

生态系生态学

第1章 引言：生态学的研究范围

1. 生态学——和其他科学的关系及对人类文明的意义

在人类历史的早期，人们就已经为了某些实际目的而与生态学有关系。在原始社会，每个为了生存，需要具有环境的一些知识，即自然的力量和人周围的动物和植物的知识。实际，文明是在人类学会使用火和其他工具以改变环境的时候开始的。如果我们丰富多采的文明界要继续保存下去，那么，从整个人类的利益来考虑，就更加需要有关环境的理性知识，因基本的“自然规律”并没有失去作用，而是随着世界人口的增长和人改变环境能力的增强，它的性质和数量关系发生了变化。

和各种科学一样，生态学在有历史记载以来，是一个逐渐的，虽然是间歇的发展过程。希克拉特斯(Hippocrates)，亚里士多德(Aristotle)和古希腊时代其他哲学家的著作，实际都包含明确的生态学内容。但是，这些希腊人的著作中文字上并没有写上生态学。“生态学”这个词是近代的创造，1869年由德国生物学家赫克尔(Ernst Haeckel)首先提出。在此以前，八世纪和十九世纪生物学复兴时，许多伟人曾经致力于这学科，虽然他们没有使用“生态学”这个词。例如列文霍克(Anton van Leeuwenhoek)，是十七世纪早期著名的使用显微镜的驱者，曾开创“食物链”和“种群调节”这两个现代生态学重要领域的研究工作(见埃杰顿Egeon, 1968)。约从1900年开始，生态学被公认为生物学的一个独立的领域，而仅在过去的十，“生态学”才成为一个普通的词汇。今天，每个人都深刻认识到环境的科学对于创造和保持超的人类文明是必不可少的工具。因此，生态学迅速发展成为和男女老少每天生活有着最密切联系的一门科学分支。

生态学一词是由希腊文oikos衍生而来，oikos的意思是“住所”或“生活所在地”。从字义看，生态学是研究“在家中”的生物。通常，生态学的定义是研究生物或者生物群体及其环境的关系，或者是生活着的生物及其环境之间相互联系的科学。因为生态学特别注意到生物群体的生物学以及在陆地，海洋和淡水中的功能过程，这就更应和现代的特点相称，而把生态学定义为研究自然界的构造和功能的科学，这里需要指出人类是自然界的一部份。韦伯斯特字典的一个定义，即“生物与其环境之间关系的型式或总体”，似乎特别适合于廿世纪末十年。从长远来看，对这个内容广泛的学科领域，最好的定义可能是最短的和最不专业化的，例如“环境的生物学。”

有关定义，就讨论到此。要了解生态学的范围和意义，就应把它看作和生物学其他分支及和一般的“ologies”(科学)有密切关系。在经过人类努力而使科学高度分化的现阶段，不同学科领域之间的必然联系，常常为学科领域内大量知识所掩盖(有时亦为陈旧的大纲课程所掩盖，而这是允许的)。另一个极端是几乎任何一个科学领域都可以提出广泛的定义以容纳范围广阔的

学科资料。所以，辨认“领域”必需先辨认“界线”，即使这些界线有时是任意的，而学科范围也经常变动。就生态学来说，随着公众对它的认识加深，研究范围的变化就特别值得重视。许多人现在都把生态学看成是“人和环境的总体”。但是，我们首先要考察生态学在科学体系中传统的学术位置。

现在，我们考察生物学，即“生命的科学”的划分。如图：1-1所示，我们按照惯例，把生物学这块“多层蛋糕”用两种不同的方法分割成许多小块。我们可以从水平方向把它分割成通常称为“基本的”分支，因它们涉及到对所有生物都是共同的基础，或者至少是无限定于特定的生物。形态学、生理学、遗传学、生态学、进化论、分子生物学和发育生物学是这些分支的例子。我们亦可以按垂直方向把它分割成通常称为“分类学”的分支，他们论述特定生物种类的形态学、生理学、生态学等等。动物学、植物学和细菌学是这个类型的大

的分支，而藻类学、原生动物学、真菌学、昆虫学、鸟类学等，是论述比较局限的生物类群的分支。因此生态学是生物学的一个基本分支，故也是所有任何一个分类学分支的重要部份。两个研究途径都有必要。把研究工作限制在一定的分类学类群中常常是很有成效的，因为不同种的生物需要不同的研究方法（不能够用研究鹰的同一方法去研究细菌），而且，有些生物比别的生物在经济上或其他方面对人类较为重要或利害关系较大。但是，我们最后还是把学科领域看作是“基本的”，这就必需划定和验证统一的原理。本书第一部份略述生态学概况的目的就在这里。

基本的划分“层”

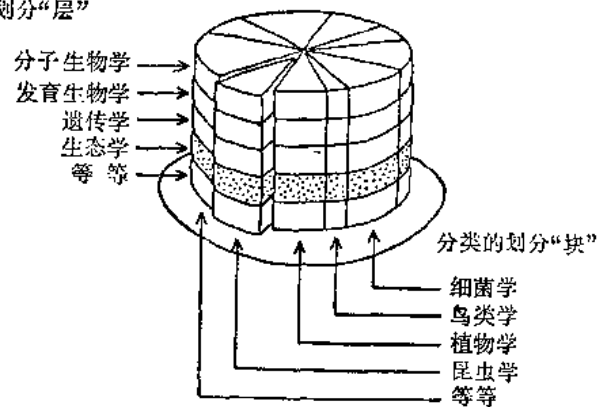


图1-1 生物学“多层蛋糕”，说明“基本的”（水平的）和“分类学的”（垂直的）划分。

划分现代生态学最好的方法可能是如图 1-2 所示，把它用组织层次(levels of organization)的概念来表示，并且形象化为一种“生物学谱”(biological spectrum)。表示在图 1-2 中由大到小按照等级排列的群落、种群、有机体、器官、细胞和基因是在几个主要的生物层次(biotic level)广泛使用的名词。每个层次和自然环境的相互关系(能量和物质)产生了具有不同特征的功能系统。一个系统的意义就如同韦伯斯特大学字典所下的定义：“各种成份有规则地互相作用和互相依赖而形成统一的整体”。系统包括有生命成份[生物学的系统或者生物系统(biosystem)]可以容纳在按照图 1-2 表示的等级的任何一个层次中，或者在任何一个便于分析和联系实际的中间位置。例如，我们不仅可以称基因系统、器官系统等，也可以把寄主-寄生物系统看作是种群和群落之间的中间层次。

生态学主要是涉及到谱的右侧部份，即在有机体以上的系统层次。在生态学中，原先用来表示一群人的种群(population)这个词是广泛地表示任何一种生物的个体群的。同样，群落(community)〔有时称为“生物群落”(biotic community)〕在生态学中的意思是包括占据一定区

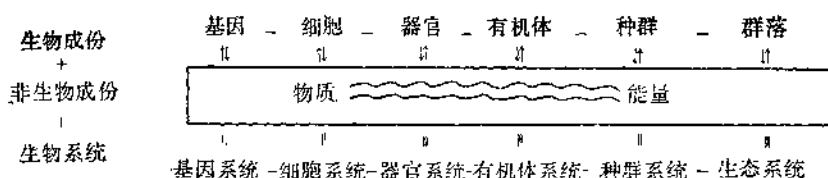


图1-2 组织层次的谱。生态学集中在谱的右侧部分，即由有机体到生态系统的组织水平。

域的所有种群。群落和非生命的环境功能在一起称为生态学系统 (ecological system) 或者生态系统 (ecosystem)。在欧洲和苏联著作中经常使用的生物群落 (biocoenosis) 和生物地理群落 (biogeocoenosis) 两个词，大致分别相当于群落和生态系统。我们所知道的最大和最接近于自我满足的生物系统 (biological system) 通常称为生物圈 (biosphere) 或者生态圈 (ecosphere)，它包括地球上一切和自然环境相互作用的有生命的生物而成为一个整体，它是在太阳的高能量输入与空间的散热器之间的能流当中保持一个稳定状态的系统。

值得注意的是上面表示的“谱”^{*}中没有分明的线或者断裂，甚至在生物个体和种群之间也没有。因为论述人和高等动物时，我们都习惯把个体看作是最后的单元，所以连续谱 (continuous spectrum) 的概念初看起来似乎是不可思议的。然而，从互相依存，互相作用和生存的观点看，沿着这条线的任何地方都不可能有明显的断裂。例如 单个的生物不能够没有它的种群而长期生存，就如同器官不能够没有它的有机体而作为一个自持单元 (self perpetuating unit) 长期生存一样。同样，生物群落不能够离开生态系统中的物质循环和能流而存在。

用水平方向代替垂直方向列出组织层次的理由之一是要强调：从长远看，没有任何一个层次比其他层次更为重要或者更值得研究。显然，当我们由“谱”的左侧向右侧进展时，有些性质变得更加复杂而不稳定；但是经常被忽视的事实是，当我们由小单元向大单元进展时，其他一些性质就会变得不那么复杂和易于变化了。因为稳态 (homeostatic) 的机理，即控制和平衡，作用力和反作用力，始终影响着这条线；而当较小的单元在较大的单元内发挥功能作用，就产生一定的整合作用 (integration)。例如，一个森林群落的光合作用速率要比群落内个别树木或者叶子光合作用速率的变化小，因为当一个部份缓慢下降时，另一部份能以补偿作用而加快光合作用速度。当我们考虑到每个层次都形成自己的特征时，就没有理由认为对某个层次进行定量研究更困难或更容易些。例如，使用科学技术和各种数量级的计算单位，可以有效地在细胞水平或生态系统水平研究生长和代谢。再者，在任何一个层次的发现都会有助于对另一个层次的研究，但从未能完全解释在那个层次发生的现象。这点很重要，因为有些人曾主张，在较小的单位未充份了解前，不要徒劳无益地试图研究复杂的种群和群落。如果这种观点发展成为逻辑的推断，那么，所有的生物学家都将集中注意一个层次，例如细胞层次，直到它们解决这个问题，然后他们再研究组织和器官的问题。实际这个哲学观点确曾流传很广，直到生物学家们发现每个层次都有自己的特点，而下一个较低层次的知识只能部份地说明上一个层次的

^{*} “层次”谱确实像一个辐射光谱或者一个对数标度，理论上是可以朝两个方向无限地伸展。

特点。换句话说,如果我们只知道较低层次的性质,就不能预测较高层次的所有特性。正如我们只知道氢和氧的性质就不能推测水的性质一样。所以,不能从各个分离的种群知识来推测生态系统的特性。我们既要研究森林(即整体),又要研究树木(即部份)。非布莱曼(Feibleman, 1954)把这个重要法则称为“整合层次的理论”(theory of integrative levels)。

总的说来,功能的整合原则,它包括随结构复杂化而附加新的性质,对生态学家是特别重要的。近十年来科学技术的进展,已经可以从定量方面研究大的复杂系统,例如生态系统的问题。示踪研究法、质量化学(光谱测定法、比色法、色层分析法等)、遥感、自动监测、数学模型和计算机技术提供了工具。当然,科学技术有两面性,利用它可以了解整个人类和自然,也可以毁灭它。

2. 生态学的分支

说到分支,生态学有时可以分为个体生态学(autecology)和群体生态学(synecology)。个体生态学进行单个生物或者单个种的研究。生活史和行为作为对环境适应的手段而经常受重视。群体生态学对联系成一个单元的生物群体进行研究。这样,如果研究一棵白橡树(一般是白橡树森林)或者一只树画眉(一般是一群树画眉)和环境的关系,这实际上是个体生态学的工作。如果研究工作涉及到橡树或者树画眉生活的森林,这就是群体生态学的研究方法。前一个例子注意力主要集中于一个特定的生物,目的是观察它怎样适合于总的生态环境,就和人们集中注意一幅油画中某一个目标一样。后一个例子把生态环境看作一个整体,就像人们研究一幅油画的构图。

根据这本教科书的目的把生态学的课题分为三个方面。

在第一部份,各章按照前面讨论的组织层次概念而排列。我们将从生态系统开始,因为这是主要论述的层次,然后依次讨论群落、种群、种和有机体个体。然后我们再回到生态系统的层次以便讨论发展、进化和自然模型。

在第二部份,按照环境或者栖息地(habitat)的种类分为淡水生态学、海洋生态学和陆地生态学。虽然,它们的基本原理相同,但不同环境中,生物的种类、和人类的相互关系以及研究方法都有很大差别。按照栖息地划分,也便于做好野外调查准备工作和整理所收集的不同生物群的资料。

第三部份是按“自然资源”、“污染”、“宇宙航行”和“应用人类生态学”等分支叙述应用问题,以便把基本原理和实际问题联系起来。

和通常对生物学的划分那样,生态学也可以按照分类学系统再细分,例如,植物生态学、昆虫生态学、微生物生态学和脊椎动物生态学。倾向在一个有限的分类学群体中进行工作是有好处的,因为可以集中注意该群体生态学的特点以及详细方法的运用发展。一般说来,只属于某个特定类群的问题是超出本书范围的,因此最好是在概述基本原理之后才讨论它们。

生态学的划分和别的学科一样,是必要的,因为这便于讨论和了解,并在研究的领域内提出合适的途径以进行专门研究。从本节简短的讨论中,我们认为必需着重研究过程、水平、环

境、有机体以及它们当中的问题，并对环境生物学的全面了解做出有价值的贡献。

3. 模 型

模型是模拟真实世界某种现象的公式，通过它可以进行预测。最简单的模型是文字的或图表的(即非形式的)。但是，要使定量预测有较好的效果，模型必须是统计学和数学的(即形式的)。例如，模拟一个昆虫种群中数量发生变动的数学公式，如果用它能及时预报种群在某时间的数量，这就可以认为是一个生物学上有用的模型。如果该种群是一种害虫，模型就有经济上的重要性。

当模型中的参数发生变化，或者增加新的参数，或者消除旧的参数，模型的计算机运算就能够预测可能产生的结果。换句话说，一个数学公式能经常为计算机运算所“校准”，以增强和真实世界现象的吻合程度。最重要的，模型由于概括了其模拟对象已了解的全部情况，所以是特别有用的；而且，在需要新的较好的数据或者新的原理来确定研究对象的概貌时，模型亦是有用的。当模型不能工作时，亦即对真实世界模拟不佳时，计算机运算经常提供线索以便改进或者做必要的修正。模型一经证明能有效的模拟，就有无限的试验机会，因为可以引进新的因素或者扰动，并观察它们怎样影响这个系统。

在模拟复杂的自然界时，和许多怀疑论者的看法相反，只需要很少数的变量就足以成为有效模型的基础，因为“关键因素”或者“整合因素”(在引论第二节曾讨论过)经常支配或者控制大部份作用。如瓦特(Watt, 1963)强调指出：“为了建立表示种群动态的数学模型，我们并不需要大量有关许多变量的信息。”当我们上升到整个自然界的层次或者生态系统时，如果模型中使用的公式也提高到这个层次，那么，这个原理将一直有效。总的说来，模型并不要求成为真实世界的精确复制，而是要使之简化以便揭示预测所需的关键过程。

在本书第一部份以后各章中，每段开头的“概述”，实际上是所讨论的生态学原理的“语言”模型。图表或线路模型也经常列出，有时还包括简单的数学公式以说明定量关系。第一部份最后一章用“系统生态学”为标题，是介绍建立数学模型中所采用的方法。特别重要的是，这本书试图提供的原理，简化和抽象概念，都是在开始建立数学模型之前就必需从自然的真实世界推导出来的。

第2章 关于生态系统的原理和概念

1. 生态系统的概念

概 述

有生命的生物与无生命的(非生物)环境是彼此不可分隔地相互联系和相互作用着。生态系统就是包括特定地段中的全部生物(即“生物群落”)和物理环境相互作用的任何统一体,并且在系统内部,能量的流动导致形成一定的营养结构、生物多样性和物质循环(即生物与非生物之间的物质交换)。从营养(trophe = 营养)关系着眼,生态系统具有二个成分(通常彼此间在时间和空间上有部分的分隔):自养成分(autotrophic component)(autotrophic = 自我营养),在其中固定光能,利用简单的无机物质,建成复杂的物质占优势;和异养成分(heterotrophic component)(heterotrophic = 异体营养),在其中利用、重组和分解复杂的物质占优势。为着描述的方便,可以把生态系统的组成成分分为下列成分:(1)参加物质循环的无机物质(inorganic substances),如C、N、CO₂、H₂O等;(2)联结生物和非生物部分的有机化合物(organic compounds),蛋白质、糖类、脂类、腐殖质等;(3)气候状况(climate regime),温度和其他物理因素;(4)生产者(producers),自养生物,主要是能从简单的无机物制造食物的绿色植物;(5)大型消费者(macroconsumers)或噬养者(phagotrophs)(phago = 吞食),异养生物,主要是吃食其他生物或有机物质颗粒的动物;(6)小型消费者(microconsumers)、腐养者(saprotrophs)(sapro = 腐解)或渗养者(osmotrophs)(osmo = 通过膜),异养生物,主要是细菌和真菌,它们分解已死原生质的复杂化合物、吸收某些分解产物,释放能为生产者所利用的无机营养物,也释放能作为能源和生态系统其他生物成员的抑制或兴奋剂的有机物质。1—3项组成非生物成分,4—6项构成生物量(biomass = 活重量)。

威格特和欧文(Wiegert和Owens, 1970)把异养者划分为有用的两个范畴:活食者(biophares),消费其他活生物,和腐食者(saprophages),以死的有机物质为食。像下面将说明的那样,这种划分注意了消耗活物质和死物质之间的时间延滞。

从功能观点着眼,下列术语对分析生态系统是有价值的,(1)能路(energy circuits);(2)食物链(food chains);(3)时间和空间的多样性类型(diversity patterns in time and space);(4)营养物(或生物地化biogeochemical)循环;(5)发育和进化,和(6)控制(控制论cybernetics)。

因为生态系统既包括生物(生物群落),又包括非生物环境,并且每一部分又影响另一部分的特征,两者都是地球上生命保持其本来面目所必需的,因此生态系统是生态学中的基本功能单位。

说 明

因为任何有机体只凭其自身或没有环境是不能生存的,因此第一个要讨论的原理就是“相互联系”和“完整性”的原理,这已包括在第一章第一节所作的生态学基本定义之中。生态系统这个术语最初是由英国生态学家坦斯利(A. G. Tansley)在1935年提出的,但这个概念本身的产生,无疑要早得多。有机体与环境统一(也是人类与自然统一)的思想,只要仔细搜索,在最古的文字记录史中就能发现有隐喻。但只在1800年代末,才出现正式肯定的定义,并且在美国、欧洲和俄国的生态学文献中几乎是同时的。例如默比乌斯(Karl Mobius)(在德国)在1887年曾经把牡蛎礁的生物社会称为生物群落,1887年美国的福布斯(S. A. Forbes)发表了他的经典著作,把湖泊看作为“小宇宙”(microcosm)。俄国最初的生态学家达库恰夫(V. V. Dokuchaev, 1846—1903)和他的大弟子莫洛佐夫(G. F. Morozov, 森林生态学家)*尤其强调了生物群落这个概念,以后这个概念又由俄国生态学家扩展为“地理生物群落”(geobiocoenosis)(见Sukachev, 1944)。因此,在19世纪末和20世纪初的生物学家,无论是研究淡水、海洋和陆地等那一种环境,都认真地对待自然界统一的思想。为了表达这种整体观点,也应用了其他术语:群落社会(holocoen Friederichs, 1930)、生物系统(biosystem Thienemann, 1939)和生物宇宙体(bioenert body Vernadsky, 1944)。第1章已经指出,以英语写作的,喜用生态系统这个术语,而德语或斯拉夫语写作者喜用生物地理群落(biogeocoenosis)或地理生物群落,某些作者曾想把这两个名词加以区分,但本书把这两个术语看成是同义的。“生态系统”这个名词的很大优点是词短,任何种语言都容易吸收!

生态系统是(而且必然是)一个很广的概念,它在生态学思想中的主要功能在于强调必需的相互关系、相互依存和因果联系,那就是各个组成成员形成机能上的统一。因为从作用上讲,部分不能从整体隔离开来,因此生态系统是应用系统分析技术(systems analysis techniques)最合适的生物组织层次,这个问题将在第10章讨论。可以分成不同大小的生态系统进行研究,池塘、湖泊、林地、甚至于实验室的培养物(微生态系统microecosystem)都可以作为合适的研究单位。只要有主要成分,并能相互作用,得到某种机能上稳定性,那怕是短暂的,这个整体就可以视为生态系统。例如暂时性的水池,就是一个明确的生态系统,虽然其积极存在时间不长,但具有典型的生物和作用过程。至于有关生态系统的分界和分类的实际根据,将在以后讨论。

生态系统,不论是陆地的、淡水的或海洋的,人工的(如农业生态系统等)或自然的,都有一个最普遍的特征,那就是自养成分和异养成分的相互作用,这一点已在定义中交代清楚。这些机能及其实现机能的生物,常常在空间上是部分地分隔的,一层压一层地排列成层,由于上层光能最丰富,自养代谢在上层‘绿色带’最剧烈,而下层异养代谢最强烈,如在土壤或沉淀中有有机物质积垒起来的‘褐色带’。同样,基本功能也在时间上部分地分隔:异养生物利用自养生物

* Dokuchaev的基本著作是《自然地带学说》,1948年在莫斯科重版, Morozov的主要著作是《森林学说》,感谢哈佛大学斯拉夫语言教授Dr. Roman Jakobson,他提供这两部美国很少知道的著作的情报。

的产物常常有时滞(time lag)。例如,森林生态系统的光合作用,主要在林冠占优势,只有一部分,往往是很少一部分的光合作用产物,才立即地、直接地被植物和异养生物——吃叶子或新鲜木质的植食性生物和寄生生物——所利用。大部分合成的物质(包括叶、木质、种子和根中贮藏的食物),最后落到枯枝落叶层或土壤内,在此共同地形成了明显定形的异养系统。

根据时-空分隔性,将能流分为:(1)放牧(或译为生食)能流(grazing circuit),在此“放牧”这个术语意味着直接消耗活植物体或其部分,和(2)有机腐屑能流(organic detritus circuit),包括死物质的积聚和分解。腐屑(或译碎屑)这个名词(由拉丁名词deterere派生,意即渐渐消耗,可解释为分解的产物),借自地质学,地质学用以表示岩石分化后的产物。在本书中,如果未加说明,应用“腐屑”这个术语,指的是死亡有机体分解过程中的全部有机物质颗粒。“腐屑”看来是用以表示生物界与无机界之间这个重要环节的现有术语中最为合适的(见Odum和de la Cruz, 1963)。关于能流问题,将在下章详细讨论,但在此预先熟识图3-8将是有益的。

在概述中进一步将生态系统分为六个“成员”和六个“过程”,这种生态分类虽然多少是随意的,但是很方便的;前一种分类强调结构,后一种强调功能。虽然描述结构和测定功能率要用不同的方法,但任何生物学组织层次的最终研究目的,都是要说明结构与功能的相互关系。以后八章就是要在各种生态层次上解决这个任务。

第5章要详细讨论非生物成员对生物的限制和调节问题,而生物在调节非生物环境的作用,将在本章中叙述。作为一般原则的可以指出:从作用上着眼,生态系统中的有生命和无生命部分之间的联系是如此紧密地组成一个统一的自然,以致难以将它们分开(因此,从功能上分类,在生物的和非生物之间,未作明显的划分)。多数生命必需元素(C、H、O、N、P等)和有机化合物(糖类、蛋白质、脂类等),不仅在生物体内有,也在体外有,并且在生物与非生物之间处于经常不断的流动状态之中。但是,某些物质只能是这些状态中的一种,例如三磷酸腺苷(ATP),贮存大量的能量,只能在活细胞中出现(在细胞外只能短时存在),而腐殖质是分解过程中稳定的最后产物,虽然在任何生态系统中都是重要而典型的成员,但从未在细胞内出现过。其他最重要的生物化合物,如遗传物质DNA(脱氧核糖核酸)和叶绿素,虽然在细胞内外都能出现,但一旦离开细胞,就不起功能作用。我们将在下面说明,定量测定单位面积或单位体积上的ATP、腐殖质和叶绿素,分别地提供了生物量、分解过程和生产过程的指标。

三个活的成员(生产者、噬养者和腐养者),因为它们是根据营养和利用能源方式划分的,所以可以看作为三个《自然的功能界》(functional kingdoms of nature)。这些生态学的范畴,不应与分类学的“界”相混淆,虽然,惠特克(Whittaker, 1969)也指出其中有一定的平行现象(图2-1)。惠特克(Whittaker)所编划的门的进化树中,在原核生物(Monera)和原生生物(Protista)中,三种营养类型都有,而上部的三个分支,即“植物”、“真菌”和“动物”三个分支,则分别按“生产者”、“吸收者”(absorbers)和“摄食者”(ingesters)而特化。必需再次强调,生态分类,这是功能的分类,而不是真正物种的分类。某些生物种占有中间地位,另一些随环境条

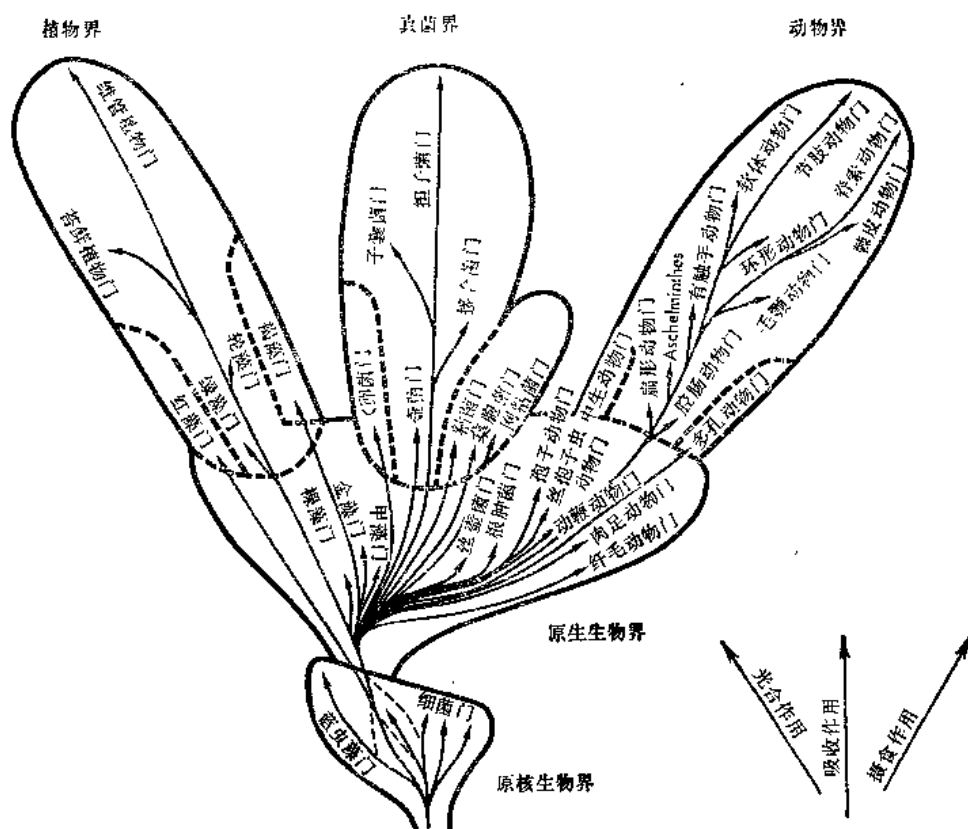


图2-1 五界系统，根据三个组织水平：原核生物(原核生物界Kingdom Monera)，真核单细胞生物(原生生物界Kingdom Protista)和真核多细胞生物。每一水平上都有三种基本营养型式—光合作用、吸收作用和摄食作用。许多生物学或微生物学教材分为四界，即把“低等的原生生物”(即Monera)和“高等的原生生物合成原生生物界(Kingdom Protista)。图中演化关系有很大简化，尤其是在原生生物界中。动物界中只包括主要门(phyla)，细菌的门未包括。腔肠动物门(Coelenterata)包括了刺胞类(Cnidaria)和栉水母类(Ctenophora)，有触手动物(Tentaculata)包括苔藓虫类(Bryozoa)，腕足类(Brachiopoda)和笔管类(Phoronida)，某些著作中还包括内肛类(Endoprocta)。

件而改变其营养方式。将异养者划分为大型消费者和小型消费者虽然是相对的，但因为需要的研究方法很不相同，所以从实践考虑是有理的。异养微生物(细菌、真菌等)，活动性很小(通常埋进在分解作用的环境之内)，个体极小，但代谢强度高，周转期迅速，生化上的特化比形态上更明显，因此，应用目测或计数等直接方法，通常难以确定它们在生态系统中的作用，我们称为大型消费者的生物，是异养生物在摄食有机物质颗粒中获取它们的能量。这正是“动物”在广义上的含义。它们的形态发展，适应于积极寻找和收集食物，在高等类型中发展了复杂的感觉—神经运动系统，还有消化、呼吸和循环系统。本书的前几版，把小型消费者和腐养者称之为“分解者”(decomposer)，但近来的研究证明，在某些生态系统中，动物在分解有机物质过程中，此细菌或真菌更重要(举例见 Johannes, 1968)。因此，不把某类特定生物视为“分解者”，而把“分解作用”(decomposition)看成是一种过程，包含有全部生物和非生物都参加的过程更

为正确。作为讨论生态系统概念的补充文献,推荐福布斯(Forbes, 1887)的经典论文,还有坦斯利(Tansley, 1935),埃文(Evans, 1956)和科尔(Cole, 1958)的著作。舒尔茨(Schultz, 1967)和范戴恩(Van Dyne, 1969)从资源管理观点,斯托达德(Stoddard, 1965)从地理学观点讨论生态系统的概念。每个学习生态学的学生,实际上每一个居民,都应该读一读利奥波德(Aldo Leopold)的《土地伦理》(Land Ethic)(1949),一篇常被引用和重印的,富有表情的,讨论生态系统概念对于人类的特殊关系的文章。我们也应重读马奇(Vermont prophet George Perkins March)写于1864,重印于1965)的《人与自然》(Man and Nature),他分析了古代文明衰落的原因,并预言,如果人类不能从我们今日所称为的人与自然的生态系统观点上有所作为,那么现代文明也将有类似的劫数。

实例

研究小池塘、小草地或荒地,是开始研究生态学的一个良好方式。实际上任何一块地,只要受到光照,那怕是小草地、窗下花箱或实验室培养的小天地,都可以起到初学生态学时“豚鼠”的作用;只要面积不要过大,生物多样性不要太复杂,以免妨碍对整体的观察。换言之,学习生态学,不需要从大森林或大海洋开始实验或实习!为了尽可能表示生态系统的各个方面,我们举五个实例:池塘、草地、集水区、实验微生态系统和宇宙飞船。

池塘

我们把池塘整体作为生态系统的代表,而把对池塘中种群的研究留给本书第二部分。初步的取样就能明显地看到有生命的生物和无生命的环境之间的不可分隔性,池塘不仅是动植物生活的场所,而动植物也使池塘成为池塘的本来面貌。这样,充满池水的取样瓶或采了底泥的取样斗,都含有生命的生物,即动物和植物,无机和有机化合物。某些较大的动植物可以从样品中分出来,作为观察和计数用;而无数微小的生命,如果不改变液体的性质,就很难把它们从无生命的混合物中完全分离出来。当然,可以在压力锅中处理水样或泥样,使其只留下无生命物质,但这种残留物已不再是池水或塘泥,而是具有完全不同的外貌和特征。

不管怎样复杂,可以把池塘生态系统缩减为若干基本成员,如图2-2。

1. 无生命物质(abiotic substance, 图2-2, I), 是主要的无机和有机化合物,例如水、二氧化碳、氧、钙、硝酸盐和磷酸盐、氨基酸和腐殖酸等。生命必需的营养物质,只有少量的呈溶解状态,能为生物直接利用,而大量的保存为颗粒质体(尤其是在池底沉淀中),或在生物自身体内。按海斯(Hayes, 1951)所说:“池塘或湖泊,不是通常想像一样的,含有营养物质的水体,而是水和固体物质的平衡系统,一般情况下,几乎全部营养物质都呈固体状态”。营养物质从固体释放的速率,太阳能的进入,温度周期,日长和其他气候状态,这些最重要的过程,都日日夜夜地调节着整个生态系统的功能强度。

2. 生产者生物(producers organisms), 池塘中的生产者有两个主要类型:(1)有根植物和大型漂浮性植物,通常只在浅水区生长(图2-2, IIA), 和(2)小型漂浮性植物,通常是藻类,称

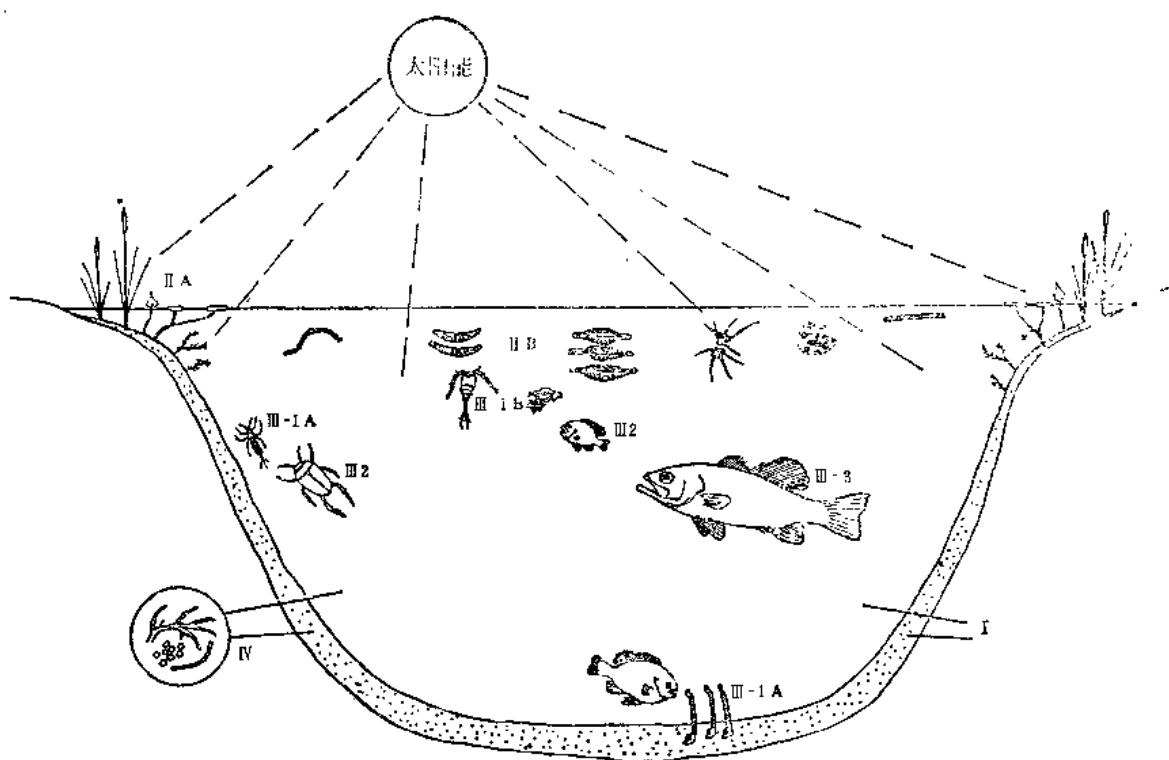


图2-2 池塘生态系统示意图。基本要素有：I，无生命物质，是主要的无机和有机化合物；II A，生产者——有根植物；II B，生产者——浮游植物；III-1 A，初级消费者(草食动物)——底栖型；III-1 B，初级消费者(草食动物)——浮游动物；III-2，次级消费者(肉食动物)；III-3，三级消费者(次级肉食动物)；IV，腐养者，分解作用的细菌和真菌。系统代谢的实现依赖于太阳能，而池塘的代谢率和相对稳定性则决定于池塘所在集水区和大气降水的进入物质。

为浮游植物(Phyto=植物, Plankton=漂浮性的)(图2-2, II B)，分布在水体中，直达光线能透入的深度。水中浮游植物很丰富时，水呈浅绿色；在其他状态下，这些生产者偶然为观察者所不注意，门外汉也不猜疑有无浮游植物。尽管如此，在深池大塘或湖泊中(还有海洋)，浮游植物在生态系统的基本食物生产上，比有根植物的重要性大得多。

3. 大型消费者生物(macroconsumer organisms)，是动物，例如昆虫的幼虫、甲壳类和鱼类。初级大消费者(草食动物)(图2-2, III-1 A, III-1 B)，直接以活植物或其残体为食，可分两种类型，即浮游动物(zooplankton)和底栖生物(benthos=底栖的类型)，与两类生产者相平行。次级消费者(肉食性的)，例如肉食性昆虫和鱼类(图2-2, III-2, III-3)，以初级消费者或其他次级消费者(此时成为三级消费者)为食。消费者的另一个重要类型，即食腐屑者(detritivore)(III-1 A)，从自养层下沉的有机腐屑“雨”为生。

4. 腐养者生物(Saprotrophic organisms)(图2-2, IV)。池塘中到处都有水生细菌、鞭毛植物和真菌，但在池底泥水交界，动植物尸体聚集处最多。少数细菌和真菌是致病性的，它们攻击活生物引起疾病，但大多数只攻击生物死亡后的机体。当水体中温度合适时，分解作用进行迅速；死亡有机体不能保存很久就裂解，被食腐屑的动物和微生物所消耗，释放了它们的

营养物质以供再利用。

池塘的部分分层现象，即上层的“生产区”和下层的“分解区-营养物质还原区”，很易用测量水样的总代谢昼夜变化来表明。为了这个目的，也为了提供描述能流的起点(生态系统定义中所列举的六种过程之一)，可以应用黑-白瓶(或译亮-暗瓶)方法。如图2-3所示，用一对瓶子从不同深度取水样，一个瓶用黑带或铝片包裹以防止光线透入(黑瓶)。同时，从各种水深度另取一个水样，用试剂“固定”，以测定各该深度水的原有氧浓度*。然后将黑-白瓶对与绳子一起沉入池中，达到原来取水样的相同深度。经过24小时以后，将绳子与双瓶拉起，分别测定氧浓度，并与原有浓度进行比较。黑瓶中氧的减少，表示了水体中生产者和消费者(即整个群落的)呼吸量；而白瓶中氧的变化，反映了因呼吸作用而消耗的氧和因光合作用而产生的氧之间的差数(如果有差数产生)。呼吸与净生产的相加，或者从白瓶的氧浓度减去黑瓶的最后氧浓度(如果两瓶的原有氧浓度是相同的)，就能估计出24小时中总光合作用(食物生产)的总量，这是因为释放出的氧是与生产的干物质呈比例的。

表 2-1 假定的数据，说明在温暖的晴天，富有营养的浅水池塘中，用黑-白瓶试验可能预期的结果。在这个假定情况下，第一、二米的深度中**，光合作用超过呼吸作用，而在第三米中，正

表 2-1 池塘水柱中的群落日代谢，各深度的平均氧浓度变化

深 度	O ₂ 的变化, 克/米 ³		总 生 产 量	群 落 呼 吸 量
	白 瓶	黑 瓶	O ₂ 克/米 ³	O ₂ 克/米 ³
第一米 ³	+3	-1	4	1
第二米 ³	+2	-1	3	1
第三米 ³	0	-1	1	1
水底的米 ³	-3	-3	0	3
水柱的总代谢 (O ₂ 克/米 ³ /天)	—	—	8	6

好平衡(白瓶中改变等于零)。三米以下，光强度不足以供光合作用，因此只有呼吸作用。在光梯度中，植物正好能平衡食物生产和利用的这个深度，称为补偿水平(compensation level)，它是自养层(光亮带euphotic zone)和异养层之间的适宜的功能界限的指标。

一昼夜生产量达8毫克氧/米²，生产超过呼吸，这表明生态系统的良好情况，因为水体中生产的食物有富余，能供给底栖生物和生态系统的全部种群在不利的光照和温度条件时期的生活。如果这个假定的池塘受到有机物质的污染，氧消耗量(呼吸作用)将大大超过于氧的生产，引起缺氧；假如不平衡继续下去，最后将完全乏氧(anaerobic condition)，使鱼类和多数其他动物难以生存。为了估计水体的“健康”状况，不仅要测量氧这一生存条件的浓度，还要测定在昼夜和

一昼夜生产量达8毫克氧/米²，生产超过呼吸，这表明生态系统的良好情况，因为水体中生产的食物有富余，能供给底栖生物和生态系统的全部种群在不利的光照和温度条件时期的生活。如果这个假定的池塘受到有机物质的污染，氧消耗量(呼吸作用)将大大超过于氧的生产，引起缺氧；假如不平衡继续下去，最后将完全乏氧(anaerobic condition)，使鱼类和多数其他动物难以生存。为了估计水体的“健康”状况，不仅要测量氧这一生存条件的浓度，还要测定在昼夜和

* 温克勒(Winkler)氏方法是测定水中溶氧量的标准方法，这包括用MnSO₄、H₂SO₄和碘化钾固定，结果产生游离的碘，它与溶氧量成比例。用硫代硫酸钠(即用于照相固定的硫代硫酸钠)滴定碘的含量，浓度要选择能测定O₂毫克/升(也就是克/立方米，即百万分之一，ppm)的。应用氧电极的电子学方法，目前正在发展中，可能将最后取代标准的化学方法，尤其当需要连续监察氧变化的时候。有关方法的细节，可参阅“American Public Health Association”(美国公共卫生协会)的文献。

** 像在大湖或海洋中一样，在此深度内，水是清的，光合作用在靠近表面由于光强度过高而确实受到抑制，因此光合作用速率最高的，通常是在一米以下(见图3-3)。

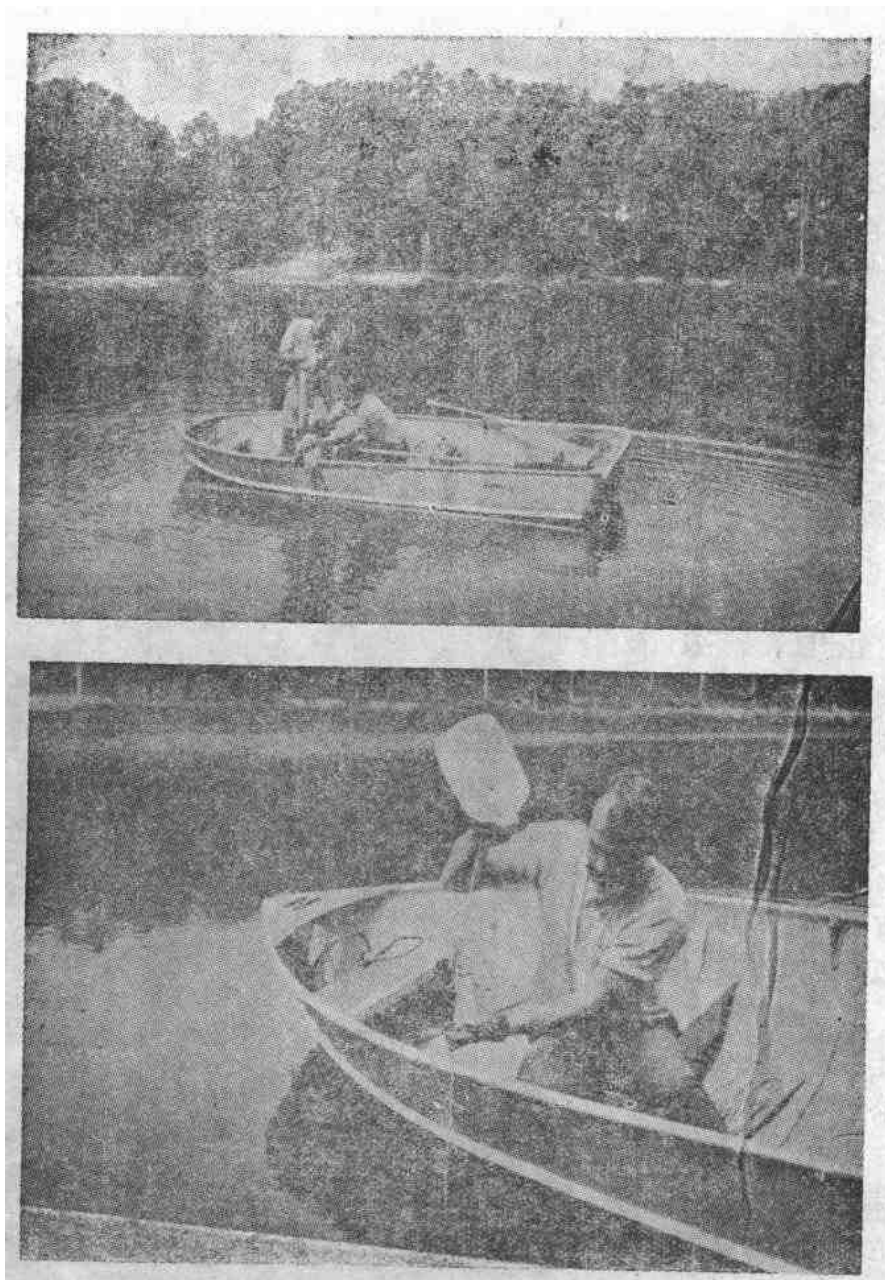


图2-3 用黑-白瓶测定池塘中的代谢。A. 将用采水器(两端带橡皮塞的筒状仪器)从特定深度收集的水, 灌注到一对黑-白瓶中。B. 将系黑-白瓶的绳子下沉到原来取水样的深度。白色塑料罐作浮子用。对方法的进一步说明见正文, 这些图中所表示的池塘能量学(energetics)将在第3章中讨论和模型化(乔治大学生态学研究所K. Kay摄照)。

年周期中改变的速率, 生产与消费之间的平衡。因此, 监视氧浓度就成为掌握水体生态系统“脉搏”的有用方式。测定生物耗氧量(B. O. D)也是鉴定污染的标准方法(见第16章)。

显然, 瓶中或其他塑料球、塑料筒中的池塘水是有局限性的。因为池底沉积和大型动植物的氧交换并未被测定, 所以在此作为示范的黑-白瓶方法, 对于估计整个池塘的代谢是不适合

的, 其他方法将在第3章中讨论。

集水区

虽然池塘的生物成员能形成自制的系统, 但是它的代谢强度及其在多年中的相对稳定性, 在很大程度上决定于进入的太阳能, 尤其是从集水区的来水和各种物质的强度。如果水体很小, 泄水有限, 常常会发生流入物质的积聚。当人类增大的土壤侵蚀和引入的有机物量(污水、工业废物), 超过了水池的同化能力, 这些物质的迅速积聚, 对系统会有破坏性的作用。为了标志人类活动所引起的有机污染, 广泛应用了人为富养化作用(cultural eutrophication = culture enrichment)这个名称。因此, 正是考虑人类的利益, 生态系统的最小单位, 不是只看水体, 而是要看到整个集水区。为着实践管理, 生态系统的单位, 每平方米或每英亩的水面, 至少包括有20倍以上的陆地集水区面积*。假如只看到水体本身, 水污染的原因及其解决方式是难以找到的。通常正是对集水区管理不良, 破坏了我们的水资源。必需把整个集水区看作管理单位, 关于此点以后还要详细讨论。南佛罗里达(Florida)的埃弗格拉德(Everglades)公园是说明需要整个集水区的好例子。公园面积虽然很大, 但没有淡水水源, 水源位于更北部, 没有它就难以保持其独特的生态学特征。因此, 埃弗格拉德公园是完全易受冲击的, 依赖于公园北部的开垦、农业和喷气式飞机机场(jetport)的开发, 它们可能转移或污染公园的“生命线”。

图2-4表示为实验研究使用和监察的集水区。

草地

上面强调了池塘对陆地的依赖性, 如今简要地叙述陆地生态系统。图2-5表示几个生态学工

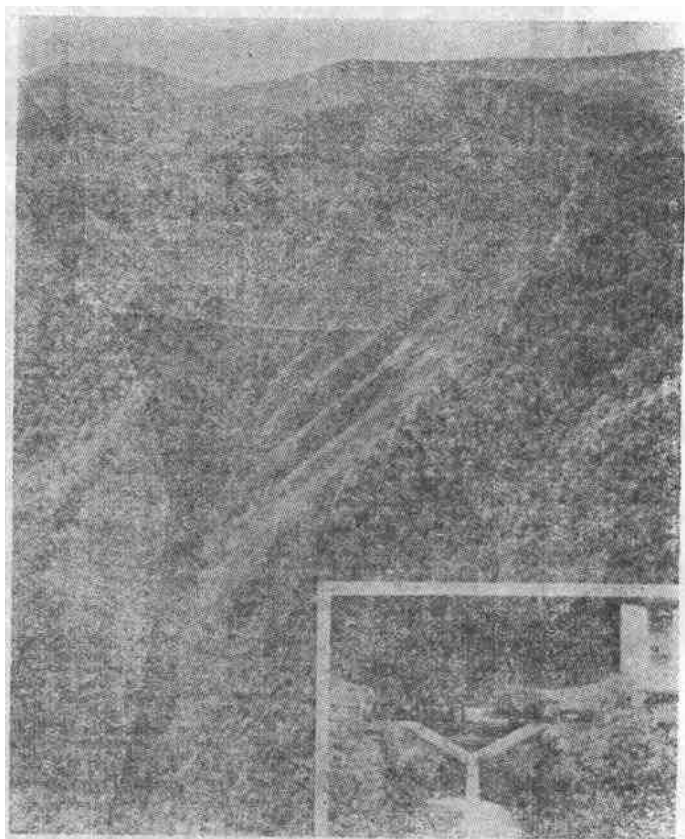


图2-4 加罗林的(California)西北山区的科维特水文学实验室(Coweeta Hydrologic Laboratory)的试验集水区。照片中心的集水区中, 全部树木已砍伐掉, 目的是与两侧未砍伐集水区进行进水(降水量)与出水(地表径流)的比较。插图表示 V-形拦河坝和记录装置, 用以测量从每个集水区面积流出的水量。

* 水面与集水区面积之比变化很大, 它决定于降水量, 底层岩的地质构造, 和地形学。



图 2-5 草地和荒地生态系统。A. 生态学工作者用真空“扫除机”在草地群落地面层收集节肢类样品。罩住在塑料筒开口端内的有机体，被吸入捕器内。B. 应用红外气体分析仪测定荒地生态系统中某种植物的光合作用率，气体分析仪测定通过透明室的空气中的二氧化碳吸收量。用暗色材料封盖透明室（或在夜间进行测量），就能测出植物群落的呼吸量。自养代谢总量就能按上面描述的“黑-白瓶”试验同样的方式进行估计（见正文和图 2-3）（乔治大学生态学研究所提供照片）。

作者采集和植被层(即自养层)有联系的消费者，还好像是在摸到草地的“脉搏”。虽然，草地初看起来与池塘完全不同，要用不同工具进行研究，但是当我们把系统看做整体时，两类生态系统确具同样的基本结构，有同样的功能。当然，陆地上的多数种类与水中不一样，但如表 2-2 所表示的，可以划分成能比较的生态类群。

植被执行浮游植物一样的功能，植被内的昆虫和蜘蛛与浮游动物相比拟，而鸟兽(还有人利用草地割草和放牧!)则可与鱼类相比拟，等等。但是，水体群落和陆地群落毕竟在某些生物成员的相对大小上是有区别的，当然在物理环境(像水这样的生存条件)的相对效力上也有区别(因