



国外优秀生命科学教材译丛

生态学 (第5版) 中文版

The Economy of Nature (Fifth Edition)

- [美] Robert E. Ricklefs
- 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林 主译



高等教育出版社
Higher Education Press



国外优秀生命科学教材译丛

- | | |
|--------------------------|--------|
| ● Lehninger 生物化学原理 (第3版) | 周海梦等 译 |
| ● 微生物学 (第5版) | 沈 萍等 译 |
| ● 分子细胞生物学 (第3版) | 王喜忠等 译 |
| ● 遗传学原理 (第3版) | 乔守怡等 译 |
| ● 生态学 (第5版) | 孙儒泳等 译 |
| ● 发育生物学原理 (第2版) | 赵彦修等 译 |
| ● 神经科学——探索脑 (第2版) | 王建军等 译 |
| ● Roitt 免疫学基础 (第10版) | 丁桂凤等 译 |
| ● 生物学导论 | 安利国等 译 |
| ● 基因克隆和DNA分析 (第4版) | 魏 群等 译 |
| ● 基因操作原理 (第6版) | 瞿礼嘉等 译 |
| ● 生物信息学 | 钟 扬等 译 |

www.hep.com.cn

ISBN 7-04-012195-6



9 787040 121957 >

定价 148.00 元

外优秀生命科学教材译丛

生态学 (第5版) **中文版**

The Economy of Nature (Fifth Edition)

[美] Robert E. Ricklefs

主译 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林

译者 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林

王崇云 李 鹏 李彦玲



高等教育出版社
Higher Education Press

图字: 01-2001-4448 号

Robert E. Ricklefs

The Economy of Nature(5e 2001)

ISBN 7-04-012195-6

Copyright © 2001 by Robert E. Ricklefs

Chinese(Simplified Characters only)Trade Paperback copyright © 2004 by Higher Education Press

Published by arrangement with W. H. Freeman & Company, Publishers

Through Art & Licensing International, Inc., U.S.A.

ALL RIGHTS RESERVED

本书中文简体字翻译版由高等教育出版社和美国 W. H. Freeman & Company 合作出版。未经出版社预先书面许可,不得以任何方式复制或抄袭本书的任何部分。

图书在版编目(CIP)数据

生态学:第5版/(美)里克莱夫斯(Ricklefs,R.E.)著;
孙儒泳等主译. —北京:高等教育出版社,2004.7
书名原文: The Economy of Nature
ISBN 7-04-012195-6

I. 生… II. ①里…②孙… 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 048599 号

策划编辑 林全安 责任编辑 潘超 邹学英 封面设计 王凌波
版式设计 吴雪梅 责任印制 宋克学

出版发行 高等教育出版社

购书热线 010-64054588

社址 北京市西城区德外大街4号

免费咨询 800-810-0598

邮政编码 100011

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

总 机 010-82028899

<http://www.hep.com.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京凌奇印刷有限责任公司

开 本 889×1194 1/16

版 次 2004年7月第1版

印 张 31.75

印 次 2004年7月第1次印刷

字 数 1 200 000

定 价 148.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

译者序

生态学是一门年轻、迅速扩展的学科,内容广泛,分支众多,与人类实践关系密切,特别是关于人类社会的持续发展。生态学目前已经成为不少专业的基础课。高等教育出版社为贯彻教育与国际接轨的方针,在积极组织出版我国自编教材的同时,也选择一些国外优秀教材组织翻译出版。在生态学领域,我们挑选了2001年美国W. H. Freeman & Company出版的Robert E. Ricklefs的*The Economy of Nature* (《自然的经济学》,即《生态学》)第5版。

该教材按生命与自然环境、生态系统、生物体、种群、种间相互作用、群落和生态学应用7部分编写。作者在这本生态学入门书中始终贯彻三个原则:有扎实的博物学(natural history)知识基础;生物体是生态学的基本单位;进化论思想居生态学研究的核心地位。全书很好地平衡了理论与实验研究和生态模式的经验事例,不仅在第25章和第26章专门介绍了应用生态学,而且几乎在每章介绍基本原理时,都使用应用性很强的事例。作者特别强调人类活动对于各种生态系统过程的影响和破坏,并明确指出:人类持续生存的关键是人类与生物圈建立其持续的相互作用,也就是要保护好生物圈和生态系统的种种生态过程,所以要学习好生态学。

本版教材明显是与时俱进的,例如,在有寄生物感染时,有性生殖适合度的收益新研究(第11章);以种群不同尺度的取样来测定种群过程(第13章);雀喙大小的进化反映了由于厄尔尼诺事件所造成的食物资源的变化(第16章)等。

这本教材十分重视教育过程中的师生互动,培养学生自学和初步研究的能力。该书编排精心,重点突出,正文中安插了175个建立新概念用的技巧块,帮助说明基础概念和数学模型。例如,生态学家在野外(Ecologists in the Field)块描述经典的和实验的研究案例;生态学实践(Practicing Ecology)块是章末检验学生知识的综合性问题。上网求知块是帮助教师和学生上网,到E-学习中心(E-Study Center)自己进行有指导的研究。

本书由华南师范大学、北京大学、北京师范大学和云南大学的四名教授主译,其分工如下:

孙儒泳:前言,第1、10、11、12、25、26章,术语表

尚玉昌:第13章至第20章

李庆芬:第2、3、4、9章

党承林等:第5章至第8章、第21章至第24章。

限于译者的英语和业务水平,不当和错误之处敬希有关专家和读者批评指正。

孙儒泳

2004年2月于华南师范大学

前言

持久观点与组织结构

本教科书自始至终都对入门生态学教学三条原则特别重视：

第一，博物学知识的扎实基础。我们对于栖息地及其留居生物了解得越多，就能归纳得越好。

第二，把生物看作是生态学的基本单位。种群、群落和生态系统的结构和动态反映了组成它们的生物体的活动和生物体之间的相互作用。例如，昆虫种群上升到爆发的程度，取决于种群中个体的生殖力和存活的情况，而生殖力和存活状况又转而反映了个体与资源、捕食者和环境的相互关系。同样，生态系统中营养物质的更新，很大程度上取决于微生物的活动，它们吸取和代谢的废物变成植物可以利用的资源。

第三，进化论思想在生态学研究中的核心地位。所有生态学系统的性质表达了其组成物种的进化适应。不了解种群的进化动态，就不可能理解生态学系统如何发展、运作及应对干扰。

因此，本书是这样组织的：第1章~第4章，一开始就介绍给大学生物理环境和有机体对于其周围环境的适应方式；然后用第5章介绍生物群系的概念，以表示地球上栖息地的多样性；第6章~第8章讨论能量和元素如何在生物圈的不同成员之间移动，强调生命与物质世界的联系；本书在第9章~第12章讨论生物层次的过程，这些章的焦点是适应(adaption)和生物作出的基本权衡(trade-offs)；接着在第13章~第16章讨论种群结构和动态，并在第17章~第20章介绍了不同物种种群之间的相互作用，包括捕食者-猎物的相互作用和竞争；第21章~第24章讨论生态群落的组织和调节，强调生态学系统如何不断地经受挑战、如何维持，以及这些生态系统的动态如何形成全球生物多样性的格局；第25章~第26章则综观环境问题及解决这些问题的一些手段。

本版的新点

材料新

●更新的内容。新版更新了正文中许多内容，以反映生态学最近的研究结果与思想。例如，在有寄生虫感染时，增加了有性生殖的适合度收益的新研究(第11章)；应用稳定放射性核素同位素估计冰期海水的温度(第4章)；以分析森林动态了解热带乔木的多样性(第23章)；以种群不同尺度的取样来测定种群过程的大小(第13章)；通过环境过滤对于地区物种库内的物种进行分类，并形成局域群落(第23章)；雀喙大小的进化反映了由于厄尔尼诺事件所造成的食物资源的变化(第16章)。

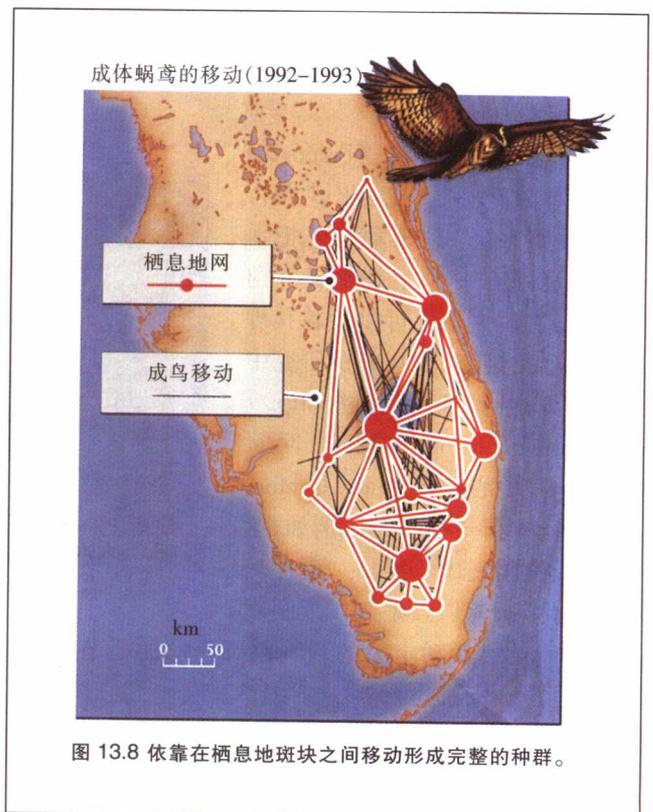


图 13.8 依靠在栖息地斑块之间移动形成完整的种群。

● **更早的和更多的进化内容。**为了响应在入门生态学中要求教更多进化论的趋势,新版在第9章介绍了达尔文进化论的基本概念“生命对变化着的环境的适应”。该章结合了自然选择、适应和进化论。这些材料是在许多个体和种群生态学之后作为其影响力出现的。进化论的一些其他内容和前几版一样整合在文中的其余部分。

● **更多的野外生态学。**如果大学生们能够看到概念是如何提出来的和如何被应用的,那么他们就会充分领会到这些概念的价值。考虑到这一点,实践生态学的内容被突显出来,并在第五版中增加了许多内容。这种新的方式用两种途径展示:

生态学家在野外(Ecologists in the Field) 描述经典的和实验的研究案例。全书中有超过30余位生态学家在野外的案例。例如,第17章“捕食与植食”包括两个生态学家在野外部分。有一个描写了较大的捕食者捕猎较大猎物时的比较分析和取食-时间模型;另一个是捕食者对于蝌蚪的行为和生长影响的实验分析。

生态学实践(Practicing Ecology) 在每一章末尾出现综合性问题。每一个“生态学实践”把本章概念联系在一个生态学研究内容之中。然后大学生可以检验其理解的概念和研究计划、分析研究中得到的数据,最后,通过 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 网页的E-学习中心(E-Study Center)自己进行有指导的研究。例如,第4章末尾的生态学实践“自然环境的变化”,其焦点是气候变暖对于动物和植物活动定时的影响以及活动的季节性改变使种群和生态系统被破坏的潜在可能性。

生态学家在野外

青蛙蝌蚪对捕食者的回避与生长

当捕食者迫使猎物生活在食物条件较差的区域时,虽然回避了危险但却限制了猎物的生长速率。密歇根大学的 Rick Relyea 和 Earl Werner 曾用牛蛙(*Rana catesbiana*)在实验室和野外进行实验,说明了捕食风险对生长的影响。在野外实验中他们把刚孵出的放笼装的蜻蜓稚虫或鱼。

生态学实践

检验你的知识

空间和时间的变化

在本章我们已经讨论到,自然环境的变化在决定生物分布和多度的生态相互作用中起重要作用。生物个体对于气候变化的反应方式,对于其生存和繁殖成功至关重要。因此,了解过去和现在气候变化模式对植物和动物的影响是重要的,使我们可以预测环境未来变化的可能影响。



● **更多的定性内容。**新版更重视数学模型定性处理,同时,对于数学表达,以更易于理解的方式逐步出现,并伴有文字解释。当大学生进入 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 网页的E-学习中心,学习数学模型时就能够得到额外的引导。在网上,他们能够找到活化图(Living Graph),活化图是关键数学模型的计算机模拟,例如 Lotka-Volterra 方程和 logistic 方程。在正文中,用“上网求知”(Help on the Web)的图标来表示活化图模拟。

教师和大学生讨论许多数学,已经超出本课程的范围,所以正文中不再有,而放置在本书的E-学习中心中。这些主题可以用来丰富课程内容,正文中“网上更多”(More on the Web)图标可以找到这些丰富的主题。

对大学生教学的加强

● **新的技巧程序 (New art program)。**新版有 175 个建立新概念用的技巧块,20 个新地图,35 个气候图和 70 个描述实验的图表。这比上一版增加了 50% 的技巧程序。这些新技巧出现在能够帮助说明基础概念和数学模型的地方。图表被简化,实验数据就更加容易接受了。许多图表的表达力加强,加进了实验地点和实验生物的图。每一个图表都经过检查,以保证它能够帮助大学生读出并理解生态学概念、图表和模型。《生态学》即《自

该方程可以采用如下方式表达:

$$\left(\begin{array}{l} \text{种群} \\ \text{增长率} \end{array} \right) = \left(\begin{array}{l} \text{当 } N \text{ 接近 } 0 \text{ 时} \\ \text{的内禀增长率} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{l} \text{种群} \\ \text{大小} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{l} \text{因拥挤引起} \\ \text{的增长下降} \end{array} \right)$$

依据这个逻辑斯谛方程 (logistic equation),指数增长方程将作为种群大小的一个线性函数而下降,这种下降与美国的人口资料十分吻合(图 14.15)。

上网
求知

访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 利用人机对话搞清楚逻辑斯谛方程如何描述一个总是趋向于环境容纳量的种群。

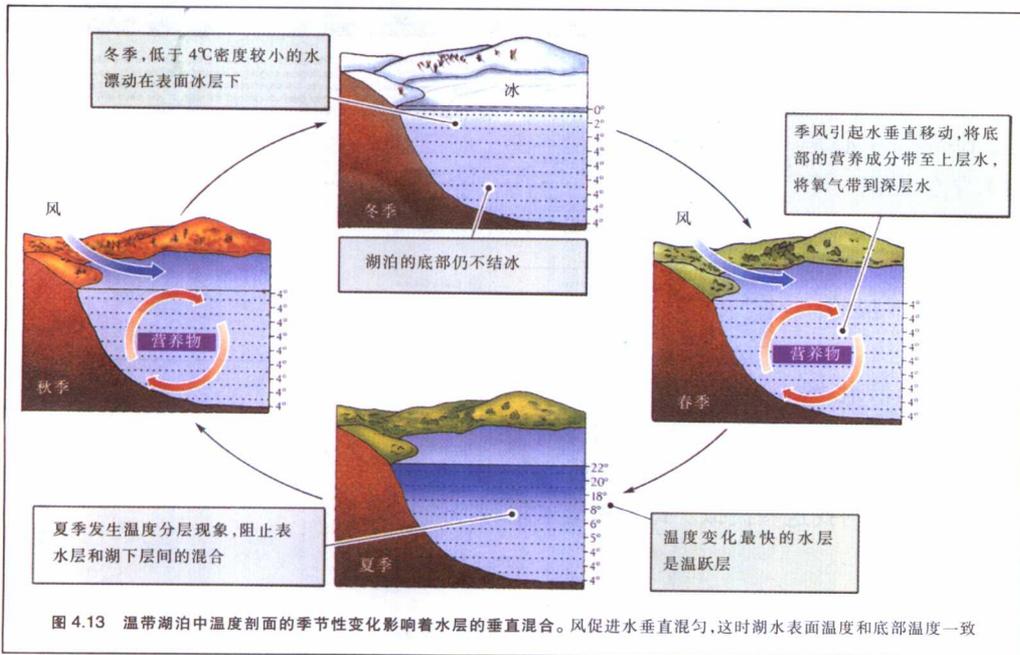
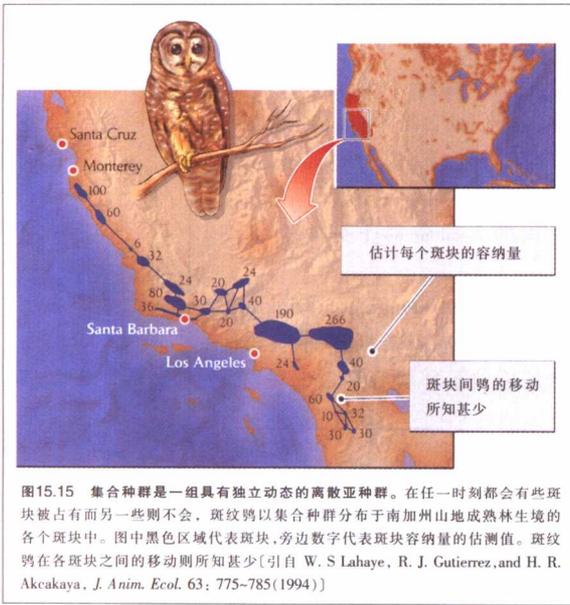


图 4.13 温带湖泊中温度剖面的季节性变化影响着水层的垂直混合。风促进水垂直混合,这时湖水表面温度和底部温度一致

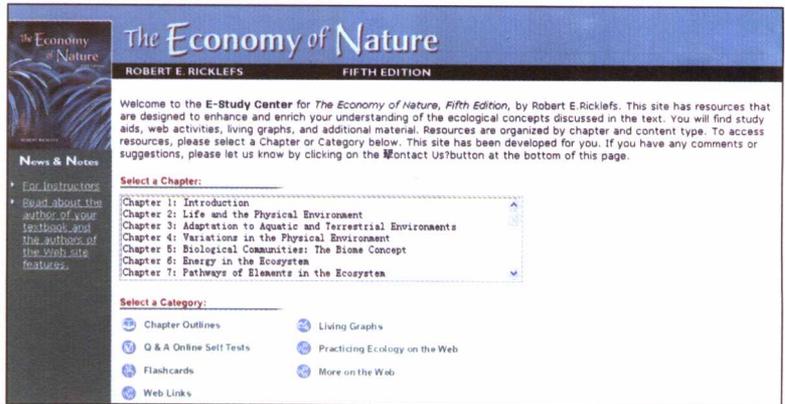
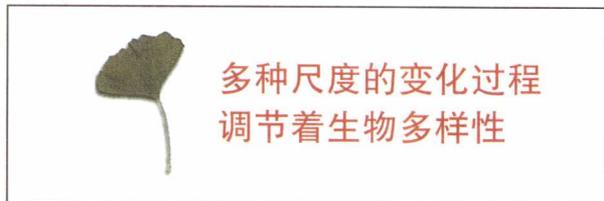


然的经济学》总是包括优良的照片,我们继续保持这个传统。

●新的和革新的教学技巧 (New and innovative art pedagogy)。技巧程序也描绘了帮助大学生领会技巧和从技巧返回到正文的线路。现在,通过技巧加工的图表注释能够让大学生把数据与概念连接起来。如果有用,数字就指明一个生态过程或模型的步骤。在每个图例开始的全句图题,陈述了图表和照片实际可以得到的信息。地图也被广泛地使用。

●新的章节结构 (New chapter structure)。新的章节结构设计,使读者更加容易管理好教材。在每一章中,全句标题清楚地说明各节的目的。在每章的开始列出了该章的所有全句标题,综观了这一章的关键概念。节分为亚节,使教师更加容易分配阅读作业和使大学生更加容易管理作业。

●新的 E-学习中心 (E-Study Center)。在网页 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 有 E-学习中心。E-学习中心是正文提供的一个网址,它给大学生提供一个加强、检验和扩大他们掌握教材的地方。E-学习中心的设计帮助教师和大学生上网,并作为生态学课程学习环境之一,提供以下帮助:



模拟 (Simulations) 活化图

(Living Graph)其交互式视频帮助大学生精通重要生态学模型,例如指数和几何增长,logistic 方程,和 Lotka-Volterra 模型。正文中“上网求知”图标,给大学生指明在什么时候上网找这些模拟。每个指南末尾练习的答案,可以直接发送给教师评分。

实践考试 (Practice Tests) 是帮助大学生准备考试用的。考试页的每个考试答案,是作为大学生做完一个实践考试以后再读教材的快速指南。



考试加强主题 (Test Enrichment Topics) 和网上研究链接 (Web Research Links) 正文中“网上更多”图标告诉大学生上网找比正文更加强化的额外主题。

生态学实践 网上研究链接 (Web Research Links) 每章末尾的生态学实践综合问题是指在 E-学习中心容易进入的正文中提到的网址。

给教师的补充

● 演示工具

新 正文图像和幻灯片,由北卡罗来纳州立大学的 Thomas Wentworth 制作,它以下面方式提供:

- 双平台 CD-ROM, ISBN 0-7167-3982-8
- <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

全部正文图像以任何图像软件都适用的 JPEG 和 PICT 格式提供。还提供了专门为本版制作的幻灯片。教师用这些工具可以迅速建立讲课用的演示材料,与讲课大纲和图表结合在一起,同时内容可以存于本地计算机,或在 Internet 上找到。

更多 更多的投影胶片

ISBN: 0-7167-3983-6

包括正文中的 300 张图表,专门是为大讲演厅制作的、易读的大格式图表。透明片经过标准测试,适合于大学的会堂(1 000 座位, 8 英尺×10 英尺银幕)。标注是加大的、黑体的,复杂的图表分开为几页,其彩色已被选择,可达到最好的投影效果。

● 课程管理工具

新 WebCT e-Learning

- <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

全部补充的内容都可以从 WebCT 的课程网站下载。

新 教师网上资源

- <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

Ricklefs 网址的教师使用部分受密码保护。包括 JPEG 和 PICT 格式的正文全部图表、讲课大纲幻灯片、试题库文件、网上查问记录、投影透明片目录和可以下载的 WebCT 文件夹。

● 评估工具

新 试题库由北卡罗来纳州立大学的 Thomas Wentworth 制作,用下面方式提供:

- 双平台 CD-ROM, ISBN 0-7167-3986-0
- 印刷品, ISBN 0-7167-3985-2
- <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

新试题库提供数百个多重选择题、填空题和简单问题。每章还有至少 5 个根据真实实验和数据,或者假设情况设计的与应用相关的综合问题。容易使用的 CD 版本,一张盘内包括 Windows 版和 Mac 版,其格式允许教师增加、编辑和再排列的问题。

试题库的 PDF 文件可以在 Ricklefs 网址的密码保护页中找到。同样,CD-ROM 和网址也包括由 Brownstone 研究组的特许证所授权的 E-考试管理 (electronic test manager)。有特许证明的教师能够在试题库中建立自己的考试卷,可以按需要来增加、编辑和重新排序。教师也可以在一个网络中或 Internet 上,建立和管理安全考试,问题中加入了多媒体和交互式的习题。特许软件 (Diploma Software) 允许教师把考试限制在特定的计算机和考试时间内,并且,包括一套评分和结果分析系统。

新 考试实践由北卡罗来纳州立大学的 Thomas Wentworth 制作,并由 Question Mark 加强其功能。

- <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

本考试实践允许教师安全地利用预先写好的各章多重选择题(不是从试题库而来的)容易地在网上测试大学生。大学生能即刻收到反馈,并且能够多次地测试。教师可以看到测试结果,大学生可以提问题,也可以通过 E-mail 得到每周的结果。Question Mark's Perception 是广泛用于网上测试和评估的工具,具有完善的媒体接受力。

(孙儒泳 译)

致 谢

完成一本书要有许多人的通力合作和共同的洞察力,但是,在完成全书的过程中难得有充分时间,进行个人交流以达到很高品位,使作者有非同一般的愉快,和产生一本使读者感到质量高的书。《生态学》第5版也是这样。执行编辑 Sara Tenney, 责任编辑 Randi Rossignol, 和美术编辑 John Woolsey 以他们对书本和读者的理解而特有的敏感性对本书的出版给予了特别的贡献,他们长期而令人兴奋地通力合作,共同在一起通读全文和审阅图表。Sara 提出了新版书的风格和方向,她指导了整个过程并避免离开轨迹,自始至终给予支持与鼓励。我与 John 合作,共同完成这本书的设计已经接近 30 年,她具有独特而可靠的设计见识,在书中把获得知识与视觉吸引力合理地结合起来。通过 Randi 机敏的编辑使本书具备了严格的结构和生动易懂的语言。通过她不断的鼓舞和温和的激励,使我的兴趣和热情得以持久保持,并教我许多写作的技巧。

我要特别感谢美编主任助理 Victoria Tomaselli, 图片编辑 Jennifer MacMillan, 助理编辑 Joy Hilgendrof, 策划编辑 Diane Davis, 加工编辑 Norma Roche, 生产编辑 Nancy Brooks 和 Penelope Hull, 感谢他们的辛勤工作和敬业精神。感谢 Freeman W H 电子出版中心经理 Sheridan Sellers, 印制 Susan Wein, 高级绘图员 Bill Page, 绘图员 Shawn Churchman, 感谢他们高效率地为本书做许多工作。

对我特别重要的是我的同事们,他们阅读手稿、提出有价值的建议和指导。我向他们表达我的感激之情: Peter Alpert, University of Massachusetts, Amherst; David M. Armstrong, University of Colorado; Stephen G. Bousquin, Oklahoma State University; Martin S. Cohen, University of Hartford; Mark D. Decker, University of Minnesota; Evan H. DeLucia, University of Illinois;

George F. Estabrook, University of Michigan; Paul W. Ewald, Amherst College; Lloyd C. Fitzpatrick, University of North Texas; Bradford A. Hawkins, University of California, Irvine; Lauraine Hawkins, Pennsylvania State University, Mont Alto; Stephen B. Heard, University of Iowa; Robert D. Holt, University of Kansas; Keith T. Killingbeck, University of Rhode Island; Douglas W. Larson, University of Guelph; Michael E. Loik, University of California, Santa Cruz; James B. McGraw, West Virginia University; Joseph F. Merritt, Carnegie Museum of Natural History; Jon C. Pigage, University of Colorado, Colorado Springs; John M. Pleasants, Iowa State University; Willem M. Roosenburg, Ohio University; Sallie Sheldon, Middlebury College; Steve R. Simcik, Texas A & M University; Robert J. Steidl, University of Arizona; Alan E. Stiven, University of North Carolina, Chapel Hill; Irwin A. Ungar, Ohio University; Thomas Wentworth, North Carolina State University; Peter Wetherwax, University of Oregon; Loreen A. Woolstenhulme, Brigham Young University.

此外,美国生态学会 1999 年 8 月在 Spokane, Washington 召开的讨论会上,本书编辑与教师们相遇,他们的想法和反馈意见对大学生和教师的补充计划很有帮助。感谢这些参加者,他们是 Robert Christopherson, American River College; Andy Guss, Utah State University, Gregg Hartvigsen, SUNY Geneseo; Jack Hayes, Paine College; Elizabeth Newell, Hobart and William Smith Colleges; Douglass Slack, Texas A & M University; Thomas Wentworth, North Carolina State University.

(孙儒泳 译)

目 录

前言	IX	植物从土壤水中获得矿物营养	50
致谢	XV	光合作用随光照水平而改变	51
第1章 绪论	1	植物利用高水压调节光合作用	52
生态学系统可以小如生物个体,大如整个生物圈	2	盐平衡与水平衡紧密相伴	54
生态学家从不同的透视角度研究自然	5	动物以小有机分子形式排出多余的氮	58
植物、动物和微生物在生态学系统中起不同的作用	6	水保存机制在热环境中是重要的	58
栖息地定义生物在自然中的位置;生态位	9	生物保持稳定的内环境	59
定义其功能地位	10	大型动物通过循环系统输送氧到组织中	60
一切生态学系统及其过程都有特征性的时间和空间尺度	13	逆流循环增加了流体间热和物质的传递	62
生态学系统服从物理学和生物学一般原理	14	每个生物体在有限条件范围下功能最佳	63
生态学家通过观察和实验研究自然界	17	生态学家在野外	
人类是生物圈中重要的组成部分	19	斑块状分布的土壤营养物质对植物生长的影响	51
人类对于自然界的影响已上升为生态学研究的焦点	17	生态学实践	
生态学家在野外	16	适应与保护	65
一个假说的实验检验	21	第4章 自然环境的变化	67
生态学实践	23	太阳辐射能确定了全球的温度和降雨模式	68
谁、怎样和为什么	24	洋流重新分配热和湿气	72
第2章 自然环境	26	气候的季节变化由太阳顶点的运动造成	72
水具有许多适合维持生命的特性	27	温度和风驱使温带湖泊中形成季节性周期	75
所有自然水体都含有可溶性物质	28	气候维持不规则的波动	76
氢离子浓度深刻地影响着生态系统	31	地形和地质特征引起气候的局部变异	80
生物的能量转换与碳和氧密切相关	32	气候和地下岩床决定了土壤的多样性	81
无机养分的可利用性影响着生命的丰度	35	生态学家在野外	
光是生物圈能量的主要来源	38	50万年的气候记录	80
热环境为热的获得和丧失提供了几种途径	39	土壤或森林,谁第一个出现?	86
生物必须应付极端温度	37	生态学实践	
生物通过许多物理刺激来感觉环境	43	空间和时间的变化	88
生态学家在野外	45	第5章 生物群落:生物群系的概念	91
在热带岛屿上保持凉爽	46	气候是决定植物分布的主要因素	93
生态学实践	47	地形和土壤的变化影响着当地植物的分布	94
未来的自然环境	48	形态和功能的适应与环境吻合	95
第3章 对水和陆地环境的适应	48	气候确定了陆地生物群系的边界	96
水的可利用性取决于土壤的物理结构	47	Walter 气候图区分出主要的陆地生物群系	98
植物通过根细胞的渗透势从土壤中得到水	48	温带气候带的年均温度在 5~20 °C 之间	101
蒸腾作用促进水从根移动到叶	48	北方气候带和极地气候带的年均温度低于 5 °C	105
控制叶子水分散失是对于旱环境的适应	48	赤道气候带和热带气候带的年均温	
		在 20 °C 以上	107
		水生生态系统的生物群系概念需修正	109
		生态学实践	

变动的生物群系边界	113	生态学实践	
第6章 生态系统中的能量	115	深海火山口附近的养分和生产力	162
Alfred J. Lotka 发展了生态系统的第一热力学概念	116	第9章 适应在变化的环境中生活	164
初级生产借助光合作用同化能量和生产有机物	118	适应是影响进化适合度特性的自然选择的结果	166
营养级间的能量传递效率只有 5%~20%	121	表型是生物个体在形态和功能上的基因型表现	167
能量以不同的速率通过生态系统	124	每类生物有一个受环境条件限制的活动空间	167
生态系统能量学是对生态系统中能量传递的概括	126	生物能够选择微栖息地	168
生态学家在野外		驯化是响应环境变化在结构上作出的可逆性变化	170
初级生产量可用气体交换法或植物生长量测定	118	发育反应是响应环境中持久稳定改变而产生的不可逆变化	171
生态学实践		迁移、贮存和休眠能使生物在极端环境中生存	172
食物链有多长?	128	动物搜索食物在一定程度上扩大其适合度	175
第7章 生态系统中元素的循环途径	130	生态学家在野外	
能量转换和元素循环密不可分	131	棕曲嘴鹈鹕对温度和小栖息地的选择	169
生态系统可模型化为一系列相联结的分室	131	欧椋鸟的最佳摄食	176
水为生态系统中的元素循环提供了一个物理模型	132	风险-敏感摄食实验	177
碳循环与生物圈的能流紧密相连	134	生态学实践	
氮在生态系统中循环时呈现多种氧化态	138	可变环境的耐受	179
磷循环在化学上不复杂	141	第10章 生活史和进化适合度	181
硫存在多种氧化和还原形式	142	资源分配中的权衡为了解生活史提供了基础	183
微生物在元素循环中起多种作用	143	表型可塑性使个体能够适应环境的变化	184
生态学家在野外		生活史沿着慢-快连续谱变化	188
泥盆纪大气 CO ₂ 浓度急剧下降的原因是什么?	137	生活史代表生物体各种矛盾需求的最好解决	189
生态学实践		生活史平衡当前生殖与未来生殖之间的权衡	190
甲烷生成	145	单次生殖的生物只繁殖一次然后死亡	193
第8章 陆地生态系统和水域生态系统的养分更新	147	衰老是生理机能随年龄增加而下降的表现	194
陆地生态系统的养分更新主要发生于土壤	148	生态学家在野外	
植物碎屑的质量影响养分更新速率	149	一个相互移植实验	186
菌根是真菌和植物根系的共生体	150	欧洲红隼亲体投入的花费	189
气候影响养分更新速率	151	生态学实践	
在水域生态系统中,养分在深水层和沉积物中缓慢更新	155	生活史令人惊奇	197
水域生态系统中温度分层阻止垂直混合	157	第11章 性与进化	199
养分经常制约着海洋的生产量	158	有性生殖是两个个体遗传物质的混合	201
氧耗促进深水区某些养分的更新	159	有性生殖是昂贵的	202
磷浓度控制着湖泊的营养状况	160	产生遗传多态后裔的优势使性被保护下来	202
外部和内部的高养分输入使河口湾和沼泽具有高生产力	161	个体可能有雌性功能、雄性功能,或两者兼具	206
生态学家在野外		后裔性比受进化所修饰,并使个体适合度最大	207
全球变暖将会加快北方林土壤中有机物的分解吗?	154	交配制度描述种群内雌雄配对的格局	209
铁能限制海洋生产力吗?	158	性选择导致雄-雄格斗和雄性精细华丽的妆饰	211
		生态学家在野外	
		淡水蜗牛的寄生物与性	204
		生态学实践	

雌性两性异体: 百里香	215	集合种群是由个体的移动联系在一起	
第12章 家庭、社会和进化	217	的离散亚种群	276
领域和优势等级构成了种群内的社会相互作用	218	偶然事件可能使小种群走向灭绝	279
集群生活使个体获益和受损	220	生态学家在野外	
自然选择平衡了社会行为的花费与收益	220	丽蝇种群的时滞和波动	275
亲缘选择促使利他行为利于亲缘个体	221	莱茵河沿岸草原斑块中的集合种群	277
扩展家庭内个体间合作意味着亲缘选择的作用	223	生态学实践	
对策论分析证明无关系个体之间的合作的困难	225	种群和自然保护区设计	281
亲代与子代可能在亲代投入水平上发生冲突	226	第16章 种群遗传与进化	283
真昆虫社会起源于同胞间利他行为和亲代优势	227	突变与重组是遗传变异之源	284
生态学家在野外		全部个体的基因型构成种群的基因库	286
合作行为常是利他行为吗?	223	哈迪-温伯格法则决定大种群平衡时等位基因	
生态学实践		和基因型的频率	286
愤怒的蚂蚁	229	多数自然种群都会偏离哈迪-温伯格法则	287
第13章 种群结构	232	自然选择可以是稳定选择、定向选择或分裂选择	292
种群的地理分布决定于生态上适宜的栖息地	233	等位基因频率的进化改变已在自然种群中得到证实	295
种群内部个体的散布反映栖息地的异质性		生态学家可以从种群遗传学研究中得出	
和社会相互作用	234	有用的结论	297
种群存在于异质性景观中	236	生态学家在野外	
可用几种方法种群大小进行估算	241	植物的近交衰退和选择性败育	289
个体移动可保持种群的空间连接	242	选择与黑化蛾的频率变化	295
生态学家在野外		生态学实践	
珊瑚多度的变化尺度和大堡礁的恢复	238	种群遗传学和进化速度	297
一个实验种群的理想自由分布	240	第17章 捕食和植食	299
生态学实践		捕食者有利用其猎物的适应性	301
繁殖体与气(水)流	244	猎物具有逃避其捕食者的适应性	304
第14章 种群增长和调节	246	寄生物具有确保其在寄主间散布的适应性	307
种群增长依靠倍增而不是加成	247	寄生物-寄主系统的特征是具有致病性	
种群增长速度取决于年龄结构	250	和抗性的适应	309
生命表是对特定年龄存活和生育力的概括	253	植物具有防御植食动物的形态和化学适应	309
生命表能够估算内禀增长率	256	植食动物可以有效控制一些植物种群	311
种群大小受密度制约因素调节	261	生态学家在野外	
生态学家在野外		哺乳动物捕食者及其猎物的相对大小	302
组建自然种群生命表	254	青蛙蝌蚪对捕食者的回避与生长	304
白尾鹿种群的密度制约	263	生态学实践	
生态学实践		防御的代价	313
负密度制约	265	第18章 捕食动态	315
第15章 种群的时空动态	268	消费者可以限制资源种群	316
波动是自然种群的常规	269	捕食者和猎物种群常常表现为有规律	
时间变化影响种群年龄结构	272	的周期性增长或下降	318
种群周期是由种群对自身密度的反应时滞引起的	272	捕食者-猎物的相互作用可以用简单	
		的周期动态模型进行模拟	321
		Lotka-Volterra 模型的改进型能体现更复杂	

的捕食者-猎物关系	324	食物关系将群落组织成食物网	372
几种因素常可减小捕食者-猎物模型中的波动	327	营养级受上一级捕食者和下一级生产量的影响	375
捕食者-猎物系统可以有一个以上稳定状态	328	生物群落内物种相对多度的变化	377
生态学家在野外		物种数目随取样面积的增加而增加	379
Huffaker 关于螨种群的实验	319	多样性指数以相对多度来衡量物种丰富度	381
检验 Lotka-Volterra 模型的预测	323	生态学家在野外	
生态学实践		物种如何沿生态梯度分布?	371
把捕食者-猎物模型应用于野生生物管理	330	岩石潮间带的食物网复杂性	373
		养分增加如何影响水生生态系统营养级?	377
第 19 章 竞争	333	生态学实践	
消费者的资源竞争	335	植物上的植物	383
在实验条件下物种不能共存导出竞争排除原理	337		
竞争和共存理论是逻辑斯谛增长模型的扩展	338	第 22 章 群落发育	385
野外研究表明竞争在自然界普遍存在	339	演替系列的概念包含演替变化的所有阶段	386
植物竞争在富养生境和贫养生境有所不同	340	演替发生的部分原因是定居者造成的环境改变	392
通过利用共占资源或直接干扰而引起竞争	341	早期和晚期的演替种具有不同的适应性	395
竞争结果可能受捕食者影响	344	某些顶极群落由极端环境条件维持	396
生态学家在野外		多变环境及不稳定的演替顺序导致暂时性	
受一种以上资源的限制	336	顶极和循环顶极	398
森林阔叶草本植物竞争的实验研究	339	生态学家在野外	
藤壶竞争空间	342	断层大小如何影响海洋硬基质上的演替?	390
无尾两栖类群落中的捕食和竞争	345	北卡罗来纳州 Piedmont 地区的撂荒地演替	393
生态学实践		生态学实践	
不对称竞争	346	演替发挥作用	400
第 20 章 协同进化和互惠共生	348	第 23 章 生物多样性	403
颞颥物是在彼此反应中形成的	350	大尺度的多样性格局能反映纬度、栖息地异质性和生产力	404
植物-病原物系统的协同进化揭示了基因型与基因型的相互作用	351	多样性兼有区域和局域组分	406
消费者和资源可以达到进化平衡	353	局部群落是区域物种库的一个子集	407
竞争能力显示出遗传变异和对选择的反应	354	生态释放为局部相互作用提供证据	408
竞争种群的特性通过性状替换而发生趋异	356	多样性可理解为生态位关系	409
互惠共生生物具有互补功能	356	多样性的平衡理论均衡着迁入和迁出物种的因素	413
协同进化是种群之间的相互进化反应	358	热带地区树种高度多样性的解释着重于森林动态	416
生态学家在野外		生态学家在野外	
拟寄生物-寄主系统进化的研究	350	湿地植物群落中的物种拣选	407
关于竞争优势进化的研究	355	岛屿动物区系的实验操控	414
植食动物和植物的化学防御	359	生态学实践	
生态学实践		土壤病原体对幼苗死亡率的影响	418
蚂蚁和植物	362		
第 21 章 群落结构	365	第 24 章 历史与生物地理学	420
生态学家持有不同的群落概念	366	生物进化史可用地质年代度量	423
生态学家使用若干方法测度群落结构	366	大陆漂移改变了大陆板块的位置	423
“群落”一词被赋予多种含义	367	生物地理区反映着大区域的长期进化隔离	426
群落是生态组织的一个自然单位吗	368	气候变迁改变动植物分布	427
		灾变引起进化方向的重大改变	428

相似环境中的生物在形态和功能上趋同	430	生态学实践	
相似环境中的群落常包括不同的物种数	431	通过它的道路	454
多种尺度的变化过程调节着生物多样性	434		
生态学家在野外		第 26 章 经济发展与全球生态学	457
温带落叶林的物种多样性	432	生态过程是环境政策的关键	458
生态学实践		人类活动威胁局域生态过程	458
北美洲植食哺乳类多样性的历史	436	毒素已经在环境中积累	464
		大气污染在全球尺度上威胁环境	466
第 25 章 灭绝和保护	438	人类生态学是最后的挑战	467
生物多样性的描述和编目是不完全的	439	生态学家在野外	
生物多样性的价值从社会、经济和生态方面产生	441	评估地球的人类容纳量	468
灭绝是自然的,但当前的灭绝速率不是自然的	444	生态学实践	
人类通过几种机制引起灭绝	446	臭氧减少的影响	469
对于个别物种的保护计划必须包括供种群自我			
维持的足够栖息地	450	图表致谢	472
某些关键濒危物种已从灭绝边缘拯救出来	453	术语表	473
生态学家在野外		索引	487
识别生物多样性的关键地区	440		

第1章 绪论



生态学系统可以小如生物个体,大如整个生物圈

生态学家从不同的透视角度研究自然

植物、动物和微生物在生态学系统中起不同的作用

栖息地定义生物在自然中的位置;生态位定义其功能地位

一切生态学系统及其过程都有特征性的时间和空间尺度

生态学系统服从物理学和生物学一般原理

生态学家通过观察和实验研究自然界

人类是生物圈中重要的组成部分

人类对于自然界的影响已上升为生态学研究的焦点



William Cronon 在其“Uncommon Groun”一书中向人们常持有的关于自然和人类与自然关系的两个普遍观念提出了挑战。第一个观念是自然本身有自我恢复平衡的趋势,即“自然平衡说”。第二个观念是,如果没有人类的干扰,自然本身处于质朴的状态。生态学研究既提供了反对“自然平衡说”的证据,也证明了人类如何影响着生态系统。Cronon 还超出这些论点,提出关于人们如何看待人类与自然关系的文化基础。他还进一步提出,自然保护运动和生态科学断然反对不能向质朴的自然提出任何要求的想法。例如,许多人把没有受到破坏的亚马孙森林比喻为没有亚当和夏娃以前的伊甸园,它有全部的真善美,也有邪恶的诱惑。Cronon 认为,在许多人眼里,物种的灭绝使人们深深感到像丧失天堂或面临世界缺陷一样的恐怖。

生态学研究却提示了一个不同的情景。生态学证明了自然的历史变化,展示了人类活动的深刻影响已经扩展到地球上最遥远的角落。这些发现向自然是质朴的、平衡的观念提出了挑战。天堂根本就没有存在过,至少在人类经历过程中没有。每一个人都必须明察,人类应该根据自己的价值观念和道德信仰,去适应这个不完美的世界。如果你的判断是科学知识所赋予的,即认识自然系统如何运行和人类不过是自然世界的一个部分,那么不管你自己的身份地位怎样,这都将对你自己或人类更加有用。本书的目的就是帮助你获得这样的知识。

* 欧洲七叶树 (*Aesculus hippocastanum*)原产于亚洲和希腊北部,现在已经在欧洲和北美许多地区栽培。

英语 ecology 一词来源于希腊语 oikos, 意“住房”, 所以它提到了我们紧邻的周围, 即环境。1870 年德国的动物学家 Ernst Haeckel 给生态学下了很广泛的定义:

生态学意指关于自然的经济学知识, 即研究动物与有机和无机环境的全部关系——首先是与其直接或间接接触的动植物的友好或敌对的关系——即生态学是研究被达尔文称为生存斗争环境的复杂相互关系。

因此, 生态学是研究生物(动物、植物和微生物)与自然世界相互作用的科学。

生态学一词只是在 19 世纪后半叶, 当欧洲和美洲科学家称呼他们自己为生态学家时, 才开始普遍使用。致力于研究生态学的第一个学会和期刊出现在 20 世纪早期。从那以后, 生态学经历了蓬勃发展和分支科学不断产生的阶段, 到今天生态学专家已成千上万了。如今, 生态科学已经形成庞大的知识体系。同时, 人口的迅速增加和技术与物质利用的不断上升, 大大地加速了对地球环境的破坏。因此, 目前人类比任何时候都需要生态学知识, 以便从中学到管理水域、农田、湿地和其他地区的最好策略。因为人类必需的食物、水, 防范自然灾害和保持公众健康, 都来自这些地方, 即所谓的环境支持系统。生态学家就是通过研究捕食动物对种群的调节, 土壤肥力对植物生长的影响, 微生物对环境污染的进化性响应, 生物在地球表面的扩散(diffusion)等等许多类似的课题获得生态学知识。要把生物资源管理好, 使其能够持续维持人类良好的生活, 这依赖于智慧地应用生态学原理去解决和预防环境问题, 并且通过思想和实践把信息传递给我们的经济、政治和社会各界。

本章即将开始帮助你走上生态学思考的道路。我们首先将讨论若干个能够显示出生态学知识和远见的事例, 包括不同复杂程度、不同生物类型、生境类型、时间和空间尺度。我们将会看到, 如何把不同的实体当作生态学系统(ecological systems)[△]。我们在此所说的生态学系统是指任何生物体、生物体的集合或生物体复合体与其周围环境, 通过一些规则相互作用(或系统各个部分彼此相互的依赖性)而联合起来的实体。虽然生态学系统的复杂性和范围变化很大, 从一个微生物到覆盖地球表面的整个生物圈(biosphere), 但是全都服

从于相同的规律。其中最重要的规律是: 生态系统的物理和化学属性、生态系统中结构和功能的调节和进化性变化。这些原理应用于环境课题就能够帮助我们去迎接日益增加的生态危机的挑战, 持续保持包括人类在内的生命的环境支持系统。



生态学系统可以
小如生物个体,
大如整个生物圈

一个生物体、种群、生活在一起的种群的集合(常称为群落)、生态系统(ecosystem)或地球的整个生物圈都是生态学系统。每一个较小的生态学系统是高一级更大生态学系统的子集。所以, 不同类型的生态学系统形成了一个等级系统, 其排列如图 1.1 所示, 这说明: 种群由许多个体构成, 群落由许多相互关联的种群构成, 生态系统由许多群落通过能量和资源利用而联合形成, 而生物圈包括了地球上所有生态系统。

生物体是生态学最基本的单位, 是基本生态学系统(elemental ecological ecosystem)。在生物界没有更小的生态学单位, 诸如器官、细胞或分子在环境中没有独立的生命(虽然对于单细胞的原生生物和细菌, 细胞和生物是同义的)。每一个生物体的表面都有膜或其他覆盖, 生物体通过膜或覆盖与其周围环境进行能量和物质交换。这个边界把生态学系统(在本例中是生物体)的“内部”活动和构造与周围的“外部”资源和环境区别开来。

生物体在其生命过程中转化能量和代谢物质, 伴随这些过程生物体必须从周围环境获取能量和营养物质, 排出不需要的废物。这样, 它们改变了环境条件和其他为生物体可用的资源, 并且为自然界

* 银杏树(*Ginkgo biloba*)是经历 1.5 亿年而很少变化的一个属的唯一幸存者。发现于中国的寺院里, 现在许多国家种植。

△译者注: 本书作者把 ecological system 与 ecosystem 看作两个不同含义的词, 所以我们把前者译为生态学系统, 后者译为生态系统。当然, 生态学家中还有把这两个词认为是同义的, 例如, Michael Allaby (1998) 的 *Oxford Dictionary of Ecology* 就是这样。



图 1.1 每一种生态学系统包含有不同类型的过程。生态学系统的自然等级表现在从最小尺度的生物到最大尺度的生物圈

的能量流动和物质循环做出了贡献。生物体的集合与其物理和化学环境组成了生态系统。生态系统是大而复杂的生态学系统，有时包括成千上万生活在各种不同环境中的生物种类。莺儿在枝间飞来飞去找虫子吃，细菌在脚下分解土壤有机物，二者都是同一森林生态系统的一部分。我们可以把一个森林生态系统、草地生态系统和河口生态系统作为一个独立的单位，因为它们中每一个生态系统内部都有无数的能量转换过程，相比之下，这些生态系统之间则只有很少的能量和物质交换。生物也有其“内部”过程和与“外部”环境进行交换，因此，这种类似性使我们可以把生物与生态系统都作为生态学系统来对待。

最后，所有生态系统彼此联合成为一个生物圈，它包括地球上全部环境和生物体。生物圈相隔遥远的部分是通过气流、水流和生物体运动带动的能量和营养物质流动互相联系的。从源头到河口的水流把陆地和海域水生生态系统联系起来(图 1.2)。例如，因为白令

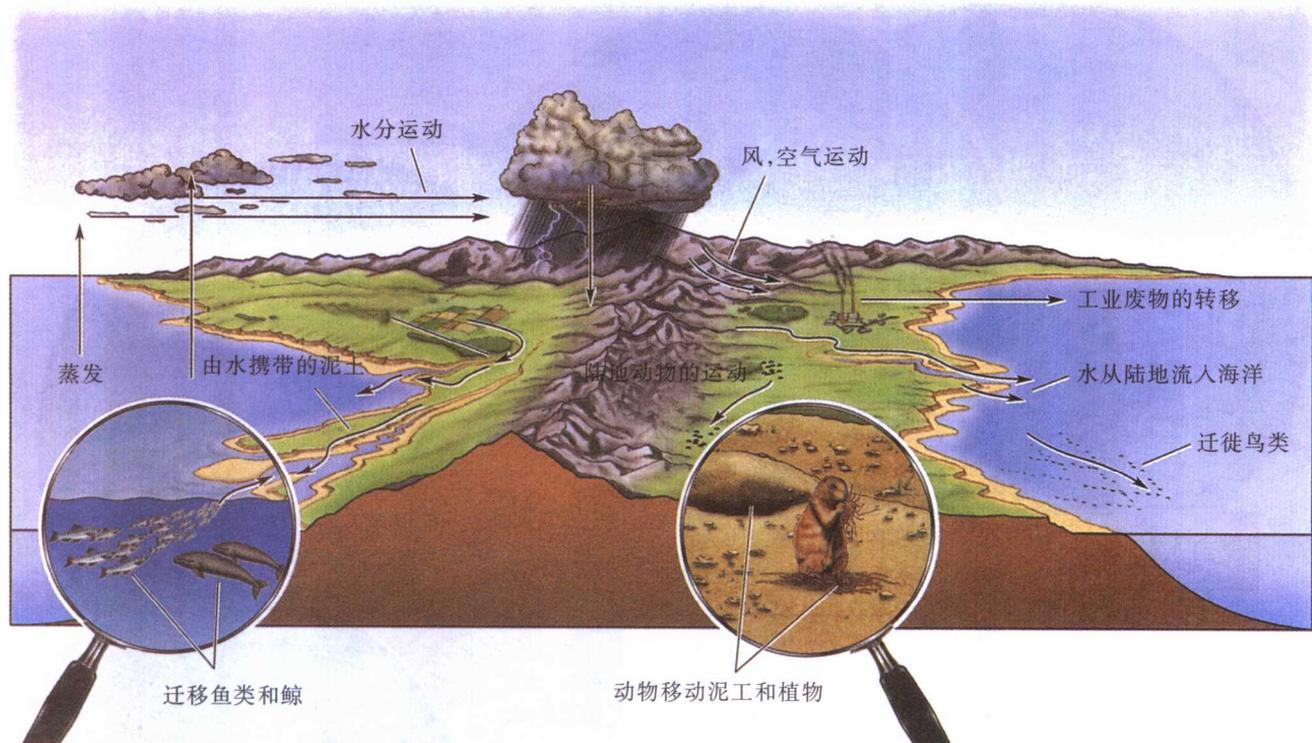


图 1.2 生物圈的不同部分是通过大气、水和生物体的运动彼此联系在一起

海的食物条件影响了洄游鲸的数量及其在加洲湾的生殖成效，所以灰鲸的洄游把白令海和加洲湾的生态系统联系在一起；这又转而决定了鲸种群对于繁殖区生态系统的影响。生物圈中生态系统之间物质运动的重要性还可以从人类活动的全球后果看出来。例如，工业和农业废弃物从其源头扩散到很远，影响到全球的所有地区。

生物圈是终极生态系统。在生物圈外部的一切，就是入射到地球表面的太阳光和宇宙的黑冷。除了从太阳射来的能量和丢失到宇宙深处的热以外，生物圈的全部转化过程都是圈内部的。全部物质都是生物圈所固有的，我们产生出的废弃物也没有别的去处，而必须在生物圈内再循环。

生态系统和生物圈的概念强调了能量转化和物质的合成与降解，而生态学系统则是物理机械和化学实验室。生态学系统的另一个独特的生物学性质是它们包含着种群动态。种群由生活在一起的同类生物体组成。种群与生物体的区别在于它有潜在的无限增长

能力，其数量得以时时维持是由于新个体的出生替代了死亡个体。种群还有个体所没有的其他特征，诸如地理分布界限、密度（单位面积的个体数）、大小和组成的变化（例如，对于环境变化的进化反应和数量周期）。

生活在同一地域的许多不同种类的种群构成了生态群落。群落中的种群以不同方式相互作用着。例如，许多物种是捕食者，它们以其他生物为食物；它们自己几乎也都是被食者。还有，蜂和植物，蜂为植物传花粉；许多微生物与动植物生活在一起，进入协作关系，双方都从相互作用中得到好处。所有这些相互作用都影响种群中的个体数量。群落没有明确的边界，没有可见的覆盖物把群落与周围环境分开，在这一点上，群落与生物体不同，但是与生态系统相同。生态学系统的相互连接性意味着种群之间的相互作用分散到全球，因为个体和物质在地区与生境之间是移动着的。因此，群落是代表一个组织层次的抽象，而不是生态学结构的具体单位。



生态学家从不同的 透视角度的研究自然

生态学系统等级结构的每一个层次都有其独特的结构和过程。因此,每一个层次都给生态学研究增加一个不同的研究途径。当然,各种途径是有交叉的。如图1.3所示,在这些重叠区中,生态学家可以从几个透视角度的去研究生态学问题。

从生物体角度研究生态学所强调的是:个体的形态、生理和行为如何帮助其在生存环境中存活。为什么不同类型的生物体的分布局限在某些环境,而不出现在其他环境?为什么生活在不同环境中的生物体具有不同的表现特征?生物体角度研究生态学就是要寻找其答案。例如,我们将在本书中谈到,温暖湿润环境中的优势植物是乔木,而冬天寒冷潮湿、夏天炎热干燥的环境主要是叶子小而坚硬的灌木。

研究个体生态学(autecology)的生态学家常常对生物如何适应其环境感兴趣。适应是结构和功能的修饰,它使生物体更适于生活在其生存环境中:例如,肾功能的加强利于在荒漠中保持水分;隐蔽色能避免被捕食;花按传粉者种类而修饰形状。适应是通过自然选择形成进化性改变的结果。因为进化是通过种群中一类个体替代另一类,所以研究适应代表了从个体和从种群角度研究生态学的重叠点。

种群角度研究生态学关心个体数量及其随时间的变化,包括种群中的进化性变化。数量变化反映着一个种群中的出生和死亡,它们可能受物理环境条件的影响,例如温度、水的供应等。在进化过程中,遗传突变可能改变出生和死亡率,新后代个体可能在种群中变得更加普遍,整个种群的遗传结构也可以变化。其他生物,例如,作为食物的生物、病原体和捕食者,同样会影响种群中个体的出生和死亡。有时候,这种相互作用能够引起种群大小的剧烈波动或难以预测的种群变化。不同种类的生物之间的相互作用是种群和群落角度研究的共同领域。

群落角度研究生态学关心对居留于同一地区的不同生物体的多样性和多度的理解。群落研究层次关注种群相互关系,包括它们之间的协同和制约关系。这些相互作用包括捕食关系,这种关系对于物质和能量在生态系统中的流动发挥重要作用,将群落和生态系统联系起来。

生态系统角度研究生态学是用一个共同的“货

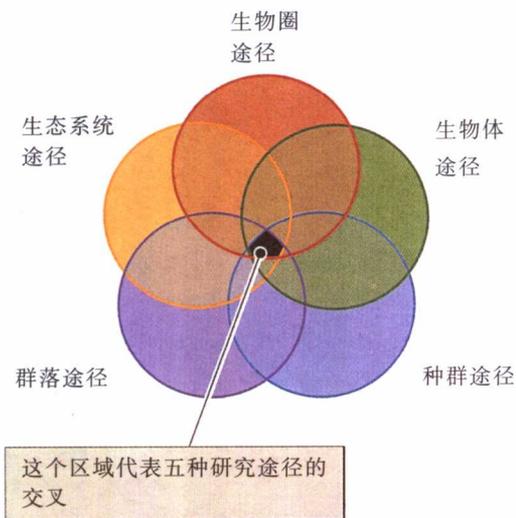


图 1.3 生态学研究有五个不同的透视角度的。虽然每一个角度指向生态学系统等级中的不同层次,描述科学的一个侧面,但是每一个角度都在不同程度上与别的有交叉

币”来描述生物及其活动,主要是生命必需的能量和各种化学元素的量,如氧、碳、氮、磷、硫。生态系统研究涉及能量和物质在环境中的流动,以及气候和环境中的其他物理因素如何影响其流动。生态系统的功能取决于生物的活动、土壤、大气和水体的物理和化学变化而产生的。这样,不论细菌还是鸟,不管种类区别多大,其活动可以用每平方米栖息地的瓦特数来比较其种群的能量变化。然而,尽管有这些共性,群落和生态系统角度的研究仍然能够提供不同的方法去观察自然世界。我们可以说森林生态系统,也同样可以说生活在森林中的植物群落或动物群落,使用不同的术语阐述同一个生态学系统的不同侧面。

生物圈角度的研究是生态学系统等级谱中的另一端,它涉及了地球表面大气和水的运动,以及大气和水中包含着的能量和化学元素(图 1.4)。海流和风携带的热和湿决定了地球上每一个点的气候,气候又支配着生物的分布、种群动态、群落组成和生态系统生产力。理解气候的自然变化,例如,厄尔尼诺(El Niño),和由于人类活动导致的变化——南极上空的臭氧空洞、非洲大面积的放牧造成荒漠化等也都是生态学生物圈研究的重要目的。

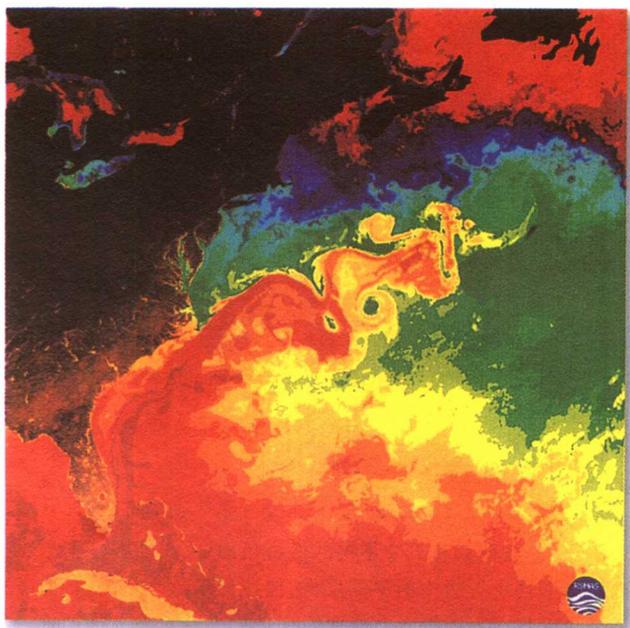


图 1.4 地球上海流和风携带着水分和热量。北大西洋 1984 年 6 月第一周的卫星遥感图,图示沿佛罗里达海岸运动的弯流,当它开始横过大西洋向北欧前进时,分裂为大涡流。红色表示暖流,绿色及蓝色表示冷流(感谢 Otis Brown, Robert Evans & Mark Carle. University of Miami Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science)



植物、动物和微生物在生态系统中起不同的作用

区别植物、动物、真菌、原生生物和细菌(原核生物)的特征对于研究和了解自然有重要的潜在意义。不同种类的生物在自然系统中具有不同的功能(图 1.5)。生命中具有最大和最显著形态的植物和动物,在生物圈中共同执行着大部分能量转化的功能。但是,在土壤、水体和沉积物中无数肉眼看不到的细菌则没有这样大的能力。

不仅如此,植物和动物在地球的长期进化史中是较近期才发展出来的。早期的生态系统是受各种不同形态的细菌所统治的,它们不仅改变了生物圈,使其有可能适宜形态更加复杂的生命生存,而且是所有其他生命形式的祖先。最早期生态系统中的某些光合细菌

在同化二氧化碳的时候产生出氧气作为副产品,结果使大气和海洋中的氧浓度上升(图 1.6),并最终进化出了更加复杂、具有高代谢需求和能运动的生命形式。这些生命在近 5 亿年里统治了地球。然而,在这些新生命进化出来以后,更原始的类型依然存活了下来,这是因为它们所具有的独特生化能力使其能够利用那些复杂后裔所不能使用的资源和不能忍受的生态条件。实际上,近代生态系统依赖于许许多多不同生命形式的活动,每一个类群在生物圈中都占据了一个独特而必需的地位。

植物利用太阳光生产有机物质

一切生态学系统都要依赖能量的转化。对于大部分系统,其能量的最终来源是太阳光。在陆地上,植物利用太阳光把二氧化碳和水合成有机分子。大部分植物具有暴露很大的表面——植物叶子——以捕获太阳光能。因为表面积比身体体积在捕获太阳光方面更加重要,所以植物的叶子很薄。结实的茎支持了植物的地上部分。为了获得碳,植物从大气获取气态的二氧化碳。同时,植物也从其叶子表面通过蒸发向大气散失大量的水分。于是植物需要稳定的水分供应,用以补偿光合作用丢掉的水分。毫不奇怪,大部分植物牢牢地扎根于地下,以便经常与土壤中的水分保持接触。不是这样的话,例如兰花和别的热带附生植物(epiphytes),只能在沐浴着薄云的潮湿环境中主动地进行光合作用(图 1.7)。

动物取食别的生物或其残留物

光合作用生产的有机碳为生态群落的其余部分直接或间接地提供了食物。某些动物消费植物,另一些消费以植物为食物的动物;还有的消费动植物的尸体或其残留物。

动物和植物的区别除了它们的能量来源以外,还有许多重要的方面(图 1.8)。与植物一样,动物为了与环境进行物质交换,同样需要很大的表面。然而,因为动物不必捕获阳光作为能量来源,其交换表面可以封在体内。一对普通人肺的表面积约有 100 m^2 ,这足足有半个网球场那么大。消化道也有很大的表面,营养物就通过它同化和进入体内。例如,像莺一样的小鸟,其肠的长度大约是 30 cm ,吸收表面积超过 200 cm^2 ,这大约有半页书面那么大。动物由于把其交换表面置于体内,使其身体显得大,并呈流线型,还发育出骨骼和肌肉系统,使其

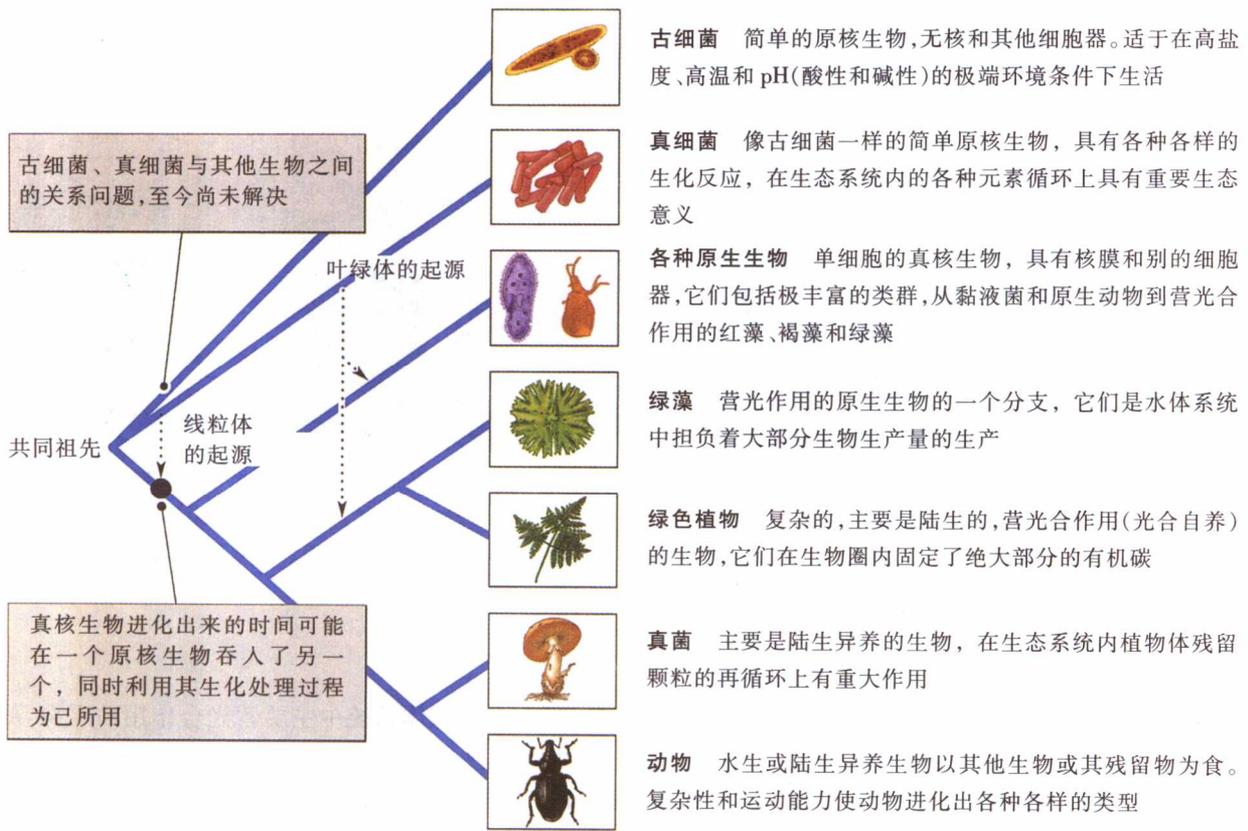


图 1.5 不同的生物在自然系统中具有不同的功能。生命的大类群及其进化关系显示于图左面的分支上

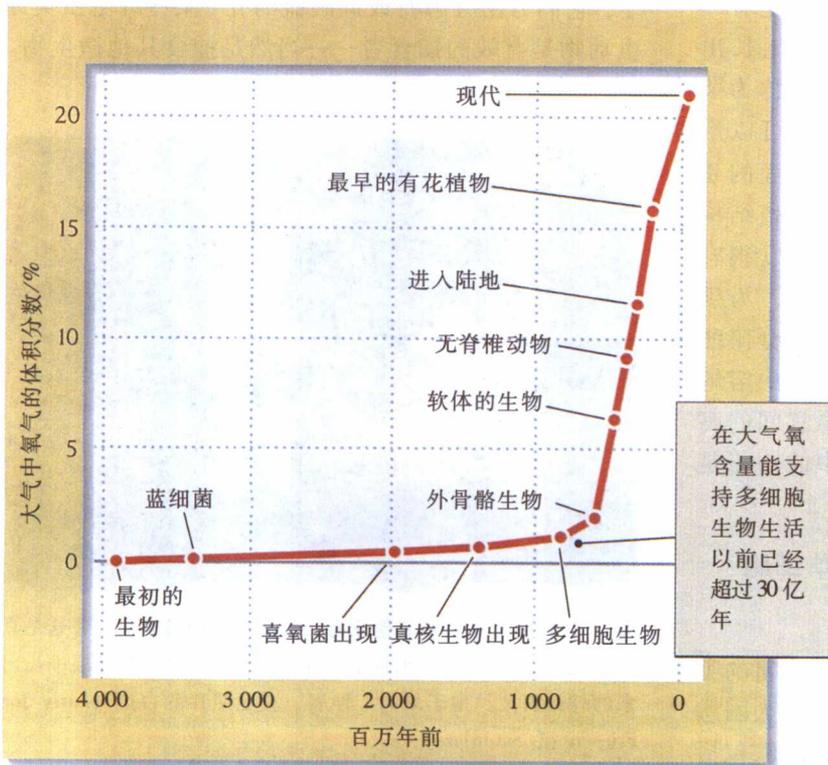


图 1.6 大气中氧气的体积分数。在地球上生命出现以来已经上升



图 1.7 附生植物的气生根形成了整个生态系统。这些植物生长在离地面很高的热带雨林乔木枝条上(R. E. Ricklefs 摄)

获得运动的可能性。在陆地环境里,动物的内置体表也会通过蒸发而丢失水分,但是比起叶子暴露的植物来要少得多,所以动物不需要有连续不断的水分供应。

真菌是高度有效的分解者

真菌由于其与众不同的生长型,在生态系统中有独特的地位。大多数真菌,与植物和动物一样,是多细胞生物(除酵母菌及其有关种类以外)。但是有一点与植物和动物不同,它们从微小的孢子生长出来,并且不经过胚胎期。真菌形成丝状结构,称为菌丝(hyphae),其直径只有一个细胞大。菌丝可以形成疏松的网,并能入侵动植物组织或土壤表面的死叶和树木,还能一起长入我们叫做蘑菇的繁殖结构之中(图 1.9)。因为真菌能够穿透得很深,所以很容易分解死植物物质,并最终形成许多营养物,为别的生物所利用。真菌在菌体外消化食物,它们分泌酸和酶进入周围环境,刺穿死木,从土壤矿物中溶解出极难分解的营养物。真菌是我们很不愿意闻的腐败气味的主要来源,但它们在生态系统中的功能是极其重要的。

原生生物是更加复杂生命类型之单细胞祖先

原生生物是单细胞真核生物中一个种类丰富的类群,包括藻类、黏菌和原生动物。原生生物是令人困惑的类群,它几乎占据了每一个生态位。例如,藻类,包括

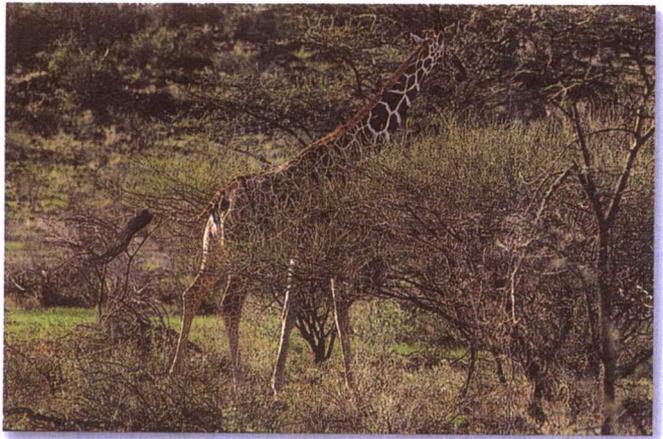


图 1.8 植物从太阳光获取能量,而动物从植物获取能量。在东非稀树草原上一个哺乳动物正在吃植物,这说明它们与植物有根本区别。植物同化日光能,并且把大气中的二氧化碳转变成有机碳化合物,而动物都从植物的生产物获得能量(R. E. Ricklefs 摄)

硅藻,是大多数水体系统中主要营光合作用的生物。藻类可以是大型植物状结构——某些海藻长可以达到 100 m 以上(例如,图 1.23),但是它们的细胞不可能形成植物所具有的特化组织和器官。

本类群的另一些成员不营光合作用。有孔虫和放射虫取食小的有机物微粒,或吸收小的溶解有机分子。它们分泌方解石或硅酸盐的壳。某些纤毛虫类原生动物是有效的捕食者——当然是捕食其他微生物。



图 1.9 真菌是木质和其他死有机物质的有效分解者。蘑菇是真菌的孢子果,是由菌丝形成的大块。图示在腐败的落叶层中长出来的外露真菌。孢子果向上伸展,直至照片的右边(Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze)

细菌进行能量转化的生物化学机制 多种多样

细菌,或原核生物,是生态系统中的生物化学专家。每一个细菌都是由一个简单的细胞构成的,无核和染色体,组成其DNA(图1.10)。虽然如此,细菌的广泛代谢能力使它们能够完成许多独特的生物化学转化过程。某些细菌能够同化分子氮(N_2 ,大气中普通的状态),用来合成蛋白质和核酸。另一些能够利用无机化合物,例如硫化氢(H_2S)作为能量来源。植物、动物、真菌和大多数原生物不能利用这些方式。不仅如此,许多细菌生活在缺氧条件下,如肮脏的土壤和沉积物中,它们的代谢活动使营养物更新为植物可以利用的成分。我们将在生态系统功能部分进一步介绍微生物的特殊地位。

生物在自然界中的多种合作类型

因为每一类生物都特化出特殊的生活方式,所以许多类型的生物在一起生活、紧密联合并形成共生(symbiosis)是毫不奇怪的。在这种关系中,一方向另一方提供对方所缺乏的东西,例如,地衣是一类生物,它包括真菌和藻类(图1.11);细菌在牛的消化道中发酵植物成分;白蚁消化道中的原生动植物消化木质;真菌与植物根的结合帮助植物从土壤分离出营养物,而植物以供给糖类中的能量回报;珊瑚和大型蛤体内生活着进行光合作用的藻类;豆科植物的根瘤中有固氮细菌等。作为真核生物重要特征的细胞器——进行光合作用的叶绿体,各种氧化能转化的线粒体——都是宿主细胞内共生原核生物(细菌)起源的。



栖息地定义生物 在自然中的位置; 生态位定义其功能地位

从生物体角度研究的生态学家发现,区别生物体生活在哪里与生物体在做什么是很有用的。生物体的栖息地(habitat)是指它们生活的地方。栖息地的特征要用清楚的物理特征来进行描述,这常常是植物或动

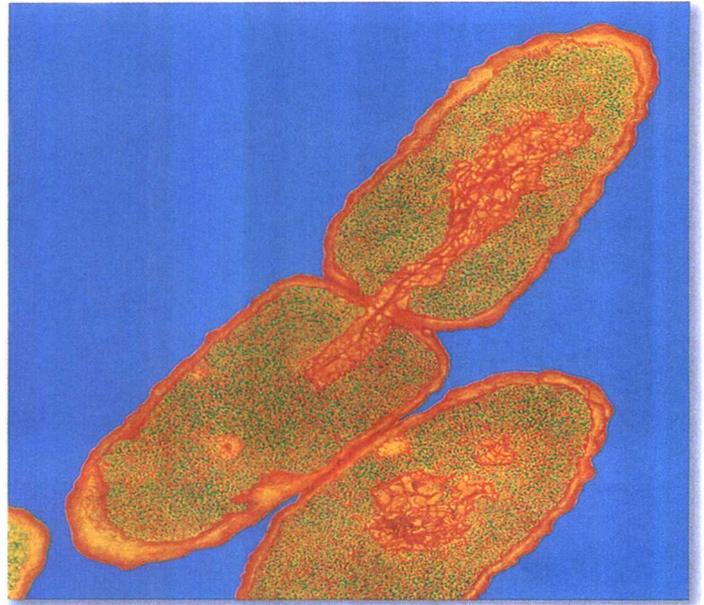


图 1.10 细菌以其简单的构造为特征。它们不具细胞内膜和细胞器。沙门氏菌(*Salmonella typhimurium*)是许多动物消化道寄生物。图示其分裂活动,位于细胞中心的橙色纤维状物质是DNA。放大15 000倍(Kari Lounatmaa 摄/Science Photo Library/PhotoResearchers)

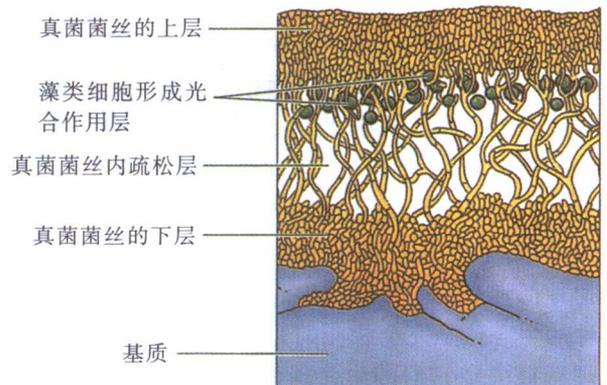


图 1.11 地衣是真菌和绿藻的联合体 (R. E. Ricklefs 摄)



图 1.12 陆地栖息地由主要的植被来区分。(a) 热带雨林中温暖和丰富的雨量维持了其高生物多样性和地球上最高的生物生产量；(b) 在热带季雨林中, 乔木在干旱季节脱落树叶, 避开缺水的压力；(c) 热带草地生长在雨量稀少的地方, 尽管如此, 它在多草的雨季维持了很大群的植食动物；(d) 南极冰帽排斥了一切生命, 仅在阳光加热的露岩缝隙内偶然出现细菌 (R. E. Ricklefs 摄)

物的主要生活型(图 1.12)。这就有了森林栖息地、荒漠栖息地和珊瑚礁栖息地这些不同的说法。生态学家在划分栖息地上面进行了好多努力。举例说, 生态学家区分陆地的和水体的栖息地; 在水体栖息地中, 又分淡水和海洋; 海洋栖息地中又分大洋和河口; 大洋栖息地又有海底和远洋。然而, 这种分类越来越复杂, 最后变成不可能, 因为栖息地类型彼此重叠, 它们之间很少有绝对的区别。尽管如此, 因为栖息地概念强调了生物所暴露的条件多种多样, 所以还是很有用处的。深海里和热带雨林中栖息的生物, 它们所经受的光、压力、温度、氧浓度、水分、黏度和盐分等条件的区别是很大的, 更不用说食物资源和天敌条件了。

生物的生态位(niche)代表生物能够耐受的条件范围, 它们的生活方式, 即在生态学系统中的作用。每一个物种都具有一个独特的生态位(图 1.13)。没有两个物种的生态位是完全相同的, 因为各自的独特形态和生理特征决定它们的耐受条件, 例如, 如何取食, 如何逃避天敌。

多种多样的栖息地是活生物极大丰富的关键。没有一种生物具备在地球上任何条件下存活的能力; 每一种生物都必须在其存活的栖息地范围上有所特化; 并在栖息地中能够占有的生态位上有所特化。



一切生态学系统 及其过程都有特征性 的时间和空间尺度

我们已经谈到地球上条件的多样性。环境中能够测量的事物, 例如气温、单位面积的种群个体数量, 都是随着时间和空间的变化而变化的。因此, 每一次测量或高或低, 几个高或几个低数据之间的相隔时间和距离都是由或长或短的时间间隔和空间距离所分开的。但是每一次测量的变化, 都表现出一个特有的尺度, 它 是被感觉到时间或空间变化。重要的是选择合适的测

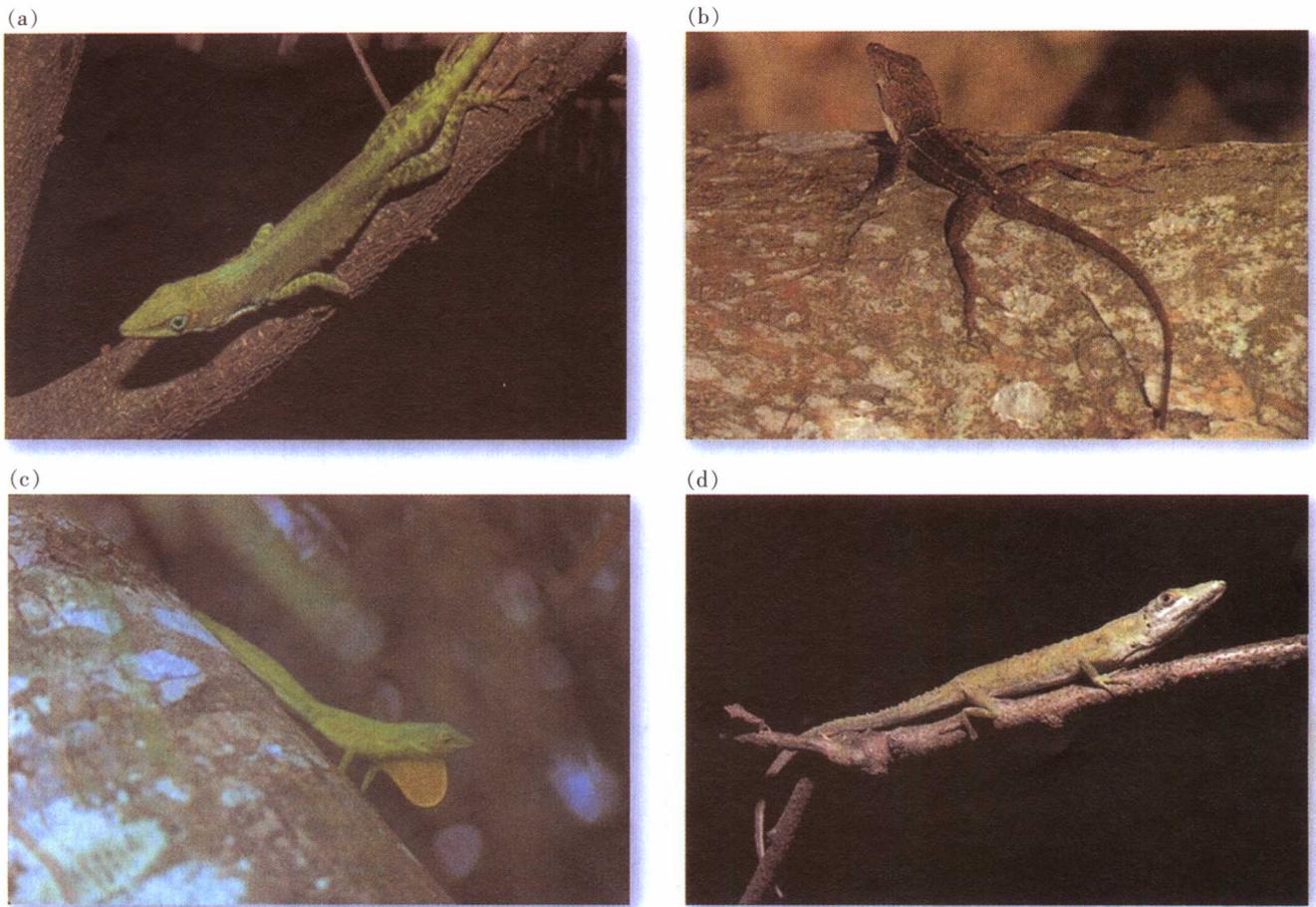


图 1.13 每一个物种有一个独特的生态位。四种安乐蜥在大安的列斯群岛的 Hispaniola 和 Jamaica 岛上林地中占有不同的生态位。(a) *Anolis insolitus*; (b) *A. garmani*; (c) *A. chlorocyanus*; (d) *A. cybotes* (感谢 Jonathan B. Losos)

量尺度,以匹配被测生态学模式在时间或空间上的变化尺度(图 1.14)。举例说,当冷锋面经过一个地区,气温可能就在几个小时内明显地下降,而在海洋的一个特定区域则可能需要几个星期或几个月才能降低同样温度。几个小时、几个星期、几个月乃至几年,都是生态学模式和过程的典型的时间尺度。mm、m、km 是典型的生态学空间尺度。

时间变化

我们感觉的时间变化就是环境随时间的变化,例如,温度和降水的昼夜改变和季节性推进。叠加在这些或多或少可预测的周期之上的,是不规则和不可预测的变化。冬季的天气一般是冷而潮湿的,但是任何一个特定时间的天气则不可能事先很好地预测,因为随冷锋面经过和其他大气现象的变化,天气变化是在几个小时或几天的间隔中能够觉察到的。某些不规则的条

件变化,例如,一连串的特殊潮湿或干旱年,其出现要经过较长的时期。像火和龙卷风一样对于局域有重大生态后果的事件,只有经过很长的时间间隔才会再袭击一个特定的地方。

一般地说,越是极端的条件,其出现的频率就越低。然而事件的严酷性和出现频率,两者都是相对的量度,它依赖于经受事件的生物。火可能多次接触一个乔木,但是可能已经急速改变了昆虫种群的几十个世代。生物体和种群如何对环境变化作出反应,取决于变化出现的频率。

时间变化的尺度,既决定于外部因素的变化,也可能决定于系统的内部性质。例如,松林中发生毁灭性火灾的可能性,随前一次火灾发生后的时间推移而逐渐上升。因为随着枯枝落叶和其他可燃物质的积累,使特定栖息地产生特征性的周期火灾。同样,传染性疾病在种群中的迅速扩散,常常由于前一次传染病

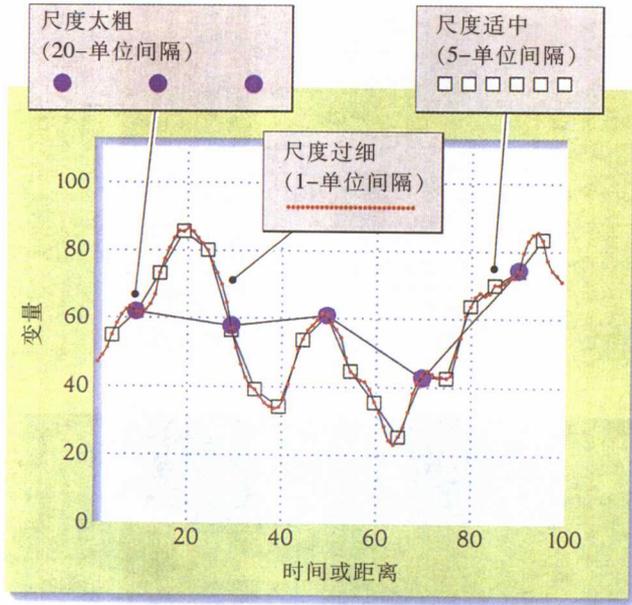


图 1.14 变化的模式具有不同的时间和空间尺度。假如对环境测量的尺度太粗,模式的细节就可能被忽视。假如测量的尺度太细,额外的细节并不能有助于模式的详细说明

流行以后没有免疫力的年轻个体的积累(图 1.15)。

空间变化

不同地方的环境条件是有区别的。气候、地形和土壤类型的变化导致大尺度的异质性(从数米到几百公里;见图 1.4,大西洋水温的变化)。小尺度的异质性一般是由植物结构、动物活动和土壤内含物引起的。特定的空间尺度变化可能对于一种动物是重要的,而对于另一种不重要。叶子上面与下面的区别对于蚜虫是重要的,而对于驼鹿是不重要的,驼鹿吃整个叶子,包括蚜虫和其他一切。

当一个个体穿行于空间不断变化着的环境时,它所遇到的环境变化就像时间变化一样。换言之,运动着的个体所感受的空间变化与时间变化是一样的。个体移动越快,空间变化的尺度就越小,它就更快地遇到新的环境条件,因而时间变化的尺度就越短。这一点既适用于动物,也适用于植物。如果土壤特征的空间变化足够小,根在土壤中生长时就可能遇到新的条件。风和动物传播种子,种子降落的生境可能是不同的,它决定于种子扩散的距离相对于栖息地空间变化

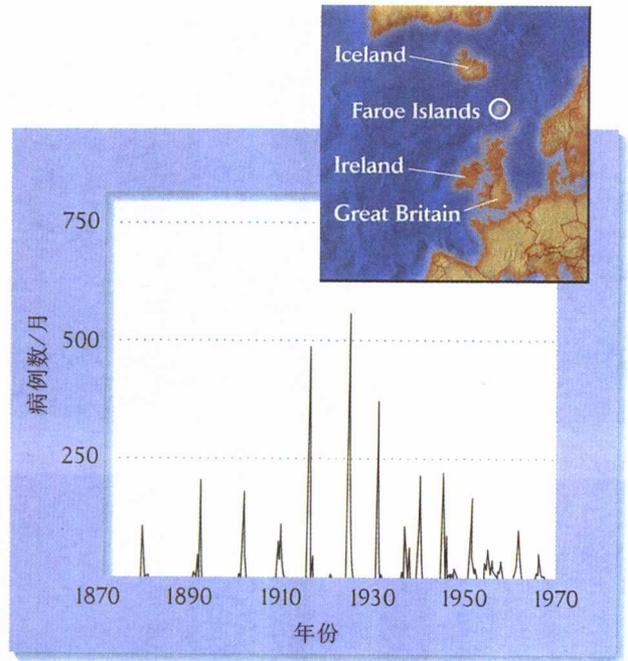


图 1.15 越极端的条件出现的频率越低。对于传染病的爆发也是这样,从 1881 年到 1969 年法罗群岛上人百日咳病例数表明,从前次爆发以后,其间隔时间越长流行爆发程度就越大。这种流行模式的出现是因为种群中没有经受前次暴露的易感儿童数量随着时间而增加〔引自 C. J. Rhodes *et al.*, *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1639~1646(1997)]

尺度的关系。

空间与时间尺度在生态学中是彼此相关的

在考虑重要生态学问题时,持续时间往往随着受到影响的面积而增加(图 1.16)。例如,龙卷风只有几分钟,受影响面积与持续几天、几周的飓风所造成的破坏相比是很小的。在海洋中,一个极端是小涡流,持续只有少数几天,另一个极端是环流(包括围绕整个大洋海域的环流)在一个世纪中都是稳定的。

与海洋、特别是与大气比较,在一个特定空间尺度的地形变化就有很长的时间尺度。其理由很简单:地形是由其下的地势和地质所决定的,其变化如造山运动、火山爆发、侵蚀、甚至大陆漂移等过程,缓慢得像蜗牛的行动。相反,开放海域中水的物理过程所引起的空间异质性,显然是更容易变化的。因为空气与水相比是更易流动的,所以大气过程在特定空间尺度下具有极短的时间间隔,如图 1.16 所示。

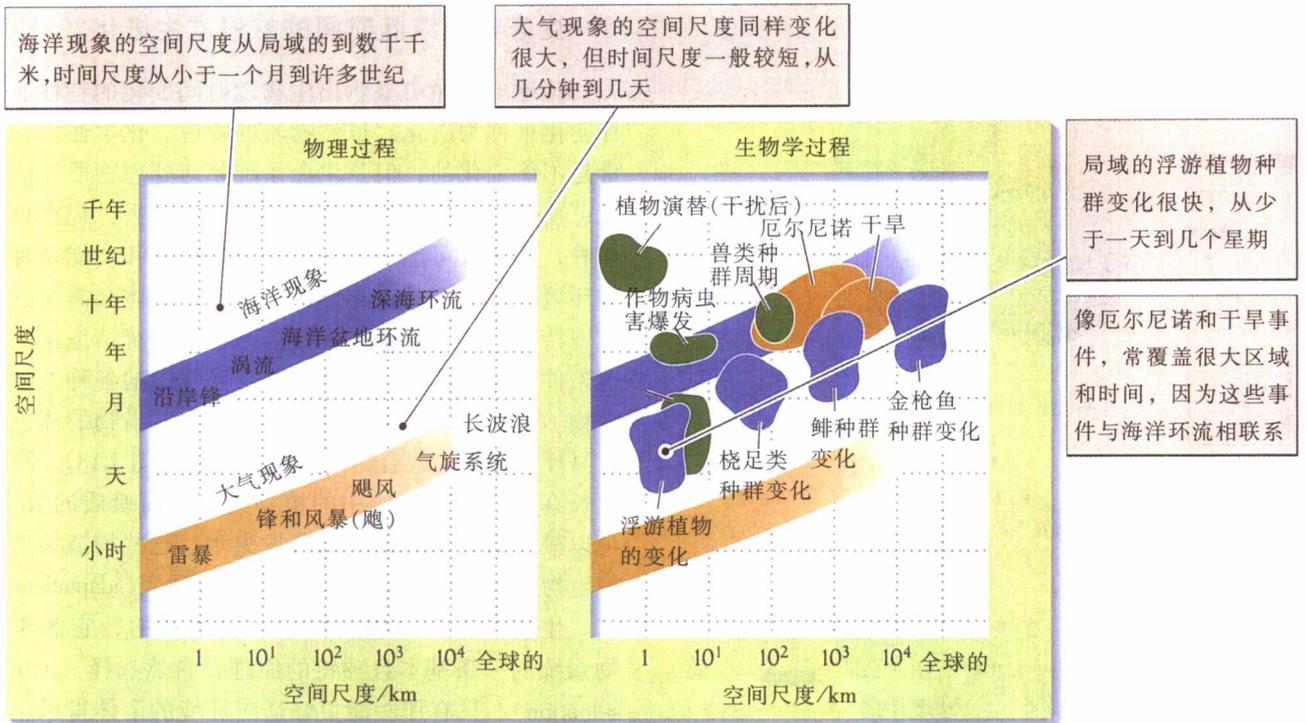


图 1.16 生态事件常常表现出时间与空间的相关性。大气和海洋系统变化表明事件的持续时间常常随受影响面积的大小而增加〔引自 J. H. Steele, *J. Theor. Biol.* 153: 425~436(1991)〕

有一条原理与空间-时间相关状态有关系,即现象出现的频率一般是与其空间尺度或局部严酷性呈负相关。因而,龙卷风和飓风出现的时间间隔,平均地说,比冬季的暴风雪更长。森林和灌木火灾的频率与着火面积呈负相关。此外,这一类干扰造成的栖息地斑块,出现于生态发育或演替的各个时期,因此,它对于环境空间异质性的影响,可以有许多时间和空间尺度。

阻力和神经冲动的传导等都服从于物理学的热力学定律。生物学系统是无权改变这些物质和能量基本物理性质的,但是在物理学广泛限制之中,生命能够有许多选择,并且已经有了如此令人吃惊的创造。

生态学系统存在于动态稳定状态之中

无论我们针对生物体、种群、生态系统还是整个生物圈,每一个实体都与其周围有不断的物质和能量交换(图 1.17)。生态学系统多多少少保持不变,这意味着获得与损耗几乎保持平衡。这就是动态稳定状态(dynamic steady state)的实质:系统与其周围进行物质和能量交换,尽管如此,仍维持其特征不变。一个温血动物不断地向低温环境散失热量,但是这种丧失通过代谢食物获得热量而平衡,同时保持体温恒定。由于某些原因使获得的热量不能补偿丢失时,身体就变冷。同样,我们体内的蛋白质不断地分解和被新合成的蛋白质所替代。虽然我们的身体看起来仍然一样,但是体内一年前携带的物质大部分已经被替代了。

生态学系统与周围环境之间通过不断的物质和能量流来维持稳定状态的观念适用于生态所有的组织层次。对个体而言,同化的食物和能量,必须与其代谢降



生态学系统服从物理学和生物学一般原理

当我们了解到生态学系统受少数基本原理所支配,就能够比较容易地应付生态学系统的复杂性问题。下面介绍的四条基本原理将证明生态学的统一性。

生态学系统是物理实体

生命建立在物质的物理基质和化学反应上。氧透过体表的扩散、化学反应的速率、管道对液体流动的

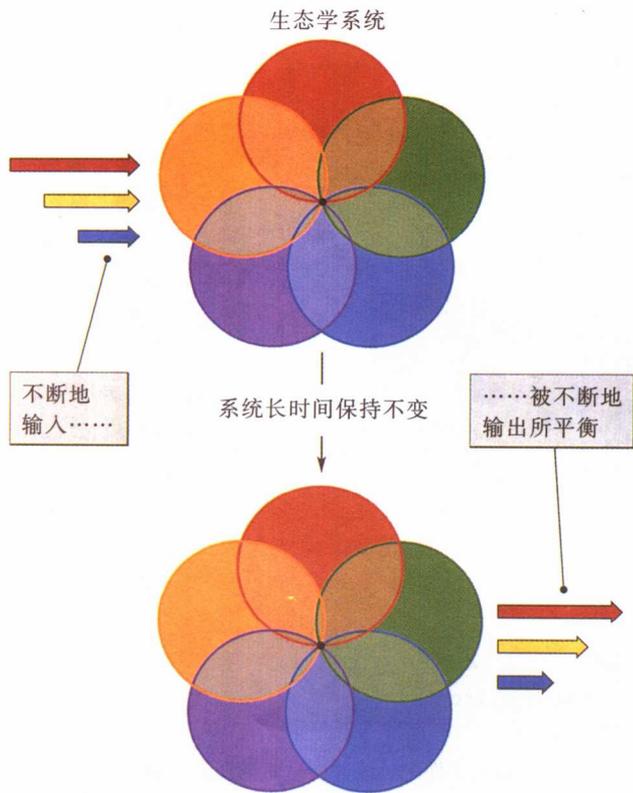


图 1.17 处于动态稳定状态的系统。不断地有输入和输出，但长时间保持不变

解相平衡。对于种群，出生和死亡就是得到和损失。对于群落，物种灭绝就使生物群落的多样性降低，新物种入侵群落的栖息地，就使多样性增加。生态系统和生物圈本身，如果不从太阳接收能量就不可能存在，然而，这种能量获得仍然与红外波长向空间辐射的热能平衡。生态学系统如何维持稳定状态和如何进行调节，这是生态学家提出的最重要的生态学问题之一。本书将反复阐述这个问题。

生命系统的维持要有能量消耗

生命由非生命世界很稀有或根本不存在的分子所构成，它们是如此特异，所以活生物体的存在是远离物理环境平衡的。然而，生物体丢失到周围环境的物质，并不能由环境无偿的返回。如果是这样的话，生命不就和永动机等同了吗？生物体必需获得能量或物质以补偿它们丢失的。要做到这一点，生物体就必需消耗能量。这样，生物散热和运动丢失的能量，必需通过代谢食物进行替代，即生物的有偿获得和吸收。能量就是生命维持系统动态稳定状态的代价。

生态学系统随时间的推移发生进化

地球的生命史显示出生物随时间变化的特性。这种变化被称为进化。虽然物质的物理、化学性质和能量是不能变化的，但是生命系统如何处理物质和能量是可变的，正像所有生物形态存在于过去，现在也存在着，将来有可能进化。生物体的构造和功能是种群对环境特征响应的进化产物，而生物个体必需与这一环境特征对抗。这种环境特征既包括占统治地位的物理条件，也包括与每一个种群相互作用的各种类型的生物。例如，以视觉捕猎的捕食者，其猎物的体色常常与环境背景相融合，以避免被发现（图 1.18）。许多生长在热而干旱气候中的植物具有厚而蜡质的表皮，可以减少通过叶子表面的蒸发失水。这些构造和功能使生物适合其环境条件的属性就叫做适应(adaptations)。

生物与环境的紧密联系不是偶然的，它源于生物系统的一条基本且独特的原理：自然选择(natural selection)。只有那些能很好适应环境的个体得以生存和繁衍后裔。其传递给后裔的遗传特征被保存下来。不成功的个体不能生存，或者繁殖极少数后代，因此，从整体上说，不适应的特征从种群中消失。达尔文第一个认识到这种过程：种群能通过许多世代对环境改变作出响应。对于自然选择和进化的一个令人惊奇的思想是：一个物种的变化为这个物种本身和与其有相互作用的其他物种，打开了将来进一步变化的可能性。生态群落和生态系统的复杂性就是以这样的方式建立在现存的复杂性之上的，并且受其培育。生态学作为科学的一个重要目的，就是去了解生态学系统是如何产生的，如何在环境背景中运行。



生态学家通过观察和实验研究自然界

生态学家像其他科学家一样用许多方法研究自然。大部分方法反映了科学研究的三个侧面：(1)观察和描述；(2)提出假说或解释；(3)检验这些假说，常常用实验方法。

大多数研究项目从一系列需要解释的自然事实开始。这些事实描述一个明确的模式。例如，测量几年的雨量和植物生长可能发现雨量与植物生产量的相关关系。又如，19 世纪的研究发现热带地区动植物的物种

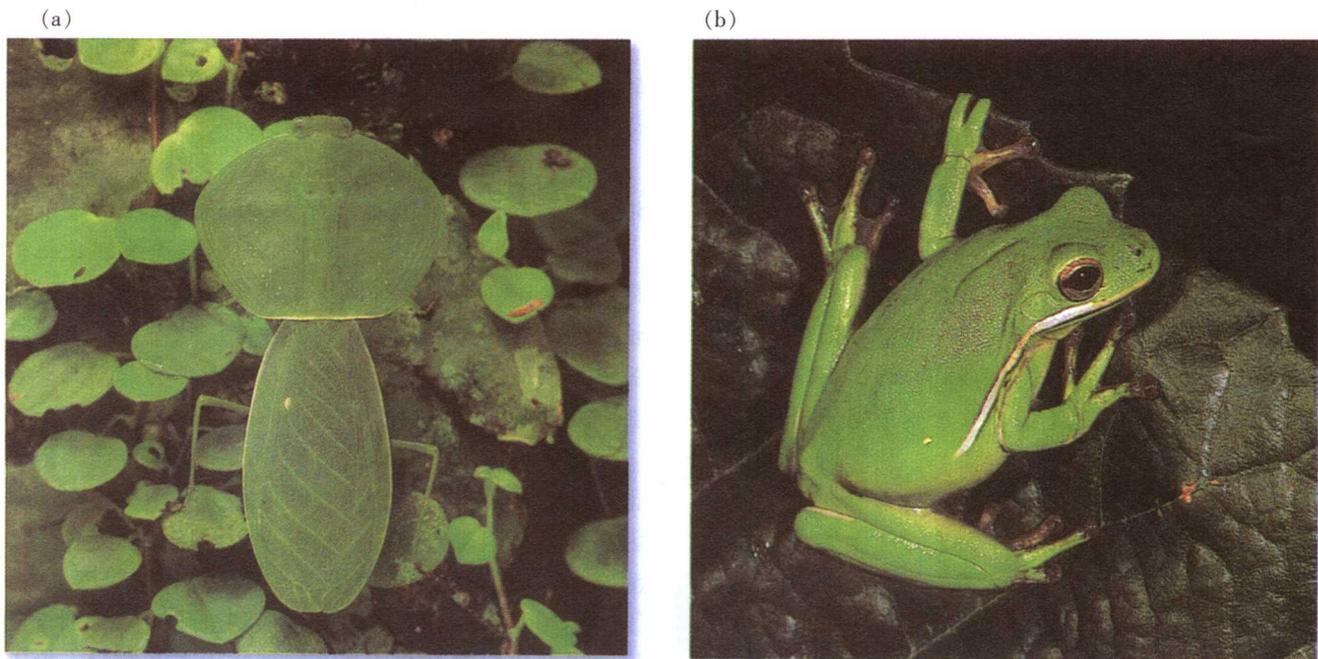


图 1.18 对环境的适应有助于生物生存。(a)哥斯特黎加螳螂和(b)北美树蛙的保护色与背景颜色相调和,减少了被以视觉捕食的捕食者发现的风险 [照片(a)Michael Fogden 摄/DRK,照片(b)David Northcott 摄/DRK]

数远超过温带地区。通过对许多科学家观察积累的结果进行比较,认识到生物多样性与纬度之间的这种关系,才确认了这个一般模式。像雨量与植物生长之间的关系一样,这个模式也需要解释。因为有许多解释,听起来似是而非,所以需要进行实验或其他研究,以确定哪种解释能够最好地说明事实。

假说(hypotheses)即解释,是一种观念,它解决了系统如何运行的问题。如果假说是正确的,就能帮助我们了解一个已观察到模式产生的原因。设想我们已经观察到雄蛙在雨后温暖的夜间歌唱,如果有足够次数的观察,并且仅有少数不同于模式的例外,那就可以作为一个概括,帮助我们由天气预测蛙的行为。确定这样模式的存在以后,我们也许希望得到更进一步的了解,例如,我们想解释蛙如何对温度和降水作反应;我们又可能希望说明蛙为什么以这样的方式来反应。这个特定现象的“如何”部分包括了感性知觉的细节,即环境刺激与内分泌状态和神经运动效应器之间的相互作用,换言之它包括生理过程。而“为什么”问题涉及到行为个体的收益和花费,它更加具有生态学和进化的性质。如果我们猜想,雄蛙歌唱是为了吸引雌蛙,那么我们就可以接受雄蛙在雨后歌唱是因为雌蛙在这个时候寻找配偶的想法。蛙如

果在其他时候合唱,可能只吸引少数的雄蛙(收益低),却一直暴露于捕食或其他风险(花费大)之中。我们现在已经有了关于蛙行为的若干个假说:(1)雄蛙歌唱吸引雌蛙并导致交配;(2)雌蛙仅在雨后积极寻找雄蛙;(3)歌唱需要花费,要花费使雄蛙节约其歌唱的时间。

要说明一个假说的正确性,就必须对其进行检验。只有极少数特殊的想法能被证明是正确的,我们增强了信心后要进一步探索假说的一系列问题并找到其与事实的一致性。如果我们关于蛙鸣唱的第二个假说为真,我们将预期雨后的晚上比平常气候的晚上能观察到更多发情的雌性。这是一个预言,即由假说逻辑推理得到的一个结果。如果对雌性活动的观察证实这一预言,那这一假说就被巩固;如果不是这样,这一假说变弱或被完全否定。

假说最强的检验常常出于实验,在实验中有一个或少数变量被独立地操作,以便弄清楚其特殊的效应。在蛙的例子中,第二个假说的一种检验是,确定雄蛙在好天气歌唱后的交配效果是不是低于雨天以后。不幸的是,除非是雨天,通常雄蛙是不歌唱的。也许我们用某些合适的操作,哄骗一只雄蛙在“错误的”夜里歌唱。如果我们能够在没有其他行为变化的情况下使蛙歌唱,

那将是一个很好的实验。为了消除歌唱以外的所有变量,我们就必需确定,安静的蛙在实验的同一个夜里也没有吸引雌蛙。这种处理,即除了感兴趣的变量以外,实验重现了所有其他方面,这就叫做实验对照(control)。应该记得的另一个实验是,用录音带记录雄蛙的歌唱,并在另一些夜晚重新播放,计数被叫声所吸引的雌蛙,比较雨后和好天气的结果。

假说的检验产生新信息,常常是另一轮假说形成和检验的开始。例如,如果我们发现雌蛙在雨后更加活跃,那就是我们发现了新的要解释的模式。科学的发现正是建立在科学本身之上的,并产生了对于自然系统运行的丰富知识。

生态学家在野外

一个假说的实验检验

为了说明生态学家如何利用实验去验证假说,我们把一个野外研究分成几个基本成分。该研究是 Robert Marquis 和 Chris Whelan 在密苏里大学 Louis 生物站进行的。

观察:虽然有许多潜在的植食动物,但是在生长季节里,森林中仅有小比例的叶子被消费掉。

观察:鸟类吃昆虫。

假说:鸟类捕食植食性昆虫从而减少了叶子的消费量。

实验检验:用防鸟类的栏网排除鸟取食(图 1.19),但是昆虫能够自由进出网栏。

对照:从没有栏网的林子与实验的林子对比取得



图 1.19 实验是假说的最强检验。在一棵白砾树树苗周围放置网栏,用以排除鸟类捕食者,不然毛虫将被捕食(感谢 C. Whelan)

数据,以说明昆虫和鸟类种群的空间和时间变化。

实验效应对照:因为排除网栏对于取食可能有别的效果(例如遮影),用不完全的网栏围住一片林子,允许鸟类进来取食。

Marquis 和 Whelan 发现,在鸟类被排除的地方,记录到取食昆虫的数目增加了 70%,在生长季节未丧失的叶面积从 22% 提高到 35%。这个发现使他们得出结论,鸟类捕食者减少了植食昆虫的多度,同时植食动物对树木的危害也就减少了。这个发现也导致另一个问题:美国东部和其他地方森林的片段化是否会导致鸟类种群下降,从而使森林的昆虫危害增加?

虽然获得科学知识的方式看起来直截了当,但是也有许多缺陷。例如,变量之间的相关并不一定意味着因果关系;因果关系的机制必须用合适的研究独立地测定。不仅如此,许多假说因为有关过程的尺度太大,不可能用实验方法去检验。在遇到进化时间特别长的模式以及研究的系统为整个种群或生态系统时,由于选择的尺度过大,在实际操作中很难实现,这些限制就显得尤为重要。

在解释一个特定观察时,不同的假说可能同样说得通,这时候,做预测的就要在各种假说之间进行区别。生物多样性随着纬度增高而降低的观察,已经刺激产生了许多解释。当一个人从赤道向北旅行,平均温度和降水量相继降低,光强度和生物生产量减少,季节性和其他环境变化增加。以上每一个因素都可能与生物学系统相互作用,影响到一个区域中能共存的物种数目。基于这些因素已经提出了许多假说。将每一个因素的影响分开考虑是非常困难的,因为每一个因素都随别的因素的变化而平行变化。

面对这些困难,生态学家求助于其他可供选择的检验假说的方法。微宇宙(microcosm)实验就是其中之一,即在简单的实验室或野外设置中模拟系统的基本特征(图 1.20)。这样具有 5 种动物的水族箱,可能像池塘中比较复杂的自然系统一样运转,甚至像更加一般的生态学系统;如果是这样,微宇宙实验操作产生的结果,就有可能概括更大的系统。随环境变化的增加生物多样性降低的假说,可以在微宇宙实验中用测定温度、光、酸度或营养物资源的变化是否能够引起物种从系统消失的方法加以检验。当然,从水族箱到“实在的”生态学系统是经过很大的延伸后归纳的结果,但是,如果变化经常导致物种在各种微宇宙中消失,那么这个假说是“真”的可能性就加大。

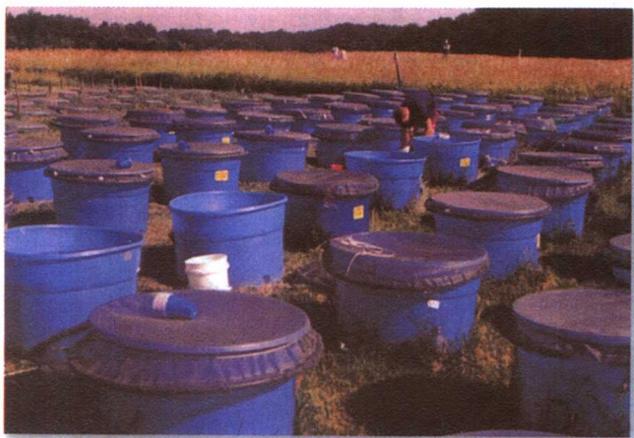


图 1.20 微宇宙实验是为模拟生态学系统基本特征而设计的。密歇根州立大学 Kellogg 生物站养殖淡水无脊椎动物群落的桶。大量桶是为了模拟不同的实验处理(R. E. Ricklefs 摄)

另一种途径是构建复杂系统的数学模型，研究者用一组方程式来代表系统。这些方程式描述了我们关于系统如何运行的理解，它们描述系统每一个成分与其他成分的关系，以及与外部影响的关系。数学模型是一个假说；它提供对观察到的系统结构和功能的解释。模型可以通过比较预测和实际观察得到的结果进行检验。大多数模型对没有测量过的系统特性，或系统对干扰的反应进行预测。这些预测与观察是否一致决定预测所依据的假说是被支持还是拒绝。例如，已经建立的流行病扩散详细模型(见图 1.15)。这些模型包括敏感的、暴露的、感染的和恢复的(由于获得了免疫因而具有抵抗力的)种群比例，以及传播速率和病原体毒力等因素。

生态学家在更大的尺度上建立了全球碳循环模型，用以研究燃烧化石燃料对于大气 CO_2 含量的影响。了解这些关系对于人类管理地球环境是关键性的。全球碳平衡模型除其他因素以外，包括植物对于 CO_2 的吸收和海洋中 CO_2 的溶解。然而，这些模型早期版本的结果与观察资料不符合，特别是过高估计了大气 CO_2 的年增加量。有证据表明，现实世界有将 CO_2 从大气中移走的“汇”，但是模型没有表示。这种矛盾已经引起模型工作者进一步考虑森林更新和 CO_2 通过气-水界面的移动等过程。这些过程对于更加细致地描述生物圈功能模型做出了贡献，使模型能够提供关于未来大气变化的更加准确的预测。



人类是生物圈中重要的组成部分

为什么我们要进行所有这些研究？自然界的奇迹鼓舞了我们对生命的好奇和了解周围环境的愿望。我们中的许多人，对于自然的好奇心和要求得到科学研究途径的挑战已经足够说明理由了。不仅如此，随着人口不断地增加，自然系统维持其结构和功能的能力已经受到严重威胁，了解自然也就变得越来越紧迫了。经人类活动或为人类统治或为人类制造的环境——包括城市和郊区生活区、农业产地、娱乐休闲地区、林场、渔场——也都是生态学系统。人类的福利依赖于维持好这些系统的功能，不管是自然系统，还是人工系统。事实上，全部地球表面已经或者即将受到人类的强烈影响。人类已经掠夺了生物圈 40% 以上的生物生产力。我们不能漫不经心地承担这个责任。

最近世界人口已经超过了 60 亿，如果按生物代谢而言，其消费的能量和资源，产生的废物已经远远超过了需要。这已经引起全球范围的两个相关问题。第一个是人类活动对于自然系统的影响，包括生态学过程瓦解和物种的灭绝。第二个是人类自身的环境持续恶化，并已经到了生态学系统能够维持的极限。在处置这些问题过程中，了解生态学原理是必不可少的一步。下面用两个例子加以说明。

向维多利亚湖引入尼罗尖吻鲈

20 世纪 50 年代和 60 年代早期，尼罗尖吻鲈被引入维多利亚湖，这个跨东非赤道的又大又浅的湖泊。这是一项有很好意向的行动，目的在于给居住在当地的公众提供额外的食品和出口剩余捕获物获得额外收入(图 1.21)。然而，由于忽视了基本生态学原理，引入以破坏湖泊的大部分传统渔业而告终。在引入尼罗尖吻鲈以前，维多利亚湖维持了当地许多鱼类的可持续捕获量，大部分种属于丽鱼科，主要以碎屑、植物和小动物为食。尼罗尖吻鲈体型很大，吃掉了大量其他鱼类：在这个例子里就是较小的丽鱼科鱼类。因为能量在食物链的每一步都丢失，所以捕食性鱼的收获量就不可能像其猎物种一样高。而且尼罗尖吻鲈是维多利亚湖的外来物种，土著丽鱼科鱼类没有与生俱来的帮助自

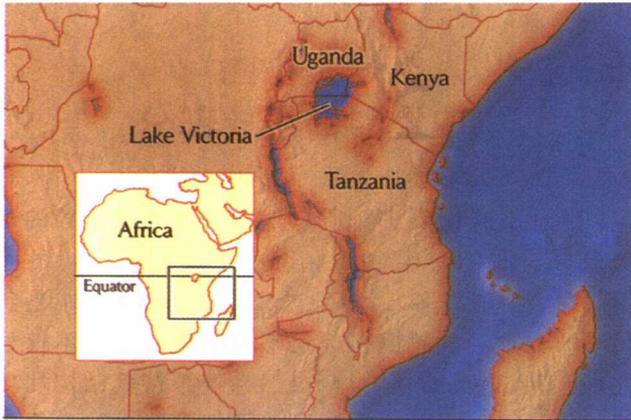


图 1.21 向生态系统引进一个新种可能产生严重影响。20 世纪 50 年代,为改善渔业维多利亚湖引进了尼罗尖吻鲈,使许多当地土著鱼类灭绝,并且完全改变了湖泊生态系统(感谢 Tim Baily/The African Angler and Joe Bucher Tackle Company)

已逃避捕食者行为。不可避免的是,尼罗尖吻鲈消灭丽鱼种群,使许多独特的物种灭绝,破坏当地渔业,并严重地减少了其自己的食品供应。结果是,作为开发利用的尼罗尖吻鲈,在没有防御能力的猎物之间,其贪吃的习性给自己带来了死亡的命运,并且彻底改变了维多利亚湖的生态系统。引进尼罗尖吻鲈还对湖泊周围的陆地生态系统带来次生性后果。尼罗尖吻鲈的肉富含油脂的,不能用阳光而必须用烟熏的方法进行保存,所以,当地森林被迅速采伐用作木柴。

可以确信由于当地人口的迅速增加和使用非传统先进技术过度利用,当地渔业已经不稳定地关闭了。然而这些问题的合理解决,需要更好地管理丽鱼渔业和发展除鱼以外的食品资源,而不是引进那些当地鱼类的强捕食者。

加州水獭

在与维多利亚湖有半个地球之隔的加州沿海,挽救水獭的努力说明了生态学与人类关心的其他问题之间(图 1.22)的错综复杂的关系。水獭分布很广,围绕太平洋北部边缘从日本到下加利福尼亚都有分布。18 世纪和 19 世纪,对水獭皮掠取使其种群减少到几乎灭绝。可以预见,由于过度掠夺其经济基础,皮毛工业也崩溃了。随后采取的保护活动使加州水獭种群数量有所恢复,到 20 世纪 90 年代已达数千头,到了危险水平之上。但水獭保护的成功却

令加州的渔民苦恼,他们认为不需要渔业许可证的水獭业,严重降低高利润的鲍鱼、海胆和刺龙虾的资源量。问题还在于恶化了水产业与保护主义者之间的争夺海域之战。因为水獭在火线上捕捉,常常是致命的。

有讽刺意味的是,水獭对一个不同的海洋产业是有利益的,如收获海藻。海藻是大型海草,可用于制造肥料,直立生长于浅水叫做海藻林。是鱼苗的食物基地和隐蔽所(图 1.23)。海胆也吃海藻,当海藻很多的时候会使一个区域变成裸露的。水獭是海胆的主要捕食者。当水獭种群扩展到新的海区,海胆种群就被控制,海藻林可以再生。

在其他因素起作用的时候,水獭种群也会下降。Science 杂志 1998 年有一个报道,加州大学圣克鲁兹分校的 J. A. Estes 与其同事指出,20 世纪 90 年代在阿拉斯加的阿留申群岛附近,水獭种群猛烈下降。是什么原因?以前不吃水獭的逆戟鲸,已经来到近海岸区域,并且吃大量水獭。一个可以预测到结果是,水獭种群的变化使海胆数量明显上升,同时受影响地区的海藻会减少。为什么逆戟鲸近来改变了捕食行为? Estes 指出,逆戟鲸的主要猎物海豹和海狮种群在同一时期崩溃了,这可能导致鲸寻找可以替代的食物来源。为什么海豹和海狮数量下降?对此人们只能作出推测。然而,人类渔业的加强已经使海豹食用的鱼类资源下降到很低水平,足以严重影响其种群。

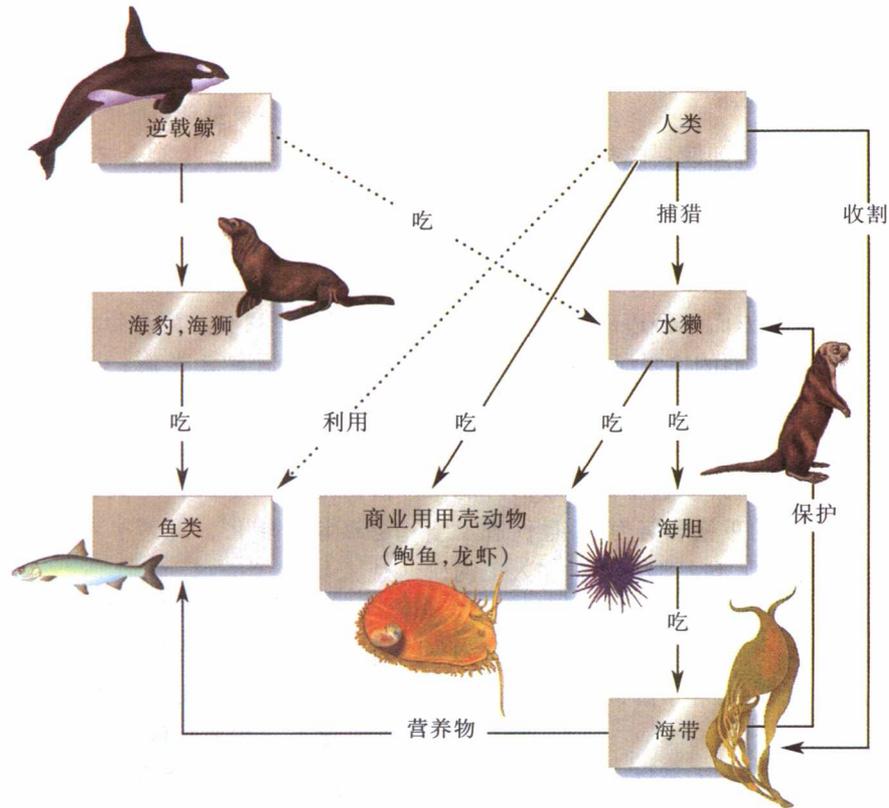


图 1.22 人类的活动对生态系统有复杂的影响。人类捕猎减少了水獭种群后,水獭-海胆-海带生态系统的若干成员发生改变〔引自 J. A. Estes *et al.*, *Science* 282:473~476 (1998)〕



图 1.23 海带林栖息地的统一性依赖于水獭的存在。海带林为许多种鱼类和无脊椎动物提供了觅食基地和隐蔽所。水獭吃海胆,海胆则破坏幼嫩的海带 (E. Hanauer 摄,感谢 Paul Dayton)



人类对于自然界的 影响已上升为 生态学研究的重点

虽然濒危物种的困境可能从感情上唤醒我们,但是生态学家逐渐意识到,只有以有效的方法保护和利用自然资源才能彻底保护整个生态学系统和管理广泛的生态学过程。个别的种,包括人类以它为食品和其他产品的种,它们本身就依赖于生态支持系统的维护。我们已经看到,像尼罗尖吻鲈和水獭一样的捕食者,可能在自然系统运行过程中起到关键性作用,或好或坏,都取决于环境。人类通过操纵这类重要物种的种群,可以改变生物群落的组成和影响整个生态系统的运行。当我们对生态学系统的干涉是局部的,并集中于一个或少数几个物种时,如果对基础问题是了解的,有可能管住局面。不幸的是,

我们对于环境的许多影响,是多方面、广泛分布的影响的结果,使科学家们很难辨别,法律、法规很难控制。由于这个原因,对于环境问题的良好科学知识是采取措施的必要前提。

报纸每天都是满版的环境问题:热带森林的不断减少、臭氧空洞、渔业资源下降和全球变暖。战争和人类悲剧一样,创造了令人惊愕的环境灾难。但是也有成功的例子。许多发达的国家,包括美国和大多数欧洲国家,在清洁其河流、湖泊和空气方面已经迈出了很大的步子。鱼类再次洄游到北美和欧洲的主要河流产卵。由于燃烧化石燃料的改变,酸雨已经减少。保护地球表面免受紫外辐射的臭氧层被含氯氟烃破坏,其释放量已经明显减少。大气二氧化碳含量上升引起全球变暖的可能性,已经引起国际研究机构的重视和努力,并且促进了全球关心。自然保护的行动,包括濒危物种在人工饲养下的繁殖,已经拯救了某些濒危动物,例如加州兀鹫。它们也唤起了公众对于环境项目的注意,有时也引起公众的争论。然而,没有公众的关心和了解,单靠政策上的行动也是不可能的。

国际合作水平的增长特别令人鼓舞,国际自然保护联盟(IUCN)(现在称为世界保护同盟——译者注)和世界野生动物基金会(WWF)等组织就是例子。此外,为了保护野生生物和自然,世界上许多国家已经达成了若干重要协议,例如,濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES),它使濒危物种及其产物(例如皮张、羽毛和象牙等)通过国家间边界的运输成为非法,并剥夺了偷猎者市场。第二个重要协议是里约热内卢的生物多样性公约,它承认国家对于自己生物遗产的所有权,并保证用于药物等原因开发地方动植物的权利与酬金。

这些成就的基础建立在对于自然界日益增加的科学知识之上。了解生态学本身并不能解决在政治、经济和社会等各个方面的环境问题。然而,当我们预期自然系统需要全球管理的时候,我们的成就将依我们对于自然系统结构和功能的理解而转移——这种理解依赖于对生态学原理知晓的程度。

总 结

1. 生态学是研究自然环境和生物彼此之间及生

物与其周围之间关系的科学。

2. 生物个体、种群、群落、生态系统和生物圈代表了生态结构和功能的组织层次。它们形成了逐步复杂实体的等级结构。

3. 生态学从几个不同角度研究自然,其焦点集中于生物与环境的相互作用,从而产生生态系统和生物圈中能量与化学元素转化、单个种群的动态、生态群落中种群的相互作用。

4. 不同种类的生物在生态系统中起不同作用。植物和藻类固定日光能;动物和原生动物消费生物形式的能量;真菌能进入土壤和死植物,所以在降解生物物质和更新生态系统的营养物上起重要作用。细菌是生化专家,完成氮的生物同化和以硫化氢作能源等的转化,这两者都是生态系统功能的基本成分。

5. 一个个体的栖息地就是它生活的地方。栖息地概念强调了环境的结构。一个个体的生态位是它能够耐受的条件范围和它能够采取的生活方式——即它在自然系统中的功能地位。

6. 生态学过程和结构具有空间和时间尺度特征。模式和过程的尺度,在时间和空间上一般是相关的。

7. 生态学系统的多样性和复杂性从少数基本生态学原理上可以理解。在这些原理中,生态学系统是物质实体,并在物理和化学限制的能量转化中起作用。同时,所有生态学系统与其周围环境进行物质和能量交换。当输入和输出相平衡时,系统处于动态稳定状态。

8. 所有生态学系统都服从进化性变化,它是种群中个体存活和生殖差异的结果;个体表现了遗传决定的不同特征。作为自然选择的结果,生物表现出对环境中相适合条件的结构和功能的适应性。

9. 生态学家用各种技术研究自然系统。其中最重要的是观察、提出解释观察的假说、和检验假说以证实所产生的预测。实验是检验假说的重要工具。当自然系统不适于实验的时候,生态学家可以用微宇宙或系统的数学模型进行研究。

10. 人类在生物圈运行中起主导的作用,人类活动已经造成了全球生态危机。解决尖锐的环境问题,要求在政治、经济和社会活动的框架中智慧地应用生态学的一般原理。

* 肾蕨曾经是数百万年间地球植被的显著部分

生态学实践

检验你的知识

谁、怎样和为什么

谁实践生态学?当然,简单的答案是生态学家。生态学家是用科学方法去认识生物如何与环境相互作用。生态学家在实践生态学时所收集的信息,对于了解自然系统如何运行和在各种胁迫下无法运行都是很重要的。人类活动不断地威胁地球支持生命的能力;生态学家正处于这些研究的最前沿以理解这些威胁对于地球上生命的未来意味着什么。

你怎样实践生态学?实践生态学要求有认识自然的模式和过程的能力,以及设计和完成实验(常常是在遥远的地方和艰苦的条件下)的能力。实践生态学也意味着培养年轻的大学毕业生成为未来的生态学家。所有这些都要求在同一问题上进行工作的科学家相互交流结果。生态学家逐渐发现,实践生态学也意味着把研究结果通知媒体和当选的官员。贯穿本书的“实践生态学”,在新世纪开始时将考查生态学家不断进行的一系列研究的“怎样、什么和为什么”。

为什么一个人要成为生态学家?如果你进行调查,理由可能很多。某些生态学家可能在童年一年一次的家庭野营旅行时就激发了他们的兴趣。另一些可能受到野外生物学家集会的鼓舞,或者受到一个大学教授的影响。许多人可能说,他们读了 Rachel Carson 的《寂静的春天》或其他叙述生态学中环境问题及解决方法的书,得到鼓舞而去研究生态学。

检验你的知识

1. 调查你所在学院或大学,或地方野外生物站的生态学家。你可能通过他们的网页找到他们。你的教授去学院和研究生院的什么地方?如果你与他们私人接触,你可以询问他们,什么是特别有影响的观察、书本或鼓舞人心的人,能激起他们去实践生态学。



2. 登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 访问“The Economy of Nature”,并进入 practicing ecology,读一读本书作者和其他作者们是怎

样和为什么成为生态学家的。

社会怎样从生态学研究中获得?我们已经指出,人类是地球生态系统的一部分,人类活动正在增加地球上生物多样性的丧失。这些生物多样性构成我们的行星——地球的生命支持系统。因此,人类的职责是了解人口增长、污染、栖息地破坏、外来物种引入对于生态系统所施加的影响。

检验你的知识



3. 进入网址 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>,读野生动物基金会出版的关于全球变暖及其对于人类健康的影响文章。然后,读一读三个新来源的相关文章。新文章的覆盖面和细节如何区别?报告人是否清楚明白地说明,研究结果在经济、社会或政策方面意味着什么?



推荐读物

- Barel, C. D. N., et al. 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature* 315: 19~20.(Introduction of the Nile perch into Lake Victoria.)
- Bartholomew, G. A. 1986. The role of natural history in contemporary biology. *BioScience* 36: 324~329. (An influential biologist's personal approach to scientific investigation.)
- Booth, W. 1988. Reintroducing a political animal. *Science* 241: 156~158. (The ecological role of sea otters in kelp communities.)
- Cohn, J. P. 1998. Understanding sea otters. *BioScience* 48(3):151~155.
- Cronon, W.(ed.). 1996. *Uncommon Ground: Rethinking the Human Place in Nature*. W. W. Norton, New York.
- Estes, J. A., M. T. Tinker, T. M. Williams, and D. F. Doak, 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore systems. *Science* 282: 473~476.
- Franklin, J. F., C. S. Bledsoe, and J. T. Callahan. 1990. Contributions of the long-term ecological research program. *BioScience* 40: 509~523.
- Goldschmidt, T., F. Witte, and J. Wanink. 1993. Cascading effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology* 7: 686~700.

*“网上更多”图标贯穿本书正文全部,它指示本书的网址 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 包含有本主题的额外细节。

- Harley, J. L. 1972. Fungi in ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 41:1~16.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited—mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1 371~1 382.
- Margulis, L., D. Chase, and R. Guerrero. 1986. Microbial communities. *BioScience* 36:160~170.
- Margulis, L., and K. V. Schwartz. 1998. *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*, 3d ed. W. H. Freeman, New York.
- Marquis, R J., and C. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007~2 014.
- McIntosh, R. P. 1985. *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge University Press, New York. (The most complete history of the development of the science of ecology.)
- Nichols, F. H., J. E. Cloern, S. N. Luoma, and D. H. Peterson. 1986. The modification of an estuary. *Science* 213: 567~573. (An illustration of how the multiplication of technology and population has transformed San Francisco Bay into an ecological crisis.)
- Price, P. W. 1996. Empirical research and factually based theory: What are their roles in entomology? *American Entomologist* 42 (2): 209~214. (Thoughts about the study of ecological systems by an eminent insect ecologist.)
- Sinclair, A. R. E., and J. M. Frywell. 1985. The Sahel of Africa: Ecology of a disaster. *Canadian Journal of Zoology* 63:987~994. (Intense grazing and collection of firewood has caused deforestation and habitat degradation over large areas of sub-Saharan Africa.)
- Urban, D. L., R. V. O'Neill, and H. H. Shugart, Jr. 1987. Landscape ecology. *BioScience* 37:119~127. (The scale of habitat patchiness within an area influences population processes and the distributions of organisms.)

(孙儒泳 译)

第2章 自然环境



水具有许多适合维持生命的特性

所有自然水体都含有可溶性物质

氢离子浓度深刻地影响着生态系统

生物的能量转换与碳和氧密切相关

无机养分的可利用性影响着生命的丰度

光是生物圈能量的主要来源

热环境为热的获得和丧失提供了几种途径

生物必须应付极端温度

生物通过许多物理刺激来感觉环境



看过电影《泰坦尼克号》的人都会记得冰冷的北极冰水吞掉了很多人的生命。人们可能会感到惊奇，在液态的水中血液和组织

怎么会冻结成固体呢？答案是：可溶性物质降低了水和其他液体的冻结温度。纯水在 0°C 结冰，而海水含有大约3.5%的可溶性盐，在 -1.9°C 结冰，或低近两度才结冰。包括人在内的大多数脊椎动物的血液和组织，所含盐的浓度不到海水的一半，因此其结冰温度比海水高。这对于泰坦尼克号的遇难者来说是一个可怕的问题。对于生活在极地海域的鱼来说也是一个问题。

有两个问题需要注意：第一，为什么极地海鱼的血液和组织中盐浓度不高？第二，在如此的低温下这些鱼如何存活？极地鱼不用盐来防止体液冻结，因为盐会干扰许多生物化学过程。维持低盐水平的内部环境，能允许机体更迅速和有效地代谢和运动。南极鱼通过增加血液和组织中一些化合物的水平来降低对冰冻的敏感性，例如甘油——普通药店出售的丙三醇，这些化合物降低了其体液的结冰温度，但不会严重影响其功能。正如在本章中我们将看到的和这些相似的问题，尽管环境和生物物质的一些物理性质对生命不利，但是生物对许多问题都有解决办法。

我们通常把生物和非生物作为对立面。然而，尽管我们能很容易地区分自然界中这两大类，但它们并不是彼此孤立地存在。生命依赖于物质世界，同时也影响着物质世界：土壤、大气、湖泊和海洋，而且许多沉积岩的部分特性是由植物和动物的活动造成的。

尽管和自然系统截然不同，但生命形成的功能要受自然规律的约束。自然界为生命提供了条件，但也抑制其发展。生物系统必须利用能量抵消地心引力、热流、扩散和化学反应。飞行的小鸟要不停地消耗能量，使自己能抵抗地心引力维持飞行。因此，生命存在于与自然世界的不平衡之中。

区别生物和非生物，可以看它们是否具有抵抗外界自然力的能力。飞翔的鸟很好地表现了这种性质，植物同样也具有这种性质，它们通过根吸收土壤中的矿物质，并合成高度复杂的糖类和蛋白质来组成自己的组织。像内燃机一样，生物体通过转换能量来维持生存。汽车发动机通过化学反应燃烧汽油，将能量从汽缸机械地传递到轮胎。当一个生物体代谢糖类来提供能量，使肢体运动时，它也遵循着相关的化学和机械原理。

首先，与自然系统不同，活的生物有目的地生存。其结构、生理和行为都是直接用于获得能量、资源和产生后代。当然，生命会受到物理和化学条件的制约，就像建筑物会受到建筑材料性质的制约一样。然而，在生命系统中，建筑物设计的效果并不关系到或超出砖和水泥的性质。

最后，生命是自然界的一个特殊部分，但它和物理环境存在着一种持续的紧张状态。生物最终从阳光中获得能量，从土壤和水中获得营养物质，并且必须忍受环境中极端的温度、湿度、盐度和其他的物理因子。荒漠的炎热和干旱排除了很多物种，就像极地的严寒只适合耐寒生物一样。但我们至今并不需要研究极端的条件来证明自然界和生物界之间的压力。所有植物和动物的组成和功能，在一定程度上反映了它们对自然环境中占优势条件的反应。

在本章中，我们将探索对生命最重要的自然环境特征。由于生命发生在水相环境中，而且所有生物的绝大部分由水组成，因此我们就从水开始讨论。



水具有许多适合维持生命的特性

地球表面大部分区域是水域，而且在通常的温度范围内它是液态的。水还是一种很好的溶剂。而且，水对于生命系统中的化学过程是一种很好的介质。很难想像在生命中有什么比水更重要。地球的表面再没有其他普通的物质是液体，而这种性质对于生命来说是必需的。活生物体的活动依赖于水的流动性。进行迅速的化学反应所需的高分子浓度，依赖于水的密度。试想一下，如果生命以坚硬的固体或稀薄的气体为基础会是什么样子。

水的热稳定性

水在一个很宽的温度范围内保持液态，是由于它阻止了温度的变化。另外，水传热迅速，通过水体可以均匀地传热。因此，水温的变化缓慢，即使在迅速散热或加热时，就像在气-水的分界面上或生物体表面上能够发生的一样。水同样抵抗在固相（冰）、液相和气相（水蒸气）之间的变化。蒸发一定数量水所需的能量，是使其温度升高一度所需能量的500倍！结冰所耗能量是使同等数量水温度降低一度所耗电量的80倍。水的这种特性使大部分水体在冬天都不会结冰。

水的另外一个新奇但有用的热特性是当其温度低于4℃时，温度越低水的密度越小，而不像大部分物质，温度越低密度越大。水结冰时体积增加而密度减小。因此，冰漂浮在水面（图2.1），这不仅能使冰滑动，还能阻止湖泊和海洋的底部结冰，从而使水生植物和动物能在冬天找到一个避难所。

水的浮力和黏性

水既能支持生命也能抑制生命。由于水的密度大（是空气密度的800倍），它对生物提供了相当大的支持作用，毕竟生物本身大部分也是水。但是水还具有黏性，意味着它会阻止流动或生物在其内的运动。高密度和黏性会阻止运动。这是物理特性的一个例子，即创造对生命的有利环境，但同时又限制了它的发展。

生物体通常利用自然物质的物理性质或利用物理原理对付这些限制。例如，动物和植物含有骨骼、蛋白

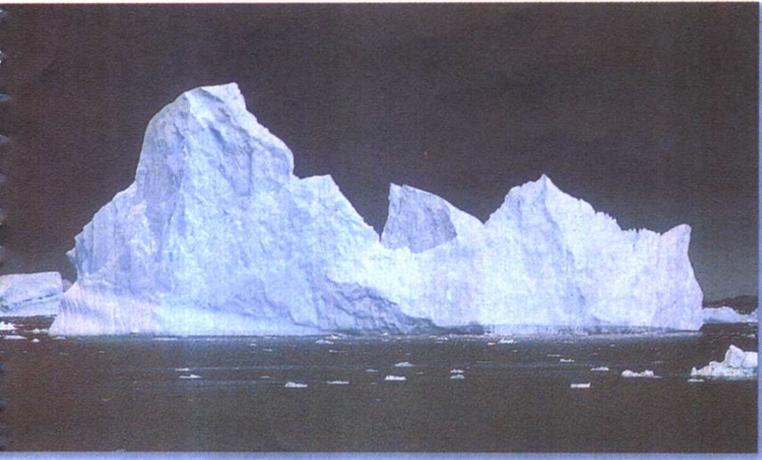


图 2.1 水结冰时密度变小, 所以冰漂浮着。由于冰的密度是 0.92 g/cm^3 , 与液态水的密度 1 g/cm^3 差异不大, 所以南极冰山的 90% 处在水面以下 (R. E. Ricklefs 摄)

质、可溶性盐类和其他一些密度比盐水大、比淡水更大的物质。如果不是有一系列机制能降低其密度或延缓其下沉速率, 这些物质会使水生生物体下沉。许多种鱼都有一个充满气的鳔, 这就是利用低密度气体的一种机制。鳔的大小可以调节, 从而使身体的密度和周围水的密度一致。某些大海藻有充满气的鳞茎, 使其叶子漂浮在阳光照射的水表面上。

许多微小的单细胞藻类, 大量地漂浮在湖泊和海洋的表面(浮游植物), 它们含有小油滴, 补偿了自然下沉的趋势(图 2.2)。大部分脂肪和油的密度为 $0.9 \sim 0.93 \text{ g/cm}^3$ (是纯水密度的 90%~93%)。脂肪的积累也增加了鱼和水生生物的浮力。



图 2.2 藻类细胞内的油滴提供了浮力 (Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze)

骨骼、肌肉组织缩小甚至降低体液的盐浓度, 都进一步地使水生生物体重变轻。鲨鱼和鳐没有鳔, 这和一些硬骨鱼不同, 但是它们也没有骨质的骨骼, 而且骨骼中缺少沉重的矿物盐, 这是对缺乏鳔部分的补偿。碳酸钙和磷酸钙是矿化骨骼的主要成分, 它们的密度大约是水的 3 倍。鲨鱼和鳐的软骨密度更小——接近于水的密度。

当水的高黏性阻碍了一些海洋生物的运动时, 另一些生物利用这个特性避免下沉。许多微小的海洋动物进化出长的丝状附肢来阻止下沉(图 2.3), 就像降落伞减缓了身体在空气中的降落一样。相反, 快速游动的水生动物进化出流线型体形, 减小了在密度大的和黏度大的介质中运动时的阻力。在开阔海洋中的鲛鱼和其他游动迅速的鱼, 身体比例非常均衡, 可在水中快速游动(图 2.4)。

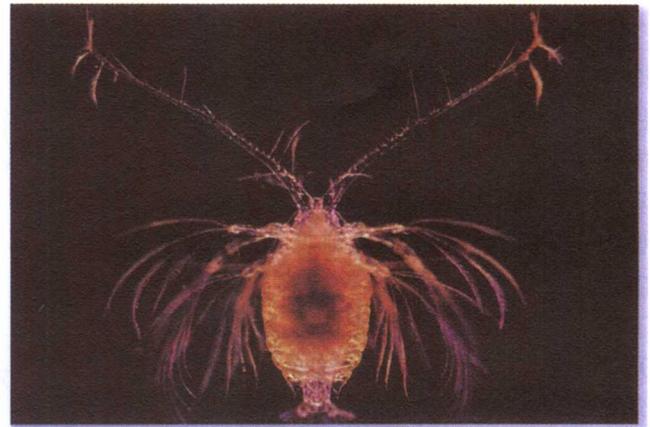


图 2.3 从热带海水甲壳类浮游生物身体中投射出来的细丝和羽毛能够阻止下沉 (Image Quest 3-D 摄)



图 2.4 流线型的体形减弱了水的阻力。鲛鱼的光滑身体使其能在低能耗情况下快速游动 (Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze)



所有自然水体 都含有可溶性物质

水具有很强地溶解各种物质的能力,使这些物质进入到生命系统中,且以水为介质进行化学反应产生新的化合物。水是一种很强的溶剂,因为水分子能强烈地吸引很多固体。一些固体化合物是由带电荷的原子或称为离子的原子团组成。例如,普通的盐,氯化钠(NaCl)是由带正电的钠离子(Na^+)和带负电的氯离子(Cl^-)排列成紧密的晶格。然而,在水中带电荷的钠离子和氯离子受到水分子的强烈吸引,因为水分子本身既带负电荷又带正电荷。水分子的吸引力比维持盐晶体结合的力强,结果当水分子将其包围时,它们就逐渐分离成离子成分——另一个说法就是盐溶解了。

水的强溶剂性质使小溪、河流、湖泊和海洋中含有许多矿物质。大气中的水蒸气凝结形成云,最终降下(雨、雪等等)。在这时,水几乎是纯的,只是溶解了大气中的一些气体,主要是氮气、氧气和二氧化碳。雨水在降落过程中,从大气中的灰尘颗粒和海洋浪花小滴中吸收了一些矿物质,而在地表和地下流动时获得更多矿物质。地表水,如小溪和河流,从其流域的底层获得了更多的矿物质。大部分湖泊和河流含有0.01%~0.02%的可溶性矿物质,比海洋的平均盐浓度(质量百分浓度为3.4%)低得多,海水中的盐和其他矿物质已

经积累了几十亿年。

溶解在淡水和盐水中的矿物质在组成和数量上均不同。海水富含钠离子(Na^+)和氯离子(Cl^-),而且含有大量镁离子(Mg^{2+})和硫酸根离子(SO_4^{2-})。淡水中含有较多种类的离子,但钙离子(Ca^{2+})、碳酸氢根离子(HCO_3^-)和硫酸根离子(SO_4^{2-})倾向于占优势。淡水中矿物质的浓度反映了流域中岩石和土壤的组成和溶解性。石灰石主要由碳酸钙组成(CaCO_3),当水流经石灰石河床区域时,就含有较高质量浓度的钙离子和碳酸氢根离子(图2.5)。花岗岩是由缺钙的矿石组成,而且不易溶解;经过花岗岩区域的水流几乎没有可溶性物质。

海洋的功能就像一个大蒸馏器,浓缩矿物质,因为有富含矿物质的溪流和河流流入,而纯水从其表面蒸发。某些元素的浓度,特别是钙,达到了由它组成的化合物可溶性的最大极限。在海洋中,钙容易形成在水中不易溶解的碳酸钙。每升水只能溶解0.014 g或14 mg(mg/L)碳酸钙。在很久很久以前,它在海洋中的浓度就已达到这个水平,因此每年冲刷到海洋中的过量钙离子沉淀形成石灰石沉淀(图2.6)。另一个极端,钠化合物的溶解性非常高,如氯化钠(360 g/L),碳酸氢钠(69 g/L),远远超过了海水中钠的质量浓度(10 g/L)。冲刷到海洋中的氯化钠大部分是可溶的,因此它在海水中的浓度随地质时间有很大增长。

水生生物需要很多矿物元素。其中最重要的是氮和磷,它们是形成氨基酸、核酸和其他一些重要生物分子必需的。淡水水体中的氮相对丰富,主要是从周围陆

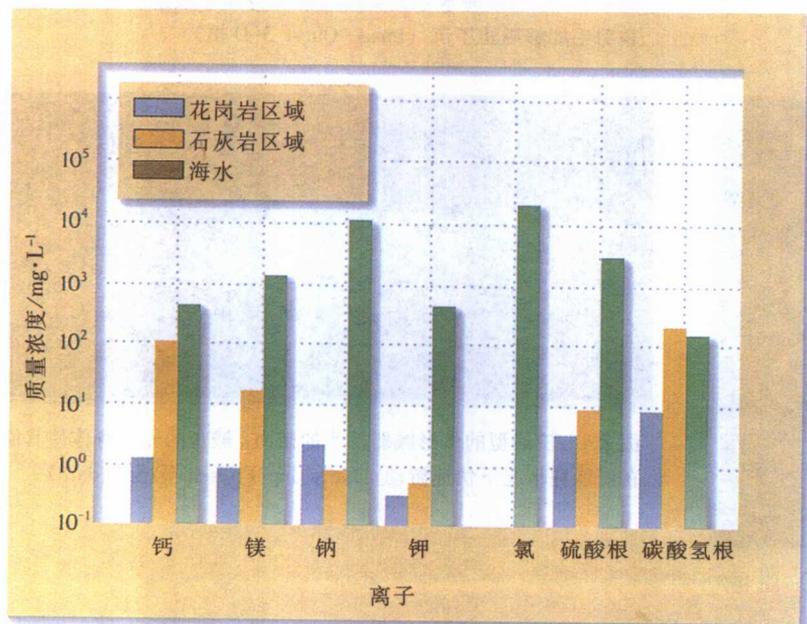


图2.5 极久远时期的海洋中积累的矿物质。不管河流流域中是花岗岩还是石灰石,其积累矿物质的平均浓度远远低于海洋。但碳酸氢根离子是个例外,它在水中的溶解性有限,在海洋的水体中沉淀出来

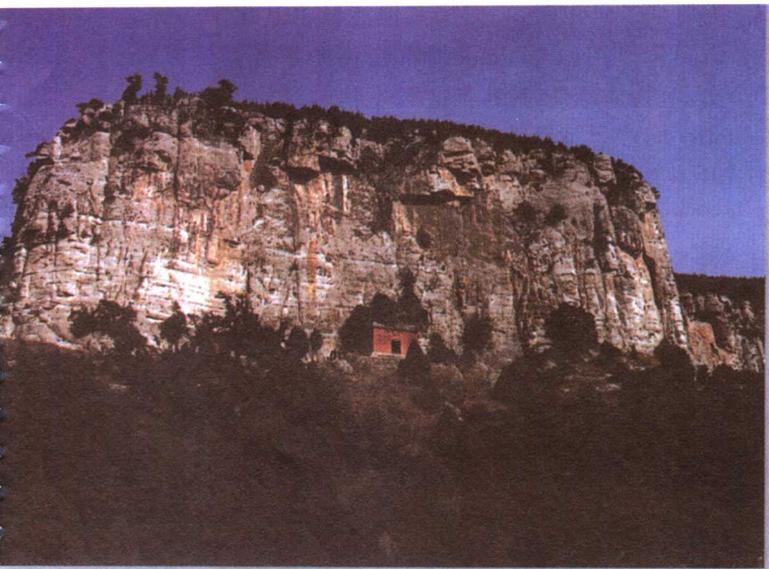


图 2.6 石灰石沉淀物形成很多山。显示从浅海溶液中沉淀出的碳酸钙(Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze)

地生态系统流入的。淡水中氮的典型质量浓度大约为 0.4 mg/L, 主要以硝酸盐(NO_3^-)和可溶性有机氮化物的形式存在, 还有少量铵(NH_4^+)。相反, 淡水中的大部分磷易和铁形成复合物并沉淀在生态系统中, 在溶液中只有 0.01 mg/L 磷, 以磷酸根形式(PO_4^{3-})存在。因此, 在淡水生态系统中, 限制植物生长的通常是磷而不是氮。在海洋中情况相反, 海洋中磷的质量浓度(0.01~0.1 mg/L)要高于氮的质量浓度(通常低于 0.01 mg/L)。



氢离子浓度深刻地影响着生态系统

氢离子值得特别提起, 是因为其还原性极强。在高浓度时, 它们影响大部分酶的活性, 并对生命过程产生一些负面影响。在溶解岩石和土壤中矿物质的过程中, 它们也起了关键性作用。

溶液中氢离子的浓度称为酸度(acidity)。酸度通常用 pH 来测量, 是每升水中氢离子浓度对数的负值, 氢离子浓度用 mol/L 表示(图 2.7)。在任何时候, 纯水中都会有一小部分水分子(H_2O)分解成氢离子(H^+)和氢氧根离子(OH^-)。纯水的 pH 为 7, 被定义为中性 pH, 这意味着水的氢离子浓度为 10^{-7} (0.000 000 1) mol/L, 或是每千克水中有 10^{-7} g。相反, 如硫酸(H_2SO_4)和盐酸

(HCl)等强酸, 溶在水中时几乎全部分解。在高浓度时, 这些酸的 pH 可能接近零——即每升水中有 1 摩尔氢离子。人胃酸的 pH 为 1。大多数自然水体含有弱酸, 如碳酸(H_2CO_3)和各种有机酸, 其 pH 倾向于接近中性。有些自然水体呈微碱性(pH>7), 所含的 OH^- 多于 H^+ 。自然水体 pH 的正常范围是 6~9, 但是一些小的池塘或溪流由于受酸雨或煤矿排出的硫酸污染, pH 能够低至 4。

由于氢离子有高的反应性, 能溶解岩石和土壤中的矿物质。例如, 当有氢离子存在时, 依据化学方程式, 组成石灰石的碳酸钙能直接溶解



我们可以看到, 这个化学反应消耗了水中的氢离子, 因此增加了其 pH。结果, 石灰石流域的水含有丰富的钙离子, 使得水很“硬”, 含有相对较少的氢离子, 导致 pH 有点偏碱性(即 pH>7)。在没有石灰石的地区, 水中几乎没有钙离子, 是“软”水。同样, 大气中的 CO_2 溶于水形成碳酸(H_2CO_3), 逐渐积累, 降低了水的 pH。钙离子对生命过程是重要的, 高浓度

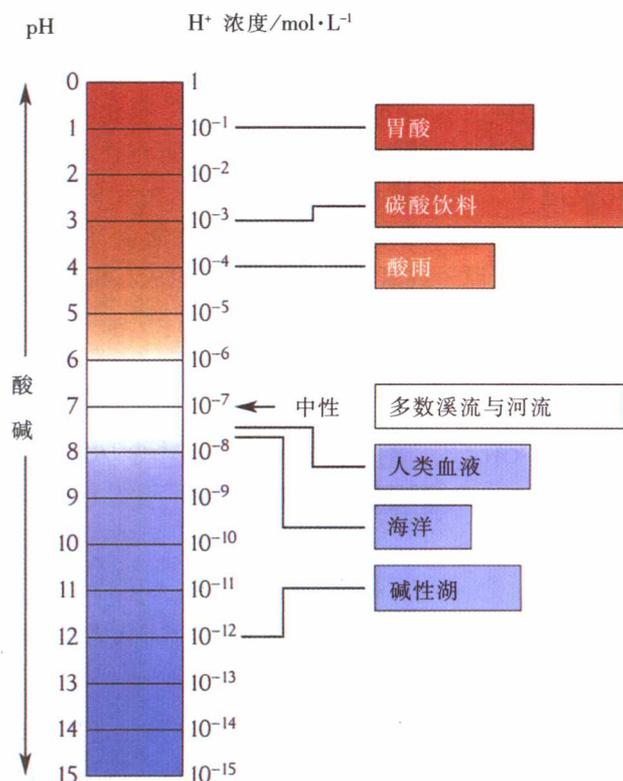


图 2.7 氢离子浓度对应的 pH。从 0(高酸性)到 15(高碱性)

存在的钙离子对于生物维持生命是必需的,例如,蜗牛的壳是由 CaCO_3 组成的。事实上,在具有软水的溪流和湖泊中,软体动物的丰富度和多样性要比硬水水体中低。因此,氢离子是形成生命过程中所必需的营养成分。然而,氢离子的这种能力也有助于溶解高毒性的重金属,例如砷、镉和汞等,对生命是有害的。

氢离子除了和岩石、土壤反应之外,还和有生命的物质发生很强的反应。大多数动物的血液和细胞的 pH 维持在近中性。人类血液的 pH 维持在 7.3 到 7.5 之间。一些微生物能忍受高酸性。例如,一些进行光合作用的蓝细菌在 pH 低至 4 时仍能活动。另一些细菌能忍受 pH 几乎为 0 的环境,但是为了维持体内的 pH 在 6 到 7 之间,需要大量的代谢消耗。



生物的能量转换与碳和氧密切相关

生物体由糖类、脂质、蛋白质和其他生物分子组成。这些化合物含有化学键形式的能量,这些键主要位于碳原子之间。生物体通过反应断裂这些键能够释放出其中的能量。在生物系统中,这些反应中最普通的一种是有机碳的氧化(oxidation)(图 2.8)。氧化降低了碳原子中潜在的化学能,释放出的能量可用在其他的生化反应中,如构建细胞膜。与氧化相反的是还原(reduction)。还原增加了碳原子的潜在能量,使它可以和其他的碳原子或氮原子发生反应,生成有机分子。当然,碳还原过程本身需要消耗能量。

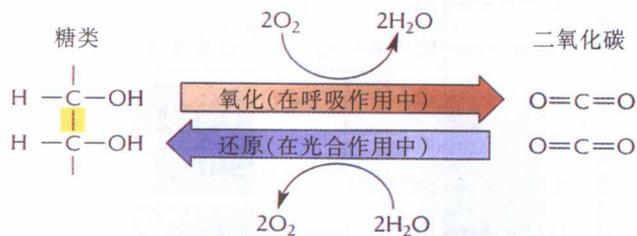


图 2.8 氧化作用和还原作用。改变了碳元素的化学状态和能量水平

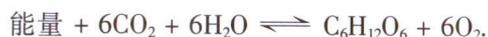
动物和大部分微生物从食物中获得已还原的碳。这类生物被称为异养生物(heterotrophs),因为它们消耗(“troph”指“营养的”)其他生物获得的能量(“hetero”指“异养的”)。植物、藻类和许多细菌同化碳的氧化形

式,特别是二氧化碳,它们用其他能量将其化学还原。[术语同化作用(assimilation)特指将能量或物质吸收到活的生物体组织中。]这类生物被称为自养生物(autotrophs),字面意思为“自我饲养者”。自养生物从阳光中获取需要的能量来还原碳(光合自养生物),或者像一些细菌从其他化学还原反应中获取能量(化学自养生物),我们将在以后的章节中对其进行讨论。

光合作用和呼吸作用

形成有机分子的最初碳源是 CO_2 ,即碳的无机氧化形式,它存在于大气或溶解于水中。在光合作用(photosynthesis)过程中,植物利用光能还原 CO_2 中的碳原子。所有的生物,包括植物,氧化光合作用合成的有机碳为 CO_2 ,这个过程称为呼吸作用(respiration)。在呼吸作用过程中碳的氧化会释放能量,其中部分被生物体用来合成蛋白质、维持细胞的离子浓度和运动,其余能量以热量形式散出。

光合作用和呼吸作用包括碳和氧的互补还原和氧化反应:



应注意到,碳在光合作用中被还原时,氧从水的形式被氧化成分子形式 O_2 。氧分子在大气中以气体形式存在,水中也有溶解的氧分子。还原状态的氧含有多余电子,很容易和带正电的氢离子结合成水(H_2O)。在呼吸过程中,氧被还原成水,碳被氧化形成 CO_2 。由于还原氧所需能量比还原碳所需能量少,所以,碳氧化释放的能量比氧还原所需要的能量多。因此,碳氧化和氧还原偶联的结果导致能量净释放,生物体可利用这些能量进行其他活动。

无机碳的有限利用性

植物通过光合作用同化的碳,比呼吸作用氧化的碳多(否则它们将不能生长),所以需要外部碳源。唯一可被利用的非生物碳源 CO_2 ,在大气中的体积分数极低(约为 0.03%)。 CO_2 能够进入植物细胞,是因为大气中 CO_2 浓度高于细胞中的浓度,细胞中 CO_2 连续地被光合作用利用。但是,大气—植物间 CO_2 浓度的差异,大大低于植物—大气间水蒸气浓度的差异,这种水蒸气浓度的差异,驱动水离开植物细胞进入周围空气中。

这使保水成为陆生植物的一个问题,特别是在干旱环境中。植物同化每克碳,通过叶子或多或少会蒸发掉500g水(图2.9)。

获得足够的碳对水生植物来说也是一个问题。 CO_2 在淡水中的溶解度大约是每升水溶解0.0003升 CO_2 ,即体积分数为0.03%,或大约与空气中的浓度相同。然而, CO_2 溶解在水中时,绝大部分分子形成了碳酸(H_2CO_3)。依据水的酸性程度,碳酸分子分解成碳酸氢根离子(HCO_3^-)和碳酸根离子(CO_3^{2-})。在大多数的淡水和海水的酸度范围内(pH在6到9之间),主要以 HCO_3^- 存在,它易溶于水。以 HCO_3^- 形式存在时, CO_2 在溶液中被消耗,然后会有更多气体从大气进入溶液中:



这个过程是持续进行的,直到 HCO_3^- 的浓度等于每升水溶解了0.03~0.06 L CO_2 (3%~6%),达到空气中

CO_2 浓度的100倍(图2.10)。这样, HCO_3^- 为水生系统提供了一个大的无机碳储存库。

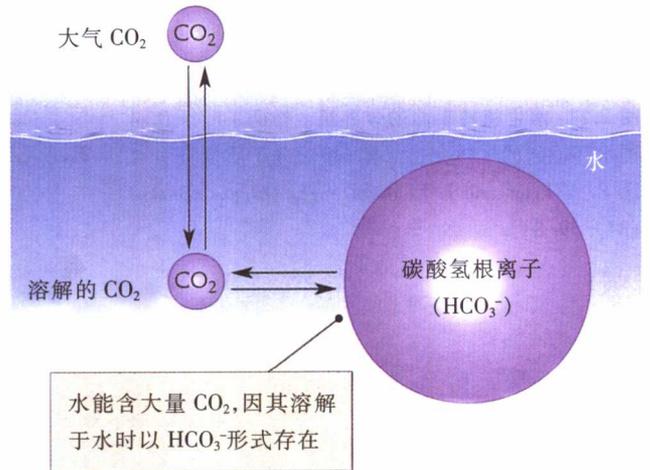


图2.10 溶解于水的 CO_2 和较高浓度的 HCO_3^- 处于平衡

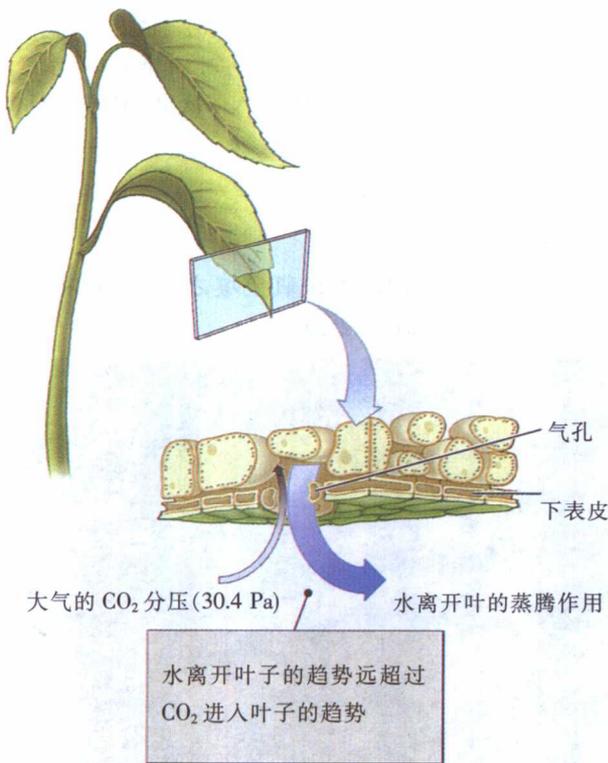


图2.9 叶子表面发生的气体交换。叶子较低部位的横切面简图显示和水从叶子表面蒸发到空气中相比, CO_2 缓慢扩散进入叶。叶子下表皮相对不透水;气体交换主要发生在叶子下表面孔(气孔)。由于植物光合作用利用 CO_2 ,在叶片中 CO_2 气体的浓度低于周围的空气

CO_2 在水中缓慢地扩散

毫无疑问,无机碳在水中很丰富。但是如果碳在水中运动很慢,植物就不能获得充足的供应。在没有搅动过的水中, CO_2 的扩散速率比空气中约慢10 000倍,而较大的 HCO_3^- 离子扩散得更慢。水生植物、藻类或微生物的每个表面都有一个未搅动水的边界层(boundary layer),在流动水中单细胞藻类的分界层只有10 μm ,而在静止水中较大的水生植物的边界层为500 μm (图2.11)。因此,尽管这些生物周围水中碳酸氢根离子浓度很高,但光合作用仍可能因为生物体表面静止水的扩散障碍而受到限制。

CO_2 和碳酸氢根离子两者都会进入水生植物的细胞中。一旦进入细胞内,碳酸氢根离子可直接作为碳源(图2.12),进行光合作用,但仅是 CO_2 利用效率的10%~40%。当 CO_2 被光合作用吸收并在细胞内消耗时,碳酸氢根离子一旦和更多氢离子结合,就会产生更多 CO_2 :



碳酸氢根离子和二氧化碳处于化学平衡中,一方面表明 H^+ 和 HCO_3^- 之间处于平衡,另一方面 CO_2 和 H_2O 之间也是处于平衡。

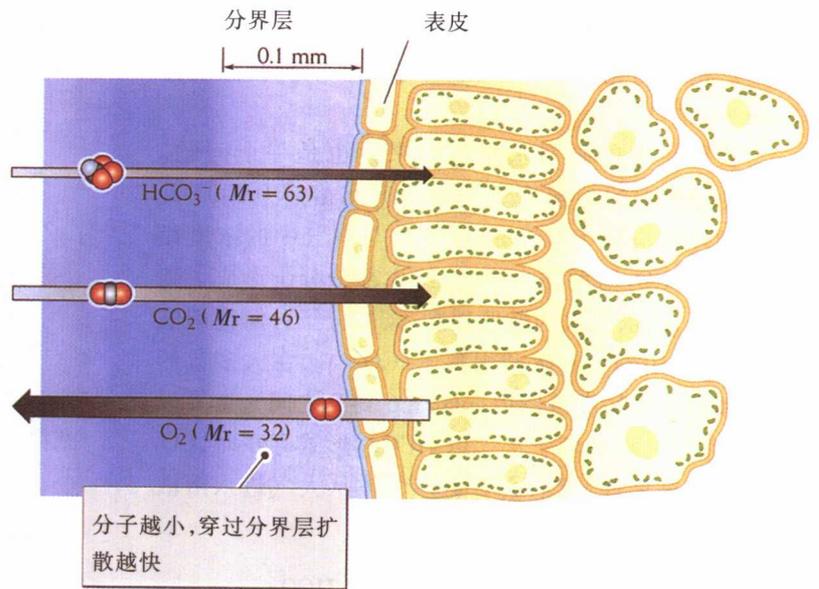


图 2.11 水生植物表面的分界层。妨碍了叶子和周围水环境间的气体交换 (M_r =相对分子质量)[引自 H. B. A. Prins and J. T. M. Elzenga, *Aquatic Botany* (34): 59~83]

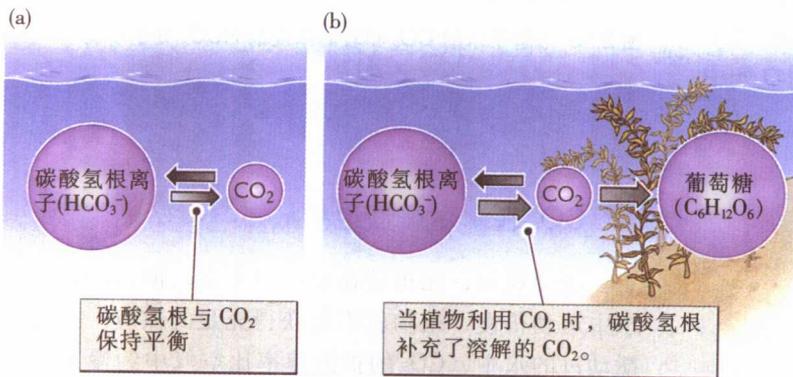


图 2.12 碳酸氢根离子是水生生态系统中二氧化碳的一个来源。当水生植物和藻类耗尽附近的 CO_2 时, 可从碳酸氢根离子库补充。(a) 水中碳酸氢根离子和溶解的 CO_2 间的平衡; (b) 当植物和藻类由于光合作用消耗掉水中的 CO_2 时, 降低的 CO_2 浓度引起碳酸氢根释放 CO_2 进入溶液中 ($\text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$)

氧在水中是稀少的

氧在水中的低溶解性通常会限制水生动物的新陈代谢。这种限制部分也是由于氧在水中的扩散速率远低于在空气中的扩散速率。氧气在大气中的体积分数为每升空气含 0.21 L 氧气, 而在水中, 氧的最大溶解度(在 0°C 的淡水中)为每升水中有 0.01 L 氧(1%)。而且, 在不透光的深水中及含水的沉积物和土壤中, 没有由光合作用产生的氧。因此, 由于动物和微生物利用氧代谢有机物, 这类栖息地的溶解氧可能被严重耗尽。例如, 湖泊的深水层和沼泽的肮脏沉积物这类栖息地缺乏氧, 这种栖息地就被称为厌氧性(anaerobic)或缺氧(anoxic)栖息地。这种环境给陆生植物提出一个难题, 因为它们的根需要氧气进行呼吸。浸满水的栖息地中的许多植物有特殊的维管组织, 能直接将大气中的空气输送到根部。柏树和许多红树

林的根垂直生长, 伸出到缺氧土壤之上, 直接将氧从空气中导入到根部(图 2.13)。

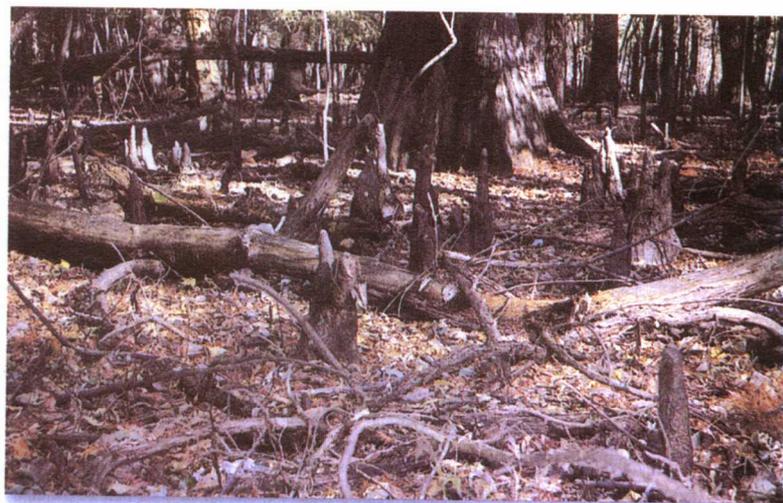


图 2.13 无茸毛的柏树根膝直接将大气中的空气传导到根部。那时沼泽被淹没, 以及浸满水的沉积物中只有极少或完全无氧 (R. E. Ricklefs 摄)



无机养分的可利用性 影响着生命的丰度

生物是由多种化学元素组成的。除了碳、氢、氧这些组成糖类的基本元素之外，需要最多的元素是氮、磷、硫、钾、钙、镁和铁。这些元素在生物系统中的功能列在表 2.1 中。某些生物需要其他大量元素。例如，硅藻用硅构建其玻璃般的壳(图 2.14);被囊动物是营固着生活的海水无脊椎动物,积累了高浓度的钒,可能是为了抵御捕食者;固氮菌需要钼离子,作为氮同化关键酶的一部分。

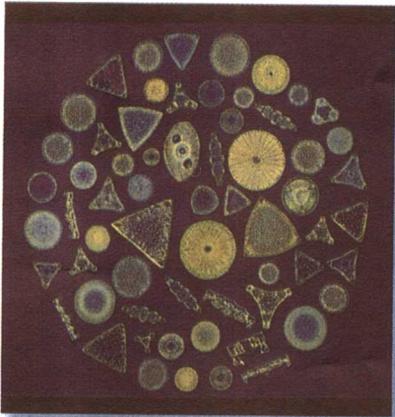
无机营养成分缺乏(相对于需求)通常会限制植物的生长。除了氧、碳和氮外,植物还需要矿物元素,它们以离子形式溶解在根周围土壤的水中。在土壤中,氮以胺(NH_4^+)和硝酸盐离子(NO_3^-)形式存在,磷为磷酸根离子(PO_4^{3-}),钙和钾也分别以 Ca^{2+} 和 K^+ 形式存在等等。

这些元素的可利用性随其在土壤中的化学形态、温度、酸度和其他离子的存在而改变。特别是磷,在陆生环境中经常限制植物的产量;即使磷元素很多时候也会出现这种情况,因为它在土壤中形成的大部分化合物都不易溶解。在以后的章节中我们还会更多地讨论植物对营养成分的吸收。

表 2.1 生物需要的主要营养元素及其主要功能

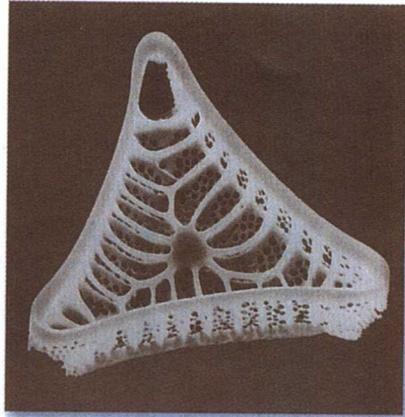
元素	功能
氮(N)	蛋白质和核酸的结构成分
磷(P)	核酸、磷脂和骨的结构成分
硫(S)	许多蛋白的结构成分
钾(K)	动物细胞中的主要溶质
钙(Ca)	骨和木本植物细胞间质的结构成分;细胞渗透性调节者
镁(Mg)	叶绿素的结构成分,涉及许多酶的功能
铁(Fe)	血红蛋白和许多酶的结构成分
钠(Na)	动物细胞外液中的主要溶质

(a)



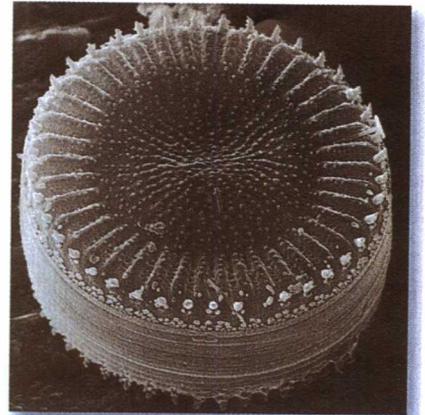
0.3 mm

(b)



30 μm

(c)



5 μm

(d)

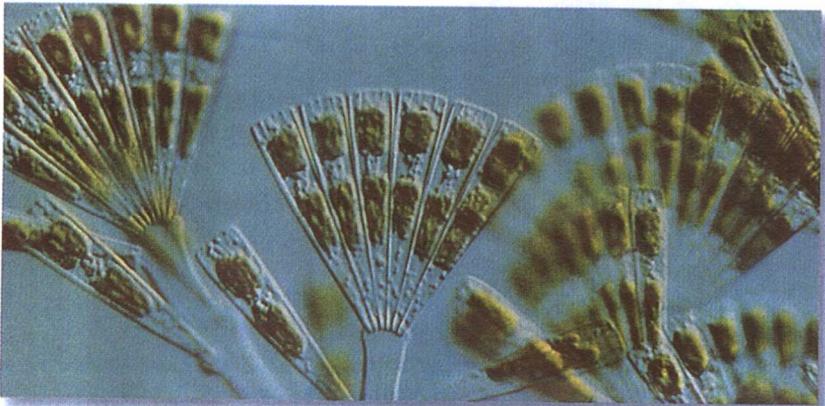


图 2.14 硅藻属是进行光合作用的原生物。硅藻外壳由硅构成。(a)光学显微镜下看到的海洋硅藻的一部分;(b)、(c)分别为 *Entogonia* 和 *Cyclotella* 的扫描电镜图片;(d)有柄的硅藻 *Licmophora* [照片(a) M. I. Walker 摄/Photo Researchers; (b) F. Rossi 摄; (c) Ann Smith 摄/Photo Researchers; (d) Biophoto Associates 摄/Science Source/Photo Researchers]



光是生物圈能量的主要来源

绿色植物、藻类和某些细菌吸收光，并可通过光合作用同化其能量，但并不是所有照射到地球表面的光都能以这种方式被利用。彩虹和棱镜显示光由不同波长的光谱组成，我们可以观察到其不同的颜色。事实上，可见光仅仅代表了电磁辐射光谱的一小部分，电磁辐射从 γ 射线（波长最短）延伸到无线电波（波长最长）。波长通常以纳米 nm 来表示 ($1\text{nm}=10^{-9}\text{m}$)。光谱的可见光部分，即波长范围在 400 nm（紫光）和 700 nm（红光）之间，能够被光合作用利用。这个范围称为光谱的光合有效区（PAR）。波长短于 400 nm 的光组成了光谱中的紫外线（ultraviolet）部分；波长长于 700 nm 的光称为红外线（infrared radiation）。红外线辐射主要以热的形式被感受到。光的能量强度与其波长成反比变化：波长较短的蓝光比

波长较长的红光的能量更高。

臭氧和紫外线

从光谱的可见光部分开始向短波长方向移动，就到了紫外光和高能量的 X 射线部分。由于其高能量，紫外光能损伤暴露的细胞和组织。幸运的是，地球的大气层只能使光谱中的可见光部分完全透过。当光穿过大气时，大部分紫外光被吸收，主要被大气上层的臭氧 (O_3) 吸收。这样，大气层就保护了地球表面的生物免受有害光波的伤害(图 2.15)。

空气中的一些污染物，特别是氯氟烃(CFCs)，以前被用作液化气罐的制冷剂和推进物，它会通过化学反应破坏大气上层的臭氧层。这种破坏会在地球的某些地方，特别是高纬度地区形成“臭氧洞”，即大气上层低臭氧浓度区域。因此，对于人和其他大多数生命形式来说，组织受到紫外辐射的损伤越来越大。由于臭氧洞在逐渐增大，人们已经开始严格控制制造业和释放到大气中的物质，如氯氟烃类。

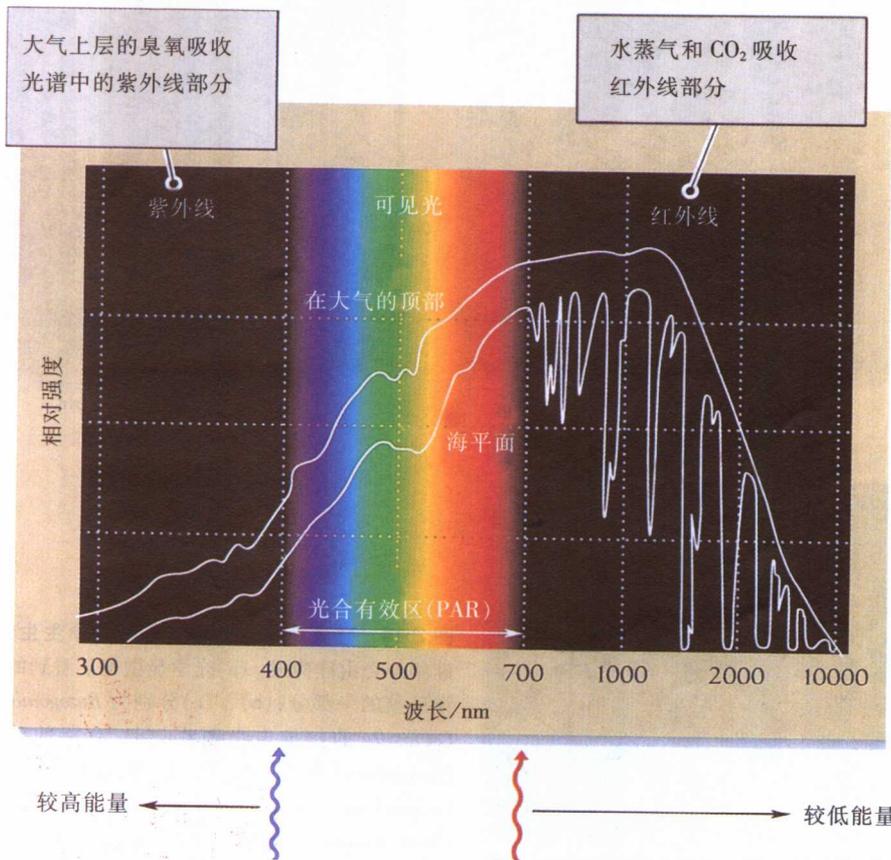


图 2.15 地球表面阳光的光谱分布。表明大气吸收了许多波长的光 [引自 D. M. Gates, *Biophysical Ecology*, Springer-Verlag, New York (1980)]

红外光和温室效应

光谱中紫外光的另一端经过红外区域就是超长波,是低能量射线,如无线电波。大气中的水蒸气、二氧化碳、甲烷和其他气体对红外线的透性相对较差。这些气体吸收了阳光中的大部分红外线,吸收的能量使空气变暖。更重要的是,由于对红外线的不透性,大气同样会吸收地球表面的射线。到达地球表面的太阳光谱中可见光部分的能量大部分被植物、土壤、水表面吸收,并转化成热能。然后热能又从温暖的地表以低强度的红外线形式辐射回天空。这种辐射大部分被大气吸收,因此大气像一个毯子覆盖着地球,使地球表面保持温暖。由于这种温暖效应就像玻璃能使温室保暖一样,因此称为温室效应(greenhouse effect)(图2.16)。最后,被吸收的能量到达大气的上层,散失在太空中,但是散失的速率要比缺乏不透红外线成分的空气即称为温室空气的散失速率低得多。总之,温室效应对于生命的最大益处是维持地球温度在合适范围内。然而,由于砍伐森林和燃烧化石燃料,将过多的二氧化碳释放到大气中,加强了温室效应,使地球表面变得越来越温暖。

植物的吸收光谱

视觉和光合生物将光能转变成化学能的光化反应,主要发生在照射到地球表面的太阳光谱含有最大能量的那部分。对辐射能的吸收取决于吸收物的性质。水只能微弱地吸收光谱中的可见光部分,因此一杯水看上去是无色的。染料和颜料能强烈地吸收某些波长的可见光,反射或传导与其颜色相同的光。叶子含有几类色素,特别是叶绿素(绿色)和类胡萝卜素(黄色),能吸收光并利用光能(图2.17)。胡萝卜素使胡萝卜成为橘黄色,主要吸收蓝光和绿光并反射光谱中黄色和橘黄色范围的光。叶绿素吸收红光和紫光,反射绿光和蓝光。

一杯水的透明具有欺骗性。尽管少量水看上去是无色的,但在海洋中,水吸收或分散了足够的光,使阳光只能照射到一定的深度。在纯净的海水中,光谱中可见光的能量在10 m深时只是表面的50%,在100 m深时,下降至7%。而且,水吸收较长波长的光要强于吸收较短波长的光;在水的表层1 m内,大部分红外辐射消失了。短波长的光(紫光和蓝光)遇到水分子时倾向于散射,因此它们不能射入水中很深的地方。由于水对光的吸收和散射随深度增加,因此绿光较占优势。

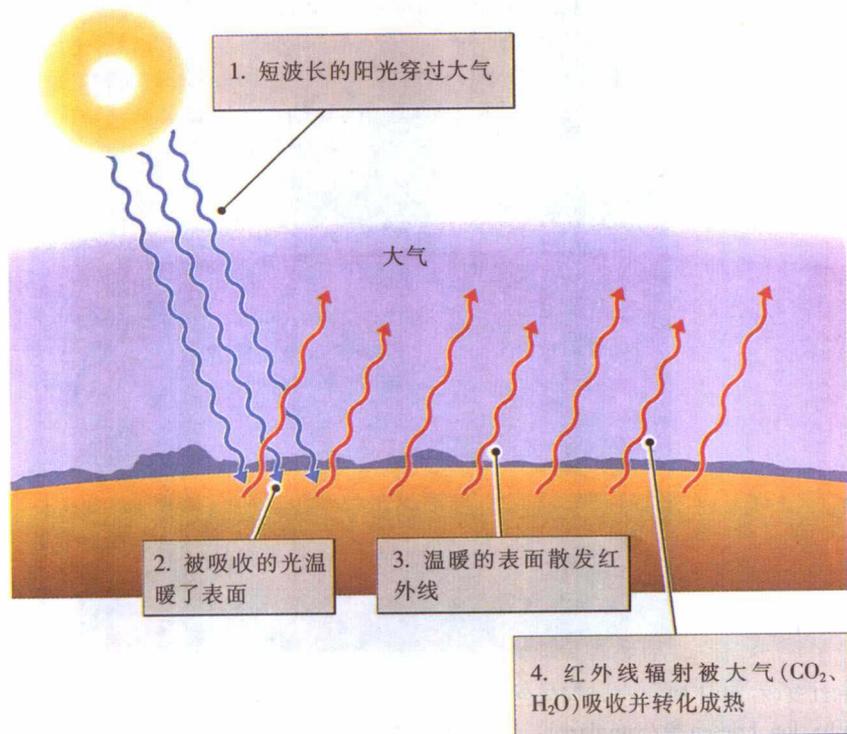


图2.16 温室效应。由大气中 CO_2 和其他“温室”气体吸收长波长的红外线造成

叶绿素主要吸收紫光和红光。绿光和黄光不被吸收而被反射,这就是为什么光合作用的植物看上去是绿色

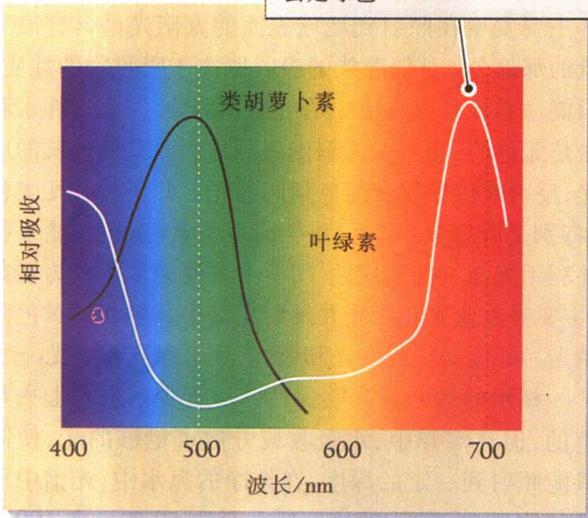


图 2.17 两种光合作用色素。叶绿素和胡萝卜素吸收不同波长的光[引自 R. Emerson and C. M. Lewis, *J. Gen. Physiol.* 25: 579-595 (1942)]

光, 反射绿光。深水中的红藻另有一种色素, 使它在光合作用中更有效地利用绿光(图 2.18)。

水对光的吸收限制了水生光合生物能够存活的深度。接近表面的浅水有光合作用所需的足够的光, 被称为透光层(euphotic zone)。光合作用同化的能量和呼吸作用释放的能量平衡之处是透光层的下限, 在一些极其清洁的湖泊和海洋中, 下限可达水下 100 m 处, 但这种情况极少。在浮游植物密集的多产水体中, 或悬浮着淤泥颗粒的混浊水中, 透光层可能只有 1 m。

光强度

生态学家以单位时间单位面积照射到光合有效区域的光谱能量测量光强度。光强度有时称为辐射流(radiant flux), 一般以每平方米的瓦特数来表示(W/m^2)。瓦特是用来衡量灯泡和电器用具耗能功率的单位, 等于每秒钟一焦耳能量。

地球大气之上表面直接面对太阳, 会接受大约 $1\ 400\ W/m^2$ 能量。太阳辐射的这个强度, 即到达大气外层的能量, 称为太阳常数(solar constant)。事实上, 地面上任何区域的平均光强度都小得多。无光的黑夜, 清早和黄昏及高纬度地区较小的光照角度, 以及大气对光的吸收和云对光的反射都会减弱地球表面的光强度。

水生藻类的光合色素与光谱的变化相似。近大洋表面的藻类如绿藻, 主要生活在多岩石的海滨浅水中, 有和陆生植物相似的色素, 主要吸收蓝光和红

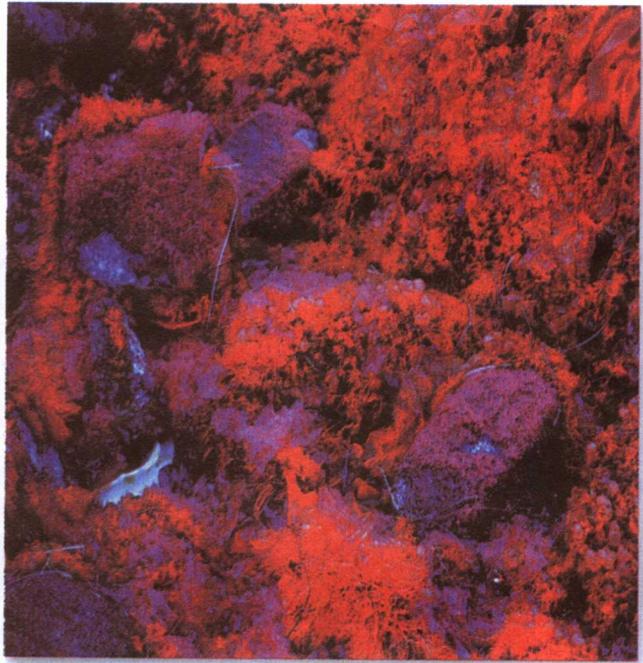
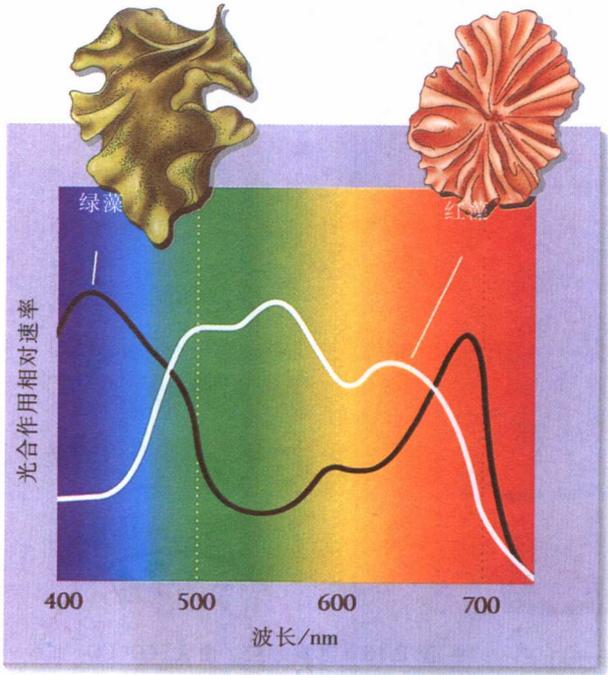


图 2.18 光合作用的相对速率。在绿藻(左)和红藻(右)中不同, 由于不同颜色的光有不同的功能[引自 F. T. Haxo and L. R. Blinks, *J. Gen. Physiol.* 33: 389-422 (1950); Jon Friesen 摄/Saturdaze]



热环境为热的获得和丧失提供了几种途径

大多数太阳辐射被水、土壤、植物和动物吸收转变成热。地球上的每个物体和每个生物都不停地和周围环境进行着热交换。当环境温度高于生物体温时,生物获得热,变得更温暖。当环境较冷时,生物散热到环境中,变凉。生物个体的热收支平衡包括几种获得热和散热的途径(图 2.19)。

辐射(radiation)是指吸收或散失电磁能。环境中的辐射源包括太阳、天空(散射光)和地形(辐射从太阳吸收的热)。物体通过辐射丢失能量的速度取决于辐射表面的温度。这种关系是非本能的,辐射以绝对温度(K)的4次乘方速度增加(绝对零度即开尔文零度——0 K,等于-273 ℃)。因此,表皮温度为 37 ℃(310 K)的小哺乳动物比同样大小表皮温度为 17 ℃(290 K)的蜥蜴散热快 30%。晚上,在阳光下变暖的物体会将储存的热量辐射到较冷的环境中,并最终扩散到太空中。生物的身体,特别是属于温血动物的鸟类和哺乳动物,在晚上通常是“最明亮”的物体,因为它们发射红外线(图

2.20)。由于我们比黑冷空旷的宇宙(其温度接近于 0 K)温暖很多,所以我们辐射大量能量到空旷的夜空中。我们也能从大气的水蒸气和植物中接受辐射,平衡了晚上的辐射丢失。这就是为什么在同样温度下,在潮湿的环境中,特别是云遮住了夜空时,比在干燥的环境中感觉更加暖和。

传导(conduction)是指相互接触的物体间热能的传递。因此,由于真空中没有物质,也就不会传导热。水的密度比空气大,因此其传导热的速率要比空气快 20 倍。生物体和环境之间热传递的速率取决于生物体表面的隔热值(对热传递的阻抗性)、表面积、生物体和环境之间的温差。生物体通过传导既能获得热也能散失热,取决于其体温和环境温度的关系。这就是蜥蜴会经常平躺在热的岩石上的原因,即通过传导温暖其身体。

对流(convection)是指不同温度下气体和液体中的热运动,特别是热通过传导穿过热传递的表面。空气传热极少。在静止的空气中,物体表面形成了一个空气分界层,就像在静止的水中水生植物在其表面形成一个分界层一样。温暖的生物体会使其分界层变暖至其体温,从而有效地隔热防止热量散失。当气流流经表面时,会破坏分界层,增加通过传导发生的热交换速率(图 2.21)。从身体表面产生的这种热对流,就是我们在

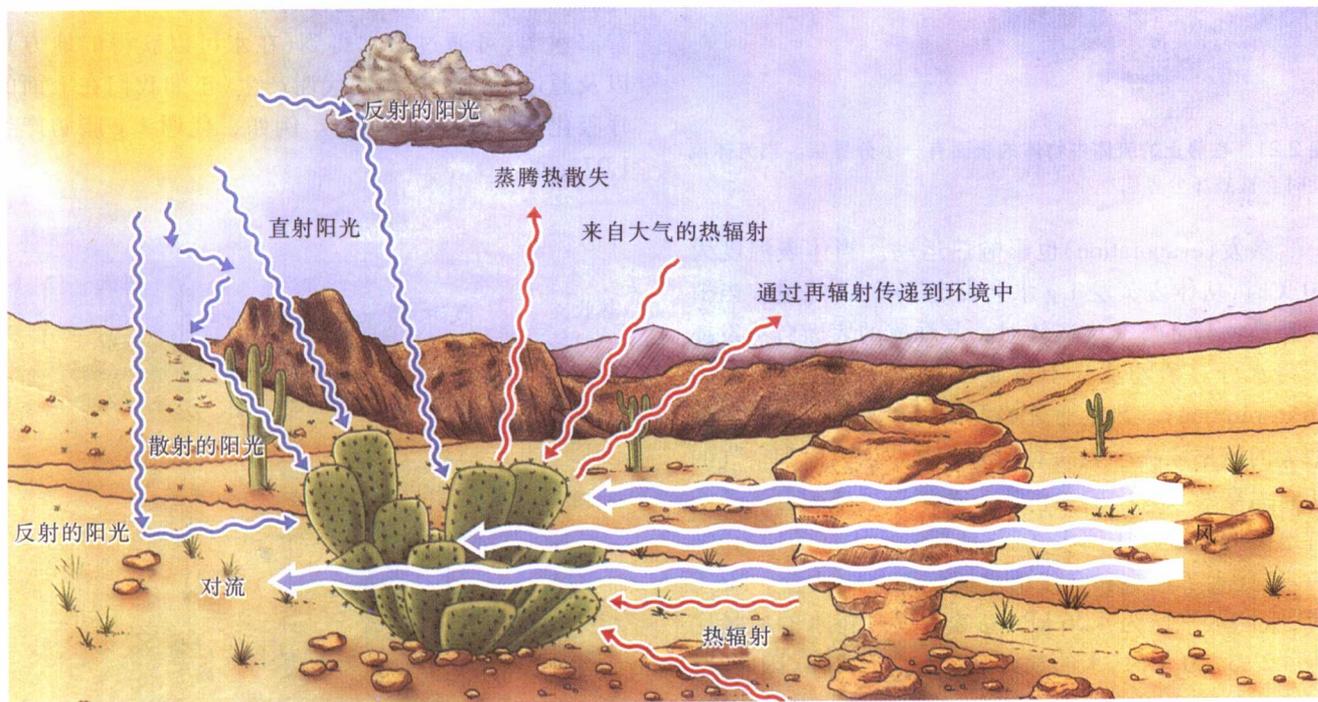


图 2.19 植物和环境间有许多热交换的途径 [引自 D. M. Gates, *Biophysical Ecology*, Springer-Verlag, New York (1980)]

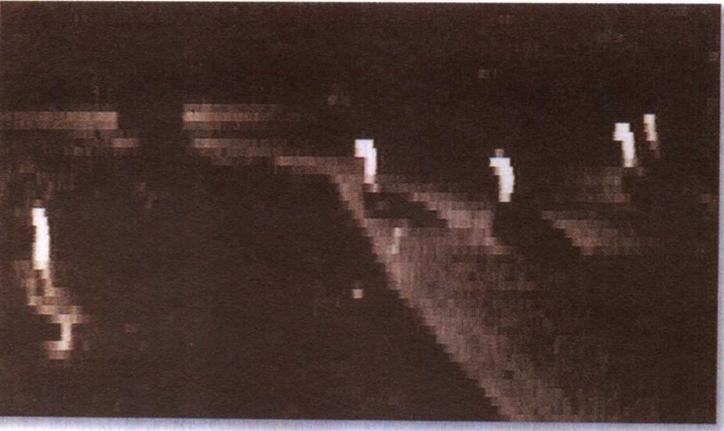


图 2.20 加拿大鹅的热图像显示身体不同部位热辐射的变化。很明显,鹅的脖子和腿比绝热良好的身体失去更多热量[感谢 R. Boonstra *et al.*, *J. Field Ornithol.* 66: 192~198 (1995)]

冬季晚上天气预报中听到的“寒流”的基础。在一个寒冷的日子里,空气流动会使你觉得如同在一个无风但更冷的天气中。例如,在气温为-7℃,风速为 32 km/h 时和无风但气温在-23℃时一样冷。

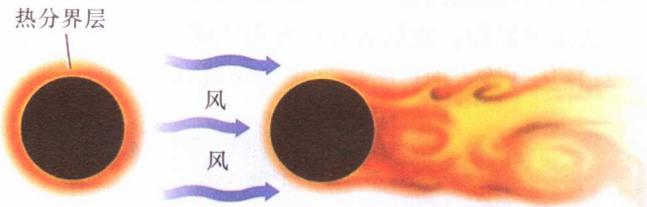


图 2.21 在静止的流体中物体的表面有一个分界层。当流体流动时会被破坏分界层

蒸发(evaporation)也影响热运动。当体表温度为 30℃时,从体表蒸发 1 g 水会带走 2.43 kJ 热量。当植物和动物与环境交换气体时,其暴露的表面会蒸发掉一些水分。植物从叶子表面蒸发水分称为蒸腾作用(transpiration)。热量通过蒸发作用和蒸腾作用从表层散失的速率取决于表面对水的渗透性、表面和空气的相对温度及大气中的蒸汽压。蒸汽压用来衡量大气的持水能力。蒸汽压用大气压(地球表面大气的压力)来表示,代表了在饱和空气中水蒸气部分的质量。30℃时,水的蒸汽压为 4.26 kPa,意味着大气持水的质量比为 4.2%。20℃时,水的蒸汽压只有 2.33 kPa。因此,空气含水的能力随着温度而改变,几乎温度每升高 10℃就增加一倍。所以,当饱和水的空气温度从 30℃下降到 20℃时,持水能力从 4.2%下降到 2.3%,差值几乎

达 2%,浓缩形成云或降水。

像热一样,物体表面形成的空气分界层中也可以吸附湿气。对流会破坏分界层并因此增加蒸发热散失和传导热的散失。由于暖空气比冷空气能保持更多水分,因此蒸发水分的潜力也更大。在炎热天气中,从皮肤和呼吸道表面蒸发水分能使很多动物降温。在寒冷的气候里,温血动物的蒸发可能会成为一个问题,由于吸入的冷空气含有很少水,遇到温暖的身体或呼吸道表面时也会变温暖,因此加快蒸发。有一个例子可以证明冬天这种水分的丧失,即从我们温暖的肺部表面蒸发的水与冷的大气混合时凝结。

生物体所有的热散失和获得构成了其热收支(heat budget)。生物体的热收支可以表述成一个简单等式,即热量的变化与辐射、传导、对流和蒸发所造成的热量获得和丧失有关,还要加上食物代谢在体内产生的热量:

$$\text{热量变化} = \text{代谢} - \text{蒸发} \pm \text{辐射} \pm \text{传导} \pm \text{对流}$$

因为辐射、传导和对流既能增加生物体的热量也能减少其热量,所以在这些词前用的是加/减号(±)。当获得热和散失热正好平衡时,热的变化为零。

由于蒸发和代谢影响着身体的热量,热收支就和生物体的水、食物和盐的收支有关(图 2.22)。食物是代谢产热的来源,同时也含有水和盐。蒸发散热需要游离水源,可通过饮水得到(在水可以获得的),以及通过有机化合物的代谢产生(正如我们在上面的呼吸化学公式中看到的)。例如,代谢 1 g 脂肪产生 1.07 g 水。

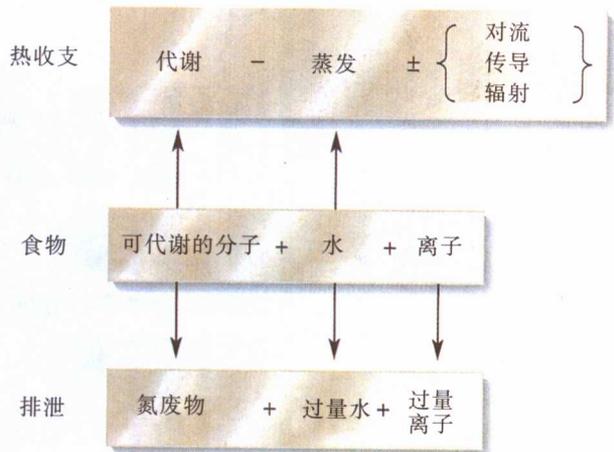


图 2.22 生物体的热量、水分、能量和盐收支。与食物、水蒸发散失和排泄相关

生态学家在野外

在热带岛屿上保持凉爽

生活在热带气候开阔地带的生物,通过太阳辐射获得大量的热,同时通过传导和对流从其生活的热环境中也获得大量热。在很多环境中,这些热量能通过身体表面的水分蒸发而排出。人热的时候一定出汗。许多动物也通过肺的呼吸表面蒸发水分来散热。然而,在水缺乏的地方,就不能选择蒸发,动物通常会想办法避开强烈的阳光。因此,出现了一个有趣的谜:在热带地区环状珊瑚小岛上,如夏威夷群岛西北部的燕鸥岛,有几种海鸟将巢建在裸露的沙滩上。中午,这些鸟类都会受到强烈的阳光辐射。在这种恶劣环境下,乌燕鸥巢就在充满阳光的沙滩表面(图 2.23),而另一种大小和颜色与它都相似的曳尾鹬,则将巢建在沙滩表面以下很深的洞穴中。

海鸟生物学家 Paul Sievert 很吃惊,为什么这两种海鸟的巢有如此大的差异。以前的常识认为鹬将巢建在洞穴中是为了避开捕食者如军舰鸟,曾经观察到军舰鸟捕猎没有看管的蛋和刚孵出的小鸟。然而,偶尔燕鸥岛上鹬的密度很大,而沙滩很硬难以挖掘时,



图 2.23 乌燕鸥能够耐受热环境。其食物含有大量水分可供蒸发降温。这只鸟正在位于太平洋中心的赤道岛屿——基督岛的炎热阳光下孵卵(R. E. Ricklefs 摄)

许多海鸟绝望地将巢建在沙滩表面。这些鸟孵化的成功率很低,因为在强烈的阳光辐射下,很多鸟都被迫放弃了卵。如果卵没有被军舰鸟猎食,而受到阳光的加热后发育中的胚胎会死亡。Sievert 发现如果用胶合板制成 A 型框架遮蔽在巢的表面,鹬就能成功繁殖(图 2.24),

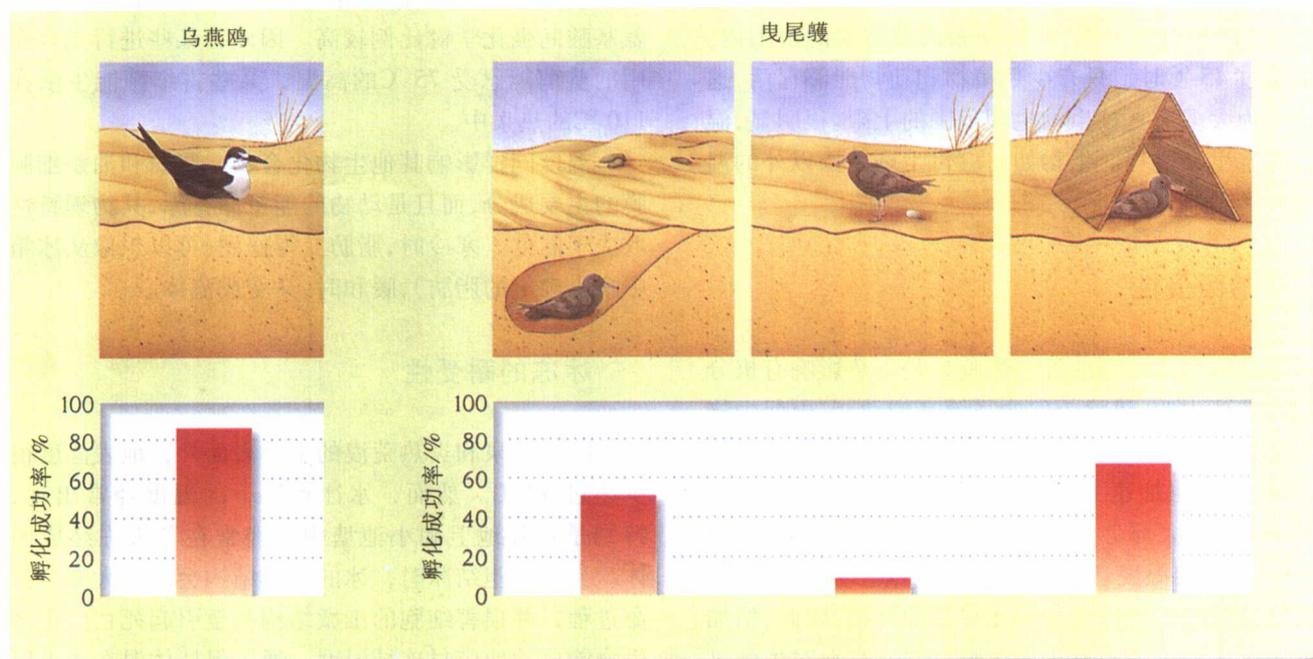


图 2.24 曳尾鹬的孵化成功很大程度上取决于热环境。在洞中孵化或有人工遮阴处可以避免直射阳光的个体,其孵化成功率高于在开阔地上筑巢的个体(感谢 Paul Sievert 提供数据)

因为这样成鸟在中午时能保持在卵上孵化。

这个简单实验证明了热环境对雏的重要性,但无法解释乌燕鸥如何将巢建在同样充满阳光的沙表面上。这个问题的关键在于这两种鸟的食物和取食方式不同。乌燕鸥在靠近巢的地方捕获鱼和鱿鱼。雌雄乌燕鸥交替孵卵,两者没有一个一次在巢中逗留超过一天或两天。雏的食物和其相似,但要到离巢数百公里的地方捕食。它们在海上捕食时,消化掉了绝大部分食物,将多出的能量转化成脂肪储存起来,用来在数周的时间内孵卵。因此,乌燕鸥从海面回到巢中时,胃内充满了含水食物,为蒸发散热储备了自由水。雏有丰富的脂肪,允许它们较长时间禁食,但脂肪含水量很少,甚至脂肪代谢产生的水分也不足以散失在阳光下吸收的热量。那么,为什么雏不饮用周围的海水呢?因为海水含盐太多,雏通过肾脏和盐腺排泄多少盐,就需要消耗多少水。水,到处都是水,却没有一滴可以饮用。



生物必须应付 极端温度

除了鸟和哺乳动物外,大多数生物不调节体温,而是随环境温度平行变化。大部分生命过程发生在0到100℃之间的温度范围,即地球表面液态水的范围内。体温超过45℃时,只有少数植物和动物能够存活,这被定义为大多数真核生物生理范围的上限。很明显,温度影响着生命过程。生物如何应付生理范围以外的温度呢?

热的耐受性

温度对生命过程的许多影响,是由热影响有机分子的方式产生的。热给予生命系统高的动能,引起生物分子以较快的速率运动和改变形状。通过增加分子的运动速率,热也加速了化学反应。在生理范围内,温度每升高10℃,大部分生理过程的速率增加2~4倍(图2.25)。较高的温度意味着生物能更迅速地发育,更快地游泳、跑及飞,能消化和同化更多的食物。因此,增加温度对于生物生产力有正面影响。但是,高温对生命过程也有负面影响。在较高温度下,蛋白质和其他的生物分子稳定性较差,可能不能正常行使功能或维持结构。

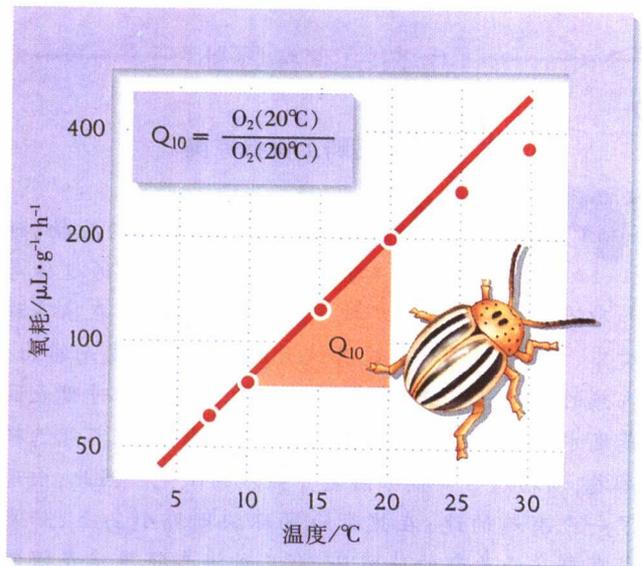


图 2.25 耗氧量的增加作为温度的函数。这些数据是通过研究科罗拉多州的马铃薯甲虫得来的〔引自 K. Marzusch, *Zeitschr. Vergl. Physiol.* 34: 75-92 (1952)〕

蛋白质是由氨基酸相互连接形成的长链。任何特定蛋白质的功能依赖于氨基酸链的复杂折叠。按一定顺序排列的氨基酸之间的吸引力维持着蛋白质的形状。热引起的分子运动可能会使蛋白质的结构展开或变性。在高温下生存要求蛋白质和其他生物结构在分子内和分子间有强吸引力,以抵抗被逐渐分离。嗜热(“喜爱热”)细菌与不耐热的生物相比,组成蛋白质的氨基酸间强化学键比例较高。因此,某些进行光合作用的蓝菌能忍受75℃的高温,某些古细菌能生活在110℃的热泉中。

温度同样影响其他生物化合物。脂肪和油是细胞膜的主要成分,而且是动物的能量储存库,其物理特性取决于温度。寒冷时,脂肪变得僵硬(可以想像从冰箱中拿出肉上的脂肪),暖和时,又变成流体。

冰冻的耐受性

除了热泉和炎热荒漠的土壤表面外,地表温度很少超过50℃。然而,水冰点以下的温度经常出现,特别是在陆地上和小池塘中,经常在冬天冻结成固体。当活细胞结冰时,冰的晶体结构会破坏大部分生命过程,并损害细胞的细微结构甚至引起死亡。很多生物能成功地应付冻结温度,通过保持体温在冰点以上,或通过激活化学机制,使其能抵抗冻结或耐受冰冻的影响。

可溶性物质干扰冰的形成,能将水的冰点降到 0°C 以下。植物和动物利用这种物理特性,降低其体液的冰点。如前所述,盐降低水的冰点。但是,高盐浓度也会破坏蛋白质的结构和功能,因此用盐来达到这个目的,在生理上是不切实际的。取而代之的是,很多海洋生物的体液含有高浓度的可溶性甘油,即一种三碳醇,是形成三酰甘油(甘油三酯)的骨架。10%的甘油能将水的冰点降低约 2.3°C ,而不严重影响生化过程。糖蛋白,是含有一个或多个糖类的一类蛋白质,也能用来降低结冰温度。组织中的这些防冻剂使南极区域的鱼能在很冷的海水中存活,这里水温要比



图 2.26 糖蛋白在南极鳕鱼中是一种生物防冻剂。由于积累了高浓度的糖蛋白,体液的冰点降低到海水最低温(-1.8°C)以下,阻止了冰晶体的形成,从而避免了血液和组织结冰。这条鱼从南极 McMurdo Station 附近的一个冰洞中被拖出。从照片可看出,有大量的血液供应到鳃(John Bortniak 摄,感谢 NOAA)

生活在温带或热带海洋中鱼的血液正常冰点低(图 2.26)。陆地无脊椎动物也使用防冻剂这种方法,在一些极端情况下,如冬天到来时,其体液能含有 30% 的甘油。

超冷是应付冰冻的第二种物理学方法。在某种环境下,液体能在冰点以下而不结冰。冰一般是围绕着某个物体形成的,它可以是一个小的冰晶或其他颗粒,叫做冰核。没有冰核时,纯水能够冷却到熔点以下 20°C 仍不结冰。已记录到爬行动物超冷状态的温度是 -8°C ,无脊椎动物是 -18°C 。这些冷适应动物血液中的糖蛋白通过包被冰晶而阻止冰的形成,否则这些冰晶会成为冰核。

可见,很多类型的生物使用各种物理机制来应付环境中的自然胁迫,强调了生物是自然系统这个总原理,尽管是非常特殊的系统。我们将通过生物用物理学原理来感觉环境的方式,来进一步强调这一点。



生物通过许多物理刺激来感觉环境

为了在复杂和多变的环境中有正常的功能,生物必须能够感觉环境的变化,检测和定位物体,操纵景观。捕食者在能吃到食物之前,必须先发现食物。鲑鱼在产卵洄游的尽头,必须认出那条正确的河流。植物必须感觉季节的变化,以在正常时间开花。生物的这种感觉通常与环境中有有效物理刺激的类型相匹配,和生物与环境关系的方式相匹配(例如,植物就不需要某些捕食者具有的敏锐视觉)。

感觉电磁辐射

很多生物依赖视觉来了解环境不足为奇,由于光谱中的可见光部分有高能量,而且光是直线传播的,所以能对物体进行精确的定位和分析。我们自己主要利用视觉找食物,特别是当它被放在超市的架子上时。我们的视觉远远不如鹰敏锐,许多昆虫和鸟类能感觉紫外光,但人类无法看到(图 2.27)。昆虫也能发现快速的运动,例如每秒 300 次的震翅运动;而当一个个体每秒闪动 30 次时,人类就无法分辨。所以,不同的生物利用视觉信息的程度不同。

(a)



(b)



图 2.27 许多生物所利用的“可见”信号仅在紫外光区。(a)人的眼睛看到的黄色雏菊,反射光在 400~700 nm 波长范围内; (b)相同的花由蜜蜂看就是不同的模式,是光谱的紫外线部分(300~400 nm)。花瓣上亮的斑点是花粉颗粒(Leonard Lessin 摄/Photo Researchers)

一些动物在晚上很活跃,这时可见光水平太低,不能有效利用,就要依赖其他类型的辐射。最不寻常的感觉器官是蝮蛇的陷器,也包括响尾蛇的一类爬行动物的感觉器官。陷器在眼前方的头两侧(图 2.28),它可以察觉到潜藏猎物温暖的身体发射的红外线(热)(见图 2.20)。蝮蛇对红外线非常敏感,能在 1 s 之内察觉几英尺以外的小啮齿动物。而且,由于陷窝器对方向很敏感,蛇能很正确地确定温暖物体的位置,足以击中它们。甚至植物也能利用光刺激来测量白昼的长度,作为调节开花或进入休眠的季节变化信号。

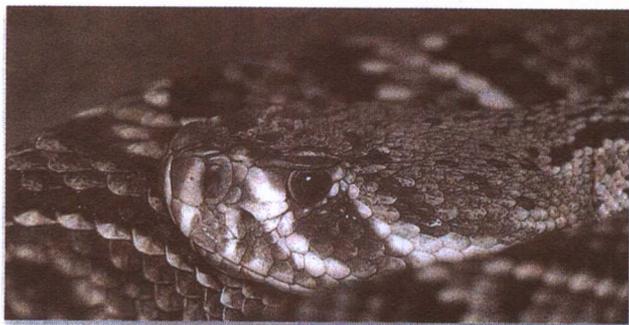


图 2.28 响尾蛇的陷器。位于眼睛和鼻孔之间,用来探测潜在猎物发出的红外线(R. B. Suter 摄)

感觉声音

物体的运动、震动和碰撞乃至物体周围气流的振荡会使空气产生压力波,这就是我们听到的声音。压力

波会向各个方向传播,就像水面上的涟漪一样。这使声音容易检测,但难以定位。压力波的能量也随声源距离减少,大大限制检测的范围。虽然如此,捕食者对于无论哪个方向的声音都很警觉。一些夜行性捕食者能根据声波到达每只耳朵的时间差异来确定声源方向。当声源在正前方时,声波几乎同时到达每只耳朵。当头部转动到相对于声源的方向时,声波的波峰和波谷就会在不同的时间到达两只耳朵,互相削弱而不是加强。当两耳的间距和声波间的距离大约相等时,听觉的方向敏感性最大。高音调的声音具有较短的波长,因此对较小的哺乳动物来说是更有效的信息来源。事实上,一个动物发出和听到的声音频率范围和动物的个体大小成反比,就如大提琴比小提琴产生的声音低。猫头鹰的听觉和方向性非常敏感,能够通过猎物穿过栖息地移动时发出的声音定位小鼠和其他猎物,对声音精确定位的能力很大程度上得益于外耳形状的不规则性,它使得某个角度接收到的声音弱于其他方向接收到的声音。

蝙蝠在安静环境中能利用声音寻找方向并定位猎物,由于它们是借助生物的声呐系统产生自己的声音。蝙蝠发射很强的高频声脉冲——通常在人类听觉范围以上,并能感觉到从环境中的物体上反射回来的回声,这些物体包括飞行中的蛾子等猎物。声音必须是以脉冲的形式产生的,以便蝙蝠在脉冲间隔的安静期能听到较弱的回声。蝙蝠接近猎物时,更频繁地发射脉冲,以增加收集信息的速率。蝙蝠将大部分能量用于飞行

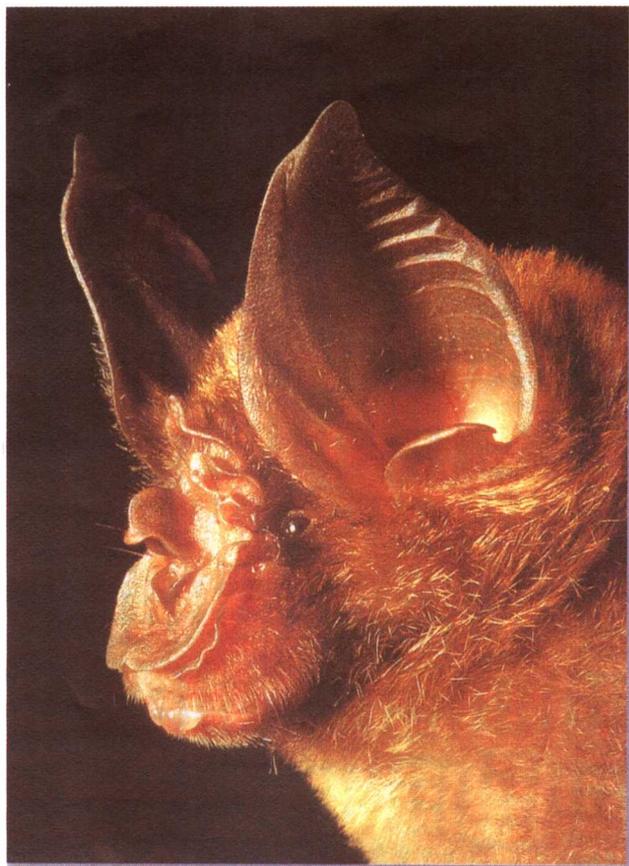


图 2.29 美洲叶鼻蝙蝠的头。适应于产生和探测声呐信号(感谢 A. Guillen)

正前方的回声定位,这增加了声呐的有效范围。蝙蝠的听觉也有很强的方向性,因为大的外耳能将微弱的回声传到鼓膜(图 2.29)。

对声音最特殊的运用之一是鲸的远距离通讯。高密度的水很适应声音的传播,特别是那些频率很低的声音。一些大型鲸能发出响亮而低沉的声音,接近于人类可听声的下限(大约每秒 20 次)。这些声音能传播数百千米,推测其能在分散的鲸群间广泛传播用于彼此联络。它们交谈的是什么尚不知道。

感觉气味

气味是察觉到在空气和水中扩散的分子。这种信息来源具有的特性,与空气或水中电磁波(视觉)和压力波(听觉)的特性明显不同。气流和水流中的气味很难定位。然而,由于气味是持续性的,在信息源

消失之后很久仍能探测到物质的存在。一旦发现一种气味,生物能逆流而上寻找气味分子的来源。这是很多化学通讯的基础,包括很多昆虫产生的挥发性交配吸引物,许多植物用于吸引授粉者的香气。一些捕食者根据挥发性化学物质的气味寻找潜在的猎物或其他食物来源。蛇爬行时舌头在地上轻拍以感觉化学物质,然后将粘在舌头上的化学物质转运到位于口腔顶部的味觉感受器。蛇和其他爬行动物的叉状舌头使它们能同时感觉左边和右边的气味,以决定正确的行动方向。

感觉电场

少数的水生动物进化出感觉电场的能力。某些种电鱼特化的肌肉器官能连续地放电,在其周围产生弱电场。附近的物体使电场变形,鱼体表面的感受器能感觉到这种变化。人们认为,能产生和感觉电场的鱼通常栖息在黑暗不透光的水体中。匙吻鲟生活在充满淤泥的河流中,有长而扁平的吻,对小猎物造成的电场干扰很敏感(图 2.30)。由于匙吻鲟的吻伸长到嘴前很远,使其来得及捕获流经身边的小浮游动物。一些物种把电信号作为一种通讯方式,电鳐(*Torpedo*)发射出强电流(50 V,几个安培),既能保护自己,又能杀死猎物。

感觉物理接触

和许多生物敏锐的感觉相反,另一些生物对周围情况的察觉力很差。在可见度很差的河里,底栖生活的物种如鲶鱼,利用嘴周围伸长的鳍和触须作为触觉和味觉接受器。即使依靠长的触须和刚毛,触觉的范围还是很短的。虽然如此,由于环境在质地和结构上的丰富性,接触能提供许多其他感觉接收不到的信息。

我们很少像一些生物那样通过触觉来感觉周围的环境,寻找自己的位置。能揭示环境特点及变化的信息可利用性,是影响观感模式的因素。利用信息来感觉环境再一次提醒我们:生物首先属于自然系统,因此必须遵守自然规律,并在自然环境的限制条件内活动。

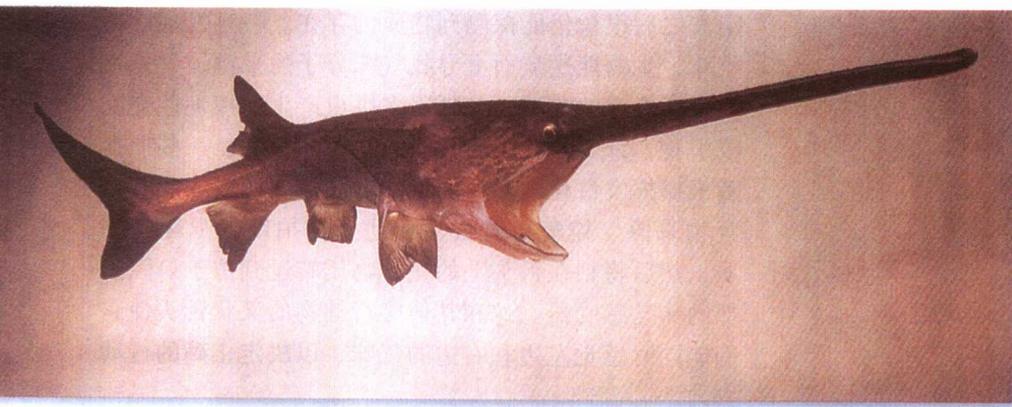


图 2.30 匙吻鲟的长吻突上布满了感受器。这条幼匙吻鲟能检测到小甲壳纲猎物发出的弱电信号。在一个实验舱中,电线产生的电脉冲模拟了自然猎物发出的信号,诱使匙吻鲟自动寻找而来(感谢 L. Wikens)



总 结

1. 水是生命的基本介质。在地球上,绝大部分地区的温度范围内水都是液体,而且溶解无机物质的能力很强。这些性质,再加上地球表面有丰富的水,使水成为生命系统的理想介质。

2. 水导热很快并能抵抗温度变化,因此在水体和生物体上温度相对均衡。

3. 水的密度比空气大,具有较大的浮力,但黏性也较大,因此会阻碍物体运动。

4. 所有的自然水体都含有可溶性物质,来自于大气或流经的土壤和岩石。在石灰石丰富的区域,溪流和湖泊含有丰富的钙离子(Ca^{2+})和碳酸氢根离子(HCO_3^-)。在海洋中,钠离子(Na^+)、氯离子(Cl^-)和硫酸根离子(SO_4^{2-})占主导地位,因为它们溶解性更大。

5. 酸度是氢离子的浓度,用 pH 来表示。大部分自然水体的 pH 在 6(微酸)到 9(微碱)之间。一些生物能忍受环境中的高酸度(低 pH),但其内环境的 pH 维持在 6~7,或接近中性,这是因为氢离子的还原性很强,高浓度会破坏生物过程。

6. 生物的能量转化主要依赖于碳和氧的化学性质。光合作用过程中的能量同化在化学上是从低能量的 CO_2 状态还原成高能量的状态。在这个偶联反应中,氧从水的形式氧化成分子氧。储存在中的能量,通过碳氧化成 CO_2 (呼吸作用)被释放出来。

7. CO_2 在大气中含量很低(0.03%),但在水系统中比较丰富,形成可溶的碳酸氢根离子。水生系统中 CO_2 的可利用性受到气体在水中扩散速率的影响,特

别是附着在植物表面不混合水的静止分界层。

8. 氧在大气中很丰富,而在水中相对不足且溶解性和扩散速率都较低。在不能进行光合作用的环境中,细菌对有机物的呼吸作用(产生缺氧条件)可能会将氧耗尽。

9. 生物需要大量元素来构建必需的生物结构,并维持生命过程。这些元素的可利用性在环境中变化极大。氮和磷的缺乏(相对于需求)经常限制植物的生长。

10. 生命的大部分能量最终来自太阳光。阳光辐射在不同波长的光谱上变化。短波长的光(紫外线)被大气中的臭氧吸收; CO_2 和水蒸气吸收长波长的光。温室效应是指大气吸收由地球辐射的红外线,这对维持地球表面的合适温度是重要的。植物主要吸收光谱中能量高、短波长的部分,大体上与光谱中的可见光一致。

11. 水能削弱光线。透光区的深度随水的清澈程度而变化,在清澈水中可达 100 m,在混浊的水或污染的水中只有数十厘米,在透光区的底部光合作用和呼吸作用达到平衡。

12. 辐射、传导、对流和蒸发决定了生物的热环境,特别是在陆地栖息地中。在静止的空气中,生物体被分界层包围,阻止了与环境之间热和水蒸气的交换。生物体的热收支和食物代谢以及水、盐调节密切相关。

13. 高温通常增加生物反应速率,温度每增加 10°C ,反应加快 2~4 倍。高热能也引起蛋白质和其他生物分子展开折叠,失去功能,形成了生物体的温度耐受上限。

14. 当温度高于 45°C 时,大部分生物都不能存活,但嗜热菌能在 110°C 的热泉中生存。它们能耐受这样的温度,是因为其蛋白质有很强的化学吸引力,将分子

吸引在一起。

15. 在寒冷环境中生活的生物能耐受冰点温度,是通过代谢保持升高的体温;用甘油或糖蛋白降低其体液的冰点,或通过体液超冷。

16. 生物的感觉依赖于自然环境中信息的可用性。信息的性质,无论是由光波、声(压力)波还是挥发性物质或可溶性分子组成的,都决定了生物如何对信息源进行探测和定位,以及程度如何。

生态学实践

检验你的知识

未来的自然环境

生物显示有一定的地理分布,这部分是由于它们对自然环境的适应。温度、降水量、矿物养分、光强度、日长、氧的浓度和 pH,全部都会限制生物能生长和成功繁殖的地域。在大多数情况下,这些因子的重要性具有种的特异性,即每种因子的相对影响随物种的不同而不同。

生物圈中的许多物理因子都会由于人类活动的直接或间接影响而变化。其中一个例子就是大气中 CO₂ 的浓度。科学家认为大气中 CO₂ 浓度的增加对温室效应的提高,足以使地球迅速变暖。在 20 世纪 50 年代晚期,Charles Keeling 博士开始记录 Mauna Loa 顶端大气中 CO₂ 的浓度, Mauna Loa 是位于夏威夷的一个死火山。他想验证一个假说,即 CO₂ 的增加是燃烧矿石燃料、砍伐森林引起的。在 Keeling 开始他的

研究时,科学家还没有长期地精确测量过大气中的 CO₂。Mauna Loa 是开展这项研究的理想地点,因为夏威夷远离人类 CO₂ 集中产生的源头,而且在高海拔所做的测量可以估计 CO₂ 释放对大气的全球性影响。

Keeling 观察到大气的平均 CO₂ 浓度正显著地增加(图 2.31)。在 1958 年他开始观察时,CO₂ 体积分数大约为 3.15×10^{-4} (每百万空气分子中有 315 个 CO₂ 分子),到 1990 年增加到约 352。到 2000 年 1 月达到 370。大多数科学家认为,如果人类继续以目前的速率燃烧矿石燃料、砍伐森林,CO₂ 浓度会继续增长。

正像我们已经看到的,CO₂ 是一种具有温室效应的气体。关于 CO₂ 增加使地球如何变暖的预言有明显差异(随着计算机能力的增强,这种预言的准确度也会增大)。目前认为,到 2050 年(按照 1990 年 CO₂ 的释放水平)地球的平均温度将上升 1.5~3℃(或许更高)。应该注意,这个估计代表的是全球的平均温度,即不同的地方其变暖程度会更大或更小。例如,北极生态系统可能会增加 5℃。

全球变暖对决定着生物地理分布的自然条件来说有什么意义呢?当然,许多物种的分布可能会缓慢地向南北极或向更高海拔地区转移。Robert L. Peters 博士预言,如果气温上升 3℃,物种分布沿着山坡向上转移大约 500 m(图 2.32)。同样,物种分布的北限也会向北极推进约 500 km。

但这些预言真实吗?在自然系统中,物种也会经受分布区的破碎,适宜环境被替代的速率将决定,是否物种转移速率也能快到足够跟上适合它们的环境。对人

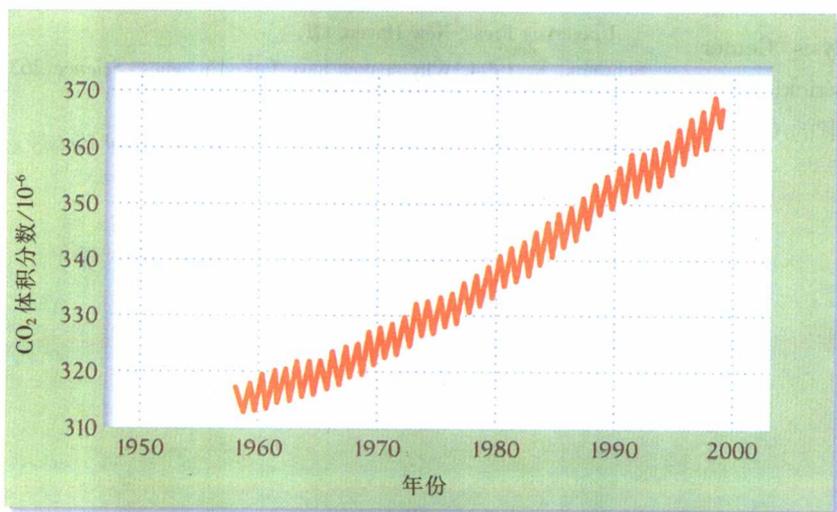


图 2.31 大气中 CO₂ 体积分数随时间的变化。这些测量是在夏威夷的 Mauna Loa 进行的,此处受附近人类活动的影响最小。北半球夏天时 CO₂ 的浓度较低,因为植物进行光合作用吸收了大气中的 CO₂,在冬天时浓度较高,这时植物的呼吸作用超过了光合作用 [引自 C. D. Keeling and T. P. Whorf, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory U. S. Department of Energy (1999)]

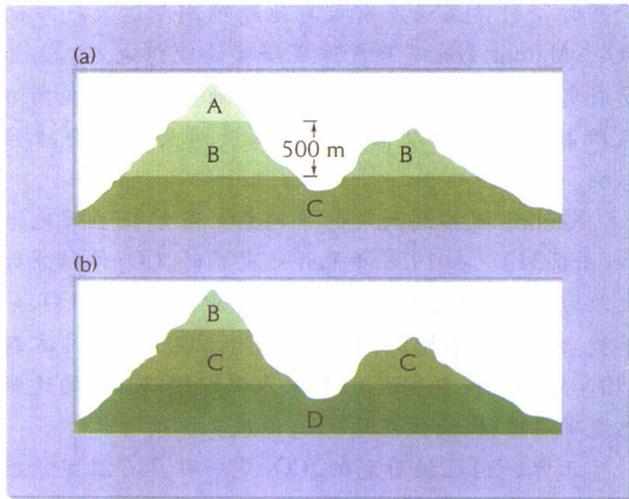


图 2.32 物种的海拔分布可能随着气候变暖而变化。(a)气候变暖前物种 A、B、C 的分布范围；(b)物种 A 已经灭绝，物种 B 的栖息地海拔变高范围变小，C 的栖息地变成断片，被山分割成两部分，而 D 迁入新的较高海拔的栖息地〔引自 R. L. Peters, in R. L. Peters and T. E. Lovejoy (eds.), *Global Warming and Biological Diversity*, Yale University Press, New Haven, CT (1992), pp.15~30〕

类而言，由于冰帽的融化，使农业区移动，海平面上升，这可能是灾难性的变化。我们知道地球以前是温暖的，比现在要温暖得多，或许可能和不久的将来一样。然而，这种预言的变化需要植物和动物改变相互作用的速率，其速率要比以前对天气变化的反应速率高 10~100 倍。

检验你的知识

1. 利用论文中和图 2.31 中的数据，测定从 1958 年到 2000 年 CO_2 浓度增加的百分率。

网上
更多

2. 通过网上的 Practicing Ecology 浏览 Carbon Dioxide Information Analysis Center (网址 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>) 上 Keeling 博士的研究报告，如何测量大气中的 CO_2 浓度？

3. 为什么科学家关心 CO_2 的增长水平？

网上
更多

4. 环境保护机构的任务是“保护人类健康，保护人类赖以生存的自然环境——空气、水和土壤”。请浏览 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>，在 Practicing Ecology 阅读有关全球变暖的内容。温室气体怎样联合产生温室效应？



推荐读物

- Brock, T. D. 1985. Life at high temperatures. *Science* 230: 132~138. (Bacteria living close to the boiling point of water in Yellowstone hot springs.)
- Fenchel, T., and B. J. Finlay. 1994. The evolution of life without oxygen. *American Scientist* 82: 22~29.
- Gates, D. M. 1965. Energy, plants, and ecology. *Ecology* 46:1~13.
- Gates, D. M. 1971. *Man and His Environment: Climate*. Harper & Row, New York. (The thermal environment of a familiar organism.)
- Hochachka, P. W., and G. N. Somero. 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Keeling, G. D., and T. P. Whorf. 1996. Atmospheric CO_2 records from sites in the SIO area sampling network. In *Trends: A Compendium of Data on Global Change*. Carbon Dioxide Information Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN.
- Knoll, A. H. 1991. End of the Proterozoic eon. *Scientific American* 265: 64~73. (The role of primitive organisms in modifying the early environment of the earth.)
- Peters, R. L. 1992. Conservation of biological diversity in the face of climate change. In R. L. Peters and T. E. Lovejoy (eds.), *Global Warming and Biological Diversity*, pp.15~30. Yale University Press, New Haven, CT.
- Schwenk, K. 1994. Why snakes have forked tongues. *Science* 263: 1573~1577.
- Vogel, S. 1981. *Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

(李庆芬 译)

第 3 章 对水和陆地环境的适应



水的可利用性取决于土壤的物理结构

植物通过根细胞的渗透势从土壤中得到水

蒸腾作用促进水从根移动到叶

控制叶子水分散失是对干旱环境的适应

植物从土壤水中获得矿物营养

光合作用随光照水平而改变

植物利用高水压调节光合作用

盐平衡与水平衡紧密相伴

动物以小有机分子形式排出多余的氮

水保存机制在热环境中是重要的

生物保持稳定的内环境

大型动物通过循环系统输送氧到组织中

逆流循环增加了流体间热和物质的传递

每个生物体在有限条件范围内功能最佳



抹香鲸常常潜泳到海面下 500 m 深,偶尔潜到 2 000 m 深,在水下能停留一个多小时。抹香鲸和其他深潜者下潜的理由是清楚的:它们都跟随在食物之后。在这种深度有丰富的

鱼、鱿鱼、磷虾和其他猎物。鲸如何控制潜水技艺是另外的故事,然而这证明了一些生物已经适应了它们的生存环境。

像所有哺乳动物一样,抹香鲸必须呼吸空气。的确,全部潜水的哺乳动物和潜水鸟在水下最终是受到限制的,因为维持代谢需要氧气。正如你想像的,潜泳者开始下潜时,身体中具有大量氧气储备。然而,令人惊奇的是肺中储存的氧气很少。威德尔海豹是南极海的土著动物及优秀的潜泳者(图 3.1),在潜水时每千克体重平均携氧 87 mL,肺中携氧仅占 5%,2/3 的氧与血液中的血红蛋白结合,其余的与相似的分子——肌肉中的肌红蛋白结合。相反,人类在潜水开始时每千克体重携氧仅 20 mL,其中 1/4 在肺中,仅 15% 在肌肉中。在水下时,深潜的哺乳动物很大程度地停止了代谢,这主要是通过阻止血液流入无关的器官,如皮肤、内脏、肺、肾脏和肌肉(自己有与肌红蛋白结合的氧供应),而主要保持血液流入脑和心脏来实现。因此,除几个关键器官以外,整体体温下降,心率减慢,对氧的需要下降到最低。

潜水哺乳动物的适应,显示出生物的结构与功能是如何适应其生活的特殊环境的。所有生物都受物理环境的制约,无论是水、光或营养物供应短缺,还是温度、酸度或盐度有胁迫性。在这一章里,我们将阐述水生与陆生动植物适应环境的各种方式。由于对物理环境的适应,产生了解剖及生理的特化,所以这个讨论也将帮助我们了解植物与动物的分布为什么受特殊环境的限制。毕竟鲸是不能离开水的。

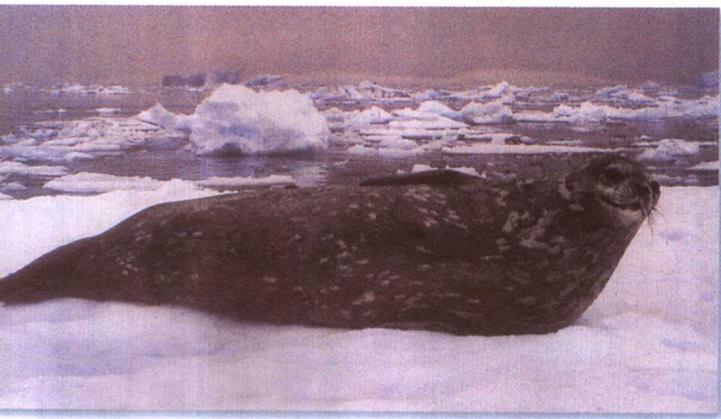


图 3.1 威德尔海豹是优秀的潜泳者。虽然这种海豹在陆地上是笨拙的,但是能够潜泳到 500 多米深,潜水 80 min(R. E. Ricklefs 摄)

正像前一章所述,物理环境包括了很多因子,这些因子对生物的生存是重要的。每类生物都适应于一个相当窄的物理环境条件,只有在这种条件范围内,它才能够最好地发挥功能。扩展这些限制需要付出代价,需要一些机制以允许个体能耐受更极端的条件,或能保持其内环境处于有利的范围内。

本章中,我们将阐述植物和动物已进化出的种种适应,由于这些适应它们才能够在自身的物理环境中很好地生存。多数适应能使植物和动物控制热量的传导及穿越其体表的各种物质的运动。通过调节热量和物质与物理环境的交换,生物能够使内环境维持在有利于生命过程的状态,得到必需的资源,排除多余的乃至危险的代谢废物。

生物与物理环境互相作用的机制,帮助我们了解为什么生物独特地适应于相当窄的环境范围,特别是生活在极端环境下的生物。这种特化是了解种群的生态分布,以及为什么形态和生理的某些适应和一定的物理环境相联系的基础。

我们通过思考植物如何利用环境中有限的水资源开始探索。植物需要大量水,是由于叶片从大气中摄取二氧化碳时,蒸发丢失了大量的水。植物从土壤中得到水的能力,取决于土壤和水的物理特性,以及溶质浓度的差异引起水移动的方式。



水的可利用性取决于土壤的物理结构

大部分陆生植物从土壤得到需要的水分。土壤中

水的数量及植物对它的可利用性随着土壤的物理结构而变化。水是黏性的,水分子彼此紧贴(基于表面张力)并与土壤颗粒表面紧贴(倾向于认为是毛细引力)的能力,是土壤能保持水的原因。土壤的表面积越大,土壤蓄水越多。

土壤由黏粒、粉粒和沙粒以及有机质微粒组成,其比例是变化的。当土壤颗粒的大小下降时,一定体积土壤中的颗粒总表面积增加,具有丰富黏粒(颗粒直径 <0.002 mm)和粉粒(0.002~0.05 mm)的土壤比粗沙粒土壤(>0.05 mm)蓄水多,水穿过沙粒很快就流干(图 3.2)。

植物根容易吸取松散附着在土壤颗粒上的水分。但随着土壤颗粒表面的靠拢,使水被要强大的吸附力紧紧地粘附在土壤颗粒上。这些力的强度称为土壤的水势(water potential)。由于土壤的物理基质产生了这些力,经常又被称为土壤的基质势(matric potential)。土壤科学家以压力来量化土壤的水势。在国际单位系统中(见附录 A),压力的单位是帕斯卡(Pa),或者兆帕斯卡(MPa),1 MPa 等于 10^6 Pa。然而在这本书中,我们将采用地球表面上更常见的大气压的单位。一个大气压(1 atm)等于 101 325 Pa,或者 0.1 MPa。按照惯例,水势表达为负值,因为水势测量了一种物质从另一种物质中吸取水的能力。较大的负值表现和较大的水势。水向水势较低的方向(更负)移动,也就是向吸水力更强的物质方向移动。

基质势在土粒表面上是最大的,随着土粒间距离的增加而下降。基质势小于 -0.01 MPa 左右时,储蓄的水在重力牵引下流出土壤,并加入岩石下裂缝中的地下水。这为表面大于 0.005 mm 的大土粒之间的空隙提供了水。水势小于 -0.01 MPa 时,抗重力储蓄的水量称为土壤田间持水量(field capacity)。设想将 0.01 mm 直径的粉粒放大到这页纸张的大小($\times 25\ 000$);由基质势保持的田间持水量的水膜,将会有这页纸宽的一半那么厚。

当土壤极干旱时,平均说来残存的水被越来越强的力吸引,是因为大部分水紧紧地附着在土粒表面。水势为 10 MPa 的土壤是很干燥的。大多数植物能够吸取土壤水势为 -1.52 MPa 时所储蓄的水。在土壤水势更负时,尽管土壤中仍然保留有水,植物枯萎。因此,生态学家把 -1.52 MPa 的土壤水势叫做萎蔫系数(wilting coefficient)或者土壤萎蔫点(wilting point)。

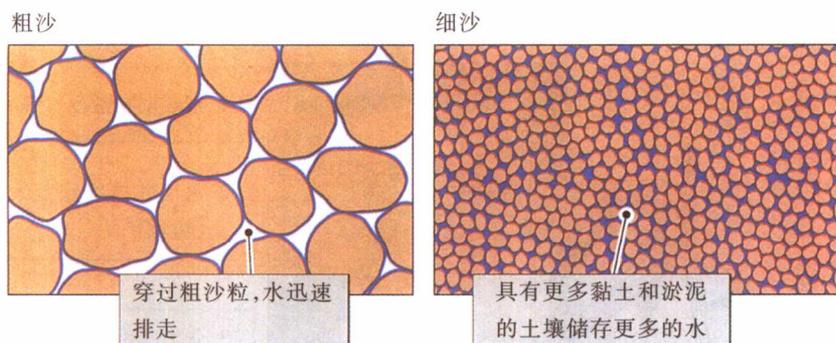


图 3.2 细粒土壤储存更多的水。具有大颗粒的土壤, 颗粒之间有大的间隙, 在田间持水量下没有完全地注满



植物通过根细胞的渗透势 从土壤中得到水

环境中的水和生物体内的水都含有很多溶解的物质。被溶解的物质叫做溶质(solute), 影响着水分子的扩散。植物利用水是从低溶质浓度部位(高水浓度)流向高溶质浓度部位的倾向吸收水分。离子和其他溶质在水中以相反的方向扩散, 即从高浓度部位向低浓度部位扩散。离子和水分子的运动趋向于使一定体积水内溶质的浓度相等。水也容易透过大多数生物膜, 因此, 细胞保持着高浓度的离子和其他溶质时, 水倾向于从周围环境进入细胞中。这个过程称为渗透(osmosis)。溶液通

过渗透吸引水的力被称为渗透势(osmotic potential)。像土壤水势一样, 渗透势也以压力表示, 特别是需要阻止水扩散到溶液中的也以压力(图 3.3)。从土壤中引水进入植物根是逆土粒吸附的, 靠的正是根的渗透势。

如果形成溶液渗透势的溶质也能够穿过细胞膜扩散, 那么它在细胞内和周围水环境中的浓度最终将达到平衡。这时细胞与其周围环境的渗透势是平衡的, 没有透过细胞膜的相对水运动。有两种机制能阻止渗透势的这种平衡。首先, 膜可能是半透性的(semipermeable), 即某些小分子和离子能够透过膜自由扩散, 但是大分子不能。许多糖类和大多数蛋白质都是很大的分子, 不能直接穿过细胞膜的小孔。膜也可能逆扩散梯度主动转运离子和小分子, 从而保持它们在细胞内的含量。然而, 这种主动运输(active transport)需要消耗相当的

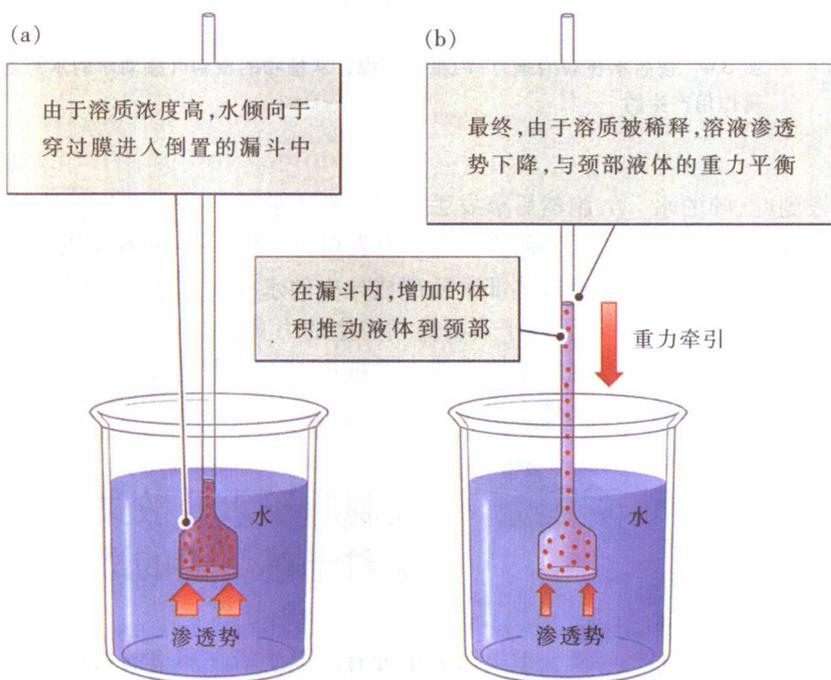


图 3.3 封闭在对水有浸透性的膜内的溶质逐步显示出渗透势。(a)由于溶质浓度高, 水倾向于穿过膜进入倒置的漏斗中;(b)在漏斗内, 增加的水体积推动液体进入颈部。最终由于溶质变得更稀释, 溶液渗透势下降, 与颈部液体的重力平衡

能量。

溶液产生的渗透势依赖于溶质浓度。更准确地说,依赖于每单位体积溶液中溶质分子或离子的数量。因此,一定质量的小溶质比同样质量的大溶质产生的渗透势更大。你一定记得你的化学课程,溶液的分子浓度表示为摩尔质量每升,或者 mol/L。例如,葡萄糖($C_6H_{12}O_6$)的相对分子质量为 180,所以 1 mol/L 葡萄糖溶液即每升水含有 180 g 葡萄糖。

1mol/L 溶液的溶质形成 -2.13 MPa 的渗透势。因此,植物根毛细胞在 -1.52 MPa 的萎蔫点上的水势大约与 0.7 mol 溶液的渗透势相等。荒漠和海洋环境中生长的植物显示出根的水势增加(更多的负值),高达 -6.08 MPa,是通过根细胞中增加了氨基酸、糖类或有机酸而形成。然而它们付出高代谢的代价,来维持溶质的这个浓度。



蒸腾作用促进水从根移动到叶

渗透势从土壤汲取水进入植物根细胞内。但根得到的水如何到叶里呢?植物把水输送到叶是通过木质部成分,即根茎中心的木质部细胞空腔首尾相接形成的输水管。水要流进这些部分,其水势必须比从土壤吸取水的根细胞的水势更负。因此,水通穿过木质部从根到叶,叶的水势必须超过根的水势,足以抵抗根细胞的渗透势、重力和木质部成分的阻力向上吸取水。

当水从叶片细胞表面蒸发到大气中时,叶产生了水势,这个过程称为蒸腾作用(transpiration)。20℃的干燥空气具有 -134.96 MPa 的水势。这样,即使在较高的相对湿度下,空气也有高得多的水势,足够吸引水穿过根、木质部和叶子。蒸腾作用形成了从土壤到空气连续的更负的水势梯度。

在叶细胞中由蒸腾产生的水势,导出了水移动的张力-内聚力学说(tension-cohesion theory)(图 3.4)。该理论陈述了当水从叶子微管组织中的导管移动到叶细

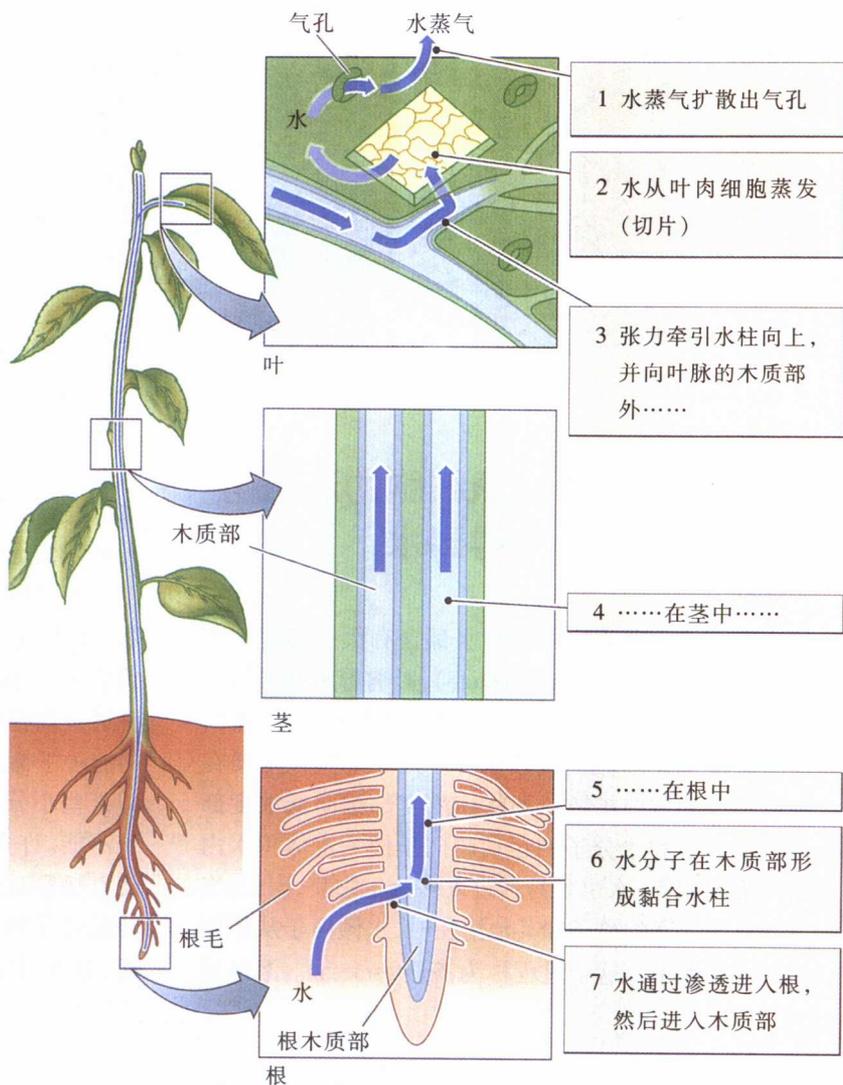


图 3.4 按照水移动的张力-内聚力学说,从植物的根到叶移动水的水势是由蒸腾作用产生的

胞然后蒸发丢失时,在木质部成分中产生了移动水所需要的力。这个力表现为 -2.03 ~ -5.06 MPa 的水势,通过茎部木质部成分中的水柱一直地传送到根部。因而,叶子蒸腾作用产生的力真正把水从根部吸引上来。克服土壤水势,并抵抗地心引力把水吸引到高树顶的水势相当于多个大气压。



控制叶子水分散失是对干旱环境的适应

干旱区的水分有限,生活在那里的植物其光合作

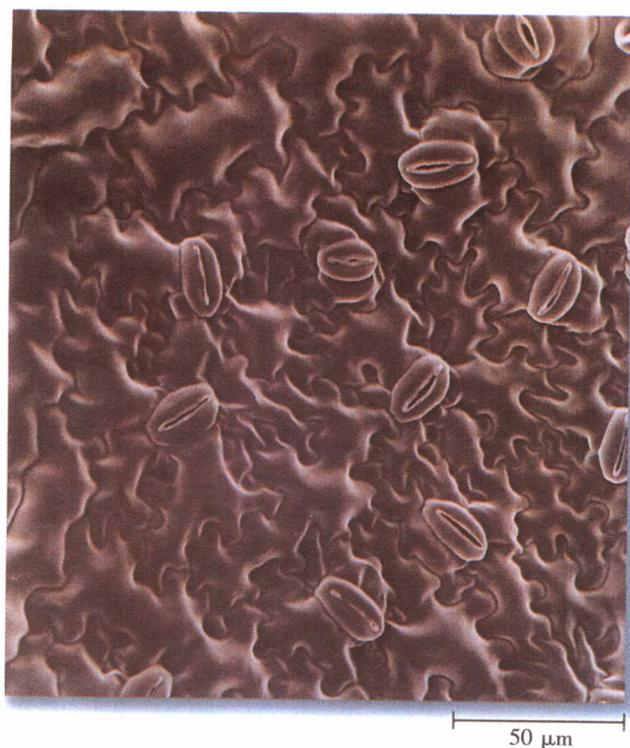


图 3.5 植物通过张开与关闭叶表面的气孔控制水分散失。感谢 Michele McCauley, 引自 P. H. Raven, R. F. Evert, and S. E. Eichorn, *Biology of Plants*, 6th ed., W. H. Freeman and Company and Worth Publishers, New York, 1999, p. 630)

用的速率代表了二氧化碳需求和储水需求间的平衡。在叶表面有气孔 (stomates)(图 3.5), 是二氧化碳的进口, 也容许水通过蒸腾作用扩散到大气中。植物通过关闭气孔控制水分散失。当叶的水势下降时, 围绕着气孔的细胞轻微地萎陷, 关闭气孔, 以防止进一步的水分散失, 也阻止二氧化碳进入叶中。

二氧化碳摄取的同时会损失水分, 给生活在热气候环境中的植物带来了问题(见图 2.9)。由于水的蒸发压随温度而上升, 热加大了水散失的问题。适应于热和干旱环境的植物, 在解剖和生理方面的调整, 降低了通过植物表面的蒸腾, 降低了热负荷, 并能使植物耐受高温。当植物吸收阳光时, 它们升温。植物能够将过热减到最小程度, 是依靠增加散热表面热消散, 以及靠表面密集的毛和刺避免阳光直射的伤害(图 3.6)。刺和毛也形成了一个静止的叶周空气层, 能保持潮湿和降低蒸发。由于厚的叶周层也阻碍热量散失, 因此在凉爽的干旱环境中, 毛普遍存在, 而在炎热荒漠中较少。植物可能通过表面覆盖厚而不透水的蜡质表皮以及使气孔凹进深的陷窝并覆满毛来进一步降低蒸腾作用(图 3.7)。

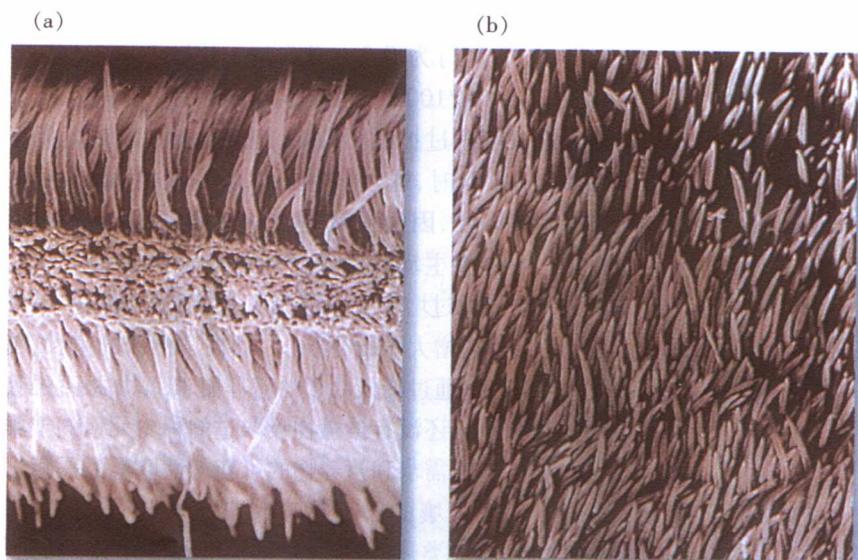


图 3.6 刺和毛帮助植物适应热和干旱。荒漠多年生香草(*Enceliopsis argophylla*)叶的横切面(a)和表面观(b), 它们应用了这种策略[感谢 J. R. Ehleringer, 引自 H. R. Ehleringer, 毛状体植物的生物学和化学, E. Rodrigues, P. Healy, and I. Mehtab 编, Plenum Press, New York (1984), pp. 113~132]

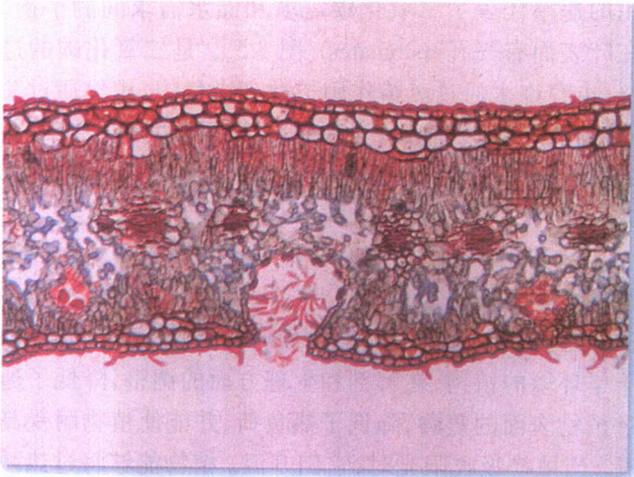


图 3.7 夹竹桃, 一种耐干旱的植物, 通过把气孔凹进叶背面充满毛的陷窝中降低水分散失。毛减慢空气的运动和网罗住水分, 从而降低水分散失。右边的照片详细地显示了陷窝, 放大了 400 倍。陷窝内层染成暗红色的细胞是围绕着气孔口的警卫细胞 (Jack M. Bostrack 摄/Visuals Unlimited)



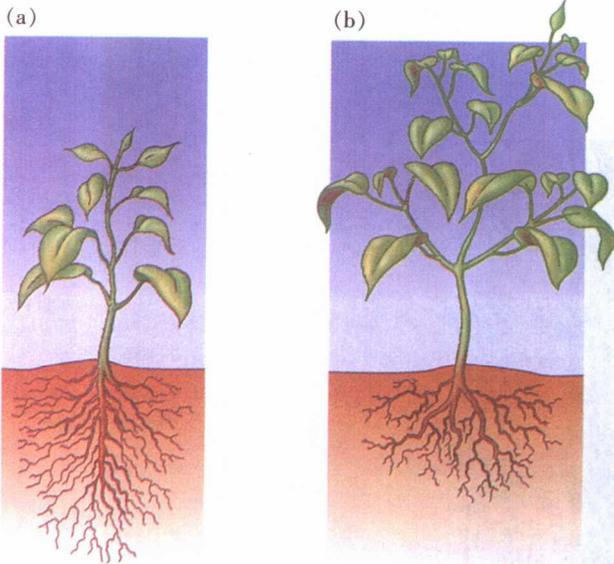
植物从土壤水中获得矿物营养

植物获得的矿物质养分主要为氮、磷、钾和钙, 这些元素以离子形式溶解于土壤水中。大量元素是指其离子在土壤溶液中能迅速扩散的元素, 如钙(Ca^{2+})、镁(Mg^{2+}), 植物对大量元素的吸收的主要受根吸收能力的限制。植物通过主动转运或增加根的生长, 补偿了土壤中低水平的营养物。

在室内试验中, 当根周围水中的磷浓度超过临界水平, 即大约为 $0.2 \sim 0.5 \text{ mmol/L}$ (1 mmol/L 等于 1 mol/L 的 $1/1000$), 略高于根组织中的磷浓度, 大麦和甜菜根就通过扩散摄取磷。然而, 土壤磷浓度低于 $0.2 \sim 0.5 \text{ mmol/L}$ 时, 通过扩散摄取磷的速度太慢, 不能满足植物的需要, 因而根就通过其表面主动转运磷。根组织逆浓度梯度主动转运离子时需要消耗能量。

植物也能通过增大根系范围对土壤营养物的不足作出反应。当植物增大根的生长时, 牺牲了植株的生长(图 3.8)。这种策略是通过降低叶子的营养需求, 增加根系的吸收表面, 使根进入还没有被植物吸取过的稀少元素的土壤区, 使植物的营养需求和营养物的可获得性取得了平衡。

适应贫瘠土壤的物种能应付低营养储量的土壤, 可能通过和真菌类建立共生关系, 增强了矿物质的吸收, 并通过缓慢生长和长期保留叶子, 从而降低营养需求。这些物种通常不是以增加生长速率对人工施肥作出响应, 而是根吸收超出植物需要的营养物, 并储存起来以备土壤营养物下降时利用。



当土壤营养物或水受到限制时, 分配经常是有利于根的

没有这些限制时, 较大的苗得到更快的生长

图 3.8 植物对土壤营养物不足的反应是分配根或苗的生长



图 3.9 植物在异质性土壤高营养物浓度的斑块中获得有利条件。豚草和美洲商陆在均匀性和异质性土壤中独自的苗生长状况(上),有邻居时的生长(下)。在异质性土壤中,两个种在高营养物斑块中比在未施肥的土壤中生长更多根 [引自 J. F. Cahill and B. B. Casper, *Annals of Botany*, 83:471-478 (1999)]

质性的,经常是在很小的尺度上变化。土壤小斑块中的营养物供应,依赖于从腐烂的木头、果实、叶子、粪、尿和动物体的新近输入,还有一些干扰,例如踩踏和挖掘,以及植物根对营养物的局部损耗。在犹他州 Logan 附近山艾树大草原的研究中,仅距 12.5 cm 的成对土壤样地,可利用氮的变化达到 12 倍。取样 3 cm 的间隔,平均变化几乎是 3 倍。植物对紧邻环境中这么多的变化如何响应呢?植物在高异质性土壤中比在均衡的土壤中生长更好或是更差?所有植物对这些变化是以相同的方式回应吗?

为了回答这些问题,费城宾夕法尼亚州大学的 James Cahill 和 Brenda Casper 在花盆中分别种植两种普通的草本植物,盆中土壤营养物要么是斑块分布,要么是均衡分布。这些植物是豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)和美洲商陆(*Phytolacca americana*)。营养物以 75 mL 干牛粪加入土壤,与土壤混合均匀(均匀处理),或者集中在距盆中心大约 5 cm 远直径为 1.5 cm 的洞中(异质性处理)。植物按常规浇水。9 周以后,Cahill 和 Casper 终止了试验,并测定了植物根和苗的干重。根从土壤中移出来,洗净过细筛。两个种在异质性土壤中的苗生物量都比均匀性土壤中苗生物量大(图 3.9)。尽管根的总生物量在任何一个种的不同处理间均无差异,但是生长在异质性处理的牛粪斑块中的根有更高的密度。由于这些斑块中有高浓度的营养物,使营养物摄取的速率提高,足够供给地面上的快速生长。

因此,令人惊讶的是当豚草和美洲商陆在同一花盆中一起生长时,异质性土壤没有刺激任一种苗的生长。一种解释是两种植物的根生长进入营养物斑块中,划分了营养物,引起斑块中营养物下降到太低的水平,以至不能刺激地上部分的生长。这些实验显示植物能够对土壤的营养物水平变化作出响应,但是也暗示了细尺度(fine-scale)的异质性在自然环境中可能不很重要,因为植物根很快耗尽集中了营养物的斑块。因此,通过寻找和利用营养物斑块,植物趋向于增加局部范围土壤的均匀性。

生态学家在野外

斑块状分布的土壤营养物对植物生长的影响

像大多数环境一样,土壤也是异



光合作用随光照水平而变化

在低光强度下,植物光合作用速率与光量成正比变化。然而对亮光,光合作用速率更缓慢地增加,或者不随

光强度增加而改变。光合作用对光强度的反应有两个参考点(图 3.10)。第一个称为补偿点(compensation point),在这个光强度水平上,光合同化能恰好与植物的呼吸平衡。在补偿点之上,植物能量平衡为正值,在补偿点之下,能量平衡为负值。第二个参考点是饱和点(saturation point),在这点之上光合作用速率不再对增加的光强度有反应,因为光合色素已被光饱和。在陆地植物中,通常生长在充足阳光下(最大量约 500 W/m^2)的物种,补偿点出现在 $1\sim 2 \text{ W/m}^2$ 之间。这些物种的饱和点常常达到 $30\sim 40 \text{ W/m}^2$,小于直照亮光能量水平的 $1/10$ 。正如人们所预料的,生长在阴暗中的植物,补偿点和饱和点通常出现在低光照强度。



植物利用高水压 调节光合作用

C_3 光合作用

大多数植物,光合作用的第一步是把 CO_2 转化成一种有机分子,即 3PG 或磷酸甘油酸(图 3.11a)。我们能够表示这一步为:



RuBP(核酮糖二磷酸)是 5 碳化合物。由于这一步的产物是 3 碳化合物,生物学家称这个路径为 C_3 光合作用(C_3 photosynthesis)。然后 3PG 进入卡尔文-本森循环,当可用到 1 个碳原子合成葡萄糖的时候,就产生 1 分子的 RuBP。这些过程全部发生在叶肉细胞中。

负责碳同化的酶是 RuBP 羧化酶,对 CO_2 的亲合力低。因此,大气 CO_2 浓度低,并导致叶肉细胞中 CO_2 浓度低时,植物同化碳的效率很低。为了提高同化碳速率,植物必须用相当于叶组织干重 30% 的大量 RuBP 羧化酶塞满叶肉细胞。然而这个酶也催化相反的反应,



这种催化作用出现在高氧和低二氧化碳浓度时,特别是在叶子温度升高的时候。这个反应部分地扰乱了 RuBP 羧化酶完成同化 CO_2 反应,使光合作用效率低下,并限制了自身。因此,当叶中 CO_2 水平下降和光合作用产生的氧增加时,碳的同化趋向于自身的抑制。植

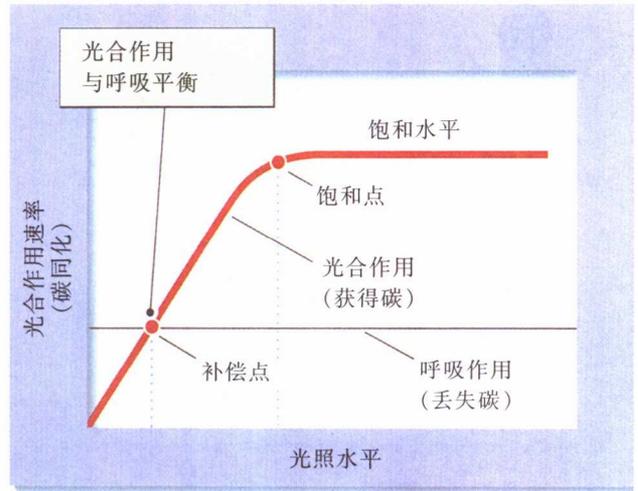
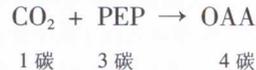


图 3.10 光合作用随光强度增加呈渐近地增长。补偿点是光合作用(通过测定二氧化碳同化量)和呼吸作用达到平衡时的光水平(黑线)的光水平,饱和点是光合作用不再增加时的光水平[引自 M. G. Barbour, J. H. Burk and W. D. Pitts, *Terrestrial Plant Ecology*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA (1980)]

物张开气孔会减轻这种状态,但是这自然会导致大量的水分散失。

C_4 光合作用

提高叶组织中 CO_2 浓度并降低 O_2 浓度,能解决 C_3 光合作用效率低引起的水分散失问题。热气候中的许多植物修改了 C_3 光合作用,即在 CO_2 的同化中采用了不同的开始步骤,以及在叶内从卡尔文-本森循环中,空间分离开始的同化步骤。由于 CO_2 的同化最初产生了 4 碳化合物,生物学家把这个改称为 C_4 光合作用(C_4 photosynthesis),



PEP(磷酸烯醇丙酮酸)包含 3 个碳, OAA(草酰乙酸)包含 4 个碳。同化反应被 PEP 羧化酶催化,它不像 RuBP 羧化酶,有高 CO_2 亲和力。同化发生在叶肉细胞中,但在大多数 C_4 植物中,光合作用(包括卡尔文-本森循环)发生在围绕叶脉的特殊细胞维管束鞘细胞中(图 3.11b)。草酰乙酸扩散进入维管束鞘细胞,在鞘细胞中转变成苹果酸,然后分解产生 CO_2 和丙酮酸——一个 3 碳化合物。 CO_2 进入卡尔文-本森循环,与 C_3 植物中所进行的过程相同。丙酮酸返回进入叶肉细胞,酶把它转换成

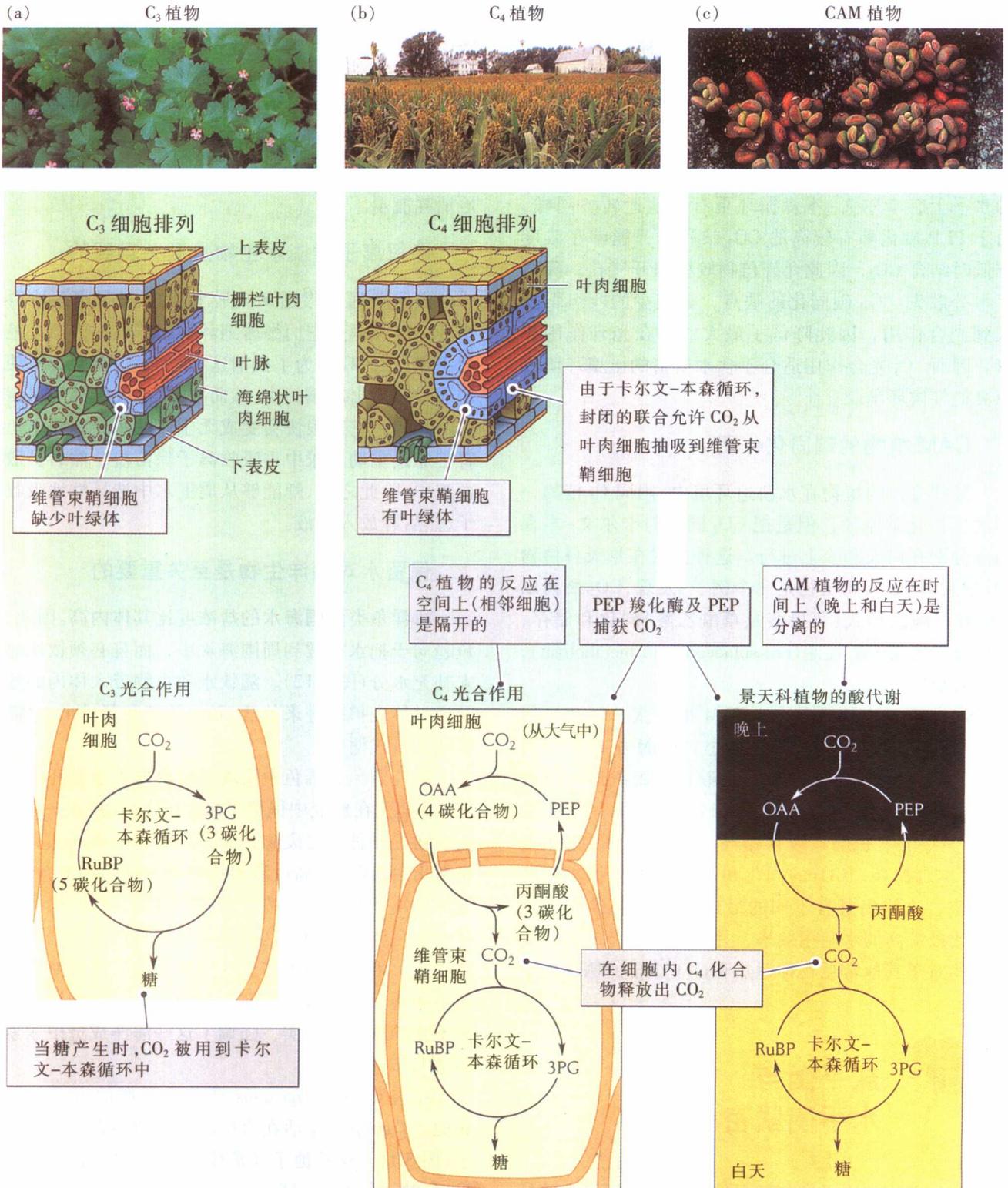


图 3.11 水胁迫环境中的植物光合作用过程改变。(a) C₃ 植物,野生老鹳草 (*Geranium molle*); (b) C₄ 植物,栽种的高粱 (*Sorghum vulgare*); (c) CAM 植物,塞拉景天 (*Sedum obtusatum*)。照片下面是叶的模式横切面,示每类植物中叶绿体(小暗绿点)的位置。在底部,显示了每一类植物的卡尔文-本森循环的主要步骤[照片(a)来自 Bert Kragas/Visuals Unlimited; 照片(b)来自 John Spragens, Jr.; 照片(c)来自 John Gerlach/DRK Photo]

PEP。这种策略解决了在叶组织中维持高 CO_2 浓度的问题。由于维管束鞘细胞远离叶表面，氧浓度也是降低的。

C_4 光合作用提供了一个有利条件，因为在维管束鞘细胞内 CO_2 能够被聚集，使其浓度远远超过与大气扩散所建立的平衡水平。在这种 CO_2 浓度更高的水平上，卡尔文-本森循环更有效地运转。同样，由于 PEP 羧化酶有较高的 CO_2 亲和力，能够在浓度较低时结合 CO_2 ，因此允许植物较少张开气孔，降低了水分散失。 C_4 碳同化的缺点，是较少的叶组织投入到光合作用，因此降低了最大的潜在光合作用速率。因而， C_3 光合作用适合于含水丰富的土壤环境和凉爽的气候环境。

CAM 植物的碳同化作用

某些多汁的植物在水胁迫环境中，用同 C_4 植物一样的生物化学路径，但是把 CO_2 同化与卡尔文-本森循环分别在白天和晚上进行。这种方式在景天科植物中(景天科;景天属植物是一个例子)发现， CO_2 最初以 4 碳有机酸的形式(苹果酸及草酰乙酸)同化和储存，从而取名为景天酸代谢(crassulacean acid metabolism)，或者 CAM。

在荒漠凉爽的黑夜中，CAM 植物张开气孔进行气体交换，这时候水分蒸发最小。CAM 植物最初同化 CO_2 为 4-碳草酰乙酸及苹果酸，叶组织以高浓度储存在细胞内的液泡中(图 3.11c)。白天，气孔关闭，储存的有机酸逐步再循环，释放出 CO_2 进入卡尔文-本森循环。 CO_2 的同化和 PEP 的再生被不同的酶调节，这些酶具有不同的最适温度。CAM 光合作用导致极端高的水利用效率，并使某些类型的植物能够在相对于其他常见物种过热和过于干旱的栖息地中生存。



盐平衡与 水平衡紧密相伴

水生动物的水平衡与其身体组织中和环境中的盐浓度及其他溶质浓度紧密相关。海水的渗透势大约是 -1.2 MPa ，淡水的渗透势接近于零。脊椎动物体液的渗透势大约为 $-0.3 \sim -0.5 \text{ MPa}$ (是海水的 30%~40%)，居中间位置。因此，淡水鱼的组织比周围水环境有更高

的盐浓度。这些生物是高渗透性的(hyperosmotic)，趋向于从环境中得到水，排出溶质到环境中。海洋鱼体内的盐浓度低于周围海水，称为低渗透性(hypo-osmotic)。它们趋向于得到溶质，失去水。鱼利用主动转运机制解决这些渗透问题，即单方向的或穿过身体的不同表面(皮肤、肾小管和鳃)泵出离子，这个过程明显地消耗能量。

保留离子对淡水生物是至关重要的

淡水鱼通过渗透从口腔和鳃的表面连续地得到水，口腔和鳃是它们暴露到环境和养料中渗透性最强的组织(图 3.12)。为了抵消这种不断进入的水流，淡水鱼通过尿排出超额的水。然而，如果毫无选择地保留溶解的离子，它们很快会变成无生命的水袋。淡水鱼的肾脏通过主动从尿中重吸收离子保留盐，然后扩散到血液中。除此之外，鳃能够从周围水中选择性地吸收离子，然后释放入血液。

保留水对海洋生物是至关重要的

海洋鱼类周围海水的盐浓度比其体内高。因此，海鱼趋向于把水扩散到周围海水中，而且必须饮用海水来补充水分(图 3.12)。随饮水和食物带体内的盐以及通过体表扩散进来的盐，必须从鳃和肾排出，这需要消耗大量代谢能。

某些鲨鱼和鳐鱼中发现了解决这个问题水循环问题的方式。鲨鱼在血液中保留了尿素 $[\text{CO}(\text{NH}_2)_2]$ ——脊椎动物代谢的一种含氮废物，而不是通过尿将其从身体中排泄出去。尿素提高血液渗透势到海水的水平，而没有增加钠离子和氯离子的浓度(图 3.13)。因此，没有水分穿过鲨鱼体表移动。这使鲨鱼更容易调节像钠那样的离子流，因为它们不需要饮用极高盐浓度的海水来补充由渗透丢失的水分。鲨鱼和鳐鱼的淡水物种的血液中不累积尿素的事实，强调了这些海洋成员中尿素对渗透调节的重要性。

小桡足动物 *Tigriopus* 调节水平衡的方式与鲨鱼相似。*Tigriopus* 生活在沿岸溅水带中多岩石的高池子里(图 3.14)。这些池子经常接收浪飞溅的海水，当水蒸发时，盐浓度升高到高水平。另一方面，大暴雨能够迅速降低这些池子中的盐浓度。Ron Burton (在斯克里普斯海洋研究所) 的研究显示，*Tigriopus* 像鲨鱼一样，通过改变体液渗透势维持水平衡。当环境中盐浓度高时，它大量合成某些氨基酸，例如丙氨酸和脯氨酸。这些小

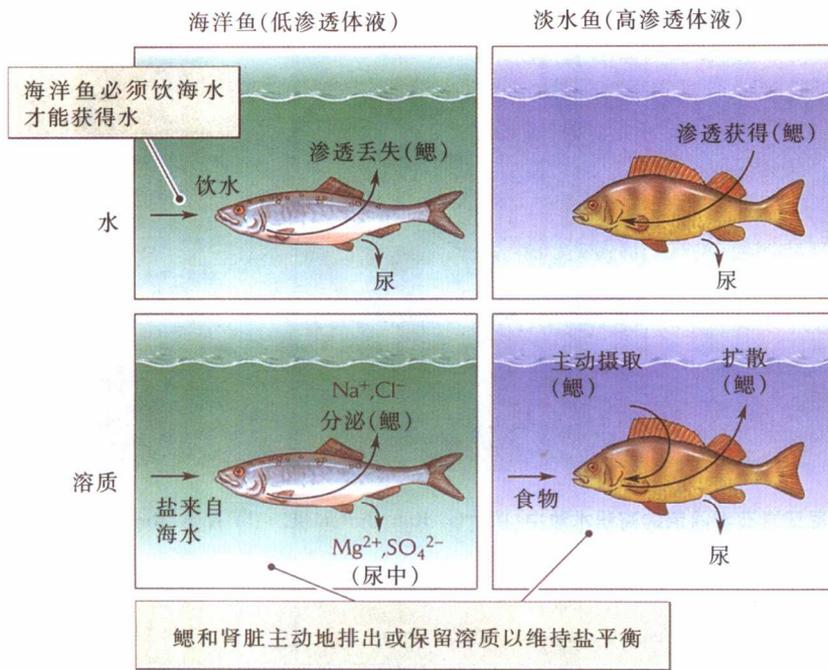


图 3.12 水和溶质交换通路在淡水鱼和海洋鱼中的差异。海洋鱼的体液是低渗透性的(比周围海水盐浓度低),而淡水鱼的体液是高渗透性的。鳃和肾脏主动地排出溶质或保留溶质以维持盐平衡。海洋鱼必须饮海水才能获得水[引自 K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, Cambridge University Press, Cambridge (1975)]

分子增加了体内的渗透势,与栖息环境的渗透势相匹配,不产生高盐水平的有害生理影响。然而对盐胁迫的这种反应是昂贵的。室内实验中,把单个的 *Tigriopus* 从 50% 的海水转移到 100% 海水,正像高潮海浪填充了以前被雨水淹没的池子时所发生的情形。在这个变

化的过程中,桡脚类动物的呼吸速率最初下降,是由于最初的盐胁迫,随后当它们合成丙氨酸和脯氨酸时呼吸速率增加,直到恢复水平衡(图 3.15)。当盐度突然从 100% 的海水下降到 50% 的海水时,其呼吸速率立刻增加,过量的氨基酸被迅速降解和代谢。

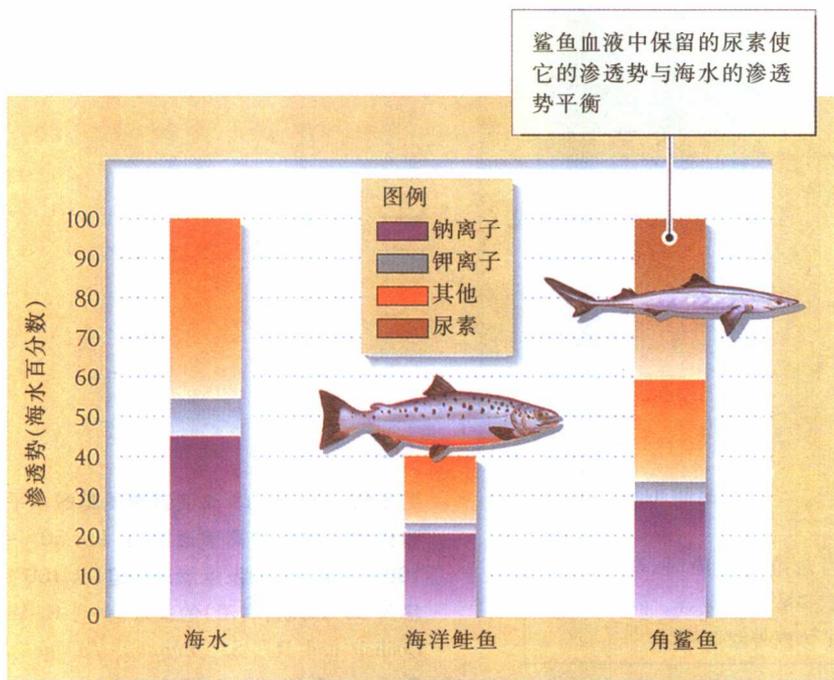


图 3.13 钠、钾、尿素和其他溶质。(大部分氯离子)不同程度地参与了海水的渗透势及海洋鱼和鲨鱼体液的渗透势[引自 K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (5th ed.), Cambridge University Press, London and New York (1997), Table 8.6]

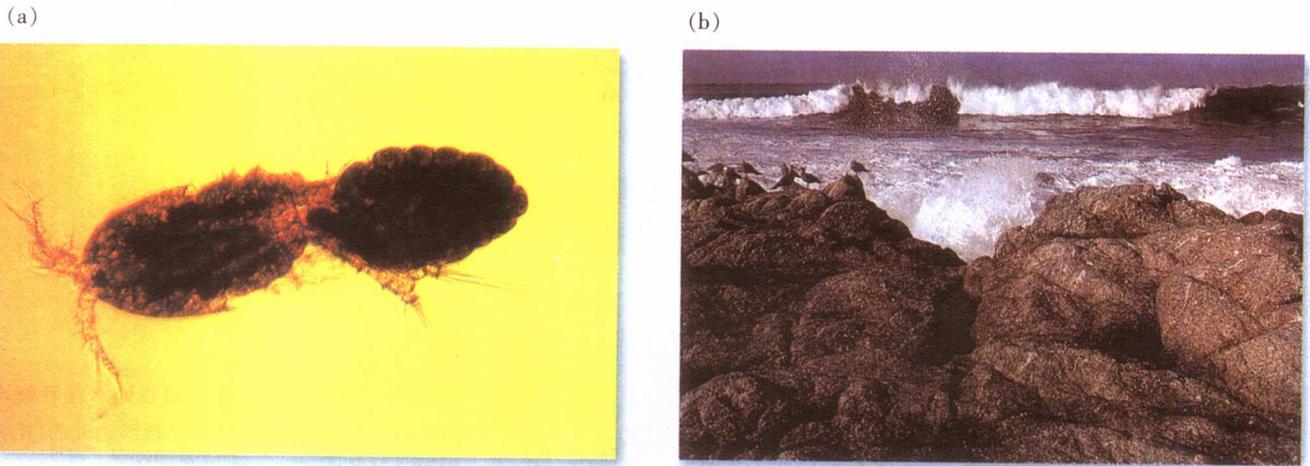
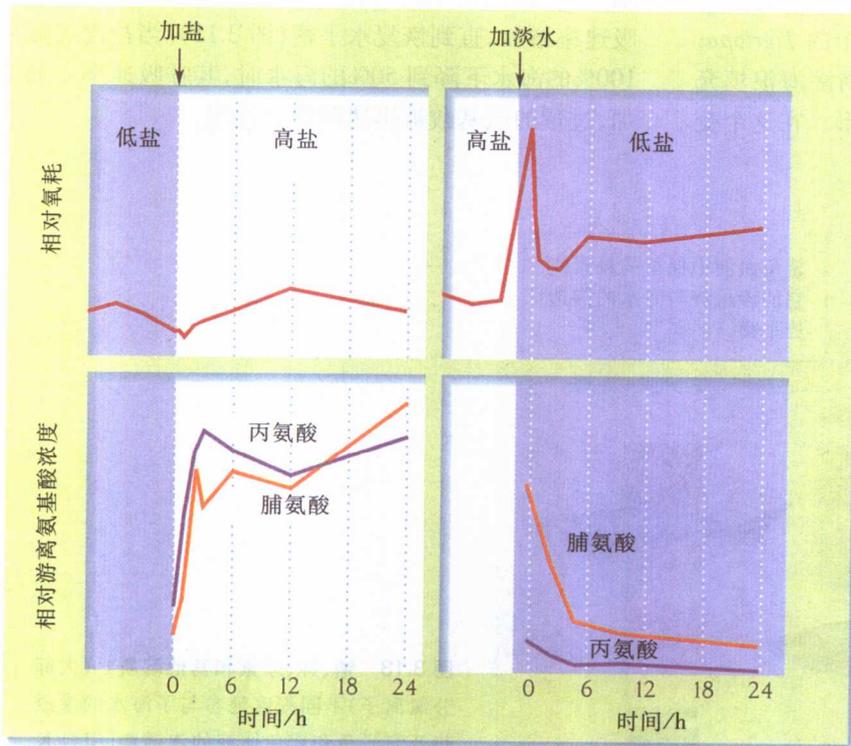


图 3.14 小桡足动物 *Tigriopus* 生活在加利福尼亚岩石潮间带的高积水池中 [照片(a) Ron Burton 摄, (b) R. E. Ricklefs 摄]



当盐浓度增加时, *Tigriopus* 迅速合成氨基酸使体内的渗透势与环境的平衡

当盐浓度下降时, *Tigriopus* 使氨基酸代谢降解, 再一次平衡了体内外渗透势

图 3.15 *Tigriopus* 改变游离氨基酸水平和代谢率作为对高渗透胁迫 (从 50%~100% 海水, 左图) 及低渗透胁迫 (从 100% 移入 50% 海水, 右图) 的反应 [引自 E. M. Goolish and R. S. Burton, *Functional Ecology*, 3: 81~89 (1989)]

某些环境出现特殊的渗透问题。盐浓度超出海水的水环境出现在一些被陆地包围的流域，特别是在蒸发明显超过降雨的干燥区域。犹他州大盐湖(20%盐，是海水盐度的6倍左右)及位于以色列和约旦之间的死海(23%盐)，是著名的高盐环境的例子。这些水体的渗透势完全超过 -10 MPa (-100 atm)会使大多数生物枯萎。然而，少数水生动物，例如鳃足虫(*Artemia*)，能够在浓缩到结晶点的盐水中(300 g/L ，或 30%)存活。鳃足虫以极大的速度排泄盐，以高能耗维持体内盐浓度低于周围环境。

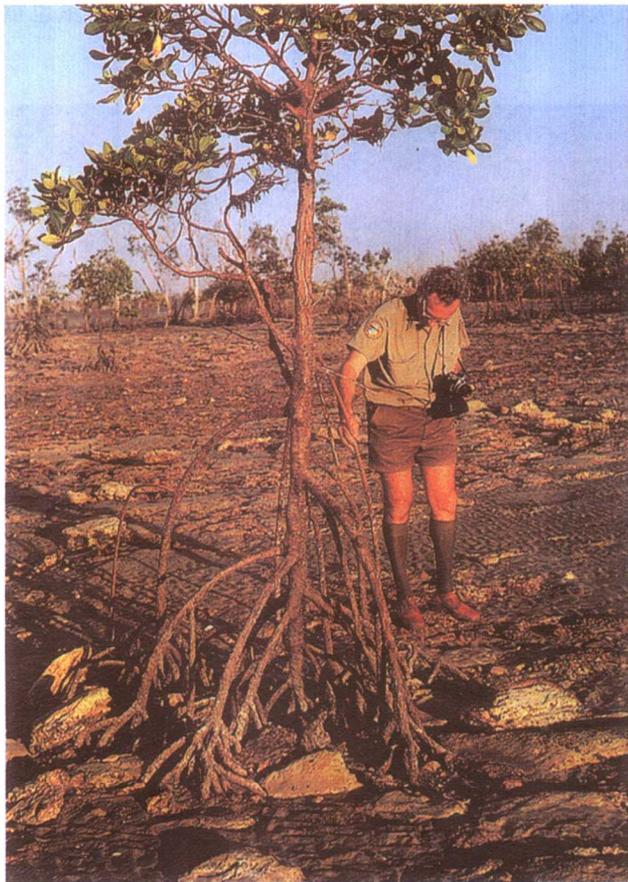
陆地生物的水平衡和盐平衡

陆地植物每克干物质蒸发数百克水，这些干物质是植物在生长过程中聚积在组织中的，同时不可避免地摄取与水一道进入根的盐。在盐环境中，植物主动泵出过量的盐，使其穿过根表面返回到土壤，因此这些根

起了植物“肾脏”的功能。红树植物生长在沿海每天被高海潮淹没的泥滩中(图3.16)。不仅使这个栖息地具有高盐负荷，而且根周围环境的高渗透势使根很难摄取水。为了解决这个问题，很多红树植物具有高浓度的有机质溶质，如脯氨酸、甘氨酸、甜菜碱和6碳糖山梨醇，增加了根和叶的渗透势。除此之外，盐腺通过主动转运把盐分泌到叶子外表面。很多物种的根排盐，显然是借助于半透性膜对盐的隔离作用。红树植物通过降低叶子水蒸发进一步降低盐负荷。由于这些适应中很多与缺水环境中植物的适应特点相似，因此红树林栖息地被称为渗透荒漠。

由于陆地动物没有连续地浸在淡水中，因而几乎没有保留离子的麻烦。它们从饮水及食物中获得需要的矿物质。某些地区钠缺乏迫使动物直接从矿源如盐渍地取得盐，但是大多数陆生动物从食物中得到的盐比需要的更多。它们通过尿排出多余的盐。

(a)



(b)



图3.16 红树植物有应付高盐环境的适应性特征。(a) 红树植物的根在高潮汐时被浸在海水中，一些种从根排出盐；(b) 红树林(*Conocarpus erecta*) 叶子中的特殊腺体分泌盐，沉淀在叶子的外表面上(R. E. Ricklefs 摄)

淡水丰富的地区,动物能够饮用大量水来排出积聚在体内的盐。然而在水缺乏的地区,动物为了保存水,必须产生浓缩的尿。所以,与人们预料的一样,荒漠动物有发育最完好的肾。例如,尽管人类能够浓缩尿中大多数溶质,达到血浆中溶质浓度的4倍左右,而更格卢鼠肾脏产生的尿,溶质浓度是其血液浓度的14倍,另一个适应荒漠的物种——澳洲弹鼠产生的尿是其血液溶质浓度的25倍。由于钠离子和氯离子参与了肾脏保持水的部分过程,在排出这些离子时肾脏不是特别有效。因此,缺少接近淡水机会的很多生物具有特化的泌盐器官。鸟类和爬行类有“盐腺”,是位于眼眶中特化的泪腺,有分泌浓缩盐溶液的能力。在以海洋生物和含高盐分的食物为食的物种中,盐腺发育得特别好。

下述实验显示,在除去体内过量钠离子过程中盐腺的相对重要性。一只鸥被灌了134 mL海水,其中含钠离子63 mmol,即钠离子浓度为470 mmol/L。3小时后,它从盐腺排出56.3 mL水,含47.3 mmol钠离子,其浓度为800 mmol/L,接近海水盐浓度的2倍。同时,肾脏排出的钠离子仅4.4 mmol,水75.2 mL,平均浓度为59 mmol/L。如果没有盐腺,鸥不丢失大量的水就不能排出食物中的盐。



动物以小有有机分子形式排出多余的氮

大多数食肉动物,无论吃甲壳类、鱼、昆虫或是哺乳动物,都消费了食物中过度的氮。这些氮是猎物的蛋白质和核酸部分,当其代谢后,必须从身体中排出。大多数水生动物产生简单的代谢副产物氨(NH_3)。尽管氨对组织具有中等的毒性,但它在体内达到危险浓度之前,水生动物通过大量的稀尿或者直接穿过身体表面迅速地排出它。陆生动物不能提供大量的水来排出氮,而是产生毒性比氨小的代谢副产物,这样就能够以较高水平积累在血液和尿中而没有危险。在哺乳动物中,产生的废物是尿素 $[\text{CO}(\text{NH}_2)_2]$,鲨鱼产生的同样是尿素,但保留下来以达到与海洋环境的渗透平衡。由于尿素溶解于水,排泄它需要损失一些尿水,损失多少取决于肾的浓缩功能。鸟类和爬行类已进一步完成对陆地生活的适应:它们以尿酸($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$)的形式排泄氮,尿酸从溶液中结晶出来,然后能够在尿中作为高浓缩

黏团被排出。虽然尿素与尿酸节约了水,但也要付出代价,因为运用有机碳形成这些化合物时损失了能量。为了排泄每个氮原子,在尿素和尿酸中分别损失0.5和1.25个有机碳原子。



水保存机制在热环境中是重要的

当空气和地层的温度接近或超过最大耐受体温时,动物仅能通过皮肤和呼吸表面蒸发水分散热。荒漠中,水的缺少使蒸发散热成为昂贵的方式;动物必须减少活动,寻找凉爽的小环境,或季节性地迁移到凉爽地区。很多荒漠植物改变叶子的朝向,以避免太阳的直射;另外一些植物在热和水共同胁迫时期,脱落叶子变成不活动的。

在哺乳动物中,更格卢鼠已经适应生活在几乎无水的环境中(图3.17)。它的大肠极其有效地从废物中重吸收水,以至于它产生完全干燥的粪。更格卢鼠也重

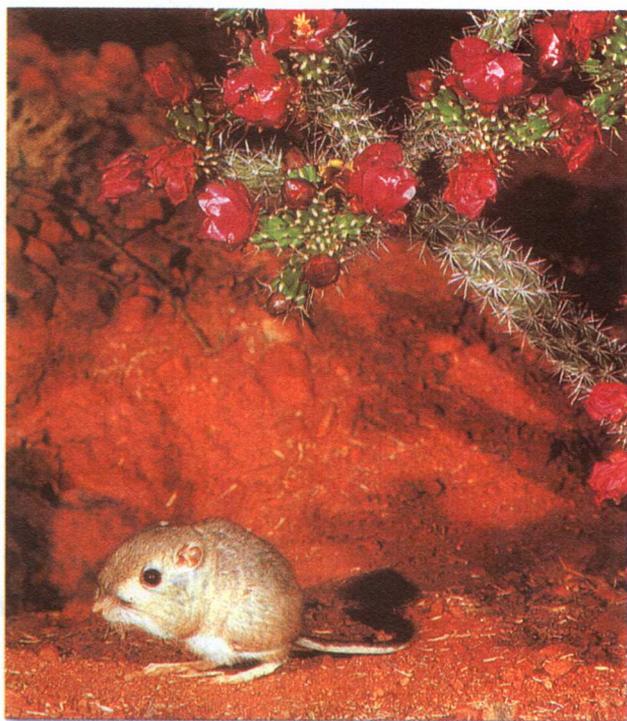


图3.17 更格卢鼠的行为和生理特征使它非常适应荒漠环境。这种美洲西南部的更格卢鼠在夜间活动。那时空气是凉爽的,黑暗也提供了避开捕食者的安全性 (Marly Cordano 摄/DRK Photo)

吸收许多肺蒸发的水分,是通过在扩大的鼻通道中浓缩得到的。当更格卢鼠吸入干燥空气时,鼻通道中的湿气蒸发,使鼻子凉爽,并饱和了吸入的空气。当潮湿的气体从肺中呼出时,许多水蒸气浓缩在凉的鼻通道表面上。通过改变呼吸过程中水蒸气的凝结,更格卢鼠减少了呼吸过程中的水分丢失。狗的冷湿鼻子有相同的功能。

更格卢鼠为避开荒漠的最高温度仅在较凉爽的夜晚取食;在白天炎热时期,更格卢鼠舒适地留在地下凉爽湿润的洞穴中。明显的对比是,黄鼠在白天是活跃的,它们也通过限制蒸发冷却保存水。正如你预料的,当它们在地面上暴露在炎热的太阳下搜索食物时体温升高。它们如何控制呢?在体温变成危险的高温之前返回洞中,在洞中它们通过传导、辐射降低体温,而不是蒸发。通过在洞穴和地面间出去、回来往返穿梭,黄鼠把活动延伸到炎热的白天,并付出相对较小的失水代价。

像黄鼠那样,骆驼的体温在炎热的白天可升高 6°C 。然而,大的体型给了骆驼明显的优势。由于较低的表面积与体积比,骆驼缓慢地升温,以至于它能够几乎整天保持在阳光中。晚上通过热传导和辐射把多余的热量散放到凉爽的周围环境。



生物保持稳定 的内环境

内稳态(homeostasis)是生物面对变化的外部环境能保持恒定的内部状态的能力。正如我们在水盐平衡例子中已看到的,尽管内稳态机制的发生和效力不同,所有生物体展示了相当程度的内稳态。不管生物如何调节内环境,内稳态系统全部显示负反馈(negative feedback),即当这个系统偏离了要求的范围或状态时,内部的反馈机制起作用,使回复原状态。用空调调节室内温度的人,很容易了解负反馈系统如何工作。当房子冷的时候,温度敏感开关转到加热,使房中温度回复到要求的位置上。动物和植物内稳态机制以许多相同的方式运行(图 3.18)。

大多数哺乳动物和鸟类的体温保持在 $36\sim 41^{\circ}\text{C}$,即使环境温度可能从 -50°C 变化到 $+50^{\circ}\text{C}$ 。这样的温度调节,叫做恒温性(hemothermy)(希腊语字根 homos 意思是“同样的”),即在细胞内产生恒定的温

度(恒温性)环境,使生物化学过程能够有效地进行。如蛙和蝗虫等冷血或变温动物(poikilothermic),与外部环境温度一致(希腊语字根 poikilo 意思是变化的)。因此,蛙不能在极端高的或极端低的温度下活动,在哺乳类和鸟类兴旺的环境条件范围内仅适应很窄范围。

很多所谓的冷血生物,包括爬行动物、昆虫和植物,通过简单的行为调节热平衡,如移进或移出阴凉处,或改变它们相对于太阳的方向,以及调整与温暖物的接触。当角蜥冷时,它们平躺在地面上,以传导的方式从被阳光晒暖的地表吸取热量;当热时,它们站立起来,减少暴露的表面。晒太阳的行为在爬行动物和昆虫间是普遍的,能够有效地利用这种行为把体温调节在一个窄的范围内。的确,它们的体温可能显著地高于周围空气温度,而在“温血的”鸟类和哺乳类的体温范围内。由于它们的热源来自身体外部,生物学家称这些动物为外温动物(ectotherms)(外部的热);体热产生于内部的动物称为内温动物

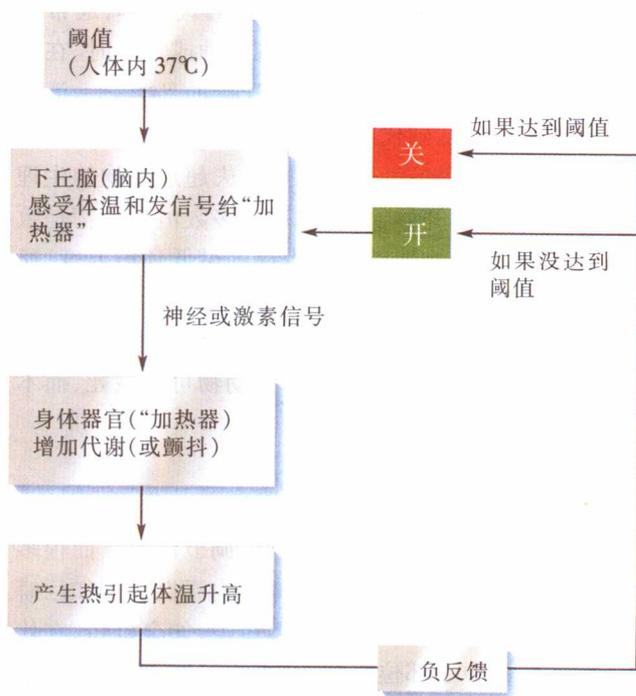


图 3.18 负反馈系统的基本特征包括传感器和转换器。下丘脑像一个自动调温器,比较体温与阈值温度;当两者不同时,它发信号给效应器,使身体状态返回到阈值。

(endotherms) (内部的热)。

内稳态是昂贵的

维持内部状态明显地不同于外部环境，需要做功和能量。让我们考虑鸟类和兽类在冷环境中维持恒定高体温的消费。当气温下降时，内部和外部环境间的温差增加。热量穿过身体表面按这个梯度成正比例的散失。维持 40℃ 体温的动物，在 20℃ 周围环境温度 (20℃ 的梯度) 时，散失的热量是 30℃ 环境温度时 (仅 10℃ 的梯度) 的 2 倍。为了维持恒定的体温，内温动物通过代谢产热补偿散失到环境中的热量。因此，在所有其他条件都相等时，维持体温需要的代谢率，随体温和环境温度间的差异成正比例增加。

恒温性的限制

暴露到极端低的环境温度时，生物维持高体温的能力是有限的。在短时期内，产热的生理能力限制了热的产生，因此限定了恒温生物能够经受住的最冷温度。在长时期内，为满足产热能量的需求，恒温生物受搜集食物能力或营养物代谢能力的限制。生物的最大代谢速率，甚至是在最剧烈的运动中，一般没有超过它最小或基础代谢率的 10~15 倍。这样高的代谢率，通常出现在飞行的鸟中，一次很少保持几分钟或数小时。在一天的期间内，少数生物——甚至迁徙的鸟类——消耗能量的速率超过基础代谢率的 4 或 5 倍。

当环境变得很冷，以至于热散失超过生物的生理产热能力时，体温开始下降，这对大多数恒温生物是致命的环境。恒温生物能够长期生存的最低环境温度，通常取决于生物搜集食物的能力，而不是同化和代谢食物能量的能力。在低温时，为了维持体温，当动物代谢食物能量比搜集食物更为迅速时，动物可能饿死，而不是冻死。

局部的内稳态

所有鸟类和兽类利用代谢产热调节体温，而很多冷血物种有时也变成内温性或部分内温性。例如巨蟒在孵卵时保持高体温。某些大型鱼类，如金枪鱼，在代谢活跃的肌肉中心部位维持 40℃ 的温度；旗鱼使用来自肌肉组织的特殊代谢加热器，使脑保持温暖。大蛾和蜜蜂经常需要为起飞作准备的加温时期，这时期飞行肌颤抖产热。甚至某些植物，如喜林芋和臭菘属植物，用代谢热升高花的温度。在这种场合，高温挥发了吸引

昆虫传粉的化学物质。

由于蜂鸟太小，相对于身体质量，有较大的暴露表面积，因此迅速地散失热量，这个热量与能产热的组织的数量成比例。其结果，蜂鸟必须以持续高代谢率来维持大约 40℃ 的静止体温。生活在冷气候中的物种，如果没有进入蛰伏状态 (torpor) (一种自发的、可逆的体温降低的静止状态) 过夜会冻饿而死。西印度蜂鸟 (*Eulampis jugularis*) 在夜间休息时，体温降到 18℃ 到 20℃ 之间。它没有停止调节体温，仅改变了自动调温器上的阈值，从而降低环境和体温之间的差异，因此降低了维持在阈值温度的能量消耗 (图 3.19)。

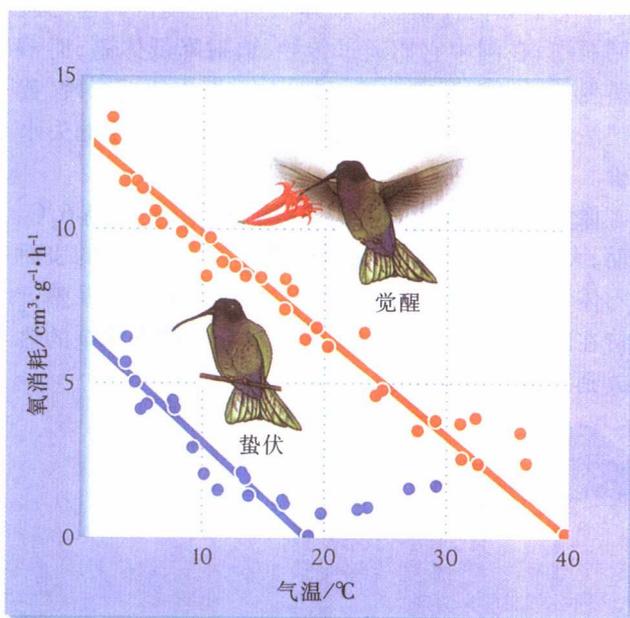


图 3.19 蜂鸟在蛰伏时保持一个恒定的低体温。西印度蜂鸟在蛰伏和正常觉醒时期中，其能量代谢 (通过氧消耗测定) 随着下降的气温而增加。这种鸟在各种情况下调节它的体温，但是在不同的阈值上调节 [引自 F. R. Hainsworth and L. L. Wolf, *Science*, 168: 368~369 (1970)]



大型动物通过循环系统 输送氧到组织中

大多数动物主要是通过呼吸作用释放包含在有机化合物中的化学能。由于氧在这个过程中起了非常重要的作用，所以氧的低获得性能够限制代谢活力。氧的获得性在水环境中是个特别的问题，水中氧

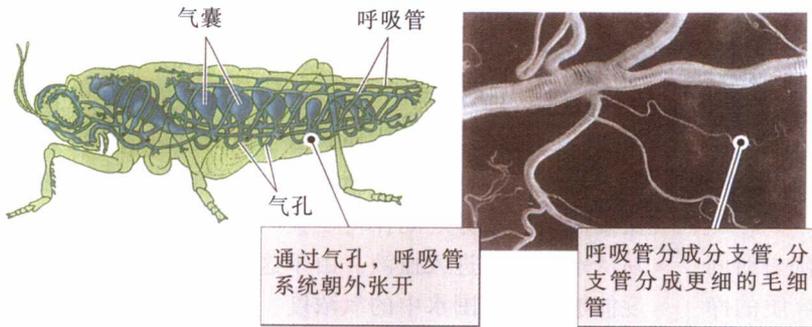


图 3.20 昆虫通过一个分支的导管系统，即呼吸管系统使氧到达身体组织，空气能够在管道内移动（电子扫描显微照片来源于 Thomas Eisner, Cornell University）

溶解性低，扩散慢。即使陆地生物，呼吸富含氧的大气，也必须使得到的氧经液态介质到达身体的所有组织。

活动的生物需要丰富的氧供给细胞呼吸。扩散能够满足微小水生生物的氧需要，但是直径大于约 2 mm 的生物，其中心太远以至扩散不能保证迅速的氧供应。氧扩散超过 1mm 之前，组织代谢就耗尽了扩散的氧。昆虫用分支的导管（呼吸管）系统解决了这个问题，它携带空气直接进入组织（图 3.20）。其他动物由血液循环系统把氧从呼吸表面分配到身体各部分。

复杂的蛋白分子，如血红蛋白和血蓝蛋白，容易吸附氧分子，增加了大多数动物血液携带氧的能力。虽然血浆仅能够携带溶液中的少量氧（大约 1% 体

积），而全部血液能够转运的氧等于结合到这些氧携带分子上的 50 多倍。大多数动物利用血红蛋白，包括全部脊椎动物，这种蛋白被密集地包裹在红细胞中，它的颜色就是血红蛋白的颜色。当氧结合到血红蛋白上时——1 分子血红蛋白能结合 4 分子氧——氧离开血浆溶液，让位给从肺或鳃扩散进入血液的更多的氧。在身体组织中，氧浓度低，结合过程反转，释放氧（图 3.21）。

获得氧的这些适应，阐明了生物和环境在相互联络时，所面临问题的一套解决办法。血红蛋白分子，必须在肺中有效地结合氧，而在组织中容易释放氧，这说明适应经常需要折中。要是血红蛋白分子仅具有最大氧结合效率，也就不能够在氧需要处容易地释放氧，反过来也一样。因此，已进化的血红蛋白分子显示了这两

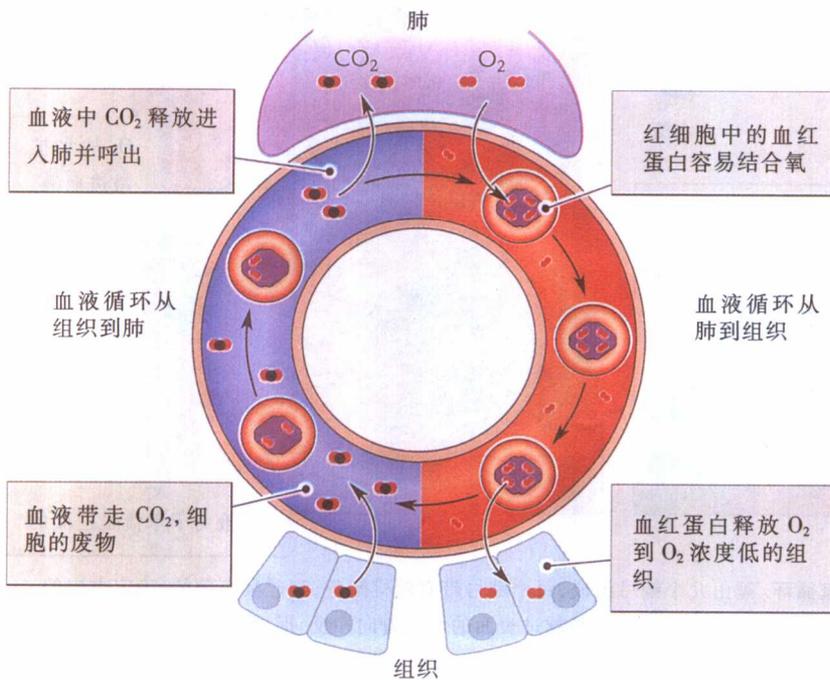


图 3.21 大多数循环系统有氧结合蛋白。氧通过血红蛋白结合在红细胞上，降低了血浆中溶解氧的浓度，从而加速了氧从肺进入血流的扩散。在身体组织中，氧浓度低，这个过程反转，氧从血红蛋白中卸下，向着高代谢率区域扩散

种功能间的折中。



逆流循环增加了流体间热和物质的传递

溶质从高浓度部位向低浓度部位扩散。随着时间的增长，这种移动使浓度达到平衡，而且溶质的净移动停止。热量从较热的物质传向较冷的物质。最后，温度平衡，热量的净传递逐渐停止。因而，扩散降低气体交换和排泄器官中离子的转运效率，而传导是逆着体内热保存的方向运行的。生物如何解决这些问题呢？

在很多情况下这些问题的解决，是通过简单和有效地安排携带移动液体的管道，即逆流循环

(countercurrent circulation) 的方式。这个机制用鱼鳃的结构来阐述，鳃引起水和血液朝相反方向流动（图 3.22）。在逆流系统中，一个方向连续流动的血液与相反方向流过来的水相遇。由于水的行进沿着鳃瓣逐渐缩短距离，它具有逐渐增大的氧浓度。这种安排使血浆和周围水分之间保持了大的氧浓度梯度，使氧容易从水中扩散进入血液。由于这种机制，血液中氧浓度能够接近周围水中的氧浓度。

逆流循环方式经常出现在适应中，增加了流体间热量或物质的流动。在陆生生物中，鸟类的肺不像兽类，有其独特结构，导致空气逆着血流单向流动。这种适应允许重量轻、体积小的鸟，能完成活动中需要的高速率氧释放。某些鸟类和兽类的末端有逆流血循环，用于降低热散失到周围环境。由于大多数鸟的腿和脚没有羽毛，在寒冷地区如果腿脚

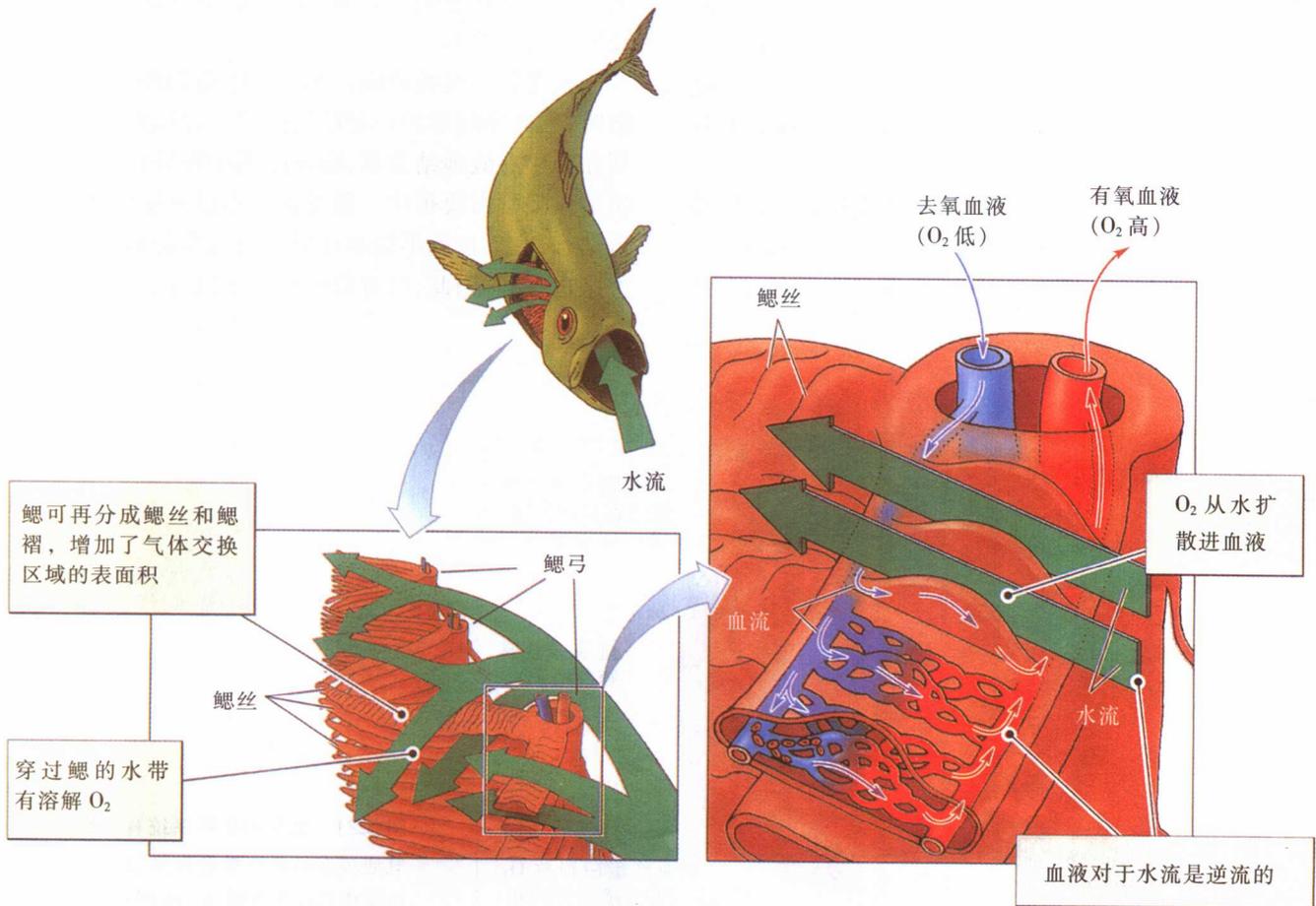


图 3.22 鱼鳃的设计促进了血液和水的逆流循环。鳃由几个鳃弓组成，每个鳃弓带有两排鳃丝，鳃丝具有薄的、确定方向的平行的鳃瓣(成薄片的结构)，使水流流过鳃。在鳃瓣内，血流的方向与越过表面的水流方向相反，形成逆流循环[引自 D. J. Randall, *Am. Zool.* 8:179-189(1968)]

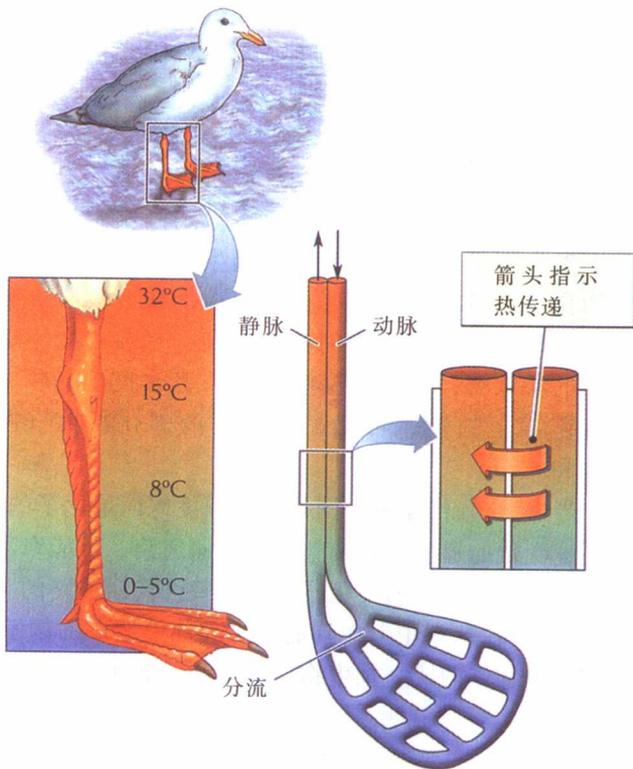


图 3.23 鸥站在冰上,脚和腿的皮肤温度显示热被保留在体内。血管的解剖结构安排及动脉血与静脉血间的逆流热交换图解在右侧。腿中动静脉间的分流使脚中血管缩小,因此没有增加血压,而降低血流和更多的热散失[引自 L. Irving, *Sci. Am.* 214: 93~101(1966); K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology*, Cambridge University Press, New York (1975)]

不保持低于体温的温度,会成为热散失的主要途径(图 3.23)。鸥通过腿部逆流热交换保存热量。流向脚的温暖动脉血,经过紧挨着的返回身体的冷血管时变凉。通过这种方法,热从动脉血传递到静脉血,返回到身体,而不是散失到环境中。金枪鱼用相同的方式将热量保留在近身体核心的游泳肌肉中,这种策略使它们在冷的海洋中游得很快,并追击更小的鱼作为猎物。



每个生物在有限条件范围下功能最佳

每个生物一般有一个对它来说最适合的、窄的环境条件范围,定义为它的最适度(optimum)。最适度受自然选择的影响,它依赖于酶和脂肪的变化、细胞及组织的结构变化,以及身体形态的变化,使生物能够在特殊环境条件下很好地生存。

对不同环境条件的适应,经常牵涉到最适宜的生物化学过程的改变。例如,喜盐(生活在盐水)细菌 *Halobacterium salinarium* 的几种酶在高盐环境中,比适应低盐环境细菌的相同酶有高的酶活性(图 3.24)。然而,尽管 *H. salinarium* 最适盐浓度很高,但并不是个体的全部酶都有高盐最适度。某些酶的结构不可能在高盐环境中很好地完成其功能,而生物只能适应这种状况。

生物有时能适应环境条件中可预测的变化,是因为每种酶或结构分子存在一种以上的形态,每种形态

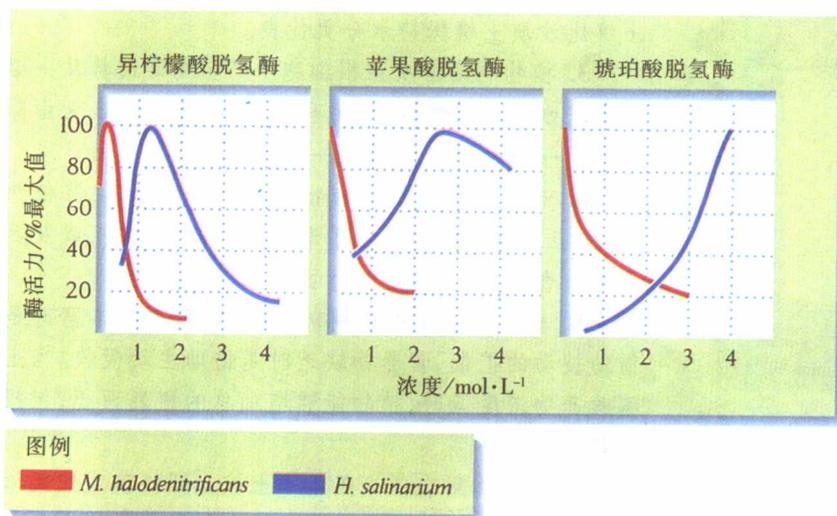


图 3.24 生物分子的最适条件反映了它们适应环境的普遍条件。在喜盐细菌 *Halobacterium salinarium* 和不能耐受高盐性细菌中挑选的几个酶,在不同盐浓度时的活力水平(海水的盐浓度大约是 0.6 mol/L)[引自 H. Larsen, in I. C. Gunsalus and R.Y. Stanier (eds.), *The Bacteria: A Treatise on Structure and Function*, Vol. 4. *The Physiology of Growth*, Academic Press New York (1962), pp. 297~342]

适应在不同的环境发挥功能。例如虹鳟在冬季自然栖息地中经历低温,那时水温可能下降到接近冰点,而在夏季它经历更多的高温。温度的季节变化是可预测的,因此虹鳟通过在冬季和夏季产生不同形态的很多酶对此作出反应。这些酶中的一种是乙酰胆碱酯酶,在降解神经递质中起重要作用,并保证神经系统特有的功能。这个酶对它的底物——乙酰胆碱——的亲合力是酶功能的一个好的量度标准。冬季形态的酶底物亲合力在 $0\sim 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间是高的,而在更高的温度上迅速下降。夏季形态酶的底物亲合力在 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 是低的,在 $15\sim 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 上升到峰值,但在更高的温度上缓慢降低(图3.25)。在特殊的时间虹鳟产生哪种形态的酶直接取决于水温。当虹鳟在 $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的环境,产生冬季形态的酶,在 $17\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的环境,仅产生夏季形态的酶。

在实验室中测量了从植物和动物组织中提取酶的活性。这些研究得到的数值揭示,在高控制条件下是单一类型的分子性能。然而整个生物的性能取决于许多生物化学过程的综合,而这些生化过程综合起来必须是适应机体所处环境状况的。对不同环境生物功能的比较,最好地检测了生物与环境如何相适应。例如,南极洲周围寒冷海洋中的很多鱼活跃地游泳,耗

氧的速率比得上生活在热带珊瑚礁中的鱼。然而,把热带鱼放入冷水中,它变得行动迟缓,然后很快死亡;相反,南极的鱼不能耐受高于 $5\sim 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的更暖的水温。

冷环境的鱼为何能够游得像热带的鱼那样活跃?游泳依赖于一系列生物化学反应,其中大部分是由酶催化的。由于这些反应的大多数在高温下比在低温下发生更迅速,因此冷适应的生物要么有更多的生物化学反应底物、更多催化反应的酶,要么有酶自身性质上的改变。我们已经看到,从各种生物中得到的特殊酶,在不同温度、pH、盐浓度和底物丰富度范围上检测,可能显示不同的催化特性(图3.24和3.25)。

当然,这幅代谢折中图是最大程度地简单化了了的。对环境变化的适应需要调整整个代谢通路,可能牵涉到酶结构,或浓度的变化,或者对替代代谢通路的利用。的确,在这章中考虑到的对物理环境适应的例子,强调了生物体的统一及生物体结构和功能所有方面的相互关系。



总 结

1. 生物和物理环境的互相作用机制帮助我们了解到,为什么生物被限制到窄的条件范围内,以及形态和生理的适应如何与一定的环境条件相结合。

2. 由于水紧紧地附着在土壤表面,水的可获得性部分取决于土壤的物理结构。有高比率小黏土颗粒的土壤比沙质土壤保持水分更优良。

3. 植物利用溶质在根细胞中产生高渗透压从土壤中汲取水。按照结合-张力理论,水从根到叶表面由蒸腾作用—水从叶表面蒸发—产生的水势梯度所汲取。

4. 适应热和干旱的植物削减了蒸腾作用,降低热负荷,应用叶面的毛建立了潮湿空气的分界层,以及具有蜡质表皮,防止水透过叶面。

5. 植物从土壤中得到矿物营养,营养物丰富时是借助被动的扩散,营养物缺乏时是借助主动吸收。当土壤营养物浓度低时,植物能够增加总的根表面积,但损失苗的生长。

6. 光合作用在低光照水平上按光照强度成比例地变化。植物呼吸超越光合作用时的光照水平称为补偿

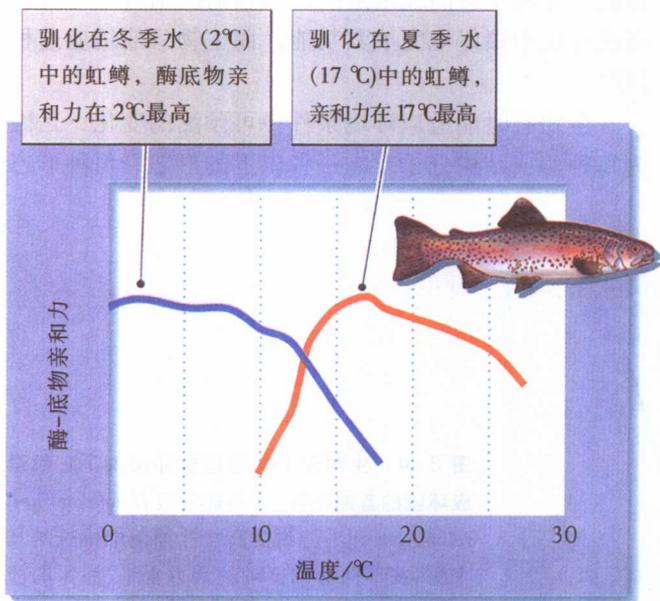


图 3.25 最适度的条件反映了环境的变化。饲养在冬季与夏季温度中的虹鳟,其乙酰胆碱酯酶的相关底物亲合力不同 [引自 J. Baldwin and P. W. Hochachka, *Biochemical Journal*, 116: 883~887 (1970)]

点。在饱和点之上,通常直光照的10%~20%,光合作用变平。

7. 在光合作用过程中,大多数植物同化碳是经过RuBP羧化酶催化的反应(C_3 通路)。这个酶对 CO_2 的亲合力低,在高温下引起氧化,导致低效率的碳同化作用。适应高温的植物插入一个更有效的(C_4)碳同化步骤,即在叶中空间分离了 C_3 反应。CAM植物把碳同化作用和卡尔文-本森循环分成晚上和白天时相。

8. 为了保持水盐平衡,具有高渗透压的淡水生物保留盐,排出连续扩散进入体内的水。具有低渗透压的海洋生物主动排出盐。某些海洋生物在体液中增加溶质水平,例如,尿素和氨基酸,以与海水渗透势匹配,从而降低体内水分的外流。

9. 陆生生物降低水分散失,部分是通过浓缩尿中的盐和含氮废物,或者通过盐腺排出它们。

10. 蛋白质代谢产生的含氮废物,在大多数水生生物中是以氨排泄的,哺乳动物以尿素排泄,鸟及爬行动物以尿酸排泄。由于尿酸能从溶液中结晶出来,鸟及爬行动物能够以高浓度排泄它,因此相当大地节约了用水。

11. 水胁迫随温度增加。在干旱环境中,蒸发冷却是不切实际的,动物必须用其他策略除去多余的热量,例如在白天最热的时期,寻找凉的微气候环境。

12. 保持恒定的内部状态称为内稳态,依赖于负反馈。生物体感受到内部环境的变化,并用负反馈方式响应直到返回阈值所定的那些状态。

13. 当必须维持内部环境和外部环境间的梯度时,内稳态需要能量。例如,内温动物必需代谢产热来平衡散失到更凉环境中的热量。

14. 氧气扩散太慢,以至于不能达到距生物表面超过1 mm的组织。大动物克服这个问题,要么通过多分支的支气管系统直接传导空气到组织(如昆虫),要么运输溶解在全身循环液中的氧。氧结合蛋白,如血红蛋白,补偿了氧在水中的低溶解性。

15. 逆流循环,即血流穿过鳃的方向与水流过鳃表面的方向相反,极大地促进了水生生物的氧摄取,以这种方式,逆流循环保持了氧浓度的高梯度,血液几乎能够达到周围水的氧浓度。逆流循环也被用于保持体内的热量。

16. 大多数生物在一个窄的环境范围内功能发挥最好。进化可能改变了这些最适度,使其更紧密地与生物生活的环境条件匹配。这个过程常常是通过改变负

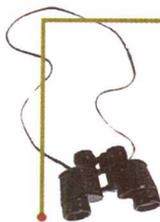
责控制代谢的酶的结构和数量来完成。

17. 总的说来,对物理环境的适应取决于相反功能之间达到的平衡,即增加在特殊环境中个体存活的机会和生产力。

生态学实践

检验你的知识

适应与保护



通过这一章,我们已看到很多例子,是关于动物和植物如何进化以利于在各种栖息地中生存和繁衍。荒漠,因为少而零星的降雨、夏季高温(在某些荒漠中,夜里或冬季是低温)、高蒸发率和强风成为特别荒芜的陆地环境。荒漠龟是高度适应荒漠的许多动物物种之一。一年的大部分时间,它们孤独地生活。白天的部分时间,它们在地下洞穴中,防止夏季的炎热和冬季的冰冻,并降低降温所需的水量。荒漠龟在12~20岁时开始繁殖,那时它们每年产一次或两次约4~6个卵,当然这取决于荒漠的环境条件。

洛杉矶加利福尼亚大学的Ken Nagy博士和他的同事们研究了荒漠动物的水与营养物平衡,包括荒漠龟*Gopherus agassizi*。没有令人惊讶,对荒漠龟的生存,水是第一重要的。当荒漠里降雨时,龟把土壤挖掘成凹地,然后饮用收集的雨水。在干旱时期,它们也能够再吸收膀胱中的水分。荒漠龟繁殖最高的年份,是一年生植物有足够冬雨的年份,因为这些植物是荒漠龟生长的重要食物资源。因此,荒漠地带的牲畜放牧,影响了一年生植物的丰盛度,进而影响到荒漠龟。

检验你的知识

1. 为什么荒漠龟保存它们的能量是重要的?

2. 由 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>

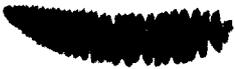
上网,从 Practicing Ecology 上浏览 Ken Nagy 的网页。Ken Nagy 和他的同事们如何测量荒漠龟消耗的水量?



Park Nobel 博士(也是在洛杉矶加利福尼亚大学)和他的同事们研究了荒漠仙人掌对西南荒漠炎热和干旱的适应,特别是其刺的功能。仙人掌的刺是经过数百万年已变化了的叶子,有几个功能,例如,防备植食动物、为树干遮荫防止夏天过热、隔离敏感的生长部位保护它们冬天免遭冰冻。仙人掌不寻常的茎形态(为储

水)、刺的复杂式样、明亮的花有红色、橘色、黄色、粉红色和紫色,使它们成为自然界中美丽的观赏植物。的确,仙人掌非凡的外貌使得种植与栽培它成为一种流行的业余爱好。

3. 仙人掌与荒漠龟在适应荒漠环境中有什么样的相似性?它们有何不同?



推荐读物

- Cahill, J. F., Jr., and B. B. Casper. 1999. Growth consequences of soil nutrient heterogeneity for two old-field herbs, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phytolacca americana*, grown individually and in combination. *Annals of Botany* 83: 471-478.
- Canny, M. J. 1998. Transporting water in plants. *American Scientist* 86: 152-159.
- Chapin, F. S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress.

- BioScience* 41:29-36.
- Ehleringer, J. R., R. F. Sage, L. B. Flanagan, and R. W. Pearcy. 1991. Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 95-99.
- Feldman, L. J. 1988. The habits of roots. *BioScience* 38: 612-618.
- Hochachka, P. W., and G. N. Somero. 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Karov, A. 1991. Chemical cryoprotection of metazoan cells. *BioScience* 41: 155-160.
- Keeley, J. E. 1990. Photosynthetic pathways in freshwater aquatic plants. *Trends in Ecology and Evolution* 5(10): 330-333.
- Kooyman, G. L., and P. J. Ponganis. 1997. The challenges of diving to depth. *American Scientist* 85: 530-539.
- Lee, R. E., Jr. 1989. Insect cold-hardiness: To freeze or not to freeze. *BioScience* 39: 308-313.
- Schmidt-Nielsen, K. 1998. *Animal Physiology: Adaptations and Environment*, 5th ed. Cambridge University Press, London and New York.
- Vogel, S. 1988. *Life's Devices*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

(李庆芬 译)

第4章 自然环境的變化



太阳辐射能确定了全球的温度和降雨模式

洋流重新分配热和湿气

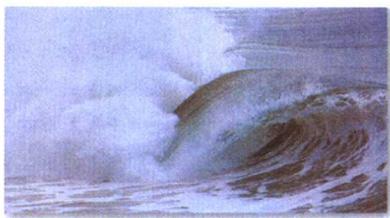
气候的季节变化由太阳顶点的运动造成

温度和风驱使温带湖泊中形成季节性周期

气候维持不规律的波动

地形和地质特征引起气候的局部变异

气候和地下岩床决定了土壤的多样性



很少有人会根据晚上的天气预报来决定一些重要的事情。由于天气变化反复无常,因此预报天气显然是困难的。从全球的角度来

看,最引人注目的天气之一称为厄尔尼诺,它和太平洋中心及西部上空大气压的周期性变化有关。这些变化的起因我们知道得很少,但绝大部分人或好或坏地都经受到这种变化的影响。例如,记载中最强的厄尔尼诺事件发生在1991—1992,非洲出现了20世纪以来最严重的干旱,跟随其后的是严重的粮食减产和大范围的饥荒。这个事件也使澳大拉西亚(Australasia)和南美洲的许多热带地区出现了极严重的干旱。澳大利亚的干旱和高温使红袋鼠种群数量比厄尔尼诺前减少了一半。除了热带和亚热带地区,厄尔尼诺事件倾向于增加而不是减少降雨,促进自然和农业系统中的生产量,但也会引起洪水泛滥。最近的一次厄尔尼诺现象出现在1997—1998,导致23 000人丧生,大部分死于饥荒,由农作物和财产引起的全球损失达330亿美元。

气候的波动,无论是局部的或是影响全球大多数地方的,都是地球环境变化的一种表现。许多气候变化可归因于太阳辐射的改变,或者地球上大洋、大陆和高山的组成和空间模式的变化。除这些预言的变化之外,物理过程和生物过程自身形成了新的变化模式,是由于它们之间难以预测的相互作用的结果。生态学家努力了解气候变化的起源以及这种变化对生态系统的影响。

地球表面自然环境的变化很大。温度、光照、底层、湿度、盐度、土壤养分和其他的因子影响着植物、动物和微生物的分布和适应。太阳辐射能的强度、风和水流对热和湿度的再分配等决定了地球上许多截然不同气候带的范围。在气候带内部,一些地理因子如地形和底盘岩的构成等,在更细的空间尺度上进一步划分了环境。本章探讨了自然环境中一些重要的变化模式,它们构成生态系统生物组成多样性的基础。

地球的表面、水体和大气共同形成了一个巨大的热交换器。气候模式起源于地球对阳光能量的吸收。由于地球表面变化多样,从裸露的岩石到森林土壤、开阔的海洋和结冰的湖泊,它们吸收阳光的能力也有很大差别,因此产生了不同的加热和冷却效应。被地球吸收的热能经历进一步的转换,即蒸发水分、驱动大气和海洋循环后,最终又辐射回太空。所有这些因素使物理环境产生很大的变化,又进一步导致了生态系统的多样性。



太阳辐射能确定了 全球的温度和降雨模式

地球两极地区的气候倾向于寒冷而干燥,赤道地区气候严热而潮湿。这个一般规律尽管有许多例外,气候仍然广泛地显示有固定模式。全球气候差异的主要原因,是因为赤道地区的光照强度比高纬度地区更大。这是由于太阳与不同纬度的地球表面形成的角度不同造成的(图 4.1)。当阳光垂直照射时,使空气、海洋和土壤变得最温暖。当阳光水平照射时,照射的面积较大,在空气中传播的路线也较长,其大部分能量被大气反射或吸收,再以热的形式散发到太空中。每天,太阳的最高位置也在变化,在热带回归线地区它几乎是垂直的,而在两极地区则接近于地平线;因此,太阳的温暖效应从赤道到两极逐渐递减。

温度和降水的变化模式对生物系统的重要性在于它们长期的平均水平。气候的周期循环跟随着天体周期:地球的自转产生了每日的周期,月亮环绕地球旋转产生了潮汐的月周期,而地球围绕着太阳旋转带来了季节变化。

赤道同地球围绕太阳旋转的轨道呈 23.5° 角。因此,当北半球处于夏天时,它接受的光能比南半球多;而当北半球处于冬天时,其接受的光能少于南半球(图

在高纬度地区,阳光与地球表面所成的角度较小,而照射的面积较大

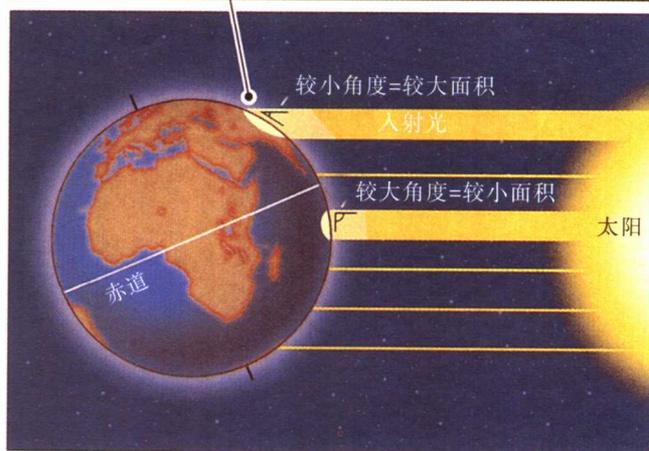


图 4.1 太阳的温暖效应在赤道地区最大。太阳在赤道的垂直线上时较近,并且在正午时阳光垂直照射到地球表面

4.2)。温度的季节性变化随着离开赤道的距离而加大,特别是北半球,因为北半球调节温度变化的大洋较少(图 4.3)。北半球的高纬度地区,每月平均气温变化为 30°C ,年极端高温超过 50°C 。例如,在 60°N 地区,最冷月平均气温为 -12°C ,而最暖月平均气温为 16°C ,相差 28°C 。在热带地区,最高和最低月平均温度都很高,其间只差 2°C 或 3°C 。

地球的倾斜也导致接受最多阳光的赤道附近地区产生季节性变化。这个地区处于太阳赤道(solar equator)上,与处于太阳顶点正下方的纬度平行。在 6 月 21 日太阳赤道位于 23.5°N ,而在 12 月 21 日位于 23.5°S 。

哈得莱环流圈

升温的空气膨胀,密度变小,倾向于上升。当空气变热时,保持水蒸气的能力增加,加快蒸发。在第 2 章我们曾提到,温度每升高 10°C ,潮湿表面的蒸发速率几乎加快一倍。太阳热量使热带地区的大量空气变暖,暖空气上升并最终在大气的上层向南北方向扩散。这种热空气被亚热带地区近地表的空气所替换。由于将热量辐射回太空,上升的热带空气团变冷。当这种空气扩散到赤道南北 30° 时,密度变到足够下降回地球表面,并扩散到北方和南方,这样完成了大气中一次空气循环(图 4.4)。这种循环模式被称为哈得莱环流圈(Hadley cell)。

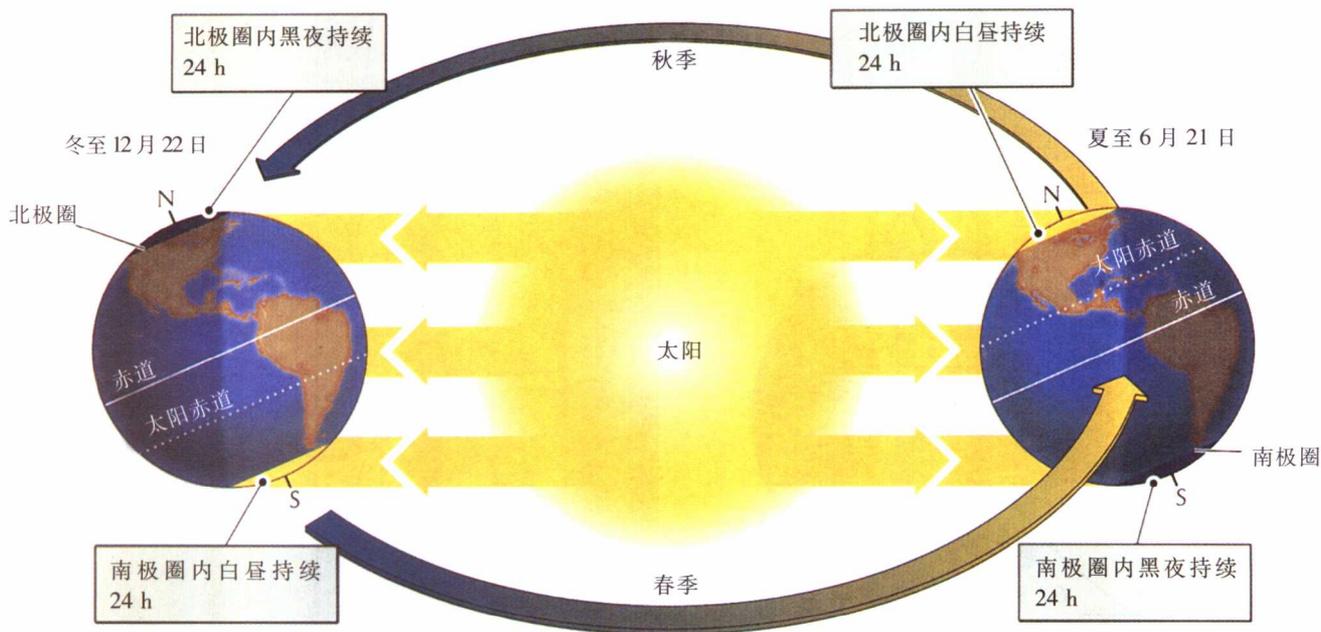


图 4.2 在冬季和夏季,根据太阳的变化地球轴的方位也发生变化,产生了气候的季节性变化。图中标出了冬至和夏至时太阳赤道的位置

哈得莱环流圈形成后立刻分别向赤道南方和北方绕地球循环,就像一对巨大的腰带束缚着地球。热带哈得莱环流圈的沉降空气驱动温带地区的第二个哈得莱环流圈向相反方向循环。温带地区的哈得莱环流圈循环(大概在赤道南北方向 30° 到 60°)使得 60°N 和 60°S 地区的空气上升,转而又导致极地哈得莱环流圈的形成。整个空气循环是由不同纬度的空气热量不同驱动的。哈得莱环流圈被环流圈北部和南部边缘上升或下降的空气联系在一起。因此,每一个哈得莱环流圈的空

气运动都促进了临近环流圈的循环。

热带辐合带和亚热带高压带

起源于南北亚热带表面的气流在赤道附近区域相遇,并在太阳加温的影响下开始上升,这个区域称为热带辐合带(intertropical convergence)。在热带辐合带内,含有大量湿气的热带空气上升并开始变凉时,湿气凝结形成云和降雨。因此,热带地区比较潮湿不是因为热带比其他地方含有较多的水,而是

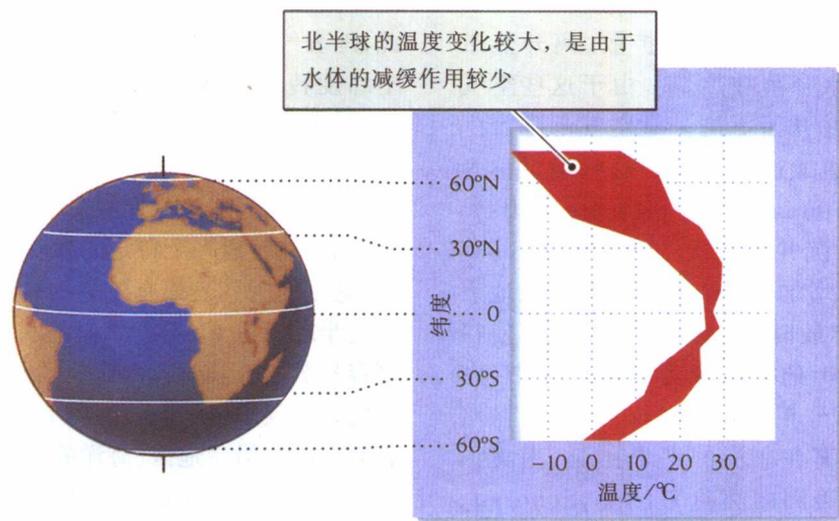


图 4.3 在北半球高纬度地区,月平均气温的年范围(红色区域)最大

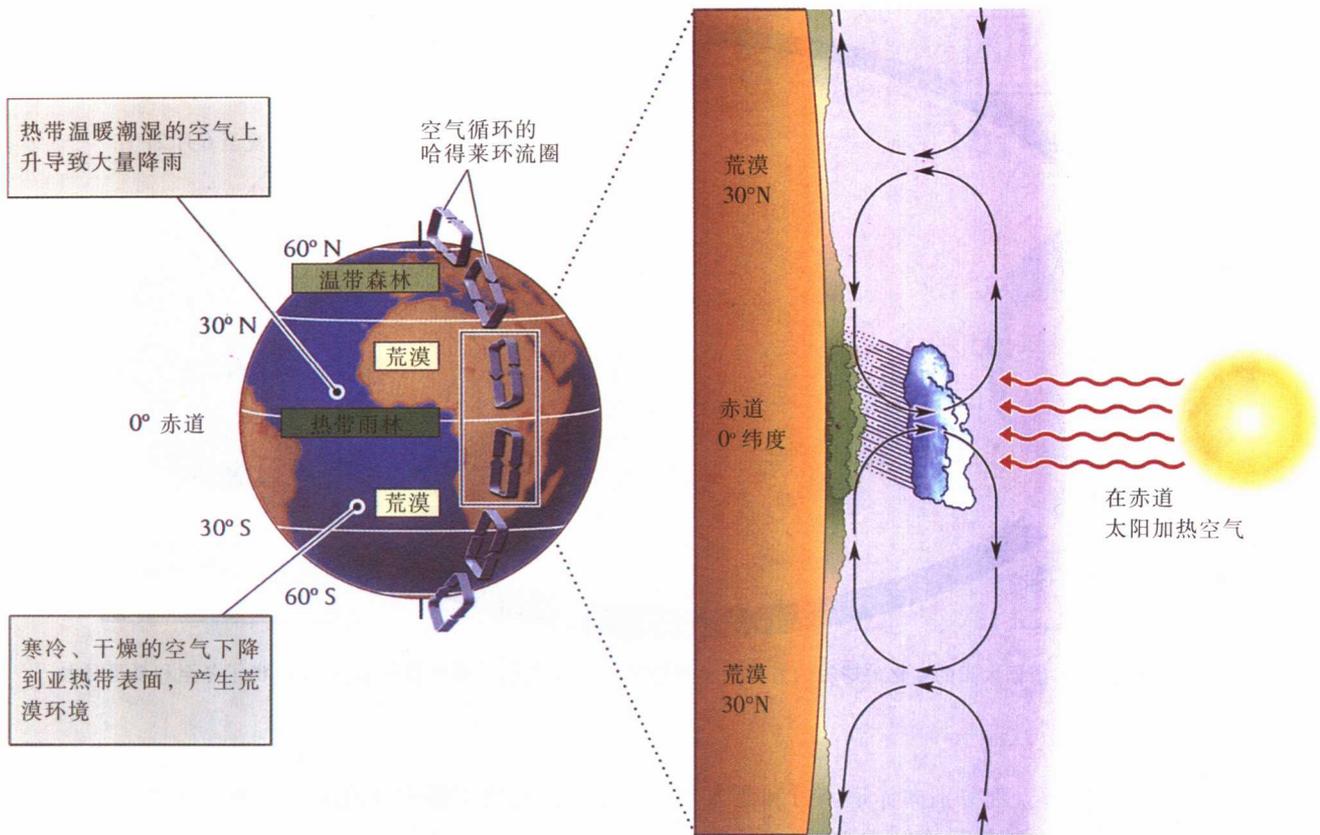


图 4.4 地球表面不同的温暖程度产生了哈得莱环流圈。热带温暖潮湿的空气上升,寒冷、干燥的空气从亚热带移向热带取代它。热带辐合带位于太阳赤道的纬度带,南北方吹来的地表风在该区域内会聚

因为热带大气中水循环更快。太阳的加热效应使水分蒸发并且暖空气团上升;空气在上升和扩散过程中变冷后产生降水,这是因为冷空气保持水的能力较低。

空气团在大气中上升,向南北扩散,离开热带辐合带时,已将大量水降落在热带。由于这些空气已变冷,其密度增加并开始下沉。重空气下降产生了高大气压,因此赤道北部和南部的这些地区称为亚热带高压带(subtropical high pressure belts)。当亚热带地区空气下沉并再一次开始变暖时,其蒸发和保持水的能力都增加。当这种空气下降到地表水平并向南北地区扩散时,从陆地吸收水分,使得赤道南北纬度大约 30°的地区成为干燥气候带(图 4.5)。地球上的大部分荒漠——阿拉伯半岛,撒哈拉沙漠,喀拉哈里沙漠和非洲的纳米比亚;南美洲的阿塔卡玛沙漠;北美洲的莫哈韦沙漠, Sonoran, 奇瓦瓦,以及澳大利亚,都在亚热带高压带内。

表面风和雨影

地球的旋转使哈得利云泡的气流表面倾斜,因为地球的旋转速度接近赤道地区,高于高纬度地区。因此,地表气流在热带转向西,这时气流背离赤道,而在中纬度转向东,朝向赤道运动(图 4.6)。产生的风模式,是著名的信风和西风带,有助于大气中水蒸气的分配。

各大陆的陆地位置对全球的降水模式构成了第二个影响。在任意一个特定的纬度,南半球的雨水都更丰富,这是因为它表面有较多的海洋和湖泊(占 81%,而在北半球只占 61%)。暴露的水体表面比土壤和植被更容易蒸发水。同样,内陆地区的降水通常要少于沿岸地区,仅仅是由于内陆远离水蒸气的主要来源即海洋表面。此外,沿岸地区(海洋的)的气候变化小于内陆地区的气候变化,这是由于海水的储热能力降低了温度的波动。例如,美国太平洋沿岸俄勒冈州的波特兰市,

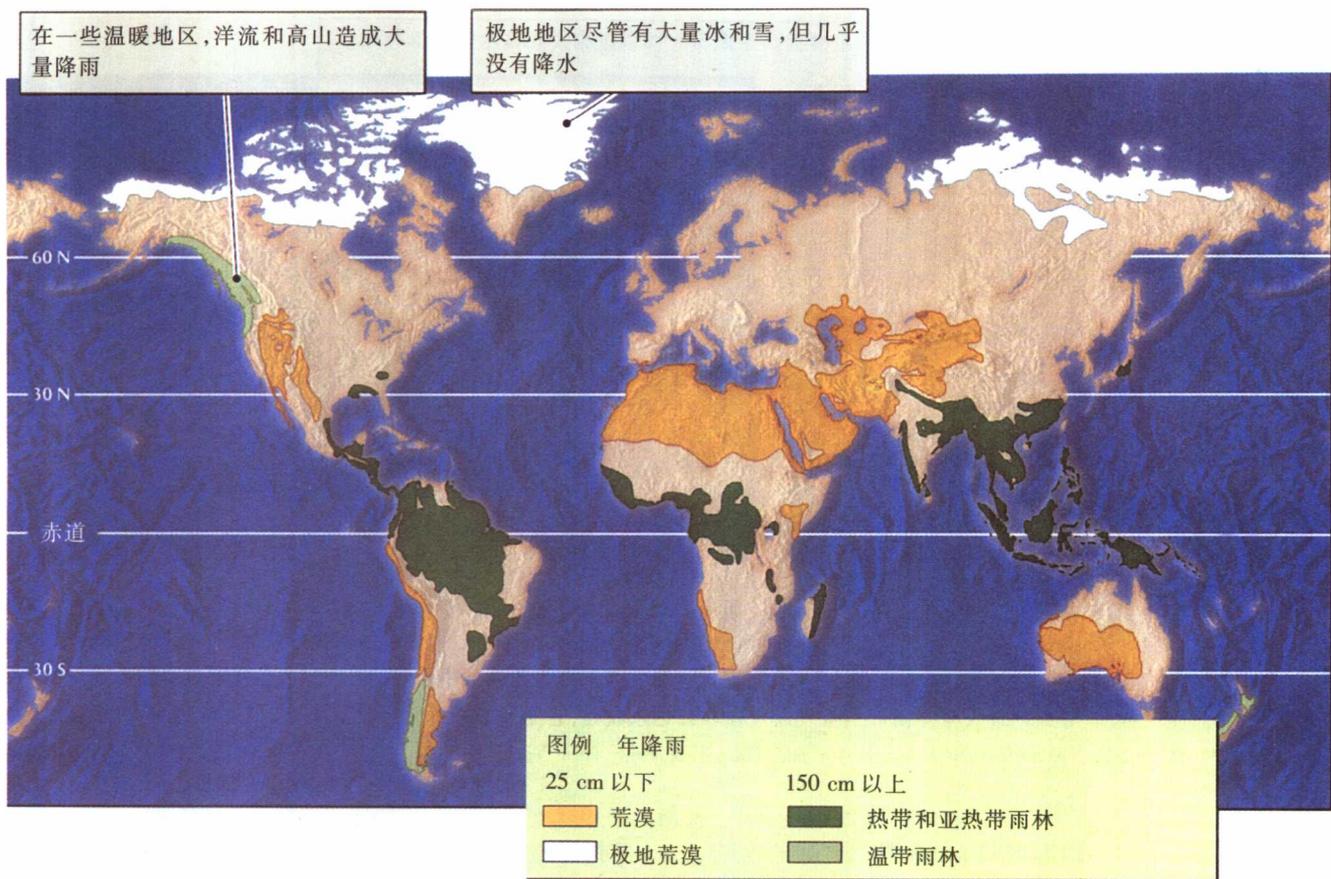


图 4.5 地球上主要荒漠区和湿润区的分布主要由纬度气候带造成。北美洲西部、智利和新西兰的潮湿地区是温带雨林,高纬度的干旱地区为极地荒漠

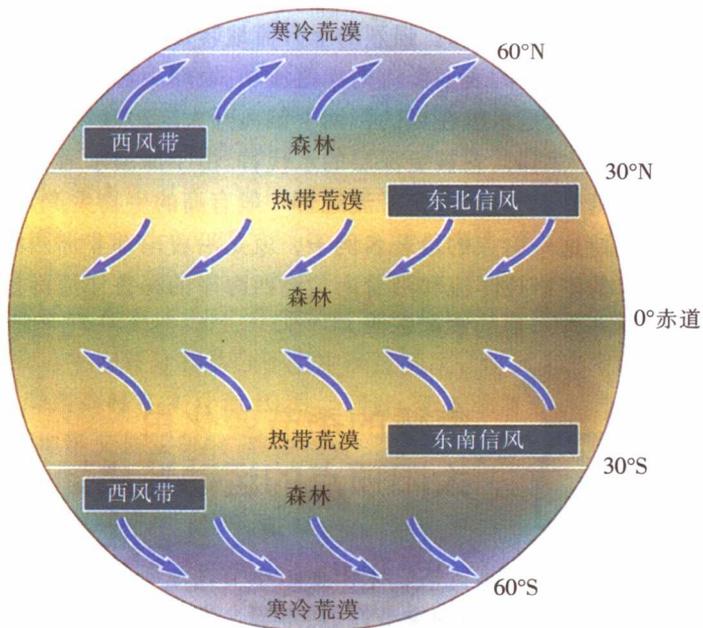


图 4.6 地球旋转使哈得莱环流圈的空气运动发生偏斜,产生了全球风模式

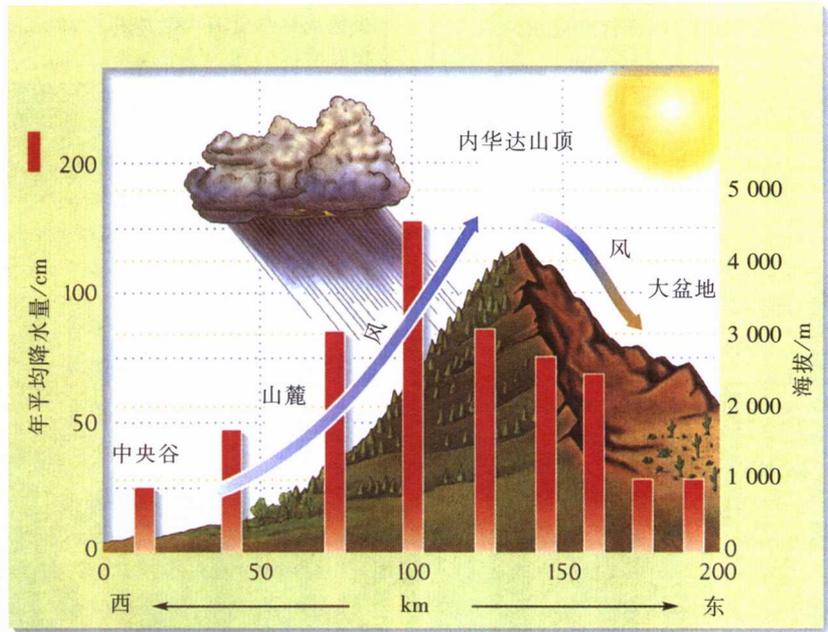
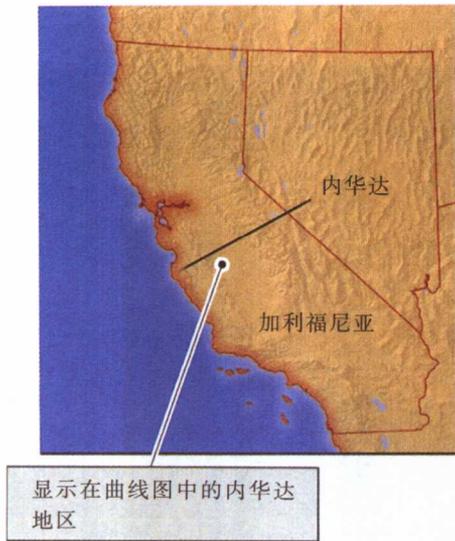


图 4.7 山脉影响局部降雨模式。在加州的内华达山脉,风主要从西部穿过加州的中央谷。当高湿度空气沿着山脉上升时,它变冷且湿气浓缩,导致西坡大量降雨。当空气通过顶峰到达东坡时,它变温暖并开始吸收湿气,产生大盆地的干旱环境 [引自 E. R. Pianka, *Evolutionary Ecology*, 4th ed., Harper & Row, New York (1988)]

最冷月和最热月的平均温度只差 16°C 。更远的内陆,华盛顿的 Spokane 的这个温差增大到 18°C ,蒙大拿的 Helena 为 26°C ,北达科他州的 Bismarck 为 33°C 。

全球的风模式与地形的其他特点相互作用引起降水。高山迫使空气上升变冷失去水分,在山脉的迎风面形成降水。当干空气下降到背风侧,穿过较低的地面时,吸收水分,引起环境干燥,称为雨影(rain shadows)(图 4.7)。美国西部的大盆地荒漠和亚洲的戈壁沙漠就处于众多高山范围的雨影中。



洋流重新分配 热和湿气

海洋的自然条件和空气的自然条件一样非常复杂。海洋环境的变化由推动海洋的主要表面洋流的风和海洋流域的基本地形引起。另外,海洋的深水流由于海水密度不同形成,而海水在不同温度和盐度下其密度不同。在大的海域中,冷水沿着陆地的西岸向热带流动,而温水沿着陆地的东岸向温带流动(图 4.8)。东太平洋的秘鲁冷流,从南极海洋沿着智利和秘鲁海岸向北流动,使位于安第斯山脉雨影中的南美洲西海沿岸

直到赤道产生干冷环境。结果,智利和秘鲁的北都海岸有一些世界上最干燥的荒漠。相反,温暖的墨西哥湾流,发源于墨西哥海湾,将温暖的气候向北带到西欧和不列颠群岛(见图 1.4)。

海水的任何向上移动称为上升流(upwelling)。表面洋流分叉的地方会发生上升流,就像在太平洋西部热带地区中一样。当表层的水流分开流动时,它们会从较深层向上吸水。强烈的上升流地带也位于大陆的西海岸,这里的表面洋流向赤道流动。地球旋转的一个奇特结果,是水流在风的帮助下偏离开大陆边缘。当水流远离大陆时,它被更深层的水代替。由于深层水通常富含营养成分,因此上升流地带一般有高的生物生产力。支持这一论点的最著名例子,就是沿着南部非洲西海岸的本格拉洋流和沿着南美洲西海岸的秘鲁洋流都拥有非常丰富的水产资源。



气候的季节变化由 太阳顶点的运动造成

在热带地区内,太阳赤道季节性地向北和向南运动,决定了降雨的季节性。热带辐合带跟随着太阳赤道

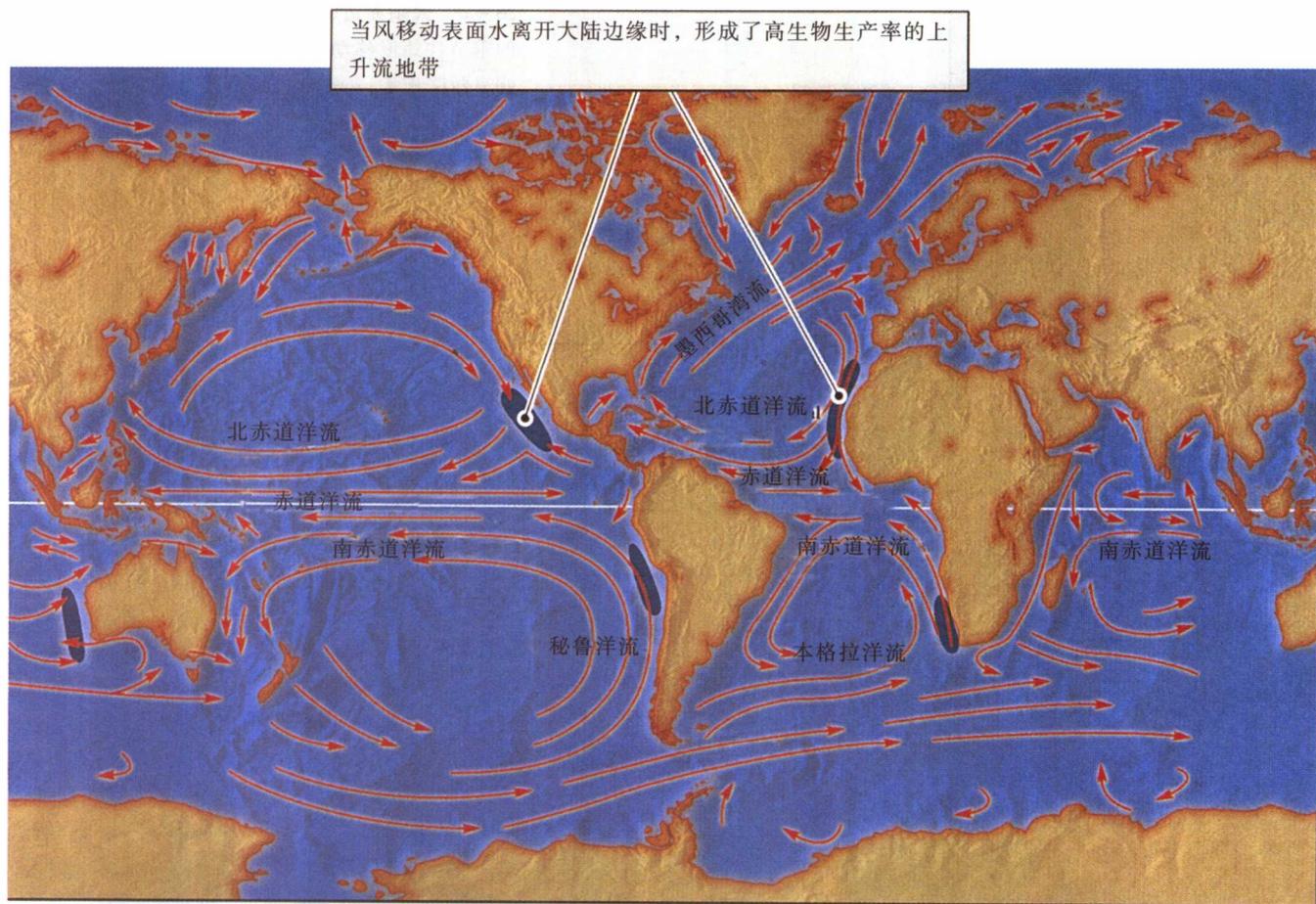


图 4.8 由风和地球旋转形成的一些主要洋流[引自 A. C. Duxbury, *The Earth and Its Oceans*, Addison-Wesley, Reading, MA (1971)]

产生一个降雨移动带。因此，季节性降雨最显著地是在赤道南北大约 20° 的区域内。

Mérida, 位于墨西哥的尤卡坦半岛, 大约在赤道北 20° 。热带辐合带只在北半球的夏季月份到达 Mérida, 这是这个地区的雨季(图 4.9)。在冬季, 热带辐合带离 Mérida 的南部很远, 当地的气候受亚热带高压带的影响。Rio de Janeiro, 和 Mérida 处于同一纬度, 但是在赤道的南部, 北半球处于冬季时, 此处为雨季, 大概比 Mérida 晚 6 个月。哥伦比亚的波哥大接近赤道, 热带辐合带每年在春分和秋分于空中经过两次, 导致两次雨季, 降雨高峰在 4 月和 10 月。因此, 随着季节的变化, 热带地区交替受影响: 热带辐合带来大量降水, 而亚热带高压带来晴朗天气。

巴拿马位于 10°N , 和 Mérida 一样, 有干燥多风的冬季以及潮湿多雨的夏季。巴拿马气候是巴拿马地峡北部(加勒比海)——占优势的信风来自这个方向——

比南部(太平洋)更潮湿; 山脉拦截了来自加勒比海的湿气, 产生一个雨影(图 4.10)。太平洋低地在冬季非常干燥, 致使大部分树落叶(图 4.11)。干燥易燃的森林和裸露的枝条同雨季时热带森林的潮湿、茂盛形成了鲜明的对比。

热带地区以外远到北方, 气候受到了来自中纬度地区的西风影响。在这里, 温度和降雨量在冬季和夏季有很大的变化。热带和温带地区间气候的差异, 可以通过墨西哥北部和美国西南部 3 个城市的温度和降雨图表看出来(图 4.12)。墨西哥中部的奇瓦瓦荒漠位于 30°N , 降雨只出现在夏天, 这时太阳赤道到达北界。在一年的其他时间里, 这一地区处于干燥的亚热带高压带区域。夏季的降雨向北扩展到 32°N 位于亚利桑那州南部和新墨西哥的 Sonoran 荒漠。在这个地区, 冬天也接受由起源于南部的亚热带高压带的西南风带来的太平洋的水分。因此, Sonoran 荒漠在冬季和夏季都有一次降雨高

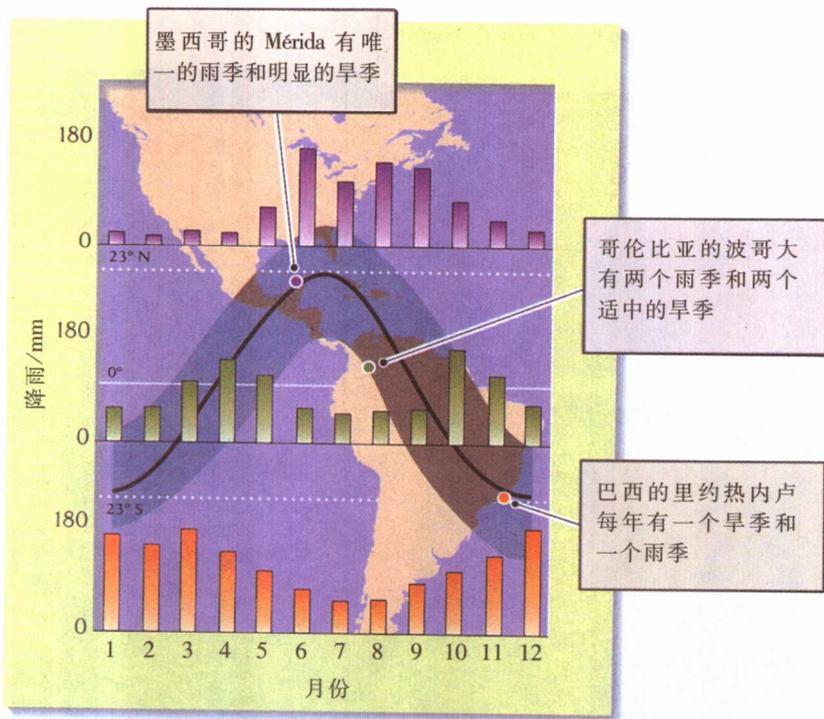


图 4.9 太阳赤道的移动影响降雨模式。太阳赤道的季节性纬度移动(见图 4.2)导致赤道地区有两个明显的降雨季,在热带边缘地区有一个湿季和一个明显干季的交替转换

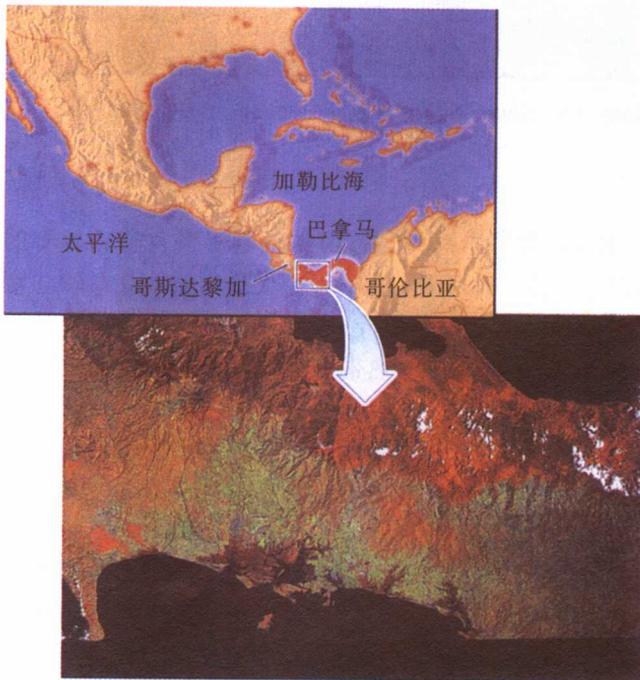


图 4.10 信风在美国中部产生了雨影。这张假彩色卫星图像是在巴拿马西部干旱季节拍摄的,图示大片森林(褐色)直到大陆北界,此地盛行从加勒比海吹来的潮湿风。巴拿马地峡的太平洋侧,绿色代表牧场和干旱森林(感谢 Marcos A. Guerra, Smithsonian Tropical Research Institute)

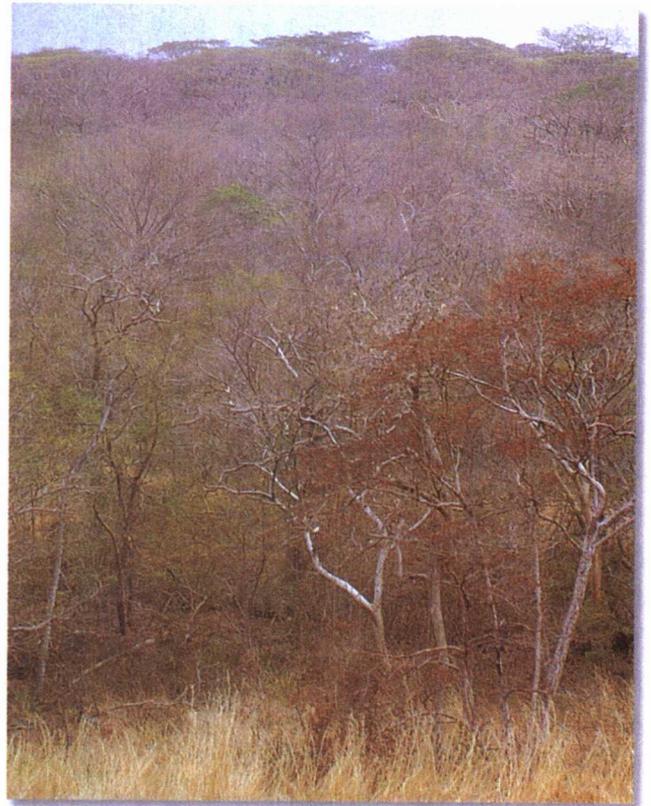


图 4.11 许多树在干旱季节脱落叶子。就像这些位于巴拿马太平洋斜坡上的树一样(R. E. Ricklefs 摄)

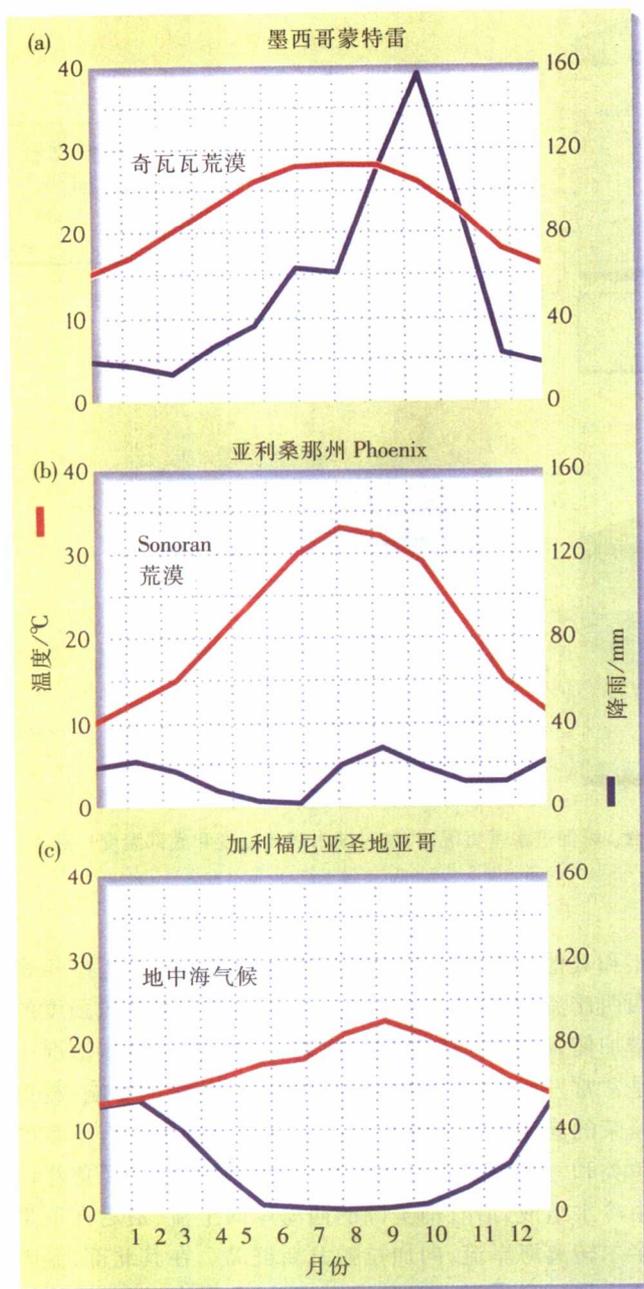


图 4.12 亚热带地区间季节性气候模式不同。(a)墨西哥中部的奇瓦瓦荒漠在夏天有一个雨季；(b)Sonoran 荒漠在冬天和夏天都有降雨；(c)太平洋沿岸和莫哈韦荒漠冬季下雨，夏季干燥(地中海气候)

峰。也处于同一纬度的南加利福尼亚州，位于夏季降雨带的西部，其气候为冬季降雨夏季干燥，通常被称为地中海气候(Mediterranean climate)。此名称起源于欧洲的地中海地区，有相同的温度和降水季节模式。地中海气候也出现在南非的西部、智利以及澳大利亚的西部，它

们都位于大陆的西部，在赤道南部或北部大约相同的纬度。



温度和风驱使 温带湖泊中形成 季节性周期

温带地区的小湖泊对季节变化反应非常快(图4.13)。在冬季,典型的湖泊呈颠倒的温度曲线;即最冷的水(0°C)在表面,恰好在冰层下面。在 0°C 到 4°C 范围内,水的密度随温度的升高而增大,因此在此范围内越温暖的水越往下沉,在湖泊的底部为 4°C 。早春,阳光使湖水的表层逐渐变温暖。但是直到表面的水温超过 4°C 时,温暖的表层水才会下沉到下边较冷的水层中。这种垂直的混合使得热量从水体的表层到底部重新分配,导致水温一致。在早春,风使深层水垂直移动,或春季环流(spring overturn),将水底沉积物中的营养成分带到水面,并将氧气从水体表面运到水体深处。

春末夏初,当每天太阳升得更高,湖上的空气变暖时,表层水比深层水获得热量更快,在中层深度形成一个温度迅速变化的区域,称为温跃层(thermocline)。一旦温跃层建立完好,水体就不再混合。这时,较温暖、密度较小的表层水漂浮在较冷、密度较大的水层上,这种情况称为分层现象(stratification)。温跃层的深度随当地风的情况、湖泊深度和混浊度而改变,可能存在于表层下 $5\sim 20\text{ m}$ 之间的任意地方。水深不足 5 m 的湖泊通常不发生分层现象。

温跃层分为上层和下层,上层是较温暖的水,称为湖上层(epilimnion),下层较冷的水称为湖下层(hypolimnion)。湖泊中的绝大部分初级生产量产生在湖上层,因为这里的阳光最强。由光合作用产生的氧气补充到湖水的表层,维持湖上层很好地透气,因此适合动物生活。然而,湖上层中的植物和藻类经常耗尽溶解的矿物养分,如此下去,减少了其自身的产量。温跃层将湖下层和湖泊的表面分离,因此,生活在温跃层下面的动物和细菌,由于其环境中只有极少或没有光合作用,它们耗尽水中的氧气,形成了无氧环境。因此,夏末温带湖泊的生产力可能会显著下降,因为湖上层缺乏供植物生长的营养成分,而深水层缺乏供

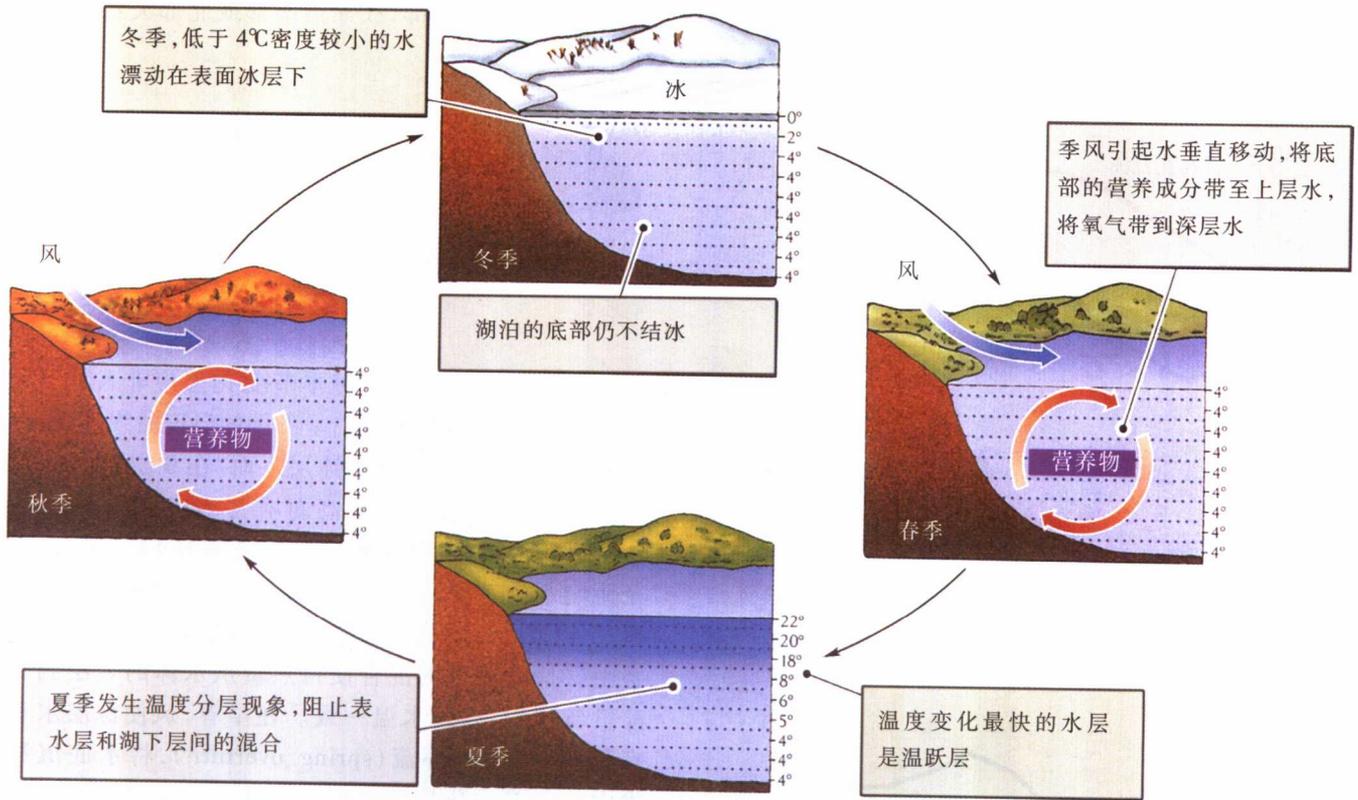


图 4.13 温带湖泊中温度剖面的季节性变化影响着水层的垂直混合。风促进水垂直混匀, 这时湖水表面温度和底部温度一致

动物生活的氧气。

秋季, 湖泊的表层比深层降温更快, 变得比下层水的密度更大并开始下沉。这种垂直混合称为秋季环流 (fall overturn), 一直持续到秋末, 直到湖水表层的温度低于 4°C, 接着发生冬季分层现象。秋季环流促进氧气向深水移动以及营养成分向表层移动。有一些湖泊的湖下层在仲夏时变得温暖, 有可能在夏末发生深层的垂直混合, 这时的温度仍然适合植物生长。营养成分向表层的扩散通常会引起浮游植物种群的大爆发——秋季水华 [fall (autumn) bloom]。在深且冷的湖泊中, 垂直混合直到晚秋或早冬时才穿过所有的深度, 而这时的水温太低, 不能支持浮游植物的生长。



气候维持 不规律的波动

气候在很多方面似乎是难以预测的。所有的人都知道提前进行天气预报是困难的。我们经常评论某一

年和其他年份相比是特别干燥或特别寒冷。近些年密西西比流域的洪水泛滥以及美国东海沿岸飓风强度的增加使人理解了大自然的反复无常。这种极端情况不是常常发生, 但对生物可能造成难以估量的影响。秘鲁繁荣的渔业是因为秘鲁洋流富含养分的水中有丰富的鱼类和一些世界上最大的海鸟群 (图 4.14)。秘鲁洋流由冷水组成, 沿着南美洲的西海岸向上流, 最后在厄瓜多尔转离海岸流, 向加拉帕戈斯群岛。在其北部, 温暖的热带近海岸海水沿着海岸流动。每年, 一股被称为厄尔尼诺 (西班牙语“小男孩”, 名字涉及圣诞小孩, 是因为逆流大约出现在圣诞节期间) 的温暖逆流沿海岸流向秘鲁。在某些年份, 它流动凶猛, 流程又远, 足以使寒冷的秘鲁洋流离开海岸, 为数百万鸟类提供了食物。

在厄尔尼诺现象之间的“正常”年份, 一股持续的风吹过太平洋的近赤道中心, 从塔希提岛的高气压中心区到达澳大利亚达尔文的低气压中心。这些气压区反转 [所谓的南方涛动 (southern oscillation)] 以及它们之间吹动的风反转引发厄尔尼诺事件 (图 4.15a)。结果, 向西的赤道环流停止甚至反转, 离开南美洲海岸的



图 4.14 上升流经常维持高生物生产力。与离开南美洲西海岸的秘鲁洋流一样,离开南部非洲西海岸的本格拉洋流也有一个上升区,维持了重要的渔业。海角塘鹅以周围寒冷却营养丰富水体中的小鱼为食,它们筑巢的密度很高。积累的鸟粪在非繁殖季节偶然会被冲下岩石,成为肥料(R. E. Ricklefs 摄)

上升流减弱或停止,温暖的厄尔尼诺水流沿着南美洲海岸堆积。在塔希提岛和达尔文的大气压历史记录,以及秘鲁沿岸海洋表层温度的记录,揭示明显的 ENSO (厄尔尼诺-南方涛动) 事件以 2~10 年不规律的间隔发生(图 4.15b)。

厄尔尼诺事件之后通常会出现拉尼娜(La Niña),即一段时期的强烈信风,使正常的海洋流和上升流更为明显,将不同于厄尔尼诺的极端天气带给世界上的许多地方(图 4.15c)。拉尼娜的特征是使许多热带地区下暴雨,而北温带地区干旱,并增加了北大西洋飓风的活力。

ENSO 事件在气候上和海洋学上的影响已经扩展到世界上的很多地区,影响了远至印度、南部非洲、巴西和加拿大西部等地区的生态系统。1982—1983 记录的 ENSO 事件毁掉了加利福尼亚的渔业,破坏了海藻床,使太平洋中部的海鸟不能生殖,并导致巴拿马的珊瑚大量死亡。许多陆地生态系统的降雨也显著地受到影响。智利北部的荒漠正常情况下是地球上最干旱的地区,发生了一个世纪以来第一次记录到的降水。

1982—1983 的厄尔尼诺事件引起全世界的关注,它造成海洋和气候上的变化,也对世界许多方面造成远期影响。例如,从津巴布韦 1970—1993 年间的数据显示,玉米产量有惊人的变化。一般认为,产量的变化

与降水量的变化有关,但更令人惊奇的是,它们也和热带太平洋东部海洋的表面温度有关(图 4.16)。从这些数据可以看到 1982—1983 和 1991—1992 的厄尔尼诺事件的远期影响。

在 1991—1992 的厄尔尼诺期间,美国西部大盆地降水量很大,以致于径流量使大盐湖中水量几乎增加了一倍。将湖泊的盐度从 100 g/L(大约是海水的 3 倍)降至 50 g/L,使湖泊的生态系统发生了显著变化。降低的盐度使得肉食性的 *corixid* 虫运动到湖泊较浅的部位。*corixid* 捕食卤虫(*Artemia*),而鳃足虫又以藻类为食且通常在生态系统中占主导地位。随着卤虫数量的减少,藻类大量增加,将湖泊转变成水生的“草坪”。

厄尔尼诺事件的一些最显著的影响发生在加拉帕戈斯群岛,这些岛横跨赤道距离厄瓜多尔西海岸 1000 km。加拉帕戈斯群岛的气候受秘鲁环流的强烈影响,给岛屿带来冷水以及极度的干燥期。当在厄尔尼诺期间没有秘鲁环流时,温暖的海水遍及群岛,引起当地的冷水鱼贮量明显降低,并且带来了极大量降水。因此,厄尔尼诺环境使得依赖于丰富鱼类的海鸟和海狮种群濒临灭绝。在陆地上,暴雨导致植被茂盛,大量昆虫和种子供给以它们为食的鸟类和爬行类(图 4.17)。在本书的后边我们可以看到,在稀少和丰富之间的这种起伏对于加拉帕戈斯群岛生物的种群动态和进化有重要意义。

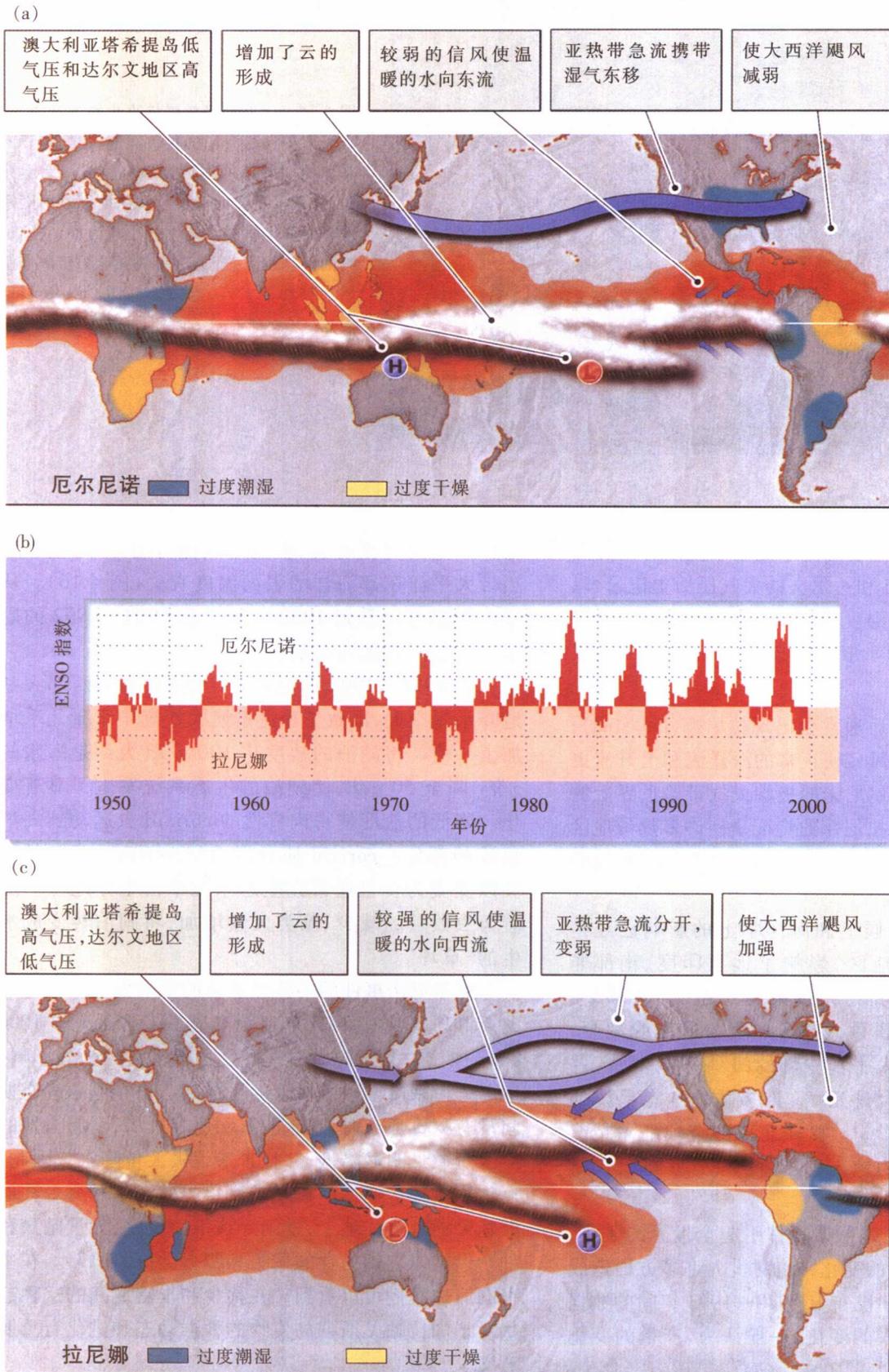


图 4.15 厄尔尼诺—南方涛动(ENSO)事件导致显著的气候变化。(a)在 ENSO 事件期间发生的变化图;(b)在 ENSO 指数中, ENSO 事件确实存在显著的反常, 与南美洲海岸的水面温度相关;(c)在拉尼娜事件期间发生的变化图[(a)和 (c)引自 C.Suplee, *National Geographic Magazine* 195: 73~95 (1999); (b)感谢 NOAA Climate Diagnostics Center]

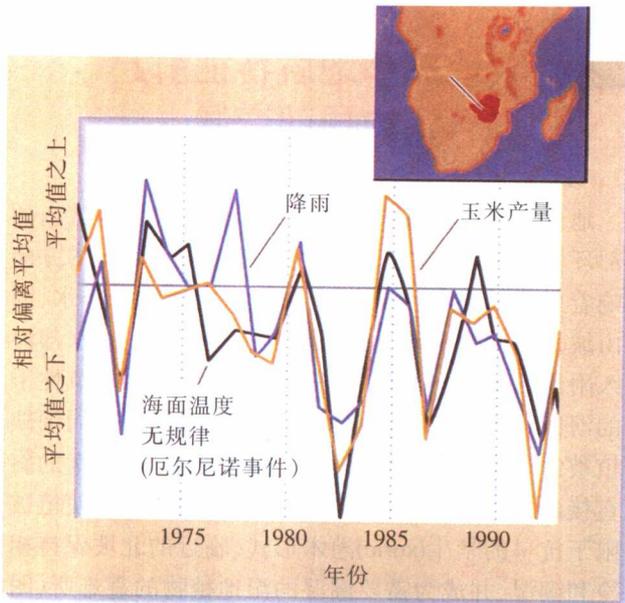


图 4.16 ENSO 事件具有长远的影响。津巴布韦玉米产量与降水量偏离了长期以来的平均值，这种偏离和太平洋东部近赤道地区的海面温度有关[引自 M. A. Cane, G. Eshel, and R. W. Buckland, *Nature* 370: 204~205 (1994)]

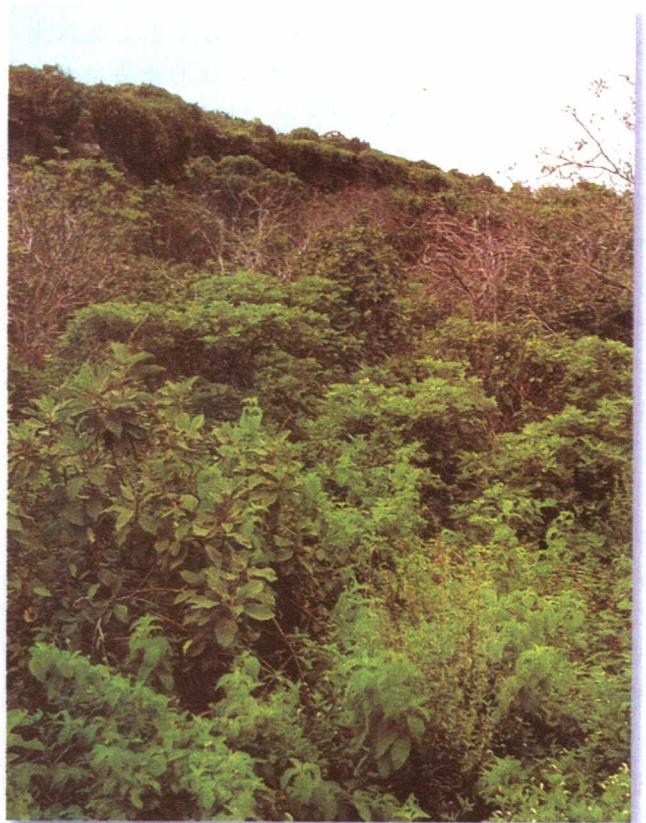


图 4.17 厄尔尼诺事件期间的暴雨使加拉帕戈斯群岛上的植物生长茂盛。照片显示 Tower Island (Isla Genovesa) 的一个山坡,在 1982 年 1 月一个通常的旱季结束时的状况(左),和 1983 年 3 月一次强厄尔尼诺事件期间的状况(右)。最重要的差异是下层灌木和攀缘植物的显著增加。较大的 *Bursera* 树不受异常湿润条件的影响(感谢 Robert L. Curry, Villanova University)

生态学家在野外

50 万年的气候记录

人类对气候进行有系统的记录已经 200 多年了,零星的记录还要早几百年。几千年以前有关树木年轮厚度的变化在某些地区可算作是对气候的记录,至少从树木的角度看是如此。无论气候记录包括数十年、数百年还是数千年,从中都看到气候有规律的周期性和不规则的波动。但是更长时期如何呢?我们从地质学证据知到,在过去的数百万年里北半球经历了多次的冰川周期,这些周期反应了全球气候变化的更广泛模式。在本书后面的章节,我们将考虑把冰川周期同全球的生物群落变化联系起来的证据。在此,我们探讨过去 50 万年来温度变化的自然证据。

海域的沉积物大部分是由已知的有孔虫类原生动物的碳酸钙外壳组成的(图 4.18)。这些死去很久的生物的外壳是微小的永久温度计,提供了温度波动的长期记录。有孔虫将氧气转变成碳酸盐形式结合到壳中,使这种记录成为可能。生物圈中绝大部分氧的相对原子质量为 16,其形式或放射性核素形式为 ^{16}O 。氧的另一种放射性核素结合两个额外的中子,相对原子质量为 18。氧-18 或 ^{18}O 非常稀少,在生物圈中只占总量的 0.2%。壳中碳酸钙结合重氧 ^{18}O 的比例受温度的影响。因此,温度每降低 4°C ,壳中 ^{18}O 的比例大约下降千分之一($\delta^{18}\text{O}$)。

Woods Hole 海洋学研究院的 Jerry McManus 和他的同事分析了取自爱尔兰北大西洋西北部 65m 长的沉积物的核心部分的样品。沉积物中心 $\delta^{18}\text{O}$ 值的记录列在图 4.18 中。正像人们可能期望的,表层生活的有孔虫目 *Neogloboquadrina pachyderma* 的壳所表明的温度比底栖生活的 *Cibicidoides wuellerstorfi* 所表明的温度要高几度。然而,两个物种都显示了 100 000 年的温度周期——对应于冰川期和间冰期气候周期。海洋底部的温度变化平行于表层的温度变化,证实地球上的任何地方都不能逃脱气候的改变。大量短期温度变化叠加到长期温度周期中。这符合由于太阳和地球距离周期性变化引起的大范围全球气候模式。

地形和地质特征引起气候的局部变异

地形和地质能够改变其他方面相同气候区域内的局部环境。在多山地区,陆地的坡度倾斜和阳光的方向影响着土壤的温度和湿度。陡坡上的土壤利于排水,因此山坡上的植物常常受到干旱的胁迫,而同时水却渗透入附近低地的土壤。在干旱地区,河滩地和季节性干燥的河床可能维持了发育良好的岸栖森林,和周围缺少植被的荒漠形成了鲜明的对比。在北半球,朝南的斜坡直接面对阳光的照射,它温暖和干燥的能力使植被仅限于抗旱的旱生(xeric)灌木形式。临近的北坡保持相对冷和潮湿,并成为需要潮湿的湿地植物的避难所(图 4.19)。

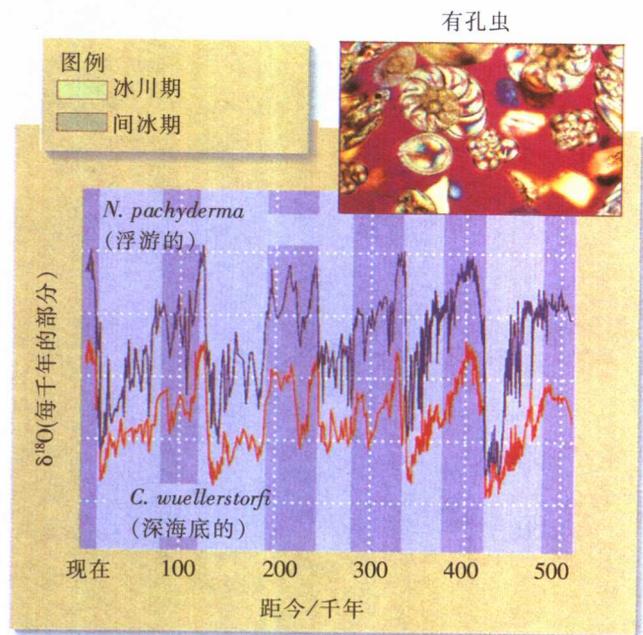


图 4.18 海洋底部沉积物中的有孔虫记录了海洋温度的变化。图中为最近 500 000 年北大西洋沉积物中有孔虫壳中放射性核素氧的变化。有孔虫生活的地方,水温越低, $\delta^{18}\text{O}$ 的值就越负。记录清楚地表明 5 个温暖的间冰期被寒冷的冰川期隔开 [引自 J. F. McManus, D. W. Oppo, and J. L. Cullen, *Science*, 283:971~975 (1999). 插图:几种单细胞原生动物的外壳, Charles Gellis 摄/Photo Researchers]

空气温度随海拔的升高而降低,不同地区海拔每上升 1 000 m,温度下降大约 6~10 ℃。这种温度的降低是由于高海拔地区较低气压空气的扩散引起,称为绝热冷却(adiabatic cooling)。攀登到足够高时,即使在热带,你也会遇上冰点温度和终年积雪。海平面平均温度为 30℃的地方,冰点温度会出现在 5 000 m 左右高度上,是热带高山上雪线的近似海拔高度。

在北温带地区,高度每升高 1 000 m 温度下降 6 ℃,与每增加 800 km 纬度的温度变化一致。在许多方面,高海拔地区的气候和植被与较高纬度海平面地区的相似。但是,尽管它们有相似处,高山环境的季节变化通常小于更高纬度低海拔地区的季节变化。热带山区的温度几乎终年恒定,且一些地区整年无霜,因此有可能在此冷环境下找到许多生活在热带的动物和植物。

在美国西南部的山脉中,植被群落随海拔而变化,因此或多或少产生不同的植物带,被 19 世纪的博物学家 C. H. Merriam 称为生命带(life zones)。他将其分成 5 个宽带,按照海拔从低到高(或从南到北)依次命名为低苏纳拉带(Lower Sonoran),高苏纳拉带(Upper Sonoran),过渡带(Transition),加拿大带(Canadian)(或 Hudsonian—赫达逊尼安带)和高山带(Alpine)(或 Arctic-Alpine—北极高山带)(图 4.20)。在低海拔地区,可见到墨西哥北部和美国亚利桑那州南部苏纳拉荒漠的仙人掌和荒漠灌木丛特征。沿着河床的岸栖森林中,植物和动物都具有显著的热带特征。许多蜂雀和鹟、环尾猫、美洲豹和野猪类(peccaries)都只在这个温度带区域中出现。在高于 2 600 m 的高山带,其景象与加拿大北部和美国阿拉斯加的冻土地带相似。因此,爬上 2 600 m 高,人们所经历的气候和植被变化相当于向北旅行 2 000 km,若在海平面则所走距离更长。



气候和地下岩床 决定了土壤的多样性

气候通过影响土壤的发育间接影响植物和动物的分布,土壤提供了植物根系生长和许多动物打洞的基质。土壤的特性决定了它的含水能力以及获得植物生长所需矿物质的能力。因此,土壤的变化是了解植物物种分布和生物群落生产力的关键。几乎无法给土壤(soil)下简单的定义,但我们可以把它描述成是经化学和生物作用改变的矿物层,覆盖在地球表面的岩石或

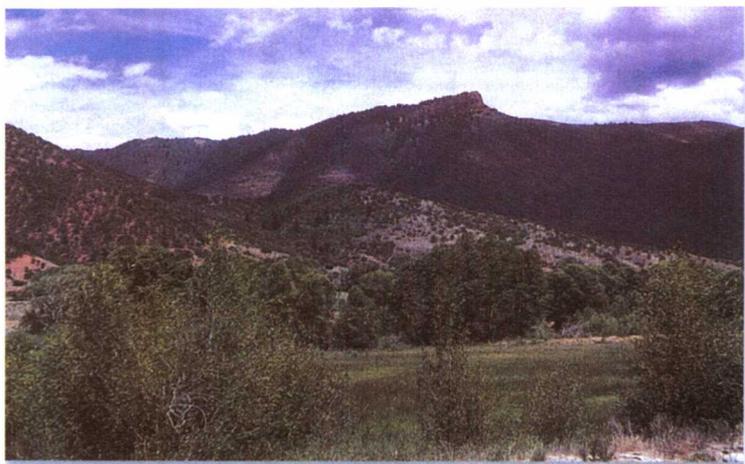
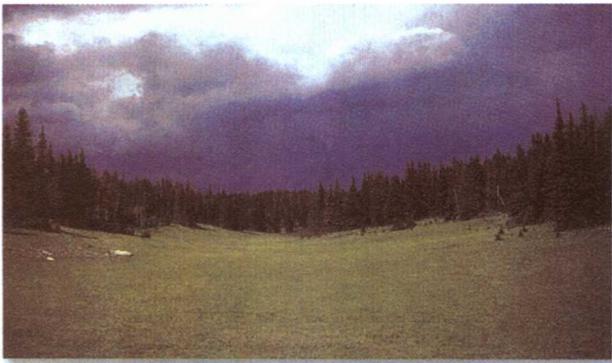


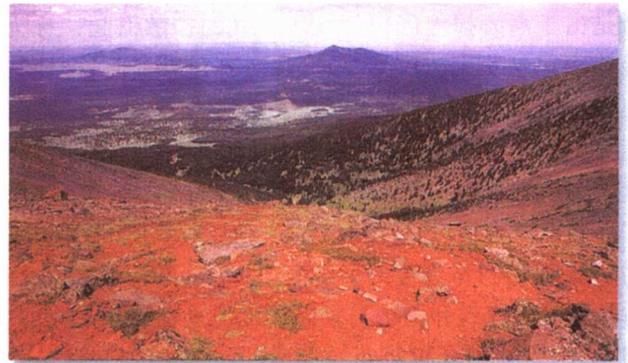
图 4.19 地形能改变局部环境光照影响了美国科罗拉多州 Aspen 附近一系列山脉上植被的生长。寒冷而潮湿的北坡发展为云杉森林。抗干旱的灌树丛生长在南坡(R. E. Ricklefs 摄)

其他没有改变的物质上面。它包括从母岩分离的矿物质,在土壤内重新形成的可溶解的矿物质,由植物、空气以及土壤植物活根、微生物和蠕虫中含有的水贡献出的有机物质,还包括以土壤为家的节肢动物。从新近公路断裂或挖掘暴露出的土壤横截面可看到土壤有不同的层,称为土层(horizons)(图 4.21)。简单地说,土壤纵剖面有 4 个主要部分,即 O、A、B、C 土层。A 土层又可以分成 A₁、A₂ 两个亚层(表 4.1)。5 个因子决定了土壤的特征:气候、母质(地下的岩石)、植被、局部地形,在某种程度上还包括年龄。土壤土层显示随着深度增加,气候和生物因子的影响逐渐减小。

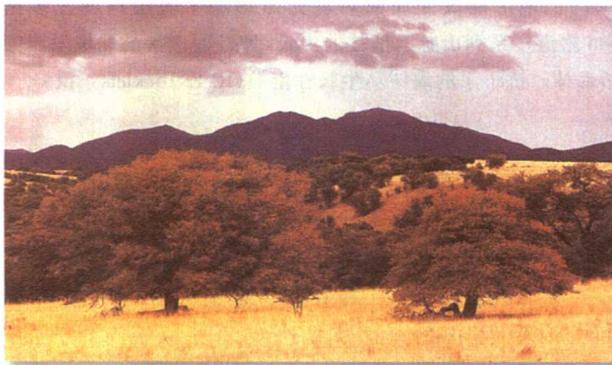
土壤以动态形式存在,在新暴露出来的岩石上发展的过程发生变化。甚至在土壤获得稳定的特性之后,仍然保持着不间断的变化状态。地下水带走一些物质;另一些物质从植被、降雨、上方的灰尘和下面的岩石中进入土壤。在降雨较少的地方,母质分解缓慢,植物产物加入极少量有机碎屑到土壤中。因此典型的干旱地区,具有薄层土,岩层离表面近。如果岩床分解和岩屑侵蚀的速度与形成的速度相同,则土壤根本无法形成。在冲积沉淀物上,土壤也很快停止发展,每年由洪水冲击来的新淤泥层掩埋了旧的物质。另一个极端是在部分潮湿的热带地区中,土壤的形成速率非常快,这里母质的化学变化可能延伸到 100 m 的深度。温带的大部分土壤深度居中,平均在 1 m 左右。土壤类型特征和分布的变化列在表 4.2 中。



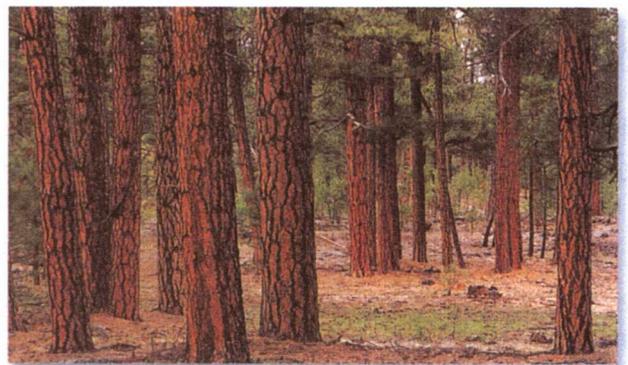
赫达逊尼安带



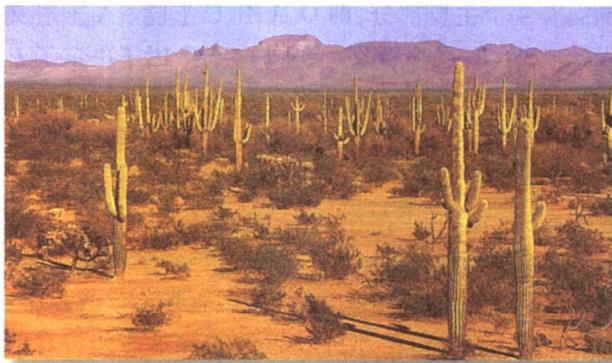
高山带



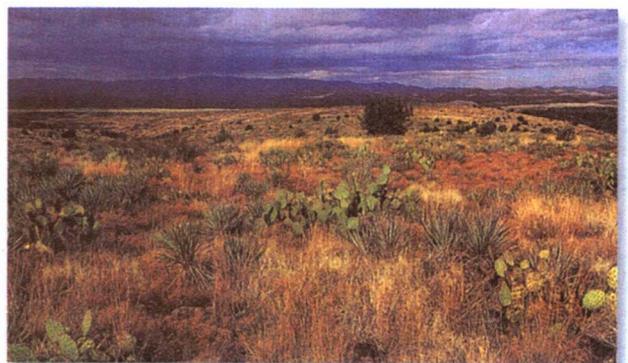
高苏纳拉带



过渡带



低苏纳拉带



高苏纳拉带

图 4.20 亚利桑那州山脉中, 植被随海拔增加的变化。在最低的海拔处(底部图片), 低苏纳拉带生活着很多树形仙人掌、小荒漠树如假紫荆属树木和豆科灌木、众多一年生和多年生草本植物以及小的多汁仙人掌。在高苏纳拉带中引人注目的植物是龙舌兰属和草, 在其上限还有橡树。在较高海拔, 大树占优势: 过渡带有美国黄松, 在赫达逊尼安生物带有云杉和冷杉。而在高山带的林木线以上, 逐渐转变成灌树丛、柳树、草本植物和地衣(Tom Bean 摄/DRK Photo)

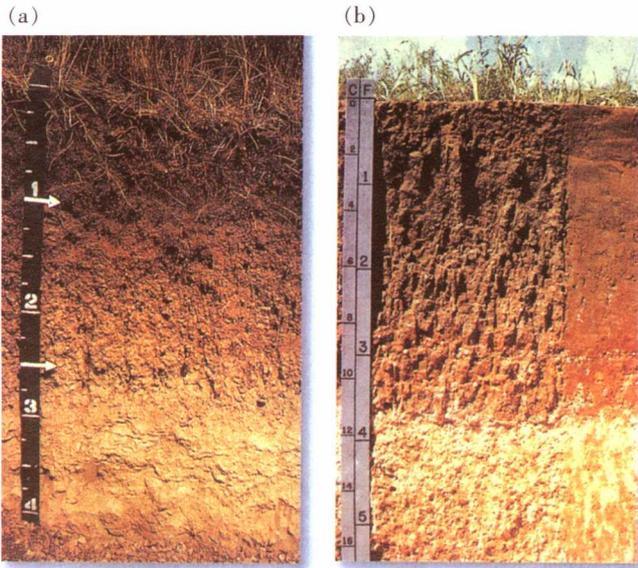
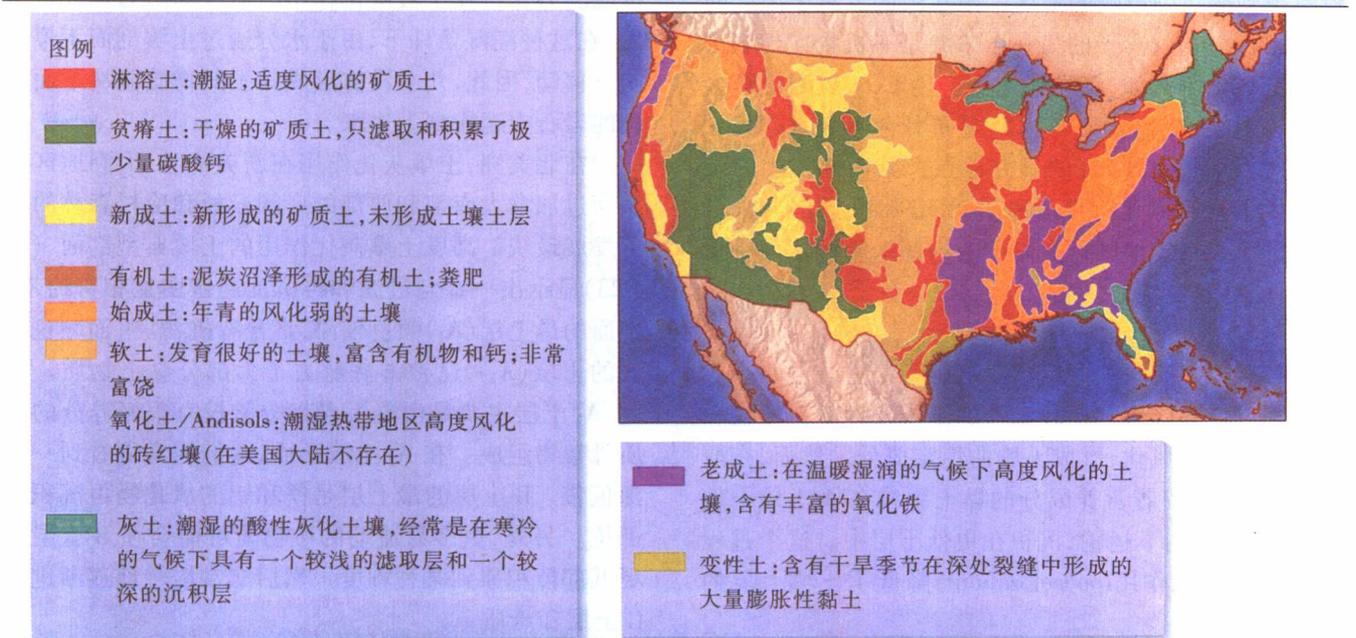


图 4.21 土壤剖面能显示明显的分层或土层。(a)内布拉斯加草原土壤的剖面风化深度大约为 3 英尺(0.9 m),底土和母质相连,母质由松散的团聚体和富含钙质、风沉积起来的沉淀物(黄土)组成。A₁ 和 A₂ 土层划分不太清楚。B 土层(箭头之间)含有较少的有机矿物。内布拉斯加州的降雨足以将土壤中的可溶性离子完全滤去;因此,B 层中没有再沉淀。C 土层颜色较浅,已经被滤去了一些钙。(b)得克萨斯州的草原土。A 层只有 6 英寸厚。B 层向下延伸到黑暗层的底部,含有从 A 层再沉积下来的有机矿物质。在 B 层的底部和下面的 C 层再沉积了大量的钙(感谢 The U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service)

表 4.1 主要土层的特征

土层	特 征
O	主要为死的有机屑粒。大部分土壤生物栖息在这层
A ₁	A 层富含腐殖质,由部分分解了的有机物和矿质土壤混合组成
A ₂	此区域广泛地淋洗了土壤中的矿物质。由于矿物质被水溶解,换句话说这一层是流动的,因此植物的根系集中在此层
B	此层几乎没有有机物质,化学成分和底层的岩石相似。从上面的 A ₂ 层淋洗出来的黏土物质以及氧化铁和氧化铝有时也会在这层沉积
C	主要含微弱变化的物质,和母岩相似。碳酸钙和碳酸镁在此层积累,特别是在干旱区域,有时会形成坚硬、不渗透层或称“磐层”

表 4.2 土壤类型、特征和分布



风化

风化(weathering)——靠近地球表面岩石的物理和化学变化发生在表面水能够渗透的地方。裂缝中的水反复地冷冻和融化,使岩石物理性地破碎成更小片,并暴露出更大的表面进行化学反应。岩石最初发生的化学变化是由水溶解一些易溶的矿物质,特别是NaCl和CaSO₄。其他矿物质如氧化钛、氧化铝、氧化铁和氧化硅极不易溶解。

花岗岩的风化可作为土壤形成基本过程的例子。花岗岩如长石、云母、石英等的颗粒状结构是铝、铁、硅、镁、钙和钾等各种氧化物与其他含量较低化合物结合而成。风化的关键是氢离子取代了这些矿物中的某种元素,特别是钙、镁、钠和钾,然后剩余的氧化物重新组合成新的矿物质。这个化学过程提供了土壤的基本结构。

长石和云母颗粒由钾、镁、铁的铝硅酸盐组成。氢离子渗透到花岗岩中代替了钾离子和镁离子, 剩余的铁、铝和硅形成新的不溶物质,即独特的黏土颗粒。这些颗粒对土壤含水和含养分的能力很重要。石英是一种硅(SiO₂),相对难溶,因此在土壤中差不多保持原样,像沙粒。不同气候的地区中,花岗岩从岩石风化成土壤,其化学组成的不同变化显示,高温和多雨的热带环境风化最严重(图4.22)。

风化中的氢离子来自哪里?有两个来源:一个来源是二氧化碳溶解于雨水中形成的碳酸(见第2章)。在没有受到酸污染影响的地区,雨水中的氢离子浓度的pH大约为5。氢离子的另一个来源是有机物在土壤中的自身氧化。例如,糖类代谢会产生CO₂,碳酸分解会产生额外的氢离子。美国新罕布什尔州的Hubbard Brook森林是一个极好的研究地点,其内部发生的反应提供了岩石风化所需氢离子的30%,其余部分来自降水。而在热带地区,氢离子的内部来源被认为更重要,可能导致更快地风化。

土壤灰化作用发生在酸性土壤中

在温度和降水都比较温和的温带条件下,沙粒和黏土颗粒抵制风化,形成土壤的稳定成分。然而,在酸性土壤中,保留着营养成分的黏土颗粒在A土层中破碎,可溶性铁向下运输,沉积在更低土层中。这个过程称为土壤灰化作用(podsolozation),降低了土壤上层的肥沃性。

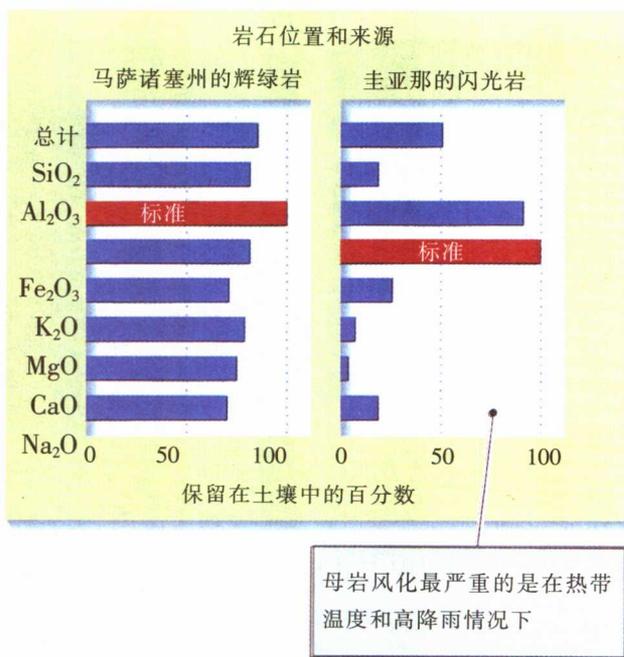


图4.22 热带气候比温带气候风化更严重。不同的风化导致马萨诸塞州和圭亚那两地花岗岩中所含矿物质的移动不同。假定以这个地区土壤中最稳定的矿物成分(铁和铝的氧化物)作为标准,进行比较(对标准进行了标记)[引自 E. W. Russell, *Soil Conditions and Plant Growth*, 9th ed., Wiley, New York (1961)]

酸性土壤主要存在于以针叶林为主的寒冷地区。云杉和冷杉脱落的叶经土壤微生物缓慢分解,产生有机酸。另外,在土壤灰化作用的地区降雨通常大于蒸发。在这种潮湿条件下,由于水分通过土壤剖面不停地向下移动,因此,几乎没有形成黏土的物质能从下面风化的岩石中运输到上边来。

在北美洲,土壤灰化作用在新英格兰、大湖地区以及穿过加拿大南部和西部的广阔云杉和冷杉森林的地下发展最快。高度土壤灰化作用的土壤典型剖面(图4.23)显示出一些与过滤和再沉淀地区明显相符的带。剖面的最上层(A₁)颜色较深,富含有机物。下面颜色较浅的土层(A₂),已被淋洗滤去了大部分黏土物质。因此,A₂土层主要是由既不含水分又没有很好养分的沙质骨架物组成。在A₂土层下面,人们通常可看到一个深色带。B土层的最上层是铁和铝的氧化物再沉积的部位。另外,更多易流动的矿物质可能会在B土层的更低部位积累到某种程度,然后非常缓慢地逐渐进入C土层和母质。

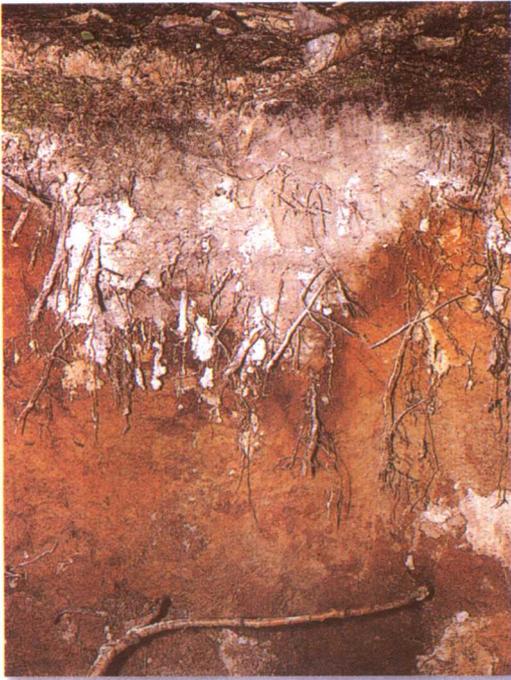


图 4.23 灰壤化的土壤降低了肥力。这个密歇根州北部灰壤化土壤的剖面图示 A 土层强烈的淋洗。色浅的 A₂ 土层和紧接其下的色深的 B₁ 土层形成截然不同的土带。比较可看出植物根系通常存在于下面的 B₁ 层,而不在 A₂ 土层(R. E. Ricklefs 摄)

砖红土壤化作用发生在温暖、潮湿气候中

在许多热带和亚热带地区的温暖、潮湿气候条件下,土壤风化到很深的地方。在这些条件下,风化的最显著特点之一是黏土颗粒破碎,导致土壤中的硅土被淋洗掉,留下铁和铝的氧化物在土壤剖面中占优势。这个过程称为砖红壤化作用(laterization),铁和铝的氧化物使得砖红土壤具有了红色的特征(图 4.24)。尽管,热带土壤有机物的快速分解使其富含氢离子,但很快被黏土矿物质分解所产生的碱中和;因此,砖红土壤通常不是酸性的。由缺乏石英(SiO₂)但富含铁和镁的(例如,玄武岩)母质所发育的土壤中,砖红壤化作用增加;这些土壤由于缺乏硅,开始时只含有少量黏土。除了母质外,在低地土壤中,风化作用达到最深,砖红壤化作用进行最广,如在亚马孙河流域,高度风化的表面层没有被腐蚀掉,土壤剖面非常古老。

在许多热带地区,砖红壤化作用的结果之一是土

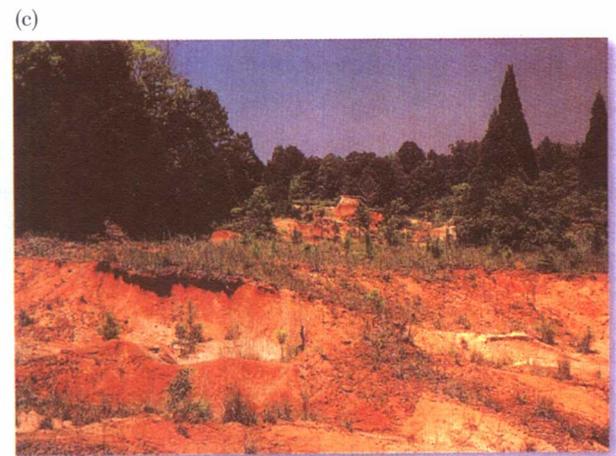
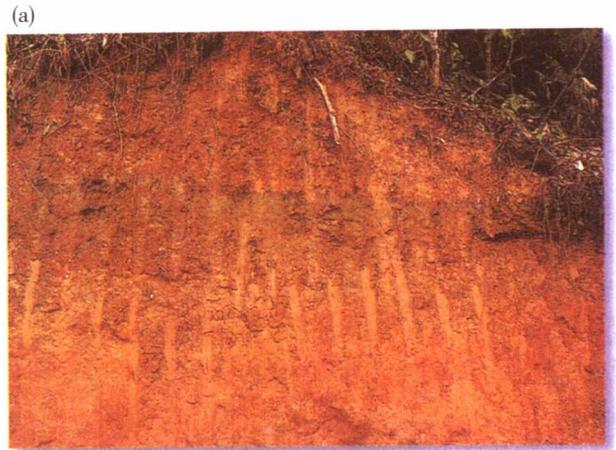


图 4.24 砖红壤化土壤淋洗去了黏土,只有极少营养成分。(a)在厄瓜多尔的亚马孙地域新开辟的道路显示典型砖红壤化土壤剖面;(b)注意根系是在土壤剖面中有机物再沉积层的顶部;(c)高度氧化和强烈风化的土壤也出现在美国东南部,如田纳西州西部这个被高度侵蚀的区域[照片(a)和(b)来自 R. E. Ricklefs;(c)来自 The U. S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service]

壤保持营养成分的能力很差。没有黏土颗粒和腐殖质颗粒去保持矿物质养分,营养成分容易被淋洗出土壤。土壤风化较深的地方,母质分解形成的新矿物质离土壤表层太远,以致不能使土壤变肥沃。此外,暴雨使水经过土壤剖面不停地向下流动,阻止了营养成分的上移。总之,位于未被改变的岩床上的营养成分最终来源越深,表面层就越贫瘠。然而,在许多热带地区也有富饶的土壤,特别是高山区和火山区。在高山区,营养成分被消耗掉的土壤表面层不停地被侵蚀掉;在火山区,以熔岩和灰烬为母质的土壤通常富含营养成分,如钾盐。

土壤的形成强调了自然环境的作用,特别是气候、地质和地形的作用,给生活在地球表面和水体中的生物创造了极大的多样性环境。在下一章,我们将看到这种多样性怎样影响生活型的分布和生物群落的外貌。

生态学家在野外

土壤或森林,谁第一个出现?

大约在 18 000 年前,冰河从欧洲和北美洲的大部分地区消失时,其土壤和植被跨越地貌发生了显著的变化。在欧洲中部,针叶树林逐渐代替了寒冷、干燥的干草原,而后又被至今仍普遍存在的落叶林所代替。几乎就在针叶林-落叶林相互转换的同时,高度灰壤化的土壤开始向更肥沃的褐色森林土壤转变。但是,英国生态学家 Kathy Willis 和她的同事提出了一个问题,“是谁首先发生了转变?是由于气候变暖导致一种类型的土壤转变成另一种类型,再进一步使森林组成发生变化,还是植被首先发生变化,随后改变了土壤?”

答案至少从匈牙利东北部 Kis-Mohos Tó 小浅湖中取出的沉积物核心可以看到。湖泊沉积物保留了当地多年环境记录。花粉粒(图 4.25)以及从湖泊周围土壤流过所带来的矿物质被沉积物所捕获。花粉粒和矿物质能告诉我们植被和土壤变化的故事。

Kis-Mohos Tó 湖泊沉积物核心揭示了什么呢?首先,花粉粒记录告诉我们,当地的森林在几个世纪内从针叶林转变成了落叶林。从图 4.26 可以看到,云杉、松树、桦树等典型的北方针叶林树,大约在 9 500 年前从这个区域突然消失了,迅速被橡树-鹅耳枥落叶林代替。在这个转变之前,湖泊中沉积物的大部分是无机

物,意味着这个地区寒冷而且生产力低下。沉积物核心区中丰富的铝、钾和镁表明周围土壤中黏土成分的迅速破坏和淋洗,是典型的严重灰壤化地区的特征。这种变化的第一个表现是向湖泊中释放大量的铍和钡。云杉喜爱从土壤中吸收这些元素代替钙。铍和钡在云杉的针叶中沉积,然后积聚在森林地面上的厚厚落叶层中。Wills 和她的同事认为随着云杉叶的快速降解,这些元素释放到地面,然后随表面水流入 Kis-Mohos

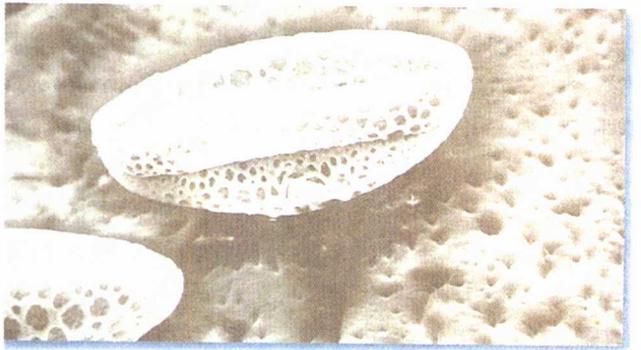
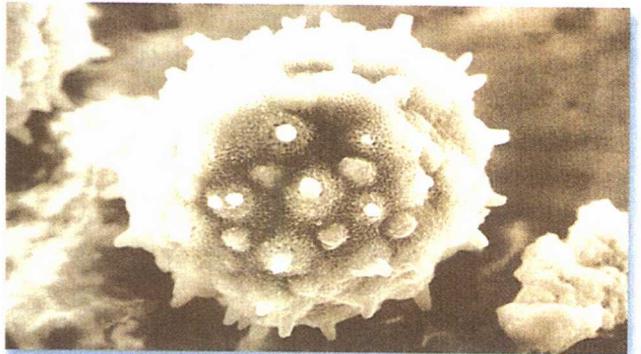


图 4.25 不同类型植物的花粉粒表面样式明显不同。能在湖泊的沉积物中将其辨认出来。这些扫描电镜图描绘了美国北部 3 种亚热带植物的花粉粒: *Ipomaea arborescens*, *Ceiba pentandra* 和 *Agave palmeri*, 图像放大约 500 倍(Norman Hodgkin 摄)

Tó 湖泊。

是什么激发了这些降解?确切的原因很难知道,但沉积物核心资料提供了同时期进入湖中的炭颗粒增加的线索。气候模型表明,欧洲中部在 10 000 到 9 000 年前经历了一段温暖、干旱的时期。这种气候可能会促进自然火烧掉针叶林的落叶层。此时期也使云杉从这个地区消失。云杉比松树能耐受更冷、更潮湿的环境。沉积物土核中炭的出现和蕨类植物孢子穗相联系,这是大火频繁的一个确切象征。在大火清除一片森林后,蕨类植物迅速侵占该区域,并在几年内茂盛生长(图 4.27)。大火意味着从针叶林向落叶林的转变,由于松树消失,同时由橡树取代。阔叶落叶林建立起来后,在另一个短暂的时期,大量铁、镁和磷释放到湖泊中。这

表明森林土壤仍在酸性条件下这些元素的的冲洗时期,可能伴随着土壤肥力的短暂下降。转变的最后阶段是沉积物核心中钙的增加。这个区域下部的岩石中钙并不特别丰富,但落叶林如橡树优先从土壤中吸收钙,从而通过每年的落叶丰富了土壤上层的钙含量。

因此,谁最先变化,是土壤还是森林?很明显,落叶植被建立起来之前,森林维持着土壤的酸性和灰壤化性质,因此在本例中植被的变化明显地引起土壤的改变,表明了植被对土壤发育的贡献。可以说植被自身的变化明显地是由更温暖、更干燥的气候所刺激,这种气候不利于云杉生长,并促进了森林火的发展,产生松林间的开阔地。这些开阔地使橡树和其他阔叶树种得以侵入。

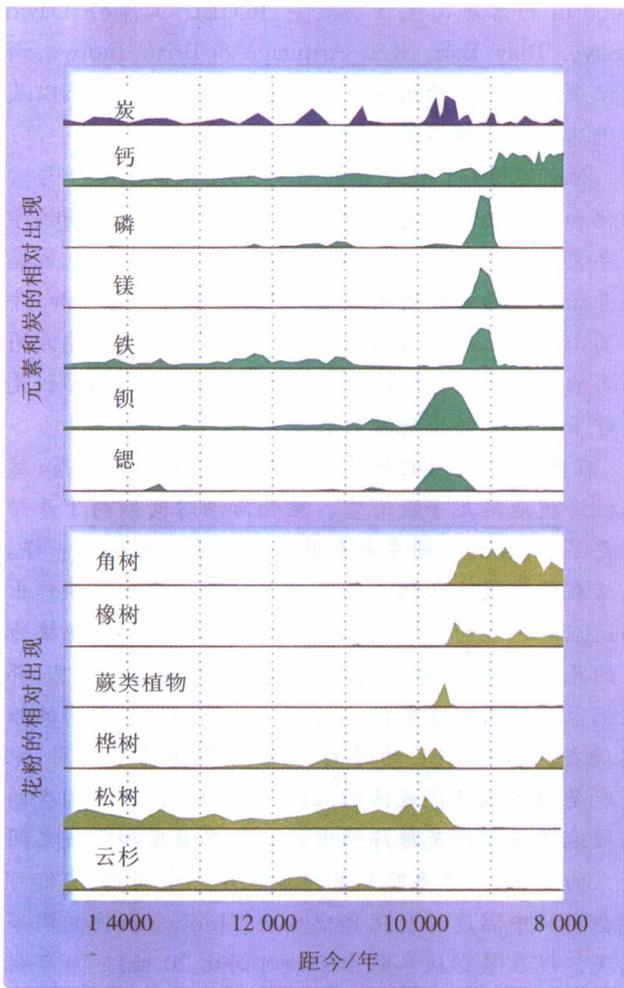


图 4.26 湖泊沉积物的层次显示出周围流域环境变化的历史。匈牙利 Kis-Mohos Tó 湖泊沉积物核心显示大约 10 000 年前针叶林被阔叶林取代,并伴随着土壤的变化[引自 K. J. Willis *et al.*, *Ecology*, 78(3): 740~750 (1997)]

总 结

1. 温度和降水的全球模式是由不同地区太阳辐射不同,以及风和洋流导致热能重分配引起的。陆地气候的主要特点是赤道附近为温暖而潮湿的气候带,在 30°N 和 30°S 的范围内为干燥气候带。

2. 海洋环境的变化通过主要的洋流决定全球的尺度。这些洋流重新分配地球表面的热量,极大地影响了陆地气候。风、海域地形以及与温度和盐度相关的水密度变化引起的上升流,将寒冷、营养丰富水带到一些地区的表面。

3. 陆地环境的季节性是由太阳赤道每年向北和向



图 4.27 蕨类植物在近期被烧过的地区茂盛地生长。例如密歇根州北部的这片白杨林(R. E. Ricklefs 摄)

南运行,以及与温度、风和降雨相关带沿不同纬度移动引起。在高纬度地区,季节主要表现为温度的年周期;在热带地区,降水的季节性更明显。

4. 季节性变暖和变冷深刻地改变了温带地区湖泊的特性。在夏天,这些湖泊有明显的分层,温暖的表面层(表水层)和寒冷的底层(湖下层)被一个突变的变温层隔开。在春季和秋季,水温纵剖面与深度变化更一致,能发生垂直混合。

5. 无规律的和不可预知的气候变化,如厄尔尼诺-南部振荡事件,可能主要引起温度和降水的变化,并扰乱全球范围内的生物群落。

6. 在总的气候模式上地形和地质概况增添了环境条件中的局部变化。高山拦截了降雨,在其背风处产生干旱的雨影。高海拔地区的环境类似于高纬度地区的环境。

7. 土壤下面的岩石与土壤上面的气候和植被影响了土壤的特征。岩石的风化导致一些矿石分解,它们和从地表进入土壤的有机碎屑混合重新形成黏土颗粒。这些垂直分级变化的过程通常导致明显的土壤层。

8. 在寒冷、潮湿的温带地区的酸性土壤(灰壤化)和高度风化的热带土壤(砖红壤)中,黏土颗粒分解,土壤肥力大幅下降。

生态学实践

检验你的知识

空间和时间的变化

在本章我们已经讨论到,自然环境的变化在决定生物分布和多度的生态相互作用中起重要作用。生物个体对于气候变化的反应方式,对于其生存和繁殖成功至关重要。因此,了解过去和现在气候变化模式对植物和动物的影响是重要的,使我们可以预测环境未来变化的可能影响。

在冬天很寒冷的地区,一个个体生命最关键的时期之一是在春天活动的开始。昆虫从休眠状态(滞育)苏醒,哺乳动物从冬眠状态觉醒,种子发芽,休眠芽破土,树木开始长叶子,鸟类从温暖的越冬地返回。所有这些反应都是由环境因子的变化引起的,包括日长,它暗示着一年之中的时间,从而可以推测所期望的平均条件(见第9章)。生物对年间变化的一些因子也是敏感的,例如,大气温度、雪的厚度、土壤温度和土壤水含

量,生物会因此调整春天开始活动的时间。例如,在冬季和春季特别暖和的年份,通常会刺激植物较早生长和开花。草食昆虫和授粉昆虫也会对相同的信号作出反应,相应地调整其活动。

欧洲一些生物春季开始活动的时间同气候年变化之间的关系例子可以在网上找到(<http://www.student.wau.nl/~arnold/gpmn.html>)。其中的一些研究记载了几十年的活动时间安排,或物候学(phenology)。这些记录显示,在这段时间上物候学中的变化。少数研究显示开花日期的长期趋势,例如,开花对近来气候转暖的响应。

在落基山脉的近期研究表明,当不同生物对不同因子响应时,一种生物体的物候学同与其相关的其他生物的物候学可能不同步。在美国科罗拉多州海拔约3000m的落基山生物实验室(RMBL)工作的David Inouye, Billy Barr, Ken Armitage 和 Brian Inouye,调查记录了春季植物出芽、鸟类从低海拔地区迁来以及旱獭从冬眠苏醒等的时间。

他们从1975年到1999年跟踪记录以上事件与雪融化和气温之间的关系。尽管温度、雪被和植物物候学一年又一年地改变,调查期间温度是逐渐上升的,但植物开始生长的日期没有一定的趋势。冬天降雪增加,导致高山草地上的积雪消失较晚,可能抵消了温度升高的影响。事实上,积雪的厚度及其完全融化的日期,是与许多种植物的出现紧密相连的。

在科罗拉多州的低海拔地区温度也逐渐升高;然而低海拔地区几乎没有雪,生物活动时间倾向于开始得更早,就像北美洲东部和欧洲大部出现的情况一样。生活在低海拔地区的生物,对温暖的冬季和春季作出的反应是适宜的。然而,在春天从低地迁移到高海拔地区的几种动物,如果获得了冬季栖息地的温度信息,那它们很可能出现在繁殖地的时间过早。例如,美国的旅鸫现在到达RMBL的时间比1981年提前了2周,很可能是由于低海拔地区的温暖条件所致,但它们在海拔地区遇到的是厚厚的雪被。春季温度和雪被之间关系的变化,对于冬眠动物可能也是一个问题,它们可能会对洞中温度的变化作出响应。Inouye和他的同事发现,现在旱獭从冬眠出来的时间比20世纪70年代早了38d,比其食用的大部分植物发芽早了一个多月。因此,不同的生物种群对不同的信号作出响应,使不同种群的物候学响应不一致,这必定会影响物种的存活和繁殖,甚至可能导致某些种群在该地区衰退和消失。

人类活动造成的气候变化使这类问题更加严重,引起许多生态系统的物种组成发生变化。

检验你的知识

1. Inouye, Barr, Armitage 和 Inouye 等的研究目的是什么?

2. 看图 4.28 并推测从 1975 年到 1999 年这个时期冬季降雪量发生的变化。

了解对自然环境变化的物候响应最初是利用生物和气候间的相关资料,进而发展出关于信号的假说,信号对植物和动物的响应是重要的。对你感兴趣的问题选择合适的信号是重要的,评价恰当空间和时间尺度上的变化也是重要的。

网上
更多

3. 假定分配给你一个任务,根据厄尔尼诺事件引起的气候变化,比较植物生长和开花的物候学。

A. 你如何监控一种植物的物候学? 你会用植物物候学的哪种特征(举例来说,第一片叶子出现的日期,第一朵花开放的日期等等)来绘制植物发育时间图? 为了找到更多监控物候学的知识,你可以通过 www.whfreeman.com/ricklefs 登录拜访 Lilac Phenology Network 主页。

B. 你用哪类资料来监测厄尔尼诺活动? 提示:见图 4.16 或者通过 www.whfreeman.com/ricklefs 登录 National Oceanic and Atmospheric Administration 的 El Niño 主页。

网上
更多

4. 阅读 Inouye 等作者的文章,网址:<http://www.pnas.org/cgi/content/full/97/4/1630> 或 www.whfreeman.com/ricklefs。阅读杂志前言中关于气候的变化对低海拔地区植物和动物活动的季节性定时的影响。为什么这对生活在高海拔地区的动物是重要的?

答案见 www.whfreeman.com/ricklefs。



推荐读物

Barber, R. T., and F. P. Chavez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1 203~1 210.
Cairns, S. C., and G. C. Grigg. 1993. Population dynamics of red

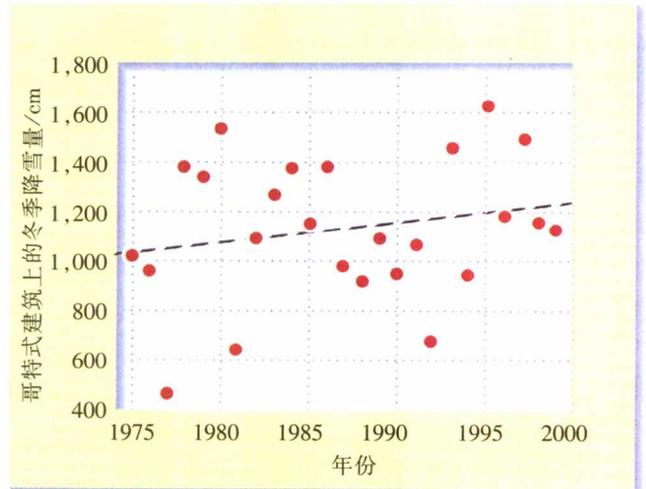


图 4.28 落基山生物实验室 (RMBL)1975—1999 年的冬季降雪量 [引自 D. W. Inouye et al., *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 1630~1633 (2000)]

kangaroos (*Macropus rufus*) in relation to rainfall in the south Australian pastoral zone. *Journal of Applied Ecology* 30: 444 ~ 458.

Cane, M. A., G. Eshel, and R. W. Buckland. 1994. Forecasting Zimbabwean maize yield using eastern equatorial Pacific sea surface temperature. *Nature* 370: 204 ~ 205.

Graedel, T. E., and P. J. Crutzen. 1995. *Atmosphere, Climate, and Change*. Scientific American Library, New York.

Inouye, D. W., B. Barr, K. B. Armitage, and B. D. Inouye. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 1630 ~ 1633.

Jenny, H. 1980. *The Soil Resource: Origin and Behavior*. Springer-Verlag, New York.

McManus, J. F., D. W. Oppo, and J. L. Cullen. 1999. A 0.5-million-year record of millennial-scale climate variability in the North Atlantic. *Science* 283: 971~975.

Philander, G. 1989. El Niño and La Niña. *American Scientist* 77: 451~459.

Rasmussen, E. M. 1985. El Niño and variations in climate. *American Scientist* 73: 168~177.

Shelford, V. E. 1963. *The Ecology of North America*. University of Illinois Press, Urbana.

Sherman, K., L. M. Alexander, and B. D. Gold (eds.). 1990. *Large Marine Ecosystems: Patterns, Processes, and Yields*. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C.

Suplee, C. 1999. El Niño, La Niña. *National Geographic* 195(3):

73~95.

Willis, K. J., M. Braun, P. Sumegi, and A Toth. 1997. Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal

perspective from Hungary. *Ecology* 78(3): 740~750.

Wurtsbaugh, W. A. 1992. Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA). *Oecologia* 89: 168~175.

(李庆芬 译)

第5章 生物群落： 生物群系的概念



气候是决定植物分布的主要因素

地形和土壤的变化影响着当地植物的分布

形态和功能的适应与环境吻合

气候确定了陆地生物群系的边界

Walter 气候图区分出主要的陆地生物群系

温带气候带的年均温度在 5~20 °C 之间

北方气候带和极地气候带的年均温度低于 5 °C

赤道气候带和热带气候带的年均温在 20 °C 以上

水生生态系统的生物群系概念需修正



设想你们正在东非的萨瓦纳(savanna)草原上旅行,其中的一名队员叫道,“看那边,一棵仙人掌树!”你受过植物学培训,因此你马上知道这是不可能的。因为只有新大陆(译注,指北美大陆)有仙人掌科(Cactaceae)植物。而且你在墨西哥的相似环境中见过这种看似仙人掌的植物(图 5.1)。对花仔细观察后,证明这棵看似仙人掌的非洲植物是大戟科(Euphorbiaceae)的成员。

你的朋友被生物学中的一个普遍现象,即趋同现象(convergence)愚弄了。趋同是无亲缘关系的生物对相同环境条件作出反应而进化得彼此相像的过程。仙人掌和看似仙人掌的大戟都具有无叶、多刺、多汁的枝条,这是在半干旱环境中减少水分丧失的一种进化适应。尽管这两种植物有外表不同的祖先,但看起来很像,因为它们为适应相同环境发生了类似的进化。只要特定生物对特定环境条件有适应能力,自然选择和进化并不在意特定生物的祖先。

趋同原理解释了我们为何能在全世界的任何地方识别出生物形态与其特定环境的组合。热带雨林的树木不论长在什么地方或属于哪一个进化支系,普遍都有相同的形态特性。生长在热带红树群落中的树木都有厚的革质叶,而且根系多生长在浸水沉积物中并伸出水面。有几种红树具有一种其他任何地方的植物都没有的性状——胎生(viviparity),即脱离母树前幼苗就发芽生长(图 5.2)。红树幼苗漂浮在海上传播,胎生大大地增强了它们忍受这些条件和在潮汐淤泥中定植的能力。这样,尽管不同种的红树从许多不同的陆地植物支系进化而来,但共有某些性状,因为趋同进化使它们适应胁迫的环境条件。

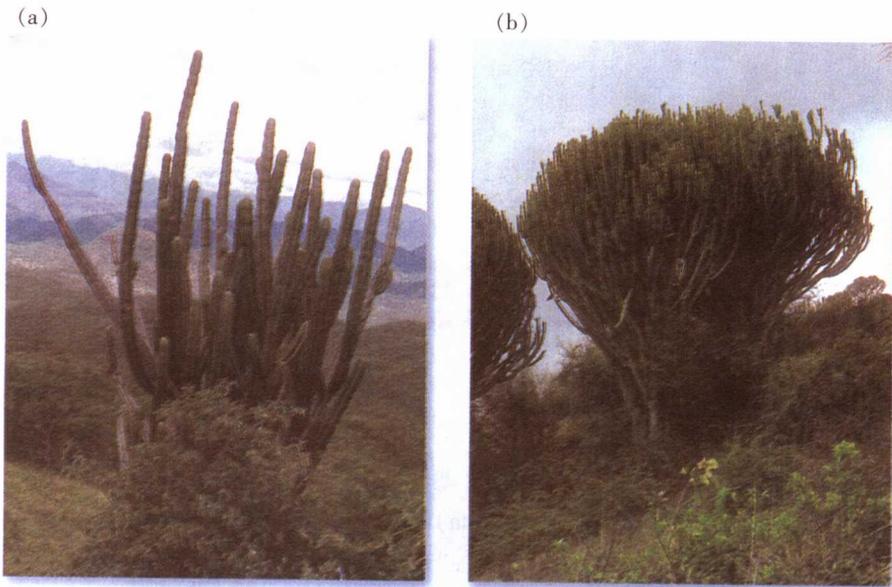


图 5.1 没有亲缘关系的生物在相同环境条件下进化出相似结构。(a)墨西哥 Oaxaca 附近的树形仙人掌和(b)东非的大戟科树形植物对于干旱气候发生趋同现象(R. E. Ricklefs 摄)

气候、地形和土壤以及和水生环境中对应的影响因素决定着地球表面动植物生命的变化特征。尽管没有两个地方养育着完全相同的物种集合,我们可以依据决定群落总体特征的优势植物类型对生物群落进行分类,这些类别称为生物群系(biome)。生物群系的概念是根据植被特征相似性对生物群落和生态系统进行分类的体系。因此,生物群系为比较各种群落和生态系统中的生态过程,提供了适合的参考对比方式。

例如,北美重要的陆生生物群系有冻原、北方针叶林、温带季节林、温带雨林、灌木林、草原和亚热带荒漠。在南部的墨西哥和中美洲,重要的生物群系为热带雨林、热带落叶林和热带稀树草原。如所预料的,这些

生物群系的地理分布与北美主要气候带很吻合。虽然每个生物群系可通过其特有的植被马上被识别出来,但要注意到重要的一点,即不同的植被分类系统可造成生物群系间或粗或细的区别,以及生物群系的特征是逐步过渡的。不管怎样,生物群系概念是一个有用的工具,使生态学家能够为理解庞大生态系统的结构和功能而共同努力。

所有事实表明生物群系是可以区分的,从最简单的事实来看,没有任何一种植物能够耐受地球表面所有的自然环境。假如植物对自然条件有如此广的耐受力,那么地球将被单一的生物群系所覆盖。相反,例如树木不能在干旱条件下生长,而灌木和草本却能耐受

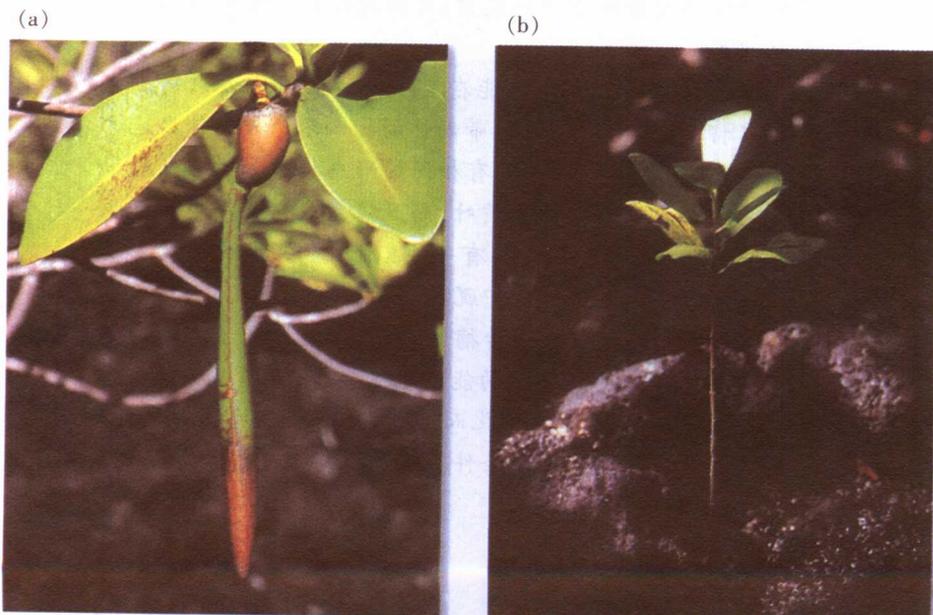


图 5.2 特定环境中的许多物种共同具有某些特征。赤红树(*Rhizophora mangle*)的种子没有脱离母树就已发芽(a),这样幼苗能迅速地定居下来(b)。胎生模式出现在许多红树植物当中,其他环境却没有见到(R. E. Ricklefs 摄)

干旱,简单的原因是树的外形结构,或生长型(growth form)有较高的水分需求。草原生物群系的存在是因为禾草或非禾草草本植物(forbs)通常能在寒冷的冬季存活下来,如美国的大平原,俄罗斯的西伯利亚草原(干草原,steppes)和阿根廷的南美草原(潘帕斯群落,pampas)。

生长型与环境的吻合使我们能概括生活型的分布和生物群系的范围。假如这就是生态学研究的全部内容,那么简单地说,生态学研究只需关注生物个体与自然环境的生物学关系,并且生态学的其他问题也能以此为出发点。我们必须认识到生命现象并非如此简单。除了环境的自然条件以外,其他两种因素也影响着物种和生长型的分布。第一种是各种各样种间相互作用——竞争、捕食和共生,这些作用决定着某一物种或生长型是否能在特定地方持续生存。例如,正如我们在路边和弃耕地上所见,禾草能在北美东部长得很好,但是树木才是那里的优势生长型,只要没有干扰,树木会排挤掉禾草,因为禾草不能在浓密的树阴下生长和繁殖。

第二种因素是机会和历史的因素。现存生物群系经历了漫长时期,在此期间,大陆板块、海域和气候带的分布在不断地改变。许多物种没能占据一些非常适合的环境,仅仅是因为它们没有机会到达地球的所有角落。人类成功的引种充分说明了这一事实,如欧洲棕鸟(European starling)和辐射松(Monterey pine)被引种到世界上一些适宜的环境中,已远远超出了这些物种的自然分布区。

此外,地球不同区域的进化沿着独立的路线前行,有时导致出现独特的生物群系。澳大利亚与其他大陆已分离了大约4000万~5000万年,这既说明其具有独特动植物区系的原因,也说明它为什么缺乏许多北方人熟悉的动物与植物种类。因其独特的历史,澳大利亚具有类似加利福尼亚的气候,应当能生长灌木植被(称为查帕拉群系,chaparral),或能找到橡树热带稀树草原,但生长的却是高大的桉树林。查帕拉群落与桉树林的相似性包括对干旱和火的抗性,但澳大利亚和加利福尼亚地区优势植物的生长型不同的主要原因是历史偶然事件。后面我们将考虑生物和历史因素。在本章中,我们将看到自然环境最终决定着主要生物群系的特征和分布。



气候是决定植物分布的主要因素

物种分布范围常受限于环境的自然条件。在陆地环境中,温度和湿度是最重要的变量。北美东部几种枫树的分布可说明这些因素是如何起作用的。糖槭是美国东北部和加拿大南部的一个普遍种,其分布受北方冬季低温的限制,不受限于南方夏季的高温,但受限于西部夏季的干旱(图5.3)。在其自然分布区外种植糖槭的尝试表明,它们不能耐受夏季月平均温度高于24℃或冬季低于-18℃的气候条件。糖槭分布的西部界线主要由干燥度决定,这与北美东部森林的西限一致。因为温度和降雨控制着水分的可利用性,糖槭在其分布区的北部边界降雨需求少于南部,仅约500 mm,而南部边界为1000 mm。向东,糖槭的分布范围至大西洋骤然而止。

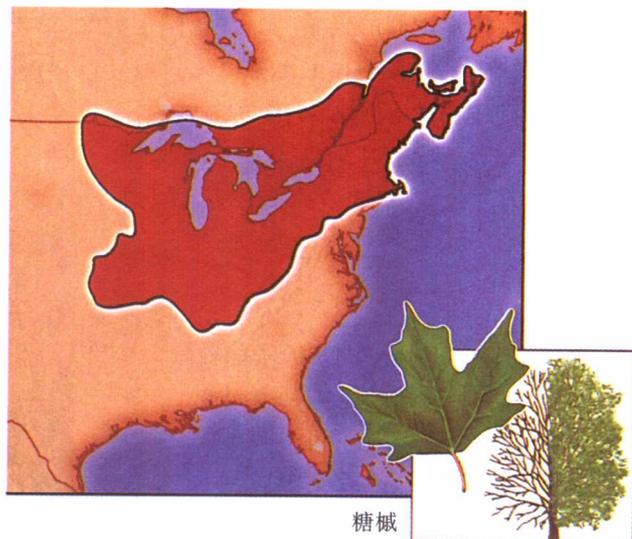


图5.3 物种分布受自然环境条件限制。红色区域表示糖槭在北美东部的分布范围〔引自H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U.S. Department of Agriculture, Washington, D. C. (1965)〕

糖槭和其他乔木枫树树种(黑槭、红花槭和银槭)的分布反映出它们在生态耐受度(ecological tolerance)上的不同,即每个种能够生存的自然条件范围(图5.4)。在地理分布区重叠的区域,枫树表现出对局部特定环境的土壤和地形的明显偏好。糖槭的近亲黑槭,常出现在糖槭的分布区,但一般生长在更干燥、

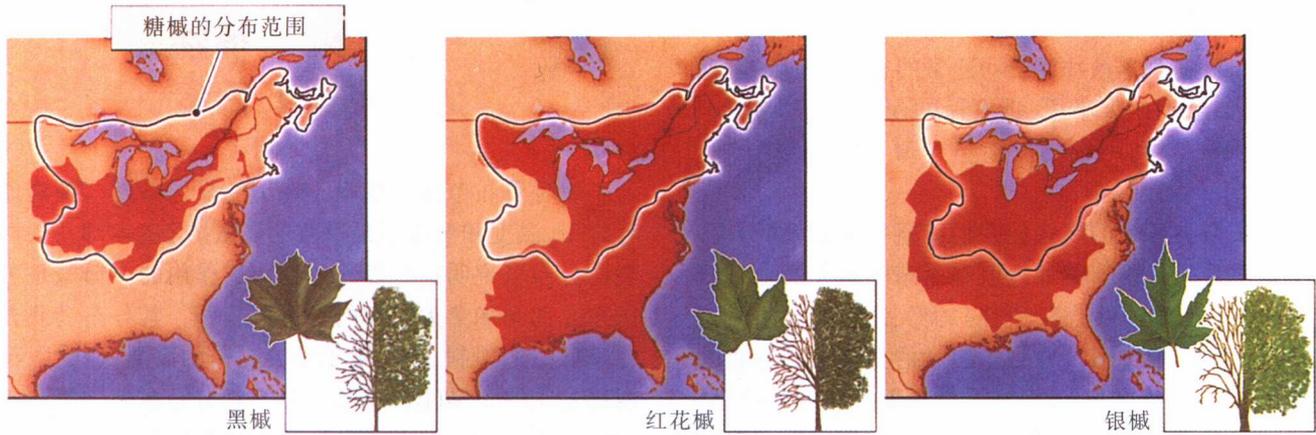


图 5.4 近缘种的生态耐受度可能不同。红色区域表示黑槭、红花槭和银槭在北美东部的分布范围。每个图中的线状轮廓为糖槭的分布范围,可看出分布区重叠的情况 [引自 H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U.S. Department of Agriculture, Washington, D. C. (1965)]

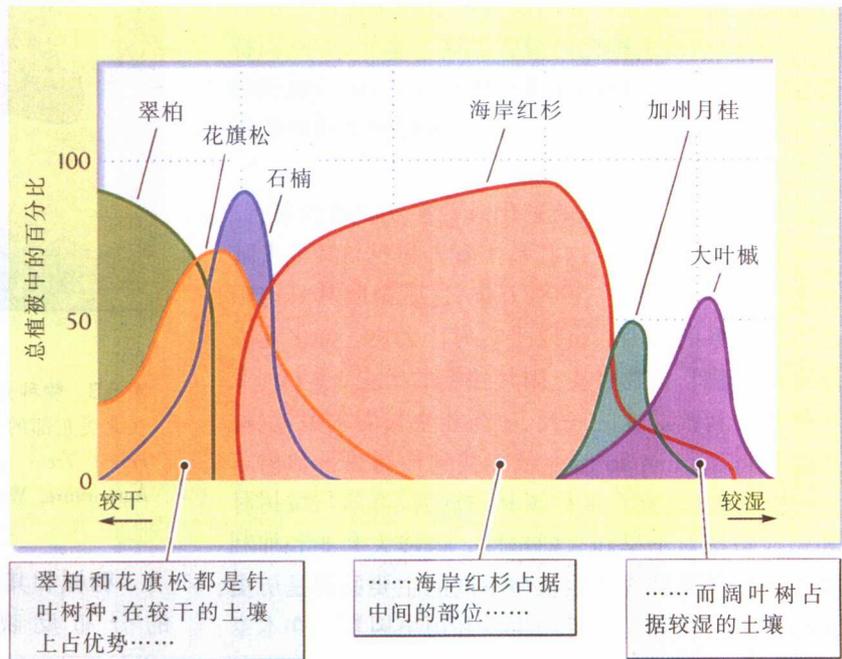
排水良好、含钙量更高(也就是酸性低)的土壤上。银槭在美国东部广泛分布,且更常见于俄亥俄和密西西比河流域湿润、排水良好的土壤上。红花槭在潮湿、沼泽化的环境及干旱、发育不良的土壤上生长最好,这些都是限制其他种类生长的极端环境条件。

即此种植物生长得最好的地点类型(图 5.5)。海岸红杉在湿度梯度的中部占据优势,时常形成纯林。雪松、花旗松和石楠——一种具有小的带刺叶片的阔叶常绿植物——生长在湿度梯度更干旱的一端。落叶树种大叶槭和阔叶常绿的加州月桂树一起占据了更湿的一端。

地形和土壤的变化影响着当地植物的分布

植物的分布反映出许多因子的效应,这些因子随不同的距离尺度而变化。在第 4 章已看出,地形可引起小区域气候的局部变化,地质变化甚至可造成土壤特征在细微尺度上变化。影响植物分布的土壤特征被称为土壤因子(edaphic factors)。这些因子在山区变动得最为强烈,生态学家也常至山区变化的生境去研究植物分布。

加利福尼亚北部沿岸山地有着形成多种植物群落的自然条件,从海岸的查帕拉群落到高大的花旗松(Douglas fir)和红杉(redwood)针叶林。把这些地点按水分的可利用性进行分级时,每种植物沿各点的分布反映出明显的最适条件(optimum)——



翠柏和花旗松都是针叶树种,在较干的土壤上占优势……

……海岸红杉占据中间的部位……

……而阔叶树占据较湿的土壤

图 5.5 植物的分布反映其最适环境条件。加利福尼亚北部海岸地区的树种分布在不同的最小可利用土壤湿度梯度上 [引自 R. H. Waring and J. Major, *Ecological Monographs* 34:167~215 (1964)]

网上
更多

土壤特化。为什么植物种类受限于特定的土壤类型?



形态和功能的 适应与环境吻合

生物的适应不易与其生活的环境分开。在水沟和泥沼等停滞水环境中生活的昆虫幼虫,在缺氧条件下,比其生活在气体充足的溪流和河流中的近亲存活时间更长;生活在高潮带的海蜗牛常暴露在空气中,比低潮带的种类更能忍受干燥。这些都是特化(specialization),或使生物适应特定环境条件的例子。物种特化的范围或宽或窄,耐受范围相对狭窄的物种称为特化种(specialists);那些耐受范围广的物种称为泛化种(generalists)。比较中生环境中落叶树种与沙漠植物的叶片,前者的典型特征是宽而薄,具有吸收阳光的较大表面积,而沙漠树种有小而细裂的叶片(图5.6),或者有时根本没有(仙人掌依靠茎进行光合作用;其叶片变为具有保护功能的刺)。叶片在沙漠的太阳下变热,其叶缘是散热最为迅速的结构,叶缘的气流扰乱静止空气的隔热层。叶缘越多,叶片越凉爽,每单位光合面积的失水量也越低。叶片小意味着其大部分都更靠近叶缘。

加利福尼亚南部的海岸鼠尾草和查帕拉群落植物在形态和生活方式上截然不同,是由于其各自的生存环境中水胁迫程度不同(表5.1)。查帕拉群落的比

海岸鼠尾草高,因而也就更为凉爽和湿润。这两种植物都须经受很长的夏季干早期,但鼠尾草生境中土壤的水胁迫更严重。海岸鼠尾草具有典型的浅根系和小而细的叶(图5.7)。这样多数海岸鼠尾草种类在夏季干早期会落叶也就不足为奇了。查帕拉植物的根系深,常沿着细小的裂缝和裂口伸入至母岩,它们厚厚的常绿叶片具有蜡质层能减少水分丧失。鼠尾草和查帕拉植物发生了不同的特化。黑鼠尾草仅在冬季和早春的雨季生长旺盛,其叶片具有高光合速率和高生长速率,但一旦土壤水分变稀少,光合速率和生长速率便都降低,植株进入休眠状态。所以黑鼠尾草对短暂湿润的地中海

表 5.1 南加利福尼亚的查帕拉植被与海岸鼠尾草植被的特征比较

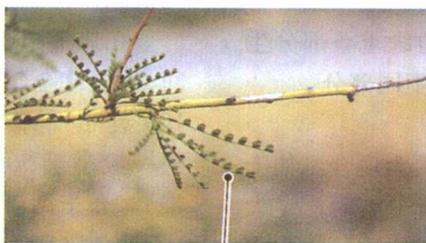
特征	植被类型	
	查帕拉植被	海岸鼠尾草植被
根系	深	浅
叶片	常绿	夏季落叶
叶片平均宿存期/月	12	6.0
叶片平均大小/cm ²	12.6	4.5
叶片重量(干重)g·dm ⁻² *	1.8	1.0
最大蒸腾量/g H ₂ O·dm ² ·h ⁻¹	0.34	0.94
最大光合速率/mg C·dm ² ·h ⁻¹	3.9	8.3
CO ₂ 年相对固定量	49.8	46.8

引自:A. T. Harrison, E. Small, and H. A. Mooney, *Ecology* 54: 869~875(1971); H. A. Mooney and E. L. Dunn, *Am. Nat.* 104:447~453(1970)

*dm=分米(10 cm)



牧豆树(*Prosopis*)复叶上分出的小叶有助于散热



假紫金(*Cercidium paloverde*——西班牙语意指“绿色的枝”)的这种适应更进一步:小叶非常细小,有刺的枝上含叶绿素,植物的光合作用主要在此进行



麻疯树(*Jatropha*)不像大多数荒漠植物,它具有宽阔多汁的叶片,仅在夏季的雨季中生长数星期

图 5.6 荒漠植物的叶片适应干热环境。亚里桑那 Sonoran 荒漠的这三个物种都具有对抗荒漠环境的适应(R. E. Ricklefs 摄)

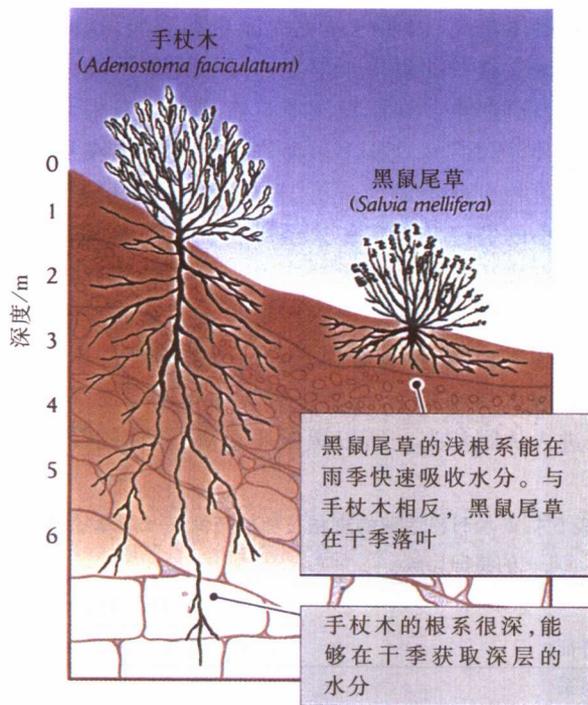


图 5.7 植物的适应与其环境吻合。手杖木 (*Adenostoma fasciculatum*)——一种查帕拉植物(左)和黑鼠尾草(black sage, *Salvia mellifera*)——海岸鼠尾草群落的成员之一(右)的根系剖面图表明对水分不同胁迫水平的不同适应 [引自 H. Hellmers et al., *Ecology* 36: 667~678(1955)]

冬季气候产生特化。手杖木(chamise)和其他查帕拉植物可利用较深层土壤中十分有限的水分,这些水分保留一年以上。但查帕拉植物却不能像海岸鼠尾草植物一样利用冬季表土层中充沛的水分。

网上
更多

利用不同资源共同生活。查帕拉群落和海岸鼠尾草在其分布区边缘重叠部分生长在一起,它们利用环境的不同部分。

特定的植物种类使环境变得对其更为适合。如上一章所见,松树、云杉和冷杉坚硬的针叶分解时产生大量有机酸。在灰壤化条件下,有机酸把矿物质从土壤中淋溶掉,使得土壤变得比以前更为贫瘠。针叶树种耐受这些条件的能力比阔叶树种强。因此,这两类植被对土壤条件不同的影响使落叶林和针叶林边界变得明显。

这些例子重点阐明的是,生长型与环境条件紧密联系。就陆生植物而言,较大的生长型常具有竞争优势,因为它们遮蔽了较小的生长型。但它们也需要更湿润的土壤。因此,水分的可利用性是决定陆地生物群系

特征和分布的先决因素也就不足为奇了。因为热量影响水胁迫和水分可利用性,因此温度和降水都是生物群落边界的重要决定因子。



气候确定了陆地生物群系的边界

最广为采用的气候分类方案之一是由德国生态学家 Heinrich Walter 建立的气候带(climate zone)系统(图 5.8)。这一系统基于全年的温度和降水过程,将全球分成主要的 9 个带,每个气候带及其标志性植被的主要特性见图 5.8。界定气候带的温度和降水量的值,与决定植物形态特别重要的因子即湿度与寒冷胁迫条件相对应。例如在热带,热带气候带与赤道气候带的区别在于,前者在一个明显的干季中出现水分胁迫。亚热带气候带存在持续的水分胁迫。这三种气候带的典型植被分别为常绿雨林、落叶林或稀树草原和荒漠灌丛。下面我们将更详细地讨论 Walter 的气候带。

康奈尔大学的生态学家 Robert H. Whittaker 采用另一种方法来研究陆地生物群系与气候变量间的关系。Whittaker 用植被结构来定义生物群系,并设计了一个简单的气候图,用相应的平均温度和降水量绘出主要生物群系的大致边界(图 5.9)。其结果与 Walter 的方案相似。在 Whittaker 的图上,地球上的多数地方落在一个三角区域内,其三个角代表着温暖——湿润、温暖干旱和凉爽干旱的气候。(高降雨的寒冷区域稀少,因为低温时水分不会迅速蒸发,并且寒冷地区的大气仅能保持少量水蒸气。)

在热带和亚热带地区,平均温度在 20℃与 30℃之间,植被从全年湿润年降雨量一般超过 2 500 mm(约 100 英寸)的雨林(Walter 的赤道气候带),到年降雨量一般小于 500 mm 的沙荒漠(Walter 的亚热带气候带)。介于两者间的气候生长着季节林(1 500~2 500 mm 的年降雨量),这里有些或全部树木在干季落叶,或者是灌丛和稀树草原(500~1 500 mm 的年降雨量)。

随降雨量变化,温带地区也有类似热带群落的 4 种植物群落:雨林、季节森林、疏林/灌木林和草原/荒漠。但是,在高纬度地区,降水量从一个地点到另一个地点变化很小,以致气候引起的植被类型分化很小。在年均温度低于-5℃的地方,所有植被可能都成为一种——冻原。

生物群系名称	气候带	植被
热带雨林	I 赤道气候带:持续湿润且没有温度的季节性变化	常绿热带雨林
热带季节林/萨瓦纳	II 热带气候带:夏季的雨季和“冬季”的干季	季节林、灌丛或萨瓦纳
亚热带荒漠	III 亚热带气候带(热荒漠):高度季节性和干旱的气候	具相当开阔裸地的荒漠植被
疏林/灌木林	IV 地中海气候带:冬季的雨季和夏季的干燥	硬叶(干旱适应)、对霜冻敏感的灌木林和疏林
温带雨林	V 暖温带气候带:偶尔有霜冻,夏季降水量最大	温带常绿林,对霜冻有点敏感
温带季节林	VI 南温带气候带:气候温和,冬季有冰冻	抗霜冻的温带落叶林
温带草原/荒漠	VII 大陆性气候带(冷荒漠):夏季干旱温暖或炎热,冬季寒冷	草原和温带荒漠
北方针叶林	VIII 北方气候带:气温较低,夏季凉爽,冬季漫长	常绿极耐霜冻的针叶林(泰加林)
冻原	IX 极地气候带:夏季短暂凉爽,冬季漫长寒冷	低矮的常绿植被,无乔木,生长在永久冻土上

图 5.8 Heinrich Walter 基于全年温度和降水划分全球气候带。左边一列给出了这些气候带在 Whittaker 的分类方案中的生物群系名称

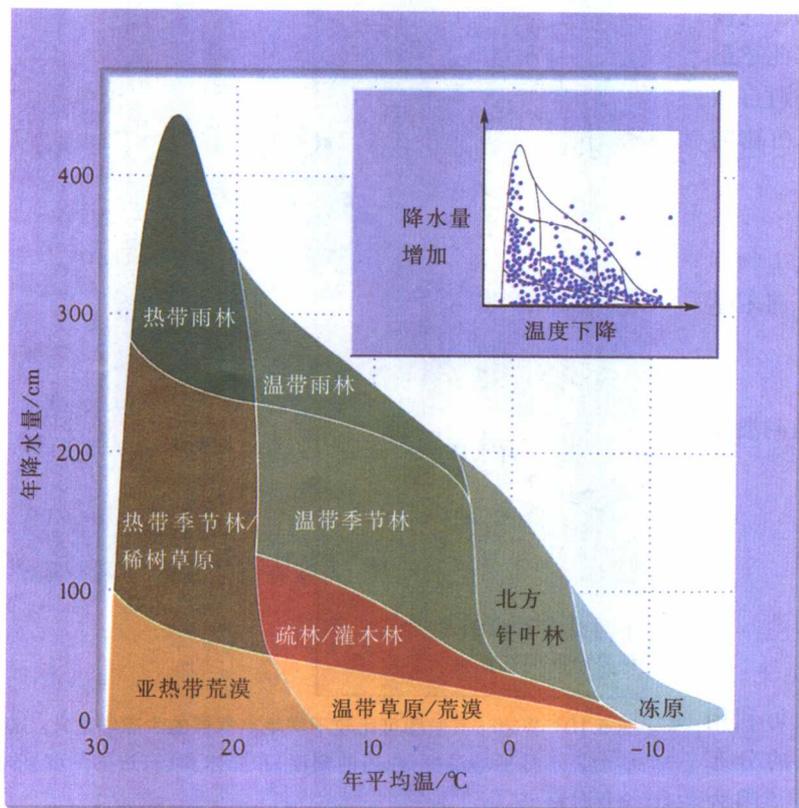


图 5.9 Whittaker 的生物群系按平均温度和降水量来划分。主图:Whittaker 根据年均温和年降水量确定所观察的植被类型间的界线。森林和荒漠生物群系之间的中间气候类型中,火、土壤和气候的季节性决定着发育为疏林、草原还是灌木林。插图:全球陆地区域取样点的年均温和年降水量基本上是均匀分布的,除了高山上的样点,多数点落在包括所有气候范围的三角区域[引自 R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2d ed., Macmillan, New York (1975)]

在每个温度幅度内降水谱带中更干旱的一端,火在植物群落的构建中起显著作用。在水分可利用性有间断和强季节性的地方火影响最大。荒漠和湿润森林不常起火:荒漠很少积累起作为燃料的植物碎屑,而湿润森林很少干燥得足以燃烧起来。草原和灌丛生物群系兼具丰富燃料与季节性干燥,使火经常发生。在这些生物群系中,火是所有群落成员必须适应的一个主导因子。事实上,许多植物都特化了:一些植物的种子萌发和幼苗生长需要火。在非洲稀树草原和北美草原的许多地方,经常发生的林火烧死树木的幼苗,阻止森林的扩张。如果不是林火的原因,当地的降水量能保证森林生长。燃烧有利于多年生禾草和双子叶草本植物,因其具有能在地下存活的延伸根系。当一地区经历火烧之后,禾草和双子叶草本萌生新茎秆,很快在地表建立起新的植被。如果没有频繁的林火,树木幼苗将生长起来,并最终荫蔽排斥掉稀树草原和北美草原植被。

就像其他所有的分类系统一样,除了看起来相似以外,生物群系间的边界也是模糊的。再有,并非所有的植物生长型以相同的方式对气候作出反应,如先前提到,在澳大利亚桉树可形成森林,但同样气候条件下,其他大陆仅能长成灌木和草原。最后,植物群落反映的因子不仅仅是温度和降雨,地形、土壤、林火、气候的季节变化和植食动物的采食都留下了印迹。此章最后在对主要陆生生物群系的回顾中将强调区别自然环境的特征,以及这些特征如何反映在优势植物的形态中。

网上更多

生物群系和动物形态。为什么生物群系的定义基于植物的优势生活型,而不是其中的动物居民?

网上更多

气候特征。气候的全面描述强调温度和水分可利用性的相互作用。



Walter 气候图区分出主要的陆地生物群系

温度和降水的相互作用决定了植物生长可利用的条件和资源。因此,地球上主要生物群系的分布与温度和降水格局相吻合,也就不足为奇了。因为

这种密切的关系,以一种既可反映水分可利用性,又考虑到全年温度和降水变化的方式来描述气候就显得十分重要。

Heinrich Walter 提出一种气候图,表达水分短缺和充沛的季节时期,因此可以比较不同地点间气候的生态学意义(图 5.10)。Walter 的气候图描绘了全年的月平均温度和降水量。当图中降水高于温度时,温度和降水的纵坐标刻度做调整,此时水分丰富,植物的生产量主要受温度限制。反之,当温度高于降水时,植物的生产量受水分可利用性限制。Walter 划分的刻度为月降水量,每刻度表示 20 mm,而月均温为 10°C。这样,大致而言,年平均温度 20°C 时,40 mm 的月降水量将为植物生长提供足够水分。下面,我们将用 Walter 气候图比较生物群系的特征。

各地区 Walter 气候带的气候图见图 5.11。在低纬度地区,气候带间干湿季的季节分布不同。赤道气候

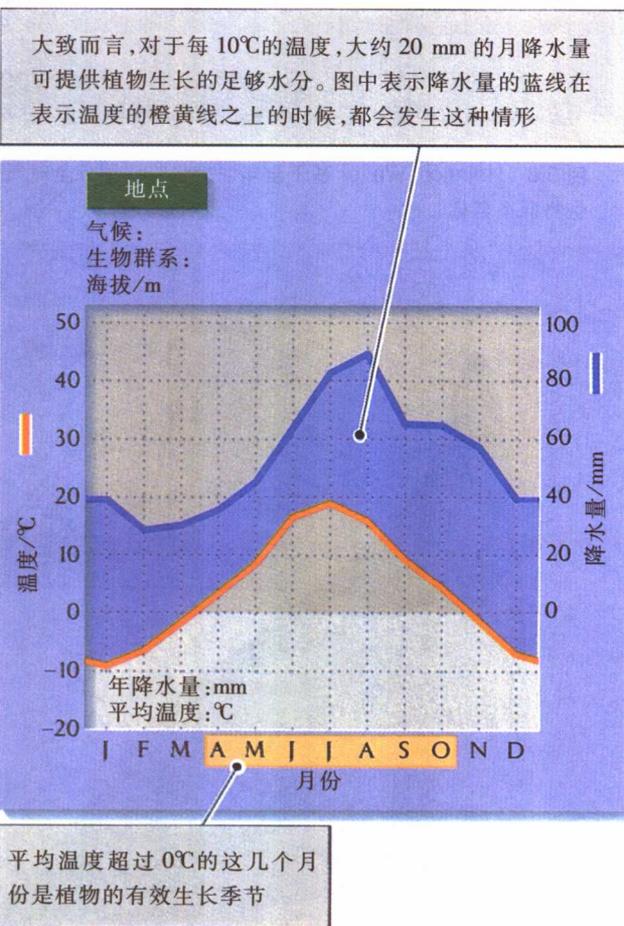


图 5.10 Walter 气候图可比较不同地点气候的生态学意义。这些图表示月平均温度(左边的刻度)和降水量(右边的刻度)的全年过程

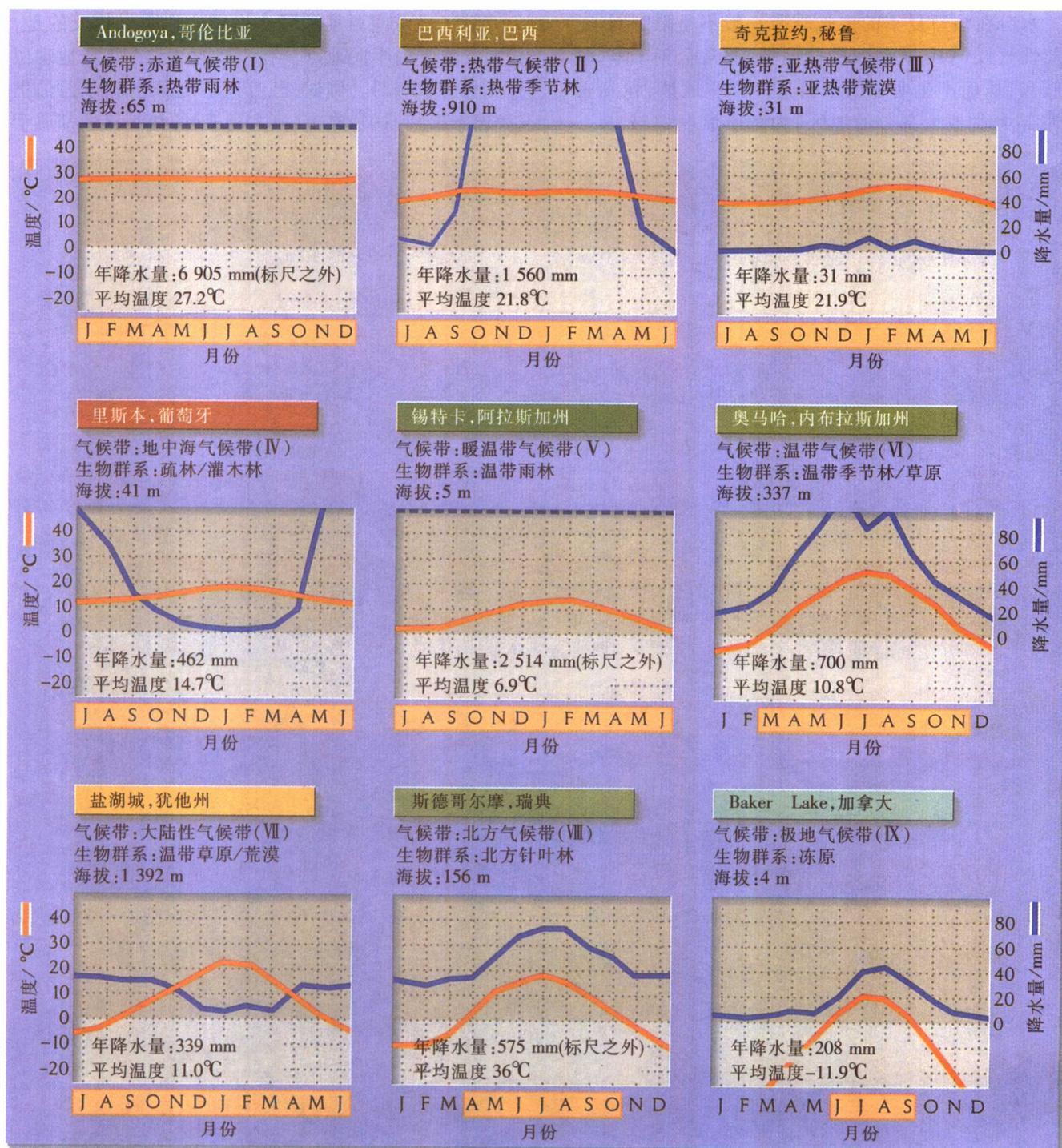


图 5.11 每个气候带都有其典型的季节性温度和降水格局。图中列出 9 种主要陆地气候带代表地区的气候图解。气候带 I 和气候带 V 图中顶端的蓝色虚线表示全年的月降水量都超过了 100 mm [引自 H. Walter and S.-W. Breckle, *Ecological Systems of Geobiosphere, I, Ecological Principles in Global Perspective*, Springer-Verlag, Berlin (1985)]

(气候带 I)如哥伦比亚的 Andagoya 没有季节之分,也就是说,那里全年都温暖湿润。亚热带气候(III),如秘鲁的奇克拉约全年温暖干旱。热带气候(II,巴西的巴西利亚)以夏季多雨为特征。地中海气候(IV,葡萄牙

的里斯本)为冬季多雨。阿拉斯加的锡特卡(暖温带, V),全年气候潮湿温和,生长的植被类型为常绿林。

气候带 VI-IX 出现在中纬度和高纬度地区,温度的季节性是一个主要因子。降水明显偏低,但因为低

温,水分在短暂夏季的生长季节一般不是限制因子。大陆性气候(VII,犹他州的盐湖城)通常全年干旱,夏季暖和,从而产生明显的水胁迫。这些地区,包括美国西部大盆地大部分的地区,为荒漠灌丛植被。

与气候带间温度和降水格局变化明显相反的是,相同气候带内不同地点具有相似的气候,这与地理位置无关(图 5.12)。例如,巴西利亚(巴西)、索尔兹伯里(津巴布韦)和达尔文市(澳大利亚)的热带气候都属于

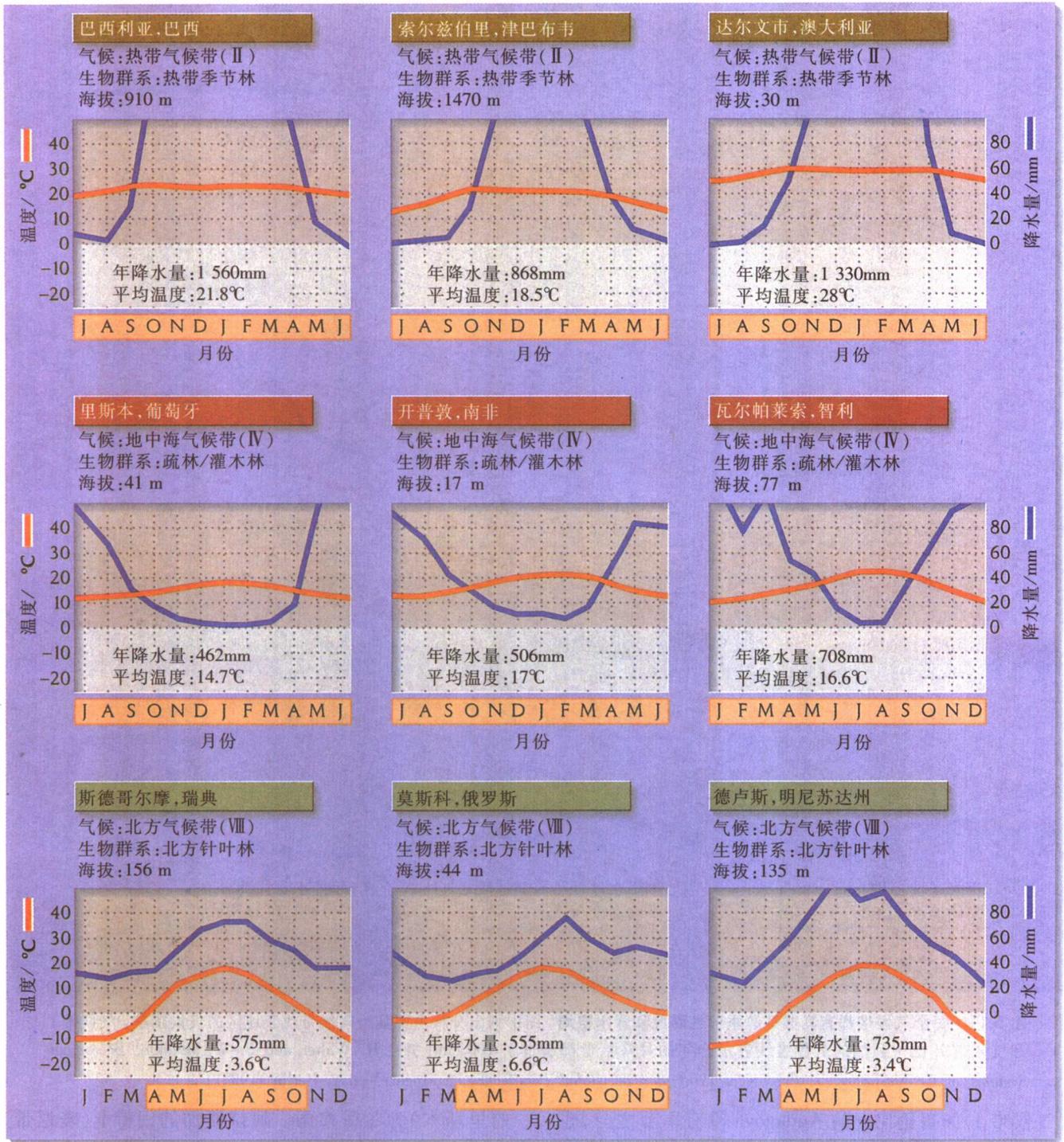


图 5.12 相同气候带内不同地区具有相似的气候格局。三个陆地气候带内三个地点的气候图说明了气候的一致性。在每个带的三个地区上发现的生物群系都是相同的[引自 H. Walter and S.-W. Breckle, *Ecological Systems of Geobiosphere, 1, Ecological Principles in Global Perspective*, Springer-Verlag, Berlin (1985)]

全年温暖和夏季降雨的气候带 II。在这些地方,植被为落叶林,降水特别低的地方,逐步过渡为萨瓦纳。每个气候带内相似的气候格局中生长着特征性植被,这些植被可定义生物群系类型,使我们在任何地区容易识别出生态系统的一般特征。

生物群系的全球分布与地球上温度与降水的格局相吻合(图 5.13)。我们将按下面的一系列插图,来看看每个主要气候带中的生物群系及其一般生态特征。因为这本书的多数读者生活在所谓的温带,我们就从温带讲起。



温带气候带的年均温度 在 5~20°C 之间

低海拔地区温带气候的特征为年均温在 5~20°C 之间。这种气候大致分布在北美的北纬 30° 至

45° 之间和欧洲的北纬 40°~60° 之间,因墨西哥湾洋流而变暖和。霜冻是整个温带的一个重要因子,甚至可能是一个决定性因子。在温带,主要是降水总量及其季节性引起生物群系差异,尽管无霜期即生长季节 (growth season) 的长短和霜冻的严重性同样重要。

温带季节林生物群系(气候带 VI)

温带季节林生物群系常称为落叶林,出现在冬季冰冻但温和的气候条件下。在北美,这一生物群系主要见于美国东部和加拿大南部;在欧洲和东亚也广为分布(图 5.14)。南半球(新西兰和智利南部)的落叶林较少,因为那里相对较小的大陆面积在中纬度地区形成更为温和的冬季气温。生长季节的长度从高纬度地区的 130 d 变化到较低纬度地区的 180 d。降水量常超过蒸发与蒸腾,结果水分趋于向土壤下层移动,并以地下水、形成地表溪流和河流从景观中流走。土壤被灰壤

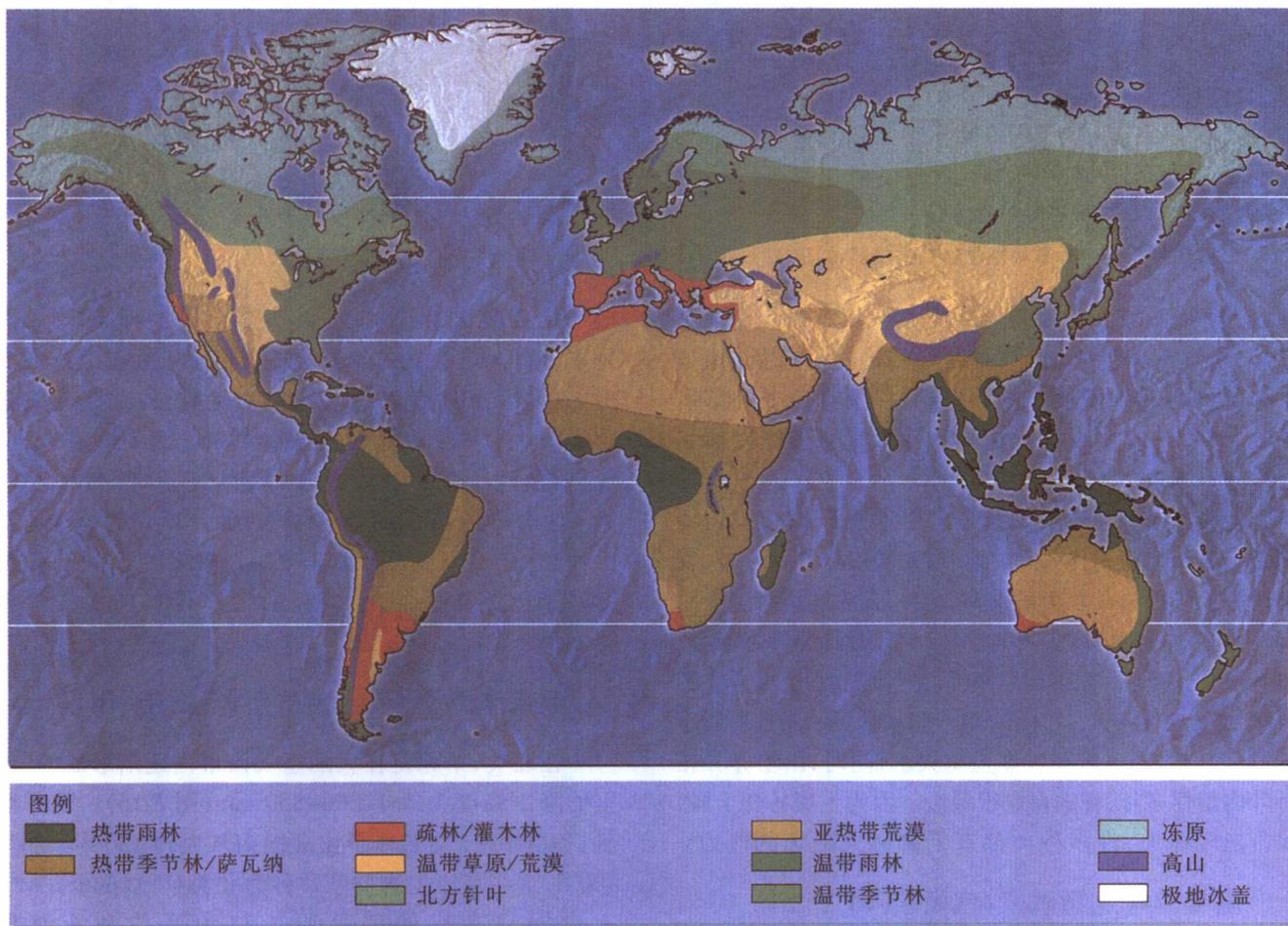


图 5.13 主要生物群系的全球分布图

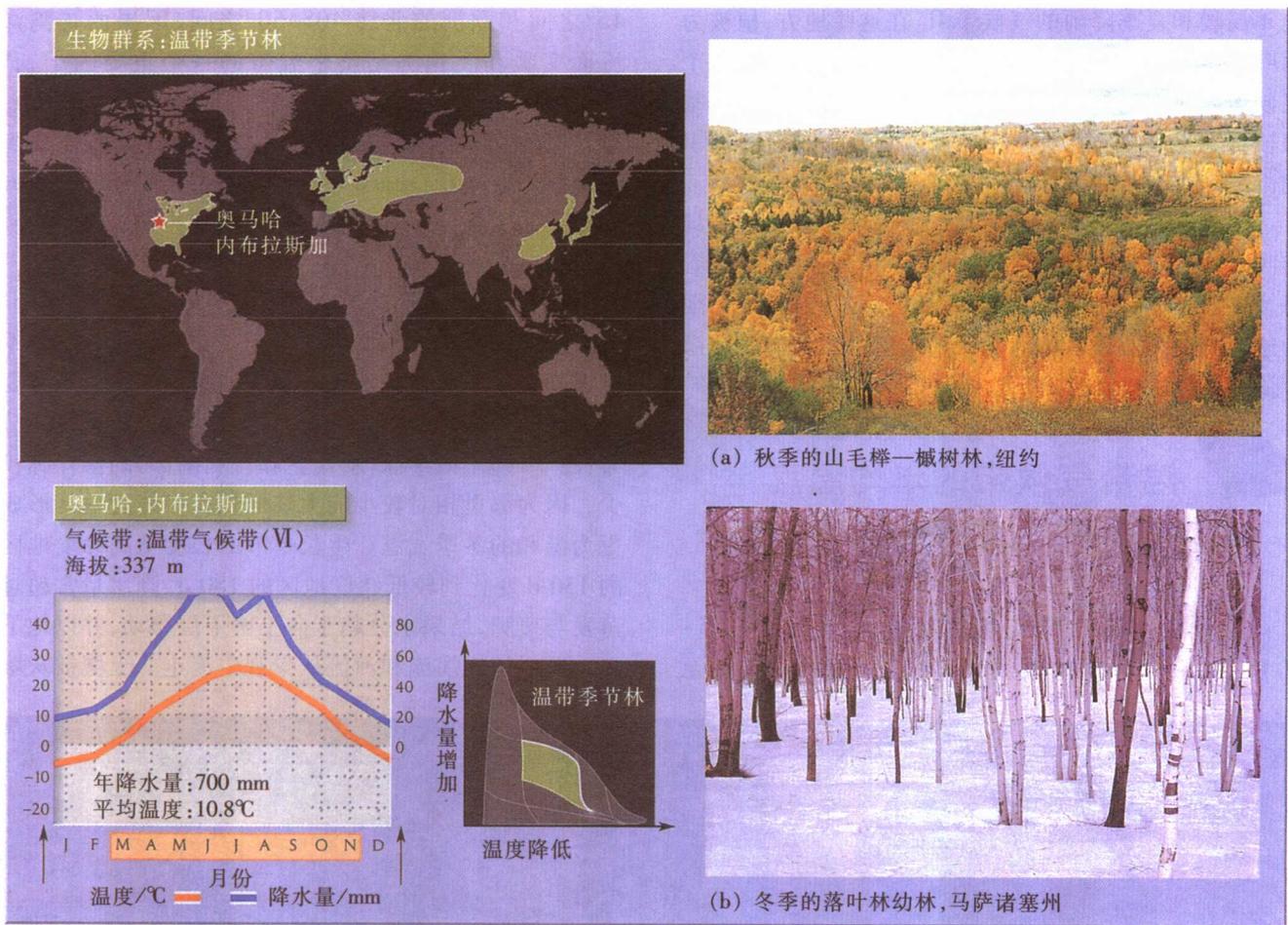


图 5.14 温带季节林生物群系的主要特征(R. E. Ricklefs 摄)

化,有轻微偏酸和适度淋溶的趋势,因为富含有机腐殖质,土壤呈棕色。落叶树种是优势植物生长型。植被常包括优势乔木下较小的乔灌木,以及林地上的草本植物,其中许多草本植物在早春乔木完全展叶以前完成生长和开花。

温带季节林生物群系分布于更暖更干燥的地区,特别是土壤沙化和养分贫乏的地方,一般发育为针叶林,以松树为优势种。在北美最重要的群系是大西洋沿岸平原和美国墨西哥湾地区各州的松林,美国西部高海拔地区也有松林分布。因为美国东南部的气候温暖,土壤常为砖红壤,养分含量较低,较低的养分和水的可利用性有利于常绿针叶树种,这些树种能抵御失水,同时,由于养分在针叶内留存多年,释放得也很缓慢。因为土壤易变干燥,经常出现林火,许多种类都有抵御林火破坏的能力。

温带雨林生物群系(气候带 V)

在北美西北部沿岸,以及智利南部、新西兰和塔

斯马尼亚暖温带气候地区,冬季温和、丰富的降雨和夏季云雾为高大的常绿林创造了条件(图 5.15)。在北美,这些森林向南以海岸红杉为优势,向北以花旗松为优势。乔木常高达 60~70 m,可以长到 100 m 以上。现在还不太清楚为什么这些地区以针叶树种为优势,但化石记录显示这些植物组合相当古老,是新生代(大约 7 000 万年前)时期分布更为广泛的森林的残留。与热带的雨林不同,温带雨林的多样性显著偏低。

温带草原/荒漠生物群系(气候带 VII)

在北美,草原是在大陆型气候带内逐渐形成的,那里的降雨幅度为每年 300~850 mm(图 5.16)。夏季湿热,冬季寒冷。生长季节由北向南从大约 120 d 增加至 300 d。这些草原生物群系常称为北美草原(prairie)。中亚也同样有广阔的草原,称为西伯利亚草原(steppe)。因为降水很少,有机碎屑不会迅速分解,土

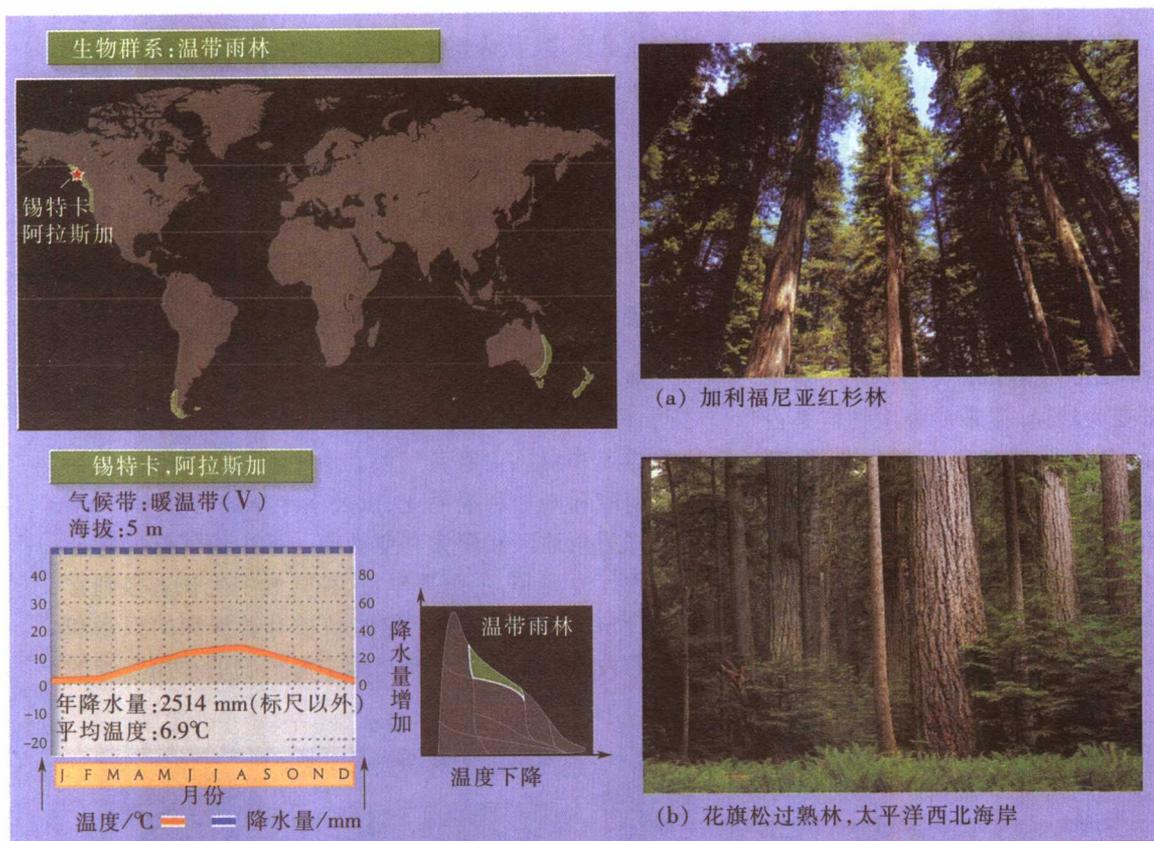


图 5.15 温带雨林生物群系的主要特征 [照片(a)由 PhotoSphere Images 摄/PictureQuest, (b)Tom & Pat Leeson 摄/Photo Researchers]

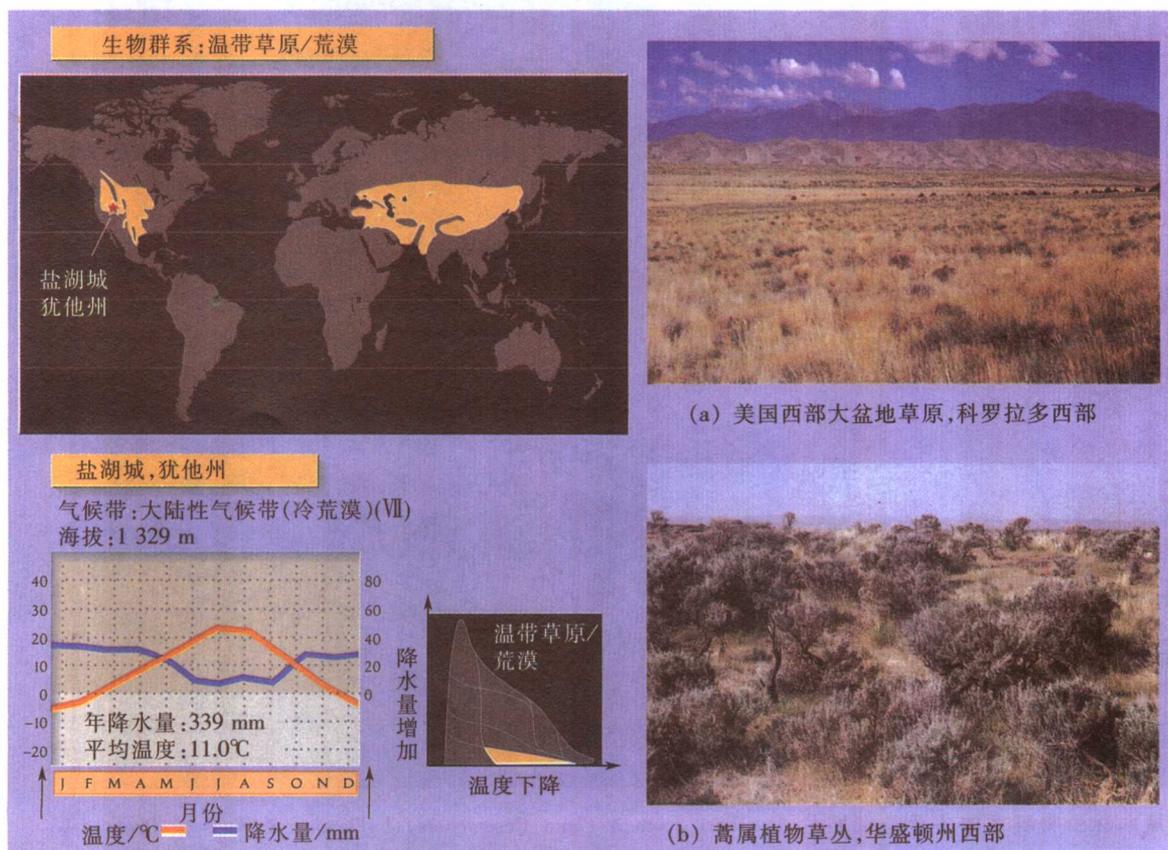


图 5.16 温带草原/荒漠生物群系的主要特征(R. E. Ricklefs 摄)

壤含有丰富的有机质。北美草原土活性低,属于松软土组,淋溶不严重,同样富含养分,这里的植被以禾草为优势,在草原生物群系湿润的地区可长至2 m以上,在较干旱的地区不到20 cm。这里也有丰富的非禾草的草本植物。火烧是影响草原的主要因素,特别是在夏末生境变干的地方,多数草原物种都有抗火烧的地下茎,或者根茎(rhizomes),可重新萌发出枝叶,或者有抗火烧的种子。

在降雨幅度为每年250~500 mm,冬季寒冷,夏季炎热的地方,草原逐步变为沙漠。温带沙漠生物群系占据了美国西部大盆地的多数地方。在此区域的北部,蒿(*Artemisia*)是一种优势植物,但向南和稍微湿润的土壤上,以广布的桧树和矮松为优势,形成高不到10 m的敞开林地和稀疏的禾草。在这些温带荒漠中,多数年份中生境的蒸发量和蒸腾潜势超过了降水量,因此土壤干燥,少有水分能渗透土壤形成溪流和河流。在水分经

常穿流的深度,从表层土淋溶出来的碳酸钙易在土壤中积累下来。火烧在温带荒漠很少发生,因为生境产生的可燃物太少。但是,因为植物群落的生产力低,牧食对植被具有较强的选择压力,以至有利于那些不能作好饲料的灌木的持续生存。事实上,美国西部和世界上其他地方的许多温带草原因过渡放牧转而变成了沙漠。

疏林/灌木林生物群系(气候带 IV)

地中海气候带分布在赤道南纬或北纬度30°~40°之间,而且在欧洲纬度要偏高一点,大陆板块西边,寒冷的洋流和海风主宰着气候。地中海气候分布于北半球的南欧和南加利福尼亚,以及南半球的智利中部、南非的好望角地区和澳大利亚西南。地中海气候的特征为冬季气温温和,冬雨夏旱。这种气候中生长着多刺常绿1~3 m高的灌丛植被,这些植被有着深深的根系和抗旱的枝叶(图5.17)。典型地中海植物的小而坚硬的

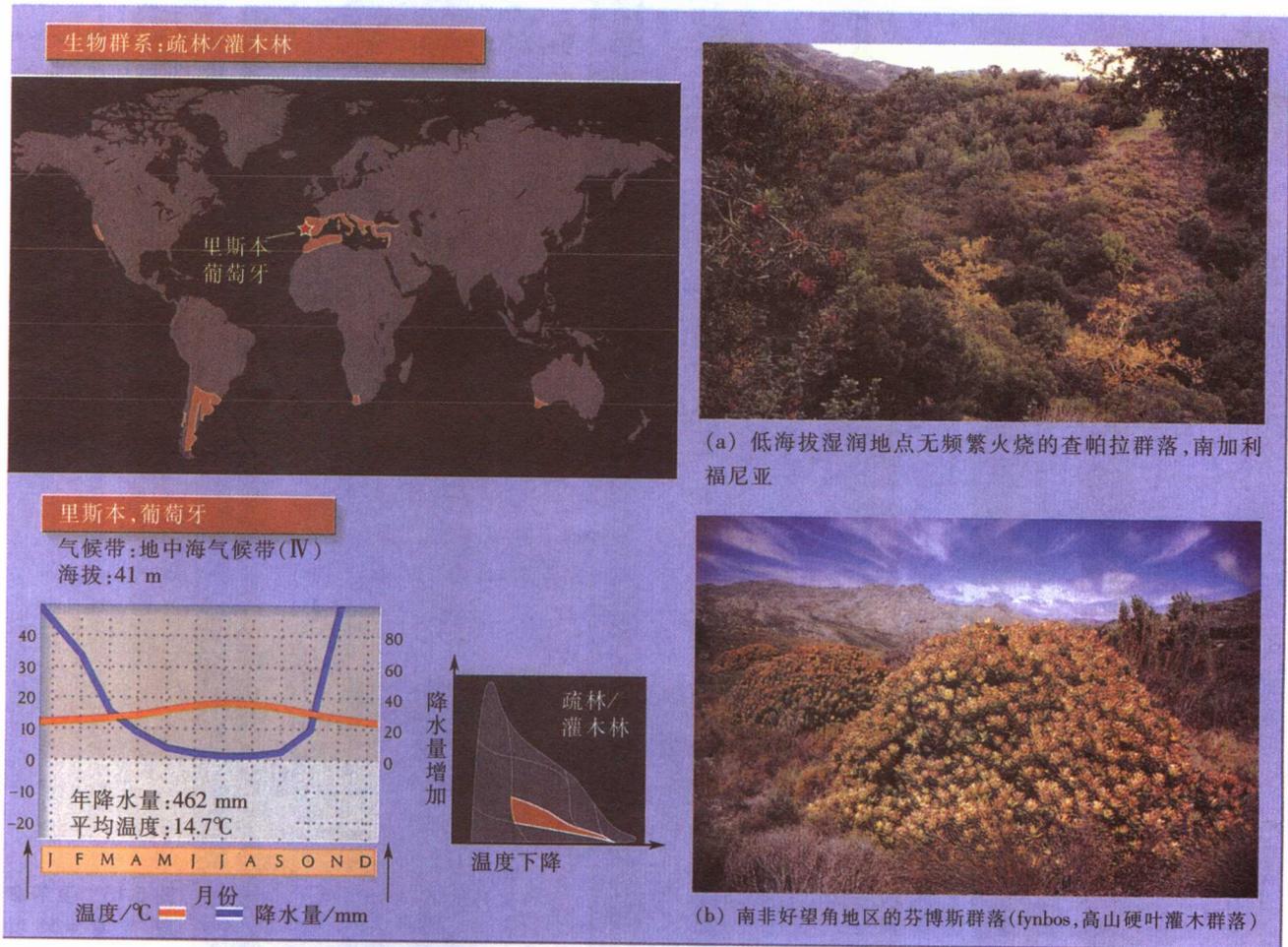


图 5.17 疏林/灌木林生物群系的主要特征照片 [(a)Earl Scott 摄/Photo Researchers, (b)Fletcher & Bayis 摄/Photo Researchers]

叶片使这种植被被特称为硬叶(sclerophyllous, 叶片坚硬)植被。林火在疏林/灌木林生物群系很常见,许多植物有抗火的种子和过火后很快重新萌生的根茎。

亚热带荒漠生物群系(气候带 III)

人们所称的荒漠差异很大。许多人称美国西部的内陆盆地(Great Basin)和中亚的干旱地区为荒漠—戈壁荒漠是大家都很熟悉的一个名字。但是这些“荒漠”气候落在 Walter 的大陆性气候带内,以降水少和寒冬为特征。相反,亚热带荒漠(图 5.18)发育在赤道南北纬度 20°~30°的地区,这些地区的大气压高,降雨非常稀少(少于 250 mm),生长季节较长。因为降雨较少,亚热带荒漠的土壤(早成土, aridosols)土层浅,实际上缺乏有机质,pH 为中性。在水分穿透的极限约 1 m 或更少的土层中,常发育成不透水的硬磐。美国西部内陆盆地(大陆性气候)的荒漠以藎属植物为优势,而在

美国的亚热带荒漠却以产杂酚油植物构成的矮灌丛为主。湿润的地方出现大量的多汁仙人掌、灌丛和小乔木,诸如牧豆树和假紫荆。多数亚热带荒漠夏季降雨,此时许多草本的休眠种子萌发,迅速生长,在土壤再次变干以前完成繁殖。许多亚热带荒漠植物都不耐霜冻。本地区的物种多样性通常比温带干旱陆地的要高。

寒温带和极地气候带的年均温度低于 5℃



北方气候带和极地气候带的年均温度低于 5℃

北方针叶林生物群系(气候带 VIII)

大致以北美大陆北纬 50°和欧亚大陆北纬 60°为中心的宽广地带为北方林生物群系,常被称作泰加林

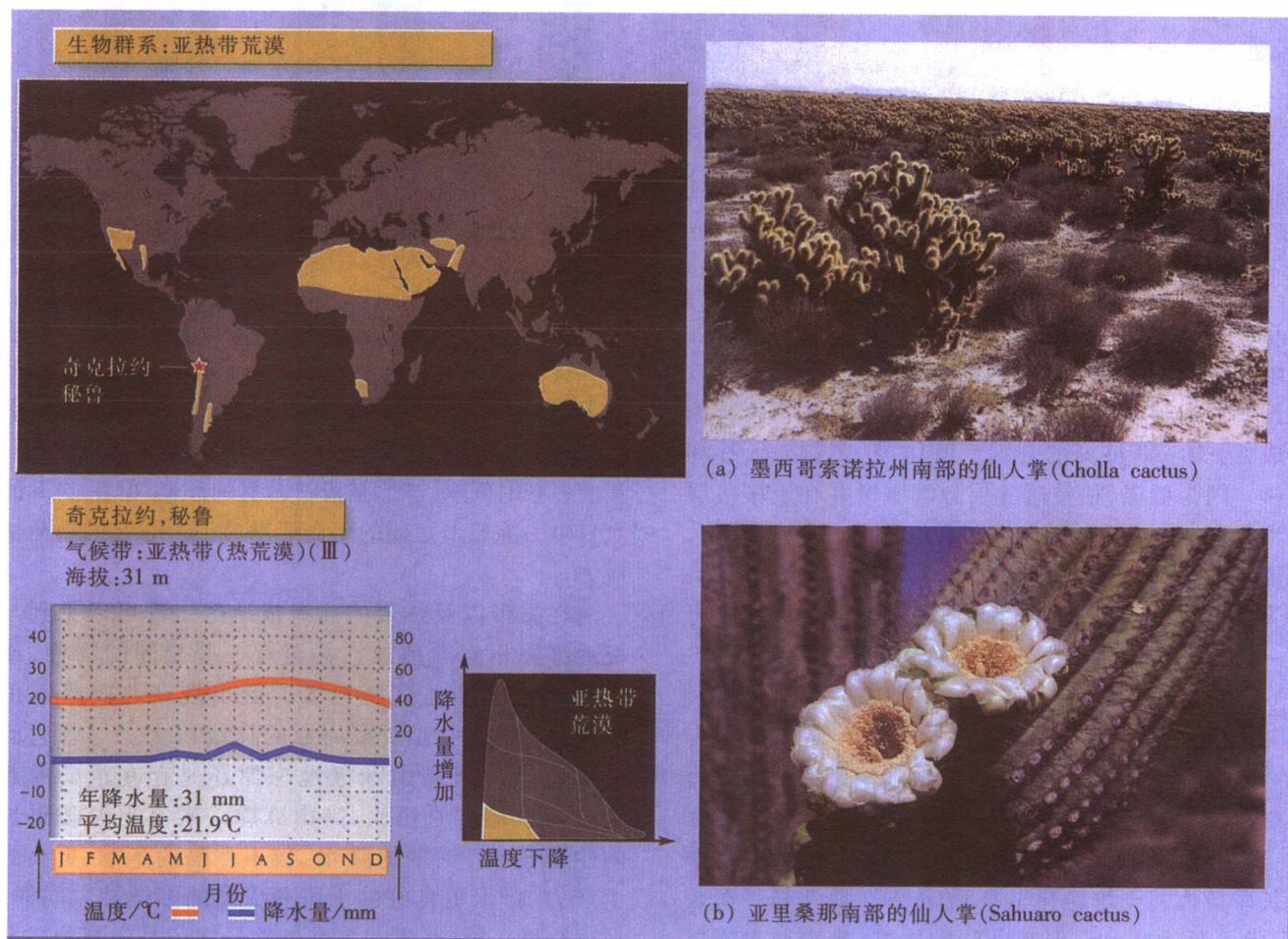


图 5.18 亚热带荒漠生物群落的主要特征 (R. E. Ricklefs 摄)

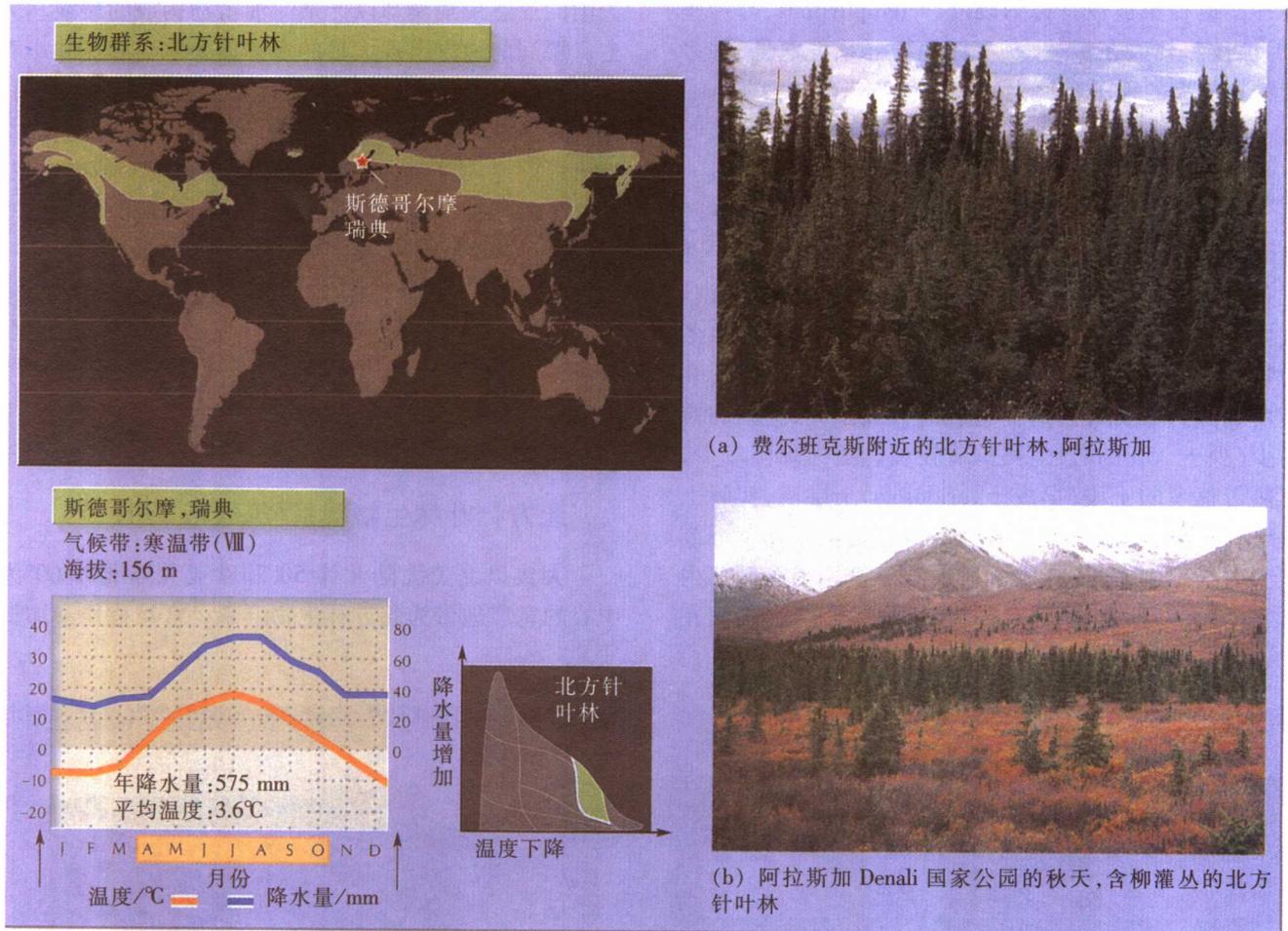


图 5.19 北方林生物群落的主要特征 (R. E. Ricklefs 摄)

(taiga)(图 5.19)。这里年均温低于 5°C , 冬季严寒。降水幅度为 $400\sim 1\,000\text{ mm}$, 因为蒸发量低, 土壤在多数生长季节都较湿润。植被由看似连绵不尽的浓密林地构成, 为 $10\sim 20\text{ m}$ 高的常绿针叶树种, 多数为云杉和冷杉。因为低温, 枯枝落叶层分解缓慢并在土壤表层积累起来。针叶落叶层产生的有机酸多, 使土壤酸化, 严重灰壤化, 肥力通常较低。生长季节很少达 100 d , 多为 50 d 左右。植被相当耐霜冻, 因为冬季温度可达 -60°C 。这一生物群系的物种多样性较低。

冻原生物群系(气候带 IX)

北方针叶林以北, 在称为极地气候带的地带内为极地冻原(arctic tundra), 无树的宽阔区域有永久冰冻的土层, 或永冻层(permafrost)(图 5.20)。短暂的夏季生长季节内, 土壤融化至 $0.5\sim 1\text{ m}$ 深。降水量一般较少, 常不足 600 mm , 但在低洼的地方, 排水被永冻层阻挡, 土壤可以在生长季节的多数时期保持水分饱和。

因为有机质含量高, 土壤易于酸化, 且养分较少。在这种养分贫乏的环境中, 植物枝叶多年宿存。多数植物是低矮、匍匐的木本灌木, 沿地面生长以便在冰雪的覆盖下获得保护。任何伸出雪面的部分都将被冰晶折断。在一年的多数时间里, 冻原是极端恶劣的环境, 但在 24 h 的夏日中, 冻原上短促的生命活动验证着非凡的生命适应力。

在温带以及热带的高海拔地区, 都可以见到与极地冻原相似的植被, 甚至有一些相同的物种, 或它们的近缘种。这些地区广泛出现在北美落基山脉, 特别是中亚西藏高原的树线以上。尽管它们有相似性, 但高山和极地冻原还是存在重要的差别。与极地冻原相比, 高山冻原一般有更温暖更长的生长季节、更多的降水、较不严酷的冬季、更高的生产力、排水更良好的土壤和更高的多样性。同样, 像高纬度一样, 恶劣的冬季条件最终还是限制着树木的生长。

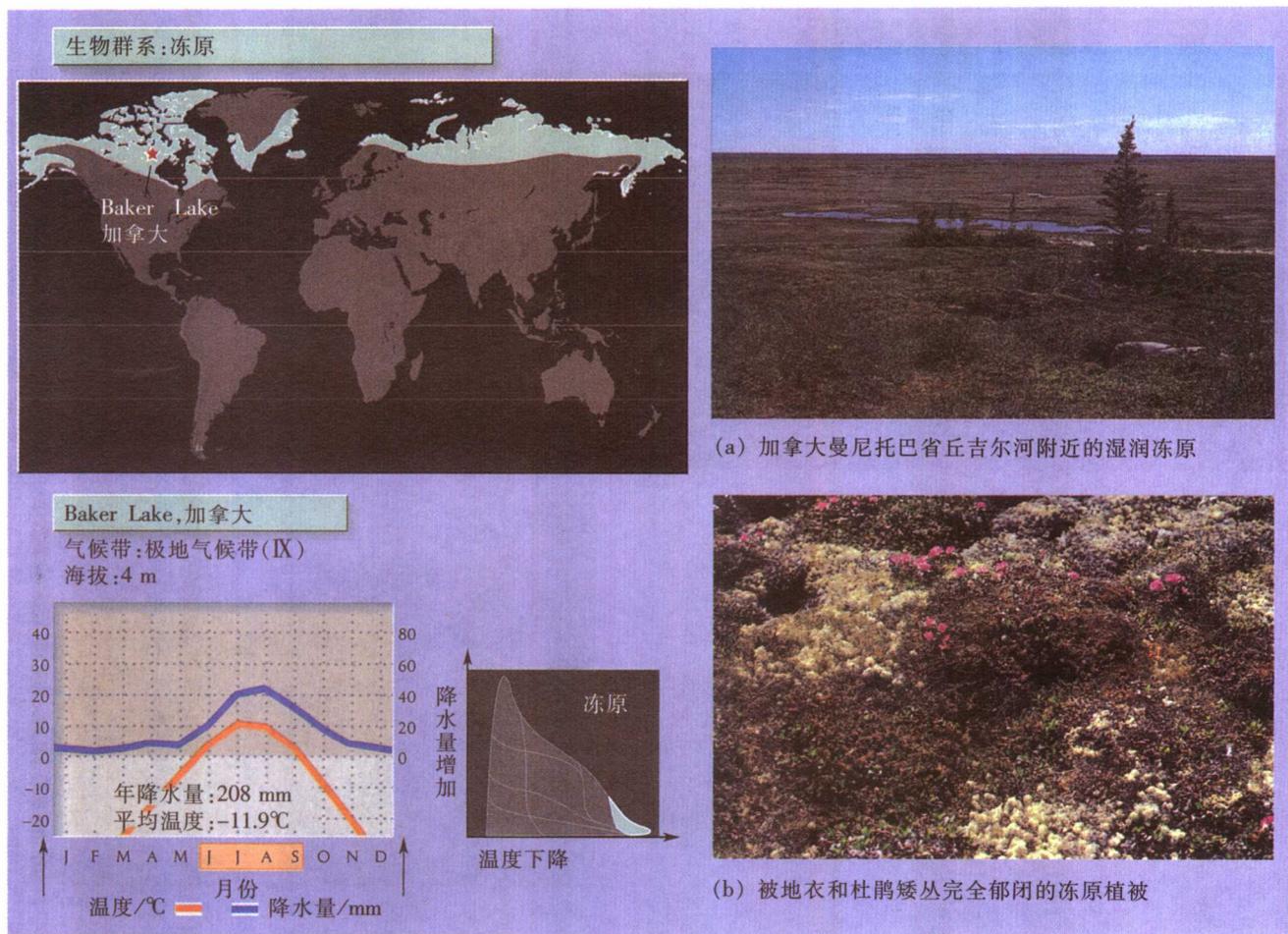


图 5.20 冻原生物群系的主要特征 (R. E. Ricklefs 摄)



赤道气候带和热带气候带的 年均温在 20℃以上

赤道附近 20° 的地区, 温度的日变化比全年的月均温变化大。海平面的平均温度一般超过 20℃。热带地区的环境以降雨的季节格局来划分。这就形成一个连续的植被梯度, 从潮湿无季节之分的雨林, 到季节森林, 灌丛, 萨瓦纳和荒漠。对热带生物群系来说霜冻不是一个因子, 甚至在高海拔地区, 热带的植物和动物一般都不能耐受冰冻。

热带雨林生物群系(气候带 I)

热带雨林发育的气候总是全年温暖, 年降水量大约 2 000 mm, 每个月的降水量不低于 100 mm。三个重要的热带地区都具备这些条件(图 5.21)。第一个地区

为美洲雨林, 包括南美的亚马孙和 Orinoco 盆地, 以及中美洲和巴西的大西洋沿岸。第二个地区为非洲雨林, 从西非最南端向东延伸穿过刚果河盆地的地区。第三个地区, 印度—马来西亚热带雨林涵盖东南亚地区(越南、泰国和马来半岛)及亚洲和澳大利亚之间的岛屿, 包括菲律宾、婆罗洲、新几内亚和澳大利亚沿岸的昆士兰。

热带雨林气候常在春分和秋分左右有两个降雨高峰, 这与阳光直射在南北回归线间赤道地区的时期相对应。雨林土壤特别古老, 为深度侵蚀的氧化土(oxisols)。因为土壤相对缺乏腐殖质和黏土, 呈现氧化铝和铁的红色, 保持养分的能力较低。尽管土壤养分较低, 但雨林植被以 30~40 m 的高大常绿乔木的连绵林冠(canopy)为主体, 并伴有突出木(emergent tree), 伸出林冠至 55 m。因其高度和暴露, 水分胁迫对突出木的作用较大, 即便在常绿雨林中也常为落叶树。热带雨林林冠下常有多个下木(understory)层, 含有更小的乔

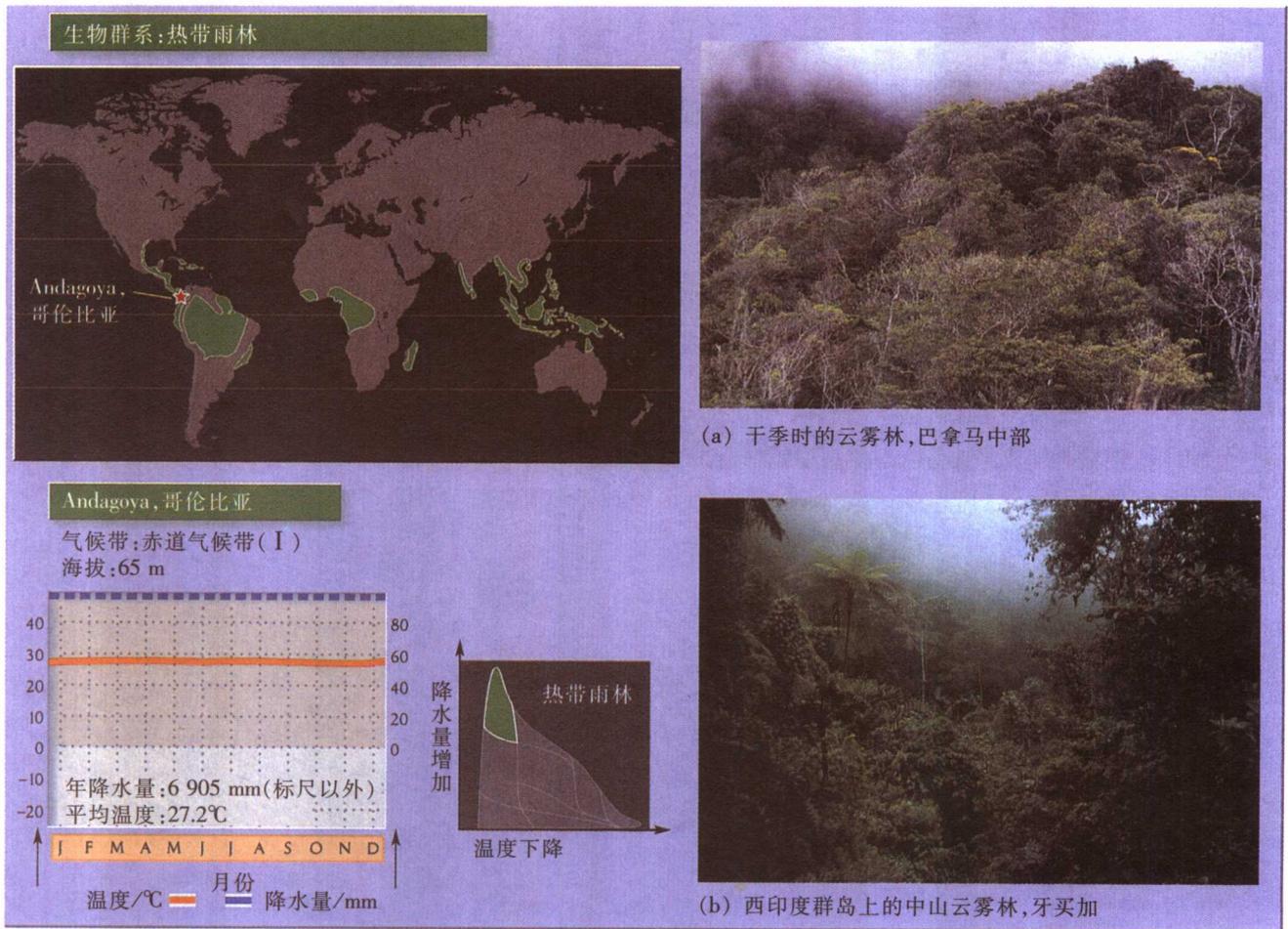


图 5.21 热带雨林生物群系的主要特征 (R. E. Ricklefs 摄)

木、灌木和草本,但它们通常十分稀疏,因为穿透林冠的阳光太少。攀缘的藤本植物(lianas),或木质藤本植物和附生植物(epiphytes)在森林的林冠非常显著,附生植物是生长在其他植物的枝条上,而不是在土壤中生根的植物(也被叫做空中植物,见图 1.7)。物种多样性比地球上的其他地区都高。

雨林单位面积的生物生产力超过了任何一种陆生生物群系,其现存生物量除温带雨林外,也是所有其他生物群系中最高的。因为持续的高温和丰富的降水,植物枯枝落叶层分解得很快,并且植被马上吸收释放的营养。这种快速的养分循环支持着雨林的高生产力,同时也使雨林生态系统对干扰极度脆弱。当热带雨林被砍伐以后,许多养分以木材的方式被装箱运走,或者化为烟烬。脆弱的土壤迅速侵蚀并淤塞溪流。在多数情况下,环境迅速退化,景观丧失原有的生产力。

热带季节林/萨瓦纳生物群系(气候带 II)

在距赤道纬度 10° 以外的热带地区,热带气候通常有一个明显的干季,相当于高纬度地区的冬季。这就是 Walter 的热带气候带。热带季节林以落叶乔木为优势,这些树木在水分胁迫的时期会落叶(图 5.22)。漫长而严酷的干季一般会导致植被低矮多刺,多刺的植株可免于牧食。较长的干旱导致形成干旱森林、多刺森林,最后在山脉或沿寒冷洋流的海岸雨影区形成真正的荒漠。如更湿润的热带环境一样,土壤易被强烈砖红土化,其养分贫乏。

萨瓦纳是伴有散生乔木的草原,在干旱的热带地区有大面积分布,特别在东非的高海拔地区。典型的年降雨量为 $900 \sim 1\,500$ mm,但最为干旱的三个或四个月的降雨量不到 50 mm。林火和牧食无疑在维持萨瓦纳生物群系的特征中起着重要作用,特别是在更为湿润

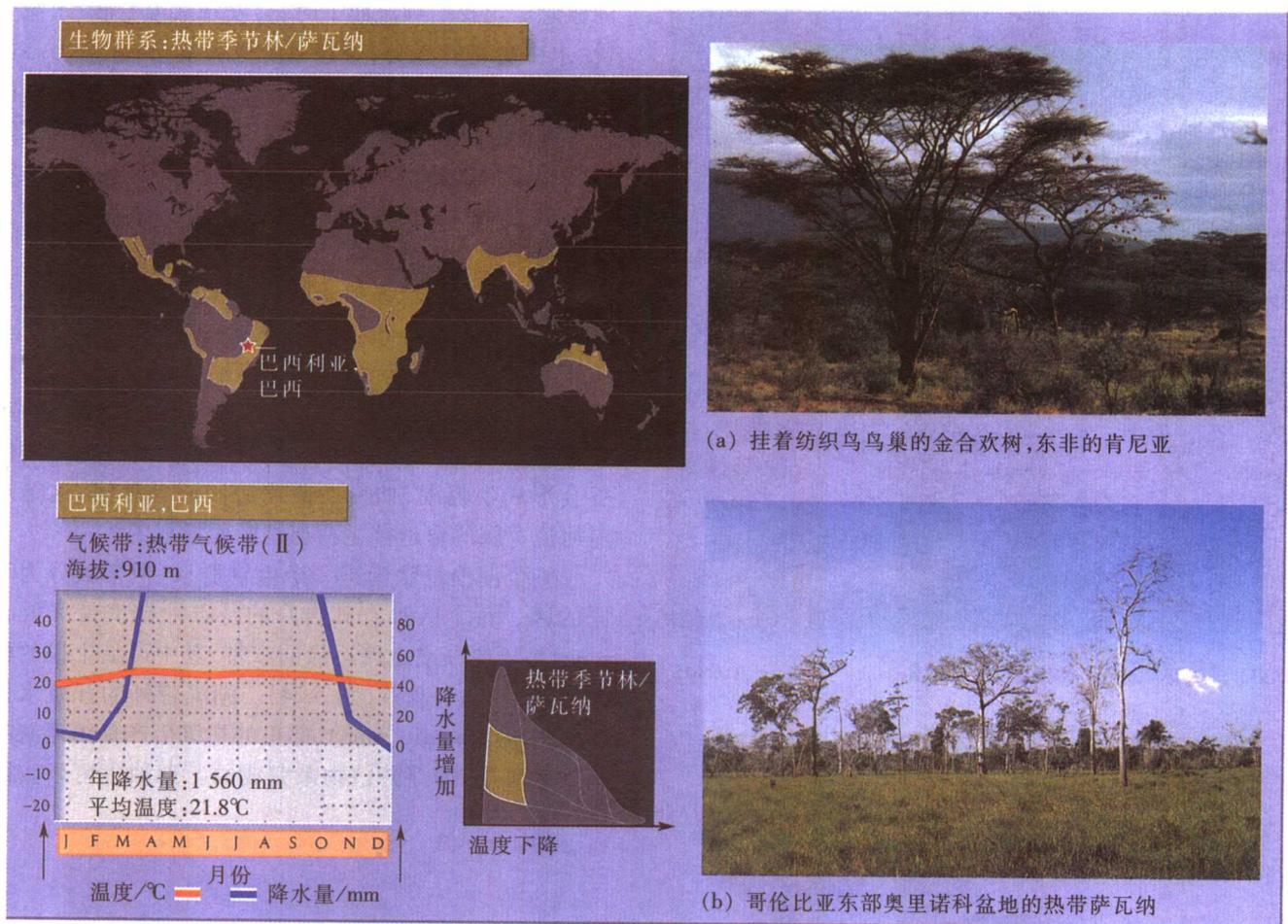


图 5.22 热带季节林/萨瓦纳生物群系的主要特征 (R. E. Ricklefs 摄)

的地区,因为在这两种因素的影响下,禾草可比其他植被类型长得更好。通常当萨瓦纳栖息地中的牧食和林火受到控制以后,干旱森林便开始发育。广阔的非洲萨瓦纳地区,其特征千万年来都受着人类活动的影响,包括火烧。



水生生态系统的生物群系概念需修正

生物群系的概念是为陆地生态系统提出的,陆地优势植被的生长型反映着气候条件。另外,陆地生态学家和水生生态学家对生态系统有各自的概念和描述术语。结果,水生“生物群系”并不没有适用于陆地生物群系这一术语的含义。事实上,以植被定义水生生物群系将是不可能的,因为许多水生生态系统的初级生产者单细胞的藻类,不能形成有结构特征的

“植被”。因此,水生系统分类主要依据这样一些物理特征,如盐分、水的运动和深度。水生环境主要有溪流、湖泊、河口湾和海洋,每种都能用多因素进一步划分。在任何降水量超过蒸发量和过量的水从地表排出的地方,将形成溪流(streams)。在小的溪流内,生态学家区分出急流(riffles)区和池塘(pools),前者为水流快速冲过岩石基质的地方,后者为流水缓慢的较深区域(图 5.23)。急流中的水含氧量高,而池塘易于沉积淤泥和有机质。小溪中的生产量以外来的(allochthonous)物质—有机物为主,如叶片,就是从外部进入水生生态系统的。溪流常有一条陆生植被的河岸带(riparian zone),这条带受季节性洪水和水位升高的影响。随着距离增加,溪流汇集在一起,形成河流。河流越大,其生产量也越来越多地靠自给自足,或是本地的(autochthonous)。

源头和河流系统的入海口间,环境和生态系统是连续变化的,形成了一个河流连续体(river continuum)

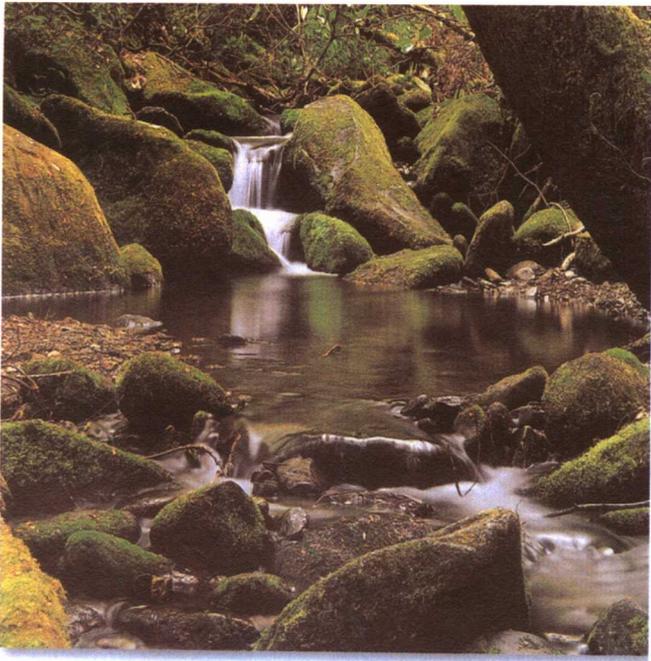


图 5.23 溪流环境分为急流和池塘 (Ed Reschke 摄/Peter Arnold)

的概念。当我们顺流而下时,会发现水温变暖、水流变慢、水中更富有养分;生态系统更为复杂,生产力一般也更高。河流系统,或称之为河流,还具有一个清楚的事实即水流向下游持续运输物质包括动植物。为了维持河流系统的稳定状态,这些顺流的漂流必须被动物逆流的主动移动和河流系统上游部分的生产力和外来的物质输入所平衡。

湖泊(lakes)在各种洼地中形成。多数这种水体是最近冰川作用的产物,冰川作用留下侵蚀的盆地,大块的冰掩埋在冰川沉积中并最终融化。湖泊也可在地质活跃的区域形成,如东非大裂谷,是地壳板块的垂直移动形成的盆地,其中积水并成为湖泊。宽阔的河谷会形成牛轭湖,如密西西比河和亚马孙河,这是从前河流宽阔的弯道被主河道切断而形成的。

整个湖泊可认为是一个生物群系,但常被分为不同的区,每个区都有其自身的特点。湖滨带(littoral zone)是环绕湖或池塘边缘的窄带,其中可见生根的植被,如睡莲和水葫芦(图 5.24)。湖滨带外的开敞水体是湖沼带(limnetic zone),那里的初级生产是由浮游的单细胞藻类,即浮游植物来完成的。湖泊也可以按阳

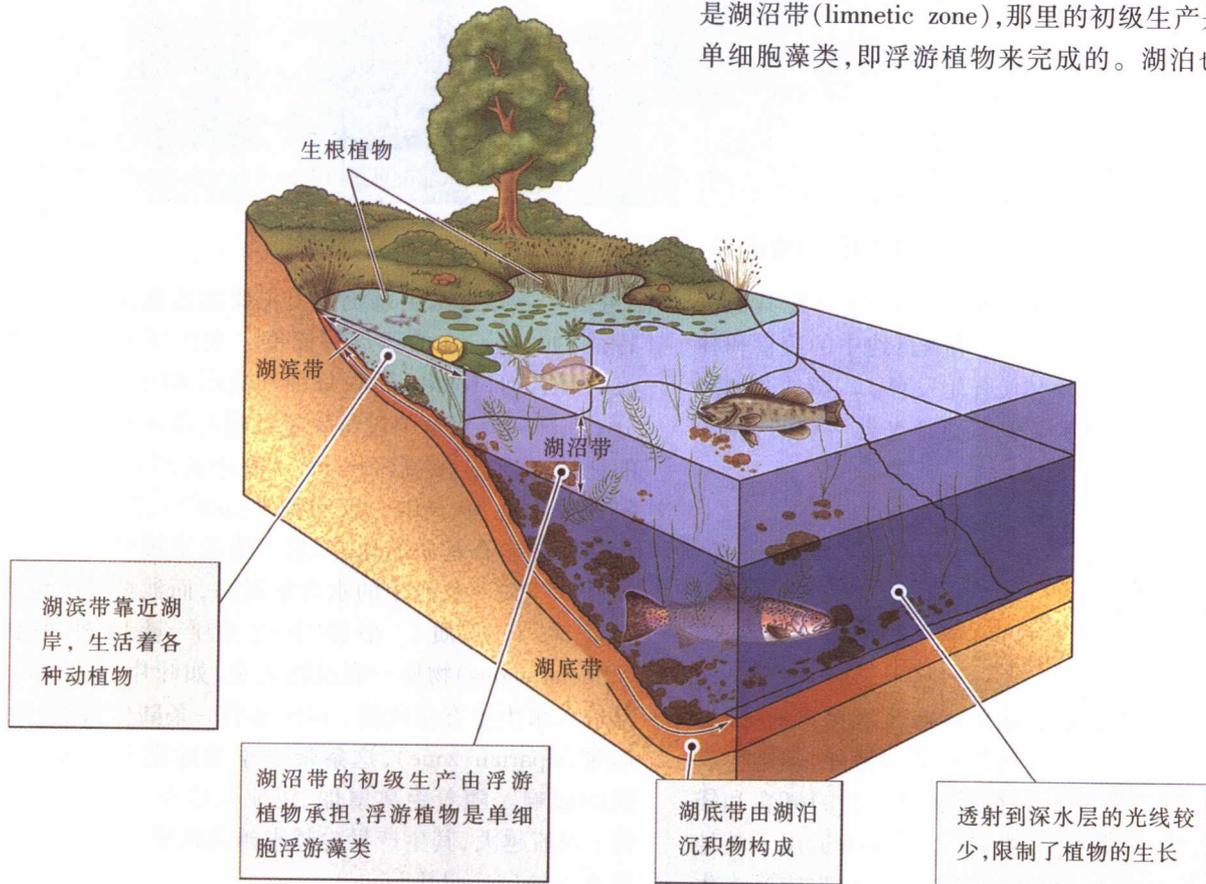


图 5.24 湖泊可水平和垂直划分为不同的生态带

光的透射程度和水温分层(见第4章)进行垂直划分。湖泊和池塘底部的沉淀物构成了湖底带(benthic zone),为穴居动物和微生物提供了栖息地。

河口湾(estuaries)见于河流的入海处,特别是淡水被陆地或岛礁部分包围的地方(图5.25)。河口湾是比较独特的,因为这里是淡水和海水的混合处。此外,河流携带来的养分以及表层水与沉积物的快速交换使这里有非常高的生物生产力。因为易成为沉淀物沉积的浅水区,河口湾常过渡为广泛的潮汐沼泽。事实上,由于养分水平高和无水分胁迫,许多河口湾周围的沼泽是地球上生产力最高的栖息地之一。这些沼泽为河口湾生态系统提供丰富的额外有机物质,反过来也滋养了河口湾和沼泽物种繁盛的种群。

地球表面大部分覆盖着海洋,水面之下是一个异常复杂的国度,其中包含着各种各样的生态条件和生态系统(图5.26)。海洋环境的变化是由温度、水深、水流、基质和海岸潮汐这些因素引起的。

许多生态学家按深度对海洋带进行分类。海岸带(littoral zone,也称为潮间带,intertidal zone)位于最高潮汐和最低潮汐之间,因为此带间歇性地暴露在空气中,其变化范围取决于潮间范围的位置(图5.27)。根据生物耐受陆地环境胁迫的能力不同,海岸带生态条件的急剧变化常产生明显示的生物分带(zonation)。最低潮带之外延伸至200 m水深的范围为浅海带(neritic zone),这相当于大陆架的边缘。通常,浅海带

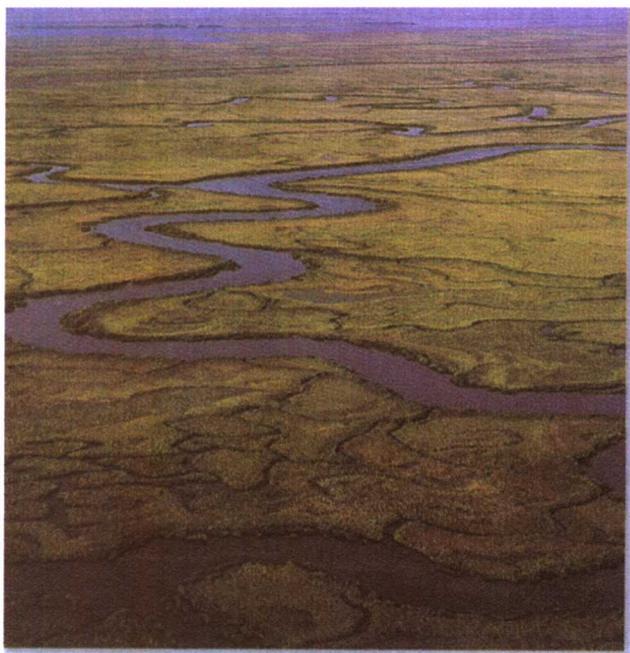


图5.25 河口湾是生产力非常高的生态系统。河口湾发育在河流入海处,常变宽为广阔的盐沼,如照片中的乔治亚海岸(S. J. Krasemann 摄/Peter Arnold)

是生产力高的区域,因为阳光照射的表层水并未大量被下面沉积物中养分的再生过程带走。巨大的海浪可将100~200 m深海中的悬浮物带到海面。浅海带之外,海床很快降至很深的深海带(oceanic zone)。这里,

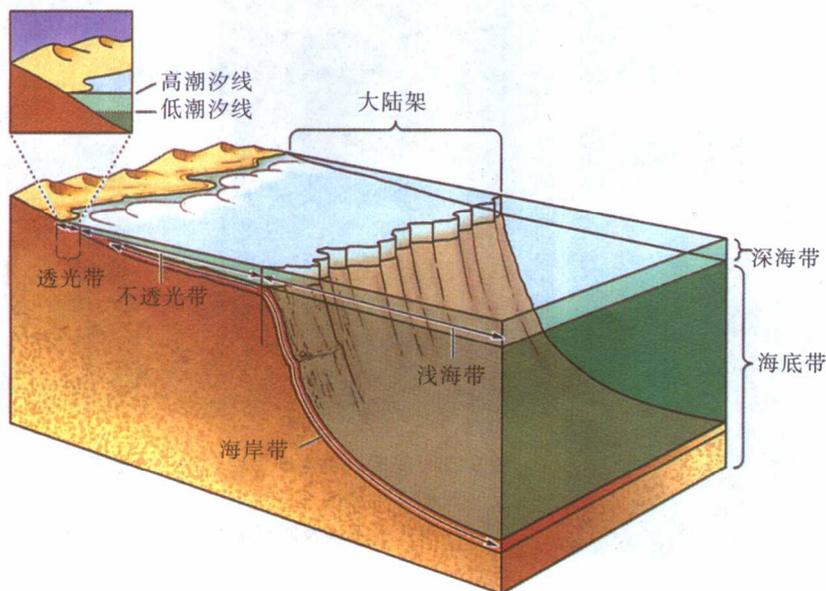


图5.26 海洋可分为几个主要的生态带(温度、水深和潮汐浸没等因素的不同产生了海洋环境的变化)

生产通常严格受限于较低的养分可利用性。大洋带下的海床构成海底带(benthic zone)。浅海带和深海带均可垂直划分为表层的透光带(photoc zone),有充足的阳光供光合作用,和无光带(aphotic zone),那里的生物主要依靠从上面落下的有机物质。

然而,远洋可比作一片荒漠,珊瑚礁(coral reefs)就像热带雨林,珊瑚礁和热带雨林都有丰富的生物生产和生物多样性(图 5.28)。建筑岛礁的珊瑚虫生长在温暖海域的浅水中,通常那里全年的水温在 20 °C 左右,四周常环绕着火山岛。珊瑚礁的高生产力是由富饶的火山土中侵蚀出的养分和深海水流沿岛屿边缘上升带来的养分所维持的。珊瑚无疑是高生产力的,因为其组织中的光合藻类产生的糖类能量,是其生长速率特别高的基础。

每个生物群系或水生生态系统的特性表现在生态系统结构和功能的许多方面,评价这些特性最直

接的方法是测量生态系统的能流和生态系统中的养分循环。生态系统结构和功能的这些问题,以及在陆生生物群系与水生生态系统间有何区别,将是下章的内容。



总 结

1. 在大陆上,植物的地理分布主要取决于气候,而在区域中的局部分布可能随地形和土壤而变化。
2. 气候明显地影响着动植物的进化,即动植物对自然环境特定条件发生的特化。结果,每一气候区都有代表性的植被类型,其植被在生长型、叶片形态和叶片季节性上均有不同。
3. 因为植物生长型与气候直接相关,我们可将主

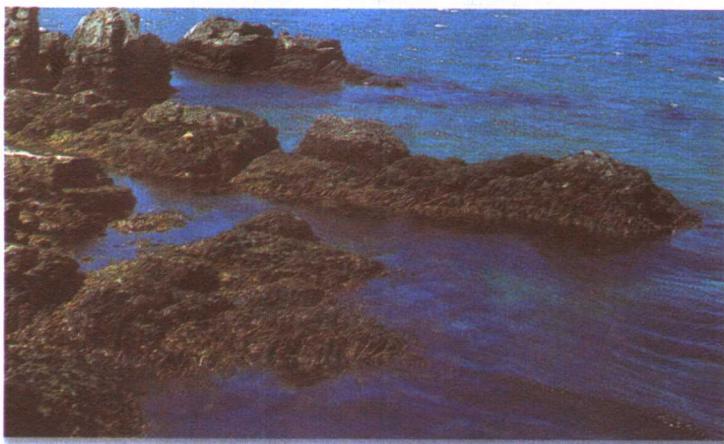


图 5.27 海岸带每天在陆地环境中暴露两次。然而,海岸带仍生长着繁茂的藻类,栖息着各种各样的海洋动物,如加拿大新不伦瑞克海岸(R. E. Ricklefs 摄)

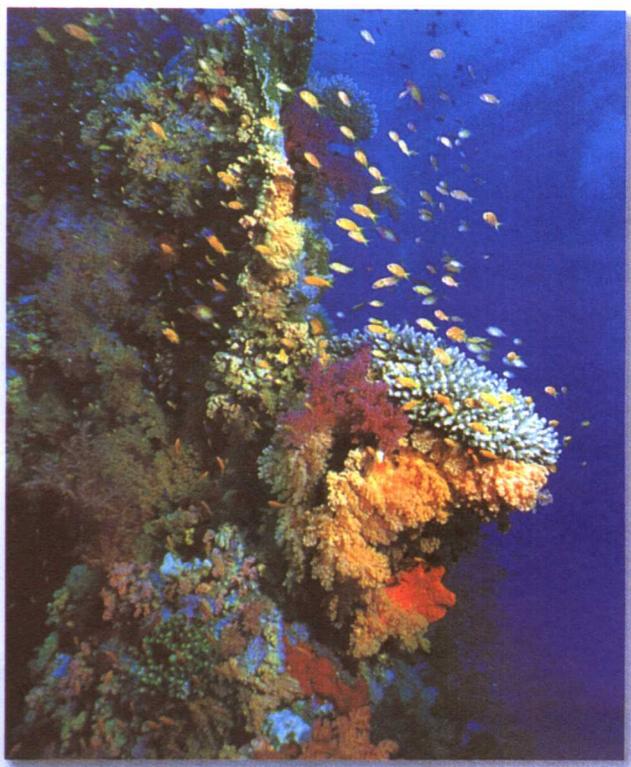


图 5.28 珊瑚礁是生产力相当高的生态系统。与远洋相反,珊瑚礁生态系统为多样的生物群系提供丰富的食物。此照片摄于埃及附近的红海(Eric Hanauer 摄)

要的植被类型与温度和降水量相对应。这种关系强调,温度和降水过程的相互作用决定着水分可利用性。主要的植被类型可用来把生态系统分为被称作生物群系的不同类别。此外,土壤、气候的季节性、火烧和植食动物的牧食也影响着生物群系的特征。

4. 生物群系分类的两种主要方法为 **Walter** 的气候带法和 **Whittaker** 的植被法。第一种方法基于气候来分区,此气候条件下可正常地发育有特征性的植被类型。第二种根据植被进行分区,植被一般反映出当地的气候。

5. 根据赤道南北的纬度,可把气候带和生物群系粗略地分为热带、温带、寒带和极地带。这些纬度带的区分主要根据温度和植物对温度的适应。在这些纬度带中,根据年降水量水平及其季节性进一步划分出生物群系。

6. 在温带气候带内,主要的生物群系为季节林、雨林和草原/沙漠。温带低纬度地区为地中海气候的疏林和灌木林。亚热带荒漠处于温带与热带气候带之间。

7. 高纬度地区,可见北方针叶林和冻原,北方针叶林通常由枝叶宿存和在养分贫乏的酸性土上生长速率低的针叶树种构成。冻原是无树的生物群系,发育在永久冰冻的土壤即永冻层上。

8. 热带气候带以常绿雨林和季节林为优势,在干旱的气候条件下,从部分落叶到完全落叶到多刺林逐步过渡,有时出现萨瓦纳,即一种靠火烧和牧食压力维持的有乔木散生的草原。

9. 水生系统不能按生物群系来分类,因为它们与陆生植被是不对等的。但是,我们可以区分出溪流、湖泊、河口湾和海洋,并且每一系统中还能依据其他因子如水深作进一步划分。

生态学实践

检验你的知识

变动的生物群系边界

气候和土壤类型支配着我们今天所见的生物群系的地理分布。各种线索表明,在长期的时间跨度内,生物群系占据着地球上不同的位置。生物群系在时间上的分布变化是由宏观尺度的过程引起的,包括大陆漂移、山体抬升和诸如冰期的自然气候变动。了解生

物群系的动态十分重要,因为其组成的细微变化可作为生态条件变化的灵敏指示者。

气候条件和土壤类型正在变化的地方,其植物类型也可能随时间而变化。我们可预计这种变化在边界或过渡地带(有时称之为群落交错区, ecotone)最为明显。生物群系的边界可能由各种过程引起。群落交错区可能是随空间变化的明显植被带,如山体的海拔升高后温度下降时所发生的那样。在美国中西部地区,东部落叶林与矮草北美草原间的过渡地带部分取决于反复发生的可烧死幼树的草原大火。人类活动也可形成群落交错区,为开辟牧场而砍伐热带森林,沿森林留下了一条明显的界线,能强烈影响森林—牧场边界上的温度、湿度、光照和风。

生物群系是宏观尺度的生态群落类别。既然如此,如何才能发现生物群系分布的变化就很重要了。植被类型决定了观察变动的群落交错区的难易。例如,荒漠与草原间的边界要比热带雨林与热带多刺灌丛间的群落交错区更容易发现。变化的可视性同样部分地取决于观察的尺度。换句话说,必须应用时间尺度与空间尺度的正确组合。随时间改变,我们可检验和再次检验特定地点的植被组成是否改变。亚利桑那美国地理调查局的 **Jim Hastings** 和 **Raymond Turner**, 采用重复摄影完成了此项工作。开始时, **Hastings** 和 **Turner** 寻找西南地区不同地点不同时期直至 19 世纪所拍摄的照片,接着回到相同的地点拍摄新的照片,并与旧照片进行比较,结果十分惊人,如在 **Saguaro** 国家纪念馆(现在的 **Saguaro** 国家公园),仅仅数十年间 **Saguaro** 森林的密度明显下降。

航空照片同样能用于分析大区域上的植被动态。在 20 世纪 30 年代,美国陆军开始一项航空拍摄的计划,以完成全国的制图。在一定的时间后,这样的拍摄重复进行,以更新或提高地图的精确性,于是形成了重复照片的数据库。**Craig Allen**(美国地理调查局)和 **David Breshears**(**Los Alamos** 国家试验室)采用航空照片来研究新墨西哥美国黄松林与矮松—桧树疏林间边界的变化。从理论上说,群落类型的分布消长可通过其边界的伸缩和扩张反映出来。某个群落看似可能发生了迁移(例如随时间和空间变动),边界就会出现一方范围的扩张和对应一方的收缩。**Allen** 和 **Breshears** 发现美国黄松林与矮松—桧树疏林间的生态交错带,由于一次区域性的干旱,在不到 5 年的时间内移动了 2 km。特别是美国黄松林在其分布海拔的下限上消亡,

被矮松—桧树疏林替代,而海拔上限没有发生变化。这些快速的变化导致形成片段的(隔离的)美国黄松林,大大加速了土壤侵蚀的速率。

检验你的知识

1. 生物群系间的群系交错区是如何相似或有别的?
2. 阅读图 5.29 中的数据。你认为与中等和较低海拔相比,为什么高海拔上的树木直径增长最大?

网上
更多

3. 访问 <http://www.whfreeman.com/richlefs> 上的 Practicing Ecology, 阅读 Allen 和 Breshear 在期刊上发表的文章。当预测群落交错区随时间变动时,Allen 和 Breshear 考虑到植被消亡的重要性,他们推论出什么结果?

4. 为什么你认为生物群系的分类是根据植被特征,而不是动物类型的差异?



推荐读物

- Allen, C. D., and D. D. Breshears. 1998. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 14839~14842.
- Eyre, S. R. 1968. *Vegetation and Soils: A World Picture*. 2d ed. Aldine, Chicago.
- Forman, R. T. T. (ed.). 1979. *Pine Barrens: Ecosystem and Landscape*. Academic Press, New York.
- Hastings, J. R., and R. M. Turner. 1965. *The Changing Mile: An Ecological Study of Vegetation Change with Time in the Lower Mile of an Arid and Semiarid Region*. University of Arizona Press, Tucson.
- Jaeger, E. C. 1957. *The North American Deserts*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Jeffrey, E. P., and C. E. Jeffrey. 1994. Temperature and biogeographical distributions of species. *Functional Ecology* 8:640~650.
- Levinton, J. S. 1982. *Marine Ecology*. Prentice-Hall, Englewood

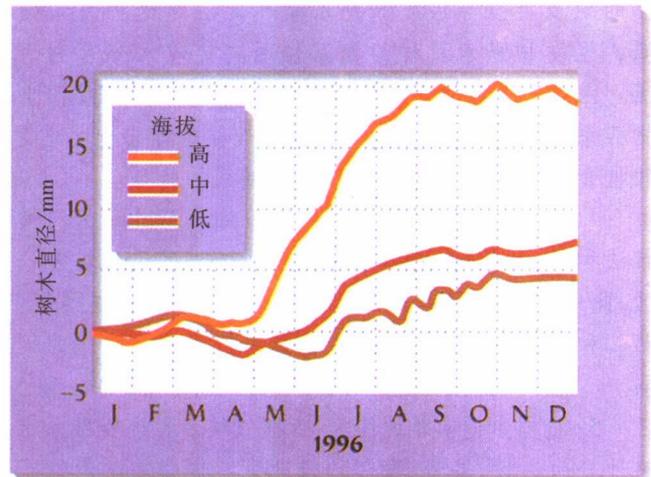


图 5.29 美国黄松在 1996 年一年中树干直径沿海拔/湿度梯度的变化。三个地点各测量了 10 棵树:海拔 2 010 m 处(“低”线,年降水量 410 mm),海拔 2 320 m 处(“中”线,年降水量 510 mm),海拔 2 780 m(“高”线,年降水量 890 mm)

Cliffs, NJ.

- Prentice, I. C., et al. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117~134.
- Smith, T. M., H. H. Shugart, and F. I. Woodward. 1997. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Teal, J., and M. Teal. 1969. *Life and Death of a Salt Marsh*. Little Brown, Boston.
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the Tropical Rain Forest*. Scientific American Library, New York.
- Weaver, J. E. 1956. *Grasslands of the Great Plains*. Johns, Lincoln, NB.
- Whitmore, T. C. 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, New York.
- Whittaker, R. H., and W. A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46: 429~452.
- Woodward, F. I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.

(王崇云 党承林 译)

第 6 章 生态系统中的能量



Alfred J. Lotka 发展了生态系统的第一热力学概念

初级生产借助光合作用同化能量和生产有机物

营养级间的能量传递效率只有 5%~20%

能量以不同的速率通过生态系统

生态系统能量学是对生态系统中能量传递的概括



人类消费了地球上大部分的生产量。地球表面植物的总生产量每年为 2.24×10^{11} t 干物质,其中陆地生态系统的总生产量大约占 59%。人类利用的陆地生产量高达 35%~40%,有的作为食物、纤维被直接利用,有的作为动物饲料被间接利用。海洋是沿海居民的传统食物来源,现在正逐渐成为世界上许多人的重要食物来源。20 世纪 80 年代早期,全球的捕鱼量已达每年 7.5×10^7 t,并且还在持续增长。

海洋中要有多少藻类生产量才能维持人类所赖以生存的捕鱼业呢?我们每年捕获 7.5×10^7 t 鱼和其他海洋性食物,而这些食物又需要消费多少藻类总生产量呢?我们以后还能从海洋捕获多少食物呢?菲律宾水生生物资源管理局国际中心的两位海洋生态学家 D. Pauly 和 V. Christensen,通过对自然生态系统中能量流动的研究尝试解答这些问题。

Pauly 和 Christensen 假设从小型藻类到食用鱼类,食物链每一环节所消耗的能量大约有 90% 用于维持消费者。也就是说只有 10% 的能量通过生长、生殖转化为生物量,从而成为其他生物的潜在食物。Pauly 和 Christensen 对海洋生物食性的研究,估算出从藻类到鱼类摄食关系的级数。平均值从河口湾和珊瑚礁生态系统的 1.5 至远洋的 3 之间变动。知道摄食关系的级数,假设每一级的能量传递效率为 10%,他们通过简单的计算把捕鱼量换算成维持其生存所需的藻类量。计算结果表明:在盛产多数食用鱼类的沿海渔场,保持其捕鱼量所需的藻类生产量为生态系统总生产量的 24%~35%。由于这些生态系统中还有许多人不能食用的种类,因此我们的捕鱼量也许已接近最大限度。在人类很难利用的远洋,我们只获取总生产量的一小部分(约 2%)。

20世纪初,生态学领域出现了几个新概念并开辟了生态学研究的新方向。其中之一就是认识到摄食关系将生物联结为一个功能整体。在20世纪20年代,这一新的生态学观点最早的代表人物是英国生态学家 Charles Elton。Elton 认为生活在同一地点的生物不仅对环境物理因素有相似的耐受性,而且彼此相互作用,特别是在摄食关系系统中最为重要,他把这种摄食关系称为食物网(food web)。当然,每种生物都必须以某种方式摄取食物以获得营养,同时又可能被其他生物所食。尽管如此,将摄食关系视为一个生态学单位在20世纪初确实是一个新观点。

10年后,英国植物生态学家 A. G. Tansley 将动物、植物及其周围环境的物理因素一同视为生态系统,从而将 Elton 的观点向前推进了一大步。他把这一概念称为生态系统(ecosystem),并认为生态系统是生态学组织的基本单位。Tansley 认为动植物既依赖于物理环境,同时又维持着自然界的状况和组成,从而使自然界中生物部分和物理部分构成一个整体。



Alfred J. Lotka 发展了生态系统的^{第一}热力学概念

Alfred J. Lotka 是一位训练有素的化学家,他首先独自提出将种群和群落作为能量转换系统,这与当时生态学家的观点截然不同。他指出每个系统原则上都可用一组代表组分间物质和能量交换的方程式来描述。这些交换包括植物将二氧化碳同化为有机碳化合物,植食动物以植物为食,食肉动物以动物为食。

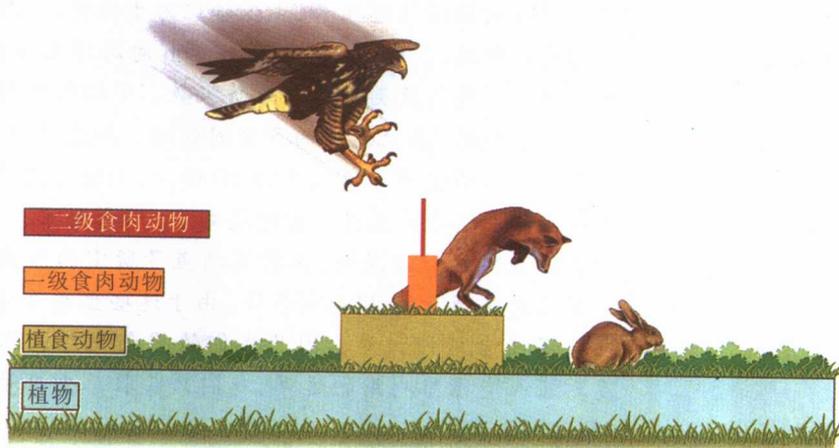


图 6.1 生态能量金字塔。每一层的宽度代表生态系统中营养级的净生产力。这个特定的系统中营养级间的生态效率为 20%、15%、10%,但不同群落中的这些数值变化很大

Lotka 认为系统大小及其能量和物质转换的速率都遵循着支配所有能量转换的热力学原理(thermodynamic principles)。正如开动重而快的机器比开动轻而慢的机器需要更多燃料,效率低的机器比效率高的机器需要更多的燃料,生态系统的能量转换与其大小(大体上为构成生物体的总质量)、生产力(转换速率)和无效性呈正比例。地球本身就是一个巨大的热力学机器,日光能驱动风的环流、洋流及水分蒸发。一部分日光能被植物的光合作用同化,这部分能量最终推动所有的生物学系统。

Lotka 的观点并没有被当时的生态学家普遍接受。其数学表达式艰涩难懂,他也几乎没有推广自己的观点。1942年,生态系统作为一个能量转换系统的概念首次受到众多生态学家的注意,这归功于明尼苏达大学年轻的水生生态学家 Raymond Lindeman。Lindeman 以热力学原理为基础理解生态系统的研究体系给人留下深刻印象。他既吸收了 Tansley 的观点,即生态系统是生态学的基本单位,也采纳了 Elton 的食物网概念,即包括底层无机营养物质在内的食物网是生态系统结构的最佳表达。

能量通过生态系统的摄食关系顺序称为食物链(food chain)。食物链有许多环节,如植物环节、植食动物环节、食肉动物环节, Lindeman 将这些环节叫做营养级(trophic levels, trophic 希腊字根意为“食物”)。此外, Lindeman 设想在生态系统有一个能量金字塔(pyramid of energy),能量从一个营养级流向相邻较高营养级总是伴随能量损耗(图 6.1)。Lindeman 认为各个营养级的能量损耗是由于该营养级生物做功和生物能量转换的低效性造成的。这样,植物只能从太阳捕获

一部分可利用日光能。植物维持自身生命活动要消耗一部分同化的能量,这些能量不能作为植物生物量被植食动物利用,所以植食动物可利用的光能更少。植食动物的消费者和食物链中更高营养级同样如此。

20世纪50年代,生态系统概念已经完全渗入生态学领域,并产生了一个生态学新分支即生态系统生态学(ecosystem ecology),其中,贯穿生态系统的物质循环和与之伴随的能量传递成为表征生态系统结构和功能的基础。生态学家将能量和元素质量(例如碳)视为通用“货币”,根据它们在生态系统中植物、动物、微生物和非生物成分之间的留存和转换,可以比较不同生态系统的结构和功能。度量能量同化和能量效率已成为探讨生态系统这一新热力学概念的工具。

生态学家开始用这一新的概念体系测定能量流动和营养物质循环。这一方法最有影响的代表人物之一是乔治亚大学的 Eugene P. Odum,他于1953年首次出版的《生态学基础》一书,影响了整整一代生态学家。Odum用能流图(图6.2a)来描述生态系统。对任一营养级来说,该图的特点是用方框代表任何特定时间组成该营养级所有生物的生物量(或其能量当量)。例如一个方框可以代表某一特定生态系统中的所有植物或所有植食动物。方框之上的通道代表通过该营养级的能流。这些图简化了自然界,却传达了一个重要的原理,即能量从食物链的一个环节向下一环节传递时,由

于呼吸作用和未被利用的食物排入碎屑食物链而减少。如图6.2b所示,Odum将摄食关系描述为由两个或更多的能流图联结而成的食物链。

与能量分别以光和热的形式进入和离开生态系统不同,营养物质在系统中不断地更新和存留。Odum将其模型扩展到元素循环。他指出生态系统中的物质循环,以无机物形式被植物吸收并转化为生物量,最终通过分解过程再返回到无机物形式。以此方式进行物质再循环的最明显例子是:呼吸作用产生的二氧化碳,通过光合作用被植物吸收。然而,每种元素最终都通过生态系统中的循环再返回到无机态。在生态系统能量学中,元素循环的研究一直和能量流动的研究享有同等重要的地位。元素数目及其在生态系统组分间的迁移为难以直接测定的能流提供了一个简易的指数。例如:由于光能通过光合作用转化为有机分子中的化学能,跟踪生物碳的移动便可跟踪能量在生态系统中的流动。

在生态系统生态学中,营养物质循环如此重要的另一个原因是,在许多情况下某些营养元素的数量控制着植物生物量的生产,而植物生物量是整个生态系统物质和能量的基础。举例来说,限制荒漠植物生产力的是水分的可利用性而不是阳光或土壤中的矿物质。相反,远洋由于缺乏营养元素,特别是氮元素,因而也是一片荒漠。认识元素在生态系统各组分间是怎样循

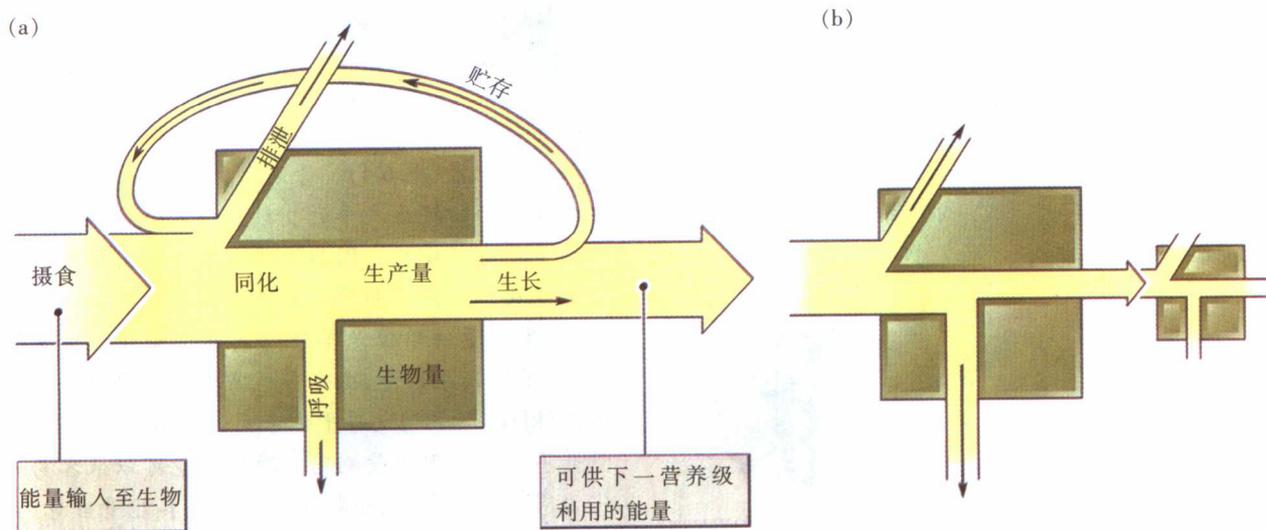


图6.2 生态能流的 E. P. Odum “普适”模型。(a)一个营养级;(b)一条食物链的图示。一个营养级的净生产量成为下一营养级可摄取的能量

环的,对理解生态系统结构和功能的调节至关重要。



初级生产借助光合作用同化能量和生产有机物

植物、藻类和某些细菌都能捕获光能并将其转化为糖类中的化学能。这一过程称为初级生产(primary production),其速率则称为初级生产力(primary productivity)。如我们所知,光合作用将两种常见的无机化合物:二氧化碳(CO₂)和水(H₂O)合成葡萄糖(C₆H₁₂O₆),并释放氧(O₂)。光合作用反应的总化学平衡式为:



光合作用将碳由氧化态 CO₂(低能)转化为还原态糖类(高能)。因为做功使碳原子提高能量水平,所以光合作用需要能量,其能量由可见光提供。从定量的关系看,每同化一克碳,植物就要把 39 千焦(kJ)日光能转化为糖类中碳的化学能。

捕获光能进行光合作用的色素实际上只吸收总太阳辐射的一小部分。此外,由于光合作用中许多生化步骤的低效性,植物同化的光能还不到光合色素所吸收光能的 1/3(通常更少)。其余的光能以热的形式散失。

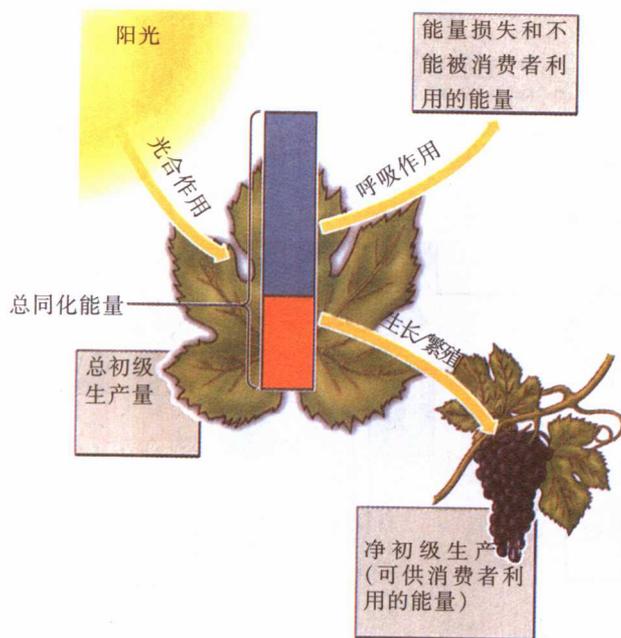
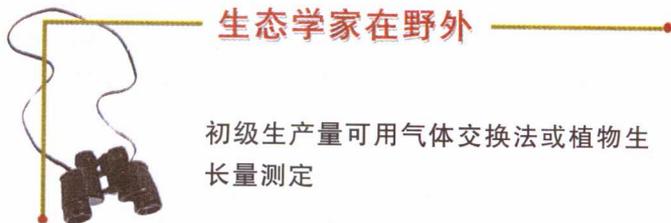


图 6.3 总初级生产量分为呼吸消耗量和净初级生产量

光合作用提供植物机体组织和生长所需的糖类和能量。葡萄糖分子通过重排整合,变成脂肪、淀粉、油类和纤维素。葡萄糖和其他有机化合物(如淀粉和油类)可以输送到整个植物体或者作为能源储备供将来利用。葡萄糖衍生的简单糖类与氮、磷、硫、镁结合,制造一系列蛋白质、核酸和色素。植物只有具备所有这些基本物质才能生长。例如,光合色素叶绿素含一个镁原子,当其他所有必需元素都很丰富时,一株缺乏足够镁元素的植物就不能制造叶绿素,也就不能进行光合作用。

植物和其他光合自养生物构成所有食物链的基础,因此把它们称为生态系统的初级生产者(primary producers)。生态学家对初级生产力很感兴趣,因为它决定生态系统获得的总能量。光合作用同化的总能量称为总初级生产量(gross primary production)。植物利用一部分总初级生产量进行生物化合物的合成,维持自身生存,因此其生物量显著小于总同化能量(图 6.3)。植物积累的能量即为可供消费者利用的能量,称为净初级生产量(net primary production)。总初级生产量和净初级生产量之差为呼吸作用消耗的能量,可被植物用于维持生存和生物合成。



植物生产包含二氧化碳、氧、矿物质、水的流量和生物量的积累(图 6.4)。原则上,其中任何一个流动速率都能作为初级生产率的指数。讨论初级生产量的测定细节是有必要的,因为这将有助于更好地理解生产过程以及总生产量和净生产量之间的区别。

生产量的单位是单位时间单位面积上固定的能量。为了比较生产量,生态学家常常使用每年每平方米千焦(kJ·m⁻²·年⁻¹)或每平方米瓦(W·m⁻²)。但是,生产量并不是只能用能量测定。净生产量可以很容易地量化为同化碳的克数、植物组织干重或其能量当量。由于它们紧密相关,生态学家可以交换使用这些指数。有机化合物的能量当量主要取决于碳含量。有机化合物的每克碳大约含 39 kJ 代谢能量,在各种生化转换中伴随有能量的增加或减少。

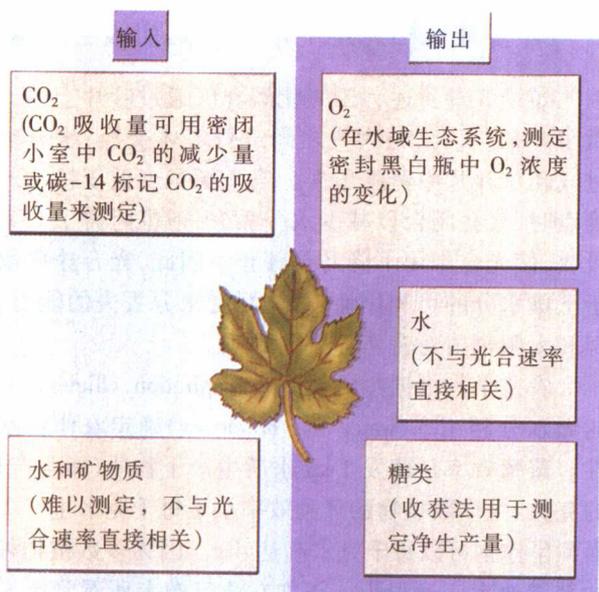


图 6.4 光合作用所包含的各种流量均可加以测定并用来自算初级生产力

在陆地生态系统, 生态学家常用植物一年产生的生物量估算净生产量。在季节性生长区域, 年生产量可以通过在生长季节末期收割、烘干、称重植物估算。显然, 这种收割法测定的是净生产量而不是总生产量。根系的生长量经常忽略不计, 因为根系难以从大多数土壤中分离。因而收割法测定的是地上部分的年净生产力(annual aboveground net productivity, AANP), 它是比较陆地群落最常用的根据。小型植物或单个叶片的生产量通常用 CO₂ 吸收量直接测定。因为空气中的 CO₂ 非常少(0.03%), 短时间内就可测出在密封小室中植物 CO₂ 浓度的降低量。根据 CO₂ 浓度的变化就可直接估算光合速率。此方法的一个简便应用是将叶片(或整株草本植物或树枝)密封于一个透明小室(必须透光以进行光合作用), 测定穿流过小室的空气中

CO₂ 浓度变化。该技术目前非常先进, 在自然状况下, 数秒内就可测得几平方厘米叶片的 CO₂ 吸收速率, 然后由每克干重或每平方厘米叶片面积的 CO₂ 浓度变化值推算出整株树或整个森林的生产量。植物在光照条件下, CO₂ 的流量包括同化作用(吸收)和呼吸作用(输出), 由此测得的是净生产量。呼吸作用可在无光照时单独测定植物释放的 CO₂ 量。呼吸作用加上净生产量就是总生产量(图 6.5)。

放射性同位素碳-14(¹⁴C)为生产力测定提供了一个有用的变通方法。把 ¹⁴C 标记的一定量的二氧化碳加入密封小室, 植物同化的 ¹⁴C 原子与其在小室气体中的含量大致成正比。这样将植物中 ¹⁴C 的数量除以实验开始时小室中 ¹⁴C 的比例就计算出碳的固定速率。例如, 一棵植物一小时中吸收 10 mg ¹⁴C, ¹⁴C 占小室中碳的 5%, 得出该植物同化碳的速率约为 200 mg/h(10/0.05)。

在水域系统中, 收割法适用于估算大型光合生物的初级生产量, 例如海藻, 但该方法对小型生物不适用, 例如浮游植物。由于大多数水体碳酸氢盐的浓度高, 所以测定水域系统的二氧化碳浓度变化也没有实际意义。然而由于氧在水中的溶解度非常低, 大多数水域系统中能够测定氧浓度的微小变化。请记住光合作用的副产物是分子氧(O₂)。为估算初级生产量, 将含有浮游植物的水样盛于一对密封瓶子中, 悬置于水下适宜的深度, 一个瓶子(白瓶)透明, 允许光线透入, 另一个(黑瓶)不透光(图 6.6)。白瓶里光合作用和呼吸作用同时进行, 光合作用制造的氧有一部分被呼吸作用所消耗。黑瓶中呼吸作用消耗氧但没有光合作用产生的氧来补充。因此, 将黑瓶中氧浓度的变化(只有呼吸作用)加上白瓶中氧浓度的变化(光合作用和呼吸作用)就可以估算总生产量。在生产力极低的水体中, 如深湖及远洋, 氧浓度变化太慢, 不易测定。在这些情况

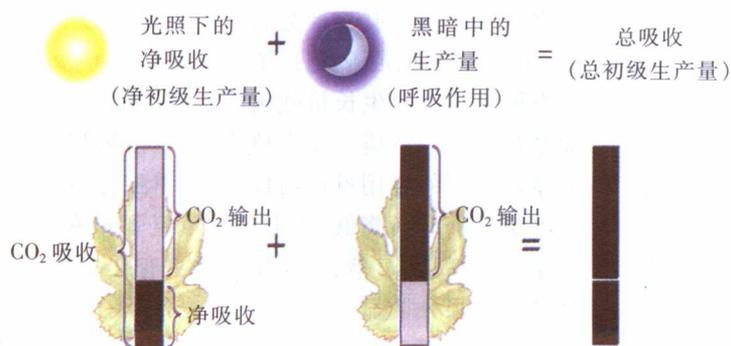


图 6.5 黑暗与光照下的 CO₂ 流量测定值可估算总初级生产量

下,植物、藻类对 ^{14}C 的吸收提供了一个更灵敏的碳同化作用的测度方法。

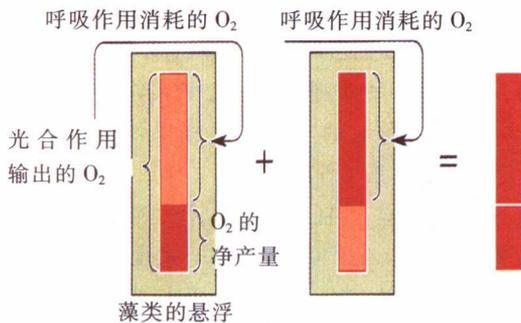


图 6.6 用一对白瓶和黑瓶测定水生浮游植物的光合作用

光和温度影响光合速率

初级生产对光和温度的变动很敏感。对于生长在充足阳光下的植物,光照强度常常超过光合色素的光饱和点(见图 3.10),因此,这些植物的光合速率通常不受光可利用性的限制。但是对于生长在荫蔽处或水域系统深处的植物来说,其光合速率常受光的限制。此外,任何特定叶片并不总是具有最大光合速率。云层的遮盖,其他叶片或植物的荫蔽,每日早晚的低光照强度都会使其光合速率低于最大值。

光合效率(photosynthetic efficiency)是日光能在生长季节转化为净初级生产量的百分率。这一测度提供了一个自然情况下初级生产量速率的有用指数。在水分和营养物质对植物生产量限制不严重的地区,整个生态系统的光合效率在 1%至 2%间变动。那么,剩余的 98%~99%的光能将发生什么变化呢?叶片与其他表面反射其中的 25%~75%。剩余光能大部分被分子而不是光合色素吸收并转化为热能,或辐射,或穿过叶表面,或由叶片的水分蒸发(蒸腾作用)而消散。

与许多其他生理过程的速率一样,光合速率通常在一定范围内随温度上升而上升。光合作用的最适温度随环境温度而变化——从许多温带种类的 16℃至热带种类的 38℃。净生产量取决于光合速率和呼吸速率,呼吸作用通常也随叶片温度增高而增高。因而,净生产量和 CO₂ 净同化量实际上也可能随温度升高而降低。

许多陆地栖息地的水分限制初级生产量

如第 3 章所述,二氧化碳和氧通过叶片上的许多微小开孔(气孔)与大气之间进行气体交换,水分也通过气孔从叶片中蒸腾出去。当土壤湿度低于植物的萎蔫点时,气孔闭合以减少水分丢失,但也阻碍了 CO₂ 的吸收,使光合作用下降乃至停止。因此,光合速率取决于土壤水分的可利用性、植物耐受水分丢失的能力、气温和太阳辐射对蒸腾速率的影响。

农艺学家根据蒸腾效率(transpiration efficiency),也叫做水分利用率(water use efficiency)确定农作物耐旱性。蒸腾效率是蒸发 1 kg 水所生产干物质(净生产量)的克数。大多数植物的蒸腾效率小于每千克水生产 2 g,而耐旱作物可以每千克水高达 4 g。因为多数植物种类的蒸腾效率变动很小,正如在津巴布韦所看到玉米的情况(见图 4.16),生产量与环境水分的可利用性直接相关。但是一个地区的大部分降水不会全被植物吸收,还有地下水、地表水(径流)和从土壤中蒸发的水蒸气可解释剩下的水分收支。例如,在亚利桑那南部的多年生草地,生产量与夏季生长季节的降雨量成正比,每 10 cm 降雨量,每公顷产生 200 kg 干物质。10 cm 的降雨量相当于每公顷 10⁶ kg 水,因此该草地生物群系的整体水分利用效率只有 0.2 g/kg,大约是被蒸发水分的 1/10。这一现象表明大约只有 10%的降雨量被该栖息地的植物吸收和蒸腾。夏季大多数降雨以大雷阵雨形式出现,大部分水很快从土地上流失。

营养物质促进陆地和水域生态系统中植物的生产量

在大多数情况下,施用化肥能促进植物生长。当把氮肥和磷肥单独或混合施用于加利福尼亚南部的查帕拉尔(Chaparral)群落栖息地时,大多数植物的生产量随着氮肥增加而不随磷肥增加(图 6.7)。据此,可以设想大多数查帕拉尔群落种类的生产量受氮的可利用性限制。但是加利福尼亚紫丁香(*Ceanothus greggii*)的根系生有固氮菌,其生长量随施磷肥而不随施氮肥的增加而增加。同一环境一年生植物(草本植物和禾草)的生产量随氮肥的施用量而增加,但是单独施用磷肥时,其生产量反而有所降低。当混施等量氮肥和磷肥时,其生产量显著增加。显然,一年生植物只有在高氮条件下增施磷的效果才明显。

营养物质对水域环境初级生产量的限制作用最

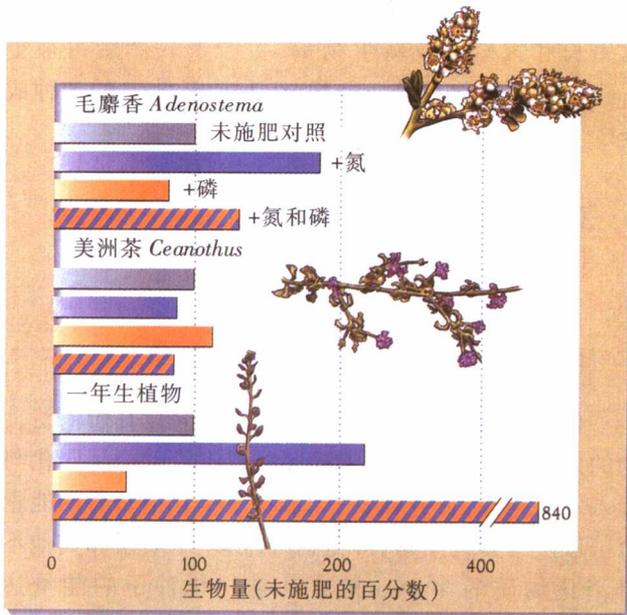


图 6.7 在天然生境中施肥刺激植物生长。查帕拉尔群落灌木毛麝香 *Adenostema* (一种典型的查帕拉尔群落植物)、美洲茶 *Ceanothus* (含固氮菌) 和一年生禾草以及草本植物对氮肥、磷肥或两种肥料混施的反应 [引自 G. S. McMaster, W. M. Jow, and J. Kummerow, *J. Ecol.* 70: 745~756(1982)]

强,特别是缺乏可溶性矿物质的远洋,其生产量远远低于陆地。在海岸浅水域,垂直交混的上涌海流和陆地径流都含有高浓度的营养物质,肥料的增加(不引人注意的污染经常发生)可大大增加水域生产量,破坏水生生态系统的自然平衡。

初级生产量在生态系统间变化

在潮湿热带区域,阳光强烈、气候温热、雨量充沛、营养物质丰富等有利条件产生了地球上生产力最高的陆地生态系统。在温带生态系统和极地生态系统,冬日的低温和长夜降低了生产量。在特定的纬度地带,不同地点的光照变化不明显,净生产量则与温度和年降雨量直接相关。水分可利用性在一定的阈值之上时,炎热沙漠地区的净生产量为 1 kg 水可增加 0.4 g 干物质,矮草草原和冷沙漠地区每千克水生产 1.1 g 干物质。这样,在特定纬度地带中,一定量水分在气候较寒冷地区支持的植物生产量几乎是气候较热地区的 3 倍。

图 6.8 为净初级生产量的全球格局。陆地植被生产量以湿润热带地区最高,冻原和荒漠最低。沼泽和湿地生态系统处于陆地和水体栖息地的分界面,由于有持续不断的水分供应以及植物根部周围腐殖质沉积物

中营养元素的快速更新,每年生产的生物量可以和热带森林一样多。

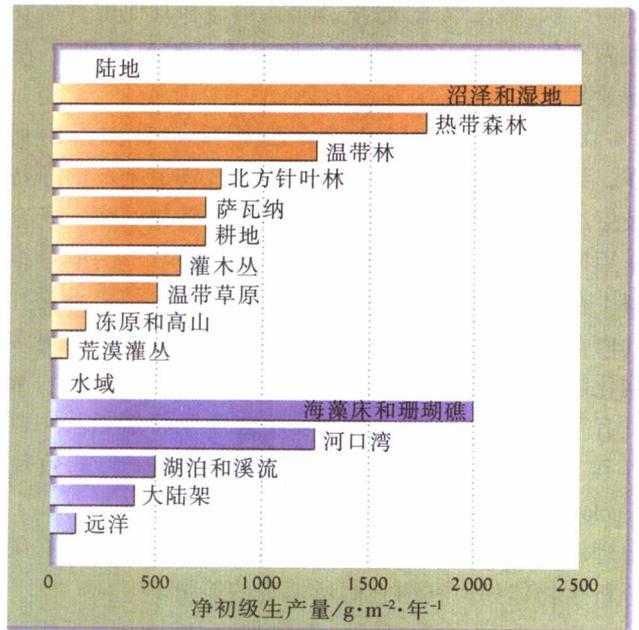


图 6.8 各种生态系统的净初级生产量变化 [数据引自 R. H. Whittaker and G. E. Likens, *Human Ecol.* 1: 357~369(1973)]

在远洋,矿物元素的贫乏限制了生产力,只有温带森林的 1/10 甚至更少。上涌带(营养物质从较深海水升至表层)和大陆架(浅水区底部沉积物与表面水层快速交换营养物质)的生产量更高。河口湾、珊瑚礁和沿海海藻床的生产量可达陆地栖息地水平。淡水环境的初级生产量比远洋高得多,其中河流、浅水湖泊和池塘的生产量最高,清澈的溪流和深湖则最低。



营养级间的能量传递效率只有 5%~20%

植物、藻类和某些细菌的初级生产量构成了生态食物链的基础。动物、真菌和大多数微生物从动植物体或其残体中获取能量和大部分营养物质。因此,这些生物起着食物生产者和食物消费者的双重作用。这两种作用使生态系统形成由食物网决定的营养结构,通过它进行能量流动和物质循环。图 6.1 所示为一条从草→兔→狐→鹰的食物链,描述了能量沿营养结构流动的一条特定路径。我们知道,总初级生产量被下一个较高营养级的生物消费之前,生化转换会消耗掉大量

能量。食物链的每一步会有 80%~95% 的能量损耗。要是把非洲所有的草都集中堆放在一起和所有植食类动物比较,将使蝗虫、瞪羚、斑马、角马和其他植食动物大为逊色。同样所有的植食动物又将远远超过狮子、鬣狗及其他食肉动物。

正如 Raymond Lindeman 在 1942 年首次指出那样,到达每一营养级的能量取决于食物链基部的净初级生产量以及每一更高营养级的能量转化效率。光合作用同化的光能中,植物要用去 15%~70% 的能量维持生存,这部分能量是消费者不可利用的。植食动物和食肉动物比植物的活动频繁得多,相应地要消耗更多同化能量以维持生存。结果,每个营养级的生产量一般只有下一营养级的 5%~20%。生态学家将能量从一营养级转化到后一营养级的百分数称为生态效率(ecological efficiency)或食物链效率(food chain efficiency)。要理解生态效率为何只有 5%~20% 的原因,我们必须分析生物体如何利用它们所消费的能量。

不论食物来源如何,生物把食物中的能量用于自身的维持,进行生命活动以及生长和繁殖。一旦摄入食物,食物中的能量沿多种途径通过生物体。起初,食物中的许多成分不易消化,如动物性食物中的毛发、羽毛、昆虫外骨骼、软骨和骨骼,植物性食物中的纤维素和木质素(图 6.9)。这些物质被排遗或吐掉,其所含能量称为排遗能量。生物消化吸收的能量才是其同化能量。同化的这部分能量用于满足新陈代谢需要,大部分以热的形式脱离生物,构成呼吸能量。当食物含氮过多时,动物还排遗少量的同化能量,其形式为含氮有机废物(主要是氨、尿素或尿



图 6.9 并非所有的食物成分都能被同化。大象粪便中未消化的植物纤维物质代表排遗能量(R. E. Ricklefs 摄)

酸),这部分能量叫做排泄能量。剩余的同化能量通过生长和繁殖合成新生物量(生产量),然后可被更高营养级的动物消费。这样,生物能量收支的各种成分按下列关系彼此相联:

摄入能量 - 排遗能量 = 同化能量

同化能量 - 呼吸能量 - 排泄能量 = 生产量

同化效率取决于食物的可消化率

食物链的总生态效率起始于生物同化其所消费食物的效率。同化效率(assimilation efficiency)是同化与摄入之比,常用百分数表示。植物对于其消费者的能量价值取决于食物质量,即植物纤维素、木质素和其他不可消化物质的多少。植食动物同化种子的能量达 80%,幼嫩植物达 60%~70%。大多数食草和嫩叶者(大象、牲畜、蝗虫)同化其食物能量的 30%~40%。千足虫以腐木为食,但由于腐木主要由纤维素和木质素(以及存在于腐木中的微生物)构成,所以千足虫仅仅同化食物中能量的 15%。

动物性食物比植物性食物易于消化。食肉动物的同化效率在 60%~90% 之间。脊椎动物猎物比昆虫猎物更易被消化,因为昆虫不能被消化的外骨骼占躯体的比例,要比脊椎动物的毛发、羽毛和鳞片占躯体的比例大。食虫性动物的同化效率在 70%~80% 之间。

最活跃动物的净生产率最低

每种生物都要生长和繁殖后代。以这种方式增加的生物量代表该生物体的生产量,同时也是其他生物的潜在食物。生产量所含能量与总同化能量之比称为净生产效率(net production efficiency),常用百分数表示。活动频繁的恒温动物的净生产效率低:鸟类小于 1%,繁殖率高的小型哺乳动物也仅达 6%(图 6.10)。这些生物把大部分同化能量用于维持盐平衡、血液循环、产生热以恒定体温和运动。相反,固着生长的冷血动物,特别是水生种类,所同化的能量有 75% 用于生长和繁殖。

生产效率能以总摄入能量为基础,而不是以总同化能量为基础,这种情况下称为总生产效率(gross production efficiency),即同化效率与净生产效率的乘积。因此:



图 6.10 高能量代谢速率常常导致生产率低。因为蜂鸟在悬停飞行中消耗的能量如此之多,在其一生中,不到 1% 的同化能量被转化为生长和产卵(Gary W. Carter 摄/Corbis)

总生产效率=(同化能量/摄入能量) \times (生产量/同化能量) $\times 100$ =(生产量/摄入能量) $\times 100$

总生产效率代表一个营养级内生物量生产的整体能量效率。恒温陆生动物的总生产效率极少超过 5%,有些鸟类和大型哺乳动物不到 1%。昆虫的总生产效率在 5%~15%之间,有些水生动物则超过 30%。

植物的生产效率

因为植物不消化、同化食物,所以植物与动物的生产效率概念有所不同。对植物而言,净生产效率被定义为净生产量与总生产量之比。植物的净生产效率在 30%~85%间,其大小取决于环境和生长型。温带地区生长快的植物(无论树木、撂荒地草本植物、农作物还是水生植物)有同样高的净生产效率,一般在 75%~85%之间。相似的植被类型在热带则表现出较低的净生产效率(40%~60%)。正如我们预想的那样,由于高温,与光合作用相关的呼吸作用在热带地区也会增加。

碎屑食物链

陆生植物,特别是木本植物的许多生产量都是以摄食的构造,更不用说消化了。结果,即使植食动物具有从植物中获取能量的特化适应,其同化效率仍然很低。因此陆生植物的大部分生产量作为碎屑(detritus)(植物残体和植食动物未消化的排泄物)被专

门以木材、枯落叶和植物纤维性粪便为食的生物所消费。植食动物和食碎屑动物之间的分隔形成了陆地群落中两条平行的食物链(图 6.11)。第一条起始于以植物叶、果实和种子为食的相对大型动物;第二条起始于以枯落物和土壤中的碎屑为食的相对小型动物和微生物。这两条独立的食物链在较高的营养级有时明显地联结起来,但碎屑能量在食物链中的流动速度比植食动物同化的能量慢得多。

以植食和食碎屑动物为基础建立的食物链,其相对重要性在群落间变动相当大。植食动物在浮游生物群落中占优势,食碎屑者在陆地群落中占优势。进入两条食物链的净生产量比例大小一方面取决于植物组织在结构功能和支持功能之间的相对分配,另一方面取决于生长功能和光合功能的相对分配。大量的研究表明植食动物消费的净初级生产量在温带落叶林为 1.5%~2.5%,撂荒地 12%,浮游生物群落 60%~99%。

利用效率

由于大多数生物生产量被某种或其他种生物消费,故任何一个营养级中几乎没有能量累积。当然,某一营养级的生物生产量和另一营养级的消费量之间是平衡的,因此生态系统的营养结构保持相对恒定。从这点来看,食物链某一特定环节的生态效率与总生产效率相当。但是在某些情况下,生产量与消费量并不平衡,能量有可能在生态系统中积累,成为土壤中的有机质或水生生态系统中的有机沉积物。在这些情况下,我



图 6.11 植物碎屑是构成森林土壤中碎屑食物链的基础。(a)在田纳西州西部,碎屑的分解过程比较缓慢,土壤含有有机物产物;(b)在巴拿马的 Barro Colorado Island 的热带条件下,叶片和木材分解快,森林地面上为裸露的矿质化土壤 (R. E. Ricklefs 摄)

们可以说利用效率(exploitation efficiency)(即一营养级的生产量被下一更高营养级生物消费的比例)小于 100%。这样,生态系统的总生态效率因利用效率而减少:

$$\text{生态效率} = \text{利用效率} \times \text{总生产效率}$$



能量以不同的速率通过生态系统

生态效率描述了植物同化的能量最后进入生态系统每一更高营养级的比例。能量在营养级间的转移速率,或者反过来说,能量在每一营养级的滞留时间(residence time)可作为生态系统能量动力学的第二个指数。给定生产速率,能量的滞留时间与活生物量和碎屑中的能量贮存直接相关:滞留时间越长,能量积累越多(图 6.12)。

能量在一特定营养级的平均滞留时间等于贮存能量除以能量转化为生物量的速率:

$$\text{滞留时间(年)} = \frac{\text{生物量中贮存能量}(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2})}{\text{净生产力}(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{年}^{-1})}$$

我们也可用物质而不是能量的等式计算滞留时间。对这种情况,则表示为生物量累积比率(biomass accumulation ratio):

$$\text{生物量累积比率(年)} = \frac{\text{生物量}(\text{kg} \cdot \text{m}^{-2})}{\text{生物生产量}(\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{年}^{-1})}$$

湿润热带森林的植物生产干物质的平均速率是 $1.8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{年}^{-1}$, 平均活生物量为 $42 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ 。将这两个值代入上式,则植物生物量的平均滞留时间为 23 年 ($42/1.8=23$)。在陆生森林环境中,初级生产者的生物量积累速率平均在 20 年以上,而水生浮游植物群落平均不到 20 d(图 6.13)。但是在所有的生态系统中,有些能量滞留很长时间,有些则很快消失。例如,食叶动物和食根动物要消耗树木在生长年份中所同化的许多能量,其中有些能量是几天前才被植物同化的。另一方面,树干的纤维素和木质素中积累的能量可能几世

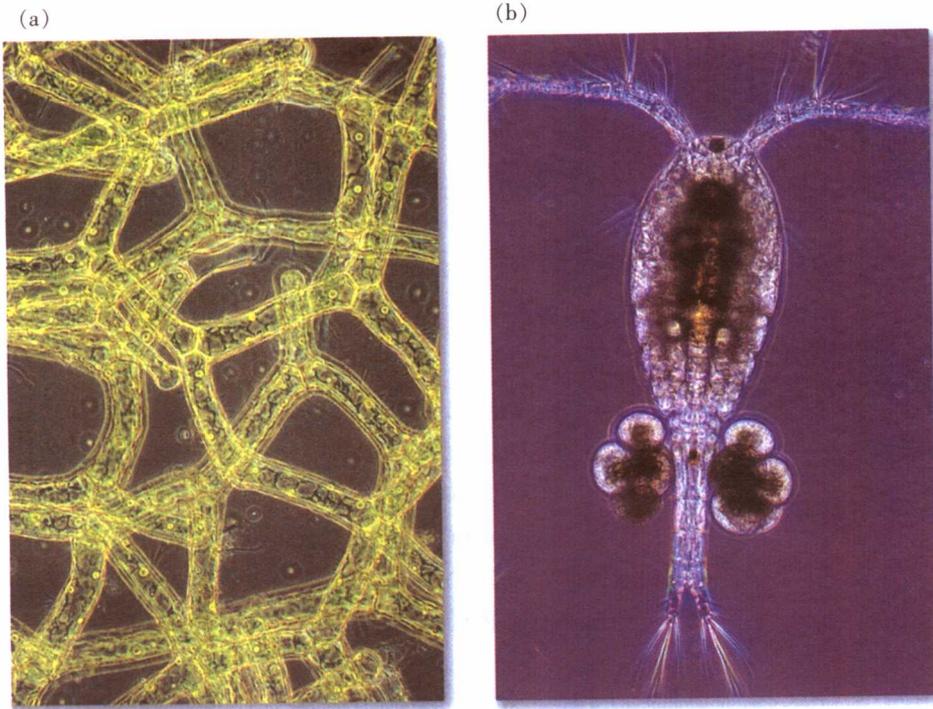


图 6.12 桡足亚纲和其他浮游动物对藻类食物中的能量和养分循环很快[照片(a)M. I. Walker 摄/Science Source/Photo Researchers; 照片(b)Roland Birke 摄/Photo Reseachers]

纪都不会再循环。

图 6.13 对含能有机物中能量的平均滞留时间估计偏低,因为它没有包括落叶中死有机物的积累。在积累的枯落物中的能量滞留时间可由类似于生物量积累

速率的等式确定:

$$\text{滞留时间(年)} = \frac{\text{枯落物积累量}(g \cdot m^{-2})}{\text{枯落物下落速率}(g \cdot m^{-2} \cdot \text{年}^{-1})}$$

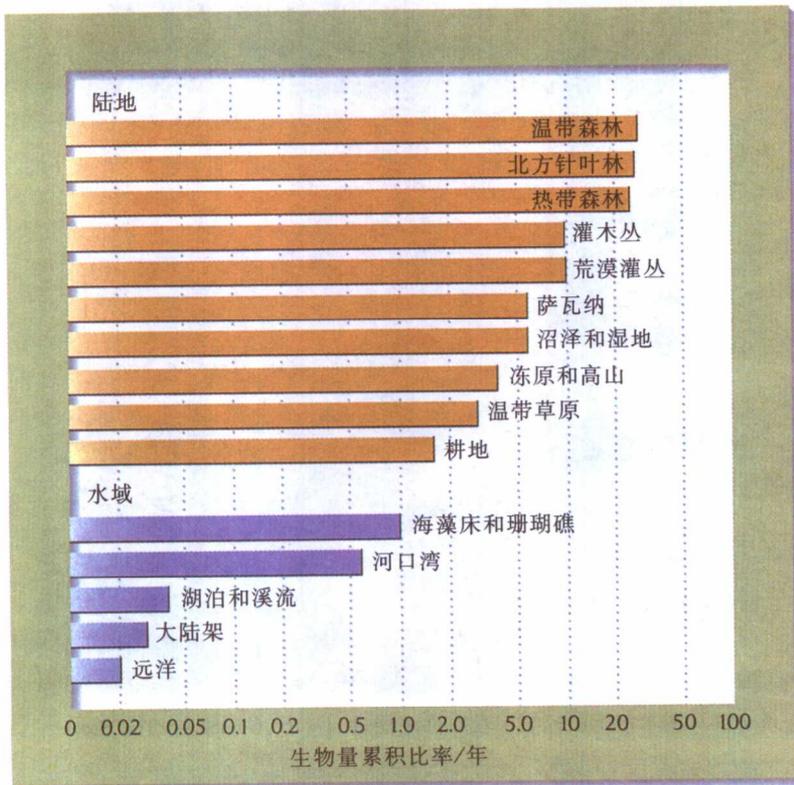


图 6.13 初级生产者的生物量累积比率随生态系统的不同而不同[数据引自 R. H. Whittaker and G. E. Likens, *Human Ecol.* 1: 357~369(1973)]



图 6.14 明尼苏达州的 Cedar Bog 湖已是研究水域生态系统能流的重要地点(感谢 G. David Tilman, University of Minnesota)

对于森林生态系统,能量滞留时间变动很大,湿润热带地区 3 个月,热带干旱山地 1~2 年,美国的东南部 4~16 年,温带山地和北方地区 100 年以上。低洼热带地区的暖热和充沛的水分为枯落物快速分解创造了最适条件。



生态系统能量学是对生态系统中能量传递的概括

能流和能量传递效率描述了生态系统结构的某些方面:营养级的数目、食碎屑者和植食动物的相对重要性、生物量和食碎屑者积累的稳态值、有机物的转换速率等。Lindeman 指出这些数值对理解生态系统功能的重要性,并在明尼苏达州的 Cedar Bog 湖创立了第一个完整的生物群系的能量预算(图 6.14)。20 世纪 50 年



图 6.15 有些能量来自外部输入。穿流森林的一条小溪从树木落下的碎屑中获取许多能量 (Mark Gamba 摄/The Stock Market)

代至60年代,能流研究的普及清楚地表明能量被认可为一种通用货币,即所有种群及其消费行为都能被简化成一个共同的单位。

生态系统的总能量收支反映了收入与支出的平衡,就如银行账目一样。生态系统的能量是通过自养生物对光的光合作用,以及将外来有机物转移入系统中获得的。系统外带来的有机物称为外源(allochthonous)输入(*chthonos* 希腊语意为“地球上的”,*allos* 希腊语意为“另外的”)(图6.15)。发生在系统内部的光合作用称为内源(autochthonous)生产。在靠近马萨诸塞州康科德城的根泉(Root Spring),植食动物同化能量的速率为 0.31 W/m^2 ,但是水生植物和藻类的净生产力只有 0.09 W/m^2 ,附近的植被以叶片形式输入根泉才获得能量平衡。一般而言,内源生产量在大河、湖泊和多数海洋生态系统占优势;外部输入成为茂密林层下小溪和泉水能流的最大来源。洞穴和深海中的生命,由于没有光的透入,完全依靠外部输入的能量来维持。

Lindeman通过测定植物和藻类、植食动物、食肉动物三个营养级的净生产量以及实验室测定的呼吸作用和同化效率,建立了Cedar Bog湖的能量收支。Lindeman的发现有点令人吃惊,植食动物仅消费20%的净初级生产量,食肉动物只消费植食动物净生产量的33%,利用效率都非常低。没有被消费的植物和植食动物的生物量大部分变成湖底的有机沉积物。

即使将这些沉积物算在内,Cedar Bog湖生态系统营养级间的能量转移也只有总生态效率的12%。生态学家D. G. Kozlovski对其他水生群落作了类似的比较分析后,总结出:(1)同化效率在更高营养级上增加;(2)净生产率和总生产率在更高营养级上降低;(3)生态效率平均为10%左右。由10%生态效率规律引出一个简单却又相当意外的结果,最终只有1%的植物和藻类总同化能量变成第三营养级的生产量。之后,几乎没有能量可以维持更高营养级消费者的生存。因此,如图6.1所示,能量金字塔从一营养级上升到后一营养级时急剧变窄。对已经利用地球上大部分总初级生产量的人类而言,这意味着通过食用食物链的较低环节,也就是说多食用植物产品和少食用动物产品,可以大大增加食物供应。

总 结

1. 生态系统是生物及其栖息地物理环境的完整复合体。它也是一个不断地以热的形式散发能量的巨大热力学机器。最初,能量通过光合作用和植物生产量进入生态系统的生物部分,为动物和非光合微生物提供能量。

2. Charles Elton以摄食关系描述生物群落,强调摄食关系是群落结构的一个重要组织原则。

3. A. G. Tansley提出生态系统(ecosystem)一词,它包含生物和栖息地中的所有非生物因素。

4. Alfred. J. Lokta从热力学角度探讨生态系统的功能,指出物质和能量的移动转换遵循热力学定律。

5. Raymond Lindeman于1942年提出的“生态系统是能量转换系统”观点被普遍认可。

6. 在20世纪50年代至60年代,生态系统能量学的研究已成为生态学研究的主流,这主要归功于Eugene P. Odum的影响。他主张将能量作为探讨生态系统结构和功能的通用货币。

7. 总初级生产量是光合作用同化的总能量。净初级生产量是植物生物量中积累的能量,等于总初级生产量减去呼吸消耗。

8. 初级生产量可以用一种或几种方法结合进行测定,如收割法、气体交换法(陆地用二氧化碳,水体用氧)或放射性碳(^{14}C)同化法。

9. 在生长季节的白昼期间,大多数栖息地的光合效率(总生产量除以总入射光能)为1%~2%。

10. 由于植物失水量与二氧化碳同化量成正比,所以植物生产量在干旱环境中受水分限制,并随水分多少而改变。蒸腾效率也叫水分利用效率,是生产量(干物质的克数)除以水分蒸发量(千克)的比率。蒸发效率一般为1~2 g/kg,适应干旱的物种偶尔可达4 g/kg。

11. 施加各种营养物质,特别是氮和磷,可提高陆地和水域环境的生产量。这表明营养物质对生产量有限制作用。在营养输入最低的系统中,营养物质对生产量的促进作用最大。

12. 生态系统的初级生产量以湿润热带地区为最高。其他陆生环境由于寒冷、阴暗或干旱,生产量较低。水生生态系统以河口湾、珊瑚礁和海藻床的生产量最高。

13. 能量和物质在食物链中的转移可用同化效率(同

化量与消化量之比)和净生产效率(生产量与同化量之比)表示。总之,能量从一个营养级向后一个营养级传递的生态效率平均为5%~20%。

14. 同化效率取决于食物的质量,特别是难以消化的结构物质(纤维素、木质素、壳质、角质素)的含量。同化效率在15%~90%间变动。

15. 未同化的物质排出体外,成为碎屑食物链的一部分。

16. 维持生存及生命活动消耗能量最多的动物的净生产效率最低,特别是恒温脊椎动物。多数恒温脊椎动物的净生产效率为1%~6%,与之相比,无脊椎动物达15%~75%。

17. 总生产效率(生产量与摄入量之比)低的不到1%,高的可达30%。

18. 利用效率是某一营养级中可为后一更高营养级消费的食物比例。

19. 生物量或能量在某一营养级的平均滞留时间等于生物量或生物量中贮存的能量除以净生产量速度的比值。初级生产量的平均滞留时间,从有些森林的20年到水生浮游植物群落的20d或更少。

通常位于食物链顶部的大型捕食者。

对于具有若干个营养级(n ,植物位于1营养级)的生态系统而言, n 营养级的消费者可获得的能量表示为 $E(n)$ 。可获得的能量等于净初级生产力与能量转移到 n 营养级的生态效率的乘积:

$$E(n) = (NPP)(Eff)^{n-1}$$

式中, Eff 为能量在每个营养级间传递效率的几何平均数。改写上式,则可求 n 值:

$$n = \frac{1 + \log[E(n)/NPP]}{\log(Eff)}$$

表 6.1 多种野外研究中食物链数据的粗略估算

群落	净初级生产量 /kcal·m ⁻² ·年 ⁻¹	消费者摄食量 /kcal·m ⁻² ·年 ⁻¹	生态效率 /%	营养级数目 (n)
远洋	500	0.1	25	7.1
近海	8 000	10.0	20	5.1
温带草原	2 000	1.0	10	4.3
热带森林	8 000	10.0	5	3.2

数据由许多研究概算而来

生态学实践

检验你的知识

食物链有多长?

10%的能量从一营养级传递给另一营养级的概括并不是一条严格的生态能量学定律。由于各种复杂因素的影响,一个营养级传递给另一营养级的能量可能大于或小于10%。实际上,Pauly和Christensen(1995)总结了40项有关水域或海洋群落中能量转移速率的研究,发现其值在2%至24%之间变动。陆地生态效率往往低于水域生态效率。根据这些资料人们可能会问,生态系统中最长的食物链到底有多长?

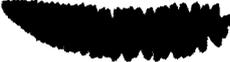
如果我们能够确知有关生态系统能量学的三方面资料,作一些简单的计算就可弄明白一个消费者种群在生态系统中能够获得多少能量。对此,所需资料包括:(1)净初级生产量(NPP),即能够传递给更高营养级的基本能量;(2)消费者种群所需要的能量(E);(3)能量由食物链中一营养级传递给另一营养级的平均生态效率(Eff)。事实上小部分能量可以通过若干个营养级传递者,但值得注意的是,这小部分能量已不足以维持

检验你的知识

1. 为什么了解食物链的长度是重要的?
2. 食物链可以告诉我们有关生态系统中能量和物质循环的哪些内容?
3. 就表6.1列出的估算,哪个因素对生态系统食物链长度贡献最大?
4. 根据本章以及前几章的内容,哪些生物因素可以解释你在第3题所选择因素的变化?

网上
更多

5. 访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 上 Practicing Ecology 的 World Watch Magazine, 阅读有关捕鱼量下降的食物链文章。你认为过度捕鱼对海洋营养物质循环和能量平衡将有何影响?


 推荐读物

- Clarkson, D. T., and J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 239~298.
- Cook, R. E. 1977. Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology. *Science* 198: 22~26.
- Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 19~38.
- Golley, F. B. 1994. *A History of the Ecosystem Concept in Ecology*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Griffin, D. H. 1981. *Fungal Physiology*. Wiley, New York.
- Howarth, R. W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 89~110.
- Laws, R. M. 1985. The ecology of the Southern Ocean. *American Scientist* 73: 26~40.
- Lawton, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367~374.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399~418.
- Odum, E. P. 1968. Energy flow in ecosystems: A historical review. *American Zoologist* 8: 11~18.
- Pauly, D., and V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255~257.
- Webb, W., S. Szarek, W. Lauenroth, R. Kinerson, and M. Smith. 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology* 59: 1239~1247.
- Whittaker, R. H., and G. E. Likens. 1973. Primary production: The biosphere and man. *Human Ecology* 1: 357~369.
- Wiegert, R. G. 1988. The past, present, and future of ecological energetics. In L. R. Pomeroy and J. J. Albert(eds.), *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View*, pp. 29~55. Springer-Verlag, New York.

(李 鹂 党承林 译)

第 7 章 生态系统中元素的循环途径



能量转换和元素循环密不可分

生态系统可模型化为一系列相联结的分室

水为生态系统中的元素循环提供了一个物理模型

碳循环与生物圈的能流紧密相连

氮在生态系统中循环时呈现多种氧化态

磷循环在化学上不复杂

硫存在多种氧化和还原形式

微生物在元素循环中起多种作用



你担忧地球大气中 CO_2 浓度的变化吗？20 世纪，化石燃料的燃烧和毁林烧荒已使大气中 CO_2 的体积分数由 2.8×10^{-4} 升至 3.6×10^{-4} 。多数

变化是最近几十年才发生的，估计 CO_2 浓度还有继续上升的趋势。 CO_2 浓度的持续升高将使全球变暖，从而引起气候的急剧变化，或许就如我们在巨大的灾难性厄尔尼诺事件中遭受的那样。厄尔尼诺可以毁坏农业，迫使人们背离家园。但主要的担忧还在于，气候变暖时冰盖融化和海洋水面扩展而引起的海平面上升。这些变化将淹没大部分沿海地区，从而引起经济灾难，并将重写人类地理学。

然而，地球大气中 CO_2 浓度在过去已经经历了比这要大得多的变化。工业革命之前， CO_2 浓度也许与地球地质史时期的 CO_2 最低浓度一样低。但是，现在的 CO_2 浓度和过去的一个重要差别是变化比以前任何时候都要快得多。碳和其他化学元素通过生态系统不断地循环，循环路径由各元素参与循环的特定化学转换所决定。生物（包括人类）进行能量转换的同时，也通过生态系统内的元素循环使元素移动。本章介绍物理、化学和生物过程如何导致生态系统内的元素循环。我们将看出，只有当人们认识到化学转化和能量转换是同时进行时，元素循环的许多问题才会清楚。

与能量不同,化学元素滞留于生态系统中,且在生物与物理环境之间不断循环。构成生物化合物的物质来源于地壳岩石或大气,但是,在它们流失于沉积物、小溪、地表水或以气体形式消失于大气之前,可在生态系统内被植物、动物和微生物再利用。尽管绿色植物同化的所有能量都是从生态系统外获得的“新”能量,但植物吸收的多数营养物质在此之前已被利用过。根系从土壤吸收的氮可能就是当天从森林地表层腐叶中淋溶出来的。绿色植物同化的 CO_2 可能就是动物、植物或微生物呼吸作用最近才释放的。



能量转换和元素循环密不可分

生物进行生命过程所必需的化学转换,有助于推动生态系统内元素的循环。将无机元素结合于植物、动物和微生物分子中的转换称之为同化(assimilatory)过程。元素同化的一个例子是光合作用,植物利用能量将无机碳(CO_2)变为糖类中的有机碳。在碳的总循环中,光合作用与呼吸作用是平衡的,后者是个互补的异化(dissimilatory)过程,包括有机碳返回到无机形式的转换,同时伴有能量释放。

生态系统中并非所有元素转换都由生物媒介引起,也并非所有转换都涉及有效能量的净同化或释放。许多化学反应还发生于空气、土壤和水中。其中有些化学反应如基岩的风化,从岩石的化合物中释放某些元素(如钾、磷、硅),可被生态系统利用。闪电暴雨可把大气中的分子氮(N_2)和水蒸气(H_2O)结合,生成少量的还原氮(氨, NH_3),它可能被植物和微生物吸收。这些反应可能在生命起源时就已存在。其他物理和化学过程如碳酸钙在海洋中的沉积,使元素脱离循环而与地壳中的岩石结合,那么可能会滞留若干地质年代。

大多数生物能量转换与碳、氧、氮和硫的生化氧化还原相联系。正如第2章介绍的那样,一个原子失去电子时被氧化,获得电子时被还原。在某种意义上,电子携带着原子的一部分能量。在生物转换过程中,释放能量的氧化作用与需要能量的还原作用相耦合,能量从一转换过程的反应物转移到另一转换过程的产物(图7.1)。这种耦合的转换只有在氧化方释放的能量不少于还原方需要的能量时方可

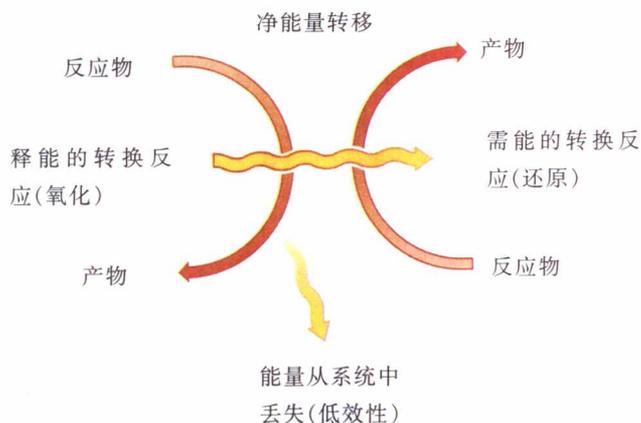


图7.1 能量释放与能量需求的转换耦合是生态系统中能流的基础

进行。伴随各种转换过程的能量变化幅度极大,其大小取决于化合物和可交换的电子数。物质世界的性质使两个转换过程的能量很难匹配。氧化反应提供的能量超过耦合的还原反应需要的这部分能量是不能被利用的,以热的形式散失。这平衡说明生命过程热力学的低效性。

一个典型的转换耦合可以包括糖类(如葡萄糖)中碳的氧化,释放能量;而亚硝酸基氮还原为氨基氮(构成蛋白质的结构成分),则需要能量。正如许多生化转换一样,这种转换将能量释放的转换与生长繁殖所需元素(在此为氮)的吸收紧密相联。在动物中,这些生化转换也用于保持细胞环境和影响动物的活动。有些转换还有许多中间步骤(图7.1),它们联结成一条生化通道(图7.2)。植物通过碳的同化还原把最初的能量输入生态系统,其能量来源是光而不是耦合的异化过程。随后的每次转换都有一部分能量脱离生物系统。通过一个循环的异化部分与另一个循环的同化部分相耦合,使生态系统的生命成分和非生命成分间的元素循环与能流联结起来。



生态系统可模型化为一系列相联结的分室

随着每次生化转换,一种或多种元素从某种形式转变为另一种形式。生态系统中元素的每种形式可被视为一个独立分室,如同一幢房屋的一个房间。在物理

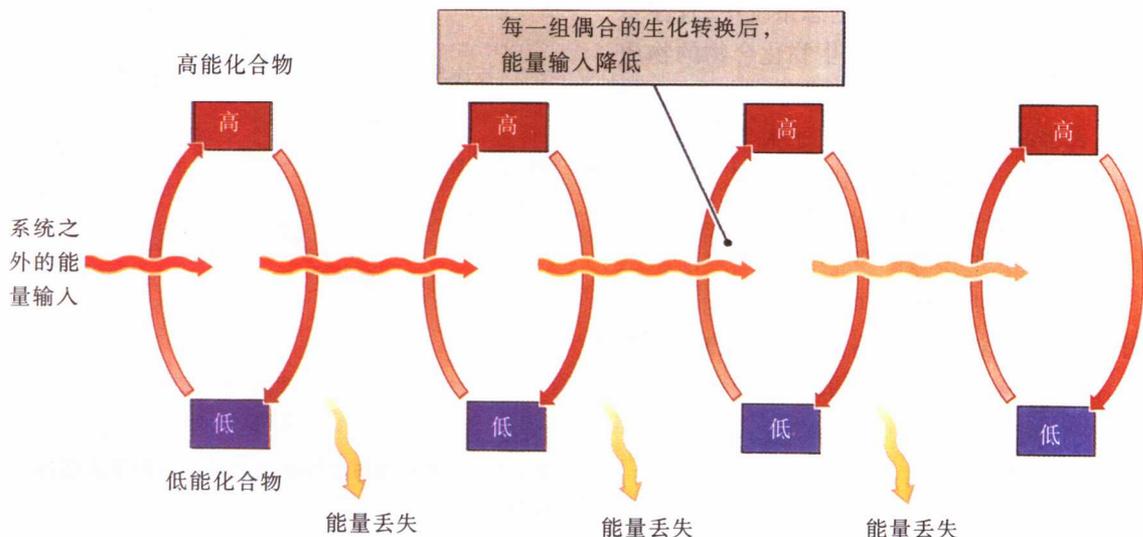


图 7.2 通过生化途径的能量流动。当能量流经生态系统时,元素在同化转换和异化转换间交替进行,如此循环

过程和生物过程转换原子时,原子进出分室。整个生态系统可模型化为一系列分室,元素在其中循环(图 7.3)。例如,光合作用使碳由无机碳分室转移至有机碳分室(同化作用);呼吸作用使碳返回至无机分室(异化作用)。生态系统的这种分室模型(compartment models)可按等级划分,分室之中又有亚分室。无机碳分室包含大气中和溶解于水中的 CO_2 、水中的碳酸根和碳酸氢根离子以及主要以沉淀物形式存在于水体和水垢中的碳酸钙。有机碳分室也有许多亚分室,如自养生物、动物、微生物和碎屑。当生物取食时,碳在这些亚分室间移动。

分室内与分室间的元素转移常涉及能量。光合作用给碳增加能量,就好比将碳元素提升至房屋的二楼,而在走下呼吸作用“楼梯”时,碳释放贮存的化学能,被生物用于其他生命活动。

元素在生态系统的某些分室间循环很快,而在另一些分室间则慢得多。元素在活生物体与无机态间的转移时间范围,从几分钟至生物的一生或者其后的有机碎屑的整个时期内都会发生。上一章已谈到,有些陆生环境的有机物平均滞留时间长达数世纪。元素的有机形式和无机形式偶尔会脱离生态系统内的快速循环,这是因为转换介质不易进入分室。例如煤、石油和泥炭含大量有机碳,它们脱离生态系统的循环常常已达数百万年。无机碳通过碳酸钙沉淀脱离水域生态系统循环,碳酸钙形成一厚层海洋沉积物,最终可能

变成石灰岩。这些碳只有通过火山活动、地壳抬升、侵蚀等缓慢的地质过程,才能返回到生态系统的快速循环分室。



水为生态系统的元素循环提供了一个物理模型

光合作用需要水,但水在陆地生态系统中的运动大多由蒸发作用、蒸腾作用和降水过程所驱动(图 7.4)。然而这些物理过程使水的运动与能量转换相偶联,因此全球的水循环可说明元素循环的许多基本特征。

水吸收光能进行蒸发作用。水蒸气具势能,即单个水分子彼此分开的能量。当空气中的水蒸气凝聚成云层时,水分子凝结,水蒸气的势能以热形式释放,而热最终以长波辐射离开地球。从热力学观点来看,蒸发作用和凝结作用类似于光合作用和呼吸作用。

生物圈的水总计约为 $1.4 \times 10^9 \text{ km}^3$, 或 $1\,400\,000 \times 10^{18} \text{ g}$, 这是一个大得难以令人置信的数字。 10^{18} g 水是 10 亿的 10 亿倍克水。每立方米包含 10^6 g 或 $1\,000 \text{ kg}$ (1 吨, T) 水,因此 10^{18} g 是 10^4 亿吨(用 TT 表示)。 10^{18} 的数字通常用于天文学和联邦预算,但我们在此用 10^4 亿吨作为全球水量的单位,以使零位数最少。

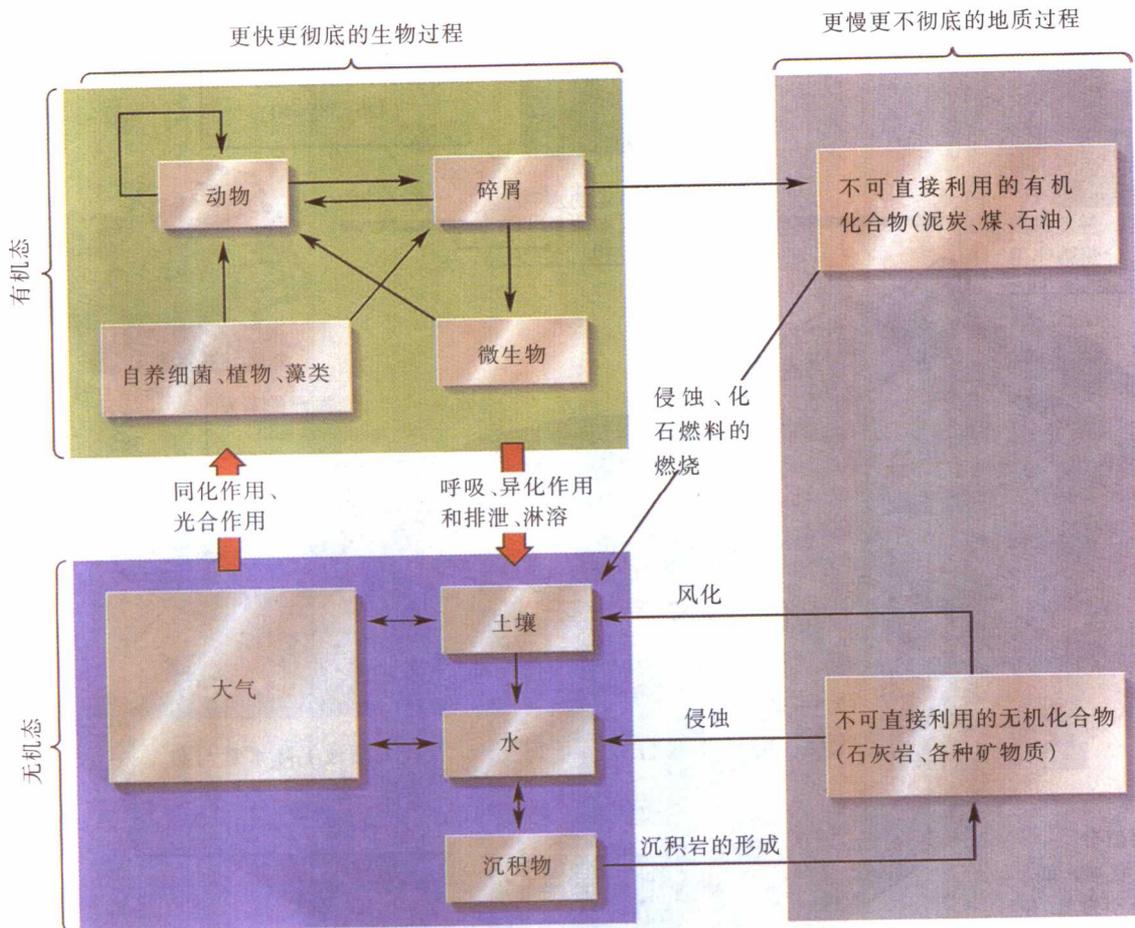


图 7.3 生态系统中元素循环的普适分室模型。每个分室可以再分亚分室,例如,代表可利用的有机态养分分室可进一步划分为自养生物分室、动物分室、碎屑分室和微生物分室

生物圈 97% 以上的水贮存在海洋中。水的其他蓄存库包括冰盖与冰川 (29 000 TT)、地下水 (8 000 TT)、湖泊河流 (100 TT)、土壤湿气 (100 TT)、空气中的水蒸气 (13 TT)、活生物体内所有水分 (1 TT)。每个蓄存库可视为生物圈水分室模型中的一个独立分室。

在陆地表面,降水量 (111 TT·年⁻¹, 占全球水降雨水的 22%) 超过蒸发作用和蒸腾作用 (71 TT·年⁻¹, 占全球的 16%)。在海洋,蒸发量又以相近的数量超过降水量。海洋表面蒸发的水大多被风带至大陆,通过降水回到陆地。从海洋到陆地的大气水蒸气净流量 (40 TT·年⁻¹) 与陆地通过河流返回海洋区域的水量保持平衡。

蒸发作用决定了水在生物圈的运动速度。液态水变成水蒸气所吸收的辐射能是水循环的能量。把水的总蒸发量 (456 TT·年⁻¹) 乘以每蒸发 1 g 水所需能

量 (2.24 kJ) 就可计算驱动全球水循环的能量。计算结果约为 10²¹ kJ·年⁻¹ (约 320 亿兆瓦), 约占照到地球上的太阳总辐射能量的 1/4。水蒸气凝结形成降水以热的形式释放等量能量。因为大气容纳水蒸气量有限, 所以蒸发作用和降水量紧密联系, 蒸发到大气中的水分增加令水蒸气过量, 从而引起降水量相同的增加。

空气中任一时刻的水蒸气量相当于地球表面上均匀覆盖了一层平均厚约 2.5 cm 的水。地球每年降雨或降雪 (水量) 平均 65 cm, 是水蒸气平均量的 26 倍。因此大气 (大气分室) 中的稳态水平平均每年自然更换 26 次 (反之, 水在空气中的平均滞留时间是 1/26 年, 或两星期)。土壤、河流、湖泊和海洋中的水是大气中的 100 000 多倍。但是因为蒸发作用与降水量平衡, 故分室间的流量相同。因此液态水在地球表面平均滞留

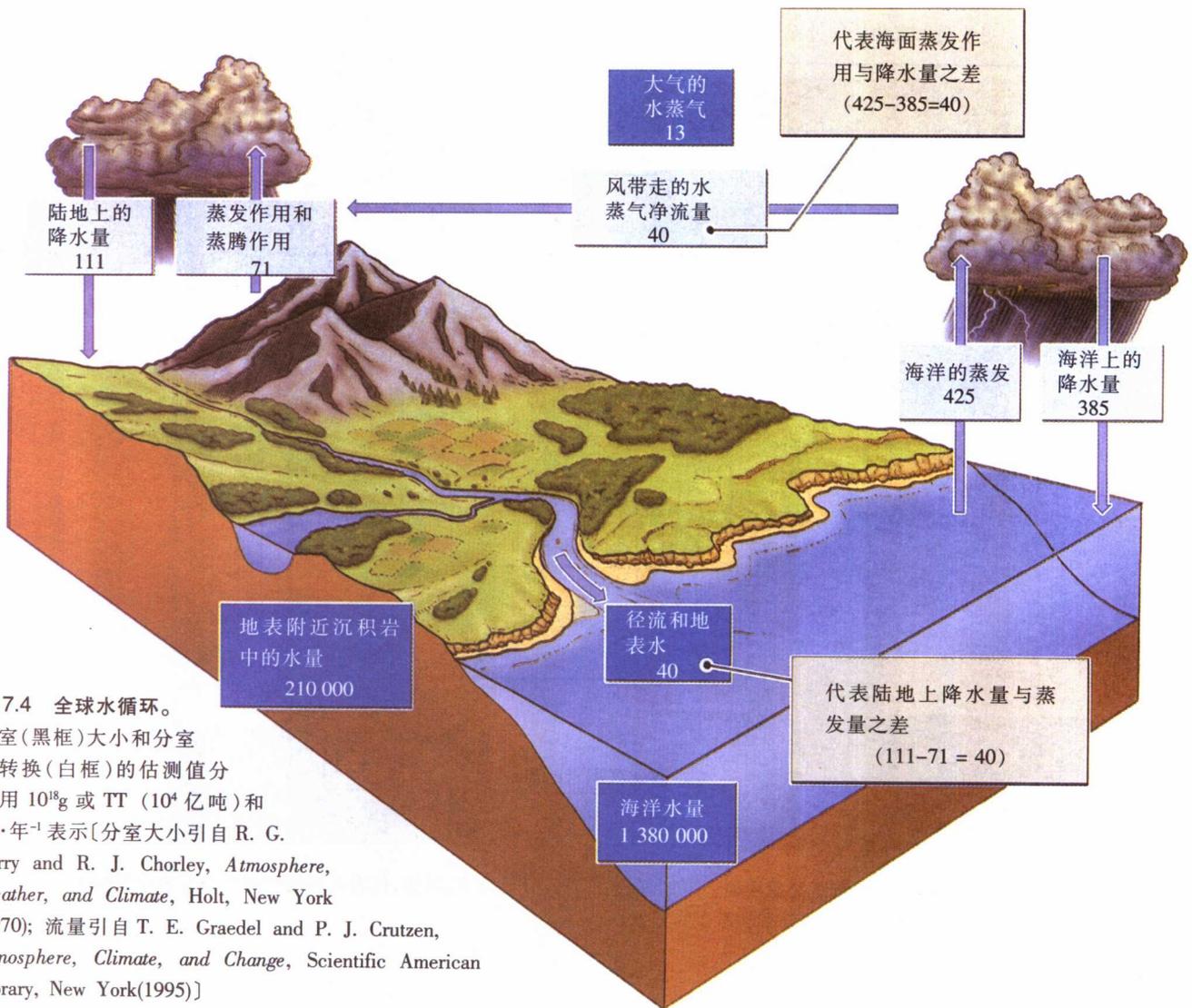


图 7.4 全球水循环。

分室(黑框)大小和分室间转换(白框)的估测值分别用 10^{18}g 或 TT (10^4 亿吨) 和 $\text{TT}\cdot\text{年}^{-1}$ 表示[分室大小引自 R. G. Barry and R. J. Chorley, *Atmosphere, Weather, and Climate*, Holt, New York (1970); 流量引自 T. E. Graedel and P. J. Crutzen, *Atmosphere, Climate, and Change*, Scientific American Library, New York(1995)]

时间(约 2 800 年)约为大气滞留时间中的 100 000 多倍。



碳循环与生物圈的能量紧密相连

碳循环与水循环相似,也是靠太阳能驱动。但是由于碳会发生各种化学反应,因此碳循环要复杂得多。3 种过程导致碳在水域和陆地生态系统中的循环(图 7.5):(1)碳的同化反应和异化反应,主要为光合作用和呼吸作用;(2)大气和海洋间二氧化碳的交换;(3)碳酸盐的沉积作用。

光合作用和呼吸作用

光合作用和呼吸作用是生物主要的能量转换反应。全世界每年大约有 850 亿吨($85 \times 10^{15}\text{g}$)碳进入该反应。(我们将 10 亿吨以符号 GT 表示)。在光合作用中,碳获得电子被还原(图 7.6),电子的获得伴随着化学能的获得。呼吸作用释放等量能,导致电子和化学能的丢失。

尽管生物圈中有机物的总碳量难以估计,但也许已经达到约 2 650 GT,包括活体生物、有机碎屑和沉积物。考虑到每年有 85 GT 碳被光合作用所同化,因此碳在生物分子中的平均滞留时间大约是 31 年($2\ 650\ \text{GT}$ 除以 $85\ \text{GT}\cdot\text{年}^{-1}$)。

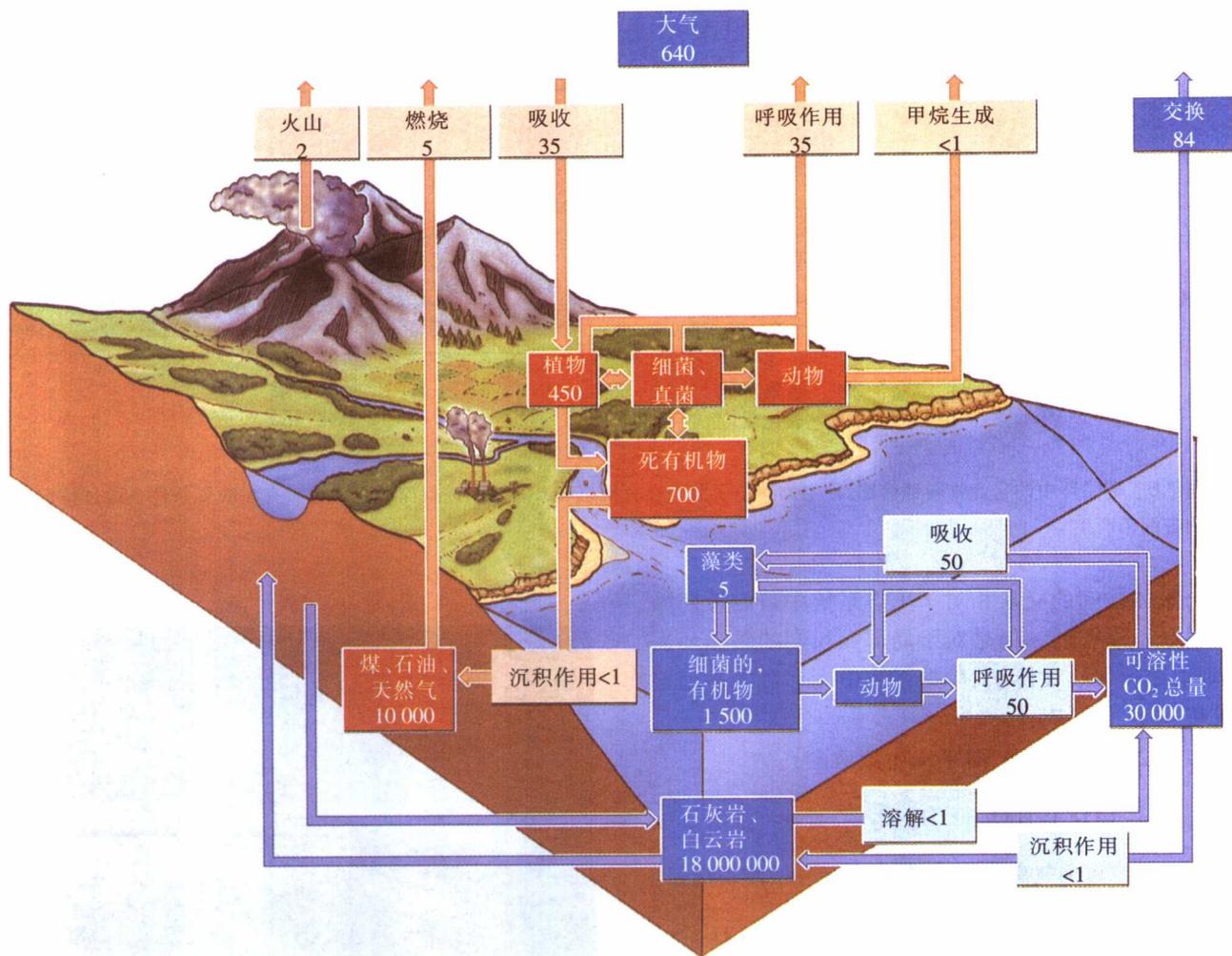


图 7.5 全球碳循环。分室大小和分室间的转移量用(10^{15} g 或 GT(10 亿吨)和 $\text{GT}\cdot\text{年}^{-1}$ 表示[引自 T. Fenchel and T. H. Blackburn, *Bacteria and Mineral Cycling*, Academic Press, New York(1979); W. D. Grant and P. E. Long, *Environmental Microbiology*, Wiley, New York(1981)]

海洋——大气的交换

第二种碳循环过程涉及 CO_2 在大气和海洋、湖泊、河流间的物理交换。 CO_2 易溶于水,其实海洋所含 CO_2 约为大气的 50 倍。空气-水界面的交换把陆地和水域生态系统的碳循环联结起来。实际上,海洋是化石燃料燃烧产生的 CO_2 的重要蓄库。当大气中 CO_2 含量增加,海洋中溶解 CO_2 的速率随之增加,从而降低大气中 CO_2 增加的速率,使其低于没有空气-水界面交换的值。

在大气 CO_2 的总碳量(640 GT)中,每年约有 35 GT 被陆生植物同化,84 GT 溶于海洋和其他地表水。呼吸作用和从水中游离进入大气的 CO_2 补充所丢失

的这些碳。总之,碳在空气中的平均滞留时间约为 5 年。由于滞留时间短,大气中 CO_2 量对 CO_2 的产生率十分敏感,几乎与化石燃料的燃烧平行增加。1990 年,化石燃料的燃烧每年约产生 6 GT 碳,相当于空气中总 CO_2 量的 1% 和陆地植物对碳总同化量的 1/6。

碳酸盐的沉积

第三种碳循环过程只发生于水域生态系统。它包括碳酸盐化合物在水中的溶解和以沉积物形式(特别是石灰岩和白云岩)沉积下来。从全球规模来看,尽管有利于沉积的环境在过去已形成大面积的碳酸钙沉积层,溶解和沉积大致平衡。水域生态系统中的溶解和沉积比生物系统中的同化和异化大约慢 100 倍。因此沉

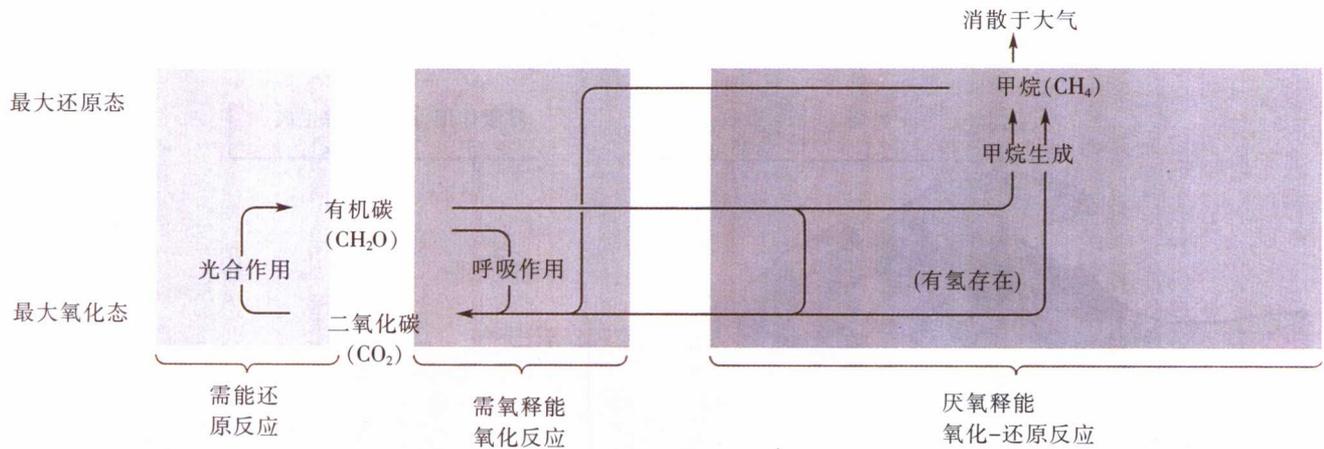


图 7.6 碳循环中的化合物转移简图。生物圈中多数碳在有机态和 CO_2 之间进行循环。甲烷只有在缺氧条件下通过特定的古细菌产生

积物与水体之间的交换相对于生态系统中碳的短期循环来说是不重要的，但是对于局部而长期的碳循环而言，则重要得多。实际上，生态系统中大多数碳被固定在沉积岩中(图 7.7)。

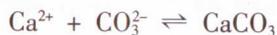
如第 2 章所述， CO_2 溶于水生成碳酸：



碳酸易解离为氢离子、碳酸氢根离子和碳酸根离子：



当有钙时，则与碳酸根离子结合形成碳酸钙：



碳酸钙在多数情况下溶解度低，易从水体中沉积形成沉积物。沉积反应使碳从水域生态系统中脱离出来，但迁移率不到这些生态系统每年碳循环量的 1%，并且由于河流有一定酸性，会溶解石灰岩(碳酸盐)沉积物，损失的碳又可由河流的输入补充。

溶解和解离会受生物活动的影响。在海洋系统，pH 接近中性，碳酸盐和碳酸氢盐处于化学平衡状态：



水生藻类和植物吸收 CO_2 进行光合作用，化学平衡向左移动，导致碳酸钙的形成与沉积。许多藻类将体内碳酸钙排入周围水中，但建礁藻和珊瑚藻则将其结合入自身坚固的身体构造(图 7.8)。对于整个系统来说，当光合作用超过呼吸作用(如藻类“开花”时)，钙离子趋于从系统中沉降出来。

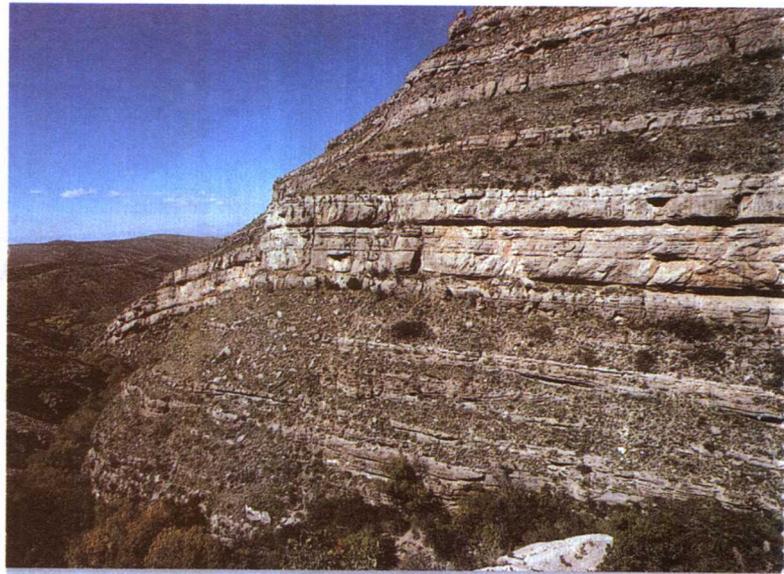


图 7.7 地球上的多数碳埋藏于沉积岩中。得克萨斯州南部山脉的沉积石灰岩表示碳酸钙是由曾经覆盖这片区域的浅海中沉积出来的(Gerald & Buff Corsi 摄/Visuals Unlimited)

碳循环的时间变化

根据海洋沉积物中埋藏的有机物和碳酸盐沉积，地理学家可以估算出从大气中迁出的碳量及沉积形成的时间。根据这些资料能估算空气中 CO_2 的最初浓度及其时间变化(图 7.9)。

这些估算表明在古生代早期，约 550 百万年至



图 7.8 珊瑚藻的“骨架”是由碳酸钙构成的。在光合作用期间，伴随着可溶性 CO_2 的吸收，碳“骨架”被沉积下来(L. Newman & A. Flowers 摄/Photo Researchers)

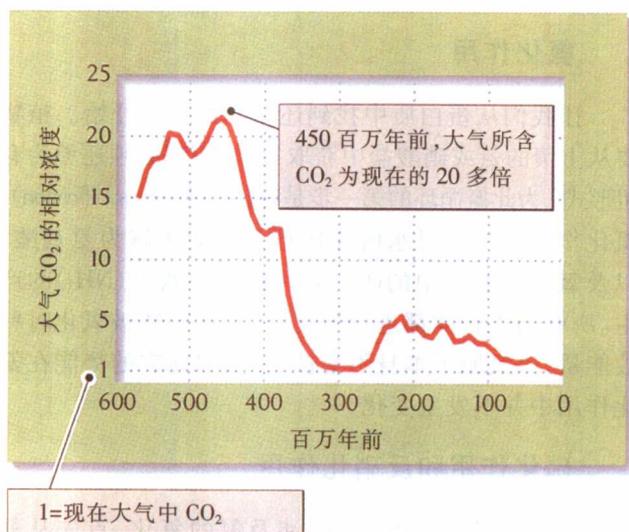


图 7.9 大气中 CO_2 浓度从古生代初期开始下降。这些数值表示工业革命初期 CO_2 的体积分数(大约为 3×10^{-4})的倍数[引自 R. A. Berner, *Science* 276: 544~546(1997)]

400 万年前,大气中的 CO_2 浓度为现在的 15~20 倍。在泥盆纪早期,近 400 百万年前, CO_2 浓度急剧下降,于 300 百万年前已接近现在的水平。这种衰减始于陆地森林的发展,导致陆地环境风化速率的急剧升高,以及构成多数地球煤层的有机沉积物大量累积。到古生代末期,约 2.5×10^4 万年前,空气中 CO_2 浓度再次增加,

接近当今水平的 5 倍,并在中生代早期保持高浓度约 100 百万年之久,之后稳定下降。

古生代早期、中生代早期确实是温室时代。整个地球的平均温度很高,甚至在高纬度地区,热带生物都很繁盛。泥盆纪 CO_2 的下降,使中生代末期进入寒冷气候和大量冰川的阶段,就如地球在过去百万年中经历的那样。温度升高会带来很多问题,但目前大气 CO_2 的升高不会使地球回到以前的温室环境,至少短期内不会。多数来自于地球原始大气的“地质”碳仍被固定于石灰岩沉积物中。当大陆板块边缘的石灰岩被分解时,这种碳将极为缓慢地返回大气,碳酸盐在地球深部的高热高压下变成 CO_2 ,并最终通过火山爆发释放出来。

生态学家在野外

泥盆纪大气 CO_2 浓度急剧下降的原因是什么?



在泥盆纪(409 百万年至 363 百万年前)的 5 000 万年间,大气中 CO_2 浓度为什么急剧下降?我们如何才能推测如此久远以前生物圈发生的事件?它有没有包含古生态系统的生态变化?Oregon 大学的地理学家 Gregory Retallack 以若干证据,对这种变化提出了一个可信的解释。Gregory Retallack 研究了现在南极地区在泥盆纪形成的化石土壤(paleosols)。(在泥盆纪,这里气候温暖,植被繁茂。)通过化石土壤与现代土壤的比较,就有可能解释在过去土壤中发生的许多过程,及其对生物圈造成的影响。

两个惊人的变化标志着泥盆纪的开始(图 7.10)。一个是土壤化学性质的变化,表现为黏土量显著增多,另一个是植物根系密度和深度的急剧增加。泥盆纪中期植物的干、枝条、根、根状茎增粗很大,表明地球上第一批森林发展起来了。在泥盆纪末期和石炭纪初期,随着这些变化出现了厚密的泥炭层,它们以后转变为煤。

大气 CO_2 浓度可以用土壤碳酸盐中的碳同位素 ^{13}C 与 ^{12}C 之比估算。土壤中的 CO_2 来自于空气和土壤生物的呼吸作用。 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 的比例是大气碳与呼吸 CO_2 比较的相对数。假定已知土壤中 CO_2 产量,我们就能估算大气中的 CO_2 浓度。

为什么在泥盆纪地球的温室大气会减少呢?Retallack 推测,陆地植被的增加,特别是根系对土壤的穿透,极大地提高了土壤的风化速率,从而增加黏土

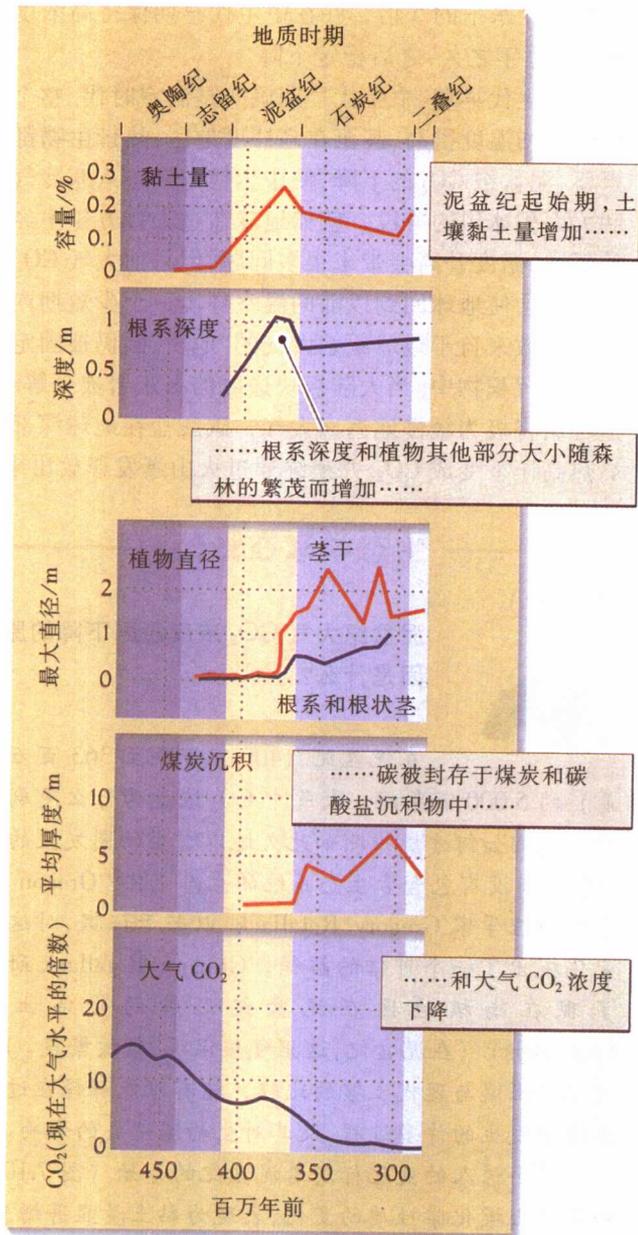


图 7.10 化石土壤显示生物圈的变化。古生代中期化石土壤的特征表明随着大气 CO_2 在碳酸盐沉积物中的积累, 陆地植被增加和土壤进一步风化[引自 G. J. Retallack, *Science* 276: 583~585(1997)]

量。根系和与之伴随的微生物区系分泌有机酸, 激活土壤矿物质; 有机物的分解也产生酸, 加快矿物质的分解。根系固定土壤颗粒从而增强土壤的保水能力, 更有助于化学风化。风化作用的增强导致只要那里的陆地植被发展起来, 土壤就会释放出大量的钙和镁。可溶的钙和镁离子进入海洋, 与海洋中丰富的碳酸氢根离子形成不

可溶的化合物, 以沉积物形式从水体中沉积下来。当碳酸氢盐脱离海洋时, 由大气中的二氧化碳补充。因此, 植被加速风化时, 新的沉积岩也在形成, 其来源一部分是旧大陆地壳成分, 一部分是大气中的二氧化碳。



氮在生态系统中循环时呈现多种氧化态

生命所需氮的最终来源是大气中的分子氮(N_2)。分子氮在水中有一定的溶解度, 但不存在于天然岩石之中。闪电将一些分子氮转变为植物能够利用的形式——如氨。但大部分氮通过特定微生物的同化进入氮循环的生物途径(图 7.11), 这一过程称为固氮作用(nitrogen fixation)。尽管这条途径($\text{N}_2 \rightarrow \text{NH}_3$)只构成地球年氮流量的一小部分, 但参与生物循环的大部分氮都能追溯到固氮作用。一旦进入生物部分, 氮循环途径比碳要复杂得多, 因为氮原子有更多的氧化和还原形式。

氨化作用

让我们从蛋白质中找到还原(有机)氮开始。植物要从土壤的氨或硝酸盐中获取氮, 它们都必须还原为有机形式。为此氮循环的第一步是氨化作用(ammonification)。氨化作用包括通过水解作用把蛋白质水解为氨基酸, 以及氧化氨基酸中的碳。氨化作用导致氨(NH_3)的产生。所有的生物体都进行氨化作用。尽管碳被氧化时释放能量, 但氮原子本身不会被氧化, 因此它的势能在氨化作用中并不发生变化。

硝化作用和反硝化作用

硝化作用(nitrification)涉及氮的氧化, 首先从氨到亚硝酸根(NO_2^-), 然后从亚硝酸根到硝酸根(NO_3^-)。在此过程中氮原子先失去 6 个电子, 然后再失去 2 个电子。这些氧化步骤释放有机氮中的许多化学势能。每一步骤都要通过专化的细菌才能完成: $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2^-$ 通过土壤中的亚硝化单胞菌(*Nitrosomonas*)和海洋系统中的亚硝化球菌(*Nitrosococcus*); 而 $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ 则通过土壤中的硝化菌(*Nitrobacter*)和海洋中的硝化球菌(*Nitrococcus*)。硝化作用的总途径为



由于这两个硝化作用的步骤都是氧化反应, 只有

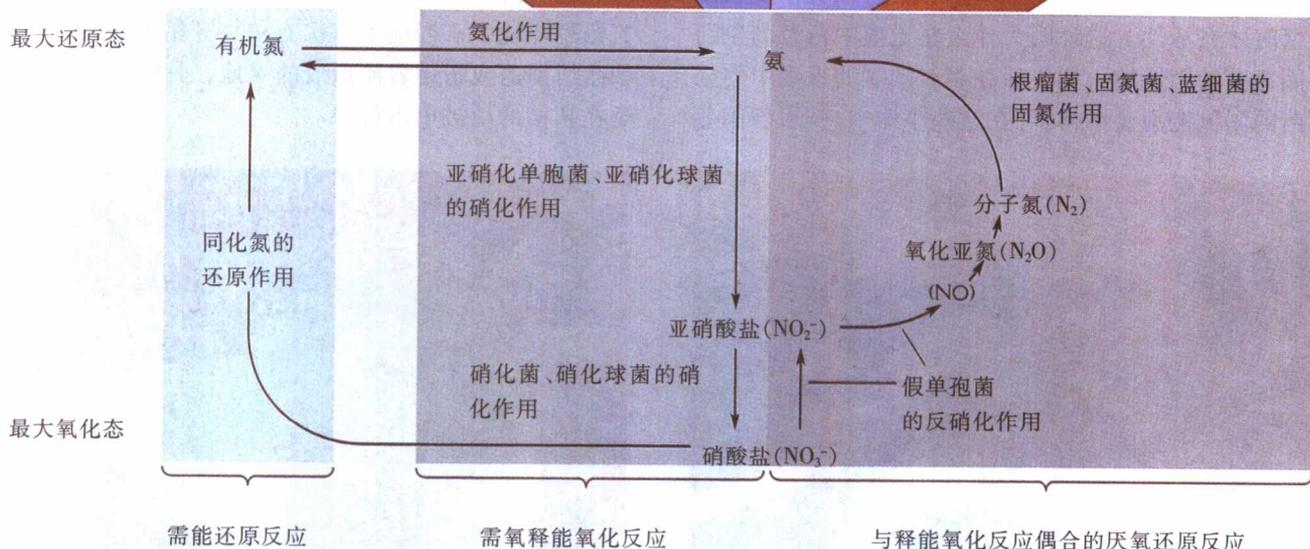
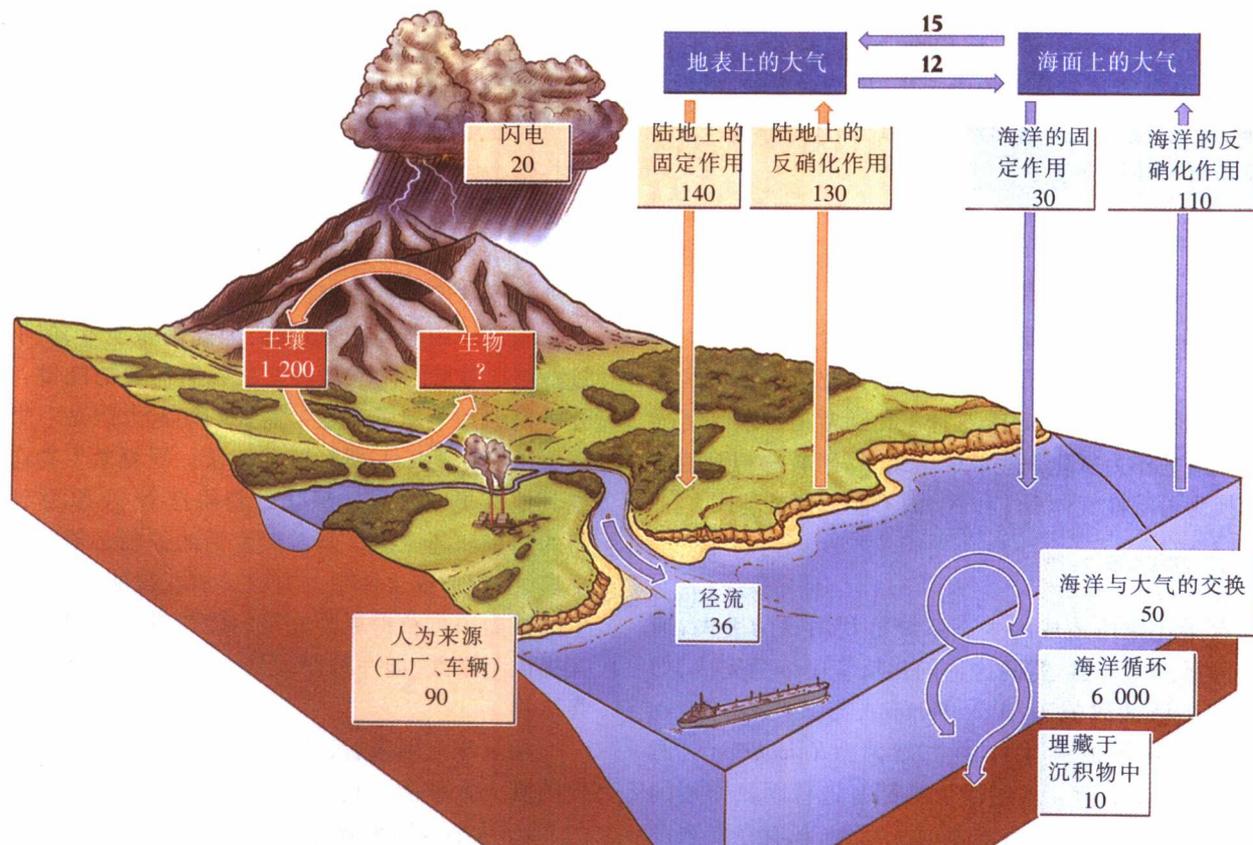


图 7.11 氮循环中化合物转换示意图。氮原子的最大还原态具最高的化学势能

存在强的氧化剂时才发生,例如分子氧,可作为电子受体。但是在积水而缺氧的土壤和沉积物以及耗氧的水底中,硝酸盐和亚硝酸盐比周围环境更易被氧化,其本身可作为电子受体(氧化剂)。在这些情况下,还原反应

从热力学上看更适于发生,氮可被还原为氧化氮(NO):



这个反应称为反硝化作用(denitrification),通过

细菌如假单胞菌(*Pseudomonas denitrificans*)完成。反硝化作用对于耗氧土壤和沉积物中有机物的分解十分重要,但也会导致氮从土壤中丢失,因为有些氧化氮以气体形式逃逸。在土壤和水体缺氧,即还原情况下,化学反应可产生分子氮,



随之氮从整个生物循环中逃逸出去。

反硝化作用可能是海洋系统中可利用氮低的主要原因。植物、动物等有机残体沉入海洋深处,被深水区和底部沉积物中的细菌氧化,这种氧化通常是在缺氧情况下将硝酸盐作为氧化剂完成的。结果,硝酸盐和亚硝酸盐转换为可溶性气体 NO 和 N₂,而不能被藻类利用。

固氮作用

反硝化作用造成的生态系统可利用氮的丢失,通常由固氮作用补偿。氮的这种同化反应由细菌完成,如营游离生活的固氮菌(*Azotobacter*),与某些豆科植物和其他植物形成共生体的根瘤菌(*Rhizobium*)(图7.12),以及蓝细菌。这些微生物都有进行固氮作用的酶——固氮酶,这种酶在有氧时无活性,只有在氧浓度极低时才有活性。这说明为什么在土壤中营游离生活的固氮菌的固氮能力比生活在相对缺氧的根瘤中的根瘤菌的固氮能力要小得多。在这些小瘤中,被根瘤菌感

染的根细胞形成薄膜包被的结构,叫做共生小体(simbiosomes),细菌生存于其中。共生小体中含氧量非常低,但不会影响固氮酶的活性。低含氧量会严重限制植物根细胞的呼吸作用,却适于根瘤菌的呼吸作用。虽然共生小体几乎不含自由氧,但这些氧对特化了的血红蛋白来说已经足够。由此得名的豆血红蛋白与氧有很高的亲和力,因此它在为呼吸作用不断供给氧时,也维持着低浓度的自由氧。

固氮作用藉还原氮进行,因此需要能量,但不会超过植物把等量的硝酸盐转变成氨所需要的能量。还原分子氮的一个原子为氨,需要的能量大约是一个有机碳原子氧化为 CO₂ 所释放的能量。固氮微生物通过糖或其他有机化合物的氧化,获得把 N₂ 还原为 NH₃ 所需的能量和还原力。营游离生活的细菌必须通过代谢土壤、沉积物或水体中的有机碎屑获得能量。与植物共生的根瘤菌可获得更为充足的能量供应,因为植物为其提供苹果酸,即一种四碳糖类,它是葡萄糖代谢的最终产物。

从全球范围来看,固氮作用固定与反硝化作用产生的氮大致平衡。其流量大约占生态系统氮循环总量的2%。从小范围来看,固氮作用更为重要,特别是在缺氮栖息环境中。当地上首次有植物开始定居时——例如冰川消退或新熔岩流形成的裸地,具固氮能力的种类在拓植的植被中占优势。

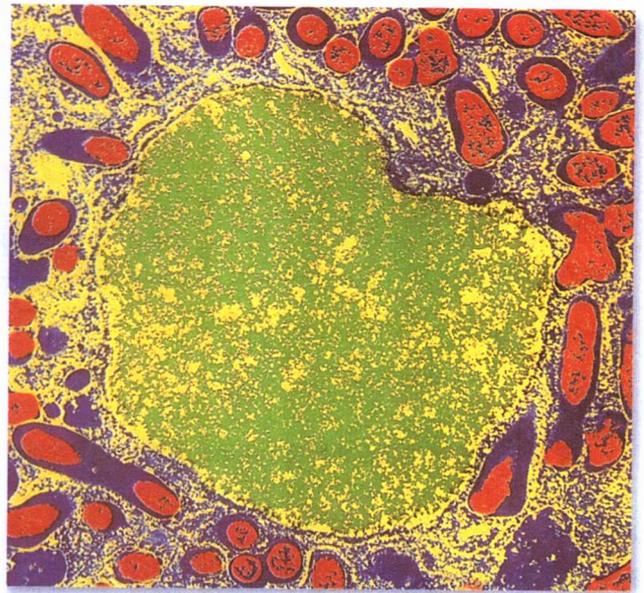


图 7.12 某些细菌的固氮作用。大豆(左)根系上的根瘤含共生固氮菌,如 false-染色透射电子显微照片(右)中红色所示[照片(a)感谢 Thomas R. Sinclair 提供;照片(b) Jeremy Burgess 博士 摄/Science Photo Library/Photo Researchers]



磷循环在化学上不复杂

生态学家深入研究生态系统中磷的作用，是因为生物体需要相对较多的磷(虽然只有氮的 1/10 左右)。磷是核酸、细胞膜、能量转移系统、骨骼、牙齿的主要成分。在许多水域栖息地，磷被认为是限制植物生产力的元素。磷以污水和施肥的农田径流形式进入河流和湖泊，可以人为地促进水域的生产量，可破坏自然生态系统平衡和改变水域栖息地质量。在无磷洗衣粉出现以前，含磷洗衣粉是污染的主要来源。

磷循环(图 7.13)比氮循环的步骤少得多，因为除极少数微生物的转换外，磷在生态系统中的循环不必进行氧化还原反应。植物直接从土壤或水体中吸收磷

酸根离子(PO_4^{3-})形式的磷，将其结合在各种有机化合物中。动物通过尿液分泌磷酸盐把食物中过多的磷排出；磷化细菌也是将碎屑中的磷转化为磷酸根离子。除了灰尘以外，磷不以任何形式进入大气，所以磷循环只涉及生态系统的土壤分室和水分室。

酸度极大地影响植物对磷的可利用性。在酸性土壤中，磷紧紧地黏附在土粒上，与铁和铝形成相对不可溶的化合物。在碱性土壤中，磷与某些元素形成其他不可溶化合物如钙。钙和铁或铝处于有氧状况下，pH 为 6~7 时可溶性磷酸盐的浓度最高，即磷的可利用性最大。

在含氧丰富的水域生态系统中，磷易与铁或钙结合形成不可溶化合物，并从水体中沉淀出来。因此海洋和淡水的沉积物如同磷的藏纳库一样，不断地将沉淀的磷从生态系统的快速循环中迁出。只有在缺氧的水域沉积物和底层水中，磷化合物才易于溶解并进入水体。在这种情况下，铁易于形成可溶的硫化物而不是不

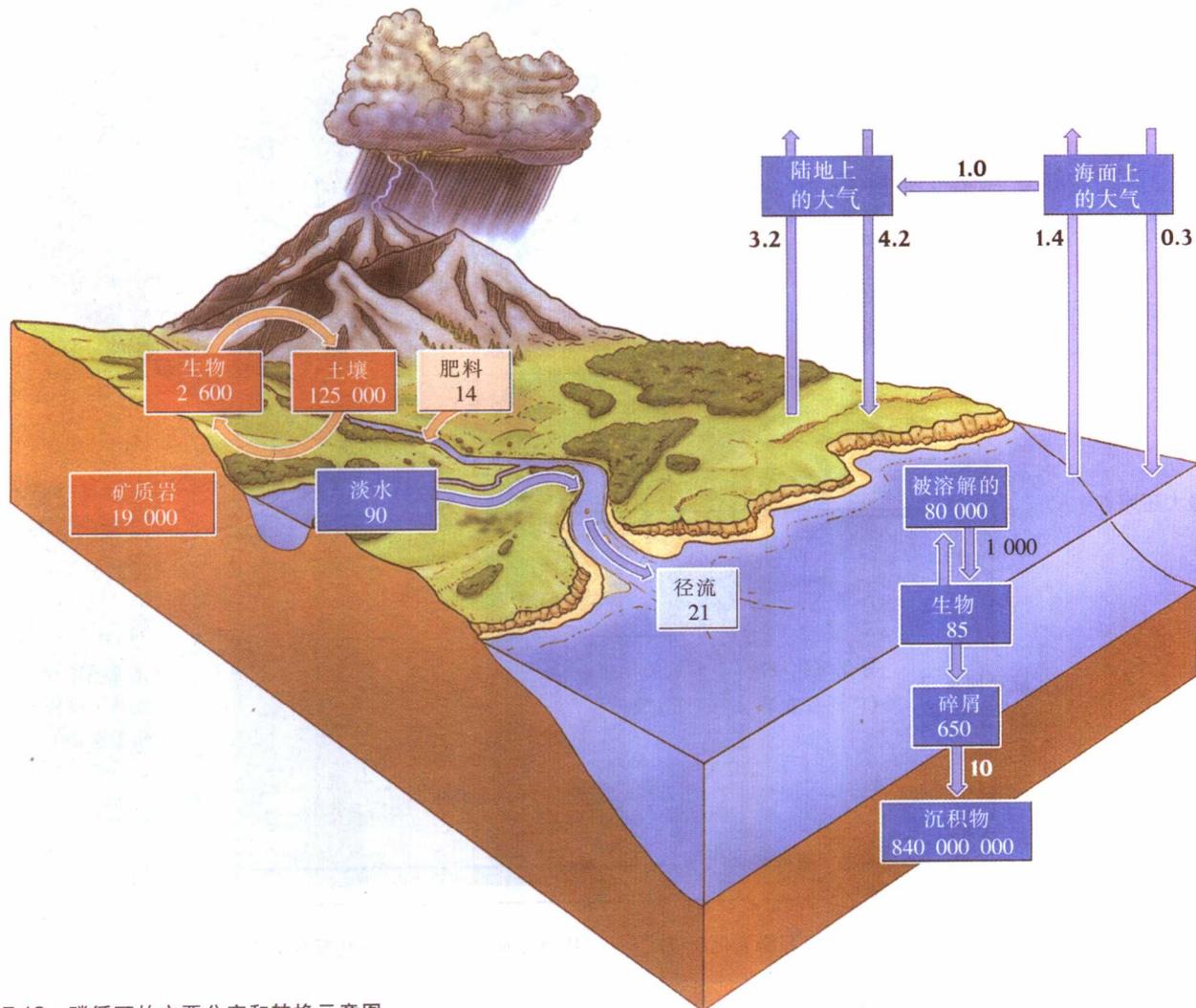


图 7.13 磷循环的主要分室和转换示意图

可溶的磷酸盐化合物。



硫存在多种氧化和还原形式

硫是两种氨基酸——胱氨酸和蛋氨酸的成分，因

此是植物和动物所必需的。但是硫在生态系统中的重要性远远超过这种作用。硫与氮一样，存在多种氧化和还原形式，因此硫循环的化学途径极为复杂，并影响其他元素的循环(图 7.14)。

硫酸氧化性最强的形式是硫酸根离子(SO_4^{2-})，还原性最强的形式是硫化氢(H_2S)和有机形式的硫，如氨基酸中的硫。在有氧情况下，生物同化硫为需要能量的还

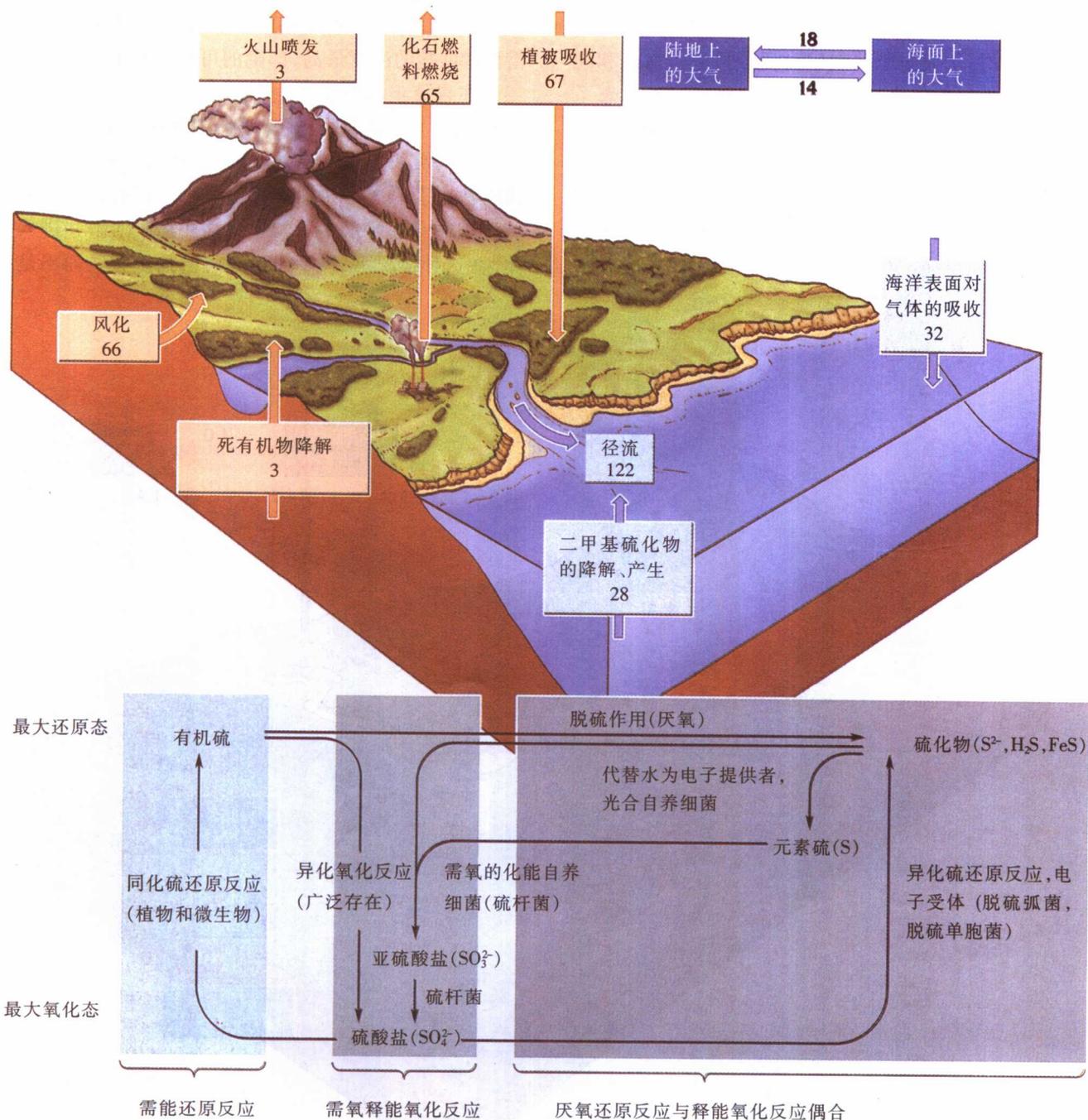


图 7.14 硫循环中的各化合物转换示意图

原反应($\text{SO}_4^{2-} \rightarrow$ 有机 S),它与有机硫返回到硫酸根离子的氧化反应相平衡,无论是硫酸根离子直接出现,还是以亚硫酸根离子(SO_3^{2-})为中间步骤再氧化为硫酸盐。当动物分泌食物中过多的有机硫以及微生物分解动植物碎屑时,都会发生氧化反应。

在缺氧情况下,例如,积水的沉积物中,硫酸根离子跟硝酸根离子一样可作为氧化剂。在这些还原环境中,脱硫弧菌(*Desulfovibrio*)和脱硫单胞菌(*Desulfomonas*)在能量上能利用适宜的硫酸盐还原反应去氧化有机碳。这些反应的结合可使生物获得一些能量。然后还原硫可被光合细菌利用,类似于绿色植物通过光合作用进行碳的同化。在这些反应中。这时硫代替水中的氧原子作为电子的供体。结果硫元素(S)不断积累,直到沉积物暴露于空气或含氧丰富的水中,这时硫被需氧化能自养细菌,如硫杆菌(*Thiobacillus*)进一步氧化为亚硫酸盐或硫酸盐。

缺氧状况下产生还原硫的结局取决于正离子的获得。它通常形成硫化氢(H_2S),是一种有独特的臭鸡蛋味的气体,从浅层沉积物和肥沃土壤中逸出。缺氧条件通常易将3价铁离子(Fe^{3+})还原为2价铁离子(Fe^{2+}), Fe^{2+} 能与硫化物根离子结合形成硫化铁(FeS)。由于这个原因,硫化物通常与煤田和油田联系在一起。当这些矿物以废矿或燃烧取能而暴露于空气之中,还原硫氧化(借助废矿中的硫杆菌)为硫酸盐。氧化硫与水结合形成硫酸(H_2SO_4),引起酸雨和酸性矿物污水排放(图7.15)。



图 7.15 煤矿废渣排放的水流酸性极强。宾夕法尼亚 Tioga County 的矿渣堆(Tim McCabe 摄,感谢 The U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service)



微生物在元素循环中起多种作用

你或许已经注意到,本章讨论的许多转换主要或全部是由细菌完成的。实际上,如果没有这些微生物的活动,许多元素循环将会急剧改变,生态系统的生产力将大大降低。例如,如果某些微生物不能利用氮、硫和铁作为电子受体,那么缺氧的有机沉积物几乎不能分解,它们的积累将降低生态系统中无机碳的含量。如果没有固氮细菌,缺氧条件下的反硝化作用将慢慢耗尽生态系统中可利用的氮,生物生产力将成比例地下降。

许多由微生物完成的转换如糖和其他有机分子的代谢,与植物和动物有类似的途径。细菌和蓝细菌在生理学上可区分开,许多种细菌在缺氧情况下能代谢底物,它们利用底物而不是有机碳作为能源。

每个生物体首先需要建造有机结构的碳源和生命过程所需的能源。本书前面已指出,我们可以根据碳源划分生物。异养生物,它们通过消费其他生物或有机碎屑获得还原(有机)碳,所有的动物、真菌和许多细菌都是异养生物。自养生物吸收 CO_2 形式的碳,利用能量将其还原为有机形式。光合自养生物(photoautotrophs)利用阳光作为反应(光合作用)的能源。所有的绿色植物和海藻都是光合自养生物,蓝细菌也一样,它利用 H_2O 为电子供体(还原剂),属需氧生物;紫色细菌和绿色细菌是光合自养生物,它们的光吸收色素与绿色植物不同,以 H_2S 或有机化合物作为电子供体,属厌氧生物。

化能自养生物(chemoautotrophs)均以 CO_2 为碳源,但是它们通过无机底物的有氧氧化获得还原反应所需的能量,其底物有甲烷(例如 *Methanosomonas* 和甲基单胞菌 *Methylomonas*)、氢(氢单胞菌 *Hydrogenomonas* 和微球菌 *Micrococcus*)、氨(亚硝化菌 *Nitrosomonas* 和亚硝化球菌 *Nitrosococcus*)、硝酸盐(硝化菌 *Nitrobacter* 和硝化球菌 *Nitrococcus*)、硫化氢、硫、亚硫酸盐(硫杆菌 *Thiobacillus*)或2价铁盐(亚铁杆菌 *Ferrobacillus* 和嘉利翁氏菌 *Gallionella*)。化能自养生物几乎毫无例外地都是细菌,显然,它们是在生物化学上特化了了的生物,以这种方式充分地利用无机底物,并有效地清除化能自养生物的代谢废物。

微生物在生态系统功能中起的特殊作用,可用深海

热火山口附近海洋生物的高生产力群落来说明(图7.16)。马萨诸塞州 Woods Hole 海洋地理学会的科学家于1977年在加拉帕戈斯群岛附近深水中首次发现这些小型生态系统。此后,人们发现火山口群落在世界上的海域广泛存在。群落中最明显的成员是大白蚌和长达3 m的管虫(pogonophorans),但许多甲壳类、环节动物、软体动物和鱼类也在火山口附近以极大密度聚集在一起。火山口群落的高生产力与附近荒漠般的海底形成鲜明反差。



图7.16 化能自养硫细菌是热火山口群落的食物链基础。火山口其他生物,如太平洋热火山口的管虫(*Riftia pachyptila*)靠这些细菌生产食物[C. Van Dover 摄,感谢 OAR/National Undersea Research Program(NURP)]

这些群落如何获得能量呢?这些深海火山口处于透光带之下,因此不可能进行光合作用。正如你猜想的那样,火山口群落的生产力是以火山口本身喷出水流的特有性质为基础的。这些流水很热并含有还原形式的硫——硫化氢(H_2S)。火山水流和海水交汇处的环境适宜化能自养硫化细菌生存。这些细菌利用海水中的氧来氧化火山水流中的硫化氢,氧化反应反过来又为海水中无机碳和无机氮的同化还原反应提供能源。火山口群落中所有其他生物都以这些细菌为食,因此这些细菌成为该地域食物链的基础。管虫进一步使这些细菌的共生菌落定居于特化器官即营养小体的组织中,该营养小体为细菌提供一个生活的保护地,而管虫则享用细菌制造的糖类和有机氮。

在本章中,我们已经以元素的化学反应和生物化学反应为出发点,探讨了几种重要元素的循环。元素在生态系统中循环主要原因是生物代谢活动引起元素的

化学转换。占主导地位的转换类型取决于系统的物理和化学条件。每种栖息地表现为不同的化学环境,特别是与氧的存在与否和能量的可能来源有关。毫无疑问,元素循环的方式在栖息地和生态系统间有很大不同。在下一章,我们将对比水域栖息地和陆地栖息地的元素循环,重点是这些环境的独特物理性质是如何影响有机物生产和元素再循环中的化学和生物化学转换的。



总 结

1. 与能量不同,营养物质会滞留于生态系统中,在其物理组分和生物组分之间进行循环。元素穿过生态系统的循环途径取决于化学转换和生物转换,这些转换本身又取决于每个元素的化学性质、环境的物理和化学条件以及不同生物对各种元素的利用方式。

2. 生态系统中的能量转移与几种元素的转换同时进行,特别是碳元素,其转换不是吸收能量就是释放能量。

3. 生物系统中的能量转换主要出现于氧化还原反应过程。氧化者是易于接受电子的物质,还原者是易于提供电子的物质。一旦被还原,原子接受电子的同时获得能量;一旦被氧化,原子失去电子的同时释放能量。

4. 每个元素的循环可视为元素在生态系统各分室间的移动。主要分室有活生物体、有机碎屑、直接可利用的无机形式和不可被利用的有机和无机形式。大多数不可利用的物质贮存在沉积物中。

5. 水循环为生态系统中元素循环提供了一个物理类比。蒸发水分需要能量,是因为水蒸气分子的能量比液态水分子高。当水蒸气在空气中凝结并产生降水时,能量以热的形式释放。

6. 所有生物都需要有机碳作为生命的基本物质。有机碳也是大多数动物和微生物的主要能源。碳通过光合作用和呼吸作用在生态系统中的有机分室和无机分室之间不断地进行转换。

7. 碳循环包括非生物过程,如二氧化碳溶解于地表水。溶解的二氧化碳与碳酸氢根离子和碳酸根离子达到化学平衡,在有钙存在时,碳酸氢根和碳酸根离子趋向于沉降和形成沉积物。海洋的这些沉积物不断积累可以变成石灰岩。

8. 氮有多种还原和氧化形式,因而在生态系统中具有多条循环途径。大多数氮的循环途径起始于硝酸盐,经过有机氮(被植物同化)、氨、亚硝酸盐(通过细菌的硝化作用)又回到硝酸盐(进一步的硝化作用)。最后两个步骤在有氧条件下由某些细菌完成。

9. 在缺氧的条件下,土壤和沉积物中的某些细菌能以硝酸盐代替氧作为氧化剂(反硝化作用)。在这一过程中,硝酸盐变成亚硝酸盐,最终变为分子氮(N₂)。生物总循环中丢失的氮可通过某些微生物的固氮作用维持平衡。

10. 植物吸收磷酸根离子(PO₄³⁻)形式的磷。磷的可利用性随土壤或水的酸度和含氧量而改变。磷原子的能势在生态系统的循环中不改变。

11. 硫是缺氧环境中的一个重要元素,可以硫酸根离子(SO₄²⁻)作为氧化剂,或以元素硫和硫化物形式作为还原剂(光能自养细菌)。

12. 许多元素的转换,特别在缺氧情况下,是由生化上特化了的微生物完成的。因此,这些微生物在生态系统的元素循环中起着重要作用。

生态学实践

检验你的知识

甲烷生成

掌握氧化反应和还原反应有助于弄清生态系统中元素循环的许多问题。每个还原反应都伴有一个氧化反应,因此把它们一起称为氧化还原(redox)反应。对于引起生态系统中营养物质转换的化学反应来说,氧化反应通常涉及氧,因为氧易于从其他原子中接受电子。相反,与氧化反应偶联的还原反应通常涉及有机碳,因为碳原子在氧化还原反应中易于提供电子。

在有些栖息环境,例如湿地或沼泽的积水沉积物中,不能获得作为呼吸作用电子终端接受者的氧。生活在这些沉积物中的某些细菌(原始细菌)经过进化,已具有在缺氧条件下利用有机碳来氧化有机碳的能力。这些细菌以甲醇或乙酸盐形式的有机碳作为底物。有机碳作为电子受体产生甲烷(CH₄),作为电子供体则产生二氧化碳。总反应式为:



产生的甲烷从水面释放,引起所谓的“沼气”现象。

控制甲烷产量的因素近来受到很多研究者的关注。甲烷是一种重要的温室气体,有助于提高大气中红外线辐射的吸收量,使全球变暖。实际上,一分子甲烷的增温效果大约是一分子二氧化碳的25倍。此外,由于牲畜数量的增加和土地变为稻田(牲畜和稻田沉积物中都含有甲烷细菌),使甲烷的总量不断增加。有几个因素促进积水沉积物中甲烷的生成和释放,例如,Grünfeld 和 Brix(1999)认为沉积物成分的不同、沉积物在水面下的深度以及现出水面的植物都会影响水中甲烷生成和释放(表7.1)。

表7.1 不同植物覆盖和不同水平面处理下的甲烷生产率
和甲烷的氧化作用

现出水面的植被	处理			
	+	+	+	+
水面	低	中	高	高
甲烷生成/mm ² ·d ⁻¹	41	55	68	92
甲烷的释放(平均值)/mm ² ·d ⁻¹	22	46	55	85
甲烷的氧化作用(甲烷生成的%)	46	20	18	7

检验你的知识

1. 从地球表面到大气然后又返回的元素循环中,哪一种元素对生物体最重要?
2. 根据 Grünfeld 和 Brix 的研究结果,植被覆盖对甲烷的产量、氧化、释放有何影响?
3. 根据 Grünfeld 和 Brix 的研究结果,气候变化将如何影响甲烷的产量和释放?
4. 登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 上的 Practicing Ecology, 阅读 EPA 的文章“Ruminant Livestock and the Global Environment”。为什么牛肉业的小牛场是美国牲畜业最大的甲烷制造者? 牲畜饲养者应该怎样降低牧场散发的温室气体?



推荐读物

- Berner, R. A., and A. C. Lasaga. 1989. Modeling the geochemical carbon cycle. *Scientific American* 260: 74-81.
- Berner, R. A. 1997. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO₂. *Science* 276 (25 April 1997): 544-546.
- Coleman, D. C., C. P. P. Reid, and C. V. Cole. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13: 1-55.

- Fenchel, T., and B. J. Finlay. 1995. *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. Oxford University Press, Oxford.
- Grant, W. D., and P. E. Long. 1981. *Environmental Microbiology*. Wiley (Halsted Press), New York.
- Grassle, J. F. 1985. Hydrothermal vent animals: Distribution and biology. *Science* 229: 713~717.
- Grünfeld, S. and H. Brix. 1999. Methanogenesis and methane emissions: Effects of water table, substrate type and presence of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 64: 63~75.
- Howarth, R. W. 1993. Microbial processes in salt-marsh sediments. In T. E. Ford(ed.), *Aquatic Microbiology*, pp. 239~259. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jannasch, H. W., and M. J. Mottl. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science* 229: 717~725.
- Post, W. M., et al. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist* 78(4): 310~326.
- Retallack, G. J. 1997. Early forest soils and their role in Devonian global change. *Science* 276 (25 April 1997): 583~585.
- Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, San Diego.
- Sprent, J. I. 1987. *The Ecology of the Nitrogen Cycle*. Cambridge University Press, New York.
- Stacey, G., R. H. Burris, and H. J. Evans(eds.). 1992. *Biological Nitrogen Fixation*. Chapman & Hall, New York.

(李 鹏 党承林 译)

第 8 章 陆地生态系统和水域生态系统的养分更新



陆地生态系统的养分更新主要发生于土壤

植物碎屑的质量影响养分更新速率

菌根是真菌和植物根系的共生体

气候影响养分更新速率

在水域生态系统中，养分在深水层和沉积物中缓慢更新

水域生态系统中温度分层阻止垂直混合

养分经常制约着海洋的生产量

氧耗促进深水区某些养分的更新

磷浓度控制着湖泊的营养状况

外部和内部的高养分输入使河口湾和沼泽具高生产力



20 世纪 60 年代，土壤贫瘠地区森林内树木的大量死亡引起美国东北部和欧洲中部科学家的警觉。这些树木的死亡似乎和酸雨有关。酸雨是由煤和石油的燃烧产物排入大气引起的。这些产物主要是二氧化硫 (SO_2)，它在空气中进一步

被氧化为硫酸盐 (SO_4^{2-})。当 SO_4^{2-} 与空气中的水滴相接触时就形成硫酸。结果，雨水的 pH 降到 4.0，溪流的酸性降低到接近 5.0。

显而易见，酸雨危害了森林。1970 年，美国国会通过了清洁空气法案，以降低工厂和发电厂排放的 SO_2 和颗粒物。这项立法的效果非常突出，大气中硫的氧化物，尤其是颗粒物几乎马上就开始下降。然而，让科学家们吃惊的是森林并没有出现恢复的迹象。

科学家对此十分困惑，生态学家 Gene Likens 和同事们着手查阅 1963 年以来新罕布什尔州 Hubbard Brook 森林试验站保存的有关土壤、水化学和树木生长的记录。通过检查各种离子的输入和输出，他们提出了树木不能响应雨水输入变化的三种可能解释。首先，清洁空气法案实施后，硫和氮的排放量减少了，但硫排放量仍然相对较高，降雨和溪流的酸性降低 (pH 上升) 缓慢。其次，1970 年后工厂和发电厂颗粒物的排放量显著降低，但同时也切断了 Hubbard Brook 生态系统中钙的主要来源，钙输入量大约为 1970 年前的一半。钙和其他正离子可降低水和土壤的酸性。没有这部分钙的输入，氢离子不能被清除掉，系统仍维持酸性。

阻碍酸性环境恢复的第 3 个因素是酸雨中氢离子对土壤中钙和其他正离子的长期淋溶。树木的正常生长需要钙和镁，但土壤中这些元素含量已经急剧下降。酸雨确实使养分从土壤中消失了。50 年间红云杉树干中钙浓度发生的变化清楚地说明了这一

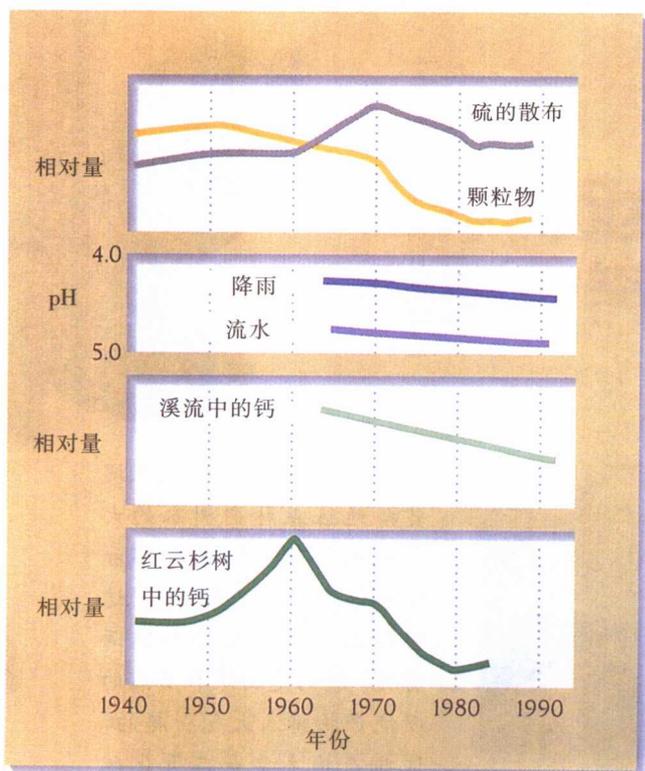


图 8.1 酸雨对养分循环和更新存在长期影响。1970 年通过清洁空气法案的前后, Hubbard Brook 集水区颗粒物、硫的散布、pH 和钙的测量值〔引自 G. E. Likens, C. T. Driscoll, D. C. Buso, *Science* 272: 244~246(1996)〕

点(图 8.1)。在一个地点上,酸雨使土壤中的钙释放出来,钙浓度最初增加,易为树木所利用。然而,最终的结果是土壤钙下降并开始限制树木生长。

Hubbard Brook 的研究给森林生态学家留下了几个深刻的教训。第一,酸雨地区树木的死亡不是由于高浓度氢离子的直接影响,而是由于土壤中养分的长期淋溶作用。第二,在养分贫乏的土壤上,森林的自然恢复需要通过缓慢的土壤风化过程来更新土壤养分,正如我们将看到的,这一过程要花费一个世纪或更长时间。因此,尽管造成环境恶化的因素可以迅速加以改善,但其对生态系统功能的综合影响却要持续许多年。更通俗地说,此项研究证明了认识养分循环和更新过程对认识生态系统功能是关键。

元素沿哪条途径穿过生态系统循环由它们的化学性质决定,其化学性质也决定它们在生物圈中的化学反应和生化反应。这些反应受到陆地生态系统和水域

生态系统每种类型的独特物理条件和化学条件的影响发生独特变化。由于所有生物都依赖于它们可利用的养分,所以养分的循环和更新是生态系统功能的一个主要调节因素。在本章,我们将讨论土壤、水和沉积物中的生化过程如何影响生态系统的生产力及其元素循环。

陆地生态系统和水域生态系统中养分的更新过程不一样。毫无疑问,这两种系统都有相似的化学转换和生化转换,例如,糖类的氧化作用、氮的硝化作用和硫的化能自养氧化作用等。但陆地系统和水域系统养分更新的物质基础是不同的。在陆地生态系统中,多数生态系统的新陈代谢都需要氧,而且大多数元素通过土表碎屑进行循环,这些地方的植物根系极易获取养分。在水域环境中,沉积物是养分更新的最终来源,湖泊和海洋底部的沉积物常常远离水表的初级生产场所。



陆地生态系统的养分更新主要发生于土壤

在陆地系统中,“新”养分的主要来源是基岩和其他母质风化形成的土壤。其风化速度有多快呢?风化通常发生于深层土壤之下,不可能直接测定。然而土壤学家可以通过测量一个系统中某些元素的净损失量来间接估算风化速率。正离子如钙(Ca^{2+})、钾(K^+)、钠(Na^+)和镁(Mg^{2+})都适用这种方法测定,因为它们易溶于水,以地下水形式脱离土壤,最后汇入溪流,在这里容易进行测量。当土壤处于平衡时,如在未扰动地区,系统中某种元素的损失量等于该元素的风化加上其他来源(例如降雨)的输入量,这样就可以从降雨输入量和总损失量的资料估算风化输入量。

集水区(watershed)是溪流或河流的整个流域面积,所有的地表水和地下水都在单独的点上流走。科学家通过测量在集水区各个地点上收集的雨水输入量(图 8.2)和溪流的输出量(图 8.3)获得若干小集水区的详细养分收支。因为土壤处于平衡状态,净损失量(降雨输入减去溪流输出)必定等于风化作用输入到土壤的量。

集水区研究以新罕布什尔州 Hubbard Brook 森林的研究最为著名,这在本章一开始就作了概述。从 20 世纪 60 年代到 70 年代,Hubbard Brook 降雨中钙的年输入量平均为 $2 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1}$,溪流中溶解 Ca^{2+} 损失量



图 8.2 雨量计用来测定养分的输入。雨量计置于加利福尼亚的美国黄松林地上,截获森林树冠层落下和沿树干流下的降水量。分析雨量计中收集雨水的养分含量,有助于确定森林总养分的收支和矿物质循环的具体路径(感谢 The U. S. Forest Service)

为 $14 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1}$, 因此, 系统的净损失等于 $12 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1}$ 。在研究期间, 由于森林正处于早期皆伐后的恢复之中, 所以集水区中活的和死的植物生物量增加。植被和碎屑从矿质土壤中净吸取的钙量为 $21 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$ 。因为钙约占该地基岩重量的 1.4%, 为了弥补每年损失的钙, 每年每公顷需要风化约 $1\,500 \text{ kg} / (21/0.014)$ 基岩或接近 1 mm 厚的基岩。现在, 我们从上述 Hubbard Brook 森林生态系统的分析中得知, 这个时期是酸性高和离子从土壤淋溶快的时期。这样, 土壤不再处于平衡状态, 钙通过风化的输入量无疑远远比先前所想的低得多。尽管如此, 这个实例证明缓慢的基岩风化对于植被每年的养分吸收的贡献实在是微不足道。土壤中碎屑和小有机分子的分解为植物提供了大量可利用的养分。通常基岩风化只供给植被每年吸收土壤养分的 10%。



植物碎屑的质量影响 养分更新速率

植物从土壤中吸收元素的速度远比母质风化释放元素的速度快得多。尽管 Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} 和 Na^{+} 离子都是植物生长所必需的, 但在生化转换中并不那么重

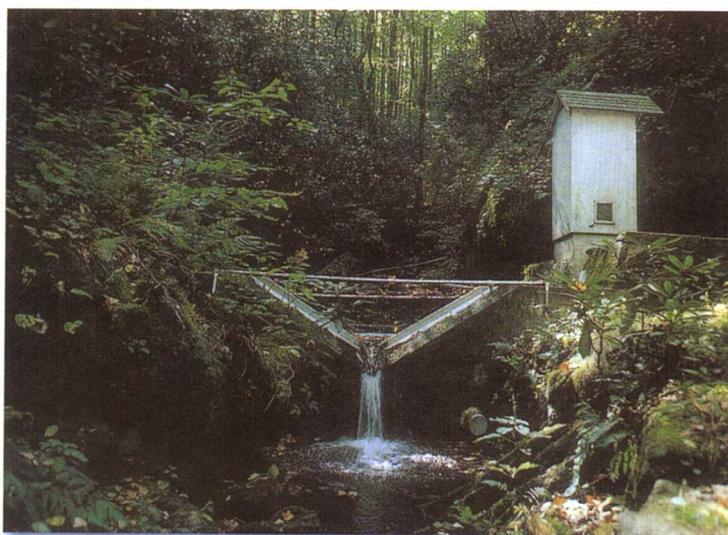


图 8.3 溪流计量装置用来测定养分输出。加利福尼亚北部的 Coweeta 水文实验站; 溪流计量装置设置于集水区的低洼处。建筑一个 V-形槽口, 从槽口之下的池子水准器就可估测通过拦坝的水流量 (Barry Near 摄, USDS)

要。大多数情况下, 植物大量吸收水时也把离子吸收进来。其他一些重要养分如氮, 磷和硫等, 在母质中的含量甚微。火成岩 (如花岗岩和玄武岩) 不含氮, 仅含 0.3% 的磷和 0.1% 的硫, 大多数沉积岩的含量更少。风化补充给土壤的这类养分极少, 降雨和固氮作用的输入也少, 因此植物生产量依赖于这些养分在碎屑中快速更新和在生态系统中的存留。

有机碎屑遍及各处, 在陆地环境中尤为显著, 没有被植食动物消费的植物部分以及动物排泄物和其他有机残体在土壤表面上积累 (图 8.4)。森林环境中, 90% 或更多植物生物量进入碎屑库。腐烂过程分解碎屑, 所含养分以植物可再利用的形式释放出来。

森林地表上调落物的分解有 4 条途径: (1) 可溶性矿物质和小分子有机化合物被水淋溶; (2) 被大型食碎屑生物 (千足虫, 蚯蚓, 木虱和其他无脊椎动物) 消费; (3) 叶片木质成分被真菌分解; (4) 几乎所有物质被细菌分解。新落叶中有 10%~30% 的物质可溶于冷水。淋溶作用迅速从凋落物中溶出大部分盐、糖和氨基酸, 可被土壤微生物和植物根系再利用; 复杂的糖类, 如纤维素和其他大分子有机化合物则继续保留在碎屑中。大型食碎屑者一般仅吸收凋落物中可利用能量的 30%~45%, 木材则更少。它们的腐烂速度超过自身的吸收, 因为植物碎屑在它们的消化道中



图 8.4 植物碎屑腐烂释放养分。森林地面上积累的植物碎屑被土壤生物分解,所含养分以可被植物吸收利用的形式释放出来(R. E. Ricklefs 摄)



图 8.5 层孔菌加速倒木的降解。可见的子实体构造是由遍及原木内部的真菌菌丝形成的,真菌缓慢地破坏原木构造(R. E. Ricklefs 摄)

被浸软,并且在排泄废物中细小颗粒形成新表面,易为真菌和细菌摄食。

不同树种的叶片分解速率随其组分而不同。例如,在田纳西州东部,落叶后第一年间叶片丢失重量从桑树的 64%到橡树的 39%、糖槭的 32%、山毛榉的 21%,而松树和其他针叶树的针叶分解也很慢。物种间分解速率的差异在很大程度上取决于叶片的木质素含量,木质素含量又决定着叶片的硬度。木质素是由有机分子构成的复杂长链,使木材具有许多结构特性并且比纤维素更难消化;实际上,只有所谓的“白腐”真菌能分解木质素。碎屑的分解速率还取决于氮、磷以及细菌和真菌自身生长所必需的其他养分的含量。这些养分含量越高,微生物生长越快,分解植物碎屑的速度也就越快。

一些枯落物对降解的抗性反映了真菌在养分更新中的独特作用。大多数真菌由一种叫做菌丝的线状结构网组成,菌丝能穿透细菌不能到达的植物枯落物和木材内。常见的蘑菇和层孔菌是由深入枯落物或木材的菌丝产生的子实体(图 8.5,见图 1.9)。真菌像细菌一样分泌酶进入基质,吸收细胞外消化产生的单糖和氨基酸。真菌与细菌不同之处在于能消化纤维素(只有极少数细菌,白蚁消化道中的原生动物和蜗

牛能够消化纤维素),特别是木质素。



菌根是真菌和植物根系的共生体

一些真菌除具有分解碎屑的作用外,还能在很多植物(尤其是木本植物)的根系表面或内部生长。真菌和植物根系的结合体被称为菌根(mycorrhiza)(复数为mycorrhizae;字义为“真菌的根系”),菌根增强了植物从土壤中吸收矿物养分的能力,从而能大大提高初级生产量,尤其是在贫瘠土壤上。虽然菌根形态多样,但可分为两大类:真菌穿入根组织的内生菌根(endomycorrhizae)和真菌在根表面形成鞘的外生菌根(ectomycorrhizae)(图 8.6)。

菌根无处不在,但在养分相对贫乏的土壤中,它促进植物生长的作用最大(图 8.7)。菌根比植物根系单独能穿透的土壤体积大得多,同时也能增大吸收养分的总表面积,从而增加植物对矿物质的吸收。此外,由于真菌分泌酶和酸(氢离子)到周围土壤中,因此菌根与单独的植物根系相比,从土壤中吸收特定矿物养分(如磷)更有效。菌根,尤其是外生菌根,可以通

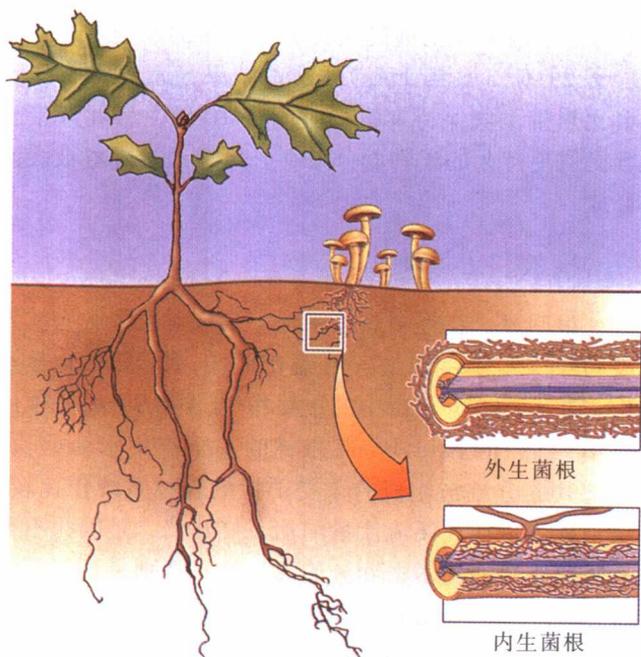


图 8.6 两种菌根类型的识别。在外生菌根中,真菌在根系周围形成鞘;在内生菌根中,真菌穿入根系

过物理排斥病原体或产生抗生素(抗细菌毒素)避免植物根系染病。真菌从这种结合体获得的利益是有可靠的有机碳源,即宿主植物从叶片传递至根系的单糖。

内生菌根与大多数维管束植物种都有关。由于其宿主包括原始维管束植物(如石松和蕨类),所以内生菌根结合体明显地可上溯到陆地植被的早期发展。内生菌根真菌不能在土壤中自由生活,而是通过先前感染根系死后留下的孢子再感染植物根系(这些孢子可随其他尘埃落入处女地)。这些真菌完全从植物根系中获取碳,它们有伸入土壤中的菌丝,其他矿物养分来源于土壤。显然,内生菌根真菌能利用植物不能利用的磷,例如极其难溶的“岩石磷” $[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]$,仅在酸性条件下才会溶解。真菌除有分泌氢离子和有机酸的能力外,当其菌丝与增溶磷酸盐细菌联合生长时,也可以获取磷。

外生菌根分布广泛,尤其是在温带地区贫瘠土壤的乔木和灌木根系中。其菌丝延展进入土壤,可吸收植

物不能利用的有机氮,特别是铵。外生菌根的真菌在根系周围形成一层硬鞘。在感染重的石楠灌丛植物中,真菌可以占到菌根结合体(根系加真菌)重量的80%。真菌鞘储存从土壤中获取的养分以及碳水化合物,也许这就是菌根对植物的好处之一。不论外生菌根真菌功能如何,它能反映出一些环境中能量和营养的主要收支情况。例如,冷杉(*Abies*)林中外生菌根真菌吸收的碳占总净初级生产量的15%。真菌在矿物养分的吸收中无疑占有相当重要的地位。

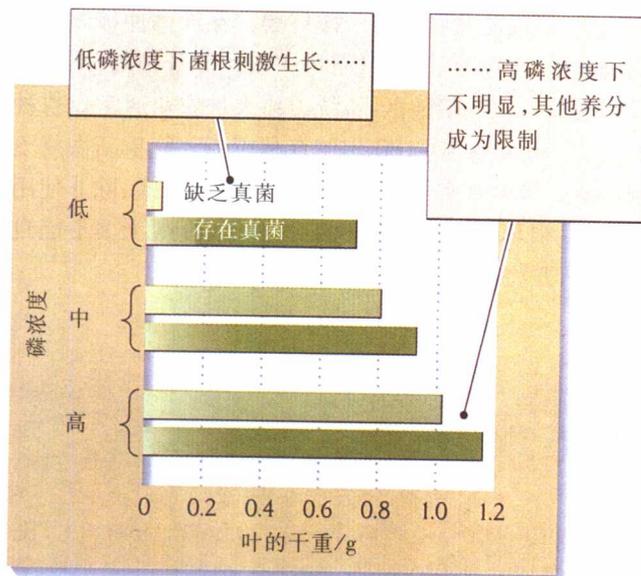


图 8.7 在贫瘠土壤中菌根对植物生长的作用最大。磷肥不同施用量和接种菌根真菌(*Enndogene macrocarpa*)对西红柿(*Lycopersicon esculentum*)生长的影响[引自 J. L. Harley 和 S. E. Smith, *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press, London(1983)]



气候影响养分更新速率

由于不同气候对风化、土壤特性和碎屑分解的影响,养分循环在热带和温带生态系统中不同。热带土壤趋向于深度风化,黏土极少,这意味着土壤不能很好地保持养分。因此,除非养分被植物迅速吸收,否则将从土壤中流失。此外,热带森林通常有极高的初级生产量,依靠的是:(1) 暖热潮湿条件下碎屑的快速腐烂;(2) 植物和其他生物从最上层土壤快速吸收养分;(3) 植物及其菌根结合体对养分的有效保存。在典型的热

带生态系统中,大多数养分存在于活生物量中而不是土壤中,元素被快速更新和吸收。这种模式对热带农业和保护有重要意义。

在广阔的、热带古老的、深度风化的土壤区域,砍伐后种上作物如玉米将对土壤肥力产生可预见的严重后果(图 8.8)。砍伐和燃烧倒木释放出大量矿物养分,可在 2~3 年内维持作物生长,但是当吸收养分的天然植被不再存在时,这些养分很快就从土壤中被淋溶掉。随之,土壤中矿物养分含量迅速下降。此外,当暴露的热带土壤变干燥时,水分向上运动把铁和铝的氧化物带至表面,形成砖状物质——砖红壤。在渗透性极差的砖红壤表面,水径流加速侵蚀,进一步使养分枯竭,沉积物淤塞溪流。在热带地区,传统刀耕火种农业通常仅耕种 2~3 年,就需要 50~100 年的森林更新才能重新恢复土壤质量。当人口密度不再允许这种耕作方式,除非使用昂贵的、损坏环境的肥料和集约耕作,否则土壤不能自然补充,并将迅速恶化。



图 8.8 每年有大面积的热带森林被砍伐用作农耕地。巴拿马低地森林的树木被砍伐和烧掉,腾出空间种植作物。土壤肥力在 2~3 年内将急剧下降(R. E. Ricklefs 摄)

对加拿大、巴西和委内瑞拉森林生态系统开垦为耕地的比较,证明了在集约农业情况下,土壤有机物对保持土壤肥力的重要性。未受干扰土壤的碳含量在加拿大大草原为 $8.8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$, 巴西半干旱热带旱生林为 $3.4 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$, 委内瑞拉雨林为 $5.1 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ 。经过 65 年的

耕作,加拿大土壤的碳含量下降了 51%,相当于每年大约以 1% 的指数速率下降。与之明显不同的是,巴西土壤的碳含量在耕作 6 年后就减少了 40% (每年 9%), 委内瑞拉土壤的碳含量在 3 年的农业生产后减少了 29% (每年 11%)。这些结果显示温带耕作土壤比热带土壤保持有机物时间长 10 倍,因此温带土壤提供更持久的矿物养分贮存,可以通过降解被缓慢释放。

植被和土壤肥力

很明显,在许多热带系统中植被对土壤肥力的发展和保持十分关键。甚至在温带地区,清除植被地显示出它在土壤养分存留中的重要作用(图 8.9)。在一项研究中,将 Hubbard brook 森林的一个小集水区砍伐,并把其养分流与相似的未受干扰的森林系统作比较,结果显示皆伐使溪流流量增加了好几倍,是因为不再有吸收水分的树木;养分的流失量(特别是钙)是未扰系统的 3~20 倍;砍伐集水区的氮收支变化最显著。植物可以迅速吸收可利用的土壤氮,在未干扰森林以 $1\sim 3 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$ 的速率从降雨和固氮作用获取氮。在砍伐集水区,以硝酸盐形式净损失的氮量猛增到 $54 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$, 相当于未干扰森林植被每年的吸收量,是降雨输入氮量的许多倍($7 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$)。在未干扰集水区,有机氮通过土壤微生物转变为硝酸盐。而在砍伐集水区,已没有树木吸收硝酸盐,而且由于



图 8.9 砍伐实验证实了植被在养分存留中的作用。在北卡罗来纳的 Coweeta 水文实验站,砍伐集水区用来研究森林生态系统中土壤水分蒸发蒸腾损失总量和径流(感谢 The U.S. Forest Service)

表 8.1 在温带和热带森林生态系统中矿物养分在土壤和活生物量中的分布

森林(地点)	生物量/T·hm ⁻¹	养分/kg·hm ⁻¹		
		钾	磷	氮
椴树和橡树(比利时)	380			
活植被		624	95	1 260
土壤		767	2 200	14 000
土壤与生物量之比		1.2	23.1	11.1
热带落叶林(加纳)	333			
活植被		808	124	1 794
土壤		649	13	4 587
土壤与生物量之比		0.8	0.1	2.0

T=公制吨

资料来源:P. Duvigneaud and S. Denayer-de-Smet, in D. E. Reichle (ed.), *Analysis of Tropical Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York (1970), pp. 199~225; D. J. Greenland and J. M. Kowal, *Plant Soil* 12: 154~174 (1960); J. D. Ovington, *Biol. Rev.* 40: 295~336(1965)

硝酸盐离子与黏土粒和碎屑结合不紧密,易从土壤中丢失。

温带和热带森林的营养动力学比较研究进一步证明它们存在差异。在温带针叶林中,林下地被层的凋落物(包括茎、枝)平均约占植被总生物量的20%,温带阔叶林占5%,热带雨林仅占1%~2%。凋落物与活叶生物量之比在温带森林是5~10比1,在热带森林小于1比1。对于整个系统中的总有机碳而言,北部森林有50%以上存在于土壤和凋落物中,热带雨林则小于25%,其余有机碳存在于活生物量中。很明显,凋落物和其他碎屑在热带地区分解很快,不像在温带地区那样形成一个极大的营养库。

有关土壤和活植被中营养元素相对比例的资料更少。具有近似活生物量的温带和热带森林中的钾、磷和氮的分布比较见表8.1。从该比较中主要得到两个结论。首先,在重量上,植被中养分的积累以热带森林略高一些。例如,比利时的椴树-橡树林的植被总干重比加纳热带落叶林高14%,但是温带森林中每克干植被的钾、磷、氮三个元素的积累低32%~38%。其次,热带地区中每种元素的土壤与生物量之比低得多。在温带森林,96%的磷存在于土壤;在热带森林,磷含量相当少,却有90%以上存在于活生物量。

富养化土壤和贫养化土壤

在认识到许多热带土壤的养分普遍贫乏时,我们还必须区别热带地区的富养化土壤和贫养化土壤。富养化(eutrophic)或营养丰富的土壤发育于地质活跃区域,这些地区自然侵蚀程度高,土壤相对年轻。基岩越接近地表面,风化使养分增加越快,土壤保持养分越有效。在西半球热带地区——新热带,富养化土壤广泛存在于安第斯山脉、美国中部和西印度群岛。相对而言,贫养化(oligotrophic)或营养贫瘠的土壤,发育于古老的地质稳定区域,特别是沙质冲积地(如亚马孙的许多地区),强烈的风化带走黏土,降低了土壤保持养分的能力。

尤其在养分贫乏区域,植被的养分保持对热带生态系统的高生产力十分关键。在这些环境中,植物通过长期留存叶片和在落叶前吸收叶中养分来保持养分。它们也长出密集根系层(和相伴的真菌)与土壤表面(凋落物分解处)紧密接触,甚至伸展至树干以截获从森林冠层淋洗下的养分。非洲的研究资料表明热带森林根系生物量的68%~85%分布在土壤上层25~30cm内。在其他热带地区,放射性标记化合物实验证实:由淋溶和碎屑分解产生的养分,在渗入矿质土壤和流出系统之前就被根系层截获。

生态学家在野外

全球变暖将会加快北方林土壤中有机物的分解吗？

温度对土壤中养分更新速率有显著影响。一个极端是热带地区，植物凋落物快速分解，释放的养分不是被植物吸收就是通过地下水和径流从森林中流走。相反的一个极端是北方林和冻原环境，分解极其缓慢，以至于土壤中积累了厚厚一层有机物。高纬度地区分解缓慢的部分原因是土壤在每年多数时间都冻结着，低于一定深度的土壤也许永久冻结。有人估计，全世界北方林的永久性和季节性冻土含碳量为 200~500 GT，大约相当于大气二氧化碳的 80%。如果北方林土壤温度因全球变暖而升高，那么土壤微生物和动物将对大部分土壤碳进行代谢。土壤生物的呼吸作用将使大气中的二氧化碳含量增加，进一步加快全球变暖。生态学家关注着这种潜在影响，为弄清北方林中有机物分解与温度有何关系，几项研究已经开展。

如何测定森林的呼吸呢？M. L. Goulden 带领他的研究组到加拿大马尼托巴 Thompson 附近的云杉林进行研究，试图回答这一问题。云杉林生态系统有三个主要成分：土壤，地上植被，主要是云杉和苔藓（图 8.10），以及森林之上交换氧和二氧化碳的大气。进出森林的碳流通过测定二氧化碳气体对特定波长红外线的吸收来确定。土壤透出的二氧化碳收集于土表上的容器中。森林和空气之间二氧化碳流动量，可在多个地点测定特定高度（此例为 29 m）空气中的 CO_2 浓度和空气垂流动速率来估算。把长期观测的空气升降流量数据平均，便得到二氧化碳进入或离开整个森林的净流动量。

所研究的森林中气温的季节性变化很大，冬季几个月最低温平均为 $-10\sim-25^\circ\text{C}$ ，夏季 $15\sim25^\circ\text{C}$ 。土壤温度的变动随深度降低，但是土温的季节变化要比气温滞后 1~2 个月。土壤在晚春解冻，一直至年末都不冻结。对于整个森林而言，二氧化碳的净吸收始于 5 月初，当 6 月和 7 月初气温达到最高时，净吸收碳也达到最高，为 $10\sim15 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ （图 8.11）。因为升高的土壤温度加快了土壤呼吸，净吸收在 8 月和 9 月下降到接近零。森林丢失碳在 9 月底之后，10 月为 $6\sim8 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ，12 月到 4 月为 $2\sim3 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

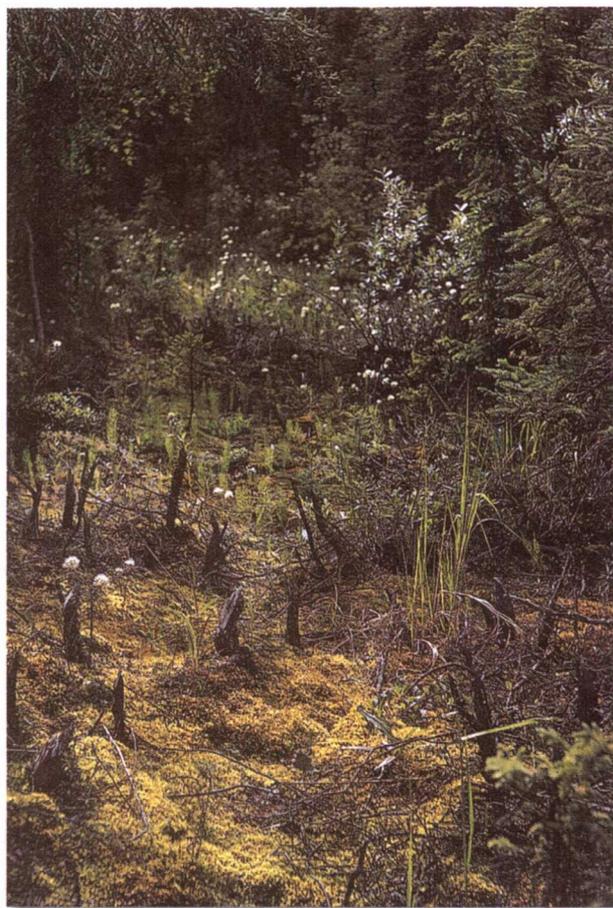


图 8.10 北方林可能受全球变暖的影响。阿拉斯加 Fairbanks 附近的北方林地面上有一厚层苔藓植物(R. E. Ricklefs 摄)

总的说来，三年的研究中碳的年净流量在丢失 $0.7 \text{ T}\cdot\text{hm}^{-1}$ 至获取 $0.1 \text{ T}\cdot\text{hm}^{-1}$ 之间变化，整个时期为净丢失。这个结果是与每年的初级生产量 $8.0 \text{ T}\cdot\text{hm}^{-1}\cdot\text{年}^{-1}$ ，地上活生物量和死生物量的总碳量 95 T，以及土壤的碳量 200 T 所做的比较。

这样，观察到的丢失量只是系统中总碳量的一小部分。但是，土壤呼吸对土壤解冻也相当敏感，甚至解冻稍微加深一点，也将明显增加释放到大气中的二氧化碳量。高纬度地区的冻土解冻是否会持续地加快全球变暖，这是值得考虑的大问题。Goulden 的研究表明很多生态系统没有处于均衡状态，当全球环境改变时，我们可预料生物圈组分大小将发生重大的再调整。

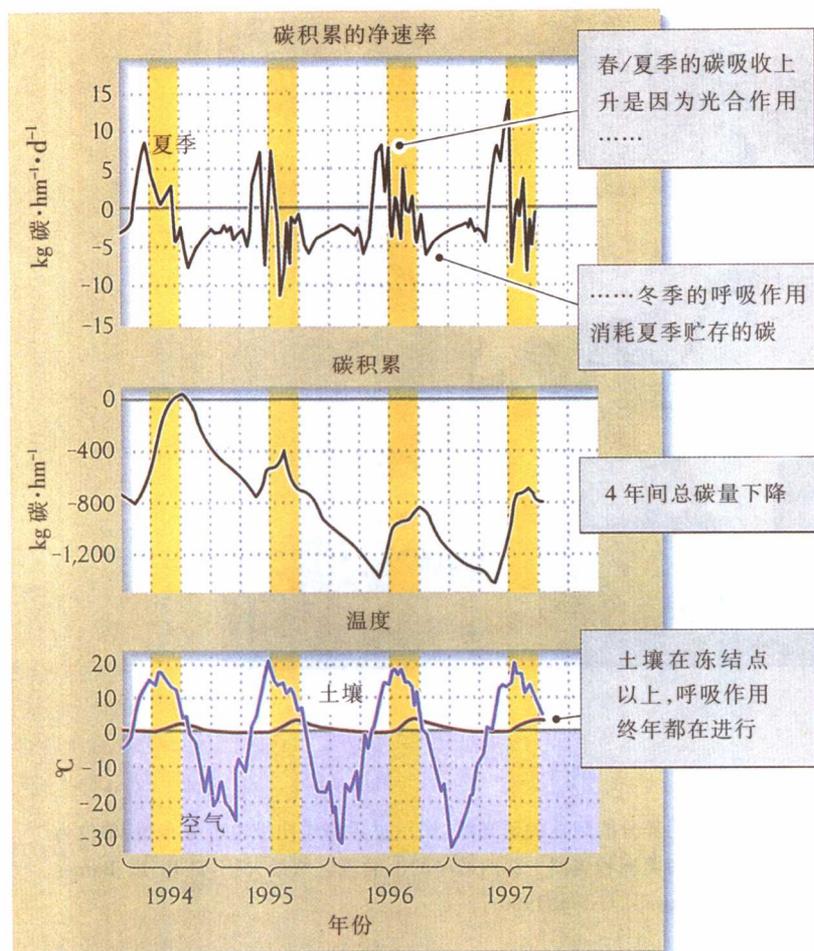


图 8.11 北方林的碳流量对温度敏感。北方林在温暖的夏季,进行光合作用时有正的碳平衡,但在其余月份中丢失的碳更多,其原因是土壤温度还在冻结点以上,土壤中的呼吸作用仍在进行〔引自 M. L. Goulden, S. C. Wofsy, J. W. Harden, *et al.*, *Science* 279: 214-217(1998)〕



在水域生态系统中, 养分在深水层和沉积物 中缓慢更新

由于多数元素循环发生于水介质中,因此陆地和水域系统之间的化学过程和生物化学过程并没有明显差别。多数河流、湖泊和海洋的独特之处是养分进入深水层和在底部沉积,从这里它们相对缓慢地更新和返回到生产力区域。

水域系统的沉积物表面类似于陆地土壤,但在生态系统运行过程中,土壤和沉积物的作用在两个方面不一样。首先,陆地碎屑的养分更新发生于吸收养分的植物根系附近。与之相反,藻类和水生植物从最上面的透光层的水体中吸收养分,它们常常距底部沉积

物很远。其次,陆地碎屑的分解大多需氧且相对较快。而水域沉积物经常把氧耗尽,极大地减慢了多数生物化学转换,并改变一些元素的循环途径。

水域生态系统高生产力的维持依赖于底部沉积物和水表透光层的接近程度,或沉积物中更新养分返回到透光层的方式。海洋初级生产力图(图 8.12)揭示出浅海、热带地区(例如珊瑚海和印度尼西亚附近水域)和高纬度地带(波罗的海、日本海)的浅海,其固碳速率很高;强烈上涌流地区,如非洲和美洲的西部海岸的初级生产力也很高。

排泄和微生物分解更新着透光层中某些养分,透光层也进行吸收和生产,这就如陆地土壤一样。在某些情况下,元素可以在丰饶的水体表层快速循环,几乎不因沉积作用而丢失。例如,一项在北美洲西海岸深水中进行的研究表明,浮游植物吸收氮的速度与浮游动物



图 8.12 水域生态系统生产力最高的区域是沉积物中更新的养分能到达的透光层。图示世界海洋初级生产分布图,单位为每天每平方米固定碳的毫克数。生产力在大陆架以及非洲、南美洲和美洲中部西海岸的上涌流区域最大(引自 R. K. Barnes and K. H. Mann, *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell, Oxford(1980))

排泄氮的速度几乎一样快(大多为铵态)。大约一半的氮被浮游植物直接以铵的形式吸收,另一半先被细菌硝化($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^-$),再被浮游植物吸收。

Ontario 湖 Quinte 海湾的氮收支说明淡水生态系统中吸收和更新的相对大小。这些研究采用“围栏”把水体围起来,“围栏”呈三角形或圆形,由水面漂浮物支撑并由伸入底部沉积物的塑料片构成(水面之下 4m)。这样密封的围栏可以通过添加放射性核素标记化合物研究元素的流通量。围栏具有足够大的横切面,表水和经过底部沉积物水的混合与整个湖泊的混合相似。

Quinte 海湾氮循环的测量值总结于表 8.2,测定时间为晚春一天(6月5日),夏末一天(9月4日)。硝酸盐占水体中氮的 30%~40%,其余为铵。氮的可利用性在晚春和晚夏相似。放射性核素标记氮的吸收显示海藻吸收的铵多于硝酸盐,在生长季节早期比率为 4:1(6月5日),生长季节晚期为 30:1(9月4日)。尽

管可利用氮的水平相近,但9月的吸收量几乎是6月的5倍以上,其原因可能是生长季节末期的水更温暖,也有可能是其他一些限制初级生产力的养分更丰富。请记住,温带湖泊中水的垂直混合发生于夏末,这种混合可将更新的养分(如磷)从深水处带至水面。氮浓度和氮吸收速率之比为系统中非生物氮在系统中滞留的时间(见第6章),6月为 7.8 d;夏末滞留时间降至 2.0 d。

在这两个时期,藻类吸收的氮量超过浮游动物牧食以及特定有机物从水体中沉降的丢失量。因此,总生物氮不断地增加,主要发生在夏季的生长季节。但是,如果没有垂直混合以及更新的沉积物返回水表,沉积作用很快将大多数氮带离水体。沉降颗粒物中丢失的氮在6月与水体的吸收量一样平均为 14%,9月与水体的吸收量一样平均为 28%。在9月,系统的总氮量(NH_4^+ , NO_3^- 和颗粒,包括活生物体)为 $586 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$,每天氮丢失量为 $63 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$,这些数据表明氮离开系统的物理运动在缺乏垂直混合时,几星期内就能耗尽氮源。

表 8.2 Ontario 湖 Quinte 海湾中一个湖沼围栏内氮释放和吸收的估算值(1974)

特征	6月5日	9月4日
质量浓度/ $\mu\text{g N}\cdot\text{L}^{-1}$		
氨(NH_4^+)	102	167
硝酸盐(NO_3^-)	8	21
颗粒(>30 μm)	75.6	175
颗粒(<30 μm)	47.4	223
初级生产量/ $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$		
总	135	1,264
净	-62	1,062
吸收/ $\mu\text{g N}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$		
氨	16	115
硝酸盐	2.5	10.4
固氮作用	0	4.0
总计	18.5	18.5
释放/ $\mu\text{g N}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$		
浮游动物牧食	9.7	26.8
沉积作用	2.6	35.7
总计	12.3	62.5

资料来源: C. F. H. Liao and D. R. S. Lean, J. Fish. Res. Bd. Can. 35: 1102~1108(1978).



水域生态系统中 温度分层阻止垂直混合

水的垂直混合需要能量输入以推动水体不断移动。尽管在一些海洋生态系统中,温度和盐分引起的水密度变化会形成垂直海流,但这种能量大部分是靠风提供的,风能引起浅水的涡流混合以及沿海滨的上涌流。

当阳光加热水面产生温跃层(见第4章)或淡水进入盐分更浓的海水时,水域系统中水的垂直移动将会受阻。后者发生于河口湾、融化冰块边缘和降雨量特别高的地区。其他一些过程促进垂直混合。在海洋系统中,当蒸发量超过淡水输入时,表层水变得更富盐

分,随之密度更大,逐渐降到稍轻的水下。冰形成时,盐从结晶水中排出也发生这种情况。温带地区湖泊的表面水变凉时密度增加,下沉到下方更温暖、密度较小的水层中。

水的垂直混合以两种相反的方式影响生产量。一方面,混合能够把养分丰富的水从深层带到透光层,因此提高生产量。另一方面,混合可以把浮游植物带至透光层之下,从而降低生产量。实际上,当垂直混合扩展至透光层以下,浮游植物就不能维持自身生存,更不用说繁殖了。在这种情况下,初级生产也许完全停止,导致表面上富养的水却没有初级生产量这种矛盾。

温带许多地区的湖泊和池塘中更典型的情况是夏季的温度分层阻止了垂直混合;然后,当沉积作用使养分脱离表层水时,生产量降低。养分也许在湖泊深处被更新,但不能到达水面,除非温度分层被打破,秋季温度凉爽产生垂直混合。

温度分层在高纬度和低纬度湖泊中即使有也很不明显(图 8.13)。在北极和亚北极地区,进入湖泊的热量太少,不能形成温跃层阻止涡流混合,因此水体趋向于一样温暖,即整个湖泊的水温都上升。在热带地区,缺乏明显的季节性温度周期,从而降低温度分

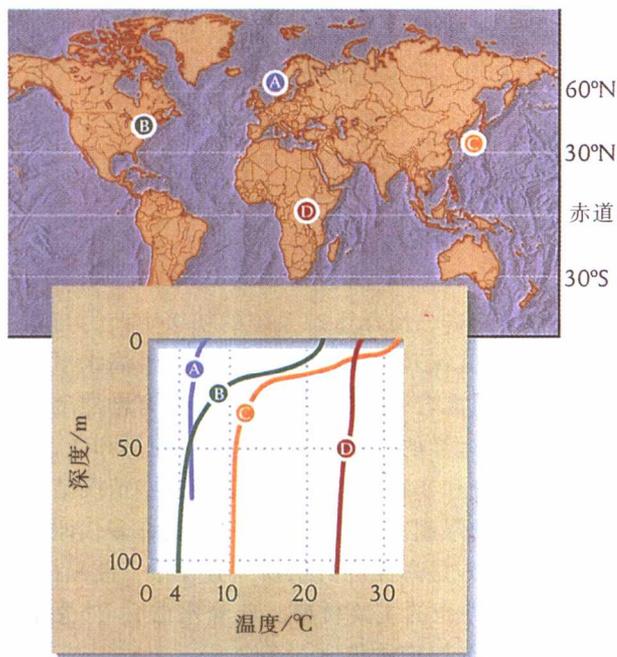


图 8.13 低纬度和高纬度湖泊几乎无温度分层现象。所示温度曲线图为 4 个不同纬度的湖泊在夏季分层的最高位点 [引自 G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Wiley, New York(1957)]

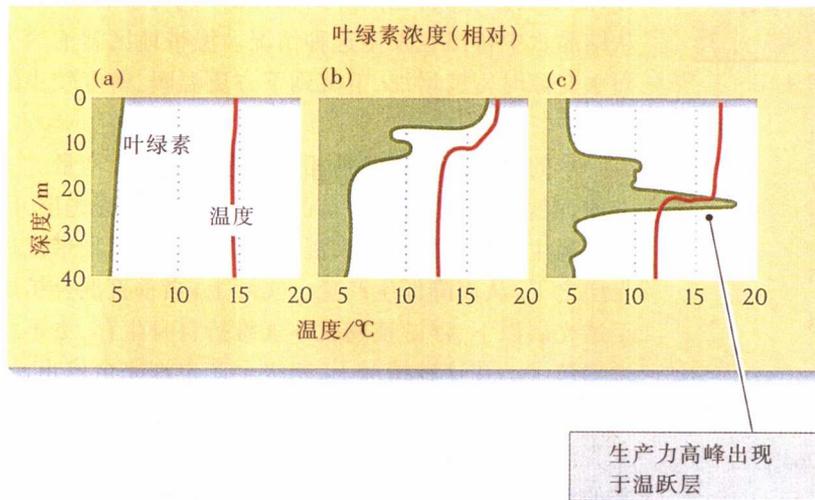


图 8.14 水体交汇可以影响生产力。1975 年 7 月英伦海岸西部三地叶绿素浓度和温度可表示为水深的函数。(a)充分混合的水体(b)水体 a 和 c 间混合区的“前锋”(c)分层水体。温跃层的生产力最高,因为温跃层水平以下的水体有更新的养分。叶绿素浓度可作为初级生产率的一个指标 [引自 R. K. Barnes and K. H. Mann, *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*, Blackwell, Oxford(1980)]

层的可能性,原因是太阳和空气持续高温使湖泊深处也一样温暖。

在海洋系统中,洋流能产生更复杂的条件。例如,两个差异很大的水体(一个分层,另一个不分层)可能在前沿相遇,混合水体可能为浮游植物生长创造优越的条件。有时在浅水系统和深水系统的交界处,混合(深处)水体和分层(浅处)水体被汇集在一起。在混合的一边,养分可能丰富,但透光层中可能没有浮游植物,在分层的一边,表水中的养分可能已被耗尽。在这两系统相遇的地方,一些富养的混合水可以进入分层水体,为有机物生产创造理想的条件(图 8.14)。



养分经常制约着海洋的生产量

从整体而言,海洋生态系统的初级生产力与表层水的养分(尤其氮)供应密切相关。结果,最高水平的生产量是在垂直混合直达底部的浅海和具有剧烈上涌流的区域。尽管远洋的一些区域含有丰富的氮和磷,但浮游植物的密度和初级生产量都很低。这些情况暗示还受其他元素的限制,主要是铁和硅。铁是许多代谢途径的重要成分。硅是海洋浮游植物优势种——硅藻(见图 2.14)硅酸盐外壳的主要材料。硅藻死亡后,外壳落到底部,硅从透光层中丢失。

南部海洋的高密度浮游植物与附近大陆的养分来源有明显关联:浮游生物的高生产量集中在澳大利亚、新西兰、南美洲、南极半岛和南非的下沉水流中,在这里它们从浅水沉积物中获取养分(图 8.15)。

不过,并非整个南部海洋都有同样高的生产力。氮和磷浓度高到足以维持整个区域的高密度浮游植物,但浮游植物在许多区域分布稀少。该观察结果意味着海洋的生产力还受其他养分的限制。特别是 40°S 和 50°S 之间的南美洲西南部地区似乎含硅量太少,这或许因为在跨越南太平洋的一长段水域中,硅从水中沉降要比氮和磷快得多。

生态学家在野外

铁能限制海洋生产力吗?

大约 20% 的远洋似乎都含有丰富的氮和磷,但浮游植物的密度很低。这些区域被称为高养分低叶绿素(HNLC)区,这个问题多年来一直困扰着海洋生物学家。一个假说是这些区域的浮游植物种群通过浮游动物牧食者保持低水平,尽管还不清楚为何此现象只发生在海洋的某些区域,其他区域却不存在。

在 20 世纪 80 年代末,加利福尼亚 Moss Landing 海洋实验室的 John H. Martin 提出这些区域的生产量为铁所限制。在通气良好的表水中,铁以氧化的高铁形式(Fe^{3+})与其他元素(包括磷)化合,从系统中沉淀出来。沿海区域可从河流获得铁,远洋区域的铁输入几乎都来自风吹来的尘埃。

1993 年,在南美洲太平洋海岸附近(赤道以南约 5°)进行的大型实验中,Martin 和他的同事在 64 km² 的海洋目标区施放 450 kg 可溶性铁(大约一卡车),差不多使该区域铁的浓度增加 100 倍。测定施肥区表水的光合色素(叶绿素)浓度后发现,浮游植物种群在短短

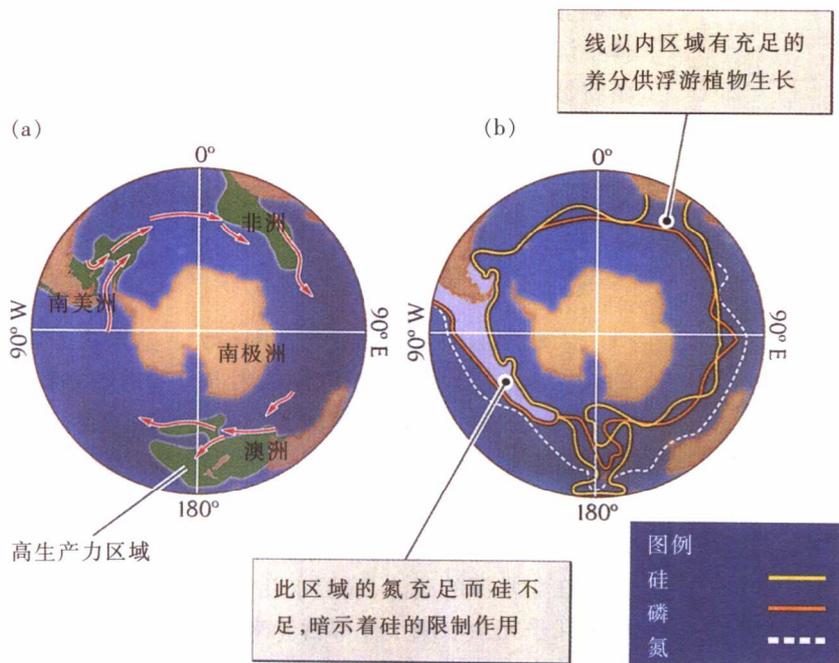


图 8.15 并非所有养分丰富的海水都有高生产力。(a) 南部海洋的高浓度浮游植物区域, 指示表面主要水流方向; (b) 有充足养分供浮游植物大量生长的区域 (氮 $>10\mu\text{M}$ 硝酸盐, 磷 $>1\mu\text{M}$ 磷酸盐, 硅 $>5\mu\text{M}$ 硅酸盐) [引自 C. W. Sullivan *et al.*, *Science* 262: 1832~1837 (1993)]

几天内增长了 2 倍。这一结果有力地证明了铁在天然表水中的限制作用。

Martin 实验的最初动机是想弄清随浮游植物种群增加而增加的光合作用是否能很快将大气中的二氧化碳减少, 以抵消化石燃料燃烧和砍伐烧林输入的 CO_2 。然而在这方面, 这个实验是失败的。很明显, 浮游动物种群随浮游植物一起增加, 同化的 CO_2 有许多被呼吸作用更新出来。尽管如此, 这些元素在整个海洋中的分布是不均匀的, 海洋生产量会受特定的基本元素限制的观点是正确的。



氧耗促进深水区某些养分的更新

在淡水湖泊延长的分层期间, 深水缺氧层 (温跃层之下的水层) 中的细菌呼吸减少了该水层中氧的供应 (图 8.16), 从而为细菌氧化提供了足够的有机物。在这些缺氧的底层水中, 细菌的呼吸作用依然在进行, 还原的是硫酸盐而不是分子氧, 导致还原硫 (主要以硫化氢形式) 浓度的增加。

在底部沉积物耗氧环境和紧邻其上的水体中, 细菌硝化 (氧化) 铵常常缺乏足够的氧 (见第 7 章)。此外, 像铁、锰这些元素从氧化态转变为还原态, 大大影响了

它们的溶解度。尤其是当 3 价铁离子 (Fe^{3+}) 被还原为亚铁离子 (Fe^{2+}), 不可溶的铁磷酸盐化合物变为可溶, 这两个元素就可进入水体。

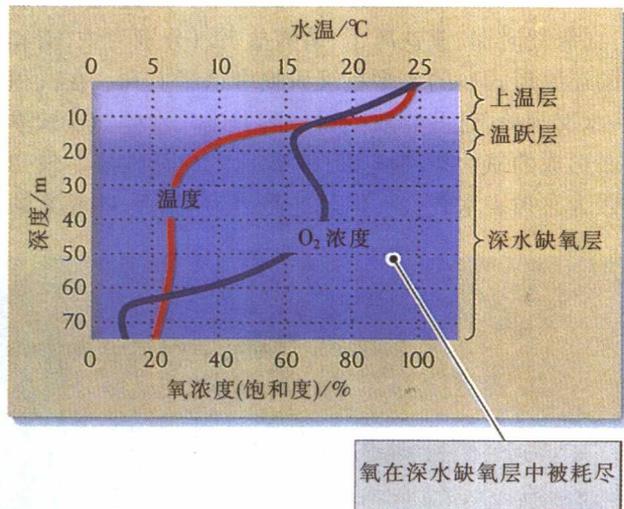


图 8.16 湖泊的分层影响水体中的氧水平。威斯康星绿湖夏季分层期的温度和氧浓度曲线图 [引自 G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Wiley, New York (1957)]

在英国 Esthwaite Water 湖, 一个季节中观察到的深水缺氧层水化学状况显示了缺氧条件的影响 (图 8.17)。在 6 月分层现象形成后, 湖泊最深处的氧逐渐降低, 溶解的二氧化碳逐渐增加。水体在 7 月初变为耗

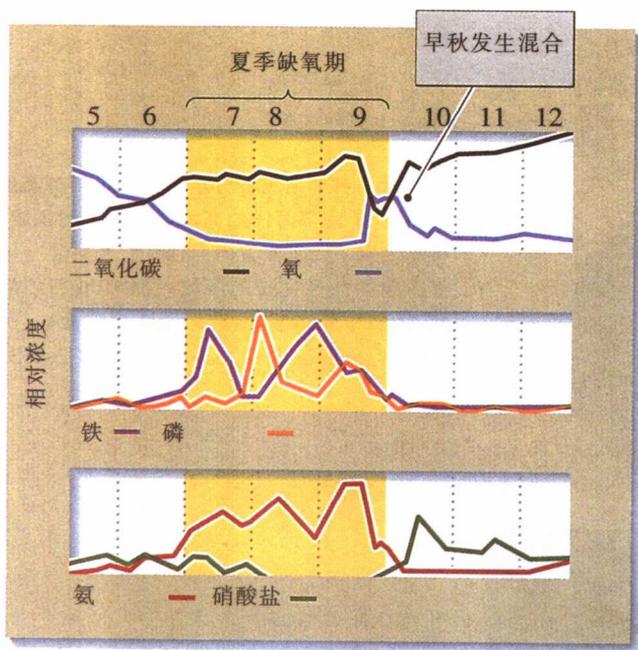


图 8.17 深水缺氧层的氧耗改变水体的化学性质。图示英国 Esthwaite Water 深水缺氧层中水的化学性质的季节变化过程 [引自 G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Wiley, New York(1957)]

氧状态，一直保持到9月末分层结束、垂直混合开始时。在氧耗时期，亚铁离子、磷酸盐、铵（分别为铁、磷和氮的还原形式）的水平在沉积物中迅速上升。在沉积物-水交界处，这些物质变得可溶并进入水体。在秋季重新形成的氧化条件恢复了底层水的化学性质，最初是因为它被表水替代，但最终是因为氧对一些元素的

影响。这些元素的氧化形式产生不可溶的化合物，从水体中沉淀出来。氮是一个特例：在有氧条件下，硝化细菌将铵转变成硝酸盐，通常仍为溶解状态。



磷浓度控制着湖泊的营养状况

天然湖泊的生产力变化范围很大，这取决于养分的外界输入(雨水、溪流)和湖泊中养分的内部更新。在缺乏深水缺氧层的浅水湖泊，养分输入通过底部沉积物的重新悬浮持续发生。在稍深的湖泊中，温跃层发展很弱，偶尔的强风或夏天寒冷的异常时期使垂直混合定期发生。这种混合使更新养分回到水表，提高生产量。在非常深的湖泊，底层水几乎不与表水相混合，生产量几乎完全取决于外部营养来源。如本章前面介绍的森林土壤那样，水生生态学家将湖泊按贫养(营养贫乏)至富养(营养丰富)的连续体来划分，这种划分取决于湖泊的营养状态和生产量。

磷是大多数湖泊肥力的最重要贡献者，低水平的磷限制这些系统的生产量。在湖泊含氧充足的表水层常缺乏磷。在加拿大 Shield 的一些小湖中，生产力随实验加入磷量增加而急剧增加，但不随氮或碳而增加(图 8.18)。天然富营养湖泊具有独特的暂生产量时间格局以及磷循环，使系统维持在营养丰富的动态稳定状态中。

污水和来自肥沃农地的排水会超过湖泊的养分承载力，大大改变湖泊的自然循环。所增加的初级生产量



图 8.18 磷是淡水湖泊生产力的关键元素。加拿大 Shield 一个天然湖泊的实验证实了磷在富营养化中的关键作用。在近湖地区施用碳肥(蔗糖)和氮肥(硝酸盐)，有机生产量没有变化。远湖地区用塑料布隔离开，除施碳和氮以外还施磷，2 个月内实验区就被光合蓝细菌的大量水华所覆盖[感谢 D. W. Schindker, 引自 D. W. Schindler, *Science*, 184: 897~899 (1974)]

对自身而言并非坏事,实际上,很多湖泊和池塘就是采用人工施肥以增加商品鱼产量。然而,当自然更新过程不能处理掉有机物循环的增加量时,湖泊或河流的有机物过量(富营养化 eutrophication)可能导致失衡。由于有机碎屑被微生物氧化分解,所以严重的有机污染(例如向湖泊河流排放未处理的污水)将产生生物耗氧量(biological oxygen demand, BOD)。无机养分包括来自于肥沃农地的径流,都会刺激有机物生产,使生物耗氧量增加。BOD 问题在冬季更为突出,因为这时光合作用速率低且水体中几乎没有氧的更新。最糟糕的现象是这类污染可能耗尽表水所有的氧,从而引起鱼类和其他专性需氧生物的窒息。



外部和内部的高养分输入 使河口湾和沼泽具高生产力

浅河口湾是指半包围海岸的河口流入地区,也是地球上生产力最高的生态系统之一。盐沼是在最高和最低潮汐带间有植被生长的地区(图 8.19),其生产力也很高。这些生态系统的生产力来自于快速而局部的养分更新以及由河流和潮汐流带来的外部养分输入。



图 8.19 盐沼是高生产力系统。盐沼是多数温带海岸带受保护海湾的一个普遍特征(R. E. Ricklefs 摄)

河口湾和海滩沼泽的高生产量通过有机物净输出影响到许多地区的海洋生态系统。佐治亚州的盐沼有近 10%的总初级生产量和近一半的净初级生产量输送到周围的海洋系统中,其输出形式为生物体、碎屑颗

粒和随潮汐带走的可溶性有机物(图 8.20)。由于海滩沼泽和河口湾的高生产力以及它们为猎物生物提供隐蔽场所,所以这些地方是幼虫、多种未成熟阶段的鱼类以及在海洋中完成生活史的无脊椎动物的重要摄食地区。



总 结

1. 在陆地生态系统及水域生态系统中,养分循环是在不同物理和化学环境中由相似化学反应和生物化学反应引起的。
2. 陆地生态系统的养分更新发生于土壤。与植物从土壤中吸收养分相比较,基岩风化和与之相关的新养分释放缓慢。因此,植被生产力取决于植物凋落物和其他有机碎屑的养分更新。
3. 枯枝落叶层的养分通过以下几种方式循环:可溶性物质的淋溶作用,大型食屑者的消费,真菌对纤维素和木质素的分解,以及最终主要通过细菌对磷、氮和硫的矿化作用。
4. 菌根是某些真菌与植物根系形成的共生结合体。真菌可以穿入根系组织或在根系周围形成致密的根鞘,从而提高植物对土壤养分的吸收。它们扩大根系与土壤的接触面以及分泌酸进入周围的土壤中来增加元素(如磷)的可溶性。作为回报,它们从宿主植物中获得可靠的碳源。
5. 在许多热带气候地区,深度风化土壤保持养分的能力很差。在这些环境中,养分的更新和吸收很快,多数养分(尤其是磷)存在于活植被中。当这些土壤上植被被砍伐作农地时,土壤肥力很快丧失。因为养分随着植被的清除一起流失,土壤中有机物分解快,释放出来而没有被吸收的养分从土壤中淋洗出去。
6. 湖泊与海洋底部的沉积物与陆地生态系统土壤类似,但它们有两个重要方面不同:水域沉积物的养分通过水生植物和海藻从吸收地点在空间上被转移出来,沉积物常常形成于缺氧环境中,延缓一些养分的更新。
7. 在水域生态系统中,初级生产力依靠养分从底部沉积物中输送至表面来维持,如浅水区和上涌流区依靠透光层内养分更新和其他系统的养分输入来维持。
8. 垂直混合被温度分层现象所抑制。分层现象通

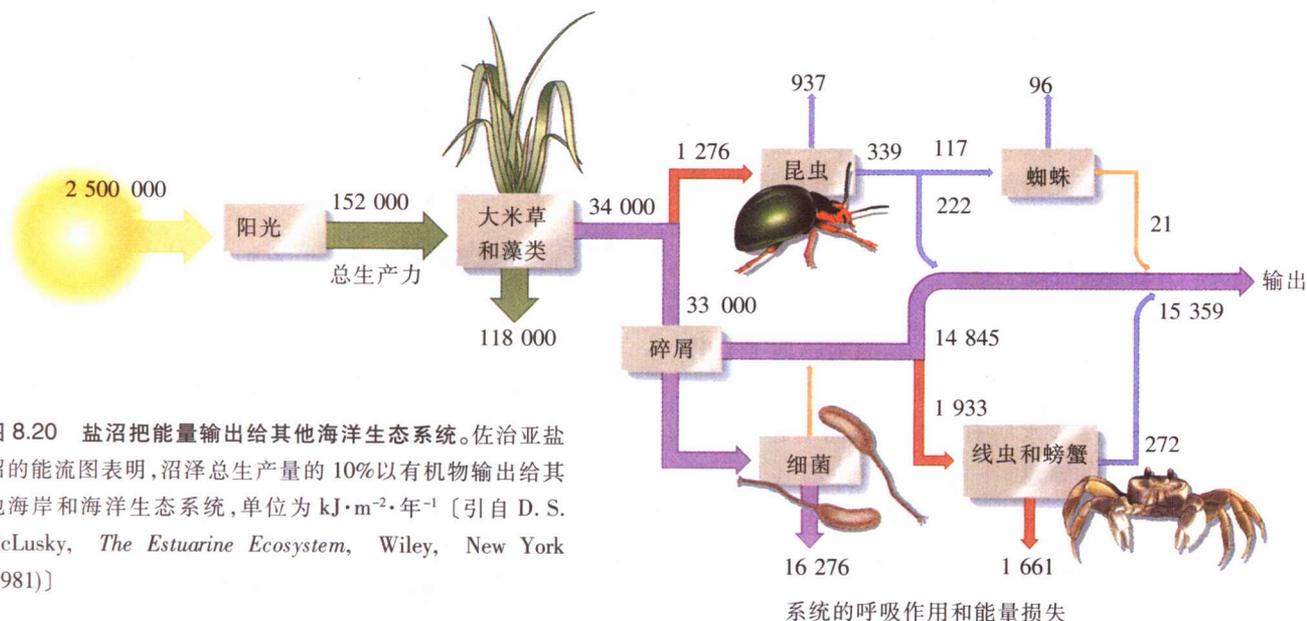


图 8.20 盐沼把能量输出给其他海洋生态系统。佐治亚盐沼的能流图表明,沼泽总生产量的 10% 以有机物输出给其他海岸和海洋生态系统,单位为 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{年}^{-1}$ [引自 D. S. McLusky, *The Estuarine Ecosystem*, Wiley, New York (1981)]

过透光层中的浮游植物提高水域系统的生产量,但当携带养分的碎屑沉降到低于光合作用所需光照的深度时,生产量将下降。

9. 海洋生态系统的初级生产力一般都受养分的可利用性限制。限制性的养分在远洋区域也许是硅或铁,这两种元素都趋于以沉积物形式脱离水体,硅为硅藻外壳,铁与其他元素如磷形成沉淀化合物。大规模施肥实验已经证明在部分海洋中铁对光合作用的限制作用。

10. 温带湖泊的年循环包括春秋季节之间的垂直混合期和夏季温度分层期。养分在混合期被带到水面附近的透光层。夏季,养分由于有机物的沉积而减少。

11. 水域沉积物中的养分通过细菌对有机物分解而更新。因为细菌在分解过程中要消耗氧,在温跃层以下形成厌氧环境。这样的环境导致铁、镁和硫的化学还原作用和磷酸盐化合物的溶解。

12. 因为在水面有氧条件下磷会与铁形成不溶化合物,易于沉淀,所以磷的供应经常短缺,限制着淡水生态系统的生产量。污水和农田径流使溪流湖泊中的磷和其他元素增加,可能会大大地改变生产和养分循环的自然格局,打破淡水生态系统的自然均衡。

13. 浅水海洋群落,尤其是河口湾和盐沼的生产力极高,这是因为养分的局部更新快,以及来自于附近陆地和海洋系统的外部养分输入。沼泽和河口湾是附近海洋系统有机碳和矿物养分的主要输出者。

生态学实践

检验你的知识

深海火山口附近的养分和生产力

你已经知道生物利用自然环境的异质性来获取必需养分或维持适宜的内环境。回想一下,地面的松鼠如何在植被与地下巢穴之间来回穿梭以调节体温。因为日光和氧充足的表水层与黑暗、缺氧的深水层(该处沉积物富含可利用养分)是自然隔离开的,因此水域环境的生产力经常受到限制。能利用水环境浅部和深部的任何自养生物都能维持高生产力水平。遗憾的是,这两个区域之间常相隔非常远,以致不能被单一种生物跨越。不过,我们已经知道在深海有这样一种地方可进行生产,即热水流火山口附近。这里的条件为何适宜于还原和氧化反应,生物如何利用这种特殊环境?

在秘鲁和智利海岸 40~280 m 水深处,白色硫细菌沉积物表面形成厚密的垫状物。白色硫细菌的生境出现于渔业资源丰富的上涌带,但这里的水化学极其特殊,深水区几乎没有氧存在。由于异养菌消耗了全部可利用的氧,所以沉积物自身是缺氧的。虽然大多数生物不能利用其他来源的氧化势,但在这种环境中新有机物的初级生产还是比较快的。

沉积物含有相对较高浓度的硫酸盐(SO_4^{2-}),这是一种很好的氧化剂,白色硫细菌能利用它进行呼吸。白色

硫细菌的细胞不能产生能量,因此,这种细菌是化能自养生物,它利用沉积物上水中丰富的硝酸盐(NO_3^-),将还原硫再氧化为硫酸盐。细菌如何获得被限制在沉积物之上水体中的硝酸盐?白色硫细菌形成包在管状鞘内的丝状体,这种鞘从水中伸入沉积物大约5~10 cm。细菌丝状体可在鞘内缓慢地上下滑动,在富硝酸盐的水体与沉积物环境间来回移动。在鞘顶端,细菌吸收硝酸盐,并把它以高浓度形式贮存在细菌中央的大液泡中。有硝酸盐供给时,白色硫细菌沿鞘向下滑入沉积物,在这里将 H_2S 转化为元素硫,在细菌的胞质中形成纯硫小球,然后进一步把硫氧化为硫酸盐。当硝酸盐缺乏时,丝状体滑回水体重新再贮存硝酸盐。从氧化的硫化物中获得的能量可用来把沉积物中丰富的二氧化碳转化为有机态,就如植物进行光合作用一样。

检验你的知识

1. 深海火山口在更新养分中起什么作用?
2. 白色硫细菌 *Thioploca* 为什么是唯一适合在缺氧环境生存的生物?
3. 生活在深海火山口的白色硫细菌和其他生物的代谢过程必须适应热水流火山口附近的极端条件。通过深海潜水器如 Extreme 2000 的开发研究,使我们可能认识这些条件以及生物对深海火山口环境的适应方式。从 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 上 Practicing Ecology 查看 Extreme 2000 的网址。化能合成与光合作用之间的差异是什么?
4. 我们怎样理解生物能在我们不能生存的深度生存的重要意义?

网上
更多

推荐读物

- Baskin, Y. 1995. Can iron supplementation make the equatorial Pacific bloom? *BioScience* 45: 314~316.
- Bertness, M. D. 1992. The ecology of a New England salt marsh.

- American Scientist* 80: 260~268.
- Binkley, D., and D. Richter. 1987. Nutrient cycles and H^+ budgets of forested ecosystems. *Advances in Ecological Research* 16: 1~51.
- Fossing, H., V. A. Gallardo, B. B. Jørgensen, et al. 1995. Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374(20 April 1995): 713~715.
- Gage, J. D., and P. A. Tyler. 1991. *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goulden, M. L., S. C. Wofsy, J. W. Harden, et al. 1998. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science* 279 (9 January 1998): 214~217.
- Jordan, C. F. 1982. Amazon rain forests. *American Scientist* 70: 394~401.
- Libes, S. M. 1992. *An Introduction to Marine Biogeochemistry*. Wiley, New York.
- Likens, G. E., C. T. Driscoll, and D. C. Buso. 1996. Long-term effects of acid rain: Response and recovery of a forest ecosystem. *Science* 272(12 April 1996): 244~246.
- Mann, K. H., and J. R. N. Lazier. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Martin, J. H., K. H. Coale, K. S. Johnson, et al. 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371 (8 September 1994): 123~129.
- McLusky, D. S. 1989. *The Estuarine Ecosystem*. 2d ed. Chapman & Hall, New York.
- Richards, B. N. 1987. *The Microbiology of Terrestrial Ecosystems*. Wiley, New York.
- Stevenson, F. J. 1986. *Cycles of Soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*. Wiley, New York.
- Sullivan, C. W., K. R. Arrigo, C. R. McClain, J. C. Comiso, and J. Firestone. 1993. Distributions of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Science* 262 (17 December 1993): 1832~1837.
- Treguer, P., D. M. Nelson, A. J. Van Bennekom, et al. 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate. *Science* 268 (21 April 1995): 375~379.
- Tunnicliffe, V. 1992. Hydrothermal-vent communities of the deep sea. *American Scientist* 80: 336~349.
- Van Cleve, K., F. S. Chapin III, C. T. Dyrness, and L. A. Viereck. 1991. Element cycling in taiga forest: State-factor control. *BioScience* 41: 78~83.

(李 鹂 党承林 译)

第 9 章 适应在变化的环境中生活



适应是影响进化适合度特性的自然选择的结果

表型是生物个体在形态和功能上的基因型表现

每类生物有一个受环境条件限制的活动空间

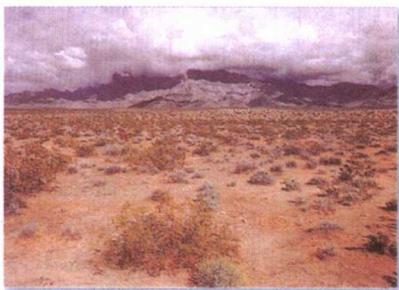
生物能够选择微栖息地

驯化是响应环境变化在结构上作出的可逆性变化

发育反应是响应环境中持久稳定改变而产生的不可逆变化

迁移、贮存和休眠能使生物在极端环境中生存

动物搜索食物在一定程度上扩大其适合度



加利福尼亚南部莫哈韦荒漠的气候几乎无雨,有灼烧般的夏季炎热及令人战抖的冬季严寒。环境是如此严峻,以至于除了几种极具抗性的植物外,荒漠在一年的大部分时间里几乎是缺乏生命的。但是在冬季较

暖和的日子里,荒漠的寂静偶然被打破,蜂群和其他动物出现在地面上,或者在上空飞行几小时,然后神秘地消失,就像它们神秘地到来那样。这些动物中最著名的一种是大红绒螨(图 9.1)。

几十年前,生物学家 L. Tevis 和 I. Newell 开始研究大红绒螨行为与环境物理条件的关系。他们发现一年的绝大部分时间螨是在沙中的洞穴中渡过的。利于螨出现在地面上的特殊条件在莫哈韦荒漠很少发生。在四年的观察中,成年螨出现在地面上仅十次,总是在 12 月、1 月和 2 月的较凉月份中,那时它们能够忍受荒漠的地面温度。螨每年只出现一次。根据 Tevis 和 Newell 的观察预报,降雨大于 8 mm 之后的第一个阳光充足的白天,螨会出现,此时的空气温度是适中的。在出现较多的这天,上午 9:00 至 10:00 点之间螨从洞穴中出来,直到接近中午,能够看到数千只螨四面八方地匆忙穿越荒漠沙地。正午,11:30 至 12:30 之间,螨返回沙洞中,不再出现,直到下一年。

每年螨在地面上停留 2~3 h 的过程中,每个螨必须执行两个重要功能:觅食和交配。螨以白蚁为食,白蚁出现在地面上的日子与螨出现的日子相同,大概相同的物理信号引发白蚁的出现,它们成群飞行在荒漠沙地上,也促使螨离开它们的洞穴。由于螨不能飞,它们仅能够吃到停落在地面上、脱去翅膀之后的白蚁,但必须在它们挖洞形成新的群体之前。如果在这个有限的时期中,一只螨能顺利地进食,它很快就交配,并准备再进入自己的沙洞中。

大约在正午,已进食与交配之后,螨聚集在沙丘迎风面的凹



图 9.1 大红绒蝎生活在充满胁迫的荒漠环境中。一只成年蝎在紧靠其洞穴的地面上出现,除了几小时之外,它一生都在洞穴中度过(P. Ward 摄/Bruce Coleman)

处,这里的表面温度与沙粒的大小(直径小于 0.5mm)是“恰好合适的”。在这里它们几乎同时再进入沙中。这些蝎连续地挖掘新洞穴,直到晚冬下午凉爽时才减缓其活动。当沙变得足够温暖时,挖掘活动持续数天,直到洞穴挖好。这年的其余时间,成年蝎在它的

洞穴中,每天随着沙表面温度的冷热变化在它喜欢的温度范围内上下迁移(图 9.2)。

大红绒蝎的世界在时间和空间上是极端易变的。降雨极少出现。荒漠白天和黑夜的温度变化,几乎像夏季和冬季的温度变化。蝎的世界如此严峻,以至于个体仅仅能够在环境中一个很小空间范围内活动,或者是在一个很有限的时间范围内活动。的确,或许除了生活在海洋深处和山洞最深处的生物之外,所有的生物必须对付各种各样的和不断变化的环境。能够调整而适合这些变化环境的生物,最有可能存活,并产生下一代子孙。

一个生物体对环境变化产生的每个反应,都影响它留到未来种群中的后代数量。作出“错误”反应的个体比作出恰如其分反应的个体,更有可能死亡,或繁殖失败。当然,什么是“正确”或者是“错误”,取决于生物的特性和其生存的特殊生态环境。例如,在食物丰盛的时候,一只麻雀是否要储存脂肪,取决于它是否可能需要能量,以便在不久的将来作长距离的迁徙,或者为了安全起见,度过一段时期的坏天气。没有这些需要时,多余的脂肪是不利的,因为它降低了飞行速度和灵活性,并增加了被捕食的危险。

在这一章中,我们将学习不同类型的环境变化

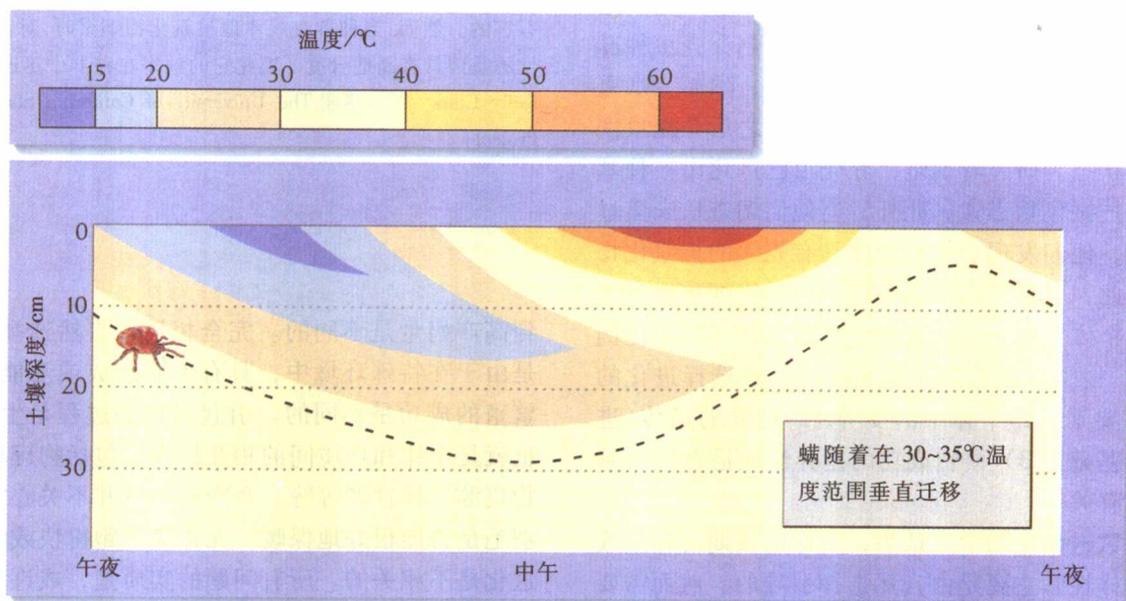


图 9.2 大红绒蝎必须随正在变化的环境状态调整。在夏天的一昼夜中,蝎在洞穴中跟随着土壤温度的变化垂直迁移

要求个体产生不同的适应。某些类型的变化发生在空间范围内,在这种情况下,生物可以选择生活在什么地方。另外一些类型的变化发生在一段时期内,并且是不可避免的,每个个体或其家系,必须能够持续存活在所有的极端环境中。由于生物具有的大多数特性,是对特殊生活环境响应的进化,因此我们已变化和正在变化着的环境中生活的适应,来开始我们的讨论,同时简要说明进化的一些重要方面。



适应是影响进化适合度特性的自然选择的结果

有性繁殖种群中的每个个体具有独特的基因组成,或基因型(genotype),是由父亲和母亲的基因结合而决定的。在一个种群内,这种基因的变异性会有很多结果,对于生态学研究来说,其中最重要的是由自然选择导致的进化。术语进化(evolution)属于种群遗传组成中的任何变化。当基因引起个体在繁殖和生存上产生差异时,进化通过自然选择发生了。能够成功地高速率繁殖的个体会留下更多的后代,因此决定这些属性的基因在种群中增加。个体繁殖的成功称为进化适合度(fitness)。

如何把这些原理应用到下述加利福尼亚柑橘类植物害虫的进化例子中。20世纪初期,某些介壳虫是加利福尼亚南部柑橘园的严重害虫。控制介壳虫种群的一个有效方法是用氰化物气体熏果园。然而,烟熏几年之后,气体只杀死极少昆虫,不久之后介壳虫恢复了危害状态。研究者确定,介壳虫已进化出一种基因,可抵抗氰化物毒素。此外,当他们调查从未熏过的果园时,他们发现少数的个体具有先天的抗氰化物能力。因此,尽管开始是成功的,但最终烟熏有利于抗氰化物个体繁殖,然后这些子孙增加到猖獗的比例(图9.3)。柑橘介壳虫例子阐明通过自然选择进化的三个主要要素:(1)个体中的变异;(2)变异的遗传(进化的遗传基础);(3)繁殖成功的差异性 or 适合度与基因的变异有关。

大多数进化生物学家认为,生命的长期历程形成生物的多样性,主要是由自然选择引导的。然而需要明白,自然选择不是一种推动生物向某预期目标发展的外部力量,这与人类人工“选择”牛群中母牛以达

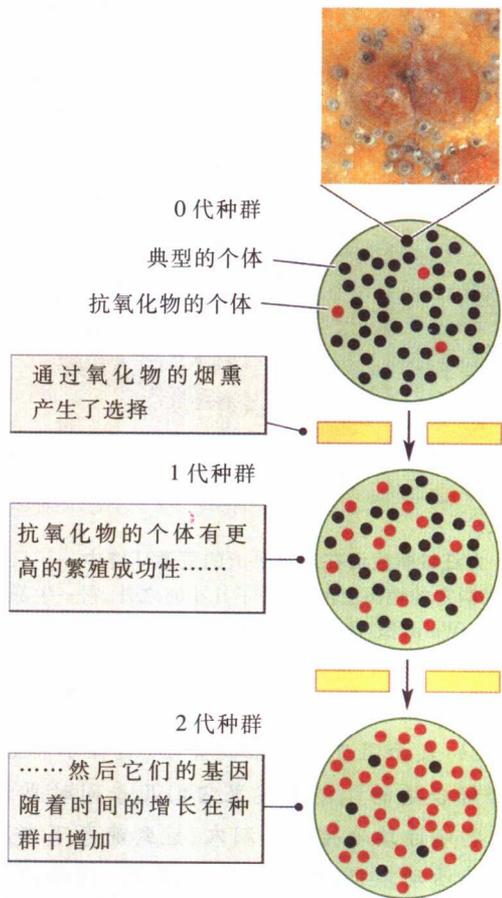


图9.3 一个种群的进化变化可能由环境变化引起。可抵抗氰化物的基因,在从未接触过氰化物的介壳虫种群中出现频率低,这仅仅是由于频发突变。没有氰化物时,这个特性实际上可能是稍有害的。然而,当种群有规律地被氰化物烟熏时,对氰化物有抗性的基因具有高适合度,因此它的频率在种群中迅速增加(Jack Kelly Clark 摄,感谢The University of California Statewide IPM Project)

到高产奶量是不同的。完全相反,自然选择的发生,是由于在特殊环境中,具有不同组成或功能的个体,繁殖的成功是不同的。引起选择的过程是生态学的,也就是个体和环境间的相互作用,包括物理环境、食物资源、捕食者等等。寒冷的冬风并不关心一只鸟的羽毛是否能很好地保暖。无论兔子跑得快或者慢,与进化是不相关的。所有问题的实质是,或许由于跑得快的兔子更可能逃脱狐狸的追捕因而会留下更多的子孙。假设认为狐狸更易追捕跑得慢的兔子,但是,正

是通过捕捉了跑得慢的兔子，最终对跑得快的兔子的繁殖有利。



表型是生物个体在形态和功能上的基因型表现

每个个体的基因型包括了它的全部基因。基因型的外部表现称为表型 (phenotype)，表现了它的结构和功能。因此，基因型是一组遗传指令，而表型是基因型在生物形态上的翻译或表达。当然，环境也影响这种表达。换另一种说法，基因型相对于表型就像设计蓝图相对于建筑物结构。按此类推，环境影响的结果如同建筑承包商对设计蓝图中细目的处理，例如，某些建筑材料的可用性使蓝图的细目发生不可预知的变化。

很多基因编码一种特殊蛋白，这种蛋白可能是生物体的结构部分，或可能作为酶或激素执行功能。一个特殊基因的不同形式称为等位基因 (alleles)。很多情况下，等位基因在生物的表型中产生可见的、可测量的差异。例如，蓝眼睛和褐眼睛的人是一个单基因等位基因的不同，这一基因控制着决定眼睛颜色的一种色素系统。许多基因的无序，如镰状细胞贫血症 (sickle-cell anemia)、家族黑蒙性白痴、囊性纤维性变病 (cystic fibrosis) 和白化病 (albinism)，以及发展成某些癌和早老性痴呆 (Alzheimer) 疾病的倾向，都是由个体基因中有缺陷的等位基因引起。

每个个体具有成对的基因，一个来自母亲，另一个来自父亲 (性连锁基因和没有配子的有性结合而再生的生物)。具有一个特定基因的两个不同等位基因的个体，对这个基因来说是杂合的 (heterozygous)。

当一对等位基因是相同的，那个个体是纯合的 (homozygous)。当个体是杂合的时候，两个不同的等位基因可能产生一个中间的表型，或者一个等位基因可能掩盖了另一个等位基因的表达。在后者的情况下，一个等位基因称为是显性的 (dominant)，另一个是隐性的 (recessive)。当杂合体呈中间表型时，两个等位基因是共显性的 (codominant)。大多数有害的等位基因是隐性的，在杂合个体中，显性等位基因的正常基因表达产物，掩盖了基因产物中有缺陷的功能。

虽然所有表型特征都有遗传基础，但是同时也受到环境变化的影响。通过环境条件影响个体 (如食物的供应影响生长与发育)，或通过个体对环境的改变作出响应。环境诱导的表型改变称为表型可塑性 (phenotypic plasticity)。一个个体对环境显示出不同的响应能力，可能本身就是一个进化特性。就是说，个体对环境变化响应的方式，也是通过自然选择得到进化。我们在下一章中将更详细地考虑表型的可塑性，但让我们牢记个体的这些可塑性反应和种群的进化反应间的差异性，就像我们思考生物与环境的关系一样。



每类生物有一个受环境条件限制的活动空间

每个生物在一个有限的条件范围内，其功能最好，我们称这个范围为其活性空间 (activity space)。无论照字面意义它是活动的，还是静止的，这个概念应用到一个个体的所有方面；在这里我们可以认为“活性”是与“性能”同义的。对于某些环境因子，生物个体的活性倾向于在一个相对较窄的范围内最高 (图 9.4)。活

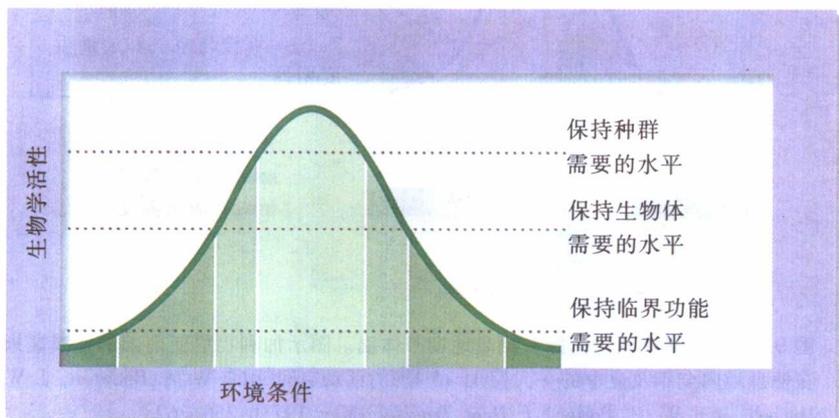


图 9.4 生物活性与环境条件相关。对某些环境因子，个体生物的活性足够维持一个种群仅是在一个窄的中间范围内。生物能够长期保存它们自己是在一个较宽的条件范围内，短时期甚至可在更宽的范围内

性可能以光合作用速率、存活、游泳速度等测量，所有这些都以某种方式影响一个个体的繁殖成功。环境因子可能是温度、土壤酸度、食物营养或者摄食基质的结构。远离最适条件，活性降低，因此降低了个体的存活可能性及繁殖能力。靠近最适条件，繁殖成功率是高的，足以保持一个种群。在边缘条件下，一个个体能否保存自己是不确定的，但是在未来种群中没有它的后代。极端的环境对个体生存是不适宜的，个体仅能在短时期冒险进入这样的环境。



生物能够选择微栖息地

即使植物对于生活在哪里具有相对小的选择性，但正如我们看见的，根能够“搜索”高浓度的土壤矿物质，生长的苗能够搜寻光缝、风和水，动物的活动能够随机地把种子散布在环境中。与植物不同，大多数动物自主地在环境中四处移动，并选择其栖息地。虽然如此，即使在栖息地内，温度、湿度、盐度和其他因子也有明显的不同。环境按其条件能被区分为不同部分，称为微栖息地 (microhabitats) 或微环境 (microenvironments)。例如荒漠中，灌木丛下的树阴地比暴露在直照光下的地区更凉快、更潮湿，尽管这些条件随着日周期和季节明显地改变。

动物对环境中微栖息地变化的反应，能够用蜥蜴的昼夜行为周期阐明。尽管蜥蜴不靠代谢产热调节体温，但在白天的适宜条件范围内它们靠获得太阳辐射热温暖身体表面以保持体温。因此，蜥蜴对不同微栖息地温度的反应是不会令人惊奇的。晚上，外部热源消失，蜥蜴的体温逐渐降到周围的空气温度。

美国西南部的荒漠鬣蜥 (*Dipsosaurus dorsalis*) 生活在剧烈变化的环境中。夏季阴暗处温度能够达

到 45℃，而冬季降到冰冻温度以下。荒漠鬣蜥较喜欢的体温范围是 39~43℃。7 月中旬，热环境在白天和晚上迅速地改变着。荒漠鬣蜥能够在荒漠表面四处爬行以搜寻食物，在早晨和傍晚，它们的体温在其喜欢的温度范围内仅各 45min 左右 (图 9.5)。在白天的其余时间，它们寻找植物的荫凉，或者在凉爽的洞穴中，那里温度很少超过它们较喜欢的温度范围。晚上，荒漠鬣蜥撤退到安全的洞穴中。如果

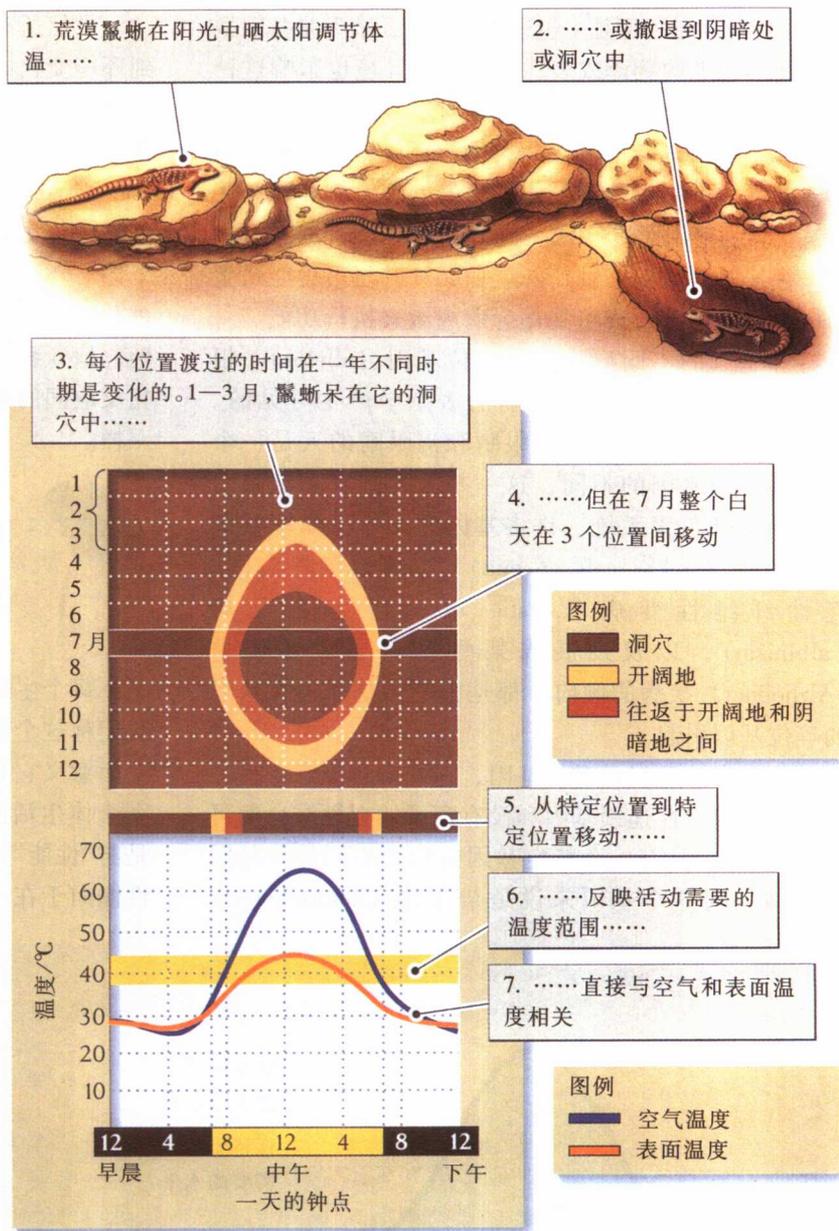


图 9.5 荒漠鬣蜥通过选择微栖息地调节体温。图示加利福尼亚南部的荒漠鬣蜥在栖息地内全年及夏季的一天(7月15号)的活动空间(引自 W. A. Beckman, J. W. Mitchell, and W. P. Porter, *J. Heat Transfer* (May 1973): 256~262)

一只鬣蜥晚上留在寒冷的地面上,它的体温会迅速下降,并且会变得行动太迟缓,以至于不能逃脱捕食者。

冬天的寒冷把荒漠鬣蜥的活动限制在白天正午的短暂时期,那时气温升高,个体能够来到地面上并寻食。在12月初和2月底之间,大多数日子是很冷的,以至于荒漠鬣蜥不能冒险离开洞穴。春天给鬣蜥提供了更有利的温度。5月,个体从上午9点到下午5点在地面上活跃地搜寻食物,只是偶尔寻找凉爽的植物荫凉。

生态学家在野外

棕曲嘴鹪鹩对温度和小栖息地的选择

棕曲嘴鹪鹩 (*Campylorhynchus brunneicapillus*) (图 9.6) 与荒漠鬣蜥不同,它是一种食虫鸟,生活在美国西南部和墨西哥北部的荒漠中,维持恒定的体温。然而,由于鹪鹩没有饮水源,它必须避免从环境中吸取太多的热。否则,它不得不通过呼吸道的蒸发冷却耗散多余的体热(见第2章)。因此,鹪鹩的活性空间像荒漠鬣蜥的活性空间一样,反映了环境条件的日变化和季节变化。

Robert E. Ricklefs 和 F. Reed Hainsworth 在美

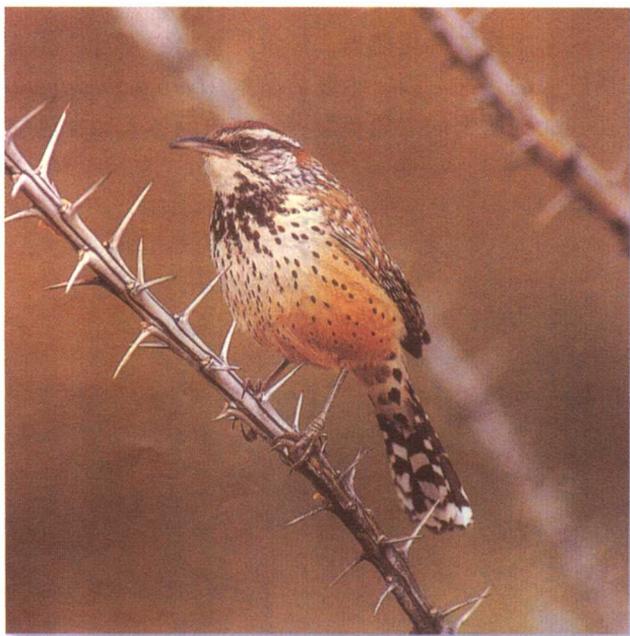


图 9.6 棕曲嘴鹪鹩。是美国西南部和墨西哥北部荒漠中一种引人注意的留鸟(Craig K. Lorenz 摄/Photo Researchers)

国亚利桑那州图森附近荒漠的观察显示,棕曲嘴鹪鹩寻找喜欢的微栖息地,并按照热环境的日变化来觅食。在凉爽的早晨,棕曲嘴鹪鹩穿越大部分环境,在树叶间和地面上寻找食物。当白天较温暖时,它们选择栖息地中较凉爽的地区,特别是小树与大灌木的遮荫处,总是避免在温度超过 35℃ 的地区摄食(图 9.7)。当环境的最低温度上升到 35℃ 以上时,鹪鹩即使不活动也必须用蒸发冷却来维持体温,它们停止进食,栖息在树阴深处。

尽管一只成年的棕曲嘴鹪鹩能够在栖息地的任何地方自由走动,但是它的巢有固定地点:可以离巢之前的小鹪鹩不能在微栖息地中走动。因此巢的微环境

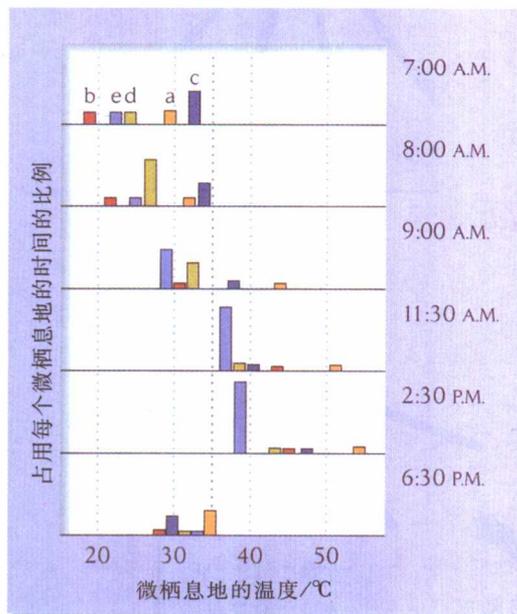
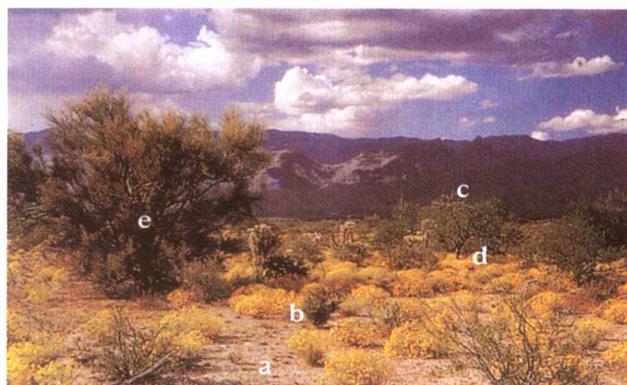


图 9.7 温度影响棕曲嘴鹪鹩对微栖息地的利用。图示晚春的一天对微栖息地的利用。微栖息地在暴露的地面(a)和树阴深处(e)间的热胁迫程度的变化 [引自 R. E. Ricklefs and F. R. Hainsworth, *Ecology* 49: 227~233(1968). R. E. Ricklefs 摄]

必须一直处于雏鸟的耐受范围内。棕曲嘴鹈鹕似乎是通过两种方式完成这一点：选择特殊的营巢位置，以及使巢朝向特殊的方向。棕曲嘴鹈鹕修筑的巢凌乱、体积大，有点像随意构成的草球，侧面具有宽的入口。当然，巢一旦建成，它的位置和方向不能改变。从产第一枚卵到幼鸟离巢的一个半月时间里，在凉和热的天气中巢必须提供一个昼夜舒适的环境。

在亚利桑那州南部较长的繁殖季节中（3月到9月），棕曲嘴鹈鹕常常养育几窝幼鸟。在早春，它们筑的巢入口背离冷风的方向；在炎热的夏季，它们建筑的巢面对占优势的午后微风，流动的空气穿过巢内，有利于热散失（图9.8）。这种策略产生了差异！有适合此季节朝向的巢与朝向错误的巢相比，其繁殖更成功（82%养活了儿女，而错误方向的巢仅有45%成功）。

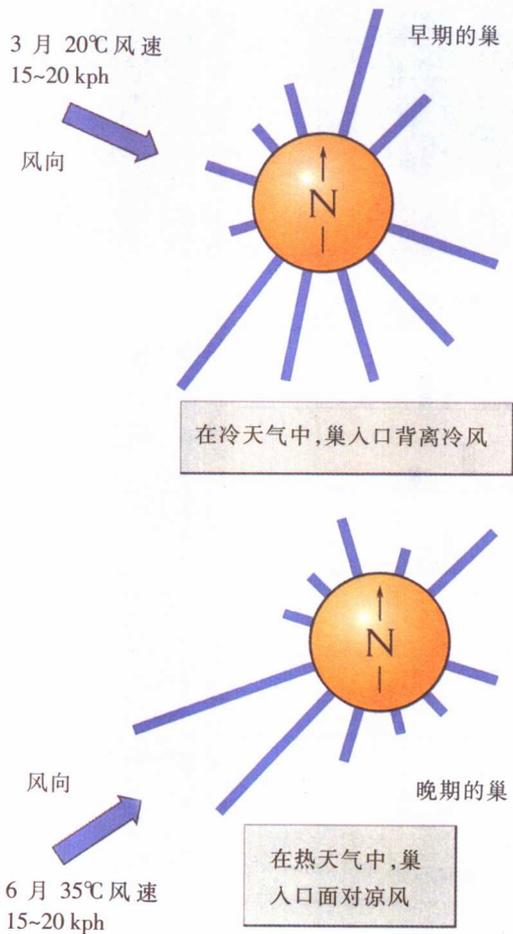


图9.8 在繁殖季节棕曲嘴鹈鹕巢入口的方向改变。棒的长度代表每个方向巢的相对数量〔引自 R. E. Ricklefs and F. R. Hainsworth, *Condor* 71: 32~37 (1969)〕



驯化是响应环境变化 在结构上作出的可逆性变化

冬季生长厚毛皮、干旱季节生长较小的树叶、高海拔增加血液红细胞数量、随着不同温度产生最适宜的酶，或在不同温度下保持液态的脂肪，全部是驯化 (acclimation) 的形式。驯化可以被认为是个体生理耐受范围的改变。由于这些变化牵涉到身体结构和代谢器官的改变，需要数日到数周时间。因此，驯化是对季节和环境持久稳固变化的一种策略。驯化是可逆的，允许生物跟随其环境变化。只要环境的变化是持久稳固的，它就是一种好的策略。然而，对一种极端因子耐受力的增加，经常降低对其他因子的耐受力。

通过产生适应不同温度的适酶和其他分子，冷血（变温性）动物能够调整其活性空间，以响应主要的环境条件。金鱼的游泳速度与水温之间的关系，显示了驯化的优点和限制两方面。当金鱼驯化到水温 25℃ 时和放在 25~30℃ 水温中时游泳最快，这种温度接近其自然栖息地的温度（图9.9）。逐渐降低驯化温度到 5℃，其游泳速度在 15℃ 时增加，但在 25℃ 时减低。

一个生物的驯化能力，经常反映出它在自然环境中所经历的条件范围。木榴油灌木 (*Larrea divaricata*) 生长在北美西部的内地荒漠，在凉爽的冬天和炎热的

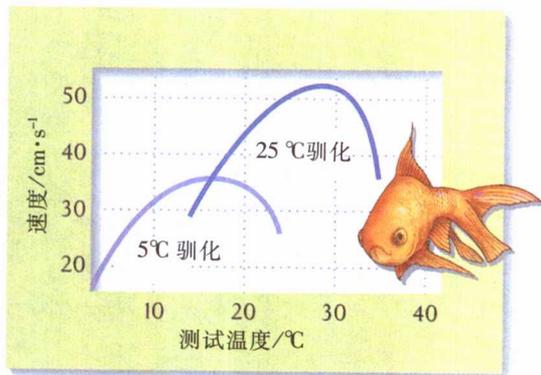


图9.9 驯化能够改变生物体对环境条件反应的活性空间。在 5℃ 和 25℃ 下驯化的金鱼，其游泳速度是温度的函数〔引自 F. E. J. Fry and J. S. Hart, *J. Fish. Res. Bd. Can.* 7: 169~174 (1948)〕

夏天都保持着光合作用活力。测定这种植物光合作用的速率,显示了热驯化的温度最适特征的改变。尤其是,生长在 20 °C 和 45 °C 的植物,光合作用速率达到相同水平,但是在 20 °C 生长的植物不如驯化在 45 °C 的植物那样好。这个驯化的基础似乎是改变与光合作用通路直接相关的膜的黏性。

通常在环境相对稳定的地方,我们不会期望生物体已进化出对环境变化有强的响应力,或者耐受非正常的环境。进化促成节约的方案,我们推测对环境变化响应的能力影响了生物体的耗费。北美西部另外两个植物的光合作用速率,显示当植物仅经历窄的温度范围时,实施了这些机制。*Atriplex glabriuscula* 是加利福尼亚沿海凉爽地区的一种土著盐生灌木,那里生长季节的温度很少超过 20 °C。与 *Larrea* 不同,*Atriplex* 驯化到 40 °C 的高温时,可能在其他方面有反应,但不增加光合作用速率。然而,无论高温驯化产生哪一种生理变化,盐生灌木都不如在较低的温度时好(图 9.10)。相反,喜热(生活在热环境)种 *Tidestromia*

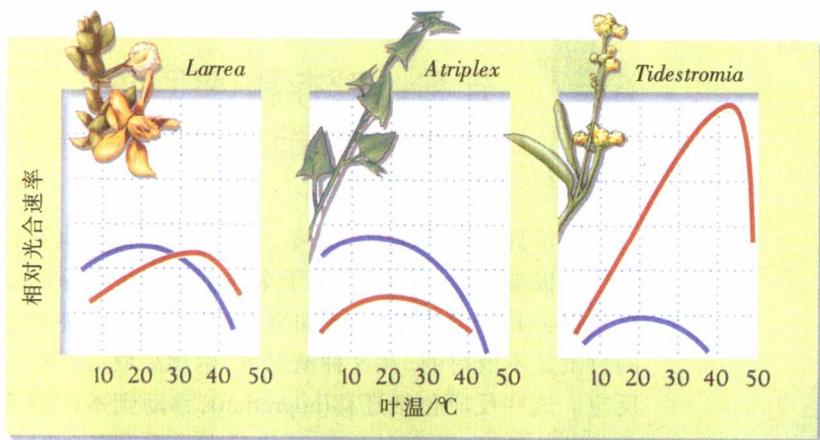


图 9.10 驯化的能力可能反映环境条件的范围。作为叶温函数的光合作用速率展示在三个植物属中(*Larrea*、*Atriplex* 和 *Tidestromia*),生长在适中温度下(蓝线)和热温度下(红线)[引自 P. W. Hochachka and G. N. Somero, *Biochemical Adaptation*, Princeton University Press, Princeton, NJ(1984); 引自 O. Bjorkman, M. R. Badger, and P. A. Arnold, in N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, Wiley, New York (1980), pp. 231~249]

oblongifolia 不能在冷环境中驯化。当长期保留在较凉的温度中时,叶温从 10 °C~40 °C 的宽范围内,光合作用一律降低。*Atriplex* 生长在热环境中的反应,与 *Tidestromia* 生长在凉环境中的反应,似乎归结为胁迫

反应,即允许个体在极端条件下存活,而不是有效加宽其活性空间的机制。



发育反应是响应环境中持久稳定改变而产生的不可逆变化

光照强度,是影响植物发育过程的许多其他因子之一。生长在阴暗处的火炬松树苗比生长在充足阳光下的树苗,根系统更小和树叶更多。由于阴暗环境使植物水系统受较少胁迫,阴地生长的树苗能够分配更多的产物到茎和针叶;阳地生长的树苗发展更广的根系统,以便得到充足的水。阴地生长的树苗中,大比例的树叶导致一定的光条件下每单位植物量的光合作用速率高,特别是在低光照强度下(图 9.11)。松树苗的这些生长反应显示,植物如何分配其产物,是通过获得更多最限制其生长的资源的方式。

发育反应(developmental response)的另一个显著

例子是蝗虫和蚱蜢几个种的颜色。重要的是这些昆虫的体色与环境颜色的匹配,是否能使其避开以视觉搜寻猎物的捕食者。热带栖息地随着季节性降雨,潮湿季节的开始刺激繁茂的绿色植物生长。在干旱季节的早期,这种植物变成褐色,然后死掉,经常暴露出红褐色泥土。当季节干旱加强时,自然灾害和人为火灾使辽阔区域的地面变黑。因此,从绿色到褐色到黑色并再返回到绿色,有一个颜色的季节性规律变化。在这种现象发生的地区,许多种蚱蜢在发育过程中体色与环境的背景色匹配(图 9.12)。

非洲蚱蜢(*Gastrimargus africanus*)的表皮有色素系统,允许任何皮肤区域变成绿色,或褐色;两种颜色可能出现在同一个体身上,但不在身体的相同区域。绿色和褐色代表单一色素分子上小的生物化学变异。附加的色素

与褐色结合能够产生从黄色经橙色和红色到黑色的颜色范围。因此,黑的色素(黑色素)可能沉积在覆盖外表的表皮中。在发育过程中,一只蚱蜢脱去表皮,抛弃其伪装颜色。一层新的表皮在蜕皮下面产生,因此一只

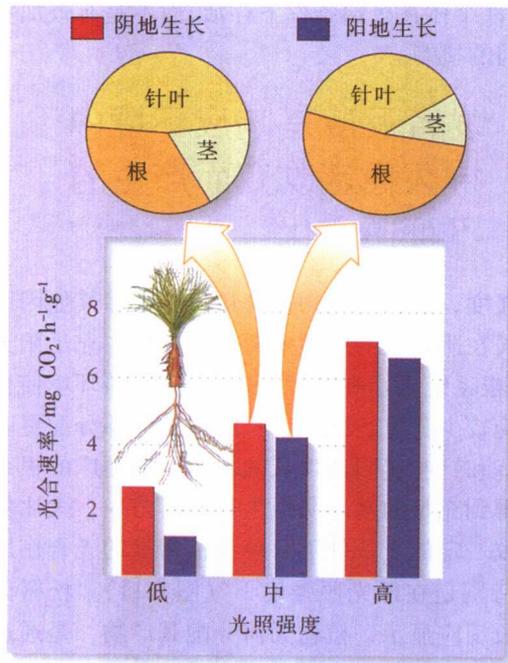


图 9.11 植物显示出对光照强度的发育反应。火炬松 (*Pinus taeda*) 树苗生长在阴暗地与充足阳光下,干物质的分配和光合作用速率[引自 F. H. Bormann, in D. V. Thimann (ed.), *The Physiology of Forest Trees*, Ronald Press, New York (1958), pp.197~215]

幼蚱蜢在每次蜕皮期间,如果环境背景色已变化,它能够改变体色。*Gastrimargus* 的着色是对与背景色彩相关环境条件的响应,特别是环境背景的光质和光强度,被眼睛感受到后,通过脑产生的激素再传递到皮肤。

发育反应一般不能自身逆转;在发育过程中一旦固定,在个体生命的其余时期(或特殊的发育阶段)保持不变。由于发育反应的长反应期和不可逆性,不能适应短期的环境变化。因此,通常只有在持久稳定变化环境中的植物和动物,其不同个体经历了这些变化,才显示出发育反应。这样的生物包含火炬松类的植物种,它们的种子可能定居在许多不同类型的栖息地中。在这样的情况下,环境的空间异质性代替时间异质性,可能产生适于发育反应的持久稳定的环境变化类型。观察到的发育反应一般相当好地与环境变化相匹配,因为作出不适当反应的个体,不能存活到产生后代。

网上
更多

表型反应速率。生物体对环境响应的机制必须与环境变化的模式匹配,正像水黾翅长多态现象的例子所显示的。



迁移、贮存和休眠能使生物在极端环境中生存

在世界上很多地区,温度、干旱、黑暗和其他不利条件的极端是严厉的,以至于个体不能产生足够的变化来保持其正常活性,或者如果它们能变化,这种变化的付出是不值得的。在这种情况下,生物采取许多极端反应。这些反应包括迁移(migration),移动到条件更适合的其他地区;贮存(storage),依赖在较有利条件时积累的资源;休眠(dormancy),变为不活动的。

迁移

很多动物,特别是飞翔和游泳的动物,广泛地采取迁移方式。北极燕鸥拥有长距离迁移的记录。个体每年在北大西洋繁殖地和南极越冬地(那里正是当地的夏季)之间环绕旅行 30 000 km。每到秋天,预计寒冷冬季气候即将到来和无脊椎动物食物供应缩减时,数百种陆地鸟离开温暖的北极区的北美、欧洲和亚洲到南方去。美洲褐色大蝴蝶种群,在美国南部和墨西哥越冬地与向北远至加拿大南部的夏季繁殖地之间移动。东非很多大型有蹄动物,例如角马,随着季节降

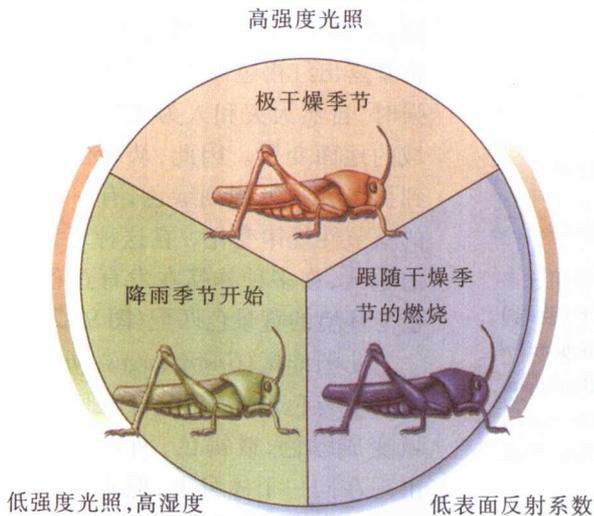


图 9.12 发育反应能够使生物体和环境条件相匹配。在模拟潮湿季节(绿色)、干燥季节(褐色)及跟随着火烧(黑色)时的光照和湿度实验条件下,非洲蚱蜢体表颜色作出的响应[引自 C. H. Fraser Rowell, *Anti-locust Bull.* 47: 1~48(1970)]

雨和绿色植物生长的地理模式做长距离迁移（图 9.13）。

某些迁移是由临时的食物缺乏，或者是局部食物供应耗尽引起的，食物缺乏迫使动物个体离开此地，寻找新的取食地。这种移动可能从迁移蝗虫的爆发得

到很好的了解。迁移发生在蝗虫有高局部种群密度，使食物被耗尽，而离开这地区时，它们能够达到极大的比例，引起广阔地域上大面积的庄稼受害（图 9.14）。蝗虫的激增繁殖行为是种群密度的一种发育反应。当蝗虫存活在低密度种群中时，到成年期它们独居和不迁移。然

非洲, Serengeti 国家公园

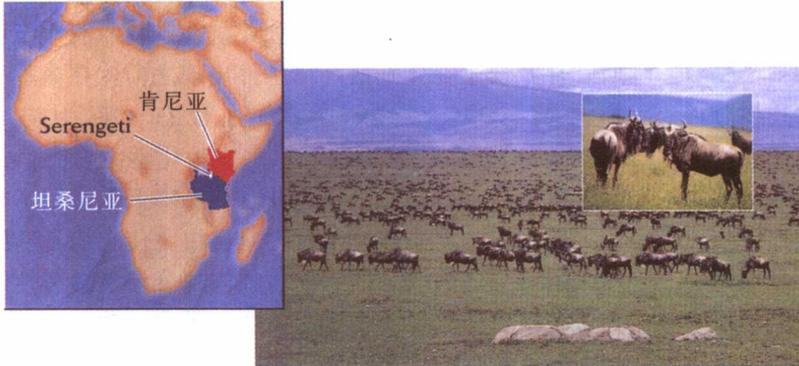


图 9.13 角马跟着食物供应迁移。坦桑尼亚北部和肯尼亚南部的 Serengeti 生态系统（阴暗地区）中角马种群分布，在 1969—1972 年的年周期中显示为 3 倍。角马跟着每个地区季节性降雨后草被的繁茂生长迁移。每个点的大小表明那个地区种群的相对大小〔引自 L. Pennycook, in A. R.E.Sinclair and M. Norton-Griffiths (eds.), *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*, University of Chicago Press, Chicago (1979), pp. 65-87. 感谢 A. R. E. Sinclair 提供照片〕

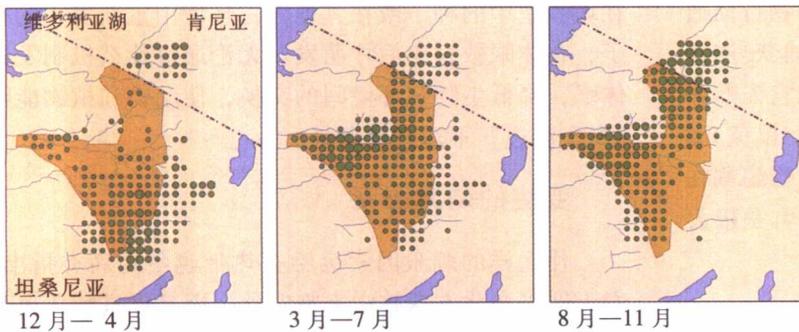


图 9.14 蝗虫的迁移是对高种群密度的发育反应。1962 年，一个密集的迁移蝗虫群穿越非洲的索马里（感谢 The U. S. Department of Agriculture）

而,在密集种群中,经常和其他蝗虫的接触,刺激幼年个体发展为群居,有高移动性行为,这就能发展成大规模的迁移。

贮存

环境变化使生物从盛宴陷入饥饿以及迁移也不可能发生的地方,在资源丰盛的时候,将获得的资源贮存用于欠缺的时期,可能是对付环境变化的一种方式。在降雨稀少时期,荒漠仙人掌吸水膨胀,将水贮存在多汁的茎中。生长在贫瘠土壤上的植物,在营养物丰盛时期,吸收营养物多于其需要,等土壤营养物被耗尽时再利用贮存。在经常燃烧的栖息地中——例如加利福尼亚南部浓密的常绿阔叶灌丛,多年生植物把养料贮藏在抗火的根冠中,火灭后根冠萌芽,并很快长出新苗(图 9.15)。

很多温带和北极动物在冬季的暖和天气中积累脂肪作为能量储备,是为了应付冰雪使食物资源无法获得的时期。贮存脂肪出现的问题,是体胖的动物行动通常更缓慢及敏捷性差,因此更可能被捕食者捕获。避开这个问题的一种方式,是消耗营养物之前把它先贮存起来。某些冬季活跃的哺乳动物(海狸、松鼠和鼠兔)和鸟类(例如,橡树啄木鸟和鸦类),把供给的食物隐藏在地下或树皮内,以备以后利用。这些储藏量经常是极大的,能维持个体长期生存。

休眠

环境有时变得很冷、干燥,或者营养物耗尽,以至

于动物和植物不能再维持正常功能。在这样的环境中,没有迁移能力的一些物种进入生理休眠阶段。很多热带和亚热带的树在干旱季节脱落树叶;很多温带和北极的树木在冬季严寒和长夜开始之前的秋季脱落树叶。许多哺乳动物冬眠(hibernate)(冬天处于休眠状态),如黄鼠,是由于它们在冬天找不到食物,而并不是因为它们在生理上不能对付苛刻的物理环境。

在大多数物种中,准备部分或全部停止活动的个体的一系列生理变化(例如,抗冻产物、脱水及脂肪贮存)发生在休眠的环境条件出现之前。在冬季来临之前,很多昆虫进入静止状态,称为滞育(diapause),在这种状态下,水成为化学结合态,或降低水的含量以防止冻结,并且代谢降低到几乎不能检测的水平。夏季滞育的抗干旱昆虫,使它们自己脱水,耐受身体内脱水的状况,或向外分泌不渗透性的物质,覆盖体表以防干燥。植物种子和细菌及真菌类孢子显示相似的休眠机制。确实,有许多例子,储藏在埋葬室中的种子或在其他考古环境中重新发现的种子,在休眠数百年后才萌发。无论通过什么机制发生休眠,降低生物与环境间的交换,使动物和植物能够“安全渡过”不适宜的条件。

变化的刺激因素

什么样的刺激因素会给在热带越冬的鸟类指出,春天即将在北方森林中来临?什么因素促进鲑鱼离开海洋,逆流洄游到产卵地?如果北极的水生无脊椎动物延迟进入滞育,没有准备好越冬的它们可能迅速冻结,

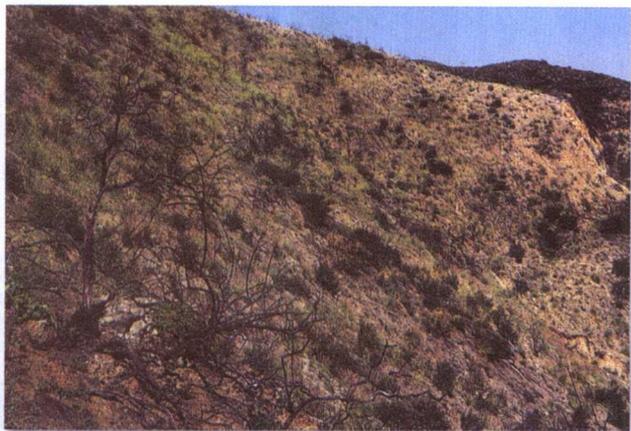


图 9.15 灌丛植物养料贮藏在抗火的根冠中。加利福尼亚南部灌木栖息地中,一种蔷薇属灌木(*Adenostoma fasciculatum*)和另一物种在一场火灾后从根冠重新萌芽。这些照片摄于 1979 年 9 月 12 日和 1980 年 4 月 20 日加利福尼亚州洛杉矶附近的一场火灾之后(Tom McHugh 摄/Photo Researchers)

它们如何感觉到的呢？

1938年, J. R. Baker对引起这些变化的两类因素,作了重要的区分。近因(proximate factors)是信号,如白天的长度,生物依据信号能够评价没有直接影响它生存的环境状态。远因(ultimate factors)是环境的特征,如食物供应,直接影响生物的生存。事实上,所有的植物和动物对光周期(白天的长度)是敏感的,作为指示季节的近因,并且很多种能够辨别逐渐增长和逐渐缩短的光照期。一个物种的不同种群,对不同地区的光周期反应可能明显不同,反映出环境变化与白天长度的不同关系。在明暗周期控制下,燕麦草的南方种群(北纬30°)秋季开花,那时白天长13h;而更北的种群(北纬47°)夏季开花,只有当每天光期超过16h的时候。在密歇根州,北纬45°,叫做水蚤(*Daphnia*)的淡水小甲壳动物种群,在光周期12h(9月中)或更少时形成滞育。在阿拉斯加,北纬71°,8月中旬当光照期减少到每天少于20h时,相关的物种进入滞育。温暖的温度和低种群密度趋向于缩短引发滞育的白日长度(因此延迟秋季滞育的开始时间),表明这些因子对水蚤预示了更有利的环境条件。



动物搜索食物在一定程度上扩大其适合度

由于动物生活在各式各样的和变化的环境中,它们经常需要作出如何行动的决策。这些决策中很多涉及食物:到哪里寻找食物,在某些斑块栖息地中进食多长时间,吃那一种食物类型等等。最适摄食(optimal foraging)理论试图阐述这些决策,在术语上以每个可能行为的花费和收益来表示。动物期望选择获利最大的行为。花费能够按照时间和能量的消耗被测量,但是收益的最好判断是进化适合度。然而,经常遇到的困难是测量特殊行为选择对个体生存和繁殖成功的影响。因此生态学家通常从与适合度相关的可能因子方面测量获利,如每单位时间搜集到的食物数量。我们将从花费和收益观点出发,仔细观察一些行为决策。这些例子中的每一个都描绘了在时间或空间变化某些方面的特征。

中心摄食

当鸟类饲喂巢中的子女时,雏鸟被约束到一个位置,而双亲在远处自由地搜寻食物。这种情况称为向中

心摄食(central place foraging)。搜索食物的范围越大,对双亲潜在可利用的食物数量就越多。但移动更长的距离也增加了时间、能量的耗费和旅途的风险。双亲离巢寻食有最佳离巢距离吗?双亲每次寻食回来应带给巢中子女多少食物呢?也就是,双亲返巢之前,花多少时间搜集食物?

对欧洲椋鸟觅食行为的研究,允许研究者从经济学的观点探讨这些问题。在夏季,椋鸟通常在草地或牧场上搜索长脚蝇的蛆。椋鸟寻食通过把喙插进柔软的草地,然后伸开喙使猎物暴露。当它们为幼子搜集食物时,用喙的基部夹着捕获的蛆。你能够想像,一只椋鸟用喙夹的蛆越多,捕获下一只蛆就越困难。由于这个原因,当捕捉到更多的猎物时,捕捉时间便增加(图9.16)。即捕食者捕获猎物越多,捕获速率下降,被捕获的猎物总数量增加越慢。确实,椋鸟喙里有8条长脚蝇的蛆时,就不能继续有效地取食。

现在从饲喂子女的观点出发,双亲将食物分送给予子女的速率,是捕获猎物数与寻食旅程长度之比。寻

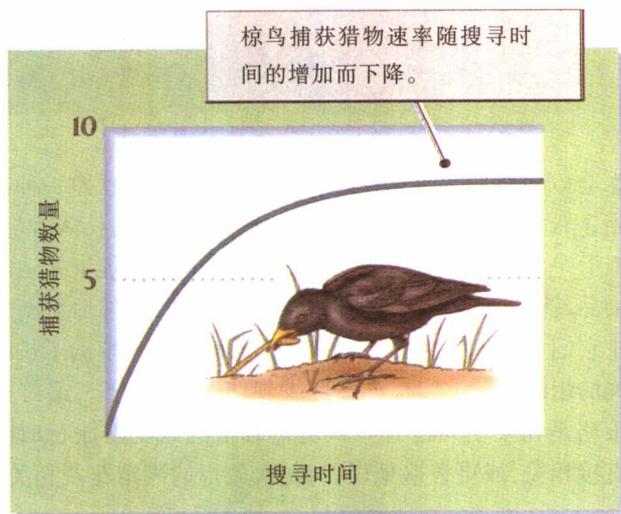


图9.16 捕获时间随捕到更多猎物而增加。当椋鸟觅食(搜寻)时间增加时,捕获猎物的速率下降

食旅程包括在觅食地花费的时间和在觅食地与巢之间旅程花费的时间。椋鸟能够使分送食物给予子女的速率最大化,它是通过花费中间时间用于在取食区域的旅程上,同时带回少于最大量的食物来实现这一最大化的(图9.17)。想像你自己在杂货店,你必须在一小时内买你能够买的最多食物,并且必须用手拿着它们。

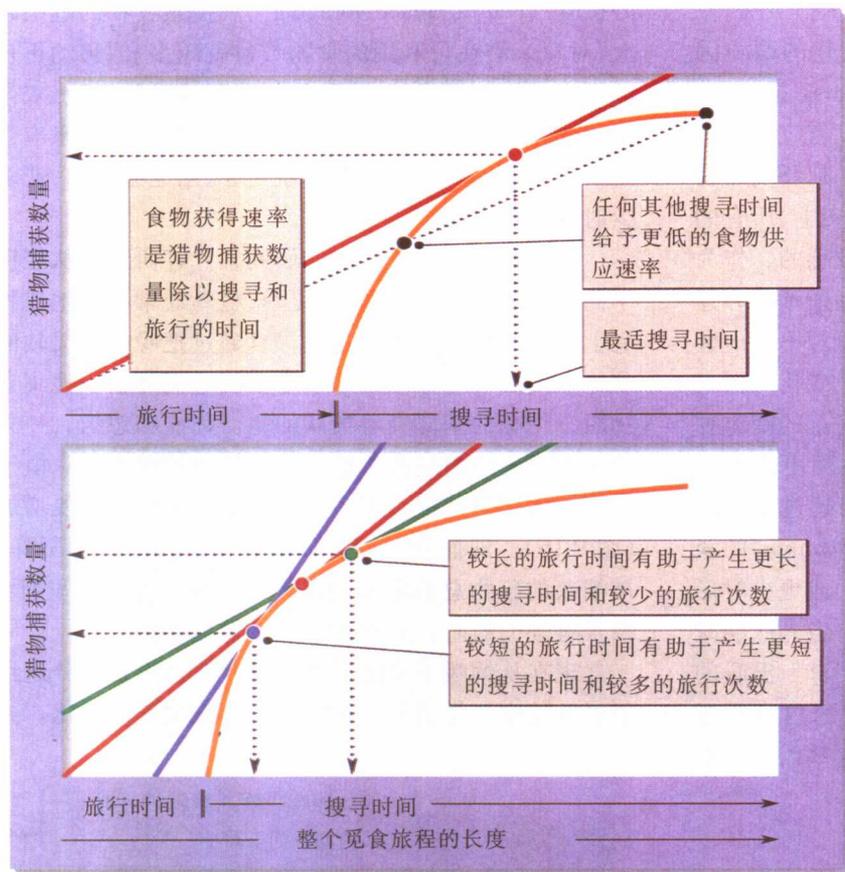


图 9.17 最适摄食模型能够用于预报动物行为。对于一个已知的猎物累积曲线(橘色),一条线通过了曲线图的原点(寻食旅程的开始),猎物累积曲线的切线显示捕获的最大速率(每单位时间捕获猎物的数量)。正如下面的图中所显示,当一个个体旅行时间增加时,它寻食旅程上最适搜寻时间就增加

你会以何种频率拿出你的物品给出纳员?一次拿一种物品显然是愚蠢的,特别是当有一个等候付账的长队时(类似于一个长的搜寻距离)。你试图携带超过你能够搬运的物品,就不得不花时间捡起掉在地上的物品,然后重新安排它们,这似乎也是不经济的。正像棕鸟的喙填满了长脚蝇的蛆的例子,“回报逐渐减少规律”就来临了。最好的策略是在某中间位置。最适运载量的改变与旅行时间直接相关,或更普遍地说,与每次旅行的固定花费相关。

网上
更多

海洋生活海鸟的空中隔离摄食。信天翁和其他海鸟能够分配长的和短的寻食旅程,交替为自己和其幼鸟取食。

生态学家在野外

欧椋鸟的最佳摄食

生物实际上在多大的范围内能最佳地

收集食物?图 9.17 是理论上的回答。实际上,我们都看到在地方食品商店中的一些低效率顾客。欧椋鸟是好的经济学家吗?

牛津大学行为生态学家 Alex Kacelnik 用一个巧妙的实验回答了这个问题。他不让欧椋鸟以野外猎物为食,而是训练欧椋鸟光顾供食店,这里有能通过准确记录时间间隔的塑料管给它提供的蠕虫。一只欧椋鸟到达供给台,吃第一只虫,然后等待下一次供食。Kacelnik 调整时间,使相邻的下一餐虫间隔更长时间出现,模仿随着欧椋鸟嘴的填满,它抓住长脚蝇的蛆的时间间隔加长。然后 Kacelnik 在离巢不同距离处摆放供给台,观察欧椋鸟在旅程时间不同时等待多少虫。正如期望的,当行程时间增加时,欧椋鸟增加了食物的载重量(图 9.18)。Kacelnik 得出结论,欧椋鸟是好的经济学家,至少是在搜集食物时。

风险-敏感摄食

供食地区的价值,不仅取决于个体能够搜集食物的速率,还取决于这个地区的相对安全性。每次活动意

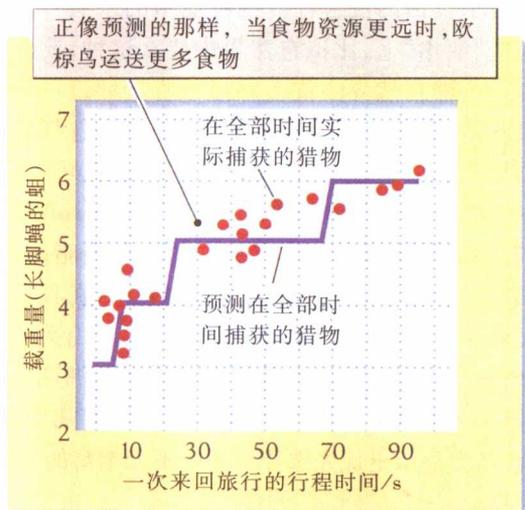


图 9.18 食物载重量随行程时间增加。欧棕鸟给雏鸟带来虫子的数量随觅食旅行的总长度而增加[引自 A. Kacelnik, *J. Anim. Ecol.* 53: 283~299 (1984)]

意味着有死亡的风险。对很多动物来说, 捕食是最重要的死亡风险, 一个捕食者的出现, 或甚至察觉到被捕食的威胁, 便能够降低觅食地的价值, 尽管这个地区在其他方面是好的。因额外的食物增加被捕食的风险, 是完全不值得的。在风险-敏感摄食(risk-sensitive foraging)的研究中, 捕食因素已被合并摄食理论中。

生态学家在野外

风险-敏感摄食实验

James F. Gilliam 和 Douglas F.

Fraser 用一个简单的鱼类实验, 精确地证明了风险-敏感摄食原理。他们建造了具有两个室的笼子, 直接把它们放在实验的水流中。主体是小的鲤科小鱼(幼黑斑风鱼), 系统中的捕食者是成年的黑斑风鱼。给鲤科小鱼供应颤蚓虫, 这些虫被埋在放在笼中小盘的泥中。允许鲤科小鱼通过但不允许成年黑斑风鱼通过的避难区连接这两个室。

在这个实验中, 一个室中给鲤科小鱼低密度的食物 (0.17 只虫/ cm^2) 和仅一只捕食者, 而另一个室中食物密度较高但有 2~3 只捕食者。实验设计是在笼中更危险的部位增加食物数量, 测定在什么水平上鲤科小鱼为了获得更多的食物, 而会把自己暴露到更大的风险中。幼黑斑风鱼对捕食风险是很敏感的。当笼中

更危险的一侧有两只成年黑斑风鱼时, 仅当猎物密度增加到大于 0.33 只/ cm^2 或者是危险较小一侧的 2 倍水平时, 幼黑斑风鱼才会转换搜寻食物的地方(图 9.19)。仅当有 3 个捕食者时, 食物水平必须大于安全侧的 4 倍, 才能诱惑幼黑斑风鱼转换。

网上更多 易变的食物供应和风险-敏感摄食。你会选择一个可预测的较低质量的食物供应, 还是选择平均水平较高但更易变的食物供应?

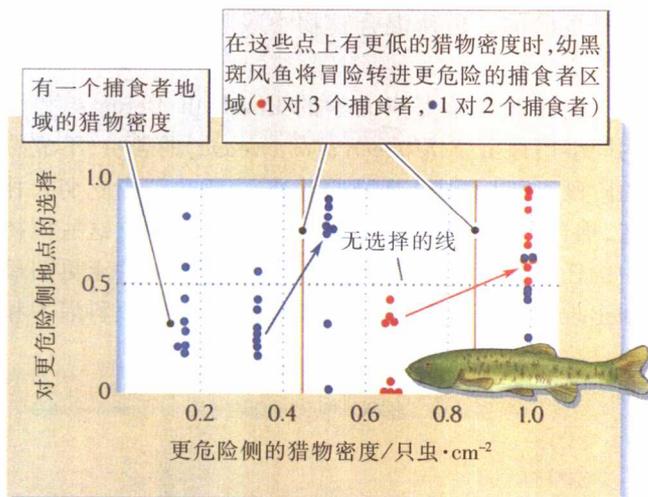


图 9.19 搜寻食物的鱼是风险-敏感的。幼黑斑风鱼转换到更危险的进食地点, 仅仅是当危险地点的猎物密度超过一定的临界水平。这个临界点随进食的相对风险而增长[引自 J. F. Gilliam and D. F. Fraser, *Ecology* 68: 1856~1862 (1987)]

猎物选择

摄食决策也包括选择什么样的猎物品种。一个活跃觅食个体, 如食虫鸟在树叶间飞来飞去, 连续遇到不同类型潜在食物的多样性。每种类型的食物基于其营养和能量, 以及处理的难度和毒素的潜在危险, 形成固有的价值。选择一个贫乏食物的代价是需要时间去处理(捕获和咽下), 在这个过程中觅食者不能寻找其他食物。因此, 取得一个贫乏的食物可能意味着觅食者失去一个得到更好食物的机会。低质量的食物品种可能还要花费更多的时间去消化每单位的营养物或得到能量, 因此降低一个个体整体的进食速率。

网上更多 大山雀的最适猎物选择。一个可供选择的猎物类型糟糕到什么程度就一定被消费者拒绝?

混合食物

某些觅食者消费各式各样食物的一个原因,是一种食物或少数食物不能提供所有必需的营养,但这些营养可能出现在其他食物中。当每种食物包含另一种食物缺乏的必需营养时,不同食物类型便起补充的(complementary)作用。例如,人类能够以稻米和豆类食物为生,但不能只靠其中一种,因为稻米和豆类食物含有彼此缺少的必需氨基酸。补充的原理也应用到食物含有少量不同毒素的时候,对个体来说摄入大剂量毒素是危险的,但从混合食物中吸收少量是相对无害的。

美国亚利桑那州大学的 Elizabeth Bernays 和她的同事用蝗虫(*Schistocerca americana*)的若虫(不成熟的阶段)证明了混合食物的益处。当蝗虫若虫吃羽衣甘蓝,棉花和罗勒属植物等混合食物时,比只吃这些植物中的任一种生长更快(图 9.20)。这种影响甚至更明显地出现在较低品质的天然植物食物上,如豆科灌木和

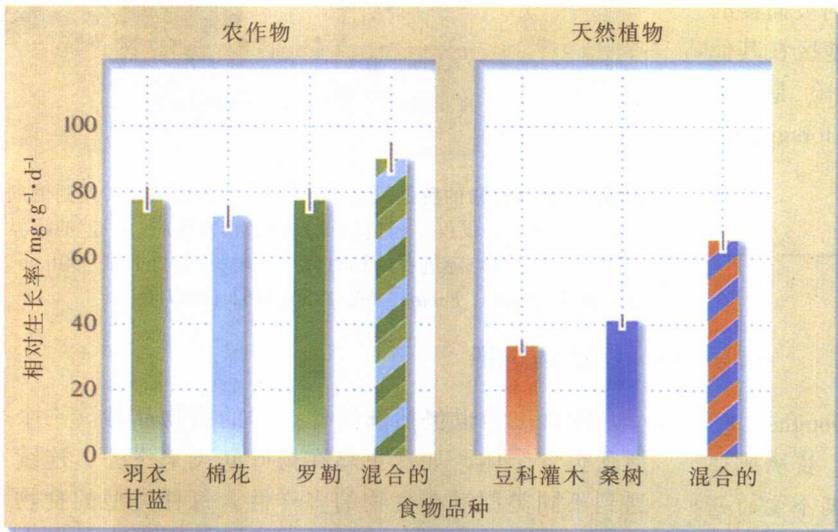


图 9.20 蝗虫若虫进食混合食物生长更快。进食混合食物的蝗虫若虫相对生长率超过进食单一食物的生长率,不管是用农作物比较,还是用天然植物比较结果一致 [引自 E. A. Bernays et al., *Ecology* 75: 1997~2006 (1994)]

桑树:吃混合食物的若虫比进食这些植物中任一个单一种的若虫,生长几乎快 2 倍。在低蛋白质或低糖类的人工食物中也得到相似的结果,这两种物质对于正常生长是必要的。吃混合食物的蝗虫比只供给任意单一一种低质量食物的蝗虫生长更快。

在芝加哥的莫顿植物园秋季以果实为食的鸟类实

验也证明了食谱的混合性。两种灌木的果实一块儿出现在人造“灌木”上,比拟自然界中要么这种,要么另一种灌木——即自然界中许多种灌木直接邻近——然后记录果实消耗量。结果支持补足假说,鸟类选择的果实与果园果实供应形成对比。例如,大叶山茱萸(*Cornus drummondii*)和美洲商陆(*Phytolacca americana*)有相似大小(7.4 和 8.9 mm)的果实,但分别具有高脂肪/低糖和低脂肪/高糖成分。在一对选择实验中,在具有丰富天然大叶山茱萸的地区,消耗了 3.2% 大叶山茱萸果实和 29% 美洲商陆果实;在具有丰富天然美洲商陆的地区,消耗 97% 大叶山茱萸果实和 71% 美洲商陆果实。换句话说,鸟类显示出优先选择两者中不太丰富的一种。



总结

1. 生物的多数特征是响应环境而进化来的,包括环境条件和资源的变化。由于这个原因,对进化的理解基本上解释为对变化着的环境的适应。
2. 当遗传因子影响存活和繁殖成效时,进化通过自然选择产生。那些达到最高繁殖成效个体的遗传特征,随时间在种群中增加。
3. 基因型包括决定一个个体结构和功能的所有基因因子(结构和功能共同组成表型)。很多遗传因子对表型具有独特的可测量的影响。
4. 生物个体能够通过改变行为、生理或形态而对环境的变化作出响应。这些变化称为表型的可塑性。
5. 生物体有被环境限制的特殊活性空间,在这个空间内它们能够生存和繁殖。

6. 对一个个体适宜活性空间的可利用性,取决于任一特定时间环境条件及资源的状况。

7. 动物选择微栖息地的物理条件落在其活性空间范围内。

8. 驯化牵涉到结构的可逆性变化(例如皮毛厚度),或者生化通路的变化(不同酶的数量变化)。这些变化比行为的变化或代谢的变化需要更长的时期(通常数

天或数周)。驯化在长寿命生物响应季节变化中起了突出的作用。

9. 发育反应表现了生物体在生长过程中与环境间的相互作用。不同的环境条件导致生物产生不同的特征、不可逆的结构和外貌。

10. 当条件超过耐受范围时,生物可能迁移到别处,或依赖物质丰富时期贮藏的物质,或者进入不活动的状态来维持生命。

11. 在很多情况下,个体必须预测环境的变化,以便成功地响应。生物依赖近因信号如昼长,预测远因的变化,如食物的供应,后者直接影响生物的生存。

12. 食物的供应在时间上和空间上以及品种质量上都变化着。因此,动物必须选择进食的时间、地点和方式,使其繁殖成功率达到最大值。

13. 向中摄食者必须衔食物到一个固定地点,如育幼巢,它们需平衡在觅食区域内游历的耗费和风险。

14. 觅食个体的被捕食风险影响了食物地区的品质。即使食物是丰富的。很多动物避开在高风险区域进食,这种对策称为风险-敏感摄食。

15. 某些寻食者消耗混合食物以得到适宜的所需营养平衡,或者降低食物中有毒物质的水平。以植物为食的动物吃混合食物是特别普遍的。

生态学实践

检验你的知识

可变环境的耐受

通过讨论美国莫哈韦荒漠中的生物如何对付气候的易变性,我们开始这一章。的确,这个荒漠在夏季是炎热的。但在冬季也是寒冷的,气温有规律地降到 0°C 以下。限制植物和动物分布的极端温度,经常发生在短暂的事件中,如热浪和突然的寒冷,而没有出现在年平均水平中。然而,这种短期变化能够急剧地降低生物的存活和繁殖能力。因此,极端条件帮助我们解释了许多物种的地理分布状况。例如,杂酚油灌木(*Larrea tridentata*)分布的北界在莫哈韦荒漠最低温度到 -18°C 的南部区域。杂酚油灌木是独特的树种,不能耐受更冷的冬季温度。

除了适应极端温度外,植物还必须适应大气 CO_2 增加引起的环境变化。燃烧化石燃料和砍伐森林,或许

将持久地改变全球的气候。空气和土壤温度升高,土壤水和营养物质含量的变化,预期会显著地牵连自然的和人工生态系统中的陆地植物的生产力和分布。例如,当冬季温度升高时,像杂酚油灌木样的植物分布将有希望向北方及更高的海拔移动。植物对升高的 CO_2 也直接地作出响应。升高的大气 CO_2 中增加了光合作用效率,但在长期升高的水平上这个影响经常降低了。在某种生态系统中,暴露到升高的 CO_2 中也能减少叶子水分丢失。干燥陆地中的植物,如莫哈韦荒漠中的植物,比其他生物群系的植物从这种节水方式中获得更多的好处。

近来 Stan Smith, James Coleman, Robert Nowak 和 Jeffrey Seemann 在内华达州荒漠 FACE 实验室的研究,集中在植物对胁迫条件的耐受能力上。“FACE”是“游离气体碳富集”(free air carbon enrichment)的首字母缩写词,即在小地表区域上,大量的 CO_2 气直接释放到大气中的一种过程。因此,植物能够暴露在 CO_2 升高的自然环境中。这种方法避免了植物种在与现实情况不符的、改变了气候的温室内所产生的复杂化因素。来自这个课题的研究之一,已经比较了短叶丝兰(*Yucca brevifolia*)、莫哈韦丝兰(*Yucca schidigera*)和 *Yucca whipplei* 在未来可预报的 CO_2 浓度下,对极端高温的抵抗能力。在这项和其他研究中, CO_2 的升高已显示出其直接影响在植物对环境变化的响应。

检验你的知识

1. 为什么了解荒漠生物对物理环境的响应是重要的?
2. 查看图 9.21。哪种丝兰由于 CO_2 的升高显示最大反应? CO_2 升高对光合作用的影响是什么?
3. 3种不同的丝兰对升高的 CO_2 和高温的响应中如何变化?由此,你能够从全球环境变化的实验结果得到什么样的概括性结论?

网上
更多

4. 浏览 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>,从 Practicing Ecology 网站转到内华达州荒漠 FACE 实验室的气候页,然后调查在这个地区测量的温度和降雨记录。依据这些资料,从夏季到冬季变化有多大?每年变化有多大呢?按照对气候变化的适应进化,对植物和动物要求是什么呢?

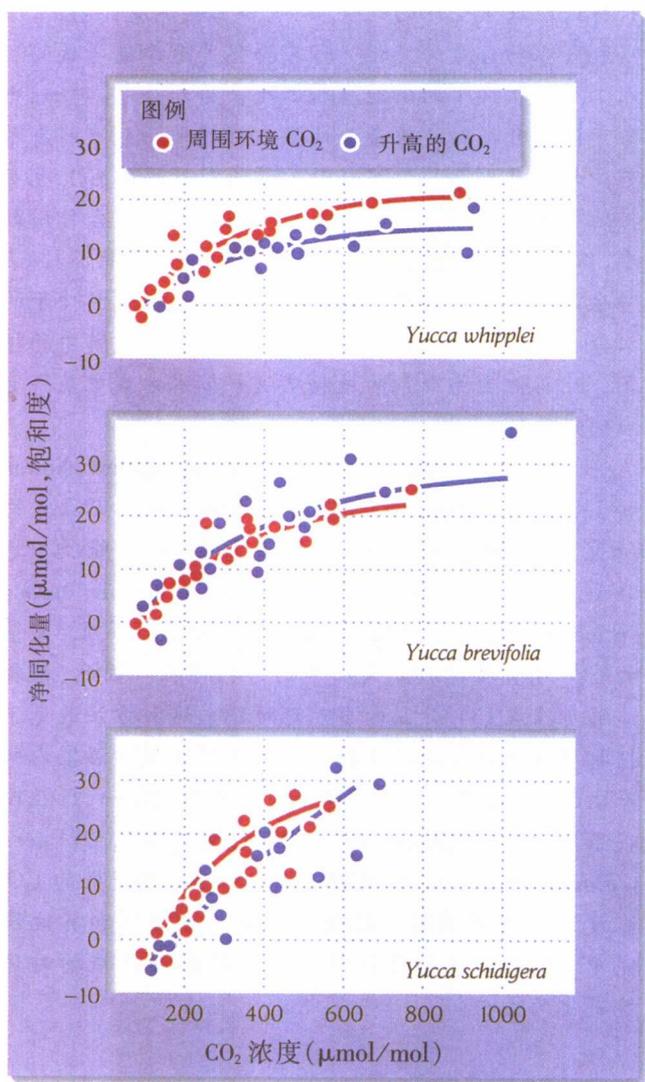


图 9.21 三种丝兰暴露到周围环境或升高 CO_2 的温室中得到的曲线,此 CO_2 的升高在温度升高之前。红色符号和线条代表周围环境中的植物,而蓝色符号和有点的线条代表在高 CO_2 中的植物[引自 T. E. Huxman, *et al.*, *Plant, Cell and Environment* 21: 1275~1283]

- Bernays, E. A., K. L. Bright, N. Gonzalez, and J. Angel. 1994. Dietary minxing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses. *Ecology* 75: 1 997~2 006.
- Boyer, B. B., and B. M. Barnes. 1999. Molecular and metabolic aspects of mammalian hibernation. *BioScience* 49: 713~724.
- French, A. R. 1988. The patterns of mammalian hibernation. *American Scientist* 76: 568~575.
- Gilliam, J. F., and D. F. Fraser. 1987. Habitat selection under predation hazard: Test of a model with foraging minnows. *Ecology* 68: 1 856~1 862.
- Hutchins, M. J., and H. de Kroon, 1994. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159~238.
- Huxman, T. E., Hamerlynck, E. P., Loik, M. E., and Smith, S. D. 1998. Gas exchange and chlorophyll fluorescence responses of three south-western *Yucca species* to elevated CO_2 and high temperature. *Plant, Cell and Environment* 21: 1 275~1 283.
- Johnston, I. A., J. D. Fleming, and T. Crockford. 1990. Thermal acclimation and muscle contractile properties in cyprinid fish. *American Journal of Physiology* 259: R231~R236.
- Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology* 53: 283~299.
- Krebs, J. R., and N. B. Davies (eds.). 1993. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (3d ed.). Blackwell, Oxford.
- Lyman, C., *et al.* 1982. *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. Academic Press, New York.
- Pough, F. H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist* 115: 92~112.
- Ricklefs, R. E., and F. R. Hainsworth. 1968. Temperature dependent behavior of the cactus wren. *Ecology* 49: 227~233.
- Tevis, L., Jr., and I. M. Newell. 1962. Studies on the biology and seasonal cycle of the giant red velvet mite, *Dinotrombium pandorae* (Acari, Thrombidiidae). *Ecology* 43: 497~505.
- Whelan, C. J., K. A. Schmidt, B. B. Steele, W. J. Quinn, and S. Dilger. 1998. Are bird-consumed fruits complementary resources? *Oikos* 83: 195~205.
- Wilmshurst, J. F., J. M. Fryxell, B. P. Farm, A. R. E. Sinclair, and C. P. Henschel. 1999. Spatial distribution of Serengeti wildebeest in relation to resources. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1 223~1 232



推荐读物

Alerstam, T. 1990. *Bird Migration*. Cambridge University Press, Cambridge.

(李庆芬 译)

第 10 章 生活史和进化适合度



资源分配中的权衡为了解生活史提供了基础

表型可塑性使个体能够适应环境的变化

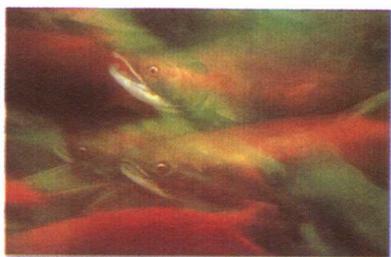
生活史沿着慢 - 快连续谱变化

生活史代表生物体各种矛盾需求的最好解决

生活史平衡当前生殖与未来生殖之间的权衡

单次生殖的生物只繁殖一次然后死亡

衰老是生理机能随年龄增加而下降的表现



生殖成效的一个明显事实是,其最后结果总是大致相同的。那就是,平均每个个体生一个后代,并活到生殖期。必须这样,否则,种群或者因为缺乏替代自己

的个体而迅速减少乃至灭绝,或者无束缚地上升。

尽管如此,生物生长和产生后代,也以所有可能的方式发生变化。雌性红大马哈鱼从太平洋索食地洄游 5 000 km 以上,到 British Columbia 的河流入海口,并面临另 1 000 km 的上游旅途,才到达产卵地。在那里产下成千个卵之后,因为身体被耗尽而迅速死亡。雌性非洲象间隔数年生产一仔,对于幼仔投入大量抚育,直到它年龄和身体都足够大,并能够在象的世界中照料自己(图 10.1)。画眉在一龄开始生殖,一年产数窝卵,每窝 3~4 只幼鸟,但是寿命很少超过 3~4 年。一种预示风暴来临的小海燕,是体大如画眉的海鸟,直到 4~5 岁才开始生殖,大多数每年只养育一只幼鸟,但是能活 30~40 年。

个体生命时间表的这类特点,成熟年龄、子代数、寿命等,组成了生态学家叫做个体生活史(life history)的内容。生活史是一种复杂现象,受环境因子、生物的基本身体形态和生活方式,以及对物理环境、食物供应、捕食者和环境的其他方面的个体和进化响应的影响。

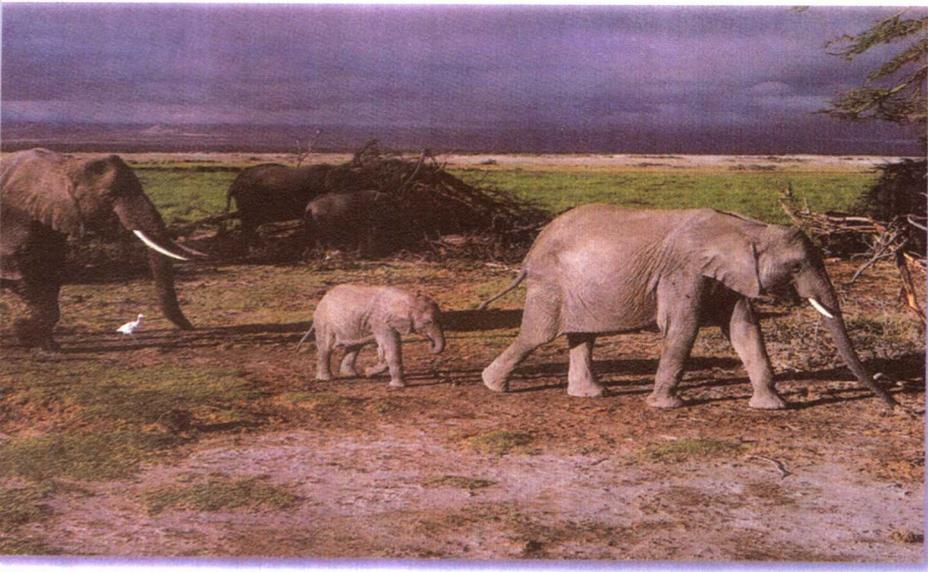


图 10.1 各种生物的亲体投入是有区别的。大象妈妈给其后代多年的抚育(R. E. Ricklefs 摄)

正如我们已经看到的,生物一般都很好地适应了环境条件。形态和功能的变化是与每个物种遇到的温度、水供应、盐度、氧和其他因子的变化范围相平行的。我们已经看到生物体如何选择活动空间,以及在响应环境的时间和空间变化中作出摄食对策。不管形态和功能的变化如何进化,或者个体对于不同环境的响应是如何形成的,我们都可以认为,它们是有适应性的,增加了个体的生殖成效。我们可以知到,为什么荒漠植物有减少水分丢失的厚角质小叶。当人们了解蝗虫是被用视觉猎食的捕食者吃掉的时候,蝗虫的体色与生

活背景十分相似就有意义了。生活史也是被自然选择所塑造的。一个生物体的生活表示了它对有限时间和资源分配问题的解决方式,如此使生殖成效达到最大。

生态学家在几十年来应用观察、数学模型和实验的方法去揭露生物生活史变异的原因。例如,热带鸣禽的产卵数(平均 2 或 3 个)比高纬度同类低(视不同的物种而定,一般 4~10 个)(图 10.2)。牛津大学 David Lack 教授是第一个把生活史观察与进化联系起来的。Lack 认为,鸟类能够通过增加窝卵数(一个鸟巢中所产卵的数目)提高总体生殖成效,除非有某些原因降低了



图 10.2 生物体生产的子代数不同。通常高纬度鸟类比热带地区的同类的窝卵数更大。阿拉斯加的雪鹀一窝产 5 个卵,红头娇鹀一窝产两个卵(R. E. Ricklefs 摄)

大窝中后代存活率。他提出假说:成鸟为幼鸟觅食的能力是有限的,因此,窝卵数大的巢中幼鸟,由于乞食的鸟嘴与食物供应相比太多了,将造成幼鸟营养不良和存活不好。Lack 进一步指出,在温带和北极地区的夏季鸟类养育后代时,有较长的白天可以觅食。因此,高纬度地区鸟类比热带鸟类能够养育更多后代是有意义的,因为热带的日长全年都接近于 12 h。

Lack 提出 3 个要点。第一,他认为,因为生活史特征是贡献给生殖成效的,例如窝卵数,所以也影响进化适合度。第二,他证明,生活史的变化,例如可摄食的有效时间长度,是与环境因素相协调的。这个发现暗示了生活史特征被自然选择塑造的可能性。第三,他提出了一个可以用实验检验的假说。Lack 设想,在窝卵数的大小上,亲代能够养育子代的数量是受食物供应限制的。为了检验这个观点,人们可以在鸟巢中增加卵,建立加大的窝卵数。根据 Lack 假说,亲鸟将不可能养育额外的幼鸟,因为它们不能为增多的幼鸟觅找所需的额外食物。

近几十年的多次实验结果,一般都如 Lack 所预期的。例如,瑞典生态学家 Gören Hogstedt 用搬移巢中鸟卵的方法人工改变了喜鹊的窝卵数。他的结果证明,喜鹊的窝卵数相当于一对成鸟可以养育的最大子代数。与 Lack 所预测的一样,无论是增加或者减少窝卵数,结果长齐羽毛出飞的鸟数都比较少(图 10.3)。

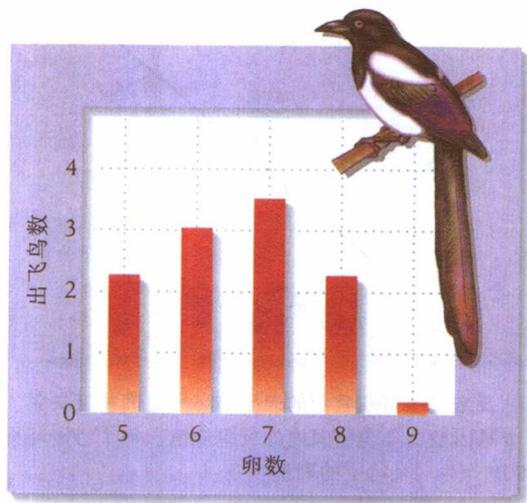


图 10.3 窝卵数大小反映亲代能够养育的最大子代数。欧洲喜鹊平均窝卵数是 7,人工增加或减少窝卵数为 5 或 9 个。最有生产力的窝卵数是 7 个卵[引自 G. Hogstedt, *Science* 210: 1148~1150(1980)]



资源分配中的权衡为了解生活史提供了基础

生物体自己支配的时间、能量和营养物是有限的。形态和功能的适应性变化,能增加资源对于个体的可利用性,或者使它们利用这些资源时获得最好的收益。许多变化中包括权衡(trade-offs),意味着当有限的时间、能量或物质提供给一种构造或功能,就不能再分配给另一种。因此每个生物体都面临分配(allocation)问题。因为时间和资源是有限的,生物体如何最好地利用它们以达到其最大可能的进化适合度?

分配问题的实际解决决定于该结构或功能的变化如何影响适合度。当性状的变化影响存活和生殖的若干成分时,正如通常的情况,这个性状的进化只有考虑到整体的生活策略时才能被理解。例如,一棵栎树增加种子数量,可能是通过提高后代数量对适合度做出贡献。但是这种变化也可能降低幼苗的存活率(如通过减小种子大小来增加其数量),或降低成熟树的存活率(如果资源从根生长转到支持种子产量增加),或降低下一次的种子生产量(如果某年的种子产量降低了下一年树的生长,因而降低了树的大小)。

从进化观点看,个体生存的原因是生产尽可能多的成功后代。生殖包括在许多选项中进行挑选:何时开始生殖,一次生产多少个后代,给予它们多少照料。一套影响个体在每个龄期存活和生殖的规则和选择,支配了它的生活史。每个生活史有许多成分,其中最重要的是成熟(maturity),或第一次生殖的年龄;经产数(parity),或繁殖期的次数;生殖力(fecundity),每个繁殖期的产仔数;和衰老(aging)(图 10.4)。

个体的最佳生活史决定于环境的特定情况。正如我们在前一章所看到的,当一个个体的环境发生变化,它能通过改变行为、生理、甚至于发育状况作出反应。个体也可以改变其生活史性状。这样,对于环境变化的反应能力本身就是生活史经受自然选择的一个方面。在我们详细讨论生活史以前,我们将用一些时间区分种群的进化适应与个体对于它们日常遇见环境条件范围的反应。这两者都是受到一套时间和资源分配的决策准则支配。个体反应是非遗传性的。然而,个体对环境的反应方式可能是受遗传控制的,并且服从自然选择产生的进化性变异。因此,表型可塑性可能被认为是

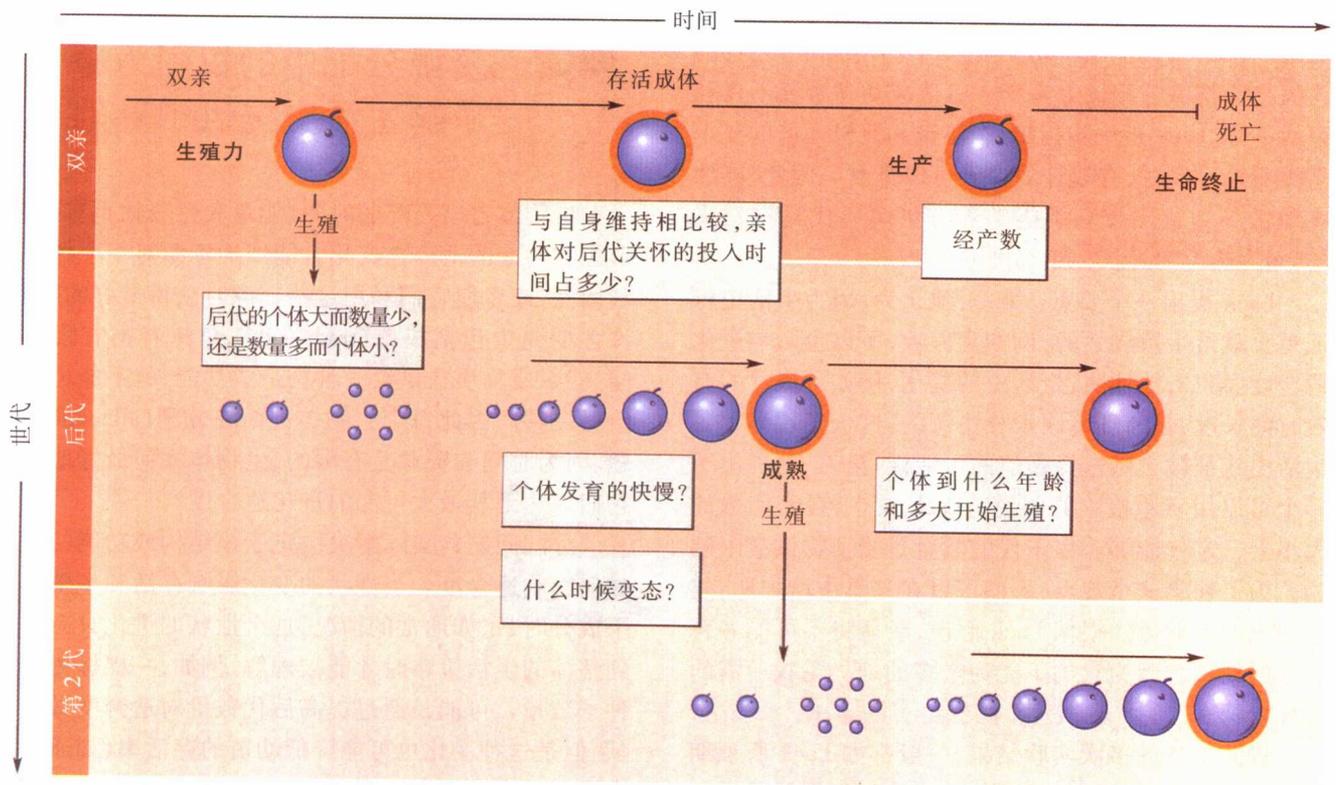


图 10.4 生活史是影响存活和生殖的一套准则和选择过程

生活史对策的一部分。

网上更多

代谢最高限度。生物体能否以一种功能替代另一种功能的权衡而增加总性能吗？



表型可塑性使个体能够适应环境的变化

事实上个体的全部特征受环境条件所影响，也受个体对那些条件的反应影响。个体的表型与环境之间被观察到的相互关系称为反应规范 (reaction norm) (图 10.5)。第 9 章讨论的许多反应都是反应规范的例子。表型对于周围环境的一般反应性叫做表型可塑性 (phenotypic plasticity)。

某些反应规范是物理环境对于生命过程影响的简单后果。热能加速多数生命过程。因此, 我们对于加拿大风蝶 (*Papilio canadensis*) 的毛虫在较高的温度中生长得更快毫不吃惊。一个个体的生长率与温度的关系描述了这个个体的生长率与温度之间的反应规范。然

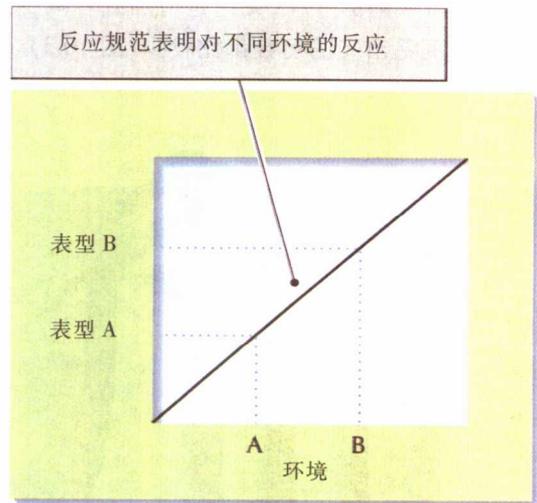


图 10.5 反应规范可观察到的表型与环境之间相互关系。该图说明一个基因型在环境范围内的反应规范。每个特定环境 (例如, A 和 B) 产生一个特定的表型

而, 来自 Michigan 和 Alaska 的同种个体表现出生长率与温度之间的不同关系 (图 10.6)。在一次实验中, Alaska 种群的幼虫在低温下生长更快, 而 Michigan 的

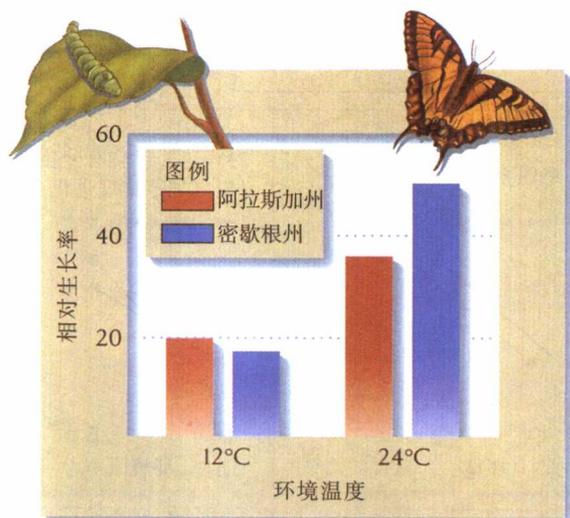


图 10.6 不同种群的反应规范可能是不同的。加拿大凤蝶 (*Papilio canadensis*) 四龄幼虫从阿拉斯加州[美]和密歇根州[美]的种群中获得, 在 12°C 和 24°C 实验室温度中用脂肪饲养 [引自 M. P. Ayres and J. M. Scriber, *Ecol. Monogr.* 64: 465~482(1994)]

幼虫在高温下生长更加迅速, 这正如人们可以预期的 Michigan 生长季节典型的有比较温暖气温一样。这个发现表明反应规范可以通过进化而改变, 如图 10.7 所示, 种群在特定条件下提高了生长率。

基因型-环境的相互作用

像加拿大凤蝶生长率所表明的一样, 个体的遗传组成和环境相互作用决定其性能。当两种基因型的反

应规范彼此交叉, 如加拿大凤蝶的情况, 每个基因型的个体在一种环境中性能较好, 而在另一个环境中则比较差。这样的关系叫做基因型-环境交互作用 (genotype-environment interaction), 因为每个基因型对于环境变化的反应是不同的。

遗传和环境因素的交互作用是特化 (specialization) 的进化基础。随着两个种群处于不同环境条件时间的加长, 基因型-环境交互作用将导致每个种群有不同的基因型占优势。因此, 种群将特化, 并将具有不同的反应规范, 每一种反应规范都能够使生物个体在其自身生存环境中处于更好的状态, 如图 10.7 所示。

相互移植实验

种群之间的区别是由于遗传还是表型可塑性差异, 常常能够用相互移植实验 (reciprocal transplant experiment) 得到证明。移植研究比较了个体在其固有环境中的表型和移植到不同环境中的表型 (图 10.8)。相互移植包括在两个地点间个体的互换。如果固有和移植个体的表型值在两种环境之间没有变化, 那么我们就可以确认所测性状是遗传决定的。也就是说, 特征值反映了个体来源的种群 (基因型), 而不是生活的处所 (环境)。如果特征值反映了个体生活的处所 (环境), 而不是其由来 (基因型), 那么实验结果是与表型可塑性相一致的。当然, 中间结果是可能的, 在这种情形下, 可能作出如下结论: 反应规范经受了进化修饰。

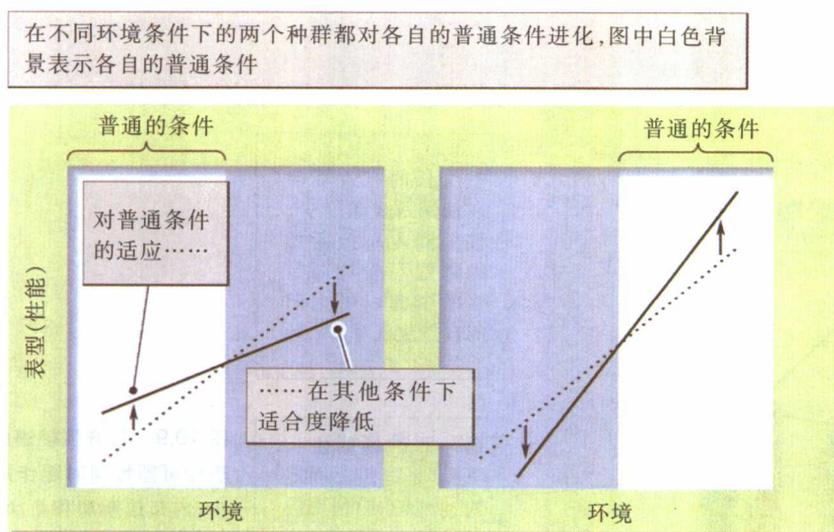


图 10.7 反应规范可能被进化所修饰。当同一物种的两个种群在不同环境条件中长期生存, 反应规范可能分化。个体在普通条件中性能的改善, 常常伴随着种群在正常条件范围以外暴露时性能的降低

相互移植实验的结果：当种群之间的区别是由于：

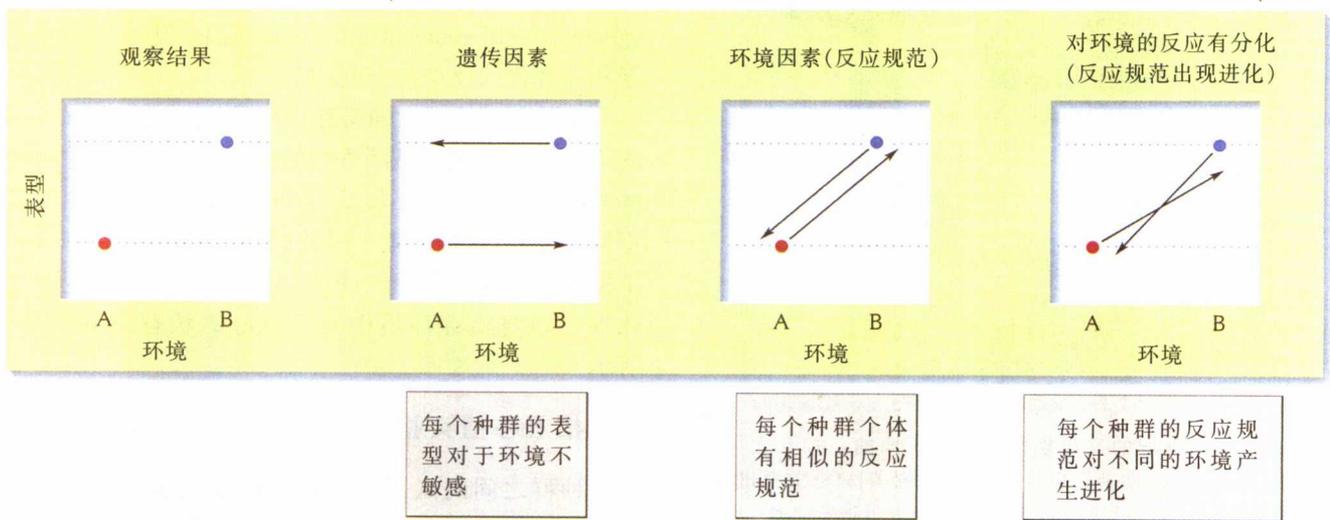


图 10.8 相互移植实验用于研究种群间区别的原因。相互移植实验的结果显示不同模式：种群间的表型差异，只决定于遗传因素，只决定于环境因素(表型可塑性)，或者决定于种群间已分化的反应规范

生态学家在野外

一个相互移植实验

宾夕法尼亚大学的 Peter Niewiarowski 和 Willian Roosenberg 在位于新泽西的营养物贫瘠的松树荒地和位于内布拉斯加营养物丰富的

高草草地之间移植了东方强棱蜥 (*Sceloporus undulates*)。移植对于蜥蜴生长率的影响表明，遗传决定和表型可塑性同时起作用(图 10.9)。在各自的固有环境里，内布拉斯加蜥蜴的生长率大约是新泽西蜥蜴的 2 倍，但是当内布拉斯加蜥蜴移植到了新泽西，其生长率下降一半，即到达新泽西蜥蜴的水平。相反，新泽西蜥蜴在内布拉斯加生长率没有加快。

这些结果的一个简单解释是：在新泽西供生长的

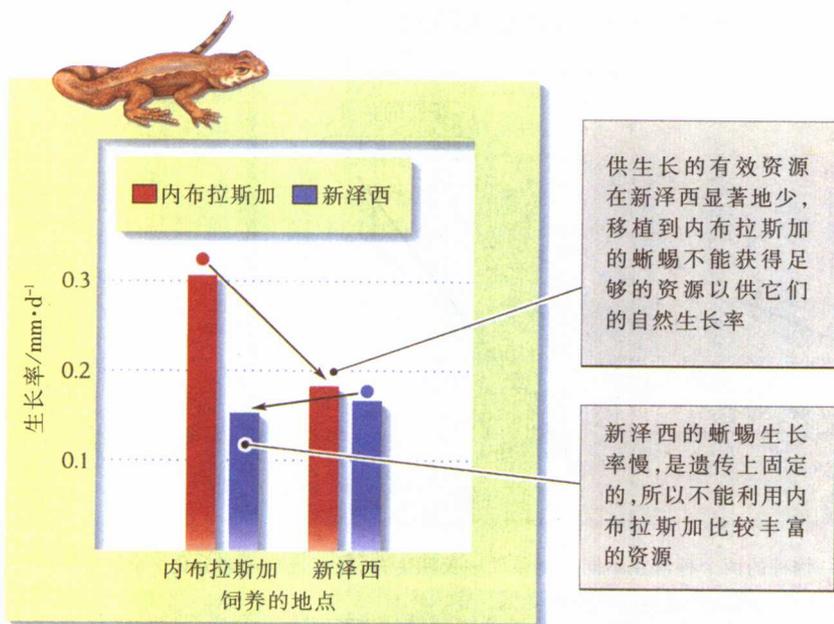


图 10.9 东方强棱蜥的生长率表明遗传决定与表型可塑性同时起作用。在一次相互移植实验中，内布拉斯加和新泽西来的东方强棱蜥幼体，彼此进行了交换。箭头记号表示被移植种群的生长反应 [引自 P. H. Niewiarowski and W. Roosenberg, *Ecology* 74: 1 992~2 002 (1993)]

资源总是比内布拉斯加稀少，移植到新泽西的内布拉斯加蜥蜴不能找到足够的资源维持其自然增长率。显然，新泽西蜥蜴具有遗传调节的、适应低资源水平的增长率。也就是它们已经丧失了对于高资源水平反应，即改变个体增长率的能力，因为它们可能很少经历过高资源水平的环境，甚至于从来就没有遇到过。

值得一问的是，内布拉斯加蜥蜴在新泽西的条件下较低的生长率，是适应，还是仅仅由于资源减少和条件胁迫。如果其比较低的生长率是表型可塑性适应的消极实例，将降低环境变化对于其适合度的影响。即我们能够期望，出现补偿环境条件变化的某些有利适应。东方强棱蜥证明，生物在贫瘠条件下不大可能调节其生长率。如果资源供应不足，个体不能迅速生长和达到大的身材。即使如此，其生命的其他方面仍然能够在响应生长性能中有所变化。

网上
更多

生态型和反应规范。西洋蓍草对生长条件变化的响应，已经进行过相互移植实验。

食物供应与变态的定时

生物的许多类型在其发育过程中经过巨大的变化。从幼体形态到成体的变态(metamorphosis)和性成熟是这类变化中最为显著的。进行这种转变的最好时间取决于环境中资源和天敌的存在状况，而变态的定

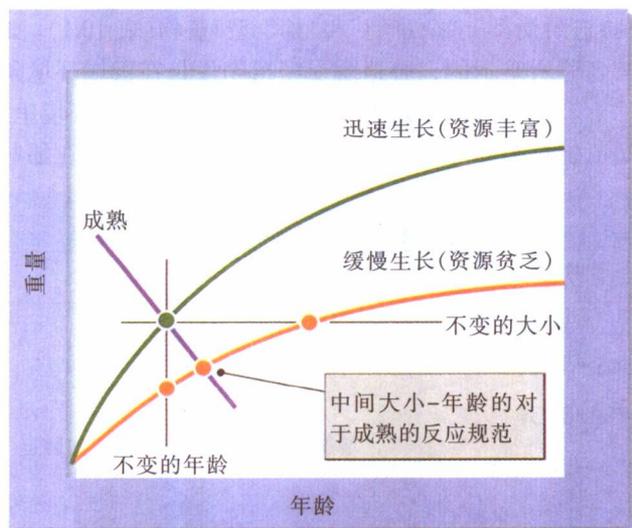


图 10.10 生长率不同时，成熟时的年龄和身体大小之间的关系可能不同。个体可能在固定年龄、固定大小、或者在上面两者之间的某个中点之间进行转换[引自 S. C. Stearns, *Am. Zool.* 23: 65~76 (1983), and S. C. Stearns and J. Koella, *Evolution* 40: 893~913 (1986)]

时又因食物供应、温度和其他环境因素引起的增长率变化而更加复杂。

想像由两种食物供应水平导致的两条生长曲线(图 10.10)。设想在好的营养条件产生快速生长，一个个体在特定体重和年龄成熟。营养不良的个体明显不能在该年龄时达到同样体重，因此，其成熟必然出现在与上述特定点不同的体重、或不同的年龄、或体重和年龄同时不同的点上。面对这样的环境变化，一个个体可能利用下述两种途径之一，或者两种途径之间的某个中间点。第一种，个体在达到某个体重时成熟，但是延长了发育时间。在营养贫瘠的环境中，达到这个体重需要更长的时间，成熟将后延。因此，个体在生殖前将有长的时期暴露于风险之中。另一种，个体可以在预定的年龄成熟。在营养贫瘠的环境中，这种对策将导致成熟个体的体重比较小，或许成体的生殖率还降低。最优解决方式通常处于两种对策之间，部分依赖于幼体的死亡风险(高风险促使较小体重时较早成熟)和生殖力与成熟时个体大小相关关系的斜率(较高的值有利于推迟成熟到更大体重时，因为生殖回报比较大)。

如同预期的一样，在高低食物供应条件下蝌蚪表现出不同的生长率。在实验中，以营养较贫乏食物喂养的蝌蚪，与喂食营养丰富食物的相比，在较小的体重时就进行变态和成为成体，但是日龄比较晚(图 10.11)。这个发现支持了变态时间对于年龄和身体大

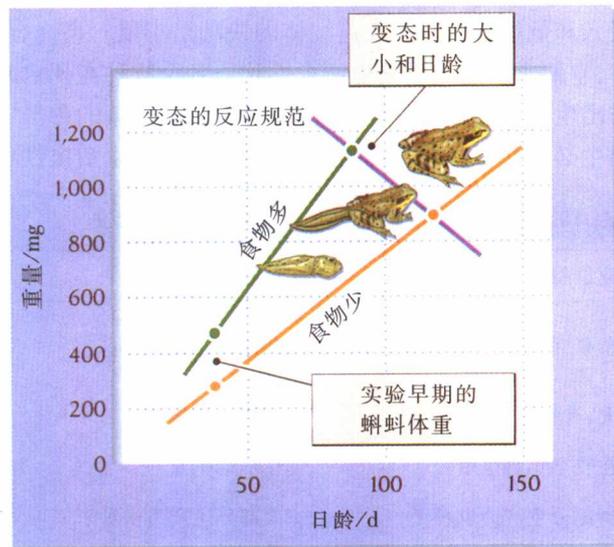


图 10.11 在高低食物供应条件下蛙的变态年龄与身体大小的相关关系。变态的反应规范位于固定大小与固定年龄两个极端之间。符号代表 40 d 和变态时蝌蚪的体重；这些数据用以得到每个处理组的生长关系[引自 J. Travis, *Ecology* 65: 1155~1160 (1984)]

小都是很敏感的这一理论结论：营养缺乏降低蛙的发育速度，但未完全终止发育过程。在不同食物条件下变态的年龄与身体大小之间的关系，是相对于年龄和大小的变态的反应规范。

网上更多 动物和植物生长和生殖表型可塑性及其差异机制。植物的构件组织使它们能够借助于根和枝尖的差别生长响应植食动物威胁和光、营养物变化。



生活史沿着慢-快连续谱变化

生活史性状，例如成熟年龄、生殖力和寿命，在不同物种之间变化很大，甚至在同一物种不同种群之间的变化也很大。对于这些变化可以强调两点。第一，生活史性状常常与生境或环境条件的变化一致。例如，森林植物的种子一般比草地植物的大。

第二，一种生活史性状的变化常常与另一种生活史性状的变化相关。例如，每年产生的独立后代数与成体年死亡率呈正相关的(图 10.12)。因此，生活史性状一般是沿着一个连续数值而组织在一起的。在连续体的一个极端，我们可以称为“慢”端，像大象、信天翁、巨龟和橡树等生物，表现出长寿命、发育慢、延迟的成熟、高亲代投入和低的生殖率。在连续体的快端是小鼠、果蝇、杂草，它们表现出相反的生活史性状。各个物种在死亡率与出生率之间的相关现象，部分地反映了延续的种群中出生必须与死亡相平衡的事实。然而，这些生活史性状

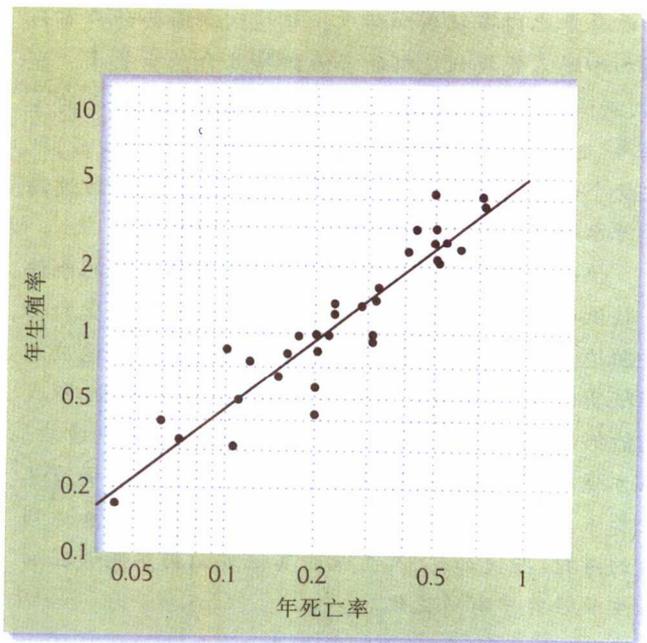


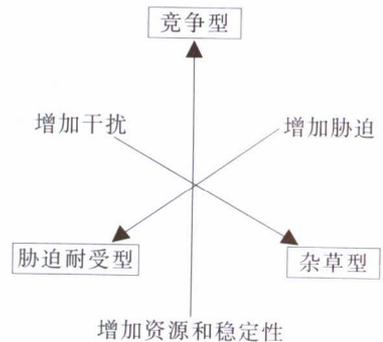
图 10.12 生殖率与死亡率共同变化。用对数作图，33 种鸟类的年生殖率(生产的后代数)和成体死亡率之间的相关关系，聚集在一条直线周围(引自 R. E. Ricklefs, *Condor* 102: 9~22)

也可以通过进化而发生变化。

英国植物生态学家 J. P. Grime 强调了植物生活史性状和某些环境条件的相互关系。他把生活史性状的变化想像为位于 3 个极端的顶点之间，像一个三角形的顶点，并且把位于这些顶点生活史的植物分别叫做“胁迫耐受型”、“杂草型”和“竞争型”植物(表 10.1)。如其名称所暗示的，胁迫耐受型植物生长在极端环境条件下。它们生长缓慢，保存资源。因为在胁迫的环境里，幼苗生长十分困难，所以重要的是营养体扩散。在那些

表 10.1 不同选择因素的环境中植物的典型生活史

竞争型	杂草型	胁迫耐受型
杂草、灌木、乔木	杂草，通常一年生	地衣、杂草、灌木或乔木；一般常绿
大，有快速潜在增长率	高潜在增长率	低潜在增长率
在较早年龄生殖	在早期生殖	在较晚年龄生殖
少部分生产力供种子	大部分生产力供种子	少部分生产力供种子
种子库，营养体扩散常常很重要	种子库和/或高漫游的种子	
营养体扩散很重要		



引自 J. P. Grime, *Plant Strategies and Vegetation Processes*, Wiley, Chichester (1979)

环境条件更利于植物生长的地方, 杂草型和竞争型的植物占据干扰连续体的两端。杂草型植物侵入受到干扰的生境斑块, 表现出迅速生长, 较早成熟, 高生殖率和具有容易扩散的种子。这些性状使它们能在优势竞争型植物蔓延以前, 快速繁殖并把其后代扩散到其他受到干扰的地点——“像野草一样生长”。竞争者有长成大体型, 在个体较大时成熟和表现出长寿命的倾向。因此竞争型生活史要求有稳定的条件, 以保证其成功。

较大的生物与较小的生物相比具有长寿命和低生长率的倾向。这种模式一定程度上是身体大小的物理和生理影响的作用, 是由于影响大型生物和小型生物的环境条件不同。

网上
更多

异速生长 (allometry, 或译为“比速生长”) 和身体大小对于生活史的影响。代谢率、生长率和死亡率有随身体质量增加而下降的倾向。



生活史代表生物体各种矛盾需求的最好解决

生活史性状或多或少地受个体所调节, 但也不是没有限制的。例如, 选择产生大个体的后代将不可避免地导致产生比较少的后代数。留心注视天敌就要减少摄食时间, 这种策略虽然可以增加存活数, 但是产生的幼体数就可能减少了。每种选择都影响个体生存的其他方面。因为繁殖要利用其他活动的时间和资源并蒙受风险, 因此对后代的投入常常减少亲代的存活率。在许多情况下, 养育后代消耗亲体大量资源, 乃至以后生产的后代数更少。

一个最优的生活史代表了存活需求和使个体在繁殖成效中获得最大利益的生殖需求之间竞争冲突的解决。研究生活史的主要致力点是: 了解(在竞争的功能之间)改变有限时间和资源的分配对适合度的影响。

生态学家在野外

欧洲红隼亲体投入的花费

虽然人们普遍相信, 各种功能之间的权衡限制生活史, 但是证明这种权衡是相当困难的。对表型的各个组成成分进行实验操作是一

种有用的途径。如前所述, 增加或减少鸟巢中卵的数量, 在多数情况下显示出了巢中幼鸟数与其存活率呈负相关关系。所以生产的后代数常常是窝卵数中等时最多。然而, 有时较多乞食的口会刺激亲体更勤奋地为其幼鸟找食物。在这种情况下, 人工增大窝卵数可能导致较高的生殖成效, 但是也增加了亲体花费, 使未来的窝卵数减少, 或存活率降低。

荷兰 Groningen 大学的 Cor Dijkstra, Serge Daan 及其同事对欧洲红隼的繁殖和生态进行了大量研究。欧洲红隼是小型的鹰, 在高空盘旋, 猎取开阔田间的田鼠和鹌鹑, 所以红隼摄食需要很高的能量消耗, 但是小型兽数量很丰富, 红隼通常每天几个小时就能够捕到足够猎物, 喂养其幼鸟。红隼平均产 5 个卵。在一个取样巢中, 当幼鸟大约一周龄时, 研究者取出或加进两只雏鸟, 建立雏鸟减少、增加和没有变化的窝进行对照。雏鸟增加窝的亲体特别勤于喂养其额外的幼鸟, 增加了摄食时间和能量消耗。

亲体投入增加使每窝养育成功的雏鸟数上升 (图 10.13)。然而, 尽管亲体增加了努力, 增加的雏鸟有些营养不良症状, 只有 81% 个体能存活到可以离巢, 与此相比, 对照组和减少组是 98%。因此, 额外投入给勤奋工作的亲体所净得的, 只是每巢多 0.8 只雏鸟, 并

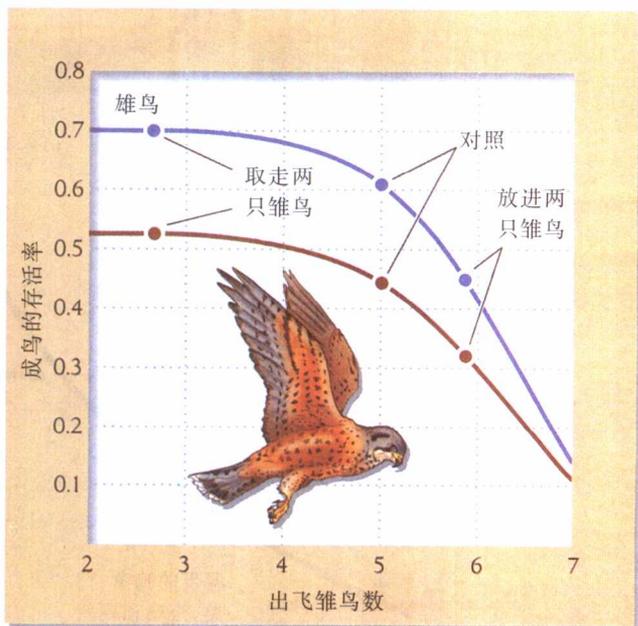


图 10.13 亲体投入影响亲体存活率。欧洲红隼 (*Falco tinnunculus*) 雄体和雌体的年存活率受其抚养的雏鸟数影响 [引自 C. Dijkstra et al., *J. Anim. Ecol.* 59: 269~285 (1990)]

且, 这个收获还可能由于较低体重的离巢雏鸟存活率低而进一步减少。增加亲体投入更明显的影响被观察到, 即增加窝卵数的成鸟在下一繁殖季节中存活率较低(图 10.13)。很显然, 当亲体投入达到某个水平时, 减少回报定律就起作用了, 亲体的进一步努力引起降低未来生殖成效的可能性, 大于当前这窝增加的成效。



生活史平衡当前生殖与未来生殖之间的权衡

生活史主要项目可以简述为 3 个问题: 什么时候个体应该开始生产后代? 繁殖应该多长时间一次? 在每次生殖活动中应该生产多少个后代? 物种间这些生活史性状的变化反映了生殖力与成体生长和存活之间的基本权衡问题, 也就是当前和未来生殖之间的权衡问题。

第一次生殖的年龄

一个动物或植物应该在什么时候开始生殖? 长寿命生物与短寿命生物相比通常在更大的年龄开始生殖(图 10.14)。为什么应该如此? 不管是有意识还是无意

识的, 个体在每个年龄都应该在生殖与放弃生殖之间进行选择。这样, 我们就可以根据某一特定年龄生殖的收益和花费(或代价)来理解第一次生殖年龄了。收益表现为该年龄生殖力的上升。代价表现为更大年龄时存活率或生殖力的降低, 或者两者兼有。

讨论下面假设的例子。一种蜥蜴, 其生长一直继续到性成熟才停止。其生殖力与成熟时身体大小呈正比。假设一个个体每推后一年生殖, 其每年的产卵数增加 10 个。这样, 如果在可以生殖的第一年就繁殖的个体产 10 个卵, 而且以后每年产同样的卵数; 在第二个年开始生殖的个体, 每年生 20 个卵; 在第三个年成熟的个体产 30 个卵, 如此等等。较早成熟和晚成熟个体产卵累计数(表 10.2)表明, 一生累计生殖数最大的成熟年龄, 与寿命的变化成正比关系。例如, 一个寿命为 3 岁的蜥蜴, 在第二年成熟, 其一生累计生殖数达到最大。如果寿命是 7 岁, 则 4 岁是最佳的成熟年龄。

对于在可生殖的第一年以后不再生长的生物(例如多数鸟类), 在进入性成熟以后的一个特定年份是否进行生殖的决策, 可能反映了当前生殖与存活(这当然与未来生殖有关)之间的权衡。不生殖的个体避免了准备生殖的风险, 例如求偶、建巢和迁徙到繁殖地。也许随年龄增加获得的生活经验会降低与繁殖有关的风

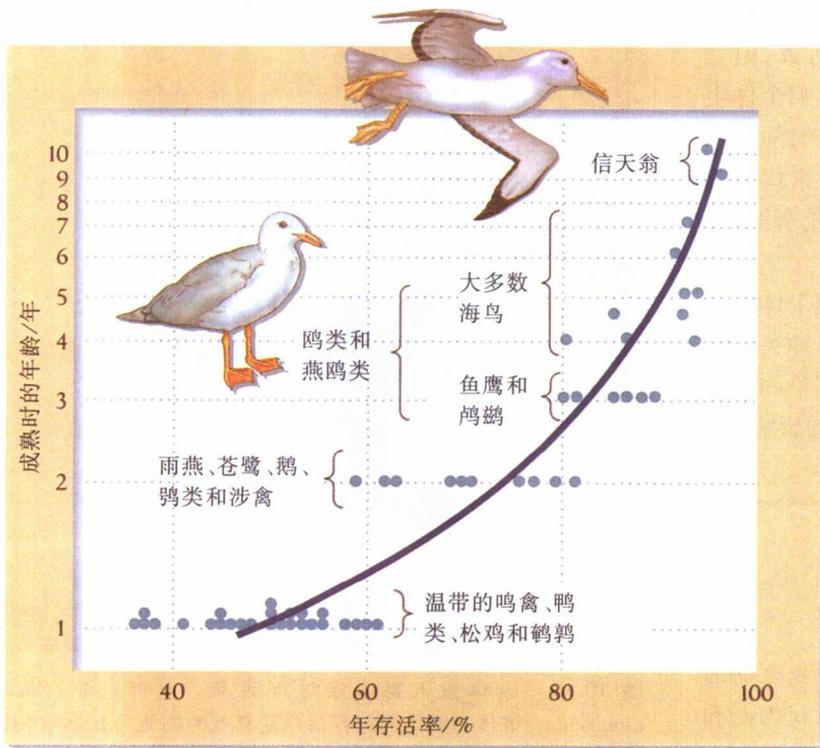


图 10.14 长寿命生物比短寿命生物成熟得晚。成熟年龄与成体年存活率相关, 各种鸟类的成体年存活率直接与寿命成正比[引自 R. E. Ricklefs, in D. S. Farner (ed.), *Breeding Biology of Birds*, National Academy of Sciences, Washington, D.C. (1973), pp. 366~435]

表 10.2 在一个理想种群中个体总产卵数是寿命和首次生殖年龄的函数

第一次 生殖年龄/年	寿命/年							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	10*	20	30	40	50	60	70	80
2	0	20	40	60	80	100	120	140
3	0	0	30	60	90	120	150	180
4	0	0	0	40	80	120	160	200
5	0	0	0	0	50	100	150	200
6	0	0	0	0	0	60	120	180

* 黑体表示该寿命下生产力最高的第一次生殖年龄

险,或由于某一种水平的亲代投入而增加后代数,或者两者兼有,因此有利于推迟生殖。在鸟类中,成熟年龄直接随成体年存活率而变化,某些长寿命海鸟推迟到 10 余岁(图 10.14)。许多因素具有抵消推迟生殖好处的倾向,因而降低未来生殖的期望值。这些因素包括高捕食率、在较大年龄时逐步衰老,还有对于只有一年寿命或寿命更短生活在季节环境中的生物而言,生殖季

生殖性状的变化,导致存活值 (ΔS_R) 和生殖力 (ΔB) 很小变化,将以如下形式影响种群增长率 ($\Delta \lambda$):

$$\Delta \lambda = S_0 \Delta B + S \Delta S_R$$

$$\left[\begin{array}{c} \text{适合度增} \\ \text{加或减少} \end{array} \right] = \left[\begin{array}{c} \text{生殖以前期存} \\ \text{活率加权的} \\ \text{生殖力变化} \end{array} \right] + \left[\begin{array}{c} \text{年存活率} \\ \text{加权的生殖} \\ \text{风险变化} \end{array} \right]$$

增加生殖力(使 ΔB 为正值)的变化也降低存活率(使 ΔS_R 为负值),如我们在欧洲红隼例子中已经看到的,它们对于 $\Delta \lambda$ 的影响决定于 S 和 S_0 的比值。实际上,通过重新排列上一个方程式,我们可以证明,在下式条件下,生活史性状的变化将是有利的($\Delta \lambda > 0$)。

$$-\frac{\Delta B}{\Delta S_R} > \frac{S}{S_0}$$

$$\left[\begin{array}{c} \text{生殖力变化} \\ \text{与生殖风险} \\ \text{变化之比} \end{array} \right] > \left[\begin{array}{c} \text{成体存活率} \\ \text{与生殖前期} \\ \text{存活率之比} \end{array} \right]$$

因此,我们看到成体存活率与幼体存活率之比在决定生活史上起主导作用。一般说来,当 S 与 S_0 之比很大时,生殖力的增加($\Delta B > 0$)与所引起的成体存活率下降($\Delta S < 0$)相比较,必须非常大才会受到自然选择的青睐(图 10.15)。因此,我们有可能发现,高亲代投入与低成体存活率(低 S/S_0)一起出现,反之亦然。这种相互关系部分地说明了生殖力与死亡率之间所观察到的正相关现象。如果成体可能在下次生殖以前死亡,那么增加对当前后代的投入是有利的。



一年生和多年生生活史。为什么某些植物在一个季节中生长、生殖和死亡,而另一些持续多年?

生殖力与存活之间的权衡

当一个特定生活史性状同时影响当前生殖力和未来增长或存活的时候,选择将使两者之间的权衡最优化。直观地说,我们预期成体将有高的死亡率,使平衡向有利于当前生殖力倾斜。相反,当寿命可能很长的時候,个体就不应该过多地增加当前生殖力,危害未来的生殖。这种观点有一个简单的代数证明,如下:

我们使用的模型中种群的几何增长率 (λ) 等于 $S_0 B + S$,在此 S 是成体年存活率, B 是年生殖力, S_0 是到达 1 岁成熟后代的存活率。这样,种群年增长率是存活成体(S)和繁殖种群的新补充($S_0 B$)之和。现在把成体存活划分为两个成分,即直接与生殖(S_R)有关和与生殖无关(S)两部分。这样,种群增长率可以表示为

$$\lambda = S_0 B + S S_R$$

$$[\text{种群年增长}] = [\text{后代补充}] + [\text{存活成体}]$$

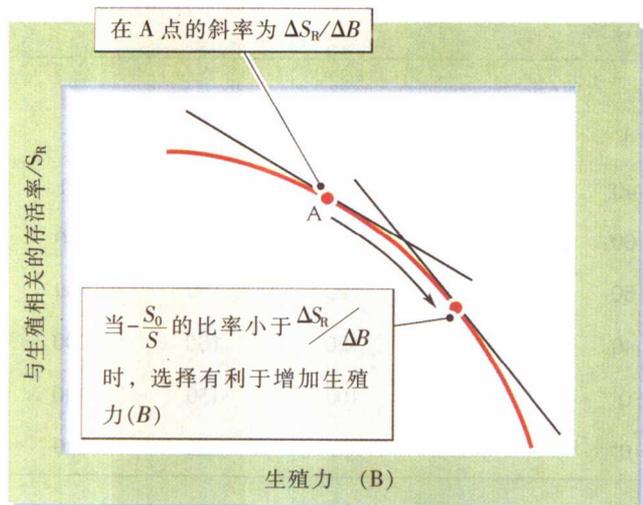


图 10.15 生殖投入与存活率相关。如图中曲线所示,当存活率(S_R)与生殖力(B)之间有权衡的时候,最优生活史出现在曲线正切斜率是 $\Delta S_R/\Delta B = -S_0/S$ 的时候

生长与生殖力之间的权衡

许多植物和无脊椎动物,还有某些鱼类、爬行类和

两栖类,不具有特征性的成体身体大小。成体在整个生活期中都在生长,虽然其生长率常常是有不断降低的,这种情形叫做无限增长(indeterminate growth)。具无限增长能力的多数物种,生殖力与身体大小直接相关。因为产卵和生长,要吸取相同的同化能和营养物资源,所以某一年生殖力的增加,必须被以后一些年生殖力降低所平衡。因此在每年中,长寿命的期望应该对于生长有利而不是生殖力。对于有些生物,活到未来年份进行生殖的机会不大,它们把有限资源分配给生长而不是卵,避免在青年时期浪费掉潜在的生殖力。

假设有两种鱼,性成熟时体重都是 10 g,但是分配给生长和生殖的资源比例是不同的。两者每年都能找到足够的食物以生产新组织或卵。A 鱼把生产量的 20% 分配给生长,80% 给卵,而 B 鱼把生产量的一半给生长,一半给卵。在这个模型中,生殖力与身体大小成正比。对生长、生殖力和累计生殖力计算(表 10.3)表明,平均寿命 4 年或更短的鱼,高生殖力和缓慢生长产生较大的总生产力(卵的累计重),而寿命高于 4 年的鱼,低生殖力和快速生长时生产力更大。因此,成体死亡率决定了资源在生长和生殖之间的最优分配。

表 10.3 假设的两种鱼低生长/高生殖力对策和快速生长/低生殖力对策的数字比较

性状	年					
	1	2	3	4	5	6
低生长/高生殖力						
体重	10	12	14.4	17.3	20.8	25.0
生长增加量	2	2.4	2.9	3.5	4.2	5.0
卵重	8	9.6	11.5	13.8	16.6	20.0
累计卵重	8	17.6	29.1	42.9	59.5	79.5
快速生长/低生殖力						
体重	10	15	22.5	33.8	50.7	76.1
生长增加量	5	7.5	11.3	16.9	25.4	38.1
卵重	5	7.5	11.3	16.9	25.4	38.1
累计卵重	5	12.5	23.8	40.7	66.1	104.2

注:质量单位为 g。体重 + 生长增加量 = 来年轻重。上一年卵累计重 + 卵重 = 本年卵累计重。每年的生长增加量和卵重等于体重



单次生殖的生物 只繁殖一次然后死亡

多数鱼类进行多次重复生殖,一些鲑鱼类与此不同,迅速生长数年,然后进行唯一一次生殖活动。在这次生殖爆发中,雌体将大部分身体组织转变为卵,然后产卵后不久就死亡。大麻哈鱼付出巨大努力溯河洄游到产卵基地,所以这一次性的旅行对它们一定是有好处的。到达繁殖基地后,它们接着生产尽可能多的卵,即使这种极度的生殖努力导致大部分身体组织的消耗和死亡。这种死亡模式称为程序性死亡(programmed death),因为这是使生殖成效最大化适应的直接结果。

大麻哈鱼生活史模式有时叫做“大爆炸”式生殖(big-bang reproduction),但是称为单次生殖(semelparity)更适当。这个术语来源于拉丁语,semel表示一次,pario表示生存;单次生殖的对应术语是重复生殖(iteroparity),itero表示重复。单次生殖与年周期生殖(annual reproduction)是不同的。首先,年周期生殖可以有多次生殖活动,或者在一个季节中拉长的连续生殖;其次,像多年生的一样,单次生殖个体在性成熟以前,必须至少存活一个非生殖季节,通常更多,然后生殖和死亡。在长寿命动植物中,单次生殖是很少见的。

植物中最著名的单次生殖实例是龙舌兰属植物和竹子,两个明显不同的类群,虽然在某些热带森林乔木中也报道过这种生活史模式。多数竹子是热带和温带地区植物,在受到干扰的生境中形成稠密的立地。看来竹子的生殖并不需要大规模的准备或资源,但是可能需要长出一个密集开花的茎。但是种子成功发芽的机会可能不大。竹子植株一旦成活,就通过无性生殖(营养生长)连续地发出新秆,直到生境完全被竹子占满。然后,当营养体生长严重受到限制的时候,生产种子对于植物是有利的,因为种子能够入侵到新的受干扰的地段。许多竹种的繁殖在大面积范围内是同步的,此后,整个种群的未来取决于种子的产量。同步繁殖可能有助于这些风媒植物群体的繁殖,或可能击败吃种子的动物,因为食种子动物不可能消费如此大量的种子。

龙舌兰的环境和习性与竹子不同,它占据连续体的另一端。龙舌兰属植物大多数生活在雨量稀少和不规律的干旱气候中。每棵龙舌兰的营养体生长像叶子

组成玫瑰形,是由单个分裂组织在数年中生长出的叶子组成(其年数随物种而不同)。植株后来发出一个巨大的花茎。生理学研究证明,花茎生长太快,光合作用和由根吸收的水分不足以完全支持其快速生长。结果花茎生长所需的水分和营养物从叶子中获取,而叶子在种子产生以后,很快死亡(图 10.16)。

龙舌兰常常和丝兰并肩地生长,丝兰与龙舌兰亲缘关系很近,有同样的生长型,但属重复生殖。典型的丝兰是分支的,有许多由叶子组成的顶端玫瑰花状饰物。龙舌兰和丝兰的根系也有明显区别。丝兰根深扎到能够吸收持续地下水的位置;而龙舌兰的纤维质根很浅,吸收雨后浸入荒漠土壤表层的水分,但是其根在久旱期中仍然在高而干燥的层面。因此,单次生殖的龙舌兰比重复生殖的丝兰,经受更大的水分供应年际变化上。

植物中出现单次生殖和重复生殖现象,已经提出了几种解释。第一,多变的环境可能有利于重复生殖,

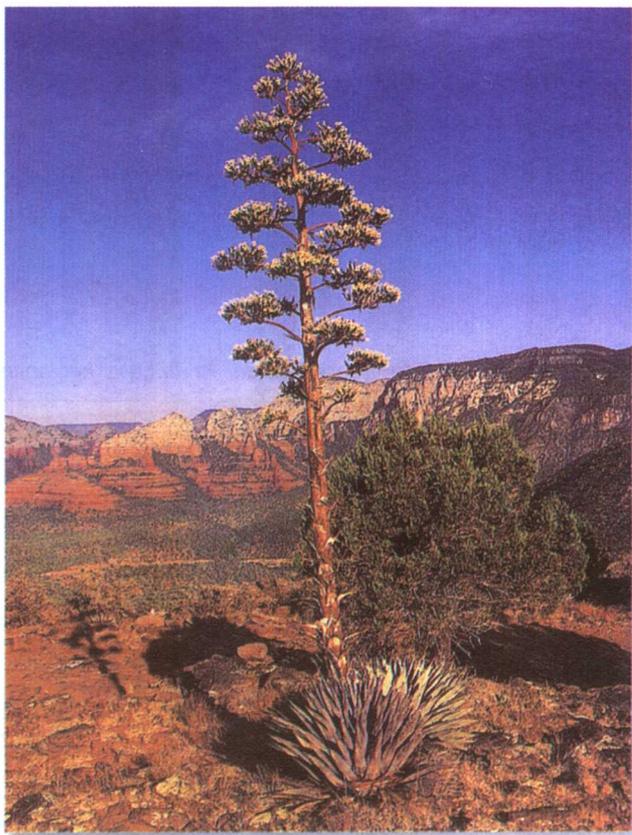


图 10.16 龙舌兰是单次生殖植物。亚利桑那州的 Parry 龙舌兰 (*Agave parryi*) 在许多年中生长成厚肉质叶子组成的玫瑰花形。之后迅速长出花茎并结实,然后死亡 (Tom Bean 摄/DRK photo)

重复生殖可以通过把生殖伸展到好的和坏的年份来减少生命期间生殖成效的变化。这种策略叫做两面下注 (bet hedging)。但是这种假说也可能被否定,因为在变化较大的(通常是干旱的)环境中,单次生殖植物比重复生殖的近缘物种,存在的倾向更大。第二,植物能够把生殖定时在非常有利年份时,那么多变的环境就可能有利于单次生殖。为大的事件储存资源是有意义的,正如未来生殖都不确定生物不保持资源一样,是有意义的。及时行乐;抓紧时机。如果成体存活率相当低,并且好年份的间隔相当长,那么单次生殖就特别的有利。最后,大规模开花能够吸引传粉生物,可能对于把全部力量投入单次生殖的植物很有利。少数观察适当地支持这一观点。例如,生长在非洲肯尼亚山坡上的单次生殖植物半边莲 (*Lobelia telekii*) (图 10.17),花序大小的加倍使种子产量增加 4 倍。

比较 *L. telekii* 与其重复生殖的近缘物种 *L. keniensis* (表 10.4), 像比较龙舌兰与丝兰的结果一样,使人认为,单次生殖是与时间和空间都有高度变化的干旱生境有联系。可以认为,不常见的条件对于引发这些植物大规模开花繁殖建立秧苗是非常有利的。总之,单次生殖看来发生于两种情况,准备生殖花费非常大时,即对于一些种要进行长途迁移才能到达繁殖基地,或者生殖回报变化很大,但是有利条件可以从环境信号得到预测。

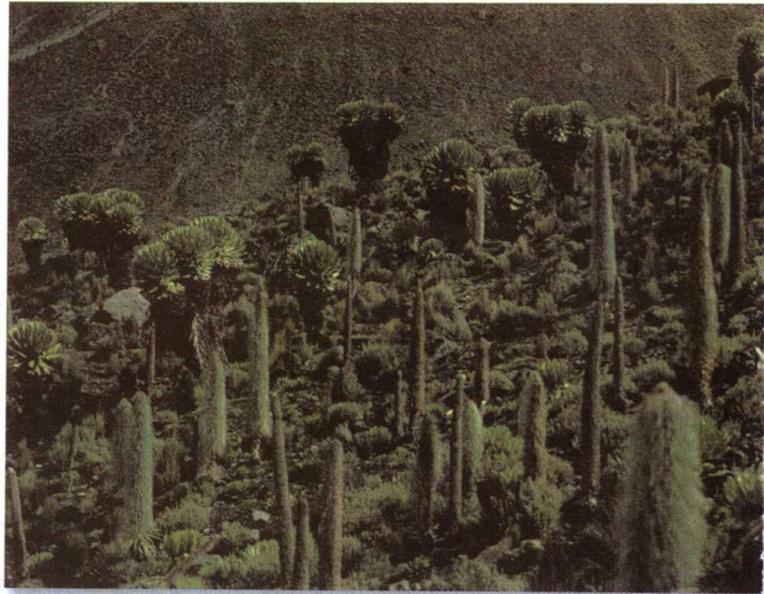


图 10.17 发现在肯尼亚山坡的单次生殖植物半边莲 (*Lobelia telekii*)。在图前方的巨大花序是 *L. telekii*, 而图后方的长茎玫瑰花形植物是 *L. keniensis* (感谢 Truman P. Young)



衰老是生理机能 随年龄增加而下降的表现

虽然少数长寿命生物有与生殖相关的程序性死

表 10.4 肯尼亚山上的 *Lobelia telekii* 和 *Lobelia keniensis* 的生态、生活史、种群统计和生殖性状

性状	<i>Lobelia telekii</i>	<i>Lobelia keniensis</i>
生活史	单次生殖	重复生殖
生境	干而多岩石坡地	湿山谷底部
生长型	不分支	分支
生殖输出	花序较大,种子较多	花序较小,种子较少
花序大小变化	变化很大,随土壤湿度而上升	变化不大,与土壤湿度无关
种群统计特征	事实上不存在成体存活率	在比较干旱地方的种群,成体存活率比较低,不经常生殖
每荚种子数变化	与花序大小成正比	与花序大小无关,与莲座丛数成正比
传粉者影响	增加种子质量,但是种子数量不变	增加种子质量,但是种子数量不变

资料来源:T. P. Young, *Evol. Ecol.* 4: 157-171 (1990)

亡,但是大多数生物由于生理机能的衰退,确实经历是死亡率逐渐增加和出生率逐渐下降。这种现象称为衰老(senescence),并且人类也不例外,经历所有动物中见到的普遍模式。人类的大多数生理机能从 30 岁到 85 岁之间大致呈线性下降,神经传导和基础代谢以 15%~20%的比率下降,循环流过肾脏的血液体积下降 55%~60%,最大的呼吸容量下降 60%~65%。妇女在 30 岁以后,产生缺陷后代和不育比例日益增加,男性在 60 岁以后生殖力明显下降。老年人的生殖力下降和死亡不是由于突然的生理变化,而是生理机能逐渐下降。这种下降包括免疫系统机能和其他修补机制的减退,伴随这些减退,由于肿瘤和心血管疾病引起的意外死亡不断上升(图 10.18)。

为什么存在衰老,在个体生活的任何时期里,生存和繁殖在什么时候给个体带来利益?或许生理衰退只是生命的一个事实,进化对它无所作为。衰老可能单纯地反映无法修复的分子瑕疵的积累,正如汽车用旧最终变成垃圾一样。离子辐射和高度活跃形成的氧破坏化学键;大分子成为交叉链接;DNA 积聚突变。然而,这种损耗的观点还不能完全解释衰老的模式,因为最长寿命即使在同样大小和同样生理状况的物种之间也有很大的变化。例如,许多小型食虫蝙蝠,笼养

条件下年龄达到 10~20 岁,而同样大小的小鼠很少能活过 3~5 年。此外,修复受损 DNA 和蛋白分子的细胞机制,长寿命动物明显比短寿命亲属发育得更好。这些观察认为,衰老可能是不可避免的,而衰老的速度受自然选择和进化修饰影响。举例说,通过推迟衰老来延长潜在的最大寿命是有可能的,但要以年轻时期减少生殖为代价。如果修复过程需要时间和资源,如果死亡率很高使个体生活到老年的机会不大,那么,个体把资源分配到生命早期的繁殖期,并且让身体随年龄逐渐瓦解,那就可能生殖力更强了。

甚至衰老时,意外引起的死亡也会导致较老龄活个体越来越少。因此,生理机能的逐渐衰退和生殖能力的丧失对于一生生殖的平均影响是很小的,因为种群中大多数成体从未达到很老的年龄。由于这个理由,自然选择对于老年存活和生殖的改变是很弱的。因此,选择应该倾向于改善青年期的生殖成效,这比改善生命后期的生殖成效更加有利。因为这种影响对低成体存活率的种群,比高成体存活率的种群大得多(图 10.19),所以由外因(意外、捕食者、气候)引起高死亡率的种群,衰老应该出现得较早且发展得较快。这个假说可以被验证,即把衰老引起的死亡率增加与“基础”死亡率进行比较,“基础”死亡率是指由于外因引起的

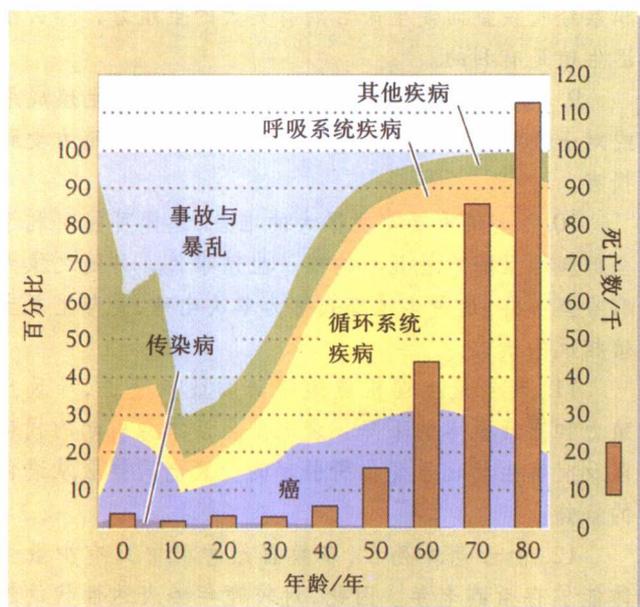


图 10.18 随年龄增加,肿瘤和循环系统疾病的死亡率上升。图示 20 世纪 80 年代早期英国人口中男人的死亡年龄和死亡原因 [引自 N. Coni, W. Davison, and S. Webster, *Ageing: The Facts* (2d ed.), Oxford University Press, Oxford (1992)]

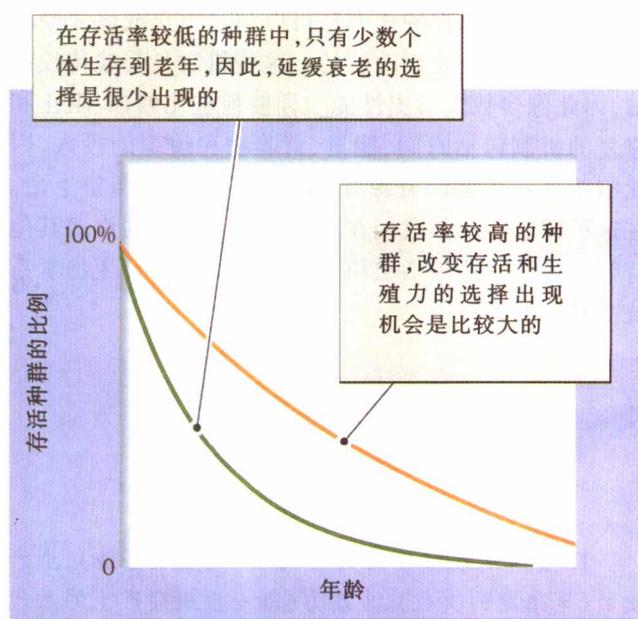


图 10.19 选择强度随死亡率变化。在一个特定年龄对于死亡率和生殖力的选择强度,这个年龄活个体与在种群中的比例相关,而这一比例在很大程度上决定于生命早期外因引起的死亡率

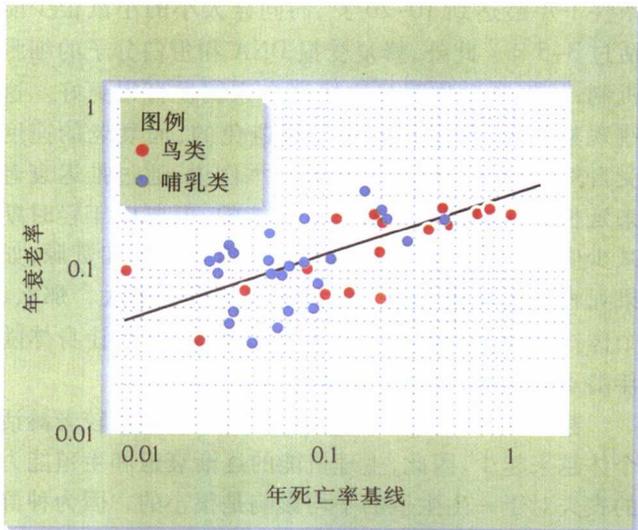


图 10.20 具有较高外因死亡率的种群衰老进展得更快。图示许多鸟类和兽类种群的衰老与外因死亡率之间的关系。衰老用死亡率随年龄增加的速率来度量〔引自 R. E. Ricklefs, *Am. Nat.* 152: 24-44 (1998)〕

和种群中年轻成体在衰老以前的死亡率。鸟类和哺乳动物的数据似乎已经证实了这个预测(图 10.20)。

对各种动物的衰老研究证明,衰老是自然耗损不可避免的后果。建立一个永不耗损的身体是不可能的。然而很明显,耗损的速率是可以通过阻止或修复损坏的生理机制的变化而改变的。这些机制是受遗传控制的,因此像多数生活史性能一样能被进化修饰。阻止和修复的机制包括时间、能量、营养物和组织的投入,因此给予这些机制的资源分配决定于个体的期望生命。在这种情况下,如我们在本章中已经看到的许多其他特征一样,讨论生活史模式证明进化论解释生物学系统变异的能力。



总 结

1. 生活史性状包括成熟(第一次生殖年龄)、生产次数(生殖期的次数)、生殖力(每一生殖期产生的后代数)和衰老。这些性状的数值可以解释为有限时间和资源在各种结构、生理机能和行为之间分配问题的解决方式。

2. 个体的多数表型性状对环境变化很敏感。这种形态和功能对于环境的反应叫做表型可塑性,而表型与环境变量之间的定量关系叫做反应规范。

3. 表型可塑性本身在遗传控制之下。不同基因型个体对环境变化敏感性的差别叫做遗传-环境交互作用。这种交互作用可以用交互移植实验解释,在这种实验中让相同基因型个体在几种不同环境中发育。如果基因型的性能在一些环境条件范围内超过其他性能,那么基因型-环境交互作用可能导致特化。

4. 生活史性状的变化常常与环境相一致。一种生活史性状的变化常常与另一种性状变化相关。推迟生殖、长寿命和低生殖率常常彼此相关。

5. 植物生态学家承认生活史性状群,其中包括资源分配给生殖和种子大小的相对比例。有一个这样的设计含有 3 种生活史对策,各与杂草型、胁迫型和竞争型环境相关。

6. 体型较大的生物倾向于有较长寿命和较低生殖率。

7. 许多关于物种生活史变异,包括生活史性状之间相系的学说,都基于这样的原理,即有限的时间和资源在相互竞争的功能之间进行分配,以在某种程度上使整个生命期中的生殖成效达到最大。

8. 如果寿命相对较长,未成熟个体从增加生长和积累经验获益而使生命后期有更大的生殖力,那么推迟生殖是有利的。

9. 成体的高外因性死亡率有利于增加生殖成果或对子代的投入,但成体的存活率和未来生殖力受到损害。

10. 当生殖需要花费很大的准备,选择可能有利于全部耗尽且随后就死亡的唯一生殖事件,并随之像大麻哈鱼一样。这种生殖模式称为单次生殖,是与重复生殖相反的模式。

11. 衰老是生理机能随年龄的逐步衰退,导致生殖力和存活概率的下降。衰老是生活本身引起的损耗以及有害生物化学变化所引起的。衰老同样服从进化的修饰。

12. 由于意外死亡,多数自然种群中只有少数个体能够存活到老年。因此,对较晚年龄表达性状的选择强度减弱。有较高的外因死亡率种群中个体衰老更快。

生态学实践

检验你的知识

生活史令人惊奇

实验通常是为了检验某个假说，并不是所有实验的结果如期望的一样。当结果与假说矛盾时，应该拒绝原假说。从好的方面来说，这可能导致提出新假说和进一步的实验。David Lack 观察到，在高纬度地区鸟的窝卵数和日长短都大于赤道的，这导致他提出假说，即亲鸟只能养育出他们在白天能够喂养的雏鸟数。检验这个假说一种方式是，通过增加需喂养鸟来人工改变窝卵数。许多这样的实验例子证明亲鸟不能够很好地喂养较大窝卵数雏鸟，在鸟巢中加进卵或雏鸟降低了亲鸟的生殖成效。

像本章前面所述一样，Gören Hogstedt 对喜鹊进行了窝大小人工实验。他发现生产力最高的窝卵数与雌鸟产的窝卵数一致。在鸟巢中增加或取出卵，都降低生殖成效，而不依赖于现时实际卵数。然而在其他一些场合，最高产的自然窝卵数，大于种群中实际观察到最常

见的窝卵数(图 10.21)。

另一些研究没有证明期望的生活史性状之间的权衡。加州大学河滨分校的 David Reznick 及其同事研究了虹鳟的生活史性状。他们阻止了雌性与雄性交配。如果我们假定生长与生殖竞争资源，试验雌体(没有交配的个体)应该比与雄体交配过的对照雌体长得更大。但是，比较交配过和没有交配过的雌体，雌性生殖组织的质量事实上没有区别。实际上，交配过的雌体只是吃更多的食物，以获得产卵所必需能量而已。

检验你的知识

1. 用图 10.21, 确定哪一个窝卵数的存活率最高。什么是最常见窝卵数的近似存活率?
2. 你如何从进化观点出发解释图 10.21 所表示的模式?
3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 在网上通过 Practicing Ecology 到 Wild Wings Web。为什么有这么多种鸟类进行迁徙? 迁徙对于生殖成效的最大化有什么样选择优越性?
4. 生活史与自然历史(natural history)有何区别?

网上
更多

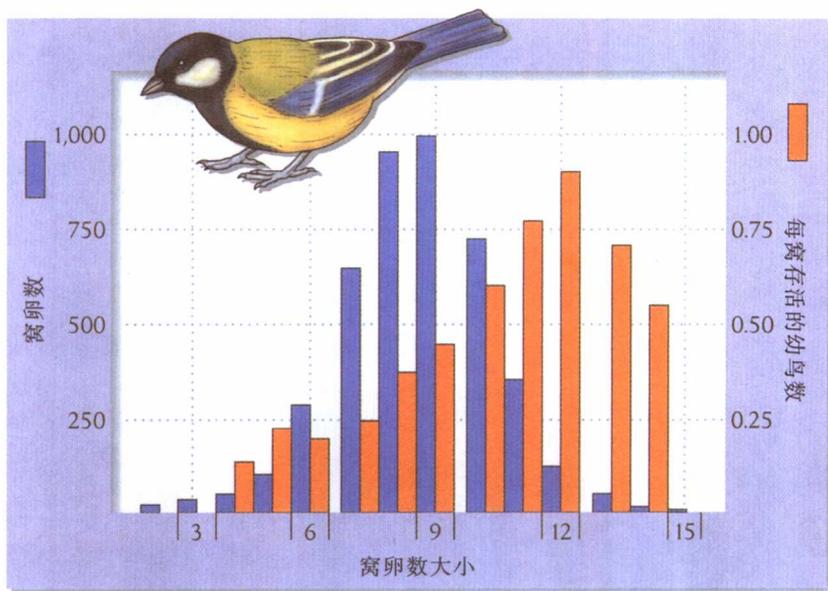


图 10.21 窝卵数大小的频率。1960 年到 1982 年英国牛津附近, 大山雀(*Parus major*)窝卵数的分布频率(蓝色柱、左侧尺度), 和至少存活到下一个季节的每窝幼鸟数(橙色柱、右侧尺度)对窝大小作图。最常见的窝卵数大小不是最有生产力的 [引自 M. S. Boyce and C. M. Perrins, *Ecology* 68: 142~153]


 推荐读物

- Bazzaz, F. A., N. R. Chiarello, P. D. Coley, and L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37: 58-67.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer, and M. Zijlstra. 1990. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): Effects on offspring and parental survival. *Journal of animal Ecology* 59: 269-286.
- Fleming, I. A., and M. R. Gross. 1989. Evolution of adult female life history and morphology in a Pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution* 43: 141-157.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 92-98.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Reznick, D. N., H. Bryga, and J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 246: 357-359.
- Ricklefs, R. E., and C. E. Finch. 1995. *Aging: A Natural History*. Scientific American Library, New York.
- Rose, M. R. 1991. *Evolutionary Biology of Aging*. Oxford University Press, Oxford.
- Schlichting, C. D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* 39: 460-464.
- Sibly, R. M., and P. Calow. 1986. *Physiological Ecology of Animals: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Strathmann, R. R. 1990. Why life histories evolve differently in the sea. *American Zoologist* 30: 197-207.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- Young, T. P., and C. K. Augspurger. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 285-289.

(孙儒泳 译)

第 11 章 性与进化



有性生殖是两个个体遗传物质的混合

有性生殖是昂贵的

产生遗传多变后裔的优势使性被保护下来

个体可能有雌性功能、雄性功能,或两者兼具

后裔性比受进化所修饰,并使个体适合度最大

交配制度描述种群内雌雄配对的格局

性选择导致雄-雄格斗和雄性精细华丽的妆饰



自然界充满了奇异的创造,马来西亚的柄眼蝶 (*Cyrtodiopsis*) 是少数最为奇异的创造之一,它的两眼分开很宽,长在头部伸出的长柄顶端 (图 11.1)。雌雄两性都有眼柄,但是一些种雄性的眼柄长度是雌性的两倍多。柄眼蝶在夜间集中交配,野外观察发现,雄性交配成

功率直接与其眼间距相关。因此,眼间距的性别差异是雌性对雄性这种特征选择的结果,生态学家把这种进化机制称为性选择 (sexual selection)。

这种性二型现象为什么能够存在?如果说较宽的眼间距能提高发现食物或觉察天敌的能力,那么,雌性和雄性选择的期望结果应该是相同的眼间距。实际上,有些种柄眼蝶的眼间距在雌雄之间是没有区别的。那么我们怎样解释两性间有区别种其雄性比较大的眼间距?性二型种的眼间距看来一定提供了对雌性很重要的雄性特性的知识。

在自然界中发现有两个性二型柄眼蝶种 (*C. dalmanni* 和 *C. whitei*) 具有偏离的性比。多数蝶类和柄眼蝶单型种的性比是雄性个体接近于 50%,而性二型种的种群只有 33%~35% 的雄性个体。遗传分析已经证明,偏离性比是由于某些雄性个体产生的精子不携带 Y 染色体,所以其大多数后裔是雌性 (XX),而不是雄性 (XY)。

虽然多数 *C. dalmanni* 和 *C. whitei* 的雄性个体产生少数携带 Y 染色体的精子,但是一些眼间距比平均宽的雄性个体实际上产生正常精子的总数,因此,雌雄后裔数量大致相等。马里兰大学的 Gerald Wilkinson 及其同事 Daven Presgraves 和 Lili Crymes 用人工选择实验戏剧性地证明了这一点。他们用只与有宽眼范围的雄性个体进行交配的方法测定了性选择的效果。经过 22 代这样的交配方式以后,实验种群雄性个体的平均眼间距增加大约 1 mm,或者 1%。不仅如此,这些后裔蝶中雄性个体的比例也增加到 50% 或更多。这些结果证明,雄性个体校正产生精子缺陷的因素

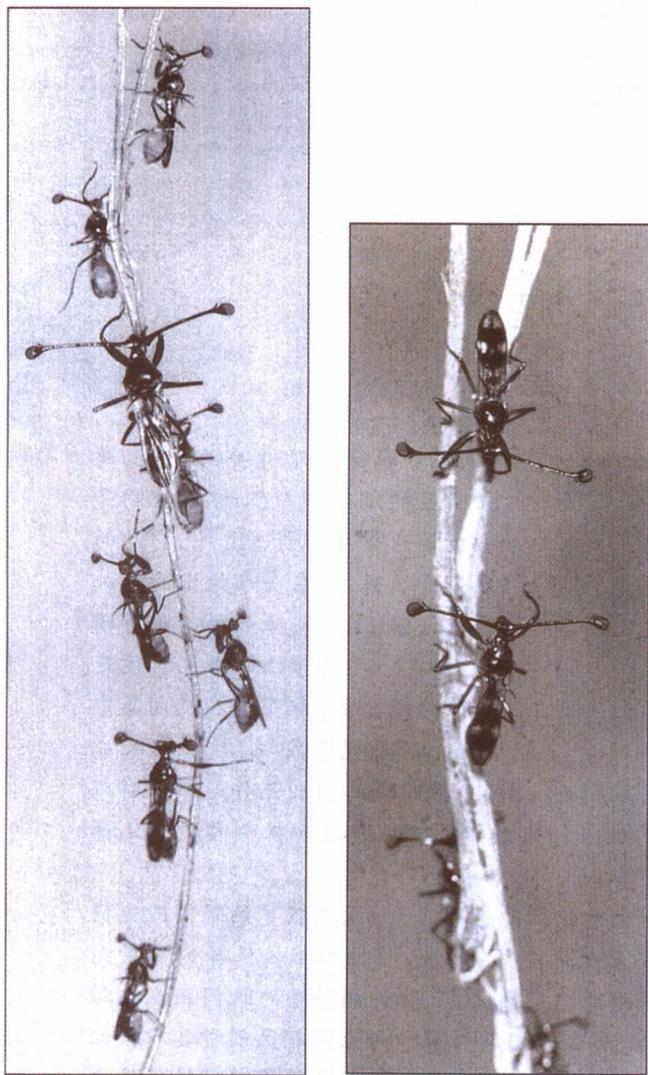


图 11.1 性二型由性选择而产生。右图示两个大的雄性柄眼蝶 (*Cyrtodiopsis whitei*) 在马来西亚半岛夜间的一个小根上, 头对头地比较眼的范围 (眼间距) [感谢 G. S. Wilkinson, 引自 G. S. Wilkinson and G. N. Dodson, in J. Choe and B. Crespi (eds.), *The Evolution of Mating System in Insects and Arachnids*, Cambridge University Press, Cambridge (1997), pp. 310~328]

与增加眼间距的因素之间有遗传联系。所以, 选择了比较宽眼范围雄性的雌性个体, 也就选择了成为更多雄性后裔父亲的雄性个体。

为什么雌性个体要产生比种群平均更多的雄性后裔? 其回答是相当简单的: 当一个种群, 某一性别个体比例较小时, 能够产生更多该性别后裔的个体将是有利的。每一个体从其母方和父方各接受一组基因, 因此每一个世代具有来自母方和父方等量的遗传物质。当

种群中有较多雌性个体的时候, 母方产生更多雄性后裔是有益的, 因为这样, 她的每个儿子就将比她每个女儿, 在以后世代中平均贡献出更多基因组(她的基因)。因此, 当雌性个体选择那些能生产比种群平均水平更多儿子的雄性时, 就提高了自己的进化适合度。

性与性别是所有物种生活史的重要部分。后裔中雌雄的比例、雌雄性生存过程中资源的分配、甚至有性生殖本身的存在, 在物种与物种之间是有很大区别的。了解这种多样性已经是对生态学家和进化生物学家的重要挑战。

我们已经看到, 生殖是个体生活对策的最终目的。生命的某些最重要和迷人的特征是关于性。其中包括性别、性比和用于加强个体配子成功的种种结构和行为。孔雀显赫的尾部就是最迷人的自然创造之一, 其目的是吸引雌性(图 11.2)。实际上, 性是我们自然中看

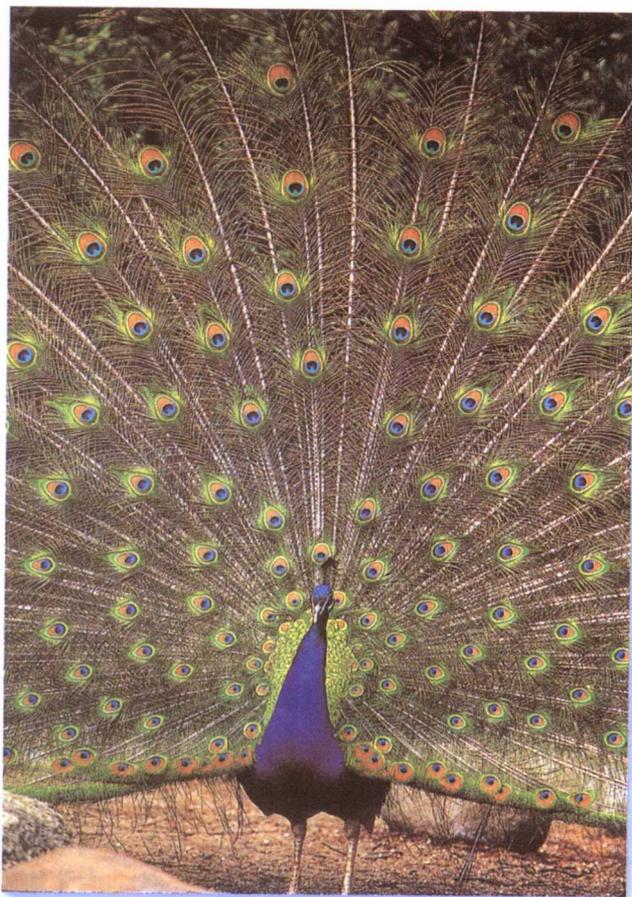


图 11.2 我们在自然中观察到的许多进化都改善生物的生殖成效。雄孔雀展开精细的尾以吸引雌性 (Norbert Rosing 摄/Animals Animals)

到的许多事物的基础。在本章中,我们将讨论性怎样影响生物的进化和个体行为。最好的开始就是性本身。



有性生殖是两个个体遗传物质的混合

大多数动植物的生殖伴有配子 (gametes) 的生成。雄配子和雌配子在受精 (fertilization) 过程中结合形成了单一的细胞,称为合子 (zygote),并由合子发育出一个新个体。从双亲来的遗传物质的混合导致后裔中新的基因组合。由于这种混合,兄弟姐妹之间在遗传上有所不同。这样,在可变的环境中,有性生殖后裔中至少有一些个体的遗传结构,不管其特定条件如何,能够使其存活和进行生殖。有性生殖也产生以前种群中没有的基因新组合。因为任何一个基因的表达是受别的基因影响的,所以旧基因的新组合可以激发出自然选择的新变异。实际上,有性生殖在生命历史上很早就进化出来的观点,是许多生物学家持有的,产生遗传多样性的方法,是响应在多样而变化的环境中进化所必需的。

配子本身是通过细胞分裂的特殊类型——减数分裂 (meiosis) 形成的。减数分裂出现在生殖细胞内,生殖细胞是初级性器官 (或生殖器官) 中特化的细胞。减数分裂产生的细胞是单倍体,也就是说,它们只含有二倍体细胞内的染色体对的一部分。每个单倍体细胞含有一个完整的染色体组,但是,某一个特定染色体的起源来自父方还是母方,在大多数情况下是随机的。这些单倍体细胞最后发育成配子:雌性的卵和雄性的精子。作为减数分裂的结果,每个受精卵的遗传组成,是4个祖父母辈个体遗传物质独特而随机的组合。

与有性生殖不同,无性生殖 (asexual reproduction) 产生的后代彼此是相同的,也与其唯一的亲体相同,因此,没有一个后代能够很好地适应新的条件。无性生殖出现在许多植物中,多数细胞保留了产生完整新个体的能力。各种植物可以从根萌芽,甚至从叶子边缘产生,然后从母株分离发育成新个体 (图 11.3)。一群这样的无性个体,都从同一个亲体产生,带着同样的基因型,就叫做克隆 (clone)。有许多简单的动物,例如水螅、珊瑚及其同类,其体壁能够形成芽,并发育成新个体。当它们依然连接在亲体

上,就形成群体,如水螅、珊瑚、苔藓虫和许多水生动物一样;当芽脱离了亲体,就形成独立的新个体。

有些动物用产生带有两组染色体 (二倍体) 的卵进行无性生殖。这种变型有鱼类、蜥蜴、某些昆虫等的全雌种群。在这些动物中,生殖细胞可以不经过减数分裂而直接转变为卵细胞,在这种情形下,所有个体的卵遗传上都是相同的。还有的是,减数分裂过程可能经过复制和染色体间遗传物质的交换期,以及第一次减数分裂;正在这一期间,第二次减数分裂的抑制将会导致产生二倍体的卵细胞,但是由于重组,它们在遗传上彼此是有区别的。在另一种变型中,减数分裂完成,但是雌配子形成细胞后融合,形成二倍体的卵。这种过程是自我受精的一种类型,它所产生的卵遗传上是不相同的,但是,其变异不像双亲遗传物质都包括在内所产生的那么多。最后,兼具雄性和雌性生殖器官的个体,能够同时形成雄性和雌性的配子,然后自体受精。这种生殖方式常常见于植物。由于它们产生两种配子和发生受精过程,所以是有性的;但是,其后代是由一个亲体产生的,所以又是无性的。



环境对性别决定作用。许多爬行类动物的性别是由胚胎发育时的温度决定的。

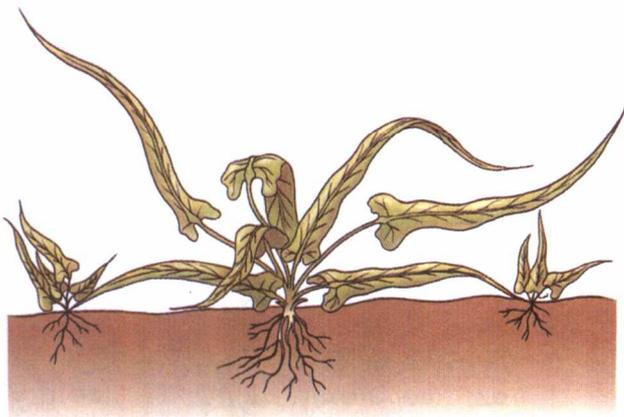


图 11.3 许多植物种以无性方式繁殖。根叶过山蕨从其叶子顶部萌发出完全成型的植株 [引自 V. A. Greulach and J. E. Adams, *Plants: An Introduction to Modern Botany*, Wiley, New York (1962)]



有性生殖是昂贵的

有性生殖和无性生殖都是有活力的生命对策。无性生殖广泛分布于植物中，除了鸟类和兽类以外，多数动物类群也有发现。如果考虑有性生殖对于生物是很昂贵的，那么，到处都出现性这个现象，或许是令人惊讶的了。生殖器官是昂贵的器官，它对于个体并没有什么直接利益，还需要可供其他用途的资源。交配本身对于动植物是重要活动，包括用花来吸引传粉者、使配偶喜悦的精细求爱仪式行为。

对于性是分离的生物——也就是个体是雌的或者是雄的——有性生殖就得付出昂贵得多的代价。这种代价是以下事实的后果：每个子代个体，只有一半遗传物质来源于每个亲体。无性生殖产生的子代只含唯一亲体的基因，与此相比，两性结合后裔双亲仅仅贡献一半的双亲进化适合度（图 11.4）。有性生殖对一个亲体的这种 50% 的花费，有时候称为减数分裂价（cost of meiosis）。

自然选择有利于那些能够使将来世代中基因复制数达到最大、并受遗传决定的特征。如果不考虑后代变异的问题，无性生殖扩散自身基因的速度比有性生

殖要快得多。雌性个体只能够产生有限数量的卵。因此，从雌性个体的立场出发，无性生殖产生的后代的基因复制数，是同样数量有性生殖的后代的两倍。在这种情形下，雄性不仅是多余的，而且与雄性交配，将减少雌性遗传贡献的 50%。

减数分裂价不适用于兼有雄性和雌性功能的个体（雌雄同体），因为每个个体把基因组分别贡献给雌性功能产生的后代和雄性功能产生的后代（图 11.5）。当性是分开的，而雄性通过亲代养育所作的贡献与雌性生产后代数量相等的时候，减数分裂价同样是不适用的。当雄性的亲代投入，使后代数增加到雌性自己能够养育数的两倍时，雌性的减数分裂价也就被取消了。



产生遗传多变后裔的优势使性被保护下来

既然性是这样昂贵，那么为什么还要存在呢？推测认为，有性生殖的高适合的代价，大概是被能够产生遗传上多变的后裔，在环境本身时空多变条件下所得到的好处弥补了（图 11.6）。能够存活到进行生殖的亲体，显然对于其环境条件适应性是很强的。后裔的遗传变异，使其能够更好地适应与其亲代不同的环

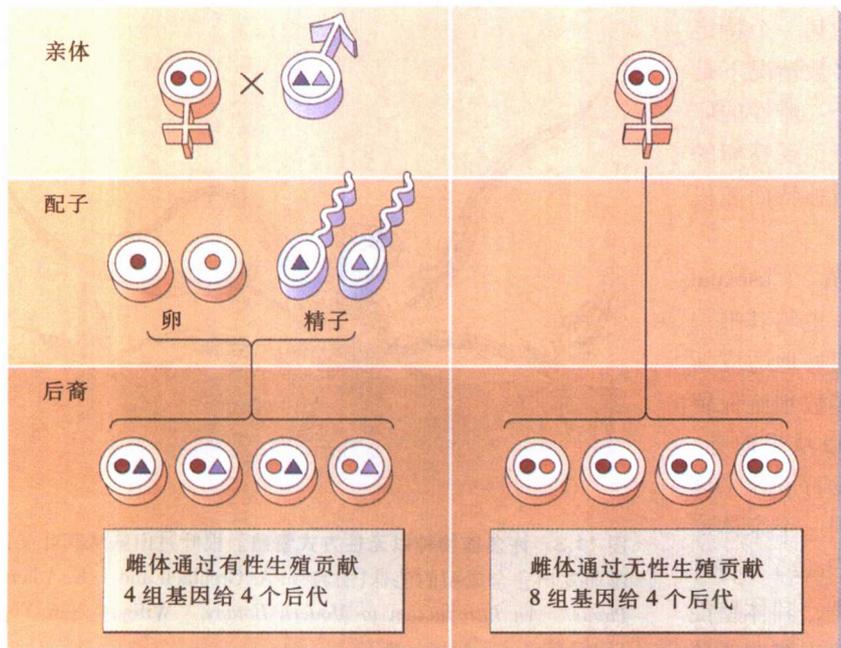


图 11.4 有性生殖是昂贵的。与进行无性生殖相比进行有性生殖的雌性只贡献其基因组的一半给后代

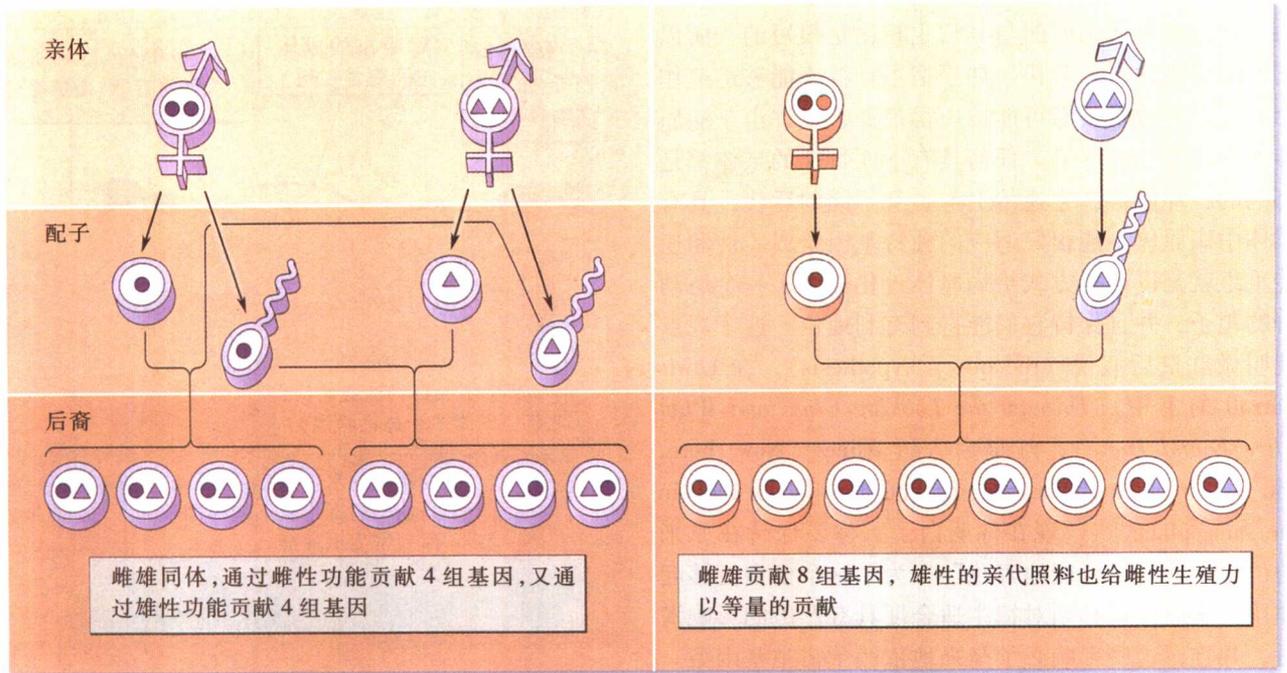


图 11.5 雌雄同体和雄性照料避免了减数分裂价。雌雄同体(左)通过兼有雌性和雄性功能贡献给后代基因, 雄性的亲代投资(右)能够使其雌性配偶的生殖力加倍

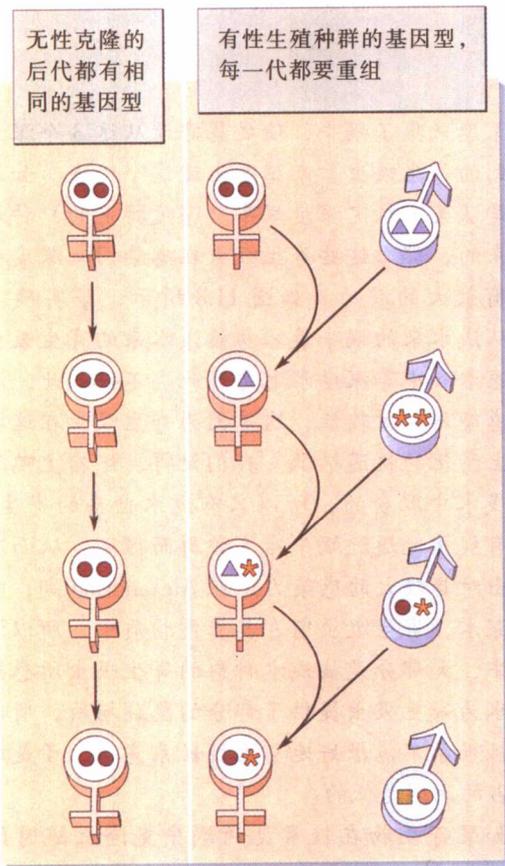


图 11.6 有性生殖重排了基因型。有性生殖的好处可能是产生与亲代遗传上不同的后代, 并允许种群响应变化着的条件而进化

境, 至少有一部分后裔如此。但是, 产生多变后裔的这些好处是否足以胜过像我们自己这样性别是分开的物种所具有的 50% 缺点呢?

这个问题的部分答案来自复杂结构动物中无性生殖的散点状分布。进行无性生殖的大多数物种属于例如钝口螈属 (*Ambystoma*), *Poeciliopsis* 属 (鱼), 鞭尾蜥属 (*Cnemidophorus*) (蜥蜴) 这些属中, 而这些属中其他的物种是营有性生殖的。这就说明大多数无性物种的进化历史是不长的。如果是这样的, 我们就可以预期, 比较大的分类类群的物种将共同具有这种派生的特征。这样看来, 似乎无性种群的长期进化潜力是低的, 这可能由于它们的遗传变异性明显降低了, 它们的品系可能随时间而死光了。很少从有性祖先起源和高灭绝率这两者的结合就可能限制了无性生殖在复杂动物中的出现。

生态学家相信, 寻找有性生殖的短期优点也是很重要的。多数以物理环境的时空变化为基础的理论模型, 简直没有发现有性生殖有弥补减数分裂价的足够好处。另一个有希望的解释是, 有性生殖提供了响应环境的生物学变化所必需的遗传变异——特别是寄生物毒力的进化。在宿主内引起疾病的寄生物叫做病原体 (pathogens)。因为病原体的种群很

大，并且每世代的时间与其宿主相比是很短的，所以它们能够进化得非常快。如果宿主种群不能够迅速作出响应，其数量就有可能被压得很低，或许由于病原体毒力的增加而灭绝。任何具有下面特征的亲体都是有利的：即能够产生遗传上与自身不同的后代，具有亲体中病原体不能很好适应的独特基因组成。性和遗传重组就是以这种方式给病原体进化提供了一个运动着的靶子，并且保持它们能得到有利地位。这个观点就叫做红皇后假说（red queen hypothesis），在 Lewis Carroll 的书中（*Through the Looking Glass and What Alice Found There*），红皇后告诉 Alice：“Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place”（“现在你明白了，你要保持在原来的位置，就要尽可能地奔跑”）。为了这个模型能够起作用，病原体就必须对宿主适合度具有严厉的影响潜力，并且，这些影响必须坚强地依赖于宿主基因型。

生态学家在野外

淡水蜗牛的寄生物与性

红皇后假说的最令人信服的检验是 Indiana 大学的 Curt Lively 及其合作者对于新西兰湖泊和河流中一种常见的淡水蜗牛（*Potamopyrgus antipodarum*）进行的研究。多数蜗牛种群是由无性的、全雌克隆所组成的，但是湖泊中的某些种群具有 13% 左右的雄性，这表明有性生殖已经有了适当的水平。一种有效地使宿主不育的茎吸虫属（*Microphallus*）的吸虫，常常感染蜗牛。茎吸虫在湖泊浅水中最丰富，那里有鸭子取食，鸭子是寄生吸虫的保存宿主（图 11.7）。鸭子是有复杂生活史的茎吸虫的终宿主，即寄生吸虫的有性世代出现在鸭子中。

实验室的竞争实验证明了无性蜗牛的生殖比有性个体快。无性克隆在没有或很少茎吸虫的地方最多，特别是在大湖泊的深水处。然而，在茎吸虫感染流行最盛的地方，有性个体是很常见的。这个发现使人们认为，虽然无性克隆有更高的生殖率，但是它们在高寄生率的地方就不能持久。根据红皇后假说，无性克隆的问题是因为它们遗传上的一致性，所以茎吸虫能够进化出高效率感染它们的特征。

Lively 及其合作者从新西兰 Alexandrina 湖 3 个不

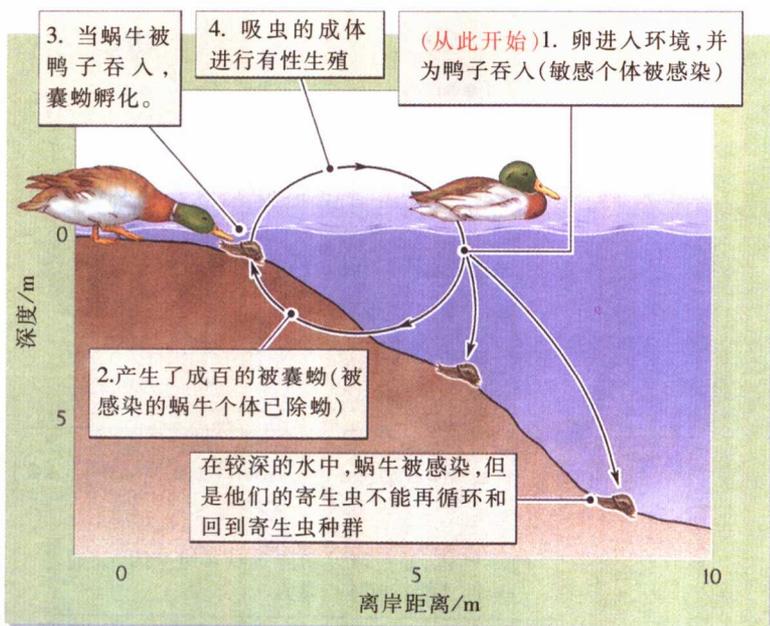


图 11.7 茎吸虫寄生在新西兰淡水栖息地的蜗牛上。吸虫成体在鸭子体内进行有性生殖，幼体在蜗牛体内进行无性生殖，并且使受感染的蜗牛不育〔引自 C. M. Lively and J. Jokela, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 891~897 (1996)〕

同的深度采集了蜗牛，使之暴露于从这 3 个深度蜗牛体得到的寄生吸虫，来证明上述这个观点。如果寄生吸虫是从某个特定深度蜗牛（深度特定的）种群上特化出来的，那么这些寄生吸虫在感染同一深度种群上应该有最大的成功。如图 11.8 所示，事实确实是这样：从浅水来的蜗牛最容易被浅水来的寄生吸虫所感染，深水和中等深度水也是如此。不仅如此，深水蜗牛的感染率相对较低，这是因为寄生吸虫在这些蜗牛种群上特化的机遇很低。我们记得，终宿主鸭子大多是在浅水中取食的，所以只有浅水世系的寄生吸虫，得以有规律地通过蜗牛宿主种群而循环，从而有机会进化出对其较大的感染力。在 Alexandrina 湖，鸭子歇宿于深水，寄生吸虫留在其粪便物质中，所以深水来的蜗牛，大部分是被浅水种群的寄生吸虫所感染。因为深水为寄生吸虫提供了部分的隐蔽场所，所以蜗牛的有性世系不能很好地与无性世系竞争，于是雄性蜗牛所占的比例是低的。

如果寄生物在较常见的蜗牛克隆上随时间而进化了比较高的感染力，那么我们就可以预期：稀少的克隆被寄生的频率将最低。当一种克隆很稀少的时候，寄生吸虫向更高感染率特化的这种选择是很

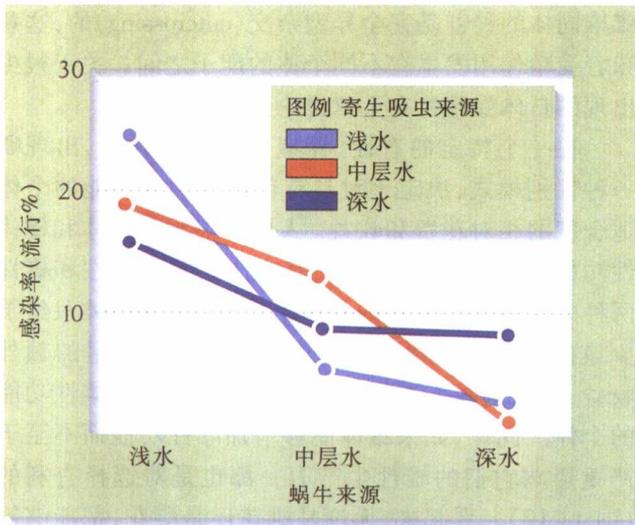


图 11.8 寄生物易感的是与其一起进化而来的宿主种群。从 Alexandrina 湖三个不同深度获得的蜗牛，在实验室中暴露于从三个不同深度蜗牛体取得的寄生吸虫 [引自 C. M. Lively and J. Jokela, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 891~897 (1996)]

少的。然而，经受低寄生率的稀少克隆，随着时间进程有转变成更多克隆的倾向，因为它们保留了繁殖能力、并且能在竞争中排除高感染的克隆。然后，因为变成常见的克隆所以寄生吸虫向适于寄生在其上特化的方向进化，并且最终降低其多度。这种过程将导致克隆相对多度在无性繁殖种群中的周期性。Mark Dybdahl 和 Curt Lively 在新西兰 Poerua 湖研究沿岸蜗牛 (*Potamopyrgus*) 克隆的相对多度长达 5 年，大约是蜗牛 15 个世代，发现了这种周期。其

数据表明了 4 个常见克隆多度之明显变化，和随克隆种群增长后的年份里受寄生吸虫感染明显增高现象 (图 11.9)。这样的模式与红皇后假说所预期的是一致的。

虽然有 Curt Lively 研究的成就，性仍然是生物学家面临的最具挑战性的问题之一。然而目前我们应该接受这样的事实，即性与我们在一起，我们将转而探索生物生活中有性生殖的一些后果。

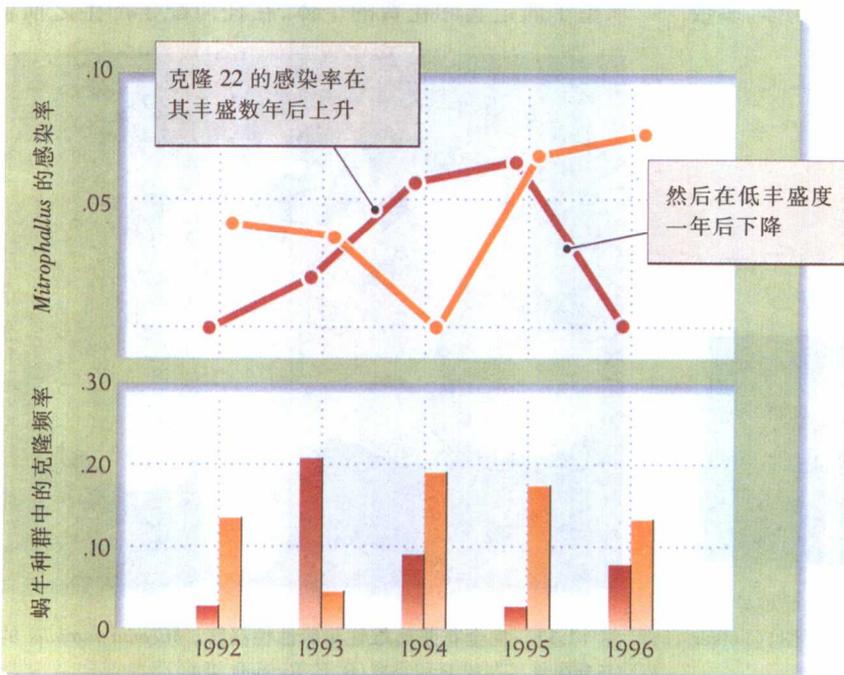


图 11.9 寄生物盛行周期跟随了无性克隆的多度周期。Poerua 湖两个蜗牛克隆的频率与每个克隆在 5 年中茎吸虫的感染率 [引自 M. F. Dybdahl and C. M. Lively, *Evolution* 52: 1 057~1 066 (1998)]



个体可能有雌性功能、雄性功能,或两者兼具

我们人类习惯认为存在两性,即雌性和雄性。但是,雌性和雄性的性功能可能结合在同一个体中,或者在生命期中出现性的变化。生物学家把两性同时出现在同一个体的现象叫做雌雄同体(hermaphrodite)。此术语来源于希腊神话,当 Hermes 之子与阿芙罗狄蒂(Aphrodite,居于山林水泽的仙女)在沐浴时,他与不害羞的美丽少女结合成一个身体。雌性和雄性功能可能是同步的(simultaneous),例如许多蜗牛和多数蠕虫,或者是先后出现:例如先雄后雌的某些软体动物、棘皮动物和植物,而某些鱼类是先雌后雄。

植物中,不同个体表现不同性别的,叫做雌雄异体(dioecious);希腊语中 di-表示“两”,而 oikos 表示“居住”,后者也是生态学的词根(图 11.10)。雌雄同株(monoecious)的植物在同一个体上具有明显不同的雌花和雄花。然而植物中最常见的是完全花(perfect flower)(图 11.11),既有雄性部分,也有雌性部分的花。虽然有一个估计说明,植物中具有完全花的雌雄同体物种占 72%,但是,已知植物中具有几乎所有可以想像的有性结合模式。某些物种的种群兼具雌雄同体和单雌或单雄个体,或者是雌性、雄性和雌雄同体的个体,或者是兼具完全花和雌花或雄花的雌雄同体。多数

雌雄同体的种群是完全异型杂交(outcrossing)的,这意味着受精作用发生在不同个体的配子之间。关于很少出现的自体受精将在下章讨论。

在一个特定的有性、异型杂交的种群里,出现哪一种性别模式,决定于对具有单性或两性功能的个体适合度的相对花费和收益。人们可以测量雌体和雄体性功能对于适合度的贡献,其方法是测量雌性和雄性两种配子传递给后代的基因组数目。如果雌体只给予少量的雌性功能就能够获得雄性功能一定量的额外收益,那么选择就有利于能把某些资源转给雄性功能的个体。同样,如果雄体能够增加雌性功能而不至于严重影响它们的雄性生产力,那也是对选择有利的(图 11.12)。看起来,无论是雄花还是雌花,都能够给对方增加性的功能,而花费不大。毕竟,基本的花结构和吸引传粉者所必需的花展示,在单性花中已经存在。因此,我们可以预期雌雄同体现象是经常发生的,正如已经在植物和最简单的动物中所具有的一样。

网上
更多

先后雌雄同体(sequential hermaphroditism)。有些生物先是雄性,然后在其以后的生活中转变为雌性,或者相反。

当加进一种性的功能,给另一种性的功能带来的损失,比获得的收益更大的时候,性分离就提供最好的解决方式(图 11.13)。这种情形可能出现在当一个承担了固定实际花费的个体,在任何配子产生之前就



图 11.10 雌雄异体植物具有两个分开的性别。图示雌雄异体的 *Clusia grandiflora* 的性二型花,雌花(上图)和雄花(下图)(Volker Bittrich 摄)



图 11.11 完全花兼具雄性和雌性性器官。*Miconia mirabilis* 的完全花兼具花粉囊和心皮(R. E. Ricklefs 摄)

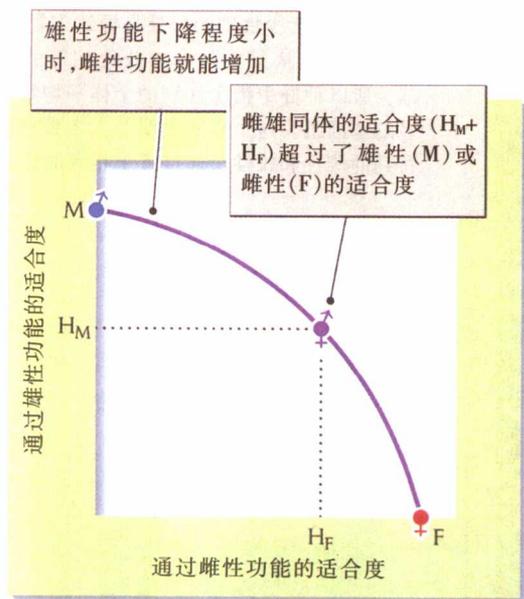


图 11.12 选择有时利于雌雄同体。当雌性或雄性功能能够相加, 而对于对方性功能没有抑制影响时, 雌雄同体就可以在种群中排斥雄性和雌性个体

建立一种新的性功能的时候。复杂结构动物的性功能要求有性腺、管道和其他结构以传送配子, 还有次级性征以吸引配偶和对付同性个体的竞争。在许多动物中, 雄性要有吸引配偶的特化、与其他雄体相互对抗的特化, 而雌性要有产卵和伏窝的特化。这种固定的代价可能使雌雄同体比有性别的特化更加不利。实际上, 在主动寻找配偶和进行伏窝的动物种类中, 雌雄同体现象是很少出现的。雌雄同体现象在水生固着动物中是比较多见的, 这些动物只是简单地把它们的配子散放到水中。



后裔性比受进化所修饰, 并使个体适合度最大

如果性是分离的, 人们就可以在个体的后代或者种群中确定性比 (sex ratio), 即雄性数目与雌性数目之比。因为人口中雌雄的性比接近于 1:1, 雌雄数目大致相等也是大多数物种的种群特征, 所以我们把 1:1 的性比看作为通常的情形, 而把偏离这个比例看作为特例。即使如此, 这种偏离还是很多的。

可以用下面简单理由说明为什么 1:1 的性比占优势。有性结合的每次生产, 总是只有一个母亲和一个父亲。因此, 如果种群的性比不是 1:1, 那么, 稀少的性别

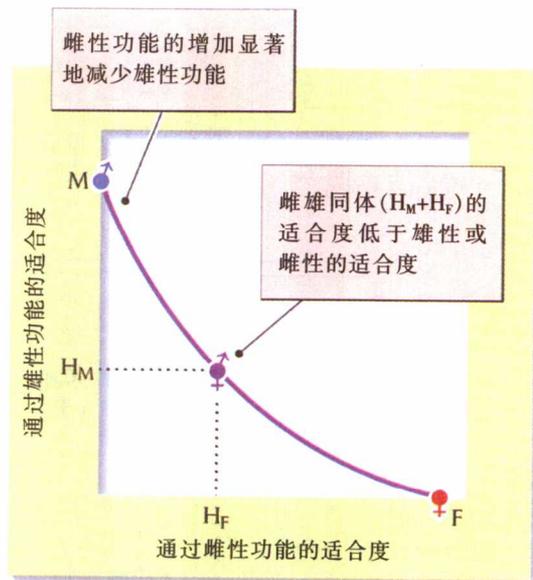


图 11.13 选择有时候有利于性别分开。当雌性和雄性功能在同一个体中彼此相互干扰时, 雌雄同体的成效就比雄性和雌性个体的少, 所以雌雄同体在种群中就被排除

将享有更大的生殖成功, 这是因为与其竞争配偶的同性个体比较少 (图 11.14)。举例说, 如果一个种群有 5 个雄性和 10 个雌性, 生产 100 个后代, 那么, 每个雄性将贡献 20 组基因, 而每个雌性只贡献 10 组基因。这样, 稀少性别的个体对于后代基因组的贡献就比较大。因此, 如果种群中雌性个体多于雄性, 自然选择将有利于能够生产更大量雄性后代的那部分亲体的任何遗传倾向。这将增加种群中雄性的比例, 并使性比更加接近于 1:1。同样, 如果雌性是稀少的性别, 那么能够增加雌性后代的那部分基因型将是有利的, 雌性的频率将会提高。如果雄性和雌性的数量相等, 那么两性个体对于未来世代的平均贡献是相同的, 并且, 一个个体的后代中雌性和雄性的不同频率, 对于相当长期的生殖成效而言是没有重要意义的。因为影响性比的基因适合度决定于种群中雌性和雄性的频率, 所以性比的进化可以说是频率制约性选择 (frequency-dependent selection) 的产物。



雌性状态和后代性比。只有在雌性处于良好状态, 并能够养育其子成为好的竞争者的时候, 雌性哺乳动物才会生产雄性后代。

然而, 上述对于 1:1 性比的解释也依赖于个体在大的种群中具有与没有亲缘关系的个体配对的机会。如果个体没有从出生地扩散到远处, 或者交配先于扩

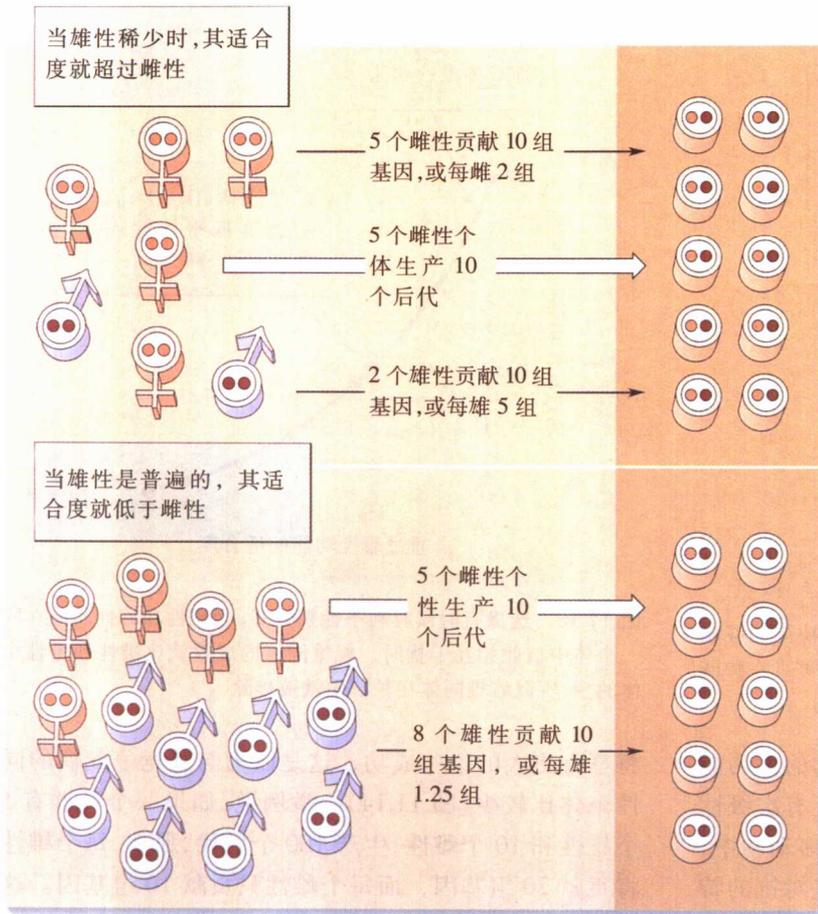


图 11.14 稀少性别的好处是导致 1:1 性比。因为每个后代从父方和母方获得相等的遗传贡献,所以种群中稀少性别的个体平均给后裔更多的基因组。这个事实说明了大多数种群所观察到的雌性和雄性个体接近于相等的比率

散,那么交配就常常发生在亲缘关系接近者之间(一种称为近交 inbreeding 的情形)。在极端情况下,交配可能出现在同一个亲体的后代之间。这种情况叫做局域交配竞争(local mate competition),即雄性兄弟之间为交配而进行的竞争(图 11.15)。从这些姐妹的亲体立场出发,一个儿子使其姐妹受精和传播亲体基因所做出的贡献,与许多儿子所做出的是相等的。在同胞交配(或兄弟-姐妹交配)的情况下,母亲传递给孙辈后代的基因复制数量,只决定于她产出的女儿数目,这是因为每个儿子对其女儿后代的遗传贡献也来源于母亲。因此,生产女儿的雌性将仗仗儿子而具有更多的孙辈后代,并且有更大的进化适合度。

同胞交配通常出现在寄生于其他昆虫的某些黄蜂中,或它们产下的卵中,并且在某些植物果实中完成其幼虫发育。对于许多黄蜂来说,宿主极其稀少,以至于难以找到配偶,所以那些雌体就在她们孵化出来的地方交配,并且在她们寻找新宿主和产卵而进行扩散以前。这些黄蜂能够改变其后代的性比,并且像其后代将

经受的近交程度所预期的方式改变性比。

当一只雌蜂寄生于一个宿主,她的雌性后代与兄弟交配机会是有限的。在这种情况下,雄性后代为母亲生殖成效所做的贡献是不多的。因此,如前所述,这些黄蜂后代的性比,是向有利于雌性的方向而有很大偏离的,甚至像某些物种所见到的每窝只生产一个雄性个体。许多这类物种的雄性无翅,在极端情况下,在宿主体内就使还在幼虫期的姐妹受精。然而,如果有两个或更多的雌性个体在同一个宿主中产卵,那么其雄性后代就可能与其姐妹交配,或者与别的雌性后代交配。随着儿子使别的黄蜂的雌性后代受精的可能性增加,如可以预期的一样,一窝后代中的雄性比例就增加。

黄蜂怎样控制后代的性比?膜翅目昆虫(蜜蜂、蚂蚁和黄蜂)的性别决定机制很特别,受精卵产生雌性,未受精卵产生雄性。因此,雌性是二倍体,雄性是单倍体的,这种情形叫做单倍二倍性(haplodiploidy)。繁殖的雌性控制其后代性比,简单地说,是在它们交配的时候,存储精子用精子使卵受精,或者不用。

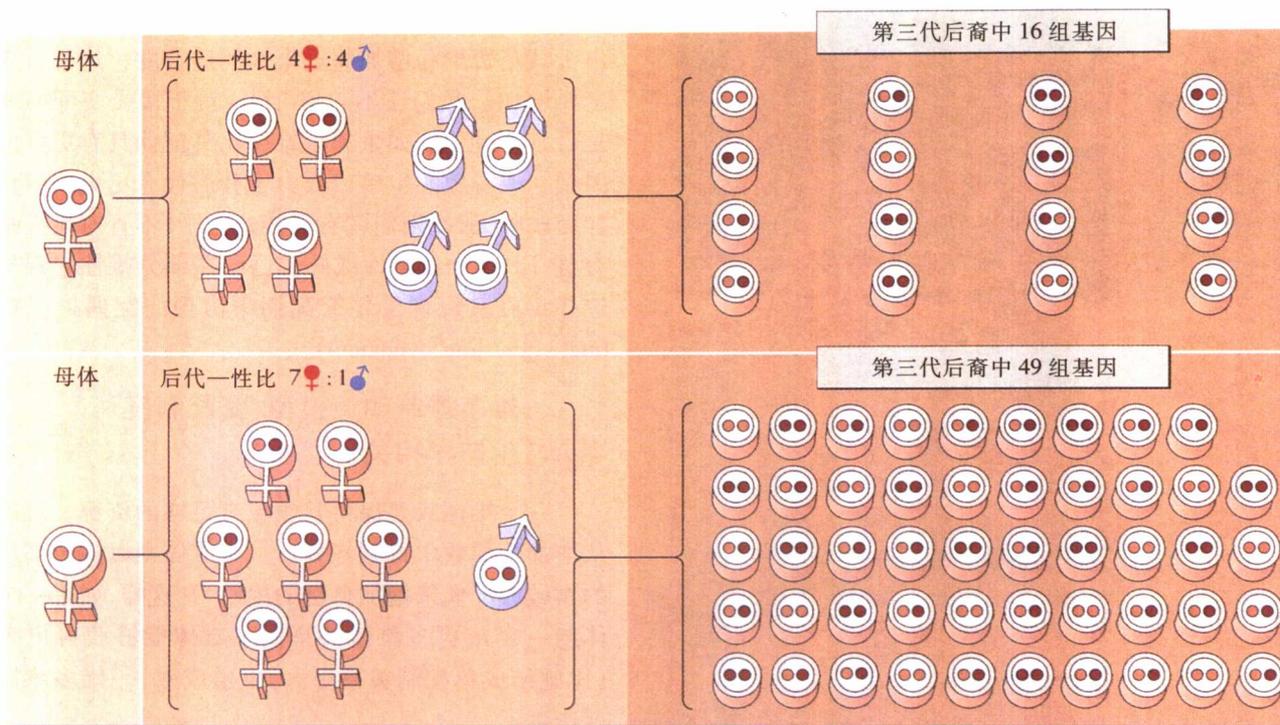


图 11.15 局域交配竞争有利于生产女儿。如果交配的机会被局限在同胞间,并且总生殖力(雌雄后代之和)是有限的,那么雌体应该在其后代中生产高比例的女儿。



交配制度描述种群内雌雄配对的格局

种群的交配制度(mating system)是雄性和雌性之间的配对模式,例如,每个个体的同时或先后交配次数,雌雄之间结合成对的持久性。像性比一样,种群的交配制度经受着自然选择,具有进化的修饰。因此,种群的交配制度通常可以从个体之间的生态关系来了解。

交配制度反映了雄性和雌性生殖成效的变异

生命是基本上不对称的,雌性和雄性对于个体适合度的贡献就是不相同的。雌性生殖成效依赖于她的产卵能力和给后代提供的别的方面。每个大的雌配子比小的雄配子需要更多的资源,所以雌体觅找资源以制造卵的能力决定了她的生殖力,而雄体的生殖成效通常决定于他能够使卵受精的数目。

如果一个雄体按照他能够遇到并服从的雌体数目而与许多雌体进行交配,向其后代所提供的只是一组

基因而没有任何其他的,这种雄体就是乱交的。乱交(promiscuity)通常排除了持久的成对结合。在整个动物界中,乱交远不是常见的体制,在异型杂交的植物中,乱交是很普通的。与雌性比较,乱交是与雄性交配成效的高变异性有联系的:某些乱交雄体可能获得许多的交配次数,而另一些雄体得不到交配机会。如果卵和精子直接散发到水中,或者花粉散发到水流内,雄性交配成效的变异性就完全是随机的。某一个精子是否能够第一个发现卵,大多决定于机会。然而,如果雄性吸引雌性,或者为获得交配而竞争,那么生殖成效就主要决定于身体大小和求偶表现的质量高低,这些特征是受遗传因素和雄体条件所影响的,还有的我们将在下面看到。甚至当受精是随机的时候,产生多数精子或花粉的雄体,在获得平均最多交配次数上也是受限制的。

一个某性别的个体与多个另一性别个体长期结合成对,这种交配制度叫做多配制(polygamy)。最常见的是一个雄性与多于一个雌性结成配偶,这种交配制度就叫做一雄多雌制(polygyny,照字面意思是“多雌的”)。一雄多雌制可能是保卫几个雌体(即闺房)以防止别的雄体与之交配(图 11.16),或者是保卫领域或营巢地以吸引雌体在此养育幼儿。因此,一雄多雌制的产

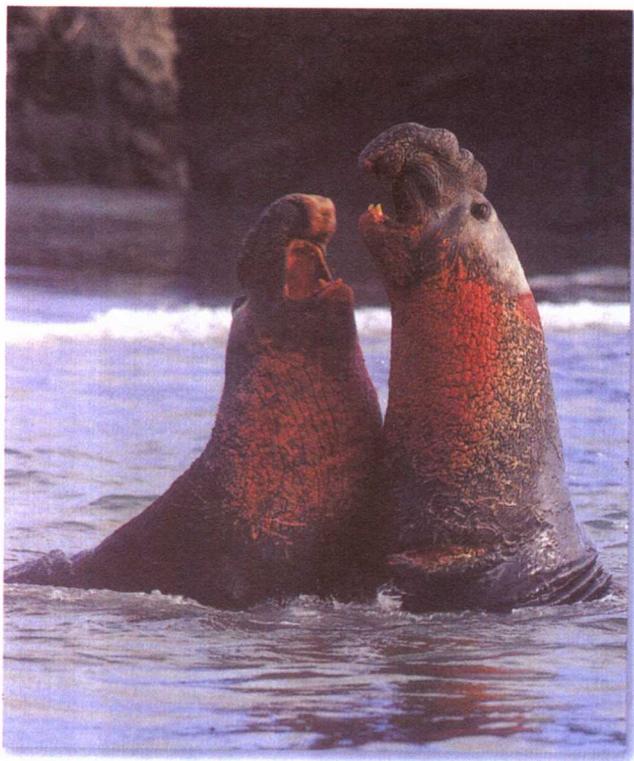


图 11.16 象海豹是一雄多雌制的。成功的雄海豹吸引许多雌体进入其闺房,同时保护闺房免受别的雄型入侵(引自 C. K. Lorenz/Photo Researchers)

生,可能是因为雄性能够防止别的雄体接近其多于一个的雌体,在这种情形下,雄体对于后代的贡献最初可能是遗传性的;或者是因为雄性能够控制资源或为雌性提供她们生殖所需要的资源。

单配制(monogamy)是一个雄性与一个雌性形成配偶。单配制的持续时间可能是保证它们养育出后代,或者甚至持续到其中一个死亡。单配制起初得益于雄性通过提供亲代养育,为其后代数目和存活率做出充分的贡献。因此,后代依赖性很大的能够受到雌雄两性同样养育的那些物种中,单配制是最普遍的。兽类中单配制是不常见的,这是因为雄性既不携带正在发育中的胚胎,也不产生乳汁。但是,单配制在鸟类是很普遍的,特别是那些双亲都喂养后代的鸟类。雄鸟和雌鸟都能够一样好地孵卵和喂养雏鸟。

近代的单配制鸟类种群遗传学研究发现,非雌性配偶的雄性,也可以是这个雌性的后代的父亲,即所谓配偶外交配(extra-pair copulation, EPCs)的结果。在某些物种中有多达 1/3 的窝数,其中一个或更多后代的父亲是非配偶雄性。多数 EPCs 是邻近领域的雄性,这

表明相当多的机会主义和鸟类自然种群的不忠行为。由于其花费少和增加邻近雄性的适合度,这种行为肯定要增加。我们还不知道 EPCs 对于接受交配的雌性是否有益,但是,如果邻近雄性比其配偶具有更好的基因型,或者她的生殖成效由于其后代有更大的遗传变异而改善,那么她们就有可能这样干。不管对雌性是否有益, EPCs 的经常性威胁也已经在部分雄性中强烈地选择出在其配偶受精交配期中出现的配偶护卫行为(mate guarding behaviour)。

一雄多雌制阈值模型: 交配制度 与生态学相关

一个雄体只要保持其领域有足够的资源,就能够从增加配偶数中得到好处。一个雌体则以挑选高质量的领域或配偶来增加自己的生殖力。这样,如果一个雌体与一个或更多雌体共享同一雄体能够获得更大的(比她结成单配制关系更大)生殖成效,一雄多雌制也就产生了。

假设两个雄体的领域有区别,其区别程度,足以使一个雌体在与别的雌体共享的、较好的领域内(但从她的雄性配偶那里只得到很少帮助或完全没有帮助)养育出的子女数,与她在较差领域内(但从单配制配偶能够得到帮助)养育出的子女一样的多。当领域质量的差别对于一雄多雌制与单配制的雌体有同样的好处,这个差别程度就叫做一雄多雌制阈值(polygyny threshold)(图 11.17)。根据一雄多雌制阈值模型,一雄多雌制只出现在雄性领域质量变化很大,某些雌性在高质量领域上与多配偶雄体配对,比她在低质量领域上与单配偶雄体配对,将有更高的生殖成效的时候。

在跨北美的香蒲沼泽中,雄性红翅黑鹂在早春建立领域(图 11.18)。沼泽生境在植被覆盖和水深上是异质性的,它影响了食物供应和巢的安全性,因此,领域的内在质量有很大的变化。雌性回到繁殖基地的时间晚于雄性,当时雄性已经建立了领域。雌鸟看来能对雄性领域的质量进行评价,最早到达的个体与最好的雄体,也就是说,那些具有最好领域的雄体作单配制的配对。到来晚的就面临选择问题,即选择与低质雄性进行单配制配对、还是与别的雌体共享高质雄体领域但进行多配制配对。与红翅黑鹂相对照,森林鸟类所栖居的生境比沼泽是更加同质的。森林鸟的领域质量变化比较小,很少领域高于一雄多雌制阈值。大多数森林鸟类主要是单配制的。

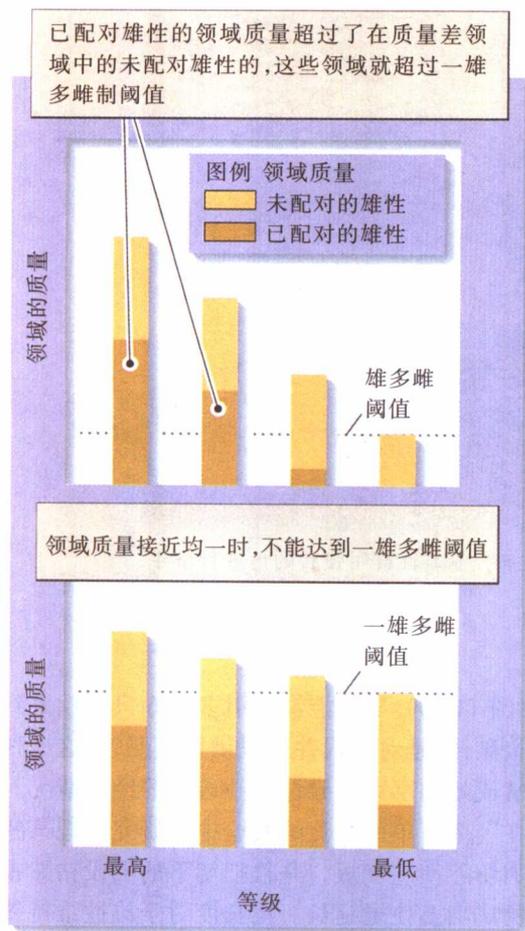


图 11.17 一雄多雌阈值模型预测在何种生境质量下将会出现一雄多雌制。当生境质量变化足够大,雌性就可能满足于与领域最好但多雌的雄体配对,要比选择领域质量差但没有配偶的雄性配对有更大的生殖成效

网上
更多

交替雄性生殖对策。不同物种雄性对于赢得雌性欢心采取不同方法。

性选择导致雄-雄格斗和雄性精细华丽的妆饰

无论交配制度怎样,生殖的开始时期都包括选择配偶。在一雄多雌制和乱交交配系统中,雄性是与尽可能多的雌性进行交配,而选择配偶则是雌性的特权。雌性应该怎样在吸引她注意的雄性之间进行挑选?如果雄性有显而易见的能够影响雌性生殖成效的方式,并且其后代能够遗传这些特征,那么,雌性应该挑选具有最高质量的雄性与之交配。当然,雄性应该

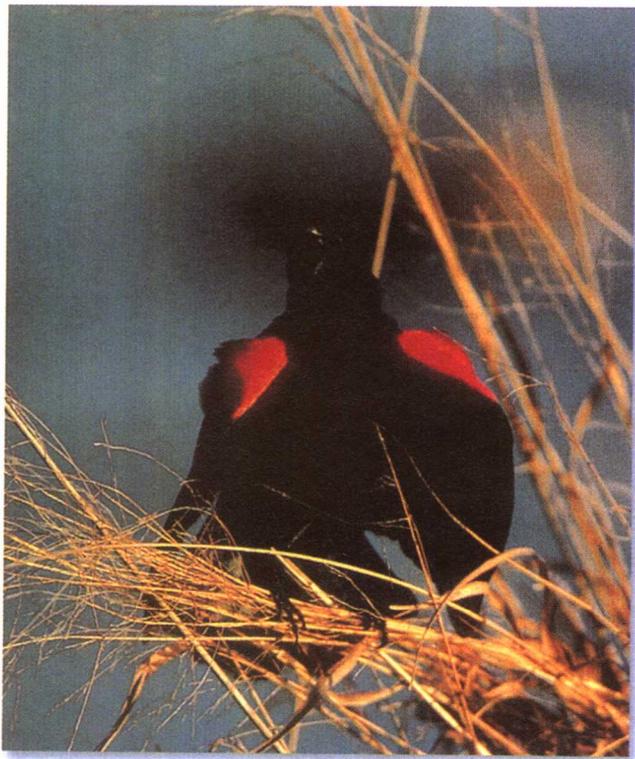


图 11.18 雄性红翅黑鹂的领域质量多变化。图示雄鸟具有吸引雌鸟和保卫其领域防止其他雄鸟入侵的醒目炫耀 (Richard Day 摄/Animals Animals)

尽其所能来显扬自己的质量,这就是说,它们应该炫耀其素质。这就安排了雄性强烈竞争配偶的时期,和导致雄性进化出雄性之间进行格斗或吸引雌性的特征。

性选择的一个常见结果是性二型(sexual dimorphism)现象,意为同种雌雄个体外表的区别。性选择有产生二型的倾向,特别是身体大小、装饰、彩色和求偶行为差异。这些特征的作用是鉴别性别,并超过初级性器官,称为次级性征(secondary sexual characteristics)。达尔文在他的 1871 年出版的 *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* 一书中,首次提出性二型可能独特地用于一种性别的选择得到解释。

性二型的产生有三种途径。第一种,雌性和雄性不同的性功能着重表明了它们的生活史和生态关系进化中的不同考虑。例如,因为雌性产生大的配子,其后代



图 11.19 性选择可能有利于形成精细的武器。雄性驼鹿控制雌性群用强壮的角进行格斗 (William Grentell 摄/Visuals Unlimited)

数目的增加常常与身体大小直接相关；这可能解释为什么许多物种雌性比雄性身体大的现象，特别是当体内受精和产生大量精子不是主要考虑的时候。

第二种，性二型可能是雄性间格斗的结果，这可能有利于进化出精心制作的格斗武器，例如驼鹿的角(图 11.19)和戴氏盘羊(见图 14.11)的角。在这样的格斗中取胜的雄性就更加有可能接近雌性。如果大的身体在这种格斗中有利，那么雄性就可能比雌性更大。

第三种，性二型可能是对方性别的直接挑选的结果。几乎没有例外的是雌性进行选择，雄性以壮观的求偶炫耀企图影响雌性的挑选。雌性挑选和雄性为了交配机会进行相互竞争，正是决定雄性和雌性状况的双亲投资不对称的后果。如我们在前面看到的，雄性加强其生殖力是与其获得交配的次数呈正比例关系的，而雌性的后代数量受她们能够生产卵的数量限制，但是雌性通过挑选与上等基因型的雄性交配来不断地改善其后代质量。

雌性选择

多数雄性在某种程度上经受雌性选择。雌性选择第一次被证明是雄性长尾巧织鸟(*Euplectes progne*)尾长度的实验研究。这种一雄多雌制鸟生活在非洲的开阔草地，雌性体大如雀，体褐色带斑点，短尾，外表在整体上很一般。雄性在繁殖季节是墨黑色的，具红色肩斑，在求偶飞行中有明显炫耀行为即炫耀其半米长的

尾巴(图 11.20)。雄性能够吸引多于 6 只雌性来到其领域中筑巢，但是对后代并不提供任何照顾。这个种的雄性生殖成效的巨大变异性是性选择的经典情况。

在一个简单而一流的实验中，研究者把某些雄体的尾羽切除使它变短，并且把切下的羽段粘贴在别的雄体的尾羽上使尾延长。尾长度对于雄性维持领域的能力没有影响，但是实验中加长尾巴的雄性，比那些缩短或没有改变尾长的雄性，明显地吸引来更多的雌性。

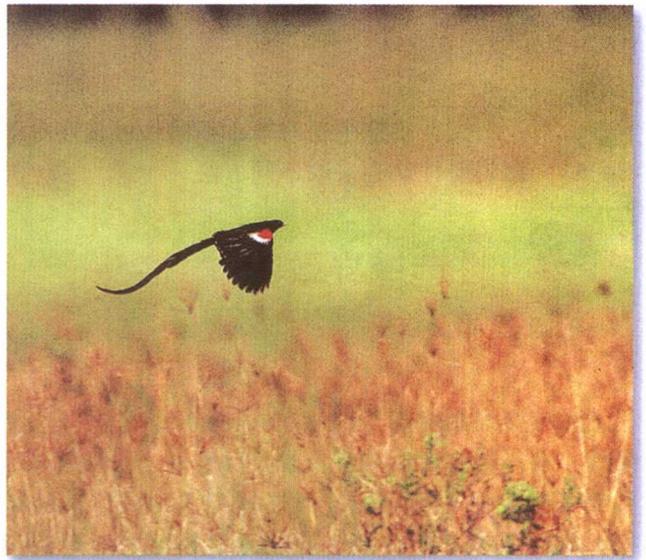


图 11.20 性选择有利于产生精细的求偶炫耀行为。雄性长尾巧织鸟的尾巴在飞行中是一种障碍，但是能够吸引雌性 (Gregory G. Dimijian, M. D. 摄/Photo Researchers)

(图 11.21)。这个结果有力地表明,雌体根据尾长挑选配偶。许多以后的研究都证明雌性以雄性的鲜明特征挑选其配偶。

网上
更多

雌性选择的起源。关于雌性选择的许多问题仍然没有获得解决:哪一个首先出现,是雌性选择,还是表明内在质量的雄性特征?雄性的各种妆饰是如何与适合度特征相关的?低质量雄性为什么以采取高质量外表来进行欺骗?

失控性选择

不管雌性选择是怎样产生的,一旦在种群中建立起来以后,就会夸大雄性间适合度的区别,可能创造所谓的失控性选择(runaway sexual selection,或译私奔的性选择)。不管雌性巧织鸟对于长尾雄鸟有内在的喜好,还是尾长表明了适合度,雌性进化了对长尾的喜好,因而其交配喜好都给长尾雄性带来适合度利益。如果雌性宁愿在雄性之间进行挑选比较,而不是以某种理想化漂亮标准比较雄性,那么,交配喜好将使更加精细的雄性特征的选择继续进行下去。换言之,如果雄性的长尾巴是雌性所喜好的,那么,更加长的尾巴将进化出来。孔雀的尾,以及其他稀奇古怪的(对于我们的眼睛而言)和大方地存在于动物界中的各种性修饰和行为,提供了令人信服的证据,证明了某些类型的失控过程在起作用。

如果性选择表明雄性质量的内在特征(至少在初期,即在失控的性选择维持住以前),那么我们会面临一种似是而非的论点。可以推测,像长尾巧织鸟尾巴一样的这类稀奇古怪的特征增加了雄性负担,如使其更容易暴露在捕食者面前,以及维持特征需要能量和资源。那么,这样的特征,不说其贡献,又如何能够表明雄性的质量?

让步赛原理

以色列生物学家 Amotz Zahavi 提出了一个引起好奇的可能性,即精细的雄性次级性征像让步赛一样起作用。一个雄体携带这样的让步赛特征,就对雌体表明他在别的方面具有上等基因型,所以他就能够生存。这个思想称为让步赛原理(handicap principle)。听起来可能有点疯狂,但是,如果你打算向某人展示你的强处,你就可以随身携带一组重物来表现自己。一个弱者做不到这一点,因此不能够虚伪地宣扬强处。由此可

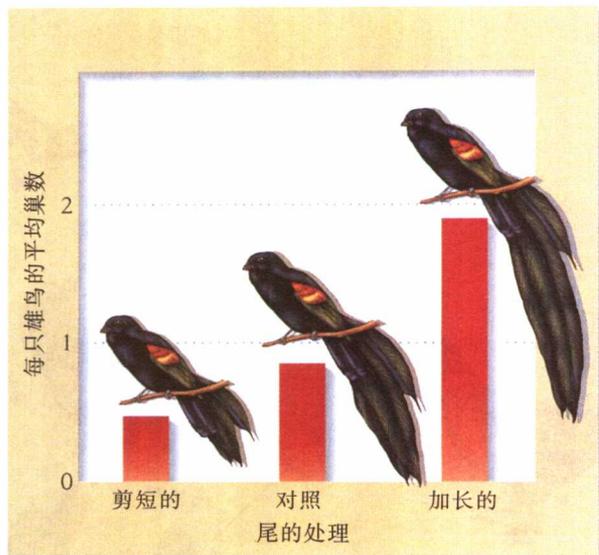


图 11.21 雄性的尾巴越长,其吸引力越大。与对照雄鸟或缩短尾巴的雄性长尾巧织鸟比较,人工加长尾巴的吸引更多雌鸟到其领域中筑巢[引自 M. Andersson, *Nature* 299:818-820(1982)]

见,携带的让步赛越大,个体用别的优点来抵消让步的能力就越大,从而把那些优异的基因传递给他的后代。有一种欧洲的小型鸣禽:穗鹀,进行吸铁一样类似动作,用喙从远处衔来总重达 2 kg 的小石块装饰在其巢的边缘。

雄性可能用产生艳丽羽衣来表明具有其他优点,即能抵抗寄生物和引起疾病的其他生物。William D. Hamilton 和 Marlene Zuk 在 1982 年首次提出这个观点。他们认为,只有具有抵抗寄生物感染遗传因子的那些个体,能够产生或维持鲜明而艳丽的羽衣。这样,精细而维持很好的求偶炫耀可以提供雄性高适合度的令人信服证明,甚至于炫耀本身是一种累赘的体征时(图 11.22)。寄生物对于这个理论的重要性是:寄生物进化迅速,因此不断地选择出有遗传抗性的因子。我们已经讨论过类似原因,说明了性本身维持的进化问题。

Hamilton-Zuk 假说及其以后的修改,都以寄生物-调节性选择(parasite-mediated sexual selection)为总标题。其一般假定是:寄生物降低宿主适合度、寄生物改变雄性的炫耀、寄生物的抗性是遗传的、雌性选择寄生物少的雄性,这些假定有实验和野外观察支持。例如,羽虱吃掉羽的绒毛和羽片的小羽枝产生明显危害(图 11.23)。野生岩鸽受严重感染的雄体,在寒冷天气中有很高的代谢需要,这是因为它们的体重很轻,羽衣的隔热性能降低。雌性岩鸽喜好给多羽虱的雄体清除

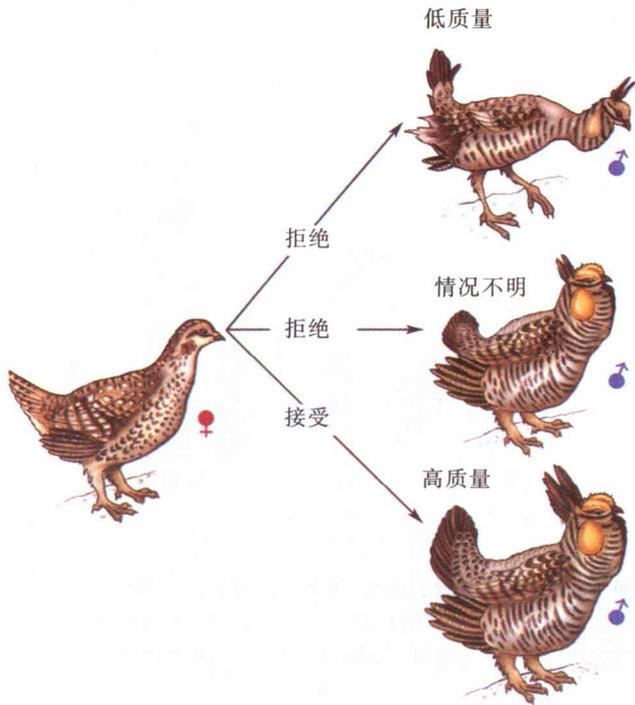


图 11.22 寄生物影响雄性挑选。有三个雄体供一个雌体挑选，雌体拒绝了一个短尾巴的，它对于显示其寄生物负荷太不清楚。她也拒绝了那个长尾巴雄体，长尾巴明显地容易受到寄生物危害。她挑选了那个尾巴得到良好保持，证明是没有寄生物的雄体〔引自 D. H. Clayton, *Parasitology Today* 7: 329~334(1991)〕

羽虱，达到 3 只对一只的比例。

瑞典隆德大学的 Torbjorn von Schantz 及其同事对环颈雉进行了一项特别好的研究，证明雌体喜好具有长距（雄体下肢后面的棘状突起）的雄体，长距在遗传上是与影响疾病易感性的主要组织相容（MHC）基因有联系的。具有长距的雄体有 MHC 等位基因，其寿命比较长。因此，雌体与长距雄体结成配偶将产生存活机会更高的后代，并能存活到成体和进行生殖。

性选择至今仍然是活跃的研究领域，还有许多方面值得深入。然而，性炫耀研究也十分清楚地证明了自然选择的力量能产生结构和行为的进化改变，和雌性与雄性的性功能不对称性如何导致这些变化。



总结

1. 多数物种生殖功能是分成两个性别的。有性生



图 11.23 羽虱造成相当大危害。(a)宿主羽上羽虱背面观的扫描电镜图，长大约 1 mm；(b)被羽虱危害的羽腹面轮廓，右面是受严重危害的，中间受一般危害，左面是正常的羽〔引自 D. H. Clayton, *Am. Zool.* 30: 251~262(1990)〕

殖包括产生单倍染色体数目的雌雄配子。雌雄配子结合形成合子开始了新一代。单倍体配子通过减数分裂而形成，在减数分裂中染色体数目减半，然后母方和父方基因组混合。

2. 对于有性生殖的起源和维持，人们仍然有不同的观点。性被想像为对个体有利，增加其后代的变异性，这至少使某些个体能够很好地适应改变了的环境，增加生存的可能性。对于性分开的物种，平衡这种潜在利益的是所谓的减数分裂：有性生殖的雌体只能传递给后代相当于无性生殖个体一半的基因组。

3. 有性生殖维持的另一个替代假说是红皇后假说，它认为：遗传上有变异后代的产生，降低了寄生物和病原体毒力的进化。

4. 多数植物和某些动物是雌雄同体的，即它们兼有雄性和雌性生殖器官。个体之间性的分离（雌雄异体）在植物中不多见，但是在动物中很普遍。当两种性功能都要附加很大而且固定的花费、或有限的资源必须在雌性与雄性功能之间进行分配的时候，性分离是

有利的。

5. 种群的性比平衡了雄性和雌性的基因贡献。一般说来,因为稀少的性别是有利者,所以,多数在进化中平衡的种群具有相等的雌性和雄性个体数。

6. 在某些寄生黄蜂中,雄性与弟兄竞争以获得交配,性比就向有利于生产雌性后代方向变化。在黄蜂和别的膜翅目昆虫,后代的性别决定于卵是否受精,这样,后代性比就在母体的直接控制之下。

7. 交配制度可能是单配制的(一个雄体与一个雌体结成持久的配偶),多配制的(每个个体通常有多于一个的配偶,一般是雌体),或乱交的(种群中交配是随意的,不存在持久的配偶对)。

8. 当雄性除了基因以外,对于后代的生存或数目的贡献很少时,乱交就可能出现。乱交在所有植物中是常见的情形,多数动物也是乱交的。乱交物种的雄性常常保卫领域,雌性来此与之交配。

9. 单配制物种通常出现在那些雄性能通过养育其后代,而不是寻找额外的配偶来提高其适合度的物种中。在鸟类中,单配制最常见于父母双方都养育后代的物种中。

10. 当雄性通过种内性竞争,能够独占资源或若干配偶,一雄多雌制就发生了。根据一雄多雌制阈值假说,某些雌体通过与具有上等领域的已经有配偶的雄体配对,比与只有下等领域而没有配偶的雄体配对,能够获得更大的适合度。

11. 在雄性之间为配偶进行竞争的时候,雌性可以在其间选择。雌性选择导致雄性能够表明适合度特征的性选择。

12. 通过性选择的结构或行为可以起到“让步赛”一样的功能,即种群中适合度更高的雄性可以不携带累赘的特征。

13. 因为寄生物能够迅速地进化,还因为它们可以直接影响具有精细装饰或炫耀行为雄性的外表和存活,所以对于寄生物的抗性可能成为雌性喜好的评判因素。这种观点就叫做寄生物-调节性选择。

雌雄同体和雌性个体。当基因从雌雄同体植物中发生时导致雄性不育,从而,所产生的植物都是一个意图和目的,即全部雌性的。在许多情形下,这些基因出现在叶绿体内,以细胞质遗传方式进行传递(通过雌性植物的胚珠细胞)。这种情形见于百里香(*Thymus vulgaris*),地中海地区一种土著植物,是极好的调味用草本植物。

在显花植物中,细胞质基因只通过雌性配子传递。引起雄性不育的细胞质基因是被强烈地选择的。如果我们设想,雄性功能的增加将降低雌性功能,那么,这种雄性不育基因以很高速率传递给未来世代的设想就是合理的。然而,雄性不育基因是单倍的核基因,通过雌性和雄性性功能的传递是完全相等的,在高比例的全雌植物种群中是受到偏爱的。这样就有减少雄性不育的强烈选择,这是通过核恢复基因实现的,核恢复基因是阻滞细胞质不育基因作用的。这些相互对立的选因子,在核基因与细胞质基因决定百里香种群性比上,引起经常不断的冲突。

当雌性百里香的数量变得很多的时候,雄性数量就不足以提供受精用的花粉,所以雌性生殖成效就下降。雌雄同体有能力进行自体受精,通过这种方式就可以避免雄性过于稀少的问题。所以,种群的实际性比,就决定于雄性不育和恢复基因的可利用度。每一个基因类型,都是通过突变而零星和自发地产生的。百里香的性比随着时间的变化很少出现平衡——经常不断地变化着,雄性不育水平在相对比较较高和比较低之间进退退。Denis Couvet 及其同事们研究了雌性两性异体百里香种群雄性不育的时间变化。此外,Manicacci *et al.* (1998)发现,雌体的频率是高的,并且有相当大变化,正像你在回答下面问题时将要看到的一样。

检验你的知识

1. 为什么了解植物生殖模式很重要?
2. 参考图 11.24 Manicacci *et al.* 研究的结果。关于雌性相对生殖力,你可以获得什么结论?各个物种的雄性相对投入是如何区别的?
3. 访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 通过 Practicing Ecology 阅读 Manicacci *et al.* 的论文。关于雌性频率的时间变化对于自然选择影响的重要性方面,作者做了什么结论?
4. 某些植物种(例如,玩具熊仙人掌 *Opuntia bigelovii*)专门进行无性生殖或营养繁殖。取下一片,扎根,长成新的植株。这种无性的物种是如何与变化着的环境相

生态学实践

检验你的知识

雌性两性异体:百里香

雌性两性异体(gynodioecy)是指同一种群中兼有



网上
更多

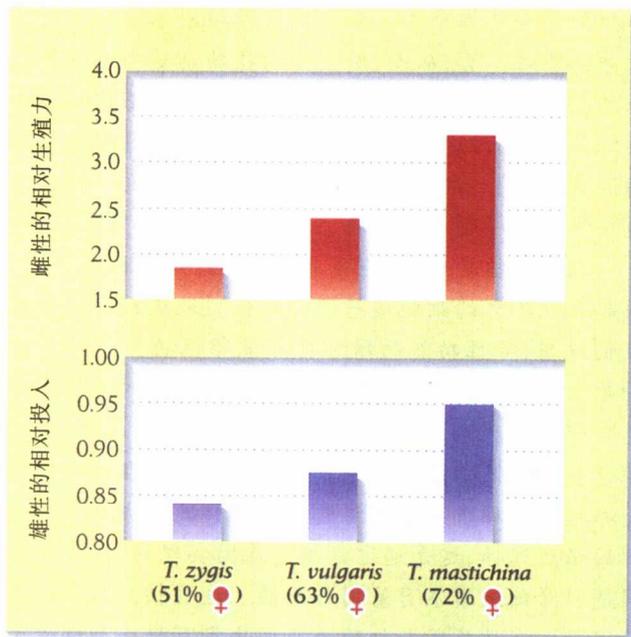


图 11.24 雌性的相对生殖力。在种水平上雌性相对生殖力(上图)和雄性相对投入(下图)(对于雌雄同体)对3种百里香(*Thymus zygis*, *T. vulgaris*, *T. mastichina*)的雌性频率的比较图 [引自 Manicacci et al., *Int. J. Plant Sci.* 159: 948-957(1998)]

匹配而进化的?



推荐读物

- Alcock, J. 1980. Natural selection and the mating systems of solitary bees. *American Scientist* 68: 146-153.
- Andersson, M., and Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 53-58.
- Barrett, S. C. H., and L. D. Harder. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 73-79.
- Borgia, G. 1995. Why do bowerbirds build bowers? *American Scientist* 83: 542-547.
- Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Clayton, D. H. 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7: 329-334.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1986. Great expectations: Dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour* 34: 460-471.

- Dybdahl, M. F., and C. M. Lively. 1998. Host-parasite coevolution: Evidence for rare advantage and time-lagged selection in a natural population. *Evolution* 52: 1057-1066.
- Ebert, D., and W. D. Hamilton. 1996. Sex against virulence: The coevolution of parasitic diseases. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 79-82. (The Red Queen hypothesis: the joint evolution of virulence and sex, in which recombination provides the genetic variation necessary to respond to parasite evolution)
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Godfray, H. C. J., and J. H. Werren. 1996. Recent developments in sex ratio studies. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 59-63.
- Klinkhamer, G. L., T. J. de Jong, and H. Metz. 1997. Sex and size in cosexual plants. *Trends in Ecology and Evolution* 12(7): 260-265. (Sequential hermaphroditism: some plants change sex with size.)
- Lively, C. M. 1996. Host-parasite coevolution and sex. *BioScience* 46: 107-114.
- Lively, C. M., and J. Jokela. 1996. Clinal variation for local adaptation in a host-parasite interaction. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 891-897.
- Manicacci, D., A. Atlan, J. A. E. Rosello, and D. Couvet. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species. *International Journal of Plant sciences* 159: 948-957.
- Møller, A. P. 1994. *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-72.
- Slater, P. J. B., and T. R. Halliday (eds.). 1994. *Behaviour and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Small, M. F. 1992. Female choice in mating. *American Scientist* 80: 142-151.
- Soler, M., J. J. Soler, A. P. Møller, J. Moreno, and M. Lindén. 1996. The functional significance of sexual display: Stone carrying in the black wheatear. *Animal Behavior* 51: 247-254.
- von Schantz, T., H. Wittzell, G. Göransson, M. Grahn, and K. Persson. 1996. MHC genotype and male ornamentation: Genetic evidence for the Hamilton-Zuk model. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 265-271.
- Werren, J. H. 1987. Labile sex ratios in wasps and bee. *BioScience* 37: 498-506.
- Wilkinson, G. S., D. C. Presgraves, and L. Grymes. 1998. Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature* 391: 276-279.

(孙儒泳 译)

第 12 章 家庭、社会和进化



领域和优势等级构成了种群内的社会相互作用

集群生活使个体获益和受损

自然选择平衡了社会行为的花费与收益

亲缘选择促使利他行为利于亲缘个体

扩展家庭内个体间合作意味着亲缘选择的作用

对策论分析证明无关系个体之间的合作的困难

亲代与子代可能在亲代投入水平上发生冲突

真昆虫社会起源于同胞间利他行为和亲代优势



雄性蜥蜴通过各种社会行为与别的雄性发生相互作用。它们所表演的炫耀行为，展示其大小和色彩，也许是企图威胁其他雄性；在恐吓没有达到期望效果的时候，它们还作出追赶和

打斗行为。现在在 Santa Cruz，加州大学的 Barry Sinervo 和 Curt Lively(我们见过他们关于淡水蜗牛性与寄生的研究)分析了加州北部一个地区的侧斑蜥(*Uta stansburiana*)罕见的社会组织。在这个地区种群中，雄性侧斑蜥有 3 种遗传决定的形态变异。橙色的 O-型蜥蜴体型大、进攻性强，优于蓝色的 B-型，但寿命较短。B-型个体较 O-型的小，警惕性高，并且优于黄色的 Y-型蜥蜴。而 Y-型蜥蜴模拟雌性蜥蜴的体色和行为(图 12.1)。

虽然 3 个表型的蜥蜴共存于同一个种群中，但是这种共存是不稳定的，3 个表型的比例随时间而变化。看看这种变化是如何产生的。当 O-型很多时，由于其进攻，B-型数量受到压制；但是 Y-型蜥蜴能偷偷摸摸地进入其他雄性的领域并且与雌性蜥蜴交配，因为 O-型雄性正忙于驱逐 B-型雄性，并且不能从雌性中区分出 Y-型雄性。这样，每个世代生产的后代中，Y-雄体的比例就上升了。然而，当 Y-型雄体变得很多的时候，警醒的 B-雄性并没有被其雌性外表迷惑，把 Y-型雄性驱逐出领域。这样，当 Y-型雄性很多的时候，B-型雄性就增加了；当 B-型雄性很多的时候，O-型雄性就抑制 B-型雄性，O-型雄性的比例就上升了。如图 12.2 所示，这种模式导致了种群中雄性变异体的循环现象。

雌性选择使整个现象更加复杂。例如，当 O-型雄性最常见的时候，雌性会因生产高比例 Y-型雄性后代而获益，因此，它们应选择 Y-型雄性交配。因为 Y-型雄性的比例在 O-型雄性常见的时候增加，所以 Y-型雄性在这种条件下具有比较高的适合度。

Sinervo 和 Lively 注意到：3 种雄性适合度的相互关系与我们在儿童时期所玩的石头-剪刀-布的游戏很相似。布能够包住石

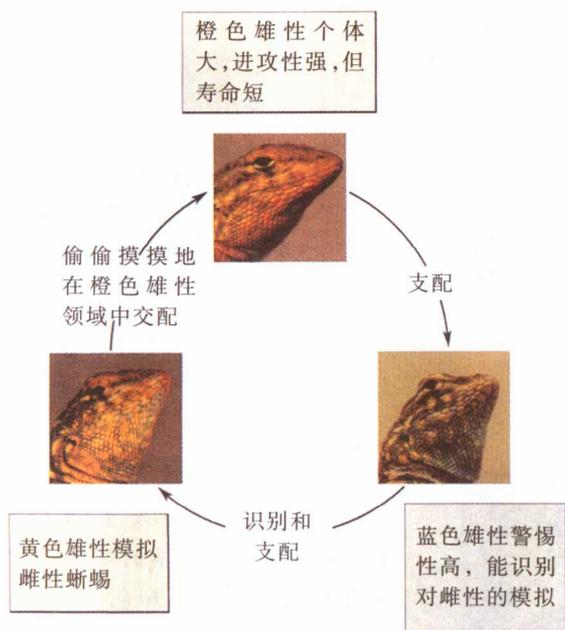


图 12.1 侧斑蜥雄性具有 3 种变型。3 种变型在行为和体色上都有区别 (R. E. Ricklefs 摄)

头,剪刀能够剪开布,而石头又能够打坏剪刀。因此任何一个选择的结果都依赖于对方出手是石头、布还是剪刀。同样,侧斑蜥每一种雄性的适合度依赖于种群中其他雄性的比例。最常见的变型总是被不太常见的所取代,并且导致频率的循环现象。

显然,一个个体的社会和家庭环境,连同它与异性成员的关系,对其行为施加了强烈的选择,并且间接地对于生活史和生态关系有强烈影响。

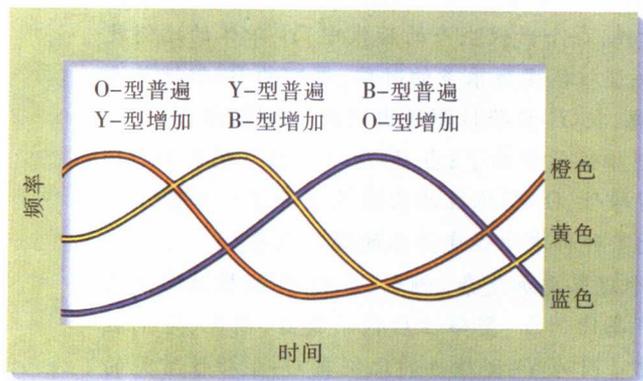


图 12.2 每一个变型的适合度都随其在种群中的频率而改变。侧斑蜥的每一种雄性变型,当它很常见时,都在竞争中被另一个变型所取代,导致 3 种变型频率的连续循环

在生命过程中,每个个体都与同种其他个体有相互作用:配偶、后代、其他有亲缘关系个体和社会群体中没有亲缘关系的个体。每一次相互作用,个体都感知其他个体的行为,并作出合适的反应。如果个体的行为对有亲缘关系比没有亲缘关系的个体更加友好和合作,可能是因为亲戚间共享由共同祖先遗传的基因,所以有共同的进化利益。如果配偶要成功地养育后代,也必须合作。即使如此,社会行为强调同种成员间全部相互作用精细地平衡着合作与竞争、利他与利己等矛盾倾向。

人是所有动物中最有社会性的。我们社会通过社会成员中各种角色的特化、特化基础上的相互依赖和相互依赖所必需的合作维持。然而,人在这个相互合作的结构内部也是有竞争的,甚至达到暴力的程度。我们的社会生活平衡着相互帮助和相互冲突这种对立倾向。某些动物种群表现出人类社会复杂性的许多方面。社会性昆虫,蚂蚁、蜜蜂、黄蜂和白蚁,其劳动分工和蜂房或蚁巢中的行为整合都是非常奇特的。同样巧妙的社会关系,包括地位特化和利他行为,在其他动物中,特别是兽类和鸟类,也越来越多地被发现。

社会行为 (social behavior) 包括个体间所有种类的相互作用,从合作到对抗。在本章中,我们将探讨社会和家庭群中个体相互作用的一些后果,我们也将描述种群中靠一些个体对另一些个体的行为来维持的社会关系的种种变化途径。



领域和优势等级构成了种群内的社会相互作用

任何被一个个体保卫并防止其他个体入侵的区域都可以称为领域 (territory)。领域可以是暂时的或永久的,这决定于资源的稳定性和个体对于资源的需要。鸟类和其他高度活动的动物中,领域行为表现得最为明显,它们可能全年都主动保护这一区域,或者只是在繁殖季节才保护 (图 12.3)。许多有迁徙习性的物种在繁殖地和越冬地都建立领域;海岸鸟类在其漫长迁徙的中途停留点上保护摄食区域只几个小时或几天。蜂鸟和其他食蜜动物保卫灌丛中开花的矮树,在花期结束后就放弃 (图 12.4)。雄性流苏鹬和松鸡保卫集群炫耀场上几平方米的空间。在产卵期,许多

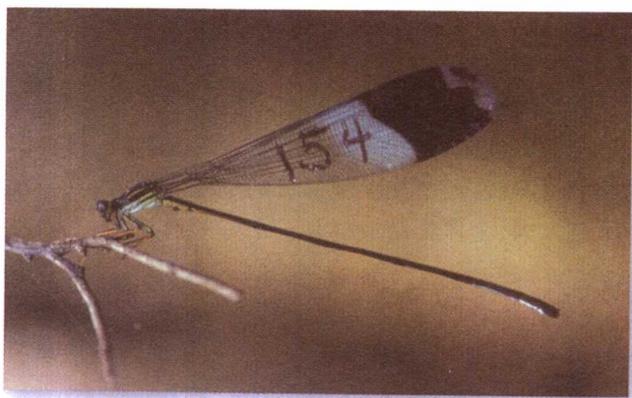


图 12.3 领域性常常在运动性高的动物最明显。研究人员在雄性蜻蛉翅上用漆标记了数字以跟踪它们的运动和行为的相互作用(R. E. Ricklefs 摄)

种的雄性停留在其配偶附近驱逐所谓的闯入者。只要资源是可以防御的且收益超过防御的消耗，动物就乐意保存领域。

在某些情形下，因为种群密度太高的压力、关键资源的不确定性或集群生活具有最高利益等，建立领域可能是不实际的。在这种情况下，当冲突出现时，社会等级比空间可能更加重要。一旦个体确定了自身在社会地位中的优势等级 (dominance hierarchy)，它们之间以后的争夺就会很快解决，结果有利于高等级的个体。如果群体中个体的社会等级序位是线性的，那么，序位最高的等级就支配所有其他个体，第二的个体支配第一以外的所有个体，如此往下直到等级最低的个体，没有受它支配的个体。

占据空间和社会等级相当于一个钱币相对的两个面，常是直接相关的。甚至在一个社会群体内部，个体在优势等级中的地位，有时候就是通过它在群中的空间位置反映出来的。例如，在林鸽的大摄食群中，序位低的个体在边缘取食，在这里它们比位于群中心部位的高序位个体更容易遭受捕食者的危害。边缘的鸟看来是神经质的，因为它们要花许多觅食时间去查看环境，因此常常是营养不良的。群中心的鸟平静且吃得多，因为边缘鸟的警惕使它们得到保护能逃脱突然的袭击。

无论个体生活在领域系统或群体环境，其社会等级地位由其在竞争中获胜的能力决定。这些竞争的结果对于个体是极端重要的，因为这决定个体能够保卫空间的质量和大小，以及能够接近的食物和配偶。两个个体之间每次竞争只有通过每个参与者采取的行为

决策来解决。为了一个适合建网的良好空间，当一只蜘蛛与另一只蜘蛛对峙时，它要评价环境状态并作出决定，是后退还是加强竞争。有时候一次身体接触的竞争结局是清楚的，即个体比较小的退却了。当很难预先判断结局时，两只蜘蛛可能使用一系列精细的炫耀，这是帮助它们权衡相互的争斗能力，每一方都希望（虽然可能不是有意识的）给对方留下足够深的印象并后退。如果这场比赛看来要结束，而结局还不确定，那么竞争可能上升为真正的打斗，伴随有一方或双方严重受伤或死亡的风险。

一次竞争的最优行为决定于竞争双方对于竞争可能结局的评估和取胜或失败的报酬。实际发生的是什么呢，也就是竞争如何进行到底，也取决于竞争者的决策。每个个体应该按自己净收益最大的方式行动，但是竞争的结局也依赖于竞争对手的行为，对此前者无法控制。人同样经常面临类似决策，不仅在社会行为内，而且也在事业、战争和其他竞争和合作事业里。在这些情况中最优行为是对策论 (game theory 或译

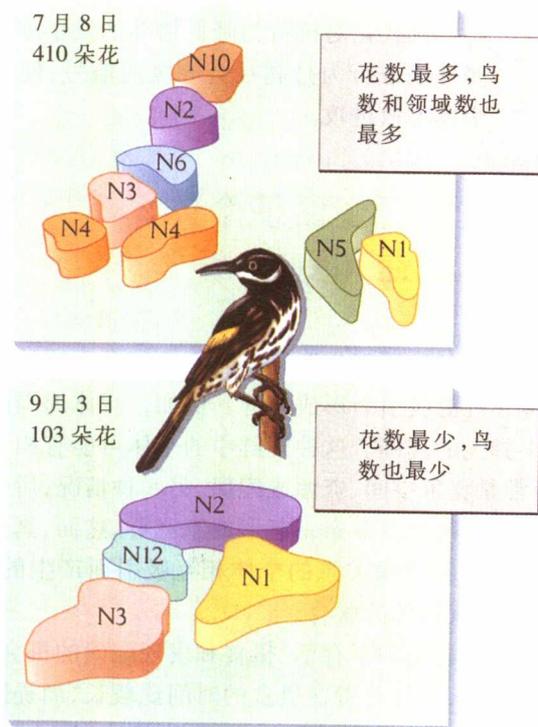


图 12.4 领域性程度随资源多度变化。新荷兰蜜雀 (*Phylidonyris novaehollandiae*) 领域随产蜜的 *Banksia* 花减少而增加。领域中的数字表示整个季节的鸟个体数 [引自 D. C. Paton and H. A. Ford, in C. E. Jones and R. L. Little (eds), *Handbook of Experimental Pollination Biology*, Van Nostrand Reinhold, New York (1983, pp. 235~248)]

博弈论)的对象,对策论分析行为决策的结局,而这种结局还依赖于其他参加者的行为。

对策论分析的基础是行为的报酬或适合度后果。假定讨论蜘蛛的决策,是否使竞争升级。如果竞争的另一方后退了,第一个蜘蛛的报酬是领域,且耗费很小。如果另一方迎接挑战,那么报酬决定于赢得竞争的机会,而花费无论取胜或失败都高得多。即使没有做定量分析,也很容易看到,一个个体的行为依赖于它对对手反应和取胜报酬的最佳估计。如果第一个蜘蛛身体明显大于第二个,第二个很可能从任何对抗中后退,所以逐渐升级带来有害冲突的风险很小——所以说,是一次容易的取胜。如果两者势均,那么第二个蜘蛛的反应和冲突的结果都比较难以预测,且受伤的概率比较高。在这种情况下,只有赢得竞争的潜在报酬很大时,逐步升级和迎接挑战才都有可能出现。因此,毫不奇怪,蜘蛛的格斗只是在蛛网的最好位置上且竞争双方大小相似时才能观察到。

同上
更多

仪式化对抗行为降低格斗的发生率。某些外表或行为是高社会等级的信号,使从属个体不敢进攻。

集群生活使个体获益和受损

动物由各种原因集群。有时候,它们独立地被同一个生境或资源吸引而形成集群,例如,尸体周围的秃鹰,牛粪上的粪蝇。这种集群中的个体可能有相互作用,通常是竞争空间、资源或配偶。另一种情况,后代由于没有扩散而与其双亲一起形成家庭群。然而,真正的社会群是没有亲缘关系的个体相互吸引而产生的,也就是说,是有目的联合。

动物集群增加了存活、摄食和发现配偶的机会。动物在群中时,个体花费在摄食的时间比较长,而提防捕食者的时间较短。图 12.5 是欧洲红额金翅雀 (*Carduelis carduelis*),在开阔田地和灌木篱墙取食植物种子的数据。两个因素控制这些鸟群的最优群体大小。随着鸟群加大,每个个体提防捕食者的时间减少。如果你更仔细地观察鸟摄食,你会发现它们有时抬头观望周围。在较大的群中,红额金翅雀个体能把更多的

时间用于吃,并且能更迅速地收集种子和剥外壳,因为群的总警惕性较高。与减少个体警惕时间获益相对比的是较大的群体使局域种子供应较快下降,迫使个体在适合的取食斑块之间飞得更远,占用宝贵的摄食时间和能量,或许还增加了被捕食的危险。因此,只要群体不是太大,个体集结成群是一个好的选择。



社会群体如同信息中心。观察你的邻居能够提供食物资源和生境质量的宝贵信息。

自然选择平衡了社会行为的花费与收益

除了互相炫耀以外,任何社会性相互作用可以分解为一系列行为动作,一个个体,即行为的供体 (donor),直接指向另一个,即行为的受体 (recipient)。一个个体送食物,另一个接受食物;一个威胁,另一个被威胁。当一个个体攻击另一个,攻击者可以被认为是行为的供体,被攻击的个体(此时,它是受体)可能站在原地或逃走作为反应,在任一情形,它都变成了下一个行为的供体。区别供体-受体是有用的,因为每个动作都对行为供体和受体双方的生殖成效有潜在影响。生殖成效或适合度的增加,可能是正的或是负的,取决于相互作用。

对于供体和受体的耗费和收益的4种组合,可以用来组织社会相互作用,成为4种范畴(图 12.6)。合作 (cooperation) 和利己 (selfishness) 对于行为的供体和受体都是有收益的,因此是被自然选择所促进的。恶意行为 (spitefulness) 降低供体和受体的适合度——无论何种情况下都不被自然选择促进,可以假定在自然种群中是不会出现的。第4种行为,利他行为 (altruism),在供体花费时受体获益。

利他行为是一个困难的问题,因为它要求这种行为能够进化,但是它降低这种行为的发出个体的适合度。因为利己性增加供体适合度,所以我们可以认为利己行为将成功地排斥利他行为。然而,利他行为看来已经出现在社会性昆虫的群体中,其中的工蚁放弃自己的生殖而去养育其母亲(即蚁后)的后代。我们人类也可能想,我们不仅有能力做利他行为,而且这种相互作用使我们的社会结构得以维持。

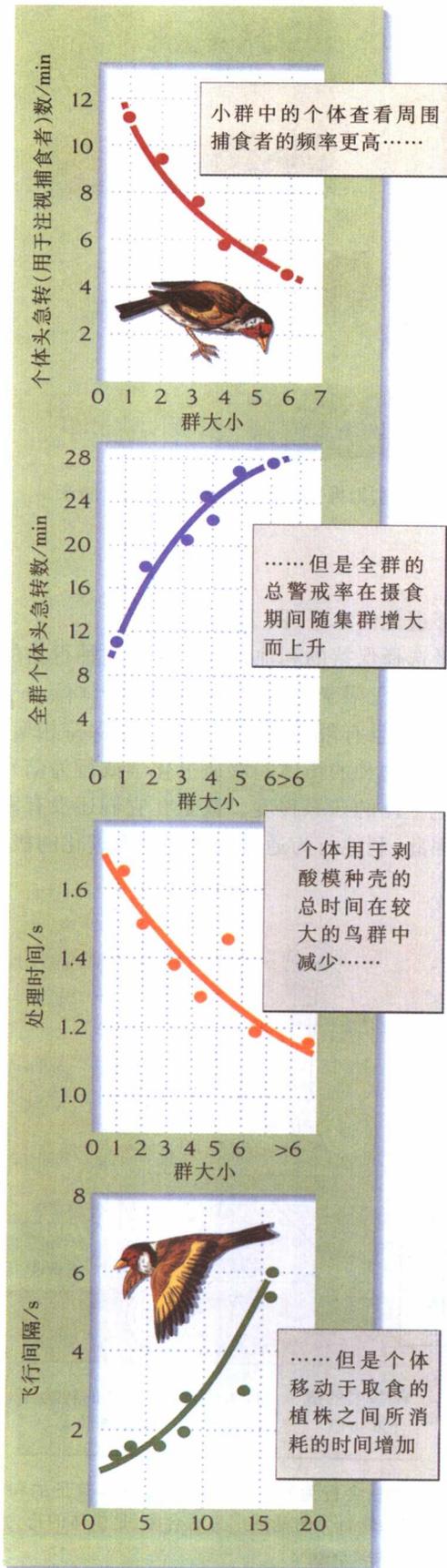


图 12.5 集群个体警戒的时间减少而摄食时间增加。从上到下，这 4 个图都证明欧洲红额金翅雀群体的大小产生何种影响：个体摄食期间平均警戒率；群体的总警戒率；用于剥酸模 (*Rumex acetosa*) 种壳的时间；个体从一植株到下一植株所花的时间 [引自 E. Gluck, *Ethology* 74: 65-79 (1987)]

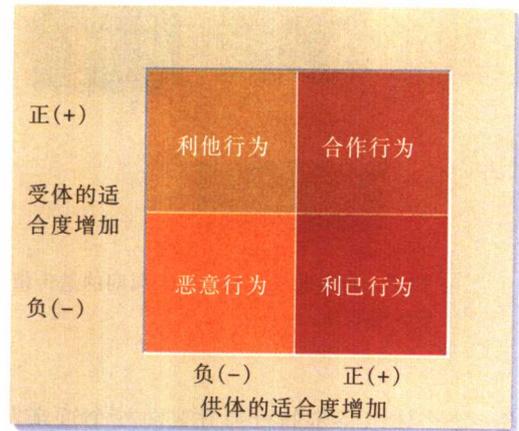


图 12.6 社会相互作用可以组成 4 个范畴。分类根据是行为对供体和受体适合度的影响



亲缘选择促使利他行为利于亲缘个体

社会性昆虫明显的利他行为造成进化的两难，只有承认其群体是由唯一雌性(皇后)的后代组成的独立家庭单位时，才得到解决。因此，蚂蚁和蜂群体内的相互行为出现在近亲之间——在这种场合下，就是兄弟姐妹之间。当一个个体的行为指向同胞或其他近亲时，它对同胞个体适合度的影响，比从种群随机得到的个体共享更多的基因。近亲中社会行为的这种特殊结果称为亲缘选择(kin selection)。

近亲有一定概率来自一个特定祖先同一基因的遗传拷贝。两个个体共享一特定基因拷贝的可能性是血统身份(identity by descent)的概率，血统身份概率的值随其亲缘程度而变化(图 12.7)。例如，两个兄弟姐妹具有来自同一亲本相同基因拷贝的遗传概率是 50%。这个概率也叫做亲缘系数(coefficient of relationship)。两个堂(表)兄弟姐妹从祖父母之一遗传获得同一基因拷贝的概率是 1/8(12.5%)，祖父母是其最近的共享祖先。

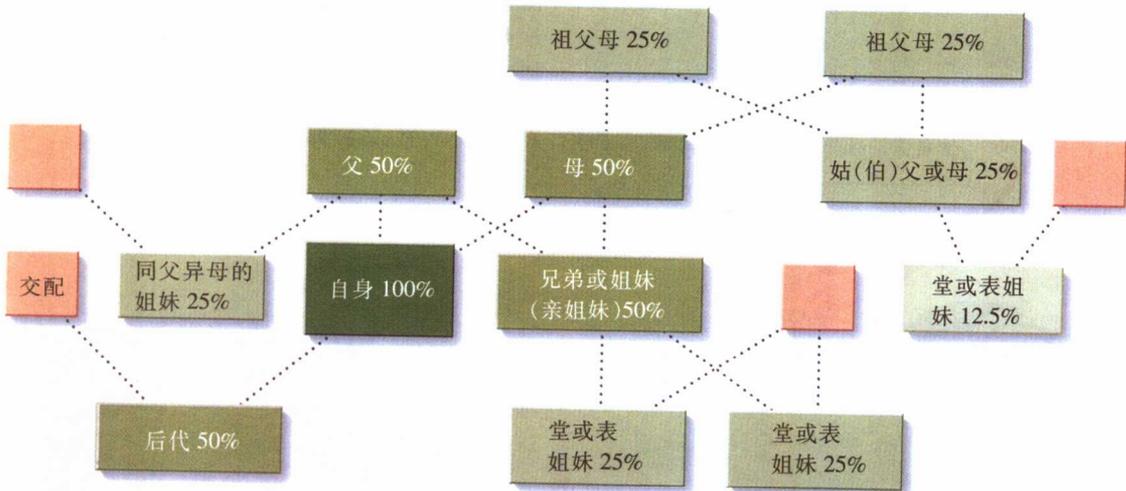


图 12.7 亲缘选择的基础是亲属间的遗传相似性。血统身份是自身携带基因拷贝在亲属中出现的概率,随亲缘系数而变化

当一个个体以特定的行为方式向一个近亲发出行为时,这个行为动作不仅影响其自身的适合度,而且还影响共享其部分基因的个体适合度。假定一种利他行为对一个兄弟姐妹发出,行为受体(那个兄弟姐妹)也具有供体任一特定基因拷贝的概率是 50%。因此,如果指向行为的倾向是可以遗传的,那么影响这个行为的基因适合度,决定于对供体适合度的影响和对受体适合度的影响两个方面,并通过亲缘系数来平衡。

生物学家把决定特定行为的基因总适合度称为广义适合度(inclusive fitness)。广义适合度是自身行为产生的供体适合度,加上受体适合度变化与受体携带同一基因拷贝概率之乘积(图 12.8)。因此,利他行为基因的广义适合度将超过自私行为的适合度,只要利他行为为供体的花费低于受体收益乘供体与受体的平均基因亲缘关系。这样,当一个利他行为的花费(C)低于受体收益(B)乘其亲缘系数(r),也就是当 $C < Br$ 时,由一个基因引发的利他行为将有正的广义适合度并且将会在种群中增加。这个方程可以重排表示出利他行为的进化条件为 $C/B < r$,即花费-收益比,它是行为利他的量度,必须小于供体与受体之间的平均亲缘系数。

当广义适合度使利他行为在近亲中有进化可能的时候,它也限制了指向亲属的自私行为的进化。对于自私行为, B 代表供体的收益, C 代表受体的花费。因此,近缘亲属自私行为只有在 $B > Cr$,或 $C/B < 1/r$ 时才能进化。既然如此,花费-收益比(C/B)是行为自私性的量度。供体与受体之间较高的亲缘系数(r),降低了自

私性能够进化的水平(图 12.9)。

亲缘选择保持的利他行为,要求这种行为的供体花费低,并且只限于近亲。许多物种的个体倾向于联合成家庭群,并且有限的扩散常常使近亲保持相聚。不仅如此,许多物种的个体能够通过化学或行为信号感知出与其他个体的亲缘程度,甚至在它们还没有家庭经验时。因此,利他行为通过亲缘选择而进化的机会,看

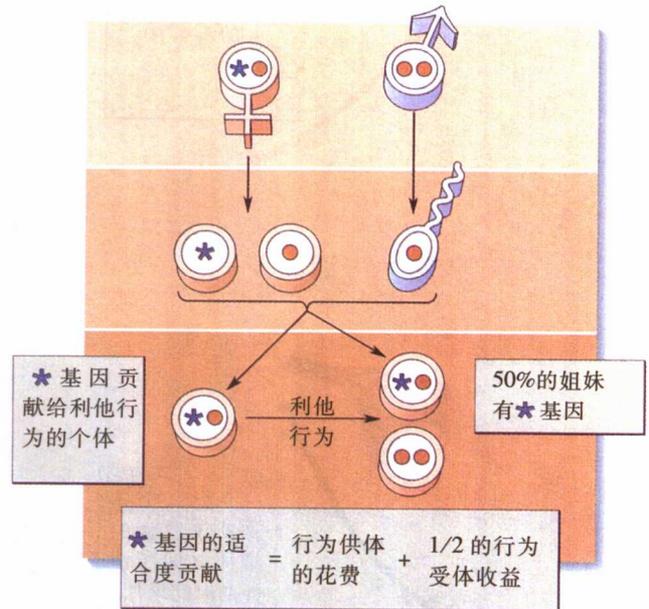


图 12.8 多数社会行为对于广义适合度都具有正的和负的影响。控制指向亲属行为的基因广义适合度,是供体的行为花费加上受体收益乘亲缘系数

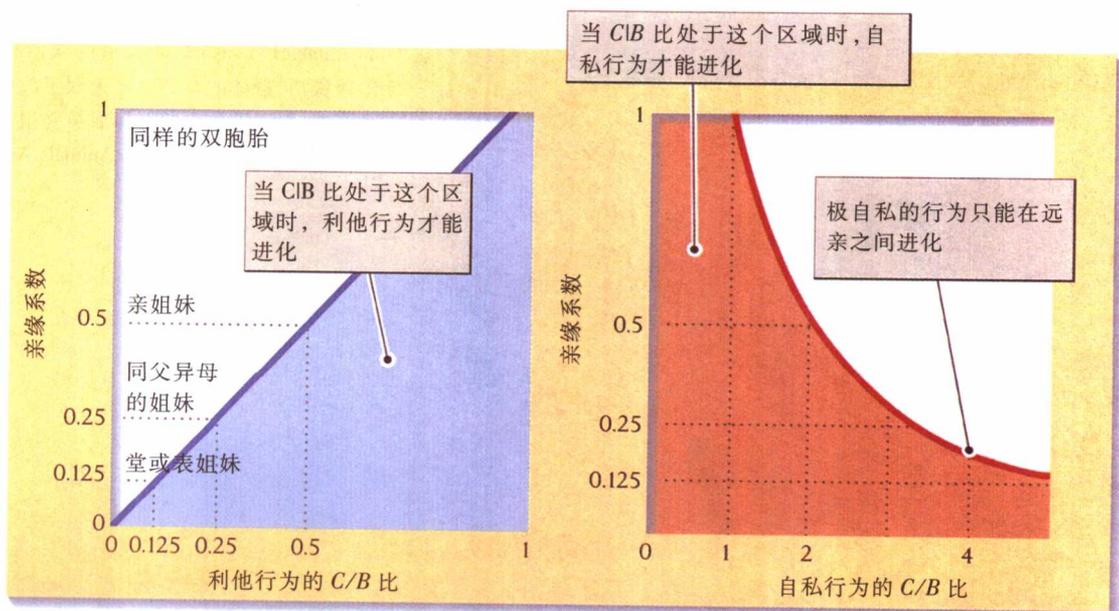


图 12.9 广义适合度限制近亲之间行为的进化。利他可进化的潜在水平是亲缘选择随相互作用个体间遗传相似度增加的反应。而自私行为水平随遗传相似性的增加逐步被压制

来是存在的。

网上
更多

作为利他行为的告警声。拜氏黄鼠在有近亲在场时更经常发出有捕食者出现的告警声。

生态学家在野外

合作行为常是利他行为吗？

并不是所有帮助保护社会群体的行为都必然是利他的。灰沼狸 (*Suricata suricata*) 生活在南非, 营集群生活 (图 12.10), 一些个体在群中其他个体取食时, 占据高处, 如土堆或死树上, 站立放哨。剑桥大学的 Timothy Clutton-Brock 及其合作者观察南非 Kalahari Gemsbok 公园里灰沼狸自然群体的站岗行为长达数千小时。他们的研究要点是, 站岗行为是否是利他的。也就是, 站岗个体是否容忍降低自身的适合度而增加群体中其他成员的适合度?

在这种情况下, 答案似乎是负的。一个个体只有在土壤中挖掘出的小无脊椎动物填满自己的胃以后, 才采取站岗姿势。因此, 站岗并没有减损取食。而且, 站岗个体在接近洞穴的安全位置自由地守护着。守护者通常第一个发现接近的捕食者, 并且发出告警声后, 它

们也第一个到达安全的地下。所以站岗的花费可能很低。灰沼狸的群体越大, 在任一特定时间里站岗个体数就越多 (图 12.11)。在较大的群体里, 有更多的个体可能去站岗, 且个体取食填满其胃的速度更快, 因为它们花费于警惕行为的时间很少。

满足食物需要在站岗行为中的作用已经被一个简单实验证明。用 25 g 熟蛋喂 10 个体, 把它们的站岗行为与前些天没有接受补充食物时相比较。喂过补充食物的个体, 站岗更频繁, 时间更长, 并且更可能在早晨取食以前去站岗放哨。采取站岗姿势的灰沼狸完全可能反映这样的事实: 其群体是一个唯一优势繁殖雌性的扩展家庭, 因此大多数个体是近亲。不管站岗对其亲属收益如何, 供体的花费很明显是少的。



扩展家庭内个体间合作意味着亲缘选择的作用

人类扩展的家庭包括一对配偶及其后代组成的核心家庭, 和不同程度的亲属, 祖父母、叔伯父母、堂(表)兄弟姐妹、侄(甥)子女、和一些亲属关系不明确的个体。这些家庭是复杂的社会单位, 在其中变化极大的社会相互作用, 大多数是合作, 但也有竞争, 足以使保持



图 12.10 其他个体取食时灰沼狸站岗放哨。南非 Kalahari Gemsbok 公园里的灰沼狸感觉到危险报警后,群体的全部个体采取了放哨个体的典型姿态,保卫着取食的群体成员并报警有大敌接近(J & B Photographers 摄/Animals Animals)

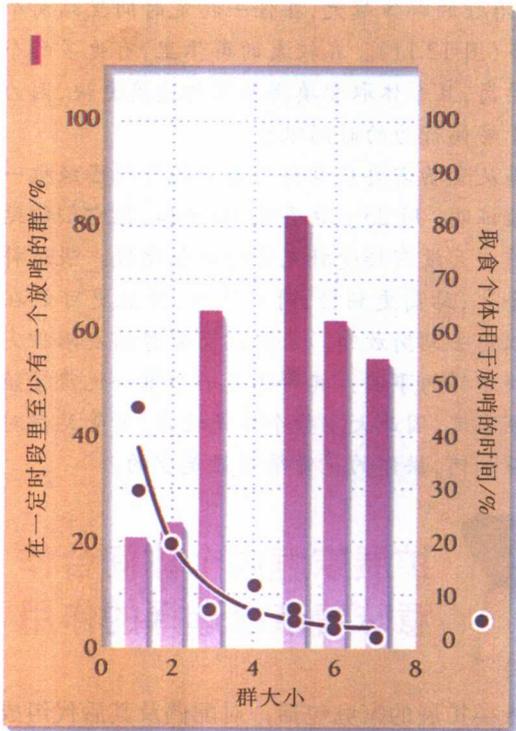


图 12.11 灰沼狸群体越大可能有越多哨兵。大群体中个体更多时间用于取食,更少时间用于警惕,因此在较少时间里就满足了食物需要,并有空来站岗放哨〔引自 T. Clutton-Brock *et al.*, *Science* 284: 1640-1644 (1999)〕

家庭统一的纽带受到胁迫。但是人类很少把家庭扩大到包含一对以上能生孩子的配偶,并且至少有一部分家庭的非核心成员的行为是为了动手支持生活福利和抚育教养孩子。

康奈尔大学的 Stephen Emlen, Peter Wrege 和 Natalia Demong 在东部非洲研究了白额蜂虎 (*Merops bullockoides*), 发现了这个种中复杂扩大的家庭 (图 12.12)。其家庭通常是包含 3~17 个体的多世代群体, 常包括两三个配偶对, 加上各种独鸟即无配偶的青年个体和寡居的老年个体。通过对个体标记的鸟多年仔细观察, 证明了这些社会群体是真正扩大的家庭, 由亲缘个体及其配偶组成, 配偶通常来源于其他家庭。虽然扩大的家庭中的关系倾向于合作, 但是蜂虎家庭群几乎不是和谐行为的模式; 争夺食物、巢址、配偶的行为常常可见。然而, 明显指向其他个体的无私和自私行为看起来是很多的, 并且与亲缘关系程度一致: 对待兄弟姐妹比非同胞和叔伯辈更好, 例如, 堂(表)兄弟姐妹生活得几乎与家庭群外的非亲属一样差 (图 12.13)。

白额蜂虎的行为告诉我们, 个体知道谁是亲属, 并且能够区别亲缘程度的精细差异。我们还能够从此物种的有益和有害行为的分布得出结论, 广义适合度是对社会行为选择的适合量度。换言之, 利他行为确实能够通过亲缘选择在近亲中进化。

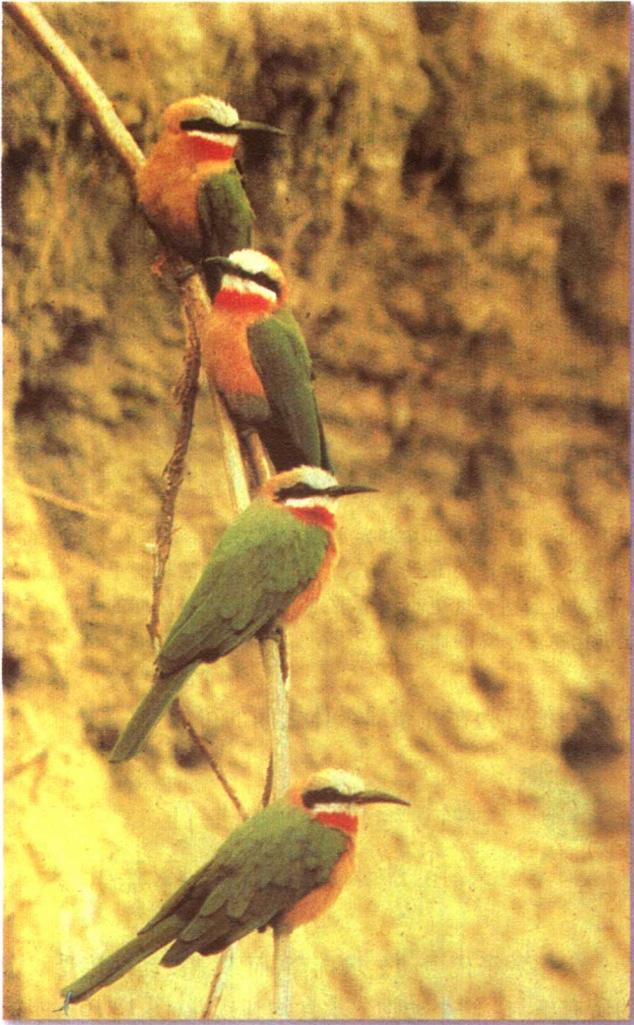


图 12.12 白额蜂虎的一个家庭(感谢 Natalia Demong)

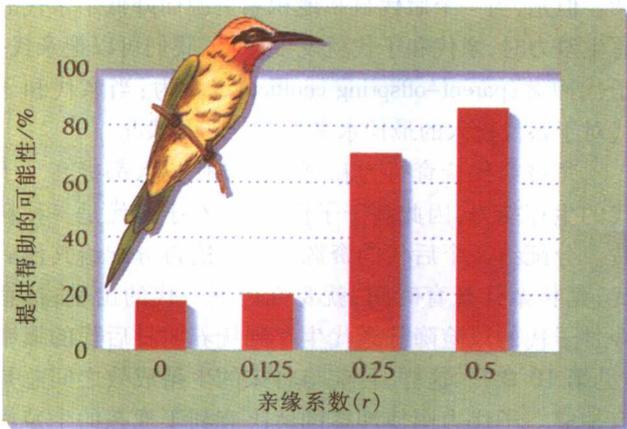


图 12.13 利他行为频率随亲缘关系的程度而变化。白额蜂虎向近亲比远亲给予更多帮助行为[引自 S. T. Emlen, P. H. Wrege and N. J. Demong, *Am. Sci.* 83: 148-157 (1995)]

我们将在这章的后部再讨论家庭成员之间的相互作用。不过在此之前,我们要讨论合作或利他行为是否能够在非亲属之间进化。很明显,由于群体成员寻求对捕食者的防御,或与其他个体一起取食或猎食可能提高一些效率,即由于自身利益能够形成社会群体。那么非亲缘个体群能否进一步形成真正的合作,是社会行为进化的一个基本问题。我们将以简单对策论分析方法来讨论这个问题。



对策论分析证明无关系个体之间的合作的困难

自身利益支配非亲属个体之间的行为。社会行为一个自相矛盾的观点是:冲突会降低自私个体的适合度,且低于合作个体的适合度。因为自然选择有利于增加适合度,所以合作在社会中进化一般是可能的。这种推理的问题是,如果社会中大多数是由合作的成员组成,那么一个自私个体通过“欺骗”能够明显地增加自身适合度。因此,自私行为将总是被自然选择所促进,将阻止群体开始合作行为而成为真正的社会群。

这个有些悲观论点可以通过简单对策论分析得到证明。我们将用的方法叫做鹰-鸽博弈(hawk-dove game)(这在不同文章中也叫做囚犯的困难选择)。假定一种类型的个体在冲突情况下总是采取自私的行为,在争夺资源上总是乐意打斗,并且在取胜时获取所有报酬:这是鹰的行为。与之相及,鸽从不为资源而竞争,而是与别的鸽子均匀地共享资源。两个个体间的每次竞争有一个潜在报酬,或收益(B),如果竞争导致身体的争斗,可能有花费(C)。一个个体得到的报酬——鹰或者鸽——决定于竞争第二方的行为,也就是,是鹰还是鸽。举例说,两个鹰总是要打斗,平均可以得到一半的报酬,所以鹰对于另一个鹰的行为报酬是 $1/2 B - C$,即平均收益的 $1/2$ 减去打斗的花费。如果鹰面对的是一个鸽,鹰就获得无竞争且无花费的全部报酬;这样,鹰的报酬是 B ,而鸽的报酬是零。如果两个鸽一起来到资源处,它们共享资源,而且没有冲突的花费,所以,报酬是 $1/2 B$ 。

鹰和鸽的平均报酬(适合度)决定于种群中两种类型个体的相对比例。设 p 是鹰的比例,而 $(1-p)$ 是鸽的比例。现在的报酬如下:鹰是 $p(1/2 B - C) + (1-p)B$,

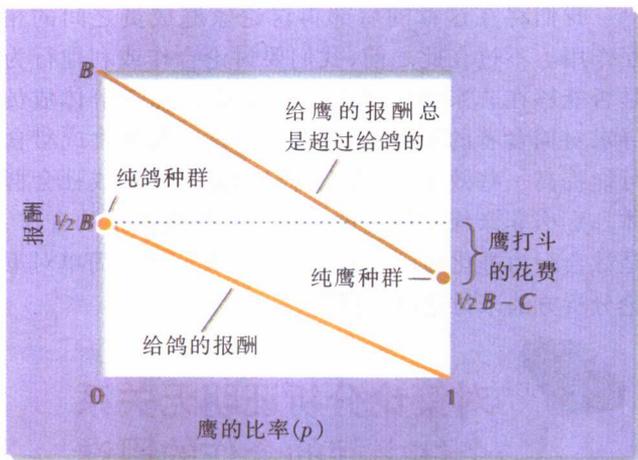


图 12.14 鹰对策是稳定进化的。在鹰-鸽博弈中,不管种群中鹰和鸽的比率怎样,鹰得到的报酬总是超过鸽获得的报酬

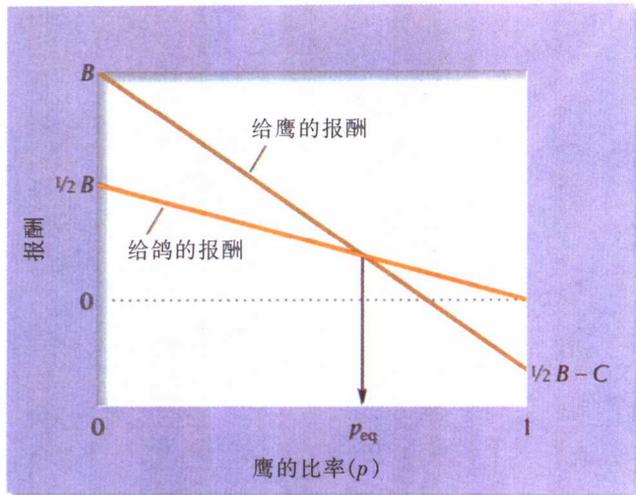


图 12.15 鹰-鸽博弈中稳定混合对策的条件。如果鹰之间战斗的花费高于收益的 $1/2$, 那么在鹰占大多数的种群里, 鹰对策就比鸽对策的适合度更小。结果, 鸽就能够入侵这样的种群, 并建立进化稳定平衡的比率

鸽是 $1/2(1-p)B$ 。如果一个种群只有鹰 ($p=1$), 其平均报酬是 $1/2 B-C$, 比种群中只有鸽 ($p=0$) 时的平均报酬 $1/2 B$ 还要低。显然, 从社会观点看, 鸽对策将是最好的, 因为资源被均匀分配, 没有打斗的花费。

问题是鸽的行为不是一个进化稳定对策 (evolutionary stable strategy): 它不能抵抗另一种对策——即鹰对策——的进化入侵。在鸽种群中的唯一一个鹰 (p 接近于 0) 收到鸽平均报酬的两倍 (B 对 $1/2 B$), 因为鸽从没有遇到过另一个鹰, 并且冲突从没有发生过 (图 12.14)。因此, 在鸽的世界里, 鹰对策迅速上升。

鹰行为不仅能够入侵鸽种群, 而且纯鹰种群对于鸽的入侵是有抵抗力的, 除非是冲突的花费比收益高很多。即使这样, 鸽也能够鹰种群中生存, 因为在鹰本身之间的相互打斗会很多。当 p 接近于 1 (一个纯鹰种群), 鹰的报酬是 $1/2 B-C$, 鸽的报酬是 0。因此, 只要 $B > 2C$, 鹰行为就是一个进化稳定对策。只有当收益小于冲突花费的两倍, 鸽才能入侵鹰的种群, 其最后结局是鹰与鸽的混合种群, 鹰的比例 (p) 等于 $1/2 B/C$ (图 12.15)。鹰和鸽的两者持续状态称为进化稳定的混合对策 (mixed strategy)。争夺者的每种类型, 当它是稀少时, 都能够增加频率, 因此在博弈中保持住两者。

说明利他行为在非亲属个体之间的可能性。



亲代与子代可能在亲代投入水平上发生冲突

大多数子代主动乞求抚育, 而不是被动地接受双亲的所有施与。幼小动物乞求食物和抚养 (图 12.16); 卵主动从卵巢组织或母体血流吸取卵黄; 发育中的种子从母本组织花的子房吸取营养物。亲代和子代的进化利益大部分都是一致的: 当后裔繁荣时, 其亲代基因也同样繁荣。但是, 当一个后代自私地积累资源而降低了亲代的总生殖力时, 亲代和子代就发生冲突。我们可以把亲代-子代冲突 (parent-offspring conflict) 定义为: 当亲代和子代对于亲代投入的最佳水平上有分歧时状况。

每种亲代抚育行为和每单位亲代投入都提高了子代的生存能力, 因此利于子代, 但是对于亲代是一种耗费。分配给一个后代的资源, 就不能再分配给其他后代; 延长亲代抚育时间, 就要推迟下一代的出生; 抚育今日子代的风险降低亲代生存到抚养明日后代的概率 (见第 10 章)。这样, 目前与将来的生殖成效之间总是有冲突。子代力图使冲突的解决有利于现在的生殖成效 (也就是自己的), 而亲代则会从更加平均地分配其投入中获益。

从亲代立场出发, 所有后代在遗传上是等同的, 一

上网
求知

交互利他行为博弈 (reciprocal altruism game)。一种比鹰-鸽争夺更加复杂的博弈,



图 12.16 子代向亲代乞求抚育。雪松太平鸟的未离巢雏鸟向亲代乞求食物(Ralph Reinhold 摄/Animals Animals)

一个亲体不应该在抚育后代的投入上表现出喜好倾向。然而,从子代个体的立场出发,自私就具有同胞遗传价值的两倍,因为同胞只共享一个个体的一半基因(图 12.17)。因此,如果一个个体拥有一个从亲代获得更多抚育的基因,或许是增加恳求强度的基因,那么,只要亲代的花费(以养育出的同胞数表示)低于此个体收益的两倍,这个特征就是有利的。这个就是在亲缘选择情况下自私行为进化的界限。关于亲缘选择,我们已经在前面讨论过。

当幼体成熟和能更好地关照自身时,亲代抚育的利益就缩小了。当亲代抚育的收益-花费比降到 1 以下,亲体应该停止给那些子代提供抚育,而投入到生产新后代上。然而,设想一个子代个体具有增加恳求亲代抚育的基因。因为子代的广义适合度只包括一半没有分给其同胞的抚育花费,所以它就“喜好”亲代继续抚育,直到收益-花费比等于 0.5,即亲代的未来后代是全同胞,甚至于小于 0.5,那时候就不是全同胞。这样,在 B/C 是 1 和 0.5 之间的时期,就是亲代与子代冲突的时期。

生物学家认为,这种冲突在许多有明显亲代抚育的鸟兽的断乳期可以看到。幼年动物常常在完全有能力照顾自身时,还追逐其双亲,无情地乞求食物。人们可能想,在亲代与其子代的任何冲突中,亲代总是占上风的,但是我们也应该记得,当子代个体正在生长和尚未

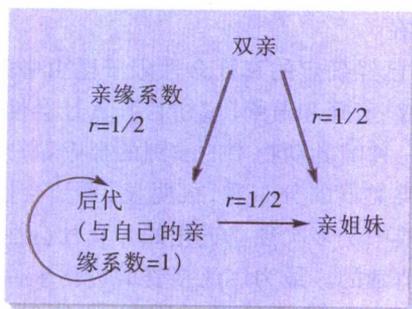


图 12.17 亲代和子代的进化利益可能冲突。自己与同胞之间进化利益的不对称,与亲代在每个后代中进化利益的对称形成明显对照,这就造成亲代与子代在亲代投入分配上的冲突

未独立的时候,亲代对子代的恳求是有正反应的适应性的。通过拖延幼体外表和依赖行为,子代个体是有能力从亲代反应和延长亲代抚育中得到好处的。



真昆虫社会起源于同胞间利他行为和亲代优势

家庭生活最极端的表现见于社会昆虫。社会昆虫的大多数后代与亲体在一起,并且帮助它们养育同胞,而不是生殖自己的后代。关于这些昆虫社会的起源仍有一些争论,特别是它们进化出来是因为增加了亲代的个体适合度,或不育后代(工蜂、工蚁)的广义适合度。

这些复杂社会给进化理论提出一个难以应付的挑战,主要是因为有不生殖的社会等级的存在。自然选择如何产生没有生殖力的个体——也就是说,无个体适合度的个体?在讨论昆虫社会产生的进化问题以前,让我们快速地看一看其自然史。

动物界中社会性有若干等级,其中最高等级是真社会性(eusociality)。这个等级的特征是:

1. 几个成体一起生活于群体中。
2. 世代重叠——即亲代和后代一起生活在同一群体中。

3. 合作筑巢和抚育。

4. 一个或少数个体有生殖优势，有不育等级 (castes) 存在。

这样，已经确定的真社会性限于昆虫中的白蚁(等翅目)、蚂蚁、蜜蜂和黄蜂(膜翅目)。真社会性的要素至少存在于一种哺乳动物中的非洲的裸鼯鼠。

从分类类群的分布看，很明显，真社会性在蜜蜂、黄蜂和蚂蚁中是多次独立进化的。真社会性进化的步骤是不大清楚的。最为广泛接受的进化事件的顺序包括：延长发育中幼仔的亲代抚育期，亲体保卫巢，或像鸟类喂养幼鸟一样连续为幼虫提供食物。如果第一代后代发育到成体以后亲体继续活着并且持续产卵，那么，其后代就去帮助养育以后的更年轻同胞。一旦后代达到成熟后仍与母体留在一起，完全放弃自身生殖功能而支持其母的途径将被打开。

昆虫社会的组织结构

昆虫社会被一个或少数产卵雌体统制，统制雌体称为王后(queens)。蚂蚁、蜜蜂和黄蜂群体中的王后在其一生中只交配一次并储存足够生产所有后代用的精子，某些行军蚁在10~15年的后代数达到百万或更多。一个王后的不生殖后代收集食物和抚育发育中的兄妹，其中一些性成熟后离开群体去交配并建立新群体。

蜜蜂社会的组织简单：王后的后代分为遗传基因全部是雌性但不育的劳工等级和生殖等级，生殖等级同时包括雄性和雌性，被季节性地生产。一个个体变成不育的劳工，还是能够繁殖的个体，由它在幼虫发育阶段接受的营养物质所控制。通常，不育等级的分化是由环境因素(通常是营养)所刺激。王后产生的物质喂养幼虫能够抑制生殖型个体的发育。在蜜蜂中，劳工等级是生殖雌体发育期中一个抑制期，即暂停性成熟。

与蚂蚁、蜜蜂和黄蜂不同，白蚁群体的首领是一对配偶——王和王后——它们通过有性生殖生产全部工蚁。白蚁的工蚁有雄雌两性，但都不能性成熟，除非蚁王或蚁后之一死亡。

膜翅类社会的亲缘系数

膜翅类有单倍二倍体性决定机制(见第11章)。工蜂是全部由受精卵产生的雌性(图12.18)。雄性由未受精卵产生，出现在群体中是为了生殖(雄蜂)，它们离开群体去寻找配偶。单倍二倍性决定系统在昆虫社会内

造成亲缘系数的强烈不对称性(表12.1)。特别是，一个雌性工蜂与雌性同胞的亲缘系数是0.75，而与雄性同胞仅是0.25。蜂后自己与儿子和女儿有同样的亲缘系数(0.50)，所以蜂后对于后代的性别可能是相当含糊不清的，特别是当种群中繁殖个体的性比几乎相等时。同胞中亲缘系数的偏离，意味着全雌工蜂间的合作，很可能大于雄蜂的合作，或者，特别是大于混合工蜂间的合作。这可能解释为什么膜翅目昆虫社会的工蜂全部是雌性，和为什么生殖个体的后代通常偏向于雌性，根据加权原则大约是3:1。而且，当一个雌性工蜂能够帮助抚育的雌性比雄性生殖个体还多时，它自己的广义适合度实际上可能更高，高于养育相同雄雌组成的自己后代。正是在这些不寻常的情况下，不育等级能够进化就不再令人吃惊了。

社会性昆虫中的行为关系代表了社会组织连续体的一个极端，连续体从单独生活的动物直到由复杂行为组织起来的大繁育群体。所有行为无论怎样复杂，都在使受其影响的个体及其近亲间的收益和耗费相平衡。同形态学和生理学一样，行为也是受遗传因素的强烈影响，因此，也经受着自然选择的进化修饰。因为个体在社会环境中相互作用和个体在种群中的利益，可

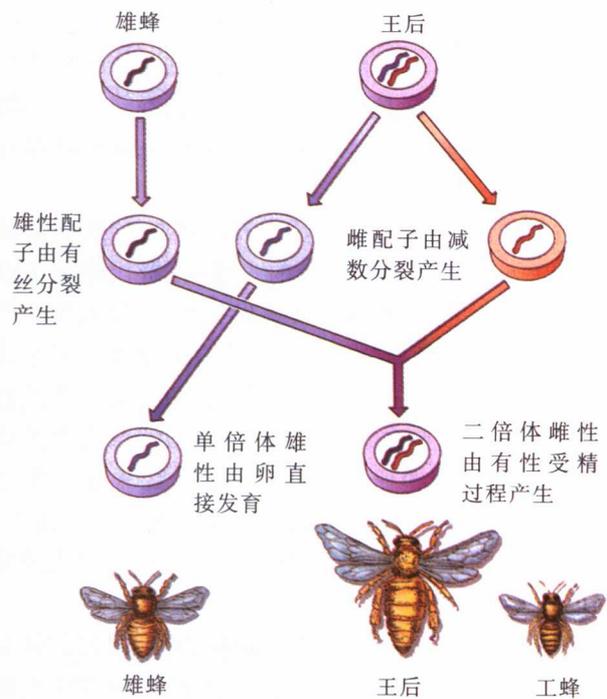


图12.18 膜翅目昆虫有单倍二倍体性决定系统。王后可以决定后代的性别，用储藏的精子使卵受精，产生二倍体雌性(工蜂)，或者不给卵受精，产生单倍体雄性(雄蜂)

能相互一致或互相冲突,所以行为的进化很复杂。了解动物社会中社会冲突的进化过程,一直是生物学中最具挑战性和最重要的问题之一。

表 12.1 真社会性膜翅目昆虫中,雄体和雌体及其亲属的血统身份概率

血统身份的概率	雄性	雌性
母体	0.50	0.50
父体	0.00	0.50
兄弟	0.50	0.25
姐妹	0.25	0.75
儿子	0.00	0.50
女儿	1.00	0.50



总结

1. 种群中家庭成员之间及无亲缘关系个体之间的相互作用对于选择所施加的影响,为社会行为的进化修饰提供基础。

2. 领域性是保卫领土或资源以防止其他个体入侵的特性。当所获得的资源是有收益且能够保卫时,动物就有很大可能去维护其领域。

3. 优势等级结构是在社会群体中按照等级序位对个体进行排序,通常是在社会竞争中通过直接对抗建立的。因为等级序位普遍受到重视,所以优势关系可以减少群体中的冲突。

4. 生活在大群体中可以给个体带来利益,使它们更容易发觉和防御捕食者或者更加有效地获得食物。当群体成员的收益超过竞争花费时,群体就形成了。

5. 社会行为的奇特表现是包括一个供体和一个受体。当相互作用对两者都有收益时,这个行为叫做合作;当供体有收益,而受体要付出代价,这个行为就是自私行为;当受体有收益,而供体要花费就是利他行为。

6. 种群中利他行为的存在问题已经以亲缘选择来解释。当一个个体与一个亲属相互作用时,由于自己的一部分基因被共同祖先同时遗传给亲属,因此它影响自己基因型那部分适合度。

7. 广义适合度表示一个行为的供体收益(或花费)加上由亲缘系数调整后的受体收益或花费。在同胞兄弟姐妹相互作用的情况下,同胞间的亲缘系数是0.5,选择有利于任何利他行为,因为利他行为的供体花费低于受体收益的一半。

8. 通常,合作行为和利他行为在社会群体中的分布,对于个体间亲缘程度很敏感。

9. 对策论分析,例如鹰-鸽博弈,表明合作行为在非亲属间不能进化,即使在纯合作性社会群体中个体的平均收益超过了个体通过对抗和竞争所获得的收益。原因是合作行为不是一个进化稳定对策,而能够被自私的欺骗者所侵入。

10. 亲代和子代之间在最佳亲代投入上可能产生冲突。在亲体眼里,所有兄弟姐妹都是遗传上等同的,但是兄弟姐妹彼此之间在遗传上的亲缘关系只有1/2。因此,后代个体更喜欢在个体间有不等的亲代投入,即使由此引起亲体适合度下降。

11. 社会性昆虫(白蚁、蚂蚁、黄蜂和蜜蜂)生活在扩大的家庭群体里,其中大多数后代是留在群内的不育工蜂(蚁),通过养育有生殖能力的同胞提高母体适合度。

12. 膜翅目的单倍二倍体的性决定机制,是由于雌体与姐妹有3/4的亲缘关系,但是与兄弟只有1/4。这种偏离可能对于蚂蚁、蜜蜂和黄蜂群体中全雌性工蜂(蚁)做出了贡献,也对生产比雄性更多的雌性作了贡献。

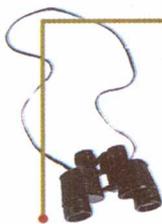
生态学实践

检验你的知识

愤怒的蚂蚁

有许多种社会性昆虫,群体有一个以上王后,它们常常不是近亲。在这种场合下,工蚁的亲缘关系程度,平均有很大降低。而且,利他特征的亲缘选择强度还不足以维持群体内的和平。实际上,这种多王后社会群体存在的全部事实暗示,王后控制着卵向各种等级型的发育。不然,雌性后代就可能通过性成熟和进行生殖而增加其广义适合度。

火蚁(*Solenopsis invicta*)是美国南部的一种有害引入物种。它有两种群体。一种群体型只有一个王后,而另一种群体型能够具有上百个王后,其中每个王后



只产少数卵。这些群体产较小的工蚁和许多性成熟的雌体,或者新王后。新群体由没有亲缘关系的王后建立,并且能够接纳从群体外来的新王后,这对于膜翅目(蚂蚁、蜜蜂和黄蜂)而言是令人惊讶的。这两型群体都生产繁殖的成体,其中一些成体在其出生群体外交配,或者可能继续前进并加入到别的群体。

对另一引入种阿根廷蚂蚁的近期研究说明亲缘关系如何对进攻和入侵产生影响。这个种在大约100年前从南美引入美国,并且已经取代了若干种当地土著蚂蚁。显然引入种群经历了降低物种遗传多样性的遗传瓶颈。Tsutsui等(2000)测量了7个基因位点的遗传多样性,发现其多样性大约是发源地阿根廷蚂蚁种群的一半左右。蚂蚁通常主动进攻非亲缘个体,但是容忍亲缘个体。因为在美国的阿根廷蚂蚁遗传上相当一致,所以来自不同群体的个体不能识别其群体差别,并且彼此合作。因此,阿根廷蚂蚁可能形成相互连接的群体网。这可能帮助解释,为什么它们能如此有效地共同行动中替代了土著蚂蚁物种。

检验你的知识

1. 了解蚂蚁的遗传和行为能为我们人类提供什么?

2. 访问 <http://www.whfreemam.com/ricklefs>, 进入 Practicing Ecology 读 Tsutsui 等的文章。在美国、智利、百慕大群岛(北大西洋西部群岛)和阿根廷等多个地理位置研究蚂蚁的目的是什么?

3. 讨论从 Tsutsui 等的文章引用的图 12.19。进攻是如何测定的? 进攻与亲缘程度的关系怎样?

4. 关于在美国的阿根廷蚂蚁种群的种内进攻行为,作者得出了什么结论?



推荐读物

- Clutton-Brock, T. H., M. J. O'Riain, P. N. M. Brotherton, D. Gaynor, R. Kansky, A. S. Griffin, and M. Manser. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284: 1640-1644.
- Dugatkin, L. A., and H. K. Reeve (eds.). 1998. *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford University Press, New York.
- Elgar, M. A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: A critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* 64: 13-33.

- Emlen, S. T., P. H. Wrege, and N. J. Demong. 1995. Making decisions in the family: An evolutionary perspective. *American Scientist* 83: 148-157.
- Gordon, D. M. 1995. The development of organization in an ant colony. *American Scientist* 83: 40-57.
- Hammerstein, P., and S. E. Riechert. 1988. Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of the spider *Agelenopsis aperta*. *Evolutionary Ecology* 2: 115-138.
- Heinrich, B., and J. Marzluff. 1995. Why ravens share. *American Scientist* 83: 342-349.
- Honeycutt, R. L. 1992. Naked mole-rats. *American Scientist* 80: 43-53.
- Ketterson, E. D., V. Nolan, Jr., M. J. Cawthorn, P. G. Parker, and C. Ziegenfus. 1996. Phenotypic engineering: Using hormones to explore the mechanistic and functional bases of phenotypic variation in nature. *Ibis* 138: 70-86.

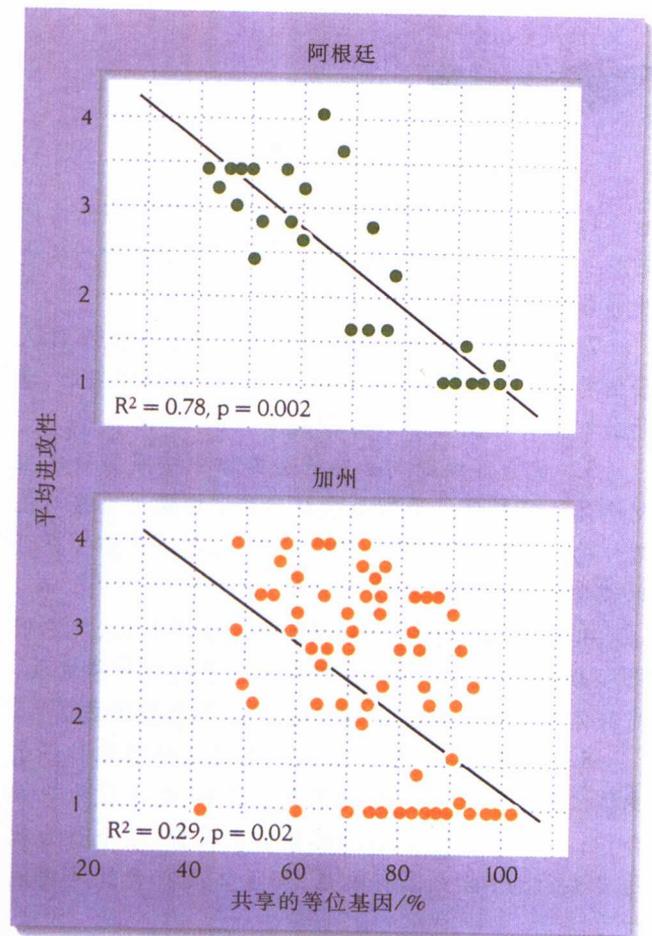


图 12.19 巢间进攻与其遗传相似性的关系。巢间的进攻用行为分析法鉴定,把行为分为从1(无进攻)到4(高进攻)四个等级[引自 N. D. Tsutsui, A. V. Suarez, D. A. Holway, and T. J. Case, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 5948-5953 (2000)]

- Krause, J. 1994. Differential fitness returns in relation to spatial position in groups. *Biological Reviews* 69: 187~206.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: The group-size effect. *Animal Behavior* 49: 11~20.
- Mock, D. W. and G. A. Parker. 1997. *The Evolution of sibling Rivalry*. Oxford University Press, Oxford.
- Queller, David C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* 48 (3): 165~175.
- Seeley, T. D. 1989. The honey bee colony as a superorganism. *American Scientist* 77: 546~553.
- Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and S. H. Braude. 1992. Naked mole-rats. *Scientific American* 267: 72~78.
- Sinervo, B., and C. M. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380: 240~243.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14: 249~264.
- Trivers, R. L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, and T. J. Case. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 5 948~5 953.
- Wilkinson, G. S. 1988. Social organization and behavior. In A. M. Greenhall and U. Schmidt (eds.), *Natural History of Vampire Bats*, pp. 85~97. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Winston, M. L., and K. N. Slessor. 1992. The essence of royalty: Honey bee queen pheromone. *American Scientist* 80: 374~385.

(孙儒泳 译)

第 13 章 种群结构



种群的地理分布决定于生态上适宜的栖息地

种群内部个体的散布反映栖息地的异质性和社会相互作用

种群存在于异质性景观中

可用几种方法对种群大小进行估算

个体移动可保持种群的空间连接



栖息地破碎为小斑块是对种群稳定的主要威胁之一。随着砍伐森林、筑路和疏通河道,这种威胁正在全球各地发生。栖息地破碎的后果加重了个体移动和栖息地结构对种群动态的影响。

近年来,作为生态学一个新分支学科,景观生态学(landscape ecology)已开始着重于研究栖息地斑块的大小和排列如何影响个体活动、种群增长和调节以及种间相互作用的问题。植物和动物能否利用一个特定斑块取决于它们能否通过较为不利的栖息地到达那里。被隔离在破碎栖息地中的小种群因遗传多样性低和偶然环境干扰极易灭绝。

栖息地破碎还意味着任一特定地点都离栖息地边缘较近,这会带来很多后果,例如在亚马孙河流域,皆伐形成的100 m森林边缘,树木因失去周围植被的保护而更加暴露,导致植被变干旱并易受强风破坏。这种边缘效应可造成每年每公顷多达15 t的树木生物量损失(图13.1)。

景观结构的重要性已越来越为世界各地的人们所认识。在美国东部和中西部大部分地区,森林破碎已使很多森林鸟类与寄生的褐头牛鹂接触,褐头牛鹂把卵产在这些鸟类的巢中,降低了这些鸟类的生殖成功率。褐头牛鹂喜欢栖息在开阔的农地和田野,但常进入林地边缘寻找寄主鸟巢。在南伊利诺斯300 m森林边缘内黄腹地莺鸟巢的寄生率高达60%,深入森林1km以上,这种边缘效应仍明显可见(图13.2)。包括很多小啮齿动物在内的鸟巢捕食者通常只在田野捕食,一般不会冒险进入森林深处;然而在严重破碎的景观中它们可以捕食更多的鸟卵和幼鸟的比例。结果造成北美东北部一些森林鸟类种群数量明显下降。

栖息地破碎是威胁种群稳定的众多因素之一。综观全局,大多数生物种群都已生存了几千年甚至几百万年。现在引起人们极大关注的是其中很多物种正面临灭绝的威胁。为了了解为什么会



种群的地理分布决定于生态上适宜的栖息地

所谓种群分布(distribution)是指种群所在的地理范围。适宜栖息地的存在与否常常决定着种群分布的范围,虽然其他因素如竞争者、病原物和散布障碍等也有一定影响,正如第5章已讨论过的那样,槭树在美国和加拿大的分布主要受它所能忍受的自然条件限制,当然,槭树不可能出现在大西洋边缘以东的地方,向西分布受干旱限制,向北分布受寒风限制,向南分布则受炎夏限制(见图5.3)。对槭树来说,适宜栖息地大都存在于世界其他地区,特别是欧洲和亚洲,那里生活着槭树的近缘种,而槭树本身也已被成功地移植在那里。这个特殊树种虽然是在北美进化出来的,但其自身却没有机会在这些地区定居。

长距离散布的障碍常限制种群的地理分布范围,当引入物种成功地进入一个新区域时这一点就会看得很清楚。例如:有人于1890和1891年在纽约附近释放了160只欧椋鸟,他的愿望是把莎士比亚著作中提到的鸟都引入新大陆。在60年内,欧椋鸟种群的分布范围已超过了300万 km^2 ,从东海岸一直延伸到西海岸。这种引入工作同人类的移居一样古老。原始人类把狗带到了澳大利亚,波利尼西亚人使猪和猫遍布太平洋的

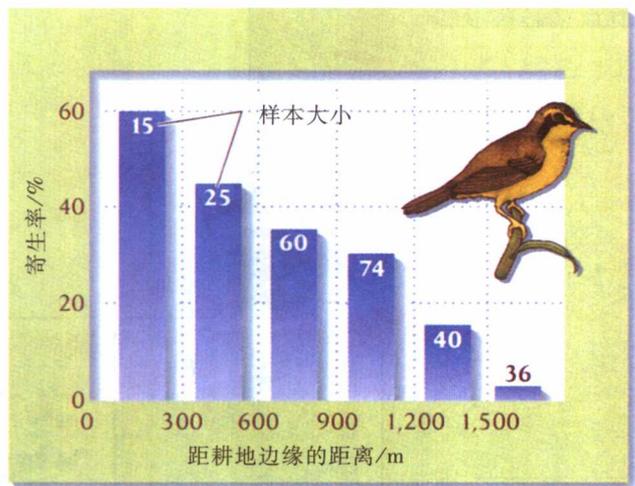


图 13.2 栖息地破碎影响种群动态。黄腹地莺鸟巢被褐头牛鹂寄生的寄生率随距离耕地边缘的远近而有所不同[引自 S. F. Morse and S. K. Robinson, *Conserv. Biol.* 13:327-337(1999)]

图 13.1 栖息地破碎使生物更加靠近适宜栖息地的边缘。森林转变为牧场后在巴西马瑙斯附近出现的雨林斑块。斑块边缘树木的死亡率因干燥和风力破坏要比整片森林中部的树木高很多倍(感谢 Eduardo M.Venticinque, National Institute for Research in the Amazon)

发生这种情况以及为此应该做些什么,我们就必须了解环境改变是如何影响种群结构和动态的。

种群(population)是某一特定地区内同一物种个体的集合。每一种群都生活在适宜栖息地的很多斑块内。种群的个体数量决定于栖息地内的食物供应量、捕食率、营巢地的可得性和其他生态因素。

在自然条件下,栖息地是以不同栖息地斑块的镶嵌体存在的,例如稀树草原内的片片林地,山的南坡干燥并布满灌丛,而相邻的北坡则较为潮湿并被森林覆盖。适宜栖息地呈斑块状分布意味着很多种群都被分割为许多小的亚种群。与同质栖息地相比,个体在亚种群之间的移动频次较低。

种群结构(population structure)是指适宜栖息地内个体的密度和空间间隔以及每个年龄组内个体所占的比例。交配体制和遗传变异也是种群结构的一部分,下章将会介绍。

种群表现为动态行为(dynamic behavior),因出生、死亡和个体移动而随时间不断变化,这些过程受个体与其环境和与另一个体相互作用的影响,对种群动态的了解也有助于说明群落结构和生态系统功能并使我们注意和解决一些问题,如一个种群能否在一个栖息地中维持下去?种群如何影响能量流和对生态系统内的物质循环有何贡献?种群层次是生态学研究的重点之一。

各个小島。后来,森林经营者为了得到木材和薪材而把快速生长的桉树和松树移植到了世界各地。其他物种是被人类的运输工具带来带去的,它们隐藏在运送的货物之中或附着在船身上,这些移居种在新到达的陆地和水域中常能生活得很好,这些被引入的物种常能得到广泛散布,在新栖息地的数量也比原来的自然种群多。后面我们还会更详细地谈到这些入侵生物,但它们在很多地方都能够成功定居更进一步说明了种群散布中障碍物对限制种群地理分布的重要作用。

在种群的地理分布范围内,个体数量并不是在所有区域都相等。一般说来,个体只能生活在适宜的栖息地中,例如:槭树不能生长在沼泽、荒漠、新沙丘、新火烧地以及超出其生态忍受范围的其他各种栖息地。因此,槭树的地理分布区是由已占地区和未占地区拼接而成的。

气候、地形、土壤化学和土壤结构都会对一种多年生灌木 *Clematis fremontii* 的地理分布(图13.3)施加更细微的影响。气候,可能还有与相似物种的相互作用,把这种灌木的分布区局限到美国中西部少数地区。以 *riehii* 命名的 *Clematis fremontii* 的变种只生长在密苏里的杰斐逊城。在其分布区内这个变种只能生长在覆盖在裸露石灰岩上的干燥土壤中。地势和土壤质地的微小变化都会进一步把这种灌木限制在具有适宜温度、

营养和土壤结构的地点,而聚集在每一地点的植株大体上呈均匀分布状态。

重要的是要记住:一个种群的地理分布范围应当包括种群成员在整个生命周期内曾经占有过的所有地区。因此,鲑鱼的分布区不仅应当包括作为其产卵地的河流,而且应当包括广阔的海洋地区,因为它们是在海洋中生长和成熟,并从那里开始进行回归出生地的长途洄游(图13.4)。



种群内部个体的散布反映 栖息地的异质性和社会 相互作用

种群内个体的散布(dispersion)表明着个体之间的空间间隔(请记住dispersion和dispersal之间的区别,后者是指个体的移动,后面章节将详细探讨)。个体间隔格局的一个极端是集团分布(clumped distribution),即个体呈离散的群状分布;另一个极端是均匀分布,即每个个体与相邻个体都保持一个最小距离;在这两个极端之间是随机分布,即每个个体在匀质环境中的分布都与其他个体无关(图13.5)。

均匀分布和集团分布格局是因不同过程引起的,即使最常见的间隔也是源于个体之间的相互作用。自身与近邻保持最小距离将会导致均匀分布,例如一株植物如果与一个较大的邻居靠得太近就会被对方遮蔽,而且会加剧根系竞争,当这些植株枯死后,个体之间的间隔就会变得较为均匀(图13.6)。

集团分布可能是因为社会有结群倾向而引起,也可能是由资源分布和子代有留在亲代身边的倾向引起。鸟类常结成成群移动以保证成员安全。生活在树干下的蝶螈也显示出集团分布,这可能与枯死倒木的格局一致。树木也可能因进行营养繁殖或种子缺乏散

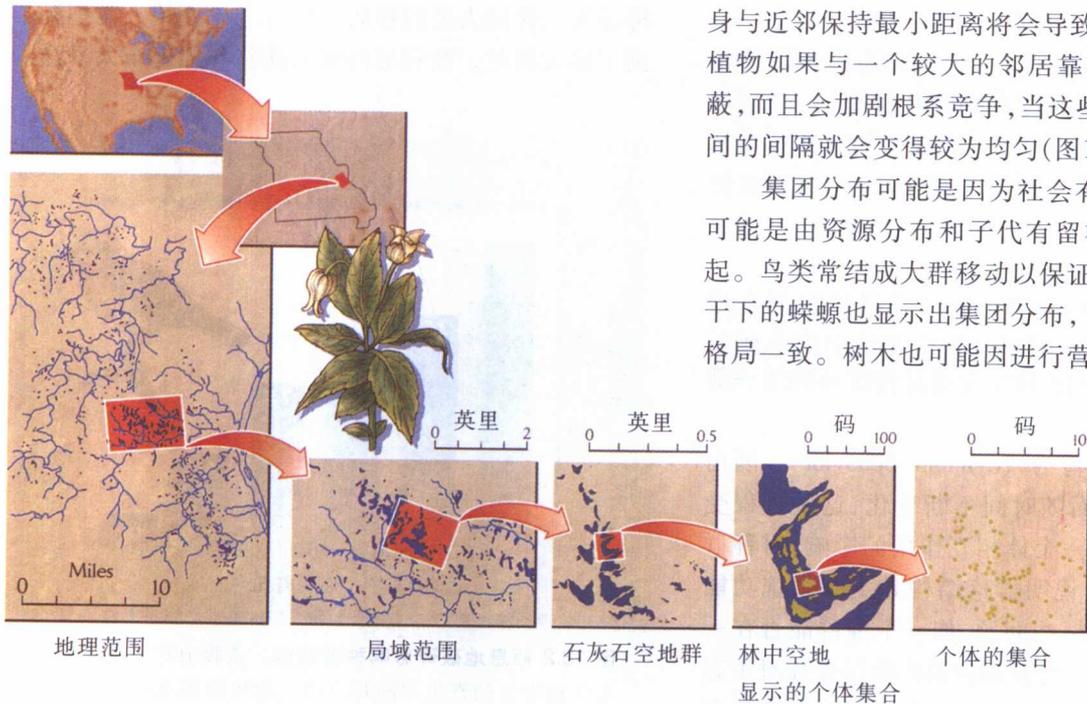


图 13.3 在种群的地理分布区内只有适宜的栖息地才会被占有。在密苏里中西部不同的绘图尺度揭示了一种灌木 [*Clematis fremontii* var. *riehii* 地理分布格局的等级性(引自 R. O. Erickson, *Ann. Mo. Bot. Gard.* 32: 416~460(1945))]

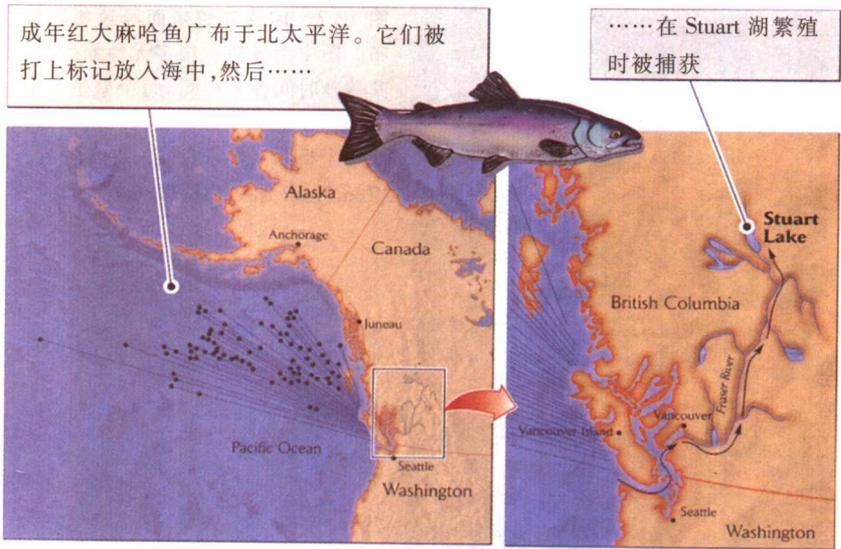


图 13.4 迁移扩大了种群的地理分布区。红大麻哈鱼 (*Onchorynchus nerka*) 先是在阿拉斯加湾到处漫游觅食, 然后便逆河迁移至出生地繁殖, 产卵地包括 Stuart 湖, 距 Fraser 河口上游 1000 多 km [引自 C. Groot and T. P. Quinn, *Fishery Bull.* 85(1967)]

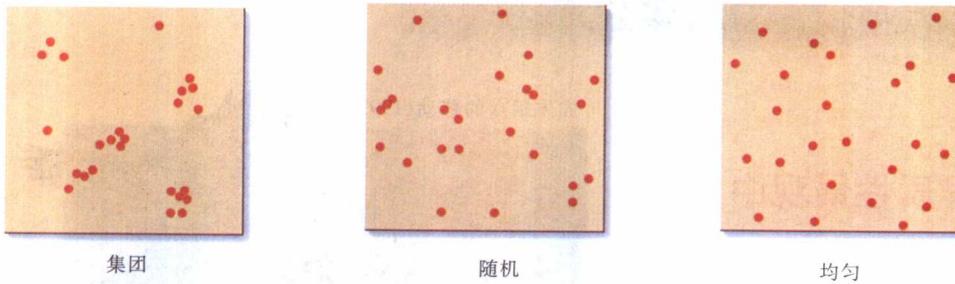


图 13.5 散布格局描述个体之间的空间间隔。种群可以是集团分布、随机分布或均匀分布

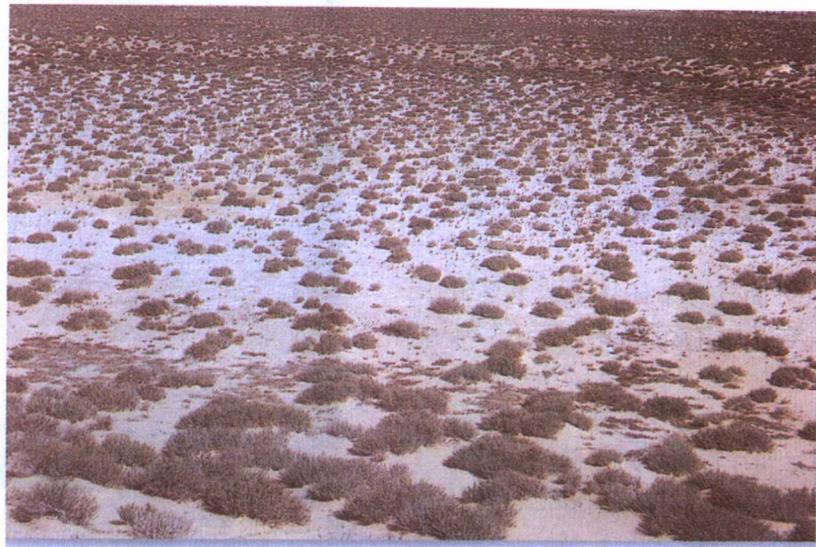


图 13.6 均匀分布是因个体间的相互作用而引起。墨西哥 Sonora 的荒漠灌丛因竞争土壤水分而表现为均匀分布

播能力而表现为集团分布(图13.7)。

最后, 在缺乏社会拮抗和相互吸引的情况下, 个体便可能表现为随机分布, 即每个个体的分布都与群中其他个体的分布无关。

网上
更多

对非随机分布的统计学检验。3种分布型: 集团分布、均匀分布和随机分布, 可以通过波松分布进行比较而加以区分。

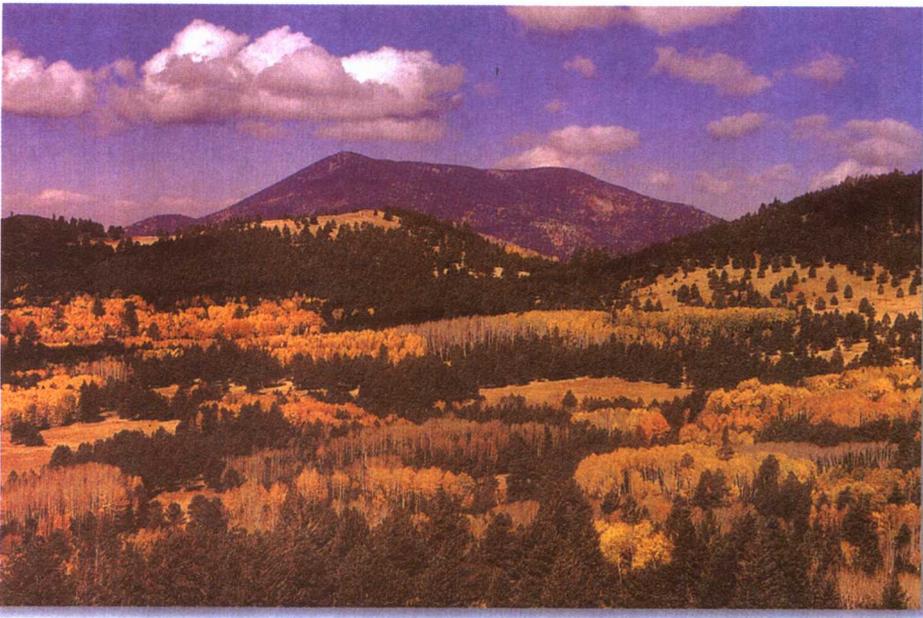


图 13.7 因营养繁殖而导致集团分布。图中为杨树的很多无性繁殖系，其落叶时间各不相同。每个繁殖系中的每株树都发生自一个共同的根系，而这个根系又是来自同一株实生苗。(Tom Bean 摄/DRK Photo)



种群存在于异质性景观中

自然界是极其多变的。地域广大又完全一样的同质栖息地可以说不存在的。而我们实际看到的自然界则是栖息地斑块的一个镶嵌体。对任一特定物种来说，有些斑块适合生存，而另一些则不适合。结果，大多数种群都被分成许多亚种群，组成亚种群的个体则生活在适宜栖息地的同质斑块内，亚种群之间靠不利栖息地隔离。

不利栖息地有可能成为个体移动的重要障碍，但可能不会，这要看亚种群之间的距离、间隔环境的性质和物种的活动能力了。正如图13.8所显示的那样，在南佛罗里达，成年蜗鸢为了获取食物和生殖场在其所利用的湿地之间自如穿行，因此，虽然其栖息地呈斑块状分布，但由于其活动能力极强，可以把所有蜗鸢个体联合成一个单一种群。

与此相反，分布在澳大利亚西南产麦区的树栖澳大利亚壁虎 (*Oedura reticulata*) 只能栖息在呈小斑块状分布的天然桉树林中(图13.9)。与蜗鸢不同的是，被农地分隔开的适宜栖息地斑块彼此相距1~20km，但它们无法穿越这个距离，因此只能以互无联系的亚种群形式存在。在这一景观中，栖息地斑块的大小是0.4~5hm，33~570株桉树维持着12~430只澳大利亚壁虎的生存，

成体蜗鸢的移动(1992-1993)

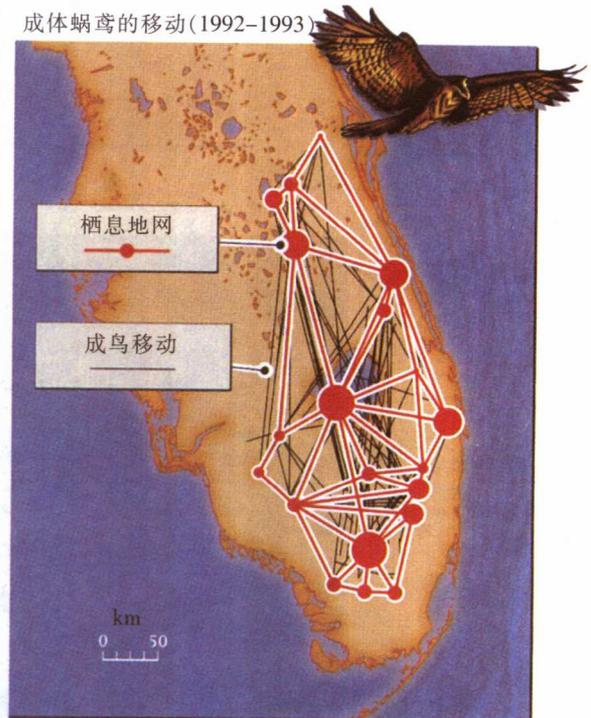


图 13.8 依靠在栖息地斑块之间移动形成完整的种群。黑线代表(无线电跟踪)蜗鸢 1992-1993 年在南佛罗里达湿地之间的移动。红线和点(大小与适宜栖息地面积成比例)是简略显示湿地蜗鸢种群之间的相互联系(根据成年亲鸟移动情况记录)[引自 R. E. Bennetts and W. M. Kitchens, U. S. Geol. Surv./Biol. Res. Div., Tech. Rep. No.56(1997)]

靠直接观察很难知道在亚种群之间没有个体交流，然而在亚种群之间存在的遗传差异却可以表明，其中很

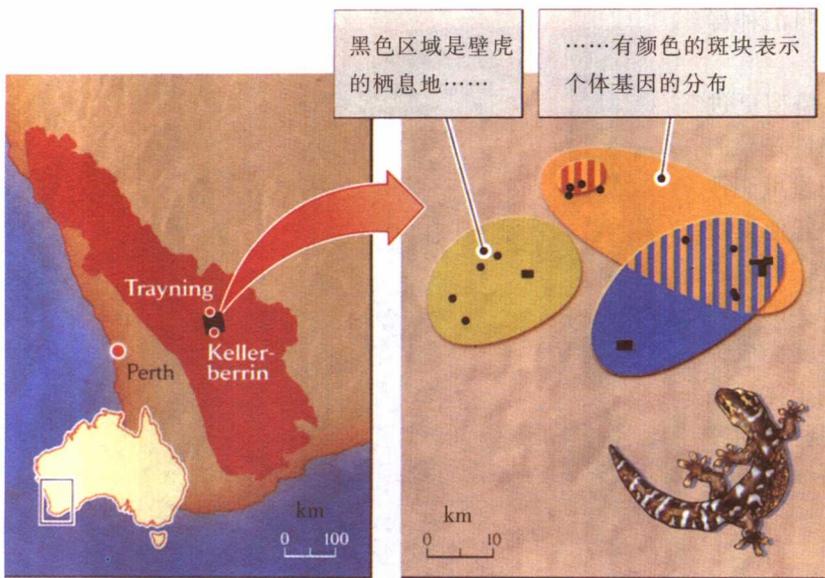


图 13.9 生活在隔离的小栖息地斑块中种群之间的遗传差异表明在这些种群之间缺少个体交流。自澳大利亚西南部小麦产区被用于农地一个世纪以来，澳大利亚壁虎亚种群就被隔离在小栖息地斑块中。亚种群之间的遗传差异表明个体在亚种群之间很少移动[引自 S. Sarre, G. T. Smith, and J. A. Meyers, *Biol. Conserv.* 71: 25~33 (1995); S. Sarre, *Mol. Ecol.* 4: 395~405 (1995)]

多个体之间已丧失了遗传变异性。这表明个体在各栖息地斑块之间几乎没有移动,下一章将更详细地探讨。

自然界的斑块性导致产生了3种群模型,其中之一是集合种群模型(metapopulation model),认为种群是由一组亚种群组成,这些亚种群占有一特定栖息地类型的很多斑块,之间偶尔发生个体交流。间隔栖息地指的是栖息地基质(habitat matrix)。它只被看成亚种

群之间个体移动的障碍(图13.10a)。

第二个模型是源-汇模型(source-sink model),假定在适宜栖息地的各斑块之间存在质量差异,在资源丰富斑块中产生后代数量多于种群补充所需要的量,因此多余的后代就会迁往其他斑块,这样的种群就叫源种群。在栖息地条件较差的斑块,种群是依靠外来个体的迁入而得到维持。因为它所产出的后代数量太少,

(a)集合种群模型

(b)源-汇模型

(c)景观模型

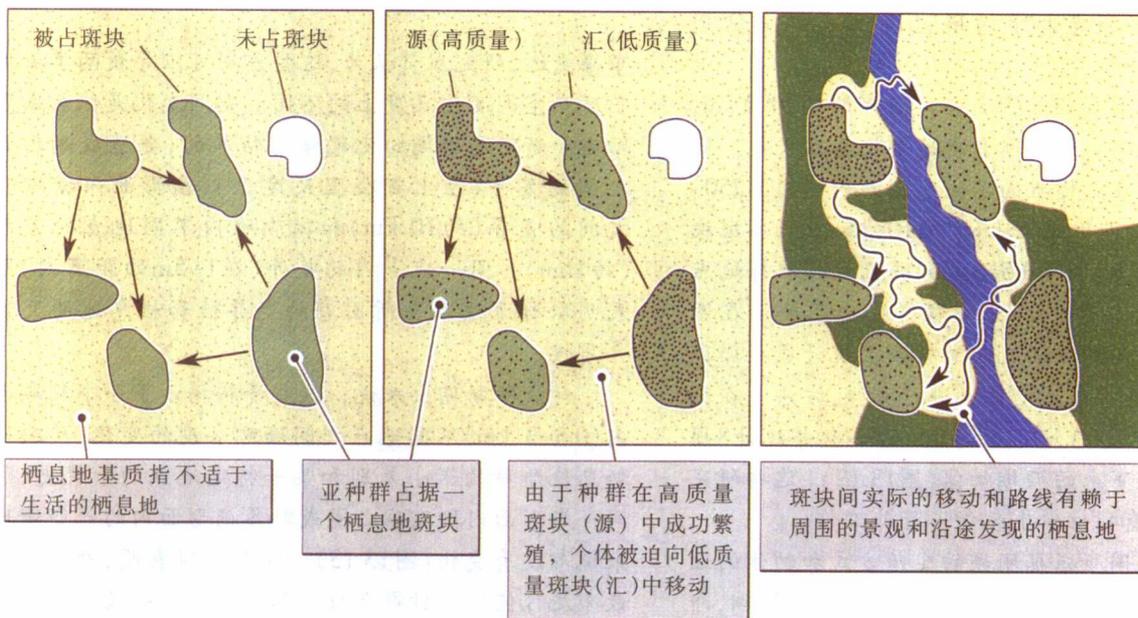


图13.10 种群结构模型随栖息地斑块质量及环境间隔基质的变化而不同。(a)该集合种群具有6个适宜栖息地斑块,其中5个被占有;(b)栖息在高质量斑块中的种群(源种群)会产生过量后代,多余后代将会迁入较差的斑块,那里的种群是生殖力较小的汇种群;(c)将此集合种群覆盖在某一景观之上,该景观是很多不同栖息地类型的镶嵌体,它影响着个体在斑块之间的移动路径(如箭头所指)[引自 J. A. Wiens, in I. A. Hanski and M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*, Academic Press, San Diego (1997), pp.43~62)]

不足以弥补死亡造成的损失,这样的种群就叫汇种群(图13.10b)。

景观模型(landscape model)比集合种群模型更进了一步,它考虑到了栖息地基质内栖息地质量差异的效应(图13.10c)。因此,一个栖息地斑块的质量可能被附近栖息地的性质所改变。例如:当景观中其他斑块可以提供各种资源时(如安全栖地、筑巢材料、传粉者或水等),栖息地质量就会得到改善。其他种类的相邻栖息地如果隐藏有捕食者和病原物,很可能就会成为一个严重的不利因素。栖息地基质也能影响个体从一个亚种群向另一个亚种群的迁移。显然,有些移动路线比其他路线更具有吸引力,因为沿这条路线可以遇到各种栖息地类型。

生态学家在野外

珊瑚多度的变化尺度和大堡礁的恢复

正如蜗鳶和澳大利亚壁虎所显示的那样,栖息地变化对种群结构的影响取决于与个体活动能力有关的尺度,然而,测定种群的空间变化是很困难的。Terry Hughes及其同事在澳大利亚詹姆斯科克大学的研究展示了解决这个问题的方法。

大堡礁沿澳大利亚亚热带太平洋海岸绵延2000 km,研究人员对大堡礁周围珊瑚多度的变化甚感兴趣。他们把取样地点设在大堡礁的不同扇形面内(间隔250~500 km)的不同珊瑚礁斑块上(间隔10~15 km),各斑块上有不同取样地点(间隔0.5~3 km)并且在各取样地点重复取样(相距1~5 m)。这一取样安排已展示在图13.11中。每个地点都在10 m长的样条上统计成年珊瑚的数量,对新定居下来的幼体也进行取样,方法是在珊瑚礁上放置至少1000个11cm×11cm的平盘并统计8周内平盘上定居下来的珊瑚幼体(图13.12)。这些研究规模很大,总共有41位学生参加了野外工作。

Hughes及其同事根据珊瑚的生殖方式和幼体的散布方法把珊瑚分成了两类,第一类是所谓产卵珊瑚,即直接把精子和卵释放到海水中,其幼体在定居下来之前要在水中生活一周或更长时间;第二类珊瑚是所谓产幼珊瑚,其生殖方式是把已充分生长的幼体释放到海水中,它们很快便能定居下来。产卵珊瑚的幼体能散

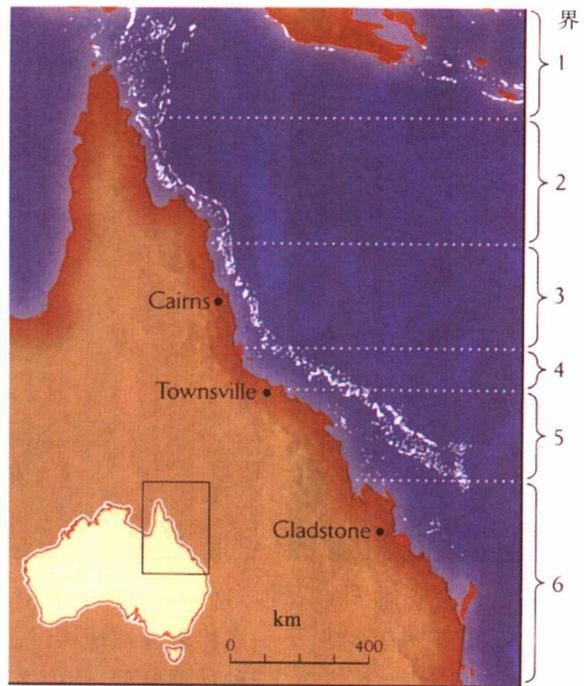


图 13.11 在不同尺度上可测定珊瑚空间格局的变化。取样站分布在大堡礁扇形面内,用来测量珊瑚空间格局的变化,取样站设在扇面中不同的珊瑚礁斑块上,并在每一斑块上设不同的取样地点[引自 T. P. Hughes, A. H. Baird, E. A. Dinsdale, N. A. Moltschaniwskyj, M. S. Pratchett, J. E. Tanner, and B. L. Willis, *Nature* 397:59-63(1999)]

布得更远,研究人员认为,这些差别可以导致两类珊瑚多度在空间变化尺度上的不同。空间变化是依据成熟珊瑚和新定居珊瑚的变化量来估算的,会造成扇形面之间的差异(在上百公里尺度上)、扇形面内珊瑚礁之间的差异(约10 km)和珊瑚礁内不同地点的差异(约1km)。同一地点内的差异(在1~5m的距离内)则表明取样方法本身所固有的变异性和栖息地的天然异质性。

对成年珊瑚虫来说,这些资料揭示了一个珊瑚礁内(0.5~3 km)不同地点之间珊瑚多度的变化,反映出栖息地质量的微小差别和某一特定地点的干扰史,但同一扇形面内珊瑚礁之间或对各扇形面内的产卵珊瑚来说却没有变化(图13.13)。这些发现表明,幼体期的散布足可使珊瑚种群在数十到数百公里的尺度上保持一致,但其他过程则会在较小的尺度上影响珊瑚的多度。产幼珊瑚成体在各扇形面之间的明显变化反映了这样的一个事实,即南部3个扇形面内产幼珊瑚的多度(每10 m样线6~11个个体)比北部扇形面内产幼珊瑚

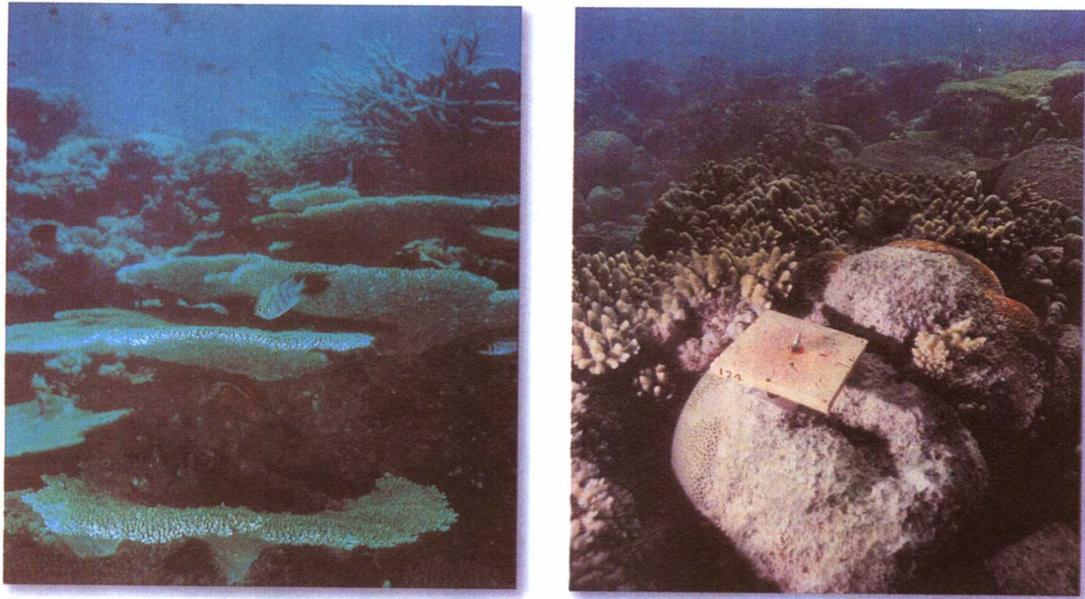


图13.12 生态学家利用各种取样方法测定种群的空间变化。大堡礁图片展示了取样地点的位置(左)和一个安置好的盘子(右)(感谢 T. P. Hughes)

的多度(每10 m样线1~5个个体)大得多。

就产卵珊瑚来说,幼体定居的变化格局与成年珊瑚明显不同,成年珊瑚的变化大都是发生在各扇面之间(图13.13)。研究期间在2和3扇形面内新定居的珊瑚数量特别多(每个平盘38~41个),而在其他扇形面内则较少(每个瓷平盘不足15个)。产卵珊瑚的新定居者

和成年个体在空间变化上的差异可能说明存在一些影响珊瑚定居后存活的因素。研究者的结论是:即使在新定居者密度很低的条件下,珊瑚幼体的产出和散布也足以使其分布到大堡礁的所有部分。其后,局部的生态过程有可能使成年珊瑚的多度与整个大堡礁成年珊瑚的平均多度不同。

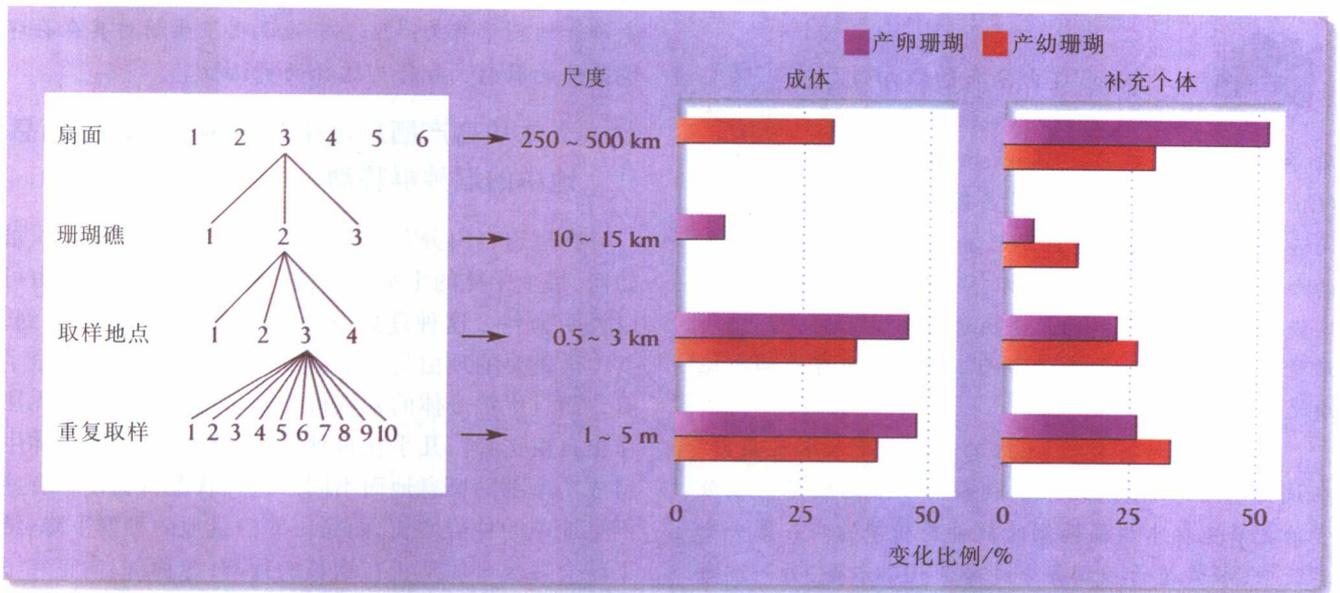


图13.13 成年珊瑚和新定居者多度在不同空间尺度上变化。成年珊瑚密度的差异主要表现在小空间尺度上,而新定居珊瑚之间的差异也可表现在距离250~500 km的扇形面空间尺度上[引自T. P. Hughes, A. H. Baird, E. A. Dinsdale, N. A. Moltschanivskyj, M. S. Pratchett, J. E. Tanner, and B. L. Willis, *Nature* 397: 59~63(1999)]

理想自由分布使种群密度与栖息地质量相匹配

对于生活在哪儿和不生活在哪儿,很多生物都有行为决策能力,这些决策的依据是栖息地的固有质量和已生活在那里的其他个体数量。随着一个栖息地斑块中的竞争者数量的增加,这个斑块对新来者的吸引力就会下降,例如:一只雄鸟如果已经有了配偶,那么它的领域对其他雌鸟的吸引力就会减小(见第11章)。已被占有斑块内的资源量通常比未被占有斑块内的资源量少;此外,与其他竞争个体发生行为冲突时往往会付出很大代价。

每个个体都应当在许多斑块之间进行选择,以便使自己能获得最大的资源量。可以想像有这样两个斑块,其中一个比另一个含有更多的资源。首先,一个个体应当选择质量较高的斑块,但是随着斑块内种群的建成,这个斑块的质量明显下降,当斑块内的资源被逐渐消耗时,个体间的对抗和竞争就会加剧。在这种情况下,第二个斑块就会成为同样好的一种选择,此时,个体就应当均等地选择第二个斑块或第一个斑块(图13.14)。可见不管斑块固有的质量如何,种群内每个成员所利用的斑块质量都一样,这种结局就被称为理想自由分布(ideal free distribution)。

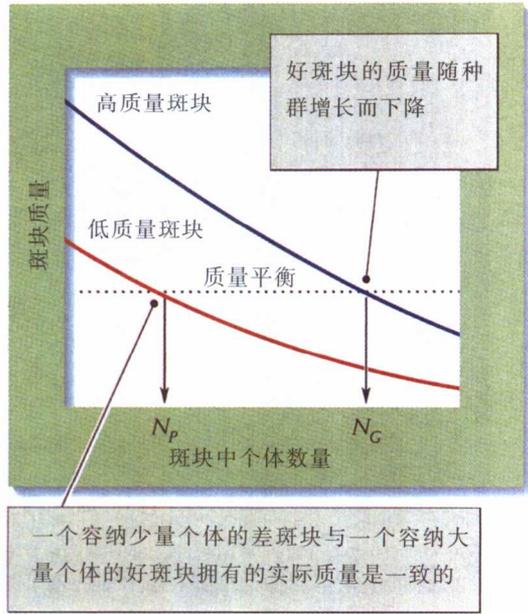


图13.14 在理想自由分布情况下,每个个体利用的斑块质量都是相同的。栖息地质量随着斑块内个体数量的增加而下降

率分别是每分钟30个和每分钟15个,其数量比为2:1,此后鱼的数量比例也刚好与此相符。当把水族箱两端的较好栖息地和较差栖息地调换位置时,鱼的数量分布也在大约5 min内发生逆转。至于它们是如何实现理想自由分布的尚不能确定,但作出这种行为选择的原因可能既与同食物相遇的概率有关,也与同一斑块内竞争者的数量有关。这些实验说明了生物对其生存环境条件的敏感性和行为选择的灵活性。

个体从高产栖息地中的源种群向边缘栖息地中的汇种群移动

在理想自由分布条件下不管占有斑块的固有质量如何,每个个体的生殖成功都一样。然而有很多理由可以说明为什么这种理想境界在自然界常常很难达到,其中最重要的理由是,个体不可能对斑块质量完全了解,而且优势个体的领域行为常会迫使从属个体无法作出自由选择。几乎在每种情况下田间测得的个体生殖成功率都随栖息地而不同。这种状况将会使在有些栖息地中的种群增长,而另一些栖息地的种群下降,结果就会造成个体从正在增长的种群(源种群)向正在下降的种群(汇种群)移动(见图13.10 b)。

在南欧有一种叫青山雀(*Parus caeruleus*)的小鸣禽,可在两种栖息地内繁殖,一种栖息地的优势树种是

生态学家在野外

一个实验种群的理想自由分布

理想自由分布的倾向性已在几项实验研究中得到证实,在这些实验中斑块的质量是可以控制的。Manfred Milinski用三刺鱼属(*Gasterosteus*)进行了一系列实验。在水族箱两端以不同速率递送鱼饵(水蚤),因此水族箱两边就被看成是两个斑块。由于该实验具备以下几个条件,因此有利于实现理想自由分布:(1)两个斑块的质量不同;(2)斑块质量随斑块内鱼数量的增加而下降;(3)鱼可在两个斑块之间自由移动。

在实验开始前大约3 h把饥饿的鱼放入水族箱内。在试验期间每隔20 s记录水族箱两端鱼的数量。投放食物之前鱼在水族箱两侧的数量是相等的。在第一个实验中,水族箱的一端每分钟释放30个水蚤,另一端每分钟释放6个水蚤,其数量比为5:1。5 min内,水族箱两侧鱼的数量也调整到了5:1,这正符合理想自由分布所作的预测。在第二个实验中,水族箱两端释放水蚤的速

表13.1 青山雀在落叶栎树林和常绿栎树林中种群密度和生殖力的比较

	栖 息 地	
	落叶栎树林	常绿栎树林
生殖密度(每 100 hm 鸟对数)	90	14
产卵日期(平均)	4月10日	4月21日
窝卵数	9.8	8.5
出巢率	0.60	0.43
每只亲鸟出巢幼鸟数	2.9	1.8
每只亲鸟可能的新增数	0.59	0.37
亲鸟死亡可能性	0.50	0.50
每亲鸟净生殖能力	+0.09	-0.13
种群类型	源种群	汇种群

引自: J. Blondel, P. C. Dias, M. Maistre and P. Perret, *Auk* 110:511~520(1993)

落叶的毛栎(*Quercus pubescens*),另一栖息地的优势树种是常绿的圣栎(*Q. ilex*)。比较这两个栖息地中青山雀种群密度和生殖成功率后发现,对青山雀来说,落叶栎树林栖息地优于常绿栎树林栖息地(表13.1)。的确,生活在落叶栎树林栖息地中的青山雀能繁育出很多幼鸟,如果这些幼鸟不散布出去的话,几乎可使种群数量每年增长10%。而生活在常绿栎树林栖息地中的青山雀,如果没有个体迁入的话,种群数量每年约下降13%。即使落叶栎树林中青山雀的密度是常绿栎树林中的6倍,青山雀也不会达到理想自由分布,因为各对鸟在落叶栎树林栖息地中的生殖成功率也比较高。曾利用遗传分析法测算在法国南部一些青山雀地方种群之间的移动,这些地方种群平均相距约10 km。发现从落叶栎树林迁入常绿栎树林进行生殖的幼鸟数(估计每年约2000只)比同一栖息地内相同距离各斑块之间的移动个体数高约100倍。



可用几种方法 对种群大小进行估算

种群的最终测定是估算它含有的个体数量。从管理和保护的观点出发,重要的是要了解引起种群大小变化的因素和种群大小的调节过程。这必须从了解种群个体数量的经验知识开始。

整个种群大小包括两个方面,即密度和面积。密度(density)的定义是每单位面积含有的个体数量,密度乘以种群所占有的面积就是整个种群的大小。

密度是如何测定的呢?当种群很小,特别是当种群中的个体可以被独一无二的标记物标记或可用无线电跟踪时(例如鸬鹚),就有可能计算出所有的个体。这一方法常被应用于濒危物种,特别是大型哺乳动物和鸟类(图13.15)。然而大多数种群包含的个体数量太多或分布范围太广,因此不可能统计所有的个体。如果是不能动的个体如植物和固着生活的海洋无脊椎动物,那么就可以统计已知面积样地中的个体数量来估算种群密度。局部密度乘以总面积就能推算出整个种群的数量。当个体在各地之间移动较快使研究者无法统计样地内个体数量时就必须采用其他方法。



图13.15 小种群可以靠个体标记计算种群大小。一只雌琵嘴鸭的喙上装了一个个体识别的标记物 and 一个小无线电发射器(R. E. Ricklefs摄)

用标记重捕法测算种群密度

测算动物种群大小的一个经典方法是从种群中捕获一些个体并加以标记,然后释放它们。等这些标记释放个体从捕捉和标记伤害中恢复过来并与种群其他成员均匀混合之后,再从种群中捕捉一定数量的个体。记录标记和未标记个体所占的比例。假定第二次取样中标记和未标记个体数量之比代表的是整个种群中两者的比值,那么据此可以计算种群大小。这种测算种群大小的方法就叫标记重捕法(mark-recapture)。

假设我们从小池塘中捕捞了20条鱼并用彩色鳍标记物进行标记。如果池塘中有 N 条鱼的种群,这个 N 正是我们想要知道的。在这20条标记鱼(M)被释放回池塘后,整个种群中标记鱼和未标记鱼的比例是 M/N 。当标记鱼与种群其余的鱼均匀混合之后,如果从池塘中捕捞 n 条鱼,其中就应当含有 M/N 比例的已标记鱼。过几天之后我们再捕捞50条鱼,其中6条鱼鳍上带有彩色标记。如果第二次取样中已标记鱼数用 x 表示,那 x 就等于取样数(n)乘以标记个体在种群中所占的比例(M/N),即

$$x = \frac{nM}{N}$$

在这个简单的关系中我们唯一不知道的变量是 N (种群大小),上述公式重排后得

$$N = \frac{nM}{x}$$

用这个公式能够计算出种群大小,经计算,这个小池塘中鱼种群大小是 $N=50(20)/6=167$ 。

种群的时空变化

由于种群密度是随时空而变化的,所以没有一个种群具有稳定结构,人们对种群的知觉取决于种群处于何时何处。对伊利诺斯麦长蝽(*Blissus leucopterus*)种群所作的长期记录已经表明了这一点(图13.16)。由于麦长蝽危害粮食作物,伊利诺斯州昆虫学家事务所和州自然历史研究机构认识到监测这种害虫种群的重要性,他们根据国家公布的作物受害报告对麦长蝽种群进行评估,这种评估要靠地方上关于种群大小与作物受害关系的研究加以校准。

现在考虑一下麦长蝽的数量问题,1873年当伊利诺斯大部分地区的作物受到麦长蝽危害时,在300 000 km²的大范围内每平方米约有麦长蝽1000头,合计总共

伊利诺斯州

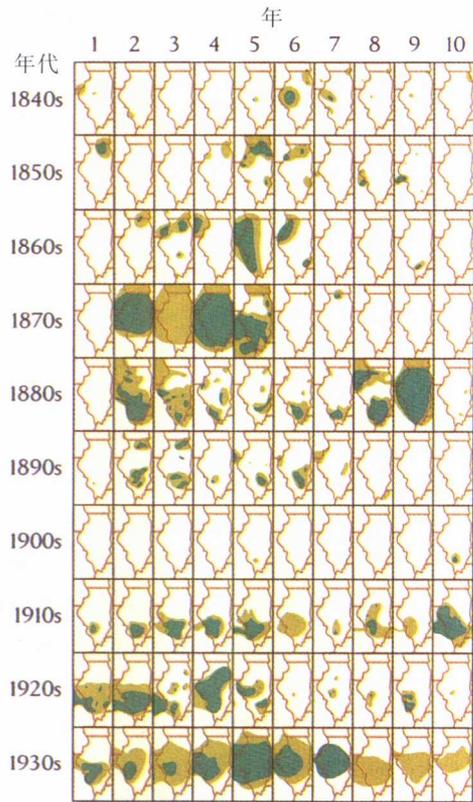


图 13.16 种群密度随时间和空间的变化。在伊利诺斯州,作物受麦长蝽危害的情况在 1840 年至 1939 年期间有很大变化,黄色表示害虫密度低,蓝色表示密度高[引自 V. E. Shelford and W. P. Flint, *Ecology* 24: 435~455(1943)]

有 3×10^{14} 头。与此形成对照的是,据农民报告,在1870年和1875年麦长蝽几乎没有造成什么危害。图13.16所揭示的正是麦长蝽种群数量的大起大落,它使得作物各年受害的程度极不相同。



个体移动可保持种群的空间连接

种群生物学家把种群内的个体移动称为散布(dispersal),指的是个体在各亚种群之间的移动,例如源种群和汇种群之间是迁出(emigration)和迁入

(immigration), 或者更一般的说法是迁移(migration)。当个体在种群内广泛散布的时候就会把不同亚种群动态联系在一起, 并使整个种群作为一个单一结构发挥作用与进化。当散布受到限制时, 种群的各个部分就会彼此独立地发挥作用。

测定个体散布, 特别是长距离散布需要对个体进行标记和重捕。野外工作很费力, 因为很难预测个体将会移动多远和朝什么方向移动, 因此工作必须在很大的范围内进行以便确保准确的移动取样。种群生物学家常常借助于简便的方法测定个体的散布, 测定自然种群散布的最初尝试之一是把发生可见突变而易于识别的果蝇(*Drosophila*)从一个地点释放后再测定它移动了多远。

测定个体在种群内移动的另一个实用技术是测量一生的平均散布距离, 表明的是个体从出生地到最终定居地(在这里发育成熟和进行生殖)的距离。以一生散布距离作为半径的一个圆就是一生散布面积, 这个圆将包括在它一生中种群内可能与其发生接触或交配的所有个体, 这些个体的数量被定义为种群的邻居容量(neighborhood size), 因此, 一生散布面积乘以种群密度就等于邻居容量。

网上
更多

关于个体散布的数学描述可用随机移动模型估算一生散布距离。

用脚环标记8种小型鸣禽的出巢幼鸟, 当其发育到生殖年龄时进行重捕, 重捕表明其一生散布距离平均为344~1681m, 密度为每平方公里16~480只, 邻居容量为151~7679只。在陆栖蜗牛(*Cepaea nemoralis*)的3个种群中, 一年后的散布距离是5.5~

10 m, 但因为种群密度大, 其邻居容量与鸟类相似, 为1 800~7 600只。在得克萨斯奥斯汀附近对刺蜥的标志重捕实验表明, 其平均一生散布距离为89 m, 邻居容量为225~270只。可见, 对不同动物种群来说, 其邻居容量比仅依据散布距离或种群密度所预期的更为相似。

在有关散布的大多数研究中, 主要信息来自个体离开种群内的一个释放点后所迁移的距离。其他观察也很有用, 特别是引入种群的扩散, 这种扩散只能靠种群边界以外个体的移动来实现。紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)种群60年间在美国几乎扩展了4 000 km, 以每年平均约67 km的速率进行扩散(图13.17)。对于小型鸣禽种群内的散布距离来说, 这些数字大大超过了前面报道所作出的估计。成年椋鸟倾向于每年在同一地区营巢, 所以最长距离的散布通常是由年轻鸟完成的, 而已建成的种群则起着种群扩展源的作用。此外, 向西部扩展的椋鸟的特点是生殖鸟在一个地区定居以前常在非生殖季节频频鸣叫。未标记幼鸟的这种长距离移动不可能发生在已建成的种群内。



总结

1. 种群分布是指种群的地理分布区, 一般说来它受适宜栖息地范围和阻碍散布的各种障碍限制。在种群分布限度内, 种群密度依栖息地质量的差异而有所不同。
2. 散布描述的是相对于种群中其他个体的个体间



图 13.17 有些种群能在其固有栖息地以外迅速扩散。美国的紫翅椋鸟借助于长距离散布已经大大向西扩展了它的栖息范围。阴影区代表紫翅椋鸟生殖区, 点代表前一年越冬记录。现在紫翅椋鸟种群已分布于美国各地 [引自 B. Kessel, *Condor* 55: 49~67(1953)]

隔。均匀分布源于个体间的相互竞争关系。集团分布源于个体在适宜栖息地中的聚集、亲子的空间接近或社会结群倾向。

3. 自然界的异质性会使大多数种群分为许多彼此间有个体迁移的亚种群。这样的种群称集合种群。

4. 生殖超过死亡的种群称源种群,个体从源种群向汇种群散布,如果没有个体迁入,汇种群单靠自身繁殖就无法得到维持。

5. 大量的适宜栖息地斑块及其周围的各种栖息地类型构成了景观,景观影响着适宜栖息地斑块的质量和个体在斑块之间的移动。

6. 在面临栖息地质量变化和自由选择栖息地的条件下,生物应当倾向于分布在资源易得的地方,这就是理想自由分布。因为种群密度增加会降低固有优质栖息地的质量,较差的栖息地最终也会被定居。理想自由分布是难以实现的,而且一些栖息地中的生殖成功率常常会高于其他栖息地。

7. 种群密度即单位面积内个体数量,反映着个体与环境的生态关系。整个种群的大小等于种群密度乘以种群所占有的面积。由于种群大小对生态学研究极为重要,因此已经提出了很多测算个体数量的方法,其中之一是标记重捕法。

8. 个体离开出生地的平均一生散布距离常被生态学家用来描述个体在种群内的移动。以平均一生散布距离为半径的圆是一生散布面积,圆内所包含的个体数量是邻居容量。邻居容量是表示一个个体可能与多少其他个体发生接触或交配的指数。对一些物种进行的测算表明,邻居容量在 10^2 至 10^4 数量级之间。

生态学实践

检验你的知识

繁殖体与气(水)流

正如你所知道的那样,植物不能站起来到处移动,这就意味着植物必须借助于各种方法使其繁殖体(种子和其他繁殖结构如小鳞茎)能在适宜的地方定居下来。进化产生了很多满足这一要求的结构和对策。例如内部含有种子的果实常常会吸引动物前来取食,随后种子就会随食物通过消化道再随粪便散布到体外。很多槲寄生植物的种子包被在黏性果肉中,当鸟类吃果实时,一些种子就会粘附在鸟喙上,当喙在树枝上擦抹时,种子和黏性的果

肉就会留在树皮上,这里正是槲寄生植物最适宜的定居地点。其他植物的果实生有倒钩或其他结构,可使种子牢牢附着在动物的毛皮或羽毛上。

很多植物无需动物帮助,而是借助气流或水流散布。枫树翅果上的“翅”可提供一定的浮力有助于种子随风散布。蒲公英的种子比枫树种子还小,它是靠类似降落伞的冠毛使蒲公英种子飘浮在空气中散布。椰子的种子很大,能在海水中飘浮很长时间,这对完成远距离散布是很重要的。广布于美国和加拿大的多刺仙人掌主要是进行营养繁殖。一小段茎折断后有很多传布方式,如附着在动物的毛皮上、滚落到山下、甚至在某些情况下当融雪涨满小河时可顺流而下。

对移动缓慢或一生都不会移动很远的生物来说,邻居容量比较容易确定,但对于水生生物来说,测算散布距离却是一件很棘手的事,因为水流可以把处于浮游期的生物带到很远的地方。西雅图国家海洋渔业管理局的Mary Ruckelshaus测算了大叶藻(*Zostera marina*)的邻居容量,这是一种多年生海洋开花植物,它的分布从潮间带到深达15 m的沙质海底,和其他开花植物一样进行有性生殖,花粉依靠在水面或水下漂浮从一朵花传送到另一朵花。从果实中释放出的种子则沉到水底,再由潮汐和海流散布。Ruckelshaus把专门设计的花粉捕获器放置在离花粉释放点不同距离的各个方向上来测定花粉的散布情况。该实验是在一个附近没有开花大叶藻的地方进行的,花粉释放后是在别处收集的。她是靠在离大叶藻斑块边缘越来越远的地方统计种子和实生苗的方法来测定种子散布。

检验你的知识

1. 假定潮汐和海流能把花粉传送很远的距离,对这些生物来说这就意味着其邻居容量很大,在这种情况下,海洋生物的哪些方面能减弱花粉和种子的散布,从而也减小邻居容量。

2. 研究一下Ruckelshaus所提供的图13.18和图13.19,比较花粉和种子的散布距离。大叶藻生物学的哪些方面能够解释这些差异?

3. Ruckelshaus发现大叶藻的邻居容量很大。与自然选择相比较,邻居容量对种群遗传结构和随机遗传漂变的相对重要性有什么影响?

4. 浏览<http://www.whfreeman.com/recklefs>网上的生态学实践,在Port Townsend的海洋科

网上
更多

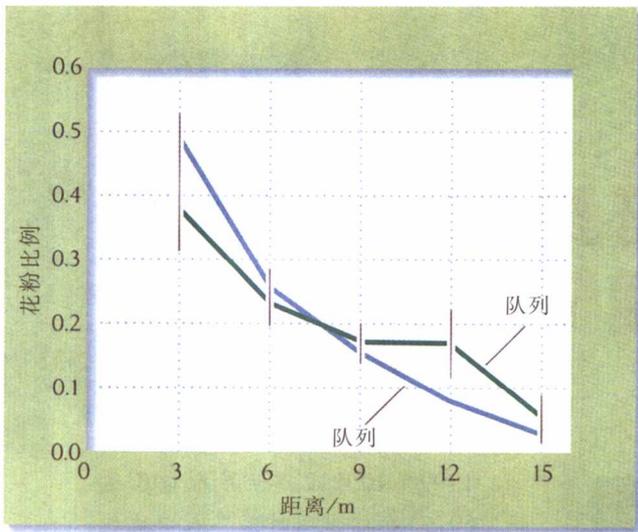


图 13.18 大叶藻花粉在实验条件下散布距离的分布格局〔引自 M. H. Ruckelshaus, *Evolution* 50:856~864(1996)〕

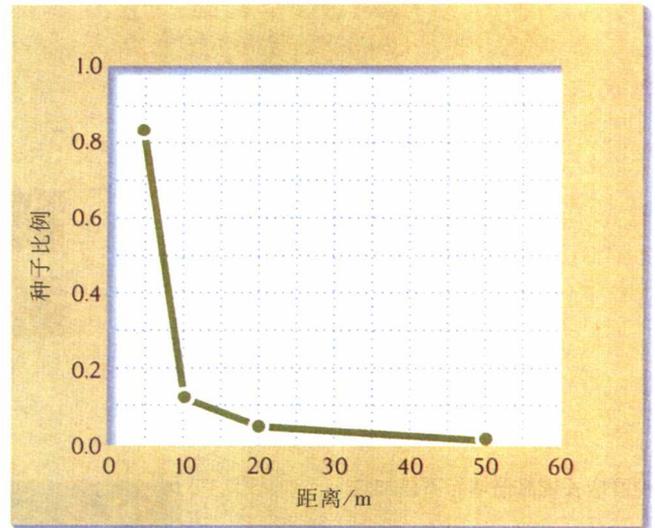


图 13.19 大叶藻种子在威斯康星 False 海湾散布距离的分布格局〔引自 M. H. Ruckelshaus, *Evolution* 50:856~864(1996)〕

学中心网页浏览更多关于大叶藻的知识。大叶藻对海洋环境有何重要功能？



推荐读物

- Begon, M., and M. Mortimer. 1986. *Population Ecology*. 2d ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Caughley, G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. Wiley, New York and London.
- Cook, R. E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist* 71: 244~253
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, and H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169~175.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York.
- Laurance, W. F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. M. Rankin, C. Gascon, and T. E. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117~1118.
- Marquet, P. A., S. A. Naverrete, and J. C. Castilla. 1995. Body size,

population density, and the Energetic Equivalency Rule. *Journal of Animal Ecology* 64: 325~332

- Milinski, M. 1979. An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51: 36~40
- Morse, S. F., and S. K. Robinson. 1999. Nesting success of a Neotropical migrant in a multiple-use, forested landscape. *Conservation Biology* 13:327~337.
- Ruckelshaus, M. H. 1996. Estimation of genetic neighborhood parameters from pollen and seed dispersal in the marine angiosperm *Zostera marina* L. *Evolution* 50:856~864.
- Sarre, S. 1995. Mitochondrial DNA variation among populations of *Oedura reticulata* (Gekkonidae) in remnant vegetation: Implications for metapopulation structure and population decline. *Molecular Ecology* 4:395~405.
- Sarre, S., G. T. Smith, and J. A. Meyers. 1995. Persistence of two species of gecko (*Oedura reticulata* and *Gehyra variegata*) in remnant habitat. *Biological Conservation* 71: 25~33.
- Silva, M., and J. A. Downing. 1995. The allometric scaling of density and body mass: A nonlinear relationship for terrestrial mammals. *American Naturalist* 145: 704~727.
- Wiens, J. A., N. C. Stenseth, B. Van Horne, and R. A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369~380.

(尚玉昌 译)

第 14 章

种群增长 和调节



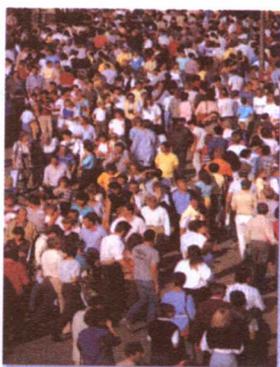
种群增长依靠倍增而不是加成

种群增长速度取决于年龄结构

生命表是对特定年龄存活和生育力的概括

生命表能够估算内禀增长率

种群大小受密度制约因素调节



1999年10月12日世界人口已达到了60亿。在你出生时世界人口比现在少很多,1850年只有现在人口的1/5。由于农业的发展,近10000年来人口的增长已成为地球历史上最令人瞩目的生态发展事件之一。可与此相比的是过去数百万年间冰川作用引起的巨大变迁和6500万年前彗星撞击地球导致的生物大绝灭。人口增长最明显的一个特点是增长率持续

增加使人群变得越来越拥挤。虽然我们对古代人口数量的了解很粗浅,但在100万年前可能只有百万人。在农耕时代到来之前,人口增长一直很缓慢,那时世界人口可能是300万~500万。农业产出的大量食物去除了人口增长的一个限制因素,虽然也曾发生过人口剧减如因淋巴腺鼠疫引起人口大量死亡(图14.1)。世界人口在大约10 000年期间增长100倍,相当于每个世纪以大约2%的指数增长。大约1700年开始的工业革命为世界人口增长提供了另一个动力,特别是公共卫生和医疗条件的改善,促进了个人健康。在工业化的300年间,世界人口从3亿增长到了60亿,大体增长了20倍,相当于每世纪100%或每年1%的指数增长。最近的一次人口加倍是从30亿增长到60亿,只用了40年时间(相当于每年增长1.7%)。

地球正在成为一个很拥挤的星球(图14.2),很多人相信世界人口很久以前已经超过了地球的承受能力,而且认为我们正在迅速耗尽地球资源。未来将如何得到补偿还不能确定,但肯定的是人口持续增长将会对生物圈进一步造成压力并将引起很多环境的退化。

世界人口将会在什么时候和在什么水平上停止增长呢?预测未来是很困难的,因为未知因素太多,包括技术的进步,人、作物及家畜发生流行病和人的健康、教育和文化的改变等。当前世界人口的增长速度正在下降。美国广为接受的一种估计是世界人口

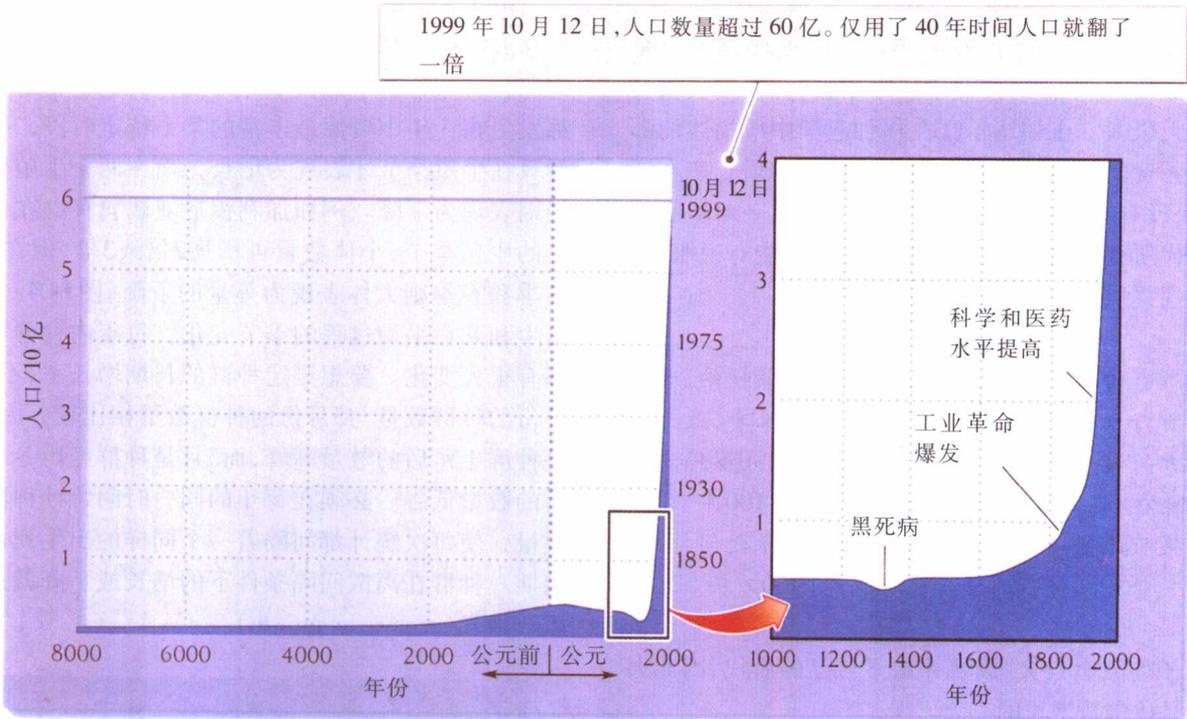


图 14.1 人口随着技术的发展而迅速增长[引自 W. K. Purves, G. H. Orians, H. C. Heller, and D. Sadava, *Life: The Science of Biology* (5th ed.), Sinauer Associates, Sunderland, MA(1998)]

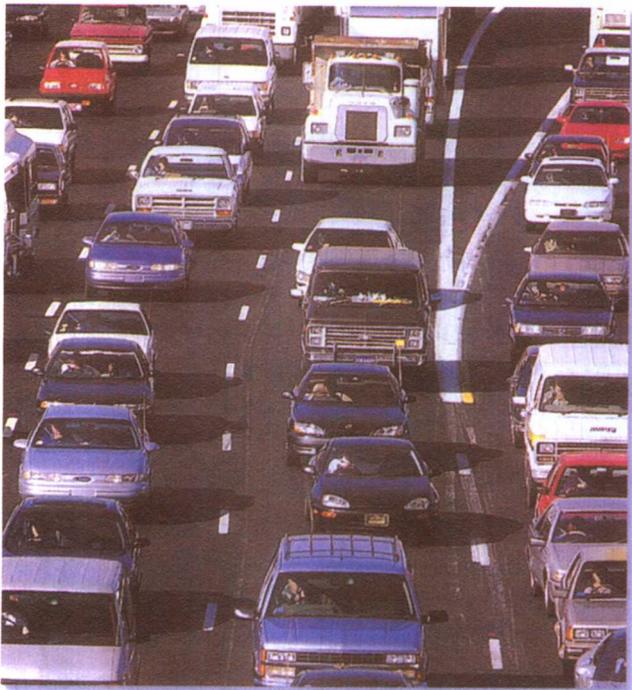


图 14.2 无论发达国家还是发展中国家人口都已经十分拥挤(Will & Deni McIntyre 摄/photo Researchers)

将会在达到大约 90 亿时停止增长。

自从人类开始了解到自身人口的快速增长以来,世界人口的增长已经引起了普遍关注并导致采用数学方法预测人口增长,即人口统计学(demography),同时也加强了对自然种群和实验种群的研究以便了解种群的调节机制。现在我们对自然种群的波动原因和拥挤对出生率和死亡率的影响已经有了一个全面的了解。

本章我们将探讨种群增长的性质并研究限制种群大小的各种因素,并表明这些因素是如何随着种群密度的增加而增强其效力的,种群的增长就是这样得到控制的。



种群增长依靠倍增而不是加成

种群增长是与其大小成比例的,就像银行账户是依其本金获得利息一样。种群数量的增加依赖于个体生殖,因此一个以固定增长率增长的种群随着个体数量的增加会增长得越来越快。例如,对拥有100个个体

的种群来说,年增长10%就意味着一年增加10个个体,但同样增长率对于拥有1000个个体的种群来说就是一年增加100个个体。按此增长率增长,种群很快就会上升到无限大。正如达尔文在物种起源中所描述的那样,“毫无疑问的是,每种生物都以极高的增长率在增长,如果没有灾难和死亡,地球很快就会被一对生物繁衍的后代所覆盖”。为了使这种说法尽可能有说服力,达尔文还提供了—个实例:

在所有的动物中,大象被认为是繁殖最慢的,我曾仔细估算过大象的最低自然增长率,最可靠的假设是它在30岁开始生殖,到90岁停止生殖,在此期间生6头幼象,寿命为100年。如果照此繁殖下去,那么在740到750年之间,由一对大象传下的活后代将达到1900万头。

由于幼象会长大、成熟并留下自己的后代,因此大象种群是成倍数增长的。

用两种数学表达式描述种群的两种增长类型:指数增长和几何级数增长。指数增长(exponential growth)的特点是种群能连续得到年轻个体的补充,当把种群增长作为时间的函数作图时得出的是一条平滑曲线,这样的种群增长应符合下面的公式:

$$N(t) = N(0)e^{rt}$$

其中 $N(t)$ 是 t 单位时间以后的种群个体数量, $N(0)$ 是起始种群大小($t=0$), r 是指数增长率, e 是自然对数的底,其值约为2.72。指数增长将会形成一条持续加速的增长曲线(或持续减速),其斜率直接随种群大小变化(图14.3)。

网上
更多

访问<http://www.whfreeman.com/ricklefs>,利用人机对话讨论指数增长和几何级数增长,以便更好地了解种群增长的一些概念。

在指数增长中种群得到个体补充的速率就是指数方程的导数,也就是图14.3中所显示的曲线斜率

$$\frac{dN}{dt} = rN.$$

这个方程包含两个原理:首先, r 表达的是在“每个个体基础”上的种群增长(或下降);第二,增长速度(dN/dt)与种群大小成正比。换句话说,该方程可以解读为

$$\left[\begin{array}{l} \text{种群大小} \\ \text{的变化率} \end{array} \right] = \left[\begin{array}{l} \text{每个个体对种} \\ \text{群增长的贡献} \end{array} \right] \times \left[\begin{array}{l} \text{种群中的} \\ \text{个体数量} \end{array} \right]$$

由于人类的后代是一年四季连续不断出生并补充到总人口中,因此人口表现为连续性的指数增长。这种情况在自然种群中是极不寻常的,其他生物的生殖大都发生在一年中资源最丰富的某个特定时段,因此种群只在生殖季节才表现为增长,而在两个生殖季节之间则表现为下降。例如加利福尼亚鹌鹑种群在每年夏季的生殖季节,个体数量可增加2倍或3倍,但在秋季、冬季和春季则大体表现为等量的下降(图14.4)。由于出生和死亡平衡过程的季节变化,每年内种群增长率都有很大变化。要想测定种群的长期增长率,不能用8月份的种群数量与5月份的种群数量相比较,因为8月是种群生殖后的数量高峰,而5月是种群经历冬季死亡后的数量低谷。必须在每年的同一时间统计种群个体数量,使每次统计都间隔着一个同样的出生死亡过程周期。种群在离散间隔条件下的增长或下降就是几何级数增长(geometric growth)。

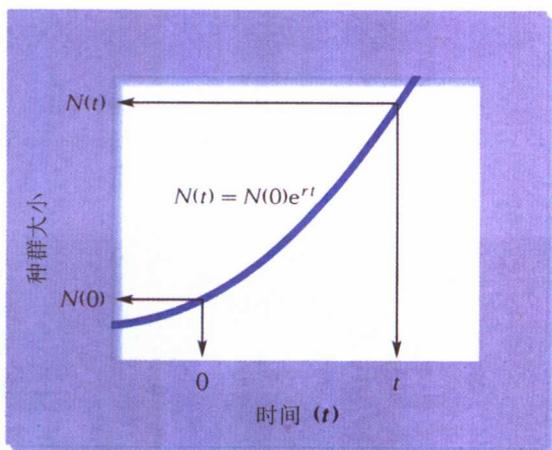


图 14.3 指数增长的结果是一个持续加速的增长曲线。该指数曲线显示了一个增长率为 r 的种群在0和 t 时刻之间的增长过程,在此过程中,个体数量从 $N(0)$ 增加到了 $N(t)$ 。注意:斜率随种群增长变得越来越大

几何级数增长率最方便的表达方法是当年种群大小与前一年种群大小之比(也可用其他时间单位)。在种群统计学上用 λ 表示这一比值,因此 $\lambda = N(t+1)/N(t)$,其中 t 可代表任一时刻。上式经重排后可得到下面的公式,计算一个单位时间后的种群大小:

$$N(t+1) = N(t)\lambda$$

为了计算种群在多个时间间隔期的增长,就要用起始种群大小乘以几何级数增长率 λ ,而且要每经过一个时间单位乘一次,因此 $N(1) = N(0)\lambda$, $N(2) = N(0)\lambda^2$, $N(3) = N(0)\lambda^3$,总之

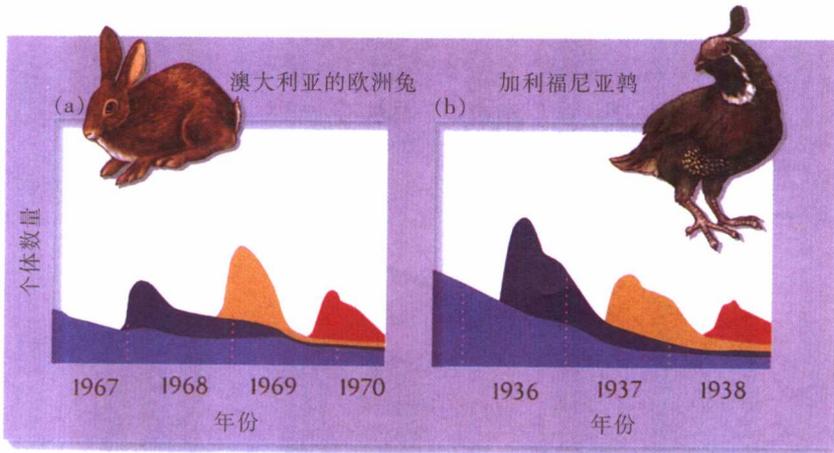


图14.4 具有离散生殖期种群的几何级数增长。(a)栖息在澳大利亚新南威尔士亚高山带的野兔；(b)加利福尼亚鹌。每个年龄组中的个体都是在某特定年份出生或孵化的，它们都被标记上了不同颜色。每个种群都是在生殖期时增长，此后便开始下降 [引自 K. Myers, in P. J. den Boer and G. R. Gradwell (eds.), *Dynamics of Populations*, Centre Agric. Publ. Doc., Wageningen, The Netherlands (1970), pp. 478~506; J. T. Emlen, Jr., *J. Wildl. Mgmt.*4:2~99(1940)]

$$N(t) = N(0)\lambda^t$$

例如，如果种群的几何级数增长率是每年50% ($\lambda = 1.50$)，那么有100个个体的起始种群一年后就会增长到 $N(0)\lambda = 150$ ，二年后是 $N(0)\lambda^2 = 225$ ，10年后是 $N(0)\lambda^{10} = 5767$ 。

值得注意的是，几何级数增长方程与指数增长方程除了用 λ 取代了 e^r 以外，其他方面都是一样的。 e^r 等于一个单位时间的指数增长量，可见几何级数增长与指数增长之间的关系是

$$\lambda = e^r$$

和

$$\log_e \lambda = r$$

由于这两种增长模式之间存在这种关系，所以对同一数据都能作出很好的描述(图14.5)，而且在 λ 和 r 之间存在直接对应关系。例如当种群大小稳定不变时， $r = 0$ 和 $\lambda = 1$ [$\log_e(1) = 0$]。一个正在下降种群的指数增长率是负值，而几何级数增长率是小于1但大于0的数(现实种群的个体数量不可能是负值)。对于一个正在增长的种群来说，指数增长率是正值，而几何级数增长率则大于1(图14.6)。

个体，或每头(per capita)对种群增长的贡献(指数增长时是 r) 是在每头基础上计算出来的出生率(b)和死亡率(d)之差。几何级数增长时，每头年增长率 λ 是年出生率(B)和年死亡率(D)之差，即 $\lambda = B - D$ 。

出生率和死亡率，不管是指数的还是几何级数的，都是抽象概念，对个体毫无意义。一只大象只能死亡一次，所以就不会有个体死亡率。婴儿的一次次出生也是被妊娠和亲代抚育所需的时间间隔开的，因而也不是连续的。但把种群作为一个整体在种群统计学上求其

平均出生率和死亡率时是有意义的。如果 $N = 1000$ 个体，一年产生 $N \times B = 10000$ 个后代，那么每年每头的平均出生率就是 $B = 10$ 。在此条件下，一个含有100万个体的种群一年就可以产生1000万个后代。相反，假定生活在某一特定年份的土拨鼠只有一半能存活到第二年的2月2日，其死亡率就是每年50%，虽然有些个体“完全”死了，而另一些个体则根本没有死，可见这50%表达的是任何一只土拨鼠在一年期间的死亡概率。

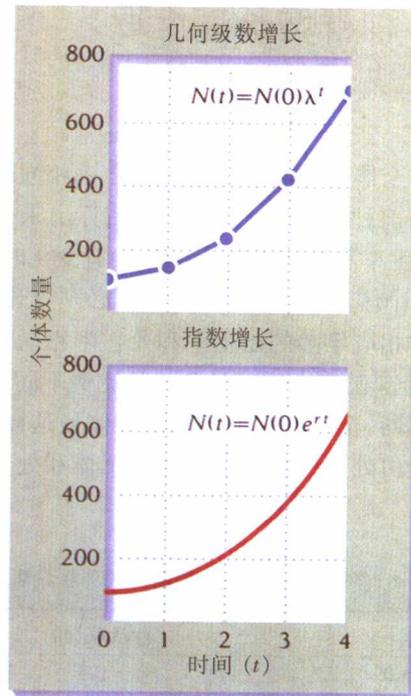


图14.5 几何级数和指数增长曲线可以是完全一样的。 $\lambda = 1.6$ 等同于 $r = 0.47$ ， $N(0) = 100$ 个个体

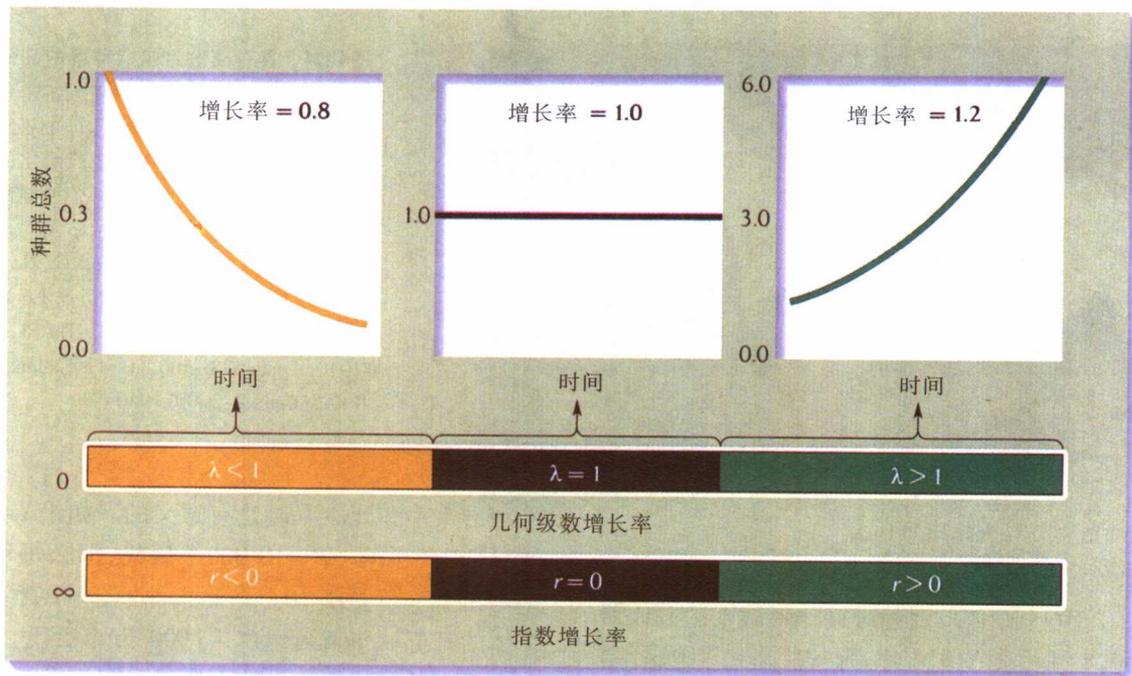


图14.6 指数增长和几何级数增长都可以描述正在增长或下降的种群。该图显示在 $\lambda < 1$ ($r < 0$), $\lambda = 1$ ($r = 0$) 和 $\lambda > 1$ ($r > 0$) 3种情况下的种群增长曲线



种群增长速度取决于年龄结构

当种群全体成员的出生率和死亡率相同时,我们就可以从当前种群总体大小 (N) 估算出未来种群大小。但当出生率和死亡率依个体年龄有变化时,较年轻个体和较老个体对种群增长的贡献就必须分开计算。如果两个种群相应年龄的出生率和死亡率相同但年龄结构不同(每个年龄组个体数量所占的比例不同),那其增长率也会不同,至少作为一个种群整体是这样,如果一个种群完全由处于生殖前期的年轻个体和处于生殖后

期的老年个体组成,那只有等到年轻个体发育到生殖年龄时种群才开始增长。这虽然只代表一种极端情况,但种群年龄分布的较小变化也能对种群增长率产生深刻影响。

这些效应可以借助一个假想种群进行说明,表14.1提供了一个含有100个个体的种群,它具有特定年龄存活率和生育力并具有一定的年龄结构。在这个种群中,所有成年个体在每年一次的生殖期中都能进行生殖,此后在下一年的生殖期到来之前会发生死亡。全部3龄个体在完成生殖后都会死去(即存活到3龄, $s_3=0.0$),因此种群中不会有4龄个体存在。新生个体的生育力等于零(即 $b_0=0$)。我们在生殖期刚结束时进行种群统计,所以包含新出生个体 (n_0)。

表14.1 一个含有100个个体的假想种群的生命表

年龄(x)	存活率(s_x)	生育力(b_x)	个体数(n_x)
0	0.5	0	20
1	0.8	1	10
2	0.5	3	40
3	0.0	2	30

下面我们利用出生和死亡表预算种群的未来(表14.2)。首先是计算每一个年龄组从某年到下一年存活个体数,可以看出,20个新生个体的存活率是0.50,因此下一年为10个1龄个体;而这10个1龄个体的存活率是0.80,因此再过一年就成为8个2龄个体,以此类推。在计算完能存活到下一生殖期的个体数量后就可以计算新生个体总数了,方法是用每个年龄组中进行生殖的成年个体数乘以其生育力之总和。在表14.2的例子中,在1年($t=1$),新生个体的总数是 10×1 (1龄组生育力) $+ 8 \times 3$ (2龄组生育力) $+ 20 \times 2$ (3龄组生育力) $= 74$ 。每年都可以做同样的重复以推断未来。种群预测的结果可参见表14.3,同时还给出了每个生殖期后种群个体的总数。种群的几何级数增长率就是种群一年后的大

小与此年开始时种群大小之比,即 $\lambda = N(t+1)/N(t)$ 。

假想种群最初的增长不稳定,其 λ 值在1.05和1.69之间飘忽不定,但如果特定年龄的出生率和存活率保持不变,种群最终就会形成稳定的年龄分布。这样,种群中每个年龄组就会以同样的速率上升或下降,整个种群大小也如此。正如我们在表14.3中所看到的那样, λ 最终会稳定在一个固定值1.49,种群也就是在此时达到稳定的年龄分布。同时,每个年龄组中个体所占的百分数也将保持不变(图14.7)。

特定种群达到稳定的年龄分布和增长率靠的是个体的出生率和存活率,存活率和生育率的任何变化都会改变稳定年龄分布并产生新的种群增长率。种群增长率对年龄结构的影响只要比较一下稳定的人口种群

表14.2 种群经历一个存活和生殖期的推演步骤(从一个生殖期到下一生殖期每个年龄组都会转化为一个较老的年龄组)

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
年龄	生殖后 种群调查 ($t=0$)	个体 活率 (s_x) (表 14.1)	存活到下一 生殖期个体数 (1) \times (2)	每个成体的 后代数目 (b_x) (表 14.1)	生育后代 总数 (3) \times (4)	生殖后 种群调查 ($t=1$) (3)和(5)总计
0	20	0.5		0		74
1	10	0.8	10	1	10	10
2	30	0.5	8	3	24	8
3	40	0.0	20	2	40	20
4	0		0			0
总计	100		38		74	112

表14.3 表14.1中假想种群年龄分布和总体大小的推算

	时间间隔									%
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
n_0	20	74	69	132	175	274	399	599	889	63.4
n_1	10	10	37	34	61	87	137	199	299	21.3
n_2	40	8	8	30	28	53	70	110	160	11.4
n_3	30	20	4	4	15	14	26	35	55	3.9
N	100	112	118	200	279	428	632	943	1 403	100
λ		1.12	1.05	1.69	1.40	1.53	1.48	1.49	1.49	

注:每个年龄组中的个体数乘以存活率得出下一年龄组的个体数,即 $n_x(t) = n_{x-1}(t-1)s_x$ 。然后,每个年龄组的个体数再乘以其生育力得出新生个体数: $n_0(t) = \sum n_x(t)b_x$ 。

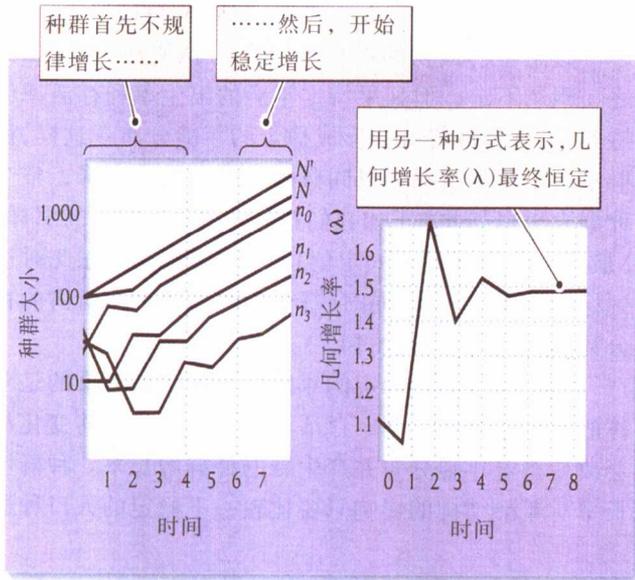


图 14.7 在稳定年龄分布条件下, 每个年龄组都以同样速率增长。注意: 整个种群的增长率最终也会趋于稳定。资料来自表 14.3, N' 代表一个种群的增长, 该种群含有 100 个体并在 0 时刻具有稳定年龄分布

和正在增长的人口种群就清楚了(图14.8)。例如, 1997年瑞典人口已经稳定很多年, 其人口年龄结构主要反映从婴儿到老年个体的存活状况。经济大萧条期间的人口出生率下降和第二次世界大战后的婴儿激增是对非正常年龄结构的反映。与此相反的是哥斯达黎加人口的快速增长曾导致该国人口年龄结构图的底部特别宽, 说明年轻人口所占比例很大。

特别宽, 说明年轻人口所占比例很大。

网上更多

出生率和死亡率对年龄结构和种群增长率的影响。表14.1中正在下降的存活率和生育力导致了一个较老的年龄结构和几何级数的缓慢增长甚至负增长。

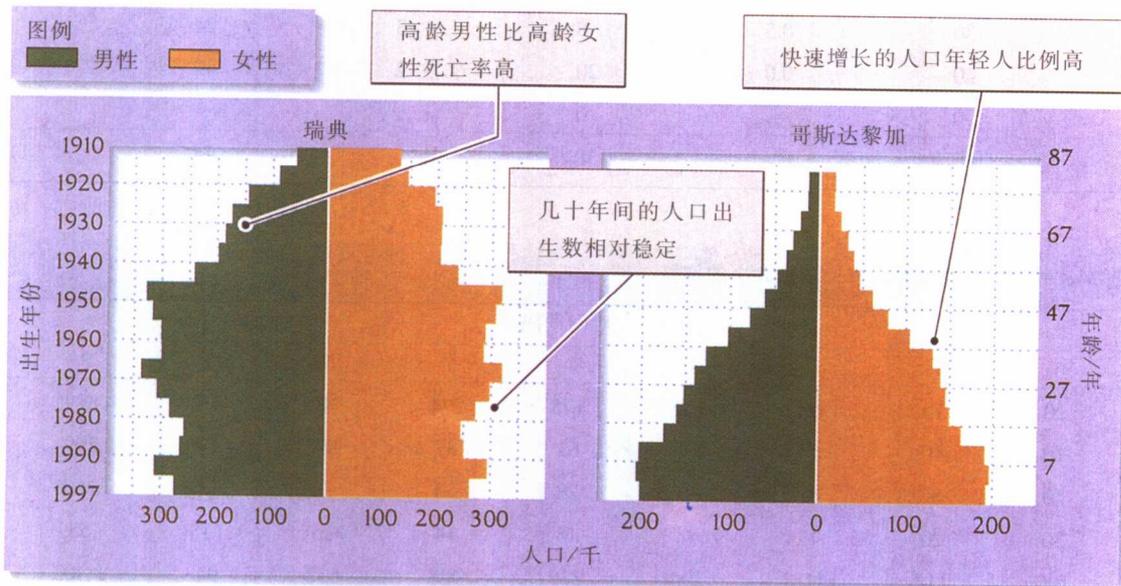


图 14.8 1997 年瑞典和哥斯达黎加的人口年龄结构反映着出生率和存活率的演变过程。由于瑞典人口增长缓慢, 其人口偏向于老龄组。在经济大萧条期间(20 世纪 30 年代)人口出生率下降, 而在第二次世界大战后(1945-1955)婴儿激增。由高出生率引起哥斯达黎加人口的快速增长使人口年龄结构图的底部特别宽, 但最近 20 年间出生率已经下降



生命表是对特定年龄存活和生育力的概括

生命表,如表14.1中假想的出生率和存活率表,可以用来模拟一个地方种群中个体的加入和移出(在没有迁入和迁出的情况下)。因很多物种都难以确认父权,因此生命表通常以雌性个体为依据。对某些具有高度偏斜性比或特殊交配体制的种群来说,这可能是困难的,但大多数情况下,基于雌性个体的生命表提供了一个可操作的种群模型。

正如我们在表14.1中所看到的那样,生命表中的年龄用符号 x 表示,写在下角的 x 则表示特定年龄的变量。当生殖在每年短暂的生殖期进行时,每个年龄组由几乎同时出生的离散个体群组成。而生殖连续进行时(如人类),每个年龄组 x 中所包含的个体就是被任意指定为年龄处于 $x-1/2$ 和 $x+1/2$ 之间的个体。

雌性个体的生育力(fecundity)常用每个生殖季节或年龄间隔产生雌性后代数来表示,代表符号是 b_x (b 是出生之意)。生命表以几种方式描述死亡率的统计学特征,主要测定的是 x 年龄组和 $x+1$ 年龄组之间的存活率(s_x)。 l_x 表达的是跨越多个年龄组的存活概率,即新生个体存活到 x 年龄组的概率。按照定义,在0年龄组所有新生个体都是活着的,所以 $l_0=1$ 。新生个体在1龄组的存活比例就是从0年龄组到1年龄组的存活概率,因此 $l_1=s_0$,同样, $l_2=s_0s_1$,以此类推, $l_x=s_0s_1s_2\cdots s_{x-1}$ 。

表14.4是一年生早熟禾(*Poa annua*)的生命表,其中使用了多个生命表参数。早熟禾在实验条件下被种植了两年,最后全部死亡,该生命表跟踪观察了这种植物的存活状况和生育力。表中的年龄间隔为3个月,早熟禾是雌雄同株植物,所以没有性别之分。在0年龄组(萌发)中存活的843株有722株(占85.7%)活至3个月因此 S_0 和 l_{3m0} 都等于0.857。生命表给出了随年龄而增加的死亡率。生育力在6月龄时达到高峰(每3个月产620粒种子),此后便开始下降。

表14.4 早熟禾的生命表

年龄(x) [*]	存活个体数	存活(l_x)	死亡率(m_x)	存活率(s_x)	生育力(b_x)
0	843	1.000	0.143	0.857	0
1	722	0.857	0.271	0.729	300
2	527	0.625	0.400	0.600	620
3	316	0.375	0.544	0.456	430
4	144	0.171	0.626	0.374	210
5	54	0.064	0.722	0.278	60
6	15	0.018	0.800	0.200	30
7	3	0.004	1.000	0.000	31
8	0	0.000			

* 3个月为一个年龄组,因此3个年龄组=9个月

资料来源: M. Begon and M. Mortimer, *Population Ecology*, 2d ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford (1986). 数据引自 R. Law

生命表参数总汇

l_x 存活到 x 年龄组的新生个体百分数

b_x x 年龄组的生育力

m_x x 年龄组期间死亡个体百分数

s_x 从 x 年龄组存活到 $x+1$ 年龄组个体百分数

早熟禾的生命表(见表14.4)是同生群生命表,跟踪观察同时出生的一群个体的命运,从出生直到最后一个个体死亡。这种方法最常应用于植物和营固着生活的动物,被标记的个体在整个生存期间可以被连续地再取样。这种方法的缺点之一是收集资料需花费较长时间(特别是当研究对象为红杉树时!),此外,此法也很难应用于活动性很强的动物。

另一种编制生命表的方法是静态生命表(static life table),通过考察单一时间间隔中已知年龄个体的存活状况避开时间问题。研究人员要在同一时期内分别估测每个年龄组中特定年龄的存活值。当然,应用这种方法必须要知道个体的年龄(可根据生长环、牙齿磨损程度和其他一些可靠的指标作出判断)。如果能把存活曲线与特定年龄生育力结合起来组建种群生命表,就有可能知道种群是否正在增长或下降,以及增长或下降的速度如何。

生态学家在野外

组建自然种群生命表

热心野外工作的生态学家经常在自然环境中跟踪和观察很多种动植物的标记个体,以便了解这些动植物的种群动态。这类研究的最好实例之一就是普林斯顿大学的Peter和Rosemary Grant在加拉帕戈斯群岛的Daphne岛上对几种地雀属(*Geospiza*)鸟类的研究。由于Daphne岛是一个被隔离的小岛(图14.9),因此岛上的鸟类种群很少受到干扰。小岛面积不大(40ha),所以能使两位研究者把岛上的鸟全部捕获并用独一无二的彩色塑料脚环进行标记。

Grants在Daphne岛上跟踪地雀种群长达15年之久,在此期间完全有可能组建各种地雀的同生群生命表。例如,在1978年出巢的210只仙人掌地雀(*Geospiza scandens*)幼鸟的命运从图14.10中可以清楚看到。它们生命的第一年存活率很低,其后有所增高,但后几个年龄组变化很大。每年存活率的不同反映着岛上降雨量的波动,这与厄尔尼诺和拉尼娜气候有关(见第4章)。厄尔尼诺年湿度极大,植物生长茂盛,为仙人掌地雀提供丰富的食物,因而使鸟的存活率很高。而拉尼娜年则属于干旱年,食物匮乏。

从仙人掌地雀资料中可以看出同龄群生命表的一

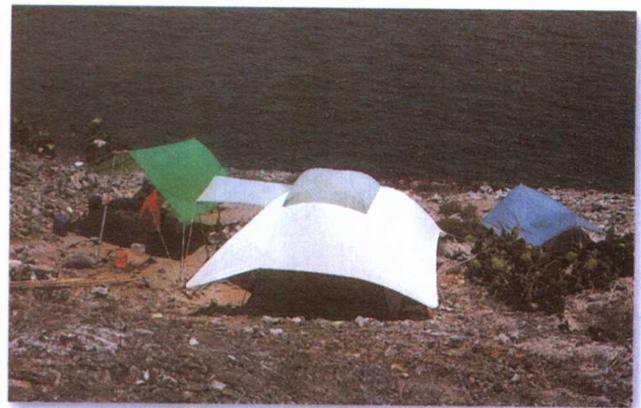
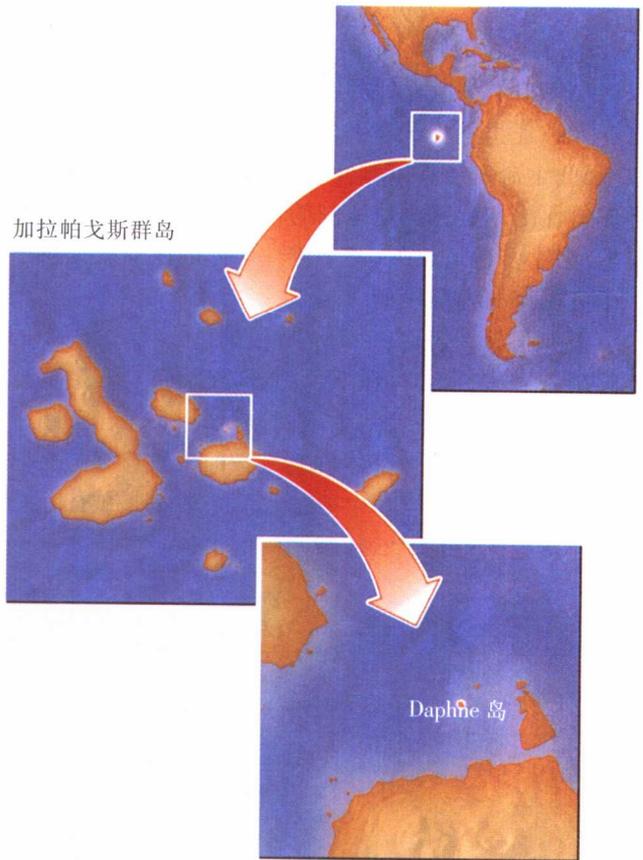


图 14.9 Peter 和 Rosemary Grant 几十年来一直在研究加拉帕戈斯群岛 Daphne 岛上仙人掌地雀。该岛是一个死火山口,地雀主要栖息在火山口陡峭山坡上的稠密植被中,这里几乎无法搭建营帐,但有很开阔的视野(R. E. Ricklefs 摄)

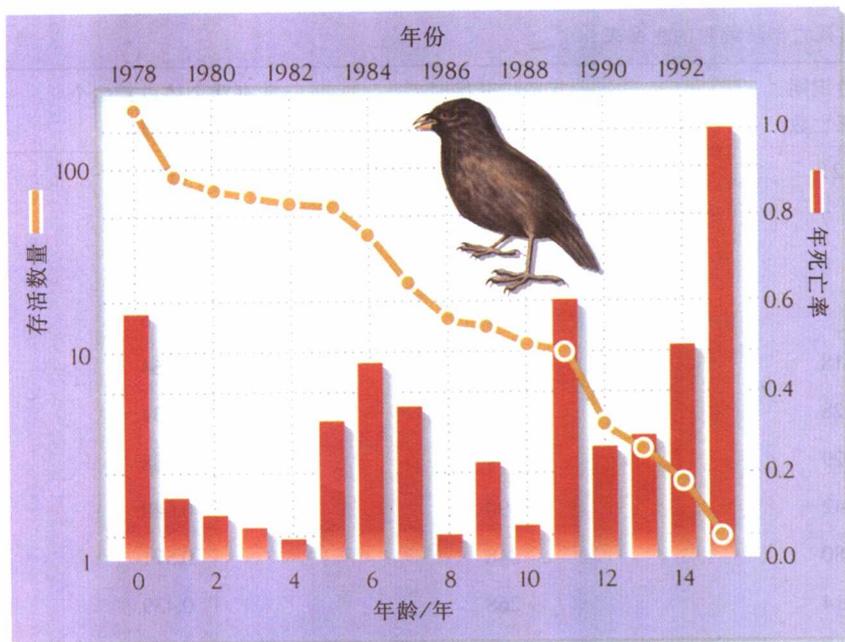


图 14.10 存活率可能年年不同。1978 年在 Daphne 岛出巢的同龄群地雀，存活率有很大变化，未成年鸟在第一年的死亡率很高，成鸟死亡率一般是随年龄而增加，但也随气候而有所变化 [引自 P. R. Grant and B. R. Grant, *Ecology* 73:766~784(1992)]

个不足之处：随年龄变化的存活率可能被环境变化所掩盖。采用静态生命表就能避免这一问题。20 世纪 30 年代，哺乳动物学家 Olaus Murie 在阿拉斯加 Mount McKinley (现 Denali) 国家公园利用大角野绵羊 (*Ovis dalli*) 的死亡年龄编制了这种动物的静态生命表。大角野绵羊的角在其一生中是连续生长的，因此可用来估算死亡年龄 (图 14.11)。在 Murie 所发现的 608 具骨骼残骸中，据他判断有 121 具是在不满 1 龄时死亡的，有 7 具死于 1 龄和 2 龄之间，有 8 具死于 2 龄和 3 龄之间，如此等等，如表 14.5 所示。

Murie 是利用下述推论编制生命表的，即全部 608 只死亡的大角野绵羊在出生时必定是活的，除了 121 只死于第一年外，其余都活到了 1 龄 (608-121=487)；除了 128 只外 (121 只死于第 1 年，7 只死于第 2 年)，余下的必定都活到了第二年年末 (608-128=480)，如此推算下去直到最老的个体在 14 龄时死亡为止。生命表中的 l_x 是指在 x 年龄组开始时存活个体数占整个种群出生时个体数的百分数，例如，7 龄开始时有 390 个存活个体，占出生时个体数 608 的 64.0%。因此 $l_7=0.640$ 。Murie 利用这种方法能在比较短的时间内编制长寿动物种群的生命表。这种静态生命表能使研究人员知道环境变化是怎样影响种群过程的。

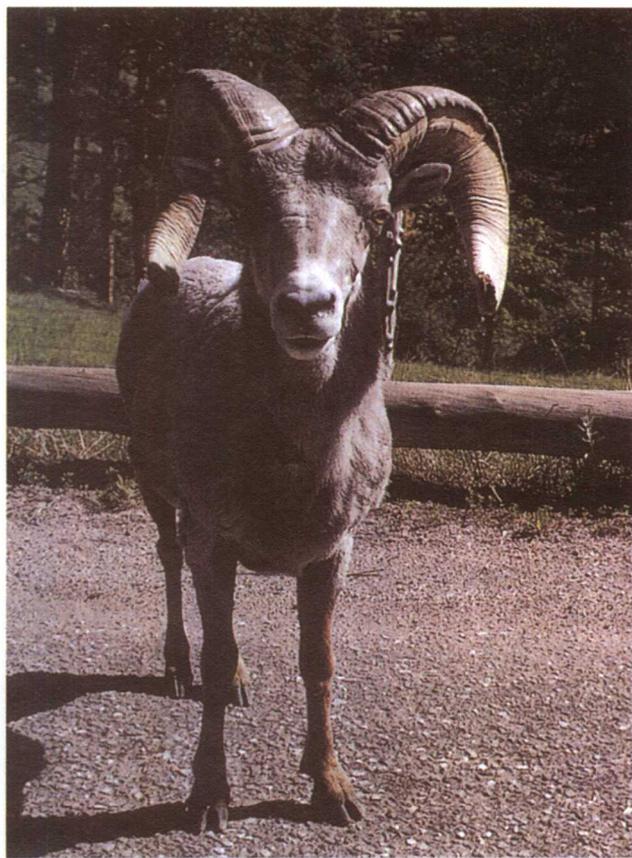


图 14.11 编制静态生命表需要估测生物体的年龄。大角野绵羊角的大小随年龄增加 (R. E. Ricklefs 摄)

表14.5 根据Denali国家公园608只大角野绵羊死亡年龄编制的生命表

年龄组 年	年龄组期 间死亡数	年龄组开始时 的存活个体数	存活个体占新生个 体的百分数(l_x)
0-1	121	608	1.000
1-2	7	487	0.801
2-3	8	480	0.789
3-4	7	472	0.776
4-5	18	465	0.764
5-6	28	447	0.734
6-7	29	419	0.688
7-8	42	390	0.640
8-9	80	348	0.571
9-10	114	268	0.439
10-11	95	154	0.252
11-12	55	59	0.096
12-13	2	4	0.006
13-14	2	2	0.003
14-15	0	0	0.000

资料来源:数据依据 O. Murie, The Wolves of Mt McKinley, U. S. Department of the Interior, National Park Service, Fauna Series No.5, Washington, D.C. (1944) [引自 E. S. Deevey, Jr., *Quarterly Review of Biology* 22:283-314 (1947)]



生命表能够 估算内禀增长率

以 r_m 表示的种群内禀增长率 (intrinsic rate of increase) 是具有稳定年龄分布种群的指数增长率 (r), 它常以18世纪经济学家马尔萨斯的名字命名为马尔萨斯参数。实际上种群难以达到稳定年龄分布, 因而也就难以按内禀增长率进行增长。当环境条件的变化改变了生命表中的数值时, 种群的年龄结构就会不断进行调整, 直到达到一个新的出生率和死亡率。可见, 种群的实际增长情况既决定于现用生命表中的各个参数值, 也依赖于决定种群年龄结构的过去的环境条件。内禀增长率可以告诉我们种群在环境条件保持不变时将会如何增长, 但在多变的环境背景下, r_m 无法精确地预测种群的长期增长。

每一个在特定环境条件下编制的生命表都具有

自己的内禀增长率。为了求出 r_m 值就必须解一个复杂的方程。然而, 可以用一个来自生命表的简单公式求 r_m 的近似值 r_a (a 表示一个近似估算值)。在计算 r_a 之前, 先要在我们的假想生命表 (见表14.1) 中补充一些新东西, 其中之一就是增加一个 l_x 和 b_x 的乘积项, 它表示 x 年龄组新生个体的期望产仔数 (表14.6)。此外还必须增加 $x \cdot l_x$ 和 b_x 的乘积项, 即期望产仔数与年龄的乘积, 可用来估算雌性个体产仔的平均年龄。最后还要把各个 $l_x b_x$ 值和各个 $x l_x b_x$ 值累加。



访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 利用人机对话讨论生命表, 以便更好地了解如何使用生命表估算种群增长率和种群年龄结构。

$l_x b_x$ 的累加值就是种群中个体的净生殖率 (R_0), 可以把 R_0 理解为个体在一生中的期望产仔数, 如表14.6

表14.6 表14.1中假想种群指数增长率的估算

x	s_x	l_x	b_x	$l_x b_x$	$x l_x b_x$
0	0.5	1.0	0	0.0	0.0
1	0.8	0.5	1	0.5	0.5
2	0.5	0.4	3	1.2	2.4
3	0.0	0.2	2	0.4	1.2
净生殖率(R_0)			2.1		
年龄加权的期望产仔数					4.1

注:根据下面提供的方程,可利用 $l_x b_x$ (净生殖率)和 $x l_x b_x$ 估算 r_a 。在此实例中, r_a 为0.38,相当于 $\lambda=1.46$,非常接近于种群达到稳定年龄分布之后的观测值1.49

的生命表中,新生个体一生平均产仔数是2.1,高于每个个体产1个后代的替补率。只要生命表保持不变,该种群就会快速增长。

个体产仔的平均年龄可按下式计算:

$$T = \frac{\sum x l_x b_x}{\sum l_x b_x}$$

其中 T 是世代时间(generation time),在这个假想种群中 T 等于 $4.1/2.1$,即近似于2.0个时间单位。

现在我们根据如下方程估算种群的指数增长率:

$$r_a = \frac{\log_e R_0}{T}$$

计算结果是 $r_a = \log_e(2.1)/2.0 = 0.38$,它相当于是 $\lambda = e^{0.38} = 1.46$,非常接近于种群达到稳定年龄分布之后的观测值1.49(见表14.3)。

由此可以看到,种群的内禀增长率决定于净生殖率(R_0)和世代时间(T)。显然,当 R_0 大于1时,种群便增长,1就是种群的替补生殖水平。种群增长率将会随着世代时间(T)的缩短而增加,世代时间的缩短则意味着平均生育年龄下降,即种群中个体较早参与生殖。

大多数种群都具有很大的生物学增长潜力

当生物被引入一个新的适宜环境而实现快速增长时,我们就最有可能对种群的增长潜力作出评价。1937年,把2只雄性和6只雌性环颈雉释放到了华盛顿的保护岛(Protection Island, Washington)上,5年之内便增长为1325只成鸟。这166倍的增长代表年增长率为

178%($r=1.02, \lambda=2.78$)。也就是说,种群平均每年几乎增长3倍。当绵羊被引入澳大利亚沿海的一个大岛塔斯马尼亚岛时,其数量从1820年的不足20万头增加到1850年的200多万头(见图15.3),30年间增长了10倍,相当于年增长率8%($r=0.077, \lambda=1.08$)。

甚至像象海豹这样的动物(分布于北美西海岸),虽然在19世纪时因狩猎近乎灭绝,但其种群数量却从1890年的20头增加到了1970年的3万头($r=0.091, \lambda=1.096$)。如果你对此印象不深的话,可以想像再经过一个世纪的无限增长,象海豹的数量就会增加到2700万头,到那时它们将会挤满南加利福尼亚整个海滩(图14.12),使冲浪者和日光浴者没有立足之地。此后再经过一百年的繁殖,就会有 10^4 亿只象海豹充斥整个西半球的海岸线。

虽然象海豹的增长潜力尚无任何记载,但在实验室最适条件下编制的生命表显示,各种动物的潜在年增长率极高。其中田鼠是24,拟谷盗是 10^{10} ,而水蚤(*Daphnia*)是 10^{30} 。

表示增长率的另一个方面是种群的倍增时间(doubling time)(t_2)。加倍时间可按下式计算:

$$t_2 = \frac{\log_e 2}{\log_e \lambda}$$

$\log_e 2$ 的值是0.69,因此对田鼠来说($\lambda=24$), $t_2 = 0.69/\log_e 24$,等于0.22年或79 d。环颈雉的种群加倍时间是246 d,拟谷盗的种群倍增时间是11d,而水蚤则只有3.6 d。细菌和病毒种群的潜在增长率几乎是难以想像的。



图 14.12 种群具有迅速增长潜力。北方象海豹在 19 世纪几乎灭绝, 现已得到恢复。图为换毛的几周内聚集在海滩上的象海豹母子 (Francois Gohier 摄/ Photo Researchers)

环境条件影响内禀增长率

种群的内禀增长率决定于在该种群所处环境中个体的生存状况, 这种生存状况在生命表中则反映在存活率和生育力上, 因此, 生命表(包括内禀增长率)是对环境条件变化所作出的反应。这些条件是随空间和时间而改变的, 因而引起不同地点种群动态的差异, 并使种群动态随时间而发生变化。

环境条件的这种影响可以在实验研究中观察到。在实验中从同一种群拿出一些个体并把它们置于不同的条件下。这种方法排除了不同基因型的任何影响, 只显示一个特定种群的反应规范。在这样一项研究中, 发现温度和湿度对两种谷象的内禀增长率有不同的影响(图 14.13)。无论是谷蠹(*Rhizopertha dominica*)还是米象(*Calandra oryzae*) 在低温度条件下都发育不好, 但两种谷象生长的最适条件却不相同: 谷蠹在温度较高时生长最快, 其自然分布也更偏向于热带。

网上
更多

关键因子分析(key factor analysis)。这种方法已被用于确认引起种群变化的最重要因子, 正如对黑头卷叶蛾所作的研究那样。

种群内禀增长率被外部因素平衡

实验室内的实验种群总是被饲养在受控条件下, 通常都提供充足的食物。在这种情况下, 种群可以在更宽广的物化条件下实现增长, 如图 14.13 中的谷象所表明的那样。连续的指数增长会产生惊人的数量, 即使是

繁殖最缓慢的物种, 如果其种群增长不受限制, 也会在短时期内覆盖整个地球。然而我们在自然界所看到的大多数种群都能保持在相对稳定的水平上。

大约两个世纪之前, 马尔萨斯(Thomas Malthus)认为, 这个事实意味着对种群来说存在着一种强大的和永恒起作用的控制力。他在《论种群原理》一文中写道(1798年):

在整个动植物界, 大自然用其慷慨和自由之手把生命的种子撒播到各处并用比较节省的必要空间和营养物滋养它们。地球上的生物, 如为其提供充足的食物和广大的空间, 那么只需几千年时间, 它们就会住满数百万个星球。因此有必要靠自然法则把它们强行限制在一定范围内, 植物家族和动物家族都将受到这一强大的限制性自然法则的约束。

达尔文在《物种起源》中回应了马尔萨斯这一观点:

生物繁殖出的后代比可能存活下来的后代多, 因此必定存在生存竞争, 这种竞争广泛存在于同种个体之间、不同物种个体之间和生物与其生存的自然环境之间。这就是把多种作用力应用于动植物界的马尔萨斯学说。在这种情况下, 既不可能有人造食物的增加, 也没有审慎的婚配约束。虽然眼前一些物种

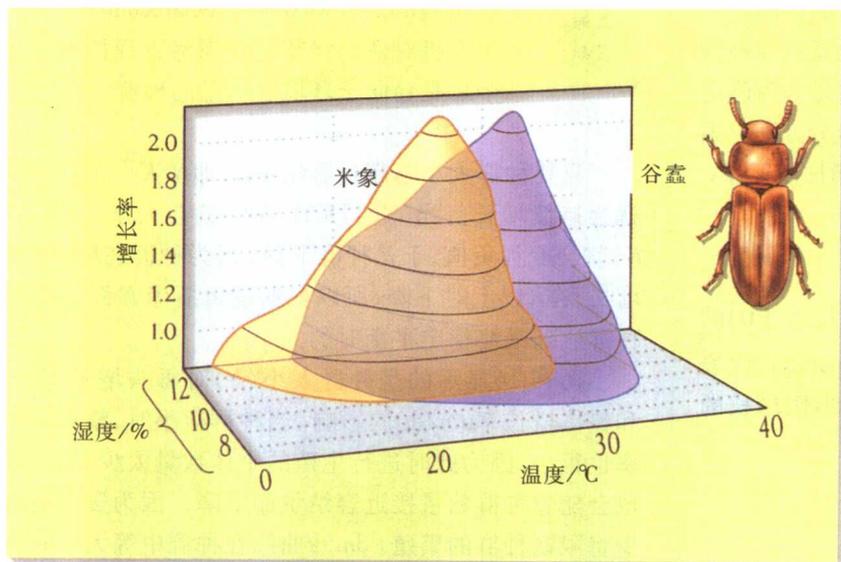


图 14.13 环境条件影响内禀增长率。以麦粒为食的两种谷象(米象和谷蠹)的几何级数增长率随温度和湿度而变化。增长率用 λ 值相等的等高线表示,在此条件下 λ 值都一样〔引自 L. C. Birch, *Ecology* 34:698-711(1953)〕

仍在或快或慢地增长之中,但根本无法持续下去,因为世界容纳不了它们。

种群调节的现代观就是来自于对种群巨大增长能力的认识。在某种意义上,种群的增长潜力与其数量的相对恒定性在逻辑上是难以保持一致的。

借助于澳大利亚的野兔种群就能理解种群的增长潜力。1859年曾把12对野兔释放到维多利亚的一个大牧场上,为的是开展体育狩猎活动。野兔种群在6年之内迅速增长,以致在一次狩猎竞赛中就猎杀了2万只野兔。即使保守估计,野兔在6年内的指数增长率(r)也会在每年1.5左右(种群倍增时间约为5.5个月)。然而现在的野兔种群一年平均下来既未增长也没有下降。那么,野兔种群从最初的迅速增长到最终保持稳定是如何协调的呢?

当野兔种群数量过多时,出生率就会下降,同时死亡率增加。野兔数量越多,每只野兔所占有的食物就越少。食物资源减少就意味着野兔所能养育的后代数量下降和这些后代的存活机会减小。种群拥挤也会加剧社会竞争,促使疾病传播和吸引捕食者的注意,正如下一章将要看到的那样。很多这样的因素可能共同起作用减缓并最终完全停止种群增长。20世纪初期发展起来的用数学描述种群的增长过程是认识种群调节的一个重要阶段。

逻辑斯谛方程

霍普金斯大学生物研究所的R. Pearl和L. J. Reed于1920年在国家科学院院报上发表了一篇题为“论

1790年以来美国人口增长率及其数学表述”的文章。文中汇集了自移民时代以来非常详尽和准确的人口资料。美国人口的明显增长印证了马尔萨斯关于世界人口可以迅速倍增的思想,但那时欧洲人口更加拥挤,因此也更能印证这一思想。

Pearl和Reed希望推断美国人口的未来增长,他们假定人口最终一定会达到某个限度。1910年对人口作了最后一次调查,直到1910年的人口资料显示出指数增长率的下降(图14.14)。Pearl和Reed认为,如果接着这种下降出现的是一种可用数学描述的有规律的动态

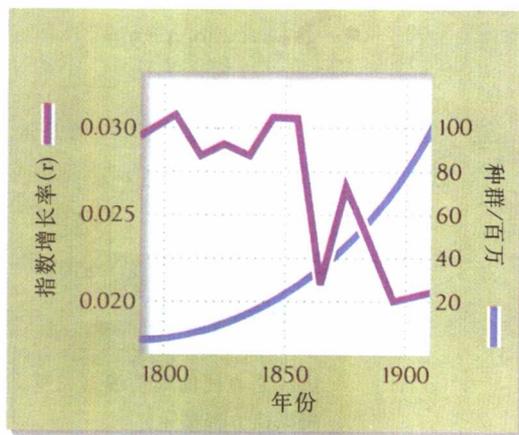


图14.14 种群增长率随种群增长而下降。图为1790和1910年间美国人口增长率随人口的增长而减缓。上升曲线表示种群大小。每10年的指数增长率显示出下降趋势,说明种群增长率的递减〔数据引自 R. Pearl and L. J. Reed, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6:275-288(1920)〕

变化,那么只要指数增长率继续下降就有可能预测种群过程的未来。他们也认为,指数增长率的变化肯定与种群大小有关而不是与时间有关,因为时间尺度是人为确定的。这样,描述种群无限增长($dN/dt=rN$)的微分方程中固定的 r 值将会被替代, r 将按下述关系随 N 的增加而下降:

$$r = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

在这个表达式中, r_0 代表种群很小时(接近于0)的指数增长率, K 是环境容纳量(carrying capacity),代表环境可以维持的个体数量。现在,描述种群有限增长的一个微分方程就是

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

该方程可以采用如下方式表达:

$$\left(\begin{array}{l} \text{种群} \\ \text{增长率} \end{array} \right) = \left(\begin{array}{l} \text{当} N \text{ 接近} 0 \text{ 时} \\ \text{的内禀增长率} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{l} \text{种群} \\ \text{大小} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{l} \text{因拥挤引起} \\ \text{的增长下降} \end{array} \right)$$

依据这个逻辑斯谛方程(logistic equation),指数增长方程将作为种群大小的一个线性函数而下降,这种下降与美国的人口资料十分吻合(图14.15)。

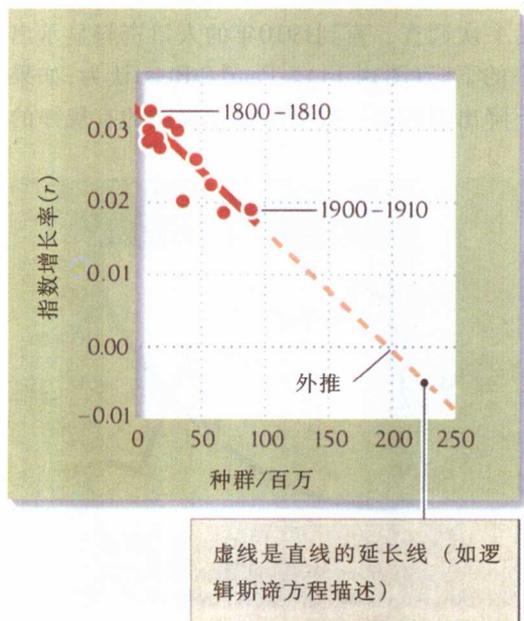


图14.15 逻辑斯谛方程与美国人口增长格局十分吻合。将1790和1910年间每10年的指数增长率作为这10年人口数量的函数作图(人口数量用10年开始和结束时人口数的几何均值表示),数据来自图14.14。该数据的最佳拟合是一条直线,它可以被推断出来。这种推断表明人口在达到2亿时就会持平($r=0$)

上网
求知

访问<http://www.whfreeman.com/ricklefs>,利用人机对话搞清楚逻辑斯谛方程如何描述一个总是趋向于环境容纳量的种群。

只要种群大小不超过容纳量 K ,即 N/K 小于1,种群就会持续增长。当 N 超过 K 时, N/K 就会大于1, $(1-N/K)$ 就会变为负值,于是种群下降。因为种群在 K 以下时增长,在 K 以上时下降,所以根据逻辑斯谛方程, K 就是种群达到最终稳定平衡时的大小。

图14.16显示的是种群大小(N)对每头增长率(r)和整体增长率(dn/dt)的影响。当种群很小时,整体增长率也很小,因为此时进行生殖的个体数量太少。增长率也会随着种群数量接近容纳量而下降,因为资源的减少将限制种群的繁殖。 dn/dt 曲线在种群中等大小时将达到最大值,特别是当 $N=K/2$ 或容纳量的一半时。在这个拐点(i)之前是种群的加速增长期,拐点之后是减速增长期。

可以利用逻辑斯谛方程的另一种形式了解增长率的这种下降,这种形式描述了个体数量与时间之间的相关性:

$$N(t) = \frac{K}{1 + e^{-r_0(t-i)}}$$

该方程描述的是一个S形曲线(图14.17)。种群增长开始很慢,然后随着种群个体数量的增长而加快,最后会再次变慢,并逐渐接近于平衡值 K 。

S形曲线可应用于1790至1910年的美国人口增长(图14.18)。Pearl和Reed用他们的方程极好地拟合了美国的人口资料, K 值是197 273 000; r_0 是0.03134,相当于每年大约增长3%的人口,人口倍增时间是22年。因此,虽然1910年的人口只有91 972 000,但Pearl和Reed根据人口此前的增长情况推断未来人口会增长到1910年时的两倍。但是当情况发生变化的时候,推断常常会失准。在1960和1970年间,美国人口已增长到1.97亿,当时人口仍在快速增长。卫生和医疗条件的改善大大提高了20世纪20年代至70年代之间的人口存活率,特别是婴儿和儿童。根据近年来人口出生率的明显下降,现在可以预测美国人口将会在达到2亿时持平,这是一个适中的预测数字,但所有这些都很容易发生变化。

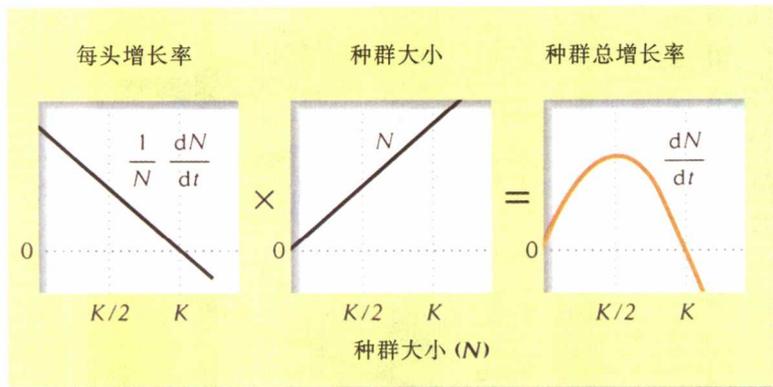


图14.16 种群的逻辑斯谛增长曲线表明种群数量增加和每头增长率下降的综合效应。种群的整体增长率是每头增长率($r=1/N \cdot dN/dt$)与种群大小(N)的乘积。 r 值作为种群大小(N)的线性函数而下降,从 $N=0$ 时的 r_0 到 $N=K$ 时, $r=0$ 。种群的整体增长率在拐点处达到最大,此处的种群大小等于容纳量(K)的一半

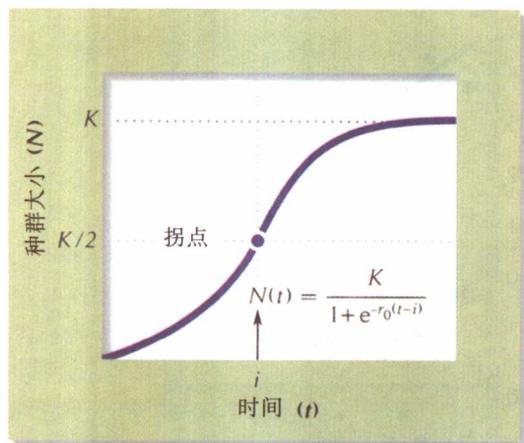


图14.17 逻辑斯谛增长表现为S形曲线。曲线在拐点($K/2$)上下是对称的,即种群增长的加速期和减速期的曲线形态相同

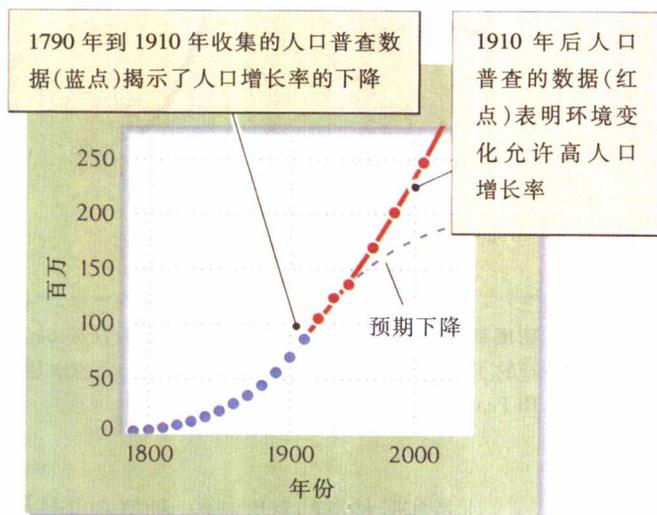


图14.18 如果生命表参数发生变化,人口预测就可能不准确。曾拟合了1790和1910年间美国人口资料的逻辑斯谛曲线预测人口会在达到大约2亿时持平。但其后的人口调查表明人口数已超过了预测的人口曲线



种群大小受密度制约因素调节

现已证明,逻辑斯谛方程可以用来描述实验室内和自然环境中种群的增长。事实上,当种群增长时限制种群增长的各种因素会对死亡率和生育力施加较大影响(见图14.16)。这就是为什么种群的内禀增长率会随着种群大小的增加而下降的原因。但这些影响是什么,又如何起作用呢?

很多因素都能影响种群的增长率,但只有密度制约因素(density-dependent factors)才能使种群得到调

控,其作用强度随种群拥挤程度的增加而增加。其中最重要的密度制约因素是食物的供应和生活地点,其数量是相对固定的。此外,捕食者、寄生物和疾病对拥挤种群的影响比对稀疏种群的影响更强。其他因素如温度、降水和天灾等可极大地改变种群的出生率和死亡率而与种群中个体数量无关,这就是非密度制约因素(density-independent factors),它可影响种群的增长率,但不能调节种群大小。

动物的密度制约

大量实验研究已揭示出密度制约的各种机制。例如当把一对果蝇置于一个瓶中并供应一定量食物时,起初其后代数量会迅速增加,但很快就会达到一定限

度。但当把很多对果蝇置于同样的瓶中时,每对果蝇所产生的后代数量将与瓶中果蝇的密度成反比(图14.19)。这种效应是因幼虫竞争食物引起,密度越大竞争所引起的死亡率越高,成虫的寿命也会下降,但引起成虫寿命下降的密度比引起幼虫存活率下降的密度高。密度制约因素对未成年期的有害影响往往比成年期大。

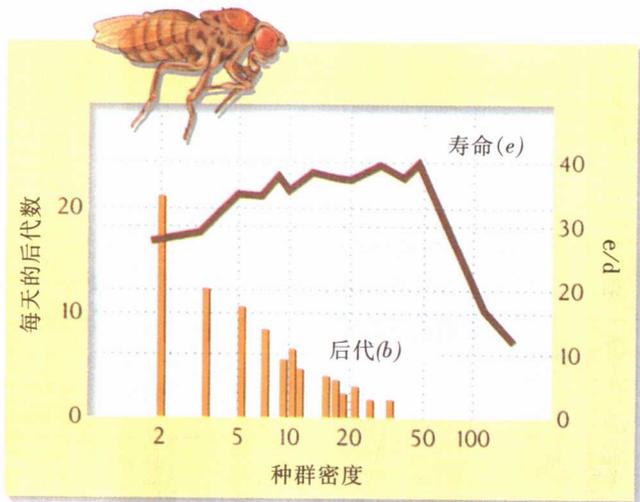


图 14.19 密度制约因素可以调节种群增长。在果蝇(*Drosophila melanogaster*)的实验种群中,生育力和寿命随种群密度的增加而下降[引自 R. Pearl, *Q. Rve. Biol.* 2:532~548(1927)]

网上
更多

水蚤实验种群的密度制约。种群密度是如何通过影响生命表参数而决定种群增长率的?

大多数关于密度制约的研究是利用实验种群,因为在实验种群中影响种群增长的因素可以人为控制。人们对实验种群的简单性曾产生过一些疑问,即在实验种群中的发现能够应用到复杂的自然种群吗?自然条件是不断变化的,实验者无法控制食物供应量或捕食。例如,冬季气候和其他因素可使歌带鸫(*Melospiza melodia*)种群产生很大波动。这种鸣禽栖息在英属哥伦比亚外海面积为6ha的Mandarte岛上。最近几年,歌带鸫种群在4~72只生殖雌鸟和9~100只生殖雄鸟之间波动。在某种意义上,歌带鸫种群为我们提供了一次自然实验的机会,可以了解环境变化对种群大小的影响。显然,种群对这种变化的反应可以说明密度制约因素对种群大小的调节作用。在种群密度高的年份,领域行为限制了生殖雄鸟的数量,食物供应量的减少则降低了每只雌鸟平均所能养育的幼鸟数,同时秋季和冬季幼鸟的存活数也会减少(图14.20)

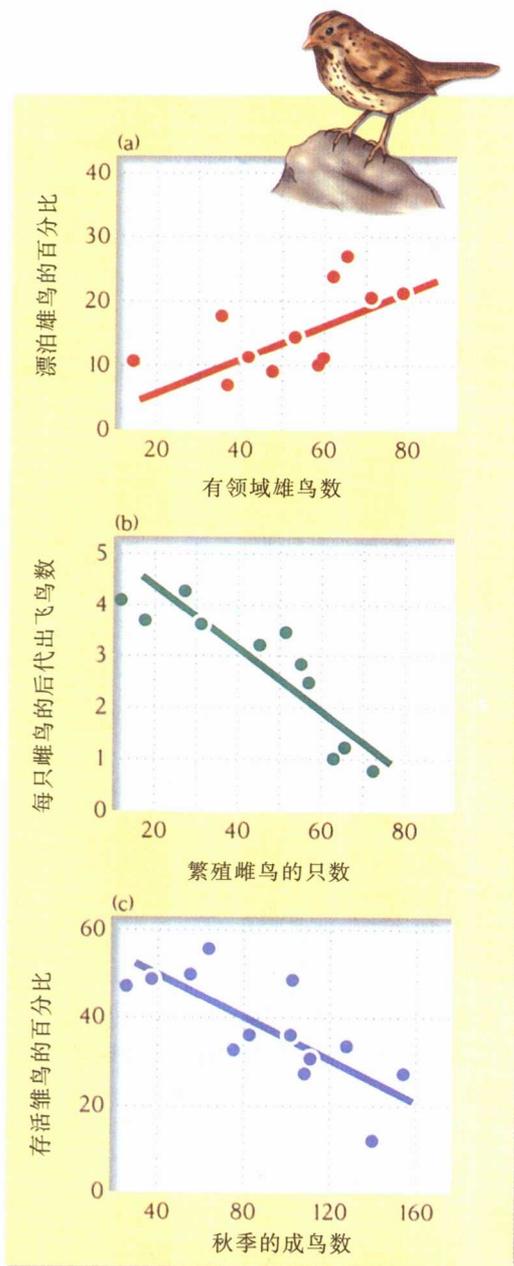


图 14.20 密度制约因素可以调控自然种群大小。环境变化引起歌带鸫种群波动表明密度制约因素在起作用。随着小岛变得更加拥挤,不能得到领域的漂泊雄鸟所占比例越来越大(a),每雌鸟养育出的幼鸟数(b)以及这些幼鸟在秋冬季的存活数(c)越来越少[引自 P. Arcese and J. N. M. Smith, *J. Anim. Ecol.* 57: 119~136 (1988), and J. N. M. Perrins, J.-D. Lebreton, and G. J. M. Hirons (eds.), *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management*, Oxford University Press, Oxford(1991), pp.148~167.]

生态学家在野外

白尾鹿种群的密度制约

虽然种群大小的自然变化为我们提供了能够较具体地了解密度制约的方法，但最理想的还是能让我们在自然环境中进行像实验室内一样的实验，即在保持其他因素不变的情况下改变种群的个体密度，这样的实验在大范围内难以完成，但经济狩猎动物种群有时却可以通过管理实践而有所增长或下降，生态学家就可以利用这一点去研究种群动态。20世纪40年代在纽约州对猎获的白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)所作的统计调查就提供了这种研究方法的一个实例。

白尾鹿的生殖与存活都依赖高质量的食物，它以嫩叶为食，为了能迅速生长和进行生殖需要摄入大量营养物质含量高的嫩叶。狩猎生物学家在纽约州对白尾鹿的研究表明：怀孕雌鹿所占比例和每只怀孕雌鹿平均怀孕数与放牧条件正相关(图14.21)。每个卵巢中的黄体(*corpora lutea*)数等于排卵数，也就代表雌鹿的生殖潜力。当黄体数超过胚胎数时，其差值则反映着胚胎的死亡和再吸收，这通常是由于牧草质量不高致使怀孕母鹿营养不良造成的。在中部Adirondack地区，白尾鹿栖息地的质量极差，导致雌鹿排卵量剧减。

有助于减小种群密度的选择性狩猎常常可以扭转因过牧引起的牧场退化趋势。当放牧条件很差的BeBar山区允许自由狩猎后，白尾鹿数量下降了，牧场质量得到恢复，生殖条件也得到了极大改善(图14.22)。

图 14.22 生殖参数可以是受密度制约的。在纽约州 DeBar 山区通过狩猎减小种群密度后，白尾鹿的生育力有所增加[引自 E. L. Chaetum and C. W. Severinghaus, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 15: 170-189(1950)]

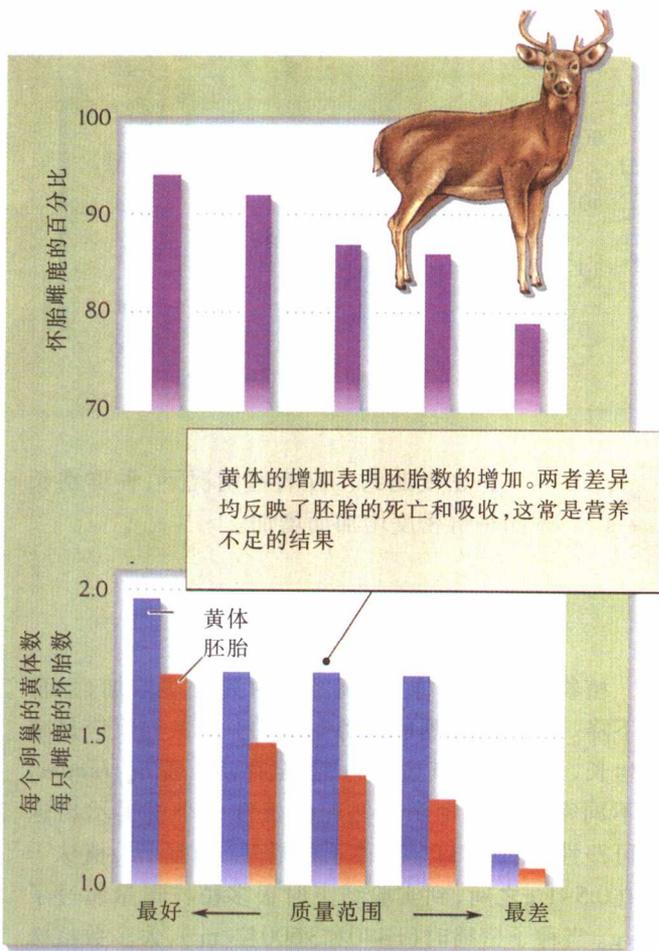
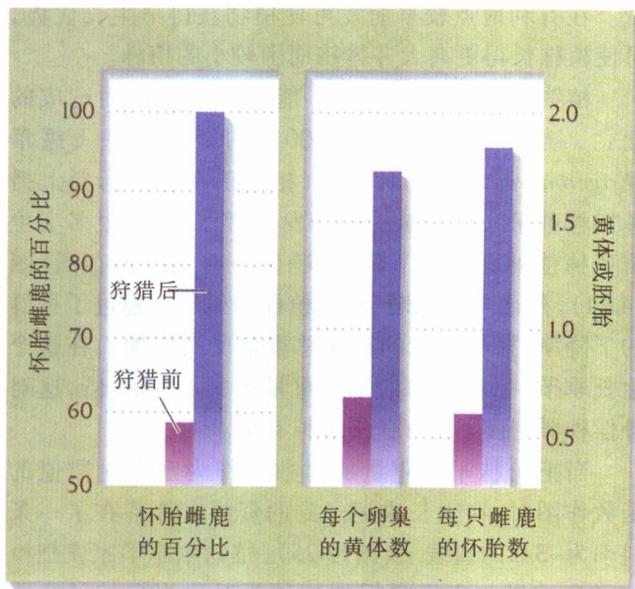


图 14.21 狩猎管理实践可为种群动态提供自然实验的机会。在1939—1949年间猎获的白尾鹿生殖参数反映着纽约州5个区域的牧场质量[引自 E. L. Chaetum and C. W. Severinghaus, *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 15:170-189(1950)]



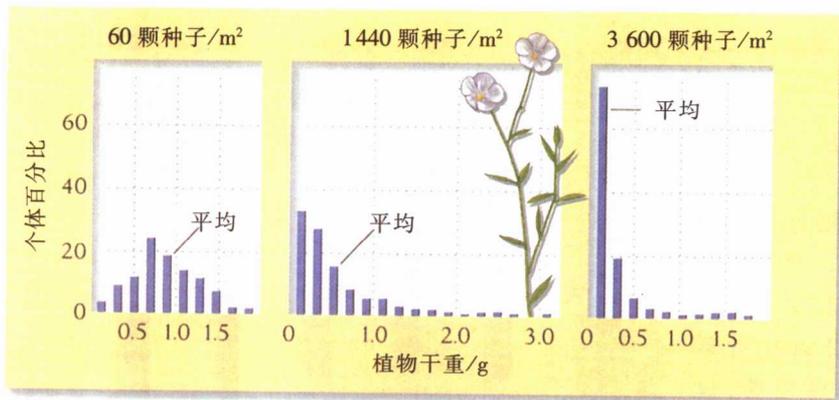


图 14.23 植物对资源竞争作出的反应是减缓生长。在种子播种密度较高时，亚麻植株的平均大小减小[引自 J. L. Harper, *J. Ecol.* 55:247~270(1997)]



正密度制约。在有些情况下，种群增长率随种群密度增加而增加。

植物的密度制约

植物和动物一样，在高密度时死亡率增加，生育力下降。植物对激烈的资源竞争的一个共同反应是减缓生长，进而影响其生育力，甚至存活。亚麻(*Linum*)在不同密度下发育到成熟期的植株大小就揭示出这种可塑性(图14.23)。当种子稀播时(60粒/m²)植株干重在0.5~1 g之间，到实验结束时很多植株重量超过了1.5 g。当种子密播时(1440和3600粒/m²)，大多数植株的重量都不足0.5 g，极少能长得较大。在3种处理中植株平均大小的不同是对资源可得性的标准反应。而每种处理内植株大小的不同则是由实生苗早期的机会因素所决定，特别是萌发日期和实生苗生长地的质量。在有利地点较早萌发可使植物获得早生长优势，可使植株长得更高大并排挤周围较小的植株。

植物生长的可塑性并不能排除因拥挤而造成的死亡，当以每平方米100 000粒的密度播种飞蓬草(*Erigeron canadensis*)种子时(相当于在你的拇指上播种10粒种子)，幼小植株就会发生激烈竞争，很多实生苗死掉使种群密度下降，以确保一些实生苗存活(图14.24)。然而与此同时，存活植株的生长率超过了种群的下降率，播种样地的植株总重量反而增加。在整个生长季节，每株植物的平均重量增长了1000倍，这对补偿种群密度下降100倍绰绰有余。

当把植株平均重量的对数值作为密度对数值的函数作图时，在生长季记录到的资料点都落在了一条斜率为-3/2的直线上(图14.25)。植物生态学家就把植株平均重量与密度之间的这种关系称为自然稀疏曲

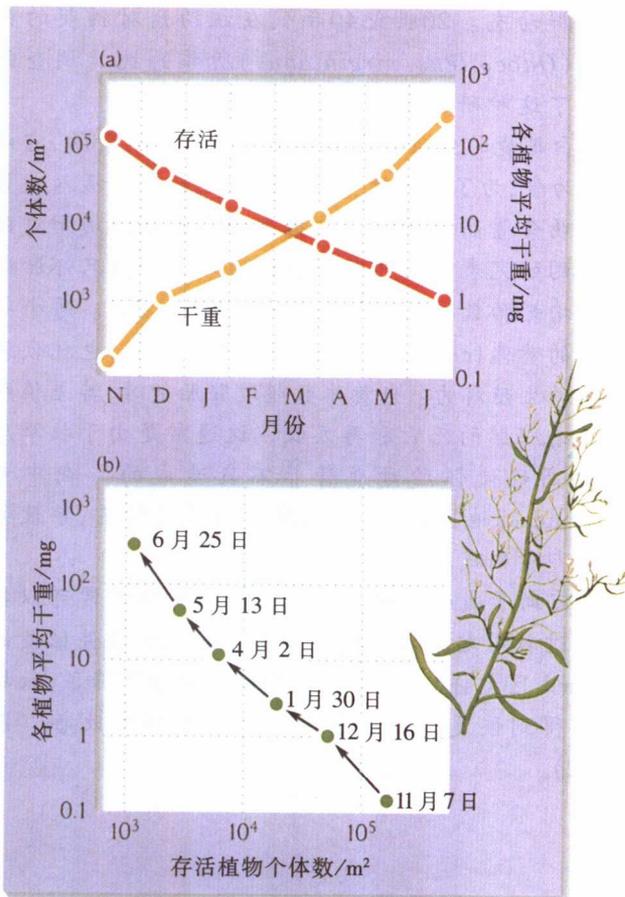


图 14.24 植物种群的生物量在株数减少的情况下仍有增加。(a)在以 100 000 粒/m² 的密度播种飞蓬草种子时，植株重量和种群密度的变化；(b) 植株密度和植株重量之间的关系随季节的变化[引自 J. L. Harper, *J. Ecol.* 55:247~270(1967)]

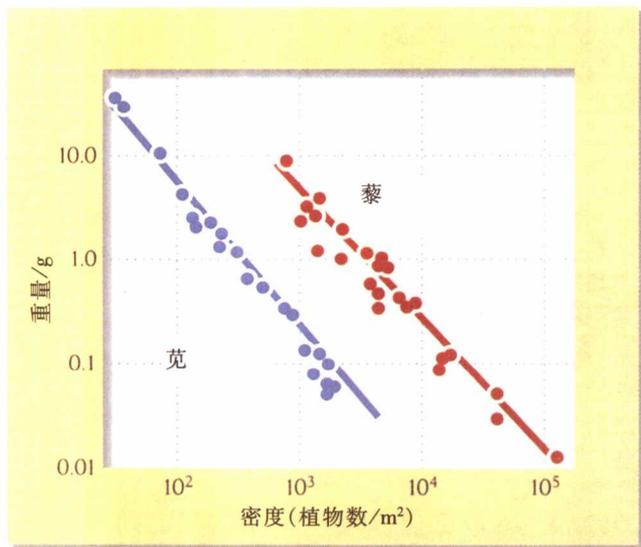


图 14.25 植物种群在高密度时会出现自然稀疏现象。植物密度与植株平均重量随时间发生的变化可以说明 $-3/2$ 幂定律。图中的两种植物是苋 (*Amaranthus retroflexus*) 和藜 (*Chenopodium album*) [引自 J. L. Harper, *Population Biology of Plants*, Academic Press, New York (1977)]

线(self-thinning curve)。这种关系是一种常规,因此很多人都称其为 $-3/2$ 幂定律($-3/2$ power law)。

密度制约因素常使种群处于可控制状态并使其大小接近于由资源和环境条件所决定的容纳量。这些环境条件和资源的变化会不断确定新的平衡值,而种群则增长或下降以接近新的平衡值。环境的非密度制约变化可由各种事件引发,如突然结冰、一场暴风雨和海流的转变等,这些事件常会使种群数量远远低于环境容纳量,并能引发一个快速增长期。可见,虽然密度制约因素可以调节所有种群,但环境的变化也能导致种群在其平衡密度上下波动。下一章我们将更详尽地探讨种群的变化。



总 结

1. 种群增长可用指数增长率(r)进行描述,其表达式是 $N(t)=N(0)e^{rt}$ 。指数增长适用于连续增长的种群。

2. 种群在一个单位时间内的周限增长(e^r)是一种几何级数增长(λ),在种群方程中 λ 和 e^r 是可以互相转换的。具有离散生殖季节种群的几何级数增长是依据 $N(t+1)=N(t)\lambda$ 的关系进行周期性增长的。

3. 指数增长率是从种群中所有个体平均得出的出生率(b)和死亡率(d)之差($r=b-d$)。

4. 指数增长种群的瞬时增长率是 $dN/dt=rN$,即种群的增长率取决于种群大小以及其每头出生率和死亡率。

5. 当出生率和死亡率依年龄而有所不同时,就必须知道每个年龄组中个体所占比例,以便计算未来种群的增长。

6. 种群生命表展示着各年龄组中个体的生育力(b_x)和存活概率(s_x)。在种群动态模型中存在一些重要变量。

7. 观察同时出生的一些个体并跟踪记录其命运就可编制一个同生群生命表。了解一定时期内已知年龄个体的存活状况和种群在特定时间的年龄结构或死亡个体的年龄分布就可以编制一个静态生命表。

8. 生命表参数固定不变的种群通常都具有稳定的年龄结构,而每个年龄组中的个体以及整个种群都以同样的指数增长率或几何级数增长率增长,这样的增长率就被称为内禀增长率(r_m)。

9. 种群的生命表参数值是随着环境条件和种群密度的改变而改变的。

10. 种群的快速增长潜力与长期保持相对稳定之间的不协调使人们自然会产生如下的想法,即如果出生率和存活率能随着种群的增长而下降,那么种群的增长就会减慢。在密度制约的情况下,减少食物供应和增加捕食与疾病压力都会对种群动态产生影响。

11. 受密度制约的种群增长可以用逻辑斯谛方程进行描述,表现为一条S形曲线。

12. 在受控的实验室条件下对动植物种群进行的研究表明了密度制约因素是如何在种群动态中起作用的。在自然条件下对动植物所作的类似研究也揭示了密度制约因素的影响。

生态学实践

检验你的知识

负密度制约



种群密度的不断增加常常会对存活率和出生率造成负面影响,因此种群的这类反应被认为是负密度制约。引起这种反应的因素就构成了调节种群增长负

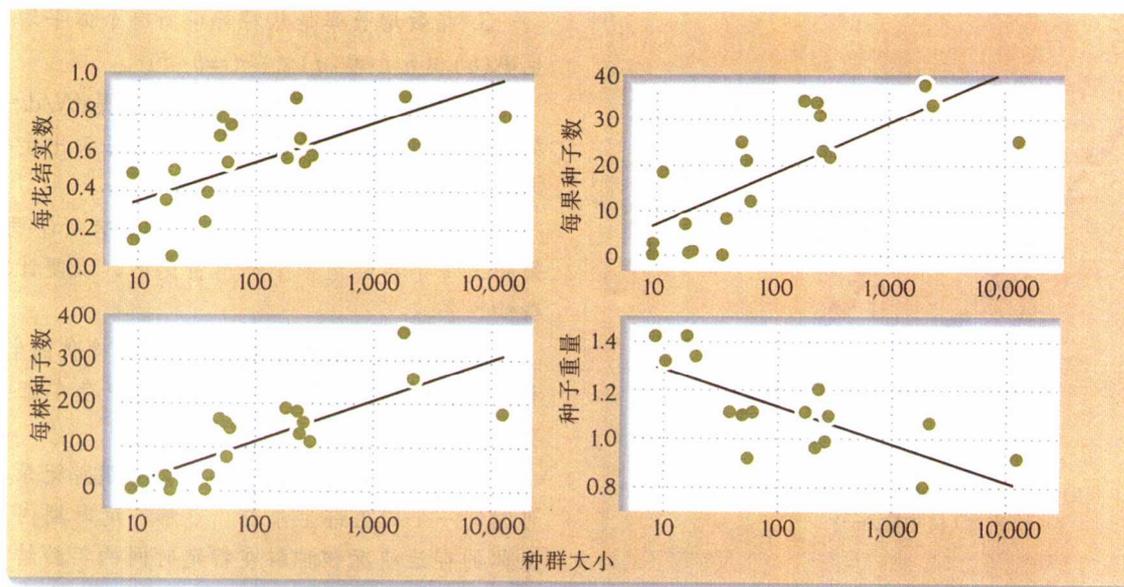


图 14.26 报春花 (*Primula veris*) 生殖与种群大小之间的关系。种子质量的数据是平均值 [引自 M. Kéry *et al.*, *J. Ecol.* 88:17~30(2000)]

反馈系统的一部分。也就是说,当种群个体数量大大超过环境容纳量时,这个机制便开始起作用并抑制种群的增长,使种群恢复到与资源和环境条件保持平衡的水平。

但是也有这样的情况,即种群的增长率随着种群密度的增加而增加,特别是在种群处于低密度时。随着种群的增长,其内禀增长率(r_m)提高,而不是像逻辑斯

谛方程所描述的那样应当下降。因为种群增长率与密度之间存在正相关,所以把这种关系称为正密度制约。对于正密度制约来说至少有3个过程是很重要的,首先是所谓的Allee效应(以芝加哥大学著名种群生物学家 W. C. Allee 的名字命名),是指个体找到配偶的能力随种群密度的增加而增大。第二是存在这样的事实:种群增长会增加遗传多样性和减少由于近交引起的

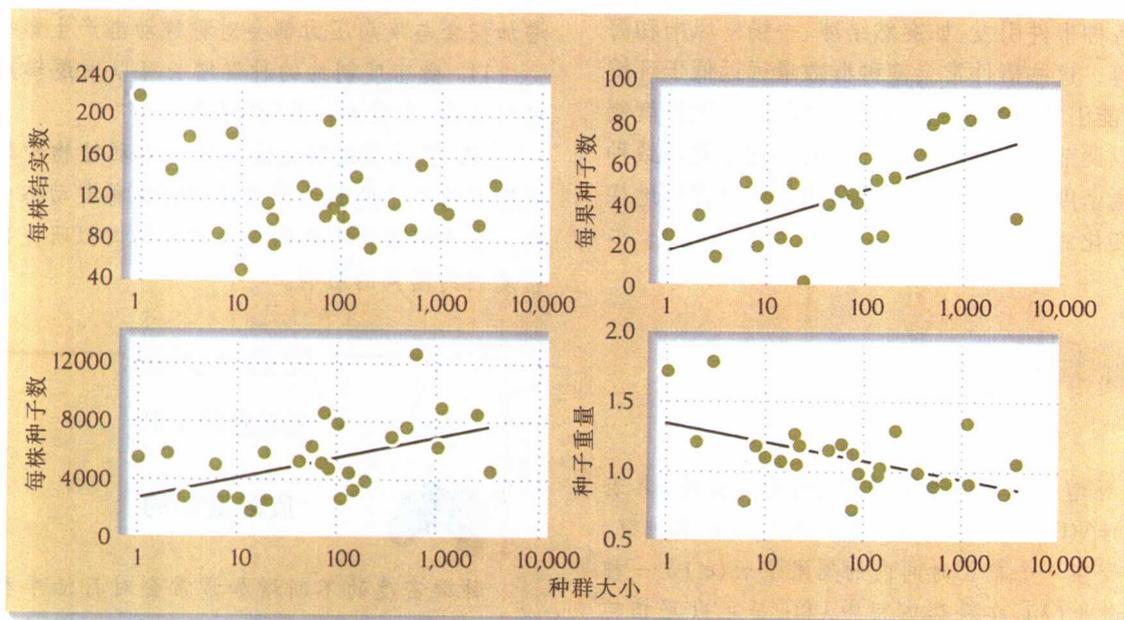


图 14.27 龙胆生殖与种群大小之间的关系。种子质量是平均值 [引自 M. Kéry *et al.*, *J. Ecol.* 88: 17~30(2000)]

有害突变。第三是指种群控制其猎物种群的能力。

当带有某种自交不亲和基因的花粉落到带有相同基因的花朵上时,很多植物都具有阻断受精的遗传机制并借此避免近交。在这种情况下,亲缘个体之间的自体受精和近交就可以避免。那么该系统对濒危植物小种群的潜在含意是什么呢? Zurich大学的Marc Kéry及其同事试图通过对报春花 (*Primula veris*) 和龙胆 (*Gentiana lutea*) 的研究回答这一问题。这是两种生长在欧洲贫瘠草原上的小形植物,它们的数量正在减少。Kéry及其同事用实验测定了小种群对后代适合度的影响,为了测定不同大小植物种群适应异质性环境的能力,他们测定了这些植物的适合度对竞争和受精处理所作出的反应。

检验你的知识

1. 对濒危植物来说,在什么条件下正密度制约能够成为一个有用的特征?

2. 比较图14.26和图14.27,这两幅图都引自Kéry等人的文章。作者采用并测定了什么因素作为适合度的指标?在报春花与龙胆的竞争中有种群密度对适合度组分的影响,你注意到了什么?

3. 再次参看这些图,图所表明的是负密度制约还是正密度制约?请说明。

4. 通过<http://www.whfreeman.com/ricklefs>网上的生态学实践访问瑞典Lund大学的分子种群生物学网页。阅读标题为“伴侣越多产出的后代就越健康”一文。雌性个体通过什么机制才能利用多次交配提高后代的适合度?

网上
更多

推荐读物

Clutton-Brock, T. H., M. Major, and F. E. Guinness. 1985. Population

regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology* 54:831-864.

Gotelli, N. J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Harrison, S. and N. Cappuccino. 1995. Using density-manipulation experiments to study population regulation. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*. Academic Press, New York.

Kéry, M., D. Matthies, and H.-H. Spillmann. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88:17-30.

Kingsland, S. E. 1985. *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, London.

Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271-287.

Myers, R. A., N. J. Barrowman, J. A. Hutchings, and A. A. Rosenberg. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269: 1106-1108.

Pollard, E., K. H. Lakhani, and P. Rothery. 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68: 2 046-2 055.

Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology* 54: 359-374.

Turchin, P. 1995. Population regulation: Old arguments and new synthesis. In N. Cappuccino and P. W. Price (eds.), *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*. Academic Press, New York.

Weiner, J. 1988. Variation in the performance of individuals in plant populations. In A. J. Davy, M. J. Hutchings, and A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*, pp. 59-81. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Weller, D. E. 1987. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant selfthinning. *Ecological Monographs* 57:23-43.

Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals. *Journal of Animal Ecology* 66:1-13.

(尚玉昌 译)

第 15 章 种群的时空动态



波动是自然种群的常规

时间变化影响种群年龄结构

种群周期是由种群对自身密度的反应时滞引起的

集合种群是由个体的移动联系在一起
的离散亚种群

偶然事件可能使小种群走向灭绝



在高纬度地区的很多国家,尽人皆知的一个重要常识是当地的哺乳动物种群波动极大,最著名的例子是旅鼠,其数量总是在极少和极多之间波动。旅鼠的大发生差不多每4年一次,这时极高的种群密度会引起

成群旅鼠的扩散迁移,令人联想起飞蝗的迁飞。有些旅鼠一直迁移到海边,后面的个体推挤前面的个体直到淹死在海水中,有人甚至认为旅鼠是靠自杀来减少自身的种群密度,但目前尚无证据证明这种行为属于自杀行为或利他行为。

很多种群在高密度和低密度之间波动多少都表现出了一定的周期性。一些种群周期的规律性最早是1924年被Charles Elton发现的,他也是第一个提出食物网概念的生态学家。这种周期性早已为自然博物学家、捕兽者和长期观察并记录重要经济动物的人们所熟知,但只是在Elton的工作引起广泛关注之后才激起了生物学家们的好奇心。

Elton也注意到了捕食者及其猎物之间种群波动的密切平行关系。捕食者及其猎物之间这种相互作用的最好实例是来自加拿大北部地区的毛皮收购记录。哈得孙湾公司向捕兽者收购多种哺乳动物的毛皮,其中包括雪兔及其最重要的捕食者猞猁。捕兽者出售的毛皮数量在好年份和坏年份可以相差1000倍。人们很难相信毛皮价格或捕兽者的干劲会造成这么大的数量差异。即使是这样的话,在坏年份,毛皮价格的提高也应当激发捕兽者的捕兽积极性。我们将在第19章回到捕食者与猎物作用动态的话题上来。这里有另外一个实例可以说明,一个物种的经济价值使人们对一个种群的多年周期波动留下了记录。

从17世纪到18世纪末,丹麦特权阶层常把矛隼从冰岛的丹麦领地运送到哥本哈根并把它们作为外交礼物献给欧洲的宫廷贵族。当时,隼是欧洲特权阶层手中最普通的消遣物,而矛隼

是集中最大和最漂亮的猛禽，特别受到人们的喜爱（图15.1）。矛隼的巢安置在悬崖峭壁的突出物上，而人们通常从巢中将它们捕获。1731年-1793年从丹麦输出的矛隼数量一直保留着记录，这些记录表明每10年出现一次数量高峰，极有规律性（图15.2）。1770年后数量开始下降，波动不太明显，主要因为猎鹰训练术已不太普及，即使在种群密度低的年份也能满足对矛隼的需求。

在密度制约因素影响下，种群常常会增长或下降以趋近于由环境容纳量所决定的平衡密度。但我们也知道，种群是随着时间而变化的，这种变化由两类不同的因素引起。首先，种群会对环境条件的变化作出反应，如温度、湿度、盐度、酸度和其他类似因素。这些反应可以是直接的，反映着环境条件对个体行为的影响，也可以是间接的，反映着环境条件对食物供应量的影响。其次，种群大小的变化可能由种群反应的内在动态引起。有些生物系统的动态具有遗传上的不稳定性，因此会引起种群大小的波动。

此外，各地的生态条件的不同，也会引起各个亚种群动态的不同。通常，距离会把各个亚种群彼此隔离开来，而其行为表现至少是部分地各行其是。整个种群的变化是所有亚种群变化的总和，但由于大种群和小种群的动态存在差异，所以再细分的小种群就具有独一无二的特性。

本章我们将讨论种群大小变化的原因，探讨这些变化对小种群和大种群的影响并研究个体在亚种群间散布的后果。小种群的动态已经越来越关系到大量物种趋于灭绝的问题，人类的活动导致生境破碎，已把景观分割为更小和更加隔离的斑块。



图15.1 几个世纪以来矛隼一直最受放鹰者喜爱（J. Krimmel 摄/Cornell Laboratory of Ornithology）



波动是自然种群的常规

种群密度的变化取决于刚刚提到的两个因素，即环境波动的强度和种群固有的稳定性。有些种群能在

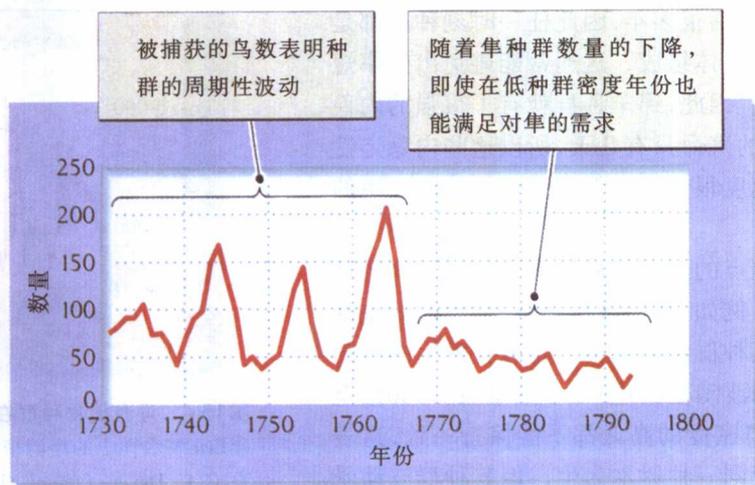


图 15.2 1731 年 - 1770 年从冰岛输送到哥本哈根的矛隼数量反映了该种群的周期性变化 [引自 O. K. Nielsen and G. Pétursson, *Wildlife Biol.* 1:65-71(1995)]



图15.3 塔斯马尼亚岛上的绵羊种群保持相对稳定。绵羊是在19世纪初期被引入塔斯马尼亚岛的,在此后不到30年内,就迅速增长到了环境容纳量水平,并保持数量变幅在一倍以内(引自 J. Davidson, *Trans. R. Soc. S. Aust.* 62: 342~346)

很长时期内保持相对稳定。绵羊在塔斯马尼亚岛定居之后,其种群数量在1 230 000~2 250 000头之间不规则地波动,在近一个世纪内数量相差不到一倍(图15.3)。我们知道,因为绵羊对塔斯马尼亚的经济来说,过去、现在都非常重要,因此其数量被详细地记载了下来。其数量变化大都与环境因素的变化有关,如放牧活动、对羊毛和羊肉的市场需求以及牧场管理等。

与此形成鲜明对比的是,个体小而短寿命的生物种群可在很短时间内实现种群的极大波动,波动幅度可以高达几个数量级。浮游植物绿藻和硅藻种群可以在几天或几周内完成种群的剧增和骤减(图15.4)。这种快速变化常可遮掩较长期的变化如季节变化。

绵羊和藻类对环境变化的敏感性和种群反应时间完全不同。因为绵羊个体较大,因此有更强的内环境稳定能力,并且在生理上能更好地抵御环境变化的影响。此外,由于绵羊可以活很多年,因此任一时刻种群都是由很多不同年龄的个体组成,这通常能避免出生率短期波动造成的影响。因此,绵羊种群就有了很强的内稳定性。单细胞藻类的寿命只有几天,所以这些内稳定性极差的种群周转速度很快,容易遭受变幻莫测环境的极大冲击。

栖息在同一地点的近缘物种种群常常对不同的环境因子作出反应。例如,在德国森林中4种蛾的幼虫都取食松树针叶,其种群波动基本上是独立发生的(图15.5)。种群数量的波动范围达3~5个数量级(1000倍至 10^5 倍)。4种蛾种群密度的高低都不能保持一致,这表明虽然它们都依赖同一种树木为生,但其种群波动受

不同因素支配,特别是各有各的寄生物和病原体。

有些种群表现出明显的周期性,即种群数量相邻两个高峰或低谷之间的时间间隔大体相同。自然界中最明显的例子是生活在高纬度地区某些哺乳动物和鸟类种群数量的周期变化,如本章开始时介绍过的旅鼠。在芬兰北部连续26年定期捕捉这种小哺乳动物,发现了6个数量高峰年,每两个相邻高峰间隔4或5年(图15.6)。正如冰岛矛隼的10年周期一样,这种规律性显然并不是偶然发生的。数量最多的棕背鼯(*Clethrionomys rufocanus*)所表现出的波峰和波谷大体是与其他数量较少种类相平行的。正如下面将会看到的那样,引起这些周期性的原因一直是生态学中最有趣的问题之一。



图15.4 浮游植物种群在短期内就会有极大波动。1962年Erie湖水样中的浮游植物密度在一年内的变化情况[引自 C. C. Davis, *Limnol. Oceanogr.* 9: 275~283(1964)]

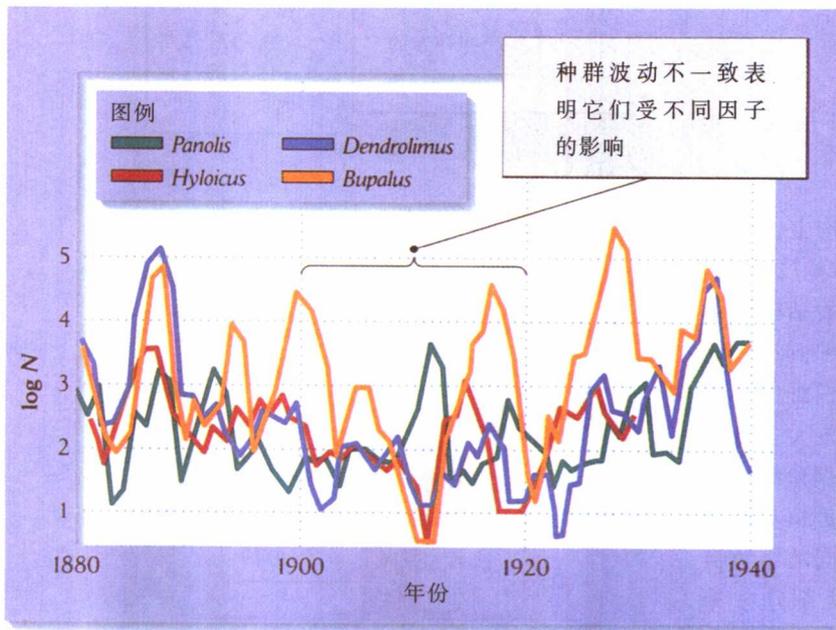


图15.5 在同一栖息地4种蛾种群的波动情况。这些数据是连续60年在严冬时纪录德国人工松林中蛹和越冬幼虫数量〔引自 G. C. Varley. *J. Anim. Ecol.* 18:117~122(1949)〕

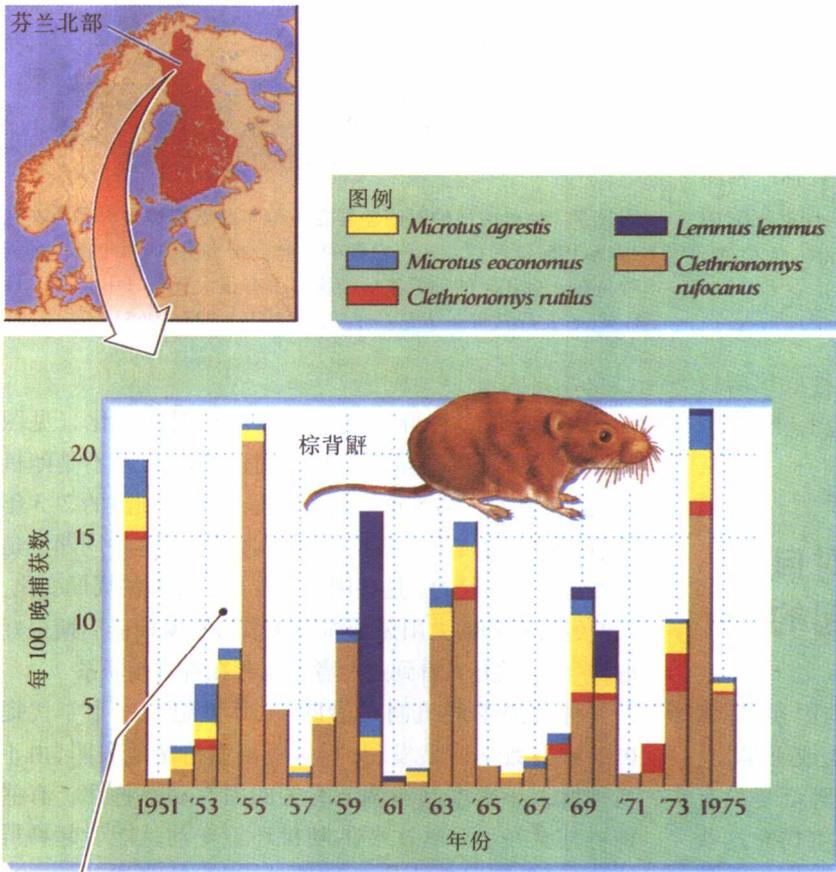


图15.6 芬兰北部小哺乳动物的种群周期是同步发生的。1950–1975年在芬兰北部捕获的小哺乳动物的数量周期,优势种是最常见的棕背鼯,其他种通常伴随它同步达到数量高峰〔引自 R. Brewer, *The Science of Ecology*, 2d ed., Saunders, New York (1994), 引自 S. Lahti, J. Tast and H. Uotila, *Luonnon Tutkija* 80: 97~107 (1976)〕

最常见的物种棕背鼯的数量波动控制着其种群循环,但其他物种群或多或少都是伴随它同步到高峰



时间变化影响 种群年龄结构

种群动态的时间变化会在种群年龄结构上留下自己的印记,即影响每个年龄组中个体的相对频度。正如在第14章中已经看到的那样,变动中的年龄结构能够影响种群增长率。从年龄组的大小也能看种群过去的变化史。例如,从1945~1951年Erie湖捕捞的白鲈的年龄构成来看,1947、1948和1949年捕捞的白鲈,大多数个体属于1944年年龄组(图15.7)。生物学家根据鱼鳞上的生长环来判断鱼的年龄,资料显示1944年是鱼类产卵和种群增长的一个极好年份。因此1944年同龄组鱼群在随后几年便反常地构成了整个种群的绝大部分。

种群年增长的时间差异也清楚地表现在树木的年龄结构上。在四季分明的环境中,树木的年龄可以依树干木质部的年轮来确定,在正常情况下每年增加一个年轮。1928年对宾夕法尼亚Hearts Content附近原始林的调查表明,大多数树种的树木都是在有记录的近400年间陆续分散地增补到种群中来的(图15.8)。很多栎树和白松是在1620~1710年间定株的,此后便遭到了极大干扰,可能与1644年的严重干旱和火烧有关。火烧可减小森林的密闭性,使白松实生苗得以定居,因为白松实生苗不能在浓荫下生长。与此相反的是山毛榉具有相对均匀的年龄分布,因为其实生苗可以在密闭森林的遮荫条件下生长。

网上
更多

跟踪环境变化。增长潜力高的种群比增长潜力低的种群能更紧密地跟随环境的变化。



种群周期是由种群对自身密度的反应时滞引起的

除了与日、月(潮汐)和季节周期相关的因素,环境波动常常是无规律的。历史记录表明,多雨或干旱,炎热年或寒冷年以及各种天灾如大火和飓风等都是没有规律的,很可能都是随机的(见第4章)。而生物对这些因素所作出的反应也同样是没有任何规律的。例如,树木年轮的宽窄与温度和雨量有直接关系。年轮宽度峰值间隔时间的频度分布很像是一个随机数序列(图15.9)。

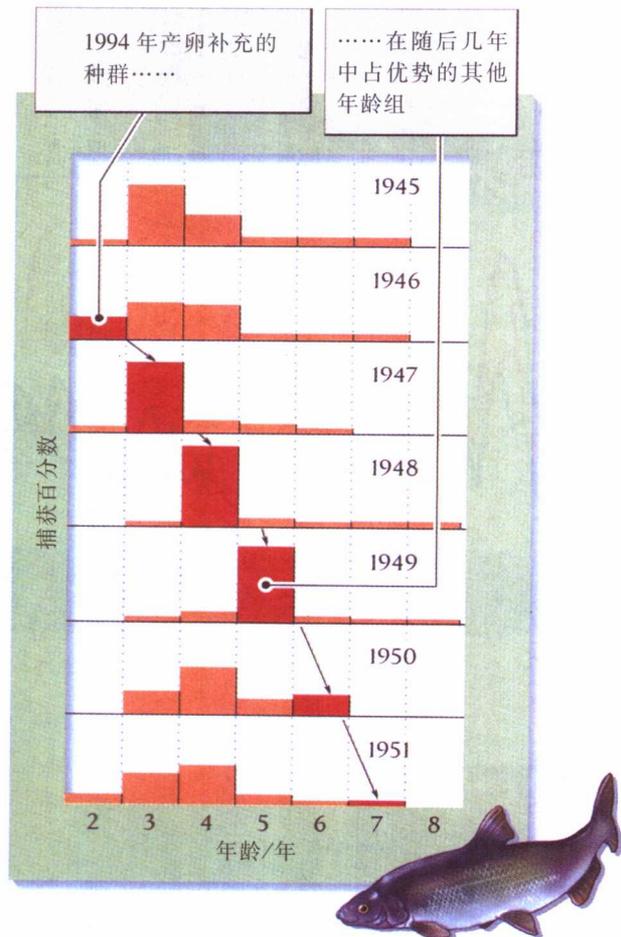


图15.7 种群增员的时间差异在种群年龄结构中显而易见。在1945~1951年间商业捕捞白鲈的取样分析表明:1944年出生的同龄鱼在此后几年的种群年龄结构中占有很大优势〔引自 G. H. Lawker, *J. Fish. Res. Bd. Can.* 22:1 197~1 227(1965)〕

然而,很多种群的大小的确存在周期变化(见图15.6)。赤狐种群数量峰值间隔时间的分布并不是随机的(图15.10)。4~5年的时间间隔比随机预测的2~3年时间间隔更为常见。多年来生态学家认为这种周期性是由外部环境引起的。这些因素表现出了类似的周期变化。人们经常提到的太阳黑子周期从未与雪兔种群周期很好地吻合过,没有人看到过两者之间存在着直接联系。

种群周期的机制是借助于20世纪二三十年年代提出的种群数学模型发现的。这些模型清楚地表明,由于与种群大小密度制约调节有关的固有动态特性,有些种群甚至经历一些次要的随机环境变动就能引起种群的波动。种群具有内在的周期性,正像钟摆依其长度而有固有的摆动频率一样。钟摆是靠重力加速回到原来平衡点并进行周期性左右摆动。处于低密度的种群则

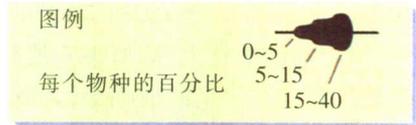
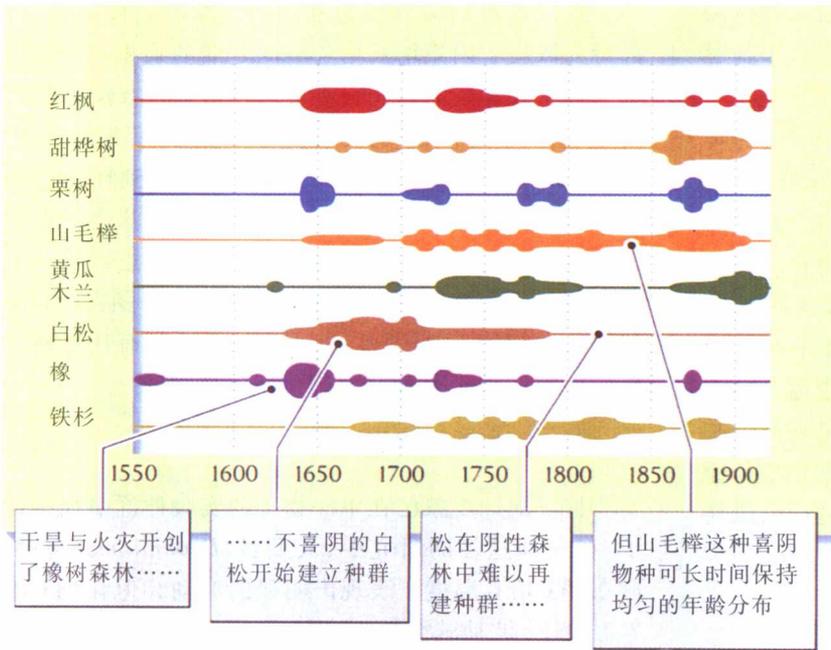


图15.8 森林树木的年龄分布显示了干扰因素对实生苗定植的影响。这些资料是1928年取自宾夕法尼亚Hearts Content附近 [引自 A. F. Hough and R. D. Forbes, *Ecol. Monogr.* 13: 299~320(1943)]

依靠高出生率使其实现快速增长并超过其环境容纳量,此后,处于高密度的种群则依靠低存活率使种群数量回降到环境容纳量以下。这种周期性是因时滞 (time delays) 而导致的,或者说是因出生率和死亡率对环境变化反应的延滞而引起的。

离散时间模型的时间延滞和波动

建立在逻辑斯谛方程基础上的种群模型 (见第14

章)曾被用于研究种群的周期性。引起种群波动的时间延滞是具有离散世代的种群模型所固有的。在这种离散时间模型中,种群增长间断发生,这是由生殖的季节性决定的。因此,种群对某一特定时刻环境条件作出的反应直到下一个时间间隔才会表现为种群大小的变化。因为种群的反应是从某时段到下一时段的离散式增长,所以当接近环境容纳量时就无法连续调整其增长率,这就导致种群先是超过环境容纳量,接着又回落

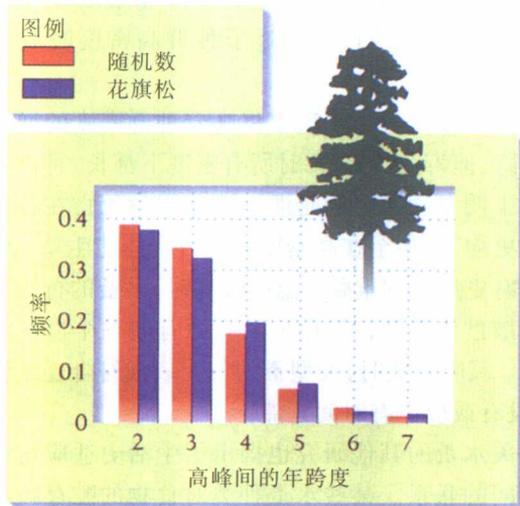


图 15.9 环境波动常常是随机的。冷杉年轮宽度峰值间时间间隔的频率分布很像是一个随机数序列 [引自 L. C. Cole, *J. Wildl. Mgmt.* 15: 233~252(1951)]

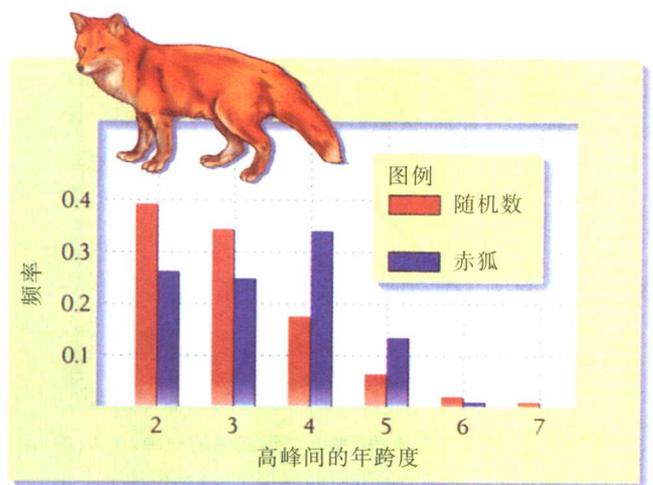


图 15.10 种群数量的波动常常不是随机的。赤狐种群峰值时间间隔的频率分布与随机数序列有很大不同 [引自 L. C. Cole, *J. Wildl. Mgmt.* 15: 233~252(1951)]

到环境容纳量以下。至于种群是否会发生波动和波动的强度则取决于种群增长量是否会超过种群大小与容纳量之差。

种群可能表现为3种波动格局中的任何一种,当每头增长率很小时(r_0),种群将直接逼近环境容纳量(K)而不发生波动(图15.11)。当 $1 < r < 2$ 时,种群将会超过其平衡值,但比以前更接近平衡值,可见种群将在平衡值上下波动,离平衡值越来越近,故称为减幅振荡(damped oscillation)。当 $r > 2$ 时,种群也会在平衡值上下波动,但波幅越来越大,即离平衡值越来越远。种群也可能最终稳定在一定的波幅上,种群数量在高值和低值之间不断反跳,这种情况常被称为有限周期(limit cycles)。随着 r 值的增大,种群波动会变得很复杂,最终的波动形式呈现出难以预测的混沌(chaos)状态。

连续时间模型的时间延滞与波动

离散时间模型中种群对环境作出反应有一个单位时间的固有时间延滞,而连续时间模型则没有固有的时间延滞,其时间延滞是由分隔世代间生殖活动的发育期引起。这种时间延滞也能导致产生周期性种群行为。当种群对其过去(而不是现在)某一时刻的密度发生反应时,种群大小也会发生波动,其延滞时间的长度用希腊小写字母 τ 表示。

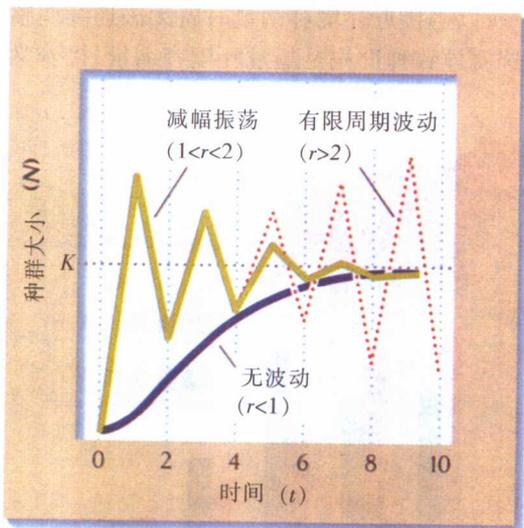


图15.11 种群可能采用3种波动形式中的一种。在以逻辑斯谛方程为基础的离散时间模型中,波动格局决定于每头增长率(r)。当 $r < 1$ 时,种群直接逼近容纳量而无波动。当 $1 < r < 2$ 时,种群表现为减幅振荡。当 $r > 2$ 时,种群将逐渐过渡为有限周期波动

在以逻辑斯谛方程为基础的时间模型中,种群行为取决于内禀增长率与时间延滞的乘积,即 $r\tau$ 。内禀增长率高和延滞时间长都会增加波动性。 $r\tau < \pi/2$ (大约1.6),种群大小(N)的波动就逐渐衰减。只要在 $r\tau = e^{-1}$ (0.37)以下,种群会无波动地上升或下降到环境容纳量(K)的水平。在 $r\tau$ 大于 $\pi/2$ 时,波动幅度就会一直增加直至 N 的最大值达到 K 值的 e^2 (=7.4)倍为止。从一个波峰到另一个波峰测得的有限周期长度将随着 $r\tau$ 的增加而从大约 4τ 增加到 5τ 以上。可见,一个具有10年期的种群周期就意味着有大约2年的时间延滞。

实验种群的周期

种群周期现象已在单一物种的实验种群中观察到了,在一项这样的研究中,大型蚤(*Daphnia magna*)种群在25℃培养温度下表现出明显的波动,但在18℃培养温度下,波动就会消失(图15.12)。25℃培养条件下周期长度大约是60 d,显示出一个大约12~15 d的密度制约反应时间延滞,这大约就是大型蚤在25℃时繁殖的平均年龄。

下述情况也会出现时间延滞。当种群超过50个个体时,随着种群密度增加,生育力就会下降,直到接近于零。个体存活对种群密度不太敏感,即使在高密度下也是如此,成年水蚤至少能活10 d。因周期高峰时的拥挤此时只能抑制出生,使种群密度降至难以再进行生殖的水平,种群中大都是一些衰老没有生殖能力的个体,因此种群继续下降。在一个新周期开始时,一些年轻且生殖力旺盛的个体开始出现并逐渐增多。延滞时间的长度接近于种群高密度时成年水蚤的平均寿命。

在温度较低时,生殖率将随着种群密度的增加而迅速下降,但寿命比25℃时所有密度下都长。种群在较低温度下明显缺乏时间延滞,这是因为死亡在各年龄组分布更均匀,甚至在高密度时也有个体能生殖。结果世代会有更广泛的重叠。温度较高时,水蚤的行为表现符合离散世代模型,该模型具有固有的一个世代的时间延滞。温度较低时,大型蚤的行为表现符合连续世代模型,没有或极少有时间延滞。

有关水蚤的其他研究也揭示了生活史适应与种群动态之间的联系。某些水蚤种类对食物的贮存减小了死亡率对种群拥挤的敏感性,从而也就减少了把时间延滞引入种群过程的敏感性。大型水蚤(*Daphnia galeate*)在食物丰盛的时期(也是种群密度低的时期)

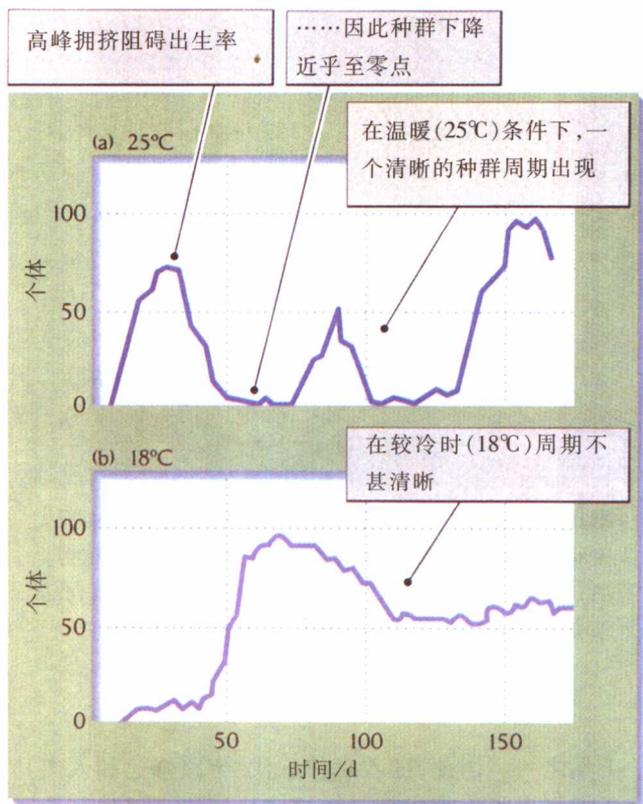


图15.12 温暖会使大型蚤种群表现出周期性。种群在25°C(a)和18°C(b)条件下进行培养[引自 D. M. Pratt, *Biol. Bull.* 85:116~140(1944)]

以脂肪滴的形式贮存能量,以供在种群密度高引起食物供应量下降时利用。雌性水蚤也可借助卵内油滴把贮存的脂肪传递给后代,以提高处于生殖前期年轻水蚤在食物贫乏时期的存活率。较小的水蚤(*Bosmina longirostris*)贮存的脂肪较少,所以当种群密度增加时死亡率增长很快,这样种群增长差异的后果是可以想像的。在一项研究中*Daphnia*表现出明显的有限周期,周期长为15~20 d,而*Bosmina*种群则很快就增长到了平衡值,只有一次明显地突破平衡值但又衰减下来。*Daphnia*的 r 值大约是每天0.3,周期长是15~20 d, τ 大约是4~5 d,因此 $r\tau$ 大约为1.2~1.5。因为 $r\tau$ 值稍小于 $\pi/2$,所以*Daphnia*的种群周期最终会衰减下来。

生态学家在野外

丽蝇种群的时滞和波动

培养条件或生活史的轻微差异就有可能破坏两类种群之间的平衡,一类是无

波动种群,另一类是保持有限周期的种群。澳大利亚昆虫学家 A. J. Nicholson 在实验室培养丽蝇(*Lucilia cuprina*),开创了操控时间延滞的著名实验,对时间延滞与种群周期的关系提供了极好的说明。

在一组培养条件下,Nicholson为丽蝇幼虫每天供应50 g肝泥,而为成蝇供应无限的食物。在这种情况下,种群周期中成蝇的数量从最多时的大约4000只到最少时的0只(此时全部是卵或幼虫),周期长是30~40d(图15.13)。这些有规律的波动是由生育力和死亡率对成蝇密度反应的时滞效应而引起。在种群密度高时成蝇产卵量多,引起幼虫对有限食物的强烈竞争。在成蝇种群高峰期产下的卵,孵出的幼虫几乎无一存活,主要是因为它们长得太小不能化蛹。因此成蝇数量虽多但产生的后代却很少,再加之成蝇的寿命不足4周,所以种群很快就会下降。此后产卵量明显减少但多数幼虫都能存活,因此成蝇数量会再次增长。

丽蝇种群的这种表现说明存在时间延滞的逻辑斯谛过程,它与我们曾观察到的 $r\tau=2.1$ 的种群波动极为吻合。该值预测种群最大值与容纳量之比($N/K=e^{r\tau}$)是8.2,种群周期是 4.5τ 。实验清楚地表明,当种群增长时密度制约因素不会马上影响成蝇的死亡率,其影响是在1周以后或其后代已发育成幼虫时。在产卵大约2周后幼虫羽化为成蝇之前,幼虫死亡率并不能反映在成蝇种群大小上。正如在高温下培养水蚤(*Daphnia*)种群一样,丽蝇种群的拥挤也能产生离散和非重叠世代,它所固有的时间延滞等于幼虫发育期,约为10 d。

密度制约反应引发种群周期的时间延滞假说可以用排除时间延滞的办法直接验证,即让种群高密度下耗尽资源的有害影响马上能感受到。因此,Nicholson调整了提供给丽蝇成虫的食物量,使其与幼虫一样受到食物的严重限制。Nicholson每天只供应成蝇1 g肝泥,使成蝇产卵量受到食物供应的制约。在这种条件下种群个体的增员决定于产卵期,而且大部分幼虫都能存活,结果种群波动减弱(图15.14)。

我们已经看到种群对密度的反应时间可以被发育时间和营养贮存推迟,两者都能使死亡向后拖延或推迟到生活史的晚些时候。密度制约对生育力的影响则很少有时间延滞,成虫利用短期内积累的资源就能很快产卵。主要受这类因素控制的种群通常没有明显的波动。

不管在密度制约反应中有没有时间延滞,处于平

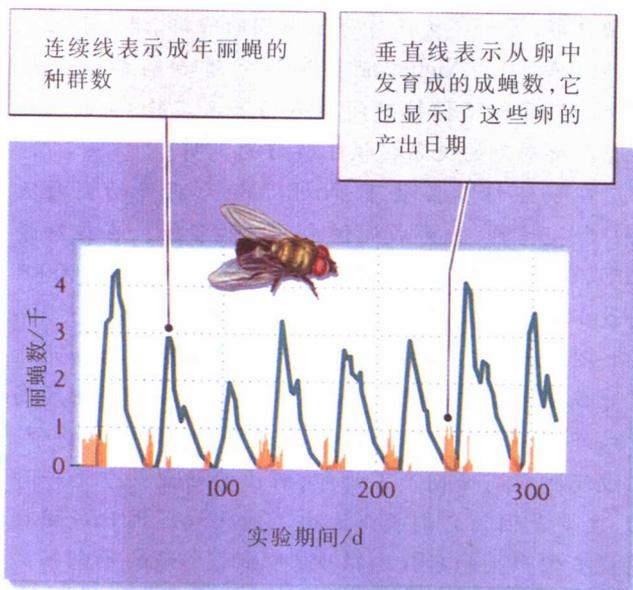


图15.13 引入时间延滞会导致有规律的种群周期。给丽蝇实验种群的幼虫供应有限食物会导致密度制约效应的时间延滞和有规律的种群周期。幼虫每天供应50 g肝泥,成虫供应肝和水,数量不限[引自 A. J. Nicholson, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:153~173(1958)]

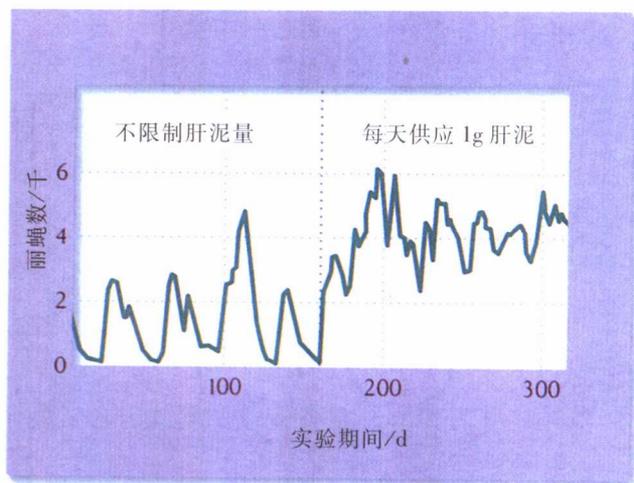


图15.14 排除时间延滞导致种群周期消失。限制丽蝇成虫的食物供应量使时间延滞消失和种群波动减弱。该实验的其他方面与图15.13相同[引自 A. J. Nicholson, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:153~173(1958)]

衡点的种群通常都会保持在那里,直到受到外来影响的干扰,如容纳量(K)的变化或种群大小(N)的灾难性变化。一旦偏离其平衡点,有些种群就会趋向某个稳定的有限周期,这取决于时间延滞的性质和反应时间。其他种群则可直接或以减幅振荡回到平衡点。种群周期也可能借助于与其他物种的相互作用而得到加强,这些物种包括猎物、捕食者、寄生物、可能还有竞争者,它们对种群变化具有相似的反应速度,正如在下一章将会看到的那样。



集合种群是由个体的移动联系在一起 的离散亚种群

含有必需资源和种群生存条件的区域叫生境斑块(habitat patches)或简称斑块(patch),生活在一个栖息地斑块中的个体构成物种的一个亚种群(subpopulation)。不适生境区域常常把适宜生境斑块隔离开来,个体可以穿越这些区域随机移动但不能在其中生存。一组亚种群通过个体在其间的随机移动联系为一个集合种群(图15.15)。集合种群的概念近来已经成为了解生活在破碎生境中物种动态的最重要生态

学工具之一。因此,随着森林砍伐、道路修建和人类其他活动产生了很多类型的生境斑块网络,而集合种群可以帮助我们管理和保护那些不容易穿越破碎景观移动的种群。

有两类过程与集合种群动态有关,第一类包括斑块内亚种群的增长和调节,对此我们已经详细讨论过;第二类包括个体迁入空白斑块并在其中定居形成一个新亚种群及已定居亚种群的灭绝。因为亚种群要比作为一个整体的集合种群小得多,因此个体数量的局部灾难性和偶然性波动对其种群动态有更大的影响。亚种群越小,在一特定期期灭绝的概率就越大。

当个体在各亚种群之间频繁移动时,这种波动就会有所衰减,而且亚种群大小的变化也反映着较大种群的变化。可见,高迁移率使集合种群动态类似于单一大种群的动态。另一个极端,当斑块之间没有个体移动时,每个斑块内的亚种群就会独立行事,当这些亚种群很小时,其灭绝率会很高,正如我们将在下面看到的那样,整个种群会逐渐走向灭绝。中等水平的迁移会导致某些因亚种群灭绝而空缺下来的斑块被重新定居,在这种情况下,整个集合种群实际上是由已占斑块和未占斑块组成的一个变动的镶嵌体。这个镶嵌体有其自身的动态和平衡特性,可以按一个简单模型去理解。

集合种群动态的基本模型

考虑把一个种群分成许多离散的亚种群。假定每一个亚种群在一定时间间隔内都有一定的灭绝概率,用 e 表示。如果 p 代表亚种群所占适宜生境斑块的比例,那么亚种群的灭绝率就是 ep ,而空白斑块的定居率决定于空白斑块所占比例 $(1-p)$ 和发送给潜在定居者的斑块所占比例 (p) 。因此我们也可以用一常数 c 表示定居率,即 $p(1-p)$ 。从这些简单的考虑出发就可以知道,当被占斑块的比例达到

$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c}$$

时集合种群就可达到平衡。已占斑块达到平衡时的比例用 \hat{p} 表示,这种平衡是稳定的,因为当 p 低于平衡点时,定居就会超过灭绝,反之亦然。

这个简单模型表明,灭绝和定居的相对速率 (e/c) 是极为重要的。当 $e=p=1$ 时,全部斑块都被占有(但这并不意味着斑块不再独立动态,只不过此时种群足够大或足够稳定而不会灭绝)。当 $e=cp=0$ 时,集合种群就会趋于灭绝。如果 e 值适中,即大于0但小于定居率,就会形成一个由已占斑块和未占斑块组成的变动镶嵌体。因此,当定居率大于灭绝率时,已占斑块所占比例就会在0和1之间达到平衡。当灭绝率超过定居率时,已占斑块所占比例就会下降为零,而且整个集合种群会

走向灭绝。这种格局清楚地表明,不使斑块彼此太隔离或在受管理景观中的各斑块之间保存迁移走廊是很重要的。

根据上述模型,所有斑块都是一样的,而且每个斑块的灭绝率和定居率也都相等。更加现实的是,斑块小、生境质量及与其他斑块的隔离程度都是不断变化的。比较大的斑块能维持较大的亚种群。后者的灭绝概率低于较小的亚种群。斑块大小的这种效应可以从鼯鼠(*Sorex araneus*)在芬兰两个湖泊中小岛上的分布清楚地看出。这些小岛的面积从大约0.1hm到1 000hm不等,离其他小岛或湖岸的距离从小于0.1km到大于2km。正如在图 15.16 中看到的那样,面积大于 1hm 的小岛与更小的小岛相比,任一时刻在岛上发现鼯鼠种群的概率都较大。斑块隔离程度没有太大影响,因此我们的结论是:鼯鼠到达较远的小岛与到达很近的小岛一样容易。

生态学家在野外

莱茵河沿岸草原斑块中的集合种群

荷兰生态学研究所的 Joop Ouborg 发现:亚种群之间的距离是草本植物对斑块占有的一个重要因素。他的研究利用了莱茵河沿岸



图15.15 集合种群是一组具有独立动态的离散亚种群。在任一时刻都会有些斑块被占有而另一些则不会,斑纹鸮以集合种群分布于南加州山地成熟林生境的各个斑块中。图中黑色区域代表斑块,旁边数字代表斑块容纳量的估测值。斑纹鸮在各斑块之间的移动则所知甚少 [引自 W. S. Lahaye, R. J. Gutierrez, and H. R. Akcakaya, *J. Anim. Ecol.* 63: 775-785(1994)]

干旱贫瘠草原斑块的调查资料。1956年调查了143个这样的草原斑块并记录了植物种类丰盛度。1988年在同一地点再次调查同种植物是否还存在。

Ouborg把每种植物于1955年调查到的亚种群分为1988年还存在和1988年已不存在两类，对于每一类都计算了1956年的平均种群大小和被同种亚种群占有斑块的最近距离。随植物种类不同，1956年存在的亚种群

有30%~85%在1988年消失了。在同一时期，1956年的空白斑块有2%~44%被来自其他斑块的定居者占有，形成新的亚种群。最初种群大小的重要性从下述事实可以明显看出，即凡是未灭绝的亚种群在1956年都含有较多个体数量，已灭绝的亚种群则刚好相反（图15.17a）。定居的重要性可以通过这样的事实得到验证，即未灭绝种群比已灭绝种群常常更加靠近其他已被定居的斑块（图15.17b）。

挽救效应

从大的且生殖力强的亚种群迁入个体可以使正在衰落的亚种群变大并避免最终走向灭绝，这种现象被称为挽救效应(rescue effect)，它可被结合到集合种群模型中，方法是让灭绝率(e)随已占斑块比例(p)的增加而下降(即有更多的潜在迁入者或挽救者)。在具有挽救效应的集合种群模型中， p 要么增长到1，要么下降到0，取决于定居和灭绝参数的相对值。挽救效应能够在亚种群中产生正密度制约，使亚种群在周围有大量亚种群存在的情况下提高生存力，也会导致较高的定居率。

评价亚种群数据资料的一个重要因素是相对于所期望的灭绝或再定居时间的取样间隔时间长度。如果取样期很长，种群就可能灭绝，然后再通过定居而得到恢复。这就是人们常常会发现在灭绝率和定居率之间存在相反关系的原因之一，正如Ouborg在草原斑块研究中的发现那样。

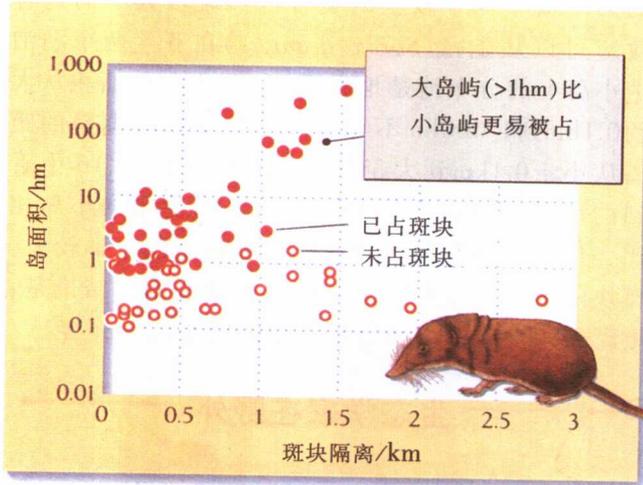


图 15.16 较大斑块被占有的可能性更大。在芬兰两湖小岛上栖息的鼯鼠集合种群中，大于 1hm 的小岛比小的岛更容易被占有。实心红点代表未被占有的斑块，空心白点代表未被占有的斑块。对这个集合种群来说，斑块隔离程度相对来说不太重要[引自 I. Hanski, Biol. J. Linn. Soc. 42:17~38(1991)]

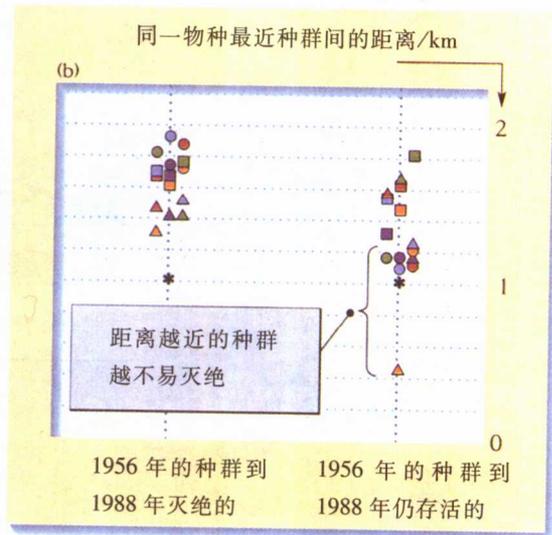
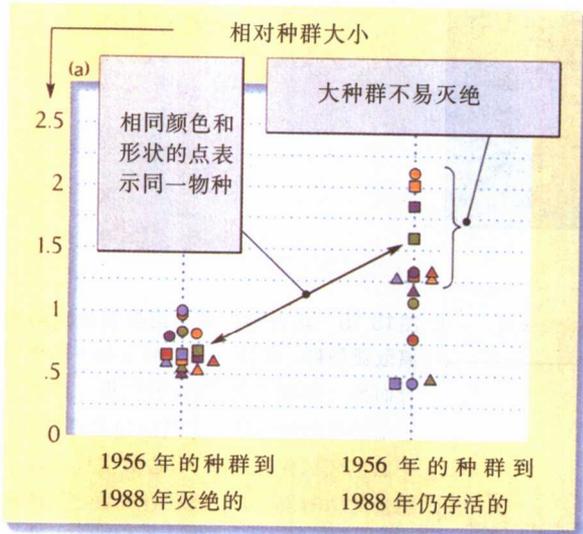


图 15.17 斑块占有随着斑块大小而增加，随着斑块隔离而减少。(a) 1956年荷兰莱茵河沿岸隔离生境斑块内。相对于种群大小的现存和灭绝植物种群的平均数；(b) 1956年现存与灭绝植物种群的平均值与最近亚种群距离的关系[引自 N. J. Ouborg, *Oikos* 66: 298~308(1993)]



偶然事件可能 使小种群走向灭绝

大多数种群模型都假定种群很大,而且出生和死亡率的平均值不因偶然事件而改变,对这种模型的结果我们常可作出准确预测,因此称确定性模型(deterministic models)。然而现实世界中偶然变化可以影响种群的增长过程。

生态学家已经认识到3种能影响自然种群的偶然事件。第一,不可预测的灾变(catastrophes)可以影响种群所有的个体,造成生殖失败和大量个体死亡。第二,自然条件和其他环境因素的改变,可持续影响种群增长率和所有年份的环境容纳量。第三是来自随机取样过程(stochastic),即使在环境不变的情况下也能引起种群变化。例如个体死亡是偶然事件,但在一个特定时期内有一定的发生概率,因此种群内的死亡数呈概率分布,其平均值为种群个体数乘以死亡概率。但在一个特定种群中观察到的实际死亡数将会随机地在这个平均值上下波动。

掷钱币非常类似于一个随机过程,如果你反复投掷一组10枚硬币,虽然每次投掷头向上的概率都是一半,但任何一组试验都有可能是6枚头向上或3枚头向上,当反复投掷的次数足够多时,其平均结果必定是5枚头向上,但也有很多是4或6枚头向上,偶尔也会有3或7枚头向上。平均1024次试验(每次投掷10枚)才会有一组是全部头向上的。

偶然事件对小种群的影响比对大种群强烈得多,这一点只要考虑下述做法就清楚了,即连续5次投掷一枚硬币得到5次钱币背面的概率是 $1/32$,但连续10次投掷得到10次钱币背面的概率只有 $1/1024$ 。如果我们把种群中的每一个个体形象地比喻为一枚硬币,而且把硬币背面向上视为死亡的话,很显然有5个个体的种群只因随机事件就会比有10个个体的种群具有更高的灭绝概率。

现在回过头来谈种群模型,假定成年个体每年成功养育后代的概率是0.5,那么含有10个个体的种群产生后代数的平均期望值就是5个后代,但实际养育后代数可能与此不同,这对种群增长将会产生什么影响呢?让我们考虑一个简单的出生过程(没有死亡),在这个过程中种群按 $N(t)=N(0)e^{bt}$ 进行指数增长。现在假定 $bt=0.5$,也就是每个成年个体每单位时间平均产

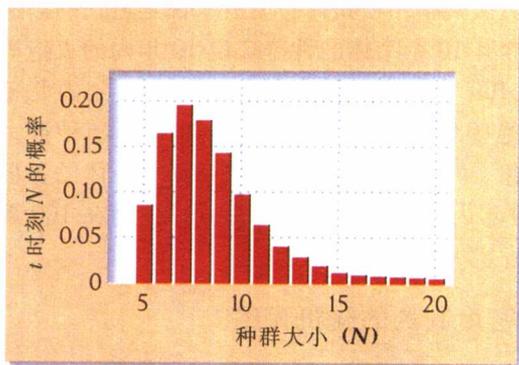


图 15.18 种群动态的偶然变化形成种群大小的概率分布。该图表示的是最初种群大小 $N(0)=5$ 和 $bt=0.5$ 时,种群因纯出生过程而在 t 时刻出现的种群大小概率分布[引自 E. C. Pielou, *Mathematical Ecology*, Wiley, New York (1977)]

生0.5个后代。在这种情况下一个确定性模型就将预测 t 时刻的种群最初种群大小的1.65倍($e^{0.5}$)。因此,如果最初种群大小是500个个体,那么 t 时刻的种群数量就是824。但如果最初种群只有5个个体,那 t 时刻的平均数量就只有8.24,但可因随机事件而有所变化,变化范围从5(无出生)至20(图15.18)。

小种群的随机灭绝

出生率和死亡率决定于各种生态因素,但是某一个体在特定时间内是死亡还是养育1个或多个后代则主要决定于机遇。例如,如果年死亡概率是一半的话,那么有些个体就能活下来,平均将会有同等数量的个体死亡。这就存在一个有限概率的问题,即种群中所有个体都死亡,正如掷10次硬币10次都是反面朝上一样,其概率极小且有限。

理论工作者对种群灭绝概率给予了极大关注,而且对种群在 t 时刻的灭绝概率给出了一个数学表达式 $p_0(t)$,其中 p_0 代表种群含有0个个体的概率,灭绝概率对出生率 b 、死亡率 d 和种群大小 N 都很敏感。在随机灭绝概率的最简单模型中, b 和 d 是相等的,即出生与死亡保持平衡,种群大小的平均变化是零,其表达式是

$$p_0(t) = \left[\frac{bt}{1+bt} \right]^N$$

因为括弧内的值总是小于1,所以灭绝概率将随种群大小的增加而减小,随 b (和 d) 值变大而增加,这表明种群周转速度加快。值得注意的是灭绝概率也会随着时间(t)增加。在 t 时期内灭绝概率与种群大小的关系如图15.19所示,这是一个 $b=d=0.5$ 的种群。这些值对

领域脊椎动物成体死亡和种群增员来说是适当的。例如,对于含有10个个体的种群来说10年内的灭绝概率是0.16,100年内的灭绝率是0.82,1000年内几乎肯定会灭绝(0.98),前提条件都是 b 和 d 不随种群大小发生变化。对于一个初始含有1000个个体的种群来说,1000年内的灭绝概率大约是0.13,而在100万年内几乎肯定灭绝(0.999)。

具有密度制约的随机灭绝

大多数随机灭绝模型都不包括出生率和死亡率的密度制约变化。在那些适用的模型中,极少会发生灭绝,除非是最小的种群,因为种群下降到环境容纳量以下时,通常出生率上升,同时死亡率下降。这样就大大提高了小种群增长的可能性,而不会继续下降。据此我们就应当考虑非密度制约模型是否适用于自然种群的问题,答案是肯定的,有如下几个理由:

首先,陆地利用方式和栖息地的破碎造成了很多物种现在都是以极小亚种群集合体的形式存在的,而且亚种群之间的隔离常常靠从其他种群的迁入都无法防止其走向灭绝。第二,变化着的环境条件可能降低被困在隔离栖息地斑块内种群的生育力并把它们逼近灭绝的边缘。第三,当濒危物种与其他物种竞争资源时,会因密度低而获益(每个个体可能得到较多食物),但这种好处却常被其竞争者侵占。在这种情况下,种群密度高的物种就可能抑制其他物种的小种群。最后,小种群有时会表现出正的而不是负的密度制约,这常常是由于近交效应和寻找配偶的困难,所以种群数量会迅速下降。

网上
更多

具有可变种群增长率的随机灭绝。种群大小变化可减少预期的种群灭绝时间

自然种群的大小和灭绝

当种群衰减到很小时,对灭绝会更敏感,特别是在小岛上,种群受着地理局限,很难靠迁入而增大。事实上在一些群岛上经常会发生灭绝,我们根据历史记录就能确定其灭绝概率,这些资料证实了随机灭绝模型的理论预测。例如,南加利福尼亚外海Channel群岛上在1917和1968年所汇编的鸟类名录揭示了该岛屿群在51年间的灭绝情况。10种鸟类中有7种从圣塔芭芭拉岛(面积3 km²)消失,但在较大的圣克鲁兹岛(249 km²)

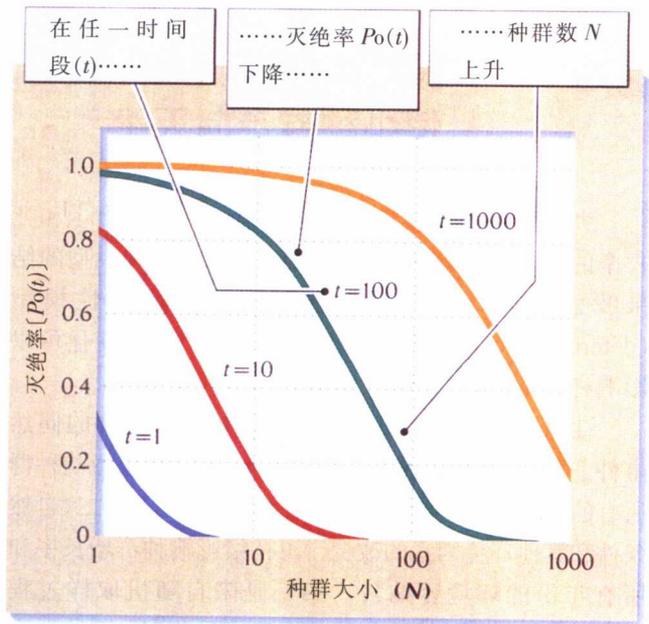


图 15.19 灭绝概率随时间(t)增加,但作为最初种群数量大小的一个函数而下降。在这个实例中,出生率和死亡率等于0.5

上,36种鸟中只有6种消失(在每个岛上都有属于不同鸟种的新定居者取代一些已灭绝的鸟类)。按年计灭绝率是0.1%和每年鸟类区系的1.7%,灭绝率与岛屿大小成反比。在此期间消失的岛屿亚种群所占比例也和种群大小成反比:

生殖鸟对数	4~10	11~30	31~60	60以上
种群灭绝比例	0.30	0.09	0.15	0.02

种群从隔离岛屿上消失生动地表达了集合种群动态中亚种群灭绝的作用。影响已占斑块平衡数的灭绝率决定于亚种群中的个体数量,因而也取决于所占斑块的大小。这些因素强调了种群过程中时空动态的相互作用,并提醒我们如果想明智地管理种群过程,就必须了解种群的空间动态。



总结

1. 多数种群都有波动性,不是因为对环境变化的反应就是其动态所固有的波动性。体型较大和寿命较长的物种由于有很好的内稳态机制,常常对环境变化的反应比较慢。一个明显的例外是栖息在高纬度地区的小哺乳动物,其种群周期很有规律。

2. 种群的年龄结构常常表明个体增补的时间异质性。例如,有些植物的实生苗在森林中定居往往是在某种重大干扰之后如火烧、干旱和暴风雨等。因此,种群过程可能是断断续续的而不是均匀一致的。

3. 密度制约的种群离散时间模型表明:受到干扰时种群常常会发生波动。当 $0 < r < 1$ 时种群大小常常会无波动地逼近平衡值(K)。但是当 $1 < r < 2$ 时,种群就会经历减幅振荡最终接近 K 。当 $r > 2$ 时,种群的波幅增加,直到形成一个稳定的有限周期或进行无规律的波动(紊乱)。

4. 当密度制约反应有时间延滞效应时,连续时间模型就会使种群发生周期变化。时间延滞可用 τ 表示,我们发现当 $r\tau$ 在 0 和 $e^{-1}(0.37)$ 之间时,种群不发生波动;当 $r\tau$ 在 e^{-1} 和 $\pi/2(1.6)$ 之间时,种群表现为减幅振荡,当 $r\tau$ 大于 $\pi/2$ 时,种群表现为有限周期波动,周期长为 4τ 。

5. 很多实验种群也有波动性,这种波动来自于个体对密度反应的时间延滞。这种时间延滞与从卵到成虫的发育期有关,而且可能因贮存营养而增强。A.J. Nicholson在丽蝇实验种群中用实验方法阻止了时间延滞的发生,从而也消除了种群周期。

6. 集合种群是指种群被分成为许多离散的亚种群并分布在很多适宜生境斑块内。亚种群动态不仅决定于斑块内的出生和死亡过程,而且也决定于个体在斑块之间的迁移。当亚种群灭绝率小于未占斑块的定居率时,集合种群就以一个镶嵌体的形式存在,而镶嵌体中已占斑块的平衡数量是不断变动的。

7. 小种群动态(如在一个生境斑块内的亚种群)在很大程度上决定于偶然事件。随机模型表明:由于种群大小随机波动而导致的灭绝概率在较小种群中更高。

能确保所划定的自然保护区边界能包括一个物种未来的生境需求吗?

现任职于保护科学公司的Reed Noss提出“node”一词表示生物多样性高的一个地理区域,而“corridor”(走廊)一词表示一条能让野生动物在node之间迁移的狭长陆地带。根据集合种群的经典模型,走廊宽度只要能让野生动物通过就够了。与Noss相反的一个观点是,动物有时需要把走廊当成临时栖息地直到能有更多的node可供栖息为止。但是,走廊的设计需求随利用走廊的动物种类不同而不同。有些走廊简单得只是道路下面的一个涵洞,可让两栖动物安全穿越马路。自动相机的拍摄证明,这些野生动物通道可以被各种各样的动物所利用。鸟类只需要在亚种群之间有不连续分布的中途停留点就够了,但大多数哺乳动物的迁移必须有连续的栖息地条带。由于动物利用栖息地空间的方式不同以及对栖息地边缘和干扰有不同的敏感性,所以有些动物比其他动物所要求的走廊要更宽一些。短尾猫对走廊宽度的要求是2.5 km多一些,而阿拉斯加狼对走廊宽度的要求则可达22 km。

对走廊及其对集合种群的影响进行实验研究是比较困难的,因为所需景观斑块大小不同,地点因素存在差异(如小气候、土壤和坡度等)以及人类活动的影响等。利用模拟技术研究走廊对集合种群动态的影响是很有效的,如果把模型与野外实验结合起来,这种方法就更有用。Gilbert *et al.* (1998)把苔藓斑块看成是模型生态系统并在斑块中对微小节肢动物种群进行取样(取样斑块与其他斑块有不同程度的联系),以便检验走廊有助于保持物种丰盛度的假说。

检验你的知识

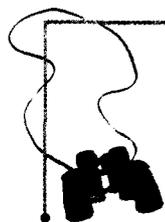
1. 联系亚种群的走廊有哪两种可能的负面后果?
2. 在<http://www.whfreeman.com/ricklefs>网上的生态学实践中参考Gilbert *et al.*的文章。利用苔藓斑块作为模型生态系统的好处是什么? 作者如何处理苔藓斑块之间的联系?
3. 图15.20引自Gilbert *et al.*的文章,与隔离的“苔藓岛”相比,从有走廊的“苔藓岛”上消失的物种占多大百分数?关于生境破碎对捕食者和非捕食者的影响你能得出什么结论?
4. 通过<http://www.whfreeman.com/ricklefs>网上的生态学实践,访问Conservation Science网页。检查一下委托人名单和他们的

生态学实践

检验你的知识

种群和自然保护区设计

我们已经看到个体迁移对于维持集合种群内各亚种群之间的联系是多么重要。这种移动可使个体维持源种群和汇种群之间的联系并促进基因交流。在设计自然保护区时需要考虑的一个重要问题是人为因素(如生境破坏)和气候变化是如何影响个体迁移、基因交流和源-汇关系的。如果负责设计一个自然保护区,你能预测出种群随时间而发生的地理分布变化吗? 你



网上
更多

网上
更多

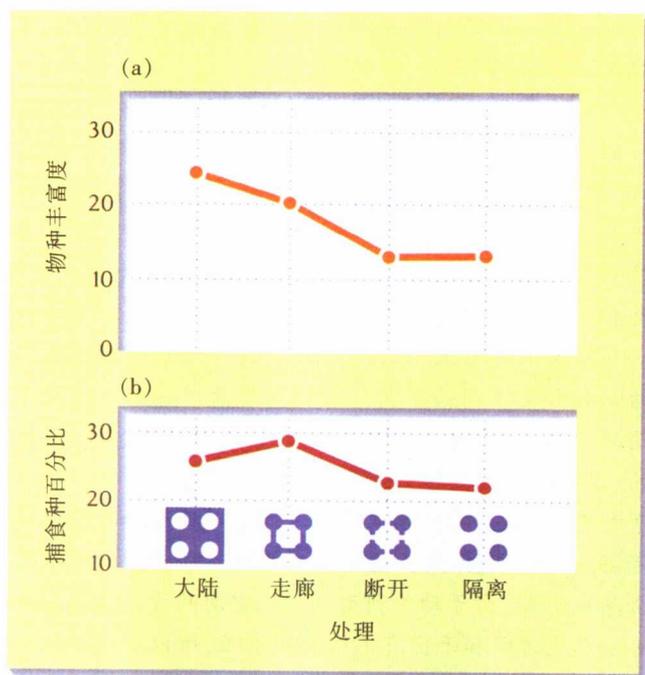


图15.20 连接处理对实验苔藓岛屿生物多样性的影响。(a)单个10 cm岛屿的地方物种丰富度;(b)捕食者物种丰富度的百分数(引自F. Gilbert, A. Gonzalez, and I. Evans-Freke, *Proc. R. Soc. London, Series B* 265:577~582)

委任报告。为什么这些代理机构或公司要雇用像保护科学公司这样的公司?

推荐读物

- Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. In M. Soulé (ed.), *Viable Populations for Conservation*, pp. 35~57. Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Berryman, A. A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 28~32
- Daniel, C. J., and J. H. Myers. 1995. Climate and outbreaks of the forest tent caterpillar. *Ecography* 18: 353~362.
- Elliott, J. K. 1985. Population regulation for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966~1983. *Journal of Animal Ecology* 54: 617~638.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248~258.
- Gilbert, F., A. Gonzalez, and I. Evans-Freke. 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 265:577~582.
- Gilpin, M. E., and I. Hanski. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Gotelli, N. J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Goulden, C. E., and L. L. Hornig. 1980. Population oscillations and energy reserves in planktonic Cladocera and their consequences to competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 77: 1716~1720.
- Hassell, M. P., J. H. Lawton, and R. M. May. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 45: 471~486.
- Husband, B. C. and S. C. H. Barrett. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84: 461~469.
- Keith, L. B. 1990. Dynamics of snowshoe hare populations. *Current Mammalogy* 2: 119~195.
- Kendall, B. E., C. J. Briggs, W. W. Murdoch, P. Turchin, S. P. Ellner, E. McCauley, R. M. Nisbet, and S. N. Wood. 1999. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80: 1789~1805.
- Lindström, J., E. Ranta, V. Kaitala, and H. Lindén. 1995. The clockwork of Finnish tetraonid population dynamics. *Oikos* 74: 185~194.
- Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest Lepidoptera. *American Scientist* 81: 240~251.
- Nielsen, G. K., and G. Pétursson. 1995. Population fluctuations of gyrfalcon and rock ptarmigan: Analysis of export figures from Iceland. *Wildlife Biology* 1: 65~71.
- Ouborg, J. 1993. Isolation, population size and extinction: The classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos* 66: 298~308.
- Pimm, S. L., H. L. Jones, and J. M. Diamond. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist* 132: 757~785.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652~661.
- Taylor, A. D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: An overview. *Ecology* 71: 429~433.
- Villard, M.-A., G. Merriam, and B. A. Maurer. 1995. Dynamics in subdivided populations of Neotropical migratory birds in a fragmented temperate forest. *Ecology* 76: 27~40.

(尚玉昌 译)

第 16 章 种群遗传与进化



突变与重组是遗传变异之源

全部个体的基因型构成种群的基因库

哈迪 - 温伯格法则决定大种群平衡时等位基因和基因型的频率

多数自然种群都会偏离哈迪 - 温伯格法则

自然选择可以是稳定选择、定向选择或分裂选择

等位基因频率的进化改变已在自然种群中得到证实

生态学家可以从种群遗传学研究中得出有用的结论



离厄瓜多尔太平洋海岸 1 000 km 的加拉帕戈斯群岛是激发达尔文灵感的源泉，他于 175 年前乘贝格尔舰进行了举世闻名的环球航行。达尔文注意到不同的岛上有不同类型的生物栖居。他推测，这些差异必定是由南美大陆最早定居者后裔的独立进化产生的。这一思想帮助达尔文提出了他的自然选择进化论。

自达尔文时代以来，加拉帕戈斯群岛对进化生物学家一直具有极强的吸引力，很多人都重返那里继续生物进化的研究。其中最著名的是普林斯顿大学的 Peter 和 Rosemary Grant 的工作，他们连续多年在 Daphne 岛上跟踪观察达尔文地雀的小种群。他们的研究揭示出具有不同喙大小的个体在生殖和存活方面如何在厄尔尼诺年和拉尼娜年之间显示出了差异，这两种气候年引起地雀种群明显的进化改变。

加拉帕戈斯群岛在正常情况下处于秘鲁冷海流的影响下，气候比较干燥。但在厄尔尼诺年，海洋表面水温的持续增加使降雨量明显增加，植物繁盛(见图 4.17)。拉尼娜年则可能带来持续的干旱期。

达尔文地雀之一的中地雀(*Geospiza fortis*)主要以吃种子为生，它用喙把种子咬碎。一个拉尼娜干旱期在极小的 Daphne Major 岛上(见图 14.9)，种子数量随着植物的枯萎和死亡而猛然下降。剩下的种子通常是最硬的，很难咬碎，所以在种子产量高的时期，地雀都不去吃它，然而在种子匮乏时，地雀就没有了选择余地，只能尝试着把坚硬的种子咬碎。结果是中地雀的数量从 1975 年的大约 1400 只减少到了 1977 年的大约 200 只。但是这种死亡率并不是随机发生的。因为种子的平均硬度随着干旱程度和软种子的消耗而增加，所以喙较大的地雀因具有较大的咬力能咬碎更大的种子而能更好地生存下去。因此在 1976 和 1978 年间，存活个体喙的平均大小及其后代数量都明显增加了

(图 16.1),这是进化正在进行中的一个实例!在 1983 厄尔尼诺极湿润的年份,小种子产量丰富,而喙较小的地雀取食小种子的效率更高,因此能更好地生存下去,产生的后代也比喙较大的地雀多。结果地雀种群的喙平均大小又回到了比较小的值。

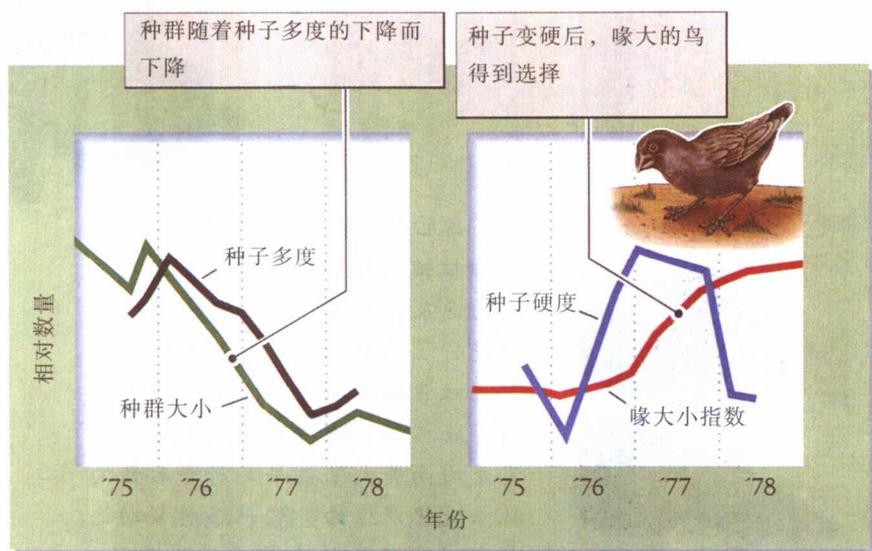


图 16.1 达尔文地雀对气候变化的进化反应。(左)在 1975—1978 年的干旱期 Daphne Major 岛上种子产量和中地雀种群大小均下降;(右)同一时期种子硬度和地雀种群喙的大小均增加[引自 P. R. Grant, *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*, Princeton University Press, Princeton, NJ(1986)]

不管自然选择采取何种形式都不能引起进化上的改变,除非种群内存在遗传变异。我们曾在生物学导论课中学过,遗传信息是包含在脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid)或简称 DNA 分子中,而遗传变异是因 DNA 分子的变化引起的。DNA 的结构是一条包含很多亚基的不分支的链,这些亚基是靠糖-磷酸键连接在一起的。DNA 有 4 种亚基,被称为核苷酸(nucleotides):腺嘌呤、胸腺嘧啶、胞嘧啶和鸟嘌呤。每个核苷酸都用其英文名称的字头作代表,即 A, T, C 和 G,因此一般 DNA 序列就可以用一排表示亚基顺序的字母表示,例如 ATGGCATTAAACGT。遗传信息就被包含在不同核苷酸的特定排序中,正如文字中的字母顺序传递信息一样。

一条 DNA 链可以作为细胞合成蛋白质和其他核酸的模板。蛋白质本身也是不分支的亚基链,由多达 20 种不同的氨基酸组成。每一种氨基酸都由一个或更多独一无二的 3 个核苷酸序列所编码。这种编码三联体就是密码子(codons)。例如 DNA 的 AAA 序列(即腺嘌呤-腺嘌呤-腺嘌呤)是苯丙氨酸的专用密码, GAG 是亮氨酸的专用密码, CTT 是谷氨酸的专用密码等。

因为从 4 种不同的亚基中同时取其 3,这样就有了 $64(4^3)$ 个不同的序列,遗传密码(genetic code)含有大量的冗余序列。换句话说, DNA 有 64 种不同的密码子,只编码 20 种氨基酸,因此几个密码可以为同一种氨基酸编码,最极端的例子就是亮氨酸,可为其编码的有 AAT、AAC、GAA、GAG、GAT 和 GAC 序列。



突变与重组是遗传变异之源

突变

DNA 中可能出现核苷酸序列的很多种错误,最常见的错误除了缺失、加成外就是核苷酸置换,此外也会发生核苷酸重排。引起这些错误的原因有细胞分裂期间遗传物质复制时的随机复制错误、一些高活性化学物质或电离辐射的有害影响等。

在 DNA 密码子中一个核苷酸被置换就可能改变所编码的氨基酸,下面我们列出一些核苷酸序列和与其相对应的氨基酸:

位置	1	4	7	10	13	16
DNA	GAA	TGG	CGA	GAA	ATA	GGG
氨基酸	亮氨酸	丝氨酸	丙氨酸	亮氨酸	酪氨酸	脯氨酸

如果占据第 8 位置的鸟嘌呤被换为胸腺嘧啶,那么第 3 密码子就会从 CGA 改变为 CTA, 现在就不再编码丙氨酸,而是编码天冬氨酸:

位置	1	4	7	10	13	16
DNA	GAA	TGG	CTA	GAA	ATA	GGG
氨基酸	亮氨酸	丝氨酸	天冬氨酸	亮氨酸	酪氨酸	脯氨酸

这种变化确实发生过,遗传学家称其为突变(mutations)。

由于遗传密码中的冗余序列,核苷酸的有些变化并不能改变某一密码子为其编码的氨基酸,因此也就不在表型中得到表达。这种变化常常被认为是沉默突变或中性突变。其他突变可以导致蛋白质链中一种氨基酸置换另一种氨基酸。因突变基因而产生的新蛋白质可能与原蛋白质的特性不同或相同。

因突变而改变了的蛋白质特性可能是有益的,但它对个体更可能是有害的,理由很简单:经历众多世代的进化,自然选择必将淘汰那些有害的基因,留下那些能使生物适应其生存环境的基因。任何新的变异体更可能的是破坏生物与其环境之间已调整好的相互关系而不会是改善它。

血红蛋白是脊椎动物(包括人)血液中主要的携氧分子(见第 3 章),它的突变就是这方面的一个实例,血红蛋白的大多数基因突变都会损害分子与氧的结合能力并能引起贫血症或缺氧,例如,镰状细胞贫血病就是由一个突变引起的,该突变改变了血红蛋白 β 链上的第 6 个氨基酸,使其从谷氨酸变成了缬氨酸,这将引起严重后果。这种置换改变了血红蛋白分子的结构,使得它们从血液红细胞释放氧气时会呈长螺旋状紧紧堆积在一起,这样就损害了其功能并引起严重的贫血病。畸变的血红蛋白分子会使红细胞呈特殊的镰刀状,此病便因此而得名(图 16.2)。

当生物与环境之间的关系发生变化时,突变更可能是有益的。例如,血红蛋白携氧特性的有益突变会使动物适应各种不同含氧量的环境,并能适应更活跃的生活方式。但重要的是应当知道,是作用于种群的一种盲目的选择压力引起突变,即突变是进化的偶然动力,它引起的遗传变异与突变个体的适合度后果无关。

突变率

对一个 DNA 序列中的任一特定核苷酸来说,突变

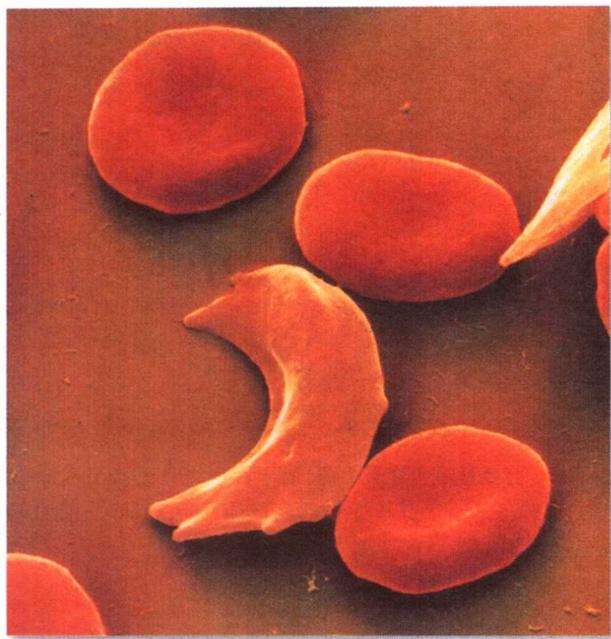


图 16.2 仅仅一个核苷酸的改变就可出现表型效应。人血红蛋白基因的一个核苷酸突变就改变了血红蛋白分子的结构,使红细胞畸变为镰刀状,这会使具有两个突变基因拷贝的人患严重贫血病[引自 Meckes/Ottawa/Photo Researchers, in A. J. Griffiths *et al. Introduction to Genetic Analysis*, 7th ed. W. H. Freeman and Company, New York (2000)]

率是极低的,处于每世代 $1/10^8$ 的数量级上。但是低突变率乘以基因内的成百上千个核苷酸,或像复杂的脊椎动物体内那样乘以上 10^4 的核苷酸,这就意味着每个个体在其基因组的某些部分会发生一个或更多突变。基因突变率经测定平均大约是每世代每基因 $1/10^5 \sim 1/10^6$,某一特定基因的突变率有可能比这高得多。例如:具有明显可见效果的突变如玉米粒的颜色(图 16.3)和果蝇的缺翅,其每世代配子的突变率为 $1/10^4 \sim 1/10^5$ 。具有致命的叶绿素缺失基因的植物因无法进行光合作用而不能生产糖,这种突变的出现概率是 $1/100 \sim 1/10\,000$ 。这种高突变率是因为这一突变涉及到很多基因,制造叶绿素的很多基因都与这种表型突变有关。在果蝇(*Drosophila*)的实验品系中,每世代大约有 2% 的个体会发生致命突变,这种突变可发生在基因组的任何地方,而有害影响中等的突变大约每只果蝇发生一次。毫无疑问的是,突变是遗传变异的重要源泉。

重组

在减数分裂期间,当来自父本和母本的遗传物质



图 16.3 突变是遗传变异之源。易于看到的突变(如玉米粒的颜色等)可广泛地用于分析遗传性(Gregory G. Dimijian 摄/Photo Researchers)

重新结合时也会发生变异。重组(recombination)是父本和母本同源染色体的交换,可产生新的基因组合。重组迅速产生新的遗传变异,而突变则比较慢。因此突变是种群遗传变异的最终原因,而重组则可使变异水平倍增。遗传特征的新组合来自有性生殖,重组为自然选择提供了大量变异供其利用。

网上
更多

加拉帕戈斯海鬣蜥身体大小的进化。自然选择和性选择对雄鬣蜥大小有相反的影响。

全部个体的基因型构成种群的基因库

每个个体都有自己独一无二的遗传组成。种群内全部个体的所有基因构成了基因库,它代表种群的全部遗传多样性。

当种群中所有个体都是随机配对时,就有可能出现不同等位基因的各种可能组合,虽然其中很多组合在某一特定时刻并不一定能够出现在种群中。例如假定等位基因 A_2 和 B_2 各自是基因 A 和 B 的少见突变体,种群中大多数个体的基因型是 A_1B_1 ,少数个体的基因型是 A_2B_1 ,还有少数个体的基因型是 A_1B_2 。如果 A_2 和 B_2 极其稀有的话, A_2B_2 个体在种群中可能就无法存在。但其在未来世代中却可以借助于 A_1B_2 和 A_2B_1 个体的配对而被生产出来。因

此,基因库中 A_2 和 B_2 等位基因的存在代表着种群中各种可能基因型的潜在变化。如果 A_2B_2 结合能带给个体特别高的适合度(明显高于分离的 A_2 或 B_2 等位基因),那么 A_2B_2 个体所产生的后代数量就会高于种群平均值,进而这些等位基因在种群中的频率就会增加。



哈迪-温伯格法则决定大种群平衡时等位基因和基因型的频率

遗传学的一个重要原理是具备以下 5 个条件的种群,其等位基因和基因型频率在各世代间保持不变:(1)个体数量很多;(2)随机交配;(3)没有选择;(4)不发生突变;(5)种群间没有迁移。这就是说不会通过有性生殖而发生进化性改变。这个原理就是哈迪-温伯格法则(Hardy-Weinberg law),它是以在 1908 年分别独立描述这一法则的两位遗传学家的名字命名的。哈迪和温伯格的重要发现表明:只有对种群基因库施加额外的作用力才能引起等位基因和基因型频率的改变。自那时以来,进化生物学家便开始了对这些额外作用力的研究。

当种群处于哈迪-温伯格平衡(Hardy-Weinberg equilibrium)时,纯合子和杂合子的比例就会达到一个平衡值,可以用种群中每个等位基因所占的比例计算出来。假定某一特定基因 A 有两个等位基因 A_1 和 A_2 ,它们在种群中所占的比例分别是 p 和 q ($q=1-p$)。当处于哈迪-温伯格平衡时,3 种基因型所占比例如下:

基因型	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
频率	p^2	$2pq$	q^2

应当注意的是 $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ 。即种群全部基因型所占比例之和等于 1。

这种比例是来自每种合子类型的概率,而合子又是由任何两个配子随机结合形成(图 16.4)。要形成 A_1A_1 纯合子,两个配子必须都具有一个 A_1 等位基因。如果在每次随机选择时获得一个 A_1 等位基因的概率是 p 的话,那么在两次选择时获得两个 A_1 等位基因的概率就是 $p \times p = p^2$ 。杂合子的比例是 $2pq$,因为 A_1A_2 杂合子是来自于概率为 pq 的 A_1 卵子和 A_2 精子,或概率也是 pq 的 A_2 卵子和 A_1 精子。

在下面的实例中我们可以计算在哈迪-温伯格

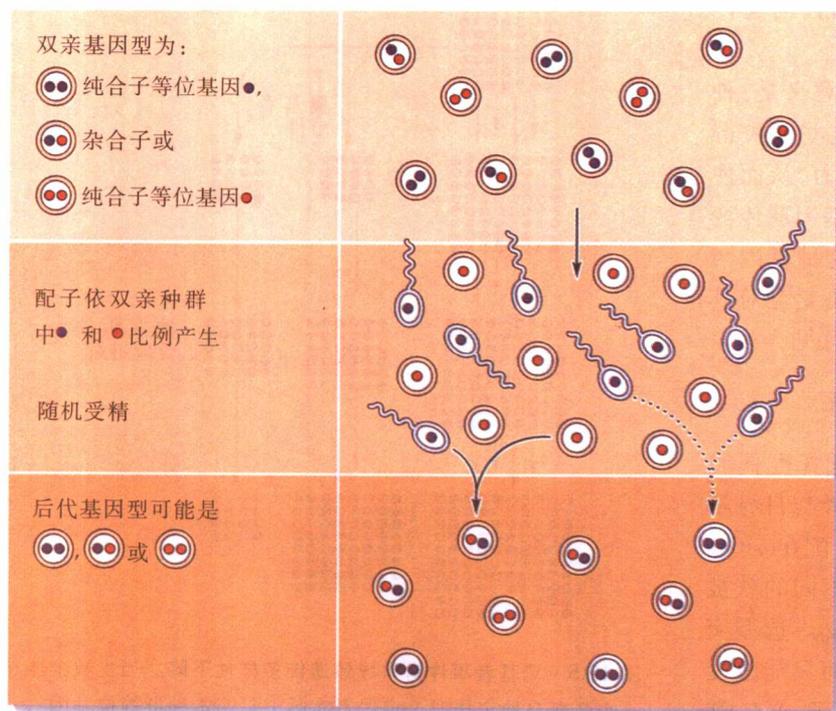


图 16.4 有性生殖种群中基因型的比例来自配子的随机结合。该图适用于蛤或贻贝一类的生物，它们把配子排放到水中并随机结合形成合子，如果是体内受精，那在一个交配对内基因型的每种组合都将产生后代基因型的独特组合或独特比例，这符合哈迪-温伯格频率

平衡条件下基因型比例的数值。假定一个等位基因 (A_1) 在种群中发生的频率是 0.7, 而另一个等位基因 (A_2) 发生的频率是 0.3 ($0.7+0.3=1$) 据此, 种群中 49% ($0.7^2=0.49$) 的基因型将是 A_1 纯合子, 42% ($2 \times 0.7 \times 0.3=0.42$) 的基因型将是杂合子, 而只有 9% ($0.3^2=0.09$) 的基因型是 A_2 纯合子。应当注意的是 $0.49+0.42+0.09=1$ 。任何从这一基因型频率的偏离都表明存在着选择、非随机交配或其他能影响种群遗传构成的因素。



多数自然种群都会 偏离哈迪-温伯格法则

突变、小种群、非随机交配、迁移和自然选择都会导致种群偏离哈文定律平衡。与选择相比, 突变是一个弱的作用力, 因为它发生的频率太低, 在此将不考虑它, 而较仔细考虑小种群、非随机交配和迁移的影响。

小种群因遗传漂变和奠基者事件而丧失变异性

遗传漂变 (genetic drift) 是由于种群生育力和死亡

率的随机变异导致的基因频率改变。遗传漂变对小种群影响最大, 在小种群中能引起种群大小改变的同类出生率和死亡率随机变异都能导致等位基因频率的重大改变。例如, 假定种群中 95 个个体的基因型是 A_1A_1 , 5 个个体的基因型是 A_1A_2 。如果每个个体只有 50% 的机会能存活到生殖年龄, 那么全部 5 个 A_1A_2 个体都不能存活到生殖年龄的概率是 $1/32$ (大约 3%), 在这种情况下 A_2 将从种群中消失 (至少是在新突变体出现之前)。 A_2 等位基因的消失就意味着 A_1 等位基因在种群中固定 (fixed) 下来。等位基因的固定率与种群大小成反比。因此与大种群相比, 小种群的遗传变异性下降得更快

当来自一个大种群的少数个体在一个岛屿或一个新栖息地定居时就会发生所谓的小种群事件, 它可降低定居种群的遗传变异。这类小种群的产生常被称为奠基者事件 (founder events)。当奠基种群由 10 个或更少的个体组成时, 它实际上只是亲本种群总遗传变异性的一个大大缩小了的样本 (图 16.5)。

小种群的持续存在会因遗传漂变而引起遗传变异的进一步丧失。这种现象常被认为是种群瓶颈 (population bottleneck)。这种现象不久前曾在东非猎豹

种群中发生过(图 16.6),它实际上未表现出任何遗传变异。

奠基者事件和瓶颈效应对自然种群的意义是:种群破碎成很多小的亚种群最终可能限制这些亚种群对环境变化的选择压力作出进化反应的能力,从而使它们更容易灭绝。此外,组织相容性(MHC)基因遗传变异性的丧失会降低个体的抗病能力,因为这种基因与免疫功能有关。至于猎豹的遗传均一性是不是会对其未来命运构成严重威胁目前还没有一致的意见。

选型交配可改变种群内的基因频率

当个体就其自身的基因型非随机地选择配偶时就会发生选型交配(assortative mating)。选择与自身基因型相似的个体交配被称为正选型交配(positive assortative mating),而选择与自身基因型不同的就被称为负选型交配(negative assortative mating)。选型交配不能直接改变种群内的等位基因频率,而只能改变基因型频率。下面举一个负选型交配的例子: A_1A_1 纯合子与 A_2A_2 纯合子结合产生的子代都是 A_1A_2 杂合子,使种群中纯合子比例下降的同时杂合子比例上升。正选型交配(包括近交)则有与此相反的效果,使杂合子的比例下降,即使 A_1 和 A_2 等位基因频率在作为

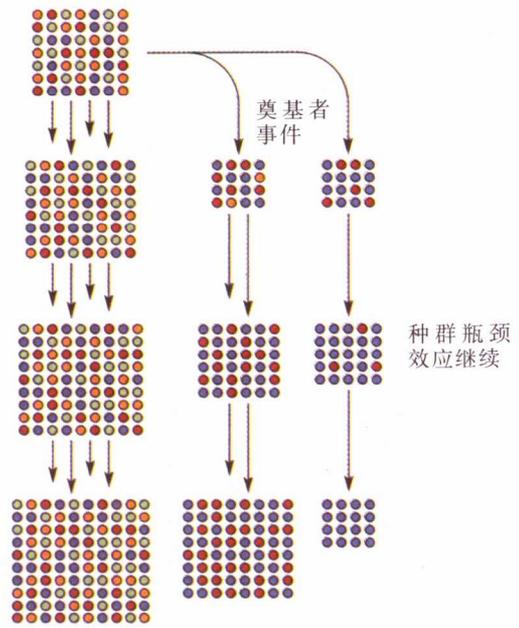


图 16.5 奠基者事件常常导致遗传多样性下降。当少数个体在一个新栖息地定居时,定居者实际上是亲本种群等位基因的一个随机取样,定居后小种群的持续存在或任何其他形式的种群下降(如种群瓶颈)都将引起遗传多样性的进一步丧失,主要是通过下面世代对每一世代基因库的随机取样



图 16.6 种群瓶颈常常会导致遗传多样性下降。东非猎豹实际并没表现出遗传变异,这表明种群近期已通过了严重的种群瓶颈(R. E. Ricklefs 摄)

一个整体的种群中并没有发生变化(图 16.7)

如果某些等位基因的结合能比另一些获得更大适合度的话,那么选型交配通过自然选择就能改变等位基因频率。例如,通过正选型交配可在子代中产生大量纯合子,这就增加了隐性等位基因的表达机会,包括那些稀有的有害基因,这些基因通常以杂合子的形式被显性基因掩盖着。

大多数物种都借助于各种机制减少近交的发生,包括子代散布、亲缘个体识别和负选型交配等。哺乳动物(包括人)能靠嗅觉识别潜在配偶组织相容性基因的差异。非亲缘个体比近缘个体共占 MHC 基因的可能性小。雌雄同株植物每株都生有雌雄性器官,这类植物有很多机制防止自体授粉,包括遗传上的自交不亲和性、雌雄功能的时间分隔和花的特殊结构使自花传粉成为不可能等。

虽然自交总的说来会造成遗传上的很多不利,但在某些情况下也会带来极大的好处,特别是有些植物当生长在没有适宣传粉者的环境中或植株相距太远时就可以靠自花粉保证花朵受精,很多定居在受干扰生境隔离斑块内的种子植物(如蒲公英)常常是自花传粉的。

在异质性环境中,对特定生境斑块的适应会增加适合度,与远处适应不同环境条件的个体交配可能会降低后代的适合度,有几项研究曾报道过植物种群的最优异型杂交距离(optimal outcrossing distance)。附近的个体通常是近亲,而相距很远的个体可能适应不同的环境条件。最优异型杂交距离应当处于两者之间的某处,在科罗拉多中部进行的一项研究中,Mary Price 和 Nicolas Wasser 用自株花粉为飞燕草(*Delphinium nelsoni*)花授粉,同时分别用生长在 1、10、100 和 1 000 m 以外植株的花粉为其授粉,结果发现,用来自 10 m 以外的花粉授粉时每朵花的种子产量最高,而自株授粉和用 1 000 m 以外的花粉授粉时每朵花

的种子产量最低。当用这些种子播种时,能存活 1 至 2 年的主要是最优异型杂交距离(10 m)的植株留下的后代(图 16.8)。

生态学家在野外
植物的近交衰退和选择性败育

山龙眼(*Banksia spinulosa*)是澳大利亚的一种靠小型食蜜鸟传粉的灌木,它可以自花

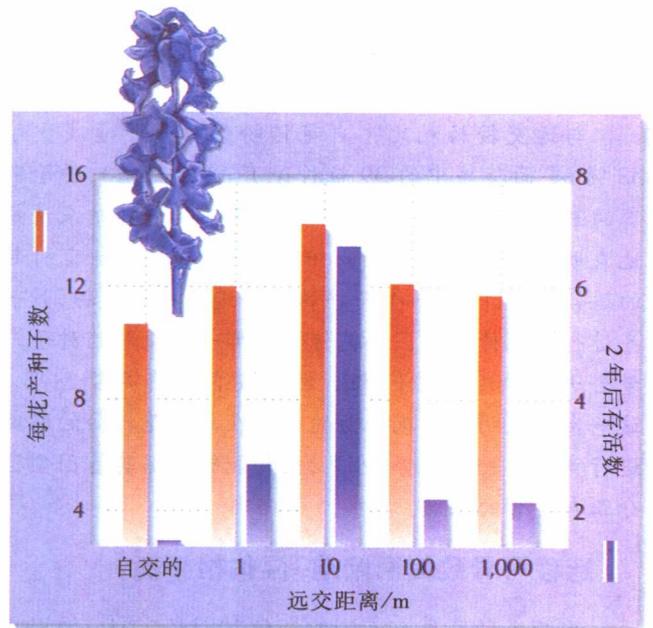


图 16.8 最优异型杂交距离可平衡近交和与适应不同环境个体交配所冒的风险。该图表明每花种子数和能存活 2 年的种子数是离花粉产地距离的一个函数。资料显示出最优异型杂交距离大约是 10 m,远远超过了花粉传播的平均距离 [引自 M. V. Price and N. M. Wasser, *Nature* 277: 294~297(1979)]

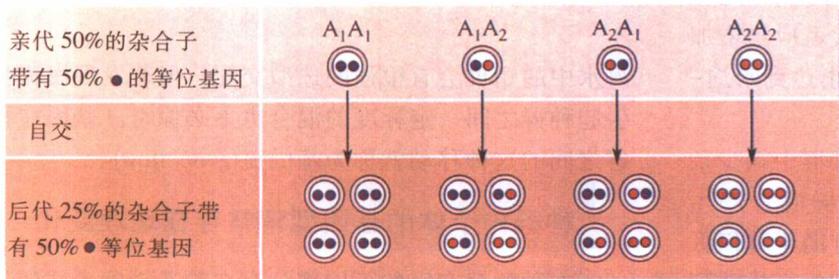


图 16.7 自交减少杂合子在种群中的比例。选型交配可影响种群的基因型频率,但不会影响基因库中的等位基因频率

传粉,但通常是进行远交。每个花序大约有800朵花,但只能结不到50个果实。在每个花序中很多正常发育的种子常常会败育。也就是说,每一朵传过粉的花都要为发育到果实而竞争资源,果实的产量似乎是受资源限制而不是受花粉限制,因为从花序的底部或顶部拿掉1/3的花朵对果实产量并没有太大影响。

为了确定这些植物能不能区分花粉的来源,澳大利亚植物学家 Glenda Vaughton 和 Susan Carthew 对山龙眼花序进行了人工自花传粉和远交授粉(花粉来自其他植株)。在一些植株中,他们让花序的一半自花传粉,而另一半进行远交授粉(混合授粉)。挂果后对每一面花序的果实数和种子数进行统计(每个果实内的种子不会多于1个)。

与远交授粉相比,自花传粉使种子产量减少了38%(半面花序中的39粒种子有15粒败育),种子败育的果实从8%增加到16%(图16.9)。这些结果清楚地表明了自交衰退(inbreeding depression)或自交引起的适合度下降。当一个花序的一半进行异花授粉,另一半进行自花传粉时,自花传粉的那一半花序的种子产量会进一步减少到14粒,种子败育的果实占28%。这一实验表明:自花传粉的胚珠在与异花授粉的胚珠进行竞争时处于劣势。可见,植物能够依据其基因型区分正在发育的胚胎。

迁移可导致偏离哈迪-温伯格平衡

当两个种群具有不同的等位基因频率时(如果它们经受不同的选择压力就可能出现这种情况),两个种群因个体在其中的迁移而导致的任何混合通常都将减少杂合子的比例,这一现象就被称为 Wahlund 效应,请看一个极端实例:假定我们把两个种群的等量个体混合,两个种群具有不同的固定等位基因,即一个种群只有 A_1A_1 个体,而另一种群只有 A_2A_2 个体,这样混合形成的种群就有 50% A_1 和 50% A_2 等位基因,但没有杂合子。显然这并不是哈迪-温伯格平衡。如果这些个体进行交配,那么随机交配的连续世代就应当增加杂合子的频率,但种群的不断混合将阻止达到哈迪-温伯格平衡。

这是一个极端的例子,但一般说来,种群中缺少杂合子明确说明存在正选型交配和因种群混合产生 Wahlund 效应。近期出版的种群生物学有助于我们区分这些可能的因素。例如,人们不会期望把配子排放到

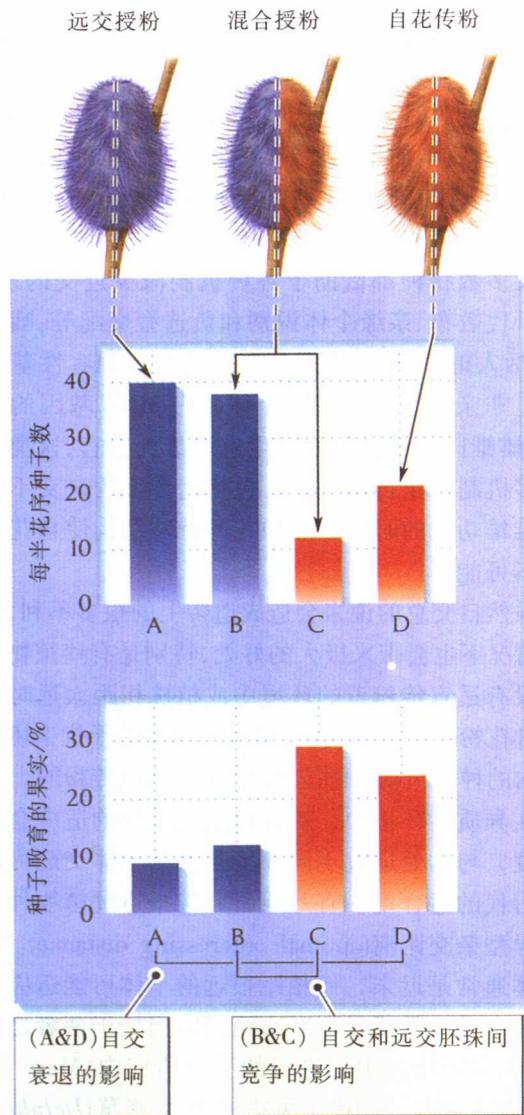


图 16.9 自交通常对适合度有负面影响。让山龙眼一个花序的一半进行自花传粉,另一半进行异株授粉,结果显示出自交的负面影响(D与A比较)并可进一步看出生长在同一花序上自花传粉胚珠与远交授粉胚珠的竞争(比较C和B)[数据引自 G. Vaughton and S. M. Carthew, *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 35~46(1993)]

海水中的贻贝会有很强的选型交配,但若发现海流会引起种群之间一定程度的混合也不必惊奇。基因在种群之间的这种移动就称为基因流(gene flow)。

种群内个体的基因型常常存在地理变化

在种群分布区的不同部分存在着选择因素或随机

变化(遗传漂变、奠基者事件)的差异,这些差异可以引起亚种群间等位基因频率的地理变异,这些变异常常在那些被天然屏障如河流和山脉分隔开的亚种群之间。但是种群不可能依据其内部的遗传差异进行再分割了。如果两地之间选择压力的差异相对于两者间基因流速率很强的话,那么等位基因频率的差异就被不同的自然选择保持下去。这一现象经常会导致等位基因频率的渐变或在遗传影响下某些表型特征的地理梯度变化。

植物学家早就认识到,生长在不同生境的同一种植株可以表现出适应当地条件的各种形态型。在很多情况下,这些差异来自于发育反应(见第 9 章)。但是对一些植物所做的实验揭示了它们对地方环境条件的遗传适应性。在 20 世纪初期,瑞典植物学家 Göte Turesson 从各种生境中收集了几种植物的种子,并把它们一起种植在自己的花园里。这种做法常被称为共同园实验(common garden experiment)。他发现,即使生长在相同条件下,很多种植物都表现出了不同的形态型,这是由它们原来的生境所决定的。Turesson 称这些形态型为生态型(ecotypes)。此名词一直沿用至今。他认为生态型代表着具有遗传差异的种群谱系,每种生态型都局限在一个特定生境中。因为 Turesson 是把植物种植在相同条件下,这使他认识到生态型之间的差异必有其遗传基础,而且这种差异必定是因生境引起的种内进化差异。

用茼蒿(*Achillea millefolium*)进行实验也显示出生态型变异,这种植物生长在从海平面到海拔 3 000 m 以上高度的很多生境环境中,把从不同海拔高度收集的种子萌发出的植株,一起种植在加利福尼亚斯坦福德的零海拔高度上,但其植株大小和种子产量仍保持原产地种群各自特有的水平(图 16.10)。类似的分化在只有几米的距离内也曾被发现,那里相反的选择压力强大到足以克服个体、种子或花粉在生境斑块之间的迁移。这种情况频频地发生在从矿渣上发育起来的土壤中,这种土壤对植物耐受有毒金属(如铜、铅、锌和砷)的能力施加了强大的压力。

一个性状可以表现出一种渐变格局或称梯度变异(cline),这是对跨越距离的环境变化的反应。例如日本的蟋蟀(*Teleogryllus*),其身体大小和若虫发育期都随自北向南的分布而逐渐增加。由于把来自不同地方的个体培养在温度和光周期都一样的地点,它们仍能保留其原产地的差异,这说明梯度变异是有其遗传基础(图

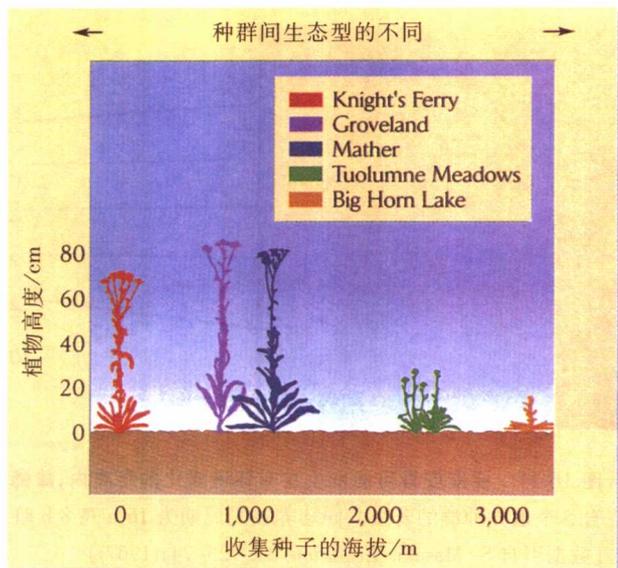


图 16.10 同物种个体可能表现出等位基因频率的地理变异。把从不同海拔高度收集的茼蒿种子种植在同一花园的相同条件下,从而揭示了种群的生态型分化[引自 J. Clausen, D. D. Keck, and W. M. Hiesey, *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 58: 1~129 (1948)]

16.11)。

与此不同的是巴蜗牛(*Bradybaena*)壳上的颜色和条纹也存在着地理变异,但这种变异与生境或地点无关(图 16.12)。这种蜗牛在最近 200 年来随着甘蔗种植面积的扩大已经多次引入日本。如果每个地方种群都由一小群定居的蜗牛发展而来,而且这一小群蜗牛只是对亲本种群遗传变异的一次随机取样,那就可能在各亚种群之间存在这样的表型频率变化。

下面的一个实例说明了把亚种群隔离开的地理障碍是如何影响遗传变异的。绢猴(*Saguinus fuscicollis*)分布于巴西亚马孙流域西部的 Rio Jurua 河两岸,在河流下游较宽河段,两岸的绢猴种群有明显的遗传差异。但是在河流源头较窄且是河流从一边转向另一边的转向处,河流右岸种群所特有的基因型也出现在左岸(图 16.13)。

我们现在已经看到了遗传变异在种群中是普遍的,生物具有有效控制变异的适应性,以便减少它对个体适合度的潜在负面影响。遗传变异也为进化提供原始素材,进化过程也就是自然选择使种群中更适宜的基因型增加的过程。

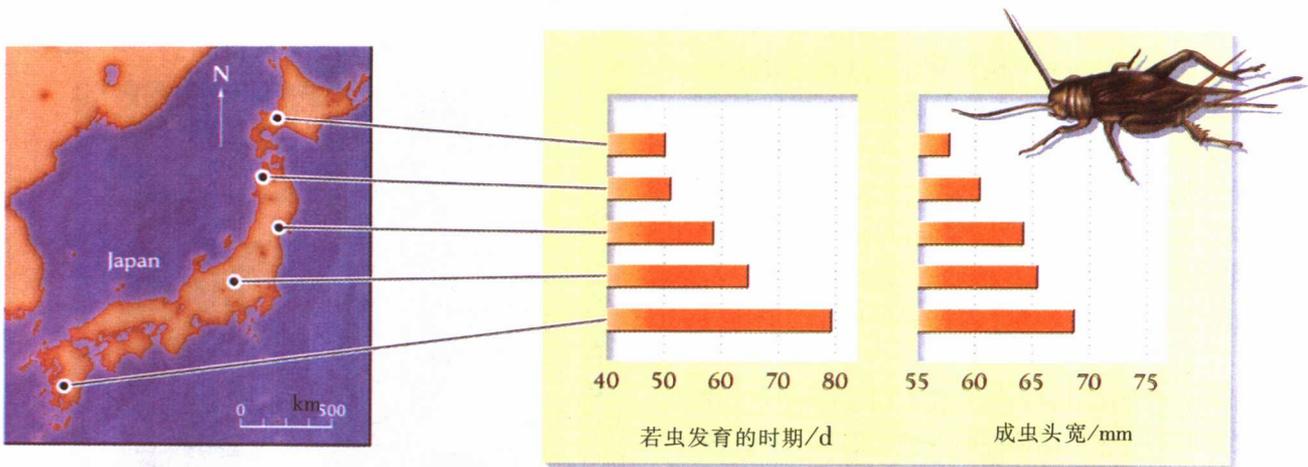


图 16.11 梯度变异可能发生在有环境变化的距离内,雄蟋蟀的头宽和若虫发育期从北向南显示出了梯度变异。当把来自 5 个地方种群的若虫共同培养在光周期为 16 h 亮 8 h 暗,温度 28℃ 的条件下这种变异仍会出现,这说明有其遗传基础 [数据引自 S. Masaki, *Evolution* 21: 725~741(1967)]

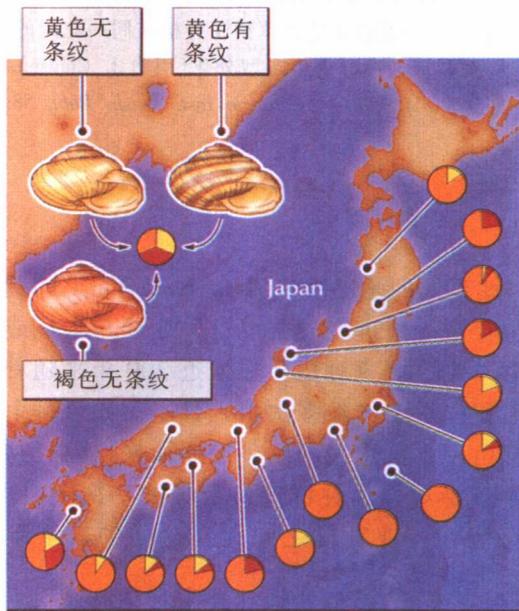


图 16.12 一些性状可依距离而发生变化但与环境变化无关。陆生巴蜗牛(*Bradybaena similaris*)的表型频率没有表现出地理梯度变异 [数据引自 T. Komai and S. Emura, *Evolution* 9: 400~418(1955)]

育力时,自然选择产生进化。那些生殖率最高的个体被认为是接受选择的,其在种群中所占的比例将随时间而增加。选择可以是 3 种形式中的任何一种,主要决定于环境的异质性程度和变化速度。当具有中间性状或平均性状表型的个体比具有极端性状表型的个体有更高的生殖力时就会发生稳定选择(stabilizing selection)(图 16.14)。稳定选择常常会使种群的表型分布朝着中间或最适点移动,并能抵制通过突变和种群间的基因流而增加表型变异。稳定选择如同种群的管家一样可清除有害的遗传变异。当种群环境相对不变时,稳定选择就会成为主要的选择形式,几乎不再引起进化改变。

当适合度最大的个体与种群平均值相比具有更极端的表型时就会发生定向选择(directional selection)。在这种情况下,表型偏于种群平均值一侧的个体将会产生大多数后代,而且表型在后续世代中的分布会趋向一个新的最适值,当达到新最适值时,选择也会趋于稳定。在第 11 章中讨论过的失控性选择就是定向选择,因为雌性个体喜欢选择具有极端表型特征的异性作配偶,如极长的尾巴和极鲜艳的色彩。

具有极端表型特征的个体有时会比具有中间表型特征的个体有更高的适合度。这种情况会导致发生分裂选择(disruptive selection),它通常会增加种群内的遗传和表型变异,在极端情况下会形成表型的双峰分布。分裂选择不常见,例如,当个体专门利用一种少量食物资源(其大小或一些其他特征不同)时就会发生分裂选



自然选择可以是稳定选择、定向选择或分裂选择

正如我们所看到的那样,遗传因素影响存活和生

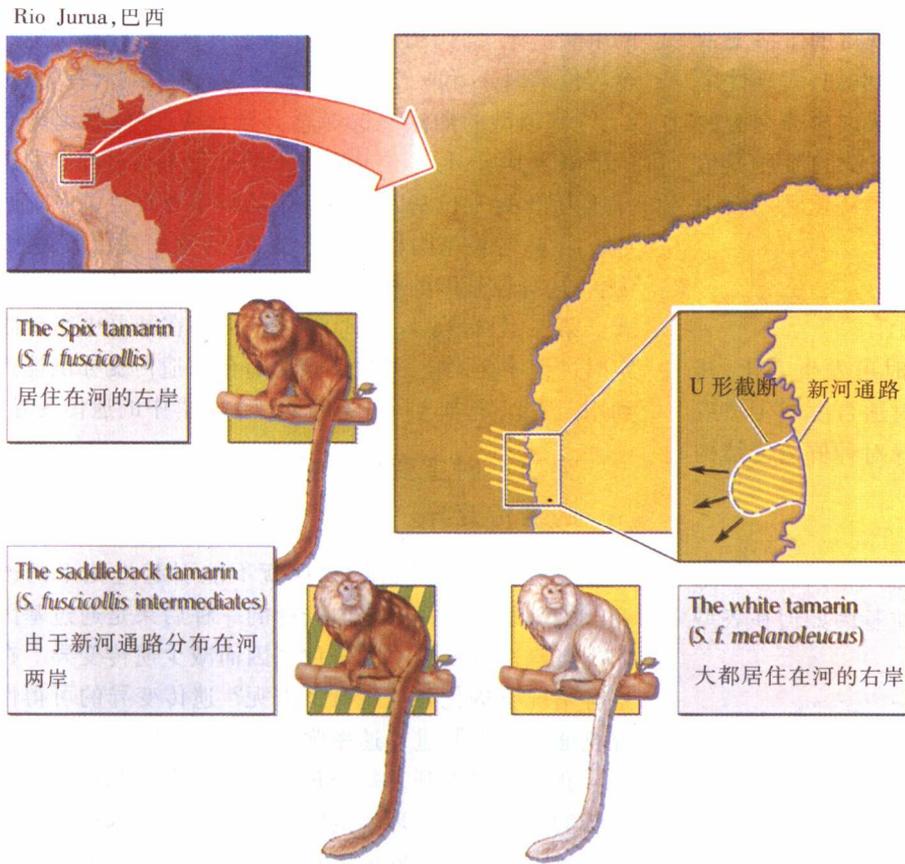


图 16.13 地理隔离可使两个种群产生遗传差异。该图展示了巴西亚马孙流域 Rio Juruá 上游河段绢猴不同亚种的分布(亚种区别在毛色和线粒体基因型)。下游宽阔的河流是绢猴散布的天然障碍,使两岸种群保持着明显的遗传差异,但在河流源头处,U 形河曲的截断处把右岸种群的一些个体留在了左岸,因此导致了两个亚种的杂交[引自 C. A. Peres, J. L. Patton, and M. N. F. da Silva, *Folia Primatol.*67: 113~124(1996)]

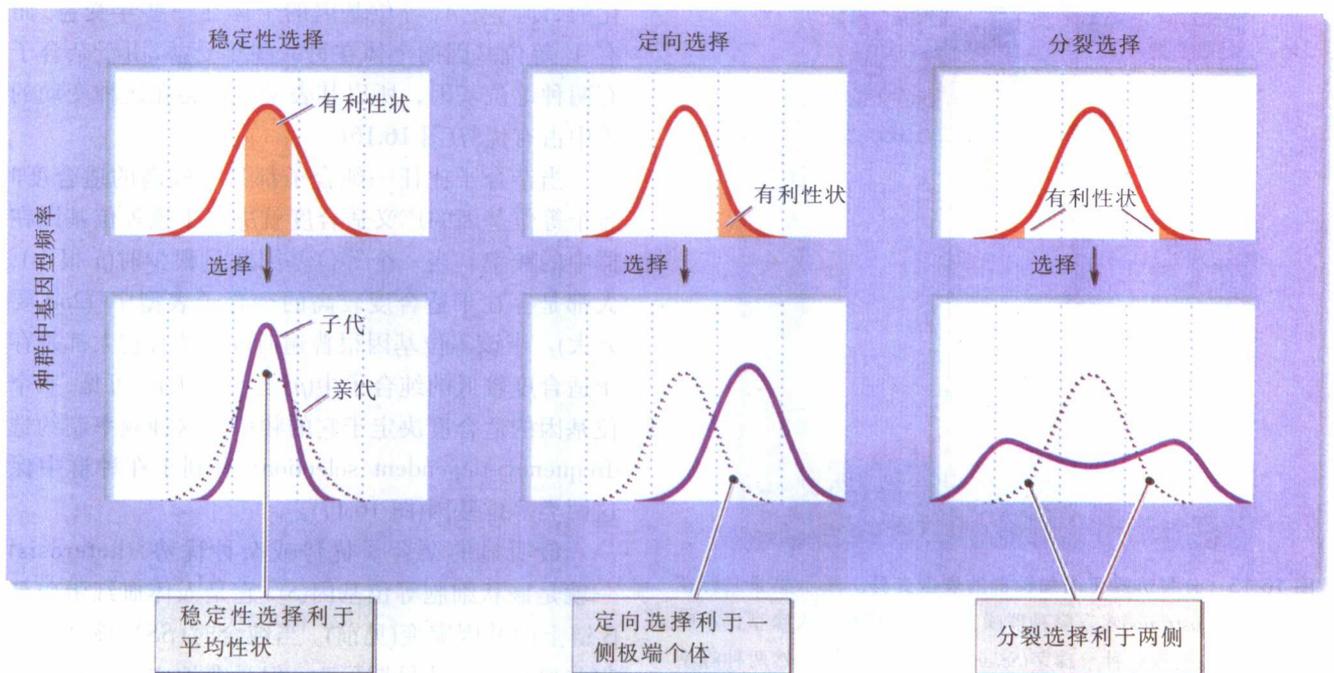


图 16.14 自然选择的 3 种形式。下图中的实线代表选择后的表型分布(子代),而虚线则代表选择前的表型分布(亲代)

择(图 16.15)。当个体间的相互作用为现行的生活史带来新的选择余地时也会发生分裂选择,例如,大雄性个体的领域行为可能有利于小雄性个体采取偷袭交配的生活史对策(见图 12.1)。个体之间对资源的激烈竞争可能会增加一些个体的适合度,它们只特化利用其中的一种资源,然而,这样的情况很少。

定向选择可改变基因库中的等位基因频率

基因库成分在对选择作出反应时可发生变化,其变化率决定于不同基因型个体的相对适合度或生殖成功率。种群遗传学曾模拟过自然选择对种群遗传结构的影响以确定进化速度。

网上
更多

模拟选择防备有害的隐性基因。等位基因频率的变化率决定于等位基因如何在表型中得到表达和选择强度。

关于进化过程,种群遗传模型告诉了我们几件重要

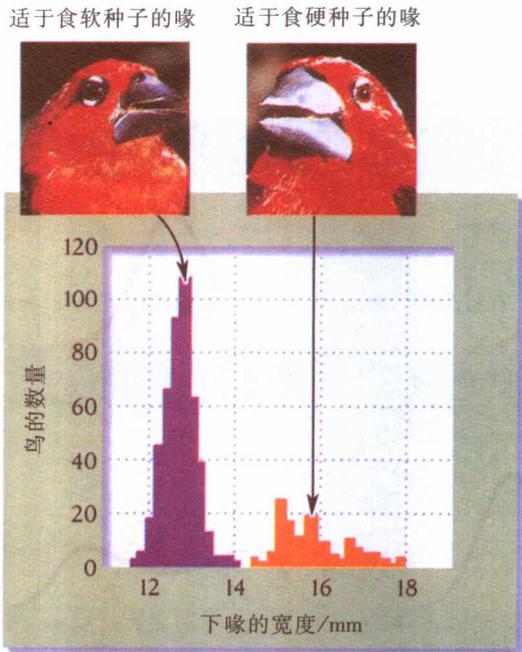


图 16.15 分裂选择可增加种群的表型变异。图示黑腹裂籽雀(*Pyrenestes ostrinus*)喀麦隆种群喙大小的二型性。大喙型比小喙型能更快地咬碎一种珍珠茅(*Scleria*)坚硬的种子,虽然两种喙型都能较快咬碎另一种珍珠茅的软种子,但小喙型更占优势[引自 T. B. Smith, *Nature* 329: 717~719 (1987)。照片由 T. B. Smith 摄]

的事实。让我们举出这样一个种群实例,该种群含有一个等位基因 A_1 和一个有害的隐性等位基因 A_2 。首先,对 A_2A_2 基因型的淘汰性选择总会导致 A_2 等位基因频率的下降。其次, A_2 等位基因频率的变化率与对种群的选择压力和 A_2 等位基因在种群中的频率有直接关系。例如,当 A_2 等位基因相当普遍时, A_2 的频率变化最快,因为含 A_2 等位基因的种群越大越容易表现为纯合子的形式。第三,只有当 A_1 或 A_2 等位基因都在种群中得到固定时进化才会停止,并且不会再有任何遗传变异供选择利用。因此,定向选择可不断地减少种群中的遗传变异。

突变、时空变化和杂合子优势可保持种群的遗传变异

没有遗传变异自然选择就不能引起进化上的改变。然而,稳定选择和定向选择的一种后果是通过基因库中排除适合度较小的等位基因而减少遗传变异。在这种情况下进化如何进行下去呢?遗传变异的可得性究竟能不能限制进化速率呢?

我们已经看到,每个种群都会因突变和迁移而获得新的遗传变异。环境的时空变化常常会因在不同时间和地点有利于不同的等位基因而保持种群的遗传变异性。环境的这种变化常能使杂合子比纯合子具有更大的适合度。例如假定环境是以这样一种方式发生变化的,即具有 A_1 等位基因的个体在一些年受益,而具有 A_2 等位基因的个体在另一些年受益,由于杂合子具有两种等位基因,所以其表型常常会在这种变动的环境中占有优势(图 16.16)。

当杂合子比任一纯合子都具有较高的适合度时,每个等位基因的广义适合度就决定于该等位基因在种群中的频率。当一个等位基因数量很少时(p 很小),它大都是存在于适合度较高的杂合子表型中($2pq$ 要比 p^2 大)。当该等位基因很普遍时(p 很大),它大都是存在于适合度较低的纯合子中(p^2 比 $2pq$ 大)。可见,一个等位基因的适合度决定于它的频率。这种频率制约选择(frequency-dependent selection)有利于在种群中保存这两类等位基因(图 16.17)。

最明显的杂合子优势或杂种优势(heterosis)之一就是镰状细胞等位基因(S)。它是人体血红蛋白分子 β 链上的基因突变(见前)。当纯合时(SS),该基因会引起贫血症并导致早期死亡。但是在地中海和热带非洲的一些地区, S 等位基因频率可能达到基因库的 20% 或更多。原因是杂合状态(AS),镰状细胞突变有利于防

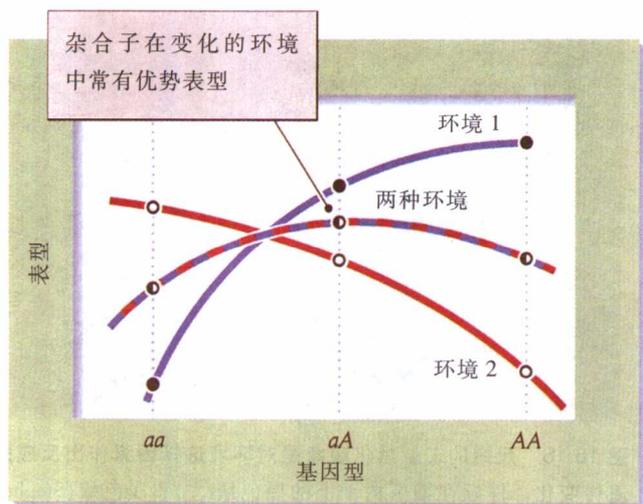


图 16.16 在不同年份有利于不同等位基因的环境中，杂合子可能比任何纯合子更适宜。这种环境变化可维持种群内的遗传变异

止疟疾。在疟疾流行和易感染地区，杂合个体的适合度比具有正常(A)等位基因的纯合个体高 25%。

很可能种群所包含的遗传变异比实际表现的要多很多，在调查过的大多数物种中，为细胞代谢酶编码的基因大约有 1/3 表现有变异，而且在任一特定的个体中，这些基因有 10% 是杂合子。在任一特定时间，这些遗传变异的大多数是中性的（即对个体没有实际影响），或在表达时有负面影响。因此大多数的遗传变异要么不会使个体适合度发生改变，从而也就不会有进化变化，要么导致稳定选择，清除有害遗传变异。在环境发生变化时有些遗传变异显示出正存活值并能点燃进化之火，但这纯粹是突变随机性的一种偶然后果。然而似乎大多数种群都有着足够的遗传变异性，使进化经久不断。

等位基因频率的进化改变已在自然种群中得到证实

种群能在遗传上对环境选择因素的变化作出反应，最初是在介壳虫对氰化物产生抗性的研究中得到证实的。类似有关农业害虫和病源物对杀虫剂和除草剂产生抗性的实例，以及细菌对抗生素抗性增加的实例更进一步证明了种群基因库对人类造成的环境变化所作出的反应是多么快。在每一个实例中，基因库的遗

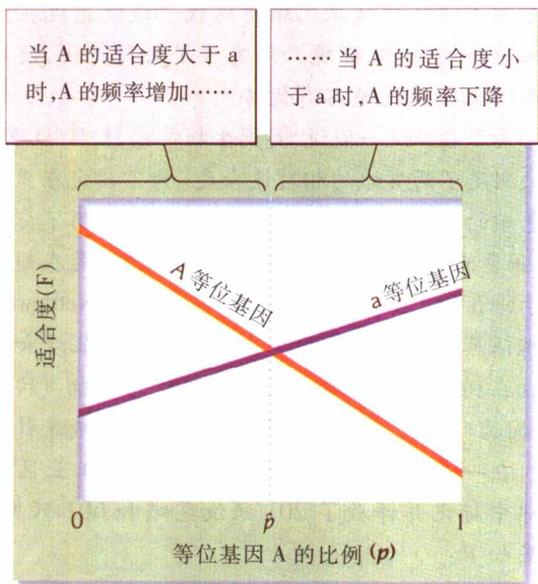


图 16.17 有利于杂合子的情况可能会发生频率制约选择。在这种情况下等位基因的适合度将决定于它在种群中的频率

传变异都能使种群对改变了的环境条件作出反应。

- 网上更多** 种群的进化速度。种群遗传模型可以预测种群中基因被替换的速度。
- 网上更多** 对显示有连续变化特征的选择。生物的大多数特征都受影响轻微的多个基因控制，对此必须采用数量遗传学的分析方法

生态学家在野外

选择与黑化蛾的频率变化

一个最明显的进化作用实例就是尺蛾的工业黑化现象。19 世纪初期曾在英国采集到少量普通尺蛾(*Biston betularia*)的黑化(melanistic)标本。在此后的 100 年间，这种黑色蛾在重工业区附近树林中越来越常见，这就是为什么经常把这种现象称为工业黑化现象(industrial melanism)的原因。在没有工厂和重工业的地区浅色蛾型仍然占有优势，这一现象引起了遗传学家的极大兴趣，通过黑色蛾与浅色蛾杂交表明黑化现象是由一个显性基因所决定的遗传特征。

因为黑化是一个遗传特征，所以其散布必定反映着种群的遗传变化(进化)。似乎有理由认为是自然选

择导致了浅色蛾被黑化蛾所取代。这就是说在黑化蛾越来越多的地方,环境必定发生了某种变化,使黑化蛾在存活上比浅色蛾占有优势。

为了验证这一假说,英国生物学家 H. B. D. Kettlewell 首次测定了两类蛾的相对适合度。为了确定在黑化地区黑色蛾的适合度是不是比浅色蛾大,他采用了标记重捕法,用色点标记两类蛾然后释放。标记点是在翅下以便蛾子停在树干上时不会引起捕食者注意。Kettlewell 把一盏水银蒸气灯放在树林中央或把一个内装处女蛾的虫笼放在树林边缘以便对两类雄蛾进行重捕(只研究雄蛾,因为雌蛾既不受灯光吸引也不受处女蛾吸引)。

在一个实验中,Kettlewell 在伯明翰工业区附近的树林中标记并释放了 201 只浅色蛾和 601 只黑化蛾,结果如下:

	浅色蛾	黑化蛾
释放蛾数	201	601
重捕蛾数	34	205
重捕百分数	16	34

这些数据表明在整个实验期间有更多的黑化蛾存活下来。在非工业区进行的类似实验表明有更多浅色蛾存活下来。

特定的选择动因是很容易确定的,尺蛾栖息在密林中,白天停歇在树干上。Kettlewell 的推论是,在工业区污染使树干明显变黑,使浅色蛾停在树干上时容易被捕食者发现(图 16.18)。但任何发生畸变的黑化蛾停歇在被染黑的树干上都能更好地隐蔽自己,因此它们的颜色就具有了存活价值。最终,黑化蛾和浅色蛾在存活上的差别将会导致它们在种群中的相对频率发生变化。

为了验证这一想法,Kettlewell 把等量的浅色蛾和黑色蛾放到受污染和未受污染树林的树干上并藏身于一定距离以外的隐蔽处仔细观察。他很快就发现有几种鸟在树干上搜寻尺蛾和其他昆虫,这些鸟更容易找到那些体色与树干背景色反差比较大的蛾。Kettlewell 把鸟类捕食的情况列入下表:

	鸟捕食蛾数	
	白色蛾	黑化蛾
未污染树林	26	164
污染树林	43	15

这些数据同标记重捕实验结果一致。这清楚地表明,由于长期自然选择的作用已经引起受污染地区尺蛾种群的遗传变化。

尺蛾事件最可喜的一个方面是实施了煤烟控制计



图 16.18 尺蛾的工业黑化现象是对环境选择因素作出反应的遗传变化。停歇在染黑树干上的黑色蛾(左)和浅色蛾(Stephen Dalton 摄/Photo Researchers)

划,这使树林重新变得清洁起来,黑化蛾的频率也已经下降,这同进化理论所作出的预测是一样的。例如:在英国西北部科尔比工业中心区附近,在 20 年间黑化蛾占种群的比例已从 90% 以上下降到 30% 左右(图 16.19)。

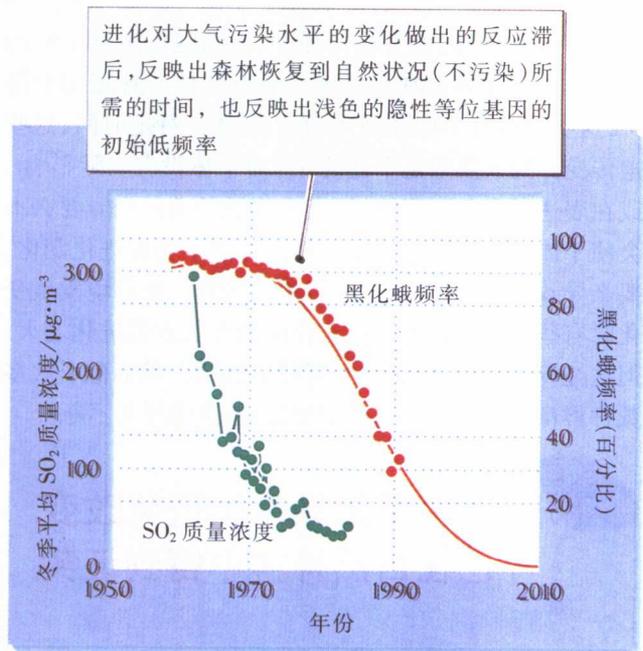


图 16.19 环境变化可以引起表型频率的变化。自从 20 世纪 50 年代英国开始实施污染控制计划以来尺蛾的黑化型频率已经下降,污染指数是二氧化硫的冬季浓度,它直接影响生长在树干上的地衣,尺蛾白天也停歇在树干上[引自 C. A. Clarke, G. S. Mani, and G. Wynne, *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 189~199 (1985); G. S. Mani and M. E. N. Majerus, *Biol. J. Linn. Soc.* 48: 157~165(1993)]



生态学家可以从种群遗传学研究中得出有用的结论

对生态学家来说,种群遗传学有很多重要启示。首先,每一个种群都包含着一些能影响个体适合度的遗传变异,这就意味着在所有种群中,进化都可能是一个连续的过程,同时每个生物都有可能获得一些适应,以便降低有害等位基因对其自身及其后代的不利影响。确保远交的一些适应就是一种机制,生物就是靠这种机制控制种群中普遍存在的遗传变异的。

第二,环境选择因素的变化几乎总会引起生物的进化反应,使种群内的表型频率发生变化,但变化程度并不总是可以预测的,它决定于某一特定时刻种群内存在的特有遗传变异。大多数连续性可变特征(如大小)都有足够的遗传变异以便应对选择,但反应的范围和程度可能受限于其他特征的有负适合度效应的反应。如果有足够的时间,种群就可能达到某种进化上的最适状态并逐渐稳定下来,但这需要多长时间我们还不了解。

第三,人类活动、捕食者或病原生物的引入以及这些天敌遗传新奇性的出现,都会使环境发生迅速变化并经常能超出种群作出进化反应的能力。在这些情况下,种群就很有可能趋向灭绝。

虽然还有很多东西有待去认识,但显然种群与环境有着进化上的动态关系,特别是与环境中的生物成分如竞争者、捕食者和病原生物等,它们也能对其他生物作出反应。不同物种之间的相互作用对种群统计学和遗传学有很大影响,并决定着—一个物种能否与另一个物种共存,而种群统计学和遗传学则影响着物种的进化和种群动态。物种之间的这些相互作用将是本书下一章要讨论的问题。

总结

1. 突变是由组成DNA分子的核苷酸亚基的变化引起的,这些变化的发生率很低,但它们是所有遗传变异的最终源泉。大多数突变对其携带生物都是有害的。

2. 来自每个亲本基因的重组会产生供选择发挥作用的基因新组合。

3. 在没有选择、突变、迁移和非随机交配的情况下,大种群中纯合子和杂合子表型频率可以用哈迪-温伯格法则进行测算。该定律是说,具有 p 和 q 频率的等位基因将会形成具有 p^2 和 q^2 频率的纯合子表型和具有 $2pq$ 频率的杂合子。

4. 突变、迁移、非随机交配、小种群和选择可能导致偏离哈迪-温伯格法则。

5. 在小种群中,生殖成功率的随机变化会引起基因频率的改变和等位基因的偶然丧失。这会通过遗传漂变过程使遗传多样性下降。

6. 选型交配可改变种群的基因型频率。为了减小近交对后代适合度的影响,大多数种群都表现出负选型交配,即交配双方彼此在遗传上不同。负选型交配通常会增加种群中杂合基因的频率。

7. 个体在具有不同等位基因频率的种群之间迁移能导致偏离哈迪-温伯格平衡;最常见的影响是使种群中杂合数量比随机预测的还要少,这就是Wahlund效应。

8. 对不同亚种群的不同选择压力(或种群内的随机变化)导致地理区域内基因频率的改变,这一改变会因种群再分割和散布障碍而加重。

9. 选择可以是稳定选择、定向选择或分裂选择。在稳定选择中,种群中性状居中的表型最适宜;在定向选择中,一端或另一端的表型特征最适宜;在分裂选择中,两极端的表型同样适宜。

10. 即使选择通常会从种群中排除遗传变异,但变异仍会因突变、基因流和种群内的各种选择压力而得到保存。

11. 在强选择下,等位基因频率可在少量世代内发生变化,这曾在很多情况下发生过,包括被人类曾大大改变了种群的环境。尺蛾黑化现象就是这样一个正在进化的实例。



生态学实践

检验你的知识

种群遗传学和进化速度

选择机制和生物的遗传反应是种群遗传学的组成部分。自20世纪20年代以来种群遗传学的主要目标一直是发展定量方法以便预测基因频率对选择作出反应时的变化,这种变化是进化的实质。对于一个具有等位基因优势的单个基因的选择,使用模型进行预测是完全可能的。这种根据一个世代的选

择进行预测的方法也可用于显示种群在多个世代连续选择的情况下是如何进化的。同时也可用于预测种群对环境变化是如何在遗传上作出的反应的。

请回忆一下英国尺蛾(*Biston betularia*)在工业革命开始以后发生的表型频率变化,在受污染的森林中模式(浅色)尺蛾被黑化尺蛾取代的过程大约已有100年。从Kettlewell的实验结果我们可以得出这样的预测:决定尺蛾模式色的隐性纯合子表型的适合度只占黑化表型适合度的47%,两者适合度的差值是53%,这个差值也代表着对模式蛾选择淘汰的强度。由于黑化是由一个显性等位基因引起的,因此即使是在低频率时也会受到选择,而且该等位基因的起始频率对进化的速度几乎没有影响。通过模型模拟的方法可以知道,黑化蛾要在种群中占有绝对优势大约要经历50个世代的演变。对此不必感到惊奇,如果选择作用比较弱,这种演变过程还会长得更多。

对尺蛾的选择是建立在鸟类捕食的基础上的,曾假定由于煤烟杀死了生长在树干上的地衣,使鸟类更容易发现蛾子,这就使得黑色蛾避开了鸟类的捕食。但这种推想的依据是人的视觉感受。那么鸟类对蛾子的视觉感受又是什么样呢?原来鸟类可以看到紫外光(UV),因此应当对尺蛾的进化重新进行评估。Majerus等人(2000)对尺蛾模式型和黑化型的UV映像在不同地衣背景下进行了比较,从而增添了不少新的细节。

检验你的知识

1. 为什么说对生态学和进化范例不断提出挑战是重要的?
2. 你能举出另一个已经适应了人类造成的环境变化的种群吗?
3. 为什么科学家需要知道物种的进化速度?
4. 在 <http://www.whfreeman.com> 网上通过 Practicing Ecology(生态学实践)访问网站 Lichens as Bioindicators(作为指示生物的地衣)。地衣在空气污染研究史上发挥了什么作用?

网上
更多

推荐读物

- betularia* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 39: 301~322
- Charlesworth, D. and B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237~268.
- Cook, L.M., C.S.Mani, and M.E.Varley. 1986. Postindustrial melanism in the peppered moth. *Science* 231: 611~613.
- Endler, J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. 3d ed. Longman, Harlow, England.
- Ford, E. B. 1975. *Ecological Genetics*. 4th ed. Chapman and Hall, London; Wiley, New York.
- Gould, F. 1991. The evolutionary potential of crop pests. *American Scientist* 79: 496~507.
- Crant, P. R. 1991. Natural selection and Darwin's finches. *Scientific American* 265: 82~87.
- Hartl, D. L. 1988. *A Primer of Population Genetics*. 2d ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Kettlewell, H. B. D. 1959. Darwin's missing evidence. *Scientific American* 200: 48~53.
- Majerus, M. E. N., C. F. A. Brunton, and J. Stalker. 2000. A bird's eye view of the peppered moth. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 155~159.
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- Merola, M. 1994. A reassessment of homozygosity and the case for inbreeding depression in the cheetah, *Acinonyx jubatus*: Implications for conservation. *Conservation Biology* 8: 961~971.
- O'Brien, S. J., M. E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C. A. Winkler, D. Meltzer, L. Colly, J.F.Evermann, M. Bush, and D. E. Wildt. 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227: 1428~1434.
- Peres, C. A., J. L. Patton, and M. N. F. da Silva. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologia* 67: 113~124.
- Price, M. V., and N. M. Wasser, 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* 277: 294~297.
- Ralls, K., J. D. Ballou, and A. Templeton. 1988. Estimates of the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* 2: 185~193.
- Schemske, D. W. 1984. Population structure and local selection in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae), a selfing annual. *Evolution* 38: 817~832.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253~279.

(尚玉昌 译)

第 17 章 捕食和植食



捕食者有利用其猎物的适应性

猎物具有逃避其捕食者的适应性

寄生物具有确保其在寄主间散布的适应性

寄生物 - 寄主系统的特征是具有致病性和抗性的适应

植物具有防御植食动物的形态和化学适应

植食动物可以有效控制一些植物种群



当多刺的梨仙人掌(*Opuntia*)作为园艺植物和牧场的活篱笆被引入澳大利亚的时候,很快就遍布整个大陆并覆盖了成千上万亩肥沃的牧场和草场。在人们多次试图清除这种植物失败之后,便从南美洲引入了仙人掌蛾(*Cactoblastis cactorum*),其幼虫以梨仙人掌的嫩芽为食,再加之接种各种病原物和致腐生物可以很快把这种仙人掌消灭掉。梨仙人掌在澳大利亚

定居以后的最初几年内,仙人掌蛾极为有效地控制住了这种植物,使其危害已成为过去(图 17.1)。

但是仙人掌蛾并没有彻底根除梨仙人掌,因为仙人掌总是比仙人掌蛾超前一步散布到没有捕食者的地区,并在各个隔离斑块间的不断转移中保持低水平的平衡。实际上,人们不可能猜想到仙人掌蛾保持了梨仙人掌现在的低种群水平;在目前澳大利亚的梨仙人掌残留地仙人掌蛾的数量是不足的(在澳大利亚中部和南部的一些地区,同一种蛾可能控制着梨仙人掌种群,但其决定性作用如果不通过适当的实验可能不会被人们注意到)。

仙人掌-仙人掌蛾系统表明捕食者对猎物种群潜在的强大影响力。两者之间的平衡部分决定于经历很多世代的相互作用形成的捕食者和猎物的适应性。本章将探讨自然状态下的捕食者-猎物、寄生物-寄主、植食动物-植物之间的相互作用,特别着重于能从这种关系中获益的适应。

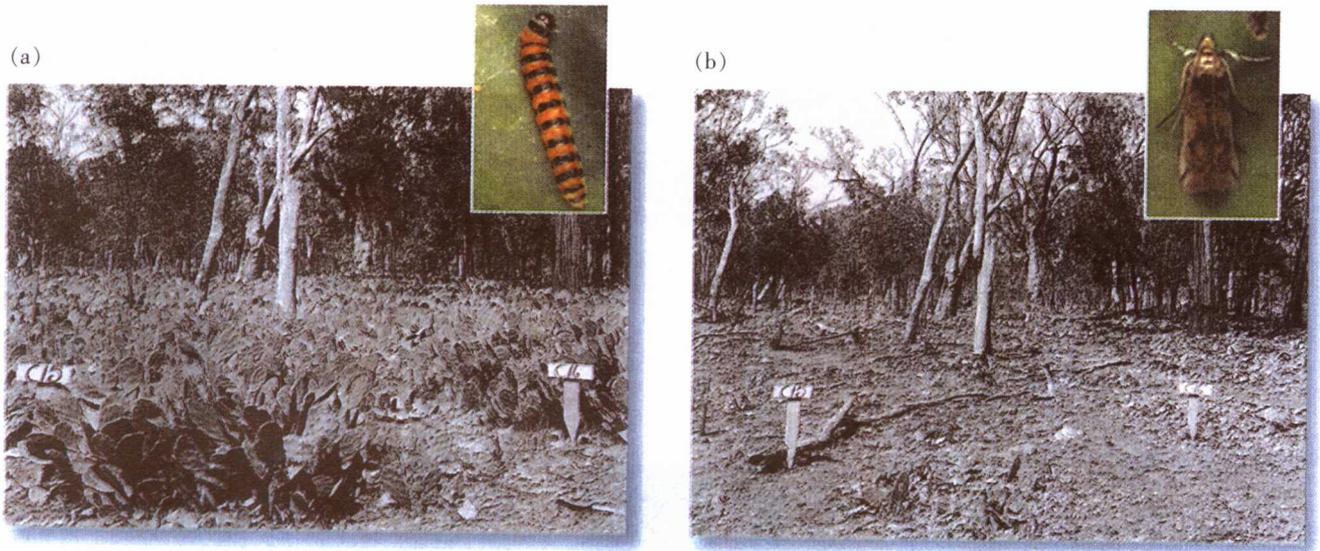


图 17.1 多刺梨仙人掌受控于捕食者仙人掌蛾。澳大利亚昆士兰的牧场照片:(a)仙人掌蛾引入前 2 个月;(b)仙人掌蛾引入后 3 年[背景照片 A. P. Dodd 摄, in A. Keast, R. L. Crocker, and C. S. Christian(eds.), *Biogeography and Ecology in Australia*, W. Junk, The Hague (1959), 感谢 W. H. Haseler, Department of Lands, Queensland, Australia. 插入图片由 D. Habeck and F. Bennet 摄, University of Florida]

所有生物要么是消费者(consumers)要么是消费者的牺牲品。捕食、植食、寄生以及其他种类的消费都是自然界最基本的相互关系,因为每一种消费者都必须取食,大多数生物都有被取食的风险。捕食者-猎物、植食者-植物和寄生物-寄主全都是消费者-资源相互作用(consumer-resource interactions)的具体实例,它们把生物群落组织成为一系列的消费者链(consumer chains)。在第 6 章中我们已经把其称为食物链。消费者-资源相互作用的通常模式是:消费者受益使种群大小增加,而资源种群则下降。因此,虽然能量和营养物进入了消费者链,但其种群却受着来自下层资源和来自上层消费者的控制。类似的是,自然选择也会从这两个方面施加影响。

消费者有很多具体名称,其中最普通的是捕食者、寄生物、拟寄生物、植食者和食碎屑动物。从种群相互作用的观点看,这些称呼有些是有用的,另一些则会造成混乱。让我们从捕食者(predator)开始讨论。用一只捕鼠的猫头鹰和一只捕蝇的蜘蛛就能说明捕食现象的实质。捕食者捕捉一个个体并把它消费掉,这样就把它从猎物种群中拿了出来。

与此不同的是,寄生物(parasite)只消费掉一个活猎物或称寄主(host)的一部分。有些寄生物附着在

寄主的体表或侵入寄主体内以寄主的组织、血液或肠内部分消化的食物为食。虽然寄生现象可能增加寄主死于其他原因的概率或降低寄主的生育力,但通常不会导致寄主死亡和减少资源种群的数量。

拟寄生物(parasitoid)是专指昆虫寄生物如寄生蜂和寄生蝇等,其幼虫吃活寄主的各种组织,通常是其他昆虫的卵、幼虫和蛹。拟寄生最终总会引起寄主死亡,但不会死于拟寄生物的幼虫化蛹之前(图 17.2)。拟寄生物既像寄生物又像捕食者,因为它们不仅生活在活寄主的体内和消费寄主组织,而且不可避免地会把寄主杀死。

植食动物(herbivores)吃整株植物或植物的一部分,从消费者-资源关系的观点看,当植食动物吃整株植物时其功能就很像捕食者,但当它们只吃活组织而不使植物死亡时就更像寄生物。依所吃植物部位的不同,植食动物的功能要么像捕食者要么像寄生物。因此,以少量叶和茎为食的鹿,其作用就像是一个寄生物,而一头能将整株植物连根拔起并吃掉的绵羊其作用就更像一个捕食者。取食部分植物组织可以指的是食草(grazing)(指禾草和其他草本植物)或啃牧(browsing)(指木本植物)。

食碎屑动物(detritivores)以死的有机物质为食,



图 17.2 拟寄生蜂在其他昆虫的幼虫或蛹内发育 (Scott Bauer 摄)

如落叶、粪便和兽尸等，它们对产生这些资源的种群没有直接影响。食碎屑动物以其他物种的废物为食，因此不会影响这些物种的数量及其进化。食碎屑动物对生态系统内的营养物再循环很重要。但因为腐食者在动态上与资源种群并不匹配，因此本章不再作进一步介绍。



捕食者具有利用其猎物的适应性

当我们提到捕食者和猎物的时候，通常会想到猞猁和雪兔，或者鸟类和甲虫，其中的捕食者追逐和捕获猎物并把它吃掉。虽然雪兔和甲虫这些猎物比其捕食者小，但它们也值得捕食者一个个地去追逐。其他生物以大量的微小猎物为食，它们也是捕食者。蓝鲸体重极大但却以小虾、鱼苗和类似大小的生物为食，它们从海水中滤食这些小猎物。

随着猎物大小的相对增加，要想捕到它们就越来越困难，但捕食者会越来越精通于追逐和制服它们的猎物(图 17.3)。一头狮子可以攻击一只与自己同样大小或稍大于自己的动物，但却不是一头成年大象的对手。少数物种包括狮子、狼、鬣狗和军团蚁常常进行合作狩猎，并以这种方式制服那些比自己大得多的猎物。

捕食者的形态和功能与其食物密切相关，例如，似乎牙齿结构的简单差异就能反映出重要的生态差异(图 17.4)。植食动物的牙齿常常具有很大的研磨表面，用以磨碎粗糙的植物组织。马的上下门齿有很强的对应性，使它们能咬断草的纤维茎。其他有蹄动物如牛、绵羊和鹿等都没有上门齿，其下门齿按一定角度把植物压到上颚处以便于研磨。肉食动物的牙齿有切割和撕咬的表面，既可将猎物把牢在口中又可把食物撕裂

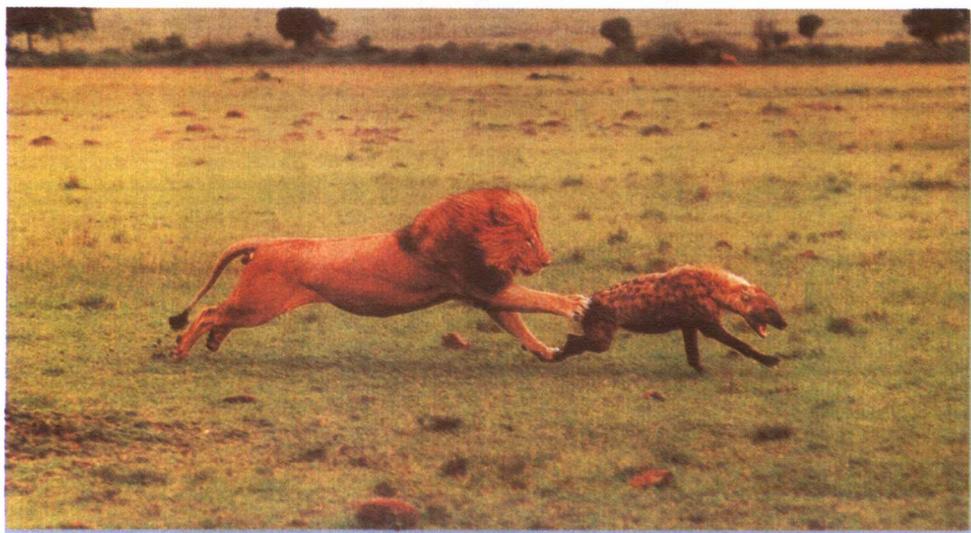


图 17.3 非洲狮善于追逐大的猎物。狮子因生有强有力的腿和上下颚而能制服稍大的猎物，但由于不能保持长距离的快速奔跑，所以狩猎的成功主要是依靠突然袭击和出奇制胜 (Michael Fairchild 摄/Peter Arnold)

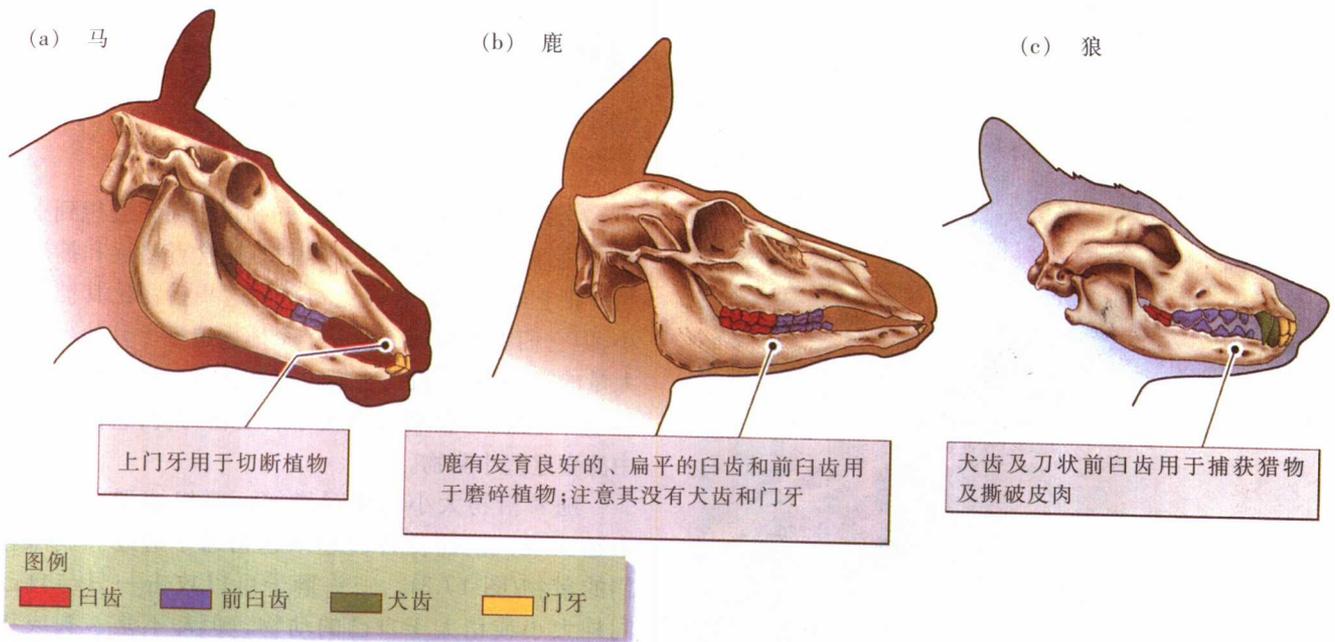


图 17.4 捕食者的形态和功能与其食物密切相关。(a)马生有前白齿,但与鹿不同的是保留着能切断植物的上门齿;(b)鹿生有发达的扁平白齿和前白齿用于磨碎植物,但缺失犬齿和上门齿,下门齿用于把植物推到上颚处然后撕下叶子;(c)狼有剑状犬齿和刀状前白齿用于把牢猎物和撕裂皮肉

成便于吞咽和消化的小块。

很多捕食者都是用前足抓住猎物并把它们撕成小块,鸟类如鹰、隼、猫头鹰和鸮则用其生有利爪的足和钩状喙制服和撕碎猎物。潜水鸟常常吃较大的鱼,但它们必须整个把鱼吞下去,因为其后肢专门用于游泳和潜水而不是用于抓握和拆解猎物。蛇虽然没有用于抓住猎物的附肢,但却生有可以扩张的颞能把很大的猎物整个吞下去(图 17.5)。

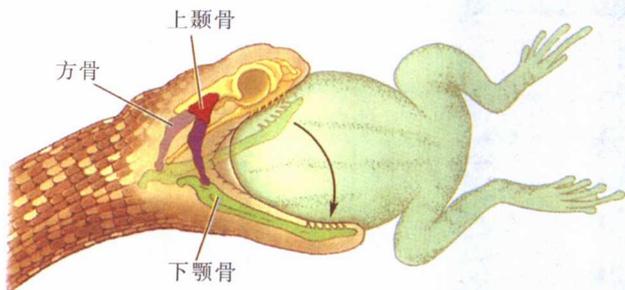


图 17.5 蛇的颞适于攫取和吞咽较大的猎物。有些蛇的颌连同颅骨可以借助于关节从方骨向上颞骨移动,可使其口多张开 20%。该图显示了当口关闭和张开时颌骨成分的位置 [引自 C. Gans, *Biomechanics*, Lippincott, Philadelphia (1974)]

食物的质量也能影响捕食者消化和排泄系统的适应性。植物含有长纤维分子如纤维素和木质素,它们形成了茎和叶的支持结构。与肉食动物的高蛋白食物相比,这些成分使植物更难于消化,因此很多植食动物(如兔和牛)的消化道都大大延长。很多植食动物的前肠都有扩大的囊状区,而后肠就像发酵缸一样有帮助消化的细菌和原生动(图 17.6)。由于具有这些适应性,植食动物才能使食物在消化道内停留更长时间并得到彻底消化。但这样的植食动物胃内必然会存留大量食物,这样就增加了其体重并降低了其活动性,这就是为什么鸟类几乎都不采用这种发酵消化方式的原因。

生态学家在野外

哺乳动物捕食者及其猎物的相对大小

伦敦动物学会的 Chris Carbone 及其同事曾注意到在哺乳动物捕食者中,猎物大小与其捕食者的大小有极强的相关性。体重不足大约 20 kg 的捕食者所捕食的猎物常常比自己小一半还多,而且很多种类都捕食

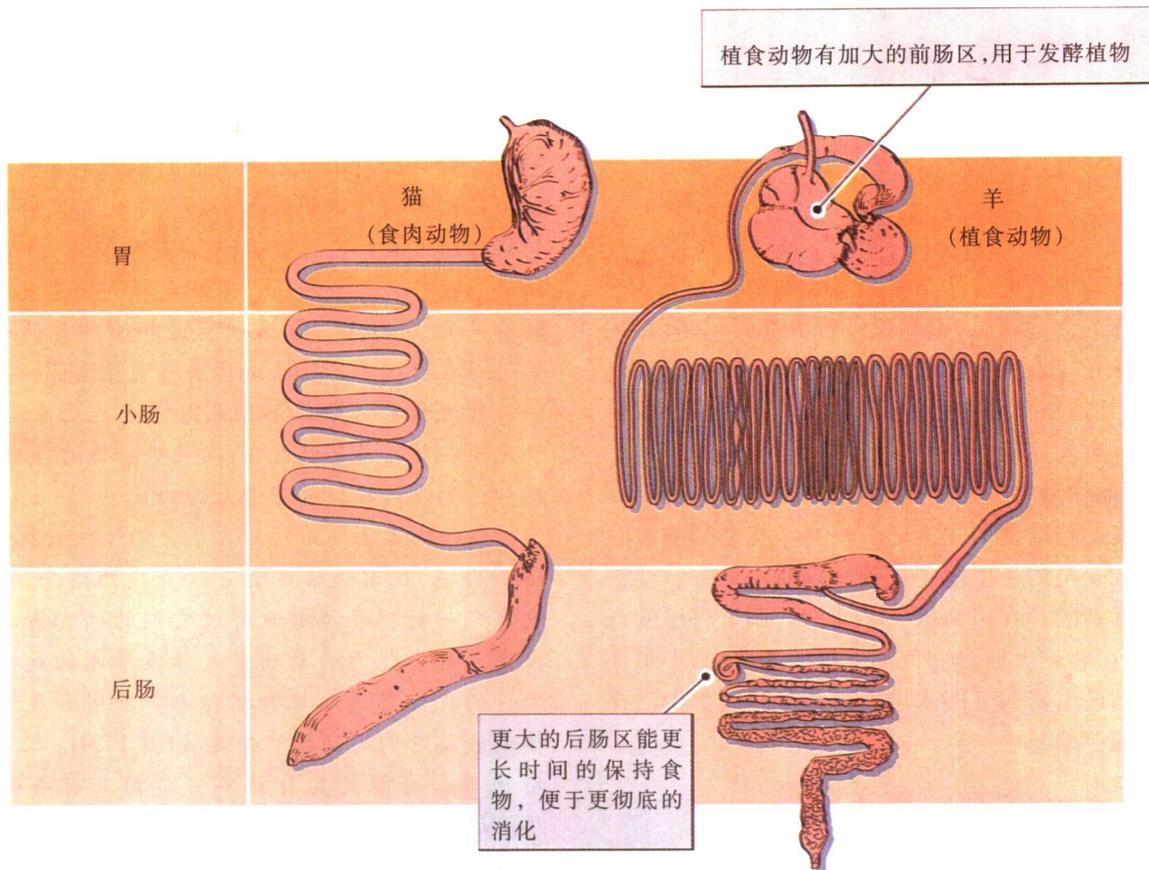


图 17.6 消费者的消化道对其食物的适应性。植食动物的消化器官往往比食肉动物大得多,这是因为植物性食物比动物性食物难消化得多 [引自 C. E. Stevens, *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*, Cambridge University Press, Cambridge (1988)]

极小的猎物,如专吃白蚁或多足类节肢动物。体重在 20kg 以上的大多数捕食者,其猎物主要是体重与它们接近的其他哺乳动物。为什么会有这种骤变呢?研究者认为比较大的捕食者因为不能依赖小猎物为生所以不得不捕食大的猎物。小猎物的数量常常较多,但每个猎物所提供的能量不多。大捕食者相对说来比小捕食者需要更多食物,但它们收集小猎物的速度毕竟有一定限制。

Carbone 研究小组利用模拟的方法检验了这一想法,他们首先收集小捕食者的猎物捕获率资料,计算出狩猎速度、食物消费以及食物需求量如何随体重的增加而增长,并计算出为满足食物需求每天所花费的捕食时间,它也是随体重的增加而增加的(图 17.7)。这些简单的计算表明:当捕食者的体重超过 10~20 kg 时,每天的捕食时间就不够用了,因此较大的捕食者就不能依赖小猎物为生了。当然,其他因素也会在猎物选择中起作用,但我们可以看到,时间和能量因素可能限制猎物选择并迫使较大的捕食者去捕食那些数量虽少但更

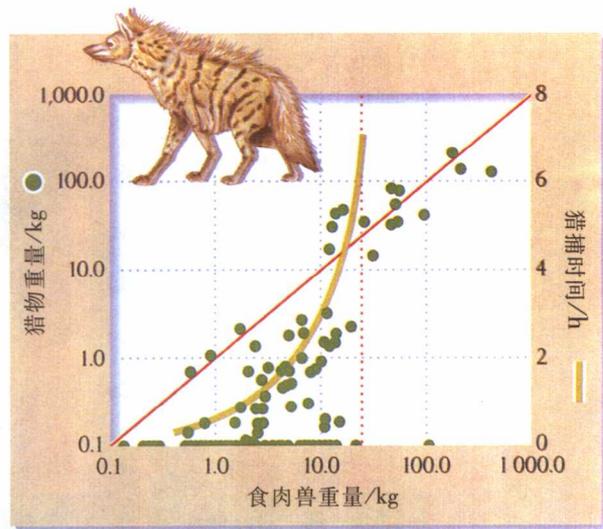


图 17.7 大型食肉动物常常捕食大型猎物。各种食肉兽所捕食猎物的大小通常与捕食者自身大小相关。对捕食小猎物的食肉兽为满足食物需求所必须花费的狩猎时间所作的计算也进一步说明了这一点。对体重超过 10~20 kg 的捕食者来说,时间-能量因素迫使其只能捕食大的猎物 [引自 C. Carbone, G. M. Mace, S. C. Roberts, and D. W. Macdonald, *Nature* 402: 286~288 (1999)]

为有利的大猎物。



猎物具有逃避其捕食者的适应性

猎物逃避捕食的方法与其捕食者的狩猎方法一样是多种多样的。隐藏、逃跑和积极自卫都属于防御,采取什么方法依捕食者-猎物关系的具体情况而定。对鹿、羚羊和其他植食动物来说,草原几乎没有可隐藏的地方,所以它们靠能够及早发现捕食者和快速奔跑求生。植物不能像动物一样逃跑,但很多植物长有棘刺并有阻止植食动物取食的化学防御机制。在动物能够隐藏或能在较安全的小生境中找到避难所的地方,动物常常对捕食者的存在极为敏感并能据此调整自己的行为。例如,在有较大捕食性鱼类生存的池塘中,小鱼往往避开食物最丰富的开阔水域,大部分时间都生活在靠近水边的芦苇丛中。

较差的区域时,虽然回避了危险但却限制了猎物的生长速率。密歇根大学的 Rick Relyea 和 Earl Werner 曾用牛蛙(*Rana catesbiana*)在实验室和野外进行实验,说明了捕食风险对牛蛙蝌蚪生长的影响。在室内实验中他们把刚孵出的蝌蚪放入水族箱中,而同时放笼装的蜻蜓稚虫或鱼。有捕食者(尤其是蜻蜓稚虫)存在时,其活动性往往大为减弱,而且常会躲到没有笼装捕食者的那一面去(图 17.8)。在天然池塘中所作的类似实验更进一步说明了笼装蜻蜓稚虫可明显降低一些种青蛙蝌蚪的生长率。其他研究(见图 9.19)也已表明:感知捕食风险在动物界普遍存在,而且对猎物的行为、生境选择和种群统计特征都有很大影响。

在猎物无法隐藏的地方,它们往往采取保护性的防御措施,但这通常不会导致直接的格斗,因为几乎没有哪一种猎物能够敌得过它们的捕食者。表面看来毫无防御能力的动物常常释放难闻的气味和有刺激性的化学物质以抵御捕食者。鞭蝎和气步甲可直接朝威胁它们的动物喷射毒液(图 17.9)。很多植物和动物都含有能使其自身不可食用或有毒的化学物质。运动缓慢的动物如针刺蟹和犰狳用刺或鳞甲保护自己。

生态学家在野外

青蛙蝌蚪对捕食者的回避与生长

当捕食者迫使猎物生活在食物条件

隐蔽色和警戒色

有些猎物靠隐蔽的外形和停栖时的位置使捕食者

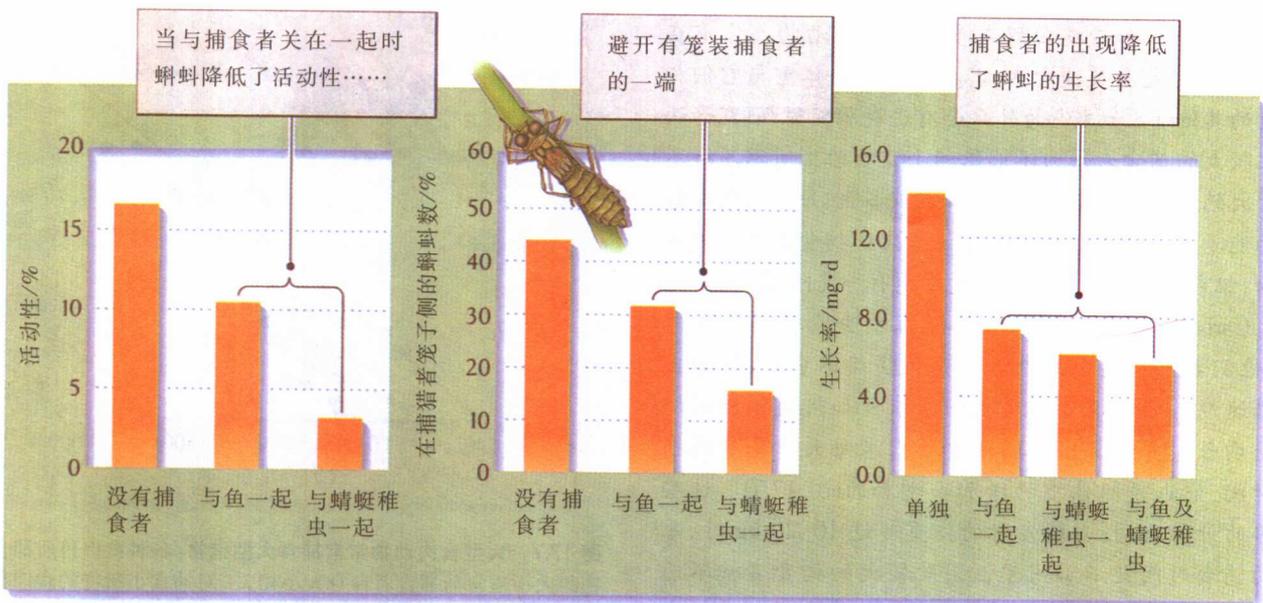


图 17.8 逃避捕食者可能导致生长率下降。图中表明了牛蛙蝌蚪的活动水平(左),有笼装捕食者一侧的蝌蚪数量(中)与两种捕食者鱼和蜻蜓稚虫的存在相关的蝌蚪生长率(右)。特别是蜻蜓稚虫导致蝌蚪活动性减弱、回避捕食者所在区域和生长率下降[引自 R. A. Relyea and E. E. Werner, *Ecology* 80: 2117-2124(1999)]



图 17.9 很多生物采用化学防御法抵御捕食者。气步甲正向一个捕食者喷射有毒液体(感谢 Thomas Eisner, Cornell University)

不能发现自己,这代表着另一种类型的防御方法。这种适应性证明捕食者作为自然选择的一种作用力普遍存在:那些不能隐蔽自己的猎物将会被捕食者发现和吃掉。

很多生物都会隐藏自己或是使自己与环境背景混为一体,靠的是与树皮、树枝和树叶的颜色和格局保持一致(图 17.10)。有些动物外形极像一根树棍、树叶、花或鸟粪。这些生物把自己隐蔽得极像是各种不可食的东西,因而捕食者会将其放过。模拟小枝的竹节虫和模拟树叶的螽斯常常在静止时把四肢折叠起来放在背上或呈僵直状态伸出。隐蔽动物的行为必须与其外形相匹配,如果模拟树叶的昆虫停歇在树干上或者模拟树枝的昆虫沿着树枝迅速跑动就难以蒙骗捕食者。

隐蔽是可食性动物采取的一种防御对策,其他动物则采取更积极的方法进行反捕防御:生产有毒物质或把从食料植物中摄取的有毒物质积累起来并以警戒色(warning coloration 或 aposematism)的形式将鲜艳的色型展示出来(图 17.11)。捕食者很快便能学会不去取食像黑脉金斑蝶那样生有黑黄相间条纹的动物,这种斑蝶味道很苦,捕食者只要误食一次就会记忆很长时间。并非巧合的是,很多有毒动物都有类似的色型,如黄蜂和珊瑚蛇常生有黑红相间或黑黄相间的条纹。这

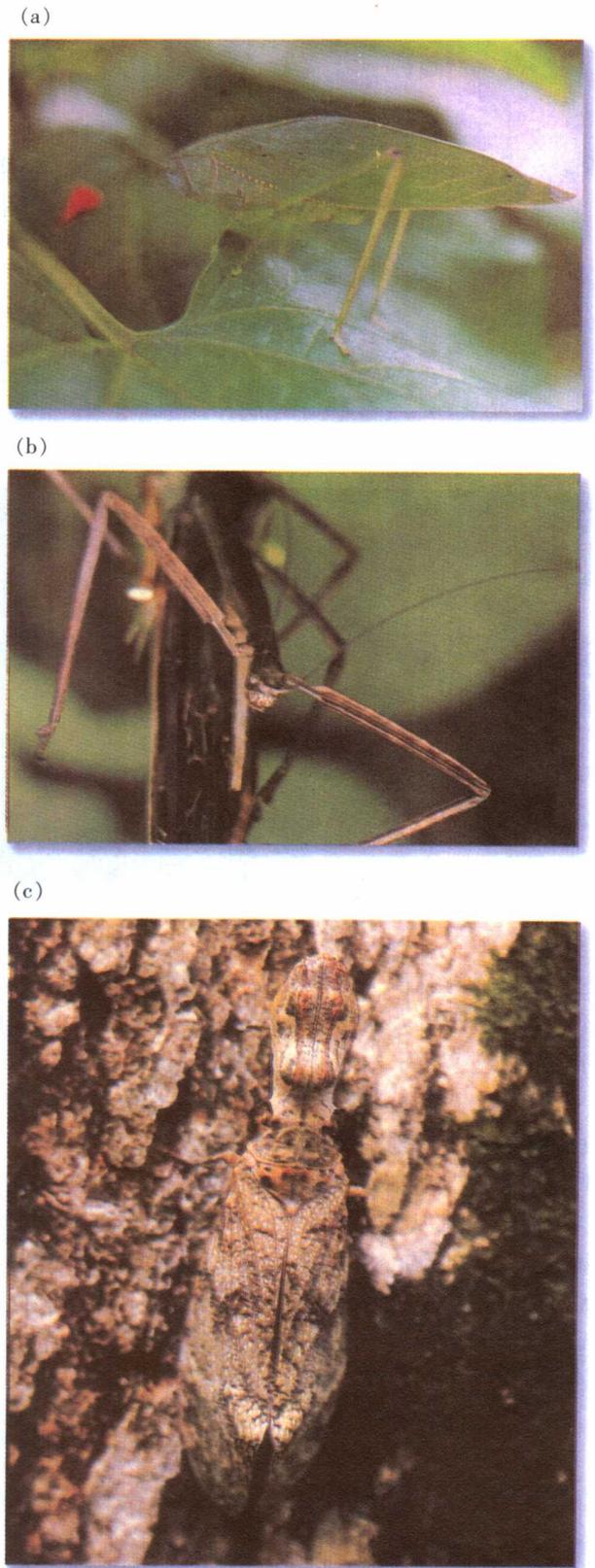


图 17.10 很多可食的生物进化出隐蔽的外形以避免被捕食者发现。(a) 螽斯;(b)竹节虫;(c)光蝉 (R. E. Ricklefs 摄)



(a)



(b)

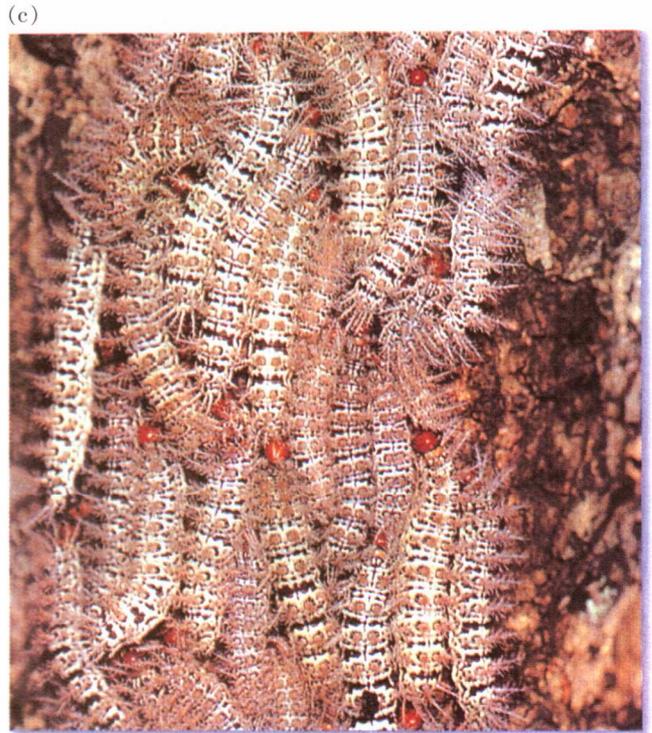


图 17.11 很多不可食生物具有警戒色。有些不可食昆虫聚集在一起以强化警戒信号[照片 (a) J. Burgett 摄, (b) and (c) Carl C. Hansen 摄, 感谢 the Smithsonian Tropical Research Institute]

些颜色组合与有毒动物的警戒色极为吻合,以致捕食者不需经过学习就能回避它们,因为它们经历进化已对这种色型产生了本能的反感。

为什么并非所有的猎物物种都是有有毒的或不可食的呢?部分答案是,化学防御需要消耗大量能量和营养物,否则这些能量和营养物就可用于生长和生殖。很多有毒动物都从其食用植物中获得有毒的有机化合物,但并不是所有的食用植物都含有有毒化合物。动物从食用植物获取这些有毒化合物时自身必须能够回避这些有毒物质的毒害,以便能有效地利用它们抵御捕食者。

贝茨拟态

具有警戒色的不可食动植物常常作为模型被可食动物模拟,后者外形与有毒生物极相似。这种关系便称为贝茨拟态(Batesian mimicry),它是以 19 世纪英国自然博物学家、贝茨拟态的发现者 Henry Bates 的名字命名的,Bates 在南美亚马孙地区发现,很多

可食的昆虫不再像其近缘物种那样具有隐蔽色,而是类似于不可食物种那样,具有极鲜明的色彩(图 17.12)。

实验研究已令人信服地表明:拟态有时并不能给模拟者带来好处。例如,吃活蜜蜂的蟾蜍会被蜜蜂的毒针刺中舌头,此后蟾蜍就连模拟蜜蜂的可食的苍蝇都不去吃了。但是当只喂给实验用蟾蜍去除螫针的死蜜蜂时,它们却很喜欢吃模拟蜜蜂的苍蝇(当然也吃无害的蜜蜂)。可见,蟾蜍能够把活蜜蜂鲜明而独特的色型与愉快的经历联系起来。

缪勒拟态

另一种类型的拟态叫缪勒拟态(Müllerian mimicry)。它是以其发现者 19 世纪的德国动物学家 Fritz Müller 的名字命名的,是指不可食物种对另一个不可食物种的模拟。在由很多物种形成的缪勒拟态复合体中,每一个参与物种都既是模拟者又是被模拟者。当几个不可食物种共同采用一种警戒色式样时,捕食者回避学习



图 17.12 贝茨拟态是可食的猎物模拟有毒物种。图中可食无害的螳螂(中)和蛾(右)都很像是一种蜂(左)(Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze)

就更为有效，因为捕食者在一个物种上所得到的痛苦经历可以使拟态复合体中的所有物种得到保护。例如，共同生活在 Rocky Mountain 草原上的大多数熊蜂和黄蜂都具有黑色和黄色条带。在热带地区，数十种不可食的蝶类(其中很多都是远缘蝶类)都具有黑色和橙黄色的虎斑条纹，或具有黑色、红色和黄色色型(图 17.13)。

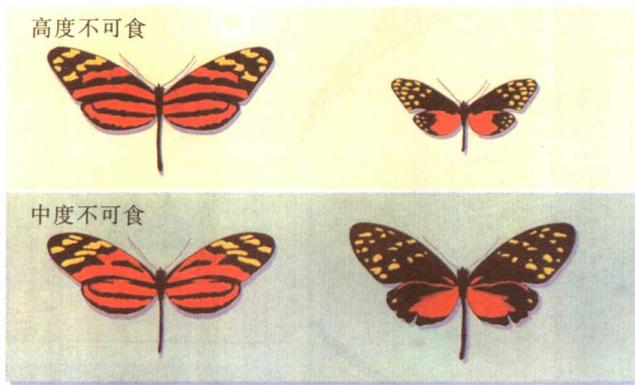


图 17.13 缪勒拟态是不可食物种共用一种警戒色色型。哥斯达黎加有好几组蝶和蛾形成了缪勒拟态复合体，其中每种“中度不可食”蝶都是“高度不可食”蝶(上)的缪勒拟态模拟者。这些不可食昆虫也是可食贝茨拟态模拟者的模板



寄生物具有确保其在寄主间散布的适应性

寄生物通常要比寄主(hosts)小得多，它们生活在寄主的体表(蜱、虱和螨)或体内(病毒、细菌、原虫、各种线

虫、吸虫、绦虫和节肢动物)。这两类寄生物对其生活方式都有特殊的适应性。生活在较大型生物体内的寄生物所处均是一个在由寄主调节的温度和环境，例如：绦虫处于消化前的食物堆中，为了保存自己而有极发达的产卵能力。

尽管寄生物的生存环境优越而且有现成的营养供应，但它们的生活也不容易。寄主有各种识别和消灭入侵者的机制，所以寄生物必须经历不利环境从一个寄主转移到另一个寄主。很多寄生物都因此而有复杂的生活史，有一个或更多幼虫期以便应付外界环境。

原动物寄生物疟原虫(*Plasmodium*)的生活史可以说明寄生物的生活周期多么复杂，它有两个寄主，一个是蚊子，一个是人或某些其他哺乳动物、鸟类或爬行类。疟原虫生活史的有性阶段在蚊子体内(图 17.14)。当受感染的蚊子叮咬人时便把可运动的孢子随唾液注入血液系统。孢子首先在肝细胞中有丝分裂进行增殖，此后便以裂殖子的形式进入红细胞，在那里消耗血红蛋白进行生长，当裂殖子变得足够大时便进行多次分裂(无性生殖)同时造成红细胞破裂。每个孢子都能进入新的红细胞并进行生长和反复循环，大约需 48 h(当感染发展到高水平时伴随着子细胞的出现就会发高热)。经过几次循环后，进入红细胞的裂殖子就变成有性型，如果随蚊子吸血进入蚊体，这些性细胞就会转变为卵和精子并完成受精(有性生殖)。受精卵潜入蚊子肠壁并经过一系列分裂产生孢子，它们最终将进入蚊子唾液腺并从这里再次进入新的脊椎动物寄主。

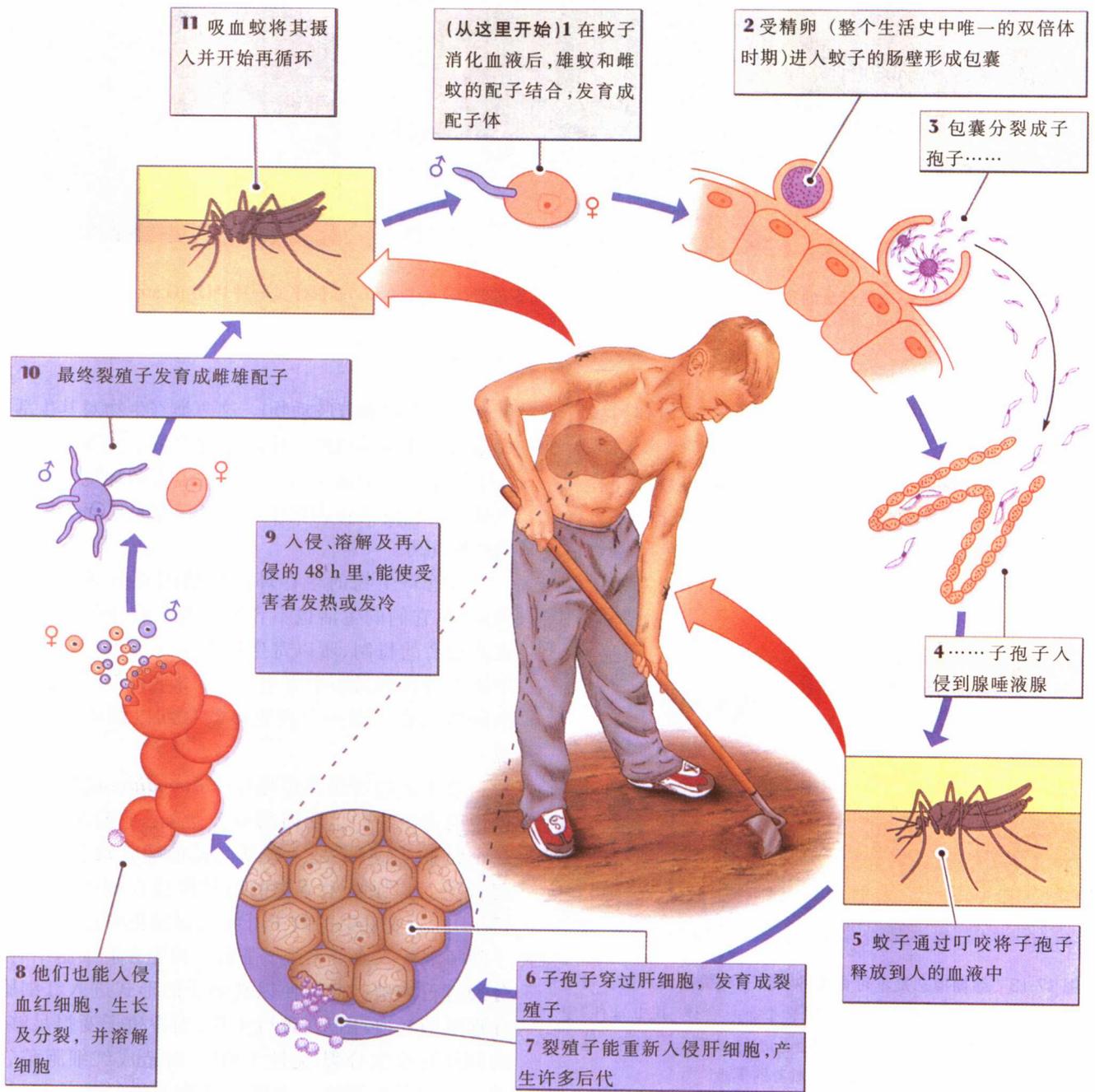


图 17.14 很多寄生物都有复杂的生活史。疟原虫生活史的不同阶段适于生活在两种不同的寄主中,并在寄主之间进行散布[引自 R. Buchsbaum, *Animals without Backbones*, 2d, ed., University of Chicago Press, Chicago(1948); M. Sleigh, *The Biology of Protozoa*, American Elsevier, New York(1973)]



寄生物-寄主系统的特征是 具有致病性和抗性的适应

寄生物复杂的生活史涉及到了与寄主的各种相互关系，和不同因素对寄生物生命周期中每一发育阶段的影响。寄生物与寄主种群之间的平衡受寄生物致病力、寄主免疫力及其他防卫机制的影响。脊椎动物免疫系统靠发炎或产生抗体对入侵者作出反应。抗体能识别和凝固外来蛋白质，如细菌和原虫表面的蛋白质，并把它们指定为巨噬细胞的吞噬目标。此后失活的寄生物便被传送到脾并从体内清除掉。

但任何免疫反应的产生都需要一定时间，这就使寄生物在寄主体内有了发展和繁殖的机会。寄生物也有防止寄主免疫机制发生的各种方法，有些寄生物能产生抑制寄主免疫系统的化学因子。这就是艾滋病毒最难对付的一个特征。其他寄生物的表面蛋白质模拟寄主的蛋白质，从而躲过免疫系统的监视。能引起人患睡眠病的锥虫(属鞭毛类原生动物)通过基因重排不断生产出新的蛋白质覆盖在体表从而避开免疫系统的监视。

有些血吸虫当它们侵入寄主时会激发免疫反应但不会死于抗体攻击，因为在抗体大量产生之前已经用

寄主蛋白质覆盖了自己的身体。结果会使后续进入寄主的其他吸虫面临大量抗体的猛烈攻击，这些抗体是由早期进入寄主且现已牢固定居的吸虫激发出来的。当这种反应影响到近缘寄生物种类时就称为交叉抗性(cross-resistance)。例如，热带地区的很多人都会感染一种使人身体虚弱的血吸虫病，但如果一个人以前曾被来自野生动物或家畜的其他吸虫(有些对人几乎无影响)感染过，那么寄生物的影响就会温和得多。

抗体在感染得到控制后可以维持很长时间，因此可以减少此后被感染的概率。在种群水平上一种病毒病或细菌病的严重暴发常常会使寄主种群中的大部分个体获得在一定时期内对再感染的一定程度的免疫力。在这种免疫力丧失之前或是在易感个体进入种群之前，寄生物很难得到散布(图 17.15)。



植物具有防御植食动物的 形态和化学适应

植食动物与植物之间的斗争非常类似于寄生物与寄主之间的斗争，因为两者都主要是在生物化学舞台上进行斗争。植物对植食动物的防御包括大部分植物组织只有很低的营养价值以及植物为防御而生产和分离出有毒化合物。形态结构上的防御则包括刺、毛、坚

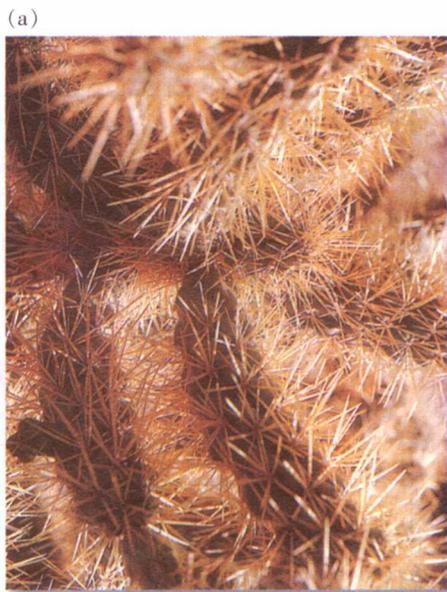


图 17.15 棘刺使很多植物的叶和茎免受植食动物的取食。(a) 仙人掌；(b) 刺梨仙人掌(都属于 *Opuntia* 属)，同产于亚利桑那州 (R. E. Ricklefs 摄)

韧的种皮,分泌黏性树胶和树脂也是重要防御手段。

藻类和植物食物的营养质量和可消化性对植食动物很重要,因为幼小动物的生长需要大量蛋白质,草食和嫩枝叶哺乳动物的生殖也依赖于食物中的蛋白质成分。植食动物通常是营养成分选择其食料植物,它们往往喜欢吃较嫩的叶和花,因为其中纤维含量低;与叶、茎和芽相比,果实和种子的营养价值更高,其中含有更多氮、脂肪和糖。栎树和其他植物叶子的液泡中可分离出单宁(tannins),这些化合物与蛋白质结合可抑制消化,结果单宁可大大减缓鳞翅目幼虫和其他植食动物的生长。随着夏季单宁在栎树叶内的聚集,越来越少的树叶被植食动物吃掉。以富含单宁的植物为食的昆虫常常在其肠液中产生类似清洁剂的表面活性物质,这些活性物质具有分散单宁蛋白质复合体的作用,可以降低单宁的抑制作用。

单宁几乎与所有类型的蛋白质都能发生反应,很多所谓的植物次生物质(secondary compounds)(即不是用于代谢而主要用于防御等功能)都能干扰植食动物的代谢通道或生理过程。植食动物也能通过改变自身生理和生化状况而抵消次生物质的毒害作用。

现考虑豆象幼虫与其食物豆科植物种子之间的化学交流。成年豆象把卵产在正在发育的豆荚上,幼虫孵出后便钻入种子中靠吃种子进行生长。大多数豆科植物都含有能抑制蛋白水解酶的物质,蛋白水解酶是植食动物消化器官中生产出来的。虽然这些毒物对很多昆虫是有效的防御手段,但很多豆象都具有多个代谢通道,有些能避开毒物,有些则对毒物不敏感。但是在豆科植物中,大豆在抵抗大多数豆象攻击方面表现十分突出。当豆象把卵产在大豆上,孵出的幼虫钻入种皮下不久就会死去。从大豆分离出的一些化合物经实验证实有抑制豆象幼虫发育的作用。

与树木一样大小的热带豆科植物 *Dioclea megacarpa* 的种子含有一种对大多数昆虫都有毒的非蛋白氨基酸叫 L-刀豆氨酸,它可干扰一种与它十分相似的氨基酸精氨酸合成蛋白质。有一种豆象(*Caryedes brasiliensis*) 具有一种在蛋白质合成期间能识别 L-刀豆氨酸和精氨酸的酶,同时还有一些酶能使 L-刀豆氨酸降解为能被用作氮源的形式。对于每一种防御手段似乎都能设计出新的反击方法。大部分植物都能生产有毒的防御物质,其中很多如除虫菊酯是制造杀虫剂的重要原料,其他如毛地黄等则可用于制药(它们的某些病理作用在小剂量使用时是有益的)。根据化学结构

可以把植物次生物质分为3种主要类型:含氮次生物质最终来自于氨基酸、类萜和酚类化合物。含氮次生物质包括木质素、生物碱(如来自罂粟的吗啡)、阿托品和尼古丁(来自番茄科的各种植物);非蛋白质氨基酸如 L-刀豆氨酸;和含氰苷,它可产生氰化物(HCN)。类萜(Terpenoids)包括重要的油脂、树脂和胶乳。在酚类化合物中,很多简单的酚都具有抗生作用。

有些类型的防御物质在植物组织中始终都保持很高的含量,这就是所谓的结构防御(constitutive defenses)。其他植物的防御可能是被植食动物的取食诱发(induced)出来的(图 17.16),这种情况很像是外来蛋白质诱发脊椎动物的免疫反应。在很多植物中有毒物质常伴随着植食动物的取食而明显增加。受伤可诱使受伤部位或整株植物生产各种有毒、有害或贫养化合物,这样可减少进一步受伤害。在有些情况下,这些反应只需几分钟或几小时,而另一些情况下则需几

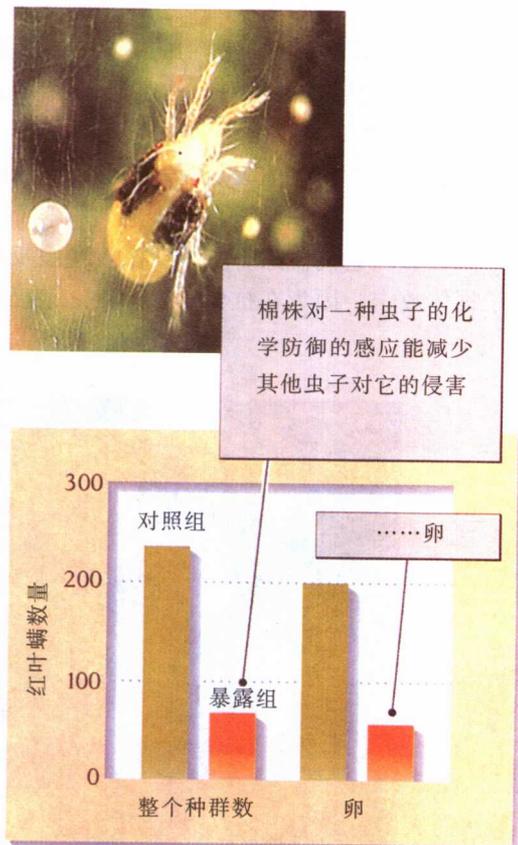


图 17.16 植物的防御由植食动物诱发。曾受土耳其红叶螨(*Tetranychus turkestanii*) 侵害的棉株在遭受其近缘物种普通红叶螨(*T.urticae*)侵害时平均每株有螨量比未受螨侵害的植株少[引自 R. Karban and J. R. Carey, *Science* 225: 53-54(1984), 照片由 J. K. Clark 摄]

个生长季。当桤木、山杨、杨树和桦树的幼芽遭到雪兔严重啃食时，第二年发出的幼芽就含有极高浓度的类萜和酚类树脂，这些物质对雪兔是极不可食的。当研究人员把不同浓度的树脂供给在未遭啃食树木的幼芽时，只要每克干重树芽含有 80 mg 或更多的树脂时，不管有没有其他食物可食，雪兔便不再去吃。

很多研究都已表明，植物对植食动物作出的反应能够大大减少其后被取食的强度(图 17.16)。这种诱导性表明，有些化学防御为使植物保持在低取食压力下所付出的代价太大，有几项研究说明在生产防御物质与植物生长之间存在着利弊权衡关系。此外，在土壤贫瘠的地方生产防御性物质所付出的代价相对更高。毫无疑问，植食动物采取进攻性生化对策也要付出高昂的代价。



植食动物可有效控制 一些植物种群

我们已经看到仙人掌蛾对控制澳大利亚梨仙人掌所起的作用。在很多情况下植食性昆虫都可控制从外地引进的杂草。一种对家畜有毒的欧洲植物贯叶连翘

(a)



就是这方面的一个实例，它于 20 世纪初偶然在加利福尼亚北部定居下来(图 17.17)，到 1944 年已在 30 个县 200 万英亩牧场上散布开来。生物防治专家从澳大利亚引入双叶甲属(*Chrysolina*)的一种植食性甲虫对贯叶连翘进行生物防治，在第一批甲虫释放后的 10 年内，贯叶连翘作为一种牧场杂草几乎全部消失了，据草场专家估计，杂草数量已减少 99% 以上。

在草原上当地的植食动物(主要是昆虫和草食性哺乳动物)通常要吃掉 30%~60% 的地上植物，它们对植物种群的影响已通过围栏实验得到揭示(图 17.18)。在加利福尼亚进行的一项研究中，用铁丝护栏围住一小片草原不让田鼠进入，在 2 年研究工作结束时，铁丝护栏内的田鼠食料植物(主要是一年生草本植物)长得比护栏外茂盛，种子产量也比护栏外高。而田鼠不吃的多年生草本植物和阔叶草本植物则没有受到护栏的直接影响(图 17.19)。

虽然植食动物很少能吃掉 10% 以上的森林植被，但天幕毛虫、舞毒蛾和其他昆虫的偶尔大发生常会把树叶全部吃光或使整片森林不复存在(图 17.20)。在树叶被昆虫吃光后对树木生长和存活所进行的长期研究表明：在树木受到侵害和侵害所造成的影响之间可能存在一个很长的时滞。

(b)



图 17.17 植食动物可控制植物种群。(a) 贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)自引入美国西部后已变成一种分布广泛的杂草，后来被引进的双叶甲属(*Chrysolina*)所控制；(b) 贯叶连翘含有高浓度的生物碱金丝桃素，少量便有治疗效果，但它对牛羊有危险[照片(a)David Sieren 摄/Visuals Unlimited；(b) 感谢 Verein für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg]

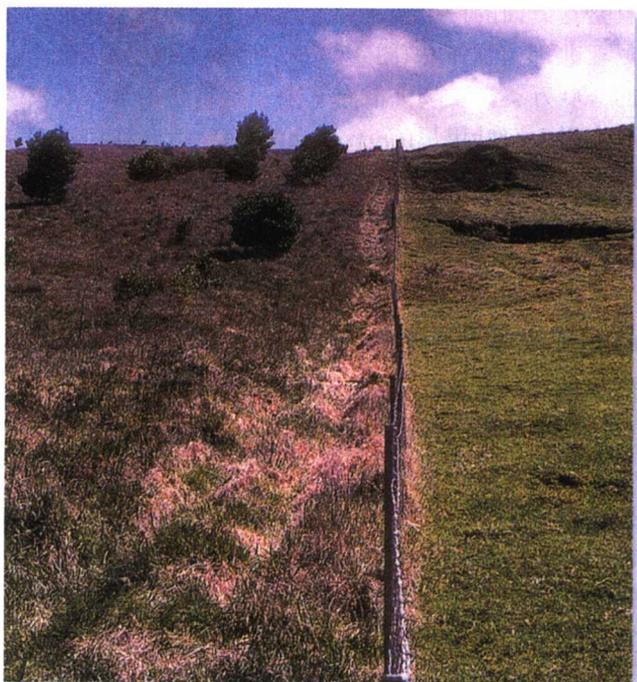


图 17.18 植食动物对植物产量有极大影响。照片左侧是夏威夷冒纳罗亚火山坡的一部分,被有刺铁丝网围起来避免牛羊啃食(R. E. Ricklefs 摄)

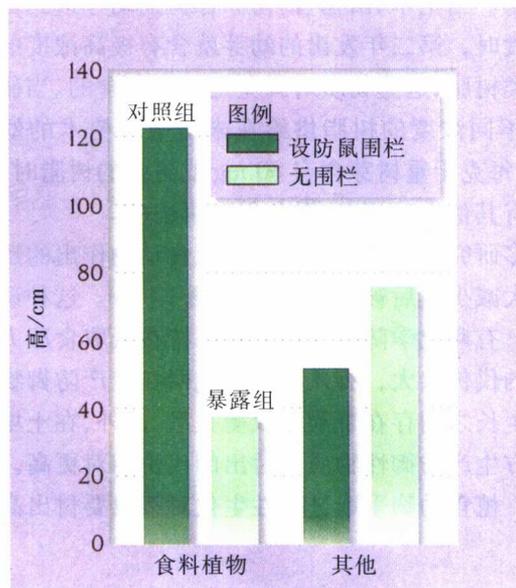


图 17.19 通过围栏实验可测定植食动物对植物生产量的影响。2年后围栏内无鼠样方和围栏外有鼠样方内田鼠食料植物和其他植物的相对生物量(每 100 cm² 总株高)。食料植物主要是一年生草本植物,非食料植物包括多年生草和阔叶草本植物[引自 G. O. Batzli and F. A. Pitelka, *Ecology* 51: 1 027~1 039 (1970)]



图 17.20 植食性昆虫大发生可将树叶全部吃光。这是加拿大安大略省阿耳冈昆地方公园的森林,因云杉卷叶蛾大发生而使叶全部脱落(R. E. Ricklefs 摄)

植物被取食类似于寄主被寄生物和病原物感染,通常不会被杀死,因此植物有时间产生化学防御物质对取食作出反应。依植物产生这些防御物质所需时间的不同而在植食动物-植物系统中增加了时滞因素。正如我们将会在下一章看到的那样,时滞可能导致消费者与资源种群之间的复杂动态,有些情况下甚至会使得种群大小发生有规律的波动。

总 结

1. 生态学家把消费者分为3种基本类型,即捕食者、拟寄生物和寄生物。捕食者在捕食时会把猎物从猎物种群中拿走;拟寄生物(主要是寄生蝇和寄生蜂)将把寄主杀死但不是马上杀死;寄生物只消耗活动植物的一部分但不会把它们杀死。

2. 依据捕食者及其猎物的相对大小,捕食行为可以从积极地追捕猎物到滤食大量极小的猎物。

3. 捕食者对追逐、捕捉和吃下特定类型的猎物具有很好的适应。例如,肉食性的和植食性的哺乳动物在牙齿构造、身体大小和消化系统方面都有不同。

4. 生物可采取各种方法避免被捕食,包括隐蔽,在化学、结构和行为上进行防御,躲入安全的隐蔽所和逃跑等。隐蔽和警戒色分别是可食动物和不可食动物所采取的防御方法。

5. 在贝茨拟态中,可食动物通过模拟捕食者所拒食的不可食动物来欺骗潜在的攻击者,从而使自己受到保护。缪勒拟态复合体包含的是有毒的物种,它们用相似的外表宣告自己是不可食的。

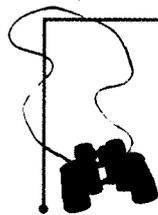
6. 寄生物的特点是具有复杂的生活史,包括很多发育阶段,专门适应于从一个寄主到另一个寄主的困难转移。

7. 寄生物-寄主的相互作用常常涉及寄主免疫系统与寄生物抗性之间的微妙平衡。

8. 植物通过进化已在结构和化学上产生了大量对付植食动物的防御方法。这些方法包括能影响植物各部分营养质量和可消化性的因素,以及生产对植食动物有毒的次生物质,这些物质大都是含氮化合物,即类萜和酚类化合物。

9. 植食动物对植物的次生物质有很多解毒方法,使其能专以某些植物为食,这些植物对大多数其他动物是有毒的。

10. 尽管植物具有各种防御方法,但植食动物至少能控制一些植物的种群,使其数量远远低于无专门消费者存在时所能达到的种群大小。



生态学实践

检验你的知识

防御的代价

我们已经看到消费者及其猎物处在吃和逃避被吃的永恒冲突之中,其结果是无论消费者种群获得资源方面,还是猎物种群逃避被捕食方面都进化产生了很多特征。这些特征赋予双方明显的好处,但也在资源、时间、形态结构或生化途径方面付出代价。虽然靠直觉便可知道,用于一种适应性特征的有限能量必须从另一种特征中获取,但要想借助实验精确地分析这一现象一直是很困难的。

Max Planck 化学生态学研究所的 Ian Baldwin 及其同事曾进行过一些实验,希望提供更能说明问题的检验和使权衡定量化。在一项实验中,他们试图确定在野生烟草(*Nicotiana attenuate*)中是如何在尼古丁生产、生长和其种子产量之间进行以氮为基础的权衡的。

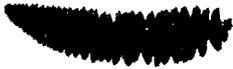
野生烟草从叶中释放茉莉酮酸甲酯(MeJA)以防御烟草天蛾(*Manduca sexta*)的取食。这种化学物质的释放可刺激尼古丁的生产,而尼古丁是一种强烈防御植食动物的化合物。请回忆诱发防御与结构防御的不同,前者只有在受到植食动物伤害时才会产生,而后者自始至终都会在植物中存在。对实验来说,作为一个系统的诱发性防御的优点是,可以让 MeJA 从外部作用于叶并刺激其生产尼古丁,这样研究人员在植食动物不存在的情况下就可以研究植物诱发性防御的代价。

为了确定生产尼古丁用于防御的代价(以能量或资源计),Baldwin 及其同事使用了稳定放射性核素氮-15(^{15}N)跟踪其在诱发防御植物中的移动。稳定放射性核素不会随着跟踪对象的变动而衰减。与最常用的放射性核素(如 ^{14}N)相比,它只需很小的量,因此对于跟踪各种途径中、化学反应中和生态系统中分子的命运极为有用。Baldwin 及其同事就是用这种方法研究氮在尼古丁生产、植物生长和种子产量之间的分配的。他们对氮在有无防御机制条件下的利用作了定量分析。但其结果并没有表明利用这种防御机制是否会降低植物的生存适合度。

检验你的知识

1. 为什么 Baldwin 及其同事在实验中要选用野生烟草来测定氮对防御资源的分配?
2. 除了生化防御植物还采用什么防御方法对付植食动物?
3. 该实验并未最后证实利用诱发性防御物质会降低植物的寿命。这个实验与前面讨论过的密歇根大学 Relya 和 Werner 关于捕食风险对蝌蚪生长影响的实验结果有何不同?
4. 很多植物都利用诱发防御反应对付植食动物。取食野生烟草的昆虫之一是烟草天蛾。请在 <http://www.ifas.ufl.edu/~insect/field/hornworm.htm> 或 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 网上访问佛罗里达大学昆虫学和线虫学系网页的“Featured Creatures”。烟草夜蛾的哪些方面使它成为植物的一个重要消费者?如何把消费者-猎物关系的知识用于防治烟草夜蛾?

网上
更多



推荐阅读

- Abrahamson, W. G. 1989. *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, New York.
- Armbruster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. *BioScience* 42: 12~20.
- Baldwin, I. T., D. Gorham, E. A. Schmelz, C. A. Lewandowski, G. Y. Lynds. 1998. Allocation of nitrogen to an inducible defense and seed production in *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 115: 541~552.
- Barbosa, P., P. Gross, and J. Kemper. 1991. Influence of plant allelo-chemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology* 72: 1 567~1 575.
- Bryant, J. P. 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees. *Science* 213: 889~890.
- Carbone, C., G. M. Mace. S. C. Roberts, and D. W. Macdonald. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286~288.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist* 81: 460~467.
- Fritz, R. S., and E. L. Simms(eds.). 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*. University of Chicago Press, Chicago.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hay, M. E. 1991. Marine-terrestrial contrasts in the ecology of plant chemical defenses against herbivores. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 362~365.
- Lindroth, R. L., and G. O. Batzli. 1986. Inducible plant chemical defences: A cause of vole population cycles? *Journal of Animal Ecology* 55: 431~449.
- Martinsen, G. D., E. M. Driebe, and T. G. Whitham. 1998. Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: Beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79: 192~200.
- May, M. 1991. Aerial defense tactics of flying insects. *American Scientist* 79: 316~329.
- McNaughton, S. J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55: 259~294.
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Relyea, R. A., and E. E. Werner. 1999. Quantifying the relation between predator-induced behavior and growth performance in larval anurans. *Ecology* 80: 2117~2124.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. 2d ed. Academic Press, Orlando, FL.
- Robinson, M. H. 1969. Defenses against visually hunting predators. *Evolutionary Biology* 3: 225~259.
- Sagers, C. L., and P. D. Coley. 1995. Benefits and costs of defense in a Neotropical shrub. *Ecology* 76: 1835~1843.
- Stein, B. A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. *BioScience* 42: 27~33.
- Trager, W. 1986. *Living Together: The Biology of Animal Parasitism*. Plenum, New York.
- van Dam, N. M., K. Hadwich, and I. T. Baldwin. 2000. Induced responses in *Nicotiana attenuata* affect behavior and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta*. *Oecologia* 122: 371~379.
- Van Riper, C., III, S. G. Van Riper, M. L. Goff, and M. Laird. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* 56: 327~344.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall, and G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540~1548.
- Werner, E. E., and M. A. McPeck. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75: 1368~1382.
- Whittaker, R. H., and P. P. Feeny. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757~770.
- Wickler, W. 1968. *Mimicry in Plants and Animals*. World University Library, London.

(尚玉昌 译)

第 18 章 捕食动态



消费者可以限制资源种群

捕食者和猎物种群常常表现为有规律的周期性增长或下降

捕食者 - 猎物的相互作用可以用简单的周期动态模型进行模拟

Lotka-Volterra 模型的改进型能体现更复杂的捕食者 - 猎物关系

几种因素常可减小捕食者 - 猎物模型中的波动

捕食者 - 猎物系统可以有一个以上稳定状态



自从 Charles Elton 的文章“动物数量的周期波动:原因和结果”于 1924 年在英国实验生物学杂志发表以来,种群周期的研究已大大丰富了种群生态学知识。

Elton 的大部分资料都与加拿大泰加林和苔原地区的毛皮兽有关。在那里,哈德逊湾公司有每年从捕兽者那里收购的毛皮数量的详细记录(图 18.1)。关于猞猁及其主要猎物雪兔的资料揭示出两者的大幅度有规律波动(图 18.2)。每个周期持续近 10 年,两物种的波动周期高度同步。猞猁数量高峰常常落后于雪兔数量高峰 1 或 2 年。这种周期性有极强的可预测性,Elton 曾注意到一位爱斯基摩猎人反映,他的好运气和坏运气极有规律地彼此相随,就像是一种自然法则。实际上,在横穿加拿大的范围内,猞猁-雪兔种群周期的相关性极强,而且在 1 000 多千米之遥就表现出明显的同步性。

是什么因素引发这些周期变化呢?20 世纪初曾提出过很多假说解释种群的周期现象,包括能影响地球上层大气层的太阳黑子有规律的发生和消退,即太阳上大规模的磁爆现象。但是随着种群生态学的发展,现已很清楚,很多种群的周期行为都可以用捕食者与其猎物之间的动态相互作用加以解释。

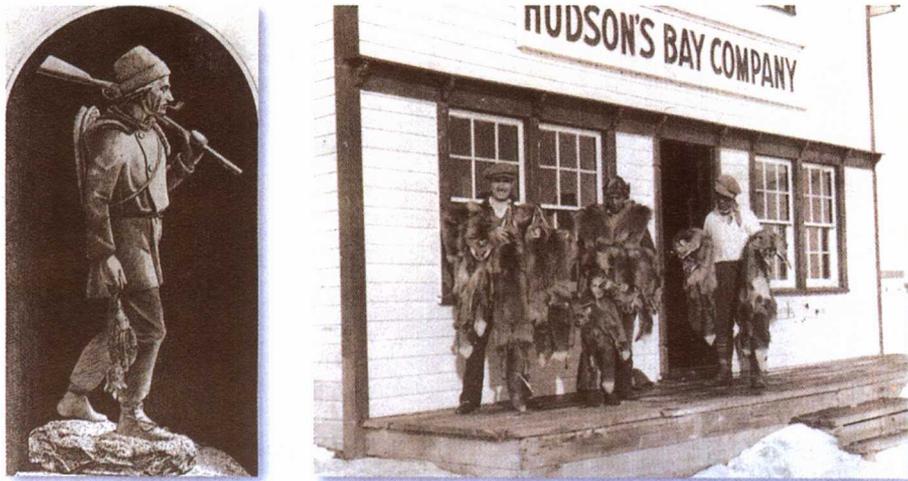


图 18.1 毛皮收购记录揭示出了种群周期。加拿大的狩猎者常把毛皮卖给 Manitoba 的哈德逊湾公司,该公司收购记录提供的资料显示出毛皮兽有明显的种群周期性(感谢 Hudson's Bay Company Archives, Provincial Archives of Manitoba)

种群生物学的基本问题是:什么因素影响种群大小和稳定性?在第 15 章中我们已经见到密度制约因素和时间延滞是如何改变着出生率和死亡率对种群密度作出的反应。大多数物种都既是消费者又是其他消费者所利用的资源,因此提出以下问题也很重要,即种群是否主要受到其所消费生物或消费它们的生物的限制。捕食者-猎物相互作用的研究至少试图回答两个基本问题:第一,捕食者会把猎物种群大小压制到由猎物资源所决定的环境容纳量以下吗?第二,捕食者-猎物相互作用动态能引起种群波动吗?第一个问题是一个重要的实际问题,它涉及农业害虫、经济狩猎动物和濒危物种的种群管理,同时对于理解共占资源物种之

间的相互关系和生物群落结构也有深远含意。第二个问题受到在自然界对捕食者-猎物周期观察的启发并可直接用于解决自然系统稳定性问题。生态学家总是试图通过观察、理论与实验相结合的方式来回答这些问题。



消费者可以限制资源种群

仙客来螨 (*Tarsonemus pallidus*) 是加利福尼亚草莓种植业的害虫,这种螨的种群通常受到盲走螨属

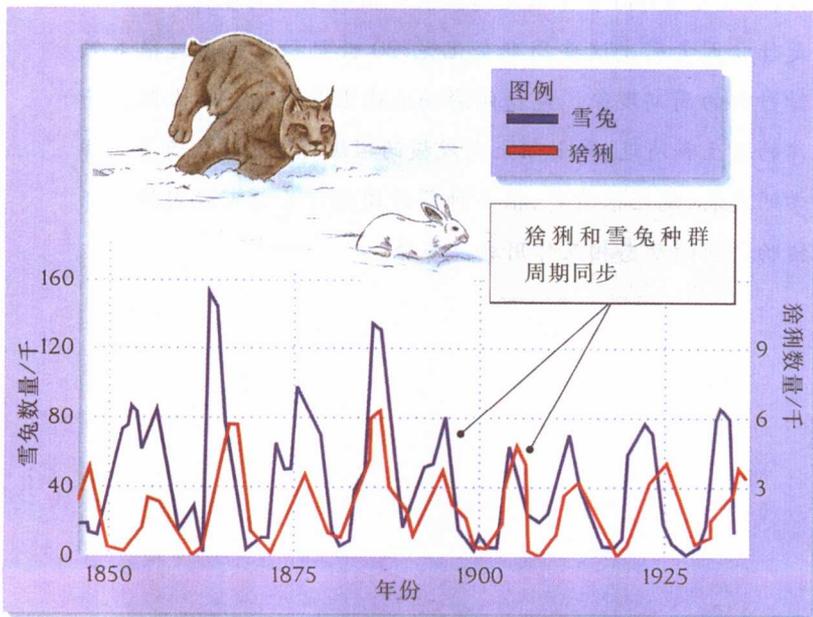


图 18.2 捕食者及其猎物的种群周期高度同步。根据哈德逊湾公司的记录,猞猁和雪兔种群周期彼此密切相随[引自 D. A. MacLulich University of Toronto Studies, Biol. Ser. No.43 (1937)]

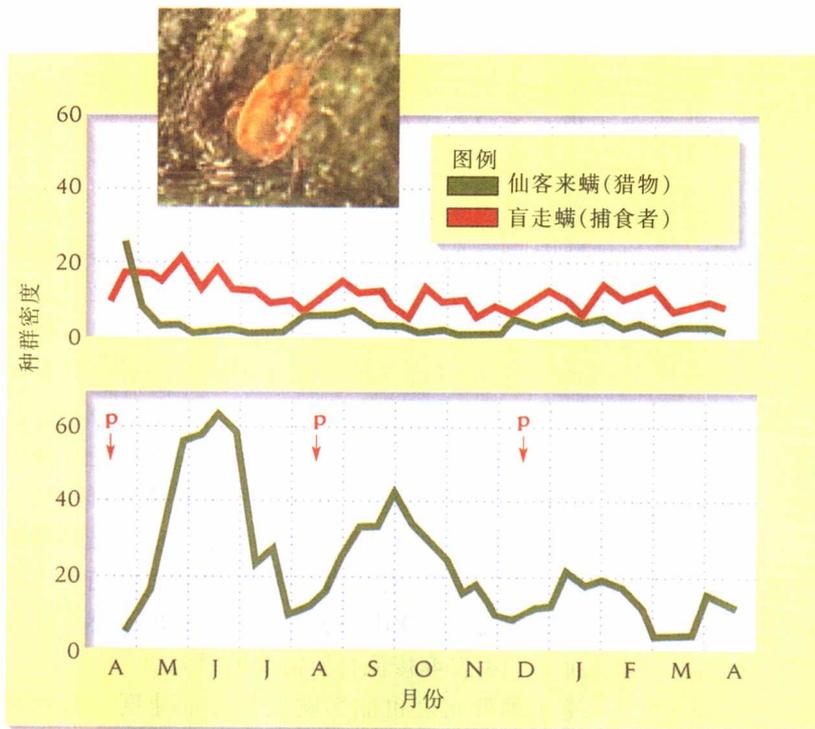


图 18.3 捕食者可控制猎物种群。仙客来螨在有捕食性螨(上)和没有捕食性螨(下)存在时对草莓样地的侵染。猎物种群以每叶螨数计算,捕食性螨的密度则在 36 个小叶中以有螨小叶数计算。喷洒对硫磷用 P 表示 [引自 C. B. Huffaker and C. E. Kennett, *Hilgardia* 26: 191~222 (1956)。盲走螨的照片感谢 IPM Program, Cornell University 提供]

(*Typhlodromus*)中的捕食性螨控制。草莓播种后不久就会受到仙客来螨侵害,但直到第二年其种群才会发展到造成危害的水平。也是到第二年,盲走螨才会侵入田间,因为它们效率极高的捕食者,因此很快便会使仙客来螨种群降下来并能进一步阻止其种群大发生。

温室实验已经证明了捕食对控制仙客来螨的作用。第一组草莓接种盲走螨及仙客来螨,第二组草莓定期喷洒对硫磷可控制住盲走螨,而仙客来螨不受这种杀虫剂影响。在整个研究期间,仙客来螨在其与盲走螨共存的样地内一直保持低密度,但在没有盲走螨的植株上,却达到危害水平(图 18.3)。在草莓的田间种植场,凡是用对硫磷排除了盲走螨的地方,仙客来螨种群也会达到危害水平,但在非处理样地仙客来螨种群却受到有效控制。当仙客来螨种群在非处理样地开始增长时,捕食者种群会迅速增长并能控制住仙客来螨的大发生。在没有盲走螨时,仙客来螨的平均数量比有捕食性螨时高约 25 倍。

盲走螨作为一个捕食者的捕食效率除了它的贪吃欲外还应归功于几种因素。最重要的是,其种群能随着猎物种群的增长而快速增长。仙客来螨在 4 或 5 d 的生殖期内每天产 3 粒卵,而盲走螨在 8~10 d 内

每天产卵 2 或 3 粒。冬天当仙客来螨种群衰减到只有少量个体隐匿在草莓植株冠部的缝隙和叶缝内时,而捕食性盲走螨则以取食蚜虫和粉虱分泌的蜜露维持生存。无论何时,捕食者都能控制猎物种群(盲走螨也不例外),与其猎物种群相比,捕食者通常都表现有很高的生殖能力,此外还有很强的散布能力,以及当其主要猎物缺乏时能改为以其他食物资源为食。

消费者的控制作用并不是陆地生态系统所特有,而是完全相反。探讨海胆对海藻种群影响的实验已表明消费者在岩岸群落中的控制作用。最简单的实验是把海胆拿走,然后观察作为海胆食物的藻类的生长。在把海胆从潮水塘中和潮下岩石表面拿走后,藻类的生物量迅速增加,表明植食性海胆能把藻类种群控制在环境容纳量以下。在植食性海胆被去除后,也会出现不同种类的海藻。大型褐藻大量繁殖并开始取代鞭毛藻(它具有坚硬的壳状结构可抵御海胆取食,见图 7.8)和小型绿藻(其生活史短、生殖率高可抵消海胆的取食压力)。在潮间带以下去除捕食者的样地内,褐藻能在浓密的海底丛中定居并能荫蔽掉大部分小型物种。



捕食者和猎物种群常常表现为有规律的周期性增长或下降

种群周期的长短随物种而异，即使同一物种内也有所不同。在加拿大，大多数的种群周期是9~10年(大型植食动物如雪兔、麝鼠、披肩榛鸡和雷鸟)或4年(小型植食动物如田鼠和旅鼠)。以短周期植食动物为食的捕食者(北极狐、毛脚鸫和雪鸮)其种群周期也短；以较大植食动物为食的捕食者(赤狐、猞猁、貂、水貂、苍鹰和角鸮)其种群周期也较长。种群周期长度似乎还与栖息地有关，栖息在森林中的种类其种群周期较长，而栖息在苔原的种类其种群周期较短。

有些捕食者的种群周期与其猎物种群紧密同步，表明同步波动是因为捕食者和猎物种群彼此相互作用引起。简单说来，即捕食者因捕食猎物使猎物数量减少，结果捕食者也会因饥饿数量下降。随着捕食者的减少，余下猎物的存活条件得到改善，于是种群又开始回升，当然，随着猎物数量的增加，捕食者的数量也开始增长，从而完

成一个周期。这一系列事件引起了种群数量的波动。

在第15章我们已经看到出生率和死亡率对环境变化的滞后反应可导致种群周期性。大多数捕食者-猎物相互作用也因生育后代需要时间而存在反应滞后现象。种群动态模型预测：种群周期长度大约是反应滞后时间的4~5倍，因此，栖息在北方针叶林和苔原种群周期为4年和9~10年的哺乳动物，其反应滞后时间应分别为1年或2年。这种时间滞后是由这些哺乳动物从出生到性成熟之间的时间长度决定。也就是说，特定年份环境条件对捕食者种群的影响只有在该年出生的幼仔发育到生殖年龄时才会感觉得到。

在病原体与寄主关系中的时间滞后是由免疫反应的产生和发展引起的，免疫反应可使寄主种群中的个体不再容易染病并可减慢疾病的传播。麻疹是传染性极强的一种病毒病，有终身免疫性，在接种疫苗前人群通常每2年流行一次(图18.4)。2年是新的易感婴儿逐渐增加到能引发麻疹流行所需要的时间。

寄主种群密度也能影响疾病传播速度。种群密度大时病原体更容易传播，这是因为在密度大的种群中接触新奇主的机会更多。在这种条件下患病率

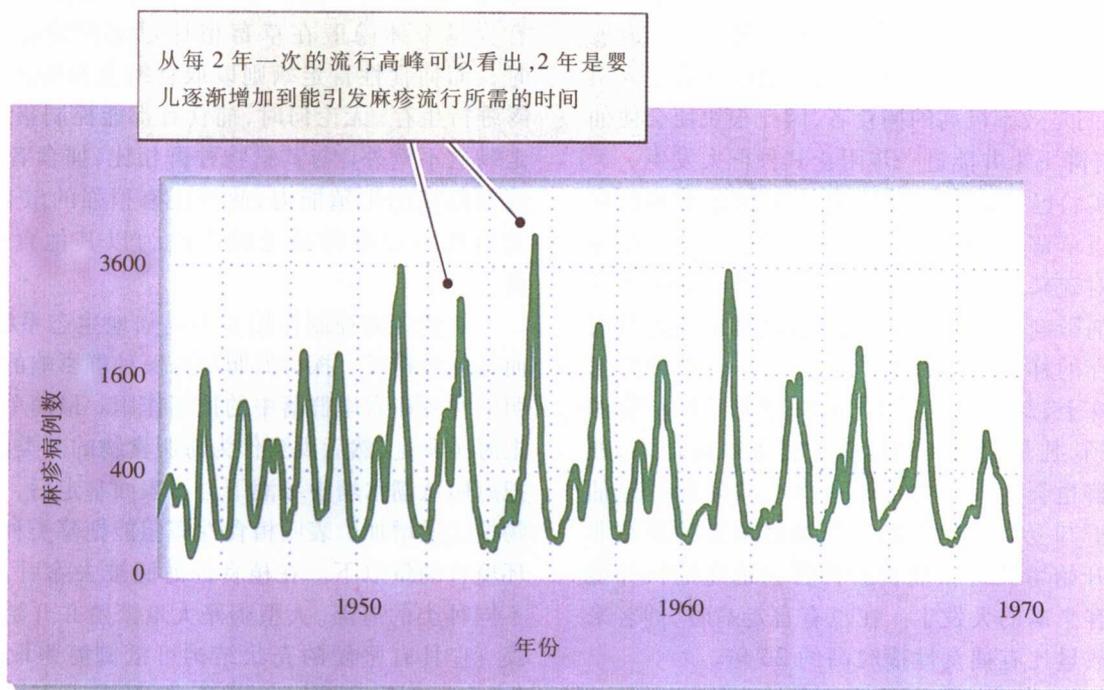


图 18.4 寄主免疫力的发展影响病原物的种群周期。据 1944 年和 1968 年间英国伦敦麻疹疫情报告，在接种麻疹疫苗前的人群中，每 2 年一次发病高峰[引自 P. Rohani, D. J. D. Earn, and B. T. Grenfell, *Science* 286: 968~971(1999)]

很高,常可使寄主种群降低到很低的水平,这将导致种群内传染链中断,使患病个体大为减少,于是寄主种群又开始增长。这种格局在森林天幕毛虫种群中表现得很明显,这种害虫总是周期性地达到极高的种群密度,以致能把数千平方千米森林的树叶吃光。天幕毛虫的危害通常会受到一种病毒病原物核多角体病毒的控制,它能带给高密度天幕毛虫极高的死亡率。在很多地区,天幕毛虫的危害在受到病毒控制之前可能会持续约 2 年时间。但是在其他地区,危害可能持续 9 年时间。阿尔伯达大学的 Jens Roland 发现森林破碎化(使森林边缘大量增加)常常会延长天幕毛虫大发生的时间(图 18.5)。显然,森林边缘的增加使天幕毛虫受到更强阳光的照射,减弱了核多角体病毒的活性。可见,栖息地管理对种群周期也可能有重要的次生性影响。

长期观察已确定,跨越很多周期的长时间种群波动多多少少会显示出其稳定性,因此这种动态行为似乎代表捕食者与猎物之间一种稳定的相互作用。种群生物学家最初的目的之一,是在实验种群中确认这种周期性,因此可以建立这种关系的动态理论并研究周期的可能原因。

在实验室内养殖条件下,最有效的捕食者常常会把其猎物吃光,然后自己也趋于灭绝。但是如果有些猎物能够找到避开捕食者的避难所,这种无望的情况就会被稳定下来。G. F. Gause 在有关捕食者-猎物系统最早的一项实验研究中曾阐明这一原理。在一项实验中,Gause 把草履虫(*Paramecium*)作为猎物和把纤毛类原生动物栉毛虫(*Didinium*)作为捕食者同时引入一个试管的培养液中。在这样一个简单的环境中,捕食者很容易找到所有猎物,因此当它们把最后的草履虫吃掉时就只能忍受饥饿;在第二项实验中,Gause 在试管中添加了一些结构,即在试管底部放置了一些玻璃纤维,使草履虫能够找到逃避捕食者的避难所。在这种情况下,虽然栉毛虫种群把所有容易找到的猎物吃完后仍会忍受饥饿,但躲藏在玻璃纤维中的草履虫最终将使草履虫种群得到恢复。

Gause 通过周期性地补充少量捕食者,最终使捕食者和猎物种群再发生波动。往培养液中不断添加新个体相当于是在自然条件下外来的捕食者和猎物定居者的自然繁殖。这种格局使人联想起仙人掌蛾和梨仙人掌的事例。在这个例子中,仙人掌靠扩散到没有捕食者的地方而避免全部毁灭。

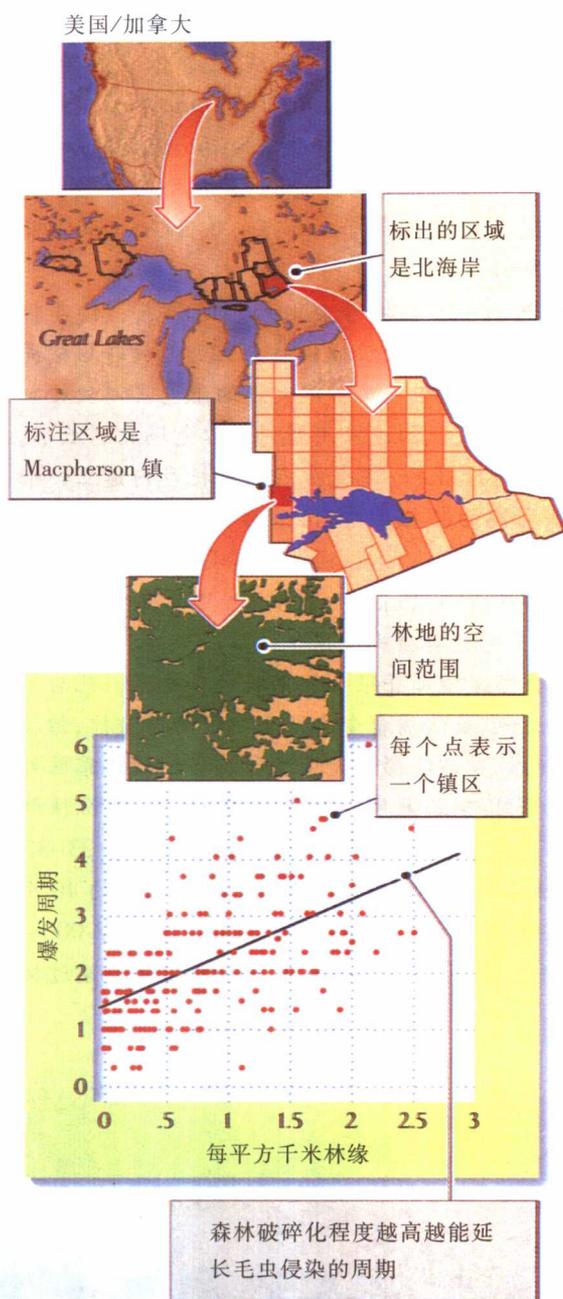


图 18.5 生境管理能影响种群周期。加拿大东部地区天幕毛虫侵染森林的时间长度随森林破碎化而增加 [引自 J. Roland, *Oecologia* 93: 25~30 (1993)]

生态学家在野外

Huffaker 关于螨种群的实验

C. B. Huffaker 是加利福尼亚大学伯克利分校的一位生物学家,是农业害虫生物防治的先

驱,他尝试在实验室内创造一种环境让捕食者与猎物能够长期共存而无需补充新个体。在他的研究中,六点螨(*Eotetranychus sexmaculatus*)是猎物,而盲走螨(*Typhlodromus occidentalis*)为捕食者。用柑橘作为六点螨的食物,并摆放在托盘上,他可随意变换托盘内橘子的数目、暴露面积和分布格局(图 18.6)。

每个托盘有 40 个摆放柑橘的位点,按 4 排每排 10 点排列。在未放柑橘的位点上则摆放与柑橘同样大小的橡皮球。柑橘用不同大小的纸包裹以便控制柑橘的暴露面积,纸的边缘用蜡封好以免螨爬到纸下。在多数实验中 Huffaker 都是先在每个托盘内建立一个包含 20 头雌螨的猎物种群,11 d 后再引入 2 头捕食性螨。两种螨都是孤雌生殖,因此不需要雄螨。

当托盘内只引入六点螨时,其种群发展到 5 500~8 000 头时就会持平。捕食性螨一旦被引入,它们的数量就会迅速增加并很快把猎物种群吃光,此后不久自己也灭绝。虽然捕食者总是会把猎物排除掉,但柑橘暴露区的位置却能影响灭绝过程。当柑橘暴露区处于相邻位置时(食物源间的散布距离最小),猎物种群最多只能达到 113~650 头并在实验开始后的 23~32 d 灭绝。但同样大小的柑橘暴露区如果在托盘的 40 个位点随机分布,那么猎物种群最多就能达到 2 000~4 000 头,并坚持存活 36 d。可见,Huffaker 能够通过提供相

距遥远的适宜生境(能减慢捕食者的散布速度)而延长猎物种群的存活时间。

Huffaker 推想,如果捕食者的散布能进一步放慢,两个物种就能够实现共存。为了实现共存,他增加了环境的空间复杂性并引入散布障碍物,把柑橘的可能位点也增加到 120 个,把相当 6 个柑橘的取食面积分散到所有 120 个位点上。同时在柑橘之间用凡士林布置一个类似迷宫的障碍物,能够减慢捕食者的散布速度。盲走螨必须依靠爬行才能到达它要去的地方,而六点螨则可以放出一根丝线飘浮在空中并把它当降落伞使用。为了更好地发挥这一行为的长处,Huffaker 在托盘各处安放了很多垂直木桩作为猎物螨漫游时的起跳点。这种安排最终导致在 8 个月的实验期间连续出现 3 个种群周期(图 18.7)。当一个取食区趋于枯竭时,猎物螨先于其捕食者从一个取食区到下一个取食区定居,使托盘内捕食者和猎物的分布不断发生变化。

尽管所达到的捕食者-猎物周期很简单,但 Huffaker 的实验却表明,在空间上镶嵌的适宜生境能使捕食者和猎物种群实现长期共存。但正如我们在 Gause 的原生动物实验中所看到的那样,如果一些猎物能够找到避难所的话,捕食者和猎物也能实现局部共存。当环境极为复杂,致使捕食者不容易找到稀缺猎物时,往往就能达到稳定。

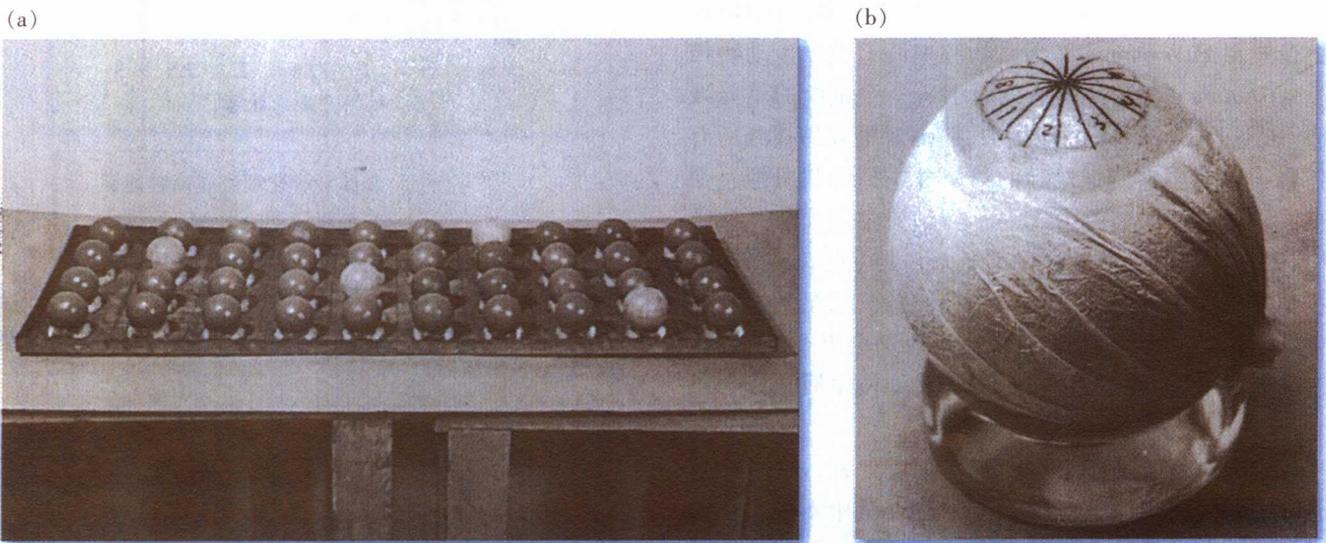


图 18.6 C. B. Huffaker 测定捕食者-猎物共存参数的经典实验。(a)在每个托盘内都把 4 个只暴露一半的柑橘随机摆放在 40 个可能位点上,其他位点则摆放橡皮球;(b)每个柑橘用纸包裹,边缘用蜡封好,把柑橘暴露区域分为很多部分以便于统计螨数量[感谢 C. B. Huffaker, 引自 C. B. Huffaker, *Hilgardia* 27: 343~383(1958)]

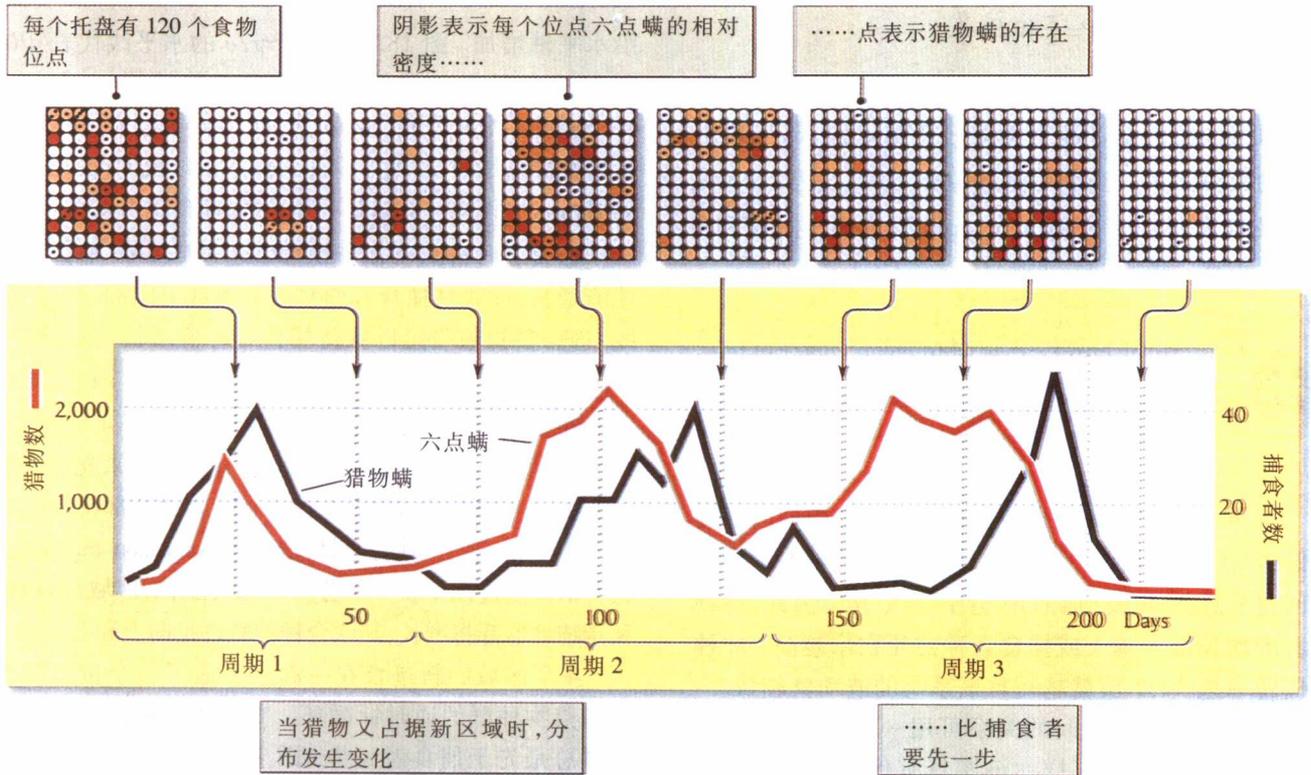


图 18.7 空间镶嵌的生境使捕食者和猎物能够共存。暗影区代表托盘内螨的分布位置和相对密度。箭头指示 8 个不同的时间[引自 C. B. Huffaker, *Hilgardia*, 27: 343~383 (1958)]



捕食者-猎物的相互作用可以用简单的周期动态模型进行模拟

在 20 世纪 20 年代, Alfred J. Lotka 和意大利生物学家 Vito Volterra 在试图理解种群周期的起因时, 各自独立地首次提出描述捕食者-猎物相互作用的数学模型。在捕食者数量滞后于猎物数量的情况下, Lotka-Volterra 模型预测了捕食者和猎物种群的数量波动。

按照惯例, 我们用 P 代表捕食者个体数量, 用 R 代表猎物个体数量(R 意为“资源”)。猎物种群的增长率 (dR/dt) 有两种成分: (1) 无捕食者时, 猎物种群会呈无限指数增长, 即 rR , 其中的 r 是指数增长率(每头出生率和死亡率之差); (2) 捕食者吃掉的猎物数, 它是造成猎物死亡的首要原因。Lotka-Volterra 模型假定捕食强度与捕食者和猎物种群的乘积 (RP) 成正比, 因而也就是与捕食者和猎物的随机相遇概率成正比。据此, 猎物

种群的增长率就应当是

$$\frac{dR}{dt} = rR - cRP.$$

其中 c 是表示捕食效率的一个系数 (c 意指“捕食效率”), 换言之即:

$$\left[\begin{array}{l} \text{猎物种群} \\ \text{的变化率} \end{array} \right] = \left[\begin{array}{l} \text{猎物种群的} \\ \text{内禀增长率} \end{array} \right] - \left[\begin{array}{l} \text{捕食者吃掉} \\ \text{的猎物数} \end{array} \right]$$

捕食者种群的增长率也有两种成分: (1) 出生率, 它决定于所捕获的猎物数量; (2) 由外因决定的死亡率:

$$\frac{dP}{dt} = acRP - dP.$$

出生一项是捕获猎物数乘以捕食效率系数 (a), 指食物被转化为种群增长的效率。死亡率是一个常数 (d) 乘以捕食者个体数。捕食者和猎物种群增长率采用微分方程表达, 因为描述的是相对于时间变化 (dt) 的种群数量变化 (dR 或 dP)。

当捕食者和猎物种群都达到平衡时 ($dR/dt=0$ 和 $dP/dt=0$), 则 $rR=cRP$ 和 $acRP=dP$ 。可将方程重排如下:

$$\hat{P} = \frac{r}{c} \text{ 和 } \hat{R} = \frac{d}{ac}$$

其中 \hat{P} 和 \hat{R} 分别是捕食者种群和猎物种群大小的平衡值。值得注意的是, \hat{P} 和 \hat{R} 都是一个恒定值, 都与其他种群的数量无关。当利用这些值作图时, 代表 \hat{P} 和 \hat{R} 线的交叉点就叫联合平衡(joint equilibrium), 这是 \hat{P} 和 \hat{R} 种群大小唯一稳定的交汇点。

上网
求知

访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 并利用人机对话更好地理解 Lotka-Volterra 模型的由来和性质。

按照 Lotka-Volterra 模型, 在一个连续周期内当种群偏离其联合平衡时, 会在该点周围发生波动而不是重新回到平衡点。该波动期(T)接近于 $2\pi\sqrt{rd}$ 。因此, 猎物种群的增长潜力越大或捕食者种群死亡率越高(即种群周转率越快), T 值就越短且该系统的波动就越快。

捕食者与猎物之间的关系可用一幅图来描绘, 正如图 18.8 所显示的那样, 该图具有代表种群大小的

轴。按常规, 捕食者数量沿着垂直轴增加, 而猎物数量沿水平轴增加。图 18.8a 中的 $\hat{P}=r/c$ 的水平线代表 $dR/dt=0$ 的条件并被称为猎物的平衡等值线(equilibrium isocline)或零增长等值线(zero growth isocline)。在此线以下猎物种群总是增长, 因为捕食者数量相对较少; 在此平衡等值线以上猎物种群总是下降, 因为捕食压力太大。

捕食者种群只有在猎物数量超过 $\hat{R}=d/ac$ 垂直线时才能增长, 此线是捕食者的平衡等值线(图 18.8b)。在该线右侧, 猎物数量足以维持捕食者种群增长, 在该线左侧因猎物数量不足会导致捕食者种群下降。因此, 捕食者(\hat{P})和猎物(\hat{R})的平衡种群值把该图区分成了 4 个区域。

把捕食者和猎物种群的数量变化综合起来就能绘制出一个闭合周期(图 18.9), 捕食者和猎物种群都将按此周期发生变化, 这个周期就叫种群轨迹(population trajectory), 它将依次通过图中 4 个部分。例如, 在右下区域, 捕食者和猎物种群都将增长, 其联合种群轨迹是向上和右移动。

4 个区域的轨迹合在一起就形成了一个包括捕食者和猎物种群的逆时针循环, 其中猎物种群的增长和下降总是先于捕食者一步(图 18.10)。参考图 18.2 和 18.7 就可以看出, 在每一个周期中猎物种群通常都比捕食者种群先一步达到高峰。

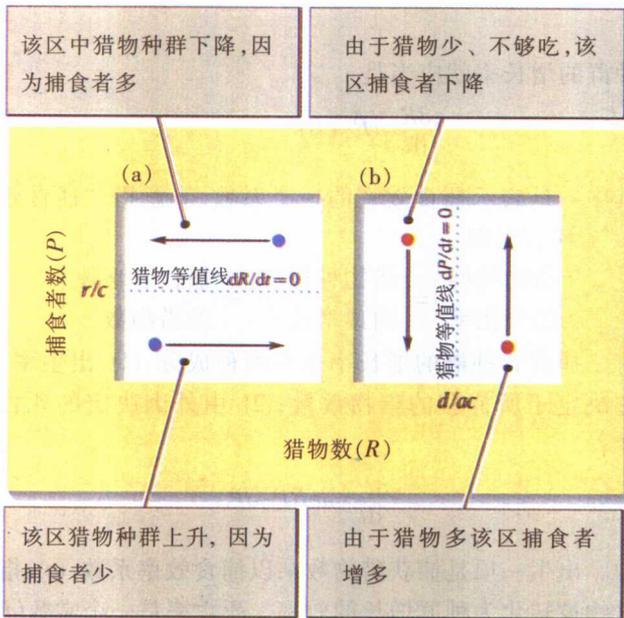


图 18.8 捕食者和猎物的平衡等值线描绘出种群的增长区域和下降区域。(a)猎物等值线($P = r/c, dR/dt=0$)把猎物种群增长区(捕食者少)和下降区(捕食者多)分隔开。(b)捕食者等值线($R = d/ac, dP/dt=0$)把捕食者种群增长区(猎物多)和下降区(猎物少)分隔开。两图可像图 18.9 那样叠加, 以便同时显示两个种群的变化情况

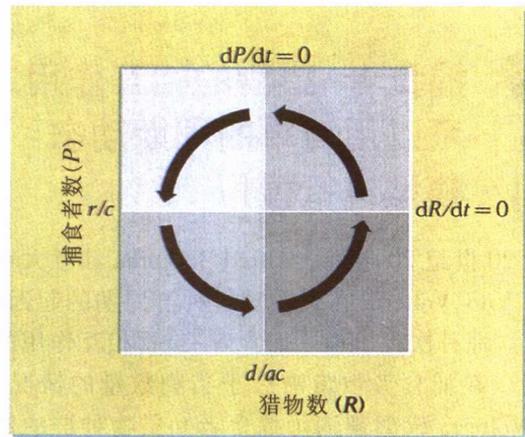


图 18.9 一个综合了捕食者和猎物种群个体变化的种群轨迹。该轨迹显示出了捕食者-猎物相互作用周期的性质

捕食者的平衡等值线($d\hat{P}/dt=0$)是能够维持捕食者种群增长的最低猎物水平($\hat{R}=d/ac$)。猎物的平衡等值线($d\hat{R}/dt=0$)是猎物种群能够维持的捕食者最大数量($\hat{P}=r/c$)。如果猎物的生殖率(r)增加或捕食者的捕食效率(c)下降, 或两者同时发生, 那么猎物的等值线(r/c)就会

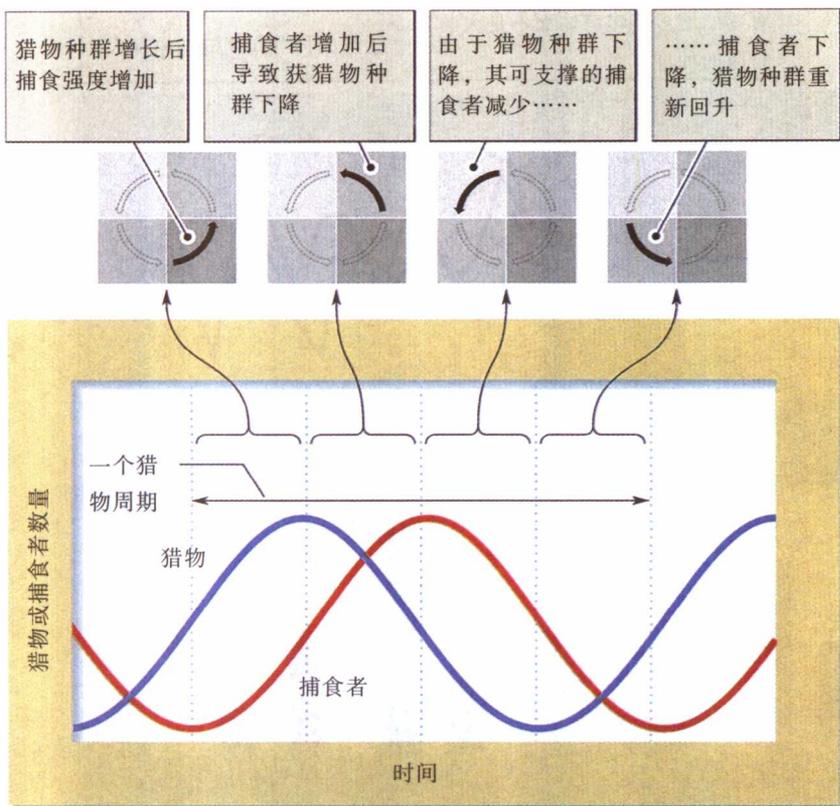


图 18.10 Lotka-Volterra 模型的特点是捕食者和猎物种群有规律的周期波动。捕食者和猎物种群大小的这些曲线显示出两个彼此不同的连续周期

增加,也就是说猎物种群将能维持更大的捕食者种群,因此捕食者种群将会增长。如果捕食者死亡率(d)增加,同时其捕食效率(c)或生殖效率(a)下降,那捕食者等值线就会向右移动,这将需要更多的猎物才能维持捕食者种群。捕食效率(c)的增加将会同时减小两个种群的等值线:维持特定的捕获率只需较少猎物(捕食者等值将减少)和猎物种群较难维持更有效率的捕食者(猎物等值线减少)。

网上
更多

捕食者-猎物相互作用的模拟模型。尝试着改变 Lotka-Volterra 模型中的 r 、 c 、 a 和 d 等参数,观察其对捕食者-猎物周期长度及幅度的影响。

生态学家在野外

检验 Lotka-Volterra 模型的预测

Lotka-Volterra 模型更加令人感到意外

的一个预测是:猎物出生率(r)的增加将会导致捕食者种群(P)的增长而不是猎物种群(R)的增长。这就好像是环境条件的某些改善带给猎物的好处直接传给了其捕食者——例如食物变得更加丰富。

密歇根州立大学的 Brendan Bohannan 和 Richard Lenski 在一个简单的微宇宙实验中检验了这一预测。在他们的实验中猎物是大肠杆菌 (*Escherichia coli*),捕食者是 T4 噬菌体。大肠杆菌和噬菌体被培养在一个恒化器中,其中的培养液不断得到更换。在实验中,大肠杆菌的生殖率受到葡萄糖供应量的限制,葡萄糖的质量浓度是每升培养基 0.1 或 0.5 mg。由于新加入的营养液与被替换的旧营养液之间在流量上保持平衡,因此大肠杆菌和噬菌体种群很快能达到平衡水平。与 Lotka-Volterra 模型预测相一致的是,大肠杆菌营养条件的改善导致噬菌体种群的增长而不是大肠杆菌种群的增长。营养供应量的增加同时还能增大种群周期的波动幅度(图 18.11)。在一个十分简单的捕食者-猎物系统中得出的这些结果似乎证实 Lotka-Volterra 模型确实反映了捕食者-猎物种群相互作用的实质。

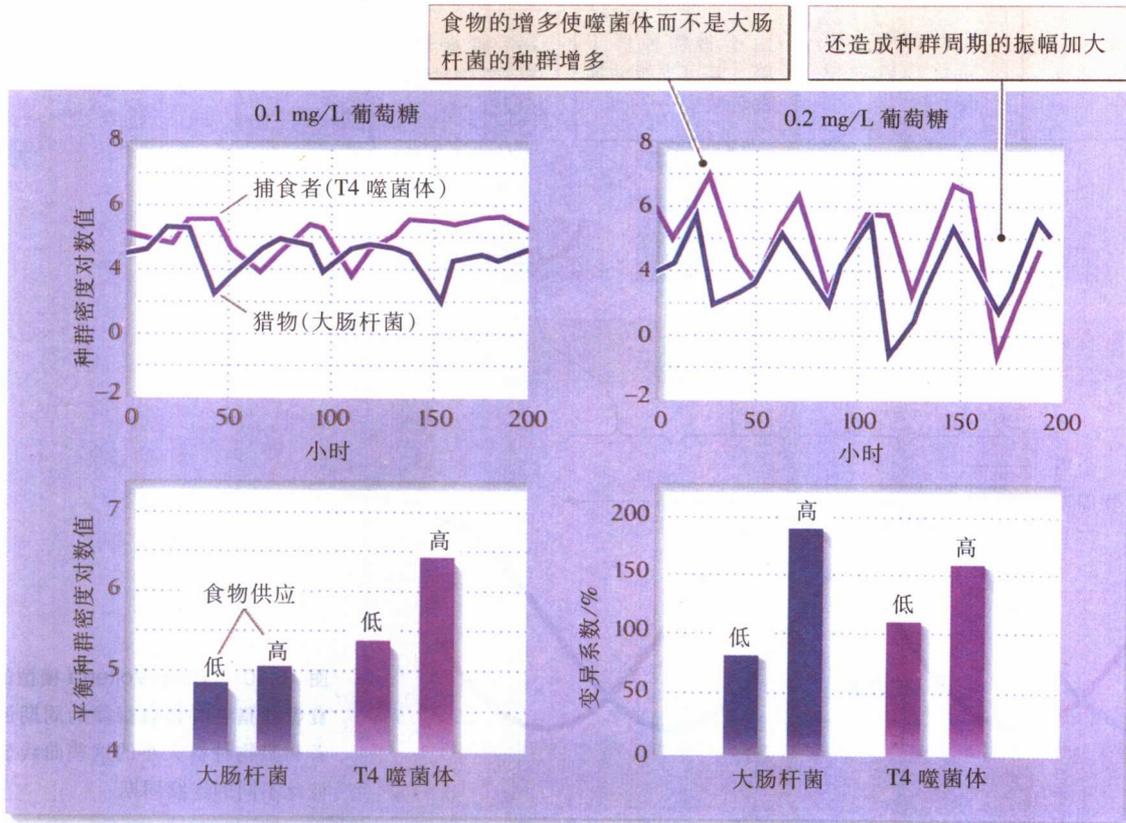


图 18.11 猎物出生率的升高会使捕食者种群增长而不是猎物种群增长。Lotka-Volterra 模型的这一预测被下述实验证实:在含有大肠杆菌(*E. coli*)及其捕食者 T4 噬菌体的培养液中增加葡萄糖供应,结果如左下图所示,对猎物营养供应量增加反应最敏感是捕食者(噬菌体)种群而不是猎物(杆菌)种群(引自 B. J. M. Bohannan and R. E. Lenski, *Ecology* 78: 2 303~2 315(1997))



Lotka-Volterra 模型的改进型能体现更复杂的捕食者-猎物关系

Lotka-Volterra 模型可使生态学家解释自然种群周期的发生,但该模型因太简单而无法描述一些重要性质。例如,按照 Lotka-Volterra 模型当捕食者或猎物种群被迫离开其平衡态时,该系统就会在一个闭合周期中发生波动。对系统的任何进一步干扰都会使这些种群以一个新波幅和周期进行波动,直到有其他外力发生作用为止。这种波动状态被称为中性平衡(neutral equilibrium),因为没有内力能使种群恢复到交点平衡。因此,随机扰动最终将会使种群波动增加到这样一种程度,即种群轨迹会达到捕食者-猎物图的一个轴(R 或 $P=0$),而且会造成 1 或 2 个种群灭绝。这

一性质本身就说明 Lotka-Volterra 方程过于简单化了。

Lotka-Volterra 模型其他方面的不足主要在捕食项(cRP)上。对于一定的捕食者密度(P)来说,猎物捕获率(cRP)是直接随着猎物密度(R)的增加而增加的,据此,捕食者永无满足之时,不管它们捕到了多少猎物,它们都能连续不断地把猎物吃掉。显然,模型的这个方面是不现实的。怎样才能增加一点能够影响模型行为的更现实的东西呢?

功能反应

昆虫学家 C. S. Holling 把捕食者捕食率与其猎物密度之间的关系称为功能反应(functional response)。正如我们已经看到的那样,按照 Lotka-Volterra 模型,捕食者的猎物总捕食率是 G ,其中 P 是捕食者数量, R 是猎物数量, c 是捕食效率。该项除以捕食者数量 P 就

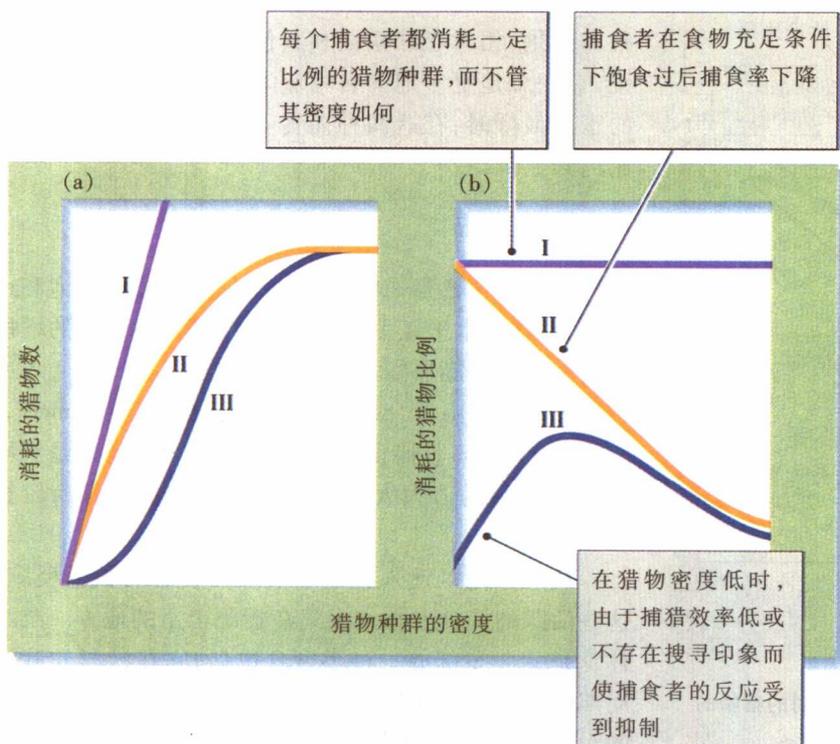


图 18.12 捕食者对猎物密度增加表现出 3 种类型的功能反应。这些功能反应将按照(a)捕食猎物的数量和(b)捕食猎物的比例加以表示

是捕食者的每头捕食率 cR 。可见,在捕食效率为 c 时被捕食的猎物与其数量或密度成正比。这种关系就是 I 型功能反应(type I functional response),如图 18.12 所示。其含意是捕食者生育力(在模型中它与所食猎物数量成正比)的增长将不受限制地直接与猎物数量成正比。因此当捕食者很少和猎物很多时,捕食者的出生率就会很高,种群增长就会很快,此时的猎物种群将受到控制,这一特定情况将会导致 Lotka-Volterra 模型所特有的中性平衡。

II 型功能反应(type II functional response)是对 I 型功能反应的明显改进,在 II 型功能反应中每个捕食者所捕获的猎物数起初随猎物密度的增加而增加很快,但其后随着猎物密度的进一步增加而持平。III 型功能反应(type III functional response)与 II 型功能反应相似之处是都有猎物捕食的上限,但不同之处是在猎物密度很低时捕食者对猎物的反应会受到抑制。

受两个因素的支配,功能反应将会达到一个平稳期。第一,捕食者可能被猎物饱和,此时它的取食率将受到其食物消化和同化速度的限制;第二,随着捕食者捕获更多的猎物,处理和吃猎物的时间将会挤占搜寻时间。最终这两种因素会达到平衡,使猎物捕获率持平。

在猎物密度很高时,II 型和 III 型功能反应曲线几乎没有什么不同,都是反密度制约的,换句话说就是,随着猎物密度的增加,捕获猎物的比例会下降。但是在猎物密度较低时 III 型反应与 II 型反应的差别是在猎物低密度时捕获猎物的比例将下降。

什么情况才能引起 III 型功能反应呢?首先,异质环境可提供很多安全的隐蔽场所,在猎物低密度时比高密度时能保护更大比例的猎物。其次,因与猎物的相遇率太低而缺少搜寻行为的学习改进机会也将降低捕食效率。第三,当猎物稀少时转而捕食其他猎物可减少对原初猎物的压力。转移捕食对象可引发 III 型反应,因为在猎物低密度时对猎物的取食强度将会随着捕食者食性的转移而减弱。

当在实验中为捕食性的仰泳蝽(*Notonecta glauca*)提供两类猎物(等足虫和蜉蝣幼虫)时,通常它捕食数量较多、相遇概率较大的那种猎物,而不管它是什么(图 18.13)。捕食者的猎物转移取决于猎食成功率的变化,是猎物相对密度的一个函数。当仰泳蝽与蜉蝣幼虫的相遇概率很低时,攻击成功率不足 10%。在猎物密度较高因而相遇概率也较高时,攻击成功率可以达到 30%。

但是猎物可得性的变化不一定总能导致捕食者的食物转移。在加拿大 Yukon Territory 南部曾对雪兔种

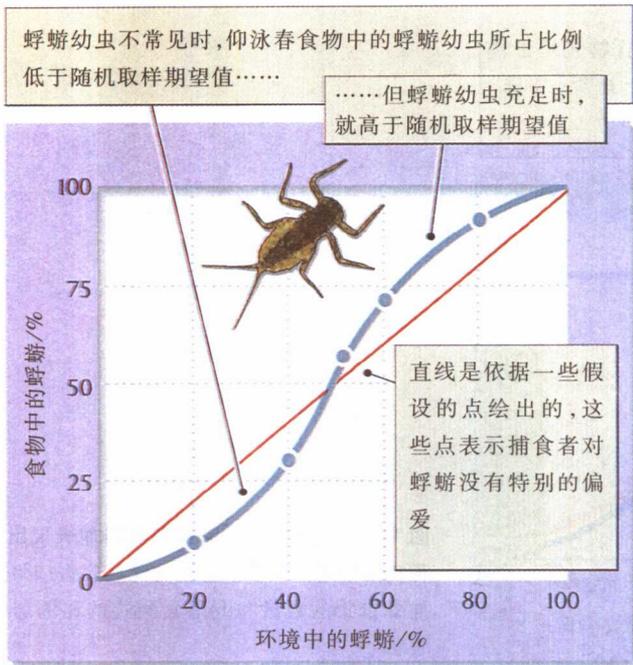


图 18.13 猎物密度波动可能使捕食者转而捕食不同的猎物的原因[引自 M. Begon and M. Mortimer, *Population Ecology*, 2d ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford(1981); J. H. Lawton, J. R. Beddington, and R. Bonser. in M. B. Usher and M. H. Williamson(eds.), *Ecological stability*, pp. 141~158, Chapman & Hall, London(1974)]

群周期进行过长期研究,发现雪兔的主要捕食者是郊狼和猞猁,相对于红松鼠和其他小哺乳动物的数量来说,它们总是更多地捕食雪兔(图 18.14)。只有在雪兔的密度最低时,在这两种捕食者的食物中才含有较大比例其他猎物。

数值反应

单个捕食者猎物消费量的增加只能在达到饱和点以前,在这个水平以上,捕食者继续对猎物密度的增加作出反应就只能靠捕食者数量的增加了,即靠迁入或种群繁殖,这两者合起来便构成了数值反应(numerical response)。大多数捕食者种群都增长很慢,特别是当捕食者的生殖潜力大大低于其猎物和捕食者寿命较长时。

从周围地区迁入有助于活跃捕食者的数值反应,这些活跃的捕食者常常聚集在资源丰富的地方。栗胸林莺是北美东部的一种小型食虫鸟,它在云杉卷叶蛾周期性大发生期间就表现出这种行为。在一特定地区的大发生年,栗胸林莺的密度可以达到 300 对/ km^2 ,而在非大发生年只有大约 25 对/ km^2 。这一行为显示出捕食者是如何从猎物数量的不断变动中获得好处的。

在上面提到的南 Yukon Territory 研究地区内,郊

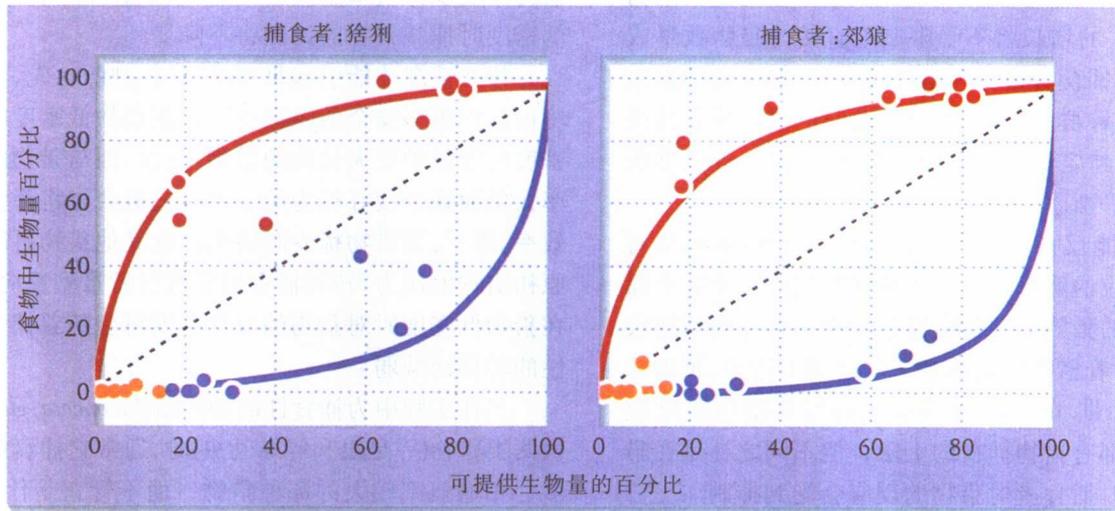
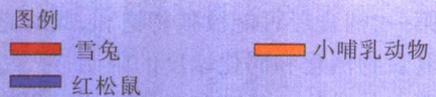


图 18.14 有些捕食者只有当其主要猎物密度极低时才会转换猎物。图表明雪兔、松鼠和小哺乳动物在猞猁和郊狼食物中的百分数,在加拿大 Yukon Territory 的研究区域内,这些百分数是其各自数量的函数,雪兔即使在总捕获猎物中所占比例很小,它仍然是捕食者最喜食的猎物[引自 M. S. O'Donoghue *et al.*, *Oikos* 82: 169~183(1998)]



狼和猞猁对雪兔种群增长作出的反应是数量可增加 6 倍和 7.5 倍(图 18.15a)。由于雪兔种群占有极广大的地理区域, 因此其捕食者数量的增加大都是由于局部种群的增长而不是外地迁入。在雪兔种群增长期, 郊狼和猞猁几乎完全以雪兔为食。然而在雪兔的数量开始下降, 最终数量变得极为稀少后, 两种捕食者便开始捕食数量较多的其他猎物, 特别是红松鼠和其他小哺乳动物(图 18.15b)。比较小的哺乳动物要么是稳定的, 要么是在周期下降期增长, 显然无法维持郊狼或猞猁种群。因为每单位狩猎时间所得到的回报太少, 于是两种捕

食者种群便开始下降。

捕食者的数值反应常常滞后于其猎物, 无论是猎物种群在增长还是在下降。结果, 捕食者与猎物种群密度之间的关系在种群周期的上升期和下降期不同(图 18.16)。当猎物增长时, 捕食者数量常常不足, 但当猎物减少后, 捕食者的数量又相对较多。

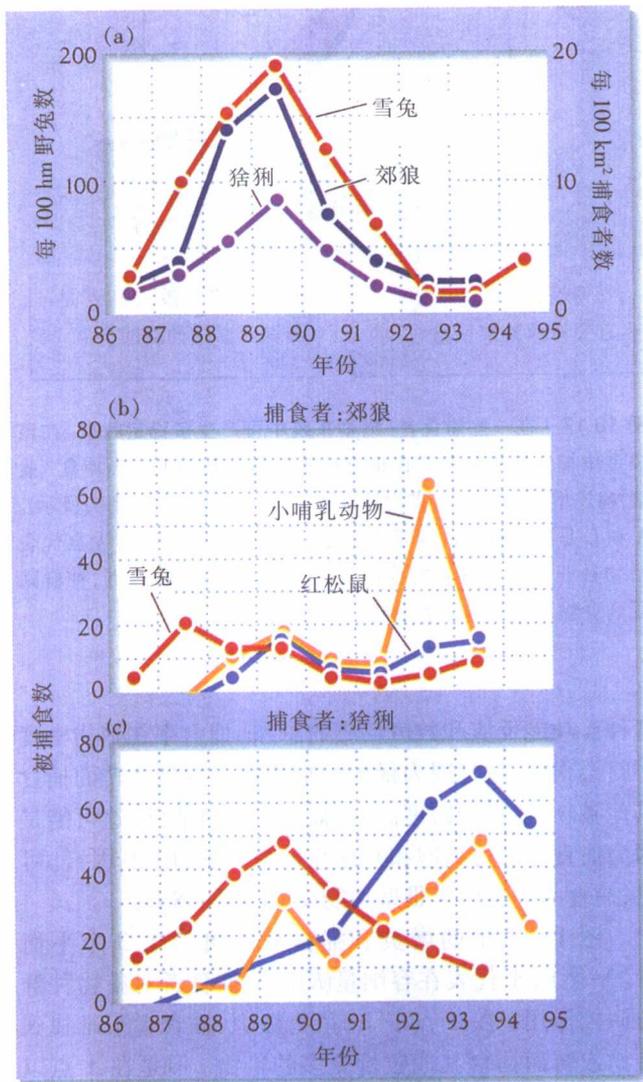


图 18.15 捕食者种群对猎物密度变化表现出数值反应。(a)在整个雪兔种群周期中表现出雪兔及其捕食者郊狼和猞猁的数量变化(b,c)。只有在雪兔密度下降到很低时, 红松鼠和其他小哺乳动物才会大量被捕食(引自 M. S. O'Donoghue *et al.*, *Oikos* 82: 169~183(1998))

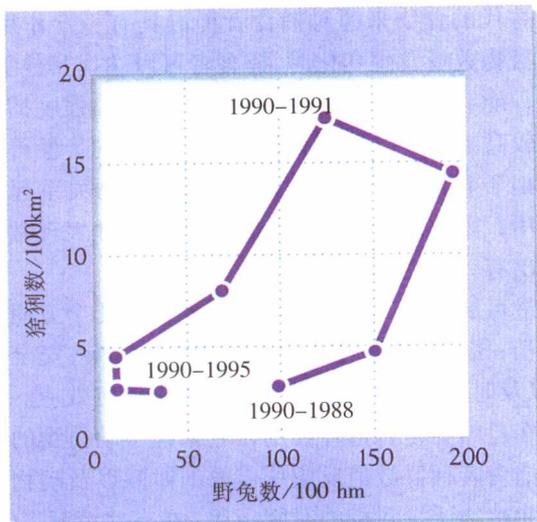


图 18.16 捕食者种群对猎物的数值反应常常表现为周期不同步。图 18.15 中猞猁种群对雪兔种群的反应很像是 Lotka-Volterra 捕食者-猎物动态模型(引自 M. S. O'Donoghue *et al.*, *Oikos* 82:169~183(1998))



几种因素常可减小捕食者-猎物模型中的波动

捕食者-猎物系统的稳定性被看成是捕食者和猎物趋向于达到不再发生变化的平衡密度, 但稳定(stability)一词有其特定的限制性, 正如我们已经看到的那样, 捕食者和猎物种群在稳定周期中也可能发生波动, 周期存在本身就意味着有不稳定因素的影响。

通常有 5 种因素能减弱捕食者-猎物周期的波动幅度, 因而可促进捕食者和猎物种群的稳定性:

1. 捕食者效率低 (或增强了猎物的逃避和防御对策)。
2. 捕食者-猎物关系的外在因素对捕食者或猎物施加密度制约限制。

- 捕食者还有其他可替代的食物来源。
- 在猎物密度低时可得到庇护。
- 捕食者对猎物数量变化的时滞效应减弱。

其中有些因素特别值得一提。捕食者效率低(即 Lotka-Volterra 模型中的 c 值小)可导致捕食者和猎物种群有较高的平衡密度和平衡时有较低的周转率。这两种结果似乎都能增强捕食者-猎物系统的稳定性。有可替代的食物来源对捕食者种群具有稳定作用,因为当猎物数量发生变化时,捕食者可以选择其他猎物。同样,能够安全避难可使猎物种群在面临强度捕食时保持较高的水平,因而容易使种群周期同步性得到恢复。由于有这么多的因素对捕食者-猎物关系起着稳定作用,因此对某些系统有规律的周期性表现常常需要作出有针对性的解释。

最可能的是,种群周期反映着以下几个方面之间的平衡:密度制约的稳定效应,猎物的转换,安全避难点,以及时滞对捕食者-猎物关系的不稳定效应。时滞效应在自然界是普遍存在的,它来源于动植物的发育期、捕食者种群数值反应所需要的时间以及动物免疫反应和植物诱发防御的时间历程。在有些情况下(如在简单生态系统中),这些因素可超过使种群保持稳定的影响力并导致种群产生周期波动。



捕食者-猎物系统可以有一个以上稳定状态

任何种群大小都受其资源数量和其消费者数量的影响。效率极高的捕食者可以把猎物种群压制在远远低于容纳量以下的水平。当捕食者对猎物种群数量的影响微不足道时,后者的数量可能主要受其食物供应量的限制。正如我们已经看到的那样,平衡种群的大小常常反映着食物供应和捕食者有限影响之间的一种平衡。然而在有些情况下,种群可以有两个或更多的稳定平衡点,但在某一特定时刻只能有一个。这种情况就称为多稳定状态(multiple stable states)。

有一个简单模型可以用来说明多稳定状态是如何产生的(图 18.17)。该模型描述了猎物种群增员和捕食率的变化,它们都随着猎物密度的增加而发生变化。增员曲线表示在没有捕食者的情况下出生和死亡对猎物种群的净贡献。因此,每头增员量在猎物种群较小时较高并随着种群趋近容纳量而下降为零。捕食曲线是捕食

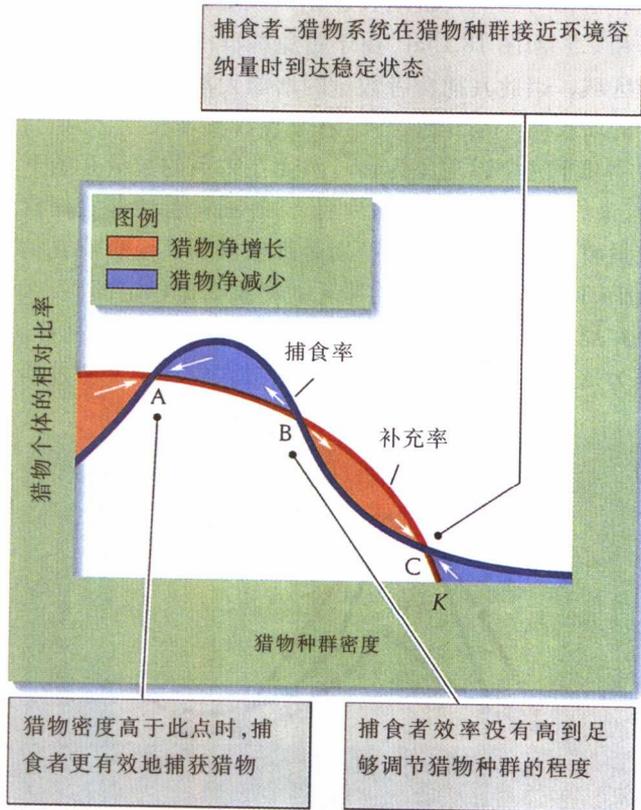


图 18.17 在一些捕食者-猎物系统中可产生多稳定状态。在该模型中捕食曲线是建立在Ⅲ型功能反应的基础上。当捕食(蓝线)超过增员(红线)时,猎物种群将下降,反之则反(如箭头所示)。A 和 C 是猎物种群的稳定平衡点,在猎物密度较低的 A 点代表猎物种群受到捕食者的控制,在猎物密度较高的 C 点,种群则受到食物和其他资源的限制

者种群功能反应和数值反应的总和。捕食率在猎物密度小时会很低,这是因为稀少的猎物难以找到或转而捕食其他猎物;在猎物密度高时,捕食率也可能低,这可能是因为捕食者已得到饱和并存在某些外在的限制因素。可见,捕食曲线类似于Ⅲ型功能反应(见图 18.12)。

图 18.17 中的增员和捕食曲线可产生 3 个平衡点。平衡点 A 代表在容纳量(K)以下捕食者对猎物种群的调控作用。在 A 点以下,猎物极少,捕食者很难找到猎物或转而捕食其他数量更多的猎物。但是在 A 点以上,随着猎物密度的增加,捕食者就能较有效地捕到猎物,并依靠这种猎物为生直到再次回落到 A 点。在 B 点以上和 C 点以下,捕食效率还没有高到能够调控猎物种群的程度,因而后者会朝着 C 点增长,但在 C 点以上猎物种群就会逐渐受到自身资源的限制,于是捕

食者-猎物种群就在接近猎物种群环境容纳量的地方达到一种稳定平衡。这种转变是因为随着猎物数量的增加,捕食者捕获的猎物占猎物种群的比例就会较小,捕食者可更快得到饱和,此时捕食者种群就会渐渐受到除食物以外的其他因素限制,可能是疾病或社会关系。由此可见,这 3 个点中的最高点 C 和最低点 A 都是稳定平衡点,种群在这些平衡点附近受到调控;中间的平衡点 B 是不稳定的,代表猎物种群从强捕食者调控到强资源调控的转变。在 B 点以下,猎物种群会进一步下降到稳定点 A ;而在 B 点以上,猎物种群会摆脱捕食者的控制增长到稳定点 C 。

对一些实际问题如农业害虫防治来说,图 18.17 的含意是很清楚的。捕食者把猎物种群控制在 A 点有其不稳固性,如果严寒的天气或疾病使捕食者种群明显下降,致使猎物种群移动到 B 点以上时,不管捕食者种群恢复得有多快,它都会继续增长直至达到较高的稳定平衡点 C 。对农民来说,这就意味着害虫种群虽然通常是被捕食者和寄生物控制在无害水平上,但现在却突然大发生到了危害程度。在这一变化之后,捕食者将会失去对猎物种群的控制作用,直到环境的某些急剧变化又迫使猎物种群回落到 B 点以下重新受捕食者控制。

北非东部森林冬尺蠖的大发生可以受到从外地引入的拟寄生物(鳞翅目幼虫)控制。冬尺蠖种群下降到低水平时(A 点),它就会因小哺乳动物的捕食而在一定时期内保持其低密度,这些小哺乳动物常在森林底层的枯枝落叶内搜食冬尺蠖的蛹。然而如果冬尺蠖摆脱了捕食者的控制(当气候或疾病限制了其捕食者的数量这种情况就可能发生),其种群就可能恢复到 C 点,直到拟寄生物种群增长到足以控制其寄主种群的水平。

 千里光蛾一个集合种群的捕食者-猎物动态。这种植食动物-植物相互作用的稳定性决定于植物种群的隔离避难所。

利用图 18.17 中的捕食-增员模型我们就可以检验不同捕食水平对猎物种群的控制结果(图 18.18)。效率低的捕食者不能把猎物种群控制在低密度,虽然它能减少猎物一些数量,但猎物种群仍能维持在其资源所决定的平衡水平附近(图 18.18 a, 点 C)。在猎物低密度时捕食效率的提高使捕食者能把猎物种群控制在 A 点(如图 18.18 b 中的冬尺蠖)。当功能反应和数值反应足以保持捕食者高密度时,捕食就能在所有情况下有

效地限制猎物种群的增长,平衡点 C 就会消失(图 18.18 c)。最后,在所有猎物密度下,捕食强度都可能很大,使猎物种群因捕食而灭绝(图 18.18 d, 没有平衡点)。

一般说来,只有在简单的实验条件下或在捕食者种群保持高密度时,猎物种群才会因捕食而趋于灭绝。捕食者保持高密度是通过得到其他一些不太喜食的猎物,因此很多生态学家都提倡为害虫的寄生物和捕食者提供备选猎物以增强生物防治效果。图 18.17 中的曲线至少可以表明:捕食者-猎物平衡的位置(不管猎物数量极少还是接近其环境容纳量)可以在两个极端之间移动,而捕食和增员曲线的密切匹配关系却很少发生变化。因此,要想在猎物中等密度时达到平衡似乎是不太可能的。

 最大持续产量 (maximum sustainable yield, MSY)。就猎物种群来说,什么是捕食的最大持续强度?捕食者能把自己的种群限制在维持猎物最大持续产量的水平上吗?

 3 层次消费者系统。当捕食者本身又有捕食者时,其猎物就会受益。鸟和黄蜂可减少树上的植食性昆虫,从而能使树木生长得更快和更高大。

总 结

1. 对害虫及其天然捕食者的实验研究表明,在很多情况下消费者可以把资源种群减少到远低于其环境容纳量的水平。
2. 自然系统中捕食者和猎物种群通常是有规律的周期性增长和下降。在哺乳动物捕食者及其猎物系统中,种群周期长度一般约为 4 年或 9~10 年。
3. 在实验中,捕食者和猎物种群可以表现为波动。种群周期的保持常常需要有复杂的环境,以便猎物种群能在避难所中保存下来。
4. 20 世纪 20 年代, Alfred J. Lotka 和 Vito Volterra 针对捕食者-猎物动态设计了一个简单的数学模型预测种群周期。Lotka-Volterra 模型利用的是微分方程,在这个方程中猎物被移走的速率与捕食者和猎物种群的乘积成正比。
5. Lotka-Volterra 模型令人感到意外的一个预测是猎物生产力增加将会提高捕食者种群大小而不是猎

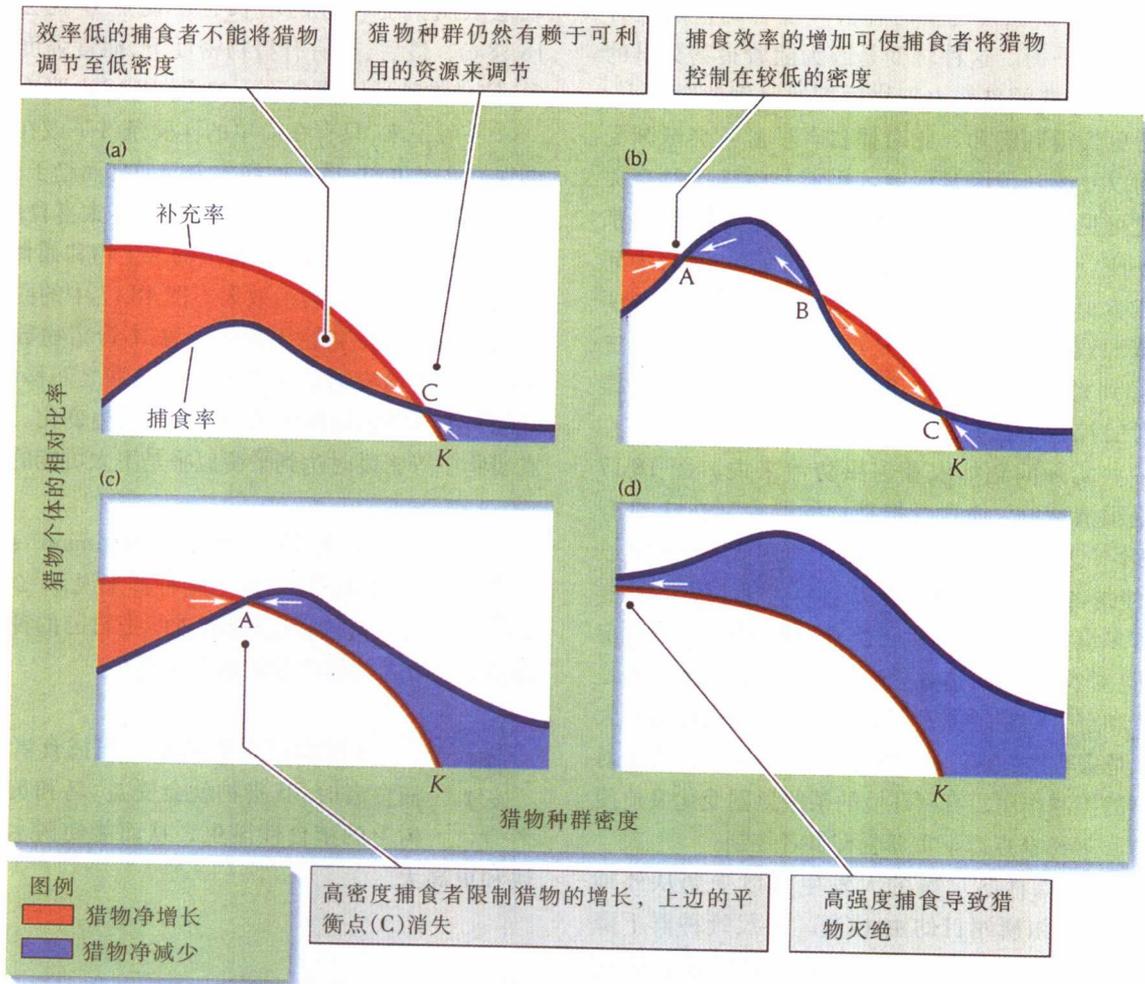


图 18.18 与猎物增员有关的捕食强度决定捕食者-猎物稳定平衡点的数量

物种群大小。这一预测已被几个实验研究所证实。

6. 功能反应描述的是捕食者猎食速率与猎物密度之间的关系。利用 I 型功能反应曲线的 Lotka-Volterra 模型具有固有的不稳定性，而 III 型功能反应曲线则可能导致猎物种群在低密度时的稳定调节。

7. III 型功能反应曲线是因捕食者转换猎物而引起，当捕食者所喜食的猎物发生短缺时，就会转而捕食那些数量较多的其他猎物。

8. 数值反应描述捕食者对猎物密度增加所作出的反应，而猎物密度增加依靠的是种群增长和迁入。

9. 捕食者-猎物相互作用的稳定性由以下一些因素促成：捕食者或猎物的密度制约；能使猎物逃避捕食的避难所或隐蔽地；捕食者的低效率和在某些情况下存在可供选择的替代猎物。自然界中的稳定种群周期显然代表着这些稳定因素与不稳定影响之间的一种平衡，

而后者是因种群反应的时滞效应引起。

10. 消费者-资源系统模型表明，该系统可以有两个平衡点(多平衡状态)，依据环境条件，种群可以在这两个平衡点之间移动。较低的平衡点是由捕食压力决定的，较高的平衡点位于猎物的环境容纳量附近。突发的气候或生物压力会使该系统从一个平衡点转移到另一个平衡点，进而导致产生连续不断的受控和大发生条件。

生态学实践

检验你的知识

把捕食者-猎物模型
应用于野生生物管理

在较早一期生态学实践中，我们已经说明了如何

利用模型增加对复杂生态关系的了解。探讨各种因素对捕食者-猎物动态影响的最好方法之一是利用计算机模型模拟该系统的行为。为此可利用各种软件和程序设计。事实上使用 Microsoft Excel 就能够作成简单的捕食者-猎物模型, 编程人员可以改变输入的参数来描述捕食者和猎物种群之间的关系。也能显示出捕食效率和捕食者及猎物的出生率、死亡率是如何改变两物种之间关系的。例如, 具有离散时间间隔的简单模型常常会致使捕食者或猎物种群崩溃。正如你在本章前面所读过的那样, 在数学上增加模拟密度制约一项常常会增加种群的稳定性并导致捕食者和猎物数量的平衡。

使用计算机模拟技术对于了解鱼类和其他水生生物的动态尤为有用, 它们是重要的食物资源。只要你想一想对鱼类进行标志重捕会花费多大代价和多少时间, 就会明白这种技术是多么有用了。同样, 有些重要经济鱼类如鲑鱼在完成生殖之后就会死去, 因此标志重捕技术并不能回答你所感兴趣的问题。模型的使用有助于科学研究计划的制定和管理, 这些计划能为我们提供最充分的知识来了解和管理物种。

在阿拉斯加很多海洋, 猎物种群及其捕食者都成为研究对象并不令人感到惊奇, 因为阿拉斯加有国家最大的渔场。国家海洋渔业局的 Patricia Livingston 及其同事一直在用计算机模拟法研究鱼类种群。阿拉斯加附近的白令海是几种大群底栖鱼类种群的家园, 特别是狭鳕是这一海域重要的猎物鱼种。Livingston 和 Jurado-Molina (2000) 利用多物种种群分析模型模拟 1979~1995 年期间的条件。该模型依据的是来自大量捕食者-猎物组合的食性资料, 该组合包括狭鳕、大头鳕、大菱鲆、黄鳍鲷、箭齿鲈和作为捕食者的北海豹。结果表明有大量狭鳕是由于自残被成年鳕吃掉的! 因此, 捕食代表着幼鱼的一个重要死亡原因, 它对狭鳕种群的变化以及对渔业管理的含意是显而易见的。

检验你的知识

1. 为什么 Livingston 及其同事要依靠计算机模型去了解很多海洋猎物物种及其捕食者种群?
2. 有关捕食者及其猎物生态学的知识对我们向人们提供食物的能力有什么影响?
3. 访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 上的 Practicing Ecology 参看 Livingston 和 Jurado_Molina 的文章。是什么资料被用于确定捕食者消费猎物的格局

和数量?

网上
更多

4. 登陆 <http://www.fakr.noaa.gov>, 访问国家海洋渔业管理局阿拉斯加办公室网页。北方鲈 (*Sebastes polyspinis*) 的现状如何? 阿留申群岛和阿拉斯加海湾的鲈个体有什么差异? 出现这种差异的可能原因是什么?

推荐读物

- Anderson, R. M., R. M. May. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* 210: 658~661
- Bohannon, B. J. M., and R. E. Lenski. 1997. Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage. *Ecology* 78: 2303~2315.
- Brooks, J. L., and S. I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of the plankton. *Science* 150: 28~35.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. In M. J. Crawley (ed.), *Plant Ecology*, 2d ed., pp. 401~474. Blackwell Scientific, Oxford.
- DeBach, P., and D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies*. 2d ed. Cambridge University Press, New York.
- Dobson, A. 1995. The ecology and epidemiology of rinderpest virus in Serengeti and Ngorongoro conservation areas. In A. R. E. Sinclair and P. Arcese (eds.), *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*, pp. 485~505. University of Chicago Press, Chicago.
- Errington, P. L. 1963. The phenomenon of predation. *American Scientist* 51: 180~192.
- Jefferies, R. L., D. R. Klein, and G. R. Shaver. 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: Reciprocal influences and responses. *Oikos* 71: 193~206.
- Livingston, P. A., and J. Jurado-Molina. 2000. A multispecies virtual population analysis of the eastern Bering Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57: 294~299.
- May, R. M. 1983. Parasite infections as regulators of animal populations. *American Scientist* 71: 36~45.
- May, R. M., J. R. Beddington, C. W. Clark, S. J. Holt, and R. M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science* 205: 267~277.
- Myers, J. H. 1993. Population outbreaks in forest lepidoptera. *American Scientist* 81: 240~281.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, D. L. Murray, and E. J. Hofer. 1998. Behavioral responses of coyotes and lynx to the

- snowshoe hare cycle. *Oikos* 82: 169~183.
- Pech, R. P., A. R. E. Sinclair, A. E. Newsome, and P. C. Catling. 1992. Limits to predator regulation of rabbits in Australia: Evidence from predator removal experiments. *Oecologia* 89: 102~112.
- Petraitis, P. S., and S. R. Dudgeon. 1999. Experimental evidence for the origin of alternative communities on rocky intertidal shores. *Oikos* 84: 239~245.
- Ranta, E., V. Kaitala, and P. Lundberg. 1997. The spatial dimension in population fluctuations. *Science* 278: 1621~1623.
- Roland, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25~30.
- Shrag, S. J., and P. Wiener. 1995. Emerging infectious disease: What are the relative roles of ecology and evolution? *Trends in Ecology and Evolution* 10: 319~324.

(尚玉昌 译)

第 19 章 竞 争



消费者的资源竞争

在实验条件下物种不能共存导出竞争排除原理

竞争和共存理论是逻辑斯谛增长模型的扩展

野外研究表明竞争在自然界普遍存在

植物竞争在富养生境和贫养生境有不同

通过利用共占资源或直接干扰而引起竞争

竞争结果可能受捕食者影响



英国植物学家 A. G. Tansley (1917) 是首先用实验揭示近缘物种之间存在竞争的生态学家。他的报道是从下述观察开始的, 即分布在同一区域的近缘植物物种常常生长在不同生境或不同类型的土壤上。这些观察既不是新的, 也不能因此就说明这种分离是

因物种竞争资源引起, 并可导致一个物种或另一个物种被排除。但尚无人用实验研究过如下假说的正确性: 两个物种对生态条件的不同需求, 会使其中每一个物种都不能在另一个物种繁茂生长的地方生长。

Tansley 选择了垫子草属 (*Galium*) 的两种多年生草本植物, 其中一种 (*G. saxatile*) 生长在酸性泥炭土壤中, 另一种 (*G. sylvestre*) 分布在石灰岩山坡和牧场上。他把这两种植物种子单独和一起播种在取自每种植物原产地的土壤中。因为种子是共同被播种在一个公共花园中 (见第 18 章), 所以土壤类型及另一种植物的存在与否就成了唯一的实验处理 (19.1)。

Tansley 的实验也和近期的一些生态研究一样受到一些技术问题的困扰, 如萌发率低和灌溉不当等。不过他的实验结果却非常明显。单独播种时, 每种垫子草在两种土壤中都能生长和生存下去, 但两种垫子草都是在自己原产地土壤中萌发和生长得最好。两种植物一起播种在钙质 (石灰岩) 土壤中时, *G. sylvestre* 生长旺盛并能把 *G. saxatile* 遮盖住。如果把两种植物共同播种在偏酸性的泥炭土壤中, 情况刚好相反。

Tansley 的结论是: 钙质土壤对 *G. saxatile* 不利, 使其在这种土壤中不能有效地与 *G. sylvestre* 竞争。同样, 酸性泥炭土壤对 *G. sylvestre* 不利, 使其在这种土壤中无法占有对 *G. saxatile* 的竞争优势。然而两种植物不论在哪一类型土壤中都能建立自己的种群。这些结果为 Tansley 所观察到的另一对相似物种的分布提供

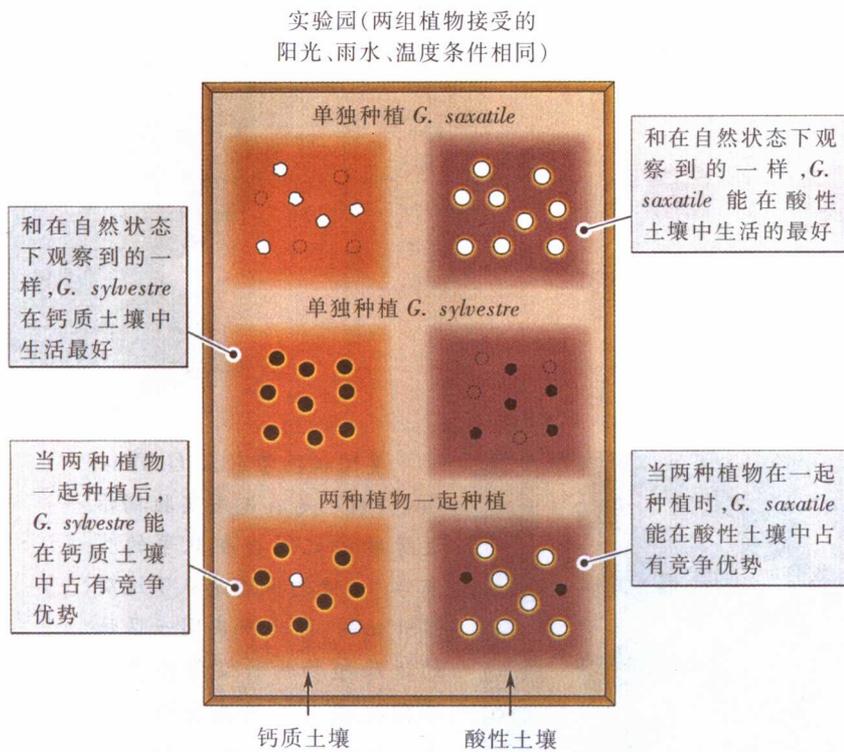


图 19.1 最近有关竞争的研究仍然采用 Tansley 的实验设计。在公共花园中 Tansley 把两种垫子草属 (*Galium*) 的植物单独和一起种植在两种不同类型的土壤中

了一种解释,即两物种共存只局限于一定的类型土壤中,而在更多类型的土壤中两物种单独分布。如果竞争对一个物种极其不利(如 *G. saxatile* 生长在钙质土壤中那样),那么这个物种就不太可能在与群落中其他物种,甚至非亲缘物种的竞争存活下来,因此它在这种土壤中就会消失,即使并无同属竞争者存在。

因此 Tansley 在其文章中有如下记载:(1) 一个物种的存在与否由与其他物种的竞争决定;(2) 环境条件影响竞争结果;(3) 竞争范围可能很宽广(来自其他植物)并可发生在群落各处;(4) 物种现在的生态隔离可能是由过去的竞争引起。虽然生态学家对竞争的连续研究没有超过过 15 年,但 Tansley 的研究方法或该方法的一些改进现在仍用于研究物种间竞争。

竞争(competition)是一个个体为减少其他个体对资源的利用而对一种资源的利用或保卫。竞争是个体活动影响其他个体生存质量的最重要方式之一,不论属于同一物种的种内竞争(intraspecific competition)还是属于不同物种的种间竞争(interspecific competition)。

正如我们在第 14 章中所看到的,在密度制约情况下种群内的竞争可降低资源水平,因而降低种群的生育力和存活力。在较拥挤的种群中,个体之间的竞争更激烈,因此种内竞争是调节种群大小的基础。当遗传因

素使得个体之间在利用资源效率方面产生差异时,效率较高的个体就会比效率较低的个体留下更多的后代,因而其基因在种群中所占的比例就增加。种内竞争就以这种方式与进化改变密切相关。

不同物种个体之间的竞争对两个物种可能都不利,每个物种都可以对另一物种的种群和本种种群起调节作用。在有些情况下,特别是当种内竞争很激烈时,常可导致一个物种被另一个物种排除。由于存在这种可能性,所以竞争是决定一个生境内哪些物种可以实现共存的重要因素(图 19.2)。

两物种之间的竞争结果取决于个体利用共占资源的相对效率。在每一个种群中,个体都会消费资源。当资源相对于对它的需求而不足时,一个个体的每次资源消费都会降低其他个体和自己的资源可得性。随着资源消费的继续,资源就会下降到不能再维持消费者种群进一步增长的水平,这时种群就会达到平衡大小。当一个种群能够在资源的某种水平上继续增长,而该资源水平却抑制了第二个种群增长时,最终,前一个种群就将取代后一个物种。可见,竞争及其各种后果取决于消费者与资源的关系。

在本章中我们将通过检查实验室中的实验结果,考虑种间竞争的一般原理并说明竞争在自然系统中的重要性。

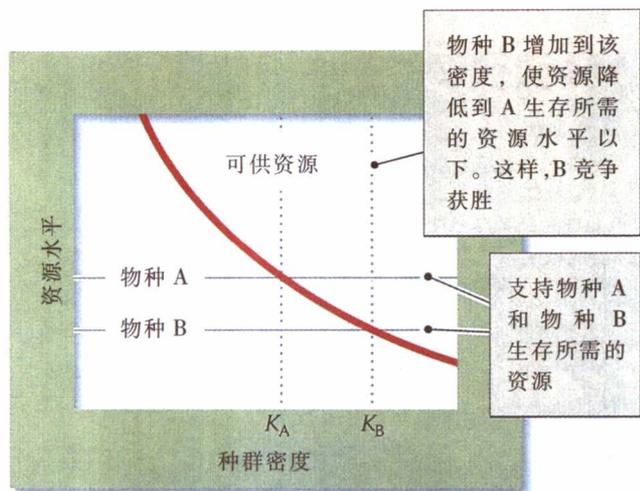


图 19.2 优势竞争者可以在较低资源水平上生存下去



消费者的资源竞争

明尼苏达大学生态学家 David Tilman 把资源 (resource) 定义为生物所消费的任何物质或因素, 随着环境中资源可得性的增加能维持种群增长率的继续增长。对此定义有 3 点很重要, 第一, 资源是可消费的, 因此数量会减少; 第二, 消费者为了自身的生存和生长需要利用资源, 因此, 食物肯定是资源, 水是陆生植物和动物的资源; 第三, 当资源可得性下降时, 生物学过程就会受到影响, 表现为种群增长下降。

消费不仅仅包括吃, 对营固着生活的动物来说, 空间 (开放的可利用之地) 也是资源。生长在潮间带岩石上的藤壶, 每个个体都需要生长空间, 幼体还需要定居空间并继续其成体的生活 (图 19.3)。拥挤限制成体生长和幼体增员 (定居) 从而增加成体死亡率和降低生育力。宽松的空间可促进生殖和增员, 当很多个体在一个开阔地定居下来并进行生长时, 实际就是在“消费”这一空间。

隐藏地和其他安全地点构成了另一种资源。每一片生境都会含有一定数量的洞穴、裂隙或密植被斑块, 生物可在这些地方躲避捕食者或恶劣天气。当一些个体占据了最好的地点时, 其他个体就不得不在较为不利的地方定居, 结果是使死亡率增加。

那什么因素不属于资源呢? 温度就不是资源, 虽然较高的温度可以提高生殖率, 但生物并不能消费温度。

一个个体对另一个个体来说不能改变环境温度。虽然温度和其他一些不可消费的自然因子或生物因子都是重要的, 但它们毕竟与资源不同。

可再生资源和非再生资源

资源可以按照消费者对它的影响进行分类。非再生资源 (nonrenewable resources) (如空间) 是不能更新的, 空间一旦被占有就失去了可得性, 除非占有者又离开了那里。相反, 可再生资源 (renewable resources) 是可以不断更新或再生的。猎物种群的出生可不断为捕食者供应食物, 而土壤中有机腐屑的不断分解又为植物提供各种营养。

生态学家把可再生资源区分为 3 类, 第 1 类是来自系统外部不受消费者影响的资源。不管植物是否“消费”它, 阳光总是要照射到地球表面, 而局部降雨也与植物对水的消费无关。

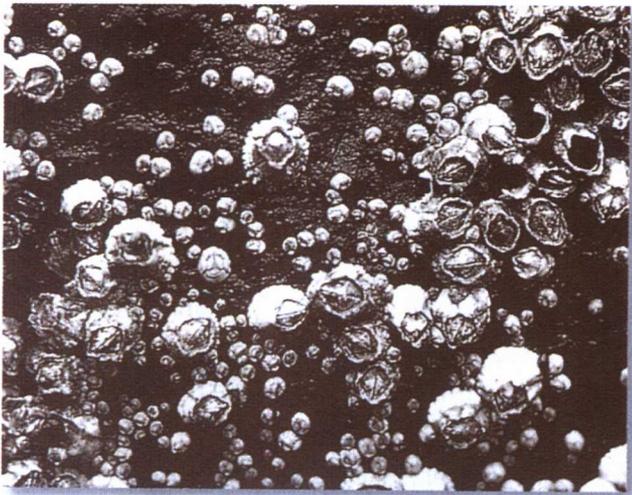
第 2 类是生态系统内部可以再生的资源, 其数量直接与消费者有关。大多数捕食者-猎物、植物-植食动物和寄生物-寄主之间的相互作用都与可再生资源有关, 因为猎物、植物和寄主的供应是可以不断再生的。然而捕食者通过减少猎物种群也同时降低了其食物的可再生率, 这种联系对消费者与资源种群之间的动态关系产生特定的后果。

第 3 类也是生态系统内部的可再生资源, 但在资源和消费者之间没有直接联系, 而是通过其他的资源-消费者关系, 或是借助非生物过程。例如, 在森林的氮循环中, 植物从土壤中吸收硝酸盐, 而植食动物和食腐屑者又通过消费植物把大量有机氮返还给土壤。这些化合物被食腐屑者消费又进一步被微生物分解, 并把氮以植物可利用的形式释放出来。植物吸收硝酸盐并不能直接影响其更新 (主要是靠食腐屑者)。同样, 腐屑的消费也不能马上影响植物生产量。显然, 食腐屑者和微生物对植物生产量的影响靠的是它们把营养物质释放到土壤中的速率产生的。

资源的有限性

消费可减少可再生资源和非再生资源的可得性。被一个生物利用的东西就不会被另一个生物利用, 消费者通过使资源衰减而限制着自己种群的增长。随着种群的增长消费者对资源的需求也会增加。当这种需求增加到一定程度时, 正下降的资源供应量就不再能满足种群需求了, 于是种群大小就会持平, 甚至开始下

(a)



(b)



图 19.3 空间是固着动物的重要资源。(a)当缅因州海岸藤壶生活在潮间带最适区以上时,其密度低,幼体可在裸露的斑块立足;(b)在潮间带较低处,密集的藤壶妨碍了种群进一步增长。幼体只能定居在较老个体的外壳上〔感谢 the American Museum of Natural History〕

降。根据定义,所有资源都会因消费者利用而下降,但并不是所有资源都以这种方式限制消费者种群。例如,所有陆地动物都需要氧气,但在某些其他资源(如食物供应)对种群增长构成限制之前不会引起大气中氧浓度发生值得注意的变化。

资源限制种群增长的可能性决定于它(相对于需求而言)的可得性。在一个时期内,生态学家认为种群受最稀缺的资源限制,这一原理被称为利比希最低量法则(Liebig's law of the minimum),是以德国化学家 Justus von Liebig 的名字命名的,他于 1840 年宣布了这一思想,根据这一法则,每个种群都只能在某些资源(即限制资源,limiting resource)的供应满足种群需求时才能增长。

种群在某些条件下的增长是对每种资源水平作出的特定反应。David Tilman 发现:把硅藻(*Cyclotella meneghiniana*)培养在硅酸盐和磷酸盐含量有限的培养液中时,只要磷酸盐的浓度下降到 0.2 mmol/L 或硅酸盐浓度下降到 0.6 mmol/L 时,种群增长和资源消耗就都会中止。根据利比希最低量法则,无论哪一种资源先下降到这个限定值,它就会成为硅藻种群增长的首要调节者。

利比希最低量法则只能严格地适用于那些单独影响消费者的资源。在很多情况下,两个或更多资源相互作用才能决定消费者种群的增长率,这就是说在某种

资源特定水平上的种群增长率依赖于一种或更多种其他资源的水平。

生态学家在野外

受一种以上资源的限制



两种资源联合作用比两种资源单独作用之和能更有效地促进消费者种群的增长,这种情况被称为增效(synergistic)。这一原理可以用英国生态学家 W. J. H. Peace 和 P. J. Grubb 对小型草本植物凤仙花(*Impatiens parviflora*)的研究加以说明,凤仙花是英国林地中的一种常见植物。

在一个实验中,从种子萌发到 5 周实验结束,Peace 和 Grubb 把施过硝酸盐和磷酸盐肥料和未施肥(对照)的凤仙花暴露在不同光照水平下。与对照组相比,增加光照更能促进施肥植物的生长(图 19.4)。可见凤仙花利用日光的能力依赖于其他资源的存在。植物的生长既需要光合作用中吸收的碳作为能源并构建糖类,也需要氮和磷合成蛋白质和氨基酸。

在实验中,最大光照强度下,氮和磷在对植物生长的影响上也表现出相互增效性作用(图 19.5),说明氮和磷都是植物生长需要的营养元素。

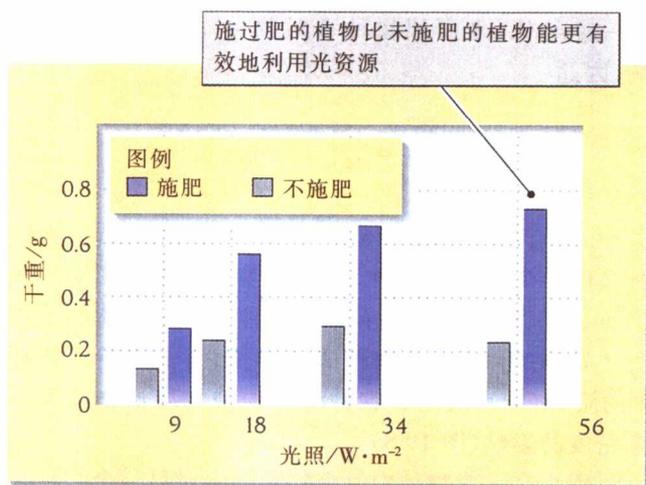


图 19.4 资源常常是联合作用影响植物生长。光照水平和肥料共同影响凤仙花的生长 [引自 W. H. J. Peace and P. J. Grubb. *New Phytol.* 90: 127~150(1982)]

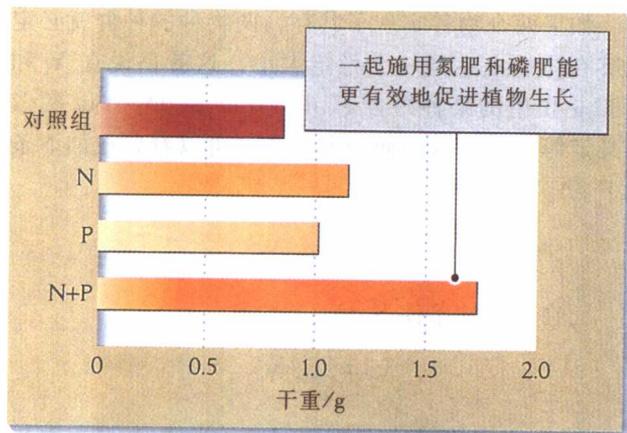


图 19.5 氮和磷在促进植物生长时是增效的。该图表示施氮(N)肥和磷肥(P)对5周年龄凤仙花的影响。氮和磷单独施用对促进植物生长的效果远不如一起施用好 [引自 W. H. J. Peace and P. J. Grubb. *New Phytol.* 90: 127~150(1982)]



在实验条件下物种不能共存导出竞争排除原理

早期很多有关种群动态的研究是为了确定一个物种对另一个物种种群增长的影响。在这些实验中,首先是在可控制条件下,把两个物种分开培养并把资源调整到各自环境容纳量的水平(无种间竞争时)。然后再把它们共同培养在相同条件下,以便确定每个物种对另一个物种的影响。一个物种在另一个物种存在与不存在时种

群增长的差异被看成是两者之间竞争强度的一种测度。

俄国生物学家 G. F. Gause 用原生动物所做的这类实验具有开创性,对其后的种群生物学工作有很大影响。当把原生动物双小核草履虫(*Paramecium aurelia*)和大草履虫(*P. caudatum*)分别培养在同一类型的营养液中时,两种草履虫种群的增长很快就受到资源的限制。但当两个物种一起培养时,却只有双小核草履虫保存下来(图 19.6)。用果蝇、鼠类、拟谷盗和一年生植物所做的类似实验通常产生相同的结果,即一个物种存活下去,而另一个物种常在 30~70 个世代以后灭绝。

关于竞争实验的各种结果最终可归结为竞争排除原理(competitive exclusion principle),即两个物种不能利用同一有限资源而实现长期共存。其中提到有限一词是很必要的,因为只有当消费使资源降低到限制种群增长的程度时,竞争排除才起作用。当然,相似物种在自然界是可以共存的,但正如我们在下一章将会看到的那样,

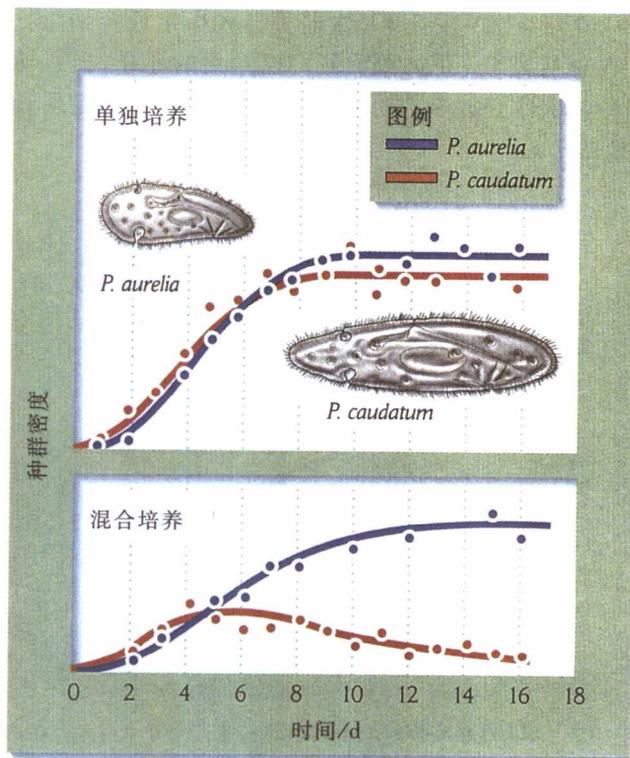


图 19.6 Gause 关于物种在实验培养液中共存的里程碑实验导出竞争排除原理。两种草履虫分开培养(上)和共同培养(下)的生长状况。虽然分开培养时,两种草履虫都能增长得很好,但当双小核草履虫存在时,大草履虫就会灭绝 [引自 G. F. Gause, *The Struggle for Existence*, Williams & Wilkins, Baltimore (1934)]

观察常会揭示出这些物种在生境或食物选择上存在微妙差异。这会促使我们提出这样一个问题,即资源需求必须有多大差异才能允许两个物种实现共存。虽然这个问题很难回答,但竞争的理论分析提出了一些物种可能共存的条件。



竞争和共存理论是逻辑斯谛增长模型的扩展

大多数竞争理论都来自 A. J. Lotka 和 G. F. Gause 所提出的数学模型,他们的出发点是把逻辑斯谛方程用于种群增长。请回想,按照逻辑斯谛方程(见第14章),种群增长率应表达为

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = r \left[\frac{K-N}{K} \right]$$

其中 r 是无竞争时的指数增长率, K 是环境所能维持的个体数量(容纳量)。在这个方程中, $(K-N)/K$ 代表种内竞争,当 N 接近 K 时(即种群大小接近容纳量), $K-N$ 就接近 0。正如以前我们已看到的那样,当 $N=K$ 即种群大小已达到环境容纳量时就实现了稳定平衡(图 19.7)。

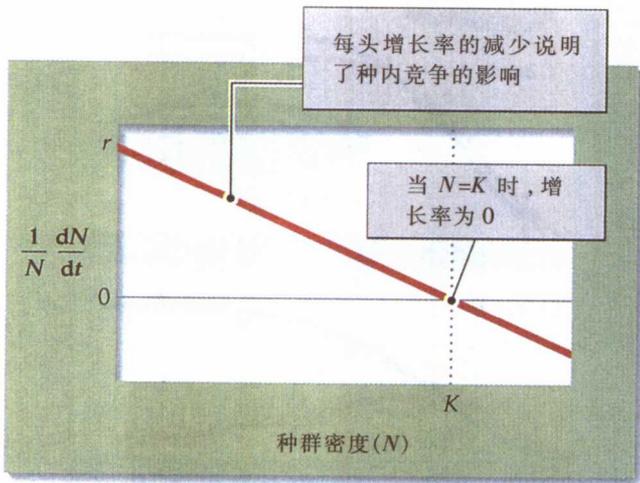


图 19.7 种内竞争抑制种群的每头增长率。种群大小(N)在达到环境容纳量(K)之前一直保持增长

意大利生态学家 Vito Volterra 把种间竞争引入了逻辑斯谛方程,当模拟两个物种间的相互作用时就必须区分每一个物种,为此我们用写在下角的 1 和 2 分别代表物种 1 和物种 2。Volterra 在方括弧内添加一

项 $-a_{1,2} N_2/K_1$ 来模拟物种 2 对物种 1 种群增长的影响,因此

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \left[\frac{K_1 - N_1 - a_{1,2} N_2}{K_1} \right]$$

其中 N_2 是物种 2 的个体数量, $a_{1,2}$ 是竞争系数,代表物种 2 的一个个体对物种 1 种群指数增长率的影响。我们可以把竞争系数 $a_{1,2}$ 看作是物种 2 每个个体利用物种 1 资源的程度。在物种 2 中有多少个体夺取了物种 1 的资源(K_1),决定着物种 2 对物种 1 增长率及其平衡密度的影响(图 19.8)。

因为在一对物种中每个物种都会对另一个物种施加影响,因此它们之间的相互关系就需要两个方程。上面的那个方程描述了物种 2 对物种 1 的影响,而描述物种 1 对物种 2 影响的第 2 个方程与第 1 个方程相似,但其下角的 1 和 2 应颠倒过来。

如果两个物种实现了共存,两物种的种群就必定能够在零以上达到一个稳定大小,这就是说在 N_1 和 N_2 都是正值的某种组合下, $dN_1/N_1 dt$ 和 $dN_2/N_2 dt$ 两者都必定等于零。从前面的方程我们可以看到在如下条件下 $dN_1/N_1 dt=0$

$$\hat{N}_1 = K_1 - a_{1,2} N_2$$

而在下面的条件下 $dN_2/N_2 dt=0$

$$\hat{N}_2 = K_2 - a_{2,1} N_1$$

在 N_s 上方的符号($\hat{}$)表明它们是平衡值。在没有种间竞争时($a_{1,2}=0$), \hat{N}_1 种群的平衡大小等于 K_1 , 是物种 1 可利用资源的一个测度。种间竞争将会借助于 $a_{1,2} \hat{N}_2$ 而降低物种 1 的有效环境容纳量,而 $a_{1,2} \hat{N}_2$ 作用的大小则与第 2 个物种的种群大小和竞争系数成正比(见图 19.8)。

总的说来,这些方程告诉我们当种间竞争系数($a_{1,2}$ 和 $a_{2,1}$)相对较小(特别是小于 1 时)和 \hat{N}_1 和 \hat{N}_2 都大于 0 时,最有可能实现共存。任何数量的物种都可以实现共存,只要这一标准能够满足所有物种。使竞争系数小于 1 的最简单方法是借助竞争者的资源再分配而部分共享资源。



登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs>, 利用人机对话讨论竞争以便更好地了解种间动态。

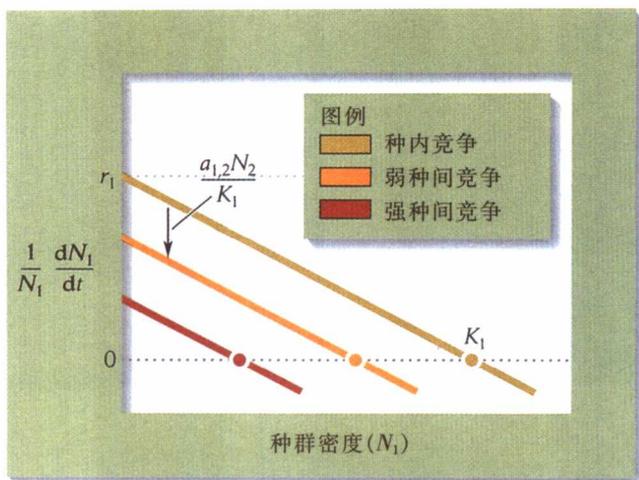


图 19.8 种间竞争把一个种群的平衡水平降低到环境容纳量以下。在纯种内竞争及强与弱种间竞争条件下物种 1 的每头增长率,它是自身种群密度(N_1)的函数



野外研究表明竞争 在自然界普遍存在

当我们把种群混合并注意跟踪它们之间的相互作用时就会在实验室内观察到竞争排除过程。但是在自然界中当竞争能力较差的一方消失时,竞争排除的证据也会随之丧失。在自然界中与实验室内实验最相似的情况是一些生物被人偶然地或有目的地引入一个地区,例如,为了根除杂草或防治害虫,同时把几种寄生物引入一个地区,在此情况下这些用于生物防治的物种一起被带入同一地点并利用同一资源。显然,在这些情况下竞争排除现象就出现了。

在加利福尼亚南部有几种寄生于介壳虫的小蜂曾被详细地研究过(图 19.9),介壳虫是柑橘园的害虫,对柑橘树危害极大。随着这些害虫对化学农药抗性的增加,农业生物学家越来越认识到利用拟寄生物和捕食性天敌防治害虫的重要性。

在为防治柑橘介壳虫而引入的很多种天敌中,属于 *Aphytis* 属的微小寄生蜂最成功,其中一种小蜂(*A. chrysomphali*)是偶然从地中海地区引入的,到 1900 年时已在当地定居(图 19.10)。尽管 *A. chrysomphali* 具有极大的增长潜力,但仍不能有效控制介壳虫,特别是在干燥的内陆山谷地带。因此作为一种控制因子又从中国南方引入了另一种近缘小蜂 *A. lingnanensis*。这种小

蜂在 10 年内数量迅速增加并取代了 *A. chrysomphali* (见图 10.10)。当把两种小蜂养育在实验室中时,发现 *A. lingnanensis* 具有更高的净生殖率,无论两种小蜂分开养育还是一起养育都是如此。

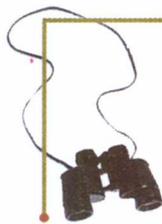
虽然在南加州的大部分地区 *A. lingnanensis* 已经取代了 *A. chrysomphali*,但在内陆山谷地带仍不能对介壳虫进行有效的生物防治(biological control),因为严寒的冬季大大降低了这种小蜂的种群数量。这种小蜂的幼虫在温度 $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($60\text{ }^{\circ}\text{F}$) 以下时就停止发育,而成虫则不能忍受 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($50\text{ }^{\circ}\text{F}$) 以下的低温。1957 年从印度北部和巴基斯坦又引进了第 3 种小蜂 *A. melinus*。其原产地冬季的温度在冰点以下,而夏季在 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上。正如我们所希望的那样,*A. melinus* 很快就散布到南加州的整个内陆山谷地带,那里的温度与这种小蜂的原产地很相似,但它并没有在气候较温和的沿岸地带定居。



图 19.9 加州红介壳虫的成虫和幼虫所产生的蜡质保护壳。(Jack Kelly Clark 摄,感谢 the University of California Statewide IPM Project)

生态学家在野外

森林阔叶草本植物 竞争的实验研究



很多实验研究已经证明了种间竞争对植物生长的抑制作用。植物生态学家 W. G. Smith 曾利用两种 *Desmodium* 属的金钱草做过这方面的研究,金钱草属于

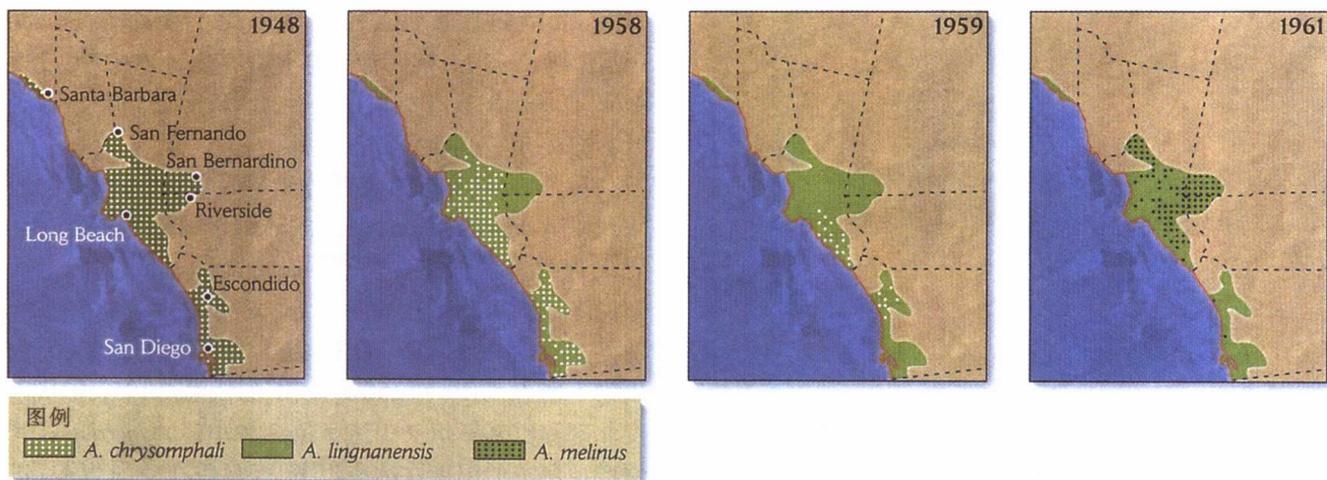


图 19.10 当引入新竞争者时就可能发生竞争排除。1948—1961 年寄生于柑橘介壳虫的 3 种小蜂属 (*Aphytis*) 分布的相继变化说明存在竞争排除现象 [引自 P. Debach and R. A. Sundby, *Hilgardia* 34: 105~166 (1963)]

小草本豆科植物,在美国中西部栎树林中很常见。在实验中他把两种金钱草 (*D. glutinosum* 和 *D. nudiflorum*) 的小植株分别种植在同种和异种大植株 10 cm 远的地方(代表种内和种间竞争实验)或种植在离 *Desmodium* 属任何其他物种植株至少 3 m 远的地方(作为对照),但所有植株周围都有原产地的非亲缘植物生长。以全部叶片(包括老叶和新叶)长度的总增长量作为生长指数。

实验结果(图 19.11)表明两种植物都是在没有另一

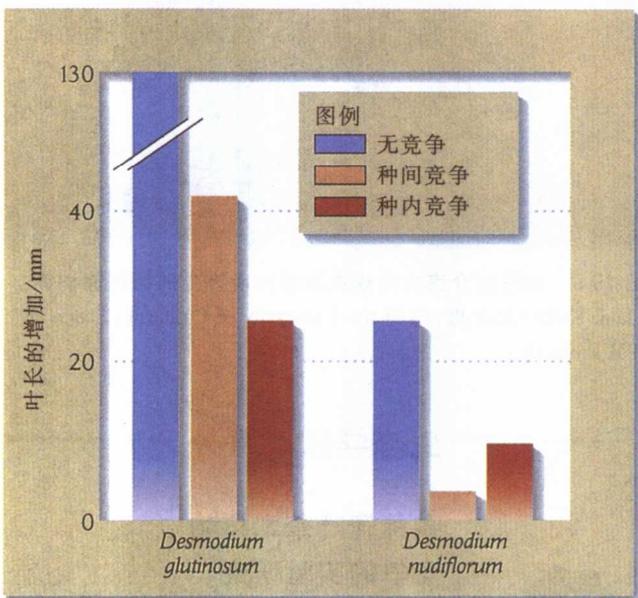


图 19.11 种间竞争可抑制植物生长。当把两种金钱草 (*Desmodium*) 种植在同种植株附近和远处,及异种植株附近和远处时的生长反应。在这种情况下, *D. glutinosum* 是优势竞争者 [引自 W. G. Smith, *Am. Midl. Nat.* 94: 99~107(1975)]

物种存在时生长得最好,但同样明显的是 *D. nudiflorum* 生长受到种间竞争的抑制比种内竞争大,而且它与 *D. glutinosum* 之间的种间竞争是不对称的,即 *G. glutinosum* 的影响力较强,而 *G. nudiflorum* 的影响力比较弱。



植物竞争在富养生境和贫养生境有所不同

几位生态学家曾指出植物竞争的结果取决于土壤的营养水平。植物生态学家 P. J. Grubb 和 David Tilman 提出一个假说,在资源较贫乏地区竞争更为激烈,而在营养水平高的地方,植物种群受到的限制较小,因而竞争较弱。持相反观点的 J. P. Grime 和 Paul Keddy 则认为,水和无机营养物缺乏将会限制植物种群,使其植株间的间隔较远,因而几乎不存在对光的竞争。Grubb-Tilman 假说和 Grime-Keddy 假说之间的差异在于对地下和地上资源竞争的相对重要性的认识,地下是竞争营养物而地上是竞争阳光。

区分这两种假说的一种方法是分别在高生产力和低生产力环境中进行竞争实验。其结果常常决定于所选用的实验物种和实验设计方法。例如,在以色列用一年生的沙漠植物针茅 (*Stipa capensis*) 所做的实验表明:当采用地上生物量作为衡量标准时,竞争强度随着资源可得性的增加而增加(图 19.12)。生产力的变化与土壤含水量的变化相关,在 2 年的实验研究期间土壤含水量不同,而且每年都对土壤含水量进行调控。水分

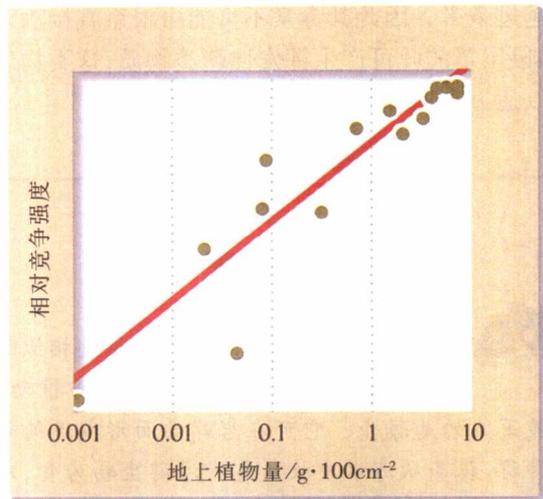


图 19.12 竞争强度可能随资源可得性而增加。一年生沙漠植物针茅与其他几种植物的种间竞争强度随着生境生产力的提高而增加。生产力的差异用生物量表示,这种差异是不同供水量引起的〔引自 R. Kadmon, *J. Ecol.* 83: 253~262(1995)〕

不足时,植株生长矮小,彼此互不干扰。显然,此时竞争主要发生在地上部分。此实验是用一年生植物进行的,开始于种子萌发,生长并于当年死亡。水分不足阻止了植株生长得过大,这样可避免其根系互相竞争土壤中有限的水分和营养物。

在明尼苏达草原生境用3种草本植物进行的另一项研究获得了不同的结果。研究人员施用硝酸铵肥建立了低、中、高3种生产力样地,各样地之间的地上生物量只有2~3倍的差异,而不像在以色列进行的研究那样差异可达到几个数量级。在整个营养梯度上,竞争强度的变化不是很大。研究者认为,在贫营养样地地下竞争比较强,而在富营养样地地上竞争比较强。

我们为什么要进行这样的研究呢?竞争显然是普遍存在的,但竞争的表现形式却与我们选为研究对象的物种和生境有极强的依赖性。



通过利用共占资源或 直接干扰而引起竞争

迄今我们已看到的实例中,个体之间都是通过对共占资源的相互影响而进行间接竞争的,这种竞争就叫利用性竞争(*exploitation competition*)(图 19.13)。当消费者能从独占并保卫资源中获得好处时,竞争者就

会通过各种对抗行为发生直接的相互作用,这种行为就叫干扰性竞争(*interference competition*)。蜂鸟常常从开花的灌木丛中把其他蜂鸟驱赶走,有壳海绵在扩展其在岩石表面所占有的空间时常常使用有毒物质攻击其他种类的海绵。很多灌木都能往土壤中释放有毒化合物来抑制竞争者的生长。甚至细菌也彼此进行化学战以打破其相互竞争的平衡。

异种相克现象

在陆生植物中经常报道有化学竞争或异种相克现象(*allelopathy*),这种现象可以有多种不同的表现形式。最常见的一种干扰性竞争是能引起伤害的有毒物质直接作用于其他个体。澳大利亚富含油脂的桉树可促使枯枝落叶频频发生火烧,致使竞争树种的幼苗被烧死(图 19.14)。

在南加利福尼亚的灌丛地带几种鼠尾草属(*Salvia*)的植物可利用化学物质抑制其他植物的生长。因此在鼠尾草丛周围通常是裸地,它把鼠尾草与相邻的其他草本植物生长区隔离开来(图 19.15)。当进行长期观察时,就会看到鼠尾草扩展到其他草本植物生长区,但由于鼠尾草的根系只能伸展到裸地条带的边缘,

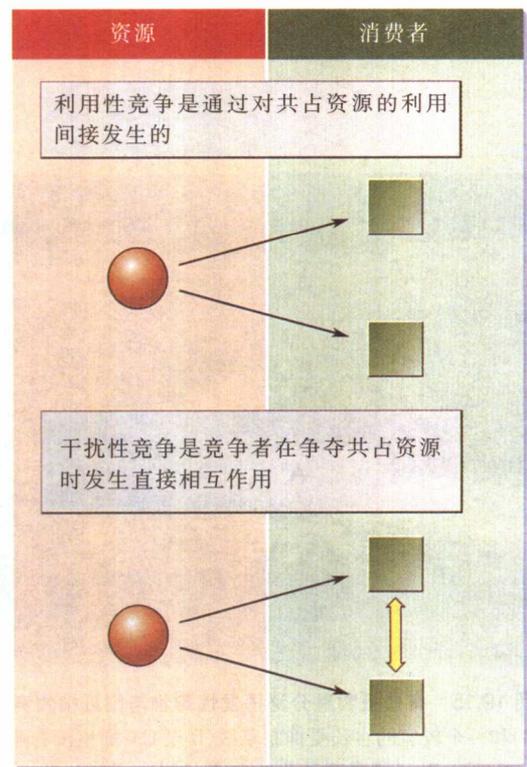


图 19.13 个体可直接或间接竞争资源

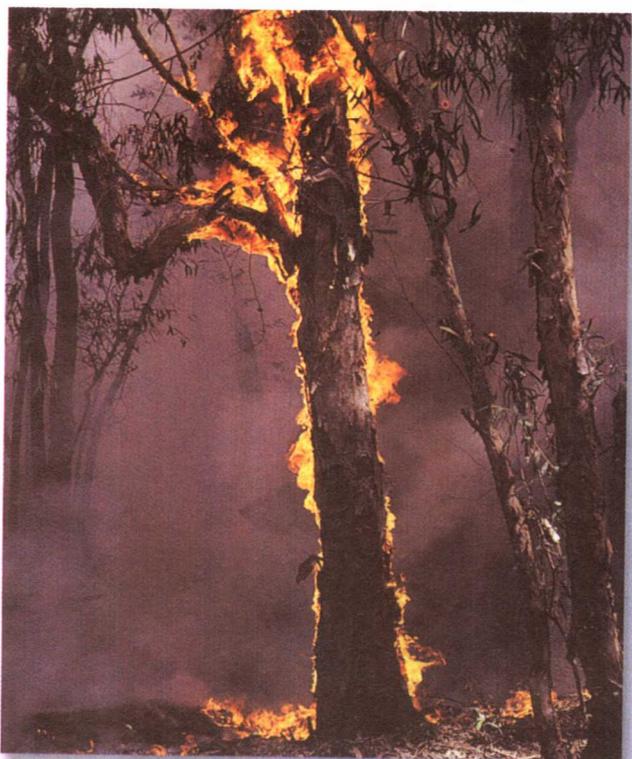


图 19.14 有些植物利用化学手段进行竞争。澳大利亚桉树的枯枝落叶和树皮含有大量油脂可促使发生火烧，火烧能杀死与其竞争的树种的实生苗，但桉树本身不会受害(R. E. Ricklefs 摄)

不能越过条带，因此其毒素不可能由根系直接输入土壤中。鼠尾草的叶可产生挥发性萜类物质，这类物质显然可以通过大气直接伤害附近的植物。

生态学家在野外

藤壶竞争空间



在竞争空间资源上与植物最相似的动物就是固着在海岸岩石上的无脊椎动物，其中最著名的是藤壶，它可在岩岸表面形成连续而密集的种群。藤壶从海水中收集各种浮游生物为食，对藤壶来说，食物资源是无限的，因为它们的取食并不能减少海水中数量极多的浮游生物。相反，很多地区的藤壶种群是受着空间资源的限制，因为它们必须找到定居地并进行生长。

Santa Barbara 加州大学的 Joseph Connell 在苏格兰岩岸潮间带对两种藤壶进行了一系列经典实验。其中一种藤壶 *Chthamalus stellatus* 与另一种藤壶 *Balanus balanoides* 相比，分布在潮间带的更高处，而且更偏于两种藤壶分布区的北部。虽然两种藤壶新定居幼体在潮间带的垂直分布重叠范围较宽，但其成体的垂直分布界限还是可以明确地划分出来(图 19.16)。

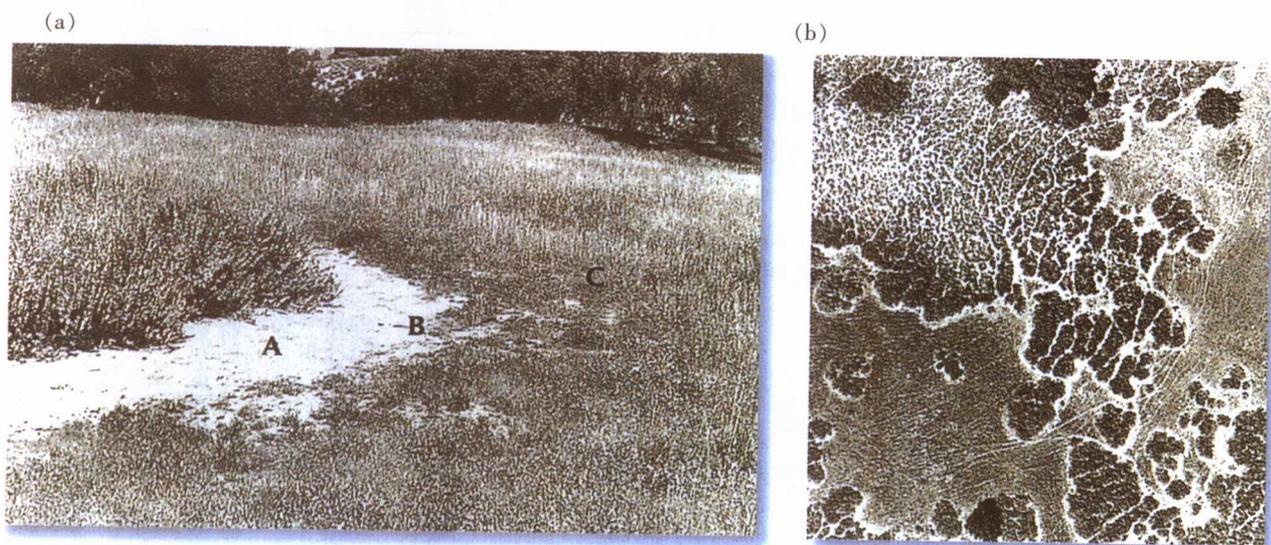


图 19.15 有些植物靠分泌挥发性毒物与附近植物竞争。(a)鼠尾草丛边缘的裸斑，包括一条 2 m 宽无植物生长的条带(A 至 B)和一个较宽的生长受抑制草区(B 至 C)，那里没有燕麦和雀麦草，它们与其他植物只生长在 C 右侧未受影响的草地上；(b)从空中可以看到鼠尾草和北美艾灌丛侵入了加州 Santa Ynez 谷地的一年生草原〔感谢 C. H. Muller, 引自 C. H. Muller, *Bull. Torrey Bot. Club* 93: 332~351(1996)〕



图 19.16 一些营固着生活的动物对空间的竞争。在苏格兰岩岸潮间带的两种藤壶 *Balanus balanoides* 和 *Chthamalus stellatus* 的分布因干扰性竞争以及自然因素而有所不同 [引自 J. H. Connell, *Ecology* 42: 710~723(1961) and *Ecol. Monogr.* 31: 61~104(1961)]

Connell 指出: *Chthamalus* 之所以只能生活在潮间带 *Balanus* 上方并不是因为它的生理忍受限度, 而是因为种间竞争。当 Connell 把 *Balanus* 从潮间带岩石表面清除掉时, *Chthamalus* 也能在潮间带下部大量生长。两种藤壶直接进行空间竞争。*Balanus* 的壳比较重, 而且生长比 *Chthamalus* 快, 随着个体的扩展, *Balanus* 的外壳会缓缓地挤到 *Chthamalus* 外壳的下面并从侧面把竞争对手撬离岩石! *Chthamalus* 可以生活在潮间带的上部, 因为与 *Balanus* 相比它更能忍受干燥。在潮间带上部没有 *Chthamalus* 定居时, *Balanus* 也不能侵入。

网上
更多

竞争的不对称性。*Balanus* 和 *Chthamalus* 之间的不对称反映着竞争能力与对胁迫条件忍耐性之间的一种基本权衡。这种权衡在自然系统中是普遍存在的。

陆生动物之间的竞争

藤壶之间的竞争是由于身体的直接干扰而不是由于共享食物或其他资源的消耗。可移动的动物可以借助于与敌对个体的意外遭遇表现出类似的干扰竞争。例如, 在落基山脉诸州的一些地区共同生活着两种田鼠属 (*Microtus*) 鼠类。在蒙大拿西部, 草地田鼠 (*M. pennsylvanicus*) 通常生活在周围有池塘和沟渠的潮湿环境。而山地田鼠 (*M. montanus*) 只生活在干燥环境中。如果把草地田鼠从潮湿环境中移走, 其周围干燥环境中的山地田鼠就会

进入那里。同样, 如果把山地田鼠从它独占的干燥环境中移走, 草地田鼠就会出现在那里。可见在正常情况下, 每一种田鼠都会通过攻击行为把另一种田鼠从它偏爱的环境中排除出去。

虽然在物种内部经常发生领域保卫和社会攻击现象, 但这种现象在物种之间并不常见。种间竞争的发生大都与资源的开拓和利用有关。由于利用性竞争对竞争双方的影响是间接的, 虽然这种影响能够造成不同物种个体存活和生殖的差异, 但却很难觉察出来。

在得克萨斯州的大本德国家公园, 刺蜥 (*Sceloporus merriami*) 和树蜥 (*Urosaurus ornatus*) 显然是在竞争共享的食物资源, 两种蜥蜴都在裸露的巨大岩石表面觅食昆虫。当把刺蜥从实验区移走时, 树蜥的数量会在 4 年实验期的 2 年中比对照区的数量增加 (图 19.17)。相反, 当把树蜥移走时, 并不能使刺蜥种群的数量增加。刺蜥对照种群和实验种群的数量波动同降雨量密切相关 (1975 和 1977 是干旱年), 这表明自然因素可能是刺蜥种群的更重要限制因素, 而竞争对树蜥种群的影响更大, 这种情况使我们回想起了 *Balanus* 和 *Chthamalus* 在潮间带的相对生态位置。

远缘物种之间的竞争

达尔文强调, 在近缘物种或生物之间的竞争应当最激烈, 他在《物种起源》一书中曾写道“同属物种通常在习性和结构上具有一定的相似性 (虽然绝不是一成

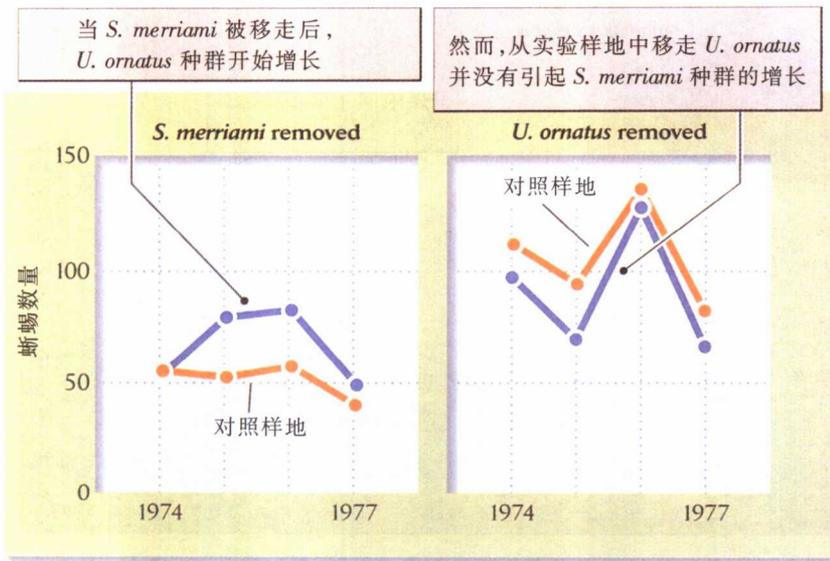


图 19.17 利用性竞争对两个物种的影响不均等。图显示了样地内两种蜥蜴种群的数量(每公顷个体数)。一类样地中移走了另一物种,另一类样地是两种蜥蜴共存的对照样地〔引自 A. E. Dunham, *Ecol. Monogr.* 50: 309~330(1980)〕

不变的),因此同属物种之间的生存斗争一般说来要比异种之间的生存斗争更为激烈”,达尔文的推论是,形态结构的相似性意味着生态需求的相似性,尤其是在资源的消费方面。

虽然通常是这样,但也有不少实例表明远缘生物也可利用同一资源。藤壶和贻贝,以及藻类、海绵、苔藓动物、被囊动物和其他一些生物都要在潮间带占有一席之地,并通过抢先占领和过量生长而彼此进行竞争。而鱼类和水鸟则共同依赖水生无脊椎动物为生。在亚南极水域大量存在的磷虾(*Euphausia superba*)和类虾甲壳动物(图 19.18)养活着各种大型海洋动物,包括鱼、乌贼、潜水鸟、海豹和鲸。近期南海海豹和企鹅种群数量的增加与鲸类竞争的下降有关,商业捕鲸曾杀死了大量的鲸。在陆地环境中,蜘蛛、步行甲、蝶螈和鸟类都以森林枯枝落叶层中的无脊椎动物为食。在荒漠生态系统中,鸟类和蜥蜴所吃的很多昆虫种类都相同,而蚂蚁、啮齿动物和鸟类所吃的种子很多也都属于同一树种。这些实例说明,在远缘甚至毫无亲缘关系的生物之间也可能存在强烈的竞争。



竞争结果可能受捕食者影响

据达尔文记载,放牧可保持草原植物的极多样性,在没有植食动物的情况下,优势竞争者就会快速生

长并把其他植物排挤掉。在实验中如果去除笠贝、腹足类和海胆对海洋藻类群落的植食压力也会出现类似的结果。这些研究表明,捕食通过影响所食物种之间竞争的结果而对塑造生物群系的结构有重要作用。

华盛顿大学的生态学家 Robert Paine 是通过实验证实这一点的最早研究者之一。在华盛顿州裸露的岩岸栖息着多种藤壶、贻贝、笠贝和石鳖(一种植食性软体动物)。所有这些动物都是海星(*Pisaster*)的猎物(图 19.19)。Paine 从宽 8 m 垂直高 2 m 的一个研究区域内

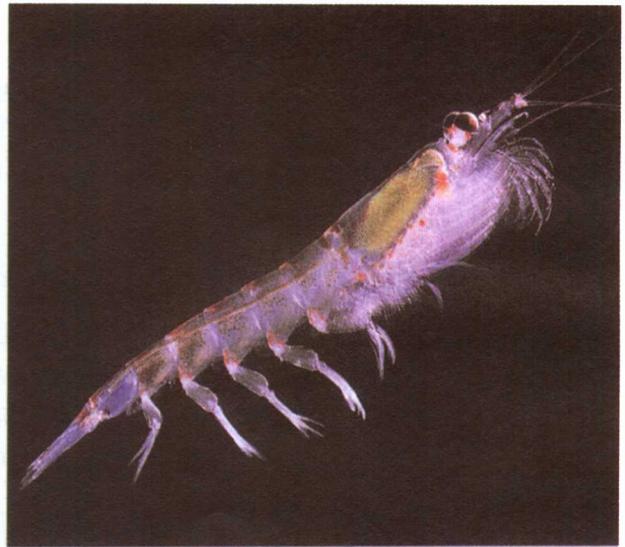


图 19.18 共同的食物资源使远缘生物发生竞争。在南极海域磷虾为各种海洋动物提供着食物(感谢 Uwe Kils 博士)

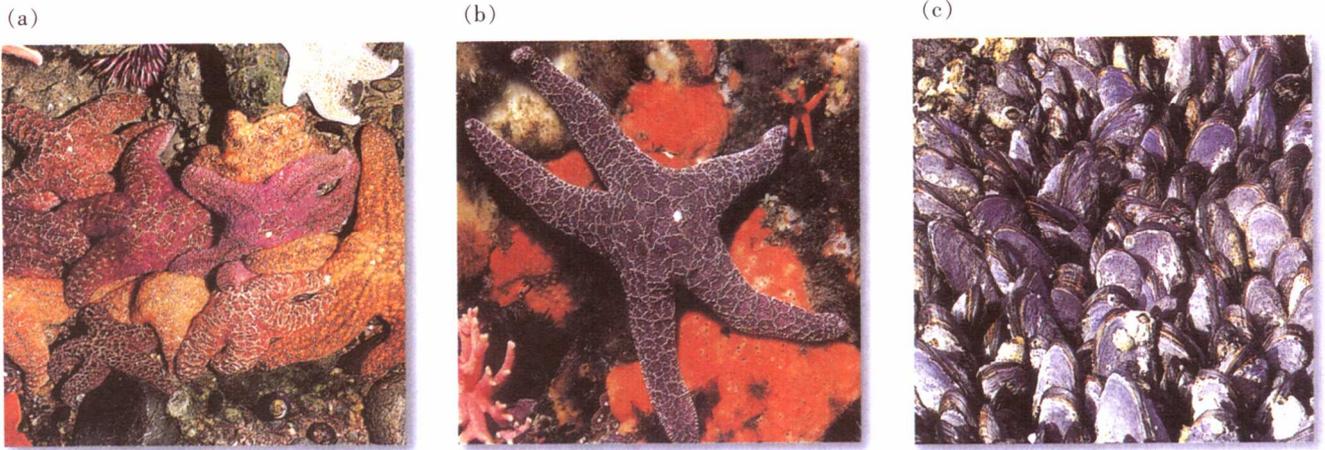


图 19.19 在无捕食者时,一些竞争者就会占有优势。(a)海星(*Pisaster*)聚集在华盛顿奥林匹克半岛海岸的低潮处,海星;(b)是贻贝(c)的重要捕食者 [照片(a) Ken Lucas 摄/Visuals Unlimited; (b)Deniel W. Gotshall 摄/Visuals Unlimited; (c) Francis & Donna Caldwell 摄/Visuals Unlimited]

把海星移走,而相邻同等面积的一个区域保持不受干扰的自然状态。

海星被移走后,实验样地内海星猎物物种数量迅速减少,从实验开始时的 15 种减少到实验结束时的 8 种。实验区物种多样性下降是因为藤壶和贻贝种群的增长排挤了很多其他物种。Paine 的结论是:海星通过限制藤壶和贻贝种群而保持区域内的物种多样性,藤壶和贻贝在没有捕食者存在时是优势竞争者。

物供应就会增加,因而其存活和生长状况很快便能得到改善,而剩余的锄足蟾和蟾蜍蝌蚪也同样会有所增长。

生态学家在野外

无尾两栖类群落中的捕食和竞争

在人工池塘中进行的研究表明,捕食者可以逆转无尾两栖类(蛙和蟾蜍)蝌蚪间的竞争结果。Rutgers 大学的 Peter Morin 进行的一项实验中,在一些池塘内放入了 200 头锄足蟾(*Scaphiopus holbrookii*)、300 头雨蛙(*Hyla crucifer*)和 300 头蟾蜍(*Bufo terrestris*)的初孵蝌蚪。同时每个池塘还放入 0、2、4 或 8 条捕食者水螅(*Notophthalmus viridescens*)。

在没有水螅捕食的情况下,锄足蟾属(*Scaphiopus*)的蝌蚪生长很快,存活率也高,它与较小的蟾蜍属(*Bufo*)蝌蚪一起是池塘中的优势种;雨蛙蝌蚪几乎完全被竞争排除(图 19.20)。但水螅显然更喜食蟾蜍的蝌蚪,而且在捕食者数量较多时,锄足蟾和蟾蜍的存活率明显下降。随着每个池塘蟾蜍蝌蚪数量的减少,雨蛙蝌蚪的食

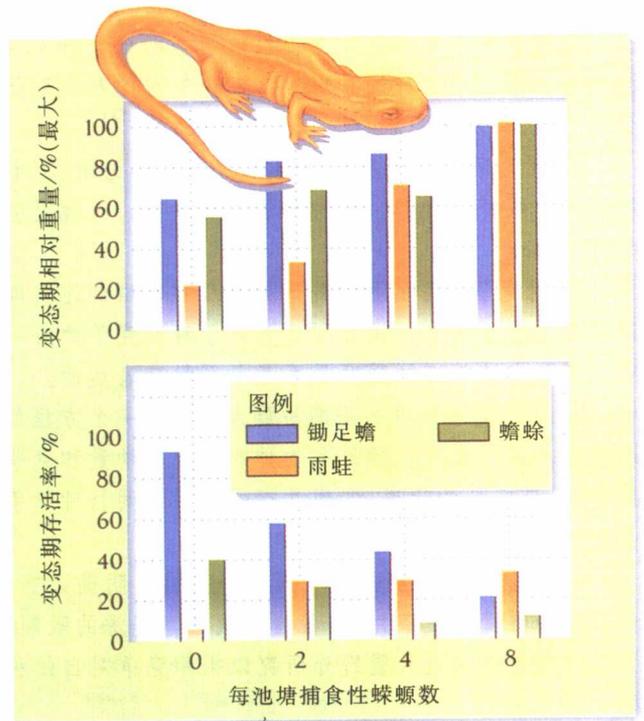


图 19.20 捕食者可影响猎物物种之间的竞争结果。在人工池塘中捕食者对 3 种无尾两栖类的生长(以变态时的体重计)和存活有很大影响 [引自 P. J. Morin, *Science* 212: 1 284~1 286(1981)]

总 结

1. 竞争是两个或更多消费者对资源的利用或争夺。属于同一物种个体之间的这种相互关系就称为种内竞争,而属于不同物种的则称为种间竞争。

2. 资源是可以被消费的任何因素,其增加可促进种群增长,因此,光、食物、水、矿质营养物和空间都是资源,而温度、盐度和其他这样的条件则不是资源。

3. 资源可以被分为不可再生资源(空间)或可再生资源(光和食物),后者又可根据消费者对资源供应的影响而区分为:没有影响的、有直接影响的或通过其他消费者而产生间接影响的3类。

4. 全部消费的资源中只有一种或少数几种对消费者种群的增长构成限制。这些限制性资源通常都是那些相对于需求来说供应量最少的资源。这一原理就是利比希最低量法则。

5. 当有另一个种群加入或移走后,竞争可依据另一个物种种群大小的变化作出推论。当两个物种竞争激烈时,第一个物种的种群对第二个物种的种群数量变化很敏感,反之也一样。

6. 理论研究和实验研究得出的一般结论是:当利用同一有限资源时两个物种不能实现共存,这就是竞争排除原理。

7. 对竞争所作的数学处理是建立在种群的逻辑斯蒂增长方程基础上,该方程又补充了种间竞争效应一项。模型中该效应的强度是用竞争系数来表达的。

8. 两个竞争物种的平衡种群大小可用一个方程加以描述,该方程将包括每个物种的环境容纳量和竞争系数。用最概括的话说,实现共存的条件是两物种竞争系数的乘积小于1。

9. 实验室内的实验为种间竞争提供了明确证据,但自然种群受自然条件、消费者以及共享资源的限制。生态学家也曾做过大量野外研究以揭示竞争对自然种群大小的影响。

10. 在各种种内、种间竞争条件下用植物所作的移植实验说明高生产力和低生产力两种生境在竞争机制上存在差异。

11. 当个体通过影响共享资源而进行竞争时,就叫

利用性竞争或间接竞争;但当它们保卫资源并互相敌对时,其行为就称为干扰性竞争或直接竞争。

12. 很多植物都可生产损害其他物种个体生长和存活的挥发性物质而进行直接竞争,这种机制就叫异种相克。

13. 用潮间带无脊椎动物(如藤壶、贻贝和有壳海绵)所作的移走实验说明,在这些填补空间的动物之间存在着强烈的竞争。竞争排除是通过身体的直接相互作用完成的。

14. 当把一种动物移走,另一种动物便能迅速侵入其栖息地的事实说明,直接的干扰性竞争依赖于侵犯行为。

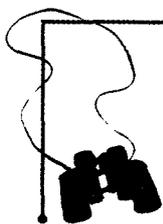
15. 一些研究令人信服地证实了利用性竞争的存在。在这些研究中,移走竞争者后,资源水平就会发生适当的变化并伴随着一个物种的种群统计学反应。

16. 如果捕食者有选择地猎食优势竞争者,就会改变竞争的结果。这一行为能使更多猎物物种实现共存,因而能增加猎物营养级的多样性。

生态学实践

检验你的知识

不对称竞争



在野外所进行的实验表明,很多物种都能对第二个物种的加入或移走作出反应,但第二个物种却对第一个物种的类似操作没有反应,因为它对两个物种的影响是不相等的,故称为不对称竞争(asymmetric competition)。根据98个物种对之间相互作用的调查,总共有44例没有反应,有21例有相互反应,有33例只有其中一个物种有反应。总之在大部分物种对的相互作用中,不对称竞争要比相互有负竞争效应的更为常见。

由于两物种之间基本生态关系不平衡,因此竞争中的不对称性必然要发生。优势竞争者(即竞争中的胜者)几乎总是更强地受到某些其他因素限制,如环境压力或捕食者。在本章前面所提到的藤壶实例中,在苏格兰岩岸潮间带的下部,*Balanus*可以有效地战胜*Chthamalus*,但它缺乏对干燥的生理耐受性,这就使得*Chthamalus*能够出现在海岸线的较高处。当把*Balanus*从海岸线的较低处移走时,*Chthamalus*就能够在那里立足,这说明*Balanus*对*Chthamalus*有很强影响,但

当把 *Chthamalus* 从海岸线的较高处和较干燥处移走时, *Balanus* 并不能在那里定居。

寄生可能是产生不对称竞争的另一种因素。在斯普林菲尔德市西南密苏里州大学的 D. S. Maskimowich 和 A. Mathis 最近研究了寄生物对蝾螈竞争领域和食物资源能力的影响, 他们特别研究了外寄生恙螨 (*Hannemenia eltoni*) 对无肺蝾螈 (*Plethodon*) 的攻击和寻觅行为。在最初的实验中, 对寄生物很多和寄生物很少的雄蝾螈的领域性进行了比较。在另一个实验中测定了有无寄生物对雌蝾螈觅食行为的影响, 主要测定雌蝾螈对熟悉猎物(果蝇)和新猎物(白蚁)所作出的反应。结果发现, 被寄生的雌蝾螈在捕获这两种猎物时, 明显地要花费更长时间, 而未被寄生的雌蝾螈对这两种猎物的取食量都更多。结果表明: 适量寄生物对竞争相互作用的影响对自然种群中个体适合度可能有重要意义。当两个物种生有不同的寄生物时, 一种毒性极强的寄生物对寄主物种竞争能力的抑制作用将会导致两物种间发生不对称竞争。

检验你的知识

1. 竞争平衡的知识对我们管理以前所未有的速度侵入的非本地物种的能力有什么影响?
2. 查看表 19.1, 未被寄生和被寄生雌蝾螈在取食熟悉猎物所花费的时间有什么差别? 未被寄生和被寄生雌蝾螈捕获新猎物时所花费的时间有何差别? 你如何解释被寄生和未被寄生雌蝾螈在捕获果蝇时花费时间的不同?

表 19.1 寄生和未寄生雌蝾螈对果蝇 (*Drosophila*) 和白蚁 (*Reticulitermes*) 的反应 (以捕获所花费的时间秒计算)

	被寄生的	未被寄生的
果蝇 (<i>Drosophila</i>)	180	100
白蚁 (<i>Reticulitermes</i>)	115	85

网上
更多

3. 登陆 www.whfreeman.com/ricklefs 网上的 Practicing Ecology, 访问 McGill 大学的 World of Parasites 网页。点击地图查看南美的寄生物物种名录, 哪种寄生物最流行? 它能传播什么疾病?



推荐读物

- Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710~723.
- Connor, E. F., and D. Simberloff. 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *American Scientist* 74:155~162.
- Goldberg, D. E., and A. M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *American Naturalist* 139: 771~801.
- Grace, J. B., and D. Tilman (eds.). 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, CA.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1 292~1 297.
- Inchausti, P. 1995. Competition between perennial grasses in a Neotropical savanna: The effects of fire and of hydric-nutritional stress. *Journal of Ecology* 83: 231~243.
- Kadmon, R. 1995. Plant competition along soil moisture gradients: A field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal of Ecology* 83: 253~262.
- Keddy, P. 1989. *Competition*. Chapman and Hall, London.
- Maksimowich, D. S., and A. Mathis. 2000. Parasitized salamanders are inferior competitors for territories and food resources. *Ethology* 106: 319~329.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93~120.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240~285.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wilson, S. D., and D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599~611.

(尚玉昌 译)

第 20 章

协同进化 和互惠共生



颌颞物是在彼此反应中形成的

植物 - 病原物系统的协同进化揭示了基因型与基因型的相互作用

消费者和资源可以达到进化平衡

竞争能力显示出遗传变异和对选择的反应

竞争种群的特性通过性状替换而发生趋异

互惠共生生物具有互补功能

协同进化是种群之间的相互进化反应



自 1859 年在维多利亚的一个大牧场释放了几对兔子不久,野兔便成了澳大利亚的一种主要害兽。野兔种群增长极快,几年之内牧场主便不得不修建防兔栅栏、组织猎兔队,试图控制野兔的数量,但

这一切都徒劳无功,最终有上亿只野兔广泛分布到了澳洲大陆的大部分地区,它们到处破坏牧场,威胁羊毛生产。澳大利亚政府试图用毒杀、捕食者捕食和其他防治手段控制其数量但都没有成功。

在做了大量研究之后,解决野兔问题的答案似乎是在其近亲南美兔种群中发现的一种黏液瘤病毒(与天花病毒近缘)。这种病毒可引发小的局部纤维瘤(一种皮肤纤维癌),它对南美兔的影响不大,但野兔被这种病毒感染后就会很快死于黏液瘤病。

1950 年,黏液瘤病毒被局部引入维多利亚,于是在野兔中爆发了黏液瘤病并很快散布开来。病毒的主要传播者是蚊子,它叮咬病兔受染的皮肤区并把病毒带在自己的口器上。病毒第一次流行杀死了 99.8% 的感染兔,把野兔种群降到极低水平。但在下一个黏液瘤病的感染季节(与蚊虫发生季节一致)只杀死剩余野兔种群的 90%。第 3 次流行病爆发时只有 40%~60% 病兔死亡,野兔种群又开始增长。

因野兔和病毒种群两者的进化反应引起兔黏液瘤病毒致病力下降。在病毒引入之前,一些野兔已经有了一定的遗传抗病因子,虽然此前没有刺激这些抗病因子增加的因素,它们却受到黏液瘤流行病的强烈选择,直到存活种群大部分都由抗性个体组成(图 20.1)。同时致病力较弱的病毒品系逐渐占优势,因为它们不能很快地杀死寄主,因而更容易在新寄主中得到散布(蚊虫只叮咬活兔)。

任其发展下去,野兔-病毒系统就可能达到一种平衡状态,只表现为一种无危险的地方流行病,就像从中分离出黏液瘤病毒的南美兔种群那样。但是,有害生物管理专家有意不让这种平衡得

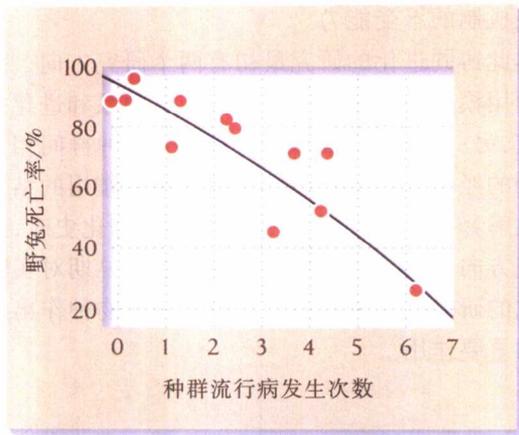


图 20.1 彼此相互作用的种群在相互反应中进化。澳大利亚的野兔对引入的黏液瘤病毒的易感性在第一次流行病发生后下降〔引自 F. Fenner and F. N. Ratcliffe, *Myxomatosis*, Cambridge University Press, London(1981)〕

以实现并维持黏液瘤病毒作为一种生物防治手段的有效性，而做到这一点则需寻找野兔尚未对其产生免疫性的病毒新品系。

致病力较弱的黏液瘤病毒品系如果不是在单个兔体内，而是在作为一个整体的野兔种群内具有较高增长率。这种情况与高度传染性的疾病不同，后者是直接通过大气或水传播。这些病原体（其传播不依赖于寄主）常常具有很高的毒性并能导致寄主衰弱甚至死亡。与此相似的是，大多数捕食者不依赖第三方去寻找猎物，与其说是朝着抑制和忍受的良性平衡方向进化，还不如说是捕食者和猎物总是处于一种固定强度的进化军备竞赛中，进行竞赛的结果则要看哪个种群在进化上占有优势。

当两个或更多物种的种群相互作用时，每个物种都会发生改变，以便对影响自身进化适合度的另一物种的一些特征作出反应，这个过程就被称为协同进化(coevolution)。消费者种群、资源和竞争者所选择的通常是那些能改变其相互作用的对方特征。植物和动物可利用各种形态结构和行为获得食物，同时避开被捕食或被寄生。这种多样性大都是自然选择作用于植物和动物获取资源和逃避捕食方式的结果。白天蛾类翅的斑纹可使其与停栖背景极好地混为一体，以便躲过大多数捕食者的注意。而花朵则

靠醒目的颜色和发出香味吸引昆虫和鸟类为它们传粉。

导致这些适应的因素大都是生物因素，其效应与环境中物理因素的作用方式有两点不同。首先，生物因素可激发双方特征的相互进化反应。通过自然选择与进化，捕食者塑造了猎物逃避的适应性，而其自身对追逐和捕获猎物的适应性也是对猎物特性作出的反应。例如：捕食者通过捕获那些最容易找到和最容易捕捉的猎物而使余下的猎物变得更加隐蔽和跑得更快。这些猎物通过生殖将其保护色和快速奔跑能力传给未来世代。其结果是，今日捕食者的后代将会以越来越低的效率利用今日存活猎物的后代。但与此同时，捕食者也通过进化变得更容易捕到猎物。与此形成对照的是，生物对自然环境变化作出的适应性反应却不会影响环境本身。其次，生物因素促进适应的多样性而不是促进适应的相似性。生物对生物因素作出的反应常常趋于特化，追捕罕有的猎物种类，力求回避独一无二的捕食者和病原物组合，致力于与其他物种之间的互利安排。但是对环境中相似的自然压力作出反应时，很多生物都会进化产生相似的适应。在很多荒漠植物中我们已经看到了这种趋同现象(convergence)，这些植物的叶为了最大限度地减轻热胁迫和失水而变得小或细裂（见第5章）。

从最广泛的意义上说，协同进化是指每一个物种都能影响与其相互作用的所有其他物种的进化。但实际上协同进化常常局限用于如下场合，即一个物种产生适应是专门针对另一物种的适应作出的反应，而后一物种也对它们之间的相互作用作出进化反应。在这个意义上，协同进化一词应局限于两个相互作用种群之间的相互进化。生态学家确切地鉴定这种协同进化是有一定困难的，正如下面的一个实例所表明的那样。

鬣狗生有颚及与其相连的肌肉，其颚强大得足以把猎物的骨骼咬碎，这些结构显然是对取食猎物的适应。但鬣狗强大的颚并不能被看成是协同进化的一个实例，因为羚羊骨骼的特性不是为了抵制鬣狗或其他动物捕食而进化来的，因为到鬣狗已经开始进餐时，骨骼的结构对羚羊的存活已经没有什么意义了。相反，当植食动物通过进化对食料植物产生的专门用于对付自己的有毒物质具有了解毒能力时，协同进化严格定义所需要的条件才更有可能得到满足。

本章我们将要探讨捕食者及其猎物之间、竞争者

之间和互惠组合内部相互作用的一些进化反应结果。当两物种之间的协同进化关系是一种拮抗关系时,如捕食者与猎物之间或寄生物与寄主之间,物种处于进化斗争之中,每个物种都会靠牺牲另一物种的利益来增加自身适合度。这样的斗争可能会导致进化上的对峙局面,在这种局面下,两物种在彼此作出反应中不断进化,而它们相互作用最终结果可能是达到一种稳定状态。另外,当对抗者之一的进化速度不够快时,它就可能趋于灭绝。与此相反的是,互惠共生者之间的协同进化则有可能导致互补适应的稳定安排,这种互补适应可促进它们的相互作用。



颌颌物是在彼此反应中形成的

协同进化一词是 Charles Mode 于 1958 年在 *Evolution* 杂志上发表的一篇文章中创造的。Mode 非常关注农作物与其真菌病原物(特别是锈菌)之间的关系,它们每年可造成数百万美元的农作物损失。他提出一个寄主和病原物连续进化的模型,是对彼此进化变化作出的反应。Mode 假定病原物的致病力和寄主的抗性都受一个单一显性基因控制(分别为 V 和 R),而且不论是致病力还是抗性都会给各自生物造成一定的消耗,因此,寄主和病原物的适合度都将依对方基因型而定。在这种情况下,致病力基因和抗性基因频率都会随时间发生波动,就像是捕食者-猎物种群周期那样。

因此 Mode 的模型将会运作如下:当寄主变得易感病时(基因型为 rr),选择就会有利于致病力强的病原物(基因型为 VV 或 Vr),然而致病力强的病原物导致对寄主抗性的选择(基因型为 RR 或 Rr)。当寄主抗性强时,选择就会有利于致病力弱或不致病的病原物,因为提高致病力对病原物是一种消耗。每一种生物对另一种生物的这些反应会形成一定形式的连续周期波动。

1964 年,斯坦福大学的副教授 Paul Ehrlich 和 Peter Raven 也在 *Evolution* 杂志上发表了一篇文章,把协同进化置于更广泛的生态背景下,使这一名词得到极大普及。Ehrlich 和 Raven 注意到,近缘蝶类常以近缘寄主植物为食,例如:热带纯蛱蝶属(*Heliconius*)蝶类几乎完全以西番莲属(*Passiflora*)植物为食(图 20.2)。这种密切关系表明蝶类及其寄主植物已经有很长一段共同进化史,这无疑包括蝶类对其食料植物特

定防卫机制的忍受能力。

因此协同进化的研究最初有两个研究方向,一方面是利用模拟模型致力于种群间相互关系和进化机制的研究,另一方面是 Ehrlich 和 Raven 对种群间相互关系格局的经验式观察,并作为进化相互作用的结果对其作出解释。最近,在分析一些特征的进化史时,这两种研究方向已经找到了共同依据。然而早期对实验种群进化的研究已经表明一个物种对另一物种作出进化反应的重要作用。

(a)



(b)



图 20.2 一些捕食者-猎物关系的分类学专一性表明存在一个长期的进化史。纯蛱蝶幼虫(a, *Heliconius*)只取食西番莲(b, *Passiflora*) [照片(a)感谢 Andy McGregor 提供, (b) Ray Coleman 摄/Photo Researchers]

生态学家在野外

拟寄生物-寄主系统进化的研究

在 20 世纪 60 年代进行的一系列实验研究中,康奈尔大学的 David Pimentel 及其同事探索

了寄主-拟寄生物的进化关系。他们选择的寄主是家蝇蛹,而拟寄生物是一种小蜂(*Nasonia vitripennis*)(图 20.3)。在一个种群饲养笼中(图 20.4 左),小蜂(*Nasonia*)可寄生于家蝇种群,而后者则靠不断补充未被寄生的蛹而保持固定数量。任何未被小蜂寄生的蝇蛹都要从饲养笼中拿出,使提供给小蜂的寄主都是在进化上从未成为实验对象的。在第二个种群饲养笼中(图 20.4 右),寄主蝇的数量保持不变,但由于羽化出的成蝇被留在了笼内,所以种群可以通过进化对寄生物小蜂产生抗性。该种群笼要维持大约 3 年时间,以便有足够时间发生进化性改变。

在整个实验期间,在寄主有进化反应的饲养笼中,小蜂的生殖率从每雌产 135 个后代下降到 39 个,而寿命则从 7d 减少到 4d,其平均种群大小也有所下降(在寄主有进化的笼中小蜂有 1 900 头,而在寄主无进化的笼中小蜂有 3 700 头)。此外,在寄主无进化的笼中小蜂种群大小更接近于一个固定值。这些结果表明,当遭到强烈寄生时,寄主(蝇)能通过进化对拟寄生物产生抗性。

实验继续在新的种群饲养笼中进行,其中蝇的数量允许自由波动。在第一个笼中,蝇和小蜂此前彼此没有发生过接触,在第二个笼中,蝇和小蜂是来自前面所描述的正在进化中的种群。在前一笼中,小蜂是高效拟寄生物,该系统将经历强烈的波动。但在后一笼中,小蜂种群保持在低水平上,而蝇种群则保持在高而稳定

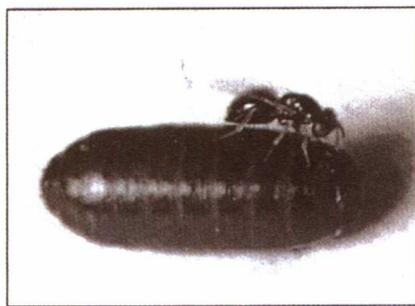


图 20.3 Pimentel 利用拟寄生物-寄主系统研究协同进化。家蝇的拟寄生物小蜂正向家蝇蛹内产卵〔引自 D. Pimentel, *Science* 159: 1 432~1 437(1968)〕

的水平上(图 20.5)。这一结果强有力地支持此前实验曾得出的结论,即蝇通过进化已对拟寄生蜂产生了抗性。



植物-病原物系统的协同进化揭示了基因型与基因型的相互作用

消费者种群和资源种群在彼此反应中进化,这一观点的先决条件是:对能影响其相互作用的特征,每一方都具有遗传变异性。在蜂-蝇相互作用的实例中,显然已发生了进化,但进化的遗传基础尚未确定。在研究植物病害时这可能不成问题,在这些系统中致病和非致病之间的差异可能只决定于一个单个基因,正如

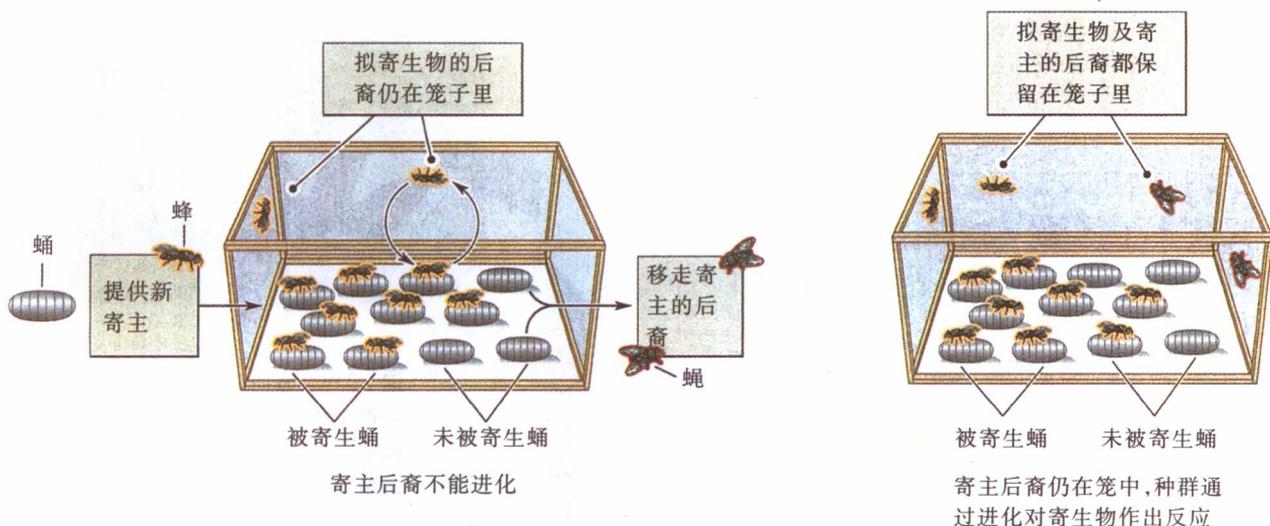


图 20.4 Pimentel 检验寄主对拟寄生物进化反应的经典实验。实验结束时两个系统中种群大小的差异说明了寄主进化反应的有效性,左侧系统中的寄主没有进化反应,而右侧系统中的寄主有进化反应

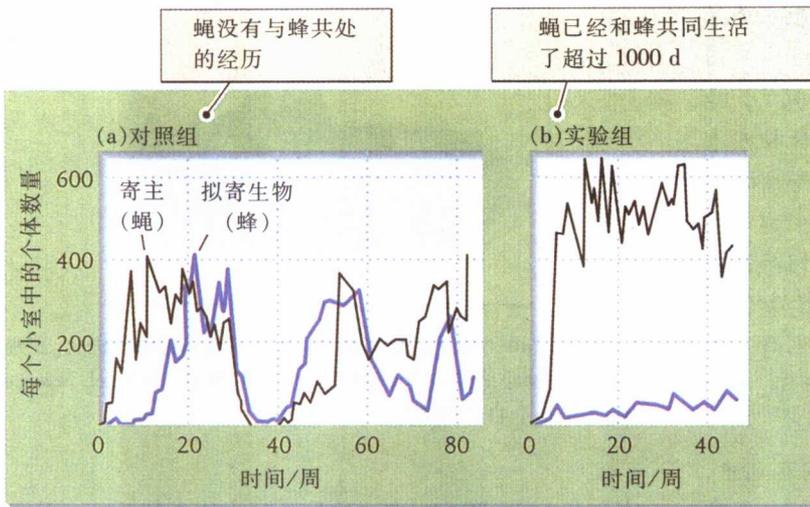


图 20.5 Pimentel 的寄主-拟寄生物系统中的种群变化强化了下述结论，即种群是在彼此相互反应中进化的。家蝇和拟寄生蜂被放入具有 30 个小室的种群笼中。在一个笼中(a)，蝇种群此前未与蜂接触过；在另一个笼中(b)，蝇种群此前曾与蜂接触过。两笼中蝇和蜂的数量以及种群周期格局都不相同 [引自 D. Pimentel, *Science* 159: 1 432~1 437(1968)]

Mode 所设想的那样。

植物遗传学家已培育出作物的新品系如亚麻和小麦，它们都对特定病原物遗传品系有抗性，如对锈菌(teliomycetid 真菌)。这些作物品系彼此不同，对特定锈菌品系要么易感，要么有抗性。在作物改良过程中，当新的锈菌品系出现时，作物遗传学家就设法选择新的抗病作物品种，方法是让作物的实验种群接触病原物。但是病原物通过迁移或突变，新品系会不断地在一个地区内出现，因此会在这个系统中产生连续的进化流。

对加拿大小麦锈菌(*Puccinia graminis*)的调查表明，新致病基因随时都可能出现并能传遍整个种群

(图 20.6)。在检测含有不同抗性基因的小麦品系时，小麦锈菌的遗传族主要靠它们生理特性和致病力加以区分。在锈菌的一个生理族内，大多数致病品系只有一个基因的差异。锈菌-小麦系统含有 Mode 预想的协同进化的重要成分，即寄主基因型和病原物基因型适合度之间的相互作用。该系统可在锈菌中引入致病基因，或在小麦中引入抗性基因而保持流动状态，即使后者受着当今植物遗传学家极为严格的控制。

在几个自然系统中也已经发现这种基因型与基因型的相互作用，这很可能是植物及植食动物种群和寄主及寄生物种群中的常规。大多数植物的防御遗传学

加拿大小麦锈菌不同致病力的菌株随时间变化而变化，最终扩散到整个种群

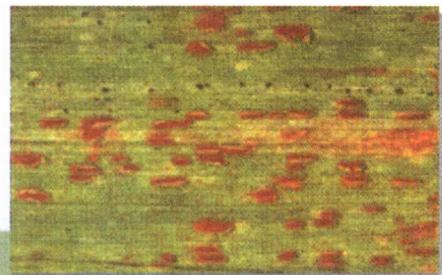
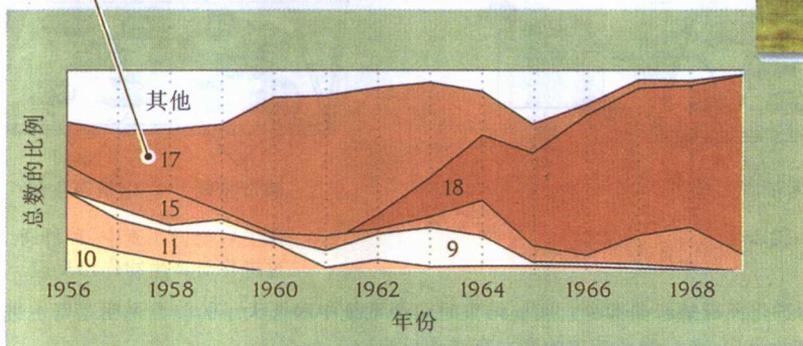


图 20.6 协同进化包含寄主及其寄生物或病原物遗传适合度之间的相互作用。感染加拿大小麦锈菌(右)中不同致病基因的相对比例随时间而变化 [引自 G. J. Green, *Can. J. Bot.* 53: 1 377~1 386 (1975). 照片由 Gary Munkvold 摄]

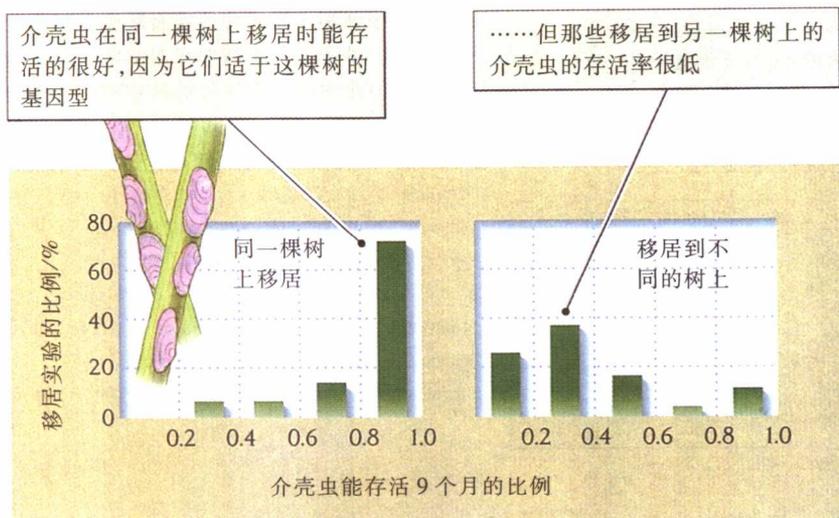


图 20.7 寄主的遗传变异平行于病原物的遗传变异。当介壳虫移居到另一棵树上时,其存活率明显下降〔引自 G. F. Edmunds and D. N. Alstad, *Science* 199: 941~945(1978)〕

很难发展到像研究小麦抗性基因那么详尽的水平,但明尼苏达大学的 D. N. Alstad 和 G. F. Edmunds 所发现的遗传效应表明:美国黄松在防御方面个体变异是与危害黄松的介壳虫基因型变异平行发展的(图 20.7)。介壳虫属于固着生活的昆虫,几乎不能从一棵树迁往另一棵树,因此每棵树上都是一个独立进化的局部种群。Alstad 和 Edmunds 从实验中推断出这一结论,他们把介壳虫人为地从一棵树移往另一棵树,从同一棵树的一个枝移往另一枝,发现移居的成功率有所不同。树木之间移居介壳虫的存活率大大低于同一棵树树枝间(对照)的移居存活率。因此有理由认为,树木间不同树木的介壳虫种群之间的差异是遗传的,这一发现代表基因型与基因型相互作用的一个实例。如果树木能对植食动物和病原物的侵扰作出遗传反应的话,这种情况也是一例严格意义上的协同进化。



消费者和资源 可以达到进化平衡

把消费者和资源种群的进化率与消费者资源利用的效率相联系起来的一个简单图解模型可以描绘出两个种群的进化反应(图 20.8),例如在猎物种群方面,逃避捕食者新适应的进化速度应与猎物被利用的速度成正比。不存在捕食时,对猎物就不会有形成逃避捕食者适应的选择压力,但随着捕食的增加,选择开始起作用而且猎物也会出现进化反应。

捕食者利用猎物方面的一些新适应是以相反方式进行的。当某种猎物还没有被充分利用时,促使捕食者更充分利用这种猎物的适应性就会受到选择,对这种猎物的捕食活动就会增加。但是随着猎物被更多利用,猎物种群就会减小,这种情况会降低进一步提高捕食效率的选择价值。可以想像,极高的捕食率有利于捕食者转而捕食其他猎物。因此,捕食者种群的进化可能导致对某一特定猎物利用率的下降,正如图 20.8 中水平轴线以下“捕食者”曲线的下降所表明的那样。

在这个简单模型中,捕食者和猎物适应的平衡影响,可以在两个曲线的交叉处达到进化稳定状态。当捕食者适应效率相对较高时,猎物的利用率就较高,因此对猎物种群的选择是迫使它以比捕食者改进捕食能力更快的速度改进其逃避机制。相反,当猎物利用率很低时,猎物种群的进化速度就会比捕食者种群慢。这些影响之间的平衡导致相对固定的利用率,而不管捕食者和猎物有什么特定的适应。正如同任何稳态一样,拮抗双方会不断进化以保持这种平衡,就像在军备竞赛中各国不断发展新式武器和防御手段以维持对峙状态。这就是所说的红皇后假说(见第 11 章)

前面提到的 Pimentel 关于寄主-拟寄生物相互作用的实验研究表明消费者-资源平衡动态。家蝇(寄主)和拟寄生蜂在自然环境中无疑已达到了进化平衡。当把它们带入一个简单的实验环境时,拟寄生蜂对寄主的利用率就会大得多,这是因为它们几乎不用花什

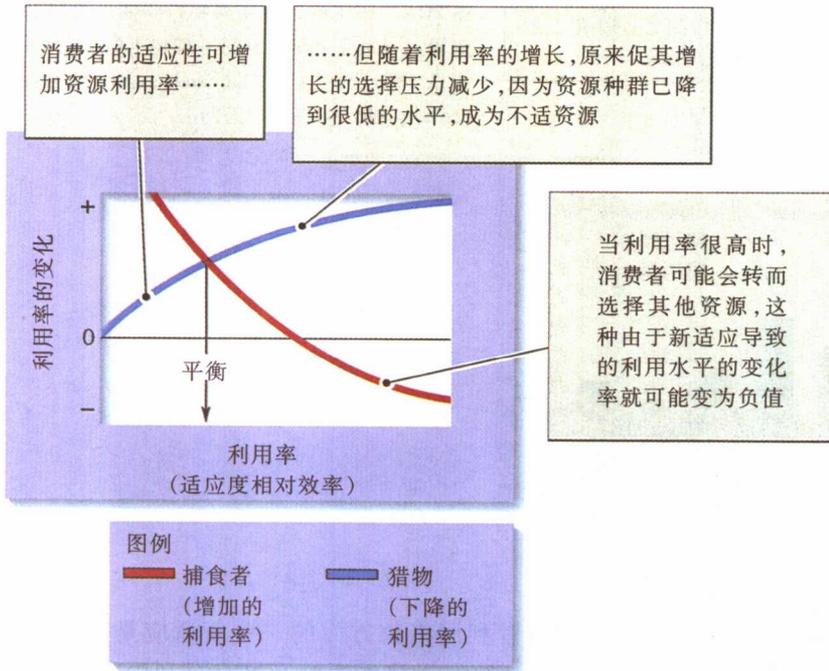


图 20.8 资源利用率影响消费者和资源种群的进化速度。对资源种群的选择压力随着资源利用率的增加而增加;资源种群的适应性通常会降低资源利用率。当消费者及其资源适应的种群后果处于平衡时,资源利用也就达到了平衡

么时间就能找到寄主(建立这些实验条件就相当于在图 20.8 平衡水平以上的地方改变拟寄生蜂对家蝇的利用率)。这种改变对家蝇逃避寄生的选择压力远远大于对拟寄生者进一步增加其利用率的选择压力。结果家蝇逃避拟寄生物的能力将会增加,而拟寄生蜂的利用水平会朝着新的稳定状态下下降。



竞争能力显示出遗传变异和对选择的反应

与捕食者和猎物一样,竞争者也会对彼此的竞争能力施加选择压力。有时,影响竞争力的基因在表型中的表达非常微妙,以至于我们很难依靠检查个体特征发现它,相反,必须从竞争结果推断出来。在这个意义上,竞争能力实际上是生物表型与环境相互作用的总结。接下来的实验说明了竞争能力的遗传变异性。显然,这种变异性使竞争能力的进化成为可能。

种群遗传学家 Francisco Ayala 把两种果蝇 *Drosophila serrata* 和 *D. nebulosa* 的实验种群共同饲养在种群笼中,两种群很快达到了稳定共存状态。在每一个笼中都是 *D. serrata* 占 20%~30%,而 *D. nebulosa*

占 70%~80%。但在一个笼中 *D. serrata* 的比例在第 20 周后开始增加,到第 30 周时达到大约 80%,扭转了 *D. nebulosa* 开始时占有优势的局面。

两种果蝇种群在彼此竞争 30 周之后被分开,分离后的单种群与一直是单种群饲养未曾有过竞争经历的种群相比较,当它们在初次竞争实验条件下再次与另一果蝇种群相遇时,发现每一果蝇种群的竞争能力都有所增加。如果把 *D. serrata* 个体从它占有竞争优势的饲养笼中取出,然后对照那些未被选择过的 *D. nebulosa* 对其竞争能力进行检测,结果再次表明,*D. serrata* 的竞争能力仍然占有优势。

这些实验表明,竞争能力有遗传基础,在实验种群中可以进化。使竞争能力发生变化的某些适应在这些实验中尚未确定。可以想到的是,这些适应包括食物资源利用效率的增加,每消费单位食物产出的后代数量或在任一生活史阶段存活力的提高等。

从这些工作中得出的几个结论之一是,稀疏种群比稠密种群可以更快地通过进化提高种间竞争能力,可能原因是如果决定种内和种间竞争结果的适应有所不同,那么对增强种间竞争能力的选择作用就会更强地作用于两竞争者中的较稀少者。我们回想 David Pimentel 的工作,他在实验中证实,稀少的竞争者通过进化可从以前占优势的对手获得竞争优势。

生态学家在野外

关于竞争优势进化的研究

Pimentel 及其同事在实验室用蝇进行实验,以便弄清物种在竞争能力上能否表现出频率制约的进化改变。换句话说就是当一个物种受到另一个物种的竞争排除而变得稀少时,能否通过进化迅速提高种间竞争能力以便恢复其有利地位。他们选用的实验动物是家蝇 (*Musca domestica*) 和丽蝇 (*Phaenicia sericata*), 它们的生态需求和生活史(大约 2 周)都很相似(图 20.9)。两种蝇都以天然畜粪和腐肉上取食并经常一起出现在同一食物资源上。蝇被饲养在小种群笼中,给幼虫喂琼脂培养基和肝,而给成虫喂糖。

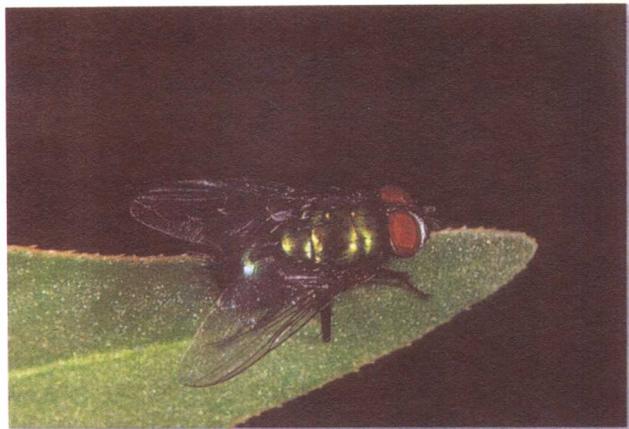


图 20.9 Pimentel 在研究中选用家蝇和丽蝇作为竞争者。两种蝇经常出现在自然界同一食物资源中〔感谢 L. Higley, University of Nebraska, Lincoln〕

用家蝇和丽蝇的野生种群进行的最初 4 次竞争实验中,每种蝇各赢得 2 次竞争胜利。当家蝇胜时,丽蝇的平均灭绝时间是 92 d,当丽蝇胜时,家蝇的平均灭绝时间是 86 d。这些结果表明:两种蝇是极为接近的竞争者,但由于使用的种群笼很小,因此一个物种被排除之前没有足够时间在进化上发生改变。

为了延长家蝇和丽蝇相互作用的时间,Pimentel 使用含有 16 个小室(4×4 排列)的种群笼,小室之间彼此相通(图 20.10)。在这种条件下,家蝇和丽蝇种群可以共存 70 周。开始时家蝇数量比较多,但到大约 50 周时,两种蝇的数量发生明显逆转,到实验结束时,丽蝇



图 20.10 Pimentel 使用含有 16 个小室的种群笼研究蝇种群之间的竞争。注意:每个笼中都有幼虫的食物,各小室间有相连的通道,集中在右上方小室中的暗色物体是蝇蛹〔引自 D. Pimentel et al., *Am Nat.* 99: 97~109 (1965)〕

把家蝇完全排除(图 20.11)。

38 周之后丽蝇种群仍然很小,就在它突然增大前的几周把两种蝇从种群笼中取出,对它们彼此之间和与各自的野生种群之间的竞争能力进行测试。结果发现:野生丽蝇与家蝇的野生和实验品系相比较,其竞争能力处于劣势,但第 38 周后从种群笼中取出的丽蝇与家蝇的野生和实验种群进行竞争时却占有明显的竞争优势。显然,丽蝇实验种群在其数量稀少并处于灭绝边缘时通过进化使自己的竞争能力得到提高并占有优势。

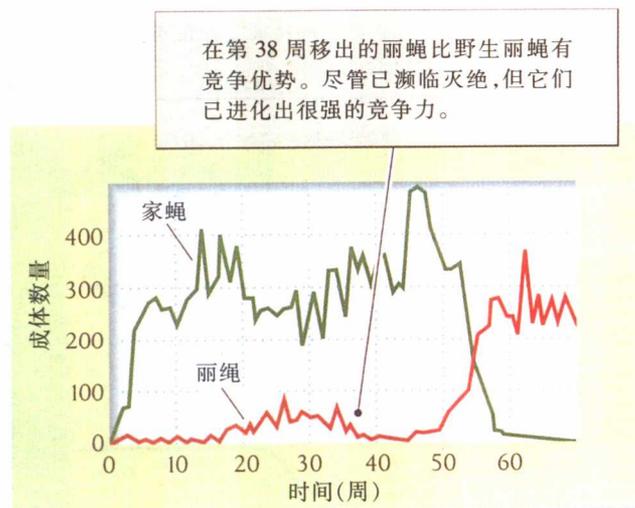


图 20.11 稀少的竞争者可进化出优势竞争能力。在含有 16 个小室的种群笼中,家蝇和丽蝇的比例在丽蝇变稀少后的大约第 50 周时发生巨大转变〔引自 D. Pimentel et al., *Am Nat.* 99: 97~109 (1965)〕



竞争种群的特性通过性状替换而发生趋异

从理论上讲,如果资源足够多样的话,竞争者就应当产生趋异现象并专门依赖不同的资源为生。

如前面已介绍过的那些室内实验表明:竞争能力中含有遗传因素,因此受自然选择的影响。但如果竞争能成为自然进化动力,那我们就应当能够找到证据证明竞争者已对彼此的适应性产生了部分影响。

虽然生活在一起的近缘物种对环境的利用方式上有所不同(如对食物资源的利用),但我们却不能认为这些差异是作为它们相互作用的结果进化而来的。对于这种差异的另一种解释是:每个物种都在不同地点适应利用不同的资源,后来它们因分布区的扩展而发生种群重叠时,这些生态差异就保留了下来。

我们也可用比较的方法研究这一问题。一个物种可能在某些地方有竞争者共存,而在另一个地方则没有竞争者,因此可对来自两地的同一物种进行生态学比较分析。两个物种在同一地理区域内共存之处叫同域分布区(sympatric);而两物种非重叠分布之处叫异域分布区(allopatric)。假定物种1存在于A区和B区,物种2存在于B区和C区(图20.12),那么两个物种

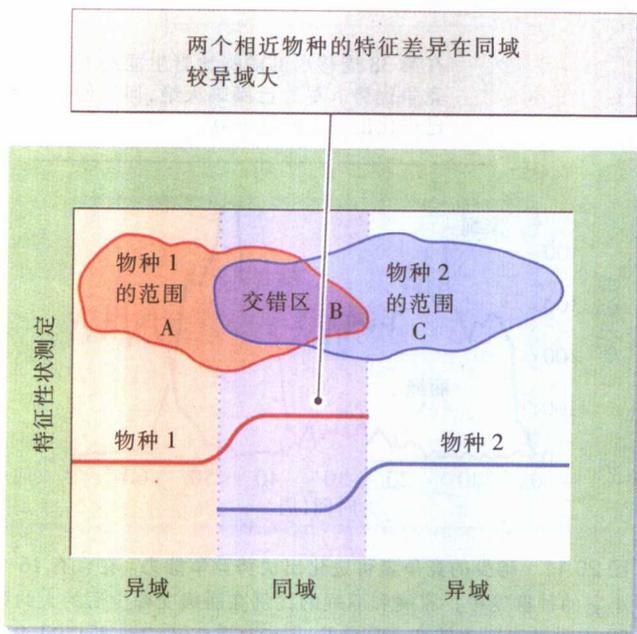


图 20.12 性状替换是竞争种群的趋异现象

出现在B区的种群就是同域分布种群。而物种1在A区的种群和物种2在C区的种群就是异域分布种群。如果A、B和C区都具有相似的环境条件和栖息地,而且竞争会引起趋异现象,那我们可以预期物种1和2在B区同域分布种群之间的差异会大于在A区和C区异域分布种群之间的差异。这种现象就称为性状替换(character displacement)。

生态学家对性状替换在自然界的普遍性有不同的看法。有些实例与此现象十分吻合,实例之一就是加拉帕戈斯群岛地雀属(*Geospiza*)的鸟类(见第16章)。群岛上有很多种地雀,各种地雀喙的大小均不相同,表明它们所吃食物的大小不同。例如在Marchena岛和Pinta岛上,3种地雀喙的大小范围均不重叠(图20.13)。在Floreana和San Cristobal岛上,两种当地地雀*G. fuliginosa*和*G. fortis*具有不同大小的喙,但在Daphne岛上因只有*G. fortis*一种地雀,其喙的大小处于Floreana和San Cristobal岛上两种地雀喙大小的中间值。在Los Hermanos岛上也只有*G. fuliginosa*一种地雀,其喙大小也处于中间值。

由于不同种类的地雀在群岛内各小岛上任意分布的,因此加拉帕戈斯群岛的地雀显然表明竞争的多样化影响:有些岛上栖息有2种或3种地雀,而另一些岛则只有1种。在很多情况下,很难知道两种地雀之间的差异是因竞争引起,还是对不同栖地环境因素的选择作用所作出的进化反应,尔后当种群重新接触时各自保留了这些差异。在大多数情况下,导致新种形成的遗传差异是在异域分布区演变出来的。然而为什么不存在让两个物种回避强烈竞争差异呢?在任何情况下,实现共存都依赖于物种之间存在一定程度的生态差异,不论这种差异是在异域分布区形成的还是在同域分布区因竞争而导致的进化后果。



互惠共生生物具有互补功能

能够导致协同进化的不仅是物种之间的互抗关系。物种之间有很多相互关系都是对双方有利的。花朵为蜜蜂提供花蜜,而蜜蜂则在植物之间传递花粉并完成受精。菌根真菌从土壤中吸收无机营养物供植物利用,而植物则为菌根真菌供应碳水化合物。这种相互关系系统称为互惠共生(mutualism)。大多数情况下,互

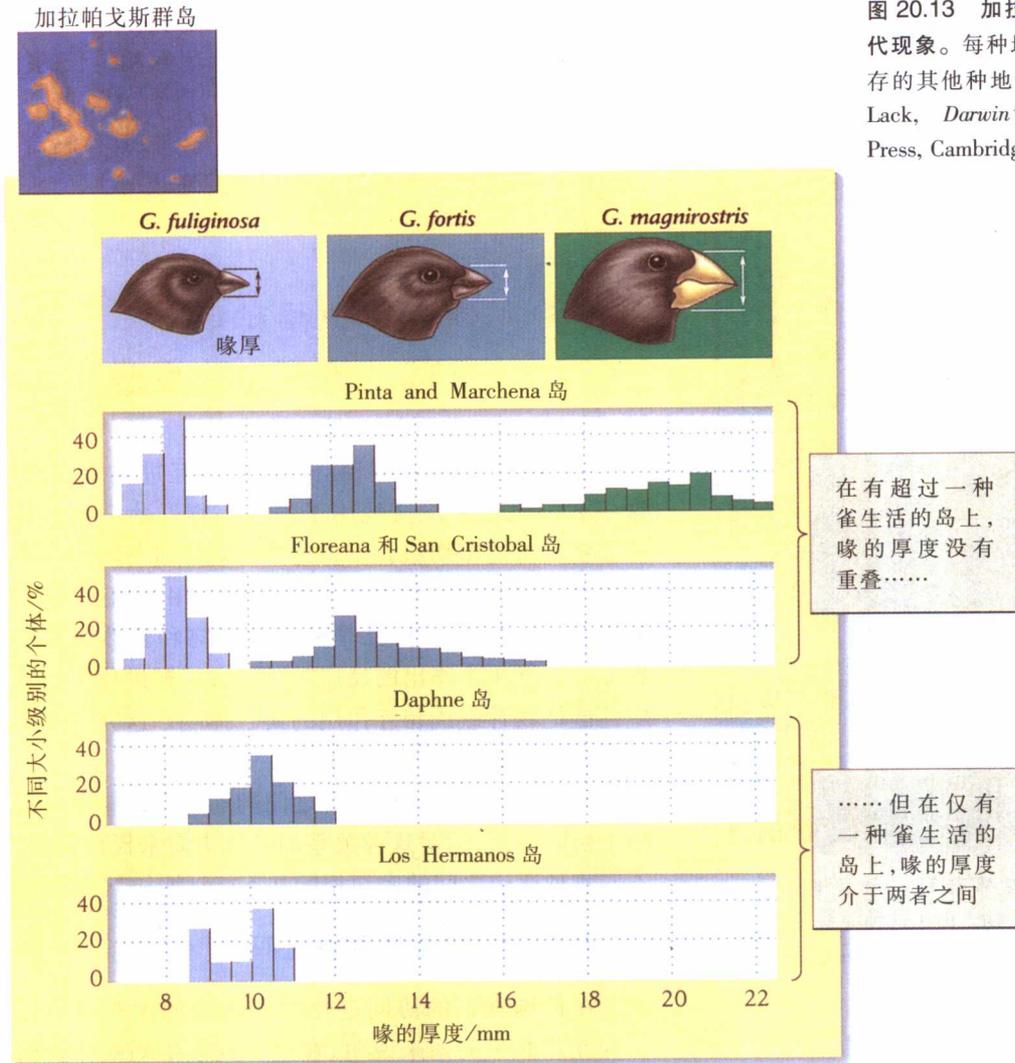


图 20.13 加拉帕戈斯地雀的喙说明了特征替代现象。每种地雀喙大小的变动范围随与其共存的其他种地雀的数量而有所不同 [引自 D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge University Press, Cambridge (1947)]

互惠共生的每一方都对另一方表现出特有的补偿功能。如地衣, 光合藻类与真菌结合在一起就能从严酷的基质上(如树皮和岩石表面)获取营养物质(见图 1.11)。这种两类生物形成一体的紧密结合就叫共生(symbioses)。一般说来,互惠共生可分为 3 类,即营养方面的、防卫方面的和散布方面的。

营养方面的互惠共生通常是指双方在获取能量和营养时有专门的互补性(trophic 一词与取食关系有关)。我们在地衣、菌根(见第 8 章)、根瘤菌以及形成根瘤的植物根中(见第 7 章)都已看到营养方面的互惠共生。在这些实例中,每一方都能为另一方提供对方无法自己获得的一些营养物或能源。根瘤菌能同化土壤中的分子氮(N_2),但需要植物为它提供碳水化合物作为能源。牛和其他有蹄动物瘤胃中的细菌能消化植物纤维

中的纤维素的,而牛自身的消化酶不能消化这些纤维素。牛因为能同化细菌消化和代谢的某些副产品而受益(它们也能消化一些细菌)。而细菌所获得的好处是能生活在一个对其生长最有利的温暖且具有化学调控的环境中并能得到稳定的食物供应。

防卫上的互惠共生包括一方从另一方获得食物或隐蔽场所,同时回报给对方安全,如使其免受捕食者和寄生物的攻击。例如:在一些海洋生态系统中,专门有一些鱼和虾为其他鱼类清除体表和鳃上的寄生物(图 20.14),这些清洁夫以所清除的寄生物为食,而被清洁的鱼类则免除了寄生物的干扰。这种通常被称为清洁共生的关系在清澈温暖的热带海水中最发达,在那里作为清洁夫的小鱼和虾常在被称为清洁站的固定地点炫耀它们鲜明的色彩,而其他鱼类则来到这里接受清

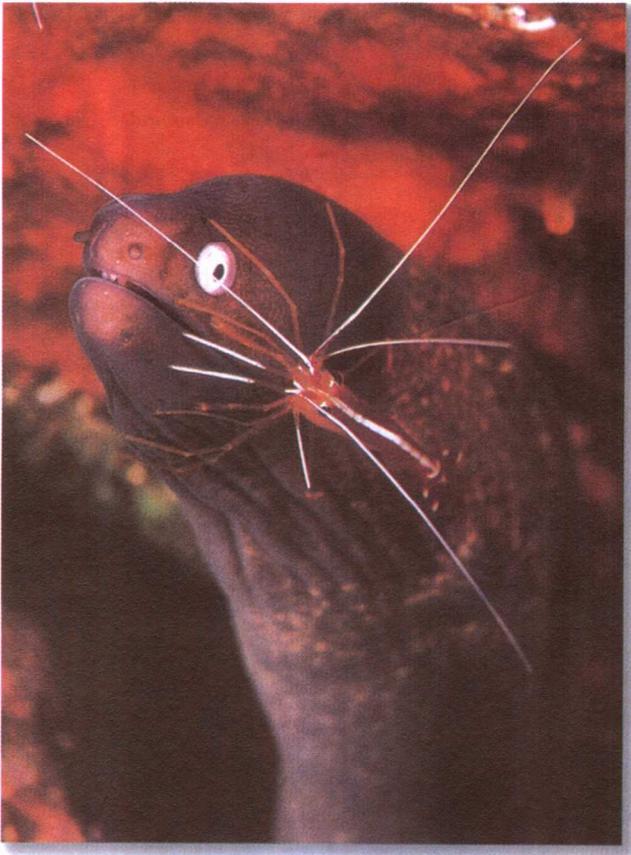


图 20.14 清洁共生对参与者都有利。鞭藻虾 (*Lysmata amboiensis*) 正在海鳗身上清除寄生物。由于这种关系,海鳗身上的寄生物被移走,而鞭藻虾能得到食物 (Doug Perrine 摄/DRK Photo)

洁服务。正如可预料的那样,有少数捕食性鱼类模拟清洁工,当其他鱼类将鳃暴露出来等待清洁服务时,便猛地咬上一口。

网上
更多

蚂蚁-金合欢的互利共生。有些蚂蚁保护金合欢使其免受植食动物的取食,而它得到的回报是食物和营巢地。

散布方面的互惠共生包括动物在花朵之间传送花粉,得到的回报是花蜜等,或者吃植物的果实并把果实中的种子散布到适宜地点。种子散布方面的互惠共生关系通常不会表现出很强的特异性:例如一种鸟可以吃很多种植物的果实,而且这些果实也是很多其他鸟类的食物。植物与传粉者的关系常常比较专一,因为对植物来说最好是传粉者能把它的花粉传送到同种植物的另一朵花上。

网上
更多

种子的散布。很多植物的种子依靠动物广为散布,常常散布到有利萌发和生长的生境中。

网上
更多

传粉。植物有很多方法操控其传粉者,以便增加花粉在植株间的传递效率。



协同进化是种群之间的相互进化反应

协同进化是指一对种群之间的相互进化反应,但这一名词也曾更广义地用于描述生物群落中某些物种和物种群的密切组合。将这两种观点进行对照产生了两个问题:第一,成对的种群会经历相互的进化吗?或者说“协同进化”特征是种群对生物和自然因素所施加的选择压力作出的反应吗?第二,依据进化出的适应性能把物种组成相互作用的集合体吗?这究竟是不是协同进化的产物呢?

在成对物种或小群物种之间的互补性适应通常归于协同进化,但对这种关系的进化史尚未提出证据,不同物种适应之间的密切相配并不能证明协同进化。

蚂蚁和蚜虫是协同进化吗?

在识别真正的协同进化时所遇到的困难可以用一种互惠共生关系来说明,在这种关系中蚂蚁保护蚜虫和叶蝉使其不受捕食者攻击,而它们得到的回报是这些昆虫分泌的蜜露。在这样一个系统中,蚜虫是一种小且不太活动的同翅目昆虫,在纽约州的斑鸠菊 (*Vernonia*) 的花序上形成密集群体,斑鸠菊上还有另一种较大的同翅目昆虫叶蝉 (*Publilia*),它在叶上吸食植物的汁液。这些昆虫受到 3 种蚂蚁的照料,一种是酸败蚁属 (*Tapinoma*),个体极小 (2~3mm) 但数量很多,其他两种属于切叶蚁属 (*Myrmica*),个体较大 (4mm~6mm) 且攻击性强,但数量较少。上述两个属的蚂蚁极少共同出现在同一种植物上。酸败蚁 (*Tapinoma*) 可大大提高蚜虫群体的存活力,但对叶蝉存活力影响不大。个体较大的切叶蚁 (*Myrmica*) 对叶蝉起着重要的保护作用,但对蚜虫的保护作用不大。

蚂蚁-蚜虫-叶蝉的互惠共生关系在各个方面都与协同进化概念相符,但我们如何能确定蚂蚁和同翅目两种昆虫是在彼此的反应中进化的呢?大多数吸取

植物汁液的昆虫都会产生大量由没能完全吸收的营养物组成的排泄物,因此,蜜露的产生只是简单地反映着它们所吃食物的性质,而不是用来鼓励蚂蚁对它们进行保护的进化产物。很多蚂蚁都是贪吃的多食性动物,常常攻击它们所遇到的任何昆虫,对于击退蚜虫和叶蝉的捕食者们并不需要有专门的适应。不同属的蚂蚁保护不同蜜露资源的效率不一样,这一事实可能只是简单地反映其身体大小和攻击强度的不同,而这可能是对无关环境因素作出的进化反应。

为什么蚂蚁不去吃它们所保护的蚜虫和叶蝉呢?这可能是蚂蚁的一个进化特征,有利于形成蚂蚁和同翅目昆虫的互惠共生关系。甚至有可能是蚂蚁保护植物产蜜器官(花朵和蜜腺)行为的进一步发展。

虽然蚂蚁和同翅目昆虫的相互作用具有明显的特异性,但这种特异性并不足以成为协同进化的证据。协同进化最好的证据应当来自于协同进化生物特征进化史的重建。

中最著名的是呋喃香豆素。这些化学物质的生物合成是从副香豆酸开始(木质素的前身,几乎存在于所有植物中)到羟基香豆素,最后到呋喃香豆素,它有直线和角状两种结构式(图 20.15),毒性沿着这一生物合成通道的下行而增加,羟基香豆素有某些杀虫剂的性质,直线呋喃香豆素(LFCs)在紫外光下可干扰 DNA 复制,而角状呋喃香豆素(AFCs)则可妨碍植食动物的生长和生殖。

这些化合物中毒性最强的只出现在极少数科植物中。副香豆酸广泛分布于植物中,至少存在于 100 个科中,而只在 31 个科中含有羟基香豆素,直线呋喃香豆素(LFCs)仅存于 8 个科中,而广泛分布的只有 2 个科,即伞形科和芸香科,角状呋喃香豆素(AFCs)已知只存在于豆科的两个属和伞形科的 10 个属中。

在纽约州的伞形科草本植物中,有些种类(尤其是那些生长在林中紫外光很弱地区的种类)缺乏呋喃香豆素,其他种类则只含有 LFCs,另一些种类同时含有 LFCs 和 AFCs。Berenbaum 对采自这些植物的植食性昆虫所作的调查表明:(1) 含有 AFCs 和 LFCs 的寄主植物与只含有 LFCs 或不含有呋喃香豆素的植物相比会受到更多种昆虫的攻击;(2) 在含 AFCs 的植物上发现的植食性昆虫常常具有极为专一的食性,其取食植物大都不会多于 3 个属;(3) 这些专食性的昆虫与以 AFCs 植物为食的少数广食性的昆虫和以 LFCs 植物为食或以缺乏呋喃香豆素的伞形科植物为食的所有植食性昆虫相比,其数量往往更多。

虽然 LFCs 尤其 AFCs 是大多数植食性昆虫极有

生态学家在野外

植食动物和植物的化学防御



伊利诺斯大学的生物学家 May Berenbaum 曾利用比较研究法,把某些昆虫与其伞形科寄主植物之间的关系置于协同进化的背景下加以分析。伞形科植物产生很多防御性化学物质,其

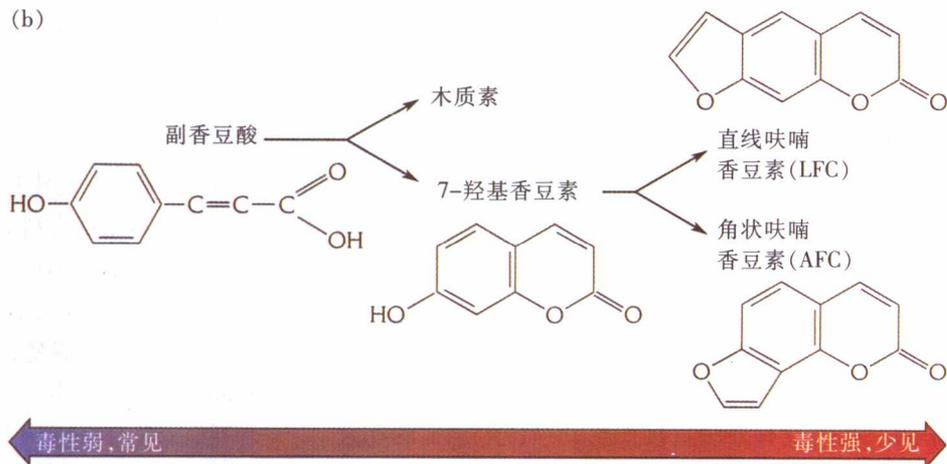
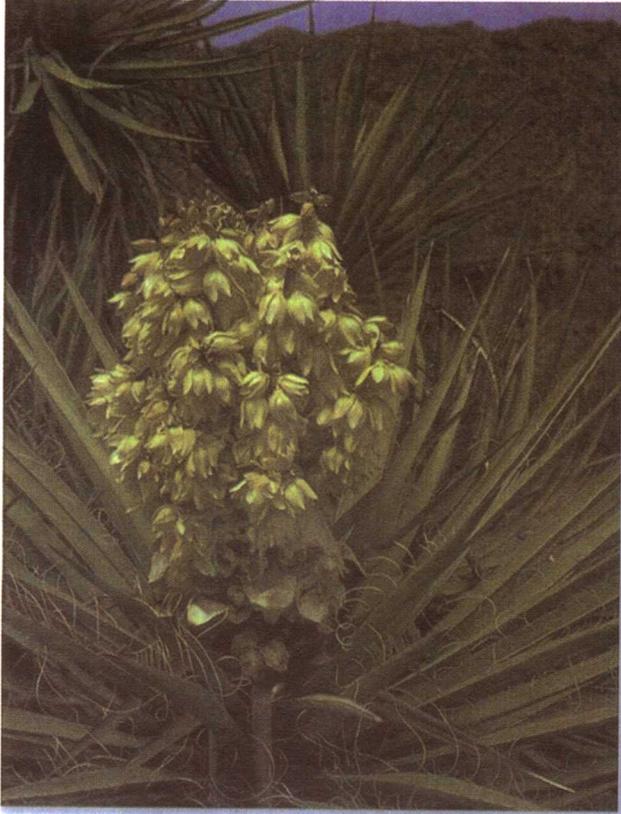


图 20.15 一些次生化合物和植食性动物的抗性可能存在协同进化关系。能产生防御性物质呋喃香豆素的伞形科植物和以这些植物为食的昆虫的分类关系表明,这些植物和植食动物存在协同进化关系,(a)胡萝卜(*Daucus Carota*)是一种常见的伞形科植物 (b)呋喃香豆素的生物合成过程〔引自 Alfred Brousseau, 感谢 Saint Mary's College of California〕

(a)



(b)



图 20.16 丝兰与丝兰蛾之间是一种专性互惠共生关系。丝兰 (a, *Yucca shidigera*) 唯一的授粉昆虫是丝兰蛾 (b), 这种蛾的幼虫只能在丝兰内发育 [引自 J. A. Powell and R. A. Mackie, *Univ. Calif. Publ. Entomol.* 42: 1~59 (1966). 照片 (a) Alfred Brousseau 摄, 感谢 Saint Mary's College of California 摄; (b) Larry Jon Friesen 摄/Saturdaze]

效的抑制因素, 但有些属的昆虫已进化出对这些化合物的耐受性, 显然已成功地演变为专食性物种。这是一个很好的协同进化实例。羟基香豆素、LFCs 和 AFCs 在寄主植物中的分类学分布表明, 含有 LFCs 的植物是含有羟基香豆素植物的一个子集, 而含有 AFCs 的植物是含有 LFCs 植物的一个更小的子集。这种格局与植物防御从羟基香豆素到 LFCs 和 AFCs 的进化程序是完全一致的。因此, 专门以含有 LFCs 的植物为食的昆虫所归属的昆虫类群通常都以含羟基香豆素的植物为食, 而专食含 AFCs 植物的昆虫又与专食含 LFCs 植物的昆虫有密切的亲缘关系。这种分类分布的格局与该系统内的协同进化是一致的。

植物化学防御的进化历程和昆虫对这些防御产生抗性的进化历程是根据相关类群进化关系的原理推测出来的, 我们没有办法直接观察到这种进化上的相互作用, 因为在自然系统中进化过程实在太慢。Berenbaum 关于进化的推论建立在下述思想基础上, 即进化上较老和较年轻的特征 (如 AFCs 的无和有), 如果其间有进

化联系的话, 应当在近缘物种中被找到。这一原理已发展成进化生物学的一个分枝, 即系统发生重建, 利用物种间的相似性和差异性确定它们之间的进化关系。

网上
更多

推断系统发生史。如何从物种的特征重建物种间的进化关系?

丝兰蛾和丝兰

把系统发生重建理论用于研究协同进化问题可以用丝兰 (*Yucca*, 百合科) 与丝兰蛾 (*Tegeticula*) 之间奇妙的授粉关系加以说明 (图 20.16)。这种相互有利的专性关系是在近一个世纪前被首次描述的, 但其详情在二三十年前才了解清楚, 主要基于 Vanderbilt 大学 Olle Pellmyr 的研究工作。

丝兰蛾的雌蛾用其特化的口器在丝兰花朵之间传送花粉球。在受粉期间, 雌蛾进入丝兰花朵中, 用它的产卵器切割子房并产下 1~15 粒卵, 每产下一粒卵雌蛾都会爬到雌蕊顶部在柱头上撒下一点花粉。这保

证了花朵受精,同时也保证了丝兰蛾后代能以正在发育的种子为食。雌蛾产完卵后会从花药上刮下一些花粉补充到所携带的花粉球上去,然后再飞向另一朵花。雄蛾也会飞到花上与雌蛾交配,但只有雌蛾传送花粉。

丝兰蛾与丝兰的关系是专性互惠共生,丝兰蛾的幼虫在其他任何地方都不能生长,而丝兰除了丝兰蛾也再没有其他传粉者。丝兰对丝兰蛾为其花朵传粉的回报是忍受蛾幼虫取食它的种子,但这对它本身生殖造成的损失很小,一般不会超过其种子产量的 30%。丝兰与丝兰蛾关系中更迷人之处是雌蛾能约束自己在每朵花内的产卵数量。从短期来看,似乎在每朵花内产较多的卵对提高个体生殖成功率和进化适合度有利,然而从长期看这种行为可能导致丝兰灭绝。事实上,调节每朵花内产卵数量的正是丝兰本身,当在某一朵花内产下的卵太多时,大部分发育中的种子都会被吃掉,造成花朵败育和蛾幼虫死亡。当这种情况似乎也会引起丝兰种子减产时,用于支持败育花朵种子生产的资源就会转而用于其他花朵。受昆虫侵害的果实发生选择性败育在植物中很普遍,丝兰就利用这种机制来控制其授粉者。

丝兰蛾和丝兰有很多适应来维持它们的互惠共生关系。在丝兰方面,它的花粉是黏性的,很容易形成一个便于携带的花粉球;在丝兰蛾方面,它只拜访唯一一种丝兰的花朵,在花朵内交配并在花内的子房中产卵,在每朵花内的产卵量受到限制,其特化的口器和行为都适于采取和携带花粉。由于丝兰蛾和丝兰的互惠共生关系如此密切,因此可以想到的是,它们的上述特征是两物种间协同进化的结果。

但事实上,这种互惠共生的很多方面也存在于更大的非互惠共生蛾谱系群(丝兰蛾科,Prodoxidae)中,而丝兰蛾是从这个谱系群中进化来的。物种间的进化关系图通常被称为系统发生树,它有助于揭示进化格局。审视丝兰蛾科的系统发生树(图 20.17)就可以看出,丝兰蛾的几个高度特化的特征可以在该科其他成员中找到。的确,寄主的特化和在寄主植物上交配是该科的一个古老特征,在该科所有成员中都可看到。在花朵内产卵的行为特性,该科至少已独立进化了 3 次,而逆向进化(即返回原始性状)在 *Parategeticula* 属和 *Agavenema* 属中至少也发生过 2 次。在花朵内产卵的种类中,只有丝兰蛾和一种 *Greya* 属的蛾具有传粉功能,其他种类的蛾都是植物的寄生者,其幼虫在植物中

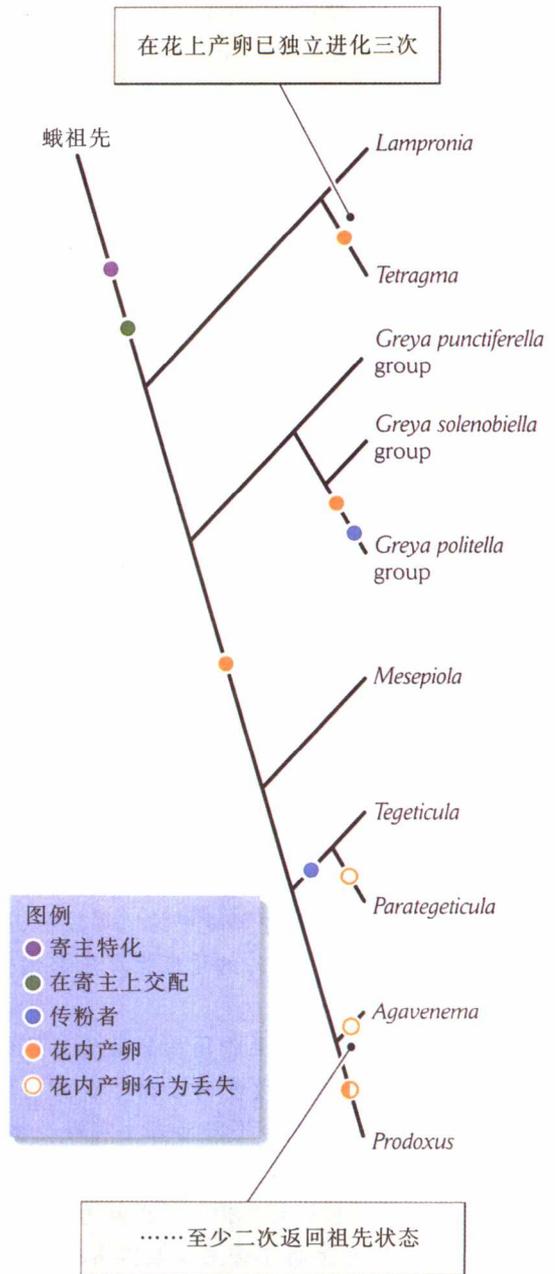


图 20.17 系统发生树可揭示前适应。丝兰蛾科 Prodoxidae 的系统发生树表明丝兰蛾属 (*Tegeticula*) 的丝兰蛾与丝兰互惠共生一些重要特征的进化点 [引自 O. Pellmyr and J. N. Thompson, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 2 927~2 929 (1992)]

生长发育。这里应当提到的是, *Greya politella* 是虎耳草科中虎耳草 (*Lithophragma parviflorum*) 的传粉者,而虎耳草与丝兰不是近缘植物。我们从这个系统发生树还可以看出:丝兰与丝兰蛾互惠共生关系中的很多适应早在这种关系建立之前就已存在于蛾的谱系中了,这

些特征通常被称为是前适应(preadaptations)。

生态学家的一致意见是,所有物种的相互作用对消费者和资源种群的进化和适应的形成同样都有强烈的影响。这种现象被认为是广义上的协同进化,有时被称为弥散性协同进化(diffuse coevolution),即种群对很多其他物种的一系列复杂相互作用同时作出反应。狭义协同进化是指一个正在演变物种的变化激活另一个物种作出进化反应,反之亦然,这种情况只限于极为密切的互惠共生关系,即限于两个物种之间密切的相互作用。即使在丝兰-丝兰蛾这样的实例中,那些看来是协同进化的一些特征也可能是一些前适应,它对于最初建立专性互惠共生关系非常关键。但定义的不精确可能冲淡这样的现实,即物种间的相互作用是选择和进化反应的主要源泉。

总 结

1. 协同进化是指在生态上相互作用物种之间互相依赖的进化。相互作用可能是拮抗的(消费者-资源,竞争)或是合作的(互惠共生)。由于协同进化的一对物种中,每个物种都是另一物种环境中的重要成分,所以一个物种的变化会对另一物种的适应性反应起选择作用,反之亦然。

2. 对寄主-拟寄生物相互作用的实验研究已经获得了消费者-资源系统进化改变的证据。在共同发生期之后,拟寄生物的攻击率会下降而寄主种群会增加,显然是选择作用改进了寄主对拟寄生物的防御。

3. 对农作物病原物的研究揭示了致病力与抗性的遗传基础,它决定着寄生物与寄主相互作用的结果。

4. 由于对猎物防御的选择与捕食率成正比增加,而且对捕食者效率的选择随捕食率的增加而下降,因此捕食者与猎物可以在捕食的某个中间水平达到进化稳定状态。

5. 对蝇类竞争所作的实验表明,竞争能力可以在数十代时期发生逆转。通过对实验种群和未经选择的对照种群进行检测,研究人员已进一步证实了竞争种群的遗传变化。

6. 通过比较种群在竞争者存在和不存在情况下的生态特征或相关形态特征,就可以测知竞争能否导致发生自然的进化趋异。当两个物种因竞争而出现差异

时,这种情况就被称为性状替换。

7. 互惠共生是指对双方都有利的一种种间关系,它包括营养的、防御的和散布的3个方面。在营养互惠共生中,每一方都能为另一方提供不同而有限的营养。在防御互惠共生中,一方可为另一方提供保护或清除寄生物或植食者,通常会得到食物回报。

8. 散布方面的互惠共生是指植物与动物间的相互作用,动物在收获或处理植物所提供的食物时帮助植物散布花粉或种子。花朵和果实的结构使得只能有少数动物为某一种特定植物执行这一功能,因而能提高花粉的传送效率并能把种子传播到适于萌发和生长的地点去。

9. 对次生化合物生物合成通道的分析表明:作为对取食压力的反应,植物的有毒化学防御通过进化会日益增强。当把这些通道和昆虫对化合物抗性的变化置于每个类群内的分类关系背景下时,可推断出植物与昆虫相互作用的进化史。

10. 丝兰蛾与丝兰之间的相互关系是一种专性互利共生,丝兰蛾为丝兰传粉,但其幼虫以正在发育的种子为食。为促进这种关系,双方都发生了特化,但系统分析表明,丝兰蛾的一些适应也出现在未与丝兰建立互利共生关系的近缘蛾种中。这些特征就被称为前适应。

生态学实践

检验你的知识

蚂蚁和植物

蚂蚁和植物间的互惠共生关系已经独立进化过很多次。最好的研究实例之一,是中美洲的伪蚁(*Pseudomyrmex*)与金合欢(*Acacia cornigera*)的关系,登陆<http://www.whfreeman.com/ricklefs>,在本章“网上更多”的一篇文章中对此有所描述。这种关系是互惠共生,因为两个物种都能从相互作用中获得好处。一般认为这种强烈的互惠共生依存性在很多情况下是从拮抗关系中进化来的,例如授粉作用可能起源于昆虫取食花粉。但当一方物种获得的利益超过另一方时,互惠共生关系也可能瓦解。

在非洲东部,刺金合欢(*Acacia drepanolobium*)形成单一树种的稠密林地,*Crematogaster*和*Tetraponera*属的蚂蚁生活在金合欢树的空心刺内并保护金合欢树免受植食动物取食。事实上在这两属蚂蚁中有4种互

表 20.1 蚂蚁初次定居树木和初次定居后又被放弃树木的比率

蚂蚁种名	蚂蚁初次定居树木的百分比		蚂蚁定居后又放弃树木的百分比	
	0.0~0.49 m	0.5~0.99 m	0.0~0.49 m	0.5~0.99 m
<i>C. sjostedti</i>	2.5	2.5	26	10
<i>C. mimosae</i>	1.3	5.0	40	11
<i>C. nigriceps</i>	2.5	11.0	19	1
<i>T. penzigi</i>	0.0	2.5	20	5

相竞争巢址和刺金合欢的花外蜜腺。当两群蚂蚁相遇时就会发生战斗,直到其中一群被消灭,因而一棵金合欢树从来不会被一群以上的蚂蚁占有。

加利福尼亚大学的 Maureen Stanton 和她的同事曾研究过 3 种蚂蚁的竞争如何影响蚂蚁与植物的互惠共生关系。在他们的研究地点肯尼亚,除了最小的树以外,所有的树都被 4 种蚂蚁中的一种占有。在最近的一项研究中,研究人员在干早期对树木大小和蚂蚁的占有情况进行监测,结果显示:被一种攻击性很强的蚂蚁占据的小树(树高不足 1m)常常被放弃,因为小树所生产的资源不足以维持一个蚂蚁群体。这些被放弃的小树生长速度比未放弃的小树缓慢。但是小树一旦被放弃,很快就会被攻击性较弱的一种蚂蚁占有。如果条件得到改善,树木就会再次得以生长(同时意味着能为蚂蚁提供更多的食物资源),此时,攻击性较弱的蚂蚁就会被攻击性较强的蚂蚁取代。

检验你的知识

1. 审视表 20.1, 资料来自树木大小最低的两个级别。从树木大小合意性的资料中你能得出什么结论?被 *C.nigriceps* 和 *T.penzigi* 两种蚂蚁放弃的小树所占的百分数相对较低, 从中你能知道这两种蚂蚁在优势等级上处于什么位置吗?

2. 有蚂蚁定居的植物为什么比没有蚂蚁定居的植物生长得快, 举出两种理由。

3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 通过 Practicing Ecology 拜访网页“A Natural History of Extrafloral Nectar - Collecting Ants in the Sonoran Desert”。为什么金合欢从花外蜜腺分泌花蜜?为了回报植物供应的花蜜,蚂蚁为植物提供了什么服务?4. 为什么认识并了解互惠共

生物种之间的动态很重要。例如蚂蚁和其栖居的金合欢树。



推荐读物

- Armbruster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. *BioScience* 42: 12~20.
- Berenbaum, M. R. 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution* 37: 163~179.
- Bogler, D. J., J. L. Neff, and B. B. Simpson. 1995. Multiple origins of the yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92: 6 864~6 867.
- Boucher, D. H. (ed.). 1985. *The Biology of Mutualism*. Croom Helm, London.
- Brooks, D. R., and D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Davidson, D. W., and D. McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenopteran Research* 2: 13~83.
- Davies, N. B., and M. Brooke. 1991. Coevolution of the cuckoo and its hosts. *Scientific American* 264: 92~98.
- Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586~608.
- Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.
- Feldman, R., D. F. Tomback, and J. Koehler. 1999. Cost of mutualism: Competition, tree morphology, and pollen production in limber pine clusters. *Ecology* 80: 324~329.
- Futuyma, D. J., and M. Slatkin (eds.). 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Handel, S. N., and A. J. Beattie. 1990. Seed dispersal by ants. *Scientific American* 263: 76~83.

- Jackson, R. R., and R. S. Wilcox. 1990. Aggressive mimicry, preyspecific predatory behaviour and predator-recognition in the predator-prey interactions of *Portia fimbriata* and *Euryattus sp.*, Jumping spiders from Queensland. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 111~119.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249~275.
- Janzen, D. H. 1985. The natural history of mutualisms. In D. H. Boucher (ed.), *The Biology of Mutualism*. Croom Helm, London, pp.40~99.
- Mode, C. J. 1958. A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts. *Evolution* 12: 158~165.
- Nitecki, M. H. (ed.). 1983. *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Palmer, T. M., T. P. Young, M. L. Stanton, and E. Wenk. 2000. Shortterm dynamics of an acacia ant community in Laikipia, Kenya. *Oecologia* 123: 425~435.
- Pellmyr, O., and C. J. Huth. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372: 257~260.
- Pellmyr, O., J. Leebens-Mack, and C. J. Huth. 1996. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* 380: 155~156.
- Pellmyr, O., J. N. Thompson, J. M. Brown, and R. G. Harrison. 1996. Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *American Naturalist* 148: 827~847.
- Price, P. W. 1977. General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution* 31: 405~420.
- Real, L. (ed.). 1983. *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando, FL.
- Stanton, M. L., T. M. Palmer, T. P. Young, A. Evans, and M. L. Turner. 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant-ant. *Nature* 401: 578~581.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Tomback, D. F., and Y. B. Linhart. 1990. The evolution of bird-dispersed pines. *Evolutionary Ecology* 4: 185~219.
- Weiner, J. 1994. *The Beak of the Finch*. Knopf, New York.

(尚玉昌 译)

第 21 章 群落结构



生态学家持有不同的群落概念

生态学家使用若干方法测度群落结构

“群落”一词被赋予多种含义

群落是生态组织的一个自然单位吗

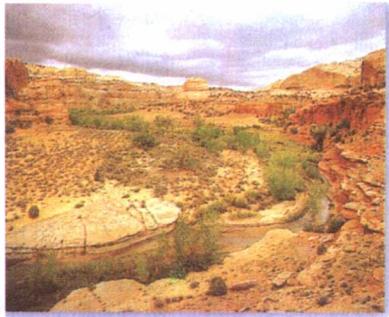
食物关系将群落组织成食物网

营养级受上一级捕食者和下一级生产量的影响

生物群落内物种相对多度的变化

物种数目随取样面积的增加而增加

多样性指数以相对多度来衡量物种丰富度



如何定义生物群落已困扰了生态学家近一个世纪。对大多数生态学家来说,群落(community)指同时出现在同一个地方的物种集合。生态学家都认为,在一个群落内共存的物种可以通过消费者-资源以及竞争等相互作用产生强烈的

相互影响。但是,对于何谓群落仍存在许多争议。一些生态学家认为群落是有明确边界的组织单位,其结构和功能通过物种间的相互作用来调控。一些生态学家进一步提出,群落以这种方式被组织在一起,其目的是提高群落的效率和生产力。另一些生态学家则认为,群落是一些物种组成的松散集合体,这些物种能忍受特定地点或特定栖息地的条件,但是一个群落和另一个群落之间并不形成清晰的边界。

将群落描述成有组织的生态单位的生态学家认为,群落是一个超生物体(superorganisms),其中各个物种的功能就像躯体的各个部位一样相互联系,并且进化增强了相互依存的功能。这种观点要求群落是间断的实体,可以与其他群落区分开来,就像种群内的个体或群落内的不同物种是可以区分的一样。机体论观点最有影响的代表人物是美国植物生态学家 Frederic E. Clements,在 20 世纪初期他就认识到群落是一个具有明显边界的单位,也是一种独特的组织。Clements 对群落的理解与植被类型概念紧密联系在一起。他指出,美国黄松林不同于生长在较潮湿环境中的冷杉林,也不同于较干旱地点的典型植被——灌木丛和草地。他认为,沿着环境梯度这些群落之间的边界只跨越几米的范围。事实证明,一些群落的边界,诸如美国中西部的落叶林和草原之间的边界,加拿大南部的阔叶林和针叶林之间的边界都相当明显,而且大多数动植物种类也可沿边界划分开来(图 21.1)。

大约在同一时期,植物学家 H. A. Gleason 对群落组织提出

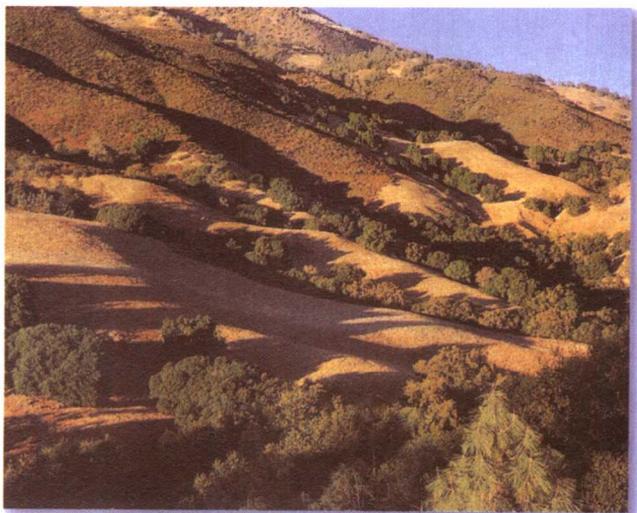


图 21.1 一些边界清晰的群落。在加利福尼亚南部的山坡上,海拔较高处是查帕拉尔群落,低海拔较热的坡地为草地,山脊间较潮湿的山谷则是天然的栎树林 (Christi Carter 摄/Grant Heilmen Photography)

截然相反的观点。Gleason 指出,群落远不像生物体那样是一个明确的单位,只是一些物种偶然的组合,这些物种的适应和需求使它们一起生活在特定物理条件和生态条件的特定地点上。他说,一个植物组合“不是一个生物体,甚至几乎不是一个植被单位,而仅仅只是一种巧合。”

直到今天,对群落本质的争论仍未停止。这是一个重要的问题,因为同地同时出现的物种集合体的特征是物种间所有相互作用的综合。所以,在未了解群落的性质以前,我们不可能对生态学有全面的认识。

地球上的每个地方,每片草甸,每个池塘,海边的每块岩石,都被许多共存的生物所分享。这些植物、动物和微生物通过食物关系和其他相互作用彼此联系在一起,形成一个复杂的整体,通常被称为生物群落(biological community)。群落内的相互关系支配着生态系统的能量流动和物质循环,也影响着种群过程,因此也决定物种的相对多度。

群落成员必须是相容的,即群落成员间的所有相互作用,都能使成员生存和繁殖。尽管本书前一部分所提到的物种相互作用理论告诉我们,捕食者和被捕食者或两个竞争种可以共存,但相互作用的物种过多时,也不易于运用这个理论。所以,生态学家仍在争论那些决定多少物种可以共存的因素,以及为什么这些因素从一个地方到另一个地方会发生变化。此外,了解物种

的相互作用如何影响群落结构和动态也很重要。物种在群落中的功能不同,其相对多度反映它们在群落内相互作用的整个食物网中的适应程度。物种集合体也会随时间发生改变,不管是对干扰的反应还是某些内部动态过程的结果。



生态学家持有不同的群落概念

一种观点认为,群落是一个超生物体,只有将其作为一个完整的实体考虑时,才能正确地评价其功能和组织。这一观点即所谓整体论概念(holistic concept)。正如我们考虑肾功能的重要性时,不能撇开肾所依附的生物体。许多生态学家认为,我们同样不能仅研究土壤细菌而不提及它们所分解的碎屑、它们的捕食者以及由其代谢物滋养的植物。因此,他们强调,只有依据各个物种对整个系统动态所作的贡献,才能了解每个物种。最重要的是,物种间的生态学关系和进化关系使得群落特性得到增强,正如能量流动和物质循环的稳定性使群落特性远大于其各个部分之和。

而另一种观点则认为,群落结构和功能只简单地表现着组成局部联合的各物种的相互作用,并不反映任何有目的的组织,或换句话说,群落结构和功能并未反映任何超越物种水平之上的组织。这种观点被称为个体论概念(individualistic concept)。根据该观点,因为自然选择作用于个体的繁殖量,所以群落内所包含的每个种群的进化都是为了使成员获得最大限度的繁殖成功,而不是为了使作为整体的群落受益。

一个中间的或者说折中的观点,既接受个体论的假定,认为大多数物种的相互作用是不相容的,群落可能是随意聚集在一起;也承认整体论观点,即群落结构和功能的某些属性只起源于物种间的相互作用。而且,该观点还设想物种间的相互作用常由于协同进化而增强(见第 20 章),这反映了相互作用的物种间出现强烈的相互选择压力。



生态学家使用若干方法测度群落结构

不论对于群落的本质有何争议,生态学家通常都

想描述群落结构和功能特征。群落结构是较难界定和测度的,对一个群落的结构,最简单也最直接的测度是群落所包含的物种数。这种测度通常被称为物种丰富度(species richness)。

几个世纪以来,博物学家早已认识到,与温带和北半球北部地带相比,热带地区生存着更多的物种。例如,巴拿马 Gatun Lake 中的 Barro Colorado 岛(图 21.2)16 km² 的面积上,却生存有 211 种树木,比整个加拿大已发现的树种还多。亚马孙河流域的秘鲁和厄瓜多尔的一些地方,一公顷样地内拥有 300 种以上物种,样地内每一棵树都是不同种类!除了一些分类群(尤其是适应高纬度恶劣环境的特有分类群)以外,多数生物类型在热带地区都显示最高的多样性。

生物学家几乎不能为所有的动植物物种进行编目,更不用说微生物了。在世界范围内,已描述并命名的物种大约有 150 万,但物种总数估计在几千万以上,因为这些物种中有许多正变得稀少,或者在科学地认识以前即已灭绝。生态学家们感到急需了解,为什么一些群落比另一些群落具有更高的生物多样性,并且急需找到尽可能多地保护这些自然遗产的途径。

即使最简单的生物群落也包含大量的物种。为了应付这种复杂性,生态学家通常把多样性划分为不同营养级的物种:分别为初级生产者、植食动物和肉食动物。在营养级内,根据觅食方式和位置又将物种区分为不同的同资源种团(guilds),例如,植食动物包括食叶者、蛀食者、食根者、吸花蜜者和食芽者。

生态学家想通过对某一特定区域遇到的所有个体进行分类,将一个群落或群落中一部分的多样性列表显示,此时,他们就发现,群落中只有少数物种数量丰富,而大多数物种数量稀少。正如我们下面将看到的,相对多度是生态学家量化群落结构的另一种方式。

群落结构的规则格局既不赞成也不反对群落整体论,因为系统组分的独立活动以及其间的相互作用都可导致群落组织的形成。整体论的观点认为群落结构可以反映物种的属性,物种经选择作用增强群落作为整体的功能。个体论概念则将一个群落的结构视为其各个组分的集合,其中每一个物种都在群落中凭其自身能力发挥功能。生态学家已逐渐认识到持任何一种极端观点都不合理,现在,他们力求确定群落整合的程度及其生物学机制。



图 21.2 热带森林的任何群落多样性都非常高。在这幅航片中,巴拿马 Barro Colorado 岛上不同树种的数目明显均等(Carl C. Hansen 摄,感谢 Smithsonian Tropical Research Institute)



“群落”一词 被赋予多种含义

生态学作为一门学科的发展过程中,群落一词经常表示出现在某一特定地区植物和动物的集合体,其中一个或多个重要的物种处于优势,或以一些自然特征为标志。我们提及一个栎树群落、山艾群落和池塘群落时,意味着在一个特定地点发现的所有植物和动物中,与群落同名的物种占优势(图 21.3)。群落一词以这种方式使用时不再含糊:群落是限定的空间以及包括在其范围内的所有种群。生态学家还有一种群落概念,包含了共存种群之间的相互作用,这暗含群落一词的功能含义,而不仅是描述性含义。

当种群的范围超出了人为划定的边界时,群落的概念和真实性都变得难以确定。在温带和热带地区之间迁移的鸟类,将两个地区的物种集合体联系起来。在一些热带地区,冬天出现的鸟类有半数是来自北方的候鸟。蝶螈在河流和池塘里完成幼体发育,但其成体却生活在周围的林地里,因而将水体和周围林地的物种集合连结起来,就像树木一样,树叶脱落进入河流,因而支撑了水体中的碎屑食物链。

(a)



(b)



(c)

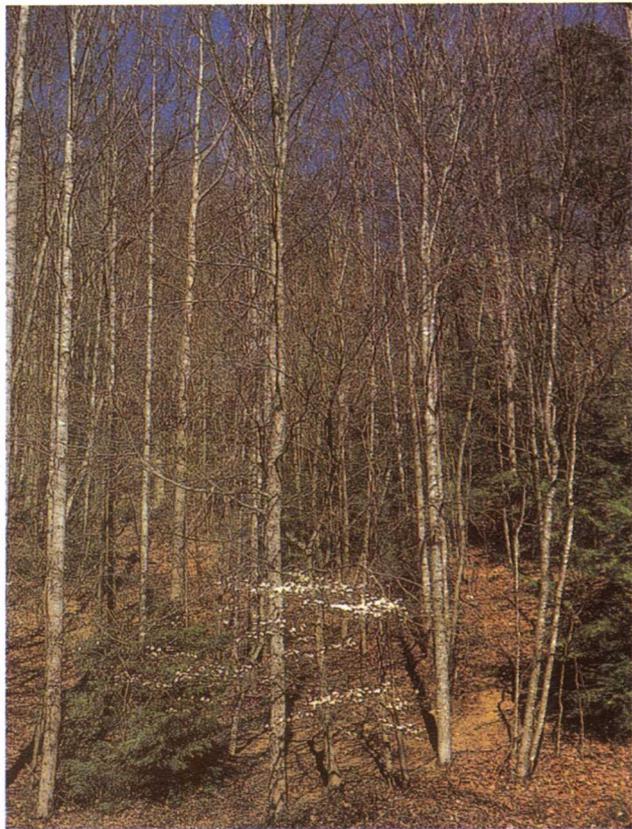


图 21.3 群落常以其最显著的成员来命名。(a)亚利桑那州 Santa Catalina 山脉的美国黄松群落；(b)亚利桑那州南部河岸边的森林群落,邻接一条流经干旱山区的河流；(c)田纳西州大烟山(Great Smoky Mountains)的落叶林群落(R. E. Ricklefs 摄)

群落结构和功能糅合了大量复杂的相互关系,直接或间接地将群落的所有成员连在一张复杂的网上。每一个种群的影响延伸到了群落内生态关系疏远的组分。例如,食虫鸟虽不吃树木,但他们捕食的许多昆虫以植物叶片为食或为花授粉。通过对捕食者、竞争对象和被捕食者的影响,种群的生态和进化效应沿各个方向延伸,遍布群落的整个营养结构。



群落是生态组织的一个自然单元吗

群落组织的整体论概念和个体论概念,预测了生态梯度和地理梯度上物种的不同分布格局。整体论认为,属于一个群落的物种相互紧密联系,这表明,每个物种的分布与作为整体的群落的分布的生态限制是一致的。生态学家称这种群落组织观点为封闭群落(closed community)。个体论认为在一个特定群落中,

每个物种与其共存物种都是独立分布的,这样的开放群落(open community)没有自然边界,所以,就其成员物种的地理和生态分布而言,其界线是武断的,这些成员物种可能独立地将分布范围扩展到其他群落中。

图 21.4 以简图表示封闭群落和开放群落的结构,每个物种的分布都表示在环境梯度(例如,从干燥到潮湿)上。在描绘封闭群落的图中,各群落内每个物种的分布都相当一致。所以,封闭群落是有明显边界的间断的生态学单位。这种群落边界,称为群落交错区(ecotones),是物种沿梯度迅速替换的区域。

在描绘开放群落的图中,物种随机分布,与其他物种无关,因此,在两个群落间物种组分并未形成明显的边界。我们可以人为地把出现在一个特定地点的物种,例如靠近湿度梯度左边的干性森林,定义为一个“群落”。然而,我们必须承认,其中一些物种在梯度中更干的部分更典型,而其他物种则在较湿的地方达到最大多数。

开放群落和封闭群落的观点在自然界中都有其正确性(表 21.1)。在两种情况下,可以观察到群落间的清

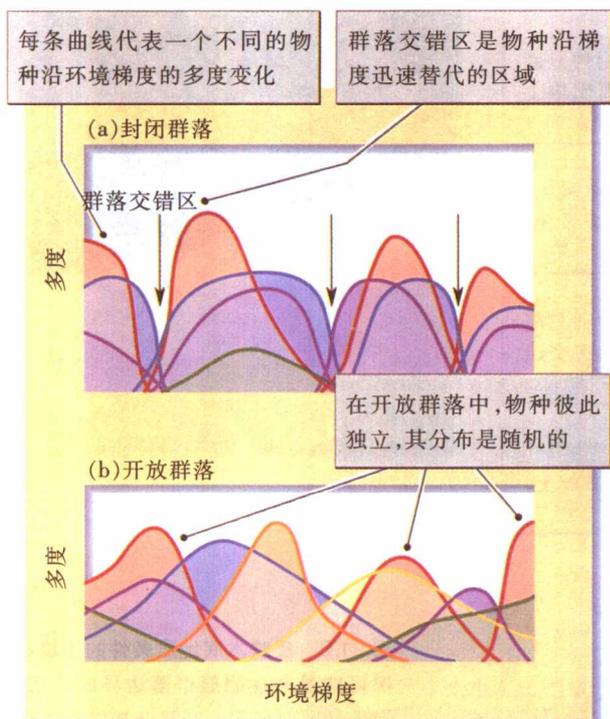


图 21.4 封闭群落以群落交错区的存在而区别于开放群落。物种沿环境梯度的假想分布: 物种被组织为明显的集合体(封闭群落, a)和物种沿梯度随机分布(开放群落, b)。箭头指示两个封闭群落间的群落交错区。每条曲线代表一个不同的物种沿环境梯度的多度变化

晰界线。第一种情况发生在物理环境突然改变时, 例如水生群落和陆地群落间的过渡区, 明显的土壤类型间的过渡, 以及山体北坡和南坡间的过渡。第二种情况则

发生在一个物种或某种生活型在环境中占优势时, 其分布范围的边缘决定其他许多物种的分布界限。

表 21.1 开放群落和封闭群落的特征

	开放群落	封闭群落
早期提出者	H. A. Gleason	F. E. Clements
组织方式	个体论	整体论
边界	不明确	清楚(群落交错区)
物种分布区域	孤立	重叠
协同进化	不普遍, 不明确	显著

群落交错区

群落交错区是许多物种达到分布边界的地方。所以, 群落交错区表示两个不同封闭群落间的边界。在急剧的自然差异将植被分离为明显群落的地方, 群落交错区尤其显著。这些差异发生在多数陆地和水体(尤其是海洋)环境的分界面上(图 21.5), 以及基本的地质构成引起土壤矿物含量突然变化的地方。

图 21.6 表示俄勒冈州西南部的蛇纹石和非蛇纹石土壤上, 两个植物群落间的群落交错区。越过边界进入蛇纹石土壤中, 镍、铬、铁和镁的含量增加, 铜和钙的含量却下降。蛇纹石土壤的边界成为许多物种分布的边界, 这些物种或者如同黑栎一样不能忍受这种土壤, 或如美洲茶和火草一样只生存于这种土壤上。有少数物种, 如栲洛米和千里光, 只出现在过渡区的狭窄地带; 而另一些物种, 如山柳菊和羊茅草, 则可跨越群落交错区, 对土壤矿物的变化似乎没有反应。所以, 蛇纹石和非蛇纹石土壤间的过渡区只是部分符合封闭群落观点, 群落交错区可以



图 21.5 群落交错区通常和毗邻栖息地物理特性的突然变化相联系。在 New Brunswick Fundy 湾的部分海岸, 海藻只能延伸到涨潮线。在涨潮线与云杉林之间, 波浪冲刷掉岩石上的土壤, 含盐的浪花使陆地先锋植物死亡, 因而留下这块没有植被的区域(R. E. Ricklefs 摄)

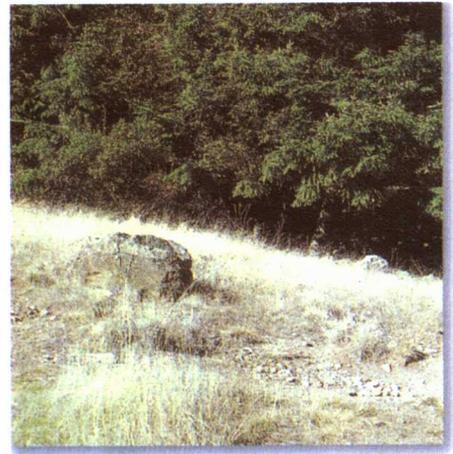
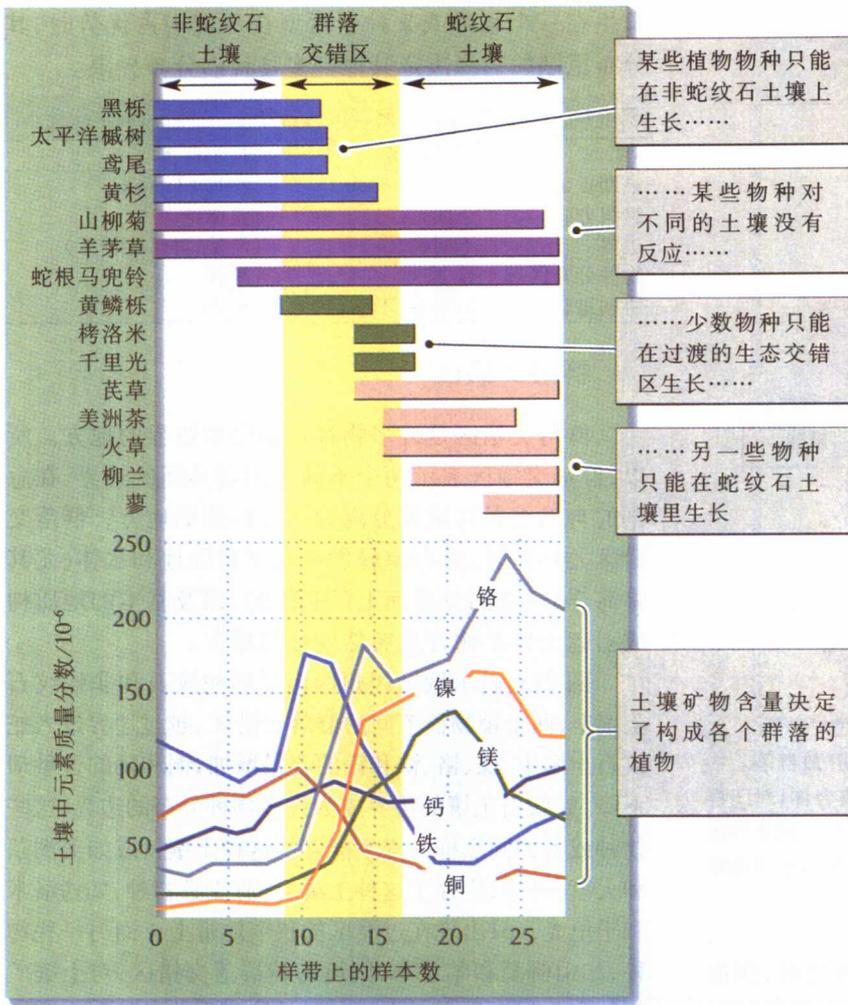


图 21.6 反映本底地质条件的土壤状况可能是产生明显群落边界的原因。在俄勒冈西南部，跨过非蛇纹石土壤（样地 1~10）和蛇纹石土壤（样地 18~28）的边界，植物物种发生替代（上），土壤元素含量发生改变（下）。照片中可见加利福尼亚北部蛇纹石的荒原形成的清晰边界 [数据引自俄勒冈大学 C. D. White 的博士学位论文: *Vegetation-Soil Chemistry Correlation in Serpentine Ecosystems* (1971); R. E. Ricklefs 摄]

通过许多物种来识别,但却不能利用所有的物种来识别。

植物自身对维持群落交错区的条件有作用 (见第 5 章)。群落交错区出现在阔叶林和针叶林之间的过渡区。针叶的分解比显花植物叶片的分解产生更丰富的有机酸,从而增加了土壤的酸度,而且,因为针叶分解缓慢,所以在土壤表面积累了厚厚一层部分腐烂的有机物。阔叶林和针叶林两种环境条件的明显转变,造成两种森林类型内许多灌木和草本物种的分布边缘。与此类似,在草地和灌丛或者草地和森林之间的边界处,地表温度、土壤湿度、光照强度和火烧频率的急剧变化引起许多物种的替代。草地和灌丛之间的边界通常都是明显的,因为当其中一种或另一种植被类型略占优势时,它就会在群落中占主导地位。禾草通过减少土壤表层含水量来阻止灌木幼苗生长;灌木则通过荫蔽草本幼苗而抑制其生长。在美国中西部,火维持着草原与森林之间的鲜明边界,火烧使树木的幼苗死亡,多年生禾草却可抵御这种破坏,但火不能深入到潮湿的森林栖息地内部(见第 22 章)。

连续体概念

明显的群落交错区经常形成于自然环境状况出现突然变化的地方,但却很少沿逐渐改变的环境梯度发生。北美东部的阔叶落叶林,与其相连接的地区有明显的群落交错区,向北被耐寒的常绿针叶林取代,向西部被耐旱耐火烧的草地取代,向东南部被抗火烧的松林所取代。然而,即便阔叶林自身也不是均质的。早期的植物考察清楚地表明,在落叶林生物群系内的不同地区,出现不同树种以及其他植物。如果 Clements 的封闭群落观点正确,那么,每个地区明显不同的植被就代表一个明显的群落,清晰的植被过渡带将其与其他群落分开。但是当生态学家更详细地研究植物分布时却发现,符合封闭群落概念的植物群落较少,而且并不完全符合,一些物种在地理分布和生态分布上有相当大的重叠,而且并未发现清晰的群落交错区。正如 Gleason 所指出,物种倾向于彼此独立地分布在生态环境梯度上。



在肯他基州的一个地区同时出现的物种,每一种都有不同的地理分布

图 21.7 在一个特定地方同时出现的物种可能有不同的地理分布。肯他基州东部的植物群落内同时出现的 12 种树木的地理分布各不相同 [引自 H. A. Fowells, *Silvics of Forest Trees of the United States*, U. S. Department of Agriculture, Washington, D.C.(1965)]

当封闭群落概念失去支持时,生态学家开始对连续体概念(continuum concept),即开放群落组织的概念更感兴趣。根据这个概念,在诸如森林、草地和河口这样大范围的栖息地内,沿着物理环境梯度,植物种群和动物种群发生连续的相互替代。美国东部的环境形成了一个连续体:南北向的温度梯度和东西向的降雨梯度。在任何一个地区发现的树种(例如,在肯塔基州东部的本地种)都有不同的地理分布区域,这表明它们独立的进化背景和生态关系(图 21.7)。一些物种在肯塔基州到达了分布范围的北限,一些物种则到达了分布范围的南限。因为少数物种的地理分布区域存在广泛重叠,所以在任何一个特定地点发现的植物种群集合并不代表一个封闭群落。

对肯塔基州森林更详细的认识表明,许多树种沿着当地的环境梯度发生了分离。一些物种沿着山顶生长,另一些则沿着潮湿的河边滩涂生长;一些物种在贫瘠、多岩石的土壤上生长,另一些则在富含有机质的土壤上生长。在这些限定更窄的组合中,每个组合的代表种可能都表现相当密集分布,但开放群落概念仍可较好地描述植物的这些组合。

梯度分析

连续体概念的正确性取决于物种沿生态梯度的分

布方式。如图 21.4 所示,在梯度分析(gradient analysis)中,封闭群落的组织应该通过明显的群落交错区显示出来。梯度分析通常这样进行:测度一些地点的物种多度和物理条件,并将每个物种的多度在图上表示为物理条件数值的函数。这些条件可能包括任意一个物理变量的值,如湿度、温度、盐分、辐射量或光照水平。

生态学家在野外

物种如何沿生态梯度分布?

康奈尔大学的生态学家 Robert Whittaker 在北美洲最早开始进行梯度分析,他的工作对推翻 Clements 的封闭群落极端观点较有影响力。Whittaker 在多山地区进行了大部分工作,随着海拔、坡度和日照的变化,当地的湿度和温度在短距离内也发生变化。这些变量反过来决定了一个特定位置的光照、温度和湿度水平。当他沿相同海拔不同土壤湿度取样调查物种多度时,发现每个物种占据一个独特的生态分布区,物种多度的峰值分散在环境梯度上

俄勒冈山地生长的植物种类较少,但每个物种的生态分布区都较宽……

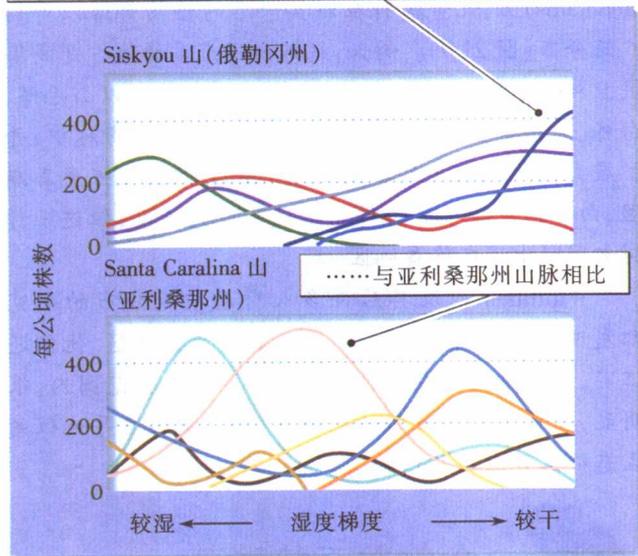


图 21.8 山地植物分布表示开放群落结构。图为俄勒冈州 Siskyou 山海拔 460~470 m, 以及亚利桑那州东南部 Santa Catalina 山海拔 1 830~2 140 m 这两个地点上,植物种类沿土壤湿度梯度的分布。每个物种分别在湿度梯度的不同点上达到各自的最大多度。在俄勒冈的山上发现的物种较少,但每个物种的生态分布区一般都较宽 [引自 R. H. Whittaker, *Ecol. Monogr.* 30: 279~338(1960); R. H. Whittaker and W. A. Niering, *Ecology*, 46: 429~452(1965)]

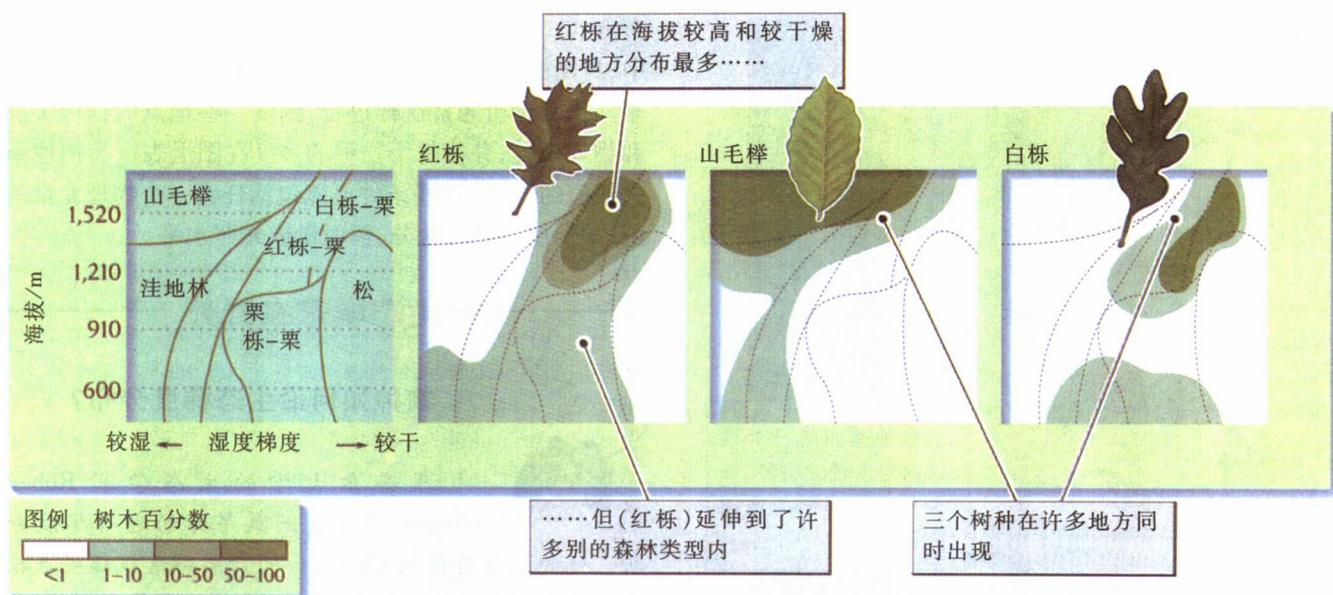


图 21.9 大烟山(Great Smoky Mountains)的树种有明显的重叠分布。左图表示海拔高度和土壤湿度的关系,示山毛榉、红栎-栗树、白栎-栗树、洼地林、铁杉、栗栎-栗树和松等主要森林类型的大概边界。红栎、山毛榉和白栎的分布并不局限于以其名字命名的森林类型内。相对多度是树干直径 1 cm 以上的被测树种在大约 1 000 株树的样本内所占的百分比〔引自 R. H. Whittaker, *Ecol. Monogr.* 26:1-80(1956)〕

(图 21.8)。这些发现与开放群落结构一致。

Whittaker 发现,在田纳西州的大烟山(Great Smoky Mountains)上,优势树种在以其命名的植物群落以外仍广泛分布(图 21.9)。例如,红栎出现最多的地方是高海拔且相对干燥的地方,但其分布区已延伸到以山毛榉、白栎、栗树甚至铁杉(常绿针叶树)占优势的森林中,并扩展到整个大烟山的不同高度。山毛榉比红栎更喜潮湿,白栎则在较干燥条件下达到其最大多度,但这三种树却同时出现在许多地区。

Whittaker 以及其后许多人对动植物分布的研究都发现,物种组合间很少有清晰的群落交错区。他们还证实,植物种或多或少独立分布在生态条件范围内。很明显,物种组合一致的情况很少,并且被占主导地位的生态群落开放结构所掩盖。

食物关系将群落组织成食物网

如果从生态系统的角度来看群落,把注意力集中在能量流动上,我们会发现物种以功能群的形式存在,功能群的成员处于相似的营养或摄食位置(见第 6

章)。所以,植物可以统称生产者,而所有的植食者(从蚂蚁到斑马)则统称为植食动物,如此等等。但是这个观点有局限性,因为它忽视了构成群落的物种在数量和进化历程上的差异。

当我们用食物网(food web)观点来透视一个群落时,我们往往要强调多样性。尽管食物网也是基于功能关系,但它偏重于种群间的联系和识别,例如,并不是所有的植食动物都以所有的生产者为食。因为食物网分析了包含群落物种水平的信息,所以在区分群落结构时,比生态系统分析更有效。但是由于群落结构难以界定和测度,所以不同的食物网分析经常产生不同的结果。例如,我们可能提出这样的问题:是不是食物网结构越复杂,动态稳定性就越强?一个合理的解答可能是这样的:如果捕食者有可供选择的不同猎物,那么,其种群大小就较少受某一特定猎物种群数量波动的限制;当能量可采用多种途径通过一个系统时,其中一条途径中断,只是使更多的能量转移到另一条途径。这两个因素都有助于提高群落的稳定性。同样另一种解答也有道理:随着群落内多样性的增加,物种彼此施加的影响通过其间各种各样的相互作用而增加;这些生物联系反过来又引起种群过程中普遍的时滞效应(见第 15 章和第 18 章),这往往又降低多样性系统的稳定性。

食物关系也可能影响群落内的物种多样性。例如,当捕食者控制了处于竞争优势的种群时,处于劣势的竞争者就因被捕食的数量减少而继续存在。所以,食物网内特定营养级的多样性,可能依赖于更高营养级种群的捕食作用。

生态学家在野外

岩石潮间带的食物网复杂性

在一个有影响的实验中,华盛顿大学的 Robert T. Paine 首次证实了食物网组织结构和群落多样性之间的关系。他比较研究了华盛顿沿海地区和加利福尼亚湾岩石海岸潮间带群落的食物网,这两地的食物网都以行动迟缓的捕食者为优势,即鱼海星(*Pisaster*)和太阳海星(*Heliaster*)(图 21.10)。但是,在加利福尼亚湾还有其他丰富的捕食者种群,如蜗牛、蟹和鱼。尽管生态系统的初级生产力较低,但植食动物和生产者营养级仍有较大的多样性。

Paine 因此联想到:捕食者对较低营养级的多样性有控制性影响。为了检验这个假说,他在华盛顿海岸的实验区做了一个移走捕食者的实验。当他将海星从实验区移去时,海星的主要猎物贻贝(*Mytilus*)迅速扩展,将别的生物排挤出实验区,并使局域食物网多样性和复杂性降低,尤其使植食动物多样性降低(见第 19 章)。Paine 证明,初级生产者的多样性也符合这一原

则。把一种植食性的球海胆(*Strongylocentrotus*)去除后,一小部分竞争力强的藻类将控制这个地区,并将许多短命物种或耐牧食物种排挤出去(见第 18 章)。

Paine 证明,通过这种方式控制较低营养级物种间的竞争关系,消费者可以提高多样性,从而控制群落结构。因为这些物种被移走后,群落的大厦也将倒塌,所以被称为关键捕食者(keystone predators)(图 21.11)。因此,关键捕食者种群的维持是群落稳定性的一个重要组分。

Paine 和其他效仿这种实验的人都强调,食物网体现的消费者-资源关系是了解群落组织结构的关键。Paine 还对食物网的类型进行分类,分别表述群落内物种相互影响的不同方式。连接网(connectedness webs)强调生物间食物关系,反映食物网内的各种联系。能流网(energy flow webs)体现了生态系统的观点,其内两个物种之间的关系以资源和消费者间的能流表示。而功能网(functional webs)中,每个种群对维持群落完整性的重要性,体现在它对其他种群增长率的影响上。这种控制性影响只能通过实验揭示出来,不必与食物网中特定环节的能流量对应,这在图 21.12 的潮间带食物网中已明显揭示出来。

Paine 和其他人提倡用食物网示意图来描述生物群落结构,但另一些生态学家提出疑问:食物网结构的差异是否会影响群落动态、稳定性以及群落的持久性?种间食物关系的特定组合,比相同数目的物种以其他方式组合更具本质上的稳定性吗?食物网的稳定性对

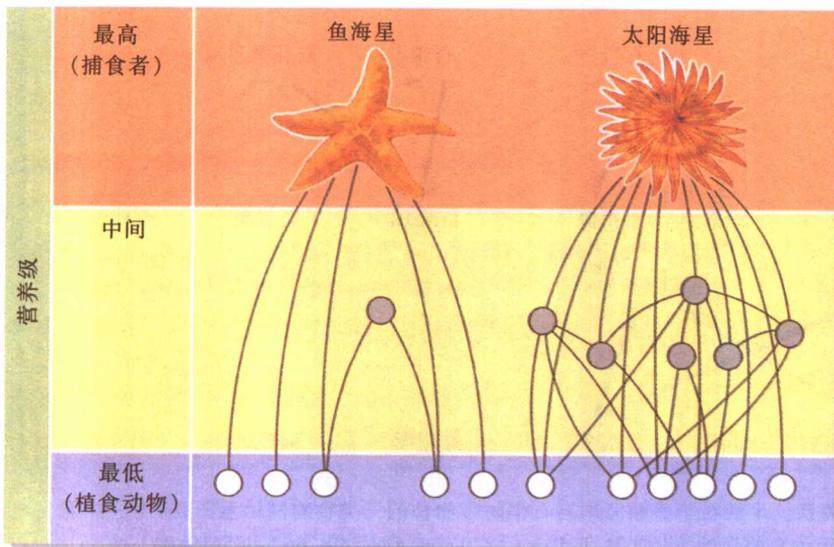


图 21.10 捕食者影响较低营养级的多样性。华盛顿海岸的鱼海星和加利福尼亚海湾北部的太阳海星都强烈地影响其所属群落的结构。在太阳海星处于支配地位的食物网中,有许多其他捕食者(阴影表示)。本食物网示意图的最低营养级包括一些植食动物:石鳖、笠贝、草食性腹足动物和藤壶。这些动物在太阳海星处于支配地位的食物网中具有更高的多样性〔引自 R. T. Paine, *Am. Nat.* 100:65~75(1966)]



图 21.11 除去关键捕食者证明它们对物种多样性的控制性影响。照片右边那块地 8 年间都喷洒了杀虫剂，左边是未喷洒的对照区。杀虫剂使叶甲蜂 (*Microthopapla vittata*) 种群无法爆发，同时叶甲蜂也无法控制其喜食的一枝黄花 (*Solidago altissima*)。结果，一枝黄花逐渐在喷洒杀虫剂的地里成为优势种，通过遮阴排挤掉许多生长在多样性更高的对照区内的其他物种 [感谢 Walter Carson, 引自 W. P. Carson 和 R. B. Root, *Ecol. Monogr.* 70: 73~99(2000)]

自然群落的结构有多重要？这里，稳定性(stability)是指群落抵抗环境干扰的能力，或者干扰之后种群大小恢复平衡的能力。群落的这些能力在理论上探讨得非常完善，并认为可影响到群落内种群的持续性，进而影响群落的多样性。

在如图 21.13 所示的两个食物网中，相同数量的

物种被组织在明显不同的结构内。泥滩群落(a)相对简单，图中所描绘的 7 个物种间有 7 种联结，而且只有一个物种的摄食多于一个营养级。相对而言，植物-昆虫-拟寄生生物系统(b)是复杂的，显示出 8 个物种间的 12 种联结和 7 种杂食性(omnivory, 摄食多于一个营养级)情况。理论研究表明，当其他条件都相同时，摄

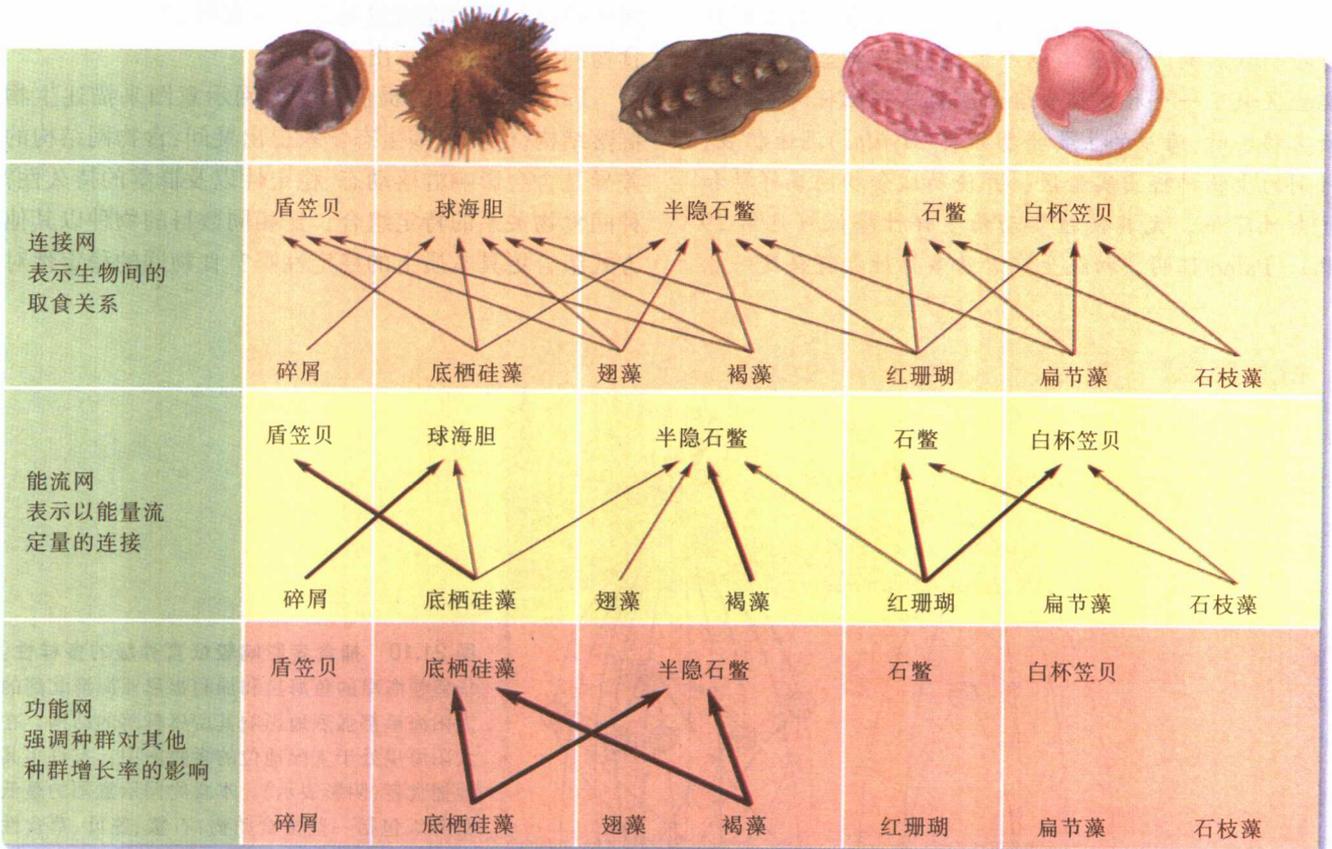


图 21.12 生态学家用三种方法来描述营养关系。生活在华盛顿海岸岩石潮间带物种的三类食物网示意图，描述了群落内种群相互影响的不同方式。箭头的粗度表示关系的强度 [引自 R. T. Paine, *J. Anim. Ecol.* 49: 667~685(1980)]

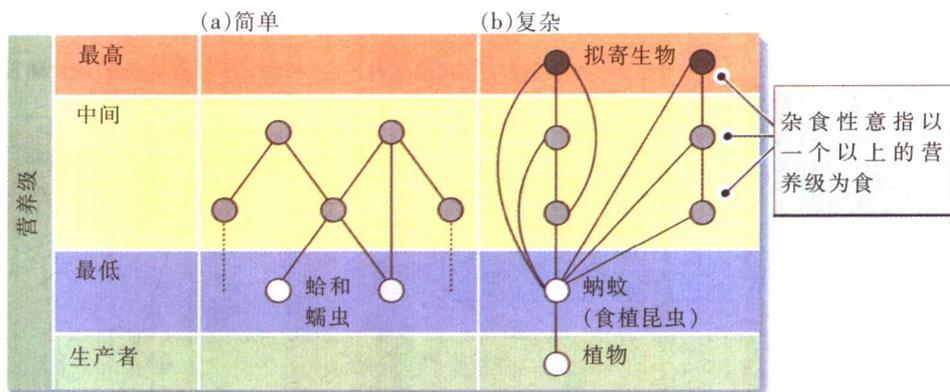


图 21.13 具有相似多样性的不同群落可能有不同的食物网结构。(a)泥滩群落,含有潮间的腹足纲动物和双壳类软体动物及其猎物,群落内只有一种杂食性动物;(b)以香根菊(*Baccharis*)为食的植食昆虫,及其拟寄生物为基础的食物网,该食物网更为复杂,包括数种杂食性物种。在这个食物网示意图中,线段将下面的资源和上面的消费者连接起来,图中未包括所有猎物〔引自 S. L. Pimm, *Food Webs*, Chapman & Hall, London and New York(1982)〕

食跨越多个营养级会降低食物网的稳定性。

如图 21.13 所示,自然界中食物网的结构有极大的差异。然而,我们假定这些食物网中每个都已经持续了很长的生态时间甚至进化时间,这意味着这些食物网都是稳定的。食物网结构的差异意味着食物网稳定性的规律依赖于特定的生物和生态环境吗?或者说稳定性并不是食物网结构的重要因素,食物网结构只反映各个物种间的食物关系?

要回答这些问题,重要的第一步是通过群落的复杂性去分辨群落组织。群落的两个重要属性是物种总数和每个物种的平均食物关联数。对大量食物网的比较研究表明:每个物种的食物关联与群落内的物种丰富度无关,如图 21.14 中猪笼草捕虫器中无脊椎动物的组合。所以,每个物种和其他物种相互作用的数量与群落的总多样性无关。从这些比较可得到另一个概括性认识,即营养级的数目以及营养级内同资源种团的数目,随群落多样性增加而增加。从摄食的群落也可看出食物网的这种明显趋势,所以,多样性增加通常和群落复杂性增加联系在一起。群落的这些属性是如何被确定的,仍是生态学研究的一个活跃领域。



营养级受上一级捕食者和下一级生产量的影响

如第 17 章和第 18 章所述,捕食者可以强烈地

抑制猎物种群。这个原则同样适用于所有营养级。密歇根大学的三位生态学家 Nelson Hairston, Frederick Smith 和 Larry Slobodkin, 在 1960 年发表的一篇经典论文里提出,地球之所以是绿色的,是因为食肉动物抑制了植食动物种群,否则它们会吃掉大部分植被。这个现象说明消费者-资源相互作用的间接影响,会通过群落内的营养级扩展,这种现象被称为营养级串联(trophic cascade)(图 21.15)。如果较高营养级决定较低营养级的大小,则称为下行控制(top-down control)。如果营养级的大小由其食物的生产速率决定,这种情形称为上行控制(bottom-up control)。

上行和下行这两种控制机制的相对强度,生态学家已经争论了很多年。例如,在大部分陆地环境中,对植被多度下行控制的另一种解释是:植物器官通过各种各样的消化抑制剂和有毒物质来抵御消费者的取食(见第 17 章)。事实上,下行控制的最好的证据是水生生态系统,其内的植物和藻类,尤其浮游植物,是极易消化的(见第 6 章)。

芝加哥大学的 Mathew Leibold 和他的同事对天然湖泊中浮游动物和浮游植物密度的调查表明:初级消费者营养级的变化和生产者营养级的变化相对应,这种模式与上行控制相一致(图 21.16)。然而,当食肉鱼类被加入到实验湖泊以降低浮游动物的密度时,浮游植物的多度在大多数情况下会增加,有时可增加到十倍以上,表明这是下行控制。这些结果说明,初级生

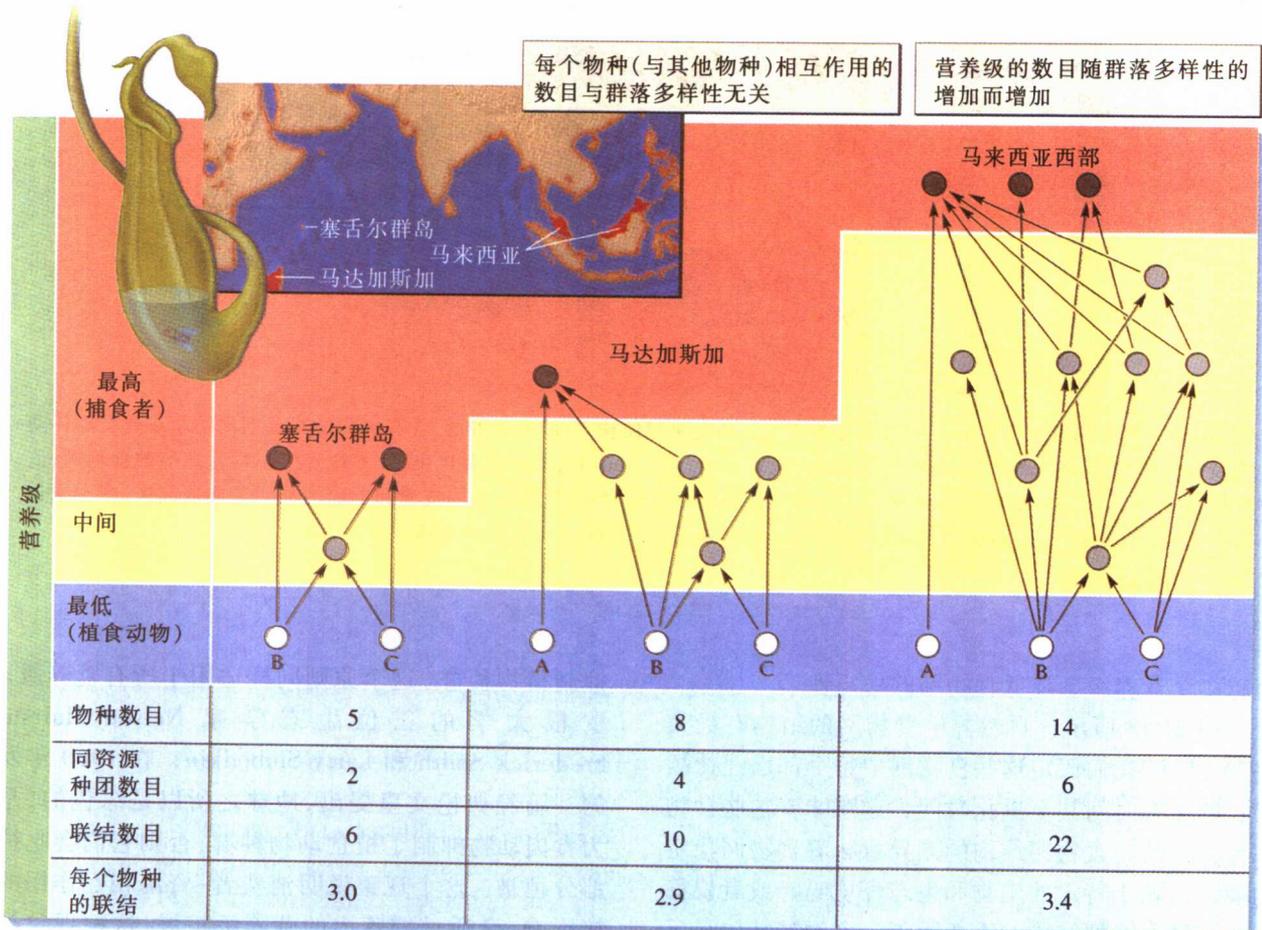


图 21.14 物种丰富度的增加与食物网复杂性的增加相关。本图显示无脊椎动物食物网,这些无脊椎动物生活在印度洋沿岸不同地区的猪笼草(*Nepenthes*)植物的捕虫器内(见插图)。食物网示意图表明:随着物种多样性的增加,生态多样性(更多营养级和营养级内更多的同资源种团)随之增加,食物链也随之变长,但每个物种的摄食联结数却是相似的。食物资源是活的昆虫(A),刚淹死的昆虫(B)和历时较久的生物体碎片(C) [引自 R. A. Beaver, *Ecol. Entomol.* 10: 241~248(1985)]

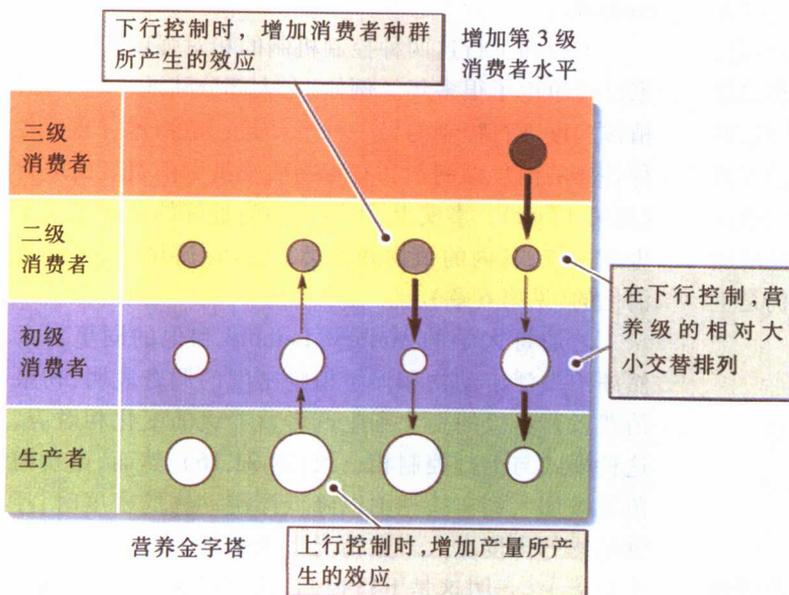


图 21.15 群落的营养结构可通过上行或下行的控制来确定。如果是上行控制,那么生产者产量的增加会导致所有营养级的生产力增大。如果是下行控制,那么消费者会抑制它们取食的营养级,间接地使下一营养级得到增加。这使群落内所有营养级都联结在一起,形成营养级串联

两个营养级的相对大小呈正相关，表明是上行调控

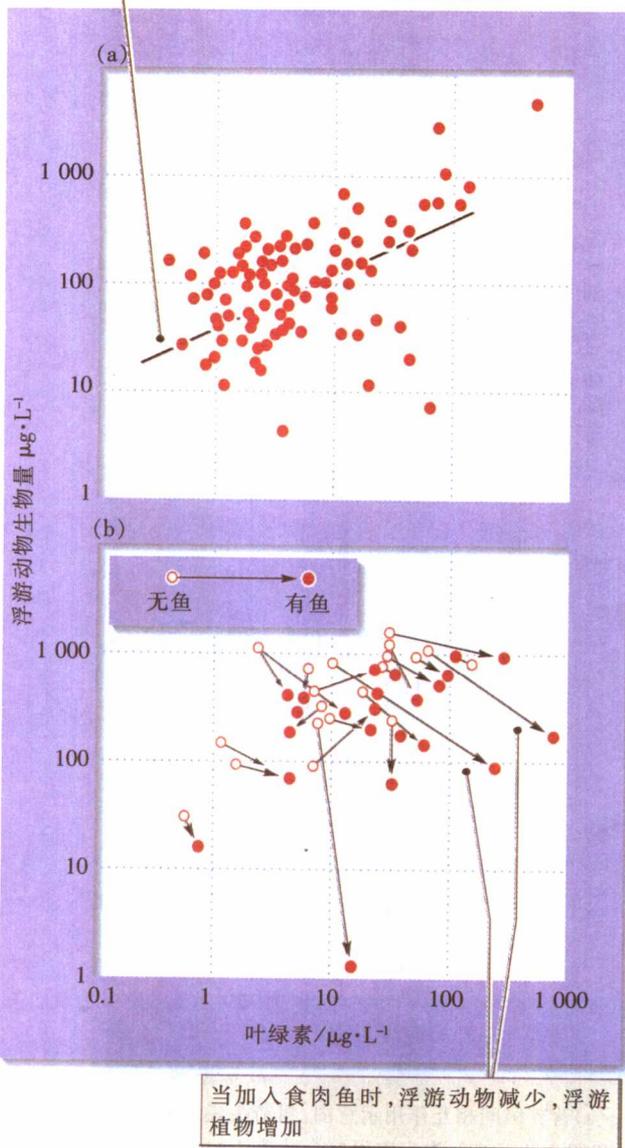


图 21.16 初级消费者的生物量表示上行和下行两种影响效应。(a) 天然湖泊中浮游动物的生物量和浮游植物的密度之间的关系。这是在整个初级生产量范围内进行抽样调查得到的，这两个营养级的相对大小呈正相关，表明是上行调控。(b) 将鱼放到湖里使浮游动物种群减小，并引起浮游植物密度增加，表现出下行调控效应〔引自 M. A. Leibold *et al.*, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 467~494(1997)〕

的上行控制。这个实验系统安置在一个温室数数百个大圆柱形容容器里，培养含三个营养级（异养细菌、进行光合作用的鞭毛藻和藻类，以及浮游动物）或四个营养级（加入鱼作为浮游动物的捕食者）的生物（图 21.17a）。实验结果说明对营养级大小的上行和下行两种控制。在具有三个营养级和四个营养级的两种系统里，加入无机养分都可以使系统内大多数营养级的多度增加。但是加入鱼（第四个营养级）以后，在低营养和高营养两种处理下，浮游动物的数量都会降低，而生产者的数量则会提高（图 21.17b）。

正如 Leibold 对自然湖泊和实验湖泊的比较调查，Hansson 等人的微宇宙实验也提供了证据，即初级生产量的增加有助于扩增其上所有的营养级。但是，实验也表明，消费者可以迅速抑制其下一营养级并使其下两级的生物多度增加。而且，浮游动物的摄食改变了生产者营养级内生物的多度。加入低浓度养分时，鞭毛藻和藻类的多度比细菌相对较大；加入高浓度养分时，浮游动物种群数量增加会抑制鞭毛藻和藻类，而使细菌密度增加。当鱼被添加到这个实验微宇宙时，如同添加养分一样浮游动物的增长被抑制，藻类和细菌同样对高营养水平作出反应。

产量通常决定较高营养级的大小，但是，下行的相互作用仍然可以在较窄范围内调整营养级的大小。



生物群落内物种相对多度的变化

至此，我们已经谈了群落结构，却未注意物种间的差异。但即使在特定营养级内，每个物种都占据一个与众不同的生态位置，并有独特的生态关系，这些生态关系的差异通常表现在物种的多度上。丹麦植物学家 Christen Raunkiaer 在 20 世纪早期就提出，在特定的群落内，少数几个物种有较高的多度，是群落的优势种（dominants），而其余大部分物种的个体数相对较少。当他把相同营养级内物种的个体数标在图上时，结

生态学家在野外

养分增加如何影响水生生态系统营养级？

瑞典 Lund 大学的 Lars -Anders Hansson 和他的同事，通过向实验微宇宙群落中加入无机养分（磷和氮）提高初级生产量，来研究营养结构

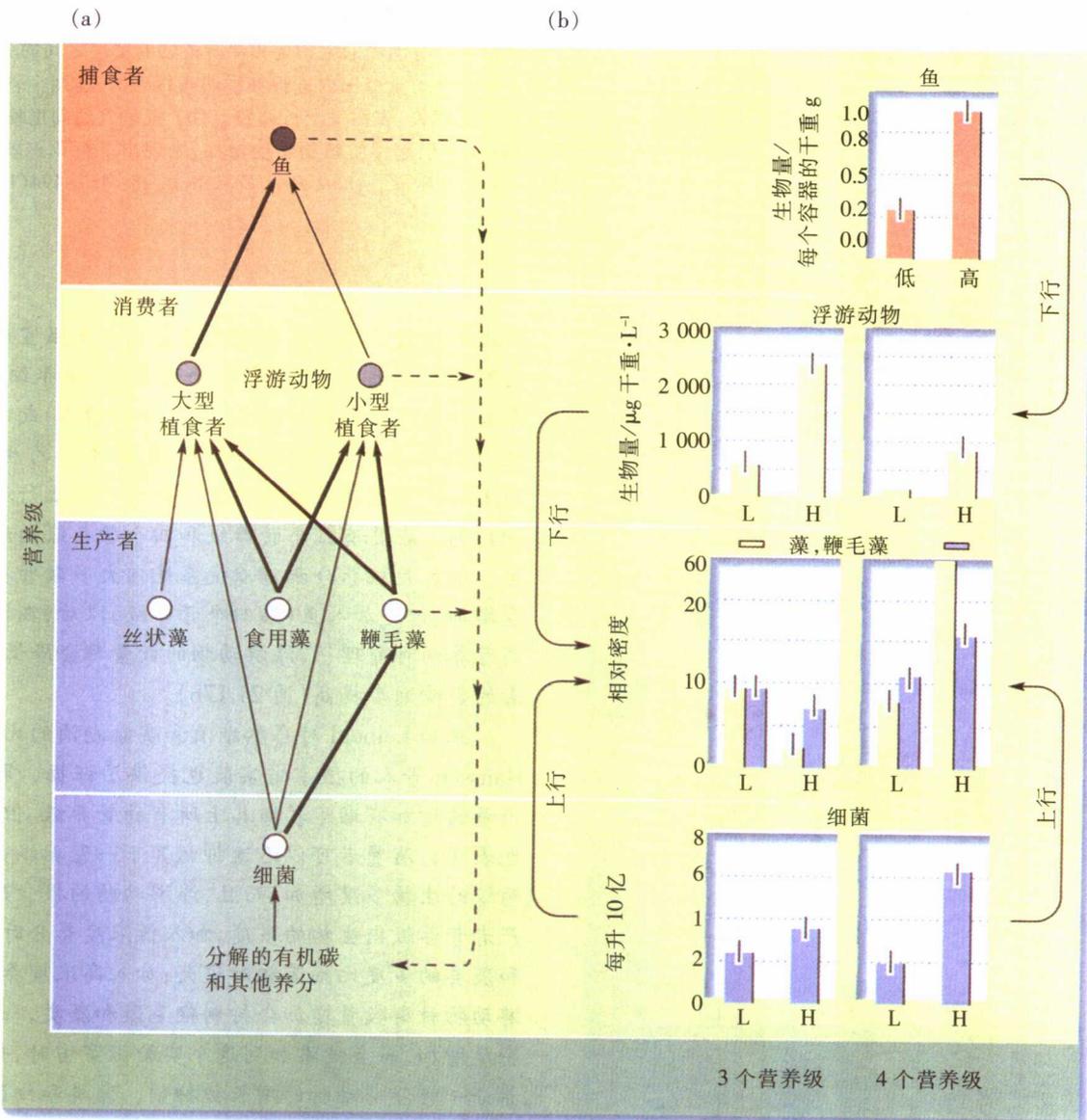


图 21.17 群落结构及其对生产力变化的反应取决于营养级数目。(a)营养级间相互作用示意图。粗箭头表示强相互作用；细箭头表示弱相互作用。虚线箭头表示排泄 (b)具有三个营养级和四个营养级的微宇宙里每个营养级的相对生物量，两个系统都伴有低养分输入和高养分输入 [引自 L.-A. Hansson *et al.*, *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:901-906(1998)]

果如图 21.18 所示,是一条倒J型曲线。

生态学家们用许多方法来描述群落内物种的相对多度。一个常用的方法是将物种多度按从最普遍到最稀少的顺序绘于坐标图——通常是对数坐标图上(图 21.19)。这种图着重说明一般的观察结果,即一个群落内只有很少的物种个体数量丰富,而许多物种的个体数量稀少。另外,这些图还表明,当一个营养级内的物种数目增加时,个体数量最多的物种多度,即该物种在群落内所有个体中所占的比例会降低。每个物种的多

度似乎反映其可以获得资源的种类和多度,以及竞争者、捕食者和疾病对它的影响。

正如讨论有关群落结构和动态的诸多问题一样,生态学家已着力为群落多样性的各种格局建立定量模型,希望能了解产生这些格局的基本过程。在这里,数学对下述两个目标是有帮助的。一方面,生态学家可以利用数学以简单的方程描述数据(在此是物种多度),并利用方程中变量的大小对不同的群落进行比较。另一方面,生态学家也可以应用数学模型的推理,来研究

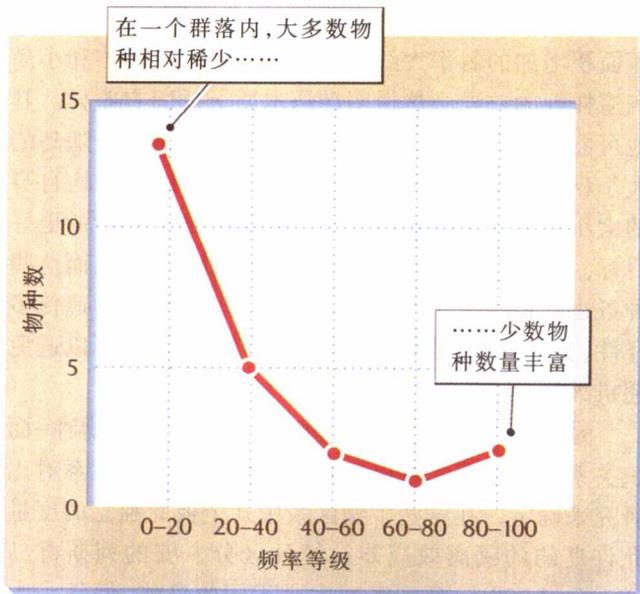


图 21.18 群落内物种的相对多度表现出可预测的分布。密歇根 Kalamazoo 附近的泥炭沼泽植物种数, 在五个频度等级中都表现为倒 J 型曲线。频度等级基于物种在 25 个面积为 0.1m² 的样地内出现次数的百分数确定 [数据引自 L. A. Kenoyer, *Ecology* 8: 341~349(1927)]

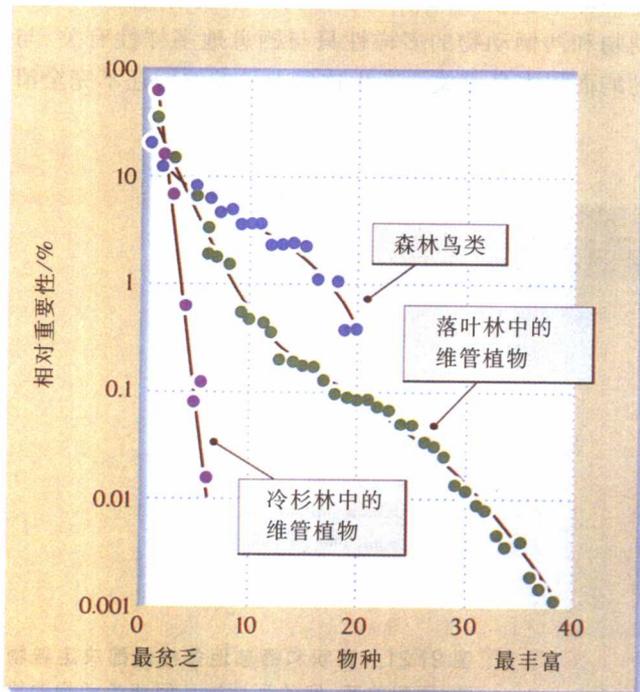


图 21.19 物种多度的对数坐标图。三个自然群落的多度曲线: 西弗吉尼亚某落叶林中的鸟类, 田纳西大烟山亚高山冷杉林中的维管植物, 以及大烟山落叶洼地森林中的维管植物。鸟类多度用个体数表示, 植物则用净初级生产量表示 [引自 R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems* (2d ed.), Macmillan, New York(1975)]

产生实际分布的可能过程。这里我们不再深入详细介绍, 只简要说明相对多度模型作为描述工具, 比用来阐明决定相对多度的过程更为有用。

网上更多 对数正态分布。群落内物种间相对多度的差异可以用一个简单的统计关系来描述, 这一统计关系可以说明物种数目是如何随取样大小的增加而增加。



物种数目随取样面积的增加而增加

作为一个法则, 大面积内出现的物种数比小面积要多。在 1921 年, 植物学家 Olaf Arrhenius 首次建立物种-面积的关系 (species-area relationship), 即

$$S = cA^z$$

从那以后, 以这种幂函数来描述物种数目 (S) 和面积 (A) 间关系特征的方法被广泛运用。其中 c 和 z 是拟合数据的常数。如图 21.20 所示, 可在对数坐标图上显示物种-面积关系。进行对数转换以后, 物种-面积关系变成

$$\log S = \log c + z \log A$$

上式表示一个直线方程。

在许多生物类群中进行物种-面积关系的分析表明, 大多数 z 值在 0.20~0.35 范围之内, 换句话说, 即物种数按面积的 1/5 到 1/3 次幂 (五次方根到立方根) 的比例增加。z 的恒定性表明一些可能性, 其一是取样的人为性, 当样地面积增加时, 其中包含的个体数量也随之增加, 所以, 当样方大小增加时, 发现的物种越来越多。对大小相似的样方进行比较可以避免这一问题。按这种方法做, 物种-面积关系仍保持不变, 那么, 这种关系就不只是人为造成的。此外, 物种-面积关系的斜率 z, 按预测的方式发生变化。例如, 在大小类似的区域上, 大陆地区的 z 值往往比岛屿上的低。之所以出现这种情况, 是因为大陆上扩散的阻碍不强, 个体移动迅速, 从而防止了小面积内种群的局部绝灭。所以, 在大陆上, 小面积内的物种多度和大面积内几乎一致, 物种-面积曲线随之变平缓。

在一个植物区系或动物区系已被完全掌握 (也就是说, 所有的物种都已发现) 的地方, 较大面积具有较多物种的原因, 并不是由于调查者取样造成的。例如,

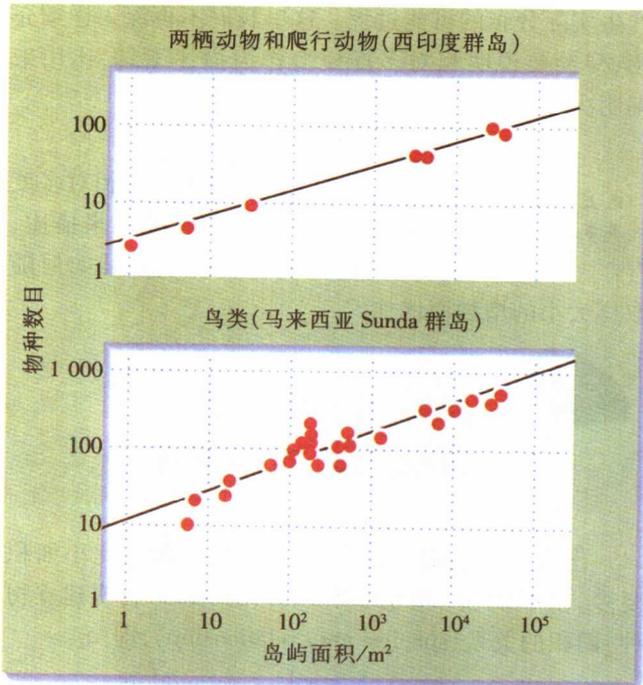


图 21.20 物种数目随取样面积增大而增加。西印度群岛两栖动物和爬行动物的物种面积曲线(上图),以及马来西亚 Sunda 群岛的鸟类物种面积曲线(下图),显示出这种模式 [引自 R. H. MacArthur 和 E. O. Wilson, *Evolution* 17:373~387(1963), 和 *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ(1967)]

西印度群岛的陆地鸟类区系,我们几近完全掌握,物种随面积增加的斜率大约是 $z=0.24$ 。这里,大岛屿和小岛屿多样性的差异必然说明岛屿本质上的固有差异。其他可能的差异包括栖息地异质性,毫无疑问是随岛屿大小(导致地形异质性)的增加而增加,以及岛屿自身的大小,因为较大的岛屿是大陆潜在的迁移者的更好目标。另外,较大的岛屿可以维持较大的种群,而这些种群也能持续更长的时间,因为其具有更高的遗传多样性,更广的栖息地分布,以及足够大的数量可以避免随机灭绝。

是岛屿本身的大小还是栖息地异质性对物种-面积关系更为重要,可以通过不同岛屿的生物区系对比研究来确定,在这些生物区系中几个彼此独立的度量允许岛屿的隔离效应能被统计区分。安的列斯群岛(Lesser Antilles)是一系列大小不同的岛屿,但任一大小的岛屿可能是很高的火山岛,具有多变的栖息地,从海岸边的红树林到热带雨林和云雾林都有分布,或海底升高形成的低地,则以干性森林和灌木占优势。物种-面积-栖息地多样性关系分析表明,蝙蝠并不是栖息地特化者,其物种数对岛屿面积敏感,而对栖息地多样性却不敏感(图 21.21)。但另一个极端情况是,爬行动物和两栖动物的多样性只与栖息地多样性有关,与岛屿面积本身无关。产生这些差异的原因还不完全清

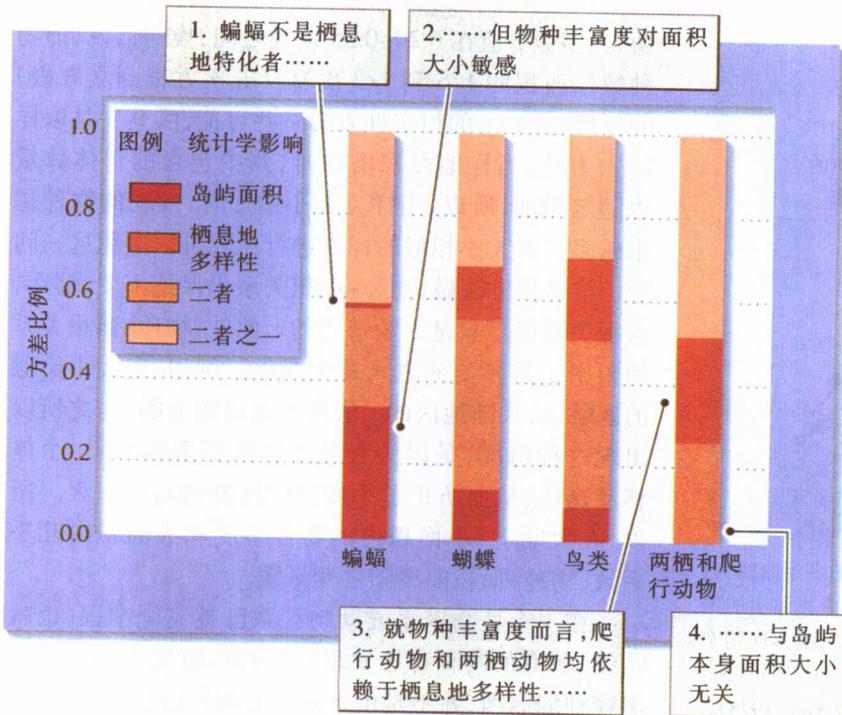


图 21.21 面积和栖息地多样性都决定着物种-面积关系。安的列斯群岛间四类动物的物种丰富度的方差比例,可归因于岛屿面积,栖息地多样性,面积和栖息地多样性相关的变异性,以及这两种因素都不能解释的原因 [引自 R. E. Ricklefs and I. J. Lovette, *J. Anim. Ecol.* 68: 1 142~1 160(1999)]

楚,但可能与特化栖息地内分类群的差异以及物种在两个岛屿间的迁移速率有关。这个例子着重说明,当我们认识多样性的格局时,对其基本过程进行研究是多么重要。



多样性指数以相对多度来衡量物种丰富度

在一个特定地区发现了多少物种?物种丰富度从一地方到另一地方如何变化?这些问题对保护工作者和管理人员是非常重要的,他们需要知道哪个地区滋养着最高的物种数。所以,生态学家经常面对这样的问题,即对不同地区或栖息地的物种多样性进行比较。但是群落内物种多度的差异提出两个实际问题,你已看到,样地内物种总数随样方大小而变化,当有更多的个体被取样调查时,碰到稀有物种的可能性就会增加,所以生态学家不能只是通过比较物种数来比较取样强度不同地区间的多样性。而且,对我们所做的总体多样性估计,并不是所有物种都有相同的贡献,因为物种在群落内的功能地位与它们的总体多度成比例变化。

生态学家采用多样性指数(diversity indices)公式来解决第二个问题,在公式中,每个物种的贡献按其相对多度(relative abundance)加权,相对多度指群落中某个物种的个体数占总个体数的比例。生态学中广泛应用的两个指数是辛普森指数和香农-威纳指数。这两个指数都是由每个物种在整个样地的所有个体中所占的比例(p_i)来计算。辛普森指数(Simpson's index) D 为

$$D = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

对一个样本(S)内的任一特定物种数, D 值从 1 到 S 变化,取决于物种多度的变异。例如,如果五个物种有相同的多度,那么每个物种的 p_i 是 0.20,所以每个 p_i^2 的值是 0.04, $D = 1/(0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04) = 1/0.20 = 5$,这个样地的多样性指数是 5,就是样地内的物种数。如果五个物种的多度不同,那么如表 21.2 所示,多样性指数比物种总数低。稀有种对多样性指数的贡献比普遍种少。

香农-威纳指数(Shannon-Wiener index)用下式计算

$$H = -\sum p_i \log_e p_i$$

其中 H 是多样性的对数度量。就像辛普森指数一样, H 的值较高表明多样性较大。而且也像辛普森指数一样,香农-威纳指数赋予稀有种的权重比普遍种少。因为 H 与物种数的对数只是粗略地成比例,所以有时将该指数表达成 e^H 更好, e^H 与物种的实际数目成比例。表 21.2 给出了 e^H 的值,我们可以直接将其与辛普森指数进行比较。

正如上面所提到的,对物种多样性进行估计的另一个问题是:一个样地内的物种数往往随取样个体数的增加而增加。如果我们希望用标准化的多样性度量方法进行比较,那么必须将取样面积大小作为多样性比较的基础。当不同的取样包含不同的个体数时,可比性可以通过一种统计处理来获得,该统计处理被称为稀疏(rarefaction),即从总体样本中随机抽出一些个体组成大小均等的子样本。

稀疏可以被认为是描绘物种数和样方大小之间关

表 21.2 假想群落的多样性指数 D 、 H 和 e^H 的比较,群落内 5 个物种的相对多度不同

样地中物种的比例					多样性指数		
A	B	C	D	E	D	H	e^H
0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	5.00	1.609	5.00
0.25	0.25	0.25	0.25	0.00	4.00	1.386	4.00
0.24	0.24	0.24	0.24	0.04	4.30	1.499	4.48
0.25	0.25	0.25	0.25	0.001	4.02	1.393	4.03
0.50	0.30	0.10	0.07	0.03	2.81	1.229	3.42

系的一种方法。Woods Hole 海洋地理所的 Howard Sanders 将此技术应用于底栖海洋生物取样,这些生物是从一些海洋环境中不同地点的柔软沉积物中采挖出来的。两个样本间的样品数不同,因为基质中生物密度不同,并且取样步骤也有不可避免的差异,因而,不可能判断两个样本间多样性的差异是取样的人为影响,还是反映了两个栖息地间的固有差异。所以在比较样本时要进行稀疏(图 21.22)。稀疏曲线让 Sanders 可以比较地点间的多样性。在这里,稀疏曲线清晰地区分出取样点,表明可比较的样本中不同栖息地间的多样性是不同的。

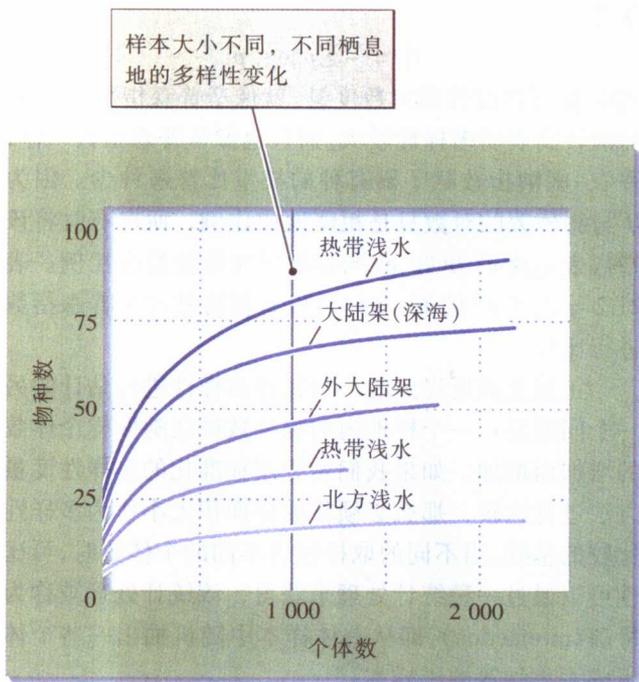


图 21.22 大小不同样地的多样性可通过稀疏来比较。在各种海底生境中,双壳类软体动物和多毛纲环节动物的物种数随样方大小变化。热带地区和深海中动物区系的多样性往往要比不太恒定环境中的动物区系更多样〔引自 H. L. Sanders, *Brookhaven Symp. Biol.* 22: 71~81(1969)〕



总结

1. 生物群落是相互作用的种群组合。有关群落的问题包括:群落属性的进化起源,群落组织结构和稳定

性之间的关系,以及物种多样性的调控。

2. 生态学家从群落的物种数,其相对多度,形成取食环境相似的同资源种团的组织结构,以及表述种间食物关系的食物网等多个角度,描述群落的特征。

3. 一般来说,群落并不形成物种组成突然过渡的不连续单位。物种倾向于独立于其他物种,沿生态梯度分布。生态学家将这种格局称为开放群落结构。

4. 植物和动物组合的间断称为群落交错区。群落交错区有时出现在明显的自然边界上,有时则伴随一个栖息地中优势生长型的改变而出现。水体-陆地过渡区正是群落交错区的第一种类型,草原-森林过渡区是第二种类型。

5. 为了分析物种分布与环境条件或其他物种分布的关系,生态学家提出多种梯度分析方法,根据这些方法,沿着自然条件变化的轴设置相应样点。物种沿这些环境梯度的分布强调了群落的开放结构。

6. 群落结构用表示群落内种间食物关系的食物网来描述。通过每个物种的食物联结数和物种取食的平均营养级数,表述食物网的特征。一种摄食联结的重要性可以通过流经该联结的能量(能流网),或者猎物种群的变化对捕食者种群的影响(功能网)来衡量。

7. 对营养级,尤其是水生系统营养级的人工控制实验表明,消费者可以迅速抑制其下一营养级的大小,这就间接地使其两级之下的营养级的种群扩增。这个效应称为营养级串联,也称为生物群落下行效应。如果某营养级的生产力影响到较高营养级的生产力,则称为上行效应。

8. 在任何群落中都有一些物种较普遍,而其他物种较稀少。最普遍的物种常称为优势种。一个生态群落内相对多度的分布可以呈现一种典型格局,但这种格局的含义却知之甚少。

9. 样地内物种的数目随取样面积成正比增加。产生这种格局的部分原因是较大面积有较大的总体样本。然而,对一些熟知动植物区系的研究表明,较大面积有较高的生态异质性,这就使取样时易于获得更多类型的栖息地,而较大的岛屿有较多的物种,是因为大岛屿更容易成为定居的目标,而且较大种群对灭绝的抗性较强。

10. 生态学家在比较样地间的多样性时,用若干多样性指数来说明多度的差异,其中最著名的有辛普森指数和香农-威纳指数。因为物种数随样地大小的增加而增加,生态学家采用稀疏处理以及别的统计方法,

使大小不同的样地间可以进行比较。

生态学实践

检验你的知识

植物上的植物

有时候一些群落可以叠加在别的群落内。附生植物(epiphyte)就是一个这样的例子。epiphyte 一词的本意是指“在植物上”，所以附生植物是生长在别的植物上的植物，并形成一类群落。这个词也适用于生长在大海藻上的微小海洋藻类，以及横跨北美的许多树种的树皮上生长的藻菌共生地衣。在热带地区，森林中树干和枝条上生长附生植物很常见，它们扎根于松软的地衣和有机碎屑中，在枝条顶端、枝丫处，以及林冠内其他角落和缝隙中都可积累这种物质。由于很薄的土壤层和生长在林冠高处，附生植物可能暴露在相对高温、暂时干旱和明亮的光照下。热带地区的附生植物已进化出一系列形态适应和生理适应特征，使它们能在特化的小生境中存活。它们发展出许多形态和大小，且属于不同植物类群的典型代表，包括地衣、藓类、蕨类、兰科植物、凤梨，甚至还有仙人掌。

在陆地和附生植物栖息地都能生存的凤梨(凤梨科 Bromeliaceae, 包括菠萝), 显示出的一系列惊人的适应特征。例如, 铁兰属(*Tillandsia*) 成员可以通过一种特化的瓣膜样结构由叶子从雾中吸收水分。水箱凤梨的叶子排列成莲座状, 在叶基中部里面有一个开口, 这种结构成为其种名中“水箱”的由来, 水箱收集并存储水分和有机碎屑。这类凤梨的水箱能形成自己的群落, 包括蛙类、其他两栖动物、水生昆虫、蜘蛛和形形色色的无脊椎动物和微生物。

华盛顿州奥林匹亚城华盛顿州立大学的 Nalini Nadkarni 研究了热带地区附生植物群落的动态。附生植物栖息地遭受风、动物、水浸泡、枝条折损和树木倒伏等各种干扰。附生植物群落如何对这些干扰作出反应? Nadkarni 的实验地点在哥斯达黎加的 Monteverde, 她利用登山装备到达极高的研究位置, 对云雾林中大树上的附生植物进行去除实验, 随后记录附生植物覆盖物在 10 年后的总量、组成和位置。附生植物的定居过程极其缓慢, 以至于在移去五年之内没有出现, 而且, 最初形成的群落与去除的群落非常不同(表 21.3)。最初预测保留在树枝上的植物物质边缘将会出现重新

定居, 而实际上定居从枝条底部开始, 并随着时间向上移动。Nadkarni 总结, 这种模式是枝条底部在降雨之后干得较慢的结果。

表 21.3 实验去除前和十年后附生植物的生物量或盖度百分数

组成	去除前	去除后
树皮(无附生植物)	0	45
壳状地衣	0	6
叶状地衣	0	4
苔藓植物	20	35
维管植物	30	10
死有机物	50	0

去除前组成以平均生物量表示, 去除后以平均盖度表示 [数据引自 Nadkarni(2000)]

检验你的知识

1. 当我们计算一个群落的多样性指数时, 这个群落内出现的群落意味着什么?
2. 检查表 21.3 中的数据, 该表改编自 Nadkarni (2000)。基于这些数据, 物种恢复的最可能顺序是什么?
3. 从 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 网址上的 Practicing Ecology, 访问 Royal Botanic Gardens at Kew 网站的 epiphytes。附生植物如何与林冠群落中的鸟和蚂蚁相互作用?
4. 你能再想出任何一个群落内的群落吗?



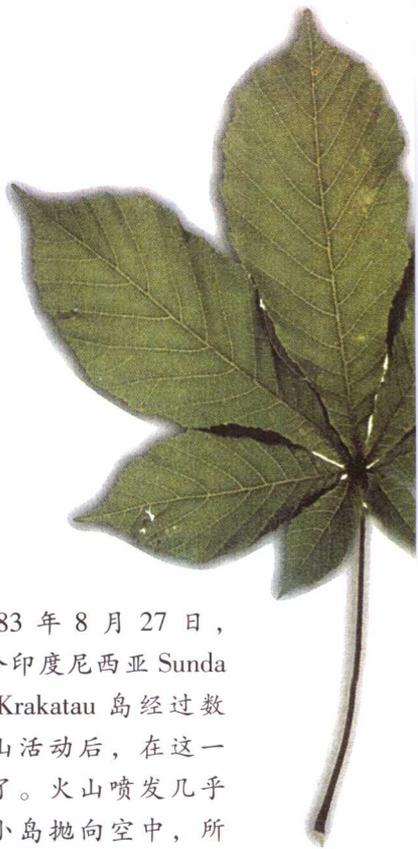
推荐读物

- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago
- Brown, J. H., and E. J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1 705~1 707
- Carson, W P., and R. B. Root. 2000. Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73~99.
- Cee, J. H. R., and P. S. Ciller. 1987. *Organization of Communities Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hansson, L. -A., C. Brönmark, P. Nyström, L. Greenberg, P. Lundberg, P. A. Nilsson, A. Persson, L. B. Pettersson, P.

- Romare, and L. J. Tranvik. 1998. Consumption patterns, complexity and enrichment in aquatic food chains. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 901~906.
- Jackson, J. B. C. 1994. Community unity? *Science* 264: 1 412~1 413.
- Leibold, M. A., J. M. Chase, J. B. Shurin, and A. L. Downing. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 467~494.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Nadkarni, N. M. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32: 358~363.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure, *Journal of Animal Ecology* 49: 667~685.
- Palmer, M. W., and P. S. White. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *American Naturalist* 144: 717~740.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, London and New York.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, C. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco, and R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46(8): 609~620.
- Reice, S. R. 1994. Nonequilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist* 82: 424~435.
- Ricklefs, R. E., and I.J. Lovette, 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1 142~1 160.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Risser, P. C. 1995. The status of the science of examining ecotones. *BioScience* 45: 318~325.
- Terborgh, J. 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1 237~1 246.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23: 41~78.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207~264.

(李彦玲 党承林 译)

第 22 章 群落发育



演替系列的概念包含演替变化的所有阶段

演替发生的部分原因是定居者造成的环境改变

早期和晚期的演替种具有不同的适应性

某些顶极群落由极端环境条件维持

多变环境及不稳定的演替顺序导致暂时性顶极和循环顶极



1883 年 8 月 27 日，位于现今印度尼西亚 Sunda 海峡的 Krakatau 岛经过数月的火山活动后，在这一天喷发了。火山喷发几乎将整座小岛抛向空中，所有的生命都被扼杀。火山

喷发引起的巨大海潮，席卷了临近的苏门答腊和爪哇的海岸，造成数万人死亡。大气中弥漫着大量火山灰，遮蔽了太阳的光芒，在全球范围形成奇特的红色落日，并使气温降至多年来的最低水平。

当这场巨大灾害引起的惊恐逐渐消退时，科学家们意识到 Krakatau 火山岛作为在新形成的火山灰裸地上生物群落发育的实验地，具有极大的价值（图 22.1）。许多考察队登上该岛，并报道了随后一个世纪中动植物出现和定居的状况。该岛定居者的最近来源是隔海相距 40 km 的苏门答腊和爪哇。正如大家所设想的，首先在岛上出现的植物是靠海洋传播且遍布整个地区的热带海岸物种（图 22.2）。到 1886 年，Krakatau 岛上定居的 24 种物种中，有 10 种是通过海洋传播的。大多数其他先锋植物为风力传播的植物如草本植物，其种子可随风飞越海面。因此，在 Krakatau 岛上，最早在沙滩发育起来的植物群落以草本和蕨类植物为主。而后，一些靠风力传播的乔木树种开始出现在该岛。到 20 世纪 20 年代，岛屿的大部分已发育为郁闭的森林，有些先锋植物被排挤到林缘，或者从岛上消失。当岛上的森林发育起来时，许多鸟类和蝙蝠被吸引到岛上。其中许多以果实为食，于是带来由动物传播的乔木和灌木种子。20 世纪 20 年代以后，岛上植物区系发生变化，由动物传播的植物成为优势种，目前数量已超过靠海洋和风力传播的植物。

Krakatau 岛的植被在今后许多年内仍将继续变化，因为随着植物的不断入侵，各种植物群落会在不同生境中发育起来。此外，



图 22.1 火山地带,如加拉帕戈斯群岛上的这片火山渣坡地。提供了研究拓殖和原生演替的天然实验室(R. E. Ricklefs 摄)

在持续不断的火山喷发、松软火山灰堆积物的侵蚀和席卷这一地区的暴风雨影响下,火山喷发后现存的 Krakatau 岛仍在不断变化。Krakatau 岛仍将是研究群落动态变化的一个重要实验室。

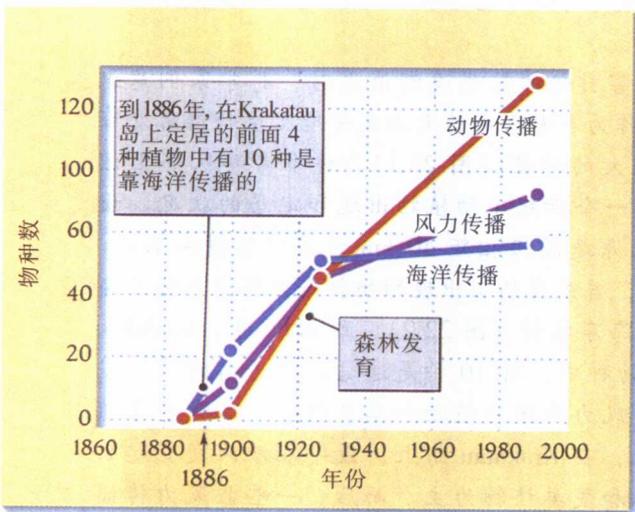


图 22.2 原生演替中靠外力传播的植物首先到达。(图中显示 1883~1990 年间,依靠海洋、风和动物传播的植物出现在 Krakatau 岛上的物种数(数据引自 R. J. Whittaker, <http://www.geog.ox.ac.uk/research/biogeography/Krakatau-2.htm>.)

群落处于一种持续波动的状态,一些生物死亡,随之其他生物出生并取代其位置,同时能量和养分从群落中流过。当然,大多数群落的外貌和组分并不随时间发生明显变化。如橡树替代橡树,松鼠替

代松鼠,如此等等,群落始终处于持续的自我维持状态中。栖息地一旦受到干扰(disturbed)后,如森林砍伐、草原火烧、珊瑚礁被飓风冲毁、岛屿被火山灰覆盖等,新的群落将慢慢重建。当群落恢复到先前的结构和组分时,适应干扰栖息地的先锋物种逐步被其他物种替代(图 22.3)。

由于干扰引起一系列有顺序的变化称为演替(succession),形成的最终物种组合称为顶极群落(climax community)。这些术语所描述的自然过程引起早期生态学家的注意,其中包括 Frederic Clements。1916 年, Clements 就论述了演替的基本特征,并以许多环境中植物群落变化的详细研究来支持他的推论。从那以后,群落发育的研究包括了决定演替变化的过程,生物对早期和后期演替阶段不同环境条件的适应,及定居者与随后的替代物种之间的相互作用。生态学家已认识到,演替是群落动态的本质特征之一。



演替系列的概念包含演替变化的所有阶段

任何一种新形成的栖息地,例如,耕种过的田地、湖畔的沙丘、大象的粪便、大雨过后的暂时性池塘等,吸引了一大批特别适宜的先锋种。这些拓殖种会改变环境,如植物使地表荫蔽,为土壤提供有机碎屑,改变土壤湿度。这些变化常常抑制先锋种继续生存,而使环境更利于后来者,随后,后来者排斥引起环境变化的先锋种。群落特征按此方式随时间而变化。

观察演替的便利地点是不同年份的弃耕地。北卡罗来纳州 Piedmont 高原上,裸露耕地很快就被大量的一年生草本植物所覆盖(图 22.4)。几年之后,多年生草本植物和灌木替代了多数一年生草本植物。灌木之后出现松树,并最终将演替早期物种排挤掉。接着各种阔叶树种侵入松林,阔叶树种取代松树并构成演替序列最终阶段的群落。开始,群落变化得很快,马唐迅速进入弃耕地,甚至犁沟还清晰可见,弃耕后的第一个夏天,小白酒草和豚草占优势,第二个夏天是紫菀,第三个夏天是须芒草(broomsedge)。当生长期长的植物出现时,演替进程慢下来,转变为松林需要 25 年时间,发育成阔叶林,即这一地区的自然顶极群落要一



图 22.3 在演替进程中物种依次替代。波兰南部栎类—鹅耳枥林的演替阶段：皆伐(a)之后到(b)7年，(c)15年，(d)30年，(e)95年，(f)150年 [Z. Glowacinski 摄，感谢 O. Jarvinen. 引自 Z. Glowacinski and O. Jarvinen, *Ornis Scand.* 6: 33-40 (1975)]

个世纪。

从弃耕地转变为成熟林，仅是在特定生物群落内形成相同顶极群落的若干演替序列之一。在美国和加拿大东部的许多地区，某种特定森林类型是若干演替序列的终点。这些演替序列被称为演替系列 (seres)。每一个演替系列都有不同的起点，例如，在印第安纳州密歇根湖南端新形成的沙丘上，物种出现的先后顺序与数英里以外弃耕地上发育的演替系列有区别。沙丘上首先入侵的物种是滨草 (marram) 和蓝苓草 (bluestem grass)。这些物种的个体先在沙丘边缘的土壤中定居，其根状茎 (runner) 在沙地地面下延伸，并萌蘖形成新的枝叶 (图 22.5)。这些多年生禾草固定了沙丘表面，并增加了沙丘中的有机碎屑。大量一年生植物跟随这些禾草进入沙丘，使沙丘进一步富集养分和稳固，逐步创造出适合灌木生长的条件。松林形成以前是沙樱 (sand berry)、沙丘柳 (dune willow)、



图 22.4 弃耕地经历一系列演替变化。北卡罗来纳州 Piedmont 高地上这片撂荒地，是耕地废弃以后栖息地发育的一个例子 (R. E. Ricklefs 摄)



图 22.5 沙丘的原生演替始于禾草地下茎从沙丘边缘的入侵。(a)滨草利用其地下茎成为第一个入侵者；(b)一旦沙丘被滨草固定；(c)有机养分开始累积,灌木便能生长起来；(d)并最终被乔木所替代。这些景象见于密歇根湖南岸印第安纳沙丘州立公园(R. E. Ricklefs 摄)

熊果 (bearberry) 和桧树 (juniper) 形成的灌木层。如同北卡罗来纳弃耕地上的情形,印第安纳沙丘上最初建立起来的松林并不能很好传播后代,仅能维持一两代时间。最后,松树让位给这一地区特有的山毛榉、橡树、槭树和铁杉构成的森林。在同一区域沼泽上开始的演替,同样以山毛榉—槭树森林为终点,当然这是在湿地被各种沉积物和植物碎屑填充并逐步排干之后。

原生演替起始于新形成的栖息地

从 Clements 关于演替的经典研究 (1916 年出版) 开始,生态学家根据演替的起点将演替系列分为两类。原生演替 (primary succession), 指在以前没有植物生长的新形成的栖息地中,植物群落的建立和发

育,这些新形成的栖息地包括沙丘、熔岩流、侵蚀或滑坡后裸露的岩石或冰川退却暴露的岩石。顶极群落受干扰之后进行的更新称为次生演替 (secondary succession)。但是,两者的区别是模糊的,因为干扰对群落结构及其物理支持系统的破坏程度有所不同。龙卷风可以铲平大片森林,但通常土壤库存中的养分、种子、可萌生的根茎都不会受损,因此随后的演替能够很快进行。与此相反,一场严重的火灾可以烧光土壤有机层,破坏数百年或数千年的群落发育过程。

最吸引人并被详细研究过的原生演替的例子之一,是北温带和北方气候下一些特定水生栖息地自然转变为干燥陆地的过程。退却的冰川留下很深的壶状池塘,是厚厚的冰层及随后冰层融化形成的洼地。甚

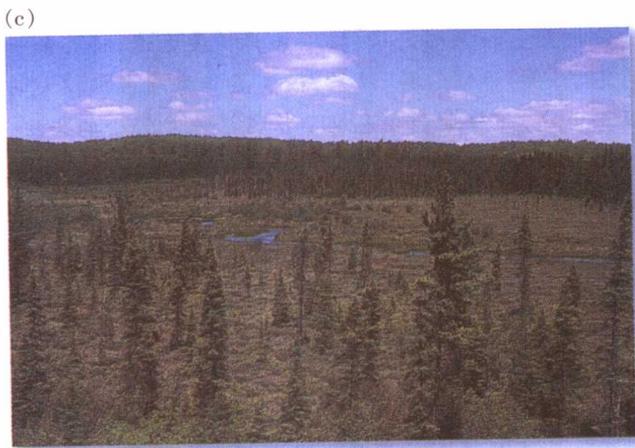


图 22.6 池塘经历的沼泽演替。(a)在加拿大安大略省阿尔奈瑟(Algonquin)省立公园的这个河狸筑坝形成的池塘中,(b)中间的开蔽水体是停滞的,矿物养分贫乏,含氧量低,(c)这些条件导致碎屑的累积和沼泽逐渐的填充,期间经过灌木为优势的阶段及后来黑云杉为优势的阶段(R. E. Ricklefs 摄)

至在今天,河狸筑坝仍会形成新的池塘。这些池塘经历着被称为沼泽演替的特有变化模式。当生根的水生植物在池塘边定居时,沼泽演替便开始了(图 22.6)。一些莎草科植物形成的草垫由岸边向水面扩展。在池塘被沉积物填满以前,这些草垫有时可以完全覆盖一个池塘,在水面上形成一层比较牢固的植被层,被称为“颤动的沼泽”。莎草草垫产生的植物残体累积在池底形成有机沉积物沉淀,池底静止水体中含微生物分解者所需的少量氧气,或根本没有。最后这些有机沉积物变成泥炭,被人们用作土壤改良剂或燃料(图 22.7)。当沼泽逐步积累沉积物和残体时,泥炭藓和灌丛,如格陵兰喇叭花茶(Labrador tea)和蔓越橘(cranberry),沿池塘边生长起来,它们在不断的陆地化进程中促进土壤的发育。在北方的泥炭沼泽中,泥炭藓是泥炭沉积物的主要来源。在池塘边缘,灌丛之后将出现黑云杉林和落叶松林,最后被森林树种(包括桦、槭和冷杉)构成的顶极群落所替代,地点不同,树种也有差异。经过这样一个过程,最初的水生

栖息地经过数千年有机残体的累积,土壤上升至地下水水位以上,于是新的“陆地”生境出现了。

干扰引起次生演替

森林的林冠受损后总会闭合,因为周围的个体都会利用这个新机会。小的林窗,如断落的树枝造成的林窗,很快被周围树木长出的新枝填充。倒木形成的大林窗,将给下木幼树提供一个到达林冠、在阳光下占有一个固定位置的机会。一大片被火烧光的森林,可能由周围完好森林中吹来或动物携带来的种子更新。

即便是那些以留存更新种子开始的次生演替系列也是由干扰的大小和类型决定首先定居的物种。一些植物发芽和生长需要充足的阳光,其幼苗不能忍受其他物种的竞争胁迫。这些物种一般都有很强的传播能力,具有较小的种子,容易被吹散到各处,能到达大范围干扰的中心地带,即顶极群落成员无法到达的地方。



图 22.7 沼泽演替以有机碎屑填充水生环境。加拿大魁北克一个填充后的沼泽中,从这个垂直泥炭藓床 1m 的片段中可看出依次定居植物种类的有机碎屑填充沼泽的积累过程,泥炭藓床厚可达数米(R. E. Ricklefs 摄)

生态学家在野外

断层大小如何影响海洋硬基质上的演替?

在干扰和恢复发生得很快海洋栖息地中,对断层(gap)大小和间隔距离对演替的影响进行了调查。在澳大利亚南部海岸,Michael Keough 调查了生长在坚硬表面的各种潮间带无脊椎动物在人为造成的裸露斑块上的定居过程。这一地区的多数附着生长类群在定居能力和竞争能力上有非常明显的差异,两种能力一般呈负相关(表 22.1)。人造的裸露斑块大小不等,从 25 cm²

到 2 500 cm² (边长 5~50 cm)。一些斑块是生长着许多附生无脊椎动物的大块岩石上清理出来的区域,一些是放置在沙中与定居者相隔一定距离的硬基质。

被完好群落包围着的斑块很快就被强有力的竞争者占据,如被囊类和海绵。这种情形下,斑块大小对群落发育影响很小,因为从边缘到中心的距离(小于 25 cm)很容易长满。许多试图在这些斑块上定居的苔藓虫和多毛纲动物的幼体,很快就被其他物种覆盖掉。在隔离斑块中,断层大小对定居格局影响较大,被囊类和海绵的传播能力有限,很少在小的隔离斑块上定居,这样苔藓虫和多毛纲动物就有机会获得落脚点。因为较大的隔离斑块是一个更明显的目标,其中有许多被少量被囊类和海绵定居,接下来其扩展迅速,将其余一同定居的物种排除掉。结果,被囊类和海绵占据较大的隔离斑块,苔藓虫和多毛纲动物占据许多较小的斑块,苔藓虫和多毛纲动物一旦生长起来,同样能阻止被囊类和海绵幼体定居。

在这个生态系统中,苔藓虫和多毛纲动物是适应干扰的物种,植物学家称之为杂草。它们能迅速进入敞开的斑块,成熟较早并产生后代,随后被定居缓慢的竞争物种排除。这些杂草种需要经常性干扰才能存在于系统中。

断层的大小同样影响捕食者和植食动物的活动,这些消费者能像影响群落的营养结构一样影响演替过程。一些捕食者在较大的断层中觅食,因为容易发现猎物且在其间穿行花费的时间少。其他捕食者本身也易被捕食,因此需要一个完整的栖息地作为庇护所,仅在断层边缘冒险取食。这些捕食者在小断层取食的程度可能高于在大断层中心的程度。

加州大学伯克利分校的 Wayne Souna 所做的有关研究表明,对帽贝(软体动物牧食者)来说确实如此,帽贝生活在贝床的边缘以藻类为食。在加利福尼亚中部一个多石的潮间带海岸环境中,Wayne Souna 清除贝床上 625 cm²(25 cm×25 cm)或 2 500 cm²(50 cm×50

表 22.1 澳大利亚南部爱丁堡地区主要附着生长海洋无脊椎动物类的生活史特征

分类群	生长型	定居能力	竞争能力	营养生长能力
被囊类	群居	弱	非常强	扩展性强,可达 1m ²
海绵	群居	非常弱	强	扩展性强,可达 1m ²
苔藓虫	群居	强	弱	扩展性弱,达 50cm ²
多毛纲	独居	非常强	非常强	扩展性强,可达 1m ²

引自 M. J. Keough, *Ecology* 65: 423~437(1984)

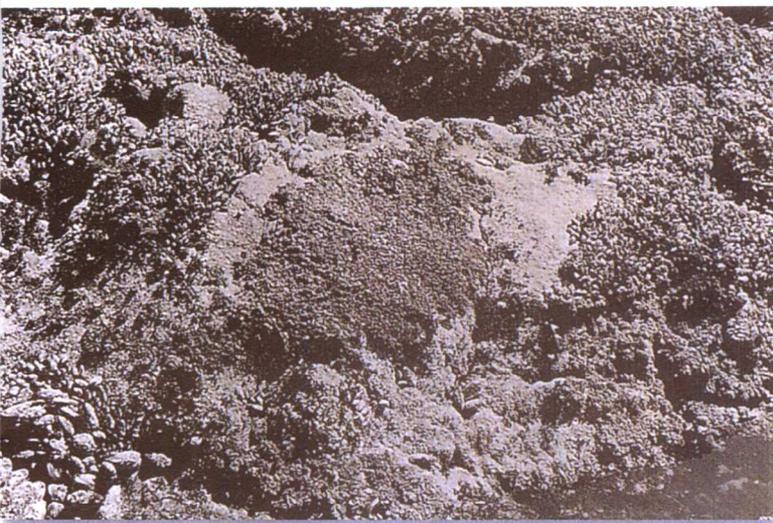


图 22.8 消费者会影响演替的过程。这是加利福尼亚中部沿岸的贻贝(*Mytilus californianus*)床上一个自然清除的斑块,大约 1m 见方,已被大量绿藻(*Ulva*)定居。斑块是由帽贝取食形成的,帽贝仅在距其避难的贻贝床较短距离内取食[感谢 W. P. Sousa,引自 W. P. Sousa, *Ecology* 65: 1 918~1 935 (1984)]

cm)的斑块,然后把每种斑块的一半用铜制隔离物沿边缘圈起来,将帽贝排除在外。在以后的三年里,Sousa 监测几种藻类在这些斑块上定居的过程(图 22.8)。

帽贝不觅食时在贻贝类的缝隙中活动,这样可以避免被捕食。由于这种行为方式限制其觅食范围,因此小断层(较大的周长面积比)上帽贝的密度超出大断层。同样,不出所料,在整个实验过程中藻类在大断层上生长的密度更高。在植食帽贝被人为排除掉的斑块上,所有藻类的总覆盖度都很高,且不同面积的斑块间没有差异。

在 Sousa 的实验中,正如预料的那样,帽贝的牧食抑制多数藻类的定居和生长,但却利于三种稀少和可能处于竞争劣势的种:褐藻(*Analipus*),绿藻(刚毛藻,*Cladophora*)和红藻(内枝藻,*Endocladia*)。这三种藻类都有低平、具壳的生活型,易被其他种类遮蔽覆盖,但也有助于它们抗御取食。牧食同样影响到贻贝的重新定居,在有帽贝的地方,定居的贻贝类在大斑块中的多度比小斑块中高。这种差异是断层大小和帽贝牧食相互作用的结果,而不仅仅受断层大小的单独影响,因为受保护的贻贝定居区域与斑块的大小无关。

顶极群落是演替的终点

生态学家传统上认为演替导致群落发育的最终结

果,即顶极群落。早期的演替研究表明,在某一个地区可见到许多演替系列,每个系列在当地环境条件的特定组合下发育,常常向着相同的顶极演替。这些观察导致这样的概念,即成熟的群落是一个自然单位,甚至是一个封闭的系统(见第 21 章)。这种观点在 Frederic Clements 的著作(1916)里表述得很清楚:

植被发育的研究必须基于这样一种假设,植被单位或顶极群落是一个有机整体。群落像一个有机体一样存在出生、生长、成熟和死亡。它对栖息地的反应体现在过程或功能以及结构中,结构既是这些功能的结果,又记录了这些功能。此外,每个顶极群落能够自我繁殖,绝对忠实地重复其发育阶段。与一株植物生活史的主要特征相比,群落的生活史是一个复杂而明确的过程。(Carnegie Inst. Wash. Publ. 242:1~512)

Clements 将北美陆地植被分为 14 种顶极群落,包括 2 种草地(北美草原和冻原),3 种灌丛(蒿灌丛、荒漠灌丛和查帕拉尔群落),和 9 种森林类型,从松—桧林到山毛榉—橡树林。他认为仅有气候决定当地顶极群落的性质,由土壤、地形、火灾或动物(通常是放牧)引起的群落组成偏离,代表着向当地顶极转变过程中受干扰的阶段,它们都不是成熟的群落。

最近几年来,将顶极群落视为封闭系统的概念作了很大的修正,许多生态学家对原有概念持完全否定的意见。因为事实越来越清楚,群落是一个在组成上随环境梯度连续变化的开放系统。另外,各种各样的因素,包括干扰大小和演替早期的物理条件,都可导致另类“顶极”群落的出现。鉴于植物生态学家在 1930 年将威斯康星州多数地区的顶极植被类型描述为糖槭—椴树森林,到了 1950 年,生态学家将此森林类型归入顶极群落的开放连续体当中。向南,山毛榉显著增加;向北,顶极群落中出现桦、云杉和铁杉;向西与北美草原相连的较干燥的地区,橡树成为优势种。局部地段上,颤杨、美洲黑栎和小糙皮山核桃曾长期被认为是湿润、排水良好土壤上的演替种,如今也认为是较干燥的高地上的顶极种。

威斯康星西南部的成熟群落代表着当地演替系列的终点,被 J. T. Curtis 和 R. P. McIntosh 按连续体指数(continuum index)进行了排序,从以橡树和杨树为主的干旱地区到以糖槭、鹅耳枥和椴树为主的湿润地区。威斯康星森林类型的连续体指数由每种森林类型的物种组成计算而来,其值是人为确定的,其范围从表

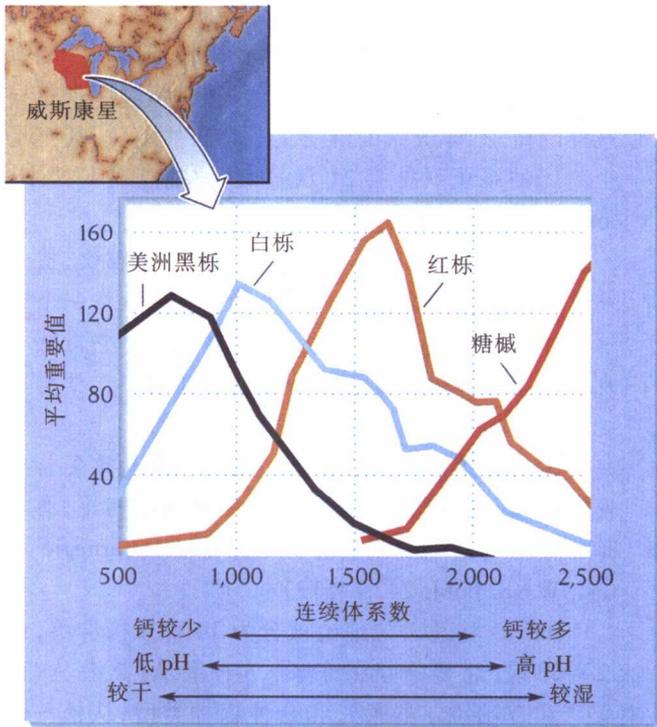


图 22.9 顶级植被代表植物类型的一个连续体。威斯康星西南森林群落中几种乔木的相对重要值(多度的测度)沿连续体指数排列。土壤湿度、可交换的钙含量和 pH 向右升高[引自 J. T. Curtis 和 R. P. McIntosh, *Ecology* 32: 476-496 (1951)]

示刺果橡树纯林的 300 到代表糖槭纯林的 3 000。尽管糖槭顶极的系列阶段出现中间值,但低值和中间值同样可表示由地形和土壤条件决定的局部顶极群落。因此,威斯康星西南部的所谓顶极植被实际上代表了森林类型(某些地方是北美草原)的连续体(图 22.9)。



演替发生的部分原因是定居者造成的环境改变

某一物种在一个系列中定居时,起决定作用的因素有两个:侵入新生或受干扰栖息地的能力,以及在演替过程中对环境变化的反应能力。生长迅速的植物通常生产大量小种子,易被风或动物携带很远的距离。这些植物在早期比传播缓慢的植物有利,因此在演替早期阶段占优势。在一个经常发生火火的栖息地,许多植物都有抗火火的种子或根茎,火灾之后能够很快发芽或萌生,迅速重建自己的种群(见第 9 章)。其他散布缓

慢或者一旦定居后生长缓慢的物种,只能在演替系列后期定居下来。

我们可以看到,早期演替种有时改变环境,使演替后期阶段的物种能够生长起来。刈割土地上生长的草本植物遮蔽地表,有助于土壤保持水分,其条件更适合不耐干旱的植物定居。与此相反,有的拓殖种可抑制其他植物进入演替系列。

美国生态学家 Joseph Connell 和澳大利亚生态学家 R. O. Slatyer 把控制演替过程的各种因素分为三类机制:促进、抑制和耐受,这三种机制分别表示一个种对下一个种定居可能性的作用,这种作用可能是正的、负的或中性的。

促进

促进 (facilitation) 包含了 Clements 把演替看作发育序列的观点,这个序列的每一阶段都为下一阶段扫清了道路,如同有机体发育或建一所房子那样,一种结构紧接着另一种结构。定居植物能使顶极种入侵,就像木模板对浇灌混凝土墙体来说是至关重要的,但对建好的房子来说是多余的。桉木的根系有根瘤菌,是河岸沙洲土壤发育和冰川退却裸露地的重要氮源(图 22.10)。所以,桉木促进受氮制约植物的定居和生长,如云杉,在发育起来的土壤上,它最终取代桉木。

海洋系统中并无土壤发育,但促进作用经常发生,如一个物种提高了小栖息地质量,促使另一物种定居下来。T. A. Dean 和 L. E. Hurd 在 Delaware 湾的潮汐带以下放置实验托盘,发现对某些物种组合来说,一个物种的出现能抑制下一物种定居,但水螅能促进被囊类定居,水螅和被囊类则促进贻贝定居。在南加利福尼亚,冬季风暴的干扰过后,先期到达且生长迅速的藻类给巨藻的重新定居提供了厚厚的保护层,在实验中清除早期演替藻类物种的地方,植食鱼类很快将刚定居的海藻清除。与此相仿,虾海藻 (*Phyllospadix scouleri*) 在多石潮间带的群落上定居也要需要特定的早期演替藻类的存在,因为虾海藻的种子发芽前必须依附在这些藻类上(图 22.11),如果没有这些藻类,海草就不能侵入这种群落。

抑制

某个物种因另一物种的存在而受到抑制 (inhibition) 是一种普遍现象,关于竞争(见第 19 章)和

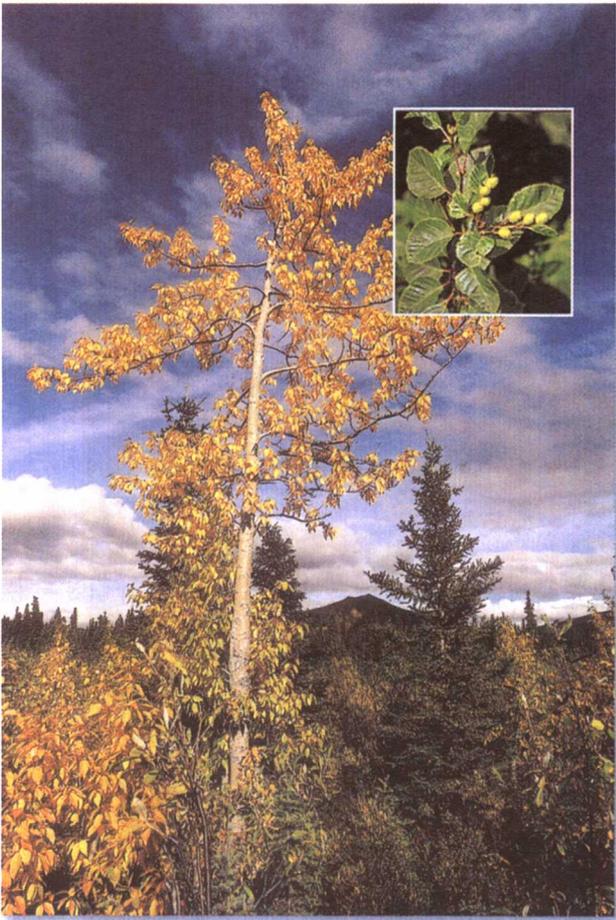


图 22.10 桤木通过提高土壤含氮量而促进演替。(桤木及其果序(插图)(大图 K. Ward/Bruce Coleman 摄;插图 Gilbert S. Grant 摄/Photo Researcher)

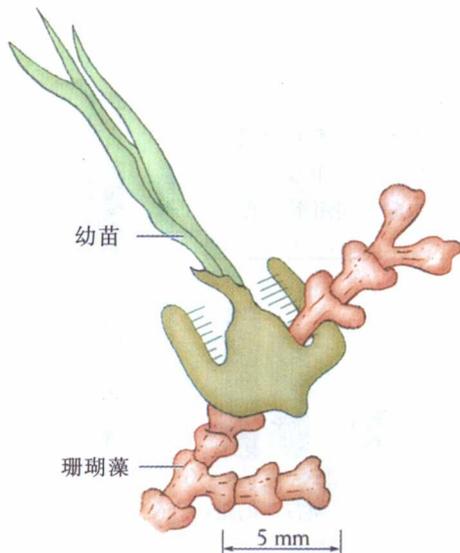


图 22.11 海洋系统中发生的促进。虾海藻(*Phyllospadix*)的种子具钩状毛可使其附着在演替早期的特定藻类上[引自 T. Turner, *Am. Nat.* 121: 729-738 (1983)]

捕食(见第 18 章),我们已作过详细介绍。物种抑制其他物种的方式包括捕食、将资源减少到其他物种无法维持的水平、直接释放有毒化学物质或采取拮抗行为。就演替而言,顶极种按其定义可抑制具有早期演替特征的物种,除非发生干扰,否则后者无法侵入顶极群落。因为抑制作用与物种替代的关系如此密切,成为从演替系列的早期阶段到顶极演替顺序的固有部分。当抑制发生时,只有通过已定居个体的死亡或取代,演替才会随着某物种或另一物种的定居而发生。这样,仅仅是机会的缘故,演替变化的方向将朝着长寿命物种占优势的方向进行。

当两个物种相互作用的结果取决于谁首先定居成功时,抑制作用可引起一种有趣的情形。定居者通常是种子或幼体,即生活史的敏感期,有时会发生这样的情况,其中一物种处于竞争优势的成体存在时,另一个种就不能定居。这样,演替过程取决于优先权,但优先权可能是完全随机的,取决于哪个种首先到达受干扰的地点,或者取决于受干扰地点的某些特征,如干扰的大小、位置和季节等。我们已经介绍过南澳大利亚潮间带栖息地的例子,在那里苔藓虫首先定居,并能阻止被囊类和海绵的定居。因为苔藓虫的传播能力较强,因此更可能出现在小而分散的基质上,而不是在别处。

耐受

通过耐受(tolerance)机制,一个物种能够侵入新栖息地并定居,不论其他物种存在与否,仅仅取决于自身的传播能力和环境的物理条件。竞争排斥决定随后的系列,即定居者的寿命和竞争能力决定它在演替系列中的地位 and 优势度。按耐受来说,演替早期阶段以竞争力弱,生活周期短,但定居快的种为主。占优势的竞争种构成顶极种,但其生长比较缓慢,在其他种成熟和繁殖之前,它们在演替系列中不一定占优势。

生态学家在野外

北卡罗来纳州 Piedmont 地区的撂荒地演替

显然,Connell 和 Slatyer 的三种演替机制—促进、抑制和耐受,以及演替物种的生活史特征共同成为每个演替系列的重要因素,任何因素都不

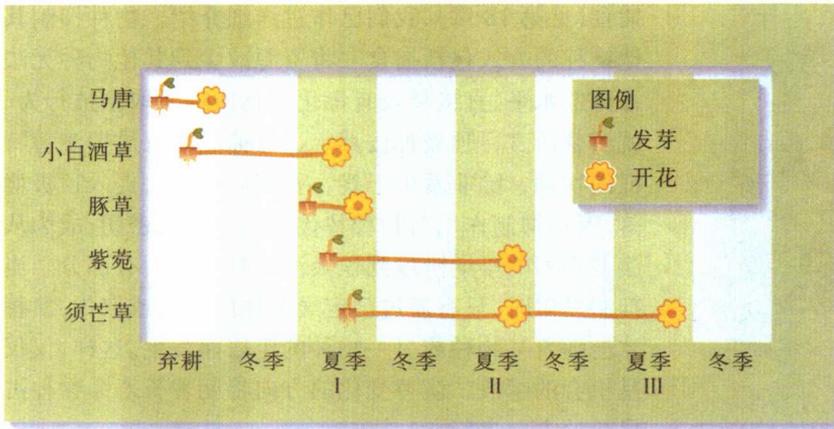


图 22.12 植物的生活史影响其在演替系列中的位置。图中概括了北卡罗来纳撂荒地上 5 种早期演替植物的生活史,可看出它们处于演替系列中的不同位置(Stephen Collins 摄/Photo Researchers)

可能单独起作用。Duke 大学的植物生态学家 Henry J. Oosting 在 20 世纪 40 至 50 年代间就观察到, 这些因素的联合效应影响着北卡罗来纳州 Piedmont 地区撂荒地植物演替的早期阶段(见图 22.4)。撂荒地演替的最初 3~4 年, 以为数不多的几个物种发生的迅速替代为主, 这些物种包括马唐(一种杂草)、小白酒草、豚草、紫菀和须芒草。每个种的生活周期在一定程度上决定了它在演替中的位置(图 22.12)。

马唐是一种生长迅速的一年生植物, 通常在当年刈割的撂荒地上生长得最旺盛。小白酒草是一种越冬一年生植物, 种子在秋天发芽, 植株以很小的莲座叶丛度过整个冬季, 次年盛夏开花。小白酒草传播能力强并且生长迅速, 通常成为撂荒一年地里的优势种, 但由于小白酒草幼苗喜光, 很快就被耐阴种类替代。演替早期是传播迅速的拓殖种占优势, 它们能对付新裸露地表的严酷条件, 但演替随即迅速转向抑制为主的过程。

豚草是一年生夏季草本, 种子在早春发芽, 植株在夏末开花。若秋末耕地被翻犁过, 则次年的演替中, 成为第一个夏季优势种的将是豚草而不是小白酒草。紫菀和须芒草是二年生草本植物, 在春末和早夏发芽, 以细小植株度过冬季, 次年秋季开花。须芒草也可持续生长, 来年秋季开花。

小白酒草和须芒草都能有效地传播种子, 幼小植株能耐受缺水, 这些能力使它们能够很快侵入刈割后的耕地, 在竞争者定居以前就繁殖生产种子。小白酒草腐烂的根部使其幼苗生长减缓, 因此这种植物在演替系列中是自我抑制的。这种生长的抑制物, 可能是小白酒草提高演替第一年适合度的其他适应的副产物。不

管它是如何产生的, 在演替早期阶段, 自我抑制是一种普遍现象。

紫菀在新近刈割耕地上可成功定居, 但在撂荒地上生长较慢, 直到次年才能成为优势种。在耕地里首先定居的紫菀在全光照下生长茁壮, 但其幼苗不耐阴, 成年植株荫蔽其后代, 使之不能存活。这样, 紫菀无法与须芒草有效地竞争土壤水分。Catherine Keever 通过如下实验观察到上述现象, 她清除了几株须芒草四周 1 米半径的圆圈区域, 按不同的间隔种植紫菀的幼苗(图 22.13)。结果, 离须芒草最近的植株生长得最差, 因为土壤中可利用水分减少了。

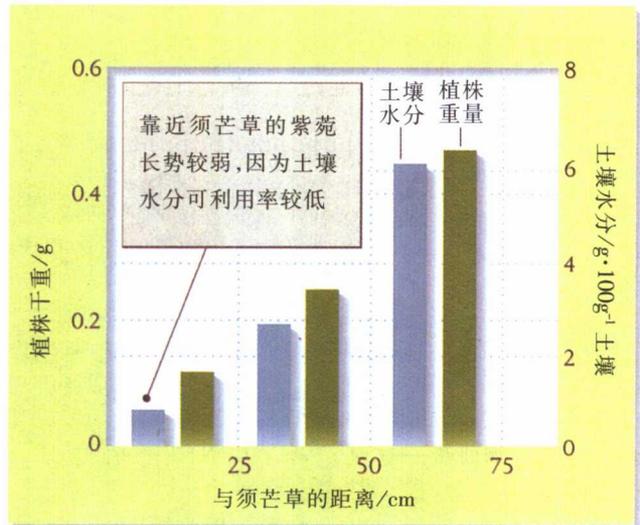


图 22.13 一些植物可通过水分和养分的竞争抑制其他植物。图中可见, 撂荒地上紫菀的生长(干重)和土壤含水量受距须芒草植株距离的影响[引自 C. Keever, *Ecol. Monogr.* 20: 230~250 (1950)]

临近顶极

演替系列中新增种和排除已有物种不再改变发育中的群落环境以前,演替继续进行。从小生长型发展成生长型的过程,光照、温度、湿度和土壤养分条件都发生改变。但是,当植被达到环境能支持的最大生长型时,这些条件的变化更加缓慢。一个顶极群落的最终生物量大小受气候限制,而与演替过程中的事件无关。

一旦森林植被建立起来,新树种的进入只产生一些细微的变化,不会改变光照强度和土壤水分的格局。例如,在北方阔叶林中,山毛榉和槭树取代了橡树与山核桃,因为其幼苗在林地荫蔽环境中是更有力的竞争者,而且山毛榉和槭树幼苗在母树下及被其取代的橡树与山核桃树下发育得一样好。就此而言,演替已至顶极,群落的生长型与自然环境已达到平衡。

更确切地说,即便顶极生长型已建立,群落的物种组成也会发生变化。例如,华盛顿特区附近的一片林地,近 70 年来没有受到人为干扰,发育成橡树与山毛榉为优势的高大森林群落。它有成熟群落的外貌,但经研究发现,其物种组成还未达到平衡,因为最年轻的个体(林下的幼树最终将取代目前的大树)既没有白栎也没有美洲黑栎。在下一个世纪里,那些繁殖力很高的树种很可能成为这片森林的优势种,如红花槭,糖槭和山毛榉(图 22.14)。

从受干扰的栖息地到顶极群落的演替所需时间随气候和初始土壤条件变化。显然,从裸岩上开始演替的速度,比从最近才裸露的土壤上开始的演替慢许多。北卡罗来纳弃耕地上,形成一个成熟的橡树—山核桃顶极森林需要 150 年。西部草原的次生演替达到顶极只需要 20~40 年。在潮湿热带,森林群落在皆伐 100 年后,才能重新组建起顶极成分,前提是土壤没有被过度耕种或者被长期暴露在阳光和雨水下。原生演替通常相当缓慢。放射性碳元素年代测定表明,在密歇根湖的沙丘上,发育成的山毛榉—槭树顶极森林经历了 1 000 年时间。

生态学家一般认同,群落在演替中期更为多样和复杂。但我们不清楚的是,演替早期阶段的群落多样性提高是否与生产量的增加、环境物理特征的恒定性较高或结构异质性较大有关。

发育中群落的生物学特性会随物种进入或退出演替系列而改变。当一个群落发育成熟时,生物量与生产

力的比值提高。生产量无法满足需求时,维持群落的需求量同样上升,此时群落净生物量停止积累。生物量积累的停止并不是群落达到顶极的必须信号,不论群落生物量增加或减少,物种可以继续侵入一个群落并取代其他物种。生物量达到稳态确实是群落主要结构变化已经结束的标志,进一步的变化通常限于细微部分的调节。

当植物个体随演替增大时,群落可利用的养分中更多部分以有机物形式储存起来。此外,成熟群落中的植物将大部分生物量分配给支持组织,支持组织并不如光合组织易消化,因此大部分生产力进入碎屑食物链,而不是消费者食物链。群落变化还有其他方面,树木发达的根系吸收矿物养分的速度和储藏能力都高于演替早期的植物。森林土壤保持养分的能力更强,因为树木根系能保护土壤免受侵蚀。林冠防止近地面环境热量过高和过分潮湿,以及枯枝落叶层的条件更适于食碎屑生物生存。



早期和晚期的演替种 具有不同的适应性

陆地生境中的演替限定了植物类型变化的有规律

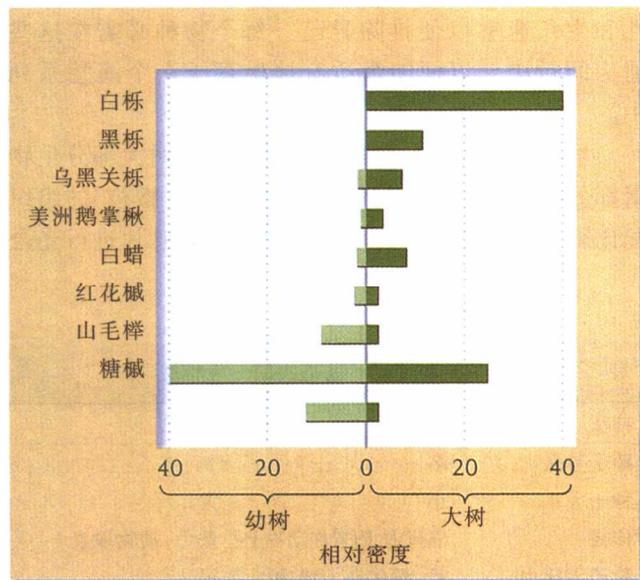


图 22.14 达到顶极生长型后物种替代仍能继续。图中说明了华盛顿特区附近一片 67 年未受干扰森林的物种组成。林下山毛榉和糖槭幼树的相对优势,预示着橡树—山毛榉阶段之后,群落中逐步的演替变化[引自 R. L. Dix, *Ecology* 30: 663-665 (1957)]

进程。早期和后期定居者具有不同的生长和繁殖策略。演替早期阶段的物种在传播能力上进行投资,以便迅速占据新产生或受干扰的栖息地。顶极种传播和生长较缓慢,但其幼苗的耐阴能力和成年植株的高大个体使它们比早期演替种具有更大的竞争优势。早期演替种适于占据未被利用的环境,而顶极群落中的植物适于在其创造的环境中生长和繁茂。于是,演替的进程伴随一个转变过程,即提高传播力的适应与加强竞争力的适应之间平衡的转变。

表 22.2 比较了演替早期和晚期阶段植物的一些特征。为了加强定居能力,演替系列早期的植物通常生产许多靠风传播的细小种子(如蒲公英和马利筋),其种子能在森林和灌木环境的土壤中休眠若干年,土壤中的种子称为种子库(seed bank),直到火烧或倒木形成种子发芽和生长必需的裸露土壤条件。大多数顶极种的种子相对较大,为幼苗提供了在林下激烈竞争环境中开始生长的充足养分,幼苗在荫蔽条件下的存活力与种子重量呈正相关(图 22.15)。

在顶极栖息地的荫蔽条件下,幼苗的生存能力与其在早期演替栖息地中直接光照下的快速生长能力呈负相关。处于全光照条件下,演替早期草本种类的生长比耐阴树种快 10 倍。不耐阴树种,如桦木和红花槭,生长速率居中,这种植物必须平衡耐阴性和生长速率以便排除异己。每个物种必需在这些适应间折中,以便能最适宜地生存于一个演替系列中。

早期演替物种的快速生长是因为幼树大部分生物量都分配给茎和叶。植物根和地上部分(嫩枝)的组织配比影响着它的生长速率(见第 3 章)。叶片进行光合

表 22.2 演替早期和晚期阶段植物的一般特性

特征	早期	晚期
种子数量	多	少
种子大小	小	大
传播	靠风力,附着在动物上	重力,动物取食
种子生活力	长,潜伏在土壤中	短
根/茎干比	低	高
生长率	迅速	缓慢
成熟个体大小	小	大
耐阴性	低	高

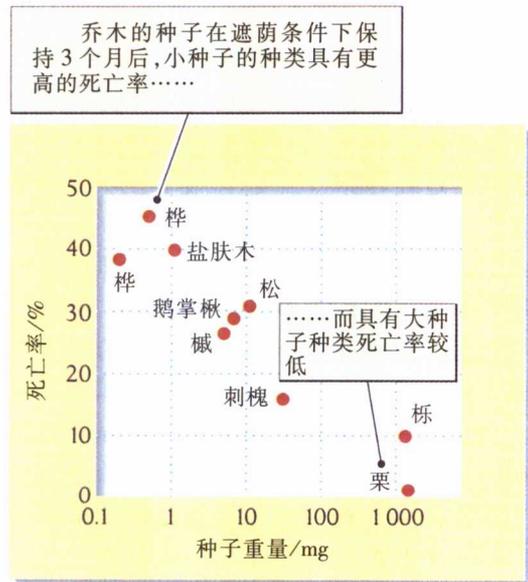


图 22.15 隐蔽条件下幼苗的存活与种子重量正相关。图中表示 3 个月的遮荫后植物种子重量与幼苗死亡率的关系[引自 J. P. Grime 和 D. W. Jeffrey, *J. Ecol.* 53: 621~642 (1965)]

作用,其生产力决定植物组织在生长过程中的净积累量。把大部分生产量分配给嫩枝导致快速生长和种子高产。因为一年生植物必须迅速产生大量种子,因此它们往往成熟早,从不长得较大。顶极种将其生产量大部分分配给根和茎组织,以提高其竞争力,因此其生长很缓慢。在草本植物的幼苗阶段,枝叶占全株的 80%~90%,两年生植物占 70%~80%,多年生木本植物为 20%~60%。



某些顶极群落由极端环境条件维持

顶极群落的组成由许多因素决定,如土壤养分、湿度、坡度和光照。火是许多顶极群落的重要特征,火有利于抗火烧物种,而排除掉没有火烧情况下可以成为优势种的物种。美国大海湾沿岸和南大西洋沿岸的广阔南部松林,就是靠周期性火烧维持的。松树已适应忍受灼烧,而橡树和其他阔叶树种会被烧死(图 22.16)。有一些松树的种子甚至只有经过林下火烧的加热,才能从球果中脱落。火烧之后,松树幼苗在没有其他林下种类竞争的条件下得以迅速生长。

任何栖息地偶尔会干燥得足以引发火灾，但通常湿润得足以生产和积累厚厚一层枯枝落叶的栖息地，也可能受到火烧的影响。加利福尼亚季节性干旱栖息地的查帕拉尔植被，是一种靠火烧维持的顶极群落，当火烧被防止后，这种植被在许多地区被橡树林替代。美国中西部地区森林与北美草原交界区区分为“气候顶极”群落与“火烧顶极”群落，这些术语指决定其物种组成的主要物理因素。频繁的火烧把阔叶幼树烧死，而北美草原多年生禾草根茎却能在过火之后萌生。森林与北美草原的界线偶尔在乡间前进或退缩，取决于近期的干旱强度和火烧范围。在一个延长的雨季之后，森林的边界向前推进，幼树在原先的草原上生长起来并荫蔽禾草植物。持续干旱并紧接着一次强烈大火，可以烧死许多大树，禾草便迅速扩张并站住脚跟。一旦北美草原植被形成，火烧变得更频繁，因为草原能更快地堆积起易燃的枯枝落叶，森林树种再次入侵将更加

困难。基于同样原因，成熟林是抗火烧的，很少被破坏得允许北美草原禾草闯入。这样，森林—北美草原群落交错区保持得相当稳定。

牧食压力同样能改变顶极群落。强烈牧食可能使草地变为灌丛，食草动物可能使多年生草本消亡或受到严重的损伤，并使得不适宜作饲料的灌木和仙人掌侵入。许多食草动物都是选择性牧食的，这样抑制了适口植物种类，而使不被取食的竞争者繁盛起来。在非洲平原上，由于每种动物利用不同的饲草类型，牧食有蹄类构成了贯穿一个区域的有规律物种演替。实验中，当演替的第一物种一角马从一些地区被排除后，马上出现大量的汤姆逊瞪羚，它们偏爱在角马或其他大型食草动物利用过的区域取食(图 22.17)。很明显，角马的过度牧食刺激了瞪羚喜爱植物的生长，同时减少了小型食草动物捕食者的隐蔽物。在北美西部，牧食让外来的旱雀麦(*Bromus tectorum*)侵入，它可促成火烧并导致演替进入另一种稳定状态，即不同的顶极群落。

(a)



图 22.16 许多种植物类适应频繁的火烧。(a)北卡罗来纳一处刚发生林火的长针松林地。尽管幼苗被火烧得很严重；(b) 但生长的枝条被长而厚的针叶保护着；(c) 未被火烧的个体常常能够存活。另外，幼苗生长缓慢，具有储藏养分的粗壮根系，能为火烧破坏后的植物提供生长需要(R. E. Ricklefs 摄)

(a)



(b)



图 22.17 一些草食动物偏好先前被其他动物利用过的地区。斑马(a)和汤姆逊瞪羚(b)都在东非 Serengeti 的生态系统中觅食,但取食不同种植物。瞪羚偏好被角马或其他大型食草动物利用过的区域 (R. E. Ricklefs 摄)



多变环境及不稳定的 演替顺序导致 暂时性顶极和循环顶级

我们通常将演替视为导致顶极的一系列变化,其特征由当地环境决定。山毛榉—槭树林一旦形成将自我持续下去,其外貌一般不会因群落内不断的个体替换而改变。然而并非所有顶级都是永存的,暂时性顶极(transient climaxes)的简单例子包括季节性池塘里动植物群落的发育,小小的水体要么在夏季干枯,要么在冬季冻结,于是有规律地毁坏每年建立起来的群落。每年春天,这些池塘从较大的永久性水体中重新纳入成员,或者从上一年栖息地消失前处于休眠阶段的植物、动物和微生物恢复过来,开始又一次演替。

只要一出现新的环境机会,演替就再次发生。例如,排泄物和死亡生物为各种食腐动物和食碎屑者提供了资源。在非洲的热带稀树草原,大型哺乳动物的死尸被秃鹫的演替消耗(图 22.18)。首先是大型攻击性种类,它们狼吞虎咽地吃掉最大的肉块,接着是些较小的种类,在骨头上捡食剩下的碎肉,最后出现的一种秃鹫将光骨头砸开,取食骨髓。食腐哺乳类、蛆和微生物在不同时间依次到来,确保不留下任何可食部分。这种演替没有顶极,因为宴

席结束时所有的清道夫都将散去。但是我们可以将所有的清道夫视为一个顶极(即整个热带稀树草原群落)的一部分。

在一些简单群落中,若干优势种的独特生活史特征产生循环演替顶极(cyclic climax)。例如,假使物种 A 只能在物种 B 下发芽,物种 B 只能在物种 C 下,物种 C 只能在物种 A 下。这种情形产生优势物种的有规律循环,依次为 A, C, B, A, C, B, A, …, 每一阶段的时间长度取决于优势种的寿命。循环顶极通常按这样一种情形进行,即其中常有一个阶段出现裸露的基质,强烈的风或冰冻有时会驱动这种顶极(图 22.19)。

苏格兰北部的石楠灌丛和其他植被类型遭受狂风

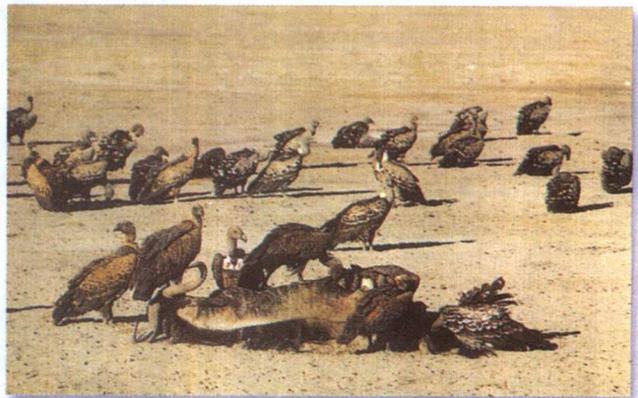


图 22.18 清道夫形成暂时性演替格局。这些秃鹫正在肯尼亚的 Masai Mara 公园食用一具角马的尸体(R. E. Ricklefs 摄)



图 22.19 循环演替通常被胁迫性的环境条件驱动。缅因州 Katahdin 冷杉林中被风毁坏和更新构成的波浪沿山坡移动〔感谢 D. G. Sprugel, 引自 D. G. Sprugel 和 F. H. Bormann, *Science* 211: 390-393 (1981)〕

毁坏时,叶子吹落,枝条折断,为更大的毁坏形成裂口,使这一过程不断自我加速,很快植被被撕开一条宽宽的口,风害进一步蚕食暴露的植被时,更新已发生在受害区被庇护的一侧。结果,毁坏和更新呈波浪状沿风向在群落中移动。如果在任何地点观察事件的顺序,我们将见证,完好石楠灌丛被风摧毁为裸地,然后更新的重复循环过程(图 22.20)。

类似的循环发生在多风地区的草丛基部周围形成的小圆丘或小土堆上。当这些小圆丘变大时,土壤更为暴露,排水更好,一旦土壤变得干燥,丛生状地衣将占据圆丘,赶走圆丘形成时包围的禾草。但丛生地衣会被风蚀损坏,而后让位给匍匐地衣,匍匐地衣虽能抵御风蚀,但没有根,不能固定土壤。最终小圆丘逐渐消失,接着禾草再次生长并开始新的循环。

植被类型的镶嵌格局表征着个体死亡改变环境的任一顶极群落。森林倒木打开林冠,创造出栖息地小斑块,这些斑块与未受损的林下地面相比,更干热、光照更充足,演替系列的早期种类常侵入这些开阔地,并一直生存到林冠再次郁闭。这样,倒木在一致的森林群落中产生出不同演替阶段的动态镶嵌。事实上,不同物种适应在不同大小的林冠和所产生的特定环境条件下生长,这可能提高整个顶极群落的多样性。类似的观点在岩石海岸的潮间带得到证实,那里波浪的破坏和强度捕食不断产生新的栖息地斑块。

关于顶极群落的概念必须包括变化的循环模式、分布的镶嵌格局和其他的稳定状态。顶极是一种组分

自我持续更替的动态,即使是有规律的循环变化。持久性是顶极的关键,和无变化的稳态一样,持久性循环也能定义顶极。

演替强调生物群落的动态性质。干扰通过打乱其自然平衡,而成为决定群落中物种有无的力量,以及调节群落结构的反应过程。演替同样强调这样的观点,即群落常包含着演替阶段的各种镶嵌,以及群落研究必须考虑各种时间和空间尺度上的干扰周期。

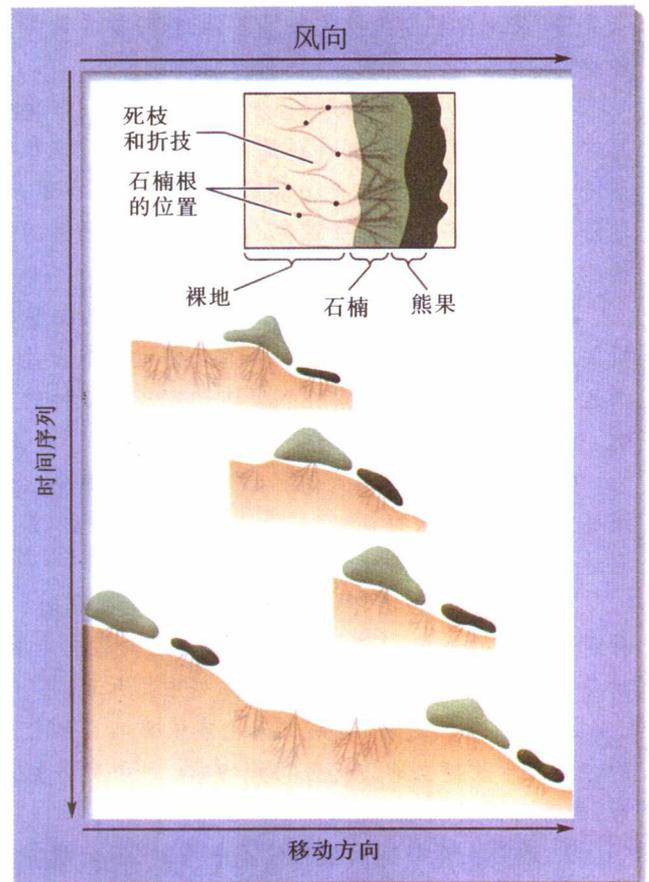


图 22.20 周基演替可能涉及一系列毁坏和更新。这种格局可见于苏格兰北部的矮石楠群落。上方是一个石楠群落的俯视图,可见一条熊果的生长带在愈伤石楠的背风处,而风毁坏在迎风面(从左向右)。下方是一个侧视图,可见熊果和石楠构成的带随时间推移向下风向移动〔引自 A. S. Watt, *J. Ecol.* 35:1-22 (1947)〕



总 结

1. 演替是生境干扰或出现新基质以后发生的群落

变化。在指定地点上出现的特定群落顺序称为演替系列,最终达到稳定的动植物组合称为顶极。

2. 新形成的基质上发生的演替称为原生演替,其中包括早期定居者对环境的巨大改变。中度干扰之后发生次生演替,这种干扰使生态系统的物理结构大部分保持原样。

3. 演替系列的初始阶段取决于干扰强度和范围,但终点反映气候和地形状况,换句话说,即一个地区的不同演替系列趋向于单一的顶极。但是,地区内干扰的差异,以及演替早期阶段的条件差异,都可能导致另一种稳态。

4. 物种侵入及其在演替系列中持续的时间取决于其定居能力和竞争能力,特别是在次生演替中。演替早期阶段的成员多为散布能力强和生长迅速的物种,后期阶段的成员多能耐受资源贫乏,或与其他物种的直接相互作用中占优势。

5. Joseph Connell 和 R. O. Slatyer 把控制演替的机制分为:促进、抑制和耐受。所有三种机制都涉及一个已定居物种对下一个潜在入侵者的定居可能性的影响。

6. 促进在原生演替早期阶段占优势。抑制是次生演替的一个更普遍特征,它可表现为优先效应,如首先到达的物种具有竞争优势。

7. 耐受概念强调环境条件随演替发生变化时,物种耐受能力的差异,忽略其他种对其定居的影响作用。耐受种通过竞争把其他种从演替系列中排斥走。

8. 演替持续进行,直到群落由能依靠自身和彼此的存在而生长建立的占优势物种构成。到达这一点以后,群落可以自我维持。

9. 通常在演替期间生物量不断增加,但是演替中期的净生产量和多样性最大。

10. 根据物种在演替系列中的位置,其特征是有差异的。先锋种具有大量易传播的小型种子,其幼苗不耐遮荫,生长快,成熟早。演替后期的物种则具有相反的特征。

11. 顶极的特征可能受当地条件的影响很大,如火烧和牧食,这些条件改变演替系列中物种的相互作用。

12. 暂时性顶极在短暂的资源和栖息地上发育,如临时的池塘和各种动物的遗骸。在这种情况下,我们可以认为地区顶极包括了暂时性演替序列。

13. 在地方性循环顶极可能发育的地点上,每个种只能与其他一些种相组合才能定居下来。循环顶

级常被恶劣的自然条件驱动,如霜冻和疾风。在这种情况下,地区顶极包括所有的地方性循环演替系列。



生态学实践

检验你的知识

演替发挥作用

热带雨林在全球范围正以很高的速率遭到砍伐,仅 20 世纪 80 年代,估计 8% 的热带雨林被砍伐。在拉丁美洲,森林砍伐的一个主要原因是为了获得饲养牛群的牧场。为保护热带雨林,必须作许多方面的工作,包括减缓森林砍伐的速率,发展替代的农耕技术,以及寻求森林产品的持续利用方式。此外,还需了解热带森林系统中的基本生态过程,如从干扰中恢复的时期中森林所经历的演替途径。特别是,如果了解了受干扰后森林恢复的限制因子,那么就可能在受人类活动影响的区域制定促进森林恢复的战略。

加利福尼亚大学的 Karen Holl 在 Santa Cruz, 一直致力于研究哥斯达黎加南部山区废弃牛场上湿性森林恢复的限制因素。她的研究地点从 1995 开始就没有了牛群,邻近未受干扰的森林表明了森林未被砍伐前牧场原来的样子。在牧场废弃的时候,牧场中有几种非本地的靠地下根茎无性扩展的非洲禾草,还有在砍伐森林中残存的一些孤立树木。牧场废弃以后,斑块状的灌木形成并在一定程度上扩展开来。

Holl 的研究指出了自然恢复中的许多障碍。例如,热带植物的种子通常只有短暂的能够发芽的活性。森林物种要生长起来,森林的种子必须经常传播到牧场,但是在实验中,落入牧场上种子收集器中的种子的速率,仅是森林中的 11%。即便森林树种的种子落入了牧场,也面临着昆虫或其他动物的取食。对于通过了被食的瓶颈作用并发芽的种子来说,幼苗仍面临着许多阻碍生长的非生物和生物因子,包括小气候条件、土壤养分缺乏、土壤没有菌根菌和草食动物对禾草的取食。此外,Holl 的研究表明外来禾草的竞争作用强烈限制着牧场中幼小树苗的生长。

如果在森林恢复过程中种子从森林向牧场的移动是首要限制因子,那么吸引动物的种子传播者进入可以减少这种制约。Holl 做了一个实验检验这一假说,用两种类型的人造栖木进行实验,鸟可在栖木上将鸟粪

中的种子撒播在牧场。一种是木制十字架栖木,另一种是安放在牧场中模拟小树的树枝。鸟类访问的次数表明树枝比十字架栖木能更有效地吸引鸟类,树枝栖木下的种子比十字架下的多,两种栖木下的种子雨都比开阔牧场上多。Holl 推论,鸟的栖木构造确实提高了种子的传播。此外,还需要其他观察和实验确定是否还有其他次要因素,如种子被食和种子的低萌发率都可能制约森林恢复。

检验你的知识

1. 为什么说减少热带森林破坏,或者使退化森林恢复其先前状态是重要的?

2. 查看从 Holl 文章中引用的表 22.3。哪些因素能解释每个树种散布种子数的差异?为什么表格中的有些数据表示为一粒种子的几分之几?

3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/richlefs> 网址上的 Practicing Ecology, 点击网页 “From Lava Flow to Forest: Primary Succession”。尽管这一网页描述的是夏威夷熔岩上的演替,但许多热带地区(包括哥斯达黎加)都有火山。怎样才能区分熔岩上和牧场上的演替?比较不同生态系统的演替和不同干扰类型下的演替,如何能增加我们对演替过程的了解?

网上
更多

表 22.3 在开阔牧场、十字架栖木和树枝栖木下,种子采集器所获取的几种植物的传播种子

物种	开阔牧场	十字架栖木	树枝栖木
<i>Cecropia polyphlebia</i>	0.8	1.2	3.6
<i>Dendiopanax arboreus</i>	0	0	25.6
<i>Ficus spp</i>	0	0.4	20.8
<i>Inga punctata</i>	0	0	0.4
<i>Ocotea whitei</i>	0	0	0.4

表中数据为每个十字架栖木或树枝栖木下 12 采集器所获得的每平方米的种子平均数[数据引自 Holl (1980)]

4. 你能否想出 Holl 可能试图在受干扰的森林系统中提高种子传播的其他方法?



推荐读物

- vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1 156~1 168.
- Callaway, R. M., and F. W. Davis. 1993. Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal central California. *Ecology* 74: 1 567~1 578.
- Christensen, N. L., and R. K. Peet. 1984. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72: 25~36.
- Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1 119~1 144.
- Foster, B. L., and K. L. Cross. 1999. Temporal and spatial patterns of woody plant establishment in Michigan old fields. *American Mid-land Naturalist* 142: 229~243.
- Foster, B. L., and D. Tilman. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1~10.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species diversity in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107~145.
- Halpern, C. B., J. A. Antos, M. A. Geyer, and A. M. Olson. 1997. Species replacement during early secondary succession: The abrupt decline of a winter annual. *Ecology* 78: 621~631.
- Holl, K. D. 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology* 6: 253~261.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229~242.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs* 20: 230~250.
- Keough, M. J. 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65: 423~437.
- Knowlton, N. 1992. Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *American Zoologist* 32: 674~682.
- Pickett, S. T. A., and P. S. White (eds.). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, FL
- Prach, K., and P. Pysek. 1999. How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science* 10: 383~392.
- Prach, K., P. Pysek, and P. Smilauer. 1997. Changes in species traits during succession: A search for pattern. *Oikos* 79: 201~205.
- Riggan, P. J., S. Goode, P. M. Jacks, and R. N. Lockwood. 1988. Interaction of fire and community development in chaparral of southern California. *Ecological Monographs* 58: 155~176.
- Sousa, W. P. 1984. Intertidal mosaics: Patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession.

- Ecology* 65: 1 918~1 935.
- Turner, M. C., V. H. Dale, and E. H. Everham. 1997. Fires, hurricanes, and volcanoes: Comparing large disturbances. *BioScience* 47: 758~768.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1~22.
- Whittaker, R. J., M. B. Bush, and K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59~123.
- Whittaker, R. J., S. H. Jones, and T. Partomihardjo. 1997. The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: How disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation* 6: 1 671 ~1 696.
- Zobel, D. B., and J. A. Antos. 1997. A decade of recovery of understory vegetation buried by volcanic tephra from Mount St. Helens. *Ecological Monographs* 67: 317~344.

(王崇云 党承林 译)

第 23 章 生物多样性



大尺度的多样性格局能反映纬度、
栖息地异质性和生产力

多样性兼有区域和局域组分

局部群落是区域物种库的一个子集

生态释放为局部相互作用提供证据

多样性可理解为生态位关系

多样性的平衡理论均衡着迁入和迁
出物种的因素

热带地区树种高度多样性的解释着
重于森林动态



19 世纪伟大的探险家、博物学家 Charles Darwin, Henry W. Bates, Alfred Russel Wallace 等人, 发现热带有许多不为欧洲科学家所知的物种, 这些物种中许多都具有不同寻常的形态和习性。这一多样性宝库仍未被充分描述, 至今, 全世界已分类编目的物种不到 200 万, 但是, 利用昆虫和其他生命形式新种发现的外推

率, 一些生物学家估计地球上生活的动植物种类达 1 000 万到 3 000 万之多, 其中多数是热带森林中的小昆虫。

在多数生物大类群(植物、动物或微生物)中, 物种数量向赤道方向明显增加(图 23.1)。例如, 在北纬 60 度一个小区域内, 我们可能发现 10 种蚂蚁, 在北纬 40 度, 有 50 种~100 种, 在 20 度以内的赤道区域同样地面积内有 100 种~200 种。经一次性统计, 格林兰岛是 56 种鸟类的繁殖地, 纽约为 105 种, 危地马拉 469 种, 哥伦比亚 1 395 种。海洋环境的多样性也有类似趋势: 北极海水中聚集着 100 种被囊类, 温带区域已知有 400 种以上, 热带海洋超过 600 种。多样性的纬度趋势甚至延伸至大洋的最深处, 那里的条件曾被认为是全球不变的。

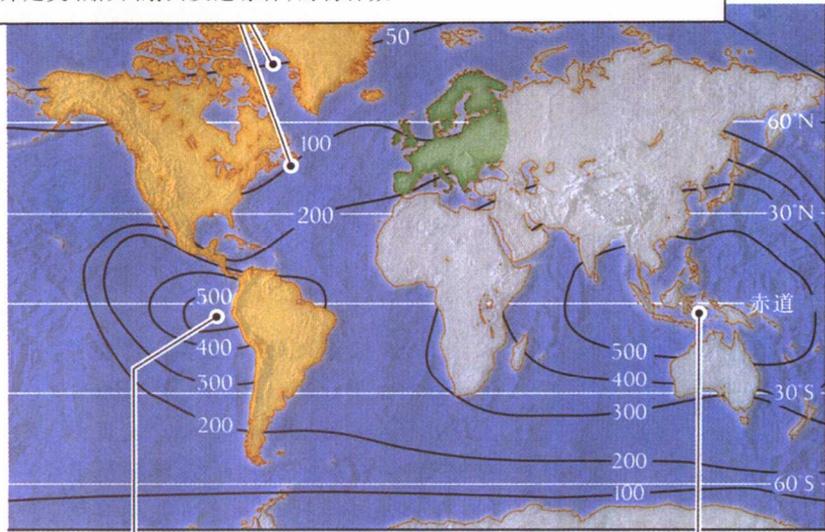
为什么赤道有这么多种类的生物, 为什么靠近两极的生物种类又这么少? 调节自然群落多样性的因素是本章的主题, 将为这些问题提供答案。

关于生物多样性的问题, 生物学家持有两种观点。一种观点坚持认为多样性的增加不受时间限制, 热带栖息地比温带和北极栖息地更古老, 因此, 有时间积累更多物种。第二种观点认为多样性要达到一个平衡点, 在这一点上从系统中移出物种的因素与添加物种的因素相互均衡, 据此, 越靠近赤道, 在均衡状态中添加物种的因素将占有更高的权重, 或移出物种的因素占有更小的权重。

在整个 20 世纪前半叶, 第一种观点大受青睐。生态学家认为

(a) 双壳类的物种多样性

图中的等高线指近海岸和大陆架不同地点上发现的双壳类软体动物(斧足类、贻贝、扇贝及近缘种)的物种数



最高的多样性出现在热带,特别是太平洋东部……

……和印度—西太平洋地区

(b) 蚂蚁的物种多样性

图例
■ 西半球 ■ 欧洲

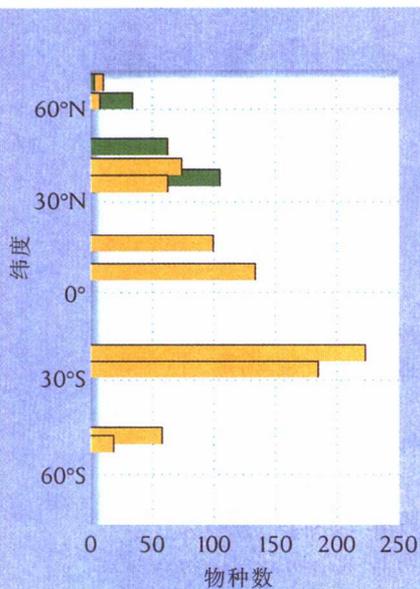


图 23.1 从全球来看热带有较高的物种多样性。(a)图中的等高线指近海岸和大陆架不同地点上发现的双壳类软体动物(斧足类、贻贝、扇贝及近缘种)的物种数,最高的多样性出现在热带,特别是澳大利亚和太平洋东部〔引自 F. G. Stehli, A. L. McAlester 和 C. E. Helsley, *Geol. Sco. Am. Bull.* 78:455(1967)〕; (b)在一个小取样区内,找到的蚂蚁物种数与纬度呈一种函数关系。多样性的峰好像在南美的亚热带,而不是赤道地区。欧洲样点上的多样性比北美同纬度高,因为欧洲的气温更温暖〔数据引自 N. Kuznezov, *Evolution* 11:298(1957)〕

热带栖息地自生命之初就一直存在,而气候变化,特别是最近的冰期,不定期地破坏了温带和北极的多数栖息地,也就是说,重新设置了多样性时钟。但近期,随着种群生态学整合进群落理论中,生态学家开始认识到多样性是一种平衡状态。因此,在平衡点上,相对立的多样性制约过程相互平衡,就如种群大小平衡反映出相对密度制约的两个对立过程——出生与死亡间的平衡。这一观点向生态学家提出挑战,即要确定向群落添加物种和移出物种的具体过程,并探讨为什么这些过程间的平衡在不同地区间存在系统差异。



大尺度的多样性格局能反映纬度、栖息地异质性和生产力

从区域范围考虑,物种数量依自然条件的适宜性、栖息地异质性、与散布中心的隔离程度和初级生

产力而变化。在北美,多数动植物类群的物种数从北向南增加,但地理异质性和半岛隔离的影响也很明显。生态学家描述这种格局的一种方式是按经纬度人为界定的大范围内出现的物种数列表表示。例如,从北美延伸至巴拿马地峡,每150英里见方的方格内哺乳动物物种数,由加拿大北部一端的15种增加至中美洲的150种以上(图23.2)。在横跨美国中部一个狭窄纬度区域内,地形异质的西部山区哺乳动物物种数(每方格90种~120种)比环境较均一的东部(每方格50种~75种)多得多,这可能是西部较大的环境变化为更多物种提供了适宜条件。同样值得注意的是,沿加利福尼亚 Baja 半岛向南,多样性降低。因此,离美国西南部的距离越远,出现的物种数量逐步减少,这显示出传播距离的效应。陆地繁育鸟类的物种数与哺乳类遵循相似的变化模式,但爬行类和两栖类的区系却有不同。美国东半部的爬行类多样性比西部山区高;西南沙漠的两栖类明显较少,因为多数种类需要丰富的水分。

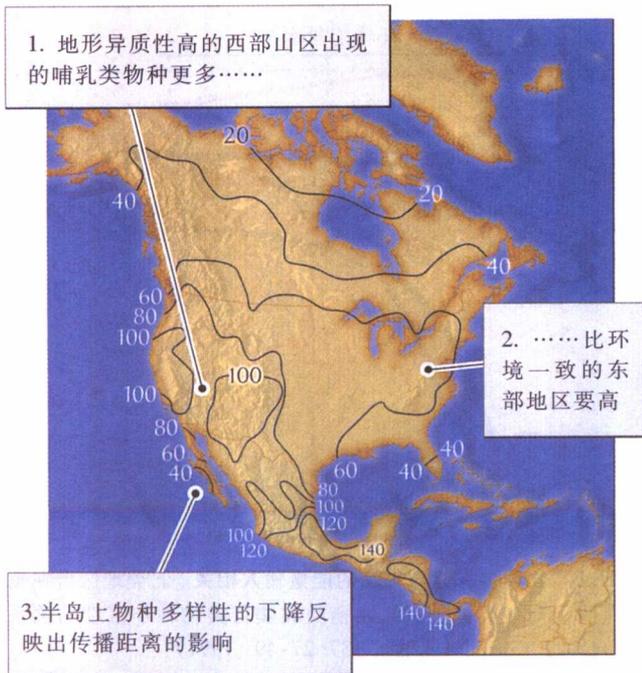


图 23.2 北美哺乳动物物种多样性向赤道方向和栖息地异质性高的地区增加。图中等高线指 150 平方英里的网格中出现的哺乳动物物种数 [引自 G. G. Simpson, *Syst. Zool.* 13: 57-73 (1964)]

植被结构超过初级生产力对局域多样性的影响

在一区域内, 植被结构是多样性的一个重要决定因素。温带小区域内(通常为 5~20 hm)繁育鸟类的统计表明, 草地上平均约 6 种, 灌丛约 14 种, 河滩落叶林约 24 种。这里有一种趋势, 即生产力更高的栖息地包含更

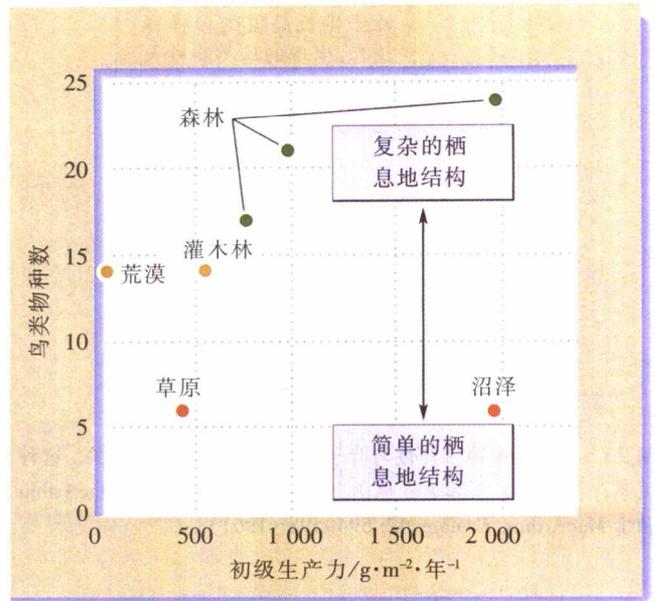


图 23.3 复杂栖息地中多样性更高。温带地区的 7 种栖息地中, 鸟类平均物种数随植物地上部分年平均净生产量的增加而增加的趋势。但是, 多样性在结构简单的沼泽和草原栖息地中最低, 在结构复杂的森林栖息地中最高 [引自 E. J. Tramer, *Ecology* 50: 927-929 (1960); 生产力数据引自 R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2d ed., Macmillan, New York (1975)]

多种类, 但在群落结构简单的栖息地, 如草地和沼泽, 包含的种类比具有相似生产力却更复杂的栖息地少 (图 23.3)。

相同原理可应用于初级生产者。例如沼泽的生产力很高但结构单一, 植物种类相对较少。荒漠植被的生产力比沼泽植被低, 但结构变化很大, 显然可为更多的物种提供生存空间 (图 23.4)。

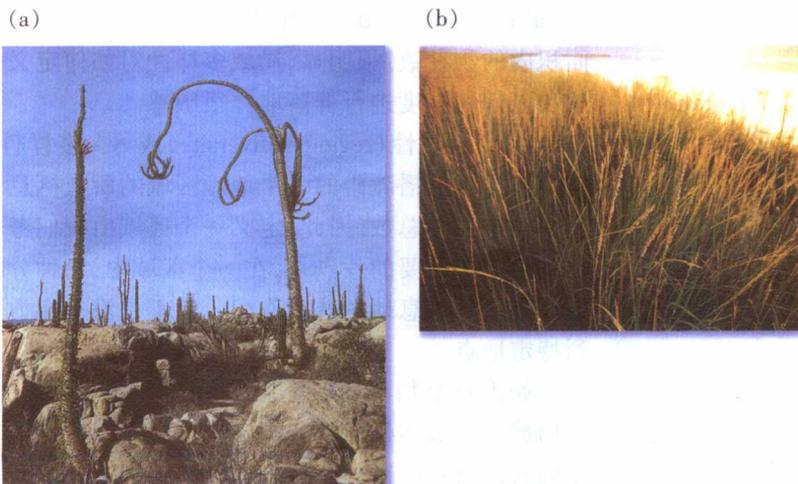


图 23.4 确定多样性时植被结构可能比初级生产力更重要。(a)加利福尼亚 Baja 半岛上的索诺拉荒漠和 (b)马萨诸塞州的 Eastham 盐沼是说明生产力和物种多样性呈负相关的极端例子 [(a)R. E. Ricklefs 摄; (b)David Weintraub 摄/Photo Researcher]

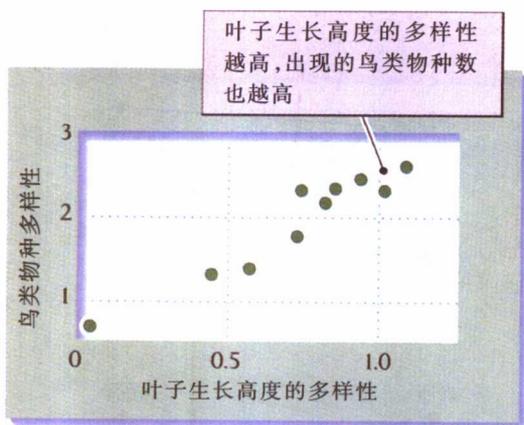


图 23.5 鸟类物种多样性与叶子生长高度的多样性相关。这种关系存在于北美东部落叶林栖息地 [引自 R. H. MacArthur 和 J. MacArthur, *Ecology* 42: 594~598 (1961)]

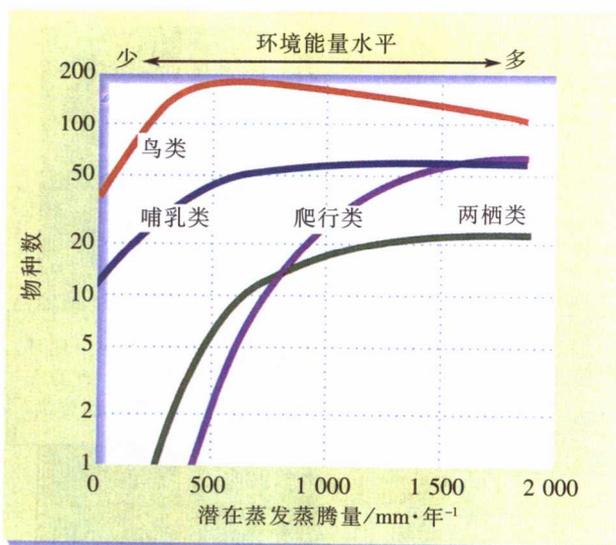


图 23.6 物种多样性与环境的能量输入相关。北美地区潜在蒸发蒸腾量与鸟类、哺乳类、两栖类和爬行类物种丰富度的关系 [引自 D. J. Currie, *Am. Nat.* 137: 27~49 (1991)]

在观鸟者和其他博物学家的头脑里，结构复杂性与多样性总是混为一谈，而 Robert 和 John MacArthur 首次将这种关系纳入一种可进行定量分析的框架中。其方法很简单，他们根据叶子生长高度的多样性（植被复杂性的一种测度）确定栖息地，把不同栖息地中观察到的鸟类多样性绘制成图（图 23.5）。按此方法，其他的种类也很快显示出相似的多样性关系。例如织网蜘蛛的物种多样性变化与蜘蛛挂网的植被末梢高度的异质性直接相关。美国西南的荒漠中，蜥蜴的物种多样性与单位面积植被的总体积密切相关。

多样性与输入环境的总能量相关

已发现潜在蒸发蒸腾量（potential evapotranspiration, PET）是大区域间生物多样性的一个很好的预测因子（图 23.6）。PET 是在平均气温和湿度条件下，土壤中蒸发和植物蒸腾的水分总量。这一测度整合了温度与太阳辐射，因此是输入环境总能量的一个指数。PET 与多样性间的相关关系被称为能量—多样性假说。

多样性与 PET 相关的机制并不清楚。一种观点认为更多的能量输入生态系统可被更多物种分享。其他机制也可能解释物种—能量间的关系。例如，更多的能

量输入可使种群更大，而且减小种群灭绝速率，于是保证较低能量输入水平不能维持种群的物种存在下去。尽管这些观点都很有吸引力，但没有一种机制得到实验验证，于是有人怀疑能量—多样性关系并非一种普遍模式。



多样性兼有区域和局域组分

多样性可用数种空间层次来测度。局域多样性（local diversity, 或 α -多样性）是同质栖息地的一小面积内的物种数。很明显，局域多样性对如何定义栖息地和以何种强度进行群落取样很敏感。

区域多样性（regional diversity, 或 γ -多样性）是不存在生物传播障碍的一个地理区域的所有栖息地中观察到的物种总数。因此，定义一个区域由我们考虑的生物决定。重要的一点是，在一个区域中，物种分布应反映出适宜栖息地的选择作用，而不是没有能力传播到特定点。

如果每个物种在一个区域中所有栖息地都出现，则局域和区域多样性将相同。但如果每种栖息地具有相同的动植物区系，区域多样性将等于区域内所有栖

息地中局域多样性的总和。生态学家称一个栖息地到另一栖息地物种的差异或变化为 β -多样性。栖息地间物种差异性越大, β -多样性也越高。

β -多样性的一种实用测度方法为,某一区域内栖息地数除以每物种占据栖息地的平均数。结果,如全部物种均是栖息地泛化种(habitat generalists)的话,全部物种要占据所有栖息地, β -多样性将等于1.0。如果栖息地特化程度提高,总栖息地数与每物种平均占有栖息地数的比值即 β -多样性将增加。

按此定义,区域多样性等于局域多样性与 β -多样性的乘积。例如,在西印度群岛的St. Lucia岛上,9种栖息地(草地、灌丛、低地森林、云雾林、红树林等)中每种平均发现15.2种鸟类(局域多样性)。每种鸟类平均占据9种栖息地中的4.15种,于是 β -多样性为

$$9 \text{ 种栖息地} / 4.15 \text{ 种栖息地} = 2.17$$

区域多样性为该岛上所有9种栖息地中观察到的物种数,即

$$15.2 \text{ 种} \times 2.17 = 33 \text{ 种}$$

如上一章所述,岛屿的区域多样性随岛屿面积而变化。较小的St. Kitts岛仅有20种鸟类,局域多样性平均为11.9种, β -多样性为1.68。较大的Jamaica岛有56种鸟类,局域多样性平均为21.4种,但 β -多样性为2.62,表明栖息地间物种有更大差异,因此栖息地更加特化。本章稍后,我们将再来讨论这些多样性组分。



局部群落是区域物种库的一个子集

某一区域内出现的物种数称为物种库(species pool)。区域物种库的所有成员都是每个局部群落的潜在成员,但也不是所有种都能在任何地方找到。生态学的一个重要概念是,局部群落中的成员关系只限于相同栖息地中共存的物种。这样,每个局部群落都是区域物种库的一个子集。

某一特定物种在某局部群落中出现,预示着它能忍受这种环境条件并找到适合生存和繁殖的资源。生态学家称这些条件出现在这个种的基础生态位(fundamental niche)中,即保证物种的个体能存在的条件与资源的范围内。但是,其他物种也要竞争这些资源,另外还有捕食者或病原体的影响。这样,竞

争者和捕食者会降低基础生态位上部分物种的种群增长,使该种不能在这种地方维持相应的种群大小。如此一来,其他种可能将某个特定种的分布限制在其基础生态位中最成功的部分。这种环境条件和资源更为局限的范围称为物种的实际生态位(realized niche)。物种通常只出现在与其实际生态位空间相吻合的栖息地。

某一物种要成为某一局部群落的成员,取决于它对环境条件和资源的各种适应,还取决于与其他物种的竞争关系及其他相互作用。区域物种库中的物种根据其适应与相互关系被拣选进入不同的群落。这一过程称为物种拣选(species sorting)。物种拣选过程可用实验来验证,将区域物种库中出现在各种栖息地的物种组成一个大物种集,经过一段时间,竞争与捕食将使一些种从当地的群落中消失,不同栖息地消失的物种相差很大,取决于物种对环境条件和资源的独特适应。

生态学家在野外

湿地植物群落中的物种拣选



渥太华大学的Evan Weiher和Paul

Keddy用一个大型实验来研究物种拣选的原理。

以湿地植物为材料,将20种植物播种在120个湿地微宇宙中,每个湿地微宇宙的土壤肥力、水深、水位波动、土壤质地和有机落叶层均有差异。他们对这些人造的群落跟踪研究了5年。在整个实验期间,每个群落的物种数量都在下降,因为弱的竞争种被优势种排除(图23.7),经过5年,若干差别明显的群落不同环境条件下发育起来。

Weiher和Keddy认为环境变量就像环境筛。如果一个物种不能耐受某种特定的环境条件组合并有效地与其他物种竞争,那么它就不能进入具有这些条件的群落(图23.8)。起始物种库的20个物种中,有一种在任何实验条件下都不能萌发,另外有5种在实验微宇宙的任何条件组合下都不能持续生存。拣选剩余14个物种的重要环境筛有高水位对低水位和高土壤肥力对低土壤肥力。这些环境变量对每个微宇宙中特定物种组合的差异贡献最大。这个实验清楚地表明区域物种库中物种拣选效应与局部群落的特定栖息地条件相关。

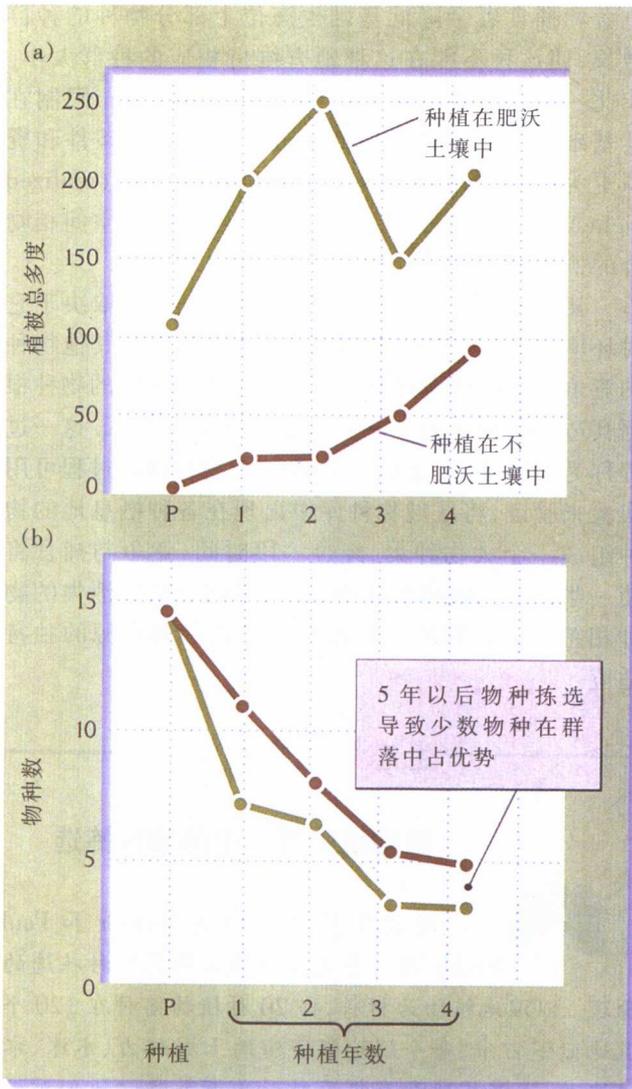


图 23.7 说明物种拣选的实验组成群落。(a)Weiher 和 Keddy 的实验中,肥沃与不肥沃微宇宙中植被总多度变化;(b)每种微宇宙中物种平均数随时间而下降 [引自 E. Weiher and P. A. Keddy, *Oikos* 73: 323~335(1995)]



生态释放为局部相互作用提供证据

物种间的竞争在物种拣选中起重要作用。对于某一确定的栖息地范围,区域物种库含有大多数物种的情况下,物种拣选作用最大,这样,每个物种可在很狭窄的最适栖息地范围内自我维持,此时 β 多样性应较高。

这种关系在岛屿与毗邻大陆地区的比较研究中已有详细记载。在这些研究中,可以比较具有相似气候条件和栖息地范围的区域间的多样性水平(由不同

地理隔离程度引起)。岛屿与大陆地区相比物种通常较少,但岛屿物种与对应的大陆地区相比,常可达到更高的密度,同时它们会扩展到正常情况下为其他物种占据的栖息地中。总之,这些现象称为生态释放(ecological release)。

在加勒比海域的 7 个大陆地区和大小不等的岛屿上,对鸟类群落进行调查,可以看到生态释放现象。这些调查表明,在物种出现少的地方,每个种的数量很可能更丰富,且生活在更多的栖息地上(图 23.9)。也就是当物种库下降时,每个种的生态位变大,表现为更广的栖息地和每一栖息地中更高的种群密度。在这些区域中,局域多样性和 β 多样性对区域多样性变化的贡献大致相当。7 个地区中,每一地区所有鸟类物种的

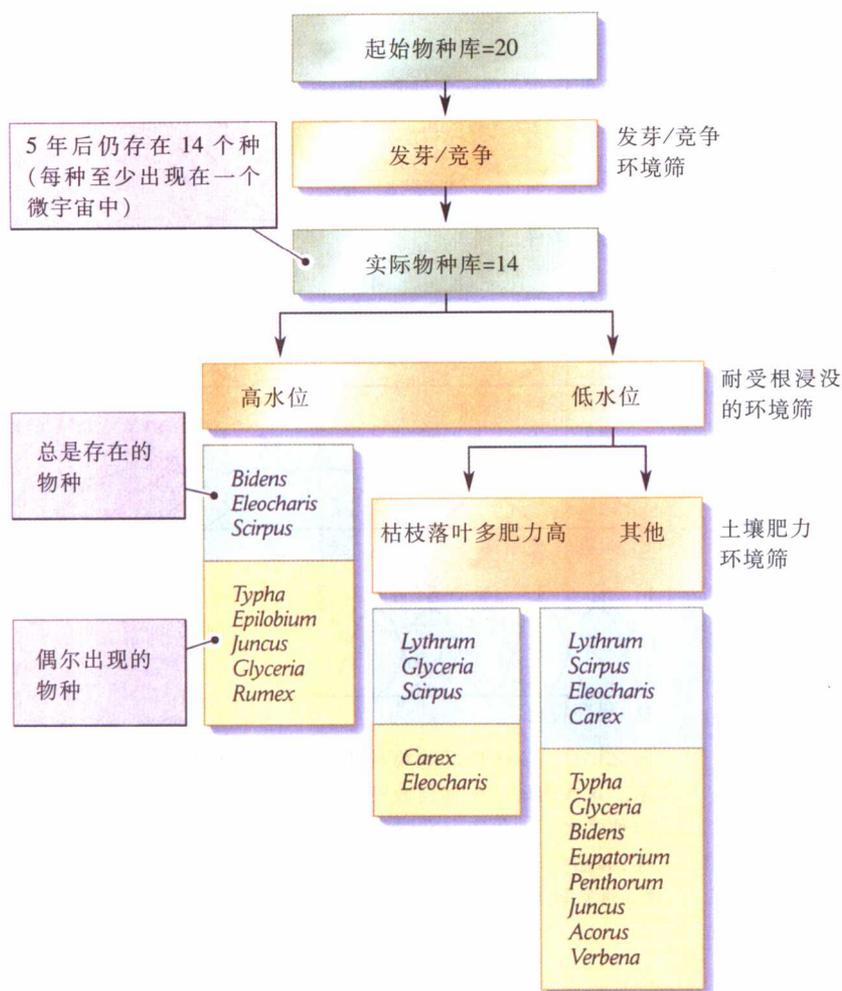


图 23.8 环境筛对物种选择的作用。局部群落的特定环境条件排除那些不能耐受这些条件的物种 [引自 E. Weiher 和 P. A. Keddy, *Oikos* 73: 323~335 (1995)]

个体数相近,尽管在巴拿马和 St. Kitts 岛间物种数相差近 7 倍之多。在巴拿马(大陆)的每一栖息地中,记录到的物种数(局部多样性)是 St. Kitts 岛(最小的岛屿)相应栖息地中的 3 倍,每个物种的种群密度约为其一半。 β 多样性在 St. Kitts 岛和巴拿马间以近 3 倍的数量增加。因为每一区域中的栖息地有着相同的范围,多度和每一物种栖息地分布的差异,只能解释为每一区域的物种库中种间的局部相互作用。



多样性可理解为生态位关系

正如我们所看到的,生态位代表一个个体或物种能够生存和繁殖的环境条件和资源质量的范围。例如,一特定物种的生态位界限可能是温度在 10 °C 与 30 °C

之间,猎物大小 4~12 mm,白天光照水平在 10 W·m⁻²~50 W·m⁻²。当然,任何物种的生态位包含的变量远不止这 3 个,生态学家常用生态位的多维性质来说明物种与环境关系的复杂性。

两个物种生态位重叠的程度取决于其相互竞争的强度,因此,物种的生态位关系提供了一种生物群落结构组织的测度信息。每个生物群落可看作一个总的生态位空间,所有成员种的生态位将填补这些空间。在这一生态位空间中,添加或移出物种会产生特定的结果,特别是如果这个种的生态位可以扩展或压缩,如前所述的生态释放。

具有不同物种数的群落就以下 3 个因素的其中之一或组合上存在差异,即总群落生态位空间、生态位重叠和每个物种的生态位宽度。图 23.10 中,物种生态位用沿单一连续轴上的钟形曲线来表示资源利用和活动范围,轴代表资源质量和环境条件,初始条件为 A。添

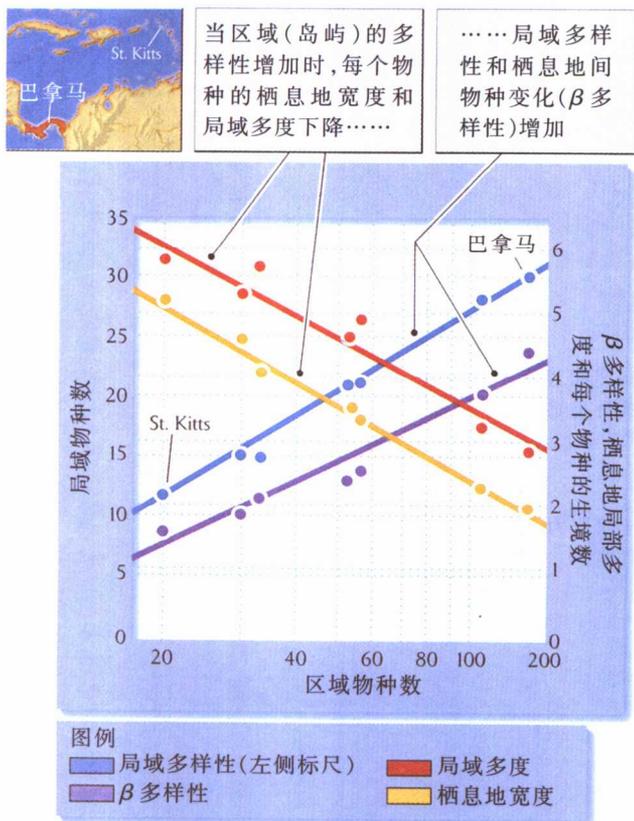


图 23.9 具有少量物种的区域内的种群说明生态释放过程 [引自 G. W. Cox 和 R. E. Ricklefs, *Oikos* 29: 60~66 (1977); J. M. Wunderle, *Wilson Bull.* 97: 356~365 (1985)]

加的物种怎样才能在此群落中落脚呢?

1. 不改变任何生态位关系(宽度和重叠),群落总生态位空间则与物种数成正比增加(条件 B)。(注意生态位空间指各种资源而非总量)

2. 不改变生态位宽度,通过增加生态位重叠可以容纳添加的多样性(条件 C)。在这种情况下,共享资源的结果是每个物种的平均生产力下降,而其他方面相同。

3. 不增加生态位重叠,提高特化可在某一群落的生态位空间中容纳额外的物种(条件 D)。同样,每一物种的平均生产力也会下降,因为每一物种只能拥有更窄的资源范围。

竞争、多样性和生态位

理论和试验都表明强烈的竞争将导致群落中一些物种被排除。因此,许多生态学家认为在多样性高的群落中,种间竞争肯定相对较弱,这样才允许大量物种共

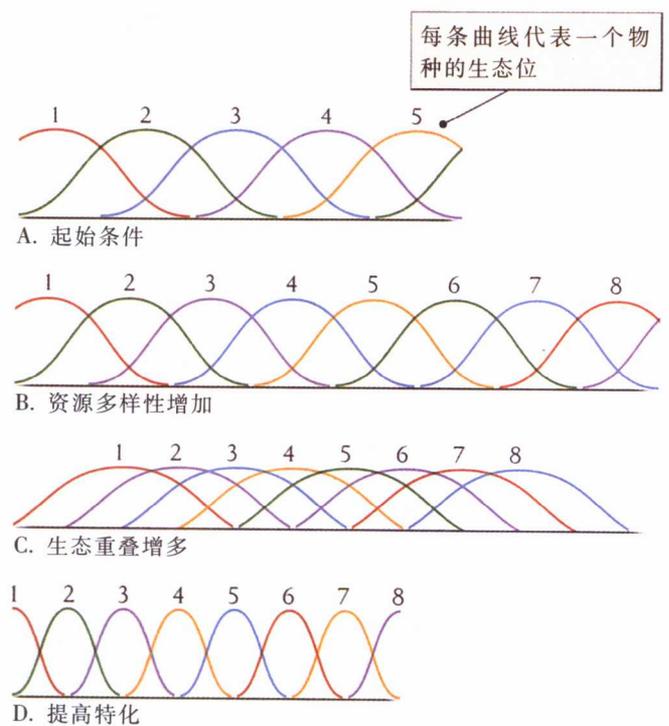


图 23.10 多样性反映物种生态位与群落总生态位空间的关系。这些图解说明如何改变资源利用的连续谱,以容纳更多的物种。水平轴代表定义群落总生态位空间的一些生态资源或条件,如捕食对象的平均大小或潮间带潮水高度的分布。每条曲线(垂直轴)的高度代表每个物种利用这些资源和条件的强度。

存。这种情形以窄生态位和减少的生态位重叠为代表(图 23.10 中的条件 D)。什么机制可以降低种间竞争?更强烈的生态特化、资源可利用性更高、资源需求的减少和捕食强度都是可能因素。

大多数生态学家都认为,热带的多样性高至少部分原因是那里存在更多的生态作用类型。就是说,赤道附近群落的总生态位空间比向两极过渡的群落占有更大的体积,也具有更多物种,图 23.10 中的条件 B 表明了这种情况。但是,更大的生态位空间既包含生态位轴的数量增加,也包含着每个轴长度的增加。例如,近赤道鸟类物种数的增加部分与食果鸟类和食蜜鸟类,以及静栖在栖木上搜索猎物的食虫鸟类的增加有关。这些行为方式在温带地区的鸟类中少见,说明群落生态位空间在轴的数量上增加了。哺乳动物当中,热带物种丰富首先是因为许多蝙蝠种类生活在热带群落。不能飞行的哺乳类在赤道的多样性并不比温带地区高,尽管它们的变种向更北的极地地区确实减

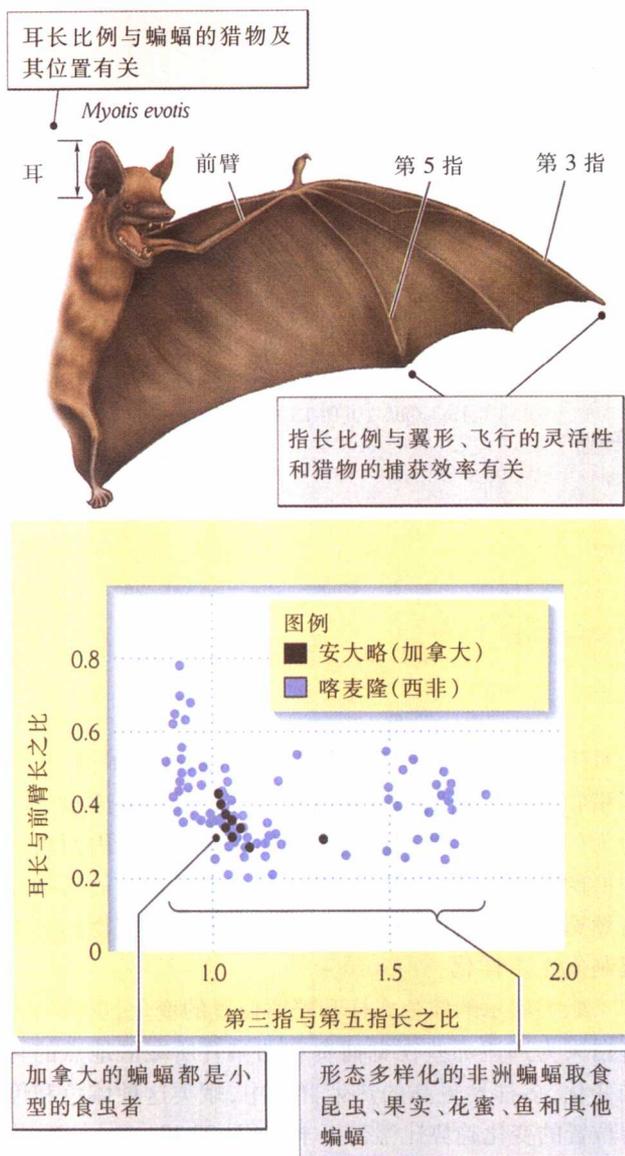


图 23.11 生态位关系可用形态学的生态位空间来说明。形态学的生态位空间分布在加拿大南部安大略和西非喀麦隆的空中捕食蝙蝠区系间存在差异 [引自 M. B. Fenton, *Can. J. Zool.* 50: 287~296 (1972)]

少了。高纬度森林中普遍缺乏的附生植物和藤本植物(木质藤本植物)增加了热带植物多样性。因此,物种多样性的变化一般与物种的功能多样性或物种的生态位多样性变化相对应。

物种多样性与生态位多样性相对应

评估群落中生态位多样性的一种方法是用物种的形态特征作为其生态作用的指示物,换言之,即假定近

缘种间的形态差异揭示了不同的生活方式。例如,捕获猎物大小的变化与捕食者个体大小有关,附属物的不同形状可能与猎食或逃避捕食者的不同运动方式有关。不同群落的形态学分析一致显示相对不变的物种密度,这些物种的生态位空间是按形态定义整理出来的,换句话说,物种多样性的平均高低与群落多样性无关。于是,当物种多样性增加时,总的形态学类型也增加。这一发现表明,添加进群落的物种增加了其成员所承担生态作用的类型。

为了说明这一原理,我们将比较温带和热带地区的蝙蝠群落。一种以两轴定义的形态空间可反映蝙蝠的许多重要生态特征。第一个轴即耳长与前臂长之比,衡量耳相对于躯体的大小,此比值与蝙蝠的声呐系统有关,也就是与其猎物类型和位置有关。第二个轴即翼中掌骨第三指和第五指之比,描述翼窄长还是短宽,这个轴决定蝙蝠的飞行特征,也就是决定着其能追逐的猎物类型和能有效捕获猎物的栖息地类型。

当我们将群落中所有蝙蝠种类绘制在图上,图的两轴为这两种形态学的比值,就能看出物种间的生态位关系(图 23.11)。在加拿大南部安大略,多样性较低的群落中,所有蝙蝠物种有相似的形态,都起相似的生态作用,均为小型食虫者。在热带西非的喀麦隆,形态更多样的群落中,蝙蝠有更多的生态作用类型。除了小型食虫者以外,食果、食蜜、食鱼以及大型的捕食蝙蝠构成这一蝙蝠群落。

物种多样性与生态功能之间关系的另一个例子是淡水鱼群落,在溪流和河流中,主要分类群的物种多样性从源头向河口方向增加。一种假设认为,当河流变大时,提供了更多生态机会,更丰富的资源,更稳定也更可靠的物理环境。局部群落反映了这些变化。例如,在墨西哥中东部 Rio Tamesi 河源头泉水中,仅发现一种食碎屑的新月鱼(*Xiphophorus*) (图 23.12)。顺流而下的河段中,出现 3 种鱼:新月鱼、食碎屑的杂色鱼(*Poecilia*, 偏好稍深的水)和食蚊鱼(*Gambusia*, 取食多数昆虫的幼虫和小型甲壳类)。在近下游的河段中,鱼群落中除上述种类外还新增了食肉鱼,以及其他主要取食丝状藻和维管植物的鱼类。下游的鱼群落除具有上游的所有种类外,增加了一种下游才有的种类。这样,随水流变大并出现更多栖息地类型、更多和更丰富的食物,物种多样性也随之增高。这些例证中的一个普遍规律是物种多样性与生态位多样性呈正相关。

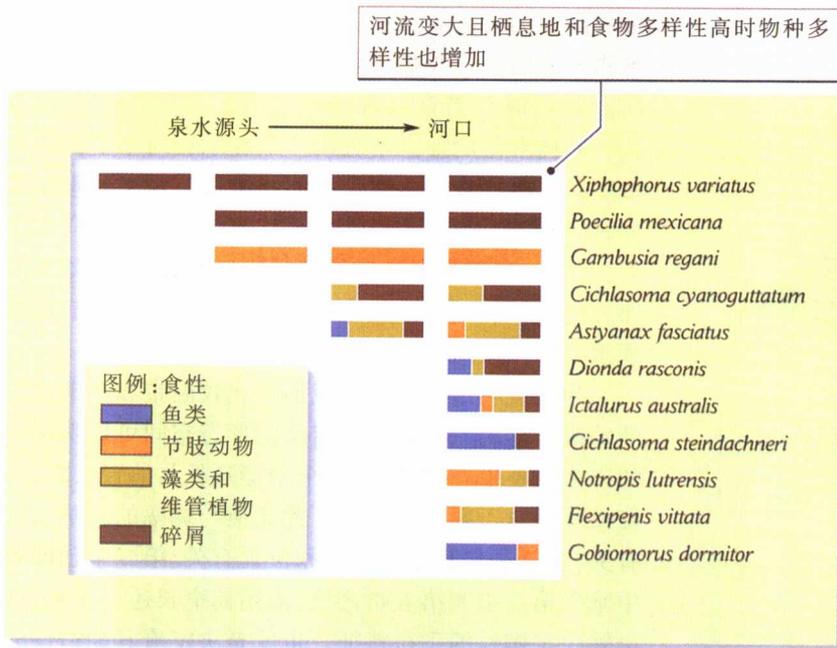


图 23.12 鱼类在多样性更高的群落中起更多生态作用。长条是 4 种群落(纵列)中鱼的种类及食性,从泉水源头的 1 种(最左列)到下游群落中的 11 种(最右列)。群落取样地位于墨西哥中东部的 Rio Tamesi 流域 [引自 R. M. Darnell, *Am. Zool.* 10: 9-15 (1970)]

捕食与多样性

如上所述,物种多样性一般与栖息地生产力平行增加。尽管较高生产力的栖息地可能有较多的生态资源类型,但捕食也可能对多样性有更大的贡献。更高的生产力导致更多的能量到达营养金字塔的更高层次,因而可维持更大的捕食者种群。捕食压力的增加将减弱猎物种间的竞争作用,允许更多的猎物种共存。实际上,如第 21 章所讨论的,当实验性地移去某一群落中的捕食者时,一个普遍的结果是竞争优势种的种群增长,并引起其他猎物种消失。

对于种群的持续生存来说,逃避捕食的能力与竞争能力同样重要,逃避捕食的手段代表着物种多样化的方式。我们可以设想,当捕食者对利用同样方式逃

脱且丰富的猎物种产生特化时,其捕食效率最高。在许多猎物种利用相同逃避机制的地方,具有适应或学习行为的捕食者能够利用这些猎物繁盛起来,因而猎物种群的死亡率增加。反之,对逃避有特殊适应的猎物在自然选择上极为有利。结果,捕食压力导致猎物的逃避机制发生多样化。

蛾类展示的体色式样和停留位置的变化,反映出各自白天为逃避那些视觉捕食者的猎食所藏匿地点的背景变化,多样性更高的热带群落中,蛾类这种体色和停留位置的变化趋势比温带更丰富(图 23.13)。一方面,热带栖息地中具有更多适合蛾类的潜在停留背景。另一方面,热带群落中,使特殊逃避战术发生进化的捕食压力也更大。不论何种情形,捕食者在群落中构建生态位关系和调节多样性所起的作用是显而易见的。



图 23.13 热带蛾类逃避捕食的适应多样性很高。这些来自厄瓜多尔亚马孙流域的蛾类显示出隐蔽色的一些变化,这些隐蔽色是为了与其停留背景相吻合而进化形成的 (R. E. Ricklefs 摄)



多样性的平衡理论均衡着 迁入和迁出物种的因素

我们对多样性格局的调查得出几个普遍结论。在全球范围,从高纬度到赤道多样性显著增加。在纬度带内,多样性看起来与区域的地形异质性和局部栖息地的复杂性有关。岛屿上物种贫乏。无论在什么地方,较高的多样性与较丰富的生态位变化有关。

我们怎么解释这些多样性格局呢?一些生物学家认为多样性随时间而增加,并由栖息地形成的年代长短决定,但植被结构与多样性间的紧密相关,似乎对此假说提出了质疑。此外可选择观点是,许多生态学家现在确信多样性会达到一个平衡值,即迁入物种的过程和迁出物种的过程相互平衡。区域内新种的产生,加上栖息地和区域间个体的运动,增加局部群落的物种数。物种可被竞争排除掉,为有效的捕食者所消灭,或者非常不幸死于区域的灾难,如一次较大的火山爆发。假设竞争排斥限制了物种的生态相似性(同样限制相互间的竞争强度),群落中的物种将变得饱和,据此,多样性将达到稳定状态:由区域多样化和迁移加入到局部群落的新种,将被势均力敌的局部竞争者的排斥所平衡。自然条件、资源类型、捕食者、环境可变性,或许其他因素将各自影响这一平衡点。因此,热带的自然条件之所以能允许更多物种在局部共存,是由于减弱了竞争作用的强度或结果。

群落多样性的平衡理论如同种群大小的密度制约调节理论(见第 14 章的讨论)。出生类似于新种形成或移居的物种定居;死亡类似于局部物种灭绝。每种群落类型都有一个物种的平衡数,通常表示为饱和数,就如某一栖息地对特定物种种群的承载力。生态学家被这种观点所吸引,因为它有助于解释局部栖息地的物种多样性问题。同样,至少将物种多样性难题部分归于生态学领域:当前的过程发生在小区域。

岛屿的多样性

平衡理论的研究方法对多样性最有影响的发展之一是关于岛屿上的物种数。在 20 世纪 60 年代,宾夕法尼亚大学的 Robert MacArthur 和哈佛大学的 E. O. Wilson, 发表了著名的岛屿生物地理学平衡理论(equilibrium theory of island biogeography),该理论认为

岛屿物种数由控制迁入的区域过程与控制灭绝的局部过程所平衡。这一平衡可从下面的简单模型中看出。

在一个远离海岸的小岛,其物种多样性只能从其他岛屿或陆地的迁入而增加。相距最近陆地区域的动植物区系构成潜在定居者物种库。当岛屿物种数增加时,岛屿上新种的迁入率下降,也就是说,当更多潜在的大陆定居者在岛屿定居后,迁入个体中的新种也越来越少。当所有的大陆物种都在岛屿上出现时,新种的迁入率为零。如果物种从岛屿上消失是随机的,灭绝率会随岛屿上出现的物种数上升。迁入曲线和灭绝曲线的相交处,为岛屿上相应物种数在 \hat{S} 水平上达到的平衡态(图 23.14)。

迁入率和灭绝率可能不按严格的比例随潜在定居者数量和岛屿上已定居的物种数而变化。一些物种无疑比其他种更易于定居,它们也最早到达岛屿。这样,如果所有大陆种具有相同的传播潜力,随岛屿多样性的增长,岛屿迁入率初始的下降比假设情形更快,结果迁入率为如图 23.14 所示的一条曲线。当岛屿上的物种数增加时,种间竞争作用很可能减少各个物种的种群大小,从而增加灭绝的可能性(图 23.9),所以灭绝曲线逐渐升高的程度较物种多样性增加的程度要快。

如果灭绝的可能性随绝对种群大小的降低而增加,在小岛屿上的物种比大岛屿上的灭绝曲线要高(图 23.15)。假如岛屿的迁入率随与大陆定居者种源距离的增加而下降,远距离岛屿的迁入曲线可能比近距离岛屿的低。于是,对远距离岛屿来说,其物种平衡数可能位于靠近大陆岛屿的左侧(图 23.16)。这些预测已在世界各地的岛屿上证实(图 23.17)。

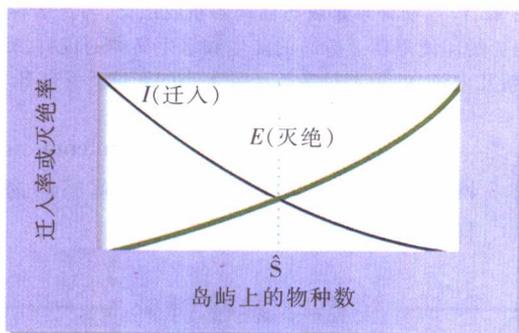


图 23.14 岛屿生物地理学平衡理论是迁入对灭绝的平衡。稳态的物种数(\hat{S})由迁入(I)曲线与灭绝(E)曲线的交叉点确定 [引自 R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *Evolution* 17: 373-387 (1963); R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ (1967)]

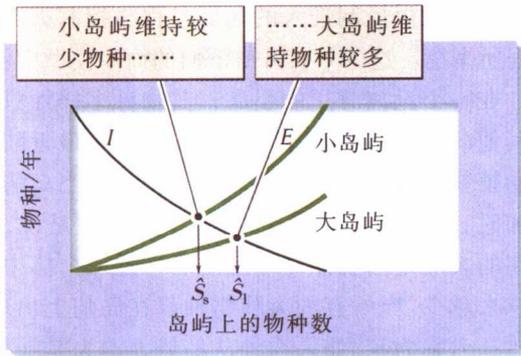


图 23.15 较小的岛屿上灭绝率较高因而物种较少。 \hat{S}_s =小岛屿上物种平衡数； \hat{S}_l =大岛屿上的物种平衡数

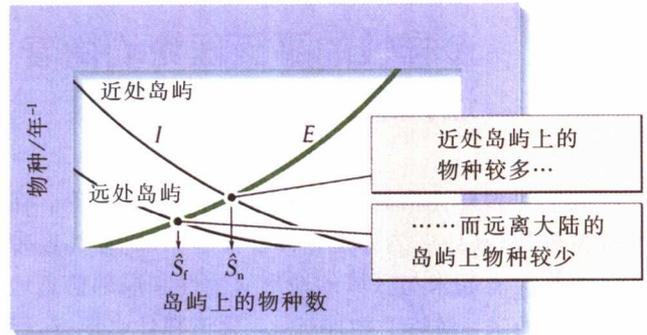


图 23.16 靠近大陆的岛屿因迁入率较高因而物种较多。 \hat{S}_r =远处岛屿上的物种平衡数； \hat{S}_n =近处岛屿上的物种平衡数

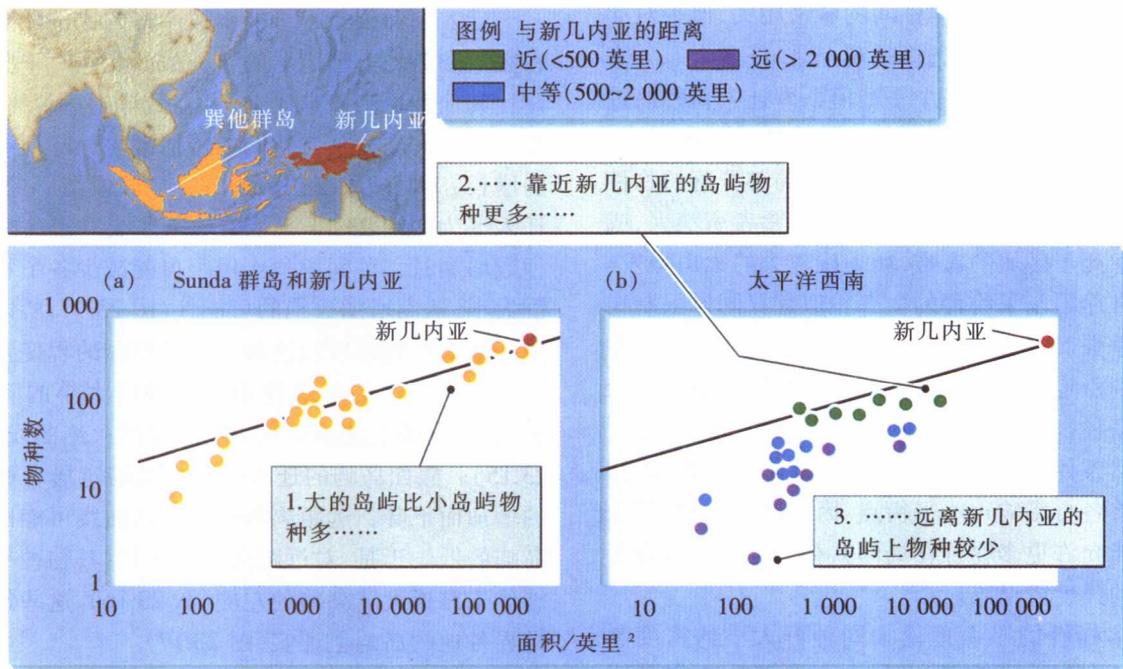


图 23.17 物种丰富度与岛屿面积成正比,与定居种源的距离成反比。(a)马来西亚 Sunda 群岛以及包括菲律宾和(b)新几内亚的印度尼西亚群岛的陆生和水生鸟类的资料,和太平洋西南岛屿的资料说明这种格局。后者反映与主要定居种源(新几内亚)的距离对鸟类区系大小的影响 [引自 R. H. MacArthur 和 E. O. Wilson, *Evolution* 17: 373~387 (1963)]

访问 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 网页,使用互动向导更好地理解岛屿物种多样性动态。

假如某种灾难降低了某个特定岛屿的多样性,新定居者在长时间以后将使多样性恢复至干扰前的平衡。这一预测若干年前被当时的哈佛研究生 Daniel Simberloff 和他的导师所验证,目前他在田纳西大学。当第一次计数了佛罗里达湾四个红树林小岛上节肢动物物种数以后,Simberloff 用甲基溴化物烟熏法除去各个岛屿上的所有昆虫,随后第二年中,按一定时间间隔统计岛上的昆虫物种数(图 23.18)。

如所预测的那样,靠近定居者种源的岛屿其多样性的增长比远距离岛屿快得多。在实验结束时,近岛和

生态学家在野外

岛屿动物区系的实验操控

正如关于平衡多样性所预测的必然结果,岛屿生物地理学平衡理论同样预测到,

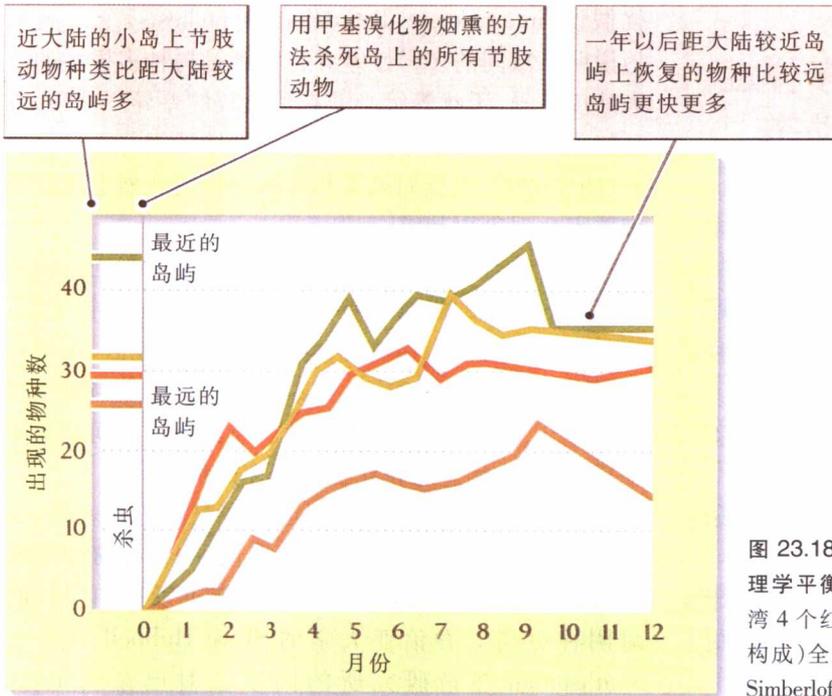


图 23.18 4 个岛屿上重新定居的过程支持岛屿生物地理学平衡理论。用甲基溴化物烟熏的方法,把佛罗里达湾 4 个红树林小岛上所有动物区系(几乎全由节肢动物构成)全消除。杀虫前物种的估计数见左侧〔引自 D. S. Simberloff and E. O. Wilson, *Ecology* 50: 278-296 (1970)〕

远岛上的物种数都开始达到平衡,这表明每个岛屿都达到了稳态。同样与理论预测一致的是,新平衡的物种数与杀虫前岛屿上存在的物种数近似。平衡理论的实证表明,可从生态学过程来理解物种多样性的变化格局。

大陆群落的平衡理论

我们同样可以应用多样性平衡观点来考察大陆上的物种集合。大陆地区和岛屿最主要的差别是,新物种更可能在区域内出现,也更可能从区域外迁移而来。在一个面积大、因传播障碍隔离开的区域(例如澳大利亚这样一个岛屿大陆),区域物种库的增加主要通过区域内的新种形成,物种产生和灭绝速率与区域多样性的相关曲线看起来可能像图 23.19 中的曲线。如果竞争排除随多样性增加而加强,每个物种灭绝的可能性可能会在多样性更高时增加。然而,如果共生关系和其他的能流途径缓冲了致使灭绝的过程,灭绝可能性也许会下降。如果进一步多样化的机会受多样性增加的限制,物种形成速率将趋于平衡。然而,如果多样性导致更明显的特化和亚种群间生殖隔离的可能性更大,物种形成的速率可能增加。

不考虑迁入、物种形成和灭绝曲线的特定形

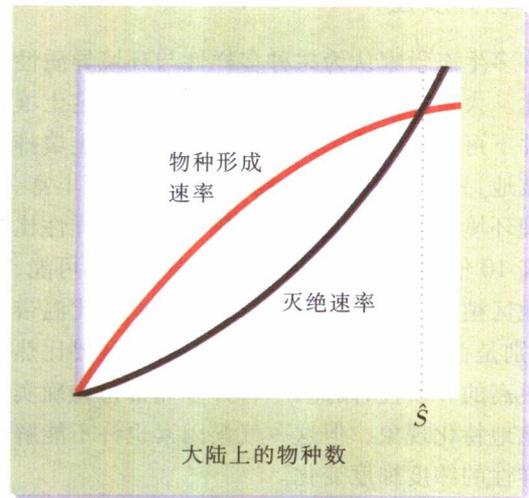


图 23.19 平衡理论同样适用于大陆地区。大陆上,物种形成的进化过程和其他地区的迁入过程使地域物种库增加〔引自 R. H. MacArthur, *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 19-30 (1969)〕

状,许多生物学上合理的模型能够定义多样性的平衡水平。在每种情形中,物种形成速率的增加,灭绝速率的下降,或者两者皆有,都导致平衡时更高的物种多样性。一旦理解了这一原理,下面的问题将是确定造成物种在不同地方出现和消失速率变化的因素。



热带地区树种高度多样性的解释着重于森林动态

因为植物资源的多样性直接影响着动物的潜在多样性,因此检验多样性一般解释的最难之处在于植物群落。对于“为什么热带有这么多种不同树种?”的问题存在着多种可能的答案。这些解释集中于少数几种机制:

1. 环境异质性容许物种共存,因为物种能够在不同的生态位空间上特化;
2. 干扰产生的林窗可为特化的物种提供环境条件;
3. 植食动物和病原体对普遍种的影响远远高于对稀有种的影响,因此产生对稀有种的选择优势,使更多物种共存;
4. 因为树种在生态上有相似性,竞争排除经历的时间很长,群落新增的物种可能仍生长在那里。

环境异质性

许多生态学家认为树种多样性与环境异质性成比例变化。大量证据表明热带森林树种在特定土壤和气候条件下可发生特化,一些树种主要长在土壤排水良好的坡地,另一些则在低洼潮湿的土壤上更丰富。但热带物理环境的多样化能够说明热带植物多样性比温带森林高10倍(或者更高)吗?看起来似乎不可能,除非热带地区植物识别栖息地细微差异的能力比温带地区高,特别是在一些气候因素方面,温带地区要比热带地区有更高的异质性,因此,尽管许多热带植物确实显示出栖息地特化现象,但这一气候因素也许不能解释物种多样性的纬度梯度变化。

干扰与林窗动态

有几位生态学家,特别是圣巴巴拉加利福尼亚大学的 Joseph Connell,将热带雨林的高度多样性与干扰创造的栖息地异质性联系起来。第22章已提到干扰的作用:自然条件、捕食者或其他因素对群落产生的干扰,开放了定居的空间,并由适应在干扰地点定居的物种启动一个演替周期。在中等水平的干扰下,某一群落成为由不同演替阶段的栖息地斑块组成的镶嵌体,这些斑块的总和包含了表征某个演替系列的所有种类。为了让中度干

扰假说(intermediate disturbance hypothesis)令人满意地说明区域间的多样性差异,特别是树种多样性的巨大纬度差异,干扰等级必需有可比较的差异。然而,森林树木个体的死亡率在热带和温带地区间并无显著差异(图23.20),而且如风暴和林火这样的强烈干扰在热带并不比温带更频繁。

尽管热带和温带发生干扰的频率可能相同,但其对环境异质性的影响,特别是对发芽和幼苗成长来说,可能随纬度变化。在热带,降雨高于温带地区,土壤有机质含量较少,一天中大多数时候太阳都是当头直射下来,热带这些因素可能在林窗与其余环境间形成更多异质性,为栖息地特化提供更多的机会。

然而,对热带森林林窗定居情况的研究表明,那些仅能在强光环境生长的林窗特化种,在林窗中生长起来的可能性并不比不需要林窗就可发芽和生长的耐阴种更高。乔治亚大学的 Steve Hubbell 和他在 Smithsonian 热带研究所的同事,对巴拿马 Barro Colorado 岛上热带雨林林窗中树苗的恢复进行了多年调查。在一个 50 hm 的样地内,由于干扰造成的林窗时空差异,并不能解释树种丰富度的差异,林窗和非林

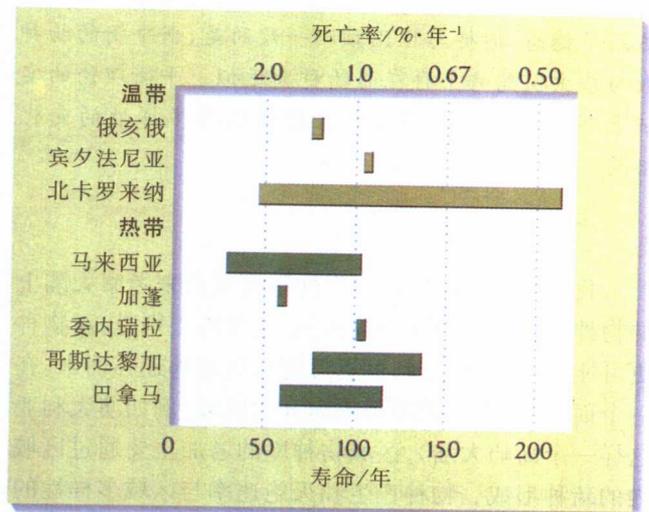


图 23.20 热带与温带森林林冠层乔木的死亡率没有差异。资料来自一些热带地区和北美温带的许多样方。平均寿命不包括生长至林冠所需的时间,温带乔木估计需要 54~185 年 [数据引自 J. R. Runkle, 见 S. T. A. Pickett and P. S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, Orlando, FL (1985), pp. 17~33; F. E. Putz and K. Milton, 见 E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand and D. M. Windsor (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C. (1982), pp. 95~100; N. V. L. Brokaw, in *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, pp. 53~69]

窗对照点中物种数也相同,而且林窗首先被耐阴种定居。

这些发现使 Hubbell 认识到,即使树种可能对发芽地点产生不同的特化,但实际侵入某一特定林窗的物种,更多依靠的是反复无常的补充过程,而不是林窗的特定生态条件。因此,传播能力的限制减弱了对发芽地点的竞争:并不是所有物种能够到达其有效竞争的发芽地点。但是,我们应注意到,补充的限制部分是由热带森林中高物种多样性和较低物种平均密度造成的。这样,尽管这些观察并没有解释为什么热带森林变得如此多样,但如其所揭示的,竞争排除在多样性维持中可能成了一个较小的因素。从这一角度说,生物多样性可以自我加速形成。

植食动物和病原体压力

当捕食者将猎物种群减少到环境承载力以下时,可能使猎物之间的竞争减弱,并促进许多猎物种共存。再有,对优势竞争者的选择性捕食可使处于竞争劣势的物种在生态系统中持续存在。

从达尔文时代到现在,博物学家都相信选择性和非选择性植食动物可影响植物多样性。宾夕法尼亚大学的 Daniel Janzen 认为,植食动物能促进热带森林的多样性。他提出,植食动物非常有效地取食数量多的植物种的芽、种子和幼苗,从而降低其密度,并允许其他不太普遍的植物种在其相应的生长地点生长起来。这一观点的关键是单位面积的多度,而不是任何作为资源的特定个体质量,使某一物种易受消费者伤害。消费者容易确定丰富的资源种,于是其自身种群也会增长至更高水平。

有几条证据线索支持害虫压力假说。例如,单种作物栽培经常因植食动物成灾而失败。橡胶树在原产地亚马孙流域的密植无一成功,因为那里进化出大量取食橡胶树的植食物种。但在马来西亚,橡胶种植却很兴旺,因为这里还不存在特化的植食动物。在热带尝试种植其他许多有商业价值的单种作物,都会遇到如橡胶种植同样的灾难性后果。

害虫压力假说预测,幼苗在靠近同种成体的地方成长起来的可能性应比远离同种个体的地方低。成年植株有特化的植食动物和病原体种群,容易侵染附近的后代个体,而且,因为多数种子落在母树周围,植食动物可能被吸引到幼苗丰富的地方,而不太注意散布在远处的少数幼苗。多项研究检验发芽和定居成功随

距母树距离的增加而增加的预测,结果各种各样,但一般都是支持性的(图 23.21)。例如,在巴拿马 Barro Colorado 岛上一个 50 hm 森林样地上的详细观察表明,许多物种中幼苗存活表现出很强的密度制约,即离同种成年树距离越远,存活率越高。

温带很少有种子能够逃脱松鼠和象鼻虫的取食,植食动物和病原体对幼苗的危害与热带没有什么两样。如果说害虫压力促进热带更高的多样性,它在不同纬度带必然有不同作用,特别是,热带植食动物和植物病原体对宿主植物种更为特化,或是其种群对宿主种群的密度和散布更敏感。很少有实验研究来证明是否存在害虫压力的纬度差异,以及这些差异是否足以解释树种多样性的差异。

减弱的竞争排除

害虫压力和种群补充限度能减弱群落成员的种间竞争。Steve Hubbell 曾指出这些因素使热带树种在竞争上处于平等。因此,入侵群落的新种有可能在那里生长了很长时间。物种差不多都因随机灭绝而消失,就如中性等位基因由随机遗传漂变从种群中消失一样。热带森林广阔区域内的树木大种群相对避免了这种灭绝,并通过在广大地理区域内产生新种,使物种的数量达到高水平。如果确实如此,那么物种多样性的纬度梯

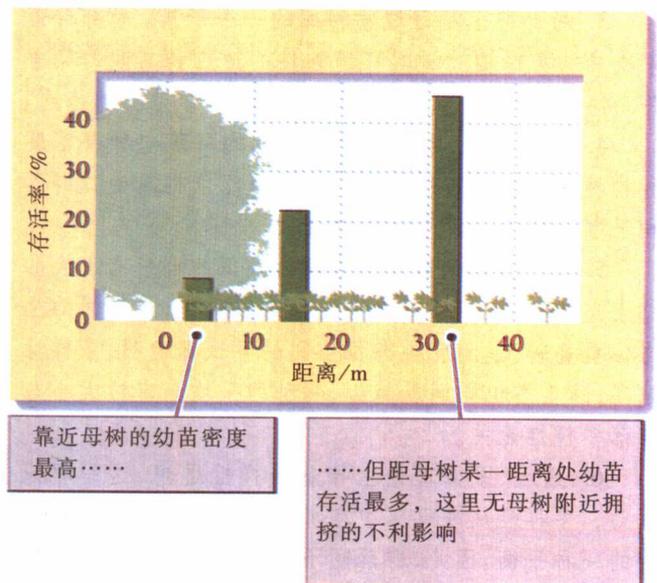


图 23.21 幼苗密度与存活率随与母树的距离而变化。新热带区的乔木 *Dipteryx panamensis* 的幼苗被跟踪观察 18 个月 [引自 D. H. Janzen, *Am. Nat.* 104: 501~528 (1970); D. A. Clark 和 D. B. Clark, *Am. Nat.* 124: 769~788 (1984)]

度将更能反映区域内物种产生的过程,而不是局部群落中物种共存的能力。

Hubbell 的模型在多大程度上适用于解释树种或其他任何分类群的多样性格局仍有待进一步证实。但是,他的观点特别强调大尺度的区域过程对理解生态格局的潜在重要性。如果物种产生速率在整个区域都很高,局部过程没有从群落中移出新种,多样性就不断地在热带雨林中积累了数千万年。在下一章中,我们将考虑历史和地理学提出的一些生态系统研究的基本问题。

总 结

1. 生物群落的研究揭示出一个显著的格局,即热带地区物种多样性大大超过高纬度地区。栖息地异质性高的地方和环境输入能量较高的地方,其多样性也同样高。

2. 某一地区许多栖息地的物种总多样性为区域多样性。在物种多样性高的区域,单个物种比多样性低的区域中的对应种成为栖息地特化种的可能性更高。这样,尽管许多物种占据了每个栖息地(局域多样性),物种还是能区分出栖息地间更细微的差异(β 多样性)。

3. 局部群落是区域物种库的一个子集。局部群落中成员的关系由物种对环境条件的适应和其间的竞争关系决定。决定局部群落组成的过程统称为物种拣选。

4. 生态释放,即在多样性较低的群落中种群密度和物种栖息地分布的增加,为资源竞争构建生物群落和限制多样性提供了有力的证据。

5. 多样性高的群落比多样性较低的群落有更大的总生态位空间,即每个物种的生态位较小,或种间的生态位重叠较大。测度生态位空间的尝试都表明,多样性越高,总生态位空间就越大,物种的平均生态位大小与群落多样性无关。

6. 最近,平衡理论主导着多样性思想,这一理论认为,多样性反映群落中增加物种和去除物种的过程间的一种平衡。因此,群落间不同的多样性反映出这些过程相对速率的差异。

7. 岛屿物种数的差异强调从大陆或其他岛屿的迁入过程对维持物种多样性的重要性。在大陆,局部群落的物种增加反映新种形成的速率,这也是一个区域性

过程。

8. 对热带森林树种高度多样性的几种解释着重于干扰的作用,这种干扰形成演替阶段中的镶嵌体,并形成幼苗在林窗内成长的异质性条件。但是,没有证据表明这些过程在热带地区比温带地区更重要。

9. 捕食者通过降低种群大小(缓解资源竞争),可增加猎物的物种多样性,从而使竞争排除较不可能发生。捕食者和病原体可按密度制约方式发挥作用,此证据支持害虫压力假说,密度制约的捕食利于稀有种生存和提高多样性。

生态学实践

检验你的知识

土壤病原体对幼苗死亡率的影响

热带森林树种的高度多样性最令人信服的解释之一是害虫压力假说。根据这种观点,母树周围的幼苗存活较低,是因为特化了的种子取食者和植食动物聚集到母树附近种子和幼苗密度高的地方。由传播而离开母树的种子生存机会更高,因为其密度较低不会吸引种子取食者。

害虫压力假说已被主要在热带进行的实验所检验。虽然实验结果形形色色,但通常支持这个假说。在母树下偶尔有更多幼苗直接成长起来,因为种子的巨大数量超过取食者吃光它们的能力。如果害虫压力假说确实能够说明热带和温带区域树种多样性的差异,那么温带种类在靠近母树种子密度最高的地方,其幼苗存活率一般不会降低。

Bloomington 印第安纳大学的 Alissa Packer 和 Keith Clay,最近用这一假说来检验印第安纳的一个野黑樱(*Prunus serotina*)种群,他们以距母树的距离为函数,记录幼苗的密度和存活情况。每棵母树与其他最近的野黑樱树至少相距 50 m,在 2 年的时间内调查了 1 000 多株幼苗,他们发现靠近母树处发芽的种子密度最高,而存活最高出现在与母树相距一定距离的地方。

Packer 和 Clay 怀疑土壤中病原体是幼苗死亡的主要原因。为检验这个推测,他们把野黑樱幼苗种植在距母树一定距离的地方,但土壤是从临近母树的地方取来的。第一组种植幼苗的土壤首先在 211°C 下消毒 4 h。第二组中,土壤用正在死亡幼苗的根部含有病原体(*Pythium sp.*)的提取液接种。实验结果见表 23.1。

表 23.1 野黑樱幼苗根接种处理对存活率的作用

处理	存活率/%
对照(盆栽)	73
对照+5 ml 真菌生长基质	63
病原体分离物 1	22
病原体分离物 2	22
病原体分离物 3	24

注意:这三种病原体分离物采自死苗根。处理 19d 后测定存活率。资料引自 Packer 和 Clay(2000)。

检验你的知识

1. 在上述的实验中,幼苗种植在温室的花盆中。为什么会是这种方法的一个重要方面?

2. 查看表 23.1 中的结果。你如何解释对照中的幼苗存活不是 100%? 为什么对照组中加真菌生长介质幼苗存活较低?

3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/richlefs> 网址上的 Practicing Ecology, 点击 Charles L. Wilson 的研究网页。为什么研究自然植物基质对土壤病原体的效应很重要? 对这类研究保护生物多样性有何含义?

4. 害虫特化种对总多样性有何益处?

网上
更多

推荐读物

- Brokaw, M., and R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183~188.
- Bush, M. B., R. J. Whittaker, and T. Partomihardjo. 1995. Colonization and succession on Krakatoa: An analysis of the guild of vining plants. *Biotropica* 27: 355~372.
- Case, T. J., and M. L. Cody. 1987. Testing island biogeographic theories. *American Scientist* 75: 402~411.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302~1310.
- Comell, H. V., and J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1~12.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal-

- and-plant-species richness. *American Naturalist* 137: 27~49.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405 (11 May): 220~227.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193~210.
- Heywood, V. H. (ed.). 1996. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, and S. L. de Lao. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283: 554~557.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501~528.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510~533.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- Packer, A., and K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404: 278~281.
- Pärtel M., M. Zobel, K. Zobel, and E. Van der Maarel. 1996. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111~117.
- Purvis, A., and A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405 (11 May): 212~219.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167~171.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rosenzweig, M. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the Tropical Rain Forest*. Scientific American Library, New York.
- Terborgh, J., R. B. Foster, and P. Nuñez. 1996. Tropical tree communities: A test of the non-equilibrium hypothesis. *Ecology* 77: 561~567.
- Weihner, E., and P. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73: 323~335.
- Wills, C., R. Condit, R. B. Foster, and S. P. Hubbell. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain species diversity in a Neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 1252~1257.
- Zobel, M. 1997. The relative roles of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12(7): 266~269.

(王崇云 党承林译)

第 24 章 历史与生物地理学



生物进化史可用地质年代度量

大陆漂移改变了大陆板块的位置

生物地理区反映着大区域的长期进化隔离

气候变迁改变动植物分布

灾变引起进化方向的重大改变

相似环境中的生物在形态和功能上趋同

相似环境中的群落常包括不同的物种数

多种尺度的变化过程调节着生物多样性



在上一章中，我们看到小岛上的物种数取决于遥远大陆上潜在定居者的物种库，以及岛屿本地发生的变化过程。然而，在对更广泛的地理背景缺乏了解的情况下，我们无法了解岛屿生态群落的结构和组成。我们同

样承认，对环境条件的适应是种群经过成百上千代发生的历史过程。那么，我们不了解生物的去环境 and 祖先就不能正确地解释生物的适应。

地球生物多样性的起源和维持是生态学的中心问题之一。了解地球的总多样性是否长期维持在一种稳定状态或是否发生了变化是非常重要的，因为这有助于我们在利用平衡与非平衡的观点间作出抉择。现有的化石记录表明，在过去 600 万年中，一些分类群的多样性在某些时期保持恒定，而其他一些分类群的多样性升高，较显著的如有花植物、鱼类、鸟类和哺乳类，并且有些时期还有许多分类群多样性急剧下降(图 24.1)。化石记录的解释常有不足，各种原因的偏见都可能掺杂其中，尽管如此，仍不难得出结论，即地区物种库的大小在地球历史上发生了显著的变化，有时因灾难事件陡然衰减，有时因生物多样化过程而增长。对于局部群落反映区域物种库的程度，我们必须知道生态系统是否真正达到平衡。

热带物种丰富度高的一种解释是，热带环境比寒冷环境在地球表面出现的时间更早，允许更多的动植物有进化的时间。这个“时间假说”并不新鲜，与达尔文共同发现自然选择进化论的英国博物学家 Alfred Russel Wallace，在 1878 年就已指出：

简而言之，赤道地区给我们展示了生物形态发展相对连续且无停顿的结果；而温带地区出现了一系列几乎是灾难性的周期停顿和灭绝，需要在特定的谱系上一遍又一遍地开始

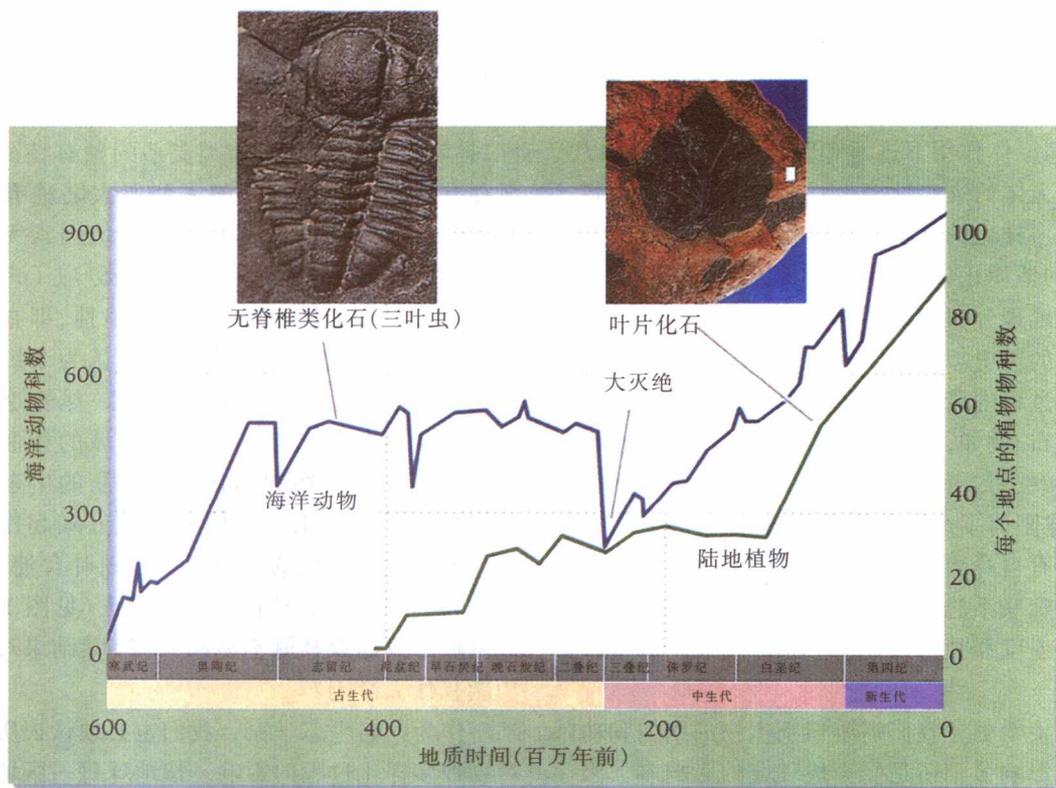


图 24.1 多样性一般随地质时间增加。此图表明自古生代初期以来,全球海洋动物总科数的变化,以及古生代中期以来局部陆地植物化石区系中的平均物种数。请注意,古生代后期海洋动物科的多样性几乎保持不变,但二叠纪末期出现大灭绝,而后多样性至今都持续增加,这与现代海洋动物分类群(主要是鱼类、软体动物和甲壳类)的繁盛一致。此外,植物的局部多样性在古生代和中生代的大部分时期几乎保持恒定,二叠纪末期也无大灭绝发生,侏罗纪后期随有花植物的出现,植物局部多样性迅速升高[引自 J. J. Sepkoski, Jr., *Paleobiology* 10: 246~267 (1984); A. J. Knoll, in J. Diamond and T. J. Case (eds.), *Community Ecology*, Harper & Row, New York (1986), pp. 126~141. 照片(左)Newman & Flower 摄/Photo Researchers;照片(右)感谢 Else Marine Friis 提供]

发展过程。一方面,进化有着公平的机会,另一方面,进化的道路上存在无数困境。于是,对于过去和现在的生命史而言,赤道地区是一个比温带更古老的世界,即由生命前进性发展规律主宰的世界,这一规律在无数年代的运行中具有相对较小的停顿,这一规律造就了所有热带国家出产的动物结构、功能和本能的精美奇异形式,这些形式多姿多彩,有着令我们高兴和惊讶的完美均衡与和谐。(A. R. Wallace, *Tropical Nature and Other Essays*, Macmillan, New York and London)

因为热带在地球赤道(地球最宽处)附近,不论陆地还是海洋,热带地区比温带和两极地区面积更大,仅此而言,热带比温带和寒带能容纳更多物种就不足

为奇。在地球气候变暖期间,热带和亚热带面积更大,而温带和寒带紧缩为靠近两极的较小区域。在过去的两千五百万年中,地球气候变冷变干,热带也随之退缩。

在冰期的最后 200 万年中,高纬度和低纬度区域的气候发生了剧烈波动。温带和寒带冰川扩张和消退,这一过程引起主要栖息地带的地理位移,并可能导致其消失。冰川扩张期伴随着热带降雨量的减少和温度下降,一些生物学家认为,现今覆盖着亚马孙流域广大地区的亚马孙热带雨林,在北方冰川扩张引起的干旱期中,曾反复缩减为小且孤立的避难所。雨林栖息地的收缩和片断化可能使许多物种灭绝;相反,雨林片断的种群隔离可能促进新种形成。本章将介绍如何评价一些历史假说。

地球为生物群落发展提供不断变化的环境。在千万年的地球历史中，生物经历了气候和其他自然环境的变迁，大陆与海洋的重新组合，山脉的隆起和下陷，捕食者和病原体作用下逃避和防御策略的进化，以及地球外太空天体的灾难性撞击。这些变迁协助控制生物进化及其多样化的历程，并影响着生物群落的发展。过去环境的地质化学记录、灭绝久远的分类群留下的化石痕迹及地理分布和现存物种的进化关系，给我们揭示了生命的历史。

这一历史过程的最明显结果是地球表面动植物形态的不均匀分布。例如，澳大利亚有许多独特的类型如树袋熊、袋鼠和桉树，由于作为一个长期隔离的岛屿大陆，周围的大洋阻碍了大陆生物的传播(图 24.2)。地球的每个部分都有自身明显有别的动植物区系。甚至是被洋流连续走廊联系起来的主要海盆间也有部分不同的生物类群，温度和盐分构成的生态障碍隔离着这些生物类群。

为了研究生物史，我们需要识别生物的结构和功能是受祖先的影响多，还是受当地环境的影响多。因

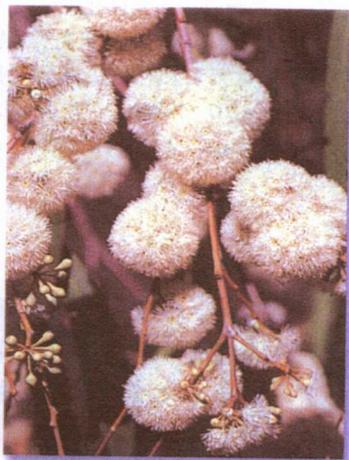
此，生物形态、生理和行为不仅反映环境条件和资源，而且还受祖先特征的制约。例如，有袋类的生殖模式(包括其他特征，出生早和幼体在育儿袋内进一步发育)是哺乳类进化中有袋类支系的独有特征。这并非现存有袋类最为多样的澳大利亚大陆独有的生态特征所形成。生物学家称这种与环境因素无关的某一支系共有特征为系统发育效应(phylogenetic effects)，这一效应反映了进化的惰性，即在环境改变时某些特征缺乏变化。生态学家认为系统发育效应可能影响生态系统的结构和功能，尽管这很难用试验验证。设想用其他相似气候区域的相似分类群取代澳大利亚的植物和动物，这些新的生态系统会在相似生物生产力水平下按相同的方式起作用吗？会对环境干扰有相似的反应吗？桉树叶含油量高，易引起澳大利亚森林的枯枝落叶层起火(见图 19.14)。其他树种形成的森林就不易起火吗？其结果对生态系统功能有什么影响？

作为一名生态学家，我们也必须认识历史和地理对物种多样化过程的影响。按地球每一区域历史差异

(a)



(b)



(c)



图 24.2 澳大利亚有许多独特的陆生生物。(a)桉树(*Eucalyptus*)的叶片与花；(b)拔克西木(*Banksia*)的花序；(c)大袋鼠 这些生命类型都相当有特色并且在地球的其他地方都见不到(R. E. Ricklefs 摄)

的程度,我们同样可推测生物多样性和生物群落发展的差异。由于这种差异,仅以局部环境条件来解释多样性的格局也许很难。

这一章我们首先简要回顾一下决定生态系统分布和发展的历史进程。然后分析趋同原理,即相似环境中不同历史起源的定居者常彼此相似,因为它们都适应于相似的生态因子。这一原理也可应用于生物群落的多样性。我们将看出历史和生物地理学确实影响局部群落的特征,并在多样性格局的发展中起重要作用。



生物进化史可用 地质年代度量

地球大约在 45 亿年前形成,生命在 35 亿年前出现。在地球历史的大多数阶段,生命形式保持原始状态,地球表面的物理条件和形成的生态系统与现在的大为不同,大气层中氧气极少,早期的微生物全为严格的厌氧代谢。今天大气层中的氧气主要由地球历史上太古代时期的光合微生物生产的。

在某一时刻,大气中的氧气含量高到足以维持氧化代谢,并有可能使更多的复杂生命形式得以进化。真核细胞即所有现代复杂生物的基本结构,是最近 10 亿年的进化结果。因为多数古老的生命形式没有能形成化石的坚硬骨骼和外壳,所以其发展记录很少。许多早期复杂生命形式的证据来自它们生活过的淤泥中的痕迹和洞穴。

所有这一切大约在 5.9×10^4 万年前发生了改变,这时多数现代无脊椎动物类群突然在化石记录中出现了。棘皮动物、节肢动物、软体动物和腕足动物及其他现已不存在的生命形式一起在海洋中兴盛起来(图 24.3)。无法确知为什么在那一历史时刻,动物开始用坚硬的外壳和外骨骼来保护自己,但古生物学家认为,那时是现代生命形态的开始。那个关键时刻到现在的间隔,约占整个地球历史的 $1/8$,这一间隔被划分为一系列的代、纪和世(表 24.1)。这种划分的第一个代是古生(“古老的动物”)代,寒武纪是古生代的第一个纪。

地质时间的划分与地球上动植物区系的变化是一致的,这些变化容易在化石记录中观察到。寒武纪末期标志着化石记录中一些重要分类群消失,并在紧接的奥陶纪中被从前没出现过的其他分类群替代。古生代末期、中生代(“中间的动物”,也称为爬行类时代)和新



图 24.3 寒武纪海洋中的许多生物都有坚硬的外壳。这张复原图展示了许多无脊椎动物,包括海绵、分节虫和节肢动物,以及许多后来灭绝的动物[D. W. Miller 绘;引自 D. Erwin, J. Valentine 和 D. Jablonski, *American Scientists* 85(2): 126-137(1997)]

生代(“最近的动物”,也称为哺乳类时代)的划分,同样与动物类群的重要灭绝相一致:第一次主要灭绝的是三叶虫,第二次是恐龙。因此,各个地质时期的分界标记着生命形态发育过程中主要的间断,或标记着较小的剧变。在一些情形中,这些分界反应了地壳的变化,至少有一次,在白垩纪(新生代)结束时,外星体撞击地球表面的爆炸产生了间断。



大陆漂移改变了 大陆板块的位置

地球表面在历史上从未沉寂过。大陆是漂浮在地球内部致密物质上的低密度岛屿。地幔中半融化物质的强大对流一直承载着板块,就像水面上漂浮的巨大木料。过去大陆有时合并,有时漂移开,地球表面板块的这种移动称为大陆漂移(continental drift)。这一过程对生态系统有两个重要的影响:第一,大陆和主要海域的位置明显影响气候格局;第二,大陆漂移产生和打破传播障碍,交替地连接和分离地球不同地区中正在进化的生物类群。

因为我们感兴趣的是现代生态系统的起源,因此应考虑中生代早期(大约 2 亿年前)开始的大陆漂移,当时所有的大陆联合为一巨大的板块叫做泛大陆

表 24.1 地质时间表

代	纪	世	明显特征	距今年代
新生代	第四纪	现今	现代人	11 000
		更新世	早期人类	1 800 000
	第三纪	上新世	大型食肉动物	5 000 000
		中新世	草食动物第一次兴盛	24 000 000
		渐新世	大型奔跑哺乳动物	37 000 000
		始新世	哺乳动物的许多现代类型	58 000 000
		古新世	胎生哺乳类首次出现	65 000 000
中生代	白垩纪		有花植物首次出现;恐龙和菊石在此纪末期灭绝	144 000 000
	侏罗纪		鸟类和哺乳类首次出现;恐龙和菊石兴盛	213 000 000
	三叠纪		恐龙首次出现;苏铁与松柏类兴盛	248 000 000
古生代	二叠纪		许多海洋动物灭绝,包括三叶虫	286 000 000
	石炭纪	晚石炭世	形成碳的广阔森林;松柏类;爬行类出现	320 000 000
		早石炭世	鲨鱼和两栖类兴盛;大型原始的树和蕨	360 000 000
	泥盆纪		两栖类和菊石出现;鱼类兴盛	408 000 000
	志留纪		陆生动植物首次出现	438 000 000
	奥陶纪		鱼类出现;无脊椎类占优势	505 000 000
	寒武纪		首次出现大量的海洋生命化石记录;三叶虫为优势群,随后在此纪末发生大灭绝	590 000 000
	前寒武纪		化石非常罕见,由原始水生植物构成	

引自 J. H. Brown 和 M. V. Lomolino, *Biogeography*, 2d ed., Sinauer Assoc., Sunderland, MA (1998)

(Pangaea)(图 24.4)。到 1.44 亿年前的白垩纪初期,北方大陆汇集成的劳亚古陆(Laurasia)与南方大陆组成的冈瓦纳古陆(Gondwana)分离,其间形成古地中海。此外,冈瓦纳古陆自身开始分离为 3 部分:西冈瓦纳,包括非洲和南美洲;东冈瓦纳,包括南极和澳大利亚;印度,这是由现在的非洲分离出去,漂移向亚洲并于 4 500 万年前与之发

生碰撞(表 24.2, 图 24.5)。

到 6 500 万年前的中生代末期,南美洲与非洲远远地分离开。澳大利亚与南美洲之间通过温带南极洲的连接最终在 5 000 万年前消失。大约与此同时,在北半球不断变宽的大西洋最终将欧洲和北美洲分离,但在世界的另一端,7 000 万年前北美洲和亚洲之间已

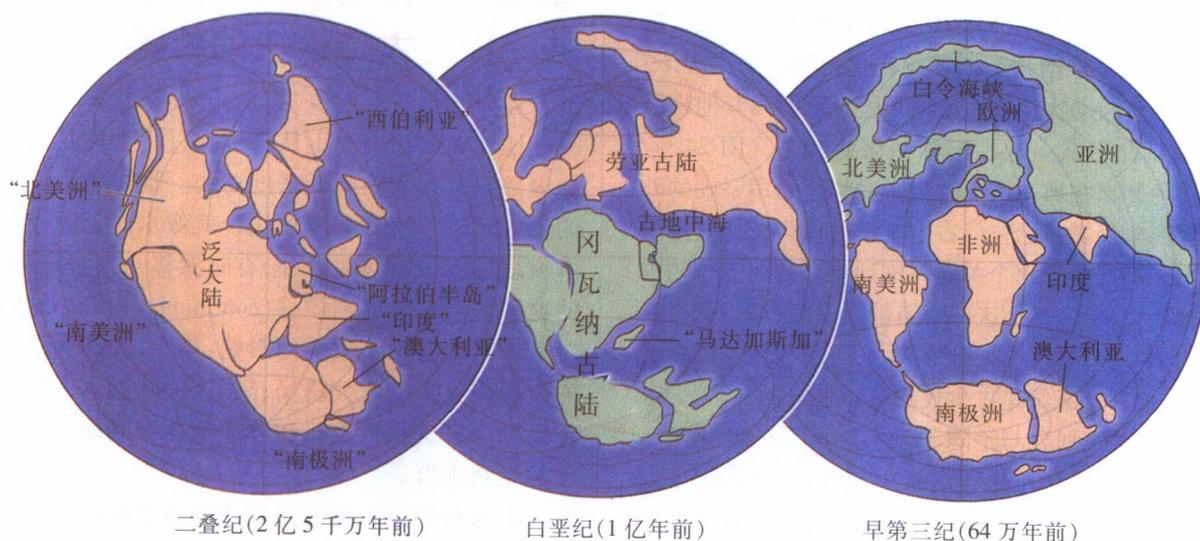


图 24.4 地质历史上大陆位置的变化。中生代开始时,大陆是一单独的板块,称为泛大陆。随后大陆漂移至现在的位置,形成不同生物地理区内隔离的生物类群〔引自 E. C. Pielou, *Biogeography*, Wiley, New York(1979)〕

表 24.2 地球历史上大陆漂移引起的一些主要生物地理学事件的估计年代

纪或世	时间(距今百万年)	事件
早侏罗纪	200	大陆地壳形成单独的大陆,泛大陆
晚侏罗纪	180	西劳亚古陆(北美)←→非洲;西冈瓦纳古陆(非洲+南美)←→印度←→东冈瓦纳古陆(大洋洲+南极洲)
早白垩纪	135~125	南美←→非洲最南端(因为地球自转)
中白垩纪	110~100	南美←→非洲(巴西所在的纬度上);非洲←→马达加斯加←→印度;非洲、印度和大洋洲均向北漂移
晚白垩纪	80	北美←→(欧洲+格林兰);(南极洲+大洋洲)←→(新西兰+新喀里多尼亚)
晚晚白垩纪	70	北美西北与西伯利亚东北相连(白令海峡地区)
早早古新世	63	非洲←→欧洲(暂时)
始新世	49	北美与欧亚大陆间的传播路线以前主要通过北大西洋,现北大西洋变宽,白令海峡地区也变暖,故移向白令海峡地区
始新世	~49	大洋洲←→南极洲
始新世	45	印度飘移向亚洲并与之接触
渐新世	~30	Turgia Strait(乌拉尔山以东)最终变干
中新世	17	欧洲和非洲再度汇合
中新世	15	大洋洲与东南亚的狭窄缝隙与踏脚石岛屿的出现,可让植物传播
古新世	3~6	北美与南美通过陆桥相连

引自 E. C. Pielou, *Biogeography*, Wiley, New York(1979)

注:←→表示分离

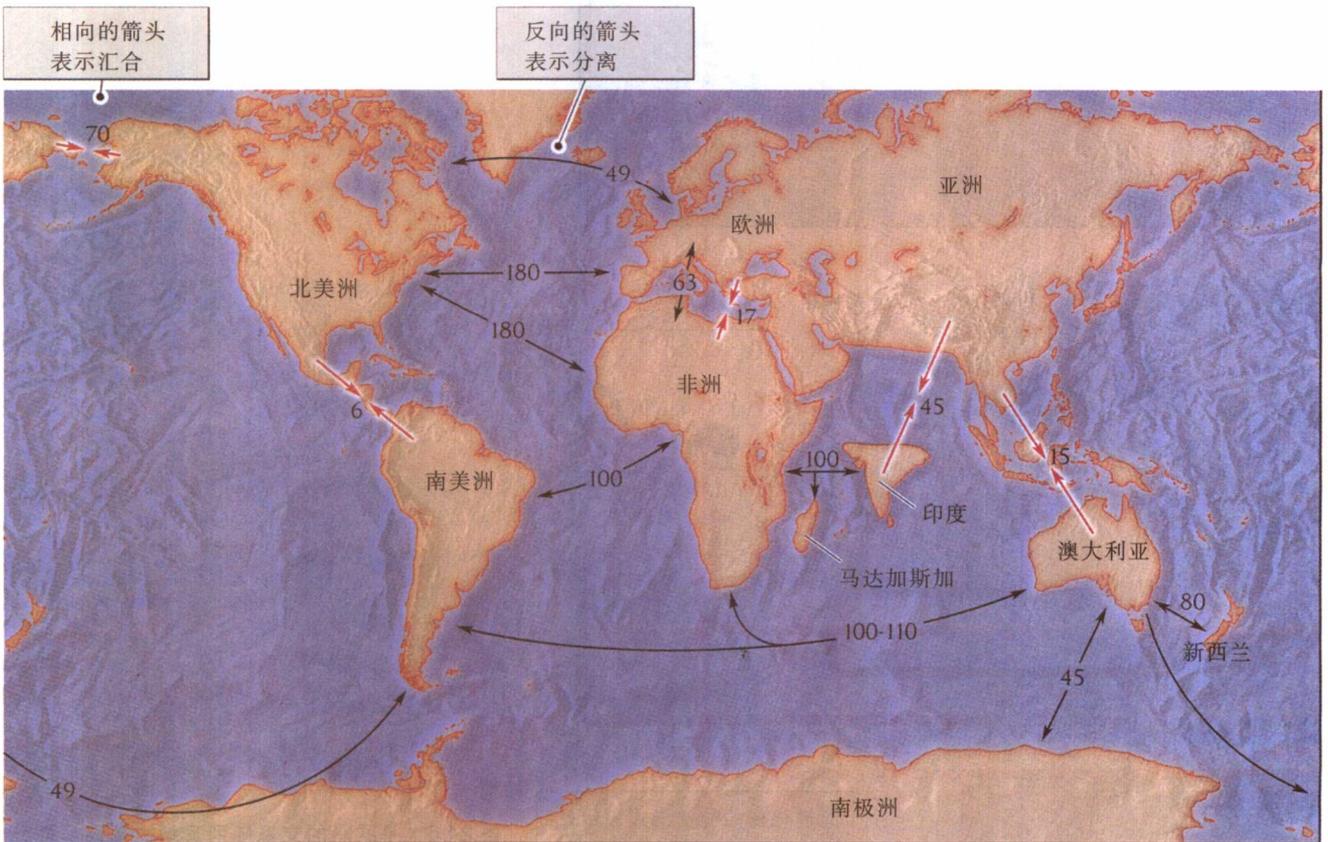


图 24.5 大陆漂移改变生物的传播途径。数字为估计的时间(距今百万年),表示板块间形成或打破直接传播的时间。一条狭窄的缝隙和踏脚石岛屿的形成表明大洋洲与亚洲发生汇合 [引自 E. C. Pielou, *Biogeography*, Wiley, New York(1979)]

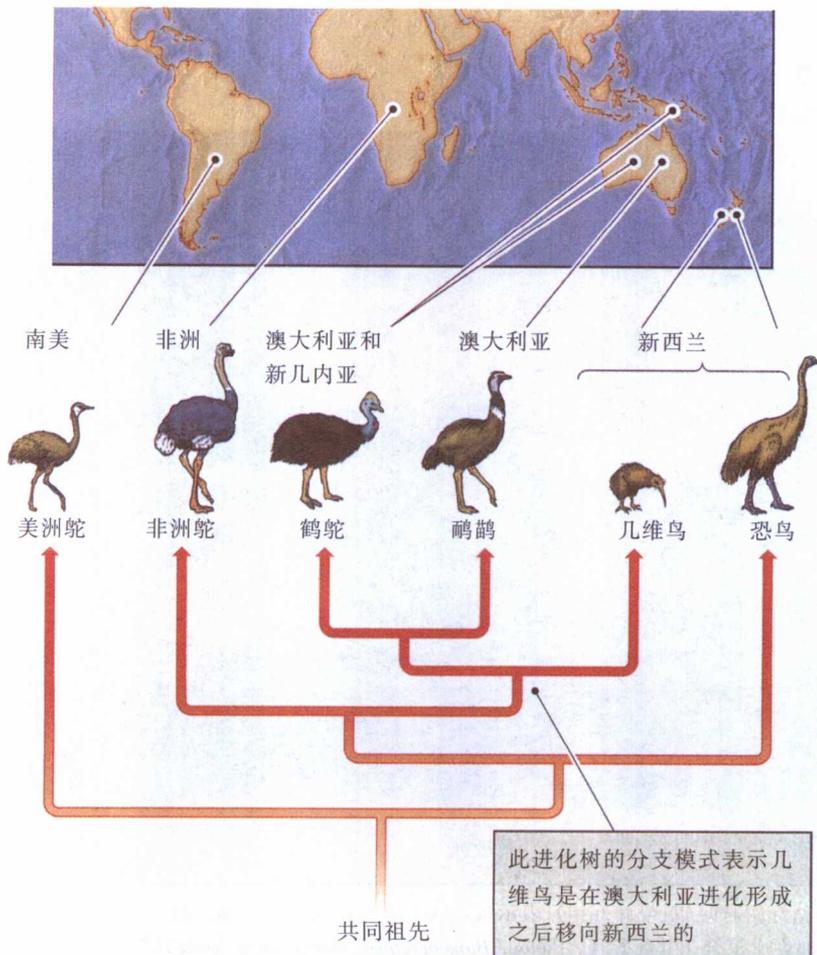
形成了一个陆桥。更近的重要事件是大约1700万年前随着古地中海的封闭,欧洲和亚洲相连,以及300万~600万年前北美洲和南美洲间陆桥的形成。

大陆漂移的许多细节仍有待研究,特别是非常复杂的区域,如加勒比海、澳大利亚和地中海—波斯湾地区。无论怎样,动植物的分布过程在大陆间连接的历史中持续进行着,我们只需看看不会飞的平胸鸟的分布,就能看出组成冈瓦纳古陆的南部大陆间的连接。澳大利亚和新几内亚的鸸鹋和鹤鸵、美洲鸵鸟、非洲鸵鸟和新西兰灭绝的恐鸟,均是由生活在冈瓦纳古陆上的一共同祖先衍生而来(图24.6)。由大陆漂移造成广布祖先种群的分离称为离散(vicariance)。



生物地理区反映着 大区域的长期进化隔离

Alfred Russel Wallace 把他所观察到的动物分布



分为6个主要的生物地理区(图24.7)。我们现在知道这些区与数百万年前大陆漂移分离开来的板块相吻合。在分离的过程中,每个区的动物和植物发展出与其他区的进化性改变无关的区别特征。

在新北区(Nearctic region)和古北区(Palearctic region),大致相当于北美和欧亚大陆,在过去1亿年间的大部分时候由现在的格陵兰或阿拉斯加与西伯利亚间的白令海峡维持连接,所以这两个地区间有许多共有的动植物类群。对来自北美的旅行者来说,欧洲的森林看起来很熟悉,反过来也一样;虽然没有什么相同的物种,但两地区有许多同属同科的代表。

南半球的大陆,特别是非洲(古热带区,Ethiopian region)和澳大利亚(澳大利亚区,Australian region)经历了与其他陆地的长期分离,期间各自演化出许多特别的生命形式。东洋区(Oriental region)包括东南亚的生物区系,是从非洲和南美的热带地区分离出来的,此外还包括来自印度板块的部分。如所预期的,亚洲温带(古北区)和热带(东亚区)间有着比北美温带(新北区)

图24.6 平胸鸟的支系随冈瓦纳古陆离解而分离。这些不会飞的鸟曾一度连续分布在冈瓦纳古陆上

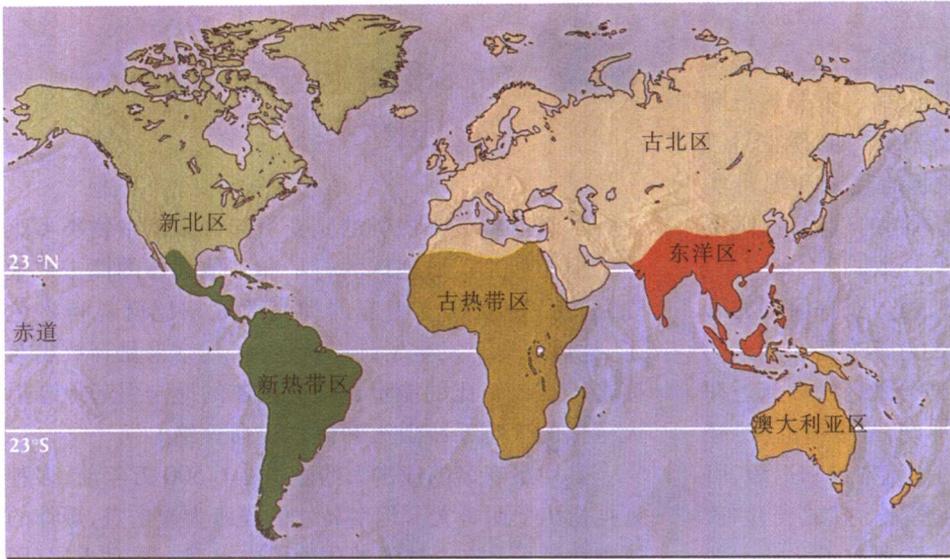


图 24.7 地球上的主要动物地理区是基于动物的分布。此分区由 Alfred Russel Wallace 于 1876 年提出, 现已广为接受。基于植物分布的生物地理区也相似 [引自 J. H. Brown 和 M. V. Lomolino, *Biogeography* (2d ed.), Sinauer Associates, Sunderland, MA (1998)]

与南美热带(新热带区, Neotropical region)间更近的亲缘关系, 因为其间有连续大陆的连接。事实上, 亚洲温带森林中有很高比例的树种主要由热带森林树种演变而来, 然而, 北美温带的森林缺乏这样的种类。

连接南北美陆地的巴拿马地峡是 3 百万年前的上新世再度形成的, 尽管此前两大陆间的一些分类群已通过岛屿跳跃的方式联系着, 但陆桥的形成允许更多分类群发生交流, 如图 24.8 所示的哺乳类, 交流是不均衡的。更多的北美血统进入了南美, 反过来则少, 一些北美的分类群发生多样化, 并可能造成许多南美特有的种的灭绝, 其中包括丰富的有袋哺乳动物。

都是热带, 热带森林向北可达华盛顿州并深入加拿大, 当时暖温带森林覆盖着白令陆桥。南极岩石中的化石显示, 曾连接南美洲和澳大利亚的南极大陆有富饶的温带植被和动物。但是南极洲向南极漂移后, 以及北极海洋被围在北美洲和欧亚大陆之间后, 地球气候强烈地分



气候变迁改变动植物分布

地球的气候格局最终取决于从太阳获得的能量, 这些能量使陆地和海洋变暖, 以及水体蒸发。在这一框架中, 地球表面热量的分布主要由海洋循环决定, 海洋循环由地球自转驱动并受大陆位置的制约 (见第 4 章)。当极地地区被大陆板块或陆地封锁的海洋占据时, 如现在的情况, 它们实际变得非常寒冷。但并非一直如此, 在地质时期中, 当接受太阳能相对少的极地地区由延伸到热带地区的海洋覆盖时, 洋流使地球表面的热量分布相当均匀, 温带气候延伸到非常接近极点的地方。

5 000 万年~3 000 万年以前, 北美和欧洲的大部分

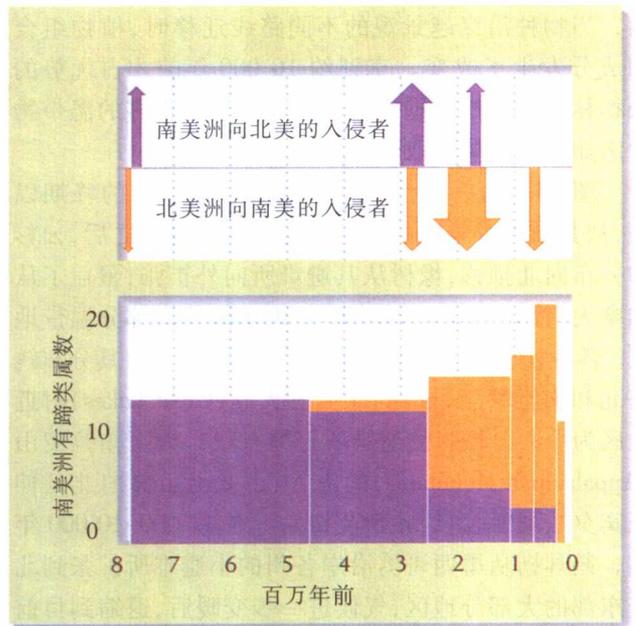


图 24.8 巴拿马陆桥的形成导致南北美间生物类群交流。这些数据来自可留下清晰化石记录的哺乳类。起始的迁移主要是南美的哺乳类向北移动, 但后期的迁移转向南, 南美的有蹄类很快被来自北美的类型替代 [数据引自 D. S. Webb, *Paleobiology* 2: 220~234 (1976)]

化为热带(赤道)和温带(极地)。

高纬度地区趋于变冷(和变干)的结果之一,是不能忍受冰冻的动植物向低纬度地区退缩,引起热带和温带生物类群出现更大差异。第三纪的早期,现在是温带的北美洲分布着混合生长在一起的热带和温带类型。今天,这些植物和动物占据着不同的气候带,更多的气候分带与更多的生物类群分型一致。

气候的逐步变化对动植物的地理分布有深刻的影响。但是,过去的两百万年间,地球的逐渐变冷被一系列剧烈的气候波动取代,对全世界大部分地区的栖息地和生物产生巨大影响,这个时期就是冰期,或更新世。冷暖交替导致北半球多数高纬度地区的冰盖推进和退缩,引起热带凉、干和暖、湿气候的周期性变化。在北美,冰盖曾达到俄亥俄州和宾夕法尼亚州,并覆盖了北欧大部分,把植被带向南驱赶,热带森林可能被限制在非常潮湿的隔离避难所,同时全球的生物群落普遍受到破坏。

这种破坏最令人信服和详细记载的例子之一,是北美东部的气候变化引起森林树种迁移。在最近一次大冰川时期,许多树种被限制在南部的避难所,而大约18 000年前冰川开始退缩,森林恢复的普遍格局随之发生。退缩冰川留下的湖泊和沼泽中沉积下来的花粉粒,记录着进退的植物种类。这些记录清晰地显示出,当物种沿穿越景观的不同路线迁移时,植物组合的成分发生了改变。直到约10 000年前才占优势的云杉林之后是松和桦的组合,而后又被更多的温带物种诸如榆和橡树所取代。

图24.9为一些代表种从最后一次冰期的峰期以来,从其南部避难所的迁移情况。冰河退缩之后,云杉的分布向北推移,橡树从其避难所向外扩张,覆盖了从加拿大南部到墨西哥湾海岸北美东部的大部分温带地区。各种松树种类在卡罗来纳有冰河避难所,其分布转向北和南推移至目前的北美五大湖(Great Lakes)附近地区为中心。铁杉的避难所更为有限,为阿帕拉契山(Appalachian Mountains)的山谷,由此沿山脉向北延伸至宾夕法尼亚、纽约和新英格兰。在12 000~10 000年前,鹅耳枥从墨西哥湾沿岸各州的小避难所扩张到北美东部的大部分地区,气候进一步变暖后,退缩到目前的密歇根和南安大略。迁移作为对气候变化的反应结果,在过去18 000年间的森林中包含的物种组合,并非今天北美东部随处都有的物种,而且缺乏现存的物种组合。对于一些物种来说,冰期的环境变化太快,它们全都消亡了。



灾变引起进化方向 的重大改变

尽管冰期带来气候的剧变引起许多动植物类型灭绝,但与偶尔造访地球的行星和其他天体的撞击或地壳猛烈的地质剧变引起的彻底毁灭相比就显得逊色了。地球历史上发生了许多次碰撞,其结果是释放出与撞击程度成正比的能量,因此偶尔的撞击引起地球上大范围的生态系统毁灭和许多生命灭绝。

其中最著名的撞击大约发生在6 500万年前,多种证据指出墨西哥尤卡坦半岛外的浅海为撞击点,爆炸的迹象和后果是在全球的地质地层中出现一层黏土层(图24.10)。科学家估计可能是一颗以每秒25 km的速度飞行,直径为10 km的小行星撞击引起的。这次撞击释放的能量足以引发全球的巨大海啸,诱发史无前例的大火,抛向空中的灰尘足以遮蔽阳光多年并使地球变冷。随后,地球上多数生物量被摧毁,或立即受撞击的直接影响,或在以后的数星期和数月中慢慢地消亡,并且海洋和陆地植物生产减缓直至停顿。这场杀戮在当时沉积岩层中保留了一条薄薄的碳带,并在一些地区伴有强烈侵蚀形成的厚厚沉积物。

撞击的结果之一是地球上大量物种以及许多高等分类群的灭绝,这类事件称为大灭绝(mass extinction)。并非所有的动物和植物对撞击有相同的感受,所有恐龙都消失了,海洋生物中一些大型分类群也不例外,多数大的植物进化类群存活下来——可能其中多数为土壤中的种子,幸存的哺乳类和鸟类填补了恐龙留下的生态空白。

如此规模的灾难很少发生,可能间隔数千万年到数亿年,但也频繁得足以摧毁生态系统并改变群落发展的进程。每次重大的灾难,要么由地球内部地质喷发引起,要么来自外太空,都会出现极端胁迫环境的时期。地质学家在灾变后形成的沉积物中发现的地质化学证据表明,环境条件可能需要数千年才能恢复。化石记录显示,一些生态系统(热带珊瑚礁就是一个例子)可能消失数百万年,偶尔又由新的生物种类重建。

从群落发育的角度来看,灾变有几个重要的结果。灾变可能使物种消亡并因此使多样性大大降低。也可能迅速孕育出对新环境条件的进化反应,许多这些变化在条件恢复“常态”后会保留很长时间。最后,还可能

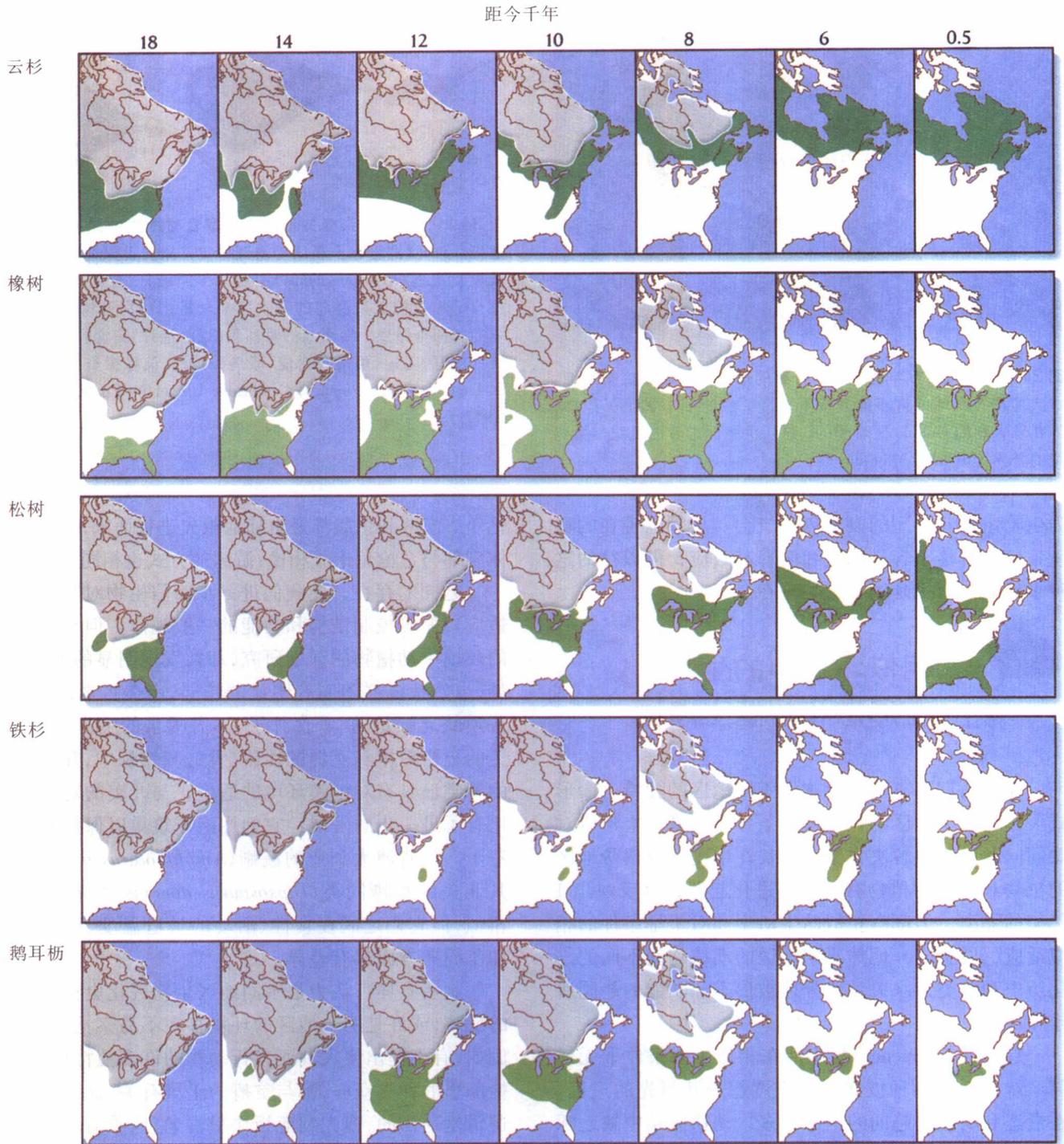


图 24.9 冰期过后气候改变引起的分布变化。18 000 年前随冰川的退缩,北美东部的 5 种树从其更新世的避难所迁移至目前的分布区 [引自 G. L. Jacobson, T. Webb, III, 和 E. C. Grimm, in W. F. Ruddiman and H. E. Wright, Jr. (eds.), *North America during Deglaciation*, Geological Society of American, Boulder, CO (1987), pp. 277~288]



图 24.10 6 500 万年前一颗小行星的撞击导致许多生物灭绝。这次撞击在全球的许多地方留下了特征性的细小黏土沉积物，如在意大利的 Gubbio 所看到的。这层沉积标志着白垩纪与第四纪的分界 (Michael M. Follo 摄)

为生物组合新类型的发展创造机会。尽管以现在的环境条件和群落不容易确定和解释其效应，但以往的这种事件通过历史延续会影响现在。



相似环境中的生物 在形态和功能上趋同

就像长期隔离形成地球上不同地区的独特生命形式一样，每个地区的相似环境条件导致进化上形成对共同问题的相似解决方案。生长在中美洲亚热带地区的植物和东非的植物有不同的进化起源，这反映出 1 亿年的隔离，但都有相似的生活型和对干旱条件的相似适应 (见图 5.1)。地球不同地区的动植物间不同的进化历史和分类亲缘关系部分地被形态和功能的趋同所排除。

趋同 (convergence) 是生活在相似生态条件下无任何亲缘关系的物种彼此相像程度超过其祖先的过程。在形态和功能上趋同的例子很多，动物区系中缺乏啄木鸟的地方，如许多孤岛，其他种适应并填补了这个位置，趋同于啄木鸟的生活方式 (图 24.11)。非洲和南美雨林中生活的动物的进化起源不同，但在外形上非常相似 (图 24.12)。南美和北美的荒漠动植物彼此形态酷似，很难让人想像它们有不同的种系发育起源。人们同样注意到了澳大利亚和北美蜥蜴在行为和生态上的相似性，尽管它们属于不同的科，可能已独立进化了约 1

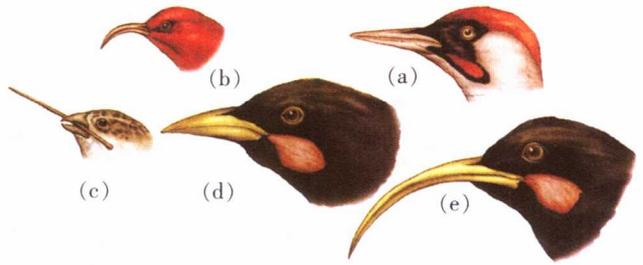


图 24.11 几种无亲缘关系的鸟为取食木材中的昆虫发生趋同适应。(a) 欧洲绿啄木鸟用喙凿开树皮并用长舌探查昆虫；(b) 夏威夷食虫鸟 (*Heterorhynchus*) 用短的下颌敲打，长的上颌探查昆虫；(c) 加拉帕戈斯群岛的啄木鸟金丝雀用喙切开树皮，用仙人掌的刺探查昆虫。新西兰的垂耳鸦 (现已绝种) 捕食时雌雄分工，雄鸟 (d) 的喙短，可凿开树皮，雌鸟 (e) 用其长喙探查昆虫 [引自 D. Lack, *Darwin's Finches*, Cambridge University Press, Cambridge (1947)]

亿年。海豚和企鹅都是由陆地祖先进化而来，但它们的体型都与金枪鱼十分相像，游泳的方式也相同。

趋同的存在，使我们进一步确信生物对其环境的适应遵循着控制结构和功能的一般规律。但是极相似的环境中动植物的详细研究，却常发现明显的差异。例如，虽然荒漠群落间有明显的趋同，南美古老的 Monte 荒漠缺乏二足的、采食种子、不需喝水的啮齿类，如北美的更格芦鼠和亚洲的沙鼠。青蛙和蟾蜍中，几种南美的种类已具有对沙漠环境的适应，与北美的对应种相比有了进一步的发展：它们用泡沫筑巢以保护卵不被蒸干。尽管澳大利亚的鬣蜥 (*Amphibolurus inermis*) 与其北美的鬣蜥同类 (*Dipsosaurus dorsalis*) 初看彼此很相似，但它们之间在食性、活动的最适温度、挖洞行为和年周期方面都有差异。

这些差异可认为是不同地区生物进化史独特方面的反映，或许是两个地区的环境存在不易察觉的差异。例如，有人提出澳大利亚爬行动物的许多独特特征，包括那里的种类众多，都与贫瘠的土壤有关。这一观点的逻辑是这样的，澳大利亚板块很古老，地质活动相对平静，所以，多数土壤被严重风化，养分很少。特别是在澳大利亚干旱的中部，植物叶片的养分含量低，而有防御作用的有毒化合物含量高，结果只有少数昆虫能取食这些叶片。因此，以节肢动物为食的鸟类在澳大利亚沙漠就少见。鸟类是蜥蜴的主要捕食者，鸟类缺乏造成蜥蜴物种繁盛，并产生地球其他一些区域不可能出现的生活方式。因此，澳大利亚独特爬行类区系的一些特



图 24.12 非洲和南美雨林中无亲缘关系的哺乳动物显示出惊人的趋同适应。每对物种都以相同比例绘成〔引自 F. Bourliere, in B. J. Meggars, E. S. Ayensu 和 W. D. Duckworth (eds.), *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. (1973). pp. 279~292〕

征,可能仅代表局部地质条件的偶然性,而不是反映区系的独特祖先。

这些问题仍需全面的阐述。可以肯定,生态学家必须确保他们作比较的栖息地应有非常一致的物理特征,否则不能下结论说结构和功能的差异是不同历史过程的结果,而不是同时代环境差异的结果。但是,一般说来,相似环境条件下形态和功能的趋同是一个广为接受的生态学和进化原理。特定情形下,这一概念的疑问并非这一原理的不足,更可能反映的是有关环境

与进化史的资料不足。



相似环境中的群落 常包括不同的物种数

当趋同原理应用到群落时,可假定物种数及群落结构和功能的其他方面主要由局部的环境条件决定。据此,我们将看到无论地区物种库有多少物种,不同地区相似生境上自由发展的群落会有相似的物种数。要验证此预测,我们可比较具有不同多样性的不同地理区域内相似生境的多样性。不考虑区域多样性的差异,只要局域多样性相同,则局部因子可能在决定当地物种共存中起主导作用。但是,不论局部环境的相似性如何,只要局域多样性是变化的,我们肯定得出这样的结论,即局部过程和不同区域的独特历史对局部群落的多样性有影响(图 24.13)。

我们也可以通过比较有相似环境的一些地域间局域和区域物种丰富度,来调查是局部过程还是区域过程决定群落多样性(图 24.14)。如果局域群落的结构受种间相互作用的制约,那么群落多样性应达到一上限,或者饱和点,此点之上区域物种库的增长不会对局域

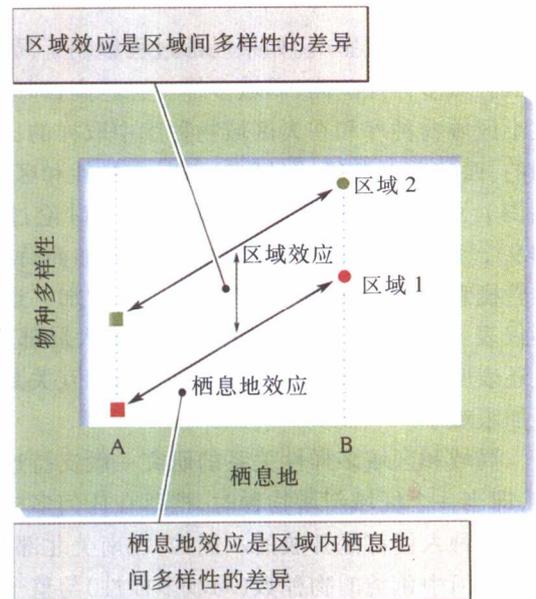


图 24.13 比较不同区域相似栖息地中的群落多样性能发现区域效应。局域效应反映出物种与环境及物种之间相互作用的结果。区域效应指示着区域物种库的大小,同时还影响着局部共存的物种数

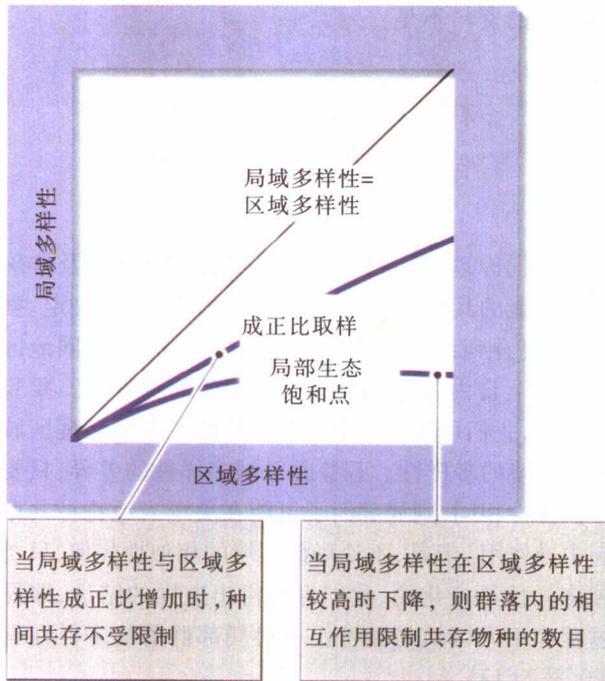


图 24.14 局部群落的饱和度可用局域多样性与区域多样性的相关性来检验。如果局部的种间相互作用限制群落中的成员关系, 群落的物种数就会达到一个上限, 即饱和点, 此点以上区域多样性没有效应。当物种加进某群落的过程与已有多多样性无关时, 局部群落是成正比地对区域物种库进行取样。假如区域内的所有物种都能在全部栖息地中发现, 那么“局域多样性=区域多样性”的直线将保持下去

物种多样性造成影响。如果局部过程影响了局部群落, 那么区域多样性越高, 局域多样性也越高, 即局部群落在小区域物种库和在大区域物种库中取样的比例是相同的。西印度群岛局域(栖息地内)多样性和区域(岛屿范围)多样性的关系已在第 23 章中讨论过(见图 23.9), 局域多样性随区域多样性的增加而持续增加, 尽管栖息地间(β 多样性)的差异同样增加。这一格局不仅表明区域物种库增加时物种能进入局部群落, 而且还表明物种数增加时局部群落中的相互关系也变得更加艰难了。

局域和区域多样性关系的研究一般支持这样的观点, 即当一个区域新增物种时, 群落在任何多样性水平上对物种入侵都是开放的。例如, 在南美北部和西非, 一小段河中鱼类的物种数(局域多样性)与整个流域的区域物种库呈正比(图 24.15)。对各种各样的生物类群来说, 各主要大陆板块间的区域物种库可能不同, 这是无需争辩的, 但是, 产生这些差异的原因, 及其对局部群落结构影响的程度, 看法并不统一。

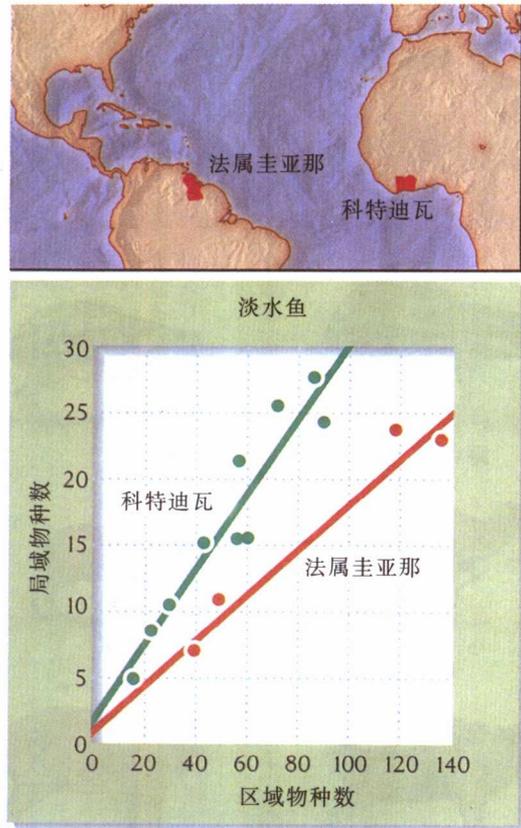


图 24.15 热带鱼群落的多样性与地区物种库呈正比。来自西非科特迪瓦和南美北部法属圭亚那的数据说明这些群落并未饱和 [引自 B. Huegeny, L. T. Demorais, S. Merigoux, B. Demerona 和 D. Ponton, *Oikos* 80: 583-587(1997)]

生态学家在野外

温带落叶林的物种多样性

北美东部温带落叶林的地区物种库中包括 253 种树, 是欧洲相似栖息地物种数 (124) 的两倍多。东亚温带地区气候与北美东部相似, 但有 729 种树木(图 24.16)。因此, 尽管环境和森林结构(落叶阔叶树种)在 3 个地区一致, 但物种多样性差异近 6 倍。这些图代表每个区域的总多样性, 但栖息地一致的小区域内局域多样性也展现出一致的差异, 因此, 区域多样性和局域多样性看起来紧密相关。

尽管这些多样性格局与这三个地区的历史和独特生物地理位置明显相关, Roger Latham 和我将用几组数据来详细说明这种差异。对树种的分类关系的分析表明, 亚

洲多样性更高的部分是由于热带优势属的物种有较大比例(32%)。在进化时间上,东南亚热带到北方的连续森林栖息地通道,使热带动植物能侵入温带生态系统。在美洲,潮湿的中美洲热带地区和湿润的北美温带地区被宽广的亚热带干旱植被带隔离开。在欧洲,地中海和干旱的北非有效地将温带生态系统与热带非洲分隔开。

化石记录表明,北美东部、欧洲和东亚之间的多样性差异有古老的起源。东亚化石中出现的树木的属数几乎是北美的两倍(图 24.16),这与今天观察到的差异一致。除了温带的东亚与热带的东南亚一直保持联系以外,东亚与北美东部相比,东亚的地理条件比北美东部更复杂,导致第四纪物种形成的速率更高。但需注意,与现在相比欧洲化石记录包含的树木属数比北美更多。欧洲的多数属在气候变冷的冰期灭绝,而美洲仅有少数属消失,当欧洲变冷时,阿尔卑斯山和地中海成为南移的有效屏障(见图 25.11),造成许多不耐寒的植物分类群消亡。在北美,寒冷期间南移至接近墨西哥湾

的地区总是可能的。

与温带森林相比,加勒比海地区和印度—西太平洋地区之间红树林的物种多样性差异更显著。红树林是生长在海岸线和河流三角洲潮汐带的热带森林(图 24.17)。红树的根在水分饱和的沉积物中能够耐受高盐浓度和缺氧条件(见第 3 章)。15 种陆生树木支系独立地定居在红树林栖息地,其中几种已发生多样化。

目前,大西洋加勒比海地区的红树林植物区系含 4 属 7 种,3 种是世界性广布种。而印度—西太平洋地区红树林的植物区系至少有 17 属 40 种,其中 14 个属是地区特有的。不可能用栖息地可利用性来解释印度—西太平洋地区红树林更高的多样性,因为这两个地区都有面积大致相同且各方面相似的红树林栖息地。与大西洋—加勒比地区相比,印度—西太平洋地区的红树林伴有更高的物种多样性,占有更多可用栖息地,包括侵入更深的潮间带和更远的内河河口上游(图 24.18)。

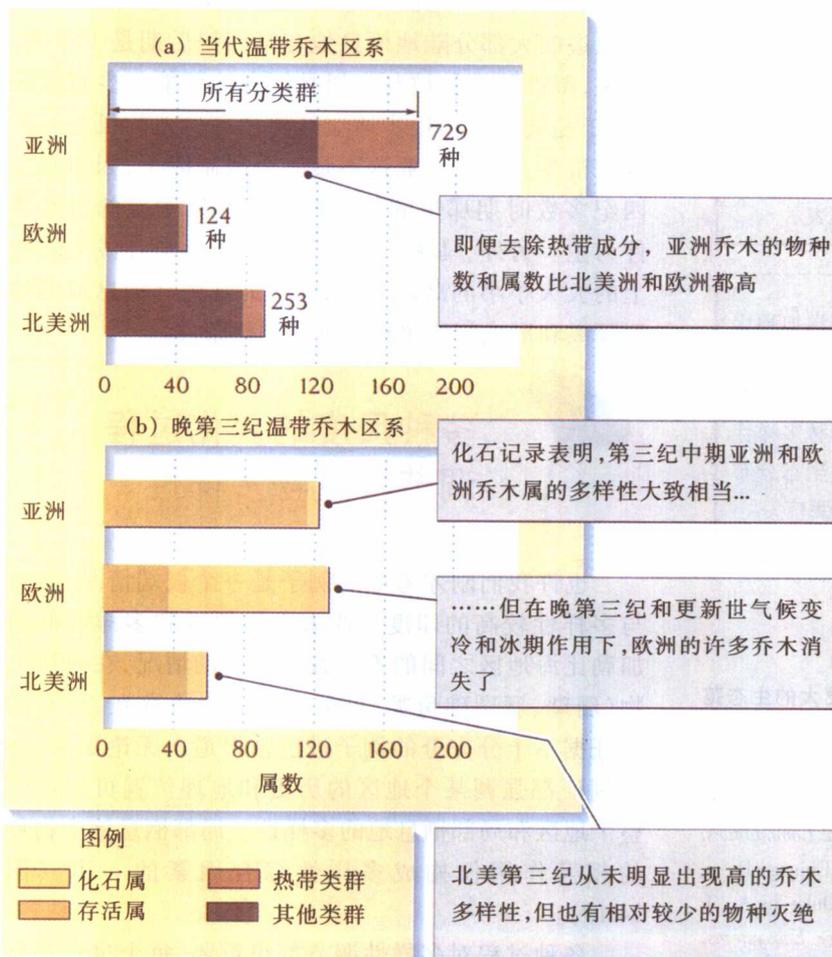


图 24.16 三块大陆温带落叶林的乔木多样性不同[引自 R. E. Latham 和 R. E. Ricklefs, in R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 294~314]

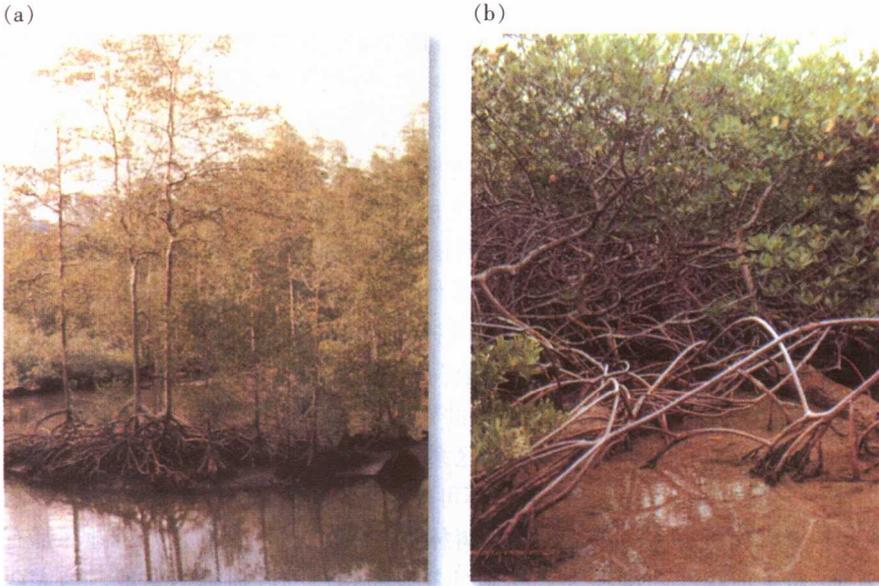
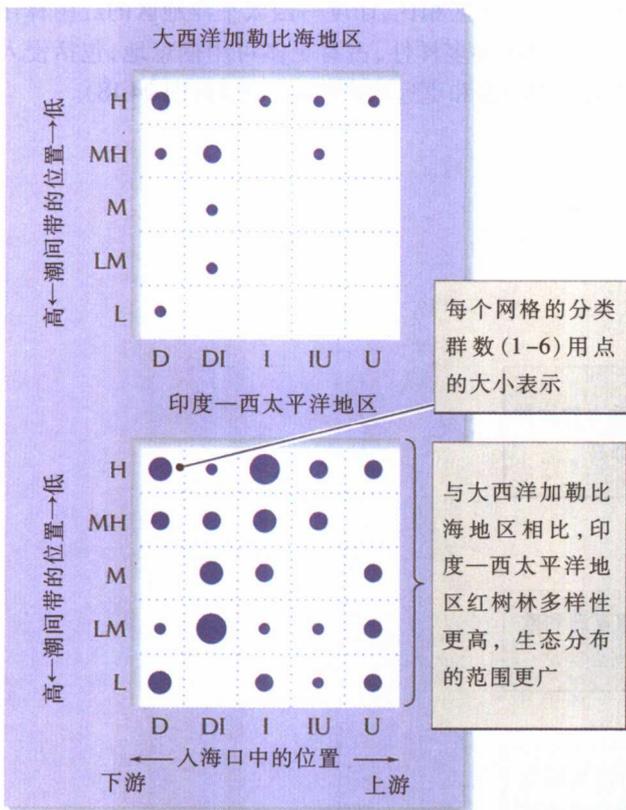


图 24.17 大西洋加勒比海红树林植被的多样性比印度—西太平洋地区低。(a) 哥斯达黎加太平洋海岸入海口的红树林中物种较少。注意左边是红树 (*Rhizophora*) 的支持根和右侧 *Pelliciera* 的支撑树干。这些树能在潮汐带的淤泥基质上定居,土壤周期性地被盐水淹没。(b) 红树扩展的支持根能截留沉积物,有助于固定海岸线,也为海洋生物的生长提供硬质的表面 (R. E. Richlefs 摄)



印度—西太平洋地区红树林异常高的多样性,看起来可能是植物分类群侵入红树林栖息地比大西洋—加勒比地区更频繁,然而其原因还不清楚。此外,印度—西太平洋地区灭绝的支系较少。也许,加勒比海周边的大部分陆地栖息地在第四纪后期是干旱的,结果,湿性陆地植被与红树林栖息地可能很少直接联系,于是陆生植物逐步适应红树林栖息地的机会可能也就很少。在东南亚这不是一个限制因子,因为在第四纪多数时期那里的热带栖息地都以潮湿的自然条件为主。另外,马来西亚大部分是由散布在浅大陆架上的大大小小的岛屿组成,也许为红树林栖息地的种群隔离和形成新特化种提供了理想条件。



多种尺度的变化过程 调节着生物多样性

也许我们刚才考虑的例子是一个极端情况,虽然与多样性较高的印度—西太平洋地区和多样性低的加勒比海地区之间的不一致性类似的情况,在海洋生物(珊瑚、珊瑚礁鱼类、贝类、海藻)中也存在,还有大量证据不十分充分的例子进也被报道。无论如何,这些例证都强调某个地区的历史和地理位置可以影响整个地区和局部栖息地的多样性。局部栖息地中物种的相互作用仅构成多样性综合因素的一半(图 24.19)。

各种过程对多样性调节都很重要,每个过程都有

图 24.18 在多样性更高的地区红树林植被占据更大的生态范围。可以利用的红树林栖息地能够分成相应的网格,代表潮间带高度(L-低,M-中等,H-高)和入海口中所处位置(D-下游,I-中间;U-上游)的不同类型 [引自 R. E. Ricklefs 和 R. E. Latham, in R. E. Ricklefs and D. Schluter(eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 215~229, 数据来自 N. C. Duke, in A. I. Robertson 和 D. M. Alongi (eds.), *Tropical Mangrove Ecosystems*, American Geophysical Union, Washington, D. C.(1992), pp. 63~100]

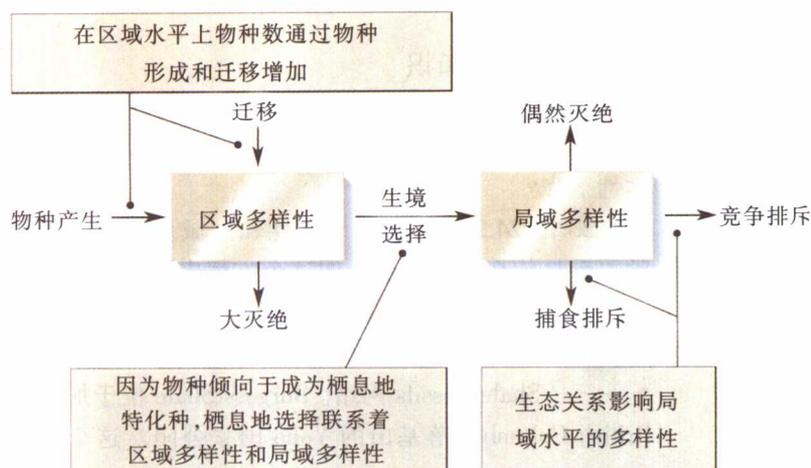


图 24.19 许多因素影响区域和局域的物种多样性[引自 R. E. Ricklefs and D. Schluter, in R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 350~363]

不同的时空尺度特征。空间尺度的变化,从个体的活动范围及种群内个体的地理传播和生态传播,到种群地理范围的扩展和收缩。时间尺度的变化,从个体活动(行为)及种群内个体的死亡和替代(种群统计和种群调节)、种群间相互作用(竞争排除)、种群内基因型的选择性替换(进化),到亚种群长期隔离后形成新种。不管是局部的现时过程还是区域的历史过程都塑造着群落的特征。当地种群的命运部分取决于物理条件、种间竞争和影响当地种群大小的捕食作用,与这些因素的平衡是周围地区过剩种群的个体迁入。某一当地种群的持久性取决于这些因素的平衡。

局域物种多样性取决于局域灭绝速率(由捕食、疾病、竞争排除、物理环境改变和小种群的随机变化引起)及物种产生和迁入的区域速率。就传播而言,地球上每个地点与定居物种源的接近是有限的。局域多样性不仅取决于维持各个物种的环境容量,也取决于定居者对某一地区的可接近性,该地区通过物种形成产生新类型的能力,和该地区面对环境变化维持分类多样性的能力。尽管生态学传统上关注的是局部的、现时的生态系统,现在也扩展了视野,包含了传统上属于系统学、进化、生物地理学和古生物学领域的全球和历史过程。



总 结

1. 生命开始出现于数 10 亿年前,但现代生命的大量化石记录出现在大约 5.9×10^8 年前,这一时刻标志

着地质历史上古生代的开始。爬行类主宰的中生代始于 2.48×10^8 年前。哺乳类时代,即新生代始于 6.5×10^7 年前。

2. 大陆的位置在整个生命进化过程中持续变化着,敞开和封闭大陆板块与海域间的不同扩散通道,并改变了地球气候。

3. 在长期的地理隔离期间,不同大陆的动物和植物在某种程度上独立地进化。于是我们可区分出 6 个主要生物地理区:从冈瓦纳古陆分离而来的新热带区、古热带区和澳大利亚区以及大部分从北半球的劳亚古陆分离而来的东洋区、泛北区和新北区。

4. 地球气候在新生代显著变冷,致使热带环境退缩为一条狭窄的赤道带,引起温带与极地环境范围的扩大。

5. 新生代的变冷在冰期(北半球冰川推进和退缩的交替期)到达顶点,引起许多动植物物种灭绝和分布的变动。

6. 当巨大的天外星体撞击地球时,偶然的全球性灾难中断了生命的发展。其中最著名的事件发生在 6.5×10^7 年前,引起恐龙和其他高等分类群的动物灭绝,并导致中生代结束。环境及其生物灾难性改变为进化创造了新机会,并引起生物群落的剧烈重组。

7. 形态和功能的趋同原理指出,尽管不同大陆上相似环境中的生物有不同的独立进化史,它们常因为适应相似的生态因素而彼此相似。

8. 如果群落多样性只靠当地物种间的相互作用进行调节,而物种主要取决于环境条件,那么生物多样性也将表现出地区间的趋同。温带森林和红树林多样性的一些非趋同实例表明,每个大陆独特的历史和生

物地理环境同样影响局域的物种多样性。

9. 多样性反映一系列在时间和空间尺度上起作用的局域、区域和历史过程及事件。因此,理解物种多样性格局需要考虑地区的历史,同时生态学研究要与系统学、进化论、生物地理学和古生物的相关领域进行整合。

生态学实践

检验你的知识

北美洲植食哺乳类多样性的历史

哺乳类的化石种类为研究生物群落长期动态提供了一个难得机会。这一工作能提供时间尺度上的群落信息,包括气候变化(如冰期)、动物跨越大陆的大尺度运动和物种间的进化变迁。如果有人能从许多地点取得足够多的化石样品,那么就可能解答在环境变迁中多样性随时间变化的问题,还有局域和区域多样性格局的关系。事实上,北美哺乳类的化石种类相当齐全,非常适合此类时间和空间尺度上的生物多样性历史变化研究。

洛杉矶加州大学的 Blaire Van Valkenburgh 和 Brown 大学的 Christine Janis,研究了北美不同地点(大多为美国西部)的 115 种化石哺乳类。他们将化石发现地分为 8 个地理区,并把每个地点植食动物和食肉动物平均数以及每个地区的物种总数列为表格,取样时间从始新世中期(大约 4 400 百万年前)到现在。始新世中期代表北半球暖湿条件的顶点,现在的美国在那时大部分覆盖着热带森林。到渐新世—中新世之交(24 000 万年前),北美开始变冷变干,这一趋势一直延续到最近。

在所有化石中,植食动物和食肉动物的物种总数表明,植食动物的多样性在中新世中期增加到最大,随后整个上新世稳步下降(图 24.20),在随后的 30 万年中生物多样性急剧下降。如何将物种多样性与局域和区域空间尺度联系起来呢? Van Valkenburgh 和 Janis 把相同时期的局域物种多样性作为整个大陆多样性的函数绘成散点图(图 24.21)。据此关系格局, Van Valkenburgh 和 Janis 推测,区域多样性增加反映新群落的发展或者群落间物种的交流,从而导致化石中局域物种多样性升高。

检验你的知识

1. 什么因素导致新生代后半期大型植食动物的多样性下降?

2. 图 24.21 中,局域多样性和区域多样性间的数学关系是什么? 什么能说明这个方程中曲线的斜率?

3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/richlefs> 网址上的 Practicing Ecology, 访问 Burgess Shale Fossils 网站。Burgess Shale 位于加拿大 British Columbia 落基山的 Yoho 国家公园。这个地点

网上
更多

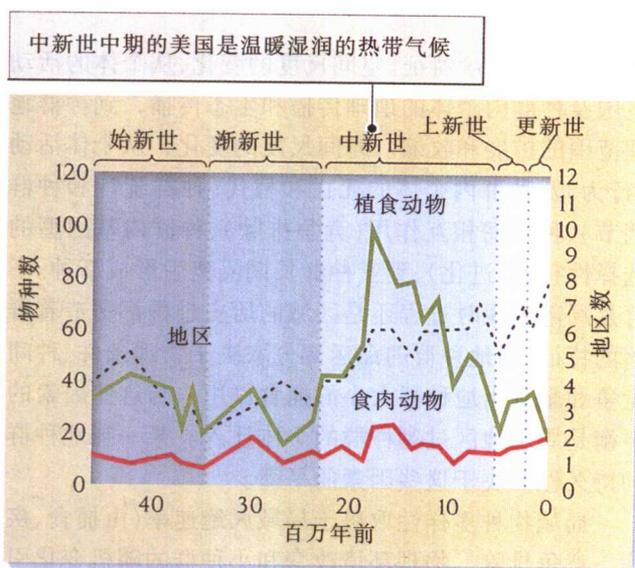


图 24.20 中新世中期出现植食动物与食肉动物的一个高峰

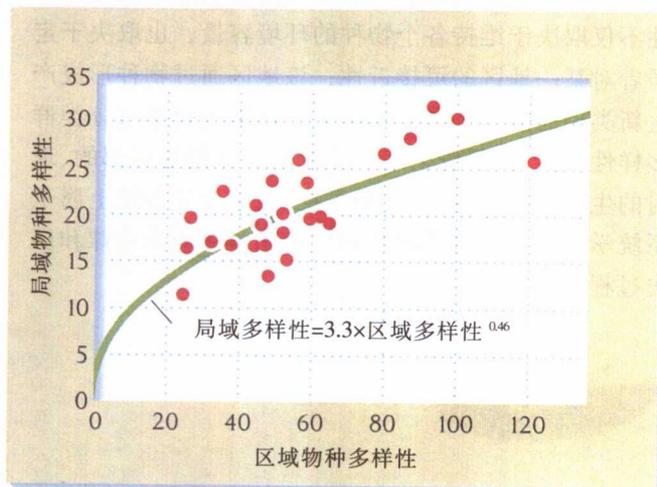


图 24.21 中新世到更新世的局域物种多样性是总大陆多样性的函数

不寻常的化石说明什么? 从 Burgess Shale 生物多样性的历史格局中,我们能了解到什么?

推荐读物

- Ben-Avraham, Z. 1981. The movement of continents. *American Scientist* 69: 291~299
- Bennett, K. D. 1997. *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H., and M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2d ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Carlquist, S. 1981. Chance dispersal. *American Scientist* 69: 509~516.
- Farrell, B. D., C. Mitter, and D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience* 42: 34~42.
- Flessa, K. W. 1986. Causes and consequences of extinction. In D. M. Raup and D. Jablonski(eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*, pp. 234~257. Springer-Verlag, Heidelberg and New York.
- Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76: 380~388.
- Orians, G. H., and R. T. Paine. 1983. Convergent evolution at the community level. In D. J. Futuyma and M. Slatkin(eds.), *Coevolution*, pp. 431~458. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Paruelo, I. M., E. G. Jobbagy, O. E. Sala, W. K. Lauenroth and I. C. Burke. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8 (1): 194~206
- Pielou, E. C. 1991. *After the Ice Age*. University of Chicago Press, Chicago.
- Qian, H., and R. E. Ricklefs. 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature* 407 (14 September): 180~182.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago and London
- Stucky, R. K. 1990. Evolution of land mammal diversity in North America during the Cenozoic. *Current Mammalogy* 2: 375~432.
- Van Valkenburgh, B., and C. M. Janis. 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, pp. 330~340. University of Chicago Press, Chicago
- Vermeij, G. J. 1991. When biotas meet: Understanding-biotic interchange. *Science* 253: 1 099~1 104.

(王崇云 党承林 译)

第 25 章 灭绝和保护



生物多样性的描述和编目是不完全的

生物多样性的价值从社会、经济和生态方面产生

灭绝是自然的，但当前的灭绝速率不是自然的

人类通过几种机制引起灭绝

对于个别物种的保护计划必须包括供种群自我维持的足够栖息地

某些关键濒危物种已从灭绝边缘拯救出来



人类对于地球已经产生了巨大的影响。人口数量如此之大(2000年有60亿,增长率接近每年2%),每个人消耗这么多能量和资源,我们的活动确实影响自然界的一切。地球表面的大部分陆地和越来越多的海洋已经受到人类的控制。适合于农业的温带的全部地区,事实上已经被用于耕种,或者被围起来。全世界35%的陆地面积已完全被用于耕作或持久性草场,另外还有无数的土地被畜群啃食。热带森林正以每年 1.7×10^7 hm(几乎是残存原始林的2%)的惊人速度减少。亚热带半干旱地区,尤其是非洲的撒哈拉地区,已经由于放牧和拾柴变成荒漠。世界上大多数地区的河流和湖泊已经被污染。化工和化石燃料燃烧产生的气体已广泛散放到大气中。

我们污染了我们的栖息地,我们依然在飞快地掠夺着余下的资源。如果不加抑制,这样的环境退化必将导致地球上全部居民生活质量的下降,正像已经出现的许多情况一样。与我们共享这个星球的动物和植物,就是我们赖以生存的各种各样的物质,它们对于人口压力的感受比我们更大。当我们接管陆地和水体作为我们生活和生产食品的空间时,它们被排挤出去。由于我们的滥用使环境变得有害。所有物种屈服于栖息地破坏、捕打和种种其他迫害。

这样的环境退化再也不能继续下去了。只有当人类与养育着我们的其他物种和生态过程处于平衡状态的时候,人类才可以生活在洁净而持续的世界之中。许多国家立法的实施已经使大气和水更为洁净,能源和原料能被更有效地利用,并拯救了濒危物种。

关于自然界的持续发展、自我更新,其合理的发展与管理问题,生态学已经讨论过许多。我们已经学习到的关于适应、种群动态和生态系统过程的知识,使我们想到与自然界合理协调生活的简单方针。

第一,只要人口还在继续增长,环境问题就不可能被控制。地球当然能够养活多于现在的人口,但是生活质量将在短期内迅速降低,至于长期的持续力则更是没有前途的,甚至现在的人口已经难以在持续的基础上自我维持。森林更新还不能跟上对于木材、纸张和木柴需求的增加,所以每年都要采伐大量森林。北半球大多数重要渔业已经瓦解,目前收获的只是以前的一部分产量。农业上每年要丧失大面积退化耕地。随着人口的增加,对环境的这类需求只能是继续增加。

自然种群的研究证明,对这些种群的控制决定于密度制约的作用因素。随着种群增长,这些因素(包括食物短缺、疾病、捕食和社会竞争)降低生殖率,增加死亡率,或两者兼有。如果人类处于这类外部因素的控制之下,那么人类所遭受的灾难——疾病、饥饿、战争——将是巨大的。这样,要使个人生活质量维持高水平,首先要求人类进行生殖限制,这是对整个进化史的藐视,因为在进化中,测度进化成效的是“适合度”,而不是生活质量。因为后裔数目与个人生活两者的互不相容性日益明显,所以只有正确评价人口过剩对经济 and 环境的负面影响,才能使人类重视个人生活超过后裔数目。

其次,个人对于能量、资源和高营养级食物产品的消费必需降低。如果每一个人现在都以发达国家富裕居民的水平消耗资源和能量,那么地球就会出现不能再持续的局面。在不削弱舒适和安乐生活的情况下,效率能够提高,过量的消耗能够降低。每一个人能够通过吃食物链中比较低营养级的食物(例如少吃肉类食品),把更多的资金投入能量和资源效率技术,使生活更接近自然世界的平衡状态(例如,在冬季把自动调温器的温度设置得更低,在夏季调得更高)来减少他们的影响。

第三,虽然世界的大部分将不可避免地处于人类管理之下,但是还应该尽可能地保持生态系统的自然状态,让自然生态系统过程完整无损。一般说来,我们改变自然越少,就越容易使环境维持健康状况。例如,许多被热带森林覆盖的地方不适宜于放牧和耕种,因为这类活动会破坏营养物的自然更新,并导致土壤退化。这类地区应该作为森林保护区或娱乐休养地区,或

者成为森林产物的持续利用地区。荒漠是可以灌溉的,并且对于某种类型的农业是很多产的,但是维持这种人工管理系统,由于土壤因灌溉水而富集了盐分,其花费是极高的,并且蓄水层将被耗尽。自然中生活经常是受欢迎的,并且比反自然的花费要少。

本章我们讨论保护物种即防止其种群灭绝的方法。在第 26 章,我们还会探讨如何维系自然种群和生态系统过程,以便我们这一代人和我们的后人能获益于它们。对所有这些问题的解决可以通过生态学基本原理的应用来理解。然而,我们必须记住,解决方案是能够被提出的,但具体的实施则需要相关社会、政策以及经济的长期支持。



生物多样性的描述和编目是不完全的

全世界已经记录和定拉丁名的植物和动物接近 150 万种(图 25.1),昆虫大约占一半。许多物种有待科学定名,特别是缺乏研究的热带地区。某些专家估计,最终的物种数可能达到 1 000 万~3 000 万种。这个估计可能大了,但是我们与数百万种植物、动物和微生物共享这个星球是无可置疑的。

对物种进行编目是多样性的一种列表方式,但是这样的列表只能代表生物多样性(biodiversity)概念的

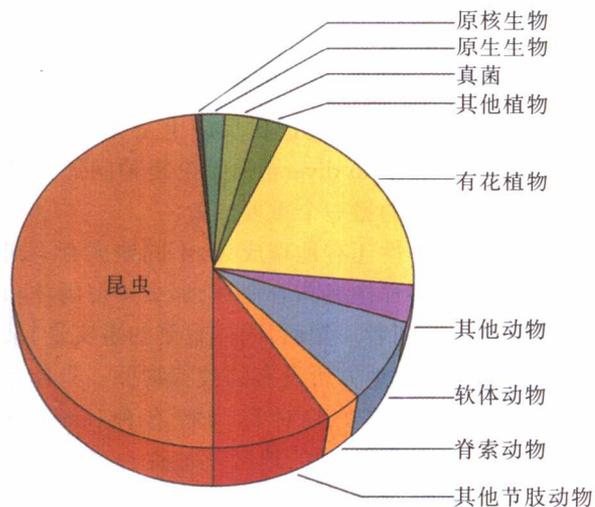
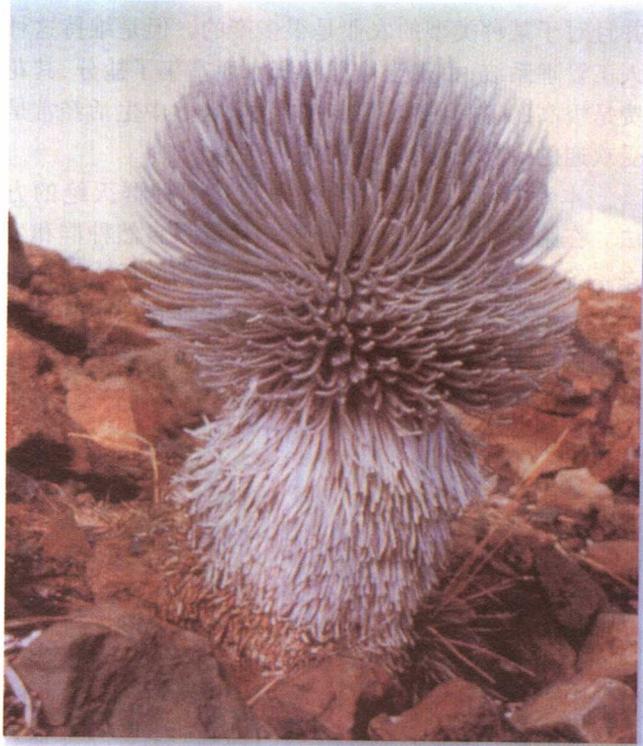


图 25.1 已被记录和命名的物种数接近 150 万种。图示分属于各个大类群的已有记录物种数比例 [数据引自 V. Grant, *The Evolutionary Process*, Columbia University Press, New York (1985)]

(a)



(b)



图 25.2 许多海岛拥有特有种。(a)夏威夷鹅绒委陵菜,只见于夏威夷 Maui 岛上 Haleakala 火山的高海拔区;(b)加拉帕戈斯群岛特有的龟,在每个岛上有不同的类型 (R. E. Ricklefs 摄)

一个方面,生物多样性包括生命物质的许多独特特征。虽然每一个物种在科学赋予的学名上与每个别的物种都有区别,但也决定它们在生态位适应上有区别。例如,不同种植物在忍受土壤条件、水分胁迫上不同,在防御植食动物方式上是有差异的;在生长型和受粉、种子扩散的对策上也各不相同。动物也具有决定其在自然中地位的种种适应。这些变异构成了生态多样性(ecological diversity)。

生物多样性是遗传变异或进化的结果。因为遗传变异在种群对于环境变化的进化反应上是关键性的,所以遗传多样性(genetic diversity)无论是种间还是种内的,是生物多样性的另一个重要成分。

最后,生物多样性还有地理成分,不同地区有不同的物种数目。如果多样性意味着竞赛,那么热带雨林和珊瑚礁将明显是胜利者。然而,同样重要的事实是,某些地区拥有任何其他地方所没有的独特物种。只分布在有限的小地区范围的物种称为特有种(endemic species),而具有很多特有种的地区就被称为高特有分布(endemism)地区。显然,全球生物多样性保护最好的努力方向是既指向高多样性地区,又指向高特有分布的地区。

海岛是已知聚集特有类型的最好处所,像夏威夷

和加拉帕戈斯群岛这样隔离的群岛,事实上拥有其他地方所见不到的全部鸟类、植物和昆虫(图 25.2)。因此,由于栖息地破坏、捕猎和外来物种引入造成这些地方局域种群的损失,就意味着全球性的灭绝。含有化石的沉积物已经证明,在人类定居到夏威夷岛以后,已经有一半以上的鸟类区系消失了,这些鸟类在其他任何地方都没有分布,现在它们也不会再有了。新西兰的恐鸟(无翼的鸟)就是这样。巨儒艮(与大型的儒艮和海牛亲缘接近)是白令海中的特有种,大约在 1768 年灭绝,从它被发现并首次被欧洲人捕获还不到 30 年。

生态学家在野外

识别生物多样性的关键地区



牛津大学的 Norman Myers 及其同事定义了世界范围内 25 个生物多样性“热点”区,建议要对物种保护加以特别关注(图 25.3)。这些热点地区的边界与主要的生物地理区的交界相同。如加勒比海、马达加斯加、新喀里多尼亚等岛屿地区就相当容易地归属于交界地区了。在大陆内部,交界地区通

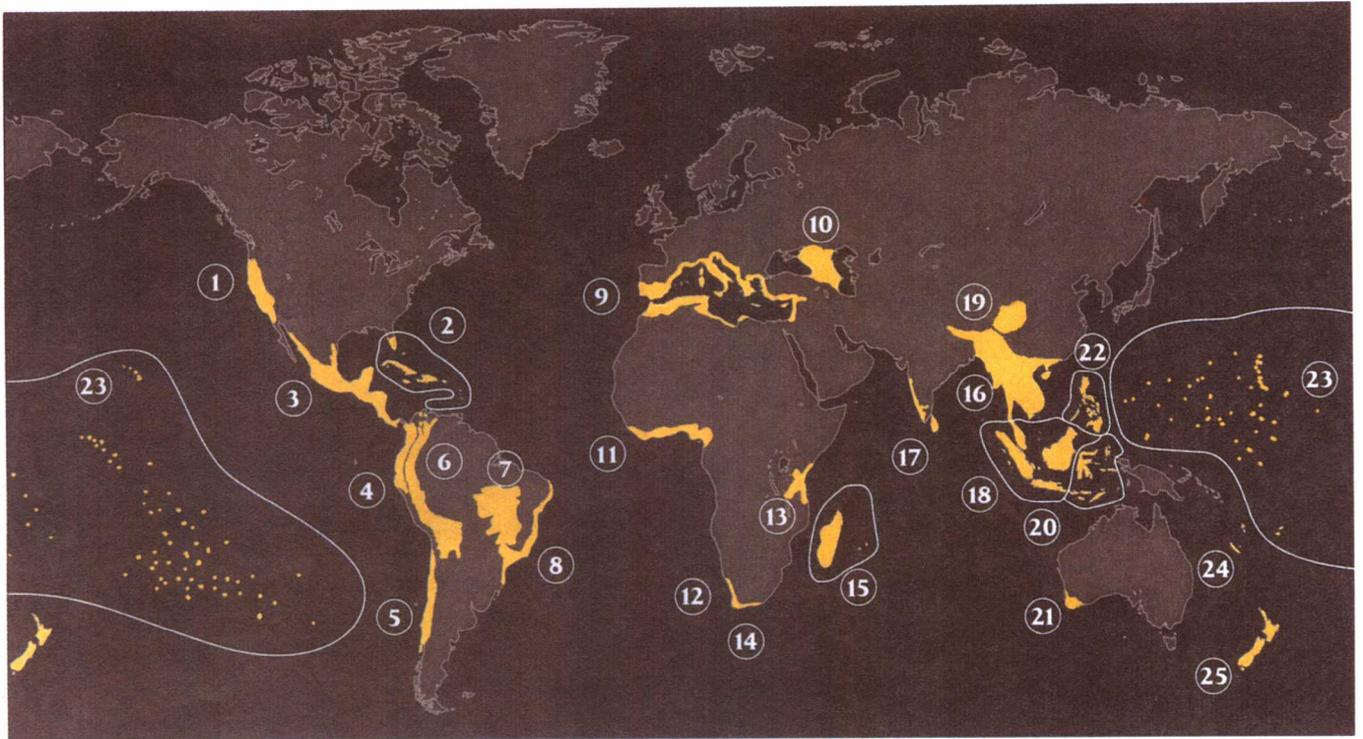


图 25.3 世界范围内已经定义出 25 个生物多样性热点地区。这些地区受到特别保护〔引自 N. Myers, R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent, *Nature* 403: 853–858 (2000)〕

常与重要生物群系的边缘一致，例如比利时的干“cerrado”植被，南欧和北非的地中海气候区。被认定为热点的区域必须是高水平的特有分布地区。Myers 认定的全部热点区域中残留的自然植被虽然只占全球陆地面积的 1.4%，而热点拥有全部植物物种的 44% 和全部脊椎动物种数的 35%。这里也是栖息地迅速破坏的地区，有很高比例的物种受到了种群衰退和灭绝的威胁，在这些热点区域中，平均有 88% 的自然植被已经消失。

国际种群行动计划组织 (Population Action International) 的 Richard Cincotta 及其同事指出，Myers 的生物多样性热点地区的人口密度高于全球平均数，人口增长率也高，热点地区有 11 亿多人口，接近世界人口的 20%，生活在地球 12% 的陆地面积内，这些人口的平均增长率是每年 1.8%。人口密度最高的是印度南部和斯里兰卡、菲律宾和西印度。人口增长率特别高的是安第斯、哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁、马达加斯加和西非。这种地区，每一个都需要特别的和紧迫的保护。三大热带荒野地区，南美的亚马孙河流域、非洲的刚果河流域、新几内亚，现在人口密度不高，但是由于有很高的人口迁入，其增长率很高。从保护生物多样性的观点出发，Myers 及其同事定义的热点，当然是保护和管

理努力的焦点地区。



生物多样性的价值从社会、经济和生态方面产生

某些物种的消失速率，特别是那些对于捕猎、污染和栖息地破坏最为敏感的种类，可能是地球历史上创记录的。某些学者估计，每天可能消失一种以上，其中大部分是热带雨林的昆虫。这种加速度的物种丧失，直接与人口增长和技术能力有关。

我们为什么要对此关心？如果在北美消失了一种甲虫，那么我们关心的是什么？有许多物种已经消失了，我们真的思念它们吗？事实上，自然系统中灭绝是正常的，我们为什么要去终止它？

道德责任

保护生物多样性的基本原理由涉及我们个人利益和事物的许多价值决定。对于许多人，灭绝引起了道德问题，一些人从人类影响全部自然的立场出发，认为保护自然是我们的道德责任。如果道德产生于自然规律，

即道德是生命本身所固有的,那么我们可以认为,像人类社会中个体权利一样,非人类个体和物种的权利也是合法的。当然,正像没有一个人能保证不死亡一样,没有一个物种能保证有永久生存的权利。但是,由于无限制的捕猎、污染、栖息地破坏和不负责任的扩散疾病造成的灭绝事件,被许多人认为是与谋杀、杀人、有计划的灭种和屠杀以及其他侵犯人类个人权利是一样的。

经济利益

除了道德保护以外,各个物种的价值可以从它们对于人类的经济和娱乐利益来讨论。每个物种都有明显的经济意义,例如作为食物资源、狩猎物种、木材和其他自然产品药物和有机化合物的来源(图 25.4)。有百余种药物,包括可待因、秋水仙碱、洋地黄苷、左旋多巴、吗啡、奎宁、番木鳖碱和长春碱,是直接有花植物提炼出来的,它们占美国全部处方的 1/4。

某些具有重要经济价值的植物和动物种,已经被人工种植或家养,然后有选择地杂交,以增加它们的有价值特性。这些物种不再有灭绝的危险,但是大规模的栽培或养殖要扩大空间,常常使其他被认为价值较低的物种受到威胁。狼偶然杀死绵羊和其他家畜,绵羊放牧与狼之间的经典冲突就是例证,由于绵羊业的价值,狼在北美大部分地区被驱逐走,常常是按头数领赏,其结果常是包括鹿和别的植食动物的群体变得很大,并且危害到环境,令人啼笑皆非的是,这是为了绵羊的价值。其核心问题在于,在对物种赋予经济价值时,常常关切某物种高于别的物种,忽视在总体意义上保护生物多样性。

在许多情况下,短期收益(将自然系统转变为人类



图 25.4 许多物种对于人类有经济价值。热带国家的大众市场,图示肯尼亚内罗毕的一个市场,有数百种当地植物产品,例如水果、纤维和药物。许多产品从自然生态系统收获,其他是当地或全世界种植的物种产品 (R. E. Ricklefs 摄)

可利用的系统,例如把森林变为农田,或者过度利用资源,例如,大西洋鳕和旗鱼种群的强烈捕捞)常常被设想为超过任何长期价值(保护获得持续收益的自然系统)。通常只有在过度利用或栖息地改变的长期消耗被完全估计后,受保护的物种和栖息地的价值才明显可见。

因为某些物种能够吸引旅游者,这些物种就被认为是高价值的。为了看见没有损坏的栖息地和生活在当地的动植物,而访问某一个地区的实践活动称为生态旅游(ecotourism)。许多热带国家投资建设公园和旅游服务业以吸引旅游者(图 25.5)。在拉美,绿咬鹃、金刚鹦鹉和猴子把旅游者吸引到许多这些物种受到保护的

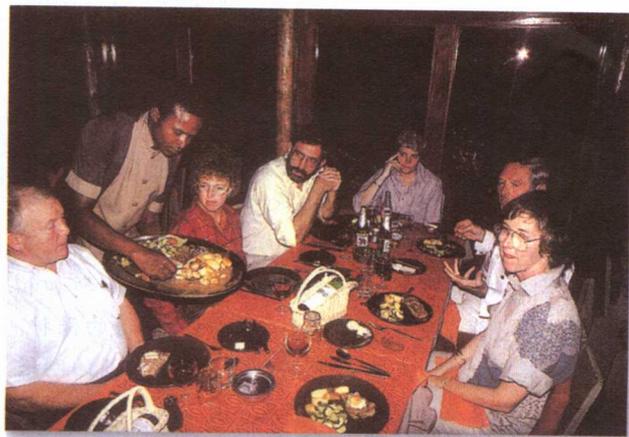


图 25.5 生态旅游给生物多样性提供经济价值。东非肯尼亚“野生动物公园”的旅游者带来了数百万国际贸易硬通货—美元。旅游者也给许多当地居民提供了导游和看守等职位,以及旅馆、餐馆和为其服务的商业 (R. E. Ricklefs 摄)

地区。生物多样性本身常常就是热带雨林和珊瑚礁中那些引人关注的生物,在这里有成百种乔木、鸟或鱼。

在东非,狮子、大象和犀牛具有重要价值,把旅游者的美元、英镑、法郎和日元带进了需要外汇的国家(图 25.6)。不幸的是,为象牙偷猎大象、为角偷猎犀牛的人与许多以观看这些动物为乐的人之间出现了矛盾。在赞比亚国家公园的研究显示了偷猎强度的影响,没有长牙的雌象比例从 1969 年的 10% 增加到 1989 年的 38%,这是非法猎取象牙的直接后果。雌象没有长牙是遗传特征,因为偷猎者只打有长牙的个体,偷猎明显有利于种群中没有长牙的个体,在一个世代中,从 10% 到 40% 的频率变化是需要高强度选择的。

公园和保护区的数量在世界上许多地方都增加了,生态旅游在其发展和维持上尽了责任,随着有更多人得到直接感受自然的满足,生态旅游的影响也将更加扩大。然而,生态旅游的容量在提供足够保护物种的

价值方面,其保证程度是有限的。供公众消费的钱是有限的,仅仅增加保护系统,不一定能够产生更多的生态旅游。此外,某些具有重要生物学价值的高多样性和特有分布的地区,对于旅游者没有吸引力,或者是多数旅游者难以到达,荒漠、半干旱地区、许多岛屿和海洋生态系统就属于这个范畴。不仅如此,多数物种是一般公众不感兴趣的,甚至是不可觉察的,它们的保存将依赖于与其共存的更有价值的物种或栖息地。

环境质量的指示

有些物种的重要价值是可作为广大而深远环境变化的指示生物。在 20 世纪 50 和 60 年代,美国的许多捕猎和吃鱼的鸟类(特别是游隼、白头海雕、鸮、褐鹈鹕)种群数量猛降,某些物种大面积消失,游隼在美国东部消失。这些种群下降的原因是水生栖息地受 DDT 降解物或残留的污染。DDT 是一种杀虫剂,在第二次世界大战后广泛使用,并获得了直接收益。不幸的是,

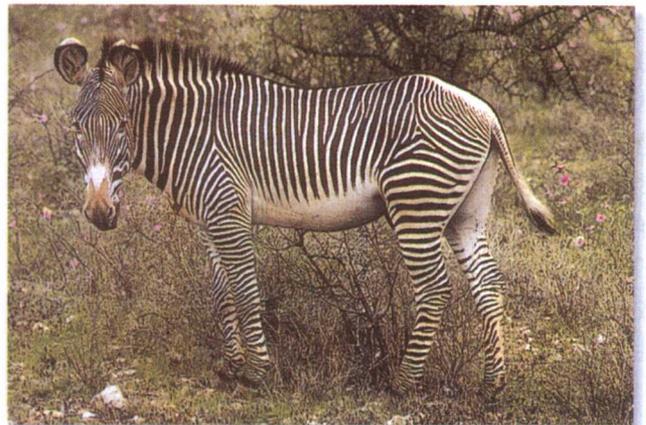
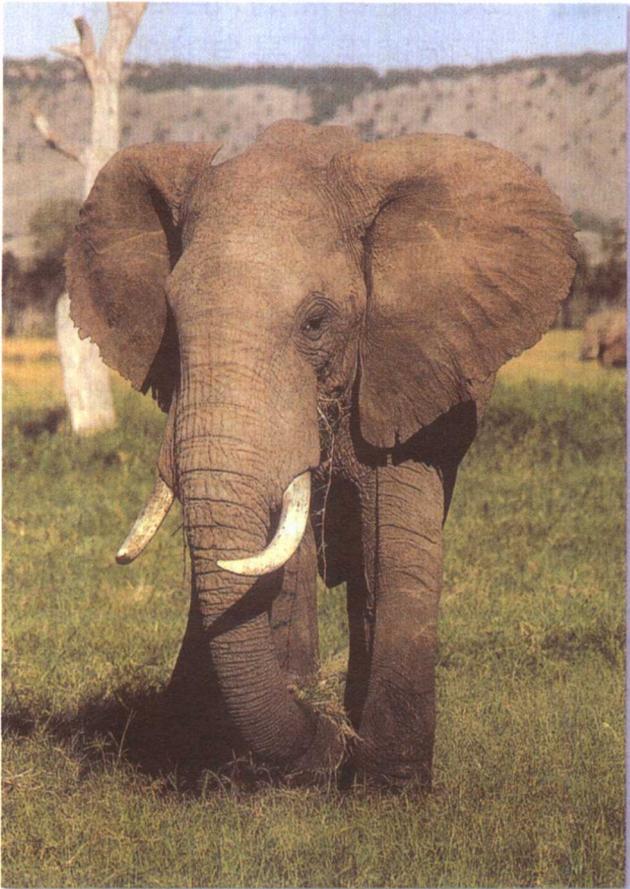


图 25.6 生物多样性能够吸引旅游者来到一个地区。非洲野生动物多样性,无论是其一部分,还是一个特定的物种,都是引人入胜的。没有一个人能在其他地方中看见自然状态下的大象、猎豹、斑马和许多其他大型哺乳动物(R. E. Ricklefs 摄)

杀虫剂残留不易降解,并且进入水生食物链,在动物组织中累积起来,在食物链中每一级都增加其浓度。消费量高的捕食鸟类,其生理和生殖受到干扰,并且导致卵壳变薄和胚胎死亡(图 25.7),生殖成效直线下降,种群也随之下降。

游隼种群的生存力,是环境健康状况的一个敏感指示者,它的死亡给环境主义者提出警告。Rachel Carson 以没有鸟留下来歌唱作出了《寂静的春天》的警告。美国政府用禁止使用 DDT 及相关杀虫剂作出反应,此后化学公司设计制造出对环境影响较小的替代物。白头海雕和鸮正再次成为常见鸟,这要感谢生物学家辛勤的手,从其他地理分布区的个别地方获得并人工养育出两种鸟,然后释放到美国东部,游隼已经呈现出恢复局面。这是一次大的胜利,不仅是为了游隼和其物种的保护,而且是为了我们自己的环境质量,因为游隼种群是许多物种遭受 DDT 的影响而被禁止以后才被拯救出来的。可悲的是,虽然在黑云中划出一线光明,但是制造和出口 DDT 在美国仍然是合法的,并且给某些化学公司留下了丰富的利润源泉。DDT 将给那些还没有禁止这种毒品,并且没有更加安全替代物国家的许多公众带来凄凉的未来。

维持生态系统功能

生态系统的物种多样性具有稳定生态系统功能的内在价值。日益增加的研究结果证明,在面对环境变化时,多样性高的系统更加能维持高的生产力。例如,明尼苏达大学的 David Tilman 和 J. A. Downing 在明尼苏达草地中设置的含有不同物种数目的样地实验证明,高多样性样地的生物量产出与低多样性样地相比,更加不易受到严寒的影响。对这一结果的解释可以设想:多样性较高的系统更有可能包含一些能耐受特殊胁迫的物种,当环境改变时,系统中不同的物种可以轮流起到主要生产者的作用,物种之间的这种轮流在多样性较低的系统出现的可能性较小。用建立在小样地或环境箱中的人工群落进行受控实验,同样证明了在经受环境变化的情况下,初级生产者功能群数目或食物网连结数目增加时,生态系统的生产力和稳定性就提高(图 25.8)。

上述一般性背景材料,表明我们为什么要给生物多样性确定价值和保护生物多样性。但是,如果我们价值冲突的解决,不利于保护生物多样性,那么会发生什么?



图 25.7 猎食性鸟类是杀虫剂 DDT 的重要指示生物。图示褐鹈鹕巢中破碎的卵壳是由于 DDT 影响而变薄 (Betty Anne Schreiber 摄/Animals Animals)



灭绝是自然的,但当前的灭绝速率不是自然的

保护主义者主要关注的是灭绝,灭绝代表进化世系的消失,不能再恢复。我们在第 15 章讨论了小种群的灭绝,在第 24 章学习了生命历史上重要的灭绝事件。人类已经造成许多物种灭绝,物种的丧失率看来还要增加。为了提出解决这个问题的方案,我们必须了解灭绝的基本原因。

区别三类灭绝类型对于我们很有用。随着生态系统的变化,某些物种消失了,另一些替代它们,物种的这种周转,速度比较低,称为背景灭绝(background extinction)。背景灭绝看来是自然系统的一种正常特性。

大量灭绝(mass extinction)是指由于自然灾害而发生的大规模物种死亡。火山、飓风、流星的影响偶尔都有发生。有些是局部影响,另一些是全球影响,物种按它们的方式而消失。

人为灭绝(anthropogenic extinction)是由于人类引起的灭绝,其受影响的类群数、影响到全球范围和源于自然灾害,这些与大量灭绝相同。然而,与大量灭绝不同的是,其引起的原因在理论上是人类可以控制的。

多数背景灭绝的信息来源于化石记录,化石记录显示了物种经过地质时间的出现和消失。化石记录中物种的寿命随分类类群而不同,但一般在 100 万年到 1 000 万

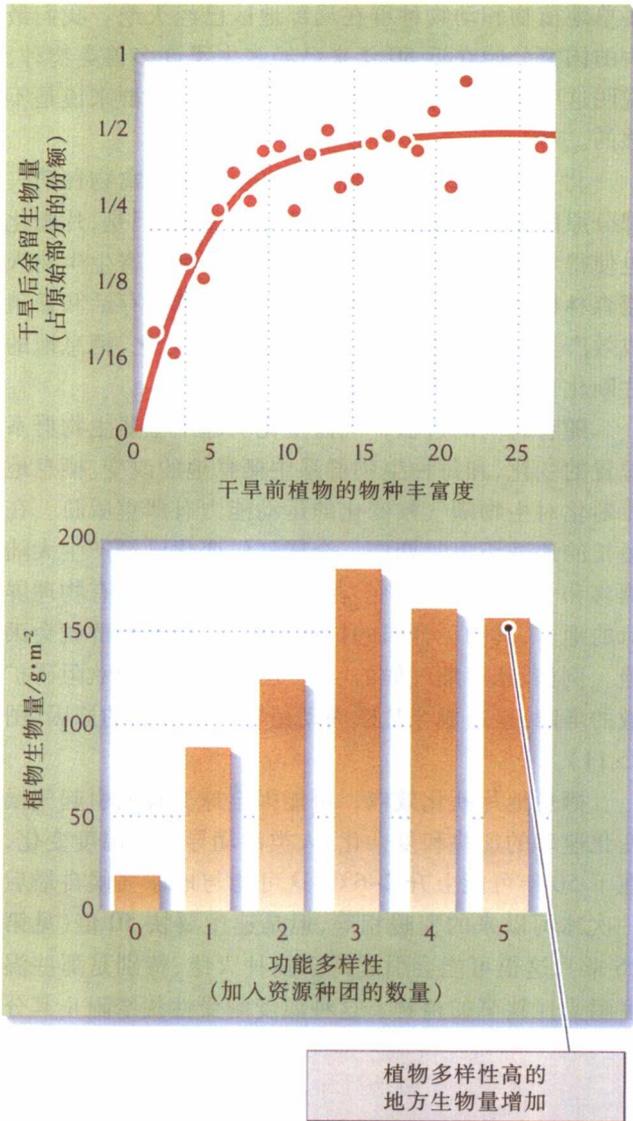


图 25.8 多样性高的生态系统有更高的生产力和对扰动更强的抵抗力。上图表示干旱造成草地样方中植物生物量的降低与干旱前植物种数的相关。下图表示在人工播种的实验样地上,植物生物量的增加与植物功能群数相关(功能群有:季节早期一年生植物,季节晚期一年生植物,多年生丛生禾草,多年生杂草,固氮植物) [引自 D. Tilman and J. A. Downing, *Nature* 367: 363~365 (1994); D. Tilman, J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann, *Science* 277: 1 300~1 305(1997)]

年范围之内。这样,一个特定物种在一年中平均的灭绝概率在百万分之一到千万分之一之间。如果按保守估计,有 100 万~1 000 万个物种栖息在地球上,那么,背景灭绝率将大约是每年灭绝一个物种。

大量灭绝位于谱的另一端。自然灾害可能导致全球或局部物种库中相当大的部分消失,程度取决于灾

害的严重程度和地理范围。局部灾害可能包括长期干旱、大飓风和火山爆发。当东印度 Krakatau 火山岛在 1883 年 8 月 26 日爆发时,没有一个生物活下来,任何在爆发开始时活着的生物,都被厚厚的一层火山屑或灰给活埋了(见第 22 章)。还不能确定是否所有物种都在这次灾害中消失,因为岛上的生物多样性在火山爆发前还没有被充分研究,但是,岛上任何特有种肯定灭绝了。

化石记录中某些大量灭绝被设想为由于大彗星或小游星(集合一起称为火流星)的碰撞而引起。产生全球影响的火流星大碰撞,在生命历史上间隔 1 000 万到 1 亿年的周期出现。如前章所见,大量灭绝最惊人的例子出现在古生代(二叠纪)和中生代(白垩纪),前一次造成大约 95%的物种和许多高级分类类群消失,后一次以恐龙的灭绝而著名,但是其他一些大类群也同样消失了,值得注意的是菊石(捕食性的、鹦鹉螺似的软体动物)(图 25.9)。不论准确原因是什么,这些灭绝是与离散的灾难性事件相联系的。

人为灭绝? 我们是否把人类对于生物多样性的冲击视为“人类的火流星”? 还不能。许多灭绝已经过去,但是没有记录,许多类群(特别是大型被作为食物捕猎的,和岛屿类型)的灭绝率远高于背景灭绝。即使如此,假如最后证明人类是全球生物多样性的灾难,那么,其全部影响将在未来出现。最重要的是,这种灾难是可以

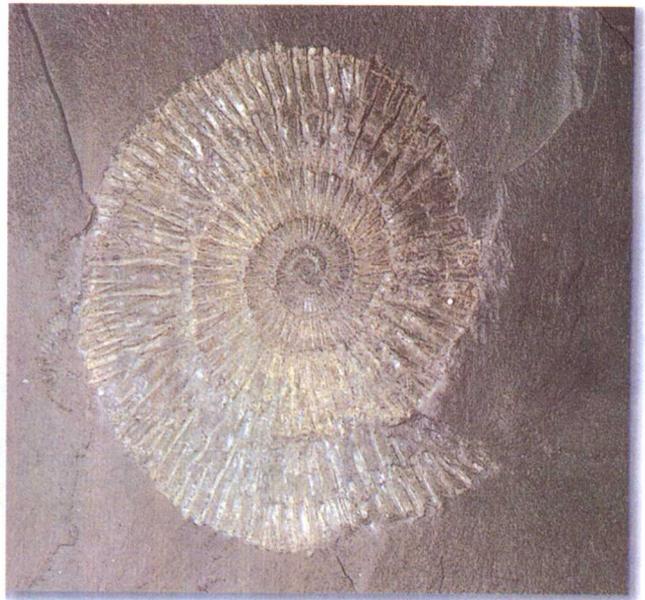


图 25.9 发生在白垩纪末期的地球第二次大灭绝。一次火流星碰撞的全球影响,造成恐龙和其他类群,包括菊石的毁灭。图示菊石化石 (Kerry Givens 摄/Bruck Coleman)

防止的，研究灭绝的原因将使我们看到，为什么是这样。



人类通过几种机制引起灭绝

当死亡长期超过出生时，种群就会消失，这是很明显的，但是它也强调灭绝是影响种群中出生和死亡过程的各种机制的结果。此外，灭绝也表示对于变化着的环境条件缺乏适应，或者是由于变化太快，或者是种群不能对变化作出反应。

近来 T. C. Foyn 及其同事们研究了美国濒危物种种群下降的原因，他们发现主要由于(1)栖息地缩小和改变(占案例的 67%)；(2)种群过小；(3)外来物种的引入和(4)过度利用。

栖息地减少和片断化

栖息地缩小，特别是栖息地破碎成为小片，对于某些野生动物类群具有极大的威胁。例如，巴西大西洋沿岸森林面积已经减少到只有原来的一小部分（图 25.10），许多特有鸟兽已经濒危，如狮面狨。对于残留的动物区系现已加强保护，但是对于许多栖息物种可能是太晚了。栖息地片断化在北美也导致种群衰退。高草草地现在只存在于少数呈隔离状态的残留地区，许

多草地植物和动物种群在局部地区已经灭绝。我们最大的国家公园在近 50 年来已经丧失了许多兽类物种，说明这些保护区的面积对于维持可存活种群来说是不够的。

北美温带森林小片断中的许多土著鸣禽物种消失部分原因是种群过小和随机性局域灭绝。但是，片断化也使得农耕地和田间的典型捕食动物和巢寄生生物入侵森林栖息地的机会增加，这对于鸣禽的存活和繁殖成效产生了巨大的影响(见图 13.2)。换言之，栖息地的片断化也导致栖息地质量退化。

随着时间的过去，气候变化引起了主要生物群系位置的变化，和每种生物群系中栖息地的改变。栖息地片断化对生物随气候变化的运动能力有严重威胁。在漫长的地球历史时期中，全球气候变化已经产生大陆漂移和大洋环流的改变。在气候带变化以后，有物理屏障的地方，其物种分布的扩散被阻止，局部种群就会灭绝。例如，冰河期气候的巨大变化，结合着南欧阻碍扩散的屏障，是造成今日欧洲动植物区系贫乏的原因(图 25.11)。

栖息地片断化效应，可能因全球变暖而引起气候变化速率的加快和复杂化。人类活动导致的温度变化，在下 50 年可能上升 2~6℃，这可能与地球气候自最后一次冰河以来的变暖相等，但是速度要快 50 倍(见第 26 章)，这很可能会引起许多物种灭绝，特别是那些温度耐受性狭窄的植物，这种温度耐受性狭窄阻止其分

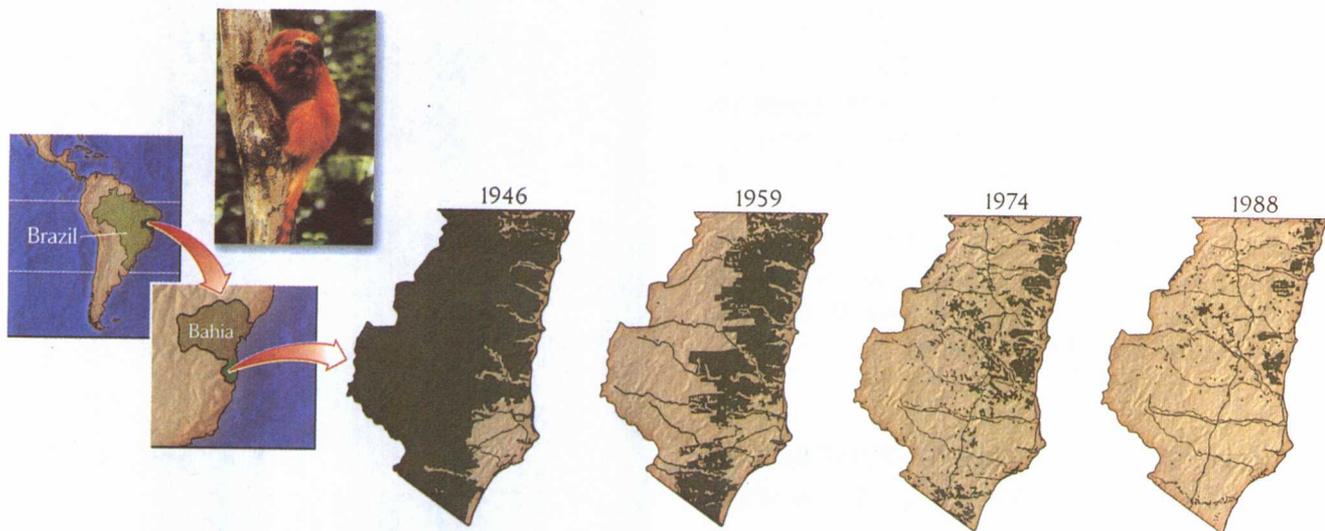


图 25.10 巴西大西洋沿岸森林面积已经减少到原来的一小部分。这些地图表示巴西南部 Bahia 大西洋沿岸森林在近 50 年来的大量毁灭。一些当地独特的特有物种已经消失，另一些例如狮面狨，已经成为严重濒危的物种（地图由 J. R. Mendonca, Projeto Mata Atlântica Nordeste, Convênio CEPLAC/New York Botanical Garden 提供，照片由 Tom McHugh 摄/Photo Researchers）

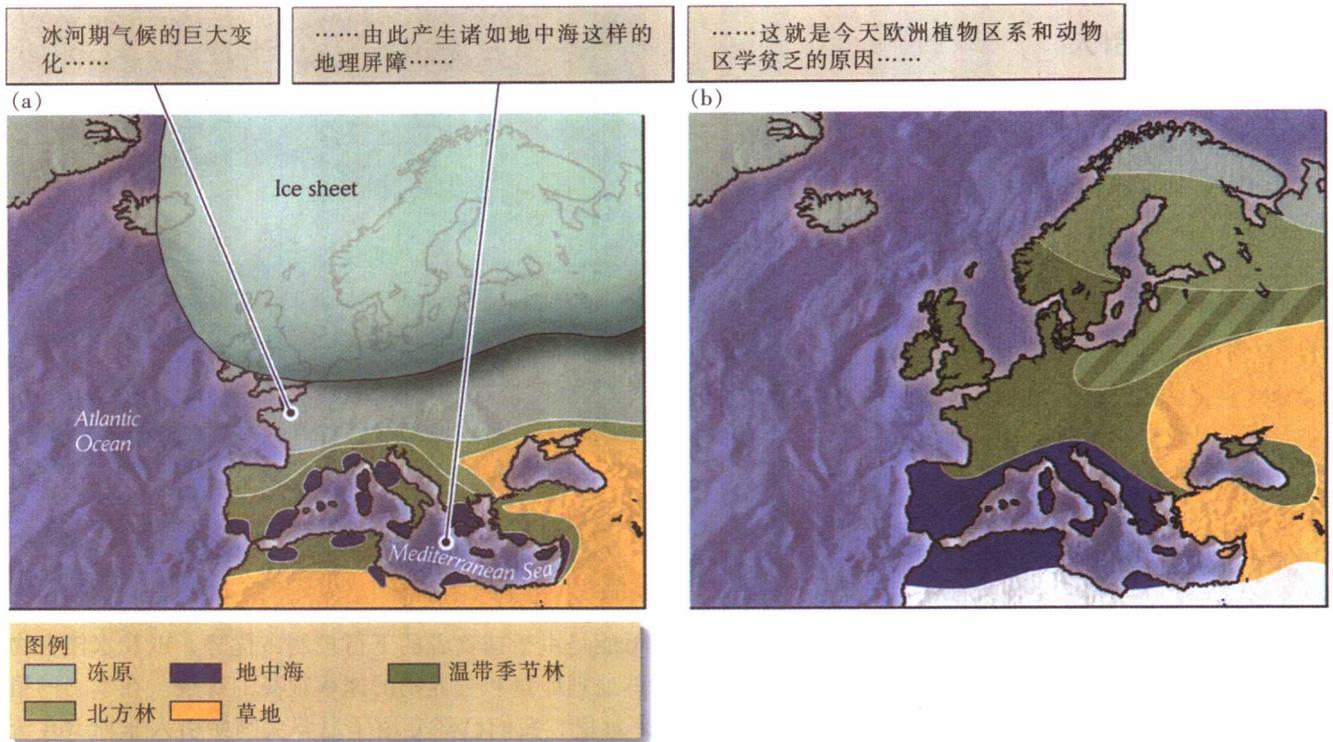


图 25.11 冰河期气候的巨大变化造成欧洲的物种丰富度低下。最后一次冰河顶期(a)和今日(b)的欧洲植被图,图示地中海的位置如何阻止某些物种随气候向南移动〔引自 J. Blondel and J.-D. Vigne, in R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp.135~146〕

布区的改变。

小种群

每一个种群在任何特定的时间里,都随机地经历着出生和死亡的变化,这些变化引起种群大小的随机变化(见第 15 章),变化程度与种群个体数量的变化相反。非常小的种群,如果遇到一系列不幸的年份,仅仅由于偶然性就有可能灭绝,这种现象称为随机灭绝。虽然除了最小的种群以外,随机灭绝出现的可能性极低,但是其出现的概率是随适合栖息地的片断化而增加的。随机灭绝对于如大型捕食动物这样的物种威胁特别大,它们在正常条件下的种群密度就很低。

小种群由于种群内遗传变异的降低,可能进一步增加灭绝概率(见第 16 章)。一个小种群与大种群相比,仅包含种群基因库中较小的部分,并且近交或近缘个体间交配,有降低遗传变异的倾向。如果一个种群经过种群瓶颈和丧失遗传变异性,就可能缺乏对迅速变化的环境产生反应的能力。例如,在密苏里 Ozark 山脉裸露岩层表面,干旱栖息地内彼此隔离的林窗中生活

的项圈蜥(collared lizard),一般是 20~50 个体的小种群(见图 13.3)。这种蜥蜴是在 4 000~8 000 年以前一个干热气候期中,从西南荒漠入侵到 Ozark 山后残留的。遗传研究表明 Ozark 项圈蜥种群内遗传性一致,但是种群间彼此有区别,这正是小种群内遗传多样性随机丧失的预期结果。

有一些例子,物种已经接近灭绝,它们的遗传多样性严重丧失,但进行保护以后,种群明显增加,并且恢复了,所以种群瓶颈的结果问题是很难总结的。北象海豹就是一个例子(见图 14.12),它曾经有过相当大的种群,到 1890 年前后降低到 20 头左右,此后种群爆发性增加,到 1970 年达到 30 000 头,从加州和墨西哥扩大到该物种以前的分布区。几年以前,研究者在其种内个体之间,难以检测出有任何遗传差异,虽然他们使用同样方法在其他兽类中发现了丰富的遗传变异性。同样,一种非洲大型猫科动物猎豹,在其种群内部也没有检测到遗传变异性(见图 16.6),猎豹在人工饲养时生殖成效虽然有所削弱,但是种群看来是健康的,在没有人类危害的地方能够达到自我维持。

外来物种的引入

栖息地缩小当然会使适宜生活的地方消失,并且最终可能导致物种灭绝。森林被全部砍伐以后,森林动物就会消失。即使有残留的适宜栖息地,其内部条件也可能改变,导致种群开始下降并走向灭绝。栖息地质量的下降,常常可以追溯到捕食者、竞争者或致病生物的引入,即导致变化的生物动因。在近200年入侵北美的物种,已有70余种鱼类,80种软体动物,2000种植物和2000种昆虫。它们或者是偶然入侵的,例如由船的压舱物带来,或者是有计划引进的,如农作物、观赏植物、作为猎物的野生鸟兽、或用于生物防治的生物。

在许多外来物种入侵的地方之中,隔离的岛屿受影响最严重,因为它被更多、更广泛的大陆生物区系所侵入。岛屿生物是在缺乏新捕食者、竞争者或病原生物的条件下进化而来的,所以它们对捕食、竞争和疾病的适应常常很贫乏。从亚洲引进的黑尾林蛇(*Boiga irregularis*)几乎已经吃尽了关岛的土著陆生鸟类。夏威夷群岛也遭受外来物种入侵的重大危害。夏威夷树栖蜗牛已经成为入侵捕食性蜗牛(图25.12)的牺牲品。夏威夷鸟类死亡的主要原因是疟原虫和痘病毒,如果传播这些疾病的蚊子没有入侵到群岛上,疟原虫和痘病毒是不会成为问题的。夏威夷的当地森林也遭受到进攻性杂草种的入侵,它们生长繁茂,并且排除掉了土著物种。

大陆地区也会受外来物种的危害,外来物种能够逃脱天然捕食者、寄生物和植食动物的控制,而保持种群在自然范围内变化。千屈菜(*Lythrum salicaria*)和忍冬(*Lonicera japonica*)两个物种都被作为观赏植物而引进,现在已经成为北美东部湿地和林下植被的优势种。佛罗里达南部的亚热带气候是引进白千层(*Melaleuca*)和巴西胡椒(*Shinus terebinthifolius*)的理想地区,它们覆盖了广大地区,并且在扩散所到之处,排除掉当地的土著植物。外来昆虫的移居也是很有效的,欧洲蜜蜂引入到北美后,到处都给作物传播花粉。它们对于农业很有益,但是也在许多地区替代了当地蜂。有讽刺意味的是,近年来由于引进寄生螨,已经移居成功的蜜蜂种群戏剧性地下降了。其他昆虫,如火蚁和舞毒蛾等,已导致局部生态系统出现巨大的变化,不过其中一些生态系统已经在20世纪早期,被荷兰榆树病和栗树疫病所改变。

水生生态系统看来特别容易受外来物种危害,这

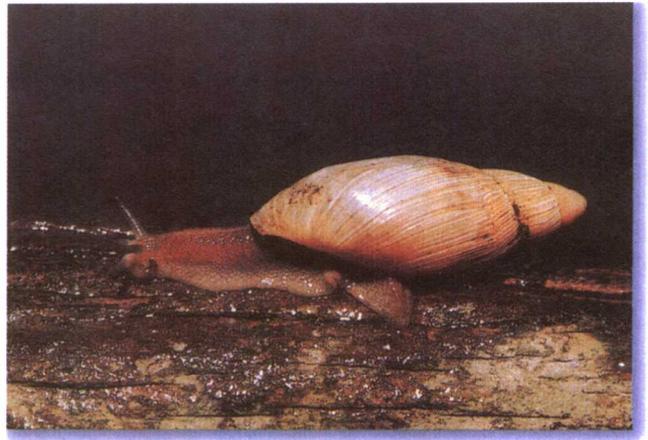


图25.12 外来物种的引入对于当地生物区系常常有负面影响。图示入侵夏威夷的捕食性蜗牛,它消灭了当地土著树蜗牛。(Bob Gossington 摄/Bruce Coleman)

可能是由于捕食者的下行控制占优势,以及水体食物链处理能量和营养物的速率很高的缘故。在本书的第1章里,我们已经介绍了尼罗尖吻鲈引入非洲 Rift 流域维多利亚湖的严重后果,无数当地特有的丽鱼被推向灭绝。大多数丽鱼以浮游动物为食,丽鱼丰富度下降引起浮游动物丰富度上升,因而浮游植物初级生产量降低到很低水平,明显地改变了整个湖泊生态系统。大部分湖泊营养物质,现在已经被引入的水葫芦摄取,水葫芦在成千公顷的湖面上呈铺席状覆盖。

孑遗糠虾(*Mysis relicta*)作为增加鲑鱼和其他游钓鱼类的食饵而被引入到蒙大拿州的 Flathead 湖,不幸的是外来糠虾吃掉大量浮游动物,湖泊的生产力明显下降,以其为食的鲑鱼和秃鹫的种群下降。多形饰贝(*Dreissena polymorpha*)于1988年从里海入侵到北美的大湖,显然是由轮船压舱水带进来的,它们现在在湖泊和河流中已经很丰富,并且排除了当地物种,大量消耗浮游植物资源,并危害轮船、水坝、电厂和污水处理设施,损失上亿美元。北美也向世界其他地区提供外来物种,1982年栉水母(*Mnemiopsis leidyi*)从北美沿海水域来到黑海。到1989年前后,这个外来物种构成了黑海水生生物95%的生物量。我们至今还没有看到外来物种入侵速度有下降的迹象,可悲的是,这种世界许多生物区系均质化的出现是以牺牲特有土著物种为代价的。

过度利用

武器和其他捕猎工具,例如千米长的漂网,使人类成为极为有效的捕猎者,许多物种确实已经因人类捕

猎而灭绝。在近代历史中,北美丧失的物种包括史拉德海牛、大海雀、旅鸽、拉布拉多鸭,它们以前都是丰富的物种和食物中的珍品,很容易受到攻击,都被残忍地捕杀,直至最后灭亡。大规模的船队和精良的捕捞技术,已经使新英格兰乔治海岸和加拿大滨海的某些鱼类捕获量降低,并且改变了捕获物的组成,这些海区曾经是世界上最丰富的渔业区(图 25.13)。

不过,由于过度捕猎和捕捞而出现的灭绝并不是新现象,人类移居到新地区,那里的某些区系成分就会遭受侵害。例如,地中海地区的早期居民食用大量易于捕捞的海龟和贝类,由于这些食品供应的枯竭,现在的意大利地区 30 000 年前的居民,和现在以色列地区 15 000 年前的居民,转而捕猎野兔、山鹑和其他小型鸟兽(图 25.14)。

大约 50 000 年以前,土著居民进入澳大利亚以后

不久,几种大型有袋哺乳动物、无翼鸟和海龟从大陆岛上消失了。大约 12 000 年以前人类来到美洲,有 56 种 27 属大型兽类迅速灭绝,包括马、大地懒、骆驼、大象、剑齿虎、狮和其他物种。非洲东南的大岛马达加斯加,大约在 1 500 年以前最早有居民,即使这么短时期,24 种狐猴中仍有 14 种最大的、适合作为食品的灭绝,12 种隆鸟中有 6 种灭绝,这是只发现在马达加斯加的无翼大型鸟。近来的分析认为,新西兰的玻利尼西亚殖民者在一个世纪内把 11 种恐鸟(大型无翼鸟类)差不多在同一时间里捕猎灭绝。随着人类的扩散,相同的灭绝现象也广泛出现在西太平洋海岛和夏威夷。

在所有这些例子中,技术上高超的物种遇到了不习惯于捕猎压力和缺乏防卫的种群。他们甚至于不承认对于这些物种意味着灾难的危险,缺乏只捕猎其中一部分的限制,从而使灾难变成了灭绝。

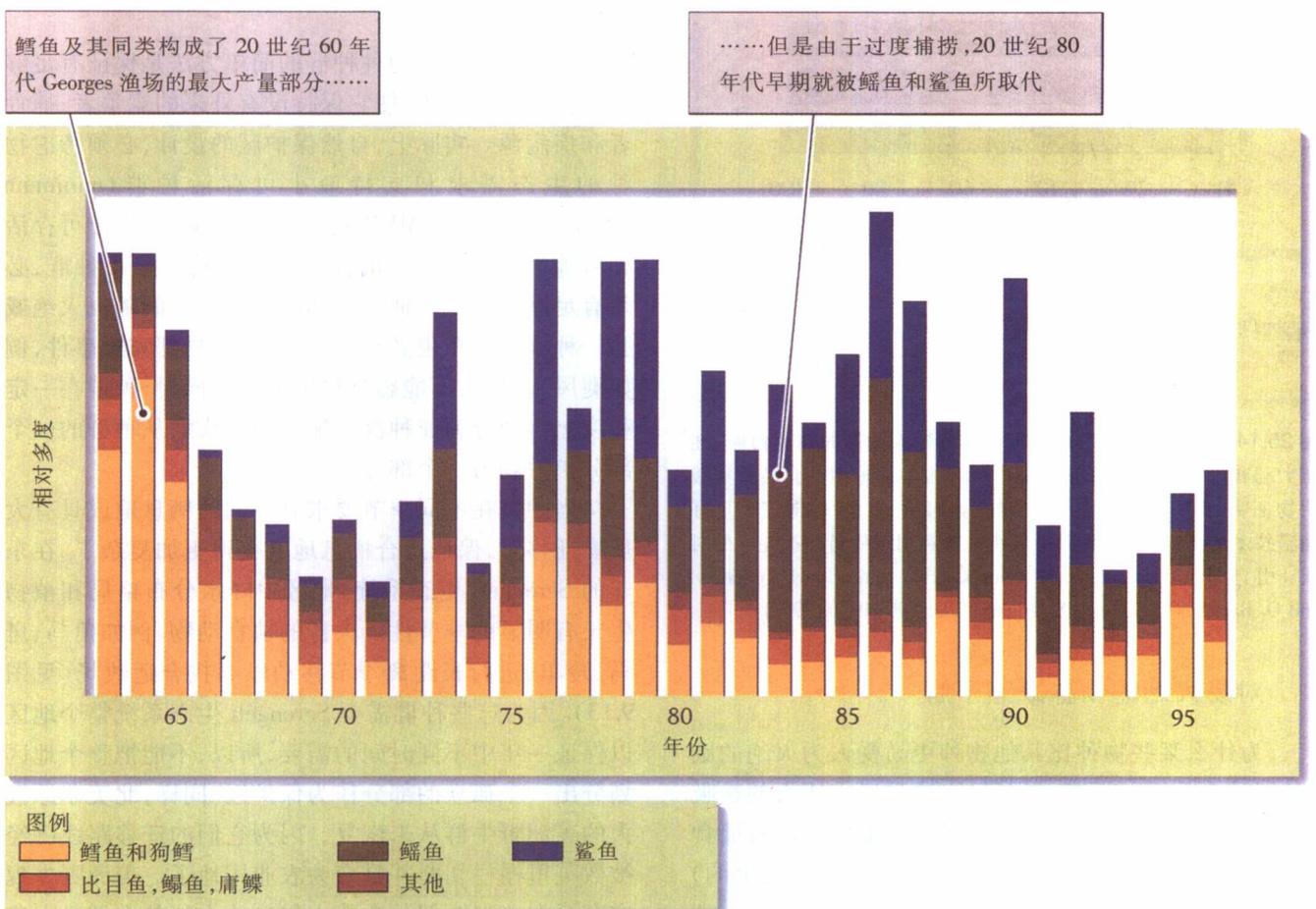


图 25.13 过度利用常常改变群落的物种组成。在 20 世纪 60 年代以前,乔治海岸的鲑鱼捕捞量很丰富,以后,其位置就被鳕鱼和鲨鱼所取代 [引自 M. J. Fogarty, and S. A. Murawski, *Ecological Applications* 8(1)Supplement: S6~S22 (1998)]

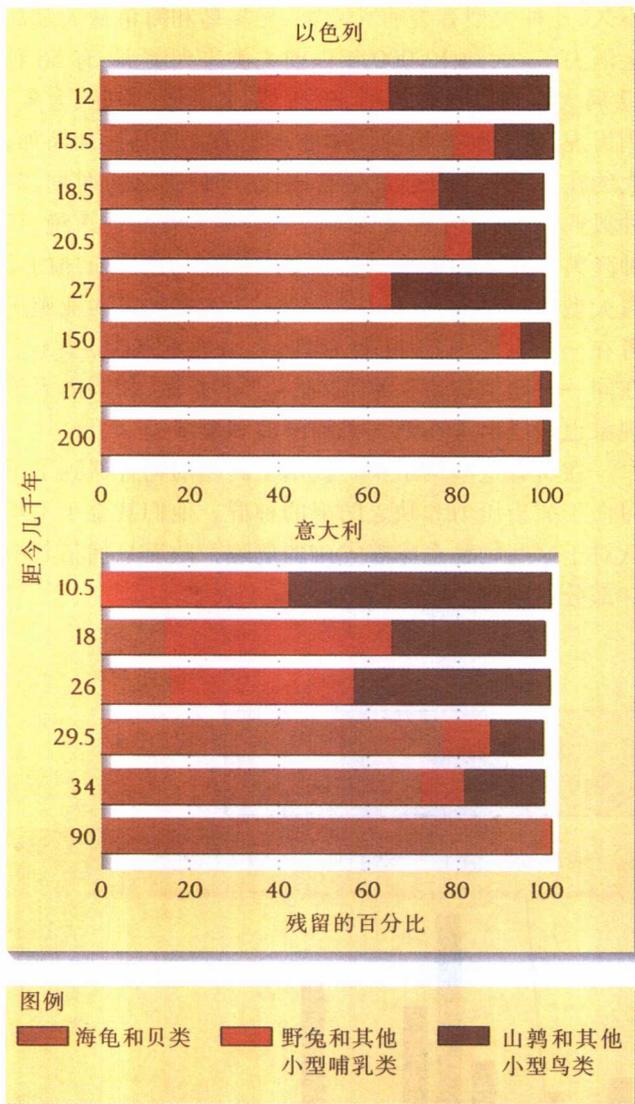


图 25.14 某些食物物种的过度利用导致人类转向其他物种。在意大利和以色列档案中,旧石器时代考古学遗址中的食品种类残留物证明,食物从容易捕捞的猎物,如海龟、贝类,转向需要更好捕猎技术的猎物。这种转向出现在过度利用致使猎物被耗尽的时候 [引自 M. C. Steiner, N. D. Munro, T. A. Surovell, E. Tchernov, and O. Bar-Yosef, *Science* (8 January) 283: 190~194 (1999)]

对易灭绝的物种缺乏了解

为什么某些物种比其他物种更易受人为灭绝的威胁? 这个问题很难回答。很显然,遭受巨大压力的是吸引捕猎人员注意的那些物种,此外,是那些在没有捕食者(特别是在缺乏多数捕食动物类型的遥远岛屿上的)或没有各种致病生物条件下进化出来的物种,在人类到达以后易于灭绝。脆弱性也与局限的地理分布范围、有限的栖息地分布和局部小种群有关系。

但是,为什么一个物种稀有和分布范围局限,而另一个关系接近、表面上有相同适应的物种却数量丰富和分布很广呢? 自然系统中成功与失败之间的差别,可能以繁殖成效和寿命长短的很小区别为转移,或许小得让我们在研究自然种群时难以测量出来。大多数物种已经生存百万年或更长时间,所以其种群是完全自我维持的,能够从变化的环境中遭受挫折以后得到恢复。导致一个种群下降乃至走上灭绝之路的驱动力可能是很微妙的。如果说稀有性与特化有关,那么我们仍然要问什么驱动特化,特别是稀有物种的近缘物种数量很丰富且分布很广的时候。然而,生态学家能够做的,是提出物种种群在没有人类活动的压力下,扭转下降趋势,从而自我维持的建议。



对于个别物种的保护计划必须包括供种群自我维持的足够栖息地

维持一个特定物种种群的简单方法是保证有足够的适合栖息地面积,使它保持没有外来的竞争者、捕食者和疾病源。实际上,自然保护区的设计,必须考虑物种的生态需求和支持最小可存活种群(minimum viable population, MVP)必需的空间面积。最小可存活种群即面对环境变化时能够自我维持的最小种群,必须有足够大,以保证不受偶然事件带来的随机灭绝威胁。种群的分布也必须足够广大,使局部灾难事件,例如飓风和火灾,不能影响整个种群。同时,种群在一定程度上再划分为亚种群,能够阻止疾病从种群的一个部分扩散到另一个部分。

当种群在不同季节要求有不同的栖息地或具有大规模迁移时,保证适合栖息地就变得更加复杂了。在东非的 Serengeti 生态系统,地区中降水分布格局和植物生长有明显的季节性。大群的植食动物,例如角马、斑马、羚羊,进行长距离季节移动以寻找合适牧场(见图 9.13)。因为这些种群需要 Serengeti 生态系统整个地区以保证一年中不同时间的需要,所以,不能把整个地区划分出一个孤立的部分作为保护区。同样,北美草原极大的美洲野牛群从未恢复,因为它们的迁移路线已经被数英里栅栏切断并且变为农业用地了。美洲野牛现在存活在美洲西部的少数小保护地内,最大的是大黄石(Great Yellowstone)生态系统,但是美洲野牛的自然栖息环境已经丧失而且不能恢复(图 25.15)。

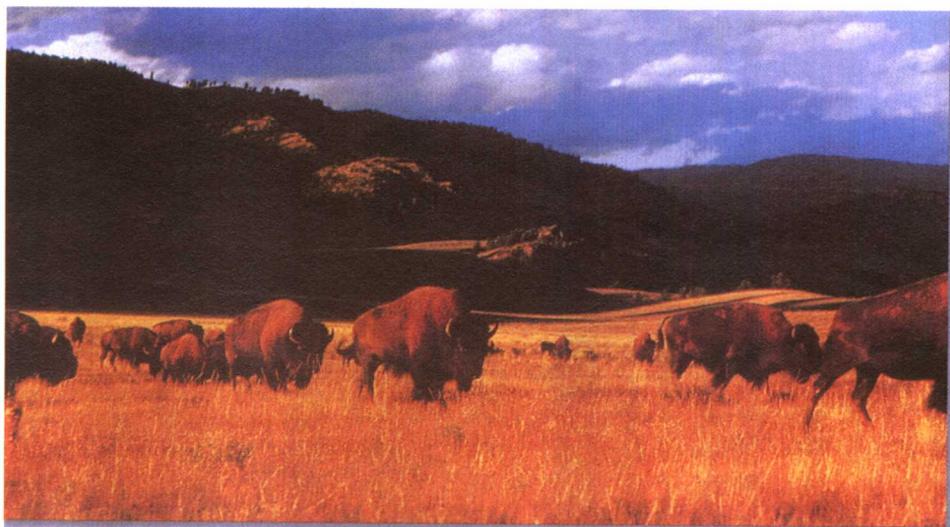


图 25.15 人类对土地利用引起栖息地变化限制了许多物种的保护对策。横跨北美西部的草原现在已被围栏隔开,并且已用于农业,不可能用来保护美洲野牛和驼鹿。大黄石生态系统是允许这些动物穿越的少数大面积放牧区之一 (Fred Bruemmer 摄/DRK Photo)

由于需要长距离迁徙,许多类型鸟类的保护面临同样问题。涉禽,例如矶鹬,在北极冻原进行繁殖,但是其种群的维持还依赖沙滩和河口的保护,这是因为它们在春季和秋季迁徙时的利用地和越冬的基地(图 25.16)。美国的许多鸣禽在中、南美越冬,这看起来是聪明的,但其种群在近几年下降了。它们的种群处于双重危险之中,即其在北美的大部分繁殖地区的森林片断化,同时在拉丁美洲的森林被大面积砍伐和广泛喷洒杀虫剂 DDT。在欧洲和非洲之间,西伯利亚和东南亚之间的迁徙系统也面临同样问题,因为这些地区广泛使用有毒杀虫剂而恶化。

当某个特定物种的灭绝威胁来自合适栖息地缩小

时,其保护对策相当简单:栖息地必需保护。但是这样做可能很费钱,政策上也很难达到。对每一个物种都提出保护对策也是不实际的,大多数物种的安宁必须依赖保护少数最濒危或显著物种的成就。然而,随着栖息地保护日益成为努力的焦点,鉴定维持整体生物多样性最关键栖息地,和测定维持多数物种最小可存活种群所需要的面积,变成特别重要的课题。对于物种或栖息地的每次决策,都依赖对于其价值的评价。是什么决定哪个物种必需保护?其“价值”如何测量?

保护的关键地区

是什么使一个地区成为保护的关键地区?最有价



图 25.16 长距离和季节迁徙的种群面临保护的挑战。矶鹬和翻石鹬在五月的 Delaware 湾沿岸取食鲎产的卵。这些卵是沿岸陆地迁徙鸟类的主要食物。这类栖息地作为繁殖和越冬基地,对于这些鸟类的生存是必需的 (John Bova 摄/Photo Researchers)

值的地区是能够为最多物种提供栖息地而又没有其他可以替代的地区,如本章前面所叙述的生物多样性热点地区。因此,保护价值反映局域多样性和特有物种的联合。一般来说,特化现象最高的是大洋岛屿、热带地区和山区,因此,马达加斯加、夏威夷、加拉帕戈斯,和加那利群岛都是保护最关键的地区。大陆地区生物多样性资源的大量研究正开始鉴定关键地区,但是这些努力不断受到缺乏详细信息和不同生物成分多样性价值之间的冲突所牵制。

在大陆上的保护区,其数量和面积必然受经济考虑的限制,也必须针对有特殊生物学意义的地区和栖息地。从生物多样性的立场出发,设置几个包括多种类型的栖息地和具有高特化现象地区的小保护区,要比设置同样面积的单一栖息地类型的保护区更有好处。然而,生物多样性以外的价值,可能要规定设置大保护区,对此我们将在下一章来讨论。有一点是确切的:设置的栖息地数目越多,甚至增加到超出地区本身的部分,其花费就越大。有一点是很易理解的,即从经济、社会和政治价值考虑,最便宜的土地应该首先被设置为保护区。随着更多的土地加进到保护区系统之内,花费将不断地增加,用于购买和补偿可能的资源丧失。现有的多数公园和保护区位于遥远的、居民不多的地区,这一点不是偶然的,当保护区与经济利益发生冲突时,其建立就变得更加困难。

有一个这种冲突的例子,1968年加州北部一大片北美红杉林要设置为保护区就受到了木材企业的反对。在这个例子中,红杉栖息地的珍奇及其迅速转变为人工管理的林场,明显地增加了为子孙后代保留一片大面积这种栖息地的社会价值。华盛顿和俄勒冈州的黄杉林也遇到同样的冲突,在那里的独特栖息者斑林鸮和斑海雀的命运,与当地木材经济之间有了矛盾(图25.17)。

在许多热带国家,特别是中美和南美,拥有一片没有砍伐的森林或相对不受干扰的其他类型的热带栖息地,显示出令人羡慕的地位,这些栖息地由于地处遥远和当地人口稀少的原因而在过去被保护下来。巴西、厄瓜多尔、秘鲁、玻利维亚等国家,仍然有可能设置大公园和保护区,有些政府在前10年里保护残留地段的行动很快。然而问题是复杂的,人口迅速增加,利用森林产品和森林转变为农业用途等的强度不断上升,这被证明是正当合理的需要,以养育公众和创造利润来发展经济。因此,保护的费用在世界许多地区迅速上升,

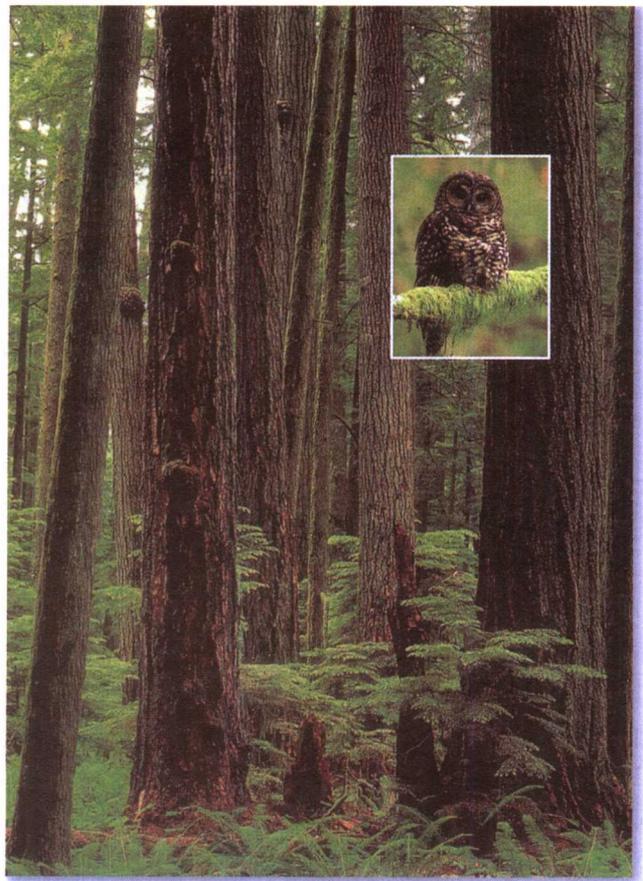


图 25.17 利益和价值的冲突成为保护的障碍。在华盛顿和俄勒冈州斑林鸮的命运与木材企业发生了冲突 (Tom & Pat Lesson 摄/Photo Researchers;插图 Janis Burger 摄/Bruce Coleman)

许多发展中国家无力负担其费用,甚至土地在书面形式上已被留用保护,但是许多国家还是无法排除擅自占用土地者、偷猎者和同意在受保护土地上开矿和砍伐以榨取短期利益的政客,以保护它们。由于这些原因,保护必须是一种国际努力,发达国家的财富在保护全球生物多样性上必须由全球共享。对保护地区的一种最有效的方法是把当地公众包含在其设计和管理工作中,以使保护的利益成为切实的、经济上有激发作用的。

自然保护区的设计

在某些情况下,设计保护区的人在决定如何规定公园或保护区边界时有某些自由。由岛屿生物地理学理论得出的生态学原理,在此能够帮助设计人员达到最优设计。有3条指导原理:物种-面积关系,避免边缘效应和有迁移的自由。如我们在第3章看到的,大面

积比小面积能够支持更多的物种，这是因为大的种群能够减少随机灭绝的概率，促进种群内的遗传多样性和缓冲对于种群的干扰。在保护单一类型的栖息地中，边缘应该保持最小，这是因为栖息地变化的影响会延伸一段距离，超过被直接改变的面积(见第 13 章)。

根据这些因素，例如，在辽阔的热带雨林单一栖息地中规划保护区时，(1)较大的保护区优于小的；(2)一个大面积的保护区优于同样总面积的几个小保护区；(3)连接隔离地域的廊道十分有用和(4)圆形的保护区比长形的更好，长形有更多边缘。然而，当在一个大面积单一栖息地与几个面积较小，但属不同类型的栖息地之间进行比较选择时，设计人员应该记住，面积较小的栖息地常包括更多物种总数，因为特有种可能只在一种栖息地内出现，而不出现在其他栖息地。

自然保护区始终要根据其栖息者的习性进行设计，对于它们的特殊需要(例如营巢地、饮水口、舔盐点等)一定要考虑进去。山区的许多物种按季节周期在不同海拔高度之间进行迁移，所以在不同高度的保护区段之间，必须有合适的廊道连接，以保证迁移，当有公路和管道安置在迁移和扩散的途中时，就必须建设允许以某种方式通过的桥梁。



某些关键濒危物种已 从灭绝边缘拯救出来

许多物种已经离灭绝不远，对它们的保护需要人类特殊的介入，这种努力可能要耗费数百万美元，所以通常是直接针对公众迫切要求的物种。有些人对于耗费几百万美元(如近来所发生的)去释放 3 只在北极冰水中捕获的灰鲸，可能提出这是否明智的问题。但是，许多人对某些生物的困境表示了深切的同情，许多人对于耗费这么多钱去救护生物个体虽然热情不大，但是愿意献出相当资源去保护物种。

近几十年来，动物园在保护濒危物种，甚至在野外已灭绝物种存活及遗传多样性方面不断增加活动。随着合适保护的发展，许多种群可能最后再被回返到自然界中。

加州南部的加州神鹫种群 20 世纪 70 年代缩小到 30 只以下，80 年代早期到 20 只以下，管理人员作出把整个种群搬到人工条件饲养的困难决策(图 25.18)。在洛杉矶和圣迭戈动物园特别建立了繁育设置，保护神

鹫不受摧毁神鹫野生种群的若干死亡因素影响：没有目标的乱捕、神鹫食物鹿尸含有鼻涕虫残留的铅毒、为控制丛林狼和害鼠用的毒药和捕器，因为神鹫会被毒饵或有毒尸体吸引。此外，在人工饲养条件下神鹫一年能产 3 枚卵，而野生的一般是一枚，且多数雏鹫都能够饲养成功。这类人工繁育计划的目的是生产幼体，然后再返回到自然栖息地，这样的计划是耗资的，其成功与否，最终需要控制威胁种群的那些首位的死亡因素，对此常常需要立法，购置土地和对公众进行教育。对于加州神鹫这个特殊例子，计划的成功只能在 30~40 年后、花费数千万美元以后，才能作出正确判断。不过，现在加州神鹫的数量已经增加到 150 余只，有许多已经释放到加州和亚利桑那州的自然环境。

加州神鹫能从灭绝过程中拯救出来，同样，夏威夷乌鸦、黑足鼬和许多其他正在进行人工繁育和释放计划的物种也能够拯救。从这些计划获得的经验，对于将来类似的努力很有用。加州神鹫计划和其他类似计划，已经提高了地方公众对于保护项目的觉悟，并且导致

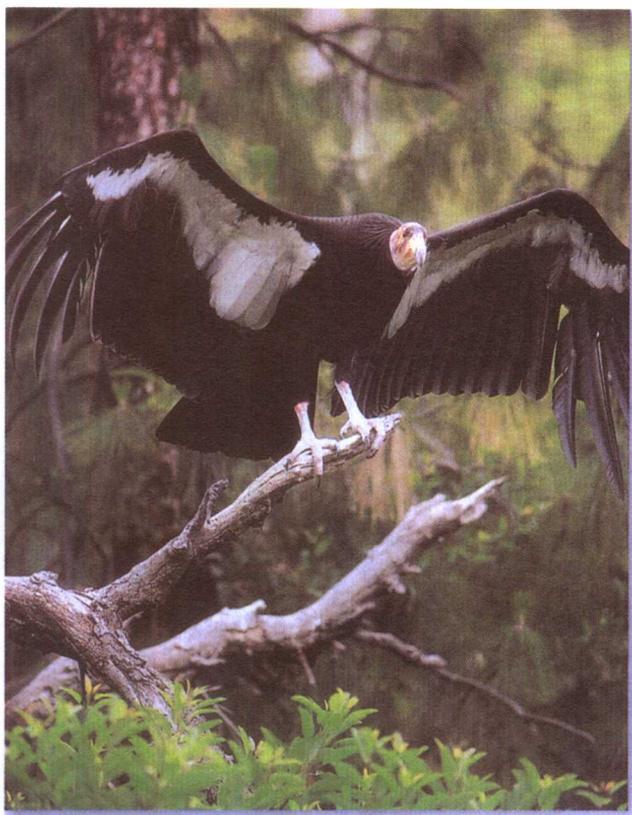
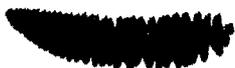


图 25.18 某些濒危物种已从灭绝边缘恢复。加州神鹫人工繁育的巨大计划，目的是在美国西部重建其野生种群 (Tom McHugh 摄/Photo Researchers)

加州南部山区和其他地区对大片栖息地的保护行动。人们也了解到,只要有不断的关注,神鹫种群与其他类型的土地利用是可以兼容并存的,例如作为娱乐(只要限制人们接近营巢地)、打猎(只要利用的不是铅弹,而是铁弹)和经营牧场(只要防治丛林狼和害鼠计划对于神鹫是安全的,哪怕防治计划要持续长久)。对于加州神鹫施以优惠,既不困难,也不太贵。完成这个计划简单地依赖于自然系统所赋予的逐步增加的价值,这个自然系统是环境整体的一部分。



总结

1. 人类以管理和其他方式影响地球表面和水体,对地球造成巨大的冲击,人类活动已经导致生态系统退化和许多物种灭绝。随着人口增长超过 60 亿,能量和资源的人均消费量快速上升,其冲击的反响不断地加速。

2. 在人口增长停止、能量和资源消耗下降、经济发展考虑生态价值以前,环境危机是不可能完全解决的。

3. 对此有直接利害关系的是保护生物多样性。生物多样性包括地球上各种各样的生命,植物、动物和微生物。生物多样性的概念,承认种群内和种群间的遗传多样性,承认很多特有物种栖息地的特殊价值。

4. 各个物种的价值来源于普遍的道德考虑,源于美学,源于经济和娱乐的收益及它们作为环境退化指示者的作用。在环境变化时,生物多样性本身也有助于稳定生态系统功能。

5. 背景灭绝包括由于环境变化和群落内物种进化周转造成的自然灭绝。大量灭绝分散出现在化石记录中,反映地球历史中的灾难事件,也包括地球外物体的冲击。人为灭绝是由于人类活动造成的物种消失:栖息地破坏、过度利用、外来物种引入和各种污染。

6. 栖息地面积缩小加速种群下降并走向灭绝,由于它使大小随机变化中的种群更加脆弱,同时,导致遗传多样性降低,从而使种群在环境变化中生存能力下降。

7. 外来物种的引入是某些土著种群下降和灭绝的重要因素,也是某些生态系统明显变化的重要因素。

8. 自然保护区的最优设计应该包括高比例的特有物种。对于固定面积的单一栖息地,保护区应该是单个

大面积的(与几个分散的小面积保护区相比),能够减少小种群随机灭绝的概率,也应该接近圆形以降低边缘效应。

9. 在极端情况下,个别物种可以通过大规模恢复工作从灭绝边缘拯救出来,这包括栖息地恢复和人工繁育。这种耗资巨大的计划,虽然针对的是个别物种,但常常能推动更加一般性的保护问题和栖息地保护,栖息地保护的生态价值大大超过个别物种的保护和拯救。



生态学实践

检验你的知识

通过它的道路

正如我们在本章和以前各章读到的,使死亡率超过出生率的因素将导致种群大小的下降,并可能造成种群局部灭绝。人类活动正在提高许多物种的死亡率,因而提高灭绝的威胁。道路对于植物和动物生存的影响作为灭绝提高的一个重要原因,近来受到研究者更多的关注。道路和道路建筑对于植物和动物的影响可能有许多方式:在建筑过程中增加死亡率,如与车辆碰撞,改变动物的行为(包括传粉的和扩散种子的动物),增强非土著物种的入侵,增加被人类干扰和侵犯的机会。道路对生态系统影响的发现,说服美国林业局于 2000 年 5 月提出在无路地区限制建筑新伐木道的建议。

美国道路影响的实际面积是多少?哈佛大学的 Richard Forman 研究了这个问题,简短的回答是,影响相当大。近期研究比较了荷兰和马萨诸塞州道路的若干种生态影响,并且确定了“道路影响带”。Forman 估计,美国的陆地面积中大约有 20% 直接受到公用道路影响。减少道路对于野生生物致命影响的一个行动是在高速公路下建筑通道或廊道以避免动物穿路,也能够增加种群在破碎栖息地之间的扩散。Alberta 大学的 Anthony Clevenger 和多伦多 York 大学的 Niggel Waithe 研究了加拿大 Alberta 的 Banff 国家公园中这种路下通道的效果。他们比较 11 个路下通道地区中与通道结构、临近景观特征和人类活动相关的 14 个因素。通过设置于每个通道进口和出口处的“跟踪区”,沙带、黏土带、淤泥带,测定了黑熊、棕熊、美洲狮、狼、鹿、驼鹿穿过道路的次数。几天以后,检查跟踪区,鉴定爪印

和蹄迹的物种名,并加以计数。这些数字与由无线电遥测、粪粒统计和栖息地适合指数估计出的穿路频率期望值进行比较。毫不奇怪,物种对于通道附近干扰因素的反应是有区别的,见表 25.1。

表 25.1 在 Alberta, Banff 国家公园中不同物种使用通道的影响因素

特征	食肉类	有蹄类
噪音水平	+7	+2
森林覆盖度	-5	-1
与城市距离	+1	+13
人类利用的综合影响	-3	-9
自行车交通量	-8	-11
马的交通量	-4	-4
步行量	-2	-6

符号表示正或负影响,数字表示影响的相对强度。数据引自 Clevenger and Waltho (2000)

检验你的知识

1. 除了估计和监测物种种群动态外,生态学知识为什么能够帮助保护物种?

2. 表 25.1 的数据说明什么因素导致食肉类利用路下通道最多?有蹄类?你如何解释自行车交通量的强负面影响?



3. 通过网址 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> Practicing Ecology 上网,查看美国林业局网页的“Roadless Area Initiative”。该创意的三个方面是什么?这个提议如何影响植物和动物的保护?



推荐读物

Angermeier, P. L., and J. R. Karr. 1994. Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience* 44: 690~697.

Burney, D. A. 1993. Recent animal extinctions: Recipes for disaster. *American Scientist* 81: 240~251.

Ceballos, G., and J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology* 9: 559~568.

Cincotta, R. P., J. Wisniewski, and R. Engelman. 2000. Human

population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404 (27 April): 990~992.

Clevenger, A. P., and N. Waltho. 2000. Factors influencing the effectiveness of wildlife underpasses in Banff National Park, Alberta, Canada. *Conservation Biology* 14: 47~56.

Diamond, J., and T. J. Case. 1986. Overview: Introductions, extinctions, exterminations, and invasions. In J. Diamond and T. J. Case (eds.), *Community Ecology*, pp. 65~79. Harper & Row, New York.

Fogarty, M. J., and S. A. Murawski. 1998. Large-scale disturbance and the structure of marine systems: Fishery impacts on Georges Bank. *Ecological Applications* 8(1) Supplement: S6~S22.

Foin, T. C., S. P. D. Riley, A. L. Pawley, D. R. Ayres, T. M. Carlsen, P. J. Hodum, and P. V. Switzer. 1998. Improving recovery planning for threatened and endangered species. *BioScience* 48 (3): 177~184.

Forman, R. T. T. 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology* 14: 31~35.

Hadfield, M. G., S. E. Miller, and A. H. Carwile. 1993. The decimation of endemic Hawaiian tree snails by alien predators. *American Zoologist* 33: 610~622.

Haig, S. M., J. R. Belthoff, and D. H. Allen. 1993. Population viability analysis for a small population of red-cockaded woodpeckers and an evaluation of enhancement strategies. *Conservation Biology* 7: 289~301.

Holdaway, R. N., and C. Jacomb. 2000. Rapid extinction of the moas (Aves: Dinornithiformes): Model, test, and implications. *Science* 287(24 March): 2 250~2 254.

Houlahan, J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer, and S. L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404 (13 April): 752~755.

Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, et al. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72~76.

Leach, M. K., and T. J. Givnish. 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science* 273: 1 555~1 558.

Marmontel, M., S. R. Humphrey, and T. J. O' Shea. 1997. Population viability of the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*), 1976~1991. *Conservation Biology* 11: 467~481.

Mills, E. L., H. H. Leach, J. T. Carlton, and C. L. Secor. 1994. Exotic species and the integrity of the Great Lakes. *BioScience* 44: 666~676.

Mills, L. S., M. E. Soulé, and D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43: 219~224.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da

- Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12: 39-45.
- Naeem, S., D. R. Hahn, and G. Schuurman. 2000. Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature* 403: 762-764.
- Noon, B. R., and K. S. McKelvey. 1996. Management of the spotted owl: A case history in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 135-162.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50(1): 53-65.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Primack, R. L. 1998. *Essentials of Conservation Biology*. 2d ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42: 412-422.
- Robinson, S. K., et al. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1 987-1 990.
- Rolston, H. III. 1985. Duties to endangered species. *BioScience* 35: 718-726.
- Simons, T., S. K. Sherrod, M. W. Collopy, and M. A. Jenkins. 1988. Restoring the bald eagle. *American Scientist* 76: 252-260.
- Soulé, M. E. 1985. What is conservation biology? *BioScience* 35: 727-734.
- Soulé, M. E. (ed.). 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Spencer, C. N., B. R. McClelland, and J. A. Stanford. 1991. Shrimp stocking, salmon collapse and eagle displacement. *BioScience* 41: 14-21.
- Terborgh, J. 1989. *Where Have All the Birds Gone?* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the Tropical Rain Forest*. Scientific American Library, W. H. Freeman, New York.
- Tilman, D., and J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1 300-1 302.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- Wilson, E. O. (ed.). 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.

(孙儒泳 译)

第 26 章 经济发展与全球生态学



生态过程是环境政策的关键

人类活动威胁局域生态过程

毒素已经在环境中积累

大气污染在全球尺度上威胁环境

人类生态学是最后的挑战



我们已经把很大面积的地球自然环境设置为自然保护区,并且计划进一步扩展它,以维持其支持物种的能力。但是,在地球其余90%左右的面积中,有多少已经或不久将用作生活空间、食品生产、林业、矿物生

产和捕猎等,而转变为支撑人类的种群?我们自己这个物种的未来将是什么样?地球能不能支撑无限扩展高生活质量的人类种群?人类价值在多大程度上与自然价值是相容的?受管理的生态系统,能不能提供像自然生态系统一样的某些服务功能,或者,自然保护区将与由于人类及其驯化物种统治而完全改变了的环境形成显明的对比?

只要人口持续增长,可持续生物圈就不可能实现,地球不可能再提供新居住地。除了一些潮湿的热带地区,地球上大部分可供人类栖居的地方已住满人,人口的进一步增长将导致更加拥挤,不仅影响人类社会结构,也要破坏环境生命支持系统。

在当今的环境思潮中很容易出现悲观主义,但是也具有乐观主义的丰富空间。许多清洁环境和保护濒危物种的规划,已经获得了不可否认的成绩。在美国,清洁空气行动(1970)、清洁水行动(1972)和濒危物种行动(1973)计划,已经创造了相当规模的环境保护。其他国家也采用了类似法律,国际协议安排了像大气污染、濒危物种贸易和自然产品所有权等广泛的项目,这些成绩不只局限于发达国家。大多数环境问题都有了相当直接的生态和工程的答案,最重要的是,全球公众对环境有了共识。对生态学家的挑战是为发展社会提供意见一致的科学信息,建立政治保证,和告诉决策者有关的环境项目。



生态过程是 环境政策的关键

贯穿本书,我们讨论了包含生物生产和群落与生态系统调节中的种种过程。在前一章,我们已经看到,了解生态过程能够对个别种群和物种保护以及更加一般的生物多样性保护作出贡献。在此我们将讨论生态过程在维持生态系统功能中的作用,这些过程既出现在自然生态系统中,也出现于受管理的生态系统内。

能量利用和物质的不断循环是生态系统功能的两个关键方面。在自然生态系统中,能量的最初来源是日光能;物质循环则通过各种再生过程实现,有些是物理或化学过程,另一些是生物学过程。导致生态系统中某些成分损耗或积累过多的任何不平衡现象,通过生态系统自我维持的动态过程常可得到校正。例如,当死亡生物在系统中积累时,食碎屑生物的数量就上升,并消费过多的碎屑。当植草动物数量很高时,它们耗损食物资源,出生率下降死亡率增加使种群停止增长,并且恢复消费者与资源之间的可持续关系。

这些恢复过程可能是物理性的,但常常更多是生物性的转化过程。从大气组成到许多环境的最基本特征,植物、动物和微生物已经大大改变了地球的各种生态系统条件,并且负责其质量的维持。当自然过程遭到破坏时,生态系统可能不再能够维持其自身。在热带雨林被砍伐掉以后,土壤和河流中变化(见第 8 章)的剧烈程度,是没有其他地方可以比拟的。由此可见,维持可持续的生物圈,要求我们保护好维持生物圈生产力的生态过程。



人类活动威胁 局域生态过程

一切人类活动对于环境都有影响。渔业是一个好的例子,渔业的目的是收获供人类消费的食物资源,然而,当我们简单地使渔业的短期回报达到最大时,受喜爱的鱼类资源减少甚至崩溃,于是我们的关注转到其他不太喜好但是仍然可利用的种群。

我们可以从商业捕鲸史上看到这样的情形,即一个物种接一个物种地被捕猎到接近灭绝。座头鲸,北极

露脊鲸和格雷喙鲸种群在 19 世纪被大批捕杀。到 20 世纪,捕鲸业把注意力转向当时更有利益的蓝鲸,到 20 世纪中期,蓝鲸的商业捕获量降低到无经济利益的水平。然后捕鲸业又转向长须鲸,后者又在 1965~1975 之间猛然下降,于是转向日益无利润的物种,例如抹香鲸,最后是鳕鲸(图 26.1)。在现在的法律下,包括从 1985 年开始的完全终止商业捕鲸,某些鲸种群,例如喙鲸、北极露脊鲸和座头鲸等,其增长率已达到 2% 左右。

其他捕渔业,例如北美西部曾经有大利润的沙丁鱼(*Sardinops*)业,直到现在还没有从过度捕捞的影响恢复过来。这些渔业资源可能已经降低到不可能恢复的水平,整个生态系统已经改变,沙丁鱼不再包括在食物链主要成员之中。有趣的是,加州沙丁鱼业在 20 世纪 50 年代崩溃以后,鳀(*Engraulis*)数量上升,并且成为当今活跃渔业的基础。

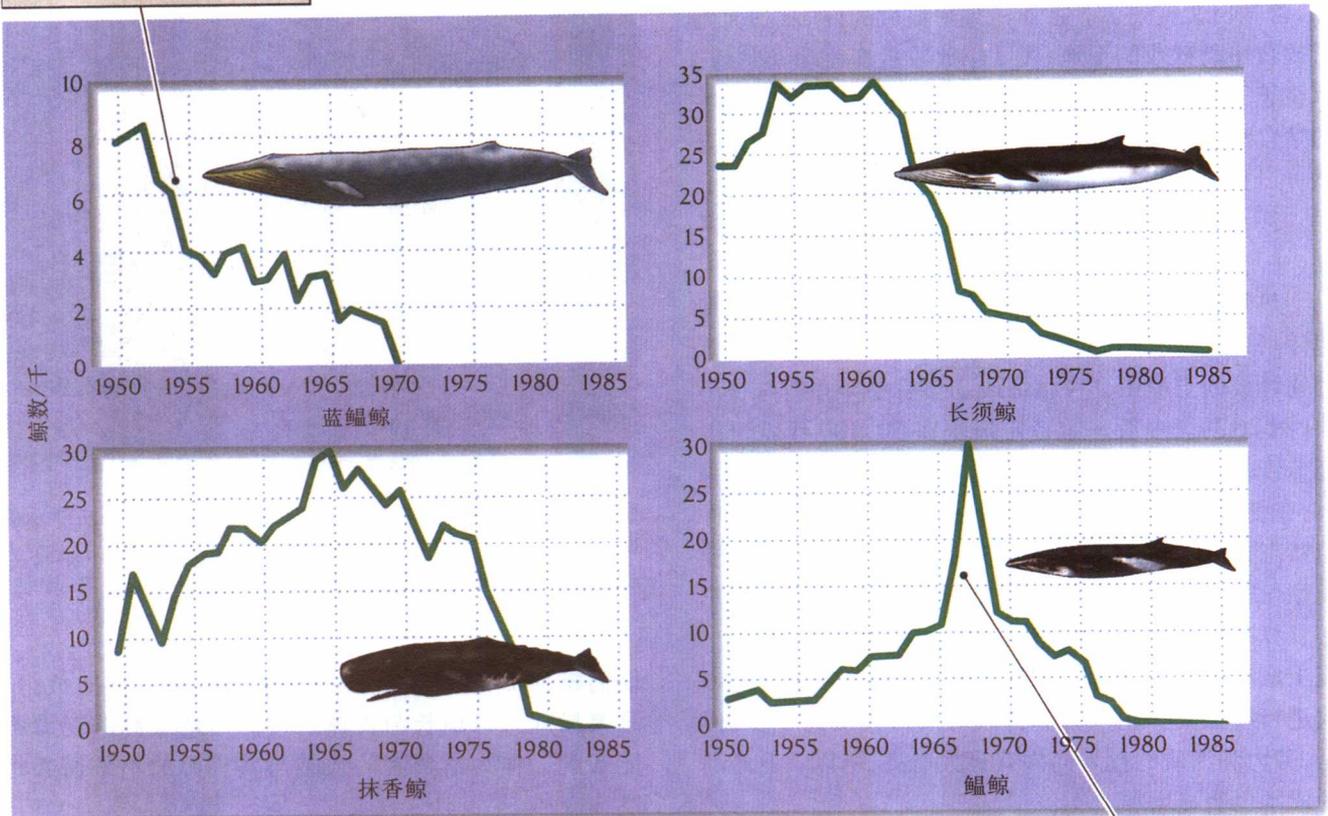
人类活动的后果常常不是直接的,现提供一个比较清楚的示例,为了发展农业或获取木材而开发流域陆地,常常导致长期的水土流失和下游泥沙沉积,这样,沿河边缘的栖息地可能改变,坝后面的水库可能充塞。澳大利亚昆士兰砍伐后的陆地水土流失,导致河流和海岸外大堡礁受损害。我们将在下面叙述威胁生态过程的不同类型,并提供更多的直接和间接实例。

过度利用

捕捞、狩猎、放牧、木柴收集、伐木等类似活动都是经典的消费者与资源之间的相互作用。在大多数自然系统中,这类相互作用是处于稳定状态的,其原因是,当资源变得稀少时,开采利用的效率直线下降,之后消费者种群随之降低,或者寻求其他替代资源,直到消费者及其原有资源再回到平衡状态。消费者的利用效率和资源的反利用能力都是消费者和资源在长期相互作用过程中进化获得的特征(见第 20 章)。

在经济系统中,消费者-资源相互作用也同样能够达到平衡,这是因为,当资源变得稀少时,其价格就上升,对资源的需要下降,人们或者不再用它,或者寻找更加便宜的替代物。然而,人类具有使用工具的本领,其利用自然系统的能力不断增强,并超过了所有部分,所以在可更新资源接近耗竭之前尚未能察觉其稀少状况,因而即使降低了利用率资源也没有能力维持下去。巧妙的技术进步得如此之快,以至于自然难以与之保持相应步伐,因此历史上曾经支撑了人口增长的

过度捕猎使大型鲸数量下降



捕鲸业转向捕猎新的、更加低利润的物种。

图 26.1 由于过度捕猎致使种群缩小,捕鲸业转向新的、更加低利润的物种。20 世纪中叶四种鲸的商业捕获量说明了这种转向〔引自 R. Payne, in W. Jackson (ed.), *Man and the Environment*, 2d ed., W. C. Brown, Dubuque, IA(1973), p. 143〕

许多生态系统,诸如北美的辽阔森林和草原,已经转变为其他用途。

在那些土地肥力已经耗竭的地方,例如非洲的干旱地区和日益增加的其他地方,人口可能已经丧失了支撑他们所需要的资源基础。在那些人群不再移动到其他地方或者转变利用新食物资源的地区,由于饥饿、伴随疾病和社会冲突等,人口控制的前途就可能变成现实。食物短缺现象已经出现在世界上某些地方,在非洲南撒哈拉,过度放牧和木柴收集活动已经使植被所剩无几,难以支撑人和其他生物的生活。在世界其他地方,大量过去肥沃的土地,由于当地土地利用而变成荒地(图 26.2)。

虽然多数热带地区能够支撑集约化农业,特别是具有火山土的山区,但是热带大部分地区的高自然生产力依赖于存在的自然植被(见第 8 章)。因为热带低地古旧的土壤中只含有少量的营养物质,许多热带生态



图 26.2 在世界上许多地方,局部土地利用已经使土地缺乏生产力。图示马达加斯加林地的地面,由于放牧山羊破坏的植被 (Walt Anderson 摄/Visuals Unlimited)

系统的天然肥力,是靠着营养物在活植物与碎屑之间不断的循环而得以维持的,森林的完全砍伐切断了循环,营养物就丧失了。在亚马孙河流域的许多地方,为了放牧牛而砍伐的土地,在3年放牧后变得非常贫瘠,以至于不得不放弃掉。在植被被清除和燃烧掉以后,牛的啃食活动把系统中最后的残留营养物都取走了。当然可以肯定的说,森林将会再生,但是这需要经过几十年,甚至几个世纪,生态系统的天然肥力才能得到恢复。

热带有许多人口通过“移动农业”的方式来维持其生计。移动农业即人们砍伐一小块森林,用火烧使其营养物释放到土壤中,种植2或3年后放弃并新选一小块(图26.3)。一般一个特定斑块在50~100年就可以充分恢复和再次种植,因此,每年只砍伐1%~2%的森林,在任何一个时期大约有2%~6%的森林处于农业种植状态,土地能在这种利用方式下保持持续。这种农业类型仅需要很少的劳力、物质或能量投入,仅需利用热带森林的自然演替过程,但是它只能支撑有限的人口。当土地通过耕作、施肥、灌溉和除草等更加集约化的方式进行种植时,生产力和持续时间可以提高很多,但是,劳力和物质的投入同样有很大增高,所以农业产品的成本也明显增加。

许多热带地区缺乏丰富的矿物资源,那里的人必须依靠农业输出来支付更贵的大宗食品的费用,和输入高生活标准所必需的加工制造商品。因此,土地被清理并种植了那些可以兑换现金的作物,并向世界其他地方输出,如咖啡、糖、香蕉、牛肉等。虽然这类农业在某些土壤上是可以持续的,但在许多热带地区,这意味着环境自然生产力的下降,并排除了可以替代的土地持续利用方式。

缓和这些问题的方法是很多的。其中最有效的,当推限制资源种群的利用量以达到最大持续产量,考虑土地交替地持续利用,增加土地上能够耐受的农业强度,和改善产地和使用地之间的食品分布。这些解决方法大多需要提高价格,持续利用计划要减少短期回报,这些损失必须得到弥补以维持国家的财富。农业强度的提高要求能量、劳力、化肥都有不同比例地增加投入,其中每一种都有其不同的贡献。依赖遗传工程育种以提高食品产量,常常使农业变得更加脆弱,不利于防治病虫害。

提供更大的种群也有人员费用问题。那部分向贫瘠土地输入食物的人群也同样要获得报酬,否则

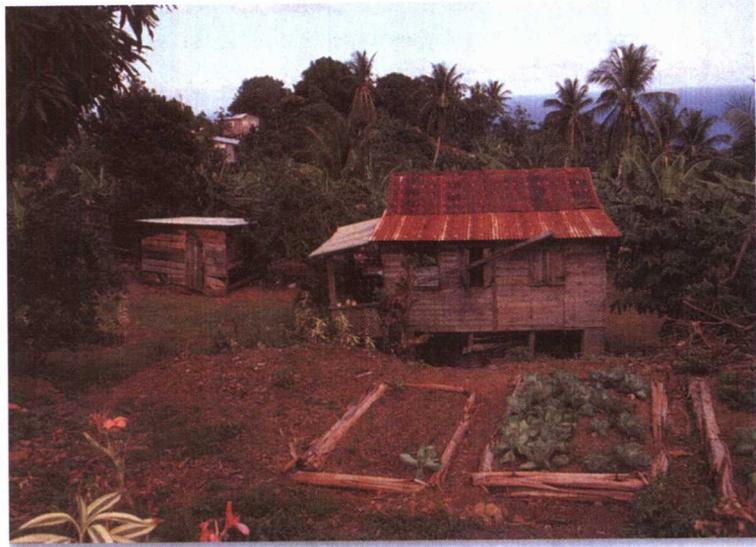


图26.3 移动耕作可能成为一种可持续的利用。图中所示为Dominica一个小农庄式的生活,对于环境没有过分压力,只要人口密度不高,就能提供家庭需要的许多食品(Tom Bean 摄/Corbis)

他们将降低福利状况,并且会影响其他人群的负担。只要局部人口增长与支撑人口的当地资源的能力不能匹配,作为消费者的人类与其资源的不平衡必将继续变坏。

引入外来物种

当人们每到一个地方旅行,总是有意或无意地带外来物种(见第25章)。澳大利亚土著居民(Aborigines)给澳洲带来了澳洲野犬(一种半家化的狗);玻利尼西亚人给夏威夷带来了大家鼠。毫无疑问,大约自500年前欧洲人开始向世界各地殖民以来,由人类驱动的物种全球移动明显增加。据估计,已经有50000个非本地物种引入美国,图26.4中列举了一些例子。这些物种包括可食用的和园艺植物品种及其危害生物;具有商业价值的树木;供食用和劳役的家养动物;常见的庭院动物,特别是鸟类;作为打猎运动对象的兽类;致病生物;人类居住场所和运输工具中的常见种,如蟑螂和蒲公英。物种在各大陆之间这种移动的结果是造成外来物种全球分布的动植物区系,在某些情况下替代当地生物区系,或者造成其大浩劫。美国的濒危物种名录中,整整有40%的物种就是受到非本地物种的竞争、捕食、寄生和啃食的威胁而濒危的。

新西兰是外来物种占优势动植物区系的国家,这是一个极端的例子,其大部分地区由引入的植物和动

(a)



(b)



图 26.4 近 500 年来,从欧洲引入美国的物种数目大约有 50 000 种。(a)珍珠菜(*Lythrum salicaria*)引自欧洲,现已在大量湿地栖息地中成为优势种,图示大草甸国家野生生物保护区中的这类草甸;(b)引入的斑马贝盖住了本地淡水贝的壳[照片(a) Jeff Lepore 摄/Photo Researcher,照片(b) Grant Heilman 摄/Runk/Schoenberger]

物所占据(图 26.5)。当地森林在很早以前就被砍伐掉,并且被北美的松树和澳洲的桉树所替代。欧洲人进来以前,恐鸟(大型、无翼、啃植被和吃果实)已经被当地毛利人捕打完了,现在是绵羊取代了它的位置。乡村的大多数鸟类是早期殖民者为逃避思乡病从欧洲引入的。只有在新西兰南部边缘,潮湿而遥远的海湾海滩还保留有土著森林。新西兰植物区系总共 2 500 种,有 500 种是移植进来的,它们已经构成了现有大多数植

被。这些外来者所以能繁荣,其原因有很多,新西兰大部分自然栖息地都遭受砍伐、种植和放牧,并且很易被习惯于干扰和强度耕作的欧洲杂草种侵入。此外,岛屿生态系统由于其多样性比较低、群落结构简单,仅有少数当地物种具有高效竞争力有比大陆生态系统更容易入侵的倾向。

虽然外来物种可以替代土著植物和动物,但是并非必然会破坏生态系统功能,它们能够起当地土著物种在生态系统中的作用。但是,被引入物种的影响常常是很难预测的,特别是在水生系统,引入食物链高营养级的消费者可能会严重影响生态系统的功能,引起群落基本结构改变。高效的捕食者,例如东非维多利亚湖引入的尼罗尖吻鲈和巴拿马 Gatun 湖引入的孔雀鲈,事实上能够消灭整个食浮游植物营养级的小型鱼类,结果是,浮游动物密度明显增加,藻类被从水体清除,环境的整体生产力下降。一种捕食者,在此情况下就是关键种,由于它在生态系统功能中的关键作用,就可能改变栖息地特征,从一种状态转变为性质上不同的另一种状态。

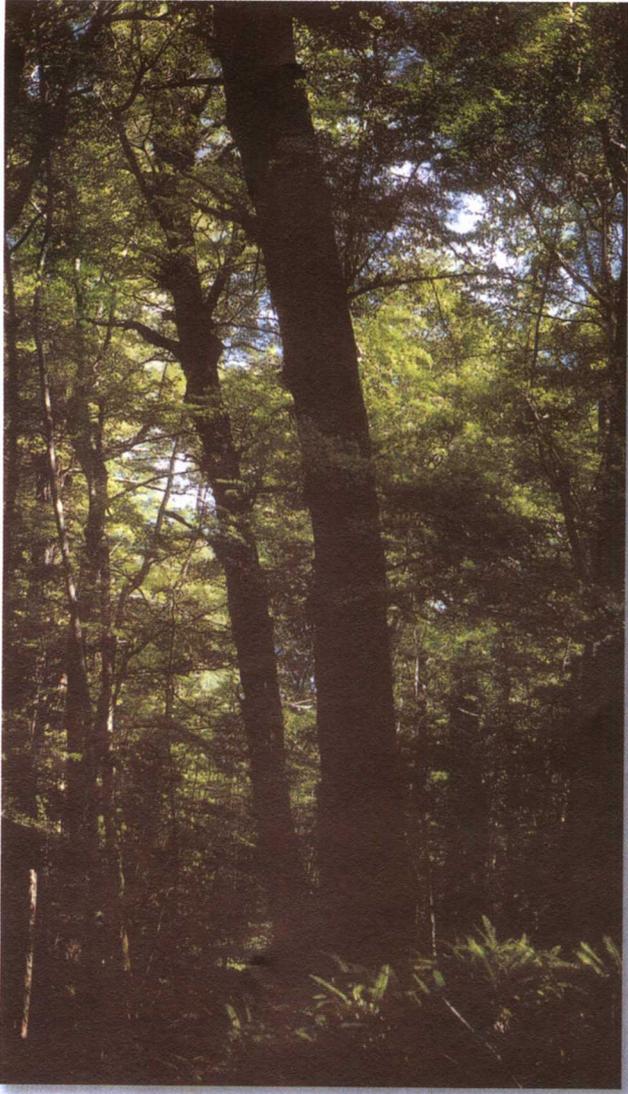
栖息地变化

栖息地基本性质的变化常常导致自然再生和调节过程的倾覆。我们已经看到在土壤贫瘠的热带森林砍伐破坏了维持森林生产力的营养物循环过程,由于暴露在强烈的淋洗作用和阳光之下,也使土壤的物理结构发生巨大变化,土地的生产力猛烈地下降,土壤侵蚀增加十倍,甚至更多。例如在亚马孙河流域,侵蚀率从 1960 年的每年每公顷 6~10t,增加到 1985 年的 18~190t,主要是由于森林砍伐和过度放牧的缘故。

与栖息地变化相关的问题不仅局限于热带森林。在美国草原上耕作破坏了多年生杂草保持土壤的密生簇根。20 世纪 20 年代和 30 年代,美国中部长期干旱,使得用于农业的草原转变成成为吹起土壤的破坏性“尘暴”(图 26.6)。全球农田顶层土壤(土壤剖面营养丰富的上层)总量大约是 6.5×10^{14} t。现在农田的土壤侵蚀大约是每年 10^{11} t,速度比新形成的顶层土壤大约快 5 倍。这样,以目前的速度估计,地球上农田的顶层土壤储存量平均将在 65 年中耗尽,现在肥沃的农业地区将被迫放弃,增加对化学肥料的依赖。有人估计,每年损失于侵蚀的地球顶层土壤超过 1%(图 26.7)。

其他类型的环境同样也出现高速度转变。红树林给许多热带地区的海岸线提供了自然保护,由于木柴、养

(a)



(b)

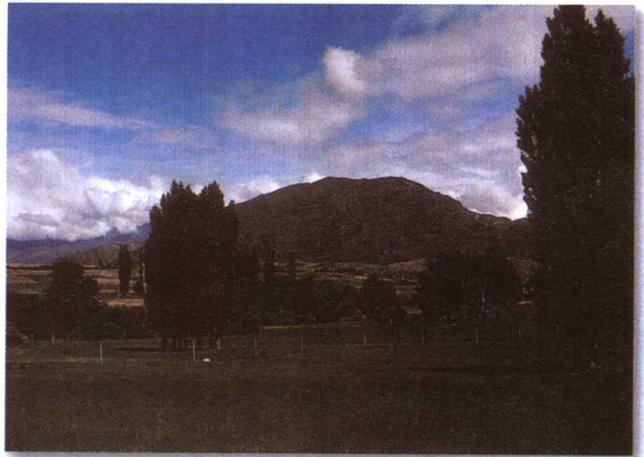


图 26.5 新西兰只剩下很少土著景观。(a)大多数土著森林;(b)已经被欧洲引入动植物为特征的农业景观所取代 (R. E. Ricklefs 摄)

虾和开垦土地而清除红树林的地方, 海岸变得毫无遮蔽, 并遭受飓风推动的洪水。河坝带来的好处是控制洪水、灌溉和发电, 但是也增加了泥沙搬运强度、阻碍鱼类洄游、改变下游水文条件, 还可能改变局域气候。

灌溉

水能使荒漠繁荣。人类自从开始农业活动以来已经应用各种灌溉方案增加土地生产力(图 26.8)。然而直到近期, 大规模灌溉才被应用, 使一些可能已完全不适宜于农业的土地重新利用起来。这样做获得的利益是巨大的, 但是花费也是十分昂贵的, 并且只在多年灌溉以后才显示出来。主要的花费是建设保证灌溉用的河坝、井、沟和防堤的环境后果; 在用井作为灌溉

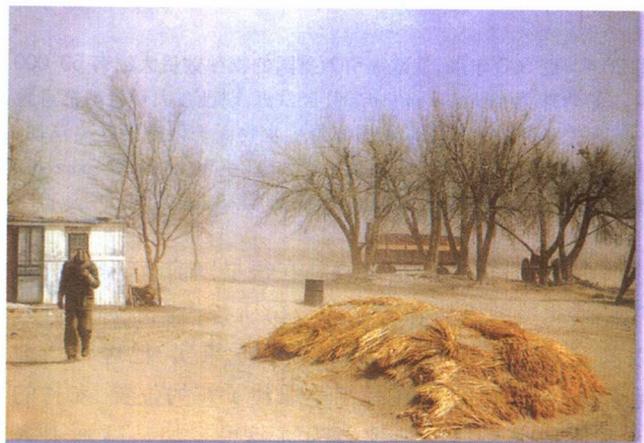


图 26.6 草原的土地耕作造成中西部的“沙尘暴”。图示在 1937 年高尘暴期放弃的中西部农场及其建筑物 (感谢 The U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service)

(a)



(b)



图 26.7 每年几乎有 1% 的地表顶层土壤被侵蚀。土壤侵蚀和冲沟很易在耕作的农田上 (a, Whitman County, Washington) 和过度放牧的牧场 (b, Shelby County, Tennessee) 形成 (Tim McCabe 摄, 感谢 The U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service)

(a)



(b)



图 26.8 灌溉既有利益又有代价。(a) 灌溉可以把荒漠变成有生产力的农田, 例如加州南部 Imperial 山谷进行的沟灌 (b) 但是随着灌溉土壤中盐分的积累也给作物带来危害, 例如科罗拉多州灌溉的紫花苜蓿田 (Tim McCabe 摄, 感谢 The U.S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service)

水源的地方水位下降; 由于农药、化肥和自然有毒元素浓度上升, 地下水质量明显地降低; 灌溉土壤盐分在干旱地区积累; 通过水生生物传播疾病。在大多数情况下, 向作物地分送水的费用, 包括由将来环境问题增加的负担, 大部分是由公众税收和其他补助金支付的。

施肥和富氧化

任何能够增加栖息地生产力的物质, 都可以被认为是肥料。我们在农业土地上施加肥料, 但这些化合物有相当大一部分进入地下水, 并且由此进入河流、湖泊, 最后到达海洋。硝酸盐、磷酸盐和其他无机肥

对河流湖泊如同对农田一样有增加生物生产力的效应 (见第 8 章)。人工施肥的后果是生产过度, 常常叫做富氧化, 可能导致河流或湖泊中物种组成的改变。无机肥料的输入也可能使清洁而贫养的水体变成浑浊的环境, 对于休闲的吸引力下降。营养物输入常常破坏自然水体营养物质利用的季节周期和更新, 导致有机物质积累、细菌分解加速和水体缺氧, 这种情况下, 鱼类窒息死亡, 进一步增加水体中有机物的负荷 (图 26.9)。

直接输入有机废物, 例如污水和饲养场排出之物, 对于水质是一个很大的问题。悬浮和溶解在水中的有机物质, 创造了所谓的生物耗氧量, 意味着水中存在的



图 26.9 输入有机废物会造成水体环境的缺氧条件。图示科罗拉多州科罗拉多泉附近溪流，其中的鱼类由于有机污染造成缺氧全部死亡 (Shane Anderson 摄/Saturdaze)

氧气被细菌分解这些物质所利用尽。有机输入与系统自然生产力没有联系,但其使河流和湖泊长期缺氧,对于多数生物是不适宜的。

北美和欧洲水污染没有受到严格控制以前,大部分河流已经变成完全缺氧的,局域鱼类种群被杀死,另一些鱼种从海洋到上游产卵基地之间的洄游被切断,例如美洲西鲱和鲑鱼。一般,切断有机营养物的来源,或者是分流给能够吸收营养物的大水体,或者是改善污水处理,都能够使这种局面恢复到天然状态。但是解决这些问题的花费,常常高于为渔业、公众健康和休闲长期保护水质的回报。



毒素已经在环境中积累

毒物是干扰动植物正常生理功能以杀死它们的物质。许多毒物是天然存在的,但是人类活动增加了它们在环境中的积累。有毒物质可以分为若干类:酸类、重金属类、有机化合物类,以及最值得注意的辐射。

酸类

人类来源的酸类主要有两类。第一类出现在煤矿区,那里还原的硫化物与煤一起暴露在大气中。硫细菌氧化纯硫和硫醇(还原态)形成硫酸盐,硫酸盐在通过矿区的水流中转化为硫酸,因此叫做酸矿井排水。在某些地方水的酸度很高,使其中完全没有生物(见图

7.15)。

第二类是酸雨问题,其分布比较广泛。煤和石油不是纯碳氢化合物,也含有硫和氮化合物,这些化石燃料是动植物的残留,在它们活着的时候,蛋白质就含有氮和硫,还有别的有机分子。煤和石油在燃烧中还产生二氧化碳和水蒸气,释放氧化氮和二氧化硫到大气中。当这些气体溶于雨滴中时转变为酸,形成酸雨。在工业化很高的地区,雨的 pH 可能下降到 3~4 之间,相当于自然雨水酸度的 100~1 000 倍。

酸雨在某些地区的后果十分严重,例如美国东北部、加拿大和北欧的斯堪的纳维亚,这些区域的河流湖泊是贫养的,因此没有溶解的盐来缓冲酸的输入,所以其 pH 可能降低到 4.0,足以阻碍鱼类和其他生物的生长发育,甚至死亡。酸雨也可能降低土壤的 pH,提高土壤营养物的淋洗率和降水中含有磷化合物,使它们不能为植物根所摄取。酸雨问题的解决主要是技术和生态的:净化发电厂排出水流和汽车尾气,寻找替代化石燃料的能量来源,降低总能量消耗。然而,即使硫和氮的释放量减少了,生态系统在几十年和几百年内可能还不能恢复正常(见图 8.1)。

重金属

汞、砷、铅、铜、镍、锌和其他重金属,即使浓度很低,对大多数生命也是有毒的。它们进入环境的途径是多样的,主要是开矿和炼矿产生的废物(图 26.10),制造过程产生的废物,杀真菌剂(例如,砷酸铅)和燃烧含铅的燃料(虽然在美国已经不再出售,但是含铅汽油在世界广大地区仍然使用着)。重金属的危害是多样的,

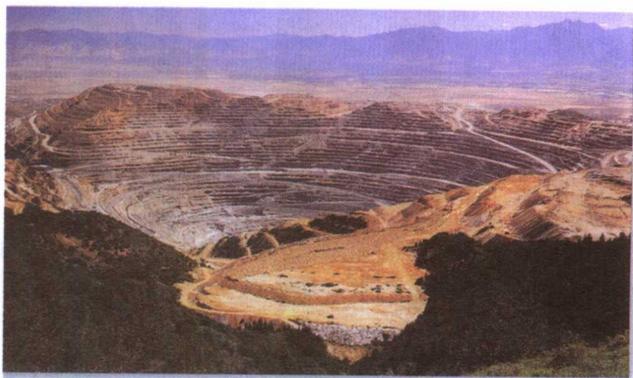


图 26.10 有毒重金属从开矿和炼矿产生的废物释放到环境中。图示犹他州 Bingham 露天开采的铜矿,其废弃物含有高浓度重金属,阻碍了植物的再定居和自然植被的再发育 (Gene Ahrens 摄/Bruce Coleman)

但是都包括对于脊椎动物神经功能的干扰。

许多有毒重金属,包括从冶炼厂释放到大气中的铜和镍颗粒,最后都积累在土壤中。在温带无污染的土壤中,铜的平均质量分数大约是 3×10^{-5} 。当质量分数超过 10^{-4} ,对苔藓、地衣和大型真菌有广泛影响;超过 10^{-3} ,蚯蚓的密度大为下降,大多数维管束植物不能忍受 0.005(0.5%)以上的铜含量。当真菌死亡后,土壤中有有机物质的分解和有机氮的硝化过程降低。瑞典的一项研究报道,当土壤的铜水平达到 2×10^{-3} 时,真菌种群下降到自然水平的 20%~30%。

从金属冶炼厂向外扩展 10~20 km,重金属的质量分数大约可以达到 0.001 以上。高烟囱扩散废弃物面积广,浓度较低,能够减轻其影响,但是最终解决问题要求金属生产技术改变,减少有毒的副产品。

有机化合物

某些有机化合物作为农业杀虫剂使用,例如尼古丁和拟除虫菊酯,但是大多数有机杀虫剂是实验室合成的致死性更强的混合物,对于这些混合物,害虫从未接触过,因此也没有机会进化出抵抗力。这些混合物包括有机汞制剂(例如甲基水银),氯化烃(DDT,林丹,氯丹,狄氏剂),有机磷化合物(对硫磷、马拉硫磷),氨基甲酸酯杀虫剂和三嗪除草剂。这些化合物在农业和害虫管理上起作用,但在生态系统的其他部分中有许多积累,对植物和野生动物种群产生广泛影响。近代杀虫剂及其散发系统是依照利用效率高和对环境影响最小而设计的,不幸的是,这种进步被其广泛扩散和更多地使用于所有农业类型而抵消了。因为昆虫和其他有害生物对于杀虫剂可能进化出抵抗力,所以杀虫剂的利益常常是短命的,为了达到连续效果,其用量必然会提高(见第 9 章)。我们可以通过生态学研究估计自然系统对这些污染物的脆弱性,规定安全应用方法,最为重要的是,找出人类与农业害虫进行化学战争的合适替代物。某些微生物,有一些是为了特定生物化学特性而用遗传工程方法培育出来的,能够代谢杀虫剂和其他有毒化合物并产生无毒的副产品。这种途径使用了生物动因来清洁环境和帮助恢复栖息地,称为生物除污(bioremediation)。

有机化合物引起的有毒环境污染的另一种类型是油泄漏。原油是碳氢化合物的复杂混合物,含有大于 1%的氮和 5%的硫。油污染的重要来源是生产油的地区,少量来源是输油管的破裂,世界上有近 1×10^5 km

的输油管。最常见的是海洋油污染,由于海底钻探和油船遭难引起(图 26.11),这种方式损失油的总量达到每年 $3 \times 10^6 \sim 6 \times 10^6$ t,大约相当于全球产量的 0.1%~0.2%。石油通过覆盖生物体表而杀死它们,因为碳氢化合物是有机溶剂能破坏生物膜。油平滑的表面通过轻油部分的蒸发而扩散开来,其余部分在水中乳化,或被风化或被微生物分解。但是某些敏感的生态系统,例如珊瑚礁,其恢复可能要几十年。

辐射

辐射来源于广泛的能量强度谱,从一般无害的短波无线电和红外辐射,到有害的更短波长的紫外辐射,以及到能量非常高的宇宙射线和由于原子核分裂(放射性蜕变)释放的亚原子粒子。辐射的自然源构成了不

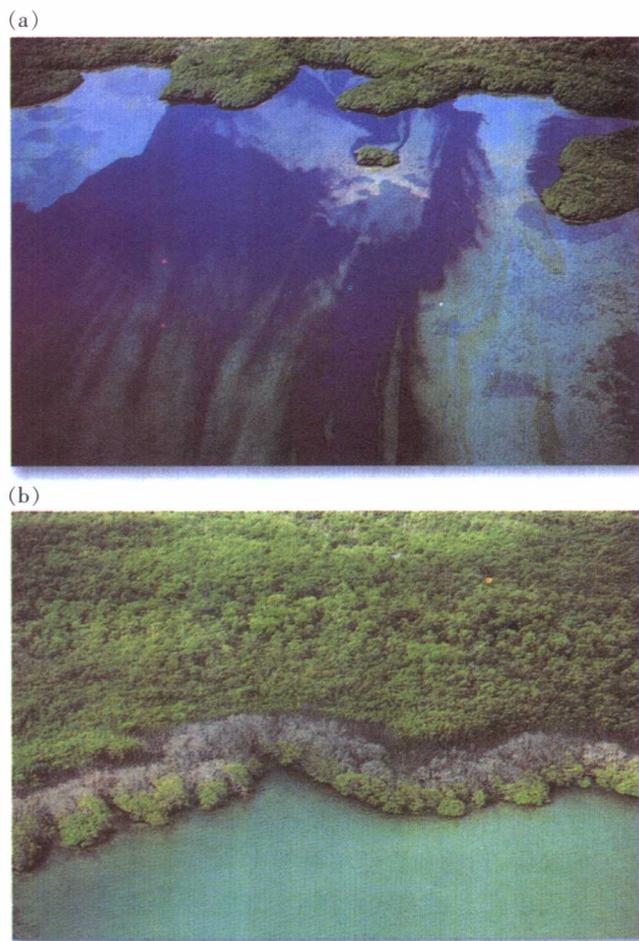


图 26.11 油泄漏最常发生于海洋。(a) 遭难的油船到达巴拿马的加拉比海岸;(b) 被泄漏的油杀死的红树林的边缘 (Carl C. Hansen 摄,感谢 The Smithsonian Tropical Research Institute)

可逃脱的本底水平,在某些情况下,天然放射性物质,例如存在于花岗岩岩床地区土壤中的氡气,浓度可能变高,对公众健康构成危害,然而,这种危害与核电厂事故产生的严重辐射危害相比影响较小。例如,1979年宾州 Three Mile Island 和 1986 年乌克兰 Chernobyl 核电站和核战争产生的废弃物。从栖息地暴露于辐射源的实验结果,可以清楚地看到强度辐射对生命的影响。

由于超级强权拆除了核武库和国家注意力转变到经济、社会和环境问题,核战争的可能性日益减少。由于和平利用原子能仍然产生放射性废物,并增加了使人畏缩的处理问题,辐射剂量依产生的废物而不同,并且还没有降低到数千年甚至几百万年无害的水平——这远远超出了废物罐的寿命,且不说照料废物的机构是否可信的问题。废物处理问题的最后解决可能要限制核电的利用。



大气污染在全球尺度上威胁环境

由于大气和海洋的环流,某些类型的污染具有全球后果:其影响远超出污染源本身。这些环境变化中最令人不安的是上层大气臭氧层的破坏,以及二氧化碳和其他温室气体的增加。

臭氧层和紫外辐射

臭氧(O_3)是氧的分子形式,是高活性的氧化剂,化学上能够氧化有机分子和破坏其固有的功能,因此,甚至很小浓度的臭氧对于动植物都是有毒的。接近地球表面,臭氧是由分子氧(O_2)在有二氧化氮(NO_2)和太阳光条件下氧化产生的。因为 NO_2 是汽油燃烧的产物,所以受排放烟雾污染的城市,特别是太阳光强烈的地方,臭氧达到很高水平。例如洛杉矶在实施污染控制措施以前,其烟雾是著名的,地面大气的臭氧的体积分数有时达到 5×10^{-7} ,这可能是正常水平的 20~50 倍,对于人的健康、作物和自然植被有害。

臭氧也在上层大气中产生,但是,臭氧在那里是有好处的,它吸收短波太阳辐射(特别是 200~300 nm 范围)(见第 2 章),形成了保护地球表面免受紫外辐射的保护层。不幸的是,某些物质引起臭氧层的破坏,其中包括氯原子,上层大气中氯的水平由于向大气释放含

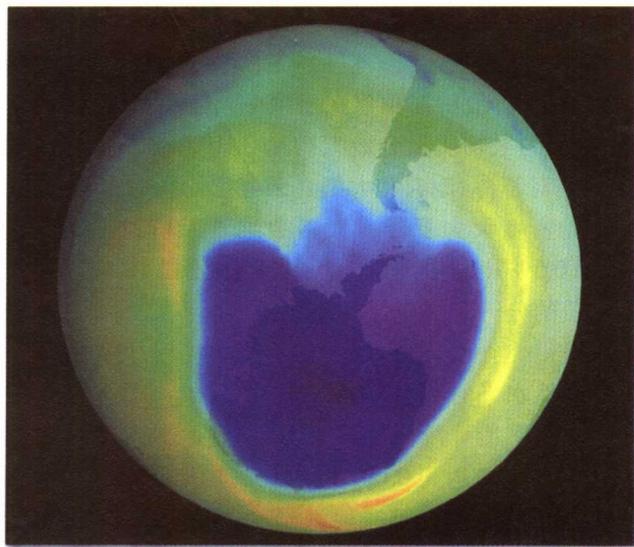


图 26.12 臭氧空洞是臭氧浓度下降 50% 或更多的地区。这个人造彩色卫星相片摄于 1999 年 10 月 3 日,表明南极上空已经发育出大的臭氧空洞(感谢 NASA)

氯氟烃(CFCs)的废气而上升。氯氟烃被用作喷雾器中推进剂和空调、冰箱中制冷剂。同温层臭氧降低 50% 或更多,即所谓的臭氧空洞,已经在两个半球的高纬度地区观察到了(图 26.12)。

因为 DNA 也吸收 280~320 nm 波长的紫外辐射,吸收的能量危害 DNA 分子,所以地球表面紫外辐射的提高将使皮肤癌病例上升。更加值得关心的是紫外辐射危害植物的光合作用器,并且可能导致初级生产力下降,即整个生态系统食物链的基础下降。这种下降已经在南极周围海洋中发现,其威胁极大,以致国际社会通过维也纳臭氧层保护协定(1985)和蒙特利尔协议(1987),同意在 20 世纪末停止使用 CFCs,欧洲社会则在 1997 年已经开始。即使如此,要看到其结果还是为时过早,但是我们可以预期,这个行动将使我们已经制造的危害逆转,或许在一个世纪之内可使大气臭氧回到自然平衡水平。

二氧化碳和温室效应

大气中含有天然的二氧化碳(CO_2)。没有 CO_2 地球将变得非常冷,因为地球表面被吸收的大部分太阳光将再辐射到寒冷空间深处。众所周知, CO_2 形成地表上层的隔热覆盖,它允许从太阳发出的短波紫外线和可见光通过,但是阻止长波红外辐射的热散失(见第 2 章),温室玻璃也有同样原理,所以大气中 CO_2 的功能

就叫做温室效应。

在遥远的过去,大气中 CO_2 的浓度远远超过近代人类所经历的水平,地球的平均温度也相应高得多(见第 7 章)。随着在 5 000 万到 1 亿年前大气 CO_2 含量的下降,地球逐渐变冷,导致过去百万年冰河期的温带和北方气候带扩大。我们面临的全球变暖不是地球从来没有如此温暖,而是气候变化如此之快,不仅是人,就连生态系统也没有能力维持持续发展。

在 1850 年以前大气中 CO_2 的体积分数是 2.8×10^{-4} (0.028%)。近 150 年来,人类为生产能量而增加木柴、煤、油和气的燃烧,使 CO_2 的体积分数超过 3.5×10^{-4} (图 26.13),其中一半是近 30 年升高的,并且升高率看来还在增加。大气化学的这种变化已经引起对地球气候变暖的恐惧。现在估计,21 世纪中全球平均温度将上升 $2 \sim 6^\circ\text{C}$ 。

大气 CO_2 水平代表了 CO_2 输入和输出过程之间的一种平衡。在工业革命以前,陆地生物的呼吸向大气输入的 CO_2 (大约是每年 $1.2 \times 10^{11} \text{t}$) 被陆地植被总初级生产量所平衡,大气中总量维持均衡。人类通过燃烧化石燃料以及砍伐和燃烧森林向大气输入 CO_2 , 现在,森林砍伐每年向大气输入大约 $2 \times 10^9 \text{t}$, 燃烧化石燃料输入 $5 \times 10^9 \text{t}$ 碳。这样,人类活动向大气输入碳流大约增加 6% 或者更多,或者更少,看引用谁的数据而定。

大气与海洋之间有 CO_2 的交换,海洋中过多的碳以碳酸钙形成沉淀(见图 7.7)。有人估计,现在海洋吸收的碳量比其向大气的散发量多大约 $2.4 \times 10^9 \text{t}$ 。尽管

事实上海洋是净 CO_2 汇,其吸收碳的量仅是人类向大气输入量的一半,还有部分容量可能已经被用于抵消陆地系统的 CO_2 超额生产量。不论怎样计算,都表明大气中 CO_2 浓度正迅速上升。

由温室效应引起的更加温暖的温度,将对生产力具有混合的影响。在正效应方面,温暖气候延长了生长季节和加速了代谢过程,因而使潮湿环境的生产量增加。因为植物的光合作用需要 CO_2 , 这种影响可能通过更高的大气 CO_2 浓度而加强。平衡这种好处的是在干旱环境中干旱胁迫上升,可能减少农业生产量和加速放牧地和作物地由于过度利用而转变为荒地的速度。其他可能出现的问题是海平面上升引起沿海居民区的洪水,而洪水是由于极地冰帽融化和温度升高使海水扩张所致。



人类生态学 是最后的挑战

世界人口增长保持在大约每年 2%。人口最高增长率出现在一些最贫困的国家。即使人口增长在今日停止,复杂的问题依然存在。现在,人类消耗资源的速率超过生物圈再生新资源的速率,排出的废物之多,以致地球上大部分地区环境质量受破坏的速度惊人。如果我们要给未来子孙留下可栖居的世界,我们的首要任务是与生物圈其余部分达到可持续的相互关系。这就需

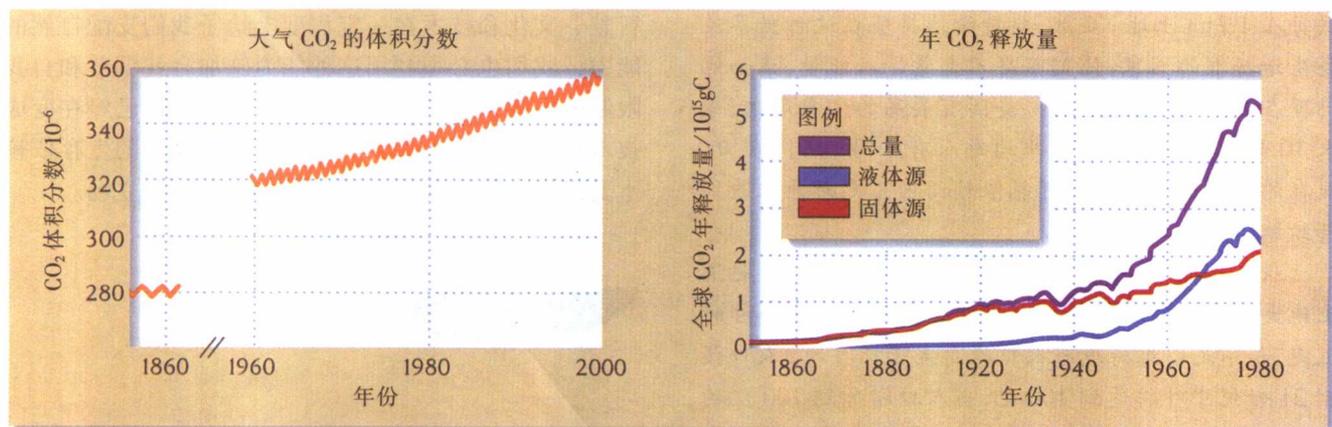
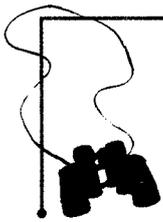


图 26.13 近 150 年来大气 CO_2 的体积分数上升了大约 25%。从 1860 年以后,大气 CO_2 浓度和燃烧固体(煤)和液体(油)化石燃料产生的全球 CO_2 排放量都增加了。从 20 世纪 50 年代后期开始,距化石燃料燃烧密集地区很远的夏威夷 Mauna Loa 实验室进行了 CO_2 浓度的精确测定 [数据引自 A. M. Solomon, J. R. Trabalka, D. E. Reichle, and C. M. Masters, in *Atmosphere Carbon Dioxide and Global Carbon Dioxide Cycle*, U.S. Department of Energy, Washington, D. C. (1985), pp.1~13 and 63~80]

要人口停止增长,发展可持续的能量来源,提供营养物质和其他物质的再生条件和恢复已经破坏的栖息地。



生态学家在野外

评估地球的人类容纳量

许多年来,人们试图了解地球能够支撑多少人口。持续人口的估计量是不同的,从6亿,大约是现有人口的1/10,到几百亿。这些估计值的不同,决定于限制人口数量的某些关键假定和个人富裕水平。富裕水平的含义不仅包括物质,例如住房、电视、休闲旅行和生活质量的其他量度,而且还包括生产和分发人类最基本需要食品的花费。在美国,每消费1千卡食物能量,就要耗费10千卡化石燃料的能量,用于化肥、农业机械、包装和能够成为餐桌上食品的运输。地球人口容纳量的多数估计值,没有包括化石燃料的作用,化石燃料是高环境消费的不可更新资源。因此,为了可持续发展,人类的能量需求必须使用风能、太阳能、水力发电和由作物生产的乙醇等可更新资源。

英属哥伦比亚大学的策划健康与可持续发展社会的特遣队成员 Mathis Wackernagel 根据可持续能源乙醇提出了生态足迹(ecological footprint)的概念。他根据每公顷肥沃农田可以生产多少乙醇的一般假设进行估计,例如对于荷兰居民,每个人需要5.3ha肥沃土地以供其能量需求。荷兰有1600万人口,其面积只能提供每人1.7ha土地。显然,要持续维持现在这种世界最高生活标准的国家,他们不得不大量输入能量,正如他们现在输入化石燃料一样。美国有最高的生态足迹,每人10.3ha。因此,即使是平均每人有6.7ha肥沃农田,现在的人口数量还是不可能依赖国内可更新资源达到持续维持。

从全球而言,地球现在人口是60亿,现有的肥沃土地大约平均每人为1.7ha。很明显,按Wackernagel的假定,是不足以维持现有人口的高生活标准的。人口预测21世纪中叶将达到100亿,当人口增加到100亿的时候将会发生什么呢?随着化石燃料来源的枯竭,或者新技术跟不上人口增加的步伐,平均生活会下降吗?康奈尔大学的David Pimentel估计,以现在美国人满意的生活标准,可以维持20亿人口,而斯坦福大学生态学家Paul Ehrlich的估计值低得多。按许多生态学

家的意见,较大的人口数量,现在的60亿,只能以较低的平均生活标准才得以维持。

在许多方面,人类已经超出了一般生态限制和生态更新的机制了。我们开发煤、石油、天然气等不可更新能源的能力,已经暂时排除了食物-能量对于人口增长的传统限制。大多数人口已经不再由其所占据的土地支撑,我们努力争取新土地和资源的技术和生态能力已经把密度依赖的种群反馈机制很好地推到未来了。

然而,我们现在的进程导向一个可预测的方向。它不是令人向往的:能量和物质日益增加,但食物短缺;许多人生活在贫困和疾病之中;环境严重污染;逐步升高的社会和政治冲突。正如每个物种所出现的一样,这些种群调节机制将不可避免地对人类种群发生作用。

未来不需要成为这样(图26.14)。我们在什么地方逃脱了自然限制,我们就必须用我们自身的限制去替代。我们产生了生态系统不能更新的废弃物,我们就必须寻找其他途径使其循环再生。能量消耗必须按比例减少,生产必须建立在使用可更新能源的基础上,例如太阳能、风能和把生物量转化为液体燃料。要达到这些目的,就要求有社会、经济和政治界的共识。这种共识的基础是公众具有对于人类生活质量全球性破坏的觉悟,并且要教育公众,自我维持系统所必需的基础是生态学基本原理。

首先,人类有机会采取新态度处理与自然的相互关系,我们是自然的一部分,我们离不开自然。我们的智慧、文化和技术在一定程度上给予我们支配自然的能力,我们也必须利用这种能力施加自我调节和自我限制的影响,这是对我们最大的挑战。我们已经在变成技术物种中获得了著名的成就。现在我们的生存依赖于变成生态物种和在自然经济中采取正确立场。

总结

1. 人类生存的关键是与生物圈发展可持续的相互作用。这就需要控制人口增长、提高对于可更新能源的利用和总废弃物的再循环。
2. 维持可持续生物圈意味着我们必须保护好负责形成生产力的生态过程。

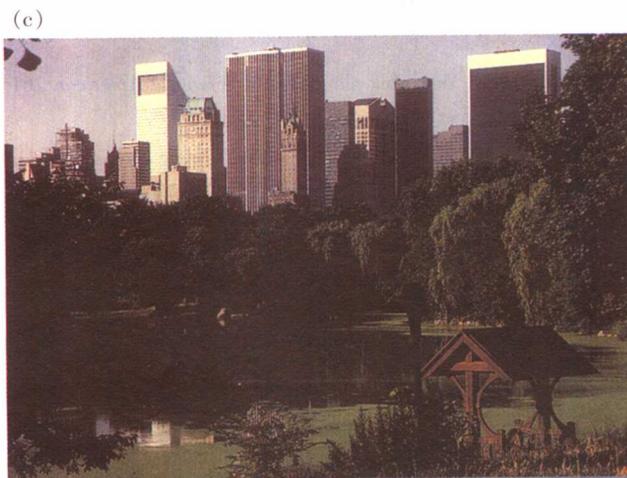


图 26.14 保护自然的努力能够帮助我们在自然经济中占有固有地位。(a)维持良好和有生产力的农业土地；(b)计划良好的企业公园；(c)有丰富自然景色和有吸引力的城市 [照片(a) Ron Nichols 摄，感谢 the U. S. Department of Agriculture, Soil Conservation Service 提供；照片(b)Macduff Everton 摄/Corbis；照片(c)Sotograph 摄/The Stock Market]

3. 对于自然过程的主要局域威胁是资源过度利用、外来物种引入、栖息地转变、灌溉、有机废物的增加(富养化)和有毒物质的产生。

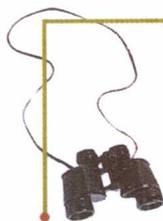
4. 在全球尺度上,各种大气污染,特别是氯氟烃,已使上层大气的臭氧(O₃)浓度下降,致使更多的紫外辐射到达地球表面。

5. 化石燃料的燃烧使大气 CO₂ 浓度上升,地球的平均温度有升高 2~6℃ 的危险,这对生态系统和农业有广泛的潜在影响。此外,由于两极冰帽的融化和温暖海水的膨胀,海平面将随之上升。

6. 环境危机的解决将需要有推进持续发展的新能力和自我限制的新态度。

生态学实践

检验你的知识



臭氧减少的影响

大气臭氧出现在两个高度。“坏臭氧”是对流层中城市烟雾的成分,接近地球表面,其很高的反应性和氧化力可以危害动植物组织。“好臭氧”出现在同温层,高度大约是 25 km,它吸收紫外(UV)辐射的能力保护了地球表面的生物,使 DNA 和其他生物分子免受辐射危害。全球尺度上“好臭氧”的总量正在下降,而城市中“坏臭氧”浓度不断增加。臭氧浓度以 Dobson 单位(DU)测度,同温层臭氧平均浓度大约是 300 DU,但是其全球范围的变化从 100~500 DU。最低浓度出现在两极,特别是南极大陆上空,这种低浓度就叫做臭氧空洞,南极臭氧空洞的大小随季节变化,最大值出现在 9 月和 10 月。因为最近几十年来臭氧空洞扩大,它引起许多科学家的极大关注。

2000 年 9 月 NASA 仪器测定,南极臭氧空洞记录到的空洞最大面积是美国面积的 3 倍。这个在 2000 年 9 月 3 日测定的空洞面积,大约是 $2.83 \times 10^7 \text{ km}^2$,比 1998 年 9 月测定的空洞面积大约多 $1.1 \times 10^6 \text{ km}^2$ 。因为现在测定的同温层“好臭氧”浓度,接近从第一次测定开始以来的最低值,所以人们认为,地球表面紫外辐射水平接近空前的最大值(特别是出现在 280~315 nm 波长的有效型 UV-B)。实际上,臭氧的体积分数每下降 1%,地球表面紫外辐射就增加 2%。

对于臭氧损耗的影响,研究最多的是南极的水生生物。但是,当 1997 年臭氧空洞扩大,暴露了南美最南

端火地岛(55°S)时,Rousseaux *et al.* (1999)研究了UV-B对植物 *Gunnera magellanica* 的影响,他们发现,即使经常有云遮盖,受损耗同温层的臭氧空洞引起地面UV辐射强度增加,对于DNA危害的增加也很大。

检验你的知识

1. 用什么量度标准可以表示对流层臭氧水平的降低? 对于同温层臭氧水平的影响,我们可以做些什么?
2. 从表 26.1 Rousseaux *et al.* (1999) 的数据看,到2050年臭氧水平低于250 DU的日数是多少? 从表 26.2 来看,在UV剂量是 $1\,000\text{ J}\cdot\text{m}^{-2}$ 时,DNA损害的量是多少?

网上
更多

3. 登陆 <http://www.whfreeman.com/ricklefs> 的 Practicing Ecology, 看 Environmental Protection Agency's Web 的紫外线监测计划。跟踪“Access Data”和“Graphs and Reports”, 获得加利福尼亚 Riverside 和阿拉斯加 Denali 国家公园 1998 年每日的UV曲线图。这两个地方8月中UV线最大值是多少? 如果我们认为表 26.2 的数据是植物普遍适用的(这个假定有什么错误?), 这两个地方DNA损害的期望差别是什么?

表 26.1 阿根廷 Tierra del Fuego 国家公园春季 (9月-10月)测定的臭氧损耗变化

年份	臭氧低于 250 DU 的日数
1983	2
1984	8
1985	3
1986	2
1987	2
1988	5
1989	4
1990	6
1991	15
1992	5
1994	16
1996	7
1997	19
1998	7

臭氧损耗由 NASA 卫星测定,用每年臭氧浓度低于 250 DU 日数表示,1993 和 1995 年缺少数据数据引自 Rousseaux *et al.* (1999),有更改。

表 26.2 UV 剂量与 *Gunnera magellanica* 叶的 DNA 危害单位的关系

UV / $\text{J}\cdot\text{m}^{-2}$	DNA 危害单位
300	0.018
380	0.025
400	0.028
500	0.030
550	0.025
625	0.031
700	0.035
750	0.043

DNA 危害的测度用环丁烷嘧啶二聚物的形成;方法和更改后数据来自 Rousseaux *et al.* (1999)。



推荐读物

- Arrow, K., *et al.* 1995. Economic growth, carrying capacity, and the environment. *Science* 268: 520~521.
- Ausubel, J. H. 1991. A second look at the impacts of climate change. *American Scientist* 79: 210~211.
- Bongaarts, J. 1994. Can the growing human population feed itself? *Scientific American* 270: 36~42.
- Bongaarts, J. 1994. Population policy options in the developing world. *Science* 263: 771~776.
- Browder, J. O. 1992. The limits of extractivism. *BioScience* 42: 174~182.
- Clark, W. C. 1989. Managing planet earth. *Scientific American* 261: 46~64. (See also other articles in this issue.)
- Cohen, A. N., and J. T. Carlton. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 279 (23 January): 555~557.
- Daily, G. C., and P. R. Ehrlich. 1992. Population, sustainability, and Earth's carrying capacity. *BioScience* 42: 761~771.
- Davis, G. R. 1990. Energy for planet earth. *Scientific American* 263: 54~62.
- Goldemberg, J. 1995. Energy needs in developing countries and sustainability. *Science* 269: 1 058~1 059.
- Graedel, T. E., and P. J. Crutzen. 1995. *Atmosphere, Climate, and Change*. Scientific American Library, W. H. Freeman, New York.
- Graham, R. L., M. G. Tumer, and V. H. Dale. 1990. How increasing CO₂ and climate change affect forests. *BioScience* 40: 575~587.
- Hecht, S. B. 1993. The logic of livestock and deforestation in Amazonia. *BioScience* 43: 687~695.
- Houghton, R. A., D. L. Skole, C. A. Nobre, J. L. Hackler, K. T. Lawrence, and W. H. Chomentowski. 2000. Annual fluxes of

- carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403(20 January): 301~304.
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1 547~1 551.
- Katzman, M. T., and W. G. Cale, Jr. 1990. Tropical forest preservation using economic incentives. *BioScience* 40: 827~832.
- Pimentel, D., *et al.* 1987. World agriculture and soil erosion. *BioScience* 37: 277~283.
- Pimentel, D., *et al.* 1991. Environmental and economic effects of reducing pesticide use. *BioScience* 41: 402~409.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50(1): 53~65.
- Rasmussen, P. E., K. W. T. Goulding, J. R. Brown, P. R. Grace, H. H. Janzen, and M. Körschens. 1998. Long-term agroecosystem experiments: Assessing agricultural sustainability and global change. *Science* 282 (30 October): 893~896.
- Repetto, R. 1990. Deforestation in the Tropics. *Scientific American* 262: 36~42.
- Ricklefs, R. E., Z. Naveh, and R. E. Tumer. 1984. Conservation of ecological processes. *The Environmentalist* 4 (Suppl. 8): 1~16.
- Rousseaux, M. C., *et al.* 1990. Ozone depletion and UVB radiation: Impact on plant DNA damage in southern South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 15 310~15 315.
- Rowland, F. S. 1989. Chlorofluorocarbons and the depletion of stratospheric ozone. *American Scientist* 77: 36~45.
- Schneider, S. H. 1989. The greenhouse effect: Science and policy. *Science* 243: 771~782.
- Stoddard, J. L., D. S. Jeffries, A. Lükewille, *et al.* 1999. Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature* 401(7 October): 575~578.
- Tibbetts, J. 1996. Farming and fishing in the wake of El Niño. *BioScience* 46: 566~569.
- Vitousek, P. M., P. R. Ehrlich, A. H. Ehrlich, and P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36: 368~373.

(孙儒泳 译)

图表致谢

The staff at J. B. Woolsey is to be thanked for their artistic talents and beautiful work on the line illustrations.

I am grateful to the following individuals and institutions for providing many of the fine photographs used in this book: The American Museum of Natural History, Scott Bauer, F. Bennet, Rudy Boonstra, Otis Brown, Alfred Brousseau, J. Burgett, Ron Burton, Mark Carle, Walter Carson, Jack K. Clark, Dale H. Clayton, The Cornell Laboratory of Ornithology, The Cornell University Integrated Pest Management Program, Paul Dayton, Natalia Demong, Jim Ehleringer, Thomas Eisner, Robert Evans, Ola Fincke, Michael M. Follo, Larry Jon Friesen, Elsa Marie Friis, Z. Glowacinski, Marcos Guerra, Antonio Guillen, D. Habek, Eric Hanauer, Carl C. Hansen, W. H. Haseler, L. Higley, Norman Hodgkin, Hudson's Bay Company Archives, C. B. Huffaker, Terry P. Hughes, Rick Karban, Uwe Kils, J. Kimmel, Jonathan B. Losos, Bob Marquis, Michele McCauley, Andy McGregor, D. W. Miller, C. H. Muller, Gary Munkvold, National Aeronautics and Space Administration, National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), National Undersea Research Program, David Pimentel, David W. Schindler, Anthony R. E. Sinclair, Thomas R. Sinclair, Barry Sinervo, Thomas B. Smith, Smithsonian Tropical Research Institute, Soil Conservation Service, Wayne P. Sousa, Douglas G. Sprugel, R. B. Suter, David Tilman, The U. S. Department of Agriculture, The U. S. Forest Service, The University of California Digital Library Project, The University of California

Statewide Integrated Pest Management Program, C. Van Dover, Eduardo Venticinque, Chris Whelan, Lon Wilkens, Gerald S. Wilkinson, and Truman P. Young.

The chapter-opening images were provided by the following photographers: Chapter 1, Luiz C. Marigo/Peter Arnold; Chapter 2, Bruce Sidell, University of Maine; Chapter 3, Francois Gohier/Photo Researchers; Chapter 4, John Barr/Gamma Liaison; Chapter 5, Alan & Linda Detrick/Photo Researchers; Chapter 6, R. E. Ricklefs; Chapter 7, Tom & Pat Leeson/Photo Researchers; Chapter 8, Will McIntyre/Photo Researchers; Chapter 9, Tom Bean/DRK Photo; Chapter 10, Michel RoggoBios/Peter Arnold; Chapter 11, Simon D. Pollard/Photo Researchers; Chapter 12, John R. MacGregor/Peter Arnold; Chapter 13, E. R. Degginger/Photo Researchers; Chapter 14, Rainer Grosskopf/Tony Stone; Chapter 15, Ernst Haas/Tony Stone; Chapter 16, Tui de Ray/Bruce Coleman; Chapter 17, D. Habeck and F. Bennet, University of Florida; Chapter 18, Tom Brakefield/DRK Photo; Chapter 19, Stuart Westmorland/Photo Researchers; Chapter 20, Andy Rouse/DRK Photo; Chapter 21, Tom Bean/DRK Photo; Chapter 22, R. E. Ricklefs; Chapter 23, Joshua Singer; Chapter 24, John Cancalosi/DRK Photo; Chapter 25, Holt Confer/DRK Photo; and Chapter 26, William Campbell/Peter Arnold. The photograph of the horse-chestnut leaf used as an icon at the beginning of each chapter was contributed by Grant Heilman/Runk/Schoenberger.

术语表

A

氨化作用(ammonification) 蛋白质和氨基酸的代谢分解,氨作为一种排泄的副产品。

澳大利亚区(Australian region) 大致相当于澳大利亚、新几内亚和临近岛屿的生物地理区。

B

斑块(patch) 具有一个种群持续生存所必需的资源 and 条件的一块栖息地范围。

半透性的(semipermeable) 指膜,它阻止某些分子通过,通常是大分子,而允许其他比较小的分子通过。

饱和点(saturation point) 对初级生产而言,使光合作用达到其最大速率的光总量。

北方的(boreal) 常常指分布在加拿大、北欧和亚洲的针叶林地区。

北方针叶林带(泰加林)(taiga) 与北极带接壤的一种潮湿针叶森林,以杉和冷杉占优势。

贝茨拟态(Batesian mimicry) 一个可吃的物种(模拟者)与一个不好吃的物种(模型)相似的现象,以欺骗捕食者。

背景灭绝(background extinction) 在无快速环境变化时期,物种或较高分类阶元的灭绝。

倍增时间(doubling time) 种群增长到两倍大小所需要的时间。

本地的(固有的)(autochthonous) 指在一个系统内部产生的物质,特别是河流和湖泊产生的有机物质和循环的矿物。

边界层(boundary layer) 接近物体表面的一层静止或运动缓慢的水或空气。

变态(metamorphosis) 发育过程中形态的突然变化,并使生物体的功能发生根本性的变化。

变温性(poikilothermy) 没有能力调节体温;冷血性。

标记重捕法(mark-recapture method) 通过标志个体的重捕对种群大小进行估计的一种方法。

标准差(standard deviation, s or σ) 样品中成员(例如种群中的个体)变异性的测度;方差的平方根,因此是偏离中值平方的平均值的平方根。

表生动物(epifaunal) 指生活在基底表面的动物。

表型(phenotype) 一个生物的基因型与环境之间交互作用在身体上的表达;生物的外表和行为。

表型可塑性(phenotypic plasticity) 个体之间由于环境对于形态和功能的影响而产生的变异。

病原体(pathogen) 引起宿主疾病的一种寄生性生物。

泊松分布(poisson distribution) 范畴中项目随机分布的统计描

述,常常应用于样品中个体的分布。

博弈论(game theory) 当结局依赖于另一个相互作用个体的行为时,行为决策的结局分析。

补偿点(compensation point) 呼吸作用和光合作用彼此相平衡的水深度或光强度;光亮带的下限。

补充量(recruitment) 一个种群通过生殖产生新个体的增加;常常局限于繁殖个体的增加。

捕食性动物(捕食者)(predator) 一种动物(也有植物,但是很少)杀死和吃掉另一种动物。

不对称竞争(asymmetric competition) 两个物种之间的相互作用,其中一个物种利用一特定资源比另一物种更加有效;第二个物种可以通过更好地逃避捕食或者依赖不同资源而得以持续。

C

沉积(sedimentation) 颗粒物下沉到海洋、湖泊或其他水体底部。

成群分布(集团分布)(clumped distribution) 表明个体有联合倾向的一种个体空间分布。

成熟(maturity) 性功能的获得,常常指性功能出现的年龄。

程序性死亡(programmed death) 作为适应性的一部分,使单次终结性的生殖最大化的一种死亡。

池塘(pool) 缓慢流水的一段延伸,常常是一条河流的浅滩之间的深水。

尺度(scale) 被变异感觉到的时间或空间尺寸。

重叠世代(overlapping generations) 亲代与子代同时作为生殖成体共同出现在同一个种群中。

重复生殖(iteroparity) 生殖在生命期中多次重复的情况,与“单次生殖”比较。

重组(recombination) 具有基因重组的后代的形成(这在被染色体交换的任一亲体中不会出现)和来自父方和母方染色体的独立选型和混合。

臭氧(ozone) 由三个氧原子(O_3)组成的一个分子,臭氧在上层大气中阻止紫外光透射到地球表面。

臭氧空洞(ozone hole) 上层大气中臭氧严重缺乏的区域,通常在高纬度带。

出生率(birth rate) 单位时间内每个体生产的平均后代数,常常用年龄(x)的函数表达。见“生殖力”。

初级生产(第一性生产)(primary production) 被绿色植物或其他自养同化的能量和营养物(总初级生产量),或积累的能量和营养物(净初级生产量)。

初级生产力(第一性生产力)(primary productivity) 在生态系统中出现的初级生产的速率。

初级生产者(primary producer) 一种绿色植物或其他同化日光能合成有机化合物的自养生物。

储存(storage) 资源在有利的条件时的积累,为不利的条件时利用。

传导(conductance) 热、电或一种物质通过一个特定物质的能力。

垂直混合(vertical mixing) 深层和表层水的交换。

春季环流(spring overturn) 温带湖泊在春季由于表面冰的消失水层的垂直混合。

纯合的(homozygous) 在一个基因座中含有两个同样的等位基因。

雌雄同体(hermaphrodite) 具有雌雄两性生殖器官的生物。

雌雄同株(monoecy) 植物中,雌雄两性生殖器官——即不同的花,出现在同一个个体上。

雌雄异株(dioecy) 植物中雌性和雄性的生殖器官出现在不同的个体上。与“雌雄同株”比较。

次生演替(secondary succession) 在顶极群落已经受到干扰或去除的栖息地里群落的逐步发展。

存活(survivorship, l_x) 年龄期 x 活着的新生个体的比例。

存活率(survival, s_x) 从一个年龄或时期(x)到下一个年龄或时期($x+1$)的生存概率。

D

大量灭绝(mass extinction) 生物区系的一大部分突然消失,据认为,其引起的原因可能是环境突变,如流星的影响;巨大的大量灭绝出现在二叠纪末和白垩纪。

大陆漂移(continental drift) 地球表面的大陆跨越地质年代的移动;漂移率的数量级是每年若干公分。

大洋带(oceanic zone) 超出大陆架以外的海洋区。

单倍二倍性(haplodiploidy) 一种性决定机制,其中雌性由受精卵发育,而雄性由没有受精的卵发育。

单倍体(haploid) 具有一组染色体。

单次生殖(semelparity) 在生命期中只有一次生殖过程。

单宁(鞣质)(tannins) 大多数植物都产生的多酚化合物,能与蛋白质结合,因此能减少食草动物摄食和抑制微生物。

单配制(monogamy) 一种婚配制度,一个个体只与一个对方性别的个体交配,一般结对牢固时间持久。死亡率 m_x (mortality, m_x) 死亡个体数与处于风险之中个体数之比率,常常用年龄(x)的函数描述。

岛屿生物地理学平衡理论(equilibrium theory of island biogeography) 认为一个岛上生存的物种数是新迁入物种的定居和居留物种灭绝之间的一种平衡的观点。

岛屿生物地理学学说(theory of island biogeography) 见“岛屿生物地理学平衡理论”。

等级 caste) 社会群体中共享特化形态或行为的个体。

等位基因(allele) 一个基因的若干备择形式之一。

低渗的(hypo-osmotic) 渗透势(一般是盐浓度)低于周围介质。

底栖的(benthic) 栖息在河流、湖泊或海洋的底部上或底层。

底栖生物(水底生物)(benthos) 河流、湖泊和海洋的底部沉积中或底部表面的环境;也指生活在那里的生物。

地方性的(特有的)(endemic) 限制在某一个地区内的;以疾病而言,即在局部种群内低水平出现的疾病。

地理分布区(geographic range) 种群在空间的分布。

地理分隔(vicariance) 由于大陆漂移或其他扩散屏障造成广泛分布的古老种群的断裂。

地中海气候(mediterranean climate) 出现在中纬度地区的一种气候模式,其特征是冬季寒冷而潮湿,夏季温暖而干燥。

奠基者事件(建立者结果)(founder event) 一个岛屿或斑块被少数个体定居,它们比亲代种群的遗传变异性更低。与“种群瓶颈”比较。

顶极群落(climax community) 演替系列或顺序的结束点;在特定环境条件的组合下,一个群落达到的稳定状态。

定向选择(directional selection) 种群中存活率和生殖力的分化有利于极端的表型,导致种群平均值向这些表型的进化漂移。

东洋区(Oriental region) 一个生物地理区,大致相当于热带东南亚和印度。

冬眠(hibernation) 一种冬季休眠的状态,包括体温和代谢的降低。

动态稳定状态(dynamic steady state) 进入系统的能量或物质流与输出相平衡的状态。

动态行为(dynamic behavior) 生态学系统随时间的变化,特别适用于种群。

对流(convection) 通过流体(例如空气或水)运动的热传递。

对照(control) 实验的一种处理,对照复制了实验中感兴趣的变量以外的所有其他方面。

多年生的(perennial) 指存活多于一年的生物;全年持续的。

多配制(polygamy) 一种交配系统,一个雄体同时与多个雌体配对(polygyny),或一个雌体同时与多个雄体配对(polyandry)

多形现象(polymorphism) 种群中个体或基因型有一个以上的显明形态。

多样性(diversity) 在一个局部地区或区域中分类阶元的数目。也是说明每一阶元相对多度的群落中分类阶元变化的测度。

多样性指数(diversity index) 一个群落中分类阶元多样程度和说明每一阶元相对多度的一种测度。

E

厄尔尼诺(El Niño) 来自热带的暖流,每年冬季进入南美北部的西海岸。与“拉尼娜”比较。

厄尔尼诺-南方涛动(ENSO) 风和海流集中到南太平洋地区的一种偶然转变,ENSO 对气候和生物学系统带来广泛影响。

恶意(spitefulness) 一种社会相互作用,在这种相互作用中,一种行为的供体为降低受体的适合度而花费的代价。

二倍体(diploid) 具有两套染色体。见“单倍体”、“减数分裂”。

F

发育反应(developmental response) 生物获得几个可供选择形式之一,它决定于该生物生长的环境条件。

反硝化作用(denitrification) 从硝酸(NO_3^-)最后到分子氮(N_2)的生化还原作用,主要由微生物完成。

反应规范(reaction norm) 由特定基因型产生的,表型与环境变化的关系。

泛大陆(Pangaea) 古生代末存在的一个超大陆,实际上包括地球的全部大陆,包括后来的劳亚古陆和冈瓦纳大陆。

泛化者(泛化型,泛化种)(generalist) 食性和栖息地广泛的物种。

防御性互惠共生(defensive mutualism) 两个物种之间的一种相互关系,一个为另一个提供对付某些天敌的防御,通常以接受某些类型营养物或者生存空间作回报。

非禾本草植物(forbs) 是被牧食者消费的草本宽叶的植被(与草不同)。

非密度制约的(density independent) 对种群中个体的影响不随着种群的拥挤程度而变化。

非再生资源(nonrenewable resource) 一种有固定量并可能被消费者用尽的资源,例如空间。

分布(distribution) 种群或其他生态单位的地理范围。

分层现象(stratification) 基于温水和冷水或盐水和淡水的密度不同,水体中建立的温度或盐度的清楚分层。

分带(分区)(zonation) 生物在各个带或区中的分布与沿一个连续体变化的生态条件一致,例如潮间带和海拔高度带。

分裂选择(disruptive selection) 种群中存活率和生殖力的分化有利于两个或更多的极端表型,有促进遗传多态性的倾向。

分配(allocation) 在竞争功能或需要之间划分有限的时间、能量或物质。

分室模型(compartment model) 系统的一种表达,系统的各个部分被描绘为各个单位(分室),从其他的分室接受输入,并向其他类似单位提供输出。

分压(partial pressure) 一种特定气体对于混合气体总压力的贡献比例。

酚类化合物(phenolics) 由植物产生的芳香族的碳氢化合物,其中许多表现对微生物的抗性。

风化(weathering) 在土壤基部的岩石或其组成矿物的物理或化学碎裂。

风险-敏感摄食(risk-sensitive foraging) 摄食速度或地方受捕食者存在或捕食风险影响的情形。

封闭群落概念(closed community concept) F. C. Clements 普及的概念,认为群落是高度独立物种的明显联合。

浮游动物(zooplankton) 营浮游生活的微小水生动物。

浮游生物(plankton) 漂浮的细小水生植物(浮游植物)和动物(浮游动物)。

浮游植物(phytoplankton) 漂浮的细小水生植物。

辐射(radiation) 以电磁波形式发射的能量。

辐射流(radiant flux) 光强度,以单位时间单位面积的能量表示。

腐殖质(humus) 土壤中有有机碎屑的细微颗粒。

负反馈(negative feedback) 系统对抗外部施加的变化并返回到一种稳定状态的倾向。

负选型交配(negative assortative mating) 具有不同外表或基因型个体之间的选型交配。

附生植物(epiphyte) 生长在另一种植物体表上、从大气和降水吸收水分和营养物的植物。

富养化过程(eutropication) 水体富有植物生长所需要的营养物;常常指由于污水和施肥农田的径流引起的营养物过度丰富,导致细菌过度增长和氧缺乏。

富营养的(eutrophic) 富有绿色植物所需要的矿质营养物,适用于有高生产力的水体栖息地或土壤。

G

钙化(calcification) 在蒸发远超过降水的地区,土壤中钙和其他可溶性盐的沉积。

干扰(disturbance) 外界环境影响引起种群或群落的任何显著变化,通常认为是一个生态系统偏移其平衡的位移。

干扰性竞争(相互干涉性竞争)(interference competition) 竞争个体之间的直接对抗性相互作用,一般通过行为或化学手段。

冈瓦纳古陆(Gondwana) 在中生代早期南半球的一块巨大陆地,由当今的南美、非洲、印度、澳洲和南极组成。

高渗的(hyperosmotic) 渗透势(一般是盐浓度)高于周围介质。

个体论概念(individualistic concept) H. A. Gleason 支持的观点,他认为物种的分布反映了它们对于物理因子的耐受度,而不是物种之间的相互作用。

个体生态学(autecology) 研究生物体与物理环境关系的学科。

根茎(rhizome) 植物的一个地下的与地平的茎,它产生根和地面的枝,并且可以变成储存碳水化合物的营养库。

工业黑化(industrial melanism) 具隐蔽色的生物响应工业污染而出现黑体色的进化。

功能反应(functional response) 一个捕食者个体对猎物利用率的变化是猎物密度变化的结果。类型 I:利用率与猎物密度成正比。类型 II:利用率在高猎物密度时变平(捕食者饱足)。类型 III:如类型 II,但是利用率在低猎物密度时更加低,这是由于缺乏搜索的信息或猎物有效的逃避机制。见“数值反应”。

功能食物链(functional food web) 基于消费者对资源种群动态的影响,对群落中物种之间相互关系的描述。

供体(donor) 在一个特定的行为关系中主动发起的个体。

共存(coexistence) 两个或更多物种在同一栖息地出现,通常适用于有潜在竞争的物种。

共生(symbiosis) 两个物种紧密的常常是必需的联合,通常包括

协同进化。可以是寄生或共栖。

共显性的(codominant) 指杂合形式的等位基因产生的一个表型是纯合表型的中间型。

共园实验(common garden experiment) 来自不同栖息地的生物在同一个地方生长,以揭示在没有环境影响差异存在时的遗传区别。

孤雌生殖(parthenogenesis) 没有被雄性配子受精的生殖,通常包括二倍体卵的形成,其发育是自发地开始的。

古北区(Palaearctic) 生物地理区,大致相当于温带亚洲和欧洲。

固氮作用(nitrogen fixation) 大气中氮的生物学同化,形成含氮有机化合物。

固定(fixation) 一个等位基因联合比例的增加,导致所有可供选择的等位基因的减少。

拐点(inflexion point) 逻辑斯谛或其他S-型增长曲线从加速期到减速期的转变点。

关键因子(key factor) 对于种群大小变化有特别重要作用的一个环境因素。

关键因子分析(key factor analysis) 一种种群数据统计处理的设计,其目的是确定对于种群大小变化有最重要作用的因素。

关键种(keystone species) 对于群落组成具有主要影响的一个物种,常常是捕食者,这可以从去除实验得到证明。

光合效率(photosynthetic efficiency) 被植物同化的光能百分数,基于净生产量(净光合效率),或总生产量(总光合效率)。

光合自养生物(photoautotroph) 用太阳光作为主要能源进行有机物合成的生物。

光呼吸(photorespiration) 在亮光条件下,通过CO₂同化酶的作用,碳水化合物氧化产生二氧化碳和水。

光合作用(photosynthesis) 用光能把二氧化碳和水结合形成单糖。

广义适合度(总适合度)(inclusive fitness) 个体适合度与根据亲缘关系程度进行加权的亲属适合度之和;通常用于亲属间社会相互作用的后果。

过度散布(hyperdispersion) 一种分布的模式,在这种模式下个体之间的距离比随机安置的更加均匀。

过渡顶极(transient climax) 在暂时性栖息地里发展出来的顶极群落,例如春天的池塘或动物尸体。

H

哈得莱环流圈(hadley cell) 大气中空气被太阳加热效应驱动形成的垂直的和纬度方向的环流。

哈迪-温伯格法则(Hardy-Weinberg law) 种群中基因和基因型频率在没有选择、突变、遗传漂变和选型交配的情况下保持不变的一种数学陈述。

哈迪-温伯格平衡(Hardy-Weinberg equilibrium) 种群的基因型比率服从哈迪-温伯格定律。

海洋的(pelagic) 指属于大洋的。

害虫压力假说(pest pressure hypothesis) 认为个体拥挤在亲体

附近时,使许多被不同有害动物所攻击的物种共同生活在一起,因此对于有害动物和病原体的侵袭很脆弱的观点。

旱生的(xeric) 指植物生产量被水的可利用性限制的栖息地。

旱生植物(xerophyte) 耐受干旱条件的植物。

合子(zygote) 受精时由雌雄配子形成的一个二倍体细胞。

合作(cooperation) 相同或不同物种的个体之间,由于互利而形成的联合和社会相互作用。

河边的(riparian) 沿着河岸或湖岸的。

河口湾(estuary) 一种半封闭的沿海水体,常常位于河口,有很高的淡水输入和很大的盐度波动。

河流(stream) 陆地表面上的水流。

河流连续体概念(river continuum concept) 河流系统包括从源头到河口的各种条件的连续体,可以用河床大小和水流的增加、营养物和生物随向下游流动的水流而连接起来等特征描述。

核苷(nucleotide) 形成RNA和DNA结构单位的几种化合物中的任何一种,包括嘌呤和嘧啶碱,磷酸核糖(RNA)或脱氧核糖(DNA)。

核酮糖二磷酸(RuBP) 一种五碳碳水化合物,在光合作用的卡尔文循环同化阶段有一个碳原子与之连接。

核酮糖二磷酸羧化酶(RuBP carboxylase) 光合作用的卡尔文循环中促成核酮糖二磷酸和二氧化碳反应,形成两个分子的磷酸甘油醛的酶。

恒温性(homeothermy) 在变化着的环境温度中维持恒定体温的能力。

红皇后假说(red queen hypothesis) 生物学变化,特别是在捕食者与病原体之间出现的生物学变化,对于种群的连续选择压力的观点。

红外线(infrared (IR) radiation) 波长大于约700 nm的电磁辐射。

呼吸(respiration) 氧通过代谢分解有机化合物释放化学能。

湖泊(lake) 任何地貌下陷中的淡水水体。

湖上层(epilimnion) 湖泊或其他水体中温暖、富氧的表面层。

湖下层(hypolimnion) 湖或其他水体中位于水温迅速变化带(斜温层)以下的冷而缺氧的部分。

湖沼学(limnology) 研究淡水栖息地和生物群落,特别是湖泊、池塘和其他静水水体。

互补性(complementarity) 每一种食物类型含有的营养物或其他资源,是其他食物类型缺少的。

互惠共生(互利共生)(mutualism) 两个物种之间对双方都有利的相互关系。

化能自养生物(chemoautotroph) 以氧化无机化合物(常常是硫化氢)获得合成有机化合物所需要能量的生物(例如硫化菌)。

还原(reduction) 原子、离子或分子增加一个或多个电子。

环境(environment) 生物的环境,包括与其相互作用的植物、动物和微生物。

环境容纳量(环境负荷量)(carrying capacity, K) 栖息地资源能

- 够支持的种群个体数量;种群增长的逻辑斯蒂和其他 S-型曲线方程的渐近线。
- 灰化作用(podsolization)** 黏土颗粒从寒冷而潮湿地区的酸性土壤中碎裂和去除。
- 汇种群(sink population)** 一个种群由于高死亡率、低生殖率,或者两者兼有,如果没有从别的种群的迁入,其大小将连续下降。
- 混沌(chaos)** 受差分方程支配、具有高内禀增长率种群大小的反复无常的变化。
- 混合的进化稳定对策(mixed evolutionary stable strategy)** 种群中含有一个以上表型的进化稳定对策,一般是表型频率-依赖性适合度的结局。
- 活性空间(activity space)** 适合于生物活动的环境条件范围。
- J
- 机体论观点(organismal viewpoint)** 群落是离散的、高度整合的物种联合,在联合体内,每一个物种的功能都服从于整体。
- 基础生态位(functional niche)** 一个物种的个体能够持续生存的条件和资源范围。
- 基因库(gene pool)** 在一个相互杂交的种群里全部基因的整体。
- 基因流(gene flow)** 种群之间通过个体、配子或孢子的运动产生的遗传性状的交换。
- 基因型(genotype)** 决定一个生物体结构和功能的全部遗传特征;常常应用于单一个基因座,以找出一个等位基因或等位基因组合与另一个的区别。
- 基因型-环境相互作用(genotype-environment interaction)** 可供选择的遗传因子(等位基因)的相对表达的变化依赖于环境。
- 基质势(matric potential)** 指土壤产生的水势。
- 极限环(limit cycle)** 捕食者和猎物种群的一种震荡,出现在它们的相互作用的稳定和去稳定倾向处于平衡的时候。
- 急流(浅滩)(riffle)** 河流中比较平静的池塘之间,流水快而猛烈的浅水段。
- 集合种群(异质种群)(metapopulation)** 一个种群分为亚种群,在亚种群之间个体常有迁移。栖息地片段化被认为是导致许多物种产生集合种群结构的原因。
- 几何级数增长(geometric growth)** 种群的周期增加或减少,其增量是与周期(常常是繁殖季节)开始时个体数量成正比。
- 几何增长率(geometric rate of increase, λ)** 在特定时期中种群大小变化因数。
- 寄生物(parasite)** 消费其宿主部分血液和组织的一种生物,通常不杀死宿主。
- 寄生物调节性选择(parasite-mediated sexual selection)** 雌性以雌性抵抗寄生物感染的能力为标准来选择配偶的假说。
- 寄主(宿主)(host)** 寄生物栖息在其体表上或体内的活生物体。
- 假说(hypothesis)** 关于包括出现机制的一种模式或相互关系的推测或者解释。
- 兼性的(facultative)** 指适应于各种条件或环境的能力;对于生物是随意的。与“专性的”比较。
- 减幅振荡(damped oscillation)** 振幅逐步变小的周期性变化,如某些种群逐步到达平衡状态。
- 减数分裂(meiosis)** 两次连续的细胞分裂之后产生配子,包括同源染色体的配对和分离,染色体数目从二倍体降为单倍体。
- 减数分裂价(cost of meiosis)** 即配子产生和受精导致雌性亲体只贡献其一半基因型给每个后代。
- 渐变群(cline)** 在一个地理区域中种群特征或适应的逐渐变化。
- 降水(沉淀)(precipitation)** 降雨和降雪。也指一种化合物从溶解到固体形式的变化。
- 交叉抗性(cross resistance)** 对于一种致病生物的抗性或免疫力,导致不被另一种通常是近缘的致病生物感染。
- 交互利他行为(reciprocal altruism)** 个体间利他行为动作的互换。
- 交互移植实验(reciprocal transplant experiment)** 同一个物种的个体在两个不同栖息地或区域之间的互换,用以测定基因型和环境对表型的相对贡献。
- 交配制度(mating system)** 种群中个体之间交配的模式,包括同时具有的配偶数目、配对的持久性和近交的程度。
- 结构防御(constitutive defense)** 始终存在的一种防御。与“诱发防御”比较。
- 近交(inbreeding)** 亲缘关系接近的个体之间的交配。
- 近交衰退(inbreeding depression)** 由于近亲之间交配的后代所暴露的纯合有害基因引起的适合度下降。
- 近因(proximate factor)** 生物用做行为信号(例如日长)的一种环境因素。近因对于生物的安宁往往没有直接的重要性。与“远因”比较。
- 进化(evolution)** 生物的可遗传性状通过种群内的基因型替代。
- 进化稳定对策(evolutionary stable strategy, ESS)** 指一种对策,如果种群的全部成员都采纳这种对策,那么没有一种可替代对策能够入侵。
- 经产数(parity)** 特定年龄的生产模式。
- 经过时间(transit time)** 物质或能量保留在生物界或系统的任何分室中的平均时间;生物量与生产力的比率。
- 景观模型(landscape model)** 描写亚种群在斑块之间的运动,受介入的栖息地类型影响的模型。
- 景观生态学(landscape ecology)** 讨论栖息地斑块镶嵌结构和其对种群和生态系统过程影响的生态学分支。
- 景天酸代谢(crassulacean acid metabolism)** 见“景天酸代谢光合作用”。
- 景天酸代谢光合作用(CAM photosynthesis)** 光合作用途径,在此过程中二氧化碳最初在夜间被同化为四碳化合物;见于干旱栖息地的一些肉质植物。
- 警戒色(warning coloration)** 有毒生物采取的鲜明色彩或模式,用以对可能的捕食者宣扬它们有毒或有危险性。
- 警戒作用(apsematism)** 见“警戒色”。

净初级生产量(net primary production) 在植物组织中积累的能量。

净地上生产力(net aboveground productivity, NAP) 在特定时期中植物地上部分积累的生物质(秆、枝、叶、花和果实);通常以年为表达基础(NAAP)。

净生产量(net production) 被生物、种群或整个群落通过生长和生殖,作为生物量积累的总能量或总营养物;总生产量减去呼吸量。

净生产效率(net production efficiency) 生物同化的食物用于生长和生殖的比率。

净生殖率(net reproductive rate, R_0) 一个雌性个体在生命周期中生产后代的期望值。

竞争(competition) 一个个体对资源的利用或防御减少了另一个体的资源可利用性,包括同一物种的(种内竞争)和不同物种的(种间竞争)。

竞争排斥原理(竞争排除原理)(competition exclusion principle) 是一种假说,认为两个或更多物种,不能够依赖一种相对于其需求来说稀少的资源而得到共存。

竞争系数(competition coefficient, α) 一个消费者利用另一消费者资源程度的量度,用相互作用的种群后果表达。

静态生命表(static life table) 一个种群在特定时间里不同年龄组个体的特定年龄存活力和生殖力;特定时间的生命表。

局域多样性(local diversity) 在小面积同质生境内的物种数。

局域交配竞争(local mate competition) 雄性之间为获得与雌性交配权的直接竞争,特别是在有近亲交配可能性自临近出生地的地方。

决定性的(deterministic) 指过程的结局不服从于随机变化。

绝热冷却(adiabatic cooling) 由于低气压空气膨胀引起温度随海拔升高而下降的现象。

菌根(mycorrhizae) 土壤中真菌与乔木根的紧密联合,能帮助乔木吸收矿物质。

菌丝(hyphae) 构成真菌身体主要部分或菌丝体的线状细丝。

菌丝体(mycelium) 细丝(菌丝)的根状网组成真菌体的非生殖部分。

K

卡尔文循环(calvin cycle) 光合作用的基本同化顺序,在此过程中,一个碳原子加入五碳二磷酸核酮糖(RuBP)分子,产生甘油醛磷酸(PGA),然后是葡萄糖。

开放群落(open community) 具有独立的和只部分重叠生态分布的局域性物种集合。

开放群落概念(open community concept) H. A. Gleason 和 R. H. Whittaker 提倡的观点,认为群落是独立地理分布物种的局域表达。

可更新资源(renewable resource) 一种能够给系统连续提供因此不可能被消费者完全耗尽的资源。

可诱发表应(inducible response) 被外因引起生物体的任何状态变化;通常是生物对寄生物或植食动物的响应而保留下

来的。

克兰茨结构(Kranz anatomy) C_4 植物叶内组织的排列,含叶绿体的光合作用细胞在维管束周围集合形成鞘。

克隆(clone) 全部是同一个亲体的后裔,并且携带同样基因型的无性个体群。

啃牧(browsing) 消费部分植物组织,一般指木本植被。

空间分布(spaced distribution) 每个个体自身与其他邻个体保持最小距离的分布方式。

矿化(mineralization) 元素从有机形态到无机形态的转变,常常通过异化的氧化作用。

扩散(diffusion) 气体或液体的颗粒通过自发运动从高浓度区到低浓度区的移动。

扩散(分散)(dispersal) 生物离开其出生地和种群密度中心的移动。

L

拉尼娜(La Niña) 一种全球气候条件,其特征是,强风和冷海流从南美海岸向西流到热带太平洋。

劳亚古陆(Laurasia) 中生代北半球的一块很大的陆地,包括现今的北美、欧洲和亚洲大部分。

类萜(terpenoids) 植物次生化合物,包括必需的油类、乳胶和树脂,用于抵抗植食动物。

离子(ion) 一个分子解离的部分,每一部分携带一个电荷,或者是阳性的(阳离子),或者是阴性的(阴离子)。

理想自由分布(ideal free distribution) 当考虑到竞争的时候,个体在不同质量的栖息地斑块中的分布,使每个个体的净获得率均匀化。

利比希最低量法则(Liebig's law of the minimum) 个体或种群增长受对于需要而言是最低量的基本营养物质限制的观点。

利他行为(altruism) 在进化意义上理解,利他行为的个体降低自身进化适合度,但增加另一个体适合度的行为。

利用效率(exploitation efficiency) 一个营养级的生产量被下一个更高营养级生物所消费的比例。

利用性竞争(exploitation competition) 个体之间以减少共享资源方式的竞争。

连通性食物链(connectedness food web) 群落中物种之间食物关系的描述。

连续体(continuum) 环境特征或群落组成变化的梯度。

连续体指数(continuum index) 基于物理特征或群落组成沿某个梯度变化的环境梯度的尺度。

联合平衡(joint equilibrium) 两个或多个种群处于彼此相平衡之中的种群大小组合。

两面下注(bet hedging) 在多变的环境中,生活中减少死亡或生殖失败风险的一种对策,可以采取中间对策或几个同时可供选择的对策,或者把一种风险向时间和空间扩散(例如,多年的、而不是一年的生殖)。

林冠(canopy) 森林中植被的最上层。

淋洗作用(leaching) 通过水从落叶或土壤中冲洗出可溶性化

合物。

零模型(null model) 产生群落模式的一组规则,先设想种间没有相互作用,用实际观察的群落模式可以与此进行统计比较。

领域(territory) 一个或多个个体对付同种或异种其他个体入侵而保卫的任何领土。

流行病学(epidemiology) 研究影响疾病在种群中扩散因素的学科。

流域(watershed) 河或溪流的流域。

乱交(混交制)(promiscuity) 与种群中许多个体进行交配,一般不形成固定或持久的配偶对。

逻辑斯谛方程(logistic equation) 一种特殊S-型增长曲线的数学表达,在这个方程中,增长百分率随种群大小的增加而呈线性下降。

M

每头(per capita) 以每个个体为基础的表达。

密度(density) 指种群在单位面积或体积中的个体数;指物质单位体积的质量。

密度制约的(density dependent) 对种群中个体的影响随着种群的拥挤程度而变化。

密码子(codon) DNA或RNA中的三个核苷序列,它指定其编码氨基酸在蛋白质中的特定位置。

灭绝(灭亡)(extinction) 物种或其他分类阶元从一个区域或生物区系的消失。

缪氏拟态(Mullerian mimicry) 两个或多个有显著标志、不好吃的物种彼此间的相似,这能更好地逃避捕食者。

模型(model) 被一个拟态者所模仿的、对于捕食者通常是不好吃或有毒的生物。

模型(数学的)[model (mathematical)] 系统中实体之间,例如一个群落中的物种,相互关系的定量表达。

N

内禀增长率(intrinsic rate of increase, r_m) 具有稳定年龄分布种群的指数增长率,即种群处于不变条件下。

内禀增长能力(innate capacity for increase, r_0) 在没有竞争抑制影响的理想条件下种群的内在增长率。

内部装填(internal loading) 系统内部的营养物质更新,通常指湖泊或河流的沉积物。

内寄生(endoparasite) 生活在宿主组织或血液中的寄生物。

内生菌根(endomycorrhizae) 真菌与植物根互惠共生的联合体,有部分真菌保留在植物根组织内部。

内温性(endothermy) 以代谢产生的热能保持体温的能力。

内稳态(homeostasis) 面对变化的外部条件而保持稳定的内部状态。

耐受(tolerance) 涉及演替时指一个物种的建立影响另一个物种的存在。

能量(energy) 做功的能力。

能量金字塔(能量锥体)(pyramid of energy) 能流通过食物链的

任何环节都要随营养级上升而逐渐减少的一种概念。

能流食物网(energy flow food web) 以食物传递的能量定量描述群落中物种之间的食物联系。

拟寄生物(parasitoid) 幼虫在其宿主体内生活并消费其宿主(通常是另一种昆虫)的一些昆虫。

拟态(mimicry) 一种生物与另一种生物或环境中一个物体的相似,拟态的进化是为了蒙蔽捕食者、或者使猎物与被模拟的生物相混淆。

逆流循环(countercurrent circulation) 液体在分隔的屏障两侧按相反方向的流动,热或物质能够通过这个屏障。

年龄结构(age structure) 种群中个体在各年龄组中的分布。

年龄组(age class) 种群中特定年龄的个体。

黏土(clay) 土壤的一种细颗粒成分,由花岗岩风化而成,主要由含水硅酸铝组成。

P

排泄(excretion) 通过肾、鳃和皮肤腺从身体排除多余的盐、含氮废物和其他物质。

排序(排成等级,分类)(ordination) 一组数学方法,通过这些方法,把许多群落沿着物理梯度、或者物种组成相异性相关的距离的衍生轴进行排序。

配偶护卫(mate guarding) 雄性与雌性配偶的紧密联合以防止雌性与其他雄性交配。

配偶外交配(extra-pair copulation, EPC) 雌体接受一个非配偶雄体的交配。

配偶选择(mate choice) 基于表型特征或领域对配偶的选择。

配子(gamete) 在受精时与相对方性别的一个单倍体细胞相融合而形成合子的单倍体细胞。在动物中,雄性配子叫做精子,雌性配子叫做卵。

贫养的(寡营养的)(oligotrophic) 绿色植物需要的矿质营养的贫乏;低生产力的水生栖息地。

频率制约性(frequency dependence) 过程的表达随种群中表型的相对比例而变化的情形。

频率制约性选择(frequency-dependent selection) 遗传性状或表型的适合度依赖于它在种群中的频率。

平衡(equilibrium) 在相反的力之间的平衡状态。

平衡等值线(equilibrium isoline) 种群曲线图中指明相互竞争的种群、或捕食者和猎物种群组合的一条线,其中一个种群的增长率等于零。

Q

栖息地斑块(生境斑块)(habitat patch) 栖息地中带有种群持续所必需的资源条件的地块。

栖息地基质(habitat matrix) 在景观模型中,一个特定物种的适合栖息地斑块周围的栖息地类型。

栖息地选择(habitat selection) 挑选或喜好某些栖息地。

气候带(climate zone) 根据Heinrich Walter的分类法由温度和降水划分的气候区。

气孔(stomate) 叶表面的孔,与大气的气体交换通过此孔进行。

迁出(emigration) 个体离开种群的移动。与“迁入”比较。

迁入(immigration) 个体进入到一个种群内的运动。

迁移(迁徙)(migration) 个体在一个地方与另一个地方之间的移动,或在集合种群的亚种群之间的移动。

前适应(preadaptation) 由于某一目的进化出的性状,在环境变化后对另一目的是有用的。

潜在蒸发蒸腾量(potential evapotranspiration, PET) 植物蒸腾和土壤蒸发的总量,如果水是不受限制的,给出局域温度和湿度,它就能够被估计出来。

浅海带(neritic zone) 连接海岸的浅水区。

亲体-子代冲突(parent-offspring conflict) 从亲体观点和从子代观点来看,亲体对于特定子代投入的最优水平是不同的。这种冲突的产生是由于这种事实:即从亲体来看,它们的子代在遗传上是等同的,但是同胞彼此间只有一半相同的基因拷贝。

亲缘系数(coefficient of relationship, r) 一个个体与另一个个体共享共同祖先遗传因子的概率。

亲缘选择(kin selection) 近缘个体的世系中出现的生殖分化,其基础是社会行为的遗传变化。

秋季环流(fall overturn) 温带湖泊水层的热分层现象在秋季破坏后的垂直混合。

秋季水华(fall bloom) 温带湖泊热分层现象在秋季破坏和混合以后,藻类的迅速增长。

区域(region) 一个地理范围,内部没有明显的扩散障碍,但一般比个体的扩散距离大得多。

区域多样性(regional diversity) 在包括许多生物群系或栖息地的一个大地理区域中所存在的物种数目或其他分类单元数目。

趋同(convergence) 属于不同分类群的生物,由于适应相同环境而出现的相似现象。

权衡(trade-off) 因素间的一种平衡,所有的因子是不可能同时得到的,特别是能够增加进化适合度或个体性能的那些性状。

群丛(联合)(association) 生活在同一地方的一群物种。

群落(community) 相互作用着的种群的集合,通常由其相互作用性质或生活的地方来定义。

群落交错区(生态过渡带)(ecotone) 明显不同的栖息地毗邻所形成的一种栖息地;一种边缘栖息地;在栖息地类型之间的一个过渡带。

R

让步赛原理(handicap principle) 一种这样的观点,即精细的性选择炫耀行为和装饰,有像让步赛一样的作用,表明其携带者一般有高适合度。

热(heat) 一种物质中原子或分子的动能测度。

热传导(thermal conductance) 热通过一种物体的速率。

热带辐合带(intertropical convergence) 赤道附近表面气流与在太阳增热影响下上升气流相遇的地区。

热带区(埃塞俄比亚区)(Ethiopian region) 生物地理区,大致相当于非洲大陆。

热分层现象(thermal stratification) 水由于温度而明显分层的现象,温暖的水层一般位于较寒冷水层的上层。

热力学的(thermodynamic) 关于热和运动的。

热收支(heat budget) 生物的全部得热和失热,包括代谢、蒸发、辐射、传导和对流。

人为灭绝(anthropogenic extinction) 由人类活动引起的灭绝,由于直接利用种群,或者破坏其栖息地引起。

溶质(solute) 任何溶解于一种溶剂的物质。

S

散布(dispersion) 种群中个体分布的空间格局。

珊瑚礁(coral reef) 在热带海洋里,活珊瑚在浅水中建立的一种结构,常常围绕着岛屿、或者环形包围的淹没岛屿(这时是环礁)。

上升流(upwelling) 水的一种垂直运动,通常在接近海岸处由向海面吹的离岸风所驱动,将营养物质从深海带到表水层。

上行控制(bottom-up control) 食物链中生产者对于高营养级大小的影响。

蛇纹石(serpentine) 一种火成岩,富含镁,形成对于许多植物有毒的土壤。

社会行为(社群行为)(social behavior) 一个物种中亲缘关系较远个体之间任何直接的相互作用;通常不包括求偶、交配,亲代-子代之间、和同胞之间的相互作用。

渗透(osmosis) 物质在水溶液中穿过细胞膜的扩散。

渗透势(osmotic potential) 由于离子和其他小分子的浓度引起溶液对水的吸引;通常用压力表示。

生产量(production) 能量或生物量的积累。

生长季(growing season) 一年中条件适合于植物生长的时期;温带地区,一般在末霜和初霜之间。

生长型(growth form) 植物身体结构的若干范畴之一,例如乔木、多年生草本和藤本。

生活史(life history) 直接影响生物特定年龄存活率和生殖力的生命表参数值的适应(例如生殖率、成熟年龄、生殖风险)。

生境(栖息地)(habitat) 动物或植物日常生活的地方,常常用优势植物型或物理特征进行描述(例如,河流栖息地、森林栖息地)。

生命表(life table) 按种群中个体存活率和生殖率的年龄组成概要表。

生命带(life zone) 出现在特定纬度和海拔范围内、并能作为特征比较清楚的植被带。

生态多样性(ecological diversity) 估计不同物种的不同生态地位的一种多样性测度。

生态旅游(ecotourism) 以休闲为目的而观察不常见物种或生态栖息地和景观的旅行。

生态耐受度(ecological tolerance) 一个物种能够生存的条件范围。

- 生态释放(ecological release)** 由于种间竞争低下,低生物多样性地区中种群利用的栖息地和资源的扩大现象。
- 生态位(niche)** 物种在群落中的生态地位;生物体或物种持续生存的许多条件和资源质量的范围,常常被设想为多维空间。
- 生态位宽度(niche breadth)** 个体、种群或物种所利用资源的多样性和耐受条件的范围。
- 生态位重叠(niche overlap)** 两个或更多物种共享的生态位空间;资源需求和生态条件耐受度的相似性。
- 生态系统(ecosystem)** 物理和生物世界的全部相互作用的部分。
- 生态系统生态学(ecosystem ecology)** 从能量流动和物质循环的角度研究自然系统的学科。
- 生态效率(ecological efficiency)** 一个营养级生产的生物量中的能量,进入下一个更高营养级生物量中的百分比。
- 生态型(ecotype)** 一个遗传上有区别、局限在特定栖息地内的亚种群。
- 生态学(ecology)** 研究自然环境和生物彼此间及其与周围关系的学科。
- 生态学系统(ecological system)** 有规律地相互作用或相互制约的生物成员所形成的在生态学内涵下运行的统一整体。
- 生态足迹(ecological footprint)** 根据作物转化为乙醇燃料而估计的维持每人能量需求所需要的土地量。
- 生物(organism)** 一种生物,是生态学最基本的单位。
- 生物除污(生物整治)(bioremediation)** 用生物介质使自然栖息地或生态条件恢复(例如,泄漏的油或其他污染物的细菌降解)。
- 生物多样性(biodiversity)** 一个局部或区域中生物体多种多样性的测度,常常包括遗传变异、分类独特性和特有性。见“多样性”。
- 生物防治(biological control)** 用天敌,特别是拟寄生昆虫、细菌和病毒防治有害生物。
- 生物耗氧量(biological oxygen demand, BOD)** 在水样中氧化有机物质的需氧量;水体栖息地中,高BOD值常常表明被污水和其他有机废物源污染,或者由于矿物营养过高而使植物物质过度生产所致。
- 生物碱(alkaloids)** 含氮化合物,例如吗啡和尼古丁,由植物产生,对许多植食动物有毒。
- 生物量累积比率(biomass accumulation ratio)** 质量与年生产量的比率。
- 生物区系(biota)** 动物区系和植物区系的总和。
- 生物圈(biosphere)** 地球的全部环境和生物。
- 生物群落(biological community)** 见“群落”。
- 生物群系(biome)** 生态群落的主要类型(例如,草地生物群系)。
- 生物种遗区(refugium)** 在其分布区残余部分面临环境变化之中,一个物种或群落能够持续生存的一块地方。
- 生殖力(生殖率)(fecundity)** 个体生产后代的速率。
- 生殖努力(reproductive effort)** 为增加生殖力所提供的时间和资源分配,和对风险的承担。
- 生殖器官(gonad)** 产生雄性或雌性配子的器官。
- 失控性选择(私奔的性选择)(runaway sexual selection)** 雌性个体选择种群中最极端的雄性表型,并导致次级性状连续地向精细化发展。
- 石灰石(limestone)** 主要由贝壳沉积和海洋系统中碳酸钙(CaCO_3)的沉积和降水形成的岩石。
- 时滞(time lag)** 种群或其他系统对于环境变化反应的延迟。
- 实际生态位(realized niche)** 有竞争者和捕食者存在时,种群能够持续的条件和资源范围。
- 实验(experiment)** 对系统的一种受控制的操作,用以确定改变一个或多个因素的影响。
- 食草(放牧)(grazing)** 对植物部分组织的消费,一般指草和其他草本植被;从一个基底上去除植物或藻类覆盖,一般使用于水生系统。
- 食肉动物(carnivore)** 主要是消费肉的生物。
- 食碎屑动物(detritivore)** 以新鲜死尸或部分分解的有机物质为食的生物。
- 食物链(food chain)** 能量从初级生产者通过一系列消费者逐渐到更高营养级的通路的一种表示。
- 食物链效率(food chain efficiency)** 见“生态效率”。
- 食物网(food web)** 群落中能流通过各种途径的表示,并且说明了每个种群与其他种群共享资源和消费者的事实。
- 世代时间(generation time)** 雌体生产后代的平均年龄,或当一个种群增长的因素等于净生殖率时的种群增长平均时间。
- 适合度(适应值)(fitness)** 一个个体的后裔对于种群未来世代的遗传贡献。
- 适应(adaptation)** 一种遗传决定的加强个体应付环境能力的特征;生物变得更加适合环境的进化过程。
- 适应辐射(adaptive radiation)** 从一个祖先起源的形态各异的生物的进化;常常出现在生物移居到一个岛屿群或进入一个新的适应区之后。
- 受精(fertilization)** 在生殖过程中雌雄配子结合形成合子。
- 受体(recipient)** 在一个特定行为相互作用中被动参加的个体。
- 数量金字塔(数量锥体)(pyramid of numbers)** Charles Elton提出的概念,认为种群大小随营养级上升(即沿食物链的前进)而逐渐降低。
- 数值反应(numerical response)** 捕食者的种群大小由于猎物密度改变而引起的一种变化。
- 衰老(aging)** 生理功能随年龄而下降,通常与存活率和生殖率下降相伴。
- 衰老(senescence)** 生物功能随年龄的逐渐退化,导致死亡概率的上升。
- 水利用效率(water use efficiency)** 见“蒸腾效率”。
- 水势(water potential)** 由毛细作用和吸湿作用的吸引力维持的土壤持水力。

水循环(hydrological cycle) 水通过生态系统的移动。

死亡率(death rate, d_x) 在一个特定的时间阶段内,新出生个体死亡的百分比。

酸度(acidity) 溶液中氢离子的浓度,常常用pH的对数值表示。

酸碱度(pH) 酸性和碱性的尺度;氢离子浓度倒数的对数。

酸性矿山排水(acid mine drainage) 从露天采矿区(常见的是露天煤矿)流出的水,包含硫酸,是有机硫在接触大气时氧化而成。

酸雨(acid rain) 高酸度(pH<4)的降水,由化石燃料燃烧产生的某些大气气体(二氧化硫和一氧化二氮)的溶液所形成。

随机的(stochastic) 指由于随机影响产生的模式。

随机分布(random distribution) 每个个体的出现不受其他个体的位置影响。

随机灭绝(stochastic extinction) 由于出生和死亡的随机波动而导致种群大小降低到零。

碎屑(detritus) 新鲜死尸或者部分分解的有机物质。

T

太阳常数(solar constant) 到达地球大气层外围的太阳辐射强度,大约是 $1400\text{W}\cdot\text{m}^2$ 。

太阳赤道(solar equator) 在任何特定季节,太阳垂直照射下方的纬度平行线。

碳酸(carbonic acid) 二氧化碳溶解于水中形成的一种弱酸(H_2CO_3)。

碳酸根离子(carbonate ion) 碳酸或某种碳酸盐分解而形成的阴离子(CO_3^{2-})。

特化(specialization) 形态或功能的一种适应,使一个特别好地适合一个有限范围的栖息地、资源或环境条件;这种有限性的进化过程。

特化种(特化型,专化者)(specialist) 利用有限范围的栖息地或资源的物种。

特有分布(特有现象)(endemism) 属于特定地区的性质。

藤本植物(liana) 热带雨林的攀缘植物,通常是木质的,着根于土地中。

梯度分析(gradient analysis) 物种沿物理条件梯度的丰富度描写与解释。

田间持水量(field capacity) 土壤能够抵抗重力而保持水分的量。

条件(condition) 环境的一种物理的或化学的性质,如果没有被消费,就影响生物学过程或种群生长(例如温度、盐度、酸度)。与“资源”比较。

同化(assimilatory) 指导致一个元素还原为有机形式并被生态系统分室获得的一种生物化学变化。

同化效率(assimilation efficiency) 用百分数表达的吸收进入血流的摄食能比例。

同化作用(assimilation) 任何物质结合进入一个生物体的组织、细胞和体液的方式。

同生群(cohort) 在同一时间补充到种群的同一年龄的个体群。

同生群生命表(cohort life table) 种群中同生群个体,从出生到

最后一个个体死亡构成特定年龄的存活率和出生率表,即动态生命表。

同时雌雄同体(simultaneous hermaphroditism) 个体同时具有雌性和雄性生殖器官的情况。

同域的(sympatric) 出现在同一个地方,通常指物种分布的重叠地区。

同资源种团(功能团)(guild) 在同一栖息地中占据同一生态位的物种群。

透光层(光亮带)(euphotic zone) 水体中深度为光线能够透过的表面水层,在此层中光合作用与呼吸作用互相平衡。

突变(mutation) 生物体的任何基因型变化,出现在基因、染色体或基因组水平上;通常指基因到新等位基因形式的变化。

土壤(soil) 陆地群落的硬基底,是气候和生命活动与下面地质构成的相互作用的结果。

土壤的(edaphic) 指土壤的或被土壤影响的。

土壤基干(soil skeleton) 矿质土壤的物理结构,主要指粉砂颗粒。

土壤剖面(soil profile) 对各个土层土壤垂直结构的一个描述。

脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, DNA) 一种长链的大分子,其亚单位(核苷)序列编码遗传信息。

W

外部装填(external loading) 湖泊或河流从系统外的营养物输入,特别是污水和农田径流。

外寄生虫(ectoparasite) 生活在或贴附在宿主表面的一类寄生物,如蝉。

外来的(allochthonous) 指输入到一个系统的物质,特别是输入到河流和湖泊的矿物和有机物。与“本地的”比较。

外生菌根(ectomycorrhizae) 真菌在根的外围形成鞘,并与植物根形成互惠共生的联合。

外温性(ectothermy) 经过传导从环境获得热能或者吸收辐射以保持体温的能力。

完全花(perfect flower) 具有雄性和雌性生殖器官的花(花粉囊和雌蕊)。

挽救效应(rescue effect) 通过从别的地方,常常是从一个更加多产的栖息地移植个体以防止局域种群灭绝。

王后(queen) 在蜜蜂、黄蜂、蚂蚁和白蚁的群体里有一个受精后发育完全的雌体,其功能就是产卵,是群体中全部成员的母亲。

微环境(小环境)(microenvironment) 小栖息地中的个体在特定时间经受的条件。

微栖息地(小栖息地)(microhabitat) 栖息地中的一个特定部分,是一个个体在任何特定时间的活动过程中所遇到的部分。

微宇宙(microcosm) 常常在实验室里使用的一个小而简单化系统,包括较大的自然系统基本特征。

萎蔫系数(wilting coefficient) 植物能够获得水分的土壤最低含水量。也叫萎蔫点。

温度剖面(temperature profile) 水或土壤表面以下,或者地面上,温度与深度的关系。

- 温室效应(greenhouse effect)** 由于大气中二氧化碳和某些其他污染物浓度的上升引起地球气候的变暖。
- 稳定的年龄分布(stable age distribution)** 具有恒定增长率的种群,各个年龄组个体数的比例。
- 稳定平衡(stable equilibrium)** 如果系统由于外力而偏离后,返回的特定状态。
- 稳定选择(stabilizing selection)** 最接近种群平均值;表型的差异存活或生殖分化,选择淘汰极端表型而趋向于维持种群的平均值。
- 稳定状态(steady state)** 当系统中相反的力和流处于平衡时的状态。
- 无光带(aphotic zone)** 湖泊和海洋中光线能够穿透深度以下的水层。
- 无限增长(indeterminate growth)** 连续的增长,通常在性成熟后下降率表现。
- 无性生殖(asexual reproduction)** 不具配子有性联合(受精)利益的生殖。
- 芜原(barren)** 由于土壤的某些物理或化学性质而使植被稀疏的区域。
- 物候学(phenology)** 研究在一年的过程中生物活动的定时,特别是与气候的关系。
- 物种多样性(species diversity)** 见“多样性”。
- 物种丰富度(species richness)** 物种数量的一种简单计算。
- 物种拣选(species sorting)** 由于物种对条件的耐受性、对资源的需求、或与竞争者和捕食者的相互作用,局部群落中区域物种库对物种的约束。
- 物种库(species pool)** 一个物种源区域中所有物种的整体,一个岛屿或栖息地的定居物种就来源于物种库。
- 物种-面积关系(species-area relationship)** 物种数目的增加与栖息地、岛屿或地区面积相关的模式。
- 物种形成(speciation)** 单一物种分裂为两个或更多生殖上不兼容的子物种。
- X
- 稀疏(rarefaction)** 随机减少样品中个体以测定物种多样性与样品大小之间相互关系的方法。
- 系列(sere)** 在一个特定范围内的群落趋向一个稳定状态的演替序列。
- 系统发生(phylogeny)** 物种或其他分类单元之间的进化关系。
- 系统发育效应(phylogenetic effect)** 由于有共同祖先,物种之间形态或生态的相似。
- 下木(understory)** 森林林冠下面的一层植被。
- 下行控制(top-down control)** 捕食者对于食物链中低于它们的营养级大小之影响。
- 先后雌雄同体(sequential hermaphroditism)** 个体先是一个性别,后来是另一个性别的情况。
- 显性(dominant)** 一个等位基因掩饰了同一基因的另一(隐性的)等位基因。
- 限制(constraint)** 生活史中,对于进化适合度有对立影响且限制进化响应的两个或更多特征之间的一种功能的或遗传的关系。
- 限制资源(limiting resource)** 与需求相比是很稀少的一种资源。
- 相对多度(relative abundance)** 在一个样地或群落中一个物种的比例表达。
- 相互适应(coadaptation)** 两个或更多物种中每一个的特征进化是对另一个(或另一些)物种变化的响应,常常是互惠的。见“协同进化”。
- 香农-威纳指数(Shannon-Wiener index, H)** 用每个物种相对多度权衡的物种多样性的对数测度。
- 向中心摄食(central place foraging)** 一种摄食行为,在此行为中,已获得的食物被带到中心位置,例如有幼体的巢。
- 消费链(consumer chain)** 见“食物链”。
- 消费者(consumer)** 利用某一个特定资源的个体或种群。
- 消费者-资源相互作用(consumer-resource interaction)** 物种之间一个物种捕食或消费另一物种的任何生态或进化的相互作用。
- 硝化作用(nitrification)** 含氮有机化合物通过微生物的分解产生硝酸盐和亚硝酸盐。
- 协同进化(coevolution)** 两个或更多物种出现遗传决定的性状(适应性),是被这些性状控制的互利的相互作用所选择的。
- 斜温层(温跃层)(thermocline)** 在上部温水层(湖上层)和下部冷水层(湖下层)之间,温度变化迅速的水深带。
- 辛普森指数(Simpson's index, D)** 用每个物种相对多度权衡的物种多样性的测度。
- 新北区(Neoarctic)** 一个生物地理区,相当于北美的温带。
- 新热带区(Neotropical region)** 一个生物地理区,相当于南美、热带中美和西印度。
- 性比(sex ratio)** 种群中一个性别个体的数量与另一性别个体数量的比率。
- 性二型现象(两性异形)(sexual dimorphism)** 一个物种的雌体与雄体有不同的外表。
- 性选择(sexual selection)** 一个性别选择对方性别个体的一种特定特征,通常通过求偶行为完成。
- 性状替换(character displacement)** 两个其他方面相似、分布区重叠的物种,由于竞争选择影响在物种分布重叠区内性状的分歧。
- 休眠(dormancy)** 一种不活动的状态,例如冬眠、滞育或种子休眠,通常出现在不适合生活的时期。
- 选型交配(assortative mating)** 具有相同外表或基因型的个体之间优先交配(正选型交配)或不同外表或基因型的个体之间优先交配(负选型交配)。
- 选择(selection)** 由于个体间表型的不同,种群中个体在生殖力和存活率上的趋异。
- 血统身份(世系同一性)(identity by descent)** 不同个体的同源基

- 因是共同祖先同一基因直接拷贝的概率。
- 驯化(acclimation)** 生物对于环境变化的反应中形态和生理的可逆变化,也叫做 acclimatization。(有些国内外教材把 acclimation 和 acclimatization 加以区分,后者指在自然条件下的气候驯化,而前者指实验条件下的实验驯化——译者)
- 循环演替顶级(cyclic climax)** 群落的一种稳定的周期性序列,其中没有一个群落本身是稳定的。
- Y
- 亚热带高压带(subtropical high-pressure belts)** 在赤道南北大约 30°之间的大气压力很高和空气干燥的地区。
- 亚种群(subpopulation)** 种群中的一个亚单位,与种群其余部分的个体交换很有限。
- 沿海的(滨海的)(littoral)** 用于海岸,特别是潮间带,常常包括以挺水植物深度为界限的水体。
- 演替(succession)** 在一个栖息地中种群的替代和有规律地推进到一个稳定状态。
- 厌氧的(anaerobic)** 不需要氧。
- 阳离子(cation)** 分子分解后带正电荷的部分。
- 氧化(oxidation)** 从原子、离子或分子除去一个或多个电子。与“还原”比较。
- 一雌多雄制(polyandry)** 一种交配模式,一个雌体与多个雄体同时的或快速先后交配。
- 一级消费者(primary consumer)** 一种植食动物,是食物链的最底层消费者。
- 一雄多雌制(polygyny)** 一种交配模式,一个雄体同时或先后快速地与多个雌体配对。
- 一雄多雌制阈值(多雌阈值)(polygyny threshold)** 一雄多雌制是在一个还没有交配雌体的眼里,低质领域中未交配雄体与高质领域中已交配雄体的实际价值等同时,领域或雄体内在价值的区别。
- 遗传多样性(genetic diversity)** 一个种群的基因库中遗传因子多样化的测度。
- 遗传密码(genetic code)** DNA 序列(密码)的三个核苷联合与其编码的蛋白质序列中氨基酸的一致性。
- 遗传漂变(genetic drift)** 由于种群的生殖率和死亡率随机变化,产生等位基因频率的变化。
- 异化的(dissimilatory)** 指导致元素有机型氧化的生化转变,并因此它就从生态系统的生物分室丢失。
- 异速生长(allometry)** 生物身体某一个部分的相对增长,或生物生理或行为的测度相对于某些别的量度(通常是生物体的整体大小)的相对增长。
- 异型杂交(远交)(outcrossing)** 与种群中无亲缘关系个体进行交配。
- 异养生物(heterotroph)** 利用有机物质作为能量和营养物来源的生物。
- 异域的(allopatric)** 出现在不同的地方;通常指种群的地理分隔。
- 异种抑制(allelopathy)** 一个物种用有害或有毒化学物直接抑制另一个物种。
- 抑制(inhibition)** 一个正在移居的种群受到已经建立种群的抑制,特别是在演替顺序中。
- 易化(促进)(facilitation)** 一个物种的种群由于另一个物种的活动而增强,特别是在演替早期。
- 阴离子(anion)** 分子解离后一个带有负电荷的部分。
- 隐蔽的(crypsis)** 生物体的外表使它避免被其他生物发觉。
- 隐性的(recessive)** 适用于等位基因,在杂合二倍体中其表达被另一个可供选择(显性的)基因掩饰。
- 鹰-鸽博弈(hawk-dove game)** 在共享和不共享的优势个体之间社会行为的一种博弈论分析。
- 营养互惠共生(trophic mutualism)** 在两个物种之间基于获得能量和营养物补充方法的共生关系。
- 营养级(trophic level)** 食物链中的位置,由于级的能量-转移等级数决定。
- 营养级串联(trophic cascade)** 消费者或生产者对去除两个或多个营养级的种群的影响。
- 营养结构(trophic structure)** 基于种群的取食关系的群落结构。
- 营养物(nutrient)** 生物正常生长和维持所必需的任何一种物质。
- 营养物利用效率(nutrient use efficiency, NUE)** 一种必需元素的生产量与吸取量之比。
- 营养物循环(nutrient cycle)** 元素通过生态系统的运动途径,包括元素被生物同化和再生为可利用的无机形式。
- 硬叶植物的(sclerophyllous)** 指强硬的、常常是小叶的、适应干旱的植被。
- 永冻层(permafrost)** 在很冷的地区中永久冻结的一层土地,特别是南极和北极。
- 优势序位(优势等级)(dominance hierarchy)** 根据攻击性遭遇战的结局而建立的群体中个体的等级或序位。
- 优势种(dominant (species))** 指生态系统中多度高或有很大生态影响的物种。
- 有丝分裂(mitosis)** 细胞分裂成为两个一样的子细胞,包括细胞 DNA 的复制和等分。
- 有性生殖(sexual reproduction)** 通过两性配子的结合(受精)形成合子的生殖方式。
- 诱发防御(induced defense)** 对植食或捕食的反应而产生的一种防御结构或化合物。
- 雨影(rain shadow)** 山脉下风方向的一块干燥的地区。
- 预测(prediction)** 一个假说的逻辑后果,或一个描述系统某些方面模型的结论。
- 原生演替(primary succession)** 在新出现、没有生命的栖息地中出现的群落发育顺序。
- 源-汇模型(source-sink model)** 种群结构的一种描述,在这个模型中某些亚种群产生多余后代(源),另一些如果没有迁人就将下降(汇)。

源种群(source population) 能够生产超过自我维持的多余个体的种群,具有净的迁出。

远因(ultimate factor) 环境对于生物良好生存有直接重要性的一个方面(如食物)。

Z

杂草(weed) 一种植物或动物,具有高扩散能力,能够生活在被高度干扰的栖息地。

杂草的(ruderal) 属于或指栖息在高度受干扰的地方。

杂合的(heterozygous) 一个基因含有两个形式(等位基因),分别来自于每个亲体。

杂食动物(omnivore) 食性很广,包括植物性和动物性食物的生物;特别是以一个以上营养级为食的生物。

杂食性(omnivory) 从食物网分析,摄食多于一个营养级。

杂种优势(heterosis) 杂合子的适合度高于任一个纯合子基因型的情形。

灾变(catastrophe) 对种群产生强烈影响的一种不可预测的意外事件。

张力-内聚力学说(tension-cohesion theory) 根从土壤汲取水分所需要的力是水分从植物叶表蒸发而产生的。

蛰伏(麻痹)(torpor) 失去运动和感觉能力,通常伴随呼吸率的明显降低。

真社会性(eusociality) 白蚁、蚂蚁、黄蜂和蜜蜂的复杂社会组织,由产卵的皇后所支配,由不生殖的后代来护理。

振荡(oscillation) 在某个平均值上下作有规则和固定周期的波动。

蒸发(evaporation) 水从液相到气相的转变,需要有热能的输入。

蒸发蒸腾(evapotranspiration) 植物的蒸腾和土壤的蒸发之和。也见“潜在蒸发蒸腾量”。

蒸腾(蒸腾作用)(transpiration) 水分从植物叶或其他部分的蒸发。

蒸腾效率(transpiration efficiency) 植物的净初级生产量与水分蒸腾的比率,通常以 g / kg 水表示;水分利用效率。

整体概念(holistic concept) F. E. Clements 首先提出的观点,认为群落中的生物形成一个离散的、复杂的单位,与超生物体类似。

正选型交配(positive assortative mating) 具有相同外表或基因型个体之间的选型交配。

植食动物(herbivore) 消费活植物或其部分的生物。

植物次生化合物(secondary plant compounds) 植物代谢的化学产物,是专门为防御植食动物和病原生物而产生。

指数增长(exponential growth) 种群的连续上升或下降,其变化率与任何特定时间的个体数量成比例。见“几何级数增长”。

指数增长率(exponential rate of increase, r) 种群在特定时间的增长率,以单位时间的比例增长来表示。见“几何增长率”。

滞留时间(residence time) 分室大小与通过分室的流的比率,以

时间单位表示;因此是能量或物质在分室中停留的平均时间。

滞育(diapause) 昆虫卵或幼虫发育的暂时中断,通常与休眠期联合。

中度干扰假说(intermediate disturbance hypothesis) 由于早期和晚期的演替物种的共存,物种多样性在具有中等强度物理干扰的栖息地中最大的观点。

中生的(mesic) 指具有丰富雨量和排水性良好土壤的栖息地。

种(物种)(species) 实际上或潜在地进行相互杂交的若干种群的群体,在生殖上与所有其他生物种类隔离的。

种间竞争(interspecific competition) 不同物种个体之间的竞争。

种内竞争(intraspecific competition) 同一物种个体之间的竞争。

种群(population) 栖息在特定区域中一个特定物种的生物群体。

种群结构(population structure) 指在适合栖息地中个体密度和空间关系,以及某个年龄组和性别组别的个体比例。

种群瓶颈(population bottleneck) 种群大小极端小的一个时期,在这个时期里种群对于因遗传漂变而丧失遗传多样性是很脆弱的。与 Founder event 比较种群统计的(demographic)关于种群的,特别是种群年龄结构和增长率。

种群统计学(人口统计学)(demography) 研究种群或人口年龄结构和增长率的学科。

种群遗传学(population genetics) 研究种群中基因和基因型频率变化的学科。

种子库(seed bank) 种子在土壤中保留其活性,当条件合适时就能够萌发。

周期(cycle) 系统定期地返回到起始点的周期性变化。

周期性的循环(periodic cycle) 种群大小在高和低数量之间有规则间隔的波动。

周期性演替(cyclic succession) 群落通过重复的演替期序列的连续变化。

主动运输(active transport) 分子或离子通过生物膜的逆扩散梯度运动。

专性的(obligate) 指一种生活方式,或对不可替代的特定条件的反应。

砖红壤(laterite) 富含氧化铁和铝的坚硬物质,经常在碱性条件下热带土壤风化时形成。

砖红壤化(laterization) 硅从土壤的淋洗,通常在具有碱性土壤反应的温暖、潮湿地区发生。

转换(switching) 有利于增加适宜性或多度的食物改变。

资源(resource) 有机体正常维持、生长和生殖必需的物质或对象。如果资源比需要的稀少,就被看作一种限制因子。不可更新的资源(例如空间)有固定的总量,可能被完全用尽;可更新资源(例如食物)的生产率可能部分由对其的利用决定。

紫外线辐射[ultraviolet (UV) radiation] 波长小于大约 400 nm 的电磁辐射。

自交(selfing) 与自身交配;当然,只适用于(通常是植物)同时具有

雄性和雌性生殖器官的个体(雌雄同体)

自交不亲和性(self-incompatible) 由于结构、生物化学和时间因素,个体自身不能交配。

自然稀疏曲线(self-thinning curve) 受到空间或其他资源限制的植物种群中,植物重量和密度的平均值之间的特征性关系。

自然选择(natural selection) 种群中遗传性状由于携带这些性状个体的不同存活和生殖而出现的频率变化。

自私性(selfishness) 只把好处传递给与其他个体无关的个体的行为。

自养生物(autotroph) 同化太阳光能的生物(绿色植物),或同化无机化合物能量的生物(硫细菌)。与“异养生物”比较。

总初级生产量(gross primary production) 植物通过光合作用同化的总能量。

总生产量(gross production) 一个生物体、种群或整个群落同化的总能量或总营养物。见“净生产量”。

总生产效率(gross production efficiency) 被生物体摄入的食物用于生长和生殖的百分比。

最大持续产量(maximum sustainable yield, MSY) 不减少种群大小而可以从种群中获得个体最大收获率,即在最大持续产量时补充量等于或超过收获量。

最适度(optimum) 最适合生物的狭窄环境条件范围。

最适摄食(optimal foraging) 包括食性宽度的一组规则,生物通

过这些规则使单位时间摄食量最大、应付食物需求必需的时间最小、捕食风险也进入最优摄食方程中。

最小可存活种群(minimum viable population, MVP) 防止种群遗传变异的丧失,或在可以接受的时间里遭受随机灭绝,所必需的最低个体数量。

最优异型杂交距离(optimal outcrossing distance) 植物接受花粉并使种子数最大的距离。

C₃-光合作用(C₃ photosynthesis) 光合作用途径,在这种途径中二氧化碳最初被同化为三碳化合物,即卡尔文循环中的甘油醛磷酸(PGA)。

C₄-光合作用(C₄ photosynthesis) 光合作用途径,在这种途径中二氧化碳最初被同化为四碳化合物,例如草酰乙酸(OAA)或苹果酸。

wahlund 效应(wahlund effect) 由于两个具有不同等位基因平衡频率种群的混合,使种群中的纯合子数比按照哈迪-温伯格定律所期望的杂合子数更多。

β-多样性(beta diversity) 由于栖息地之间物种周转产生的一个区域内的各种生物。

I型、II型和III型功能反应(type I, II, and III functional responses) 见“功能反应”。

-3/2 幂定律[-3/2 (three-halves) power law] 植物种群密度与生物量的对数关系的斜率是-3/2,是一个一般性规律。

(孙儒泳 译)

索引

- 氨化作用 138
澳大利亚区 426
斑块 276
半透性的 47
饱和点 52
北美草原 102
贝茨拟态 306
背景灭绝 444
本地的 109
边界层 29
变态 187
变温动物 59
标记重捕法 242
表型 167
表型可塑性 167
表型可塑性 184
病原体 203
补偿点 52
补足的 178
捕食者 300
不对称竞争 346
查帕拉尔 120
查帕拉群系 93
超生物体 365
潮间带 111
成熟 183
程序性死亡 193
重复生殖 193
重组 286
初级生产 118
初级生产力 118
初级生产者 118
传导 35
春季环流 75
纯合的 167
雌雄同体 206
雌雄同株 206
雌雄异体 206
次级性征 211
次生物质 310
次生演替 388
促进 392
大量灭绝 444
大陆漂移 423
大灭绝 428
单倍二倍性 208
单次生殖 193
单宁 310
单配制 210
岛屿生物地理学平衡理论 413
等级 228
等位基因 167
低渗透性 54
低苏纳拉带 81
地中海气候 75
奠基者事件 287
顶极群落 386
定向选择 292
东洋区 426
冬眠 174
动态稳定状态 13
动态行为 233
断层 390
对策论 219
对流 35
对照 16
多配制 209
多稳定状态 328
多样性指数 381
恶意行为 220
发育反应 171
反硝化作用 139
反应规范 184
泛大陆 423
泛化种 95
非禾本草植物 93
非密度制约因素 261
非再生资源 335
分布 233
分层现象 75
分裂选择 292
分配 183
分室模型 132
风化 84
风险-敏感摄食 177
封闭群落 368
辐射 35
负反馈 59
负选型交配 288
附生植物 6,383
富养化 153
干扰 386
干扰性竞争 341
冈瓦纳古陆 424
高山带 81
高渗透性 54
高苏纳拉带 81
个体论概念 366
个体生态学 5
工业黑化现象 295
功能反应 324
功能网 373
供体 220
共生 9,357
共生小体 140
共同园实验 291
共显性的 167
古北区 426
古热带区 426
固氮作用 138
固定 287
关键捕食者 373
关键因子分析 258
光合效率 120
光合自养生物 143
光合作用 28
广义适合度 222
过渡带 81
哈得莱环流圈 68
海岸带 111
海底带 112
合子 201
合作 220
河岸带 109
河口湾 111
河流连续体 109
核苷酸 284
黑化 295
恒温性 59
红皇后假说 204
红外线 32
呼吸作用 28
湖滨带 110
湖底带 111
湖上层 75
湖下层 75
湖沼带 110
互惠共生 356
化能自养生物 143
化石土壤 137
还原 28
混沌 274
混合对策 226
活性空间 167
基础生态位 407
基因流 290
基因型 166
基因型-环境交互作用 185
基质势 46
极地冻原 106
集合种群模型 237
集水区 148
集团分布 234
几何级数增长 248
寄生物 300

- 寄生物-调节性选择 213
 寄主 300
 加拿大带 81
 假说 15
 减幅振荡 274
 减数分裂 201
 减数分裂价 202
 交叉抗性 309
 交互利他行为博弈 226
 交配制度 209
 结构防御 310
 近因 175
 进化 166
 进化稳定对策 226
 经产数 183
 景观模型 238
 景观生态学 232
 景天酸代谢 54
 警戒色 305
 净初级生产量 118
 净生产效率 122
 竞争 334
 竞争排除原理 337
 静态生命表 254
 局域多样性 406
 局域交配竞争 208
 绝热冷却 81
 菌根 150
 菌丝 8

 开放群落 368
 可再生资源 335
 克隆 201
 啃牧 300

 劳亚古陆 424
 离散 426
 理想自由分布 240
 利比希最低量法则 336
 利己 220
 利他行为 220
 利用效率 124
 利用性竞争 341
 连接网 375
 连续体概念 371
 连续体指数 391
 联合平衡 322

 两面下注 194
 邻居容量 243
 林冠 107
 领域 218
 乱交 209

 每头 249
 弥散性协同进化 362
 密度 241
 密度制约因素 261
 密码子 284
 缪勒拟态 306

 内禀增长率 256
 内生菌根 150
 内温动物 59
 内稳态 59
 内源 127
 耐受 393
 南方涛动 76
 能量金字塔 116
 能流网 373
 拟寄生物 300
 逆流循环 62
 年净生产力 119
 年周期生殖 193

 配偶护卫行为 210
 配偶外交配 210
 配子 201
 贫养化 153
 频率制约性选择 207
 频率制约选择 294

 栖息地 9
 栖息地泛化种 407
 栖息地基质 237
 气候带 96
 气孔 49
 迁出 242
 迁入 242
 迁移 172
 前适应 362
 浅海带 111
 亲代-子代冲突 226
 亲缘系数 221
 亲缘选择 221

 秋季环流 76
 秋季水华 76
 区域多样性 406
 趋同 430
 趋同现象 91,349
 权衡 183
 缺氧 30
 确定性模型 279
 群落 365
 群落交错区 113,368

 让步赛原理 213
 热带辐合带 69
 热力学原理 116
 热收支 36
 人为灭绝 444
 溶质 47
 人口统计学 247

 萨瓦纳 91
 散布 242
 上升流 72
 上行控制 375
 社会行为 218
 深海带 111
 渗透 47
 渗透势 47
 生长季节 101
 生长型 93
 生活史 181
 生境斑块 276
 生命带 81
 生态多样性 440
 生态旅游 442
 生态耐受度 93
 生态释放 408
 生态位 10
 生态系统 116
 生态系统 2
 生态效率 122
 生态型 291
 生态学系统 2
 生态系统生态学 117
 生物除污 465
 生物多样性 439
 生物防治 339
 生物分带 111

 生物耗氧量 161
 生物量累积比率 124
 生物群落 366
 生物群系 92
 生育力 253
 生殖力 183
 失控性选择 213
 时滞 273
 实际生态位 407
 食草 300
 食碎屑动物 300
 食物链 116
 食物链效率 122
 食物网 116,372
 适合度 166
 适应 14
 受精 201
 受体 220
 数值反应 326
 衰老 183
 衰老 195
 水分利用率 120
 水势 46
 酸度 27
 随机取样过程 279
 碎屑 123

 胎生 91
 太阳常数 34
 特化 185
 特化 95
 特有分布 440
 特有种 440
 特化种 95
 梯度变异 291
 梯度分析 371
 田间持水量 46
 同步的 206
 同化 131
 同化效率 122
 同化作用 28
 同域分布区 356
 同资源种团 367
 透光层 34
 透光带 112
 突变 285
 突出木 107

- 土层 81
 土壤灰化作用 84
 土壤因子 94
 脱氧核糖核酸 284

 外来的 109
 外生菌根 150
 外温动物 59
 外源 127
 挽救效应 278
 微环境 168
 微栖息地 168
 微宇宙 16
 萎蔫点 46
 萎蔫系数 46
 温室效应 33
 温跃层 75
 稳定 327
 稳定性 374
 稳定选择 292
 无光带 112
 无限增长 192
 无性生殖 201
 物种丰富度 367
 物种拣选 407
 物种-面积的关系 379

 西伯利亚草原 102
 稀疏 381
 系统发育效应 422
 细尺度 51
 下木 107
 下行控制 375
 先后雌雄同体 206
 显性的 167
 相对多度 381
 相互移植实验 185

 香农-威纳指数 381
 向中心摄食 175
 消费者 300
 消费者链 300
 消费者-资源相互作用 300
 硝化作用 138
 协同进化 349
 辛普森指数 381
 新北区 426
 新热带区 427
 性比 207
 性二型 211
 性选择 199
 性状替换 356
 休眠 172
 选型交配 288
 血统身份 221
 驯化 170
 循环演替顶极 398

 亚热带高压带 70
 亚种群 276
 演替 386
 演替系列 387
 厌氧性 30
 氧化 28
 氧化还原反应 145
 氧化土 107
 一雄多雌制 209
 一雄多雌制阈值 210
 遗传多样性 440
 遗传密码 284
 遗传漂变 287
 异化 131
 异速生长 189
 异型杂交 206
 异养生物 28

 异域分布区 356
 异种相克现象 341
 抑制 392
 隐性的 167
 鹰-鸽博弈 225
 营养级 116
 营养级串联 375
 永冻层 106
 优势等级 219
 优势种 377
 游离气体碳富集 179
 有限周期 274
 诱发 310
 雨影 72
 原生演替 388
 源-汇模型 237
 远因 175

 杂合的 167
 杂食性 374
 杂种优势 294
 灾变 279
 暂时性顶极 398
 早成土 105
 增效 336
 张力-内聚力学说 48
 蛰伏状态 60
 真社会性 227
 蒸发 36
 蒸发蒸腾量 406
 蒸腾效率 120
 蒸腾作用 36
 蒸腾作用 48
 整体论概念 366
 正选型交配 288
 植食动物 300
 指数增长 248

 滞留时间 124
 滞育 174
 中度干扰假说 416
 中性平衡 324
 种间竞争 334
 种内竞争 334
 种群 233
 种群结构 233
 种群瓶颈 287
 种子库 396
 主动运输 47
 贮存 172
 砖红壤化作用 85
 资源 335
 紫外线 32
 自交衰退 290
 自然历史 197
 自然稀疏曲线 264
 自然选择 14
 自养生物 28
 总初级生产量 118
 总生产效率 122
 最大持续产量 329
 最适度 63
 最适摄食 175
 最适条件 94
 最小可存活种群 450
 最优异型杂交距离 289

 C₃光合作用 52
 C₄光合作用 52
 “大爆炸”式生殖 193
 I型功能反应 325
 II型功能反应 325
 III型功能反应 325