

21 世纪高等院校教材——公共课程系列

国家理科基地教材

# 生态学

(第二版)

李振基 陈小麟 郑海雷 编

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书深入浅出地介绍了生态学的基础理论和应用技术,涵盖了传统的生态学内容,如个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学等,以及广大读者关注的社会问题,如全球变化、持续发展、清洁生产、生态恢复、生物多样性、生态工程、人类生态、城市生态、农业生态、生态规划、生态安全、生态旅游等,旨在提高读者的生态意识。本书形式新颖,图文并茂,在各章以方框的形式插有精心挑选的读者感兴趣的内容,并附有学习目的、内容提要、复习题与讨论题、中英文对照的概念与术语、参考读物与网络资源,可谓匠心独运。

本书适合作为高校素质教育以及非生物类学生选修课的教材,也可供关注生态问题的广大读者参考阅读。

### 图书在版编目(CIP)数据

---

生态学/李振基等编.—2版.—北京:科学出版社,2004  
21世纪高等院校教材——公共课程系列·国家理科基地教材  
ISBN 7-03-013380-3

I.生… II.李… III.生态学-高等学校-教材 IV.Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2004)第044593号

---

责任编辑:谢灵玲 梁淑文 胡华强/责任校对:宋玲玲

责任印制:安春生/封面设计:陈 敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2000年9月第一版 开本:B5(720×1000)

2004年8月第二版 印张:22

2004年8月第五次印刷 字数:420 000

印数:12 000—16 000

定价:24.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换(新欣))

# 序

1992年巴西环境与发展大会是全球环境保护与生态建设的一个重要里程碑。目前,越来越多的人认识到了保护人类生存环境的重要性,各级政府、机构及民间团体也采取有关措施宣传生态学知识,普及生态学意识。生态学发展至今,已不仅仅是研究与揭示生命系统与环境系统相互关系的一门科学,它已经成为指导人类行为准则的一门科学。生态学的许多问题不可能单纯依靠生态学工作者来解决,必须通过政府行为,并与广大人民群众相结合,成为广大人民群众的自觉行动。因此,生态学的真正发展,有赖于全人类、全社会的生态意识的提高,尤其是决策和管理人员生态意识的提高。

厦门大学教学管理部门十分重视生态学教育,自1997年以来,率先将“生态学”课程列为全校学生素质教育的课程之一,以培养学生的生态学意识和提高他们生态建设的责任感,此举深受同学们的欢迎。课程开设以来,来自哲学、政治、企业管理、国际贸易、英语、中文、国际法、会计学、统计学、旅游、广告、建筑等专业的学生纷纷选课,以熟悉有关概念,掌握有关生态学原理。他们今天是莘莘学子,他日将成为管理部门的决策者或企业创业者,提高他们的生态学意识是这门课的目标之一。

目前,生物、环境、海洋等学科的生态学专业教材已陆续出版,但专业教材对于文史、财经、政法、艺术等学科为主的学生来说都偏深,为此,几位作者着手编写了这本《生态学》。生态学作为一门自然科学已发展了100余年,在理论体系、研究技术、研究方法等方面已建立了较为完善的学科框架,从传统的个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学到景观生态学、全球生态学、恢复生态学、自然保护生态学、生态工程学、污染生态学、农业生态学等,既有基础理论,也有应用科学。该书深入浅出,从传统的生态学内容到与重大社会问题有关的内容,如全球变化、持续发展、清洁生产、生态恢复、生物多样性、生态工程、人类生态、城市生态、农业生态、生态规划、生态安全、生态旅游等,已尽量表达在其内容中。

该书作者从大量的资料中选用了有关的图表,做到了图文并茂,并在各章附有

学习目的、内容提要、复习题与讨论题、中英文对照的概念与术语,每一章都精心挑选了进一步了解生态学知识,增强生态意识的参考读物与网络资源,可谓匠心独运。

该书可为高等院校素质教育的教材,同时也可供管理和决策部门的人员参考。



中国工程院院士

2003年10月

# 前 言

生态学是研究生物之间及生物与环境之间相互影响相互作用的科学。凡生命所至,就有生态学的问题、现象和规律。人类曾一度自诩为主宰地球的力量,但生态学已提醒我们,人类只是地球村中的一员,如果不按生态学规律发展,将遭到大自然的惩罚。可以说,还很少像生态学这样一门科学,在时空尺度上,在自然、社会、经济等方面,与人类的生存有如此密切的联系。生态学已不仅仅是生物科学中揭示生物与环境相互关系的一门分支学科,已经成为指导人类行为准则的一门科学。生态学的许多问题不可能单纯依靠生态学工作者来解决,必须通过国家管理部门,必须与广大人民群众相结合,成为广大人民群众的自觉行动。因此,生态学的真正发展,有赖于全民族、全社会生态意识的提高,尤其是决策和管理人员对生态学的认识。也因此,生态学素质教育已摆上议事日程。我校(厦门大学)自1997年开始开设了全校生态学选修课,课程开设以来,受到了同学的欢迎。

本书在内容取舍上与生物学专业有所不同,尽量面广而浅显易懂,对于传统的生态学内容尽量加以介绍,但不至于过深,而与重大社会问题有关的一些内容,如全球变化、持续发展、生态恢复、生物多样性、污染生态、人类生态、城市生态、农业生态、生态规划、生态安全、生态旅游、景观生态等,也都尽量用单独章节介绍或穿插在其他内容中。

本书力求内容简明扼要、概念准确,通俗易懂,图文并茂,本书各章附有学习目的、内容提要、复习题与讨论题、中英文对照的概念与术语,每一章都精心挑选了10~20条进一步了解生态学知识,增强生态意识的参考读物与网络资源。

书中绪论由李振基撰写,第一章第一至五节、第二章第五、六节、第七章一、六节由郑海雷编写,第一章六、七节、第二章三、四节、第四至六章、第七章二、四、五、八、九、十节、专栏由李振基编写,第二章一、二节、第三章、第七章三、七节由陈小麟编写,最后由李振基统稿。本书编写过程中得到了林鹏院士的关心和指导,连玉武教授提出了有益的建议,生态所全体老师给予了关心和支持,陈圣宾同学帮助收集

了不少资料,陈长平、陈鹭真、刘正华、朱小龙、魏博、吴欣、宋爱琴、叶文、肖强、陈瑶、叶文景、朱珠、陈小钦、廖润雪、吴佳、王璇、阮霆、吴丰毅、李新元、胡婧婧等同学帮助进行了仔细校对,在此深表感谢!

本教材在科学出版社编辑的严格要求下,由李振基从祝廷成和董厚德的《生态系统浅说》、林鹏的《植物群落学》、Miller 的《Environmental Science》、Chapman 和 Reiss 的《Ecology: Principles and Applications》、郝道猛的《生态学概论》、Mackenzie 等的《Instant Notes in Ecology》等书中引用了许多图片,并进行了消除“噪音”处理,使得图片能清晰地呈现在读者面前,在此,我们谨向科学出版社责任编辑和祝廷成、林鹏、Miller、Chapman、郝道猛、Mackenzie、Daubenmire、Smith 等表示感谢!

为了使读者扩大知识面,对生态学能有更好的理解,我们在本书第二版的编写过程中从唐锡阳和马霞的《环球绿色行》、孙儒泳等的《基础生态学》、林鹏的《中国红树林生态系》、Pelt 的《植物之美》、UNEP 的《全球环境展望 3》及网络上引用了许多资料辟为专栏,部分资料由编者作了归纳或改动,在此,我们谨向唐锡阳和马霞、孙儒泳等、林鹏、Pelt、UNEP、郭耕、廖晓义、Kreb、谢焱等表示感谢!

虽然本教材的几位编者都是我校长期从事生态学教学和科研工作的老师,经验丰富,且三易其稿,但是在编写过程中,缺点和错误在所难免,敬请广大读者指正。

编者

2004年2月于厦门

# 目 录

序

前言

绪论 .....	( 1 )
<b>第一章 生态系统 .....</b>	<b>( 6 )</b>
第一节 生态系统概论 .....	( 6 )
第二节 生态系统的组成和结构 .....	( 7 )
第三节 生态系统的功能 .....	(16)
第四节 生态系统动态与平衡 .....	(31)
第五节 生态系统类型 .....	(36)
第六节 生态系统服务 .....	(41)
第七节 生态系统管理 .....	(49)
<b>第二章 生物与环境 .....</b>	<b>(57)</b>
第一节 环境与生态因子 .....	(57)
第二节 生物与环境关系的基本原理 .....	(60)
第三节 生物与光的关系 .....	(68)
第四节 生物与温度的关系 .....	(76)
第五节 水分对生物的生态作用 .....	(85)
第六节 生物与土壤 .....	(97)
<b>第三章 种群生态学.....</b>	<b>(112)</b>
第一节 种群的概念和特征.....	(112)
第二节 种群的数量特征与动态变化.....	(113)
第三节 种群的空间分布和扩散.....	(128)
第四节 种群的行为生态学.....	(130)
第五节 种群进化生态学.....	(143)

第六节	种间关系	(150)
<b>第四章</b>	<b>群落生态学</b>	(173)
第一节	生物群落的概念	(173)
第二节	群落的物种组成	(174)
第三节	生物群落的结构	(182)
第四节	生物群落的动态	(184)
第五节	地球上的生物群落	(195)
<b>第五章</b>	<b>景观生态学</b>	(214)
第一节	景观的概念	(214)
第二节	景观的基本要素	(215)
第三节	景观的结构	(220)
第四节	景观的功能	(223)
第五节	景观规划的应用	(224)
<b>第六章</b>	<b>全球生态学</b>	(231)
第一节	全球生态学的产生与概念	(231)
第二节	全球生态学的基本原理	(233)
第三节	地球系统	(234)
第四节	全球生态学的研究内容	(236)
<b>第七章</b>	<b>应用生态学</b>	(256)
第一节	环境污染与清洁生产	(256)
第二节	生态农业与有机食品	(272)
第三节	生物多样性与保护生物学	(279)
第四节	外来物种与生物入侵	(288)
第五节	生态环境破坏与生态恢复	(294)
第六节	城市化与城市生态学	(300)
第七节	人口增长与人类生态学	(306)
第八节	区域发展与生态规划	(312)
第九节	生态旅游	(317)
第十节	生态安全与可持续发展	(327)
	<b>主要参考文献</b>	(339)



# 绪 论

## 一、引子

当我们漫步在厦门街道上时，极目所见的是大榕树、凤凰木、王棕，五老峰分布着相思树林，珍珠湾的沙滩上散落着那厚藤的紫色花朵，西海域的红树林随着潮涨潮落而忽隐忽现，不时可以看到成群结对的白鹭飞来飞去，幸运的话，还可以一睹中华白海豚。而当我们来到北京，尤其是金秋时节，街道上能看到白桦，香山则是红叶的世界，挂着红叶的主要是一种漆树科的黄栌，还有许多椴树、栎树、鹅耳枥等，它们共同组成了落叶阔叶林。

当我们来到武夷山自然保护区旅游时，我们可以体会到生物多样性那么丰富，这里从 19 世纪以来就已闻名于世，有“昆虫世界”、“鸟类天堂”、“研究两栖爬行动物的钥匙”等美称，今天依然如故。从山脚的三港到山顶的黄岗山依次有常绿阔叶林、竹林、针叶林、苔藓矮曲林、山地草甸更替着，山里头还会碰到野猪和毒蛇，不时会从林内惊出一群白鹇，父母照顾着雏鸟往安全的地方连飞带跑而去。而在广西沿海的台地上，是一片片的桉树林，地面板结，林内稀疏，物种稀少。

当你有机会来到非洲荒漠探险时，说不定你会遭遇上一场惊心动魄的一群无蜚蜂与另外一群无蜚蜂之间的捍卫家园的战斗。战斗很有绅士风度（礼仪化），战斗宣布开始后，从每天早晨 6 点多开始，两两相对，从 3m 高的空中相顶，顶到地面，再飞到空中继续战斗，每天相持约莫 3 个小时，如此连续战斗半个月，直到某方服输为止。而有一种鸟为了找到心爱的雌鸟，必须连续多日炫耀其高超的跳舞技能，甚至有兄弟陪衬着一起表演，待来年兄弟要相亲时，它再回报。

长汀河田在历史上曾经孕育过客家文明，这里山上植被稀疏而矮小，几百年来每逢大雨，山洪暴发，从四周汇流而下，村旁立着的一棵大松树则是历史的见证。难得的机会来到淮河上游，虽然周边已不再有小型造纸厂，也不再黑乎乎的污水流入河中，但是，近 10 年过去了，一些河中还满是乌黑的沉淀，1994 年的悲剧依然在脑海中浮现。

为什么大榕树能长在南方而不能长在北方？为什么红树林能适应潮涨潮落的海岸潮间带？为什么武夷山自然保护区生物多样性如此丰富？为什么有些桉树林下寸草不生？为什么香山的黄栌叶到秋天会变色？怎么样来解释生物的这些行为？水土流失严重的地方如何进行生态恢复？为什么环境污染如此可怕？这许多问题都可以通过生态学的学习加以了解。

## 二、生态学的概念

生态学 (ecology) 一词源于希腊文, oikos 表示住所和栖息地, logos 表示学科, 原意是研究生物栖息环境的科学。生态学可理解为有关生物的管理的科学或创造一个美好的家园的理念。

1866 年, 德国生物学家 Haeckel 首次给出了生态学的定义, 生态学概念提出以来, 已有许多生态学家给生态学下定义, 这里我们给出前后 3 个定义。从这几个定义中, 我们可以看到生态学的发展历程, 可以看出人们对生态学认识的过程。

Haeckel 指出: 生态学是研究有机体与其周围环境——包括非生物环境和生物环境的相互作用 (交互作用) 的科学。

著名美国生态学家 E. P. Odum (1956) 提出的定义是: 生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。他的著名教材《生态学基础》(1957) 以生态系统为中心, 对大学生态学教学和研究有很大的影响, 1977 年他因此而荣获了美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖。

我国著名生态学家马世骏先生认为生态学是研究生命系统和环境系统相互作用、相互关系的科学。在自然界中, 生物个体、群体、群落都可以看成是生命系统, 这些生命系统周边的能源、温度、土壤等都是环境系统。

## 三、生态学的研究对象

生态学是研究以种群、群落和生态系统为中心的宏观生物学。

经典生态学研究的最低层次是有机体 (个体), 侧重个体从环境中获得资源和资源分配给维持、生殖、修复、保卫等方面的进化和适应对策上。

种群是栖息在某一地域中同种个体组成的群体, 在群体水平上形成了一系列新的群体的特征, 这是个体层次上所没有的。动物种群生态学在 20 世纪 60 年代以前是动物生态学的主流。

生物群落是栖息在同一地域中的动物、植物和微生物的复合体。当群落由种群组成为新的层次结构时, 产生了一系列新的群体特征, 诸如群落的外貌、结构、动态、多样性、稳定性等。植物群落生态学是 20 世纪 60 年代以前植物生态学的主体。

生态系统是在同一地域中的生物群落和非生物环境的复合体, 20 世纪 60 年代以后, 由于世界的人口、环境、资源等威胁人类生存的挑战问题凸现, 生态系统研究与管理已成为生态学研究的主流。

生物圈是指地球上的全部生物和一切适合于生物栖息的场所, 它包括岩石圈的上层、水圈的全部和大气圈的下层。随着全球性环境问题日益突出, 如气候变化、酸雨、臭氧洞、荒漠化、生物多样性减少, 全球生态学已应运而生, 并成为

民众普遍关注的领域。

生态学研究的重点在于生态系统和生物圈中各组成成分之间，尤其是生物与环境、生物与生物之间的相互作用。

#### 四、生态学的基本原理

在生态学的学习过程中，个体、种群、群落、景观以至地球各个层次都遵循一些基本的原理，这些原理，已经深入到许多自然科学学科之中，并被广泛地接受。在以往的生态学著作中，这些原理散见于一些章节中，不利于初学者对生态学的把握，在这里，我们经过归纳，形成以下 10 条基本原理，希望能对生态学的学习有所帮助。

(1) 系统性原理。生态学中不同层次的研究对象都是生命系统，都具有系统的特征，每一个层次的系统都可以分成不同的子系统来加以研究或理解。如在群落层次，生命系统可以分成生产者、消费者和分解者等子系统，环境系统可以分成能源系统、气候系统、土壤系统等。

(2) 稳定性原理。在一定程度上，每一个层次的生命系统都是稳定的，可以用相关的指标来衡量其稳定性。如在群落层次，稳定的群落内物种多样性丰富，群落小气候稳定，群落的自我调节能力强。

(3) 多样性原理。生命系统的每一个层次都是丰富多彩、参差不齐的，这就意味着多样性。如地球上有多多种多样的景观、生物群落等，一个种群的各个个体也都是不一样的，一个个体的不同构件或不同细胞、组织也都不完全一样，多样性的生命系统是人类生存的基础。多样性程度的高低可以用多样性指数等来衡量。

(4) 耐受性原理。个体以至地球都有其耐受性，在耐受范围内有最适点、较适范围，超过其耐受范围，系统都将崩溃。通过耐受性的研究，可以为生态系统管理服务，可以指导农、林业等多方面的生产。

(5) 动态性原理。变化是永恒的，任何生命系统都有从开始到顶峰到消亡的一个过程，在个体表现为生老病死，在种群表现为不同的增长、波动与崩溃过程，群落也有它的造成和发展，像一个人一样，有婴儿期、幼年期、成年期和老年期。一片裸地，可能是洪水泛滥或新淤积成的湖滩；可能是火山爆发或极端的严寒所造成。在自然的情况下，最初是没有植物生长的裸地，以后逐步经过植物繁殖体的迁移、定居和群聚等而发展成为一个植物群落。

(6) 反馈原理。各级生命系统与其周边的生命系统或环境系统是密切相关、协同变化的，都存在作用与反作用，并引起自身的加速或相反的变化。如在草原上过量放牧将导致草场的退化，草场的退化反过来作用于载畜量。

(7) 弹性原理。也称为中度扰动原理，与稳定性原理、耐受性原理有点接近，表示外界中度的干扰，可以刺激生态系统的应急机制，在个体水平为锻炼，

在种群水平为生态对策，在群落水平表现为生物多样性的增加。而当干扰过于强烈时，系统将因无法恢复而崩溃。

(8) 滞后性原理。生态学中的许多变化过程不一定会马上表现出来，而是在一段时间的“时滞”之后表现出来，如大部分生物种群的增长，受到生育年龄的影响，一只蝗虫或蟑螂经过生育可能增长为几十、几百只，一株杂草开花、结果以后可能增长为几千、几万株杂草。

(9) 转换性原理。一些生态学的对象看似消失，然而却不知不觉地进行了转换，如森林砍伐消失以后，其影响至少表现在生物多样性的减少、水土流失、区域气候的变化等方面。

(10) 尺度原理。读者应该充分理解同一类的生态系统可能有着悬殊的大小差别，如巨杉高达 100 m，而其脚下的其他植物则可以忽略不计。因此，理解地球必须放眼全球，理解热带雨林应该在 100 m 的尺度，而理解草甸可以在 10 m 的尺度，理解地衣群落可以在 0.1 m 的尺度；也因此，各级生态系统可能相套，如在一个森林群落中，还套着许多小的蚂蚁群落等。某个动物是个体，而在其体内却有杆菌群落等。

## 五、生态学的使命

生态学是一门独立的学科，有其自己的理论和方法，有其自己的任务和目的。其中心任务就是研究生物与环境之间相互关系的规律，一是生物个体与环境之间的生态关系；二是种群的数量、格局及其进化规律；三是生物群落与环境的生态关系；四是人类扰动情况下，景观的变化规律；五是地球系统的各组分之间的关系等。

当今世界，人口增加，环境污染，自然资源枯竭等问题，危及生命世界的存亡。为了拯救资源，合理开发利用；为了治理污染，保护环境，赋予生态学的使命就是利用生态学原理揭示生物和环境之间正常或失常的关系。为此，1971 年联合国成立了“人与生物圈”的大协作研究机构，提出了宏大的国际科研协作计划，为了合理开发和利用生物资源，维护和改善自然环境，提供科学理论，寻求最有效的手段。20 世纪 90 年代以来生态系统思想与方法已逐步形成，为我们认识自然，按自然规律进行可持续发展提供了新的思路。

由于本书作为素质教育的教材，主要面向高校文科、理科、工科等各专业的学生，因此在内容取舍、重点等方面与生物学和生态学专业的教材稍有所不同。

在本书中，字里行间都希望能融入一种生态意识、生态责任，希望所有读者在读后都能从不同的角度、在各自的行业关心全球环境、关心人类的环境、关心生态系统的健康、关心我们共同的家园。

自 20 世纪 70 年代以来由于人口增长，环境压力加大，国内外已出台许多与野生动植物贸易、生物多样性保护、环境保护等相关的条约和法律法规。环境与

资源保护法方向的读者不仅应该了解相关的法律法规，还要了解为什么许多物种濒临灭绝？有哪一些物种濒临灭绝？某地打着招商引资的旗号引进了污染企业后，引起了相关的诉讼，应该如何处理？某装修市场销售了污染环境的装修材料，影响了消费者的健康，应该如何维护消费者的权益？

20世纪90年代以来，我国的生态示范区、生态农业县等如雨后春笋般涌现，有机食品、绿色食品、安全食品等的概念与内涵有何区别？相关行业的领导、公务员应该对生态农业、有机农业、生态规划等方面加以了解。

很可能你是旅游专业的学生，毕业后将到某地进行生态旅游规划，也可能你正要去某地踏青，也可能你现在正在着手进行生态旅游的规划，但是，你可曾想过，当你头脑发热，要公路通过峡谷，索道爬上山顶，宾馆盖在天池边，这些都正在糟蹋着当地的生态旅游资源！相关的领导、管理人员、从业人员都应该对新一轮的生态旅游有所了解。

很可能你正在进出口贸易部门工作，你可曾想过，包装箱的木材中可能有一种肉眼几乎看不见的线虫可以让大江南北的松林毁于一旦；很可能你热衷于速生树种或园林树种的引种，你可曾想过，当年从中国将板栗引去北美，跟着过去的一种真菌已经将美国东部大片的北美栗消灭干净；你可能很喜欢野味，你可曾想过，许多从山区捕来的野生动物，其体内的寄生虫或病毒可能带给你意想不到的疾病；很可能你欣赏自己在转基因方面所取得的成绩，你可曾想过，虽然转基因病毒可能可以控制欧洲家鼠的鼠害，但是这种病毒一旦逃逸出来，可能导致许多本土物种的灾难，转基因大豆种植将带来的生物多样性减少、丰富的大豆资源受到威胁、食物链崩溃、人体健康因素等一系列的生态安全问题……

当高高的烟囱向天空排放着烟尘，当一家一户安装上空调，当许多家庭拥有汽车，当一座座大坝在兴起，当大面积热带雨林正在遭受砍伐，与此相关的每一个人都在为全球变化作贡献，我们每一个人都有义务减少对全球变化的贡献。

# 第一章 生态系统

[学习目的] 掌握生态系统的基本概念，包括生态系统的组成、结构、功能等；了解生态系统的不同类型及其特征；了解生态系统生产力、能量流动、物质循环的内容；掌握生态效率原则及生态金字塔原理；了解食物链的类型和食物网的构成；了解生态系统进化和演替的规律；了解生态平衡的意义；了解生态系统服务的功能；了解生态系统管理的办法。

## 第一节 生态系统概论

### 一、生态系统的概念与内涵

生态系统 (ecosystem) 是生态学中最重要的一个概念，也是自然界最重要的功能单位。生态系统这一概念并不难理解，只要在群落概念的基础上，再加上非生物环境成分（如温度、湿度、土壤、各种有机或无机物质等），就构成了生态系统。如果将生态系统用一个简单明了的公式概括，可表示为：生态系统 = 非生物环境 + 生物群落。生态系统可以表述为：生态系统是在一定的时间和空间范围内，生物与生物之间、生物与非生物（如温度、湿度、土壤、各种有机物和无机物等等）之间，通过不断的物质循环和能量流动而形成的相互作用、相互依存的一个生态学功能单位。

在任何情况下，生物群落都不是孤立存在的，总是和环境密切相关、相互作用着。气候和土壤决定着一个地区具有什么样的群落，而群落对气候和土壤也有明显的影响。来自非生物环境的能量和物质，使生物群落的生命机能运转起来，使得能量和物质从生物群落中一个子系统转移到另一个子系统，最终又回到环境系统中去。生物群落与非生物环境的这种互补关系，以及能量在生物之间的流动和物质循环的现象，就是典型的生态系统行为。

地球上无数大大小小的生态系统。大到整个海洋、整块大陆，小至一片森林、一块草地、一个小池塘等，都可看成是生态系统。地球上的自然生态系统都是开放的，有物质和能量的流进和流出。

任何一个生态系统都具有以下共同特性：

- (1) 是生态学上的一个结构和功能单位，属于生态学上的最高层次；
- (2) 内部具有自调节、自组织、自更新能力；
- (3) 具有能量流动、物质循环和信息传递三大功能；

(4) 营养级的数目有限；

(5) 是一个动态系统。

## 二、研究历史

生态统一词是英国生态学家 Tansley 于 1935 年首先使用的。稍后在 1940 年，前苏联的苏卡乔夫提出了概念上类似的“生物地理群落”：生物地理群落 = 生物群落 + 生境。生物群落包括植物群落、动物群落和微生物群落；生境包括气候和土壤。

对生态系统理论建立有重大贡献的还有 Lindeman，他于 20 世纪 30 年代末在美国明尼苏达湖进行了详细的生态学研究，对于养分从一个营养级向另一个营养级移动有了本质的了解，创立了营养的动态观点。Leopold (1949) 有关生态系统及其管理的理念很有远见，这可以说是生态系统管理的开始。当代的生态学家对生态系统理论贡献较大首先应该提到 Odum，他出版的《生态学基础》一书，对生态系统理论的发展起了很大的推动作用，此书已被译成 20 多种语言，受到广泛重视。

20 世纪 70 年代以来，联合国教科文组织发起进行的“国际生物圈计划 (IBP)”、“人和生物圈 (MAB)”、“国际地圈与生物圈计划 (IGBP)”等国际大协作，制定了很大的规划。工作内容大致可归纳为以下三个方面：一为合理利用和保存生物圈资源的科学基础；二是改善人与环境的关系；三是预测人类活动对自然界未来的影响和后果。研究的中心内容就是生态系统的结构与功能，生态系统模型等。

20 世纪 80 年代后期和 90 年代初期，生态系统的可持续性成为焦点。

## 三、研究对象

生态系统研究的对象可以是自然界的任何一部分。自然界的每一部分，如森林、草地、苔原、湖泊、河流、海洋、河口、农田等等，都是不同的生态系统类型，甚至包括城市、工矿在内，都是生态系统研究的对象。其中生物和它们的非生物环境有着不可分割的相互联系、相互作用，彼此之间进行着能量流动和物质循环。不论是陆地还是海洋，田野还是实验室，生态系统的差异大小如何；也不论生命和非生命成分以什么样的方式结合，它们的结构与功能如何，都可以成为生态系统研究的对象。

### 第二节 生态系统的组成和结构

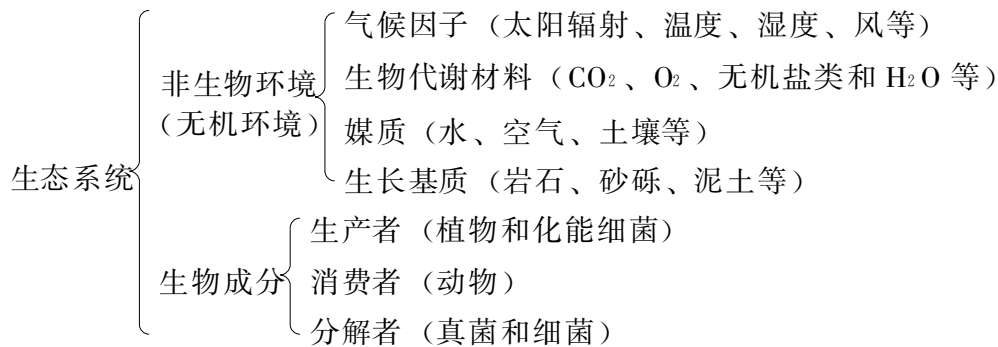
尽管在自然界有多种多样的不同生态系统类型，但作为生态系统，它们还是有着相同的组成成分和组成结构。如前所述，除了非生物环境以外，生态系统还包

括生物成分。生态系统中生物成分有三大功能类群：生产者、消费者和分解者。

## 一、生态系统的组成成分

### (一) 非生物环境

非生物环境，即无机环境。它包括驱动整个生态系统运转的能源和热量等气候因子、生物生长的基质和媒介、生物生长代谢的材料等。驱动整个生态系统运转的能源主要是太阳能，太阳能是所有生态系统运转直至整个地球气候系统变化的最重要的能源，它提供了生物生长发育所需要的热量。此外，驱动生态系统的能源还包括地热能和化学能等其他形式的能源，气候因子还包括风、温、湿等等；生长的基质和媒介包括岩石、砂砾、土壤、空气和水等等，它们构成生物生长和活动的空间；生物生长代谢的材料包括  $\text{CO}_2$ 、 $\text{O}_2$ 、无机盐类和水等。



### (二) 生产者

生产者 (producer) 也叫初级生产者，包括所有的绿色植物和化能细菌等，是生态系统中最积极和最稳定的因素。一般生产者主要是指绿色植物，绿色植物能利用光能把  $\text{CO}_2$  和水转变成碳水化合物，即通过光合作用把一些能量以化学键能的形式储存起来，为以后利用作准备。这里也包括一些光合细菌。化能细菌在合成有机物时，利用的不是太阳能，而是利用某些物质在化学变化过程中所产生的能量。太阳能和化学能只有通过生产者，才能源源不断输入到生态系统，成为消费者和分解者的惟一能源。

所有自我维持的生态系统都必须有能从事生产的生物，其中最重要的就是绿色植物。各种藻类是水生生态系统最重要的生产者。陆地生态系统的生产者则有乔木、灌木、草本植物和苔藓等，它们对不同类型的生态系统服务各有不同的重要性。

### (三) 消费者

消费者 (consumer) 由动物组成，它们自己不能生产食物，必须以其他生物为食，只能直接或间接从植物获得能量。消费者又可分为：草食动物 (herbi-



vore)、肉食动物 (carnivore) 和杂食动物 (omnivore) 等。

草食动物也称一级消费者或初级消费者，它们直接以植物为食，例如马、牛、羊、兔、鹿、大象、蜗牛、某些昆虫等。肉食动物主要是指以其他动物为食的动物，也称为次级消费者。包括一级肉食动物、二级肉食动物、三级动物等等。一级肉食动物也称第二级消费者，它们以草食动物为食，如某些鸟类、蜘蛛、蝙蝠、肉食昆虫等；二级肉食动物也称第三级消费者，是以一级肉食动物为食的动物，例如狼、狐狸、蛇等；三级肉食动物也称第四级消费者，是以二级肉食动物为食的动物，又称为“顶部肉食动物”，这一类肉食动物都是一些凶禽猛兽，例如狮子、虎、豹子、鹰等等。杂食动物也称兼食性动物，是介于草食动物和肉食动物之间，既吃植物，又吃动物的动物。

此外，在植物界尚有能捕食昆虫的植物，称为食虫植物，如猪笼草、茅饼菜，它们捕食昆虫是防御机制还是消费机制还有待进一步的研究。

#### (四) 分解者

分解者又称还原者 (decomposer 或 reducer)，是分解已死的动植物残体的异养生物。主要是细菌、真菌和某些营腐生生活的原生动物和小型土壤动物 (例如甲虫、白蚁、某些软体动物等) (图 1-1)。

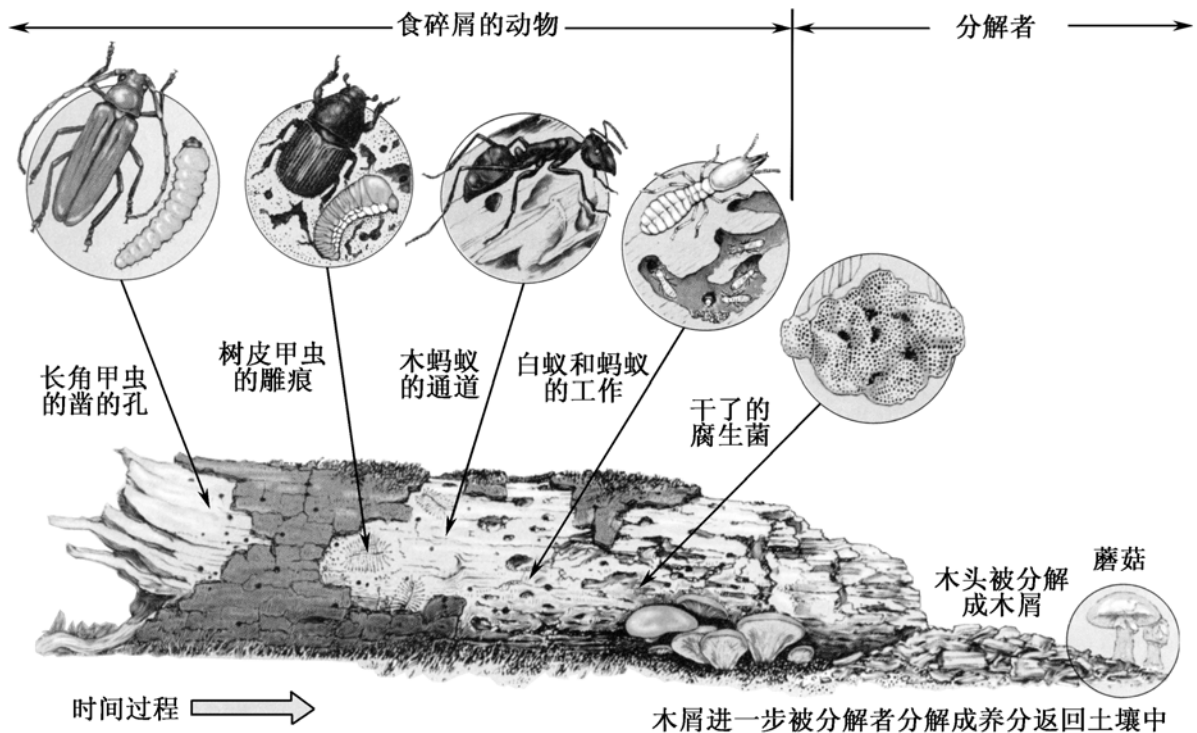


图 1-1 生态系统中的分解者 (引自 Miller, 2001)

它们把酶分泌到动植物残体的表面或内部，酶能把生物残体消化为极小的颗粒或分子，最终分解为无机物质，归还到环境中，再被生产者利用。它们在生态系统的物质循环和能量流动中，具有重要的意义，大约有 90% 的初级生产量，

都须经过分解者分解归还大地；所有动物和植物的尸体和枯枝落叶，都必须经过分解者进行分解，如果没有分解者的分解作用，地球表面将堆满动植物的尸体残骸，一些重要元素就会出现短缺，生态系统就不能维持。虽然，从能量的角度来看，分解者对生态系统是无关紧要的，但从物质循环的角度看，它们是生态系统不可缺少的重要组成部分。

## 二、生态系统的结构

有了生态系统的组分，并不能说一个生态系统就可以运转了，生态系统必须要有结构。生态系统的各组分只有通过一定的方式组成一个完整的、可以实现一定功能的系统时，才能称其为完整的生态系统。生态系统结构包括两方面的内容，其一为生态系统的形态结构；其二为生态系统的营养结构。

### (一) 形态结构

生态系统的形态结构是指生态系统在内部和外部的配置、质地与色彩。例如绿色植物在垂直方向上的成层现象，就是根据光在垂直方向上沿高度变化的规律，在不同高度上出现不同的植物种类、数量的现象。由于植物的成层现象，动物在垂直方向上也有一定的空间分布特征，例如不同的节肢动物、鸟类可以在不同的高度上觅食、生存。在地面以下，也有成层现象，如植物的根系在土壤的不同深度的配置，构成地下部分的结构特征。与之相对应的动物和微生物分布在根际周围或穴居在土壤的不同深度。常绿阔叶林生态系统外貌整齐，而热带雨林生态系统冠层参差不齐。

### (二) 营养结构

生态系统的营养结构是一种以营养为纽带，把生物和非生物紧密结合起来，构成以生产者、消费者、分解者为中心的抽象结构。它们和环境之间发生密切的物质循环（图 1-2）。这种关系是生态系统功能研究的基础。生态系统的营养结

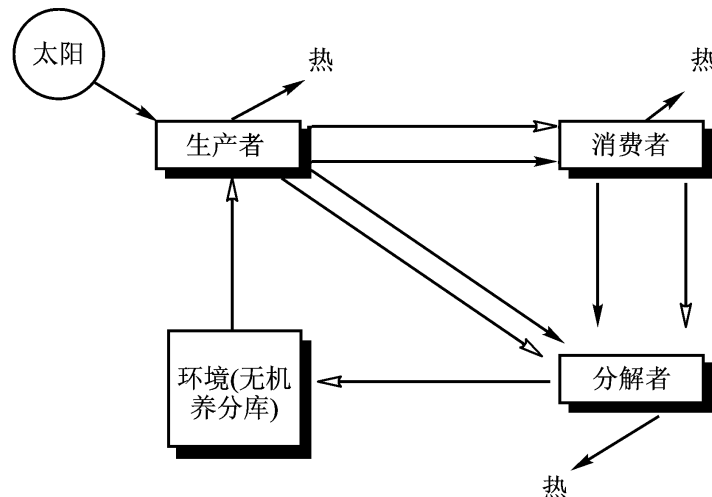


图 1-2 生态系统的三大功能类群（仿林鹏，1986）

构对于每一个生态系统都有其特殊性和复杂性。但总的来说，生态系统中物质是处在不断的循环之中的。

### 三、食物链和食物网

#### (一) 食物链

植物所固定的太阳能通过一系列的取食和被取食在生态系统内不同生物之间的传递关系称为食物链 (food chain)。例如，绿色植物的茎叶被草食动物采食，草食动物成为肉食动物的猎获物，弱小的肉食动物又被凶猛的大型动物捕食 (图 1-3)。

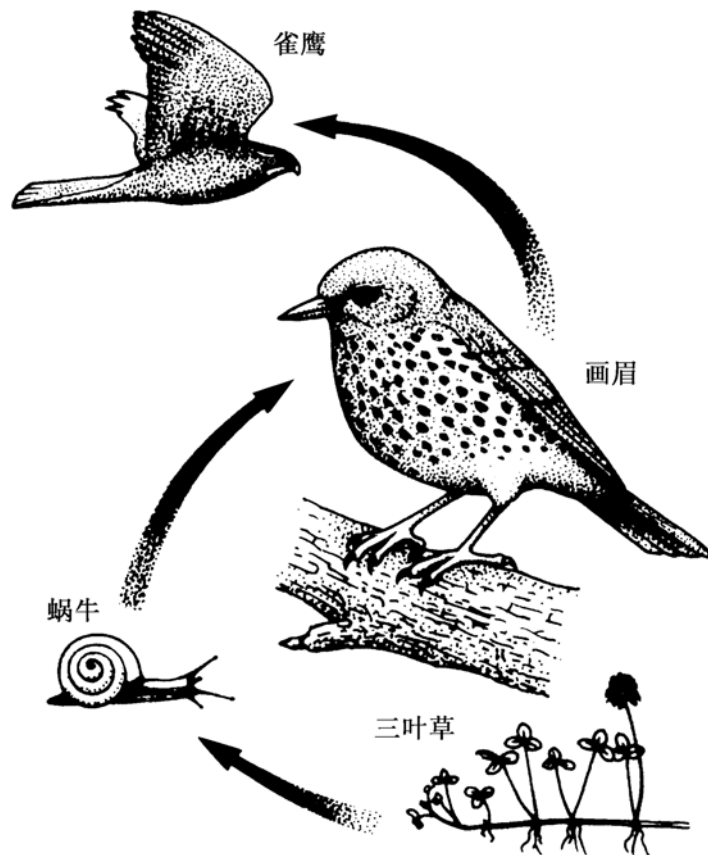


图 1-3 草地生态系统上的一条食物链 (引自 Chapman and Reiss, 1992)

古语“螳螂捕蝉，黄雀在后”生动地描绘了食物链。最简单的食物链由 3 个环节构成，例如，兔吃草，而狐狸吃兔子；田鼠吃粮食，而猫头鹰或狐狸吃田鼠。一般的食物链都由 4~5 个环节构成。如在湖泊中，许多甲壳动物和昆虫幼虫都吃藻类，但前者又是小鱼的食料，小鱼又被鲈鱼所食，狗熊又捕捉鲈鱼，正如古代一副对联所描绘的“大鱼吃小鱼，小鱼吃虾，虾吃泥巴”那样。在草地生态系统中昆虫吃草，蛙吃昆虫，蛇吃蛙，鹰吃蛇，共有 5 个营养级。在森林生态系统中昆虫吃树叶，鸟吃昆虫，蛇吃鸟，野猪吃蛇，虎吃野猪。虎是山中之王，位于食物链的最末端。

## (二) 食物链类型

在自然界，存在着四种食物链类型：捕食食物链、碎屑食物链、寄生食物链和腐食食物链。在不同生态系统中占优势的食物链会有所不同。

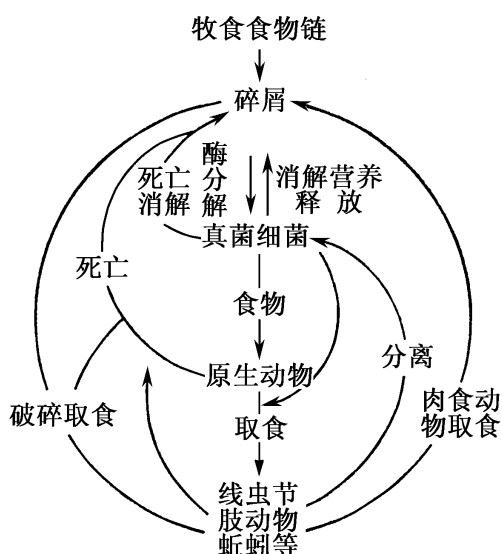


图 1-4 碎屑食物链基本形式示意图  
(引自祝廷成等, 1983)

(1) 碎屑食物链。碎屑食物链是以碎屑为基础，高等植物的枯枝落叶被分解者所利用，分解成碎屑，然后再为多种动物所食。其构成方式为枯枝落叶→分解者或碎屑→食碎屑动物→小型肉食动物→大型肉食动物，如图 1-4 所示。如：枯枝落叶→真菌→伞状体内的昆虫幼虫→蛞蝓；枯枝落叶→真菌→红松鼠、花鼠。

在大多数陆地生态系统和浅水生态系统中生物量的大部分不是被取食，而是死后被微生物所分解，因此，能流以通过碎屑食物链为主。在碎屑食物链中，能量从太阳到绿色植物，接着便通向分解者——细菌和真菌或食碎屑动物，它们把死的植物体直接分解成无机物。在热带雨林等生态系统中，植物能量的 90% 都是沿着这个通道流动的。据研究，一片杨树林中，生物量只有 6% 被动物取食，其余 94% 都在死后被腐食动物和微生物所利用。

### 红树林生态系统的碎屑食物链

红树林生态系统是世界上生产力较高，生物种类繁多的生态系统之一，它为 2 000 多种鱼类、无脊椎动物和附生植物提供了栖息地，大量的红树植物枝、叶、花凋落腐烂后释放出的营养物质是水生动物的直接或间接的食物来源。这些凋落物在分解过程中，逐渐变成了富有蛋白质的有机碎屑和无机物，是软体动物、蟹类和多毛类蠕虫等滤食性、碎食性和泥食性动物的饵料来源。这些初级消费者又成为次级消费者的饵料。在世界上许多地方，鲮鱼和遮目鱼等鱼类通常是高级蛋白的重要来源，而这些鱼类就利用红树林河口区作为栖息地和饵料来源，在澳大利亚，墨吉对虾、巴拉蒙达鱼、鳊鱼等都被认为是与红树林生态系统密切相关的种类……在我国广西沿海，有 100 多种大型底栖动物在红树林区生活，其中光裸星虫、可口革囊虫、合浦珠母贝、文蛤、青蟹都有较大的经济价值。海南东寨港红树林区每年产锯缘青蟹 3 万 kg 以上。

引自林鹏《中国红树林生态系》(1997)

(2) 捕食食物链。捕食食物链直接以生产者为基础，继之以植食性动物和肉食性动物。后两者是捕食性关系。能量沿着太阳→生产者→植食性动物→肉食性

动物→分解者的途径流动。如在草原上，青草→野兔→狐狸→狼。在湖泊中，藻类→甲壳类→小鱼→大鱼。

捕食食物链只在某些水生生态系统中才成为能流的主要渠道。如：浮游藻类→植食性原生动物；浮游植物→滤食浮游动物→肉食浮游动物。

(3) 寄生食物链。寄生食物链由宿主和寄生生物构成，由于寄生生物的生活史很复杂，所以寄生食物链也很复杂。如：哺乳动物、鸟类→跳蚤→细滴虫（寄生原生动物）（→细菌→病毒）；昆虫幼虫→姬蜂幼虫、寄生蝇幼虫→小蜂幼虫。

(4) 腐食食物链。腐食食物链以动物尸体为基础。如动物尸体→丽蝇；动物尸体→秃鹰。

一般说来，食物链的环节不会多于5个，道理很简单，因为能量在沿着食物链的营养级流动时，不断地减少，根据热力学第二定律，在流经几个营养级之后，所剩下的能量已经少到不足以再维持一个营养级的生命了。

### (三) 食物网

生态系统中有许多食物链，各种食物链并不是孤立的，它们往往纵横交织，紧密结合在一起，形成复杂的多方向的网状结构（图 1-5）。例如，田间的田鼠可能吃好几种植物的种子，而田鼠也是好几种肉食动物的捕食对象，每一种肉食动物又以多种动物为食。这种多个食物链交织在一起、相互联系而成的网叫做食物网（food web）。生态系统越稳定，生物种类愈丰富，食物网也越复杂。

食物网是自然界普遍存在的现象。生产者制造有机物，各级消费者消耗这些

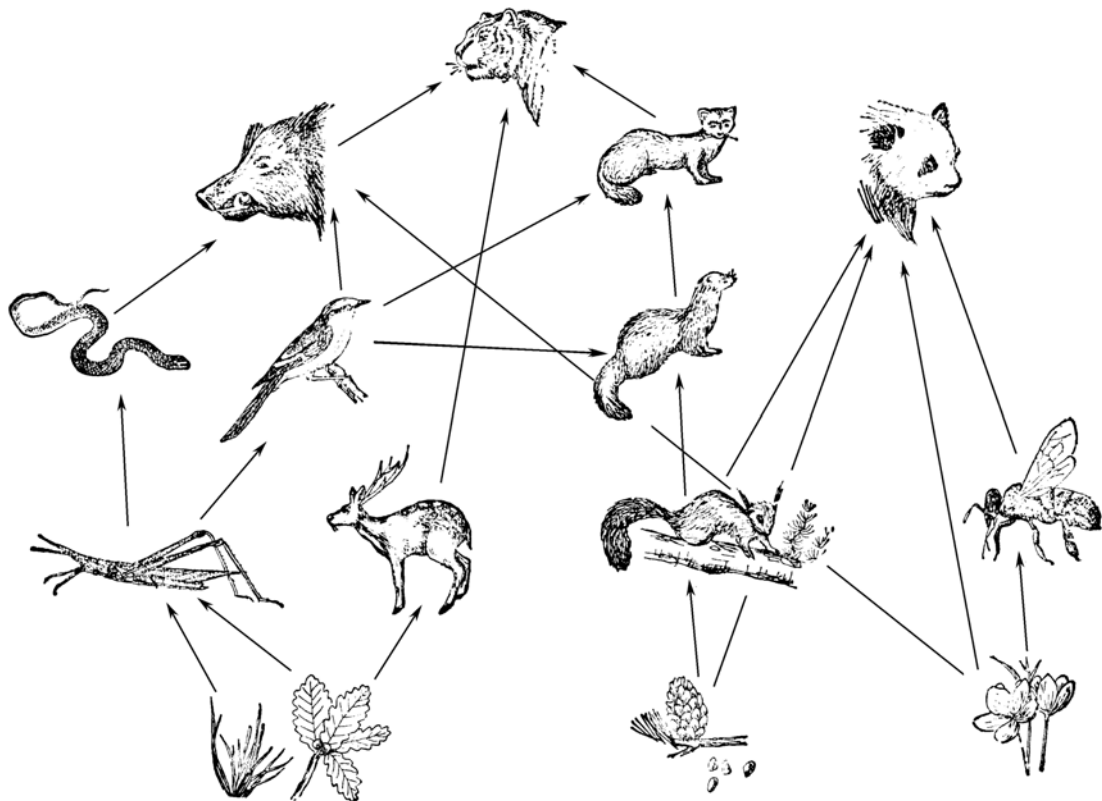


图 1-5 一个简化的温带针阔叶混交林中的食物网（引自祝廷成等，1983）

有机物，生产者和消费者之间相互矛盾，又相互依存。不论是生产者还是消费者，其中某一种群数量突然发生变化，必然牵动整个食物网，在食物链上反映出来。

在一个森林生态系统中，如果某种鸟类减少，某些昆虫因失去其消费者而暴发性增加，树木的枝叶因昆虫吃食而受到危害。同样，草原上鼠类数量的突然增加，必将引起草原产草量大幅度下降，而捕食鼠类的沙狐种群也因有丰富的食物而迅速增加。

食物网是生态系统长期发展的进化过程中形成的。人为地去除其中的某个环节，将使生态平衡失调，甚至是生态系统崩溃。因此，研究食物网各营养级的能量关系，对于维持生态系统的稳定，以及利用动物间的相互制约来控制动植物的种群爆发有着重要意义。

### 森林中倒木的意义何在？

人类总是从不断地犯错误中来认识自然。在工业发展的社会阶段，人们也喜欢森林，但更喜欢的是其木材价值和其优美环境，现在这种看法在变化，不仅看到森林的经济效益和环境效益，还看到森林的生态效益和科学效益。有些游客对不清理森林中的病虫树和风倒木不理解，认为这不好看。但我们就是不搬走，要让人们习惯这种现象。病树、死树、倒树都是森林生态的组成部分，是不可缺少的部分。一棵大树常常是在倒了死了以后，显得更为重要，是许多甲虫、白蚁、真菌以及树木本身所不可缺少的生存条件。它们活着，大自然需要它们；它们死了，大自然同样需要它们，也同时在处理它们，通过动物、微生物以及生理、化学等方法，把这些腐朽的东西转化为新的营养，参与新的物质的能量转换。大自然不是一个经过修剪的公园，而是一个不断自我复制、不断交换信息的反馈过程，是一个富有生气的连续的复杂的统一体。所以存在病树、死树、倒树，是国家公园的森林不同于一般人工林的一种标志，也说明了公园在建立生态学基础上的彻底改革。我们要让人们了解这些现象，在新的水平上认识自然，热爱自然，保护自然。

引自唐锡阳《环球绿色行》(1997)

## 四、营养级和生态金字塔

### (一) 营养级

自然界中的食物链和食物网是物种和物种之间的营养关系，这种关系是错综复杂的。为了更简单明了地表达复杂的营养关系，以及便于进行定量的能流分析和对于物质循环的研究，生态学家们导入了营养级（trophic level）的概念。

一个营养级指处于食物链某一环节上的所有生物的总和。营养级之间的关系已经不是指一种生物同另一种生物之间的关系了，而是指某一层面上的生物和另一层面上的生物之间的关系。前面所说的构成食物链的每一个环节都可作为一个营养级，能量沿着食物链从上一个营养级流动到下一个营养级，在这个流动过程

中，能量不断地耗散，因而能量不断地减少。

通过对捕食者和被捕食者之间关系、植食动物和植物之间关系的广泛研究，表明在输入到一个营养级的能量中，大约只有 10%~20% 能够流通到下一个营养级，其余的则为呼吸所消耗。虽然与各种机械系统相比，这种能量转化效率很低，但是值得注意的是，生态系统是自我维持和自我繁殖的系统，正因为如此，生态系统必须消耗大量的呼吸能。

在自然界里的动物，既有草食动物和肉食动物；也有动植物都吃的杂食动物。杂食动物可以同时占有几个营养级。例如，以粮食、蔬菜和肉类为食的人类本身，就既是一级消费者又是二级消费者。捕食鼠类的猫头鹰是二级消费者，但当它们捕杀鼬鼠时就又成为三级消费者了。

一个物种同时占有二个或更多营养级的这种情况，虽然给生态系统中的能流研究带来一些困难，但是，这并不影响营养级概念的重要性。

## (二) 生态金字塔

我们可以用生态金字塔 (ecological pyramid) 来形象地描绘各个营养级之间的量的关系，在营养级序列上，上一营养级总是依赖于下一营养级，下一营养级只能满足上一营养级中少数消费者的需要，逐级向上，营养级的物质、能量和数量呈阶梯状递减。于是形成一个以底部宽，上部窄的尖塔形，称为“生态金字塔” (图 1-6)。生态金字塔可以是能量、生物量，也可以是数量。

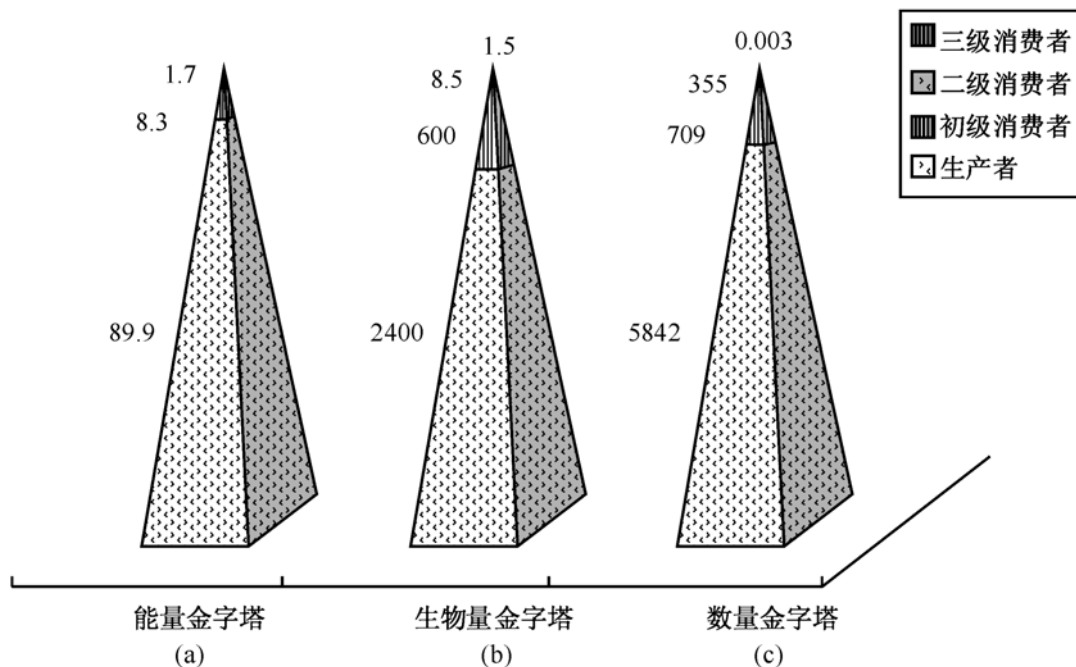


图 1-6 三种生态金字塔 (仿郝道猛, 1978)

(a) 明尼苏达湖的能量金字塔 (占总能量的百分比); (b) 北海大叶藻群落生物量金字塔 ( $\times 20\,000t$ ); (c) 1 英亩<sup>1)</sup>草地上的数量金字塔 (个体数  $\times 1\,000$ )。

1) 1 英亩 =  $0.404\,686\text{hm}^2$

(1) 能量金字塔也叫生产力金字塔，是从能量的角度来形象地描述能量在生态系统中的转化。金字塔的每一等级都代表一个营养级，而每一等级的宽度则代表一定时期内通过该营养级的能量值。从一个营养级到下一营养级，能量的传递效率是 10%~20%，因此，下一营养级大约只有上一营养级的 1/10 至 1/5 那么大。按通过各营养级的能量值从小到大把各营养级自下而上排列成图便成为一个能量金字塔，它是用来表示生态系统结构的最好图解方式。Odum 提出在理想生态系统中，各个成分可连接成一条简单的食物链，以 4 hm<sup>2</sup> 地中的苜蓿为生产者，假设苜蓿是牛犊的惟一食物，牛犊又作为 12 岁儿童的食物。根据计算可知，要维持生命，需要饲养 4.5 头牛犊，而养活 4.5 头牛犊需要 2 000 万株苜蓿。当然，这是理想的模式，因为人是杂食性生物，但这一模式提供了一个关于生态系统能量金字塔的清晰概念。

(2) 数量金字塔和生物量金字塔，它们的意义不像能量金字塔那么大，而且它们的形状并不总是正塔形的。数量金字塔明显表明，在一个生态系统中，生产者的数量大于植食动物，植食动物的数量又大于肉食动物，而顶极肉食动物的数量，在所有种群中通常是最小的。生物量金字塔表明，生产者的生物量，一般大于植食动物的，而植食动物的生物量，一般又大于肉食动物的。

有时候，数量金字塔和生物量金字塔是倒塔形的。在森林中，一棵倒下的大树上可能有数以万计的蚂蚁。在湖泊和海洋中，春季，藻类繁盛，浮游植物的数量必定大于浮游动物，在其他季节，可能测定到的藻类的生物量要比消费者的生物量小。但是实际上，生产者生产的总能量远远大于通过消费者的能量。

### 第三节 生态系统的功能

生态系统的组成和结构为了解生态系统的功能奠定了基础。生态系统的功能包括两个方面的内容，即：物质循环和能量流动，两者不可分割，成为生态系统的核心。能量的单向流动和物质周而复始的循环，是一切生命活动的齿轮。如果说，生态系统的能量是来自太阳，那么，构成生态系统所需要的物质就必须由地球供给。

#### 一、生态系统的生产力

##### (一) 生物量和现存量

在介绍生产力之前有必要介绍一下生物量 (biomass) 和现存量的概念。生物量是单位面积上动物、植物或微生物的重量，如一片森林中的松树或松树上的叶片、这片林中的啄木鸟或松塔牛肝菌的重量，都可认为是生物量。如果我们知道了一个个体的生物量，同时还知道每一种生物的总个体数，就可以对整个的群



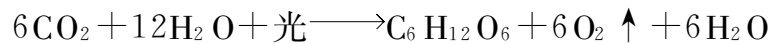
落或生态系统作合理的估计。例如，假定对一批田鼠称了重量，知道每只田鼠平均体重约为 20 g。如果一块撂荒地大约有 1 000 只田鼠，那么，我们就可以说该田鼠种群的生物量是 20 000 g。生物量通常用干重表示。

在生态系统演替的不同时间，生物量是不同的。某一时刻的生物量叫做现存量。冬天，在结了冰的湖水中，藻类的生物量很低；夏天，湖水到处可能都有藻类生长。在一年四季中，阔叶树长叶、开花、结实，随着又凋萎脱落，生物量也随着发生变化。

## (二) 初级生产

初级生产也就是第一性生产，是指植物把太阳能转化为化学能的过程。初级生产积累能量的速率就称为初级生产力 (primary productivity)，通常以单位时间单位面积内累积的能量或生产的干物质来表示  $[g/(m^2 \cdot a)]$  或  $[kg/(hm^2 \cdot a)]$ 。一般用初级生产力来衡量整个生态系统的生产力的高低。

初级生产是指能量从太阳能到化学能，物质从无机物到有机物的同化过程。可以概括表示为：



初级生产的一部分被植物自身用于呼吸而消耗，另一部分储藏于植物体内用以自身的增加。因此，初级生产可分为总初级生产和净初级生产。净初级生产量是从总初级生产量中减掉植物自身消耗掉的部分。净初级生产量是生态系统生物生产的主要环节。

地球上有着各种各样的生态系统类型，它们的净初级生产力有着很大的不同 (表 1-1)。

表 1-1 地球上各种生态系统的净初级生产力

(引自李振基等, 2000)

生态系统类型	面积/(10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup> )	净初级生产力/[g/(m <sup>2</sup> ·a)]	正常范围/[g/(m <sup>2</sup> ·a)]
热带雨林	17.0	2 000	1 000~3 500
热带季雨林	7.5	1 500	1 000~2 500
常绿阔叶林	5.0	1 300	0 600~2 500
落叶阔叶林	7.0	1 200	0 600~2 500
北方针叶林	12.0	800	0 400~2 000
灌丛	8.0	600	0 250~1 200
稀树干草原	15.0	700	0 200~2 000
温带草原	9.0	500	0 200~1 500
苔原	8.0	144	0.10~400

续表

生态系统类型	面积/ ( $10^6 \text{ km}^2$ )	净初级生产力/ [ $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ]	正常范围/ [ $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ]
荒漠	18.0	71	10~250
极地	24.0	3	0~10
农地	14.0	644	100~3 500
沼泽和湿地	2.0	2 500	800~3 500
湖泊和河流	2.5	500	100~1 500
陆地生态系统	149.0	720	
大洋	332.0	127	2~400
上涌流水域	0.4	500	400~1 000
珊瑚礁	0.6	2 000	500~400
大陆架	26.6	360	200~600
河口湾	1.4	1 800	200~3 500
海洋生态系统	361.0	153	
全球	510.0	320	

热带雨林生态系统中，植物可以全年生长，并有充足的水、热和养分供应，是地球上净初级生产力最高的生态系统。温带森林生态系统因为生长期中有比较充足的水分，其净初级生产力较高。荒漠生态系统由于缺乏足够的水分，其净初级生产力最低。

影响生态系统初级生产力的因素很多，如光照、温度、生长期长短、水分供应状况、可吸收矿物养分的多少和动物采食摄取等等。

在林业上，要想增加木材产量、就必须提高森林生态系统的净初级生产力。在牧业上，要想获得更多的肉类和其他畜产品，首先要提高草原生态系统的净初级生产力。人类食用粮食本身就是农田生态系统初级生产的产物。因此，提高净初级生产力是我们研究生态系统的目的之一。

### (三) 次级生产力

次级生产力也就是第二性生产力，同初级生产力一样，次级生产力是指次级生产的效率，而次级生产是指除初级生产者以外的其他有机体的生产，即消费者和分解者利用初级生产量进行同化作用，表现为动物和微生物的生长、繁殖和营养物质的贮存等其他生命活动的过程。例如，牛、羊采食牧草以后，体重增加，繁殖后代等过程就是次级生产。

从理论上讲，绿色植物的净初级生产都可被该生态系统的次级生产者（消费者和分解者）利用。但是，实际上大多数次级生产者只能利用其中的一小部分。

对陆地生态系统和浅水生态系统来说，一般只有 10% 的净初级生产量被消费者转化为次级生产量，其余 90% 被分解者分解。如阔叶林只有 1.5%~2.5% 的净初级生产量被昆虫和其他动物所利用，大部分留给了分解者。深水生态系统正好相反，如海洋 60%~90% 的净初级生产量（浮游植物）被消费者转化为次级生产量，小部分留给了分解者。

肉食动物以草食动物为食，属于第二级消费者。肉食动物吃食草食动物以后，一部分用于自身的积累，这是对次级生产产品的再利用和再生产，叫做三级生产。食肉动物之间弱肉强食，还会有四级生产和五级生产。由此可见，广义次级生产是由一系列二级生产、三级生产、四级生产等组成的。

## 二、能量流动

### （一）能量的固定

植物和某些细菌从太阳获取光能，它们是进行光合作用的生物。少数细菌能够借助各种无机化学反应获取能量，它们是进行化学能合成作用的生物。光合作用的生物和化学能合成作用的生物都是自养生物，因为它们都能从非生物的各种来源获取能量。动物、真菌和一些细菌，只能消耗其他生物已制造好的有机物以获取能量，这些生物都是异养生物。实际上除了少数进行化学能合成作用的细菌之外，地球上所有的生物都能直接或间接地依赖太阳光以获取能量。

太阳光能输入地球的生态系统，并与熵的产生保持平衡。这个系统将会以某种形式继续下去，直到太阳毁灭为止。

### （二）能量的逐级流动

生态系统的能量则在各营养级间进行流动。当太阳能输入生态系统后，能量不断地沿着生产者、草食动物、一级肉食动物、二级肉食动物等逐级流动（图 1-7）。这种能量的流动是单方向、逐级的，不会循环，只有消耗和变为其他形式的能量。

### （三）生态效率和十分之一定律

热力学第一定律指出，能量不能被创造，也不能被消灭，但可以从一种形态转化为另一种形态。热力学第二定律又指出由于某些能量常常变成不可能利用的热能而散失掉。因此，没有一种能量能百分之百地从某一形态转变为其他形态。

从太阳能到植物的化学能，然后通过食物链的联系，使能量在各级消费者之间流动，这样就构成了能流。如图 1-7 所示能流是单向性的，每经过食物链的一个环节，能流都有不同程度的散失，食物链越长，散失的能量就必然越多。由于生态系统中的能量在流动中是层层递减的，所以需要由太阳不断地补充能流，才

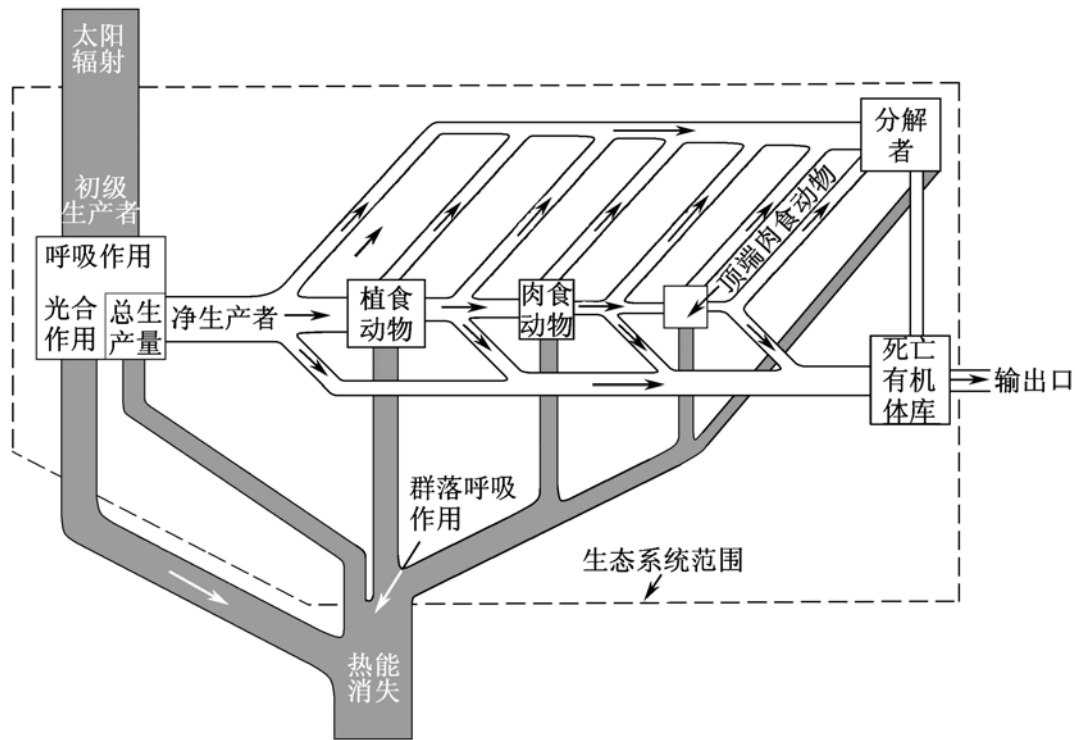


图 1-7 生态系统中的能量流动 (仿林鹏, 1986)

能维持下去。

如果在一定时间内，断绝了生态系统的能源供应，生态系统就停止了能量利用，那么就再不会有能量的流动，其结果是生态系统将彻底崩溃。

生态系统的能量损耗主要存在于无效能、未消化的多余的能、吃剩的遗留下的能、未消化的粪便和呼吸作用产生的热散失等，都是有机体不能作为净生产力利用的能量。所谓无效能是指那些单一食物链上，不能被下一营养级的有机体直接利用的净生产力。未消耗的多余的能量是指生态系统所产生的、超过有机体利用的那部分富裕的能量。吃剩下的能量是指有机体吃剩下的物质。非同化的能量是指物质被机体吸收以后，没有全部被同化成为有机体而被抛弃的无用物质。维持能也是生态系统中能量损耗的一部分，这种能量只用于维持有机体，而不用于有机体的生长。

在能量流动过程中，能量的利用效率就叫生态效率。生态效率从根本上来讲就是能量输出和输入之间的比率，即所生产的物质质量或产量，与生产这些物质所消耗的物质质量的比例。从能量流动来说，次一营养级的生产力与前一营养级生产力的比率，就是生态效率。生态效率的表示方法很多，常用的主要有光合作用效率、消费者同化效率、生长效率等等。

计算生态系统中能流的效率公式有：

$$\begin{aligned} \text{同化效率} (A_n / I_n) &= \text{固定的太阳能} / \text{吸收的太阳能 (植物)} \\ &= \text{同化的食物能} / \text{摄取的食物能 (动物)}; \end{aligned}$$

生长效率 ( $P_n/A_n$ ) =  $n$  营养级的净生产量/ $n$  营养级的同化量;

消费或利用效率 ( $I_{n+1}/P_n$ ) =  $n+1$  营养级的摄食量/ $n$  营养级的净生产量;

林德曼效率 ( $I_{n+1}/I_n$ ) =  $n+1$  营养级摄取的食物能/ $n$  营养级摄取的食物能;

在  $n$  相同的情况下,

林德曼效率 ( $I_{n+1}/I_n$ ) = 同化效率 ( $A_n/I_n$ )  $\times$  生长效率 ( $P_n/A_n$ )  $\times$  消费效率 ( $I_{n+1}/P_n$ )。

一般说来,大型动物的生态效率低于小型动物,老年动物的生态效率低于幼年动物,肉食动物的同化效率高于植食动物,原因是植物性食物中难以消化的成分高。食肉动物的净增长率比草食性动物的低,因为它们在追捕猎物时要消耗许多能量。食物链越长,损失的能量就越多。从这个原理出发,应尽量缩短食物链长度,直接以谷物为主食,这样效率才比较高。因此,如果以植物性食物为主,可以养活更多的人口。

随着营养级的增加,呼吸所占的比例也相应增加。导致高营养级的动物净生产量的相应下降。如在非洲象的栖息地,植物的初级生产量为  $3.1 \times 10^6 \text{ J/m}^2$ ,大象只能利用其中  $3.0 \times 10^5 \text{ J/m}^2$ ,其利用效率为 9.6%。又如,在一条捕食食物链中,植物将 1% 的太阳能转化为净初级生产量,其中 2% 的植物被田鼠所食,田鼠的 31% 又被鼬所食,亦即鼬所利用的太阳能只有 0.000 62%,它们还得把其中的 93% 用于呼吸。

按林德曼的“百分之十定律”,从一个营养级到另一个营养级的能量转换效率为 10%,也就是说,能量流动过程中有 90% 的能量损失掉了(如图 1-8 所示),这就是营养级不能超过四级的原因。

在海洋生态系统中,生态金字塔的底层是海洋里的浮游植物,它们能进行光合作用,生产有机物,是生产者,也是生态金字塔的基础。第二层是浮游动物——一些小虾、小虫。它们吃浮游植物,把植物体内的有机物转移到自身身体内。第三层是鱼,它们吃浮游动物,然后又被更高层次的人吃掉,于是,有机物最后就被转移到人的体内。从重量上来说,大约 1 000 kg 浮游植物只能满足 100 kg 浮游动物,100 kg 浮游动物才能满足 10 kg 左右的鱼,而 10 kg 鱼正好大致是人长 1 kg 肉所需要的食物。

金字塔层次的多少,同能量的消耗关系密切,层次越多能量的利用率越低。塔基越宽生态系统越稳定。不过塔基太宽,能量转化率不高,浪费大。从农业生

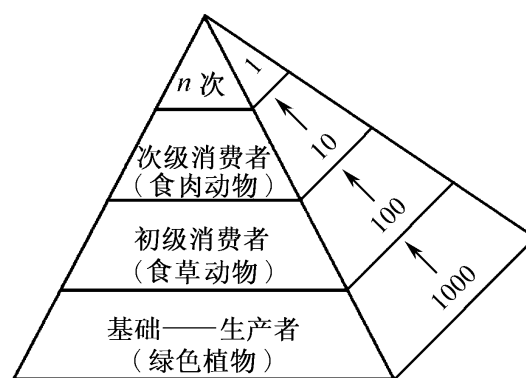


图 1-8 能量传递的“十分一定律”  
(引自祝廷成等, 1983)

产角度来看，不仅需要稳定性强，还要求能量转换率高的金字塔，这样从生态系统中获得的产品才是多的。

#### (四) 维持生命所消耗的能量和能量的补给

维持生命所消耗的能量，由于生物种类和系统所受压力的不同而不同。有些物种有较高的基础代谢率。内稳定机制或调节机制越发达，需要付出的能量越多。因此，在脊椎动物中，温血动物（鸟类和哺乳类）比冷血动物有更高的呼吸速率。内环境的调节，能使生物不受环境危机的不利影响，但需要付出昂贵的代价。

一个具有调节机制的生物，生活在具有压力的环境中比生活在有利的环境中需要消耗更多的能量。寄生者和捕食者是一种压力，极端的气候和土壤条件，任何偏离最适条件的环境变化，都是一种压力，在这样的情况下，生物都需要消耗更多的能量。如生活在北极的哺乳动物，在冰天雪地里生活，为了维持体内的温暖，就必须生长又密又长的毛和厚厚的脂肪层，可能还要产生更多的热量来抵消较多的热量损失。在海岸带生长的红树植物，面对潮汐与生理干旱的压力，必须花费较多的能量在支柱根、泌盐组织、胎生机制等上面。

如果我们用生态系统的维持能量与总生产力之间的比例，即维持比率来对不同的生态系统进行评价，就会发现，在比较温和的环境中，用于维持的能量相对较少。

注意水生和陆地环境之间的差异是很有趣的，陆地生物量比水域生物量要大得多。陆生植物是高大的，但数量小。水生植物（主要是藻类），一般来说个体微小，但数量极大。陆生植物将大量能量用于构成各种组织结构，使植物固定不动。构成植物体的许多物质和纤维素和木质素是惰性的，在维持上只需花费很少的能量。池塘中的藻类却与此相反，把能量的大部分用于繁殖新的个体，而不用于增长个体的体积。如果水域植物群落和陆地植物群落的呼吸速率是一样的话，那么，两者的维持比率是很不同的，因为它们的生物量不同。假定一个池塘和一块草地的呼吸速度都是 $10 \text{ kcal}^1 / (\text{d} \cdot \text{m}^2)$ ，池塘的生物量是 $5 \text{ g}/\text{m}^2$ ，而草地的生物量是 $500 \text{ g}/\text{m}^2$ ，那么池塘的维持比率将是 $2 \text{ kcal}/(\text{g} \cdot \text{d})$ ，而草地维持比率将是 $0.02 \text{ kcal}/(\text{g} \cdot \text{d})$ 。

同样，把生态系统生产的能量与现存生物量加以比较，我们能估算生态系统的周转率。陆地生态系统的周转率也低于水域生态系统，因为陆地生态系统的生物量极大。

在总初级生产量中，我们也可以估计出有多少用于呼吸，又有多少用于构成

---

1)  $1 \text{ cal} = 4.18 \text{ J}$