

世界森林生态系统结构与功能的研究综述*

蒋有绪

摘要 世界森林植被在地圈、生物圈过程中起有积极的作用,这在近地表大气层物质循环和能量转化中是一些物质的“汇”和能量积聚的“库”,也是另一些物质和能量释放的“源”,而且是大气—植被—土壤系统的生物产量贮库和能量转化的重要通道。世界森林生态系统被认为是适应于由寒冷至热带宽广的气候带,拥有各种不同类型的乔灌木组成,具有最复杂时空结构,最大反馈能力和自组织能力,也即具较大弹性和稳定性的陆地生态系统类型。它是所有陆地生态系统中具最大生物量和生物生产力,是陆地光合产物的主要部分。它由于其复杂的物质循环与能量转化通道,而维持系统的稳定性和生物生产力,并在生物地圈的生物地球化学循环中起有主要作用。迄今森林生态系统结构与功能的研究,仍是全球变化与世界森林生态系统相互关系研究中的首要任务。

关键词 世界森林生态系统、结构、功能

整个地球森林植被是地圈生物圈过程的重要参与者,它既是近地表大气层物质(包括水)循环和能量转化过程一些物质和某种能形式积聚的“汇”,又是另一些物质和某种能形式释放的“源”,而且也是生产者“储库”和大气—植被—土壤系统能量物质转化流通的重要通道。森林生态的自组织能力和系统内中再循环功能不仅是自身结构与功能稳定性和持续生存的基础,而且对生物地球化学过程来讲也是经常的重要的起调节作用“缓冲器”和“阀”的功能。

自从英国 Lovelock J. 和 Margulis L.^[1]于 70 年代提出地球表面温度、酸碱度、氧化还原电位势和大气的气体构成等环境是由地球上所有生物总体所控制,并使地球系统在动态平衡中具有一定自我调节功能;对于对生物不利的环境干扰具有反馈调节环境的能力的 Gaia(大地女神,即指地球自我调节系统)假说后,支持者越来越多,支持的观点中包括了对森林植被在这方面功能和作用的充分估价。但 Lovelock 警告指出:如果千方百计还在增加大气 CO₂ 的“源”,而同时又竭力减少例如热带雨林这样的“库”,Gaia 也可能失去对此调节的控制。由此,向人类提出了保护、发展并利用森林这一巨大陆地生态系统类型在调节生物圈地圈动态平衡中作用的新使命。目前,世界对森林生态系统的生态环境功能的研究,集中说明有以下几方面的贡献,现简要提出。

1 世界森林生态系统被认为是不同区系的乔灌木树种为主体,长期适应由跨越寒带至热带所有气候带的不同水热条件,具有最高的类型多样性的陆地生态系统。

世界森林生态系统可以分布在生物温度平均值 3~30℃,年总降水量 250~8 000 mm,潜在蒸发散 800~0.125 mm 范围的极为宽广,极为不同水热状况的陆地地理空间内,因而它具有最高的类型多样性,和由此孕育有最高的物种多样性和遗传基因多样性。它分布的地理气候条件一般也是人类比较适宜生存的条件,因此决定了它与人类生活极为密切的关联。

1994—03—28 收稿。

蒋有绪研究员(中国林业科学研究院生态环境研究所 北京 100091)。

* 本文为 1992 年国家基金重大项目“我国森林生态系统结构与功能规律”所写的世界规律研究背景材料部分内容。

除了不同传统的经典的如法瑞学派、英美学派的分类外,为了便于寻找能为国际互相交流全球性研究所需要的,可为普遍接受的世界植被分类(主要包括森林植被),一些学者或国际组织都做了努力,如 Whittaker^[2]为前者的代表,他把世界陆地生态系统划为 21 个基本类型(群系型),其中森林类型 9 个,灌林灌丛类型 4 个;UNESCO 采用了 5 个大类 26 个群系型,其中郁闭林 14 个,疏林 3 个,灌林和灌丛 4 个,这更适合于制图需要。

近期,Lieth H., Box E. O., Woodward F. I., Boamgartner 等人^[3,4]比前人更细致地运用气象参数,先从地区模型开始,进而建立了以叶面积指数等为参数的世界植被类型预测模型,与世界实际分布是十分接近的。但由于过于宏观和简略,很难准确描述我国森林植被分布和分类。因此,研究提出适合我国情况和特点的森林植被分类及分布规律是一项重要任务。

2 森林生态系统是巨大的陆地生物基因库。森林生物多样性随着纬度减少,由温带向热带明显增大。由于世界森林的砍伐,尤其是热带森林的砍伐,世界的生物多样性正在急剧下降。

地球上究竟有多少物种尚难说清,人们已鉴定的约有 150 万种,估计总数应在 500~3 000 万左右。研究证明,科属种的多样性森林生态系统中显然的次序为热带森林、亚热带森林、温带亚高山森林、寒温带、亚极地森林^[5]。以植物种而言,Heywood, Horra 在分析了 313 个科(包括被子植物和木本裸子植物)与纬度的关系,Rejmenek 分析了种多样性与纬度关系表明主要与绝对最低温有密切相关。绝对最低温平均每减低 1 °C,就要减少 3 个科^[1]。王荷生^[6]曾列举世界几个大区域估算的植物区系种的密度(表 1)

表 1 植物区系密度估算

地 区 名 称	种 数	种的密度(种/km ²)
原苏联	15 000~20 000	0.000 85
中国	27 000	0.002 8
印度、孟加拉、缅甸、斯里兰卡	20 000	0.005
印度半岛的印度河及恒河平原以南部分	4 000	0.001 9
马来西亚地区	40 000	0.013
巴西	40 000	0.004 6
非洲热带	30 000	0.019

可见,原苏联位于北温带,整个 2 072 万 km² 的面积上只有 15 000~20 000 种,其种密度为 0.000 85,中国主要是温暖气候国家,种的密度平均为 0.002 8,印度—缅甸和马来西亚地区均为热带,分别为 0.005 和 0.013,反映了植物种多样性地理分布的纬度变化规律。印度—缅甸和印度半岛种数和密度的显著差异,表明喜马拉雅山脉和斯里兰卡植物种类丰富。

陆地森林面积由人类文明初期的 80 亿 hm²,减少到目前的 28 亿 hm²,而且正以每年减少 1 800~2 000 万 hm² 的速度进行着,其中主要是热带林的减少。由此引起世界物种多样性的急剧降低,进入 20 世纪以来,平均每天灭绝一个物种,而一个植物种的灭绝,常常导致 10~30 种生物的生存危机^[5]。目前,全球濒危灭绝的有花植物为 1 万种,动物为 1 000 余种,大部分是热带的。到本世纪末,现有的热带雨林估计将有 50% 的面积要消灭,估计将有 50 万~100 万物种会灭绝。

3 森林生态系统是具有最复杂时空结构的陆地生态系统类型,因而也具有较强的反馈调节能力,即较强的弹性和稳定性。

许多学者已调查研究证明了森林生态系统具有较多的空间层次。枯枝落叶层是森林生态系统特有的层次,它不断地积累、分解,把养分归还土壤,它是森林生态系统中植被—土壤两个亚系统间物质循环和能量转换的中间环节,是系统内生物循环的重要功能单位。空间层次的复杂性形成了森林生态系统内部的环境异质性,为不同的生物种提供了不同生态位。因此,森林具有多个层片(即由相同的生活型植物组合的结构单位)。此外,时间尺度上结构变化,如季相变化、年代的振荡变化,也相对复杂。以上这种时空结构变化都与纬度、经度和海拔高度所决定的水热条件有明显关系。

已有研究表明^[3,7,8],森林生态系统的层次、层片结构,远比其它非森林的陆地生态系统复杂。热带森林可以说是陆地生态系统结构最复杂的类型^[9,10]。森林生态系统由于种多样性高、结构复杂,通过各组分间负反馈机制的自我调节能力,比草原、荒漠生态系统要大,稳定性也高。就不同类型的森林来看,其物种的适应性特征不同(见表2),其稳定性也有差异^[11]。热带生态系统虽然稳定性较高,但生态学上却是脆弱的,热带林生态系统的平衡一旦遭受破坏,生物组分就很难恢复,而系统即向热带荒芜灌丛和旱生草坡的逆行演替方向发展,这也正是为什么世界热带林急剧减少和导致物种多样性减小的原因^[10]。

表2 温带和热带森林中种的适应特征(据 Olians 修改)

温带森林	热带森林
1 物种多样性较低	物种多样性较高
2 低矮物种占比例较大	高大物种丰富
3 高生殖率	低生殖率
4 稀有种较少	稀有种较多
5 种子均具有休眠期	种子很少或没有休眠期
6 高的平均传播率	低的平均传播率
7 多数迁移物种	少数迁移物种
8 适应环境变化能力强的物种较多	物种生态位专化性较强,适应环境变化能力强的物种少
9 普食性物种多	专食性物种较多
10 系统整体稳定性较小,但显著高于非森林生态系统	系统整体稳定性较大,弹性较小

4 森林生态系统比其它陆地生态系统类型具有最高的生物量和生物生长量,是陆地生物光合产量的主体。

生物量与年光合净产量的研究是森林生态系统研究中最有成效的部分,IBP 和 MAB 国际项目的开展推动了这个领域的大量工作。

总的讲,森林平均单位面积的生物量约高于草原 20 倍,年净生产量约高 2~3 倍。森林(包含灌林、灌丛和稀树草原类型)的生物量约占陆地生物量总量的 80%以上,年净生产量则占 60%左右。它是支撑陆地生物圈生存的主体,也是人类除农田、草原以外赖以生存的重要物质基础,对于生活在热带的大多数居民而言,它更是不能分离的生命源泉。

森林生态系统之所以具有最高的生物生产力,主要归功于它的巨大的叶面积和较高的光合生产率。Larcher W.^[12]曾很好地概括了不同主要植被类型的平均叶面积指数及其光合效率,他此处的光合效率是根据单位面积净生产力(克干物质)转化为单位面积千卡换算的,即植物组织每克干物质约为 4.2 千卡;这是一个很合理的参数(表 3)

对于世界陆地生态系统年光合生产力随自然地理区域的光热水条件的分布格局,经不少

学者按不同环境要素构建了全球陆地生产力预测模型和色绘分布图,主要有用年总降水量(迈阿密模型)、用蒸散量(蒙特列尔模型和桑斯维特纪念模型)、用生长期长度等,也有根据实测站网的实测数据收集后整理的传统图^[13]。

5 森林生态系统具有较复杂的物质循环和能量转化通道,能通过系统内的生物循环保持系统的稳定性和较稳定的生物生产力,在地圈—生物圈生物地球化学循环中有重要地位。

(1) 森林生态系统的水循环

全球水循环是最基本的生物地球化学循环,它强烈影响着其它各类生物地球化学循环,而且在大气化学及全球环流中起着直接作用。在庞大复杂的全球水循环中,与海洋、冰川等巨大的储库相比,陆地生物量(以森林为主体)在全球水储库分配中只占 2×10^5 kg,是一个极小的储库,但却通过它的蒸发与蒸腾影响着陆地与大气间的水的通量,即陆地降水与水汽返回大气,它们各为 107×10^{15} kg/a 和 71×10^{15} kg/a,通过径流影响土壤的水储库(360×10^{15} kg)和河流水文(36×10^{15} kg)动态,与海洋的水循环发生着关联,通过对山地近地表环境的影响,直接影响冰川线的上下和冰川储库量^[14~16]。因此,森林生态系统的水循环是一个在全球范围说来数值不大,但是影响全局的重要地面景观要素。以上还未考虑因森林变化而影响的水文变化所导致的土壤侵蚀(固体径流过程)的生态作用。

森林生态系统的水量平衡中,树冠截留占降水的相当比重,从世界研究观测的数据看,树冠截留率在 9%~40% 的范围内。截留量除树冠层吸收外,主要由树冠蒸发返回大气;森林有较好的涵蓄因穿透雨下达地表水分的功能。树木的蒸腾可以利用森林土壤 4~6 m 内的水分。不少学者观测表明,森林有较大蒸发散,森林集水区地表径流要小于非森林集水区,有削弱河流洪峰的作用,以地下径流形式补充河流流量,并增加枯水期的径流量,但其总径流量要小于非林区集水区。Hibbert 汇集全世界已研究的记录加以分析,认为可以肯定,砍伐森林一般能增加河川年径流量,最大可达 65%。中野秀章、Richard Lee 也都持此观点。但他们也指出,砍伐森林增加径流量带来的效益被增大洪枯径流比、土壤侵蚀和水质下降、水利用率下降等弊病所抵消了^[17]。

对于森林能否影响降水,学术界的意见基本上认为,森林不可能在很大程度上影响由大气环流所决定的地区降水总格局,但较普遍认为,森林可增加水平降水(即雾、霜、露、雨淞、雪淞等形式的凝结物)。德国巴伐利亚州研究表明,森林边缘从云雾中截流的云滴、雾滴水量达年降水量的 5%,林内为 20%;苏联的研究表明,这种水平降水平均占年降水量的 13% 左右。

(2) 森林生态系统的物质循环

①C 循环 C 循环是涉及生物圈光合物质形成和大气圈 CO₂ 含量的重要循环。除了海洋外,陆地方面仍表明了森林生态系统的巨大作用。现研究估测全世界的储库仍以海洋为主,但海洋与大气圈的 C 通量约与陆地与大气圈的通量相当。陆地土壤 C 储量约为 1200×10^{15} g。生物群(以森林为主体)为 560×10^{15} g。生物群向大气每年吸收 C(以 CO₂、甲烷等形式,但以 CO₂

表 3 不同植被类型叶面积指数及其光合效率

植被型	平均叶面积指数	光合效率
热带雨林	10~11	1.50
落叶阔叶林	5~8	1.00
北方针叶林	9~11(7~38)	0.75
草地	5~8	0.50
冻原	1~2	0.25
半干旱荒漠	1	0.04
农田	3~5	0.60

学者按不同环境要素构建了全球陆地生产力预测模型和色绘分布图,主要有用年总降水量(迈阿密模型)、用蒸散量(蒙特列尔模型和桑斯维特纪念模型)、用生长期长度等,也有根据实测站网的实测数据收集后整理的传统图^[13]。

5 森林生态系统具有较复杂的物质循环和能量转化通道,能通过系统内的生物循环保持系统的稳定性和较稳定的生物生产力,在地圈—生物圈生物地球化学循环中有重要地位。

(1) 森林生态系统的水循环

全球水循环是最基本的生物地球化学循环,它强烈影响着其它各类生物地球化学循环,而且在大气化学及全球环流中起着直接作用。在庞大复杂的全球水循环中,与海洋、冰川等巨大的储库相比,陆地生物量(以森林为主体)在全球水储库分配中只占 2×10^5 kg,是一个极小的储库,但却通过它的蒸发与蒸腾影响着陆地与大气间的水的通量,即陆地降水与水汽返回大气,它们各为 107×10^{15} kg/a 和 71×10^{15} kg/a,通过径流影响土壤的水储库(360×10^{15} kg)和河流水文(36×10^{15} kg)动态,与海洋的水循环发生着关联,通过对山地近地表环境的影响,直接影响冰川线的上下和冰川储库量^[14~16]。因此,森林生态系统的水循环是一个在全球范围说来数值不大,但是影响全局的重要地面景观要素。以上还未考虑因森林变化而影响的水文变化所导致的土壤侵蚀(固体径流过程)的生态作用。

森林生态系统的水量平衡中,树冠截留占降水的相当比重,从世界研究观测的数据看,树冠截留率在 9%~40% 的范围内。截留量除树冠层吸收外,主要由树冠蒸发返回大气;森林有较好的涵蓄因穿透雨下达地表水分的功能。树木的蒸腾可以利用森林土壤 4~6 m 内的水分。不少学者观测表明,森林有较大蒸发散,森林集水区地表径流要小于非森林集水区,有削弱河流洪峰的作用,以地下径流形式补充河流流量,并增加枯水期的径流量,但其总径流量要小于非林区集水区。Hibbert 汇集全世界已研究的记录加以分析,认为可以肯定,砍伐森林一般能增加河川年径流量,最大可达 65%。中野秀章、Richard Lee 也都持此观点。但他们也指出,砍伐森林增加径流量带来的效益被增大洪枯径流比、土壤侵蚀和水质下降、水利用率下降等弊病所抵消了^[17]。

对于森林能否影响降水,学术界的意见基本上认为,森林不可能在很大程度上影响由大气环流所决定的地区降水总格局,但较普遍认为,森林可增加水平降水(即雾、霜、露、雨淞、雪淞等形式的凝结物)。德国巴伐利亚州研究表明,森林边缘从云雾中截流的云滴、雾滴水量达年降水量的 5%,林内为 20%;苏联的研究表明,这种水平降水平均占年降水量的 13% 左右。

(2) 森林生态系统的物质循环

①C 循环 C 循环是涉及生物圈光合物质形成和大气圈 CO_2 含量的重要循环。除了海洋外,陆地方面仍表明了森林生态系统的巨大作用。现研究估测全世界的储库仍以海洋为主,但海洋与大气圈的 C 通量约与陆地与大气圈的通量相当。陆地土壤 C 储量约为 1200×10^{15} g。生物群(以森林为主体)为 560×10^{15} g。生物群向大气每年吸收 C(以 CO_2 、甲烷等形式,但以 CO_2

表 3 不同植被类型叶面积指数及其光合效率

植被型	平均叶面积指数	光合效率
热带雨林	10~11	1.50
落叶阔叶林	5~8	1.00
北方针叶林	9~11(7~38)	0.75
草地	5~8	0.50
冻原	1~2	0.25
半干旱荒漠	1	0.04
农田	3~5	0.60

表8 生态系统保持与调节稳定性的策略与特点对比

项 目	沙漠	冻原	草地	针叶林	阔叶林	热带雨林
造成裸地因子	干旱		火	火/风	风/衰老	衰老/风
迁移	种子	非种子	种子或非种子	种子	种子	种子
定居	周期性	周期慢	中等快	中等快(变异大)	快	极快
竞争	水	水	水/光	光/水	光	光
生物相互作用	低	低	低	中低	中	高
生物反应	低	中等低	中等	中等、高	高	极高(极快)
建立群落	快	快	中快	慢	慢	中慢
混杂性	无外貌的	无外貌的	中等外貌的	高外貌的	高外貌的	高外貌的
Miscellany	无种组成的	无种组成的	高种组成的	高种组成的	高种组成的	高种组成的

森林生态系统在结构功能规律上可以说仍然是一个露出海面的冰山一角,尤其联系到当前世界人类面临需要解决的全球气候变化、生物多样性保护和生物圈的持续发展三大问题,都属解决问题的关键所在,深感其研究任务之繁重性和紧迫性。Gaia 理论的提出和验证,无疑对面积最大、结构与功能最复杂的陆地生态系统——森林生态系统在地球自我调节反馈系统中的作用和地位的研究提出了新的挑战。从这个意义上讲,迄今为止世界上对森林生态系统结构与功能规律的研究只是迈出了第一步,希望我国今后的森林生态系统的研究与国际研究一起共同为再迈出的第二步、第三步做出贡献。

参 考 文 献

- 1 刘建国主编.当代生态学博论.北京:中国科学技术出版社,1992. 396.
- 2 惠特克 R H (周纪伦译).植物群落分类.北京:科学出版社,1989. 406.
- 3 Kimmins J P. Forest ecology(2nd). New York:MacMillan Publishing Co. 1987. 531.
- 4 Woodward F I. Climate and plant distribution. Cambridge;Cambridge University Press,1987. 174.
- 5 麦克尼利 J A(薛达元译).保护世界的生物多样性.北京:中国环境科学出版社,1991. 225.
- 6 王荷生.植物区系地理.北京:科学出版社,1993. 180.
- 7 Spurr S H. Forest ecology(2nd). New York;Ronald Press,1973.
- 8 Barbour M G. Terrestrial plant ecology. London:The Benjamin/Cummings Publishing Co. Inc. ,1980. 604.
- 9 Whitmore T C. Tropical rain forests of the Far East. Oxford:Clarendon Press,1975. 282.
- 10 蒋有绪.关于热带林生态系统平衡的若干理论问题.热带林业科技,1983,(1):1~5.
- 11 蒋有绪.森林生态系统的特点及其在大农业结构中的作用.农业区划,1981,(4):63~72.
- 12 Larcher W. Physiological plant ecology. Berlin:Spring-Verlag, 1975. 252.
- 13 Walter H. Vegetation of the earth(2nd). New York:Spring-Verlag, 1979. 274.
- 14 Friedman H(赵士洞译).全球气候变化科学概论(2).陆地生态译报,1988,(3):1~16.
- 15 美国 IGBP 委员会(张旭东译).地圈—生物圈的全球变化.陆地生态译报,1986,(增刊):52.
- 16 Bolin B(赵士洞译).一个地圈—生物圈研究计划.陆地生态译报,1983,(4):1~7.
- 17 马雪华.森林水文学.北京:中国林业出版社,1993. 398.
- 18 中根周步(张仁和译).森林生态系统中碳素循环的研究.陆地生态译报,1987,(2):20~27.
- 19 佐藤大七郎(夏绍荃译).陆地植物群落的物质生产.北京:科学出版社,1986. 201.
- 20 植物生态学译丛(第四集).北京:科学出版社,1982.
- 21 Binkley D. Forest nutrition management. New York:John Wiley and Sons,1986. 290.
- 22 Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. Л. У. "Наука",1978.

- 23 蒋有绪,徐德应.“天一地一生”宏观研究中的森林与大气间相互关系,见:邹进上主编.气候学研究.北京:气象出版社,1989. 367~372.
- 24 关百钧主编.世界林业.北京:中国林业出版社,1989. 3~22.
- 25 Bormann F H, Likens G E. Pattern and process in a forested ecosystem. New York: Springer-Verlag, 1964. 324.
- 26 Williams C B. Patterns in the balance of nature. London: Academic Press, 1964. 324.
- 27 Lugo A. Diversity of tropical species, biology international. 1988. (Special Issue 19): 37

On Study of Structure and Function of World Forest Ecosystem

Jiang Youxu

Abstract The world's forest vegetation has been playing an active role in the process of geosphere and biosphere. It is the “sink” of matters and the “pool” of certain energy accumulation in the process of material circulation and energy transfer in the near-earth atmosphere, meanwhile it is also the “source” of some other materials and certain energy release. Furthermore, it is the important passage for material circulation and energy transfer of bioproduction stocks and the atmosphere-vegetation-soil system. The global forest ecosystem is regarded as the most diversified terrestrial ecosystem, adapted to the wide range of climatical zones, from frigid to tropic with various tree and shrub species as its main components. Forest ecosystem is a terrestrial ecosystem of most complicated time-space structure with large capacity of feed-back and self-organization, i. e. larger elasticity and stability. This system possesses the most enormous biomass and biological productivity among all the terrestrial ecosystems, which is the principal part of the land photosynthesis production. Owing to its complicated passages for mass circulation and energy transfer, the system itself can maintain the system-stability and biological productivity, which plays an important role in biogeochemical circulation of biogeosphere. So far, the research on the structure and function of forest ecosystem is still of the first tasks in respect of relationship between global changes and world forest ecosystem.

Key words world forest ecosystem, structure, function