



森林生态系统的物质 积累与循环

Material Accumulation
and Cycling in Forest Ecosystem

刘增文/著

中国林业出版社



森林生态系统的物质 积累与循环

Material Accumulation
and Cycling in Forest Ecosystem

刘增文/著

中国林业出版社

作者简介

刘增文, 男, 1965 年生, 西北农林科技大学资源环境学院副教授, 博士生导师。本科毕业于西北农林科技大学林学院, 获中国科学院西北水土保持研究所土壤学博士学位, 曾留学于德国慕尼黑大学林学系。主要从事森林生态与水土保持方面的教学与科研工作, 发表学术论文 50 余篇。

图书在版编目 (CIP) 数据

森林生态系统的物质积累与循环/刘增文著. —北京: 中国林业出版社, 2009. 3
ISBN 978-7-5038-5354-8

I. 森… II. 刘… III. 森林-生态系统-物质循环-研究-中国 IV. S718.55
中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 024098 号

出版 中国林业出版社 (100009 北京西城区德内大街刘海胡同 7 号)

网址 <http://www.cfph.com.cn> **电话**: (010) 83224477-2028

E-mail: cfphz@public.bta.net.cn

发行 新华书店北京发行所

印刷 北京地质印刷厂

版次 2009 年 3 月第 1 版

印次 2009 年 3 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印数 1 ~ 500 册

印张 13.5

字数 337 千字

定价 40.00 元

前 言

物质积累与循环是森林生态系统的重要功能过程之一，也是其他能量流动和信息传递的基础，极大地影响着森林的生长发育、群落稳定性、可持续发展及各种生态功能的发挥。我国森林受地形复杂、气候恶劣、水土流失和荒漠化严重、干旱缺水等影响而类型多样，生长发育不良，稳定性较差，土壤退化严重，严重制约着森林生态系统的经济、生态和社会效益的发挥。尤其是大面积的人工纯林面临着土壤性质极化和退化的潜在危险，将会使我国森林的可持续经营遇到严重挑战。

本书在综述和分析森林生态系统物质积累与循环研究方法的基础上，结合作者多年来对陕蒙半湿润半干旱地区、秦岭山区和川西亚高山地区人工及天然林研究的翔实资料，较全面地总结了森林生态系统的物质积累与循环特征方面的研究成果。其中，系统研究了刺槐、沙棘、柠条等人工林的生物量、养分分配格局和循环规律；研究了西北地区常见树种落叶前的养分回流问题；调查分析了不同地区主要森林群落林下灌木和植物盖度、生活型组成和物种多样性特征；首次提出了人工纯林土壤性质极化的概念、分类体系、表征方法和分级标准等理论，并应用该理论研究了不同地区人工及天然纯林的土壤性质极化趋势；首次提出了应用客土混合培养、枯落叶客置等试验方法研究不同树种种间关系和防治土壤性质极化的技术原理，对指导我国人工林的可持续经营管理具有重要的参考价值。

本书的出版和所涉及的大量研究内容得到了国家自然科学基金项目（30471376）、西北农林科技大学人才计划项目（01140302）和国家“七五”、“八五”、“九五”科技攻关项目（黄土高原综合治理）的资助。所取得的科研成果是所有参加科研工作的研究生、本科生集体劳动和智慧结晶，其中段而军、刘卓玛姐、冯顺煜、付刚、崔芳芳、高文俊、杜宏霞、张丽萍、高祥斌、王林、郭冠春、周丽萍、贺敏等硕士研究生参加了大量的野外调查和实验分析工作。此外，在该书撰写和出版过程中，得到了西北农林科技大学资源环境学院有关领导、教授的悉心指导和热情帮助，在此一并表示衷心感谢！

由于个人水平有限，书中一定存在一些疏误和不足之处，敬请广大读者批评指正！

作 者

2008 年 11 月

目 录

前 言

第 1 章 森林生态系统物质积累与循环研究方法	(1)
1.1 森林生态系统的概念与稳定性	(1)
1.1.1 关于生态系统概念的讨论	(1)
1.1.2 生态系统稳定性研究的历史与现状	(5)
1.1.3 应用熵理论研究森林生态系统的稳定与发展	(8)
1.1.4 森林生态系统稳定性的养分原理	(10)
1.1.5 论生态系统的可持续性和持续林业	(15)
1.2 森林枯落物分解研究方法	(19)
1.2.1 枯落物分解研究方法和模型讨论	(19)
1.2.2 有限土壤环境下的枯落物分解模型	(24)
1.2.3 平衡法研究森林生态系统枯落物分解	(28)
1.2.4 Olson 枯落物分解模型存在的问题与修正	(30)
1.3 森林生态系统物质循环研究中的若干问题	(31)
1.3.1 森林生态系统养分循环特征参数	(31)
1.3.2 森林生态系统养分循环研究中若干问题讨论	(35)
1.4 森林生态系统中初级生产者—分解者互利竞争关系	(38)
1.4.1 封闭型森林生态系统中初级生产者—分解者养分关系讨论	(38)
1.4.2 开放型森林生态系统中初级生产者—分解者养分关系讨论	(42)
1.4.3 森林生态系统中初级生产者—分解者 N 关系及其循环模型	(44)
1.5 森林土壤性质的极化	(49)
1.5.1 人工纯林土壤性质极化概念	(49)
1.5.2 土壤极化类型划分	(51)
1.5.3 关于土壤极化的表征	(52)
1.5.4 土壤性质极化程度分级	(53)
1.5.5 关于土壤极化的防治原理	(54)
第 2 章 陕蒙半湿润半干旱地区森林生态系统的物质积累与循环特征	(56)
2.1 渭北半湿润黄土残塬沟壑区	(56)
2.1.1 刺槐人工林生态系统的养分循环动态模拟	(56)
2.1.2 刺槐主要养分元素内循环及外循环通量	(62)
2.1.3 刺槐人工林养分利用效率	(66)
2.1.4 常见树木养分内循环研究	(70)

2.1.5	不同树种人工纯林土壤性质极化	(76)
2.2	陕北半湿润黄土丘陵沟壑区	(80)
2.2.1	不同森林群落林下植物特征	(81)
2.2.2	主要树种人工及天然纯林土壤性质极化	(86)
2.3	陕北半干旱黄土丘陵沟壑区	(94)
2.3.1	沙棘灌木林生态系统的物质积累与循环	(94)
2.3.2	柠条灌木林生态系统的物质积累与循环	(108)
2.3.3	不同森林群落林下植物特征	(115)
2.3.4	主要树种人工及天然纯林土壤性质极化	(119)
2.4	陕北半干旱风沙区	(126)
2.4.1	不同森林群落林下植物特征	(127)
2.4.2	主要树种人工纯林土壤性质极化	(131)
2.5	内蒙古半干旱低山丘陵区	(137)
2.5.1	不同森林群落林下植物特征	(137)
2.5.2	主要树种人工及天然纯林土壤性质极化	(141)
第3章	秦岭山区人工林生态系统的物质积累与循环特征	(147)
3.1	不同人工林土壤性质及其对外源性 C、N 干扰的响应	(147)
3.1.1	研究方法	(147)
3.1.2	结果与分析	(148)
3.2	典型树种人工林土壤性质极化及其防治原理	(155)
3.2.1	典型树种人工纯林土壤性质极化趋势	(155)
3.2.2	原位客土混合培养对人工林土壤性质的影响	(158)
3.2.3	枯落叶客置对人工林土壤性质的影响	(162)
3.2.4	几种人工林凋落叶对种子萌发的自毒效应及其种间关系	(168)
第4章	川西亚高山地区人工林生态系统的物质积累与循环特征	(173)
4.1	不同人工林生态系统 C、N 分配格局及其对外源性 C、N 干扰的响应	(173)
4.1.1	不同人工林生态系统 C、N 分配格局及随枯落叶分解释放规律	(173)
4.1.2	外源性 C、N 干扰对人工林凋落叶分解的影响	(178)
4.2	典型树种人工林土壤性质极化的防治原理	(181)
4.2.1	野外原位客土混合培养对人工林土壤性质及枯落叶分解的影响	(181)
4.2.2	典型人工林地土壤室内混合培养对生物化学性质的影响	(187)
参考文献		(192)

CONTENTS

Preface

Chapter 1 Study Methods of Material Accumulation And Cycling in Forest

Ecosystem	(1)
1.1 Concept of forest ecosystem and its stability	(1)
1.1.1 Discuss on concept of ecosystem	(1)
1.1.2 Study history and current situation on stability of ecosystem	(5)
1.1.3 Applying entropy theory in study on stability and development of forest ecosystem	(8)
1.1.4 Nutrient principal of stability of forest ecosystem	(10)
1.1.5 Sustainability of ecosystem and sustainable forestry	(15)
1.2 Study methods on litter decomposition of forest	(19)
1.2.1 Study methods and models on litter decomposition	(19)
1.2.2 Litter decomposition models under limited soil environment	(24)
1.2.3 Balance method of study on litter decomposition of forest	(28)
1.2.4 Problems and Revision of Olson model on litter decomposition	(30)
1.3 Problems in study on material cycling of forest ecosystem	(31)
1.3.1 Characteristic coefficients on nutrients cycling of forest ecosystem	(31)
1.3.2 Many issues in study on nutrients cycling of forest ecosystem	(35)
1.4 Mutualism-competitive relationship between the primary producers and decomposers in forest ecosystem	(38)
1.4.1 Discussion on the nutrients relationship between the primary producers and decomposers in closed forest ecosystem	(38)
1.4.2 Discussion on the nutrients relationship between the primary producers and decomposers in opened forest ecosystem	(42)
1.4.3 N relationship between the primary producers and decomposers in forest ecosystem and its cycling model	(44)
1.5 Soil polarization of forest	(49)
1.5.1 Concept of soil polarization in planted pure forests	(49)
1.5.2 Categories of soil polarization	(51)
1.5.3 Measures of soil polarization	(52)
1.5.4 Gradations of soil polarization	(53)
1.5.5 Principle on combating of soil polarization	(54)

Chapter 2 Material Accumulation And Cycling of Forest Ecosystem in Semi-humid And Semi-arid Area of Shaanxi and Innermogolia

.....	(56)
2.1 Semi-humid and loess gullied plateau in north Weihe river	(56)
2.1.1 Dynamic model on nutrient cycling in planted forest ecosystem of Robinia pseudoacacia	(56)
2.1.2 Inner an external cycling flux of nutrient in planted forest ecosystem of Robinia pseudoacacia	(62)
2.1.3 Efficiency of nutrient utilization in planted forest ecosystem of Robinia pseudoacacia	(66)
2.1.4 Inner nutrient cycling of many common tree species	(70)
2.1.5 Soil polarization of different planted pure forests	(76)
2.2 Semi-humid and loess rolling area in north Shaanxi Province	(80)
2.2.1 Plant characteristics under tree-layers in different forest communities	(81)
2.2.2 Soil polarizations in planted and natural pure forests of main tree species	(86)
2.3 Semi-arid and loess rolling area in north Shaanxi Province	(94)
2.3.1 Material accumulation and cycling in shrubs ecosystem of Hippophae rhamnoides	(94)
2.3.2 Material accumulation and cycling in shrubs ecosystem of Caragana microphylla	(108)
2.3.3 Plant characteristics under tree-layers in different forest communities	(115)
2.3.4 Soil polarizations in planted and natural pure forests of main tree species	(119)
2.4 Semi-arid and wind-sandy area in north Shaanxi Province	(126)
2.4.1 Plant characteristics under tree-layers in different forest communities	(127)
2.4.2 Soil polarizations in planted pure forests of main tree species	(131)
2.5 Semi-arid and hills area in innermogolia	(137)
2.5.1 Plant characteristics under tree-layers in different forest communities	(137)
2.5.2 Soil polarizations in planted and natural pure forests of main tree species	(141)

Chapter 3 Material Accumulation And Cycling of Forest Ecosystem in Qinling Mountains

.....	(147)
3.1 Soil properties and its reactions to external C and N disturbances in different planted forests	(147)
3.1.1 Study method	(147)
3.1.2 Result and analysis	(148)

3.2 Soil polarizations and principle of its control in typical planted forests		(155)
3.2.1 Tendencies of soil polarizations in typical planted forests		(155)
3.2.2 Influences of situ incubations of soil mixture on properties of planted forests		(158)
3.2.3 Influences of leaf litter replacement on soil biochemical characteristics of planted forests		(162)
3.2.4 Autotoxicity of leaf litter on seed germination and interspecies relationship of several planted forests		(168)
Chapter 4 Material Accumulation And Cycling of Forest Ecosystem in Sub-alpine of Western Sichuan		(173)
4.1 Patterns of C, N allocation and its reactions to external C and N disturbances in different planted forests		(173)
4.1.1 Patterns of C, N allocation and its releasing with litter decomposition in planted forest ecosystems		(173)
4.1.2 Influences of external C and N disturbances on leaf litter decomposition		(178)
4.2 Principles to control soil polarizations of typical planted forests		(181)
4.2.1 Influences of situ incubations of soil mixture on properties and leaf litter decomposition of planted forests		(181)
4.2.2 Influences of laboratory incubations of soil mixture on biochemical properties of planted forests		(187)
Reference		(192)

第1章 森林生态系统物质积累与循环研究方法

1.1 森林生态系统的概念与稳定性

1.1.1 关于生态系统概念的讨论

“在一定时间和空间范围内，生物与生物之间、生物与物理环境之间相互作用，通过物质循环、能量流动和信息传递，形成特定的营养结构和生物多样性，这样一个功能单位就称为生态系统”，这就是由英国生态学家 Tansley 在 1935 年首次提出，并经 Lindman、Whittaker、Odum 和许多生态学者逐步完善的关于生态系统的概念，也是被公认为生态学界至今为止最重要的一个概念。

生态系统概念的提出要归功于系统分析方法的出现。20 世纪 30 年代以来，随着在科学界掀起“系统分析”的热潮，极大地推动了关于“自然平衡”和早期群落稳定性问题的研究。因为“系统分析”将复杂的系统视为具有反馈机制和内部关联的各个分室，从而使系统能稳定在相对恒定的平衡点上。从 Odum 对生态系统的定义中可以看出系统分析的方法，他指出：“生态系统是一个包括生物和非生物环境的自然单元，二者相互作用产生一个稳定系统，在系统中的生物与非生物环境之间通过循环途径进行着物质的交换”。

系统分析中的“机器类比法”是许多生态学者认可的一种研究手段，这一手段成为研究浩大而繁杂的自然系统的一种实用方法，并有助于在系统模拟过程中进行计算机控制。由于这种方法的形象化和易于被大众所接受，所以生态学概念得到了广泛的交流。

既然“生态系统”概念这样具有独创性，且在生态学领域被确立非常重要的地位，那么为什么还要对其提出讨论呢？一个不容回避的事实是：生态系统理论不是关于自然的后时性实验观察，而是一种以先时性理论审视自然的研究方法。这种方法聚焦于自然的某些特性，但却同时忽视了其他特性。经过半个多世纪的应用，这种概念和理论逐渐暴露其存在的模糊性和歧义性，从而引起了越来越多生态学者对其概念本身的争议。

1.1.1.1 问题的提出

在过去的几十年中，关于环境问题的灾害预言曾经成为世界关注的热点。生态学领域过分夸张其预言命运的能力，而后经实践检验，这种对灾害的恐慌是不必要的，且在一定程度上束缚着人类的自由并限制了经济的增长。曾有强烈的反对者提出，人类智慧足以在未来人口不断增长的情况下为自己解决衣食和能源等问题。在生态预言中，生态系统的概念和理论起到推波助澜的作用，因而也成为众矢之的。反对者认为，“生态系统”根本不是一个科学的概念，而是对生物进行物理束缚的观点。像“稳定性”和“生态系统”这样的概念其本身就是模糊的，而且其定义也是互相矛盾的，因为事实上根本不存在一个完整的、平衡的和内稳定的生态系统。反对者还认为，如果根本没有稳定的平衡，何需去保持呢？因为历来就存在

物种的消失，那么对濒危物种的保护和恢复就是不必要的。如果不知道恢复的目标，怎么去恢复生态系统？如果通过增加边缘物种和生境片段化可以增加生物多样性，那还存在什么环境危机呢？

当然，这些反对的主张存在各种各样的理论偏见，但不是全部。在生态学领域展开了对“生态系统”这一概念的广泛争议。Pickett 等提出一个明确的观点：“经典的生态学方法，由于强调稳定状态，并主张自然系统是一个封闭的、自调节和自然平衡的非科学的观点，将不再可以作为理论基础满足生态保护的要求”。

在生态学领域曾有众多学者对质疑者提出的反对主张有过强烈的反击，然而这种反击不总是信心十足的。大家越来越觉得，曾被拥护或攻击的生态系统理论已成为一个“历史工艺品”或一个“稻草人”，因为生态系统现在被广泛认为是非平衡的、开放的、具有层次结构和空间特性且具有尺度的空间单元，也许对传统概念和理论的讨论将促进对一些问题的澄清。

1.1.1.2 对生态系统概念的困惑

像任何其他思想方法一样，“生态系统”理论也是一种思想方法，一种便捷的组织思想的途径，它实际上是人类认识复杂的真实世界的必然思维方法。在生态系统中，人们面对的是成千上万相互作用的群落，这些群落随着时间发生着复杂的变化，而且在任何尺度上都是异质的。“生态系统”概念综合了这些复杂的现象并集中于一点，即一个特定区域内所有种群的平均和整体特性。这种方法在研究如物质循环和能量流动等特性时具有极大的优越性，而且便于进一步研究其结构和功能的相对稳定性。

然而，为了这些优越性，“生态系统”概念以一系列限制人们思想的假定为前提。人们不得不经常检验这些假定的正确性，特别是要检验这些假定是否束缚了人们回答问题的能力，如相对稳定性问题。由于整合性、生态系统和稳定性等概念的模糊性，使得一些问题的讨论陷入困境。Pimm 指出，这些概念含义的任何改变都将导致关于稳定性的不同结论。目前，人们以各种各样的方式应用着“生态系统”概念，但存在两种观念：一种观念认为，“生态系统”是一个很方便的术语，它说明一个地区有机生物与无机环境的相互关系；另一种观念认为，生态系统只是一个被精确设计的预测模型或理论，但却需要以许多假定为前提。随着对这些限制性假定的怀疑和不断否定，对概念本身的困惑也与日俱增。

(1) 生态系统的空间封闭性 生态系统和所有其他系统一样，多少是人们主观识别和想像的产物，一般人提到生态系统概念时，对其范围和大小并没有严格的限制，但把特定生态系统作为研究对象时，首先应根据研究目的进行严格界定。一般来讲，生态系统在概念上指的是一个空间单元，如一个小流域或一个湖泊，它研究发生在这个空间单元边界之内的相互作用和生态过程。尽管生态系统概念也承认自己是一个开放系统，在边界上仍存在着有机生物、物质和能量的交换，但生态系统概念假定，对边界之内的研究已足以说明问题。

这个假定对于那些较大的或开放程度较小的生态系统，在研究一定时间尺度内的某些生态特征时是可取的，或者说是生态学者面对复杂研究对象的一种“无奈的选择”。然而，如果面对的是一个较小的或开放程度较大的生态系统，在研究较长时间尺度上的某些生态特征时，这个假定往往与实际不相符合，因为群落组分的空间分布往往超出生态系统的边界，如常常可见到捕食动物个体分布远大于生态系统的边界。此外，由外部向生态系统边界之内的扩散是系统保持稳定的一个重要机制，所以，一个生态系统的稳定性，包括各种生态过程和系统的恢复，是不能仅以研究发生在人为设定的生态系统边界之内的机制来充分说明的。

(2)生态系统的空间均质性 与生态系统的空间封闭性思维方法一样,生态系统概念尽管并不否定其内部的异质性特征,但还是假定空间单元具有均质性,并以此为前提来研究系统的整体特性。这在研究某些一般规律时是可行的,然而不能以偏概全。因为,正是内部异质性或较大空间范围上的异质性才保证了维持稳定性的生物种群的广泛分布。如果没有异质性,就不存在先锋物种,生态恢复也就不可能实现。一个均质的生态系统,正如一个完全相同的生物种类,不能对外界的变化做出及时反应,从而成为不稳定的系统。例如,两个具有相同平均特性的森林生态系统,会由于空间异质性差异的存在而具有不同的稳定性。所以,一个生态系统的稳定性不能以忽视异质性的理论来预测。

(3)生态系统内物种的可替代性 传统的生态学研究以列出主要生物种类为确定一个生态系统的标准方法。然而,“生态系统”概念允许某种程度的物种替代。例如,一个生态系统尽管由于干扰使其优势生物种群发生改变,但如果在外貌和功能上仍能返回到原来状态,则认为这个生态系统得以“恢复”。也就是说,系统的功能特性得以恢复,但生物种类组成发生了改变。事实上,在许多生态系统的理论中,所关心的是功能过程,至于由哪些生物种类完成这些功能则不予考虑。

由于生态系统概念中的物种可替代性,常常引起一些模糊的认识。例如,考察一个正在富营养化的湖泊,如果生态系统被定义为一个空间位置的功能系统,那么尽管环境条件发生了改变,这个湖泊还是同一个湖泊。相反,如果生态系统以主要生物种类来定义,那么一个营养贫瘠的生态系统就可以被一个富营养化的生态系统取代,因为生物类群发生了改变。而且,由于生态系统在干扰后不能恢复到与原有生态系统具有完全相同的生物种群,所以将得出生态系统永远不稳定的结论。

如果生态系统以物种来定义,那么只有在极端恶劣的环境条件下才存在稳定的生态系统,如极地苔原。在这里只有少数生物种类能够生存,且在干扰并恢复后可以与原来生态系统具有完全相同的生物种类。由此得出的推论是:生态稳定性与生物多样性呈反相关关系。

既然以上两种定义生态系统的方法都有失偏颇,那么折中的办法,即以功能特性和生物种类相结合来定义生态系统似乎是一条合理的途径,但仍然无法解决稳定性问题。例如,海岸生物群落在干扰后可以恢复到同样的生态功能,但是生物种类却不同;在森林里,由于动物和林火的交互作用可以产生不同的稳定状态,但令人疑惑的是,这些是具有不同终结状态的稳定生态系统还是不稳定生态系统?另外,据波兰的历史记载,在冰川时期,生物种类随着环境的变化而改变。一个地区的生物种类,即使是优势种群,也会由于温度等条件的变化而发生迁入或迁出,结果,一个地方群聚的生物种类持续不断地发生着变化。那么,按照较保守的生态系统的定义,这样的生态系统是不稳定的,或者甚至可以说,在这里从未有过生态系统存在。

现在,再假定生态系统内物种可以替代,那么一个稳定的生态系统是一组功能的集合,包括生态系统在受扰后能恢复到与原来同样的生态地位、反馈过程和整合性等。这在解决稳定性问题时是一种简便的方法,但在应用于其他生态现象时却引出一些模糊的结论。例如,在群落交错区,由于其是群落类型发生突然转变的地带,所以长期以来吸引着众多生态学家去研究,而且很显然,群落交错区是以生物种类(特别是主要种类)的变化来定义的。但由于在交错区两端附近环境条件非常相似,所以生态过程也较趋同。如果以功能特性来定义生态系统,那么在交错区两端的生态系统便没有什么差异,也可以说,所谓的交错区根本就不

存在。

综上所述可见,强调功能而削弱物种角色的生态系统概念不足以成为解释一切生态现象的一般理论,但其至少可以为解决生态稳定性问题提供一条思路。

(4) 自然选择作用的弱化 如果生态系统概念假定了物种的可替代性,那也就是对自然选择作用的弱化和忽视,这也许是该概念在面对稳定性问题时的最严重的缺陷。自然选择是生物种群在与环境的长期适应和相互作用过程中优化自身或最大程度地利用自然资源的结果。生态系统的功能是生物种群在环境的各种物理的和化学的胁迫下表现出来的,因此,生态系统的各种机制便可通过这些胁迫作用来预测。同时,自然选择是一个非常缓慢的过程,它伴随着生态系统的演替并与生态系统的行为特征休戚相关,它是预测生态过程的最有力的工具。极端地讲,强调生态系统中物种自然选择的作用可能否定了各生物组分的等同性,但很难想像,森林中的树种发生改变而各种生态功能和稳定性会依然维持不变。事实上,有许多物种入侵会使生态系统发生改变甚至毁灭。

生态系统是相互作用的生物种群的集合,种群因自然选择而发生改变,改变了的生物种群决定着生态系统的功能,正如环境的各种物理和化学的胁迫决定了生物种群一样。同理,自然选择也是决定生态系统稳定性的一个重要过程。

(5) 生态稳定性的尺度问题 离开尺度范围来讨论生态稳定性是不可能的,研究生态干扰问题时充分证明了这一点。对于频繁发生但规模小于所研究生态系统边界的干扰,生态系统可通过内部调节机制予以反击,此时,可以认为生态系统是稳定的。当干扰的空间尺度增大但频率减小时,生态系统依然可以恢复,虽然恢复的机制已不是通过内部过程进行,但仍可以认为生态系统是相对稳定的。更进一步,当干扰的强度和空间尺度超过了生态系统的反应能力时,生态系统的稳定性必然受到破坏。有时,这种稳定性的丧失仅仅是个时间问题,例如沙漠化和地球灾难等事件,如果给予足够长的时间,稳定性的丧失是必然的。

以上分析说明,稳定性取决于生态干扰的空间尺度,或者说与生态系统本身的大小有关。两个大小不同的生态系统的稳定性不能仅通过内部机制作出说明,当面临相同的干扰时,较小生态系统稳定性要差一些,因为它能维持的时间较短;当面临不同的干扰时,较小生态系统的稳定性不能仅通过内部机制作出判断,一般来讲,地处恶劣环境的生态系统稳定性肯定要差一些。

(6) 物种扩散问题 一个生态系统可以包括一系列空间尺度,从局部生态系统到其内所有生物种类的潜在扩散范围。局部生态系统的恢复主要依赖于生物个体和种群向受害地区的扩散能力。物种的扩散性是解释生态系统稳定性的一个重要问题,所以,一个小地区的生态恢复范围并不决定与局部生态系统的边界,而取决于生物组分的扩散范围。

物种的潜在扩散范围决定于环境对每个物种的胁迫、扩散障碍和物种扩散机制等。人们所研究的任何物理区域并不是物种的全部分布范围,而使局部生态系统的一部分。由于物种扩散障碍的存在(如人类的土地利用),物种的实际扩散范围要小于其潜在分布范围;另一方面,人类活动有时还可以通过提供新的扩散途径来扩大物种的扩散范围,这表明人类活动对生态系统稳定性具有重要影响。人类活动还可以通过限制环境的变化来限制物种的潜在扩散范围。例如,流域中一个坝的修建会使上游生态系统在面临人类对鱼类和其他生物捕杀活动时变得不稳定,这时的环境变化具有一定的潜伏性,因为在刚筑坝时,上游生态系统稳定性的破坏并不立即表现出来。

具有智慧的人类是一个可以改变生态系统结构的重要生物种类,通过设置扩散障碍,人类可以从本属其分布范围中赶走生物种群,或者通过设置路径引入新的种群。因此,土地利用的变化成为生态系统稳定性的重要影响因素,而且这种影响可能具有更为长远的意义。

物种的潜在扩散范围不是恒定的,它会随着环境(如气候)的变化而变化。地质活动对物种的扩散既可以造成障碍,也可以消除障碍。这些变化可能是非常缓慢的,从而种群可以做出相应的调整;也可能是非常急速的,使种群产生灾难性的突变。此外,物种潜在扩散范围内的条件并不是均一的,它会在一个较大范围内随着环境梯度的变化而变化,在较小范围内则会因土壤、地貌和坡向等而变化。所以,在生态系统边界范围之内被忽视的时空变化(异质性)可能会很重要,因而在预测生态系统稳定性之前必须予以充分考虑。

1.1.1.3 结语

生态系统概念的提出为解释众多生态现象提供了一个思维框架。自从国际生物学计划(IBP1969~1974)实施以来,由于大规模的生态研究的开始,生态系统的研究始终是生态学研究的主流和前沿。目前,生态系统的研究越来越关注生态稳定性和可持续发展等问题,但由于生态系统概念在应用中存在的模糊性和歧义性,所以在解释一些生态问题时越来越显得“无能为力”,或者由于对生态系统概念认识的含糊不清,当其被应用于生态稳定性等问题时存在许多疑义。

当然,对传统的生态系统概念的讨论,目的绝不是要去否定它,而是要正确地认识它并加以完善、发展和优化,正如 G. Clifford Evans 曾说过,生态系统“是一个需要时间才能发展的概念”,这也正是关于生态系统概念讨论的意义所在。

1.1.2 生态系统稳定性研究的历史与现状

20 世纪 50 年代初先后由植物生态学家 MacArthur 和动物生态学院 Elton 首先提出生态系统稳定性理论,此后各国生态学家从不同的角度对其进行概念化,并就稳定性理论及稳定性与生物多样性的关系问题展开了激烈的争论,但由于该问题的复杂性,一直未能达成共识。鉴于此,人们开始对该项研究的必要性产生了动摇,甚至怀疑生态系统的稳定性是一个不适用于研究的问题。然而,作为一个系统,其稳定性是不容回避的重要研究内容。我国生态学家岳天祥,马世骏先生曾将热力学稳定性理论应用于生态系统的相应研究,这不能不说是为生态系统稳定性研究提出了一条新的途径。这里我们在对一系列有关概念、观点、研究方法归纳和分析的基础上,对该问题研究的历史与现状进行初步总结。

1.1.2.1 稳定性概念及其发展

MacArthur 于 1955 年曾首次提出了关于一个群落稳定性的概念,其含义是指一个群落内种类组成和种群大小保持恒定不变。他在做群落学研究时发现一些群落的物种保持恒定,而在另一些群落中则表现出很大的变化,于是他把前者称为稳定的群落,而把后者称为不稳定的群落,并把自然群落的稳定性归结为取决于物种的多少和种间相互作用大小两个因素,且物种的多少对稳定性的作用是基本的,而种间相互作用只起补充作用。他同时还定义了一个计算群落稳定性的公式,尽管后来被认为太粗糙,且无多大实际意义。

紧接着 Elton 于 1958 年也提出了与 MacArthur 类似的概念。他根据对物种侵入的研究,认为一个相对简单的植物或动物群落更易于受毁灭性的种群波动的影响,而对外来物种侵入的抵御能力较弱,也就是说一个稳定的群落是指不易受外来种的侵入,其结果也是种类组成

和种群大小维持恒定。

自从群落稳定性的概念被提出以后,便被生态学家频繁地使用,而且随着研究的深入,不再满足于原来的含义,对其进行了发展和补充。到目前为止,不同的学者谈及生态系统稳定性时,往往赋予其许多不同的内涵和外延,概括如下:

(1)具有不同内涵的稳定性概念

①恒定性(constancy):指生态系统的物种数量、群落生活型或环境的物理特征等参数不发生变化。可见这是一种绝对稳定的概念,这种稳定在自然界几乎是不可能的。

②持久性(persistence):指生态系统在一定边界范围内保持恒定或维持某一特定状态的历史长度。这是一种相对稳定概念,且根据研究对象不同,稳定水平也不同。

③惯性(inertia):生态系统在风、火、病虫害以及食草动物数量剧增等扰动因子出现时保持恒定或持久的能力。此与恒定性概念基本相同。

④弹性(resilience):指生态系统缓冲干扰并仍保持在一定阀限(threshold boundary)之内的能力。此与持久性概念类似,但强调生态系统受扰动后恢复原状的速度,即其对干扰的缓冲能力。

⑤回复性(elasticity):与弹性同义。

⑥抗性(resistance):描述系统在给予扰动后产生变化的大小。即衡量其对干扰的敏感性。

⑦变异性(variability):描述系统在给予扰动后种群密度随时间变化的大小。

⑧变幅(amplitude):生态系统可被改变并能迅速恢复原来状态的程度。即强调其可恢复的受扰范围。

由上可以看出,稳定性包括了两个方面的含义:一方面是系统保持现行状态的能力,即抗干扰的能力;另一方面是系统受扰动后回归该状态的倾向,即受扰后的恢复能力。前面提及的具有不同内含的稳定性概念中,恒定性、持久性、惯性指的就是系统的抗干扰能力,而弹性、回复性则是指系统受干扰后的恢复能力,至于抗性、变异性、变幅则反映了系统受扰后的变化大小,标定了生态系统的稳定域。

(2)具有不同外延的稳定性概念

①局部稳定性(local stability):系统受较小的扰动后仍能回复到原来的平衡点,而受到较大扰动后则无法回复到原来的平衡点,则称该平衡点的稳定为局部稳定,或邻域稳定(neighbourhood stability)。处于演替初期的群落常常如此。

②全局稳定性(global stability):系统受到较大的扰动后远离平衡点,但最终仍能回复到原来的平衡点,则该系统具有全局稳定性。处于演替末期的群落常常如此。

③结构稳定(structure stability):在系统状态方程里,参数的变化(扰动引起),可通过转移矩阵的传递,在解空间里反映出来,当数学解在空间的变化小到可以忽略时,便说明该系统的传递矩阵性能较好,因而称该系统为结构稳定。此强调系统组成的有序性。

④循环稳定性(cyclic stability):生态系统经过一系列变化后仍能恢复原来的状态的特性。是具循环演替的生态系统的另一种稳定形式。

⑤轨道稳定性(trajecory stability):生态系统在其原有状态被扰动并改变成各种不同的新状态后复归至某一最终状态的倾向。是具逆行演替的生态系统的特殊稳定形式。

⑥相对稳定性(relative stability):反映系统稳定程度的量化概念。

⑦绝对稳定性(absolute stability):反映邻域稳定和全局稳定的质的概念,因为在稳定域内外的系统状态有质的区别。

1.1.2.2 稳定性概念的应用

由于对生态系统稳定性含义的不同理解,使得在对某些具体问题分析时出现了矛盾。例如热带森林具有较高的惯性,但其加复性和变幅较小,温带森林惯性一般较低,而回复性和变幅较大。此外,局部稳定的系统并不一定是全局稳定,反过来,全局稳定的系统其组成的亚系统不一定要稳定。而且由于比较的内定不同,得出的结果往往不会相同。

不同类型的生态稳定性概念还可归因于生态系统的不同组分,例如林下具有短命植物的森林使其系统具有一定的弹性,而林下具有长命植物的森林则赋予系统一定的惯性,因而森林生态系统的稳定性因其组成的不同而具有不同的含义。

此外,许多事实表明,生态系统的平衡是通过一定的相互协调的结构与功能所形成的动态平衡,而生态系统一般都处于不断的被干扰之中,绝对的平衡几乎是不能达到的,所以其稳定性很难保证。于是有人认为,生态系统稳定性的定义应建立在相对于初始状态上,而不是平衡状态。

截至目前,对生态系统或群落的稳定性的定义无论在含义上还是外延上都是不够全面的,而且它们相互之间无法比较,并很难量化,加之人为活动对生态系统稳定性的影响,使这个问题愈加复杂化。

1.1.2.3 稳定性研究的深入

关于生态稳定性研究,最初大都集中于生态系统的结构上,包括种的组成、空间格局及森林地被物厚度和组成等。20世纪70年代以来,逐渐深入到生态系统的功能。据Webster等人研究认为,活生物量大且转换速率低(寿命长)的生态系统惯性一般较大,而快速转换的生物量(短命生物体)则与生态系统的弹性有关。另外,由于大量的有机物质能够提供能量和养分,能利用有机物的异养生物和自养生物的活动,能促使生态系统回复至原有状态,所以有机质和养分丰富的生态系统比缺乏这些物质的生态系统的惯性和弹性大。就生态系统的长期功能而言,减少有机质和养分贮量的扰动(如火烧)的潜在影响,比只在系统内重新安排有机物质和养分库的扰动(如风倒)的影响大得多。

又据Bormann等人的研究,外部能量输入(如辐射能、风、水和重力等)都是威胁生态系统稳定性的干扰因素,它们可以破坏或削弱生态系统的结构或减少其物质。要使生态系统得以增长或自我维持就必须能够疏导或对抗这些潜在的干扰因素,使它们的干扰潜力不能实现,也就是说,稳定性就是生态系统控制或疏导这些干扰因素的能力。从其生态功能上则体现为一个稳定的生态系统具有低的而且完全恒定的溶质和土壤微粒的输出,相反,一个不稳定的生态系统具有较高的而且不规则的输出特征。岳天祥等人将热力学稳定性原理引入生态系统的相应研究,认为对一个封闭的生态系统,研究其稳定性的关键是确定相应的熵函数,据此讨论了一般意义下K型增长种群的稳定性,并给出了其局部和整体稳定区域,为生态系统稳定性研究提出了一条新的途径。

1.1.2.4 稳定性与生物多样性关系问题

在20世纪50~60年代,许多生态学家曾认为,演替过程中生物多样性增加会使生态系统稳定性增加,代表人物有Elton和MacArthur。据其研究,一个群落中能量通路越多,在面临组成该群落的物种之一的密度发生不正常的增大或减少时,其他种在密谋上的反映可能越

少,换句话说,复杂性越强(通路越多),群落越稳定(个体数变化小)。但随着研究的深入这种观点受到了挑战,因为根据 Gardner 和 May 研究所得的数学模型,增加种的数目,增加它们的接触和相互作用强度,会减少其稳定性。于是,人们越来越认为多样性与稳定性之间很可能并不存在某种简单关系,而关于稳定性与生态系统某个单一属性之间的一般关系研究可能是毫无意义的。

1.1.2.5 结语

生态系统的稳定性是一个非常复杂的问题,所涉及的内容包括生态系统的组成、生态功能和一切干扰因素。目前,对生态系统稳定性的认识尚存在许多异议,新的假说、观点不断推出,又被不断的否定和修正。由于生态系统稳定、持续、高效发展是人类经营活动的最终目的,所以关于生态系统稳定性及其相关问题始终是生态科学工作者所面临的重要研究课题。我们相信,随着科学研究的发展,人类对生态系统的稳定性及其影响机制一定会有一个更加全面的认识。

1.1.3 应用熵理论研究森林生态系统的稳定与发展

自从德国物理学家 Clausius 于 1854 年首创“熵”(Entropie)这个概念以来,熵已被应用于几乎所有的学科领域。人们称熵是一种新的世界观,一种新的真理观,熵理论也被认为是新文明观的科学基础。爱因斯坦曾这样评价:“熵理论,对于整个科学来说是第一法则”。甚至有人预言:21 世纪将是熵的世纪。

我国对熵理论的研究和应用在 1987 年于新疆召开全国第一次“熵与交叉科学”研讨会之后进入一个崭新阶段。众多科学工作者进一步探讨熵的内涵并扩展熵的概念,将其应用于地学、农学、气象学、生态学等学和领域,极大地促进了各学科领域的发展和深化。现就应用熵理论研究森林生态系统稳定与发展做一简单探讨。

1.1.3.1 熵概念的新理解

最早人们把熵认为是标度一个系统无序程度的量,也就是说,熵值越大,表明系统的无序程度越高,即越紊乱。主要表现有 3 个认识思路:一是热力学中的熵增原理,即系统经绝热过程由初态变到终态,它的熵不减少,熵在可逆绝热过程中不变,在不可逆绝热过程中增加。此时熵被看作是度量热转变为功的本领,称之为热力学熵。基于此可以得出:一个孤立系统的熵永不减少;熵达极大时,系统也达到了平衡状态。第二种思路是统计力学中的玻耳兹曼关系式,即系统的熵(S)是一系统可得微观状态数(Ω)的对数乘以一个常数 K_B ,表达式为: $S = K_B \ln \Omega$ 。由此原理可以得出系统的微观状态数越大,熵值越大,熵是系统内部分子热运动的无序性(混乱度)的量度。第三种思路是信息论中的信息熵概念,认为熵是信息状态的不确定程度的量度,以著名的 Shannon 公式来表达,即 $H_n = H(P_1, P_2, \dots, P_n) = -K_i = -\sum P_i \ln P_i$ (H_n 为信息熵, n 为可能出现结局数, P_i 为每一结局出现的几率, K_i 为一个常数)。这 3 种思路对熵的理解是不同的,而且按照熵是无序程度的概念,可以得出物理学中物理过程是熵增大,而生物学中的生物变化过程是熵减少(因为生物进化被认为是有序化过程),于是出现了普利高津观点——“生物学与物理学存在着巨大的鸿沟”,困惑着人类的认识。

1987 年我国气象学者张学文先生提出了对熵概念的新解释,认为熵是物质状态复杂程度(丰富度)的量度,有别于过去的无序程度。他指出,熵是计量状态的标尺,所谓状态的多少,就是指状态的丰富程度,一个物质系统内部状态越多,也就是说该状态越丰富越复