录

自然生态系统

- 生态学基本概念..... Smith (1)
自然资源保护与生态学..... Billings (4)
光合作用与地球..... 岩城英夫 (6)

农业生态系统

- 农业生态学: 研究进展与发展趋势..... 薛德榕 (15)
中国农业生态系统..... Smil (31)
印度东北山区农业体系的作物种植及其产量..... Toky等 (41)
以色列一个自给自足农场的农业生态系统..... Stanhill (56)

农田生态系统

- 稻株残根对土壤氮素动态的影响..... 冈田秀夫等 (62)
稻田试验地粗大植物残体的分解过程..... 木村真人等 (67)
厩肥对淹水变性土化学动态与水稻生长的影响..... Katyal (77)
矿质养分状况对红萍—鱼腥藻共生固氮的影响..... 渡边道彦等 (83)
非共生固氮与淹水土壤稻株的关系..... App等 (91)

译著消息

- 最新译著 (II , 96)
《水稻生理生态译丛》(第二辑) (50)

自然生态系统

生态学基本概念

生态学的基本原理

Smith R. L.

1. 生态系统是生态学的基本单位，它包括非生物和生物成分。营养循环和能流就是通过这两种成分进行。

2. 为使物质循环和能流畅行无阻，生态系统在其成分之间需有结构性的相互关系（土壤、水分、营养、生产者、消费者和分解者）。

3. 生态系统的机能与通过其结构成份间的物质循环和能流有关系。

4. 自然系统中能流总量取决于植物（生产者）所固定的数量。随着能量从一种营养级转移到另一种营养级，大部分能量是在每次转移中丧失，这就限制了赖以维持每个营养级的生物体数量。

5. 生态系统会趋于成熟。它从简单向复杂状态过渡这种方向性变化称为演替。早期的特点和单位生物量具有较高的能流和较高的净产量；后期的特点是单位生物量的低能流和低净生产量。而大部分能量都转入系统内贮存。

6. 当生态系统遭受连续开发，则其成熟程度会降低。

7. 生态系统的机能单位是种群，它占据生态系统中一个生态地位，在能流和营养循环中起着特殊的作用。

8. 在特定的生态系统中，生态地位不能同时被多于一个物种的自养种群所占据。

9. 任何特定的生态系统中，环境和能量固定量均会受到限制。当种群达到生态系统所产生的界限后，其数量必会稳定。若不能如此，种群的数量也会因疾病、竞争、饥饿和低生殖率等而降低（常常是急剧降低）。

10. 环境变化和变动，开发利用以及相互间竞争对群体施加选择的压力。

11. 物种多样性是与物理环境有关的。垂直结构复杂的环境常比简单的环境具有更多的物种。森林生态系统的物种数量比草地生态系统的物种要多；同样，适宜的、变化较少的系统比之严酷的、变化多端的环境，其物种数量要多，热带生态系统比之温带或寒带生态系统的物种多样性程度要高。

12. 海岛环境中，迁移率趋于与灭绝率平衡。海岛距种群源越近，单位时间的迁移率越大；海岛越大，维持每种物种的能力也越大。在任何情况下，随着物种定居越来越多，物种迁移率也逐渐下降。迁移物种中只有少数是新物种。

13. 生态系统有历史性特点, 现在与过去有着密切的联系; 同时, 现在与将来也有联系。

译自 Ecology and Field Biology, 1980, 第三版, 8—9

(蔡建明, 区光来 译, 薛德榕校)

* 译者为本院农学系78级学生

生态系统的定义

Smith R.L.

A.G. Tansley (1935) 在《生态学》的一篇文章中首次采用生态系统一词:

更为基本的概念是……从物理学意义来看, 整个系统不仅包括复杂的机体, 而且还包括形成谓之环境的全部物理因子的综合体。机体不能与其特定的物理环境分开而自成体系……唯这样形成的系统才是地表环境中的基本单位。我们所谓的这些生态系统种类繁多, 大小不一。

系统是被定义为在一定范围内的一组彼此独立的部分或亚系统所构成的综合体(图1)。图中虚线内的区域表示系统。系统内的方框表示亚系统。框间连线表示相互作用。

每个系统存在于时空的环境, 环境给系统的机能活动提供必需的输入。一种输入是能对其作出反应的来自系统以外的信号(图2), 反应结果是系统的输出, 任何性质都转移到环境中。

系统能与执行一系列机能的亚系统以多种途径对输入进行加工。每个部分均有其特定的机能, 但其表现能力则取决于各部分的协调机能活动。系统的输出量与输入量直接相关联。若输入中断, 则系统会停止其机能活动。

系统有开放的, 也有闭合的。闭合系统(生态学家对其不大感兴趣)与其环境没有能量和物质交换。因此, 闭合系统趋于平衡; 开放系统(图3)取决于外界的输入。

具有能在一定程度上对机能实行控制的反馈机制的系统称之为控制系统。在控制

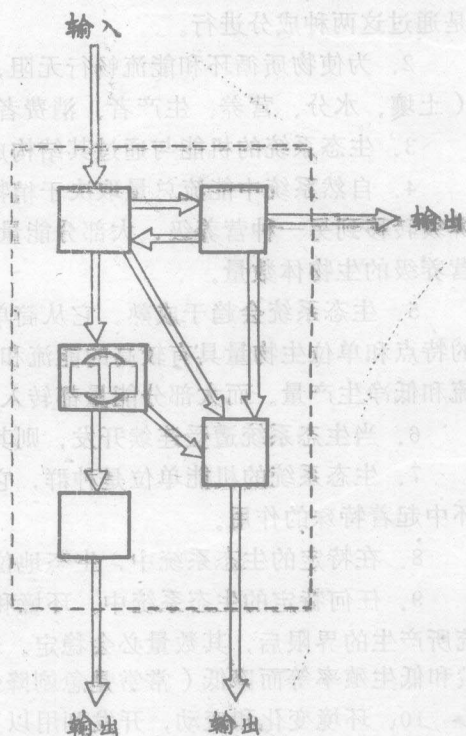


图1 系统的图示

虚线表示系统的边界, 线外范围是系统的环境, 其内的方框是系统的成分或亚系统, 其中一个方框中的两小框代表这个亚系统的两个成分, 框间连线表示各成分间的相互作用。穿越系统边界的粗线表示系统从环境的输入和向环境的输出。

系统中，部分输出反馈输回到系统以控制以后的输出。在图4中，图3的系统通过加入反馈环经开放系统而改变成控制系统。若输入能决定系统的状态，则有反馈存在。为了进行机能活动需具备理想状态或固定点（setpoint），以作为系统调整方向的目标（图5），若固定点被超过，内部机制就被启动以减少输入，以此缓和其超过固定点的趋势。若输入太小，内部机制就保持静止，让输入逐步增大，直至抵达固定点。

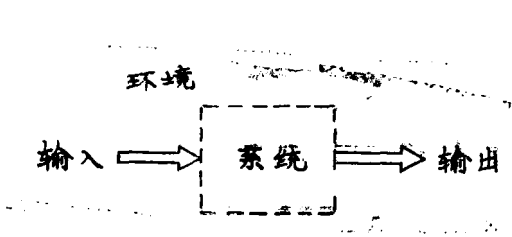


图2 系统从环境的输入和向环境输出的开放系统简图。

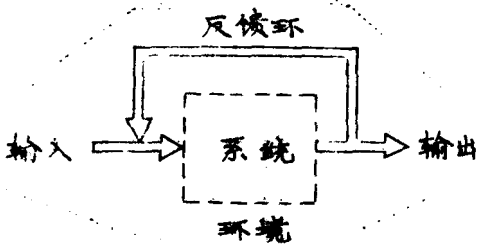


图3 与图2相同的系统。从输出转向输入加上一个反馈环，从而使系统具有控制性。

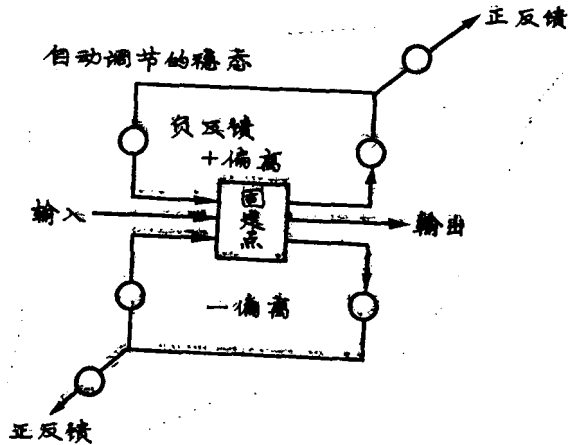


图4 控制系统具有能维持其自身状态的固定点，自动调节的稳态，表示系统通过反馈机制调节自身状态，以不偏离固定点而进行机能活动的上限和下限或范围。当系统偏离固定点时，其控制机制就将其扳回到固定点。这种再调整就称为负反馈，因为它限制任何偏离固定点的强大运动。若系统表现出不断增强偏离固定点的趋势，它就由最终会破坏整个系统的正反馈机制所控制。

控制系统有自动调节的稳态，它反映负反馈系统工作状态的下限和上限。自动调节是系统保持内环境稳定的趋势。若此种稳态被打破，系统就由正反馈控制所主宰，它最终将破坏整个系统，直至其状况得到更正为止。

控制反应会产生稳定的系统。稳定的或自动调节的系统对产生的力量引起的刺激会

作出反应，以此保持或恢复系统的原状。在自然生态系统中，稳定性意味着：系统经历着许多变化后仍能保持与原状相似的结构；或者意味着耐性也就是系统保持其原来状态的能力。

在生命系统中，控制论控制作用的例子不是温血动物（如人体）的温度调节（图5）。人体正常温度是 98.6°F 。如果环境温度上升时，主要位于皮肤的感觉机制觉察到这种变化，把这种信息传递到大脑，大脑对这种信息作出处理后，给效应机制发出信

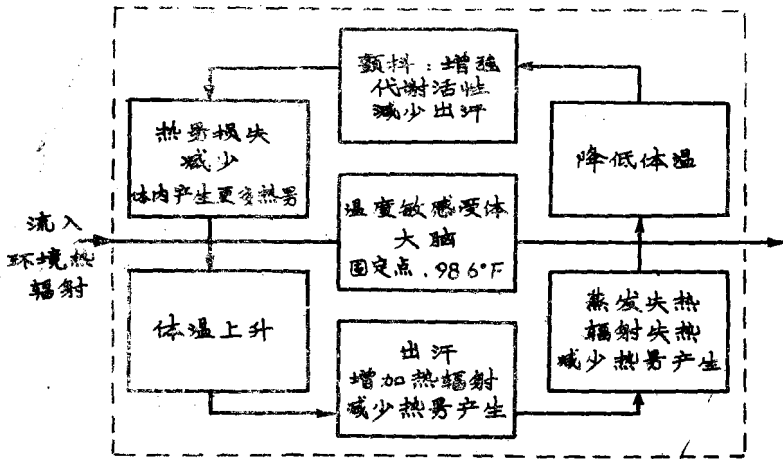


图5 人体温度控制论的控制作用

号，以增加血液流往皮肤，引起出汗。皮肤分泌出来的水分蒸发而降低体温。若外界温度降到一定范围以下，同样的信息程序也会发生，但这时是减少血液的流量并引起颤抖，这种下意识的肌肉运动，释放更多的热量。若环境温度过大，超出自动调节的稳态，这个控制系统就被破坏。若温血动物的体温过高，而身体失热速度太慢，以致不能保持体温正常，正反馈控制就产生效应，躯体代谢加剧，进一步提高体温，最终引起中暑或死亡。若环境温度太低，代谢过程减慢，进一步降低体温，最终导致冷冻死亡。

译自 Ecology and Field Biology, 1980, 第三版, 13—15。

（蔡建明，区光来 译，薛德榕校）

自然资源保护与生态学

W. D. Billings

我们大家都已经知道自然资源应得到保护和拯救。也许这种观点还得接受批判性检验。事实上，自然资源为什么应得到保护呢？

首先，我们最好还是回顾一下：在人类成为主要的生态主宰力量之前，地球上几乎

所有的生态系统类型都在进化。由于人类广泛地使用火、开垦土地、不断捕杀动物，并种植作物；其自身的种群数量迅速上升，最后达到指数增长。人口这种急剧增长，破坏了许多已经平衡了的生态系统，使能量和物质向人类方面转移。由于过去很少考虑到人口日益增长所造成的供养需求，这些生态系统往往是急于开发利用，没有考虑到永久性危害及未来的生产力，或者说未经科学地思考就加以利用。能量和物质迅速向人类和家畜转移，从根本上改变了维持其他生命体系的植被和环境之间平衡。各种明显及不明显的诱变因子开始发生反应以改变各个生态系统，而且其作用很强烈，以致常常使原来的理想生态系统被某些不太理想的新的生态系统所取代。有时连已经适应人类的生态系统内的植被也被破坏，其后果不仅是生产力衰退，还使土壤得不到保护，在风雨侵蚀的淫威下完全消失。由于人口增长而造成日益增长的需要，所有这些问题都变得越来越严重。在地中海东部，人口压力导致牧羊业过度发展，从而失去大部分自然植被以及土壤流失，最后只剩下遍地石头、无生产力的不毛之地，以及营养不良和穷困的人群。亚洲西南部的沙土地地区也发生类似的过渡放牧，结果导致风沙对残留的小片植被的逐渐破坏，吹走表土，使土地变成荒芜的，沙漠似的沙丘。

这种类型的破坏多半发生在人们能意识其后果之前，也发生在人们认识耕地管理的生态学规律之前。到十八世纪中期，欧洲最后一片森林即将消失，于是迫使人们为拯救残留的森林而采取了相应措施，并促使森林生产力发展以适应进一步需求。这个现代化林业的开端极大地增加了欧洲木材的利用量。科学的不断发展为森林保护奠下了良好基础，同时也为世界其他地区提供了实践经验。

直到二十世纪，不断发现和开发土地，才把人类从自己造成的生态学错误中解救出来。在西伯利亚、北美及热带地区，这种开发利用直到现在仍在继续进行。不过现在它是伴随着科学的管理而发展。虽然这些手段对欧洲标准来说是粗野的，但人们还是可以对下列事实产生这样的认识：这些未开垦的土地太宝贵了，以致决不容许这些环境资源受到损失。

世界上许多地区生活水平极低的部分原因，是由于过去土地资源和自然景观受到无可补偿的破坏。在一定程度上这也是由于资源的不合理的及无效的使用。虽然这些资源在今天仍然充足，但应该通过合理的管理和利用以便产生更好的效果。如果地球上人口仍然以目前的方式不断增长，那么所有能够利用的生态系统生产力都得有效地为人类使用服务，否则人类在吃住方面的生活水平将会降低。换句话说，能源、矿产以及水分循环都要有效地合理利用，不得有浪费和漏损。但如果人口不加限制地增长，以及耗去世界的大部分生产力，那么我们会一无所得，失去自然环境，只剩下遍地人群。即使在这种非常不妙的条件下，也必须把人口稳定下来，因为某些（也许是现在还未认识的）因素将会成为限制因子。如果“文明”人类要生存于地球上，我们决不能让人口增长到这样的高水平。所以，控制生育是绝对必要的。

包括人类在内的所有生物都依赖于环境资源以摄取食物、能量和水分及无机盐等基本生活物质。文明人还得依赖于某些物质以提供衣着和住房。这些物质大都由农业生

产、或在工厂里制造。没有这些物质，现代人就会在多数环境下陷入困难。

人们从环境中获取的某些资源是取之不尽的，而另一些则会耗尽。但是如果人们有生态学预见并给予合理管理，这些资源可以保存和更新。还有一些资源如果不合理地使用就会完全耗尽。表1概括各种资源的消耗和更新能力。

表1

使用不尽的资源	可被用尽但可更新的资源	可被用尽且又不能代替的资源
大气总量	可利用的水	土壤
水总量	植被	某些矿物盐
岩石总量	动物	稀有生物种群
太阳能总量	人类种群	某些生态系统类型
	某些土壤矿物盐	自然条件下的自然景观
	未污染的O ₂ 和CO ₂	大多数供用的地下水
	某些生态系统类型	

译自 plans and the Ecosystem, 1978, 第三版, 156—158。

谭东平 孙穗长译 薛德榕校

* 译者为农学系78级学生

光合作用与地球

岩城英夫

一、初级生产与生物圈

地球上生态系统所需的能量来自太阳。地球自大气圈外接受的太阳辐射能大约是1.94卡/厘米²/分,这就称为太阳常数。其中约有20%被大气和云层所吸收,还有30%反射到大气圈以外,到达地球表面的辐射能不到50%。我们把地球上生物进行生长发育的场所当作一个总体,称之为生物圈。生物圈的绿色植物、浮游植物等,通过光合作用固定一部分入射的太阳辐射能,生产有机物质。由于这个过程是包括人类在内的生物圈所有生物赖以生存的原动力,因此可以称为基础生产或初级生产。

生态系统中的初级生产,包括总生产和净生产两个概念。在一定期间内,植物光合作用形成的有机物生产量称为总生产量,也可称为光合量。从总生产量中减去同一期间内的呼吸量,就是净生产量。生产力 (productivity), 一般以单位土地面积单位时间内植物生产的有机物质 (乾物质) 来表示, 但有时也以含碳量和热量 (卡) 表示。在总生产量和净生产量之中,生态学家主要测定净生产量,这是由于人类和动物可能采集和食用的是净生产量,因而具有重大的生态学意义,而且,测定总生产量比测定净生产量要困难得多。此外,将某地某时实际存在的植物体重量称为现存量或生物量,以与上述生产力相区别。

到底整个地球固定了多少碳素, 生产了多少有机物质呢? 过去, 有许多研究者对地球的光合作用或初级生产作过定量估算。其中最早的是李比希(Liebig, 1862), Liebig假定地球表面为一年内收获5吨/公顷的牧草地所覆盖, 推算出整个地球每年固定 $230-240 \times 10^9$ 吨二氧化碳。基于这个估算, 他推测, 如果没有 CO_2 的交换, 则大气中的 CO_2 在21—22年内将会用尽。以后, Ebermeyer (1882) 用他自己测定的德国巴伐利亚森林生产力资料和法国的旱地生产力统计资料, 推算出陆地植物固定的 CO_2 量为 90×10^9 吨/年。Schroeder (1919) 利用 Ebermeyer 的资料, 结合考虑地球上森林、草原和耕地的面积, 推算出整个陆地碳素固定量是 13×10^9 吨/年(干物质生产量为 28×10^9 吨/年)。1937年, Noddack 推算出地球的碳素固定量是 64×10^9 吨/年, 其中海洋的碳素固定量为 28.6×10^9 吨/年。第二次世界大战后, Muller 推算出陆地的碳素固定量为 10.3×10^9 吨/年, 整个地球则为 25×10^9 吨/年。这些地球生产力的推算值, 因 CO_2 固定量、碳素固定量与各种表现方式而不同。为便于比较, 假定有机物(干物质)的含碳量为45%, 再将以上各值换算为干物量, 现列于表1。由于上述陆地生产力的推算值以及关于各种生态系统生产力的资料是在短时期内测定得出的, 与最近的推算比较要小得多。

表1 全球的初级生产(净生产)总量的推算值(干物量 $\times 10^9$ t/年)

著 者	净 生 产 量			附 注
	陆地	海洋	全球	
Ebermeyer(1882)	55	—	—	原文为 CO_2 量
Schroeder(1919)	28	—	—	
Noddack(1937)	79	63	142	原文为碳素量
Bonner等(1952)	35	300	335	原文为碳素量
Müller(1960)	23	33	56	原文为碳素量
Whittaker等(1969)	109	55	164	
Bazilevich等(1971)	173	60	233	
Golley(1972)	89	55	144	
Lieth(1972)	100	55	155	
Lieth(1975)	122	55	177	
Whittaker等(1975)	118	55	164*	
Ajtay等(1979)	133	—	—	

*原文为164, 应为173——编者。

**干物量以 CO_2 量 $\times 0.61$ 求出

***干物量以碳素量 $\times 2.22$ 求出。

二、初级生产测定方法

为了推算地球的初级生产力, 有必要大量收集有关世界各地各种生态系统的高度精

密的测定值。为此,选择生产力测定方法是很重要的。关于陆地生态系统初级生产的测定方法,在最近10年中,通过IBP(国际生物学计划委员会)的研究逐步得到改进。植物群落的净生产量的测定,一般在植物现存量测定的基础上进行。应用称为收获法的方法,在 t_1 和 t_2 两个时间内,分别测定植物群体的现存量 y_1 和 y_2 ,求得群落生长量($\Delta y = y_2 - y_1$),再加上这个期间内植物体的枯枝脱落量(L)以及动物取食量(G),可以求得净生产量(P_n),即:

$$P_n = \Delta y + L + G \quad (1)$$

净生产量之中,加上同一个期间内植物呼吸消耗的有机物量,便可求得总生产量,即:

$$P_y = P_n + R \quad (2)$$

应用收获法测定净生产量,对一年生草本植物来说比较简单,但对多年生植物,测定地下部分的生长量和枯死量是有困难的,还有必要做一系列工作。从森林而言,在多数情况下,与一年内群落生长量相比较,落叶和枯枝等枯死量是相当大的。为此,在测定森林生产力时,依据未遭破坏的森林中较易测定的树高和胸高直径,用相对生长关系,间接推算出叶、茎干和枝梢的现存量和生长量的方法。

此外,根据微气象学方法(空气力学法,热收支法)和同化箱方法等,直接测定植物群落光合作用的精密方法也陆续出现,但应用这些方法难以进行长时间的连续测定,它们适合于短时间的测定。此外,如能测定生育期间的呼吸量,则据式(2)按净生产量求得总生产量。还可用群落光合作用的数学模拟计算生育期中总生产量。但是,关于自然群落的总生产量的测定,由于方法上的困难,为数还不多,现在所得生态系统生产力资料,大多是关于净生产量方面。

三、地球的初级生产力

1. 海洋的生产力

海洋约占地球表面的70%,在海洋中起生产者作用的主要是浮游植物,但沿海岸的海藻和附生性微小藻类也起着重要作用。关于海洋的总生产量,曾进行各种推算,初期的推算值(例如Riley),认为海洋生产力多估计一个数量级,基于这一点,Bonner和Galston(1952)推算地球上有机物的生产量,约有百分之九十是在海洋。但由于以后 ^{14}C 方法的运用,对海洋浮游植物的生产力得到了相当精确的推算值。

例如,Steeman, Nielsen 和 Jensen(1957)基于乘格拉特阿号环绕世界一周应用 ^{14}C 调查的资料推算整个海洋的净生产量是 $12-15 \times 10^9$ 吨碳/年(相当于 $26-33 \times 10^9$ 吨/年有机物量)。Kyther(1960)以100克/米²/年作为海洋的平均有机物生产力,计算出具有 361×10^6 平方公里面积的海洋净生产量为 36×10^9 吨/年,但以后Kyther(1969)又将海洋分为远洋(326×10^6 平方公里),大陆架(36×10^6 平方公里)以及洋流流域(3.6×10^6 平方公里)三区,平均生产力分别以50、100、300克碳/米²/年计算,以此推算海洋的初级生产量为 20×10^9 吨碳/年(相当于 44×10^9 吨/年有机物量)。此外,苏联的Koblentz-Mishke根据全世界海洋的7000个点的测定资料,将整个海洋区分为生产力不同的五种类型,即:按亚热带大洋中央部分最缺乏营养的水域平均生产力为70毫克碳

/米²/日,最富于营养的浅海水域的平均生产力为1000毫克碳/米²/日等推算,海洋浮游植物的总生产量是 23×10^9 吨碳/年(相当于约 50×10^9 吨/年有机物),减去呼吸量,其净生产量是 14×10^9 吨/年(相当于 31×10^9 吨/年有机物),但他用¹⁴C方法对生产力的估价有稍低值的倾向,对沿岸一带的生产力也可能估价过低,较正确的推算值,总生产量是 $25 \sim 30 \times 10^9$ 吨碳/年(有机物, $56 \sim 67 \times 10^9$ 吨/年),净生产量 $15 \sim 18 \times 10^9$ 吨碳/年(有机物, $33 \sim 40 \times 10^9$ 吨/年)。由于这些计算值是以浮游植物为中心,没有包括附生藻类的生产量,也没有考虑浮游植物在光合作用时排出到体外的有机物,可以看出实际生产力比这些计算值要大一些。Whittaker和Likens推算整个海洋的净生产量是 55×10^9 吨/年(表2)

2. 陆地的生产力

根据IBP研究和收集世界各地陆地生态系统植物现存量和生产力的资料,关于整个陆地的净生产量,已经可以做出较以前精确的推算。推算整个陆地生产量最常用的方法,就是根据世界植被分布图区分出若干个大范围的生态系统群,从植被分布图可以分别求出各大生态系统的面积,同时推算各大生态系统的平均生产力,两者相乘求得各区产量,各区产量相加即得整个陆地的生产量。表2是Whittaker和Likens应用这一方法所得的推算结果。在应用这一方法以估算各大生态系统的面积及其平均生产力时,可能有相当大的误差。从不同地区来看,温带生态系统的资料较多,各研究者的推算值相当一致,但热带地区生产力资料还不足,今后还可能有所变更。关于整个陆地净生产量,有多个推算值(表1),最近的研究值,除苏联学者的推算值以外,大体在 $100 \sim 130 \times 10^9$ 吨/年的范围内。据Bazilevich等苏联学者的推算,陆地生产力是 173×10^9 吨/年,比Lieth和Whittaker以及Likens最近的推算值还大40—50%。Bazilevich等所用的各生态系统区域的平均生产力可能估计过大。可用现实生产力表示植被的潜在生产力。

在表2中,还列出各大生态系统生产力测定值的变幅和平均值。在热带多雨林,表现最高生产力,从较少的测定实例来看,推算净生产量是 $1000 \sim 3500$ 克/米²/年,平均生产力是 2200 克/米²/年。温带、亚寒带成年森林的净生产量多为 $800 \sim 1500$ 克/米²/年。关于日本森林地上部净生产量(除去根部生产量),已积累相当多的资料。暖温带带的常绿阔叶林生产力最高(平均约 2000 克/米²/年),松林和杉林其次($1000 \sim 1500$ 克/米²/年),常绿针叶林生产力稍低(平均约 1000 克/米²/年),寒温带落叶阔叶林最低 $500 \sim 1000$ 克/米²/年。再考虑到地下部的生产量,日本森林的生产力应比上述各值增加20—25%。这些数值是在成年的比较稳定的森林中取得,而大面积的各森林生态系统的平均生产力,比这些测定值要低些。

世界草地生产力,受湿度的支配。温带草原的生产力,与干湿度的变化相对应,在 $200 \sim 1500$ 克/米²/年范围内变动。沼泽地芦苇草原,往往表现出很高的生产力。从整个地球来看,由于干燥地带草原比重大,推算温带草原平均生产力是 600 克/米²/年。冻土地带和沙漠的生产力低于 200 克/米²/年。世界的耕地面积是 14×10^6 平方公里,1950年作物净生产量,占陆地净生产量的8.5%,1970年占9%。耕地初级生产力,因地因品种而

表 2

地表的初级生产量以及植物现存量、叶绿素含量和叶面积 (Whittaker 等, 1975)

地 带	面 积 (10^6 公里 2)	净 生 产 量 (干物量)			现 存 量 (干物量)			叶 绿 素		叶 面 积	
		变 情 (克/米 2 /年)	平 均 (克/米 2 /年)	总 量 (10^9 吨/年)	变 情 (公斤/米 2)	平 均 (公斤/米 2)	总 量 (10^9 吨)	平 均 (克/米 2)	平 均 (克/米 2)	平 均 (米 2 /米 2)	平 均 (米 2 /米 2)
热带多雨林	17.0	1000—3500	2200	37.4	6—80	45	765	3.0	3.0	8	8
热带季雨林	7.5	1000—2500	1600	12.0	6—60	35	260	2.5	2.5	5	5
温带常绿林	5.0	600—2500	1300	6.5	6—200	35	175	3.5	3.5	12	12
温带落叶林	7.0	600—2500	1200	8.4	6—60	30	210	2.0	2.0	5	5
亚热带森林	12.0	400—2000	800	9.6	6—40	20	240	3.0	3.0	12	12
疏林灌木林	8.5	250—1200	700	6.0	2—20	6	50	1.6	1.6	4	4
温带稀树草原	15.0	200—2000	900	13.5	0.2—15	4	60	1.5	1.5	4	4
温带草原	9.0	200—1500	600	5.4	0.2—5	1.6	14	1.3	1.3	3.6	3.6
冻土高山草原	8.0	10—400	140	1.1	0.1—3	0.6	5	0.5	0.5	2	2
沙漠半沙漠	18.0	10—250	90	1.6	0.1—4	0.7	13	0.5	0.5	1	1
岩石冰山	24.0	0—10	3	0.07	0—0.2	0.02	0.5	0.02	0.02	0.5	0.5
耕地	14.0	100—4000	650	9.1	0.4—12	1	14	1.5	1.5	4	4
湿地, 沼泽	2.0	800—6000	3000	6.0	3—50	15	30	3.0	3.0	7	7
湖沼, 河川	2.0	100—1500	400	0.8	0—0.1	0.02	0.05	0.2	0.2	—	—
陆地合计	149	—	782	117.5	—	12.2	1837	1.5	1.5	4.3	4.3
远 洋	332.0	2—400	125	41.5	0—0.005	0.003	1.0	0.03	0.03	—	—
海流流域	0.4	400—1000	500	0.2	0.005—0.1	0.02	0.008	0.3	0.3	—	—
大 陆	26.6	200—600	360	9.6	0.001—0.04	0.001	0.27	0.2	0.2	—	—
海藻、珊瑚礁	0.6	500—4000	2500	1.6	0.04—4	2	1.2	2.0	2.0	—	—
河 口	1.4	200—4000	1500	2.1	0.01—4	1	1.4	1.0	1.0	—	—
海洋合计	361	—	155	55.0	—	0.01	3.9	0.05	0.05	—	—
全球总计	510	—	336	172.5	—	3.6	1841	0.48	0.48	—	—

异，变幅介于100~4000克/米²/年，日本水稻的净生产量较高，平均为1300克/米²/年。推算世界耕地平均生产力是650克/米²/年，与温带草原接近。

推算陆地初级生产总量的第2种方法，就是依气温和雨量等的分布进行理论计算。例如Lieth (1972) 将从冻土地带到热带世界各地50个点（主要是北半球）测定的净生产量资料，与这些地点的年平均气温和年降雨量对照作图并得出以下两个关系式：

表3 全球各个生态系统的初级生产（总生产，净生产）推算值
(Golley, 1972)

生态系统	面积 ×10 ⁶ 公里 ²	总生产量 ×10 ⁹ 吨/年	净生产量 ×10 ⁹ 吨/年	P _n /P _g 比值
热带森林	20	133	40.0	0.30
温带森林	6	26	7.8	0.30
亚寒带森林	10	27	8.0	0.30
热带稀树草原	15	18	10.5	0.58
草原	25	13	7.5	0.58
沙漠	25	3	1.8	0.60
耕地	15	16	9.8	0.61
冻土地带	10	3	2.0	0.67
冰雪地带	15	0	0.0	—
其它	7	2	1.4	0.70
陆地小计	148	241	88.8	0.37
海洋	361	92	55.0	0.60
全球总计	509	333	143.8	0.43

$$P_n = 3000 / (1 + e^{1.345 - 0.119T}) \quad (3)$$

$$P_n = 3000 (1 - e^{-0.000444P}) \quad (4)$$

式中， P_n 是年净生产量（克/米²）， T 是年平均气温（℃）， P 是年降雨量（mm）。Lieth 将世界陆地分为25000个小区，从世界各地1000个地点的气象资料推算各小区的平均气温和年降雨量，再用式（3）和式（4）计算各小区的净生产量。依上述两式可以得出两个净生产量数值，并将其中的低值看成该小区的生产力。这些计算和绘制生产力分布图，都用电子计算机进行。据Miami模型推算的陆地净生产量是124.5×10⁹吨/年，平均生产力是888克/米²/年。

Lieth 和 Box (1972) 应用同样的方法，由世界各地蒸发量资料推算整个陆地的生产力。即，基于50个地点所得生产力资料，得出净生产量（ P_n ）与年蒸发量（ E ，单位是mm）之间的关系如下式所示：

$$P_n = 3000 [1 - e^{-0.000444(E-20)}] \quad (5)$$

他们根据 Geiger 的世界气象图推算世界各地 562 个地点的年蒸发量,再用上式计算这些地点的生产力,用电子计算机制成与 Miami 模型同样的陆地生产力分布图。根据这种方法推算的陆地净生产量是 118.7×10^9 吨/年。以上由植被分布图推算的 Whittaker 和 Likens 的陆地生产力,以及由气象资料推算的陆地生产力,约为 120×10^9 吨/年,现在看来大体上是恰当的。但是,由于近年来地球上植被变化较大,这个推算值今后还可能有一些变动。

3. 总生产量

关于地球的总生产量即总光合量,由于对各个生态系统的总生产量的测定资料不多,难以得到可以充分信赖的推算值。过去测定的总生产量资料,往往是由净生产量加上呼吸量求得。植物群落呼吸量 (R) 与总生产量 (P_g) 的比值 R/P_g , 因群落中优势种而异,还因群落的年龄(林龄)而异。一般说来,群落结构大者 R/P_g 也大,森林的 R/P_g 比草本群落大,幼年森林的 R/P_g 比成年森林要小。吉良研究了各种生态系统的净生产/总生产的比率 (P_n/P_g 比),一般说来,森林为 $0.25 \sim 0.55$, 多年生草本群落为 $0.45 \sim 0.60$, 一年生草本和作物群落为 $0.55 \sim 0.65$ 。森林的 P_n/P_g 比值,成年的常绿阔叶林为 $0.26 \sim 0.35$, 落叶阔叶林为 $0.45 \sim 0.6$, 稍大。落叶树的 P_n/P_g 值之所以较大,可能是由于叶片着生期较短因而叶片呼吸量相对较小的缘故。

关于整个地球的总生产量,仅有 Golley (1972) 的推算值(表 3)。表中森林的 P_n/P_g 比值为 0.30 , 热带稀树草原为 0.58 , 耕地、沙漠为 $0.60 \sim 0.61$, 冻土地带为 0.67 , 海洋为 0.60 , 根据净生产量推算出各大生态系统的总生产量。据此,整个陆地的总生产量是 241×10^9 吨/年 ($P_n/P_g = 0.37$), 海洋的总生产量是 92×10^9 吨/年,整个地球为 333×10^9 吨/年。但是, Golley 推算出的陆地净生产量,比前述 Whittaker 和 Likens 的数值小 25% , 如果以 Whittaker 和 Likens 的数值为基础进行同样的计算,则整个地球的总生产量约为 410×10^9 吨/年。

4. 初级生产效率

关于植物群落初级生产的能量利用效率的定义,有若干种方法。在生态学上,多用林德曼比值 (Lindeman ratio), 即生育期中入射太阳能与其中以化学能形式被固定于有机物的能量之比。这时,有取净生产作为生产量的,也有取总生产作为生产量的。此外,以太阳辐射能为分母,有取全部短波辐射的,也有取光合作用有效辐射 ($0.4 - 0.7 \mu$) 的,应加注意。这里主要分析全部短波辐射的净生产效率。

植物群落所固定的能量,一般以植物干物量乘以该植物的燃烧值求得。植物的燃烧值,因植物种类而异,据 Lieth (1975) 资料,在木本植物中,热带多雨林为 4.1 , 热带季风林为 4.2 , 温带林为 $4.6 \sim 4.7$, 亚寒带林为 4.8 千卡/每克干重,草本植物为 4.0 千卡/每克干重。热带林木的燃烧值比温带林木低,还有被子植物比裸子植物低的倾向。

关于地球初级生产(净生产)效率,据 Golley 推算,到达地球表面的全部短波辐射入射量以 657×10^{18} 千卡/年计算,则陆地初级生产效率为 0.20% , 海洋为 0.06% , 整个地球为 0.10% 。据 Lieth (1973) 计算,到达地球的全部短波辐射入射量以 610×10^{18}

千卡/年计算, 陆地净生产量以 100×10^9 吨/年计算, 则陆地初级生产效率为 0.24%。后来 Lieth (1975) 将陆地生产量校正为 121.7×10^9 吨/年, 以这个值作基础推算出陆地初级生产效率为 0.3%, 海洋生产效率为 0.06%, 地球初级生产效率为 0.13%。此外, 由于对光合作用有效辐射 (PAR) 利用效率是对全部短波辐射利用效率 (0.13%) 的两倍, 这与 Whittaker 和 Likens 列举的地球对 PAR 的初级生产效率 0.27% 相接近。

关于地球的能量总利用率, 据 Golley 计算, 陆地为 0.57%, 海洋为 0.10%, 整个地球为 0.24%。但是, 正如前述, Golley 推算的陆地生产力比 Whittaker 和 Likens 的推算值低 25%。考虑到这一点, 地球的总生产效率约为 0.3% (陆地 0.8%, 海洋 0.1%)。表 4 是吉良所收集的陆上植物群落的总生产和净生产效率。

表 4 陆地植物群落的初级生产效率 (吉良, 1976)

生育期间对全短波辐射入射量的效率			
植物群落的类型	总生产效率	净生产效率	P_n/P_g 比值
森 林	2—3 %	0.5—1.7	0.25—0.55
多年生草本群落	1.3—1.6	0.6—1.0	0.45—0.60
一年生草本及作物群落	—1.5	—1.0	0.55—0.65

四、现存量和叶面积、叶绿素含量

1. 植物体现存量

地球上植物的数量有多大呢? 这无论对研究地球生物生产力, 还是对研究元素和养分的地球生物化学循环, 都是重要的知识。对于地球上各大生态系统中每种植物体的现存量, 经 IBP 的研究已有阐明 (表 2)。关于陆地生态系统的植物体现存量, 一般来说, 草原、沙漠、冻土地带是 $0.1 \sim 0.5$ 千克/米², 幼林、疏林、灌木林是 $5 \sim 20$ 千克/米², 成林是 $20 \sim 60$ 千克/米²。海洋植物的现存量, 除藻类外, 大体上低于 0.1 千克/米², 仅及成林现存量的 $1/1000$ 。包括陆地水域在内的整个陆地的现存量, 据 Whittaker 和 Likens 推算, 是 1837×10^9 吨, 海洋的现存量是 3.9×10^9 吨。也就是说, 植物现存量的 99% 以上处于陆地之上。

在陆地上, 森林的现存量 (1650×10^9 吨) 占整个陆地现存量的 90%, 其中热带林 (1025×10^9 吨) 占整个陆地现存量的 56%。据 Bolin 资料, 大气中以 CO_2 形式存在的碳素有 700×10^9 吨。在森林中, 除了土壤中的碳素之外, 有 740×10^9 吨碳素。可见, 森林是巨大的碳素贮藏库, 如果森林被破坏, 可能给予碳素的地球生物化学循环以很大影响。表 2 的数值是 1950 年现存量的推算值, 没有考虑到以后森林破坏的影响。根据 Ajtay 等最近的推算, 森林现存量已减少到 950×10^9 吨, 整个陆地的现存量是 1244×10^9 吨。

植物群落现存量 (B) 与净生产量之比, 因群落中占优势的植物类型和植物年龄而异。比较各生态系统的 B/P_n 比率, 沙漠为 $2 \sim 10$, 多年生草本群落为 $1.5 \sim 3$, 灌木林为 $2 \sim 12$, 疏林、幼林为 $10 \sim 30$, 成林为 $20 \sim 50$ 。如前节所述, 成年森林的生产力, 平均是温带草原的 $2 \sim 3$ 倍, 而现存量蓄积则大 $10 \sim 20$ 倍。海洋的 B/P_n 比率在 1 以下,

据 Whittaker 和 Likens 的研究, 大洋中浮游植物为0.024, 整个海洋是0.07, 比陆地的15.7要小得多, 这说明浮游植物的循环率极高。

要用现有资料正确推算地球上动物的现存量, 是相当困难的。据 Whittaker 和 Likens推算, 除人类和家畜以外, 陆地植食动物的现存量是 1.0×10^9 吨, 海洋动物的现存量也是 1.0×10^9 吨。1970年, 人类的现存量是 0.05×10^9 吨, 家畜的现存量是 0.26×10^9 吨, 人类和家畜的现存量共占陆地动物现存量的1/4弱。在陆地动物现存量中, 不包括肉食动物和腐食动物的现存量, 如果加上这两方面的现存量, 则上述推算值还要大幅度增加。

2. 叶面积指数和叶绿素含量

植物群落叶面积的大小, 作为量度光合作用器官的一个尺度, 是很重要的问题, 一般用叶面积指数 (LAI)表示。LAI是群落叶面积对于土地面积的比值 ($\text{米}^2/\text{米}^2$)。表2列出陆地上各大生态系统的平均LAI值。其中, 温带常绿树林12, 看来估计稍为过高。此外, 亚寒带森林的LAI是针叶全部表面积对土地面积的比值。关于日本森林的 LAI, 表5列示只木和蜂屋 (1968) 收集的资料 (表中针叶树木的LAI是针叶全表面积的1/2对土地面积的比值)。据此, 落叶阔叶树林和落叶松与松林的LAI是3~6, 常绿针叶树林和常绿阔叶树木LAI稍大为5~6。日本草原群落的LAI是4—5, 但乾燥地带草原的LAI低于此值。

在各生态系统之间, LAI值比现存量变幅小一些。LAI与净生产量之间呈正相关, 但仅从LAI难以正确予測生产力。吉良等应用叶积 (leaf area duration) 的概念, 调查森林的总生产量与森林的LAI乘生育期 (月数) 所得平均叶积的关系。平均叶积和总生产量之间, 有以下关系式, 表现为饱和型曲线。

$$\frac{1}{P_g} = \frac{0.6652}{n \cdot \text{LAI}} + \frac{1}{90.90} \quad (6)$$

式中n是生育期月数, P_g 是年生产总量 (吨/公顷)

表5 日本森林的叶量 (只木和蜂屋 (1968))

森 林 类 型	资 料 数 (林分)	叶 子 现 存 量 平均值 (干重)	叶面积指数 (叶片)
落叶阔叶树林	97	2.9 ± 1.5 吨/公顷	3—6
红松林	26	2.9 ± 1.0	2.5—4.5
松树林*	59	6.8 ± 1.8	3.5—6
常绿阔叶树林	44	8.6 ± 2.6	5.5—9
常绿针叶树林**	47	16.0 ± 4.5	5—10
杉树林***	96	19.4 ± 4.9	4.5—8.5

* 不包括伏松; ** 不包括松树、杉树;

* 包括嫩枝之类的全部绿色部分的数量