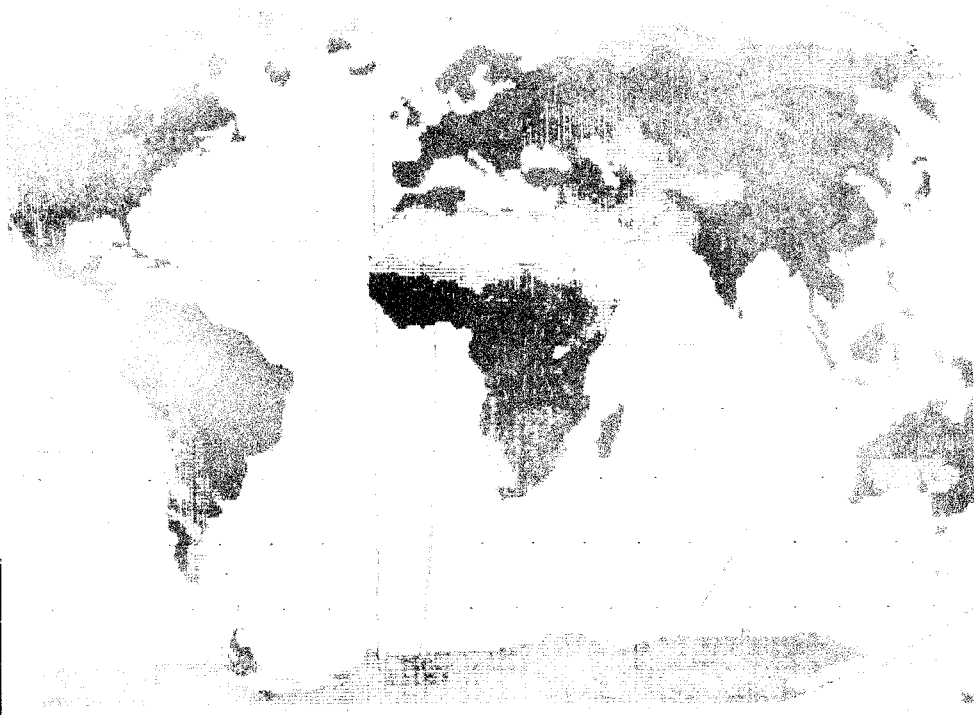


生物圈的 第一性生产力

〔美〕 H. 里思 R. H. 惠特克 等著



科学出版社

内 容 简 介

本书是《生态研究》丛书的第14册。生物圈第一性生产力是维持人类和全部异养有机体的生命以及种群的基础资源。在过去十年内有大量的资料足以说明生物圈生产负荷量的特点,人类活动对于生物圈的不稳定性日益增加,尤其是工业的迅速发展对于生物圈的影响。本书综合地论述了生物圈第一性生产力与环境因子方面的最新知识;不同群落的产量,整个生物圈的现状和它对于其它特征的影响,以及与人类的复杂关系。

本书内容丰富,材料新颖,包括生物圈第一性生产力的研究历史、群落特征、估算方法和模式定量等方面。可供生物、农业、林业、牧业、区划、数理统计和环境保护等有关科研人员和大专院校有关专业师生参考。

edited by Helmut Lieth and Robert H. Whittaker

PRIMARY PRODUCTIVITY OF THE BIOSPHERE

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1975

生物圈的第一性生产力

[美] H. 里恩 R. H. 惠特克 等著

王业莲 等译

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4月第一版 开本:850×1168 1/32

1985年4月第一次印刷 印张:12 1/8

印数:0001—4,100 字数:318,000

统一书号:13031·2876

本社书号:3944·13—8

定价:3.40元

译 者 的 话

《生物圈的第一性生产力》一书,由 Helmut Lieth 和 Robert H. Whittaker 主编,汇选了近十年来的专著和文章,介绍了现代生态学的发展、成就和展望。

生物圈的第一性生产力是指绿色植物单位时间和空间所累积的光合量与呼吸量之差。它维持着全人类和全部异养生物的生命,而人口和工业的增长以及环境的污染,又严重地影响着生物圈各组成部分第一性生产力的发展。

在我国为努力实现四个现代化之际,本书对研究、认识并掌握生物圈各组成部分第一性生产力的特性和规律,对充分利用和合理开发自然资源方面,具有十分重要的意义。

本书分四篇,共十五章,各章系由不同作者分别或共同编著。第一篇是导论,指出本书的范围和目的以及生物圈第一性生产力的研究历史;第二篇是有关生产力的测定方法,涉及水域、陆地和地区性生产量等方面,并包括卡值的测定;第三篇是全球生产力的格局,包括海洋、内陆水域、陆地和热带生态系统的第一性生产力;第四篇是世界第一性生产力的造型和计算机模型的应用以及生物圈与人类的关系等。

本书的特点是介绍宏观因子与微观因子具体结合的研究,其方法是以宏观因子为范围,以微观因子为根据,即地区性和世界性第一性生产力均以热能量为依据。

本书由东北林学院王业蘧、周重光、肖前柱、祝宁、陈华豪、詹鸿振、赵惠勋等翻译。由王业蘧、肖前柱校。

由于译者水平所限,译文不当之处,请读者批评指正。

译 者
1979 年 12 月

• i •

序 言

从第二次世界大战以来,特别是近十年内,在国际生物学计划(International Biological Program, IBP)的影响下,对生态系统功能的研究有了很大进展。同时,环境问题也成指数增长,其中包括地球维持人类生存的能力问题。人们关心的问题延伸到人类对“生物圈”(地球表面上维持人类生存的活的有机体层)的影响。生态研究和环境事务的共同课题是第一性生产量(通过植物)固定在维持一切生命的有机物质内的太阳能。国际生物学计划中的大量成果有待于进行综合,但是从该计划和其它研究中,有足够的资料可用于对生物圈的第一性生产量作出有说服力的概括——这就是本书的目的。

本书由于这两位编者和 Gene E. Likens 均具有相同的兴趣,他们于 1971 年 10 月 24 日,在佛罗里达州的迈阿密、由美国生物科学学院所主办的第二次生物学学会上,对于这个专题举行了讨论会,并对讨论会上所提出的论文进行了修改,使其成为本书的第 2、第 8、第 9、第 10 和第 15 章,我们以此为中心部分又补充了其它章节,其中包括对测定生产力和地区生产量方法的讨论和评价,目前对于热带生产力的发现和第一性生产力的各种模式。从探索研究技术总结的读者到关切我们对全球生产力综合的读者,是本书面向的读者范围。

某些研究单位和个人协助了本书的完成。由 Lieth 和 Sharpe 提出或合著的有关各章,得到了美国国际生物学计划(东部落叶林群落)的部分支持。由 Whittaker 和 Hall 所提出的各章,得到了布鲁克黑文国家研究室的部分支持。由 Likens 和 Whittaker 所提出的,得到了国家科学基金委员会的部分支持。在本书付印的最后阶段,编者之一(Helmut Lieth)是以客座研究员的身份,工作

于联邦德国的居利西(Jülich)原子核研究中心(KFA)。我们感谢该中心的 K. Wagener 教授及其物理化学研究所的全体工作人员在经济上和计算上所给予的帮助。索引是由 Margot Lieth 和 Cyndi Grossman 编制的,对此表示感谢。本书得到改进,应归功于纽约斯普林格出版公司(Springer-Verlag)全体工作人员的热情帮助。

我们希望本书将因生物圈被描写为一个生产系统而具有意义。我们不相信人们对世界的未来的控制能力或甚至不相信人类对自身生存的控制能力。但是,如果本书的主题(生物圈的净第一性生产量)有朝一日对于人类能成为一幅具有实际意义的图景,我们应该感到高兴。如果在将来人口与工业均处于稳定状态,在世界上的生物圈生产量就是一个稳定状态的生物能流,并与其它两个稳定状态的能流(对于人类来说,就是生物圈的粮食能量和工业能量)有关,将使世界上人类社会及其环境处于持久的平衡中。

Helmut Lieth

Robert H. Whittaker

[王业莲译]

目 录

第一篇 前言	1
引言	2
第 1 章 本书的范围和目的	
...Robert H. Whittaker, Gene E. Likens 和 Helmut Lieth	3
第 2 章 第一性生产力研究的历史综述	
..... Helmut Lieth	6
第二篇 生产力测定方法	15
第 3 章 评价水域第一性生产力的方法	
..... Charles A. S. Hall 和 Russell Moll	17
第 4 章 评价陆地生产力的方法	
..... Robert H. Whittaker 和 Peter L. Marks	50
第 5 章 卡值的测定	Helmut Lieth 112
第 6 章 北卡罗来纳州地区性生产力的估算	
...Douglas D. Sharp, Helmut Lieth 和 Dennis Whigham	122
第 7 章 地区性第一性生产量的估价方法	
..... David M. Sharpe	137
第三篇 全球生产力格局	157
第 8 章 海洋生态系统的第一性生产力	
..... John S. Bunt	159
第 9 章 内陆水域生态系统的第一性生产力	
..... Gene E. Likens	174
第 10 章 世界主要植被组合的第一性生产力	
..... Helmut Lieth	190
第 11 章 热带陆地生态系统中的净第一性生产力	
..... Peter G. Murphy	202

第四篇 应用第一性生产力的知识	215
第12章 世界第一性生产力的模拟	Helmut Lieth 217
第13章 由计算机所导出的全球第一性生产力模型的 定量估算.....	Elgene Box 243
第14章 生产力测定的展望	Helmut Lieth 264
第15章 生物圈与人类	
..... Robert H. Whittaker 和 Gene E. Likens	284
参考文献	309
索引	355

第一篇

前言

引 言

近几十年来生物学的研究,尤其是生态学的研究,已澄清了以下几点:

1. 人口和财富可以无限增加的观念,就是自我欺骗和自取毁灭。
2. 超出世界容纳量而不加调节地增加人口,应该认为是道德上的犯罪行为。
3. 在使世界人民受到损害的情况下,无情地增加工业国的国民生产总值,应该认为是社会上的犯罪行为。
4. 为了短期的利益和增长而不计后果地开发利用我们的化石燃料资源,而不是为了长期的未来进行周密规划合理利用,是对于我们子孙的犯罪。

Helmut Lieth

[王业蓬译]

第1章 本书的范围和目的

Robert H. Whittaker, Gene E. Likens 和 Helmut Lieth

在我们时代的一般概念,认为地球的表面是被活的有机体层,即“生物圈”(biosphere)所占有;人类和全部其他异养有机体的生命是依靠生物圈的第一性生产而生活;人口和工业的增长,以递增的压力影响着生物圈,特别是收获量和化学物质的影响。这些概念是众所周知的,但生物圈的某些数量特征及其与人类的关系尚不了解。仅在近十年内才有足够的资料可以利用,以优于臆测的某种方式表明生物圈的生产规模。仅在近二、三十年内,人们对人类与生物圈关系中动荡不定特征的认识,已明显地超出了狭小的学术范围。

生物圈这个名词,被用来指全球性有机体层,或有机体生活和与之相互作用的地球表面环境(Hutchinson, 1970)。本书所论及的“生物圈”是第一种含义,同时用“生态圈”(ecosphere)表示第二种含义(Cole, 1958)。整个生物圈功能的基础是第一性生产力(primary productivity),即由光合植物结合太阳能生产有机物质。本书的目的(本书对于化学合成自养有机体极小的作用,将不予讨论)是综合测定方法为依据的世界第一性生产力的现有知识,环境的决定因素,不同群落的量和整个生物圈的量,对其他生物圈特性的关系以及对人类的含义。

我们关注的问题中心是净第一性生产力,它是光合植物呼吸作用消耗后的总第一性生产力的剩余部分。净生产力(即剩余部分)既可由各种动物收获,又可以被腐生菌分解。除供给植物本身以外,净第一性生产力还为所有有机体生命提供了能量和物质基础。净第一性生产力的最普通的测定方法,是用单位时间内地球

表面单位面积,合成的干有机质来计算,即以每年每平方米的克数表示 ($\text{克}/\text{米}^2/\text{年} \times 8.92 = \text{磅}/\text{英亩}/\text{年}$)¹⁾。世界上,各种类型生态系统的净生产量,可用每年干物质的公吨数 (公吨 = 10^6 克) 表示 (公吨数 $\times 1.1023 =$ 英制的短吨数)。生物量是在一定时间内,地球表面单位面积上现有的活有机体的干物质,可用每平方米的公斤数来表示 ($\text{公斤}/\text{米}^2 \times 10 = \text{吨}/\text{公顷} \times 8922 = \text{磅}/\text{英亩}$)。生产力还可以用单位时间和单位面积所生成干物质中碳的克数或能量的卡数来表示。碳与干物质的关系是可变的,但2.2是一个合理的平均值,用它来乘碳的产量可得出干物质重量。植物生物量中的能含量 (每克干组织的千卡数) 也是可变的,如陆地植物的全世界平均值约为4.25,但浮游生物和针叶林却为4.9 (表7-2)。

本书目的之一是概括可利用的资料,来估算全球的净第一性生产总量,我们所得的数值为 172×10^9 吨/年。在各种不同的群落中生产关系的格式,作为此值的基础还有一定的复杂性。在陆地、海洋和淡水水域这三种领域中,净第一性生产力的范围是从2000 $\text{克}/\text{米}^2/\text{年}$ 到3000 $\text{克}/\text{米}^2/\text{年}$,而在沙漠的条件下,大多数接近零。生产力的巨大差别,在陆地决定于水分的可用率,在淡水和咸水水域则决定于营养物质的可用率,而温度在任何区域都起着影响生产力的作用。总之,陆地群落较之海洋具有高得多的生产力,因为陆地有可能形成广泛的群落结构来保存营养物质和维持叶面积。在生物量、叶绿素、关键营养物质的含量以及由这些因素决定的生产力方面,海洋浮游生物群落就小得多了。对于生产力而言,利用光能的效率,一般与第一性生产力本身相关,但是海洋浮游生物的单位叶绿素生产力效率高于生产力高得多的森林。总第一性生产力消耗于植物呼吸作用的部分,随温度和群落生物量

1) 在表示生产力的方式上,我们采用 $\text{克}/\text{米}^2/\text{年}$ 的形式,可直接读作每年每平方米的克数,尤其愿意采用这种形式,而不采用不方便的形式 $\text{克} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{年}^{-1}$ 。这种 $\text{克}/\text{米}^2/\text{年}$ 的形式,也具有模稜两可的可能,即“年”还可看作分数的分子。我们还未遇见过任何人曾误解过并且顾虑这种潜在的模稜两可性是一个真正的问题,但是 $\text{g}/\text{m}^2/\text{year}$ 当然应表示为 $\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 或 $(\text{克}/\text{米}^2)/\text{年}$ 。

而异，在热带雨林中为 75%，在某些浮游生物群落中，则可能为 20—30%。不同陆地群落的生物量中能的含量变化是具有一定模式的，在热带雨林中其值较低，在北方森林中其值则较高。

目前看来人类还不能在生物圈受到严重危害以前就控制住人口和工业的增长。如果要控制，人类必须给予其本身以限制，并根据对生物圈特征的了解作出规划，对生物圈进行明智的长期利用和保护。人类的生命和健康以及环境的引人入胜都有赖于生物圈，本书致力于人们对生物圈的了解。

【王业蓬译】

第2章 第一性生产力研究的历史综述

Helmut Lieth

据最近关于光合作用发现历史的一篇论文(Robinovitch, 1971), 很多生物学家将光合作用与生产力等量齐观, 并且认为光合作用的原料(水分, 二氧化碳和太阳能)直接控制着生产力。光合作用和第一性生产力并不能简单地相等。诚然, 第一性生产力(结合在有机物质内的实际能量)就是光合作用的产物。但是, 第一性生产力远不只需要光合作用。无机营养物质的摄取和组合成原生质的各种有机化合物, 对于光合有机体是必不可少的。温度对于年生产力具有与光合过程对温度依存不同的各种影响。在陆地, 生产力受水分可用率的强烈影响, 水分并非首先用于光合作用过程本身, 而是取代为摄取二氧化碳而张开的气孔而丧失的水分。

本章编纂了过去对植物生产力认识的关键资料, 以区别于光合作用, 这些史料包括全球生产量的逐步估算以及在一定程度上对第一性生产力影响人类和环境的重要性的认识。

在这个历史过程中, 至少有三个主要时期: (1) Liebig 以前, (2) 从 Liebig 到国际生物学计划 (IBP), (3) IBP 及其后果。我们将遵循这个顺序来认识现代的观点和方法是如何发展而成的。

从亚里士多德至 Liebig

公元前 384—322 亚里士多德指出土壤是以与动物肠道相比拟的方式为植物提供经过其根摄取的半消化的食物。因此他正确地强调了植物和土壤的关系, 但却错误地解释了植物营养的概念, 这种观点持续了 1800 年之久。

公元 1450

Nicolai de Cusa 提出了近乎于革命性的观点,即“土壤中充满了水分,吮吸出土壤中的物质,然后在日光的作用下而凝聚成植物。”

在 Nicolaus de Cusa (Cusanus) 的著作中(1967),通读了“静态试验的内行”(Ydiote de staticis experimentis)一文所得的印象(Ydiote 意即具有高度熟练技术的实践者):是在他那个时代的“农业工程师”对这种植物-水分关系持有一致的意见。Nicolai 的观点强调植物和水分之间的关系,该文在大约 150 年以后成为 van Helmont 实验的蓝本。

**大约 1600
(1577—1644)**

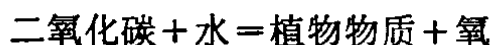
van Helmont 除了进行过一些奇怪的试验去发现从废物和锯木屑中找到耗子的方法以外,还曾进行过一个相当聪明的试验:他在一个装有 300 磅土壤的粘土盆中,栽植了一重 5 磅的柳树条,并用雨水进行灌溉。5 年以后,他收获了材重为 164 磅的一株柳树,而仅失去了 2 盎司的土壤。从而, van Helmont 总结出水分凝聚成了植物。

**1772—1777
或 1779**

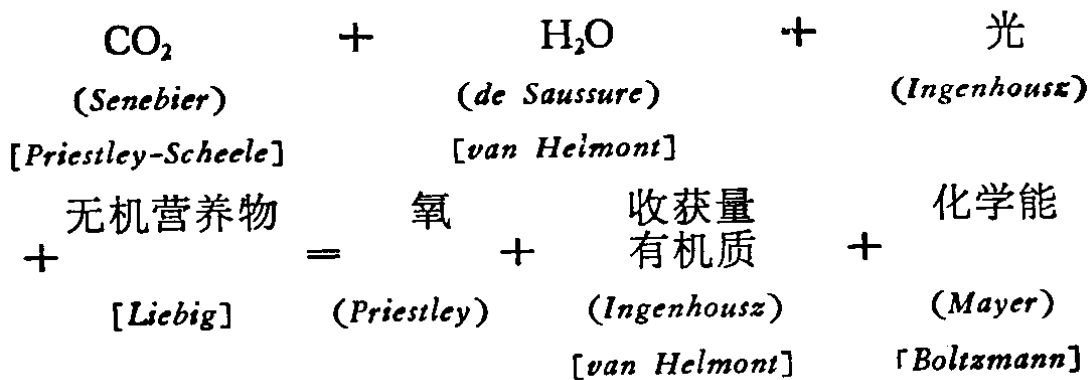
Priestley, Scheele 和 Ingenhousz 最先讨论了植物与空气间的相互作用。他们论述了在光下和黑暗中植物对于空气的“改善”作用和“玷污”作用。

1804

de Saussure 研究了植物的气体交换,并对光合作用给出了正确的方程式:



按照 Rabinovitch (1971) 指出其工作导致第一性生产方程式(不是光合作用方程式)有关的人士的方式,我们加上了有助于第一次评价每种元素的重要性或必要性或二者兼而有之的人名。小括弧中是引自 Rabinovitch; 而我们引入的则附于中括弧内。



按照这个方程式的发展,虽然没有达到目前的研究规模,然而植物生产量曾得到广泛认真的研究。当时刚成立的农林学院对这类问题曾进行不同方面的研究。

从 Liebig 到 IBP

1840

分析化学的发展使 Liebig 能指出矿物质对于植物营养的重要性。他极力反对普遍被接受的腐殖质理论,因为它是以植物仅仅靠有机物质而生活的假设为基础的。在研究干物质生产和营养物供给之间的关系时, Liebig 提出了著名的最小量定律 (Law of the Minimum)。

1850—1900

植物化学揭示了植物、矿质营养物、土壤、水分和空气之间的关系。腐殖质的重要性在农业和林业方面的物理和化学参数意义已经进行过研究。在整个欧洲曾经广泛讨论过物质循环的原理;在今天很难于确定谁对于第一性生产力提出了最初的设想或证据。这些结果已在直到二十世纪还频繁引用的少数几本书中 (Bous-singault, 1851; Liebig, 1862; 和 Ebermayer, 1876, 1882)。

1862

Liebig 第一个从数量上考虑到植被对于大气影响的问题。在 1862 年,他说:“如果我们设想地球的表面完全被年生产为 5000 公斤/公顷的绿色草原所覆被;且

CO₂ 又得不到补充,则大气中 CO₂ 总含量将在 21—22 年内被耗尽(根据 Liebig, 每年 CO₂ 的消耗量为 230—240 × 10⁹ 公吨)。”这标志着用地球化学手段处理生产力的开始。

1882

在实验室或田野中,对于农作物收获量的研究是易于进行的,但对森林来说就特别困难了。森林的第一个干物质生产力的数字,1882 年才出现于 Ebermayer 对巴伐利亚森林物质生产力(根据他本人的测定)和法国农作物的干物质生产力 (Boussingault 的资料)的对比中。当然,森林较为高产。他以每公顷的干物质的公斤数(=10 × 每平方米的克数)表示如下:

山毛榉	木 材	3163 公斤/公顷
	枯枝落叶	3334
	总 计	6497
云 杉	木 材	3435 公斤/公顷
	枯枝落叶	3007
	总 计	6442
松 树	木 材	3233
	枯枝落叶	3186
	总 计	6419
马铃薯		4080—4340 公斤/公顷
三叶草		4200
小 麦		4500
燕 麦		4250

大约 50 年以来这些重要的数据一直保留着,一再为地球化学家在计算生物圈内化学元素时所引用。40 年以后,Boysen、Jensen、Burger 和 Harper(见 Lieth, 1962)作了类似的测定。Ebermayer 通过限于陆地的野外测量,第一次对全世界植被的含碳量作出了估计。他根据对巴伐利亚的计算,推论出全世界 CO₂ 的年消耗量

为 90×10^9 吨。

1900—1930

在 Liebig 最小量定律 60 多年以后, E. A. Mitscherlich 才将其发展为收获量定律 (Law of Yield)。因为在 Liebig 时代, 收获量和干物质产量的测定几乎成了尽人皆知的事, 所以这种延误是相当令人吃惊的。Mitscherlich 的收获量定律是建立生产力模式的第一次尝试 (Mitscherlich 1954)。

1903—1913

Arrhenius 在 1908 年和 Cimacian 于 1913 年分别提出了与 Ebermayer 关于 CO_2 消耗量 (100×10^9 吨) 的相似数字, 但是他们均未提出另外的生物学信息 (见 Noddack 和 Komor, 1937)。

1919

Schroeder (1919) 对于陆地的干物质生产量的知识, 作出了第二次重大贡献。他的计算主要是基于 Ebermayer 的研究, 并利用了有关森林、草原和农田面积的更为可靠的资料。Schroeder 把全世界陆地总面积上的一些数字计算如下:

碳	二氧化碳	干物质
13×10^9 吨	48×10^9 吨	28×10^9 吨

他的数字以粗糙而肤浅的地理分类为基础。生产量数字的进一步精确, 尚有待于植物地理学家第一幅植被图的完成。

1930

在这一时期可能是从 19 世纪末 Drude 开始, 以后就广泛地利用了 Brockmann-Jerosch (1930) 的地形图。不同植被单位的资料一旦可以利用, 就可以根据这些植被图进行生产量计算。对世界生产量最晚的计算, 包括最近的计算, 都是以地形构成的植被单位的面积为依据的 [见 Lieth, 1964; Whittaker 和 Likens (在 Whittaker 著作中, 1970); Golley, 1972]