

群落与生态系统

〔美〕 R. H. 怀梯克 著



科学出版社

群落与生态系统

〔美〕 R. H. 怀梯克 著

姚璧君 王瑞芳 金鸿志 译

科学出版社

1977

内 容 简 介

本书是根据美国 1970 年出版的 Robert H. Whittaker 所著的《Communities and Ecosystems》一书翻译的。该书共分六章：一、二、三、四、五章对群落的结构和成分，群落与环境，生产量，以及循环与污染等作了深入浅出的论述；第六章结论（“人类生态学”部分）略去未译。

本书可供生物学、植物生态学及有关科研、教学和生产人员参考。

Robert H. Whittaker

COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS

1970. The MacMillan Company, New York

群 落 与 生 态 系 统

〔美〕 R. H. 怀梯克 著

姚璧君 王瑞芳 金鸿志 译

*

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

*

1977 年 8 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1977 年 8 月第一次印刷 印张：5 5/8

印数：0001—4,600 字数：128,000

统一书号：13031·539

本社书号：791·13—8

定 价：0.60 元

前 言

在地球表面, 有机体及其环境组成了一个薄层, 即生物圈。生物与环境彼此间渗透的相互关系, 就是生物圈的特性。有机体形成相互作用的系统或群落, 这些群落通过物质与能的转化和它们的环境相联系。生物圈的群落与环境, 作为一个整体是由于空气、水和有机体的运动而联系起来的。生物圈就是人类的环境。

研究生物系统与环境的关系的科学, 即生态学。由于生态学所涉及的范围甚广, 所以很难在一本书里叙述得完善。在陆续出版 MacMillan 丛书《生物学中的新概念》时, 曾考虑到最好出两本书, 来说明这门科学的主要部分。生态学的很多知识都可以围绕着作为生物系统的种群, 以及种群的机能与环境的关系这样来综合。生态学的这一部分就是 Arthur S. Boughy 著的种群生态学的主题。生态学的很多知识还可以围绕着相互作用的不同种类集合体, 即群落的概念以及由群落及其环境所组成的机能系统, 即生态系统的概念来综合, 生态学的这些方面就是在《群落与生态系统》中所涉及的内容。这两本书计划互相补充, 或是分开或是一起, 都作为生态学的入门。生态学另一重要部分, 在本丛书的 David E. Davis 著的《动物的主要习性》中加以说明。读者将会发现, 本书涉及到自然群落的结构、生态系统的机能以及人与生物圈的关系等问题。

R.H.W.

目 录

前言.....	iii
第一章 绪论	1
第二章 群落的结构和成分	6
一、外貌和生长型	6
二、垂直结构	8
三、水平格式	10
四、时间关系	15
五、生态小生境的差异	17
六、生态小生境的空间和种的重要性	23
七、种类多样性	33
八、摘要	35
参考文献	36
第三章 群落与环境	39
一、环境梯度上的植物种	39
二、群落的分布格式	46
三、主要的生态差型	53
四、生物群落类型	58
五、群落范围的适应	73
六、演替	78
七、演替顶极	80
八、摘要	82
参考文献	84
第四章 生产量	88
一、生产量的测定	88
二、陆地生产量	93

三、海洋生产力	100
四、金字塔形和效能	107
五、还原者	112
六、摘要	117
参考文献	118
第五章 循环与污染	121
一、水族池中的磷	121
二、森林中的营养成分	125
三、有机循环	130
四、分水岭	136
五、生物地球化学循环	139
六、放射性同位素的污染	145
七、农药 (除虫剂)	150
八、湖泊生产及富养化	156
九、大气污染	161
十、摘要	165
参考文献	167
译后记	171

第一章 绪 论

在加利福尼亚北部和俄勒冈南部,有着当地独特的森林,即巨大的海岸红杉林。约20年前,作者研究了这类森林的部分生态学特性——它们的种类组成及其与其它森林的关系,它们随地形位置和从内陆雾带开始的气候梯度的变化,它们的演化历史,和与在第三纪出现的、横跨大陆的古代混交林的关系,以及它们和其它森林相比较的面积大小。红杉林是一个自然群落,亦即生活在同一环境而彼此相互作用的植物、动物、细菌和真菌种群的集合体。它们在一起组成了一个具有其自己的成分、结构、环境关系、发育和机能的特殊的生物系统。一片红杉林或橡树林,一片草原或一块块的荒漠——每样都可以看作为一个群落,看作为生长在一起并通过它们相互间影响,以及对它们共有的环境的反应而联系在一起的有机系统。

在任何情况下,群落都是和环境有紧密相连的相互作用的关系,如气候和土壤影响群落,而群落也影响土壤及其内部的气候或小气候,如来自环境中的能量和物质,开动了群落的生命机能,并形成它的物质,在群落内从一个有机体转移到另一个有机体,最后又释放返回环境。群落及其环境一起被看成一个具有互补关系,以及能量与物质的转化和循环的机能系统,也就是生态系统。因此,红杉林也就是一个生态系统。它在某种程度上和其他森林有明显的区别,例如它的结构,它对潮湿海岸环境的特殊适应性,和对其本身小气候的影响,它对日光能创造高生产力的利用方式,以及它在群落由土壤与

有机体之间循环养分的方式，等等。

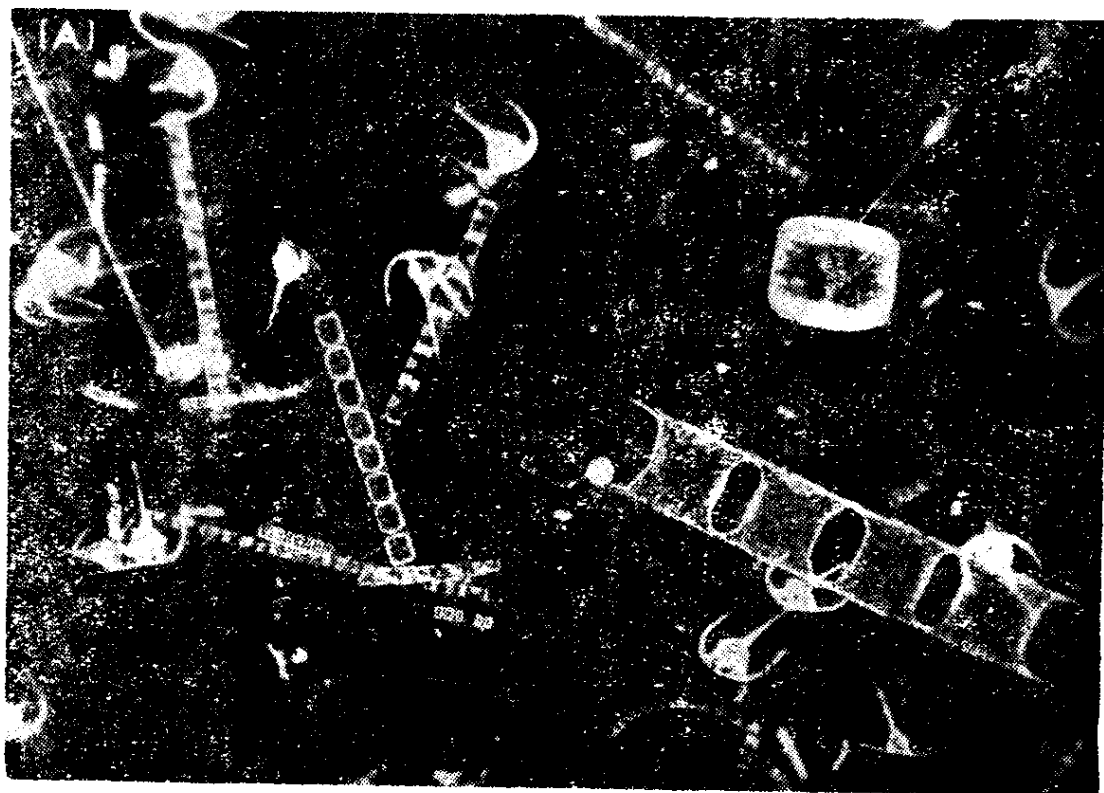


图1.1 海洋浮游生物：A. 浮游植物放大65倍。大部分细胞为硅藻[(4孔长链者为 *Biddulphia sinensis*；小链者为 *Stephanopyxis turris* 和 *Rhizosolenia faerøense*；单个大细胞为 *Coscinodiscus concinnus*)]；具卷刺的细胞为双鞭甲藻 *Ceratium tripos*。B. 放大16倍的动物浮游生物。小虾形的动物，具长触者为桡脚类动物（一个大个型的 *Calanus finmarchicus*，一些较小的 *Pseudocalanus elongatus*，以及一个正好在大的 *Calanus* 左边的桡脚类动物幼虫），在大的桡脚动物左边的矢形突(*Sagitta*)与之相平行。图中还有两个水母，两个被囊类动物(*Oikopleura*，即靠近图顶和下边有卷须的动物)，一个鱼卵(球形物)。硅藻细胞的链在右边可以看见。

(两图均为有机体在海水中聚集时的生活状态。用电子闪光摄影。由 Douglas P. Wilson 复制。参见A. Hardy:《The Open Sea》)

离红杉林向海岸，则是十分不同的群落。在海面上是一种大小和红杉林完全相反的群落——浮游生物，即一种几乎看不见的微生物群落。浮游生物是一种充满绿色植物、食绿色植物的动物和食其他动物的食肉动物、细菌、真菌以及悬浮在水中和被水流所带动的有机体的群落(图 1.1)。这些有机体和水有密切的化学关系，物质就是从水通过有机体然后再回到水里。这样循环的浮游生物及其水生环境就是一个生态系统。如果不用显微镜观察海水，可能不知道其中还有浮游生物，然而，海洋浮游生物却是地球表面分布最广的自然群落。

作者在红杉林带内作研究的地方，在过去20年中已发生变化。那时，该地区还相当偏僻，只轻度被人利用，只有弯弯曲曲的路通过辽阔的未采伐的森林，和大部分没有人烟的海岸。如今我们所见到的已是小片残留的森林，城镇比较大，人们对该地区的利用空前地加重了。还有其它的生态变化：沿着大部分海岸，丰富的海岸生物以及沿海的鱼场减少了；沿岸一些大的食肉鸟类的种群衰退了；烟雾常常在远比洛杉矶小得多的山谷城市出现；从阿拉斯加到加利福尼亚，

人们都用船队捕捞沙丁鱼，由于他们不顾该鱼种几乎到灭绝危险的警告而过度地捕捉，所以已经成为美国主要渔业工业基础之一的沙丁鱼减少了。

如果现在谁去观光一下该地区的海滩，在傍晚可以看到，沿海岸快速公路上越来越多的来往车辆的灯光闪耀，与移动着发出柔和光的海浪线形成明显的对照，海浪不时地夹有浮游生物有机体的磷光。这是一种双鞭甲藻，它作为一个类型来说，无疑比红杉林远为古老。海岸集中有许多最富饶和最有生产力的自然群落；那里人口也比较集中。所以这个地方不仅是并列着陆地与海洋两个自然区域，而且还是并列着两个全然不同的体系：一是人类积极地推广工艺技术和利用环境的新途径；一是从演化上看为古老的、易受损害的群落与生态系统的自然体系。

生态学是生物科学的一个领域，它研究处在一定环境范围内的生物系统。实际上生态学家所研究的生物系统是最高级组合的系统——单个有机体、种群、组合（一个种的个体的组织）、群落（通常是许多种的种群系统）和生态系统。生态学的困难和问题，是由于涉及到这些高级有机系统的复杂性。因为在这些高级有机系统中，低级的生物学过程与环境的物理学和化学的过程综合，成为高级系统所特有的各种现象。而这些，则必须根据高级系统的机能才能加以说明。

由于生态学所考虑的现象很多，因此把它们分成两个主要部分或级别是比较合适的。第一是个体生态学，指种群及其单个有机体的生态学。它包含生理生态学、种内生态学、种群动态、动物习性以及共生等的研究领域。这些领域主要是一次研究一个种（或者在共生中，以及常常在种群动态中研究两个或少数几个种）。生态学的另一领域，是研究许多种的系统——整个群落或群落的主要部分，以及生态系统。这个研

究领域,在说英语的许多国家叫做群体生态学;许多欧洲人把它叫作生物群落学,或生物社会学;它包括研究陆生生态系统、海洋学的生物学部分、研究湖泊和溪流的湖沼学、研究世界生态系统中物质循环的生物地球化学以及人类经营管理与改造生态系统的应用问题。本书计划作为群体生态学的入门,所讨论的问题将从群落的结构开始。接着是群落与环境的关系,群落生产中的能量机能,生态系统机能中物质的循环,污染过程及其对人类生态学的关系。

第二章 群落的结构和成分

一、外貌和生长型

研究有机体的形状与结构的科学，是形态学。它是生物学的一个重要领域，其重要性，实际超过了在近代著作中对于历代生物学家所建立的形态学知识所给予的肯定。因为人们主要是根据形状与结构来对生物进行分类，借助于生物的形态、结构去认识它们对环境的适应，并通过形态、结构去了解或推测演化的亲缘关系。正因为通过对结构的研究，进而对与该结构有关系的机能的研究，才使生理生物学与化学生物学得以很大的发展。在我们所涉及的自然群落中，首先考虑到它们的结构方面，然后再讨论到它们的环境关系和机能，这是比较恰当的。研究自然群落的形状和结构则不叫形态学而叫外貌。

浮游生物群落的结构通常是看不见的，但并不是说它不存在。为了适应自由漂浮的生活，大多数浮游生物有机体都小到只有在显微镜下才看得到，并且是短命的、繁殖很快的。水中浮游生物群落没有形成大块的结构，其外貌局限于在水里比较分散的，而且分布可变动的微生物。外貌比较明显的是海底面或附着海底的有机体群落，在大海藻床上有形状精致色彩美丽的珊瑚礁，还有深海底上富有特色的星状、羽毛状、扇状以及花朵状的动物类型。然而还是在研究陆地群落时，外貌讨论得最多而且最受注意。

要描述陆地群落的形状，就要叙述植物的主要形状类别，

因为外貌是由组成群落的植物形状所决定的。植物的形状类别称为生长型。植物的许多特征——高度、木本还是草本、或非木本生长、茎型、叶型以及落叶或常绿等等——都是用来确定生长型的。生长型(在某些系统中有一些例外)并不相当于分类学家划分植物的单位。有好几种生长型的系统，其中之一概述于表2.1。这张表是不完全的，仅限于在确定群落结构中最重要的那些生长型。

表2.1 陆地主要的植物生长型

乔木，较大的木本植物，大多数高在 3 米以上
针叶(主要针叶树——松树、云杉、落叶松、红杉等等)
常绿阔叶(许多热带和亚热带的乔木，大都具有中等大小叶子)
常绿硬叶(具较小的、硬的常绿叶子)
落叶阔叶(在温带冬季或在热带干季落叶)
有刺乔木(具刺，在许多情况下具有复叶落叶)
丛生乔木(不分支，有巨大的叶子树冠——棕榈和树蕨)
藤本植物(木本攀绕植物或藤本)
灌木，较小的木本植物，大多数高在 3 米以下
落叶阔叶
常绿硬叶
丛生灌木(丝兰、箭麻、芦荟、棕榈等等)
肉汁茎(仙人掌、某些大戟科植物等等)
有刺灌木
半灌木(半灌木状，即茎和枝的上部在不利的季节枯死)
亚灌木或矮灌木(在地表附近处分支的低灌木，高在25厘米以下)
附生植物(全株都在地面以上，并在其他植物上生长的植物)
草本植物，地上没有多年生木质茎的植物
蕨类
禾草类(禾草、菅和其他草类植物)
非禾本科草本植物(蕨类和禾草类以外的草本植物)
菌藻植物
地衣
苔藓
地钱

二、垂直结构

大多数群落都有垂直的分化或成层现象，即不同的种出现于地面以上不同的高度，或在水面下不同的深度。这些种沿着群落内垂直的深度梯度，以及光照强度递减而占有不同的位置。光照强度必然是从处于全光照的群落表面往下减小；光被有机体本身所吸收，是光照随深度而消失的主要原因。在一片森林里，可以观察到，具有许多生长型的（其中每一种生长型可能有许多种植物）多层外貌。一种生长型出现在另一种之上，形成群落的垂直结构。树木受到全光照的最上部叶子，形成林冠的最上层（图 2.1）。上层树木的枝叶表面，可以吸收和散射一半以上的光能，但在林冠以下，有较低

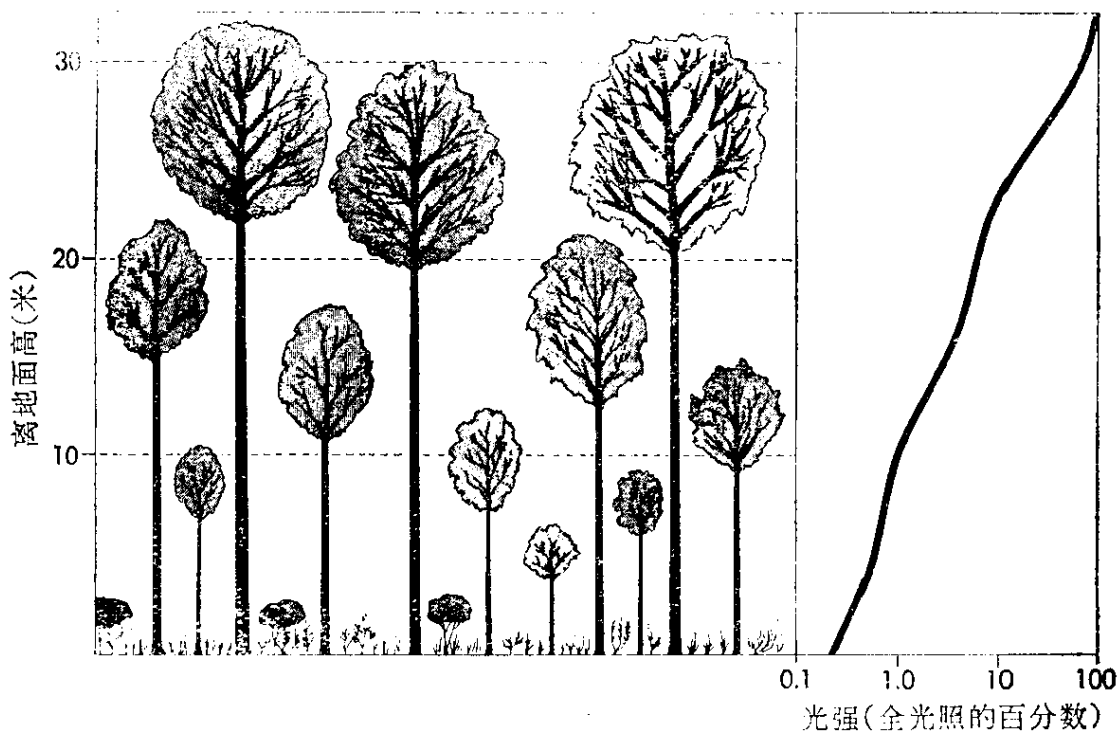


图2.1 森林中的成层和消光现象。(左)不同种类的乔木、灌木和草本植物，在离地面以上不同高度的地方长叶子，(右)它们适应于因阳光被叶子吸收而造成的不同光强下生活。

层的、利用一些残余光的较小的树木。这个低林木层通常包括上层林木的幼株和其他成熟的树木，即属于在正常情况下不能达到林冠高度的较小的树种。达到上层林冠的阳光不到10%可以穿透这两层树木的叶子。森林内部的残余光的光谱组成和日光的光谱组成不同。第三层植被的树种，灌木，适应于利用林内这种微弱的光。再一次减弱了的光达到灌木层下面的草本植物。这部分剩余的光（在许多森林中为入射光的1—5%）维持草本层的生长。在草本植物下面，地上的苔藓仍然可能形成另一植被层。在某些稠密的森林内，只有1%的零星的人射光能够达到林地。

林木由于达到林冠而可能得到裨益，那里有充足的阳光维持光合作用。不过这些树木必须在茎、枝的木质组织生长中，消耗很多光合作用的能量来维持林冠中的叶子。在低光强度的地方，必定生长森林草本植物，在那里虽然可能有明显的不利，但草本植物并不需要为木质支持组织消耗其比较适度的光合作用的收益。森林结构包含一种适应光强梯度的生长型梯度——上下层乔木，上下层灌木，上下层草本植物以及土壤表面的苔藓。生长型的结构沿着这种梯度从一个极端（上层的林木，其叶子能受到全光照，有大的起支持作用的茎、枝结构，和比地上结构较小的根系）变到适应另一极端的草本植物（光合作用处于低光强的水平，地上支持结构的消耗小，而根系中贮藏物的积累要比地上结构多）。

正如不同植物种适应于这种垂直梯度的不同位置一样，不同动物种在森林中也是占据不同的高度。例如，不同种类的鸟可能在近地面处、林冠下的灌木和小树的叶丛中以及在林冠本身寻食、作窝。不同节足动物种类出现在从林冠向下，到草本植物层和地表面以下不同的高度。有一群动物——蚂蚁和跳虫、蚂蚱和蜈蚣、一种蚊科甲虫等等——主要出现在土

壤表面上的枯枝落叶层中；白天很少在地表见到的那些动物，就是穴居动物，其他动物出现在土壤的不同深度内，同时，不同植物种，也有其伸展到不同深度的根系。

在浮游生物中，也有不同种类适应不同水的深度和光照强度的垂直分化情况。然而，垂直活动影响了这些种的分布，所以群落中的垂直差异就不如在森林中明显。海洋底部上面，在潮线以下光照区的群落，部分地表现出由光照强度所确定的分化。可见，垂直分化乃是许多自然群落的共同特征。当然，水平分化的情况也是如此。

三、水平格式

我们说，植物在林地上组成一块地毯，但这是一块具有其自己特定格式的地毯。假设我们在林地上设置 100 个随意选定的样方或小区，每块 1 平方米，并且记载每块中所有的下木，那么我们可以提出关于这样格式的两类问题。

首先，这些植物个体在林地上是随机地散布在林地上，还是在一定程度上它们是成群或成丛的？回答这个问题的根据是，认为小区内出现的都是假定的种，它们的植株都是随机分布的，它们的叶子只覆盖了林地的一小部分。普阿松 (Poisson) 分布适于用来描述小区中植物种个体的数目，即 61 个小区没有该种植物，30 个有 1 株，8 个有两株，1 个有 3 株。就是说在 100 个小区内有 50 株植物。〔对于植株随机分布的一种标准情况来说，普阿松分布可写成：

$$f = e^{-m}, me^{-m}, \frac{m^2 e^{-m}}{2!}, \frac{m^3 e^{-m}}{3!}, \dots$$

因此，我们的例子就应为 $F = \sum 100f = 60.6 + 30.3 + 7.6 + 1.2 + 0.16 + \dots$

F 为小区的总数, f 为有 0, 1, 2, 3, …… 个个体的小区的相对频度(10进的), m 为每 1 小区内的个体平均数(这个例子中为 0.5), 而 e 为自然对数的底。]

只有当个体是随机分布时——假如每个个体的位置是由确定其他个体的位置无关的那些因素所决定时, 小区内个体的数目将符合普阿松分布。这种情况很少。那些因素往往会使个体互相靠近地生长, 簇生成群。如果个体簇生, 则对于一定的个体总数而言, 小区内个体数目的格式就要变动: 将有较多的小区个体数目较多, 同时也有较多的小区没有个体。簇生的分布叫做传染分布(contagious), X 平方测定法可用来检验小区内个体实际的数量分布, 和对同样数目的个体和小区所计算的普阿松分布之间差异的大小。有几种测量传染分布程度的方法, 其对象是大大地违反普阿松级数的那种分布。例如一种方法可以用方差与平均数之比。因为普阿松分布的方差是与其平均数相等的, 故随机分布的这个比率即为 1。若比率大大地超出 1, 表示为成群的或簇生的分布, 而比率若小于 1, 则说明个体的间隔比随机分布的情况要均匀一些。个体趋向于均匀隔开而又不是随机散布的情况, 称为负传染分布(negative contagion)或规则性(regularity)(图 2.2)。

规则性显然在自然群落中是罕见的, 因而难以用实例来

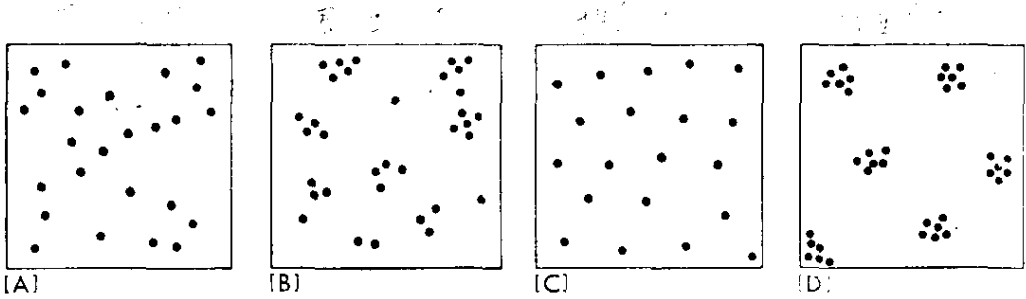


图 2.2 群落内一个种群的个体在水平空间上分布的 4 种方式。A. 随机的分布(注意其明显的不规则性); B. 簇生的或成群(传染)的分布; C. 有规则的或负传染分布; D. 个体高度的簇生结合成好些集群, 以及整个群体有规则的分布。