



中国科学院研究生教学丛书

# 生态系统生态学

蔡晓明 编著

科学出版社



## 内 容 简 介

本书是《中国科学院研究生教学丛书》之一。作者在书中简述了生态系统的组成要素、结构、类型及其基本特征;论述了生态系统的层级、服务、健康和管理的新思想、新理论;阐明了生态系统的物种流、能量流、物质流、信息流和价值流的规律。本书还反映了生态系统研究的最新进展,首次较完整地概括了生态系统生态学的全貌。

本书不但是研究生教材,还对高等院校有关专业师生、生态学和环境科学工作人员以及农业、林业等科技人员,具有重要参考价值。

### 图书在版编目(CIP)数据

生态系统生态学/蔡晓明编著. -北京:科学出版社,2001.4

(中国科学院研究生教学丛书)

ISBN 7-03-008555-8

I. 生… II. 蔡… III. 生态系统生态学-研究生-教材 IV. Q147

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 61456 号

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717

北京双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2000 年 9 月 第 一 版 开本:787×1092 1/16

2000 年 9 月 第一次印刷 印张:21 1/2

印数:1—3 000 字数:491 000

定价:32.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(环伟))

## 《中国科学院研究生教学丛书》总编委会

主任 白春礼  
副主任 余翔林 师昌绪 杨 乐 汪尔康 沈允钢  
黄荣辉 叶朝辉  
委员 朱清时 叶大年 王 水 施蕴瑜 冯克勤  
冯玉琳 洪友士 王东进 龚 立 吕晓澎  
林 鹏

## 《中国科学院研究生教学丛书》生物学科编委会

主 编 沈允钢  
副主编 施蕴瑜  
编 委 龚岳亭 林克椿 周培瑾 周曾铨 韩兴国

## 《中国科学院研究生教学丛书》序

在 21 世纪曙光初露,中国科技、教育面临重大改革和蓬勃发展之际,《中国科学院研究生教学丛书》——这套凝聚了中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血的研究生教材面世了。相信这套丛书的出版,会在一定程度上缓解研究生教材不足的困难,对提高研究生教育质量起着积极的推动作用。

21 世纪将是科学技术日新月异,迅猛发展的新世纪,科学技术将成为经济发展的最重要的资源和不竭的动力,成为经济和社会发展的首要推动力量。世界各国之间综合国力的竞争,实质上是科技实力的竞争。而一个国家科技实力的决定因素是它所拥有的科技人才的数量和质量。我国要想在 21 世纪顺利地实施“科教兴国”和“可持续发展”战略,实现邓小平同志规划的第三步战略目标——把我国建设成中等发达国家,关键在于培养造就一支数量宏大、素质优良、结构合理、有能力参与国际竞争与合作的科技大军。这是摆在我国高等教育面前的一项十分繁重而光荣的战略任务。

中国科学院作为我国自然科学与高新技术的综合研究与发展中心,在建院之初就明确了出成果出人才并举的办院宗旨,长期坚持走科研与教育相结合的道路,发挥了高级科技专家多、科研条件好、科研水平高的优势,结合科研工作,积极培养研究生;在出成果的同时,为国家培养了数以万计的研究生。当前,中国科学院正在按照江泽民同志关于中国科学院要努力建设好“三个基地”的指示,在建设具有国际先进水平的科学研究基地和促进高新技术产业发展基地的同时,加强研究生教育,努力建设好高级人才培养基地,在肩负起发展我国科学技术及促进高新技术产业发展重任的同时,为国家源源不断地培养输送大批高级科技人才。

质量是研究生教育的生命,全面提高研究生培养质量是当前我国研究生教育的首要任务。研究生教材建设是提高研究生培养质量的一项重要基础性工作。由于各种原因,目前我国研究生教材

的建设滞后于研究生教育的发展。为了改变这种情况,中国科学院组织了一批在科学前沿工作,同时又具有相当教学经验的科学家撰写研究生教材,并以专项资金资助优秀的研究生教材的出版。希望通过数年努力,出版一套面向 21 世纪科技发展、体现中国科学院特色的高水平的研究生教学丛书。本丛书内容力求具有科学性、系统性和基础性,同时也兼顾前沿性,使阅读者不仅能获得相关学科的比较系统的科学基础知识,也能被引导进入当代科学研究的前沿。这套研究生教学丛书,不仅适合于在校研究生学习使用,也可以作为高校教师和专业研究人员工作和学习的参考书。

“桃李不言,下自成蹊。”我相信,通过中国科学院一批科学家的辛勤耕耘,《中国科学院研究生教学丛书》将成为我国研究生教育园地的一丛鲜花,也将似润物春雨,滋养莘莘学子的心田,把他们引向科学的殿堂,不仅为科学院,也为全国研究生教育的发展作出重要贡献。

钱亦群

# 前 言

生态系统是人类生存和发展的基础。生态系统生态学是研究生态系统组分、结构与功能、发展与演替以及人为影响下变化与调控机制的生态学科。它的总目标是提高人们对生态系统的全面认识,促进生态系统健康,加强生态系统管理,改善和保护各类生态系统的可持续发展。

20世纪60年代以来,随着世界人口的急剧增加,全球环境的日益恶化,“地球村”上大大小小各类生态系统都受到严重威胁。人们开始了国际生物学计划(IBP)、人与生物圈(MAB)计划及其后的国际地圈-生物圈计划(IGBP)等一系列全球性重大课题,主要研究对象乃是各种类型的生态系统。这为生态系统生态学的飞速发展,提供了良好的机遇。

生态系统生态学已成为现代生态学研究的的前沿,并成为指导人类行为准则的一门科学。目前正处在初始发展阶段,生态系统生态学与种群生态学或群落生态学相比,显得更年轻。近年来对生态系统的研究已积累了不少资料,也已提出许多新的概念,使人类的认识发生了根本性变革,还酝酿着新的突破。正如一些著名科学家所论断的那样:生态系统对人类而言,至今仍然是个谜;对生态系统的认识和实质知之甚少(Jorgensen 1992);生态系统是一袋尚未雕琢的金刚石。生态系统发展变化的客观规律有待人们开拓和揭示。

中国幅员辽阔,自然地理条件比较复杂,有许多类型的生态系统:陆地生态系统总计有27个大类、460个类型;湿地和淡水水域有5个大类;海洋生态系统总计有6个大类,30个类型。我国已建成“中国生态系统研究网络”和“全国森林生态系统研究网络”,并分别建立了草原、荒漠、湿地等类型的生态监测站,为保护生态系统健康,为我国生态系统生态学的发展,早日进入国际先进行列打下了基础,本书则是这方面抛砖引玉的一块基石。

本书分为四篇20章。第一篇总论,概述了生态系统组分、结构、基本原理和重要特征,生态系统服务,全球变化,生物多样性保护,地球自我调节理论等。第二篇生态系统功能,阐明了生态系统7个主要生态过程。依次为:物种流动、能量流动、物质循环、信息传递、价值流通、生物生产和资源分解。第三篇自然生态系统,依次简介了森林、草原、荒漠、苔原、湿地,淡水和海洋等生态系统。第四篇生态系统演化和管理,在概述生态系统发育和进化的基础上,论述了生态系统健康是生态系统管理目标,并论述了生态系统健康的概念,评估要点和指标以及生态系统修复、管理与可持续发展等。书中每章列出了一些成果的出处,以便读者在书末参考文献中找到需要深入阅读的有关文献。本书除引入某些权威理论外,还引入一些假说和新的论点,以激发读者的思考,而加入到讨论队伍中来。至于有关应用部分的内容已融于各章节之中,不再赘述。

本书是根据笔者多年来,特别是近10年在中国科学院研究生院教学实践而编写的。

感谢中国科学院副院长许智宏院士的关怀、支持;北京师范大学教授孙儒泳院士的支持并在百忙中承担了全书的审稿工作。

感谢中国科学院张正东教授、北京大学宗志祥教授等给予具体的支持和帮助;感谢北京大学林昌善教授、北京大学生命科学学院和北京大学环境科学中心的同事们给了许多

支持和帮助。

感谢中国科学院研究生院生物教学部具体的支持,教学质量有了提高。生态系统生态学课程(60学时,3学分)于1992年获全院优秀课程奖。目前一学期选修的硕士、博士生达90余人。他们学习努力认真,在刻苦钻研中提出的问题给予笔者不少有益的启示。还要感谢在生产和实验中作出贡献的广大生态学工作者以及那些辛苦劳动的千百万无名英雄,是他们创造了科学。没有这些来自各方面的支持、帮助,本书的出版是不可能的。

笔者水平有限,书中一定存在不少缺点和错误,敬请各位专家和广大读者批评指正。

蔡晓明

1999年10月于北京



# 目 录

《中国科学院研究生教学丛书》序

前言

## 第一篇 总 论

第一章 绪论	3
第一节 生态系统生态学的定义、研究内容和特点	3
第二节 生态系统概念的拓展	6
第三节 生态系统生态学是生态学发展的新阶段	12
第四节 生态系统生态学的发展简史	14
第二章 生态系统的结构、原理及重要特征	20
第一节 生态系统的组成要素与作用	20
第二节 生态系统结构的基本原理	22
第三节 层级系统理论	27
第四节 生态系统是远离平衡态的耗散结构	30
第五节 生态系统的建模及评述	32
第六节 生态系统的重要特征	35
第三章 生态系统服务	39
第一节 生态系统服务及其基本原则	39
第二节 生态系统服务的主要内涵	41
第三节 生态系统服务的价值评估	52
第四节 生态系统服务估价的重要意义	54
第四章 全球变化	56
第一节 全球变化概念及其模式	56
第二节 全球变化的内涵	57
第三节 全球变化的不同假说	63
第四节 中国的全球变化研究	65
第五章 生物多样性保护	68
第一节 生物多样性的基本概念	68
第二节 生物多样性的生态系统作用	69
第三节 生物多样性和生态系统稳定性	74
第四节 关键种	77
第五节 冗余种	81
第六节 铆钉假说和冗余假说	84
第七节 生物多样性现状、受威胁及其形成原因	86
第八节 生物多样性的研究与趋势	90
第六章 地球自我调节理论——Gaia hypothesis	93



第一节	Gaia 假说的形成和发展	93
第二节	Gaia 假说主要论点	94
第三节	Gaia 假说不再是臆想	97

## 第二篇 生态系统功能

第七章	生态系统的物种流动	105
第一节	物种流的含义	105
第二节	生物入侵生态学	106
第三节	物种流动对生态系统的影响	109
第四节	植物的种子流	111
第五节	动物的迁移	114
第六节	环境异质性是物种流动的生态因素	121
第八章	生态系统的能量流动	123
第一节	生态系统是个热力学系统	123
第二节	能量流动的途径和速率	125
第三节	食物链长度假说	126
第四节	食物网结构理论	131
第五节	食物网的控制机理	135
第六节	能量动力学分析	138
第九章	生态系统的物质循环	143
第一节	物质循环的主要特点	143
第二节	水循环是物质循环的核心	145
第三节	氮、磷、硫循环	146
第四节	有毒物质的迁移和转化	150
第五节	放射性核素循环	153
第六节	生物地化循环与人体健康	156
第七节	生态系统的营养物质收支	161
第十章	生态系统的信息流动	163
第一节	信息的基本概念及其特征	163
第二节	信息的度量	165
第三节	生态系统的信息特点	168
第四节	生态系统信息流动的过程环节	169
第五节	信息化的生态系统	171
第六节	生态系统的信息处理系统	182
第十一章	生态系统中的价值流	194
第一节	价值流概述	194
第二节	衡量价值的新概念	197
第三节	高寒草甸生态系统的价值流	199
第四节	留民营生态农业系统的价值流	201
第十二章	生态系统的生物生产	204
第一节	初级生产	204
第二节	初级生产者的不同光合途径	207

第三节	全球初级生产量计算模式及其全球分布 .....	210
第四节	次级生产 .....	214
第五节	生物生产力的测定原理和方法 .....	217
第十三章	生态系统中资源的分解作用 .....	223
第一节	资源分解作用及其意义 .....	223
第二节	生物分解者及其作用 .....	224
第三节	有机物质的分解过程 .....	228
第四节	难降解资源的分解 .....	234

### 第三篇 自然生态系统

引论 .....	241	
第十四章 森林生态系统 .....	242	
第一节	森林生态系统的主要特征 .....	242
第二节	森林生态系统的主要类型、特点和生产力 .....	244
第三节	森林生态系统工作的新进展 .....	250
第四节	森林生态系统的科学管理 .....	252
第十五章 草原生态系统 .....	255	
第一节	草原生态系统的分布、特点 .....	255
第二节	草原生态系统的结构和功能 .....	257
第三节	草原生态系统的可持续利用 .....	259
第十六章 荒漠和苔原生态系统 .....	262	
第一节	荒漠生态系统的分布、基本特征 .....	262
第二节	荒漠生态系统的结构与功能 .....	263
第三节	荒漠化是对人类的严峻挑战 .....	265
第四节	荒漠化防治 .....	266
第五节	苔原生态系统的分布、基本特点 .....	268
第六节	苔原生态系统的结构与功能 .....	269
第七节	苔原的保护与利用 .....	271
第十七章 湿地生态系统 .....	272	
第一节	湿地分布、主要特点 .....	272
第二节	湿地生态系统的形成与演替 .....	274
第三节	湿地生态系统的初级生产和物质循环 .....	275
第四节	湿地生态系统主要服务功益 .....	277
第五节	中国的湿地生态系统 .....	278
第六节	湿地生态系统保护与可持续利用 .....	280
第十八章 水域生态系统 .....	284	
第一节	淡水生态系统 .....	284
第二节	海洋生态系统 .....	288

### 第四篇 生态系统演化和管理

第十九章 生态系统的发育和进化 .....	295	
第一节	生态系统发育的特点 .....	295

第二节	生态系统的演替·····	297
第三节	生命的出现与生态系统的形成·····	299
第四节	生态系统的进化·····	301
第二十章	生态系统健康和管理·····	304
第一节	生态系统健康是生态系统管理的目标·····	304
第二节	生态系统健康的管理原则、评估要点和指标·····	305
第三节	生态系统健康的度量·····	309
第四节	加强生态技术和工程管理,促进生态系统健康发展·····	310
第五节	实施可持续发展战略·····	313
参考文献	·····	319

# 第一篇 总 论



# 第一章 绪 论

## 第一节 生态系统生态学的定义、研究内容和特点

### 一、生态系统生态学定义

生态系统生态学 (ecosystem ecology) 是研究生态系统的组成要素、结构与功能、发展与演替, 以及人为影响与调控机制的生态科学。它是以生态系统为对象, 对系统内植物、动物、微生物等生物要素和大气、水分、C、N 等非生物要素及其作用进行不同层次的全方位研究。总目标是指导人们应用生态系统原理, 改善和保护各类生态系统可持续发展。

生态系统是人类生存、发展的基础。人类赖以生存的地球生态系统包含着大大小小各类生态系统。生态系统是自然界独立的功能单元, 社会科学和自然科学各学科都可以它为舞台。生态系统生态学与农学、环境科学、资源学、地学和气象学等学科关系密切。生态系统生态学以其应用范围宽、研究面广、基础性强为特点, 是现代生态学发展的前沿, 在促进各类生态系统可持续发展中能发挥极为重要的作用。

### 二、研究的主要内容

生态系统生态学研究的内容可概括为五个方面。

#### 1. 自然生态系统的保护和利用

自然生态系统是指目前地球上保持最完整, 几乎没有或很少遭受到人为干扰和破坏的生态系统。它经历了大约数十亿年演化而形成的。自然生态系统作为一个整体使废物降至最少。由一种生物产生的废物, 均能作为另一种生物有用的材料或能源。无论是死的或活的, 所有植物、动物以及它们的废物都可作为别的生物的食物被利用。微生物消耗了这些废物, 这些微生物又被另一些生物吃掉。这种良性循环正是自然生态系统的特征。

各种各样的自然生态系统有和谐、高效和健康的共同特点。许多野外研究显示, 这类生态系统中具有较高的物种多样性和群落稳定性。一个健康的生态系统比一个退化的更有价值, 它具有较高的生产力, 能满足人类物质的需求, 还给人提供生存的优良环境。对这类生态系统要重点研究其形成、发展的过程, 以寻求这类生态系统合理性机制; 研究生物与其外围环境之间关系和作用规律; 自组织 (self-organization) 的内在规律性以及研究人类自身应有的伦理行为的约束, 为防止人类活动对自然生态系统造成不良后果制订必要措施, 为有效保护自然资源, 合理利用提供科学依据。

## 2. 生态系统调控机制的研究

生态系统是一个自调控 (self-regulation) 的系统。理论上, 一个生态系统对外界干扰, 在一定程度和阈值内是具有自动适应和自调控能力的。要加强对自然、半自然和人工等不同生态系统自调控阈值的研究, 以维持其正常运行机制; 研究自然和人类活动引起局部和全球环境变化带来的一系列生态效应; 研究生物多样性、群落和生态系统与外部限制因素间的作用效应及其机制。

## 3. 生态系统退化的机理、恢复模型及其修复的研究

在人为干扰和其他因素的影响下, 有大量的生态系统处于不良状态; 承载着超负荷的人口和环境负担; 水源枯竭; 荒漠化和水土流失在加重……, 掠夺式的人类生产活动到处可见。脆弱、低效和衰退已成为这一类生态系统明显的特征。

我们应该重点研究由于人类活动而造成逆向演替或对生态系统结构、重要生物资源退化机理及其恢复途径; 研究防止人类与环境关系的失调; 研究发展生态农业的途径; 研究自然资源综合利用以及研究污染物的处理等问题, 使这一类生态系统恢复成为清洁和健康的系统。

## 4. 全球性生态问题的研究

近几十年来, 许多全球性生态系统问题严重威胁着人类的生存和发展, 要靠全人类共同努力才能解决的问题, 如臭氧层破坏、温室效应、全球变化等。伴随着气候变化和人类改变地球面貌的可能性和现实性, 21 世纪将面临全球生态环境大变化的挑战。

为此以卫星遥感 (RS)、全球定位系统 (GPS)、地理信息系统 (GIS) 及生态系统研究网络 (ERN) 等对全球生态系统进行跟踪监测, 掌握全方位信息的同时, 要预测未来。还应重点研究全球变化对生物多样性发展和生态系统的影响及其反应; 生存环境历史演变的规律; 敏感地带和生态系统对气候变化的反应; 气候与生态系统相互作用的模拟, 建立适应全球变化的生态系统发展模式; 提出全球变化中应采取的对策和措施等。

## 5. 生态系统可持续发展的研究

过去以破坏环境为代价来发展经济的道路使人类社会走进了死胡同, 人类要摆脱这种困境, 必须从根本上改变人与自然的关系, 必须对生态系统实行科学管理, 把经济发展与环境保护协调一致, 建立可持续发展的生态系统。必须重点研究生态系统资源的分类、配置、替代及其自维持模型; 发展生态工程 (ecological engineering) 和高新技术的农业工厂化; 探索自然资源利用的新途径, 不断增加全球物质的现存量; 研究生态系统科学管理的原理和方法, 把生态规划和生态设计结合起来; 加强生态系统管理 (ecosystem management)、保持生态系统健康 (ecosystem health) 和维持生态系统服务 (ecosystem service), 创建和谐、高效、健康的可持续发展的生态系统。



### 三、生态系统生态学特点

进入 20 世纪 60 年代，人类已处于一个转折点。人们再也不能无限制地消耗自然资源，生态系统已经不能再继续忍受污染和人类的破坏。一些复杂生态系统的问题已超越了国界，并影响到几代人的生活，这对生态系统生态学也是一个严峻挑战，从而促进了生态系统生态学的发展，使之发生了三个显著的特点：

#### 1. 以研究生态系统服务，促进生态系统健康为特点

生态系统是人类生存的基础，给人类全方位，综合性的服务。可是，人们没有能正确对待，使得大大小小的生态系统遭受损害和破坏，出现了全球性生态危机 (ecological crisis)。为此，应全面研究和正确评价生态系统服务，在此基础上，确定目标，调整人与生态系统的关系、维护和促进生态系统健康。

#### 2. 加强结构与功能为主的基础性研究

应加强对不同地区的不同生态系统，如森林、草原、湿地、荒漠等生态系统形成网络进行调控研究，探索不同生态系统稳定性的规律。对脆弱生态系统（如黄土高原水土流失区，西南石灰岩发育区）恢复机理及开发中的石油、煤炭、矿山土地生产力恢复、重建问题加以研究，从整体上加以整治，提高环境质量。

#### 3. 采用建模与实验研究相结合的方法

针对生态系统研究建立多种模型，通过对模拟结果与实验数据的分析、检验、考察，运用模型进行生态系统变化和发展趋势的预测。

要在系统水平上，建立生态系统实验定位站进行长期同步观测。注意区域与全球的结合。区域与全球是相通的，全球性因素必然对地区构成深远影响；而区域性可能发展成全球性问题。未来工作的重点是在高层次上运用多种时空尺度对各方面的结果进行综合分析，以获取特定时空内高分辨率的新数据和概念，使认识达到新的高度。

与上述空间尺度的分化相适应，方法学也有明显的分化。从遥感航测到显微技术的应用，生态学中常提到的方法有“三微”，即微气候 (micro-climate)、微环境 (micro-environment) 和微宇宙 (microcosm)，还有原子吸收分光仪、红外与紫外吸收光谱仪等先进的分析手段的运用。环境背景值往往要求至  $10^{-6} \sim 10^{-12}g$  的数量级。

计算机在生态系统资料、数据处理中有极其重要的作用。生态系统的复杂性规律必须在现代计算机技术手段条件下才能得到充分的揭示与表现。

## 第二节 生态系统概念的拓展

### 一、“生态系统”一词的提出

生态系统 (ecosystem) 一词是英国植物生态学家 A. G. Tansley (1871~1955) 于 1935 年首先提出来的。Tansley 兴趣广泛, 他对植物群落学进行了深入的研究, 发现土壤、气候和动物对植物的分布和丰度有明显的影响, 于是提出了一个概念, 即居住在同一地区的动植物与其环境是结合在一起的。他指出: “更基本的概念……是整个系统 (具有物理学的概念), 它不仅包括生物复合体, 而且还包括了人们称为环境的各种自然因素的复合体。……我们不能把生物与其特定的自然环境分开, 生物与环境形成一个自然系统。正是这种系统构成了地球表面上具有大小和类型的基本单位, 这就是生态系统。” Tansley 提出生态系统概念时, 强调了生物和环境是不可分割的整体; 强调了生态系统内生物成分和非生物成分在功能上的统一, 把生物成分和非生物成分当作一个统一的自然实体, 这个自然实体——生态系统就是生态学上的功能单位。例如: 森林群落与其环境就构成了森林生态系统, 草原群落与其环境就构成了草原生态系统, 而池塘中的鱼、虾和藻类等生物与水域环境就构成了池塘生态系统。

### 二、生物地理群落一词的含意

原苏联植物生态学家 V. N. Sukachev (1944), 在深入研究植物群落中种间和种内竞争的基础上, 提出了生物地理群落 (biogeocoenosis) 的概念。生物地理群落是指在地球表面上的一个地段内, 动物、植物、微生物与其地理环境组成的功能单位。他强调了一个空间内, 生物群落中各个成员和自然地理环境因素之间是相互联系在一起的整体。实际上, 正如 1965 年在丹麦哥本哈根召开的国际学术会议上认定的那样, 生物地理群落和生态系统是同义语。

此外, 还有一些与生态系统一词相类似的概念, 如: 生物群落 [biocoenosis (K. Mobius 1887)]、微宇宙 [microcosm (S. A. Fobes 1887)]、生物系统 [biosystem (A. Thienemann 1939)] 等。这些概念都不如生态系统的概念简明, 因而未被广泛应用。

### 三、生态系统概念的发展

生态系统的概念由 Tansley 提出来以后, 作为一种理论受到许多人的赞赏。半个多世纪以来, 许多生态学家对生态系统理论和实践作出了巨大贡献。

R. Lindeman (1915~1942) 在学生时代就深受 W.S.Cooper 影响, 重视实践。于 20 世纪 30 年代末对塞达波格湖 (Cedar Bog Lake) 开展了研究工作, 取得大量数据, 对生态系统的研究作出了卓越的贡献。他在对湖泊生态系统进行深入研究的基础上, 揭示了营养物质移动规律, 创造了营养动态模型, 成为生态系统能量动态研究的奠基者。