

物候学与 季节性模式的建立

[美] 林 恩 编

2.2

科学出版社

内 容 简 介

本书是美国《生态研究》丛书的第八卷,原书包括论文 38 篇,本书只选译其中的 27 篇。主要探讨如何把物候学与季节性研究相结合,以建立生态系统模式;探讨各类代表性生物群落的物候规律,昆虫、鸟类、哺乳动物的季节性,以及物候学在林业和农业上的应用。本书打破了传统的物候学研究方法,从生态系统的角度研究物候学,并把最新的科学技术,如电子计算机制图、电子计算机模拟,以及遥感等应用到物候学研究中。

本书可供物候学、植物生态学、动物生态学、生物学、自然地理学、农林科学工作者,以及高等学校地理系、生物系及其他有关专业师生参考。

Edited by Helmut Lieth

Phenology and Seasonality Modeling

Springer-Verlag 1974

建
立
模
式

物候学与季节性模式的建立

〔美〕H. 利 思 编

颜邦倜 陈鼎常 倪 权 潘中力 译

责任编辑 郑秀灵

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

*

1984 年 6 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1984 年 6 月 第一次印刷 印张: 16 1/2 插页: 1

印数: 0001—4,300 字数: 376,000

统一书号: 13031·2606

本社书号: 3588·13—18

定 价: 2.75 元

译 者 的 话

《物候学与季节性模式的建立》一书,主要是美国生物学会 25 届年会期间一次专题讨论会的论文集,论文的作者大部分是美国著名的生物学家或地理学家,其编者 H. 利思是当代美国最著名的生物学家。

本书打破了物候学的传统研究方法,从生态系统的角度研究物候学,并把最新的科学技术(如电子计算机制图、电子计算机模拟以及遥感等)应用到物候学的研究中去,因而在物候学中提出一个新的发展方向。

本书涉及面广,内容丰富。既有深入细致的研究,又有高度的理论性概括。不仅其研究内容有很高的学术和实用价值,而且其研究方法,资料的整理、分析和应用等方面,也有很多可取之处。本书是生物学与地理学互相渗透、互相结合的新的研究成果的总结与体现。

本书尚有不足之处,对一些新技术和新方法的介绍稍嫌简略,对读者的理解程度和接受能力考虑不够。不过,在每一章节之后均附有参考文献,读者若要更进一步了解某一问题,可根据原文的参考文献查阅有关资料。

本书对农业、林业、气象、生物、自然地理等专业人员,高等院校有关专业师生,环境保护工作者,均有参考价值。对一般读者和自然科学爱好者也有一定的启发和参考价值。故译出,以飨读者。

本书仅选译了 27 篇论文,部分彩色图版也删节。

本书译者分工为:前言、序言、第一、二部分和第四部分的前五篇:颜邦僑,第三部分和第四部分的最后一篇:陈鼎常,第五、六部分:倪权、潘中力。初稿承蒙阳含熙同志校阅第一部分,华瑞林同志对第二部分第三篇提出过修改意见,承蒙贡复俊同志对第五部分和第六部分提出过修改意见,最后由宛敏渭同志校阅全书。本书的翻译工作虽经多方努力,但由于译者水平限制,不妥和错误之处,请读者批评指正。

前 言

生命随季节而脉动是生物学一个古典的论题,它既吸引了人们对每年周期早晚标志的好奇心,也吸引了严谨的生理学家探究生命的微妙信号和反应。古代、文艺复兴时期以及当代的自然史学家,辑录了动人传说里的朴素事实以及栽培粮食与纤维类作物的实际经验。本书汇集了构成物候学基本原理的几种方式。用这些方式使我们能在浩瀚的详细资料中找出条理,否则这些资料就只能象每天的报纸一样短暂的引起我们的注意,然后逐渐淹没在塞得满满的历史档案中。

这种条理是如此明了和可以理解,以致使物候学作为一种传统不再受任何科学上的挑战吗?或者表面上简单遮盖着复杂而最终阻碍我们去了解那极少数我们最熟悉的指示植物和动物的季节性,更不用说去了解那些我们不太熟悉的、构成每一较大景观单元或生态系统的种或属吗?我们否定这两种轻率的意见,认为本书充分阐明了从正确地建立(而不是无价值的)学说到激励人们去探索关于生态系统如何组成等一系列问题和答案。

实际上物候学因袭地强调已出现的或正在发生的季节史的“重叠”。这样做时,获得了许多关于生物变量的知识,如果主要的环境因素已经知道,而且更好地了解物理的与生理的机理,则这些变量是可以预报的(在一定限度内)。这种了解和某些机理的数学式,甚至比机械地、盲目地运用统计方法好些,现在似乎确实在增进我们预报未来的能力。当然,我们讲的可能性是有条件的:如果一定的天气输入量(年平均、早暖、晚霜)是已知的话,那么就能预报最可能的结果和某些上界与下界(例如 50% 植物出叶或动物迁徙的时间)。如果天气在将来几乎仍然象在过去一样不能预报,仅仅这一点也会限制根据最好的物候模式来做生物预报。

物候学于 1966 年在国际生物学计划 (IBP) 美国委员会上作为一个明显的重点而引人注目的一个原因是,它与生物生产力的其他模式有一种天然的伙伴关系。当一个先锋群落由一个成熟群落取代时,生物生产率模式可以探究一个生态系统吸收能量的差异和地球上一个地方到另一个地方或就在一个地方营养循环的差异之原因。物候模式要回答一正常年份或具有很不正常季节的各年之间生长和生物活动性有多大程度的(和为什么)不同。

除了提供国际生物学计划所承担的少数几项深入细致的生态系统研究的关键部分外,物候学提供的第二个前景是,在不可能指望对全部生态系统进行研究的广大地区内,作为内推和外推一些生长参数(或生长的季节界限)的基础。但是着重制图和联系农作物及其他经济植物还提供了作为“大生物群落”和地区性研究的一部分的可能性。

特别强调甚至有时几乎是单独强调物候学的第三个原因(与高度精密仪器装备的生态过程局部实验研究不同),是在本前言开始时所提到的简单事实。我们恳切希望本书能引起那些可能作过广泛工作但从来没有机会作深入研究的教师们和许多非专业人员合作的兴趣;也恳切希望可能因此受到激励的学生们进行更深入的、也许从来没有引起过他们的注意的研究。希望本书能进一步引起广大非专业读者探索物候学目前的“技术水平”的兴趣,并有助于专家们在广阔的前景中拟订自己新的研究项目。

丛书编者

序 言

在《生态研究》丛书第一卷(D. Reichle, 1970)中,本书编者*曾负责阐明在生态系统中物候概念为什么是有用的和必要的。当时我们曾指出:(1)不把物候学和季节性研究相结合,建立生态系统模式决不可能获得完全成功。(2)英语书中还没有关于这个题材的现代概括性的论述;如果这个领域要在世界范围内得到充分的注意,这种论述就应受到最优先的考虑。后者便是本书问世的原因。

编辑这第一本关于物候学、季节性和生态系统专题论述的想法,是由编者与斯特恩斯(F. Stearns)博士和美国/国际生物学计划物候学委员会(US/IBP Phenology Committee)讨论而产生的。当时决定,1972年8月在明尼苏达州明尼阿波利斯市举行美国生物学会(AIBS)25届年会期间,由编者和斯特恩斯博士组织一次专题讨论会。本书各部分的大多数文章,就是在那次专题讨论会上提出的论文。

本书作者之间进行了极为密切的合作。有的作者根据专题讨论会上的意见和其他论文彻底修改其原稿。所有作者都注意遵循本书所拟定的版式。有的稿件在专题讨论会上未经讨论,但随后以通信的方式进行了类似的讨论。在这里我们特别要提及施奈勒(Schnelle)和沃尔科特(Volkert)两位博士的贡献。

施奈勒博士的关心令人由衷感激。我们原打算在本书中附一份世界物候学家名单,施奈勒博士在汇编这份名单方面提供了很大的帮助。但将这份名单与全书的上下文比较以后,可以看出名单仅局限于植物生态学领域,而本书的范围则包含整个生态系统。与丛书的编者进行一些讨论之后,我们决定将这份名单作为生物群落简要报告分发出去,以便获得一份更好的名单,供晚些时候出版。这份报告的题目是《国际物候学专门机构和研究小组目录》,由施奈勒、沃特利(Watley)和利思(Lieth)汇编,编号为美国/国际生物学计划东部落叶林生物群落简要报告73-3号,通过橡树岭生物群落办事处(the Biome Office in Oak Ridge)或通过本书编者均可得到这份报告。

本书是以研究论文通常的格式编写的;引论、方法、所从事的研究(从各种观点提出的诸如不同的营养级和不同的生物群落)、以各种模式的形式进行的研究综合以及最后是研究成果的应用。

由于下述原因,不同的学科领域在本书内所占的比重不一。物候学在自养植物的研究中得到了最好的发展,其中关于环境各参数内在的相关性的研究,可从世界许多地区得到,而且适用于大多数情况。物候学在微生物分解者领域所得到的发展最少。曾作出相当大的努力以争取这个领域的学者参予本书的工作。试图在微生物学家和其他专家之间开展卓有成效的讨论,分解者的季节性是在小组讨论中提出来的。这一讨论表明分解者分析有多少仍然着重于方法论的问题,同时也表明这个领域更应受到多大的注意。这一讨论的大部分内容编入本书第三部分第六篇**。

* 本书为《生态研究》丛书第8卷。——译者注

** 原书这一篇删去未译。——译者注

在小组讨论中还提出了两个其它的专题，即季节性模式的建立和物候研究与应用的未来目标。两个专题均引起了激烈的争论。有助于模式的建立的讨论在第五部分中介绍。在未来目标的讨论中提出的各种观点，本书各部分均有所体现，但主要在第一部分和最后一部分。有一个意见很明显是完全一致的：大家一致认为物候学在理论上和实践上都是必不可少的，而且需要一种国家或国际规模的各学科之间的规划。

象从事这类工作的一般情况那样，编者必须感谢许多人的合作。我的两个学生里德和卡茨 (R. Reader and B. Katz) 在专题讨论会期间和在编辑原稿过程中均提供非常宝贵的帮助。塞勒 (M. Sailor) 小姐重新绘制了许多原图。论文的编辑工作从一开始就与沃特利 (D. Watley) 共同进行，本书第一部分和其他几篇的格式就是她的功劳。我们也感谢她在专题讨论会前和会议期间的协助。

在校对的最后阶段，编者逗留于德意志联邦共和国于利赫 (Jülich)* 核研究中心 (KFA)。我们以愉快的心情感谢这个机关特别是物理化学研究所所长 K. 瓦格纳 (K. Wagener) 教授所给予的支持。在此期间，我们曾请 C. H. 格罗斯曼 (Grossman) 女士任秘书助理，她和 B. 卡茨一起编辑索引。内容索引是由论文作者提供的关键词 (Keywords) 和名词编成的。这个索引很不完善。由于各种国际危机和罢工已经延期了本书的出版，因此要使索引进一步完善必须今后再作修订。

我们当然要感谢国际生物学计划落叶林生物群落指导奥尔巴克 (S. Auerbach) 博士和执行指导伯吉斯 (R. Burgess) 博士对这项事业的赞助和财政上的支持。我们感谢这些先生的建议和行政上的帮助。

出版者康拉德·弗·斯普林格 (Konrad F. Springer) 博士通过参加部分专题讨论会来表明他对这项事业的兴趣，我们以感激的心情感谢他对本书准备工作的指导。他在纽约办事处的工作人员的专门知识使本书达到斯普林格 (Springer-Verlag) 出版社**的正常质量要求方面是必不可少的。

斯特恩斯博士的合作特别值得感谢，他总是随时平息编者的纠纷所引起的风波。也要对丛书的编者，我私人的朋友奥尔森 (J. Olson) 博士表示感谢，他的编者注解是大有裨益的。

H. 利思

* 于利赫 (Jülich) 位于德意志联邦共和国西部，在亚琛东北 15 英里处。——译者注

** 斯普林格出版社于 1842 年由尤利乌斯·斯普林格 (老斯普林格) 创建，目前是世界上最大的私营科学技术出版社之一。《生态研究》丛书就是由该出版社出版的，现已出版了 28 卷，《物候学与季节性模式的建立》一书为第 8 卷。——译者注

目 录

前言.....	v
序言.....	vi

第一部分 引 论

一、物候学一书的目的.....	1
-----------------	---

第二部分 物候学研究的方法

一、植物物候观测网.....	13
二、印第安纳州的物候园.....	28
三、物候学与遥感.....	36
四、在物候分析中电子计算机制图.....	50
五、木本植物的物候学和遗传生态学.....	54

第三部分 各类营养级的季节性

一、陆地初级生产者的季节性.....	62
二、昆虫的物候学与季节性模式的建立.....	68
三、鸟类的季节性.....	75
四、哺乳动物的季节性.....	81

第四部分 各类代表性生物群落的研究

一、冻原物候的研究.....	89
二、莫哈维沙漠岩谷的物候研究.....	94
三、草地物候研究与模式的建立.....	103
四、中生落叶林产量的物候动态.....	110
五、地中海型气候的植物发育.....	122
六、热带植物物候学：群落生态学研究的应用.....	131

第五部分 建立物候学和季节性模式

一、建立季节性模式.....	137
二、建立北美东部重要植物物候现象的模式.....	156
三、建立土壤湿度年周期的模式.....	166
附录：不排水地区的蒸散气候学	
四、论述植物发育和可能蒸散问题的太阳热单位概念.....	173

第六部分 物候学的应用

一、物候学在农业上的应用.....	180
-------------------	-----

二、欧洲国际物候园国际物候基层观测网.....	188
三、林木某些物候特征的遗传变异.....	192
四、季节性模式的应用.....	200
五、散布在空气中的藻类和原生动物的周期性及季节性.....	204
六、散布在空气中的真菌的季节性.....	209
七、物候学和环境教育.....	216
参考文献.....	220

第一部分 引 论

一、物候学一书的目的

H. 利 思

(美国北卡罗来纳大学植物系)

(一) 本书的来历

本书的作者们所阐述的物候学,并不是一般所理解的物候学(农业气象学的一种野外方法),而是作为生态系统的分析和管理的方面。我们早就指出了它的重要性(例如 Lieth, 1970, 1971; Lieth and Radford, 1971),但是我们的经验主要限于植物-环境间的关系。生态系统需要更全面的研究。

为了获得建立生态系统模式的必要物候资料,美国资助国际生物学计划(US/IBP)建立国际生物学计划物候学委员会。美国/国际生物学计划工作有关的各个物候项目,已表列于其报告中(US/IBP Phenology Committee, 1972)。显然,这一报告即使在北美也只概括正在进行的物候研究的一小部分,肯定没有代表鸟类学家、昆虫学家、农学家、林学家以及野生动物管理者做的所有有关工作。

美国/国际生物学计划物候学委员会注意到必须研究物候学与季节性问题,以全球为范围、以生态系统分析为目的、使之适合于促进未来国家和国际的合作以及包括尽可能多的有关学科。为达到这些目的,我们计划于1972年8月在明尼苏达州明尼阿波利斯市美国生物学会(AIBS)25届年会上召开一次专题讨论会。我们希望尽可能达到下列结果:

- (1) 总结当前的研究成果。
- (2) 召集不同学科的权威人士,讨论和提出各种相互补充的见解。
- (3) 编辑各个领域重要分支学科的情报,以便指导每一分支学科的新研究。
- (4) 确立包括物候学在内的综合性的新的研究重点。
- (5) 批判地评述某些科学方法和解释必要的专门名词。

我想简略地从最后一点说起,提出一些最新的定义。概要说明物候学在生态系统研究中的区域性与世界性意义,用一个流程图,并讨论物候模拟的逻辑与意义。

(二) 定 义

本书的题目包含三个名词:物候学、季节性和模式建立。在各种有关的学科内,这些名词的使用方法稍有不同。因此,我们提出下列定义和详细说明。

物 候 学

霍普 (Hopp) 在第二部分第一篇中介绍物候学的古典定义 (Linnaeus, 1751; Schnelle, 1955); 利思也有一个类似的定义 (Lieth, 1970): “通常所描述的物候学是观测一年中动植物短期出现的生活周期阶段或活动的技术。”

许多古老的物候研究的最初目的也指出: “在天文历或民用历的基础上编订一个物候历, 这样一来, 则一年中各个季节不是以历法日期来划分, 而是由一组物候现象的日期来划分。”本书远远超过上述的目的。美国/国际生物学计划物候学委员会 (1972 年) 解释为: “物候学是研究生物现象的时间性及其与季节性气候变化的关系”, 着重暂时现象与气候变化的相关关系, 在物候学委员会内部和在专题讨论会出席者中间均引起了广泛的讨论。几位动物学家指出: 在他们的领域内有些重要的有机体很少直接依赖于气候, 而是取决于其寄主或其食物来源的有机体的发育周期。G. W. 弗兰克 (Frankie 1972, 私人通讯) 建议物候学的一个定义是“研究可预期发生的生物现象及其与生物和非生物环境变化的关系”。

美国/国际生物学计划物候学委员会和其后的通讯讨论中经过提炼提出下列定义:

物候学是研究重复出现的生物现象的时间性, 和其时间性在生物与非生物因素方面的原因, 以及同种或不同种各个阶段中的相互关系。

为了把这个定义放入时间和空间的范畴中去, 进一步提出:

研究的单位可以是单一的种(或变种、无性系等等)以至整个生态系统。所涉及的地区可能很小(密集地研究整个生态系统的全部物候期)也可能很大(在区域之间重要物候期的对比)。时间单位通常是太阳年, 被研究的现象与太阳年是同相。各个现象本身可能包括不同的时间范围, 但往往比太阳年短得多。

这个定义包含个体生态学(各个个体)和群落生态学(各个群落), 但是集中研究有机体和群落对于季节性变化, 即自然环境条件的反应。

季 节 性

兰道姆出版社英语字典 (The Random House Dictionary of the English language, 1969) 给季节性下的定义是: “属于、取决于或伴随于一年中的各个季节或某一特定季节”的现象、目标、状态变量等等是“周期性”现象的一些特殊情况。

如果我们把这个定义应用于物候学和生态学, 就需要了解世界不同地区季节性如何变化, 以及什么因素可以鉴别某一季节。普通温带的春、夏、秋、冬四季的标志, 并不适用于某些亚热带地区, 亚热带地区温度的变动受雨季和旱季相互交替的干扰。我们提出“季节性”一词的下列定义:

季节性是在天文(太阳、历法)年的一个或几个有明确界限的时期内, 出现一种或一组明显的生物和非生物现象。

这个定义意味着出现某些现象的概率分布接近于某些平均日期, 物候期意外地或不符合同季节地偶然出现是有可能的, 但这种概率不大。历年不会在同一时期重现的现象称做非季节性现象。

模 式 的 建 立

“模式建立”一词的定义不胜枚举。随着日益强调在生态学中建立模式，每一活动都可以纳入这一名词，包括了从“文字模式”(在大多数情况下这是对复杂情况的一种描述方法)到“计算机模式”(在数学上这可能是大量的计算或者是相互关联的一组复杂的方程)。适合我们的目的的定义叙述如下：

模式建立是试图确定各个生物学过程(包括物候现象)与环境参数之间关系的数量，或不同的生物学过程之间关系的数量，以便更精确地描述、了解、预测和模拟生物过程与其推动或控制因素之间的相关或因果关系。

这里所说的模式建立包括图解的、数值的或编码程序的分析，但不包括语言的、描述的或图片的介绍。

(三) 物候学和季节性的概念在生态系统研究中的意义

在生态系统的不同机能的有机体(例如第一性生产者、食草者、食肉者和分解者)中可以观测到的相互作用，表明每一类中种属组成和其结构与机能的属性，必须在时间和空间上进行分析。在明显和逐步的季节性变动的环境中，有机体也许具有在一定的环境条件的组合中完成的很短的生活周期，也许具有一种适应整个环境变化的代谢系统；即发育的程序可以适应于季节性的环境变动。为了说明在时间上有机体的形成规律，生态物候学家必须了解有机体个体的时间性机理以及有机体间的相互影响在更广泛系统中的发育速率和类型方面所起的作用；他最关心的是调节季节性重现现象的机理，而不是调节像演替那样长期发展的机理。

在本书中我们叙述两个问题：(1)在一定的地点不同营养级(trophic levels)的发育怎样相互依存或者至少是怎样同步出现呢？(2)季节性的类型是一种世界性的现象吗？表1表示与温度变动和白昼长度有关的(在地中海型气候中还受到降雨类型的影响)各大生物群落中植物开花的时间性类型。假定对这种资源没有其他的竞争者，我们就能预计到资源的多少决定了昆虫的数量和多样性，也就是开花的分类单位的数量乘以每一分类单位的平均花数(表1未列出)。然而，如果某些昆虫的活动专门为了那些只在8月和

表 1 在不同的生物群落中开花的时间性类型

(根据 Lee, 1971 年的资料改编)

地 区	生 物 群 落	分类单位 号	在下列月份中开花分类单位的百分率											
			1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
东北格陵兰	冻 原	153	0	0	0	0	6.5	69.9	89.5	33.9	1.3	0	0	0
冰 岛	冻 原	363	0	0	0	0.2	9.1	55.0	94.4	45.7	2.2	0	0	0
丹 麦	夏绿落叶林	1341	0	0.2	1.6	8.8	28.6	53.6	70.0	49.6	17.2	2.1	0.2	0
朝 鲜	暖温带混交林	2856	.03	0.9	3.8	13.7	33.0	37.0	43.6	41.0	14.1	3.0	0.7	.03
佛罗里达	主要地中海型硬叶林	1027	17.5	19.1	29.6	46.2	54.8	67.2	73.7	70.9	60.2	40.9	26.1	19.3
葡萄牙	主要赤道雨林	2275	3.1	9.3	29.1	57.6	76.8	84.2	69.4	46.0	29.0	11.0	3.4	2.0
开普半岛	主要赤道雨林	1541	67.1	50.8	36.3	32.5	31.6	30.5	47.3	66.9	77.2	84.8	81.9	71.9
爪 哇	主要赤道雨林	4008	68.4	70.8	74.4	77.2	77.5	79.7	78.7	78.4	77.3	76.5	75.3	73.0

表 2 下巴伐利亚报道的 21 项连续物候期日期之间的相关系数
1936 年—1959 年平均值(根据 Pfau, 1964 年的资料改编)

不同种的物候期	平均年日数	种																							
		Galanthus nivalis (雪花莲)	Tussiloga farfara (款冬)	Avena sativa (燕麦)	Solanum tuberosum (马铃薯,早熟品种)	Avena sativa (燕麦,早熟品种)	Taraxacum officinale (蒲公英)	Prunus cerasus (欧洲甜樱桃)	Prunus cerasus (欧洲甜樱桃)	Prunus cerasus (欧洲甜樱桃)	Pyrus malus (苹果)	Pyrus malus (苹果)	Prunus cerasus (欧洲甜樱桃)	Chrysanthemum leucanthemum (雏菊)	Pyrus malus (苹果)	Pyrus malus (苹果)	Secale cereale (冬黑麦)	Prunus cerasus (欧洲甜樱桃)	Secale cereale (冬黑麦)	Avena cereale (燕麦,早熟品种)	Tilia cordata (冬椴)	Tilia platyphyllos (夏椴)	Tilia cordata (冬椴)	Tilia cordata (冬椴)	
平均年日数	—	70	81	89	101	103	111	113	119	125	127	129	132	140	140	140	153	180	203	215	279	290	294	294	
雪花莲——始花	70	—	0.88	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
款冬——始花	81	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
燕麦——开始播种	89	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
马铃薯(早熟品种)——开始种植	101	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
燕麦(早熟品种)——耕地	103	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
蒲公英——始花	111	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
欧洲甜樱桃——始花	113	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
欧洲甜樱桃——开花盛期	119	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
苹果——始花	125	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
欧洲甜樱桃——开花末期	127	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
丁香——始花	129	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
苹果——开花盛期	132	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
雏菊——始花	140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
苹果——开花末期	140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
冬黑麦——始花	153	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
欧洲甜樱桃——果实开始成熟	180	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
冬黑麦——开始收获	203	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
燕麦(早熟品种)——开始收获	215	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
冬椴——叶变色	279	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
夏椴——落叶	290	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
冬椴——落叶	294	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

美国东南部夏绿林的季节性

环境

太阳辐射

Wells, Whigham, & Lieth, 1972

温度

U.S. Dept. Commerce, 1971

降水量

Whigham, 1971

干流的 pH 值

Whigham, 1971

土壤中的氮

Whigham, 1971

钾

Whigham, 1971

土壤中的磷

Whigham, 1971

土壤中的钙

Whigham, 1971

土壤中的镁

Whigham, 1971

土壤中的铁

Whigham, 1971

土壤中的铜

Whigham, 1971

土壤中的锰

Whigham, 1971

土壤中的铝

Whigham, 1971

土壤中的锌

Whigham, 1971

初级生产者

美国鹅掌楸

Taylor, 1974

多花狗木

Lieth, Radford, 1971

紫荆

Lieth, Radford, 1971

火炬松

Strain, Higginbotham, p.c.

消费者

鸟类

Duever, Fatora, 1970

鸟类

Duever, Fatora, 1968

昆虫

Rabb, Lawson, 1956

哺乳动物

Golley, 1961

分解者

线虫类

Coleman, 1971

土壤小节肢动物

Celecia, Smythe, Metz, p.c.

土壤小节肢动物

Celecia, Smythe, Metz, p.c.

粘菌

Frederick, Pendergrass, p.c.

粘菌(季节性)

Frederick, Pendergrass, p.c.

从枯枝落叶层中分离出真菌的数量

Forest Litter, Katz & Lieth, 1974

枯枝落叶层的真菌

Maybee & Garner, 1974

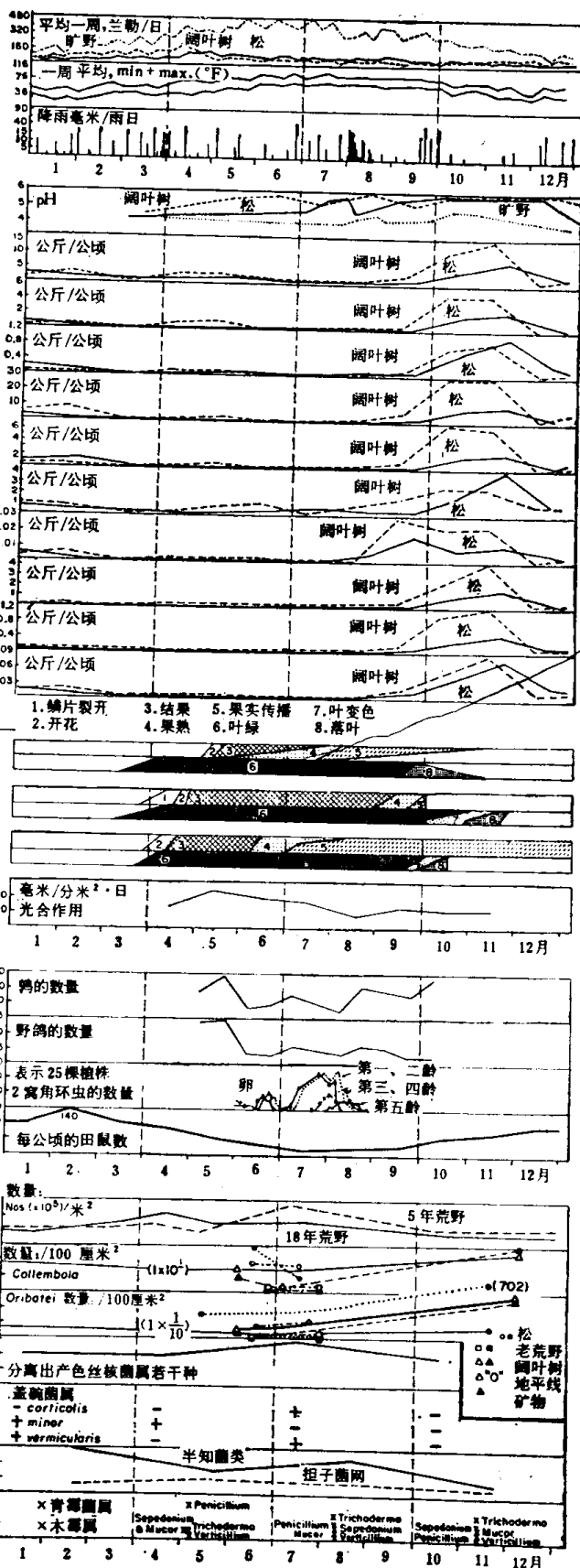


图 1 在北卡罗来纳生态系统中主要营养级所选定成分的物候动态比较

大部分资料是根据在皮德蒙特的调查(图 2 中的 T 指出了皮德蒙特大致的位置)。狄龙 (Dillon, 1971) 的资料是用于北卡罗来纳的河口部分(在图 2 中的 M 附近)。图中 *Penicillium* 为青霉属, *Sepedonium* 为瘤孢菌属, *Mucor* 为毛霉属, *Trichoderma* 为木霉属, *Verticillium* 为轮枝属

9 月开花的植物，则其他月份中开花情况是无关紧要的。

如表 2 所示开花的季节性以及第四章第五节中所述的地中海型气候下开花的季节性，适于确立开花与气候变量之间的相关，但是没有精确到足以解释在季节性变动的环境中某种花和某种昆虫之间的相互作用。

在一个特定的地区中特定有机体的物候变动剖面

在季节性变化明显的气候下，不同有机体一年之中的发育过程在很大程度上是可以预报的。这一点从西德南部植物的发育已得到证明(Pfau, 1964)。表 2 表示西德气象局选用作预报用的一些物候期，普福 (Pfau) 计算过其中两项物候期出现之间的相关程度。一个地区植物区系的显然不相关成分中发育阶段的时间性是可以预测的。这种可预测性也存在于各个营养级之间，因此某些植物的物候期可以用来监测昆虫或真菌的发育速率(见第二部分第一篇和第六部分第四篇)。

任何地方都没有关于一个生态系统所有部分的物候现象的报道。马莱西(Malaisse)在第四部分第六篇中叙述非洲米翁博(干旱疏林和雨绿林)的物候现象。一旦有可能把这些材料编成专集的话，无疑将是一本象本书这样篇幅的书籍。为了证明比较分析的价值，我们搜集了北卡罗来纳州(夏绿落叶生物群落)生态系统主要成分的一些例子(图 1)，并且绘制其随时间变化而出现的发育和机能图，以便证明同步性和序列型式。在图 1 的图例中提供了更详细的情况。

图 1 中大部分例子来自北卡罗来纳州的皮德蒙特，一个夏绿(或冬季落叶)林的典型。因此，我们在图 2 中表明主要地区的地形及该区与邻近地区的植物生长期。图 2 的底图

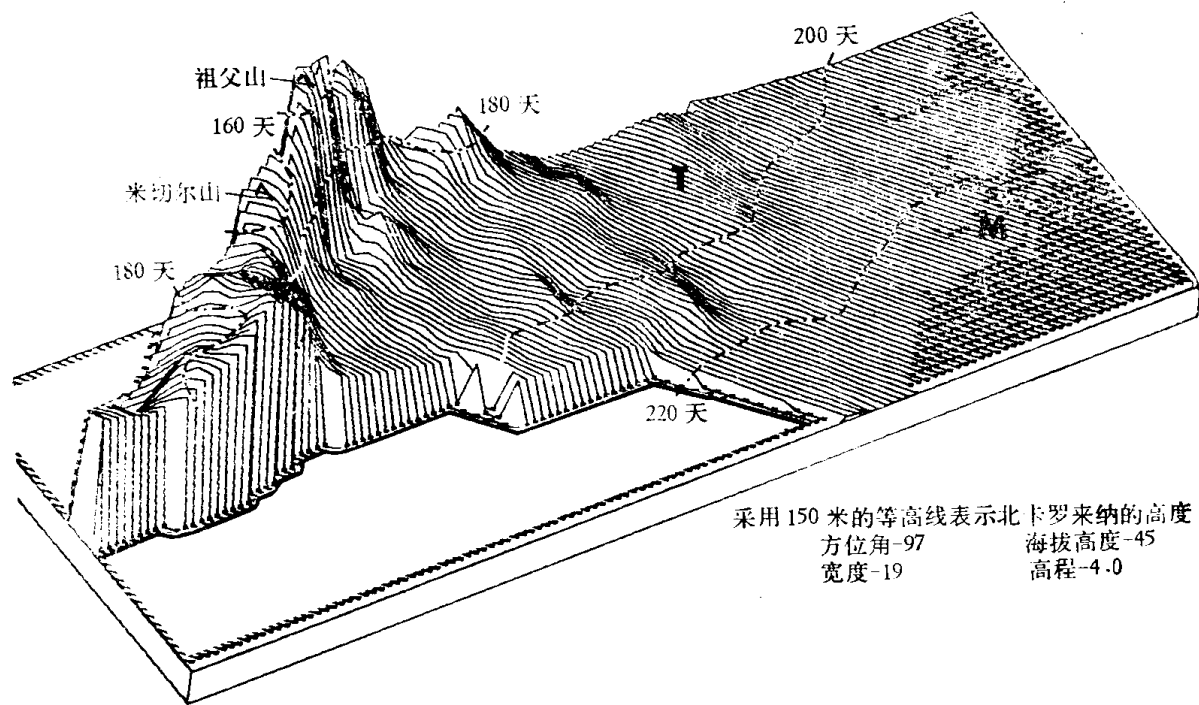


图 2 北卡罗来纳州海拔高度简化状况的立体电子计算机图

图上附有植物生长期的日数。该图是用 SYMVU 程序 (1972) 绘制的。植物生长期的天数是根据常规 SYMAP (Reader et al, 1972) 的输出用手填入的。在图 1 中列入的各个资料收集点大致的位置已标明。T 为国际生物学计划三角大学联合研究点 (Research Triangle Universities IBP Site); M 为莫尔黑德市

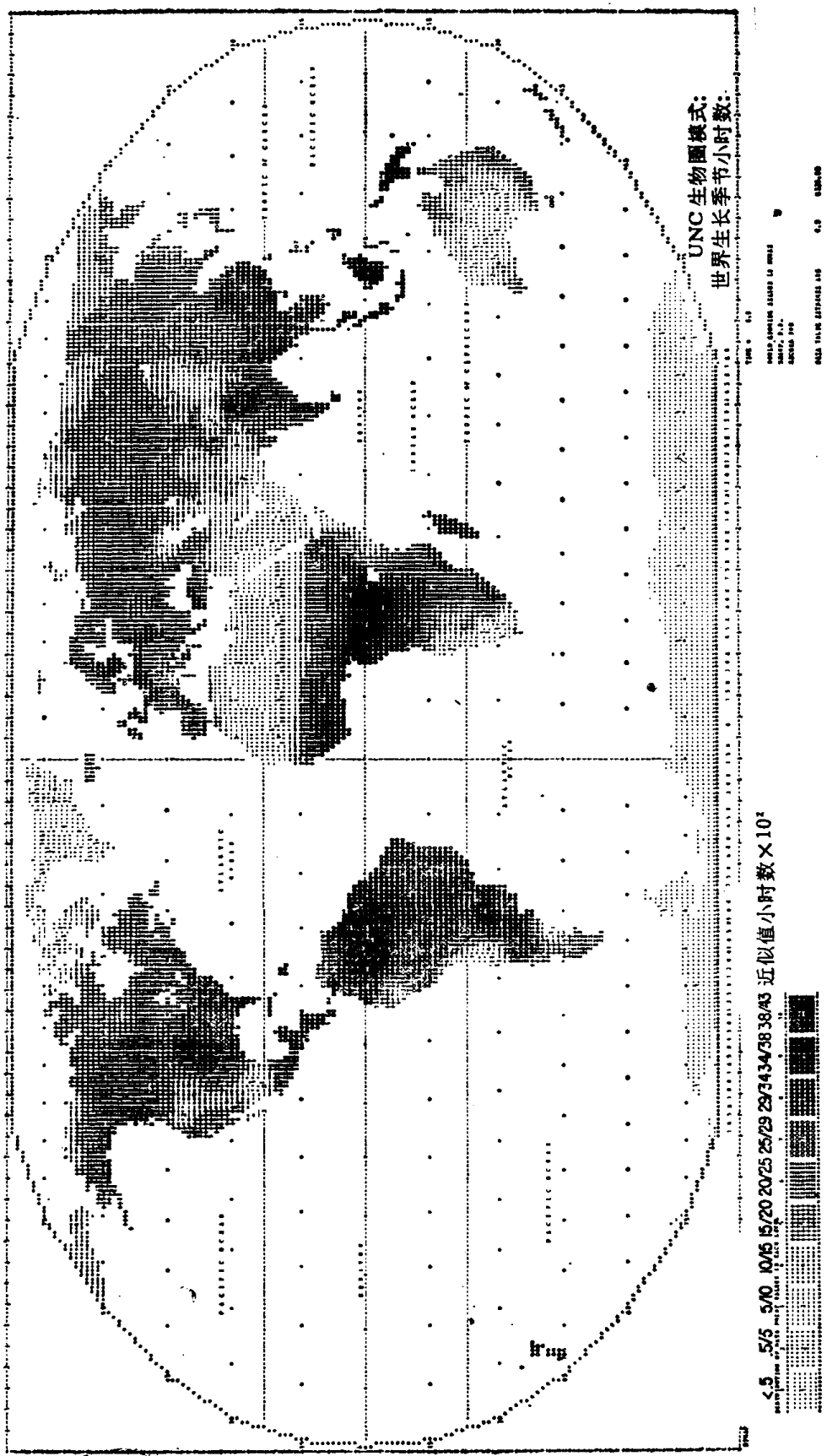


图 3 植物生长长期中光合期长度的白昼时数

植物生长长期的月数表明于图 4 中。确定生长长期的开始与结束所使用的标准是: (1) 温度临界值在北纬 60° 从 0°C 开始, 从此向南线性地增加到 10°C 以至南纬的 30°C, 假定这个南纬的温度没有引起季节性; (2) 当任何已知月份降水量的毫米数低于月平均温度 2 倍时的季节性降水量。大量降雨的月份数或月平均温度每 1°C 的雨量超过 2 毫米时的月份数也考虑在内。从世界气候图集 (Walter and Lieth, 1960—1967) 选择大约 300 个站均匀地分布于联合国委员会生物圈模型 (UNC Biosphere Model) 的略图中。每一站都采用同样的标准, 以计算植物生长长期的月数。所得到的图 (图 4), 显示了 6 种不同水平的季节性。

是用电子计算机制图程序 SYMVU (1972) 绘制的, 该程序是利用北卡罗来纳州常用的 SYMAP 程序的输出 (Reader et al., 1972)。其他项目以适当的 SYMAP 的输出作指导, 用手来完成的。

世界范围的季节性类型

季节性对温带生态系统相互关联的各部分的重要性, 已为文献充分证明。在温带地区季节性明显到什么程度? 世界陆地的多大部分受到季节性气候的影响? 怀亚特 (Wyatt) 和夏普 (Sharp) 未发表的分类方案采用联合国委员会 (UNC) 生物圈模式 (Lieth, 1972), 用小时数 (图 3) 和月数来表示气象学上的植物生长期的长短。

由于昼长是光合作用与呼吸作用之间平衡的一个重要的因素, 植物生长期中所有月份的白昼时数 (取自天文表) 都经计算。在这项研究中一年中白昼的长短随纬度不同而变化的情况用图象来估计 (Golley and Lieth, 1972)。用这种方法所绘的图如图 3。对使用的标准来说, 其最低级和最高级都有最不明显的季节性, 因为它们或者具有极短的生长期, 或者具有一种几乎是终年连续的生长期。然而介于两者之间的地区几乎占全球的 75%。

地球上有些地区强烈的季节性引起了候鸟迁徙、孢子传播及气体的不同输出量, 所有这些显示远距离散布或扩散的可能性。实际上全球没有一个地方可以说是没有一定程度的季节性现象的。

(四) 季节性和物候模式的建立

一个体现物候概念的生态系统模式在逻辑上包括: (1) 非生物环境参数的变动, (2) 每个种对非生物环境参数的需要水平, (3) 整个环境的节律特性, (4) 每个种的发育反应。为了说明不同种的各种功能的相互作用, 我们的模式在逻辑上应该反映个别的种以及种与种之间的生长与发育情况。

本书包含了几个物候上相互影响的局部模式。因此, 把某些概念综合成为一个初步的模式似乎是必要的。图 5 中的流程图简要地提出了我们运用这种模式所需的信息, 怎样才能把各个部分连接起来, 什么才是处理这些程序的最实际的方法, 以及我们从这样一种模式中 can 指望得到什么输出。

虽然这个图基本上是为了说明建立物候模式的各种问题和逻辑而绘制的, 它也可以作为生态系统模式发展的起点, 这种生态系统模式受环境力的制约, 另外还受物候的必要条件所控制。

我们的物候模式有三个要素: 在一定的环境情况的组合中进行代谢和发育的初级生产者绿色植物种群; 共同具有同样的非生物环境和由生产者维持的消费者种群, 即生产者可能会受到消费者种群的生长和发育的限制。捕食者绝对地控制了消费者的数量。枯枝落叶层是所有死亡或腐烂的生物量的容受者。每一部分的生长和发育程度, 逐日记录在称为生物环境的档案中, 档案的数值提供从生产者环 (loop) 到消费者环的反馈, 或其逆过程。档案也可以作成曲线图, 表示生产者和消费者的生长与发育的时间过程。

生产者-消费者组合的每一方的生长与发育, 是由一系列的环来推算的, 这些环按照生产者和消费者档案规定的形式将个体从一个物候期引入下一个物候期。最初的物候期

环从称为“种子”或“卵”的数值开始，并且检验每环实物是否随时可以生长。根据非生物环境档案，如果环境能促进生长，这种生长就可以计算，而且生物量的数值填入生物环境档案。根据生物量的记录以及当时的非生物环境条件，再按照消费者(或捕食者)档案中指出的需要量，可以用来核对一种消费者(或捕食者)是否可以维持生存。如果在这个时候没有消费者，要对生产者发育的传感器的准备状态和下一个物候期作一次检查，然后对非生物环境的适宜性也作一次检查。此时，有机体就有可能进入下一个物候期。如果有一种消费者的话，计算出来的结果就移位填入消费者环，随着消费者的发育而按时到达相同的点。在由黑点表示的位置上所计算的数据逐日记入“生物环境”档案，因此每天生产者和消费者生物量各自的数值与它们每天发育的数值都是可得到的。

每一次的情况是仍然没有完全进行到下一阶段(生长或发育过程中)，计算机返回到起始状态，在时间档案和生物环境档案上增加一天。二种档案是生产者环和消费者环之间的转换器。换言之，非生物环境必须对生产者和消费者都适合，在同一时间中，生产者必须处在一种可供食用的阶段，而消费者必须随时可以进食；另外，各环保持其运转，直到生产者部分被吃掉、或者完全被吃光、或者消费者死于没有足够的食物、或者消费者死于在需要时没有立即觅食为止。只要有生产者和消费者存在，它们就能一一完成其生活周期。

生物传感器(在这里叫做“发育传感器”)和非生物信号(在这里叫做“生长传感器”)结合的因果关系，在建立生态系统模式中通常是回避的；生物传感器被假定为“运转”和可以达到一个稳定的水平。植物对非生物信号的反应是以微分或差分方程来表达的(O'Neill, 1971; Patten, 1971)。对苔原的季节性局部生态系统模式应用生长方程的一个例子，是由蒂明(Timmin)等人(1972)提出来的。

在图5中生长是从所到达的物候期和在所到达的物候期以前分别计算的。人们通常知道：春季中的寒冷期可以抑制植物光合作用-呼吸作用的酶系统，或者疾病可以抑制动物的生长系统。然后有机体将需要几天时间才能恢复连续的生长和发育。因此，我们必须检验有机体的发育阶段是否能在任何特殊的时间进行，光合作用的产物是否可以输送到有机体的不同部分如根、叶、种子、卵、后代或者以脂肪的形式储存起来。

所叙述的过程可以合情合理地充分模拟外原控制信号——外部定时信号或定时器(Bünning, 1967)——与内原传感器系统之间的对应。这两个步骤(叫做“P1”和“生长传感器准备?”)可以检验相对于生产者的(或在消费者环中等值点上消费者的)需要的五个环境方面的水平。如果其情况对生产者(或消费者)的生长是过得去的话，能达到的生物量是可计算的。叫做“P2”和“发育传感器准备?”，可以检验到相对于发育信号的生活周期的特性(如图1所示的物候动态和在进入下一个物候期以前必需的生物量)。这种方法的意义和变动的环境因素的重要性，如昼长、温度变化、通过临界值等等，在过去许多文章中已被证实，而且在本书的几章中也有讨论。

为了结束关于以生理上和环境上为根据的建立物候模式的讨论，我们需要简单地评论各种模式的结果中染色体组的作用。往往发生这种情况：从对一组有机体所作的观测结果中形成的假说，必须考虑到在其他地区所观测的反应而加以修改。丹尼列夫斯基(Danilevskii, 1957)采用在北纬43°所收集的蛾(*Acromycta rumicis*)的标本，报道(1965)过只有当光周期长于14.5小时时蛾才出现。当他反复试验时采用在北纬60°收集的蛾，