

**The Trophic-Dynamic
Aspect of Ecology**

生态学中的营养动力论

RAYMOND LAUREL LINDEMAN



© in this compilation Higher Education Press 2016

This book reproduces the text of the original edition. The content and language reflect the beliefs, practices and terminology of their time, and have not been updated.

内容简介

林德曼(Raymond Laurel Lindeman, 1915—1942)以数学方式定量地表达了群落中营养级的相互作用,建立了养分和能量循环的理论模型。这标志着生态学开始从定性研究走向定量研究,为生态学发展确立了理论取向,对当前的生态学研究仍然具有重大的指导意义。林德曼英年早逝,留世有数篇颇具影响力的论文,是从事营养级研究的必读经典文献,是将生态学从定性研究带入定量研究的里程碑,本书是这些论文的合集。

本书可供生态、生物、地理等专业高校师生和相关领域科研人员及自然科学爱好者阅读和收藏。

图书在版编目(CIP)数据

生态学中的营养动力论 = The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology: 英文 / (美) 林德曼 (Lindeman, R. L.) 著. -- 北京: 高等教育出版社, 2016.6

ISBN 978-7-04-045318-8

I. ①生… II. ①林… III. ①生态系统—研究—英文
IV. ①Q147

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 089509 号

策划编辑 李冰祥

责任编辑 柳丽丽

封面设计 王凌波

责任印制 韩 刚

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100120
印 刷 涿州市星河印刷有限公司
开 本 787mm × 1092mm 1/16
印 张 10
字 数 230 千字
购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.hepmall.com.cn>
<http://www.hepmall.com>
<http://www.hepmall.cn>
版 次 2016 年 6 月第 1 版
印 次 2016 年 6 月第 1 次印刷
定 价 49.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换

版权所有 侵权必究

物 料 号 45318-00

HEP World's Classics

There is a Chinese saying: "It is beneficial to open any book." It is even more fruitful to open and read classic books. The world is keeping on changing, but really fundamental and essential things stay the same since there is nothing new under the sun. Great ideas have been discovered and re-discovered, and they should be learnt and re-learnt. Classic books are our inheritance from all the previous generations and contain the best of knowledge and wisdom of all the people before us. They are timeless and universal. We cannot travel back in time, but we can converse with the originators of current theories through reading their books. Classic books have withstood the test of time. They are reliable and contain a wealth of original ideas. More importantly, they are also books which have not finished what they wanted or hoped to say. Consequently, they contain unearthed treasures and hidden seeds of new theories, which are waiting to be discovered. As it is often said: history is today. Proper understanding of the past work of giants is necessary to carry out properly the current and future researches and to make them to be a part of the history of science and mathematics. Reading classic books is not easy, but it is rewarding. Some modern interpretations and beautiful reformulations of the classics often miss the subtle and crucial points. Reading classics is also more than only accumulating knowledge, and the reader can learn from masters on how they asked questions, how they struggled to come up with new notions and theories to overcome problems, and answers to questions. Above all, probably the best reason to open classic books is the curiosity: what did people know, how did they express and communicate them, why did they do what they did? It can simply be fun!

This series of classic books by Higher Education Press contains a selection of best classic books in natural history, mathematics, physics, chemistry, information technology, geography, etc. from the past two thousand years. They contain masterpieces by the great people such Archimedes, Newton, Lavoisier, Dalton, Gauss, Darwin, Maxwell, and hence give a panorama of science and mathematics. They have been typeset in modern fonts for easier and more enjoyable reading. To help

the reader understand difficult classics better, some volumes contain introductions and commentaries by experts. Though each classic book can stand in its own, reading them together will help the reader gain a bigger perspective of science and mathematics and understand better interconnection between seemingly unrelated topics and subjects.

Higher Education Press has been the largest publisher in China. Besides the long tradition of providing high quality books for proper education and training of university and graduate students, she has also set out to provide research monographs and references books to people at all levels around the world. Higher Education Press considers it her duty to keep the world science and mathematics community informed of what has been achieved in their subjects in easy and accessible formats. This series of classic books is an integral part of this effort.



Raymond Laurel Lindeman (1915—1942)

Raymond Laurel Lindeman 简介

莱曼德·劳拉·林德曼 (Raymond Laurel Lindeman, 1915—1942), 生于美国明尼苏达州, 生态学家。

林德曼于 1941 年在明尼苏达大学获得博士学位后, 在耶鲁大学从事博士后研究工作, 师从著名生态学家 George Evelyn Hutchinson 教授。林德曼先后发表了《一个老年湖泊营养循环动力学的季节性》、《生态学中的营养动力论》等数篇颇具影响力的论文, 以数学方式定量地表达了群落中营养级的相互作用, 建立了养分和能量循环的理论模型。他通过对一个结构相对简单的天然湖泊——赛达伯格湖的能量流动进行定量分析, 发现生态系统的能量流动具有单向流动、逐级递减两个特点, 能量在相邻两个营养级间的传递效率为 10% ~ 20%, 首次提出了食物链能量传递的十分之一定律, 标志着生态学研究开始从定性走向定量。林德曼的理论为生态学发展确立了理论取向, 对当前的生态学研究仍然具有重大指导意义。

林德曼于 1942 年不幸病逝于肝炎, 年仅 27 岁。

Raymond Laurel Lindeman (1915—1942)

一生大事年表

时间	事件
1915 年 7 月 24 日	出生在美国明尼苏达州红木县 (Redwood Co.)
1927 年	进入高中
1932 年	进入帕克学院 (Park College)
1935 年	参加明尼苏达大学艾塔斯卡 (Itasca) 野外实验站暑期培训班
1936 年秋	以班级第二的成绩毕业于帕克学院, 获文学学士学位
1936 年夏	进入明尼苏达大学研究生院学习
1936 年 12 月 21 日	第一次进行赛达伯格湖 (Cedar Creek Bog Lake) 采样旅行
时间不详	因黄疸症住院
1937 年 12 月	参加在印第安纳州印第安纳波利斯举行的美国湖沼学学会/美国科学促进会 (LSA/AAAS) 年会
1938 年 2 月 26 日	加入美国湖沼学学会 (美国湖沼与海洋学会前身)
1938 年夏	与 Eleanor Hall 女士结婚
1939 年夏	与 Eleanor 一道参加弗赖迪港 (Friday Harbor) 暑期班
1939 年 12 月	在俄亥俄州哥伦布参加 LSA/AAAS 年会, 遇见 George Evelyn Hutchinson(1903—1991, Lindeman 的博士后导师)教授
1940 年 6 月 24 日	最后一次进行赛达伯格湖采样旅行
1940 年夏	在威斯康星州麦迪逊参加水生生物学研讨会, 遇见 Edward S. Deevey (Hutchinson 教授的第二个博士, 1938 年获得学位, 1939—1942 年间与 Lindeman 联系较多)
1940 年 11 月 11 日	写给 Hutchinson 教授第一封信
1940 年 11 月	《生态学中的营养动力论》 ^① 论文初稿成稿
1940 年 12 月	参加在宾夕法尼亚州费城举行的 LSA/AAAS 年会, 提交题为《一个老年湖泊营养循环动力学的季节性》论文, 并再次遇见 Hutchinson 教授
1941 年 2 月	博士学位论文上的日期

^① 该篇论文即 Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-417. 下同。

续表

时间	事件
1941 年 4 月	获得在耶鲁大学从事博士后研究的 Sterling 奖学金
1941 年夏	在明尼苏达州维诺纳 (Winona) 圣玛丽学院 (St. Mary's College) 担任长达 5 周的野外生物暑期课程的指导教师
1941 年 8 月	抵达耶鲁大学
1941 年 9 月	《生态学中的营养动力论》论文第一稿稿件封面上的日期, 该文在营养级水平上定量化地引入了能量的概念
1941 年 10 月	向 <i>Ecology</i> 提交《生态学中的营养动力论》论文
1941 年 11 月	《生态学中的营养动力论》论文被拒稿
1941 年 12 月	参加在得克萨斯州达拉斯举行的 LSA/AAAS 年会, 会上与 Hutchinson 教授联名做学术报告
1941 年圣诞节— 1942 年 4 月	患病, 从达拉斯回来不久住院 3 周, 学术上没有显著进展
1942 年 3 月	对《生态学中的营养动力论》论文进行修改并再次提交, 论文被接收
1942 年 4—5 月	肝病发作, 肝脏肥大、内脏水肿
1942 年 6 月 15 日	接受初步外科手术
1942 年 6 月 29 日	逝世
1942 年 10 月	《生态学中的营养动力论》论文在 <i>Ecology</i> 上发表

美国湖沼与海洋学会莱曼德·林德曼奖

莱曼德·林德曼奖 (Raymond L. Lindeman Award) 自 1987 年设立以来, 每年从青年水生态学者当年发表的论文中, 评选出一篇最佳论文, 并授奖。林德曼奖最初由林德曼当年在研究生院的同学——宾夕法尼亚州 Wilkes 学院的 Charles B. Reif 教授建议设立和提供资助。林德曼于 1941 年 3 月毕业于明尼苏达大学, 获得博士学位。当年 9 月进入耶鲁大学 George Evelyn Hutchinson 教授的实验室从事博士后研究工作。林德曼因病于 1942 年 6 月去世, 年仅 27 岁。他的成名之作《生态学中的营养动力论》(The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-417) 是在林德曼去世之后发表的。《生态学中的营养动力论》是林德曼关于明尼苏达赛达伯格湖博士论文结果的一部分。当林德曼加入 Hutchinson 教授的实验室时, 论文的初稿已经完成。Hutchinson 教授对该论文最终得以发表起到重要作用 (论文第一次投稿被拒)。这篇论文后来成为生物群落能量流动研究的基础。

赛达伯格湖简介

赛达伯格湖 (Cedar Creek Bog Lake) 位于 $45^{\circ}24'N$, $93^{\circ}12'W$, 被认为是生态系统生态学和生态能量学研究的发源地。莱曼德·林德曼曾经在这里进行野外研究, 首先提出了用数学公式表达的与能量流动相联系的营养循环理论模型。

赛达伯格湖位于明尼苏达州明尼阿波利斯市北面 35 英里 (1 英里 ≈ 1.609 千米) 处, 为明尼苏达大学和明尼苏达科学院拥有和管理。赛达伯格湖是冰川时期遗留下来的古老湖泊, 在地理上位于北美三个大型生态系统的交界地带。这三个生态系统分别是西部草原、北部常绿森林和东部阔叶森林。这些不同的生态系统构造了一个独特的动植物地理汇聚区域。

林德曼在赛达伯格湖进行了 5 年的博士论文研究。他提出了能量传递的生态学效率概念, 即能量从食物链低级环节向食物链高级环节的传递效率。生态系统的能量流动, 包括食物链、食物网和能量金字塔已经成为群落生态学和生态系统生态学的奠基石。

目前对赛达伯格湖的研究建立在林德曼的理论基础上, 侧重于人类导致的生态系统变化。大气二氧化碳浓度上升和土地施肥的增加对生物多样性下降的影响是目前的主要研究方向。国际生态学领头人 David Tilman 和 Peter Reich 博士继续把赛达伯格湖作为他们的研究基地。

导 读

古滨河

莱曼德·劳拉尔·林德曼 (Raymond Laurel Lindeman, 1915—1942), 生于美国明尼苏达州。1941 年在明尼苏达大学获得博士学位, 随后在耶鲁大学从事博士后研究工作, 师从著名生态学家 George Evelyn Hutchinson 教授。林德曼一生发表论文 6 篇, 其中最重要的是第六篇, 为现代生态系统生态学的奠基之作。本导读主要介绍与林德曼的营养动力学说有密切关系的第三篇和第六篇论文。

1. Lindeman RL (1939). Some affinities and varieties of the planktonic rotifer *Brachionus havanaensis* Rousselet. *Transactions of the American Microscopical Society* 58: 210–221.

林德曼发表的第一篇论文题目为《浮游轮虫哈瓦那臂尾轮虫 (*Brachionus havanaensis* Rousselet) 的相似性和变异型》。论文于 1939 年发表在美国显微学会的会刊上, 是有关一种浮游轮虫的形态结构和变异类型的生物分类文章。轮虫隶属于袋形动物门 (Aschelminthes), 轮虫纲 (Rotifera), 广泛分布于淡水水体。哈瓦那臂尾轮虫由 Rousselet 在 1911 年首先发现于美国伊利诺伊州的伊利诺伊河哈瓦那河段并命名。林德曼在论文里对哈瓦那臂尾轮虫的形态特征、两个变异型、两个新类型及其生态分布和季节数量变化进行了详细的描述。

2. Lindeman RL (1941). The developmental history of Cedar Creek Bog, Minnesota. *American Midland Naturalist* 25: 101–112.

林德曼发表的第二篇论文题目为《明尼苏达赛达伯格湖的发育史》。论文于 1941 年发表在 *American Midland Naturalist* 上。林德曼在论文脚注中说明这篇论文是一个老年湖泊生态学研究系列论文的第一篇。在这篇论文里, 林德曼对赛达伯格湖所在地区的地理、地质、湖泊的形态、植被演替和沉积物进行了分析, 为全面了解赛达伯格湖提供了重要的资料。

3. Lindeman RL (1941). Seasonal food-cycle dynamics in a Senescent Lake. *American Midland Naturalist* 26: 636–673.

林德曼的第三篇论文《一个老年湖泊营养循环动力学的季节性》于 1941 年

发表在 *American Midland Naturalist* 上。这是老年湖泊生态学研究系列报道的第三篇论文, 是林德曼博士学位论文的一部分。林德曼在论文题目和作者下面引用了一条中国谚语: “大鱼吃小鱼, 小鱼吃虾, 虾吃泥巴”。在这篇论文里, 林德曼首先指出, 人们早已认识到生物群落食物关系的重要性, 但是很少有人通过定量方法分析其季节性变化。自从人类文明的开端, 人们就知道食物链的存在。例如, Forbes 早在他 1887 年的论文《湖泊是一个微宇宙》里就描述了与中国谚语类似的动物食物关系。Forel (1904) 描述了食物循环的普遍性质 (从溶解无机盐到自养植物、食草动物、食肉动物、细菌, 然后循环回到溶解营养状态)。但是, 这些描述动物的食物关系研究都是限于定性方面。林德曼的这项研究从定量方面分析动物的食物关系, 为他的经典之作——《生态学中的营养动力论》打下基础。随后林德曼列举了前人对食物链的各种图解, 并指出赛达伯格湖水深均匀, 湖底性质比较一致, 波浪作用弱, 生物区系组成比较简单, 但是具备食物链的所有环节 (见该文的图 1), 因此比大型湖泊更容易进行研究分析。在这幅图里, 林德曼表达了各个群落组分的关系。细菌被放在食物关系图的中央, 因为细菌具有分解有机物和提供营养的双重作用。与现在的食物链/食物网图不一样, 该图把无机营养盐放在图的最上方, 营养流动通过浮游植物、大型植物流向初级消费者 (浮游动物和啃食动物), 然后是次级消费者 (浮游生物捕食者和底栖捕食者), 最后底部的是自游捕食者, 为食物链的最高层次。这个图后来经过修改用在林德曼的经典之作——《生态学中的营养动力论》中。林德曼分别描述了食物链图的各个环节: 外源和内源溶解营养被自养细菌、藻类和水生大型植物利用。植物死亡变成底泥的一部分或被动物利用。浮游动物摄食浮游植物、细菌和颗粒物, 它们反之被更高一级的动物摄食。有些捕食者例如水生昆虫羽化后离开水生群落。水生大型植物吸收水中营养, 为植食性动物提供饵料, 死亡后成为底泥的一部分。

林德曼指出, Elton (1927) 很早就明确了消费者之间的食物关系, 动物的数量和大小在影响食物链结构方面的重要性。捕食者的个体一般大于被捕食者, 但是寄生虫则往往小于寄主。生物量从绿色植物向食草动物、食肉动物等按食物链的顺序在不同营养级上转移时, 有稳定的数量级比例关系, 通常后一级生物量只等于或者小于前一级生物量的 $1/10$ 。林德曼把生态系统中能量的不同利用者之间存在的这种必然的定量关系, 叫作“十分之一定律”。如果把这种关系表现在图上, 用横坐标表示生物量, 在纵坐标上把食物链中各级消费者的数量依次逐级标出, 那么, 整个图形就像一个金字塔, Elton 称这种现象为数量金字塔 (pyramid of numbers)。消费者金字塔的空间尺寸取决于食物链各层次生物的生理效率和高营养级消费者对低层次生物的影响程度。接下来林德曼描述了赛达伯格湖生物的主要种类组成。林德曼指出, 大型浮游植物不仅仅是浮游动物

的食物,而且可能是某些鱼类的食物。杂食性直到现在都是食物链研究的重点之一。

林德曼接着对赛达伯格湖各个主要理化因子和生物组分的季节变化进行了讨论分析。过去的研究只是孤立地研究某个生物组分,而没有把季节变化和理化因子与消费者的相互关系做综合分析。林德曼对各个生物组分用单位面积生物量和热量进行了定量分析。对生物根据它们的食性进行分类。比如动物分为啃食动物、底栖捕食动物、浮游生物捕食动物、浮游动物、浮游植物、大型植物和自游生物(如鱼类)。林德曼强调对于评价生物的营养价值来说,把生物重量转换为能量值尤为重要。从文中表 3 可以看出单位面积动物的干重比植物高。图 5 展示了各类生物能量值的季节变化。表 4 列出了每年各类生物的生产量(production)及其平均值。从此看出水生植物、浮游植物和微型浮游生物的生产量位列前三位。底栖捕食者和鱼类的生物量最低。林德曼把生物按食物链位置分组后,得出初级生产者生物量最大,初级消费者次之,次级消费者最次。接着,林德曼计算了各大类生物之间的食物转换率。文中表 5 显示了次级消费者对初级消费者的平均转换率为 18.5%,远远高于初级消费者对生产者(植物)的平均转换率(9.6%)。虽然林德曼不是第一位使用食物转换率的学者,但他第一次系统地分析了一个湖泊各个组分的转换率,为今后的食物链能量流动研究打下了基础。

4. Lindeman RL (1942). Experimental simulation of winter anaerobiosis in a Senescent Lake. *Ecology* 23: 1-13.

这篇题为《一个老年湖泊冬季脱氧作用的模拟实验》的论文于 1942 年 1 月发表在 *Ecology* 上。林德曼通过密闭培养,发现赛达伯格湖底泥在培养后 1 个月达到缺氧状态。二氧化碳浓度随培养时间和水温增加,碳酸氢根碱度随实验时间而增加,但是 pH 变化不大。底栖无脊椎动物数量随培养时间而下降。在缺氧条件下,动物在温度为 0°C 和 5°C 下,比在温度 10°C 时对缺氧更有抵抗力。幽蚊幼虫和摇蚊幼虫可以存活 120 天。而微型底栖动物随着缺氧时间延长逐步消失。某些无色的鞭毛虫具有比较强的抵抗力。林德曼指出, Nikitinsky 和 Mudrezowa-Wyss (1930) 关于结构简单的生物对缺氧更有抵抗力的假设并不成立。一些线虫、桡足类和介形类动物比原生动物的对缺氧更有抵抗力。在缺氧实验中充氧原生动物休眠体不能在缺氧情况下存活。但是轮虫和螺类的卵存活下来并且可以孵化。实验结果表明,除了一些无色鞭毛虫以外,没有动物可以在长期缺氧情况下存活。

5. Lindeman RL (1942). Seasonal distribution of midge larvae in a Senescent Lake. *American Midland Naturalist* 27: 428-444.

这篇题为《一个老年湖泊中摇蚊幼虫的季节分布》的论文于 1942 年发表在

American Midland Naturalist 上。林德曼在论文脚注中说明这篇论文是关于一个老年湖泊生态学研究系列论文的第五篇。林德曼在对赛达伯格湖营养循环的研究过程中,同时对 7 种重要的摇蚊幼虫的季节分布进行了 4 年的定量研究。7 种摇蚊幼虫包括 4 种摇蚊、1 种原摇蚊、1 个未定种 (*Palpomyia* sp.) 和 1 种幽蚊。林德曼对每个种的幼虫季节分布、世代数目和生态条件进行了描述。这些幼虫的定性定量资料为林德曼进行食物链能量流动研究提供了信息。

6. Lindeman RL (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399–417.

《生态学中的营养动力论》是林德曼的最后一篇论文,也是现代生态系统生态学的奠基之作。数据也是取材于林德曼博士论文的研究结果。因为当时林德曼正在耶鲁大学师从 Hutchinson 教授,所以论文挂名为耶鲁大学 Osborn 动物实验室。该论文于 1941 年 10 月投到 *Ecology*, 受到两位著名生态学家的批评导致论文被拒。林德曼于 1942 年 3 月将论文修改稿再次投到 *Ecology*, 导师 Hutchinson 教授同时写信给 *Ecology* 主编阐明论文的重要性, 论文最终被接收, 并于 1942 年 10 月发表。可惜林德曼因为肝炎已于 1942 年 6 月 29 日去世。

该文为水生态系统能流研究提出了一个全新的概念,被认为是生态学和湖沼学研究史上的奠基之作,也是生态系统生态学的重要著作。林德曼的研究是从定量上应用 Arthur Tansley 提出的生态系统概念最早的工作之一,并在几个方面具有开创性。该研究最重要的贡献是为研究营养级之间的相互关系和比较不同的水生态系统提出了共同的衡量指标(有机物或能流),从而为生态学发展确立了理论取向。林德曼的生态学的营养动力论对当前的生态学研究仍然具有重大指导意义。

林德曼在论文中指出,生态系统的营养结构能够影响群落结构和演替。因此,对食物网进行定量分析对了解水生态系统的时间变化是必不可少的。更为重要的是,林德曼在论文中指出了细菌和腐质在生态系统能流中的关键作用,并把“淤泥”(ooze)置于所有营养关系的中央(该文中的图 1)。林德曼的论文修改了以前发表过的食物关系图,不同的食物层次(营养级)用不同的符号表示,首次使用了营养级(trophic level)这个术语,并且用数学公式表达了能量从一个营养级到另一个营养级的传递效率。林德曼指出各个营养级的能量传递效率受到呼吸作用、摄食作用和分解作用的影响,并提出了修正系数。林德曼随之用不同的修正系数计算赛达伯格湖各营养级的能量转换量(文中表 II)和效率(文中表 III)。从表 III 可以看出,绿色植物对太阳能的转换效率最低,约为 0.1%,从初级生产者到初级消费者的转换效率是 8.7%,从初级消费者到次级消费者的能量转换效率大约是 5.5%。从次级消费者到其上级消费者为 13.0%。转换效率随着营养级而提高。

林德曼提交给 *Ecology* 的论文有幸得到两位杰出的湖沼学家——威斯康星大学的 Chancey Juday 教授和密执安大学的 Paul Welch 教授的审阅。但不幸的是,两人都没有意识到林德曼工作的重要性,从而拒绝推荐林德曼的论文在 *Ecology* 上发表。林德曼在耶鲁大学的博士后导师 Hutchinson 教授则认为,林德曼在《生态学中的营养动力论》一文中所描述的水生态学研究方法是比较不同水生生态系统强有力的工具。Hutchinson 教授对评审意见甚为不满,随即给主编去信,表示支持林德曼的研究。受到 Hutchinson 教授的影响, *Ecology* 最终接收了林德曼论文的修改稿。2002 年,《生态学中的营养动力论》一文被美国生物学会的会员推选为第三篇对他们职业生涯影响最大的论文。

生态学和湖沼学领域当时并没有接受林德曼的观点。因为论文发表 10 年后,除了耶鲁大学,林德曼的观点和研究方法并没有被广泛接受。1953 年, Eugene Odum 的《生态学基础》一书出版,林德曼的生态系统能流模型因为在书中得到介绍而广泛传播,极大地影响了刚刚兴起的水陆生态系统能量和营养循环的研究。Odum 的著作以及他的许多同事和学生的研究工作迅速地推动能流研究成为研究各种生物过程和比较不同生态系统的主要手段。在林德曼的论文发表 20 年后, John Teal (1962) 的经典工作——乔治亚盐泽生态系统的能流研究证明了林德曼研究手段的正确。Teal (1962) 以林德曼对赛达伯格湖的研究为样板,对盐泽的外源和内源有机物产量进行了定量分析,并对支持异养生物的潜能 (potential energy) 的去向进行了研究。Teal 发现,盐泽生产的和外来的有机物的大部分并没有用于支持次级生产。林德曼研究封闭沼泽湖生态系统能流的方法现在被用于开放的流水生态系统有机物输入和输出的定量研究。Odum 的“外流假说” (outwelling hypothesis), 即陆源有机物是河口和近海水域次级生产的能源假说正是 Teal 和其他发现的延续。Odum 的假说所引发的学术讨论导致把林德曼的生态系统模型应用于所有的生态系统研究之中。《生态学中的营养动力论》发表 40 年后和微生物路线 (microbial loop) 概念提出数年后,林德曼的能流模型成为了内陆水域研究的中心,并且是流水生态学最具影响的概念模型——河流连续体概念 (river continuum concept, RCC) 的基础。RCC 经典概念图来源于林德曼的食物网概念图,都把微生物放在概念关系图的中心。从 20 世纪 80 年代到 90 年代, Vannote 等 (1980) 的 RCC 和 Wetzel (2001) 著名的湖沼学教科书激发了大量的内陆水域能流研究。到了 20 世纪末,林德曼对能流的研究方案已被用在不同空间尺度的河流和河口生态系统的研究之中。

林德曼的工作发表以来,湖沼学的研究方法和分析手段已经发生了重大变化。但是,林德曼当年对生态系统的研究仍然是今天湖沼学研究的中心内容。陆地有机物在水生生态系统的去向如何? 进入近海生态系统的陆地腐质的形成年代和来源是什么? 理化生物因子的各种综合作用可能控制着这些过程的发生和变

化。林德曼对能流的贡献帮助研究人员整合和分辨水生生态系统的复杂性,从而极大地提高了我们解决这些问题的可能性。生态系统恢复内容常常包括维持和增加生物多样性和重要的本地种群。林德曼对水生生态系统的研究手段是以高营养级管理为宗旨的生态系统恢复计划必不可少的组成部分。(对第六篇论文的评述参考了本人译文: Sobczack, W.V. 2007. Lindeman's trophic-dynamic aspect of ecology and its significance in current ecological research. *Ecologic Science*, 1, p.018.)

参考文献

- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. New York.
- Forbes, S. A. 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Peoria Sci. Assoc.* for 1887. Reprinted, 1920, in *Bull. Illinois Nat. Hist. Surv.* 15: 537–550.
- Forel, F. A. 1904. *Le Leman. Monographie limnologique*. Vol. 3. Lausanne.
- Nikitinsky, J., and Fr. K. Mudrezowa-Wyss. 1930. Über die Wirkung des Kohlensäure, des Schwefelwasserstoffs, des Methans und der Abwesenheit des Sauerstoffs auf Wasserorganismen. *Zentralbl. Bakt.* II, 81: 167–198.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 23: 614–624.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., and Cushing C. E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130–137.
- Wetzel R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press.