

国外经典教材译丛

生态系统生态学

Ecosystem Ecology

[丹] S. E. 约恩森 著

曹建军 赵斌 张剑 张世虎 董小刚 译



科学出版社

国外经典教材译丛

生态系统生态学

Ecosystem Ecology

[丹] S. E. 约恩森 著

曹建军 赵 斌 张 剑 张世虎 董小刚 译

科学出版社

北 京

图字：01-2016-0920 号

内 容 简 介

本书是对生态系统生态学内容的高度提炼和概括，可粗略划分为理论篇和应用篇。理论篇旨在向读者清晰呈现生态系统生态学的发展历史及其所固有的各种属性，而应用篇除了对全球自然、人工和特殊生态系统的结构与功能进行详细介绍外，也涉及全球变化背景下的生态系统管理问题。

本书选材广泛、内容翔实、插图经典，各章节均由本领域国际资深研究人员撰写而成，堪称是一部集大成者的巨著。这对从事生态学尤其是想在更高层次（即生态系统生态学）上从事科学研究的人员而言，无疑是一本难得的专业书籍，可避免因在浩如烟海的文献中查阅相关资料而浪费时间；对本科生和研究生而言，通过选择性的阅读，可起到事半功倍的效果；对初学者而言，本书是一本高级科普读物，通过倒序读法，可了解生态系统对我们人类命运生死攸关的作用，从而有助于他们对生态伦理和生态文明的践行。

This edition of *Ecosystem Ecology* by Sven Erik Jørgensen is published by arrangement with ELSEVIER BV of Radarweg 29, 1043 NX Amsterdam, Netherlands.

本书英文版 *Ecosystem Ecology*，作者 Sven Erik Jørgensen，由 ELSEVIER BV 出版，地址 Radarweg 29, 1043 NX 阿姆斯特丹，荷兰。

图书在版编目(CIP)数据

生态系统生态学/(丹)S.E.约恩森(Sven Erik Jørgensen)著;曹建军等译. —北京:科学出版社, 2017.1

(国外经典教材译丛)

书名原文: Ecosystem Ecology

ISBN 978-7-03-051110-2

I. ①生… II. ①S… ②曹… III. ①生态系生态学 IV. ①Q148

中国版本图书馆CIP数据核字(2016)第309744号

责任编辑:刘 畅/责任校对:贾伟娟 贾娜娜

责任印制:肖 兴/封面设计:铭轩堂

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

http://www.sciencep.com

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年1月第一版 开本:880×1230 1/16

2017年1月第一次印刷 印张:27 3/4

字数:890 000

定价:168.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

作者简介

约恩森 (Sven Erik Jørgensen, 1935~2016), 哥本哈根大学环境化学教授, 中国科学院爱因斯坦讲席教授, 丹麦农业大学环境技术与生态技术专业兼职教授, 美国俄亥俄州大学名誉教授。1958年在丹麦技术大学获得化学工程硕士学位, 之后又分别获得了卡尔斯鲁厄大学环境工程和哥本哈根大学生态建模的博士学位。曾担任国际湖泊环境委员会主席、国际生态建模协会常务秘书长。主要研究领域为生态系统、生态建模、生态工程、水生系统环境的研究与管理等。1975年和1978年他分别创办了 *Ecological Modelling* 和 *International Society of Ecological Modelling* 杂志, 并担任 *Ecological Indicator*、*Water Resource Developments*、*Urban Systems*、*Ecological Engineering*、*Environmental Software and Modelling* 等 17 本杂志编委。发表论文 300 余篇, 出版专著 76 部, 先后被译成汉语、俄语、西班牙语和葡萄牙语。曾获得 Stockholm Water Prize(2004)、The 1st Prigogine Prize (2004)、ISEM-award (2000)、Career Prize 等近 10 项著名国际性大奖。

撰 稿 人

W H Adey

Smithsonian Institution, Washington, DC, USA

C Alfsen

UNESCO, New York, NY, USA

T F H Allen

University of Wisconsin, Madison, WI, USA

S Allesina

University of Michigan, Ann Arbor, MI, USA

T R Anderson

National Oceanography Centre, Southampton, UK

O Andrén

TSBF-CIAT, Nairobi, Kenya

A Basset

Università del Salento-Lecce, Lecce, Italy

K M Bergen

University of Michigan, Ann Arbor, MI, USA

C L Bonin

University of Wisconsin, Madison, WI, USA

H Bossel

University of Kassel (retd.), Zierenberg, Germany

K A Brauman

Stanford University, Stanford, CA, USA

J M Briggs

Arizona State University, Tempe, AZ, USA

D E Burkepile

Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA

T V Callaghan

Royal Swedish Academy of Sciences Abisko Scientific Research Station, Abisko, Sweden

J L Casti

International Institute for Applied System Analysis, Laxenburg, Austria

L M Chu

The Chinese University of Hong Kong, Hong Kong SAR, People's Republic of China

E A Colburn

Harvard University, Petersham, MA, USA

J Colding

Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, Sweden

S L Collins

University of New Mexico, Albuquerque, NM, USA

W H Conner

Baruch Institute of Coastal Ecology and Forest Science, Georgetown, SC, USA

K W Cummins

Humboldt State University, Arcata, CA, USA

W S Currie

University of Michigan, Ann Arbor, MI, USA

G C Daily

Stanford University, Stanford, CA, USA

R F Dame

Charleston, SC, USA

D L DeAngelis

University of Miami, Coral Gables, FL, USA

S Dudgeon

California State University, Northridge, CA, USA

T Elmqvist

Stockholm University, Stockholm, Sweden

B D Fath

Towson University, Towson, MD, USA and International Institute for Applied System Analysis, Laxenburg, Austria

J A D Fisher

University of Pennsylvania, Philadelphia, PA, USA

D G Green

Monash University, Clayton, VIC, Australia

N B Grimm

Arizona State University, Tempe, AZ, USA

R Harmsen

Queen's University, Kingston, ON, Canada

T K Harms

Arizona State University, Tempe, AZ, USA

G Harris

University of Tasmania, Hobart, TAS, Australia

M E Hay

Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA

R A Herendeen

University of Vermont, Burlington, VT, USA

C Holzapfel

Rutgers University, Newark, NJ, USA

F G Howarth

Bishop Museum, Honolulu, HI, USA

L B Hutley

Charles Darwin University, Darwin, NT, Australia

D M Johnson

USDA Forest Service, Corvallis, OR, USA

S E Jørgensen

Copenhagen University, Copenhagen, Denmark

W J Junk

Max Planck Institute for Limnology, Plön, Germany

P C Kangas

University of Maryland, College Park, MD, USA

T Kä tterer

Department of Soil Sciences, Uppsala, Sweden

P Keddy

Southeastern Louisiana University, Hammond, LA, USA

J E Keeley

University of California, Los Angeles, CA, USA

A K Knapp

Colorado State University, Fort Collins, CO, USA

V Krivtsov

University of Edinburgh, Edinburgh, UK

C Kö rner

Botanisches Institut der Universität Basel, Basel, Switzerland

D J Larkin

University of Wisconsin, Madison, WI, USA

T G Leishman

Monash University, Clayton, VIC, Australia

B G Lockaby

Auburn University, Auburn, AL, USA

M I Lucas

National Oceanography Centre, Southampton, UK

F Médail

IMEP Aix-Marseille University, Aix-en-Provence, France

J M Melack

University of California, Santa Barbara, Santa Barbara, CA, USA

J Mitchell

Auburn University, Auburn, AL, USA

P Moreno-Casasola

Institute of Ecology AC, Xalapa, Mexico

F Mü ller

University of Kiel, Kiel, Germany

S N Nielsen

Danmarks Farmaceutiske Universitet, Copenhagen, Denmark

D W Orr

Oberlin College, Oberlin, OH, USA

M Pell

Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden

P S Petraitis

University of Pennsylvania, Philadelphia, PA, USA

K Reinhardt

Wake Forest University, Winston-Salem, NC, USA

L Sabetta

Università del Salento-Lecce, Lecce, Italy

S Sadedin,

Monash University, Clayton, VIC, Australia

A K Salomon

University of California, Santa Barbara, Santa Barbara, CA, USA

U M Scharler

University of KwaZulu-Natal, Durban, South Africa

S A Setterfield

Charles Darwin University, Darwin, NT, Australia

W K Smith

Wake Forest University, Winston-Salem, NC, USA

M Soderstrom

Montreal, QC, Canada

R A Sponseller

Arizona State University, Tempe, AZ, USA

J Stanturf

Center for Forest Disturbance Science, Athens, GA, USA

C Trettin

USDA, Forest Service, Charleston, SC, USA

R R Twilley

Louisiana State University, Baton Rouge, LA, USA

R E Ulanowicz

University of Maryland Center for Environmental Science, Solomons, MD, USA

A Varty

University of Wisconsin, Madison, WI, USA

D H Vitt

Southern Illinois University, Carbondale, IL, USA

R B Waide

University of New Mexico, Albuquerque, NM, USA

K M Wantzen

University of Konstanz, Konstanz, Germany

M A Wilzbach

Humboldt State University, Arcata, CA, USA

A Wörman

The Royal Institute of Technology, Stockholm, Sweden

J B Zedler

University of Wisconsin, Madison, WI, USA

D Zhang

Auburn University, Auburn, AL, USA

J J Zhu

Institute of Applied Ecology, CAS, Shenyang, People's Republic of China

中文版序

过去 30 年，中国一直处于辉煌的经济发展与技术进步中。而这种迅猛发展，又不可避免地带来了诸多环境问题。中国对此已有充分认识，并准备大力减少一些污染问题。过去半个世纪的经验告诉我们，最具前途的污染消除途径离不开综合的整体环境管理，这意味着自 20 世纪 70 年代开始发展壮大的若干生态学分支学科应该与技术领域，特别是与环境技术结合起来。

生态学分支学科包括生态模型、生态毒理、生态工程、生态经济，还有基于生态指数的生态系统健康评价和生态系统服务评估等。可以说，这些分支学科构建了从生态学通向环境管理的桥梁。不过，这些分支学科都根植于对生态系统属性的理解，主要包括生态系统理论或生态系统生态学，而它们与侧重于生态系统整体系统属性的系统生态学略有不同。

鉴于未来中国环境问题的重要性，以及中国对大规模污染消除的期盼，我非常欣慰《生态系统生态学》这本基础读物能被译为中文出版。该书介绍了进行恰当的环境综合管理所必需的一些生态学分支学科的基础。

S. E. 约恩森

2015 年 8 月 28 日于哥本哈根

Preface for Chinese Edition

China has the last 30 years been in an enormous economic and technological development. It has inevitably had the consequence that many environmental problems, associated with such a rapid development, have emerged. China has acknowledged the problems and seems ready to initiate massively an abatement of the pollution problems. All experience gained during the last 50 years has shown that the most promising abatement of pollution is offered by an integrated holistic environmental management, which implies that several ecological subdisciplines that have been developed since the seventies should be integrated with technology, particularly environmental technology.

The ecological subdisciplines are ecological modeling, ecotoxicology, ecological engineering, ecological economics, assessment of ecosystem health by use of ecological indicators and assessment of ecosystem services. These subdisciplines build so to say a bridge from ecology to environmental management. They are, however, rooted in an understanding of the properties of ecosystems, which are covered by ecosystem theory or ecosystem ecology, which is slightly different from systems ecology, that is focusing on the holistic system properties of ecosystem.

In the light of the importance of environmental problems in China and the massive pollution abatement that is expected in China in the coming years, I appreciate very much that this basic book *Ecosystem Ecology* is translated to Chinese. It is presenting the fundament for the ecological subdisciplines, that are indispensable for a proper integrated holistic environmental management.

Copenhagen the 28th of August 2015

Sven Erik Jørgensen, Professor emeritus at Copenhagen University, Dr. Eng. Dr. Science,
Dr. Hon. Cau., Einstein Professor at CAS, Stockholm Water Prize Laureate.

译者序

生态系统生态学作为生态学的一门分支,以生态系统为研究对象,解决其与外部环境之间能量输入与输出,以及内部环境各组分之间物质循环、能量流动和信息传递等科学问题。从 20 世纪三四十年代开始,国外学者已开始在生态系统水平上从事科学研究,为大尺度、全面理解全球生态问题做出了卓著贡献。

然而,时至今日,国内还鲜见有关生态系统生态学的读物。基于此,笔者决定翻译由丹麦皇家科学院院士 Sven Erik Jørgensen 主笔的 *Ecosystem Ecology* 一书,以飨读者。本书包括三部分:作为系统的生态系统、生态系统属性和生态系统各论,其中第一部分着重阐述生态系统生态学的思想及发展历史,第二部分重点关注生态系统的整体属性或涌现属性,而第三部分几乎囊括了地球上现存生态系统的的所有类型,并分而述之。三部分层次分明,从理论到实践,循序渐进地向读者展示了生态系统生态学的全貌。每一部分中的章节安排脉络清晰、衔接紧密,由易到难徐徐推进,符合知识架构逻辑之需求;各章节又自成体系,深入浅出地向读者系统介绍了该领域的历史渊源和未来走向,对其中的热点和难点问题也进行了提炼和总结,颇有“一叶落而知天下秋”之感。本书无论对初学者,还是研究生,抑或从事生态系统生态学教学和科研的一线工作人员,都是一本十分难得的专业读物,是夯实基础、拓展视野和开拓创新的基石。

全书共 59 章,其中前言部分和前 19 章由曹建军翻译,后 40 章中,河口、人工林、淡水沼泽、红树林湿地、河岸湿地、河流与溪流:生态系统动态与整合范式、河流与溪流:物理条件与适应生物群和沼泽湿地 8 章由赵斌、熊俊、戴圣骥、辛凤飞、侯颖、李红和陈帮乾翻译;废水生物处理系统、珊瑚礁、河漫滩、淡水湖、潟湖、垃圾填埋场、泥炭地、岩石潮间带、盐碱湖泊、间歇性水体和涌流生态系统 11 章由张剑翻译;高寒生态系统和高海拔树线,高寒森林,北方森林,荒漠,温室、微型和中型生态系统,极地陆地生态学,温带森林,苔原和城市系统 9 章由张世虎翻译;农业系统、洞穴、灌木丛、荒漠溪流、沙丘、地中海类型生态系统、盐沼和防风林 8 章由董小刚翻译;植物园和热带雨林由文淑均翻译;萨王纳由刘坤翻译;亚欧草原和北美大草原由周显辉翻译。历时一年半,虽身心专注、字斟句酌、呕心校订,但仍与“信”“达”“雅”相距甚远。一方面因为该书内容庞杂,涉及学科众多;另一方面因笔者水平有限,难以精准驾驭。因此,纰漏和不足之处在所难免,还请读者谅解并提出宝贵意见,以待改进!

翻译过程中,得到众多同仁的支持和帮助。最值得一提的是,王刚、杜国祯和张世挺教授,以及任正炜博士、艾得协措博士和张仁义博士等,没有他们的鼓舞和指导,此书的问世也许还要迁延数日。借此一隅,向他们及所有曾热心给予笔者精神和物质激励的人,道一声衷心的感谢!

最后,本书的翻译和出版得到国家自然科学基金(NO.41461109、41461012、31660160)和甘肃省自然科学基金(NO.1506RJZA124、1506RJZA128 和 145RJYA254)资助。

曹建军

2016 年 7 月 1 日于西北师范大学

前 言

系统生态学，又称为生态系统理论，为生态系统如何作为系统运转提供了完整的理论。当然，当人们日渐频繁地用它来解释观察到的生态现象并用来协助进行环境管理，包括使用生态技术时，这个理论会不断被完善。生态系统理论发展到今天已经足够完整，从而可以广泛地应用。仅从其应用的广泛性而言，或者说我们今天对一个理论的所有命题而言，生态系统理论有可能是有缺陷的，对其提出改进不应意外。

本书由三部分组成：第一部分作为系统的生态系统，着重于叙述生态系统的形态特性，包括在生态学中的基本定律一章中陈述理论的基本科学命题。在第二部分生态系统特性中，对生态系统的整体性质给出更为综合、全面的表述。这些生态系统的整体性质，毋庸置疑，根植于系统特性之中，并且包括在这些命题之内。在第三部分生态系统各论中，分别概述了不同的生态系统。这些概述基于不同的生态系统特性，对各生态系统如何运转，以及科学命题如何应用于各生态系统加以阐释并说明它们的特性。

我希望本书能被生态学者和系统生态学者深入使用，从而对生态系统及其功能有较深入的理解，并为使生态学发展成为能够解释并预测生态系统响应的更为理论化的科学做出贡献。理论化发展的生态学将使生态学有可能以正确的理论思考取代许多通常耗费巨大的测量。

本书基于以下两点而成：

I. 系统生态学是生态学的一门分支；

II. 最近出版的《生态学百科全书》通过大量插图对各种生态系统进行非常全面的概述。

由于《生态学百科全书》生态系统部分的编辑 Donald de Angelis 和系统生态学部分的编辑 Brian Fath 卓有成效的工作，才使得完整全面叙述所有生态系统以及最现代的生态系统理论成为可能。因此，我愿向 Donald 和全体生态系统词项的作者，Brian Fath 和全体系统生态学词项的作者表示感谢，感谢他们对《生态学百科全书》的贡献。本书对生态系统生态学这一非常重要的生态学分支进行了广泛和最新的叙述。《生态学百科全书》的出版极大地促成了本书的问世。

Sven Erik Jørgensen

哥本哈根

目 录

中文版序
译者序
前言

第一部分 作为系统的生态系统

绪论	3
第一章 生态系统生态学总论	6
第二章 生态学的系统思想	11
第三章 生态系统	15
第四章 生态系统服务	23
第五章 生态学中的基本定律	29

第二部分 生态系统属性

第六章 自动催化	35
第七章 个体大小格局	38
第八章 循环和循环指数	44
第九章 生态网络分析: 系统成熟主导系数	50
第十章 生态网络分析: 能量分析	56
第十一章 生态网络分析: 环境分析	66
第十二章 生态学中的间接效应	71
第十三章 涌现性	80
第十四章 自组织	86
第十五章 生态复杂性	94
第十六章 生态学中的层级理论	101
第十七章 目标功能和指引者	106
第十八章 有效能	113
第十九章 生态系统类型及其强制函数与最重要的属性	123

第三部分 生态系统分论

第二十章 农业系统	127
第二十一章 高寒生态系统和高海拔树线	132
第二十二章 高寒森林	138
第二十三章 废水生物处理系统	146
第二十四章 北方森林	159
第二十五章 植物园	161
第二十六章 洞穴	168
第二十七章 灌木丛	173
第二十八章 珊瑚礁	179
第二十九章 荒漠溪流	191

第三十章	荒漠	198
第三十一章	沙丘	215
第三十二章	河口	221
第三十三章	河漫滩	226
第三十四章	人工林	235
第三十五章	淡水湖	241
第三十六章	淡水沼泽	245
第三十七章	温室、微型和中型生态系统	252
第三十八章	潟湖	267
第三十九章	垃圾填埋场	274
第四十章	红树林湿地	278
第四十一章	地中海类型生态系统	290
第四十二章	泥炭地	300
第四十三章	极地陆地生态学	308
第四十四章	河岸湿地	311
第四十五章	河流与溪流: 生态系统动态与整合范式	318
第四十六章	河流与溪流: 物理条件与适应生物群	328
第四十七章	岩石潮间带	338
第四十八章	盐碱湖泊	344
第四十九章	盐沼	348
第五十章	萨王纳	356
第五十一章	亚欧草原和北美大草原	366
第五十二章	沼泽湿地	374
第五十三章	温带森林	377
第五十四章	间歇性水体	385
第五十五章	热带雨林	395
第五十六章	苔原	399
第五十七章	涌流生态系统	405
第五十八章	城市系统	414
第五十九章	防风林	420

第一部分

作为系统的生态系统

绪论

S E Jørgensen

根据 Tansley (1935) 的定义, 生态系统是一个由相互作用的生物和非生物组分共同组成的综合系统。在这一定义中, 他将生态系统看作为系统, 这具有重大意义, 不仅意味着生态系统具有边界, 而且也意味着我们可以对系统及其所依存的环境进行区别。一般而言, 环境可被理解为系统边界之外的其余区域。生物组分与非生物组分相互作用, 表明二者直接或间接关联。所有包含相互作用生物和非生物组分的系统, 都可看作是生态系统。例如, 一滴受污染的水是一个生态系统, 因为它包含微生物、有机质和无机盐, 且这些成分相互作用。通常, 生态系统的研究和管理兴趣主要集中在面积较大的、特征由其本身功能和属性所决定的自然区域, 如一个湖泊、一片森林或一注湿地。这三种生态系统都具有非常典型的功能, 拥有不同于其他生态系统类型的某些特有属性。生态系统定义中所指的尺度取决于系统功能和拟解决的问题。

生态系统具有相互作用和相互连接的生物及非生物组分, 组分的协同作用促使系统产生涌现性, 并使其不仅仅是各组分的简单相加。一个活的生物 (living organism) 不只是构成生物本身的细胞和器官。同样地, 一片森林不只是树木, 而是一个协同作用的单元, 涌现出森林特有的某些属性。

在生态研究和环境管理中, 全面理解生态系统功能及其响应非常重要。这一背景下, 有两个最基本的问题需要解决。

1. 哪些生态系统的根本属性决定其特征?
2. 是否可提出能够解释生态系统功能的一些基本科学命题?

本书的作为系统的生态系统和生态系统属性部分, 将尝试回答这两个核心问题, 而生态系统分论部分对不同生态系统类型、生态系统是如何基于其特有属性运转, 以及科学命题如何用于理解和阐释生态系统特性等方面进行了概述。作为系统的生态系统部分侧重于生态系统的系统属性, 同时也介绍了基本的科学命题, 而生态系统属性部分, 对生态系统的整体属性作了更加全面的概述。生态系统的整体属性, 毋庸置疑, 根植于系统属性。

作为系统的生态系统部分中的生态系统生态学总论、生态学的系统思想和生态系统三章, 侧重于

从上述生态系统定义中抽象出最基本的系统属性。生态系统定义虽在这三章中重复出现, 但略有不同。出现在这三章中的系统属性, 可概括如下。

1. 生态系统能量循环。
2. 生态系统物质循环。
3. 生命与环境关联, 说明生态系统环境可对生态系统产生影响。这一影响决定生态系统的当前条件 (prevailing condition), 或可另表述为, 外部变量 [也称为强制函数 (forcing function)] 决定系统的内部变量条件 (也称为状态变量)。极具变化的条件 (外部变量组合) 催生了大量纷繁多样的生态系统。
4. 生态系统是整体系统, 因此在生态系统动态研究中, 必须采用整体论的观点。

人类社会高度依赖于生态系统的正常运转, 因为人们都在利用生态系统提供的各种服务。因此, 我们一定要理解这些服务所依托的生态系统属性。生态系统服务一章和生态系统分论部分中的有关章节对生态系统服务做了介绍, 这些服务可归纳为三类。

1. 生产服务, 如我们所熟知的从农业、渔业和林业等部门获得的服务。
2. 调节服务, 源于循环、渗透、迁移和固定等过程。
3. 文化服务, 如休闲娱乐、陶冶心智和美感享受等。

生态学中的基本定律一章对根植于系统属性的生态系统属性进行了简单的总结。

1. 生态系统是复杂的 (大量持续变化的、相互作用的组分)。
2. 生态系统是开放的。
3. 生态系统是层级组织的 (hierarchically organized)。
4. 生态系统是自我组织和自我调节的, 原因在于大量的反馈机制。

这些属性在生态系统属性部分中有更详细的论述。

生态学中的基本定律一章中列举的生态系统的十大基本定律, 与作为系统的生态系统部分中其他章节所介绍的生态系统属性基本一致。十大命题可用于解释生态系统的行为和属性。本章介绍的十大基本初级定律可深入解释对良好理论形成极其有利

的生态观察和规律。通过理论应用，我们可直接推断生态系统对不同干扰的响应，而无需观察结果的支持。因此，在理论思考的基础上，改进研究方案和制订环境管理计划是行之有效的。十大定律（初级定律）根植于生态系统的五大基本属性。

生态系统属性部分对生态系统的基本属性给予了更多论述。**自动催化**一章侧重于通常能提高生态过程效率和速率的自动催化属性。**个体大小格局**一章讨论了生态系统的个体大小格局。生物过程速率如生长、代谢、死亡、世代周期和呼吸等都依赖于生物个体。生态系统中的条件谱决定这些基本的生态过程谱，而生态过程谱可实现生态系统资源的最佳利用。这些条件也决定个体大小格局。因此，不同条件下的不同生态系统有可能具有不一样的个体大小格局，这也是生态系统的一个典型属性。

所有生态系统中循环的元素都是生命体(living matter)必需的。必需元素都有一个稳定的再生率，因此生态系统可持续地生长和发育。生命物质通常需要22种不同的元素，其中氮、碳、磷、硫、硅、钙和钠等的循环最为重要。循环之所以能够发生，原因在于嵌套于一切生态系统中的生态网络。生态网络是生物和非生物组分相互联系的一个“立体地图”，反映了生态系统各组分间相互作用的可能性。显而易见，循环对生态系统非常重要，因为没有循环，生物组分的生长和发展就会因一种或多种必需元素的缺乏而停止。**循环和循环指数**一章，包括循环和循环指数，用以量化支持循环过程的网络可能性。

生态网络分析：系统成熟主导系数，**生态网络分析：能量分析**，**生态网络分析：环境分析和生态学中的间接效应**等章节对生态网络的不同方面分别进行了介绍。网络分析和生态网络分析(ENA)利用网络理论，研究一定环境中生物或种群间的相互作用。**生态网络分析：系统成熟主导系数**一章中的系统成熟主导系数是对基于实际流量网络效率的定量化。通常情况下，生态系统的发育意味着系统成熟主导系数的增大。**生态网络分析：能量分析**一章通过利用能量流对生态网络进行了分析，而在**生态网络分析：环境分析**一章中则采用了所谓的环境分析。系统中的每个对象都有两种“环境”，一个用于接收，另一个用于系统内相互作用的发生。通过对这些能量流的分析，推断网络属性如互惠共生(mutualism)和网络协同性(synergy)是可行的。**循环和循环指数**一章的主题是循环。当然，这个循环也被认为是网络的一个属性。**生态学中的间接效应**一章集中

讨论了一个最重要的网络属性，即在多数情况下，强大的间接效应甚至可能会超过直接效应。

涌现性一章的主题是涌现，即生态系统作为一个综合系统，不只是各组分的简单相加。涌现性源于系统属性。由于网络、自动催化、循环、自我调节和自我组织等的协同效应，生态系统获得了大量非常有用的、整体的、犹如系统的属性，这些属性通常被称为涌现性。自组织本身就是涌现性的最好例证。自组织一章主要介绍了自组织的涌现及其根植于复杂自适应系统的方式。这一章还讨论了如何将空间格局、持续性、稳定性和能力的发展与演化作为自组织的一种结果来理解。早期生态系统和成熟生态系统的差异，也可用自组织理论进行解释。

生态系统是一个非常复杂的系统。它们包含不计其数的系统组分，这些组分极其多样，富有层级组织和非线性行为。**生态复杂性**一章介绍了生态复杂性的诸多方面，而**生态学中的层级理论**一章概述了层级理论在生态学中的应用情况。层级组织使总揽复杂性全貌成为可能。同时，通过利用在**目标功能和指引者**一章中所介绍的目标功能和指引者，也可对生态系统复杂行为作出更加全面的概述。作为生态系统复杂动态的结果，目标功能和指引者可量化生态系统的发育。一个最有用的指引者是有效能(exergy)，这将在**有效能**一章中予以介绍。生态系统的复杂动态决定了系统是如何发育及应对干扰的。有效能或能量对生态系统做功，因为生态系统的巨大复杂性，我们无法计算其全部的有效能，但我们可对生态系统模型中的有效能进行计算。在普通条件下，生态系统模型中的有效能呈现出尽可能高的趋势。当然，干扰可能会减少生态系统中的有效能，但通过网络和相互作用，生物会设法进行自我组织，以从当前环境中获得最大收益。这意味着在Darwin主义的语境中，多数幸存者能被表示为有效能，因为其包含生态系统的生物量和信息产品。

五大基本属性(参见生态学中的**基本定律**一章)囊括了在作为系统的生态系统和生态系统属性部分中介绍的所有生态系统属性。表1描述了五大基本属性及从其中衍生的其他系统属性的基本概况。部分属性的推衍不只局限于基本属性中的某一种，但为了论述方便，将衍生属性只与基本属性中的一种对应。尤其是，生态系统具有连通性(connectivity)的基本属性。连通性意味着生态系统能形成网络和复杂的动态。我们已利用这些复杂的动态推导出好几个系统属性，而这也可从其他四大基本属性中进行推衍。

表1 根植于十大初级定律的五大基本属性包含的全部生态系统属性

基本属性	衍生的系统属性
1. 生态系统是开放的	强制函数(外部变量)决定生态系统条件
2. 生态系统具有方向性	生态系统表现出自动催化特性 生态系统可生长和发育 生态系统倾向于最大化有效能储存和功率 生态系统具有个体大小格局
3. 生态系统具有连通性	生态系统的生物和非生物组通过网络连接起来 网络使生态系统互惠共生和协同发展 间接效应因网络而非常重要,甚至可能会超过直接效应 生态系统是自我组织和自我调节的 生态系统中进行着能量、物质和信息的循环
4. 生态系统具有涌现的层级	生态系统通过层级被组织起来
5. 生态系统具有复杂的动态	通过增加生物量、增强网络和提高信息量水平,可促进生态系统的生长和发育 生态系统是自适应系统 通过倾向于最大化有效能储存和功率,生态系统生长和发育应对于干扰 生态系统,尤其在自然条件下通常具有很高的多样性,使得生态系统具有各种千差万别的缓冲能力 由于复杂的动态,生态系统具有很强的缓冲能力 生态系统遭受干扰后,通常能快速有效地得到恢复

生态系统类型及其强制函数与最重要的属性是生态系统属性部分的最后一章,概述了生态系统分论部分所介绍的39种不同类型的生态系统。对所有39种生态系统类型而言,最重要的强制函数是指示性的,也就是说,强制函数(影响)可被认为是对生态系统的一个威胁,或强制函数通常决定生态系统的功能。39种生态系统的强制函数可归纳为四类。本章还对四类生态系统的最基本属性进行了介绍。最基本的属性是当前条件的结果,而当前条件由强制函数决定。那些可使生态系统解除威胁而需保持的属性,或那些尤其对维持生态系统功能非常重要的属性是最为重要的属性。

生态系统分论部分共有40章,涵盖了39种不同的生态系统类型。地球生态系统的绝大部分可被这39种类型的生态系统所囊括。虽然几个少见的生态系统类型未被包括进来,但自然界中经常出现的生态系统可一览无遗。然而,那些未被包括进来的生态系统的属性,至少与这39种类型所包含的一种或一种以上的属性相似。

参考章节:自动催化;个体大小格局;循环和循环指数;生态复杂性;生态网络分析;系统成熟主导系数;生态网络分析;能量分析;生态网络分析;环境分析;生态系统生态学总论;生态系统服务;生态学的系统思想;生态系统;涌现性;有效

能;生态学中的基本定律;目标功能和指引者;生态学中的层级理论;生态学中的间接效应;生态系统类型及其强制函数与最重要的属性;自组织。

课外阅读

- Jørgensen SE (2004) Information theory and energy. In: Cleveland CJ (ed.) *Encyclopedia of Energy*, vol. 3. pp. 439-449. San Diego, CA: Elsevier.
- Jørgensen SE (2006) *Eco-Exergy as Sustainability*. 220pp. Southampton: WIT Press.
- Jørgensen SE (2008b) *Evolutionary Essays. A Thermodynamic Interpretation of the Evolution*, 210pp.
- Jørgensen SE (ed.) (2008a) *Encyclopedia of Ecology*, 5 vols. 41-22pp. Amsterdam: Elsevier.
- Jørgensen SE and Fath B (2007) *A New Ecology. Systems Perspectives*. 275pp. Amsterdam: Elsevier.
- Jørgensen SE, Patten BC, and Straskraba M (2000) Ecosystems emerging: 4. growth. *Ecological Modelling* 126: 249-284.
- Jørgensen SE and Svirezhev YM (2004) *Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems*. 366pp. Amsterdam: Elsevier.
- Ulanowicz R, Jørgensen SE, and Fath BD (2006) Exergy, information and aggradation: An ecosystem reconciliation. *Ecological Modelling* 198: 520-525.