

## 生态系统与群落：类型与过程

植物和动物的组合的分布构成了大多数生物地理工作的起点，本文将提出对当前研究中四种趋向的一些个人看法，这些研究趋向对回答特有的生物分布如何形成以及为什么形成的问题的不同的解释是有重要意义的。

首先，自1964年“国际生物圈计划”（IBP）创立以来，已经取得了许多致力于了解世界生态系统功能的研究成果。在这项计划中，鼓励生态学家、生物学家和地理学家把他们的知识和技能汇集在一起，共同对世界上的森林、林地、草地、沙漠和苔原生态系统提出精确的描述和分析，这些描述和分析的详细程度在以前都是从未达到过的。当然，生态系统的研究源起四十年代初林德曼的关于Cedar湖的论文（林德曼，1942），只有很短的历史，随后又有蒂尔（1957）和奥德姆（1957）等人都作了许多研究。这些早期的研究都是在地理上互不联系的单元，像湖泊，小溪和废弃的田地进行的，并且很少考虑真正广阔的、生态学上复杂的生态系统。“IBP”试图审慎地通过全球从极地冻土到湿润热带雨林的各種生态系统典型的实例来纠正这个不足。为此，“IBP”提出了许多描述和分析的方法，并首次提出生物圈生产潜力进行对比的标准依据，以及评价其生产力限制的依据。正是这些生产力的研究必然引向沿着生态学的方向去改善食物生产。

生物地理学研究的第二个主题涉及到植物演替的研究。这是一个具有长期研究传统的题目，并且不可避免地产生争论。克利门茨（1916）早期的观点加深了在植物群落随时间的发育与有机体生命循环的发育之间的令人误解的比拟。更进一些的研究者把演替看作是植物互相取代的过程，并且在这个过程中，由这种取代过程所产生的群落类型具有常规的统计学特征。维特克把顶极群落看成是种属最丰富的一种类型，它在局部没有变化，而以一种连续的方式从一地到另一地有差异，这种概念现在已被很多生物地理学家所接受，但是在由演替群落、或由顶极群落所显示出来的某些共同性质也有不符之处。尤其是奥德姆（1969）提出的多样性和稳定性之间的联系引起了更多的争论。有的作者如霍恩（1974）甚至认为研究演替的万能和统一的理论是一个异想天开的目标。然而演替对于土地管理和资源保护来说是一个重要的概念。同样，这些争论本身说明，我们知识不够，以及对生物地理过程了解欠缺，这些有待我们去努力。

第三个促进生物地理学研究的动力来自植物和动物生态学家，他们希望在更为局部的规模上了解生物群落空间变异的性质和原因。生态系统的研究是考虑世界上主要的生物类型，它们本身由占优势的生命形式和主要的结构特征所限定，而群落研究试图去解释存在于每一个主要生物类型中植物和动物区系的明显差异。柯蒂斯（1959）、维特克（1966）以及其他人在温带混交林地带的研究工作说明了各种森林类型内部以及它们之间的差异可以用植物数量在时间和空间上连续变化的方式加以描述。他们利用梯度分析（gradient analysis）研究植被的方法强调了种间竞争和小生境差异的重要作用，并把注意力集中于影响和限制特殊的植物种群上。在这方面。梯度分析的研究方法已脱离了重点放在植被的均质单元和传统的分类学研究方法，并将工作转到考察变化的方向、趋势以及它们的原因。

最后,第四点,美国的生物地理学家从麦克阿瑟和威尔逊(1969)的革命性的工作中受到了巨大的激励,他们为了解不同的海洋岛屿的生物组成如何反映着灭绝与迁移过程的平衡提出了理论基础。他们的工作以及象西姆勃洛夫(1974)的工作已经证实:不同海洋岛屿的不断变化着的动植物区系可看作是迁移和灭绝过程的产物。可用数学术语表达种群平衡的建立主要应归功于传统的种群生物学家,但利用距离和面积作为独立变量用以解释海岛动物和植物区系的差异则补充了象威廉斯(1892)和威利斯(1922)等生物地理学家的思路,他们都属于早期的方法论传统学派。对应用研究来说,最重要的也许是重现,即海岛上的那些过程是可以应用于陆地上的引入树木、灌丛、和水生的海岛生境中,这样岛屿生物地理学的理论可以应用于野生动物的保护战略和保留地设计。

所有生态系统的研究实质上就是阐述那些复杂的相互作用,它们把植物和动物以及它们的自然环境结合成一个单一的、运转着的整体。从根本上来说,这就意味着要了解能量和养份物质从一个到另一个生态系统的转换途径。并且不仅是识别、而且要确定其相对的数值和随时间而变化的特征。这样一个完全被人了解的生态过程,就能使人们最终地使自然生态系统的功能满足自己的需要。生态系统的研究成就可能并未达到这些目的,但都提供了有关不同生态系统的自然综合体的新见解,并且指出了进一步研究的途径。

首先,最重要的是许多生态系统的研究都把注意力放在食物链以及太阳能和有机质的循环途径上面。最初是集中研究初级生产者的作用,即陆地生态系统的绿色植物以及海洋和淡水生态系统中的蜉蝣生物和藻类。各种环境中不同的植物集合转换太阳能为动物和人类所能利用形式的相对效率,目前已为人们所熟知。

陆地和海洋生态系统之间主要差异的原因与环境对生产力的限制有关,也与人类在人工栽培生态系统中降低它们影响的能力有关。许多生态系统的研究不能准确地论证不同的环境变量如何导致一个生态系统生产力的变化,这一点就是难以观察和分析多变量和动力状态的反映。那些试图研究各组变量中反馈机制的研究,在实验室中或者利用简化的食物链对捕食和被捕食者的相互关系进行研究,以及监控经受环境压力的特殊的生态系统。许多研究结果表明,生态系统保持养份的能力取决于土壤、植物和进入系统中水份之间最终的平衡交换。由砍伐森林造成的养份损失与植物停止吸收养份和较多的水分流出系统相连系。由于自然环境的改变,诸如土壤温度升高和土壤湿度上升而造成分解速度的提高。尤其是,他们提出,某些植被类型能够抑制土壤的硝化作用,从而减弱具有高滤过性的硝酸根离子的产生。这并不是新的发现,但自然生态系统能够通过相当紧凑的养份循环的运转保存营养物质这一论点,指出了人类更有节制地开发森林的重要意义,以及限制在湿热带和其他地区传统的开垦活动的意义。

或许在农药的领域中,食物链的研究证明是最有意义的。可以肯定的是,伍德威尔(1961)等人所描述的港湾生态系统错综复杂的食物网络,显示出一个相当小的生态系统内有许多相互联系的捕食和被捕食的链条,同时它也说明了在食物网络的基点上施用农药怎样能被积累并浓缩在较高营养级的组织中。最详尽地研究所有这些食物链条涉及顶部食肉动物的脆弱性,尤其是被捕食者的鸟类。例如,大不列颠和北美的游隼种群数量的降低,就是由于施用 DDT 和它的广泛利用而造成的。种群数量的减少与蛋壳变薄和孵化很少有关,并且是由于在食物中有 DDT 而引起的。近期的研究毫无疑问的证明了 DDT 的代谢物 DDE 是存在于这些蛋中,并且数量足以造成蛋壳变薄。由于人类广泛使用各种系列的农药用于家畜、

谷物和动物，许多有害的后果已经清楚了。在食物链上动物的级别越高，则它就更有可能积累更高浓度的污染物质。

作为有机体，人的位置很特殊，他既施用毒物，又处于食物链末端的肉食动物的顶部，带来了严重问题。斯普任（1965）对不加控制利用药物提出了危险的警告。以后的研究又对如 DDT 这类有机氯杀虫剂及其他污染物沿着食物链积累的结论的普遍适用表示怀疑。不同有机体的化学物质含量大概更多地取决于同化和排泄速率。这些情况说明需要将野外观测和实验研究结合，全面研究进入有机体的路线，不仅包括它的食物，而且要特别研究多长时间毒性起作用，以及吸收后排除的能力。

同样，提出关于农药积累的一般性规律是相当有意义的，而探索随着时间的推移生态系统的动态特征更有意义。克莱门茨早期的关于植物演替的论文（1916年）清楚地采用了把植被、土壤和地形综合起来的观点，把植物群落比做一个随时间生长和成熟的有机体。（最终达到一个相当稳定的阶段——气候顶极值）。在20世纪前半期，克莱门茨关于演替和顶极的观点经历了相当大的变化，他的观点之所以受到挑战，部份是由于他把气候做为优势的（主导的）环境因子，并由它决定着顶极群落的组成；部份是由于他用有机体做类比物，去描述植物、动物、和环境之间相互作用的方式。例如谭斯利（1932）提出几个非气候环境变量，影响稳定的植物群落的组成，并提出了以多元顶极理论代替克莱门茨的单元顶极理论。可能更为重要的是由格利逊（1926）和其他人所表达的观点，他们强调了在时间上种的变化性和环境随时间不断变化的性质。格利逊认为并非植物集合能在相当长时间的稳定阶段中持久地存留，而是这种植物集合是随着经常变化的环境条件而改变的。这个观点并非排除由于出现类似的环境条件而重复出现植物的集合，但是它认为这种现象是相当少的，或是极偶然的情况，并且演替的趋同现象在一个地区的规模上是极为不可能的。

很多作者在维特克（1953，1970）定义顶极植物为植物种丰度的一种类型（该种类型局部地区上不变，而以一种连续方式从一地到另一地而变化）后，接受根据植物种群来解释植被随时间的变化。这个定义吸引人，并且不必证明克莱门茨和谭斯利指出的植物之间存在互利合作和植物群落是一个综合体。但这仍有其他问题，即我们如何识别一个群落是否是顶极群落？马格列夫（1968）和奥德姆（1969）的研究工作与此有关，两位作者都试图提出确定正在演替中的和顶极群落的特性。也许更为有意义的是，他们试图用生态系统的过程而不仅仅以植物群落的动态特征去观察植被演替。为此，他们论述了生态系统的功能过程是如何可能与结构组织相关联的，以及这些关系是如何随时间而变化的。例如奥德姆利用了生产力、营养循环、生活史和群落结构相关联的属性，提出了演替趋势的模式，马格列夫的观点在很大程度上与这个模式一致。

许多学者后来提出了许多符合这些趋势的实际观察材料。例如维特克（1966）证实，有选择地在处于顶极状态中的林地除去最老的树，能提高综合生产力。而哈伯特·布洛克的研究则清楚地阐述了在林地演变晚期封闭养份循环的根据。

奥德姆的生态系统发育模式引起争议的是多样性和稳定性的关系，以及他的体内平衡的概念。多样性经常被用作不同种类的变化和丰度的测度指标。在演替早期，往往是很少的一些种，但非常“丰度”的，可以构成一个群落，在演替的后期，其特点不仅是种类丰富，而且丰度也相当大。对于早期的演替阶段，确定群落的多样性往往比后期要容易，这部份是因为这是要在一个样方中记下所有的植物种，而在后期还要记下所有有关的动物种。然而更

有意义的是，随着多样性部份地提高，每个种都变得少了，并且从而那些对多样性指数非常有贡献的稀有种，在群落的有限样方中可能被忽略，因而多样性具有不确切特征，并很少真正是可测度的。

生态系统的稳定性同样是一个易使人产生错觉的概念，最好把它看作是一个复杂的概念，它既包括对外界干扰的抵制，又包括随时间种群组成发生变化的固定性。在演替当中，植物种群为新的种的组合所代替，这就是传统上如何确定正在演替中群落的方法。所以，合乎逻辑的是，稳定性由种群数量波动的频率所确定，因此稳定性随着演替而增加。另一方面，定义一个群落回复到先前条件的时间为它的稳定性，该稳定性很可能实际上随时间而降低。霍恩（1972）提出稳定的环境、狭窄的活动范围使得一些种提高了其生存的效能，从而造成脆弱的多样性。这种“脆弱的生态系统”很明显地需要保护以使之不受人类的干扰破坏，并且很可能也需要避免受到“故意”的管理。

面对大量的，并且是相互矛盾的“简单的稳定”和“复杂的不稳定”的生态系统的报导，去探求生态系统多样性和稳定性之间的关系是危险的。然而，了解不同的生态系统的特征在环境恢复能力，对于讨论土地管理、资源利用和保护是非常重要的。

人们集中于探讨生态系统随着时间而变化的动态特征，往往使人们忽视第三个方面，即所有群落特征的地理和空间的状态。植被为什么从一地到另一地而变化的问题，通常形成了地理学家和生态学家的许多调查工作的起点，并且从最近大多数出版的著作中，人们可以发现，以前被认为是不同的对立学派的观点之间逐渐趋向一致了。这种争论的主要之点在于对植物学家来说，如何去鉴别植被研究的基本单位，即植物群丛。在欧洲大陆的植物学家如布劳恩——布兰克威特和埃兰伯格，以及北美和英国的克莱门茨和谭斯利的著作中，所采用的植物群丛的术语常常用于表示由具有一定的植物组成、一致的特征和在一定的栖息地出现的各自分离的植被单位。布劳恩——布兰克威特采取了一种非常狭窄的、有限的群丛概念，即按照所具有的特有种，并把它做为植物群落分类系统的最低单位。虽然每个群落的建立是根据群系与有关的植物群落所做的植物区系的比较中抽象出来的，但是作为在野外能够识别的一个单位，群丛的存在也是无疑的。对布劳恩——布兰克威特的植被变化的观点来说，后一点也可能是最关键的。他的方法是假定一个地区的植被最好能以在空间上各自独立的植物群丛的数量来加以描述。这样一种观点用来加以说明一种机理，这种机理促进了显示出为群丛概念所要求的内部同一性的与其他所不同的植物群丛的发育。当然某些种具有类似的、虽然不完全相同的生态学范围以包含有适合于每个种生存条件的地点。这些种可以认为是以某种形式的平均生长在那里。但是推断在某个景观中重复出现的群丛和相应的类似环境的重现，并不是二个群丛的迭盖，而是为一些界线所分离，植被和环境的变化因而不是连续的。正是对于后一种观点，许多其他的研究者业已提出质疑。

在这些批评当中，主要是科菲斯（1959）和维特克（1966）按照格里申（1926）建立的传统观念提出的。按照他们的意见，植物群落常常比各自独立的单位要少。并且可以认为，根据他们的看法，植物群落通常要比各自分离的单元更少，并可以看成几乎比那些能在一起相互重叠分布的种类一起的机会更为少得多。它们并不产生种群间的互相依赖性，并且群落作为一个整体要比它所有部份的总和还要大，于是植被可以在空间上和时间上非常连续。用这些引起争论的术语来表达，似乎是在两种观点之间有一个普遍性的问题。到六十年代末，植物群落的分类已经进入多变量科学的领域，并且有关植物群落学的争论已有所缓和。多变

# M. И. 李沃维奇与苏联水文学的地理方向

李 德 美

水文学的地理方向源出于苏联,已有五十年的历史。苏联水文学的奠基人 В. Г. 格鲁什科夫也是水文学地理方向的创始人。他首次把天然水体看成是地理环境的一部分,从自然地理各要素的相互联系,相互制约中去探讨水文现象和过程的因果关系和时空变化规律性,提出了水文学的地理方向。

在水文学地理方向发展的初期,主要是根据水文气象站网的观测资料和野外考察资料对水体进行水文地理描述。它因缺乏精确的数理论证,与生产联系不紧密曾几次受到冲击,四十年代初还一度被统计方向取代。由于过分迷信数理统计给水文计算带来一些消极后果。人们日益注重从成因方面探讨水文现象的规律,水文学的发展需要从地理方向作重要的补充。

M. И. 李沃维奇是 В. Г. 格鲁什科夫的学生。他继承了水文学的地理方向,并从试验方法作为一种随机地确定植被的单位的手段而为人们所承认。在这里,植被的单位可以通过具有一定的属性、类似的数学函数、不同地点的变化等准确地加以确定(弗兰克尔,哈里逊,1974)。

同时期在美国,几种不同的描述和分析植被类型的方法得到了发展、梯度分析构成了大部份这类工作的基础。即在这种研究工作中,植被的样方既可以按同一轴线上、或更多轴线上的方向排列,也就是可以假定它们是象给定的排列方式那样(直接梯度分析),也可以按照数学方法,通过比较的方法加以分析(间接梯度分析)(维特克,1973)。他们研究工作的一个重要结论是样方的组成差异的影响是孤立的,或称为 $\beta$ 多样性;而 $\alpha$ 多样性,是样方的种的繁茂程度。随着在样方系列中群落多样性( $\beta$ 多样性)幅度的增加,复杂的间接分类方法如主成份分析就不太有效了,而样方的环境梯度分析如威斯康辛比较分类法,提供了比较有用的方式。这两位作者提出,如 PCA 即因子分析法这类复杂的植被数学处理方法以及其他有关的方法应当看成是一种专门的方法。

在植物科学中,早期学者的那种不可妥协的立场在今天已有很大的缓和了。最近很明显的是,许多欧洲的植物社会学家提倡和使用三种研究植被类型的方法,即用一张表格,把种的生态型与一个或更多的环境梯度连系起来(穆尔等,1970;马莱尔,1971)。同样明显的是,使用梯度分析的研究方法的学者发现,分类学上的方法在最初的考察阶段和作为总结调查结果的基础同样都是有用的。因此,在最近十多年里,在使用计算机方法分析植被类型的方法在数量上有了明显的增加,到了60年代中期,已经相当明显的方法论上的分歧已大大缓和了,新一代“植被生态”学家(缪勒——多姆博伊斯和埃伦博格,1974)出现了,他们是准备用二种方法进行其研究工作,并承认在实际工作中也应这样做,这样就可能对群落取得更多和更复杂的认识 and 解释。

白效明摘译自《Man and Environmental Processes》, Chapter 13, 李一平校