

生态系统生态学的发展阶段

张晓爱 赵 亮 刘泽华

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁)

摘 要

本文分 4 个阶段介绍生态系统生态学的发展史。(1) 生态系统概念的诞生;(2) Odum 兄弟的贡献;(3) IBP 阶段;(4) IBP 结束后的发展。

关键词: 生态系统生态学; 发展阶段

本世纪人类在完成了工业革命以后又一次完成了从主宰自然到成为自然界一员的观念性转变。在完成这种转变的过程中生态学的贡献最令人瞩目。自 1935 年英国杰出的生态学家 A. G. Tansley 第 1 次提出“生态系统”的概念以来, 经过许多学者的继承和发展, 今天已经发展成日趋成熟的、多学科交叉的及具有独特思维方式的一门新兴学科——生态系统生态学 (Odum, 1983)。它的发展过程大致有 4 个阶段。

生态系统概念的诞生

“生态系统”概念的诞生首先与 Tansley 和 Lindeman 二人的名字联系在一起。Tansley 最早把生态系统定义为一种生物群落与环境相互作用的复合体, 是从宇宙到原子等级系统的一部分及地球上自然界的基本单位。它不仅包括了生物学部分, 而且还包括了该系统有机和无机部分之间的一种特定的相互变化, 并认为这种变化是朝着平衡状态发展的。它不仅成为生态学家, 而且是非生态学家普遍接受的科学概念并且得到广泛引用, 影响生态学家们的思想已 50 多年。

首先从理论和实践中探讨生态系统概念的是当时在美国耶鲁大学的 R. L. Lindeman 博士, 他于 1938~1941 年对美国密尼桑塔州的 Cedar Bog 湖泊生态系统进行了开拓性研究。他把生态系统定义为任何大小的空间—时间单位内的物理—化学—生物学过程组成的系统。其全部功能及所有生命在一个系统内, 依赖于外部能量资源—太阳辐射, 由光合作用过程传递到生命机体的结构中。他考虑了该湖生物种类的组成、食物链及生态学演替等问题并第一次用“能量”作为货币来描述生物之间的营养转换关系, 还创造性地

• 本项目是中科院海北生态系统开放站基金支助项目。

本文于 1997 年 10 月 5 日收到。

把生态系统分成生产者、消费者及分解者三个部分组成的单链式结构，并提出了生态系统代谢的概念。但他本人不幸染上了肝癌，于1941年逝世，当时只有27岁。他的研究报告“生态学营养动态”一文是由耶鲁大学的著名生物学家Hutchinson补遗后于1942年发表在“美洲博物学家”杂志上，引起学术界很大轰动。Lindeman因此而成为生态系统生态学的先驱。

Odum 兄弟的贡献

第二次世界大战后，Lindeman 研究生态系统的原理被美国许多生态学家所接受和应用。其中最杰出的代表是 Odum 兄弟。E. P. Odum 首先继承和发展了 Lindeman 思想，撰写了一本《基础生态学》(Odum, 1955) 教科书，首次把生态系统的概念引入到生态学中并推崇到突出地位，因此，带来了生态学的革命性发展。他在完成这项任务时得到他的弟弟 H. T. Odum (当时是 Hutchinson 的博士生) 的帮助，尤其是关于生态系统功能一章，如生物地理化学循环和能流的叙述就是由他完成的。H. T. Odum 关于佛罗里达州的银泉研究报告 (Odum, 1957) 成为继 Lindeman 研究 Cedar Bog 湖之后的典型范例。他们的教科书成为当时最流行的书，几乎影响了美国一代生态学家。该书被译成了多种文字发表，从而使 Lindeman 富有见解的思想通过 Hutchinson 和 Odum 兄弟传播于全世界的生态学界。

从 1955~1965 年的 10 年期间，是生态系统研究飞速发展的时代。这是因为在美国原子能协会的支持下，一份最有生命力的核武器扩张计划在第二次世界大战结束后诞生了。该计划认为放射物质可能被带到环境中，从而浓缩于生物体内，因而邀请生态学家探查和预测放射物质的污染和防御途径。由于原子能学会的支持，组建了一批优秀的研究队伍和国家实验室。当时的研究趋向分成几个部分，其中最重要的是生态系统结构的研究从传统的群落和种群分析转向种的多样性、生物量及生产力的测定。但对这种研究转向的重要性认识还不一致，许多生态学家仍用 Lindeman 的生产者、消费者及分解者的营养链方法研究生态系统，从而受到另一部分学者，尤其是进化生态学家们的反对，认为这种机械的小室分割法掩盖了许多生物学的真实情况。

生态系统功能的研究集中讨论两个主题：首先是阐明全世界的生态系统结构、种群生产力和营养级。这项工作与传统生态学密切结合，致使生态学家迅速地从群落、种群的传统分析转向物种多样性和生物量的测定上。此项研究进行的非常成功，主要为全球性的生产力模式的建立提供了资料和方法 (Lieth, 1962; Lieth et al., 1975)。这种生产力生态学的理论发展对生理生态学家提出了许多问题 (Monsi, 1960)，使他们与生态系统的研究密切合作持续到今天。

第二个主题集中在种群和系统的能学上。用输入输出平衡的热动力学手段为生态学理论提供了基础，因为这种解释手段可以直接测定。另外，第二热力学定理要求每一传递者带有一衡定的能量负荷，可用于解释食物链的长度和生产者、消费者的性质。Odum 等 (1955) 提出了最大能流输出理论。认为系统的生存使能流最大化，最大能流值是在最低的能量效益时达到。Odum (1974) 也对许多能学理论和生态工程的发展作出了重要贡献。这期间生态系统理论的发展虽然受到缺少资料、概念、组织及说明系统结构和功

能信息不完善, 以及描述摄食和能量关系的营养级的概念不十分准确的限制, 但由于这种方法简单到足以使生态学家们在计算机或计算器上就能模拟的程度而得到迅速应用。

IBP 阶段

IBP 阶段是指从 1964 年开始到 1974 年结束的国际生物学计划实施的 10 年。自 1957 年以来, 生物学家们开始酝酿成立一种与国际地理-物理学年 (1957~1958) 相类似的组织——国际生物学计划 (International Biological Plan, IBP), 在国际科学联合委员会的支持下执行。该组织的宗旨是研究以人类福利事业为基础的生物学。IBP 计划分两个阶段进行, 第一阶段从 1964~1967 年为准备阶段: 计划会议、制订方法手册及某些方面的初步研究。大约在 1965 年前后小组委员会正式成立并拟定计划, E. P. Odum 被选为陆地生产力组的主席, 他希望 IBP 成为发展“生态系统水平新思想”的研究园地和提倡发展“景观生态学”为将来“景观”设计提供科学基础。Wisconsin 大学的 A. Hasler 被选为淡水生物生产力组的主席。他俩商定把陆地、水生研究组织在一起研究全水体景观。这些水体计划的景观启用了 Clements 杜撰的“生物层”(Biome), 意思是一种群落中的动、植物的结合体。1966 年这两组委员会合并为一个“生态系统的分析”组, 公开宣布 IBP 的主要目的是认识生态系统。密执安大学的 F. E. Smith 被指定为“生态系统分析”计划部的主任。

第二阶段是从 1967 年到 1974 年为研究阶段。1967 年 2 月, 美国国家委员会批准了这个计划。5 月, 得到美国科学基金委员会的赞助, 决定从较简单的草地生物层开始。把科罗拉多州附近的 Fort Collins 的 Pawnee 草地作为草地研究中心, 为草地的利用和管理提供依据。但在讨论强调把生态学应用于解决人类问题存在分歧时, 前苏联生态学家们强烈要求以应用计划为主, 而西欧和美国生态学家们更希望强调理论的发展和比较资料的收集, 所以在生态系统计划内几乎包括了所有问题的讨论, 只是对进化生态学和种群生态学涉及甚少。当时认为 IBP 的生物层计划具有很大的潜在价值。同时, 对荒漠、西部针叶林、冻原和东部硬杂木林也给予赞助, 因经费不足只限于个别地区进行, 不能满足广泛地比较研究, 因而未达到目的而终止。

虽然生物层计划收效甚微, 但 IBP 为认识生态系统提供了大量资料和对功能研究作出了贡献。1975 年, IBP 的科学部主任 E. B. Worthington 声明, 生态系统的手段是 IBP 计划与以前传统生态学之间的主要区别。系统分析应用于生物学系统中是 IBP 的主要变革之一。不过, IBP 计划虽然如此庞大、宏伟, 但由于没有统一理论的指导, 研究工作只是停留在简单的结构和功能的认识上, 因而未达到预期效果。

在 IBP 执行期间, 世界上其他许多国家也相继组织了各自的计划。如日本的草地、高山森林生态系统、法国 Solling 的 IBP、德国的 Beech 森林、牧场计划、地中海森林及热带的 Savannaach 计划。大约在 1975 年 IBP 和许多国家自己的生态系统研究均趋于结束, 只有美国例外, 大宗的钱投入到生物层计划中, 许多地方性的生态系统研究还在继续进行。如美国 New Hampshire 州白山 Hubbard Brook 森林生态系统的研究悄然掘起。准确地说, 该计划是 1962 年开始的, 直到 1967 年通过发表在《科学》杂志上的一篇报告才引起广泛注意。研究范围集中在淡水生物与陆地和水体物化环境之间关系的研究上, 仍

属于 IBP 研究。所不同的是它把生态系统看作象分子、细胞、个体一样的科学实体，建立了生态系统执行的模型，然后用实验设计阐明这种过程的机制。这种手段能够证明砍伐主森林对生物—地理—化学周期及酸雨对森林功能整体性的影响。与 IBP 的混乱结果相比，Hubbard Brook 的研究方法、理论及目的性都是比较成功的，而且迄今该项研究也作为经典范例来引用 (Allen et al., 1992)。因此，IBP 计划结束后，生态系统的研究才逐渐成熟和迅速发展。

我国的生态系统研究起步较晚，70 年代初开始酝酿，直到 1976 年才建立第一个定位站——中国科学院海北生态系统定位站，当时国际上大规模的 IBP 计划虽然已经结束，但中国的生态系统研究刚刚迈出了第一步。从 80 年代开始，在政府的高度重视和大力支持下，农业、森林、草原及荒漠等不同类型的几十个生态系统研究定位站像雨后春笋般地建立起来。目前已经形成遍布全国的，有统一理论指导和操作规程的、庞大的、系统的网络体系。在比较的基础上已获得了许多令人瞩目的研究成果，特别是在发展农、牧业和保护环境方面作出了应有的贡献。

IBP 后的发展

在大规模的 IBP 研究结束后的 20 余年中生态系统生态学经历了从单一学科的认识 to 多学科的交叉研究；从外部形态的描述到内部机制的探索；从生态学时间尺度上到进化时间尺度上的认识；从简单的 3 个层次的结构到复杂的网状结构的描述；从静态的，线性模型到复杂的动态的非线性模型的描述；从结构—功能的研究到组织进化过程的设计和预报的发展过程。所有这些都是建立在两大学派的分化、对立、协作及促进的基础上发展起来的。

本世纪中期由于受进化生物学和功能生物学的影响，生态学也分化成“系统生态学”和“进化生态学”两大学派。系统生态学家把生态系统生态学的研究方法看作研究“过程—功能”的生态学和研究“种群—群落”的生态学 (O'Neill et al., 1986)。进化生态学家把它们归并成研究食物网、群落的协同进化及分析能量和物质交换总量的相互作用力的研究方法 (Pahl-Wostl, 1993)。

“过程—功能”生态学使用抽象概念，如高度集合的等级状态变量 (Allen et al., 1982; O'Neill et al., 1986) 和分室模型 (Matis et al., 1979) 使复杂性得以简化。研究的重点放在系统内部的能量、物质及信息的流动和转化机制上。如热动态和生—地—化循环手段把世界描绘成有序的、正常运转的、稳定的、真实的及除了自然灾害外一般不混沌过程构建的、协作统一的“集体”或“公社”。而“种群—群落”生态学的原理是建立在达尔文的“为生存而斗争”的著名论断思想的基础上。研究范畴主要集中在种群统计学、生活史的进化及种的相互作用，追踪单个种的消失、暴发及灭绝等生态系统的外部变化和群落的协同进化与食物网结构的分析上。他们把自然描绘为和谐中充满互相对立、争夺、倾轧、危机及冲突的世界。自然的进化是一种用适合度作赌注的冗长而乏味的赌博游戏。总之，前者强调合作互惠，后者强调竞争。科学家们正在为建立一种群落和系统生态学的整体性描述手段而努力 (Jørgensen et al., 1992; Schulze, 1995; Brown, 1995)。

Allen, T. F. H., T. B. Starr., 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. University of Chicago press, Chicago, IL.

Allen, T. F. H., T. W. Hoekstra, 1992. Toward a Unified Ecology. Columbia University press.

Brown, J. H., 1995, Organisms as engineers; a useful framework for studying effects on ecosystems ?TREE 10: 51~52.

Jørgensen, S. E., B. C. Patten, M. Straskraba, 1992, Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in complex future. Ecol. Modelling, 62: 1~28.

Lieth, H., 1962, Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Lieth, H., R. H. Whittaker, 1975, Primary production of the biosphere. Springer New York.

Matis J. H., B. C. Patten, G. C. White (editors), 1979, Comparmental Analysis of Ecosystem Models. International Cooperative Publishing House Fairland, MD.

Monsi M., 1960, Dry-matter reproduction in plants, schemata of dry-matter reproduction. Bot. Mag. Tokyo 73: 81~90.

O' Neill R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide, T. F. H. Allen, 1986, A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press Princeton, NJ, 253pp.

Odum E. P., 1955, Fundamentals of ecology Saunders, Philadelphia.

Odum H. T., 1957, Trophic structure and productivety of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27: 55~112.

Odum, H. T., E. P. Odum., 1955, Trophic structure and productivety of a windward corao reef community on Eniwetok atoll. Ecol. Monogr. 25: 291~320.

Odum, H. T. and R. C. Pinkerton 1955. Time's speed regulator, the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. Amer. Scientist 43: 331.

Pahi-Wostl C., 1993, Food web and ecological network across temporal and spatial scales. Oikos 66: 415~432.

Schulze, E. D., 1995, Flux control at the ecosystem level TREE 10: 40~43.

THE DEVELOPMENTAL STAGES OF ECOSYSTEM ECOLOGY

Zhang Xiaoi Zhao Liang Liu Zehua

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Abstract

This paper introduced the developmental stages of Ecosystem Ecology, which were divided into four stages. They are: (1) from A. G. Tansley to R. L. Lingdeman; (2) A contribution was made to Ecosystem Ecology by E. P. Odum. and T. M Odum; (3) The start and the end of IBP. (4) The developments after IBP. The recent developments contains the differentiation of both ecology.

Key words: Ecosystem ecology; Developmental stages