

陆地生态系统次级生产力的研究(I)

孙儒泳

王祖望

(北京师范大学生物系) (中国科学院西北高原生物研究所)

基本概念和原理

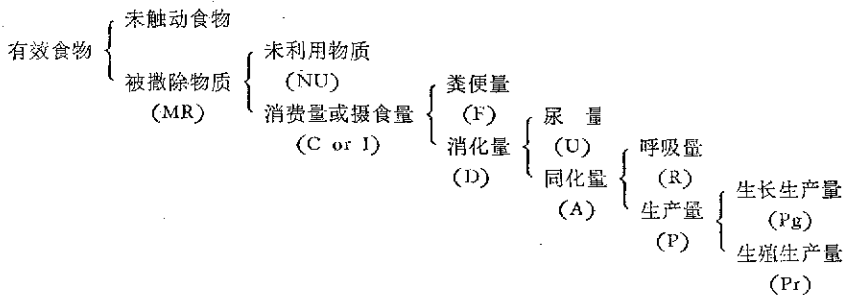
廿世纪六十年代,生态学的研究重心转向生态系统。生物生产力的研究是生态系统理论

中最重要的问题之一。生产力生态学 (productivity ecology) 虽是年轻的一个生态学分支,但

它的研究是富有前途和生命力的,并已成为《国际生物学事业规划》和《人与生物圈》的一个主要研究领域。

生态系统的生产力分为初级生产力和次级生产力。前者是生产者生物制造有机物和固定能量的比率,后者是消费者生物贮存能量的比率。

生物生产力研究十分复杂。在生物生产力研究中,把生态系统或其它生态单位的功能视为能量系统,分析其物质和能量的收支和平衡及利用效率等。所涉及概念广泛,许多概念间差别微细,现将一些基本概念和原理简介如下。



动物可利用的有效食物,分为未触动食物 (food ignored) 和被撒除物质 (material removed, MR) 两部分。被撒除物质,也不是全为动物所食用,因而分为未利用物质 (material nonused, NU) 和被消费的物质或能量,后者称为消费量 (consumption, C) 或摄食量 (Ingestion, I)。被摄取的食物中,除有一部分作为粪便 (Faeces, F) 排出体外,其余的为动物所消化吸收,称消化量 (Digestion, D)。消化量中有一部分作为氮代谢产物,主要是尿 (urine, U)。粪、尿两部分在生产力生态学研究中常合并在一起,称为粪尿量 (Rejecta, FU)。摄食量在减去粪尿量后余下的物质和能量,才是该营养级所能应用的,称为同化量 (Assimilation, A)。被动物所同化的能量有一部分用于生命的维持,称为维持价 (Maintaince cost), 因为它可以通过测定呼吸过程中 CO_2 的释放或 O_2 的消耗而进行定量,所以也常称为呼吸量 (Respiration, R)。同化量在减去呼吸量以后所剩余的部分才是消费者动物所贮存的能量部分,这就是次级生产力研究中所最关心的生产量 (Production, P)。消费者生

一、能量收支 (energy budget) 的基本概念

生态系统中由生产者植物所固定的物质和能量,可以有两条去路。一条是通过食草动物、食肉动物、更高级的食肉动物,即所谓牧食食物链 (grazing food chain)。另一条是植物尸体分解为碎屑,通过食碎屑生物和更高营养级的捕食者,即所谓碎屑食物链 (detritus food chain)。通过消费者各营养级的有关次级生产力的各种定量,可用分支的示意图表示。以食草动物为例:

物所贮存的生产量,既可以作为自身组织生长的物质或能量基础,也可以用之于后代。前者可简称为生长生产量,记作 P_g (Production due to body growth), 后者简称为生殖生产量,记作 P_r (Production due to reproduction)。

根据上面分析,我们可以得到一些描述能量收支的方程式:

$$MR = NU + C$$

$$C = A + FU$$

$$A = P + R$$

$$P = p_r + p_g$$

在生理学上,粪与尿有严格区别。许多学者将摄食量分为粪便量和被消化能量 (Digested energy, D), 而将后者又分为尿量和同化量,即

$$C = D + F$$

$$D = A + U。$$

许多生态学工作者,所以将 F 与 U 合并,主要是从实践上或方法学上方便着眼。大多数动物的粪与尿排出体外时混在一起;作为代谢废物,除了尿以外,还有通过皮肤排泄出来的,粪便也包含有消化液、肠上皮等组织;此外,把尿视为在

身体组织中贮存短暂的物质或能量也是说得通的。这就是次级生产力研究中常将粪尿合并一起计算的理。当然,更精细的研究,尤其要研究同化率时,应该将两部分能量分开来。

二、生产量、现存量 (standing crop) 和周转 (turnover)

生产力研究中,必须分清生产量、现存量和周转三个概念。现存量是指某一特定观察时刻,在单位空间内现有多少机体,可以用个体数量、重量(即狭义的生物量 biomass)或能量来表示。因此,许多生产力研究工作者认为现存量和生物量是同义的。生产量则是在一定时间阶段中,某个种群(或生态系统)所生产的有机体的定量(数量、生物量或能量),它是含有时间上积累的含义的。生产量高的生态系统不一定生物量就大;反之,生产量低的生态系统也不一定生物量就小。生物量和生产量是两个完全不同的概念。

经典的生态学研究,包括调查种群数量、营养结构和生态金字塔(ecological pyramid),其基本定量都是现存量。即使获得现存量的时间变化(如种群动态),也不能说明每年的生产量。每年增加 500 个体,可以是新增加 500 个体而死亡等于零的结果,也可能是增加 1000 死亡 500,或增加 5000 死亡 4500 的结果。一定时间阶段中现存生物量的变化(可记作 ΔB)不是生产量,加上该时间内减少量(elimination, E)才是生产量。因此,

$$P = \Delta B + E$$

E 是减少量,或者由于死亡,如被捕食或被寄生,还包括脱毛、产茧等不是通过呼吸作用而损失的能量。图 1 能说明生产量、现存量和减少量的关系。

图 1 同时说明两个周转快慢不同的平衡系统。奥德姆(odum)把周转分为周转率(turnover rate)和周转期(turnover time)。在特定时间阶段内,新加入的生物量(在此即生产量)占总生物量(在此是现存量)的比率称为周转率(记作 θ)。即

$$\theta = P/B,$$

而周转率的倒数则是周转期。周转率表示单位时间中现存生物量的“轮迴”百分比,而周转期则表示现存生物量完全周转一次的时间。当时间相当长时,生物量是变化的,可以取平均生物量(\bar{B}),即

$$\theta_T = P/\bar{B}.$$

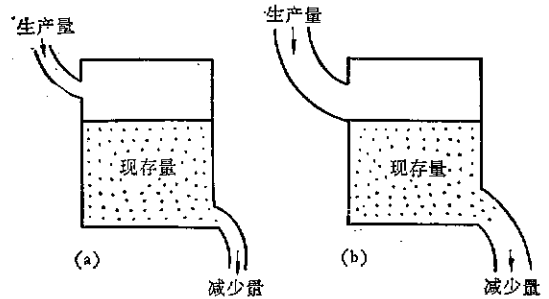


图 1 两个平衡的生物群落(输出=输入)的模式图

(a) 输入和输出较低,周转慢; (b) 输入和输出较高,周转快。(仿 Krebs, 1978)

生态学文献上应用生产量(production)、生产率(production rate)、生产力(productivity)几个概念常出现混乱现象。有的学者严格区别 production 与 production rate,认为前者只指产量、不含时间意义;后者则是单位时间的产量。另一些学者认为,就生物生产力而言,离开了时间含义的生产量是没有的。因此,在生物生产力研究中,有人用 production,有人用 production rate,就其实质而言,往往指的是同一回事。至于 productivity,有人把它看成与 production 同义,有人把它看成与 production rate 同义,还有的认为有关生产量、生产率等各方面都可应用表示有关生物生产和生物生产量过程的通称或总概念。1966 年国际生物学计划(IBM)在巴黎会议上建议:

(1) P 表示 production,即生产量:指任何某时间阶段的生产量;但如果要用方程式来平衡能流,必须给以明确的时间单位。

(2) P/T 表示 production rate,即生产率,指单位时间的生产量。

(3) dP/dT ,表示瞬时生产率。

三、生态效率 (ecological efficiency)

能流过程中各个不同点上能量的比值,称为生态效率。图2表示生态系统中能流的模式图。

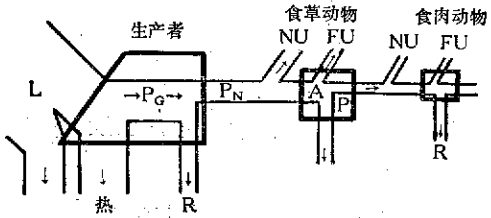


图2 生态系统中能流模式图

L = 太阳总辐射, P_G = 总初级生产量,
P_N = 净初级生产量, R = 呼吸量,
C = 消费量或摄食量, A = 同化量,
P = 次级生产量, NU = 未利用量,
FU = 粪尿量。 (仿 Odum, 1959)。

今以戈利 (Golley 1960) 在测定休耕田的一条食物链的能流所获数据为例:

营养级	A	P	R
1.(植物)	58.3 × 10 ⁶	49.5 × 10 ⁶	8.8 × 10 ⁶
2.(田鼠)	176 × 10 ³	6 × 10 ³	170 × 10 ³
3.(鼬)	55.6 × 10 ²	1.3 × 10 ²	54.3 × 10 ²

(单位: 千卡/公顷/年)

例如营养级内生产量与同化量之比 (P_i/A_i), 称为组织生长效率 (tissue growth efficiency)。这是一种生态效率, 鼬为 1.3 × 10²/55.6 × 10² = 2.3%, 田鼠为 6 × 10³/176 × 10³ = 3.4%, 而植物(在此即净生产量与总生产量之比)为

$$49.5 \times 10^6 / 58.3 \times 10^6 = 85\%。$$

植物的组织生长效率很高, 每固定 100 千卡日光能, 只有 15% 用于维持消耗 (即呼吸), 而大部分构成净生产量。但田鼠和鼬用于维持消耗的且占 95% 以上, 组织生长效率甚低, 尤其是食肉动物比食草动物更低。又如 A_i/C_i, 即摄食量中同化量所占的比重, 这称为同化效率 (assimilation efficiency)。因为食草动物摄食量中有大量未经消化、吸收和同化而直接排出体外, 所以同化效率低于食肉动物。

生态效率的概念, 同样可以应用于不同营

养级之间。例如 C_i/P_{i-1} 是前一营养级的生产量中被后一营养级所摄取的比重, 称为营养级间的利用效率 (utilization efficiency)。

生态效率可以有很多种, 如能流模式图中各级间或同级内不同点上的能流量都可以作比较而得到百分值, 所以名词混乱, 很易混淆。最好列成表, 以标准符号来表示。在估计生态效率时, 分子和分母必须用同样的单位, 否则将出现错误, 最好以能值 (卡对卡) 来表示。下表列出一些最重要的生态效率。

各种生态效率

比 率	说 明
A 营养级之间的比率	
C _i /C _{i-1}	摄食效率
A _i /A _{i-1}	同化效率
P _i /P _{i-1}	生产效率
B 营养级内的比率	
P _i /A _i	组织生长效率
P _i /C _i	生态生长效率
A _i /C _i	同化效率

四、生产力研究的类型及其主要目的

1966年9月, 国际生物学事业规划在波兰的亚布隆纳 (Jablonna) 召开了关于陆地生态系统次级生产力的首次国际性学术会议, 研究重点放在种群水平上。以后又开过三次国际性会议: 1968年7月在英国的牛津、1970年在芬兰的赫尔辛基、1973年在波兰的杰卡诺夫累斯尼 (Dzieskanów Lésny)。后两次的研究重点转为生态系统水平, 尤其是小型兽类对于生态系统的生产、能流和矿质元素循环的影响方面。历史证明, 随着人类对环境施加的影响日益加强, 许多动物对作物和森林等的危害也更为剧烈, 而防治措施从长期看来却是效果不大。生态系统的观点有可能作为有效管理动物危害的基础。

生产力研究, 可以从个体, 也可以从种群、生态系统等其它单位出发。从个体水平的研究属生理学范畴, 但它与种群数量、性比、年龄结构等生态学特征一起, 是种群和生态系统生产力估计所依据的基础。通过试验和观察所获得

的经验数据,按各种有理论根据的假设和数学模型,估计出生产力的各种定量。通过生理学研究能获得相当准确的数据,但对自然种群的平均数量 (\bar{N})、个体一日 ($\bar{N} \cdot T$)、生态寿命 (i)、死亡率 (n)、出生率 (b) 等生态学定量,往往难以做到十分准确。因此,对于自然种群和生态系统生产力和能流的测定,在目前只能说是相当粗糙的。有学者认为,能达到真实情况 90% 的准确度,就算是不错的估计了。

在生产力生态学研究,主要方向有:

(1) 分析单个种群的能量收支问题。为此要尽量准确地测定能量收支中的各种变量 (C , P , R , A 和 FU 等),并利用这些量比较各类动物的生态效率。例如常温动物与变温动物相比,脊椎动物和无脊椎动物相比,比较食草动物、食肉动物和食碎屑动物等。比较的生态效率除前述的 A/C 、 P/A 、 P/C 以外,还有生产量与呼吸量之比 (P/R)、生殖生产量和生长生产量之比 (P/P_g) 等。有些比较是十分有意义的。比较结果有助于阐明动物的生态位 (ecological niche) 和其它生物学特征,是从一个新的角度说明进化适应问题。

(2) 分析特定食物链的能流问题。按现存的数量或生物量来建立 Elton 氏生态金字塔,金字塔可能倒置,但按生产力来建立,始终不会出现倒置。因此这种研究对于了解特定种群在食物链中的作用是很有意义的。在这种研究中,

我们可以从任一种群按营养级向上或向下联系。

当向上联系时(即从植物到食肉动物),我们最感兴趣的是生产量 (P) 和减少量 (E),即被食者种群为捕食者种群可能提供多少的问题。从实践上说,就是对人类有用的资源动物能提供多大产量问题。除了 P 、 E 以外,最有用的指标还有 C_{i+1}/P_i , 即捕食者的消费量与被食者生产量之比,和 Y/P , 即收获量 (yield) 与生产量之比。

当向下联系时,我们关心捕食者对于被食者的生态压力问题。例如 MR_{i+1}/P_i 表示对于下一营养级的生态压力, C_{i+1}/P_i 表明对于下一营养级的生产量的利用程度。从实践上讲,人类可能对有用食物有若干被捕食者或病虫害所侵占。当然,对这些问题分析越深入,各种群的生态作用也就了解越深。

(3) 分析生态系统整体的能流问题。这种研究的目的是比较同一营养级中各竞争种类的相对重要性、以及生态系统各营养级之间、各种不同类型生态系统之间的能流比较。由于这种研究要测定的有关能量关系很多,因此很难达到高度准确;并且各个种的能量关系的细节相对地倒并不重要,因此这种研究是比较近似的,有不少假定(并不是不合理的)。但这种研究往往能提供重要的理论上启示。