

森林生态系统的 格局与过程

〔美〕 F. H. 鲍尔曼 等 著



科学出版社

森林生态系统的 格局与过程

〔美〕 F.H. 鲍尔曼 等著

李景文 石家琛 周晓峰 向开毅 译
胡正昌 王义弘 赵惠勋

内 容 简 介

本书为系统生态学方面的新著作。作者曾对美国东北部北方阔叶林的水文、生物地球化学及生态学进行过长期观测研究,本书根据实测数据,并吸收有关资料,对北方阔叶林生态系统的结构、功能和发展过程,提出一个综合性的描述,并从整体观点出发,提出景观管理的合理方案。全书共分八章,各章分别按北方阔叶林皆伐后森林发展的四个时期(更新期、集聚期、过渡期和稳态期),论述了许多重要的生态学问题,诸如第一性生产量和生物量积累的限制因素,能量流和生物地球化学的生物调节、物种多样性和稳定性之间的相互关系,不同发展时期生物地球化学行为的变化,以及风化-侵蚀相互作用对生产力的影响等。收集数据较多,有现实材料又有逻辑推理,内容比较全面、新颖,反映了生态系统发展现阶段的新水平。本书可供生态学研究人员、大专院校有关专业师生以及农林科技和生产人员参考。

F.H.Bormann G.E.Likens

PATTERN AND PROCESS IN A FORESTED ECOSYSTEM

Springer-Verlag, New York Inc, 1981

森林生态系统的格局与过程

[美] F. H. 鲍尔曼 等著

李景文 石家琛 周晓峰 向开稷 译
胡正昌 王义弘 赵惠勋

责任编辑 于拔 彭克里

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1985年 8 月 第 一 版 开本: 850×1168 1/32

1985年 8 月 第一次印刷 印张: 8 5/8

印数: 0001—2,400 字数: 226,000

统一书号: 13031·2942

本社书号: 4456·13—10

定价: 2.50 元

前 言

生态系统生态学 (ecosystem ecology) 的出现, 对于原为生物学家的生态学者造成很多困难, 因为不可避免地随着这一领域的发展, 它吸收了一些对于多数生态学家比较生疏, 然而对了解生态系统的结构和功能又很重要的其他学科的成分。从努力了解生态系统内部极其复杂的生物学功能的生态学家观点看, 再增加生物学与生物地球化学、水文学、小气候学、地貌学、土壤学以及应用科学 (如造林学和土地利用管理学) 相结合的需要, 通常看起来似乎是办不到的要求。生态学家通常的反应是把其观察事物的观点限制在生物学范围之内, 从而把物种间相互关系的模型化, 认作是生态系统的模型化, 或者把生态系统生命部分的模型化看作是生态系统整体的模型化。其实并非如此, 因为了解生态系统的结构和功能, 除生命过程外, 还需要充分了解非生命的过程, 通常缺少一个方面, 哪个方面都难以了解。

约15年以前, 稍微不同于那时最流行的一种生态学的观点, 即用很强的朴素观和一种探索观念相结合, 使我们相信, 考虑生态系统功能的非生命一方而不是非常复杂的生命的一方, 在研究生态系统中可提供很大的好处。为了检验这种可能性, 我们采取差不多同时进行的两个步骤。我们所建立的生态系统模型, 不仅包括了生命过程而且也包括非生命过程, 我们曾设计了一种计算这种模型某些重要参数的办法, 迄今这些参数的估测仍有很大的困难。

我们所建立的模型, 是把陆地生态系统设想为全球生物地球化学循环的一个有限范围的部分, 模型的描述将在本书的有关章节中详细说明。生态系统是一个开放系统, 它从太阳接受能量, 并从生物地球化学循环中取得物质和能量。它加工这些物质和输

出一些物质到更大的循环中。生态系统内部的各种活动极大地受到输入性质的控制。人们有意或无意对各种输入施加了影响，对于生态系统结构和功能有着重要的作用。同样，人们有意或无意在生态系统内部进行各种管理工作，也能对生态系统的输出性质有很大作用。这些输出又进入更大范围生物地球化学循环中，并且有可能影响着相互联系着的各种生态系统。换句话说，一个生态系统的输出，可变为另一个生态系统的输入。据此，输入和输出可以看作是生态系统之间传送天然或人为活动影响的连锁。我们的生态系统概念，不仅强调系统之间的相互联系，而且还提出生态系统是随着强加于它的天然或人为活动的进展而能够增长或下降的一个结构。诸如风化、固氮或生物量积累等现象能够在—个生态系统的范围内估算，物种对策 (species strategies) 可与时间和空间的生物地球化学变量联系起来研究。

我们没有想到测定输入、输出相互关系的“小集水区技术”，对于建立我们的生态系统模型迄今可能仍然是一个非常明智的方法。这种技术是把基底不透水的小集水区看作一个限定范围的生态系统。正如本书所讲的，这种方法可以进行相当精确的测定某些养分的输入和输出，以及确定部分养分的收支。这些收支与生态系统内的生产力、生物量积累、树冠淋洗、凋落物等参数的测定相配合，可以进行更完善的养分收支的数量化。根据收支平衡，通常我们就可以测得用其他方法很难测定的各种过程，如岩石风化，氮素固定或硫的聚集量。

小集水区技术不仅可进行天然生态系统结构和功能 的数量化，而且只要建立起生物地球化学的基础工作，就可能发展成为一个实验生态系统生态学的方案。即对整个集水区生态系统进行某些处理，并将处理过的系统的反应与未干扰的系统加以比较。这种方法不仅可以得到大量处理效果的资料，而且也可获得未经干扰的系统中所发生的某些过程的数量化。这些资料用其他方法不可能测得。

我们写的第一本“森林生态系统的生物地球化学”一书，曾

提出一个集聚中的北方阔叶林集水区-生态系统生物地球化学的详细研究。主要研究通过生态系统的水分和养分流的各种物理特性,以及水分和养分估算。

本书主要重点介绍北方阔叶林生态系统结构、功能和发展的综合见解。它着重于生物地球化学各种过程间的相互关系、生态系统的生命和非生命的结构、生态系统内部物种的行为,以及受到干扰后这些关系如何随着时间而变化。关于生物地球化学的资料,我们主要利用第一卷的材料,但重点放在生物过程对不稳定因素的控制作用上,每个生态系统都不断地受到不稳定因素的作用。

我们的目的,不仅是提出生态系统发展的综合见解,而且我们这本书也是对生态系统结构和功能感兴趣的自然科学者的一本教学工具书。为此,我们特别对过去一些重要的结论作了详细的论证,并将以事实为主的结论和以推测为主的结论加以区别。本书一般适合对于生态系统生态学感兴趣的读者,而不是生态系统的专家。不可否认,我们尽力写些读者需要的部分,但终究生态系统生态学是最复杂的学科之一,所以本书不可避免地反映一些复杂性的问题。

致谢

任何一个发展新学科的科学家的,都应非常感谢前人的工作。我们应感谢对于提高哈巴德布鲁克的研究有着不同影响的四个人。E. P. Odum热心提倡生态系统作为生态学研究的基本单位而安排试验现场。M. F. Buell和H. J. Oosting的研究和教学的重点在演替和顶极,对于我们研究生态系统的发展方面提供时间的次序, A. D. Hasler湖泊生态系统试验管理的成就,使我们相信我们研究的生态系统同样有可能取得成功。此外,这本书的写作还受到W. D. Billings的鼓励和催促。

哈巴德布鲁克生态系统的研究是很多人的智慧、双手和热心赞助的产物。我们前一本书曾向151人致谢,他们为前书和本书的

出版作出各种贡献，我们现在再增加：A. Bormann, H. Buell, T. Butler, J. Cole, P. Coleman, P. Doering, E. Edgerton, J. Ford, C. Goulden, M. Hall, R. Hall, W. Hanson, R. Harkov, T. Hayes, G. Hendrey, D. Hill, W. McDowell, R. Moore, S. Nodvin, J. Sherman, J. Sloane, 和 J. Teffer。我们也感谢美国林务局的 L. Auchmoody, J. Baker, R. Campbell, V. Jenson, V. Johnson, E. Kelso 和 R. McDonald。特别是耶鲁大学图书馆的 J. Miller 提供关于火灾和其他部分的意见和资料。我们也感谢 Chris Bormann 和 Rebecca Bormann 整理手稿和助理编辑。Phyllis Toyryla 不仅为我们打印手稿，而且也积极热心地协助了我们手稿的准备工作。

为了保证科学的严谨性，我们感谢牺牲自己宝贵时间来审阅我们手稿的同事们。由于他们有见识的批评意见，细致的校阅和及时地提出意见，使我们手稿有了提高，但我们也意识到我们珍爱的少数结论有些人认为模糊不清。我们也感谢与我们直接和间接保持联系的人有：S. Bicknell, J. Eaton, R. Holmes, J. Hornbeck, S. Levin, J. Melillo, D. Ryan, T. Siccama, L. Tritton 和 T. Wood。特别感谢 J. Aber, W. Covington, A. Fecle-
rer, C. Hall, O. Loucks, P. Marks, W. Martin, W. Niering, S. Pilgrim, K. Reed, G. Whitney 和 R. Whittaker 等人审查本书主要章节，并提出很多有创见性的意见。

我们也向国家科学基金会致谢，过去15年当中曾给予我们工作上的支持，并向美国林务局致谢，使我们有可能使用哈巴德布鲁克实验林，以及分享林务局的科学家们在哈巴德布鲁克所积累的想法和资料。但还要说明的是书内并不一定限于林务局的想法。最后，篇幅有限，无法表达 Robert S. Pierce 的全部贡献。他不仅参加科学研究的设计和执行。而且由于他的谦逊和非凡的能力调协和管理复杂的事务，为哈巴德布鲁克生态系统研究所取得的成就作出了较大的贡献。

〔李景文译〕

目 录

前 言	(v)
第一章 北方阔叶林: 一个生态系统发展的模型	(1)
一、目 标	(1)
二、我们理论模型 (生态系统发展) 的限制 条件	(7)
三、皆伐后生物量的积累	(13)
四、哈巴德布鲁克生态系统的研究	(30)
五、小 结	(42)
第二章 集累生态系统的动力学、生物量、水文学 和生物地球化学	(44)
一、太阳能流	(46)
二、生物量: 调节和惯性的发展	(52)
三、腐屑-草牧循环	(54)
四、生物地球化学流的生物学规律	(60)
五、集累生态系统内部的养分库	(75)
六、集累生态系统的养分来源	(77)
七、养分的循环和保留	(79)
八、小 结	(84)
第三章 更新期: 生物调节的丧失	(86)
一、毁林试验	(87)
二、毁林试验与商业性皆伐的关系	(105)
三、小 结	(107)
第四章 皆伐后植被的发育: 种的对策和植物 群落动态	(109)
一、何谓次生演替?	(109)

二、疏开林冠干扰引起更新和生长对策·····	(110)
三、埋藏种子对策·····	(115)
四、皆伐后植物区系成分对伐去林冠的反应·····	(119)
五、紧接皆伐后生长起来的植被的分化·····	(122)
六、林冠开始分化的生长对策基础·····	(126)
七、形态发生和生长对策·····	(132)
八、内部干扰·····	(136)
九、更新对策和林冠干扰程度间的相互关系·····	(139)
十、皆伐后生态系统发展期间优势层的组成·····	(141)
十一、种的丰富度·····	(142)
十二、小 结·····	(143)
第五章 更新期：生物调节的恢复 ·····	(145)
一、第一性生产力·····	(146)
二、生态系统输出的生物调节的恢复·····	(150)
三、矿化作用和贮存过程的配合·····	(160)
四、失去的养分再恢复·····	(163)
五、生态系统的调节·····	(164)
六、小 结·····	(169)
第六章 生态系统的发展和稳定态 ·····	(171)
一、稳定态的证明·····	(172)
二、稳定态模型·····	(172)
三、活生物量积累·····	(173)
四、总生物量积累·····	(174)
五、作为研究单位的样地·····	(175)
六、生态系统发展的趋势·····	(184)
七、小 结·····	(197)
第七章 稳定态是景观的组成部分 ·····	(201)
一、外部干扰的确定·····	(203)
二、主要干扰效果的比较·····	(204)
三、北方阔叶林移民前的干扰·····	(206)

四、移民后的干扰	(217)
五、整体系统生物量的变动趋向规律性	(221)
六、小 结	(222)
第八章 森林采伐和景观管理	(223)
一、空气污染	(223)
二、森林采伐的实施	(226)
三、景观管理	(237)
参考文献	(239)
索 引	(256)

第一章

北方阔叶林：一个生态系统发展的模型

A. S. Watt的著名论文“植物群落的格局和过程”中，提出了近代生态学的主要难题。

……很清楚，一方面要研究植物群落以及估量明显地和直接地影响它的各因素的效果，另一方面要有涉及各有关学科相应的实验设备，研究生态系统所有成分的相互关系。一种短见是，不论是气候、土壤、动物还是植物（种群）都提升到主要的不恰当的地位，更多的兴趣和重点放在次要的研究上，……而对主要的研究本身却放在一边。最基本的和理想的目标是合并支离破碎的碎片构成原来的整体，这是最科学和具有实际的价值。其所以有实际价值，是因为自然界的很多问题是生态系统的问题，而不是土壤、动物或植物（种群）问题；其所以最科学，因为它是我们要了解的最重要的事情。……正如T. S. Eliot提到莎士比亚的著作时说：“为了要了解它的任何一部分，我们必要知道它的一切”。

一、目 标

我们的目标尽管今天仍然是一种理想，但我们的目标是要提出一个新英格兰北部北方阔叶林生态系统结构、功能及随时间发展的综合情况。

我们在新罕布什尔州白山区（White Mountains）哈巴德布鲁克河谷（Hubbard Brook Valley）所做的生态研究，代表一部分北方阔叶林（图1-1）详细的史实情况（case history）。过去15年期间调查研究了不同年龄的各种森林的生物地球化学和生态学。我们研究的基本单位是天然的和经过试验处理的集水区

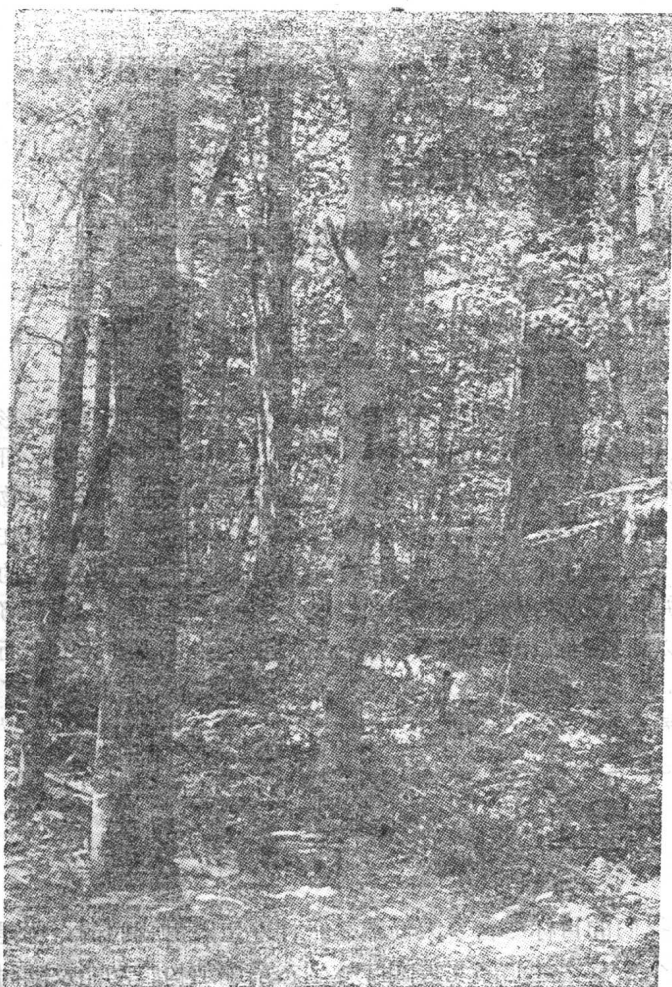


图1-1 新罕布什尔州，沃伦，茂西劳克山，海拔600米处的幼龄次生北方阔叶林。该林65年前曾进行过强度采伐

生态系统 (watershed ecosystems)。这些小的景观单位，可以进行生物地球化学输入和输出的数量测定。这些集水区生态系统进行综合性的生态学和生物地球化学研究，可以把生命和非生命的过程结合在一起加以测定，并表示出这些内部过程如何影响

更大的生物地球化学循环或受其影响。

我们没有庞大的计算机模型，使动态生态系统内所有生物和非生物成分及各种过程完善地联系在一起，并利用计算机对话得出其相互作用的详细情况。的确，任何生态系统还没有这样的模型。虽然我们已经成功地用计算机处理了北方阔叶林生态系统的各成分，但我们需要的是整体化的方法，即综合而不是分割。我们知道人的智力、技术和方法用于解决这些过程的能力还受到很多条件的限制。尽管我们现在的分析多半是初步的和定性的，或者仅考虑2个或3个相互作用的亚成分，但可以显现出生态系统随时间发展的一个综合情况。我们意见，这一综合情况可提供非常可靠的基础，由此我们能够探讨生态学的重要问题，诸如第一性生产量和生物量积累的限制因素、物种多样性和稳定性之间的相互关系、生物地球化学行为随时间的变化，以及风化、侵蚀相互作用对生产力的影响。更重要的是，根据这一整体基础，可以制定出生态学上合理的景观管理方案。

我们总的想法是，在生态系统科学发展的现阶段，一个说明详细和资料确凿的史实情况，能够为求得一个生态系统结构和功能的原理提供最好的途径。某些有坚实基础的原理，生态学家可以再加以试验，对于其他生态系统，也可以进行推断或加以改变。

生物量集累模型

根据所测定和设想的总生物量的变化，我们提出一个皆伐之后，森林生态系统发展的生物量集累模型（图1-2）。这个模型分为四个发展期：更新期（reorganization），有10—20年的期间，这一期间尽管有活生物量的集累，但生态系统失去了全部的生物量；集累期（aggradation），有100多年的期间，当生态系统所集累的总生物量达到高峰时，这一时期结束；过渡期（transition），时间长短不定，这一时期总生物量开始下降；稳定态（steady state），总生物量的变动趋于某一平均值。

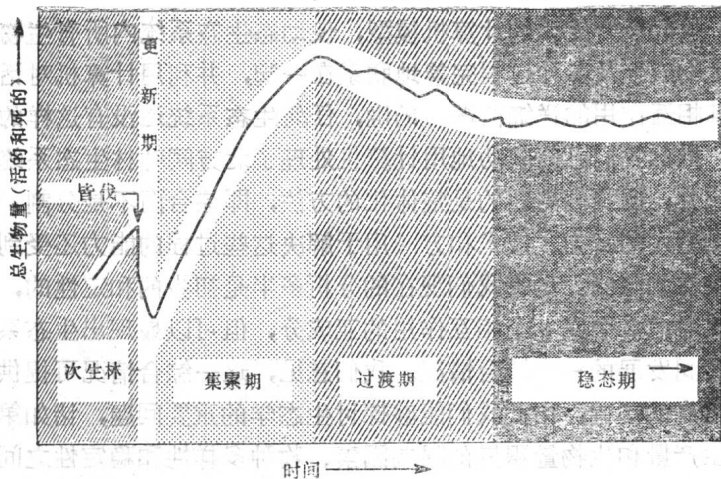


图1-2 次生北方阔叶林皆伐后生态系统发展的各个时期。
时期的确定是根据总生物量集聚（活生物量和枯死木、森林死地被物、矿质土内的有机物质）的变化，并假定皆伐后没有发生外界的干扰

我们根据生物量、物种组成和生物地球化学功能来确定稳定态。把生态系统视作一个整体，有一段相当长时间总第一性生产量等于生态系统的总呼吸量，并且活和死生物量的总现存量没有净变化。物种组成和物种相对重要性 (relative importance of species) 也相当稳定。但是，生态系统内任一点都在随着生物量、物种组成和功能的变化循环不息地变化着。我们应用稳定态这一词仍有些不踏实，因为有足够的证据说明，我们上面所提出的状态至多是一个净变化很缓慢的时期，或者可能是一个周期性大变革前的平静时期。

我们所介绍的生态系统发展模型分两部分叙述。第一章至第五章为更新和集聚期。这几章具有较大的真实性，因为它引用了哈巴德布鲁克生态系统研究站、美国林务局和其他研究者直接测定次生林所积累的大量丰富资料。

现在新英格兰北部几乎全部是次生林，近一百年内曾经进行过一次或二次采伐，或者偶然受到火灾和飓风的危害（参看第七

章)。弄清这些幼龄林的行为是弄清当前北方阔叶林生态系统理论和实践生态学的关键。实际上,这些次生林就是我们分析和实验研究的唯一起点,因为所谓顶极森林(“climax” forest)在新英格兰极少(Nichols,1913; Lyon和Bormann,1961; Bormann和Buell,1964; Lyon和Reiners, 1971; H. Art, R. Livingston, 和T.Siccama, 私人通信)或者在历史上也可能没有。

本书第二部分即第六章,为过渡期和稳定态,是在外部(灾害)干扰不存在的条件下发展起来的。因为人们实际上已经破坏了新英格兰未经干扰的老龄林,所以这一章与前几章相比,假设的条件较多(参阅第七章)。第六章较多地引用了前几章关于生产量、水文学和养分循环等生态系统动态数量化方面的材料。实际上,我们提出的稳定态的许多方面的论点,在早期发展时期中均已有所体现。稳定态期间只是包括空间的多样性(spatial diversity),它能与早期时间梯度(temporal gradient)所存在的状态共存。所以,我们稳定态的概念,即变换镶嵌稳定态(shifting-mosaic steady state)是以物种对策和行为的实际了解为基础的,这些材料大部分是根据美国林务局和哈巴德布鲁克各位科学家所进行的观测和实验研究,以及皆伐后活生物量变化的长期计算机模拟取得的。我们生物量积累模型后期森林更新行为(reproductive behavior)的很多方面和25年前A.S. Watt (1947)所发表的重要论文中提到的森林生态系统非常相近。

生态系统的发展可以认为是负熵和熵两种力量之间的斗争,或者是生态系统结构的发展和其削弱之间的斗争(Odum,1969, 1971)。每一个生态系统均处在辐射能、风、水和重力等一系列外界能量输入的条件下。所有这些代表着潜在的不稳定因素,它可以破坏或削减生态系统的结构或者清除生态系统的物质。一个生态系统为了成长或对本身的维护,一定能够疏导或应付这些潜在不稳定的能量因素,这样生态系统内部就不能完全毁灭。

一个生态系统内不稳定因素的控制,在某些方面类似于一个

受控制的原子核反应，其中巨大的原子能是以少量有用的能量释放出来，而不是一次大的爆破。例如生态系统水分的运动，与受控制的链式反应非常相似。降雨首先被林冠、继之被林地凋落物所阻截。雨水因土壤结构良好而穿透地表，而不是在林地表面。溪流从生态系统流出之前，必须满足水文上的储存容量。储存容量也不断被蒸腾蒸发所利用。水进入森林生态系统具有狮子般的气势，离去时则像只老鼠，因为其更多的势能消耗在小量磨擦的增量上，或者是由于蒸腾蒸发由液体转变成了气体。

有时势能渐次消散不可能，这样生态系统的结构或对策（或者两者）可以显现出抵抗或者应付这些不稳定的因素。例如海岸植被是在空气动力学上适应了强烈的海岸风（Art等，1974；Art，1976），又如高海拔的森林靠生态系统发展适应于风的对策，可以在强风和恶劣的环境内维持本身生存（Sprugel，1976；Sprugel和Bormann，1979）。

不稳定因素（如风、水和重力）的控制或管理是生态系统发展和稳定的基础。一个生态系统在抵抗不稳定因素方面的成功可以根据其减少液体水和养分损失的能力和侵蚀控制方面的能力加以判别。出人意外的是，我们所发展的模型表明，不稳定因素的最高控制或者最大的“稳定性”并不是稳定态的特点。我们将说明不稳定因素的严格控制是与集累期相关，更新期控制最差，过渡和稳定态时期属中等控制。

我们的模型也指出，生态系统的发展并不单纯是总第一性生产量超过生态系统呼吸量。实际上，有一个相当重要的时期，情况完全相反。例如，更新期内，生态系统的总生物量有一个净损失。但是，这一时期并不能认为是生态系统的衰退时期，而是生态系统“深挖”其养分资本以达到迅速修复的时期。干扰破坏之后，植被迅速的恢复有把侵蚀和养分损失减少到最低限度的趋向。实质上，生态系统是凭借长期累集起来的能量和养分的储备，以解决面临更大资本消耗的危机。

我们提出的稳定态是在没有外界干扰的情况下发展起来的，

但在相对静止的长时期内所发生的相对小规模的内部干扰，对其发展起着重要的作用。短时期内大规模外界干扰（如皆伐，大火灾或大面积风倒）妨碍生态系统发展过程的完成，使生态系统转向较低级发展的状态。

二、我们理论模型（生态系统发展） 的限制条件

我们的主要目的是要从详尽的史实情况和其他研究中，根据正在次生发展的北方阔叶林生态系统的结构、功能和时间上的联系，求得一个理论的认识。为了达到这一目的，我们发现需要规定一些限制条件和详细说明我们发展模型所依据的设想。按照我们考虑的想法，有四个限制条件，这些条件涉及北方阔叶林生态系统的地理范围、发展的起点、土壤的侵蚀作用和外界干扰的作用。

这一生态系统与北方阔叶林主体的相互关系

一开始我们所面临的主要问题，便是我们的研究结果和假设能够直接适用于多大的生态系统的地理范围？为了对这一问题提出一些看法。我们考虑到哈巴德布鲁克北方阔叶林生态系统与北美森林主体的相互关系。理论上根据某一种客观统计分析（objective statistical analysis）能够更满意建立这种相互关系，但是一个大范围的植被分类的客观统计系统（objective statistical system of vegetational classification）有待发展（McIntosh, 1967; Whittaker, 1967）。所以，我们只是在几个主观植被分类系统（即基于群落为不连续、界限明显和完整单位概念的分类系统）内，确定我们森林的位置。之后，我们再简要讨论连续概念（continuum concepts）对北方阔叶林生态系统的应用。