



面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

E
c
o
l
o
g
y

生态学

(第三版)

杨 持 主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

E c o l o g y

生态学(第三版)



ISBN 978-7-04-038742-1



9 787040 387421 >

定价 26.90 元



面向21世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

生态学

Shengtaixue

(第三版)

杨 持 主编



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

内容提要

本书是“面向21世纪课程教材”和环境科学类专业的核心教材。全书共15章,第一章绪论;第二章生物与环境的关系;第三、四、五章是种群篇;第六、七章是群落篇;第八、九、十、十一、十二、十三、十四章是生态系统篇;第十五章讲解环境保护与可持续发展。从章节安排上明显地突出了生态系统和环境保护与可持续发展的内容,体现出21世纪生态学发展的显著特点。

本书可作为高等院校环境科学和生态学各专业,师范院校、农林院校相关专业的教材,还可供从事相关专业的科技人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

生态学 / 杨持主编. — 3版. — 北京: 高等教育出版社, 2014.1

ISBN 978-7-04-038742-1

I. ①生… II. ①杨… III. ①生态学—高等学校—教材 IV. ①Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第289287号

策划编辑 陈文
插图绘制 尹莉

责任编辑 陈正雄
责任校对 刁丽丽

封面设计 于涛
责任印制 张福涛

版式设计 王莹

出版发行 高等教育出版社
社址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100120
印刷 北京七色印务有限公司
开本 787mm×960mm 1/16
印张 18.25
字数 340千字
购书热线 010-58581118
咨询电话 400-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landraco.com>
<http://www.landraco.com.cn>
版 次 2000年2月第1版
2014年1月第3版
印 次 2014年1月第1次印刷
定 价 26.90元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物料号 38742-00

编写人员

(按姓氏笔画排序)

严重玲 杨允菲 杨 持 高玉葆 盛连喜

前 言

《生态学》从 2000 年的第一版,到 2008 年的第二版,再到如今已经使用 12 年了,发行量近 20 万册,基本上可以满足读者的需要,反映也比较好。

进入“十二五”以后,一方面国际上对 21 世纪的生态学发展有了更明确的思考;另一方面教育部对生态学学科做了新的调整,将生态学由生物学(和环境科学)的二级学科调整为一级学科,在新的形势下给我们提出一个新的课题,就是生态学教材应该如何建设。

改版后的《生态学》在章节上做了较大的调整,删掉了第二版中的第八章“生物群落的分类与 3S 技术在植被制图中的应用”、第十四章“景观生态学”和第十六章“生态风险评价与生态规划”,原因是“3S 技术在植被制图中的应用”已经成为不少学校的专门课程,有独立的教材;“景观生态学”在不少学校也已经作为一门独立课程,并且有邬建国教授编写的《景观生态学——格局、过程、尺度与等级》(第二版)教材(高等教育出版社,2007);“生态风险评价与生态规划”一章,多数学校在“生态学”课程讲授中不涉及这部分内容,而是放在其他课程中讲解。

改版后的《生态学》全书 15 章,从第二版的 415 页压缩到第三版的 274 页。

第一章绪论,讲解生态学的研究对象、内容、范围、方法以及生态学的最新发展。特别是 21 世纪生态学将更加突出可持续发展的研究方向。学习生态学,不仅要掌握生物与环境相互作用的一般原理,更要突出地关注人类活动下生态过程的变化及其对人类生存的影响。

第二章讲解生物与环境的关系,生物不能脱离生存环境而存活,需要对异质性的环境不断地去适应;反过来,环境又要求生物来维持与调控,生物与环境是相互依存、协同进化的关系。

第三章至第五章是种群篇,通过种群基本特征、种群生活史、种内与种间关系的学习,认识种群是生态学各层次中最重要的一个层次,又是群落结构与功能的最基本单位,许多与环境变化相联系的生物变化都发生在这一层次。生物资源的开发与保护都涉及种群的基本知识和基本理论,它们在实施生态恢复、生态工程等生态建设方面,具有重要意义。

第六、七章是群落篇,通过对生物群落组成、结构、动态等方面的学习,使学生认识生物群落的变化规律,及其在保护自然环境和提高群落生产力方面的作用。生物群落学是农业、林业、畜牧业发展的理论基础,在土地利用、自然保护诸

多领域都有重要的作用。

第八章至第十四章是生态系统篇,通过对生态系统结构、功能的介绍,使学生了解生态系统中的能量流动、信息流与物质循环,发展趋势以及自我调节机制等。生态系统研究是现代生态学研究的主流,当前全球所面临的重大资源与环境问题的解决,都依赖于对生态系统结构与功能、多样性与稳定性以及生态系统的演替、受干扰后的恢复能力和自我调节能力等问题的研究。通过对主要自然生态系统类型,以及景观生态学和全球变化生态学的学习,使学生认识生态系统的多样性和变化规律,且能更好地理解保护生态环境和恢复已经退化的生态系统的重要性。

第十五章通过对环境保护与可持续发展的讲解,使学生认识环境问题的实质、可持续发展思想的产生过程,以及影响可持续发展的主要生态学问题。

全书从章节安排上明显地突出了生态系统和环境保护与可持续发展的内容,占了8章,是全部内容的一半以上,这样的安排显示了现代生态学的特点。

由于章节上的调整,因此,编写人员由原来的7人调整为5人,5人的分工仍保持在第二版中的分工。

此外,《生态学》第三版的电子教案也做了相应的调整、修改和补充,以便更好地增强课堂的教学效果。电子教案只是给任课教师提供教学参考,并为教师留有一定的扩展空间,以便能够添加有关学科发展前沿以及结合地区特色的文字、图片、照片等内容,这样可以更好地因时制宜、因地制宜、因人制宜,更好地发挥任课教师的主观能动性。

杨持

2013年7月

第二版前言

“生态学”是环境科学类专业的核心课程。“面向 21 世纪课程教材”——《生态学》自 2000 年出版以来深受广大读者的欢迎,为了适时体现 21 世纪学科发展的状况,满足人才培养和高校教学的需要,在高等教育出版社的支持下,在广大读者的支持和鼓励下,我们决定对该书第一版的内容作进一步的调整、更新和完善。

《生态学》第一版的编者均为本专业造诣较深的专家、学者,尤其是李博院士、孙儒泳院士和林鹏院士的参加,为《生态学》第一版的编写奠定了很好的基础,对保证教材质量起到了重要的作用,也深得同行的认可,并在使用中取得了比较满意的效果。

《生态学》第一版的编写是在遵循个体、种群、群落、生态系统、景观等的层次顺序的前提下,突出以环境保护、自然资源的开发利用、可持续发展为重点的应用生态学部分。《生态学》第二版保持了第一版的基本框架,在内容组织上更贴近社会,贴近实际。

“21 世纪的生态学与可持续发展”是美国生态学会 *Frontiers in Ecology and the Environment* 中的一篇文章,文中谈到“生态学研究已为了解自然和人类对自然的影响做出了巨大的贡献。今后的研究重点应该放在可持续发展上。生态系统管理和高强度的资源开发是未来的发展趋势。生态学家肩负着生态学研究、环境政策和决策之间进行沟通的重大使命……”。由此可见,21 世纪生态学研究的一个突出特点就是更加紧密地结合社会和生产中的实际问题,并在实现社会的可持续发展中起着越来越重要的作用。

《生态学》修订工作的主要任务有:第一,精简文字;第二,根据教学的需要,调整教材内容,把有些内容转移到了实验课教材里;第三,增加了当前热点问题的论述,如物种在生态系统功能过程中的作用问题,群落生态学的中性理论问题等;第四,重点修改了第十五章,在这一章里对全球气候变化、生物多样性保护、土地荒漠化、可持续发展等几个与人类生存密切相关的问题做了更为详尽的论述,以体现生态学对解决社会和生产中实际问题的作用。

由于第一版中编者人数偏多且分工也不够合理,因此,第二版编写工作的作者在第一版作者的基础上做了调整,每个部分的编写者都是国内这一领域有多年教学积累的教授、研究员,从而确保了教材编写的质量。第二版的编写分工是:第一、二、五章由南开大学高玉葆教授完成;第三、四章由东北师范大学杨允菲

教授完成;第六、七、八章由内蒙古大学杨持教授完成;第九、十、十一章由东北师范大学盛连喜教授完成;第十二、十三章由厦门大学严重玲教授完成;第十四章由美国亚利桑那州立大学邬建国教授完成;第十五章由杨持教授和复旦大学王祥荣教授完成;第十六章由王祥荣教授完成。

《生态学》第二版的字数仍然基本维持在 50 万字左右,授课时允许对某些内容有所取舍,并不影响学生对整体内容的掌握。

在对《生态学》修订的同时也对《生态学实验与实习》做了修订(“普通高等教育‘十一五’国家级规划教材”),以便使教学实践环节更好配合课堂的讲授内容。

此外,《生态学》第二版还将配套出版电子教案,以增强课堂的教学效果。电子教案会针对本课程的教学给任课教师提供教学建议,并为教师留有一定的扩展空间,以便能够添加有关学科发展前沿的文字、图片、照片等内容,这样可以更好地因地制宜、因条件制宜,更好地发挥任课教师的主观能动性。

杨持

2007 年 7 月 25 日

第一版前言

生态学是研究生物与环境相互关系的科学。随着人口的增加和工业、技术的进步,人类正以前所未有的规模和强度影响环境,环境问题的出现,诸如世界上出现的能源耗费、资源枯竭、人口膨胀、粮食短缺、环境退化、生态平衡失调等六大基本问题的解决,都有赖于生态学理论的指导。

本书为面向 21 世纪课程教材,并且是环境科学类专业的核心教材,也适用于相关专业生态学基础课程。其编写的层次以个体、种群、群落、生态系统、景观为顺序,并突出了环境保护、自然资源开发利用、可持续发展为重点的应用生态学部分。全书共分 16 章:第一章绪论,阐述生态学的研究对象、内容、方法以及生态学的最新发展和趋势;第二章生物与环境,介绍生态因子的生态作用及生物的适应;第三章种群及其基本特征、第四章种群生活史、第五章种内与种间关系,均属于种群部分,主要阐述种群数量的时空动态、数量调节、生活史对策、种内与种间关系;第六章生物群落的组成与结构、第七章生物群落的动态、第八章生物群落的分类与排序,均属于群落部分,通过对生物群落生态规律的认识,在控制、利用、改造、创造生物群落,进而实现保护自然环境、提高群落生产力等方面均有重要作用;第九章生态系统的一般特征、第十章生态系统中的能量流动、第十一章生态系统中的物质循环,属于生态系统部分,阐述生态系统结构、功能及生态系统的发展趋势、自我调节机制;第十二章陆地生态系统、第十三章水域生态系统,重点介绍最主要的两个生态系统类型,从中了解我国生态系统类型的丰富多样,以及如何保护生态环境和恢复已经退化的生态系统;第十四章景观生态系统,介绍景观结构、功能、动态以及它们之间的相互依赖、相互作用关系,生境破碎化对生物多样性的影响、自然资源管理与保护、城市与区域规划、自然保护区设计等;第十五章环境保护与可持续发展,阐述了与可持续发展相联系的全球变化、生物多样性保护等人类面临的几个最重要的生态环境问题;第十六章生态风险评估与生态规划,主要介绍如何采取行动或措施去维护和恢复生态环境。本教材既体现了生态学作为环境科学的基础理论,又紧密联系了生态学发展前沿的热点问题。

参与本教材编写工作的有李博院士(第一、二、六、七、十二章)、孙儒泳院士(第三、九、十章)、杨持教授(第八、十五章)、林鹏教授(第十三章)、王祥荣教授(第五、十六章第二节)、盛连喜教授(第十章第七节)、杨允菲教授(第四章)、孔繁翔教授(第十一章)、邬建国博士(第十四章)、齐晔博士(第十五章第一

节)、李晓军博士(第十五章第二节)、李燕红博士(第十六章第一节)、冯江副教授(第二章)、蔡立哲副教授(第十三章第四节)、林益明副教授(第十三章第二、三节)。

李博院士为本教材的出版花费了很多的心血,他的不幸去世对本教材的完成影响甚大,虽然杨持、林鹏两位副主编为最终的统稿工作也作出了很大努力,以最大的期望值去弥补这一损失,但仍不可能达到十分满意的程度,请读者给予理解。

内蒙古大学张海燕同志为本教材清绘部分插图,在此表示感谢!

高等教育出版社陈文、张月娥、林金安等同志积极推动本教材的编写、出版工作,在此深表感谢!

参与本书编写的人员较多,给统稿工作带来相当难度,加之编者水平有限,错误在所难免,希望使用本教材的教师、学生和环境科学工作者提出宝贵意见。

编者

一九九九·三

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E-mail：dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100120

购书请拨打电话：(010) 58581118

目 录

第一章 绪论	1
第一节 生态学的定义与发展	1
一、生态学的定义	1
二、生态学的研究对象	2
三、生态学的发展	3
第二节 21 世纪的生态学	7
思考题	8
第二章 生物与环境	9
第一节 环境的概念及其生态因子	9
一、环境的概念	9
二、环境因子分类	9
三、生态因子作用的一般特征	10
四、生态因子的限制性作用	11
第二节 生态因子的作用及生物的适应	14
一、光因子的生态作用及生物的适应	15
二、温度因子的生态作用及生物的适应	19
三、水因子的生态作用及生物的适应	23
四、土壤因子的生态作用及生物的适应	26
第三节 人与环境	29
一、环境与人类生存和健康的关系	29
二、人类活动对环境的影响	30
思考题	30
第三章 种群及其基本特征	31
第一节 种群的概念与动态	31
一、种群的概念	31
二、种群的基本特征	31
三、种群的动态	32
四、种群的空间格局	44
第二节 种群调节	46
一、气候学派	46

二、生物学派	46
三、自动调节学说	47
第三节 环境容纳量与种群资源的合理利用	48
一、环境容纳量	48
二、种群资源的合理利用	49
思考题	51
第四章 生活史	52
第一节 生活史概述	52
一、个体大小	52
二、生长与发育速度	53
三、繁殖	54
四、扩散	54
第二节 繁殖格局	56
一、一次繁殖和多次繁殖	56
二、生活年限与繁殖	56
第三节 繁殖策略	57
一、 r -选择与 K -选择	58
二、 R -选择、 C -选择和 S -选择的生活史式样	59
三、波动与稳定	60
第四节 性选择	61
一、植物的选择受精	61
二、动物的性选择	61
思考题	62
第五章 种内与种间关系	64
第一节 种内关系	65
一、密度效应	65
二、动植物的性行为	67
第二节 种间关系	69
一、种间竞争	69
二、他感作用	76
三、捕食作用	78
四、寄生与共生	80
思考题	82
第六章 生物群落的组成与结构	83
第一节 生物群落的基本特征与性质	83

一、群落的基本特征	83
二、群落的性质	85
第二节 群落的种类组成	86
一、种类组成的性质分析	87
二、种类组成的数量特征	88
三、种间关联	91
第三节 群落的结构	93
一、群落的结构要素	93
二、群落的外貌与季相	98
三、群落的垂直结构	99
四、群落的水平结构	100
五、群落交错区与边缘效应	100
第四节 影响群落组成和结构的因素	101
一、生物因素	101
二、干扰对群落结构的影响	102
三、空间异质性与群落结构	103
四、岛屿与群落结构	104
五、平衡说和非平衡说	106
第五节 群落的分类	107
一、生物群落的分类	108
二、群落的数量分类	111
思考题	113
第七章 生物群落的动态	114
第一节 群落变化类型	114
第二节 群落演替	115
一、群落演替类型	115
二、演替顶极学说	117
三、控制演替的几种主要因素	120
四、两种不同的演替观	122
第三节 物种多样性变化	124
一、物种多样性减少的原因	124
二、物种多样性减少产生的生态效应	125
三、物种多样性维持理论	126
四、保护物种多样性的主要措施	128
第四节 外来物种入侵	128
一、外来物种入侵的途径	128
二、入侵物种带来的危害	129

三、对外来物种的管理与控制	130
思考题	130
第八章 生态系统的一般特征	131
第一节 生态系统的基本概念	131
第二节 生态系统的组成与结构	132
一、生态系统的基本组成	132
二、生态系统的结构特征	134
第三节 生态效率	138
一、常用的几个能量参数	138
二、营养级位之内的生态效率	138
三、营养级位之间的生态效率	139
第四节 生态系统的反馈调节和生态平衡	140
思考题	141
第九章 生态系统的能量流动	142
第一节 生态系统中的能量与能量环境	142
一、生态系统中的能量	142
二、能量环境	142
三、生态系统中的热力学	143
第二节 生态系统的初级生产	144
一、初级生产的基本概念	144
二、初级生产的生产效率	145
三、初级生产量的测定方法	147
四、初级生产量与人类消费	148
第三节 生态系统的次级生产	149
一、次级生产过程	149
二、次级生产量的测定方法	150
三、次级生产的生态效率	150
四、次级生产量与人类消费	151
第四节 生态系统中的分解作用	152
一、分解过程	152
二、分解过程的限制因子	154
三、微生物与人类的关系	155
第五节 生态系统中的能量流动	156
一、食物链层次上的能量流动	157
二、生态系统层次上的能量流动	157
三、异养生态系统的能流分析	159

四、生态系统的能流模型	160
思考题	161
第十章 生态系统的物质循环	162
第一节 物质循环的概念与特点	162
一、物质循环的概念	162
二、物质循环的模式	163
三、物质循环的特点	164
第二节 地球化学循环	165
一、水循环	165
二、气体型循环	167
三、沉积型循环	172
四、人类活动对生物地球化学循环的影响	174
第三节 有毒有害物质循环	175
一、有毒有害物质循环的一般特点	175
二、有毒有害物质循环实例	176
第四节 放射性核素循环	180
一、放射性污染的特点	180
二、放射性核素在生态系统中的循环过程	180
第五节 生物地球化学循环与人体健康	181
一、地方病	181
二、微量元素碘	182
三、微量元素硒	183
思考题	184
第十一章 生态系统的自组织调节与系统稳定性	185
第一节 生态系统的退化与恢复	185
一、生态系统的退化	185
二、生态系统的恢复	185
第二节 生态系统的自组织调节	186
第三节 生态系统的稳定性及其维持	187
一、生态系统的稳定性	187
二、生态系统稳定性的维持	189
第四节 盖亚假说	190
一、盖亚假说的提出	190
二、盖亚假说的现实意义	191
三、共筑人类家园	191
思考题	192

第十二章 陆地生态系统	193
第一节 概述	193
一、陆地生态系统的特点	193
二、陆地生态系统的分布格局	193
第二节 森林生态系统	195
一、森林生态系统类型	196
二、森林生态系统的功能	200
三、森林生态系统的利用与抚育	201
第三节 草原生态系统	202
一、草原生态系统类型	202
二、草原生态系统的功能	207
三、草原生态系统的合理利用与退化草原的恢复	208
第四节 荒漠生态系统	210
一、荒漠生态系统类型	210
二、荒漠生态系统的生态功能	213
三、沙漠化与沙尘暴的防治	214
思考题	217
第十三章 水域生态系统	218
第一节 概述	218
一、水域生态系统的特点	218
二、水域生态系统的组成	219
第二节 淡水生态系统	220
一、淡水生态系统的类型	220
二、淡水生态系统的功能	223
三、河流与湖泊的利用及保护	225
第三节 湿地生态系统	226
一、湿地的主要类型	226
二、湿地生态系统的功能	230
三、湿地的利用与保护	231
第四节 海洋生态系统	232
一、海洋环境的特征与海洋生态系统类型	232
二、海洋生态系统的价值与功能	236
三、海洋的利用与保护	238
思考题	239
第十四章 景观与全球变化	240
第一节 景观生态学	240

一、景观与景观生态学	240
二、景观生态学中的一般概念	241
三、景观生态学的应用	242
第二节 全球变化生态学	243
一、全球气候变化的成因	244
二、气候变化的负面效应	247
三、人类如何应对全球气候变化带来的影响	248
思考题	249
第十五章 环境保护与可持续发展	250
第一节 环境问题与环境保护	250
第二节 可持续发展概论	251
第三节 制约可持续发展的主要因素	253
一、资源不足	254
二、环境破坏	263
三、人口增长	264
四、科学技术水平	264
思考题	266
参考文献	267

第一章 绪 论

通过绪论一章的学习,了解生态学的研究对象、内容、范围、方法以及生态学的最新发展。特别是 21 世纪生态学的发展方向。

学习生态学,不仅要掌握生物与环境相互作用的一般原理,更要突出地关注人类活动下生态过程的变化及其对人类生存的影响。

第一节 生态学的定义与发展

一、生态学的定义

生态学(ecology)一词源于希腊文 oikos,其意为“住所”或“栖息地”,字尾 logos 意为“论述”或“学科”。从字义上讲,生态学是关于居住环境的科学。此外,生态学与经济学(economics)为同一词源,在词义上具共同点,所以有人把生态学叫做自然经济学,美国 R. E. Ricklefs 在 1976 年写过一本叫做《自然经济》(*The Economy of Nature*, 1976)的书,副标题是“基础生态学教本”,到 2008 年已经出到第六版。

生态学作为一个学科名词,是德国博物学家 E. Haeckel 于 1866 年在其所著《普通生物形态学》(*Generelle Morphologie der Organismen*)一书中首先提出来的,他对生态学的理解是研究生物在其生活过程中与环境的关系的学科,尤指动物有机体与其他动、植物之间的互惠或敌对关系。此后,由于研究背景和研究对象的不同,不同学者对生态学提出了不同的定义。日本东京帝国大学三好学(1895)把 ecology 译为生态学,后经武汉大学张挺教授把“生态学”一词介绍到我国。

20 世纪 50 年代之后,生态学已打破动、植物的界线,进入生态系统时期,研究范围越来越广泛,并超出生物学的领域。在一些新的生态学著作中,对生态学采用了新的定义。美国生态学家 E. P. Odum 的定义是“生态学是研究生态系统的结构和功能的科学”,在其后来的《生态学》(*Ecology: A Bridge Between Science and Society*, 1997)一书中,认为生态学越来越脱离生物学而成为独立的学科,是“综合研究有机体、物理环境与人类社会的科学”,并以“科学与社会的桥梁”作为该书的副标题。这里强调了人类在生态学过程中的作用。中国生态学会创始人马世骏(1980)对生态学的定义是“研究生命系统与环境系统之间相互作用规

律及其机制的科学”。

综上所述,生态学的定义颇多,正如 E. P. Odum (1971) 所说的,最好的定义可能是最简明的和最不专业化的,因此我们认为采用 E. Haeckel 的定义还是适宜的,即“生态学是研究生物与环境间相互关系的科学”。这里,生物包括动物、植物、微生物及人类本身,即不同的“生命系统”,而环境则指生物生活其中的无机、有机因素,生物因素和人类社会,即“环境系统”。

二、生态学的研究对象

由于研究对象的复杂性,生态学已经发展成一个庞大的学科体系。根据研究对象的组织水平、类群、生境以及研究性质,可将其划分为不同类型。

1. 从研究对象的组织水平划分

生物的组织层次是从分子到生物圈,与此相应,生态学也分化出分子生态学 (molecular ecology)、个体生态学 (autecology)、种群生态学 (population ecology)、群落生态学 (community ecology)、生态系统生态学 (ecosystem ecology)、景观生态学 (landscape ecology) 与全球生态学 (global ecology)。

2. 从研究对象的分类学类群划分

生态学起源于生物学,生物的一些特定类群如植物、动物、微生物以及上述各大类群中的一些小类群如陆生植物、水生植物、哺乳动物、啮齿动物、鸟类、昆虫、藻类、真菌和细菌等,甚至每一个物种都可从生态学角度进行研究。因此,生态学可分出植物生态学、动物生态学、微生物生态学等,以及各个主要物种的生态学。

3. 按研究对象的生境类别划分

按研究对象的生境类别可以分为陆地生态学 (terrestrial ecology)、海洋生态学 (marine ecology)、淡水生态学 (freshwater ecology)、岛屿生态学 (island ecology 或 island biogeography) 等。

4. 按研究性质划分

按研究性质可划分出理论生态学与应用生态学。理论生态学涉及生态学进程、生态学关系的数学推理及生态学建模。应用生态学则是将生态学原理应用于有关部门,例如,应用于各类农业资源的管理,产生了农业生态学、森林生态学、草地生态学、家畜生态学和自然资源生态学等;应用于城市建设则形成了城市生态学 (urban ecology);应用于环境保护与受损资源的恢复则形成了保育生物学、恢复生态学 (restoration ecology),生态工程学 (ecological engineering);应用于人类社会,则产生了人类生态学 (human ecology)、生态伦理学 (ecological ethics) 等。

此外,还有学科间相互渗透而产生的边缘科学。例如,数量生态学、化学生态学、物理生态学和经济生态学等。

三、生态学的发展

生态学经历了一个漫长的历史过程,而且是多元起源的。概括地讲,大致可分出4个时期:生态学的萌芽时期,生态学的建立时期,生态学的巩固时期,现代生态学时期。

1. 生态学的萌芽时期(公元16世纪以前)

公元前100年前后,我国农历已确立了24节气,它反映了作物、昆虫等生物现象与气候之间的关系。这一时期还出现了记述鸟类生态的《禽经》,记述了不少动物行为。在欧洲,Aristotle按栖息地把动物分为陆栖、水栖等大类,还按食性分为肉食、草食、杂食及特殊食性4类。Aristotle的学生、古希腊著名学者Theophrastus在其著作中曾经根据植物与环境的关系来区分不同树木类型,并注意到动物色泽变化是对环境的适应。但上述古籍中没有生态学这一名词。

2. 生态学的建立时期(公元17世纪至19世纪末)

进入17世纪之后,随着人类社会经济的发展,生态学作为一门科学开始成长。例如,著名化学家R. Boyle在1670年发表的低气压对动物效应的试验,标志着动物生理生态学的开端;1735年法国昆虫学家Reaumur发现,就一物种而言,日平均气温总和对任一物候期都是一个常数,被认为是研究积温与昆虫发育生理的先驱;1792年德国植物学家C. L. Willdenow在《草学基础》一书中详细讨论了气候、水分与高山深谷对植物分布的影响,他的学生A. Humboldt发扬了老师的思想,于1807年用法文出版《植物地理学知识》一书,提出“植物群落”、“外貌”等概念,并指出“等温线”对植物分布的意义;1798年马尔萨斯《人口论》(*An Essay on the Principle of Population*)的发表,促进了达尔文“生存斗争”及“物种形成”理论的形成,并促进了“人口统计学”及“种群生态学”的发展。1855年,Al. de Candolle将积温引入植物生态学,为现代积温理论打下了基础。

进入19世纪之后,生态学发展很快并日趋成熟。1859年达尔文的《物种起源》问世,促进了生物与环境关系的研究,使不少生物学家开展了环境诱导生态变异的实验生态学工作。也在1859年,法国Saint Halaire提出ethology一词,定义为研究生物与环境关系的科学,但并未获得公认,ethology一词仅用来表示动物的行为学。直到1866年Haeckel提出ecology一词,才首次提出了生态学定义。丹麦植物学家E. Warming于1895年发表了他的划时代著作《以植物生态地理为基础的植物分布学》,1909年经作者本人改写,用英文出版,改名《植物生态学》(*Ecology of Plants*)。与此同时,波恩大学教授A. F. W. Schimper于1898年出版《以生理为基础的植物地理学》,这两本书全面总结了19世纪末叶之前生态学的研究成就,被公认为生态学的经典著作,标志着生态学作为一门生物学的分支科学的诞生。

3. 生态学的巩固时期(20世纪初至20世纪50年代)

20世纪初期,动、植物生态学并行发展,出版了不少生态学著作与教科书。

在动物生态学方面,关于生理生态学、动物行为学和动物群落学等研究有了较大的进展。在此期间出版的有关著作有 H. S. Jennings(1906)的《无脊椎动物的行为》(*Behavior of the Lower Organisms*)、美国生态学家 V. E. Shelford(1913)的《温带美洲的动物群落》等(*Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region*)。

在植物生态学方面,继 Warming 和 Schimper 之后,在生理生态学与群落生态学方面出现了大量著作。如美国 F. E. Clements 的《植被的结构与发展》(*The Development and Structure of Vegetation*)(1904)和《生态学研究方法》(*Research Methods in Ecology*)(1905)、《植物生理与生态学》(*Plant Physiology and Ecology*)(1907),苏卡切夫(1908)的《брянск 森林群系及它们的相互关系》,美国 H. C. Cowles(1911)出版的《生态学》、英国 A. G. Tansley(1911)的《英国的植被类型》(*Types of British Vegetation*)等。

20世纪20年代到50年代,生态学得到进一步巩固与发展。

在动物生态学方面,开始了种群研究,并将统计学引入生态学,如英国生态学家 A. J. Lotka(1925)提出了有关种群增长的数学模型。出版的动物生态学教本与专著,如 C. Elton(1927)的《动物生态学》(*Animal Ecology*)、V. E. Shelford(1929)的《实验室及野外生态学》(*Laboratory and Field Ecology*)、美国生态学家 R. N. Chapman(1931)的《动物生态学》(*Animal Ecology with Especial Reference to Insects*)、中国费鸿年(1937)的《动物生态学纲要》、苏联 Капшаров(1945)的《动物生态学基础》等。1949年,W. C. Allee 等合著的《动物生态学原理》(*Principles of Animal Ecology*)出版,被认为是动物生态学进入成熟期的重要标志之一。

植物生态学在这一时期也得到重要发展,出版的主要著作有苏联苏卡乔夫的《植物群落学》(1908)、美国 F. E. Clements(1916)的《植物的演替》(*Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*)、瑞典 Du Rietz(1921)的《近代植物社会学方法论基础》、英国 A. G. Tansley(1923)的《实用植物生态学》(*Practical Plant Ecology: A Guide for Beginners in Field Study of Plant Communities*)、法国 Braun-Blanquet(1932)的《植物社会学》、苏联苏卡切夫的《生物地理群落学与植物群落学》(1945)等。由于各地自然条件、植物区系、植被性质及开发利用程度的差异,植物生态学在研究方法、研究重点上各地有所不同,在这一时期形成了几个著名的生态学派,主要有:

(1) 北欧学派(Uppsala 学派):由瑞典 Uppsala 大学的 R. Sernander 所创建,继承人为 G. E. Du Rietz。以注重群落分析为特点。

(2) 法瑞学派:有两个中心,一在瑞士苏黎世大学,一在法国蒙伯利埃大学,

所以又称为苏黎世-蒙伯利埃学派,他们联合创建了“国际高山和地中海地植物研究站”和“Rübel 地植物研究所”。他们把植物群落生态学称为“植物社会学”,并用特征种和区别种划分群落类型,建立了严密的植被等级分类系统,也常被称为植物区系学派。代表人物为 J. Braun-Blanquet。1935 年后,北欧学派与本学派合流,被称为西欧学派或大陆学派。

(3) 英美学派:代表人物是美国的 F. E. Clements 与英国的 A. G. Tansley,以研究植物群落的演替和创建顶极学说而著名,有人称之为动态学派。

(4) 苏联学派:以苏卡乔夫为代表,他们注重建群种与优势种,建立了一个植被等级分类系统,并重视植被生态、植被地理与植被制图工作。他们的工作以植物群落和植被为主,统称为“地植物学”。

此外,这一时期英国(1913)、美国(1916)等相继成立了生态学会;创办了一些生态学刊物,如 *Journal of Ecology* (1913)、*Ecology* (1920)、*Ecological Monographs* (1931),以及 *Journal of Animal Ecology* (1932)。

20 世纪 50—60 年代,是传统生态学向现代生态学过渡时期,并出现了一些新的中心。如德国的 H. Ellenberg 对生态幅度与生理幅度以及生态种组的研究, L. Walter (1995, 2012) 的植物生理生态学研究,法国 Toulouse 植被制图中心(以 H. Gaussen 为代表)的植被制图研究,美国康乃尔大学植被分析研究(R. H. Whittaker 为代表)等。

4. 现代生态学时期(20 世纪 60 年代以来)

20 世纪 60 年代以来,由于工业的高度发展和人口的迅速增长,带来了许多全球性的问题(例如,人口问题、环境问题、资源问题和能源问题等),涉及人类的生死存亡。人类居住环境的污染、自然资源的破坏与枯竭,以及加速的城市化和资源开发规模的不断增长,迅速改变着人类自身的生存环境,造成对人类未来生活的威胁。上述问题的控制和解决,都要以生态学原理为基础,因而引起社会上对生态学的兴趣与关心。现在不少国家都提倡全民的生态意识,生态学的研究领域也日益扩大,不再限于生物学,而是渗透到地学、经济学以及农、林、牧、渔、医药卫生、环境保护和城乡建设等各个部门,成为举世瞩目的科学。

现代生态学较传统生态学在研究层次、研究手段和研究范围上都有了很大的改变,具体阐述如下:

(1) 研究层次上向宏观与微观两极发展:传统生态学以动植物个体、种群、群落为主要研究对象,学科上主要发展了生理生态学、种群生态学与群落生态学。现代生态学的研究对象已在宏观方向上扩展到生态系统、景观与全球研究。在生态系统水平上,对各生物类群(biome)的生产力、能量流动与物质循环研究取得丰硕成果,已出版若干专著。景观生态学的形成与发展更加令人注目,美国景观生态学家 R. J. T. Forman (1995) 出版了《土地镶嵌体——景观与区域生态

学》(*Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*)一书,对该方面的成就做了概括。对于全球变化、生物多样性、臭氧层空洞等的研究也有较大进展,从区域扩展到整个生物圈,1996年C. H. Southwick出版了《人类前景中的全球生态学》(*Global Ecology in Human Perspective*)。英国北威尔士大学J. L. Harper对植物种群的研究,Rachel Carson(1962)出版了《寂静的春天》(*Silent Spring*),成为促使环境保护事业在美国和全世界迅速发展的引领者。

现代生态学在向宏观方向发展的同时,在微观方向上也取得了不少进展,近年来出现了分子生态学等新的分支,Harry Smith等于1992年创办了*Molecular Ecology*杂志,这份杂志可使个体生态学家、群落生态学家、遗传学家、生物化学家和分子生物学家走到一起。可见,生态学的研究层次已囊括了分子、基因、个体直到整个生物圈与全球。

(2) 研究手段的更新:科学的发展与方法和技术有关,在传统生态学的研究中,生态学着重研究对象的描述,所用方法、仪器都很简单,一个小小的工具箱就是生态学计量的所有仪器。由于数学、物理、化学及技术科学的发展以及相关学科向生态学的渗透,在现代生态学研究已广泛使用野外自计电子仪器(测定光合、呼吸、蒸腾、水分状况、叶面积、生物量及微环境等),同位素(同位素示踪用于测定物质转移与物质循环等,稳定性同位素用于生物进化、物质循环、全球变化等),遥感与地理信息系统(用于时空现象的定量、定位与监测),生态建模(从生态生理过程、斑块、种群、生态系统和景观到全球)等方法和技术,支持了现代生态学的发展。特别值得提出的是,在生态系统整体研究中,由于系统结构与功能的复杂性,一般研究方法(如直观描述、调查分析、数理统计、单项实验等)已不能满足需要,人们发现系统理论与系统分析是研究生态系统的有效工具,于是产生了系统生态学。最初,因生态系统中各变量之间的关系往往是非线性的,给分析求解带来很大的困难,影响了系统生态学的发展。近20年来,电子计算机的迅速发展与应用,解决了上述困难,从而促进了生态系统建模与系统生态学的发展。

(3) 研究范围的扩展:传统生态学以研究自然现象为主,很少涉及人类社会。现代生态学则结合人类活动对生态过程的影响,从纯自然现象研究扩展到自然-经济-社会复合系统的研究。过去,许多国家只注意经济的发展而忽视了自然界的一些基本规律,结果引起资源破坏、环境恶化等后果。这就需要用生态学观点去分析经济建设活动对环境的影响,因此生态学在解决资源、环境、可持续发展等重大问题上具有重要作用,从而受到社会的普遍重视。许多国家和地区的决策者,对任何大型建设项目,如缺少生态环境论证则不予审批。因此,研究人类活动下生态过程的变化已成为现代生态学的重要内容。为此,德国生态学家H. Lieth等人称生态学为人类生存的科学(science of survival),E. P.

Odum 在《生态学——科学与社会的桥梁》(1997)一书中,标上了“科学与社会的桥梁”副标题。

从上面的叙述中不难看出,随着科学的发展,与人类生存密切相关的许多环境问题都成为生态学学科发展中的前沿热点问题,生态学越来越融合于环境科学之中。特别是以人类生存环境为中心的生态学研究,更显得突出。

第二节 21 世纪的生态学

生态学作为最早提出可持续发展概念和积极参与实施的先驱者之一,在目前的社会历史条件下正面临前所未有的挑战和发展机遇,其不断发展成熟的生态学原理对人类社会的可持续发展起着越来越重要的指导作用。

“可持续发展”的提出,反映了人类对自身以往发展模式的怀疑和否定,也反映了人类对今后发展道路和发展目标的憧憬和向往。“走可持续发展之路”,人类的这一次反思是深刻的,有划时代的意义。

一个由 M. Palmer 等 20 名著名生态学家组成的美国生态学会生态远景委员会 2004 年完成了一个战略研究报告。该报告的简介以“拥挤地球的生态学”为名刊登在《科学》(*Science*)杂志 2004 年 5 月 28 日第 304 卷上。《生态学与环境科学前沿》(*Frontiers in Ecology and the Environment*)杂志 2005 年 2 月出版“生态可持续发展未来之展望”专辑,专门介绍了该报告总纲的详细内容和相关领域的行动方略。这一报告是划时代的,它代表着世界生态学在继续深化现有研究领域的时候,正从传统生物生态学向人类可持续发展生态学、从经院生态学向管理决策生态学、从自然生态学向社会生态学、从恢复生态学向工程生态学拓展和升华。

下面引用原文刊于美国生态学会 *Frontiers in Ecology and the Environment* 中的一篇文章,文章的题目是“21 世纪的生态学与可持续发展”,文中的一段话如下:“生态学研究已为了解自然和人类对自然的影响作出了巨大的贡献。今后的研究重点应该放在可持续发展上。生态系统管理和高强度的资源开发是未来的发展趋势。生态学家肩负着生态学研究、环境政策和决策之间进行沟通的重大使命。……”

对这段话的进一步理解就应该是,21 世纪生态学研究的一个突出特点就是更加紧密地结合社会和生产中的实际问题,不断突破其初始时期以生物为中心的学科界限(未来的环境是以人类为主体的),向解决社会当前面临的社会问题发展,并在实现社会的可持续发展中起着越来越重要的作用。

随着世界人口的急剧增长和人类对生态系统的不断干扰和破坏,环境问题将是 21 世纪人类所面临的最大挑战,也是未来这个已经拥挤不堪的地球可持续

发展的要害。我们的目光必须看得更远,必须把研究的重点放在人类如何在一个可持续发展的自然界生存这个重大的问题上。

当代生态学研究越来越注意与大众相结合,与社会发展和生产实际的需要相结合,并成为政府决策和行动的基础。当生态学介入生产和社会问题时,特别是涉及可持续发展的问题时,就不可避免地要与政策、经济、法律以及美学、道德、伦理等方面产生联系,甚至进入哲学领域的更深层次的思考。

21 世纪生态学发展的战略目标是:

1. 促进以生态学为基础的科学决策

目前,我们往往不能及时地将生态科学的知识转化为政策、管理和教育的实际,为其提供准确的和可运行的信息服务。21 世纪的生态学必须能够回答管理者的实际问题,当然,也要求决策者能够认识到生态学与决策之间的关系。

2. 推进面向可持续发展的创新性生态学研究

为了在 21 世纪开展创新性的并且有效的生态学研究,生态学工作者必须主动提出具有前瞻性的科学问题与要求,发展有创造性的新思想,使用新方法,敢于向前所未有的尺度与范围挑战。生态研究的最终目的是更好地理解生态系统的可持续能力与生态服务功能。基础研究固然重要,研究如何解决问题更是不可少的。但是,要同时完成两者,我们不仅要有创新思维及预知未来需要和问题的能力,也要明显改善生态信息的获取、综合;以及交流的方式,更需要新的工具、方式及基础设施。

3. 促进文化交融创建一个前瞻性的国际生态学

在人口膨胀,环境不断恶化的情况下,为世界创建一门可持续发展的科学必须把人类活动和全球观作为生态研究的极为重要的内容。这意味着我们不能只局限于研究人类活动对一两个特定地区环境的影响,而要把区域以至全球范围内的人类经济、社会、政治和环境管理的复杂性作为生态系统的重要组成部分。为了达到全球可持续发展,生态学必须国际化。

生态研究的目不仅仅限于描述现象,更重要的是要针对当代存在的诸多生态学问题以及环境问题,提出解决问题的方法和措施。

思 考 题

1. 现代生态学的发展趋势及特点是什么?
2. 为什么说 21 世纪生态学是可持续发展的生态学?

第二章 生物与环境

生物不能脱离生存环境而存活,需要对异质性的环境不断地去适应;反过来,环境又要求生物来维持与调控,生物与环境是相互依存、协同进化的关系。

第一节 环境的概念及其生态因子

一、环境的概念

环境(environment)是指某一特定生物体或生物群体以外的空间,以及直接或间接影响该生物体或生物群体生存的一切事物的总和。环境总是针对某一特定主体或中心而言的,是一个相对的概念,离开了这个主体或中心也就无所谓环境,因此环境只具有相对的意义。在生物科学中,环境是指生物的栖息地,以及直接或间接影响生物生存和发展的各种因素。环境科学中,一般以人类为主体,环境是指围绕着人群的空间以及其中可以直接或间接影响人类生活和发展的各种因素的总体。

环境有大小之别,大到整个宇宙,小至基本粒子。例如,对太阳系中的地球而言,整个太阳系就是地球生存和运动的环境;对栖息于地球表面的动植物而言,整个地球表面就是它们生存和发展的环境;对某个具体生物群落来讲,环境是指所在地段上影响该群落发生发展的全部无机因素(光、热、水、土壤、大气及地形等)和有机因素(动物、植物、微生物及人类)的总和。总之,讨论环境时,要包含着特定的主体,离开了主体的环境是没有内容的,同时也是毫无意义的。

二、环境因子分类

美国生态学家 Daubenmire(1959)将环境因子分为3大类:气候类、土壤类和生物类;包括7个并列的项目:土壤、水分、温度、光照、大气、火和生物因子。

在生态学文献中我们常常会碰到“环境因子(environmental factor)”和“生态因子(ecological factor)”两个概念,在一些学者看来两者是同义语,而另一些学者认为它们其实是既有联系、又有区别的两个概念。环境因子是指生物体外部的全部环境要素。而生态因子是指环境中对生物生长、发育、生殖、行为和分布有直接或间接影响的环境要素,如温度、湿度、食物、氧气、二氧化碳和其他相关生物等。

三、生态因子作用的一般特征

(一) 综合作用

环境中各种生态因子不是孤立存在的,而是彼此联系、互相促进、互相制约,任何一个因子的变化,必将引起其他因子不同程度的变化以及反应。生态因子所发生的作用虽然有直接和间接作用、主要和次要作用、重要和不重要作用之分,但它们在一定条件下又可以互相转化。这是由于生物对某一个极限因子的耐受限度,会因其他因子的改变而改变,所以生态因子对生物的作用不是单一的而是综合的。

(二) 主导因子作用

在诸多生态因子中,有一个生态因子对生物起决定性作用,称为主导因子,主导因子发生变化会引起其他因子也发生变化。例如,植物在进行光合作用时,光强是主导因子,温度和 CO_2 为次要因子。植物发生春化作用时,低温为主导因子,湿度和通气条件是次要因子。

(三) 直接作用和间接作用

区分生态因子的直接作用和间接作用对认识生物的生长、发育、繁殖及分布都很重要。环境中的地形因子,其起伏程度、坡向、坡度、海拔及经纬度等对生物的作用不是直接的,但它们能影响光照、温度、雨水等因子的分布,因而对生物产生间接作用。

(四) 阶段性作用

由于生物生长发育不同阶段对生态因子的需求不同,因此生态因子对生物的作用也具阶段性,这种阶段性是由生态环境的规律性变化所造成的。例如,光照长短在植物的春化阶段并不起作用,但在光周期阶段则是很重要的。有些鱼类不是终生都定居在某一环境中,根据其生活史的各个不同阶段,对生存条件有不同的要求,如鱼类的洄游,大马哈鱼生活在海洋中,生殖季节就成群结队洄游到淡水河流中产卵,而鳊鲂则在淡水中生活,洄游到海洋中去生殖。

(五) 不可代替性和补偿作用

环境中各种生态因子对生物的作用虽然不尽相同,但都各具有重要性,尤其是发挥主导作用的因子,如果缺少便会影响生物的正常生长发育,甚至生病或死亡。所以从总体上说生态因子是不可代替的,但是局部是能补偿的。如在一定

条件下,多个生态因子的综合作用过程中,由于某一因子在量上的不足,可以由其他因子来补偿,同样可以获得相似的生态效应。以植物进行光合作用来说,如果光照不足,可以增加二氧化碳的量来补足;软体动物在镉多的地方,能利用镉来补偿壳中钙的不足。生态因子的补偿作用只能在一定范围内作部分补偿,而不能以一个因子代替另一个因子,且因子之间的补偿作用也不是经常存在的。

四、生态因子的限制性作用

(一) 限制因子

生物的生存和繁殖依赖于各种生态因子的综合作用,但是其中必有一种和少数几种因子是限制生物生存和繁殖的关键性因子,这些关键性的因子就是限制因子。任何一种生态因子只要接近或超过生物的耐受范围,它就会成为这种生物的限制因子。

如果一种生物对某一生态因子的耐受范围很广,而且这种因子又非常稳定,那么这种因子就不太可能成为限制因子;相反,如果一种生物对某一生态因子的耐受范围很窄,而且这种因子又易于变化,那么这种因子很可能就是一种限制因子。例如,氧气对陆生动物来说,数量多、含量稳定而且容易得到,因此一般不会成为限制因子(寄生生物、土壤生物和高山生物除外)。但是氧气在水体中的含量是有限的,而且经常发生波动,因此常常成为水生生物的限制因子。因为各种生态因子对生物来说并非同等重要,生态学家一旦找到了限制因子,就意味着找到了影响生物生存和发展的关键性因子。

(二) Liebig 最小因子定律

德国化学家 Justus Liebig 于 1840 年在其所著的《有机化学及其在农业和生理学中的应用》一书中,分析了土壤与植物生长的关系,认为每一种植物都需要一定种类和一定数量的营养元素,并阐明在植物生长所必需的元素中,供给量最少(与需要量比相差最大)的元素决定着植物的产量。例如,当土壤中的氮可维持 250 kg 产量,钾可维持 350 kg 产量,磷可维持 500 kg 产量,则实际产量只有 250 kg。如多施 1 倍的氮,产量将停留在 350 kg,因这时产量为钾所限制。Liebig 指出:“植物的生长取决于处在最小量状况的食物的量”,这一概念被称做“Liebig 最小因子定律”(Liebig's law of the minimum)。

(三) Shelford 耐性定律

美国生态学家 V. E. Shelford 于 1913 年指出,一种生物能够存在与繁殖,要依赖综合环境的全部因子的存在,只要其中一项因子的量(或质)不足或过多,

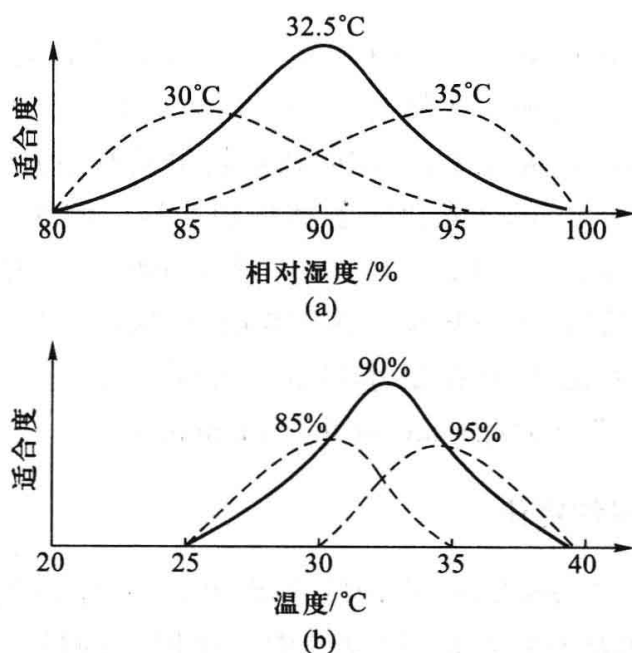
超过了某种生物的耐性限度(the limits of tolerance),则使该物种不能生存,甚至灭绝。这一概念被称为 Shelford 耐性定律。

生物的耐性限度是可以改变的,因为生物对环境的缓慢变化有一定的调整适应能力,甚至能逐渐适应于极端环境,如高山上的雪莲(*Saussurea involucrata*)、温泉中的细菌等。但这种适应性是以减弱对其他环境因子的适应能力为代价的,一些窄生态幅生物,对范围狭窄的极端环境条件具有极强的适应能力,但却丧失了在其他环境下生存的能力。相反,广生态幅的生物对某一极端环境的适应能力则甚低。

另外,影响生物的各因子之间,存在明显的相互关联。例如,生物对温度的耐性限度与湿度有密切联系, E. R. Pianka (1978) 指出,一种生物在什么湿度下适合度(fitness)最大要取决于温度,同样在温度梯度上的最适点则取决于湿度(图 2-1)。如把湿度与温度条件结合在一起(图 2-1c),则可看出,当湿度与温度很低或很高时,该种生物的耐性限度都比较窄,而在中湿与中温相结合的条件下,耐受性限度达到最高。

(四) 生态幅

在自然界,由于长期自然选择的结果,每个种都适应于一定的环境,并有其特定的适应范围。例如,熊猫仅见于秦巴山区,大象只生长在热带丛林,野兔、麻雀的分布则广得多;又如红松(*Pinus koraiensis*)主要生长在北温带湿润区山地,望天树(*Parashorea chineses*)主要见于西双版纳热带雨林,而芦苇则到处可见。就个别生态因子而言亦是如此,如高山冻原上的一种衣藻(*Chlamydomonas nivalis*)只能在 0℃ 上下繁衍,温泉中的一些嗜温细菌和蓝绿藻只能在高温下生存,而一



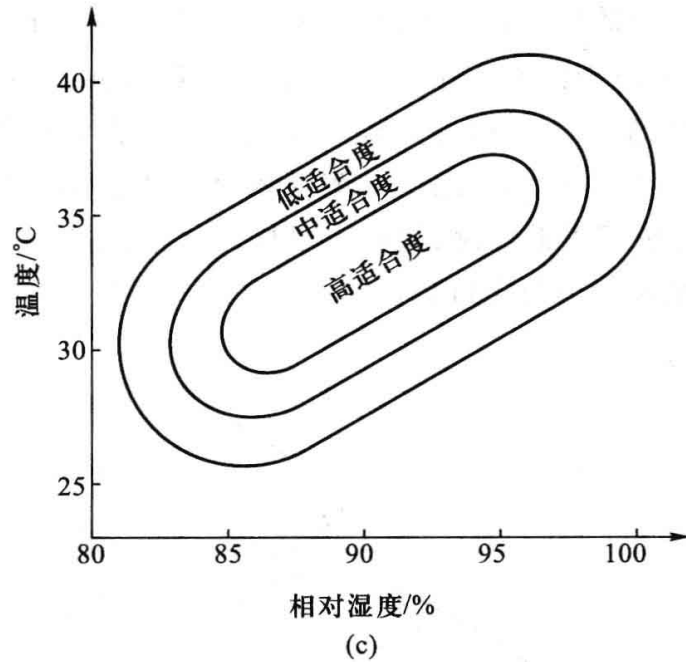


图 2-1 两个因子作用对生物适合度的影响(引自 Pianka, 1978)

般的陆生维管植物可以在很宽的温度范围内生长。每一个种对环境因子适应范围的大小即生态幅(ecological amplitude),这主要决定于各个种的遗传特性。

生态学中常常使用一系列名词以表示生态幅的相对宽度。例如,窄食性,广食性;窄温性,广温性;窄盐性,广盐性;窄栖性,广栖性。

图 2-2 是广温性和窄温性生物的生态幅比较,窄温种的温度三基点紧靠在一起。对广温性生物影响很小的温度变化,对窄温种常常是临界的。

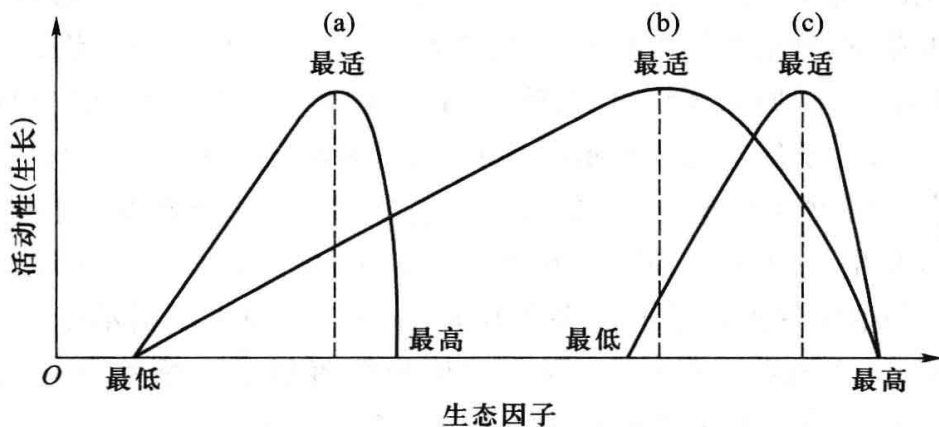


图 2-2 窄温性与广温性生物的生态幅(引自 Pianka, 1978)

(a) 冷窄温 (b) 广温 (c) 暖窄温

(五) 耐性限度的驯化

生物的耐性限度还可通过人为锻炼方法改变。锻炼(acclimation)又称为驯

化,即生物对新环境的适应。这一锻炼过程是通过酶系统的调整而实现的,因为酶只能在特定的环境范围内起作用,并决定着生物的代谢速率与耐性限度,所以驯化过程是生物体内酶系统的改变过程。如把同一种金鱼长期饲养在两种不同温度下(24℃和37.5℃),它们对温度的耐性限度与生态幅,最终将发生明显改变(图2-3)。植物也有类似情况,如南方果树的北移,北方作物的南移,野生植物的栽培化,都要经过一个驯化过程。

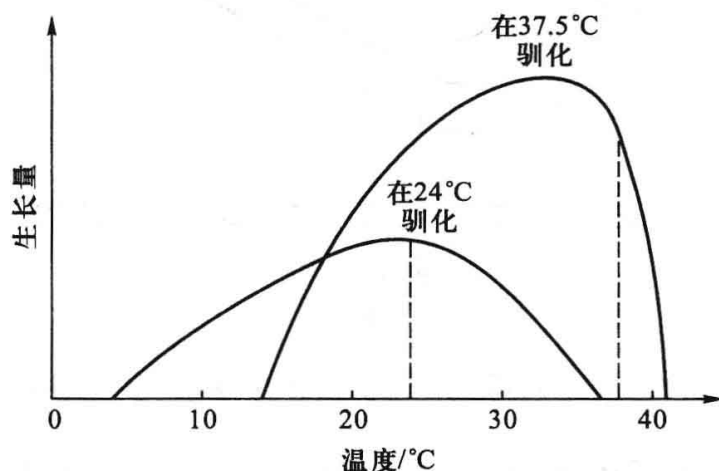


图2-3 金鱼在两种不同温度下的驯化结果(引自 Pianka, 1978)

(六) 指示生物(indicator organisms)

生物在与环境相互作用、协同进化的过程中,每个种都留下了深刻的环境烙印,因此常用生物作为指示者,反映环境的某些特征。例如,农民常根据物候确定农时,“枣芽发,种棉花”,“杏花开,快种麦”就是华北平原广泛流传的农谚,南宋诗人陆游也留下“野人无历日,鸟啼知四时”的名句。民间还利用动物行为预报天气变化,如燕子低空飞翔预示雨将来临,蜻蜓高飞预示天晴。水文地质工作者常利用指示植物寻找地下水,如我国北方草原区,凡有芨芨草(*Achnatherum splendens*)成片生长的地段,都有浅层地下水分布;美国的 Curtis(1959)列出了威斯康星地区湖泊中软水的指示植物为 *Gratiola aurea*,硬水的指示植物为 *Ranunculus aquatilis*。土地资源调查中,则利用植物群落指示土壤性质与肥力状况。在环境保护上,常利用地衣等敏感生物指示大气污染状况等。

第二节 生态因子的作用及生物的适应

单因子的论述是了解复杂生态问题的一种方法,是评价各种因子在实际生态系统中共同作用的基础。

一、光因子的生态作用及生物适应

绿色植物的光合系统是太阳能以化学能的形式进入生态系统的唯一通路,也是食物链的起点。光本身又是一个十分复杂的环境因子,太阳辐射的强度、质量及其周期性变化对生物的生长发育和地理分布都产生着深刻的影响,而生物本身对这些变化的光因子也有着极其多样的反应。

(一) 光强的生态作用与生物适应

1. 光强对生物的生长发育和形态建成有重要的作用

光照的强度(简称“光照度”)与植物细胞的生长和分化、体积的增长和质量的增加关系密切;光能够促进组织和器官的分化,制约器官的生长发育速度,使植物各器官和组织保持发育上的正常比例。黄化现象(etiolation phenomenon)是光与形态建成的各种关系中最极端的例子,黄化是植物对黑暗环境的特殊适应。由于植物叶肉细胞中的叶绿体必须在一定的光强条件下才能形成,所以在种子植物、裸子植物、蕨类植物和苔藓植物中都可以产生黄化现象。

蛙卵、鲑鱼卵在有光情况下孵化快,发育也快;而贻贝(*Mytilus*)和生活在海洋深处的浮游生物则在黑暗情况下长得较快。有试验表明,蚜虫(*Macrosiphum*),在连续有光或连续无光的条件下,产生的多为无翅个体;但在光暗交替条件下,则产生较多的有翅个体。

2. 光照度与水生植物

光的穿透性限制着植物在海洋中的分布,只有在海洋表层的透光带(euphotic zone)内,植物的光合作用量才能大于呼吸量。在透光带的下部,植物的光合作用量刚好与植物的呼吸消耗相平衡,这就是所谓的补偿点。如果海洋中的浮游藻类沉降到补偿点以下或者被洋流携带到补偿点以下而又不能很快回升到表层时,这些藻类便会死亡。

由于植物需要阳光,所以,扎根海底的巨型藻类通常只能出现在大陆沿岸附近,这里的海水深度一般不会超过 100 m。

3. 植物对光照度的适应类型

光照度在地球表面的分布是不均匀的。同样,不同的植物对光照度的反应也是不一样的。在一定范围内,光合作用的效率与光照度成正比,但是到达一定强度,也就饱和了,倘若继续增加光照度,光合效率不仅不会提高,反而可能下降,这一点被称为饱和点。另外,植物在进行光合作用的同时也在进行呼吸作用;当影响植物光合作用和呼吸作用的其他生态因子都保持恒定时,生产和呼吸这两个过程之间的平衡就主要取决于光照度了(图 2-4)。从图中可以看出,光合作用将随着光照度的增加而增加,直至达到最大值。图中的光合作用率(实

线)和呼吸作用率(虚线)两条线的交叉点就是所谓的光补偿点,在此处的光照度是植物开始生长和进行净生产所需要的最小光照度。适应于强光照地区生活的植物称阳地植物,这类植物补偿点的位置较高(图2-4a),光合速率和代谢速率都比较高。适应于弱光照地区生活的植物称阴地植物,这类植物的光补偿点位置较低(图2-4b),其光合速率和呼吸速率都比较低。阴地植物多生长在潮湿背阴的地方或密林内,很多药用植物如人参、三七、半夏和细辛等也属于阴地植物。

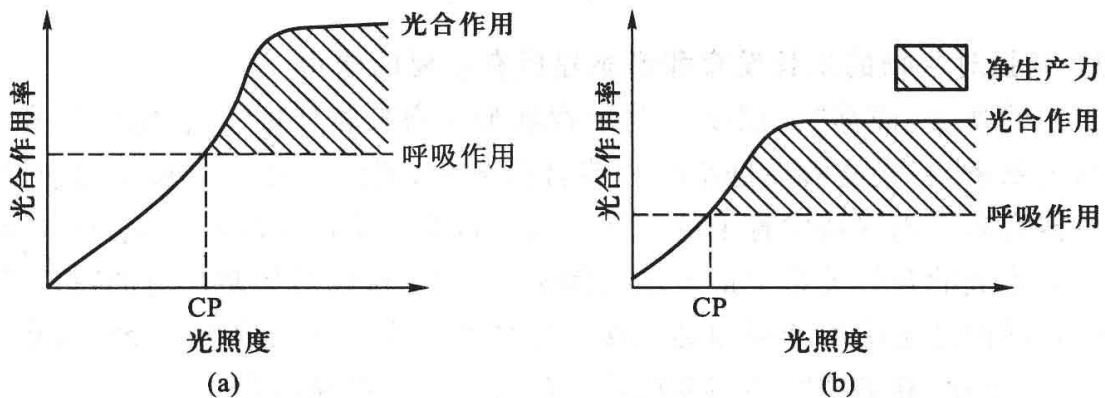


图2-4 阳地植物(a)和阴地植物(b)的光补偿点位置示意图(Emberlin, 1983)

(CP = 光补偿点)

(二) 光质的生态作用与生物适应

植物的生长发育是在日光的全光谱照射下进行的,但是,不同光质对植物的光合作用、色素形成、向光性、形态建成的诱导的影响是不同的。光合作用的光谱范围只是可见光区(380 ~ 760 nm),其中红、橙光主要被叶绿素吸收,对叶绿素的形成有促进作用;蓝紫光也能被叶绿素和类胡萝卜素所吸收,我们将这部分辐射称为生理有效辐射。而绿光则很少被吸收利用,称为生理无效辐射。实验表明,红光有利于糖的合成,蓝光有利于蛋白质的合成。

可见光对动物生殖、体色变化、迁徙、毛羽更换、生长、发育等都有影响。如春天生殖的鸟兽,光可促进其生殖腺机能活跃。将一种蛱蝶养在光照和黑暗的环境下,生长在光照环境中的蛱蝶体色变淡;而生长在黑暗环境中的身体呈暗色。其幼虫和蛹在光照与黑暗的环境中,体色也有与成虫类似的变化。光质对于动物的分布和器官功能的影响目前还不十分清楚,在节肢动物、鱼类、鸟类和哺乳动物中,有些种类色觉很发达,另一些种类则完全没有色觉。哺乳动物中,只有灵长类动物才具有发达的色觉。

不可见光对生物的影响也是多方面的,如昆虫对紫外光有趋光反应,而草履虫则表现为避光反应。紫外光有致死作用,波长 360 nm 即开始有杀菌作用,在

240 ~ 340 nm 的辐射条件下,可使细菌、真菌、线虫的卵和病毒等停止活动。紫外光是昆虫新陈代谢所必需的,与维生素 D 的产生关系密切。生活在高山上的动物体色较暗,植物的茎叶富含花青素,这是因为短波光较多的缘故,也是避免紫外线伤害的一种保护性适应。生长在高山的植物茎干粗短、叶面缩小、毛绒发达也是短波光较多所致。

(三) 生物对光周期的适应

由于地球的自转和公转所造成的太阳高度角的变化,使能量输入成为一种周期性变化,从而,使地球上的自然现象都具周期性。生物的节奏与周期性就是对这种周期现象的适应。

1. 昼夜节律

昼夜交替是永恒的周期现象,大多数生物活动表现出昼夜节律,即 24 h 循环一次的现象。有些动物夜间活动而白天休息,如猿总是在太阳落山后才出洞;有些浮游生物,夜间浮向水面,白天游向深水处。鸡与许多鸟类早晨开始鸣叫的时间与光照度有关,这时的光照度称作“醒觉亮度”。

植物中也普遍存在昼夜交替现象,如光合作用,蒸腾作用,积累与消耗等均表现出有规律的昼夜变化(图 2-5),这除了与光周期有关外,与温度、湿度等昼夜变化也密切相关。

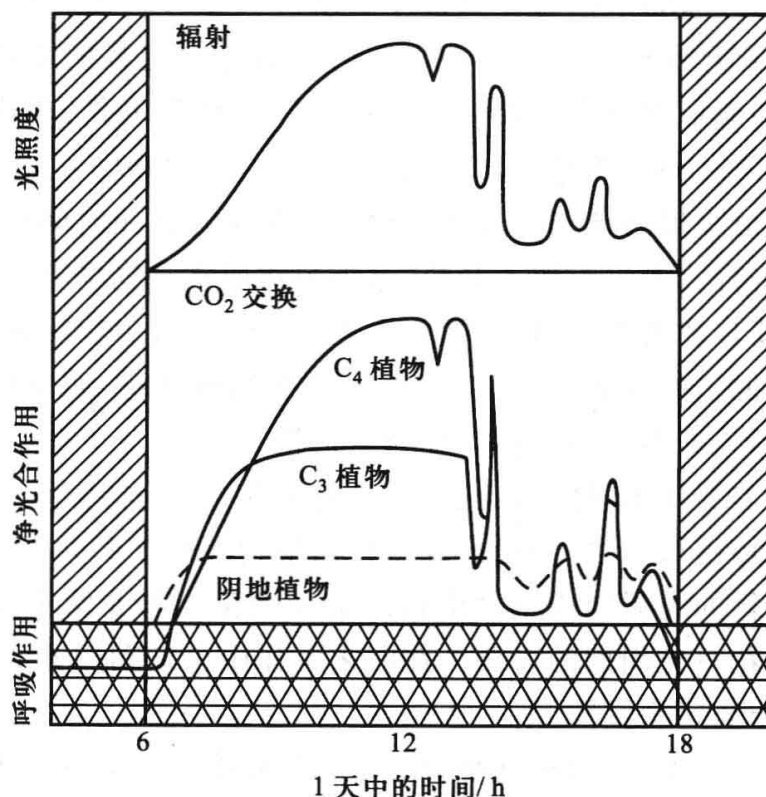


图 2-5 植物光合作用的昼夜周期(引自 Larcher, 1975)

生物的这种昼夜节律存在内部控制机制。在实验条件下即使不存在昼夜交替,这种特性也会保存一段时间,如人的睡眠(时差问题)、活动与休息的交替,看来这是生命的基本特征。

2. 光周期现象

由于太阳高度角变化所造成的昼夜长短在各地是不同的(表2-1)。昼夜长短不同于其他因子,它在一定地区和一定季节是固定不变的,属原初周期性因子,生物和许多周期现象是受日照长短控制的,已证明光周期是生命活动的定时器和启动器。

表 2-1 不同纬度地区日照的最长日与最短日

纬度	0	10	20	30	40	50	60	65	66.5
最长日	12:00	12:35	13:13	13:56	14:51	16:09	18:30	21:09	24:00
最短日	12:00	11:25	10:47	10:04	9:09	7:51	5:30	2:51	0:00

每天日照不足8~10 h称短日照。日照长度的变化对动植物都具有重要的生态作用,由于分布在地球各地的动植物长期生活在具有一定昼夜变化格局的环境中,借助于自然选择和进化而形成了各类生物所特有的对日照长度变化的反应方式,这就是在生物中普遍存在的光周期现象。

(1) 植物的光周期:根据对日照长度的反应类型可把植物分为长日照植物和短日照植物。长日照植物通常是在日照时间超过一定数值才开花,否则便只进行营养生长,不能形成花芽。较常见的长日照植物有牛蒡、紫菀、凤仙花和除虫菊等,作物中有冬小麦、大麦、油菜、菠菜、甜菜、甘蓝和萝卜等。人为延长光照时间可促使这些植物提前开花。短日照植物通常是在日照时间短于一定数值才开花,否则就只进行营养生长而不开花,这类植物通常是在早春或深秋开花。常见种类有牵牛、苍耳和菊类,作物中则有水稻、玉米、大豆、烟草、麻和棉等。还有一类植物只要其他条件合适,在什么日照条件下都能开花,如黄瓜、番茄、番薯、四季豆和蒲公英等,这类植物可称为中间性植物。

植物在发育上要求不同的日照长度,这种特征主要与其原产地生长季节中的自然日照的长短密切相关,一般地说短日照植物起源于南方,长日照植物起源于北方。了解植物的光周期现象对植物的引种驯化工作非常重要,引种前必须特别注意植物开花对光周期的需要。在园艺工作中也常利用光周期现象人为控制开花时间,以便满足观赏需要。

(2) 动物的光周期:在脊椎动物中,鸟类的光周期现象最为明显,很多鸟类的迁移都是由日照长短和变化所引起,由于日照长短和变化是地球上最严格和最稳定的周期变化,所以是生物节律最可靠的信号系统,鸟类在不同年份迁离某

地和到达某地的时间都不会相差几日,如此严格的迁飞节律是任何其他因素(如温度的变化,食物的缺乏等)都不能解释的,因为这些因素各年相差很大。同样,各种鸟类每年开始生殖的时间也是由日照长度的变化决定的。鸟类生殖腺的年周期发育是与日照长度的周期变化完全吻合的。在鸟类生殖期间人为改变光周期可以控制鸟类的产卵量,人类采取在夜晚给予人工光照提高母鸡产蛋量的历史已有 200 多年了。

日照长度的变化对哺乳动物的换毛和生殖也具有十分明显的影响。很多野生哺乳动物(特别是生活在高纬度地区的种类)都是随着春天日照长度的逐渐增加而开始生殖的,如雪貂、野兔和刺猬等,这些种类可称为长日照兽类。还有一些哺乳动物总是随着秋天短日照的到来而进入生殖期,如绵羊、山羊和鹿,这些种类属于短日照兽类,它们在秋季交配刚好能使它们的幼仔在春天条件最有利时出生。

二、温度因子的生态作用及生物的适应

温度因子和光因子一样存在周期性变化,称为节律性变温。不仅节律性变温对生物有影响,而且极端温度对生物的生长发育也有十分重要的意义。

(一) 温度因子的生态作用

1. 温度与生物生长

任何一种生物,其生命活动中每一生理生化过程都有酶系统的参与。然而,每一种酶的活性都有它的最低温度、最适温度和最高温度,相应形成生物生长的“三基点”。一旦超过生物的耐受能力,如高温使蛋白质凝固、酶系统失活;低温将引起细胞膜系统渗透性改变、脱水、蛋白质沉淀以及其他不可逆转的化学变化。

不同生物的“三基点”是不一样的。例如,水稻种子发芽的最适温度是 25 ~ 35℃,最低温度是 8 ~ 12℃,45℃ 中止活动,46.5℃ 就要死亡;雪球藻(*Sphaerella nivalis*)和雪衣藻(*Chlamydomonas nivalis*)只能在冰点温度范围内生长发育;而生长在温泉中的生物可以耐受 100℃ 的高温。一般地说,生长在低纬度地区的生物高温阈值偏高,而生长在高纬度地区的生物低温阈值偏低。

在一定的温度范围内,生物的生长速率与温度成正比,在多年生木本植物茎的横断面上大多可以看到明显的年轮,这就是植物生长快慢与温度高低关系的真实写照。同样,动物的鳞片、耳石等,也有这样的“记录”。

2. 温度与生物发育

生物完成生命周期,不仅要生长而且还要完成个体的发育阶段,并通过繁衍后代使种族得以延续。最明显的例子是某些植物一定要经过一个低温“春化”

阶段才能开花结果,它就像信号开关一样,这个关不过,就不能完成生命周期。

温度与生物发育的最普遍规律是有效积温。法国 Reaumur(1735)从变温动物的生长发育过程中总结出有效积温法则。当今,这个法则在植物生态学和作物栽培中已经得到相当普遍的应用。

$$K = N(T - T_0)$$

式中: K ——该生物所需的有效积温,它是个常数;

T ——当地该时期的平均温度($^{\circ}\text{C}$);

T_0 ——该生物生长活动所需最低临界温度(生物零度);

N ——天数(d)。

(二) 生物对极端温度的适应

1. 生物对低温环境的适应

长期生活在低温环境中的生物通过自然选择,在形态、生理和行为方面表现出很多明显的适应。在形态方面,北极和高山植物的芽和叶片常受到油脂类物质的保护,芽具鳞片,植物体表面生有蜡粉和密毛,植物矮小并常成匍匐状、垫状或莲座状等,这种形态有利于保持较高的温度,减轻严寒的影响。生活在高纬度地区的恒温动物,其身体往往比生活在低纬度地区的同类个体大。因为个体大的动物,其单位体重散热量相对较少,这就是贝格曼(Bergman)规律。另外,恒温动物身体的突出部分如四肢、尾巴和外耳等在低温环境中有变小变短的趋势,这也是减少散热的一种形态适应,这一适应常被称为阿伦(Allen)规律。例如北极狐的外耳明显短于温带的赤狐,赤狐的外耳又明显短于热带的大耳狐。恒温动物的另一形态适应是在寒冷地区和寒冷季节增加毛或羽毛的数量和质量或增加皮下脂肪的厚度,从而提高身体的隔热性能。

在生理方面,生活在低温环境中的植物常通过减少细胞中的水分和增加细胞中的糖类、脂肪和色素等物质来降低植物的冰点,增加抗寒能力。例如,鹿蹄草(*Pyrola*)就是通过在叶细胞中大量储存五碳糖、黏液等物质来降低冰点的,这可使其结冰温度下降到 -31°C 。动物则靠增加体内产热量来增强御寒能力和保持恒定的体温,但寒带动物由于有隔热性能良好的毛皮,往往能使其在少增加(雷鸟、红狐)甚至不增加(北极狐)代谢产热的情况下,就能保持恒定的体温。

2. 生物对高温环境的适应

生物对高温环境的适应也表现在形态、生理和行为3个方面。就植物来说,有些植物生有密绒毛和鳞片,能过滤一部分阳光;有些植物体呈白色、银白色,叶片革质发亮,能反射一大部分阳光,使植物体免受热伤害;有些植物叶片垂直排列使叶缘向光或在高温条件下叶片折叠,减少光的吸收面积;还有些植物的树干

和根茎生有很厚的木栓层,具有绝热和保护作用。植物对高温的生理适应主要是降低细胞含水量,增加糖或盐的浓度,这有利于减缓代谢速率和增加原生质的抗凝结力。其次是靠旺盛的蒸腾作用避免使植物体因过热受害。还有一些植物具有反射红外线的能力,夏季反射的红外线比冬季多,这也是避免使植物体受到高温伤害的一种适应。

动物的体温有较大的变幅,在高温炎热的时刻身体能暂时吸收和储存大量的热并使体温升高,尔后在环境条件改善时或躲到阴凉处时再把体内的热量释放出去,体温也会随之下降。沙漠中的啮齿动物对高温环境常常采取行为上的适应对策,即夏眠、穴居和白天躲入洞内夜晚出来活动。有些黄鼠(*Citellus*)不仅在冬季进行冬眠,还要在炎热干旱的夏季进行夏眠。昼伏夜出是躲避高温的有效行为适应,因为夜晚温度低,可大大减少蒸发散热失水,特别是在地下巢穴中,这就是所谓夜出加穴居的适应对策。

(三) 温度与生物的地理分布

年平均温度、最冷月、最热月平均温度值是影响生物分布的重要指标。苏联学者贝格尔曾根据这个指标来划分植被的气候类型。日平均温度累计值的高低是限制生物分布的重要因素,有效总积温就是根据生物有效临界温度的天数的平均温度累计出来的。当然,极端温度(最高温度、最低温度)也是限制生物分布的最重要条件。例如,苹果和某些品种的梨不能在热带地区栽培,就是由于高温的限制;相反,橡胶、椰子、可可等只能在热带分布,它是受低温的限制。在垂直分布上,长江流域及福建地区马尾松分布在海拔 1 000 ~ 1 200 m 以下,在这个界限的上部被黄山松取代,此现象表明海拔 1 000 ~ 1 200 m 是马尾松的低温界限,同时又是黄山松的高温界限。

温度对动物的分布有时可起到直接的限制作用。例如,各种昆虫的发育需要一定的总热量,若生存地区有效积温少于发育所需的积温时,这种昆虫就不能完成生活史。如在气温 15℃ 以上的日子少于 70 天的地区,玉米螟就不能持久地生存,苹果蚜向北分布的界限是 1 月等温线 3 ~ 4℃ 的地区,低于此界限,则无法生存。就北半球而言,动物分布的北界受低温限制,南界受高温限制。如喜热的珊瑚和管水母只分布在热带水域中,在水温低于 20℃ 的地方,它们是无法生存的。

(四) 变温与温周期现象

在自然界,温度受太阳辐射的制约,存在昼夜之间及季节之间温度差异的周期性变化。在不同纬度,温度的日较差与年较差不同。起源于不同地带的生物,对昼夜变温与温度周期性变化的反应也不相同。

1. 变温与生物生长

由于地表太阳辐射的周期性变化产生温度有规律的昼夜变化,使许多生物适应了变温环境,多数生物在变温下比恒温下生长更好。例如蝗虫,在变温下的平均发育速度比恒温下加速 38.6%。在植物中,与昼夜温度变化的关系更为普遍,即所谓温周期现象(thermoperiodism)。植物的温周期现象主要表现在,大多数植物在变温下发芽较好;植物的生长往往要求温度因子有规律的昼夜变化的配合。据 F. W. Went(1957)在美国加利福尼亚技术研究所的试验,证明番茄的正常生长也要求昼夜温度的变化,而且在温度的变化中要求白天比夜间温度高。表 2-2 列出一些试验结果。

表 2-2 变温对植物生长的影响

温度条件	番茄茎的日生长量/mm
昼夜 26.5℃	23.1
昼夜 19℃	19.5
白天 20℃, 夜间 26.5℃	19.4
白天 26.5℃, 夜间 20℃	26.1 ~ 35.0

注:引自 Went(1957)。

植物的形态特点有时与变温也有关系。例如,番茄在变温下保持正常形态。如夜温高,则叶子变大,颜色变浅,叶中海绵组织增加,栅栏组织变少,栅栏组织的细胞间隙变大;紫罗兰在昼夜 11℃ 时是完全叶,昼夜 19℃ 时,叶子产生裂片,而在昼温 19℃、夜温 11℃ 时,叶虽全缘,但呈波状。

2. 变温与干物质积累

变温对于植物体内物质的转移和积累具有良好作用。如银胶菊(*Parthenium argentatum*) 在昼温 26.5℃ 或夜温 7℃ 的恒温下均不形成橡胶,而在昼温 26.5℃ 夜温 7℃ 时则产生大量橡胶(G. Bonner)。Brown(1939)对草原早熟禾和狗牙根等牧草进行了昼夜温度与幼苗生长的试验,发现它们在变温条件下(16~27℃)比恒温条件下(22℃)生长率及可溶性氮的含量均高,大豆和小麦也有这样的情况。如大豆的光合作用所固定的 CO₂ 量,当昼温 28.2℃、夜温 11.8℃ 时,较之夜间所释放的 CO₂ 量高出 15 倍,而当处于 28.2℃ 的恒温下则此数值降至 9。小麦在我国青藏高原地区(日温差大)一般千粒重在 40~50 g 之间,比同一品种在平原地区大 5%~30%。这些现象说明,白天温度高,光合作用强度大,夜间温度低,呼吸作用弱,物质消耗少,对植物有机物质的积累是有利的。因此可以说温周期现象是建立在相互补充的生理过程具有不同的温度基点上。

(五) 物候学

研究生物的季节性节律变化与环境季节变化关系的科学叫做物候学(phe-

nology)。动物对不同季节食物条件的变化以及对热能、水分和气体代谢的适应,导致生活方式与行为的周期性变化。如活动与休眠、繁殖期与性腺静止期、定居与迁移等。这种周期性现象以复杂的生理机制为基础,气候的周期变化可能是动物体内生理机能调整的外来信号。植物的物候变化更为明显,从发芽、生长到开花、结实和枯黄呈现出不同的物候期。在不同地区、不同气候条件下,生物物候状况是不同的。在我国,从纬度上看,从广东湛江沿海至福州、赣州一线南北差 5 个纬度,春季桃花开花期相差 50 d 之多;南京和北京之间相差 6 个纬度,桃花开花期相差 19 d;前者每一纬度相差 10 d,后者相差 3 d 多,可见影响物候期的因素是比较复杂的。

(六) 休眠

休眠(dormancy)指生物的潜伏、蛰伏或不活动状态,是抵御不利环境的一种有效的生理机制。进入休眠状态的动植物可以忍耐比其生态幅宽得多的环境条件。休眠能使动物最大限度地减少能量消耗,对囊虫(*Perognathus californicus*)的研究表明,它在 15℃ 时进入蛰伏状态,这一过程共 2.9 h,每克体重消耗掉氧气 6.5 mL,如保持 2.9 h 正常体温,每克体重要消耗 11.9 mL 氧气,可见,即使短时间蛰伏或休眠,也能使动物节省不少能量。动物的休眠伴随很多生理变化,如哺乳动物在冬眠开始之前体内先要储备特殊的低熔点脂肪,冬眠时心跳速率大大减缓,血流速度变慢,为防止血凝块的产生,血液化学亦会发生相应变化。植物中的休眠现象更为普遍,许多植物种子成熟后不能立即萌发的现象即休眠形式的一种。休眠种子如达萌发状态,内部要发生一系列生化变化,这一过程称之为后熟作用。休眠种子可长期保持存活能力,直到出现适于种子萌发的条件方才萌发。一个极端例子是,埃及的睡莲(*Nelumbium speciosum*)种子经过 1 000 年的休眠之后,仍有 80% 的莲子保持发芽能力。

植物种子的休眠现象和后熟作用是植物对不利环境条件的一种适应。这对寒带、温带等季节变化明显地区的植物有巨大意义。

综上所述,生物的休眠在使其持续占有一个生境方面起重要作用,是对不利环境适应的极为有效的方式。

三、水因子的生态作用及生物适应

(一) 水因子的生态作用

1. 水是生物生存的重要条件

水是生物体的组成成分。植物体一般含水量达 60% ~ 80%,而动物体含水量比植物更高。例如,水母含水量高达 95%,软体动物达 80% ~ 92%,鱼类达

80% ~ 85%, 鸟类和兽类达 70% ~ 75%。水是很好的溶剂, 对许多化合物有水解和电离作用, 许多化学元素都是在水溶液的状态下为生物吸收和运转。水是生物新陈代谢的直接参与者, 水是光合作用的原料。水是生命现象的基础, 没有水也就没有原生质的生命活动。水有较大的比热, 当环境中温度剧烈变动时, 它可以发挥调节体温的作用。水能维持细胞和组织的紧张度, 使生物保持一定的状态, 维持正常的生活。

2. 水对动植物生长发育的影响

就植物而言, 水分对植物的生长也有一个最高、最适和最低(量)的三基点。低于最低点, 植物萎蔫、生长停止; 高于最高点, 根系缺氧、窒息、烂根; 只有处于最适范围内, 才能维持植物的水分平衡, 以保证植物有最优的生长条件。种子萌发时, 需要更多的水分, 因水能软化种皮, 增强透性, 使呼吸加强, 同时水能使种子内凝胶状态的原生质转变为溶胶状态, 使生理活性增强, 促使种子萌发。水分还影响植物的各种生理活动。实验证明, 在萎蔫前, 蒸腾量减少到正常水平的 65% 时, 同化产物减少到 55%; 相反, 呼吸却增加 62%, 从而导致生长基本停止。

水对动物也有较重要的影响。在水分不足时, 可以引起动物的滞育或休眠。例如, 降水季节在草原上形成一些暂时性水潭, 其中生活着一些水生昆虫, 其密度往往很高, 但雨季一过, 它们就进入滞育期。此外, 许多动物的周期性繁殖与降水季节密切相关, 例如, 澳洲鸚鵡遇到干旱年份就停止繁殖。羚羊幼兽的出生时间, 正好是降水和植被茂盛的时期。

3. 水对动植物数量和分布的影响

降水在地球的分布是不均匀的, 这主要因地理纬度、海陆位置、海拔的不同所致。我国从东南至西北, 可以分为 3 个等雨量区, 因而植被类型也可分为 3 个区, 即湿润森林区、干旱草原区及荒漠区。即使是同一山体, 迎风坡和背风坡, 因降水的差异各自生长着不同的植物, 伴随分布着不同的动物。水分与动植物的种类和数量存在着密切的关系。在降水量最大的赤道热带雨林中, 每 100 m² 达 52 种植物, 而在降水量较少的大兴安岭红松林群落中, 每 100 m² 仅有 10 种植物, 在荒漠地区, 单位面积物种数更少。

(二) 生物对水因子的适应

1. 植物对水因子的适应

在生物圈中水的分布是十分不均匀的, 在长期进化过程中, 形成的不同类型的植物对水因子的要求各不相同, 根据植物对水分的需求量和依赖程度, 可把植物划分为水生植物和陆生植物。

(1) 水生植物: 水生植物是所有生活在水中的植物的总称。水体和陆生环境有很大的差异。水体的主要特点在于: 弱光、缺氧、密度大、黏性高和温度变化平

缓,以及能溶解各种无机盐类。因此,水生植物具有发达的通气组织,以保证各器官组织对氧的需要,减轻体重、增大体积,例如荷花,从叶片气孔进入的空气,通过叶柄、茎进入地下茎和根部的气室,形成了一个完整的通气组织,以保证植物体各部分对氧气的需要。其次,机械组织不发达或退化,以增强植物的弹性和抗扭曲能力,适应于水体流动。同时,水生植物在水下的叶片多分裂成带状、线状,而且很薄,以增加吸收阳光、无机盐和 CO_2 的面积。最典型的是伊乐藻属植物,叶片只有一层细胞。又如有的水生植物,出现有异型叶,毛茛在同一植株上有两种不同形状的叶片,在水面上呈片状,而在水下则丝裂成带状。

水生植物类型很多,根据生长环境中水的深浅不同,可划分为沉水植物、浮水植物和挺水植物 3 类。

(2) 陆生植物:陆生植物指生长在陆地上的植物。包括湿生、中生和旱生 3 种类型。

湿生植物指在潮湿环境中生长,不能忍受较长时间的水分不足,即为抗旱能力最弱的陆生植物,根据其环境特点,还可以再分为阴性湿生植物和阳性湿生植物两个亚类。

中生植物指生长在水分条件适中生境中的植物。该类植物具有一套完整的保持水分平衡的结构和功能。其根系和输导组织均比湿生植物发达。

旱生植物生长在干旱环境中,能耐受较长时间的干旱环境,且能维护水分平衡和正常的生长发育。这类植物在形态或生理上出现了多种多样的适应干旱环境的特征,多分布在干热草原和荒漠区。

旱生植物在形态结构上的适应,主要表现为增加水分摄取和减少水分丢失。一个显著的特点是具有发达的根系,例如沙漠地区的骆驼刺地面部分只有几厘米,而地下部分可以深达 15 m,扩展的范围达 623 m^2 ,可以更多地吸收水分。又如仙人掌科的许多植物,叶特化成刺状;松柏类植物叶片呈针状或鳞片状,且气孔下陷;夹竹桃叶表面被有很厚的角质层或白色的绒毛,能反射光线;许多单子叶植物,具有扇状的运动细胞,在缺水的情况下,它可以收缩,使叶面卷曲,尽量减少水分的散失。还有一类植物是从生理上去适应,即表现在它们的原生质渗透势特别低。低渗透势使植物根系能够从干旱的土壤中吸收水分,同时不至于发生反渗透现象使植物失水。

2. 动物对水因子的适应

动物按栖息地同样可以划分为水生和陆生两大类。水生动物的媒质是水,而陆生动物的媒质是大气,因此,它们的主要适应特征也有所不同。

(1) 水生动物对水因子的适应:不同类群的水生动物,有着各自不同的适应能力和调节机制。水生动物的分布、种群形成和数量变动都与水体中含盐量的情况和动态特点密切相关。渗透压调节可以限制体表对盐类和水的通透性,通

过逆浓度梯度主动地吸收或排出盐类和水分,改变所排出的尿和粪便的浓度与体积,如淡水动物体液的浓度对环境是高渗性的,体内的部分盐类既能通过体表组织弥散,又能随粪便、尿液排出体外,因此体内的盐类有降低的危险。海洋生活的大多数生物体内的盐量和海水是等渗的(如无脊椎动物和盲鳗),有些比海水低渗(如七鳃鳗和真骨鱼类),低渗使动物易于脱水,于是在喝水的同时又将盐吸入,它们对吸入多余的盐类排出的办法是将其尿液量减少到最低限度,同时鱼的鳃可以逆浓度梯度向外分泌盐类。

洄游鱼类,如溯河的鲑鱼和降海的鳗鱼以及广盐性的罗非鱼、赤鲮、刺鱼等,在生活史的不同时期分别在淡水和海水中生活,一般地说,其体表对水分和盐类渗透性较低,有利于在浓度不同的海水和淡水中生活。

(2) 陆生动物对水因子的适应:影响陆生动物水分平衡更多的是环境中的湿度,其适应特征表现在以下几个方面:

① 形态结构上的适应 不论是低等的无脊椎动物还是高等的脊椎动物,它们各自以不同的形态结构来适应环境湿度,保持生物体的水分平衡。昆虫具有几丁质的体壁,防止水分的过量蒸发;生活在高山干旱环境中的烟管螺可以产生膜以封闭壳口来适应低湿条件;两栖类动物体表分泌黏液以保持湿润;爬行动物具有很厚的角质层;鸟类具有羽毛和尾脂腺;哺乳动物有皮脂腺和毛,都能防止体内水分过分蒸发,以保持体内水分平衡。

② 行为的适应 沙漠地区夏季昼夜地表温度相差很大,因此,地面和地下的相对湿度和蒸发力相差也很大。一般沙漠动物,如昆虫、爬行类、啮齿类等白天躲在洞内,夜里出来活动,更格卢鼠能将洞口封住,这表现了动物的行为适应。另外,一些动物白天躲藏在潮湿的地方或水中,以避开干燥的空气,而在夜间出来活动。

干旱地区的许多鸟类和兽类在水分缺乏、食物不足的时候,迁移到别处去,以避开不良的环境条件。在非洲大草原旱季到来时,大型草食动物往往开始迁徙。

③ 生理适应 许多动物在干旱的情况下具有生理上的适应特点。“沙漠之舟”骆驼,可以 17 d 不喝水,身体脱水达体重的 27%,仍然照常行走。它不仅具有储水的胃,驼峰中还储藏有丰富的脂肪,在消耗过程中产生大量水分,血液中具有特殊的脂肪和蛋白质,不易脱水。

四、土壤因子的生态作用及生物的适应

(一) 土壤因子的生态作用

土壤是岩石圈表面能够生长植物的疏松表层,是陆生生物生活的基质,它提

供生物生活所必需的矿质元素和水分,因而,它是生态系统中物质与能量交换的重要场所;同时,它本身又是生态系统中生物部分和无机环境部分相互作用的产物。

由于植物根系和土壤之间具有极大的接触面,在植物与土壤之间发生着频繁的物质交换,彼此强烈影响,因而土壤是一个重要的生态因子。人们试图在控制环境以获得更多的收成时,常发现不容易改变气候因素,但能改变土壤因素,这就增加了研究土壤因素的重要性。

每种土壤都有其特定的生物区系,如细菌、真菌、放线菌等土壤微生物以及藻类、原生动物、轮虫、线虫、环虫、软体动物以及节肢动物等动植物。这些生物有机体对土壤中有有机物质的分解和转化,以及元素的生物循环具有重要的作用,并能影响、改变土壤的化学性质和物理结构,构成了各类土壤特有的土壤生物作用。土壤中的各种组分以及它们之间的相互关系,影响着土壤的性质和肥力,从而影响生物的生长。植物的生长发育需要土壤经常不断地供给一定的水分、养料、温度和空气。土壤及时地满足植物对水、肥、气、热要求的能力,称为土壤肥力。这是植物正常生长发育的基础。

(二) 土壤因子对植物生长的影响

1. 盐土对植物生长发育的影响

① 盐土中含有过多的可溶性盐类,这些盐类降低了土壤溶液的渗透势,而引起植物的生理干旱,使植物根系及种子萌发不能从土壤中吸收到足够的水分,甚至还导致水分从根细胞外渗,使植物在整个生长发育过程中受到生理干旱危害,枯萎,严重时甚至死亡。

② 盐类积聚在表土时常伤害根、茎交界处的组织。伤害的能力以 Na_2CO_3 、 K_2CO_3 为最大。在高 pH 下,还会导致 OH^- 离子对植物的直接伤害。

③ 由于土壤盐分浓度过大,植物体内常积聚多量的盐类,往往会使原生质受害,蛋白质的合成受到严重阻碍,从而导致含氮的中间代谢产物积累,使细胞中毒。例如当叶绿蛋白的合成受到阻碍时,会使叶绿体趋于分解。过多的盐分积累,也可以影响糖类的代谢,如过量的 Cl^- 进入植物体内,会降低一些水解酶(如 β -淀粉酶、果胶酶、蔗糖酶等)的活性,扰乱植物糖类的代谢过程。过多的盐分积累,还会导致植物细胞发生质壁分离现象。重金属盐类更会破坏原生质的酶系。

④ 在高浓度盐类的作用下,气孔保卫细胞的淀粉形成过程受到妨碍,气孔不能关闭,即使在干旱期也是如此,因此植物容易干旱枯萎。当土壤表层含盐量超过 6‰ 时,对一般农作物的生长开始有害,大多数植物已不能生长,只有一些耐盐性强的植物尚可生长。当土壤中可溶性盐含量达到 10‰ 以上时,则只有一

些特别适应于盐土的植物才能生长。

2. 碱土对植物生长的影响

① 土壤的强碱性能毒害植物根系。

② 土壤物理性质恶化,土壤结构受到破坏,质地变劣,尤其是形成了一个透水性极差的碱化层次(B层),湿时膨胀黏重,干时坚硬板结,使翻耕困难,且水分不能渗滤进去,根系不能透过,种子不易出土,即使出土后也不能很好地生长。

(三) 植物对土壤因子的适应

植物对于长期生活的土壤会产生一定的适应特性。因此,形成各种以土壤为主导因素的植物生态类型。例如,根据植物对土壤酸度的反应,可以把植物划分为酸性土、中性土、碱性土植物;根据植物对土壤中矿质盐类(如钙盐)的反应,可把植物划分为钙质土植物和嫌钙植物;根据植物对土壤含盐量的反应,可划分出盐土和碱土植物;根据植物对风沙基质的关系,可将沙生植物划分为抗风蚀沙埋、耐沙割、抗日灼、耐干旱和耐贫瘠等一系列生态类型。

盐土植物在形态上常表现为植物体干而硬;叶子不发达,蒸腾表面强烈缩小,气孔下陷;表皮具有厚的外壁,常具灰白色绒毛。在内部结构上,细胞间隙强烈缩小,栅栏组织发达。有一些盐土植物枝叶具有肉质性,叶肉中有特殊的储水细胞,使同化细胞不致受高浓度盐分的伤害,储水细胞的大小还能随叶子年龄和植物体内盐分绝对含量的增加而增大。

在生理上,盐土植物具有一系列的抗盐特性,根据它们对过量盐类的适应特点不同,可分为3类:

① 聚盐性植物 这类植物能适应在强盐渍化土壤上生长,能容忍 60‰甚至更浓的 NaCl 溶液,能从土壤里吸收大量可溶性盐类,并把这些盐类积聚在体内而不受伤害。聚盐性植物也称为真盐生植物。它们的细胞液浓度也特别高,并有极低的渗透势,特别是根部的渗透势,远远低于盐土溶液的渗透势,所以能吸收高浓度土壤溶液中的水分。

② 泌盐性植物 这类植物的根细胞吸进体内的盐分并不积累在体内,而是通过茎、叶表面上密布的分泌腺(盐腺),把所吸收的过多盐分排出体外,这种作用称为泌盐作用。排出在叶、茎表面上的 NaCl 和 Na_2SO_4 等结晶和硬壳,逐渐被风吹或雨露淋洗掉。

③ 不透盐性植物 这类植物的根细胞对盐类的透过性非常小,所以它们虽然生长在盐碱土中,但在一定盐分浓度的土壤溶液里,几乎不吸收或很少吸收土壤中的盐类。这些植物细胞的渗透势也很低,但是不同于聚盐性植物,不透盐性植物细胞的高渗透势不是由于体内高浓度的盐类所引起,而是由于体内含有较多的可溶性有机物质(如有机酸、糖类、氨基酸等)所引起,细胞的低渗透势同样

提高了根系从盐碱土中吸收水分的能力,所以常把这类植物看做是抗盐植物。

第三节 人与环境

人与环境的关系包括人与自然环境和人与社会环境的关系两部分。这里重点讲述人与自然环境的关系。

从环境的角度来看,自然环境对人类社会的发展具有重要的影响。首先,自然环境在漫长的演化过程中,创造了人,也改造了人。地球上生命的起源、生物的进化、人类的出现,都是自然发展、演化的结果。其次,自然环境是人类赖以生存的基本条件,为人类提供必需的自然资源和活动空间。迄今为止,地球是我们发现的唯一适合各种动植物生存的场所,如果离开了这个场所,人类就无法生存。

从人类的角度来说,人类既是自然的产物,又是自然物质演化的高级形态,不仅具有自然属性,而且具有社会属性。因此,人类自出现以后,不像一般动物那样完全被动地依赖和适应自然环境而生存,而是通过劳动,通过社会性的生产活动,对自然环境施加影响。因此,人们普遍认为人口增长是环境恶化和资源耗竭过快的关键原因。

一、环境与人类生存和健康的关系

自然环境是人类生存、繁衍的物质基础,其关系包含两个方面,一方面人类的所有活动需要不断地从周围环境中获取物质和能量,以求得自身的生存和发展,同时,又要将废弃物排放到环境之中。另一方面,人类为了维护自身生存和发展,还必须保护自然环境和改善自然环境,人类与他们周围的环境每时每刻都发生着密切的关系。也就是说,人类和环境之间存在着既对立又统一的辩证关系。人类社会与环境的对立是指,人类的主观需求和经济活动同环境的客观属性和发展规律之间不可避免地存在着矛盾。人类只有全面正确地认识环境,遵循环境发展变化的内在规律,在从事自身的生产和活动中才能保护好环境,否则环境问题就会随之产生。人类社会与环境的统一是指,人类社会以环境作为载体,存在于一定的环境空间里,人类的一切活动总是同其周围的环境相互联系、相互制约和相互转化。

由于人与环境是一个相互关联的系统,人与环境关系的健康,不仅包括个体的生理和心理健康,还包括人居物理环境、生物环境和代谢环境的健康,以及产业、城市和区域生态系统的健康。

二、人类活动对环境的影响

人口对土地资源的影响。在人口激增、粮食短缺的压力下,过度开发、过度放牧和破坏性的耕作,使土地资源发生严重的退化现象,使生产量不断下降甚至完全丧失生产能力。

人口对森林和草原资源的影响。人口激增,为了开垦耕地和发展居住环境、供给生活燃料和木材,再加上乱砍滥伐等,森林面积急剧减少,草原面临着严重退化。

人口对水资源的影响。人口激增,加重了地球对有限淡水资源的压力,在一些地区水资源短缺已经成为制约可持续发展的关键因素。

人类为了自身的生存和发展,利用和改造环境的能力空前提高,规模不断扩大,就在创造巨大物质财富的同时,严重的环境污染和生态破坏也随着出现在人类面前,大气严重污染,水资源空前短缺,森林遭受毁灭,草原退化,沙尘暴肆虐,可耕地面积不断减少,诸多物种濒临灭绝,人类赖以生存的自然环境正处于危机之中。如此的不和谐现象,促使人类不得不反思自身的行为规范,使得人类不得不调整自己的行为,以适应环境所能允许的范围。

为了人类的生存和发展,环境出了问题就要认真解决,其原则就是协调人类与环境的关系,既要能满足人类不断地提高物质生活和文化生活水平的需要,又能保护环境和改善环境质量。

人类的活动要能够源源不断地从环境中获得物质和能量,获得良好的生存环境和长久利益,必须把利用环境与养护环境结合起来。人与自然、人与人之间能够建立起一种相互补偿的良性关系,达到协调系统各要素的有机结合,互成一体。人类必须强调经济、社会和环境的协调统一发展,其核心思想是经济发展应当建立在社会公正和资源环境可充分利用的前提下。

思 考 题

1. 简述光的生态作用及生物如何适应?
2. 温度对生物作用的“三基点”和积温在农业生产和虫害预报上有何意义?
3. 水分对生物有何影响? 生物如何适应?
4. 土壤的生态作用,3种耐盐碱植物类型各有哪些特征?
5. 人与环境的关系?

第三章 种群及其基本特征

第三、四、五章是种群篇,通过种群基本特征、生活史、种内与种间关系的学习,认识种群是生态学各层次中最重要的一个层次,又是群落结构与功能的最基本单位,许多与环境变化相联系生物变化都发生在这一层次。生物资源的开发与保护都涉及种群的基本知识和基本理论,在实施生态恢复、生态工程等生态建设方面,具有重要意义。

第一节 种群的概念与动态

一、种群的概念

种群(population)是占有一定空间的同种个体的组合。除生态学外,进化论、遗传学、分类学和生物地理学等也都使用种群这个术语。由于学科不同,为了强调各自的侧重面,有的学者还在种群定义中加进诸如能相互进行杂交、具有一定结构、一定遗传特性等内容。

在应用种群概念时,既可是抽象的,也可是具体的。在了解种群的基本特征和基本理论时均用抽象概念,当落实到某个具体的种群研究时,如某块森林中的梅花鹿种群,则要根据代表性限定其空间,乃至时间范围,这个范围的大小是由研究者划分的。例如大至全世界的蓝鲸,小至一块草地上的克氏针茅。实验室饲养的一群小家鼠,也可称为一个实验种群。

从生态学观点来看,种群是生物群落和生态系统的基本组成单位,是种间关系的基本单位,是生物资源开发利用的具体对象。

二、种群的基本特征

自然种群有 3 个基本特征。

数量特征——个体的生生死死使种群大小不断变化。

空间特征——种群不仅有分布区域,也有在生活空间中的布局。

遗传特征——种群内个体可相互交配,具有一定的基因组成,系一个基因库,以区别于其他物种。

当然,地理空间跨度较大的广布种,不同种群会发生一定的地理变异,使该物种的遗传多样性增加。如果环境在地理空间上连续变化,则导致种群基因频

率或表型的渐变,表型特征或等位基因频率逐渐改变的种群叫做渐变群(cline)。

种群生态学是研究种群动态、特征及其生态规律的科学,如种群的数量、分布、生活史格局以及种群与其栖息环境中的非生物因素和其他生物种群的相互关系等。此外,与种群生态学有密切关系的种群遗传学研究种群的遗传过程,包括选择、基因流、突变和遗传漂变等。20世纪60年代,很多生物学家认识到分别研究种群生态学和种群遗传学均具有局限性,发觉种群中个体数量动态和个体遗传特性动态有密切的关系,因此,力图将这两个独立的分支学科有机地整合起来,生态遗传学和进化生态学就是在这种思想影响下迅速发展起来的,从而丰富了种群生物学的内容。

三、种群的动态

种群动态是种群生态学的核心内容。种群动态研究种群数量在时间上和空间上的变动规律,包括:①种群的数量或密度。②种群的分布。③种群数量变动和扩散迁移。④种群调节。

1. 种群的密度

严格说来,密度(density)和数量(number)是有区别的,在生态学中应用数量高、数量低、种群大或种群小这些概念时,有时虽然没有指明其面积或空间单位,但也必然将之隐含在其中。因为没有空间单位的数量多少是无意义的。

研究种群动态规律,首先要进行种群的数量统计(census)。进行统计前,首先要确定被研究种群的边界。因为许多生物种呈大面积的连续分布,其边界是模糊的,所以在实际工作中往往随研究者的方便来确定种群边界。在数量统计中,种群大小最常用的指标是密度。密度通常以单位面积(或空间)上的个体数目表示,对于病虫害等微生物和小型动物,也有用每片叶子、每个植株、每个宿主为单位的。最直接的方法是计数种群中每一个个体,如一片林子中所有的某个树种、繁殖基地上所有的海豹等。用航空摄像可计数所有移动中的羚羊,或间隔较远的大型仙人掌。这种数量调查适用于有限范围内的种群。

样方法是最常用的统计方法,即在若干样方中计数全部个体,然后以平均数来估计种群整体。样方必需有代表性,通过随机取样来保证结果的可靠性,并用数理统计方法来估计变差和显著性。

由于生物的多样性,具体数量统计方法随生物种类或栖息地条件而异;大体分为绝对密度和相对密度两类。绝对密度是指单位面积或空间的实有个体数,而相对密度则只能获得表示数量高低的相对指标。植物和动物的计算方法不同。在调查和分析种群密度时,首先应区别单体生物和构件生物。

(1) 单体生物:单体生物(unitary organism)的个体很清楚,如蛙有四条腿,昆虫六条腿等,各个个体保持基本一致的形态结构,它们都由一个受精卵发育而成。大多数动物属单体生物。

单体生物的数量估计方法有多种形式,例如 10 只/hm² 黄鼠是绝对密度,而每置 100 铗日捕获 10 只是相对密度,即 10% 捕获率。相对密度又可分为直接指标和间接指标,如 10% 捕获率是表示黄鼠只数的直接指标,而每 hm² 鼠洞数则是间接指标。

对不断移动位置的动物,直接统计个体数很困难,可以应用标志重捕法。在调查样地上,捕获一部分个体进行标志后释放,经一定期限进行重捕。根据重捕取样中标志比例与样地总数中标志比例相等的假定,来估计样地中被调查动物的总数,即

$$M:N = m:n$$

$$N = M \cdot n/m$$

式中: N ——样地上个体总数;

M ——标志数;

n ——重捕个体数;

m ——重捕中标志数。

对于许多动物,由于获得绝对密度比较困难,相对密度指标成为有用资料,诸如捕获率,遇见率,洞口、粪堆等活动痕迹,鸣声,毛皮收购量,单位渔捞的渔获量等。

(2) 构件生物:构件生物(modular organism)由一个合子发育成一套构件(modules)组成的个体,如一株树有许多树枝,一个稻丛有许多分蘖,不仅构件数很不相同,而且从构件还可产生新的构件,其多少随环境条件而变化。高等植物是构件生物,营固着生活的珊瑚、蕨枝虫、苔藓等也是构件生物。

如果说对于单体生物以个体数就能反映种群大小,那么对于构件生物就必须进行两个层次的数量统计,即从合子产生的个体数(它与单体生物的个体数相当)和组成每个个体的构件数。只有同时有这两个层次的数量及其变化,才能掌握构件生物的种群动态。

对于许多构件生物,研究构件的数量与分布状况往往比个体数(由合子发展起来的遗传单位)更为重要。一丛稻可以只有一根主茎到几百个分蘖,个体的大小相差悬殊,所以计算秆数比区分主茎更有实际意义。乔木可能有若干个水平的构件,果树上的枝节还具有不同年龄,有叶枝和果枝的区别,每一果座上花数与果实数也有变化。许多天然植物都有无性繁殖,个体本身就是一个无性系的“种群”。由此可见,研究植物种群动态,必须重视个体水平以下构件组成的“种群”的重要意义,这是植物种群与动物种群的重要区别。

2. 种群统计学

种群具有个体所不具备的各种特征,这些特征多为统计指标。

① 初级种群参数,包括出生率(natality)、死亡率(mortality)、迁入和迁出。出生和迁入是使种群增加的因素,死亡和迁出是使种群减少的因素。出生率是一广义的术语,泛指任何生物产生新个体的能力,不论这些新个体是通过分裂、出芽、结籽、生产等哪一方式产生。迁出是指种群内个体由于种种原因而离开原种群的领地,迁入则是别的种群进入领地。

② 次级种群参数,包括性比(sex ratio)、年龄结构(age structure)和种群增长率等。

种群统计学就是种群的出生、死亡、迁移、性比和年龄结构等的统计学,最初用于人口统计上,现用于一切生物。

(1) 种群年龄结构和性比:研究种群的年龄结构和性比对深入分析种群动态和进行预测预报具有重要价值。种群的年龄结构是指不同年龄组的个体在种群内的比例和配置情况。用不同宽度的横柱从上到下配置而成的图称年龄锥体(age pyramid)。横柱的高低位置表示由幼到老的不同年龄组,宽度表示各年龄组的个体数或百分比。按锥体形状,年龄锥体可划分为3个基本类型(图3-1)。

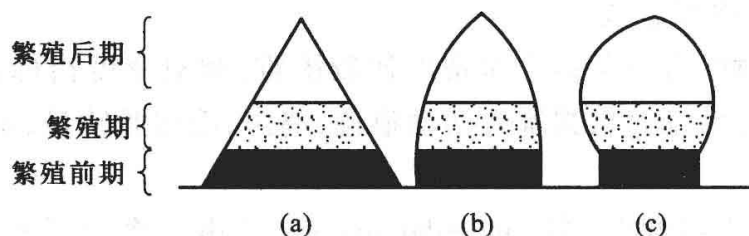


图3-1 年龄锥体的3种基本类型(Kormondy, 1996)

(a) 增长型种群 (b) 稳定型种群 (c) 下降型种群

① 增长型种群 锥体呈典型金字塔形,基部宽,顶部狭,表示种群有大量幼体,而老年个体较少。种群出生率大于死亡率,是迅速增长的种群。

② 稳定型种群 锥体形状介于(a)、(c)两类之间,老、中、幼比例大体相同。出生率与死亡率大致相平衡,种群稳定。

③ 下降型种群 锥体基部比较狭、而顶部比较宽。种群中幼体比例减少而老体比例增大,种群死亡率大于出生率,是不断衰退的种群。

性比是种群中雄性个体和雌性个体数目的比例,哺乳动物受精卵的 δ/η 比大致是50:50,这叫做第一性比,幼体成长到性成熟这段时间里,由于种种原因, δ/η 比还要继续变化,到个体成熟时为止,这时 δ 对 η 的比例叫做第二性比,以后还会有充分成熟的个体性比,叫做第三性比。性比对种群的配偶关系及繁殖潜力有很大影响。在野生种群中,因性比的变化会发生配偶关系及交配行为的

变化,这是种群自然调节的方式之一。

(2) 生命表的编制:生命表(life table)是一种有用的工具。简单的生命表只是根据各年龄组的存活或死亡数据编制,综合生命表则包括出生数据,从而能估计种群的增长。

Conell(1970)对某岛上 1959 年出生并固着在岩石上的所有藤壶(*Balanus glandula*)进行逐年的存活观察,其结果见表 3-1 中的 x 和 n_x 栏,到第 9 年全部死光。生命表有若干栏,其含义: x 为按年龄的分段, n_x 为 x 期开始时的存活数, l_x 为 x 期开始时的存活率, d_x 为从 x 到 $x+1$ 的死亡数, q_x 为从 x 到 $x+1$ 的死亡率, e_x 为 x 期开始时的生命期望或平均余年。

表 3-1 藤壶的生命表(引自 Krebs,1978)

年龄/a x	存活数 n_x	存活率 l_x	死亡数 d_x	死亡率 q_x	L_x	T_x	生命期望 e_x
0	142	1.000	80	0.563	102	224	1.58
1	62	0.437	28	0.452	48	122	1.97
2	34	0.239	14	0.412	27	74	2.18
3	20	0.141	4.5	0.225	17.75	47	2.35
4	15.5	0.109	4.5	0.290	13.25	29.25	1.89
5	11	0.077	4.5	0.409	8.75	16	1.45
6	6.5	0.046	4.5	0.692	4.25	7.25	1.12
7	2	0.014	0	0.000	2	3	1.50
8	2	0.014	2	1.000	1	1	0.50
9	0	0	—	—	0	0	—

注: $l_x = n_x/n_0$, $d_x = n_x - n_{x+1}$, $q_x = d_x/n_x$, $e_x = T_x/n_x$ 。

T_x 和 L_x 栏一般不列入表中,但为计算 e_x 方便,需要 T_x 和 L_x 栏。 L_x 是从 x 到 $x+1$ 期的平均存活数,即 $L_x = (n_x + n_{x+1})/2$ 。 T_x 则是进入 x 龄期的全部个体在进入 x 期以后的存活个体总年数,即 $T_x = \sum L_x$ 。例如 $T_0 = L_0 + L_1 + L_2 + L_3 + \dots$, $T_1 = L_1 + L_2 + L_3 + \dots$ 。

从这个生命表可获得 3 方面信息:① 存活曲线(survivorship curve),以 $\lg n_x$ 栏对 x 栏作图可得存活曲线。存活曲线直观地表达了该同生群(cohort)的存活过程。Deevey(1947)曾将存活曲线分为 3 个类型(图 3-2):藤壶的存活曲线接近 I 型。② 死亡率曲线,以 q_x 栏对 x 栏作图。藤壶在第一年死亡率很高,以后逐渐降低,接近老死时死亡率迅速上升。③ 生命期望, e_x 表示该年龄期开始时

的平均能存活的年限。 e_0 为种群的平均寿命,藤壶 $e_0 = 1.58$ 。

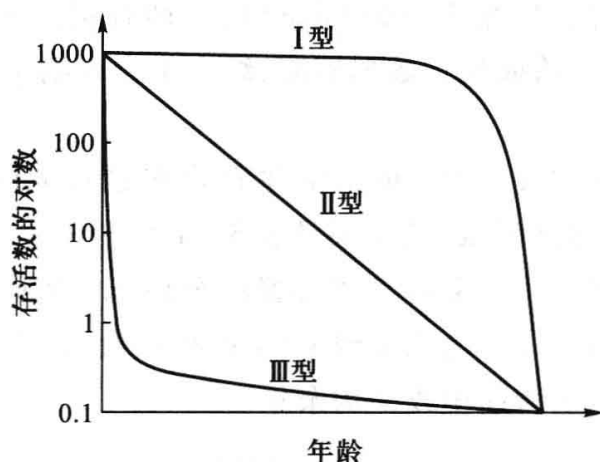


图 3-2 存活曲线的类型 (Krebs, 1985)

I 型: 曲线凸型, 表示在接近生理寿命前只有少数个体死亡。

II 型: 曲线呈对角线, 各年龄死亡率相等。

III 型: 曲线凹型, 幼年期死亡率很高。

(3) 动态生命表和静态生命表: 藤壶生命表是根据对同年出生的所有个体进行存活数动态监察的资料而编制, 这类生命表称为同生群生命表, 或称动态生命表。另一类为静态生命表, 是根据某一特定时间对种群作一年龄结构调查资料而编制的。同生群生命表中个体经历了同样的环境条件, 而静态生命表中个体出生于不同年 (或其他时间单位), 经历了不同的环境条件。因此, 编制静态生命表等于假定种群所经历的环境是年复一年地没有变化的, 有的学者对静态生命表持怀疑态度, 但在难以获得动态生命表数据时, 如果应用得法, 还是有价值的。

(4) 综合生命表: 综合生命表与简单生命表的不同之处在于除了 l_x 栏外, 增加了 m_x 栏。 m_x 栏是各年龄的出生率。表 3-2 是猕猴的综合生命表。

表 3-2 南湾猕猴雌猴生命表 (引自江海声等, 1989)

$x(a)$	l_x	$l_g (1\ 000\ l_x)$	k_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	0.99	3.00	0.00	0	0	0
1	0.99	3.00	0.01	0	0	0
2	0.97	2.99	0.04	0	0	0
3	0.89	2.95	0.01	0	0	0
4	0.87	2.94	0.00	0.154	0.134	0.536
5	0.87	2.94	0.01	0.401	0.349	1.745

续表

$x(a)$	l_x	$l_g (1\ 000\ l_x)$	k_x	m_x	$l_x m_x$	$xl_x m_x$
6	0.86	2.93	0.00	0.440	0.378	2.268
7	0.86	2.93	0.01	0.464	0.399	2.793
8	0.83	2.92	0.01	0.434	0.360	2.880
9	0.81	2.91	0.00	0.462	0.374	2.366
10	0.81	2.91	0.00	0.320	0.259	2.590
11	0.81	2.91	0.00	0.462	0.374	4.114
12	0.81	2.91	0.00	0	0	0
13	0.81	2.91	0.00	0.578	0.468	6.084

$$R_0 = \sum l_x m_x = 3.096 \quad \sum xl_x m_x = 26.276$$

综合生命表同时包括了存活率和出生率两方面数据,将两者相乘,并累加起来,得净生殖率(net reproductive rate): $R_0 = \sum l_x m_x$ 。 R_0 代表该种群(在生命表所包括特定时间中的)世代净增值率。猕猴生命表的 $R_0 = 3.096$,表示猕猴数经一世代后平均地增长到原来的3.096倍。该生命表还增加 k_x 栏, k_x 是表示年龄组死亡力的指标,它由 l_x 栏导出,即 $k_x = l_g l_x - l_g l_{x+1}$ 。

(5) 种群增长率(r)和内禀增长率(r_m):由于各种生物的平均世代时间并不相等,作种间比较时世代净增值率(R_0)的可比性并不强,种群增长率 r 值则显得更有应用价值。 r 值可按下式计算:

$$r = \ln R_0 / T$$

式中: T ——世代时间,它是指种群中子代从母体出生到子代再产子的平均时间。用生命表资料可以估计出世代时间的近似值,即

$$T = (\sum xl_x m_x) / (\sum l_x m_x)$$

自然界的环境条件在不断变化着,当条件有利时 r 值可能是正值,当条件不利时可能变为负值。因此,长期观察某种群动态时,自然种群增长率 r 值的变化是很有用的指标。但是,为了进行比较,在实验室条件下,人们能排除不利的天气条件,提供理想的食物,排除捕食者和疾病,在这种人为的“不受限制”的条件下,就能观察到种群的内禀增长率(innate rate of increase) r_m 。例如林昌善等(1964)曾测定杂拟谷盗实验种群的 r_m 值, $r_m = 0.074\ 26/d$,即该种群以平均每日常每雌增加0.074个雌体而增长。

从 $r = \ln R_0 / T$ 式来看, r 值随 R_0 增大而增大,随 T 值增大而变小。例如,计划生育的目的是要使 r 值变小,据此式有两条途径:①降低 R_0 值,即使世代增殖率降低,这就要限制每对夫妇的子女数;②使 T 值增大,即可以通过推迟首次

生殖时间或晚婚来达到。在计划生育中,后一种途径是不应忽视的。Cole 曾用模型证明:假如妇女生育年龄从 15 岁推到 25 岁,则人口增长率就会有相当大的降低。

总之,生命表的实质是描述种群生死过程的一种有用图表模式。由于生物的生活史五花八门,生命表的形式也随之有很大的区别。在今日植物种群生态学和动物种群生态学发展趋向于统一的形势下,一些著名的种群生态学家已在按生活史类型划分生命表上迈开一大步。

3. 种群的增长模型

种群动态模型研究在近几十年来有较大发展,它是理论生态学的主要内容,对种群生态学做出了重要贡献。数学模型是用来描述现实系统或其性质的一个抽象的、简化的数学结构。科学工作者用它来揭开此系统的内在机制和对系统行为进行预测。建立动植物种群动态数学模型的目的,是阐明自然种群动态的规律及其调节机制,帮助理解各种生物和非生物因素是怎样影响种群动态的。模型研究必须从客观实际出发来建模,最后又必须通过实践来检验。在数学模型研究中,人们最感兴趣的不是特定公式的数学细节,而是模型的结构及其参数的生物学或生态学意义及解释,即哪些因素决定种群的大小,哪些参数决定种群对自然和人为干扰的反应速度等。

(1) 与密度无关的种群增长模型:种群在“无限”的环境中,即假定环境中空间、食物等资源是无限的,因而其增长率不随种群本身的密度而变化,这类增长通常呈指数式增长。可称为与密度无关的增长(density-independent growth,或译为非密度制约性增长)。

与密度无关的增长又可分为两类,如果种群的各个世代彼此不相重叠,如一年生植物和许多一年生殖一次的昆虫,其种群增长是不连续的、分步的,称为离散增长,一般用差分方程描述;如果种群的各个世代彼此重叠,例如人和多数兽类,其种群增长是连续的,用微分方程描述。

① 种群离散增长模型 最简单的单种种群增长的数学模型,通常是把世代 $t+1$ 的种群 N_{t+1} 与世代 t 的种群 N_t 联系起来的差分方程:

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

或
$$N_t = N_0 \lambda^t$$

式中: N ——种群大小;

t ——时间;

λ ——种群的周限增长率。

例如,一年生生物(即世代间隔为一年)种群,开始时 10 个雌体,到第二年成为 200 个,那就是说, $N_0 = 10$, $N_1 = 200$,即一年增长到 20 倍。今以 λ 代表两个世代的比率:

$$\lambda = N_1/N_0 = 20$$

如果种群在无限环境下以这个速率年复一年地增长,即 $10, 10 \times 20^1, 10 \times 20^2, 10 \times 20^3, \dots, N_t = N_0 \lambda^t$ 。

将方程式 $N_t = N_0 \lambda^t$ 两侧取对数,即

$$\lg N_t = \lg N_0 + t(\lg \lambda)$$

它具有直线方程 $y = a + bx$ 的形式。因此,以 $\lg N_t$ 对 t 作图(图 3-3a),就能得到一条直线,其中 $\lg N_0$ 是截距, $\lg \lambda$ 是斜率。

λ 是种群离散增长模型中的重要参数,如果 $\lambda > 1$ 种群上升, $\lambda = 1$ 种群稳定, $0 < \lambda < 1$ 种群下降, $\lambda = 0$ 雌体没有繁殖,种群在下一代中灭亡。

② 种群连续增长模型 在世代重叠的情况下,种群以连续的方式变化。这种系统的动态研究,涉及微分方程。把种群变化率 dN/dt 与任何时间的种群大小 N_t 联系起来,最简单的情况是有一恒定的增长率(per capita growth rate) r ,它与密度无关,即

$$dN/dt = rN$$

其积分式为

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

式中: e 为自然对数的底。

例如,初始种群 $N_0 = 100$, r 为 $0.5/a$,则一年后的种群数量为 $100e^{0.5} = 165$,二年后为 $100e^{1.0} = 272$,3年后为 $100e^{1.5} = 448$ 。

以种群大小 N_t 对时间 t 作图(图 3-3b)说明种群增长曲线呈“J”型。但如以 $\lg N_t$ 对 t 作图,则变为直线。

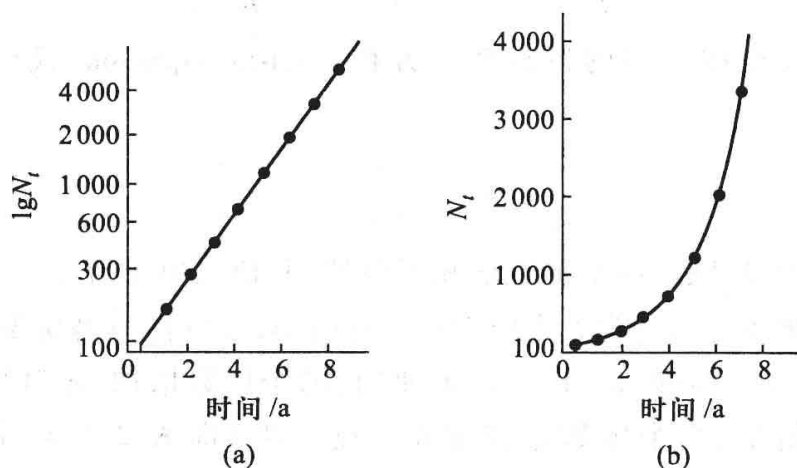


图 3-3 $N_0 = 100, r = 0.5$ 时的种群增长曲线 (Krebs, 1978)

(a) 对数标尺 (b) 算术标尺

r 是一种瞬时增长率(instantaneous rate of increase),很像复利的增长过程,如果 $r > 0$ 种群上升; $r = 0$ 种群稳定; $r < 0$ 种群下降。

种群一旦被证实为指数增长,则模型就有很大应用价值。

例如,根据模型求人口增长率。1949 年我国人口为 5.4 亿,1978 年为 9.5 亿,求 29a 来的人口增长率。

解:

$$\because N_t = N_0 e^{rt}$$

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt$$

$$r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$$

则: $r = (\ln 9.5 - \ln 5.4) / (1978 - 1949) = 0.0195$ 表示我国人口自然增长率为 19.5‰,即平均每 1 000 人每年增加 19.5 人。再求周限增长率 λ 。

$$\lambda = e^r = e^{0.0195} = 1.0196$$

即每年是前一年的 1.0196 倍。

(2) 与密度有关的种群增长模型:与密度有关的种群增长同样分为离散的和连续的两类。与密度有关的种群连续增长模型,比与密度无关的模型增加了两点假设:① 有一个环境容纳量(通常以 K 表示),当 $N_t = K$ 时,种群为零增长,即 $dN/dt = 0$;② 增长率随密度上升而按比例降低。最简单的是每增加一个个体,就产生 $1/K$ 的抑制影响。例如 $K = 100$,每增加一个个体,产生 0.01 影响,或者说,每一个体利用了 $1/K$ 的“空间”, N 个体利用了 N/K “空间”,而可供种群继续增长的“剩余空间”只有 $(1 - N/K)$ 。这样,种群增长将不再是“J”型,而是“S”型。“S”型曲线有两特点:① 曲线渐近于 K 值,即平衡密度;② 曲线上升是平滑的。

“S”型曲线的最简单数学模型是

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

此即生态学发展史中著名的逻辑斯谛方程(logistic equation,或译阻滞方程)。其积分式为

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{a - rt}}$$

式中: a ——截距,反映曲线对原点的相对位置,其值取决于 N_0 。

逻辑斯谛曲线常划分为 5 个时期:① 开始期,也可称为潜伏期,由于种群个体数很少,密度增长缓慢($a - b$);② 加速期,随个体数增加,密度增长逐渐加快($b - c$);③ 转折期,当个体数达到饱和密度一半(即 $K/2$ 时),密度增长最快($c - d$);④ 减速期,个体数超过 $K/2$ 以后,密度增长逐渐变慢($d - e$);⑤ 饱和期,种群个体数达到 K 值而饱和(图 3-4)。

逻辑斯谛模型的两个参数 r 和 K ,均具有重要的生物学意义。如前所述, r 表示物种的潜在增殖能力,而 K 则表示环境容纳量,即物种在特定环境中的平衡密度。虽然模型中的 K 值是一最大值,但作为生物学含义,它应该并可以随

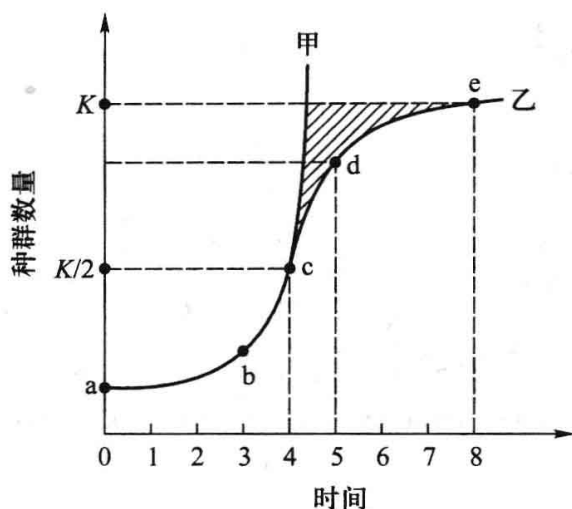


图 3-4 逻辑斯谛曲线

环境(资源量)改变而改变。

逻辑斯谛增长模型的重要意义是:①它是许多两个相互作用的种群增长模型的基础;②它也是渔捞、林业、农业等实践领域中,确定最大持续产量(maximum sustained yield)的主要模型;③模型中两个参数 r 、 K ,已成为生物进化对策理论中的重要概念。

植物是定居的自养型生物,生长可塑性很大,这些特征直接影响了植物种群动态模型的建立,与动物种群动态模型的发展相比较,尚处于发展早期。

4. 自然种群的数量变动

一种生物进入和占领新栖息地,首先经过种群增长和建立种群,以后可出现不规则的或规则的(即周期性的)波动,或较长期相对稳定;或有时出现骤然的数量猛增,即大发生,随后又是大崩溃;或有时出现长时期的下降,称为衰落,甚至灭亡。

(1) 种群增长:自然种群数量的变动,从“J”型和“S”型增长均可以见到,但曲线不像数学模型所预测的光滑、典型,常常还表现为两类增长型之间的中间过渡型。例如,澳大利亚昆虫学家 Andrewartha 曾对果园中蓟马(*Thrips imaginis*)种群进行过长达 14 a 的研究(图 3-5)。他发现,在环境条件较好的年份,其数量增加迅速,直到繁殖结束时增加突然停止,表现出“J”型增长;但在环境条件不好的年份则呈“S”型增长。对比各年增长曲线,可以见到许多中间过渡型。

(2) 季节消长:对自然种群的数量变动,首先要区别年内(季节消长)和年际变动。一年生草本植物北点地梅种群个体数有明显的季节消长(图 3-6)。8 a 间,籽苗数为 500 ~ 1 000 株/ m^2 ,每年死亡 30% ~ 70%,但至少有 50 株以上存活到开花结实,为次年种群的延续产出种子。因此,各年间的成株数变动也相当少。

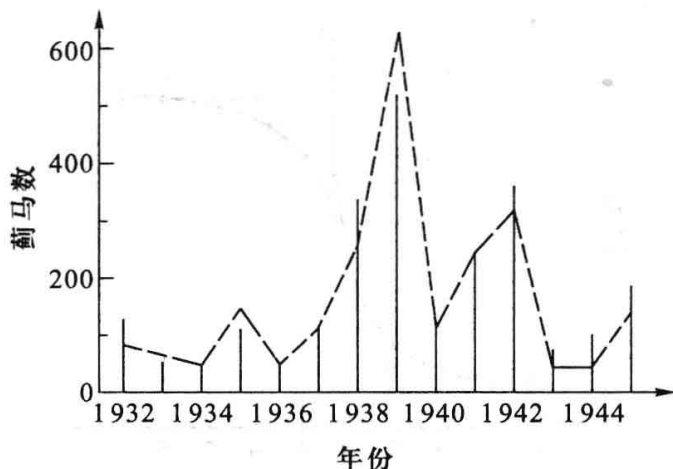


图 3-5 蓟马种群数量变化(柱高示观测值, 虚线示通过计算得到的预测值)(Begon 等, 1986)

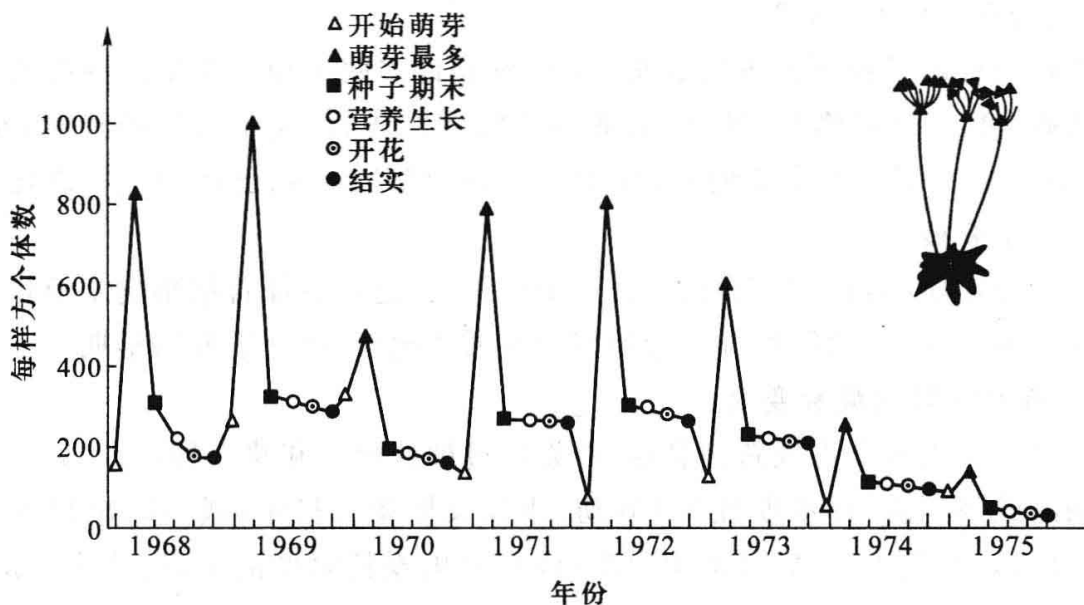


图 3-6 北点地梅 8 a 间的种群数量变动(Begon 等, 1986)

温带湖泊的浮游植物(主要是硅藻),往往每年有春秋两次密度高峰,称为“水华”(bloom)。其原因是:冬季的低温和光照减少,降低了水体的光合强度,营养物质随之逐渐积累;到春季水温升高、光照适宜,加之有充分营养物质,使具巨大增殖能力的硅藻迅速增长,形成春季数量高峰。但是不久后营养物质耗尽,水温也可能过高,硅藻数量下降;以后营养物质又有积累,形成秋季较低的数量高峰。这种典型的季节消长,也会受到气候异常和人为的污染而有所改变。掌握其消长规律,是水体富营养化预测和防治所必需的。

(3) 不规则波动:我国是世界上具有最长气象记录的国家,马世骏(1965)从统计上探讨过大约 1 000 a 的有关东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)危害和气象资料的关系,明确了东亚飞蝗在我国的大发生没有周期性现象(过去

曾认为该种是有周期性的),同时还指出干旱是大发生的原因。1913—1961 年东亚飞蝗动态曲线(图 3-7)是各年发生级数变化序列图。通过分析还明确了黄、淮等大河三角洲的湿生草地,若遇到连年干旱,使土壤中蝗卵的存活率提高,是造成其大发生的原因。但旱涝灾害与飞蝗大发生关系还因地而异。据此他将我国蝗区分为 4 类,并分区提出预测大发生指标。在对东亚飞蝗生态学的深入研究基础上,我国飞蝗防治工作取得了重大成就,已基本上控制了危害。

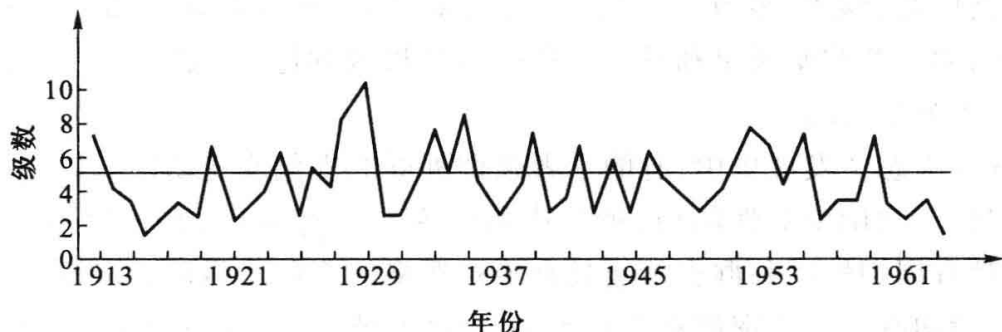


图 3-7 1913—1961 年东亚飞蝗洪泽湖蝗区的种群动态曲线(马世骏,1965)

(4) 周期性波动:经典的例子为旅鼠、北极狐的 3~4 a 周期和美洲兔、加拿大猓獾的 9~10 a 周期。根据近 30 a 资料,我国黑龙江伊春林区的小型鼠类种群,也具有明显 3~4 a 周期,主要优势种为棕背䖃(*Clethrionomys rufocanus*),每遇高峰年的冬季就造成林木危害,尤其是幼林,对森林更新危害很大;并且,这 3 a 周期与红松结实的周期性丰收相一致。根据以鼠为主要食物的黄鼬(*Nustela sibirica*)的每年毛皮收购记录,证明黄鼬也有 3 a 周期性,但高峰比鼠晚一年。有趣的是苏联远东阿穆尔地区森林脑炎发病率也有 3 a 的周期性。其原因是:鼠是革蜱的主要宿主,而革蜱是森林脑炎病毒的主要传播媒介。紧随鼠高峰之后,次年出现革蜱的数量高峰和革蜱种群中脑炎病毒感染高峰,从而使林区中居民受革蜱叮咬而感染森林脑炎的患者增加。因此,对鼠类种群数量动态的研究就成为森林脑炎流行病预测的重要指标之一。

(5) 种群暴发或大发生:具不规则或周期性波动种群数量的生物都可能出现种群的大发生。最闻名的大发生见于害虫和害鼠。例如蝗灾,我国古籍和西方圣经都有记载,如“蝗飞蔽天、人马不能行、所落沟壑尽平”等。非洲蝗灾至今仍有出现,索马里 1957 年一次蝗灾估计有蝗虫约 1.6×10^{10} 只之多,总重量达 50 000 t。1967 年我国新疆北部农区小家鼠大发生,估计造成粮食损失达 1.5×10^8 kg。

所谓赤潮是指水域中一些浮游生物(如腰鞭毛虫、裸甲藻、梭角藻、夜光藻等)爆发性增殖引起水色异常的现象,主要发生在近海,又称为红潮。其主要成因是有机污染,氮、磷等营养物过多形成富营养化。其危害主要有:①藻类死体被微生物分解,消耗尽水中的溶解氧,鱼、贝等窒息而死;②有些赤潮生物产生

毒素,杀害鱼、贝,甚至离海岸 64 km 的人,有时会受到由风带来毒素的危害,造成呼吸和皮肤的不适。

水生植物暴发造成危害的例子也不鲜见。一种槐叶萍(*Salvinia molesta*)原产巴西,1952 年首次在澳大利亚出现,由于它每 2.5 d 就能加倍,迅速增殖并扩散开来,造成对交通、灌溉和渔业的严重危害。

(6) 种群平衡:种群较长期地维持在几乎同一水平上,称为种群平衡。大型有蹄类、食肉类、蝙蝠,多数一年只产一仔,寿命长,种群数量一般是很稳定的。在昆虫中,如一些蜻蜓成虫和具良好种内调节机制的昆虫(如红蚁、黄墩蚁),其数量也是十分稳定的。

在种群生态学发展史中,有的学者强调种群的变化或变动性,另一些强调平衡和稳定性。强调变动性的说,种群中始终有出生和死亡,在永恒不断变化之中,即使具有周期性的种群也不能具有绝对严格的周期。强调稳定性的则说,各个种群一般均有一平均密度和平衡水平,当种群数量偏离此水平时,种群就有重新返回原有水平的倾向,即使具有剧烈数量波动特点的种类,如旅鼠和北极狐等,其种群的周期性(即几乎定期的升降)也可看做是一种稳定性。

(7) 种群的衰落和灭亡:当种群长久处于不利条件下,或在人类过度捕猎、栖息地被破坏的情况下,其数量会出现持久性下降,即种群衰落,甚至灭亡。个体大、出生率低、生长慢、成熟晚的生物,最易出现这种情况。例如由于第二次世界大战捕鲸业停顿,战后捕鲸船吨位上升,鲸捕获量上升,其结果导致蓝鲸(*Balaenoptera musculus*)种群衰落,并濒临灭绝;继而长须鲸(*B. physalus*)日渐减少;就连小型的具有相当“智力”的白鲸(*Delphinapterus*)、海豚(*Delphinus*)、和鼠海豚(*Phocaena*)等也难逃厄运。

种群衰落和灭亡的速度在近代大大加快了,究其原因,不仅是人类的过度捕杀,更严重的是破坏野生生物的栖息地,剥夺了物种生存的条件。物种的持续生存,不仅需要有良好的栖息环境,而且数量要达到最低种群密度。过低的数量因近亲繁殖而使种群的生育力和生活力衰退。

四、种群的空间格局

组成种群的个体在其生活空间中的位置状态或布局,称为种群空间格局(spatial pattern)或内分布型(internal distribution pattern)。种群的内分布型大致可分为 3 类:① 均匀型(uniform)。② 随机型(random)。③ 成群型(clumped)(图 3-8)。

均匀分布产生的主要原因是种群内个体间的竞争。例如森林中植物为竞争阳光和土壤中营养物,沙漠中植物为竞争水分等。分泌有毒物质于土壤中以阻止同种植物幼苗的生长等。

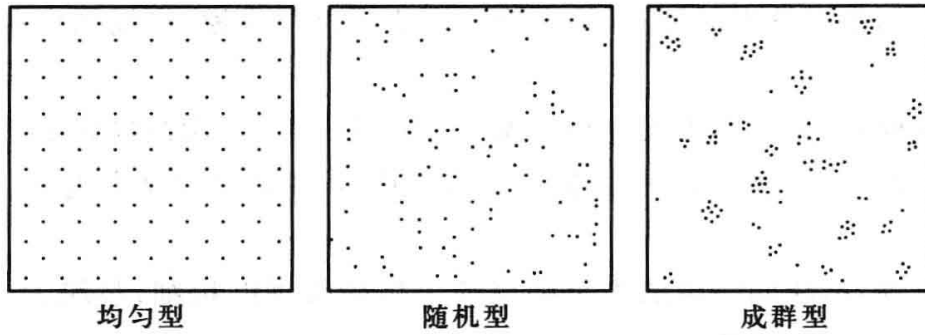


图 3-8 3 种内分布型或格局(仿 Smith, 1980)

随机分布中每一个体在种群领域中各个点上出现的机会是相等的,并且某一个体的存在不影响其他个体的分布。随机分布比较少见,因为只有在环境资源分布均匀一致的情况下,或种群内个体间没有彼此吸引或排斥时才易产生随机分布。例如,森林地被层中的一些蜘蛛,面粉中的黄粉虫。

成群分布是最常见的内分布型。成群分布形成的原因是:① 环境资源分布不均匀,富饶与贫乏相嵌;② 植物传播种子的方式使其以母株为扩散中心;③ 动物的社会行为使其结合成群。

内分布型的检验方法已有不少,如 Greig-Smith (1952, 1983) 提出的等级方差分析法 (hierarchical analysis of variance), Hill (1973) 的 3 项轨迹方差法 (three-term local variance analysis), Ripley (1978) 的谱分析法 (spectral analysis), 杨持等 (1984) 的二维网函数插值法 (two dimensional net function interpolation method)。

最常用而简便的检验指标是方差与平均数的比率,即 S^2/m 。其中,

$$m = \sum f(x)/n$$

$$S^2 = (\sum (f(x))^2 - (\sum f(x))^2/n)/(n-1)$$

式中: x ——样方中某种个体数;

f ——含 x 个体样方的出现频率;

n ——样本总数。

如果把图 3-8 的均匀分布分成许多小方格,那么每方格中点数应该是相等的。对此进行取样和统计分析,因为各方格个体数相等,标准差等于零,所以 $S^2/m = 0$ 。假如分布是随机的,则含有 0, 1, 2, ... 的个体数的样方,其出现概率将符合泊松分布序列,所以 $S^2/m = 1$ 。如果分布是成群的,含很少个体数(包括 0 个体在内)的样本,和含较多个体数的样本出现概率将比泊松分布的期望值高,因此, S^2/m 必然明显地大于 1。

成群分布又可进一步按群本身的分布状况划分为均匀群、随机群和成群群,后者具有两级的成群分布。由于种群空间分布格局反映着同一种群个体间的空间位置,无论是均匀群,还是随机群和成群群,既然有群,群与群之间就会有间隙。

为了刻画集群分布的特征,在研究中建立了格局规模、格局强度和格局纹理等属性概念。

格局规模:丛块大小以及丛块占调查面积的比例,叫做格局规模。

格局强度:丛块间的相对密度差或丛块内与间隙的相对密度差,称为格局强度。

格局纹理:丛块间空隙的大小则反映了格局纹理的粗细,丛块大且相隔远,称为纹理粗糙,反之则称为纹理细密。

研究工作中,样地放置的位置和样地的大小都会影响到观察结果。其原因在于,如果某个种群呈随机群状分布,且格局纹理很粗,由于人的眼睛分辨不出来是什么格局,虽然放置样方是随机的,但仍可能把样方放置在群与群之间的间隙部位,或某一个群的内部,两种情况测定的结果不会是一样的,如果样方的面积足够大,有可能在这个大样方里包含了几个群和间隙,这个时候又会出现另一种结果。

种群空间格局研究是静态研究,比较适用于植物、定居或不大活动的动物,也适用于测量鼠穴、鸟巢等栖居的空间分布。

构件生物的构件包括地面的枝条系统和地下的根系统,其空间排列是一重要生态特征,对个体的适应和生存具有重要意义。例如在树冠层中,植物个体的枝叶系统的排列决定着光的摄取效率。同样土壤中根分支的空间分布决定水和营养物的获得。虽然枝条系统是“搜索”光的,根系统是“逃避”干旱的,但与动物依仗活动和行为进行搜索和逃避不同,植物靠的是控制构件生长的方向来寻觅养分并适应复杂多变的环境。

第二节 种群调节

由于影响种群出生率、死亡率和迁移率的内外因素很多,并同时影响种群的数量动态。于是,生态学家提出许多不同的假说来解释种群动态的调节机制。

一、气候学派

气候学派多以昆虫为研究对象,其主要观点是,种群参数受天气条件强烈影响。例如,以色列学者 Bodenheimer 认为昆虫的早期死亡率有 85% ~ 90% 是由于天气条件不良而引起的。他们强调种群数量的变动,否定稳定性。

二、生物学派

生物学派主张捕食、寄生、竞争等生物过程对种群调节起决定作用。也有学者强调食物因素对种群的调节作用。例如,英国鸟类学家 Lack 认为,就大多数

脊椎动物而言,食物短缺是最重要的限制因子,自然种群中支持这个观点的例子还有松鼠和交嘴雀的数量与球果产量的关系、猛禽与一些啮齿类数目的关系等。

20 世纪 50 年代气候学派和生物学派发生过激烈论战,但也有的学者提出折中的观点。如 Milne(1961)既承认密度制约因子对种群调节的决定作用,也承认非密度制约因子具有决定作用。他把种群数量动态分成 3 个区,极高数量、普通数量和极低数量。在对物种最有利的典型环境中,种群数量最高,密度制约因子决定种群的数量;在环境条件对物种很不利、变动很激烈的条件下,非密度制约因子左右种群数量变动。这派学者认为,气候学派和生物学派的争论反映了他们工作地区环境条件的不同。

三、自动调节学说

上述学说都集中在外源性因子,主张自动调节的学者则将研究焦点放在动物种群内部,其特点包括:① 种内成员具有异质性,异质性可能表现在行为上、生理特征上或遗传性质上;② 种群密度的变化影响了种内成员,使出生率、死亡率等种群参数变化;③ 种群调节是物种的一种适应性反应,它经自然选择,带来进化上的利益。按所强调的特点,又分为行为调节、内分泌调节和遗传调节等学说。

(1) 行为调节:英国的 Wyne-Edwards(1962)认为动物社群行为是调节种群的一种机制。以社群等级和领域性为例,社群等级使社群中一些个体支配另一些个体,这种等级往往通过格斗、吓唬、威胁而固定下来;领域性则是动物个体(或家庭)通过划分地盘而把种群占有的空间及其中的资源分配给各个成员。两者都使种内个体间消耗能量的格斗减到最小,使空间、资源、繁殖场所得到的最有利于物种整体的分配,并限制了环境中的动物数量,使食物资源不至于消耗殆尽。当种群密度超过这个限度时,种群中就有一部分因缺乏营巢繁殖场所,或因缺乏保护条件和优良食物资源而很容易受捕食者、疾病和不良天气条件所侵害,死亡率增高,种群个体减少。

(2) 内分泌调节:Christian 最初用内分泌调节解释哺乳动物的周期性数量变动,后来这个理论扩展为一般性学说。他认为,当种群数量上升时,种内个体经受的社群压力增加,加强了对中枢神经系统的刺激,影响了脑垂体和肾上腺的功能,使促生殖激素分泌减少和促肾上腺皮质激素增加。生长激素的减少使生长和代谢发生障碍,有的个体可能因低血糖休克而直接死亡,多数个体对疾病和外界不利环境的抵抗能力可能降低。另外,肾上腺皮质的增生和皮质素分泌的增进,同样会使机体抵抗力减弱,而且由于相应的性激素分泌减少,生殖将受到抑制,致使出生率降低,子宫内胚胎死亡率增加,育幼情况不佳,幼体抵抗力降低。这样,种群增长因上述生理反馈机制而得到抑制或停止,从而又降低了社群压力。

(3) 遗传调节:英国遗传学家 Ford 认为,当种群密度增高时,自然选择压力松弛下来,结果是种群内变异性增加,许多遗传型较差的个体存活下来,当条件恢复正常,这些低质的个体由于自然选择的压力增加而被淘汰,于是降低了种群内部的变异性。

Chitty(1958)提出一种解释种群数量变动的遗传调节模式。他认为,种群中的遗传双态现象或遗传多态现象有调节种群的意义。例如,在啮齿类中有一组基因型是高进攻性的,繁殖力较强,而另一组基因型是繁殖力较低,较适应于密集的条件,当种群数量初上升时,自然选择有利于第一组,第一组逐步代替第二组,种群数量加速上升。当种群数量达到高峰时,由于社群压力增加,相互干涉增加,自然选择不利于高繁殖力的,而有利于适应密集的基因型,于是种群数量又趋下降。这样,种群就可进行自我调节。可见,Chitty 的学说是建立在种群内行为以及生理和遗传变化基础之上的。

第三节 环境容纳量与种群资源的合理利用

一、环境容纳量

在自然条件下,种群在早期发展阶段常常表现为指数型增长。随着种群数量的增长和资源的消耗,资源与环境相对于种群增长的需求变得越来越有限,种群指数增长受到越来越严格的限制,最终种群数量维持在合理的环境容纳量范围内,这样才能维持长期的稳定和繁荣。所以,种群在有限环境中的有限增长才是自然界中普遍存在的生态现象,环境容纳量就是体现生物生存环境限制的重要指标,也昭示着生态系统生产力的自然极限。

环境容纳量的实质是有限环境中的有限增长。在一个处于平衡状态的自然生态系统中,种群的数量在一定水平上下波动,这个平均水平就是所谓的合理的环境容纳量。种群数量大于合理的环境容纳量时,资源压力增大(如食物、配偶、栖息地等),资源的数量、质量降低,天敌和疾病等因素的抑制作用增强,种群数量回落;当种群数量小于合理的环境容纳量时,资源压力降低、资源状况得到改善,天敌和疾病等因素的抑制作用减弱,种群数量回升。通过种群调节,种群数量可以保持在一个合理的范围内。

针对不同的研究领域,环境容纳量的内涵也有所不同,如在草地畜牧业中又称为载畜量,城市生态学中称为城市收容力,资源利用中称为环境负荷量,即指在一定条件下,环境所能承受的最大种群数。因为环境空间和食物等资源是有限的,所以在一定的环境下,种群不能无限制地增长。当种群数接近环境容纳量时,环境阻力加大,种群增长速度变慢,直至达到最终稳定。

环境容纳量受环境中的非生物因子和生物因子的影响。非生物因子包括气候条件、栖息地的地理结构、食物供应量等。生物因子中该生物的天敌对其环境容纳量也是重要的限制因子。

从逻辑斯谛方程可以看出,每一种种群的增长都会受到自身环境容纳量的限制,由此可见,在资源有限增长的客观趋势下,人类对它们的利用就要按照自然增长的规律约束自己的经济活动行为,人类对自然的索取不能超出这个限制,要给它们留下延续后代的资本,否则就会造成物种的衰退、灭绝,人类生存所依赖的物种资源没有了,人类的生存也就出现危机了。

逻辑斯谛方程中的 K 值表示环境容纳量,这个数值受到很多因素的影响,不同物种的 K 值不同,这个数值同样也受到环境因素的影响,同一个物种在不同环境条件下的 K 值也会有变化。

环境容纳量既然是环境对生物制约的具体体现,那么只要生物或环境因素发生变化,环境容纳量也就会发生相应的变化。它是环境资源状况(数量、质量、分布和波动等)、生物对资源的利用状况(数量、形式、效率和波动等)以及生态调节机制(种内、种间关系等)等共同作用的结果。也就是说,环境容纳量是一个动态的变量。

地球生态系统是一个由有限资源构成的有限的环境。一方面,人口数量的过度增长以及资源消费不合理的人为拉动,不断挑战地球生态系统的环境容纳量;另一方面,资源的不合理利用、环境污染的不断积累、森林砍伐、耕地减少、水土流失、土地荒漠化、生物资源的衰退、海平面上升和酸雨等,又在不断地压缩地球生态系统的环境容纳量。这两种矛盾尖锐而剧烈。

人类对资源的利用强度要依据资源的环境容纳量原则,这就是物种和谐共存的科学伦理观。

地球是一个物质有限、能源有限、空间有限、综合容纳量有限的环境,所以,人类必须以有限的人口、经济与社会规模来适应这种限制,才能真正实现可持续发展。

二、种群资源的合理利用

生物资源开发的目的是获得最大可持续产量。在对野生动植物资源的合理开发和利用方面,一般将种群的数量控制在环境容纳量的一半,即 $K/2$ 值,此时种群增长速度最快,可提供的资源数量也最多,而又不影响资源的再生,这就是渔业、狩猎业、林业等行业理论上常用的“ $K/2$ 捕获策略”。当种群数量大于 $K/2$ 时,种群的增长速度将开始下降。当过度猎取导致种群数量小于 $K/2$ 时,种群的增长速度也将减慢,获取的资源数量将减少,而且还会影响资源的再生。

合理的利用种群资源是自然伦理观的具体实践。人类生存问题的根源在于

资源的有限性,如何合理地配置和利用有限的资源是人类社会发展能否可持续的问题。随着经济社会的持续快速发展,能源严重紧缺、资源供应不足、环境压力加大,这已成为和谐社会建设的重要制约因素。

如何保障资源的可持续利用,促进环境的可持续维护,确保经济社会的可持续发展,需要重新审视人与自然的关系,要促进人与自然的和谐发展,必然要求资源环境保护与社会发展和谐统一。

种群资源是一种可更新、可再生的资源,我们以合理利用与保护植物资源为例。植物资源不仅是人类衣、食、住、行的必需物质,而且构成了人类生存的环境,维持着生态系统的平衡。如果人们合理采收,就可以永续利用;反之,如果不注意保护,进行掠夺式的采收利用,就会使资源迅速枯竭,生态系统失去平衡,导致人类生存环境迅速恶化。因此,对待植物资源,既要充分合理利用,以满足社会生产、生活的需要,又要注意保护,使其正常生存发展所形成的生态环境不被破坏,也就是为了利用。

在利用植物资源时,首先要考虑它们的恢复能力,决不能“竭泽而渔”或“杀鸡取卵”。植物资源恢复能力的基础是植物的再生能力,当我们从野生植物上采收根、树皮、枝条或者采收一棵棵草本植物时,应考虑这些被采收的部分,在来年或二三年内是否能再生出来。因为,植物的再生能力是我们利用强度的主要依据。例如,草地资源能否永续地、不断地提高生产潜力,就要看能否合理地利用草地资源。为了能够合理地利用草地资源,生产第一线的牧民和管理人员提出了很好的措施,如季节性休牧等利用模式。

当保护一种资源植物的恢复能力时,除了考虑这种植物本身的再生能力外,还应该考虑它在生长环境中与其他植物之间所构成的生态关系以及资源植物本身各构件之间的关联。例如,有时要采收花朵,有时要采收果实,在采收过程中,一定要尽量减轻对整株的伤害,使植物能够很快再生,这样才能使来年的产量不致受到太大的影响。各种资源植物之间、构件之间存在着种种联系,我们必须从群落学观点全面考虑,不可只从一种资源植物上寻找解决办法。

环境容纳量也可以称为生态阈值,是指某一环境区域内对人类活动造成的影响的最大容纳量。大气、土地、动植物等都有承受污染物的最高限制。生态系统虽然具有自我调节能力,但只能在一定范围内、一定条件下起作用,如果干扰大,超出了生态系统本身的调节能力,生态平衡就会被破坏,这个临界限度就被称为生态阈值(赵慧霞 2007)。因此,阈值又叫做临界值,是指某一事件或过程在影响因素或环境条件达到一定程度(阈值)时,突然进入另一种状态的情形。

生态阈值取决于环境的质量和生物的数量。在阈限内,生态系统能承受一定程度的外界压力和冲击,具有一定程度的自我调节能力。超过阈限,自我调节

不再起作用,系统也就难以回到原初的生态平衡状态。生态阈值的大小取决于生态系统的成熟程度。生态系统越成熟,它的种类组成越多,营养结构越复杂,稳定性越大,对外界压力或冲击的抵抗能力也越大,即阈值高;相反一个简单的人工生态系统,则阈值低。当外界干扰远远超过了生态阈值,生态系统的自我调节能力已不能抵御,从而不能恢复到原初状态时,则称为“生态失调”。生态失调的基本标志可以从生态系统的结构和功能两个方面的水平上表现出来,诸如一个或几个组分缺损、生产者或消费者种群结构变化、能量流动受阻、食物链中断等。

从生存与发展的辩证关系来看,在一定限度内,发展是对生存的完善和促进,但超过这一限度,发展反过来构成了对生存的威胁。

思 考 题

1. 种群有哪些重要的特征?
2. 比较种群指数增长模型和逻辑斯谛增长模型,举例说明指数增长模型在人口预测上的应用价值。
3. 什么是种群空间格局,主要有哪几种类型。
4. 什么是环境容纳量?
5. 如何合理地利用资源?

第四章 生 活 史

第一节 生活史概述

生物在其漫长的演化过程中,分化出形形色色的生物有机体,从微小的、肉眼看不见的菌类到几吨重的大象,从寿命仅有 20 min 的大肠杆菌到生活上千年的松柏,形成极其多样化的生物界。它们都具有出生、生长、死亡、分化、繁殖、衰老和死亡的过程。一个生物从出生到死亡所经历的全部过程称为生活史(life history)或生活周期(life cycle)。

生物的生活史由遗传物质所决定,一般是不能改变的,但受外界条件的影响,在一定范围内某些性状具有可塑性,如干旱条件影响下,植物的种子数量、种子大小、生长高低都可能改变,但其生活史格局保持稳定。此外,生活史的一些遗传特性(traits)常为另一些遗传特性所制约,如寿命长的生物其生殖期往往开始较迟,个体小的生物其寿命常常较短等,与其形成过程中的自然选择有关。

值得指出的是,生活史研究主要是比较不同生活史类群的生物学意义及其生态学解释,而不是研究其绝对现象。

一、个体大小

个体大小(size)是有机体最明显的表面性状,不但在不同类群间大小各异,即使在同一种群的不同个体之间,个体大小也都有或大或小的变化,特别在生物构件中更是显而易见。个体大小首先是生物遗传的特征,一般来说,个体大小与生活史的长短有很好的相关性,随着物种个体的增大,则寿命具有增长的趋势。这种特性从生存角度看,个体大的物种在异质性环境中更有可能保持它的调节功能,更容易在适宜的环境中长期占统治地位。但从发展的角度看,个体小的物种由于寿命短,世代更新快,每个世代有更多的双亲结合,从而产生更多的遗传异质性后代,增大生态适应幅度,使进化速度更快。另外,个体大小也与生物的不同生长阶段有关,并具有较大的生态可塑性。大的个体可以增加它在种间和种内的竞争力,可以增加它捕食的成功率,可以减少捕食者对它袭击的伤害。在生活史格局中,个体大小只有与生长发育、繁殖、行为及其相关的生理特征相联系,才有实际意义。

二、生长与发育速度

生长(growth)侧重于生物的质量和体积的增加。这一术语有两种含义,一是生物体生物物质的增加,二是生物细胞数量的增加。值得注意的是,细胞数量与生物物质并不总是一起增加的。例如,没有原生质的增加,细胞分裂也可以出现,结果是产生大量的较小的细胞。反过来,没有细胞分裂,原生质也可以合成,在这种情况下细胞长大,但数量不增加。不过,这种孤立的生长只是在特殊的情况下进行,而且持续的时间很短。没有原生质的增加,细胞的分裂最后必然停止,反之亦然。

发育(development)通常指由受精卵变成为成熟个体的过程,侧重于生殖器官的结构和功能的完善,是从幼体形成一个与亲代相似的性成熟个体的转变过程。

“生长”和“发育”是两个不同的概念,但在生活史中却是相辅相成的平行过程。

个体的生长可以用生物体的绝对测度和相对测度来加以分析,前者是不同生长时间个体的测定值(图4-1a),后者是个体对达到成体的百分数(图4-1b);还可以用绝对生长速度和相对生长速度,前者是指单位时间内个体的增长量。

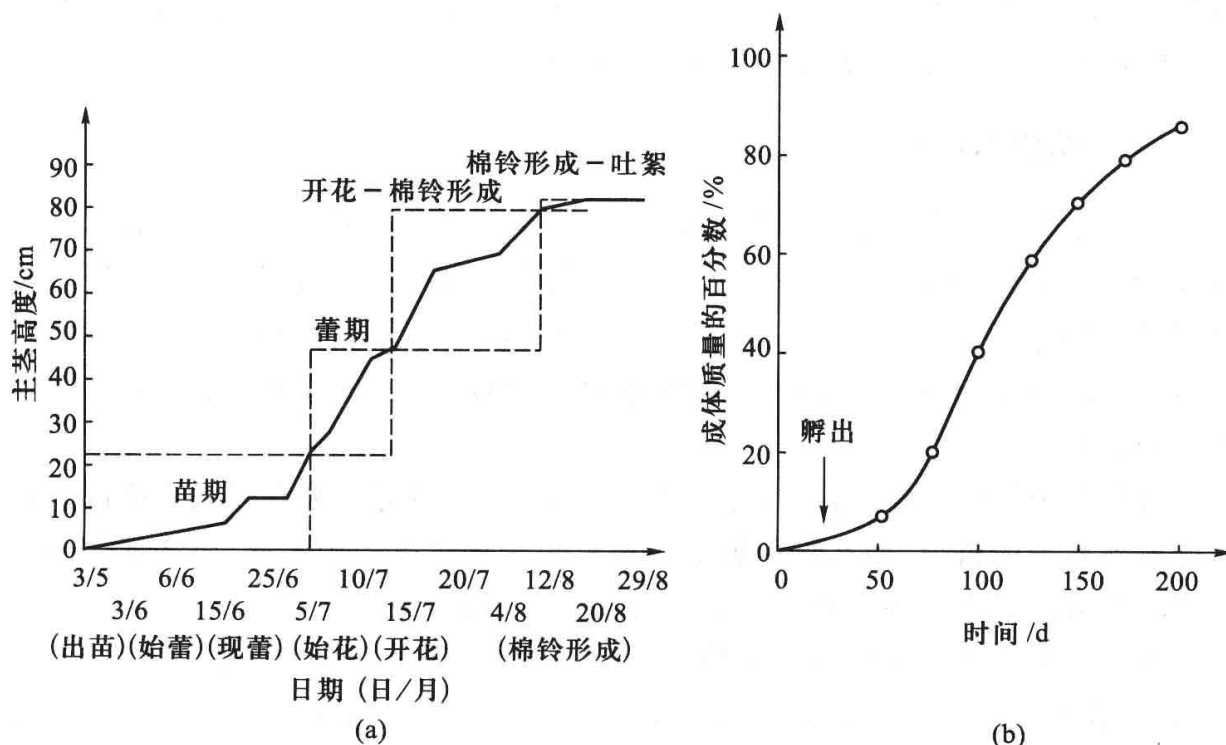


图4-1 生物体的S形生长曲线

(a) 棉花主茎生长曲线(江西农学院,1960)

(b) 鸡在胚胎期与孵出后的生长曲线(Sussman,1962)

三、繁殖

繁殖是指有机体生产出与自己相似后代的现象。“繁殖”和“生殖”这两个词虽然经常通用,但严格地说,繁殖的含义比较广,它是生物形成新个体的所有方式的总称,包括营养繁殖(vegetative propagation)、孢子生殖(spore reproduction)和有性生殖(sexual reproduction)。营养繁殖是指从生物营养体的一部分生长发育为一个新个体的繁殖方式。孢子生殖是指生殖细胞,即孢子,不经过有性过程而直接发育成新个体的繁殖方式。有性生殖是指通过两性细胞核的结合形成新个体的繁殖方式。有时把营养繁殖和孢子生殖一并称为无性生殖(asexual reproduction)。比较而言,无性生殖不经过复杂的有性过程和胚胎发育阶段,它的子代是来自同一基因型的亲体,因而在扩展性、繁殖速度与繁殖潜力上比有性生殖更具优势。

有机体生活史格局的多样性和可塑性必然导致繁殖特性的一系列相关变化,而繁殖方式的多样性必然又使繁殖特性变得更为复杂。此外,繁殖与物种的生存与发展有着极为密切的联系。所以,繁殖是生活史研究中的核心问题。

四、扩散

扩散是生物个体或繁殖体从一个生境转移到另一个生境中,是有机体扩展种群空间的行为过程。扩散在生活史动态中具有重要的生物学和生态学内涵。不同生物扩散方式各异,大体分为主动扩散和被动扩散。

(一) 植物的扩散

除水生浮游植物外,其他陆生植物的个体均为固着生长,只有繁殖体具可动性,而大多数植物繁殖体的扩散均需要借助于某种媒介,属于被动扩散,所以,植物的扩散一般称为繁殖体的传播。植物的繁殖体包括孢子、种子、果实、鳞茎、块根、块茎和根茎,以及能够繁殖的植物体的任何部分(例如某些种类的叶和老根)。

植物繁殖体的传播,首先决定其产生的数量,不过通常都有较大比率的繁殖体得不到繁殖的机会,使实际的繁殖率远远小于繁殖体的产生率,植物繁殖体的传播距离取决于3方面因素:可动性、传播因子、地形条件。

可动性取决于繁殖体自身的质量、大小、体积、有无特殊的构造,如翅、冠毛、刺钩、气囊和气室等。体积大而质量小或具有特殊构造的果实可以传播到较远的距离,那些既重而又没有特殊构造的果实几乎都要垂直坠落到母体的周围。

传播因子是指那些传播繁殖体的媒介和动力。①靠风力传播的繁殖体一般小而轻,或具有翅、毛等构造。如蕨类植物孢子体型微小,在大气中可以飘扬

很远;兰科植物的各个种具有非常小的种子,菊科植物的许多种果实具有冠毛,都能借助风力传播到较远的地方。②靠水力传播的繁殖体,多具有可使之漂浮的气囊、气室,随着水流传播到很远的距离。③借助于动物和人的活动而传播的种子和果实,一类为表面常具黏液,或具有钩、刺、芒等,靠附着在动物和人体上传播;另一类是具有坚硬种皮的种子或浆果,经过消化管仍具有生活力,靠动物吞食后携带到另外的地方,其传播距离因动物活动范围而异。④自力传播属于主动扩散,靠果实成熟后炸开而把种子弹射出来,或者以地下走茎或地上匍匐枝远离母株,但传播的距离都是很短的。既产生营养繁殖体又产生有性繁殖体的植物,同时具备主动扩散和被动扩散两种形式。

地形条件对于传播的影响是间接的。例如,平原、丘陵、高山、河流、湖泊和海洋等,有的有利于繁殖体的传播,有的却成为传播的障碍,而地形特点有时会影响到传播方向和传播速度。

(二) 动物的扩散

动物的每个个体均具有或大或小的可动性,除了有些小型动物的扩散有时具有偶然性,例如,幼小的昆虫在活动时间碰上气流时容易受风向气流的影响呈被动扩散以外,其他无论是幼体还是繁殖成体都可能表现出离开原栖息地的行为,所以,动物的扩散大多数表现为主动扩散。

引起动物扩散的原因包括食物资源不足,在社会结构和领域性处于低等级地位的个体常被逐出,幼仔长大被亲代驱逐,自然环境与气候的季节性变化,躲避天敌,追寻配偶,生境灾变以及环境污染等。

动物的扩散有3种形式:迁出(enigration)、迁入(immigration)、迁移(migration)。分离出去而不再归来的单方向移动称为迁出;进入的单方向移动称为迁入;周期性的离开和返回称为迁移。迁移用于鱼类研究时也称为洄游,用于鸟类和兽类时也称为迁徙。迁移时动物往往集群行动,经过相同的路线,在一定时间到达一定的地点。有的学者还把迁移进一步分为外因性迁移(exogenous migration)和内因性迁移(endogenous migration)。前者是由周围环境的变化引起,后者与动物种群数量和繁殖有直接关系。

外因性迁移又可分为周期性迁移和非周期性迁移两种。周期性迁移又分为昼夜迁移和季节性迁移。它与气候条件、食物条件的季节性变化有密切关系,但同时也是一种内分泌系统所控制的遗传行为。非周期性迁移与外界条件的非周期性变化有密切关系,特别与生活条件的剧烈恶化有关。例如,在缺少食物的年代里,松鼠成群向远处迁移至200 km以外。冬季地面积雪过厚,也会迫使一些在地面上取食的留鸟迁移。此外,自然灾害,如火灾、水灾、风灾等偶然因素也能引起动物的迁移。

内因性迁移是由于种群内部,主要是由于繁殖和密度的影响而发生的。例如旅鼠、蝗虫在种群密度上升到特别高的年份表现出大规模的迁出,而这种迁出是单向性的,绝大部分个体均在中途死亡,但也有以此种方式扩大种的分布区的记载。

动植物的扩散具有同等重要的生物学与生态学意义:①可以使种群内和种群间的个体得以交换,防止长期近亲繁殖而产生的不良后果。②可以补充或维持在正常分布区以外的暂时性分布区域的种群数量。③扩大种群的分布区。对于动物来说,迁出可能带来遭到天敌侵袭、存活和繁殖成功率可能降低等诸多风险;但也有可能降低暴露给捕食者和染上疾病的机会,增加遇到主要资源和配偶的机会、由于杂种优势而产生更多的合适后代的机会。

第二节 繁殖格局

生活史系生物从合子(受精卵)到死亡的各个生命历程。对一些生物来说,它所繁殖的新世代开始就是自己生命的结束,或者子代出生,亲代即死亡。但对大多数生物来说,子代出生并不意味着亲代的死亡,因为个体的生命在繁殖阶段结束以后,还要经历一个衰老的过程。因此,只有把生物繁殖格局(reproductive patterns)的多样性进行科学归类,我们才能对繁殖格局与生活史其他环节的相互联系,乃至生物生态学特征的相似性及差异等,有一个较系统的了解。

一、一次繁殖和多次繁殖

在生活史中,只繁殖一次即死亡的生物称为一次繁殖生物(semelparity),而一生中能够繁殖多次的生物称为多次繁殖生物(iteroparity)。一次繁殖生物无论生活史长短,在个体发育中,每个阶段只循序出现一次,没有重复过程。所有短命的如一年生植物和二年生植物、绝大多数昆虫种类,以及长寿的如多年生植物中的竹类、某些具有顶生花序的棕榈科植物都属于一次繁殖类型。多次繁殖生物在性成熟以前的各个阶段只出现一次,但在繁殖阶段却要多次重复繁殖过程,个体发育的各个阶段,特别是衰老阶段也都较长。大多数多年生草本植物、全部乔木和灌木树种,高等动物如哺乳类、鸟类、爬行类、两栖类以及鱼类的绝大多数种类,都属于多次繁殖类型。

二、生活年限与繁殖

生物学上习惯用年表达生物在整个生活史所经历的时间,把植物划分为一年生植物、二年生植物和多年生植物;把动物按类群分别划分为短命型、中等寿

命型和长寿型,用以表征各组存活时间的相对长短。有机体的生活年限(life-span)或寿命(lifetime)既具有遗传性,也具有较大的生态可塑性,通常称前者为生理寿命,后者为实际寿命或生态寿命。如果自然选择在存活和繁殖之间进行权衡择优,并把一次繁殖中的短命型视为提前繁殖,把长寿型视为延迟繁殖。提前繁殖与延迟繁殖对一次繁殖生物和多次繁殖生物将分别发生不同的影响。例如,两个一次繁殖的生物,每个都繁殖10个子代,提前繁殖者每年完成一个世代,然后死亡,6 a里这个原来个体将产生 10^6 个后代;而延迟繁殖者若每两年完成一个世代,繁殖后死亡,在相同的6 a里只生产 10^3 个后代;两个多次繁殖的生物每个都繁殖一个子代,提前繁殖者若当年开始繁殖,以后每年繁殖一代,子代从第二年也开始繁殖,6 a后这个原来的有机体将产生64个后代,延迟繁殖者若第二年也开始繁殖,亲代以后每年繁殖一次,每个子代也要生长两年才开始繁殖,这样,在相同的6 a里只产生12个后代。对此,从适应性来看,在这种生境中,提前繁殖远比延迟繁殖更有成就,一次繁殖远比多次繁殖更获成功。在这种条件下,提前繁殖和一次繁殖之所以有利,是因为延迟繁殖和多次繁殖的个体,在它们的繁殖受抑制过程中,并没有增加剩余繁殖价(RRV)的结果。

繁殖需要营养代价,在个体较小时就开始繁殖的有机体,其死亡的危险性较大。相比之下,如果是在生长空间已被占据且生态条件又是有利的生境,对于一次繁殖生物来说,由于延迟繁殖可使个体增大,从而增大了竞争力和存活力,要比提前繁殖的个体留下更多的子代,自然选择有利于延迟繁殖个体。在资源有限且竞争苛刻的环境下,多次繁殖的生物因个体大,亲体可以100%存活,而一次繁殖生物因个体小,仅有很少能存活繁殖,自然选择将有利于多次繁殖个体。

第三节 繁殖策略

生物的繁殖问题一直是进化生态学的核心问题之一。Darwin(1859)在他的《物种起源》中就已经详细地描述了繁殖与死亡现象相互作用的观察,认为繁殖力是维持物种延续的一个重要因子。Wunder(1934)首先注意到了不同类型生物的繁殖差异,提出了不同类群生物繁殖力的演化方向。Lack(1954)发现了动物繁殖的生态趋势,提出动物总是面对两种对立的进化选择:一种是高生育力但无亲代抚育,一种是低生育力但有亲代抚育。这一理论得到广泛认同,被称为Lack法则。Cody(1966)通过鸟类在繁殖中以及在种内、种间竞争中能量消耗的测定,提出了物种在竞争中取胜的最适能量分配。MacArthur(1960)发展了以上各个理论,提出了 $r-K$ 选择的自然选择理论,从而推动了生活史策略研究从定性描述走向定量分析的新阶段。

一、 r -选择与 K -选择

MacArthur(1962)总结了前人对生物生活史的研究,认为在热带雨林,气候条件是稳定的,在那里自然灾害较为罕见,动物的繁衍有可能达到近似于环境容纳量,也就是逻辑斯谛方程中的饱和密度 K 值。在这种环境中,谁能更好地利用环境承载力达到更高的 K 值,就对谁有利。相反,在环境不稳定的地方,由于自然灾害经常发生,只有较高的繁殖能力才能补偿突发灾害所造成的损失。在这些环境中,谁具有较高的繁殖能力(内禀增长率 r),就对谁有利。据此提出:有利于发展较大的 r 值的选择称为 r -选择(r -selection),有利于竞争能力增加的选择称为 K -选择(K -selection)。MacArthur 和 Wilson(1967)又从物种适应性出发,进一步把 r -选择的物种称为 r -策略者(r -strategists), K -选择的物种称为 K -策略者(K -strategists)。他们认为,物种总是面临两个相互对立的进化途径,各自只能择其一才能在生存竞争中生存下来。美国生态学家 Pianka(1970)将 MacArthur 和 Wilson 的 r -选择和 K -选择理论推广到一切有机体。

应该说, r - K 选择只是有机体自然选择的两个基本类型,实际上,在同一地区,同一生态条件下都能找到许多不同的类型(Crawley,1986),大多数物种则是以一个或几个或大部分特征居于这两个类型之间。因此,将这两个类型看做是连续变化的两个极端更为恰当。生物界的种类存在着“ r - K 策略连续统”(r - K continuum of strategies),这种思想得到了大量论证。经过更大范围生物类群的分析,发现从细菌到鲸和红杉,个体大小与世代时间之间有明显的正相关;在世代时间与繁殖关系上表现为世代时间减半, r 值就加倍,取双对数直线回归分析,以斜率为 -1 的规律变化(Heron,1972);同时,在 r 值与体重大小的关系上也有明显的规律性(Fenchel,1974)(图4-2)。另外,同一物种分布在不同生态梯度上也可以形成一种 r - K 连续统特征,例如云杉在低海拔属于偏 r -选择,中海拔为 K -选择,中高海拔为偏 K -选择,高海拔为 r -选择(江洪,1992)。

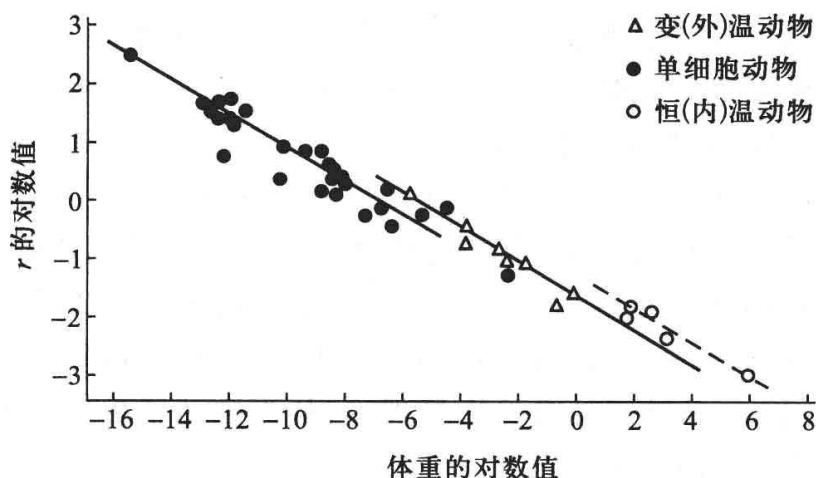


图4-2 个体体质与内禀增长率的关系(Fenchel,1974)

$r-K$ 连续统是生物多维向进化的产物。随着地球历史环境的变迁,生物曾经在长期安定的古生态环境中进化,也曾经在高度不稳定的环境中进化,并且为适应新的环境而一直在进化着,所以,我们不仅可以在整个生物界、在各大类群内,而且在物种内也可以找到 $r-K$ 连续统。

二、R - 选择、C - 选择和 S - 选择的生活史式样

20 世纪 70 年代后期,英国生态学家 Grime 等在 r - 选择和 K - 选择的基础上对生活史式样的分类做了有益的扩充。他们对选择式样的分类,包括在资源丰富的临时生境中的干扰型选择(R);在资源丰富的可预测生境中的竞争型选择(C);在资源短缺生境中的胁迫忍耐型选择(S)。这 3 种生活史式样与 3 种可能的资源分配方式相一致,R - 选择主要分配给生殖,C - 选择主要分配给生长,S - 选择主要分配给维持。在资源有限或由于生理胁迫限制了资源利用的生境中,植物将主要的资源用于维持存活,这就是胁迫忍耐种。

Grime(1979)提出了三角形模型设想(图 4-3)。在该图中,竞争的、杂草的和胁迫忍耐的种群分别占据三角形的三个角,具有居间生活史式样的植物占据三角形的中心区。

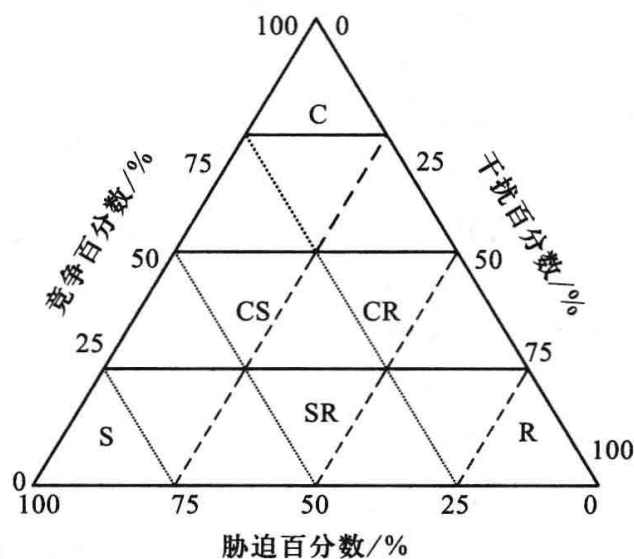


图 4-3 以竞争(实线)、干扰(长虚线)和胁迫(短虚线)

的出现率为基础的 Grime 生活史式样变异模型

C. 竞争型 R. 杂草型 S. 胁迫忍耐型 CR. 竞争杂草型

SR. 胁迫忍耐杂草型 CS. 胁迫忍耐竞争型

竞争杂草型(CR)出现在资源丰富的生境中,这里的干扰程度既足以防止激烈竞争又足以阻止非竞争性杂草占优势。CR 植物开花前有较长的营养生长期,植株较大,所以它们能利用竞争种的低生产力季节,或占据着有泛滥、强度放牧和其他干扰的场所。胁迫忍耐杂草型(SR)出现在非生产性生境,干扰水平中

等,它们通常是一年生小型草本植物,或者是由于资源胁迫生长时间短的短命多年生植物。SR 植物在生长期遭受充分的资源胁迫,因而大大缩减了植株的总体大小。沙漠短命植物、沙漠地下芽植物、极地和高山的一年生植物,许多苔藓植物是胁迫忍耐杂草型的例子。胁迫忍耐竞争型(CS)出现在有足够资源用于适度生长和不受干扰的生境中。草本胁迫忍耐竞争型具有中等的生长速率,借助营养繁殖散布而具侵略性,叶常绿,其生物量的季节性变化很大,例如湖沼生薹草(*Caarex Kacustris*)。生长在非生产性生境中的和群落演替后期的许多木本植物也可归入胁迫忍耐竞争型。

三、波动与稳定

下面从繁殖策略的角度,就两个极端的 r -策略者和 K -策略者繁衍的波动性与稳定性做一对比分析。由于 r -策略者和 K -策略者的基本特征不同,它们的数量增长曲线也存在明显的差异。Southwood (1974) 用图解(图 4-4)表述了它们的区别:图中的横坐标为某物种在时间 t 的个体数量(N_t),纵坐标为时间 $t+1$ 的个体数量(N_{t+1}),虚线对角线 45° 角表示

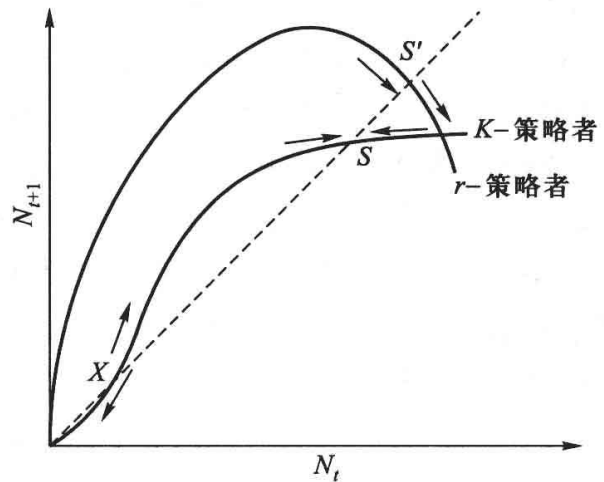


图 4-4 两种繁殖策略者繁衍数量的波动性与稳定性 (Southwood, 1974)

N_t 与 N_{t+1} 处于相等时的平均状况,即 $N_{t+1}/N_t = 1$;曲线位于对角线上面时表示个体数量在增长,即 $N_{t+1} > N_t$,而位于对角线下面时表示个体数量在下降,即 $N_{t+1} < N_t$ 。 K -策略者曲线与对角线有两个交点, X 和 S 。 X 为不稳定的平衡点,可称为灭绝点; S 是稳定点,可视为最大环境容纳量 K ;还可把 X 与 S 之间作为阈限; S 处的两个收敛箭头表示个体数量高于或低于 S 点时,都要趋向于 S , X 处的两个发散箭头表示个体数量高于 X 时还可回升到 S ,但低于 X 时,则必然走向灭亡。这就是说,在阈限之内,当系统受到不是过强的扰动时就会恢复到 S ,但如果扰动过强,一旦数量下降到最低阈值时,就不可能再恢复,而不可避免地继续下降,直到消失。 r -策略者曲线只有一个平衡点 S' ,没有灭绝点,它们在个体数量极少时,也能迅速回升到 S' ,并且曲线并不是倾向于在 S' 处维持稳定,而是容易围绕 S' 作上下剧烈的波动。这就是说,在不同情况下,它们的个体数量既可以冲过 S' 很远,又可以在数量很少时迅速增长。因此,必须认识到,在物种资源面临威胁时,对 K -策略者的保护要比 r -策略者更困难,更紧迫,更重要。

第四节 性 选 择

性选择理论最初是基于对动物繁殖过程的广泛观察而提出的,用以解释那些与动物生存无关,而只与求偶有关的不同性别间以及同一性别不同个体间的一些行为特征。对于这些特征的累进变异过程的推动力,达尔文称之为吸引异性的选择,并建立了性选择理论。随着研究工作向纵深发展,发现除了在动物中存在着性选择外,在植物的异花授粉过程中,也存在着某些与动物的性选择相类似的生理生化特性。

一、植物的选择受精

选择受精(selective fertilization)是指具有特定遗传基础的精核与卵细胞优先受精的现象。实际上,这种选择贯穿于授粉到受精的整个过程。选择受精主要表现为生理生化和遗传上的特征,包括自交不亲和性、远缘杂交不亲和性、多个花粉精核间竞争等现象。在选择受精过程中,自交不亲和性植物首先是柱头要从落在其上的各种诸多花粉粒中选择本种异株或异花的花粉,那些在遗传上和生理上与母株相适应的花粉才可能在柱头上萌发,并且在花柱中继续伸长,当多个花粉管进入胚囊以后,不可避免地会发生竞争现象,一般总是融合能力最强的精核优先得到与卵结合的机会。研究表明,自交不亲和性选择过程有时发生在性器官的各个部分,包括柱头、花柱、子房及胚珠组织、受精前或受精后的胚囊。例如,十字花科植物的自交不亲和反应使花粉粒在柱头上即停止发育,向日葵的花粉管在花柱中因代谢物质的不亲和性反应而停止生长,甜菜的花粉管要进入子房或子房组织后才因不亲和反应而停止生长发育,热带植物可可(*Theobroma cacao*)的自交不亲和性反应则发生在胚囊中。而远缘杂交的不亲和性除了具有上述自交不亲和性的生理生化过程外,有时也与两性细胞染色体数目不等有关。

植物选择受精有着重要的生物学意义,一方面同种中可以保证最适应的两性细胞的高度融合,从而增强其后代的存活能力;另一方面也限制了异种之间的自由交配,使种间生殖隔离,从而保证了各个种的相对稳定性。

二、动物的性选择

动物的性选择(sexual selection)形式多种多样,主要以异性的外表和行为作为选择的依据,那些在婚配中适宜于表达给异性的特征,容易通过世代遗传而加强,所以在性选择的压力下,特别是在修饰(ornamentation)、色泽(coloration)、求偶行为(courtship behavior)等方面,通常形成明显的雌雄二形(sexual dimor-

phism)现象。达尔文在他的《人类的由来及性选择》(*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*)一书中首先提出一些动物的雌雄二形现象可以用“适合于异性选择的变异”来加以解释。

动物在繁殖中,绝大多数物种是先由雄性作出求偶行为,这样一来,某些动物雄性的显著特性,就是通过雌性的优先选择而发展起来的。据观察研究,鸟类雌雄个体在颜色和修饰上的差异,总是雄性更为美丽,而且雄性个体之间的差异要比雌性的大。大多数鸟类的雌性都具有敏锐的洞察力,对色彩和声音都有较高的鉴别力。而雄性大多数都非常好斗,往往装饰着各式各样的肉冠、垂肉、隆起物、鼓气的囊、顶结、裸羽轴、修长的尾羽及华丽的色彩。在繁殖季节,雄鸟以浮夸的姿态或激烈竞争的手段,有时在地上,有时在天空做出古怪的滑稽表演来显示它们的魅力,雌鸟则选择并接受自己喜欢的雄鸟为偶。那些装饰最美丽的,或鸣唱最动听的,或表演最出色的雄鸟对雌鸟最具诱惑力,最容易优先被雌鸟选作配偶而留下大量的后代,并将它们的各种特性和体质也一并遗传给后代,尤其是形态及行为特征的优势基因型,仅在后代的雄性个体上表现。由于性选择一般只对雄性发生作用,结果就必然导致雌雄二形现象。

对于雌性的婚配选择,以及雄性为争取交配机会而进行内部斗争的原因,可以通过亲本投资的不平衡现象及繁殖成效来加以解释。

雄性的求偶给饵能力与雌性繁殖前的营养补给以及对抚幼运送饵料的能力有着密切的关系。雌性只有挑选求偶给饵能力高的雄性,才能提高自己的繁殖成效。

由于近亲交配会带来后代生存力和繁殖的衰退现象,而杂种则具有诸多优势,所以,对于雌性来说,最不适合的遗传因子莫过于近亲同伴的遗传因子。雌性优先选择奇异的雄性,不仅这样的个体具有优质的基因,而且可以在很大程度上起到避免近亲交配的作用。况且,有些动物的雌性就具有识别近亲异性的能力。如欧洲天鹅的雌性,可以通过对雄性羽色和姿容的观察来避开近亲交配;山雀的雌性可以通过鸣叫声来避开近亲交配。通过亲缘关系较近的种间比较表明,雌性的偏爱选择在随着时间而变化着,致使隔离区的种群间有偏离,这也是物种分化的重要动力之一。例如,雌雄个体差异明显的极乐鸟,它们祖先的羽毛具有差异明显的性选择行为,在每种极乐鸟的隔离区内,雌性的偏爱侧重于羽、色泽、羽形和行为的不同部分。从而不断偏离祖先,并形成新的物种。

思 考 题

1. 为什么生物体的生长一般都呈“S”型曲线形式?

2. 繁殖有几种基本方式? 怎样理解各自的生态学意义?
3. 试比较 r -选择和 K -选择的主要特征。 r - K 选择理论在生产实践中具有怎样指导意义?
4. 为什么性选择的结果经常导致雌雄二形现象?

第五章 种内与种间关系

生物在自然界长期发育与进化的过程中,出现了以食物、资源和空间关系为主的种内与种间关系。我们把存在于各个生物种群内部的个体与个体之间的关系称为种内关系(intraspecific relationship),而将生活于同一生境中的所有不同物种之间的关系称为种间关系(interspecific relationship)。随着科学技术的进步,这方面的研究亦越来越深入。大量的事实表明,生物的种内与种间关系除从光、温、水、及养料等方面去考虑竞争作用外,还包括有多种作用类型,是认识生物群落结构与功能的重要特性。

生物的种内关系包括有密度效应、动植物性行为(植物的性别系统和动物的婚配制度)、领域性和社会等级等。从生态学观点来讲,我们不能单从表面上和形式上看待种内关系。如森林中植物个体数量的增减,种内个体对矿质养分的需求和个体之间的遮阴关系,或动物中甚至同种内个体间为生存和争夺社会地位而进行的相互残杀等,从个体看,这种种内斗争是有害的,但对整个种群而言,因淘汰了较弱的个体,保存了较强的个体,从而有利于种群的进化与繁荣。因此,生物种内关系的研究,既应重视个体水平、亦应重视群体水平的研究。

从理论上讲,生物的种间关系有多种多样,但最主要的有9种相互作用类型(表5-1),可以概括为两大类,即正相互作用(positive interaction)与负相互作用(negative interaction)。

表 5-1 生物种间相互关系基本类型

类型	种 1	种 2	特征
1. 偏利作用	+	○	种群 1 为偏利者,种群 2 无影响
2. 原始合作	+	+	对两物种都有利,但非必然
3. 互利共生	+	+	对两物种都必然有利
4. 中性作用	○	○	两物种彼此无影响
5. 竞争:直接干涉型	-	-	一物种直接抑制另一种
6. 竞争:资源利用型	-	-	资源缺乏时的间接抑制
7. 偏害作用	-	○	种群 1 受抑制,种群 2 无影响
8. 寄生作用	+	-	种群 1 为寄生者,通常较宿主 2 的个体小
9. 捕食作用	+	-	种群 1 为捕食者,通常较猎物 2 的个体大

注:○表示无有意义的相关影响,+表示对生长、存活或其他种群特征有利,-表示种群生长或其他特征受抑制(孙儒泳,1981)。

对于两个具体的物种而言,相互作用的类型可能会在不同的条件下有所变化,也可能在其生命史的不同阶段中有不同类型。例如,两个物种在某一时间可能是寄生作用,在另一时间则成为偏利作用,而在后来还可能是中性作用。因此,在种间关系的研究中,可利用野外调查和室内实验方法研究简化了的群落,将有助于区分各种相互作用类型和定量研究。

第一节 种内关系

一、密度效应

在种内关系方面,动物种群和植物种群的表现有很大区别,动物种群的种内关系主要表现为等级制、领域性、集群和分散等行为上;而植物种群则不同,除了有集群生长的特征外,更主要的是个体之间的密度效应(density effect),反映在个体产量和死亡率上。在一定时间内,当种群的个体数目增加时,就必定会出现邻接个体之间的相互影响,称为密度效应或邻接效应(the effect of neighbours)。种群的密度效应是由矛盾着的两种相互作用决定的,即出生和死亡、迁入和迁出。凡影响出生率、死亡率和迁移的因子都起着调节作用,种群的密度效应实际上是种群适应这些因素综合作用的表现。根据影响因素的种类,可以将其作用类型划分为密度制约(density dependent)和非密度制约(density independent)。如可将气候因素、大气 CO_2 浓度等随机性因素看成是非密度制约因素,而将生物种间的捕食、寄生、食物、竞争等看成是密度制约因素。

根据生物种群密度效应的作用因素类型,可以将其划分为内源性与外源性作用因素。前者指内因,即种群自身内部的作用因素,它包括种内竞争所产生的各种作用因素,如遗传效应、病理效应和领域性效应等。后者指外因,即种群外部的作用因素,它包括种间竞争、食物和气候等外部作用因素所引起的密度效应。植物的密度效应已发现有两个基本的规律:

1. 最后产量恒值法则

在一定范围内,当条件相同时,不管一个种群的密度如何,最后产量差不多总是一样的。图5-1表示单位面积上三叶草的干物质产量与播种密度的关系:

(1) 开花后干物质产量随密度而变化,可以看出在密度很低时干物质随密度增加,但很快就趋于稳定。

(2) 在各种发育阶段上干物质随密度而变化,从萌芽初期到181 d,都呈现出产量最终恒定的规律。最后产量恒值法则(the law of constant final yield)可用下式表示:

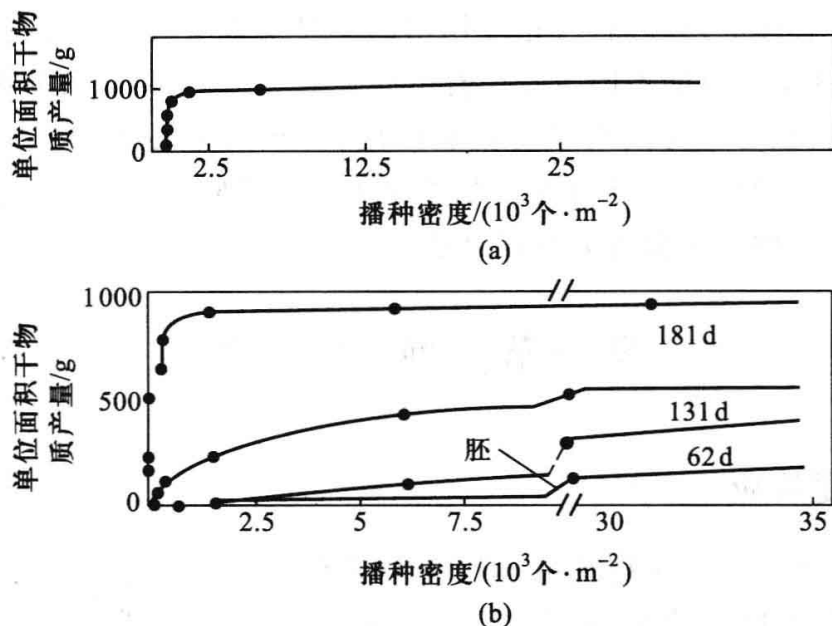


图 5-1 每单位面积干物质产量与播种密度之间的关系(引自 Harper, 1977)

(a) 开花后的三叶草 (b) 在不同发育阶段上的三叶草

$$W = K_i \cdot d \quad \text{或} \quad Y = Wd = K_i$$

式中: W 代表植物个体平均质量, d 代表密度, Y 代表单位面积产量, K_i 为常数。最后产量恒值法则的原因在于: 在高密度情况下, 植株之间的光、水、营养物的竞争十分激烈, 在有限的资源中, 植株的生长率降低, 个体变小。

2. $-3/2$ 自疏法则

如果播种密度进一步提高和随着高密度播种下植株的继续生长, 种内对资源的竞争不仅影响到植株生长发育的速度, 进而影响到植株的存活率。在高密度的样方中, 有些植株死亡了, 于是种群开始出现“自疏现象”(self-thinning)。

Yoda 等(1963)把自疏过程中存活个体的平均株干重(W)与种群密度(d)之间的关系用下式来表示:

$$W = Cd^{-a}$$

式中: a 是用密度/平均株干重的对数作图所得相关直线的斜率, C 是该直线在纵坐标上(平均株干重的对数)的截距。

$$\lg W = \lg C - a \lg d$$

Harper(1981)等对黑麦草(*Lolium perenne*)的研究发现 a 为 $-3/2$ 区间内的一个恒值, 因此 $W = Cd^{-a}$ 这一经验公式被称为 $-3/2$ 自疏法则(the $-3/2$ thinning law)。

在密度制约和非密度制约学说之间, 还有一种将这两种理论综合起来的学说, 即认为密度制约与非密度制约是同时起作用的。如 Kemp 和 Keith(1970)在研究红松鼠种群与松树球果产量的关系中, 证明食物决定了种群的数量, 但气候控制了食物的量。

二、动植物的性行为

动、植物性行为的研究内容包括生物种群内部性别关系、动态以及决定性的环境因素。在营有性繁殖的种群内,种内相互作用首先表现在两性个体之间。种群的遗传特征及基因型多样性对于种群数量动态的重要意义使得动、植物性行为的研究在近年来受到了学者们的重视。

动、植物性行为与两个重要的生物学问题有关,即两性细胞的结合和亲代投入(parental investment)。亲代投入是指花费于生产后代和抚育后代的能量和物质资源。例如,有的动物产的卵大,有的卵小;有的一次生产的后代数很多,有的很少;有的精心抚育,有的置之不顾。这些都直接影响亲代投入的强度。

一般认为,有性繁殖是对生存在多变和易遭不测的环境下的一种适应性。因为雌雄两性配子的融合能产生更多变异类型的后代,在不良环境下至少能保证有少数个体生存下来,并获得繁殖后代的机会,所以多型性可能是一种很有效的对策。

(一) 植物的性别系统

大多数植物种的个体具有雌雄两性花,是雌雄同花的。另一些植物种的个体具有雌雄两类花,雄花产生花粉,雌花产生胚珠,所以是雌雄同株而异花的,如玉米等。至于雌雄异株的植物,其雌花和雄花分别长在不同的植株上,只有这类植物的雌性植株和雄性植株与动物中的雌体和雄体相当。此外,多年生草本三叶南星(*Arisaema triphylum*),在个体尚小时不开花,随着个体长大先有雄花,长到更大时才有雌花。当个体由大变小时,还可以出现相反的顺序。

植物界中,具雌雄异株的相当稀少,大约只占有花植物的5%左右,如银杏(*Ginkgo biloba*)等。雌雄异株多出现在热带具肉质果实的多年生植物中。多数生物学家认为,雌雄异株能减少同系交配的概率,具有异型杂交的优越性。此外,雌雄异株实际上是回避两性间竞争的对策,增加了两性利用不同资源的能力,也减少了食种子动物的压力。另一个环境压力由脊椎动物传粉造成,例如藤露兜树(*Freycinetia reineckeii*),其植株多数是雌雄异株的,只有含单性花的穗状花序,但偶然也出现雌雄同株的植株,具含雌雄两性花的花序。

(二) 动物的婚配制度

1. 婚配制度的类型

婚配制度的类型按配偶数有单配偶制(monogamy)和多配偶制(polygamy),后者又分一雄多雌制(polygyny)和一雌多雄制(polyandry)。

(1) 一雄多雌制:一雄多雌制是最常见的婚配制度,例如海狗营集群生活,尤其在繁殖期内。通常雄兽首先到达繁殖基地,如岩岸、沙滩或大块浮冰,随种

而异,争夺并保护领域。雌兽到达较晚,不久就生育幼仔。一只雄兽独占雌兽少则3只,多至40只以上。

(2) 一雌多雄制:与一雄多雌制比较,动物中一雌多雄是很稀见的,据统计,鸟类中只占1%。典型的例子是距翅水雉(*Jacana spinosa*)。

(3) 单配偶制:动物内单配偶制是比较少见的,只有鸟类以一雄一雌制较普遍,例如鸳鸯、天鹅、丹顶鹤和许多鸣禽。哺乳类中单配偶制倒是例外,如狐、鼬和河狸,其他脊椎动物各纲中单配偶制也有其例。

2. 影响婚配制度类型的环境因素

决定动物婚配制度的主要生态因素可能是资源的分布以及食物和营巢地在空间和时间上的分布情况。举例来说,如果有一种食虫鸟,占据一片具有高质食物(如昆虫)资源并分布均匀的栖息地,雄鸟在栖息地中各有其良好领域,那么雌鸟寻找没有配偶的雄鸟结成伴侣显然将比找已有配偶的雄鸟有利。这就是说,选择有利于形成一雄一雌制。不仅如此,如果雄鸟也参加抚育雏鸟,单配偶制也将比一雄多雌制有利。因为在一雄多雌制中,雄性要抚育多个雌鸟所产的雏鸟,这几乎是不可能的。再者,在一个领域中巢窝数越少、个体密度越低,也将给雏鸟提供更多食物,降低被捕食者攻击的概率。由此可见,高质而分布均匀的资源有利于产生一雄一雌的单配偶制。

相反,如果高质资源是呈斑点状分布的,社群等级中处于高地位的雄鸟将选择并保卫资源最丰富的地方作为领域。在这种情况下,一旦占有资源丰富领域的雄鸟有了配偶以后,未有配偶的孤雌鸟选择配偶的困难将会增加。此时,一雄二雌的多配偶制就产生了。

(三) 领域性

领域(territory)是指由个体、家庭或其他社群(social group)单位所占据的、并积极保卫不让同种其他成员侵入的空间。保卫领域的方式很多,如以鸣叫、气味标志或特异的姿势向入侵者宣告其领主的领域范围;以威胁或直接进攻驱赶入侵者等,称为领域行为(territorial behavior)。具领域性(territoriality)的种类在脊椎动物中最多,尤其是鸟兽,这些动物的高级神经活动最复杂。但某些节肢动物,特别是昆虫也具领域性。保护领域的目的主要是保证食物资源、营巢地,从而获得配偶和养育后代。在动物领域性的研究中,比较重要的概括性原理有:

(1) 领域面积随领域占有者的体重而扩大(图5-2),领域大小必须以能保证供应足够的食物资源为前提,动物体重越大,需要资源越多,领域面积也就越大。

(2) 食物品质的影响,食肉性种类的领域面积较同样体重的食草性种类大,并且体重越大,这种差别也越大(图5-2的两条回归线斜率)。其原因是食肉动物获取食物更困难,需要消耗更多的能量,包括追击和捕杀。

(3) 领域行为和面积往往随生活史,尤其是繁殖节律而变化,例如鸟类一般在营巢期中领域行为表现最强烈,面积也大。

(四) 社会等级

社会等级 (social hierarchy) 是指动物种群中各个动物的地位具有一定顺序的等级现象。等级形成的基础是支配行为,或称支配-从属 (dominant-submissive) 关系。例如家鸡饲养者很熟悉鸡群中的彼此啄击现象,经过啄击形成等级,稳定下来后,低级的一般表示妥协和顺从,但有时也通过再次格斗而改变顺序等级。稳定的鸡群往往生长快,产蛋也多,其原因是不稳定鸡群

中个体间经常的相互格斗要消耗许多能量,这是社会等级在进化选择中保留下来的合理性的解释。社会等级优越性还包括优势个体在食物、栖所、配偶选择中均有优先权,这样保证了种内强者首先获得交配和产生后代的机会。从物种种群整体而言,这有利于种族的保存和延续。社会等级制在动物界中相当普遍,包括许多鱼类、爬行类、鸟类和兽类。

社群等级和领域性这两类重要的社会性行为与种群调节有密切联系。Wyhne-Edwards 提出的种群行为调节学说的基础就是这种社会性行为与种群数量的关系。当动物数量上升很高时,全部最适的栖息地被优势个体占满。次适地段虽然成为其余个体的适宜栖息地,或者说可栖息密度具有一定弹性。随着密度增高,没有领域或没有配偶的从属个体比例也将增加,它们最易受不良天气和天敌的危害,这部分(称为剩余部分)比例的增加意味着种群死亡率上升,出生率下降,限制了种群的增长。相反,当种群密度下降时,这部分比例上升,种群死亡率降低,出生率上升,促进了种群的增长。

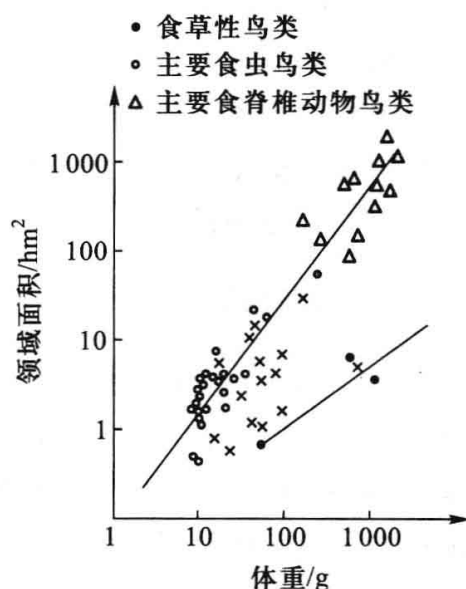


图 5-2 鸟类领域面积与体重、食性的关系(孙儒泳等,1993)

第二节 种间关系

一、种间竞争

种间竞争 (competition) 是指具有相似要求的物种,为了争夺空间和资源而产生的一种直接或间接抑制对方的现象。在种间竞争中,常常是一方取得优势,

而另一方受抑制甚至被消灭。

种间竞争的能力取决于种的生态习性、生活型和生态幅度等。具有相似生态习性的植物种群,在资源的需求和获取资源的手段上竞争都十分激烈,尤其是密度大的种群更是如此。植物的生长速率、个体大小、抗逆性及营养器官的数目等都会影响到竞争的能力。

(一) 高斯假说

Gause(1934)首先用实验方法观察两个物种之间的竞争现象,他选择两种在分类上和生态习性上很接近的双小核草履虫(*Paramecium aurelia*)和大草履虫(*P. caudatum*)进行试验。对两个种取相等数目的个体,用一种杆菌为饲料,放在基本上恒定的环境里培养。开始时两个种都有增长,随后 *P. aurelia* 的个体数增加,而 *P. caudatum* 的个体下降,16 d 后只有 *P. aurelia* 生存,而 *P. caudatum* 趋于最终的灭亡(图 5-3)。这两种草履虫之间没有分泌有害物质,主要就是其中的一种增长得快,而另一种增长得慢,因竞争食物的结果,增长快的种排挤了增长慢的种。这就是当两个物种利用同一种资源和空间时产生的种间竞争现象。两个物种越相似,它们的生态位重叠就越多,竞争就越激烈。这种种间竞争情形后来被英国生态学家称之为高斯假说。

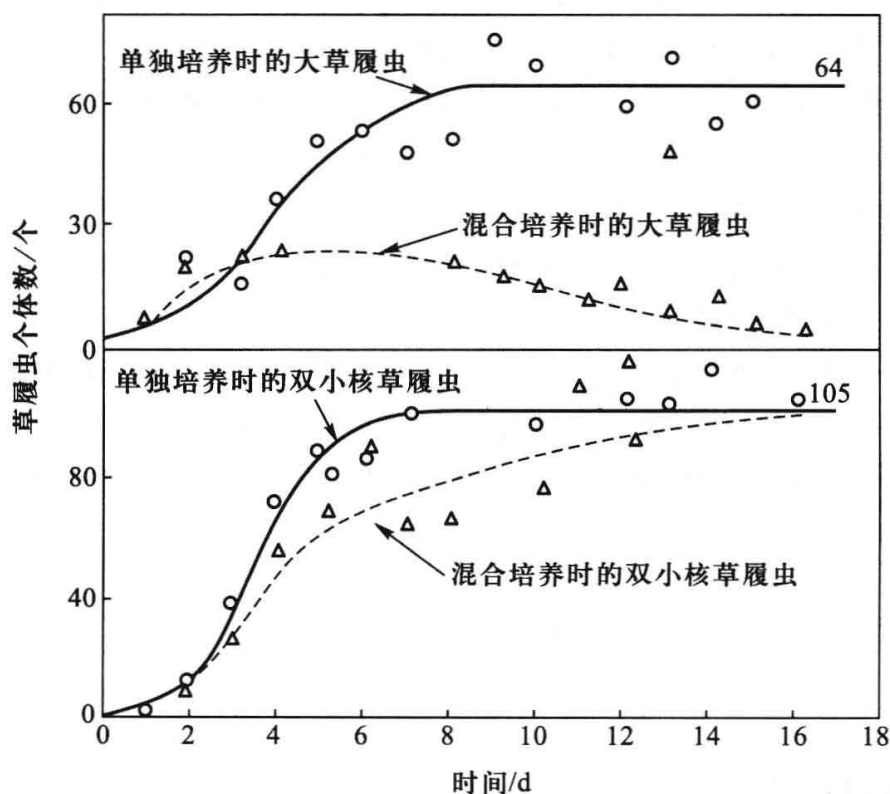


图 5-3 两种草履虫单独和混合培养时的种群动态 (Gause, 1934)

可以用竞争排斥原理(competitive exclusion principle)来表示这种概念,即在一个稳定的环境内,两个以上受资源限制的、但具有相同资源利用方式的种,不能长期共存在一起,也即完全的竞争者不能共存。其后, Park (1942, 1954) 用赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*)和杂拟谷盗(*T. confusum*)混养所做的实验, Tilman 等(1981)用两种淡水硅藻和针杆藻(*Synedraulna*)所做的实验都得出了同样的结果。

(二) Lotka-Volterra 模型

美国的 Lotka (1925) 和意大利的 Volterra (1926) 分别独立地提出了描述种间竞争的模型,是逻辑斯谛模型的引申。

现假定有两个物种,当它们单独生长时其增长形式符合逻辑斯谛模型,其增长方程是:

$$\text{物种 1: } dN_1/dt = r_1 N_1 (K_1 - N_1)/K_1$$

$$\text{物种 2: } dN_2/dt = r_2 N_2 (K_2 - N_2)/K_2$$

如果将这两个物种放置在一起,则它们就要发生竞争,从而影响种群的增长。设物种 1 和 2 的竞争系数为 α 和 β (α 表示在物种 1 的环境中,每存在一个物种 2 的个体,对于物种 1 种群的效应。 β 表示在物种 2 的环境中,每存在一个物种 1 的个体,对于物种 2 种群的效应),并假定两种竞争者之间的竞争系数保持稳定,则物种 1 在竞争中的种群增长方程为:

$$dN_1/dt = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

物种 2 在竞争中的种群增长方程为:

$$dN_2/dt = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$

从理论上讲,两个种的竞争结果是由两个种的竞争系数 α 、 β 与 K_1 、 K_2 比值的关系决定的,可能有以下 4 种结果:

- (1) $\alpha > K_1/K_2$ 和 $\beta > K_2/K_1$ 两个种都可能获胜。
- (2) $\alpha > K_1/K_2$ 和 $\beta < K_2/K_1$ 物种 1 将被排斥,物种 2 取胜。
- (3) $\alpha < K_1/K_2$ 和 $\beta > K_2/K_1$ 物种 2 将被排斥,物种 1 取胜。
- (4) $\alpha < K_1/K_2$ 和 $\beta < K_2/K_1$ 两个种共存,达到某种平衡。

高等植物种群混合栽培或培养时所表现出的竞争结果都可以用 Lotka-Volterra 竞争方程来说明。

在温室中进行大麦和燕麦的竞争试验,在样方中以各种不同的比例进行播种,从纯大麦到纯燕麦种子,在生长季末收获种子,计算大麦/燕麦的输入比率和输出比率,结果见表 5-2。

表 5-2 大麦 (*Hordeum vulgare*) 和燕麦 (*Avena sativa*) 竞争试验的结果

播 种 种 子			收 获 种 子 / (10 ⁶ · hm ⁻²)		
大麦	燕麦	输入率	大麦	燕麦	输出率
0.0	1.0	—	0	162	—
0.2	0.8	0.25	42	113	0.37
0.4	0.6	0.67	81	56	1.45
0.6	0.4	1.50	98	32	3.06
0.8	0.2	4.00	105	13	8.08
1.0	0	—	123	0	—

从表 5-2 中可见,虽然输入比率的大小不同,但是大麦的输出比率总是比输入比率大,因此,大麦是竞争中的胜利者。如果温室条件继续不变,大麦将最后把燕麦完全排挤掉,用输入、输出图解法分析,见图 5-4。

收获的种子可以再播种,从而成为下一年的输入比率,因此,试验可连续进行若干代,然后将输出比率对输入比率作图(图 5-5),可以有两种情况 4 种结果:一种情况是某一种取胜,另一种被排挤。另一种情况是两个种可共存,或者是在某种稳定平衡下共存,或者是处于不稳定平衡中。

这样,通过一年生植物的竞争关系,可以提出一年生植物的竞争模型。模型根据播种时及收获时种子数的比例,即:

$$\text{输入比率} = \frac{\text{物种甲播种的种子数}}{\text{物种乙播种的种子数}}$$

$$\text{输出比率} = \frac{\text{收获时物种甲种子数}}{\text{收获时物种乙种子数}}$$

(三) 生态位理论

生态位(niche)是生态学中的一个重要概念,主要指在自然生态系统中一个

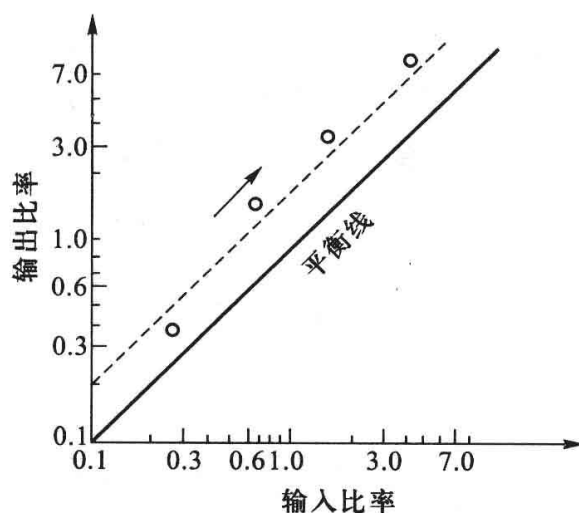


图 5-4 大麦和燕麦竞争试验的输入-输出图(引自 Krebs, 1978)

种群在时间、空间上的位置及其与相关种群之间的功能关系。明确这个概念对于正确认识物种在自然选择的进化过程中的作用、并在运用生态位理论指导人工群落建立中种群的配置等方面具有十分重要的意义。

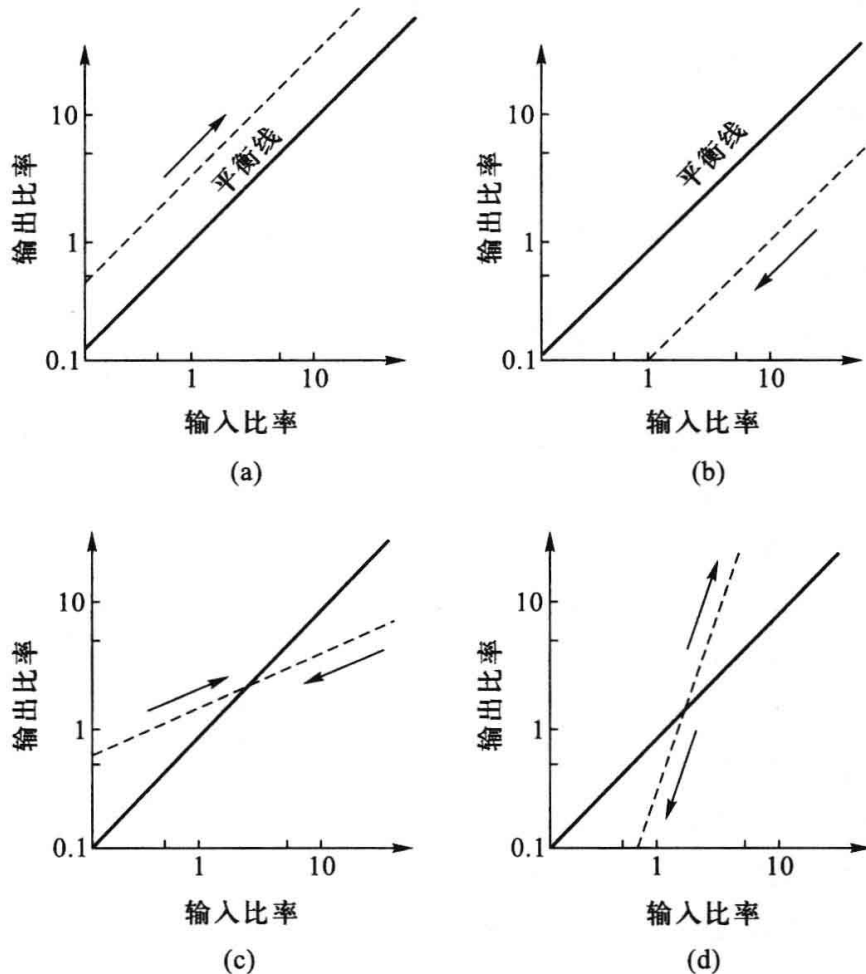


图 5-5 植物竞争中用输入-输出图表明的 4 种可能结果(引自 Krebs, 1978)

(a) N_1 取胜 (b) N_2 取胜 (c) 稳定平衡 (d) 不稳定平衡

生态位理论有一个形成与发展的过程。美国人 J. Grinnell (1917) 最早在生态学中使用生态位的概念,用以表示划分环境的空间单位和一个物种在环境中的地位。认为生态位“是一个种所占有的再细分了的环境”,实际上,他强调的是空间生态位 (spatial niche) 的概念。

英国生态学家 C. Elton (1927) 赋予生态位以更进一步的含义,他把生态位看做是“物种在生物群落中的地位与功能作用”,强调的是物种与物种之间的营养关系。由于他把生态位概念的重点放在能量关系上,故实际上指的是营养生态位 (trophic niche)。

英国生态学家 G. E. Hutchinson (1957) 发展了较现代的生态位概念,即 n 维生态位 (n -dimensional niche)。他以种在多维空间中的适合性 (fitness) 去确定生态位边界,故对生态位的定义主要是指多维 (超体积) 生态位 (multi-dimensional

hypervolume niche),对如何确定一个物种所需要的生态位变得更清楚了。他还进一步提出基础生态位(fundamental niche)与实际生态位(realized niche)的概念,认为在生物群落中,能够为某一物种所栖息的理论上的最大空间为基础生态位,但实际上很少有一个物种能全部占据基础生态位,一个种实际占有的生态位空间为实际生态位。Hutchinson 的生态位概念目前已被广泛接受,现在让我们来做进一步的分析。

假如我们考察一个单一的环境因子(如温度)时,一个种将只有一个明确的适合度,亦即这个种只有在一定温度范围内才能生存和繁殖,这个范围就是这个种在一维上的生态位(图 5-6a);假如我们同时考虑这个种在湿度上的适合范围时,生态位就成了二维的,并可以用面积表示(图 5-6b);假如加上第三个环境因子(如食物颗粒大小),该生态位就成了三维的(图 5-6c)。实际上,在生态系统中,物种的适合度受到许多生物和非生物因子的影响,因此,生态位的维数将大大多于 3 个,形成 n -维适合度明确的超体积(hypervolume)。这就是 Hutchinson 的生态位概念。

Hutchinson 的生态位概念中有如下一些重要的观点:

(1) 生态位是物种在群落中所处的地位、功能和环境关系的特性,它与生境(habitat)的含义不同,生境是指物种生活的环境类型的特性,如地理位置、海拔、水湿条件等。

(2) Hutchinson 将种间竞争作为生态位的特殊的环境参数,他把没有种间竞争的种的生态位称为基础生态位,这是物种潜在的可占领的空间,而把受竞争影响的现实的生态位称为实际生态位,其范围是由竞争因子所决定的。在这个概念中,Hutchinson 通过强调种间竞争对物种适合度的影响,表明基础生态位的一部分会由于竞争而失去。

(3) 生态位受生境的限制,生境会使生态位的部分内含失缺。

美国学者 R. H. Whittaker(1970)认为,生态位是一个种与群落中其他种相

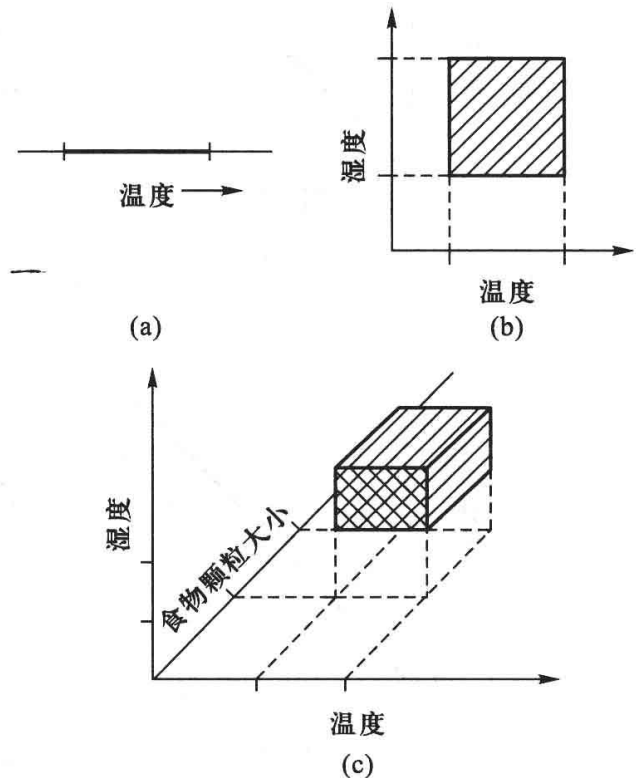


图 5-6 Hutchinson 的生态位模式图
(引自 Begon, 1981)

关联的位置,即每个种在一定生境的群落中都有不同于其他种的自己的时间、空间位置,也包括在生物群落中的功能地位,他还指出,生态位的概念与生境和分布区的概念是不同的。分布区是指种分布的地理范围。生境是指生物生存的周围环境,生态位则说明在一个生物群落中某个种群的功能地位。

E. P. Odum(1971)将前人有关生态位的概念进行了综合,认为物种的生态位不仅决定于它们在哪里生活,而且亦决定于它们如何生活以及如何受到其他生物的约束。生态位概念不仅包括生物占有的物理空间,还包括它在群落中的功能作用以及它们在温度、湿度、土壤和其他生存条件的环境变化梯度中的位置。

不同的生物物种如动物、植物在生态系统中的营养与功能关系上各占据不同的地位,它们的生态位不同,由于环境条件的影响,生态位也会出现重叠与分化。不同生物在某一生态位维度上的分布,可以用资源利用曲线来表示,该曲线常呈正态曲线(图5-7),它表示物种具有的喜好位置及其散布在喜好位置周围的变异度。例如图5-7a中各物种的生态位狭,相互重叠少, $d > w$,表示物种之间的种间竞争小;图5-7b中各物种的生态位宽,相互重叠多, $d < w$,表示种间竞争大。

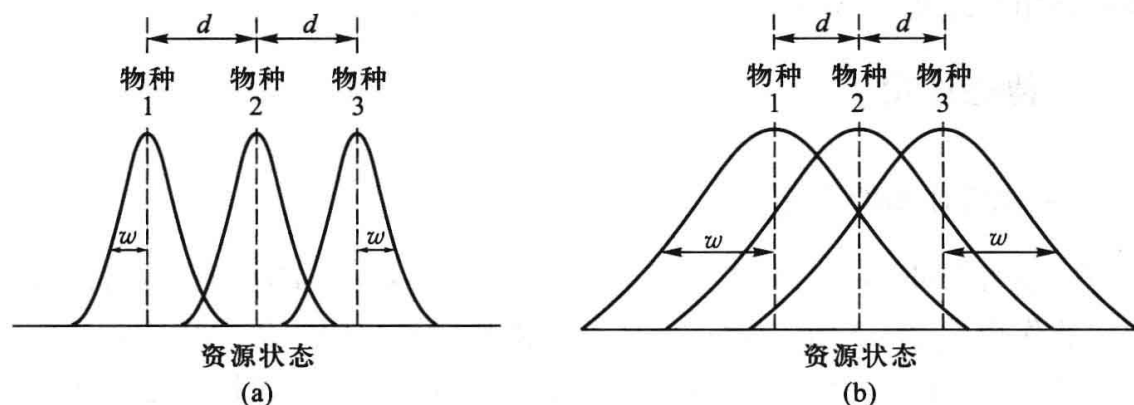


图5-7 3个共存物种的资源利用曲线(引自 Begon, 1986)

(a) 生态位狭,相互重叠少 (b) 生态位宽,相互重叠多

(d 为曲线峰值间的距离, w 为曲线的标准差)

比较两个或多个物种的资源利用曲线,就能全面分析生态位的重叠和分离情形,探讨竞争与进化的关系。如果两个物种的资源利用曲线完全分开,则说明有某些未利用资源。扩充利用范围的物种将在进化中获得好处;同时,生态位狭的物种,如图5-7a,其激烈的种内竞争更将促使其扩展资源利用范围。由于这两个原因,进化将导致两物种的生态位靠近,重叠增加,种间竞争加剧。另一方面,生态位越接近,重叠越多,种间竞争也就越激烈;按竞争排斥原理,将导致某一物种灭亡,或者通过生态位分化而得以共存。后一种情形是导致两物种的生态位分离。总之,种内竞争促使两物种的生态位接近,种间竞争又促使两物种的

生态位分离。

具有不同分布区的种,其生态位往往是彼此分离的,彼此之间无竞争。生活在同一地区的种,常常占据不同的群落生境,某些近缘种就这样被分隔开来,从而减少了竞争。除了地理分隔与群落分隔之外,两个物种的生态位还可因营养的选择吸收、个体大小、根系深浅、物候期等的不同,而彼此分隔开来,以减少竞争。

将前面讲述的竞争排斥原理与生态位概念应用到自然生物群落,则有以下一些要点:

(1) 一个稳定的群落中占据了相同生态位的两个物种,其中一个种终究要灭亡。

(2) 一个稳定的群落中,由于各种群在群落中具有各自的生态位,种群间能避免直接的竞争,从而又保证了群落的稳定。

(3) 一个相互起作用的、生态位分化的种群系统,各种群在它们对群落的时间、空间和资源的利用方面,以及相互作用的可能类型方面,都趋向于互相补充而不是直接竞争。因此,由多个种群组成的生物群落,要比单一种群的群落更能有效地利用环境资源,维持长期较高的生产力、具有更大的稳定性。

二、他感作用

(一) 他感作用的概念

德国学者 Molisch 于 1937 年提出了他感作用(allelopathy)的概念,他认为植物的他感作用就是一种植物通过向体外分泌代谢过程中的化学物质对其他植物产生直接或间接的影响。这个概念得到了大多数研究者的赞同。这种作用是种间关系的一部分,是生存竞争的一种特殊形式,种内关系也有此现象。在 Molisch 的著作发表后,使人们对这个问题的认识有了长足的进展。

(二) 他感作用的物质

20 世纪 40 年代以来,在植物他感作用的试验验证,克生物质的提取、分离和鉴定方面做了许多工作。Bode(1940)发现蒿叶的分泌物对毗邻植物具有明显的抑制作用,具有决定意义的成分主要是苦艾精——一种具有通式 $C_{25}H_{20}O_4$ 的化合物,多为一种芳香族的酸,他的研究后来曾为许多研究者所补充和证实。被鉴定出的叶分泌物还有:香桃木属(*Myrtus*)、桉树属(*Eucalyptus*)和臭椿属(*Ailanthus*)的叶面分泌物,主要是酚类物质,如对羟基苯甲酸(hydroxycinnamic acid)、香草酸(vanillic acid)和阿魏酸(ferulic acid)等,它们对亚麻(*Linum spp.*)的生长具有明显的抑制作用。菊科植物 *Encelia farniosa* 是一种生长于美国加利

福尼亚州南部半荒漠的多年生灌木,其叶分泌的一种苯甲醛物质对相邻的番茄、胡椒和玉米的生长有强烈的抑制作用,但对大麦、燕麦和向日葵的影响却很微弱。

德国 G. Grammer(1955)用 Allelopathy 的标题出版了专著,书中不但包括了高等植物之间的他感作用,而且包括高等植物与微生物之间、微生物和微生物之间、浮游动物之间等。他感作用的物质包括乙烯、香精油、酚及其衍生物、不饱和内脂、生物碱和配糖体等物质。

(三) 他感作用的生态学意义

在自然界,植物一般均以群落的形式存在,从植物他感作用的角度来看,其种间结合的关系是形成群落的原因之一。

1. 他感作用的歇地现象

植物他感作用的研究在农林业生产和管理上具有极重要的实践意义。在农业上,有些农作物不宜连作,连作则影响作物长势,降低产量。必须与其他作物轮作,连作时产生的这种现象,被称为歇地现象。例如早稻就是不宜连作的农作物,它的根系分泌的对-羟基肉桂酸,对早稻的幼苗起强烈的抑制作用,连作时则长势不好,产量降低。

红三叶草(*Trifolium pratense*)是繁殖力很强的牧草植物,它常形成较纯的群落,排挤其他的杂草植物。红三叶草含有多种异黄酮类物质,这些异黄酮类物质及其在土壤中被微生物分解而成的衍生物对其他植物的发芽起抑制作用,因而其他植物不易生长,同时也造成不宜连作的原因。

2. 他感作用和植物群落中的种类组成

植物群落都由一定的植物种类组成,然而某种植物的出现会引起另一类植物的消退。

Bode(1958)阐明了很久以来人们注意到的黑核桃(*Juglans nigra*)树下几乎没有草本植物的原因,因为该树种的树皮和果实含有氢化核桃酮(1,4,5-三羟基萜)。这种物质被雨水冲洗到土中,即被氧化成核桃酮,并抑制其他植物的生长。

银胶菊原产于墨西哥,是一种产橡胶的草本植物,它群生时,不但本身生长不好,而且对周围植物产生很大的影响,这是因为银胶菊植物根系分泌出反肉桂酸,抑制自身及其他植物生长。

3. 他感作用与植物群落的演替

引起植物群落演替的原因很多,但大体上又分为外因和内因两大类,关于植物群落演替的内在因素,至今报道不多,目前认为他感作用是重要的因素之一。

北美加利福尼亚的草原,原来是由针茅(*Stipa patahra*)和早熟禾(*Poa sca-*

brella)等构成,由于放牧和烧荒,逐渐变成了由野燕麦和毛雀麦(*Bromus mollis*)构成的一年生草本植物群落,以后又由于生长在这种群落周围的芳香性鼠尾草灌木(*Salvia leucophylla*, *S. melifera*)和蒿(*Artemisia colifornica*)的叶子分泌有樟脑和桉树脑等萜烯类物质,抑制了其他草本植物的生长,进而逐渐取代了一年生草本植物群落。在干旱季节,这些萜烯类物质聚集在土壤中,抑制了雨季时发芽的一年生植物。因此,在这些灌木的周围形成1~2 m的草本植物不能生长的裸地。

近年来,植物他感作用的研究日益增多,研究方法更加先进,工作也更加深入,如利用气相色谱-质谱-计算机联用法,吸附浓缩技术以及火焰光度检查法等先进技术对克生物质的分离和鉴定。并倾向于研究他感作用的机制及在植物区系中的作用等方面。但相对而言,在苔藓,蕨类植物他感作用方面的研究较少。

三、捕食作用

(一) 捕食者与猎物

生物种群之间除竞争食物和空间资源外,还有一种直接的对抗性关系,即一种生物吃掉另一种生物的捕食作用(predation),生态学中常用捕食者(predator)与猎物或被食者(pre)的概念来描述,如食肉动物捕食食草动物或其他食肉动物,狮吃马,狼吃羊等。

由于捕食者与猎物的关系是在漫长的进化过程中形成的,因此捕食者可以作为自然选择的力量对猎物的质量起一定的调节作用。在自然界中,捕食者种群将猎物种群捕食殆尽的事例是很少的,被捕食的往往是体弱患病的或遗传特性较差的个体,淘汰了劣质,从而防止了疾病的传播及不利的遗传因素的延续。在波兰,渔民们曾误认为水獭会把鱼类吃光,因此加紧捕猎水獭而使它们濒于灭绝。但很快又发现鱼类资源仍在不断减少,才知道水獭主要吃病鱼(因病鱼易被捕捉),因而也保持了种群良好的卫生状况。水獭被消灭却引起了鱼类传染病的蔓延和鱼类大量死亡。

捕食者具有捕食猎物的适应性。植食动物的牙齿常常具有很大的研磨表面,用以磨碎粗糙的植物组织。马的上下门齿有很强的对应性,使它们能咬断草的纤维茎。其他有蹄动物如牛、绵羊和鹿等虽然没有上门齿,但其下门齿能按一定角度把植物压到上颌处进行研磨。肉食动物的牙齿具有利于切割和撕咬的表面,既可将猎物把牢在口中又可把猎物撕裂成便于吞咽和消化的小块。许多捕食者都能够用前足抓住猎物并把它们撕成小块,如鹰、隼、猫头鹰和鸮等就是用其生有利爪的足和钩状喙制服和撕碎猎物。潜水鸟在捕食个体较大的鱼时,

必须整个把鱼吞下去,因为其后肢专门用于游泳和潜水而不是用于抓握和拆解猎物。蛇虽然没有用于抓住猎物的附肢,但却生有可以扩张的顎能把很大的猎物整个吞下去。

猎物具有逃避捕食者的适应性。猎物逃避捕食的策略与捕食者的狩猎策略一样是多种多样的。隐藏、逃跑和积极自卫都属于防御,采取什么方法依捕食者-猎物关系的具体情况而定。对鹿、羚羊和其他食草动物来说,在广阔而平坦的草原上几乎找不到可以藏身的地方,因此它们只能靠及早发现捕食者和快速奔跑来求生。在能够隐藏或能在较安全的小生境中找到避难所的地方,动物常常对捕食者的存在极为敏感并能据此调整自己的行为。例如,在一些存在捕食性鱼类的池塘中,小鱼往往避开食物最丰富的开阔水域,大部分时间都生活在靠近水边的芦苇丛中。

在自然环境中,捕食者与猎物的关系是受许多因素影响的,往往是多种捕食者和多种猎物交叉着发生联系。如果捕食者是多食性的,它就可以选择多种不同的食物,给自身带来更多的生存机会,也具有阻止被食者种群进一步下降的重要作用。相反,就被食者而言,当它的密度上升较高时,可能会引来更多的捕食者,从而阻止其数量继续上升。例如在农田,猫头鹰多以鹌鹑为食,当鹌鹑变少时,即转食啮齿类动物;在草原上,鼠类多的年份,食鼠动物如黄鼠狼、狐狸、鹰等也就有了充足的食物,可有效地阻止鼠类种群数目的持续上升。

(二) 食草作用

食草作用(herbivory)是广义捕食的一种类型,其特点是被食者只有部分机体受损害,通常捕食者只采食植物的某一部分,留下的部分能够再生,例如牛羊吃草,植物本身没有逃脱食草动物的能力。当今的世界大部分是绿色的、植物没有被动物吃尽,其解释有二:① 食草动物在进化中发展了自我调节机制,防止作为其食物的植物都毁灭掉;② 植物在进化过程中发展了防卫机制。因此,食草动物与植物之间在进化过程中出现了选择竞争。

(1) 食物的质量能影响捕食者消化系统和排泄系统的适应性:植物含有长纤维分子如纤维素和木质素,它们形成了茎和叶的支持结构。与食肉动物的高蛋白食物相比,这些成分使植物更难于消化,因此很多食草动物(如兔和牛)的消化管都大大延长。很多食草动物的前肠部都有扩大的囊状区,而后肠就像发酵罐一样含有帮助消化的细菌和原生动物。由于具有这些适应性,食草动物才能使食物在消化管内停留更长时间并将其彻底消化。但这样的植食动物胃内必然会存留大量食物,这样就增加了其体重并降低了其活动性。

(2) 植物的补偿作用:植物在被动动物啃食而受损害时并不是完全被动的,而是具有各种补偿机制。例如植物的一些枝叶在受损害后,自然落叶减少,而整株

的光合率可能增强。受害植物可能利用储存于各组织和器官中的糖类得到补偿,或改变光合产物的分布来维持根/枝比的平衡。大豆如果在繁殖期受害,能以增加种子粒重来补偿豆荚的损失。

(3) 植物的防卫反应:食草动物的“捕食”还可能引起植物的防卫反应,如产生更多的刺(机械防御)或化学分泌物(化学防御)。被牛啃食后的悬钩子的皮刺较未啃食过的长而尖;遭过锯蜂和树蜂危害的松树改变酚代谢,产生新的化学物;人工受伤的马铃薯和番茄能增加蛋白酶抑制物;荆豆顶枝在受到美洲兔的严重危害后,其枝条中会积累更多的毒素,变成兔所不可食的,这种化学保护可延续2~3年。

(4) 植物和食草动物的协同进化:协同进化(coevolution)是指在进化过程中,一个物种的性状作为对另一物种性状的反应而进化,而后一种的这一性状本身又作为前一物种性状的反应而进化的现象。在进化过程中,植物发展了防御机制,如有毒的次生物质,以对付食草动物的进攻。另一方面,食草动物亦在进化过程中产生了相应的适应性,如形成特殊的酶进行解毒,或者调整食草时间以避免植物的有毒化合物。

四、寄生与共生

(一) 寄生

寄生(parasitism)是指一个种(寄生者)寄居于另一个种(寄主)的体内或体表,摄取寄主养分以维持生活的现象。寄生可分为体外寄生(寄生在寄主体表)与体内寄生(寄生在寄主体内)两类,在寄生性种子植物中还可分出全寄生与半寄生两类。全寄生植物从寄主那里摄取全部营养,而半寄生只是从寄主摄取无机盐类,它自身尚能行光合作用制造养分。全寄生的高等植物主要见于列当属(*Orobanche*)和菟丝子属(*Cuscuta*),半寄生植物有槲寄生(*Viscum*)和玄参科的植物等。

在植物之间的相互关系中,寄生是一个重要方面。寄生物以寄主的身体为定居的空间,并完全靠吸收寄主的营养而生活。因而寄生物使寄主植物的生长减弱,生物量和生产量降低,最后使寄主植物的养分耗竭,并使组织破坏而致死。因此,寄生物对寄主植物的生长有抑制作用,而寄主植物对寄生物则有加速生长的作用。

营寄生生活的高等植物,具有适应于寄生生活方式的形态解剖特征和生理特性。首先是寄生者的生物体简化,如槲寄生和小米草(*Euphrasia*)等半寄生植物,它们仅保留含叶绿素的器官,能进行光合作用,但是水和无机盐类则从寄主植物体中获取。全寄生植物则含叶绿素的器官完全退化,如大花草(*Rafflesia*

arnoldii)、白粉藤属(*Cissus*)是有花植物寄生者极端简化的例子,它们仅保留花,身体的所有其他器官都转变为丝状的细胞束,这种丝状体贯穿到寄主细胞的间隙中,吸取寄主植物的营养。

很多寄生植物还具有非常大的繁殖能力和很强的生命力,在没有碰到寄主时,能长期保持生活力,一旦碰到寄主植物,又能立即恢复生长,营寄生生活。如寄生在很多禾本科植物根上的玄参科独脚金属(*Striga*)植物,一株可产生 50 万个种子,可保持生命力 20 年不发芽,但一旦碰到寄主植物时,其种子就开始发芽生长,并侵入和寄生在寄主根中。

多数寄生植物只限于寄生在一定的植物科、属中,即寄生具有一定的专性,这类寄生植物为专性寄生植物,如菟丝子属和列当属中的很多种,常寄生在三叶草、亚麻、柳树、向日葵、大麻和宁麻等植物上。由于寄生具有一定的专性,故寄生者和寄主常常是协同进化的。

(二) 偏利共生

共生(symbiosis)中仅对一方有利称为偏利共生(commensalism),附生植物与被附生植物是一种典型的偏利共生,如地衣、苔藓、某些蕨类以及很多高等的附生植物(如兰花)附生在树皮上,借助于被附生植物支撑自己,获取更多的光照和空间资源。藤壶附生在鲸鱼或螃蟹背上,并以其头顶上的吸盘固着在鲨鱼腹部等,都被认为是对一方有利、而对另一方无害的偏利共生类型。

(三) 互利共生

互利共生(mutualism)是两物种相互有利的共居关系,彼此之间或者存在营养方面的相互依存,或者存在防卫性的相互照应。

营养方面的互利共生通常以双方在获取能量和营养时所特有的互补性为基础。地衣是藻类和真菌的共生体,藻类进行光合作用,菌丝吸收水分和无机盐,两者结合、相互补充,共同形成统一的整体生活在耐旱的环境中。菌根是真菌和高等植物根系的共生体。菌根有内生菌根和外生菌根两类,内生菌根是真菌菌丝穿入到高等植物的根部细胞里进行共生,很多高等植物如兰科、石楠科的帚石楠等都是内生菌根;外生菌根是真菌菌丝不伸入根部细胞里,而只是紧紧地包围在根外进行共生。外生菌根能增加根系的吸收面积,大多数乔、灌木树种如松树、云杉、橡树、山杨、榛树等都具有外生菌根。真菌从高等植物根中吸取糖类和其他有机物,或利用其根系分泌物,而又供给高等植物氮素和矿物质,两者互利共生。很多菌根植物在没有根菌时就不能正常生长或发芽,如松树在没有与它共生的真菌的土壤里,吸收养分很少,以致生长缓慢乃至死亡。在缺乏相应真菌的土壤上造林或种植菌根植物时,可以在土壤内接种真菌,或使种子事先感染真

菌,便能获得显著的效果。同样,某些真菌如不与一定种类的高等植物根系共生,也将不能存活。

防卫上的互利共生表现为一方从另一方获得食物或隐蔽场所,同时回报给对方安全,如使其免受捕食和寄生物的攻击。在一些海洋生态系统中,专门有一些鱼和虾为其他鱼类清除体表和鳃上的寄生物,这些清洁夫以所清除的寄生物为食,而被清洁的鱼类则免除了寄生物的干扰。这种通常被称为清洁共生的关系在热带海域中最发达,在那里作为清洁夫的小鱼和虾往往具有鲜明的色彩,以吸引其他鱼类来接受其清洁服务。

动物与微生物之间互利共生的例子也有很多,如反刍动物与其胃内的微生物间形成了一种互利共生的关系,微生物既帮助了反刍动物消化食物,自身又得到了生存。白蚁的肠道中生活着一种强厌氧性鞭毛虫(*Trichonympha*),可消化纤维素。

思考题

1. 生物密度效应的基本规律有哪两个? 其主要特征是什么?
2. 什么是他感作用? 研究他感作用有什么重要意义?
3. 什么是生态位? 试举例说明。

第六章 生物群落的组成与结构

第六、七章是群落篇,通过对生物群落组成、结构、动态等方面的学习,使学生认识生物群落的生态规律,掌握保护自然环境、维护生态平衡、提高群落生产力的目标。生物群落学是农业、林业、畜牧业发展的基础理论,在土地利用、自然保护诸多领域都有重要的作用。

第一节 生物群落的基本特征与性质

早在 1807 年,近代植物地理学的创始人 Alexander Humboldt 首先注意到自然界植物的分布不是零乱无章的,而是遵循一定的规律集成一个群体,并指出每个群体都有其特定的外貌,并称这个群体为群落(community)。此后,有不同国家的学者分别从不同的视角提出过关于生物群落的概念,如丹麦植物学家 E. Warming(1890),俄国苏卡切夫(1908),德国生物学家 Karl Möbius(1877),美国著名生态学家 E. P. Odum(1971)、V. E. Shelford(1911),比利时的 Paul Duvigneaud(1974)等。综合他们的观点,生物群落可定义为“特定空间或特定生境下具有一定的生物种类组成及其与环境之间彼此影响,相互作用,具有一定的外貌及结构,包括形态结构与营养结构,并具特定的功能的生物集合体”。

一、群落的基本特征

从上述定义中,可知一个生物群落具有下列基本特征:

(一) 具有一定的外貌

一个群落中的植物个体,分别处于不同的高度和密度,从而决定了群落的外部形态。在植物群落中,通常由生长类型决定其高级分类单位的特征,如森林、草原等类型。

(二) 具有一定的种类组成

每个群落都是由一定的植物、动物、微生物种群组成的,因此,种类组成是区别不同群落的首要特征。一个群落中种类成分的多少及每种个体的数量,是度量群落多样性的基础。

(三) 具有一定的结构

生物群落是生态系统的一个结构单元,它本身除具有一定的种类组成外,还具有一系列结构特点,包括形态结构、生态结构与营养结构。如生活型组成、种的分布格局、成层性、季相、捕食者和被食者的关系等。但其结构常常是松散的,不像一个有机体结构那样清晰,有人称之为松散结构。

(四) 形成群落环境

生物群落对其居住环境产生重大影响,并形成群落环境。如森林中的环境与周围裸地就有很大的不同,包括光照、温度、湿度与土壤等都经过了生物群落的改造。即使生物非常稀疏的荒漠群落,对土壤等环境条件也有明显改变。

(五) 不同物种之间的相互影响

群落中的物种有规律的共处,即在有序状态下共存。生物群落是生物种群的集合体,但不是说一些种的任意组合便是一个群落。一个群落的形成和发展必须经过生物对环境的适应和生物种群之间的相互适应,以及相互竞争,形成具有一定外貌,种类组成和结构的集合体。

(六) 一定的动态特征

生物群落是生态系统中具生命的部分,生命的特征是不停地运动,群落也是如此。其运动形式包括季节动态、年际动态、演替与演化。

(七) 一定的分布范围

任一群落只是分布在特定地段或特定生境下,不同群落的生境和分布范围不同。无论从全球范围看还是从区域角度讲,不同生物群落都是按着一定的规律分布。

(八) 群落的边界特征

在自然条件下,有些群落具有明显的边界,可以清楚地加以区分;有的则不具有明显边界,而处于连续变化中。前者见于环境梯度变化较陡,或者环境梯度突然中断的情形,如地势变化较陡的山地的垂直带,陆地环境和水生环境的边界处如池塘、湖泊、岛屿等。但两栖类(如蛙)常常在水生群落与陆地群落之间移动,使原来清晰的边界变得复杂。此外,火烧、虫害或人为干扰都可造成群落的边界。后者见于环境梯度连续缓慢变化的情形。大范围的变化如草甸草原和典型草原的过渡带,典型草原和荒漠草原的过渡带等;小范围的如沿一缓坡而渐次出现的群落替代等。在多数情况下,不同群落之间都存在过渡带,被称为群落交

错区(ecotone),并导致明显的边缘效应。

二、群落的性质

关于群落的性质问题,生态学界存在两派决然对立的观点。一派认为群落是客观存在的实体,是一个有组织的生物系统,像有机体与种群那样,这被称为机体论观点;另一派认为群落并非自然界的实体,而是生态学家为了便于研究,从一个连续变化着的植被连续体中人为确定的一组物种的集合,这被称为个体论观点。

(一) 机体论观点

在植物生态学发展的早期,美国生态学家 Clements(1916,1928)曾把植物群落比拟为一个有机体,看成是一个自然单位。其理论根据是:任何一个植物群落都要经历一个从先锋阶段(pioneer stage)到相对稳定的顶极阶段(climax stage)的演替过程,如果时间充足的话,森林区的一片沼泽最终会演替为森林植被。这个演替过程类似于一个有机体的生活史。因此,群落像一个有机体,有诞生、生长、成熟和死亡的不同发育阶段,而这些不同的发育阶段或演替上相关联的群落,可以解释成一个有机体的不同发育时期。每一个顶极群落破坏后都能够重复通过基本上同样是同样形式的发展阶段而再达顶极阶段(图6-1)。

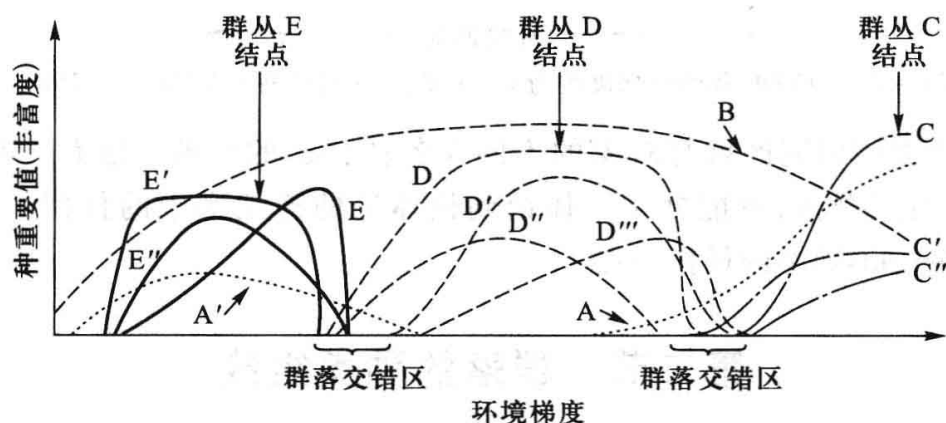


图 6-1 群落沿环境梯度的分布,C,D,E 为 3 个群落(据 Barbour,1980)

法瑞生态学派的创始人 Braun-Blanquet(1928,1932)和 Nichols, Warming 等人把植物群落比拟为一个种,把植物群落的分类看作和有机体的分类相似,正如种是有机体分类的基本单位一样,植物群落则是植被分类的基本单位,它可以归并成为更高阶层的植被分类单位类型(type)、纲(class)等。在这种比拟中,他忽略了种是一个遗传单位,而植物群落却在遗传上与其他相似的群落无关。

英国生态学家 A. C. Tansley(1920)认为,和一个有机体的严密结构相比,在植物群落中,有些种群是独立的,它们在别的群落中也能很好地生长发育,相反,有些种群却具有强烈的依附性,即只能在这样的群落中而不能在别的群落中生长。因而他强调,植物群落在许多方面表现为整体性,应作为整体来研究,这种

见解以后就发展成他的生态系统概念。

(二) 个体论观点

H. A. Gleason 在 1926 年发表了“植物群丛中的个体论概念 (individualistic concept)”一文,认为任何有关群落与有机体相比拟都是欠妥的。因为群落的存在依赖于特定的生境与物种的选择性,但环境条件在空间与时间上都是不断变化的,因此群落之间不具有明显的边界,而且在自然界没有任何两个群落是相同或相互密切关联的。由于环境变化而引起的群落的差异性 is 连续的。俄国的 R. G. Ramensky 和美国的 R. H. Whittaker 均持类似观点。他们用梯度分析与排序等定量方法研究植被,证明群落并不是一个个分离的有明显边界的实体,多数情况下是在空间和时间上的一个连续系列(图 6-2)。

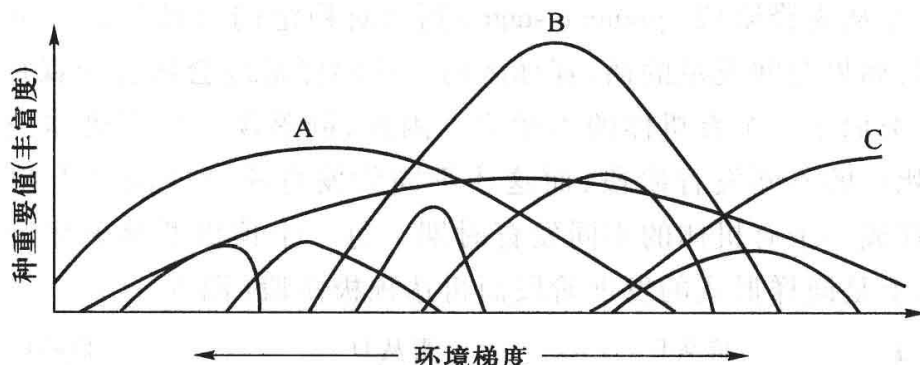


图 6-2 植物种沿环境梯度的分布, A, B, C 为优势种(依 Barbour, 1981)

以上两派因研究区域与对象的不同而各持自己的见解。还有一些学者认为,现实的自然群落,可能处于个体论到机体论的连续谱中的任何一点,或称 Gleason-Clements 轴中的任何一点。

第二节 群落的种类组成

由于动物生态学和植物生态学在相当长的时期中处于独立发展状态,动、植物各大类群生活方式各异,使群落组成和结构的研究,尤其是测定方法和研究途径,在动物、植物、微生物之间有很大区别。虽然当前的部门生态学已彼此影响,正在发展成为包括动物、植物、微生物的统一的群落生态学,但这并不排斥各类生物群落学的单独发展。本节将以发展比较成熟的植物群落学资料为主进行讨论。

种类组成是决定群落性质最重要的因素,也是鉴别不同群落类型的基本依据。群落学研究一般都从分析种类组成开始。

登记群落的种类组成,首先要选择样地,即能代表所研究群落基本特征的一定地段或一定空间,所选样地应注意环境条件的一致性与群落外貌的一致性,最

好处于群落的中心部位,避免过渡地段。空间地段选定之后,用随机法进行取样,首先要确定样地的大小,因为只能在一定的面积上进行登记。对于不同的群落类型,其样地大小也不相同,但以不小于群落的最小表现面积为宜。一般来讲,组成群落的种类越丰富,其最小表现面积越大,如我国云南西双版纳的热带雨林,最小表现面积为 $2\,500\text{ m}^2$,北方针叶林为 400 m^2 ,草原灌丛为 $25\sim 100\text{ m}^2$,草原为 $1\sim 4\text{ m}^2$ 。

一、种类组成的性质分析

对群落的种类组成进行逐一登记后,得到一份所研究群落的生物种类名录(一般是高等植物名录或动物名录)。群落的种类组成情况在一定程度上反映出群落的性质。以我国亚热带常绿阔叶林为例,群落乔木层的优势种类总是由壳斗科、樟科和山茶科植物构成,在下层则由杜鹃花科、山茶科、冬青科等植物构成。又比如,分布在高山的植物群落,主要由虎耳草科、石竹科、龙胆科、十字花科、景天科的某些属中的种类构成,村庄、农舍周围的群落多半由一些伴人植物(主要为藜科、苋科、菊科、荨麻科等)组成。

然后,可以根据各个种在群落中的作用而划分群落成员型。下面是植物群落研究中常用的群落成员型分类。

(一) 优势种和建群种

对群落的结构和群落环境的形成有明显控制作用的植物种称为优势种(dominant species),它们通常是那些个体数量多、投影盖度大、生物量高、体积较大、生活能力较强,即优势度较大的种。群落的不同层次可以有各自的优势种,比如森林群落中,乔木层,灌木层,草本层和地被层分别存在各自的优势种,其中优势层的优势种(此处为乔木层)常称为建群种(edificator 或 constructive species)。

如果群落中的建群种只有一个,则称为“单优种群落”。如果具有两个或两个以上同等重要的建群种,就称为“共优种群落”或“共建种群落”。热带森林,几乎全是共建种群落,北方森林和草原,则多为单优种群落,但有时也存在共优种,如由贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)和羊草(*Aneulolepidium chinense*)共建的草甸草原群落。

应该强调,生态学上的优势种对整个群落具有控制性影响,如果把优势种去除,必然导致群落性质和环境的变化;但若把非优势种去除,只会发生较小的或不显著的变化,因此不仅要保护那些珍稀濒危植物,而且也要保护那些建群植物和优势植物,它们对生态系统的稳定起着举足轻重的作用。

(二) 亚优势种

个体数量与作用都次于优势种,但在决定群落性质和控制群落环境方面仍起着一定作用的植物种。在复层群落中,它通常居于下层,如大针茅草原中的小半灌木冷蒿就是亚优势种。

(三) 伴生种

伴生种为群落的常见种类,它与优势种相伴存在,但不起主要作用。

(四) 偶见种或稀见种

偶见种或稀见种是那些在群落中出现频率很低的种类,多半是由于种群本身数量稀少的缘故。偶见种可能偶然地由人们带入或随着某种条件的改变而侵入群落中,也可能是衰退中的残遗种。有些偶见种的出现具有生态指示意义,有的还可作为地方性特征种来看待。

需要指出的是同一个植物种在不同的群落中可以以不同的群落成员型出现。例如在内蒙古高原中部排水良好的壤质栗钙土上,针茅是建群种,而羊草是亚优势种或伴生种;但在地形略为低凹,有地表径流补给的地方,羊草则是建群种,针茅退居次要。同理,当强度放牧时,冷蒿则为建群种,羊草和针茅成为次要成分。

在动物群落中,社会等级的确立与植物中的群落成员型有相似之处。

二、种类组成的数量特征

有了所研究群落的完整的生物名录,只能说明群落中有哪些物种,想进一步说明群落特征,还必须研究不同种的数量关系。对种类组成进行数量分析,是近代群落分析技术的基础。

(一) 种的个体数量指标

1. 多度

多度(abundance)是表示一个种在群落中的个体数目。植物群落中植物种间的个体数量对比关系,可以通过各个种的多度来确定。多度的统计方法,通常有两种:一是个体的直接计算法,即“记名计算法”,在一定面积的样地中,直接点数各种植物的个体数目,然后算出某种植物与同生活型的全部植物个体数目的比例。另一是目测估计法,一般在植物个体数量多而植物体形小的群落,如灌木、草本群落,或者在概略性的踏察中应用,是按预先确定的多度等级来估计单位面积上个体的多少。等级的划分和表示方法大同小异(表6-1)。

表 6-1 几种常用的多度等级

Drude 多度等级		Clements 多度等级	Braun-Blanguet 多度等级	
Soc (Sociales)	极多	D (Dominant) 优势	5	非常多
Cop (Copiosae) ³	很多	A (Abundant) 丰盛	4	多
Cop ²	多	F (Frequent) 常见	3	较多
Cop ¹	尚多	O (Occasional) 偶见	2	较少
Sp (Sparsal)	尚少	r (rare) 稀少	1	少
Sol (Solitariae)	少	Vr (Very rare) 很少	+	很少
Un (Unicum)	个别			

2. 密度

密度 (density) 指单位面积上的植物株数,用公式表示即是:

$$d = N/S$$

式中: d ——密度;

N ——样地内某种植物的个体数目;

S ——样地面积。

密度的倒数即为每株植物所占的面积。

密度数值受到分布格局的影响,而株距则又反映了密度和分布格局。在规则分布的情况下,密度与株距的平方成反比。但在集中分布情况下则不一定如此。一般对乔木、灌木和丛生草本以植株或株丛计数,根茎植物以地上枝条计数。样地内某一物种的个体数占全部物种个体数的百分比称为相对密度 (relative density)。某一物种的密度占群落中密度最高物种密度的百分比称为密度比 (density ratio)。

3. 盖度

盖度 (coverage) 指的是植物地上部分垂直投影面积占样地面积的百分比,即投影盖度。后来又出现了“基盖度”的概念,即植物基部的覆盖面积,对于草原群落,常以离地面 1 英寸 (2.54 cm) 高度的断面计算;对森林群落,则以树木胸高 (1.3 m 处) 断面积计算。乔木的基盖度特称为显著度 (dominance)。盖度可分为种盖度 (分盖度)、层盖度 (种组盖度)、总盖度 (群落盖度)。林业上常用郁闭度来表示林木层的盖度。通常,分盖度或层盖度之和大于总盖度。群落中某一物种的分盖度占所有分盖度之和的百分比,即相对盖度。某一物种的盖度占盖度最大物种的盖度的百分比称为盖度比 (cover ratio)。

4. 频度

频度 (frequency) 即某个物种在调查范围内出现的频率。常按包含该种个体的样方数占全部样方数的百分比来计算,即:

频度 = 某物种出现的样方数 / 样方总数 $\times 100\%$

丹麦学者 Raunkiaer 在欧洲草地群落中, 随机选择 $1/10 \text{ m}^2$ 的小样圆, 记载小样圆内的所有植物种类, 就得到每个小样圆的植物名录, 然后计算每种植物出现的次数与样圆总数之比, 得到各个种的频度。Raunkiaer 根据 8 000 多种植物的频度统计(1934)编制了一个标准频度图解(frequency diagram)(图 6-3)。

在这个图中, 凡频度在 $1\% \sim 20\%$ 的植物种归入 A 级, $21\% \sim 40\%$ 者为 B 级, $41\% \sim 60\%$ 者为 C 级, $61\% \sim 80\%$ 者为 D 级, $81\% \sim 100\%$ 者为 E 级。在他统计的 8 000 多种植物中, 频度属 A 级的植物种类占 53% , 属于 B 级者有 14% , C 级有 9% , D 级有 8% , E 级有 16% , 这样按其所占比例的大小, 五个频度级的关系是: $A > B > C > D < E$ 。此即所谓的 Raunkiaer 频度定律(law of frequency)。这个定律说明: 在一个种类分布比较均匀一致的群落中, 属于 A 级频度的种类通常是很多的, 它们多于 B、C 和 D 频度级的种类。这个规律符合群落中低频度种的数目较高频度种的数目为多的事实。E 级植物是群落中的优势种和建群种, 其数目也较大, 因此占有较高的比例, 所以 $E > D$ 。

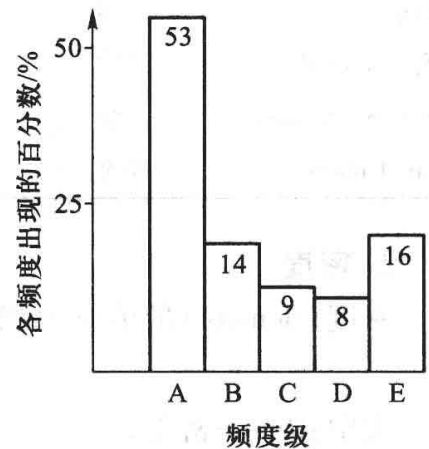


图 6-3 Raunkiaer 的标准频度图解 (Raunkiaer, 1934)

实践证明, 上述定律基本上适合于任何稳定性较高而种数分布比较均匀的群落, 群落的均匀性与 A 级和 E 级的大小成正比。E 级越高, 群落的均匀性越大。如若 B、C、D 级的比例增高时, 说明群落中种的分布不均匀, 暗示着植被分化和演替的趋势。

5. 高度

高度(height)为测量植物体体长的一个指标。测量时取其自然高度或绝对高度。某种植物高度占最高的种的高度的百分比称为高度比。

6. 重量

重量(weight)是用来衡量种群生物量(biomass)或现存量(standing crop)多少的指标。可分鲜重与干重。在草原植被研究中, 这一指标特别重要。单位面积或容积内某一物种的重量占全部物种总重量的百分比称为相对重量。

7. 体积

体积(volume)是生物所占空间大小的度量。在森林植被研究中, 这一指标特别重要。在森林经营中, 通过体积的计算可以获得木材生产量(称为材积)。单株乔木的材积由胸高断面积(s)、树高(h)和形数(f)三者的乘积计算获得, 即 $V = shf$ 。形数是树干体积与等高同底的圆柱体体积之比。因此在断面积乘树高

而获得圆柱体体积之后,必须按不同树种乘以该树种的形数,就获得一株乔木的体积。草本植物或小灌木体积的测定,可用排水法进行。

(二) 种的综合数量指标

1. 优势度

优势度(dominance)用以表示一个种在群落中的地位与作用,但其具体定义和计算方法各家意见不一。Braun-Blanquet 主张以盖度、所占空间大小或重量来表示优势度,并指出在不同群落中应采用不同指标。苏卡乔夫(1938)提出,多度、体积或所占据的空间、利用和影响环境的特性、物候动态均应作为某个种的优势度指标。

2. 重要值

重要值(importance value)也是用来表示某个种在群落中的地位和作用的综合数量指标,因为它简单、明确,所以在近些年来得到普遍采用。重要值是美国 J. T. Curitt 和 R. P. McIntosh (1951) 首先使用的,他们在威斯康星研究森林群落连续体时,用重要值来确定乔木的优势度或显著度(conspicuousness),计算公式如下:

重要值(I. V.) = 相对密度 + 相对频度 + 相对优势度(相对基盖度)

上式用于草原群落时,相对优势度可用相对盖度代替,即

重要值 = 相对密度 + 相对频度 + 相对盖度

3. 综合优势比

综合优势比(summed dominance ratio)缩写形式为 SDR,是由日本学者召田真等(1957)提出的一种综合数量指标。包括两因素、三因素、四因素和五因素等四类。常用的为两因素的综合优势比(SDR₂),即在密度比、盖度比、频度比、高度比和重量比这五项指标中取任意两项求其平均值再乘以 100%,如 $SDR_2 = (\text{密度比} + \text{盖度比})/2 \times 100\%$ 。

三、种间关联

种的相互作用在群落生态学中占有重要位置。在一个特定群落中,有的种经常生长在一起,有的则互相排斥,如果两个种一块出现的次数比期望的更频繁,它们就具正关联;如果它们共同出现的次数少于期望值,则它们具负关联。正关联可能是因一个种依赖于另一个种而存在,或两者受生物的和非生物的环境因子影响而生长在一起。负关联则是由于空间排挤、竞争或他感作用,或不同的环境要求。

种间关联是以种在取样单位中的存在与否来估计的,因此取样面积的大小对研究结果有重大影响。在均质群落中,可预期种间关联是随样本大小的增加

而增大,达到某一点后则维持不变。

表达种对之间是否关联,常采用关联系数(association coefficients),计算前先列出 2×2 列联表,它的一般形式如表 6-2 所示。

关联系数常用下列公式计算:

$$V = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(b+c)(a+c)(b+d)}}$$

式中: a 是两个种均出现的样方数, b 和 c 是仅出现一个种的样方数, d 是两个种均不出现的样方数。如果两物种是正关联的,那么绝大多数样方为 a 和 d 型;如果属负关联,则为 b 和 c 型;如果是没有关联的,则 a, b, c, d 各型出现概率相等,即完全是随机的。其数值变化范围从 -1 到 $+1$ 。然后按统计学的 χ^2 检验法测定所求得关联系数的显著性。

表 6-2 2×2 列联表

		种 A		
		+	-	
种 B	+	a	b	$a + b$
	-	c	d	$c + d$
		$a + c$	$b + d$	

如果群落是自然界的客观实体,那么组成群落的各个种群应通过相互作用彼此有机地结合,形成一个有机网络,并且,这种相互作用是一种必然的关联(obligate association)。从理论上说,群落中全部种对的各种关联(正、负和无关联)的可能出现频率,可由图 6-4 表示。

必然的正关联可能出现在某些寄生物和单一宿主间,还有完全取食于一种植物的单食性昆虫。大多数物种的生存只是部分地依存于另一物种,像昆虫取食若干种植物,捕食者取食若干猎物。部分依存关系看来是自然群落中最常见的,并且其出现频率仅次于无相互作用关系。

另一种极端是一物种的分布被另一物种的竞争排斥的作用所限制,这是一种可能形成群落间明确界限的机制。如前所述,种间竞争只在生态学上相近的物种之间才出现,因此还没有理由说明群落中全部物种都以竞争排斥相关联(负关联)。竞争排斥是群落中少数物种间的关联类型。

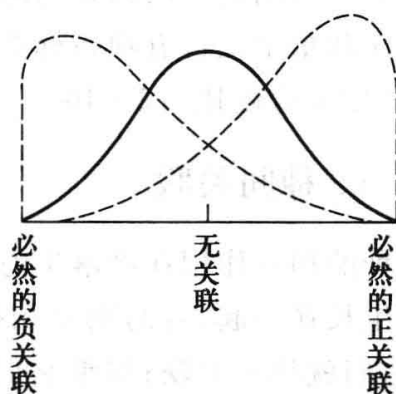


图 6-4 群落中各种相互关系类型的可能出现频率(Krebs, 1985)

R. H. Whittaker 认为,如果把群落中全部物种间的相互作用搞清楚,那么其类型的分布将是钟形的正态曲线,大部分围绕中点(无相互作用的),少数物种间关系处于曲线两端(必然的正关联和必然的排斥)。如果真实的情况确是这样,那么种间相互作用还不足以把全部物种有机地结合成一个“客观实体”(群落)。从关联分析看,群落的性质更接近于一个连续分布的系列,即个体论学派所主张的观点。

第三节 群落的结构

生物的每一组织水平都有其特定的结构,并与其功能相联系,生物群落也是如此。群落结构是群落中相互作用的种群在协同进化中形成的,其中生态适应和自然选择起了重要作用,因此,群落外貌及其结构特征包涵了重要的生态内容。前一节介绍的种类组成,也是群落结构的重要特征,这一节着重介绍群落的空间结构(或物理结构)及其生态内涵。

一、群落的结构要素

(一) 生活型

生活型(life form)是生物对外界环境适应的外部表现形式,同一生活型的物种,不但体态相似,而且其适应特点也是相似的。植物生活型的研究工作较多,最著名的是丹麦生态学家 Raunkiaer 生活型系统,他选择休眠芽在不良季节的着生位置作为划分生活型的标准,因为这一标准既反映了植物对环境(主要是气候)的适应特点,又简单明确,所以该系统被广为应用。根据这一标准,Raunkiaer 把陆生植物划分为五类生活型(图 6-5)

(1) 高位芽植物(phanerophytes):休眠芽距地面 25cm 以上,又依高度分为四个亚类,即大高位芽植物(高度 > 30 m),中高位芽植物(8 ~ 30 m),小高位芽植物(2 ~ 8 m)与矮高位芽植物(25 cm ~ 2 m)。

(2) 地上芽植物(chamaephytes):更新芽位于土壤表面之上,25 cm 之下,多半为灌木、半灌木或草本植物。

(3) 地面芽植物(hemicryptophytes):又称浅地下芽植物或半隐芽植物,更新芽位于近地面土层内,冬季地上部分全枯死,即为多年生草本植物。

(4) 隐芽植物(cryptophytes):又称地下芽植物,更新芽位于较深土层中或水中,多为鳞茎类、块茎类和根茎类多年生草本植物或水生植物。

(5) 一年生植物(yearly plant):以种子越冬。

上述 Raunkiaer 生活型被认为是植物在其进化过程中对气候条件适应的结

果,因此它们可作为某地区生物气候的标志。

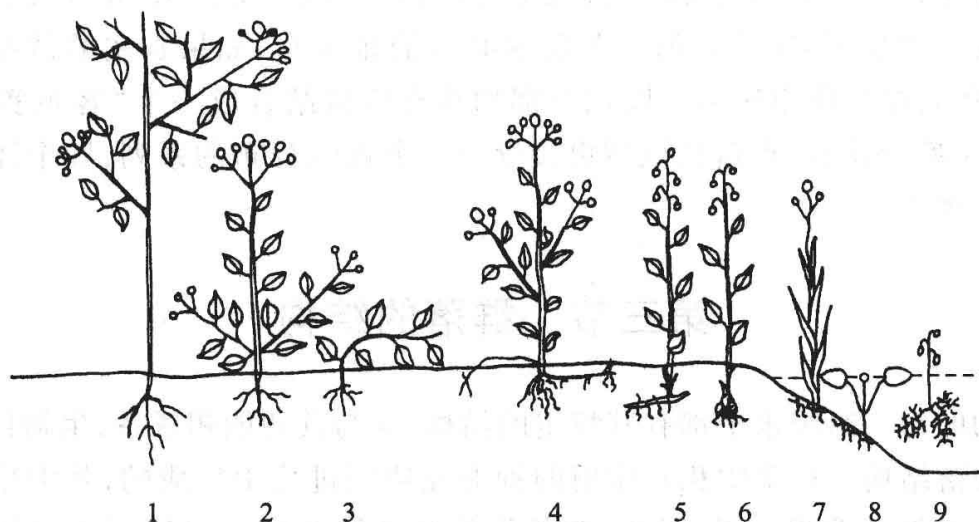


图 6-5 Raunkiaer 生活型图解(引自 Raunkiaer, 1934)

1. 高位芽植物; 2~3. 地上芽植物; 4. 地面芽植物; 5~9. 隐芽植物

Raunkiaer 从全球植物中任意选择 1 000 种种子植物, 分别计算其上述五类生活型的百分比, 其结果为: 高位芽植物(Ph.): 46%, 地上芽植物(Ch.): 9%, 地面芽植物(H.): 26%, 隐芽植物(Cr.): 6%, 一年生植物(Th.): 13%。并把上述比例称为生活型谱(biological spectrum)。

Raunkiaer 将不同地区植物区系的生活型谱进行比较, 归纳得出四种植物气候(phyto climate): ① 潮湿地带的高位芽植物气候; ② 中纬度的地面芽植物气候(包括温带针叶林、落叶林与某些草原); ③ 热带和亚热带沙漠一年生植物气候(包括地中海气候); ④ 寒带和高山的地上芽植物气候。以上 4 类地区的生活型谱如下表(表 6-3)。

表 6-3 世界各植物气候带植物生活型谱(Raunkiaer, 1934)

地区	统计种数	生活型/%				
		Ph.	Ch.	H.	Cr.	Th.
热带(塞舌尔群岛)	258	61	6	12	5	16
荒漠带(利比亚荒漠)	194	12	21	20	5	42
地中海带(意大利)	366	12	6	29	11	42
温带(丹麦)	1 084	7	3	50	22	18
北极带(斯匹次卑尔根)	110	1	22	60	15	2
常态谱	1 000	46	9	26	6	13

Raunkiaer 将地图上同一生活型谱的地点联合成线,称为等生活型线。他又把高山地区不同海拔加以比较,发现随高度增加,地上芽植物的比重增加。

另外一些作者按植物体态划分生活型或生长型,如 A. Kerner (1863), A. Grisebach (1872), Drude (1887), Du Rietz (1931) 等。我国在《中国植被》(吴征镒, 1980) 一书中即按植物体态划分出下列生长型类群:

I. 木本植物

① 乔木。具有明显主干,又分出针叶乔木、阔叶乔木,并进一步分出常绿的、落叶的、簇生叶的、叶退化的。

② 灌木。无明显主干,也可按上述原则进一步划分。

③ 竹类。

④ 藤本植物。

⑤ 附生木本植物。

⑥ 寄生木本植物。

II. 半木本植物

⑦ 半灌木与小半灌木。

III. 草本植物

⑧ 多年生草本植物:又可分出蕨类、芭蕉型、丛生草、根茎草、杂类草、莲座植物、垫状植物、肉质植物、类短命植物等。

⑨ 一年生植物:又分冬性的、春性的与短命植物。

⑩ 寄生草本植物。

⑪ 腐生草本植物。

⑫ 水生草本植物:又分为挺水的、浮叶的、漂浮的、沉水的。

IV. 叶状体植物

⑬ 苔藓及地衣。

⑭ 藻菌。

生长型也反映植物生活的环境条件,相同的环境条件具有相似的生长型。例如生活于亚洲、北美洲、澳大利亚的许多荒漠植物,虽然可能属于不同的科,但都发展了叶子细小等特征,细叶是一种减少热负荷和蒸腾失水量的适应。Shimper 在 1903 年发现了这一植物的地理规律,即在世界不同地区的相似环境区域重复地出现相似的生长型植物。生活型与生长型决定群落的外貌 (physiognomy),而外貌是群落分类的重要指标之一。

动物生态学家也研究动物的生活型,例如兽类中有飞行的(如蝙蝠)、滑翔的(如鼯鼠)、游泳的(如水鼩、鲸、海豹)、地下穴居的(如鼹)、地面奔跑的(如鹿、马)等,它们各有各的形态、生理、行为和生态特征,适应于各种生活方式。

(二) 叶片大小、性质及叶面积指数

1. 叶片大小及性质

叶片是进行光合作用的重要器官,它的大小、形状和性质直接影响群落的结构与功能。如针叶、阔叶,常绿、落叶等是决定群落外貌的重要特征。叶片的大小与水分平衡密切相关。一方面,叶片大小与光合收益的效果有密切联系,大叶比小叶更能阻碍空气的对流和热的散失,所以在太阳光照射的条件下,大叶比小叶的叶温高、蒸腾量大。相反,在荫蔽条件下,大叶的叶温降低也较快,叶温影响光合速率;另一方面,根据经济学上的收益-成本分析方法,以平衡蒸腾失水的植物根吸水量作为成本,以光合收益高低作为收益,求得收益与成本相差最大时的叶子大小,即最佳叶子大小。从这两个参量随叶子增大而变化的相互关系中看出(图6-6),蒸腾耗水随叶子增大而上升,而光合收益随叶子增大而上升的曲线有一高峰值,超过此限,光合收益反而减低。

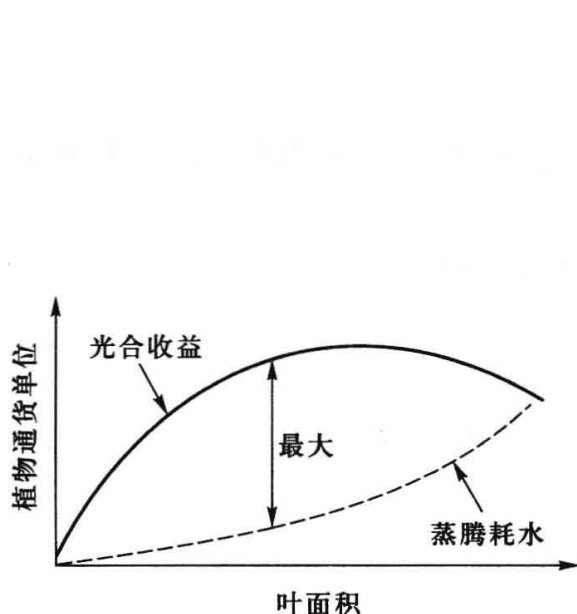


图 6-6 最佳叶子大小模型

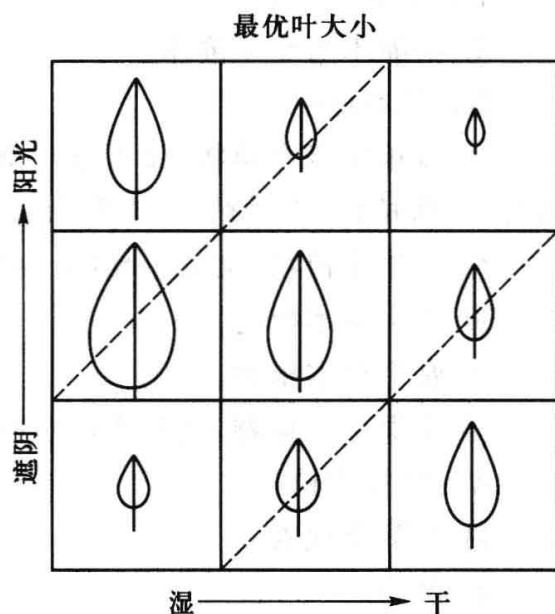


图 6-7 最佳叶子大小模型预测的叶子大小与光辐射和水分的关系 (Krebs, 1985)

通过这种收益-成本分析,预测在各种光照和土壤水分条件下的最佳叶子大小(图6-7)。图中带点的斜带可代表雨林的林冠(右上)到地被(左下)的光照和水分条件,根据热带雨林调查结果,叶子大小由林冠向下有增大,然后再变小的倾向,与模型预测也相符。古植物学家还根据叶子大小对地质时期的气候进行预测,所采用的叶长与降水和温度关系的数据(表6-4)也与上述模型的预测相符。

表 6-4 不同条件下森林植物叶子平均长度

单位 (cm)

	水分条件				
	干旱	季节性干旱	湿润	潮湿	极潮湿
热带	7	12	16	20	—
亚热带	—	—	—	15	—
温带	—	—	10	12	9
寒带	—	—	—	4	—

注:引自 Krebs,1985。

由此可见,根据气候条件,主要是温度、降水和辐射,对植物生长型、进而陆地植物群落类型的预测是有根据的。

2. 叶面积指数

叶面积指数(leaf area index,简称 LAI)是群落结构的一个重要指标,并与群落的功能有直接关系,一般定义为:

$$LAI = \frac{\text{总叶面积(单面计算)}}{\text{单位土地面积(如 } 1 \text{ m}^2\text{)}}$$

一些主要的天然植被类型,其叶面积指数如表 6-5,从表可知,叶面积指数与该群落的光能利用效率有直接关系。

表 6-5 主要植被类型的叶面积指数与光能利用效率

植被类型	LAI	光能利用率/%
热带雨林	10 ~ 11	1.5
落叶阔叶林	5 ~ 8	1.0
北方针叶林	9 ~ 11	0.75
草地	5 ~ 8	0.50
冻原	1 ~ 2	0.25
草原化荒漠	1	0.04
农作物	3 ~ 5	0.60

注:1. 引自 Barbour,1981;2. 光能效率计算方法:单位面积全年接收的有效光合辐射(kJ)与净生产量(每克物质 17.6 kJ 计)之比。

(三) 层片

层片(synusia)一词系瑞典植物学家 H. Gams(1918)首创。他将层片划分为三级:第一级层片是同种个体的组合,第二级层片是同一生活型的不同植物的组合,第三级层片是不同生活型的不同种类植物的组合。很明显,H. Gams 的第一

级层片指的是种群,第三级层片指的是植物群落。现在群落学研究中一般使用的层片概念,相当于 H. Gams 的第二级层片,即每一个层片均由同一生活型的不同植物所构成。

层片是群落的三维生态结构,它与层有相同之处,但又有质的区别。例如,森林群落的乔木层,在北方可能属一个层片,但热带森林中可能属于若干不同层片。一般层片比层的范围要窄,因为一个层的类型可由若干生活型的植物所组成。例如常绿夏绿阔叶混交林及针阔混交林中的乔木层都含有两种生活型。再如草原群落中,羊草、大针茅和防风(*Saposhnikovia divaricata*)属于同一层次,但羊草是根茎禾草层片,大针茅是丛生禾草层片,而防风则是轴根杂类草层片。

(四) 同资源种团

群落中以同一方式利用共同资源的物种集团被称为同位群(guild),它们在群落中占有同一功能地位,是等价种。如果一个种由于某种原因从群落中消失,别种就可能取而代之,因而可利用它们进行竞争和群落结构的实验研究。另一方面,同资源种团作为群落的亚结构单位,比只从形态或营养级划分更为深入,所以一些学者认为同资源种团的研究是群落生态学研究的一个吸引人而有希望的研究方向。

(五) 生态位分化

群落中允许有多个种共存的前提是有生态位分化,然而,在热带雨林物种多样性的研究中发现,由于热带雨林物种多样性太高,无法用传统的生态位分化观点来解释,即没有足够数量的生态位容纳如此众多的雨林树种。因此,Hubbell (2001)提出了类似于种群遗传学中性理论的解释,认为共存的物种数量取决于物种分化(或迁入)和随机灭绝之间的平衡;群落内物种的相对多度随时间表现为随机震荡的波动。这样就出现了生态位理论和群落中性理论的争论。从促进学科发展的视角,它强调了随机性的重要作用,把发生在局域尺度上的生态学过程和发生在区域大尺度上的进化和生物地理学过程联系起来了。它至少提供了一个不同时空尺度上群落动态的数值化的零假设。

二、群落的外貌与季相

群落的外貌(physiognomy)是认识植物群落的基础,也是区分不同植被类型的主要标志,如森林、草原和荒漠等。就森林而言,针叶林,夏绿阔叶林,常绿阔叶林和热带雨林等,也是根据外貌区别出来的。

群落的外貌取决于群落优势的生活型和层片结构。群落外貌常常随时间的推移而发生周期性的变化,这是群落结构的另一重要特征。随着气候季节性交

替,群落呈现不同的外貌,这就是季相。

温带地区四季分明,群落的季相变化十分显著,如在温带草原群落中,一年可有四或五个季相。早春,气温回升,植物开始发芽、生长,草原出现春季返青季相。盛夏秋初,水热充沛,植物繁茂生长,百花盛开,色彩丰富,出现华丽的夏季季相。秋末,植物开始干枯休眠,呈红黄相间的秋季季相。冬季季相则是一片枯黄。

草原群落中动物的季节性变化也十分明显。例如,大多数典型的草原鸟类,在冬季都向南方迁移;高鼻羚羊等有蹄类在这时也向南方迁移,到雪被较少,食物比较充足的地区去越冬,旱獭、黄鼠、大跳鼠、仓鼠等典型的草原啮齿类动物冬季则进入冬眠。有些种类在炎热的夏季进入夏眠。此外,动物储藏食物的现象也很普遍,如生活在蒙古草原上的达乌尔鼠兔,冬季在洞口附近积藏着成堆的干草,所有这一切,都是草原动物季节性活动的显著特征,也是它们对于环境的良好适应。

三、群落的垂直结构

群落的垂直结构,主要指群落分层现象。陆地群落的分层,与光的利用有关。森林群落的林冠层吸收了大部分光辐射,往下光照强度渐减,并依次发展为林冠层、下木层、灌木层、草本层和地被层等层次。一般来讲,温带夏绿阔叶林的地上成层现象最为明显,寒温带针叶林的成层结构简单,而热带森林的成层结构最为复杂。

群落的成层性包括地上成层与地下成层,层(layer)的分化主要取决于植物的生活型,因生活型决定了该种处于地面以上不同的高度和地面以下不同的深度;换句话说,陆生群落的成层结构是不同高度的植物或不同生活型的植物在空间上垂直排列的结果,水生群落则在水面以下不同深度分层排列。植物群落的地下成层性是由不同植物的根系在土壤中达到的深度不同而形成的。最大的根系生物量集中在表层,土层越深,根量越少。

成层结构是自然选择的结果,它显著提高了植物利用环境资源的能力。如在发育成熟的森林中,上层乔木可以充分利用阳光,穿过乔木层的光,有时仅占到达树冠的全光照的十分之一,而林下灌木层却能利用这些微弱的、并且光谱组成已被改变了的光。在灌木层下的草本层能够利用更微弱的光,草本层往下还有更耐阴的苔藓层。

生物群落中动物的分层现象也很普遍。动物之所以有分层现象,主要与食物有关,因为群落的不同层次提供不同的食物;其次还与不同层次的微气候条件有关。如在欧亚大陆北方针叶林区,在地被层和草本层中,栖息着两栖类、爬行类、鸟类(丘鹑、榛鸡)、兽类(黄鼬)和各种啮齿类;在森林的灌木层和幼树层中,栖息着莺、苇莺和花鼠等;在森林的中层栖息着山雀、啄木鸟、松鼠和貂等;而在树冠层则栖息着柳莺、交嘴和戴菊等。应该指出,许多动物可同时利用几个不同

层次,但总有一个最喜好的层次。

水域中,某些水生动物也有分层现象。比如湖泊和海洋的浮游动物即表现出明显的垂直分层现象。浮游动物的垂直分布主要取决于阳光、温度、食物和含氧量等。多数浮游动物一般是趋向弱光的,因此,它们白天多分布在较深的水层,而在夜间则上升到表层活动。此外,在不同季节也会因光照条件的不同而引起垂直分布的变化。

四、群落的水平结构

群落的水平结构是指群落的配置状况或水平格局,有人称之为群落的二维结构。关于种在群落中的分布格局已在种群部分介绍,这里重点谈谈群落的镶嵌性。

在二维空间中群落结构的不均匀配置,使群落在外形上表现为斑块相间,称之为镶嵌性(mosaic),具有这种特征的植物群落叫做镶嵌群落。每一个斑块就是一个小群落,它们彼此组合。形成群落镶嵌性的原因是群落内部环境因子的不均匀性,例如小地形和微地形的变化、土壤湿度和盐渍化程度的差异以及人与动物的影响。内蒙古草原上锦鸡儿(*Caragana*)灌丛化草原是镶嵌群落的典型例子。在这些群落中往往形成1~5 m左右呈圆形或半圆形的锦鸡儿丘阜。这些锦鸡儿小群落具有重要的生态意义和生产意义。它们可以聚积细土、枯枝落叶和雪,因而使其内部具有较好的水分和养分条件,形成一个局部优越的小环境。小群落内的植物较周围环境中返青早,生长发育好,有时还可以遇到一系列越带分布的植物,例如在灌丛化荒漠草原中,有典型草原的成分如 *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum* 等。自然界中群落的镶嵌性是绝对的,而均匀性是相对的。

五、群落交错区与边缘效应

群落交错区(ecotone)又称生态交错区或生态过渡带,是两个或多个群落之间的过渡区域。如森林和草原之间有一森林草原地带,软海底与硬海底的两个海洋群落之间也存在过渡带,两个不同森林类型之间或两个草本群落之间也都存在交错区。这种过渡带有的宽,有的窄;有的是逐渐过渡,有的变化突然。群落的边缘有的是持久性的,有的在不断变化。

可以认为,群落交错区是一个交叉地带或种群竞争的紧张地带。由于在群落交错区往往包含两个重叠群落中所有的一些种以及交错区本身所特有的种,这是因为群落交错区的环境条件比较复杂,能为不同生态类型的植物定居,从而为更多的动物提供食物、营巢和隐蔽条件。所以在交错区这里种的数目及一些种群密度比相邻群落大。这种趋势被称为边缘效应(edge effect)。如我国大兴安岭森林边缘,具有呈狭带分布的林缘草甸,每平方米的植物种数达30种以上,明显高于其内侧的森林群落与外侧的草原群落。

第四节 影响群落组成和结构的因素

一、生物因素

群落结构总体上是对环境条件的生态适应,但在其形成过程中,生物因素起着重要作用,其中作用最大的是竞争与捕食。

(一) 竞争对群落结构的影响

有不少研究实例说明竞争在群落结构形成中所起的重大作用。经典的是 Lack 在 Galapagos 群岛上对达尔文莺 (Darwin's finches) 的研究。因竞争导致生态位的分化,而鸟类食性分化反映在鸟嘴形态上。直接的生态位分化的证据是,有的岛上只有一种在地面取食的鸟,其嘴长约 10 mm,而在有两种或数种地面取食的鸟时,其最小型的嘴平均长 8 mm,大一些的嘴平均长 12 mm,但没有 10 mm 的。MacArthur 曾研究北美针叶林中林莺 (*Dendroica*) 属的 5 种食虫小鸟,发现它们在树的不同部位取食,这是一种资源分隔现象,同样被解释为因竞争而产生的共存。

竞争和生态位分化研究还导致更广地应用个体大小特征作为资源分隔的指标。例如,在新几内亚有 18 种食果鸠鸽,分属于果鸠 (*Ptilinopus*) 和皇鸠 (*Ducula*) 两属。在低雨林中,每一调查区最多 8 种,其体重大小的间隔大约是 15 倍,最小的 50 g,最大的 800 g。个体大小影响取食果实大小的选择 (图 6-8)。

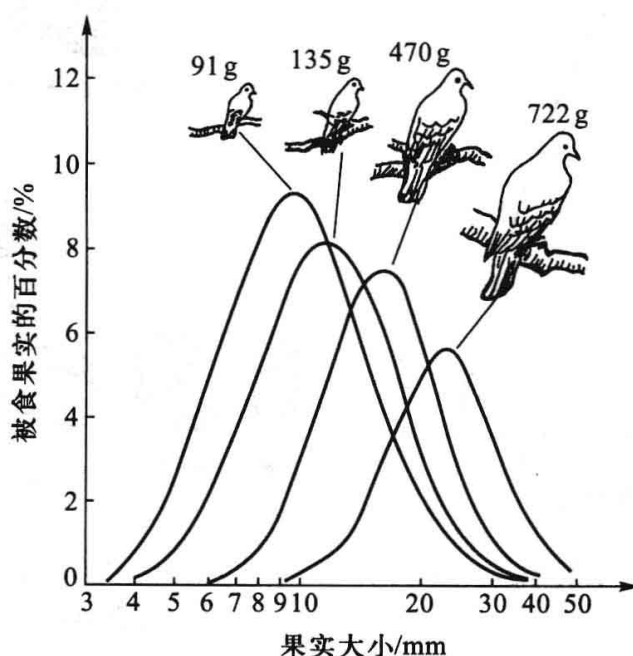


图 6-8 新几内亚食果鸠鸽个体大小与被食果实大小的关系
(Ehrlich, 1987)

(二) 捕食对群落结构的影响

捕食对群落结构形成的作用,视捕食者是泛化种还是特化种而异。实验研究证明,随着泛化捕食者免食草压力的加强,因兔把有竞争力的植物种吃掉,可以使竞争力弱的种生存,草地上的植物种数增加,所以多样性提高。但是吃食压力过高时,植物种数又随之降低,因为兔不得不吃适口性低的植物。因此,植物多样性与兔捕食强度的关系呈单峰曲线。

具选择性的捕食者对群落结构的影响与泛化捕食者不同。如果被选择的喜食种属于优势种,则捕食能提高多样性。例如潮间带常见的浜螺(*Littorina littorea*)是捕食者,吃很多藻类,尤其喜食小型绿藻(*Enteromorpha*),图 6-9 表示随着浜螺捕食压力的增加,藻类种数也增加,捕食作用提高了物种多样性,其原因是藻类把竞争力强的浒苔的生物量大大压低了。但是,如果捕食者喜食的是竞争上占劣势的种类,则结果相反,捕食降低了多样性。

Paine(1966)在岩底潮间带群落中进行去除海星的试验。Paine 在一 8 m 长 2 m 宽的试验样地中连续数年把所有海星都去除掉,结果在几个月后,样地中藤壶成了优势种,以后藤壶又被贻贝所排挤,贻贝成为优势种。这个试验证明了顶级食肉动物成为决定群落结构的关键种(keystone species)(图 6-10)。

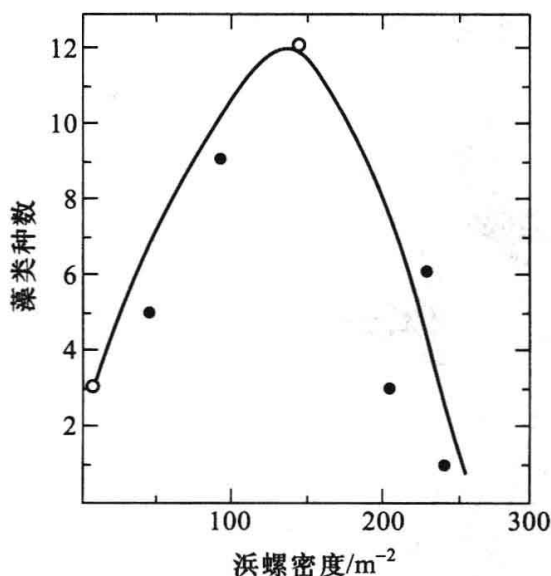


图 6-9 藻类种数与浜螺密度的关系
(Ehrlich, 1987)

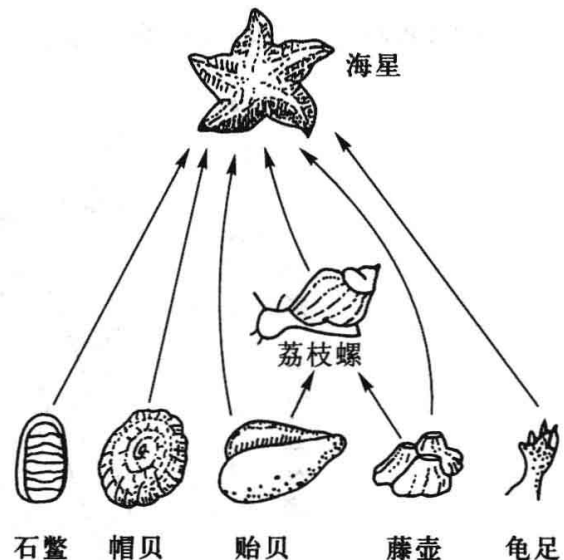


图 6-10 Paine 的岩底潮间带群落
(引自 Begon 等, 1986)

二、干扰对群落结构的影响

干扰(disturbance)是自然界的普遍现象,就其字面含义而言,是指平静的中

断,正常过程的干扰或妨碍。

生物群落不断经受着各种随机变化的事件,正如 Clements 指出的:“即使是最稳定的群丛也不完全处于平衡状态,凡是发生次生演替的地方都受到干扰的影响”。他们把干扰视为扰乱了顶极群落的稳定性,使演替离开了正常轨道。近代多数生态学家认为干扰是一种有意义的生态现象,它引起群落的非平衡特性,强调了干扰在群落结构形成和动态中的作用。

由大风、雪电、砍伐、火烧等引起的森林缺口;由放牧、动物挖掘、踩踏等造成的草原缺口,有的在干扰消失后会逐渐地恢复,但缺口也可能被周围群落的任何一个种侵入和占有,并发展为优势者,哪一种种是优胜者完全取决于随机因素,即先入侵的种取胜,至少在其一生之中为胜利者。当缺口的占领者死亡时,缺口再次成为空白,哪一种种入侵和占有又是随机的。当群落由于各种原因不断地形成新的缺口,那么群落整体就有更多的物种可以共存,群落的多样性将明显提高,例如,澳大利亚的大堡礁,鱼类特别丰富,南部有 900 种,北部达 1 500 种,而珊瑚礁中每一直径 3 m 左右的礁块中,可生活 50 种鱼以上。对如此高的鱼类多样性只以食物资源分隔是难以解释的,实际上许多鱼的食性是很接近的。

缺口形成的频率影响物种多样性,据此 Connell 等提出了中度干扰假说 (intermediate disturbance hypothesis),即中等程度的干扰水平能维持高多样性。其理由是:(1) 在一次干扰后少数先锋种入侵缺口,如果干扰频繁,则先锋种不能发展到演替中期,因而多样性较低;(2) 如果干扰间隔期很长,使演替过程能发展到顶极期,多样性也不很高;(3) 只有中等干扰程度使多样性维持最高水平,它允许更多的物种入侵和定居。

三、空间异质性与群落结构

群落的环境不是均匀一致的,空间异质性 (spacial heterogeneity) 的程度越高,意味着有更加多样的小生境,所以能允许更多的物种共存。

(一) 非生物环境的空间异质性

Harman 研究了淡水软体动物与空间异质性的相关,他以水体底质的类型数作为空间异质性的指标,得到了正的相关关系:底质类型越多,淡水软体动物种数越多。植物群落研究资料说明,在土壤和地形变化频繁的地段,群落含有更多的植物种,而平坦同质土壤的群落多样性低。

(二) 生物空间异质性

R. H. MacArthur 等曾研究鸟类多样性与植物的物种多样性和取食高度多样性之间的关系。取食高度多样性是对植物垂直分布中分层和均匀性的测度。层次

多,各层次具更茂密的枝叶表示取食高度多样性高。结果是:鸟类多样性与植物物种数的相关,不如与取食高度多样性相关紧密(图 6-11)。对于鸟类生活,植被的分层结构比物种组成更为重要。因此,根据森林层次和各层枝叶茂盛度来预测鸟类多样性是有可能的。在草地和灌丛群落中,垂直结构对鸟类多样性就不如森林群落重要,而水平结构,即镶嵌性或斑块性(patchiness)就可能起决定作用。

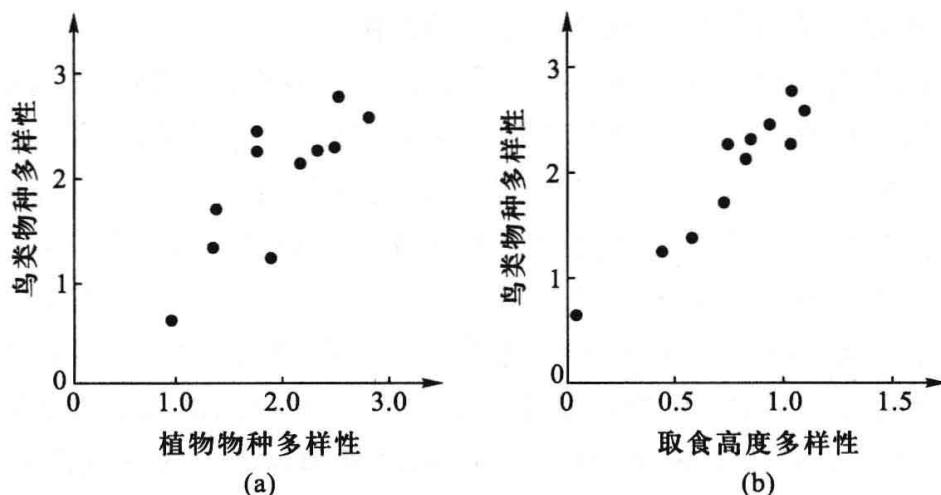


图 6-11 鸟类物种多样性与植物物种多样性
(a)和取食高度多样性(b)的关系 (Krebs, 1985)

四、岛屿与群落结构

岛屿由于与大陆隔离,生物学家常把岛屿作为研究进化论和生态学问题的天然实验室或微宇宙。例如达尔文对 Galapagos 群岛的研究及 MacArthur 对岛屿生态学研究等。

(一) 岛屿的种数 - 面积关系

岛屿中的物种数目与岛的面积有密切关系,通过许多研究得到证实,岛面积越大,种数越多(图 6-12),并可以简单方程描述:

$$S = cA^z$$

或取对数

$$\lg S = \lg c + z(\lg A)$$

其中: S ——种数,

A ——面积,

z ——种数 - 面积关系中对应的斜率,

c ——单位面积种数的常数。

Galapagos 群岛面积与物种数的关系为 $S = 28.6A^{0.32}$ 。

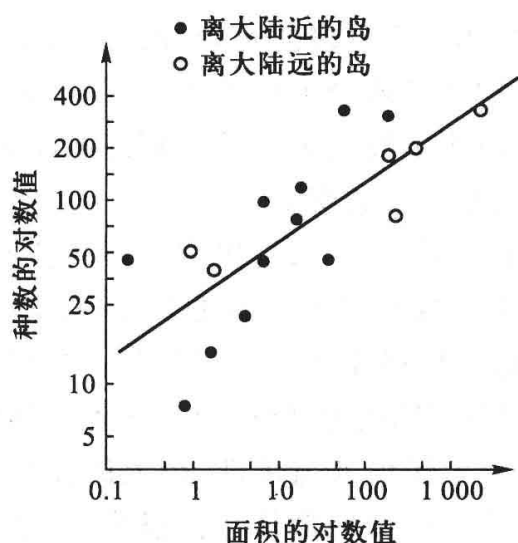


图 6-12 Galapagos 群岛的陆地植物种数与岛面积的关系 (Krebs, 1987)

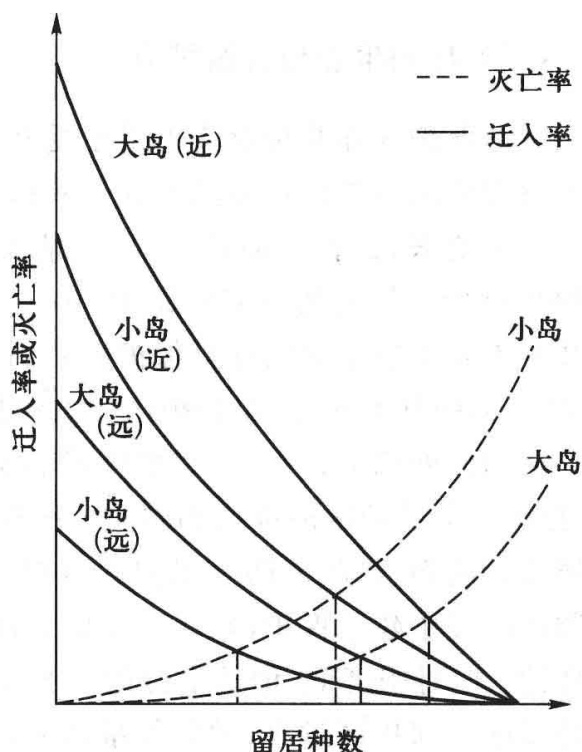


图 6-13 不同岛上物种迁入率和消失率 (交点示平衡时的种数) (Begon, 1986)

广义而言,湖泊受陆地包围,也就是陆“海”中的岛,山的顶部成片岩石是低纬度中的岛,一类植被或土壤中的另一类土壤和植被斑块、封闭林冠中由于倒木形成的“林窗”(缺口),都可被视为“岛”。根据研究,这类“岛”中的种数-面积关系同样可以用上述方程进行描述。

(二) MacArthur 的平衡说

岛屿上的种数取决于物种迁入和灭亡的平衡;并且,这是一种动态平衡,不断地有物种灭亡,也不断地由同种或别种的迁入来补偿。

平衡可用图 6-13 说明。以迁入率曲线为例,当岛上无留居种时,任何迁入个体都是新的,因而迁入率高。随着留居种数加大,种的迁入率就下降。当种源库(即大陆上的种)所有的种在岛上都有时,迁入率为零。灭亡率则相反,留居种数越多,灭亡率越高。迁入率和灭亡率都取决于岛的远近和大小,近而大的岛,迁入率高,远而小的岛,则低。

迁入率曲线与灭亡率曲线交叉点上的种数,即为该岛上预测的物种数,根据平衡说,可说明下列四点:① 岛屿上的物种数不随时间而变化;② 这是一种动态平衡,即灭亡种不断地被新迁入的种所代替;③ 大岛比小岛能“供养”更多的种;④ 随岛距大陆的距离由近到远,平衡点的种数逐渐降低。

(三) 岛屿生态与自然保护

自然保护区在某种意义上讲是受其周围生境“海洋”所包围的岛屿,因此岛屿生态理论对自然保护区的设计具有指导意义。

一般说来,保护区面积越大,越能支持或“供养”更多的物种;面积小,支持的种数也少。但有两点需要说明:① 建立保护区意味着出现了边缘生境(如森林开发为农田后建立的森林保护区),适应于边缘生境的种类受到额外的支持;② 对于某些种类而言,小保护区比大保护区可能生活得更好。

在同样面积下,一个大保护区好还是若干小保护区好,这决定于下列情况:① 若每一小保护区内都是相同的一些种,那么大保护区能支持更多的种;② 从传播流行病而言,隔离的小保护区有更好的防止传播作用;③ 如果在一个相当异质的区域中建立保护区,多个小保护区能提高空间的异质性,有利于保护物种多样性;④ 对密度低、增长率慢的大型动物,为了保护其遗传性,较大的保护区是必需的。保护区过小,种群数量过低,可能由于近交使遗传特征退化,也易于因遗传漂变而丢失优良物种的特征。

在各个小保护区之间的“通道”或走廊,对于保护是很有帮助的,它能减少被灭亡的风险,细长的保护区,有利于迁入。

五、平衡说和非平衡说

对群落结构形成的看法,有两种对立的观点,即平衡说和非平衡说。

平衡说认为共同生活在同一群落中的物种处于一种稳定状态。因为它们通过竞争、捕食和互利共生等种间相互作用而形成相互牵制的整体,在非干扰状态下群落的物种组成和数量都变化不大;群落实际上出现的变化是由环境的变化,即所谓的干扰引起的。总之,平衡说把生物群落视为不断变化着的物理环境中的稳定实体。

平衡说是由 C. Elton(1927)首先提出的,他认为群落中种群的数量是不断变化的,但其原因是由环境的变动,或由一个种群如被食者的种群变动导致捕食者种群变动。如果环境停止变动,群落将呈现稳定状态。R. H. MacArthur 主张动态平衡,在研究岛屿生物地理学中提出,群落的物种数是一常数,这是迁入和灭绝之间的平衡所取得的;因此构成群落的物种是在不断变化之中,而种数则保持稳定。

非平衡说认为,组成群落的物种始终处在不断地变化之中,自然界中的群落不存在全局稳定,有的只是群落的抵抗性(群落抵抗外界干扰的能力)和恢复性(群落在受干扰后恢复到原来状态的能力)。非平衡说的重要依据就是中度干扰理论。Huston(1979)关于干扰对竞争结局的研究可以说明非平衡说。Lotka-

Volterra 的竞争排斥律可以被证明,但必须在稳定而均匀的环境中,并且有足够的时间,才能使一种挤掉另一种,或通过生态位分化而共存。但在现实中环境是不断地变化的,种间竞争强度和条件有利于那一种都在变化之中,这可能是自然群落中竞争排斥证据有限的原因。

平衡说与非平衡说除对干扰的作用强调不同以外,一个基本区别是平衡说的注意焦点是系统处于平衡点时的性质,而对于时间和变异性注意不足;而非平衡说则把注意焦点放在离开平衡点时系统的行为变化过程,特别强调时间和变异性。平衡说认为,群落有向平衡点发展的趋势,但有或大或小的波动。因此,平衡说与非平衡说的区别在于干扰对群落重要作用认识上的不同。另一重要区别是把群落视为封闭系统还是开放系统。Lotka-Volterra 的竞争模型把两物种竞争视为封闭系统,结局是一种使另一种灭绝。开放系统的模型包括一组小室(模拟群落中的斑块性,斑块间可以有迁移存在),相互竞争中可能有一种灭绝,也可能由一小室迁入另一小室。模型研究证明:当系统被分为小室以后,由于小室之间高水平的连通性(connectedness),使达到平衡的时间大为延长。

第五节 群落的分类

对生物群落的认识及其分类方法,存在两条途径。早期的一批植物生态学家,如俄国的苏卡切夫(1910),法国的 Braun-Blanquet(1913),美国的 F. E. Clements(1916)认为群落是自然单位,它们和有机体一样具有明确的边界,而且与其他群落是间断的,可分的,因此可以象物种那样进行分类。这一途径被称为群丛单位理论(association unit theory),即前面谈到的机体论观点。

另外一种观点认为群落是连续的,没有明确的边界,它是不同种群的组合,而种群是独立的。早在 20 世纪初,苏联学者 Ramensky(1930)就提出这样的观点,1926 年, H. A. Gleason 发表了“植物群丛的个体概念”,这一观点认为群落不是有明显边界的实体,而是不同种群在时间与空间上连续分布的一个系列,被称为个体论观点。他们认为早期的群落分类都是选择了有代表性的典型样地,如果不是取样典型,将会发现大多数群落之间是模糊不清和过渡的。不连续的间断情况仅仅发生在不连续的生境上,如地形、母质、土壤条件的突然改变,或人为的砍伐、火烧等的干扰,在通常情况下,生境与群落都是连续的。因此他们认为应采取生境梯度分析的方法,即排序(ordination)来研究连续群落变化,而不采取分类的方法。

实际上,生物群落的存在既有连续的,又有间断的。虽然排序适于揭露群落的连续性,分类适于揭露群落的间断性,但是如果排序的结果构成若干点集的

话,也可达到分类的目的,同时如果分类允许重叠的话,也可以反映群落的连续性。因此两种方法都同样能反映群落的连续性或间断性,如果能将二者结合使用,也许效果更好。

一、生物群落的分类

生物群落分类是生态学研究领域中争论最多的问题之一。由于不同国家或不同地区的研究对象、研究方法和对群落实体的看法不同,其分类原则和分类系统有很大差别,甚至成为不同学派的重要特色。

无论哪一种分类,其实质都是对所研究的群落按其属性、数据所反映的相似关系而进行分组,使同组的群落尽量相似,不同组的群落尽量相异。

1. 中国的植物群落分类

我国生态学家在《中国植被》一书中,参照了国外一些植物生态学派的分类原则和方法,采用了不重叠的等级分类方法,贯穿了“群落生态”原则,即以群落本身的综合特征作为分类依据,群落的种类组成、外貌和结构、地理分布、动态演替、生态环境等特征在不同的分类等级中均作了相应的反映。所采用的主要分类单位分三级:植被型、群系和群丛。高级单位的分类依据侧重于外貌、结构和生态地理特征,中级和中级以下的单位则侧重于种类组成。其系统如下:

植被型组

植被型

植被亚型

群系组

群系

亚群系

群丛组

群丛

亚群丛

植被型(vegetation type):凡建群种生活型(一级或二级)相同或相似,同时对水热条件的生态关系一致的植物群落联合为植被型。如寒温性针叶林、夏绿阔叶林、温带草原、热带荒漠等。建群种生活型相近而且群落外貌相似的植被型联合为植被型组(vegetation type group),如针叶林、阔叶林、草原、荒漠等。

在植被型内根据优势层片或指示层片的差异可划分植被亚型(vegetation subtype)。这种层片结构的差异一般是由于气候亚带的差异或一定的地貌、基质条件的差异而引起。例如温带草原可分为三个亚型:草甸草原(半湿润)、典

型草原(半干旱)和荒漠草原(干旱)。

群系(formation):凡是建群种或共建种相同的植物群落联合为群系。例如,凡是以大针茅为建群种的任何群落都可归为大针茅群系。以此类推,如兴安落叶松(*Larix gmelini*)群系,羊草群系、红沙(*Reaumuria soongorica*)群系等。如果群落具共建种,则称共建种群系,如落叶松、白桦(*Betula platyphylla*)混交林。将建群种亲缘关系近似(同属或相近属)、生活型(三级和四级)近似或生境相近的群系可联合为群系组(formation group)。如落叶栎林;丛生禾草草原;根茎禾草草原等。

群丛(association):是植物群落分类的基本单位,有如植物分类中的种。凡是层片结构相同,各层片的优势种或共优种相同的植物群落联合为群丛。如羊草+大针茅这一群丛组内,羊草+大针茅+黄囊苔(*Carex korshinskyi*)草原和羊草+大针茅+柴胡(*Bupleurum scorzonerifolium*)草原都是不同的群丛。凡是层片结构相似,而且优势层片与次优势层片的优势种或共优种相同的植物群丛联合为群丛组(association group)。如在羊草+丛生禾草亚群系中,羊草+大针茅草原和羊草+丛生小禾草(糙隐子草、落草)就是两个不同的群丛组。在群丛范围内,由于生态条件的某些差异,或因发育年龄上的差异往往不可避免地要在区系成分、层片配置、动态变化等方面出现若干细微的变化。亚群丛(subassociation)就是用来反映这种群丛内部的分化和差异的,是群丛内部的生态—动态变型。

根据上述系统,中国植被分为11个植被型组、29个植被型、550多个群系,至少几千个群丛。

群丛的命名方法:凡是已确定的群丛应正式命名,我国习惯于采用联名法,即将各个层中的建群种或优势种和生态指示种的学名按顺序排列。在前面冠以Ass.(Association的缩写),不同层之间的优势种以“—”相联。如Ass. *Larix gmelini*-*Rhododendron dahurica*-*Pyrola incarnata*(即兴安落叶松—杜鹃—红花鹿蹄草群丛),从该名称可知,该群丛乔木层、灌木层和草本层的优势种分别是兴安落叶松、杜鹃和红花鹿蹄草。

2. 法瑞学派的群落分类

法国蒙伯利埃(Montpellier)大学J. Braun-Blanquet于1928年提出了一个植物区系—结构分类系统(floristic-structural classification),被称为群落分类中的归并法(agglomerative method),是影响比较大而且在西欧和一些其他国家被广泛承认和采用的一个系统。该系统的特点是以植物区系为基础,从基本分类单位到最高级单位,都是以群落的种类组成为依据。该系统的等级和命名方法如表6-6。

表 6-6 J. Braun-Blanquet 分类系统的等级和命名

分类等级	字尾	例子
群丛门 (division)	-ea	Querco-Fagea
群丛纲 (class)	-etea	Querco-Fagetea
群丛目 (order)	-etalia	Fagetalia
群丛属 (alliance)	-ion	Fagion
亚群丛属 (suballiance)	-enion (-esion)	Galio-Fagenion
群丛 (association)	-etum	Fagetum
亚群丛 (subassociation)	-etosum	Allietosum
群丛变型 (variant)	—	Athyrium-Var
亚群丛变型 (subvariant)	—	Bromus-subvar
群丛相 (facies)	—	Mercurialis-Facies

该学派的分类过程是通过排列群丛表 (association table) 来实现的。首先在野外做大量的样方 (releve), 样方数据一般只取多度—盖度级和群集度。然后通过排群丛表, 找出特征种、区别种, 从而达到分类的目的。

3. 美国 FGDC 植被分类系统

美国国家地理数据委员会 (Federal Geographic Data Committee) 为了在全国水平上获得一致的植被资源数据, 便于准确地比较、集成, 并将在野外水平上支持定量的植被建模、制图与分析, 于 1996 年制订了一个植被分类系统和植被信息标准。等级系统如表 6-7。

表 6-7 美国国家植被分类系统

等级序列	
区域水平	目 (order)
外貌水平	纲 (class) 亚纲 (subclass) 群 (group) 亚群 (subgroup) 群系 (formation)
植物区系水平	群属 (alliance) 群丛 (association)

注: 引自 FGDC, 1996。

二、群落的数量分类

(1) 数量分类的目的

分类是对实体集合按其属性数据所反映的相似关系进行分组,使同组内的成员尽量相似,而不同组的成员则尽量相异。群落数量分类可能揭示出以下生态学现象:

① 用植物种的数据(属性)去划分样方(实体),可以较客观地揭示出植被本身可能存在的自然间断。

② 用土壤、气候等环境因素的数据去划分样方,可能揭示出植被间断的环境原因。

③ 以植物种的分类与用土壤,气候等环境因素分类的结果进行比较,可以反映出植被变化与环境变化的关系。

④ 用样方数据去划分植物种的集合,结果会分成若干种组,它本身可能反映出种间相互作用的规律。

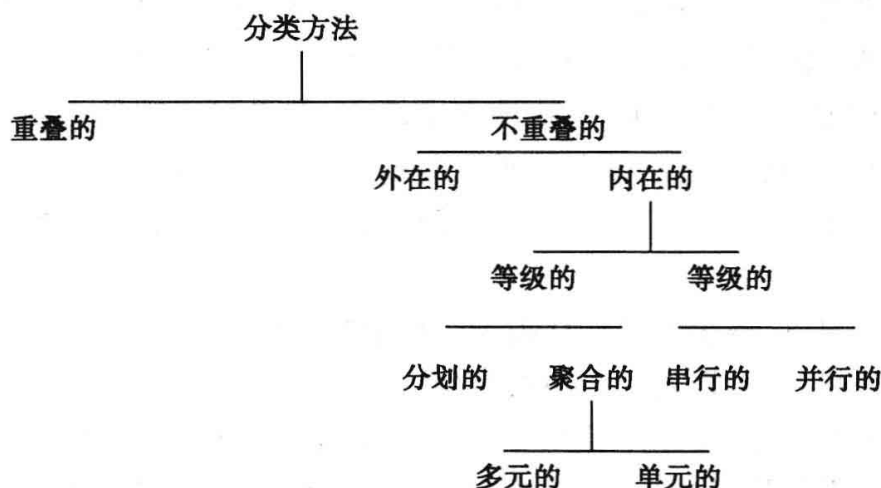
⑤ 用样方数据去分割环境因素的集合,结果会分成若干环境梯度,反映出不同环境因素之间的组合关系。

⑥ 以样方数据分割出的种组与环境梯度进行比较,可能找到种组与环境因素的关系,这样的种组被称为生态种组。

群落数量分类一般采用不重叠的等级分类。

(2) 群落数量分类的方法

多元分析方法是施于原始数据集合的一套处理规则,方法本身不依赖于对实体和属性具体内容的解释,因此可用于多种学科。作为群落生态学中的多元分析,却要赋予它真实的生态学含义,即在数学手段的基础上,再从生态学专业知识的角度给以恰当的解释,达到揭示生态关系、反映生态规律的目的。



多元分析的基本单位叫做实体(entity),描述实体数量特征的各种数据项目

称为属性(attribute),在群落生态学研究,实体可以是样方、标地、林分或群落等。

依据一定的数学规则,把相似的分类单位并在一起,得到分类或排序的结果。表示实体之间相似性的数值,称为相似系数。从大的类型上看,相似系数有五类:关联系数、距离系数、内积系数、信息系数、概率系数(阳含熙,1981)。

数量分类方法繁多,由于计算机技术的发展,已有不少多元分析软件可供使用,对数量分类方法的原理有了清楚的认识之后,结合专业知识,就可对计算机给出的计算结果和图形,作出合乎情理的生态学解译(张金屯,1995)。

(3) 生物群落的排序

排序一词是由苏联 Ramensky 于 1930 年提出来的,他当时用的是德文 *Ordnung*,经过澳大利亚学者 Goodall(1954)把它译为英文 *Ordination*。所谓排序,就是把一个地区内所调查的群落样地,按照相似度(similarity)来排定各样地的位序,从而分析各样地之间以及与生境之间的相互关系。

排序方法可分为两类。一是群落排序,用植物群落本身属性(如种的出现与否,种的频度、盖度等),排定群落样地的位序,称为间接排序(indirect ordination),又称间接梯度分析(indirect gradient analysis)或者组成分析(compositional analysis)。另一类排序是利用环境因素的排序,称为直接排序(direct ordination),又称为直接梯度分析(direct gradient analysis)或者梯度分析(gradient analysis),即以群落生境或其中某一生态因子的变化,排定样地生境的位序。

排序基本上是一个几何问题,即把实体作为点在以属性为坐标轴的 P 维空间中(P 个属性)按其相似关系把它们排列出来。简单地说要按属性去排序实体,这叫正分析(normal analysis)或叫正排序。其结果能客观地反映样方间的相互关系。如果反过来按实体去排序属性,则称作逆分析(inverse analysis)或逆排序。

为了简化数据,排序时首先要降低空间的维数,即减少坐标轴的数目。如果可以用一个轴(即一维)的坐标来描述实体,则实体点就排在一条直线上;用两个轴(二维)的坐标描述实体,点就排在平面上,都是很直观的。如果用三个轴(三维)的坐标,也可勉强表现在平面的图形上,一旦超过三维就无法表示成直观的图形。因此,排序总是力图用二、三维的图形去表示实体,以便于直观地了解实体点的排列。

在一般情况下,减少维数往往损失一些信息,排序的方法应该使得由降维引起的信息损失尽量少,即发生最小的畸变。

这种降维的简化,使原来要用 P 个原始数据描述的实体,在尽量保留原数据特征的条件利用最少数据(排序坐标)来描述,无疑有利于揭示原始数据反映的规律。

思 考 题

1. 什么是生物群落？它的主要特征有哪些？
2. 简述群落种类组成及其研究意义。
3. 简述群落结构的时空格局及其生态意义。
4. 简述群落交错区的生态意义。
5. 影响群落结构的因素有哪些？

第七章 生物群落的动态

群落动态研究在生态学中占有重要位置,20 世纪前 20 年,群落动态研究曾支配着北美与英国的植被研究。近些年来,群落的变化越来越直接影响人类的生活,群落动态研究显得更加重要。

第一节 群落变化类型

任何生命系统都处于不断变化中,生物群落也不例外。动植物的生理活动变化是以分钟、小时和天计算的,植物的生长发育和生产力则以年计,至于地质时期群落的演化则以万年甚至亿年计算。按变化持续时间划分,群落变化类型如表 7-1。

表 7-1 群落变化类型

持续时间	变化类型举例
天	蒸腾作用、光合作用等植物生理过程,动物的昼夜活动节律
年	植物生长及动物活动的季节动态
几年	植物生产力及动物种群的波动
十年到百年	群落演替
百年到千年	气候变化引起的生物地带界线的移动
万年到亿年	群落的演化

关于动植物的昼夜节律与季节变化在本书前几章已有论述,本章重点论述群落中等时间尺度的变化,即群落的演替。

首先需要说明演替(succesion)与波动(fluctuation)的区别。演替是一个群落代替另一个群落的过程,是朝着一个方向连续的变化过程;而波动是短期的可逆的变化,其逐年的变化方向常常不同,一般不发生新种的定向代替。

有些波动变化是相当大的,如果不知道它可恢复到原来面貌,往往误认为是演替。如森林草原带低湿地上的无芒雀麦(*Bromus inermis*)、冰草(*Agropyron repens*)草甸在湿润年份常由其伴生成分看麦娘(*Apopecurus pratensis*)占优势,成为看麦娘草甸,但湿润年份过后又恢复到无芒雀麦与冰草占优势,这种变化可在 1~3 年内实现,是一种摆动性的波动。有些波动仅在各组分的数量比例上或生

物量上发生一些变化,外貌上变化不明显。

波动的原因有以下三种情况:① 环境条件的波动变化,如多雨年与少雨年,突发性灾变,地面水文状况年度变化等;② 生物本身的活动周期,如种子产量的波动(大小年),动物种群的周期性变化及病虫害暴发等;③ 人为活动影响,如放牧强度的改变等。

不同的气候带内,群落的波动性不同,环境条件越是严酷,群落的波动性越大。如我国北方较湿润的草甸草原地上产量的年变率 20%,典型草原达 40%,干旱的荒漠草原则达 50%。不但总产量存在年际波动,而且种类组成比例也存在年际变化。

这里需要指出的是,虽然群落波动具有可逆性,但这种可逆是不完全的。一个生物群落经过波动之后的复原,通常不是完全地恢复到原来的状态,而只是向平衡状态靠近。群落中各种生物的生命活动产物有一个积累过程,土壤就是这种产物的一个主要积累场所。这种量上的积累到一定程度就会发生质的变化,从而引起群落的演替,使群落基本性质发生改变。

第二节 群落演替

一、群落演替类型

生物群落演替类型的划分可以按照不同的原则进行,因而存在各种各样的演替名称。

按照演替的延续时间划分(Ramensky, 1938)可分为:

1. 世纪演替

延续时间相当长久,一般以地质年代计算。常伴随气候的历史变迁或地貌的大规模塑造而发生,即群落的演化。

2. 长期演替

延续达几十年,有时达几百年,森林被采伐后的恢复演替可作为长期演替的实例。

3. 快速演替

延续几年或十几年。草原弃耕地的恢复演替可以作为快速演替的例子,但这以弃耕面积不大和种子传播来源就近为条件;否则弃耕地的恢复过程就可能延续达几十年。

按演替的起始条件划分(Clements, 1916; Weaver and Clements, 1938)可分为:

1. 原生演替

演替开始于原生裸地或原生荒原(完全没有植被并且也没有任何植物繁殖体存在的裸露地段)的群落演替。

2. 次生演替

演替开始于次生裸地(如森林砍伐基地、弃耕地)上的群落演替。

按基质的性质划分(Cooper, 1913)可分为:

1. 水生演替

演替开始于水生环境中,但一般都发展到陆地群落。如淡水或池塘中水生群落向中生群落的转变过程。

2. 旱生演替

演替从干旱缺水的基质上开始。如裸露岩石表面生物群落的形成过程。

按控制演替的主导因素划分(Sukachev, 1942, 1945)可分为:

1. 内因性演替

这类演替的一个显著特点是群落中生物的生命活动结果首先使它的生境发生改变,然后被改造了的生境又反作用于群落本身,如此相互促进,使演替不断向前发展。一切源于外因的演替最终都是通过内因生态演替来实现,因此可以说,内因生态演替是群落演替的最基本和最普遍的形式。

2. 外因性演替

这种演替是由于外界环境因素的作用所引起的群落变化。其中包括气候变动所致的演替、地貌变化所引起的演替、土壤演变引起的演替、由火的发生作为先导原因的火成演替和由人类的生产及其他活动所导致的人为演替。

按群落代谢特征划分可分为:

1. 自养性演替

自养性演替中,光合作用所固定的生物量积累越来越多,例如由裸岩→地衣→草本→灌木→乔木的演替过程。

2. 异养性演替

异养性演替如出现在有机污染的水体,由于细菌和真菌分解作用特强,有机物质随演替而减少(图7-1)。

多数群落的演替具有一定的方向性,但也有一些群落有周期性的变化,即由一个类型转变为另一个类型,然后又回到原有类型,称为周期性演替。例如欧洲的石楠群落,其优势植物是石楠,在逐渐老化以后为石蕊(一种地衣)所入侵,石蕊死亡后出现裸露的土壤,于是熊果入侵,以后石楠又重新取而代之,如此循环往复。

下面举几个实例,说明不同类型的演替。

第一个实例是美国密歇根湖(Lake Michigan)沙丘上群落的演替。这是一种

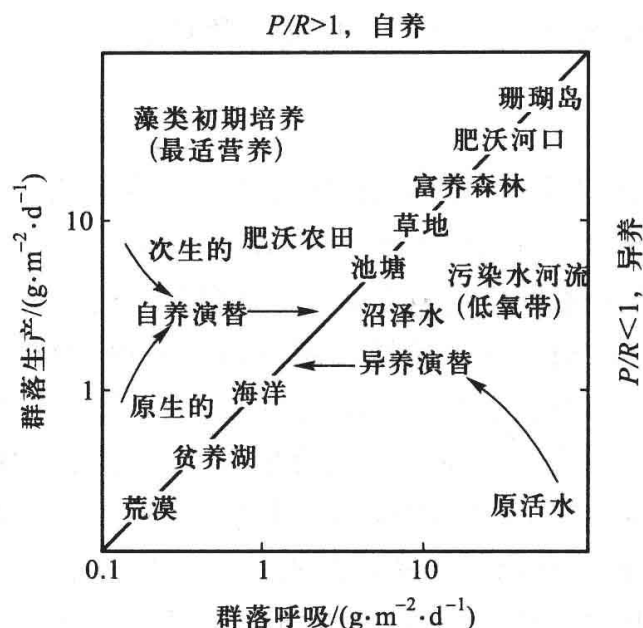


图 7-1 群落按代谢特征分类, 对角线左侧为自养性演替, 右侧为异养性演替 (仿 odum, 1971)

原生演替。沙丘是湖水退却后逐渐暴露出来的。因此沙丘上的基质条件是原生裸地性质的, 从未被任何生物群落占据过。湖水退却过程中不同时期形成的陆生群落沿湖边向外围的方向上形成一个演替系列。在这里, 著名的植物群落学家 Cowles (1899) 进行了最早的植物演替研究, 动物群落学家 Shelford (1913) 进行了动物演替研究。以后 Olson (1958) 重新研究了沙丘演替系列, 并提供了有关演替过程和速度的有用数据。

整个演替过程进行十分缓慢。据 Olson (1958) 估计, 从裸露的沙丘到稳定的森林群落 (山毛榉 - 槭树林), 大约经历了 1 000 年的历史。

第二个实例, 我国内蒙古草原农田弃耕后的恢复演替, 这是一种次生演替。在耕作前的原始植被为具稀疏山杏灌丛的贝加尔针茅草原, 开垦后种了几年小麦, 后因产量下降而弃耕。弃种后的 1 ~ 2 a 内以黄蒿 (*Artemisia scopria*)、狗尾草 (*Setaria viridis*)、猪毛菜 (*Salsola collina*)、苦荚菜 (*Ixeris chinensis*) 等杂草占优势, 2 ~ 3 a, 黄蒿占绝对优势。3 ~ 4 a 后, 羊草 (*Aneurolepidium chinese*)、野古草 (*Arundinella hirta*)、狼尾草 (*Pennisetum alopecuroides*) 等根茎禾草入侵并繁茂生长, 并逐渐占优势, 进入根茎禾草阶段。7 ~ 8 a 后, 土壤变坚实, 丛生禾草开始定居, 并逐渐代替了根茎禾草, 恢复到贝加尔针茅 (*Stipa baicalensis*) 群落, 这一过程须经历 10 ~ 15 a。

二、演替顶极学说

演替顶极学说是英美学派提出的。近几十年来, 得到不断的修正、补充和发

展。有关演替顶极理论主要有 3 种:单元顶极论、多元顶极论和顶极 - 格局假说。

1. 单元顶极论

单元顶极论在 19 世纪末、20 世纪初就已经基本形成。这个学说的首创人是 H. C. Cowle 和 F. E. Clements(1916)。F. E. Clements 指出,演替就是在地表上同一地段顺序出现各种不同生物群落的时间过程。任何一类演替都经过迁移、定居、群聚、竞争、反应、稳定 6 个阶段。到达稳定阶段的群落,就是与当地气候条件保持协调和平衡的群落,这是演替的终点,这个终点就称为演替顶极(climax)。在某一地段上从先锋群落到顶极群落按顺序发育着的那些群落,都可以称作演替系列群落(sere)。F. E. Clements 认为,在同一气候区内,无论演替初期的条件多么不同,植被总是趋向于减轻极端情况而朝向顶极方向发展,从而使得生境适合于更多的生物生长。于是,旱生的生境逐渐变得中生一些,而水生的生境逐渐变得干燥一些。演替可以从千差万别的地境上开始,先锋群落可能极不相同,但在演替过程中群落间的差异会逐渐缩小,逐渐趋向一致。因而,无论水生型的生境,还是旱生型的生境,最终都趋向于中生型的生境,并均会发展成为一个相对稳定的气候顶极(climatic climax)。

在一个气候区内,除了气候顶极之外,还会出现一些由于地形、土壤或人为等因素所决定的稳定群落。为了和气候顶极相区别,Clements 将后者统称为前顶极(proclimax),并在其下又划分了若干前顶极类型。

(1) 亚顶极:亚顶极(subclimax)是达气候顶极以前的一个相当稳定的演替阶段。如内蒙古高原典型草原气候顶极是大针茅草原,但松厚土壤上的羊草草原是在大针茅草原之前出现的一个比较稳定的阶段,为亚顶极。

(2) 偏途顶极:偏途顶极(disturbance climax 或 disclimax)也称为分顶极或干扰顶极。是由一种强烈而频繁的干扰因素所引起的相对稳定的群落。如在美国东部的气候顶极是夏绿阔叶林,但因常受火烧而长期保留在松林阶段。再如内蒙古高原的典型草原,由于过牧的结果,使其长期停留在冷蒿阶段。

(3) 前顶极:前顶极(preclimax)也称先顶极。在一个特定的气候区域内,由于局部气候比较适宜而产生的较优越气候区的顶极。如草原气候区域内,在较湿润的地方,出现森林群落就是一个前顶极。

(4) 超顶极:超顶极(postclimax)也称后顶极。在一个特定气候区域内,由于局部气候条件较差(热、干燥)而产生的稳定群落,如草原区内出现的荒漠植被片段。

无论哪种形式的前顶极,按照 F. E. Clements 的观点,如果给予时间的话,都可能发展为气候顶极。

关于演替的方向, F. E. Clements 认为:在自然状态下,演替总是向前发展的,即进展演替(progressive succession),而不可能是后退的逆行演替(regressive或retrogressive succession)。

单元顶极论提出以来,在世界各国特别是英美等国引起了强烈反响,得到了不少学者的支持。但也有人提出了批评意见甚至持否定态度。他们认为,只有排水良好、地形平缓,人为影响较小的地带性生境上才能出现气候顶极。另外,从地质年代来看,气候也并非永远不变的,有时极端气候的影响很大,例如1930年美国大平原大旱,引起群落的变更,直到现在还未完全恢复原来真正草原植被的面目。此外,植物群落的变化往往落后于气候的变化,残遗群落的存在即可说明这一事实,例如内蒙古毛乌素沙地的黑格兰(*Rhamnus erythroxylon*)灌丛就是由晚更新世早期的森林植被残遗下来的。

2. 多元顶极论

多元顶极论由英国的 A. G. Tansley (1954) 提出。这个学说认为:如果一个群落在某种生境中基本稳定,能自行繁殖并结束它的演替过程,就可看作顶极群落。在一个气候区域内,群落演替的最终结果,不一定都汇集于一个共同的气候顶极终点。除了气候顶极之外,还可有土壤顶极(edaphic climax)、地形顶极(topographic climax)、火烧顶极(fire climax)、动物顶极(zootic climax);同时还可能存在一些复合型的顶极,如地形-土壤顶极(topo-edaphic climax)和火烧-动物顶极(fire-zootic climax)等。一般在地带性生境上是气候顶极,在别的生境上可能是其他类型的顶极。这样一来,一个植物群落只要在某一种或几种环境因子的作用下在较长时间内保持稳定状态,都可认为是顶极群落,它和环境之间达到了较好的协调。

由此可见,不论是单元顶极论还是多元顶极论,都承认顶极群落是经过单向变化而达到稳定状态的群落;而顶极群落在时间上的变化和空间上的分布,都是和生境相适应的。两者的不同点在于:①单元顶极论认为,只有气候才是演替的决定因素,其他因素都是第二位的,但可以阻止群落向气候顶极发展;多元顶极论则认为,除气候以外的其他因素,也可以决定顶极的形成。②单元顶极论认为,在一个气候区域内,所有群落都有趋同性的发展,最终形成气候顶极;而多元顶极论不认为所有群落最后都会趋于一个顶极。

3. 顶极-格局假说

由 R. H. Whittaker (1953) 提出的顶极-格局假说,实际是多元顶极的一个变型,也称种群格局顶极理论(population pattern climax theory)。他认为,在任何—个区域内,环境因子都是连续不断地变化的。随着环境梯度的变化,各种类型的顶极群落,如气候顶极、土壤顶极、地形顶极、火烧顶极等,不是截然呈离散状态,而是连续变化的,因而形成连续的顶极类型(continuity climax types),构成—

个顶极群落连续变化的格局。在这个格局中,分布最广泛且通常位于格局中心的顶极群落,叫做优势顶极(*prevailing climax*),它是最能反映该地区气候特征的顶极群落,相当于单元顶极论的气候顶极。

Whittaker (1974) 还提出了识别顶极群落的方法。他认为一个顶极群落具有如下特征:① 群落中的种群处于稳定状态;② 达到演替趋向的最大值,即群落总呼吸量与总第一性生产量的比值接近 1;③ 与生境的协同性高,相似的顶极群落分布在相似的生境中;④ 不同干扰形式和不同干扰时间所导致的不同演替系列都向类似的顶极群落会聚;⑤ 在同一区域内具最大的中生性;⑥ 占有发育最成熟的土壤;⑦ 在一个气候区内最占优势。

三、控制演替的几种主要因素

生物群落演替是生物因子与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。到目前为止,人们对于演替的机制了解得还不够。要搞清演替过程中每一步发生的原因以及有效地预测演替的方向和速度,还有大量的工作要做。

1. 植物繁殖体的迁移、散布和动物的活动性

植物繁殖体的迁移和散布普遍而经常地发生着。因此,任何一块地段,都有可能接受这些扩散来的繁殖体。当植物繁殖体到达一个新环境时,植物的定居过程就开始了。植物的定居包括发芽、生长和繁殖三个方面。我们经常可以观察到这样的情况:植物繁殖体虽到达了新的地点,但不能发芽,或发芽了但不能生长,或虽然生长,但不能繁殖后代。只有当一个种的个体在新的地点上能繁殖时,定居才算成功。任何一块裸地上生物群落的形成和发展,或是任何一个旧的群落为新的群落所取代,都必然包含有植物的定居过程。因此,植物繁殖体的迁移和散布是群落演替的先决条件。

对于动物来说,植物群落成为它们取食、营巢、繁殖的场所。当然,不同动物对这种场所的需求是不同的。当植物群落环境变得不适宜它们生存的时候,它们便迁移出去另找新的合适生境;与此同时,又会有一些动物从别的群落迁来寻找新的栖居地。因此,每当植物群落的性质发生变化时,居住在其中的动物区系也在作适当的调整,使得整个生物群落内部的动物和植物又以新的联系方式统一起来。

2. 群落内部环境的变化

群落内部环境的变化是由群落本身的生命活动造成的,与外界环境条件的改变没有直接关系;有些情况下,是群落内物种生命活动的结果,为自己创造了不良的居住环境,使原来的群落解体,为其他植物的生存提供了有利条件,从而引起演替。比如,据 E. L. Rice 研究,在美国俄克拉荷马州的草原弃耕地恢复的第一阶段中,向日葵的分泌物对自身的幼苗具有很强的抑制作用,但对第二阶段

的优势种 *Aristida oligantha* 的幼苗却不产生任何抑制作用。于是向日葵占优势的先锋群落很快为 *Aristida oligantha* 群落所取代。

由于群落中植物种群特别是优势种的发育而导致群落内光照、温度、水分及土壤养分状况的改变,也可为演替创造条件。例如,在云杉采伐后的林间空旷地段,首先出现的是喜光草本植物。但当喜光的阔叶树种定居下来并在草本层以上形成郁闭树冠时,喜光草本便被耐阴草本所取代。以后当云杉伸出群落上层并郁闭时,原来发育很好的喜光阔叶树种便不能更新。这样,随着群落内光照由强到弱及温度变化由不稳定到较稳定,依次发生了喜光草本植物、阔叶树种阶段和云杉阶段的更替过程,也就是演替的过程。

3. 种内和种间关系的改变

组成一个群落的物种在其种群内部以及物种之间都存在特定的相互关系。这种关系随着外部环境条件和群落内环境的改变而不断地进行调整。当密度增加时,不但种群内部的关系紧张化了,而且竞争能力强的种群得以充分发展,而竞争能力弱的种群则逐步缩小自己的地盘,甚至被排挤到群落之外。这种情形常见于尚未发育成熟的群落。

处于成熟、稳定状态的群落在接受外界条件刺激的情况下也可能发生种间数量关系重新调整的现象,使群落特性或多或少地改变。

4. 外界环境条件的变化

虽然决定群落演替的根本原因存在于群落内部,但群落之外的环境条件诸如气候、地貌、土壤和火烧等常可成为引起演替的重要条件。气候决定着群落的外貌和群落的分布,也影响到群落的结构和生产力,气候的变化,无论是长期的还是短暂的,都会成为演替的诱发因素。地表形态(地貌)的改变会使水分、热量等生态因子重新分配,转过来又影响到群落本身。大规模的地壳运动(冰川、地震、火山活动等)可使地球表面的生物部分或完全毁灭,从而使演替从头开始。小范围的地形形态变化(如滑坡、洪水冲刷)也可改造一个生物群落。土壤的理化特性对于置身于其中的植物、动物和微生物的生活有密切关系,土壤性质的改变势必导致群落内部物种关系的重新调整。火也是一个重要的诱发演替的因子,火烧可以造成大面积的次生裸地,演替可以从裸地上重新开始。当然,影响演替的外部环境条件并不限于上述几种。凡是与群落发育有关的直接或间接的生态因子都可成为演替的外部因素。

5. 人类的活动

人对生物群落演替的影响远远超过其他所有的自然因子,因为人类生产活动通常是有意识、有目的地进行的,可以对自然环境中的生态关系起着促进、抑制、改造和重建的作用。放火烧山、砍伐森林、开垦土地等,都可使生物群落改变面貌。人还可以经营、抚育森林、管理草原,治理沙漠,使群落演替按照不同于自

然的道路进行。人甚至还可以建立人工群落,将演替的方向和速度置于人为控制之下。

四、两种不同的演替观

群落演替研究中,存在两种不同的观点。一是经典的演替观,二是个体论。

1. 经典的演替观

经典的演替观有两个基本点:① 每一演替阶段的群落明显不同于下一阶段的群落;② 前一阶段群落中物种的活动促进了下一阶段物种的建立。但是在一些自然群落演替研究中并未证实这两个基本点。例如在 Hubbard Brook 生态研究站森林砍伐后的次生演替中,全部演替阶段中的繁殖体(包括种子、幼苗和活根等),在演替开始时都已经存在于该地,演替过程仅仅是这些初始植物组成的展开(生活史)。演替过程中,各阶段的优势种虽有变化,各物种相对重要性也在改变,但绝大多数参加演替过程的物种都在未砍伐的森林中早已存在,或者是活动状态或者是休眠状态。大量埋在土中的种子,有些可存活百年以上。导致对经典演替观批评的另一原因是有许多演替早期物种抑制后来物种的发展。例如弃耕田的早期植物改变了土壤的理化环境,抑制后来物种的生长发育,一些森林中去掉先锋树种促进了演替后期树种的出现和生长。同样,认为杂草的生长毁灭了其自身繁荣而使演替向前推进的看法是明显错误的。每一物种所表现的生存特征是自然选择的结果,趋向于保留更多的后裔。

2. 个体论演替观

个体论演替观的提倡者 F. E. Egler 在 1952 年就提出过初始物种组成决定群落演替系列中后来的优势种的假说。20 世纪 70 年代以来,由于很多实验室和观察证据,才使个体论演替观再度兴旺起来。当代的演替观强调个体生活史特征、物种对策以及各种干扰对演替的作用。究竟演替的途径是单向的,还是多途径的? 初始物种组成对后来物种的作用如何? 演替的机制如何? 这些是当代演替观的活跃领域。

J. H. Connell 和 R. O. Slatyer 在 1977 年总结演替理论时认为机会种对开始建立群落有重要作用,并提出了三种可能的和可检验的模型:促进模型、抑制模型和忍耐模型(图 7-2)。

(1) 促进模型:相当于 Clements 的经典演替观,物种替代是由于先来物种改变了环境条件,使它不利于自身生存,而促进了后来其他物种的繁荣;因此物种替代有顺序性和方向性,可预测。

(2) 抑制模型:先来物种抑制后来物种,使后来者难以入侵和繁荣;因而物种替代没有固定的顺序,各种可能都有,其结果在很大程度上取决于哪一物种先

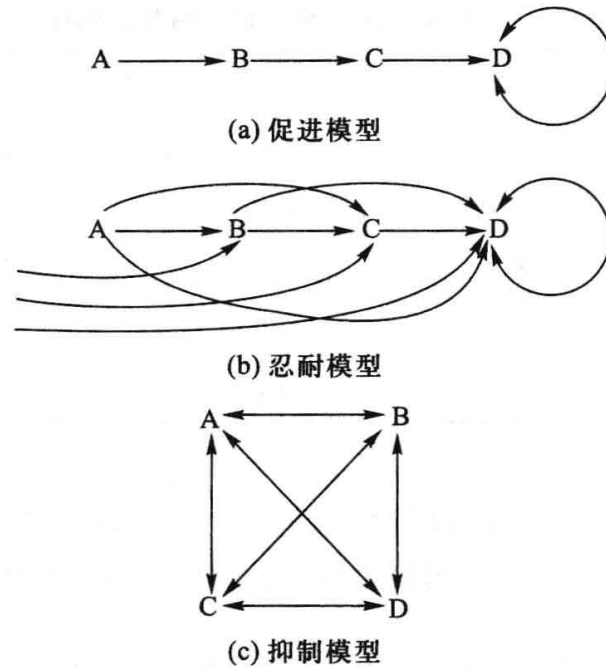


图 7-2 三类演替模型图解(引自 Krebs, 1985)

A、B、C、D 代表 4 个物种, 箭头代表代替与被代替

到(机会种);演替在更大程度上取决于个体生活史和物种对策,结局也就难以预测。这个模型中,没有一个物种可以被认为是竞争的优胜者,而取决于是否先来该地,而不是有规律的物种替代。

(3) 忍耐模型:介于促进模型和抑制模型之间,认为物种替代取决于物种的竞争能力。先来的机会种在决定演替途径上并不重要,任何物种都可能开始演替,但有一些物种在竞争能力上优于其他种,因而它最后能在顶极群落中成为优势种。至于演替的推进是取决于后来入侵还是初始物种组成的逐渐减少,这可能与开始的情况有关。

三类模型的共同点是,演替中的先锋物种最先出现,它们具有生长快、种子产量大、扩散能力较高等特点。这类易扩散和迁移的物种一般对相互遮阴和根际竞争是不易适应的,所以在三种模型中,早期进入物种都是比较易于被挤掉的。

近来还应用数学模型定量地描述演替过程,并预测演替结果。其基本方法是马尔科夫的概率转移矩阵,以某一物种在某特定时间中被本种和其他物种替代的概率为出发点来预测演替结局。例如 Horn(1975)曾对普林斯顿附近的森林演替进行过研究,他调查了各种森林林冠下的各种幼树出现的概率(假定就是未来的林冠树种),编制了替代概率表(表 7-2)。例如,灰桦被本种替代概率为 0.5,被多花紫树替代概率为 0.36 等。

表 7-2 各种树被本种或别种树替代的概率

现今	50 年后			
	灰 桦	多花紫树	红花槭	山毛榉
灰 桦	0.5	0.36	0.05	0.09
多花紫树	0.1	0.57	0.25	0.17
红花槭	0	0.14	0.55	0.31
山毛榉	0	0.01	0.03	0.96

注:引自 Ehrlich, 1987。

显然,此模型有一个假定,即替代概率是不随时间而改变的。那就是说,演替过程中没有出现对演替起影响的干扰,这是此模型的主要弱点。

第三节 物种多样性变化

物种多样性的变化,无论是增加还是减少都会引起群落结构的变化,也必然造成群落的动态变化,因此,物种多样性的变化也应该是造成群落动态变化的原因之一。

由于人类对资源无节制的索取,致使许多物种处于不断减少、濒危、直至灭亡。为了保护人类生存的环境,就必须保护生物的多样性。

生物多样性包含遗传多样性(genetic diversity);物种多样性(species diversity);生态系统多样性(ecosystem diversity);以及景观多样性(landscape diversity)。由于物种多样性既是遗传多样性的载体,又是生态系统多样性的基础,因此保护物种多样性是最关键和最基本的保护(钱迎倩,1994)。

一、物种多样性减少的原因

1. 自然淘汰

自然界的所有物种都有它发生、发展、衰老、死亡的过程。这个过程是自身的生物学特性及系统发生的历史必然,和一个个体的生命从诞生到死亡一样,既是必然的,也是必需的,这就是正常绝灭过程。物种除正常灭绝外,还有由于生存条件的变更和破坏(如缓慢的地质变化)、气候变迁和灾变事件等导致的物种灭绝。此外,人类经济活动造成生境的隔离,使生境面积缩小、异质性差,生物竞争能力下降,也会造成物种的死亡(陈家宽,1994)。

在地质历史的化石记录中有 9 次高灭绝率时期,其中奥陶纪、泥炭纪、二叠纪、三叠纪和白垩纪堪称自然大灭绝的例证;人类进入高度文明的历史时期以来,现在正经历着又一个生物物种空前大灭绝的时代,所不同的是,造成前几次

灭绝的原因是与自然灾难有关,而这一次却是由于人口的增长和人类经济活动加剧所带来的破坏。其严重性表现为,在生物历史上,以前从未出现过有如此众多的物种在短短的时间内面临灭绝的危险,现在物种灭绝的速度是人类出现前自然灭绝速度的 100 ~ 1 000 倍,当今世界上 250 000 种维管束植物的 25% 将在未来的 50 a 内灭绝。

2. 人类经济活动的干扰

由于人类活动导致的生境片断化、生境退化、引入外来物种以及过度开发利用等,其中对生物多样性下降威胁最大的是生境的丧失。因此,保护生物多样性最关键的是保护物种赖以生存的生活环境。

生境片断化所形成的生境破碎,使得一个大种群被分割成许多比较小的种群斑块。小种群会发生以下后果:一是小种群对灭绝的敏感程度高于大种群,环境干扰对小种群造成灭绝的概率要比大种群大得多;二是小种群对种群遗传退化的影响很大,近亲繁殖增加了遗传基因的同质性,会使有害隐性基因表达的机会增加,异质性变小,降低了适应环境的能力,致使在环境发生突然变化时,存活的机会减少。

最小生存种群理论是生物多样性保护的理论基础之一。当种群过度破碎和隔离后,每个居群的个体数量变得很小,且与其他居群孤立开来,这样,每个小居群的命运都是相互独立的。它的灭绝将是永久性的。通常用特定时间内生存的概率来描述最小生存种群,即物种以 95% 概率生存 100 年或 1 000 年所需的最小种群数量即为该物种的最小生存种群。小种群的最大问题是,由于种群内部个体的近亲繁殖致使本身抵御外界环境干扰能力的极大地下降,因此增加了灭绝的概率。

二、物种多样性减少产生的生态效应

1. 影响生态系统的稳定性

由于不同物种在生态系统中的地位不同,因此,某些物种的减少会影响到生态系统的稳定性。一般,对一个生态系统所造成影响的大小取决于所增加或减少的物种在该生态系统功能过程中的作用或地位。即该物种是优势种(关键种),还是普通种、共生种或者冗余种。

关键种的活性和多度基本决定了一个群落或生态系统的整体性和稳定性,而它们的人为去除或意外丢失将不仅导致其他物种的进一步丢失,还有可能导致整个群落或生态系统的崩溃。

2. 影响生态系统的生产力

生物多样性极为丰富的生态系统能够保持土壤肥力的理想结构,一旦将这一多样性的生态系统转变为单一的人工生态系统,土壤肥力急速下降,直至全部

丧失其生产力。

3. 对气候变化的影响

生物多样性在基因与物种水平的改变会导致生态系统的结构、功能,及其与水、碳、氮等生物地球化学循环相互作用的改变,进一步影响到地区或全球的气候。例如,森林可以固碳、调节气候,而森林的减少必定会减弱固碳、释氧的作用,导致大气湿度和温度的改变,从而影响当地和全球的气候。

生物多样性和气候变化之间的联系是双向的。例如,某些海藻会释放出硫酸二甲酯(DMS)等化学物质,当此类海藻种群量迅速增长,将释放出更多的硫酸二甲酯,而硫酸二甲酯与云的形成有关系,大量的云层覆盖将减少了到达地球表面的总热量,有助于降低温度。

三、物种多样性维持理论

物种多样性维持是自然保护中需要关注的迫切问题之一,维持的理论基础是什么?

(1) 从生态位理论的角度看:从生态位相同的种间排斥原则,导致一个种一个生态位的概念,被多数生态学家接受,并成为生态学的基本原理。

种间竞争与生态位的关系是互为因果的,竞争生态位理论是以两条原理为基础的,一条是“种间竞争排斥”原理;另一条是“一个生态位一个种”的原理。

生态位理论是解释物种共存、竞争以及生物多样性维持的最有价值的理论。

普遍认为多样性的增加或减少,对一个生态系统所造成影响的大小取决于所增加或减少的物种在该生态系统功能过程中的作用或地位。

一个生态系统增加或减少一个物种后能否保持稳定,可能取决于增加或减少物种的特性,是关键种?还是普通种、共生种或者冗余种。

在生态系统中具有重要生态学意义的物种被称为关键种。关键种决定了系统演替的镶嵌格局,其生命活动也决定了系统能量的流动和物质的周转以及它们所存在的时空尺度上的主要变化。

关键种的活性和多度基本决定了一个群落或生态系统的整体性和稳定性,而它们的人为去除或意外丢失将不仅导致其他物种的进一步丢失,还有可能导致整个群落或生态系统的崩溃。

生态系统的冗余概念是强调生态系统可以允许一定程度的物种丢失而不致影响其正常的功能过程。一个生态系统可能会存在有一定程度的冗余,但冗余种并不一定意味着可以任意去除。对待冗余种在生态系统功能过程中的作用问题还存在着很大的不一致。

铆钉假说:认为生态系统中的每个物种都具有同样重要功能。一个铆钉或一个关键种的丢失或灭绝都会导致严重事故或系统的变故。

冗余假说:生态系统中的物种作用有显著的不同;某些物种在生态功能上有相当程度的重叠。

从物种的角度看,一个生态系统中物种的作用是不同的,一种是起主导作用的,比作是公共汽车的“司机”,另外一些是那些被称为“乘客”的物种,若丢失前者,将引起生态系统的灾变或停摆;而丢失后者则对生态系统造成很小的影响。以草原物种为例,半干旱草原的重要功能都保持深根、高抗干旱能力、高水利用率和长的种子寿命。分析显示,功能群中只有一种或少数几个物种是关键种。生态系统中大多数只能是“乘客”,它们被生态系统结构影响着,能够在系统中生存和繁衍,却不能控制生态系统结构。

在一个生态系统中,短时间看,冗余种似乎是多余的。但经过在变化环境中长期发展,那些次要种和冗余种就可能在新的环境下变为优势种或关键种,从而改变和充实了原来的整个生态系统。

(2) 中性理论:多年来一直是以生态位理论来解释多个物种共存的现象,然而,在热带雨林物种多样性的研究中发现,由于热带雨林物种多样性太高,无法用传统的生态位分化观点来解释,即没有足够数量的生态位容纳如此众多的雨林树种。

因此,Hubbell(2001)提出类似于种群遗传学中性理论的解释,认为共存的物种数量取决于物种分化和随机灭绝之间的平衡;群落内物种的相对多度随时间表现为随机震荡的波动。这样就出现了生态位理论和群落中性理论的争论。

群落中性理论遭受质疑的原因是它的两个基本假设不能令人信服:① 群落内生物个体总的数量固定,某一物种多度的上升必然伴随着其他物种个体数量同等程度的减少;② 所有物种的个体都具有完全相同的出生率、死亡率和扩散率。

有人认为群落中“生境限制”和“种子扩散限制”作用的强弱可能分别反映了生态位过程和中性过程在群落中作用的强弱。如果在群落中“生境限制”占主导,一个物种在群落内的多度与分布格局更大程度取决于它们的竞争能力和生态位,则生态位理论作用更大。反之,如果是“种子扩散限制”占优势,说明中性理论起作用更大。

群落中性理论本身还处于发展初期,它的进一步发展和完善将依赖于理论和实验研究两方面的进展。如果能够把群落中性理论和生态位理论的关键要素结合起来解释群落多样性(乃至物种多样性的)模式,那么这将是一次真正的生态学突破(Chase,2003)。

问题的关键在于对两个假设的理解,如果在一个有限的空间里存在很多个个体,当个体数量趋于无穷大时,每个个体的现实生态位就会趋于无穷小,在它的极限状态下,两个假设就近似合理了,因此,可以把中性理论理解为生态位理

论的极限情况,在这种特殊情况下,两者并没有矛盾。

四、保护物种多样性的主要措施

生物多样性保护与经济持续发展密切相关。保护生物多样性的目标是通过不减少基因和物种多样性,不毁坏生境和生态系统的方式来保护和利用生物资源。达到这一目标有一个过程,这个过程可分为三个基本部分:挽救生物多样性,尽力防止关键自然生态系统退化;维持已受人类干扰的陆地和水域多样性;将受损的物种回归到原来的生境中(杨持,2002)。

① 就地保护:有效的保护生境是保护受威胁物种最有效的途径之一。而保护生境最有效的方法就是建立自然保护区。保护区可以是保护某个或某些物种而建立,在保护这些种的过程中,整个含有数千物种的群落也会受到保护。

② 迁地保护:迁地保护是指为了保护生物多样性,把因生存条件不复存在,物种数量极少或难以找到配偶等原因,而生存和繁衍受到严重威胁的物种迁出原地,移入动物园、植物园、水族馆和濒危动物繁殖中心,进行特殊的保护和繁殖,是对就地保护的补充。迁地保护还有另一个方面,迁地保护方法还是在野外条件下保存物种的有效措施。如某些濒危物种原生境在人为干扰下不断缩小,为了保持其该物种的规模,在人为操作下将它种植在与原生境相似的地方,从而达到保护的目的。迁地保护和就地保护策略是互补性的。迁地保护方法有助于采用某些方式将物种保存在野外。因此,迁地保护应看作是保护濒危种的综合保护策略的一个重要部分。

第四节 外来物种入侵

外来有害物种入侵是一个全球性问题。据美国、印度、南非向联合国提交的报告显示,上述三国外来物种入侵造成的损失分别是1370亿美元、1300亿美元和800多亿美元。我国也是外来有害物种入侵造成严重危害的国家之一。

外来物种入侵是一个某些物种增加和某些物种减少的过程,这个过程势必引起群落的结构变化,当然也就引起群落的动态变化。

一、外来物种入侵的途径

伴随着人们的经济活动和国际交往,一些物种由原生存地借助于人为作用或其他途径移居到另一个新的生存环境,在新的栖息地繁殖并建立稳定种群,这些物种被称为外来物种。有针对性地引进优良动植物品种,既可丰富引进国的生物多样性,又能带来诸多效益;但若引种不当或缺乏管理则会引发较大负面

影响。

引种(introduction)是最主要途径,即将物种、亚种或以下的分类单元(包括其所有可能存活、继而繁殖的部分、配子或繁殖体),转移到其(过去或现在的)自然分布范围及扩散潜力以外的地区。这种转移可以是国家内的或国家间的。

有意引种包括的范围十分广泛,如有针对性地引进优良动植物品种,为改良草地、满足对新的优质速生牧草的需求而引进牧草或饲料(三叶草、紫花苜蓿等),为快速解决生态环境退化、植被破坏、水土流失和水域污染而引进(典型的案例有互花米草、薇甘菊和凤眼莲等)。

据第二届国际生物入侵大会(2013)资料,目前入侵中国的外来生物已经确认有 544 种,其中大面积发生、危害严重的达 100 多种。科技部“973”计划生物入侵项目首席科学家万方浩提出,入侵我国的物种有 20 多种已暴发成灾,我国已成为遭受外来入侵生物危害最严重的国家之一。

我国地域辽阔,栖息地类型繁多,生态系统多样,外来物种很容易找到适宜的生长繁殖地,这也使得我国较容易遭受外来物种的入侵。

二、入侵物种带来的危害

外来入侵种传入后,在一定的个体密度下,在适宜的温度、湿度、海拔、土壤、水分、营养环境条件中,开始定殖并形成种群,随后通过人类活动或借助自然力量扩散传播。就以水葫芦的扩散为例,水葫芦兼有有性和无性两种繁殖方式,自身强大的繁殖特性、生态适应性和竞争力,使它在很多生境中均可生长,水库、湖泊、池塘、沟渠、流速缓慢的河道等是其最为适宜的生境,它也常生长在稻田,而成为害草;另外,在沼泽地及其他低湿的地方,水葫芦也可生长繁殖。

外来物种通过争夺、占据本地物种生态位,使本地种失去生存空间,危及本地物种特别是珍稀濒危物种的生存,造成生物多样性的丧失。并进一步通过形成大面积单优群落,降低物种多样性,从而改变了生态系统的结构和功能,破坏景观的自然性和完整性。

外来物种还对人体健康造成伤害,如 1987 年四川引入原产南美洲亚马孙河流域的瓶螺养殖,在泸州等地形成田间自然种群,危害水稻和其他水生农作物,对当地水生贝类、水生植物造成严重威胁,瓶螺由于携带管圆线虫病,2006 年 8 月造成震惊世人的北京福寿螺事件。

外来入侵种可带来直接和间接的经济危害。如紫茎泽兰(绿洲毒草)自从 20 世纪 50 年代从西南边境一带传入中国,在云南、四川、贵州等地迅速泛滥成灾,漫山遍野密集成片。牛羊吃了它,还会引起动物哮喘病,仅 1979 年就造成云南省的 52 个县 179 个乡发病马 5 015 匹,死亡 3 486 匹,甚至造成“无马县”,严重侵害当地的农作物和牲畜安全。

值得注意的是,外来入侵物种对环境的破坏及对生态系统的威胁是长期的、持久的。当某外来物种停止传入一个生态系统后,已传入的该物种个体并不会自动消失,而大多会利用其逃脱了原有的天敌控制的优势,在新的环境中大肆繁殖和扩散,对其的控制或清除往往十分困难。

三、对外来物种的管理与控制

(1) 在引入外来物种之前,一方面要有明确的引入目的,另一方面要对被引入物种生长特性有明确的认识。

(2) 对于已经引入的物种,要有明确的控制和可采用的根除方法,诸如机械防治(最简单的就是人工清除)、生物防治(如利用天敌和物种相互影响的办法等)、化学防治(喷洒化学药剂)或综合防治等都可利用。要根据地区和根除对象的差异选择经济有效、对环境和其他物种不产生危害的方法,事前要进行全面评估来确定。最重要的还是要及早发现,在其入侵的早期迅速予以根除。

思 考 题

1. 何谓波动? 简述研究群落波动的意义。
2. 简述群落演替及其类型。
3. 你认为应该怎样去研究演替?
4. 物种多样性减少的主要原因是什么? 为什么要保护物种多样性?
5. 外来种入侵的危害有哪些?

第八章 生态系统的一般特征

第八、九、十、十一章是生态系统篇,通过对生态系统结构、功能的介绍,使学生了解生态系统中的能量流动与物质循环、发展趋势以及自我调节机制等。生态系统研究是现代生态学研究的主流,当前全球所面临的重大资源与环境问题的解决,都依赖于对生态系统结构与功能、多样性与稳定性以及生态系统的演替、受干扰后的恢复能力和自我调节能力等问题的研究。

第一节 生态系统的基本概念

英国植物生态学家 A. G. Tansley 在研究中发现气候、土壤和动物对植物生长、分布和丰盛度都有明显的影响。于是他在 1935 年首先提出了生态系统 (ecosystem) 的概念:“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各种大小和类型的基本单元,这就是生态系统”。

Tansley 的生态系统概念提出后很多生态学家根据各自研究方向、内容的不同对生态系统概念给出了多样的解释和定义。例如,苏联生态学家苏卡切夫 (1942) 所说的生物地理群落 (biogeocoenosis) 的基本含义与生态系统的概念就基本相同。

美国著名生态学家 E. P. Odum 和 H. T. Odum 兄弟两人对生态系统概念的发展作出过杰出的贡献。从 20 世纪 50 年代以来, E. P. Odum 就一贯强调生态系统研究工作的重要意义,在营养动态和能量流动方面提出了许多新思想和新方法,并创建了生态学和社会科学相结合的模式。

生态系统就是在一定空间中共同栖居着的所有生物(即生物群落)与环境之间通过不断的物质循环和能量流动过程而形成的统一整体。地球上的森林、草原、荒漠、海洋、湖泊和河流等,不仅它们的外貌有区别,生物组成也各有特点,但都是生物和非生物构成的一个相互作用、物质不断循环、能量不停流动的生态系统。

生态系统的范围和大小并没有严格的限制。小到一滴水,大到整个海洋,甚至整个地球上的生物圈,都可以称为一个生态系统。陆生生态系统的空间范围一般在 $1 \sim 10^5$ m 之间;海洋生态系统的空间范围通常要比陆生生态系统大,在 $10^2 \sim 10^6$ m 之间。生态系统的边界可能很清晰,也可能是模糊、过渡的。在生态系统边界划分上一定要注意尺度,根据研究问题的特征,用与生态系统的规模相当的尺度分析边界。同样,研究过程中生态系统的时间尺度也是不一致的。

地球上大部分自然生态系统都有维持稳定、物种间协调共存等特点,这是长期进化的结果。寻找自然生态系统持续稳定性的机制,是研究生态系统规律的主要目的。近年来,无论是国内还是国外,又把自然生态系统进一步扩展为包括经济系统和社会系统的复合生态系统。马世骏等(1984)提出了社会-经济-自然复合生态系统(social-economic-natural complex ecosystem)的新概念,即从复合生态系统的观点出发,研究各亚系统之间纵横交错的相互关系,因此,这是反映当代许多社会问题,或多或少关系到社会体制、经济发展状况和生态系统的真实情况,是解决当代重大社会问题的关键。

第二节 生态系统的组成与结构

生态系统中的生物根据其在生态系统中发挥作用和地位的不同,可划分为生产者、消费者和分解者三大功能类群。因此,生态系统的基本组成可以概括为:非生物环境、生产者、消费者和分解者。任何一个生态系统都是由生物系统 and 环境系统共同组成,两者缺一不可。如果没有非生物环境,生物就没有了生存的空间(图8-1)。

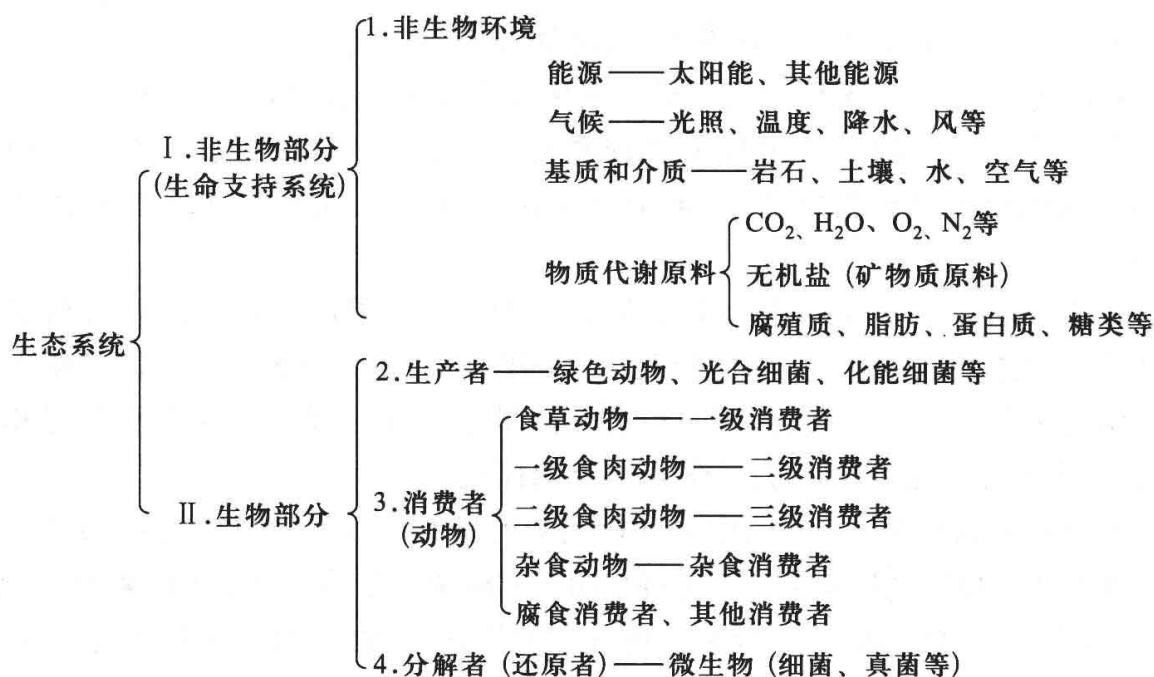


图 8-1 生态系统组成成分

一、生态系统的基本组成

(一) 非生物环境

非生物环境包括能源、气候、基质和介质,以及参加物质循环的无机元素和

化合物,联系生物和非生物成分的有机物质等。

(二) 生产者

生产者(producer)包括所有绿色植物和可进行光能和化能自养的细菌。生态系统的生产者能进行光合作用,固定太阳能,以简单的无机物质为原料制造各种有机物质,不仅供自身生长发育的需要,也是其他生物类群以及人类食物和能量的来源,是生态系统中最基础的成分。

(三) 消费者

消费者(consumer)是指不能用无机物直接制造有机物,直接或间接地依赖于生产者所制造的有机物的异养生物(heterotroph)。根据营养方式的不同,消费者可分为食草动物(herbivore)、食肉动物(carnivore)、大型食肉动物或顶级食肉动物(top carnivore)。

食草动物又称为植食动物,直接以植物体为营养的动物。如水域生态系统中的浮游动物和底栖动物,陆地生态系统中马、牛、羊以及啮齿类,这些食草动物统称为一级消费者(primary consumer)。

食肉动物以食草动物为食。例如,池塘中某些以浮游动物为食的鱼类,以食草动物为食的捕食性鸟兽。它们统称为二级消费者(secondary consumer)。

大型食肉动物或顶级食肉动物即以食肉动物为食者。例如,池塘中的黑鱼或鳊鱼,草原上的鹰隼猛禽等。它们可统称为三级消费者(tertiary consumer)。

还有许多消费者是杂食动物(omnivore),如狐狸,既取食水果,又捕食鼠类,还取食尸体等。可以根据情况划为不同营养级。

消费者在生态系统中不仅对初级生产者起着加工、再生产的作用,而且许多消费者对其他生物种群数量起着重要的调控作用。消费者在生态系统物质循环和能量流动中发挥着十分重要的作用。

(四) 分解者

分解者(decomposer)都是异养生物,包括细菌、真菌、放线菌及土壤原生动物和一些小型无脊椎动物等。分解者把动植物残体的复杂有机物分解为生产者能重新利用的简单的化合物,并释放出能量。其作用刚好与生产者相反。分解者在生态系统中的作用是极为重要的,如果没有它们,动植物尸体将会堆积成灾,物质不能循环,生态系统亦将不复存在。

二、生态系统的结构特征

生态系统是由生物与非生物相互作用而成的结构系统。生态系统的结构主要包括组分结构、时空结构和营养结构 3 个方面。

(一) 组分结构

组分结构是指生态系统中由不同生物类型以及它们之间不同数量组合关系所构成的系统结构。由于物种组成的不同,因此就形成了功能及特征各不相同的生态系统。即使物种组成相同,但各物种类型所占比例不同,也会产生不同的功能。

(二) 时空结构

时空结构也称为形态结构,是指各种生物成分或群落在空间上和时间上的不同配置和形态变化特征,包括水平分布上的镶嵌性、垂直分布上的成层性和时间上的发展演替特征,即水平结构、垂直结构和时空分布格局。

1. 水平结构

生态系统的水平结构是指在一定生态区域内群落类型在水平空间上的组合与分布。在不同的地理环境条件下,受地形、水文、土壤、气候等环境因子的综合影响,群落类型在地面上的分布并非是均匀的。

2. 垂直结构

生态系统的垂直结构包括不同群落类型在不同海拔的生境上的垂直分布和生态系统内部不同群落类型垂直分布两个方面。

3. 时间结构

一般有 3 个时间度量,一是长时间度量,以生态系统进化为主要内容;二是中等时间度量,以群落演替为主要内容;三是昼夜、季节等短时间的变化。

生态系统短时间结构的变化反映了植物、动物等为适应环境因素的变化而引起整个生态系统外貌上的变化。随着气候季节性交替,生物群落或生态系统呈现不同的外貌就是季相。例如,热带草原地区一年中分旱季和雨季,生态系统在两季中差别较大;温带地区四季分明,生态系统的季相变化也十分显著。温带草原中一年可有 4~5 个季相。

不同年度之间,生态系统外貌和结构也有变化。这种变化可能是有规律的,也可能无规则可循。规律性变化往往是由生态系统内生节律(反馈作用)引起,如草原生态系统中狼-兔-草数量的周期性振荡,竹林集中开花引起的生态系统结构崩溃等。不规则性波动往往是由于所在地气候条件的无规律变动引起的。

(三) 营养结构

营养结构是指生态系统中生物与生物之间,生产者、消费者和分解者之间以食物营养为纽带所形成的食物链和食物网,它是构成物质循环和能量转化的主要途径。

1. 食物链和食物网

生物能量和物质通过一系列取食与被取食的关系在生态系统中传递,各种生物按其事物关系排列的链状顺序称为食物链(food chain)。“大鱼吃小鱼,小鱼吃虾米”、“螳螂捕蝉,黄雀在后”这都是食物链形象地说明。在食物链中每一个资源消费者反过来又成为另一个消费者的资源。Elton(1942)是最早提出食物链概念的人之一,他认为由于受到能量传递效率的限制,食物链的长度不可能太长,一般由4~5个环节构成。

自然界中常常是一种动物以多种生物为食物,同一种动物可以占几个营养层次,如一些杂食动物。生物之间实际的取食与被取食关系并不像食物链所表达得那么简单,各种生物成分通过食物传递关系存在一种错综复杂的普遍联系,这种联系似一张无形之网把所有生物都包含在内,使它们彼此间都有某种直接或间接的关系,因此称为食物网(food web)。图8-2就是食物网的一个例子。

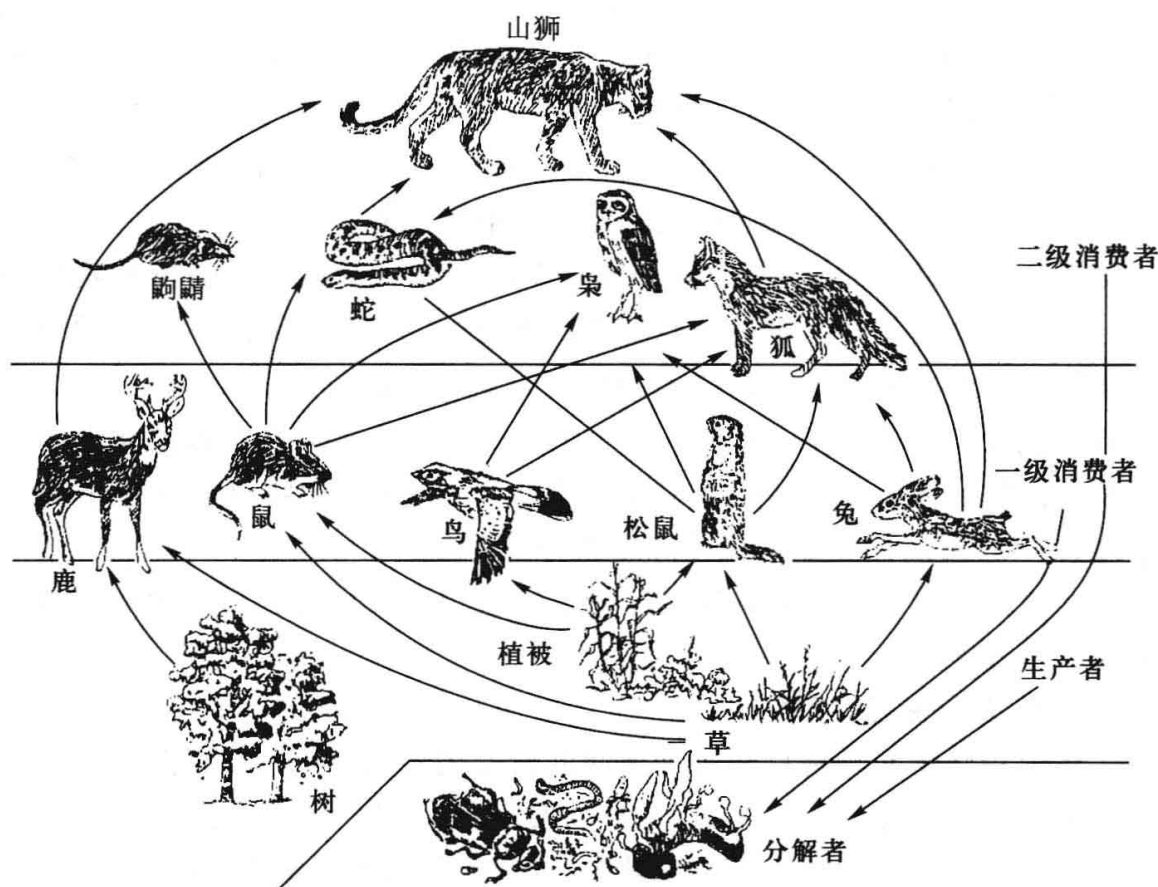


图8-2 一个陆地生态系统的食物网(李博,2000)

一般地说,食物网越复杂,生态系统抵抗外力干扰的能力就越强;食物网越简单,生态系统越容易发生大的波动甚至崩溃。假设在一个岛屿上只生活着草、鹿和狼。如果鹿一旦消失,狼就会饿死。如果除了鹿之外还有其他食草动物(如兔、羚羊等),那么鹿的消失对狼的影响就不会那么大。反过来说,这个系统内如果狼先绝灭,鹿的数量就会因失去控制而急剧增加,草就会被过度啃食,结果鹿和草的数量都会大大下降,甚至会同归于尽。如果除了狼以外还有其他肉食动物(如豹、野狗等)存在,狼一旦绝灭,其他的肉食动物就会增加对鹿的捕食压力,不致使鹿群发展过大,从而可能防止生态系统的崩溃。

2. 食物链的类型

自然生态系统中主要有 3 种类型的食物链,即牧食食物链(grazing food chain)、寄生食物链(parasitic food chain)和碎屑食物链(detritus food chain)。

牧食食物链又称为捕食性食物链(predatory food chain),是以活的绿色植物为基础,从食草动物开始的食物链,其构成方式是:植物→植食性动物→肉食性动物。这种食物链既存在于水域,也存在于陆地环境。例如,草原上的青草→野兔→狐狸→狼;湖泊中的藻类→甲壳类→小鱼→大鱼。

寄生食物链是以活的动植物有机体为基础,从某些专门营寄生生活的动植物开始的食物链。寄生物是消费者,它与寄主紧密生活在一起,以寄主的组织为食。例如小蜂把卵产在寄生蝇幼虫体内,而后者又寄生在其他昆虫幼体中(昆虫→寄生蝇→小蜂);哺乳动物和鸟类身上的跳蚤反过来又会被鼠疫杆菌所寄生(鸟类或哺乳类动物→跳蚤→鼠疫杆菌)。由于寄生物的生活史很复杂,所以寄生食物链也很复杂。与捕食食物链不同的是,越是在寄生食物链的基部环节,动物个体越大,随着环节的不断增加,寄生物的体积越来越小。

碎屑食物链又称为分解链(decomposition chain),是以死的动植物残体为基础,从真菌、细菌和某些土壤动物开始的食物链,如动植物残体→蚯蚓,动植物残体→微生物→土壤动物等。以往人们更多的关注捕食食物链而忽略了碎屑食物链的重要价值。在森林中,有 90% 的净生产是以食物碎屑方式被消化掉的。即使在大型食草动物十分发达的草原生态系统中,被吃掉的牧草通常也不到植物生产力的 1/4,其余部分也是在枯死后被分解者分解。

可见牧食食物链和碎屑食物链在生态系统中往往同时存在(如图 8-3),相辅相成地起着作用。

3. 营养级和生态金字塔

食物链和食物网是物种和物种之间的营养关系,这种关系错综复杂,简单的图解方法无法完全表达,为了进一步深入定量研究,生态学家提出了营养级(trophic level)的概念。处于食物链某一环节上的所有生物种的总和称为营养级。例如,作为生产者的绿色植物和所有自养生物都位于食物链的起点,共同构

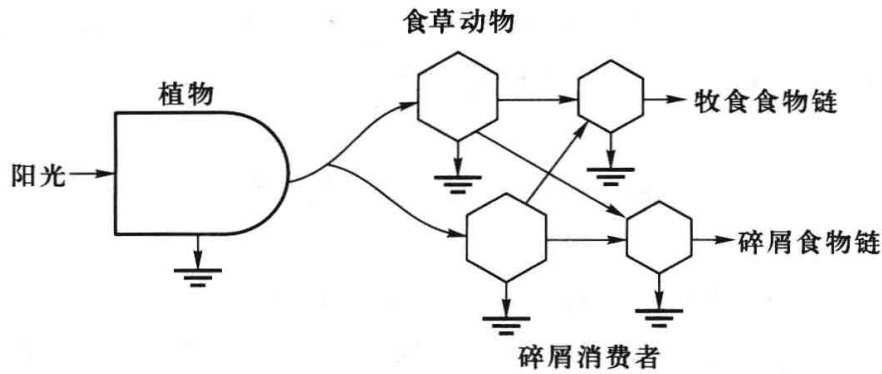


图 8-3 两大类型的食物链间的关系(引自 E. P. Odum, 1983)

成第一营养级。所有以绿色植物为食的动物都属于第二营养级,即食草动物营养级。第三营养级包括所有以食草动物为食的食肉动物。以此类推,还可以有第四营养级和第五营养级。

往往有些动物很难划入某一个确定的营养级。例如,野鸭既吃水草又吃鱼虾,雌蚊吸血而雄蚊取食花蜜和露水。在进行生态学能流分析时必须将其置于特定的营养级中,所以生态学家常常依据动物的主要食性决定它们的营养级。

动物距离基础能源(第一营养级绿色植物)越近,受到取食和捕食的压力越大,这些生物种类和数量就越多、生殖能力也越强,可以补偿因遭强度捕食而受到的损失。距离基础能源越远的营养级,越有可能捕食更多营养级的生物。特别是处于最高营养级的动物(食肉动物)数量最少,生物量最小,能量也最少,以至使得不能再有别的动物以它们为食,因为从它们身上获得的能量不足以弥补为搜捕而消耗的能量。由于受能量传递效率的限制,与食物链一样营养级数也受限制,一般为 3~5 级,很少有能超过 6 级的。

生态系统中的能流是单向的,通过各个营养级的能量之所以减少,原因在于:各营养级消费者总有一部分自然死亡而被分解者所利用,不能百分百的被下一个营养级利用;各营养级生物同化效率不足百分百,有一部分变成排泄物留于环境中被分解者利用;生物维持自身生命活动,要将一部分能量转化为热量消耗掉。可见,生态系统要维持正常的功能,就必须有永恒不断的太阳能的输入,用以平衡各营养级生物维持生命活动的消耗。这个输入一旦中断,生态系统便会丧失其功能。

一般来说,能量锥体最能保持金字塔形,而生物量锥体有时也可能出现倒置金字塔形状。例如,海洋生态系统中,生产者(浮游植物)的个体很小,生活史很短,根据某一时刻调查的生物量,常低于浮游动物的生物量。这样,按上法绘制的生物量金字塔就倒置过来。当然,这并不等于生产者环节比消费者环节能量低,仅是对较小的时间尺度(某一时刻)调查得到的结论,如果时间尺度延长,以年为单位计算,浮游植物的总生物量还是大于浮游动物的。数量锥体倒置的情

况就更多一些,如果消费者个体小而生产者个体大,如昆虫和树木,昆虫的个体数量就多于树木。同样,对寄生者来说,其数量往往多于宿主。

第三节 生态效率

生产者在生产过程中总会有大量资源不能转化成产品而损失掉,为了比较转化能力的差异,生态学上采用类似经济学中效率的概念。各种资源在营养级之间或营养级内部转移过程中的比值关系,常以百分数表示,被称为生态效率(ecological efficiency)或转移效率(transfer efficiency)。由于能量的可比性和便利性,所以一般用能量为基础计算。生态效率的定义有多种,这里提出最重要的几个,并说明之间的关系。

一、常用的几个能量参数

摄取量(I):表示一个生物所摄取的能量。对植物来说, I 代表被光合作用所吸收的太阳能。对动物来说, I 代表动物吃进的食物能。

同化量(A):表示在动物消化管内被吸收的能量,即消费者吸收所采食的食物能。对分解者是指细胞外产物的吸收。对植物来说是指在光合作用所固定的太阳能,常以总初级生产量(GPP)表示。

呼吸量(R):指生物在呼吸等新陈代谢和各种活动中所消耗的全部能量。

生产量(P):指生物呼吸消耗后所净剩的同化能量值。它以有机物的形势累积在生物体内或生态系统中。对于植物来说,它是指净初级生产量(NPP)。对动物来说,它是同化量扣除维持消耗后的能量,即 $P = A - R$ 。

利用以上参数可以计算生态系统中能流的各种效率。营养级位内的生态效率用以量度一个物种利用食物能的效率,即同化能量的有效程度;营养级位之间的生态效率则用来量度营养级位之间的转化效率和能流通道的大小。

二、营养级位之内的生态效率

(一) 同化效率

同化效率指被植物吸收的太阳能中被光合作用固定的能量比例。

$$\text{同化效率} = \frac{\text{被植物固定的能量}}{\text{吸收的太阳能}}$$

或被动物摄食的能量中被同化的能量比例。

$$\text{同化效率} = \frac{\text{被动物吸收的能量}}{\text{动物的摄食量}}$$

即 $A_e = \frac{A_n}{I_n}$, 其中 n 为营养级数。

一般食肉动物的同化效率比食草动物要高些, 因为食肉动物的食物在化学组成上更接近其本身的组织。

(二) 生长效率

包括组织生长和生态生长效率。

$$\text{组织生长效率} = \frac{n \text{ 营养级的净生产量}}{n \text{ 营养级的同化能量}} \quad \text{即 } TG_e = \frac{NP_n}{A_n}$$

$$\text{生态生长效率} = \frac{n \text{ 营养级的净生产量}}{n \text{ 营养级的摄入量}} \quad \text{即 } EG_e = \frac{NP_n}{I_n}$$

通常植物的生长效率大于动物, 大型动物的生长效率小于小型动物, 年老动物的生长效率小于幼年的, 变温动物的大于恒温动物的, 通常生物的组织生长效率高于其生态生长效率。

三、营养级位之间的生态效率

(一) 消费效率(或利用效率)

$$\text{消费效率} = \frac{(n+1) \text{ 营养级的摄入量}}{n \text{ 营养级的净生产量}}, \text{ 即 } C_e = \frac{I_{n+1}}{NP_n}$$

$$\text{利用效率} = \frac{(n+1) \text{ 营养级的同化量}}{n \text{ 营养级的净生产量}}, \text{ 即 } U_e = \frac{A_{n+1}}{NP_n}$$

消费效率可以用来量度一个营养级位对前一营养级位的相对采食能力。此值一般在 25% ~ 35%, 这说明每一营养级位的净生产量有 65% ~ 75% 进入碎屑食物链。利用效率的高低, 说明前一营养级位的净生产量被后一营养级位的同化了多少, 即被转化利用了多少。

(二) 林德曼效率

这是 R. L. Lindeman(1942) 在经典能流研究中提出的, 它相当于同化效率、生长效率和消费效率的乘积。但也有学者把营养级间的同化能量值比值视为林德曼效率, 即

$$\text{林德曼效率} = \frac{I_{n+1}}{I_n} = \frac{A_n}{I_n} \times \frac{p_n}{A_n} \times \frac{I_{n+1}}{p_n} = \frac{(n+1) \text{ 营养级摄取食物}}{n \text{ 营养级摄取食物}}$$

$$\text{或 林德曼效率} = \frac{(n+1) \text{ 营养级的同化量}}{n \text{ 营养级的同化量}} \text{ 即 } L_e = \frac{A_{n+1}}{A_n}$$

对湖泊生态系统的研究表明,林德曼效率约为 10%。许多生态学家通常把 10% 这个数字看做生态学规律。但近来对海洋食物链的研究表明,在有些情况下林德曼效率可以大于 30%。而另一些生态系统可能只有 1% 或更低。

第四节 生态系统的反馈调节和生态平衡

宇宙中有两类系统,一类是封闭系统,即系统和环境间没有物质和能量的交换;一类是开放系统,即系统和环境间存在着物质和能量的交换(图 8-4)。除了宇宙外,自然界所有系统都是开放系统。生态系统就是一种开放系统,但是各类生态系统的开放程度却有很大不同,例如,一条溪流生态系统开放的程度就比池塘生态系统大得多,因为在溪流系统中,水携带的物质不停地流入流出。

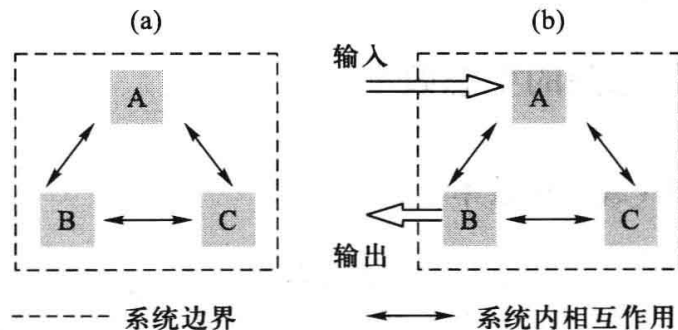


图 8-4 系统的两种类型(仿 Emberlin, 1983)

■ 系统组分 (a) 封闭系统 (b) 开放系统

开放系统必须依赖于外界环境的输入,如果输入一旦停止,系统也就失去了功能。开放系统具有调节其功能的反馈机制(feedback mechanism),使该系统就成为控制系统,保证外界的不断输入。

反馈分正反馈和负反馈。负反馈控制可使系统保持稳定,正反馈使偏离加剧。例如,在生物生长过程中个体越来越大,在种群持续增长过程中,种群数量不断上升,这都属于正反馈。正反馈也是有机体生长和存活所必需的。但是,正反馈不能维持稳态,要使系统维持稳态,只有通过负反馈控制。由于生态系统具有负反馈的自我调节机制,所以通常情况下,生态系统会保持自身的生态平衡。生态平衡是指生态系统通过发育和调节所达到的一种稳定状况,它包括结构上的稳定,功能上的稳定和能量输入、输出上的稳定。生态平衡是一种动态平衡,因为能量流动和物质循环总在不间断地进行,生物个体也在不断地进行更新。自然条件下,生态系统总是朝着种类多样化、结构复杂化和功能完善化的方向发

展,直到使生态系统达到成熟的最稳定状态为止。

有人将生态系统比喻为弹簧,它能忍受一定的外来压力,压力一旦解除就又恢复原初状态。弹簧有弹性限度,生态系统的自我调节功能亦有一定的限度。当外来干扰因素(如火山爆发,地震,泥石流,雷击火烧,人类修建大型工程、排放有毒物质、喷洒大量农药,人为引入或消灭某些生物等)超过这个限度,生态系统本身就要受到损害,从而引起生态失调,甚至导致发生生态危机。生态危机是指由于人类盲目活动而导致局部地区甚至整个生物圈结构和功能的失衡,从而威胁到人类的生存。因此,人类的活动除了要讲究经济效益外,还必须特别注意生态效益和生态后果,以便在改造自然的同时能基本保持生物圈的稳定和平衡。

思 考 题

1. 生态系统有哪些主要成分,它们是如何构成生态系统的?
2. 什么是食物链、食物网和营养级?生态金字塔如何形成?
3. 说明同化效率、生长效率、消费效率和林德曼效率的生态学意义及关系。
4. 什么是负反馈?自然生态系统是如何实现自我调节的?

第九章 生态系统的能量流动

第一节 生态系统中的能量与能量环境

一、生态系统中的能量

在生态系统中生命的各种表现都是和能量转变分不开的。生命的本质是生长、自我繁殖和物质合成等连续变化,这种连续的过程关联着生态系统内能量的转换。因此,植物(生产者)和动物(消费者)之间的关系,捕食者和猎物之间的关系,都受同一基本定律的控制和限制。

太阳辐射能落到地球上,穿透大气层,到达森林、草原、湖泊、海洋、农田、荒漠、冰盖和许多其他类型的覆盖大地的生态系统。当光被物体吸收,物体温度上升,光能转换为另一类能量,叫作热能。陆地和水吸收光能后,“光能”转化为“热能”,又转化为“动能”,进而又转化为“潜能”。由绿色植物进行光合作用所形成的食物含有“潜能”,当食物被有机体所利用时,就转变为其他类型的能量。由于一种类型的能量的总量总是相当于被转化而成为另一类型的能量的量,我们就可以根据一种量来测出另一个量。例如只要知道所吸收光能的总量和转化的系数,我们就可以计算出所增加的“热能”的总量。

能量在生态系统中的行为可以称为能流,能量转换是“单向”的,与物质的循环行为是不同的。

二、能量环境

太阳辐射以 $2 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ 的比率到达生物圈($1 \text{ cal} = 4.18 \text{ J}$)。穿过大气的辐射能受大气气体和微尘的影响按指数衰减;当它通过云层、水和植被时,太阳辐射能则进一步衰减,而且能量的光谱分布状况也有很大的改变。也就是说,来自地表附近的太阳辐射能及长波热辐射流仅有一小部分能够通过光合作用转化成提供生态系统生物成分的能量,在生态系统中的不同层以及地球表面的不同季节、不同地点,总能流的变异是很大的,因此,有机体的个体分布也相应的不同。

对生态系统内生产力和营养循环最有意义的是对自养层的直接太阳辐射总量,即绿色植物在日、月、年中所吸收的太阳能。

特别有趣的是所谓地球表面的净辐射 (net radiation), 它是“全部向下辐射流减去全部向上辐射流之差”。北纬与南纬 40° 之间每年的净辐射在海面上大约为 $100 \text{ 万 kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 而在大陆上为 $60 \text{ 万 kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。这大量的能量经水分的蒸发、热风的发生并最后作为热进入空间而消失, 因此整个地球可以维持一个近似的能量平衡。

三、生态系统中的热力学

能量是生态系统的动力, 是一切生命活动的基础。一切生命活动都伴随着能量的变化, 没有能量的转化, 也就没有生命和生态系统。能量流动是生态系统的重要功能之一, 而热力学就是研究能量传递规律和能量形式转化规律的科学。

能量在生态系统内的传递和转化规律服从热力学的两个定律。依据热力学第一定律, 一个体系的能量发生变化, 环境的能量也必定发生相应的变化, 如果体系的能量增加, 环境的能量就要减少。对生态系统来说也是如此, 例如, 光合作用生成物所含有的能量多于光合作用反应物所含有的能量, 生态系统通过光合作用所增加的能量等于环境中太阳辐射所减少的能量, 但总能量不变, 所不同的是太阳能转化为潜能输入了生态系统, 表现为生态系统对太阳能的固定。

热力学第二定律是对能量传递和转化的一个重要概括, 通俗地说就是: 在封闭系统中, 一切过程都伴随着能量的改变, 在能量的传递和转化过程中, 除了一部分可以继续传递和做功的能量 (自由能) 外, 总有一部分不能继续传递和做功, 而以热的形式消散, 这部分能量使系统的熵和无序性增加。对生态系统来说, 当能量以食物的形式在生物之间传递时, 食物中相当一部分能量转化为热而消散掉 (使熵增加), 其余则用于合成新的组织作为潜能储存下来。所以动物在利用食物中的潜能时常把大部分转化成了热, 只把一小部分转化为新的潜能。因此能量在生物之间每传递一次, 一大部分的能量就被降解为热而损失掉, 这就可解释为什么食物链的环节和营养级数一般不会多于 $5 \sim 6$ 个以及能量金字塔必定呈尖塔形的原因。

开放系统 (同外界有物质和能量交换的系统) 与封闭系统的性质不同, 它倾向于保持较高的自由能而使熵较小, 只要不断有物质和能量输入和维持低熵状态, 开放系统便可维持一种稳定的平衡状态。低熵的维持是借助于不断地把高效能量降解为低效能量来实现的。在生态系统中, 热力学定律与生态学的关系是明显的, 各种各样的生命表现都伴随着能量的传递和转化, 像生长、自我复制和有机物质的合成这些生命的基本过程都离不开能量的传递和转化, 否则就不会有生命和生态系统, 总之, 生态系统与太阳能

的关系,生态系统内生产者与消费者之间、捕食者与猎物之间的关系都受热力学基本规律的制约和控制,正如这些规律控制着非生物系统一样。热力学定律决定着生态系统利用能量的限度。一般说来,从供体和受体的一次能量传递只能有 5% ~ 20% 的可利用能量被利用,这就使能量的传递次数受到限制,同时这种限制也必然反映在复杂生态系统的结构上(如食物链的环节数和营养级的级数等)。

第二节 生态系统的初级生产

一、初级生产的基本概念

生产者通过光合作用合成复杂的有机物质,这个过程称为生产过程。消费者摄食植物已经制造好的有机物质(包括直接和间接取食食草动物和食肉动物),通过消化、吸收再合成为自身所需的有机物质,增加动物的生产量,这也是一种生产过程,所不同的是生产者是自养的,消费者是异养的。一般把自养生物生产过程称为初级生产(primary production),或第一性生产,其提供的生产力为初级生产力(primary productivity)。异养生物的再生产过程称为次级生产(secondary production),或第二性生产,其提供的生产力称为次级生产力(secondary productivity)。

生产力通常用每年每平方米所生产的有机物质干重($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)或每年每平方米所固定能量($\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)表示。生产力是率的概念。生产力与生产量、生产率同义。

生态系统中的能量流动始于绿色植物通过光合作用对太阳能的固定。因为这是生态系统中第一次能量固定,所以植物所固定的太阳能或所制造的有机物质称为初级生产量。

在初级生产过程中,植物固定的能量有一部分被植物自己的呼吸消耗掉,剩下的可用于植物生长和生殖,这部分产量称为净初级生产量(net primary production)。而包括呼吸消耗在内的全部生产量,称为总初级生产量(gross primary production)。三者之间的关系是:

$$\text{GPP} = \text{NPP} + R$$

式中:GPP——总初级生产量, $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;

NPP——净初级生产量, $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$;

R——呼吸所消耗的能量, $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

生物量是指在某一定时刻调查时单位面积上积存的有机物质,单位是干重 g/m^2 或 J/m^2 。生物量是量的概念。

全球陆地净初级生产量的估计值为年产 115×10^9 t 干物质(见表 9-1)。

表 9-1 地球上各种生态系统的净初级生产量和生物量

生态系统类型	面积 / 10^6 km^2	净初级生产量(干重)		生物量(干重)	
		平均/	总计/	平均/	总计/
		$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$	$10^9 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$	10^9 t
热带雨林	17.0	2 200	37.4	45	765
热带季雨林	7.5	1 600	12.0	35	260
亚热带常绿林	5.0	1 300	6.5	35	175
温带落叶阔叶林	7.0	1 200	8.4	30	210
北方针叶林	12.0	800	9.6	20	240
疏林和灌丛	8.5	700	6.0	6	50
热带稀树草原	15.0	900	13.5	4	60
温带草原	9.0	600	5.4	1.6	14
苔原和高山植被	8.0	140	1.1	0.6	5
荒漠和半荒漠	18.0	90	1.6	0.7	13
耕地	14.0	650	9.1	1	14
沼泽和沼泽湿地	2.0	2 000	4.0	15	30

注:引自 Krebs, 1978。

生态系统的初级生产力还随群落的演替而变化。群落演替的早期由于植物生物量很低,初级生产力不高;随时间推移,生物量逐渐增加,生产力也提高;一般森林在叶面积指数达到 4 时,净初级生产力最高;但当生态系统发育成熟或演替达到顶极时,虽然生物量接近最大,系统由于保持在动态平衡中,净生产力反而最小。由此可见,让生态系统保持到“青壮年期”是最有利可图的,不过从持续发展和保护生态着眼,人类还需从多目标间作合理的权衡。

二、初级生产的生产效率

对初级生产的生产效率进行估计,可以一个最适条件下的光合效率为例(表 9-2)。

表 9-2 最适条件下初级生产的效率估计

能量/ $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$				百分数/%	
输入		损失		输入	损失
太阳能	2.9×10^7			100	
可见光	1.3×10^7	可见光以外	1.6×10^7	45.0	55.0
被吸收	9.9×10^6	反射	1.3×10^6	40.5	45.0
光化中间产物	8.0×10^6	非活性吸收	3.4×10^6	28.4	12.1
糖类	2.7×10^6	不稳定中间产物	5.4×10^6	9.1	19.3
净生产量	2.0×10^6	呼吸消耗	6.7×10^5	6.8	2.3
约为 $120 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$		(实测最大值为 3%)			

注:引自 McNaughton 和 Wolf, 1979。

在热带一个无云的白天,或温带的仲夏,太阳辐射的最大输入可达 $2.9 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。扣除 55% 属紫外或红外辐射的能量,加上一部分被反射的能量,真正能为光合作用所利用的就只占辐射能的 40.5%,再除去非活性吸收(不足以引起光合作用机理中电子的传递)和不稳定的中间产物,能形成糖类的约为 $2.7 \times 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,相当于 $120 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 的有机物质,这是最大光合效率的估计值,约占总辐射能的 9%。但实际测定的最大光合效率的值只有 $54 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,接近理论值的 1/2,大多数生态系统的净初级生产力的实测值都远远较此为低。说明净初级生产力不仅仅是受光合作用固有的转化光能的能力所限制,还受其他生态因素限制。

从表 9-3 可知,两个湖泊生态系统的总初级生产效率要比两个陆地生态系统(玉米田和荒地)低得多,这种差别主要是因为入射日光能是按到达湖面的入射量计算的,当日光穿过水层到达实际进行光合作用地点的时候,已经损失了相当大的一部分能量。因此,两个湖泊生态系统的实际总初级生产效率应当比 R. L. Lindeman 所计算的高,大约应当是 1% ~ 3%。

表 9-3 四个生态系统初级生产效率的比较

	玉米田 (Pranseau, 1926)	荒地 (Golley, 1960)	Meadota 湖 (Lindeman, 1942)	Ceder Bog 湖 (Lindeman, 1942)
总初级生产量/ 总入射太阳能	1.6%	1.2%	0.40%	0.10%
呼吸消耗/ 总初级生产量	23.4%	15.1%	22.30%	21.00%
净初级生产量/ 总初级生产量	76.6%	84.9%	77.70%	79.00%

从 20 世纪 40 年代以来,对各生态系统的初级生产效率所作的大量研究表明,在自然条件下,总初级生产效率很难超过 3%,虽然人类精心管理的农业生态系统中曾经有过 6%~8% 的记录,一般说来,在富饶肥沃的地区总初级生产效率可以达到 1%~2%;而在贫瘠荒凉的地区大约只有 0.1%;就全球平均来说,大概是 0.2%~0.5%。

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3.1$$

式中: P ——浮游植物的净初级生产量, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$;

R ——相对光合率;

k ——光强度随水深度增加而减弱的衰变系数;

C ——水中的叶绿素含量, g/m^3 。

这个公式表明,海洋浮游植物的净初级生产力决定于太阳的日总辐射量、水中的叶绿素含量和光强度随水深度增加而减弱的衰变系数。实践证明这个公式的应用范围是比较广的。水中的叶绿素含量是一个重要因子,营养物质的多寡是限制浮游植物生物量(其中含有叶绿素)的原因。在营养物质中,最重要的是氮(N)和磷(P),国际生物圈计划(IBP)研究提供的数据表明,世界湖泊的初级生产量与 P 的浓度相关最密切。营养元素中有时还包括 Fe,这可以通过施肥试验获得直接证明。马尾藻海位于大西洋的亚热带部分,是世界海洋中水质最清晰透明的海区,其上层水所含的营养物质极低。但施加 Fe 能明显地刺激马尾藻海水中的初级生产力大幅度提高,为期却甚短。

三、初级生产量的测定方法

(一) 收获量测定法

用于陆地生态系统。定期收割植被,烘干至恒重,然后以每年每平方米的干物质重量来表示。取样测定干物质的热量,并将生物量换算为 $\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。为了使结果更精确,要在整个生长季中多次取样,并测定各个物种所占的百分比。在应用时,有时只测定植物的地上部分,有时还测地下根等。

(二) 氧气测定法

多用于水生生态系统,即黑白瓶法。用三个玻璃瓶,其中一个用黑胶布包上,再包以铝箔。从待测的水体深度取水,保留一瓶(初始瓶)以测定水中原来的溶解氧。将另一对黑白瓶沉入取水样深度,经过 24 h 或其他适宜时间,取出进行溶解氧测定。根据初始瓶、黑瓶、白瓶溶解氧量;即可求得净初级生产力、呼吸量、总初级生产力。

昼夜氧曲线法是黑白瓶方法的变形。每隔 2 ~ 3 h 测定一次水体的溶解氧和水温,作成昼夜氧曲线。白天由于水中自养生物的光合作用,溶解氧逐渐上升;夜间由于全部好氧生物的呼吸,而逐渐减少。这样,就能根据溶解氧的昼夜变化,来分析水体中群落的代谢情况。因为水中溶解氧还随温度而改变,因此必须对实际观察的昼夜氧曲线进行校正。

(三) CO_2 测定法

用塑料帐将群落的一部分罩作,测定进入和排出空气中的 CO_2 含量。如黑白瓶方法比较水中溶解氧那样,本方法也要用暗罩和透明罩,也可用夜间无光条件下的 CO_2 增加量来估计呼吸量。测定空气中 CO_2 含量的仪器是红外气体分析仪,或用经典的 KOH 吸收法。

(四) 放射性标记物测定法

把放射性 ^{14}C 以碳酸盐 ($^{14}\text{CO}_3^{2-}$) 的形式,放入含有自然水体浮游植物的样瓶中,沉入水中经过短时间培养,滤出浮游植物,干燥后在计数器中测定放射活性,然后通过计算,确定光合作用固定的碳量。因为浮游植物在暗中也能吸收 ^{14}C ,因此还要用“暗呼吸”作校正。

(五) 叶绿素测定法

通过薄膜将自然水进行过滤,然后用丙酮提取,将丙酮提取物在分光光度计中测量光吸收,再通过计算,化为每平方米含叶绿素多少克。此法最初应用于海洋和其他水体,较用 ^{14}C 和氧测定方法简便,花的时间也较少。

(六) 遥感测定法

遥感是测定生态系统初级生产力的一种新技术,可同时测定大范围的陆地区域,在近代生态学研究中得到推广应用。其中最著名的包括海岸带彩色扫描仪、先进的分辨率很高的辐射计、美国专题制图仪或欧洲 SPOT 卫星等遥感器,这些仪器可以直接或间接地用来测定初级生产量。我国已开始用彩色红外影像分析来识别早期小麦长势(李天顺,1987)。根据遥感测得近红外和可见光光谱数据而计算出来的 NDVI 指数(normalized difference vegetation index, 标准化植被差异指数)提供了植物光合作用吸收有效辐射的一个定量指标,与文献报道的各种陆地生态系统地面净初级生产力是符合的。

四、初级生产量与人类消费

初级净生产量与人类衣、食、住、行的关系最为密切,首先说农作物的生产,

粮食是人类生活中绝对不能缺少的,保证粮食的生产,是保证人类生存的首要条件,那么,全世界有多少人口,每年能生产多少粮食,如何才能保证人类生存的安全?就以中国为例,如何保证 13 亿人口的吃饭安全?为什么国家一而再,再而三的提出保障 18 亿亩耕地的底线?这都与初级净生产量和人类的消费有直接关系。

在人类生存所需的食物来源中,耕地上生产的农作物占 88%,草原牧场占 10%,海洋仅占 2%。可见,土地资源是人类赖以生存的物质基础。然而,从目前来看,全球适于耕种的面积人均不足 0.5 hm^2 ,我国的情况则是,据 2000 年国土资源部公布的数字,人均耕地面积为 0.10 hm^2 。为了确保我国的粮食安全,要全面制定面向 21 世纪的国家农业安全战略,即实施农业可持续发展战略;推进我国农业创新体系的建设;加强对我国农业保护和支持的力度等(朱晓峰, 2002)。

第三节 生态系统的次级生产

一、次级生产过程

净初级生产量是生产者以上各营养级所需能量的唯一来源。从理论上讲,净初级生产量可以全部被异养生物所利用,转化为次级生产量(如动物的肉、蛋、奶、毛皮、骨骼、血液、蹄、角以及各种内脏器官等);但实际上,任何一个生态系统中的净初级生产量都可能流失到这个生态系统以外的地方去,例如,由于很多植物生长在动物所达不到的地方,因此无法被利用。对动物来说,初级生产量或因得不到,或因不可食,或因动物种群密度低等原因,总有相当一部分未被利用。即使是被动物吃进体内的植物,也有一部分通过动物的消化管排出体外。例如,蝗虫只能消化它们吃进食物的 30%,其余的 70% 以粪便形式排出体外,供腐食动物和分解者利用。在被同化的能量中,有一部分用于动物的呼吸代谢和生命的维持,这一部分能量最终将以热的形式消散掉,剩下的那部分才能用于动物的生长和繁殖,这就是我们所说的次级生产量。当一个种群的出生率最高和个体生长速度最快的时候,也就是这个种群次级生产量最高的时候,这时往往也是自然界初级生产量最高的时候。

无论是食草动物还是食肉动物,它们对食物往往不是全部吃掉,而是剩下毛皮、骨头和内脏等。所以能量从一个营养级传递到下一个营养级时往往损失很大。对一个动物种群来说,其能量收支情况可以用下列公式表示:

$$C = A + FU$$

式中: C ——动物从外界摄食的能量, J ;

A ——被同化能量, J;

FU ——粪、尿能量, J。

A 项又可分解如下:

$$A = P + R$$

式中: P ——净次级生产量, J;

R ——呼吸能量, J。

综合上述两式可以得到:

$$P = C - FU - R$$

二、次级生产量的测定方法

(1) 按同化量和呼吸量估计生产量, 即 $P = A - R$; 按摄食量扣除粪、尿量估计同化量, 即 $A = C - FU$ 。

测定动物摄食量可在实验室内或野外进行, 按 24 h 的饲养投放食物量减去剩余量求得。摄食食物的热量用热量计测定。在测定摄食量的试验中, 同时可测定粪、尿量。用呼吸仪测定 O_2 消耗量或 CO_2 排出量, 转为热值, 即呼吸能量。上述测定通常是在个体水平上进行, 因此, 要与种群数量、性比、年龄结构等特征结合起来, 才能估计出动物种群的净生产量。

(2) 测定次级生产量的另一途径为

$$P = P_g + P_r$$

式中: P_r ——生殖后代的生产量, g;

P_g ——个体增重, g。

三、次级生产的生态效率

各种生态系统中的食草动物利用或消费植物净初级生产量的效率是不相同的, 其表现为: ① 植物种群增长率高、世代短、更新快, 其被利用的百分比就较高; ② 草本植物的支持组织比木本植物的少, 能提供更多的净初级生产量为食草动物所利用; ③ 小型的浮游植物的消费者(浮游动物)密度很大, 利用净初级生产量的比例最高。

如果生态系统中的食草动物将植物生产量全部吃光, 那么, 它们就必将全部饿死, 原因是再没有植物来进行光合作用了。同样的道理, 植物种群的增长率越高, 种群更新得越快, 食草动物就能更多地利用植物的初级生产量。由此可见, 上述结果是植物-食草动物的系统协同进化而形成的, 它具有重要的适应意义。同理, 人类在利用草地作为放牧牛羊的牧场时, 不能片面地追求牛羊的生产量而忽视牧场中草本植物的状况。草场中草本植物质量的降低, 就预示着未来牛羊生产量的降低。

同化效率在食草动物和碎食动物较低, 而食肉动物较高。在食草动物所吃

的植物中,含有一些难消化的物质,因此,通过消化管排遗出去的食物是很多的。食肉动物吃的是动物,其营养价值较高,但食肉动物在捕食时往往要消耗许多能量。因此,就净生长效率而言,食肉动物反而比食草动物低。这就是说,食肉动物的呼吸或维持消耗量较大。此外,在人工饲养条件下(或在动物园中),由于动物的活动减少,净生长效率也往往高于野生动物。

生长效率还随动物类群而异,一般说来,无脊椎动物有高的生长效率、约 30% ~ 40% (呼吸丢失能量较少,因而能将更多地同化能量转变为生长能量);外温性脊椎动物居中,约 10%,而内温性脊椎动物很低,仅 1% ~ 2%,它们为维持恒定体温而消耗很多已同化的能量。因此,动物的生长效率与呼吸消耗呈明显的负相关。表 9-4 是 7 类动物的平均生长效率。个体最小的内温性脊椎动物(如鼯鼠),其生长效率是动物中最低的,而原生动物等个体小、寿命短、种群周转快,具有最高的生长效率。

Lindeman 效率大约是 10% ~ 20%,即通常所称的十分之一法则。这个法则说明,每通过一个营养级,其有效能量大约为前一营养级的 1/10。这就是说,食物链越长,消耗于营养级的能量就越多。从这个意义上讲,人如果直接以植物为食品,就比以吃植物的动物(如牛肉)为食品,可以供养多达 10 倍的人口。

表 9-4 各类群动物和生长效率

类群	生长效率(P_n/A_n)
食虫兽	0.86
鸟	1.29
小型哺乳类	1.51
其他兽类	3.14
鱼和社会性昆虫	9.77
无脊椎动物(昆虫除外)	25.0
非社会昆虫	40.7

注:引自 Begon, 1986。 P_n ——净生长效率; A_n ——同化效率; n ——营养级数。

四、次级生产量与人类消费

从消费的角度考虑,初级生产量有一部分直接被异养生物所利用(如作为人与其他动物的食物),除此之外还有相当大的部分转化为次级生产量,如转化为动物的肉、蛋、奶、毛皮、骨骼、血液、蹄、角以及各种内脏器官等。次级生产量仍然又成为一种消费对象,为人类和其他动物所利用。

下面有两个问题需要进一步说明。第一,任何一个生态系统中的净初级生

产量都可能流失到这个系统之外,比如在家畜达不到的地方,或人工、机械打草也很不便利的地方,牧草就有可能无法被利用;也有一些植物因不可食而丢弃;还有一部分通过动物的消化管排出体外。二是,次级生产量也不是百分之百地被利用(被消费),也会有一部分残留在生态系统中。

如果以能量的形式看生产力,那么,能量从一个营养级传递到下一个营养级时往往损失很大,从一个营养级传递到下一个营养级的转化效率大约是 10%,具体点说,从植物到食草动物的转化效率大约是 10%,从食草动物到食肉动物的转化效率大约是 15%。

从人类消费角度来看生态系统生产力,无论是初级生产量还是次级生产量,都是随着各种相关因素的变化而变化着,影响生产量的因素很多。人口在不断增长,干旱、洪涝等自然灾害都会使农作物减产,甚至颗粒无收,白灾、黑灾都会造成草原上牲畜的死亡,生产和消费永远处于一种矛盾的状态,如何保障人类的生存安全,实际上这是一个保障农业生态安全的问题。这里谈论的安全问题涉及两个方面,一是数量(产量),二是质量(无毒、无害)。数量的多少是保证消费的基本要求,而质量却是保证农产品的无污染。

第四节 生态系统中的分解作用

一、分解过程

任何一个生态系统中的净初级生产量和次级生产量都不可能百分之百地被利用(被消费),会有一部分成为废物被排泄掉,还会有一部分成为分解细菌的原材料。也就是说,未被消耗殆尽的初级生产量和次级生产量,都会经过复杂的分解过程被降解为对人类有益的各类物资。

分解者把复杂的有机物降解为简单无机物的过程被称为分解过程。其过程包括碎裂、异化和淋溶。

(1) 碎裂:对有机物残体起碎裂作用的是一些低等的无脊椎动物,包括原生动物、线虫、轮虫、弹尾、螨虫、白蚁、蛞蝓、蜗牛、蚯蚓、蜈蚣和蟹等。例如,当植物的枯枝败叶落到地面以后,细菌、真菌和放线菌等微生物将其分解,同时也会被一些无脊椎动物如蜈蚣、弹尾和蚯蚓等摄食。这个过程中,动植物残体被碎裂为颗粒状的碎屑。

(2) 异化:腐生生物在酶的作用下,转变成为腐殖酸和其他可溶性有机物,即酶将有机物聚合体分解成单体,进而分解成无机物。例如,纤维素→葡萄糖→二氧化碳和水。

(3) 淋溶:矿物成分在微生物的作用下进行分解,分解后的可溶性物质被水

淋洗而进入土壤,重新被植物吸收,进入新一轮的物质循环。

实际上,大部分分解者既是消费者又是分解者。在自然界中,这三个过程是交叉进行、相互影响的。

当植物叶还在树上时,微生物已经开始分解作用:活植物体产生各种分泌物、渗出物,还有雨水的淋溶,提供植物叶、根表面微生物区系的丰富营养。枯枝落叶一旦落到地面,就为细菌、放线菌、真菌等微生物所进攻。活的动物机体在其生活中也有各种分泌物、脱落物(如蜕皮、掉毛等)和排出的粪便,它们又受各种分解者所进攻。分解过程还因许多无脊椎动物的摄食而加速,它们吞食角质,破坏软组织,穿孔,使微生物更易侵入。食碎屑动物包括千足虫(马陆、蜈蚣等)、蚯蚓、弹尾目昆虫等,它们的活动使叶等有机残物暴露面积增加 10 余倍。因为这些食碎屑动物的同化效率很低,大量的未经消化吸收的有机物通过消化管而排出,很易为微生物分解者所利用。从这个意义上讲,大部分动物,既是消费者,又是分解者。

分解过程由一系列阶段所组成的,从开始分解,物理的和生物的复杂性一般随时间进展而增加,分解者的生物多样性也相应增加。这些生物中有些具特异性,只分解某一类物质,另一些无特异性,对整个分解过程起作用。随分解过程的进展,分解速率逐渐降低,待分解的有机物质的多样性也降低,直到最后只有矿质元素存在。最不易分解的是腐殖质(humus),它主要来源于木质,腐殖质是一种无构造、暗色、化学结构复杂的物质,其基本成分是胡敏素(humin)。在灰壤中腐殖质保留时间平均达 250 ± 60 a,而在黑钙土中保留 870 ± 50 a。

分解过程的特点和速率,取决于待分解资源的质量、分解者的生物种类和分解时的理化环境条件三方面。三方面的组合决定分解过程每一阶段的速率。下面分别介绍这三者,从分解者生物开始。

1. 细菌和真菌

动植物尸体的分解过程,一般从细菌和真菌的入侵开始,它们利用其可溶性物质,主要是氨基酸和糖类,但它们通常缺少分解纤维素、木质素、几丁质等结构物质的酶类。例如青霉属、毛霉属和根霉属的种类多能在分解早期迅速增殖,与许多种细菌在一起,能在新的有机残物上爆发性增长。

2. 动物

通常根据个体大小把陆地生态系统的动物分解者分为四个类群:① 小型土壤动物(microfauna),体宽在 $100\ \mu\text{m}$ 以下,包括原生动物、线虫、轮虫等,它们都不能碎裂枯枝落叶,属黏附类型;② 中型土壤动物(mesofauna),体宽 $100\ \mu\text{m} \sim 2\ \text{mm}$,包括弹尾目昆虫、螨虫、蚯蚓、双翅目幼虫和小型甲虫,大部分都能进攻新落下的枯叶,对分解的作用主要是调节微生物种群的大小和对大型动物粪便进行处理和加工。③ 大型(macrofauna, $2 \sim 20\ \text{mm}$)和巨型(megafauna, $> 20\ \text{mm}$)土壤动物,包括食枯枝落叶的节肢动物,如千足虫、等足目和端足目动物、蛞蝓、

蜗牛、较大的蚯蚓,是碎裂植物残叶和翻动土壤的主力,对分解和土壤结构有明显影响。

二、分解过程的限制因子

(一) 资源质量

由于是在分解者生物的作用下进行分解,因此资源的物理和化学性质影响着分解的速度。资源的物理性质包括表面特性和机械结构,资源的化学性质则随其化学组成而不同。图 9-1 可大致地表示植物枯枝落叶中各种化学成分的分解速率的相对关系:单糖分解很快,一年后质量减少达 99%,半纤维素其次,一年后质量减少达 90%,然后依次为纤维素、木质素、酚。大多数营腐养生活的微生物都能分解单糖、淀粉和半纤维素,但纤维素和木质素则较难分解。

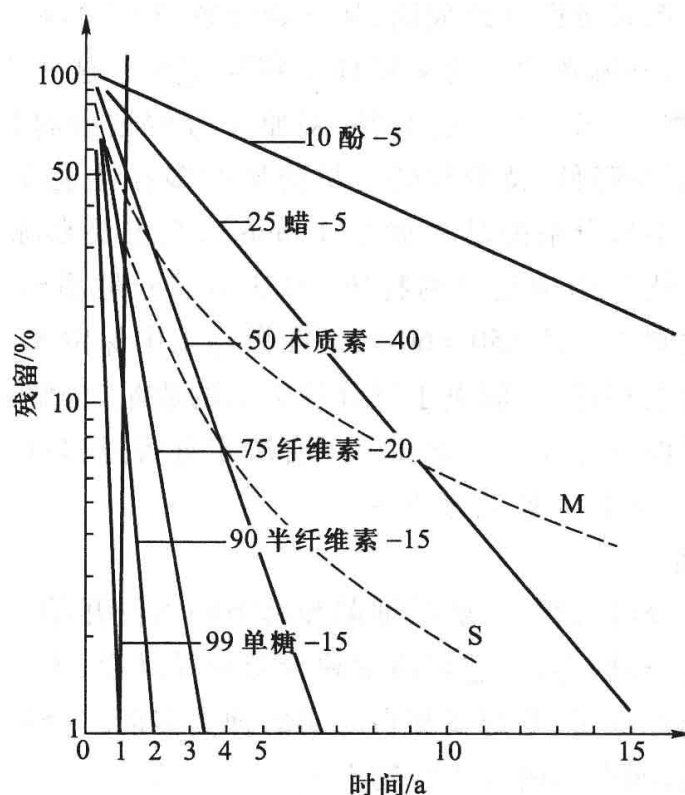


图 9-1 植物枯枝落叶中各种化学成分的分解曲线 (Anderson, 1981)

各成分前面的数字表示每年质量减少率,后面的数字表示各成分质量占枯枝落叶原质量的质量分数

(二) 理化环境

一般说来,温度高、湿度大的地带,其土壤中有机物质的分解速率高,而低温和干燥的地带,其分解速率低,土壤中易积累有机物质。

R. H. Whittaker(1975)曾对6类生态系统的分解过程进行比较(表9-5),大致能反映上述地带性规律。每年输入的枯枝落叶量要达到95%的分解,在冻原需要100 a,北方针叶林为14 a,温带落叶林为4 a,温带草地需2 a,而热带雨林仅需0.5 a。热带雨林虽然年枯枝落叶量高达 $50 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。但由于分解快,其现存量有限;相反,冻原的枯枝落叶年产量仅为 $15 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,但其现存量高达 $44 \text{ t}/\text{hm}^2$ 。

青藏高原的高寒草甸生态系统相当于高山冻原,近年研究表明其分解率很低:①微生物分解者种群高峰出现在6月中旬到9月,10月后就迅速减少;②反映分解速率的 CO_2 释放量或土壤呼吸率,5月中旬甚低,为 $0.04 \sim 0.11 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,高峰期为7月中旬到8月,为 $0.19 \sim 0.31 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,8月后就明显降低。

表9-5 各生态系统类型的分解特点比较

	冻原	针叶林	落叶林	温带草原	稀树草原	热带雨林
净初级生产量/ $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$	1.50	7.50	11.50	7.50	9.50	50.0
生物量/ $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$	10.00	200.00	350.00	18.00	45.00	300.00
枯叶输入/ $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$	1.50	7.50	11.50	7.50	9.50	50.00
枯叶现存量/ $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$	44.00	35.00	15.00	5.00	3.00	5.00
分解时间(kJ)/a	0.03	0.21	0.77	1.50	3.20	6.00
分解时间(3/kJ)/a	100.00	14.00	4.00	2.00	1.00	0.50

注:引自 Swift,1979。

三、微生物与人类的关系

微生物与人类的关系非常密切,尽管有些微生物会使人患病,但大多数微生物有益于人类。

1. 微生物与食品

在人类生活中无时无刻不在与微生物发生着关系,利用微生物的发酵现象所制作的食品,如烤制面包或蒸馒头时利用面包酵母;酿制白酒和啤酒时利用酿酒酵母;制作葡萄酒时利用葡萄酒酵母等,这是非常熟知的现象。利用乳酸菌制作酸奶、制作泡菜也是生活不可缺少的现象。

2. 微生物与疾病

微生物能引起许多种疾病,如细菌、真菌、病毒等寄生在人体表面或体内可使人患病,人体的各种传染病主要是微生物引起的。世界上的“四大顽症”之一的艾滋病,就是艾滋病毒引起的。再如痢疾杆菌引起痢疾,多见于花生和玉米等

粮食制品上的黄曲霉素是一种致癌物质。

3. 微生物与医药

抗生素对致病细菌引起的疾病有很好的治疗效果,它提高了人类对抗疾病的能力。然而,这些抗生素是如何生产出来的?利用某些真菌生产青霉素等抗生素;利用酵母菌提取维生素;利用某些放线菌产生链霉素、金霉素、卡那霉素和庆大霉素等抗生素。

抗生素是目前抵抗致病微生物的关键药物,它的开发是基于药物选择性毒性作用原理而发展起来的,它是微生物产生的一类重要的次生代谢产物,能在极低的浓度下抑制或杀灭其他微生物。抗生素药物的作用存在着两个方面的问题,一是它不仅对致病微生物有抑制和杀灭作用,对正常生理菌群也有抑制和杀灭作用;二是细菌可以通过各种机制对各类抗菌药物产生性质不同的耐药性。针对抗生素药物存在的问题,科学研究中就应用种群生态学的原理来制备生态制剂,如益生菌的应用。益生菌是指正常菌群中的生理性菌株及其代谢产物在特定生境中能够对宿主发挥某种生理作用,随食品或药物能够达到保存要求,能够定植到需要的部位并生长繁殖的生理性菌株或促进物质。与抗生素不同,益生菌在于补充和增强生理性细菌的作用。正常菌群间相互作用、相互制约的关系构成了一个统一的微生物“王国”,在这个“王国”中只允许致病菌处于低水平繁殖,它的密度和丰度被限制在一定的范围内,同时阻止外籍菌的定植和生长。当然,益生菌必须经过体外证实无毒副作用,无耐药性。

4. 微生物的应用前景

在人类的生产和生活活动中,微生物已经得到广泛应用。除食品和医药工业外,微生物在氨基酸、有机酸、酶制剂、菌肥和农药的生产方面也都得到应用。如通过基因工程利用微生物生产胰岛素,还可以生产干扰素、乙肝疫苗等药品。又如利用秸秆和甲烷细菌产生沼气,用于家庭照明和做饭,即节约了能源,又保护了环境。

此外,在中药二次开发、拓展中药资源、中药药理研究中,微生物发挥了令人瞩目的作用。近年来,以从冬虫夏草中分离的真菌纯培养物代替冬虫夏草的研究取得了巨大的经济和社会效益,掀起了包括蝙蝠蛾拟青霉、蝙蝠蛾多毛孢、蛹虫草等虫生真菌在内的研究热潮,这对传统微生物中药的应用和产品开发,特别是多种中药微生物纯培养物代替原药材的研究尤其具有重要价值。

第五节 生态系统中的能量流动

能量是一切生命活动的基础。生态系统中生命系统与环境系统在相互作用的过程中,始终伴随着能量的流动与转化。生态系统中的能流具有单向性。太

阳辐射能经光合作用进入生态系统以后,以化学能的形式流转,流转过程中以热的形式不断散逸到环境中去。根据热力学第二定律,作为自发反应,它只能向自由能减少、熵增加的方向进行,而不能逆转。

能量的质量在能流过程中不断提高。能量在生态系统中流动的过程中,除了一部分能量以热能的形式散失外,另一部分通过食物链传递,转化成为数量较少,但是具有更高质量的能量,如从植物纤维能,转化为动物蛋白、脂肪含能。太阳辐射能输入生态系统后的能量流动过程,能量的质量是逐步提高和浓集的。

一、食物链层次上的能量流动

生态系统食物链中的能量流动是逐级递减的。根据热力学第二定律,太阳辐射能被生产者转化后,能量沿着食物链在生态系统不同营养级间传递的过程中,能量转化效率都不可能达到 100%。根据林德曼定律,约为 10%。逐级递减。正是受能量转化效率的限制,生态系统中的食物链长度通常是非常有限的,大多数食物链只有三个或四个营养级,而有五个或六个营养级的食物链比例很小。因为太少的能量无法维持更高层次的消费者种群。

在食物链层次上进行能流分析是把每一个物种都作为能量从生产者到顶级消费者移动过程中的一个环节,当能量沿着一个食物链在几个物种间流动时,测定食物链每一个环节上的能量值,就可提供生态系统内一系列特定点上能流的详细和准确资料。

二、生态系统层次上的能量流动

在生态系统层次上分析能量流动,是把每个物种都归属于一个特定的营养级中(依据该物种主要食性),然后精确地测定每一个营养级能量的输入值和输出值,这种分析目前多见于水生生态系统与湿地生态系统,下面我们举几个生态系统能流研究的实例。

(一) Cedar Bog 湖的能流分析

从图 9-2 看出,这个湖的总初级生产量是 $464.7 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,能量的固定效率大约是 0.1%。生产者所固定的能量个有 21% ($96.3 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 是被自己的呼吸代谢消耗,被食草动物吃掉的只有 $62.8 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (约占净初级生产量的 17%),被分解者分解的只有 $12.5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占净初级生产量的 34%)。未被利用的净初级生产量竟多达 $293.1 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占初级生产量的 79.5%),这些未被利用的生产量最终都沉到湖底形成了植物有机质沉积。显然,Cedar Bog 湖中没有被动物利用的净初级生产量要比被利用的多。

在被动物利用的 $62.8 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的能量中, 大约有 $18.8 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (约占食草动物次级生产量的 30%) 用于食草动物自身的呼吸代谢 (比植物呼吸代谢所消耗的能量百分比要高, 植物为 21%), 其余的 $44 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占 70%) 从理论上讲都是可以被肉食动物所利用, 但是实际上肉食动物只利用了 $12.6 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占可利用量的 28.6%)。这个利用率虽然比净初级生产量的利用率要高, 但还是相当低的。在食肉动物的总次级生产量中, 呼吸代谢活动大约要消耗掉 60% ($7.5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。这种消耗比同一生态系统中的食草动物 (30%) 和植物 (21%) 的同类消耗要高得多。其余的 40% ($5.0 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 大都没有被更高营养级的食肉动物所利用, 而每年被分解者分解掉的又微乎其微, 所以大部分都作为动物有机残体沉积到了湖底。

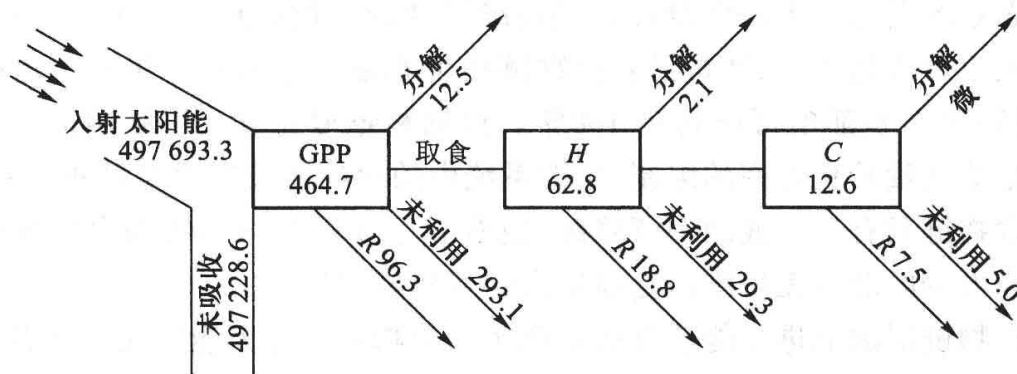


图 9-2 Cedar Box 湖能量流动的定量分析 (Lindeman, 1942)

GPP 为总初级生产量; H 为食草动物; C 为食肉动物; R 为呼吸 (单位: $\text{J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)

(二) 森林生态系统的能流分析

1962 年, 英国学者 J. D. Ovington 研究了一个人工松林 (树种是苏格兰松) 从栽培后的第 17 ~ 35 年这 18 a 间的能流情况 (图 9-3)。这个森林所固定的能量有相当大的部分是沿着碎屑食物链流动的, 表现为枯枝落叶和倒木被分解者所分解 (占净初级生产量的 38%); 还有一部分是砍伐后以木材的形式移出了松林 (占净初级生产量的 24%); 而沿着捕食食物链流动的能量微乎其微, 可见, 动物在森林生态系统能流过程中所起的作用是很小的。砍伐的木材占净生产量的 70%, 另占 30% 净生产量的树根实际上没有被利用, 而是又还给了森林。

同样, 在新罕布尔州的 Hubbard Brook 森林实验站, 康乃尔大学的 G. Likens 和耶鲁大学的 F. Herben 及其同事研究过一个以槭树、山毛榉和桦树为主要树种的森林, 该森林的初级生产量是 $1.96 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 其中有 75% 沿碎屑食物链和捕食食物链流走, 其中沿碎屑食物链流动的能量占绝大多数 (约占净初级生产量的 74%), 而沿捕食食物链流动的能量则非常少 (约占净初级生产量的 1%)。因此, 这些有机残屑就一年一年地堆积在森林的底层, 形成了很厚的枯

枝落叶层。

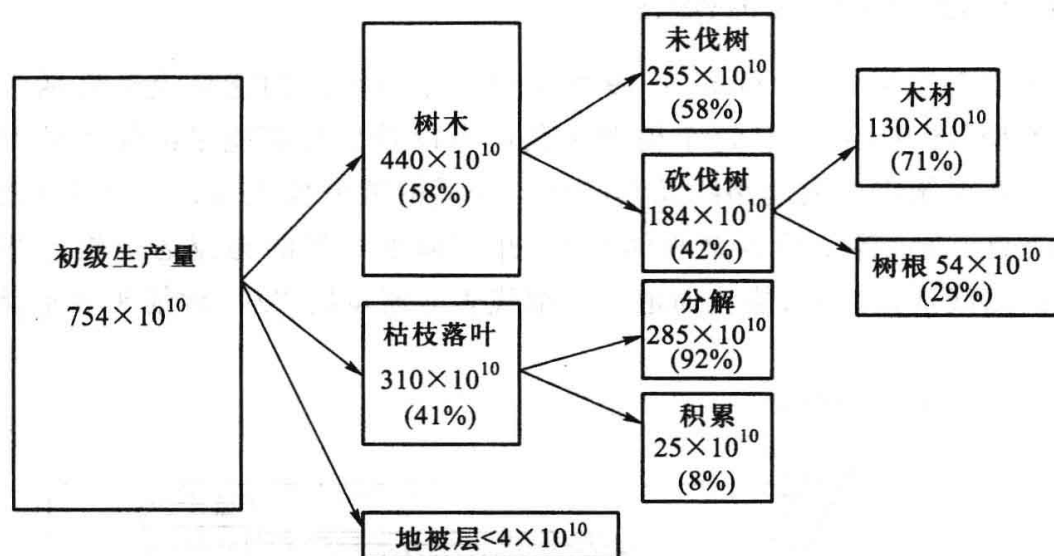


图 9-3 一个栽培松林 18 a 间的能流分析 (Ovington, 1962) 单位: J/hm^2

三、异养生态系统的能流分析

自然界中直接依靠太阳能的输入来维持其功能的生态系统被称为自养生态系统,如前面介绍的湖泊、湿地及森林生态系统等。自然界中还存在另一种类型的生态系统,可以不依靠或基本上不依靠太阳能的输入而主要依靠其他生态系统所生产的有机物输入来维持自身的生存,称为异养生态系统。根泉 (Root Spring) 是一个小的浅水泉,直径 2 m,水深 10 ~ 20 cm, J. Teal 曾研究过这个小生态系统的能量流动。经过计算,他发现,在平均 $1.28 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的能量总输入中,靠光合作用固定的只有 $2.96 \times 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,其余的 $9.83 \times 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 都是从陆地输入的植物残屑 (即各种陆生植物残体)。在总计 $1.28 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的能量输入中,以残屑为食的食草动物大约要吃掉 $9.62 \times 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占能量总输入的 75%),其余的则沉积在根泉泉底。我国茂密的热带原始森林中的各种泉水也大都属于异养生态系统类型。

1968 年,美国生态学家 L. Tilly 还研究过另外一个异养生态系统——锥泉 (Cone Spring)。他发现,输入锥泉的植物残屑大都属于三种开花植物。在锥泉中只能找到吃植物残屑的食草动物,而没有吃活植物的动物。锥泉的能量总收入经计算是 $3.98 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,其中有 $9.97 \times 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占 25%) 被吃残屑的动物吃掉;另有 $1.42 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占 36%) 被分解者分解;剩下的 $1.56 \times 10^7 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (占 39%) 则输出到锥泉周围的沼泽中去,并在那里积存起来。

四、生态系统的能流模型

美国生态学家 E. P. Odum 于 1959 年曾把生态系统的能量流动概括为一个普适的模型(图 9-4)。从这个模型中我们可以看出外部能量的输入情况以及能量在生态系统中的流动路线及其归宿。普适的能流模型是以一个个隔室(即图中的方框)表示各个营养级和储存库,并用粗细不等的能流通道把这些隔室按能流的路线连接起来,能流通道的粗细代表能流量的多少,而箭头表示能量流动的方向。

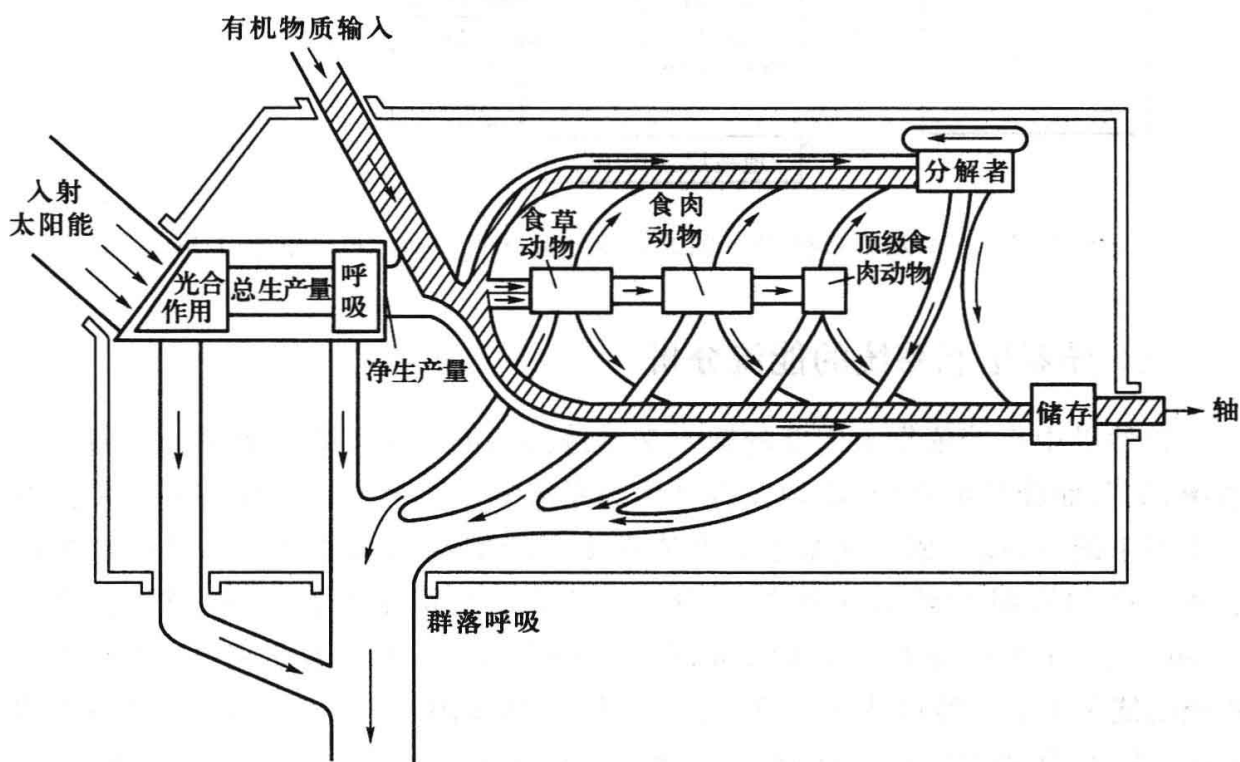


图 9-4 一个普适的生态系统能流模型 (Odum, 1959)

最外面的大方框表示生态系统的边界。自外向内有两个能量输入通道,即太阳能输入通道和现成有机物质输入通道。这两个能量输入通道的粗细将依具体的生态系统而有所不同,如果太阳能的输入量大于有机物质的输入量则大体属于自养生态系统;反之,如果现成有机物质的输入构成该生态系统能量来源的主流,则被认为是异养生态系统。大方框自内向外的三个能量输出通道。即在光合作用中没有被固定的太阳能、生态系统中生物的呼吸以及现成有机物质的流失。根据以上能流模型的一般图式,生态学家在研究一个生态系统时就可以根据建模的需要着手收集资料,最后建立一个适于这个生态系统的具体能流模型。应当说,这件工作远不像说起来那么容易,有些工作是十分困难的,因为自然生态系统中的可变因素很多,例如,幼龄和老龄树的光合作用速率就不相同;幼年的、小型的动物比老年、大型动物新陈代谢率要高得多;入射日光的强度

和质量也随季节的转换而变动等。正是由于这种复杂性,所以至今被生态学家建立起能流模型的生态系统还是寥寥无几。

思考题

1. 概括生态系统次级生产过程的一般模式。
2. 初级生产与人类消费的关系。
3. 分解作用在生态系统中的重要作用。

第十章 生态系统的物质循环

能量流动和物质循环是生态系统的两大基本功能。生态系统的能量来源于太阳,而生命必需的物质则是由地球提供的。能量是生态系统一切活动和过程的最终推动力,物质是构成生态系统生命和非生命组分的原材料,两者对任何生态系统来说都是缺一不可、相辅相成的。能量总是由高效能向低效能沿单方向流动,一切自由能只能利用一次。物质在生态系统中则可以被反复循环利用,它在生态系统中起着双重作用,既是维持生命活动的物质基础,又是能量的载体。

构成生命成分的主要元素约 40 种,如碳、氢、氧、氮、磷、钾、铜、锌、硼等,是保证生命活动正常进行所必需的,它们从地球的大气圈、水圈、土壤圈和岩石圈中获取。这些物种由生物生活的周围环境中进入生物体,在生态系统的食物链中不断传递,或经分解再返回自然环境,然后被生物再次吸收,组成生态系统复杂的物质循环。

第一节 物质循环的概念与特点

一、物质循环的概念

生态系统的物质循环(nutrient cycle)又称生物地球化学循环(biogeochemical cycle),它是指生态系统内的各种化学元素及其化合物在生态系统内部各组成要素之间以及在地球表层生物圈、水圈、大气圈和岩石圈(包括土壤圈)等各圈层之间,沿着特定的途径从环境到生物体,再从生物体到环境,不断地进行着反复循环变化的过程。

根据物质循环的范围不同,将生物地球化学循环分为地球化学循环(地质大循环)和生物循环(生物小循环)两种基本形式。其中,地球化学循环(geochemical cycle)是指化合物或元素经生物体的吸收利用,从环境进入生物有机体内,然后生物有机体以残体或排泄物的形式将物质或元素返回环境,经过 5 大自然圈(大气圈、水圈、岩石圈、土壤圈和生物圈)循环后再被生物利用的过程。地球化学循环的时间长、范围广,是闭合式的循环;而生物循环(biological cycle)是指环境中的元素经生物体吸收,在生态系统中被相继利用,然后经过分解者的作用,再为生产者吸收、利用,生物循环的时间短、范围小,是开放式的循环。

二、物质循环的模式

生态系统中的物质循环可以用库(pool)和流通(flow)两个概念来加以概括。库是由存在于生态系统某些生物或非生物成分中一定数量的某种化合物所构成的。对于某一种元素而言,存在一个或多个库。在库里,该元素的数量远远超过正常结合在生命系统中的数量,并且通常只能缓慢地将该元素从库中放出。物质在生态系统中的循环实际上是在库与库之间彼此流通。在一个具体的水生生态系统中,磷在水体中的含量是一个库,在浮游生物体内的含量是第二个库,而在底泥中的含量又是另一个库,磷在库与库之间的转移(如浮游生物吸收水中的磷、生物死亡后残体下沉到水底,以及底泥中的磷缓慢释放到水中)就构成了该生态系统中的磷循环。在单位时间或单位体积的转移量就称为流通量。这种关系可以用一个简单的池塘生态系统加以说明(图10-1)。

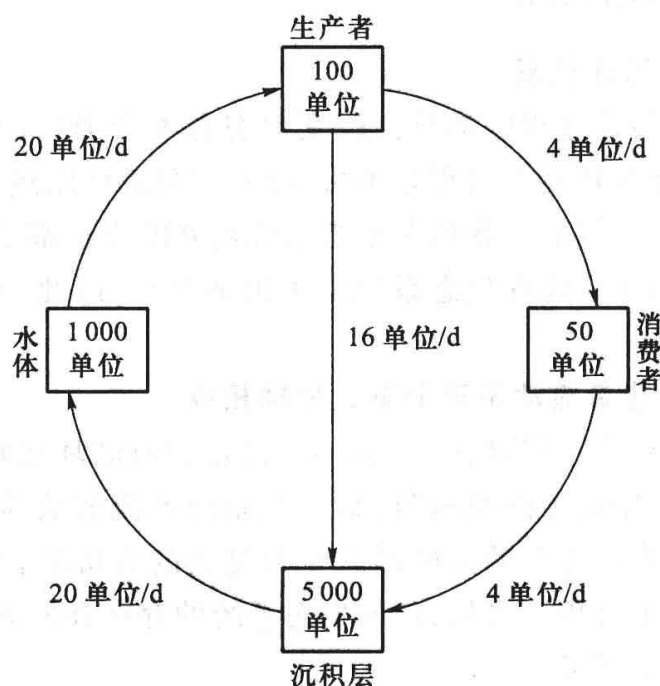


图10-1 池塘生态系统中库与库流通的模式图(孙儒泳等,1993)

流通量通常用单位时间、单位面积内通过的营养物质的绝对值来表达。为了表示一个特定的流通过程对有关库的相对重要性,用周转率(turnover rate)和周转时间(turnover time)来表示。

周转率就是出入一个库的流通率除以该库中的营养物质的总量:

$$\text{周转率} = \text{流通率} / \text{库中营养物质总量}$$

周转时间就是库中的营养物质总量除以流通率:

$$\text{周转时间} = \text{库中营养物质总量} / \text{流通率}$$

周转时间表达了移动库中全部营养物质所需要的时间。

在物质循环中,周转率越大,周转时间就越短。如大气圈中二氧化碳的周转时间大约是一年左右(光合作用从大气圈中移走二氧化碳);大气圈中分子氮的周转时间则需 100 万年(主要是生物的固氮作用将氮分子转化为氨氮为生物所利用);而大气圈中水的周转时间为 10.5 天,也就是说,大气圈中的水分一年要更新大约 34 次。在海洋中,硅的周转时间最短,约 800 年,钠最长,约 2.06 亿年。物质循环的速率在空间和时间上有很大的变化,影响物质循环速率最重要的因素有:①循环元素的性质:即循环速率随循环元素的化学特性和被生物有机体利用的方式不同而不同;②生物的生长速率:这一因素影响生物对物质的吸收速度和物质在食物链中的运动速度;③有机物分解的速率:适宜的环境有利于分解者的生存,并使有机体很快分解,迅速将生物体内的物质释放出来,重新进入循环。

三、物质循环的特点

1. 物质不灭,循环往复

物质和能量在转化过程中都只会改变形态而不会消失,但物质循环不同于能量流动,能量衰变为热能的过程是不可逆的,它会最终以热能的形式离开生态系统,而物质是循环往复的。物质在生态系统内外的数量都是有限的,而且是分布不均匀的,但是由于它能在生态系统中永恒地循环,因此,它就可以被反复多次地利用。

2. 物质循环与能量流动不可分割,相辅相成

能量是生态系统中一切过程的原动力,也是物质循环运转的驱动力。物质是组成生物、构造有序世界的原材料,是生态系统能流的载体。能量的固定、转化和耗散过程是物质由简单的无机形态变为复杂的有机结合形态,再回到简单无机形态的循环再生过程。可见,任何生态系统的存在和发展,都是物质循环与能量流动同时作用的结果。

3. 物质循环的生物富集

按耗散结构理论和 1/10 定律,能量在食物链流动中随营养级的上升而不断减少。但物质在食物链流动中则与能量流相反,一些物质化学性质比较稳定,被生物吸收固定后可沿食物链积累,如 DDT、六六六等;另一些物质或元素为结构物质,在流动中也可沿食物链积累,如氮、钙等,它们在食物链流动中随营养级上升浓度不断增加。

4. 生态系统对物质循环有一定的调节能力

生态系统的物质循环受稳态机制的控制,有一定的自我调节能力。这表现在多方面:如物质循环与能量流动的相互调节与限制;非生物库对外来干扰的缓冲作用;各元素之间的相互制约;各种生物成分对物流变化的反馈调节等。循环

中每一个库和流因外来干扰引起的变化,都会引起有关生物的相应变化,产生负反馈调节使变化趋向减缓而恢复稳态。

5. 物质循环中生物的作用

生物在物质循环中也是物质存在的最生动形式。没有生物的光合固定和吸收同化,物质便不能从大气库、水体库及土壤岩石库中转移出来;没有生物的吸收、分解释放,物质也不能再回到原来的库中。由于生物的生命活动,物质便由静止变为运动,从而使地球有了生气和活力。

6. 各物质循环过程相互联系,不可分割

水循环对其他物质的循环运动非常重要。没有水循环,其他物质循环便不能全面有效进行,更不能被生物利用而实现其在各物质库间的运动。反过来其他物质的循环状况对水循环也会产生影响。如碳循环的局部失调导致的大气中 CO_2 浓度升高引起的“温室效应”,影响了水循环过程。

第二节 地球化学循环

地球化学循环可分为三大类型,即水循环(water cycle)、气体型循环(gaseous cycle)和沉积型循环(sedimentary cycle)。

一、水循环

生态系统中所有的物质循环都是在水循环的推动下完成的,因此,没有水的循环,也就没有生态系统的功能,生命也将难以维持。水循环是物质循环的核心。水循环的主要作用表现在三个方面:

(1) 水是所有营养物质的介质:营养物质的循环和水循环不可分割地联系在一起。地球上水的运动,把陆地生态系统和水域生态系统连接起来,从而使局部生态系统与整个生物圈发生联系。同时,大量的水防止了地球上温度的剧变。

(2) 水对物质是很好的溶剂:水在生态系统中起着能量传递和利用的作用。绝大多数物质都溶于水,随水迁移。

(3) 水是地质变化的动因之一:其他物质的循环常是结合水循环进行的。一个地方矿质元素的流失,与另一个地方矿质元素的沉积,亦往往要通过水循环来完成。

1. 全球的水循环

水循环受太阳能、大气环流、洋流和热量交换所影响,通过蒸发、冷凝等过程在地球上不断地循环,降水和蒸发是水循环的两种方式,大气中的水汽以雨、雪、冰、雹等形式落到地面或海洋,而地面上和海洋中的水又通过蒸发进入大气中。因此,水循环是由太阳能推动的,大气、海洋和陆地形成一个全球性水循环系统,

并成为地球上各种物质循环的中心循环。

水的主要蓄库是海洋。在太阳能的作用下通过蒸发把海水转化为水汽,进入大气。在大气中,水汽遇冷凝结、迁移,又以降水的形式回到地面或海洋。当降水到达地面时,有的直接落到地面上,有的落在植物群落中,并被截留大部分,有的落在城市街道和建筑物上,很快流失。到达土壤的水,一部分渗入土中,一部分作为地表径流而流入江、河、湖、海。河流、湖泊、海洋表层的水及土壤中的水再通过不断蒸发作用进入大气。

地球上的降水量和蒸发量总的来说是相等的。也就是说,通过降水和蒸发这两种形式,地球上的水分达到平衡状态。但在不同的表面、不同地区的降水量和蒸发量是不同的。就海洋和陆地来说,海洋的蒸发量约占总蒸发量的 84%,陆地只有 16%;海洋中的降水量占总降水量的 77%,陆地占 23%;可见,海洋的降水量比蒸发量少 7%,而陆地的降水量则比蒸发量多 7%。海洋和陆地的水量差异是通过江河源源不断地输送水到海洋,以弥补海洋每年因蒸发量大于降水量而产生的亏损,达到全球性水循环的平衡(图 10-2)。

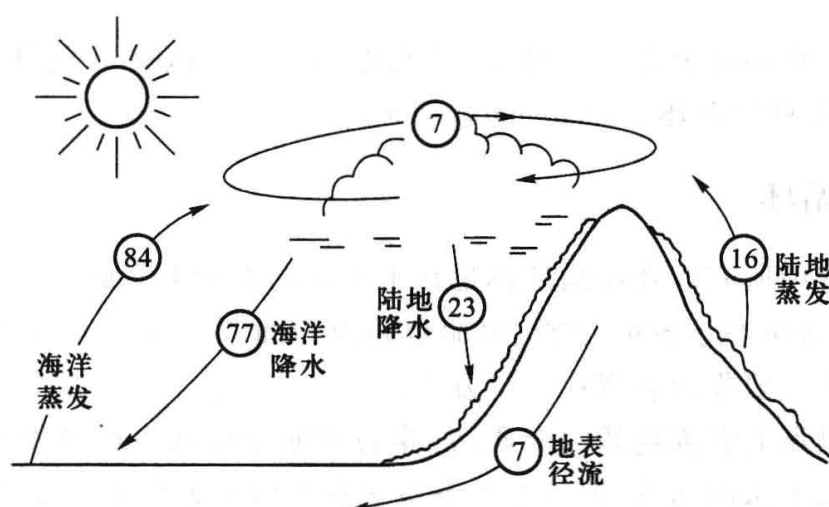


图 10-2 全球水循环 (Smith, 1974)

水循环的另一特点是,由于每年降到地面的雨雪大约有 35% 又以地表径流的形式流入海洋,这些地表径流能够溶解和携带大量的营养物质,因此它可以将各种营养物质从一个生态系统搬运到另一个生态系统,这对补充某些生态系统营养物质的不足起着重要作用。由于携带着各种营养物质的水总是从高处向低处流,所以高地往往比较贫瘠,而低地则比较肥沃,例如沼泽地和大陆架就是这种比较肥沃的低地,也是地球上生产力最高的生态系统之一。水的全球循环也影响地球热量的收支情况,对能量的传递和利用也有重要作用,地球上大量热能用于将冰融化为水,因此,水有防止温度发生剧烈波动的重要作用。

2. 生态系统中的水循环

生态系统中的水循环包括截取、渗透、蒸发、蒸腾和地表径流。植物在水循环中起着重要作用,植物通过根吸收土壤中的水分。与其他物质不同的是进入植物体的水分,只有 1% ~ 3% 参与植物体的建造并进入食物链,由其他营养级所利用,其余 97% ~ 98% 通过叶面蒸腾返回大气中,参与水分的再循环。例如,生长茂盛的水稻,一天大约吸收 70 t/hm^2 的水,这些被吸收的水分仅有 5% 用于维持原生质的功能和光合作用,其余大部分成为水蒸气从气孔排出。

不同的植被类型,蒸腾作用是不同的,而以森林植被的蒸腾最大,它在水的生物地球化学循环中的作用最为重要。森林的植物从地下吸收水分,经传导叶片后蒸发到大气中,可以调节大气的湿度,降低林区空气温度。降水时,森林树冠一般可以截留约 20% ~ 30%,对减少地表径流和水土流失有很大作用。所以,森林是水循环重要的调节者。

二、气体型循环

在气体循环中,物质的主要储存库是大气和海洋,循环与大气和海洋密切相连。凡属于气体型循环的物质,其分子或某些化合物常以气体的形式参与循环过程。这一类的物质有氧、二氧化碳、氮、氯、溴、氟等。气体循环速度比较快,物质来源充沛,不会枯竭。

1. 碳循环

碳是一切生物体中最基本的成分,有机体干重的 45% 以上是碳。据估计,全球碳储存量约为 $26 \times 10^{15} \text{ t}$,但绝大部分以碳酸盐的形式禁锢在岩石圈中,其次是储存在化石燃料中。生物可直接利用的碳是水圈和大气圈中以二氧化碳形式存在的碳,二氧化碳或存在于大气中,或溶解于水中,所有生命的碳源均是二氧化碳。碳的主要循环形式是从大气的二氧化碳蓄库开始,经过生产者的光合作用,把碳固定,生成糖类,然后经过消费者和分解者,在呼吸和残体腐败分解后,再回到大气蓄库中。碳被固定后始终与能流密切结合在一起,生态系统的生产力的高低也以单位面积中的碳来衡量。

植物通过光合作用,将大气中的二氧化碳固定在有机物中,包括合成多糖、脂肪和蛋白质,储存于植物体内。食草动物吃后经消化合成,通过一个一个营养级,再消化再合成。在这个过程中,部分碳又通过呼吸作用回到大气中;另一部分成为动物体的组分、动物排泄物和动植物残体中的碳,则由微生物分解为二氧化碳,再回到大气中。

除了大气,碳的另一个储存库是海洋,它的含碳量是大气的 50 倍,更重要的是海洋对于调节大气中的含碳量起着重要的作用。在水体中,同样由水生植物将大气中扩散到水上层的二氧化碳固定转化为糖类,通过食物链经消化合成,再

消化再合成,各种水生动植物呼吸作用又释放二氧化碳到大气中。动植物残体埋入水底,其中的碳都暂时离开循环。但是经过地质年代,又可以石灰岩或珊瑚礁的形式再露于地表;岩石圈中的碳也可以借助于岩石的风化和溶解、火山爆发等重返大气圈。一部分则转化为化石燃料,燃烧过程使大气中的二氧化碳含量增加(图 10-3)。

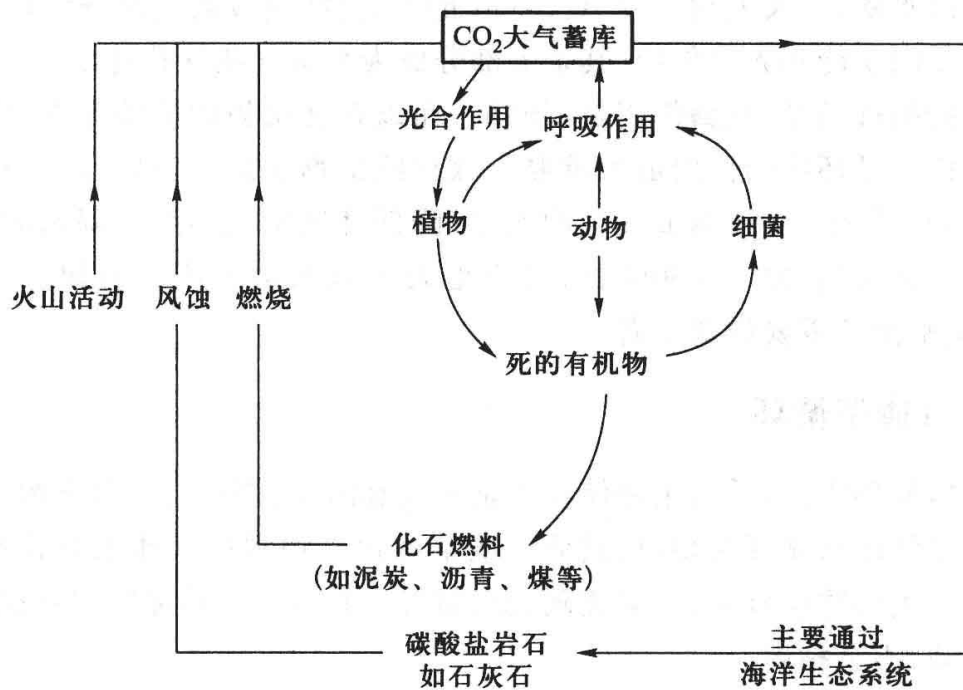


图 10-3 生态系统中的碳循环 (李博, 2000)

二氧化碳在大气圈和水圈之间的界面上通过扩散作用而相互交换。二氧化碳的移动方向,主要取决于在界面两侧的相对浓度,它总是从高浓度的一侧向低浓度的一侧扩散。借助于降水过程,二氧化碳也可进入水体。1 L 雨水中大约含有 0.3 mL 的二氧化碳。在土壤和水域生态系统中,溶解的二氧化碳可以和水结合形成碳酸,这个是可逆的,反应的方向取决于参加反应各成分的浓度。碳酸可以形成氢离子和碳酸氢根离子,而后者又可以进一步离解为氢离子和碳酸根离子。由此可以预见,如果大气中的二氧化碳发生局部短缺,就会引起一系列的补偿反应,水圈中的二氧化碳就会更多地进入大气圈中;同样,如果水圈中的二氧化碳在光合作用中被植物利用耗尽,也可以通过其他途径或从大气中得到补偿。总之,碳在生态系统中的含量过高或过低都能通过碳循环的自我调节机制而得到调整,并恢复到原有水平。大气中每年大约有 1×10^{11} t 的二氧化碳进入水体,同时水中每年也有相同数量的二氧化碳进入大气中,在陆地和大气之间,碳的交换也是平衡的,陆地的光合作用每年大约从大气中吸收 1.5×10^{10} t 碳,植物死后被分解约可释放出 1.7×10^{10} t 碳,森林是碳的主要吸收者,每年约可吸收 3.6×10^9 t 碳。因此,森林也是生物碳的主要储存库,约储存 482×10^9 t

碳,这相当于目前地球大气中含碳量的 $2/3$ 。

我国草地生态系统碳素总储量为 308×10^9 t 碳,占陆地生态系统碳素总储量的 15.2%,草地生态系统在碳循环研究中占有重要的位置。草地生态系统碳循环具有其独特的生物地球化学循环过程和作用,主要表现为:碳素储量绝大部分集中于土壤中,地上生物量中仅为 10%;草地生态系统不像森林生态系统那样具有明显的地上生物量,但由于地上部分受放牧、农垦等的影响,碳循环远较森林生态系统要强烈,地上部分碳循环不仅速度快,而且向大气排放二氧化碳的作用明显;作为主要碳储存库的地下部分,由于草地所处的特殊地理位置和气候条件,导致其地下部分分解普遍较慢,草地作为二氧化碳汇的作用更为明显。因此,对于草地生态系统独特的碳循环过程与机制的研究将会为正确评估整个陆地生态系统的碳源汇功能提供重要的数据基础。

在生态系统中,碳循环的速度是很快的,最快的在几分钟或几小时就能够返回大气,一般会在几周或几个月返回大气。一般来说,大气中二氧化碳的浓度基本上是恒定的。但是,近百年来,由于人类活动对碳循环的影响,一方面森林大量砍伐,另一方面在工业发展中大量化石燃料的燃烧,使得大气中二氧化碳的含量呈上升趋势。由于二氧化碳对来自太阳的短波辐射有高度的透过性,而对地球反射出来的长波辐射有高度的吸收性,这就有可能导致大气层低处的对流层变暖,而高处的平流层变冷,这一现象称为温室效应。

2. 氮循环

氮是构成蛋白质和核酸的主要元素,在生物学上具有重要意义。氮循环过程非常复杂,很多环节都有微生物参加,循环性能极为完善。

虽然大气化学成分中氮的含量非常丰富,有 78% 为氮气,然而氮气是一种惰性气体,植物不能够直接利用。因此,大气中的氮对生态系统来讲,不是决定性库。必须通过固氮作用将游离氮与氧结合成为硝酸盐或亚硝酸盐,或与氢结合成氨,才能为大部分生物所利用,参与蛋白质的合成。因此,氮被固定后,才能进入生态系统,参与循环。

氮在环境中的循环可用图 10-4 来表示。植物从土壤中吸收无机态的氮,主要是硝酸盐,用作合成蛋白质的原料。这样,环境中的氮进入了生态系统。植物中的氮一部分为食草动物所取食,合成动物蛋白质。在动物代谢过程中,一部分蛋白质分解为含氮的排泄物(尿素、尿酸),再经过细菌的作用,分解释放出氮气。动植物死亡后经微生物等分解者的分解作用,使有机态氮转化为无机态氮,形成硝酸盐。硝酸盐可再为植物所利用,继续参与循环,也可经反硝化细菌作用,形成氮气,返回大气库中。

因此,含氮有机物的转化和分解过程主要包括氨化作用、硝化作用和反硝化作用。

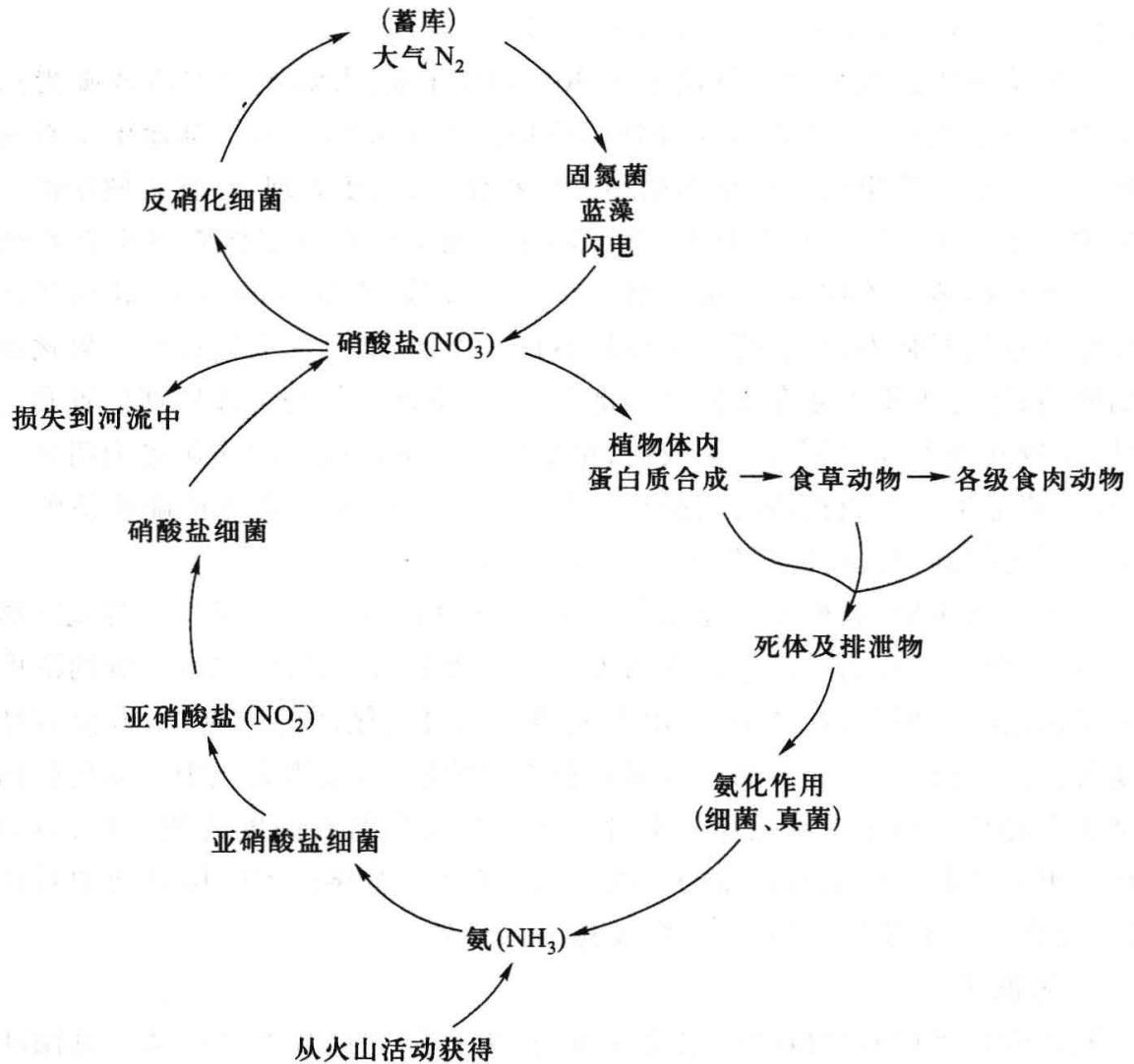


图 10-4 生态系统中氮循环(李博,2000)

氨化作用:由氨化细菌和真菌的作用将有机氮(氨基酸和核酸)分解成为氨与氨化合物,氨溶于水即成为 NH_4^+ , 可为植物所直接利用。氨无论在好氧还是在厌氧条件下均能发挥作用,形成的氨和铵盐可被植物利用,而且铵态氮易被胶体吸附,不易淋失,可继续转化为植物更易吸收的硝态氮,氨化作用在土壤氮素养分供应上有很大意义。

硝化作用:在通气情况良好的土壤中,氨化合物被亚硝酸盐细菌和硝酸盐细菌氧化为亚硝酸盐和硝酸盐,供植物吸收利用。土壤中还有一部分硝酸盐变为腐殖质的成分,或被雨水冲洗掉,然后径流到达湖泊和河流,最后到达海洋,为水生生物所利用。海洋中还有相当数量的氨沉积于深海而暂时离开循环。亚硝酸盐细菌和硝酸盐细菌都属自养型好氧性细菌,因此,硝化作用只能在好氧环境下发挥。氨态氮和硝态氮都属植物直接利用的有效态氮,它们常被作为土壤营养诊断的氮素养分指标。

反硝化作用:也称脱氮作用,在通气不良的条件下,反硝化细菌将硝酸盐转

变成分子氮,回到大气库中。

人工固氮对全球氮循环和环境的影响:工业固氮的发明以及氮肥被广泛使用,极大地促进了农业的发展,使农作物的产量大幅度提高。据联合国粮农组织有关统计资料,近十多年来化肥对农作物总产量增长的贡献率在 30% 以上,为解决全球粮食短缺做出了巨大贡献。但是与此同时,也破坏了全球氮循环平衡,造成严重的环境问题。

(1) 污染水体。氮肥被过量施用,导致大部分氮肥流失而进入水体,造成水体污染。水体硝酸盐(NO_3^-)含量过高对于生物是危险的,由于 NO_3^- 的溶解性极高,一部分 NO_3^- 随水渗入地下,造成地下水的污染。 NO_3^- 在消化管内可以转化为 NO_2^- , NO_2^- 可与血红蛋白相结合形成正铁血蛋白,导致红细胞运输氧功能的丧失。含过量 NO_3^- 的水对婴儿危害更为严重,可导致婴儿皮肤缺氧而呈蓝色,在眼部和口部尤为明显,这就是所谓的“蓝婴病”。此外, NO_2^- 与人体各类胺结合生成强致癌物亚硝胺,可引起癌症。未被吸收的氮肥可随着农田退水,流入池塘、河流、湖泊、海湾与磷共同作用造成水体富营养化,破坏天然水体的生态平衡,引起个别蓝藻、原生动物和藻类的种群大爆发,其死体的分解消耗大量氧气,从而造成鱼类等其他水生生物大量死亡,有些种类还产生毒素,污染空气,引发疾病。淡水的富营养化称为“水华”,海洋和海湾的富营养化称为“赤潮”。水体富营养化可导致一些水生生物死亡和灭绝,降低生物多样性,降低水的使用价值,破坏自然景观。

(2) 加速全球气温升高。未被吸收的 NO_3^- , 在土壤缺氧时,通过反硝化作用可产生 N_2O (俗称笑气), N_2O 是一种温室气体,其每个分子吸收地球红外辐射的能力比二氧化碳要高 200 多倍,它在大气中的寿命超过 100 年,近年来其产生量呈上升趋势,从而引起全球气温升高。

(3) 臭氧层破坏。 N_2O 不仅是一种温室气体,进入到平流层的 N_2O 还能破坏臭氧,造成到达地面的紫外线增多,对人体和其他生物造成伤害。

(4) 降低土壤质量。长期大量施用化肥,可引起土壤板结,破坏土壤的团粒结构,导致土壤酸化和肥力下降,土壤生物多样性降低。过多的 NO_3^- 和 NO_2^- 可在蔬菜和水果中残留,使蔬菜和水果的品质下降。

(5) 污染空气、形成酸雨。化石燃料与物质燃烧产生的 NO 、 NO_2 , 可形成光化学烟雾,造成空气污染,也可形成酸雨,对生物和材料产生巨大危害。

我国耕地面积仅占世界耕地面积的 7%, 而氮肥的消耗量占世界氮肥消耗量的 1/3。人类从工业固氮中获得巨大利益,但人类没有能预见其对于环境的不良后果;即使到现在,人类对于这些不良后果关注得仍然不足,远不如对大气二氧化碳含量上升的关注。进一步重视其不良后果,并加强科学研究是当前全球生态学的重要任务。

三、沉积型循环

沉积型循环的主要蓄库与岩石、土壤和水相联系,如磷、硫循环。沉积型循环速度比较慢,参与沉积型循环的物质,其分子或化合物主要是通过岩石的风化和沉积物的溶解转变为可被生物利用的营养物质,而海底沉积物转化为岩石圈成分则是一个相当长的、缓慢的、单向的物质转移过程,时间要以千年来计。这些沉积型循环物质的主要储存库在土壤、沉积物和岩石中,而无气体状态,因此这类物质循环的全球性不如气体型循环,循环性能也很不完善。属于沉积型循环的物质有:磷、钙、钾、钠、镁、锰、铁、铜、硅等,其中磷是较典型的沉积型循环物质,它从岩石中释放出来,最终又沉积在海底,转化为新的岩石。

矿质元素通过岩石风化等作用释放出来参与循环,又通过沉积等作用进入地壳而暂时离开循环。所以沉积型循环往往是不完全的循环,以沉积型方式循环的物质有磷、硫、钾等多种元素。

1. 磷循环

磷是生物不可缺少的重要元素,生物的代谢过程都需要磷的参与,磷是核酸、细胞膜和骨骼的主要成分,高能磷酸键在腺苷二磷酸(ADP)和腺苷三磷酸(ATP)之间可逆地转移,它是细胞内一切生化作用的能量。它还制约着生态系统,尤其是水域生态系统的光合生产力。因此,磷循环是促进生物圈功能过程的基础。

磷不存在任何气体形式的化合物,所以磷是典型的沉积型循环物质。沉积型循环物质主要有两种存在相:岩石相和溶解盐相。循环的起点源于岩石的风化,终于水中的沉积。由于风化侵蚀作用和人类的开采,磷被释放出来,由于降水成为可溶性磷酸盐,经由植物、食草动物和食肉动物而在生物之间流动,待生物死亡后被分解,又使其回到环境中。溶解性磷酸盐,也可随着水流,进入江河湖海,并沉积在海底。其中一部分长期留在海里,另一些可形成新的地壳,在风化后再次进入循环(图10-5)。

在陆地生态系统中,含磷有机物被细菌分解为磷酸盐,其中一部分又被植物再吸收,另一些则转化为不能被植物利用的化合物。同时,陆地的一部分磷由径流进入湖泊和海洋。在淡水和海洋生态系统中,磷酸盐能够迅速地被浮游植物所吸收,而后又转移到浮游动物和其他动物体内,浮游动物每天排出的磷与其生物量所含有的磷相等,所以使磷得以继续循环。浮游动物所排出的磷又有一部分是无机磷酸盐,可以为植物所利用,水体中其他的有机磷酸盐可被细菌利用,细菌又被其他的一些小动物所食用。一部分磷沉积在海洋中,沉积的磷随着海水的上涌被带到光合作用带,并被植物所吸收。

因动植物残体的下沉,常使得水表层的磷被耗尽而使深水中的磷积累过多。

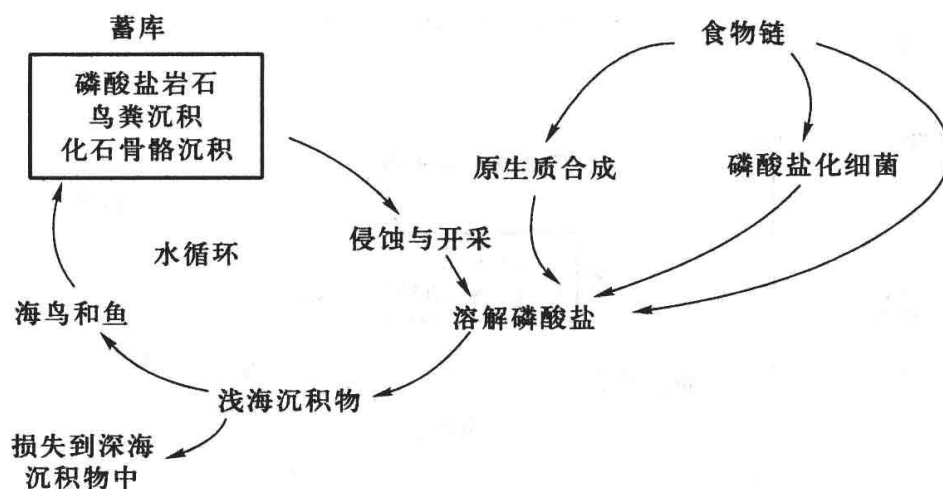


图 10-5 生态系统中的磷循环(李博,2000)

磷是具有可溶性的,但由于磷没有挥发性,所以,除了鸟粪和对海鱼的捕捞,磷没有再次回到陆地的有效途径。在深海处的磷沉积,只有在发生海陆变迁,由海底变为陆地后,才有可能因风化而再次释放出磷,否则就将永远脱离循环。正是由于这个原因,使陆地的磷损失越来越大。因此,磷的循环为不完全循环,现存量越来越少,特别是随着工业的发展而大量开采磷矿加速了这种损失。据估计,全世界磷蕴藏量只能维持 100 年左右,在生物圈中,磷参与循环的数量,目前正在减少,磷将成为人类和陆地生物生命活动的限制因子。

2. 硫循环

硫是原生质体的重要组分,它的主要蓄库是岩石圈,但它在大气圈中能自由移动,因此,硫循环有一个长期的沉积阶段和一个较短的气体阶段。在沉积相,硫被束缚在有机或无机沉积物中。

自然界中的火山爆发也可将岩石蓄库中的硫以硫化氢的形式释放到大气中,化石燃料的燃烧也将蓄库中的硫以二氧化硫的形式释放到大气中,可为植物吸收。

硫循环要经过气体型阶段。硫的主要蓄库是硫酸盐岩,但大气中也有少量的存在。在硫循环中涉及许多微生物的活动,生物体需要硫合成蛋白质和维生素。植物所需要的大部分硫主要来自土壤中的硫酸盐,同时可以从大气中的二氧化硫获得。植物中的硫通过食物链被动物所利用,或动植物死亡后,微生物对蛋白质的分解将硫释放到土壤中,然后再被微生物利用,以硫化氢或硫酸盐形式而释放硫。无色硫细菌既能将硫化氢还原为元素硫,又能氧化为硫酸;绿色硫细菌在有阳光时,能利用硫化氢作为氧的接收者;生活于沼泽和河口的紫细菌能使硫化氢氧化,形成硫酸盐,进入再循环,或者被生产者生物所吸收,或为硫酸还原细菌所利用(图 10-6)。

人类对硫循环的影响很大,通过燃烧化石燃料,人类每年向大气中输入的二

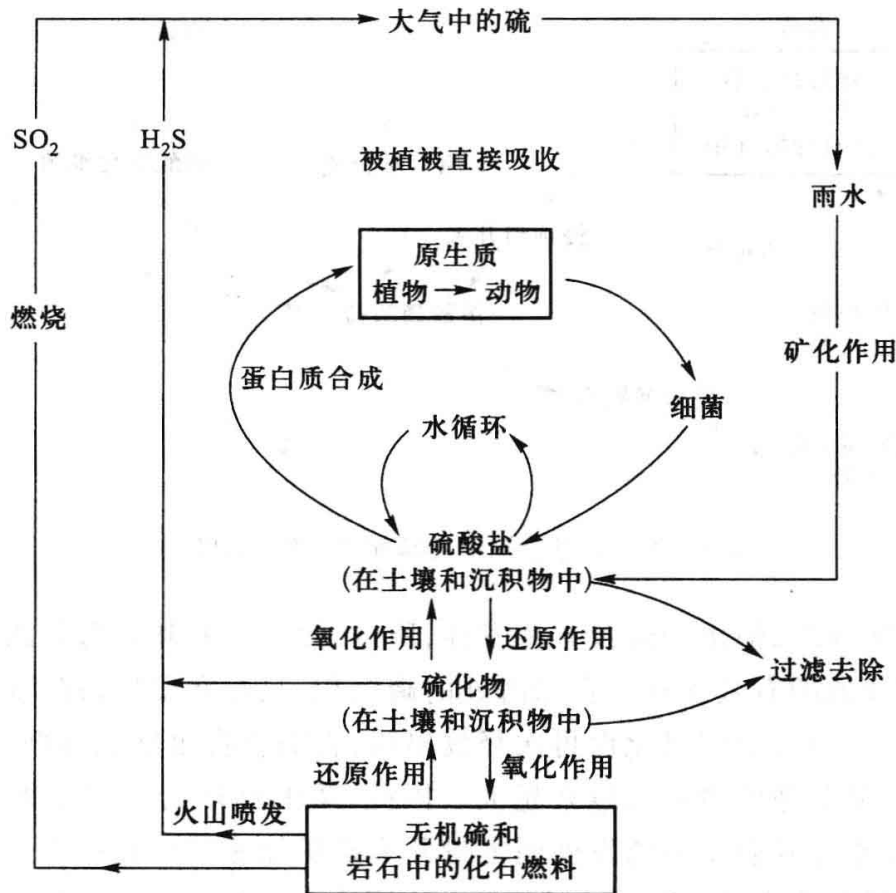


图 10-6 生态系统中的硫循环(李博,2000)

氧化硫已达 1.47×10^8 t, 其中 70% 来源于燃烧煤, 二氧化硫在大气中遇水蒸气反应形成硫酸, 大气中的硫酸对于环境有许多方面的影响, 对人类及动物的呼吸道产生刺激作用, 如果是细雾状的微小颗粒, 还能进入肺, 刺激敏感组织。二氧化硫浓度过高, 就会成为灾害性的空气污染, 例如伦敦 1952 年、纽约和东京 1960 年的二氧化硫灾害, 造成支气管性哮喘大增, 死亡率上升。空气中的污染物的种类很多, 现在往往将硫的浓度作为空气污染严重程度的指标, 空气中硫含量与人的健康关系最为密切。

四、人类活动对生物地球化学循环的影响

人类的生产活动在地球化学循环中具有非常重要的作用。它加速化学循环的进程, 扩大化学循环的规模。特别是可能破坏大气圈二氧化碳平衡、氧平衡和水平衡, 造成酸雨现象、地球“温室效应”现象, 使地球臭氧屏蔽可能受到破坏。这一切正逐渐引起人们的严重关切。

从活动性质上看:

(1) 开垦土地, 开矿等工程使地下矿物暴露于风化环境中, 从而加速了矿物的分解。由于提炼数亿吨纯金属, 造成了大量的废弃物排放。

(2) 化石燃料的使用,使自然界已经固定在矿物中的二氧化碳重新释放。

(3) 人类活动创造出新的物理化学条件,使地球化学循环具有新的特点。据 20 世纪 80 年代初的资料,人工合成的化合物迄今已达 500 万种,每年的生产量也在 6 000 万吨以上;人类活动释放到环境中的化学物质的数量,相当于火山活动和岩石风化过程释放的 10 ~ 100 倍,所有这些物质都进入地球化学循环,从而改变着原有的元素迁移平衡,加速化学循环,形成新的地球化学过程。

从具体内容上看:

(1) 人类活动对全球碳循环的影响体现在三方面:一是人为增加碳源;二是人为减少碳汇;三是气候变暖的反馈作用。碳循环是一个极其复杂的地球化学循环过程,包括碳元素在各个储库的储存和在不同储库之间的流通。不同时间尺度的碳的自然循环都保持着动态平衡状态。人类活动触动了这种平衡机制,成为当前全球碳循环变化的主要驱动因子。

(2) 由于化石燃料的大量使用和化肥产业的固氮为肥,地球的氮循环在过去 150 年里发生了很大的变化,空气中的氮氧化物($\text{NO}_x = \text{NO} + \text{NO}_2$)含量显著增加,因此也影响到了空气中氮同位素($\delta^{15}\text{N}$)的含量。

(3) 人类活动不断改变着自然环境,越来越强烈地影响水循环的过程。人类构筑水库,开凿运河、渠道、河网,以及大量开发利用地下水等,改变了水的原来径流路线,引起水的分布和水的运动状况的变化,人类对水的自然循环的作用构成了水的社会循环。城市和工矿区的大气污染和热岛效应也可改变本地区的水循环状况。农林垦殖、森林砍伐、城市化、水资源开发利用和生态环境恶化,引起蒸发、径流、下渗等过程的变化和陆面对太阳辐射的反照率、粗糙度、不透水面积的扩大等物理参数的变化。虽然这些影响是局部的,但其强度往往很大,有时它对水循环的影响可扩展至地区,甚至通过水圈、气圈的相互作用影响到全球范围。

第三节 有毒有害物质循环

一、有毒有害物质循环的一般特点

有毒有害物质的循环是指那些对有机体有毒有害的物质进入生态系统,通过食物链富集或被分解的过程。由于工农业迅速发展,人类向环境中投放的化学物质与日俱增,从而使生物圈中的有毒有害物质的数量与种类相应增加,这些物质一经排放到环境中便立即参与生态系统的循环,它们像其他物质循环一样,在食物链营养级上进行循环流动。所不同的是大多数有毒物质,尤其是人工合

成的大分子有机化合物和不可分解的重金属元素,在生物体内具有浓缩现象,在代谢过程中不能被排除,而被生物体同化,长期停留在生物体内,造成有机体中毒、死亡。这正是环境污染造成公害的原因。

有毒物质的生态系统循环与人类的关系最为密切,但又最为复杂。有毒物质循环的途径、在环境中的滞留时间、在有机体内浓缩的数量和速度,以及作用机制和对有机体影响的程度等都是十分重要的课题。

在一般情况下,毒性物质进入环境,常常被空气和水稀释到无害的程度,以致无法用仪器检测。即使是这样,对食物链上有机体的毒害依然存在。因为小剂量毒物在生物体内经过长期的积累和浓集,也可达到使生物体中毒致死的水平。同时,有毒物质在循环中经过空气流动和水的搬运以及在食物链上的流动,常常使有毒物质的毒性增加,进而造成中毒的过程复杂化。在自然界也存在着对毒性物质分解、减轻毒性的作用,例如,放射性物质的半衰期,以及某些生物对有毒物质的分解和同化作用;相反,也有某些有毒物质经过生态系统的循环后使毒性增加,例如汞的生物甲基化等。

与大量元素相比较,尽管有毒有害物质的数量少,但随着人类对环境的影响越来越大,向环境中排放的有害物质的数量和种类仍在增加,它对生态系统各营养级的生物的影响也与日俱增,甚至已引起生态灾难,所以对有毒物质在生态系统中循环规律的研究已成为保护人类自身所必需。

二、有毒有害物质循环实例

在生态系统中,有毒有害物质的循环途径因毒物的性质而异,下面以 DDT 和汞为例,分别介绍有机毒物和重金属元素在生态系统中循环的特点。

1. DDT

DDT 是一种人工合成的有机氯杀虫剂,它是一种化学性能稳定、不易分解且易扩散的化学物质,易溶于脂肪并且积累在动物的脂肪里,很易被有机体吸收,一旦进入体内就不能排泄出去,因为排泄要求水溶性。因此大量使用 DDT 这类非自然的物质,对生态系统构成了明显的危害。现在生物圈内几乎到处都有 DDT 的存在。

生态系统通过以下两个途径吸入人类喷洒的 DDT 并经过食物链加以富集。一是经过植物的茎和叶及根系进入植物体,在体内积累起来,被食草动物吃掉再被食肉动物所摄取,逐级浓缩;二是喷洒的 DDT 落入地面,经过土壤动物,例如吃土壤中有机物碎片的蚯蚓等,再被地上的食虫动物如小鸡所捕食,小鸡再被鹰等食肉鸟类所捕捉,逐级浓缩,这种通过食物链加以浓缩的过程称之为富集,或生物放大。图 10-7 说明了母乳中 DDT 和 PCB 含量与 3 个月以上的胎儿身体中含量的关系。

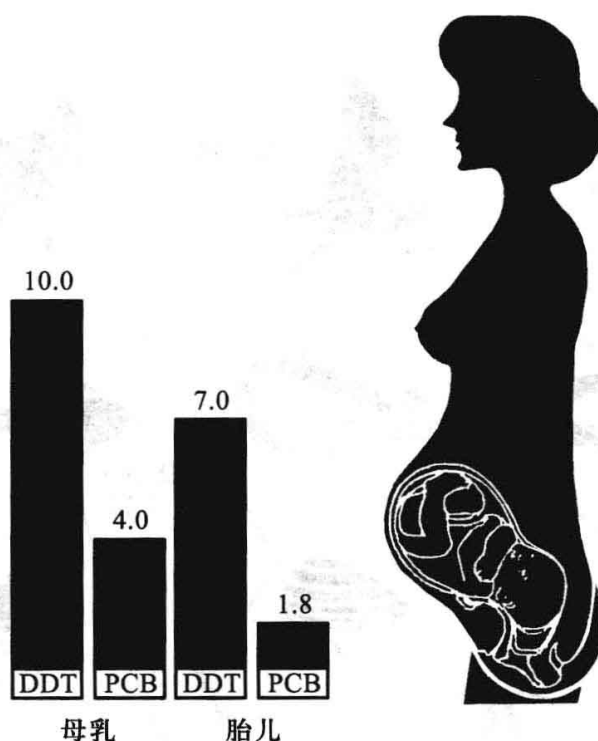


图 10-7 母乳与未出生婴儿身体中 DDT 和 PCB 的含量 (Ahlheim, 1989), 单位: mg/kg

在自然界中, 这些人工合成的大分子化合物由于不能被生物消化与分解, 沿食物链转移, 就表现为污染物的浓缩。食物链越复杂, 逐级积累浓度就越大, 呈倒金字塔形。在美国的密歇根湖, 湖底淤泥中的 DDT 浓度为 0.014 mg/L , 浮游藻类干物质中 DDT 含量明显升高, 在浮游动物体内已增加 10 倍, 最后在吃鱼的水鸟体内, DDT 浓度已升高到 98 mg/kg , 比湖底淤泥中的 DDT 浓度高出 1 000 倍, 营养级越高, 富集能力越强, 积累量越大。图 10-8 给出长短不同的 8 种食物链, 每条食物链都反映了这种富集的规律, 如水草中的 DDT 质量分数为 0.08 mg/kg , 蜗牛体中升高到 0.26 mg/kg , 到燕鸥就升高到了 $3.15 \sim 6.40 \text{ mg/kg}$, 燕鸥中的 DDT 质量分数比水草中的高出 40 ~ 80 倍。

在陆地生态系统中, 吸收了有机氯杀虫剂的牧草, 被马、牛、羊等食草动物吃掉, 在它们的肉里和奶里富集, 再被人食用, 污染人体, 对人类健康带来威胁。因此, DDT 已被许多国家所禁用。

2. 汞

汞是一种具有高度毒性的非生命必需元素, 日本的水俣病和瑞典野鸭突然灭迹就是汞污染造成的国际污染事件。汞在生物体内易与中枢神经系统的某些酶类结合, 因而容易引起神经错乱, 如疯癫、精神呆滞、昏迷以至死亡。此外, 汞和一种与 DNA 一起发生作用的蛋白质形成专一性的结合, 这是汞中毒引起先天性缺陷的原因。当汞进入生态系统中, 被环境中特定的微生物转化为汞的有机

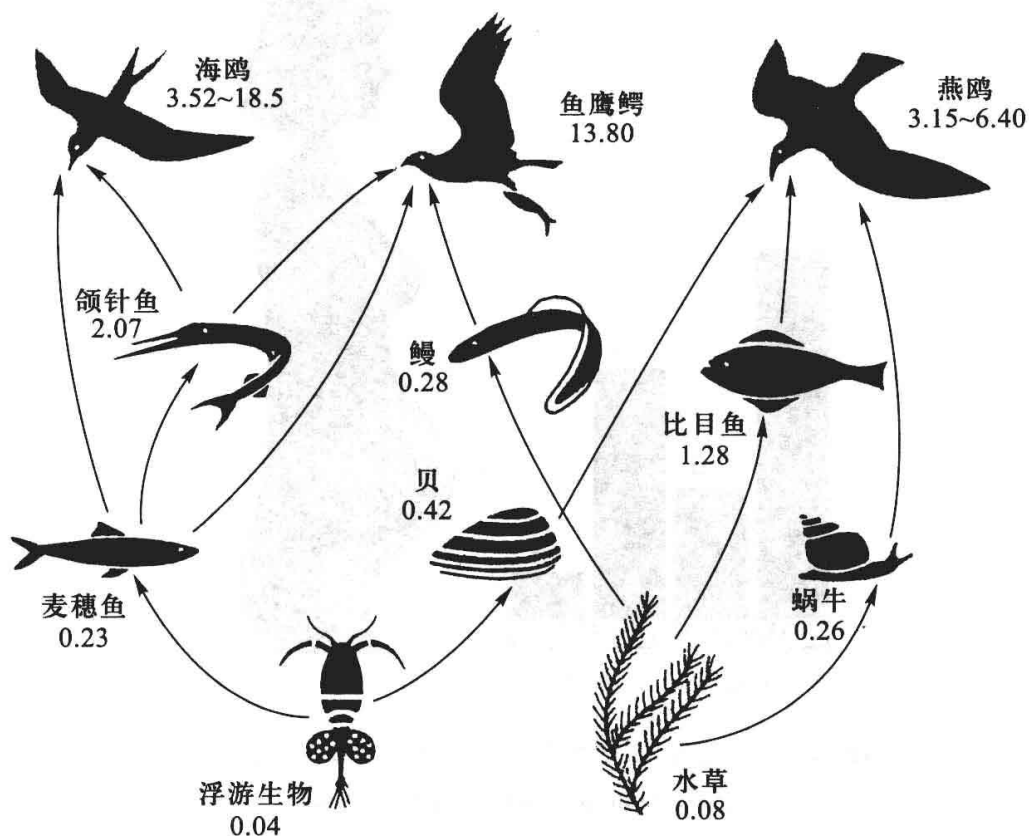


图 10-8 从浮游生物到水鸟的食物链中 DDT 质量分数 (mg/kg) 的增加 (Ahlheim, 1989)

化合物,如甲基汞,它是一种脂溶性的有机汞化合物,比无机汞毒性高 50 ~ 100 倍,且更易被其他生物所吸收,其毒性也明显增加,进入人体可分布全身,尤其进入肝、肾,最后到达脑部,且不易排泄掉。

汞循环是重金属在生态系统中循环的典型代表。地壳中的汞经过两条途径进入生态系统,一是通过火山爆发、岩石风化、岩溶等自然活动;一是经人类活动,如开采、冶炼、喷洒农药等。土壤和大气中的汞能在作物体内积累并通过食物链进入人体,对人类健康具有潜在危险。由于元素汞及其某些化合物在常温下呈液态,且可形成无色无味的汞蒸气,从而极易在土壤圈、生物圈和大气圈中迁移和转化(图 10-9)。

土壤-植物间的汞交换:在土壤-植物系统中,植物主要是通过根系从土壤中吸收汞,汞主要与土壤中多种无机和有机配体形成络合物,在作物体内积累并通过食物链进入人体中。汞的形态、植物的种类、植物的器官和生长阶段等的不同对汞的吸收与积累都有影响。

大气-植物间的汞交换:大气与植物间的交换包括植物对汞的吸收与释放。气态汞能直接为植物地上部分吸收的事实已有大量报道。另一方面,植物体内的汞在生长期內会部分地释放到大气中。

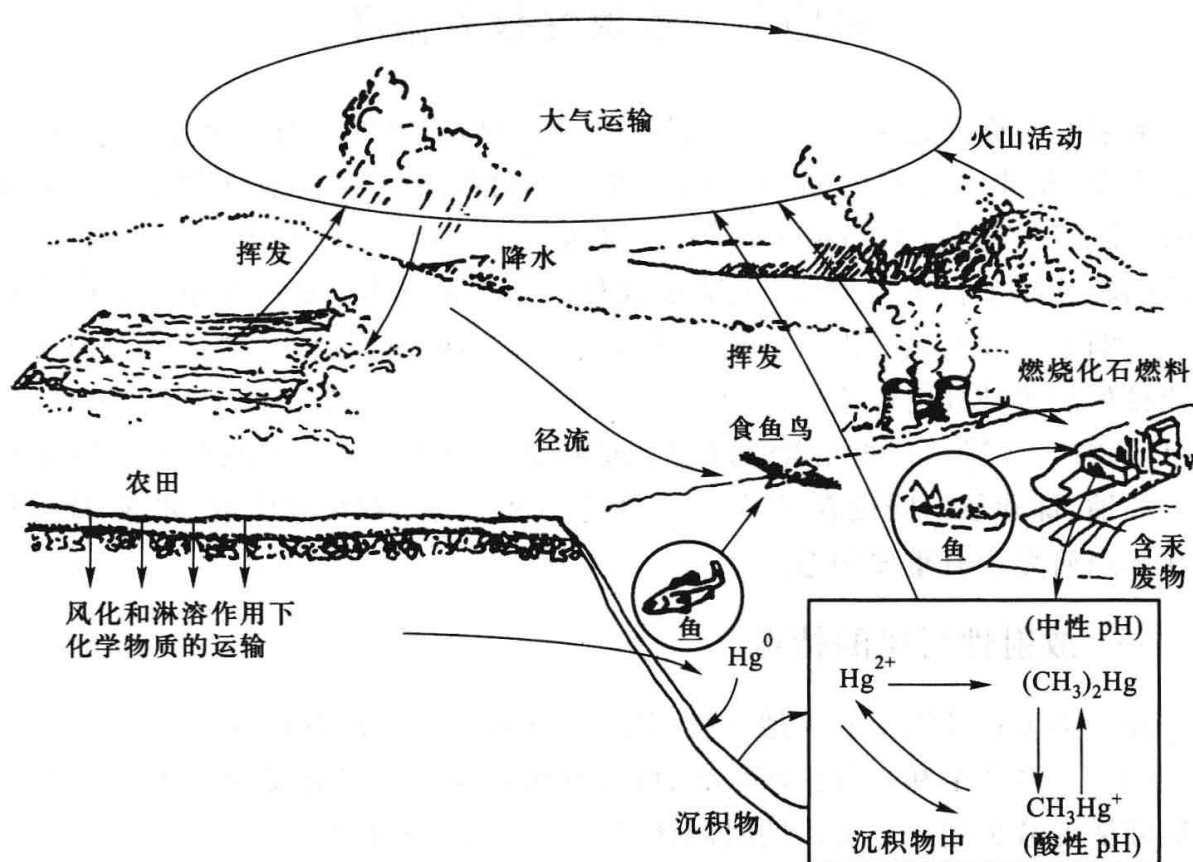


图 10-9 自然界中的汞循环(仿 Smith, 1980)

土壤-植物-大气中汞向人体的迁移:主要通过两条途径,一条是系统中的气态汞通过呼吸道进入人体。汞是一种易于挥发的元素,具有扩散性和较大的脂溶性,侵入呼吸道可被肺泡吸收,经血液进入全身组织。当大气中汞蒸气含量超过 300 ng/m^3 时,即会严重危害人体健康。另一条是系统中的汞在植物的可食部位累积,然后通过消化管进入人体。各种来源的汞进入土壤后,95%以上迅速被土壤吸附或固定。植物能利用的土壤汞是微乎其微的,因为土壤中的黏土矿物和有机质对汞具有强烈的吸附作用,且土壤中的汞化合物溶解度很小,可溶态汞仅占土壤库中汞储量的极少部分,但它却是不断地向植物提供的汞源,当植物富集了高浓度的汞时会受到汞毒害。有机汞、无机汞化合物和汞蒸气都会引起植物汞中毒。然而,在一般污染情况下植物不表现出汞的毒害症状,但此时植物体往往可富集较高水平的汞,这对主要靠陆生食物链生活的人类来说,却是一个非常严重的问题。根据 20 世纪 80 年代以来的报道,蔬菜可食部分含汞量超过食品卫生标准的现象时有发生。

第四节 放射性核素循环

放射性污染问题早为人们所关注。放射性物质像许多有毒物质一样,可被生物吸收、积累。元素的同位素物质可散发射线的称为放射性核素(radionuclide)或放射性同位素(radioisotope)。放射性的辐射源有天然和人工两大类。天然的辐射源来自宇宙射线、土壤水域和矿床中的射线,如岩石和土壤中含有铀、钍、镭 3 个放射系。人工的辐射源主要是医用射线源、核武器试验及原子能工业排放的各种放射性废物。放射性核素有铯(^{65}Zn)、锶(^{90}Sr)、铯(^{137}Cs)、碘(^{131}I)、磷(^{32}P)等。有些元素经过裂变或聚变,仅在几秒钟之内便能产生巨大能量。如铀、钍和氢的同位素氘、氚。有些并不裂变的放射性同位素,如碳、铍和磷等在示踪研究中有重要的意义。

一、放射性污染的特点

和人类生存环境中的其他污染相比,放射性污染有以下特点:

(1) 一旦产生和扩散到环境中,就不断对周围发出放射线,永不停止。其半衰期即活度减少到一半所需的时间从几分钟到几千年不等。

(2) 自然条件的阳光、温度无法改变放射性同位素的放射性活度,人们也无法用任何化学或物理手段使放射性同位素失去放射性。

(3) 放射性污染对人类作用有累积性。放射性污染是通过发射 α 、 β 、 γ 或中子射线来伤害人, α 、 β 、 γ 、中子等辐射都属于致电离辐射。

(4) 放射性污染不像化学污染,放射性辐射,哪怕强到直接致死水平,人类的感官对它都无任何直接感受,从而采取躲避防范行动,只能继续受害。

二、放射性核素在生态系统中的循环过程

放射性核素可在多种介质中循环,并能被生物富集。不论裂变或不裂变,通过核试验或核作用物都进入大气层。然后,通过降水、尘埃和其他物质以原子状态回到地球上(图 10-10)。人和生物既可直接受到环境放射源危害,也可因食物链带来的放射性污染而间接受害。放射性物质由食物链进入人体,随血液遍布全身,有的放射性物质在体内可存留 14 年之久。

陆地生态系统中的放射性核素主要来自大气颗粒的沉降以及液体和固体废物。生态系统中的植物通过叶子在大气中既可拦截污染颗粒,又可吸收放射性核素。植物还可以从土壤、落叶层中吸收放射性核素。从植物开始,放射性核素通过食物链在生态系统中迁移。例如, ^{90}Sr 和 ^{137}Cs 是生物地球化学循环中最为重要的两种放射性物质。放射性锶与稳定性元素钙的化学性质类似,与钙一起

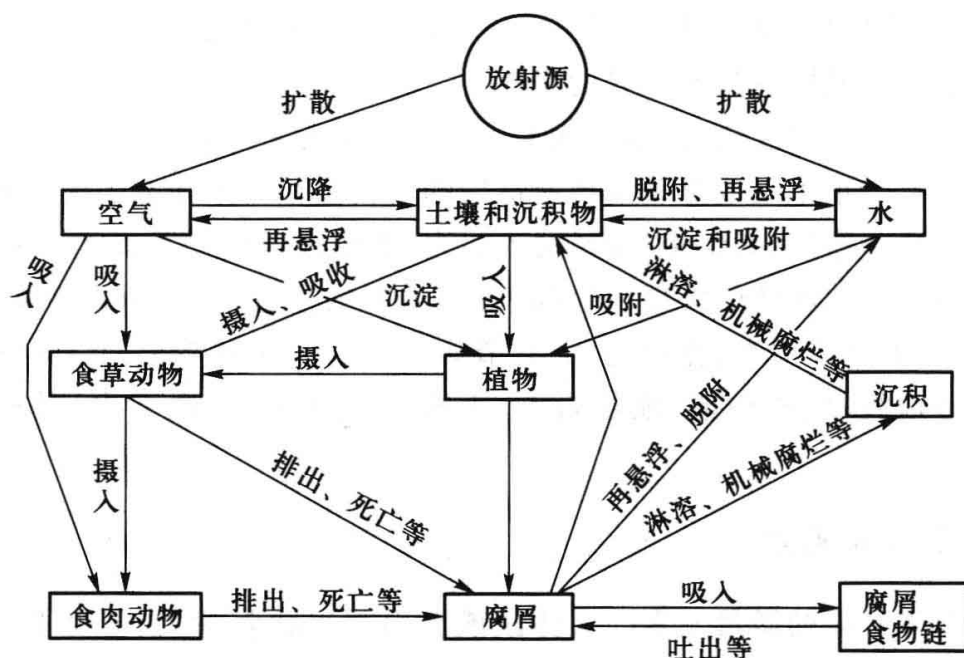


图 10-10 放射性核素在生态系统中的迁移过程
(仿 Whicker et al., 1982)

参与骨骼组织的生长代谢。

放射性核素对水域生态系统的污染大都是来自核电站排出的废物。进入水中的放射性物质成为水底的沉积物,并在淤泥和水之间不断循环。有些沉积物会被底栖动物和鱼类所吞食。某些海产动物,如软体动物能富集 ^{90}Sr ;牡蛎能富集大量 ^{65}Zn ;某些鱼类能富集 ^{55}Fe 。在食物链中,放射性核素浓度一般随营养层级增高而增加。

各种放射性核素在环境中经过食物链转移进入人体后,其放射线对机体产生持续照射,直到入射性核素蜕变成稳定性核素或全部被排出体外为止。就多数放射性核素而言,它们在机体内的分布是不均匀的。因此,常可观察到一定剂量下某些器官的局部效应。

第五节 生物地球化学循环与人体健康

一、地方病

对生命起重要作用的特定元素,迄今已确认的 14 种微量元素即 Fe、I、Cu、Mn、Zn、Co、Se、Cr、Sn、V、F、Ni、Si、Mo。地方病亦称生物地球化学性疾病,系指个别微量元素(在生物体内含量为万分之一以下)的含量超过或低于一般含量而直接或间接地引起生物体内微量元素平衡严重失调时产生的特殊性疾病。它有以下三个特征:① 发生在某一特定地区,同一定的自然环境有密切的关系;

② 通常由微量元素失衡引起并在一定地域内流行,年代比较久远;③ 有相当数量的患者表现出共同的甚至奇异的病症。

从环境地质学角度来看,地方病是由于地壳中元素分布不均匀,某些地区某种或某些元素严重不足或显著偏高所造成的。我国是一个地方病流行较严重的国家。地方病分布广、病情重、受威胁人口多,不仅严重危害了病区人民的健康,而且也阻碍着当地经济的发展。目前,我国主要的地方病有:地方性缺碘病、地方性氟病、地方性硒中毒、克山病、大骨节病等。它们在时空上的分布和地质环境中的地形地貌、地质构造、地层岩性、土壤、水(地表水、地下水)等因素密切相关。

二、微量元素碘

碘是人体必需的微量元素。人体缺碘会引起甲状腺肿大、智力下降等一系列严重后果。而缺碘症(iodine deficiency disorder, IDD)是流行广、危害大、受害人数多的一种病症。碘缺症影响甲状腺激素的形成,影响脑神经细胞的发育;影响体格的发育和基础的代谢。碘由陆地随水进入海洋,由海洋逸出进入大气,再通过降水进入陆地,形成一个大循环。在陆地生态系统中植物直接从水、土壤中吸收碘,而动物则从植物和水、空气中获得碘;在海洋生态系统中,浮游生物直接从海水和淤泥中获得碘,鱼虾、浮游动物则从水生生物中取得碘;人类则既可从动、植物中,又可直接从水和空气中获得碘。当然,不论是海洋或陆地产的动、植物都要从外界获得碘。所有生物中的碘,最终都要返回土壤、海洋中,由微生物分解成元素碘,继续被植物吸收利用(图 10-11)。

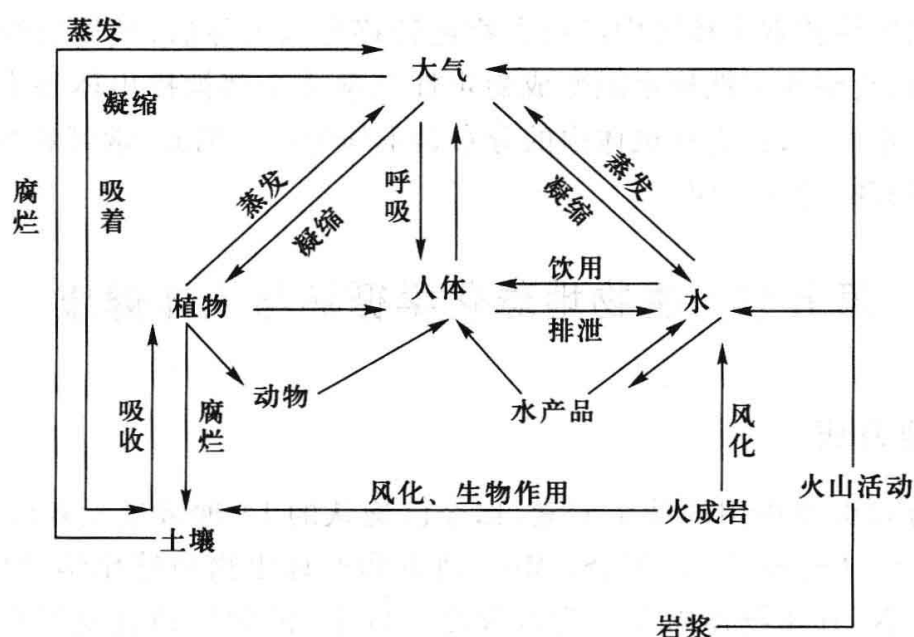


图 10-11 碘的生物地球化学循环(蔡晓明,2000)

三、微量元素硒

1. 地方性硒中毒

硒(Se)是机体必需的微量元素,具有重要的生理功能,能防止多种疾病的发生。由于环境和区域的不同 Se 的分布极不均匀,含量差异很大。但 Se 的摄入过多或过少都会对人体造成伤害。克山病和大骨节病都是缺 Se 引起的流行性地方病,而蹒跚病(blind staggers)和碱毒病(alkali disease)是由于土壤、饮水、食物中 Se 含量过高引起的地方性硒中毒,也是世界流行病。

2. 硒的分布与循环

硒是类金属元素,硒化合物一般有-2、0、+4、+6四种价态。硒在地表土壤中的分布呈现地带性差异,据20多个国家的报道可以看出,在地球的南北半球各有一条大致30°以上的中高纬度的缺硒分布带。在我国由东北向西南有一低硒带,克山病和大骨节病即流行于这一地带,土壤中平均含硒量约为0.1 mg/kg。

硒在天然水中以 Se^0 、 Se^{2-} 、 Se^{4+} 、 Se^{6+} 状态存在。地表水和地下水的硒平均变动范围在 $0.1 \sim 400 \mu\text{g/L}$ ，主要决定于地质结构的特征。地表水的硒含量受 pH 的影响很大。土壤中的硒以亚硒酸铁形态存在，一般累积在富铁层中。在富含有机质和腐殖质的土壤中易积累硒。硒能氧化成比较易溶的硒酸。在淋溶作用下，硒可从土中排出。在灌溉水中增加微量的硒，可明显提高植物各部分的含硒量。农作物、牧草等都对硒有一定的富集作用。在生物体内的硒都是以有机物、硒蛋白质的形式存在。将硒蛋白质水解证实硒主要以硒代半胱氨酸形式存在(图 10-12)。

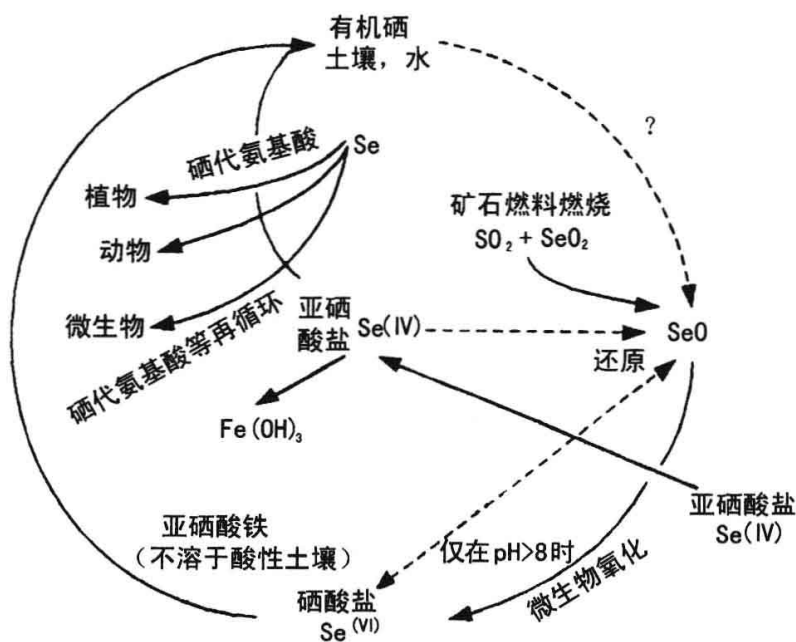


图 10-12 硒在自然界的循环(蔡晓明,2000)

人体中硒的水平取决于摄入食物的含量及其存在形式。硒化合物经消化管进入机体后都易被吸收。吸收的硒广泛分布于体内,在肝和肾中可富集,在脾、肺、心肌、骨骼肌和脑中的含量依次递减,在脂肪中几乎无硒。

人和动物的食物缺硒时,体内 GSHpx 活性低;脂质过氧化物增多;在生物膜磷脂中的不饱和脂肪酸类易被过氧化成脂质过氧化物,从而造成内细胞损伤。补硒则可起到清除过氧化物和自由基的作用。

思 考 题

1. 物质循环的特点。
2. 生态系统物质循环有哪几种主要类型?
3. 全球碳循环包括哪些重要的生物和非生物过程?

第十一章 生态系统的自组织 调节与系统稳定性

第一节 生态系统的退化与恢复

一、生态系统的退化

生态系统退化指在一定的时空背景下,生态系统受自然因素、人为因素或两者的共同干扰,某些要素或系统整体发生不利于生物和人类生存的量变和质变。例如,草地退化既是草地生态系统结构特征与物质循环等功能过程的恶化,又是草地生态系统的生产与生态功能衰退的现象,它既包括“草”的退化,也包括“地”的退化。

自然因素的作用:在生态系统中,无论是生产者、消费者,还是分解者,它们的生存和生命活动均与栖息地的土质、温度、降水、风力等自然因素密切相关。例如,气候干旱使生态系统内水源枯竭,土层疏松而干燥,土壤肥力下降,植物种类与数量显著减少,相应的动物种类与数量也明显减少,系统生产力下降。

人为干扰的作用:人类是生态系统中最活跃、最积极的因素。千百年来,随着科技的进步,生产力的发展,社会需求的增加,人类以不同的方式越来越强烈地干扰着自然生态系统的稳态。人类用自己强大的技术力量不停地向大自然宣战,改造自然,征服自然,意图主宰大自然的命运。人类对生态系统的干扰方式多种多样,归纳起来,有如下两大方面:一是对生态系统结构的干扰,即由于人类对自然资源的无度索取,引起自然生态系统结构的变化,如砍伐森林、过度放牧、乱捕滥猎、围湖造田等,造成了生态系统的结构性失衡;二是对生态系统功能的干扰,即由于大量工业和生活废物排入自然界,改变了原有的生态系统自我调节、自我净化的能力,造成了生态系统的功能性失衡。

二、生态系统的恢复

生态系统恢复是针对生态系统受损而言的,受损就是生态系统结构、功能和关系受破坏;而生态恢复就是恢复生态系统合理的结构、高效的功能和协调的关系。生态恢复的目标是把受损的生态系统返回到它先前的,或类似先前的,或有用的状态,最终使受损的生态系统明显地融合在周围的景观中,或看上去类似或起的作用像某一熟悉且可接受的环境。由此可见,恢复不等于复原,恢复包含着

创造与重建,当然,这种创造与重建都是有原则的。以退化草原的生态恢复为例,恢复草原的最初目标是维持生产力,保证家畜产量;其次是本地动植物物种的保存,包括不直接影响草地承载力的那些动植物(任海,2001)。

受损生态系统的恢复可以遵循两个模式途径:当生态系统受损是不超负荷并是可逆的情况下,压力和干扰被移去后,可在自然过程中恢复。如对退化草场进行围栏保护,几年之后草场即可得到恢复。另一种是生态系统的受损是超负荷的,并发生不可逆变化,只依靠自然过程并不能使系统恢复到初始状态,必须依靠人的帮助。必要时,还须用特殊的方法,至少要使受损状态得到控制。

第二节 生态系统的自组织调节

生态系统在人类活动和自然环境变化的影响下不断地改变着它的状态。其重要特点是它常常趋向于达到一种稳态或平衡状态,这种稳态是靠自我调节来实现的。调节主要是通过反馈进行的。当生态系统中某一成分发生变化时,它必然会引起其他成分出现相应的变化,这种变化又会反过来影响最初发生变化的那种成分,使其变化减弱或增强,这种过程就叫反馈。生态系统中的反馈现象十分复杂,既表现在生物组分与环境之间,也表现在生物各组分之间和结构与功能之间。所以,当生态系统受到外界干扰破坏时,只要不过分严重,一般都可以通过自我调节使系统得到修复,维持其稳定与平衡。负反馈能够使生态系统趋于平衡或稳态。

这不仅说明生态系统有受外界干扰发生变化的一面,也有主动应变的一面。也就是生态系统可以通过自组织作用形成自组织系统,以致成为一个自调节的自控系统,它表现为能够自动地从无序状态转变为有序状态。从热力学的观点来说,“自组织”是指一个系统通过与外界交换物质、能量和信息,而不断地降低自身的熵含量,提高其有序度的过程。也就是环境中的物质和能量从系统外部输入到系统中,通过食物链所构成的营养结构在系统内部定向而有规律地传输、转化,它的一部分在系统内部累积形成新结构的自由能,而其余部分则从系统表面输出,这个过程的永续,就不断地降低生态系统的熵水平,并使生态系统始终处于低熵状态,这就使系统积累越来越多的自由能,并使生态系统的耗散结构越来越复杂,越来越有序。

生态系统自组织的特征包括:动态演化特征、非线性特征、自反馈特征、循环再生特征、协同共生特征。动态演化是生态系统自组织有序之源。非线性是生态系统自组织的内在动因。自反馈是生态系统自组织运行的基本方法。循环再生是生态系统自组织运行的可靠保证。协同共生是生态系统自组织运行的必然要求。由于生态系统的组成与结构的多样性及其变化,涉及从个体、种群、群落、

生态系统、景观、区域等不同的时空尺度,因此,多层次系统在外界条件变化较大时都具有维持系统内理化状态相对稳定的能力,即内稳态。然而,自组织系统中最重要的是系统对自身结构和过程的调控。在一般情况下,系统总是能够应对干扰,使自身的结构和过程趋向于保持一个变化较小的状态。所有等级层次的生命系统都具有稳定性调控能力,其维持生命系统稳定性和内稳态的机制就是负反馈作用(常杰,2010)。

第三节 生态系统的稳定性及其维持

生态系统是否稳定,取决于生态系统的结构、功能和进化特征以及外界干扰的强度和特性。因此,当稳定性意指“群落的种类组成和结构长久存在”时,成熟的生态系统比较稳定,此类群落的主要组成种是长寿的,难以迅速被取代,其组成改变十分缓慢,并且能抵抗其他物种的侵入。若稳定性意指“群落抵抗干扰并在短时间内恢复到原有状态的能力”,处于演替早期阶段的生态系统就更为稳定。

平衡和稳定性是相互联系的两个概念。平衡点或平衡状态一般是指系统中所有变化因素得到均衡时的状态,或某一个或多个状态变量保持不变的系统状态,平衡点可能是稳定的、中性稳定的,或不稳定的。平衡可能是静态的(相对的)和动态的(绝对的)。稳定性所指的是保持平衡态和受扰动后恢复到原平衡态的能力。由于稳定性是生态系统的一个综合特征,所以它只能根据与生态系统具体特征相关的某些实验结果来推断。

一、生态系统的稳定性

生态系统稳定性指标体系的建立必然涉及生态系统组织程度的度量。为了说明这种度量,下面介绍几个基本概念(周集中,1990)。

1. 涨落、序、稳定性

(1) 涨落:是系统在内部因子或外部因子影响下偏离某一稳定态的波动。具体的涨落可分为以下情况。

内涨落——系统自组织行为的结果;

外涨落——环境强加给系统的结果;

巨涨落——系统达到一个新稳态的涨落;

微涨落——使系统偏离稳态但最终还保持原稳态的涨落;

正涨落——使系统有序程度增加的涨落;

负涨落——使系统有序程度下降的涨落。

(2) 序:是指系统结构和过程的有规则的排列方式。这里的序可以从有序

程度高和有序程度低等概念来讨论。

(3) 涨落与序:自然界的各种干扰是很频繁的,干扰所产生的无数微涨落形成的巨涨落可破坏原来的稳态,使系统处于不稳定形态,继而进一步形成新的有序结构。如生态系统从原生演替到次生,进而演替到顶极,这个过程就是生态系统从有序程度低的稳态,到无序的不稳定态,再到有序程度高的稳态发展的进化过程。相反,由砍伐森林引起水土流失和环境恶化的过程就是生态系统从有序程度较高的稳态向有序程度较低的稳态演变的退化过程。而涨落是形成新的有序程度更高和更低的稳态的杠杆。不言而喻,由于涨落的性质不同,它既能引起生态序的增加,也能引起生态序的降低。总之,新的序是在涨落的触发下形成的。

(4) 序与稳定性:生态系统的进化过程是系统从有序性较低的稳态向有序性较高的稳态的发展过程,这意味着,有序性和稳定性是一致的。因此,可以根据有序性来研究稳定性。

2. 熵、负熵、耗散结构、稳定性

(1) 熵:熵的宏观意义是:系统接近平衡态的一种量度,系统的熵越大,说明它越接近平衡态。换句话说,熵的大小反映了系统接近平衡的程度。

熵的微观意义是:系统无序性(亦即混乱度)的一种度量。因为系统的微观状态数越多,则熵就越大,说明系统就越混乱,越无序。所以说,熵的增加就意味着系统无序性的增加。

在任何系统中,总熵的变化由两个部分组成:

$$dS = dS_i + dS_e$$

式中: dS ——总熵变化;

dS_i ——系统内部在不可逆过程中所产生的熵变(也叫做熵产生,其值恒大于零);

dS_e ——系统与环境发生物质和能量交换而产生的熵变(也叫做熵流,其值可正,可负,可为零)。

(2) 负熵:负熵就是“带负号的熵”,或者说是熵值的减少。负熵是系统有序度大小的度量,熵值的减少,意味着系统有序度的增加,系统负熵越大,则有序性就越强。如果系统从外界获得的负熵流大于内部的熵产生,那么系统的熵便小于零,熵值的减少会使有序性增加,这样系统便会从一定的有序结构上升到更高一级的有序结构上去,结果是系统成长;如果系统所获得的负熵恰好等于系统内部的熵产生,那么系统的熵便等于零,于是,系统便维持在一定的有序结构上不再变化;如果系统从外界获得的负熵小于内部的熵产生,那么系统的熵便会随着时间的推移而增加,最终使系统崩溃瓦解。当生态系统达到顶极状态时,负熵和有序性达到最大值,这时,生态系统具有一个远离其热力学平衡态的稳定结

构,这个新的有序的时空结构就叫耗散结构。因为它的形成是一个由量变到质变、由无序到有序的过程,因此,可以将其看作是一个自组织过程或自组织现象。

由此看来,由于生态系统稳定性的物理意义是系统状态不随时间变化,因此,任何一个体系内部的变化总是趋稳的,但外部的变化总是破坏这种趋势,生态系统在结构和功能方面的有序性和稳定性则要靠连续不断地来自外界的负熵流来维持。

稳定性可以用熵指标来测度,可以通过熵的计算来对稳定性进行评估,因为

$$dS/dt = dS_i/dt + dS_e/dt$$

当 $dS/dt > 0$, 即 $dS_i/dt > -dS_e/dt$ 时, 负熵流不足以抵消熵产生, 因此系统的不可逆过程无法进行下去, 系统将会解体。当 $dS/dt = 0$, 即 $dS_i/dt = -dS_e/dt$ 时, 负熵流抵消熵产生, 在热力学的意义上是生态系统处于定常状态。当 $dS/dt < 0$, 即 $dS_i/dt < -dS_e/dt$ 时, 负熵流足够充分, 生态系统通过自组织作用可以向有序化方向继续顺利发展, 这时的生态系统是优良的、进化的。

由此看来,生态系统无论是系统的状态、自组织作用、系统的稳定性和系统动态的基本特征,都是与耗散结构的四大特征相似的。

二、生态系统稳定性的维持

由于生态系统在结构和功能方面的有序性和稳定性是靠连续不断地来自外界的负熵流来维持的,因此,生态系统的稳定性是通过熵最小化过程实现的。

在稳定状态下,耗散系统的熵发生率小于任何相邻的非稳定态,称为最小耗散原理。系统组分的非线性作用和随机性使耗散结构对小的局部性扰动很敏感,以至于产生涨落现象。在远离平衡态的非线性区,一个小的涨落可引起自我放大效应,熵产生率随之增加,直至新的稳定态出现,熵值又重新达到局部最小化。

涨落意味着系统不稳定,但却是新的耗散结构形成的触发机制或作用杠杆。稳定源于涨落,有序出自无序。这种自组织过程可以产生所谓的分层稳定性,其有序性越来越高,也正是这种过程产生了开放系统的等级结构。

由此产生的等级系统可理解为一个由若干有秩序的层次所组成的系统,从低层次到高层次,由有序程度低到有序程度高。

当生态系统处于高度有序的内稳态时,这种状态是通过两类反馈机制来控制 and 调节的,负反馈机制能提高生态系统内稳定的程度,而正反馈机制则破坏生态系统的内稳定状态。生态系统的稳定程度依赖于这两类性质完全不同的反馈机制的平衡。

有关生态系统的复杂性是增加还是降低,与生态系统中物种间相互作用的

性质特征有关。负反馈机制能够提高内稳定的程度,正反馈机制则能够破坏内稳定状态。生态系统的稳定程度取决于这两类性质完全不同的反馈机制的平衡。物种数量、关联度、相互作用强度是形成反馈机制的基础,如果这些因素的增加导致更多的负反馈机制的产生,稳定性就会随着复杂性的增加而增加;如果这些因素的增加导致更多的正反馈机制的产生,稳定性就会随着复杂性的增加而降低。显然,生态系统的稳定性既不会总是随着复杂性增加而线性增加,也不会总是随着复杂性增加而线性减少,而是会存在一个最优点,使得稳定性达到最高,这一理论称为最优复杂性假说。

第四节 盖亚假说

生态系统的自组织调节与生态系统的稳定性问题,只是说明了生态系统有受外界干扰发生变化的一面,其另一面就是主动应变的一面。

一、盖亚假说的提出

英国独立科学家 James E. Lovelock 和美国微生物学家 Lynn Margulis 在 20 世纪 70 年代提出大地女神假说(Gaia Hypothesis, 又称盖亚假说)。

盖亚假说启示人们,环境问题是涉及整个地球生态系统的问题,要解决这个问题迫切需要用系统的或整体的观点和方法来认识人类的生产和生活方式对地球特别是生态环境的影响,需要人类共同行动还地球母亲一个惬意的生存环境。

传统理论认为,有机生命只能是适应环境,如果不能适应环境就会消亡。所以,环境变化是不可抗拒的,地球上的生命所能做到的也只能是适应,即通过生态系统的自组织调节来实现。这种理论没有深刻地剖析地球与周围生物存在着互动关系,甚至也没有把地球看作是一个活的有机体,更没有把地球当作一个生理系统。进入 20 世纪英国科学家 Lovelock 在前人的基础上提出了一种全新的地球系统观——盖亚假说(韩兴国,1992,肖广岭,2001)。

尽管对盖亚假说还有争论,但盖亚假说的确提出了如何看待地球上生物之间和生物与其环境之间关系的新理论。盖亚假说明确地强调了生物总体和环境的关系,它第一次提出了地球上的所有生物的共同合作是地球表面条件稳定的基础。它对于我们理解生态系统的发展和稳定性,对于我们认识生物间的相互关系、保护资源和揭示其他星球上的生命都具有重要的理论和实践意义。

人类应该认识到,自组织系统中最重要的过程是系统对自身结构和过程的调控。一般情况下,系统总是能够应对干扰,使自身的结构和过程趋向于保持一个变化较小的状态——稳定性(stability)。由于所有等级层次的生命系统都具

有稳定性调控能力,所以,即使在巨大的干扰压力下,生命系统也不会崩溃。盖亚假说告诉人类,对自己的家园要有信心。

二、盖亚假说的现实意义

地球生物圈之所以适宜人类,在于它是由诸多的要素协调统一组成,这些要素之间又是相互补充和互动的。然而从远古时代至今高度发达的工业文明甚至后工业文明时代已经到来,人类已经基本掌握了生物圈的规律,并开始大举地征服地球——这个曾经孕育人类的母亲。人类赖以生存的地球已经伤痕累累,不再像以前那样可以任人类肆无忌惮地索取。人类是唯一有力量摧毁地球生物圈的物种,同样,让地球母亲重拾原初样貌的主动权也掌握在人类手中。鉴于此,我们是不是应该停下脚步来,抚慰这位千疮百孔的地球母亲?

人类应把大地当作一个活的生命来看待,土地不仅仅是土壤,它是能量通过一个由土壤、植物以及动物所组成的环路的源泉,是所有生命的母体。正是地球孕育了人类子民,地球母亲也因此被冠以“盖亚”的美名。随着现代自然科学的兴起,地球母亲的观念变为一种浪漫的和富有诗意的传统离开了自然科学。现代地球科学、大气科学、生态学和微生物学等领域交叉研究的最新成果,使地球又成为了科学家的研究对象,地球重新被人类重视起来了。特别是工业文明之后,工业革命加快生产力飞速发展的同时也引发了一系列的环境问题,人类生存其上的地球生物圈正被毫无节制地开发着,生物圈失去了往日的平衡。盖亚假说启示人们,解决这个问题就需要用系统的或整体的观点和方法来认识和处理问题。在盖亚假说具有科学意义的同时,盖亚假说也从道义上提醒人们,包括人类在内的所有生物都是地球母亲的后代,人类既不是地球的主人,也不是地球的管理者,只是地球母亲的后代之一。因此,人类应该热爱和保护地球母亲,并与其他生物和睦相处。

三、共筑人类家园

根据盖亚理论,人类以及各种不同形式的生命之所以能在地球上存在就在于地球本身是一个巨大的生命体。地球拥有的盖亚系统包括陆地、海洋以及大气和生物群,在相互作用与循环均衡中为所有生命提供了生存前提。由此出发,可以得出地球上的万物是相互关联的。这样看来,地球不仅是所有生命的母亲,更是这所有生命的家园,人类只是地球家园中的成员,如果没有人类,地球家园依旧可以维系,但是如果没有了家园,人类就无处栖息。

“我和你,心连心,同住地球村”。通过努力,实现人与人之间的和谐,并在此过程中同时达到人与自然的和谐,捍卫好地球家园,还地球家园最适宜人类居住的原初形态,这是同住地球村的村民们新的更大的共同梦想。地球家园的持

续发展事关人类的生存与发展,事关人类的前途命运。全球性的资源 and 环境危机,要求世界各国采取行动妥善应对,只有这样我们居住的地球家园才有望变得更加蔚蓝可爱、生机盎然。人们有理由相信,人类赖以生存的地球家园一定会更加和谐美好,地球家园势必会成为人类永久居住的伊甸园。

思 考 题

1. 试述草原生态系统的退化过程与恢复过程。
2. 如何维持生态系统的稳定性?
3. 综述盖亚假说的现实意义。

第十二章 陆地生态系统

通过第十二、十三、十四章对主要自然生态系统类型,以及景观生态学和全球变化生态学的学习。使学生认识生态系统的多样性和变化规律,且能更好地理解保护生态环境和恢复已经退化的生态系统的重要性。

第一节 概 述

地理位置、气候条件及下垫面的差异决定了地球上生态系统的多样性。由于地球表面有陆地与水体之分,因此,生态系统可以分为陆地生态系统和水域生态系统。虽然全球陆地面积占地球总面积的比例尚不到 $1/3$,但陆地生物群落的现存生物量却占到全球的 99% 以上。人类自出现以来就生活在陆地上,陆地生态系统与人类的关系最为密切。

一、陆地生态系统的特点

陆地生态系统的非生物环境具有极大的复杂性和变异性,尤其水分、热量等重要生态因子的不均匀分布、组合,为生物的生存和发展提供了多种多样的适宜环境;而土壤的发育和与大气的直接接触,又为生物提供了丰富的营养物质,从而使陆生生物的种类极其浩繁,生物群落的类型多样性十分丰富。

陆地生态系统由于没有水的覆盖,温度变化大,于是空气温度的变化和极端性要比水环境更为明显。因此,全球气候变化对陆地生态系统具有更明显的影响。此外,人类为了满足其生存的需求,农作物生产和畜牧业等一系列经济活动都极大地改变着陆地生态系统。

二、陆地生态系统的分布格局

植物是陆地生态系统的初级生产者,植被类型决定着陆地生态系统的外貌。世界的植被类型呈现出带状分布,就是适应气候条件变化(主要是热量、水分及其配合状况)的结果。地球上的气候沿着纬度、经度和高度三个方向改变,与之相应的植被也沿着这三个方向出现条带状分布。前二者构成植被分布的水平地带性,后者构成垂直地带性(图 12-1)。

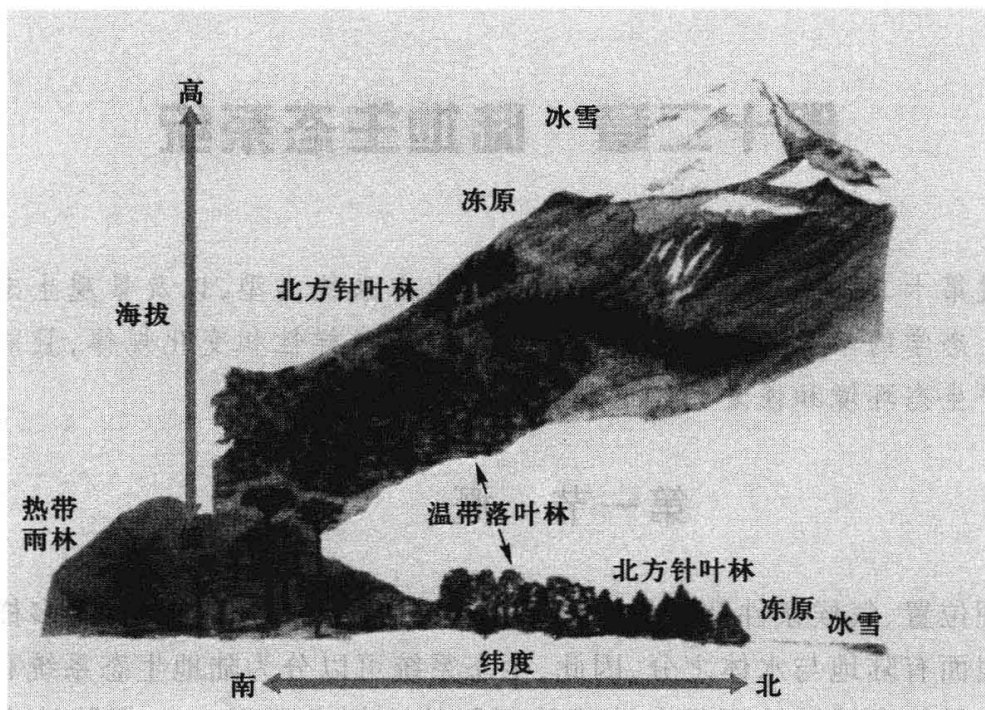


图 12-1 水平地带分布与垂直地带分布

(一) 水平地带性分布

地球表面的水热条件等环境要素,沿纬度或经度方向发生递变,从而引起植被也沿纬度或经度方向呈水平更替的现象,这称为植被分布的水平地带性。构成地球表面植被分布的基本规律之一。

水平地带性分布又分为纬度地带性分布和经度地带性分布。

1. 纬度地带性

因纬度不同造成太阳高度角的变化,使得太阳辐射量也因纬度而异,进而引起热量的纬度差异,这种因纬度变化而引起热量差异,最终反映为从赤道到两极出现热带雨林、常绿阔叶林、落叶阔叶林、北方针叶林和冻原,一系列有规律的生态系统类型依次更替,呈现出生态系统的纬度分布,即所谓纬度地带性。如我国自南向北随着热量递减依次分布着热带雨林、季雨林→亚热带常绿阔叶林→暖温带常绿阔叶落叶混交林→温带落叶阔叶林→凉温带针阔叶混交林→北方寒温带针叶林,纬度地带性相当明显。

2. 经度地带性

在任何地点纬度地带性和经度地带性这两个规律的作用都是同时存在的,只是主次程度不同而已。有些地区,纬度地带性规律很明显,另外一些地区则经度地带性规律很明显。在同一热量带范围内,陆地上的降水量从沿海到大陆深部逐渐降低,相应的植被类型也依次更替,出现湿润的森林、半干旱的草原和干

旱的荒漠。如我国在沿昆仑山→秦岭→淮河一线的温带和暖温带地区,从东南到西北植被依次更替着森林→森林草原→典型草原→荒漠草原→草原化荒漠→典型荒漠,表现出明显的经度地带性分布规律。

(二) 垂直地带性分布

地球上不仅有平地,也有山地。高耸的山体,从山麓到山顶,随海拔升高,气温逐渐降低,风速和太阳辐射逐渐加强,而降水量一般先是逐渐增加,随后又趋减少。这些因素的综合作用,使生物群落和土壤类型从下而上也逐渐发生变化,出现了植被或生态系统随海拔升高而呈带状依次更替的分布规律,叫做垂直地带性。它与纬度地带性和经度地带性合称为“三向地带性”,但山地垂直地带性规律是受水平地带性制约的。

山地各个垂直带由下而上按一定顺序排列形成的垂直带系列叫做垂直带谱。不同山地由于所处纬度与经度位置不同,具有不同的垂直带谱。通常由低纬到高纬,山地垂直带的数目逐渐减少;相似垂直带分布的海拔逐渐降低。位于同一热量气候带内的山地,由于距离海洋远近不同,垂直带谱的结构有海洋型与大陆型之别;相同垂直带的海拔,大陆型比海洋型分布得高一些。此外,山地垂直带谱的基带,其植被或生态系统的类型与该山地所在水平地带性类型一致。

第二节 森林生态系统

森林生态系统是陆地生态系统中最重要类型之一。世界主要森林类型及分布见图 12-2。

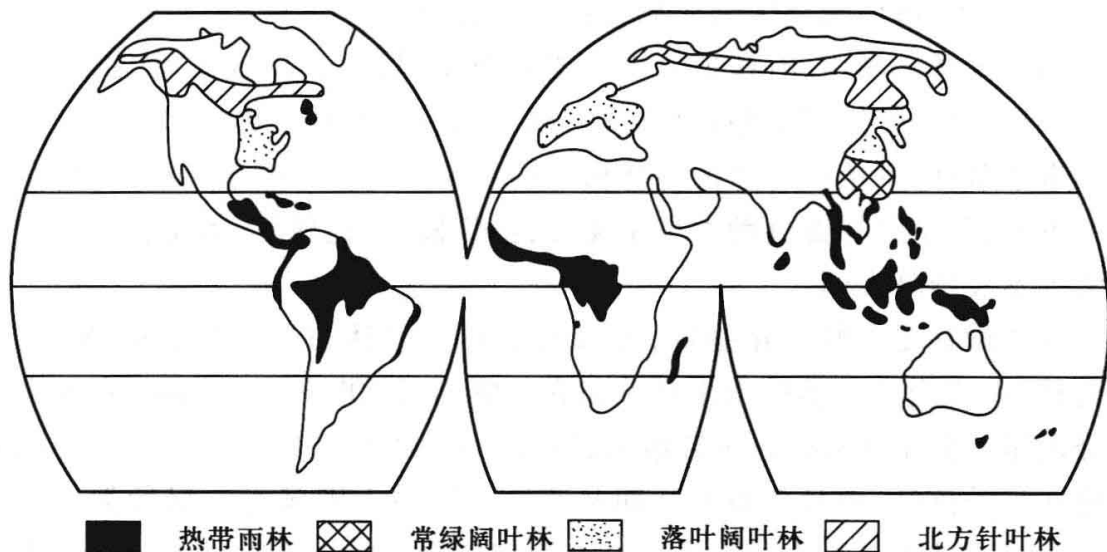


图 12-2 世界主要森林类型的分布 (Emberlin, 1983)

目前世界森林面积为 40 亿 hm^2 , 约占地球土地面积(不含内陆水域面积)的 31%, 人均森林面积为 0.6 hm^2 。全球人工林面积为 2.64 亿 hm^2 , 占世界森林面积近 7%。其中南美洲拥有全球 21% 的森林和 45% 的世界热带森林。仅巴西一国就占有世界热带森林的 30%。中部非洲拥有全球森林的 8%、全球热带森林的 16%。东南亚拥有世界热带森林的 10%。

我国现有森林面积 1.95 亿 hm^2 , 森林覆盖率为 20.36%, 森林蓄积 137.21 亿 m^3 ; 天然林面积为 1.2 亿 hm^2 , 天然林蓄积 114.02 亿 m^3 ; 人工林保存面积为 0.62 亿 hm^2 , 蓄积 19.61 亿 m^3 , 人工林面积保持在世界首位。

一、森林生态系统类型

世界的森林类型依据气候带主要划分为: 热带雨林(图 12-3), 亚热带常绿阔叶林(图 12-4), 温带森林(图 12-5), 北方针叶林(图 12-6)。

1. 热带雨林

热带雨林分布在低纬度带(约从 10°N 到 10°S) 即赤道、热带地区。常年温暖(年平均温度 24°C 以上)、无霜冻、降水丰富(年降水量 $> 1\,800\text{ mm}$)。热带雨林具有独特的外貌和结构特征。由于生长环境终年高温潮湿, 乔木树种长得高大茂密, 一般高度在 30 m 以上, 从林冠到林下树木分为多个层次, 彼此套叠。林中植物种类繁多, 其中乔木具有多层结构, 多为典型的热带常绿树和落叶阔叶树, 树皮色浅, 薄而光滑, 树基常有板状根, 老干上可长出花枝。木质大藤本和附生植物特别发达, 叶面附生某些苔藓、地衣, 林下有木本蕨类和大叶草本。热带雨林的种类组成极其丰富, 包含的植物总数占到了世界总数的一半。

热带雨林主要分布在中、南美洲亚马孙河流域、非洲刚果盆地、南亚等地区。中国云南、台湾、海南及澳大利亚局部地区也有分布。

在热带雨林区域中, 有些地方由于受强烈季风影响, 出现旱季、雨季交替的情况, 形成一种地带性密闭型森林植被, 称为热带季雨林。热带季雨林又称季雨林或热带季节林, 其植被与热带雨林植被的主要区别在于群落结构简化, 乔木层减至上下两层, 至少有部分种类旱季无叶, 板状根、茎花现象、木质藤本和附生植物通常远不及雨林发达。

热带季雨林受气候变化制约, 可分成落叶季雨林和半常绿季雨林(或称常绿季雨林)两大类型。落叶季雨林分布在年降雨量 500 ~ 1 500 mm, 有 5 个月以上月降雨量不到 100 mm 的热带地区, 具有不连续的上层乔木, 其中 $2/3$ 以上种类固定在旱季落叶, 而且多在无叶期开花。下层乔木则多为常绿种类。典型的落叶季雨林为柚木林。半常绿季雨林分布在年降雨量 1 500 ~ 2 500 mm, 干湿季明显, 但高温和多雨季节、低温和少雨季节相结合, 水热效应良好的地区, 拥有两层密闭的乔木层, 上层树木中部分属于固定落叶的种类, 在不同干旱程度的年

份,落叶量和无叶持续期都有较大差别。热带季雨林与热带雨林两类植被之间缺乏严格界限,呈现逐渐过渡的连续性。

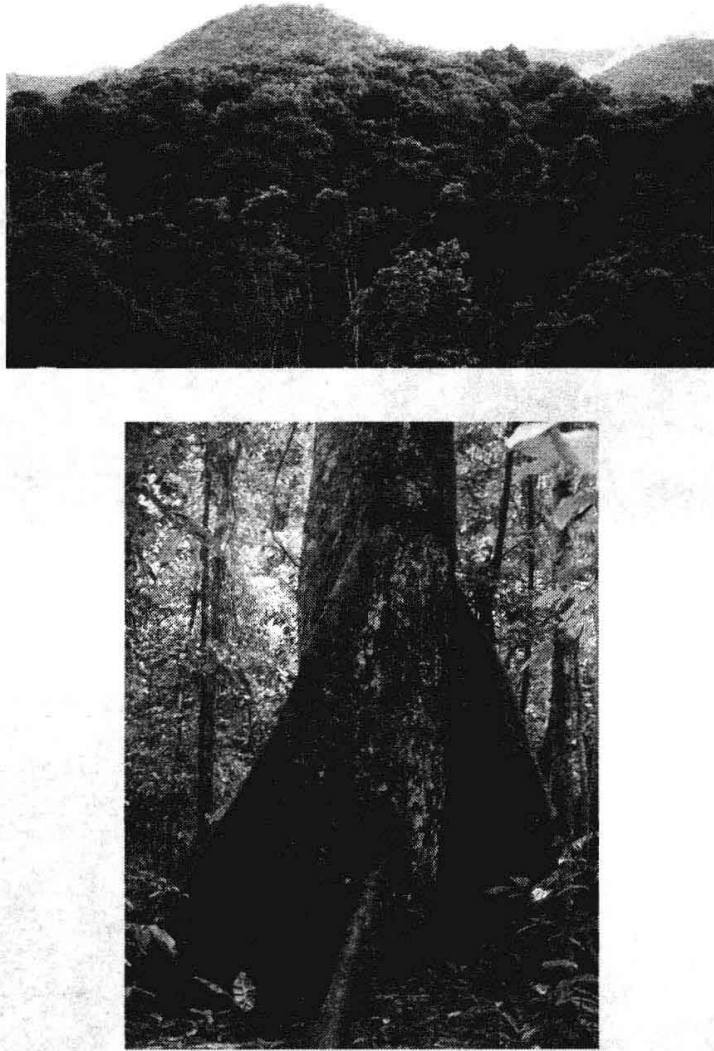


图 12-3 热带雨林 (云南大学吴兆录提供)

2. 亚热带常绿阔叶林

亚热带常绿阔叶林是亚热带湿润地区典型的地带性森林植被类型。主要分布在东亚,特别是在中国分布最广,北起秦岭山地,南到北回归线附近及北热带地区的山地,西达云贵高原和西藏南部山地,东达台湾中部山地;日本的西南部和朝鲜半岛的南端也有小片分布。分布地区属于明显的亚热带季风气候,夏季炎热而潮湿,年平均气温为 $15 \sim 21^{\circ}\text{C}$, 年降水量为 $1\,000 \sim 2\,000\text{ mm}$ 。

亚热带常绿阔叶林的群落外貌是由革质、单叶、小型和中型叶为主的常绿大高位芽植物构成的阔叶林,终年常绿,一般呈暗绿色,林相整齐,树冠浑圆。由于树叶表面光泽,被覆蜡层,且常与光线照射方向垂直,又称照叶林。在典型的情况下,常绿阔叶林的成层现象显著,可划分为乔木层(又可划分为 3 个亚层)、灌

木层和草本地被层 3 层植物,郁闭度为 0.9 以上。

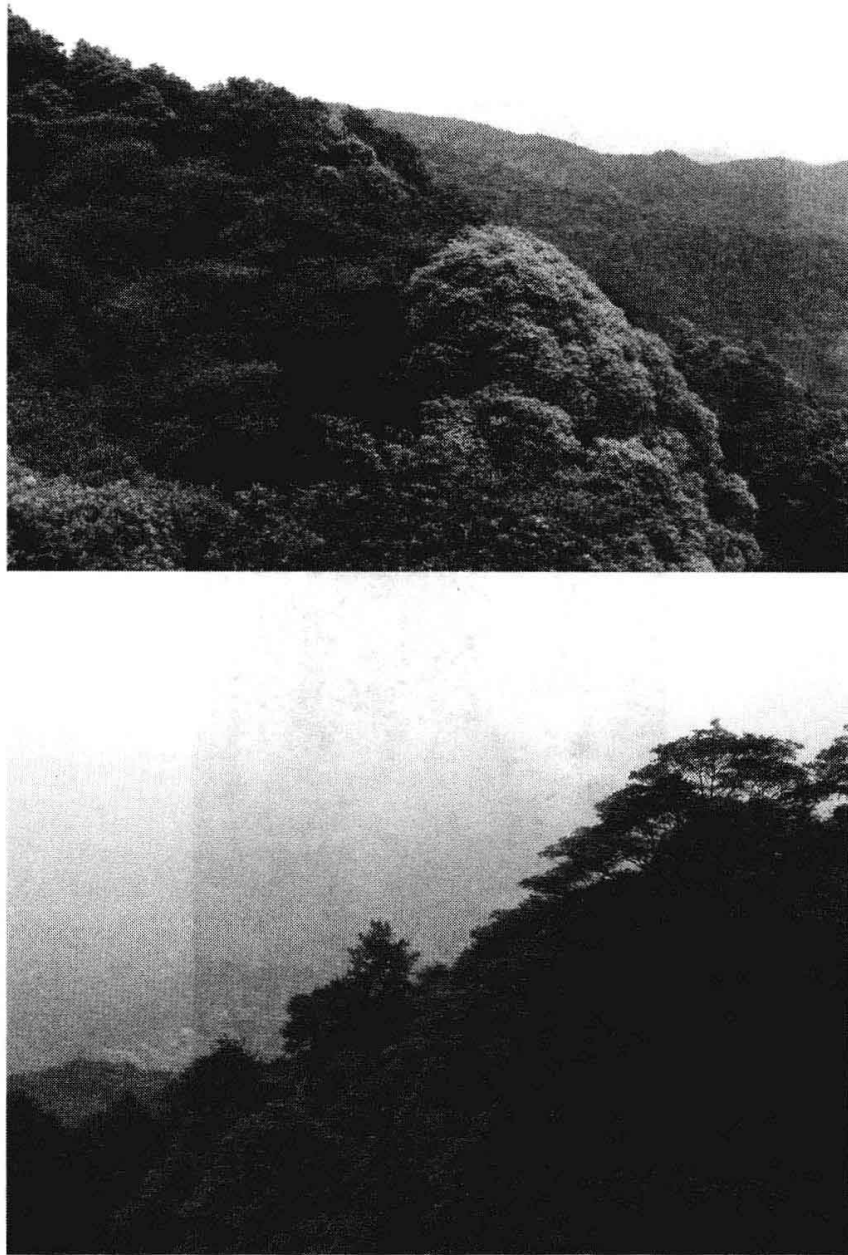


图 12-4 亚热带常绿阔叶林(西南大学曾波提供)

3. 温带落叶阔叶林

温带落叶阔叶林分布区气候四季分明,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥。最热月平均温度为 $13 \sim 23^{\circ}\text{C}$,最冷月平均温度约 -6°C 。年降水量为 $500 \sim 1\,000\text{ mm}$ 。构成温带落叶阔叶林的主要树种是栎、山毛榉、槭、桦、椴等。它们具有比较宽、薄的叶片,秋冬落叶,春夏长叶,故这类森林又叫做夏绿林。群落的垂直结构一般具有四个非常清楚的层次:乔木层、灌木层、草本层和苔藓地衣层。藤本和附生植物极少。各层植物冬枯夏荣,季相变化十分鲜明。



图 12-5 温带落叶阔叶林(山东大学张淑萍提供)

4. 温带针叶林

温带针叶林分布在温带地区,主要在西半球,从北美西部一直往南延伸至美国的内华达山脉和洛基山脉及西南各州的高原,主要由松属、柳杉属、侧柏属的树种组成。

5. 北方针叶林

北方针叶林分布在北半球高纬度地区,面积仅次于热带雨林,占据第二位,是由耐寒的针叶乔木为建群种所组成的森林类型,又称泰加林。分布在欧亚大陆和北美洲的北部,构成一条非常明显的针叶林带,其北部界线就是地球森林带的北界。在中、低纬度海拔较高的山地上,也有寒温带针叶林,构成山地垂直带的森林植被。寒温带针叶林分布地区的大陆性气候特点很强,一般说来,夏季温湿,冬季十分寒冷而漫长,一年中月平均温度超过 10°C 以上的只有 1~4 个月, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温年较差可达 100°C , 年降水量 300~600 mm, 大多在夏季降雨,在积雪不多的地方常有厚冻土层。针叶林的外貌往往是单一树种构成纯林,立木端直,群落结构简单,层次分明。主要由云杉属、冷杉属、落叶松属和松属的种类所组成,这些植物大多是针状叶,以适应生长季节较短和低温环境。其中云杉和冷杉为耐阴树种,组成的群落较郁闭,林内较阴暗,常称为“阴暗针叶林”;而松树和落叶松为喜阳树种,组成的针叶林较稀疏,林内较明亮,则称为“明亮针叶林”。由于各针叶林分布区受海洋性气候和大陆性气候的影响不同,乔木的种类成分也有差别。

森林生态系统并不是一个静止与封闭的系统,其结构与演替过程随时间而



图 12-6 北方针叶林 (东北林业大学金光泽提供)

变化,干扰状况与树木生物学特征结合在一起,就形成了森林群落的动态变化过程。因此,在森林群落中,存在着由干扰所驱动的森林循环(forest cycle)或称森林生长循环(forest growth cycle)。这一过程大致划分为三个阶段,即林窗阶段(gap phase),建立阶段(building phase)和成熟阶段(mature phase)。在热带雨林地区,小规模扰动盛行。在这些扰动中,林窗(forest gap)作为一种经常发生的小规模干扰,是森林循环更新的一种重要方式。它主要是指森林群落中老龄树死亡或因偶然因素(如干旱、台风、火灾等)导致成熟阶段优势树种的死亡,从而在林冠层造成空隙的现象。林窗的形成影响着森林小生境、森林群落的组成和动态变化过程,同时也影响着森林群落的结构和景观格局持续的林窗,使森林结构的复杂性与物种的多样性得以保持。森林生态系统是个热力学开放系统,总是处于不断地发展变化之中,森林生态系统能量的输入、生产量的形成、能量的输出、内循环、生长衰亡与其结构的变化、动植物区系以及生物多样性紧密地联系在一起。

二、森林生态系统的功能

森林生态系统的功能包括生态系统的经济价值和环境效益两个方面。

1. 经济价值

(1) 提供建筑用材与木器加工原料。

(2) 森林种植业:人参、细辛、五味子、灵芝、淫羊藿、刺五加、天麻、灵芝、木耳等。

(3) 森林养殖业:雪蛤、林蛙、梅花鹿、野猪、土鸡等。

2. 环境效益

(1) 生态屏障:以大兴安岭林区为例,大兴安岭作为陆地生态系统的主体,保护着松嫩、辽河平原,是农牧业生产的绿色天然屏障,维护着东北、内蒙古东部的生态平衡。

(2) 调节气候:森林能降低每日最高温度,而提高每日最低温度,在夏季较其他季节更为显著。在林内的相对湿度要比林外高,树木越高,树叶的蒸腾面积越大,它的相对湿度亦越高。

(3) 固碳释氧:由于森林生态系统中的绿色植物可以固定大气中的二氧化碳,并且在生物生产过程中调节着大气的氧气含量,从而保证地球上生命活动的基本气候条件。因此,森林能够有效缓解温室效应,维护全球碳循环。全球森林植被的碳储量为 71.5 t/hm^2 ;我国森林植被的碳储量为 44.9 t/hm^2 。

(4) 保护生物多样性:森林作为多种野生动植物的栖息地,保障了它们的生存。

(5) 涵养水源,保持水土:森林可以通过林冠和地面的残枝落叶等物截住雨滴,减轻雨滴对地面的冲击,增加雨水渗入土地的速度和土壤涵养水分的能力,减小降雨形成的地表径流;林木盘根错节的根系又能保护土壤,减少雨水对土壤的冲刷。

(6) 美化环境:净化大气环境、防风固沙等。有利于人的身心健康。

三、森林生态系统的利用与抚育

1. 资源现状

森林资源在减少,导致森林资源减少最主要的因素是开发森林生产木材及林产品。由于消费国大量消耗木材及林产品,因而全球森林面积的减少不仅仅是某一个国家的内部问题,它已成为一个国际问题。

我国的森林覆盖率只有全球平均水平的 $2/3$,排在世界第 139 位。人均森林面积为 0.145 hm^2 ,不足世界人均占有量的 $1/4$;人均森林蓄积量为 10.151 m^3 ,只有世界人均占有量的 $1/7$ 。

2. 利用中的问题

森林生态系统为人类的生存与发展提供良好的服务和生态环境,但人类却忽视了对它的保护。在过去 3 个世纪中,全球的森林面积已经减少了一半,有 25 个国家的森林实际上已经消失,另有 29 个国家丧失了 90% 的森林覆被。

我国的森林在历史上的分布是非常广泛的,但是在人口增长的压力下,为维持生计,大面积的森林被改造为农业用地,而且为获得经济效益将森林改变为大规模的养牛基地,因此,森林利用过程中所出现的一系列问题,多源于对资源的

管理和经营。

3. 森林生态系统的抚育

森林既是人类赖以生存和发展的必需资源,同时也是人类的重要生存环境。因此,保护森林就是保护人类的生存环境,也就是保护人类本身。正如前人所言,青山不老树为本,绿水长流林是源。森林与我们的生活息息相关,人类离不开森林,森林更需要人类的保护。

我国保护森林的十六字方针为:“预防为主,科学防控,依法治理,促进健康”。因此,我们不仅要保护好现有的森林资源,把利用自然资源和保护环境结合起来,同时还要大规模植树造林,绿化大地,改变自然面貌,改善生态环境。2010年12月29日,国务院常务会议决定于2011—2020年实施天然林资源保护二期工程,力争经过10年努力,新增森林面积520万 hm^2 ,森林蓄积净增加11亿 m^3 ,森林碳汇增加4.16亿t。

第三节 草原生态系统

在温带与热带地区的广阔区域里覆盖着草原生态系统,世界草原总面积约2400万 km^2 ,为陆地总面积的1/6,大部分用作天然放牧场。草原不仅为生存在这个系统内的广大消费者提供了充足的初级生产力,同时在全球环境变化中起着至关重要的作用。

一、草原生态系统类型

地球上草原虽然从温带分布到热带,但在气候坐标轴上却占据固定的位置。在地理分布上,草原处于湿润的森林区与干旱的荒漠区之间。靠近森林一侧,气候半湿润,草木繁茂,种类丰富,并常出现岛状森林或灌丛,如北美的高草草原、欧亚大陆的草甸草原以及非洲的高稀树草原。靠近荒漠一侧,雨量减少,气候变干,草群低矮、稀疏,种类组成简单,并常混生一些旱生小半灌木或肉质植物,如北美的矮草草原、中国及蒙古的荒漠草原以及苏联欧洲部分的荒漠草原等。在上述二者之间为辽阔的典型禾草草原(图12-7)。

温带草原通常都会在一年的时间里经历一个冷暖变化循环,而热带草原则是经历一个干湿变化循环。总的看来,草原因受水分条件的限制,其动植物区系的丰富程度及生物量比森林低,比荒漠高。温带草原和热带草原虽然在组成物种上差异极为显著,但在外观上较为类似,两者都有着大型食草动物分布,以及数量巨大的昆虫和穴居啮齿动物。

温带草原主要分布在南北两个半球的中纬度地带,如欧亚大陆草原(Steppe)、北美大陆草原(Prairie)以及南美草原(Pampas)等。维持温带草原的

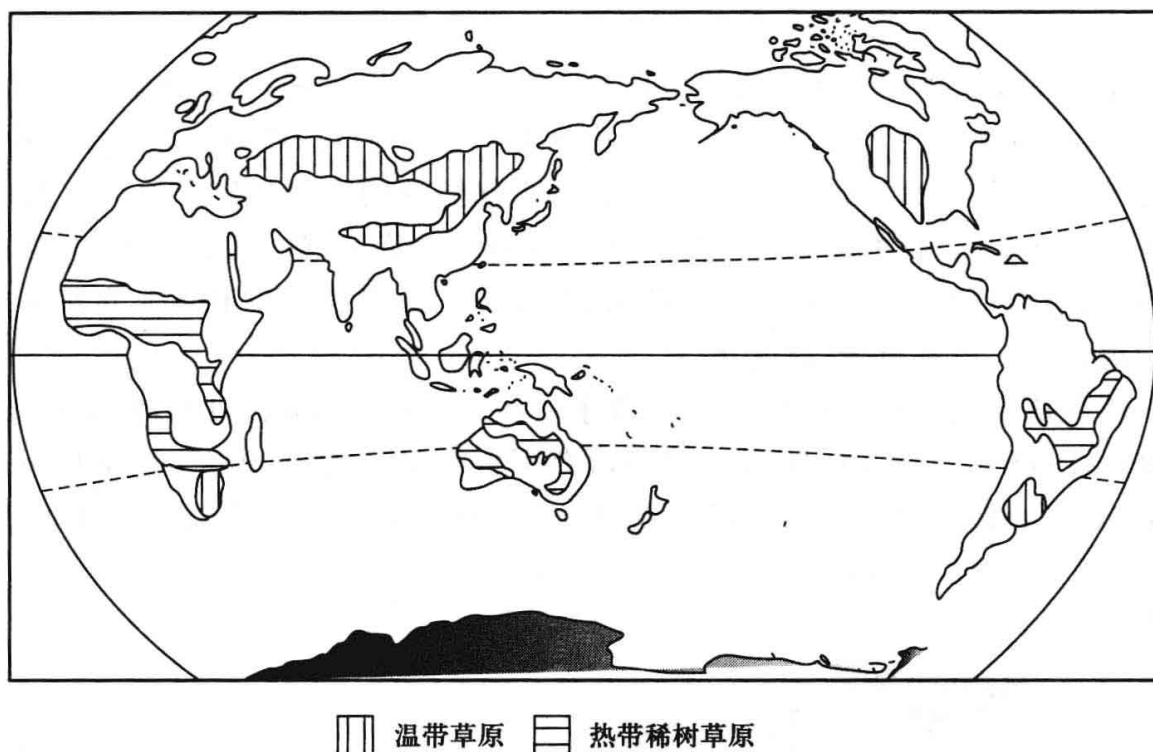


图 12-7 世界草原的分布(李博,1984)

关键在于季节性干旱、间歇性大火,以及大型哺乳动物的食草习性,这些都使得茂盛的灌木和乔木难以维持。温带草原,如堪萨斯的高草大草原,曾一度覆盖北美中部的大部分地区。这些大草原通常在地势平坦或起伏的地区形成。在 20 世纪 30 年代,美洲大平原的短禾草大草原遭受过度放牧以及被开垦用于种植小麦的侵害,由于小麦对水分的要求超过该地区的降水量。因此在强风、常年干旱以及不恰当的耕作行为的共同作用下,这里的草原变成了风沙中心。

热带草原的常见特点是在高大禾草的背景上常散生着一些不高的乔木,故被称为稀树草原或萨瓦那草原(Savanna)。这些草原主要分布在非洲、南美洲和澳大利亚的热带森林和沙漠之间。年降水量在 900 ~ 1 500 mm,多持续季节性干旱。降水量较少的区域多被生长迅速的禾本科植物所占据,刺槐和其他灌木则生产在降水略多的区域。当降水较多,热带稀树草原便逐渐转化为热带林地,其间生长着高大的粗草、耐寒的灌木和低树。

我国根据生物学和生态学特点,将草原生态系统划分为四个类型:草甸草原、典型草原、荒漠草原、高寒草原。

1. 草甸草原

草甸草原(图 12-8)主要分布在平坦的洼地和北向的坡地上。如我国内蒙古东北部森林草原带的下部,东北北部广阔平坦的冲积平原、坡地、河谷低地和丘陵地的淡黑钙土、黑钙土和草甸土地区都有分布。高原上的低地、河湖遗迹以及丘陵起伏的地段,由于小地形起明显的作用,可以生成草甸草原、沼泽草甸

和盐生植被等组成的草甸草原复合体。

草甸草原是中国主要的天然优良割草场。由于生态条件和优势种植物的不同,又可以分为丛生禾草、根茎性禾草及杂类草等3种草甸草原亚类。植物种类都比较丰富,例如,以丛生禾草贝加尔针茅为优势种的贝加尔针茅草甸草原,每平方米可达20个物种左右。主要禾草有贝加尔针茅、羊草、隐子草、野古草、拂子茅等;杂类草有柴胡、萎陵菜、麻花头、蒿类等。这些植物在不同季节开花,五颜六色,故有“五花草塘”之美名。

草甸草原地区属半湿润气候,年降水量在350~450 mm, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温在1800~2000 $^{\circ}\text{C}$ 之间,雨水适中。这里牧草生长茂密,一般草高达60~80 cm,覆盖度60%~85%;产量高,质量好,亩(1亩 $\approx 666.7\text{ m}^2$)产青草225~400 kg,优质牧草可占50%~80%。



图 12-8 草甸草原(内蒙古农业大学王明玖提供)

2. 典型草原

典型草原(图 12-9)占中国草原总面积的37.4%,主要分布于内蒙古及东北地区,是温带内陆半干旱气候条件下形成的草地类型,年降水量为250~350 mm之间, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温在2000~2500 $^{\circ}\text{C}$ 之间,亩产青草100~200 kg,优质牧草可占50%~80%。群落结构简单,季相显著,主要植物组成为真旱生与广旱生多年生丛生禾草,如隐子草、针茅、羽茅等属,以及菊科、豆科、莎草科和部分根茎禾草等。主要的群落类型有多杂类草禾草草原、贫杂类草禾草草原,前者的代表为羊草多杂类草丛生禾草草原和大针茅多杂类草丛生禾草草原,后者的代表为克氏针茅贫杂类草草原和冷蒿杂类草草原。

分布在山地的典型草原也称为山地草原,主要分布在天山、昆仑山、祁连山

地区,是中国主要的秋季牧场。这一草原以广泛分布的沙生针茅为其重要特点。其次还有沟叶羊茅、小蒿等。这一草原区是新疆最重要的畜牧业基地之一。

分布在高原上的草原也称为高原草原,主要分布于青藏高原的中部以及青海省部分地区。这类草原的草群生长稀疏、低矮,生长期短,生物产量偏低,以寒冷弱半干旱丛生禾草草原分布最广,成为地球上草原分布最高的地区。



图 12-9 典型草原(内蒙古大学李笑春提供)

3. 荒漠草原

荒漠草原是草原向荒漠过渡的一类草原,是草原植被中最干旱的一类草原。荒漠草原地理位置处于大陆内部,气候干燥,少雨,年降水量 ≤ 200 mm。生长的植物主要是一些耐旱、叶小而少而且根深的植物,这样就可以减少蒸发,根深可以充分吸取地下水分。这类草原生产力较低,平均每亩约 50 ~ 100 kg。

荒漠草原(图 12-10)包括平原荒漠、高原荒漠和山地荒漠三类,主要分布在亚洲大陆内部,其中平原荒漠占荒漠草原总面积的 83%,集中分布在中国西北部的新疆、甘肃、宁夏、内蒙古等省、自治区;高原荒漠主要分布在青藏高原西部和藏北高原;山地荒漠占荒漠草原总面积的 4.5%,为草原中最早生的类型。建群种由旱生丛生小禾草组成,常混生大量旱生小半灌木,并在群落中形成稳定的优势层片。在这些地区有许多特殊的植物很有价值,发菜就是其中一种。

4. 高寒草原

高寒草原是分布在海拔 4 000 m 以上的草原(图 12-11)。高寒地带气候寒冷而潮湿,日照强烈,紫外线作用增强,空气中 CO_2 含量降低,空气稀薄,土壤温度高于空气温度,温度变化剧烈,昼夜温差极大,年平均温度不到 1°C ,生长季

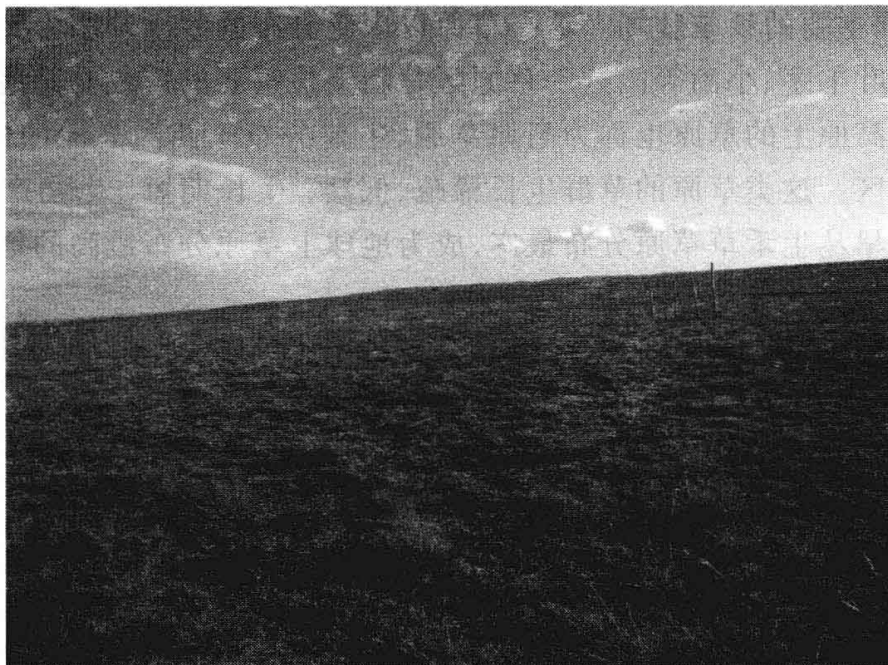


图 12-10 荒漠草原(内蒙古大学宝音陶格涛提供)

短,仅 120 d,年降水量约 400 mm,相对湿度为 70% 以上。植物多低矮丛生,叶面积缩小,叶片内卷,气孔下陷,机械组织与保护组织发达,根系较浅,植株形成密丛,基部常为宿存的枯叶鞘所包围,起保护更新芽越冬的作用。有以营养繁殖为主的多年生草本、垫状小灌木或垫状植物。如针茅属紫花针茅、座花针茅,以及克氏羊茅、假羊茅,还有莎草科硬叶薹草,小半灌木有藏籽蒿、藏南蒿、垫状蒿等。垫状植物有垫状驼绒藜、垫状点地梅、垫状棘豆、垫状蚤缀等。我国高寒草原主要分布在青藏高原中部和南部、帕米尔高原及天山、昆仑山和祁连山。



图 12-11 高寒草原(内蒙古大学杨持提供)

二、草原生态系统的功能

草原除有重要的资源价值之外,还有着强大的生态功能,主要表现在保持水土、形成土壤、净化空气、调节气候、防风固沙、维持碳氧平衡、美化环境等。

1. 资源价值

(1) 物质生产功能:草地生态系统的初级生产是草地生态系统中所有消费者和分解者的物质和能量来源。

(2) 提供畜产品:肉、奶、毛、皮等。

(3) 栖息着大量的野生动物:丹顶鹤、白枕鹤、鹳、天鹅、遗鸥、野马、蒙古野驴、阿尔巴斯绒山羊、羚羊等保护动物。

(4) 丰富的绿色食用植物和药用植物:蕨菜、黄花菜、白蘑、蒙古黄芪、甘草等。

2. 环境效益

(1) 生态屏障:广阔的大草原是我国北方重要的绿色生态防线,对维护京津乃至整个华北地区的生态安全都具备重要作用。

(2) 碳汇功能:由于草地产生的生物量约为全球植被总生物量的 36%,其碳储量约占总碳储量的 12.7%,所以它在全球碳循环中占有非常重要的地位。

(3) 土壤保持功能:良好的植被条件可以起到防止土壤侵蚀的作用。草的水土保持功能十分重要。由于草的根系发达,因而具有强大的固结土壤、防止侵蚀的能力。另外,草本植物大量的茎叶将地表覆盖,可以减少降雨对地表的冲刷。

(4) 水源涵养功能:由于草地可截留降水,且比空旷地有较高的渗透率,蒸发量减少和地表无效排水减少,因此可以起到涵养水源的作用。

(5) 养分循环功能:草原土壤微生物在养分循环、凋落物分解和植物多样性维持等方面发挥着重要作用。

(6) 调节气候,净化空气:草地的蒸腾作用具有调节气温和空气中湿度的能力,与裸地相比,草地上湿度一般较裸地高 20% 左右;草地可吸收辐射向地表的热量,因此,夏季地表温度比裸地低 3 ~ 5℃,而冬季相反,草地比裸地高 6 ~ 6.5℃。草地能吸收、固定大气中的某些有害、有毒气体。某些草坪草能分泌一些杀菌素,从而减少空气中的细菌含量,起到天然净化器的作用。

(7) 美化环境:草地,尤其是城市草坪,具有美化环境,提高人们精神素养的功能。

三、草原生态系统的合理利用与退化草原的恢复

1. 资源现状

在全球 45.56 亿 hm^2 的草地中,有 33.33 亿 hm^2 出现了沙漠化与土地退化状况。严重退化的达 20.56 亿 hm^2 ,占草地总面积的 45.12%。其中,北美洲草地沙漠化与土地退化最严重,达 85%;非洲达 74%;澳大利亚达 55%;欧洲 72%;亚洲 76%;南美 76%。

在我国 $4.0 \times 10^6 \text{ km}^2$ 不同类型的草地中,90% 以上有不同程度的退化,其中严重退化面积 $7.36 \times 10^5 \text{ km}^2$,沙化草地面积超过 $1.5 \times 10^6 \text{ km}^2$,缺水草地面积为 $2.6 \times 10^5 \text{ km}^2$,草原鼠虫发生面积 $2.0 \times 10^5 \text{ km}^2$ 。

2. 利用中的问题

草地退化既是草地生态系统结构特征与物质循环等功能过程的恶化,又是草地生态系统的生产与生态功能衰退的现象,它既包括“草”的退化,也包括“地”的退化。草地退化的主要原因如下:

(1) 超载过牧:目前我国 2.5 亿 hm^2 草场的理论载畜量是 2.8 亿个羊单位,实际是 3.8 亿个羊单位,家畜是生态系统中植被的主要控制者,超载过牧使系统内物流(如氮)的出入失调和季节性的草-畜供求失衡,使草场得不到休养生息,引起草原生态系统迅速退化,草地生产力急剧下降。

(2) 不合理开垦:不合理的农耕经济,开垦草地为农田,也加剧了天然草原退化的过程。

(3) 气候变化的影响:干旱少雨、风蚀风化严重等自然因素也是造成草场沙化的不可忽视的原因,而气候变化对草原生态系统的劣变又起到了推波助澜的作用。

3. 草原生态系统的合理利用与恢复

天然草地的主要利用方式为放牧和割草。如何建立合理的放牧制度和割草制度是天然草地合理开发利用的核心问题。

(1) 放牧制度:草地畜牧业是以天然草地放牧经营为主的畜牧业生产。长期的科学研究和实践证明,合理的放牧利用,是保护草地、防止退化的最有效、最经济、最实用的措施。

合理的放牧主要涉及草地的利用程度和利用方式两个方面。

① 利用程度:可以以适宜的载畜率(利用率)来代表放牧强度。它主要取决于一定状况下牧草的生物学特性,即牧草通过家畜采食所损失的部分在牧草能够忍耐的限度之上。表示方法是:

$$\text{利用率} = (\text{可以采食掉的牧草量} / \text{牧草总产量}) \times 100\%$$

$$\text{采食率} = (\text{实际采食量} / \text{牧草总产量}) \times 100\%$$

采食率 = 利用率(放牧适当);采食率 > 利用率(放牧过重)

② 利用方式:传统的草地畜牧业生产方式对天然草场几乎是全年放牧利用,家畜的饲草几乎全部来源于天然草地,在过去几千年的不断选择和不断实践中,证明传统的游牧畜牧业是适合于草原自然地理环境的最佳生计。然而,随着人口和生活需求的增加,牲畜的增多和草地的退化,致使草地得不到养护。为此,近年来提出了“禁牧”“休牧”“季节性禁牧”“季节性休牧”“春季禁牧”“返青期禁牧”“结实期禁牧”等一系列不同的放牧方式。

(2) 割草制度:选择最适割草时间和适宜的割草强度也是合理利用草原的重要方面之一。

① 最适割草时间:最适割草时间的选择应考虑群落地上生物量的高峰期和植物含营养元素的高低。据相关的研究报告(仲延凯等,1999),羊草草原群落地上生物量的高峰期在8月中旬,但牧草粗蛋白质含量以6月下旬为最高。兼顾两者的利弊,应以单位面积的储氮量的高低作为确定最适割草时期的依据,由此得出最适割草时期为8月中上旬。

② 割草强度:割草强度应从割草次数和留茬高度两个方面来考虑。建立合理的轮割制度,以割一年休一年为宜。刈割强度与生物量下降速度之间有着显著的线性关系,如果以利用率为50%左右为标准,留茬高度应在12 cm左右。

(3) 恢复措施

① 围栏封育:围栏封育是一种简便易行且有效的方法。对退化草地实行封育后,草地植被结构发生显著变化,植株的平均高度、植物群落密度、植被盖度、植物种类组成、建群种和优势种的频度、种类组成多样性、地上部分生物量都大大增加,增加的幅度因围封年限、围封前的退化程度等有所不同(宝音陶格涛,1999)。

② 松土改良:土壤是牧草生存的最基本条件,天然草原在长期放牧利用下土壤板结,紧实度增加,使通透性降低,阻碍根系的发育,特别是根茎的伸长,使牧草的生长发育受到限制(马志广,赛音巴图,1982)。松土改良(包括轻耙处理和浅耕翻处理)就是通过不同程度的机械化疏松土壤,通过改变土壤的理化性质和刺激植物根系两方面的作用来使原生植被恢复。实施松土改良时应考虑地形、面积等因素,并有相应保护措施,以防风蚀、水蚀,造成土地沙化。

③ 人工补播:补播是改良中度和重度退化草地的一项重要措施,补播牧草的种类以羊草和豆科牧草的增产改良效果为最好。补播第三年,改良草地的产草量明显提高,草群品质改善,其中可食牧草种类增多,有毒有害植物明显减少。同时,由于草地植被盖度的增加,减少了土壤冲刷,有效地控制了土壤养分和水分的流失。

④ 建立人工草地:人工草地作为缓解天然草场压力的一种行之有效的方

法,已经有许多人进行了大量的研究。陈敏等(1989)在内蒙古选择羊草和羊草混播豆科牧草进行了大面积试验,取得了成功。人工羊草草地第三年产草量是天然草场的 1.76 倍。

在内蒙古西部对沙化草地采用苜蓿 + 草木樨状黄芪 + 扁蓿豆 + 蒙古冰草构建了混播人工草地,在雨前或雨后撒播,播后网型镇压,取得了很好的恢复。在沙地退化草场建立人工草地,是大幅度提高沙化草地生产能力、解决家畜冬春补饲、缓解草畜矛盾的主要途径之一。

第四节 荒漠生态系统

荒漠生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,全世界荒漠面积为 4 200 万 km^2 , 约占陆地面积的 31%,我国荒漠面积为 292 万 km^2 , 约占陆地面积的 30%。

荒漠生态系统是地带性干旱气候,年降雨量在 250 mm 以下,地表仅有稀疏荒漠植被覆盖,栖息的生物种群和荒漠环境组成一个独特的陆地生态系统。其气候特点是,终年少雨或无雨;气温、地温的日较差和年较差大,多晴天,日照时间长;风沙活动频繁,地表干燥,裸露,沙砾易被吹扬,常形成沙暴。主要分布于亚热带干旱区,往北可以分布到温带干旱地区,以及地球上高原极地地区如北极等区域。

荒漠生态系统是由耐干旱的植物、动物、微生物及其干旱环境所组成的生态系统。荒漠中的水分收入极少而消耗强度却很大,夏季昼夜温差悬殊而冬季寒冷,所以植被稀疏,其结构与营养级较少,生物量低。这种恶劣气候和有限的生产者仅能维持一些有特殊适应能力的昆虫、爬行类、啮齿类和鸟类,大型哺乳类物种很少。

一、荒漠生态系统类型

荒漠生态系统可分为草原荒漠、典型荒漠、极旱荒漠、高寒荒漠。

1. 草原荒漠

草原荒漠(图 12-12)与荒漠草原不同,草原荒漠呈现的是荒漠景观。草原荒漠是在人类活动及自然条件的影响下(降水、水分蒸发以及空气的湿润程度的改变),使草原植物群落盖度明显减低;单位面积产草量下降,可食性草类减少,有害草类增加,草场等级下降;裸露地表比例增加,为风力侵蚀创造了条件;而风蚀又加剧了草原荒漠化进程,继而发展成流动沙地。



图 12-12 草原荒漠(高教社提供)

2. 典型荒漠

典型荒漠包括原生性荒漠和次生性荒漠。原生性的荒漠是地质时期自然过程形成的原生沙质荒漠和砾质荒漠。其主要特点是,水资源比较贫乏或很难利用,几乎寸草不生。

世界上主要分布在非洲北部和亚洲中部,如撒哈拉沙漠等。

在我国主要分布于西北内陆地区和青藏高原,如塔克拉玛干沙漠(图 12-13)、古尔班通古特沙漠、库姆塔格沙漠、巴丹吉林沙漠、腾格里沙漠、乌兰布和沙漠、库布齐沙漠。

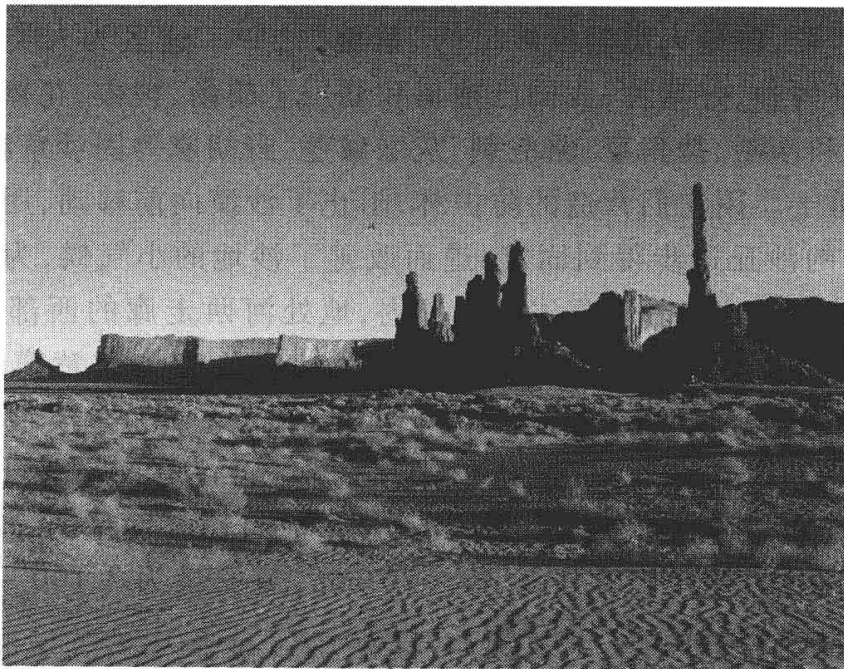


图 12-13 典型荒漠(高教社提供)

次生性的典型荒漠是人类活动造成的类似荒漠景观的严重的土地退化现象。主要特点是土地下伏,沙层裸露,已固定和半固定的沙丘活化,水分和植物条件相对较好。如毛乌素沙地、小腾格里沙地(浑善达克沙地)(图 12-14)、科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地。



图 12-14 浑善达克沙地(杨持提供)

3. 极旱荒漠

我国的塔克拉玛干沙漠是世界上独一无二的极旱荒漠(图 12-15),自然条件极为严酷,曾是人类难以涉足的“禁地”之一。这里为人类保存了很多固沙耐旱的好树种、好草种,我国已搜集和利用了胡杨、梭梭、花棒、沙枣、毛柳等固沙树种,和沙蒿、盐角草、骆驼刺、灰绿碱蓬、野胡麻等固沙草种,它们都是改造沙漠的勇士。用它们营造的防护林,阻止了沙漠向前移动,用它们种植的草地,使流动的沙丘逐步得到固定,进而改善了沙地的小气候,为人类进军沙漠打下了基础。如位于甘肃省安西县境内,地处河西走廊的西部的安西极旱荒漠自然保护区,面积为 80 万 hm^2 ,主要保护对象为戈壁荒漠草场及珍稀动物。保护区为石质山岭与山间盆地相间的荒漠戈壁和荒漠型山地。由于保护区地处亚洲内陆深处,气候条件干旱而多风,仅有间歇性干河床,无常年流水河流。南片年降水量多年平均为 54.8 mm,蒸发量为 2 758.5 mm,为降水量的 50 倍;北片降水量为 40 ~ 70 mm,蒸发量为 3 100 ~ 3 500 mm,为降水量的 50 ~ 80 倍。

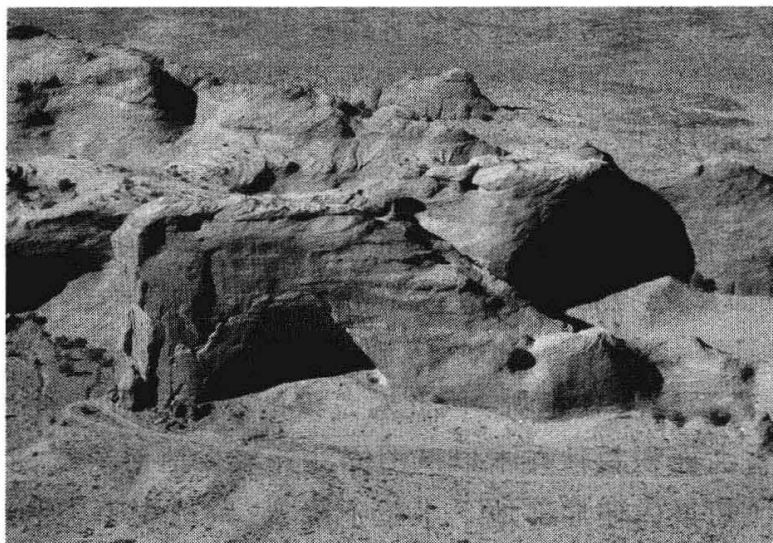


图 12-15 极旱荒漠(高教社提供)

4. 高寒荒漠

高寒荒漠(图 12-16) 分布在青藏高原的山麓及其附近地带。由于地处高山(或高原)亚寒带、寒带,湿润度小于 0.13,年降水量小于 100 mm,因此是寒冷极干旱地区,该地带发育的草地由极稀疏低矮的超旱生垫状半灌木、垫状或莲座状草本植物组成。如在可可西里地区,在一些湖边盐分含量较高的地方,往往形成特别干燥的生境,发育了局部性的垫状驼绒藜高寒荒漠。



图 12-16 高寒荒漠(高教社提供)

二、荒漠生态系统的生态功能

1. 资源价值

- (1) 提供一定数量的牧草,可以发展畜牧业。
- (2) 提供肉类制品和奶类制品,以及动物的毛皮。

(3) 提供几百种名贵药材,许多特有药材可供出口换取外汇。

(4) 荒漠生态系统中的许多动、植物为世界、国内及当地特有,这些动植物珍稀、古老,极具科研价值。

2. 环境效益

荒漠生态系统在防风固沙、水文调控、气候调节以及生物多样性保育等方面发挥着重要的生态服务功能,同时在碳汇和生物地球化学循环方面也发挥着不可替代的作用。

由于荒漠生态系统十分脆弱。因此对荒漠的开发利用必须十分慎重。我国西南某些地区,曾大面积栽种乔木以试图固沙并减少地面蒸发,但乔木的吸水量和蒸腾强度很大,短期内使局部地下水位下降,以致地表草类和灌木先后死亡,促使流动沙丘重新形成。所以在开发利用过程中应从生态系统观点开发,结合植物需水量,采取喷、滴灌等措施节约水源,并采用综合治理才能改善环境以求得较大的生产力,否则必将受到自然界的报复。

荒漠中在水源较充足地区会出现绿洲,具有独特的生态环境,利于人们的生活与生产。

三、沙漠化与沙尘暴的防治

荒漠与沙漠是有区别的两个概念。荒漠的内涵比沙漠丰富,外延比沙漠更大。

沙质的荒漠被称为沙漠,沙漠是地球表面的一种自然单元,它的形成过程大多是由于在一万到百万年的时间尺度上的气候变化与特定的湖相沉积地貌相互作用而形成的。

沙漠化是干旱、半干旱和部分半湿润地带在干旱多风和疏松沙质地表条件下,由于对土地的过度利用等因素,破坏了脆弱的生态环境,使原来并非沙质荒漠的地区出现了以风沙活动为主要标志的土地退化过程(朱震达等,1981)。

沙尘暴是一种突发的灾害性气象过程,按照其发生的强度可分为:沙尘暴、尘暴、扬沙和浮尘。

(一) 沙漠化现状

据2006年联合国环境规划署发布的《全球沙漠展望》称,受气候变化、水需求量增加以及灌溉土壤盐碱化情况恶化等因素影响,沙漠面积正在逐渐扩大,全球正面临越来越严重的沙漠化威胁。被定义为“沙漠”的地方占地球陆地表面的25%,总面积近3 370万 km^2 ,有5亿多人居住其中。而数千年来,沙漠边缘地带以及沙漠中的山丘地区对人类、野生动物以及水循环具有重要意义,不过现今它们正面临着特定威胁。在非洲撒哈拉沙漠的南部,沙漠每年向外扩展150万

hm²,平均每小时有 170 hm² 土地沙漠化。沙漠的不断扩大已使周边地区 21 个国家的 3 500 万人陷入粮食危机。报告推测,在过去 50 年里,全球有 6 500 万 hm² 的耕地和牧场被沙漠吞噬,相当于日本国土面积的 1.7 倍。

根据中国国家林业局 2011 年 1 月发布的第四次全国荒漠化和沙漠化监测成果数据显示,截至 2009 年年底,全国荒漠化土地面积为 $2.623\,7 \times 10^6$ km²,其中沙漠化(沙质荒漠化)土地面积为 $1.731\,1 \times 10^6$ 万 km²,分别占国土总面积的 27.33% 和 18.03%。从 2005 年初至 2009 年底,全国荒漠化土地面积年均减少 2 491 km²,沙漠化土地面积年均减少 1 717 km²。监测表明,中国土地荒漠化和沙漠化呈整体得到初步遏制,但局部地区仍在扩展的局面。

中国沙漠化土地主要分布在北方,东起黑龙江,西至新疆,断续分布延伸长达 5 500 km,涉及黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、河北、山西、陕西、宁夏、甘肃、青海和新疆等省(自治区)共 212 个旗、县。

(二) 沙漠化的成因及其生态效应

1. 沙漠化成因

沙漠化是自然因素和人为因素综合作用于脆弱的生态环境而形成的。

自然因素可归结为地球表层系统各圈层之间复杂的相关与耦合作用。其中,气候变化是沙漠化的首要影响因素;水资源短缺是导致干旱、半干旱地区沙漠化发展的直接原因,此外,大风的吹扬则助长了沙漠化的进程。

人为因素主要是长期以来过度开垦、过度樵采、过度放牧和不合理的水资源利用及耕作方式等,导致了大面积的森林、草原、植被退化加速了沙漠化的形成。

沙尘暴是强风把地面大量沙尘卷扬起来,使空气变得相当混浊,能见度大为减少的一种灾害性天气现象,一般沙尘暴能见度小于 1 000 m。当风力为 8~9 级,能见度小于 200 m 者称强沙尘暴;风力达 10 级以上,能见度小于 50 m 者,称特强沙尘暴。

从世界范围看,沙尘暴的发生范围多在内陆沙漠地区,源地主要有非洲的撒哈拉沙漠,北美中西部和澳大利亚也是沙尘暴天气的源地之一。

2. 沙漠化的危害

沙漠化的主要危害是破坏土地资源,使可供农牧的土地面积减少,土地滋生能力退化,植物量减少,土地载畜力下降,作物的单位面积产量降低。由于沙漠化而导致的水土流失、土地贫瘠,已给许多国家和地区的农业、牧业和人民生活财产造成严重损失。

近些年来,沙化面积每年扩展速度已经超过了 2 460 km²。沙漠化的发展,不但影响土地质量和农作物生长,随着地表形态发生改变,也迫使土地利用方向发生改变,而且直接危害到人类的经济活动和生活环境。

沙尘暴(图 12-17) 是沙漠化给在远离沙漠地区的人们带去的“见面礼”,那遮天蔽日的黄土给所到之处留下了深刻的烙印。它不仅导致大气中可吸入颗粒物增加、大气能见度降低、大气污染加剧,还会风蚀土壤、加剧水土流失。此外,沙尘暴对交通运输、建筑及生产设备也造成很多负面影响,产生直接经济损失,甚至伤及生命。

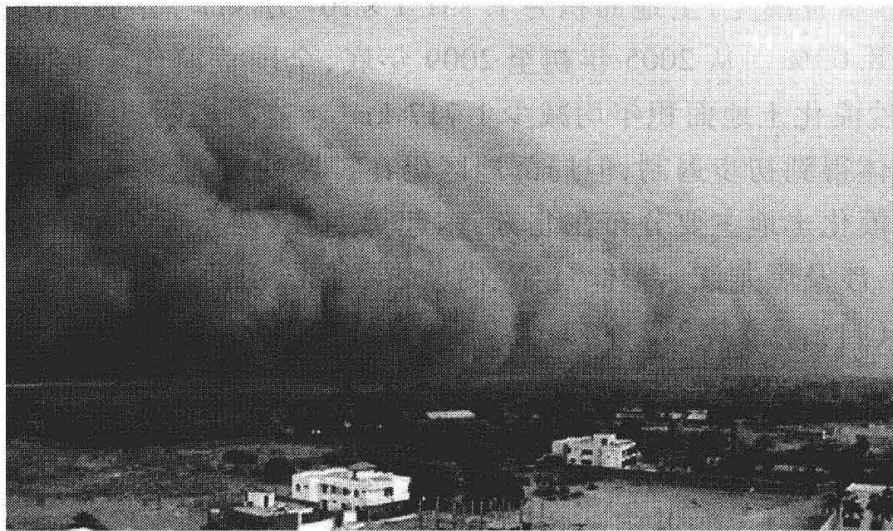


图 12-17 沙尘暴

(三) 沙漠化的防治

1994 年 6 月 17 日在法国巴黎外交大会通过了《联合国防治沙漠化公约》,公约的核心目标是由各国政府共同制定国家级、次区域级和区域级行动方案,并与捐助方、地方社区和非政府组织合作,以对抗应对荒漠化的挑战。在发生严重干旱和(或)荒漠化的国家,尤其是在非洲,防治荒漠化,缓解干旱影响,以期协助受影响的国家和地区实现可持续发展。

防治措施包括:① 合理利用水资源;② 利用生物和工程措施构筑防护林体系;③ 调节农林牧副渔的关系;④ 采取综合措施,多途径解决当地能源问题;⑤ 控制人口增长;⑥ 推广作物的轮休制度。

中国实行预防为主,重视对潜在沙漠化土地的预防,如对轻微退化草场,轻微水土流失的耕地采取预防行动,强化监督、监测,由消极被动的应对转变为积极主动的防沙治沙。从源头抓起,可以有效减少、减轻土地沙漠化的发生和加剧趋势,并可收到投资省、收效大的事半功倍的显著效果(杨持,2004)。

对于已经沙化的土地,依据自然规律,实施治理,抑制沙漠化的进程与规模,使其向有利于人类生产生存的方向转化,如保护和改善现有天然林(和人工林),发挥其涵养水源、生态屏障、保护物种资源、维护当地特殊景观的多种功能;保护天然草场,退耕还林、还草,改变土地使用的生产方式,使种植业、草原得

到休养生息,不断恢复和提高土地生产力。

对于沙地,保护好固定沙地,防止固定沙丘的活化(图 12-18);对于沙质草地,严禁开垦、挖掘使草地产生破口,为风蚀、水蚀提供条件。沙质草地的退化,要把握住冷蒿群落这个阶段,因为一旦突破了这个阶段,沙质草地沙漠化就会难以回返。



图 12-18 流沙固定 2 年后的效果(鲁东大学常学礼提供)

应该明确沙漠化防治不是单纯为防治而防治,也不是仅为恢复生态环境而防治,而是为了实现环境与发展一体化,促进双方良性互动、良性循环。合理调整自然资源的利用结构和产业经济结构,合理安排农林牧副渔各业用地,充分发挥区位优势,使沙漠化防治与经济开发利用相互平衡、协调、一体化。实现社会效益、环境效益、经济效益三者的有机结合。

以保护为基础,防治为中心,利用为目的,建立防、治、用结合,既能防止土地沙漠化又能促进社会进步和经济可持续发展的保障体系。治理的任务首先是遏制沙漠化面积扩大的趋势;进一步是改造部分强度风蚀沙漠化土地,治理沙漠化达到一定面积,最终实现全国治理和恢复“三化”(退化、沙化和盐渍化)草地,使荒漠化造成的环境恶化得到基本控制。

思考题

1. 分析我国陆地生态系统类型的纬度地带性更替规律。
2. 分析我国陆地生态系统类型的经度地带性更替规律。
3. 举例分析我国垂直地带性更替规律。

第十三章 水域生态系统

第一节 概 述

水域生态系统包括陆地上的淡水生态系统、淡水湿地生态系统以及海洋生态系统。淡水生态系统又包括湖泊、江河。海洋生态系统包括沿海及内湾生态系统、典型的珊瑚礁和滨海湿地生态系统、外海生态系统、上升流生态系统、深海生态系统等。每一级水域生态系统都各占有一定的空间,包含有相互作用的生物和非生物组分,通过物质循环和能量流、信息流的作用,构成具有一定结构与功能的统一体。

一、水域生态系统的特点

地球上绝大部分的面积均为水域生态系统所覆盖,因此水域生态系统有着比陆地生态系统更为重要的生态功能与作用。水域生态系统区别于其他生态系统的主要特点之一在于水这一特殊环境因子。水的某些特性对生态系统中的其他因子具有重要影响。

1. 水的密度大于空气

海水的盐度最高可达 35‰;淡水盐度一般变动于 0.05‰~0.5‰之间;河口水域的盐度则由于潮汐作用变化较大。水生生物除少数广盐性种类能调节体内渗透压而自由往来于淡水、海水之间外,一般只能适应于一定盐度范围的环境,因而有淡水生物和海洋生物之分。

2. 水的比热较大

水的比热较大,导热性能差。因此水温,尤其是大洋水温,比陆地稳定得多。如温带海域全年温度变幅一般为 10~15℃,两极和热带海域仅约 5℃,同时水体对于其周围环境的温度调节作用也是极为显著,例如,海滨城市日常温度变化较内陆城市小。

3. 光线在水中的穿透力比在空气中小

日光射入水体后衰减较快。特别是在海洋中,只有最上层的海水才有足够的光照保证植物进行光合作用。在某一深度处,光照的强度减弱至植物光合作用生产的有机物质足以补偿其自身的呼吸作用的消耗,这一深度称为补偿深度。补偿深度以上的水层称为真光带。真光带的深度,在某些透明度较大的热带水

域可达 200 米以上;而在比较混浊的近岸水域,有时仅约数米,是水生动物富集和最活跃的区域。

4. 水是一种良好的溶剂

酸、碱、盐可以溶解于水中,一些有机物也能为水所溶解,从而为水生生物的生长发育提供丰富的营养源。

5. 水中的溶解氧较大气中的含量少许多

这样的条件限制了水域生态系统中大量生物的基础代谢水平,使得水域生态系统中的生物活动有着与陆地生态系统不同的模式。

此外,在江河与湖泊、河川与海洋之间的水的运动,使不同的水体相互联系,构成水域生态系统与陆地生态系统显然不同的特点。特别是大洋环流与水团的结构,更是决定海域状况的动力因素,对生物的分布、组成与数量起重要作用。海洋生态系统由于陆地淡水溶解物质和悬浮物的不断输入,其开放性特点更为显著。

二、水域生态系统的组成

水域生态系统的非生物成分包括生物生活的介质——水体和水底。它规定生物生活于其中的水温、盐度、水深、水流、光照及其他物理因素,参加物质循环的无机物(碳、氮、磷等)以及联系生物和非生物的有机化合物,如蛋白质、糖类、脂类、腐殖质等。生物成分,按其生活的方式可分为漂浮生物、浮游生物、游泳生物、底栖生物和周丛生物等 5 大生态类群。按其生态机能则可分为生产者、消费者、分解者和有机碎屑 4 类。

1. 生产者

生产者即自养生物,主要指具有叶绿素等光合色素、能进行光合作用形成初级生产力的各类水生生物,包括浮游植物、底栖藻类和水生种子植物。其次是一些能利用光能和化学能的光合细菌和自养细菌。如已发现的海底热泉,有一些动物能从寄生或共生体内的硫化菌获得有机物质和能源,从而构成以化学能替代日光能而存在的独特生态系统。

2. 消费者

消费者即异养生物,指以其他生物或有机碎屑为食的水生动物。因所处营养级次的位置不同而可划分为初级、二级消费者。初级消费者主要指以浮游植物为食的小型浮游动物及少数以底栖藻类为食的动物,一般体型较小。它们与生产者共同杂居在上层海水中,二者之间的转换效率很高,二者的生物量往往属于同一数量级,这是与陆地生态系很不相同的一个特点。次级消费者指水生肉食性动物,包含较多的营养级次。较低级次者多为大型浮游生物,如一些较大型甲壳动物、箭虫、水母和栉水母等,其中,许多种类往往有昼夜垂直移动性,分布不限于水体上层。较高级次者(如鱼类)具有很强游泳能力,分布于水域各个层

次。此外还包括一些杂食性浮游动物(兼食浮游植物和小型浮游动物),它们对初级生产者和初级消费者的数量变动具有某种调节作用。

3. 分解者

主要指细菌和真菌。它们把已死生物的各种复杂物质分解为可供生产者和消费者吸收利用的有机物和无机物,因而在海洋有机和无机营养再生产过程中起着重要作用。同时它们本身也是许多动物的直接食物。

4. 有机碎屑

有机碎屑来源于未被完全摄食或消化的食物残余、浮游植物在光合作用的过程中所产生的一部分小分子有机物以及陆地生态系统输入的颗粒性有机物,也作为食物为某些动物所利用。在水域生态系统中,除了以初级生产者为起点的植食食物链外,还存在以细菌为基础的腐殖食物链和以有机碎屑为起点的碎屑食物链。

第二节 淡水生态系统

淡水生态系统是指在淡水中由生物群落及其环境相互作用所构成的自然系统,它是人类文明的重要依托,这是因为世界的河流、湖泊、水库、溪流和湿地提供了大部分饮用、农业、卫生和工业用水,同时也是大量水生动植物的栖息地。淡水生态系统的生物多样性分布格局与海洋或陆地系统具有本质的不同。淡水生境具有相对不连续、许多淡水物种的分布不易突破陆地的阻隔,这些阻隔将淡水系统分隔成不连续的单元,这便使淡水生物多样性通常高度特化,即使一个小小的湖泊或溪流系统也积累了特有的、区域进化的生物群落。

淡水生态系统通常可分为静水的和流水的两种类型。前者指淡水湖泊、沼泽、池塘和水库等;后者指河流、溪流和水渠等。淡水生态系统的结构,不仅因静水与流水两大类型而异,而且同一类型的各种栖息地之间往往也有明显的差别。

一、淡水生态系统的类型

(一) 湖泊生态系统

1. 湖泊是静水水体的主要类型

地球上可利用的淡水大部分储存在湖泊中。不同湖泊其成因不同,根据其成因可分为构造湖、冰川湖、火山湖、山崩湖、溶解湖、河成湖、风成湖、海湾湖等类型,不同类型的湖泊往往具有不同的底质和形态特征。环境的温度、光照(取决于透明度)、溶解气体(氧和二氧化碳)、营养盐类(主要是磷酸盐和硝酸盐)等通常被认为是淡水生态系统最重要的限制因素。不同湖泊生态系统由于其位

置、成因等诸多方面的差异,这几个因子往往有不同的表现,同一湖泊的不同位置其生态因子也有一定的差异(图 13-1)。



图 13-1 千岛湖

湖泊中热量、溶解气体和养分的空间分布存在明显的季节性变化,这一变化取决于气候变化所引起的湖水的运动,为此不同地区的湖泊其热量、溶解气体和养分空间分布的季节性变化有很大差异。在温带地区,由于夏季上层湖泊水温相对深层水温高,上下层水体交换较弱,通常只有上层水的湍流混合,从而使湖水(除浅水湖泊外)中存在一个温度梯度急剧升降的带(变温层, thermocline),温度随深度下降呈现出正向分层现象,按照温度梯度可将湖水分为湖上层(epilimnion)、变温层和湖下层(hypolimnion)。湖上层水体通常具有较高的热量、溶解气体和养分,光照条件亦较好。湖下层则由于光照条件较弱,温度较低,而且水体交换的缺乏又使得其氧气来源切断,因此往往不适宜于生物生长。

在同一湖泊水体垂直方向的不同位置,其光照条件的差异使其生境条件有着一定的不同,通常可分为沿岸带、敞水带和深水带三种不同的生境。一般说,湖泊的沿岸带光照、氧气和营养条件最佳,生物的种类和数量都很丰富。

2. 湖泊中常见的生物群落

湖泊、池塘等静水水体生物群落分布一般呈带状分布,按照静水栖息地的 3 个生境类型,静水生物群落可分为沿岸带群落、敞水带群落和深水带群落,这些群落的相对重要性主要取决于水体中 3 个生境的相对大小。一般来说,沿岸带是池塘的主要生产区,而湖泊和水库的主要生产区则是敞水带。

(1) 沿岸带群落:沿岸带的生产者主要包括根部生长于水体底泥中的水生植物、漂浮植物及浮游植物。从岸边到深处随着水深的变化而出现 3 个不同的植物带:① 挺水植物带:植物的根和茎的下部浸在水中,主要进行光合作用的表面伸出水面,形成郁闭的高草群落,如香蒲、慈姑、芦苇、莲等。② 浮叶植物带:植

物的根着生在水底淤泥中,叶子和花漂浮在水面上,主要有菱、荇菜、睡莲等;

③ 沉水植物带:植物根系扎于湖底,植物体完全或主要是沉水性的,主要种类为眼子菜科植物。在水面平静的地方(如池塘和湖湾)常有大量漂浮植物分布,其茎叶或叶状体漂浮于水面,根系悬垂于水中漂浮不定,如浮萍、满江红、水浮莲等。沿岸带浮游植物由很多藻类组成,主要包括硅藻、绿藻和蓝藻。大部分藻类都为浮游性,部分丝状藻类和着生藻类则依附于有根植物外。沿岸带的消费者种类极为丰富,主要有螺类、某些昆虫幼虫、原生动物、水螅、轮虫、各种蠕虫、苔藓虫等。

(2) 敞水带群落:生产者包括浮游植物和一些浮游自养菌。浮游植物主要有甲藻、硅藻、绿藻和蓝藻,个体小,但生产力相当高。在北温带湖泊中,随着温度、光照和营养物再生的季节变化,浮游植物于春秋两季各出现一次高峰(水华),夏冬两季则处于较低水平。春季水华主要由硅藻所引起,而秋季水华通常归因于蓝藻。消费者主要包括浮游动物和各种鱼类。浮游动物主要为桡足类、枝角类和轮虫,它们与沿岸带的那些种类有明显区别。

(3) 深水带群落:深水带不存在生产者,消费者种类也不多,其食物供应依赖于沿岸带和敞水带。群落的主要成员是细菌和真菌,它们所提供的再生营养物常通过水流和游泳动物带到其他区域。大型消费者主要有摇蚊幼虫、颤蚓、球蚬和幽蚊幼虫。前3种属于底栖动物,最后1种是浮游动物,这些动物都有适应缺氧环境的能力。

(二) 河流生态系统

1. 河流是流水水体的主要类型

其河流的储水量约占内陆水体总水量的0.5%,是地球上水循环的一个重要环节。河流生态系统的生境与陆地或湖泊、水库生境相比有其特色,正是这些特点造就了河流生物群落的多样性。

第一,与湖泊相对照,河流具有连续的水流,是一个流动的、开放的生态系统。流经地区的气象、水文、地貌和地质条件有很大差异,在水平和垂直方向上形成了极为丰富的流域生境多样化条件。河流河床的坡降、深度、宽度、粗糙度、水量的差异及河流的蜿蜒性,还使得同一河流的不同部分和不同时期的流速常有很大的变化。在特定条件下,河流的某些区域甚至可能处于静水状态,河流中通常存在急流带和滞水带两个显著不同的生境。这些导致河流流域生境条件异质性高,适于多种生物生长,生物多样性的水平高,进而形成了丰富的河流生态系统。第二,河流深度和横断面显著小于湖泊和水库,具有较大的水-陆连接面,是更开放的生态系统;大多数河流中的有机物质主要来自陆地和邻近的静水水体,尤其是处于森林地带和肥沃平原的河流接受外源物质更多。第三,由于河

流深浅不一,与大气接触面积大,河流中水体流动和混合,使得河流水体含有较丰富的氧气,特别在急流、跌水和瀑布河段,曝气作用更为明显,几乎没有热分层或化学分层现象,是一种联系紧密的水-气两相结构,由于上中下游的生境异质性,造就了丰富的流域生境多样化条件;由于河流形态的蜿蜒性、河流的横断面形状多样性,造就了丰富的生境多样性,形成了丰富的河流生物群落多样性。

2. 河流中常见的生物群落

浮游植物、浮游动物、底栖动物是河流生态系统生物群落的重要组成部分,其中浮游植物是江河重要的生物群落,其种群结构特征经常被用作评价水域营养水平、污染状况、资源现状、生产潜力等的指标和标准。

同一河流生态系统中有水流湍急的浅滩急流带,也有平静的水潭,在这两个不同但相互关联的生境中其生物组成亦有一定差异。流速的快慢,水流的深浅都有可能影响到大量河流物种的分布。很多生物对于水流速度是非常敏感的,因为它表示了传送食物和营养物质的一种重要机制,然而也限制了生物体继续生存在河流段落中的能力。河流中的水流速率还决定了水中浮游生物是否能够生长并且维持它们自身的发展。

(1) 急流带群落:主要是一些着生藻类和各种昆虫幼虫。生活在这里的动物都具有特化的形态结构,明显地适用于流水环境。

(2) 滞水带群落:生产者有丝状藻类和一些沉水植物。消费者主要包括一些穴居或底埋动物和多种鱼类,后者为了觅食亦常在急流带出现。在某些流速很低的河流中还生长着浮游生物。

(3) 河道带群落:其结构类似于静水生物群落。除河流生物外还可见到很多静水生物。但由于河床底质的不均匀性,底栖动物通常以成团的形式分布。

二、淡水生态系统的功能

1. 湖泊的价值与功能

(1) 湖泊的价值

① 提供丰富的水产品:湖泊盛产鱼、虾、贝、蟹、螺、蚌和各种水禽,以及莲、藕、菱、芡、芦苇等水生生物。如我国淡水鱼类产品每年约 410 万吨,其中 95% 来自平原湖区。芦苇可作为造纸原料。

② 蕴藏着极其丰富的盐类资源和矿物资源:如我国第二大咸水湖纳木错湖,就蕴藏着食盐、碱、芒硝、硼等资源。

(2) 湖泊的功能

① 提供水资源,净化水质:湖泊中的泥炭有较高的吸附能力,吸附水中的油脂、金属化合物、空气中的粉尘和所携带的菌类等。水还是一种良好的溶剂,各种酸、碱、盐以及其他有毒物质都可通过水的稀释、扩散、沉淀、氧化还原或微生

物分解等途径消除或减轻污染。

② 蓄纳洪水和防御风暴:在汛期可削弱洪峰,滞后洪水的威胁;在旱季又可提供水源满足灌溉,保持大地水分的良性循环。

③ 为稀有和濒危野生动物提供栖息所:地球上 $1/3$ 的珍贵保护动物是湖沼地区的“常客”。据统计,生活在鄱阳湖上的鸟类共有150多种,其中水禽有69种,世界珍禽十多种。青海湖中有一座著名的鸟岛是群鸟聚会之所,每年春天,数以十万计的各种候鸟如斑头雁、鱼鸥、棕头鸡、鸬鹚等成群结队从南方飞来,鸟群此起彼落,成为青海湖的一大奇观。到了产卵季节,群鸟筑巢垒窝,全岛铺满了密密麻麻的鸟蛋,俯拾即是。

④ 提供休闲度假的胜地:迷人的湖光美景可给人们带来丰富的文化生活,愉悦人们的精神。

2. 河流的价值与功能

(1) 河流的价值

① 盛产鱼类:最多的是鲤鱼、鲫鱼等,还有鲢鱼、黑鱼、嘎牙鱼、草鱼、马口鱼和麦穗鱼等。

② 内陆航运:河流在内河航运中占有十分重要的地位。内河航运具有成本低、效益高的比较优势,特别适合大宗货物、集装箱货物运输。在我国,由于原材料、能源等资源分布与经济社会发展的需求,形成了南北调运、东西交流的运输大格局。仅2009年,内河货运量达25.7亿t,内河港口货物吞吐量27.8亿t,亿吨大港已达到5个。

③ 水力发电:水力发电在世界各国都被广泛采用。在我国长江上有葛洲坝水电站、长江三峡水利枢纽等;黄河上有龙羊峡水电站、李家峡水电站、青铜峡水利枢纽、三门峡水利枢纽、刘家峡水电站等;澜沧江上有漫湾水电站、大朝山水电站、小湾水电站等。

(2) 河流的功能

① 鱼类、鸟类及两栖类动物的栖息地:河道通常会为很多物种提供适宜的生存条件,它们在河道中生存和繁殖,并形成重要的生物群落。河道一般包括两种基本类型的栖息地结构:内部栖息地和边缘栖息地。内部栖息地相对来说是更稳定的环境,生态系统可能会在较长的时期仍然保持着相对稳定的状态。边缘栖息地处于高度变化的环境梯度之中,但要比内部栖息地环境有着更多样的物种构成或个体数量。

② 通道作用:河道系统可以作为能量、物质和生物流动的通路。河道水体的流动,不仅可以收集和转运河水和沉积物,还有很多其他物质和生物群系通过该系统进行移动。

河道既可以作为横向通道也可以作为纵向通道,生物和非生物物质可向各

个方向移动和运动。在河源区有机物物质和营养成分从高处漫滩流入低洼的漫滩而进入河道系统内的溪流,从而影响到无脊椎动物和鱼类的食物供给。生物的迁徙促进了水生动物与水域发生相互作用。

③ 过滤和屏障作用:河道的屏障作用表现在阻止能量、物质和生物运动的发生,或是起到过滤器的作用,允许能量、物质和生物选择性地通过。河道作为过滤器和屏障可以减少水体污染、最大限度地减少沉积物转移,提供一个与土地利用、植物群落以及一些运动范围小的野生动物之间的自然边界。

影响系统屏障和过滤功能作用的因素包括连通性(缺口出现频率)和河道宽度。一条宽广的河道会提供更有效的过滤作用,而一条相互连接的河道会在其整个长度范围内发挥过滤器的作用。影响过滤功能的最大因素是河道边缘的形状。

三、河流与湖泊的利用及保护

1. 现状

(1) 河流的现状:河流为人类提供着多种服务功能,如供水、食物、水电、航运、灌溉、生态系统服务和娱乐等。然而,由于“过度使用”、流域内人口压力增加、气候变化引起旱涝灾害增多,使河流系统受到严重威胁,导致河流形态变化、污染加剧、水生栖息地退化及鱼类物种灭绝等,无法发挥其正常功能。如多瑙河是欧洲最长的河流之一,然而河上的水坝已使该流域 80% 的湿地和漫滩遭到破坏;又如我国的长江,由于干道上的悬浮物、氧化性有机化合物和无机化合物以及氨氮含量高,严重地降低了饮用水质量,并导致水成分的变化。

(2) 湖泊的现状:在全球气候变化的大背景下,湖泊面积的缩小、干枯、污染严重地影响到湖泊生态功能的正常发挥。水污染不仅导致湖泊水质持续下降,也引起越来越广泛的富营养化现象。特别是一些大中城市和城市群周围的湖泊,大多处于重富营养化或异常富营养化状态,如位于美国东北部的五大湖(安大略湖、伊利湖、苏必利尔湖、休伦湖、密歇根湖),污染严重,污染源是湖边的工厂群。

在我国,过去 30 年内,被污染的湖泊面积已从最初的 135 km^2 激增至 $14\,000 \text{ km}^2$,被污染的湖泊类型也从城市小湖泊发展到一些大中型湖泊。根据科技部“十一五”期间进行的“中国湖泊水质、水量与生物资源调查”,我国目前现有湖面面积 1 km^2 以上的天然湖泊 2 693 个,总面积超过 8.1 万 km^2 。近 50 年来消失的湖泊共计 243 个,新疆消失的湖泊 62 个;内蒙古消失 59 个;湖北消失 55 个;江苏消失 11 个;江西、安徽各消失 10 个。

2. 利用中的问题

人类的过度捕杀、水生顶极群落消失带来的次生灭绝以及城郊湖泊加速富

营养化造成的生境污染,是淡水生态系统利用中出现的主要问题。

(1) 污染严重:农用化肥的流失、生活污水的排放造成一些水域水体富营养化,鱼类缺氧而死,湖泊向沼泽化发展。工业废水排入陆地水域,致使水体理化因子发生变化,水质恶化,导致水域内生物富聚毒物,危害人类健康。甚至,大量生物死亡,使水域生态系统发生逆向演替,生态环境进一步恶化。

(2) 湖面萎缩:随着人口增长、工农业生产迅速发展、人类大规模生产活动,以及大量工业废水和生活污水直接或间接排入江河、湖泊,淡水生态系统出现退化。

(3) 生物多样性减少:由于水质恶化和湖面的萎缩,使得一些鱼类和水生生物减少或消失。

3. 湖泊与河流的保护

(1) 统筹水资源的开发利用和保护:处理好生活、生产和生态用水的关系。

(2) 科学论证跨流域的调水工程:统筹地表水和地下水环境保护,制止地下水无序开发,严防地下水污染。

(3) 加快城镇污水处理设施建设:加快污水处理厂及配套管网设施建设。加快污水处理设施建设和运营的市场化步伐;加大污水处理设施运行监管,限期安装在线监控系统,确保污染治理设施稳定、达标排放。

(4) 搞好流域规划:建立生态屏障、设立滞洪、蓄洪、泄洪区。

第三节 湿地生态系统

湿地(wetland)是指天然或人工、长久或暂时之沼泽地、泥炭地、水域地带,带有静止或流动、咸水或淡水、半咸水或咸水水体者,包括低潮时水深不超过6 m的海水水域。滨海湿地生态系统是指低潮时水深6 m以上的海域及沿岸浸湿地带与生活在其中的各种动植物共同组成的有机整体。滨海湿地范围较广,主要有近岸浅海、潮间带、潟湖、湖泊、滩涂、沼泽、草地等。湿地被称为“地球之肾”,与森林、海洋并称为全球三大生态系统。湿地具有调节气候、涵养水源、保持水土、净化环境、保持生物多样性等多种生态功能,正日益受到人们的重视。中国现有湿地面积占世界湿地的10%,位居亚洲第一位,世界第四位(陈宜瑜,1995)。

一、湿地的主要类型

根据湿地资源的现状,湿地分为沼泽湿地、湖泊湿地、河流湿地、滨海湿地、人工湿地5大类。

1. 沼泽湿地

沼泽可以认为是由水、土壤和生物要素耦合作用形成的特殊自然综合体,具有三个相互联系、相互制约的基本特征:① 受淡水或咸水、盐水的影响,地表常年过湿或有薄层积水;② 生长沼生或部分湿生、水生或盐生植被;③ 有泥炭积累或无泥炭积累而仅有草根层或腐殖质层,但土壤剖面中均有明显的潜育层(安树青,2002;董洪芳,2010)。

沼泽水有大气降水、地表径流、江河泛滥水和地下水等多种补给水源,由于多水缺氧的环境而形成了特殊的土壤和植被。

沼泽的过渡性是沼泽的重要特性。空间分布上的过渡性体现在许多沼泽分布在湖滨、河滩和海岸带,一般水深在 2 m 内;生态性质的过渡性表现在长期处于浅层积水和过度湿润状态,形成较为稳定的水-土界面,这个界面在沼泽生态系统的物质循环和能量流动中发挥着重要作用,在淹水和缺氧的还原条件下,使沼泽具有与陆地和水体都不相同的特殊性,具有独特的功能和环境效应(图 13-2)。



图 13-2 沼泽湿地(祝宁提供)

2. 湖泊湿地

湖泊岸边或浅湖发生沼泽化过程而形成的湿地。中国湖泊分布广且不均匀。按湖群地理分布和形成特点,将全国划分五个主要湖区:青藏高原湖群、东部平原湖群、蒙新高原湖群、东北平原及山地湖群和云贵高原湖群(图 13-3)。

3. 河流湿地

在河流沿岸分布着广阔的河流湿地,河流湿地蕴藏着多种宝贵资源,为人类提供水源、能源和宝贵的饲料,以及必要的农田。有了河流湿地才使人类能够在极其严酷的雪域高原繁衍生息(图 13-4)。



图 13-3 湖泊湿地(倪红伟提供)

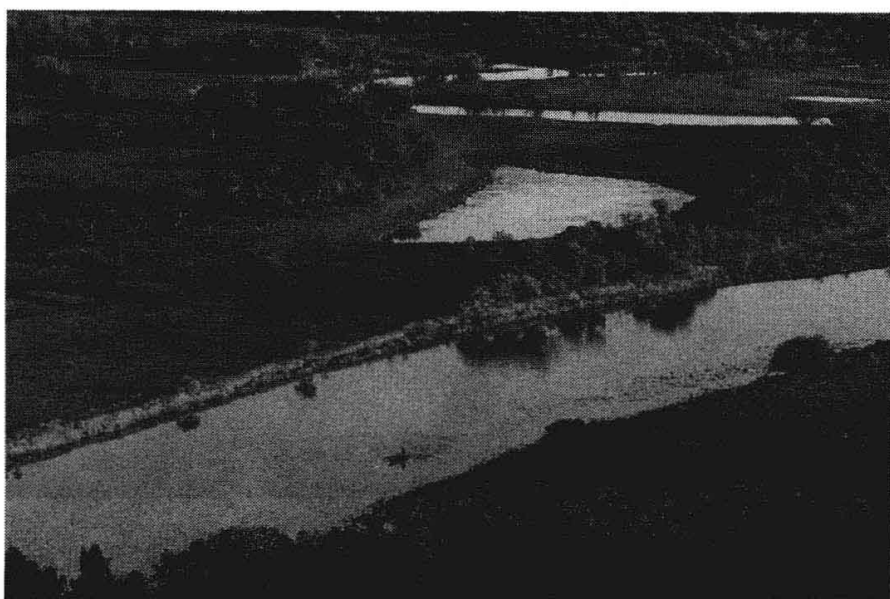


图 13-4 河流湿地(倪红伟提供)

4. 滨海湿地

滨海湿地是指沿海区域以及湿地范围的岛屿和低潮时水深不超过 6 m 的水域,包括河口、滩涂、盐沼、海湾、海峡、红树林与珊瑚礁等,是介于海洋与陆地之间的一种特殊的生态系统,拥有多种多样的生态种类。红树林是生长在热带和

亚热带海湾河口泥滩盐渍化沼泽上的盐生木本植物群落。它们生长在陆地与海洋交界的潮间带,是陆地向海洋过渡的特殊生态系统,主要由红树科、海桑科、紫金牛科、使君子科等植物共同组成。由于红树林长期受到海水的浸泡和台风的袭击,使它们形成了独特的生存方式和繁殖能力,有“海上森林”“海底森林”和“潮汐森林”之称(图 13-5)。



(a)



(b)

图 13-5 滨海红树林湿地(厦门大学严重玲提供)

在我国,以杭州湾为界,杭州湾以北除山东半岛、辽东半岛的部分地区为岩石性海滩外,多为沙质和淤泥质海滩,由环渤海和江苏滨海湿地组成;杭州湾以

南以岩石性海滩为主,主要河口及海湾有钱塘江-杭州湾、晋江口-泉州湾、珠江口河口湾和北部湾等。

5. 人工湿地

人工湿地一般指水库和大型池塘等。

二、湿地生态系统的功能

1. 湿地生态系统的价值

湿地是地球上水陆相互作用形成的生态系统,由于湿地是介于陆地和水生环境之间的过渡地带,它不仅蕴藏着丰富的生物种类,为动植物区系提供了独特的生境,具有不可替代的独特生态功能。又由于湿地在抵御洪水、调节径流、补充地下水、改善气候、控制污染、美化环境和维护区域生态平衡等方面有着其他生态系统所不能替代的作用,享有“地球之肾”和“生命摇篮”之美誉。

(1) 动植物产品:湿地提供了丰富的动植物产品,如水稻、莲、藕、菱、芡及浅海水域的一些鱼、虾、贝、藻类等是富有营养的食物。

(2) 生产原料:湿地中许多动植物都是发展轻工业的重要原材料,如芦苇就是重要的造纸原料。

(3) 货物运输:因许多湿地常与各种水域相连,故也常与内河运输有关。内河运输是内陆腹地和沿海地区的纽带,也是边疆地区与邻国边境河流的连接线,在现代化的运输中起着重要的辅助作用,承担了大约 30% 的货运量。

2. 湿地生态系统的功能

(1) 保护物种和遗传多样性:许多的自然湿地为水生动物、水生植物、多种珍稀濒危野生动物,特别是水禽提供了必需的栖息、迁徙、越冬和繁殖场所。如果没有保存完好的自然湿地,许多野生动物将无法完成其生命周期。同时,自然湿地为许多物种保存了基因特性,使得许多野生生物能在不受干扰的情况下生存和繁衍。

(2) 调蓄径流洪水,补充地下水:湿地在控制洪水,调节河川径流、补给地下水和维持区域水平衡等方面的功能十分显著,是其他生态系统所不能替代的,湿地是陆地上的天然蓄水库,湿地还可以为地下蓄水层补充水源。

(3) 调节区域气候:由于湿地环境中微生物活动弱,土壤吸收和释放二氧化碳十分缓慢,形成了富含有机质的湿地土壤和泥炭层,起到了固定碳的作用。湿地的水分蒸发和植被叶面的水分蒸腾,使得湿地和大气之间不断进行着能量和物质交换,对周边地区的气候调节具有明显的作用。

(4) 降解污染和净化水质:自然湿地的显著特点之一是其对有机污染物有较强的降解能力,许多生长在湿地中的植物、微生物通过物理过滤、生物吸收和化学合成与分解等把人类排入湖泊、河流等湿地的有毒、有害物质降解和转化为

无毒、无害甚至有益的物质。

(5) 防浪固岸的作用:湿地中生长着多种多样的植物,这些湿地植被可以抵御海浪、台风和风暴的冲击力,防止对海岸的侵蚀,同时它们的根系可以固定、稳定堤岸和海岸,保护沿海工农业生产。

(6) 观光、旅游:有许多重要的旅游风景区都分布在湿地地区,壮观秀丽的自然景色使其成为生态旅游和疗养的胜地。

三、湿地的利用与保护

1. 湿地现状

全世界的湿地面积约占陆地面积的 1.4%。我国大约有湿地 25.1 万 km^2 ,其中包括 11 万 km^2 的沼泽,12 万 km^2 的湖泊和 2.1 万 km^2 的滩涂、盐沼地,占国土面积的 2.6%。我国还有以水稻田为主的人工湿地,再加上水库、池塘等,总面积约 50 万 km^2 。

20 世纪 80 年代开始,人们逐步意识到保护湿地资源和生态资源对可持续发展的重要性,各地相继建立了一些以湿地生态系统为主要保护对象的自然保护区,目前,该类型的自然保护区已达 16 个,占全国自然保护区总数 2.26%,总面积达 6 594 万 hm^2 ,占全国自然保护区总面积的 1.64%。在保护野生动物为主对象的 211 个自然保护区中,有 33 个是湿地类自然保护区。

2. 利用中的问题

由于人口的增长和经济的发展,湿地围垦、淤积、过度开发利用及各种污染严重,天然湿地急剧减少,湿地功能和效益不断下降,湿地资源保护面临严重威胁,对湿地的水生态环境也造成很大影响。

(1) 面积萎缩、调蓄功能减弱:湿地是工农业和居民生活的主要水源储存地,过度的和不合理的用水使得湿地供水能力受到重大影响。土地利用格局的重大变化也会使湿地或被开垦,或成“孤岛”,储水功能受到破坏。

(2) 环境恶化,生物资源减少:目前许多天然湿地已成为工农业废水、生活污水的承泄区。如洞庭湖湿地因围垦、过度捕捞和水质恶化,天然鱼产量持续下降;洪湖湿地鱼类从 40 年前的 100 余种降为现在的 50 余种;青海湖是我国最大的半咸水湖,由于水体生态环境的恶化,鱼类资源锐减,导致水禽种群数量大大减少;在三江平原上,丹顶鹤、大天鹅和白鹤的繁殖受到影响;在内陆湿地生态系统中,白鳍豚、中华鲟、达氏鲟、白鲟、江豚已成为濒危物种,长江的鲟鱼、鳊鱼、银鱼等经济鱼种种群数量已变得十分稀少;湿地水禽由于过度猎捕、捡拾鸟蛋等导致种群数量大幅度下降。

(3) 海岸侵蚀:海岸侵蚀在中国滨海湿地区域是较普遍的问题,尤其在中国南部海区更为明显。海浪、潮流、飓风、植被破坏、开采矿物和沙石是造成海岸侵

蚀的主要因素。在沙质海岸区,由于采挖建筑用沙,已使许多良好的沙质海岸遭受破坏,海岸侵蚀加剧了沿海湿地的破坏,使许多沿海城镇受到海水严重的侵蚀和渗透,海水对淡水生态系统的影响直接威胁着当地的淡水资源供应。

3. 湿地生态系统的保护

长期以来,人类对湿地生态系统往往重视经济服务功能,忽视了更为重要的各种服务功能,盲目地对沼泽湿地进行开发,资源过度利用,造成了湿地的急剧退化,产生了许多严重的环境问题。科学合理地利利用湿地的生态系统服务功益,促进湿地生态系统的可持续利用,应引起科技工作者和相关管理部分的高度重视。

在湿地生态环境逐步恶化,资源逐渐衰竭的现阶段,湿地的经济效益、生态效益和社会效益三方面应着重考虑其生态效益。因为生态功能的降低必然导致社会效益和经济效益的降低。而合理开发利用湿地资源的必要前提则是保护好现有湿地资源。尽可能地消除由于人类活动所造成的破坏和干扰。

第四节 海洋生态系统

海洋生态系统(marine ecosystem)是由海洋中生物群落及其环境相互作用所构成的多样化的自然生态系统。海洋占地球表面积的70%,是地球上综合生产力最大的一个生态系统。同陆地生态系统一样,物质循环和能量流动是海洋生态系统的基本功能。

一、海洋环境的特征与海洋生态系统类型

1. 海洋环境的特征

(1) 海水含有大量化学成分。溶解在海水中的所有固体物质的质量(g)用盐度来表示。海水的平均盐度是35‰(淡水的盐度小于0.5‰),这意味着1 kg的海水中溶解有35 g的盐类物质。当然,各地海水的盐度是有一定差异的。纬度在20°~30°之间的海洋表层水的盐度一般大于35‰,主要是因为亚热带地区海洋的蒸发量比降水量要大很多。赤道附近和高纬度海洋(>40°)的海水含盐量较低,平均最低盐度出现在夏季的北冰洋,大约为29‰。海洋沿岸由于有大量淡水输入,盐度一般不超过15‰~20‰。深海中的海水盐度一般在35‰左右(沈国英,1996)。

(2) 海洋面积广大。在地球上,陆地和海洋的分布不是均匀的。地球表面积大概是5.1亿km²,其中海洋占了3.6亿km²,相当于地球表面积的70.8%(表13-1)。在北半球,海洋的面积大概占了61%,而在南半球,这一比例达到81%。根据海岸线的形状、海洋底部构造、洋流系统、潮汐、大气环流和其他一些

标准将全球的海洋划分为太平洋、大西洋、印度洋和北冰洋四大洋,图 13-6 为世界各大洋的分布图。

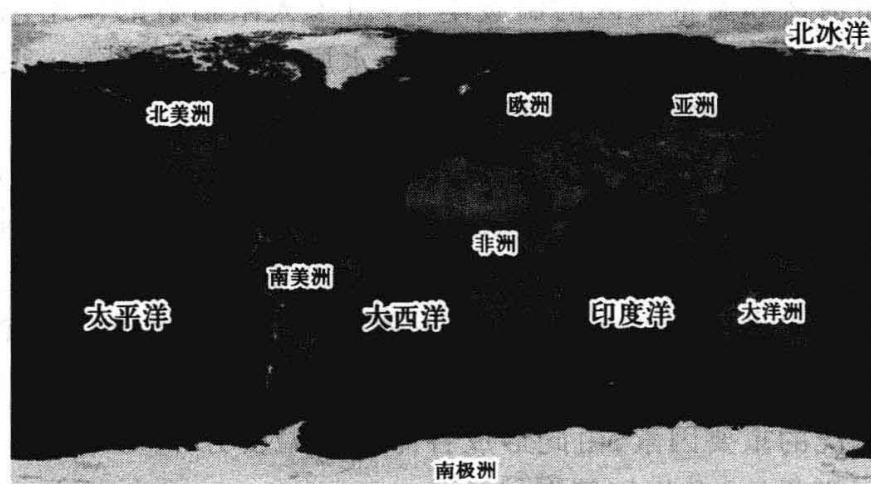


图 13-6 世界各大洋分布图

表 13-1 各大洋的面积和深度

海洋	面积/ 10^6 km^2	面积在全球海洋 中占的比例/%	平均深度/m	最深处/m	最深处的 位置
太平洋	178.8	49.5	3 976	11 022	马里亚纳海沟
大西洋	91.7	25.4	3 597	8 742	波多黎各海沟
印度洋	76.2	21.0	3 711	7 729	巽他海沟
北冰洋	14.7	4.1	1 225	5 608	格陵兰海
全球	361.1	100.0	3 711	11 022	马里亚纳海沟

(3) 海洋拥有独特的光照、温度、水流运动、含氧量等环境特征。光照:太阳光线在水中的穿透能力比在空气中小得多,日光射入海水以后,衰减比较快。海洋表层 10 m 的区域吸收了辐射到海洋约 80% 的太阳能。因此只有上层海水才能有足够强的光照保证植物的光合作用过程。海水对于可见光的吸收具有选择性,对红、黄、绿光的吸收比对蓝光的吸收强,这就是为什么我们通常看到海的颜色都是蓝色的。只有蓝光等少数波长较短的光线能够到达海洋深处。在某些透明度较大的热带海区,这一深度可达 200 m 以上。在比较混浊的近岸水域,深度有时仅有数米。

温度:水的比热比空气大得多,因此,虽然各地海水的温度随着所处的纬度而不同,但同一地区海洋中海水温度的年变化范围却不大。两极海域全年温度变化幅度约为 5°C ,热带海区小于 5°C ,温带海区一般为 $10 \sim 15^{\circ}\text{C}$ 。而在距海面

100 m 深的海中,年平均温度的波动往往小于 1°C 。平均海洋水温最低的地方在南极洲边上,大约为 -1.5°C 。平均海洋表面温度最高的地方在赤道,大约为 27°C 。在热带海区和温带海区的温暖季节,由于太阳辐射的作用,表层水温较高。但到达一定深度时,水温急剧下降,这一水层被称为温跃层。温跃层以上叫做混合层,温跃层以下的海水温度则十分稳定。

水流运动:海水除了由引潮力引起的潮汐运动外,还有沿一定途径的大规模流动——洋流。洋流的形成有许多原因,主要原因是长期定向风的推动。引起洋流的另一个因素是热盐效应造成的海水密度分布的不均匀性,这主要表现为海水中的水平压强梯度力。这些因素加上地转偏向力的作用,造成海水既有水平流动又有垂直方向上的流动,形成了暖流、寒流和上升流等特殊洋流。洋流是决定某海域状况的重要因素,由此形成各海域的温度分布带——热带、亚热带、温带、近极区(亚极区)和极区等海域。

含氧量:海水中的氧气含量非常少。1 L 空气大约含有 200 mL 氧气,然而 1 L 海水最多只能溶解 9 mL 氧气。一般情况下,表层海水的含氧量最大,随着深度的增加,海水中的含氧量逐渐减少。在大约 1 000 m 深的地方,海水中的含氧量达到最小值。从这个深度再往下,海水的含氧量又慢慢上升。当然也有一些海域的海水,比如黑海和挪威 Sill 湾的深海海水,含氧量基本为零。

海洋环境是由大气、水体、海底以及众多海洋生物的交互作用构成的一个复杂体系,包含着十分丰富的生物多样性(图 13-7)。这一环境体系对于全球的生态系统有着最显著的影响。遗憾的是,人类目前对于海洋环境尚缺乏系统的认识。因此,对海洋环境的研究已经成为现代科学关注的一个主要现实问题。



图 13-7 形态各异的海洋生物(高教社提供)

(4) 海洋具有成带现象。海洋的成带现象是指沿着环境梯度改变的物种空间分布。海洋生物群落也有与池塘和湖泊相似的成带现象(图 13-8)。

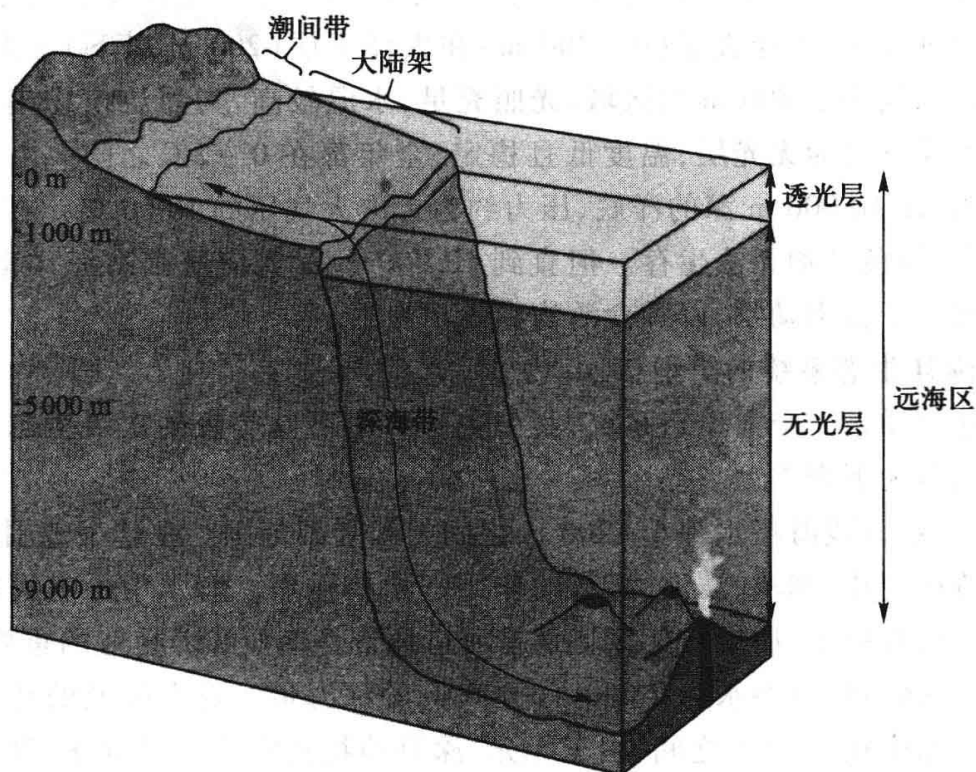


图 13-8 典型海洋地带分布(沈国英,1996)

在水平方向上,海洋分为若干带:

① 潮间带(intertidal zone)或沿岸带(littoral zone),即与陆地相接的地区。那里是海陆之间的群落交错区,其特点是有周期性的潮汐。生活在潮间带的生物除了要防止海浪冲击外,还要经受温度、盐度、水淹和暴露的急剧变化,由此发展出了许多有趣的形态和生理适应。

② 浅海带(neritic zone)或亚沿岸带(sublittoral zone),包括从几米深到 200 m 深左右的大陆架范围。这里光照充足,温度适宜,并且接受河流和雨水从陆地带来的大量养分,是海洋生命活动最为活跃的地带。这里的主要生产者 of 单细胞生物如绿藻、硅藻、双鞭甲藻和大型多细胞藻类如石莼、海带、裙带菜等。世界主要经济渔场几乎都位于大陆架和大陆架附近的浅海带。

③ 深海带(abyssal zone)位于海洋底部的大部分地区。深海带的环境条件稳定:无光;温度在 $0 \sim 4^{\circ}\text{C}$;海水的化学组成也比较稳定;压力很大(水深每增 10 m,即增加 1 个大气压);食物条件苛刻,全靠上层的食物颗粒下沉,因为深海中没有进行光合作用的植物。

④ 外海带指深度大于 200 m 的远洋海区,最深可达 10 000 m 以上,是生物

圈中厚度最大的生态系统,净初级生产量约为 $2 \sim 400 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。外海带的面积很大,但水体环境相对稳定,只有水温会由于暖流与寒流的分布出现波动。

海洋在垂直方向上也具有成带现象。根据海水中光照强度的大小,可大致分成两个垂直带:大洋表层($0 \sim 200 \text{ m}$)和大洋下层(200 m 以下)。大洋表层,特别是在深度小于 100 m 的区域,光照充足,水温较高,为浮游植物集中分布的区域。大洋下层为无光层,温度低且稳定,全年都在 $0 \sim 2^\circ\text{C}$ 之间。由于海水压力的作用,在 $10\,000 \text{ m}$ 深的洋底,压力约为标准大气压的 $1\,000$ 倍。在这样的深水环境中,绿色植物无法生存。但直到 $10\,000 \text{ m}$ 深的海底都有海洋动物存在,它们大都属于食肉动物,以吞食活物和死尸为生。

2. 海洋生态系统的类型

全球海洋是一个大生态系统,其中包含许多不同等级的次级生态系统。按海区可划分为下列类型。

(1) 浅海:浅海指水深 $6 \sim 200 \text{ m}$ 之间的大陆架范围。在这个范围内具有显著的季节性变化,潮汐、波浪、海流的作用都比较强烈。海水中含有大量的溶解氧和各种营养盐类,所以陆架区特别是河口地带是渔业和养殖业的重要场所。

(2) 深海:深海指水深 $2\,000 \sim 6\,000 \text{ m}$ 的深海带。这个区域的环境条件稳定,无光、温度在 $0 \sim 4^\circ\text{C}$ 之间,由于无光,深海动物视觉器官多退化,没有坚固的骨骼和有力的肌肉,而有薄而透明的皮肤以适应高压的特征。

(3) 大洋:大洋指从深海带到日光能透入的最深界限。大洋面积虽然很大,但水环境相当一致,唯有水温变化,尤其是暖流与寒流的分布。由于大洋缺乏动物隐蔽的场所,所以大洋动物一般都有明显的保护色。

(4) 河口:河口是大陆水系进入海洋的特殊地带,这个地带由于受到人类活动的干扰,受纳大量营养物质,因此易于出现赤潮。一般,河口区生物的种类组成较为复杂,多样性指数较高。

(5) 海湾—海峡:海湾—海峡与陆地邻接,地理位置特殊,且易受人类活动的影响,兼有海洋生态系统的一般物种及半封闭海域的一些特殊物种。

二、海洋生态系统的价值与功能

1. 海洋生态系统的价值

(1) 生物产品:已被认定的海洋生物有 20 多万种,其中动物 18 万种,植物 2.5 万多种。在 18 万种动物中,鱼类有 2.5 万种,贝类 10 多万种。鱼类中可食用的约 200 多种。植物绝大多数为藻类,其中在浅海区固着生长的约有 $4\,500$ 种,现被广泛利用的约有 50 种,如海带、紫菜、石花菜、鹧鸪菜等。盛产多种鱼类,如大黄鱼、小黄鱼、带鱼等。

我国海域海洋生物物种高达 $20\,278$ 种,约占世界海洋生物物种的 $1/10$ 以

上,其中鱼类有 3 014 种,虾类 300 多种,蟹类 800 多种,贝类约 3 000 多种,海藻约 1 000 种,滩涂浅海生物达 2 950 多种,适合养殖开发的经济生物多达 238 种。我国海域初级生产力较高,约为 28 亿 t/a,海域年平均生物生产量达到 3.02 t/km²。海水养殖潜力巨大,海域渔场面积广阔,最佳渔业资源可捕量约为 300 万 t。

(2) 矿物资源:海底矿物资源比较丰富,最主要的是石油和锰结核。大陆架海底石油可采储量约为 2 500 亿 t(其中包括天然气折算为石油产量),相当于陆地石油藏量的 3 倍。锰结核是大洋底部蕴藏的矿产,经济价值很高。

估计我国海洋石油资源量约 240 亿 t,天然气资源量 14 万亿 m³。

(3) 能源:丰富的海洋能源包括潮汐能、波浪能、海流能、海洋热能(海水温差能)、海洋化学能(海水盐度差能)。海洋能源可利用的潜力巨大,如世界海洋潮汐能约有 10 亿多千瓦。年生产 12 000 多亿度电。

中国海洋能源资源中可开发的潮汐能资源理论装机容量达 2 179 万 kW,理论年发电量约 624 亿 kW·h,波浪能理论平均功率约 1 285 万 kW,潮流能理论平均功率为 1 394 万 kW。

(4) 航运:海运量在国际货物运输总量中占 80% 以上。海洋运输之所以被如此广泛采用,是因为与其他货物运输方式相比,它有着明显的优点:海洋运输可以利用四通八达的天然航道,通过能力很大;海洋运输船舶的运输能力,远远大于铁路运输车辆,如一艘万吨船舶的载重量一般相当于 250~300 个车皮的载重量;因为运量大,航程远,分摊于每货运吨的运输成本就少,因此运价相对低廉。

随着中国经济的快速发展,中国已经成为世界上最重要的海运大国之一。全球目前有 19% 的大宗海运货物运往中国,有 20% 的集装箱运输来自中国,中国的港口货物吞吐量和集装箱吞吐量均已居世界第一位;世界集装箱吞吐量前 5 大港口中,中国占有 3 席。

随着中国经济影响力的不断扩大,世界航运中心正在逐步从西方转移到东方,中国海运业已经进入世界海运竞争舞台的前列。

2. 海洋生态系统的功能

(1) 调节气候:海洋是全球气候系统中的一个重要环节,它通过与大气的能量、物质交换和水循环等作用在调节和稳定气候上发挥着决定性作用,被称为地球气候的“调节器”。一方面,海洋里有大量浮游植物,它们制造了地球上的大部分氧气,另一方面,海洋吸收了大气中 40% 的二氧化碳,可以减缓大气温度升高。因此,海洋对于气候的变化具有重要影响。

(2) 保护物种多样性:海洋中蕴藏着极其丰富的生物资源,据统计,海洋生物物种约占地球生物物种总数的 80% 以上,目前人类所认知的海洋生物,可能

只占有所有海洋生物种类的很少部分。

(3) 海滨旅游资源丰富:海滨度假旅游逐渐成为新的和主要的滨海旅游形式。如西班牙的马洛卡岛、墨西哥的坎昆、美国的夏威夷、泰国的普吉岛和巴提亚旅游度假区、印度尼西亚的巴厘岛等,都是世界著名的海滨度假旅游胜地。旅游产业已向休闲化、多元化发展,旅游产品不断创新,出现了一些新的旅游项目,比如度假村、海底隧道、水族馆、高尔夫球、大型游乐园等。

我国有 1 500 多处适合发展滨海旅游业和海洋娱乐业。其中有规模较大的海边沙滩 100 多处,重要景区 273 处。如三亚、青岛、厦门、大连等滨海旅游业的兴起,特别是三亚将建成国际旅游城。

三、海洋的利用与保护

1. 现状

人类正面临着日趋严峻的陆地资源和能源危机威胁,越来越多的国家都把经济进一步发展的希望寄托在占地球表面积 71% 的海洋上。

20 世纪 80 年代以来,我国海洋经济稳步发展,尤其是进入 90 年代后,海洋产业发展迅速,海洋经济的增长速度大大超过我国国民经济的增长速度,达 20% 以上。其中,1996 年海洋水产业总产值达 1 445.27 亿元,占海洋产业总产值的 50.6%;海洋油气业总产值 212.74 亿元,占海洋产业总产值的 7.5%;海洋盐业总产值为 45.5 亿元,占 1.5%;沿海造船业总产值达 193.84 亿元,占 6.8%;海洋交通运输业的总产值达 540.6 亿元,占 18.9%;滨海旅游业收入达 419.75 亿元,占 14.7%。

2. 利用中的问题

在全球范围内,蔚蓝的海洋正遭遇史无前例的生态危机。目前,过度利用、污染与全球气候变化导致的海水温度升高、海平面上升和酸化等后果日益突显。

(1) 渔业资源严重衰退:随着海洋捕捞长期失控,如大量捕杀产卵群体和幼体,破坏了种群补充和资源再生,导致渔业资源严重衰退,特别是许多优质生物种类受到严重破坏以致消失,无法继续利用。

(2) 海水污染:随着运输量和船舶密度的增加,发生灾难性船舶事故的风险逐渐增大。例如,英国石油公司(BP)位于墨西哥湾的钻井平台发生爆炸并引发大火,造成美国历史上“最严重的一次”漏油事故。浮油向美国沿海及周边扩散,严重威胁墨西哥湾的生态环境,危及鸟类、鱼类等野生动物生存。

(3) 垃圾倾倒:有统计显示,人类每年向海洋中倾倒约 700 万 t 垃圾,这些垃圾正严重危及鲸等海洋动物的生命。

(4) 工业排放:海洋被当成了最大的纳污“下水道”。据中国国家海洋局监测显示,我国通向海洋的 525 个入海排污口中,约 88.4% 的排污口超标排放,其

主要超标污染物为磷酸盐、悬浮物和氨氮等。

(5) 养殖过度:养殖过度造成有机物污染和高营养化,常使甲藻大量繁殖,形成“赤潮”,造成大量海洋生物死亡、生物群落结构改变、养殖区域生物多样性下降。

3. 海洋生态系统的保护

保护海洋生态系统的努力一直在进行着。2012年,世界银行行长罗伯特·佐利克在新加坡宣布发起“拯救海洋全球联合行动”,以期望集合政府、非政府组织、科研机构以及私人企业界等各方力量,共同努力保护海洋系统的健康。其措施有:

(1) 制定国际公约及法律,对占全部海洋环境污染80%以上的陆源污染进行控制,以便有效地保护海洋环境。

(2) 合理规划和发发展养殖业,避免过度养殖带来海水富营养化。

(3) 保护现存海洋生物多样性,禁止过度捕捞海产品和不合理的捕捞方法;禁止不合理的海洋开发活动,避免海洋环境继续恶化。

(4) 合理发展旅游业。严格按照旅游资源的负载能力,开发旅游产业。

思考题

1. 淡水湖泊生态系统有哪些特点?

2. 湿地生态系统有哪些特点?

3. 简述海洋生态系统的特征。

第十四章 景观与全球变化

第一节 景观生态学

一、景观与景观生态学

有关景观的定义,有多种表述,但就一般讲,是指反映内陆地形地貌景色的图像,诸如草原、森林、山脉、湖泊等;或是某一地理区域的综合地形特征;或者是人们放眼所映获的自然景色。

在生态学中,景观的定义可概括为狭义和广义两种。狭义景观是指几十平方千米至几百平方千米范围内,由不同生态系统类型所组成的异质性地理单元。而反映气候、地理、生物、经济、社会和文化综合特征的景观复合体称为区域。狭义景观和区域可统称为宏观景观。广义景观则指出现在从微观到宏观不同尺度上的,具有异质性或斑块性的空间单元。显然,广义景观概念强调空间异质性,其空间尺度则随研究对象、方法和目的而变化,而且它突出了生态学系统中多尺度和等级结构的特征。这一概念越来越广泛地为生态学家所关注和采用。因此,概而言之,景观生态学(landscape ecology)是研究景观单元的类型组成、空间格局及其与生态学过程相互作用的综合性学科。强调空间格局、生态学过程与尺度之间的相互作用是景观生态学研究的核心所在(邬建国,2001)。

景观生态学的研究对象和内容可概括为三个基本方面:

- (1) 景观结构:即景观组成单元的类型、多样性及其空间关系;
- (2) 景观功能:即景观结构与生态学过程的相互作用,或景观结构单元之间的相互作用;
- (3) 景观动态:即指景观在结构和功能方面随时间推移发生的变化。景观的结构、功能和动态是相互依赖、相互作用的。这正如其他生态学组织单元(如种群、群落、生态系统)的结构与功能是相辅相成的一样,结构在一定程度上决定功能,而结构的形成和发展又受到功能的影响。景观生态学研究的具体内容很广,而且常常涉及不同组织层次的格局和过程。例如,景观结构特征与生理生态过程、生物个体行为、种群动态、群落动态以及生态系统在不同时空尺度上的作用都属于景观生态学观察、研究的范畴。

二、景观生态学中的一般概念

1. 尺度及其相关概念

尺度(scale)一般是指对某一研究对象或现象在空间上或时间上的量度,分别称为空间尺度和时间尺度。此外,组织尺度(organizational scale)的概念,即在由生态学组织层次(如个体、种群、群落、生态系统、景观)组成的等级系统中的位置,也广为使用。在景观生态学中,尺度往往以粒度(grain)和幅度(extent)来表达。空间粒度指景观中最小可辨识单元所代表的特征长度、面积或体积。例如,在不同观察高度上放眼望去,生态学家会发现对于同一森林景观,其最小可辨识结构单元会随着距离而发生变化,在某一观察距离上的最小可辨识景观单元则代表了该景观的空间粒度。对于空间数据或图像资料而言,其粒度对应于最大分辨率,或像元(pixel)大小。时间粒度则指某一现象或事件发生的频率或时期间隔。例如,某一生态演替研究中的取样时间间隔或某一干扰事件发生的频率,都是时间粒度的例子。幅度是指研究对象在空间或时间上的持续范围。具体地说,研究区域的总面积决定该研究的空间幅度;研究项目持续多久,则决定其时间幅度。一般而言,从个体、种群、群落、生态系统、景观,到全球生态学,粒度和幅度均趋于增加。粒度和幅度相互联系,但又不相同。为此,在讨论尺度问题时,经常有必要将粒度和幅度加以区分。

在景观生态学中,尺度一词的用法往往不同于地理学或地图学中的比例尺(虽然尺度和比例尺的英文均为scale)。一般而言,大尺度(或粗尺度,coarse scale)常指较大空间范围内的景观特征,往往对应于小比例尺、低分辨率;而小尺度(或细尺度,fine scale)则常指小空间范围内的景观特征,往往对应于大比例尺、高分辨率。在景观生态学研究,人们往往需要利用某一尺度上所获得的信息或知识来推测其他尺度上的特征,这一过程即所谓尺度推绎(scaling)。尺度推绎包括尺度上推(scaling up)和尺度下推(scaling down)。由于生态学系统的复杂性,尺度推绎往往采用数学模型和计算机模拟作为重要工具(Wu et al., 2006)。

2. 格局与过程

景观生态学中的格局,往往是指空间格局,即斑块或其他组成单元的类型、数目以及空间分布与配置等。空间格局可粗略地描述为随机型、规则型和聚集型。更详细的景观结构特征和空间关系可通过一系列景观指数和空间分析方法加以定量化。与格局不同,过程则强调事件或现象发生、发展的程序和动态特征。景观生态学常常涉及的生态学过程包括种群动态、种子或生物体的传播、捕食者和猎物的相互作用、群落演替、干扰扩散、养分循环等。

3. 空间异质性和缀块性

空间异质性(spatial heterogeneity)是指生态学过程和格局在空间分布上的不均匀性及其复杂性。这一名词在生态学领域应用广泛,其含义和用法亦有多种。具体地讲,空间异质性一般可理解为是空间缀块性(patchness)和梯度(gradient)的总和。而缀块性则主要强调缀块的种类组成特征及其空间分布与配置关系,比异质性在概念上更为具体化。因此,空间格局、异质性和缀块性在概念上和实际应用中都是相互联系,但又略有区别的一组概念。最主要的共同点在于它们都强调非均质性,以及对尺度的依赖性。

三、景观生态学的应用

景观生态学的发展从一开始就与土地规划、管理和恢复等实际问题密切联系。自20世纪80年代以来,随着景观生态学概念、理论和方法的不断扩展和完善,其应用也越来越广泛。其中最突出的包括在保育生物学、景观规划、自然资源管理等方面的应用。传统的生态学思想强调生态学系统的平衡态、稳定性、均质性、确定性,以及可预测性。这一自然均衡范式在自然保护和资源管理的应用中长期以来占有重要地位。但是,生态学系统并非处在“均衡”状态,时间上和空间上的斑块性或异质性才是它们的普遍特征。不断增加的人为干扰使这些特征越发突出。因此,强调多尺度上空间格局和生态学过程相互作用以及等级结构和功能的景观生态学观点,为解决实际中的环境和生态学问题提供了一个更合理、更有效的概念构架。

景观生态学和保育生物学互为补充,在研究内容上有许多相似和重叠的地方。例如,生物多样性、生境破碎化、斑块动态,以及复合种群动态在两个领域的研究中都占有很重要的地位。景观生态学的发展为保育生物学提供了新的理论基础,而保育生物学和恢复生态学为景观生态学理论和方法的发展不断提出新的目标。从景观生态学的角度来看,传统的以物种为中心的自然保护途径缺乏考虑多重尺度上生物多样性的格局和过程及其相互关系,显然是片面的,不可行的。物种的保护必然要依赖于它们所生存的生态系统和景观的多样性和完整性。近些年来,景观生态学原理和方法在自然保护的研究和实践中起到极其重要的作用。

景观生态学观点在自然资源管理中也受到广泛重视。生态系统管理的目的是保护异质景观中的物种和自然生态系统,维持正常的生态学和进化过程,合理利用自然资源,从而保证生态系统的可持续性(sustainability)。近年来,在森林资源的开发和管理方面,景观生态学原理和方法的应用更为深入。不少学者认为,区域景观尺度是考虑自然资源的宏观永续利用和应对全球气候变化带来的生态学后果的最合理的尺度。其主要原因之一是,区域性景观是能够反映自然

生态系统和人类活动的种类、变异和空间格局特征的最小空间单位。这显然与传统的,以物种或生态系统为中心的途径有本质上的区别。

景观生态学与景观和城市规划与设计有密切关系。景观生态学的主要目的之一是理解空间结构如何影响生态学过程。现代景观和城市规划与设计强调人类与自然的协调性,自然保护思想在这些领域中日趋重要。因此,景观生态学可以为土地规划和设计提供一个必要的理论基础,并可以帮助评估和预测规划和设计可能带来的生态学后果。而规划和设计的景观可以用来检验景观生态学中的理论和假说。这种关系似乎像物理学与工程学之间的那种相辅相成的关系。此外,景观生态学还为规划和设计提供了一系列方法、工具和资料。例如,景观生态学中的格局分析和空间模型方法与遥感技术结合,可以大大促进景观和城市规划与设计的科学性和可行性。

可持续性科学(sustainability science)是一门新兴的研究自然和社会之间动态关系的科学。可持续性科学以环境、经济和社会为三个基本组成成分,强调局部、区域和全球三个核心尺度。景观生态学能够对可持续性科学的发展做出重要贡献。第一,人类景观(或地区)也许是研究和维持可持续性的基本空间单元,因为它是能够清楚地阐明自然和人类相互作用关系的最小空间尺度。第二,景观生态学可为可持续性科学在处理多尺度的生物多样性和生态系统功能问题时提供理论和方法。第三,景观生态学已经有很多研究自然-社会耦合系统的经验,并发展了整体论途径。第四,景观生态学可为研究自然-社会耦合系统的空间异质性及其对可持续性的影响提供理论和方法。第五,景观生态学发展的一系列格局指数和方法可帮助研究如何将可持续性定量化。第六,景观生态学可为研究自然-社会耦合系统中的尺度推绎和不确定性问题提供理论和方法。总之,景观生态学不仅对可持续性科学的发展很重要,而且是可持续性科学核心内容的一部分。但是,这里必须强调,景观生态学不等于可持续性科学。作为一个“异质性”科学,景观生态学不仅有可持续性科学的特征,同时还有许多与传统生态学密切相关而且也很重要的部分。

第二节 全球变化生态学

全球变化生态学(global change ecology)是在人类活动的强度和广度已经发展到对全球环境和生态系统产生深刻影响的背景下形成的,是一门宏观与微观相互交叉、生物学与地学相互渗透的新兴学科。它重点研究全球变化领域中的基本生态学问题以及它们之间的相互关系,为预测全球变化对人类生存环境的影响,以及人类采取相应的对策提供理论依据。

按照国际地圈与生物圈计划(IGBP)的理解,全球变化的内容应包括大气成

分变化、全球气候变化、土地利用和土地覆盖的变化、人口增长、土地荒漠化和生物多样性变化。而这些内容都与今天人类的生产活动和生活方式有着直接和密切的联系。

森林、湖泊、海洋、大气层等因素构成了一个全球生态系统。由于这个系统具有强大的调节能力,使得地球的环境趋于稳定。在全球生态系统的调节下,气温季节温差、昼夜温差和区域温差不会太大,紫外线强度被削弱,降水分布均匀,洋流活动有一定规律。

然而,人类活动慢慢侵蚀着全球生态系统,使得全球范围内的生态环境发生了变化,即大气二氧化碳浓度的升高、全球变暖的加剧、臭氧层空洞的扩大以及森林和草地的减少等,已经对包括人类在内的地球生命系统构成了巨大的威胁。在当前需要回答如下的问题:即全球变化是如何影响地球上形形色色的生命系统的?形形色色的生命系统又是如何减缓这种急剧变化的?

全球气候变化是全球变化最核心的变化,正是全球气候变化牵动了全球生态系统方方面面的变化,特别是全球生态系统服务功能的变化(林光辉,1995;方精云,2000)。

人类最直接感受到的全球气候变化,就是气温的升高。气象观测证据表明,在过去的130年中,温度上升了 0.6°C ,20世纪80年代后上升趋势更显著。到21世纪中叶,大气中的二氧化碳浓度将达到 560×10^{-6} ,全球平均温度可能上升 $1.5 \sim 4^{\circ}\text{C}$ 。

一、全球气候变化的成因

地球气候系统是一个涉及太阳、大气、陆地和海洋等因素的复杂系统。在系统自身运动和外力强迫作用下(如火山爆发、太阳变化、人类活动等),气候系统会不断地随时间进行演变(渐变与突变)。

下面主要介绍人类活动对气候变化的影响。

工业革命后,人类大量地开发和使用化石燃料(煤、石油和天然气),被认为是引起全球温度升高的主要原因之一。

长期以来,人们认为 CO_2 对全球变暖的贡献率达55%。有足够的研究证据表明,大气 CO_2 的增加主要是由于人类使用化石燃料后向大气的大量释放以及砍伐森林。甲烷(CH_4)的贡献率达15%,氧化亚氮(N_2O)的贡献率达5%,氟利昂类物质(CFCs)的贡献率达24%。

图14-1和图14-2是根据IPCC第三次评估报告有关气候变化的结论绘出来的。

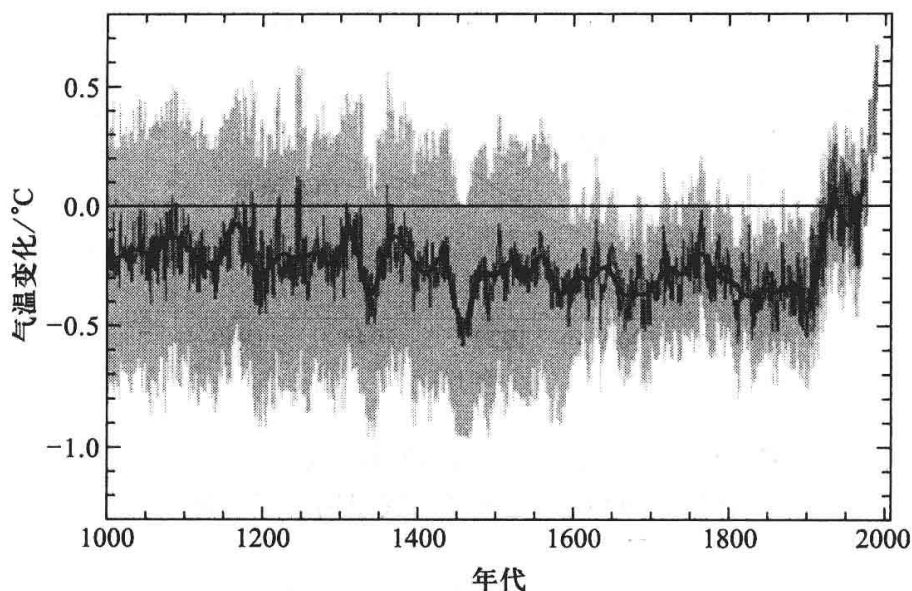


图 14-1 千年来地球表面气温的变化(北半球)

柱线——年平均,据树轮、珊瑚、冰芯、历史文献;黑线——50 年滑动平均

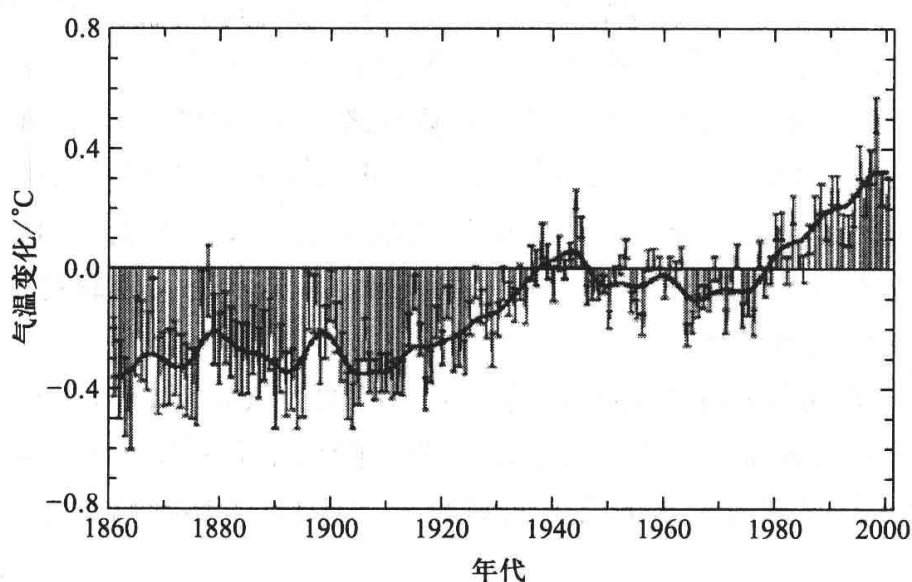


图 14-2 过去 140 年地球表面气温的变化

柱线——年平均,据器测数据;黑线——10 年滑动平均

从百年尺度上看,温度在变暖,而从千年尺度上看,温度的变化仍然处于波动中,只是从 1960 年之后,温度有较明显的增高。

从图 14-3 可以看出,气温的变化与 CO_2 的变化趋势并不是完全一致的,究其原因,有学者认为,不能忽视水汽反馈和气溶胶对大气增温的作用。

水汽实际上是大气中最有效并且含量最丰富的温室气体。如果忽略其他温室气体只考虑水汽的话,则自然的温室效应是观测值的 60% ~ 70%,而如果只考虑 CO_2 则仅有观测值的 27%。然而,人类活动对水汽的浓度几乎没有直接的

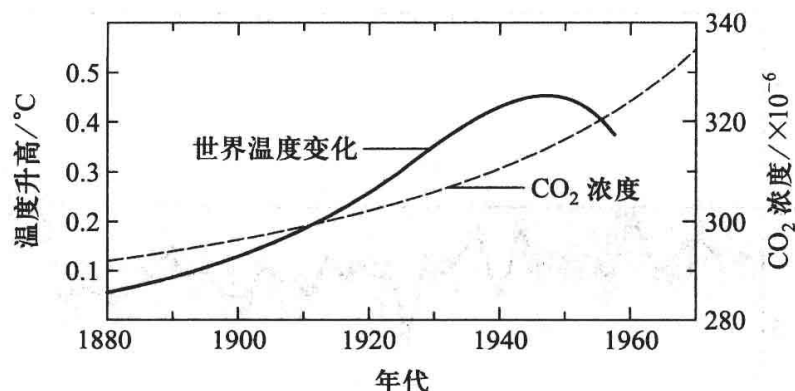


图 14-3 最近百年大部分年代气温上升,但在 1950—1970 年,全球平均气温则明显下降

影响,它的浓度却受温度和其他大气自然过程的影响。即产生大气的水汽反馈。

下面是关于气候变暖论点的讨论。

① 2011 年尹应武等发表了《上善是水——破解地球危机》的学术专著,本书对片面认为大气中二氧化碳浓度增加是导致全球变暖的主要原因等主流观点以及碳捕获效果提出了质疑,明确指出二氧化碳导致全球变暖是误判,提出“水失衡”才是一切危机之“源”,“保水”才是破解诸多危机的“上善”之策。

由科学家拉尔夫·菲利普纳领导的研究小组分析了 1995—2002 年的欧洲气象观测数据,结果表明近年欧洲快速的增温现象与湿度变化有明显的正比关系,温室效应的增加有 70% 来自水蒸气的贡献,其次才是人为制造的一些温室气体(如二氧化碳和甲烷)。

不管由于温室气体增加还是其他原因引起的大气增温,都可增加大气的可含水量。同样的,表面温度的上升增加了全球陆地生态系统和海表的蒸发。大部分蒸发的水汽又随着降水的增加回到地表,但仍有一部分以水蒸气的形式留在大气中。

水是调节地球环境温度中的主要因素。原因是,水是最有效率的换热物质,太阳照射到地表的热量大部分通过水的吸热与放热作用得到转换。水可以通过时间和空间的变换有效地吸收和释放太阳的热量,平衡环境温度,因此,水是地球上的“空调”物质。

② 2011 年科技日报发表《气候变暖论的误区》的文章指出:大气水汽平均含量约为 10 000 mg/L,最大含量约为 40 000 mg/L,大气二氧化碳含量约为 385×10^{-6} 。水汽平均含量是二氧化碳的 26 倍,最大含量是二氧化碳的 104 倍。大气中水汽对温室效应的贡献率为 95%;二氧化碳为 3.62%。IPCC 把二氧化碳说成是导致气候变暖的罪魁祸首,过分夸大了二氧化碳的作用。

人为排放与自然界产生的二氧化碳总量为 7 931 亿 t/a,其中人为排放的二

氧化碳为 231 亿 t/a,人为排放占二氧化碳排放总量的 2.91%。人为排放的二氧化碳对温室效应的贡献率是 0.105%。IPCC 把人为排放的二氧化碳说成是导致气温升高的主要因素,过分夸大了人为活动排放的二氧化碳的作用(杨新兴,2011)。

二、气候变化的负面效应

气候变化的影响是多尺度、全方位、多层次的,既有正面影响也有负面影响。

1. 对人体健康的影响

气候变化对人体的直接影响是,由气候变化引起的热浪、洪水、暴风雨等天气、气候异常事件和海平面上升等,危害人类的健康和生命。间接影响是,气候变化还会影响淡水资源的供应,加重空气污染。随着全球气候变暖,疟疾、登革热等通过昆虫传播的疾病将可能殃及世界人口的 40%~50%,极大地威胁人类的健康和日常生活。在高温与高湿地区,气候变暖可能造成蚊蝇孳生,增加霍乱病、疟疾和黄热病等发病率,同时因温度和降水区发生系统性变化,可能从根本上改变病媒传染的疾病和病毒性疾病的分布,使其移向较高纬度地区,致使生物病因疾病如疟疾、血吸虫病、锥虫病、黄热病、鼠疫、霍乱等一系列疾病的流行范围扩移等,使更多人口面临疾病危险。

2. 冰川融化,海平面上升

由于全球气候变暖,冰川和冰盖的消融导致冰川的大规模退缩,冰盖大约减少了 2/3,导致海平面上升。据统计,在过去的 100 年中,海平面上升了 10~20 cm,按 IPCC 的第二次评估,在 1990—2100 年间,海平面上升的高度在 15~95 cm,平均上升 50 cm 左右。直接危害到沿海城市的安全。

3. 湖泊干涸消亡

气候变暖是导致湖泊水位下降和面积萎缩的主要因子之一。我国西北各大湖泊,除天山西段赛里木湖外,水量平衡均处于入不敷出的负平衡状态,自 20 世纪 50 年代以来,湖泊均向萎缩方向发展,有的甚至干涸消亡。如内蒙古额济纳旗的居延海、奈曼旗的西湖,原来是一眼望不到边的美丽湖面,现在是一片白茫茫的沙底。湖泊干涸消亡严重影响到区域的气候调节和农业生产。

4. 冰山退缩,雪线上移

背靠青藏高原,横贯河西走廊全境的祁连山一向被称作河西走廊的“母亲山”,冰雪融水孕育了 56 条内陆河,汇集而成的石羊河、黑河、疏勒河三大水系造就了河西数千年的富庶与繁荣,可是,随着全球升温和人类活动的加剧,祁连山出现了严重的雪线上移、冰川退缩现象,祁连山西段西北坡 170 条冰川中,95% 的冰川在以每年平均 4.9 m 的速度退缩。

在气候变暖的背景下,冰川和冻土可能减少。我国西北各山系冰川面积自

“小冰期”以来减少了 24.7%,到 2050 年,我国冰川将继续减少 27.2%,冻土面积继续缩小。未来 50 年,青藏高原多年冻土空间分布格局将发生较大变化。直接影响到长江、黄河源头的水源。

5. 生物多样性的减少

由温室效应导致的全球气候变暖将带来全球和区域的水热条件变化,温度上升使物种向高海拔、高纬度地区迁移,如沿高纬度方向迁移的物种无法逾越在迁移途中遇到大的自然障碍和人为障碍时将面临灭绝危险(王馥棠,2003)。

6. 引发生态灾害

在全球气候变暖的大背景下,气候极端事件的次数和强度都将是惊人的,所造成的气候灾害主要表现在暴雨、干旱、地震、厄尔尼诺现象的频繁发生。地震还可能造成滑坡、崩塌、泥石流、海啸等次生灾害(王澄海,2003)。

从客观上说,由于影响我国东部季风气候区的气压团产生非正常年份的异常,因此导致水汽输送出现地区分布不均,造成某些地区降雨过于集中,短时间内江河道水位急涨从而泛滥成灾。长江中下游平原地势低洼,河道弯曲,排洪不畅,同时又是多路支流汇合的地方。

从主观原因看,人类为眼前利益而盲目地对自然资源的掠夺式开发和利用,破坏了大自然的生态平衡,如开发破坏两岸植被,造成河堤脆弱;上游地区不合理兴建的蓄水发电的大坝,减缓了水流的速度,使河道与下游湖泊都容易淤积,令河床与湖泊面升高;盲目地填湖造陆,大大削弱了湖泊的泄洪能力。

三、人类如何应对全球气候变化带来的影响

1. 加强国际合作

《联合国气候变化框架公约》于 1992 年 6 月 4 日在巴西里约热内卢举行的联合国环境与发展大会(地球首脑会议)上通过。1994 年 3 月 21 日正式生效。

《联合国气候变化框架公约》是世界上第一个为全面控制二氧化碳等温室气体排放,应对全球气候变暖给人类经济和社会带来不利影响的国际公约,也是国际社会在对付全球气候变化问题上进行国际合作的一个基本框架。

值得注意的是,1997 年于日本京都召开第三次缔约国大会,会议期间拟定了《京都议定书》,《京都议定书》(Kyoto Protocol)的宗旨就是抑制人为温室气体的排放,以防止地球气候的进一步恶化。

2. 发展低碳经济

所谓低碳经济就是在可持续发展理念指导下,通过技术创新、制度创新、产业转型、新能源开发等多种手段,尽可能地减少煤、石油等高碳能源消耗,减少二氧化碳等温室气体的排放,即以低能耗、低污染、低排放为基础的新型发展模式,是经济社会发展与生态环境保护双赢的一种经济发展形态(梁红,2010)。

低碳经济包括两个方面,一是低碳生产,二是低碳消费。

低碳消费可以通过节能减排的办法来实现。40%的减碳可以通过节能的办法实现,如开发新能源汽车、建筑节能(包括节能门窗、外墙保温材料、节能灯具和家电等)、工业节能和循环经济(包括矿产资源综合开发和再生资源回收)、环保设备和节能材料。

剩余 60% 的减碳要通过减排实现。其中最主要的是火电减排,目前全球 CO_2 排放总量的 41% 来自电力行业,而煤电却占了 72%。

低碳生产可以通过积极发展新能源和可再生能源,努力改善能源结构实现。随着经济发展,国家通过政策引导和资金投入,加强水能、石油、天然气和煤层气的开发利用,积极发展核电,支持在农村和边远地区开发利用生物质能、太阳能、风能、地热能等新能源和可再生能源。

3. 大力开展植树造林,提高森林覆盖率

加强生态系统管理,特别是要保护好森林生态系统,维护好森林生态系统这个 CO_2 的调节库。这一点十分重要,也比较容易做到。

思 考 题

1. 景观生态学在自然保护区建设中的作用。
2. 全球变化生态学的研究内容和科学问题有哪些?

第十五章 环境保护与可持续发展

通过对第十五章的学习,使学生认识环境问题的实质、可持续发展思想的产生过程,以及影响可持续发展的主要生态学问题。

第一节 环境问题与环境保护

现实生活中出现了环境问题,这是众所周知的事实。

过去,人们认为地球的资源是取之不尽、用之不竭的;地球容纳废物的能力也是无限的,可以把各种废弃物随意地排向环境。然而,恩格斯早在 100 多年前就曾经警告过我们,不要过分地陶醉于我们对自然界的胜利,因为大自然对于我们所谓的每一次的胜利都无情地报复了我们。但是,人们并没有记取这种警告,甚至根本就没有理会这种警告。

2002 年 E. Wilson 出版了《生命的未来》(*The Future of Life*),书中“自然的最后挣扎”一章中有这样一段话:

“一个对人类前景更加现实的观点摆在了人类眼前:人口过多和环境恶化正在世界各地发生。它使得自然栖息地越来越小,生物多样性不断下降。现实世界是被市场经济和自然经济同时控制着的,人类正和剩余的生物作最后一次斗争。如果人类再继续把自己的意志强加于这个世界,那么赢得的只是一次卡德摩斯式的“胜利”(指牺牲极大的胜利),先失去了生物圈,然后整个人类也将不复存在。”

人类通过对过去发展模式的反思,越来越深刻地认识到,其实环境问题的实质就在于,一是人类经济活动索取资源的速度超过了资源本身及其替代品的再生速度;二是向环境排放废弃物的数量超过了环境的自净能力。由于承受的压力越来越大,环境问题也就越来越突出,自然界给人类的报复越来越明显,干旱、洪涝、地震、海啸等自然灾害给人类造成的经济损失更是无法估量。一个很浅显的道理,就是人们必须深刻了解以下两个简单而重要的事实:一是环境容量是有限的;二是自然资源的补给和再生、增殖都是需要时间的,一旦超过了极限,要想恢复是困难的,有时甚至是不可逆转的。

为了人类自身的生存,必须要保护环境,环境保护的中心任务是维持人类适宜的环境质量,保护、增殖可更新资源使其不断扩大,合理利用不可再生资源使其免于浪费和被破坏,努力寻找可替代的新资源,为人类的经济发展充分持续利

用(王绍茄,2009)。

环境保护与经济发展相辅相成、相互促进。因此,环境保护与经济发展既是矛盾的关系,同时又是相互统一的,在矛盾中运动,在运动中发展,最终统一于人类社会的生存与发展。

环境保护与经济发展的关系既是对立的又是辩证统一的。经济活动是人类为了自身生存与发展而不断利用自然资源的过程。由于人类过分地拓展自己的生存空间,而造成森林资源锐减,水土流失加剧,草地资源退化,生物多样性减少,沙漠化日益严重,空气及淡水质量急速下降。如此不但给国民经济发展和人民生命财产造成巨大损失,而且势必影响社会经济的可持续发展。

用新技术、新工艺开发新能源,提高资源利用率,同时,实施制度创新,实行环境资源的有偿使用。不断进行技术创新,由粗放式生产向集约型生产转变,通过提高资源的利用效率,最大限度地把资源转化为产品。合理利用和保护土地资源、水资源和生物资源,防止水土流失,控制污染,保护野生动植物资源,实现经济效益和环境效益的统一。

从另一方面来看,为保持社会经济的发展,不得不限制对自然资源的开发与利用强度。环境保护与经济发展既是相互制约的,在社会生产过程中,二者又是缺一不可的。这种关系的维持,必定是辩证的统一。因此,正确处理环境与经济的关系,实现环境与经济全面协调的可持续发展,才是人类追求的目标(张艳艳,2011)。

第二节 可持续发展概论

可持续发展的思想来源于可更新资源的持续利用,但真正把可持续发展概念提到国际议程并使这一概念在全世界得到普及的是1987年联合国环境与发展世界委员会(The World Commission on Environment and Development)发表的《我们共同的未来》(*Our Common Future*)一书,该书通常又称为《布伦特兰报告》。《布伦特兰报告》对“可持续发展”下的定义是:“可持续发展是既满足当代人的需要,又不对后代满足其需要的能力构成危害的发展”。这个定义里包含了可持续发展的公平性原则(fairness)、持续性原则(sustainable)、共同性原则(common),它是一种正确的发展观。

“可持续发展”的提出,反映了人类对自身以往发展模式的怀疑和否定,也反映了人类对今后发展道路和发展目标的憧憬和向往。

“走可持续发展之路”,人类的这一次反思是深刻的,也是有划时代意义的。其具体表现为1972年在瑞典首都斯德哥尔摩召开的联合国人类环境会议,会后发表的《人类环境宣言》成为全球环境保护运动的里程碑。再就是1992年在巴

西里约热内卢召开的联合国环境与发展大会(UNCED),成为世界环境保护运动的第二座里程碑。大会上通过的《里约环境与发展宣言》和《21世纪议程》两个纲领性文件,成为开展世界性环境与发展领域合作的框架性文件。因此,现代的可持续发展思想以《寂静的春天》和《增长的极限》为萌芽阶段;以《我们共同的未来》为初始阶段;以《里约宣言》和《21世纪议程》为对可持续思想的丰富与发展阶段。1992年6月在巴西里约热内卢举行的联合国环境与发展大会是人类有史以来最大的一次国际会议,可以说是可持续发展从理论探讨走向实际行动、从少数学者和政治家的倡导变成广大群众运动的分水岭。从此把可持续发展由理论和观念推向行动,使可持续发展理论在国际社会得到广泛的接受。

可持续发展是一种与环境保护有关的发展战略和模式。环境既是发展的资源,又是发展的制约条件,因为环境容量是有限的(徐新华,2000)。

只有走可持续发展道路,才能使人类经济活动索取资源的速度小于资源本身及其替代品的再生速度,才能使向环境排放的废弃物能被环境自净,从而根本解决环境问题,实现人口、资源、环境与经济的协调发展。

可持续发展模式已经是当代人类必须选择的发展模式。中国的可持续发展模式既不同于发达国家的“重点在提高环境质量”的发展模式,也不同于其他发展中国家的“重点在经济发展兼顾环保”的发展模式。中国的可持续发展模式应该是在生态文明的框架下,在经济创新、科技创新与制度创新相结合的基础上,建立一个满足人的全面发展需要的人口、资源、环境、经济、社会协调发展的可持续发展模式。为此,1994年7月国务院颁布了《中国21世纪议程——中国21世纪人口、环境与发展白皮书》,2003年国务院正式颁布了《中国21世纪初可持续发展行动纲要》,此纲要对十年来我国可持续发展方面取得的成就和存在的问题进行了总结。

为了可持续发展战略的深入实施,对实施可持续战略方面面临的许多矛盾和问题做了分析,指出矛盾主要表现在:经济快速增长与资源大量消耗、生态破坏之间的矛盾;经济发展水平的提高与社会发展相对滞后之间的矛盾;区域之间经济社会发展不平衡的矛盾;人口众多与资源相对短缺的矛盾;一些现行政策和法规与实施可持续发展战略的实际需求之间的矛盾等。

亟待解决的问题有:人口综合素质不高,人口老龄化加快,社会保障体系不健全,城乡就业压力大,经济结构不尽合理,市场经济运行机制不完善,能源结构中清洁能源比例仍然很低,基础设施建设滞后,国民经济信息化程度依然很低,自然资源开发利用中的浪费现象突出,环境污染仍然严重,生态环境恶化的趋势没有得到有效控制,资源管理和环境保护立法与实施还存在不足等。

作为哲学理念的可持续发展和可进入操作层次的可持续发展模式之间依然有着很大的距离,需要较长时间和切合实际的探讨,其中一个至关重要的问题是

如何评价可持续发展的状态和可持续发展的程度,即可持续发展应该由哪些指标来表征?

可持续发展指标体系必须具有这样几方面的功能:

- ① 它应该能够描述和表征出某一时刻发展的各个方面的现状;
- ② 它应该能够描述和反映出某一时刻发展的各个方面的变化趋势;
- ③ 它能够描述和表征发展的各个方面的协调程度。

人类坚持可持续发展道路的光明前景就是使人类走向生态文明。

生态文明是指人类遵循人、自然、社会和谐发展这一客观规律而取得物质与精神成果的生存模式。它以尊重和维护生态环境为主旨,以可持续发展为目标,以未来人类的继续发展为着眼点。生态文明强调人的自觉与自律,强调人与自然的相互依存、相互促进、共处共融,既追求人与自然的和谐,也追求人与人的和谐,这是全面发展和持续繁荣的基本宗旨(申曙光,1994)。

生态文明的提出要求我们创新发展模式,破解发展难题。循环经济就是一种新的发展模式,通过发展循环经济,达到物质文明与生态文明共赢(刘宗超,1996)。生态文明的实现,就是要促进人与自然的和谐发展,也就是科学发展观。

建立人类新文明,是人类面对环境问题的挑战所采取的行动,是环境问题提供的机会。也就是说,它是整个社会发展模式的变化,包括在社会文化的所有层次发生变化,形成新形式的制度文化、物质文化和精神文化,从而使人类文化走向新阶段——生态文明。

第三节 制约可持续发展的主要因素

在可持续发展战略深入实施的过程中,面临许多矛盾和问题:经济快速增长与资源大量消耗、生态破坏之间的矛盾;经济发展水平的提高与社会发展相对滞后之间的矛盾;区域之间经济社会发展不平衡的矛盾;人口众多与资源相对短缺的矛盾;一些现行政策和法规与实施可持续发展战略的实际需求之间的矛盾等。其主要制约因素是资源不足、环境破坏、人口增长和科学技术水平不高。

从世界经济可持续发展的视角看,主要制约因素有:

(1) 科学技术的制约

科学发展不足对世界经济可持续发展的主要制约体现在对自然规律以及人类社会、经济与自然的复杂关系认识不全面,限制了人类做出正确的决策和确定正确的行动方向,使生产和生活处于盲目的状态;由于现有科技主要是只能一次性地利用资源的单程式技术,缺乏循环式的生态利用技术,从而使整个发展过程处于不持续的发展状态,这不仅增加了资源开发强度,而且也增加了污染排

放度。

(2) 经济水平的制约

正确处理当前利益和长远利益的关系,需要在一定范围内牺牲部分当代人的利益或当代人的部分利益,需要将一部分收入用于支付环境和生态破坏的代价。但是,事实上由于很多发展中国家经济落后,连温饱都无法解决,当然就更无能力为后代人的利益作出安排。

(3) 经济制度的制约

当今世界的经济制度主要是私有制和资本主义市场经济制度,在这种制度下,追逐利润和个人财富是经济活动的主要目的,特别是追求短期效益是经济活动的主要动力。同时,在这种制度下存在严重的社会不公平,包括国际社会中的发达国家与发展中国家之间的不公平和各国内部各阶层间的不公平,受到不公平损害的国家和阶层难以做到可持续发展。

(4) 时空制约

人类的生存和发展所需要的空间与自然环境生存和发展所需要的空间的矛盾将更加尖锐,如果在较短的时间内不能实现由非持续发展向可持续发展的转化,许多生态系统将在不远的将来被破坏殆尽。人口爆炸和地球狭小空间的矛盾,不仅表明没有更多的空间来容纳过多的人口,而且表明没有时间为寻求可持续发展途径和实现社会经济制度转轨提供缓冲(谢威,2009)。

从中国经济可持续发展的具体问题看,主要制约因素有:

一、资源不足

资源是一切生产的基础,是整个经济的食粮。在众多的自然资源种类中,最为基本的资源是土地资源、水资源、大宗矿产资源和能源资源。其中,土地资源和水资源既是基础性的自然资源,又是战略性的经济资源;既是生态与环境的重要组成部分,也是影响生态与环境的关键因素。它具有基础性、有限性、脆弱性三个特点。基础性是指水、土资源是人类赖以生存发展的基础条件和前提;有限性是指相对于不断增长的人类需求,地球能够提供给人类的水、土资源及其承载力是有限的;脆弱性是指水、土资源极易受到人类利用方式的影响,在利用不当的情况下,不仅会使生产力急剧下降,还会带来一系列生态与环境问题(秦大河,2003)。

造成资源不足的原因有多种,资源匮乏、资源浪费、资源利用率不高等,都会造成资源不足。

(一) 人均土地资源少,土地退化严重

土地资源是最重要的自然资源之一,它不仅是人类生产活动最基本的生产

资料与生活资料,它还是人类和其他生物的栖息地。

1. 土地资源现状

中国的陆地总面积 960 万 km^2 (96 000 万 hm^2), 人均土地面积仅为 0.777 hm^2 , 不足世界人均土地资源量的 1/3。

中国土地退化主要表现为天然草地的退化和非农业建设的占用过程。

天然草地退化的原因可以分为自然和人为两种, 其中人为原因是主要的, 如牲畜超载、不适宜的开垦等。

非农业建设占用耕地是耕地面积减少的主要原因。耕地的多少直接关系到我国的粮食安全, 因此, 要坚持保护耕地的基本国策, 落实最严格的耕地保护制度和最严格的节约用地制度, 坚持保护 18 亿亩耕地红线不动摇。

2. 土地资源对可持续发展的制约

(1) 土地退化, 生产力下降: 水土流失、土地盐渍化和土地沙漠化都会造成植被覆盖率的降低, 严重地影响到农业生产。调查表明, 中国水土流失面积达 356 万 km^2 , 占国土总面积的 37.1%, 平均每年流失土壤 45 亿 t, 每年因水土流失损失耕地约 100 万亩 (一亩约合 666.7 m^2)。据专家分析, 按照目前的水土流失速度, 50 年后东北黑土区 1 400 万亩耕地的黑土层将流失殆尽, 粮食将减产 40%; 35 年后西南岩溶区石漠化面积将翻一番, 届时将有近 1 亿人失去赖以生存和发展的土地 (鄂竟平, 2009)。

中国耕地的土壤质量呈下降趋势。全国耕地有机质含量平均已降到 1%, 明显低于欧美国家 2.5% ~ 4% 的水平。东北黑土地带土壤有机质含量由开垦时的 8% ~ 10% 已降为目前的 1% ~ 5%; 缺钾耕地面积已占耕地总面积的 56%, 约 50% 以上的耕地微量元素缺乏, 70% ~ 80% 的耕地养分不足。由于有机肥投入不足, 化肥使用不平衡, 造成耕地退化, 保水保肥的能力下降。在北方, 主要是人水矛盾, 只有有了水, 上述资源大面积退化的状况才能被逆转。在南方, 主要是人地矛盾, 由于南方丘陵多平原少, 人均耕地就少。

人口增长和经济发展使土地承受的压力过重, 过度开垦、过度放牧、乱砍滥伐和水资源不合理利用等都会使土地严重退化, 在气候逐渐干燥的作用下, 植被覆盖率降低, 土壤生产力下降或丧失。

随着经济建设的发展, 人口和非农用地不断增加, 耕地逐年减少。人口与耕地的矛盾仍呈加剧之势。我国近 60% 的陆地资源的质量出现不同程度的下降 (主要发生于北方)。这对人均资源水平不足世界平均水平 1/3 的我国来说, 实际上在深度和广度两个方面挤压了我们的生存发展空间。在北方, 主要是人水矛盾, 只有有了水, 上述资源大面积退化的状况才能被逆转。在南方, 主要是人地矛盾, 这有赖于北方在解决了水的问题之后, 形成新的替代资源。因此, 在全局的高度上, 综合协调这两个矛盾, 是我国经济社会持续健康发展的关键所在。

(2) 土壤污染,严重影响农牧业的发展:土壤污染是严重影响经济发展的重要问题之一。

当土壤中的污染物含量超过植物的忍耐限度时,会引起植物的吸收和代谢失调;Cu、Ni、Co、Mn、Zn 等重金属和类重金属以及 As 等会引起植物生长发育障碍。

土壤重金属被植物吸收后,可通过食物链危害人体健康。例如,长期食用镉残留的稻米,使得镉在人体内蓄积,从而引起全身性神经痛、关节痛、骨折,以致死亡。含重金属浓度较高的污染表土容易在风力和水力的作用下向大气和水体扩散,污染物直接或腐败分解后经挥发和雨水冲刷等扩散过程,会进一步污染大气、水环境,造成区域性的环境质量下降和生态系统退化等次生生态环境问题。

(3) 土地利用与土地覆盖影响土地生产力的发挥:土地利用与土地覆盖变化是当前中国土地资源利用中不可忽视的两个重要问题。

土地利用是指人类有目的地开发利用土地资源的一切活动,如农业用地、工业用地、交通用地、居住用地等。现阶段土地利用大多以单纯经济利益为目的,在这种目标下的土地利用对土地利用类型的影响导致了各种自然生态系统的面积大量减少,生态系统提供的服务功能也大幅度减少。

土地利用变换类型是指一个生态系统类型完全被另一个植被功能型不同的生态系统替代,如森林向草地的转换,群落结构、种群动态就会产生明显影响。与类型替代不同的是土地利用的渐变,是指生态系统物理环境或植被功能型的变化,如天然林向人工管理林的转变,传统粗放农业向现代集约农业的转变,草场过度放牧引起的生态系统退化等。渐变的逐渐积累则导致变换类型。

土地覆盖则是指地表自然形成的或者人为引起的覆盖状况,例如与前面所述各种用地相关的物质现状,包括各类作物、森林、草地、房屋、水泥及沥青路面等则为土地覆盖的概念。

由于土地利用/土地覆盖变化影响到了人类生存与发展的自然基础,如气候、土壤、植被、水资源与生物多样性等,影响到地球生物化学圈层的结构、功能以及地球系统能量流动与物质循环等方面,因此,土地利用/土地覆盖变化与全球气候变化、生物多样性的减少、生态环境演变以及人类与环境之间相互作用的可持续性等相关。而且土地利用与土地覆盖变化作为一种人类的社会经济活动,也是人类对全球变化所作出的反应的一种方式。

(二) 水资源匮乏,影响经济发展

水既是构成生物体的物质基础,又是生命协调过程不可缺少的物质,生物可以通过水从外界吸取养分,获得生存与运动所需的热量,又可以通过水排泄掉体内代谢的废物和散发多余的热量,达到与体温的平衡。

尽管水资源是人类赖以生存与发展的宝贵资源,但地球表面及其大气圈的水只有大约 5% 是处于自由的可循环状态,就是这 5% 的可循环状态的水中,海洋占总储量的 96.5%,淡水大约只占 3%。就是这 3% 的淡水,其中的 68.7% 又都被冻结在两极的冰盖和冰川里,30% 左右以地下水形式存在,0.36% 存在于淡水湖中,0.05% 是土壤水分。这些数据告诉我们,与人类生存密切相关的水资源是十分有限的。人类可利用的淡水资源总计不到地球上总储水量的 0.2%。

近年来随着工业化进程的加快和经济的迅速发展,水环境污染日益加重,加之不合理的开发利用,使本来就短缺的淡水资源更加紧张,导致全世界面临淡水危机。因此,保护、节约水资源,加快治理水污染,实现水资源的可持续利用是摆在我们面前的重要而紧迫的任务,是我国实施可持续发展的关键。

1. 水资源现状

尽管水资源是人类赖以生存与发展的宝贵资源,但与人类生活和生产活动关系密切又比较容易开发利用的淡水储量约为 400 km^3 左右,仅占全球淡水总量的 0.3% (图 15-1)。

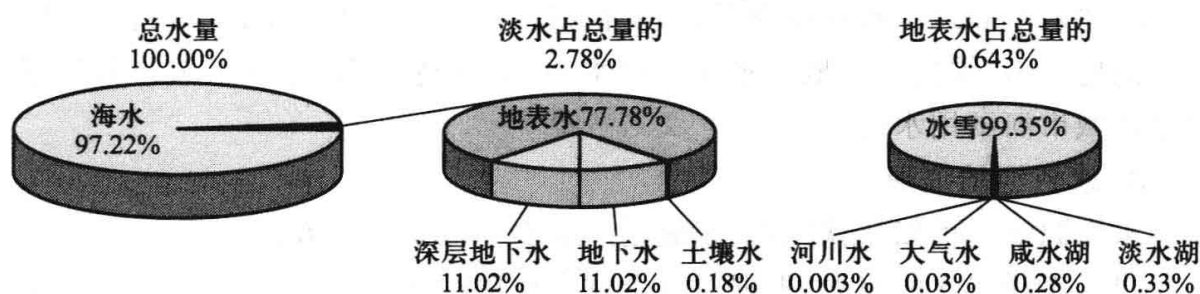


图 15-1 水资源状况 (王守荣, 2003)

水资源主要来源于几个方面,大气降水、地表水、地下水和土壤水。这几种形式的水可以通过水循环逐年得到更新。

2. 水资源短缺

(1) 生活用水的短缺:生活用水中的“饮用水”是水资源利用功能中的最高层位,是水资源利用的“重中之重”,它直接关系到饮水人群的健康与生命安全,关系到社会稳定与综合国力的增强。

具有饮用功能的“水”,主要是地表水和地下水。

从地表水的状况来看,全国七大流域人均水资源量除珠江和长江两大流域外,其余五大流域均在缺水警戒线之下,说明水资源严重紧缺。

从地下水的状况来看,全国多年平均地下水资源量为 8288 亿 m^3 ,其中北方平原区地下水资源量为 1468 亿 m^3 ,占全国平原区的 78%,可开采量多年平均约为 1000 亿 m^3 。南方平原区地下水只有 405.1 亿 m^3 ,地下水资源并不丰富。全国 668 个城市,其中缺水城市 400 多个,严重缺水城市 114 个,北方地区有 71

个,南方有43个。可见,全国城市普遍缺水,几乎所有的省会城市都缺水。

(2) 农业水资源的短缺:我国是一个农业大国,从农业用水的特点来看,不仅用水总量紧缺,而且缺失程度加剧。据测算,我国干旱缺水地区占国土面积的72%,单位耕地面积的水资源量 $1\,440\text{ m}^3$,仅为世界平均的67%,单位灌溉面积的水资源量仅为世界平均的19%。即使是在这种情况下,农业用水占总用水量的比例仍然在逐年下降。水资源短缺问题已经成为影响我国粮食安全、生活质量提高、经济社会发展、生态环境改善和社会安定的主要制约因素。农业水资源的短缺是21世纪中国农业生产面临的重大挑战(王晓宇,2008)。

(3) 生态用水的短缺:生态用水是为了保证生态系统不断进行能量交换和物质循环以及保持生态控制和生态调节的动态平衡所需要的用水。具体包括维持水热平衡(即降水与地表水蒸发、植被蒸腾之间的平衡)、生物平衡(维持水生生物生长及水体自然净化)、水盐平衡(防止海水入侵、保持淡水性状)所需的用水。

生态环境用水则是指为维护生态环境质量不再进一步恶化并逐渐改善所需消耗的地表水和地下水资源总量,主要包括维持河流的生态基流、维持必要的湖泊与湿地水面、维持一定地下水水位用水、水土保持用水、污染水域的稀释更新用水及城市河湖用水等。

3. 水资源的浪费

水资源浪费可以从饮用水、工业用水和农业用水三个方面来看。

(1) 生活用水的浪费:根据对十个城市居民用水的调查,发现家庭用水最大项为“清洁洗涤”,占用水量的58.7%，“沐浴”占27.3%，“做饭”占6.9%，“饮用”占5.6%。这说明绝大多数城市家庭用水的主要方面是清洁洗涤。这一点在不同城市不存在显著性差异。

调查中还发现,有17.11%的市民在用肥皂或洗衣粉搓衣服的时候开着水管,25.5%的市民在用洗面乳洗脸的时候开着水管,34.3%的市民在洗澡过程中抹沐浴乳、洗发液的时候开着水管。这说明浪费用水主要产生于去污洗涤用水的过程之中。

(2) 工业用水的浪费:工业生产离不开水,它的主要用途有原料用水,产品处理用水,锅炉用水,冷却用水,洗涤用水和温、湿度调整用水等。这些用水主要集中在火力发电、钢铁、石油石化、纺织和造纸5个行业。

以造纸业为例,生产1吨纸的用水量是400 t左右,1吨纸的价格是3 800元,1吨纸的纯利润也就是300元,也就是说,400 t水换来300元的利益。如此的代价将带来什么样的后果是可想而知的。

(3) 农业用水浪费严重,具体表现为:灌溉水的利用率低,一方面由于灌溉技术落后,灌溉设施老化失修,渠灌区渠系损失达50%,农田蒸发损失17%,实

际利用量仅有 33% ;另一方面由于习惯了大水漫灌,造成单位面积的灌水量过大,灌水定额大都高出作物实际需要的 2 倍多,浪费极为严重。

自然降水利用率低,我国主要依靠自然降水的旱农地区约有 0.8 亿 hm^2 , 70% 分布在年降水量为 250 ~ 600 mm 的北方地区,由于粗放经营,农田对自然降水的利用率只有 56%,而这其中还有 26% 的水分消耗于田间的无效蒸发。真正用在作物生长的水还能够占多少呢?

4. 水资源的污染

中国的地下水占水资源总量的 1/3,全国 90% 的地下水都遭受了不同程度的污染,其中 60% 污染严重。有关部门对 118 个城市的连续监测数据显示,约有 64% 的城市地下水遭受严重污染,33% 的地下水受到轻度污染,基本清洁的城市地下水只有 3% (蓝天,2013)。随着我国城市化、工业化进程加快,部分地区地下水超采严重,水位持续下降;一些地区城市污水、生活垃圾和工业废弃物污液以及化肥农药等渗漏渗透,造成地下水环境质量恶化、污染问题日益突出,给人民群众生产生活造成严重影响。

水污染的总体状况为:一是全国地表水污染依然较重。二是七大水系(长江、黄河、珠江、松花江、淮河、海河和辽河等)轻度污染。三是中东部旱区湖泊水质明显下降,对湖区的湿地以及候鸟的生存造成了影响。以洞庭湖为例,其东部湿地保护区目前有 2 万多亩(1 亩 $\approx 666.7 \text{ m}^2$)的湿地已经干涸,这对生物多样性会造成较大影响和损害。四是近岸海域水质总体为轻度污染。四大海区中,黄海和南海近岸海域水质良好,渤海近岸海域水质差,东海近岸海域水质极差。

水污染使水资源不能进入再生的良性循环,加剧了水资源的短缺。主要表现为:

(1) 工业废水和生活污水造成的点源污染:据全国 1 845 个城镇的统计,废(污)水日排放量为 $8.6 \times 10^7 \text{ t}$,其中工业废水占 83%,生活污水占 17%。而且 90% 以上的废(污)水未经任何处理就直接排入水域,使河流、湖泊、水库遭到不同程度的污染。

(2) 污水灌溉给农业生产带来的危害:污水灌溉对农作物的影响主要表现在两个方面,即影响产量与污染品质。污水中有机污染物的主要指标是 COD、BOD。污水中的 $\text{NH}_3 - \text{N}$ 会影响作物的生长,当污水中的氮含量过高时,就会导致作物徒长、倒伏、贪青、晚熟、易患病虫害,造成作物的减产。

(3) 化肥和农药的不合理使用造成的面源污染:由于目前农业生产中大量施用化肥和农药,特别是过量施用或不合理施用时,在水土流失的同时,大量氮、磷及农药进入水体导致严重污染。主要表现在两个方面:

① 以营养型污染物污染水体环境:现代化农业的一个重要特征是使用化肥,据国外测算,现代化农业产量至少有 1/4 是靠化肥获取的。但在化肥实现作物增

产的同时,也产生了一些负面效应。施入土壤的剩余养分通过各种途径进入环境,其结果不仅造成水体污染,也使土壤结构受到破坏。反过来,由于土壤结构受到破坏,土壤保水保肥能力大大下降,因此化肥施用量越来越大,形成恶性循环。

经调查,我国将近一半的湖泊处于严重的富营养化状态,主要是由于这些区域的农业面源污染和人畜粪尿排放而造成,水体中的氮、磷污染物 1/3 来自农业面源污染。

② 以毒害型污染物污染水体环境:杀虫剂、除草剂及其降解产物和化肥中夹带的重金属、有毒有机物等,其直接的毒害是引起水体生物的急性中毒,如有机磷、有机氯农药;间接毒害表现为有毒物质在水体食物链中的富集,如磷肥中的重金属镉等。这些有毒物质最终将影响到人类本身。

5. 水土流失问题

水土流失是在人类活动影响下,特别是人类严重破坏了坡地植被后,在水流作用下所造成的土壤被侵蚀、搬运和沉积的过程。

水土流失所引发的危害影响深远。它不仅极大地破坏农业生产条件,恶化生态环境,加剧洪涝和干旱灾害,也严重制约国家经济社会的可持续发展。造成水土流失的主要原因有:

(1) 季风气候降水集中,多暴雨,耕地表土随着地面径流而流失,植被遭到破坏,大量营养物质被带走,降低土壤肥力,并最终导致土地生产力的下降。

(2) 由于人口增长过快,耕地不足,导致毁林和陡坡开荒,森林过伐和草原过牧,以及开矿、修路等大型基本建设缺乏水土保持措施,其结果是耕地的严重退化以及水土流失和沙漠化。

根据 2012 年国土资源部、水利部和环境保护部的统计,我国水土流失面积达 356 万 km^2 , 占国土面积的 39%。全国农耕地水土流失面积约为 4 867 万 hm^2 , 占耕地总面积的 38%, 严重影响了农业生产,特别是粮食生产。

黄土高原的水土流失问题尤其突出。严重的水土流失,形成了黄土高原千沟万壑、光山秃岭的景象。黄土高原输入黄河下游的泥沙多年平均为 16 亿 t, 其中有 4 亿 t 淤积在黄河下游的河道上, 平均每年淤高 10 cm, 造成下游河床高出两岸地面 3 ~ 10 cm, 最高处达 15 cm, 成为举世闻名的“地上悬河”, 使 1 亿多人口受到洪水的严重威胁。据科学研究推算, 在自然状态下要形成 1 m 厚的土壤, 需要 1.2 万 ~ 4 万年, 即形成 1 cm 厚的土层需要 120 ~ 400 年。从目前看来, 黄土高原每年流失土层 1 cm, 流失速度比形成速度快 100 多倍至 400 倍。

(三) 能源不足

1. 能源资源现状

中国的能源资源总量比较丰富。如拥有较为丰富的化石能源资源。其中,

煤炭占主导地位。探明的煤可采储量约占世界的 13%,列世界第三位。虽然已探明的石油、天然气资源储量相对不足,但油页岩、煤层气等非常规化石能源储量潜力较大。中国拥有较为丰富的可再生能源资源。水力资源理论蕴藏量折合年发电量为 6.19 万亿千瓦时,经济可开发年发电量约 1.76 万亿千瓦时,相当于世界水力资源量的 12%,列世界首位。

2. 能源资源对可持续发展的制约

(1) 人均能源资源拥有量较低:中国人口众多,人均能源资源拥有量在世界上处于较低水平。煤和水力资源人均拥有量相当于世界平均水平的 50%,石油、天然气人均资源量仅为世界平均水平的 1/15 左右。耕地资源不足世界人均水平的 30%,制约了生物质能源的开发。

(2) 能源资源赋存分布不均衡:中国能源资源分布广泛但不均衡。煤炭资源主要赋存在华北、西北地区,水力资源主要分布在西南地区,石油、天然气资源主要赋存在东、中、西部地区和海域。中国主要的能源消费地区集中在东南沿海经济发达地区,资源赋存与能源消费地域存在明显差别。大规模、长距离的北煤南运、北油南运、西气东输、西电东送,是中国能源流向的显著特征和能源运输的基本格局。

(3) 能源资源开发难度较大:与世界相比,中国煤炭资源地质开采条件较差,大部分储量需要井工开采,极少量可供露天开采。石油天然气资源地质条件复杂,埋藏深,勘探开发技术要求较高。未开发的水力资源多集中在西南部的高山深谷,远离负荷中心,开发难度和成本较大。非常规能源资源勘探程度低,经济性较差,缺乏竞争力。

(4) 能源以煤炭为主,可再生资源开发利用程度很低:中国探明的煤炭资源占煤炭、石油、天然气、水能和核能等一次能源总量的 90% 以上,煤炭在中国能源生产与消费中占支配地位。20 世纪 60 年代以前中国煤炭的生产与消费占能源总量的 90% 以上,70 年代占 80% 以上,80 年代以来煤在能源生产与消费中的比例占 75% 左右,其他种类的能源增长速度较快,但仍处于附属地位。1995 年,世界能源生产总量达到 123 亿吨标准煤,固体、液体、气体、水电和核电的比重分别为 28.3%、38.4%、23.5% 和 9.8% (刘洪,1999)。在世界能源由煤炭为主向油气为主的结构转变过程中,中国仍是世界上极少数几个能源以煤为主的国家之一。

(5) 能源消费总量不断增长,能源利用效率较低:随着经济规模的不断扩大,中国的能源消费呈持续上升趋势。1957—1989 年中国能源消费总量从 9 644 万吨标准煤增加到 96 934 万吨,增加了 9 倍。1989—1999 年,中国能源消费从 96 394 万吨标准煤增加到 122 000 万吨,增长 26%。受资金、技术、能源价格等因素的影响,中国能源利用效率比发达国家低很多。能源综合利用效率为

32%,能源系统总效率为9.3%,只有发达国家的50%左右。1994年单位GNP能耗(吨标准煤/千美元)比较,中国分别是瑞士、意大利、日本、法国、德国、英国、美国、加拿大的14.4倍、11.3倍、10.6倍、8.8倍、8.3倍、7.2倍、4.6倍、4.2倍。

(6) 能源消费以国内供应为主,环境污染状况加剧,优质能源供应不足:中国经济发展主要建立在国产能源生产与供应基础之上,能源技术装备也主要依靠国内供应。20世纪90年代中期以前,中国能源供应的自给率达98%以上。随着能源消费量的持续上升,以煤炭为主的能源结构造成城市大气污染,过度消耗生物质能引起生态破坏,生态环境压力越来越大。世界银行认为,中国空气和水污染所造成的经济损失,大体占国内生产总值的3%~8%。中国有的学者甚至认为中国环境破坏造成的经济损失占到国民生产总值的10%。

(四) 矿产资源

1. 矿产资源现状

我国已发现168种矿产,探明有储量的矿产157种,其中能源矿产9种,金属矿产54种,非金属矿产91种,水气矿产3种。已发现矿床、矿点20多万处。这些资源中有92%的一次能源、70%的农用生产资料、80%的工业原材料。

我国是世界上矿产资源总量丰富,矿种比较齐全的少数几个矿产资源大国之一。已探明的矿产资源总量约占世界总量的12%,仅次于美国和俄罗斯,居世界第3位。但人均占有量仅为世界人均占有量的58%,列世界第53位。

矿产资源在经济社会发展中具有相当重要的基础性地位。伴随经济发展,人们对化石能源等矿产资源需求还会大幅度增长。特别是21世纪以后,在大规模和超大规模的开发利用以及消耗情况下,中国的矿产供需关系异常复杂,形势异常严峻。

2. 矿产资源不足对可持续发展的影响

(1) 矿产资源类型多、品位低、开发难度大:虽然中国有稀土、钨等优势矿种,但是关系国计民生的支柱性矿产比如铁、锰、铜、锌、铝、等矿产,或难选矿多,或贫矿多,进而不同程度上影响其开发和利用。中国铁矿石的平均品位仅为33.5%,比全球平均水平低约10%,而国外一些主要铁矿生产国如巴西和俄罗斯等,其不经选矿品位就达62%的商业矿品位;中国铜矿平均品位仅约0.87%。

(2) 矿产资源总量丰富,人均占有量少:能源和铁矿等对经济长远发展重要推动的资源还不到世界平均水平的1/2。而其他主要的矿产人均占有水平(钨、稀土除外),均比世界人均水平低,有些还不到世界平均水平的1/3。

(3) 资源有效利用率不高,开发引起的环境问题较多:矿产资源开发中资源浪费与环境污染严重,造成的一系列生态环境问题。目前我国矿山环境问题主

要有以下几个方面,即“三废”问题;地面变形,矿山排水、供水、生态三者的矛盾;水土流失,煤矸石堆积等,这几个主要问题引起的各种环境效应造成的直接和间接的环境问题为开发之后的经济发展和环境保护产生了毁灭性的后果。因此,对于煤矿开采区复垦治理尤其显得重要,也为经济的可持续发展起到关键性的作用(沈渭寿,2004)。

矿产平均总回收率比发达国家低 10% ~ 20%,仅为 30% ~ 50%,2/3 以上矿山综合利用指数低于 25%;工业废渣的综合利用率仅 29%,成为相当严重的二次污染源。铜矿平均回收率仅 50%,煤炭总回收率仅 32%,钨矿平均回收率仅 28%。矿产浪费导致了我国资源大量依赖进口以及对环境的污染。日益严重的环境问题既威胁人们生命安全,又从根本上限制了经济发展。更加严峻的是占全国总数 36.8% 的个体矿环保工作几乎一片空白。在矿产勘察开发利用中,必然对环境造成负面影响。

在人口、经济发展对资源的压力接近或超过资源的承载能力时,在既定的人口、经济背景下,制定合理的资源开发利用策略和方式,对于尽可能保证资源的可持续利用,具有决定性的意义。

二、环境破坏

随着人口的增加,人类赖以生存和发展的环境不断发生变化,出现了许多影响人类生活和生产、甚至影响人类生存的种种问题。认识环境和可持续发展的关系,解决环境与经济发展的矛盾显得十分迫切和重要(秦大河,2003)。

经济增长需要消耗资源,资源消耗带来环境污染,环境污染又反过来影响生活质量和经济增长。这样环环相扣的关系已经成为制约经济社会发展的“瓶颈”。

中国的环境问题可以归纳为五类:

空气——中国 3/4 的城市人口生活在空气质量劣于国家标准的环境中。产生这些问题的一个主要原因是工业废气排放量的不断增大。

土地——中国有 19% 的陆地面积遭受土壤侵蚀,是世界上最严重的国家之一。耕地减少,森林贫乏,土地退化。

淡水——中国人均淡水拥有量只有世界的 1/4,而且分布不均,北方地区人均水拥有量只有南方地区的 1/3。淡水的根本性不足加上使用浪费和水体污染,造成中国 100 多个城市淡水严重短缺,甚至导致工业生产中断。

海洋——中国海洋面积达 300 万 km^2 ,在大陆架以及海岸线拥有长达 200 海里专属经济区。由于陆地污染物排放、石油溢出和其他海洋活动等,几乎所有的沿海地区都遭到污染。天然捕捞量急剧下降。

生物多样性——中国拥有世界 10% 的维管类植物和陆生脊椎动物。然而,

人类活动的影响已造成 15% ~ 20% 的物种处于濒危状态。

三、人口增长

人口与经济的关系主要表现在人口增长的数量和人力资源的素质等对经济发展的影响。

人口增长的数量会对经济发展带来一定的压力,但主要还是取决于人口增长的数量和速度是否与经济发展相适应,如果人口的状况与经济发展相适应,人口就是经济发展的促进因素;反之,它就会阻碍经济的发展(秦大河,2003)。

从整体人力资源素质看,在全球受高等教育最好的国家排名中,美国居首位,其次是瑞士、加拿大、芬兰和丹麦。中国受过高等教育的人员比例偏低,严重地影响到科学技术的创新与应用。从中国高等教育的发展趋势看,到 2030 年:人口平均受教育年限达到 12 年,受过高等教育的人口比例达到 12%,适龄青年进入大学的比率达到 40%。

在人与环境构成的“社会-环境”系统中,人作为这一系统中的重要因素,对系统的演化和发展有着重要的作用。但是,人又是自然界中的一部分,人类要自觉地控制自己的活动和行为方式,合理地开发和利用自然资源,协调经济发展与环境保护之间的关系,在经济建设的同时进行环境建设,保持而不是削弱地球维持生命的能力,保存物种遗传资源的多样性,保证人类对生态系统和生物物种的持续利用。这是经济发展的先决条件,同时也是人类生存和发展所必需的。

值得重视的是,目前影响人口增长和人力资源素质的一个重要因素就是城市化的问题。

城市化已经是区域社会经济发展到一定阶段的必然产物。从生态经济系统的角度看,城市化是一定区域内资源的大规模转换与集聚过程,其显著的特征在于打破以农业为主的传统稳态结构,而出现人口集中、产业集聚和用地扩张。随之产生两种趋势:一是在区域资源总量供给有限的约束条件下,实现资源的优化配置和集约利用,以促进区域生态经济系统各要素间的协调与可持续发展;二是资源配置的片面性和粗放利用,城市化与区域环境要素的不协调,造成资源浪费和生态环境恶化,生态经济系统向无序化与非持续性的方向演化。目前,在我国快速的城市化过程与大量的耕地资源流失,导致了土地利用格局在时空尺度上表现出快速的变化趋势。

四、科学技术水平

走可持续发展之路需要有科学技术的支撑。无论在提高资源利用率,实现低投入高产出方面,还是在开发新能源,解决污染问题等方面,都需要有创新的科学技术。例如,我国在西部地区开展了水资源可利用的科技攻关,切实解决了

水资源的生态承载、生态用水等问题,为实施西部大开发战略提供了基础。在油气资源的科技攻关方面,我国在塔里木盆地发现了有史以来单个最大的油气田,在内蒙古鄂尔多斯市发现了最大的天然气储备田,这为解决油气量的短缺,为西气东输奠定了很好的基础。

可持续发展包括生态平衡发展、经济增长稳定、社会可持续发展,每一方面发展目标的实现都离不开科技进步。在生态方面,科技发展为保护和改善地球生态环境,以可持续的方式为使用可再生资源提供有力的手段和方法;在经济方面,科技的进步在转变经济增长方式、提高经济效益等方面有重要作用;在社会可持续发展方面,科技的进步为消除贫困,改善人们生活奠定了基础。总之,可持续发展是一项复杂的工程,要以一定的科技水平为前提。没有社会的科技进步,没有人们的科学素养及对可持续发展观的科学理解,没有较高的科技水平支撑,没有科技思想的培植和传播,低碳、可持续发展就不可能实现。

从科学技术水平的层面上看,制约可持续发展的因素很多,科学技术不仅影响到经济发展,它还影响到社会发展与环境发展。因此,科学技术在可持续发展中居于核心地位。这种核心地位体现在经济目标与社会目标之间、社会目标与环境目标之间、环境目标与经济目标之间、经济目标与科学技术之间、社会目标与科学技术之间、环境目标与科学技术之间都是双向的关系。前三个关系反映的是可持续发展的协调性,后三个关系主要体现科学技术在可持续发展中的作用及制约因素。可持续发展是一个系统的发展。在这个系统中主要应考察的因素有经济、人口、资源、环境等。科学技术的作用也就是它如何作用于这些因素上,它起到怎样的功能。

例如,科学技术与资源利用。相对于人类对资源的无限需求而言,资源的供给是受到严重的限制的,主要包括资源数量的限制、质量的限制、时间的限制、空间的限制、结构的限制、资金的限制和环境容量的限制等。科学技术的作用表现在两个方面,一方面,科技进步可使几年前人们还难以想象其利用价值的自然物成为今天宝贵的资源,这为人类突破资源供给的限制带来了希望。另一方面,科技进步可以提高资源的利用效率。我国的资源状况决定了我们的经济不能走高消耗、浪费、粗放经营的发展道路,而必须选择低消耗、节约、精细经营的发展道路,其核心是建立一个资源节约型、环境友好型的国民经济体系。

例如,科学技术与环境保护。可以从以下几个方面来考察科学技术与环境问题的关系。

1. 环境问题的根源是科学技术落后

事实表明,落后的科技水平导致落后的生产技术和生产方式,使自然资源过度消耗,生态环境遭受破坏。

2. 科学技术落后是环境污染的重要原因

生产技术水平高,资源、能源的利用率就高,排放到环境中的污染物数量相对就少;反之,生产技术水平低,资源、能源的利用率就低,排放到环境中的污染物数量自然就多。

3. 环境保护必须依靠科技进步

(1) 科学技术在认识环境污染方面已经作出了重大贡献。没有环境化学和分析化学的产生,就不可能很好地认识环境污染物中有害物质的浓度及影响。没有近代生态学的诞生,就不能深刻认识生态破坏的危害。人们将环境问题提到战略高度加以重视,应归功于科学技术的发展。

(2) 科学技术在治理环境污染方面具有重要作用。如生物工程技术、膜分离技术、高梯度磁分离技术、遥感技术、核技术、活性炭技术等新技术在环境保护中的广泛运用,为环境问题的解决提供了有效的途径。

(3) 依靠科技进步解决环境问题有着巨大的潜力。我国目前资源利用率不高,能源浪费严重。在这种情况下,依靠科技进步,通过技术改造,在提高经济效益的同时减少污染物的排放和对资源能源的消耗,有着巨大的潜力。

思 考 题

1. 环境问题的实质是什么?
2. 制约可持续发展的主要因素有哪些?

参考文献

- [1] 宝音陶格涛,成格尔,张丽云. 1999. 退化羊草草原浅耕翻处理植物群落恢复演替的研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), (3): 354 - 359.
- [2] 陈宜瑜. 1995. 中国湿地研究[M]. 长春: 吉林科技出版社.
- [3] 陈家宽,杨继. 1994. 植物进化生物学[M]. 武汉: 武汉大学出版社.
- [4] 陈敏,宝音陶格涛. 1989. 典型草原地区退化草原的改良及提高生产力途径的研究[J]. 植物生态学报, 13(4): 379 - 386.
- [5] 常杰,葛滢. 2010. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社.
- [6] 方精云. 2000. 全球生态学——气候变化与生态响应[M]. 北京: 高等教育出版社.
- [7] 傅先庆. 1997. 略论“生态文明”的理论内涵与实践方向——兼评《三个文明协调推进: 可持续发展的基础》[J]. 福建论坛(经济社会版), (12): 29 - 31.
- [8] 戈峰. 2008. 现代生态学(第2版)[M]. 北京: 科学出版社.
- [9] 韩兴国. 1992. 大地女神假说[M] // 刘建国. 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 3 - 15.
- [10] 黄建辉,韩兴国,马克平. 2002. 物种在生态系统功能过程中的作用[M] // 邬建国,韩兴国,黄建辉. 现代生态学讲座(II)——基础研究与环境问题. 北京: 中国科学技术出版社, 26 - 39.
- [11] 江海声,刘振河,袁喜才,等. 1988. 海南岛南湾半岛猕猴(*Macaca mulatta*)种群数量动态及分布[J]. 生态学报, 8(1): 86 - 94.
- [12] 江洪. 1992. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社.
- [13] 林光辉. 1995. 全球变化研究进展与新方向[M] // 李博. 现代生态学讲座. 北京: 科学出版社, 67 - 82.
- [14] 林昌善. 1964. 动物种群数量变动的理论与试验研究 II. 杂拟谷盗(*Tribolium confusum* (H.))的内禀增长能力(r_m)的研究[J]. 动物学报, 16(3): 4 - 19.
- [15] 林鹏. 1997. 中国红树林生态学[M]. 北京: 科学出版社.
- [16] 刘宗超. 1997. 生态文明观与中国可持续发展走向[M]. 北京: 中国科学技术出版社.
- [17] 李博,杨持,林鹏. 2000. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社.
- [18] 李文华,王如松. 2002. 生态安全与生态建设[M]. 北京: 气象出版社.
- [19] 梁红,高红武. 2010. 环境保护与节能减排[M]. 北京: 中国环境科学出版社.
- [20] 马世骏,丁岩钦,李典谟,等. 1965. 东亚飞蝗中长期数量预测的研究[J]. 昆虫学报, 14(4): 319 - 338.
- [21] 马世骏,王如松. 1984. 社会-经济-自然复合生态系统[J]. 生态学报, 4(1): 1 - 9.
- [22] 马志广,赛音巴图. 1982. 松土改良草原的研究[J]. 中国草原, (4): 31 - 34.
- [23] 梅西. 2008. 人类活动对碳循环的影响[J]. 海洋地质动态, 24(1): 46 - 47.

- [24] 彭广,刘立成,刘敏,等.2003.洪涝[M].北京:气象出版社.
- [25] 秦大河,张坤民,牛文元.2003.中国人口资源环境与可持续发展[M].北京:新华出版社.
- [26] 钱迎倩,马克平.1994.生物多样性研究的原理与方法[M].北京:中国科学技术出版社.
- [27] 任海,彭少麟.2001.恢复生态学导论[M].北京:科学出版社.
- [28] 申曙光.1994.生态文明:现代社会发展的新文明[J].学术月刊,(9):36-39.
- [29] 孙儒泳.1987.动物生态学原理[M].北京:北京师范大学出版社.
- [30] 孙儒泳,李博,诸葛阳,等.1993.普通生态学[M].北京:高等教育出版社.
- [31] 宋连春,邓振镛,董安祥,等.2003.干旱[M].北京:气象出版社.
- [32] 沈国英,施亦章.1996.海洋生态学[M].厦门:厦门大学出版社.
- [33] 沈渭寿,张慧,邹长新,等.2010.区域生态承载力与生态安全研究[M].北京:中国环境科学出版社.
- [34] 沈渭寿,曹学章,金燕.2004.矿区生态破坏与生态重建[M].北京:中国环境科学出版社.
- [35] 宋永昌,王祥荣.1995.浙江天童国家森林公园的植被与区系[M].上海:科技文献出版社.
- [36] 尚玉昌,蔡晓明.1992.普通生态学(上、下册)[M].北京:北京大学出版社.
- [37] 苏卡切夫.1945.生物地理群落学与植物群落学[M].苏联科学院报告.
- [38] 王伯荪,李鸣光,彭少麟.1995.植物种群学[M].广州:广东高等教育出版社.
- [39] 王澄海.2003.气候变化与荒漠化[M].北京:气象出版社.
- [40] 王馥棠,赵宗慈,王石立,等.2003.气候变化对农业生态的影响[M].北京:气象出版社.
- [41] 王守荣,朱川海,程磊,等.2003.全球水循环与水资源[M].北京:气象出版社.
- [42] 王绍茄.2009.环境保护与现代生活[M].北京:化学工业出版社.
- [43] 吴征镒.1980.中国植被[M].北京:科学出版社.
- [44] 肖广岭.2001.盖亚假说——一种新的地球系统观[J].自然辩证法通讯,(1):87-91
- [45] 徐新华,吴忠标,陈红.2000.环境保护与可持续发展[M].北京:化学工业出版社.
- [46] 尹应武,袁乃驹,任毅华,等.2011.上善是水——破解地球危机[M].北京:人民出版社.
- [47] 阳含熙,卢泽愚.1981.植物生态学的数量分类方法[M].北京:科学出版社.
- [48] 杨持,郝敦元,杨在中.1984.羊草草原群落水平格局研究——二维网函数插值法[J].生态学报,4(4):348-353.
- [49] 杨持,王迎春,刘强,等.2002.四合木保护生物学[M],北京:科学出版社.
- [50] 杨持,常学礼,赵爱芬,等.2004.沙漠化控制与治理技术[M].北京:化学工业出版社.
- [51] 余谋昌.1999.生态伦理学:从理论走向实践[M].北京:首都师范大学出版社.
- [52] 朱震达.1981.草原地带沙漠化环境的特征及其治理的途径——以内蒙乌兰察布草原为例[J].中国沙漠,1(0):3-18
- [53] 张金屯.1995.植被数量生态学方法[M].北京:中国科学技术出版社.
- [54] 张艳艳,刘春捷.2011.辩证法看经济可持续发展与环境保护[J].北方环境,23(1-2):10-11.

- [55] 周集中,马世骏.1990.生态系统稳定性[M]//马世骏.现代生态学透视.北京:科学出版社.
- [56] 周纪伦,郑师章,杨持.1992.植物种群生态学[M].北京:高等教育出版社.
- [57] 周淑荣,张大勇.2006.群落生态学的中性理论[J].植物生态学报,30(5):868-877.
- [58] 仲延凯,包青海.1999.锡林河流域合理割草制度的研究[J].中国草地,(3):30-43.
- [59] 赵慧霞,吴绍洪,姜鲁光.2007.生态阈值研究进展[J].生态学报,27(1):246-357.
- [60] 朱晓峰.2002.论我国的农业安全[J].经济学家,(1):25-30.
- [61] Allee W C, Emerson A E, Park O, Park T, and Schmidt K P. 1949. Principles of animal ecology[M]. Philadelphia: W B Saunders Company.
- [62] Anderson J M. 1981. Ecology for environmental sciences: biosphere, ecosystem and man[M]. New York: John Wiley & Sons.
- [63] Barbour M G, Burk J H, Pitts W D. 1980. Terrestrial plant ecology[M]. California: Benjamin/Cummings Pub Co.
- [64] Begon M, Mortimer M. 1981. Population ecology: a unified study of animals and plants[M]. Sunderland: Sinauer Associates.
- [65] Begon M, Harper J L, Townsend C R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- [66] Bode H R. 1958. Beitrage zur Kenntnis allelopathischer Erscheinungen bei einigen Juglandaceen[J]. Planta, 51: 440-480.
- [67] Braun-Blanquet J. 1928. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde[M]. Berlin: Biologische Studienbücher 7. 1. Ed.
- [68] Braun-Blanquet J. 1932. Plant sociology[M]. New York: McGraw-Hill.
- [69] Candolle A L de. 1855. Géographie botanique raisonnée[M]. Paris: V Masson.
- [70] Carson R. 1962. Silent Spring[M]. Boston: Houghton Mifflin.
- [71] Chase J M. 2003. Ecological niches[M]. Chicago: The University of Chicago Press.
- [72] Chapman R N. 1931. Animal ecology: with especial reference to insects[M]. New York: McGraw-Hill.
- [73] Chitty D. 1958. Self-regulation of numbers through changes in viability[J]. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 277-280.
- [74] Clements F E. 1905. Research methods in ecology[M]. Lincoln: University Publishing Company.
- [75] Clements F E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation[M]. Carnegie Institution of Washington Publication, 242. Facsimile Reprint by Haffner, New York.
- [76] Clements F E. 1928. Plant succession and indicator: a definitive edition of plant succession and plant indicators[M]. New York: H W Wilson Company.
- [77] Cody N L. 1966. A general theory of clutch size[J]. Evolution, 20: 174-184.
- [78] Connell J H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*[J]. Ecological Monographs, 40: 49-78.
- [79] Connell J H, Slatyer R O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role

- in community stability and organization[J]. *The American Naturalist*, 111(982): 1119 - 1144.
- [80] Cowles H C. 1911. The cause of vegetative cycles[J]. *Botanical Gazette Chicago*, 51: 161 - 183.
- [81] Curtis J T. 1959. The vegetation of Wisconsin; an ordination of plant communities[M]. Madison: University of Wisconsin Press.
- [82] Crawley M J. 1986. Plant ecology[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- [83] Darwin C. 1859. The origin of species[M].
中译本: 周建人, 方宗熙, 叶笃庄, 译. 1991. 物种起源[M]. 北京: 商务印书馆.
- [84] Davigneaud P. 1974. La synthese ecologique: population, communities, biosphere, noosphere[M]. Paris, Doin: 292.
- [85] Daubenmire R F. 1959. Plant and environment; a textbook of plant autecology[M]. New York: John Wiley & Sons.
中译本: 曲仲湘等. 1990. 植物与环境[M]. 北京: 科学出版社.
- [86] Du Rietz G E. 1929. The fundamental units of vegetation[J]. *Proc Int. Cong. Plant Sci. Ithaca*, 1: 623 - 627.
- [87] Du Rietz G E. 1930. Classification and nomenclature of vegetation[J]. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 24: 489 - 503.
- [88] Ellenberg H, Mueller-Dombois D. 1967. Tentative physiognomic ecological classification of main plant formations of the Earth[M]. *Ber geobot Inst ETH, Stiftung Rübel (Zürich)*, 37: 21 - 55.
- [89] Emberlin J C. 1983. Introduction to ecology[M]. Plymouth: Macdonald and Evans Ltd.
- [90] Elton C. 1927. Animal ecology[M]. London: Sidgwick and Jackson.
- [91] Forman R T T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology[J]. *Landscape Ecology*, 10: 133 - 142.
- [92] Fenchel T. 1974. Intrinsic rate of natural increase; the relationship with body size[J]. *Oecologia*, 14: 317 - 326.
- [93] Gamms H. 1918. Prinzipienfragen der vegetations forschung. Ein beitrag zur begriffsklarung und methodik der biocoenologie[J]. *Naturf. Gesell. Zürich, Vierteljahrschr*, 63: 293 - 493.
- [94] Gause G F. 1934. The struggle for existence[M]. Baltimore: Williams & Wilkins.
- [95] Gause G F. 1936. The principles of biocenology[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 11: 320 - 396.
- [96] Gleason H A. 1926. The individualistic concept of the plant association[J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7 - 26.
- [97] Goodall D W. 1954. Vegetational classification and vegetational continua[J]. *Festschrift fur Erwin Aichinger*, 1: 168 - 182.
- [98] Greig-Smith P. 1983. Quantitative plant ecology, 3rd ed[M]. (Study in ecology). Washington D C: Butterworth.
- [99] Grime J P. 1979. Plant strategies and vegetation processes[M]. Chichester: Wiley.
- [100] Grinnell J. 1917. The niche relationships of the California thrasher[J]. *Auk*, 21: 364 - 368.
- [101] Kormondy E J. 1996. Concepts of ecology, 4th ed[M]. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.

- [102] Krebs C J. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance, 3rd ed [M]. New York: Harper & Row.
- [103] Krebs J R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predator [M] // Krebs J R, Davies N B, ed. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sunderland: Sinauer Associates. 23 – 63.
- [104] Krebs J R, Davis N B. 1987. An introduction to behavioural ecology [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- [105] Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen [M]. Berlin: Reimer, 2 vols.
- [106] Heron A C. 1972. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica* [J]. Oecologia, 10: 269 – 312.
- [107] Harper J L. 1977. Population biology of plants [M]. London: Academic Press.
- [108] Hill M O. 1973. Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences [J]. Ecology, 54: 427 – 432.
- [109] Horn H S. 1975. Forest succession [J]. Scientific American, 232: 89 – 98.
- [110] Hubbell S P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press.
- [111] Humboldt A. 1807. Idee zu einer Geographi der Pflanzen nebst einem Naturgemalde der Tropenlander [M]. Leipzig: Akad. Verlagsgesell.
- [112] Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity [J]. The American Naturalist, 113: 81 – 101.
- [113] Hutchinson G E. 1957. Concluding remarks [M] // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22. Population studies: animal ecology and demography. New York: Cold Spring Harbor Lab Press, 415 – 427.
- [114] Larcher W. 1975. Physiological plant ecology, 3rd ed [M]. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag.
- 中译本: 李博, 张陆德, 岳绍先, 等译. 1980. 植物生理生态学 [M]. 北京: 科学出版社.
- [115] Lindeman R. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology [J]. Ecology, 23: 399 – 418.
- [116] Lieth H, Whittaker R H. 1975. Primary productivity of the biosphere [M]. Berlin: Springer.
- [117] Lack D L. 1954. The natural regulation of animal numbers [M]. New York: Oxford University Press.
- [118] Lotka A J. 1925. Elements of physical biology [M]. New York: Dover Press.
- [119] Lovelock J E. 1979. Gaia: a new look at life on earth [M]. Oxford University Press.
- [120] Margulis L, Lovelock J E. 1975. The atmosphere as circulatory system of the biosphere—the Gaia hypothesis [J]. Co-Evolution Quarterly, 6: 30 – 41.
- [121] McNaughton S J, Wolf L L. 1979. General ecology, 2nd ed [M]. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- [122] MacArthur R H. 1960. On the relative abundance of bird species [J]. The American Naturalist, 94 (874): 25 – 36.
- [123] MacArthur R H, Wilson E O. 1967. The theory of island biogeography [M]. Princeton: Prin-

- ceton University Press.
- [124] Odum E P. 1971. Fundamentals of Ecology[M]. Philadelphia: W B Saunders Company.
中译本: 孙儒泳, 钱国桢, 林浩然, 等译. 1981. 生态学基础[M]. 北京: 人民教育出版社.
- [125] Odum E P. 1977. The emergence of ecology as a new integrative discipline[J]. Science, 195: 1289 - 1293.
- [126] Odum E P. 1983. Basic ecology[M]. Philadelphia: Saunders College Publishing.
- [127] Odum E P. 1997. Ecology: a bridge between science and society[M]. Sunderland: Sinauer Associates.
- [128] Olson J S. 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes [J]. Botanical Gazette, 119: 125 - 170.
- [129] Ovington J D, Heitkamp D D, Lawrence D B. 1962. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in central Minnesota[J]. Ecology, 44: 52 - 63.
- [130] Paine R T. 1966. Food web complexity and species diversity[J]. The American Naturalist, 100: 65 - 75.
- [131] Pianka E R. 1970. On r and K selection[J]. The American Naturalist, 104: 592 - 597.
- [132] Pianka E R. 1978. Natural selection of optimal reproductive tactics[M]. American Zoologist, 16: 775 - 784.
- [133] Ripley B D. 1978. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities[J]. Journal of Ecology, 66: 965 - 981.
- [134] Ricklefs R E. 1976. The economy of nature[M]. Newton, Mass.: Chiron Press.
- [135] Ramensky L G. 1930. Zur Methode der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere[J]. Verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. Beitr. Biol. Pfl., 18: 269 - 304.
- [136] Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography[M]. Oxford: Clarendon Press.
- [137] Rice E L. 1984. Allelopathy, 2nd ed[M]. Orlando: Academic Press Inc.
- [138] Schimper A F W. 1898. Plant geography upon a physiological basis[M]. Lubrecht & Cramer Ltd.
- [139] Semander R. 1908. On the evidences of postglacial changes of climate furnished by peat mosses of northern Europe[J]. Geologiska Foreningens Forhandlingar, 30: 465 - 473.
- [140] Shelford V E. 1908. Life-histories and larval habits of the tiger beetles[J]. Journal of the Linnean Society (Zoology), 30: 157 - 184.
- [141] Shelford V E. 1911. Ecological succession II. Pond fishes[J]. Biol. Bull., 21: 127 - 151.
- [142] Silvertown J W, Charlesworth D. 2001. Introduction to plant population biology, 4th ed[M]. Oxford: Blackwell Publishing.
中译本: 李博, 董慧琴, 陆建忠, 等译. 2003. 简明植物种群生物学(第4版)[M]. 北京: 高等教育出版社.

- [143] Smith J M. 1974. Models in ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- [144] Southwood T R E, May R M, Hassell M P, and Conway G R. 1974. Ecological strategies and population parameters[J]. The American Naturalist, 108: 791 – 804.
- [145] Swift M T, Heal O W, Anderson J M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems[M]. Berkley: University of California Press.
- [146] Tilly L J. 1968. The structure and dynamics of Cone Spring[J]. Ecological Monographs, 38: 168 – 197.
- [147] Tansley A G. 1911. Types of British vegetation[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- [148] Tansley A G. 1920. The classification of vegetation and the concept of Development[J]. Journal of Ecology, 8: 118 – 149.
- [149] Tansley A G. 1923. Practical plant ecology; a guide for beginners in field study of plant communities[M]. Allen & Unwin
- [150] Tansley A G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms[J]. Ecology, 16: 284 – 307.
- [151] Tansley A G. 1954. An introduction to plant ecology[M]. Discovery Publishing House.
- [152] Tilman D. 1982. Resource competition and community structure[M]. Princeton: Princeton University Press.
- [153] Toynbee A J. 1974. Mankind and mother earth[M]. Oxford: Oxford University Press.
中译本: 徐波等译. 2001. 人类与大地母亲[M]. 上海: 上海人民出版社.
- [154] Volterra V. 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together[J]. J Cons. Perm. Int. Ent. Mer. , 3: 3 – 51.
- [155] Warming E. 1909. Ecology of plants[M]. Ayer Company Pub.
中译本: 陈泽霖, 陈庆诚译. 1965. 植物生态学[M]. 北京: 科学出版社.
- [156] Went F W. 1957. The experimental control of plant growth[M]. Waltham: Chronics Botanica Com.
- [157] Whittaker R H. 1953. A consideration of climax theory; the climax as a population and pattern[J]. Ecological Monographs, 23: 41 – 78.
- [158] Whittaker R H. 1970. The population structure of vegetation[M] // Tuxen R (Hrsg.): Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung). Ber. Int. Symp. IV V Rinteln 1966: 39 – 62. Den Haag: Junk.
- [159] Whittaker R H. 1975. Communities and ecosystems, 2nd ed[M]. New York: Macmillan.
- [160] Wilson E O. 2003. The future of life[M]. New York: Vintage Books.
中译本: 陈家宽, 李博, 杨凤辉, 等译. 2003. 生命的未来[M]. 上海人民出版社.
- [161] Yoda K, Kira T, Ogawa H, and Hozumi K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions[J]. Journal of Biology, 14: 107 – 129.

Images have been losslessly embedded. Information about the original file can be found in PDF attachments. Some stats (more in the PDF attachments):

[illegible]