

植物生态学译丛

第一集

科学出版社

植物生态学译丛

· 一 ·

· · · · ·

植物生态学译丛

第一集

科学出版社

1974

内 容 简 介

本集选编了近年来国外有关植物生态学方面的论文资料共十篇如下：
生态系统的分析、环境因素对生态系统影响的研究、林冠的生物量和生产力模型、产量法研究综述、用气体交换技术研究陆地生态系统的代谢活动；布鲁克黑文途径、微量营养元素；森林生态学和系统分析、温带落叶林矿质元素的生物循环、碳素循环与温带森林、水文循环的模型、植物群落的数学模型等。可供植物生态学和农、林方面的科研人员、大专院校师生以及有关工作人员的参考。

植 物 生 态 学 译 丛

第 一 集

*

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

*

1974 年 9 月 第 一 版 开本:787×1092 1/16

1974 年 9 月 第一次印刷 印张:9 3/8

印数:0001—4,480 字数:213,000

统一书号:13031·151

本社书号:271·13—8

定 价: 1.00 元

译 者 的 话

植物生态学是生态学的主要部门之一。建国以来，在党和毛主席的亲切关怀下，在毛主席的革命路线指引下，我国植物生态学取得了明显的进展，做出了一定的成绩，但距社会主义建设的要求还是很远。经过无产阶级文化大革命，广大植物生态学工作者在思想上和政治上得到了锻炼，对理论联系实际，对科学为广大工农兵服务的认识有了进一步的提高。目前本门学科正在迅速发展。近年来，生态学在国际上发展很快，在生态学领域中广泛应用数学、物理学和化学的新成就和新技术，使这门学科从定性走向定量，从说明自然现状到预测将来的发展和变化，因而有可能为合理的资源管理以及环境保护和改造等提供可靠手段。为了使本门学科在我国社会主义建设中更好地发挥作用，我们遵照毛主席关于“洋为中用”的教导，组织、编辑出版不定期的《植物生态学译丛》，供广大植物生态学工作者参考。

本集选译了生态系统的系统分析及其在温带森林研究中的应用以及植物群落的数学模型，共十篇文章，供读者批判地参考。这些文章选自《温带森林生态系统的分析》(Analysis of Temperate Forest Ecosystems)论文集(1970年)等书。

由于是多人翻译，除了一些最常见的名词尽可能加以统一外，目前统一译法尚有困难的一些名词，则由译者暂定，但尽量加注原文。我们组织翻译这集译丛，时间很仓促，译文中错误或不妥之处，请读者指正。

译 者

1973年3月

目 录

生态系统的分析.....	(1)
环境因素对生态系统影响的研究.....	(11)
林冠的生物量和生产力模型.....	(19)
产量法研究综述.....	(26)
用气体交换技术研究陆地生态系统的代谢活动:	
布鲁克黑文(Brookhaven)途径	(40)
微量营养元素: 森林生态学和系统分析.....	(50)
温带落叶林矿质元素的生物循环.....	(72)
碳素循环与温带森林.....	(96)
水文循环的模型.....	(108)
植物群落的数学模型.....	(123)

生态系统的分析

Frederick E. Smith

生态系统分析研究的直接目的是认识生态系统和生态系统过程；这些目的与象有机物质的生产或管理措施对不同生态系统参数(ecosystem parameter)的影响这样的应用问题直接相关。这种研究的出发点必须是研究设计。我们首先要问，为了达到我们的目的必须做什么，常常，主题将决定战略。在这种情况下，科学家必须在多学科的工作队中一起工作，研究整个生态系统(由于缺乏兴趣、人员或技术，也不能将一部分省去)，直接地和完全地共用数据，把相当大的力量致力于综合过程。以高速电子计算机技术为方向的系统是使这种综合能够完成的唯一方法。

创造一种系统模型的标准

概念定义(conceptual definition)必须转换成运算定义(operational definition)，这种运算定义不应该是在现实世界中可能被证明是错误的臆测。在概念上，生态系统被看成是具有可辨认的边界和内部均一性(internal homogeneity)的一种机能单位。在运算上，我们首先承认边界是人为的，同时机能单位可能象美感那样只是在观看者的眼中存在。因此，我们已经把生态系统确定为在一个精确地限定界线的区域内存在和发生的一切事物。确定边界位置时采用两套标准。为了多种目的，区域必须足够的大，使得能包含全套生态系统过程及其相互作用；其次，边界必须设置在越过它的输入和输出最容易被测定的地方。

一旦生态系统被它的边界位置(周边，顶，底)所确定，下一步是鉴定它的所有重要成分。空气、土地和水可以再分为许多成分。而植物和动物可以分类为它们的种，或主要种(major species)和次要种组(group of minor species)。通过以不同方式的合并和分开，在一个理想化的生态系统中，成分的总数可以从5到50,000不等，唯一的限制是它们必须永远合计成整个生态系统。成分的再分或合并本身是在研究程序中自始至终将继续进行的活动之一，而且事实上被研究所制导。当我们对系统知道得更多时，生态系统的边界也可以改变。假如类别能被合并的话，我认为，我们宁可合并它们。假如由于它们之间的区别对于系统的运算很有意义，它们不能被合并的话，我们必须保持使它们分开。最好，对于重要的生态系统过程必须加以考虑的成分的总数将不超过几百。

四类主要的成分组是生产者、消费者、分解者以及非生物环境。到目前为止，在展开我们的研究程序时，这些部分在野外和实验室研究的总花费中，占据大致相等的部分。

程序的目的是要求研究计划组织成一种生态学中从未有过的程度。部分设计必须互相协调，并且总起来看是完全的。然而，大部分研究项目是常规的，以致大多数新的重点是放在组织上。使系统成为定型的一个方法是将它简化成如下所述的一系列表格。

让我们假定我们的系统具有 n 个成分, 其中 每一个成分可以按照许多标准定量地描述: 例如, 热量、碳、磷、氮和水(还有很多, 而且是重要的)。对于这些成分中的每一个可以考虑下列一套表格, 让我们暂时只考虑磷, 记住对于其它的参数可以编制另外的一套表格。

在每一个成分中的磷的数量(x_i)列于表 1 中估计量的最上一行。这行中之和是生态系统中磷的总量。磷可能正在进入系统, 就加到某些或全部成分之中。这些速率(a_i)是流入(inflow), 并形成表 1 中估计量的第二行。它们之和是进入系统的磷流入的总速率。磷也可能在离开系统, 就从某些成分或全部成分中减去。这些速率(z_i)是表 1 中估计量的第三行, 它们之和是从系统流出的总速率。

表 1 在一个生态系统中 n 个成分中的每一个的磷量(x), 以及经过每一个成分进入(a)和离开(z)系统的磷的速率。在任何实际系统中有许多速率实际上是零

成 分	1	2	3	•	•	•	n
数 量	x_1	x_2	x_3	•	•	•	x_n
流 入	a_1	a_2	a_3	•	•	•	a_n
流 出	z_1	z_2	z_3	•	•	•	z_n

对于一个生态系统的研究来讲, 边界位置的确定将大大地影响这些速率中有多少是重要的, 以及估算它们将有多大困难。一个方法是把边界定在速率为零的数目是最多的地方(那里该系统就其与相邻系统的关系而言是开放最少的), 如象田地和森林之间或湖泊和陆地之间的边界。事实上, 总是习惯地把边界划在间断性最清楚的地方。在这里流入和流出可能减到最小。这里它们也将是很少相似。那就是说, 流入在种类和数量上都将与流出不同。

第二个方法是把边界的位置定在流入和流出最相似的地方。一个例子就是在一个更大的森林之内定出一个森林区的界线。由于流入和流出趋向于相等和相反, 它们之差可能具有几乎极少的净效果。然而, 其结果可能使总流量(total flow)达到最大——即可选择到最开放的系统。最后, 当系统变得较大时, 流入和流出的重要性也减小, 导致选择有可能进行研究的最大的系统。

除流入和流出之外, 在生态系统内磷可能从一个成分转移到另一个成分。通过食物网的移动是一个很好的例子。这些速率可以由 n 行和 n 列的表表示出来, 如表 2 所示。

表 2 在一个生态系统的 n 个成分中磷的转移速率。在任何实际系统中许多速率将是零

	转 移 到 每 一 个 成 分							n
	1	2	3	4	•	•	•	
1	—	y_{12}	y_{13}	y_{14}	•	•	•	y_{1n}
2	y_{21}	—	y_{23}	y_{24}	•	•	•	y_{2n}
3	y_{31}	y_{32}	—	y_{34}	•	•	•	y_{3n}
4	y_{41}	y_{42}	y_{43}	—	•	•	•	y_{4n}
•	•	•	•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•	•	•	•
n	y_{n1}	y_{n2}	y_{n3}	y_{n4}	•	•	•	—

每一行代表从一个特定成分的损失,而行中之和是损失到其它成分的总速率。每一列表示对一个特定成分的获得,列中之和是从所有其它成分获得的总速率。此外,在这里有许多项将是零或可以忽略不计。这种数据安排格式的一个优点是,它能够在系统之内处理任何程度的复杂性。不需要关于不连续营养级(discrete trophic level)的假定,可以避免复杂的流程方框图(flow diagram)的混乱。包含食物网的该表的一部分是“谁吃谁”矩阵(“who-eats-whom”matrix)。

拥有这种资料之后就有可能为每个成分的每个参数的变化速率写出方程式。例如,对于成分3的方程式是:

$$dx_3/dt = a_3 - z_3 + (y_{13} + y_{23} + \cdots + y_{n3}) - (y_{31} + y_{32} + \cdots + y_{3n})。$$

例如成分3是树叶凋落物,这一方程式或许可以代表由于下列原因引起的磷数量随时间改变的速率:越过生态系统的边界向内移动的树叶凋落物,减去向外移动的,加上从不同植物成分所得到的树叶凋落物(另外的 y_{13} 项可能是零),减去被消费者和分解者所移走的树叶凋落物,并减去转变成腐殖质的树叶凋落物(另外的 y_{3j} 项可能是零)。

现在假定,我们已经根据这种方法进行了一个研究,已经估算了在所有成分中的磷的平均数量,以及系统之内和系统之外和各成分之间移动的所有平均速率。于是,表1和表2能够以代表数量和速率的简单数字填入。我们获悉了什么呢?首先,我们已经发现活动发生和不发生的地方,同时对于大多数生态系统来说,单只这点就可能是资料的相当大的增加。我们也能检验研究的完整性,寻找未求得值的成分和速率,或有怀疑的那些。最后,我们能够将该系统设置于电子计算机中,从所有 x_i 的已估计水平开始,让它们按照方程式 dx_i/dt 通过时间而改变。

在这一点上,我们将发现这些数据对于程序的目的来说完全不够。只要电子计算机的模拟继续下去,每一个成分将以同样方向和同样速率发生变化。在现实世界上生态系统以速率上的改变对变化作出反应,而这些反应的性质是我们所要研究的。采用平均速率(简单数)而不采用变动速率(数学函数)破坏了作为研究的一个目的的系统的特性。

事实证明,新问题是比平均数的估算更为复杂的一个数量级。具体地说,速率必须以系统的函数表示,而不是以简单数表示,如果我们希望获悉关于系统的无论什么情况的话。每一个转移速率, y_{ij} ,以及每一个流入 Z_i ,是一组函数,一个方程式,它把速率与所有那些控制它的直接原因联系起来。因此最好是,我们能够预测,如果系统被改变,每一个速率将如何改变。此外,假如所有这些在电子计算机中结合起来,我们就能够预测,系统对于改变将如何反应。这是我们能够发现生态系统如何工作的唯一方法。

这种复杂性要求大量的实验研究,其中许多是生理生态学和行为生态学(behavioral ecology)水平的研究。再者,系统模型帮助确定在什么地方必须进行研究。我们不能随意地决定研究这个的行为,或者那个的生理。我们必须揭露和研究在系统中是相关的那种东西。例如,蚱蜢吃草的速率可能既取决于草的数量和质量,也取决于蚱蜢的数目和大小、温度、雨量、湿度、风、来自捕食者的烦扰,以及许多其它因素。研究的成功非常强烈地取决于找出和分析系统中联系原因和结果的较重要的过程。由于这个原因,有必要使研究工作者一起工作,分享创造能力和数据,并且象与野外工作者一样与综合分析家密切地共同工作。每一个研究工作者必须专心于他的特殊问题,目的在于对所有有关的问题提供大量的情报输入。使每个人从事的研究的效率增大是从协同工作取得的个人好处;

工作的协调使得有可能进行综合和研究整个生态系统——实际上创造生态科学的一种完全新的水平。

将速率表示为一组函数要求估算许多参数，而不只是磷的数量和速率。这些能以一种简化的形式安排，如表 3 所示的那样。除 x_i , a_i , z_i , 和 y_{ij} 以外，对于每一个成分可能有所需要的一个说明其他属性的目录。这些 w_{ij} 等可能包括一个成分中的个体的平均大小和数目，年龄结构，空间分布，等等。象 y_{ij} 等和 z_i 等一样，这些可以是一组函数。此外还有不包括在表 1 中对于系统的一组输入数据 (A_i)。这些是影响整个系统的如气候和季节那样的外部变量。它们与流入的 a_i 一起，是外部控制的变量，它们影响系统，但不反过来被系统所影响。计量系统过程的其它速率 y_{ij} 和 z_i ，可以是已经提出过的任何或所有其它数量和速率的函数。

表 3 在 n 个成分的一个生态系统中，机能关系的详细说明所需要的附加说明表

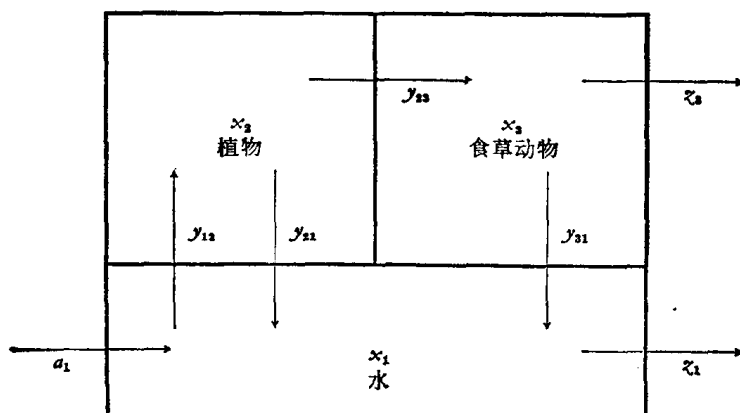
成 分	成 分 属 性 (开 目 录)					
1	w_{11}	w_{12}	w_{13}	•	•	•
2	w_{21}	w_{22}	•	•	•	•
3	w_{31}	w_{32}	w_{33}	w_{34}		
•						
•						
•						
•	w_{n1}	w_{n2}	w_{n3}			

外部属性 (即, 气候, 天气; 开目录) A_1 A_2 A_3 A_4 等

按照一般的说法，许多研究设计的直接目的是求得外部变量的影响和内部变量中的关系的适当的数学函数。这种函数的一个完全组构成生态系统模型。然后模型的可靠性可以如下估算，以数量、 x_i 的初始分布和通过输入变量 (A_i 和 a_i) 的时间的程序开始，并观察从电子计算机所预测的成分数量怎样符合于野外的观察。象施肥和灌溉这样的一种处理的影响也能够电子计算机中和在野外加以仿效。一旦一个可靠的模型被建造起来，它就成为预测和管理的一种强有力的工具，正如是洞察生态系统的控制性质的强有力的工具一样。

一个系统模型

关于主要的设计就谈到这里。一个极端简单的假设的生态系统将会表明，系统分析的方法怎样能够有助于研究的设计和结果的综合。设想一个三个成分的受控制的生态系统：水，一个水生植物种群，以及一个食草动物种群。假定它内部是均一的，外部环境保持恒定。该系统可以图解式地以一个具有三格的箱子代表 (图 1)。这一情况强调说明，生态系统是一个物理整体，是生物圈的三度空间的一段，其成分加起来必须合成这个整体。唯一的流入是水 (及其磷)，而唯一的流出是水和食草动物 (两个流出彼此独立)。假定食草动物并不从水中摄取磷，同时植物并不吃动物。余下的十个非零量表示在图中，并以表 1 和表 2 所使用的格式再一次列举在表 4 中。



x_1 = 水中 P 的数量
 x_2 = 植物中 P 的数量
 x_3 = 食草动物中 P 的数量
 a_1 = 水中 P 流入的速率
 z_1 = 水中 P 流出的速率
 z_3 = 食草动物中 P 流出的速率
 y_{12} = 植物从水中摄取 P 的速率
 y_{23} = 食草动物从植物中摄取 P 的速率
 y_{31} = 从食草动物到水中的 P 损失的速率

图 1 一个非常简单的由三个成分组成的生态系统的流程方框图

表 4 按表 1 和表 2 格式排列的图 1 中的数量和速率

	成 分		
	水	植 物	食 草 动 物
数 量	x_1	x_2	x_3
流 入	a_1	0	0
流 出	z_1	0	z_3
转 移			
水	—	y_{12}	0
植 物	y_{21}	—	y_{23}
食 草 动 物	y_{31}	0	—

让我们对这一系统进行试验，每天有 100 毫克磷的恒定流入，一直等到流出 等于流入——也就是直到达到稳定状态。这需要监测水中和食草动物中的流出。我们或许可能发现，达到平衡之后，在水中的流出是每天 19 毫克，而每天有 81 毫克通过食草动物的移栖损失掉。其次，我们可以问，在系统之内磷是怎样分布的，并发现水中有 9.5 毫克，植物中有 1.4 毫克，食草动物中有 9.0 毫克，得出在生态系统中有 19.9 毫克磷的总“现存量” (standing crop)。最后，利用示踪物进行细心的研究，我们可以发现，植物以每天 133 毫克的速率从水中摄取磷，而以每天 7 毫克的速率损失磷，使它通过分泌物和类似过程回到水中。同样，我们可以发现，食草动物每天吃草量是 126 毫克，每天有 45 毫克回到水中。这些是完全的一组数据，并且总结在图 2 中。读者将会了解，假如这是一个具有几百个成分的实际生态系统，这正好描述了一种巨大数量的研究。

早先已经说过，虽然这说出了动作在什么地方，但它并没有说出它如何发生。我们并

不知道系统是如何工作的,并且不能回答下面这样的问题:假如流入速率加倍将会发生什么?假如一个具有较大移动倾向的食草动物被取代将会发生什么?更为有效地利用植物的一个食草动物是否将会增加食草动物的生产量,并因而减少在水中磷的流出?另外一组问题与实验设计有关。不同量的重要性怎样?每一个应该如何精确地估算?

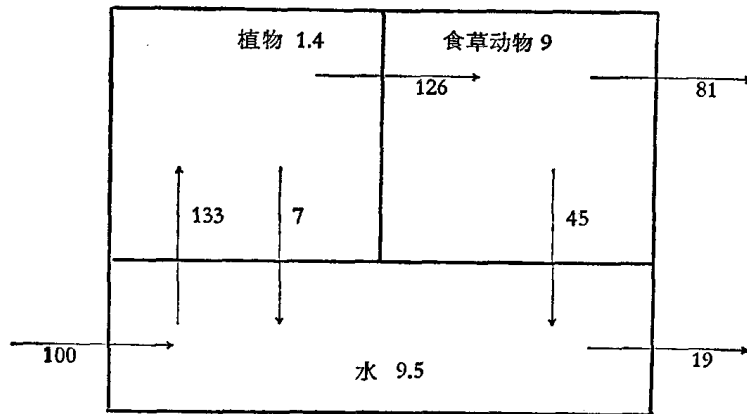


图 2 在平衡达到恒定输入率为 100 毫克/天之后,三个成分的生态系统中磷的分布(毫克)和移动率(毫克/天)(参看表 5)

为了揭露关于系统的更多内容,必须通过控制的实验或自然的变化,在不同的条件下对它进行观察。一个途径是在磷流入的不同速率情况下对系统进行实验,并当达到平衡之后观察另外的九个量。让我们采用 25,100 和 400 毫克/天的流入速率。(在现实世界中我们也许必须采用更多的等级,但这是一个想象的系统,可以没有取样误差而得到解决,因而三个就已足够)。表 5 表示出可能获得的结果。所有的量随着流动速率的增加而增加,但不成比例。三个量(从水到植物的转移,从植物到食草动物的转移,以及食草动物的流出)对输入速率非常敏感,而其余六个敏感性要小得多。

表 5 一个三成分的系统对三个不同输入等级(α)的反应。
数据是在达到平衡之后取得的(参看图 2)

α_1	z_1	z_3	x_1	x_2	x_3	y_{12}	y_{21}	y_{23}	y_{31}
25	9	16	4.5	0.9	4	40.5	4.5	36	20
100	19	81	9.5	1.4	9	133	7	126	45
400	39	361	19.5	2.4	19	468	12	456	95

现在我们可以继续往前分析,即使这不过是可能已经用过的若干种处理中的一种。在现实的生态系统中,不论是影响选定过程的局部处理,或是影响整体的全面处理,二者对于诱出生态系统过程中的改变(反应)都是可以利用的。

导出的生态系统假说

下一步是对所获得数据的研究如何导致新概念的系统的阐述或假说的成立。需要建立把生态系统过程与其最直接原因联系起来的函数。这一步骤出现在所有的科学工作中,

而且主要取决于研究工作者方面的直觉和创造性活动。由于这个特殊问题是倒过来解决,从函数开始并推导出数据,了解读者如何顺利地重新找到所给数据的函数是有意义的。无疑一种强有力的影响是研究工作者以之进行工作的“参考系”,过去的训练或者偏见。

在这种情况下十分容易地写出极多的简单关系式。例如,我们能够写出:

$$z_1 = 2x_3 + 1 \quad \text{或} \quad z_1 = 4y_{21} - 9$$

然而,最好的程序是从最近的因素(proximate factor)开始,同时无论食草动物的多度或是植物分泌的速率对于水中磷的流出速率都没有明显的直接影响。影响 z_1 的最明显的直接因素是 x_1 ,即水中磷的数量。这里我们发现,简单的关系式 $z_1 = 2x_1$ 是对于 z_1 中的变化的恰当的和完全的说明。

所有的速率具有把它们与最近的因素联系起来的非常简单的函数(表6)。最简单的是水中磷的流出,以及从植物和从食草动物返回到水中的磷的负指数。积极摄取或采食(从水到植物和从植物到食草动物)的两种情况以简单的 Lotka 和 Volterra 被捕食者-捕食者标记法(prey-predator notation)来代表。食草动物的移栖是一种群落相互作用的简单表现,其速率与个体间的接触率成比例,这些速率的函数并不被当作是现实世界的代表;它们仅仅被用于建造一个非常简单的系统,并要求读者去考虑其它的替换方法。

表 6 在一个简单的三个成分的生态系统中六个过程速率的函数关系(参看表5)

数 值 解	参 数 函 数	参 数 估 计 值
$z_1 = 2x_1$	$z_1 = c_1 x_1$	$c_1 = 2$
$z_3 = x_3^2$	$z_3 = c_2 x_3^2$	$c_2 = 1$
$y_{12} = 10x_1 x_2$	$y_{12} = c_3 x_1 x_2$	$c_3 = 10$
$y_{21} = 5x_2$	$y_{21} = c_4 x_2$	$c_4 = 5$
$y_{23} = 10x_2 x_3$	$y_{23} = c_5 x_2 x_3$	$c_5 = 10$
$y_{31} = 5x_3$	$y_{31} = c_6 x_3$	$c_6 = 5$

由于函数中的数字只是估计量,并且从一些种到另一些种不同,它们应该以符号代表,如表6的中列所示。在这种形式中我们看到,系统以六个参数($c_1, \dots, c_6$)与十个变量联合起来确定。具有几百个成分的一个现实世界生态系统可能将具有成千个参数,因为每一过程本身是一个非常复杂的函数,肯定地不象这里所使用的那些那样简单。

在图1中我们可以观察到每一个成分的向内和向外的箭头,并写出在三个成分中磷的数量变化的三个微分方程:

$$dx_1/dt = a_1 + y_{21} + y_{31} - y_{12} - z_1,$$

$$dx_2/dt = y_{12} - y_{21} - y_{23},$$

$$dx_3/dt = y_{23} - y_{31} - z_3.$$

以函数代替这些速率,就得到该系统的一个数学模型:

$$dx_1/dt = a_1 + c_4 x_2 + c_6 x_3 - c_3 x_1 x_2 - c_1 x_1,$$

$$dx_2/dt = c_3 x_1 x_2 - c_4 x_2 - c_5 x_2 x_3,$$

$$dx_3/dt = c_5 x_2 x_3 - c_6 x_3 - c_2 x_3^2.$$

敏 感 性 分 析

现在我们就可以问, 六个参数中的每一个应该如何精确地估算, 因为这将指导对该系统的继续研究(假定在现实世界中关于这些参数的值我们还很少能肯定)。对于这个问题我们具有在系统分析中的通用技术, 总起来叫做敏感性分析 (sensitivity analysis)。模型的通行译文是设置在电子计算机中, 然后当系统的性能被观察到时, 每一个参数的值依次向上和向下改变。例如系统几乎没有反应, 它对于那一参数的精确值就是不敏感, 因而不需要以很大的准确性进行估算。假如该系统或它的一个重要部分反应很强烈, 参数的值就很重要, 必须精确地加以估算。可以按这种方式部署将来的研究力量, 以改善敏感参数的准确性。即使在象我们所举的例子这样简单的系统中, 反应的敏感性在各参数之间也有很大的变化。

这种观察性能的程序首先要求性能的定义和标准。假如这是一个从水中除去磷的可能系统 (potential system), 我们的标准就可以是水中磷流出的速率。达到平衡之后, 随着我们模型中六个参数中每一个的给定微小改变而发生的水中磷流出速率 (z_1 或 $c_1 x_1$) 的变化数量列于表 7。每一个参数值改变百分之一, 流出速率就从零变到 0.9%。这意味着, 假如任何参数估计量的误差是 1%, 预测的磷流出速率将有所示数量的误差。参数 c_6 的敏感性是零。这就是说, 从食草动物到水中的磷的返回率 y_{31} 或 $c_3 x_3$, 对于水中磷的流出没有什么影响, 完全不需要加以估算! 相反地, 三个参数 c_1 、 c_3 和 c_5 都是很重要的参数, 这表明, 大部分实验力量应该花费在减少它们的取样误差。中等的力量应该花在估算 c_2 上, 但对于 c_4 所需要的只是数量级。

表 7 敏感性分析。对于每一个参数中百分之一的过高估计, 其误差百分数可以由水中磷的流出 (Z_1) 预测。相对敏感性可以用最大误差等于 1.0 从中列得到

参 数	误 差 %	相 对 敏 感 性
c_1	+0.900	1.00
c_2	-0.426	0.47
c_3	-0.900	1.00
c_4	+0.047	0.05
c_5	+0.853	0.95
c_6	0.000	0.00

第二列被它的最大项去除所得到的相对敏感性提供在估算这些参数时部署研究力量的一个很好准则。当然, 这是假定, 我们所感兴趣的只是预测水中磷的流出。于是研究力量的分配就变成使一些参数的最后预测误差的影响相等。

不同的标准可能产生不同的结果。在生态系统分析中, 我们在心目中并不具有一种单纯的应用目的, 我们希望“认识生态系统”。一般地说, 这样一种模型将用以预测系统中成分数量的整个阵列。假如这种方法应用于我们的简单系统, 结果就是表 8 中的那些。对于每一个参数的百分之一的改变给出所有三个成分的反应的百分数。总结对若干成分的影响的一个方法(也许不是最好的)是把反应加起来而不考虑其符号。这反映了对系统预测的合计误差的百分数, 并表示在第五列中。以其中最大值去除其余数值得出在最后

表 8 敏感性分析。对于每一个参数中1%的过高估计在三个成分中预测数量(X)的误差百分数。总和不考虑正负符号，相对敏感性得自使最大等于1的和数

参 数	成 分			总 和	相对敏感性
	水	植 物	食草动物		
c_1	-0.100	-0.079	-0.106	0.285	0.14
c_2	-0.426	+0.354	-0.405	1.185	0.59
c_3	-0.900	+0.068	+0.106	1.074	0.53
c_4	+0.047	-0.004	-0.006	0.057	0.03
c_5	+0.853	-1.064	-0.100	2.017	1.00
c_6	0.000	+0.357	0.000	0.357	0.18

一列中所表示出来的相对敏感性。

利用绝对成分数量之和作为我们的敏感性标准时，我们发现，与食草动物采食相联系的参数， c_5 ，是最重要的，而且应该以最小的误差百分数来估算。与食草动物流出相联系的参数 c_2 ，和与植物摄取磷相联系的 c_3 ，大约具有 c_5 的一半的重要性。余下的三个参数是相对地不重要的，不需要准确地估算。

当然，这个模型不是真实的，它的结果不应该应用于任何有关的现实系统。在这里我们的意图是说明，即使在这种简单的模型中，参数估算时对误差的敏感性在各参数之间变化很大。在更复杂的系统中，可以期望，这样的变化至少将一样地大，同时许多参数将不需要以任何很大的精确度去估测。在部署进一步的研究力量时，利用这种知识将使时间和力量都得到很大的节省。因此，这种一种模型在研究程序的早期就有用处。

即使是一个粗糙的、试验性的模型也能够用作指导部署进一步的研究力量时的一种工具，但是这种方法有缺点。部署研究力量是根据下列假定，即模型或多或少是正确的。如果它是错误的，力量的部署和将来的研究方向也可能是错误的。有这种可能性，即研究小组可能变成“模型束缚”，在错误道路上愈陷愈深（因此重要的是批评和怀疑也应包括在内）。这种性质的主要错误可以通过在不同地点开展若干研究加以避免，每一个这种研究具有自己的以综合为目的的工作，并以一种准独立(Quasi-independent)方式进行，同时却保持研究之间的一致性，以及提供相互估算和误差自校。

假定我们的模型如此真实，以致足够允许对系统作更详细的估算，现在让我们回到早先问过的一系列问题：如果流入的速率加倍，将发生什么情况？利用我们的模型，使流入速率为 200 毫克/天，并让它在电子计算机中进行试验，一直到系统稳定化，我们将发现：

$$\begin{array}{lll}
 x_1 = 13.6 & z_1 = 27.3 & y_{21} = 9.1 \\
 x_2 = 1.8 & z_3 = 172.7 & y_{23} = 238.4 \\
 x_3 = 13.1 & y_{12} = 247.4 & y_{31} = 65.7
 \end{array}$$

假如代之以具有较大移栖倾向的一个食草动物将会发生什么情况？在这里我们考虑敏感性的分析(表 7)，并考虑参数， c_2 ，增大的影响。与反应相联系的符号表示由于参数估计值的某种增加而引起改变的方向。因此，表 7 表示出水中磷的流出， z_2 ，将减少。表 8 说明系统以内水中磷的数量也将减少，而植物的密度将增大，食草动物的密度将减少。

具有更贪婪地采食习惯的一种食草动物是否会增加食草动物的生产量，并且因此减少水中磷的流出呢？这点涉及参数， c_5 ，的增大。表 8 表明植物和食草动物中的磷将减少，

而水中的磷(以及它的流出,表7)将会增加。这一效果可能不明显,但这是一个很好的例子,说明为了得出这样的结论而利用整个系统的价值。进一步的思考表明结果是合乎逻辑的。假如食草动物引起较大的植物伤害,植物生长和摄取磷的能力就较小。这不仅意味着水中有更多的磷流出,而且植物的密度也较低,在达到平衡之后,食草动物的密度也较低。在食物链模型中通常发现,供养顶部营养级(top trophic level)变得越有效,它的数量就越少!

这些问题和答案可以帮助解释生态学家的“认识”生态系统的意义是什么。部分地,有可能预测,要是在系统中引起某些改变将会发生什么。然而,不止于此。在描述了几个系统之后,可以发现相当大的一组性质对于许多,即使不是全部,生态系统类型是共同的,并且这是与有关种的特殊进化适应没有关系的系统性质(system property)。假如发生这种情况,于是就有称之为“生态系统原理”的一种学科,而不仅仅是一些特殊生态系统研究的共同主题内容而已。下面关于森林的各章将起到远远超出它们所研究的特定问题之外的意义。

结 语

虽然提出和分析了一个简单的例子,好象它是被设置在电子计算机中,利用模拟和系统分析的各种技术,但我们是在谈一个虚拟的事例。模型是如此简单,以致它有一种数学解法,使得数值算法成为不必要。在达到平衡之后,三个成分的稳定状态值是:

$$c_2c_3x_3^2 + c_1c_5x_3 + c_1c_4 = a_1c_3$$

(利用一元二次方程式解 x_3)

$$c_3x_1 = c_4 + c_5x_3$$

$$c_5x_2 = c_6 + c_2x_3。$$

这些能够求每一个变量(x)对每一个参数(c)的微分。对于相对误差(改变百分数)来说,一个例子将是: $(dx_1/x_1)/(dc_1/c_1)$ 。简单的数学解法对现实生态系统也许是很不可能的,因而系统分析者将需要依靠利用电子计算机的数值算法。

建 议 读 物

Forrester, J. W.: Industrial dynamics. Cambridge: M.I.T. Press, 1961。

Holling, C. S.: The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 48, 1—85(1966)。

Watt, K. E. F.: Ecology and resources management. New York: McGraw-Hill Book Co. 1968。

(陈昌笃译 王献溥、阳含熙校)

环境因素对生态系统影响的研究

D. W. Goodall

研究环境因素对整个生态系统的过程或参数的影响,是一项艰巨的工作。由于环境是包括在生态系统之内并且是它的一部分,使问题经常得不到明确的说明。原因和结果是交错着的,几乎经常是分不开的,当生物的及非生物的因素的同时变化被描述时,就很难用因果关系之链来解释互相交织的关系。

本章是涉及整个生态系统的参数和函数,如象生产力的问题,而不涉及组成生态系统的个别的种及种群。目前,很少可供利用的观察使人们能把整个生态系统的行为与环境中的差别联系起来;由于包括收集资料在内的各种困难,这种资料的缺乏是易于理解的——特别是象森林这样一个大规模的生态系统。

或者可以认为,特殊生态系统类型(即被称为群丛的)的出现与特殊环境性质联系起来的大量描述性的生态学资料,可以用来作为推论生态系统对环境的反应的基础。使用这样的资料的机会似乎是极少的。因为一种群落类型仅在一个特殊的环境条件的组合下出现,不能认为,在产生生产力的最适数值或任何别的群落性能的度量的意义上,这种组合对这种群落类型特别有利。一个生态系统的特殊类型的存在或不存在是由组成这个类型的种间竞争或食物链关系的结果,正如也可能占据同样地区的另一个生态系统中的其它种一样。虽然一个生态系统稳定存在于一个特殊地点上,说明在某种意义上它在那里比另一个可能的生态系统更容易生存,那里有许多途径使这种较大的生存性能够发生。

如果我们不是对整个生态系统进行测量,而是满足于看到生物成分进行有限的观察,就有更多合用的资料可以利用。木本茎的生长是森林生态系统的一个特点,曾被广泛研究过。它的经济上的重要性保证研究工作经常把这种生长的测量(某些,或全部树种)与无论自然的或人工引起的环境中的差别联系起来进行。如果在相似的生态系统中木本茎的生长表示出和生产力密切相关,这对于企图将森林生产力(或其它类似的测量)对环境变量的依赖关系进行检验,将是一个有价值的起点。这种相关性要求直观地但需要仔细地检验,如果它能被持续下来,则大量已发表的数据对于生态系统参数对环境因子的关系是可以利用的。

就木本茎的生长是作为整体的生态系统研究中的有价值参数来说,森林生态学者特别幸运的是,能有许多乔木树种在年轮方面对于过去的生长有可供利用的永久记录。对于木材的生长来说,在一个固定地点进行及时的观察,能够做到对别的参数来说,将需要多年定期重复观察才能做到的事。因此,在木材生长与生态系统参数之间确定一种可靠关系所获得的报酬必然是较大的。

除了木材生长,还有大量的关于森林生态系统中个别种的数量对 不同环境因素关系的描述性观察。这样的观察在原则上能够增进关于生态系统对环境的反应的理解;但是它们的解释常常很困难。虽则在一个生态系统中,某个种可能仅仅由于那里的一个特殊