

中文版

陆地生态系统 生态学原理

Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology

[美] F. Stuart Chapin III Pamela A. Matson Harold A. Mooney

李博 赵斌 彭容豪 等译



高等教育出版社
Higher Education Press

陆地生态系统生态学原理

(中文版)

[美] F. Stuart Chapin III Pamela A. Matson Harold A. Mooney

李博 赵斌 彭容豪 等译



高等教育出版社

81118282 800-810-0298
http://www.hep.com.cn

100011
北京市西城区德胜大街4号

北京盛鑫印务有限公司
北京鑫丰印务有限公司

787×1092 1/16
24.2
620.000
5

17529-00

图字：01-2004-0593号

Translation from the English language edition:

Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology by Stuart F. Chapin III, Pamela Matson, and H. A. Mooney

Copyright© 2002 Springer-Verlag New York, Inc.

Springer-Verlag is a company in the BertelsmannSpringer publishing group All Rights Reserved.

图书在版编目(CIP)数据

陆地生态系统生态学原理(中文版)/(美)蔡平
(Chapin, F. S.), (美)马特森(Matson, P. A.),
(美)穆尼(Mooney, H. A.)著;李博等译. —北京:
高等教育出版社, 2005. 8

书名原文: Principles of Terrestrial Ecosystem
Ecology

ISBN 7-04-017599-1

I. 陆… II. ①蔡… ②马… ③穆… ④李…
III. 陆地-生态系统-研究 IV. P9

中国版本图书馆CIP数据核字(2005)第068938号

策划编辑 吕庆娟 责任编辑 吕庆娟 封面设计 张楠 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 100011

购书热线 010-58581118

免费咨询 800-810-0598

网址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

网上订购 <http://www.landaco.com>

<http://www.landaco.com.cn>

经销 北京蓝色畅想图书发行有限公司

印刷 北京鑫丰华彩印有限公司

开本 787×1092 1/16

印张 24.5

字数 650 000

插页 2

版次 2005年8月第1版

印次 2005年8月第1次印刷

定价 36.00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 17599-00

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E - mail: dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010)58581118

译 者 序

生态学的生态系统途径不仅将对生态学本身未来的发展产生深远影响,而且也将为地球系统及其资源的管理提供重要的科学基础,生态系统生态学因此也成了当代生态学的核心内容之一。鉴于此,复旦大学生态学与进化生物学系于2003年开始为研究生开设“生态系统生态学”课程;同时2004年开始启动面向全国优秀研究生和青年教师的“复旦大学生态学高级讲习班”(每年一期),也将其确定为该讲习班的核心内容之一。然而,我们深感开设此课程缺乏合适的最新教材,故决定翻译 F. S. Chapin 等的《陆地生态系统生态学原理》(*Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*)一书。

在译校过程中,具体分工如下:

中文版序:骆亦其

第一章:李博

第二、三、八章:彭容豪、李博、赵斌

第四章:陆建忠、李博、赵斌

第五、六、七章:姜丽芬、赵斌、李博

第九章:赵斌

第十章:廖成章、赵斌、李博

第十一章:赵斌、李晨光、李博

第十二章:廖成章、赵斌、李博

第十三章:杨晓明、李博、赵斌

第十四章:马涛、赵斌、李博

第十五章:吴晓雯、赵斌、李博

第十六章:马志军

缩写:郭海强

术语解释:汪承焕、赵斌、李博

初稿完成后,高宇协助对文字进行了整理。

在此,我们非常感谢各位译者的通力合作,尤其感谢高宇、汪承焕和吴雨桐在最后定稿时所做出的贡献。此外,我们也感谢原著者 F. S. Chapin III, P. A. Matson & H. A. Mooney 专门为中文版作序;感谢高等教育出版社的林金安编审、吕庆娟编辑为此书的出版所付出的努力。

李 博、赵 斌

2005年4月复旦立人生物楼

中文版序

我们居住的行星正在经历着各式各样的变化;这些变化不仅改变着世界本身的根本性质,而且也影响着人类社会的福祉。人类活动在造成这些变化中扮演了非常重要的角色,所以人类自己的行为将在很大程度上决定着未来世界的变化格局。例如,地球上现在的气候比过去一千多年的任何时候温度都要高,这主要是由于人类燃烧化石燃料释放二氧化碳并在大气中积累所致。人口膨胀和对粮食需求的增加导致了农、林业和其他人类活动的肆意扩张,其后果是造成大量生境的丧失。这种种变化使得物种灭绝的速度在过去的两个世纪中增加了一百至一千倍。所有这些都影响着生态系统机能的执行以及为人类社会所提供的各种服务。本书的宗旨是阐述生态系统中所发生的主要生态过程,从而使我们能深刻认识到生态系统是如何执行其机能,以及生态系统机能在将来会发生什么样的变化。只有通过理解生态系统过程,我们才能维持其对人类社会具有重要意义的生态服务(如粮食、清洁水和生物多样性)。

作为该书的作者,我们感到非常高兴本书已被译成中文,其原因是多方面的。首先,中国生态学家对本国的生态系统有深入的认识;这一点很重要,因为只有这样,本书中所描述的基本概念和模式才能有效地应用于中国的生态系统。其次,中国是一个大国,又拥有各种不同类型的生态系统;所以中国对自然资源的利用和土地管理所作的决策将影响到多种生态系统类型。我们希望,通过对本书所描述的生态过程的了解有助于土地利用和保护政策的制定,从而使人与自然和谐发展。最后,随着全球一体化进程的不断深入,中国将可能在世界舞台扮演越来越重要的角色,一方面可以让世界更好地认识中国生态系统功能的现状,另一方面可以展现给世人,中国是如何通过对生态系统的认识来对生态系统的管理作出明智决策。

F. Stuart Chapin III

Pamela A. Matson

Harold A. Mooney

2005年3月

序 言

人类活动正以多种多样的方式影响着全球环境，直接或者间接地对生态系统产生深刻的影响。地球的气候和大气组成正在发生着迅速的变化。人类已直接改变了地球上无冰陆地表面 50% 的面貌，并耗掉陆地生态系统生产的 40% 能源。我们人类的行为正在导致地球生命史上的第六次大灭绝，并将使森林、田野、河川和海洋间的相互作用产生根本性的变化。我们写本书的目的是想为认识陆地生态系统过程及其对环境和生物变化的敏感性提供概念基础。我们相信，认识生态系统的运转和变化方式将是分析人类对环境的影响及其后果，以及减轻这种影响的基石。

本书的初衷是向高年级本科生、刚入学的研究生以及不同学科年轻科学家介绍生态系统生态学。书中，我们为读者提供了大量不同学科的新文献，这些均有助于我们深入地认识生态系统。

本书的第一部分提供了理解生态系统生态学的一些背景，简要地介绍这门学科，并将其融入地球系统的其他分支系统中，如大气、海洋、气候和地质系统；同时，说明这些分支系统是如何影响生态系统过程，以及如何影响陆地生态系统结构和过程的全球变异。第二部分阐述陆地生态系统功能发挥的机制，并将重点放在生态系统中的水分流、能量流以及碳和营养的循环；同时，我们比较了陆地生态系统与水生生态系统在物质和能量循环方面的差异，分析了生物有机体通过营养关系（食性关系）、环境变化和干扰对生态系统过程的影响。第三部分强调生态系统过程的时空格局。最后阐述了这些过程在全球尺度上的影响，以及对人类社会可持续发展的意义。为了便于教学和使用，我们还准备了在线 Microsoft Powerpoint 格式的讲授提纲，作为本书的补充材料。其浏览网址为：<http://www.faculty.uaf.edu/fffsc/ECotext.html>。

本书的问世和许多人的帮助分不开。尤其是我们的家人，正是他们的热心帮助，使本书得以成功出版；我们的学生们也为本书提供了许多新的想法。此外，我们还要感谢下列朋友，他们对本书中的部分章节提出了建设性的意见，他们是：Kevin Arrigo、Teri Balsler、Perry Barboza、Jason Beringer、Kim Bonine、Rich Boone、Syndonia Bret - Harte、John Bryant、Inde Burke、Zoe Cardon、Oliver Chadwick、Scott Chambers、Melissa Chapin、Kathy Cottingham、Joe Craine、Wolfgang Cramer、Steve Davis、Sandra Diaz、Bill Dietrich、Rob Dunbar、Jim Ehleringer、Howie Epstein、Werner Eugster、Valerie Eviner、Scott Fendorf、Jon Foley、David Foster、Tom Gower、Peter Groffman、Paul Grogan、DiegoGurvich、Bill Heal、Sarah Hobbie、Dave Hopper、Shuijin Hu、Pilar Huante、Bruce Hungate、Jill Johnstone、Jay Jones、Jurg Luterbacher、Frank Kelliher、Jennifer King、Dave Kline、Christian Korner、Hans Lambers、Amanda Lynch、Michelle Mack、Steve MacLean、Joe McFadden、Dave McGuire、Sam McNaughton、Knute Nadelhoffer、Jason Neff、Mark Oswood、Bob Paine、Bill Parton、Natalia Perez、Steward Pickett、Stephen Parder、Mary Power、Jim Randerson、Bill Reeburgh、Peter Reich、Jim Reynolds、Roger Ruess、Steve Running、Scott Rupp、Dave Schimel、Hosh Schimel、Bill Schlesinger、Guthrie Schrengohst、Ted Schuur、Stephen Parder、

Mark Serreze、Gus Shaver、Nigel Tapper、Monica Turner、Dave Valentine、Peter Vitousek、Lars Walker 以及 Katey Walter。我们要特别感谢 Phil Camil、Valerie Eviner、Jon Foley & Paul Grogan 对全书所提出的意见，Mark Chapin、Partrick Endres & Rose Meier 对本书插图的建议，Camil 对教学方式所提出的建议，以及 Jon Foley、Phil Nick Olejniczak 提供的世界地图。

... F. Stuart Chapin III
Pamela A. Matson
Harold A. Mooney

... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版...

... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版... 我们准备了在 Microsoft Powerpoint 格式中的排好顺序的排好材料。其排版...

目 录

第一篇 背 景

第1章 生态系统概念	(3)
引言	(3)
生态系统生态学概述	(3)
生态系统生态学的历史	(7)
生态系统结构	(9)
生态系统过程的控制	(10)
人类导致的地球生态系统的变化	(13)
本书的结构	(15)
本章小结	(15)
复习思考题	(16)
补充读物	(16)
第2章 全球气候系统	(17)
引言	(17)
地球的能量平衡	(17)
大气层系统	(18)
大气组成与大气化学	(18)
大气层结构	(20)
大气环流	(22)
海洋	(26)
海洋的结构	(26)
海洋环流	(26)
地形对气候的影响	(28)
植被对气候的影响	(29)
气候的时间变异性	(30)
长期变化	(30)
年际气候变异性	(34)
季节与日变化	(36)
生态系统分布与结构和气候的关系	(36)
本章小结	(38)
复习思考题	(39)
补充读物	(39)
第3章 地质与土壤	(41)
引言	(41)
土壤形成的控制因素	(41)
母质	(41)

气候	(42)
地形	(42)
时间	(43)
潜在生物区系	(44)
人类活动	(44)
土壤流失的控制因素	(44)
土壤剖面的发育	(46)
土壤的添加	(46)
土壤的转化	(47)
土壤的传送	(48)
土壤的流失	(50)
土层与土壤分类	(50)
土壤性质与生态系统功能	(53)
本章小结	(57)
复习思考题	(58)
补充读物	(58)

第二篇 机 制

第4章 陆地水平衡及能量平衡	(61)
引言	(61)
地表能量平衡	(62)
太阳辐射收支	(62)
生态系统辐射收支	(63)
能量分配	(64)
能量交换季节性变化	(66)
生态系统的水分输入	(66)
生态系统内的水分运动	(67)
水分运动的基本原理	(67)
水分从冠层到土壤的运动	(68)
土壤内的水分流动	(68)
土壤到根系的水分流动	(69)
水分通过植物体的流动	(72)
茎	(73)
叶	(75)
生态系统的水分丧失	(76)
潮湿冠层的蒸发作用	(76)
干燥冠层的蒸散作用	(77)

水储存的变化	(79)	生态系统净生产量	(120)
径流	(80)	生态系统碳贮存	(120)
本章小结	(81)	淋溶	(124)
复习思考题	(82)	横向转移	(124)
补充读物	(82)	干扰	(124)
第 5 章 陆地生态系统的碳输入	(83)	净生态系统生产的控制	(124)
引言	(83)	生态系统净交换	(125)
概述	(83)	NEE 的全球格局	(126)
光合作用的途径	(84)	本章小结	(126)
C ₃ 光合作用	(84)	复习思考题	(128)
C ₄ 光合作用	(87)	补充读物	(128)
景天酸代谢途径光合作用	(89)	第 7 章 陆地的分解作用	(129)
单个叶片的净光合作用	(90)	引言	(129)
环境控制的基本原理	(90)	概述	(129)
光限制	(90)	凋落物的淋溶	(130)
二氧化碳限制	(93)	凋落物的破碎化	(130)
氮限制与光合能力	(94)	化学改变	(130)
水分限制	(96)	真菌	(130)
温度影响	(97)	细菌	(131)
污染物	(98)	土壤动物	(132)
总初级生产	(98)	分解作用的时间和空间异质性	(134)
冠层过程	(99)	时间格局	(134)
GPP 的卫星估测	(100)	空间格局	(135)
GPP 的控制	(102)	控制分解作用的因子	(136)
本章小结	(103)	物理环境	(136)
复习思考题	(104)	土壤特性	(138)
补充读物	(104)	底物的质量和数量	(140)
第 6 章 陆地生产过程	(105)	微生物的群落组成和酶的性能	(143)
引言	(105)	土壤有机质的长期贮藏	(144)
概述	(105)	生态系统尺度上的分解作用	(145)
植物呼吸作用	(106)	需氧的异养呼吸作用	(145)
呼吸作用的生理学基础	(106)	厌氧的异养呼吸作用	(148)
净初级生产量	(108)	本章小结	(148)
什么是 NPP	(108)	复习思考题	(149)
NPP 的生理学控制	(109)	补充读物	(149)
NPP 的环境控制	(110)	第 8 章 陆地植物的营养利用	(151)
分配	(113)	引言	(151)
NPP 的分配	(113)	概述	(152)
分配对多重资源的响应	(113)	营养的向根运动	(152)
分配的昼夜与季节变化	(115)	扩散	(152)
组织周转	(116)	集流	(153)
生物量和 NPP 的全球分布	(117)	根系截流	(154)
生物量的生物群系差异	(117)	营养吸收	(154)
NPP 的生物群系差异	(118)	营养供应	(154)

根长度的发育	(154)	营养的可利用性	(195)
菌根	(156)	碳和营养循环	(197)
根系吸收的特征	(157)	湖泊	(199)
营养利用	(162)	对净初级生产量的控制	(200)
营养从植物中的流失	(164)	碳和营养的循环	(201)
衰老	(164)	溪流与河流	(202)
从植物中淋溶的流失	(165)	碳和营养的循环	(202)
草食作用	(165)	本章小结	(205)
营养从植物中流失的其他途径	(166)	复习思考题	(205)
本章小结	(166)	补充读物	(205)
复习思考题	(167)	第 11 章 营养动态	(207)
补充读物	(167)	引言	(207)
第 9 章 陆地营养循环	(168)	概述	(207)
引言	(168)	基于植物的营养系统	(208)
概述	(168)	生态系统中对营养流动的控制	(208)
生态系统的氮输入	(168)	生态效率	(212)
生物固氮	(169)	食物链长度与营养级联	(217)
氮沉降	(171)	季节式样	(219)
氮的系统内循环	(172)	营养转移	(219)
矿化作用概况	(172)	基于碎屑的营养系统	(221)
溶解有机氮的产生和归宿	(173)	完整食物网	(222)
铵的产生和归宿	(174)	基于植物和碎屑的混合食物链	(222)
硝酸盐的产生和归宿	(176)	食物网复杂性	(222)
时空变异性	(179)	本章小结	(223)
氮损失的途径	(179)	复习思考题	(223)
氮的气体损失	(179)	补充读物	(223)
生态学控制	(179)	第 12 章 群落对生态系统过程的作用	(225)
以溶液形式的丧失	(182)	引言	(225)
侵蚀丧失	(183)	概述	(226)
其他元素循环	(183)	物种对生态系统过程的作用	(227)
磷	(183)	物种对资源的作用	(227)
硫	(186)	物种对气候的作用	(230)
必需阳离子	(186)	物种对干扰体系的作用	(230)
非必需元素	(186)	种间相互作用与生态系统过程	(231)
元素循环间的相互作用	(187)	多样性对生态系统过程的作用	(233)
本章小结	(188)	本章小结	(235)
复习思考题	(188)	复习思考题	(235)
补充读物	(189)	补充读物	(236)
第 10 章 水生生态系统的碳和营养循环	(190)	第三篇 格 局	
引言	(190)	第 13 章 时间动态	(239)
生态系统的属性	(190)	引言	(239)
海洋	(193)	生态系统过程的波动	(240)
碳与光的可利用性	(193)		

年际变化.....	(240)	全球碳循环.....	(285)
长期变化.....	(241)	大气 CO ₂ 的长期变化.....	(287)
干扰.....	(242)	碳循环中的人源变化.....	(288)
概念框架.....	(242)	陆地 CO ₂ 汇.....	(290)
干扰的特征.....	(243)	全球甲烷收支.....	(291)
演替.....	(245)	全球氮循环.....	(292)
生态系统的结构与组成.....	(245)	氮循环的人源变化.....	(293)
碳平衡.....	(248)	全球磷循环.....	(295)
营养循环.....	(252)	磷循环的人源变化.....	(296)
营养级动态.....	(253)	全球硫循环.....	(297)
水分与能量交换.....	(254)	全球水循环.....	(298)
生态系统过程的时间尺度推绎.....	(256)	水循环的人源变化.....	(299)
本章小结.....	(257)	水循环改变的后果.....	(300)
复习思考题.....	(258)	本章小结.....	(302)
补充读物.....	(258)	复习思考题.....	(302)
第 14 章 景观异质性与生态系统动态	(260)	补充读物.....	(302)
引言.....	(260)	第 16 章 生态系统的管理和维持	(304)
景观异质性的概念.....	(260)	引言.....	(304)
空间异质性的起因.....	(261)	管理中的生态系统概念.....	(304)
状态因子和交互控制.....	(261)	自然变异性.....	(305)
群落过程和历史遗留效应.....	(263)	回复力与稳定性.....	(305)
干扰.....	(263)	状态因子与交互控制.....	(306)
各种异质性来源间的相互作用.....	(265)	生态系统知识在管理中的应用.....	(306)
景观中斑块间的相互作用.....	(267)	森林管理.....	(306)
地形和陆地-水体相互作用.....	(267)	渔业管理.....	(307)
大气传输.....	(269)	生态系统恢复.....	(307)
动、植物在景观中的迁移.....	(271)	濒危物种的管理.....	(309)
干扰的传播.....	(272)	生态系统管理的综合途径.....	(309)
人类土地利用变化和景观异质性.....	(273)	生态系统管理.....	(310)
扩大化.....	(273)	综合保护与发展项目.....	(312)
集约化.....	(275)	生态系统产品和服务的评价.....	(313)
空间异质性与尺度推绎.....	(276)	本章小结.....	(315)
本章小结.....	(280)	复习思考题.....	(316)
复习思考题.....	(281)	补充读物.....	(316)
补充读物.....	(281)	缩写词释义	(317)
第四篇 综 合		术语解释	(321)
第 15 章 全球生物地球化学循环	(285)	索引	(337)
引言.....	(285)	参考文献	(343)

第一篇

背 景

第1章 生态系统概念

生态系统生态学是研究地球系统(earth system)背景下生物及其物理环境之间的关系。本章介绍生态系统生态学的概念框架和历史。

引言

生态系统生态学将生物有机体及其环境作为一个整体,强调他们之间的相互作用。生态系统途径是管理地球资源的基础,这是因为这一途径强调生态系统中联系生物系统(其中人类是其重要的组成部分)与其赖以生存的物理环境之间的相互作用。这一途径适用于不同的空间尺度,我们可以将地球作为一个系统,也可以将大陆作为一个系统,还可以将一片农田作为一个系统。当今,由于世界人口仍在增长,因而对资源的需求也在增长,而且我们还面临着全球环境快速而巨大的变化。在这一新的时代里,我们力求资源的可持续利用,因此生态系统生态学途径在资源的管理中显得尤为重要。

现在,我们对生态系统概念的依赖性越来越明显。例如,1992年所签署的《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity)就提倡通过生态系统途径来保护生物多样性,而非过去所流行的基于物种保护的途径。目前,人们也逐渐认识到单个物种或种组在生态系统发挥生态功能中的地位,以及这些功能是如何为人类提供生态服务的。人们在生态系统管理方面的理念已经发生了重大变化,当然就目前地球生态系统的状况而言,这种转变可能来得晚了一点。我们知道,现今海洋渔业的产量正在逐渐减少,这显然是因为以往渔业管理所采取的基于物种的途径的结果,这种途径没有充分考虑到商业鱼类所依赖的资源。对于受控生态系统(managed ecosystem)也应该通盘考虑,即使对于最“简单”的生态系统也必须考虑其中

通常存在的复杂相互作用。现在,我们也越来越意识到,全面认识生态系统对我们人类水资源的供应无论在量上还是质上均是至关重要的,对决定地球气候的大气组成也十分关键。

生态系统生态学概述

通过生物有机体与物理环境所实现的能量流和物质流为我们认识地球的物理环境和生物过程的特征和功能提供了框架。为什么热带森林中能生长大树,但在土壤表面却只有薄薄的一层枯叶;而在苔原生态系统中生长的植物非常矮小,但土壤有机质却异常丰富呢?为什么夏天大气中的 CO_2 浓度会降低而在冬天却上升?农民向其农田所施氮肥中未被庄稼获取的氮哪里去了呢?为什么外来物种的引入会对森林和草地的生产力以及火灾发生的频度有如此强烈的影响?为什么地球上人口的数量与南极冰帽中甲烷的浓度或与进入海洋中的氮的量有如此大的相关性?诸如此类的问题均是生态系统生态学所强调的代表性问题。要回答这些问题就要求我们对生物有机体与其环境之间的相互作用有深入的认识,换句话说,我们必须认识到生物有机体对环境的反应以及生物有机体对环境的影响。而且,要回答这些问题也要求我们将生态系统作为一个整体来考虑,而不能仅仅考虑单个生物有机体或物理环境因子。

生态系统生态学就是试图阐明调节生态系统中物质和能量库(pool)(即量)与通量(flux)(即流)的因子,包括碳、水、氮、起源于岩石矿物质的磷,以及因人类活动而添加到环境中的全新化学物质如杀虫剂或放射性核素

(radionuclide)等。这些物质既存在于非生物(abiotic)库如土壤、岩石、水和大气中,也存在于生物库如植物、动物和土壤微生物中。

一个生态系统(ecosystem)是由所有生物有机体和与其相互作用的非生物库构成的。生态系统过程(ecosystem processes)则是指能量和物质从一个库向另一个库的转移。当光能通过光合作用过程使 CO_2 被还原并形成糖时,能量就进入了生态系统。能量和物质在生态系统中进行相互交换,所以两者是紧密相连的。当有机物通过燃烧或动植物和微生物的呼吸而被氧化时,能量就会从生态系统中丧失。物质通过一系列的过程在系统的非生物组分间进行交换,这些过程包括岩石的风化、水分的蒸发以及物质在水中的溶解。与生态系统中生物组分相关的通量有:植物对矿物质的吸收,动、植物的死亡,死有机质通过微生物的分解,草食者对植物的消耗以及捕食者对草食者的消耗。这些通量大多对环境因子如温度和湿度极为敏感,而且对群落中调节种群动态与种间相互作用的生物因子也十分敏感。生态系统生态学的独特贡献在于它将注意力放在单个综合系统中相互作用的生物和非生物因子上。

生态系统过程可以在多个不同的空间尺度上进行研究。一个生态系统到底有多大?这个问题的答案不是一成不变的,研究的尺度取决于所提出的问题(见图 1.1)。如果想研究浮游动物对其所消费的藻类的影响,那么可以在实验室中的小瓶内进行研究。而一些诸如生产力的控制等问题则可以在一个湖泊、森林或农田中相对均质的斑块中进行。还有一些问题可以在全球的尺度上进行研究,例如,大气中 CO_2 浓度取决于其生物交换和化石燃料燃烧的全球格局和化石燃料的燃烧,而从全球范围来看,这两者存在显著的空间变异性,大气中 CO_2 的快速交换又会使这种浓度变异性均匀化,这使得对地球和大气间全球碳总通量的长期变化的估算变得相对容易。

回答某些问题还需要对物质的横向转换进行精确测定。流域是研究森林对城镇水源水质

和水量影响的合理单位。一个流域(watershed或catchment)由一条河流以及所有向其排水的陆地区域组成。通过研究一个流域,我们可以比较空气和岩石的输入量与河水的流出的量的大小,正如我们用支票簿进行结算一样。我们知道,生态系统中岩石的风化为生物的生长提供营养,植物和微生物的生长将营养保留在生态系统中,对流域的流入-流出收支研究大大提高了我们对岩石的风化与植物和微生物生长之间的相互作用的认识(Vitousek & Reiners 1975, Bormann & Likens 1979)。

一个生态系统的上、下边界也取决于我们所考虑的问题以及与问题相适应的空间尺度。例如,大气所包括的范围是,土壤粒子之间的气体一直到外层空间。森林与大气之间的气体交换可以在林冠层以上的数米范围内进行测定,因为在这一高度以上,大气中 CO_2 含量的变异也受到其他上风生态系统(upwind ecosystems)的强烈影响。然而,草地对大气中水分含量的区域影响可以在地表以上几公里的范围内进行测定,在这一范围内生态系统释放的水分凝结后又以降雨的形式回到地面(见第2章)。当我们研究植物对水分和营养循环的影响时,生态系统的下边界可以是植物的根所能达到的最大深度,因为在这一深度以下的土壤水分或营养是植被所无法获取的。相比较而言,土壤长期发育的研究就必须考虑土壤中深层的岩石,这些岩石构成了许多营养物质的长期库,并逐渐进入土壤的表层(见第3章)。

生态系统动态是不同时间尺度上生态系统过程的结果。由于从不同的时间尺度(其变化范围为微秒-数百万年)上来看,环境和生物有机体的活动是波动的,所以生态系统过程的速率处在不断地变化之中(见第13章)。光合作用过程中,植物对光能的捕获无时无刻都在对光相对于叶片的有效性作出响应。而另一个极端,20亿年前出现的光合作用几百多年来都在释放氧气到大气中,这使得地球表面占优势的地球化学性质由化学还原转变成化学氧化(Schlesinger 1997)。这样,古细菌界(Archaea)

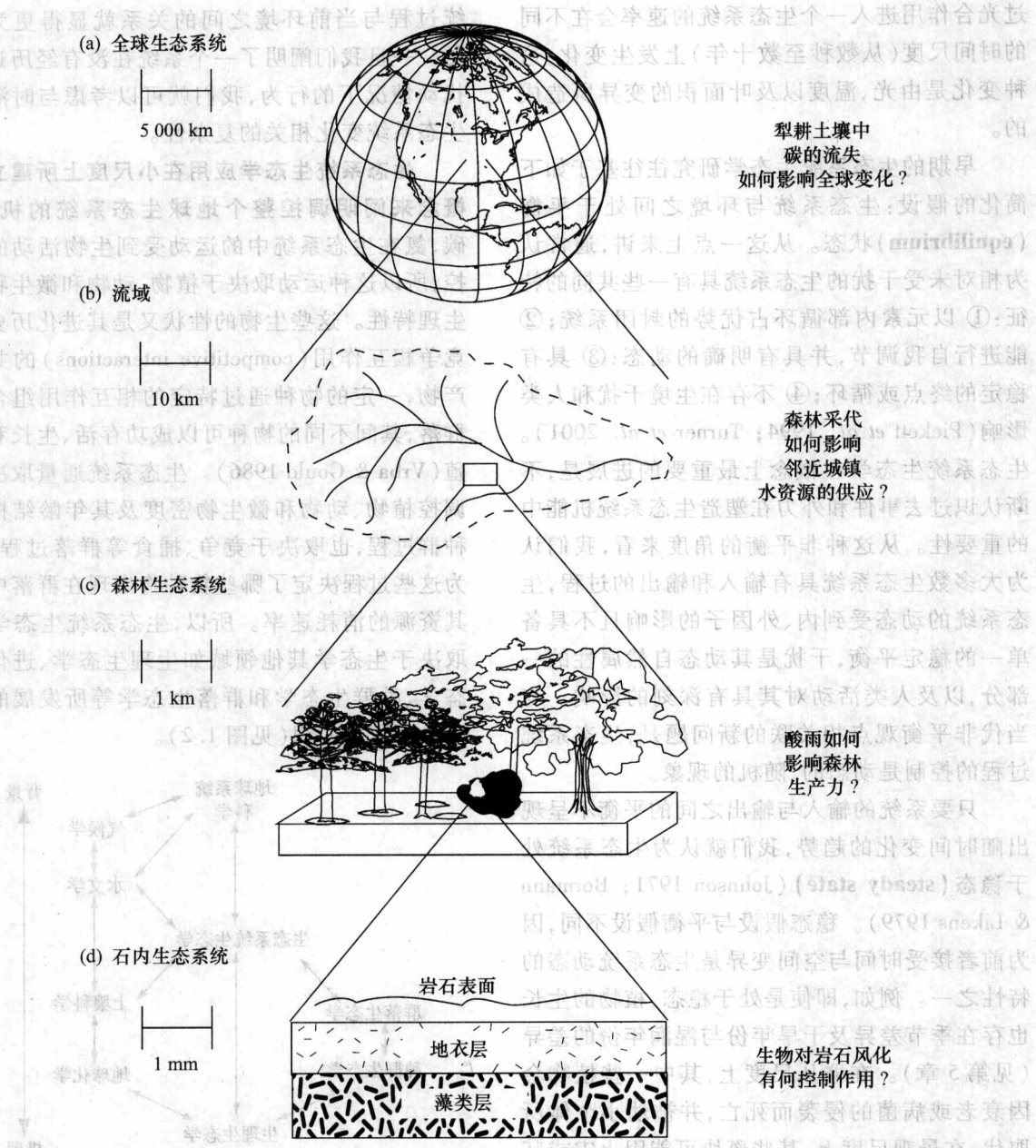


图 1.1 大小不同的生态系统实例。这些生态系统大小差异达 10 个数量级：岩石表层的石内生态系统（高度仅为 1×10^{-3} m），森林生态系统（直径为 1×10^3 m），小流域（长度为 1×10^5 m）以及全球生态系统（周长为 4×10^7 m）。注意，图中还列举了适应于每一个尺度的科学问题。

中的微生物在地球早期的大气环境（还原作用仍十分强烈）中发生进化，这些微生物是只能产生甲烷的生物有机体，目前他们仍在厌氧环境（如湿地土壤或土壤团粒或动物的肠道内）中发挥作用。山体的形成和侵蚀过程强烈地影

响着支持植物生长的矿质元素的有效性。由于响应 10 000—20 000 年前的更新世冰川后退，植被一直处在迁移之中。在火灾或倒木（tree-fall）等干扰之后，在数年或数百年的时间内，植物、动物、微生物群落会逐渐发生变化。碳通