



# 基础生态学

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

Digitized by the Internet Archive  
in 2011 with funding from  
Institute of Botany, CAS and Internet Archive

<http://www.archive.org/details/qichushengtaixue00sunr>







图 14-5 我国西双版纳热带雨林中乔木的板状根(廖万金摄)



图 14-6 我国西双版纳雨林中老茎生花现象  
(廖万金摄)



图 14-7 我国西双版纳雨林中树上的附生植物  
(廖万金摄)



图 14-9 我国南方常绿阔叶林群落( 娄安如摄)



图 14-10 华北地区的硕桦林群落( 娄安如摄)



图 14-11 我国高海拔处的秦岭冷杉原始林( 娄安如摄)



图 14-13 新疆阿尔泰山前山地草原( 娄安如摄)



图 14-15 新疆天山北麓冲洪积山上的梭梭荒漠  
( 娄安如摄)



图 14-16 青藏高原高寒草原上的藏野驴( 娄安如摄)

中科院植物所图书馆



S0003514

58.181054  
217

# 基础生态学

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 姜安如



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

27836

## 图书在版编目(CIP)数据

基础生态学 / 孙儒泳等. —北京: 高等教育出版社, 2002(2003 重印)

本科师范教材. 生物农林专业

ISBN 7-04-011027-X

I. 基… II. 孙… III. 生态学—师范大学—教材  
IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 046091 号

策 划 林金安 编 辑 林金安 封面设计 张 楠  
责任排版 李 杰 责任印制 陈伟光

## 基础生态学

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市西城区德外大街 4 号

邮政编码 100011

总 机 010-82028899

购书热线 010-64054588

免费咨询 800-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

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

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 850 × 1168 1/16

印 张 21.25

字 数 500 000

插 页 2

版 次 2002 年 7 月第 1 版

印 次 2003 年 9 月第 3 次印刷

定 价 29.50 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**



# 前 言

生态学是当代迅速发展的科学,《普通生态学》出版已历时 10 年,虽然它已经成为国内高等学校广泛使用的基础生态学教材之一,但是它与时代的需要相比已经落后了,因此,在教育部“面向 21 世纪的生态学教育改革研究”课题(1998—2000)和高等教育出版社的支持下,我们决定另编写一本新的教材,并起名为《基础生态学》,以替代原来的《普通生态学》。

20 世纪后几十年,人类社会的物质文明及科学技术发展达到了新的高峰,同时,人类活动对于地球和生物圈的负影响也上升到新的高度,并已威胁到持续发展,甚至于人类自身的生存。今天,人与自然必须协调发展的思想和发展经济必须与保护自然环境和生物多样性同步的观点,已经为广大公民所接受,在公众中普及生态学知识也就成了十分迫切的任务。在高等学校的许多专业中生态学已经成为一门广泛开设的基础课。

本教材分基础和应用两部分。基础部分按有机体、种群、群落和生态系统等组织层次编写。应用部分包括全球变暖与环境污染、人口与资源、农业生态、生物多样性与保育、生态系统服务、收获理论与生物防治等节。

本书内容力求反映当代生态学发展水平,编写中参考了 20 世纪 90 年代以来(包括 2000 和 2001 年)出版的新教材和某些专著:例如有机体层次中把生态因子按能量环境和物理环境分别探讨,种群层次加进集合种群和空间异质性、行为生态学;群落层次增加了我国学者的研究成果;生态系统层次中,在全球初级生产力和碳、氮等物质循环方面都增补了近年来的研究结果。应用生态学部分的篇幅比以前的《普通生态学》有明显的增加,全球生态学、生物多样性保护和生态系统服务三节更是明显,这些都是与人类社会的持续发展问题密切相关的。

在教材上,生态学各个层次的内容、理论与应用等力求保持平衡,各章都具有小结和思考题以方便学生复习,并提供一些参考文献和上网地址,以扩大知识面、培养学生科学素质,和独力在网上浏览。

本书的绪论、第 11、12 和 13 章、第 15 章的 15.4、15.5 由孙儒泳编写,第 1、2、3 章由李庆芬编写,第 4、5、6、7 章和第 15 章的 15.1、15.2、15.3、15.6、15.7 由牛翠娟编写,第 8、9、10 和 14 章由娄安如编写。

由于现代生态学的内容广泛,与多门学科相交叉,并与社会问题紧密相关,限于作者的能力和水平有限,不当和错误之处,敬希读者批评指正。

孙儒泳

2002 年 6 月于北京



# 目 录

|                    |     |
|--------------------|-----|
| 0 绪 论 .....        | (1) |
| 0.1 生态学的定义 .....   | (1) |
| 0.2 生态学的研究对象 ..... | (2) |
| 0.3 生态学的分支学科 ..... | (3) |
| 0.4 生态学的研究方法 ..... | (4) |
| 小结 .....           | (4) |
| 思考题 .....          | (4) |
| 推荐阅读文献 .....       | (4) |

## 第一部分 有机体与环境

|                             |      |
|-----------------------------|------|
| 1 生物与环境 .....               | (6)  |
| 1.1 生态因子 .....              | (6)  |
| 1.1.1 环境 .....              | (6)  |
| 1.1.2 生态因子 .....            | (7)  |
| 1.2 生物与环境的相互作用 .....        | (8)  |
| 1.2.1 环境对生物的作用 .....        | (8)  |
| 1.2.2 生物对环境的反作用 .....       | (10) |
| 1.3 最小因子、限制因子与耐受限度 .....    | (10) |
| 1.3.1 利比希最小因子定律 .....       | (10) |
| 1.3.2 限制因子 .....            | (11) |
| 1.3.3 耐受限度与生态幅 .....        | (11) |
| 小结 .....                    | (14) |
| 思考题 .....                   | (14) |
| 推荐阅读文献 .....                | (14) |
| 2 能量环境 .....                | (15) |
| 2.1 地球上光及温度的分布 .....        | (15) |
| 2.1.1 地球上光的分布 .....         | (15) |
| 2.1.2 地球上温度的分布 .....        | (17) |
| 2.2 生物对光的适应 .....           | (20) |
| 2.2.1 光质的生态作用及生物的适应 .....   | (20) |
| 2.2.2 光照强度的生态作用及生物的适应 ..... | (20) |
| 2.2.3 生物对光照周期的适应 .....      | (22) |

|                                  |             |
|----------------------------------|-------------|
| 2.3 生物对温度的适应·····                | (24)        |
| 2.3.1 温度与动物类型·····               | (24)        |
| 2.3.2 生物对温度的反应·····              | (24)        |
| 2.3.3 生物对极端环境温度的适应·····          | (27)        |
| 2.3.4 生物对周期性变温的适应·····           | (31)        |
| 2.3.5 物种分布与环境温度·····             | (32)        |
| 小结·····                          | (33)        |
| 思考题·····                         | (34)        |
| 推荐阅读文献·····                      | (34)        |
| <b>3 物质环境</b> ·····              | <b>(35)</b> |
| 3.1 地球上水的存在形式及分布·····            | (35)        |
| 3.1.1 水的特性与存在形式·····             | (35)        |
| 3.1.2 陆地上水的分布·····               | (36)        |
| 3.2 生物对水分的适应·····                | (37)        |
| 3.2.1 植物与水·····                  | (37)        |
| 3.2.2 动物对水的适应·····               | (41)        |
| 3.3 大气组成及其生态作用·····              | (46)        |
| 3.3.1 氧与生物·····                  | (47)        |
| 3.3.2 CO <sub>2</sub> 的生态作用····· | (50)        |
| 3.4 土壤的理化性质及其对生物的影响·····         | (50)        |
| 3.4.1 土壤的物理性质与生物·····            | (51)        |
| 3.4.2 土壤化学性质与生物·····             | (53)        |
| 3.4.3 土壤的生物特性·····               | (54)        |
| 3.4.4 植物对土壤的适应·····              | (55)        |
| 3.5 火作为生态因子对生物的影响及管理·····        | (57)        |
| 3.5.1 火对生物的作用·····               | (57)        |
| 3.5.2 防火管理·····                  | (58)        |
| 小结·····                          | (59)        |
| 思考题·····                         | (60)        |
| 推荐阅读文献·····                      | (61)        |

## 第二部分 种群生态学

|                         |             |
|-------------------------|-------------|
| <b>4 种群及其基本特征</b> ····· | <b>(63)</b> |
| 4.1 种群的概念·····          | (63)        |
| 4.2 种群动态·····           | (64)        |
| 4.2.1 种群的密度和分布·····     | (64)        |
| 4.2.2 种群统计学·····        | (66)        |
| 4.2.3 种群的增长模型·····      | (71)        |

|                        |       |
|------------------------|-------|
| 4.2.4 自然种群的数量变动        | (73)  |
| 4.3 种群调节               | (79)  |
| 4.3.1 外源性种群调节理论        | (79)  |
| 4.3.2 内源性自动调节理论        | (80)  |
| 4.4 集合种群动态             | (81)  |
| 4.4.1 概念和术语            | (82)  |
| 4.4.2 集合种群理论的意义与应用     | (84)  |
| 小结                     | (85)  |
| 思考题                    | (85)  |
| 推荐阅读文献                 | (86)  |
| 5 生物种及其变异与进化           | (87)  |
| 5.1 生物种的概念             | (87)  |
| 5.2 种群的遗传变异与选择         | (88)  |
| 5.2.1 基因、基因库与基因频率      | (88)  |
| 5.2.2 变异、自然选择和遗传漂变     | (89)  |
| 5.2.3 遗传瓶颈和建立者效应       | (92)  |
| 5.2.4 表型的自然选择类型        | (93)  |
| 5.3 物种形成               | (94)  |
| 5.3.1 物种形成及其过程         | (94)  |
| 5.3.2 物种形成的方式          | (95)  |
| 小结                     | (97)  |
| 思考题                    | (97)  |
| 推荐阅读文献                 | (98)  |
| 6 生活史对策                | (99)  |
| 6.1 能量分配与权衡            | (99)  |
| 6.2 体型效应               | (100) |
| 6.3 生殖对策               | (101) |
| 6.3.1 $r$ -选择和 $K$ -选择 | (101) |
| 6.3.2 生殖价和生殖效率         | (102) |
| 6.4 生境分类               | (103) |
| 6.5 滞育和休眠              | (104) |
| 6.6 迁移                 | (105) |
| 6.7 复杂的生活周期            | (106) |
| 6.8 衰老                 | (106) |
| 小结                     | (107) |
| 思考题                    | (107) |
| 推荐阅读文献                 | (107) |
| 7 种内与种间关系              | (108) |
| 7.1 种内关系               | (109) |

|       |                |       |
|-------|----------------|-------|
| 7.1.1 | 密度效应 .....     | (109) |
| 7.1.2 | 性别生态学 .....    | (110) |
| 7.1.3 | 领域性和社会等级 ..... | (116) |
| 7.1.4 | 他感作用 .....     | (116) |
| 7.2   | 种间关系 .....     | (117) |
| 7.2.1 | 种间竞争 .....     | (117) |
| 7.2.2 | 捕食作用 .....     | (124) |
| 7.2.3 | 寄生与共生 .....    | (129) |
|       | 小结 .....       | (133) |
|       | 思考题 .....      | (134) |
|       | 推荐阅读文献 .....   | (135) |

### 第三部分 群落生态学

|       |                          |       |
|-------|--------------------------|-------|
| 8     | 群落的组成与结构 .....           | (137) |
| 8.1   | 生物群落的概念 .....            | (137) |
| 8.1.1 | 生物群落的概念 .....            | (137) |
| 8.1.2 | 群落的基本特征 .....            | (138) |
| 8.1.3 | 对群落性质的两种对立观点 .....       | (139) |
| 8.2   | 群落的种类组成 .....            | (140) |
| 8.2.1 | 种类组成的性质分析 .....          | (140) |
| 8.2.2 | 种类组成的数量特征 .....          | (141) |
| 8.2.3 | 种的多样性 .....              | (143) |
| 8.2.4 | 物种多样性在空间上的变化规律 .....     | (145) |
| 8.2.5 | 解释物种多样性空间变化规律的各种学说 ..... | (145) |
| 8.2.6 | 种间关联 .....               | (146) |
| 8.3   | 群落的结构 .....              | (147) |
| 8.3.1 | 群落的结构单元 .....            | (147) |
| 8.3.2 | 群落的垂直结构 .....            | (149) |
| 8.3.3 | 群落的水平结构 .....            | (150) |
| 8.3.4 | 群落的时间结构 .....            | (150) |
| 8.3.5 | 群落交错区与边缘效应 .....         | (151) |
| 8.4   | 群落组织——影响群落结构的因素 .....    | (152) |
| 8.4.1 | 生物因素 .....               | (152) |
| 8.4.2 | 干扰对群落结构的影响 .....         | (154) |
| 8.4.3 | 空间异质性与群落结构 .....         | (156) |
| 8.4.4 | 岛屿与群落结构 .....            | (156) |
| 8.4.5 | 一个物种丰富度的简单模型 .....       | (159) |
| 8.4.6 | 平衡说和非平衡说 .....           | (160) |

|                         |       |
|-------------------------|-------|
| 小结                      | (162) |
| 思考题                     | (163) |
| 推荐阅读文献                  | (163) |
| <b>9 群落的动态</b>          | (164) |
| 9.1 生物群落的内部动态           | (164) |
| 9.2 生物群落的演替             | (165) |
| 9.2.1 演替的概念             | (165) |
| 9.2.2 演替的类型             | (167) |
| 9.2.3 演替系列              | (169) |
| 9.2.4 控制演替的几种主要因素       | (171) |
| 9.2.5 演替方向              | (171) |
| 9.2.6 演替过程的理论模型         | (172) |
| 9.2.7 演替顶极学说            | (174) |
| 小结                      | (175) |
| 思考题                     | (176) |
| 推荐阅读文献                  | (176) |
| <b>第十章 群落的分类与排序</b>     | (177) |
| 10.1 群落分类               | (177) |
| 10.1.1 植物群落分类的单位        | (178) |
| 10.1.2 植物群落的命名          | (180) |
| 10.1.3 法瑞学派和英美学派的群落分类简介 | (181) |
| 10.1.4 群落的数量分类          | (181) |
| 10.2 群落排序               | (181) |
| 10.2.1 排序的概念            | (181) |
| 10.2.2 排序的类型            | (182) |
| 小结                      | (188) |
| 思考题                     | (188) |
| 推荐阅读文献                  | (188) |

## 第四部分 生态系统生态学

|                     |       |
|---------------------|-------|
| <b>11 生态系统的一般特征</b> | (190) |
| 11.1 生态系统的基本概念      | (190) |
| 11.2 生态系统的组成与结构     | (191) |
| 11.2.1 非生物环境        | (192) |
| 11.2.2 生产者          | (192) |
| 11.2.3 消费者          | (192) |
| 11.2.4 分解者          | (192) |
| 11.3 食物链和食物网        | (194) |

|           |                         |              |
|-----------|-------------------------|--------------|
| 11.4      | 营养级和生态金字塔·····          | (195)        |
| 11.5      | 生态效率·····               | (196)        |
| 11.6      | 生态系统的反馈调节和生态平衡·····     | (197)        |
|           | 小结·····                 | (198)        |
|           | 思考题·····                | (199)        |
|           | 推荐阅读文献·····             | (199)        |
| <b>12</b> | <b>生态系统中的能量流动</b> ····· | <b>(200)</b> |
| 12.1      | 生态系统中的初级生产·····         | (200)        |
| 12.1.1    | 初级生产的基本概念·····          | (200)        |
| 12.1.2    | 地球上初级生产力的分布·····        | (201)        |
| 12.1.3    | 初级生产的生产效率·····          | (203)        |
| 12.1.4    | 初级生产量的限制因素·····         | (204)        |
| 12.1.5    | 初级生产量的测定方法·····         | (205)        |
| 12.2      | 生态系统中的次级生产·····         | (206)        |
| 12.2.1    | 次级生产过程·····             | (206)        |
| 12.2.2    | 次级生产量的测定·····           | (207)        |
| 12.2.3    | 次级生产的生态效率·····          | (208)        |
| 12.3      | 生态系统中的分解·····           | (210)        |
| 12.3.1    | 分解过程的性质·····            | (210)        |
| 12.3.2    | 分解者生物·····              | (211)        |
| 12.3.3    | 资源质量·····               | (214)        |
| 12.3.4    | 理化环境对分解的影响·····         | (215)        |
| 12.4      | 生态系统中的能量流动·····         | (216)        |
| 12.4.1    | 研究能量传递规律的热力学定律·····     | (216)        |
| 12.4.2    | 食物链层次上的能流分析·····        | (217)        |
| 12.4.3    | 生态系统层次上的能流分析·····       | (218)        |
| 12.4.4    | 异养生态系统的能流分析·····        | (221)        |
| 12.5      | 分解者和消费者在能流中的相对作用·····   | (222)        |
|           | 小结·····                 | (224)        |
|           | 思考题·····                | (225)        |
|           | 推荐阅读文献·····             | (225)        |
| <b>13</b> | <b>生态系统中的物质循环</b> ····· | <b>(226)</b> |
| 13.1      | 物质循环的一般特征·····          | (226)        |
| 13.2      | 全球水循环·····              | (228)        |
| 13.3      | 碳循环·····                | (229)        |
| 13.4      | 氮循环·····                | (232)        |
| 13.5      | 磷循环·····                | (234)        |
| 13.6      | 硫循环·····                | (235)        |
|           | 小结·····                 | (237)        |



|                                     |       |
|-------------------------------------|-------|
| 思考题·····                            | (237) |
| 推荐阅读文献·····                         | (237) |
| <b>14 地球上生态系统的主要类型及其分布</b> ·····    | (238) |
| <b>14.1 陆地生态系统分布的基本规律</b> ·····     | (238) |
| 14.1.1 陆地生态系统水平分布的基本规律·····         | (238) |
| 14.1.2 植被分布的垂直地带性·····              | (241) |
| 14.1.3 局部地形对植被的影响·····              | (242) |
| <b>14.2 淡水生态系统的类型及其分布</b> ·····     | (243) |
| <b>14.3 海洋生态系统的类型及其分布</b> ·····     | (243) |
| <b>14.4 世界陆地主要生态系统的类型及其分布</b> ····· | (244) |
| 14.4.1 热带雨林·····                    | (244) |
| 14.4.2 亚热带常绿阔叶林·····                | (247) |
| 14.4.3 夏绿阔叶林·····                   | (249) |
| 14.4.4 北方针叶林·····                   | (250) |
| 14.4.5 草原·····                      | (251) |
| 14.4.6 荒漠·····                      | (253) |
| 14.4.7 冻原·····                      | (255) |
| 14.4.8 青藏高原的高寒植被·····               | (257) |
| 小结·····                             | (259) |
| 思考题·····                            | (260) |
| 推荐阅读文献·····                         | (260) |

## 第五部分 应用生态学

|                             |       |
|-----------------------------|-------|
| <b>15 应用生态学</b> ·····       | (262) |
| <b>15.1 全球变暖与环境污染</b> ····· | (264) |
| 15.1.1 全球变暖与温室效应·····       | (264) |
| 15.1.2 臭氧层的破坏·····          | (266) |
| 15.1.3 污染问题·····            | (268) |
| <b>15.2 人口与资源问题</b> ·····   | (275) |
| 15.2.1 人口问题·····            | (275) |
| 15.2.2 资源问题·····            | (279) |
| <b>15.3 农业生态学</b> ·····     | (280) |
| 15.3.1 农业的发展及其对生态系统的影响····· | (281) |
| 15.3.2 土壤侵蚀和沙漠化·····        | (282) |
| 15.3.3 生态农业·····            | (284) |
| <b>15.4 生物多样性与保育</b> ·····  | (289) |
| 15.4.1 生物多样性价值·····         | (290) |
| 15.4.2 生物多样性的丧失·····        | (290) |
| 15.4.3 生物多样性研究·····         | (291) |

---

|        |                          |       |
|--------|--------------------------|-------|
| 15.4.4 | 生物多样性的保育对策·····          | (294) |
| 15.5   | 生态系统服务·····              | (296) |
| 15.5.1 | 生态系统服务的概念和意义·····        | (296) |
| 15.5.2 | 生态系统服务的价值·····           | (297) |
| 15.5.3 | 生态系统服务项目内容·····          | (297) |
| 15.5.4 | 各类生态系统服务的价值比较·····       | (300) |
| 15.5.5 | 生态系统服务价值估计的重要意义·····     | (302) |
| 15.6   | 收获理论·····                | (303) |
| 15.6.1 | 最大持续产量·····              | (303) |
| 15.6.2 | 环境波动与种群结构·····           | (305) |
| 15.7   | 有害生物防治·····              | (306) |
| 15.7.1 | 有害生物防治的目标与技术类型·····      | (307) |
| 15.7.2 | 化学杀虫剂、除莠剂及其问题·····       | (308) |
| 15.7.3 | 生物防治、遗传防治及有害生物的综合管理····· | (311) |
|        | 小结·····                  | (313) |
|        | 思考题·····                 | (314) |
|        | 推荐阅读文献·····              | (314) |
| 附录     | 网址·····                  | (315) |

## 0.1 生态学的定义

**生态学**(ecology)是研究有机体与其周围环境相互关系的科学。环境包括非生物和生物环境,前者如温度、可利用水、风,而后者包括同种或异种其他有机体。显然, Haeckel(1866)的这个定义在此强调的是相互关系,或叫**相互作用**(interaction),即有机体与非生物环境的相互作用,和有机体之间的相互作用。有机体之间的相互作用又可以分为同种生物之间和异种生物之间的相互作用,或叫种内相互作用和种间相互作用。前者如种内竞争,后者如种间竞争、捕食、寄生和互利共生。

eco-表示住所或栖息地,logos 表示学问。生态学这个词中的 eco-与经济学(economy)的eco-是同一个词根。经济学起初是研究“家庭管理”的,我们可以把生态学理解为有关生物的经济管理的科学。有一本基础生态学教科书,书名就叫做《自然的经济学》(The Economy of Nature),作者是 Robert Ricklefs,共出了5版,第5版是2001年出的。

Haeckel 所赋予生态学的定义很广泛,它引起了许多学者的争论。有学者指出,如果生态学内容如此广泛,那么不属于生态学的学问就不多了。因此,生态学应有更明确的定义,一些著名生态学家对生态学也下过下列定义。

1. 英国生态学家 Elton (1927)在最早的一本《动物生态学》中,把生态学定义为“科学的自然史”。

2. 前苏联的生态学家 Каукаров(1945)认为,生态学研究“生物的形态、生理和行为的适应性”,即达尔文的生存斗争学说中所指的各种适应性。

虽然上述两个定义指出了一些重要的生态学研究的问题,但还是很广泛,与生物学这个概念不易区分。

3. 澳大利亚生态学家 Andrewartha (1954)认为,生态学是研究有机体的分布和多度的科学,他的著作《动物的分布与多度》是当时被广泛采用的动物生态学教科书。后来, C. Krebs(1972)认为这个定义是静态的,忽视了相互关系,并修正为“生态学是研究有机体分布与多度与环境的相互作用的科学”。这两位学者是动物生态学家,强调的都是种群生态学。

4. 植物生态学家 Warming (1909)提出植物生态学研究“影响植物生活的外在因子及

其对植物……的影响;地球上所出现的植物群落……及其决定因子……”。这里既包括个体,也包括群落。法国的 Braun-Blaquet (1932)则把植物生态学称为植物社会学,认为它是一门研究植物群落的科学。这两位是植物生态学家,他们强调的是群落生态学。

20世纪60~70年代,动物生态学和植物生态学趋向汇合,生态系统的研究日益受到重视,并与系统理论交叉。在环境、人口、资源等世界性问题的影响下,生态学的研究重心转向生态系统,又有一些学者提出了新的定义。

5. 美国生态学家 E. Odum (1958)提出的定义是:生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。他的著名教科书《生态学基础》(1953, 1959, 1971)与以前的有很大区别,它以生态系统为中心,对大学生态学教学和研究有很大影响,他本人因此而获得美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖(1977)。

我国著名生态学家马世骏的定义也属于这一类,他认为生态学是研究生命系统与环境系统相互关系的科学。他同时提出了社会-经济-自然复合生态系统的概念。

虽然诸学者给生态学下的定义很不相同,但是归纳起来大致可分为三类:第一类研究重点是自然历史和适应性,第二类强调的是动物的种群生态学和植物的群落生态学;第三类则是生态系统生态学。这三类定义代表了生态学发展的不同阶段,强调基础生态学的不同分支领域。

尽管 Haeckel 的定义有缺点,但是目前大多数的学者还是采用他的定义。

## 0.2 生态学的研究对象

生态学的研究对象很广,从个体的分子直到生物圈。但是,生态学研究对于其中4个组织层次(level of organization)特别感兴趣,即个体(individual)、种群(population)、群落(community)和生态系统(ecosystem)。

在个体层次上,生态学家最感兴趣的问题是有机体对于环境的反应。经典生态学的最低研究层次是有机体(个体),按其研究的大部分问题来看,目前的个体生态学应该属于生理生态学范畴,这是生态学与生理学的交叉学科。当然,近代一些生理生态学家更偏重于个体从环境中获得资源和资源分配给维持、生长、生殖、修复、保卫等方面的进化和适应对策上,而生态生理学家则偏重于对各种环境条件的生理适应及其机制上。但是更多的学者把生理生态学和生态生理学视为同义的。

种群是栖息在同一地域中同种个体组成的复合体。种群是由个体组成的群体,并在群体水平上出现了一系列群体的特征,这是个体层次上所没有的。例如种群有出生率、死亡率、增长率,有年龄结构和性比,有种内关系和空间分布格局等等。在种群层次上,多度及其波动的决定因素是生态学家最感兴趣的问题。种群在空间上的分布格局也日益受到生态学家的重视。在20世纪60年代以前,动物生态学的研究主流是种群生态学。

群落是栖息在同一地域中的动物、植物和微生物组成的复合体。同样,当群落由种群组成新的层次结构时,产生了一系列新的群体特征,例如群落的结构、演替、多样性、稳定性等。但是,多数现代生态学家在目前最感兴趣的是决定群落组成和结构的过程,并把群落定义为“一定领域内不同物种种群的集合(assembly)或混合体(mixture)”。

生态系统是一定空间中生物群落和非生物环境的复合体,生态学家最感兴趣的是能量流动和物质循环过程。

现代生态学的研究对象进一步向微观与宏观两个方面发展,例如分子生态学、景观生态学和全球生态学(即生物圈的生态学)。

**生物圈(biosphere)**是指地球上的全部生物和一切适合于生物栖息的场所,它包括岩石圈的上层、全部水圈和大气圈的下层。岩石圈是所有陆生生物的立足点,土壤中还有植物的地下部分、细菌、真菌和大量的无脊椎动物和掘土的脊椎动物。在大气圈中,生命主要集中于最下层,也就是与岩石圈的交界处。水圈中几乎到处都有生命,但主要集中在表层和底层。随着全球性环境问题日益受到重视,如全球变暖、臭氧层破坏、酸雨,全球生态学已经应运而生。

分子生态学是应用分子生物学方法研究生态学问题所产生的新的分支学科。自1992年Molecular Ecology杂志创刊以来,研究工作迅速增加,并且杂志已经成为每年出版12期的月刊了。其研究领域涉及到进化生物学、种群生物学、系统进化地理学、保护遗传学、行为生态学、群落生态学和GMO(基因修饰生物)的释放后果。

现代生态学十分重视生态研究的尺度(scale)。广义地说,尺度是指某一现象或过程在空间和时间上所涉及到的范围和发生的频率。以空间尺度为例,像大气中二氧化碳含量的上升对气候变化的影响研究,就需要在全球尺度上进行。当然这并不否认各个地区范围的较小尺度的类似研究,因为其结果也有助于解释全球的气候变化;甚至于在温室中进行实验,例如人工控制温室的气体以模拟二氧化碳上升,并研究其对于植物光合作用强度的影响,也是有用的。小尺度研究的例子如两种细菌在单个生物细胞中的资源竞争;加大一些的如白蚁肠道中细菌与原虫的竞争。就时间尺度而言,植物群落的生态演替,有的以百年计,有的以十年计,而原生动物演替在人工培养皿中要以天数计。生态学中一般认为有三类尺度,即除了空间和时间尺度外,还有组织尺度,上面介绍的个体-种群-群落-生态系统等的组织层次就是其例。

近几十年来,生态学迅速发展的另一个非常重要的特征是应用生态学的发展,其研究方向之多,涉及领域和部门之广,与其他自然科学和社会科学结合点之多,真是五花八门,使人感到难以给予划定范围和界限。

### 0.3 生态学的分支学科

生态学在目前已经发展为庞大的学科体系,现在想要弄清楚有多少分支学科,不但要费许多时间,而且很难达到一致。下面按不同标准加以划分:

1. 按研究对象的组织层次划分:我们已经在研究对象中介绍。
2. 按研究对象的生物分类划分:如动物生态学、昆虫生态学、植物生态学、微生物生态学。此外,还有独立的人类生态学。
3. 按栖息地划分:如淡水生态学、海洋生态学、湿地生态学和陆地生态学。而陆地生态学又可以分为森林生态学、草地生态学、荒漠生态学和冻原生态学。
4. 按交叉的学科划分:如数学生态学、化学生态学、物理生态学、地理生态学、生理生态学、进化生态学、行为生态学、生态遗传学、生态经济学等。

最后,由于人们对于人口、环境、资源等问题的普遍关注,生态学这个术语已经是广为人知的名词。例如,已经有十余个发达国家出现了关心生态问题、并以生态党、绿色党命名的

政党。所谓的生态环境问题也已经成为公众日常使用的词汇。但是,生态学本身是一门纯科学,其目标是研究有机体与其环境的相互关系。像任何科学一样,生态学研究的成果并不直接产生或指挥伦理和政治的行动,这个区分是重要的。现在已经有少数国家用不同名词来区别从事科学和教育的生态学家和从事社会政治活动的生态活动家,前者如 ecologue (法文)和 ecologo (西班牙文),后者如 ecologist (法)和 ecologistas (西)了。

## 0.4 生态学的研究方法

一般认为,生态学的研究方法可以分为野外的(field approach,或译田间的)、实验的(experimental approach)和理论的(theoretical approach)3大类。

从生态学发展历史来讲,野外的研究方法是首先的,并且是第一性的。例如要了解动物的种群数量变动,首先要在自然中观察和收集资料。野外研究和实验研究的划分,早在20世纪20年代已经开始,其代表就是 Shelford(1929)的《实验与野外生态学》一书。实验研究是分析因果关系的一种有用的补充手段。实验研究的优点是条件控制严格、对结果分析比较可靠、重复性强,但也有缺点,就是实验室条件可能与野外自然状态下的有区别。近几十年来,生态学还发展了在自然条件下进行实验研究的方法,如驱除寄生虫以研究雷鸟种群的动态,它同时可以设置对照区。利用数学模型进行模拟研究是理论研究最常用的方法。利用数学模型研究种群动态在发展种群生态学上,例如种群增长和种间竞争等方面,已经作出了很大的贡献。模型研究的预测,还必须通过现实来检验其预测结果是否正确,同时,也可以通过修改参数再进行模拟,使模型研究逐步逼近现实。

## 小 结

生态学是研究有机体与环境相互关系的科学。环境包括非生物环境和生物环境。生物环境分种内的和种间的,或种内相互作用和种间相互作用。按生物组织划分,生态学家最感兴趣的研究对象是有机体(个体)、种群、群落和生态系统。生态学是在很广泛的尺度上进行研究的。现代生态学承认的尺度有空间尺度、时间尺度和组织尺度。生态学研究的方法分为野外的、实验的和理论的3大类。

## 思考题

1. 说明生态学的定义。
2. 试举例说明生态学是研究什么问题的,采用什么样的方法。
3. 比较3类生态学研究方法的利弊。

## 推荐阅读文献

1. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学. 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等译. 北京: 科学出版社, 2000
2. 孙儒泳. 动物生态学原理. 第3版. 北京: 北京师范大学出版社, 2001

# 第一部分 有机体与环境



我们把自然界分为两大类：生物与非生物。这两大类几乎总是可区别、可分开的，但它们又不能彼此孤立地存在。生物依赖于环境，它们必需与环境连续地交换物质和能量，需适应于环境才能生存；生物又影响环境，改变了环境的条件，生物与环境在相互作用中形成统一的整体。在这第一部分中，主要阐述生物与环境间的相互作用规律和机理、温度和光因子的生态作用及生物对不同光制与极端温度的适应、水的特殊性质以及生物如何调节体内水和溶质的平衡、氧与二氧化碳的生态作用与生物适应、土壤理化性质及其对生物的影响、以及火的生态作用及管理。

生态学涉及生物与它们的环境,了解它们之间的关系是非常重要的。环境的变化决定了生物的分布与多度,生物的生存又影响了环境,生物与环境是相互作用、相互依存的。因此我们首先应该了解和掌握生物与环境的生态作用规律和机理。

## 1.1 生态因子

### 1.1.1 环境

**环境**(environment)是指某一特定生物体或生物群体周围一切的总和,包括空间及直接或间接影响该生物体或生物群体生存的各种因素。)环境是一个相对的概念,它必须有一个特定的主体或中心,离开这个主体或中心,就谈不上环境。例如在环境科学中,人类是主体,其他生命物质和非生命物质均被看做环境因素。在生物科学中,以生物为主体,生物以外的所有自然条件称为环境。在讨论生态学问题时,对象可以指个体、种群或生物群落,因此,环境所包含的范围和要素也就不同。例如当一个池塘中的草鱼为研究对象时,则池塘中的其他鱼类、生物及非生物构成了草鱼的环境。因此,环境依主体而定,有大小之分,大到整个宇宙,小到基本粒子。

生物环境一般可分为**大环境**(macroenvironment)和**小环境**(microenvironment)。大环境是指地区环境、地球环境和宇宙环境。大环境中的气候称为**大气候**(macroclimate),是指离地面 1.5 m 以上的气候,是由大范围因素所决定,如大气环流、地理纬度、距海洋距离、大面积地形等。**小环境**是指对生物有直接影响的邻接环境,即指小范围内的特定栖息地。大环境直接影响着小环境,对生物体也有直接或间接影响。

大环境,如不同气候的地理区域,影响到生物的生存与分布,产生了生物种类的一定组合特征或**生物群系**(biome),例如热带森林、温带森林和苔原。反之,根据这些生物群系的特征,可以区分各个不同的气候区域,如热带、温带及寒带。

小环境对生物的影响也更为重要,它的存在,为生物提供选择自身所需要的生活条件。小环境中的气候称**小气候**(microclimate),是指近地面大气层中 1.5 m 以内的气候。小气候



变化大,受局部地形、植被和土壤类型的调节,与大气候有极大的差别。小气候直接影响生物的生活,例如植物根系接触的是土壤小环境,叶片表面接触的是气体环境,由温度、湿度、气流的变化而形成的小气候对树冠的影响可以产生局部生境条件的变化。图 1-1 显示了一棵北极植物在晴朗白天的温度变化。又如严寒冬季,雪被上温度很低,已达到  $-40^{\circ}\text{C}$ ,但雪被下的温度并不很低且相当稳定,土壤也未冻结。这种雪被下的小气候保护了雪被下的植物与动物安全越冬。因此,生态学研究更重视小环境。

环境系统概念是近期生态学中提出来的。它强调把人类环境作为一个统一的整体看待,避免人为地将环境分割为互不相关的各个部分,强调环境系统的本质在于各种环境因素之间的相互作用过程。

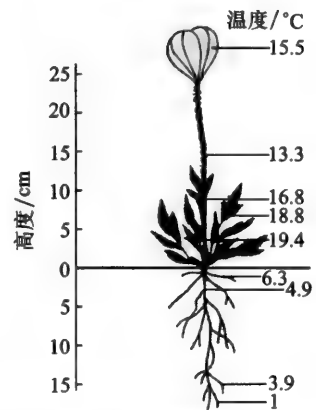


图 1-1 北极植物 *Noxosie versiglacialis* 的温度变化  
(引自 Mackenzie et al., 1998)

### 1.1.2 生态因子

**生态因子**(ecological factor)是指环境要素中对生物起作用的因子,如光照、温度、水分、氧气、二氧化碳、食物和其他生物等。在生态因子中,对生物生存不能缺少的环境要素,有时也称生存条件,如二氧化碳和水是植物的生存条件,对于动物是食物、热能和氧气。所有生态因子构成生物的生态环境,特定生物体或群体的栖息地的生态环境称生境(habitat)。

#### 1. 生态因子的分类

生态因子的数量很多,按其性质、特征及作用方式,主要有以下 4 种分类:

(1) 按其性质分为气候因子(如温度、水分、光照、风、气压和雷电等),土壤因子(如土壤结构、土壤成分的理化性质及土壤生物等),地形因子(如陆地、海洋、海拔高度、山脉的走向与坡度等),生物因子(包括动物、植物和微生物之间的各种相互作用)和人为因子(由于人类的活动对自然的破坏及对环境的污染作用)等 5 类。

(2) 按有无生命的特征分为生物因子和非生物因子两大类。

(3) 按生态因子对动物种群数量变动的作用,将其分为**密度制约因子**(density dependent factor)和**非密度制约因子**(density independent factor)。前者如食物、天敌等生物因子,其对动物种群数量影响的强度随其种群密度而变化,从而调节了种群数量;后者指温度、降水等气候因子,它们的影响强度不随其种群密度而变化。

(4) 按生态因子的稳定性及其作用特点,分稳定因子和变动因子两大类。前者指地心引力、地磁、太阳常数等恒定因子,它们决定了生物的分布。后者又可分为两类:周期性变动因子,如一年四季变化和潮汐涨落等,主要影响生物分布;非周期性变动因子,如风、降雨、捕食等,主要影响生物的数量。

#### 2. 生态因子作用特征

生态因子与生物之间的相互作用是复杂的,只有掌握了生态因子作用特征,才有利于解决生产实践中出现的问题。

(1) 综合作用 环境中的每个生态因子不是孤立的、单独的存在,总是与其他因子相互

联系、相互影响、相互制约的。因此任何一个因子的变化,都会不同程度地引起其他因子的变化,导致生态因子的综合作用。例如山脉阳坡和阴坡景观的差异,是光照、温度、湿度和风速的综合作用结果。动植物的物候变化是气象变化影响的结果。生物能够生长发育,是依赖于气候、地形、土壤和生物等多种因素的综合作用。温度与湿度可共同作用于有机体生命周期的任何一个阶段(存活、繁殖、幼体发育等),通过影响某一阶段而限制物种的分布。

(2) 主导因子作用 对生物起作用的众多因子并非等价的,其中有一个是起决定性作用的,它的改变会引起其他生态因子发生变化,使生物的生长发育发生变化,这个因子称主导因子。如植物春化阶段的低温因子;若以水分为主导因子,植物可分为水生、中生和旱生生态类型。

(3) 阶段性作用 由于生态因子规律性变化导致生物生长发育出现阶段性,在不同发育阶段,生物需要不同的生态因子或生态因子的不同强度,因此生态因子对生物的作用也具有阶段性。例如低温在植物的春化阶段是必不可少的,但在其后的生长阶段则是有害的;水是多数无尾两栖类幼体的生存条件,但成体对水的依耐性就降低了。

(4) 不可替代性和补偿性作用 对生物作用的诸多生态因子虽然非等价,但都很重要,一个都不能缺少,不能由另一个因子来替代。但在一定条件下,当某一因子的数量不足,可依靠相近生态因子的加强得以补偿,而获得相似的生态效应。例如软体动物壳生长需要钙,环境中大量镉的存在可补偿钙不足对壳生长的限制作用。又如光照强度减弱时,植物光合作用下降可依靠  $\text{CO}_2$  浓度的增加得到补偿。

(5) 直接作用和间接作用 生态因子对生物的行为、生长、繁殖和分布的作用可以是直接的,也可以是间接的,有时还要经过几个中间因子。直接作用于生物的,如光照、温度、水分、二氧化碳、氧等;间接作用是通过影响直接因子而间接影响生物,如山脉的坡向、坡度和高度通过对光照、温度、风速及土壤质地的影响,对生物发生作用;又如冬季苔原土壤中虽然有水,但由于土壤温度低,植物不能获得水,而叶子蒸发继续失水,产生植物冬天干旱,即冬天干旱是由寒冷的间接作用产生的。

## 1.2 生物与环境的相互作用

生物与环境的关系是相互的和辩证的。环境作用于生物,生物又反作用于环境,两者相辅相成。

### 1.2.1 环境对生物的作用

环境的非生物因子对生物的影响,一般称为作用。环境对生物的作用是多方面的,可影响生物的生长、发育、繁殖和行为;影响生物生育力和死亡率,导致种群数量的改变;某些生态因子能够限制生物的分布区域。例如热带动植物不能在北半球的北方生长,主要受低温的限制;荒漠地带物种稀少主要受干旱的影响(图 1-2)。当环境温度恶劣变化时,会导致生物死亡或停止生殖。随着自然的季节性变化,会导致动物的迁徙、脱毛脱羽,动植物的休眠等等。

生物并不是消极被动地对待环境的作用,它也可以从自身的形态、生理、行为等方面不断进行调整,以适应环境中的生态因子变化,将其限制作用减小。因此,在不同环境中,生物

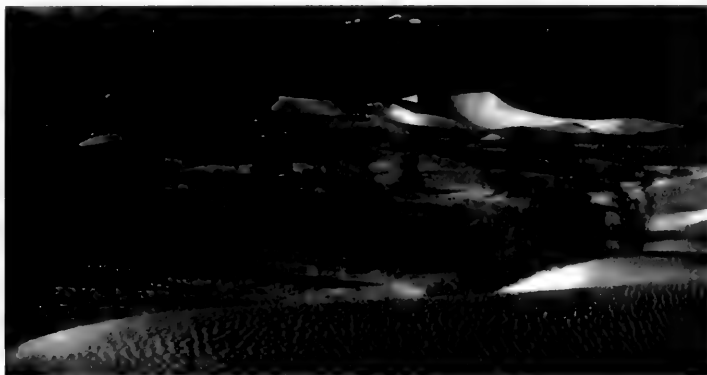


图 1-2 沙荒荒漠景观

会产生不同的适应性变异。例如水温是影响鱼类繁殖的首要因素,生活在欧洲的一种淡水鱼——欧鳊(*Abramis brama*),随着气温由南到北逐渐变冷,它的繁殖也由南方的一年连续产卵逐级变成一年产一次卵,以适应环境的温度,并形成遗传固定性特征。高山低氧是哺乳类生存的限制因子,美洲鹿鼠(*Peromyscus maniculatus*)从海平面到 4 000 m 海拔连续分布形成 10 个亚种,它们的血液氧结合能力随着海拔升高而增加,即对低氧环境产生了适应性的遗传变异。蓍草是菊科的一种植物,分布范围广,从海平面直到海拔 3 000 多米的高山。从不同海拔高度收集的蓍草种子,种在同一个花园相同条件下,生长出来的植株有明显的差异,高海拔的种子长出的植株比低海拔的矮小(图 1-3),蓍草的这种生态差异是来自于对各自环境气候的适应。

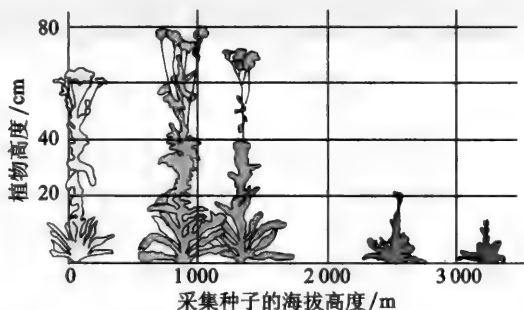


图 1-3 来自不同海拔高度的蓍草种子种在同一花园相同条件下生长出来的植株(引自 Ricklefs *et al.*, 1999)

生物对自然环境的适应,还表现在生物能积极地利用某些生态因子的周期性变化,作为确定时间,调节其生理节律和生活史中的各种节律的线索。例如光照周期的变化作为季节变化的信号,对生物体的生物钟(biological clock)起到“扳机”作用,引起一系列的生理、形态和行为的改变。

## 1.2.2 生物对环境的反作用

生物对环境的影响,一般称为反作用。生物对环境的反作用表现在改变了生态因子的状况。如荒地上培育起树林,树林能吸收大量的太阳辐射,能保持水分、降低风速,形成新的小气候环境;树林的凋落物作为绝热层,可防止土壤冻结。又如土壤微生物与土壤动物的活动,改变了土壤的结构与理化性质;动植物的残体分解后加入土壤,使土壤养分发生很大变化。由于人类技术的发展和土地运用方式的变化,而导致全球气候的变化,是有机体如何影响环境的最突出的例子。又如草场上的过度放牧将导致草场的退化(图 1-4)。



图 1-4 过度放牧破坏草场(引自 Zhao Ji *et al.*, 1990)

生物与生物之间的相互关系更为密切。例如捕食者与猎物、寄生者与宿主,它们的关系很难说谁是作用,谁是反作用,而是相互的,可称为相互作用(或称为交互作用, interaction)。这两对物种在长期进化过程中,相互形成了一系列形态、生理和生态的适应性特征。例如捕食者猞猁发展了敏锐的视觉、灵活的躯体、锐利的爪子和有力的犬齿,有利于捕食者捕捉与啃吃猎物,而猎物野兔发展了又大又长的外耳——增加听觉的灵敏度和善于奔跑的四肢,有利于逃避捕食者。这种复杂的相互作用及其伴随的适应性特征,是通过自然选择、适者生存法则形成的,是协同进化(coevolution)的表现。

## 1.3 最小因子、限制因子与耐受限度

### 1.3.1 利比希最小因子定律

Liebig 是 19 世纪德国农业化学家,他是研究各种因子对植物生长影响的先驱。他发现作物的产量往往不是受其需要量最大的营养物的限制,例如不受  $\text{CO}_2$  和水的限制,而是取决于在土壤中稀少的又为植物所需要的元素,例如硼、镁、铁等。因此, Liebig 在 1840 年提

出“植物的生长取决于那些处于最少量状态的营养元素”。其基本内容是：低于某种生物需要的最小量的任何特定因子，是决定该种生物生存和分布的根本因素。进一步研究表明，这个理论也适用于其他生物种类或生态因子。因此，后人称此理论为**利比希最小因子定律** (Liebig's "law of minimum")。

利比希最小因子定律只有在严格稳定状态下，即在物质和能量的输入和输出处于平衡状态时，才能应用。如果稳定状态被破坏，各种营养物质的存在量和需要量会发生改变，这时就没有最小成分可言。此定律用于实践中时，还需注意生态因子间的替代作用，即当一个特定因子处于最少量状态时，其他处于高浓度或过量状态的物质，会替代这一特定因子的不足。例如环境中大量镉而钙缺乏，软体动物能利用镉来代替钙。

### 1.3.2 限制因子

因子处于最少量时，可以成为生物的限制因子，但因子过量时，例如过高的温度、过强的光或过多的水，同样可以成为限制因子。Blackman 注意到了这点，于 1905 年发展了利比希最小因子定律，并提出生态因子的最大状态也具有限制性影响，这就是众所周知的**限制因子定律** (Law of limiting factors)。Blackman 指出，在外界光、温度、营养物等因子数量改变的状态下，探讨的生理现象（如同化过程、呼吸、生长等）的变化，通常可将其归纳为 3 个主要点：生态因子低于最低状态时，生理现象全部停止；在最适状态下，显示了生理现象的最大观测值；在最大状态之上，生理现象又停止。

在有机体的生长中，相对容易看到某因子的最小、适合与最大状态。例如，如果温度或者水的获得性低于有机体需要的最低状态或者高于最高状态时，有机体生长停止，很可能会死亡。由此可见，生物对每一种环境因素都有一个耐受范围，只有在耐受范围内，生物才能存活。因此，任何生态因子，当接近或超过某种生物的耐受性极限而阻止其生存、生长、繁殖或扩散时，这个因素称为**限制因子** (Limiting factor)。

Blackman 还阐明，进行光合作用的叶绿体受 5 个因子的控制： $\text{CO}_2$ 、 $\text{H}_2\text{O}$ 、辐射能强度、叶绿素的含量及叶绿体的温度。当一个过程的进行受到许多独立因素支配时，其光合作用进行的速度将受最低量的因素的限制。人们把这一结论看作为对最小因子定律的扩展。

限制因子的概念具有实用价值。例如，某种植物在某一特定条件下生长缓慢，或某一动物种群数量增长缓慢，这并非所有因子都具有同等重要性，只有找出可能引起限制作用的因子，通过实验确定生物与因子的定量关系，便能解决增长缓慢的问题。例如，研究限制鹿群增长的因子时，发现冬季雪被覆盖地面与枝叶，使鹿取食困难，食物可能成为鹿种群的限制因子。根据这一研究结果，在冬季的森林中，人工增添饲料，降低了鹿群冬季死亡率，从而提高了鹿的资源量。

### 1.3.3 耐受限度与生态幅

#### 1. 耐受性定律

基于最小因子定律和限制因子的概念，美国生态学家 Shelford 于 1913 年提出了**耐受性定律** (Law of tolerance)：任何一个生态因子在数量上或质量上的不足或过多，即当其接近或达到某种生物的耐受限度时会使该种生物衰退或不能生存。耐受性定律的进一步发展，表现在它不仅估计了环境因子量的变化，还估计了生物本身的耐受限度；同时，耐受性定律允

许生态因子间的相互作用。

在 Shelford 以后,许多学者在这方面进行了研究,并对耐受性定律作了发展,概括如下:

(1) 每一种生物对不同生态因子的耐受范围存在着差异,可能对某一生态因子耐受性很宽,对另一个因子耐受性很窄,而耐受性还会因年龄、季节、栖息地区等的不同而有差异。对很多生态因子耐受范围都很宽的生物,其分布区一般很广。

(2) 生物在整个个体发育过程中,对环境因子的耐受限度是不同的。在动物的繁殖期、卵、胚胎期和幼体、种子的萌发期,其耐受性限度一般比较低。

(3) 不同的生物种,对同一生态因子的耐受性是不同的。如鲑鱼对水温的耐受范围为 0~12℃,最适温度为 4℃;豹蛙的耐受范围为 0~30℃,最适温度为 22℃。

(4) 生物对某一生态因子处于非最适状态下时,对其他生态因子的耐受限度也下降。例如,陆地生物对温度的耐受性往往与它们的湿度耐受性密切相关。当生物所处的湿度很低或很高时,该生物所能耐受的温度范围较窄;所处湿度适度时,生物耐受的温度范围比较宽。反之也一样,表明影响生物的各因子间存在明显的相互关联。

## 2. 生态幅

每一种生物对每一种生态因子都有一个耐受范围,即有一个生态上的最低点和最高点。在最低点和最高点(或称耐受性的上限和下限)之间的范围,称为**生态幅**(ecological amplitude)或**生态价**(ecological valence)(图 1-5)。在生态幅中有一最适区,在这个区内生物生理状态最佳,繁殖率最高,数量最多。生态幅是由生物的遗传特性决定的。很多生物的生态幅是宽的,它们能够在宽范围的盐度、温度、湿度等因子中存活。例如,美国东部海湾的蓝蟹(*Callinectes sapidus*)能够生活在 34‰ 的海水至接近淡水中,但是它的卵和幼蟹仅能生活在 23‰ 盐度以上的海水中。

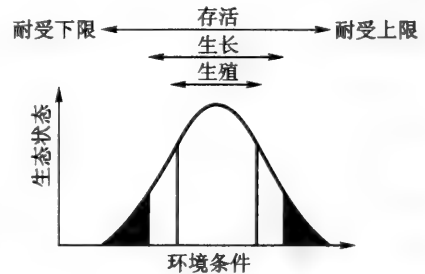


图 1-5 生物种的耐受限度图解  
(仿 Mackenzie et al., 1998)

生态学中常用“广”(‘eury-’)和“狭”(‘steno-’)表示生态幅的宽度,宽与狭作为字首与不同因子配合,就表示某物种对某一生态因子的适应范围,例如:

|                  |                   |
|------------------|-------------------|
| 广温性(eurythermal) | 狭温性(stenothermal) |
| 广水性(euryhydric)  | 狭水性(stenohydric)  |
| 广盐性(euryhaline)  | 狭盐性(stenohaline)  |
| 广食性(euryphagic)  | 狭食性(stenophagic)  |
| 广光性(euryphotic)  | 狭光性(stenophotic)  |
| 广栖性(euryecious)  | 狭栖性(stenoecious)  |
| 广土性(euryedapic)  | 狭土性(stenoedapic)  |

图 1-6 是广温性生物与狭温性生物的生态幅比较。狭温性生物的耐受性下限、上限与最适湿度相距很近,对广温性动物影响很小的温度变化,对狭温性生物常常成为临界的。狭温性生物可以是耐低温的(冷狭温性)与耐高温的(暖狭温性),或处于两者之间的。

当生物对环境中某一生态因子的适应范围较宽,而对另一种因子的适应范围较狭窄时,生态幅往往受到后一个生态因子的限制。生物在不同发育期对生态因子的耐受限度不同,

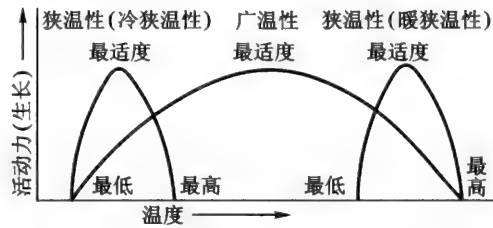


图 1-6 广温性生物与狭温性生物的生态幅比较(引自孙儒泳, 1992)

物种的生态幅往往取决于它临界期的耐受限度。通常生物繁殖期是一个临界期, 环境因子最易起限制作用, 使繁殖期的生态幅变狭, 繁殖期的生态幅成为该物种的生态幅。

生物的生态幅对其分布具有重要影响。但在自然界, 生物种往往并不处于最适度环境下, 这是因为生物间的相互作用(如竞争), 妨碍它们去利用最适宜的环境条件。因此, 每种生物的分布区, 是由它的生态幅及其环境相互作用所决定的。

### 3. 耐受限度的调整

生物对环境生态因子的耐受范围并不是固定不变的, 通过自然驯化或人为驯化可改变生物的耐受范围, 使适宜生存范围的上下限发生移动, 形成一个新的最适度, 去适应环境的变化。这种耐受性的变化是直接与生物化学的、生理的、形态的及行为的特征等相关。例如, 随着冬季向夏季的转变, 水温逐渐升高, 鱼可能由这种季节的驯化而对温度的耐受限度升高, 使耐受曲线向右移动(图 1-7), 以至冬季能使鱼致死的高温, 在夏季时鱼就能忍受了。这个驯化过程是通过生物的生理调节实现的, 即是通过酶系统的调整, 改变了生物的代谢速率与耐受限度。图 1-8 显示, 在环境温度 10℃ 条件下检测到, 5℃ 驯化的蛙比 25℃ 驯化的蛙的代谢速率(以耗氧量为指标)提高了一倍, 所以 5℃ 蛙能耐受低温环境。

生物通过控制体内环境(体温、糖、氧浓度、体液等), 使其保持相对稳定性(即内稳态, homeostasis), 减少对环境的依赖, 从而扩大生物对生态因子的耐受范围, 提高了对环境的适应能力。这种控制是通过生理过程或行为调整而实现的。例如, 哺乳动物具有许多种温度调节机制以维持恒定体温, 当环境温度从 20℃ 到 40℃ 范围内变化时, 它们能维持体温在 37℃ 左右, 因此它们能生活在很大的外界温度范围内, 地理分布范围较广; 爬行动物维持体温依赖于行为调节和几种原始的生理调节方式, 稳定性较差, 对温度耐受范围较窄, 地理分布范围也受到限制。需要注意的是, 内稳态只是扩

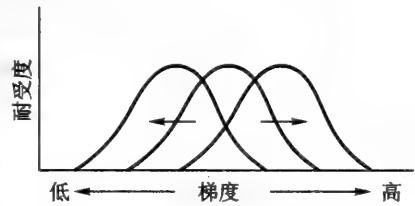


图 1-7 耐受极限随环境温度的改变(转引自孙儒泳, 1992)

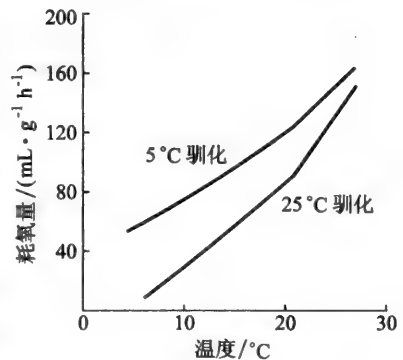


图 1-8 驯化在 5℃ 和 25℃ 的蛙在不同温度下的氧消耗(引自 Randll *et al.*, 1997)

大了生物的生态幅与适应范围,并不能完全摆脱环境的限制。

## 小 结

环境的概念是对应于特定主体而言,因此不同学科对环境的范围有不同的理解。生物生活的环境,是指生物体周围影响该生物生存的全部因素。环境可以分为大环境和小环境。大环境影响了生物的生存与分布。小环境直接影响到生物的生活,更受生态学研究重视。

生态因子是指环境要素中对生物起作用的因子。环境中有多多种多样的生态因子作用于生物。每种因子不是孤立的、单独的存在,总是相互联系、相互制约综合性地对生物作用。生态因子有主次之分,并非等价的,并有阶段性作用,有不可替代性和补偿性作用。

环境生态因子影响了生物的发育、生长、繁殖和生存;生物的存在又改变了生态环境。

最小因子定律指出低于某种生物的最小需要量的生态因子,成为该生物生存的限制因子。事实上,任何生态因子,当接近或超过某种生物的耐受极限,而阻止生物生存、生长、繁殖或扩散时,都成为限制因子。当一个生态因子在数量上或密度上的不足或过多,即当其接近或达到某种生物的耐受限度时,会影响该种生物的生存与分布。

生物的生态幅反映了生物对生态因子的耐受范围,通过生物驯化和维持体内环境稳定,可调整和扩大生物对生态因子的耐受范围,提高适应能力。

## 思 考 题

### 1. 概念与术语

环境 生态因子 生态幅 大环境 小环境 大气候 小气候 生境  
密度制约因子 非密度制约因子 限制因子 广温性 狭温性

### 2. 什么是最小因子定律? 什么是耐受性定律?

### 3. 生态因子相互联系表现在哪些方面?

## 推荐阅读文献

Kormondy E J. Concept of Ecology. 4th ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, Inc, 1996



太阳表面以电磁波的形式不断释放的能量,即太阳辐射或太阳光。太阳辐射为地球上所有生命系统提供了能量来源。绿色植物将太阳能转化成化学能贮存于植物体内,这一过程是生物圈与太阳能发生联系的唯一环节,也是生物圈赖以生存的基础。太阳辐射又温暖了地球表面,使生物能够生长、发育和繁衍,并对生物的分布起了重要的作用。因此,光和温度组成了地球上的能量环境。

## 2.1 地球上光及温度的分布

太阳辐射能通过大气层时,一部分被反射到宇宙空间中,一部分被大气吸收,其余部分以光的形式投射到地球表面上,其辐射强度大大减弱。而地球截取的太阳能约为太阳输出总能量的 20 亿分之一,地球上绿色植物光合作用所固定的太阳能,只占从太阳接受的总能量的千分之一。太阳辐射的强度、时间(代表辐射的量)和光谱成分(代表辐射的光质)对生物的生长发育和地理分布产生重要的影响。

### 2.1.1 地球上光的分布

太阳辐射光谱主要由短波(紫外线、波长小于 380 nm)、可见光(波长 380~760 nm 之间)和红外线(波长大于 760 nm)组成(图 2-1),三者分别占太阳辐射总能量的 9%、45% 和 46%,大约辐射能的一半是在可见光谱范围内。

地球表面的太阳辐射受到以下几方面主要因素的影响:第一,当太阳光射向地球表面时,因经大气圈内各种成分,如臭氧、氧、水气、雨滴、二氧化碳和尘埃等的吸收、反射和散射,最后到达地球表面的仅是总太阳辐射的 47%,其中直接辐射为 24%,散射为 23%;第二,太阳高度角影响了太阳辐射强度。以平

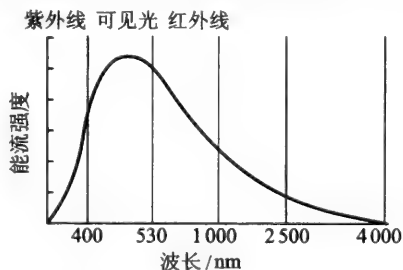


图 2-1 进入地球大气的太阳光谱  
(引自 Mackengine *et al.*, 1998)

行光束射向地球表面的太阳辐射与地面的交角,称为太阳高度角。太阳高度角越小,太阳辐射穿过大气层的路程越长,辐射强度越弱(图 2-2);第三,地球公转时,轴心以倾斜的位置(地球自转的平面与公转轨道平面的交角为  $23^{\circ}27'$ )接受太阳辐射(图 2-2),这导致地球表面不同纬度,在不同季节,每天接受太阳辐射的时间呈周期性变化;第四,地面的海拔高度、朝向和坡度,也引起太阳辐射强度和日照时间的变化。

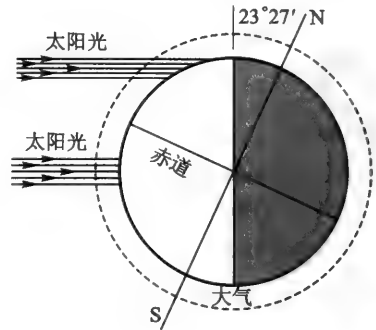


图 2-2 太阳高度角随纬度的变化 (仿孙儒泳, 1992)

由于以上原因导致地球表面上太阳光的分布是不同的。从光质上看,低纬度地区短波光多,随纬度增加长波光增加,随海拔升高短波光增加;夏季短波光较多,冬季长波光较多;早晚长波光较多,中午短波光较多。不同光质对植物的光合作用、色素形成、向光性及形态建成等影响是不同的。

从日照时间上看,除两极外,春分和秋分时全球都是昼夜相等;在北半球,从春分至秋分昼长夜短,夏至昼最长,并随纬度的升高昼长增加(图 2-3)。从秋分至春分昼短夜长,冬至昼最短,并随纬度升高昼长变短。北极夏半年全为白天,冬半年全为黑夜。赤道附近终年昼夜相等。各地日照时数的不等,对生物的生长和繁殖的影响也不相同。

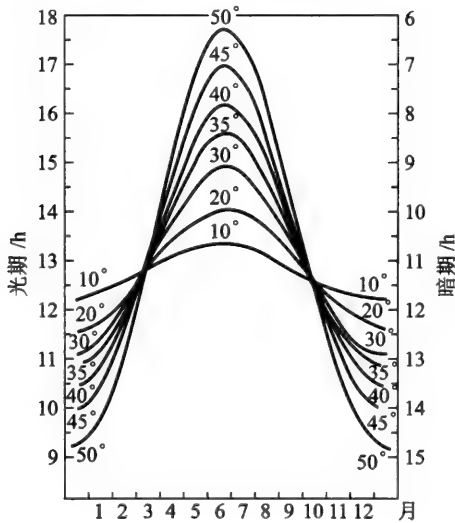


图 2-3 不同纬度处的日照长度 (引自曲仲湘等, 1983)

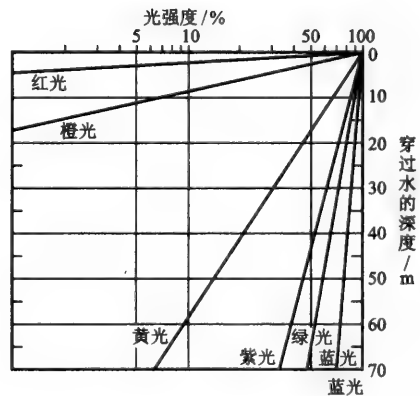


图 2-4 各种波长的光穿过蒸馏水时的强度变化(引自 Kormondy, 1996)

地表的光照强度也随时间和空间而变化。一般来说,随纬度升高光照强度减弱,随海拔升高光照强度增加。一年中,夏季光照强度最大,冬季最弱。一天中,中午光照强度最大,早晚最弱。光照强度还随地形而变化,如北纬  $30^{\circ}$  地方,南坡接受的太阳辐射总量超过平地,而平地大于北坡。由于地表上的总辐射量取决于光照强度和日照时间,所以中纬度地区的总辐射量有时可以超过赤道地区,因而小麦、土豆或其他作物能在较高纬度地区在较短的生

长期中成熟。

水体中太阳辐射的减弱比大气中更为强烈,光质也有更大变化。红外线和紫外线在水的上层被吸收,红光在4 m深水中光强度降到1%,只有500 nm波长范围内的辐射能达到较深的深度,使海洋深处显示为蓝绿光(图2-4),从而导致绿藻分布在上层水中,褐藻分布在较深水层中,红藻分布在最深层,可达水深200 m左右。水体中的辐射强度随水深度的增加而呈指数函数减弱。在完全清澈的水中,1.8 m深处的光强度只有表面的50%;在清澈的湖泊中,1%的可见光可达5~10 m水深;在清澈的海洋中,可达140 m深。根据水体中光的强弱或有无,可将水体分为亮光带、弱光带和无光带,分别对生物产生不同的影响。

## 2.1.2 地球上温度的分布

太阳辐射是地球表面的热能来源。一切物体吸收太阳辐射后温度升高,同时又释放出热能,成为地表大气层的主要热源。地球表面大气温度变化很大,它主要取决于太阳辐射量和地球表面水陆分布。

### 2.1.2.1 地表大气温度的分布与变化

#### 1. 温度的空间分布与变化

低纬度地区太阳高度角大,太阳辐射量也大。随着纬度逐渐增加,太阳辐射量逐渐减少(例如极地地区太阳辐射量只有赤道地区太阳辐射量的40%),地表气温也逐渐下降(图2-5)。大约纬度每增加1°,年平均气温降低0.5℃。因此,从赤道到北极形成了热带、亚热带、北温带和寒带。

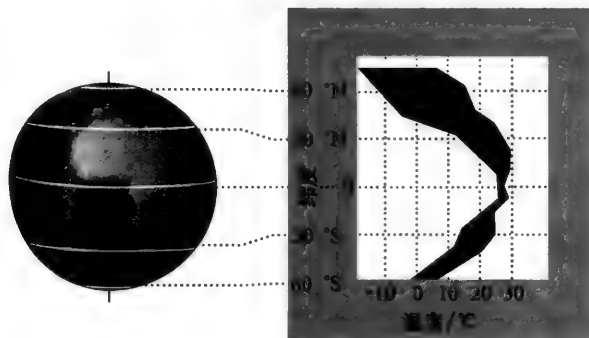


图2-5 不同纬度的温度变化(引自 Ricklefs, 2001)

由于陆地和海洋吸收热量的特征不同,陆地表面反射热比水表面少,因此升温快,同时降温也快,因而海洋对海岸区域有调节效应,使得同一纬度不同地区的温度有很大差异。例如,从我国的东南到西北,由海洋性气候逐渐明显地转变为大陆性气候。虽然我国是欧亚大陆的一部分,但与世界上许多同纬度的地区相比,气候受大陆的影响更为明显。

地表温度还受到山脉走向、地形变化及海拔高度的影响,特别是东西走向的山脉,对南北暖冷气流常具阻挡作用,使山坡两侧温度明显不同。如我国的秦岭山脉和南岭山脉能够成为不同生物气候带的分界线,其原因就在于此。封闭山谷与盆地,白天受热强烈,热空气又不易散发,使地面温度增高,夜晚冷空气又常沿山坡下沉,形成逆温现象。如吐鲁番盆地

是我国夏季最热的地方,最高温达到 47.8℃。气温还随海拔升高而降低,在干燥空气中海拔每升高 100 m,气温下降 1℃,潮湿空气中下降 0.6℃,这是由于空气绝热膨胀的结果。

## 2. 温度的时间变化

温度的时间变化指日变化和年变化,这是由地球的自转和公转引起的。日变化中,于 13~14 时气温达到最高,于凌晨日出前降至最低。最高和最低气温之差称日较差。日较差随纬度增高而减少,随海拔升高而增加,并受地形特点及地面性质等因素的影响。如赤道处的高山,白天气温可达 30℃ 或更高,夜间却降到霜冻的程度。沙漠地带的日较差有时可达 40℃。

气温有四季变化。一年内最热月和最冷月的平均温度之差,称年较差。年较差受纬度、海陆位置及地形等众多因素的影响。一般来说,大陆性气候越明显的地方气温年较差越大,纬度越高年较差越大。

### 2.1.2.2 土壤温度的变化

地球上各地土壤的温度与该地气温有一定的相关性,但因土壤的组成及性质特征,使其土壤温度又有其自身特点:

1. 土壤表层的温度变化远较气温剧烈,随土壤深度加深,土壤温度的变化幅减小。如夏季土壤表层的温度远高于气温,但夜间低于气温。在 1 m 深度以下,土壤温度无昼夜变化。一般在 30 m 以下,土壤温度无季节变化。

图 2-6 显示荒漠中能长植物的沙漠地区处空气与土壤温度的日变化。从早上 3:30 到下午 1:30,地表温度从 18℃ 上升到 65℃,相差 47℃,而 120 cm 高度的空气温度变化从 15℃ 左右上升到 38℃,地下 40 cm 深度处温度恒定在 30℃ 左右。在这种情况下,荒漠植物会有不同的适应方式去抵抗地表温度急剧的日变化、空气中的小变化及无变化的土壤深层。

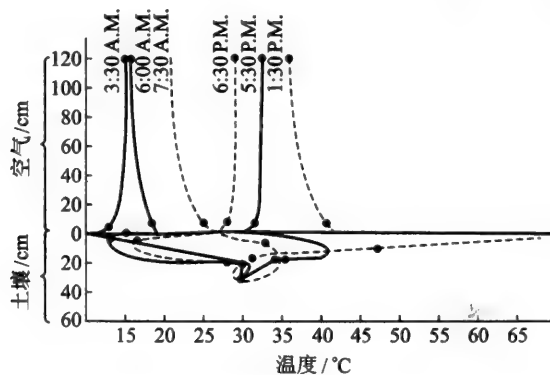


图 2-6 美国内华达荒漠能长植物的沙漠地区在晴天时,空气与土壤温度的日变化(引自 Kormondy, 1996)

2. 随土壤深度增加,土壤最高温和最低温出现的时间后延,其后延落后于气温的时间与土壤深度成正比。如土壤表面的最高温度出现在 13 点钟,10 cm 深度可能出现在 16~17 点钟,更深的地方出现的时间将更晚,而深度每增加 10 m,最高和最低温度出现的时间将迟 20~30 d。土壤温度的变化特征,有利于地下栖居的动物如蜥蜴,选择自身需要的外界温度以进行体温调节。

3. 土壤温度的短周期变化主要出现在土壤上层,长周期变化出现在较深的位置。如土温的日变幅减少 1/2,出现在 12 cm 深度,而年变幅减少 1/2,出现在 229 cm 深度。

4. 土壤温度的年变化在不同地区差异很大,中纬度地区由于太阳辐射强度与照射时间变化较大,土温的年变幅也较大。热带地区太阳辐射年变化小,土温变化受雨量控制。高纬度与高海拔地区,土温的年变化与积雪有关。

### 2.1.2.3 水体温度的变化

#### 1. 水体温度随时间的变化

水体由于热容量较大,因而水温的变化幅较大气小。海洋水温昼夜变化不超过 4℃,随深度增加变化幅减小。15 m 以下深度,海水温度无昼夜变化,140 m 以下,无季节性变化。赤道及两极地带海洋的温度年较差不过 5℃,而温带海洋水温年较差为 10~15℃,有时可达 23℃。

#### 2. 水体温度的成层现象

水体温度的成层分布,于冬夏季节有明显的不同(图 2-7)。在中纬度和高纬度地区的淡水湖中,冬天湖面为冰覆盖,冰下的水温是 0℃,随水深增加,水温逐渐增加到 4℃,直到水底,即较冷的水位于较暖的水层之上。随着季节的转变、日照的增强,水面的冰层融化,水面温度上升,一旦超过 4℃,将停留在 4℃ 水的上面。春季的风一般较大,湖水上下翻动较为明显,形成春季环流。环流使上下层水相互交流,把底层的营养物带到上层,加上有合适的温度和光照条件,促进了生物生产力的提高。夏季湖泊上层的水,受风的搅动,水温较一致,称**上湖层(epilimnion)**。在上湖层以下,水温变化剧烈,每加深 1 m,水温下降 1℃,这层水称**斜温层或温梯层(thermocline)**。斜温层以下的部分称为**下湖层(hypolimnion)**,这层水温接近 4℃,是密度最高的水。由于夏季稳定的水温分层现象,阻碍了上湖层与下湖层水间的交流,使湖底沉积的营养物难以带到有阳光的上层,导致夏季湖泊中的生产力较低。秋季气温逐渐下降,表层水温也逐渐变冷,随着密度加大水往下沉,发生湖水上下对流,形成秋季环流,使湖泊中温度与营养的分层现象消失。但由于温度低,生物生产力比春季低得多。

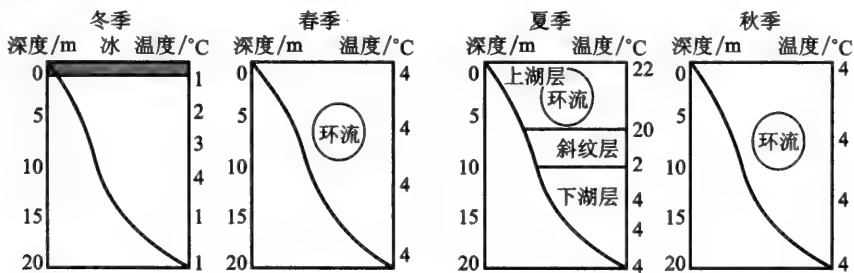


图 2-7 典型温带深湖水温垂直分布的季节变化(转引自孙儒泳, 1992)

低纬度地区的水温也有成层现象,但不及中纬度和高纬度地区水体明显。雨季和干季大致破坏了斜温层,雨季引起表层水变凉,干季导致表层水变暖。

海洋水温的成层现象,仅出现在低纬度水域的全年和中纬度水域的夏季,两极地区的海洋里,自上而下全是冷水层。

## 2.2 生物对光的适应

### 2.2.1 光质的生态作用及生物的适应

尽管生物生活在日光的全光谱下,但不同光质对生物的作用是不同的,生物对光质也产生了选择性适应。人类和许多脊椎动物能看见的光只是在可见光波范围内,因而可见光的强度及照射时间的变化对动物的生殖、生长、发育、行为、形态及体色有显著的影响。太阳鱼(*Lepomis*)视力的灵敏峰值在 500~530 nm 波长,这正是在湖泊和沿海较为透明的水层中的光波,有利于鱼在水中觅食。昆虫的可见光范围偏重于短光波,这便是利用黑光灯诱杀农业害虫的机理。

绿色植物依赖叶绿素进行光合作用(photosynthesis),将辐射能转换成具丰富能量的糖。然而,光合作用系统只能够利用太阳光谱的一个有限带,即从 380~710 nm 之间波长的辐射能,称为光合有效辐射(photosynthetically active radiation)。这个带对应于辐射能流的最大带(图2-1)。叶绿素吸收最强的光谱部分是 640~660 nm 波长的红光和 430~450 nm 波长的蓝紫光,吸收最少的是绿光(图2-8)。实验表明,红光对糖的合成有利,蓝紫光有利于蛋白质的合成。然而,其他有机体产生的色素能够利用绿色植物

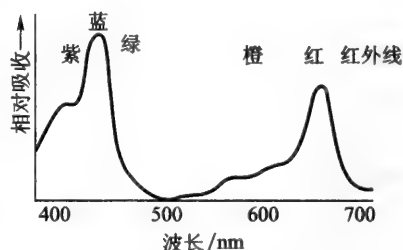


图2-8 叶绿素 a 吸收光谱  
(引自 Mackenzie et al., 1998)

光合有效辐射区之外的光波。例如,光合细菌产生一种色素——细菌叶绿素,它的吸收峰值在 800~890 nm 波长之间。光质不同也影响植物的光合强度,如菜豆在橙、红光下光合速率最快,蓝、紫光其次,绿光最差。不同植物的光合色素有一定的差异,例如,陆生植物和分布在水表层的绿藻主要含叶绿素 b 和类胡萝卜素;深海中的红藻含藻红蛋白和藻蓝蛋白;褐藻、硅藻含叶黄素。这些色素种类的差异,反映了不同植物对它们生境中光质的适应。

光质不同对植物形态建成、向光性及色素形成的影响也不同。例如,蓝紫光与青光能抑制植物伸长生长,使植物成矮小形态,青蓝紫光能使植物向光性更敏感,促进植物色素的形成。高山上的短光波较多,植物的茎叶含花青素,这是避免紫外线损伤的一种保护性适应。由于紫外线抑制植物茎的生长,高山植物呈现出茎干粗短,叶面缩小,毛绒发达的生长型,也是对高山多短光波的适应。

短波的紫外线有杀菌作用,可引起人类皮肤产生红疹及皮肤癌,但促进体内维生素 D 的合成。紫外线又是昆虫新陈代谢所依赖的。长波红外线是地表热量的基本来源,对外温动物的体温调节和能量代谢起了决定性的作用。

### 2.2.2 光照强度的生态作用及生物的适应

#### 2.2.2.1 光照强度对生物的生长、发育和形态建成的作用

光照强度影响动物的生长发育,如蛙卵在有光环境下孵化与发育快;而海洋深处的浮游生物在黑暗中生长较快;光照对海星卵和许多昆虫卵的发育有促进作用,但过强的光照又会

使其发育延缓或停止。光强和体色也有一定的关系,如蛱蝶(*Vanessa*)养在光亮环境中,体色变淡,生活在黑暗环境中体色变深。

光是影响叶绿素形成的主要因素。一般植物在黑暗中不能合成叶绿素,但能形成胡萝卜素,导致叶子发黄,称为**黄化现象**(etiolation phenomenon),这是光对植物形态建成作用的典型例子。黄化植物在形态、色泽和内部结构上都与阳光下正常生长的植物明显不同,表现在茎细长软弱,节间距离拉长,叶片小而不展开,植株长度伸长而重量显著下降(图 2-9)。光照强度促进植物细胞的生长和分化,对植物组织和器官的生长发育及分化有重要的影响。例如植物体遮光后,由于同化量减少,花芽的形成也减少,已经形成的花芽也会因体内养分不足而发育不良或早期死亡。在开花期与幼果期,光照减弱会引起结果不良或结果发育中途停止,甚至落果。因此对果树进行合理修剪,改善通风透气,有利于提高果实产量。另外,光照强度增加,有利于果实的成熟与品质的提高。在强光照下,能增加苹果、梨、桃等果实的含糖量与耐贮性,且由于果实花青素含量升高,使果实具更好的色彩。

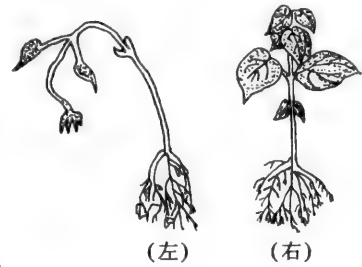


图 2-9 菜豆在充分阳光下长出的正常幼苗(右)和在黑暗处长出来的黄化幼苗(左)(引自云南大学生物系,1980)

### 2.2.2.2 植物对光照强度的适应性

很多种植物叶子的每日运动反映了光强度和光方向的日变化,而温带落叶树叶子的脱落是对光强度的年周期变化的反映。

当传入的辐射能是饱和的、温度适宜、相对湿度高、大气中  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_2$  的浓度正常时的光合速率,称为**光合能力**(photosynthetic capacity)。在不同植物种中,植物光合能力对光照强度的反应是有差异的。在  $\text{C}_4$  植物中,例如玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum vulgare*),光合作用速率随有效辐射强度而增加(图 2-10)。在较普遍的  $\text{C}_3$  植物中,如小麦(*Triticum vulgare*)和水青冈(*Fagus grandifolia*),光合作用速率变平(图 2-10)。这是由于  $\text{C}_4$  植物能够利用低浓度  $\text{CO}_2$ ,伴随水的利用效率比  $\text{C}_3$  植物更大,其缺点需要消耗能量,因而  $\text{C}_4$  植物在热带和亚热带植物区系中更为普遍。

植物种间对光强度表现出的适应性差异,是已经进化了的两类植物间的差异,即生长在阳光充足、开阔栖息地为特征的阳地种和遮阴栖息地为特征的阴地种。阴地种植物比阳地种植物能更有效地利用低强度的辐射光,但其光合作用效率在较低的光强度上达到稳定(图 2-10)。阳地植物和阴地植物间的差异,是由于叶子生理上的和植物形态上的差异造成的。阳地植物叶子通常以锐角形式暴露于日中午阳光中,这导致辐射的入射光在更大的叶面积上展开,因而降低了光强度。因此,阳地植物的叶子经常排列为多层的冠状,以致于在明亮的阳光中,即使遮阴的叶子也能够对植物的同化作用做出贡献。相反,阴地植物叶子通常以

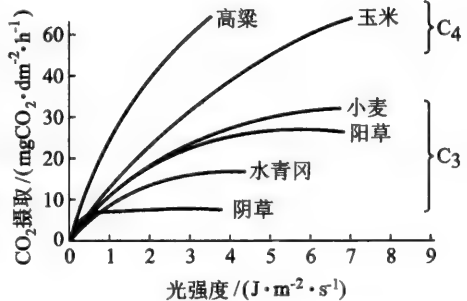


图 2-10  $\text{C}_3$  和  $\text{C}_4$  植物在最适温度和正常  $\text{CO}_2$  浓度时,光合作用对光强度的反应(引自 Mackenzie *et al.*, 1998)

水平方向和单层排列。另外,单株植物叶冠内不同结构的“阳叶”和“阴叶”的产生,是植物对自身存在的光环境的一种回应。通常,阳叶更小、更厚,含有更多的细胞、叶绿体和密集的叶脉,增加了每单位叶面积的干重。阴叶总是大、更加半透明,干重轻,光合能力可能仅有阳叶的1/5。

### 2.2.2.3 动物对光照强度的适应

光照强度使动物在视觉器官的形态上产生了遗传的适应性变化:夜行性动物的眼睛比昼行性动物的大,如枭、懒猴(*Nycticebus*)及飞鼠(*Pteromys volans*)等;有的啮齿类的眼球突出于眼眶外,以便从各个方面感受微弱的光线;终生营地下生活的兽类,如鼯鼠(*Talpa*)、鼯鼠(*Myospalax*)和鼯形鼠(*Splax*),眼睛一般很小,有的表面为皮肤所盖,成为盲者;深海鱼或者是具有发达的视觉器官,或者是本身具有发光器官。

动物的活动行为与光照强度有密切关系,有些动物适应于白天强光下活动,成为昼行性动物,如大多数鸟类,哺乳类中的黄鼠、旱獭、松鼠和许多灵长类。有些动物适应于黑夜或晨昏的弱光下活动,如夜猴、家鼠、刺猬、蝙蝠、壁虎,称为夜行性动物或晨昏性动物。

自然条件下,动物每天开始活动的时间常常是由光照强度决定的,当光照强度达到某一水平时,动物才开始活动,因此在不同季节随着日出日落的时间差异,动物活动时间也有改变。例如,美洲飞鼠不管在什么季节均在夜幕来临时,开始每日活动,因此冬天每日开始活动时间早于夏季时间(图2-11)。

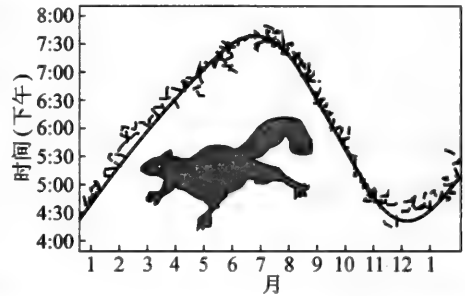


图2-11 美洲飞鼠活动开始的日时间季节变化(引自 Mackengine *et al.*, 1998)

## 2.2.3 生物对光照周期的适应

光照有日周期和年周期的变化,日照长短对生物起了信号作用,导致生物出现日节律性的与年周期性的适应性变化。

### 2.2.3.1 生物的昼夜节律

具有昼夜节律(daily rhythm)的生命现象很多。例如动物的活动行为、体温变化、能量代谢以及激素的变化等等,都表现出昼夜节律性。植物的光合作用、蒸腾作用、积累与消耗等也表现出昼夜节律性的变化。

一般认为,生物的昼夜节律受两个周期的影响,即外源性周期(除光周期外,还有温度、湿度、磁场等的昼夜变化)和内源性周期(内部生物钟)。只有光周期使动植物的似昼夜节律与外界环境的昼夜变化同步起来。

### 2.2.3.2 生物的光周期现象

植物的开花结果、落叶及休眠,动物的繁殖、冬眠、迁徙和换毛换羽等,是对日照长短的规律性变化的反应,称为光周期现象(photoperiodism 或 photoperiodicity)。光周期现象是一种光形态建成反应,是在自然选择和进化过程中形成的。它使生物的生长发育与季节的变化协调一致,对动植物适应所处环境具有很大意义。



### 1. 植物的光周期现象

根据植物开花对日照长度的反应,可把植物分成4种类型:

(1) **长日照植物**(long day plant) 日照超过某一数值或黑夜小于某一数值时才能开花的植物,如萝卜、菠菜、小麦、凤仙花及牛蒡。这类植物在全年日照较长时间里开花。人工延长光照时间,可促进这类植物开花。这类植物起源和分布在温带和寒温带地区。

(2) **短日照植物**(short day plant) 日照小于某一数值或黑夜长于某一数值时才能开花的植物,如玉米、高粱、水稻、棉花、牵牛等。这类植物通常在早春或深秋开花。人工缩短光照可促进植物开花。短日照植物多起源和分布在热带和亚热带地区。

(3) **中日照植物**(day intermediate plant) 昼夜长度接近相等时才开花的植物,如甘蔗只在12.5 h的光照下才开花,光照超过或低于这一时数,对其开花都有影响。仅少数热带植物属于这一类型。

(4) **日中性植物**(day neutral plant) 开花不受日照长度影响的植物,如蒲公英、四季豆、黄瓜、番茄及番薯等。

植物的光周期现象在农林业生产中具有很大的应用价值。例如,使花期不同的植物同时开花,以便进行杂交;采用短日照诱导提高植物的抗性;将南方的黄麻栽种在北方,取得好的收成等等。

### 2. 动物的光周期现象

(1) **繁殖的光周期现象** 根据动物繁殖与日照长短的关系,也可将动物分成长日照动物(long day animal)和短日照动物(short day animal)。在温带和高纬度地区的许多鸟兽,随着春季到来,白昼逐渐延长,其生殖腺迅速发育到最大时,繁殖开始,这些动物为长日照动物,如鼬、水貂、刺猬、田鼠、雉等。与此相反,有些动物在白昼逐渐缩短的秋季,生殖腺发育到最大,动物开始交配,这为短日照动物,如羊、鹿、麝等。虽然交配在秋季,由于孕期较长,产子也在春夏之际。春夏产子具有重要的适应意义,因在温带和高纬度地区,春夏之际是自然界中食物条件最好、温度最适宜的时期,有利于幼子的存活与生长。动物繁殖的季节性变化,是通过下丘脑的光周期反应,使促性腺激素与性激素分泌水平发生变化,从而调控了繁殖。

(2) **昆虫滞育的光周期现象** 很多昆虫在它们生命周期的正常活动中,能插入一个休眠相,即滞育(diapause),这经常是由光周期决定的。例如,梨小食心虫(*Grapholitha molesta*)幼虫全部进入滞育是在光照时间为每天13~14 h时(图2-12)。这种休眠状态为耐受秋天和冬天的严寒作好了准备。

(3) **换毛与换羽的光周期现象** 温带和寒带地区,大部分兽于春秋两季换毛,许多鸟每年换羽一次,少数种类换两次。实验证明,鸟兽的换羽和换毛是受光周期调控的,它使动物能够更好地适应于环境的温度变化。

(4) **动物迁徙的光周期现象** 鸟类的长距离迁徙都由日照长短的变化引起的。例如,夏候鸟的杜鹃和家燕,春季由南方飞到北方繁殖,冬季南去越冬;冬候鸟的大雁,冬季飞来越

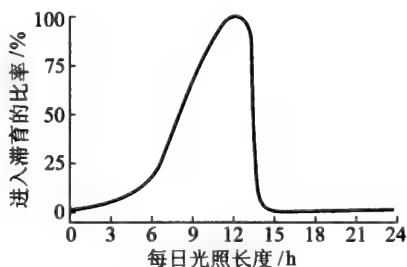


图2-12 光照长度对梨小食心虫幼虫开始滞育时间的影响(引自 Townsend et al., 2000)

冬,春季北去繁殖。同一物种在不同年份的迁徙时间是相同的。鱼类的迁移活动也常常表现出光周期现象,特别是生活在光照充足的表层水的鱼类。光周期的变化通过影响内分泌系统而影响鱼类的迁移,例如三刺鱼。

生物的昼夜节律和光周期现象是受光周期控制的,在众多的生态因子中,为什么光周期会成为生命活动的定时器和启动器?这是因为日照长短的变化与其他生态因子(如温度、湿度)的变化相比,是地球上最具有稳定性和规律性的变化,通过长期进化,生物最终选择了光周期作为生物节律的信号。

## 2.3 生物对温度的适应

### 2.3.1 温度与动物类型

所有的有机体从它们的环境中得到热,也将产生的热散失到它们的环境中。当考察有机体和环境温度相互关系时,通常可将有机体划分为“温血动物”和“冷血动物”。然而,这种划分是主观的,更满意的划分是将有机体分为**恒温动物**(homeotherm)和**变温动物**(poikilotherm)。当环境温度升高时,恒温动物维持大致恒定的体温,而变温动物的体温随环境温度而变化。这种划分也有一个问题,即杰出的恒温动物,如哺乳动物和鸟类在冬眠过程中也降低了其体温,而有些变温动物,如生活在恒温环境中的南极鱼其体温只有较小的变化。又一类划分是根据有机体热能的主要来源,把有机体分为**外温动物**(ectotherm)和**内温动物**(endotherm)。内温动物是通过自己体内氧化代谢产热来调节体温,如鸟兽;外温动物依赖外部的热源,如鱼类、两栖类和爬行类。但这种划分也不是很完善的,如一些爬行动物和昆虫能够升高体温促进其活动。外温动物和内温动物在维持体温的程度上不同。在一定的环境温度范围内(热中性区, the thermoneutral zone),内温动物消耗的能量是在基础代谢率的水平上。当环境温度离这个区越来越远时,内温动物维持恒定体温消耗的能量越来越多(图 2-13)。即使在热中性区,内温动物消耗的能量通常比外温动物多。内温动物由脑控制其产热速率,它们通常保持在 35~40℃ 恒定的体温,因此趋向于向环境散热。外温动物调节体温的能力是很低的,总是有点依赖外部热源。

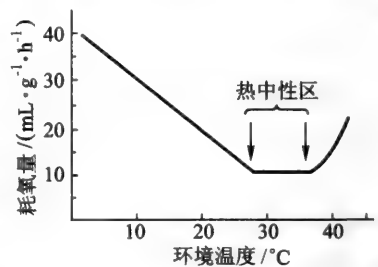


图 2-13 内温动物的耗氧量与环境温度的关系(引自孙儒泳, 1987)

### 2.3.2 生物对温度的反应

#### 2.3.2.1 酶反应速率与温度阈

酶催化反应的速度随温度而增加,但每一种酶的活性都有最适温度范围、低温限与高温限。在外温动物及植物中,代谢速率在低温下是相对较慢的,当环境变暖时,代谢速率变得较快。代谢速率随温度增加能够用**温度系数**(temperature coefficient,  $Q_{10}$ )描述,公式:

$$Q_{10} = T^{\circ}\text{C 体温时的代谢率} / (T - 10)^{\circ}\text{C 体温时的代谢率}$$

这个系数的值表明,温度升高 10℃ 引起反应速率的增加通常大约是 2。虽然在所有温度下  $Q_{10}$  不是恒定值,但显示了有机体趋向于高温限和低温限的变化。

当环境温度超过生物耐受的高温限和低温限时,酶的活性将受到制约。致死的高温限仅位于动物代谢最适值之上几度。高温可能导致动植物的蛋白质凝固变性、酶失活或者代谢的组分不平衡,如植物呼吸过程快于光合作用而导致饥饿,最终导致细胞死亡。另外,高温导致有机体脱水,使动物失去了降温的能力,使植物大量失水,破坏水分平衡,高温下的失水率能够成为致死因子。不同物种对高温的耐受性是不同的,如真核藻类、沉水微管束植物、软叶陆生植物等为热敏感植物,在 30~40℃ 便会受伤,而陆生与旱生植物可在 50~60℃ 下生存半小时;兽类一般不能忍受 42℃ 以上的高体温,鸟类体温较高,能忍受 46~48℃ 的高温,爬行动物能耐受 45℃ 左右,生活在温泉的斑鳖能忍受 52℃ 水温。

低温对生物的伤害有两种:当温度低于 -1℃ 时,很多物种被冻死,这是由于细胞内冰晶形成的损伤效应,使原生质膜发生破裂,蛋白质失活或变性,这种损伤称**冻害**(freeze injury)。另一种是**冷害**(chilling injury),指喜温生物在 0℃ 以上的条件下受害或死亡,它可能是通过破坏了膜结构造成的,它是喜温生物向北方引种和扩张分布区的主要障碍。不同物种对低温的耐受性有很大的差异。如热带植物丁香在 6.1℃ 的气温中叶子受伤,热带鱼虹鳞养在 10℃ 水温中,会因呼吸中枢受冷抑制而死亡。能耐受低温的一些物种,由于体内积聚了一些抗冰冻的溶质,降低了体液的冰点,冰晶不能形成。如小叶蜂越冬时体内分泌的甘油可使它们渡过 -25~-30℃ 的环境;南极硬骨鱼血液中的糖蛋白致使它们能生活在 -1.8℃ 的水温中;经过冷锻炼的植物,细胞内的糖及可溶性蛋白增加,自由水的含量降低,原生质粘滞度加大,使植物的抗寒能力增加。也有少数动物能够耐受一定程度的身体冻结,而避免低温伤害,如摇蚊在 -25℃ 下可经受多次冻结而保存生命。

### 2.3.2.2 生物发育和生长速度

温度直接影响了外温动物和植物的发育和生长速率。图 2-14 显示了菜白蝶 (*Pieris rapae*) 从卵孵化到蛹的发育。它显示了发育生长是在一定的温度范围上才开始,低于这个温度,生物不发育,这个温度称为**发育阈温度**(developmental threshold temperature),或者称**生物学零度**(biological zero)。发育的速率是随着发育阈温度以上的温度呈线性增加,它表明外温动物与植物的发育不仅需要一定的时间,还需要时间和温度的结合(称**生理时间**, physiological time),即需要一定的总热量,称**总积温**(sum of heat)或**有效积温**(sum of effective temperature),才能完成某一阶段的发育。这个规律的描述就是有效积温法则:

$$K = N(T - C)$$

式中:  $K$  为生物完成某阶段的发育所需要的总热量,用“日度”表示;  $N$  为发育历期,即完成某阶段的发育所需要的天数;  $T$  为发育期间的环境平均温度;  $C$  为该生物的发育阈温度。

上面方程式可改写成:  $T = C + K/N = C + KV$

$V$  为发育历期的倒数 ( $1/N$ ),即发育速率。图 2-15 显示果蝇的发育速率随环境温度增高呈线性加快,而发育所需日期随温度增高呈双曲线减少。不同物种完成发育所需积温不同。一般起源于或适于高纬度地区种植的植物,所需有效积温较少,反之则较多。例如,麦子需要有效积温 1 000~1 600 日度,棉花、玉米为 2 000~4 000 日度,椰子约 5 000 日度。有效积温法则在农业上有较广泛的应用,可作为农业规划、引种、作物布局、预测农时及防治

病虫害的重要依据。

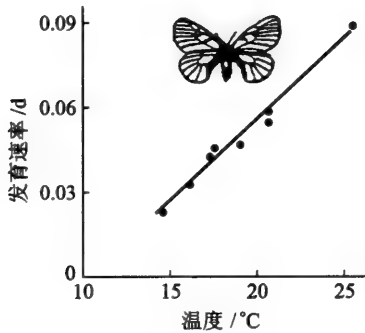


图 2-14 菜白蝶在温度阈 10.5℃ 以上, 从卵孵化到蛹的发育需要 174 日度(引自 Mackengine *et al.*, 1998)

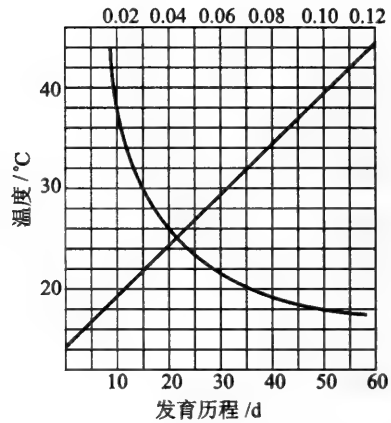


图 2-15 地中海果蝇发育历程、发育速率与环境温度的关系(引自孙儒泳, 1992)

### 2.3.2.3 驯化和气候驯化

温度能够作为一种刺激物起作用, 决定有机体是否将开始发育。很多植物在发芽之前都需要一个寒冷期或冰冻期。例如, 冬小麦的种子只有经历了预寒冷后才发育和开花。这种由低温诱导的开花, 称为**春化**(vernalization)。温度也能够和其他的生态因子如光照周期相互作用解除休眠。生物对温度的耐受性与它们曾经受过的温度有关。例如, 桦树幼苗在 -15 ~ -20℃ 下即会死亡, 但经过一段时间的冷锻炼后, 可以经受 -35℃ 的低温; 冬季采集的柳 (*Salix spp.*) 嫩枝能在 -15℃ 冻结状态下存活, 而夏季于 -5℃ 下死亡; 又如外温动物金鱼饲养在不同温度的水中, 其致死温度是不同的(图 2-16), 在 20℃ 水温中饲养, 致死温度为 34℃ 及 2.5℃, 若逐渐升温饲养, 最后生活在 30℃ 水温后, 金鱼的致死温度变为 38℃ 及 9℃。内温动物经过低温的锻炼后, 其代谢产热水平会比在温暖环境中高。这些变化过程是由实验诱导的, 称为**驯化**(acclimation), 如果是在自然界中产生的称为**气候驯化**(acclimatization)。

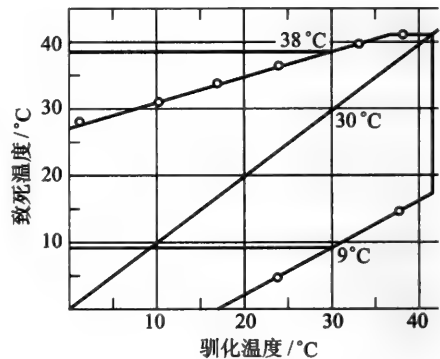


图 2-16 金鱼的温度耐受范围 (引自 Schmidt-Nielsen, 1997)

驯化或气候驯化是需要时间的, 这是生物机体使自身变化去适合于环境变化, 以争取生存的生态适应。这种适应可发生在形态结构、生理及生化上。温度驯化在种内产生的变异比种间差异相对要小。例如, 一些苔藓和地衣能够经受 70℃ 的温度, 而有些细菌能够在 100℃ 以上的温度里生活和繁殖。然而, 来自不同区域的同种种群间在温度响应上存在差异, 这通常作为基因变异的结果, 而不仅仅是气候驯化的结果。

### 2.3.3 生物对极端环境温度的适应

长期生活在极端温度环境中的生物,通过气候驯化或进化变异,在形态、生理和行为等各个方面表现出明显的适应性。

#### 2.3.3.1 生物对低温的适应

北极和高山植物的芽和叶片常受到油脂类物质的保护,芽具鳞片,植物体表有蜡粉和密毛,树干粗短弯曲,枝条常成匍匐状,树皮坚厚等,这些形态与北极及高山严酷的气候条件协调一致。来自寒冷气候的内温动物,往往比来自温暖气候的内温动物个体更大,导致相对体表面积变小,使单位体重的热散失减少,有利于抗寒。例如,东北虎的颅骨长 331~345 mm,而华南虎的仅 283~318 mm。这种现象称为**贝格曼规律**(Bergmann's rule)。然而,冷地区内温动物身体的突出部分,如四肢、尾巴和外耳却有变小变短的趋势,这是**阿伦规律**(Allen's rule),也是对寒冷的一种形态适应。图 2-17 显示非洲热带的大耳狐、温带常见的赤狐及北极的北极狐,随栖息地由热到寒,其外耳呈阿伦规律变化。阿伦规律有广泛的应用性,而贝格曼规律较少通用,这可能由于一些其他的因子影响了身体大小,然而在种内水平上它是有价值的预报器。



图 2-17 北极狐、赤狐及大耳狐的外耳长短比较(引自孙儒泳,1987)

寒冷地区的内温动物在冬季增加了羽、毛的密度,提高了羽、毛的质量,增加了皮下脂肪的厚度,从而提高身体的隔热性。例如,北极狐(图 2-18)主要依赖毛皮和皮下脂肪的隔热性,生活在 $-30^{\circ}\text{C}$ 以下环境中无需增加产热,而能维持恒定的体温;海豹的皮下脂肪厚度达 60 mm,在躯干的横切面上,58%的面积为脂肪(图 2-19)。另外,内温动物肢体中动静脉血管的几何排列,增加了逆流热交换(countercurrent heat exchange),减少了体表热散失,有利于动物在寒冷中保持恒定的体温(图 2-20)。

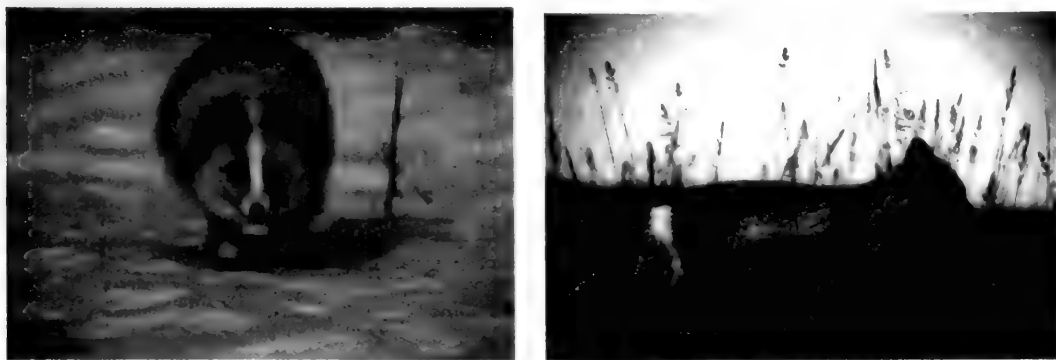


图 2-18 北极狐冬季具厚的白色毛(左),夏季具薄的棕色毛(右)(引自 Townsend et al., 2000)

在低温下生活的植物,通常减少细胞中的水分,增加糖类、脂肪和色素等物质以降低植物的冰点,使细胞液冰点常在 $-1\sim-5^{\circ}\text{C}$ ,增加了抗寒防冻能力,如鹿蹄草(*Pirola*)的叶细

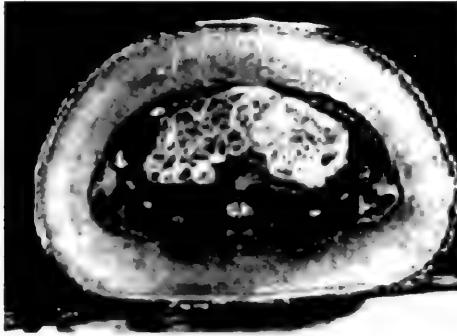


图 2-19 冰冻海豹躯干横断面,显示厚厚的脂肪(外周一圈白色)(引自 Schmidt-Nielsen, 1997)

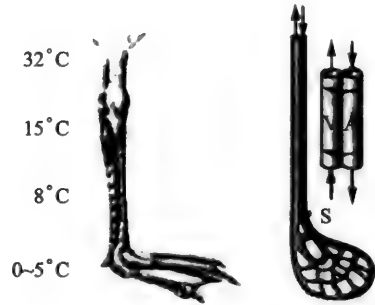


图 2-20 在冰上鸟的脚和腿皮肤温度血管的解剖结构使动脉血管(A)和静脉血管(V)间有逆流热交换(右图解)。箭头表明血流方向,横箭头指热传递。在S点以下的分支血管可收缩,从而减少血流和热散失(引自 Ricklefs *et al.*, 2000)

胞中贮存大量的五碳糖、粘液,使其冰点下降到 -31°C,从而能耐受 -31°C 以上的寒冷环境温度。生活在冷水中的外温动物如北极鱼类,其代谢率最大值与它通常的环境温度相关,并与温带鱼类的代谢水平相似(图 2-21),即依赖激活代谢来适应寒冷。这主要是通过同功酶参与调节的。生活在温带及寒带地区的小型鸟兽,在寒冷季节依靠生理调节机制,增加体内产热量来增强御寒能力和保持恒定的体温。通常是靠增加基础代谢产热和非颤抖性产热,而颤抖性产热只在急性冷暴露中起重要作用。非颤抖性产热

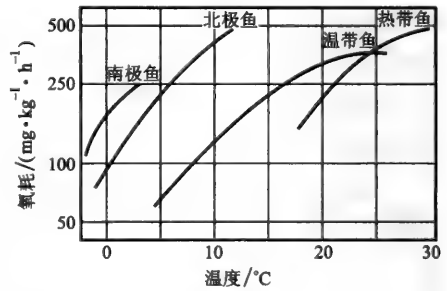


图 2-21 不同环境温度中鱼的代谢率比较 (引自 Ricklefs-Miller, 2000)

(nonshivering thermogenesis)是小型哺乳动物冷适应性产热的主要热源,主要发生在褐色脂肪组织(brown adipose tissue)中。褐色脂肪组织主要分布在肩胛间、肩胛下、颈部、腋下、心及肾周围等,细胞里有大量线粒体,有丰富的血管分布(图 2-22)。非颤抖性产热是一种不涉及肌肉活动而释放的化学能的热量,即在褐色脂肪组织线立体内膜上,有一个独特的蛋白质质子通道,当受冷应激时,此质子通道打开,使氧化磷酸化解偶联,由呼吸链生物氧化所产生的跨膜质子梯度,通过质子通道回到膜内,而全部能量以热的形式释放。这种产热主要受交感神经支配和甲状腺激素的调控。例如,布氏田鼠(*Microtus brandti*)在 5°C 驯化一个月,静止代谢率比在 25°C 环温下增长 34%,非颤抖性产热增加 91%;阿拉斯加红背鼯(*Clethrionomys rutilus*)冬季的非颤抖性产热是基础代谢产热的 10 倍,在根田鼠(*Microtus oeconomus*)是 3.7 倍。鸟类中目前还没有发现体内有褐色脂肪组织,其非颤抖性产热可能发生在骨骼肌中。

然而,冷适应产热增加多的动物,并非是冷适应好的动物,从图 2-23 可以说明这一点。热中性区指动物的代谢率最低、并不随环境温度而变化的环境温度范围(图 2-23),在热中性区的低温一端称下临界点。北极狐与红狐是自然界能耐受冷的动物,它们的热能曲线特

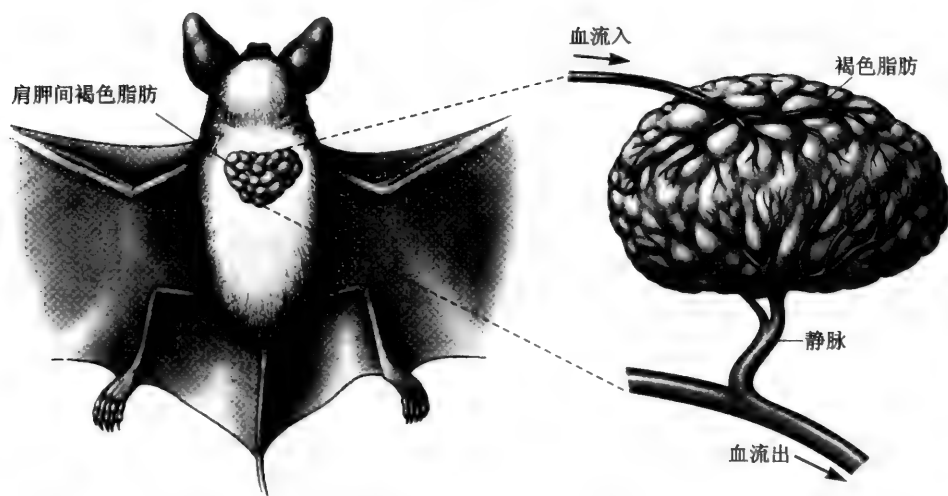


图 2-22 蝙蝠肩胛间的褐色脂肪组织(右图示丰富的血管分布)(引自 Randall *et al.*, 1997)

征表明,冷适应的主要指标为热中性区宽,下临界点温度低,下临界点以下的代谢率随环境温度下降而增加缓慢,即直线斜率小(图 2-23)。表明北极狐与红狐对冷的适应,不依赖于增加很多热量来维持体温,而主要依赖增加毛皮厚度和皮下脂肪等隔热性能以抵御寒冷。飞狐是热带新几内亚的一种大蝙蝠,夜出,食蜜。在自然界它们不会遇到很冷环境温度,因而其热中性区窄(33~35℃),环境温度低于 33℃ 时,其代谢率急剧上升,表明它对冷的适应能力差。

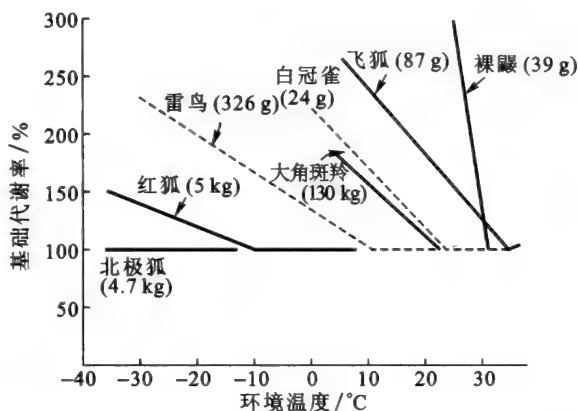


图 2-23 适应于不同气候地带的鸟兽代谢率与环境温度的关系(引自孙儒泳, 1992)

北方小内温动物对寒冷适应的另一种生理表现为**异温性**(heterothermy)。

空间异温性允许有机体局部体温降低,以减少热散失。例如,银鸥(*Larus argentatus*)体核温为 38~41℃,到无毛的跗趾部时为 6~13℃,使银鸥站在冷水中时减少通过脚散失体热。胫神经从脊髓到足部,经受了 41~6℃ 的连续变化。时间的异温性使动物产生日麻痹(daily torpor)和季节性麻痹——冬眠(hibernation)及夏眠(estivation)。产生冬眠的内温动物又称**异温动物**(heterotherm)。异温动物在冬眠之前体内贮存大量低熔点脂肪,冬眠期时,代谢率比活动状态下低几十倍(图 2-24),甚至近百倍,核体温可降到与环境温度相差仅 1~2℃,心率及呼吸速率都大大降低,从而降低了生物对能量的需求。这是动物对冬季寒冷和食物短缺的适应。但是,当环境温度过低时,内温动物会自发地从冬眠中醒来恢复到正常状态,而不致冻死,这是与外温动物冬眠的根本区别。内温动物的这种受调节的低体温现象又称为适应性低体温(adaptive hypothermia)。从冬眠中苏醒的早期热源,来自褐色脂肪组织的非颤抖性产热。外温动物在冬眠(或称休眠、滞育)时,

代谢率几乎下降到零,体内水分也大大减少,以防冻结。植物冬季产生休眠也是对寒冷的适应。植物种子的休眠现象和后熟作用对寒冷地区的适应具有重要意义。

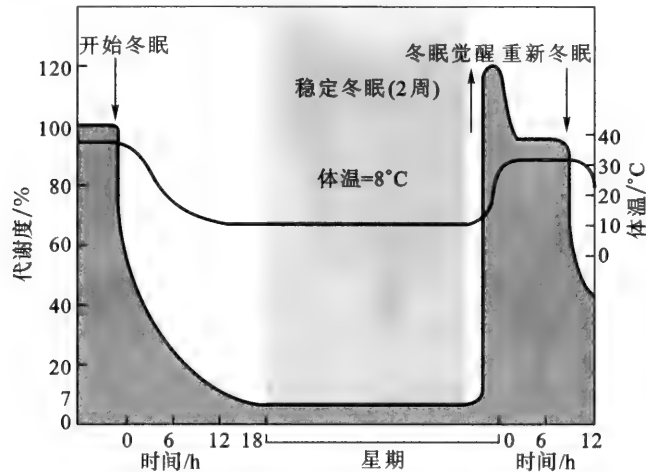


图 2-24 黄鼠入眠和苏醒过程中代谢和体温的变化 (引自 Randall et al., 1997)

行为适应主要表现在迁徙和集群方面。迁徙可选择温度适宜的地区生活,躲避不利的低温环境。动物集群能建立一定的小气候,减少体温的散失。例如,皇企鹅(*Aptenodytes forsteri*)栖居于最冷的南极地区,于冬季繁殖期 100 天禁食的情况下,需要消耗 25 kg 脂肪,这远远超过了它越冬前的脂肪贮存量。然而,在繁殖基地,数千只皇企鹅集聚在一起,身体彼此靠紧,冷暴露面积减少,紧贴部位体温相同。这就减少了热散失,减少能量的需求。

### 2.3.3.2 生物对高温的适应

生物对高温的适应也表现在形态、生理和行为等各个方面。在形态上,有些植物有密绒毛和鳞片,能过滤一部分阳光;有些植物体色呈白色、银白色,叶片发光,可反射大部分阳光,减少植物热能的吸收;有些植物叶片垂直主轴排列,使叶缘向光,这可使组织温度比叶片垂直日光排列的低 3~5°C;在高温条件下叶片对折,叶片吸收的辐射可减少一半,如苏木科的某些乔木;有的植物树干和根茎生有厚的木栓层,具绝热和保护作用。动物的皮毛在高温下起隔热作用,防止太阳的直接辐射,而夏季毛色变浅,具光泽,有利于反射阳光。

植物对高温的生理适应主要是降低细胞含水量,增加糖或盐的浓度,这有利于减慢代谢率,增加原生质的抗凝结能力。其次,靠旺盛的蒸腾作用避免植物体过热。动物对高温适应的重要途径是适当的放松恒温性,使体温有较大幅度的波动,在高温炎热的时候,将热量贮存于体内,使体温升高,等夜间环境温度降低时或躲到阴凉处后,再通过自然的对流、传导和辐射等方式将体内的热量释放出去。例如荒漠中的骆驼,饮水时体温昼夜变化幅达 3°C,缺水时,变化幅达 7°C(图 2-25);非洲的大羚羊在炎热缺水时,体温上升到 45°C。动物将热量贮存在体内,减少了散发热量需要蒸发的水量,这对在干热缺水环境中生活无疑是一种很好的适应。

沙漠中的啮齿动物非常丰富,行为适应是重要的对策,它们采用“夜出加穴居式”的适应



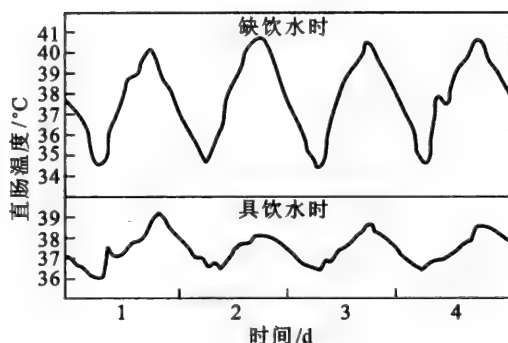


图 2-25 骆驼体温的昼夜变化

(引自 Schmidt-Neilson, 1997)

方式”，避开沙漠白天炎热而干燥的气候。但北美沙漠地区的白尾黄鼠 (*Citellus leucurus*) 是白天活动的，它是依靠体内贮热和行为调节。当在地面活动体温升高到  $43^{\circ}\text{C}$  时，鼠躲回洞中，伸展躯体紧贴在凉的洞壁上，待体温降低后又出洞活动，体温为周期性地升降 (图 2-26)。

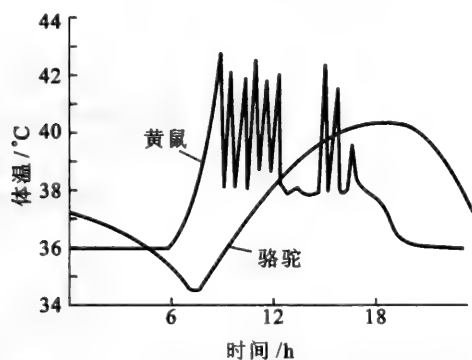


图 2-26 白尾黄鼠在高环境温度下体温的昼夜变化 (引自 Gordon, 1997)

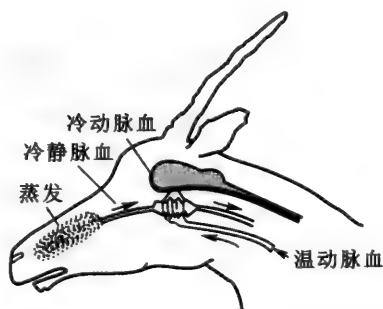


图 2-27 非洲瞪羚颈动脉形成小动脉网，使脑温比核温维持更低 (引自 Schmidt-Nielsen, 1997)

内温动物的脑与精巢是对高温敏感的组织，易受高温伤害。多数哺乳动物的精巢持久地或季节性地下降到腹腔外，比体核温低几度。羚羊类和其他的有蹄动物，有特殊的血管结构可防止脑过热。它们的颈动脉在脑下部形成复杂的小动脉网，包围在从较冷的鼻区过来的静脉血管外，通过逆流热交换而降温，使脑血液温度比总动脉血低  $3^{\circ}\text{C}$  (图 2-27)。动物夏眠或夏季滞育，也是动物渡过干热季节的一种适应。内温动物夏眠时，如黄鼠属，也产生适应性低体温，能量需求降至最低。昆虫夏季滞育时，有些耐干旱的昆虫可使身体干透以适应环境，或在体表分泌一层不透水的外膜，阻止体内水分的蒸发。

### 2.3.4 生物对周期性变温的适应

由于太阳辐射与地球的自转，产生了温度的昼夜变化与季节变化，使生活在其中的生物

也产生了这种适应性变化,周期性变温成为生物生长发育不可缺少的重要因素。许多生物在昼夜变温环境中比在恒温环境中发育更好。例如,加拿大黑蝗(*Melanoplus atlanis*)的胚胎在35℃恒温中5天完成发育,在昼夜变温中3天即可完成发育。大多数植物种子,如禾本科的、许多草本、木本及栽培植物的种子,在昼夜变温中萌发率高;有些需光萌发的种子,经变温处理后,在暗处也能萌发。植物在昼夜变温中,生长、开花结实及产品质量均有提高。例如,水稻栽种到昼夜温差较大的地区,籽粒饱满,米质好;日较差大的高原地区,生长出的马铃薯与甘蓝个体更大,山苍子的柠檬酸含量更高。这是由于白天适当高温有利于光合作用,夜间适当低温减弱了呼吸作用,增加光合产物的积累。在自然界,植物的净光合作用不仅与一定时间内为主的温度相适应,还与这一时间内一定的昼夜温差有关。如在大陆性气候中的植物,日较差在10~15℃时,植物生长发育更好;在海洋性气候中,以5~10℃的差异最好。而某些热带作物如甘蔗等,在日较差小时,生长更好。动物对昼夜温差适应,表现在动物的活动节律上,有昼行性的、夜行性的及晨昏行的。

植物适应温度及水的年周期变化,形成了春天发芽、生长,夏季开花、结果,秋季落叶,随即进入休眠的生长发育节律。动物对季节性变温产生冬眠与夏眠的适应。动物的换毛换羽、迁徙、回游及春夏季繁殖均是对年周期温度节律的适应性表现。鱼类的生长随水温的季节变化加快或减慢,使鱼的鳞片及耳石具有像植物茎横切面上那种“年轮”,从而可鉴定鱼类的年龄。

### 2.3.5 物种分布与环境温度

地球上主要生物群系的分布成为主要温度带的反映。相似地,随着海拔高度的增加,物种的变化也反映了温度的变化。一个物种的分布限与等温线之间有紧密的相互关系,等温线是在地图上将一年的特殊时间上有相同平均温度的地方连结起来的线。这表明年均温度、最高温度和最低温度都是影响生物分布的重要因子。

低温能够成为致死温度,限制生物向高纬度和高海拔地区分布,从而成为决定它们水平分布的北界和垂直分布的上限。例如,橡胶、椰子只能生长在热带,不能在亚热带地区栽种;长江流域地区的马尾松只生长在海拔1 000~1 200 m以下;玉米分布在气温15℃以上的天数必需超过70天的地区;野生茜草分布的北界是1月等温线为4.5℃的地区;苹果蚜分布的北界是1月等温线为3~4℃的地区;东亚飞蝗的北界为年等温线13.6℃的地区。某些昆虫在大发生期,向外扩散,超出它们持久生存的范围,但这只形成暂时性分布。甚至活动能力很强的动物,如鸟类,它们的分布也可能与温度紧密相关,如北美洲中东部的一种迁移性鸟——东菲比霸鹟(*Sayornis phoebe*),它的越冬种群生活在元月最低温度为-4℃以上的美国地区(图2-28)。这种鸟冬天的分布范围与这条等温线紧密相关可能与它们的能量平衡相适应。低温对内温动物分布的影响,常常是与低温影响它们食物资源的数量或食物质量有关。

苹果、梨、桃在发育阶段中需要低温刺激,否则不能开花结果,因此受高温限制不能在热带地区栽种。在长江流域地区,黄山松受高温限制只能生长在海拔1 000~1 200 m以上的高山。菜粉蝶的分布南限是26℃,因为夏季气温超过26℃时,其卵和幼虫全部死亡。

温度变化也可能和其他的环境因素或资源紧密联系,密不可分。应用最广泛的例子是相对湿度和温度间的关系,两者共同作用决定了地球上生物群系分布的总格局。温度和溶

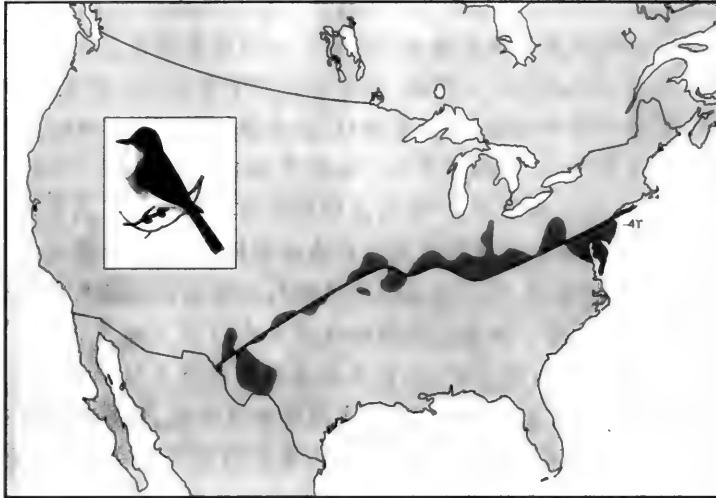


图 2-28 东菲比霸鹫从 1962 至 1972 年以来的冬季分布图

(引自 Krebs, 2001)

深色粗线与元月平均最低温度为  $-4^{\circ}\text{C}$  的等温线紧密相关,

阴影区为分布界线与等温线间偏离的区域

氧度的关系对水生生物是重要的。氧的溶解度随温度升高而下降。在这些环境因子和物种的分布模式间,存在着紧密的相关性,其中要分开温度和氧浓度的影响是不可能的。

## 小 结

太阳辐射能到达地球表面,带来光和热,成为地球上的能量环境。由于太阳高度角大小不同,地球轴心倾斜的位置、地面的海拔高度、朝向和坡度等不同,导致地球表面不同纬度、不同海拔、不同季节,太阳辐射的时间、强度及光质呈昼夜节律及年周期性变化。地表温度差异的形成主要取决于太阳辐射量和地球表面水陆分布,地形变化及海拔高度等也产生了影响,使各地的温度日节律及年周期性变化有所不同。

生物对光的适应表现在三方面:①对光质的选择性适应,如人类和许多脊椎动物能看见的光只是在可见光波范围内,植物光合作用利用的波长在  $380\sim 710\text{ nm}$ ,吸收最强的是红光和蓝紫光,光质影响了光合强度;②植物对光照强度的适应性,表现在阳地植物和阴地植物在生理及形态上的差异,以及  $\text{C}_4$  植物和  $\text{C}_3$  植物光合作用速率的差异;③生物随光照长度的日周期和年周期变化,也出现适应性的昼夜节律与光周期现象,如动物的活动行为、体温变化,植物的光合作用、蒸腾作用等均具昼夜节律变化。根据动/植物繁殖/开花对日照长度的反应,可把动植物分成长日照动/植物与短日照动/植物。动物的换毛、换羽、迁徙均具有光周期现象。光周期成为生物生命活动的定时器和启动器。

生物机体酶的活性有一最适温度范围,超过低温限与高温限,生物将因冰晶冻结或蛋白质凝固变形而死亡,但对温度的耐受可通过驯化来提高。根据有机体体温热的主要来源,把有机体分为外温动物和内温动物。外温动物与植物完成某一阶段发育需要一定的总热量,

遵循有效积温法则： $K = N(T - C)$ ，发育速率随环境温度呈线性增加，发育所需日期随温度增高呈双曲线减少。有效积温法则在农业上有较广泛的应用价值。

生物对极端高低温的适应表现在形态、生理和行为等各方面。在低温的形态适应方面，植物的芽和叶片常有油脂类物质保护，树干粗短，树皮坚厚状；内温动物出现贝格曼规律和阿伦规律的变化。在生理方面，植物通常减少细胞中水分，增加糖类、脂肪和色素等物质以降低植物的冰点，增加抗寒防冻能力；小型内温动物主要增加体内产热量来增强御寒能力和保持恒定的体温，通常是靠增加非颤抖性产热和基础代谢产热，前者作用更为重要。除此之外，内温动物还采用逆流热交换、局部异温性和适应性低体温等适应寒冷环境。行为上的适应主要表现在迁徙和集群方面。生物对高温的适应也表现在上述三方面。生理上，植物主要降低细胞含水量，增加糖或盐的浓度，以及增加蒸腾作用避免植物体过热；动物则适当放松恒温性，将热量贮存于体内，使体温升高，等夜间再通过对流、传导和辐射等方式将体内的热量释放出去。一些小内温动物常采用“夜出加穴居式的适应方式”，避开沙漠炎热干燥的气候。夏眠或夏季滞育、迁移，也是动物渡过干热季节的一种适应。

许多生物在昼夜变温环境中比在恒温环境中发育、生长、开花结实更好，产品质量也提高，对年周期变温也产生很好地适应。

地球上生物群系的分布与主要温度带一致，一些物种的分布限与等温线之间有紧密的相互关系。低温能够成为致死温度，限制生物向高纬度和高海拔地区分布，而高温限制又使一些生物不能向热带地区分布。

## 思考题

### 1. 概念与术语

外温动物 内温动物 异温动物 驯化 气候驯化 适应性低体温 发育阈温度或生物学零度 春化 黄化现象

### 2. 生物对光照会产生哪些适应？

### 3. 生物对极端的高温和低温会产生哪些适应？

### 4. 物种的分布完全由温度决定吗？

## 推荐阅读文献

1. 孙儒泳. 动物生态学原理. 第3版. 北京: 北京师范大学出版社, 2001
2. 苏智先, 王仁卿. 生态学概论. 北京: 高等教育出版社, 1993
3. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. Instant Notes in Ecology. BIOS Scientific Publishers, 1998
4. Schmidt-Nielsen K. Animal Physiology: Adaptation and Environment. 5th ed. Cambridge University Press, 1997

水、大气、土壤是另一类生态因子,它们构成有机体生活的空间或栖息地,成为生物生存的必须条件。同时,它们又为生物体的组成需要提供了常量元素(如碳、氢、氧、磷、硫、铁、钾、钠、钙等)与微量元素(如铬、钴、氟、铝、硒、锌、碘等)。因此,这些生态因子组成了地球上的物质环境。

### 3.1 地球上水的存在形式及分布

首先,水是地球上所有有机体的内部介质,是生命物质的组成成分,没有水生命就会终止。生物体内一般含水量为 60%~80%,有的水生生物含水量高达 90%以上,如水母为 95%、蝌蚪为 93%,而在干旱环境中生长的地衣和一些苔藓植物其含水量仅为 6%左右。水又是有机体生命活动的基础,生物新陈代谢及各种物质的输送都必须在水溶液中进行。因此,失水将导致生物生理上的失调,直接威胁到生物的存活。其次,水作为外部介质,使水生生物获得资源和栖息地场所;陆地上水量的多少,又影响到陆生生物的生长与分布。水的这些重要生物学特性主要与水的理化性质相关。

#### 3.1.1 水的特性与存在形式

##### 1. 水分子具有极性

水分子是由具有 105°角的氢-氧-氢组成,其形状导致有氢的一边显正电性,另一边显负电性(图 3-1),使得水分子能被吸附到带电的离子上。由于水的这种极性性质(polar nature),水分子能和其他

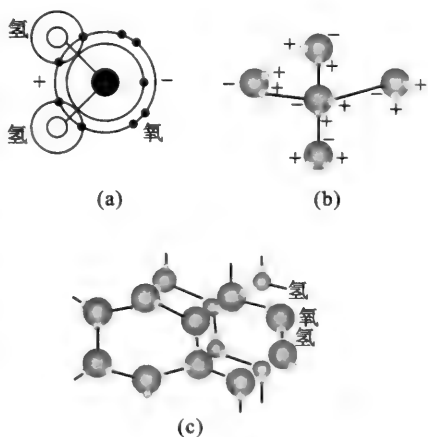


图 3-1 (a) 一个水分子中被结合的两个氢原子间的夹角为 105°;(b) 水分子间的氢键,一个水分子中部分氢原子正电吸引另一个水分子氧原子的负电形成氢键;(c) 在水中,氢键把水分子固定形成晶格(引自 Smith *et al.*, 2001)

生物成分结合,也使水成为最好的溶剂,保证了各种营养物质的转运。

2. 水具有高热容量(high heat capacity)

使 1 L 水升高 1℃ 需要 1 kcal(4.186 8 kJ)热量,而 1 L 空气需要 0.24 kcal(1.01 kJ)热,一般金属需 0.1 kcal(0.418 68 kJ)或更少。水的高热容量意味着水能吸收大量热,而自身升温很少,从而使水生生物免受温度的急剧变化带来的危害。

3. 水具有特殊的密度变化

水的密度随着水温的下降而增加,当降到 4℃ 时,水的密度最大,也最重。低于 4℃ 时,体积膨大,密度变小,依 3℃、2℃、1℃ 和 0℃ 顺序,密度逐步减小。0℃ 时的液态水比固态冰密度更大,因此冰漂浮在冷水之上。冬季,水从上向下结冰,冰作为绝热体阻止冰下水进一步降温,从而减少了水体的冻结,保护了水生生物的生存。

4. 水具有相变

水有 3 种形态:液态(雾、露、云、雨)、气态(构成大气湿度)及固态(霜、雪、冰雹)。水蒸发时需要吸收大量热能,当水蒸气转变成液态水或固态水时,伴随着释放或吸收大量热。液态水变成固态水时释放出溶解热,相反过程则吸收相同数量的热能。因此在水的相变过程中,能量的消耗和释放过程为地球表面提供了大量热的转化机制,对生物系统能量利用起重要作用。

地球上海水与江河湖泊覆盖了地球表面 71% 的面积,再加上地下水、大气水与冰雪固态水,构成丰富的水资源。但由于 3 种形态的水随空间和时间发生很大的变化,而导致地球上水的分布不均匀。

3.1.2 陆地上水的分布

潮湿冷空气遇冷形成降雨,降雨量是陆地上最重要的降水量。当高空空气中的水蒸气达到饱和时的温度低于 0℃ 时,水汽直接凝固成雪降落到地面。在地球上大部分地区,降雨量占降水量的绝大部分,而在较高纬度地区,降雪是主要水分来源之一。当地面物体夜间辐射冷却到露点温度时,空气中水汽在其表面凝结成水,形成露。露占降水量的比例虽少,但对干旱少雨的荒漠地区植物生长及动物饮水起了相当大的作用。

1. 降雨量

地球上的降雨量(precipitation)随纬度发生很大变化。在赤道南北两侧 20° 范围内,湿热空气的急剧上升,造成降雨量最大,年降雨量达 1 000 ~ 2 000 mm,成为低纬度湿润带。再向南北扩展,纬度为 20°~40° 地带,由于空气下降吸收水分,使这一地带成为地球上降雨量最少的地带,一些主要的沙漠如撒哈拉、大戈壁滩都位于这个带上。在南北半球 40°~60° 地带,由于南北暖冷气团相交形成气旋雨,致使年降雨量超过 250 mm,成为中纬度湿润带。极地地区降水很少,成为干燥地带(图 3-2)。

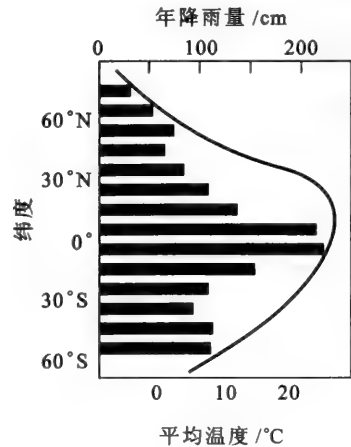


图 3-2 不同纬度平均降雨量与温度的变化  
横柱:降雨量;曲线:温度(引自 Ricklefs et al., 2000)

陆地上降雨量的多少还受到海陆位置、地形及季节的影响。由于海洋蒸发量大,潮湿空气由海洋吹向大陆,遇冷凝结成雨。因此离海近的地区降雨量多,离海越远,降雨量越少。山脉也影响降雨分布:在迎湿热风坡侧降雨量多,背风坡侧降雨量很少。降雨量还随季节而变化,一般夏季降雨量约占全年降雨量的一半,冬季降雨量最少。降雨的季节性特点对生物的繁殖、休眠与迁徙有很大影响。而不同的降雨方式对生物的作用是不同的,如果降雨集中在短时期内,将会出现长期干旱,如热带稀树草原的形成与温度高、降雨集中有关。

## 2. 大气湿度

**大气湿度**(atmosphere humidity)反映了大气中气态水含量。通常用**相对湿度**(relative humidity)表示空气中的水汽含量,即单位容积空气中的实际水汽含量( $e$ )与同一温度下的饱和水汽含量( $E$ )之比,用  $R.H$  表示相对湿度,则  $R.H = e/E \times 100\%$ 。大气湿度也常用饱和差表示,是指某温度下的饱和水汽量与实际水汽量之差( $E - e$ )。饱和差值越大,水分蒸发越快;相对湿度越大,大气越潮湿,水分蒸发越慢。在研究生物水平衡中,这是常常采用的两个指标。

相对湿度受到环境温度的调节:温度增加,相对湿度降低;温度降低,相对湿度增加。因而相对湿度随昼夜温度改变,白天相对湿度低,夜间相对湿度高。夏天相对湿度低,冬天相对湿度高。然而相对湿度的季节变化还随各地区的具体情况而异。如我国东南季风地带,冬季受干燥大陆气流控制,夏季受湿热海洋气流影响,因而冬季干燥,夏季潮湿。

相对湿度随地理位置而异。热带雨林带,相对湿度通常在  $80\% \sim 100\%$ ,而在荒漠与半荒漠地带,相对湿度低于  $20\%$ 。

## 3. 我国降水量的地域分布

由于我国南北纬度与海陆位置的差异,以及地形起伏的不同,导致各地降水总量很不相同。基本规律是从东南往西北降水逐渐减少。大致可划分出几条等雨线:华南降水量为  $1\,500 \sim 2\,000$  mm,长江流域为  $1\,000 \sim 1\,500$  mm,秦岭和淮河地区大约为  $750$  mm,从大兴安岭西坡向西,经燕山到秦岭北坡为  $500$  mm,黄河上中游约  $250 \sim 500$  mm,内蒙西部至新疆南部为  $100$  mm 以下。由于降水量的地域分布不同,影响了我国生物的分布特征。

# 3.2 生物对水分的适应

## 3.2.1 植物与水

### 3.2.1.1 陆地植物的水平衡

由于植物光合作用所需的  $\text{CO}_2$  只占大气体积组成的  $0.03\%$ ,植物要获得  $1$  mL  $\text{CO}_2$  必须和  $3\,000$  mL 以上的大气交换,从而导致植物失水量增多,使植物生长需水量很大。如一株玉米一天需水  $2$  kg,一株树木夏季一天需水量是全株鲜叶重的  $5$  倍。在这么多的需水量中,只有  $1\%$  的水被组合到植物体内,而  $99\%$  的水被植物**蒸腾**(transpiration)掉了。植物在得水(根吸水)和失水(叶蒸腾)之间保持平衡,才能维持其正常生活。因此在根的吸水能力与叶片的蒸腾作用方面,植物对环境产生了适应性。对于陆地植物,水主要来自土壤,土壤孔隙抗重力所蓄积的水称土壤的**田间持水量**(field capacity),是土壤贮水能力的上限,为植物提供可利用的水。根从土壤孔隙中吸水,根系分支的精细和程度,决定了植物是否能接近土

壤的贮水。在潮湿土壤上,植物生长浅根系,仅在表土下几寸的土层中,有的植物根缺乏根毛。在干燥土壤中,植物具有发达的深根系,主根可长达几米或十几米,侧根扩展范围很广,有的植物根毛发达,充分增加吸水面积。例如沙漠中的骆驼刺(旱生植物),地上部分只有几厘米,根深达到 15 m,扩展的范围达 623 m(图 3-3)。植物蒸腾失水首先是气孔蒸腾,在不同环境中生活的植物具有不同的调节气孔开闭的能力。生活在潮湿、弱光环境中的植物,在轻微失水时,就减少气孔开张度,甚至主动关闭气孔以减少失水。阳生草本植物仅在相当干燥的环境中,气孔才慢慢关闭。另外,叶子的外表覆盖有蜡质的、不易透水的角质层,能降低叶表面的蒸腾量,生活在干燥地区的植物尽量缩小叶面积以减少蒸腾量(图 3-4)。

陆生植物随生长环境的潮湿状态而分为 3 大类型:湿生植物(hygrophyte)、中生植物(mesad)与旱生植物(siccocolous)。各类植物形成了其自身的适应特征,如阴性湿生植物大海芋(*Alocasia*



图 3-3 骆驼刺(*Alhagi pseudathagi*)地下部分(根)和地上部分(茎叶)比(引自曲仲湘等,1983)

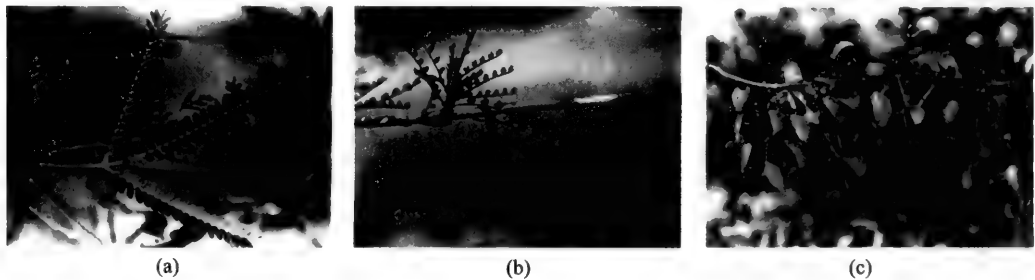


图 3-4 一些荒漠植物的叶子(引自 Ricklefs *et al.*, 2000)

(a) 木豆树(*Prosopis*)叶分成极多的小叶子,有利于在阳光下散热;(b) 假紫荆(*Cercidium*)叶更小,茎粗并含有叶绿素,是对荒漠更好地适应;(c) 不同于大多数植物,麻风树(*Jatropha*)有宽的多汁液的叶子,但仅在夏季雨季中生长几周

*macrorhiza*)生长在热带雨林下层隐蔽潮湿环境中,大气湿度大,植物蒸腾弱,容易保持水分,因此其根系极不发达。湿生植物抗旱能力小,不能忍受长时间缺水,但抗涝性很强,根部通过通气组织和茎叶的通气组织相连接,以保证根的供氧。属于这一类的植物有秋海棠、水稻、灯芯草等。

中生植物,如大多数农作物,森林树种,由于环境中水分减少,而逐步形成一套保持水分平衡的结构与功能。如根系与输导组织比湿生植物发达,保证能吸收、供应更多的水分;叶片表面有角质层,栅栏组织较整齐,防止蒸腾能力比湿生植物高。

旱生植物生长在干热草原和荒漠地区,其抗旱能力极强。旱生植物根对干旱的耐受力是成功的,根据其形态、生理特性和抗旱方式,又可划分为少浆液植物和多浆液植物。少浆液植物体内含水量极少,当失水 50% 时仍能生存(湿生与中生植物失水 1%~2% 就枯萎)。这类植物适应干旱环境的特点表现在叶面积缩小,以减少蒸腾量(图 3-4)。有的植物叶片极度退化成针刺状,如刺叶石竹(*Acanthophyllum pungens*)(图 3-5),或小鳞片状(麻黄),



以绿色茎进行光合作用。叶片结构有各种改变,气孔多下陷,以减少水分的蒸腾;同时,发展了极发达的根系,可从深的地下吸水。在少浆液的植物中,由于细胞内有大量亲水胶体物质,使胞内渗透压高,能使根从含水量很少的土壤中吸收水分。在多浆液的旱生植物中,根、茎、叶薄壁组织逐渐变为贮水组织,成为肉质性器官。这是由于细胞内有大量五碳糖,提高了胞汁液浓度,能增强植物的保水性能。由于体内贮有水、生境中有充足的光照和温度,能在极端干旱的荒漠地带长成高大乔木,如仙人掌树高达 15~20 m,贮水达 2 t,其致密的浅根网以圆形模式排列,扩展到近似树高的距离。这类植物表面积与体积的比例减少,可减少蒸腾表面积(图 3-6)。在干旱时它们中大多数失去叶片,由绿色茎代行光合作用。白天气孔关闭以减少蒸腾量,夜间气孔张开,CO<sub>2</sub> 进入细胞内被有机酸固定。到白天光照下,CO<sub>2</sub> 被分解出来,成为光合作用的原料。由于其代谢的特殊性,植物生长缓慢,生产量很低。



图 3-5 刺叶石竹——叶子  
变成刺(引自曲仲湘,1983)



图 3-6 荒漠植物——树形  
仙人掌(引自 Molles, 1998)

### 3.2.1.2 水生植物

水环境中,水显然是随意可利用的。然而,在淡水或咸淡水(如河流入海处)栖息地有一个趋向,即通过渗透作用水从环境进入植物体内。在海洋中,大量植物与它们环境是等渗的,因而不存在渗透压调节问题。然而也有些植物是低渗透性的,致使水从植物中出来进入环境,与陆地植物处于相似的状态。因而对很多水生植物(aquatic plant)来说,必须具备自动调节渗透压的能力,这经常是耗能的过程。水生环境的盐度对植物分布与多度可能有重要影响,像河口这类地方,有一个从海洋到淡水栖息地的明显梯度。盐度对沿海陆地栖息地的植物分布也有重要影响。不同物种对盐度的敏感性差异很大,能耐受高盐度的植物,是由于它们的细胞质中有高浓度的适宜物质,如氨基酸、某些多糖类、一些甲基胺等。这些物质增加了渗透压,对细胞中酶系统不产生有害影响。生长在沿海沼泽地的红树林能耐受高盐浓度,是由于这类植物的根和叶子中有高浓度的脯氨酸、山梨醇、甘氨酸-甜菜苷,增加了它们的渗透压。除此之外,盐腺将盐分泌到叶子的外表面(图 3-7);很多植物的根排除盐,明

显地依赖于半透膜阻止盐进入。红树林植物进一步降低盐负荷是通过降低叶子的蒸腾作用,这种适应类似于干旱环境中的植物。植物渗透压控制的精确机制还不十分清楚,通过观察发现激素在调节中具有重要作用,脱落酸(一种植物激素)启动了产生蛋白渗透的基因,提供了一些抗盐胁迫的保护剂。

水体中氧浓度大大低于空气的氧浓度,水生植物对缺氧环境的适应,使根、茎、叶内形成一套互相连接的通气系统。如荷花,从叶片气孔进入的空气通过叶柄、茎而进入地下茎和根的气室,形成完整的开放型的通气组织,以保证地下各组织、器官对氧的需求。另一类植物具有封闭式的通气组织系统,如金鱼藻,它的通气系统不与大气直接相通,但能贮存由呼吸作用释放出的  $\text{CO}_2$  供光合作用需要,贮存由光合作用释放出的氧气供呼吸需要。由于植物体内存在大量通气组织,使植物体重减轻,增加了漂浮能力。水生植物长期适应于水中弱光及缺氧,使叶片细而薄,大多数叶片表皮没有角质层和蜡质层,没有气孔和绒毛,因而没有蒸腾作用。有些植物能够生长在长期水淹的沼泽地,如丝柏树 (*Taxodium distichum*),它们的地下侧根向地面上伸出出水通气根。这些根为地下根供应空气,并帮助树牢固地生长在沼泽地中(图 3-8)。



图 3-7 红树 (*Conocarpus erecta*) 叶子的特殊盐腺分泌盐,沉淀在叶子的外表面上(引自 Ricklefs *et al.*, 2000)



图 3-8 丝柏树的出水通气根从侧根上长出水面来(引自 Smith *et al.*, 2001)

### 3.2.1.3 植物生产力

很多世界森林的植物生产力和降雨量之间存在着相关性,因为水既是植物细胞的组成要素,又是光合作用的底物。在干燥地区,初级生产力随降雨量的增加有近似的直线增长;而在比较潮湿的森林气候中,生产力上升到平稳阶段后不再升高。

一般来说,植物每生产 1 g 干物质,仅需 300~600 g 水,但不同植物类型需水量是不同的,具有光合效率高的  $C_4$  植物(如玉米、狗尾草)比  $C_3$  植物(如小麦、油菜)需水量少。

有些植物显示出低的生产力,它们的特征表现为潜在的蒸发蒸腾量远大于降水量,也就是说,干旱是造成低生产力的关键因素。

### 3.2.2 动物对水的适应

动物与植物一样,必须保持体内的水平衡才能维持生存。水生动物保持体内的水平衡(water balance)是依赖于水的渗透调节作用,陆生动物则依靠水分的摄入与排出的动态平衡,从而形成了生理的、组织形态的及行为上的适应。

#### 3.2.2.1 水生动物

##### 1. 鱼类的水平衡

水生动物,当它们体内溶质浓度高于环境中的时候,水将从环境中进入机体,溶质将从机体内出来进入水中,动物会“涨死”;当体内溶质浓度低于环境中时,水将从机体进入环境,盐将从环境进入机体,动物会出现“缺水”。解决这一问题的机制是靠渗透调节,渗透调节是控制生活在高参与低渗环境中的有机体内水平衡及溶质平衡的一种适应。

##### (1) 淡水鱼类

淡水水域的盐度在 0.02‰~0.5‰之间,淡水硬骨鱼血液渗透压(冰点下降  $\Delta t 0.7$ )高于水的渗透压( $\Delta t 0.02$ ),属于高渗性的(hypertonic)。因此,当鱼呼吸时,大量水流流过鳃,水通过鳃和口咽腔扩散到体内,同时体液中的盐离子通过鳃和尿可排出体外。进入体内的多余水,通过鱼的肾脏排出大量的低浓度尿,保持体内的水平衡(图 3-9)。因此淡水硬骨鱼的肾脏发育完善,有发达的肾小球,滤过率高,一般没有膀胱,或膀胱很小。丢失的溶质可从食物中得到,而鳃能主动从周围低浓度溶液中摄取盐离子,保证了体内盐离子的平衡。

##### (2) 海洋鱼类

海水水域的盐度在 32‰~38‰范围内,平均为 35‰,渗透压为  $\Delta t 1.85$ 。海洋硬骨鱼血液渗透压为  $\Delta t 0.80$ ,与环境渗透压相比是低渗性的(hypotonic),这导致动物体内水分不断通过鳃外流,海水中盐通过鳃进入体内。海洋硬骨鱼的渗透调节需要排出多余的盐及补偿丢失的水:它们通过经常吞海水,补充水分,同时排尿少,以减少失水,因而它们的肾小球退化,排出极少的低渗尿,主要是二价离子  $Mg^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$ ;随吞海水进入体内多余盐靠鳃排出体外(图 3-9)。

海洋中还生活着一类软骨鱼,其血液渗透压为  $\Delta t 1.95$ ,与环境相比基本上是等渗的(isotonic)。海洋软骨鱼体液中的无机盐类浓度与海洋硬骨鱼相似(图 3-10),其高渗透压的维持是依靠血液中贮存大量尿素和氧化三钾胺。尿素本是蛋白质代谢废物,但在软骨鱼进化过程中,被作为有用物质利用起来。但是尿素使蛋白质和酶不稳定,氧化三钾胺正好抵消了尿素对酶的抑制作用。抵消作用最大出现在尿素含量与氧化三钾胺含量为 2:1 时。这个比例数字正好通常出现在海洋软骨鱼中。海洋软骨鱼血液与体液渗透压虽与环境等渗,但仍然有有力的离子调节,如血液中  $Na^+$  大约为海水的一半。排出体内多余  $Na^+$ ,主要靠直肠腺,其次是肾脏。

##### (3) 广盐性洄游鱼类

洄游性鱼类来往于海水与淡水之间,其渗透调节具有淡水硬骨鱼与海水硬骨鱼的调节

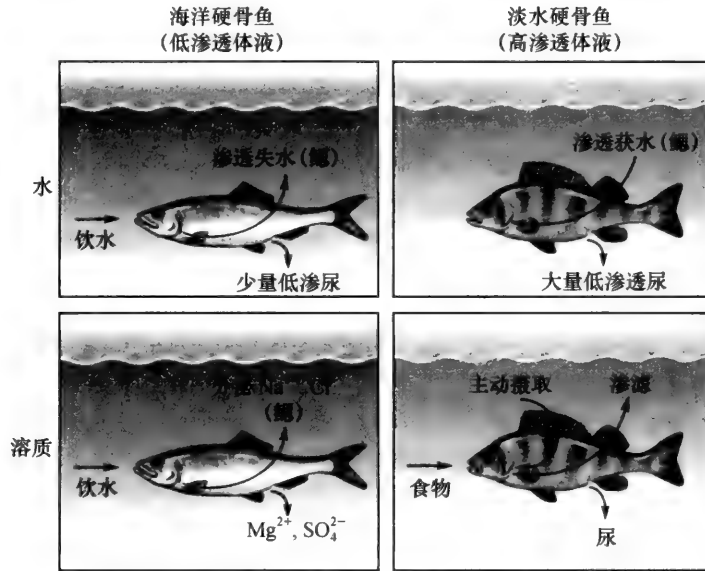


图 3-9 淡水和海洋硬骨鱼水盐代谢图解(引自 Ricklefs, 2001)

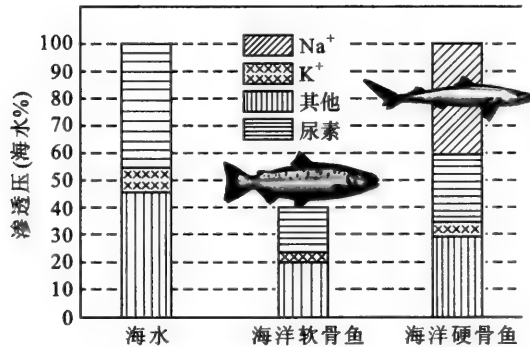


图 3-10 海洋硬骨鱼与海洋软骨鱼渗透压比较 (引自 Ricklefs, 2001)

特征: 依靠肾脏调节水, 在淡水中排尿量大, 在海水中排尿量少, 在海水中又大量吞水, 以补充水; 盐的代谢依靠鳃调节, 在海水中鳃排出盐, 在淡水中摄取盐。

## 2. 水生动物对水密度的适应

水的密度大约是空气密度的 800 倍, 因此水的浮力很大, 对水生动物起了支撑作用, 使水生动物可以发展成庞大的体形及失去陆地动物的四肢, 它们利用水的密度推进自己身体前移。例如, 蓝鲸是已知动物中个体最大的, 最大重量达 150 t, 身长达 30 m, 使陆生动物相形见绌。很多鱼具有鱼鳔, 通过鱼鳔充气调节鱼体的密度。在上层水中时, 鱼鳔中充气多, 使鱼身体比重小, 利于漂浮, 当鱼下沉中层水时, 鳔中气体减少, 身体比重加大。

由于水的密度大, 水深度每增加 10 m, 就增加 101 kPa 或 1 atm, 水下 50 m 深度的水层静水压力即为 6 atm(加水表面的 1 atm)。适应深海高压环境的鱼类, 由于体内也受同样的

压力,从深海提升到水面,会因压力迅速改变而死亡,它们皮肤组织的通透性很大,骨骼和肌肉不发达,没有鳔。肺呼吸动物如海豹与鲸,能在深海中潜泳是因为它们具有相适应的身体结构:它们的肋骨无胸骨附着,有的甚至无肋骨,缺少中央腱的肌隔膜斜置于胸腔内。当潜入深海中时,海水高压可把胸腔压扁,肺塌瘪,使肺泡中气体全部排出,导致血液中无溶解氮气。当从深水中迅速回到水面时,不会因为血液中溶解的大量氮气由于迅速减压而沸腾形成如同人类的潜涵病(减压病)。

### 3. 鱼对水中低氧的适应

水中氧来源于两方面:大气中的氧扩散到水中,水中植物光合作用时释放出氧。水中溶解氧的浓度远低于大气中的氧浓度(表 3-1),溶解氧的数量随气温升高而降低,随气体压力增加而增加。在藻类和水生植物丰富的水体中,炎热的白天植物光合作用可使水中氧达到超饱和状态,而夜间由于植物的呼吸作用可以把氧耗尽,使鱼类因缺氧而大量死亡。所以夏季鱼灾常发生在夜间。为避免鱼灾的发生,养鱼池需控制鱼类密度。

表 3-1 不同温度下,  $P_{O_2}$  为 20.20 kPa 时,空气、蒸馏水与海水内的氧浓度 (mL/L)

| 环境  | 温度   |     |     |
|-----|------|-----|-----|
|     | 0℃   | 12℃ | 24℃ |
| 空气  | 209  | 200 | 192 |
| 蒸馏水 | 10.2 | 7.7 | 6.2 |
| 海水  | 8.0  | 6.1 | 4.9 |

鱼对水中低氧环境也可以产生某种程度的适应,如溪红点鲑 (*Salvelinus fontinalis*) 驯化在不同低氧程度的水中后,对低氧耐受 (hypoxia tolerance) 提高了,致死的氧浓度降低(图 3-11)。低氧耐受能力的提高可能是由于增加了从水中提取氧的能力,即可能增加了流过鳃的水体积。在鳗鲡、底鳉、鲤鱼等研究中表明,低氧驯化后,其血液溶氧量增加。例如,鳗鲡养在  $P_{O_2}$  为 5.33~6.67 kPa 水中两周后,血液氧饱和度为 50% 时的氧分压 ( $P_{50}$ ) 由 2.27 kPa 下降到 1.47 kPa ( $P_{50}$  下降时,血氧结合力增加)。鱼类在低氧环境中血氧容量增加,可通过三方面形成。首先,低氧降低了鱼类红血球中的 ATP,这就减少了 ATP 与血红蛋白(Hb)优先的结合,使得更多的 Hb 能与  $O_2$  结合;又由于 ATP 减少,改变了红细胞  $H^+$  道南平衡,使红血球 pH 增加,进一步使血氧结合力增加。其次,Hb 比  $HbO_2$  (氧合血红蛋白)更偏碱性,低氧下 Hb/ $HbO_2$  比率增加,从而增加红血球碱性,增加  $HbO_2$  亲和力(Bohr 效应)。第三,低氧刺激,导致动物过度通气,使体内  $CO_2$  排出增加,导致血液 pH 增加,红血球碱性增加,通过 Bohr 效应,血氧结合力增加。

有些鱼类能忍受缺氧,在这种情况下,动物依赖厌氧代谢提供能量。例如,金鱼在 4℃ 下缺氧 12 h 后,组织中有很多乳酸与乙醇,乙醇是乳酸在厌氧代谢中形成的,通过鳃扩散到

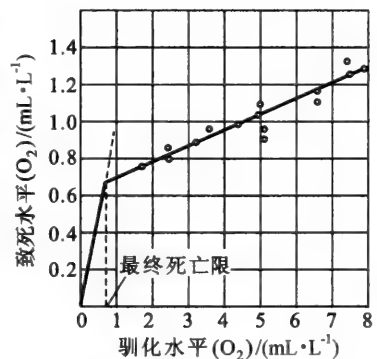


图 3-11 溪红点鲑在低氧浓度水中驯化后,氧浓度的致死水平降低 (引自 Schmidt-Nielsen, 1997)

水中(表 3-2)。这可减少血液中的乳酸积累,而使鱼避免酸中毒。鲫鱼耐受缺氧的程度是惊人的,它们能生活在湖面结冰、并且有硫化氢气味(由植物腐败产生)的冰下水中 5 个半月,而体内未积累乳酸,这一定有其他代谢过程发生。

表 3-2 金鱼在 4℃ 缺 O<sub>2</sub> 12 h 后,体内乳酸与乙醇的浓度

|    | 代谢浓度/(mmol·kg <sup>-1</sup> ) |      |      |
|----|-------------------------------|------|------|
|    | 组织乳酸                          | 组织乙醇 | 水中乙醇 |
| 对照 | 0.18                          | 0    | 0    |
| 缺氧 | 5.81                          | 4.53 | 6.63 |

### 3.2.2.2 两栖类的水平衡

两栖类的肾功能与淡水鱼的肾功能相似,而皮肤像鱼的鳃一样,能够渗透水和主动摄取无机盐离子。在淡水中时,水渗入体内,皮肤摄取水中的盐,肾脏排泄稀尿。在陆地上时,蛙及蟾蜍皮肤能直接从潮湿环境中吸取水分,但在干燥环境中,由于皮肤的透水会导致机体脱水,蛙通过膀胱的表皮细胞重吸收水来保持体液。盐水两栖的只有食蟹蛙,由于其体液中滞留高浓度尿素(达 480 mmol/L),使其体液渗透压比海水稍高,形成少量进入的渗透水流,比饮水有利。

### 3.2.2.3 陆生动物

#### 1. 陆生动物水平衡

有机体在陆地生存中面对的最严重问题之一是连续地失水(皮肤蒸发失水、呼吸失水与排泄失水),使有机体有可能因失水而干死,因而陆生动物在进化过程中形成了各种减少失水或保持水分的机制。脊椎动物羊膜卵的产生就代表了一种机制,使脊椎动物在发育过程中能阻止水的丢失,而允许脊椎动物去开拓陆地。

陆生动物要维持生存,必须使失水(water loss)与得水达到动态平衡。得水的途径可通过直接饮水,或从食物所含水分中得到水。有的动物如蟑螂、蜘蛛等昆虫通过体表可直接从较潮湿的大气中吸水。各种物质氧化产生的代谢水(如 100 g 脂肪氧化产生 110 g 水,100 g 糖氧化产生 55 g 水),也是重要的获水途径,这对生活在荒漠中(如更格卢鼠、沙鼠)和缺水环境中(如黄粉蚧、拟谷盗)的动物是重要的水源。荒漠中生活的大动物如骆驼,与荒漠中生长的树形仙人掌在水收支平衡中有相似之处。当能得到水时,它们都取得大量水,贮存并保持着。骆驼一次可饮水和贮存水达体重的 1/3,在酷热的荒漠中不饮水可走 6~8 天,此时依赖于组织中贮存的水,能忍受占体重 20% 的失水率,而自己并没有受到伤害(人失水 10%~12% 就接近死亡限)。但也有学者认为,骆驼并不贮水,每次饮水只是补充了体内丢失的水。

动物减少失水的适应形式表现在很多方面。首先是减少蒸发失水。随着动物呼吸,大量的水分在呼吸系统潮湿的交换表面上丢失。大多数陆生动物呼吸水分的回收,包含了逆流交换(countercurrent exchange)的机理,即当吸气时,空气沿着呼吸道到达肺泡的巨大表面积上,使空气变成核温时的饱和水蒸气;而呼出气在通过气管与鼻腔时,随着外周体温的逐渐降低,呼出气的水汽沿着呼吸道表面凝结成水,使水分有效地返回组织,减少呼吸失水。因此,呼出气温度越低,机体失水越少。这对生活在荒漠中的鸟兽是一种重要的节水适应机

理。如荒漠中啮齿类形成狭窄的鼻腔,使鼻腔表面积增大,降温增多,失水减少;在干燥荒漠气候中的骆驼,通过逆流交换回收了呼出气全部水分的 95%。而昆虫通过气孔的开放与关闭,可使失水量相差数倍(图 3-12)。除此以外,栖息在干燥环境中的节肢动物体表厚厚的角质层及其上面的腊膜,以及爬行动物体表的鳞片都阻碍体表水的蒸发。图 3-13 显示栖息在湿的、微湿的与干燥环境中龟的失水变化,表明龟生活在越干燥的环境中,丢失水分越少。兽类与鸟类皮肤也具有防止水分蒸发的作用。

在减少排泄失水中,哺乳动物肾脏的保水能力代表了另一种陆地适应性。肾脏通过亨利氏袢和集合管的吸水作用使尿浓缩。亨利氏袢越长(相应肾脏髓质越厚),回收水越多,尿浓缩越高。如生活在潮湿地区或水中,具短袢的猪、河狸,其尿浓度为血浆浓度的 2 倍,人为 4 倍,而生活在干旱环境中的更格卢鼠,其尿浓度为血浆浓度的 14 倍,沙鼠为 17 倍,跳鼠为 25 倍。除此之外,鸟类与爬行类的大肠和泄殖腔以及昆虫的直肠腺具重吸收水的作用,如蜥蜴由肾排出尿的 80%~90% 被大肠和泄殖腔重吸收回来。兽类虽无泄殖腔,但大肠也能重吸收水,使排出粪便的含水量随所栖环境干燥程度增加而减少。

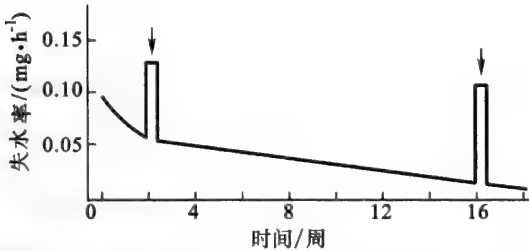


图 3-12 黄粉蚧幼虫在 0~15% 相对湿度下的失水率(转引自孙儒泳, 1992) “↓”表示加入 5% CO<sub>2</sub>, 使气孔开放

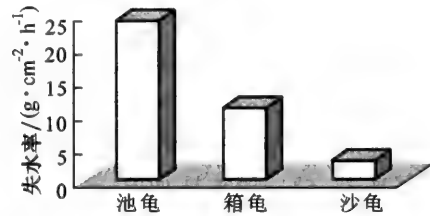


图 3-13 生活在不同环境中龟的失水率(数据引自 Molles, 1999) 池龟、箱龟与沙龟分别栖息在湿的、微湿的与干燥环境中

陆生动物在蛋白质代谢产物的排泄上也表现出陆地适应性。例如,在鱼类蛋白质代谢产物主要以氨形式排出,氨是最终产物,排氨节省能量,但排氨消耗水量大,排 1 g 氨需水 300~500 mL。陆生动物中两栖类、兽类排泄尿素(urea),爬行类、鸟类及昆虫排尿酸(uric acid)。排泄 1 g 尿素与尿酸,需水量分别为 50 mL 及 10 mL,显示出排泄尿素与尿酸是对陆地环境减少失水的一种成功的适应性。

陆生动物还通过行为变化适应干旱炎热的环境,如荒漠地带的鼠类、蝉与昆虫,白天温度高而干燥时,它们呆在潮湿的地洞中,夜间气温较为凉爽,它们才到地面活动觅食。在有季节性降雨的干热地区,动物会出现夏眠,如黄鼠、肺鱼,在夏眠时体温大约平均下降 5℃,代谢率也大幅度下降,从而度过干热少雨时期。昆虫的滞育,也是对缺水环境的一种适应性表现。

## 2. 动物与湿度

动物对所栖环境的湿度(humidity)有一嗜好,可通过行为选择其喜好的湿度。如鼠妇是喜湿的,在干燥环境中不停地运动,以寻找潮湿小生境。动物也可通过迁徙寻找适宜的湿度,通过夏眠和滞育躲过干旱的季节。

由于昆虫个体小,相对表面积大,水分丢失快,对空气湿度最敏感。对喜湿的昆虫,随着

相对湿度的增加,昆虫发育速度增快,生育力增高,寿命延长,死亡率下降(图 3-14A)。对喜较早的昆虫,有一个最适的相对湿度,在这个湿度下,昆虫的发育速度最快,生育力最高,死亡率最低,偏离最适湿度的两侧,发育速度变慢,生育力降低,死亡率增加。由于在最适湿度时,昆虫发育快,性成熟早,完成生活史快,故寿命也较短。稍偏离最适湿度,其寿命延长(图 3-14B)。例如,喜干的蝗虫,在 70% 的相对湿度下,由蛹到成虫的发育速度最快,在 37.8℃ 环境温度下,发育历期大约为 23 天,在此湿度下,每雌产卵量最高,而在此湿度下寿命也最短。相对湿度稍增加或减少,寿命会延长,但当湿度低于 40% 或高于 80%,蝗虫寿命缩短。

### 3. 动物与雪被

高纬度地区冬季降雪常形成稳定的积雪覆盖,这就是**雪被**(snow cover)。在雪被厚的年份,雪下生活的啮齿类越冬存活率升高,一方面雪被给它们提供温暖的筑巢场所,另一方面,为它们提供了丰富的食物(绿色植物)。雪被有良好的隔热性能,在雪厚 1~5 cm 下的土温比气温高 3~5℃,随雪被加厚,土温与气温间差异加大。因此,雪被对越冬植物有保护作用,使雪下活动的小啮齿动物如田鼠、鼯鼠易度过严酷的冬天。在食物丰富的年份,它们能在雪下繁殖后代。而雪上活动的动物则相反,过厚的雪被使动物行动不便,获食困难,往往导致鸟类和有蹄类大批死亡。

在干旱地区,雪被成了天然的蓄水库。当气温升高时,积雪融化形成灌溉水源,对植物生长起了重要作用。

雪被的形成妨碍了动物行走,也妨碍了动物取食,但仍有动物生存。大型动物如驼鹿,依赖长的四肢能在 40~50 cm 厚的雪被中行走。而小型和中型兽类,如兔、松鼠、貂,依靠增加四肢落地的支撑面积在雪地上奔驰,它们脚底面积的荷重指数较小,一般不超过 10~15 g/cm<sup>2</sup>。增大脚支撑面积的方式是通过增生粗毛、刚毛、羽毛及角质片等,如驼鹿靠长而有弹性的毛扩大脚的面积。

雪被覆盖了食物,大型动物如牛能拨开 20~30 cm 厚的雪取食。小型动物无此能力,它们或许迁移,如迁移到居民点附近,依赖于人类;或许改变食性,如松鸡、黑琴鸡,夏季吃种子、昆虫、浆果和草本植物绿色部分,冬季吃树木针叶。有些留鸟,如云雀、雷鸟,与有蹄类形成一种互利共生关系,依靠有蹄动物拨雪取食。

## 3.3 大气组成及其生态作用

大气是指从地球表面到高空 1 100 km 范围内的空气层。在大气层中,空气密度分布是不均匀的,越往高空,空气越稀薄。因而大气压随海拔高度而变化,平均海拔每升高 300 m,大气压降低 3.33 kPa,海平面为 1 atm(1 atm = 101.32 kPa),在海拔约 5 400 m 高度,气压大

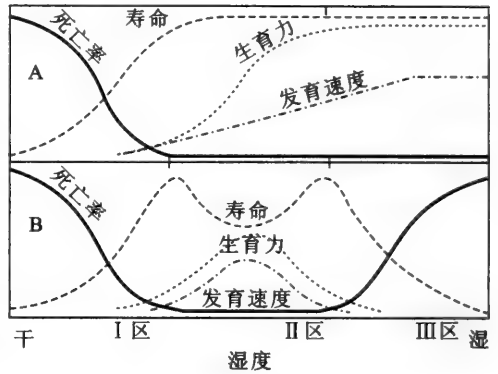


图 3-14 温度对动物死亡率、发育速率、生育力和寿命影响的模式图(转引自孙儒泳, 1987)



约降到半个大气压。

大气由氮、氧、二氧化碳、氩、氦、氟、氢、氖、氫、氙、甲烷、臭氧、氧化氮及不同含量的水蒸汽组成。在干燥空气中,  $O_2$  占大气总量的 20.95%,  $N_2$  占 78.9%,  $CO_2$  占 0.032%。这个比例在任何海拔高度的大气中基本相似。但在地下洞穴或通气不良的环境中, 空气中的  $O_2$  和  $CO_2$  含量与大气不相同。由于海拔增高大气压降低, 因此氧分压也随海拔增高而降低, 如海平面  $O_2$  分压 ( $P_{O_2}$ ) 为 21.23 kPa ( $101.32 \times 20.95\%$ ), 在海拔 5 400 m 时  $P_{O_2}$  为 9.73 kPa, 这给哺乳动物的生存带来威胁。

在大气组成成分中, 对生物关系最为密切的是  $O_2$  与  $CO_2$ 。 $CO_2$  是植物光合作用的主要原料, 又是生物氧化代谢的最终产物;  $O_2$  几乎是所有生物生存所依赖的媒质(除极少数厌氧生物外), 没有氧, 生物就不能生存。

### 3.3.1 氧与生物

大气中的氧主要来源于植物的光合作用, 由光能分解水释放出氧。少部分氧来源于大气层的光解作用, 即紫外线分解大气外层的水汽放出氧。在 25~40 km 的大气高空层, 紫外线促使氧分子与具有高浓度活性的氧原子结合生成臭氧( $O_3$ ), 臭氧能阻止过量的紫外线到达地球表面, 保护了地面生物免遭短光波的伤害。

#### 1. 氧与动物能量代谢(energy metabolism)

动物生存必须消耗能量, 这些能量来自食物的氧化过程。由于空气密度小, 粘度小, 陆生动物支撑身体必须克服自身的重力, 因而消耗能量比水生动物大, 所需氧气量更多。例如, 中华鳖幼鳖在陆上 28℃ 及 30℃ 下, 静止代谢率(以耗氧计算)分别为 134.7 及 180.0 mL/(kg·h), 而在相同温度的水中, 静止代谢率分别为 22.8 及 21.4 mL/(kg·h), 陆生代谢是水下代谢的 5.9~8.3 倍(牛翠娟等, 1998)。又如, 无尾两栖类的成体在陆地上生活, 其单位体重的血红蛋白的量比其水中的蝌蚪高好几倍, 心脏指数也大 3~4 倍。正由于空气中的氧比水中更容易获得, 使陆地动物能得到足够多的氧, 保证了陆生动物有高的代谢率, 能进化成恒温动物。

由于陆地上氧分压高, 从海平面直到海拔 6 000 m, 动物代谢率没有表现出随氧分压而改变。但氧分压对代谢的影响可通过极低分压时表现出来。由于水中溶解氧少, 氧成为水生动物存活的限制因子, 一些鱼类耗  $O_2$  量依赖于水中溶氧量, 如当水中  $P_{O_2}$  从 13.3 kPa 下降到 2.67 kPa 时, 鲷、鲈的代谢率下降约 1/3, 当水中氧分压低于 2 kPa 时, 这两种鱼就不能生存; 鳙鱼从  $P_{O_2}$  为 14.7 kPa 下降到零时, 其代谢率成直线下降, 在缺氧环境中能生存一段时间, 是依赖于无氧代谢。金鱼在水中溶氧高时, 耗氧量不随氧分压变化, 当水中溶氧低时, 耗氧随水中氧分压下降成直线相关(图 3-15)。表明动物代谢率随环境氧分压而改变可能是一般规律, 不随氧分压而改变的可能是一种特例。

#### 2. 内温动物对高海拔低氧的适应(hypoxia adaptation)

动物红细胞中血红蛋白氧离曲线的形状和位置, 表示在不同氧分压下血红蛋白对氧的亲合力, 常用血氧饱和度为 50% 时的氧分压(即  $P_{50}$ )作为血氧亲合力指标(图 3-16)。 $P_{50}$  升高, 曲线向右移, 表示血红蛋白对氧的亲合力小;  $P_{50}$  降低, 曲线左移, 表示对氧的亲合力增加。由于两栖动物、爬行动物和无脊椎动物的血红蛋白在低氧环境中氧离曲线  $P_{50}$  降低, 对氧结合的能力增加, 因而高山氧分压的下降对这些外温动物的生存与分布不是重要的生态

因子,而高山的湿度与食物成为限制其生存的决定性的因子。但鸟兽的红细胞中含有 2,3-二磷酸甘油酸(2,3-diphosphoglycreate, DPG),由于它的变构效应,使氧离曲线右移,  $P_{50}$  升高,血红蛋白氧结合能力降低。随着海拔高度增加,红细胞中的 DPG 浓度增加,导致  $P_{50}$  的升高更大,在一定海拔高度范围内,DPG 浓度随海拔增高呈线性增长。因而,低氧分压成为限制内温动物分布与生存的重要因子。

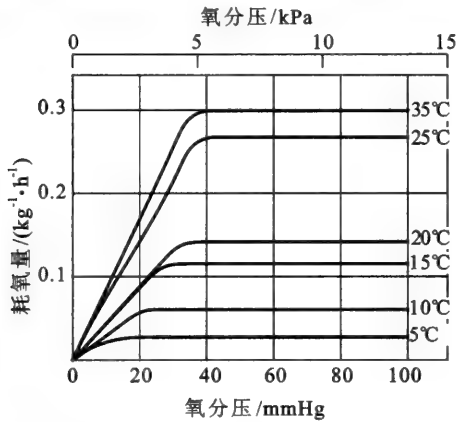


图 3-15 在低氧分压下,金鱼的耗氧随水中氧分压成线性改变(引自 Schmidt-Nielsen, 1997)

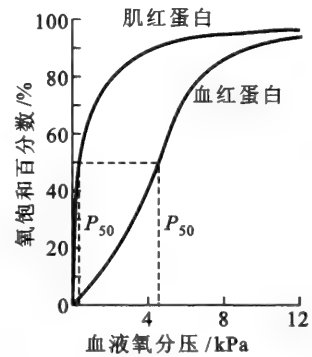


图 3-16 血红蛋白的氧离曲线示血红蛋白的  $P_{50}$  比肌红蛋白的  $P_{50}$  大

动物或人从低海拔进入高海拔后,最明显的适应性反应表现在呼吸与血液组成成分方面。图 3-17 反映了平原地区狗与在 4 500 m 驯养 2 周后气体交换系统各个部位的  $P_{O_2}$  状况。高海拔狗的气体交换系统各个部位(如从呼吸气到肺泡气,从肺泡气到动脉血气)的氧分压差小于平原地区的狗,意味着  $O_2$  流动阻力比平原地区狗的要低,也表明高原上机体内  $O_2$  的传递能力更大,这些变化是明显低氧适应的结果。首先是由于低氧刺激,动物产生过度通气(呼吸深度的增加),使肺泡能补充更多新鲜空气,导致气体与血液交界面上  $P_{O_2}$  升高。过度通气出现在急性低氧暴露中,并持续出现在长期低氧暴露中。由于过度通气,平行的增加了  $CO_2$  的排除,导致动脉血中  $CO_2$  分压( $P_{CO_2}$ )降低,血液偏碱,出现低碳酸血症。但由于呼吸中枢在低氧下对  $CO_2$  的敏感性增高,反应阈值降低,使脑中枢能在较低的  $P_{CO_2}$  刺激下维持一个较高的通气水平。在肺泡水平上,由于高海拔地区动物肺泡的通气-血液灌注不均匀性下降,呼气时肺泡的余气量增加,以及肺泡膜的气体弥散能力增高,有利于肺泡与循环血液间的  $O_2$  交换。在组织水平上,低氧刺激组织内毛细血管增生,缩短气体弥散距离,有利于给组织供氧。另外,无论是高海拔土著动物、人,或是驯化到高海拔上(3 100~5 500 m)的人、大白鼠、豚鼠,其骨骼肌中的肌红蛋白浓度均增加(肌红蛋

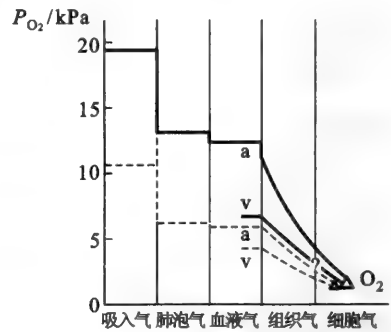


图 3-17 狗在平原地区与在 4 500 m 低压舱中驯养 2 周后,气体交换系统各个部位的氧分压(引自 Bouverot, 1985)

a: 动脉血; v: 静脉血

白的携氧能力远大于血红蛋白),为低氧状态下的组织提供更多的氧。

人与其他哺乳动物从平原进入高海拔地区后,血液中的红细胞数量、血红蛋白浓度及血球比积将升高。图 3-18 显示,人由海拔 850 m 进入 4 540 m 高度后,这 3 项指标逐渐升高,数周后达到最大值,并维持在此高水平上。当从高海拔回到平原后,这些指标将逐渐下降,恢复到原水平。随着红细胞数量增加及血红蛋白浓度增加,血氧容量会增加,有利于动物在高原上生存。但当红细胞增加太多时,对机体也不利,因为红细胞的增多,增加了血液黏度,致使血流阻力加大,导致心脏负荷增加,出现心脏肥大。急性低氧引起红细胞增多,是由于低氧刺激,引起肾上腺素分泌增多,刺激贮备器官脾脏收缩,导致红细胞的释放增加。随着持续的低氧暴露,促红细胞生成素增加,刺激骨髓造血组织,加速红细胞生成。

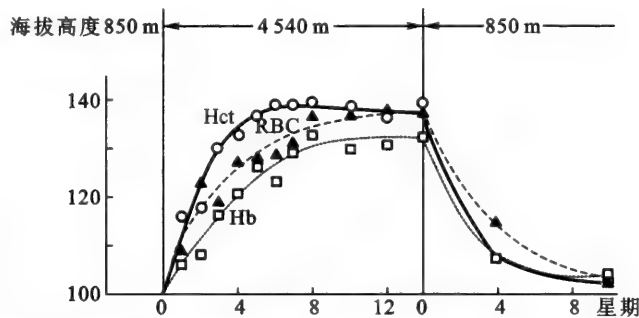


图 3-18 人暴露到海拔 4 540 m 高度数周,一些血液指标的变化过程(引自 Bouverot, 1985)

Hct: 血球比积; RBC: 红细胞; Hb: 血红蛋白

高山土著动物血象相同于平原动物正常值,不因海拔高度而变化。例如,生活在喜马拉雅山 5 640 m 的斑头雁(*Anser indicus*),其血球比积(43.9%)、红细胞数量( $2.7 \times 10^6/\mu\text{L}$ )、血红蛋白量(129 g/L)与海平面地区的斑头雁的 3 项指标(分别为 47.8%,  $3.0 \times 10^6/\mu\text{L}$ , 139 g/L)相近。安第斯山的高山动物,如羊驼、美洲驼和骆马,它们的血球比积、红细胞数量(特高,为一般动物的 2~3 倍,红细胞体积小,椭圆形)和血红蛋白的数量与低海拔地区的同类动物相似。平原哺乳动物进入高原后,血氧亲和力( $P_{50}$ )下降,但高海拔土著动物  $P_{50}$  似乎低于平原动物。例如,玻利维亚的雁、南美鸵鸟、安第斯山的骆马与平原动物相比,血氧亲和力稍大些。南美驼  $P_{50}$ (3.16 kPa)与平原骆驼  $P_{50}$ (3.11 kPa)没有明显差异,因而高山骆驼属动物的高血细胞数量及高血液氧亲和力反映了骆驼科的遗传特性,而不是对高海拔适应的结果。美洲鹿鼠(*Peromyscus maniculatus*)从低海拔到高海拔连续分布形成相对的 10 个亚种,它们的  $P_{50}$  与世居的海拔高度之间有很强的负相关,即生活在海拔越高的地区,动物的  $P_{50}$  越低,越能适应于低氧环境。动物中血氧亲和力的这种差异,主要是由遗传决定的,正如青藏高原上的土著动物——高原鼠兔,在海拔 5 000 m 时,动脉血液的  $P_{O_2}$  为 12.5 kPa,高于 2 300 m 时的  $P_{O_2}$  9.6 kPa(杜继曾等, 1982)。由于这种特性,它们才能分布在海拔 5 000 m 高原上。

### 3. 植物与氧

植物与动物一样呼吸消耗氧,但植物是大气中氧的主要生产者。植物光合作用中,每呼

吸 44 g CO<sub>2</sub>, 能产生 32 g O<sub>2</sub>。白天, 植物光合作用释放的氧气比呼吸作用所消耗的氧气大 20 倍。据估算, 每公顷森林每日吸收 1 t CO<sub>2</sub>, 呼出 0.73 t O<sub>2</sub>; 每公顷生长良好的草坪每日可吸收 0.2 t CO<sub>2</sub>, 释放 0.15 t O<sub>2</sub>。如果成年人每人每天消耗 0.75 kg O<sub>2</sub>, 释放 0.9 kg CO<sub>2</sub>, 则城市每人需要 10 m<sup>2</sup> 森林或 50 m<sup>2</sup> 草坪才能满足呼吸需要。因此植树造林是至关重要的, 不仅是美化环境, 更主要的是给人类的生存提供了净化的空气环境。

### 3.3.2 CO<sub>2</sub> 的生态作用

#### 1. 大气中 CO<sub>2</sub> 浓度与温室效应(green-house effect)

大气圈是 CO<sub>2</sub> 的主要蓄库。大气中的 CO<sub>2</sub> 来源于煤、石油等燃料的燃烧及生物呼吸和微生物的分解作用。CO<sub>2</sub> 浓度具有日变化和年变化周期。每日午前, 由于光合作用, 植物顶层 CO<sub>2</sub> 浓度达到最低值; 午后随着温度升高, 空气湿度降低, 植物光合作用逐渐减弱, 呼吸作用相应加强, 空气中 CO<sub>2</sub> 浓度增加; 夜间随呼吸作用逐渐积累, CO<sub>2</sub> 浓度达到最高值。在年周期变化中, 春天因植物消耗量大, 大气中 CO<sub>2</sub> 量显著降低。

近百年来由于工业的迅速发展, 大气中 CO<sub>2</sub> 体积分数从原有的  $290 \times 10^{-6}$  上升到  $320 \times 10^{-6}$ 。由于大气中 CO<sub>2</sub> 能透过太阳辐射, 而不能透过地面反射的红外线, 导致地面温度升高, 尤如玻璃温室的热效应。Manabe 等人认为, 大气中 CO<sub>2</sub> 每增加 1%, 地表平均温度升高 0.3℃。但也有相反观点, 认为大气中 CO<sub>2</sub> 增加的同时, 尘埃量也相应增加, 尘埃作为反射屏阻挡了太阳辐射, 而抵档了 CO<sub>2</sub> 的增热效应。

#### 2. CO<sub>2</sub> 与植物

植物在光能作用下, 同化 CO<sub>2</sub> 与水, 制造出有机物。在高产植物中, 生物产量的 90% ~ 95% 是取自空气中的 CO<sub>2</sub>, 仅有 5% ~ 10% 是来自土壤。因此, CO<sub>2</sub> 对植物生长发育具有重要作用。

各种植物利用 CO<sub>2</sub> 的效率是不同的, C<sub>3</sub> 植物(水稻、小麦、大豆等)在光呼吸中, 线粒体呼吸作用产生的 CO<sub>2</sub> 逸散到大气中而浪费掉, 所释放的 CO<sub>2</sub> 常达光合作用所需 CO<sub>2</sub> 的 1/3。C<sub>4</sub> 植物(甘蔗、玉米、高粱等)在微弱的光呼吸中, 线粒体释放的 CO<sub>2</sub> 很快被重吸收和再利用, 表明 C<sub>3</sub> 植物利用 CO<sub>2</sub> 效率低。

空气中 CO<sub>2</sub> 体积分数虽为 0.032%, 但仍是高产作物的限制因素, 这是因为 CO<sub>2</sub> 进入叶绿体内的速度慢, 效率低, 主要是受叶内表皮阻力和气孔阻力的影响。因此, 气孔开张度是决定 CO<sub>2</sub> 扩散速度的重要条件。

在强光照下, 作物生长盛期, CO<sub>2</sub> 不足是光合作用效率的主要限制因素, 增加 CO<sub>2</sub> 浓度能直接增加作物产量。例如, 在强光照下, 当空气中 CO<sub>2</sub> 体积分数从 0.03% 提高到 0.1% 左右时, 小麦苗期光合作用效率可增加 1 倍多。当 CO<sub>2</sub> 体积分数低于 0.005% ( $50 \times 10^{-6}$  左右) 时, C<sub>3</sub> 植物光合作用达到 CO<sub>2</sub> 补偿点, 植物的净光合作用速率等于零。因此, 在温室中可增加 CO<sub>2</sub> 浓度来提高产量, 这对 C<sub>3</sub> 植物比对 C<sub>4</sub> 植物的效率更好, 可能是因为增加 CO<sub>2</sub> 的浓度弥补了 C<sub>3</sub> 植物对 CO<sub>2</sub> 的浪费。

## 3.4 土壤的理化性质及其对生物的影响

土壤位于陆地生态系统的底部, 是一薄层由生物和气候改造的地球外壳。土壤提供了

栖息地,具有营养物传递系统、再循环系统和废物处理系统。土壤是植物萌芽、支撑和腐烂的地方,又是水和营养物贮存场所;是动物和微生物藏身处、排污处;是污染物质转化的重要基地。因此土壤无论对植物或动物都是重要的生态因子,是人类重要的自然资源。

### 3.4.1 土壤的物理性质与生物

土壤是由固体、水分和空气组成的三相复合系统。三相中,固体是不均匀的。固相中的无机部分是由一系列大小不同的无机颗粒组成,包括矿质土粒、二氧化硅、硅质粘土、金属氧化物和其他系统成分;固相中的有机部分主要包含有机物。土壤固相颗粒是土壤的物质基础,占土壤总重量的85%以上。土壤颗粒的组成、性质及排列形式,决定了土壤的理化性质与生物特性。

#### 1. 土壤质地与结构

组成土壤的各种大小颗粒按直径可分为粗砂(2.0~0.2 mm)、细砂(0.2~0.02 mm)、粉砂(0.02~0.002 mm)和粘粒(0.002 mm以下)。这些不同大小颗粒组合的百分比,称为土壤质地(texture)。根据土壤质地,土壤可分为砂土、壤土和粘土3大类。砂土土壤颗粒较粗、土壤疏松、粘结性小,通气性能强,但蓄水性能差,易干旱,因而养料易流失,保肥性能差。壤土质地较均匀,土壤不太松,也不太粘,通气透水,是较好适宜农业种植的土壤。粘土土壤的颗粒组成细,质地粘重,结构致密,湿时粘,干时硬,保水保肥能力强,但透水透气性能差。土壤质地影响生物的分布与活动,如细胸金针虫多出现在粘土中,蝼蛄喜欢在湿润的含沙质较多的土壤中,沟金针虫发生在粉砂壤土和粉砂粘土中。

土壤颗粒排列形式、孔隙度及团聚体的大小和数量成为土壤结构(soil structure),且影响了土壤中固、液、汽三相比例。土壤结构可分为微团粒结构、团粒结构和比团粒结构更大的各种结构。团粒结构是腐殖质把矿质土粒互相粘接成0.25~10 mm的小团块,具有泡水不散的水稳定性特点,是土壤中最好的结构。团粒结构的土壤能统一土壤中水和空气的矛盾,因团粒内部的毛细管孔隙可保持水分,团粒之间的大孔隙可充满空气。在下雨或灌溉时,大孔隙能排出水和通气,有利于植物根系伸扎和呼吸;流入团粒内的水分被毛细管吸力所保持,有利于根系吸水。同时,团粒结构还能统一保肥和供肥的矛盾,使土壤中水、气、营养物处于协同状态,给植物的生长发育和土壤动物生存提供了良好的生活条件。无结构的和结构不良的土壤,土体坚实,通气透气性差,土壤肥力差,不利于植物根系伸扎和生长,土壤微生物和土壤动物的活动受到抑制。这些动物在土壤形成和有机物分解中又起重要作用。

#### 2. 土壤水分

土壤水分(soil moisture)能直接被植物根吸收利用。土壤水分有利于矿物质养分的分解、溶解和转化,有利于土壤中有机物的分解与合成,增加了土壤养分,有利于植物吸收。此外,土壤水分能调节土壤温度,灌溉防霜就是此道理。

土壤水分的过多或过少,对植物、土壤动物与微生物均不利。土壤水分过少时,植物受干旱威胁,并由于好气性细菌氧化过于强烈,使土壤有机质贫瘠。土壤水分过多,引起有机质的嫌气分解,产生 $H_2S$ 及各种有机酸,对植物有毒害作用,并因根的呼吸作用和吸收作用受阻,使根系腐烂。

土壤水分影响了土壤动物的生存与分布。各种土壤动物对湿度有一定的要求。例如,

等翅目白蚁需要相对湿度不低于 50%，叩头虫的幼虫要求土壤空气湿度不低于 92%。当湿度不能满足时，它们在地下进行垂直移动。当土壤湿度高时，叩头虫跑到土表活动；干旱时，将到 1 m 深的土层中。因而它在春季对庄稼危害大，夏季危害小，雨季危害最大。土壤中水分过多时，可使土壤动物因缺氧而闷死。

### 3. 土壤空气

土壤空气主要来自大气，但由于土壤动物、微生物和植物根系的呼吸作用和有机物的分解作用，不断消耗  $O_2$ ，产生  $CO_2$ ，再加上土壤的通气性能差，使土壤空气中的  $O_2$  含量和  $CO_2$  含量与大气有很大的差异。土壤空气的  $O_2$  体积分数一般为 10%~12%， $CO_2$  一般在 0.1% 左右，但这些体积分数是不稳定的，随季节、昼夜和深度而变化。在积水和透气不良的情况下，土壤空气含量可降到 10% 以下，抑制植物根系呼吸，影响植物正常生理功能，动物可向土壤表层移动选择适宜的场所。

土壤中的高  $CO_2$ ，一部分以气体扩散和交换的方式不断进入地面空气层，供植物叶利用，另一部分直接为根系吸收。如果土壤中  $CO_2$  积累过多，达到 10%~15% 时，将会阻碍根系生长和种子发芽；若  $CO_2$  体积分数进一步增长会阻碍根系的呼吸和吸收，甚至因呼吸窒息而死亡。

土壤中栖息着一类地下兽 (fossorial mammal)，它们终生在地下而不上到地面，如鼯鼠 (*Myospalax*)、鼯形鼠 (*Spalax*)。它们对土壤中的低氧和高  $CO_2$  产生了很好的适应性，如巴勒斯坦鼯形鼠洞穴中的  $O_2$  体积分数为 14%， $CO_2$  体积分数达 4.8%，比大气中高上百倍，此动物对低氧耐受力超过了至今研究过的高海拔的兽类。地下兽对低氧的适应表现在血红蛋白的浓度增加，血红蛋白的氧结合能力增加 ( $P_{50}$  降低)，同时降低能量代谢，降低体温，以减少对氧的需求。地下兽的脑中枢对  $CO_2$  的敏感性降低，随着吸入气  $CO_2$  体积分数上升，呼吸通气量增加缓慢，比潜水兽和高海拔兽的增长率皆低 (图 3-19)。由于通气量增加减少，大量  $CO_2$  在体内会成高碳酸血症，但地下兽会通过肾脏调整盐离子排泄速度，以及提高血液的缓冲能力，对高  $CO_2$  环境产生代偿性适应。

土壤通气程度影响土壤微生物的种类、数量和活动情况，进而影响植物的营养状况。通

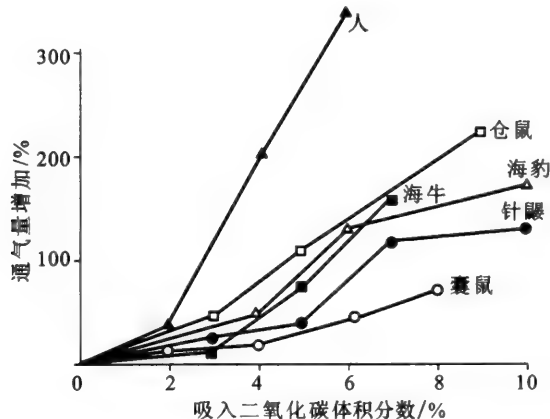


图 3-19 呼吸不同体积分数  $CO_2$  时，动物呼吸通气量的增加 (引自 Bouverot, 1985)

气不良,抑制土壤中好气微生物活动,减慢了有机物的分解与营养物的释放;通气过分,使有机物分解速度过快,养分释放太快,而腐殖质形成减少,不利于养分的长期供应。因而农业上要经常调节土壤通气状况,促进土壤空气与大气进行交换。

#### 4. 土壤温度

**土壤温度**(soil temperature)随太阳辐射的变化也产生日周期、年周期和空间上的垂直变化(参考第2章)。土壤温度对植物的生长发育有密切的关系。首先,土温直接影响种子萌发和扎根出苗,如小麦和玉米发芽的最低温度分别为 $12^{\circ}\text{C}$ 和 $10\sim 11^{\circ}\text{C}$ ,最适为 $18^{\circ}\text{C}$ 和 $24^{\circ}\text{C}$ 。同一植物在发育不同时期,对土温的要求也不相同。其次,土温影响根系的生长、呼吸和吸收性能。大多数作物在土温 $10\sim 35^{\circ}\text{C}$ 范围内,随土温增高,生长加快。这是因为土温增加,加强了根系吸收和呼吸作用,物质运输加快,细胞分裂和伸长的速度也相应加快。土温过低会影响根系的呼吸能力和吸收作用。例如,向日葵在土温低于 $10^{\circ}\text{C}$ 时,呼吸减弱;棉花在土温 $17\sim 20^{\circ}\text{C}$ 并具丰富水的土壤中,会因根吸水减弱而萎蔫;温带植物冬季因为土温太低阻断根的代谢活动,而使根系停止生长。土温过高,也会使根系或地下贮藏器官生长减弱。第三,土温影响了矿物质盐类的溶解速度、土壤气体交换、水分蒸发、土壤微生物活动以及有机质的分解,而间接影响植物的生长。

土温的变化,导致土壤动物产生行为的适应变化。大多数土壤无脊椎动物随季节变化进行垂直迁移:秋季常向土壤深层移动,春季常向土壤上层移动。而狭湿性的土壤动物,在较短时间范围内也能随土温的垂直变化调整自身在土壤中的位置。

### 3.4.2 土壤化学性质与生物

土壤的化学性质取决于形成土壤的母岩的化学成分和不同地理带上土壤形成过程的特点。其中,土壤酸度是土壤很多化学性质特别是岩基状况的综合反应,对土壤的一系列肥力性质有深刻的影响。

#### 1. 土壤酸度及对生物的影响

**土壤酸度**(soil acidity)包括酸性强度和酸度数量二方面,或称活性酸度和潜在酸度。酸性强度是指与土壤固相处于平衡的土壤溶液中的 $\text{H}^+$ 浓度,用pH表示。酸度数量是指酸的总量和缓冲性能,代表土壤所含的交换性氢离子、铝离子总量,一般用交换性酸量表示。由于土壤的酸度数量大于酸性强度,在调节土壤酸性时,应按酸度数量确定施加石灰等的用量。

土壤酸度影响矿质盐分的溶解度,从而影响植物养分的有效性。土壤酸度一般在 $\text{pH}6\sim 7$ 时,养分的有效性最高(图3-20),对植物生长最有利。在碱性土壤中,易发生Fe、B、Cu、Mn、Zn等的缺乏;在酸性土壤中,易产生P、K、Ca、Mg的缺乏。土壤酸度还通过影响微生物活动而影响养分的有效性和植物的生长。如细菌在酸性土壤中的分解作用减弱;固氮菌、根瘤菌等只能

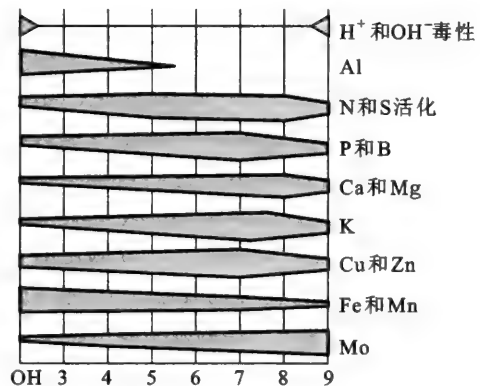


图 3-20 土壤 pH 对矿物养分的有效性影响(引自 Begon *et al.*, 1996)  
以带宽度表示

生长在中性土壤中,不能在酸性土壤中生存,使许多豆科植物的根瘤在土壤酸性增加时死亡。大多数维管束植物生活在土壤 pH 3.5~8.5 的范围内,但最适生长的 pH 远比此范围窄。

土壤酸度影响了土壤动物区系及其分布。例如,在酸性的森林灰化土和苔原沼泽中,土栖动物区系很贫乏,只有一些喜酸性的或喜弱酸性的大蚊科昆虫、金针虫、某些蚯蚓。金针虫在 pH 4.0~5.2 的土壤中数量最高。小麦吸浆虫的幼虫生活在 pH 7~11 的碱性土壤中,而不能生存在 pH 3~6 的土壤中。

## 2. 土壤有机质

土壤有机质是土壤的重要组成成分,与土壤的许多属性有关,是土壤肥力的一个重要标志。土壤有机质可分成腐殖质(humus)和非腐殖质。非腐殖质是死亡动植物组织和部分分解的组织,主要是糖和含氮化合物。腐殖质是土壤微生物分解有机质时,重新合成的具有相对稳定性的多聚体化合物,主要是胡敏酸和富里酸,占土壤有机质总量的 85%~90% 以上。腐殖质是植物营养的重要碳源和氮源。土壤中 99% 以上的氮素是以腐殖质的形式存在。腐殖质也为植物生长提供所需的各种矿物养料。腐殖质中的胡敏酸还是一种植物生长激素,可促进种子发芽、根系生长,增强植物代谢活动。

土壤腐殖质还是异养微生物的重要养料和能源,能活化土壤微生物。土壤微生物活动旺盛,给植物提供丰富的养料。土壤有机质的多少,又影响到土壤动物的分布与数量。在富含腐殖质的草原地带黑钙土中,土壤动物的种类和数量特别丰富,而荒漠与半荒漠地带,土壤动物种类趋于贫乏。

土壤有机质对土壤团粒结构的形成、保水、供水、通气、稳温也有重要作用,从而影响植物生长。

## 3. 土壤矿质元素

地壳中有 90 多种元素,但植物生命活动所需的仅有 9 个大量元素(钾、钙、镁、硫、磷、氮、碳、氧、氢)和 7 种微量元素(铁、锰、硼、锌、铜、钼和氯)。除碳、氢、氧以外,植物所需的全部元素均来自土壤矿物质和有机质的矿物分解。在土壤中,近 98% 的养分呈束缚态,存在于矿物中或结合成有机碎屑、腐殖质或较难溶解的无机物中,构成了养分的储备源,通过风化和矿化作用,缓慢变为可利用态。溶解态的养分只占很小一部分,吸附在土壤胶体上。不同植物需要各种矿质元素的量是不同的,若比例不合适将限制植物生长发育,因此可通过合理施肥改善土壤的营养状况,以达到植物增产的目的。

土壤的无机元素对动物的生长和动物的数量也有影响。例如,石灰岩区的蜗牛数量明显高于花岗岩区;生活在石灰岩区的大蜗牛(*Helix*)其壳重占体重的 35%,而生活在低钙土壤中时,其壳重仅占体重 20%。土壤钴含量低于  $2 \times 10^{-6} \sim 3 \times 10^{-6}$  时,许多反刍动物会患“虚弱症”,严重时导致死亡。含氯化钠丰富的土壤和地区,往往能吸引大量草食有蹄动物,这是因为他们的生理需要必须补充大量盐。图 3-21 显示被草食动物舔食矿物质的盐汁土。土壤的盐度与飞蝗的发生有一定关系:土壤盐度低于 0.5% 的地区,飞蝗常年发生;盐度在 0.7%~1.2% 的地区,是飞蝗扩散和轮生的地方,盐度达 1.2%~1.5% 地区,不再出现飞蝗。

### 3.4.3 土壤的生物特性

土壤的生物特性是土壤中动物、植物和微生物活动所产生的一种生物化学和生物物理学特性。从土壤发生的意义上来说,只有通过生物的活动,岩石表面的风化物才能称为土





图 3-21 白尾鹿舔食矿物质的盐汁土(引自 Smith *et al.*, 2001)

壤。

土壤中的生物种类很多。土壤微生物是土壤中重要的分解者或还原者,在土壤形成过程中起重要作用。土壤微生物主要包括细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动。这些微生物直接参与土壤中的物质转化,分解动植物残体,使土壤中的有机质矿质化和腐殖质化。例如,从蛋白质分解成能被植物吸收的铵盐,经过了非芽胞杆菌、真菌、氨化细菌、硝化细菌等一整套微生物的作用。此外,土壤微生物生命活动中产生的生长激素(如赤霉素)、维生素类物质(如  $B_1$ ,  $B_6$ )和抗菌素能促进植物生长,增强植物抗病性。某些微生物具有不同程度的抑制病毒和致病细菌、真菌的作用。土壤中某些真菌能与某些高等植物的根系形成共生根,称为菌根。植物供给菌根糖,菌根帮助根系吸收水分和养分。总之,土壤微生物对土壤肥力起着重要作用。我国主要土类的微生物数量调查结果表明,有机质含量丰富的黑龙江地区的黑土、草甸土、西沙群岛地区的磷质灰土、某些森林土或其他植被茂盛的土壤中,微生物的数量多;而西北干旱、半干旱地区的栗钙土、棕钙土和盐碱土,以及华中、华南地区的红壤、砖红壤中,微生物数量较少。

土壤动物是最重要的土壤消费者和分解者,在土壤中有上千种的动物,主要包括了线虫、环虫、软体动物、节肢动物和脊椎动物。土壤动物的生命活动,影响了土壤肥力和植物的生长。土壤动物(可以蚯蚓为例)在土壤中爬行、钻孔、掘土,能使土壤疏松,改善土壤空隙和通气性,同时使地表植物残体与土壤混合,加速了植物残体的腐烂。土壤动物以有机质和土壤微粒为食,其排泄物富含更多的营养物,并和有机无机的微粒结合形成团粒,改善了土壤的结构。

总而言之,活动于土壤中的动物,扎根于土壤中的植物与众多的土壤微生物对土壤的作用,促进了成土作用,改善了土壤的物理性能,增加了土壤中的营养成分。

#### 3.4.4 植物对土壤的适应

长期生活在不同土壤上的植物,对该种土壤产生了一定的适应特征,形成了不同的植物生态类型。根据植物对土壤酸度的反应,可以把植物划分为3类:酸性土植物( $pH < 6.5$ )、中性土植物( $pH 6.5 \sim 7.5$ )和碱性土植物( $pH > 7.5$ )。根据植物对土壤中钙质的关系,可划

分植物为钙质土植物和嫌钙植物。生活在盐碱土中的植物和风沙基质中的植物,分别归为盐碱土植物和沙生植物。

大多数植物和农作物适宜在中性土壤中生长,为中性土植物。酸性土植物只能生长在酸性或强酸性土壤中,它们不能在碱性土或钙质土上生长或生长不良,如水藓、茶树、石松等。钙质土植物生长在含有高量代换性  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ ,而缺乏代换性  $\text{H}^{+}$  的钙质土或石灰性土壤上,不能生长在酸性土中。在此,我们重点介绍盐碱土植物与沙生植物的生态适应特征。

### 1. 盐碱土植物

盐碱土是盐土和碱土以及各种盐化、碱化土的统称。盐土中可溶性盐含量达 1% 以上,主要是氯化钠与硫酸钠盐,土壤 pH 为中性,土壤结构未被破坏。我国内陆盐土形成是因气候干旱、地面蒸发大,地下盐水经毛细管上升到地面。海滨盐土受海水浸渍形成。碱土主要含碳酸钠、碳酸氢钠或碳酸钾,pH 在 8.5 以上,土壤上层结构被破坏,下层常为柱状结构,通透性和耕性极差。土壤碱化是由于土壤胶体中吸附很多交换性钠而造成。我国碱土仅分布在东北、西北部分地区。

盐碱土对植物生长的危害表现在伤害了植物组织,特别是根系;由于过多盐积累引起植物代谢混乱;能引起植物生理干旱,植物易枯萎;影响植物的营养状况;使土壤的物理性质恶化,土壤结构破坏。

形态上,盐土植物矮小、干硬、叶子不发达、蒸腾表面缩小、气孔下陷,表皮具厚的外皮,常具灰白色绒毛。内部结构上,细胞间隙小,栅栏组织发达。有的具有肉质性叶,有特殊的贮水细胞,能使同化细胞不受高浓度盐分的伤害。生理上,盐土植物具一系列的抗盐特性。根据对过量盐类的适应特点,又可分为聚盐性植物、泌盐性植物和不透盐性植物。

聚盐性植物的原生质抗盐性特别强,能忍受 6% 甚至更高浓度的 NaCl 溶液。它们的细胞液浓度特别高,根部细胞的渗透压一般为 40 atm (4 053 kPa),甚至可高达 70~100 atm (7 093~10 133 kPa),所以能够吸收高浓度土壤溶液中的水分,如盐角草、海莲子等。泌盐植物能把根吸入的多余盐,通过茎、叶表面密布的盐腺排出来,再经风吹和雨露淋洗掉,属于这类植物的有柽柳、红砂、滨海的各种红树植物等。不透盐性植物的根细胞对盐类的透性非常小,它们几乎不吸收或很少吸收土壤中的盐类。这类植物细胞的渗透压也很高,是由体内大量的可溶性有机物,如有机酸、糖、氨基酸等产生的。高渗透压也提高了根从盐碱土中吸水能力,所以它们被看成是抗盐植物,蒿属、盐地紫苑、盐地风毛菊、碱地风毛菊等都属这一类。

### 2. 沙生植物

沙生植物(psammophyte)生长在以砂粒为基质的沙区,在我国北方分布在荒漠、半荒漠、干草原和草原 4 个地带中。

沙生植物在长期自然适应过程中,形成了抗风蚀沙割、耐沙埋、抗日灼、耐干旱贫瘠等特征。当被流沙埋没时,在埋没的茎上能长出不定芽和不定根,甚至在风蚀露根时,从暴露的根系上也能长出不定芽,如绿沙竹、白刺等。它们的根系生长极为迅速,比地上部分生长快得多。根上具有根套,是由一层团结的沙粒形成的囊套,能保护暴露到沙面上的根免受灼热沙粒灼伤和流沙的机械伤害。

沙生植物也具有旱生植物的许多特征,如地面植被矮,主根长,侧根分布宽,以便获取

水,同时起了固沙作用;植物叶片极端缩小,有的甚至退化,以减少蒸腾;有的叶具贮水细胞;有的在叶表皮下有一层没有叶绿素的细胞,积累脂类物质,能提高植物的抗热性;细胞具高渗透压,如红砂、珍珠渗透压达 50 atm(5 066 kPa),锁锁可达 80 atm(8 106 kPa),使根系主动吸水能力增强,提高植物的抗旱性。

有的沙生植物在特别干旱时,进入休眠,待有雨时再恢复生长。

### 3.5 火作为生态因子对生物的影响及管理

在生态系统中,火既是一种自然的因素,又是人类增加的因素。火的燃烧破坏了生态平衡,同时也为土壤提供了新的养分,促进了生物的生长。因此,火也是一个重要的生态因子。

自然火来源于雷击火、火山爆发、滚石火花、泥炭自燃;人为火源来自人类生活、生产用火。对于自然界引起的火,虽然可以用自发燃烧作为解释,但是闪电是最重要的引火剂。在积累了大量可燃烧有机物的地区,炎热干旱的夏季和低湿度气候条件下,闪电即可引起大火。例如,非洲及美国的大草原、美国西南部及地中海沿岸地区的丛林,具有闪电引发火灾的自然条件。加利福尼亚州的沙巴拉群落(Chaparral),是以叶子常青、坚硬、茂密、坚韧及叶小为特征的灌木林,由于延长的干旱夏季,导致每 15~100 年发生周期性的火灾。从 2000 年入春到 9 月中,美国发生 76 661 次山火,烧毁 268.9 万公顷森林,是半个世纪以来美国最多、最大、最严重的森林大火。据统计,北美森林火灾有 70% 是由于干旱闪电造成的。

火有两个主要的类型,即**林冠火**(crown fire)与**地面火**(surface fire)。林冠火发生在林冠上(图 3-22),其破坏性大,可毁灭地面上全部的植物群落,以及动物的组成成分,使群落的恢复要经历一段较长的时期。地面火发生在地面上(图 3-23),没有林冠火那样的毁灭性,其破坏具有选择性,仅容易烧死幼苗和抗火性差的物种(如树皮薄的植物),对抗火性强的植物反而有利。事实上,地面火的作用经常是有利的,它仅仅烧掉了地面上的枯枝落叶层,从而促进了植物和动物群落的再生和稳定性。这种燃烧能够使枯枝落叶干草等数量降到最低,因此降低了林冠火的危险。

#### 3.5.1 火对生物的作用

火对植物的作用受火的强度、植物的年龄、茎秆粗细、植物内的易燃性物质(挥发油、油脂、纤维素)含量、植物生长的环境及植物的品种等多种因素的影响。一般来说,草本植物火烧后长得快,长得更茂盛,灌木在火后比乔木更易生长。但草场的更新在北半球的北方需要 20~40 年,树木更新需 50~80 年。

##### 1. 火的有益作用

火的有益作用之一,是把枯枝叶烧成灰,使有机物变成无机物,形成物质再循环的无机肥料,成为新一轮生命周期的开始。这种作用比微生物的分解作用要快。如在一场中等的地面火之后,常伴随固氮的豆科植物繁茂生长。对于抗火的物种或适应于火的自然更新的物种,火是必需的生态因子。例如,短叶松、五针松、纸皮桦及桉树,需要火将其种子从它们的球果中释放出来;桉树木球茎上的休眠芽,在火后才能强壮得像灌木样的生长。火也可以减少与耐火树种竞争的物种,如美国东南部生长中的长叶松,需要火来与压制它们生长的阔叶灌木丛竞争,在林冠火与严重的地面火中,阔叶灌木丛易于燃烧,而长叶松的长而抗火的

针叶保护了芽。火后长叶松失去竞争者,能生长到成熟。有些植物种子需高温刺激才能萌发,如高冷杉。对于大多数松柏类的幼苗,火烧有利于它们存活。因为它们的根系较短,仅约 2.5 cm 长,火烧清除地面杂物后,根易于伸入矿质土壤中吸取水分和养分。



图 3-22 美国黄石国家公园  
Gallatin 火灾中的冷衫林冠火  
(引自 Kormondy, 1996)



图 3-23 美国亚利桑那州 Crown  
King 附近的地面火  
(引自 Kormondy, 1996)

## 2. 火的有害作用

一场严重的林冠火及地面火的最大冲击是破坏了自然界的生态平衡,特别是破坏了生物群和它们错综复杂的关系。大火使大面积的森林与草地被毁,火后生长的群落的植物构成发生显著变化。大火使野生动物大批死亡,特别是体弱多病的动物,而其余的通过迁移可躲过劫难,但造成动物种群数量的下降与物种的贫乏。如 1915 年西伯利亚大火中,观察到许多松鼠、熊、麋等出现夏季迁移。

林冠火和严重的地面火使土地表面受到侵蚀,改变了土壤的结构与化学成分,降低了土壤吸水与保水能力。毁坏的严重性取决于土壤表面的性质及降雨的数量与强度。

森林和草地燃烧过程中,作为烟中的颗粒物质的挥发,使大量的肥料丧失,尤其是氮。Hobbs 和 Gimingham(1987)证实,在高温下,氮和硫的丢失非常大,在 750℃ 时,丢失分别达到总量的 57% 与 36%;在 800℃ 时,氮与硫的丧失比在 600℃ 时高 3~4 倍。

宽阔的森林和草原,净化了空气,美化了环境,给人类生活带来无比的愉快与欢乐。然而,火灾破坏了森林,破坏了家园,使这一切丧失,使人类文明的生活受到严重的影响。

### 3.5.2 防火管理

#### 1. 开展生物工程防火,建立火灾阻隔系统

生物工程防火是森林防火阻隔系统的组成部分。生物工程防火即绿色防火,是指利用

耐火树种(难燃烧的树种),营造防火林带。防火林带郁闭后,降低了风速,形成林内小气候,提高林内相对湿度,林下几乎无阳性杂草和灌木,因此能阻隔或抑制林火蔓延。我国南方20世纪80年代大面积营造阔叶树防火林带(取代铲草皮开设防火线),有效控制了森林火灾蔓延。北方也证实了兴安落叶松可作为良好的防火树种。

森林火灾多发生在荒山、荒地、林间空地、草地等地段。这些地段一般多阳性杂草,易干枯、易燃,常引起森林火灾。在这些地段营造防火林带,可阻隔地表火的传导,控制火灾面积,减少森林火灾。

防火林带的营造应尽量结合和利用天然的或人工的阻隔系统:河流、库渠、公路、铁路和农田等,使形成封闭式的林火阻隔网络,有效而快速地控制火蔓延。例如在美国19世纪中叶,耐火的橡树和白杨树林与水体和地理断面,阻止了草原大火侵入明尼苏达州的森林。

### 2. 开展计划烧除,加强可燃物管理

在森林生态系统中,经常轻微的地面火能使干枯的杂草减少,有利于防止林冠火的发生。计划烧除,是指在人为地控制下,以低强度火消除或减少地面可燃物。一般可燃物燃点在 $204\sim 240^{\circ}\text{C}$ 之间,干枯杂草燃点在 $150\sim 200^{\circ}\text{C}$ ,耐火树种如兴安落叶松,能抵抗 $280^{\circ}\text{C}$ 高温。用低强度火便能烧除杂草,而不烧伤树木。

计划烧除是在有各种阻隔系统构成的闭合圈内燃烧,必须具备良好的阻隔网络。同时需要有稳定的气候环境,一般点燃在平均气温为 $2^{\circ}\text{C}$ ,空气相对湿度为50%,风力小于3级时,易于控制火烧强度与火焰蔓延方向。

### 3. 加强防火管理

首先要制作森林防火规划。通过调查和研究,制作森林防火设施图、森林火险等级图、可燃物类型图及防火设施分布。在此基础上,开展火险预测预报,增强航空护林等工作,使森林火灾及早发现、尽早扑灭。

另外,在森林、草地中,需要对人类用火严加控制,避免人为火灾发生。

## 小 结

水、大气与土壤构成了生物的物质环境。

水的理化性质对生物的生存具有极其重要的作用。地球上由于水的分布不均,影响到生物的生存与分布,同时又产生了生物对各种干湿环境的适应。陆上生物面临的是如何减少水分蒸发和保持体内的水分平衡。因此,陆生植物和陆生动物产生了一整套保水和减少水丢失的生理、组织形态和行为的适应。陆生植物产生了适应于环境的湿生植物、中生植物和旱生植物,通过调节根的吸水能力和调节叶的蒸腾量以保持水平衡。陆生动物通过饮水、进食和代谢水维持体内水的需要(昆虫可直接从潮湿空气中吸水);通过体表的鳞片、角质层防止蒸发;通过呼吸道的逆流交换,减少呼吸失水;通过肾脏髓质加厚、直肠和泄殖腔的重吸收,减少排泄失水;另外,陆生动物排泄尿素与尿酸,也减少了排泄失水。水生植物和水生动物为保持自身体内的水平衡,产生了渗透调节的适应机理:如能耐高盐度的植物,是由于它们的细胞质中有一些高浓度的物质,增加了渗透压。有些植物有盐腺,能将盐分泌到叶子的外表面,或根能排除盐。淡水硬骨鱼通过排泄大量低渗尿,排出从鳃进入体内的多余水,鳃直接从水中摄取盐离子,以补充从尿中的丢失;海洋硬骨鱼通过吞海水补充体内需要的

水,排泄少量低渗尿以保水,通过鳃把体内多余的盐泌出。对应于水中氧浓度低,水生动物和水生植物产生了相应的生理、组织形态适应。例如,水生植物的根、茎、叶形成一套互相连接的通气系统,以保证地下各组织、器官对氧的需求,同时使植物体重减轻,增加了漂浮能力;鱼类在低氧环境中血氧容量增加,厌氧代谢加强以供能量。大气湿度影响了昆虫的生长率、繁殖率、死亡率和寿命。雪被有绝热作用,保护了雪下生物安全越冬。

大气中的  $O_2$  与  $CO_2$  关系到生物的生存。 $CO_2$  是植物制造有机物的原料,不同植物利用  $CO_2$  效率不同。在作物生长盛期和强光照下, $CO_2$  不足是光合作用的限制因素,大气中  $CO_2$  浓度增高会产生温室效应。氧是生物生存的必需条件(厌氧生物除外)。动物能量代谢要消耗氧。大气氧分压随海拔升高而下降,高海拔低氧是内温动物生存的限制因子。内温动物对高海拔低氧适应表现在加大了呼吸深度,增加了肺泡气体弥散能力,增加了组织的肌红蛋白的数量,增加了红细胞的数量及血红蛋白的浓度,以提高氧携带能力。

土壤是生物重要的生态因子。土壤的质地与结构,影响了植物生长及土壤动物的活动,又影响了土壤的其他物理性质,如土壤水分、土壤空气和土壤温度的变化。土壤水分过多或过少,对植物、土壤微生物和土壤动物均不利。土壤中氧气过低或  $CO_2$  过高对植物生长也不利。土壤通气程度影响微生物的种类、数量与活动。土壤温度影响了种子萌发、根系生长、矿物盐类的溶解度、土壤微生物活动及有机质的分解。土壤化学性质(土壤酸度、土壤有机质及矿质元素)对生物也有重要影响。土壤酸度影响矿质盐分的溶解度,从而影响植物养分的有效性。土壤有机质是土壤肥力的一个主要标志。土壤的生物特性是土壤中动物、植物和微生物活动所产生的一种生物化学和生物物理学特性。这些生物对土壤的作用归纳为:促进成土作用,改善土壤的物理性质及增加了土壤中的营养成分。生活在不同类型土壤中的植物,产生了不同的植物生态型与适应性特征,如盐碱植物与沙土植物。

火作为一个生态因子,对生物作用有不利方面,也有有利方面。我们必须利用火的有利方面去避开不利方面,以保护人类的资源。

## 思考题

### 1. 概念与术语

湿生植物 中生植物 旱生植物 腐质殖 土壤质地 土壤结构  
盐碱土植物 林冠火 水平衡

### 2. 陆地上水的分布及其变化规律。

### 3. 水生植物如何适应于水环境?

### 4. 水生动物如何适应于高盐度或低盐度的环境?

### 5. 水生植物对水的适应性表现在哪些方面?

### 6. 陆生动物如何适应于干旱环境?

### 7. 大气中 $CO_2$ 与 $O_2$ 浓度与生物的关系。

### 8. 土壤的物理性质对生物有哪些作用?

### 9. 土壤的化学性质对生物有哪些作用?

### 10. 土壤动物如何适应于土壤中高 $CO_2$ 与缺 $O_2$ 的环境?

### 11. 土壤有哪些生物学特性?

12. 火的生态作用。

## 推荐阅读文献

1. Molles M C. Ecology: Concepts and Applications. 北京:科学出版社,2000
2. 李振基,陈小麟,郑海雷,等. 生态学. 北京:科学出版社,2000

## 第二部分 种群生态学



种群是特定时间内一定空间中同种个体的集合。生命系统包含有不同的组织层次,从本部分开始,我们将在以前从未涉及过的群体水平上探讨生物与环境之间的相互关系。种群是物种存在的基本单位,是生物进化的基本单位,也是生命系统更高组织层次——生物群落的基本组成单位。在本部分,我们将探讨种群动态及其调节因素;种群的进化及物种分化;种内、种间关系和物种的生活史对策。



# 4

## 种群及其基本特征

---

### 4.1 种群的概念

**种群**(population)是在同一时期内占有—定空间的同种生物个体的集合。该定义表示种群是由同种个体组成的,占有一定的领域,是同种个体通过种内关系组成的一个统一体或系统。有时种群的界限非常清楚,如一个池塘中的鲤鱼或在一个岛上的蝮蛇。但是在大多数情况下,种群边界是生态学家根据调查的目的而划分的。种群概念既可指具体的某些生物种群如一个保护区内的熊猫种群,也可用于抽象名词如泛指所有熊猫种群。另外,种群也可指实验室内饲养或培养的一群生物,这时称为实验种群。种群可以由**单体生物**(unitary organism)或**构件生物**(modular organism)组成。在由单体生物组成的种群中,每一个体都是由一个受精卵直接发育而来,个体的形态和发育都可以预测,哺乳类、鸟类、两栖类和昆虫都是单体生物的例子。相反,由构件生物组成的种群,受精卵首先发育成一结构单位或构件,然后发育成更多的构件,形成分支结构发育的形式和时间是不可预测的。大多数植物、海绵、水螅和珊瑚是构件生物。高等植物通过积累构件而生长。构件通常包括叶子、芽和茎。花也是一种类型的构件。构件生物各部分之间的连接可能会死亡和腐烂,这样就形成了许多分离的个体,这些个体来自于同一个受精卵并且基因型相同,这样的个体被称为**无性系分株**(ramets)。

一般来说,自然种群有3个基本特征:①空间特征,即种群具有一定的分布区域;②数量特征,每单位面积(或空间)上的个体数量(即密度)是变动的;③遗传特征,种群具有一定的基因组成,即系一个基因库,以区别于其他物种,但基因组成同样是处于变动之中的。

种群是生态学的重要概念之一,除生态学外,进化论、遗传学、分类学和生物地理学等都使用种群这个术语。不过在进化、遗传学中“population”一词常被称做“群体”,在其他学科中也有叫做“居群”或“繁群”的,在台湾将“population”译为“族群”,日本译做“个体群”。种群是物种存在的基本单位。在自然界中,门纲目科属等种以上分类单位都是研究者根据物种特征和在进化过程中的亲缘关系人为划分的,只有物种(species)是真实存在的。物种能

否在自然界持续存在在于种群是否能不断地产生新个体以替代那些消失了的个体。物种的进化过程表现为种群基因频率从一个世代到另一个世代的变化过程。所以种群是物种在自然界中存在的基本单位,也是物种进化的基本单位。从生态学观点看,种群还是生物群落的基本组成单位,即群落是由物种的种群所组成的。

种群生态学研究种群的数量、分布以及种群与其栖息环境中的非生物因素和其他生物种群(如捕食者与猎物)之间的相互作用。与种群生态学有密切关系的种群遗传学研究种群的遗传过程,包括遗传变异、选择、基因流、突变和遗传漂变等。20世纪60年代,很多生物学家认识到分别研究种群生态学和种群遗传学的局限性,发现种群个体数量动态和遗传特性动态有密切的关系,并力图将这两个独立的分支学科有机地整合起来,从而提出了种群生物学。生态遗传学和进化生态学就是在这种思想影响下迅速发展起来的。由于两分支学科的结合,特别是近年来随着分子生物学的渗透而于1992年诞生的分子生态学的发展,对遗传变异的保持、物种形成、社会行为、生活史进化、协同进化等问题的研究,都有了较大的进展。

## 4.2 种群动态

种群动态研究种群数量在时间上和空间上的变动规律,即研究下列问题:① 有多少?(数量和密度);② 哪里多、哪里少?(分布);③ 怎样变动?(数量变动和扩散迁移);④ 为什么这样变动(种群调节)?

种群动态研究的基本方法有野外调查掌握资料,实验研究证实假说或进行验证,以及通过数学模型进行模拟研究。

对种群动态及影响种群数量和分布的生态因素的研究,在生物资源的合理利用、生物保护及病虫害防治等方面都有重要的应用价值。

### 4.2.1 种群的密度和分布

#### 4.2.1.1 种群的大小和密度

一个种群的大小(size),是一定区域种群个体的数量,也可以是生物量或能量。种群的密度是单位面积、单位体积或单位生境中个体的数目,如潮间带每平方米岩石表面分布有5000个藤壶,池塘每亩水面有500 kg 鲤鱼等等。密度变化很大,如土壤节肢动物每平方米可能有成千上万只,而大型哺乳动物如鹿可能每平方公里仅有几头。在调查分析种群密度时,首先应区别单体生物和构件生物。因为个体数只能反映单体生物的种群大小,对构件生物就必须进行两个层次的数量统计,即合子产生的个体数(它与单体生物的个体数相当)和组成每个个体的构件数。对许多构件生物来说,种群的直接生态作用以构件的数量评估可能会更好。例如,一丛水稻可以从只有一根主茎到具有几个、几十个分蘖,个体的大小相差悬殊,所以在生长上计算稻丛意义不大,而计算秆数比区分主茎更有实际意义。此外,如果我们对进化个体(evolutionary individual)的数量感兴趣,就应当考虑无性系的数量。许多天然植物都是无性繁殖,个体本身就是一个无性系的“种群”。因此,研究植物种群动态,必须重视个体水平以下的构件组成“种群”的意义,这是植物种群与动物种群的重要区别。

#### 4.2.1.2 种群的数量统计

研究种群动态首先要统计种群的数量,而第一步就是划分研究种群的边界。许多生物

种呈大面积连续分布,种群边界不明显,所以在实际工作中往往需要研究者根据需要自己确定种群边界。数量统计中最常用的指标是密度,密度又大体可分为绝对密度和相对密度两类。绝对密度是单位面积或空间的实有个体数,而相对密度则只能获得表示数量高低的相对指标。如每公顷有 10 只黄鼠是绝对密度,而每置 100 铗日捕获率 10 只是相对密度,即 10% 捕获率。

估计种群密度的方法与在其自然栖息地个体数目的计数难度有关。一些植物或显眼的动物如鸟和蝴蝶,可以使用总数量调查法。种群密度估计是建立在样方密度的基础上,例如,从 1 个  $0.1 \text{ m}^2$  样方中甲虫的数量,可以外推出整个地区种群的数量。样方必须具代表性,并通过随机取样来保证结果可靠,同时用数理统计法来估计变异和显著性。但对一些不容易寻找或不显眼的动物,由于只能发现或捕到其中的一部分,因此不可能得到总的数量,只能采取估计的方法。

对不断移动位置的动物,直接记数很困难,可应用标记重捕法。在调查样地上,随机捕获一部分个体进行标记后释放,经一定期限后重捕。根据重捕取样中标记比例与样地总数中标记比例相等的假定,来估计样地中被调查动物的总数,即:  $N:M = n:m$ ,  $N = M \times n/m$  式中:  $M$ , 标记个体数;  $n$ , 重捕个体数;  $m$ , 重捕样中标记数;  $N$ , 样地上个体总数。

遗憾的是,关于随机捕捉的假设往往是不真实的;动物在被捕捉过一次后可能会变得更容易或者更难捕捉了。不合理的捕捉技术也可能提高标记个体的死亡率。但现在许多设计精巧的捕捉方法和统计方法已经被设计出来解决这些问题,已经可以获得一个合理的最小种群大小估测量。

#### 4.2.1.3 种群的空间结构

组成种群的个体在其生活空间中的位置状态或布局,称为种群的**内分布型**(internal distribution pattern)或简称分布(dispersion)。种群的内分布型一般可分为 3 种:① 随机的(random);② 均匀的(uniform);③ 成群的(clumped)(图 4-1)。



图 4-1 种群的 3 种内分布型或格局

均匀分布在自然界中较少见,形成原因主要是种群内个体间的竞争,如森林植物竞争阳光(树冠)和土壤中营养物(根际)。随机分布指的是每一个体在种群领域中各个点上出现的机会是相等的,并且某一个体的存在不影响其他个体的分布,如面粉中黄粉虫的分布。成群分布是最常见的内分布型,其形成原因有:① 资源分布不均匀;② 植物种子传播方式以母株为扩散中心;③ 动物的集群行为。

最常用而简便的检验内分布型的指标是方差/平均数比率,即  $S^2/\bar{m}$ 。把图 4-1 中的分布区分成许多小方块,进行样方取样和统计分析。如果个体是均匀分布,则各方格内个体数是相等的,方差应该等于零,所以  $S^2/\bar{m} = 0$ 。同样,如果小方块中个体是随机分布,则样方中个体数出现频率将符合泊松分布序列,  $S^2/\bar{m} = 1$ 。如果个体是成群分布,则样方中含很少个体数的样本,和含较多个体数的样本的出现频率将较泊松分布的期望值高,从而

$S^2/\bar{m}$  的值明显大于 1。即:若  $S^2/\bar{m} = 0$ , 属均匀分布;  $S^2/\bar{m} = 1$ , 属随机分布;  $S^2/\bar{m}$  明显  $> 1$ , 属成群分布。

其中,  $\bar{m} = \sum f(x)/n$ ,  $S^2 = (\sum (f(x))^2 - ((\sum f(x))^2/n))/(n-1)$

式中:  $x$ , 样方中某种个体数;  $f$ , 含  $x$  个体样方的出现频率;  $n$ , 样本总数。

种群内分布型的研究是静态研究, 比较适用于植物、定居或不大活动的动物, 也适用于测量鼠穴、鸟巢等栖居地的空间分布。

构件生物的构件包括地面的枝条系统和地下根系统, 其空间排列是一重要生态特征。枝叶系统的排列决定光的摄取效率, 而根分支的空间分布决定水和营养物的获得。虽然枝叶系统是“搜索”光的, 根系统是“逃避”干旱的, 但与动物依仗活动和行为进行搜索和逃避不同, 植物靠的是控制构件生长的方向。

植物重复出现的构件的空间排列, 称为**建筑学结构**(architecture), 它是决定植物个体与环境相互关系和个体间相互作用的。

正如一些学者指出的那样, 在寻找食物、发现配偶、逃避捕食等生存竞争中, 动物的行为和活动具有首要意义, 而对于营固着生活的植物, 执行这些功能的是构件空间排列的建筑学结构。像动物种群生态学以极大的注意力研究社会行为一样, 植物种群生态学应进一步强调个体和构件的空间排列。这是植物种群生态学与动物种群生态学发展中的另一重要区别。

## 4.2.2 种群统计学

种群具有个体所不具备的各种群体特征。这些特征多为统计指标, 大致可分为 3 类。

① **种群密度**, 它是种群的最基本特征。② **初级种群参数**, 包括**出生率**(natality)、**死亡率**(mortality)、**迁入和迁出**, 这些参数与种群的密度变化密切相关。出生率泛指任何生物产生新个体的能力, 不论这些新个体的产生是通过分裂、出芽、还是哪种生产方式。最大出生率是理想条件(无任何生态因子的限制作用)下的种群出生率, 实际出生率就是一段时间内种群每个雌体实际的成功繁殖量。特定年龄出生率就是特定年龄组内雌体在单位时间内产生的后代数量。死亡率是在一定时间段内死亡个体的数量除以该时间段内种群的平均大小, 这是一个瞬时率。同样, 死亡率可分为最低死亡率和生态死亡率, 前者指种群在最适环境下由于生理寿命而死亡造成的死亡率, 后者是种群在特定环境下的实际死亡率。特定年龄群的特定年龄死亡率是死亡个体数除以在每一时间段开始时的个体数。迁入是个体由别的种群进入领地, 迁出是种群内个体离开种群的领地。③ **次级种群参数**, 包括**性比**、**年龄结构**和**种群增长率**等。**种群统计学**(demography)就是种群的出生、死亡、迁移、性比、年龄结构等的统计学研究。

### 4.2.2.1 年龄、时期结构和性比

年龄结构把每一年龄群个体的数量描述为一个年龄群对整个种群的比率。年龄群可以是特定分类群, 如年龄或月龄, 也可以是生活史期, 如卵、幼虫、蛹和龄期。**年龄锥体**(age pyramid)是以不同宽度的横柱从上到下配置而成的图(图 4-2), 横柱的高低位置表示从幼年到老年的不同年龄组, 宽度表示各年龄组的个体数或在种群中所占的百分比。按锥体形状, 年龄锥体一般有下列 3 种类型: ① **典型金字塔型锥体**[图 4-2(a)], 基部宽, 顶部狭。表示种群中有大量幼体, 而老年个体很少, 种群的出生率大于死亡率, 代表增长型种群。② **钟**

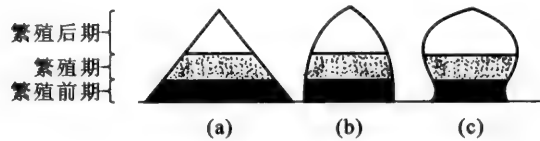


图 4-2 年龄锥体的 3 种基本类型

(a) 增长型种群; (b) 稳定型种群; (c) 下降型种群

型锥体[图 4-2(b)], 锥体形状和老、中、幼个体的比例介于①型和③型种群之间, 出生率和死亡率大致相平衡, 年龄结构和种群大小都保持不变, 代表稳定型种群。③ 壶型锥体[图 4-2(c)], 锥体基部比较狭, 而顶部比较宽。表示种群中幼体比例减少, 而年老个体占很高比例, 说明种群正处于衰老阶段, 种群的死亡率大于出生率。该类型代表下降型种群。

种群的年龄结构对了解种群历史, 分析、预测种群动态具有重要价值。图 4-3 为 1982 年河北省人口的年龄结构。由图可见, 人口基本上是增长型的; 0~5 和 5~10 两个年龄组的横柱比较狭, 说明 1972~1982 年的计划生育有成效; 10~15 和 15~20 年龄组横柱相当宽, 说明 1962~1972 年计划生育的放松; 35~40 和 45~50 年龄组的减少是 1937~1947 年战争期间出生人口减少的结果。这表明年龄锥体可反映人口动态中各种社会和自然因素的影响。

许多生物经历离散的发育期, 如昆虫幼体的龄期。每一时期个体的数量, 即**时期结构**(stage structure), 可以对种群进行有效的描述。

在许多植物种类中, 年龄群结构仅能为种群提供有限的描述。因为其生长率是不可预测的, 与年龄没有密切关联(这一点与大部分哺乳动物不同), 一些植物可能比同种同龄的其他个体长得更大。在这些情况下, **个体大小群**(size classes), 如质量、覆盖面积或者(树木)胸高直径(DBH), 在生态学研究中可能比年龄更有效。

构件生物种群的年龄结构有个体年龄和组成个体的构件年龄两个层次。作为构件生物, 植物体也有年龄结构, 是由年轻的、正在生长发育和参与繁殖的部分与衰老的部分组成的, 并且, 叶、枝和根的活动性也随着年龄变化而变化。如果生态学家对所有叶子不加区别, 就会忽略这样一个事实, 其他生物如草食动物会对它们区别对待。如施肥后, 莎草(*Carex arenaria*)枝条的年龄结构会发生很大变化。尽管枝条总数量没有变化, 但种群中的嫩枝占据优势, 而老的枝条死亡。

**性比**(sex ratio)指的是种群中雌雄个体的比例。大多数动物种群的性比接近 1:1。有些种群以具有生殖能力的雌性个体为主, 如轮虫、枝角类等常是可进行孤雌生殖的动物种群。还有一种情况是雄多于雌, 常见于营社会生活的昆虫种群。同一种群中性比有可能随环境条件的改变而变化, 如盐生钩虾(*Gammarus salinus*)在 5℃ 下后代中雄性为雌性的 5 倍, 而在 23℃ 下后代中雌性为雄性的 13 倍。另外, 有些动物有性转变的特点, 如黄鳝, 幼年都是雌性, 繁殖后多数转为雄性。

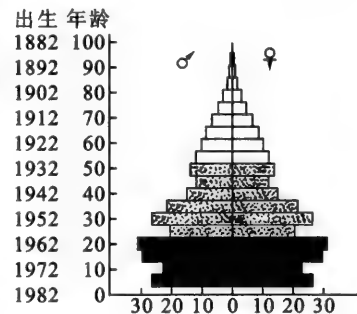


图 4-3 1982 年河北省人口年龄结构(仿孙儒泳等, 1993)

#### 4.2.2.2 生命表、存活曲线和种群增长率

##### 1. 生命表

**生命表**(life table)是一种有用的工具。有关死亡率的信息是通过调查不同生活时期死亡个体的数目而获得的,这些数据通过生命表来呈现和分析。动态生命表总结的是一组大约同时出生的个体从出生到死亡的命运,这样的一组个体称做**同生群**(cohort),这样的研究叫做**同生群分析**(cohort analysis)。还有一类生命表是根据某一特定时间对种群做一年龄结构的调查资料编制的,称作静态生命表。静态生命表一般用于难以获得动态生命表数据的情况下的补充。

表4-1所示为一个简单的藤壶(*Balanus glandula*)的生命表。表中 $x$ 为按年龄的分段; $n_x$ 为 $x$ 期开始时的存活数; $l_x$ 为 $x$ 期开始时的存活率,也称为**特定年龄存活率**(age-specific survival rate),特定年龄存活率已经被标准化为一个比值,例如第一期的 $l_x$ 为1(没有死亡率发生),以后的 $l_x$ 值是该期存活个体数与卵数量的比值,这使得不同时间,不同个体数目的研究可以进行比较; $d_x$ 为从 $x$ 期到 $x+1$ 期的死亡数; $q_x$ 为从 $x$ 期到 $x+1$ 期的死亡率; $e_x$ 为 $x$ 期开始时的**生命期望**(life expectancy)或平均余年。生命期望就是种群中某一特定年龄的个体在未来所能存活平均年数。 $T_x$ 和 $L_x$ 栏一般可不列入表中,列入是为了计算 $e_x$ 方便。 $L_x$ 为从 $x$ 期到 $x+1$ 期的平均存活数,即 $L_x = (n_x + n_{x+1})/2$ 。 $T_x$ 则是进入 $x$ 龄期的全部个体在进入 $x$ 期以后的存活个体总年数,即 $T_x = \sum L_x$ 。如 $T_0 = L_0 + L_1 + L_2 + L_3 + \dots$ ,  $T_1 = L_1 + L_2 + L_3 + \dots$ 。 $e_x = T_x/n_x$ ,  $e_0$ 为种群的平均寿命。

表4-1 藤壶的生命表

| 年龄<br>$x$ | 存活数<br>$n_x$ | 存活率<br>$l_x$ | 死亡数<br>$d_x$ | 死亡率<br>$q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | 生命期望<br>$e_x$ |
|-----------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|-------|---------------|
| 0         | 142.0        | 1.000        | 80.0         | 0.563        | 102   | 224   | 1.58          |
| 1         | 62.0         | 0.437        | 28.0         | 0.452        | 48    | 122   | 1.97          |
| 2         | 34.0         | 0.239        | 14.0         | 0.412        | 27    | 74    | 2.18          |
| 3         | 20.0         | 0.141        | 4.5          | 0.225        | 17.75 | 47    | 2.35          |
| 4         | 15.5         | 0.109        | 4.5          | 0.290        | 13.25 | 29.25 | 1.89          |
| 5         | 11.0         | 0.077        | 4.5          | 0.409        | 8.75  | 16    | 1.45          |
| 6         | 6.5          | 0.046        | 4.5          | 0.692        | 4.25  | 7.25  | 1.12          |
| 7         | 2.0          | 0.014        | 0            | 0.000        | 2     | 3     | 1.50          |
| 8         | 2.0          | 0.014        | 2.0          | 1.000        | 1     | 1     | 0.50          |
| 9         | 0            | 0            | —            | —            | 0     | 0     | —             |

仿 Krebs, 1978

有的生命表中除 $l_x$ 栏外,还增加了 $m_x$ 栏,描述了各年龄的出生率,这样的生命表称为综合生命表。表4-2所示为褐色雏蝗(*Chorthippus brunneus*)的综合生命表。卵孵化后形成一龄幼虫,然后经历一系列的龄期,在仲夏,四龄期幼虫会蜕变成成虫,到11月中旬,所有成体死亡,并在土壤中留下卵。 $n_x$ 与 $l_x$ 的含义同表4-1。 $d_x$ 是一个阶段 $l_x$ 与相邻下一个阶段 $l_x$ 之间的差值。 $q_x$ 的值为 $d_x/l_x$ ,表示每一时期死亡个体的比率即特定年龄死亡率,同时也表示每个个体死亡的可能性。 $q_x$ 值可以非常好地表明每一期死亡率的强度,但由于 $q_x$

值是趋于增加的,因此不能将其在表的下方相加得到总的幼虫死亡率。 $k$  值就能解决这个问题, $k$  值是一个时期个体数目的对数减去下一个时期个体数目的对数。因为两个对数相加相当于两个非对数数据相乘,通过将存活个体数转化为对数,并计算  $k$  值,我们就能将所有数值加在一起,得到总的死亡率效应( $k_{total}$ ),并且知道其在生活史各期中是如何分布的。一个生活史时期的  $k$  值被认为是其**致死力**(killing power)。因此,蛹期的致死力为  $0.15 + 0.12 + 0.12 + 0.05 = 0.44$ ,而卵期的致死力为  $1.09$ 。可以看出卵期是造成总死亡率的主要期。 $F_x$  为每一期生产的卵数, $m_x$  为每一期每一存活个体生产的卵数。将存活率  $l_x$  与生殖率  $m_x$  相乘,并累加起来,即得**净增殖率**(net reproductive rate)  $R_0$  ( $R_0 = \sum l_x m_x$ ),同时,  $R_0$  还代表种群世代净增殖率。在一年生生物中(没有重叠世代),  $R_0$  表示种群在整个生命表时期中增长或下降的程度。 $R_0 > 1$ , 种群增长;  $R_0 = 1$ , 种群稳定;  $R_0 < 1$ , 种群下降。在表 4-2 中  $R_0$  值为  $0.51$ , 这表明此蝗虫种群已经下降。如果这种情况持续下去,蝗虫种群将迅速变小。然而,  $R_0$  每年都不断地变化,一年的数值不能用来做长期的预测。

表 4-2 褐色雏蝗的综合生命表

| 期( $x$ )   | 原同生<br>每期开<br>始数量<br>( $n_x$ ) | 原同生<br>群存活<br>到每期<br>开始的<br>比率<br>( $l_x$ ) | 原同生<br>群在每<br>一期中<br>死亡的<br>比率<br>( $d_x$ ) | 死亡率<br>( $q_x$ ) | $\log_{10} n_x$ | $\log_{10} l_x$ | $\log_{10} n_x -$<br>$\log_{10} n_{x+1}$<br>$= k_x$ | 每一期<br>生产的<br>卵数<br>( $F_x$ ) | 每一期<br>存活个<br>体生产<br>的卵数<br>( $m_x$ ) | 每一期<br>原来个<br>体生产<br>的卵数<br>( $l_x m_x$ ) |
|------------|--------------------------------|---|---|------------------|-----------------|-----------------|---|-------------------------------|---------------------------------------|---|
| 卵(0)       | 44 000                         | 1.000                                       | 0.920                                       | 0.92             | 4.64            | 0.00            | 1.09  | —                             | —                                     | —   |
| 幼龄 I (1)   | 3 513                          | 0.080                                       | 0.022                                       | 0.28             | 3.55            | -1.09           | 0.15  | —                             | —                                     | —   |
| 幼龄 II (2)  | 2 529                          | 0.058                                       | 0.014                                       | 0.24             | 3.40            | -1.24           | 0.12  | —                             | —                                     | —   |
| 幼龄 III (3) | 1 922                          | 0.044                                       | 0.011                                       | 0.25             | 3.28            | -1.36           | 0.12  | —                             | —                                     | —   |
| 幼龄 IV (4)  | 1 461                          | 0.033                                       | 0.003                                       | 0.11             | 3.16            | -1.48           | 0.05  | —                             | —                                     | —   |
| 成虫(5)      | 1 300                          | 0.030                                       | —   | —                | 3.11            | -1.53           | —   | 22 617                        | 17                                    | 0.51                                      |

注:  $R_0 = \sum l_x m_x = \sum F_x / n_0 = 0.51$ 。仿 Richards 和 Waloff, 1954

## 2. K-因子分析

根据观察连续几年的生命表系列,我们就能看出在哪一时期,死亡率对种群大小的影响最大。这样我们就可以看出哪一个**关键因子**(key factors)对  $k_{total}$  的影响最大,这一技术称为**K-因子分析**(K-factor analysis)。

图 4-4 是英国 Distrit 湖中鱒鱼 (*Salmo trutta*) 最初三年的数量变化。生命表是每年一次共 17 年数据的积累,并获得了 6 个期中每一期的死亡率。卵孵化出小鱒鱼,小鱒鱼在发育成幼鱼之前靠卵黄囊存活数周。本图表明,小鱒鱼期的**致死因子**(killing factor) ( $k_{alevin}$ ) 与总死亡率( $k_{total}$ )之间关系十分密切。据此可得出结论,小鱒鱼阶段死亡率的变化会引起总死亡率和种群大小的波动。

## 3. 存活曲线

存活率数据通常表示为**存活曲线**(survivorship curve)。以  $\lg n_x$  栏对  $x$  栏作图即可得存活曲线。存活曲线直观地表达了同生群的存活过程。为了方便不同动物的比较,横轴的龄期以各龄期占总存活年限的百分数来表示。一般可将存活曲线分为如下 3 种基本类型(图 4-5):

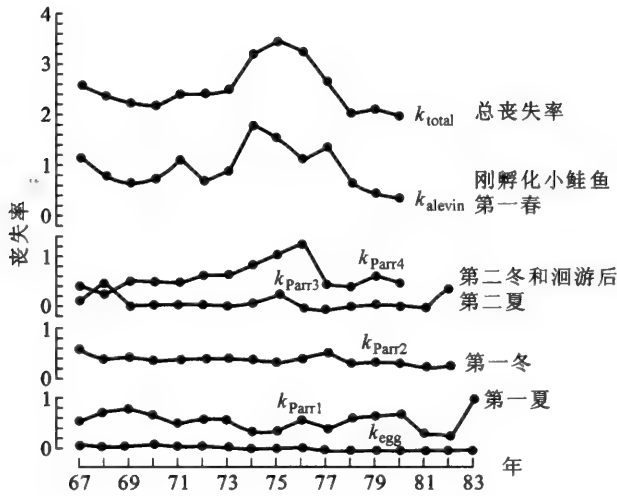


图 4-4 鲑鱼生活周期的  $k$  值  
(仿 Mackenzie 等, 1998)

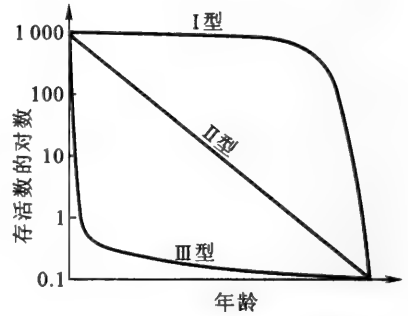


图 4-5 存活曲线的 3 种基本类型, 表示初始大小为 1 000 个体的种群从出生到最大存活年龄存活个体数目的变化 (仿 Krebs, 1985)

I 型: 曲线凸型, 表示幼体存活率高, 而老年个体死亡率高, 在接近生理寿命前只有少数个体死亡, 如大型哺乳动物和人的存活曲线。

II 型: 曲线呈对角线型, 表示在整个生活期中, 有一个较稳定的死亡率, 如一些鸟类中出现的模式。

III 型: 曲线凹型, 表示幼体死亡率很高, 如产卵鱼类、贝类和松树的存活模式。

大多数野生动物种群的存活曲线类型在 II 型和 III 型之间变化, 而大多数植物种群的存活曲线则接近 III 型。

#### 4. 种群增长率 $r$ 和内禀增长率 $r_m$

种群的实际增长率称为自然增长率, 用  $r$  来表示。自然增长率可由出生率和死亡率相减来计算出。世代的净增殖率  $R_0$  虽是很有用的参数, 但由于各种生物的平均世代时间并不相等, 进行种间比较时  $R_0$  的可比性并不强, 而种群增长率  $r$  则显得更有应用价值。 $r$  可按下式计算:  $r = \ln R_0 / T$ 。式中  $T$  表示世代时间 (generation time), 它是指种群中子代从母体出生到子代再产子的平均时间。用生命表资料可估计出世代时间的近似值, 即:  $T = (\sum x l_x m_x) / (\sum l_x m_x)$

在长期观察某种群动态时,  $r$  值的变化是很有用的指标。但是, 为了进行比较, 人们经常在实验室不受限制的条件下观察种群的 **内禀增长率** (innate rate of increase)  $r_m$ 。按 Andrewartha 的定义,  $r_m$  是具有稳定年龄结构的种群, 在食物不受限制、同种其他个体的密度维持在最适水平, 环境中没有天敌, 并在某一特定的温度、湿度、光照和食物等的环境条件组配下, 种群的最大瞬时增长率。因为实验条件并不一定是“最理想的”, 所以由实验测定的  $r_m$  值不会是固定不变的。

从  $r = \ln R_0 / T$  式来看,  $r$  随  $R_0$  增大而变大, 随  $T$  增大而变小。据此式, 控制人口、计



划生育有两条途径:①降低  $R_0$  值,即使世代增殖率降低,这就要限制每对夫妇的子女数;②增大  $T$  值,可以通过推迟首次生殖时间或晚婚来达到。

### 4.2.3 种群的增长模型

数学模型是用来描述现实系统或其性质的一个抽象的、简化的数学结构。人们用数学模型来揭示系统的内在机制和对系统行为进行预测。种群动态模型研究是理论生态学的主要研究内容,对种群生态学做出了重要贡献。在模型研究中,人们最感兴趣的不是特定公式的数学细节,而是模型的结构,哪些因素决定种群的大小?哪些参数决定种群对自然和人为干扰的反应速度等?

#### 4.2.3.1 与密度无关的种群增长模型

一个以内禀增长率增长的种群,其种群数目将以指数方式增加。只有在种群不受资源限制的情况下,这种现象才会发生。尽管种群数量增长很快,但种群增长率不变,不受种群自身密度变化的影响,这类指数生长称为与密度无关的种群增长(density-independent growth)或种群的无限增长。与密度无关的种群增长又可分为两类。如果种群各个世代不相重叠,如许多一年生植物和昆虫,其种群增长是不连续的,称为离散增长,一般用差分方程描述;如果种群的各个世代彼此重叠,如人和多数兽类,其种群增长是连续的,可用微分方程描述。

##### 1. 种群离散增长模型

最简单的种群离散增长模型由下式表示:

$$N_{t+1} = R_0 N_t$$

式中:  $N_t$  表示  $t$  世代种群大小,  $N_{t+1}$  表示  $t+1$  世代种群大小,  $R_0$  为世代净繁殖率。

如果种群以  $R_0$  速率年复一年地增长,即:

$$N_1 = R_0 N_0; N_2 = R_0 N_1 = R_0^2 N_0; N_3 = R_0 N_2 = R_0^3 N_0 \cdots; N_t = N_0 R_0^t$$

将方程式  $N_t = N_0 R_0^t$  两侧取对数,即得:  $\lg N_t = \lg N_0 + t \lg R_0$

这是直线方程  $y = a + bx$  的形式。因此,以  $\lg N_t$  对  $t$  作图,就能得到一条直线,其中  $\lg N_0$  是截距,  $\lg R_0$  是斜率。

$R_0$  是种群离散增长模型中的重要参数,  $R_0 > 1$ , 种群上升;  $R_0 = 1$ , 种群稳定;  $0 < R_0 < 1$ , 种群下降;  $R_0 = 0$ , 雌体没有繁殖,种群在下一代灭亡。

##### 2. 种群连续增长模型

大多数种群的繁殖都要延续一段时间并且有世代重叠,就是说在任何时候,种群中都存在不同年龄的个体。这种情况要以一个连续型种群模型来描述,涉及到微分方程。假定在很短的时间  $dt$  内种群的瞬时出生率为  $b$ , 死亡率为  $d$ , 种群大小为  $N$ , 则种群的每员增长率(per-capita rate of population growth)  $r = b - d$ , 它与密度无关。即:

$$dN/dt = (b - d)N = rN, \text{ 其积分式为: } N_t = N_0 e^{rt}$$

例如,初始种群  $N_0 = 100$ ,  $r$  为 0.5, 则

$$1 \text{ 年后的种群数量为 } 100 e^{0.5} = 165$$

$$2 \text{ 年后为 } 100 e^{1.0} = 272$$

$$3 \text{ 年后为 } 100 e^{1.5} = 448$$

以种群大小  $N_t$  对时间  $t$  作图,得到种群的增长曲线(图 4-6)。显然曲线呈“J”字型,但如以  $\lg N_t$  对  $t$  作图,则变为直线。

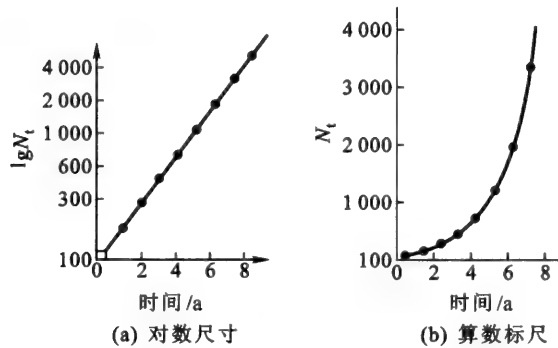


图 4-6 种群增长曲线(仿 Krebs, 1978)

$$N_0 = 100; r = 0.5$$

$r$  是一种瞬时增长率(instantaneous rate of increase),  $r > 0$  种群上升;  $r = 0$ , 种群稳定;  $r < 0$ , 种群下降。

我们可以根据上述指数增长模型来估测非密度制约性种群的数量加倍时间。根据  $N_t = N_0 e^{rt}$ , 当种群数量加倍时,  $N_t = 2N_0$

$$\text{因而: } e^{rt} = 2 \text{ 或 } \ln 2 = rt, t = 0.69315/r$$

#### 4.2.3.2 与密度有关的种群增长模型

因为环境是有限的, 生物本身也是有限的, 所以大多数种群的“J”字型生长都是暂时的, 一般仅发生在早期阶段, 密度很低, 资源丰富的情况下。而随着密度增大, 资源缺乏、代谢产物积累等, 环境压力势必会影响到种群的增长率  $r$ , 使  $r$  降低。图 4-7 所示为用不同方式培养酵母(*Saccharomyces cerevisiae*) 细胞时酵母实验种群的增长曲线。每 3 h 换一次培养基代表种群增长所需营养物资源基本不受限制时的状况, 显然此时的种群增长曲线为呈“J”型的指数增长。随更换培养液的时间延长, 种群增长逐渐受到资源限制, 增长曲线也渐渐由“J”型变为“S”型, 这就是下面我们要介绍的种群在有限环境下的增长曲线。

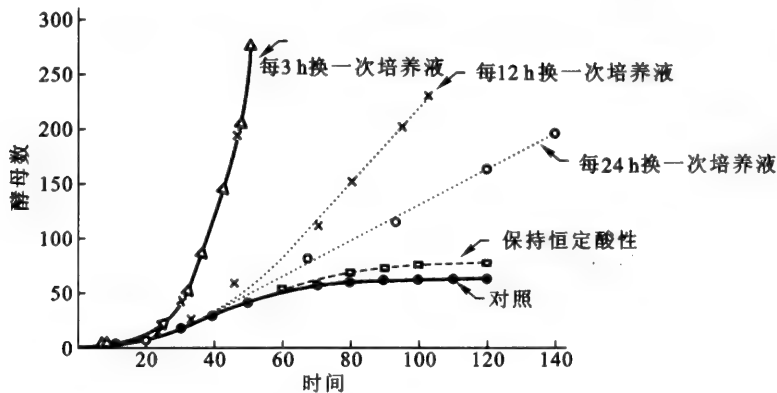


图 4-7 酵母种群的增长曲线(仿 Kormondy, 1996)

受自身密度影响的种群增长称为与密度有关的种群增长(density-dependent growth)或种群的有限增长。种群的有限增长同样分为离散的和连续的两类。下面介绍常见的连续增

长模型。

与密度有关的种群连续增长模型,比与密度无关的种群连续增长模型增加了两点假设:①有一个环境容纳量(carrying capacity)(通常以  $K$  表示),当  $N_t = K$  时,种群为零增长,即  $dN/dt = 0$ ;②增长率随密度上升而降低的变化是按比例的。最简单的是每增加一个个体,就产生  $1/K$  的抑制影响。换句话说,假设某一空间仅能容纳  $K$  个个体,每一个体利用了  $1/K$  的空间,  $N$  个体利用了  $N/K$  空间,而可供种群继续增长的“剩余空间”,就只有  $(1 - N/K)$  了。按此两点假设,密度制约导致  $r$  随着密度增加而降低,这与  $r$  保持不变的非密度制约性的情况相反,种群增长不再是“J”字型,而是“S”型。“S”型曲线有两个特点:①曲线渐近于  $K$  值,即平衡密度;②曲线上升是平滑的(图 4-8)。

产生“S”型曲线的最简单的数学模型可以解释并描述为上述指数增长方程乘上一个密度制约因子  $(1 - N/K)$ ,就得到生态学发展史上著名的逻辑斯谛方程(logistic equation)

$$dN/dt = rN(1 - N/K)$$

其积分式为:  $N_t = K/(1 + e^{-at})$ ,式中参数  $a$  的值取决于  $N_0$ ,是表示曲线对原点的相对位置。

在种群增长早期阶段,种群大小  $N$  很小,  $N/K$  也很小,因此  $1 - N/K$  接近于 1,所以抑制效应可以忽略不计,种群增长实质上为  $rN$ ,呈几何增长。然而,当  $N$  变大时,抑制效应增加,直到当  $N = K$  时,  $(1 - (N/K))$  变成了  $(1 - (K/K))$ ,等于 0,这时种群的增长为零,种群达到了一个稳定的大小不变的平衡状态。

逻辑斯谛曲线常划分为 5 个时期:①开始期,也可称潜伏期,种群个体数很少,密度增长缓慢;②加速期,随个体数增加,密度增长逐渐加快;③转折期,当个体数达到饱和密度一半(即  $K/2$  时),密度增长最快;④减速期,个体数超过  $K/2$  以后,密度增长逐渐变慢;⑤饱和期,种群个体数达到  $K$  值而饱和(图 4-8)。

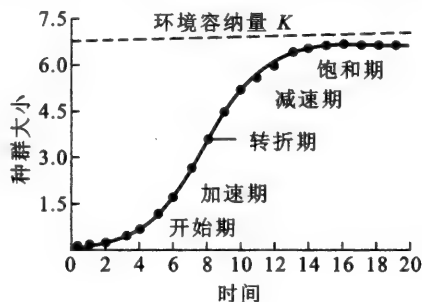


图 4-8 种群增长模型图(仿 Kendeigh, 1974)

图 4-9 所示曲线为绵羊种群(a)和草履虫种群(b)增长的实际例子,曲线基本呈“S”型,且表明当环境发生波动时,种群数量也会发生波动。请注意两种群都稍微超过了种群密度平衡值,这主要是因为密度对  $r$  的作用有一个时滞,在简单的逻辑斯谛方程中,这一点没有加以考虑。

逻辑斯谛方程中的两个参数  $r$  和  $K$ ,均具有重要的生物学意义。 $r$  表示物种的潜在增殖能力,  $K$  是环境容纳量,即物种在特定环境中的平衡密度。但应注意  $K$  同其他生态学特征一样,也是随环境条件(资源量)的改变而改变的。

逻辑斯谛方程的重要意义体现在以下几方面:①是许多两个相互作用种群增长模型的基础;②是渔业、牧业、林业等领域确定最大持续产量的主要模型;③模型中两个参数  $r$  和  $K$ ,已成为生物进化对策理论中的重要概念。

#### 4.2.4 自然种群的数量变动

野外种群不可能长期地、连续地增长。只有在一种生物被引入或占据某些新栖息地后,

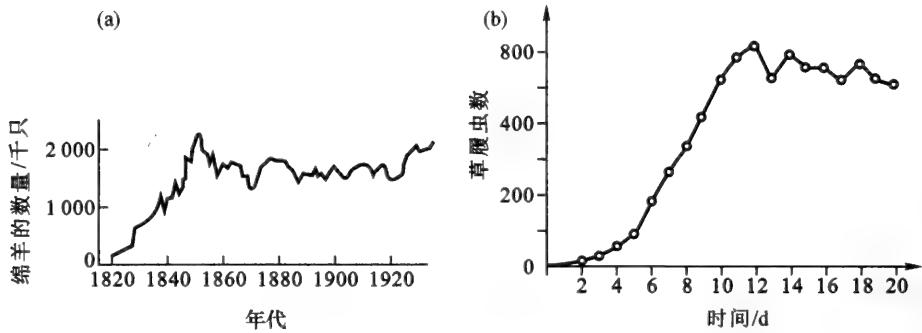


图 4-9 所观察到的实际种群的增长(仿 Mackenzie 等, 1998)

(a) 塔斯马尼亚绵羊; (b) 草履虫

才出现由少数个体开始而装满“空”环境的种群增长。种群经过增长和建立后,既可出现不规则的或规则的(周期性的)波动,也可能较长期地保持相对稳定。许多种类有时会出现骤然的数量猛增,即大发生,随后又是大崩溃。有时种群数量会出现长时期的下降,称为衰落,甚至灭亡。

#### 4.2.4.1 种群增长

自然种群数量变动中,“J”型和“S”型增长均可见到,常常还表现为两类增长型之间的中间过渡型。在图 4-9 中我们已看到绵羊引入澳大利亚塔斯马尼亚岛以后的种群增长曲线,增长初期显出一个“S”型曲线,以后做不规则的波动。总的说来,符合“S”型增长的自然种群不多。图 4-10 表示的是一种生活在玫瑰上的蓟马种群数量的年度和季节变化。在环境较好的年份种群数量迅速增加,直到生长季节结束才停止,表现出“J”型增长,以后密度下降。在环境不好的年份增长曲线则更趋向于“S”型。因此,“J”型增长可以视为是一种不完全的“S”型增长,即环境限制作用是突然发生的,在此之前,种群增长不受限制。

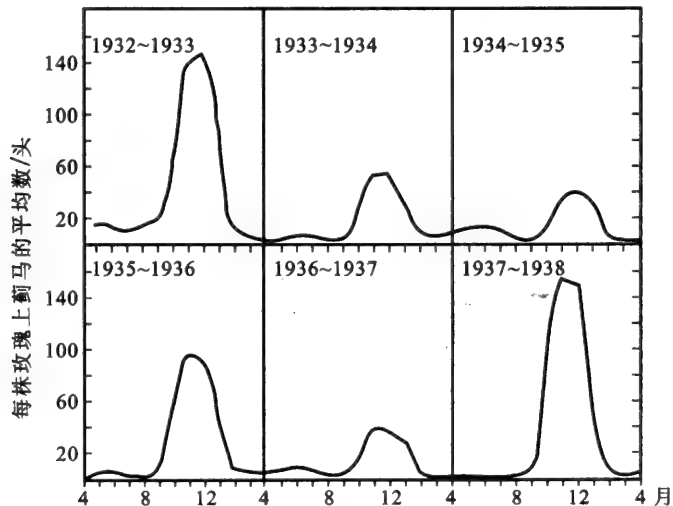


图 4-10 生活在玫瑰上的成体蓟马种群数量的季节变化(引自 Odum, 1971)

## 4.2.4.2 季节消长

对自然种群的数量变动,首先应区别年内(季节消长)和年间变动。一年生草本植物北点地梅种群个体数有明显的季节消长(图4-11)。8年间,籽苗数为500~1000株/m<sup>2</sup>,每年死亡30%~70%,但至少至少有50株以上存活到开花结实,产出次年的种子。各年间成株数变动相当少。

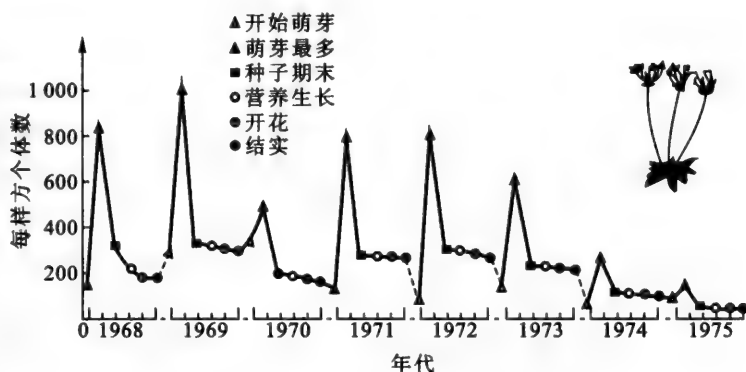


图4-11 北点地梅8年间的种群数量变动(仿 Begon, 1986)

棉花重要害虫棉盲蝽是一年多次繁殖、世代彼此重叠的种类。根据丁岩钦在陕西关中棉区8年的调查结果,其种群各年的季节消长有不同表现,随气候条件而变化,可分为4种类型:(a)中峰型,在干旱年份出现,蕾铃两期受害均较轻;(b)双峰型,在涝年出现,蕾铃两期都受严重危害;(c)前峰型,在先涝后旱年份出现,蕾铃期受害严重;(d)后峰型,在先旱后涝年份出现,铃期危害严重(图4-12)。因此,掌握气象数据是预报棉盲蝽季节消长和防治的关键。

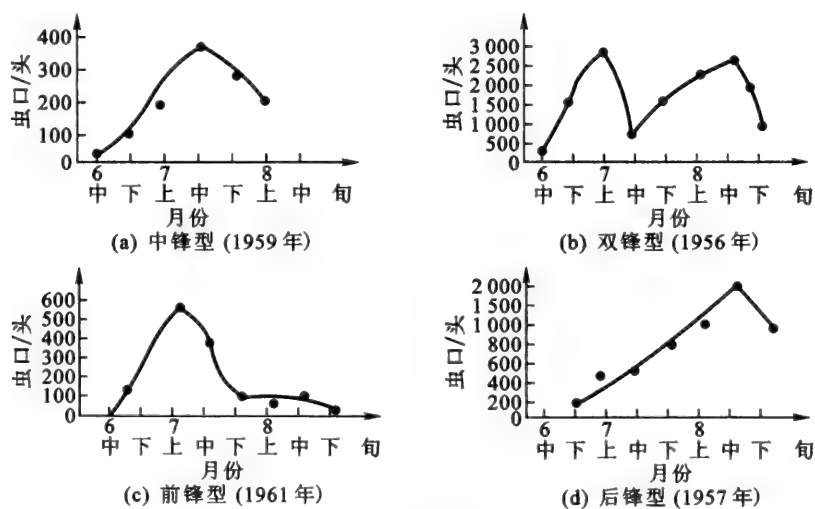


图4-12 陕西关中棉区棉盲蝽种群数量的季节消长(仿丁岩钦,1964)

### 4.2.4.3 种群的波动

大多数真实的种群不会或完全不在平衡密度保持很长时间,而是动态的和不断变化的。因为以下几个原因,种群可能在环境容纳量附近波动:① 环境的随机变化。因为随着环境条件如天气的变化,环境容纳量就会相应的变化。② 时滞或称为延缓的密度制约,在密度变化和密度对出生率和死亡率影响之间导入一个时滞,在理论种群中很容易产生波动。种群可以超过环境容纳量,然后表现出缓慢的减幅振荡直到稳定在平衡密度[图 4-13(a)]。③ 过度补偿性密度制约,即当种群数量和密度上升到一定数量时,存活个体数目将下降。密度制约只有在一定条件下才会稳定。如果没有过度补偿性密度制约,种群将平稳地到达环境容纳量,不会产生振荡。当密度制约变得过度补偿时,减幅振荡和种群周期就会发生[图 4-13(b)]。这些稳定极限环在每个环中间有一个固定的时间间隔,并且振幅不随着时间变化而减弱。如果与高的繁殖率相结合,极端过度补偿会导致混沌波动,没有了固定间隔和固定的振幅[图 4-13(c)]。混沌动态看起来是随机的,但实际上是受确定性因素控制的,因而其发生是可以预测的。混沌系统不同于随机系统——混沌发生在一定的极限内,所以种群在某种程度上是被调节的。但是,混沌的结果是不可预测的。由于起始环境的很小差异,两个系统甚至可能到达非常不同的平衡点。

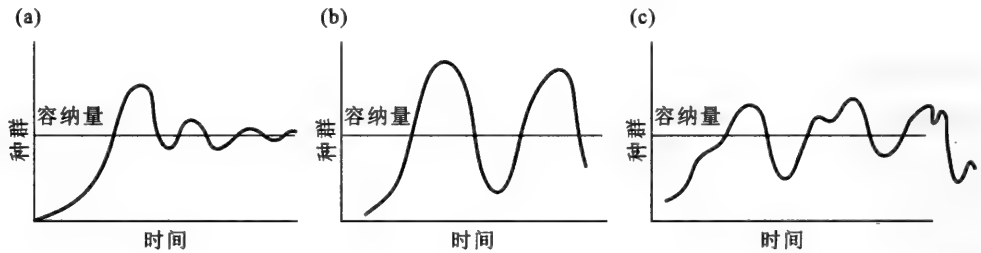


图 4-13 (a) 减幅振荡;(b) 稳定极限周期;(c) 混沌动态(仿 Mackenzie 等, 1998)

#### 1. 不规则波动

环境的随机变化很容易造成种群不可预测的波动。许多实际种群,其数量与好年和坏年相对应,会发生不可预测的数量波动。小型的短寿命生物,比起对环境变化忍耐性更强的大型、长寿命生物,数量更易发生巨大变化。藻类是小型、短寿命的,而且繁殖很快,使它们对环境变化很敏感。图 4-14 所示的藻类种群波动,主要是由于温度变化以及由其带来的营养物获得性的变化而造成的。

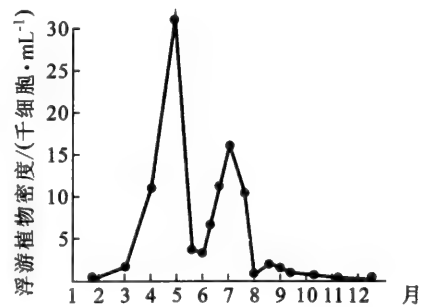


图 4-14 Wisconsin 绿湾中藻类数量随环境的变化(仿 Mackenzie 等, 1998)

马世骏(1985)探讨过大约 1 000 年有关东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)危害和气象资料的关系,明确了东亚飞蝗在我国的大发生没有周期性现象,同时还指出干旱是大发生的原因。1913~1961 年东亚飞蝗动态曲线(图 4-15)是各年发生级数变化序列图。在对

东亚飞蝗生态学深入研究的基础上,我国飞蝗防治工作取得了重大成就,基本控制了蝗灾。

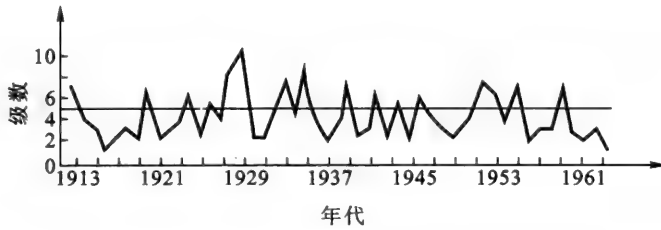


图 4-15 1913~1961 年东亚飞蝗洪泽湖蝗区的种群动态曲线  
(马世骏、丁岩钦, 1965)

## 2. 周期性波动

在一些情况下,捕食或食草作用导致的延缓的密度制约会造成种群的周期性波动。灰线小卷蛾(larch bud moth)生活在瑞士森林中。在春天,随着落叶松的生长,灰线小卷蛾的幼虫同时出现。幼虫的吞食对松树的生理有一定的影响,减小松针大小,致使来年幼虫食物的质量下降(图 4-16)。高密度幼虫使松树来年质量变差,因此导致灰线小卷蛾种群下降。低的幼虫数量使松树得到恢复,反过来随着食物质量提高,幼虫数量又有所增加。

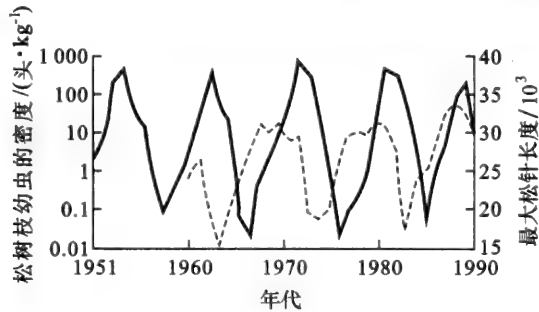


图 4-16 灰线小卷蛾响应松树质量(松针长度)的周期  
(仿 Mackenzie 等, 1998)

图中实线表示松针长度,虚线表示灰线小卷蛾幼虫密度

另一个有关捕食者和被捕食者周期的典型例子是加拿大猞猁(*Lynx canadensis*)与美洲兔(*Lepus americanus*)的周期(图 4-17)。在这个例子中,高数量的猞猁使美洲兔种群数量受到抑制,这在以后几年,反过来又使猞猁数量减少,美洲兔数量再次上升,形成了一个大约 10 年的周期。然而,与灰线小卷蛾一样,美洲兔所吃的植物也影响这个周期。当美洲兔数量增加时,植物叶组织的质量变差,这就会降低美洲兔的生殖潜力。因此美洲兔-猞猁种群的周期最好认为是 3 个组分相互作用的结果:植物、兔和猞猁。

### 4.2.4.4 种群的爆发

具不规则或周期性波动的生物都可能出现种群的爆发。最著名的爆发见于害虫和害鼠,如蝗灾。随着水体污染和富营养化程度的加深,近几年我国海域经常发生赤潮。赤潮是水中一些浮游生物(如腰鞭毛藻、裸甲藻等)爆发性增殖引起水色异常的现象,赤潮发生后常

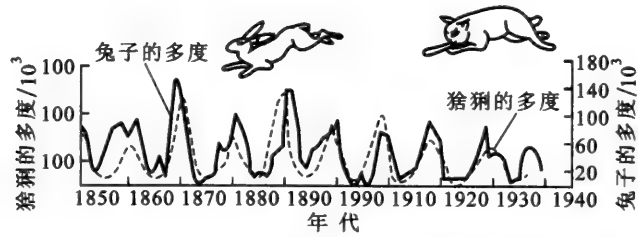


图 4-17 20 世纪 90 年间捕食者(加拿大猞猁)与猎物(美洲兔)数量周期(引自 Bush, 1997)

造成大量水生生物死亡。

#### 4.2.4.5 种群平衡

种群较长期地维持在几乎同一水平上,称为种群平衡。大型有蹄类、食肉动物等多数一年只产一仔,寿命长,种群数量一般是很稳定的。另外,一些蜻蜓成虫和具良好种内调节机制的社会性昆虫(如红蚁、黄墩蚁),其数量也是十分稳定的。

#### 4.2.4.6 种群的衰落和灭亡

当种群长久处于不利条件下(人类过捕或栖息地被破坏),其数量会出现持久性下降,即种群衰落,甚至灭亡。个体大、出生率低、生长慢、成熟晚的生物,最易出现这种情况。图 4-18 表示的就是鲸种群由于人类的极端捕捞而下降的现象。

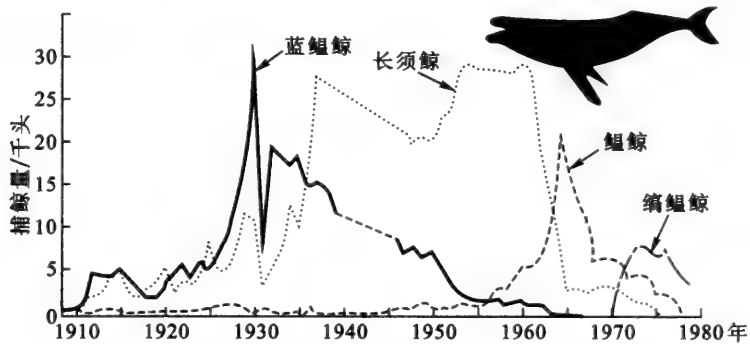


图 4-18 南半球鲸渔获量的变化(仿 Mackenzie 等, 1998)

种群衰落和灭亡的速度在近代大大加快了,究其原因,不仅是人类的过度捕杀,更严重的是野生动物的栖息地被破坏,剥夺了物种生存的条件。种群的持续生存,不仅需要有良好的栖息环境,而且要有足够的数量达到最低种群密度。因为过低的数量会因近亲繁殖而使种群的生育力和生活力衰退。保护生物学研究的一个热点问题,就是进行下降种群的生存力分析,判断**最小可存活种群**(minimum viable population),即种群以一定概率存活一定时间的最小种群的大小。



#### 4.2.4.7 生态入侵

由于人类有意识或无意识地把某种生物带入适宜其栖息和繁衍的地区,该生物种群不断扩大,分布区逐步稳定地扩展,这种过程称为**生态入侵**(ecological invasion)。如紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)原产墨西哥,解放前由缅甸、越南进入我国云南现已蔓延到北纬 $25^{\circ}33'$ 地区,并向东扩展到广西、贵州境内。它常连接成片,发展成单种优势群落,侵入农田,危害牲畜,影响林木生长,成为当地“害草”。

### 4.3 种群调节

种群的数量变动,是互相矛盾的两组过程,出生和死亡、迁入和迁出相互作用的综合结果。因此,所有影响上述4个因素的因子都会影响种群的数量变动,决定种群数量变动过程的是各种因子的综合作用。为了解释种群数量变动的机制,生态学家提出了许多不同的学说。

#### 4.3.1 外源性种群调节理论

外源性种群调节理论强调外因,认为种群数量变动主要是外部因素的作用。该理论又分为非密度制约的气候学派和密度制约的生物学派。由于这两大学派所强调的种群调节的观点不同,对各种野外证据的看法也有差异,导致了20世纪50年代的种群调节大论战。

##### 4.3.1.1 非密度制约的气候学派

最早提出气候是决定昆虫种群密度的是以色列的Bodenheimer(1928)。他认为天气条件通过影响昆虫的发育和存活来决定种群密度,证明昆虫早期死亡率的85%~90%是由于气候条件不良而引起的。气候学派多以昆虫为研究对象,认为生物种群主要是受对种群增长有利的气候的短暂所限制。因此,种群从来就没有足够的时间增殖到环境容纳量所允许的数量水平,不会产生食物竞争。

##### 4.3.1.2 密度制约的生物学派

作为对立面,生物学派主张捕食、寄生和竞争等生物过程对种群调节起决定作用。澳大利亚生物学家Nicholson是生物学派的代表。他虽然承认非密度制约因子对种群动态有作用,但认为这些因子仅仅是破坏性的,而不是调节性的。假设一个昆虫种群每世代增加100倍,而气候变化消灭了98%,那么该种群仍然要每世代增加一倍。但如果存在一种昆虫的寄生虫,其作用随昆虫密度的变化而消灭了另外的1%,这样种群数量便得以调节并能保持稳定。在这种情况下,寄生造成的死亡率虽小却是种群数量的调节因子。

Smith支持Nicholson的观点,认为种群是围绕一个“特征密度”而变化的,而特征密度本身也在变化。他将种群与海洋相比,海平面有一个普遍的高度,但是连续不断因潮汐和波浪而变化。Smith实际上强调了平衡密度的思想。

生物学派中还有些学者强调食物因素对种群调节的作用。Lack(1954)通过对鸟类种群动态的分析,认为种群调节的原因可能有3个:食物的短缺,捕食和疾病,而其中食物是决定性的。Pitelka(1964)与Schultz(1964)提出了**营养物恢复学说**(nutrient recovery hypothesis)(图4-19)。他们发现在阿拉斯加荒漠上,旅鼠(*Lemmus trimucronatus*)的周期性数量变动是植食动物与植被间交互作用所导致的。在旅鼠数量很高的年份,食物资源被大量消耗,

植被量减少,食物的质和量下降,幼鼠因营养条件恶化而大量死亡,种群数量下降。植被受其营养因素的恢复及土壤可利用性所调节,植被的质和量逐步恢复,旅鼠种群数量再度回升,周期大约3~4年。种群的调节取决于食物的量,也取决于食物的质。

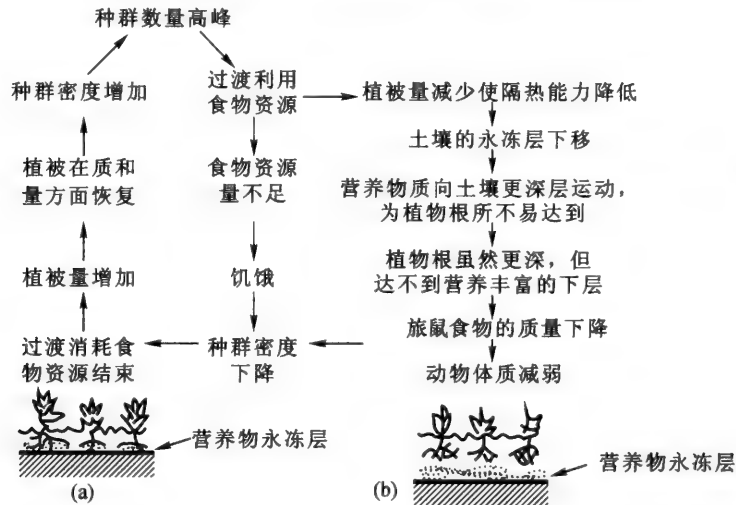


图 4-19 营养物质恢复学说图解(仿 Price, 1975)

也有学者对气候学派和生物学派的激烈论战提出折中的观点。如 A. Milne 既承认密度制约因子对种群调节的决定作用,也承认非密度制约因子具有决定作用。他把种群数量动态分成 3 个区,即极高数量、普通数量和极低数量。在对物种有利的典型环境中,种群数量最高,密度制约因子决定种群的数量;在环境条件极为恶劣的条件下,非密度制约因子左右种群数量变动。折中观点认为气候学派和生物学派的争论反映了他们工作地区环境条件的不同。

### 4.3.2 内源性自动调节理论

主张内源性自动调节的学者将研究焦点放在动物种群内部,强调种内成员的异质性,特别是各个体之间的相互关系在行为、生理和遗传特性上的反映。他们认为种群自身的密度变化影响本种群的出生率、死亡率、生长、成熟、迁移等种群参数,种群调节是各物种所具有的适应性特征,这种特征对种内成员整体来说,经受自然选择,能带来进化上的利益。自动调节学派按其强调点不同又可分为行为调节学说、内分泌调节学说和遗传调节学说。

#### 4.3.2.1 行为调节——温-爱德华(Wyune-Edwards)学说

温-爱德华注意到了动物的社群行为型的复杂情况及其进化系列,认为社群行为是一种调节种群密度的机制。社群等级、领域性等行为可能是一种传递有关种群数量的信息,特别是关于资源与种群数量关系的信息。通过这两种社群行为可把动物消耗于竞争食物、空间和繁殖权利的能量减到最少,使食物供应和繁殖场所等在种群内得到合理分配,并限制了环境中动物的数量,使资源不至于消耗殆尽。当种群密度超过一定限度时,领域的占领者要产生抵抗,不让新个体进来,种群中就会产生一部分“游荡者”或“剩余部分”,它们不能繁殖,

由于缺乏保护条件也最易受捕食者、疾病、不良天气条件所侵害,死亡率较高。种内这样划分社群等级(具领域部分和剩余部分),限制了种群的增长,并且这种作用是密度制约的,即随着种群密度本身而改变其调节作用的强弱。

#### 4.3.2.2 内分泌调节——克里斯琴(Christian)学说

内分泌调节学说是由克里斯琴在1950年提出的,用来解释某些哺乳动物的周期性数量变动。克里斯琴在某些啮齿类大发生后数量激烈下降时期,研究了许多鼠尸。结果没有发现大规模流行的病原体,却发现下列共有的特征:低血糖、肝脏萎缩、脂肪沉积、肾上腺肥大、淋巴组织退化等,与动物适应性综合征的衰竭期一致。据此他认为,当种群数量上升时,种内个体经受的社群压力增加,加强了对中枢神经系统的刺激,影响了脑垂体和肾上腺的功能,使促生殖激素分泌减少和促肾上腺皮质激素增加。生长激素的减少使生长和代谢发生障碍,有的个体可能因低血糖休克而直接死亡,多数可能对抵抗疾病和外界不利环境的能力降低,这些都使种群的死亡率增加。另外,肾上腺皮质的增生和皮质素分泌的增进,同样会使机体抵抗力减弱,同时相应性激素分泌减少,生殖受到抑制,出生率降低,子宫内胚胎死亡率增加,育幼情况不佳,幼体抵抗力降低。这样,种群增长由于这些生理反馈机制而得到停止或抑制,这样又使社群压力降低。这就是种群内分泌调节的主要机制。该学说主要适用于兽类,对其他动物类群是否适用尚不清楚。

#### 4.3.2.3 遗传调节——奇蒂(Chitty)学说

英国遗传学家Ford(1931)第一个提出在种群调节中遗传性变化的重要意义。他认为,当种群密度增加,死亡率降低时,自然选择压力比较松弛,结果种群内变异性增加,许多遗传型较差的个体存活下来。当条件回到正常的时候,这些低质个体由于自然选择压力增加而被淘汰,于是降低了种群内部的变异性。因此福特认为,种群数量的增加,通过自然选择压力和遗传组成的改变,必然为种群数量的减少铺平了道路。

奇蒂提出了种群遗传调节学说。他认为种群中具有遗传多型是遗传调节学说的基础。假定最简单的遗传两型现象,有一型具有较低的进攻性行为,繁殖力较高,更适于低密度;另一型进攻性行为高,繁殖力较低,可能有外迁倾向,更适于高密度。当种群数量较低并处于上升期时,自然选择有利于低密度型,种群繁殖力增高,个体间比较能相互容忍,这些特点促使种群数量的上升。但是,当种群数量上升到很高的时候,自然选择转而有利于高密度型,个体间进攻性加强,死亡率增加,繁殖率下降,有些个体可能外迁,从而使种群密度降低。显然,在遗传调节学说中也吸收了有关行为、扩散等因素在种群调节中的作用的一些理论。

## 4.4 集合种群动态

在生态学历史上,总会或多或少地提及种群与群落的空间结构,但过去人们对“空间”在构成生态模式和塑造生态过程中所起的作用却认识不足。随着生态学的发展和自然生境片段化的加剧,人们意识到生境的丧失和破碎意味着空间结构必然在某种程度上影响越来越多的物种的种群动态。近几年集合种群(也有人译做异质种群或复合种群)的概念正逐渐引起人们的注意和重视。集合种群指的是高域种群通过某种程度的个体迁移而连接在一起的区域种群。该概念已广泛应用于景观生态学、理论生态学和保护生物学等领域,而且集合种

群理论及其观点与模型正在害虫防治、动物保护等实践领域发挥着越来越大的作用。

#### 4.4.1 概念和术语

**集合种群**(metapopulation)所描述的是生境斑块中**局域种群**(local population)的集合,这些局域种群在空间上存在隔离,彼此间通过个体扩散而相互联系。因此,也有人将集合种群称为一个种群的种群(a population of populations)(Hanski, 1991),即集合种群是种群的概念在一个更高层次上的抽象和概括。图4-20表示的是一个集合种群的模式图。分布在相互隔离的斑块上的小种群为局域种群。局域种群的数量可能由于出生、死亡、迁入、迁出等原因变动很大,也可能灭绝。在一个区域内所有的局域种群构成一个集合种群。在这个集合种群内部各局域种群通过相互的迁移彼此联系。因此,尽管各局域种群数量变动很大,甚至灭亡,但从集合种群整体上来看,种群数量可能比较稳定。因为来自其他局域种群的新个体可能会迁入灭亡种群

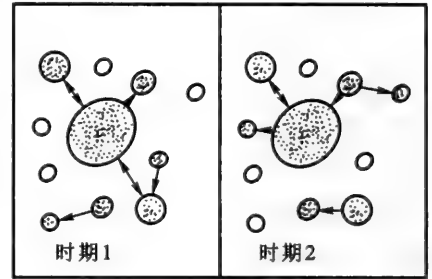


图4-20 集合种群及其动态模式图

(仿 Krebs, 2000)

圆圈代表生境斑块;点儿代表生物个体。箭头表示个体在斑块间的迁移。随着时间推移,集合种群整体的数量的变化小于各局域的数量变化

所占据的斑块。注意集合种群指的是生境斑块中的局域种群的集合,而不是生境斑块的集合。**局域种群**指的是同一个种的,并且以很高的概率相互作用的个体的集合。**斑块**(patch)指的是局域种群所占据的空间区域。Hanski (1991)将生态学上的“空间”划分了3个空间尺度,即局域尺度(local scale)、集合种群尺度(metapopulation scale)和地理尺度(geographical scale)(表4-3)。

表4-3 生态学研究的3个空间尺度

|        |                             |
|--------|-----------------------------|
| 局域尺度   | 个体在这一尺度内完成取食和繁殖等活动          |
| 集合种群尺度 | 在该尺度内,扩散个体在不同的局域种群之间迁移      |
| 地理尺度   | 一个物种所占据的整个地理区域,一般个体不会扩散出该区域 |

因为一般情形下这些尺度并不是离散而是连续的,所以局域种群的边界也是需考虑的一个问题。如果整个生境是由离散的生境斑块所构成,那么局域种群的边界自然是清晰的。如果局域种群是被人为隔开的,而不是由生境斑块的边界所确定的,则很少能观察到一个真正的集合种群动态所应该具备的特征。

Hanski(2000)建议一个典型的集合种群,应满足下列4个标准:① 适宜的生境以离散的斑块形式存在;这些斑块可被**局域繁殖种群**(local breeding population)占据。② 即使是最大的局域种群也有灭绝风险存在。③ 生境斑块不可过于隔离而阻碍了重新侵占的发生。④ 各个局域种群的动态不能完全同步。如果局域种群的动态完全同步,那么集合种群不会比灭绝风险最小的局域种群续存更长时间。要判断一组局域种群是否为一个集合种群,我们必须要知道这些局域种群中的一些种群会在生态时间内灭绝,并且某一局域种群灭绝后

会有一些个体从临近种群中迁移过来而重新占领该斑块。

集合种群的概念是由 Levins 首先提出的,他强调一个集合种群随着时间变化所表现出来的行为。如同在经典种群生态学中将种群定义为一个一定时间内具有相互作用的同种个体的集合一样,一个集合种群可被看做是一个在一定时间内具有相互作用的局域种群的集合。在这里所谓一定时间是指因为每一局域种群都有可能随机灭绝,所以特定局域种群之间的相互作用或联系在时间上总是有限的。集合种群动态特征表现为局域种群的连续周转、局域绝灭和再侵占。周转(turnover)指的是局域种群的灭绝以及从现存局域种群中扩散出的个体在尚未被占据的生境斑块内建立起新的局域种群的过程。一个集合种群在任意时刻的大小是以在这一时刻已被占据的生境斑块的比例或者是数量来测度的。因此集合种群动态是指被占据生境斑块的比例随时间变化的过程。

### 单种集合种群动态的 Levins 模型

很多生态学家在 1969 年以前已经观察到了局部种群的灭绝和空的生境斑块被重新占据的问题。但 Levins(1969, 1971)从一个全新的角度研究了这一问题,为集合种群研究的发展奠定了基础。他首先区别了单种种群动态与一个局域种群集合的动态之间的不同,引入了一个变量  $p(t)$  来描述一个由许多局域种群所构成的集合,即一个集合种群的状态。Levins 将  $p(t)$  定义为时间  $t$  时已经被一个种所占的生境斑块的数量与总的生境斑块的数量之比。如果以  $H$  表示总的生境斑块的数量,  $h(t)$  表示  $t$  时刻已被占据的生境斑块的数量,则  $p(t) = h(t)/H$ 。在集合种群理论中,  $p(t)$  被称为是一个集合种群在  $t$  时刻的大小。

决定一个集合种群动态的两个最基本的过程是局域种群的灭绝和新的局域种群的建立。Levins 将与一个集合种群动态有关的个体和种群过程都浓缩在两个关键参数  $e$  和  $m$  之中。 $e$  是局域种群的灭绝率(rate of extinction),而  $m$  是一个与扩散个体侵入空的生境斑块有关的参数。作为一种最简单的情形,Levins 假定:①物种生存的生境斑块在生态学上是完全相同的;②占据这些生境斑块的局域种群的状态被定义为 0(灭绝)或  $K$ (生境斑块的环境容量),即当一个生境斑块被一个局域种群所占据时,该局域种群的大小就被定义为  $K$ ,而生境斑块内的局域种群已经灭绝时,对应于该生境斑块的局域种群大小就抽象地定义为 0;③局域种群的动态是被忽略的;④认为个体在不同生境斑块之间的迁移过程是完全相同的;⑤新的局域种群的建立速率不仅与集合种群的大小  $p(t)$  成正比,而且也与尚未被占据的生境斑块的比例  $1 - p(t)$  成正比;⑥为了忽略样本随机性对集合种群动态的影响,假定生境斑块的数量是充分大的。依据这 6 条基本假定,一个集合种群大小的动态可表示为:

$$dp/dt = mp(1-p) - ep$$

这就是著名的 Levins 模型。其中  $m$ 、 $e$  分别为侵占和灭绝参数。 $p' = 0$  对应着种群的灭绝状态。当种群处于平衡状态即  $dp/dt = 0$  时,  $p' = 1 - e/m$ 。

显然,如果  $m < e$ ,则集合种群最终会走向灭绝。而如果  $e < m$ ,则种群会续存。表明当局域种群的灭绝率小于某一临界值时,集合种群会持续地存在下去。

可将 Levins 模型改写成另一个完全等价的形式即:

$$dp/dt = (m - e)p(1 - p/(1 - e/m))$$

显然 Levins 模型与经典种群动态中描述的逻辑斯谛模型非常相似。上式中差值  $(m - e)$  可以被认为是一个集合种群的内在增长率,而  $(1 - e/m)$  则可以被看做是与逻辑斯谛模型中“环境容量”等价的值。

Levins 的单种集合种群模型在种群生态学中不仅是一个有价值的新模型,而且也是为在这一领域内进行更进一步的定性和定量研究所奠定的最重要的基础。

#### 4.4.2 集合种群理论的意义与应用

集合种群理论模型的重要应用是做出预测,而其中的一些预测对景观管理和自然保护有很大的潜在使用价值。如 Levins 建立集合种群模型的动因之一是解决大范围的害虫防治问题。他对该问题的研究所得的最重要的结果之一,是种群的多度(在这里以  $p$  值的大小作为测度)将随着局域种群灭绝率的瞬间变异度的增加而减小。根据这一结果,Levins 建议一种害虫的防治措施应当在充分大的范围内同步使用。可惜人们对集合种群这一非常重要的性质忽视了 20 多年。近些年人们才发现 Levin 的观点对保护生物学理论的发展和應用有非常重要的意义。

图 4-21 是 Hanski(1994, 1995)在对芬兰 Aland Archipelago 岛上的庆网蛱蝶集合种群进行研究时发现的結果:小斑块面积倾向于支持小的局域种群,这些小局域种群有较高的局域灭绝风险。隔离程度大的斑块比隔离程度小的生境斑块再被侵占的概率低。因此可预测,在某一给定时刻,生境斑块被占领的概率随斑块面积的减小和现存局域种群隔离程度的增加而下降。在生存于破碎景观中的物种身上,经常可见到上述效应。从而可给景观管理提供许多启示。

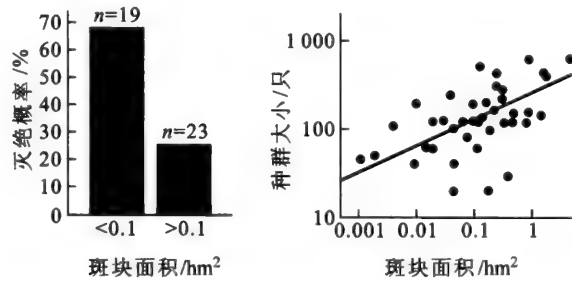


图 4-21 芬兰 Aland Archipelago 岛上的庆网蛱蝶集合种群 3 年来灭绝概率与斑块面积的关系(仿 Krebs, 2001)  
小斑块上的局域种群更容易灭绝,而且小斑块上的局域种群更小

随着人类和其他生物赖以生存的环境的破碎化程度越来越高,集合种群的观点越来越受到保护生物学家们的关注。集合种群理论在保护生物学中将主要涉及到环境破碎化的种群动态和遗传进化的结局,以及自然保护区的设计原理。许多以前是连续分布的种由于生境破碎化而转变为集合种群。研究这样的种的种群动态是为了提出一些适当的管理方法以保证其不会灭绝。一般说来,一个在刚刚破碎化的栖息地中生存的种通常还不具备一个集合种群的功能,因为这时个体也许只有很弱的迁移能力,因而这样的种很容易灭绝。Brawn(1971)对山顶小哺乳类的研究表明,对于总的绝灭过程来说,绝大多数的种是在缓慢地下降。对于这种情况,有效的管理可以提供人工迁移以防止种的灭绝。在这里集合种群模型的作用是非常明显的。

长期以来,关于 SLOSS 的争论,即保护计划是应该建立一个大的保护区还是建立几个相互联系的小保护区的争论,其关键就是一个集合种群的问题。但是当保护的目的的不仅仅是为了一个或几个种,而是在整体上考虑物种多样性的保护时,则必须要考虑集合群落的问题。有关这方面的研究已有相当的进展(蒋志刚等, 2000)。

## 小结

种群是一定区域内同种生物个体的集合。种群间的边界可以是任意的。对于单体生物种群,其种群大小就是一定区域内个体的数量。对于构件生物,无性系分株或枝条(构件)的数目比不同个体的数量更有意义代表多度。种群的重要群体特征包括密度;初级种群参数,包括出生率、死亡率、迁入和迁出率;次级种群参数,包括性比、年龄分布和种群增长率等。种群的内分布型大致可分为随机型、均匀型和成群型3类。生命表是描述种群死亡过程的一种有用的图表模式,从生命表可获得存活曲线、死亡率曲线和生命期望的信息,存活曲线有3种基本类型。由综合生命表还可计算种群增长率  $r = \ln R_0 / T$ 。

与密度无关的种群增长模型可分为离散型与连续型两种。离散型的种群增长模型为  $N_t = N_0 R_0^t$ ,连续型种群的指数增长模型为  $dN/dt = rN$ ,增长曲线呈“J”型。

逻辑斯谛方程描述的是一个在有限资源空间中的简单种群的增长,其模型式为:  $dN/dt = rN(1 - N/K)$ 。该方程预测种群的增长随时间变化呈现出“S”型,如在真实种群中通常所观察到的那样。逻辑斯谛方程及其两个参数  $r$  和  $K$  都具有非常重要的意义。

由于周围环境的变化或生物因子的影响,大多数实际种群是动态地不断地发生变化的。自然种群数量变动中“J”型和“S”型增长均可见到。自然种群数量变动可表现为季节消长、波动、平衡、爆发和衰落与灭亡。由人类导致的生物种在一新的适宜生境中迅速扩展的现象叫生态入侵。

有关种群数量变动的调节因子,生态学家提出了许多不同的学说。基本可分为外源性种群调节理论与内源性种群调节理论两大类。前者又有非密度制约的气候学派与密度制约的生物学派之分。后者有行为调节、内分泌调节和遗传调节三种学说。

集合种群所描述的是斑块生境中局域种群的集合,这些局域种群在空间上存在隔离,彼此间通过个体扩散而相互联系。随着环境的破碎化程度越来越高,集合种群理论在景观管理和自然保护中都有重要的应用价值。

## 思考题

1. 什么是种群? 有哪些重要的群体特征?
2. 试说明我国计划生育政策的种群生态学基础。
3. 设在 0.5 mL 培养液中放 5 个草履虫,每天计数培养液中种群数量,其后 4 天的结果为 20、137、319、369,请用逻辑斯谛曲线拟合,并求出种群增长方程。
4. 1992 年中国人口大约为 12 亿,出生率为 22%,死亡率 7%,其每年的增长率为多少? 该增长率增长,种群的加倍时间是何时?
5. 有关种群调节理论有哪些学派? 各学派所强调的种群调节机制是什么?
6. 什么是集合种群? 集合种群与我们通常所说的种群有何区别?

## 推荐阅读文献

1. 刘建康. 高级水生生物学. 北京:科学出版社,1999
2. 张大勇. 理论生态学研究. 北京:高等教育出版社,施普林格出版社,2000
3. 蒋志刚,马克平,韩兴国. 保护生物学. 杭州:浙江科学技术出版社,2000
4. 孙儒泳. 动物生态学原理. 第3版. 北京:北京师范大学出版社,2001
5. Kormondy E J. Concepts of Ecology. 4 ed. Prentice Hall, 1996
6. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. Instant Notes in Ecology. BIOS Scientific Publishers, 1998



# 5

## 生物种及其变异与进化

---

种群的遗传结构、进化机制和物种形成的研究是紧密结合种群遗传学的,是当前种群生态学研究的另一主要方面。种内个体的基因型及表现型的构成,反映了种群的质的特征,并与其数量动态密切相关。如果种群内个体多数带有有利基因,生理上适应环境能力较强,则个体存活能力较高,产生后代较多,种群数量易于上升。而种群数量的上升会改变选择压力,导致种群基因型和表现型频率的变化。所以种群的数量与质量变化是种群动态过程的两个方面,两者相辅相成,互为补充。

种群内个体可相互交配,共有一个基因库。其基因按一定规律,从上一代传递给下一代。种群内每一个体的基因组合称为**基因型**(genotype)。遗传基因的表达与环境共同作用决定个体的**表现型**(phenotype)(直接观察所感受到的生物的结构和功能)。在世代传递过程中,亲代并不能把每一个体的基因型传递给子代,传给子代的只是不同频率的基因。基因频率会受到突变、选择、漂变、迁移等因素的影响而发生变化。物种的进化过程,即表现为基因频率从一个世代到另一个世代的连续变化过程。新物种形成是进化过程中的决定性阶段。种群是遗传单位,也是进化单位。

### 5.1 生物种的概念

有生命的自然界万物以**物种**(species)的形式存在,我们对生物多样性的认识就是从认识物种开始的。物种的概念在生命科学发展的各个时期都有争论,目前尚无统一的概念。

传统的生物学家如林奈认识到自然界种的真实存在,并且以形态标准和繁殖标准来识别种。林奈认为,物种是由形态相似的个体组成,同种个体可自由交配,并能产生可育的后代,异种杂交则不育。但林奈种的概念与现代生物学种的概念有一个根本区别,即其认为物种是不变的、独立的,种间没有亲缘关系。传统的分类学家多以形态特征的相似作为区分物种的依据。

达尔文打破了物种不变的观点,认为一个物种可变为另一物种,种间存在不同程度的亲缘关系。但他过分强调个体差异和种间的连续性,把物种看做人为的分类单位,认为物种是

为了方便起见任意地用来表示一群亲缘关系密切的个体的。

近代物种概念认为生物种是由一些具有一定的形态和遗传相似性的种群构成的,属于一个种的种群之间,以及同种所有的个体成员之间的形态与遗传的相似性大于它们与其他物种成员的相似性。该概念把种内个体间的差异性看做是真实的存在,而种内个体的共性是统计学的抽象,但其同时又承认种与种之间差异的真实性。

因为绝大多数物种在表型上易于识别和区分,现代生物分类学家在只对现在存活的生物进行分门别类,而不考虑物种在时间上的延续和进化时间时,仍将形态特征作为识别物种的主要依据。使用该方法区别物种的标准往往有人为决定的倾向。如聚类分析可得到一系列不同等级的聚类群,可究竟把种的界限划在哪个等级上,则只能人为决定。另外有些姊妹种形态非常相似,但它们之间不能杂交产生可育后代。如热带蜗牛(*Partula* sp.)有两种类型,这两种类型除壳螺旋的方向不同外其余都相同。壳卷方向相对的蜗牛不能交配。目前普遍接受的关于物种的标准,是 Mayr(1982)提出的生物学种的概念:“物种是由许多群体组成的生殖单元(与其他单元生殖上隔离),它在自然界中占有一定的生境位置。”这里所说的不同物种间存在生殖隔离,是指在自然状况下而言的。如许多鱼类和植物在饲养或栽培时都能杂交,并产生能育的后代,但在自然界里却不能交换基因。

生物学概念的物种与分类学阶元的物种有时不同。尽管生殖隔离是种间不连续性的根本原因,因而也是区分物种的可靠标准,但在分类实践中很难应用。另外,生殖隔离的标准不能应用于无性生殖的生物。如果我们分类的对象不仅是现代生存的生物,也包括地质历史上生存过的生物,因为物种是随着时间而进化而改变的,所以必须涉及时间尺度,因而古生物学家也需要不同于生物学的物种概念。

综上所述,尽管给物种下一个在理论上讲有道理、实际应用上又方便的定义很困难,但可以肯定生物种有以下一些特点:

生物种不是按任意给定的特征划分的逻辑的类,而是由内聚因素(生殖、遗传、生态、行为、相互识别系统等)联系起来的个体的集合。物种是自然界真实的存在,不同于种上的分类范畴如科、目、纲等,后者是人为根据某些内在特征划分的。

物种是一个可随时间进化改变的个体集合。同种个体共有遗传基因库,并与其他物种生殖隔离,使种群保持相对稳定的基因库,抵消了有性生殖带来的遗传不稳定性。物种是进化的单位。生殖隔离和进化是导致物种之间表型分异的原因。而物种的分异是生物对环境异质性的应答,使不同物种适应不同的局部环境。

物种是生态系统中的功能单位。不同物种因其不同的适应特征而在生态系统中占有不同的生态位。因此,物种是维持生态系统能流、物流和信息流的关键。

## 5.2 物种的遗传变异与选择

### 5.2.1 基因、基因库和基因频率

生物体的遗传信息由 DNA 组成的染色体所携带。在二倍体(diploid)生物中,染色体来自配对方。这些同源(homologous)染色体的一条来自母亲,一条来自父亲。每一条染色体上都带有叫做基因(gene)的遗传单位,基因是带有可产生特定蛋白的遗传密码的 DNA 片

段。基因是成对结构,由两个**等位基因**(allele)构成,每一等位基因来自一条同源染色体。这些等位基因可以相同或不同。等位基因在染色体上占据的位置叫做**座位**(locus, loci 是复数)。二倍体生物个体在每个座位上有两个等位基因(相同或不同)。在一个座位上有两个相等等位基因的个体叫做在该座位是**纯合的**(homozygous),如果等位基因是不同的就称个体是**杂合的**(heterozygous)。如果个体是杂合的,其表现型可能处于两种纯合子的中间状况。在这种情况下两个等位基因都得到表达,称做**共显性的**(codominant)。通常只有一个等位基因在表现型中得到表达,在这种情况下表达的等位基因对另一基因是**显性的**(dominant)。个体所携带的非显性或**隐性**(recessive)基因不影响表现型。当然,该基因可被传给后代,而且如没有与另一显性基因一起遗传给后代的话,还可能得到表达。许多性状没有这种简单的基因控制,而是由在许多座位上的许多基因甚至是在不同染色体上的基因控制的,这些性状是**多基因的**(polygenic),如人的身高就是多基因性状。反之,一个基因也影响许多性状。

种群内存在的所有基因组和等位基因叫做**基因库**(gene pool)。彼此隔离没有杂交的种群具有隔离的基因库。个体所携带的基因随着死亡或迁出从基因库丢失,通过突变或迁入使新基因进入基因库。如果在染色体一个座位上有两对或多对等位基因,则该基因库属于多型的。

种群内每个基因型所占的比例叫**基因型频率**(genotypic frequency)。在种群中不同基因所占的比例,即为**基因频率**(gene frequency)。假设一对等位基因  $A$ 、 $a$  是从亲代  $AA$  和  $aa$  个体传递而来,二者随机交配构成  $F_1$ ,则  $F_1$  的基因型为  $Aa$ ,杂种后代  $Aa$  与  $Aa$  杂交,构成  $F_2$  的基因型为  $AA$ 、 $Aa$ 、 $aa$ 。最初种群  $AA$  和  $aa$  各占一半,基因型比例是  $AA$  50%,  $Aa$  0,  $aa$  50%,根据孟德尔遗传规律,随机交配后  $F_2$  代的基因型频率分别是  $AA$  25%,  $Aa$  50%,  $aa$  25%。子代所产生配子的基因频率是:

$$A = 25\% + 1/2(50\%) = 50\% \quad a = 1/2(50\%) + 25\% = 50\%$$

亲代和子代的两种配子的频率完全一样。

**哈代-魏伯格定律**(Hardy-Weinberg Law)是指在一个巨大的、个体交配完全随机、没有其他因素的干扰(如突变、选择、迁移、漂变等)的种群中,基因频率和基因型频率将世代保持稳定不变。这种状态称为种群的遗传平衡状态。

## 5.2.2 变异、自然选择和遗传漂变

### 5.2.2.1 变异

进化生物学认为,变异(variation)处于生命科学研究的中心地位,因为变异既是进化的产物,又是进化的根据。种群内的变异包括遗传物质的变异、基因表达的蛋白质(特别是酶)的变异和表现型的数量性状的变异。在同一种群内不可能找到两个各方面完全相同的个体,大部分变异是以遗传为基础的。

遗传物质的变异主要来自基因突变和染色体突变。虽然基因突变率一般不高,但由于基因重组作用,会产生很多变异。染色体变异包括染色体结构的变化和数量的改变,如染色体畸变和多倍体形成。种群内的遗传变异通常可用多态座位比例和每个座位的平均杂合性来度量。蛋白质(特别是酶)是大多数基因座位编码的产物,已知自然种群中存在大量蛋白质和酶的多态性。当前估计种群和物种内的遗传变异通常采用**凝胶电泳**(gel

electrophoresis)技术识别与特定等位基因相关联的叫做同工酶或别构酶(allozyme)的蛋白,或者是自身含有等位基因的DNA,来判定多态座位比例和每个座位平均杂合性。用电泳法已研究了许多物种,变异程度都很高。脊椎动物普遍比无脊椎动物多态性略低,小地方群体的物种或已知近交的物种杂合程度降低。当然,变异并不限于通过电泳研究的编码酶的座位,现代DNA序列分析技术已揭示特定DNA序列在自然种群中也有丰富的变异。

另一种我们可直接观察到的种内变异是个体在形态、结构和功能等方面,即表型性状的差异。如同一种花,经常可呈现多种颜色。这是因为在种群中许多等位基因的存在导致一种群中一种以上的表现型,这种现象叫做**多态现象**

(polymorphism)。植物毒性的多态现象很普遍。巢菜和车轴草在叶子被破坏时产生氰化物的能力不同。美国黄松(*Pinus ponderosa*)个体携带的黑松白轮盾蚧数量变化很大,可能由于植物单萜[烯]的类型与含量不同。达尔文曾发现欧洲樱草(*Primula vulgaris*)花的结构有两种类型(图5-1):一种花柱很长,伸出花冠之外,叫针式型;一种花柱很短,在花冠中部,叫线式型,它们的雄蕊等长,分布在花冠顶部。这种多态现象有利于异花传粉,提高结果率。遗传学研究表明这种区别是一对等位基因差异所致。后人发现在一些地方还存在另一种花柱与花药在同一水平的等花柱花(图5-1),有利于自花授粉,为另一对基因所控制。3种花式在不同地域的种群中以不同的频率存在,这与环境条件的自然选择密切相关。

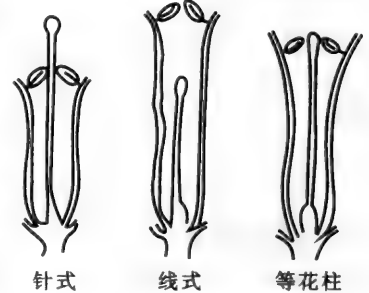


图5-1 3种花式模式图  
(仿郑师章等,1994)

广布种的形态、生理、行为和生态特征往往在不同地区有显著的差异,称为**地理变异**(geographic variation)。地理变异反映了物种种群对环境选择压力空间变化的反应。如果环境选择压力在地理空间上连续变化,则导致种群基因频率或表现型的渐变,表现型特征或等位基因频率逐渐改变的种群叫**渐变群**(cline)。如分布于北美大西洋沿岸的底鳉(*Fundulus heteroclitus*),研究发现其乳酸脱氢酶活力由 $B^a$ 和 $B^b$ 两等位基因控制。 $B^b$ 在北方水域,而 $B^a$ 在南方水域的底鳉种群中占优势,并且基因频率随纬度变化呈有规律的改变(图5-2)。实验表明 $B^b$ 和 $B^a$ 决定的酶的催化能力分别在20℃和30℃时最高,表明等位基因的变异梯度与水环境温度的变化梯度是密切相关的。如果环境选择压力在地理空间上不连续,或物种种群隔离,则会形成**地理亚种**(subspecies)。地理亚种之间可能有许多不同性状或等位基因频率,但它们在相遇地带能够杂交,从而区别于不同物种。

### 5.2.2.2 自然选择

变异是**自然选择**(natural selection)的基础。选择就是对有差别的存活能力和生殖能力的选择。如果个体或群体之间没有形态、生理、行为和生态特征上的差异或区别,也就没有存活能力和生育能力上的不同,自然选择过程也就没有基础。如果不同基因型的个体具有相同的存活和生育能力,就没有自然选择,这样的基因型之间,称为选择是中性的。而且,如果不同基因型个体在存活能力和生育能力上有区别,但其区别与基因没有联系,自然选择同样不能出现。自然选择只能出现在具有不同存活和生育能力的、遗传上不同的基因型个体之间。也就是说,无论何时,当各基因型个体在适合度上存在差异时,自然选择就起了作用。**适合度**(fitness)以基因型个体的平均生殖力乘以存活率算出,如果以 $W$ 表示适合度,

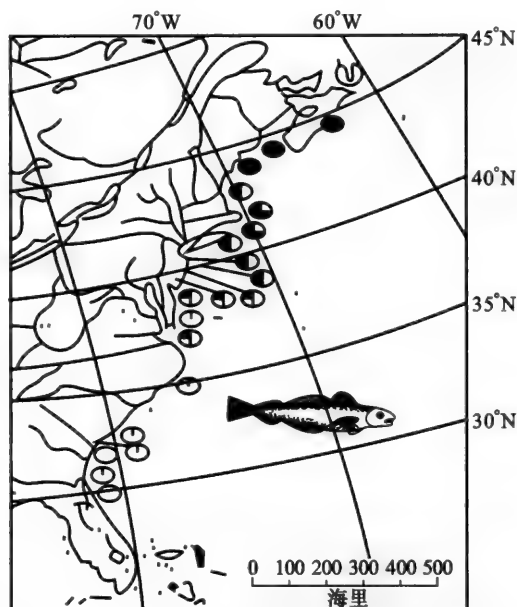


图 5-2 底鳃乳酸脱氢酶 B 等位基因的渐变群  
(仿 Ehrlich, 1987)

$m$  表示基因型个体生育力,  $l$  表示基因型个体存活率, 则  $W = ml$ 。适合度是分析估计生物所具有的各种特征的适应性及其在进化过程中继续往后代传递的能力的常用指标。某一基因型个体的适合度实际上就是它下一代的平均后裔数。适合度高的, 在基因库中的基因频率将随世代而增大; 适合度低的, 将随世代而减少。如果等位基因库中有一个是隐性致死基因, 则自然选择将逐渐地从基因库中淘汰这些致死性基因。表示自然选择强度的指标是**选择系数**(selective coefficient)。选择系数( $s$ ) = 1 - 相对适合度( $w$ )。假设某种群分别含有  $A_1A_1$ 、 $A_1A_2$  和  $A_2A_2$  基因型个体, 其适合度分别为  $W_{11} = 2$ 、 $W_{12} = 1$  和  $W_{22} = 0.5$ , 则其相对适合度为:

$$w_{11} = W_{11}/W_{11} = 1, w_{12} = W_{12}/W_{11} = 0.5, w_{22} = W_{22}/W_{11} = 0.25$$

然后找出  $w$  间的最大差值, 即为选择系数, 上例中,  $s = 1 - 0.25 = 0.75$ 。

### 5.2.2.3 遗传漂变

遗传漂变是种群中不能解释为自然选择的基因频率的变化。进化是基因频率随时间的变化, 这种变化是以更好的适应性更强的基因代替适应性较差的基因。**遗传漂变**(genetic drift) 是基因频率的随机变化, 仅偶然出现, 在小种群中似乎更明显。种群中经历显著的遗传漂变的基因频率, 可观察到其随时间“漂离”起始值。由于这种变化是随机的, 不受自然选择的影响, 频率会呈现无方向性变化, 增加、减少或上下波动。

漂变的发生是由于偶然性对基因由一代向下一代转移时的影响。并不是所有的个体都交配, 也不是所有个体产生的配子都能贡献于繁殖。那些确实形成后代的配子, 其所携带的基因频率, 也许不能代表其双亲。在大种群中, 这些被称做取样效应的问题, 可以互相抵消; 如果一对父母的后代不足以代表其等位基因, 另一对父母的后代则可能过量地代表了其等

位基因。在小种群中似乎就不能这样,结果子代种群的基因频率就会不同于亲代种群。这些随机变化可以使等位基因从种群中完全丢失,以至在座位上仅留下一个基因。像这些连续**固定(fixation)**活动会导致遗传变异从种群中逐渐丧失(图 5-3)。随机死亡具有与上面所述同样的作用;存活者的基因型可能不能代表死亡发生前的种群,并且这些不同于前种群的基因会传递到下一代。死亡的这种作用可以解释为什么遗传漂变在无性繁殖种群中也会明显。

遗传漂变的强度取决于种群大小。种群越大,遗传漂变越弱;种群越小,遗传漂变越强。种群大小的倒数,通常用作遗传漂变强度的指标。

自然选择和遗传漂变是两种**进化动力(evolutionary forces)**。对自然选择强度和遗传漂变强度的一个粗略的比较方法是:如果选择强度(用选择系数  $s$  表示)大于遗传漂变强度,且大 10 倍或更多,则在多数情况下,可对遗传漂变忽略不计,反之亦然。

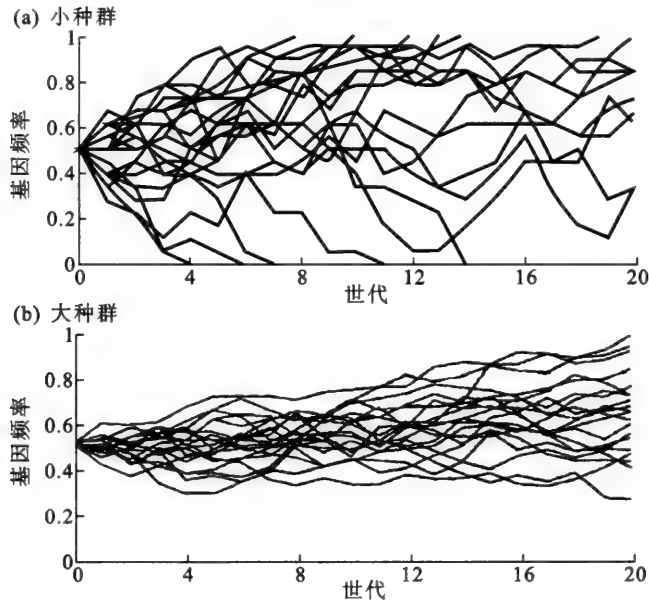


图 5-3 对一个双等位基因座位进行的 20 次重复遗传漂变模拟(仿 Mackenzie 等, 1998)

起始基因频率为 0.5。在小种群(a), 基因频率的巨大波动导致等位基因的固定(其频率变为 1.0)和纯合。在大种群(b)中波动受到抑制, 较少发生遗传变异的固定和丧失

### 5.2.3 遗传瓶颈和建立者效应

#### 5.2.3.1 遗传瓶颈

如果一个种群在某一时期由于环境灾难或过捕等原因数量急剧下降, 就称其经历瓶颈。这会伴随基因频率的变化和总遗传变异的下降(图 5-4)。图 5-4(a)表示种群经过瓶颈然后恢复过程中种群数量随时间的变化。

经过瓶颈后,如果种群一直很小,则由于遗传漂变其遗传变异会迅速降低,最后可能致使种群灭绝。另一方面,种群数量在经过瓶颈后也可能逐步恢复[如图 5-4(a)]。北方象海豹(*Mirounga angustirostris*)是经历过瓶颈的种群中最极端的例子。其数量在 19 世纪 90 年代由于过捕减到 20 头。现在又增长到 30 000 多头。研究表明该种遗传变异水平非常低,在调查的 24 个座位中仅固定了一个等位基因。遗传变异一旦从种群中消失,就只能通过突变(会需要许多代),或通过与一个遗传性不同的种群混合再次积累。图 5-4 阴影的亮度表示遗传变异通过突变的积累。

### 5.2.3.2 建立者效应

以一个或几个个体为基础就可能在空白生境中建立一个新种群[图 5-4(b)]。遗传变异和特定基因在新种群中的呈现将完全依赖这少数几个移植者的基因型,从而产生**建立者种群**(founder population)。由于取样误差,新隔离的移植种群的基因库不久便会和母种群相分歧,而且由于二者所处地域不同,各有不同的选择压力,使建立者种群与母种群的差异越来越大。此种现象称为**建立者效应**(founder effect)。在极端情况下,一个新种群的建立可能来自一个怀孕雌体或单个可自交的植物种子。如果移植者带有在母种群中很稀少的等位基因,则该稀少基因在建立者种群中会变得很普通。一个典型的例子来自人类。南非的布尔人主要是来自 1652 年上岸的一船 20 个移民的后代。最初的移民中有一个荷兰男性,带有遗传性舞蹈病基因,今天布尔人中该基因的高发病率就源于这种建立者效应。

### 5.2.4 表型的自然选择类型

当某些表型性状的差异平均起来能造成存活率或生殖率上一致性的差异时,就出现了选择的机会。如果表型变异仅由环境的直接作用所造成,那么即使出现某些表型比另一些表型更易存活或繁殖更高的情况,后代的表型分布也将与前一世代一样。表型的自然选择模式大致可分为 3 类。

**稳定选择**(stabilizing selection) 当环境条件对处于种群的数量性状正态分布线中间的个体是最适时,选择淘汰两侧极端个体,属于稳定选择(图 5-5)。如对人类出生死亡率的统计表明,平均 3.3 kg 的出生体重,死亡率最低,偏离该重量的两侧极端重量死亡率最高。

**定向选择**(directional selection) 如果表型与适合度的关系是单向型的,选择对一侧极端个体有利,则选择属定向型(图 5-5)。大部分人工选择属于这类。

**分裂选择**(disruptive selection) 如果种群的数量性状正态分布线两侧的表型具有高适合度,而它们中间的表型适合度低,则选择是分裂的或歧化的(图 5-5)。

选择的结果形成了生物的适应性。但应注意适应性并不是创造出“最好”的表现型,这是因为自然选择只是对现有表型的选择,而现有表型不一定包括最好的。另外,因为环境和种群基因库是经常变化的,所以任何适应也都是相对的。

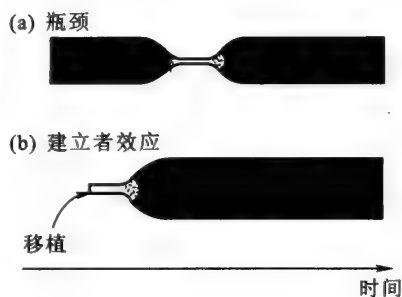


图 5-4 种群大小随时间的变化,由阴影带宽度的变化来表示(仿 Mackenzie 等,1998)  
(a) 种群数量急速下降时遗传瓶颈发生,由阴影带的变窄来表示(阴影的亮度表示遗传变异的下降和后来通过突变带来的逐渐增加);(b) 由少数个体建立的种群,呈现相似的初始遗传变异的缺乏

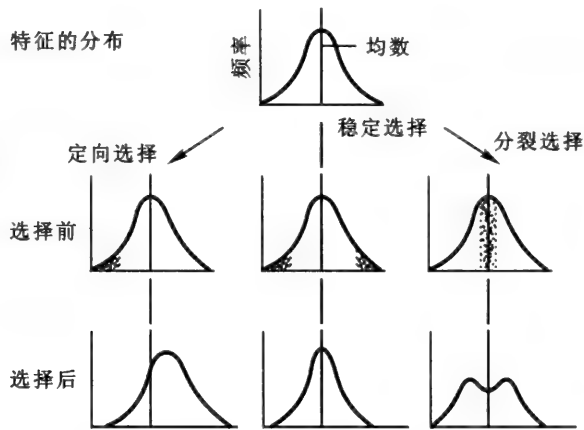


图 5-5 表现型特征的 3 类选择(黑点区示选择压力指向)  
(仿 Krebs, 1985)

达尔文所指的自然选择是个体选择,很多生态学家认为,自然选择不仅局限于个体。除个体单位外,可能还有下列几个生物学单位的选择:

**配子选择 (gamete selection)** 选择对基因频率的影响发生在配子上,称为配子选择。如植物的花粉,生长快速的花粉管有更多的机会使卵受精,如果这种性状由基因控制,则选择就会起作用,影响基因频率。

**亲属选择 (kin selection)** 如果个体的行为有利于其亲属的存活能力和生育能力的提高,并且亲属个体具有同样的基因,则可出现亲属选择。亲属选择对种群的社会结构有重要影响。

**群体选择 (group selection)** 一个物种种群如果可以分割为彼此多少不连续的小群,自然选择可在小群间发生,称为群体选择。有关群体选择是否存在,目前尚有争论。

**性选择 (sexual selection)** 动物在繁殖期经常为获得交配权而通过某些表型性状或行为进行竞争,如雄鸟、雄鱼具有美丽的色彩,雄鹿有发达的角等。由于竞争获胜者能优先获得交配机会,从而使这些有利于繁殖竞争的性状被选择而在后代中强化发展。

## 5.3 物种形成

### 5.3.1 物种形成及其过程

选择进化的关键阶段是形成新物种,即**物种形成 (speciation)**。上面我们已介绍过生物种的概念,根据这一普遍持有的概念,种是一组可以相互杂交的自然种群,它们与其他种群组间具有繁殖隔离。种内个体享有共同基因库。**基因流 (gene flow)**描述的是基因在种群内通过相互杂交、扩散和迁移进行的运动。基因在种群间流动的水平越大,种群就会越均匀,或普遍相似。受限制的基因流使种群间发生分化,因为每个种群中都会或多或少地独立发生适应和遗传漂变。在物种间不发生基因流,因为它们是彼此繁殖隔离的,没有相互杂交。



目前广为学者们接受的**地理物种形成学说**(geographical theory of speciation)将物种形成过程大致分为3个步骤:

**地理隔离** 通常由于地理屏障将两种群隔离开,阻碍了种群间个体交换,使种群间基因流受阻。

**独立进化** 两个彼此隔离的种群适应于各自的特定环境而分别独立进化。

**生殖隔离机制的建立** 两种群间产生生殖隔离机制,即使两种群内个体有机会再次相遇,彼此间也不再发生基因流,因而形成两个种,物种形成过程完成。

生物种由**繁殖隔离机制**(reproductive isolating mechanism)来保持。繁殖隔离机制是阻止种间基因流动、致使生境非常相近的种保持其独特性的任何特性。这些机制列在表5-1中。

隔离机制没必要完全,生物种要保持为一个物种也没必要完全隔离。例如,尽管 *Gryllus pennsylvanicus* 雄性和 *G. firmus* 雌性之间的交配不成功,反过来 *G. firmus* 雄性与 *G. pennsylvanicus* 雌性间的交配则产生可存活的杂交后代。土壤类型的生态分离帮助这些种彼此独立。在北美豹蛙(*Rana pipiens*)和 *R. palustris* 之间,生态、季节和地理隔离的混合作用保证了种间的繁殖隔离。

表5-1 Dobzhansky 的繁殖隔离机制分类

- 
1. 交配前或合子前隔离机制阻止杂合子形成
    - (a) 生态或生境隔离 相关种群生活在相同综合地域的不同生境中,如欧洲蚊(*Anopheles labrancauae*)生活在半咸水中,而五斑按蚊(*A. maculipennis*)生活在流动的淡水中
    - (b) 季节或时间隔离 交配或花期发生在不同的季节。例如,辐射松(*Pinus radiata*)和加州沼松(*P. muricata*)在加里福尼亚非常接近,但其授粉期不同
    - (c) 性隔离 不同种间性的相互吸引力很弱或缺乏,如在欧洲蟋蟀(*Ephippiger*)中,雌性对同种雄性发出的求偶鸣叫模式显出很强的选择性
    - (d) 机械隔离 生殖器或花的部分的物理性不响应阻止了交配或花粉转移,如一些蜻蛉具有非常复杂的生殖器来防止异种交配
    - (e) 不同传粉者隔离 在开花植物中,相关种可能特化吸引不同的传粉者,例如,雄蜂通过与蜂模仿花“交配”来为蜂兰花授粉。不同种的蜂兰花模拟不同种的蜂,使得不可能交叉受精
    - (f) 配子隔离 在体外受精的生物中,雌雄配子可能不互相吸引。在体内受精的生物中,一种的配子或胚胎在另一种的物理环境中不能生存
  2. 交配后或合子隔离机制降低杂合体的生存力或繁殖力
    - (g) 杂种不存活 杂合体存活力降低或不能存活。在北美蟋蟀中, *Gryllus pennsylvanicus* 雄性和 *G. firmus* 雌性之间的交配不能产生任何后代
    - (h) 杂种不育 杂种  $F_1$  代的一种性别或两种性别不能生产功能性配子
    - (i) 杂种受损  $F_2$  代或回交杂种后代存活力或繁殖力降低
- 

仿 Mackenzie 等,1998

## 5.3.2 物种形成的方式

物种形成的方式,一般可分为3类。

### 5.3.2.1 异域性物种形成

与原来种由于地理隔离而进化形成新种,为异域性物种形成[图5-6(a)]。在

图 5-6(a)中用圆圈表示的种的分布区被一个屏障,如新的山脉或河流改道再次分开。两个亚种群之间的基因流被阻断,各自独立发生进化。自然选择可能选择屏障两端不同的基因型,随机的遗传漂变和突变会带来差异。随着时间延续,差异会达到这样的程度,即使两个种群再次相遇,它们也不再能相互杂交,物种形成完成。

异域性物种形成又可分为两类。一类是通过大范围地理分隔使两种群独立进化造成的物种形成,多发生在分布范围很大,食性不专,采取  $K$ -繁殖对策的猫科、犬科等大型食肉兽和鸟类中,通常要经历很长时间才能形成新物种。另一类异域性物种形成方式发生在处于种分布区极端边缘的小种群中,比如在主种群响应气候变化分布区紧缩的时候,少数个体会从原种群中分离出去。隔离种群会受到建立者效应的影响,遗传上不同于原来种群。小的非典型种群与极端环境

条件的混合作用可通过随机的遗传漂变和强烈的自然选择发生迅速而广泛的遗传重组,独立进化而成新种。这种新种形成方式多见于啮齿类、昆虫等中属于  $r$ -繁殖对策的种类。如维多利亚湖丽鱼(*Haplochromis*)的物种分化被认为是由于流入该湖的河流排水模式发生变化,导致小种群建立者的隔离而发生的。很小的变化,例如雄性的婚姻色和求爱行为的变化导致了多达 170 个繁殖隔离物种的形成。

### 5.3.2.2 邻域性物种形成

邻域性物种形成发生在分布区相邻[图 5-6(b)],仅有部分地理隔离的种群。在物种形成过程中它们可以通过一条公共的分界线相遇。占据很大地理区域的物种在其分布区内的不同地点,可能适应不同的环境(如气候)条件,使种群内的次群分化、独立,虽没出现地理屏障,也能成为基因流动的障碍而逐渐分化出新种。例如,银鸥(*Larus argentatus*)是**环状分布种**(ring species),分布在一块很大地理面积内。从英国到北美,其外表逐渐变化,但还可认出是银鸥;在西伯利亚它开始看上去更像较少的小黑背鸥(*L. fuscus*),从西伯利亚到俄罗斯再到北欧它逐渐变得更像小黑背鸥。环的末端在欧洲相遇,两个地理极端显示两个很好的生物学种。邻域性物种形成多见于活动性少的生物,如植物、无翅昆虫等。

### 5.3.2.3 同域性物种形成

同域性物种形成发生在分化种群没有地理隔离的情况下。理论上,在物种形成过程中所有的个体都能相遇[图 5-6(c)]。该模型通常需要宿主选择差异、食物选择差异或生境选择差异来阻止新种被基因流淹没。

同域性物种形成是否存在尚有争议。在理论上,当种群中存在多型以适应两个不同的生境或生态位时就可以发生。如果两种形态对其生境有所选择就能发生繁殖隔离。这在自然选择中已有一些证据。例如,苹果巢蛾(*Yponomeuta padella*)的毛虫以苹果和山楂树为食。雌蛾喜欢将卵产在完成生长过程的类型的树上,毛虫也喜欢在其母亲生长的植物上摄

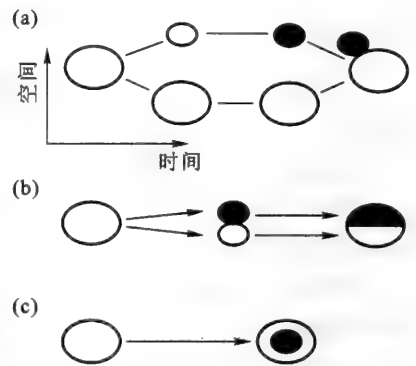


图 5-6 不同物种形成模型所需的隔离的程度和类型(仿 Mackenzie 等, 1998)  
(a)异域性物种形成:新种来自与原来种群的地理隔离;(b)邻域性物种形成:新种形成在相邻种群;(c)同域性物种形成:新种从原来种群分布区内出现

食,成体蛾喜欢与同类型植物上的个体交配。苹果和山楂类型不完全隔离,但可能代表同域性物种形成过程中的中间点。

一个不容争辩的同域性物种生成的例子是植物通过**多倍体**(polyploidy)发生的。多倍体是整个染色体组的自发复制,致使个体中原来染色体数成倍增加。多倍体在植物中很常见,通常形成更大、生命力更强的形态。多倍体在动物中通常不能存活,尽管有一些两栖类是多倍体。多倍体植物与原来种群在性上不再兼容,但能建立一个占据不同生境的独特种群。大米草(*Spartina townsendii*)是来源于 *S. anglica* 的多倍体。它比原来植物生命力更强,在英国占据了大面积沙丘地域。

除易于通过自发形成多倍体而产生新种外,植物物种形成的另一重要特点是比动物易于产生杂种后代,杂交能育性高。

岛屿物种形成的特点是往往易于形成适应于当地的特有种,如在 Galapagos 群岛上生活着 14 种达尔文雀。大约在一亿年前,其祖先由南美大陆迁移而来。由于当地无竞争对手和天敌,繁殖很快并分布到各岛,各自适应当地环境,逐渐进化形成独立的物种。这些种形态相似,有的生活在树上食虫,有的食种子和果实,有的生活在地面上。像这种由一个共同的祖先起源,在进化过程中分化成许多类型,适应于各种生活方式的现象,叫做**适应辐射**(adaptive radiation)。当然,适应辐射并不仅在岛屿上出现。

## 小 结

生物种概念认为种是一组可以相互杂交的自然种群,它们与其他种群间具有繁殖隔离。同一种群内个体共有一个基因库。物种的进化过程表现为种内世代间基因频率的变化。由于突变、迁入、选择、漂变等原因,使大部分种群内存在相当多的遗传变异。生物个体的表型是其基因型与环境相互作用的结果。表型存在多态现象。变异是选择的基础,选择是对有差别的存活和生殖的选择。遗传漂变和自然选择是两种进化动力。经历过遗传瓶颈的种群遗传结构与建立者效应相似。对表型的自然选择按结果可分为稳定选择、定向选择和分裂选择。

高基因流使种群遗传上彼此相似。受到限制的基因流使种群间发生分化。物种由于隔离使被隔离种群间基因流受阻,而彼此独立进化形成新种。物种形成的方式有异域性物种形成、邻域性物种形成和同域性物种形成三种。

## 思考题

1. 怎样理解生物种的概念?
2. 为什么说种群是进化的基本单位?
3. 什么是多态现象?
4. 为了确定某一物种在一些性状上的地理变异是由自然选择还是遗传漂变引起的,应该得到哪些证据?
5. 经历过遗传瓶颈的种群有哪些特点?
6. 植物和岛屿的物种分化有何特点?

## 推荐阅读文献

1. Stiling P D. Introductory Ecology. Prentice-Hall Press, 1992
2. 彭奕欣, 黄诗笺译. 进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1997
3. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. Instant Notes in Ecology. BIOS Scientific Publishers, 1998

生物的生活史(life history)是指其从出生到死亡所经历的全部过程。生活史的关键组分包括身体大小(body size)、生长率(growth rate)、繁殖(reproduction)和寿命(longevity)。生物在其漫长的进化过程中,分化出多种多样的生物。不同种类的生物生活史类型存在巨大变异。一些种类能活成百上千年,如红豆杉(*Taxus baccata*);一些个体,如象、鲸和加利福尼亚红杉(*Sequoia sempervirens*)身体巨大;而另一些种类如轮虫寿命很短(仅几天)且身体微小。一些种类如大马哈鱼,一生仅繁殖一次,而许多动物如大型兽类一生可繁殖许多次。真菌或远洋鱼类生产许多小型后代,而另一些生物种类生产后代数量虽少,但个体较大(如伏翼蝠,仅生产两个后代,幼体出生时体重达母体生产后体重的50%)。有关这些变异是如何进化而来的问题,是生态学的一个关键。

生物在生存斗争中获得的生存对策,称为生态对策(bionomic strategy),或生活史对策(life history strategy)。生物在进化过程中形成了多种生活史对策,如生殖对策、取食对策、迁移对策、体型大小对策等等,下面我们介绍一些重要的生活史对策。

## 6.1 能量分配与权衡

一个理想的具高度适应性的假定生物体应该具备可使繁殖力达到最大的一切特征:在出生后短期内达到大型的成体大小,生产许多大个体后代并长寿。但是,这种“达尔文魔鬼”(“Darwinian demons”)是不存在的,因为分配给生活史一个方面的能量不能再用于另一方面。生物不可能使其生活史的每一组分都这样达到最大,而必须在不同生活史组分间进行“权衡”(trade-off)。如生长和繁殖间能量输出的权衡在许多温带树种中都可见到。图6-1所示为花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)生长率(以年轮的相对宽度表示)与繁殖力(以每树平均松果数表示)之间的关系,二者呈明显负相关。这种生殖代价存在于众多生物中。

在马鹿中,产奶雌鹿(带有幼崽)的死亡率明显高于不育雌鹿(没幼崽),表明生存与繁殖力之间的权衡(图6-2)。不繁殖的雌鼠妇(*Armadillium vulgare*)比繁殖雌体分配于生长的能量多3倍。许多多年生园林植物,如果去掉种子头以阻止其分配资源给繁殖,则该植物存活力和未来花的生产力都会提高。在繁殖中,生物可以选择能量分配(energy allocation)

方式。资源或许分配给一次大批繁殖——单次生殖(semelparity),或更均匀地随时间分开分配——多次生殖。同样的能量分配,可生产或者许多小型后代,或者少量较大型的后代。

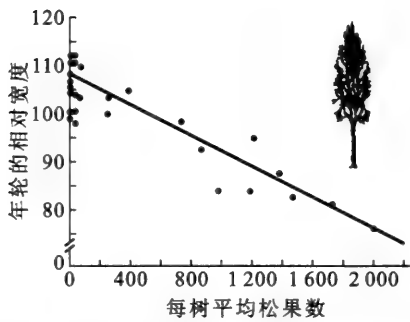


图 6-1 花旗松生长与繁殖输出之间的权衡 (仿 Mackenzie 等, 1998)

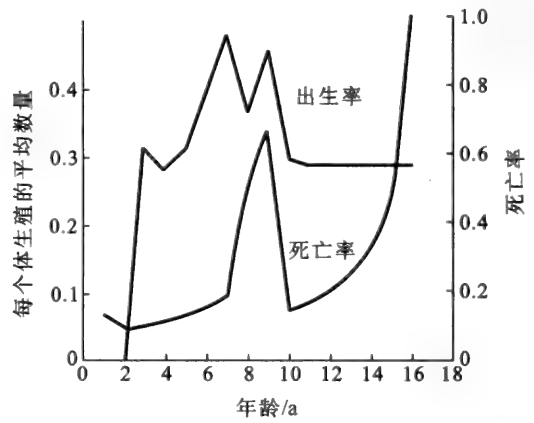


图 6-2 马鹿生殖率提高导致死亡率增大 (仿郑师章等, 1994)

## 6.2 体型效应

体型大小是生物体最明显的表面性状,是生物的遗传特征,它强烈影响到生物的生活史对策。一般来说,物种个体体型大小与其寿命有很强的正相关关系(图 6-3),并与内禀增

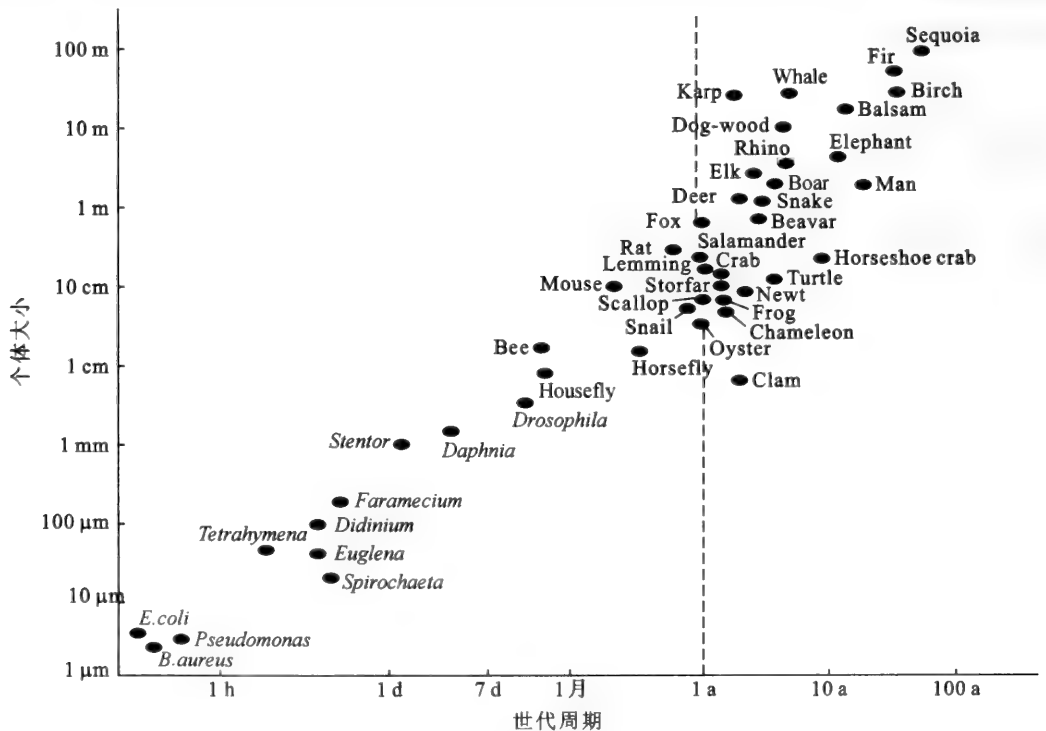


图 6-3 个体大小与世代周期的关系(仿郑师章等, 1994)

长率有同样强的负相关关系(图 6-4)。Southwood(1976)提出一种可能解释,认为随着生物个体体型变小,使其单位重量的代谢率升高,能耗大,所以寿命缩短。反过来生命周期的缩短,必将导致生殖时期的不足,从而只有提高内禀增长率来加以补偿。当然,这种解释不能包括所有情况。另外,从生存角度看,体型大、寿命长的个体在异质环境中更有可能保持它的调节功能不变,种内和种间竞争力会更强。而小个体物种由于寿命短,世代更新快,可产生更多的遗传异质性后代,增大生态适应幅度,使进化速度更快。

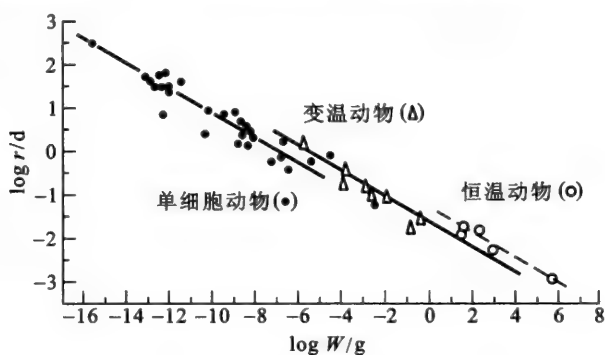


图 6-4 个体重量与种群内禀增长率的关系(仿郑师章等,1994)

## 6.3 生殖对策

### 6.3.1 $r$ -选择和 $K$ -选择

英国鸟类学家 Lack(1954)在研究鸟类生殖率进化问题时提出:每一种鸟的产卵数,有以保证其幼鸟存活率最大为目标的倾向。成体大小相似的物种,如果产小型卵,其生育力就高,但由此导致的高能量消费必然会降低其对保护和关怀幼鸟的投资。也就是说,在进化过程中,动物面临着两种相反的,可供选择的进化对策:一种是低生育力的,亲体有良好的育幼行为;另一种是高生育力的,没有亲体关怀(parental care)的行为。

MacArthur 和 Wilson(1967)推进了 Lack 的思想,将生物按栖息环境和进化对策分为  $r$ -对策者和  $K$ -对策者两大类,前者属于  $r$ -选择,后者属于  $K$ -选择。E. Pianka(1970)又把  $r/K$  对策思想进行了更详细、深入的表达,统称为  $r$ -选择和  $K$ -选择理论。该理论认为  $r$ -选择种类是在不稳定环境中进化的,因而使种群增长率  $r$  最大。 $K$ -选择种类是在接近环境容纳量  $K$  的稳定环境中进化的,因而适应竞争。这样, $r$ -选择种类具有所有使种群增长率最大化的特征:快速发育,小型成体,数量多而个体小的后代,高的繁殖能量分配和短的世代周期。与此相反, $K$ -选择种类具有使种群竞争能力最大化的特征:慢速发育,大型成体,数量少但体型大的后代,低繁殖能量分配和长的世代周期。表 6-1 比较了  $r$ -选择和  $K$ -选择的有关特征。

在不同分类单元间进行广泛的比较,一般模式支持上述类型的生活史差异。例如,森林树木和大型哺乳动物具有许多  $K$ -选择的特征,而一年生植物和昆虫一般具有  $r$ -选择的

特征,尽管详细审查表明这种符合并不完善。支持  $r/K$  二分法的一个很好的例子来自两种香蒲属植物 (*Typha* sp.), 分别分布在德克萨斯州和北达科他州。北达科他州种类 (*T. angustifolia*) 与德克萨斯州种类 (*T. domingensis*) 相比, 经历高冬季死亡率和低竞争。正如  $r/K$  理论所预测的那样, *T. angustifolia* 较 *T. domingensis* 成熟更早(44 天对 70 天), 体形较矮(162 cm 对 186 cm), 并且生产更多水果(每株 41 个对 8 个)。但是, 也有许多事例不支持  $r/K$  二分法。例如, 在所有大小相似的动物中, 蚜虫具有最高的种群增长率(表明它们是  $r$ -选择的), 却生育较大型的后代(一个  $K$ -选择特征)。现在一般不认为  $r/K$  理论是错误的, 而认为这是一种特殊情况, 被具有更广预测能力的更好的模型所包含。

表 6-1  $r$ -选择和  $K$ -选择相关特征的比较

|         | $r$ -选择                      | $K$ -选择                     |
|---------|------------------------------|-----------------------------|
| 气候      | 多变, 难以预测、不确定                 | 稳定、可预测、较确定                  |
| 死亡      | 常是灾难性的、无规律、非密度制约             | 比较有规律、受密度制约                 |
| 存活      | 存活曲线 C 型, 幼体存活率低             | 存活曲线 A、B 型, 幼体存活率高          |
| 种群大小    | 时间上变动大, 不稳定, 通常低于环境容纳量 $K$ 值 | 时间上稳定, 密度临近环境容纳量 $K$ 值      |
| 种内、种间竞争 | 多变, 通常不紧张                    | 经常保持紧张                      |
| 选择倾向    | 发育快; 增长力高; 提早生育; 体型小; 单次生殖   | 发育缓慢; 竞争力高; 延迟生育; 体型大; 多次生殖 |
| 寿命      | 短, 通常小于 1 年                  | 长, 通常大于 1 年                 |
| 最终结果    | 高繁殖力                         | 高存活力                        |

$r$ -对策和  $K$ -对策在进化过程中各有其优缺点。 $K$ -对策种群竞争性强, 数量较稳定, 一般稳定在  $K$  附近, 大量死亡或导致生境退化的可能性较小。但一旦受危害造成种群数量下降, 由于其低  $r$  值种群恢复会比较困难。大熊猫、虎等都属此类, 在动物保护中应特别注意。相反,  $r$ -对策者死亡率甚高, 但高  $r$  值使其种群能迅速恢复, 而且高扩散能力还可使其迅速离开恶化生境, 在其他地方建立新的种群。 $r$ -对策者的高死亡率、高运动性和连续地面临新局面, 更有利于形成新物种。

### 6.3.2 生殖价和生殖效率

所有生物都不得不在分配给当前繁殖(current reproduction)的能量和分配给存活的数量之间进行权衡, 而后者与未来的繁殖(future reproduction)相关联。 $x$  龄个体的生殖价(reproductive value)( $V_x$ )是该个体马上要生产的后代数量(当前繁殖输出), 加上那些预期的以后的生命过程中要生产的后代数量(未来繁殖输出)。进化预期使个体传递给下一世代的总后代数最大, 换句话说, 使个体出生时的生殖价最大。因此生殖价为比较不同的生活史提供了一条进化的有关途径。如果未来生命期望低, 分配给当前繁殖的能量应该高, 而如果剩下的预期寿命很长, 分配给当前繁殖的能量应该较低。个体的生殖价必然会在出生后升高, 并随年龄老化降低(图 6-5)。

个体间生殖价的差异提供了一个强有力的生活史对策预报器。如滨螺(*Littorina saxatilis*) 在两种不同环境中采用不同的生活史。这两种不同的环境是: ① 不能动的岩石表



面间的狭窄裂缝环境；② 能动的大石块表面。裂缝种群与大石块种群生活在非常不同的环境中。裂缝是高度掩蔽的环境，保护滨螺免遭波浪和捕食者的危害，但空间有限，使竞争加剧。而能动的大石块可以碾碎小个体螺，使其成为有危险的环境。这些不同导致了生活史分歧：裂缝种群具有薄壳、个体较小、生殖型小，有高繁殖能量分配并生产少量的大型后代。与此相反，大石块种群具有厚壳、个体大、生殖型大、繁殖能量分配低并生产许多小型后代。注意两种状态都符合  $r/K$  二分法。除后代数量和大小显示相反的特征外，裂缝种群显示  $r$ -选择特征而大石块种群显示  $K$ -选择特征。这些模式可通过比较两种环境下不同大小螺的生殖价来解释(图 6-6)。大石块对具有结实外壳的大型成体有利(需要多分配能量给生长，少给繁殖，与  $K$ -选择特征一致)，但小个体被移动的大石块随机杀死，所以最好的解决办法是生产许多后代，这样后代体型必然小，与  $r$ -选择的特征一致。另一方面，裂缝有利于迅速生长到一个小型成体大小(裂缝太小不能容纳大型成体)，并且更多分配能量给繁殖，符合  $r$ -选择的特征，但对空间的强烈竞争使大型幼体有利，具一个  $K$ -选择特征。

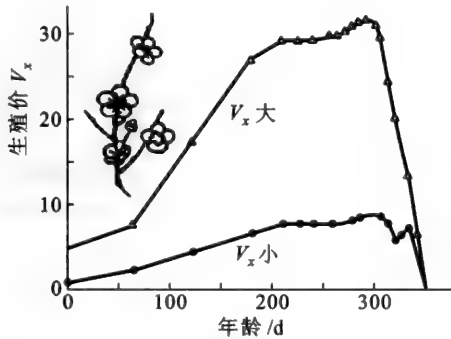


图 6-5 大型和小型小天蓝绣球 (*Phlox drummondii*) 生殖价随年龄的变化(仿 Mackenzie 等, 1998)

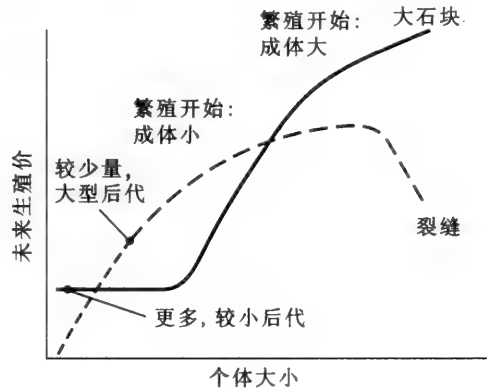


图 6-6 在大石块和裂缝环境中未来生殖价和螺体大小的关系(仿 Mackenzie 等, 1998)  
该模式预示两种环境间观察到的生活史特性的不同

生殖效率也是生殖对策的一个主要问题。生物是通过提高后代的质量与投入能量的比值来达到提高生殖效率的目的。如一年生蚊母草是生长在池塘中的。在春天，池塘中心部分是一种相对稳定的环境，竞争相当激烈，因此蚊母草产生较少的但是较重的种子，以便能迅速萌发。与此相反，在池塘周围，由于环境较不稳定，它们则产生数量较多、重量较轻的种子，以便增加从不良的池塘环境中逃出的机会(Linhart, 1974)。

## 6.4 生境分类

除上面提到的  $r$ -选择和  $K$ -选择概念外，人们还提出了多种划分生境的方案，以试图建立一种连接生境与生活史的模式。这些分类方案必须能够划分所有生境，并且要从正在讨论的生物的角度出发来分类。因为一个生境是均质性还是异质性的，是良好还是恶劣的，会因所讨论的生物的不同而不同。

例如，可将生境划分为导致高繁殖付出(高- $CR$ )的生境和导致低繁殖付出(低- $CR$ )

的生境。在高- $CR$ 生境(那里竞争剧烈,或对小型成体捕食严重),任何由于繁殖而导致的生长下降都会使未来繁殖付出高代价。因此可预期,在高- $CR$ 生境中生活的物种,其繁殖会在达到一个适度的身体大小以后才开始。与此相反,在低- $CR$ 生境(此处竞争弱,大型个体处在较强的捕食压力下,或死亡率很高而且是随机的),推迟繁殖没有任何优势。

“两面下注”(“bet-hedging”)理论根据对生活史不同组分(出生率、幼体死亡率、成体死亡率等)的影响来比较不同生境。如果成体死亡率与幼体死亡率相比相对稳定,可预期成体会“保卫其赌注”,在很长一段时期内生产后代(也就是多次生殖),而如果幼体死亡率低于成体,则其分配给繁殖的能量就应该高,后代一次全部产出(单次生殖)。

Grime的 $CSR$ 三角形是对植物生活史的二途径划分,这比 $r/K$ 二分法应用更广些。这种划分有两个轴,一轴代表生境干扰(或稳定性),另一轴代表生境对植物的平均严峻度。植物的潜在生境有3种类型:①低严峻度,低干扰;②低严峻度,高干扰;③高严峻度,低干扰。需要明确的是,生物在高严峻度,高干扰生境,如活跃的火山和高移动性的沙丘,是不能生活的。这3种生境的每一种都支持特定的生活史对策(图6-7)。低严峻度、低干扰生境支持成体间竞争能力最大化的生活史对策( $C$ -选择);低严峻度,高干扰生境支持高繁殖率,这是杂草种类特有的杂草对策( $R$ -选择);高严峻度,低干扰生境,如沙漠,支持胁迫-忍耐对策( $S$ -选择)。

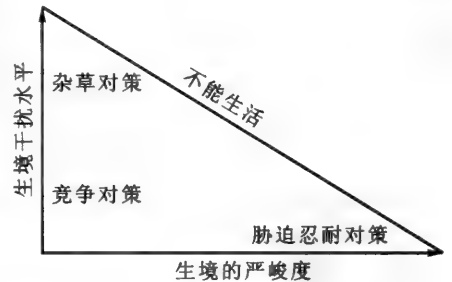


图6-7 Grime的 $CSR$ 生境和植物生活史分类法(仿Mackenzie等,1998)

## 6.5 滞育和休眠

如果当前环境苛刻,而未来环境预期会更好,生物可能进入发育暂时延缓的**休眠**(dormancy)状态。休眠可能仅发生一次,如通常在植物种子中所观察到的那样,或可能重复发生,如许多温带和极地哺乳动物在冬季所发生的那样。昆虫的休眠称做**滞育**(diapause),是较常见的现象。如褐色雏蝗(*Chorthippus parallelus*)的卵期可以抵抗低于零度的环境,而其他发育期在这种环境下就会被冻死。雏蝗卵只有在 $4^{\circ}\text{C}$ 以下90天后才能继续发育,这种滞育使蝗虫在时间上从秋季“迁移”到了春季,从而躲过严冬。许多温带哺乳动物,如马鹿,通过推迟胚胎的植入,可使幼崽在最适宜存活和获得食物的时间出生。打破种子的休眠通常需要环境条件(温度、水分、氧气)的结合。如果环境条件不适宜,种子可能就会作为**种子库**(seed bank)的一部分而留在土中一段时间。有些种子如睡莲的种子可在库中存活成百上千年。另外,缓步类动物,在发育的任何阶段都可以发生一种叫做**潜生现象**(cryptobiosis)的休眠,动物可以在这种状态下存活许多年。一些鸟类和哺乳动物,在其不活动期间,可通过临时将体温降到接近环境温度来节约能量。这种**蛰伏**(torper)可作为日周期的一部分发生,如发生在蜂鸟、蝙蝠和鼠中的那样,也可能持续较长时间。响应冷环境的深度蛰伏叫做**冬眠**(hibernation),冬眠通常的特征是心率和总代谢降低、核心体温低于 $10^{\circ}\text{C}$ 。冬眠哺乳动物,如刺猬(*Erinaceus europeus*)和美洲旱獭(*Marmota monax*)通常在夏末大量摄食,积累

脂肪,作为冬季用的能量。一些种类的鸟和哺乳动物,可以通过类似于冬眠的夏季休眠来度过沙漠长期的高温和类似的生境,这种休眠叫做**夏眠**(aestivation)。

## 6.6 迁 移

生物也可通过迁移到另一地点来躲避当地恶劣的环境。在休眠和迁移之间有明显的相似性,前者使生物在时间上越过一段不利的时期,而后者是使生物在空间上移到更适宜的地点。**迁徙**(migration)是方向性运动,如家燕(*Hirundo rustica*)从欧洲到非洲的秋季飞行。相反,**扩散**(dispersal)是离开出生或繁殖地的非方向性运动。可认为扩散是生物进化来的一种用来躲避种内竞争,以及避免近亲繁殖的方法。

迁移可在各种时间尺度上发生,从日和潮汐周期的往返旅行到年周期或更长周期的都有。迁移可包括惊人水平的投资。例如,北极燕鸥(*Sterna paradisaea*)每年的往返旅行,从北极的繁殖地到夏季栖息地的南极大陆,总行程约 20 000 英里(32 000 km)。迁移可依据个体是否做①反复的往返旅行、②单次往返旅行或③单程旅行而分成 3 种(表 6-2)。反复的往返旅行或许是最普通的迁移形式,作为许多种类日或季节行为模式的一部分而发生。但是,许多迁移种类一生中仅做一次完全的往返旅行。这些种类在离开其出生地的地方生长,在死之前要回到出生地繁殖一次。鳗鲡和洄游性鲑鱼都是这样的例子。一种不太普遍的迁移是单程旅行,在这种迁移中一个世代向某一方向运动,下一世代再返回来,这种迁移最有代表性的例子发现在斑蝶(*Danaus plexippus*)。这种蝶于秋季从加拿大南部和美国北部飞到墨西哥的一些限定地域,这些个体在那里开始下一世代。下一代逐渐北移直到晚夏,再发生南迁。

表 6-2 迁移模式

| 迁移种类   | 生境 1                | 生境 2     |
|--|---------------------|----------|
| <b>反复往返旅行</b>  |                     |          |
| 海洋浮游动物   | 海表面(晚上)             | 深水(白天)   |
| 蝙蝠   | 栖息处(白天)             | 取食地(晚上)  |
| 多种鸟类   | 取食地(白天)             | 栖息地(晚上)  |
| 蛙、蟾蜍   | 水中(繁殖期)             | 陆地       |
| 驯鹿   | 苔原(夏季)              | 森林(冬季)   |
| <b>单次往返旅行</b>  |                     |          |
| 鳗鲡( <i>Anguilla anguilla</i> 在欧洲,<br><i>A. Rostrata</i> 在北美) | 欧洲和北美的河流<br>与池塘(生长) | 马尾藻海(繁殖) |
| 太平洋鲑   | 美国河流(繁殖)            | 太平洋(生长)  |
| 蝴蝶、蜻蜓等   | 幼体生境                | 成体生境     |
| <b>单程旅行</b>  |                     |          |
| 斑蝶   | 墨西哥                 | 美国北部和加拿大 |
| 大西洋赤蛱蝶、麻赤蛱蝶  | 南欧洲                 | 英国       |

仿 Mackenzie 等,1998

## 6.7 复杂的生活周期

许多种生物具有复杂的生活周期,在生活周期中,或个体的**形态学形状**(morphological form)根本不同,或**世代**(generation)间存在根本不同。个体生活史中的形态学变化叫做**变态**(metamorphosis),如完全变态的昆虫(甲虫、蝴蝶和蛾、蝇等),这些昆虫幼虫形态与成体完全不同(如毛虫/蝴蝶),再如两栖类(蝌蚪/青蛙)。世代间变化也可能包括形态转换,如在许多“宿主交替”的蚜虫和真菌性锈菌(这些种类在一个植物宿主上的有性繁殖世代与在另一个植物宿主上的一些无性世代交替进行)中所发生的那样。形态转换也发生在许多在寄主间移动的动物寄生物中。在植物中(在蕨类植物和苔藓类植物最明显),这种世代间变化包括染色体组成从单倍体到二倍体的变化。

生物为什么要进化这些复杂的生活史对策呢?有人认为复杂的生活周期是不稳定和失调的,因为生物在适应不同环境的过程中必须做进化妥协。人们已提出一些假说来说明生活周期复杂性的适应优势。如**扩散与生长间的权衡**被用来说明许多海洋无脊椎动物如藤壶的生活周期。藤壶幼体适应扩散,但直到它们变态为不动型前不能充分生长。同样的假说可应用于蝴蝶和毛虫,只是成体和幼体的作用颠倒过来。一种更普遍应用的设想是复杂的生活周期使**生境利用最优化**(optimization in habitat utilization)。随着生境的季节变化,或个体随生长需求的变化,最佳生活史对策也会发生变化。如蚜虫在春季摄食生长快的木本植物,而在早夏,当木本植物停止生长后则进行宿主转换,取食草本植物。

## 6.8 衰老

生物体变老后身体恶化,结果繁殖力、精力和存活力降低,这是不可避免的,尽管恶化在某些种类发生在数天后,而在另一些种类可能发生在几百年后。为什么衰老后身体会恶化呢?对这一问题有两个水平的答案。在**机械水平**(mechanistic level)上,由于化学毒物,如高反应性自由基和自然辐射的影响,使细胞器崩溃,从而引起衰老。但是,这不可能是完全的原因,因为衰老的发生随生物种类不同变化很大,表明进化影响可能决定衰老。有两种竞争性的衰老进化模型:① **突变积累**(mutation-accumulation)和② **拮抗性多效**(antagonistic pleiotropy)。突变积累模型所描述的是:任何突变基因的选择压力都随年龄增加而下降,因为早期表达的“坏基因”对表型产生影响,可能会显著降低个体的存活或繁殖输出,从而影响其适合度。这样,种群会通过选择,有效地去除早期表达的“坏基因”。但晚期表达的有害基因可能会在种群中更持久地保持,因为年龄较大时才对表型产生影响的突变基因对个体适合度贡献已经很小。拮抗性多效模型描述的是那些对早期繁殖有利,却对生命晚期有恶劣影响的基因。如马鹿(*Cervus elaphus*)的一个与提早繁殖和高繁殖力相关的基因就与低存活力相关。在果蝇(*Drosophila melanogaster*)中,对高存活力的选择使早期繁殖力降低(支持拮抗性多效);但沿提高早期繁殖力这条线上的相反选择,并不会颠倒出增加对胁迫的抵抗力,表明使个体易受胁迫影响的恶性基因,在人工选择的最初回合中被清除,这支持了突变积累模型。因而似乎两种过程都有发生。这样,使一种生物寿命延长的自然选择,可能会影响一系列生活史参数。

## 小 结

生物的生活史是指其从出生到死亡所经历的全部过程。生活史的关键组分包括身体大小、生长率、繁殖和寿命。生物在生存斗争中所获得的对策称为生活史对策。

$r$ -选择和  $K$ -选择理论描述了两种明显相对的生活史对策。 $r$ -选择种类适应使其种群的增长率最大,而  $K$ -选择种类适应使其有强的竞争性。

生物的生殖对策包含生殖价和生殖效率。生物选择的对策,都旨在提高生物的生殖效率。个体间生殖价的差异,提供了一个强有力的生活史对策预报器。

除  $r$ -选择和  $K$ -选择理论外,还存在多种划分生境的方案,以确立一种连接生境与生活史的模式。“两面下注”理论考虑生境对生物不同生长期死亡率和繁殖力相关变化的影响,来预测最佳生活史对策。Grime 的“CSR 三角形”利用生境干扰程度及其对植物的严峻性来划分生境。

生物抵御不良环境的生活史对策有休眠、迁移等。有些生物发展了复杂的生活周期以有效利用不同生境或利于生长和扩散。

## 思考题

1. 什么是生活史? 包含哪些重要组分?
2. 什么是生活史对策?  $K$ -对策和  $r$ -对策各有哪些特点?
3. 什么是两头下注理论?

## 推荐阅读文献

1. 张大勇等. 理论生态学研究. 北京:高等教育出版社,施普林格出版社,2000
2. 郑师章,吴千红,王海波. 普通生态学. 上海:复旦大学出版社,1994
3. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. Instant Notes in Ecology. BIOS Scientific Publishers, 1998

# 7

## 种内与种间关系

种内个体间或物种间的相互作用可根据相互作用的机制和影响来分类。主要的种内相互作用是**竞争**(competition)、**自相残杀**(cannibalism)、性别关系、领域性和社会等级等,而主要的种间相互作用是**竞争**、**捕食**(predation)、**寄生**(parasitism)和**互利共生**(mutualism)(表7-1)。应注意根据表7-1中定义,草食者或者属于捕食者(如角马),或者属于寄生者(如蚜虫)。**拟寄生**(parasitoidism)是一种寄生的形式,也称做重寄生,发生在一些昆虫种类(主要是拟寄生蜂和蝇),拟寄生者在寄主体上或体内产卵,通常引起寄主死亡。

表 7-1 种内个体间与物种间相互关系的分类

|                  | 种间相互作用<br>(种间的) | 同种个体间相互作用<br>(种内的) |
|------------------|-----------------|--------------------|
| 利用同样有限资源,导致适合度降低 | 竞争              | 竞争                 |
| 摄食另一个体的全部或部分     | 捕食              | 自相残杀               |
| 个体紧密关联生活,具有互惠利益  | 互利共生            | 利它主义或互利共生          |
| 个体紧密关联生活,宿主付出代价  | 寄生              | 寄生 <sup>a</sup>    |

<sup>a</sup> 种内寄生相对稀少,可能与互利共生难以区别,特别在个体相互关联的情况下。

偶而,种间相互作用对一方没有影响,而对另一方或有益(**偏利共生**, commensualism)或有害(**偏害共生**, amensualism)。不管是否存在承受恶性影响的物种,以相互作用的影响是正(+)、负(-)还是中性(零)为基础划分相互作用可能会更方便(表7-2)。

表 7-2 根据影响结果对种间相互作用进行的分类

| 相互作用的类型 | 物种 A 的反应 | 物种 B 的反应 |
|---------|----------|----------|
| 竞争      | -        | -        |
| 捕食      | +        | -        |
| 寄生      | +        | -        |
| 中性      | 0        | 0        |
| 偏害共生    | 0        | -        |
| 偏利共生    | 0        | +        |

## 7.1 种内关系

存在于生物种群内部个体间的相互关系称为**种内关系**(intraspecific relationship)。同种个体间发生的竞争叫做**种内竞争**(intraspecific competition)。由于同种个体通常分享共同资源,种内竞争可能会很激烈。不过,种内资源需求可能存在年龄差异,如欧鳊(*Abramia brama*),一种淡水鱼,其幼鱼摄食小的浮游动物,而成鱼以大型底栖无脊椎动物为食)或性别差异(例如,大多数雄鸟的食饵大小比雌鸟的要小,说明不同性别间选择食饵大小有差异)。对资源利用的普遍重叠程度意味着种内竞争是生态学的一种主要影响力。通过降低拥挤种群个体的适合度,它即可影响基础过程如繁殖力和死亡率,进而调节种群大小,还可使个体产生行为适应来克服或应付竞争,如扩散和**领域性**(territoriality)。因此,对种内关系,我们不能单看形势和表面。从个体看,种内竞争可能是有害的,但对整个种群而言,因淘汰了较弱的个体,保存了较强的个体,种内竞争可能有利于种群的进化与繁荣。对生物种内关系的研究,应既重视个体水平、也重视群体水平的研究。

### 7.1.1 密度效应

植物种群内个体间的竞争,主要表现为个体间的密度效应,反映在个体产量和死亡率上。因为植物不能像动物那样逃避密集和环境不良的情况,其表现只是在良好情况下可能枝繁叶茂,而高密度下可能枝叶少、构件数少。已发现植物的密度效应有两个特殊的规律。

#### 7.1.1.1 最后产量衡值法则(law of constant final yield)

Donald(1951)对三叶草(*Trifolium subterraneum*)密度与产量的关系作了一系列研究后发现,不管初始播种密度如何,在一定范围内,当条件相同时,植物的最后产量差不多总是一样的。图7-1表示单位面积上三叶草的干物质产量与播种密度的关系。从图a可知只是在密度很低的情况下产量随播种密度增加,当密度超过 $2.5 \times 10^3$ 个/m<sup>2</sup>后,最终产量不再随播种密度而变化。由图b可知,从萌芽初期到181天,都呈现出产量随密度恒定的规律。

最后产量衡值法则可用下式表示: $Y = \bar{W} \times d = K_i$

其中: $\bar{W}$ 表示植物个体平均重量; $d$ 为密度; $Y$ 为单位面积产量; $K_i$ 是一常数。

最后产量衡值法则的原因为:在高密度情况下,植株之间对光、水、营养物质等资源的竞争十分激烈。在资源有限时,植株的生长率降低,个体变小。

#### 7.1.1.2 $-3/2$ 自疏法则

随着播种密度的提高,种内竞争不仅影响到植株生长发育的速度,也影响到植株的存活率。同样在年龄相等的固着性动物群体中,竞争个体不能逃避,竞争结果典型的也是使少量的较大个体存活下来。这一过程叫做**自疏**(self-thinning)。自疏导致密度与生物个体大小之间的关系,该关系在双对数图上具有典型的 $-3/2$ 斜率(图7-2)。这种关系叫做**Yoda氏 $-2/3$ 自疏法则**(Yoda's  $-3/2$  law),简称 $-3/2$ 自疏法则。而且已在大量的植物和固着性动物如藤壶和贻贝中发现。该法则可用下式表示:

$\bar{w} = C \times d^{-3/2}$  两边取对数得:  $\lg \bar{w} = \lg C - 3/2 \lg d$

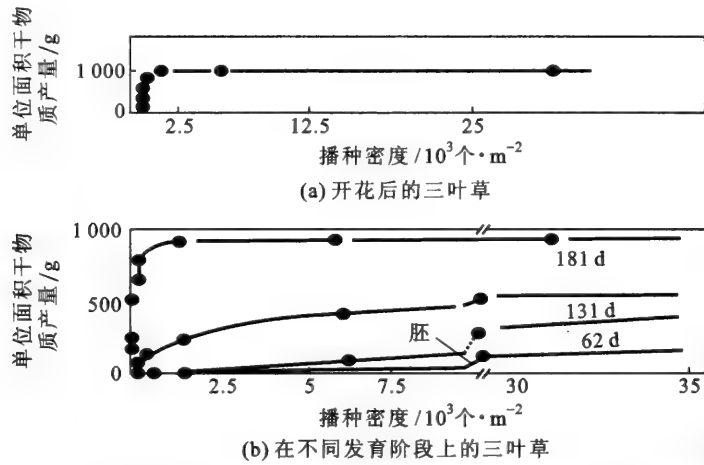


图 7-1 三叶草单位面积干物质产量与播种密度之间的关系(仿李博等,2000)

其中: $\bar{w}$  表示植物个体平均重量; $d$  为密度; $C$  是一常数。

该模式表明,在一个生长的自疏种群中,重量增加比密度减少更快。尽管斜率的精确值随种而变化,一般模式由于体积(与重量有直接的比例关系)与面积间简单的比例关系,不产生特殊的生物过程。

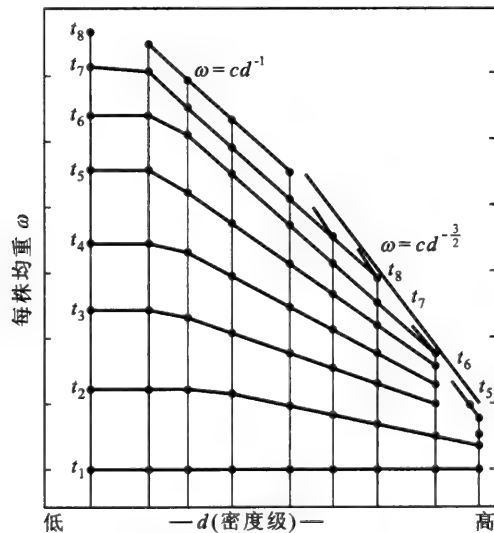


图 7-2 植物密度与大小之间的关系,表明 Yoda 氏 -2/3 自疏法则(仿李博等,2000)

### 7.1.2 性别生态学

研究物种内部性别关系的类型、动态及环境因素对性别的影响是**性别生态学**(ecology of sex)的内容。因为在营有性繁殖的种群内,异性个体构成了最大量、最重要的同种其他成



员,故种内相互作用首先表现在两性个体之间。种群的遗传特征及基因型多样性对于种群数量动态的重要意义,使得性别生态学研究近年来受到越来越多的重视。

### 7.1.2.1 两性细胞结合与有性繁殖

性别生态学与两个重要的生物学问题有关,其一是两性细胞的结合和亲代投入(parental investment)问题,亲代投入是指花费于生产后代和抚育后代的能量和物质资源。两性细胞的结合有自体受精和异体受精两种方式。自体受精指雌雄配子由同一个体产生。兼备产生雌雄配子的动植物是雌雄同体(hermaphrodite)的,但雌雄同体的并不一定都是自体受精的。如某些植物像报春花(*Primula vera*)虽然是自我兼容(self-compatibility)的,但主要营异体受精。自我兼容可以视为是防止缺少异体受精的一种保险措施。另一种极端是:某些植物有花,但从不开(是闭花受精 cleistogamous),仅能通过自体受精而生殖。自体受精和雌雄同体对于生活在密度很低和配偶相遇很少的边缘生境里的生物,可能是有利的。如植物那样的固着生物,没有能力去主动寻找配偶,能生产雌雄两性配子和具有自体受精潜力显然是有好处的。

一个物种可能采取一种或多种受精策略。堇菜(*Viola*)对日照长度变化反应,在春季会产生可让昆虫授粉的花,而在夏季产生不开的、闭花受精的花。这可能是随季节进程而降低对昆虫的可见度和授粉成效的一种适应。一种蜗牛(*Rumina*),在自然界中是典型的自体受精者;而另一种白唇的陆生蜗牛(*Triodopsis albolabris*),只在被隔离数月以后才自体受精,然后产生后代,这些后代比通过异体受精而产生的后代适应性弱。

性别生态学的另一个重要课题是寻找为什么大多数生物都营有性繁殖的答案。因为无性繁殖较有性繁殖在进化选择上有下列重要优越性:①可迅速增殖,占领暂时性新栖息地;②母体所产的后代都带有母本的整个基因组,因此给下代复制的基因组是有性繁殖的两倍。有性繁殖要在进化选择上处于有利地位,必须使之获得利益超过所偿付的减数分裂价、基因重组价和交配价。一般认为,有性繁殖是对生存在多变和易遭不测环境下的一种适应性。因为有性生殖混合或重组(recombine)了双亲的基因组,导致产生遗传上易变的配子,并转而产生遗传上易变的后代(图7-3)。遗传新物质的产生,使受自然选择作用的种群的遗传变异保持高水平,使种群在不良环境下至少能保证少数个体生存下来,并获得繁殖后代的机会。蚜虫的生活史周期复杂,包括有性和无性期。长镰管蚜(*Drepanosiphum platanooides*)的生活周期中,春夏季有一个孤雌生殖期,只有雌蚜(图7-4),该期的创立者雌蚜营无性生殖,生产活的雌性后代。这种生殖模式对应了以悬铃木树汁为食物的供应丰富和增长时期。相反,当秋季食物供应减少、气候条件变坏时,蚜虫生产雄虫,进入有性期,并重组其基因组和产卵,这在理论上可以使创立者的雌性后代在冬季的存活机遇最高,并为以后世代作出贡献。水生的蓝绿藻在湖泊的营养物含量很低时进入有性期,产出囊胞,沉到池塘或湖泊底部休眠,直到触发其生长的时期到来。这个例子说明,有性生殖是避开不利条件的部分机制。

关于有性繁殖的优越性及其产生机制,至今仍是生态学家注意而未圆满解决的课题。美国生态学家 T. H. Hamilton(1980)提出了一种假说:营有性繁殖的物种之间的竞争和捕食者-猎物间相互作用是使有性繁殖持续保持的重要因素。例如,病原生物在生存竞争过程中不断进攻遗传上一致的宿主种群并将其淘汰,而只有那些具不断变化的、进行有性繁殖的基因型的宿主能存活下来;宿主的多型又进而使病原体生物同样也进行有性繁殖,这样才

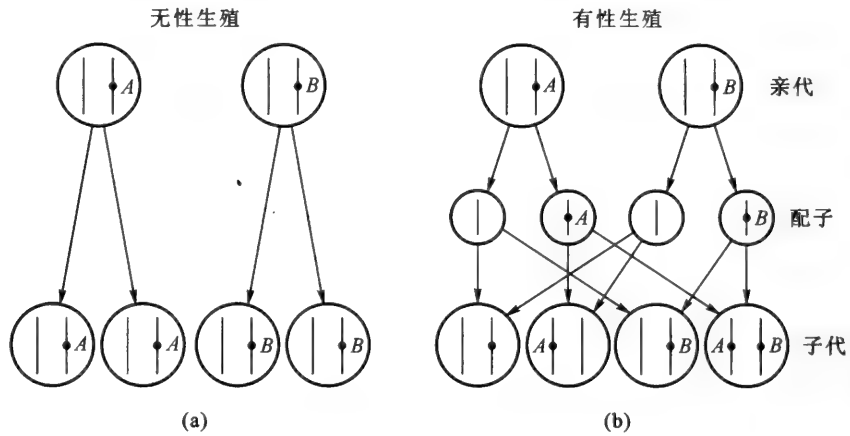


图 7-3 无性生殖(a)和有性生殖(b)的遗传结果

无性生殖的后代是亲体的完全复制,携带相同的基因(A, B);有性生殖产生遗传上多变的后代,携带来自双亲的基因的不同组合(仿 Mackenzie 等, 1998)

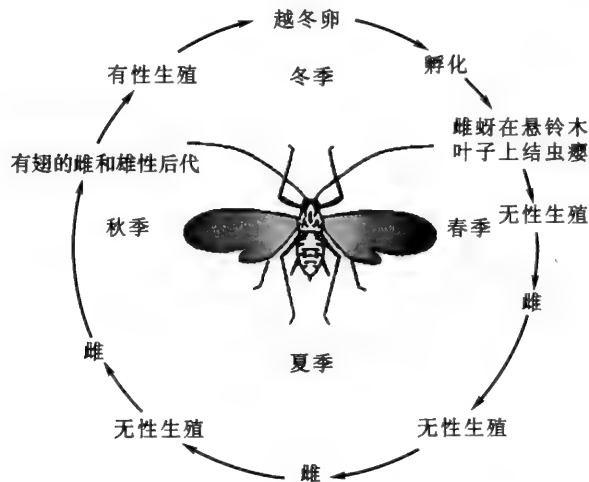


图 7-4 长镰管蚜的生活周期,表示春夏季的无性生殖和秋季的有性生殖(仿 Mackenzie 等, 1998)

能使病原体生物保持有进攻多变型宿主的能力。这就是说,物种间的病原体-宿主相互作用成了性别关系进化的一个主要因素,这种思想也被称作**红皇后效应**(Red Queen effect)。

### 7.1.2.2 性比

性比通常以种群中雄体对雌体的相对数来表示,如雌雄个体数相等,性比即为 1:1。性比也可以用雄体占种群总数的比例来表示,如雌雄数相等,其比例为 0.5。大多数生物种群的性比倾向于 1:1。这种倾向的进化原因叫做 **Fisher 氏性比理论**(Fisher's sex ratio theory)。现说明如下:假如雄比雌少,每个雄体将与多个雌体交配并产出许多后代,因此雄性适合度将比雌性的高;如果是相反的情况,雌体数少,那么雌性适合度将超过雄性。由此

我们可以预期,任何性比上的偏离都会被进化所纠正。如果母体偏向于生产性别较少的后代,母体的适合度就比较高。这就是**稀少型有利**(rare type advantage)的例子。Fisher 氏性比理论认为,雌雄两性应该有**相等投入**(equal investment),这是稀少型有利的结果。

但是,如果一个性别的个体对母体要求的花费比另一性别更高,那么雌雄两性的相等投入将导致便宜的性别有更多的后代数。例如,一种独居的条蜂(*Anthophora abrupta*),其雌蜂比雄蜂重 58%。如果母蜂对雌雄后裔的投入相等,我们可预期,从卵孵化出的雄性数将高出 58%,换言之,其性比是 1:1.58。实际观察到的性比是 1:1.63,与预测的很接近。另一个例子是哺乳类出生时的性比一般雄性偏高,与之相匹配的是雄性的幼体死亡率高于雌性的。例如,加拿大驼鹿(*Alces alces*)的胚胎性比是 1.13:1,略为偏雄。然而成体种群的性比明显地偏雌。出生时资源分配偏雄,并不意味着雄性必然获得更多的资源。雄性提高了的死亡率水平,降低了雄性在出生后所获得母体投入的机会,例如乳汁和保护,因而减少了母体对雄仔的平均投入水平。

另外,有些物种在出生时性比偏离,其原因是雌体通过产生数量不等的雌雄后代,使其生殖成效最大化。在许多灵长类动物中,雄仔从母体家区向外扩散,而雌仔留在区内。因为在拥挤的条件下,雌体间的**局域资源竞争**(local resource competition)很紧张,因而产出雄仔并离开家区是很有利的,这样可使生殖成效有更高的提高机遇(图 7-5)。在同胞姊妹间存在交配竞争的情况下,母体如果产同样数量雄仔和雌仔就会形成浪费,因而性比偏于雌,这叫做**局域交配竞争**(local mate competition),该现象在许多无脊椎动物中出现。有一种螨(*Adactylidium*),其性比是 1:6~1:9 雌,异乎寻常的是雄螨在子宫内与其同胞姐妹交配,然后在它出生前死去。

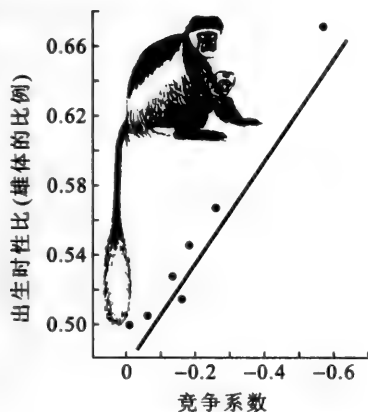


图 7-5 灵长类出生时性比与雌性竞争的关系  
(仿 Mackenzie 等, 1998)

图中每个点表示灵长类属的平均值

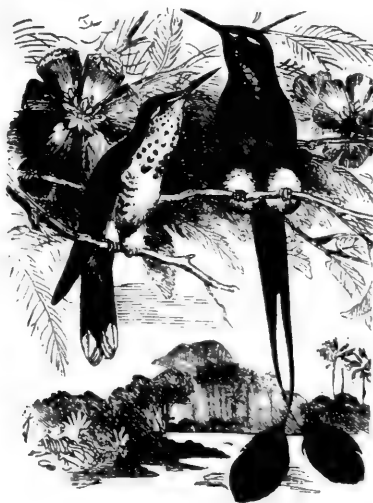


图 7-6 蜂鸟(*Spathura underwoodi*)  
的性二型现象(仿 Mackenzie 等, 1998)  
雄鸟体色鲜艳具长尾, 雌鸟体色暗淡

### 7.1.2.3 性选择

雌雄不仅在生殖器官结构上有区别,而且常常在行为、大小和许多形态特征上有差异。

如雄孔雀的尾、雄翠鸟的鸣啭和雄鹿的叉角等许多次生性征,都是**性选择**(sexual selection)的产物(图7-6)。性选择是由于配偶竞争中生殖成效区别所引起的。在两性间对于后代投入的差别越大,为接近高投入性别(一般是雌性)者,低投入性别(一般是雄性)者之间的竞争也就越激烈;高投入性别者的更加挑剔,必然可从低投入性别者那里获得更好的出价。简言之,雄性应该是有进攻性的,雌性应该是挑剔性的。

由此可见,性选择可能通过两条途径而产生,即通过同性成员间的配偶竞争(**性内选择**, intrasexual selection),或通过偏爱异性的某个独特特征(**性间选择**, intersexual selection),或者两条途径兼而有之。性内选择可以解释打斗武器的发生,如雄性哺乳动物的鹿角、洞角、獠牙、犬齿。另一方面,性间选择对极乐鸟、孔雀等雄鸟的明显无用的身体构件,如奢侈的尾和头羽等提供了解释。雌体对于这类特征的喜好又是怎样产生的呢? **让步赛理论**(handicap theory)认为,拥有质量好的大尾(或其他奢侈的特征),表明拥有者必须有好的基因,而弱个体不可能忍受这种能量消耗,也加大了奢侈特征者被捕食的敏感性。可供选择的 **Fisher 氏私奔模型**(Fisher's runaway model)认为,雄性这种**诱惑性**(epigamic)特征开始被恣意的雌性所选择,并将继续进化,如果雌性基因对挑选特征(如选大尾的)编码,雄性也会对该特征(如尾的大小)编码。

#### 7.1.2.4 植物的性别系统

大多数植物种的个体雌雄同花,一朵花同时具有雄蕊和雌蕊。另一些植物种的个体具有雌雄两类花,雄花产生花粉,雌花产生胚珠,属同株异花(如玉米、南瓜等)。有些植物为雌雄异株,雌花和雄花分别长在不同的植株上(如银杏等),只有这类植物的雌性植株和雄性植株与动物中的雌体和雄体相当。此外,多年生草本三叶南星(*Arisaema triphylum*)在个体尚小时不开花,随着个体长大先有雄花,长到更大时才有雌花。

在植物界中,雌雄异株相当稀少,大约只占有花植物的5%左右。雌雄异株多出现在热带具肉质果实的多年生植物。多数生物学家认为,雌雄异株能减少同系交配的机率,具有异型杂交的优越性。此外,雌雄异株实际上是回避两性间竞争的对策,增加了两性利用不同资源的能力,也减少了食种子动物的压力。另一个环境压力由脊椎动物传粉造成。例如,藤露兜树(*Freycinetia reineckeii*)的植株多数为雌雄异株,只有含单性花的穗状花序,但偶然也出现雌雄同株的植株,具含雌雄两性花的花序(图7-7)。藤露兜树的传粉动物为沙蒙狐蝠(*Pteropus samoensis*)和同绿辉棕鸟(*Aplonis atrifuscus*),它们在采食有甜味的肉质苞片时,对雄花和两性花的危害比雌花大(由于雌花结构上与雄花不同),雄花序、两性花序和雌花序受破坏的百分数分别为96%,69%和6%。当

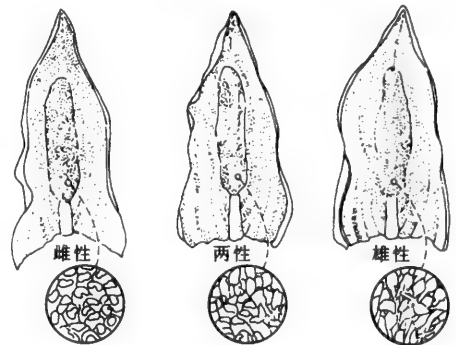


图7-7 藤露兜树花的构造图(仿李博等,2000)

狐蝠在雌雄异株上采食时,雄花序虽然被破坏了,但花粉粘着在狐蝠面部,再转到雌花序采食就使后者授粉,同时对后者危害不大。相反,当狐蝠在雌雄同株的植株上采食时,通常破坏大部或所有雌小花。因为两性花序中雌小花存活率不高,所以产生两性花序的雌雄同株

个体在进化选择上处于劣势,而雌雄异株个体将成为适者而生存下来,藤露兜树沿雌雄异株方向而进化。

藤露兜树的例子说明了植物性别系统的进化选择中环境因素影响的复杂性及其研究的困难。与高等动物相比,植物性别的特点是其多样性和易变性。从种到科、目,往往同一分类单元中,可有一系列的类型。同一属或科的植物种,有的自花授粉,有的异型杂交,而进化中已形成的防止自花授粉的方式也很多。虽然对植物性别系统的研究报道不少,但为学者广为接受的通则还不多。阐明决定植物性别系统的环境因素,至今仍是生态学研究的重要课题。

### 7.1.2.5 动物的婚配制度

#### 1. 婚配制度的定义和进化

婚配制度是指种群内婚配的种种类型,包括配偶的数目、配偶持续时间以及对后代的抚育等。

因为雌配子大、雄配子小,所以每次婚配中雌性的投资大于雄性,加上后代抚育的亲代投入(通常由雌性负担),雌雄繁殖投资的不平衡性就更明显。再者,雄性通常可多次与雌性交配,每次投资较小,所以雌性较雄性更加关心交配的成功率,对于交配的选择也较雄性精细。美国生态学家 Wilson 根据雌雄两性在婚配中这种投入不平衡性提出:高等动物最常见的婚配制度是一雄多雌制,而一雄一雌的单配偶制则是由原始的一雄多雌的多配偶制进化而来的。

#### 2. 婚配制度的类型

婚配制度按配偶数可分为单配制和多配制,后者又分一雄多雌制和一雌多雄制。**单配制(monogamy)**出现在一雄与一雌结成配偶对,或者只在生殖季节,或者保持到有一个死亡。单配制在鸟类中很常见,如天鹅、丹顶鹤等,有 90% 的种是单配制的。但哺乳类中单配制的不多,狐、鼬与河狸属此类。**一雄多雌制(polygamy)**是最普遍的婚配制度。一雄多雌出现在一个雄体与数个或许多雌体交配时。如海狗营集群生活,繁殖期雄兽先到达繁殖地,并争夺和保护领域,雌兽到达较晚。一只雄兽独占雌兽少则 3 只,多至 40 只以上。**一雌多雄(polyandry)**,即由一个雌体为中心的与多个雄体形成的交配群体,在任何动物类群中都不多见。典型的例子有距翅水雉(*Jacana spinosa*),其雌鸟可与若干只雄鸟交配,在不同地方产卵。雌鸟比雄鸟大,更具进攻性,可协助雄鸟保护领域。雄鸟负担孵窝和育雏工作。

#### 3. 决定婚配制度类型的环境因素

决定动物婚配制度的主要生态因素可能是资源的分布,主要是食物和营巢地在空间和时间上的分布情况。举例说,如果有一种鸟,占据一片具有高质食物(如昆虫)资源并分布均匀的栖息地,雄鸟在栖息地中各有其良好领域,那么雌鸟寻找没有配偶的雄鸟结成伴侣显然将比找已有配偶的雄鸟有利。也就是说,选择有利于形成单配偶制。而且,如果雄鸟也参加抚育,单配制将比一雄多雌制有利。如果资源分布不均匀,占据较多资源的雄性就可能占有更多雌性,或当一个雌体能依靠自身养育后代,雄体就能与其他雌体交配以改善配对成效。在极其严酷的环境下,可能抚育后代的要求比双亲所能给予的更多,在此情况下,一雌多雄制可能是最有效的对策。观察结果支持了这种格局:一雌多雄制出现在亚北极冻原的鸨科鸟和最严酷的喜马拉雅地区的人类社会;而在生产力很高的芦苇床内生活的芦苇莺是一雄多雌的。

### 7.1.3 领域性和社会等级

**领域**(territory)是指由个体、家庭或其他**社群**(social group)单位所占据的,并积极保卫不让同种其他成员侵入的空间。保卫领域的方式很多,如以鸣叫、气味标志或特异的姿势向入侵者宣告其领域范围,或以威胁、直接进攻驱赶入侵者等,这些行为称为**领域行为**(territorial behavior)。具领域性的种类在脊椎动物中最多,尤其是鸟兽,但有些节肢动物也具领域性。保护领域的目的主要是保证食物资源、营巢地,从而获得配偶和养育后代。在动物领域性的研究中,总结出以下几条规律:

① 领域面积随其占有者的体重而扩大(图 7-8),领域大小必须以能保证供应足够的食物资源为前提,动物越大,需要资源越多,领域面积也就越大。

② 领域面积受食物品质的影响,食肉动物的领域面积较同样体重的食草动物大,且体重越大,这种差别也越大(图 7-8)。原因是食肉动物获取食物更困难,需要消耗更多的能量,包括追击和捕杀。

③ 领域面积和行为往往随生活史,尤其是繁殖节律而变化。例如,鸟类一般在营巢期领域行为表现最强烈,面积也大。

**社会等级**(social hierarchy)是指动物种群中各个动物的地位具有一定顺序的等级现象。等级形成的基础是支配行为,或称**支配-从属**(dominant-submissive)关系。例如,鸡群中存在彼此啄击现象,经过啄击形成等级,稳定下来后,低级的一般表示妥协和顺从,但有时也通过再次格斗而改变顺序等级。稳定的鸡群往往生长快,产蛋也多,其原因是稳定鸡群中个体间经常的相互格斗要消耗很多能量,这是社会等级制在进化选择中保留下来的合理性的解释。社会等级的优越性还包括优势个体在食物、栖所、配偶选择中均有优先权,这样保证了种内强者首先获得交配和产后代的机会,从物种种群整体而言,有利于种族的保存和延续。社会等级制在动物界中相当普遍,包括许多鱼类、爬行类、鸟类和兽类。

领域性和社会等级是两类重要的社会性行为,与种群调节有密切联系。美国生态学家 V.C. Wynne-Edwards 提出的种群行为调节学说的基础就是这种社会性行为与种群数量的关系。当动物数量上升到很高时,全部最适的栖息地被优势个体占满。随着密度增高,没有领域或配偶的从属个体的比例也会增加,他们最易受不良天气和天敌的危害,这部分比例的增加意味着种群死亡率上升,出生率下降,限制了种群的增长。相反,当种群密度下降时,这部分比例上升,种群死亡率降低,出生率上升,促进了种群的增长。

### 7.1.4 他感作用

**他感作用**(allelopathy)也称作异株克生,通常指一种植物通过向体外分泌代谢过程中的化学物质,对其他植物产生直接或间接的影响。这种作用是生存斗争的一种特殊形式,种间、种内关系都有此现象。如,北美的黑胡桃(*Juglans nigra*),抑制离树干 25 m 范围内植物

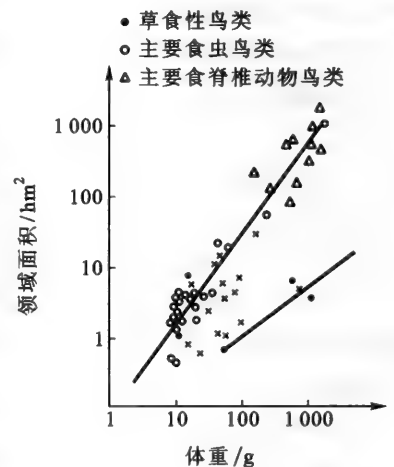


图 7-8 鸟类领域面积与体重、食性的关系(仿孙儒泳等,1993)

的生长,彻底杀死许多植物,其根抽提物含有化学苯醌,可杀死紫花苜蓿和番茄类植物;加利福尼亚灌木鼠尾草(*Salvia leucophylla*)生产挥发性松脂,似乎可抑制田间竞争者,实验室内长在2 g *Salvia* 叶子旁边的黄瓜秧苗茎干的伸展只有不长在 *Salvia* 叶子旁边的对照的8%;在香蒲(*Typha latifolia*),发生种内竞争性异株克生,群丛中心枝叶枯萎。

他感作用中植物的分泌物称作克生物质,对克生物质的提取、分离和鉴定已做了许多工作。如已发现香桃木属(*Myrtus*)、桉树属(*Eucalyptus*)和臭椿属(*Ailanthus*)的叶均有分泌物,其成分主要是酚类物质,如对羟基苯甲酸、香草酸等,它们对亚麻的生长具有明显的抑制作用。

他感作用具有重要的生态学意义:① 对农林业生产和管理具有重要意义。如农业的歇地现象就是由于他感作用使某些作物不宜连作造成的。早稻就是一例,其根系分泌对-羟基肉桂酸,对早稻幼苗起强烈的抑制作用,连作时则长势不好,产量降低。② 他感作用对植物群落的种类组成有重要影响,是造成种类成分对群落的选择性以及某种植物的出现引起另一类消退的主要原因之一。③ 他感作用是引起植物群落演替的重要内在因素之一,如北美加里福尼亚的草原,原来由针茅(*Stipa patahra*)和早熟禾(*Poa scabrella*)等构成,后来由于放牧、烧荒等原因逐渐变成了由野燕麦和毛雀麦构成的一年生草本植物群落,以后又由于生长在这种群落周围的芳香性鼠尾草灌木(*Salvia leucophylla*, *S. melifera*)和蒿(*Artemisia californica*)的叶子分泌有樟脑等萜烯类物质,抑制了其他草本植物的生长,进而逐渐取代了一年生草本植物群落。

## 7.2 种间关系

种间关系包括竞争、捕食、互利共生等,是构成生物群落的基础。所以种间关系的研究是种群生态学与群落生态学之间的界面,其研究内容主要包括两个方面:① 两个或多个物种在种群动态上的相互影响,即**相互动态**(co-dynamics);② 彼此在进化过程和方向上的相互作用,即**协同进化**(co-evolution)。

### 7.2.1 种间竞争

**种间竞争**(interspecific competition)是指两物种或更多物种共同利用同样的有限资源时产生的相互竞争作用。种间竞争的结果常是不对称的,即一方取得优势,而另一方被抑制甚至被消灭。竞争的能力取决于种的生态习性、生活型和生态幅度等。

#### 7.2.1.1 种间竞争的典型实例与高斯假说

1. Gause 以原生动物双核小草履虫(*Paramecium aurelia*)和大草履虫(*P. caudatum*)为竞争对手,观察在分类和生态习性上都很接近的这两物种的竞争结果。当分别在酵母介质中培养时,双核小草履虫比大草履虫增长快。当把两种加入同一培养器中时,双核小草履虫在混合物中占优势,最后大草履虫死亡消失(图7-9)。

然而,在 Gause 将双核小草履虫与另一种袋状草履虫(*P. bursaria*)放在一起培养时,却形成了共存的结局。共存中两种草履虫的密度都低于单独培养,所以这是一种竞争中的共存。仔细观察发现,双核小草履虫多生活于培养试管的中、上部,主要以细菌为食,而袋状草履虫生活于底部,以酵母为食。这说明两个竞争种间出现了食性和栖息环境的分化。

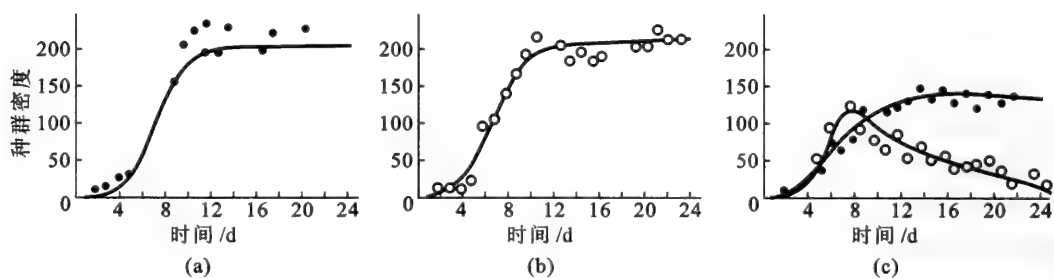


图 7-9 两种草履虫间的竞争(仿 Mackenzie 等, 1998)

(a) 只有双核小草履虫; (b) 只有大草履虫; (c) 两种在一起

2. Tilman 等研究了两种淡水硅藻——星杆藻 (*Asterionella formosa*) 和针杆藻 (*Synedra ulna*) 之间的竞争。硅藻是单细胞藻类, 具有一个特征性的, 一般很复杂的硅酸盐外壳。因此所有的硅藻需要硅酸盐。当两种分别生长在经常向其中加入硅酸盐的培养液中时, 两者生长都很好。但是, 针杆藻比星杆藻将硅酸盐含量降到更低水平。因此, 当将两种一起培养时, 星杆藻很快被排斥, 因为硅酸盐降低到其不能利用的水平(图 7-10)。

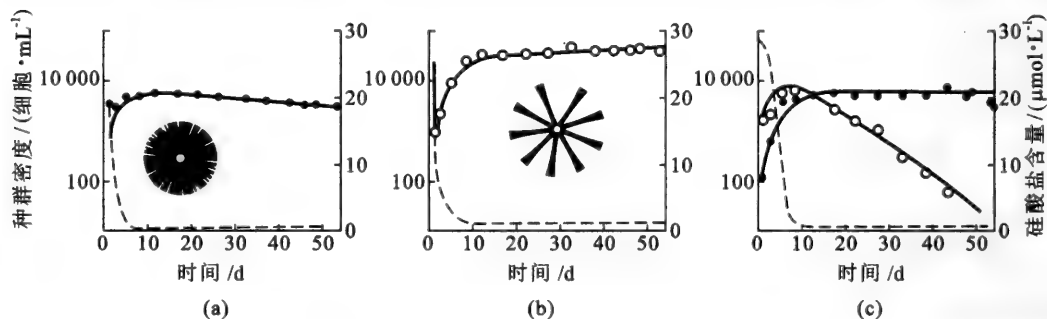


图 7-10 两种硅藻种之间的竞争(仿 Mackenzie 等, 1998)

(a) 只有针杆藻; (b) 只有星杆藻; (c) 两种在一起。点线表示硅藻含量

3. 两种达尔文雀, 勇地雀 (*Geospiza fortis*) 和仙人掌地雀 (*G. scandens*) 之间的竞争。在加拉帕哥斯群岛的小岛 Isla Daphne 上, 20 世纪 70 年代晚期有一次干旱大幅度降低了种子(勇地雀和仙人掌地雀的食物)的产量。两种在干旱中存活了下来, 但改变了食物, 勇地雀集中取食小的仙人掌种子而仙人掌地雀选择较大的种子。这是竞争通过生态位转换(niche shift)导致共存的例子。

4. 藤壶 (*Balanus balanoides*) 和小藤壶 (*Chthamalus stellatus*) 的种间竞争。在西北欧洲, 这两种一般共同生活在同一岩礁型海岸, 但大多数藤壶成体生活在岸上较高处, 而小藤壶成体在较低处。幼体小藤壶一般在海岸较低处固着, 但显然不能存活。在一次实验中, 幼体小藤壶被保护起来, 使其不被藤壶个体窒息, 它们存活、生长得很好。但是, 在较高地带, 小藤壶不必竞争, 因为藤壶不能在干燥环境中生存。这样, 所观察到的分布模式是由于竞争和环境忍受力的共同作用。

Gause 以草履虫竞争实验为基础提出了高斯假说, 后人将其发展为竞争排斥原理



(principle of competitive exclusion)。其内容如下:在一个稳定的环境内,两个以上受资源限制的、但具有相同资源利用方式的种,不能长期共存在一起,也即完全的竞争者不能共存。

### 7.2.1.2 竞争类型及其一般特征

竞争有两种作用方式,或仅通过损耗有限的资源(利用性竞争, exploitation competition),而个体不直接相互作用,或通过竞争个体间直接的相互作用(干扰性竞争, interference competition)。上面所举的竞争实例都属于利用性竞争。相互干扰性竞争也很常见,最明显的例子是动物为了竞争领域或食物进行的打斗。狮子会在较小的食肉动物杀死食物后到来并取代它。物理性打斗也在较小等级发生——许多姬蜂寄生蜂种类幼体具有大的下颚,它们会用下颚与进入其毛虫寄主内的其他幼体战斗到死。另外,他感作用也是一种典型的相互干扰性竞争。还有一些竞争种类相互捕食,如杂拟谷盗 (*Tribolium confusum*) 和赤拟谷盗 (*T. castaneum*), 不仅竞争食物,还相互吃卵直接干扰。另有一些竞争性捕食者通过扰乱猎物而彼此干扰,使它们难于捕捉。这种现象发生于在内湾泥滩上寻找无脊椎动物如蠕虫、等足类和虾为食的涉禽中。这样可强迫一些个体离开食物最丰富的地点,到更边运的环境中去。在干扰性相互作用中,“失败者”适合度的降低可能由于受伤,可能由于死亡,也可能由于缺乏可获资源。

竞争结果的不对称性是种间竞争的一个共同特点。一个体的竞争代价常远高于另一个个体。竞争杀死失败者是很普通的,或通过掠夺资源(使它们丧失资源)或通过干扰(直接杀伤或毒害它们)。竞争不对称(competitive asymmetry)的例子大大超过对称性结果的例子。种间竞争的另一个共同特点是对一种资源的竞争,能影响对另一种资源的竞争结果。例如植物间的竞争,冠层中占优势的植物,减少了竞争对手进行光合作用所需的阳光辐射。这种对阳光的竞争也影响植物根部吸收营养物质和水分的能力。也就是说,在植物的种间竞争中,根竞争与枝竞争之间有相互作用。

### 7.2.1.3 Lotka-Volterra 模型

Lotka-Volterra 的种间竞争模型是逻辑斯谛模型的延伸。设  $N_1$  和  $N_2$  分别为两物种的种群数量,  $K_1$ 、 $K_2$ 、 $r_1$  和  $r_2$  分别为这两物种种群的环境容纳量和种群增长率。按逻辑斯谛模型,

$$dN_1/dt = r_1 N_1 (1 - N_1/K_1)$$

如前所述,  $(1 - N/K)$  项可理解为尚未利用的“剩余空间”项,而  $N/K$  是“已利用空间项”。当两物种竞争或共同利用空间时,对于物种 1 已利用空间项除  $N_1$  外还要加上  $N_2$ , 即:

$$dN_1/dt = r_1 N_1 (1 - N_1/K_1 - \alpha N_2/K_1) \quad (1)$$

其中  $\alpha$  为竞争系数,它表示每个  $N_2$  个体所占的空间相当于  $\alpha$  个  $N_1$  个体。举例说,  $N_2$  个体大,消耗的食物相当于 10 个  $N_1$  个体,则  $\alpha$  为 10。显然,竞争系数  $\alpha$  可以表示每个  $N_2$  对于  $N_1$  所产生的竞争抑制效应。同样,对于物种 2:

$$dN_2/dt = r_2 N_2 (1 - N_2/K_2 - \beta N_1/K_2) \quad (2)$$

$\beta$  为物种 1 对物种 2 的竞争系数。方程式(1)和(2)即为 Lotka-Volterra 的种间竞争模型。

两物种的竞争结局从理论上讲可有以下 3 种:① 种 1 胜而种 2 被排除;② 种 2 胜而种 1 被排除;③ 两种共存。Lotka-Volterra 种间竞争模型的行为可说明获得各种竞争结局的条

件。图 7-11(a)和(b)分别表示物种 1 和 2 处于平衡状态即  $dN_1/dt = 0, dN_2/dt = 0$  时的条件。在(a)图中,最极端的两种平衡是① 全部空间被  $N_1$  所占,即  $N_1 = K_1, N_2 = 0$ ;② 全部空间被  $N_2$  所占,即  $N_1 = 0, N_2 = K_1/\alpha$ 。连接这两个端点,即代表了所有的平衡条件。在对角线以下和以左  $N_1$  增长,以上和以右  $N_1$  下降。同样(b)图中对角线以下和以左  $N_2$  增长,以上和以右  $N_2$  下降。将(a)和(b)图相互叠合起来,就可得到下列 4 种不同的结局,其结果取决于  $K_1, K_2, K_1/\alpha$  和  $K_2/\beta$  的相对大小(图 7-12)。

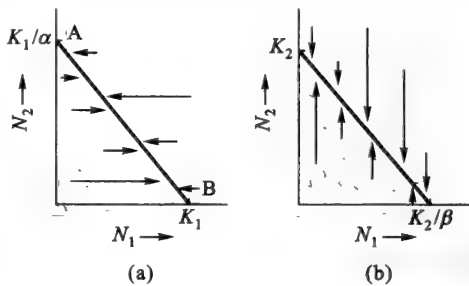


图 7-11 Lotka - Volterra 竞争方程所产生的物种 1 和物种 2 的平衡线(仿 Begon 等, 1986)

(a)物种 1 的平衡线; (b)物种 2 的平衡线

(a) 当  $K_1 > K_2/\beta, K_2 < K_1/\alpha$  时,  $N_1$  取胜,  $N_2$  被排除。直观地说,在  $K_2 - K_2/\beta$  线右面  $N_2$  已超过环境容纳量而停止生长,而  $N_1$  能继续生长,因此结果是  $N_1$  取胜。

(b) 当  $K_2 > K_1/\alpha, K_1 < K_2/\beta$  时,情况与上相反,  $N_2$  取胜,  $N_1$  被排除;

(c) 当  $K_1 > K_2/\beta, K_2 > K_1/\alpha$  时,两条对角线相交,出现平衡点,但这样的平衡是不稳定的。

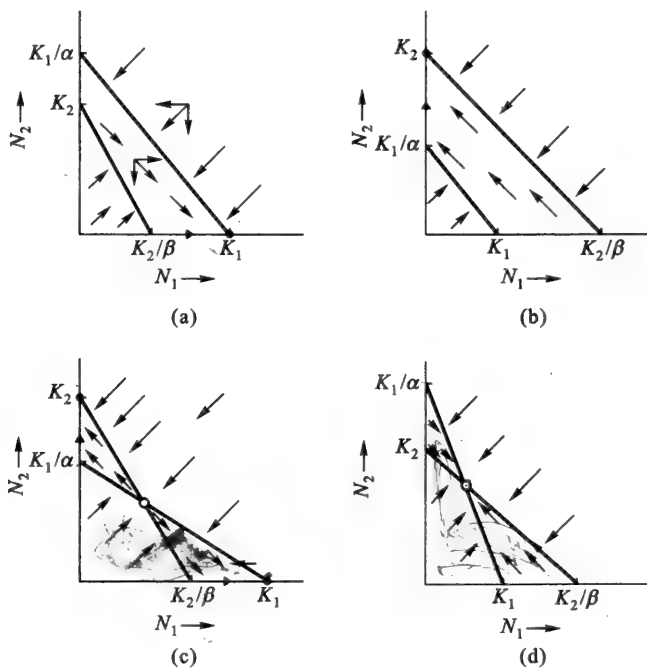


图 7-12 Lotka - Volterra 模型的行为所产生的 4 种可能结局 (仿 Begon 等, 1986)

(a)  $N_1$  取胜,  $N_2$  灭亡; (b)  $N_2$  取胜,  $N_1$  灭亡; (c) 不稳定共存(两种可能取胜); (d) 稳定的平衡(两种共存)

(d) 当  $K_1 < K_2/\beta$ ,  $K_2 < K_1/\alpha$  时, 两条对角线相交, 出现平衡点, 平衡点是稳定的。

$1/K_1$  和  $1/K_2$  两个值, 可分别作为种 1 和种 2 的种内竞争强度指标。因为在一个空间中, 如果能“装下”更多的同种个体(即  $K_1$  值越大), 则其种内竞争就会相对地越小(即  $1/K_1$  值越小)。同样道理,  $\beta/K_2$  值可作为物种 1 对物种 2 的种间竞争强度;  $\alpha/K_1$  值可作为物种 2 对物种 1 的种间竞争强度。这样, 竞争的结局取决于种间竞争和种内竞争的相对大小。如果某物种的种间竞争强度大, 而种内竞争强度小, 则该物种取胜, 反之被排除。将上面(a)和(b)两种情况分别取倒数可知, (a)情况下  $N_1$  种内竞争强度小, 种间竞争强度大, 而  $N_2$  相反, 所以  $N_1$  取胜,  $N_2$  被排除。(b)情况与(a)相反,  $N_1$  种内竞争强度大, 种间竞争强度小,  $N_2$  与  $N_1$  结果  $N_2$  取胜,  $N_1$  被排除。相反, 在(c)情况下, 取倒数得:  $1/K_1 < \beta/K_2$ ,  $1/K_2 > \alpha/K_1$ , 两物种都是种内竞争强度小, 种间竞争强度大, 都有可能取胜, 因而出现不稳定的平衡。情况(d)与(c)相反, 两物种都是种内竞争强度大, 种间竞争强度小, 彼此都不能排挤掉对方, 从而出现稳定的平衡, 即共存的局面。

#### 7.2.1.4 生态位理论

**生态位(niche)**是生态学中的一个重要概念, 指物种在生物群落或生态系统中的地位和角色。对于某一生物种群来说, 其只能生活在一定环境条件范围内, 并利用特定的资源, 甚至只能在特殊时间里在该环境中出现(例如, 食虫的蝙蝠是夜间活动的, 当时鸟类很少在觅食)。这些因子的交叉情况描述了生态位。生态位主要指在自然生态系统中一个种群在时间、空间上的位置及其与相关种群之间的功能关系。随着有机体发育, 它们能改变生态位。例如, 蟾蜍(*Bufo bufo*)在变态前占据水体环境, 是藻类和碎屑的取食者, 当变为成体时它们成为陆生的和食虫的。

##### 1. 理论的形成与发展

生态位理论经历了一个形成与发展的过程。J. Grinnell (1917)最早在生态学中使用生态位的概念, 用来表示划分环境的空间单位和一个物种在环境中的地位。他认为生态位是一个种所占有的微环境, 强调的是空间生态位(spatial niche)的概念。C. Elton (1927)将生态位看做是“物种在生物群落或生态系统中的地位与功能作用”。他强调的是物种之间的营养关系, 实际上指的是营养生态位(trophic niche)。G. E. Hutchinson(1957)提出 **n - 维生态位(n-dimensional niche)**的概念, 使生态位理论取得明显进展。假设影响有机体的每个条件和有机体能够利用的每个资源都可被当作一个轴或维(dimension), 在此轴或维上, 可以定义有机体将出现的一个范围。同时考虑一系列这样的维, 就可以得到有机体生态位的一个增强的定义图。举例说, 苍头燕雀能耐受的温度范围与许多别的种互相重叠。然而, 如果考虑猎物大小和觅食高度是更多的维, 就能把苍头燕雀的生态位与其他许多种的生态位区分开来(图 7-13)。图 7-14 用两维表示了灰蓝蚋莺的生态位。把影响有机体的资源和条件分别作为每一个维(虽然难以测量或在书页上表示)而加进来在理论上是可能的, 并导出一个明确划定的生态位——“**n - 维超体积**”(n 在此是轴数)生态位。简单的理论提示, 这个全面划定的生态位对一个种(甚至于一个种的某个生活阶段), 预期都是独一无二的。但最近的研究表明, 在动态或斑块环境中不一定是这样。n - 维超体积理论在实践中有一个弱点, 即不可能确定是否全部维都已经被考虑了, 尽管如此, 它仍是一个非常有用的概念。

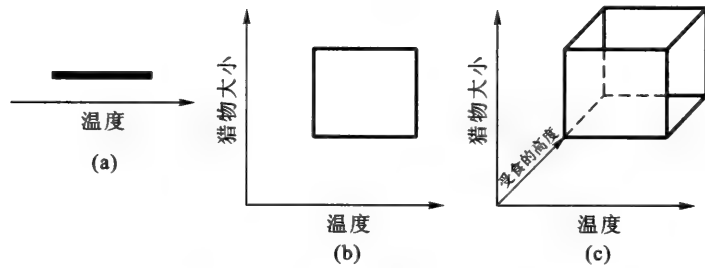


图 7-13 一种鸟的生态位维度(仿 Mackenzie 等, 1998)

- (a) 一维的生态位, 覆盖温度耐受度;
- (b) 二维生态位, 包括温度和猎物大小;
- (c) 三维生态位, 包括温度、猎物大小和觅食的高度

另外, Hutchinson 还提出了**基础生态位**(fundamental niche)与**实际生态位**(realized niche)的概念。一个物种能够占据的生态位空间, 是受竞争和捕食强度所影响的。一般来说, 没有竞争和捕食的胁迫, 物种能够在更广的条件和资源范围内得到繁荣。这种潜在的生态位空间就是基础生态位, 即物种所能栖息的、理论上的最大空间。然而, 种暴露在竞争者和捕食者面前是很正常的事, 很少有物种能全部占据基础生态位, 一物种实际占有的生态位空间叫做实际生态位。竞争对于基础生态位的影响可以用一个经典的实验来说明: 植物生态学家 Tansley 研究了两种拉拉藤 (*Galium*), *G. saxatile* 生长在酸性土壤中, 而 *G. pumilium* 则生长在石灰性土壤中; 当单独生长时, 两个种在两类土壤中都能繁荣, 但当两个种在一起生长时, 在酸性土壤中 *G. pumilium* 被排斥, 而 *G. saxatile* 在石灰性土壤中被排斥。显然, 竞争影响了被观察到的实际生态位。而孔雀鱼 (*Poecilia reticulata*) 和刺鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 的实验启示, 捕食者的接近把鱼限制在隐蔽的地区内进食, 因为那里的捕食风险低。另一个例子见图 7-15, 美国 3 种蝙蝠觅食时间的格局说明这些动物的实际时间生态位也是由于种间相互作用所造成的。

还应该提出的是互利共生也影响有机体的实际生态位, 但它与捕食者和竞争者不同, 互利共生者的存在倾向于扩大实际生态位, 而不是缩小它。比较极端的情况是专性互利共生, 如许多种兰科植物与其真菌菌根的互利共生, 单个种的生态位是不存在的, 因为兰如果没有

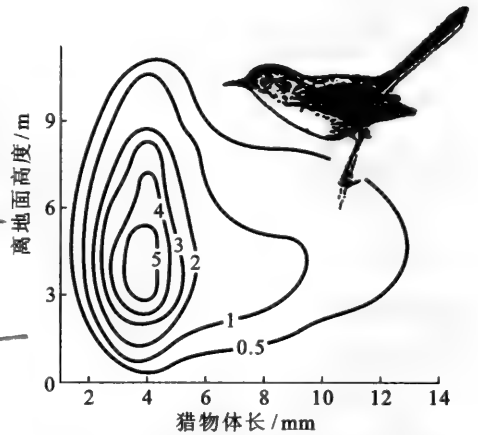


图 7-14 灰蓝夜鹰的觅食生态位, 按其在加州橡树林中觅食的高度和猎物大小而定(仿 Mackenzie 等, 1998)

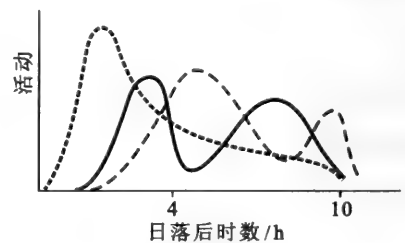


图 7-15 爱荷华州林地蝙蝠的觅食活动(仿 Mackenzie 等, 1998)  
点线为棕蝠, 实线为银毛蝠, 虚线为蓬毛蝠

菌根就不可能生长。

美国学者 R. H. Whittaker(1970)认为,生态位是每个种在一定生境的群落中都有不同于其他种的自己的时间、空间位置,也包括在生物群落中的功能地位,并指出生态位的概念与生境和分布区的概念是不同的。生境是指生物生存的环境,分布区是指种分布的地理范围,生态位则说明在一个生物群落中某个种群的功能地位。

## 2. 生态位分化

生物在某一生态位维度上的分布,如图 7-16 所示,常呈正态分布。这种曲线可称为资源利用曲线,它表示物种具有的喜好位置及其散布在喜好位置周围的变异度。如图(a)中各物种的生态位狭,相互重叠少, $d > w$ ,表示物种之间的种间竞争小;图(b)中各物种的生态位宽,相互重叠多, $d < w$ ,表示种间竞争大。

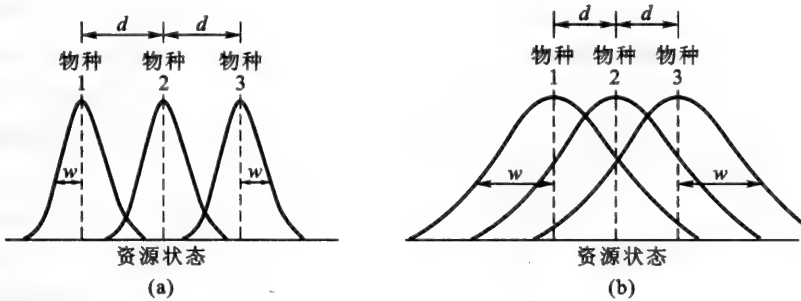


图 7-16 3 个共存物种的资源利用曲线(仿 Begon 等, 1986)

(a) 各物种生态位狭, 相互重叠少; (b) 各物种生态位宽, 相互重叠多。

$d$  为曲线峰值间的距离,  $w$  为曲线的标准差

比较两个或多个物种的资源利用曲线,就能分析生态位的重叠和分离状况,探讨竞争与进化的关系。如果两个种的资源利用曲线完全分开,那么还有某些未被利用的资源。扩充利用范围的物种将在进化中获得好处;同时,生态位狭的物种内激烈的种内竞争更将促使其扩展资源利用范围。因此,进化将导致两物种的生态位靠近,重叠增加,种间竞争加剧。另一方面,生态位越接近,重叠越多,种间竞争也就越激烈,将导致一物种灭亡或生态位分离。总之,种内竞争促使两物种生态位接近,种间竞争又促使两竞争物种生态位分开,这是两个相反的进化方向。那么,物种要共存,需要多少生态位分化呢?竞争物种在资源利用分化上的临界阈值叫做**极限相似性**(limiting similarity)。在图 7-16 中, $d$  表示两物种在资源谱中的喜好位置之间的距离, $w$  表示每一物种在喜好位置周围的变异度,May 等(1974)的分析结果表明, $d/w = 1$  可大致地作为相似性极限。

### 7.2.1.5 竞争释放和性状替换

在缺乏竞争者时,物种会扩张其实际生态位。这种**竞争释放**(competitive release)可认为是在野外竞争作用的证据。例如,在北以色列,两种沙鼠 *Gerbillus allenbyi* 和 *Meriones tristrami* 在一定范围内重叠。在重叠处,*G. allenbyi* 只出现在非沙性土中,而在只有 *G. allenbyi* 的地方它既占据沙性也占据非沙性土。在没有 *M. tristrami* 的情况下,*G. allenbyi* 似乎能够扩张其实际生态位。

竞争释放似乎也发生在新几内亚群岛上的地鸽中。在新几内亚的大岛上,发现 3 种地

鸽,每一种都处于不同的生境(沿岸灌木、次生林和雨林)。在只有一种地鸽的小岛上,该种地鸽使用所有3种生境。可以得出结论,即竞争导致新几内亚大岛上地鸽的生态位分化,但在小岛上发生竞争释放。

偶尔,竞争产生的生态位收缩会导致形态性状变化,叫做**性状替换**(character displacement)。如收获蚁(*Veromessor pergandei*),其下颚大小与食种子的竞争蚂蚁的数量呈负相关。这表明当来自其他蚂蚁种类的竞争增加时,收获蚁变得更特化,集中摄食体积更小的一些种子。另外,在加拉帕哥斯群岛,当两种达尔文雀 *Geospiza fortis* 和 *G. fuliginosa* 单独在岛上发生时,它们具有相似的喙大小,而当它们共同发生时,*G. fuliginosa* 的喙比 *G. fortis* 的要窄得多(应注意由于生态位转换也发生行为和生理变化)。

#### 7.2.1.6 种间竞争与空间和时间异质性

自然环境在结构上不是恒定或均匀的,而是许多在质量和资源水平上变化很大的生境的拼缀,在时间和空间上都是这样。一些斑块的发生是暂时的和不可预测的。环境在时间和空间上的高度异质性使得个体或物种间的竞争“战斗”,可能在还没有决出胜负或达到平衡之前就由于环境变化而发生了变化,从而使竞争持续并多样化。因而,异质性在生态多样性的发展过程中起着非常重要的作用。

竞争者之间经常变化的竞争平衡最初是作为对“**浮游生物悖论**”(“the paradox of the plankton”)现象的解释而提出的。该现象指的是在海上层结构简单的生境中持续存在大量浮游生物种类。日周期性和季节性持续变化的环境,伴随着温度、光、氧气和营养物的变化,会排斥达成任何种间平衡。

在许多环境中会不可预测地产生**缝隙**(gap),起因于极端天气或死亡。缝隙产生后,最先进入这些缝隙的个体通常是那些竞争力较弱但扩散力强的个体,在正常情况下,它们易被较强的竞争者打败。如生长在美国华盛顿海岸上的海棕榈(*Postelsia palmaeformis*)和贻贝(*Mytilis californicus*)。海棕榈是一年生种类,必须每年重新占领赤裸的岩石。在被强风暴摧毁的地点,这里经常形成缝隙,两种共存;而在相对不被扰乱的地点,贻贝占优势。在斑块生境中,许多情况下竞争优势者取决于哪个个体最先占在该地点上,即**优先权**(priority)效果。这对动植物都适用。在许多领域性动物中,存在占有者优势,领域所有者为保护领域进行的战斗,趋向于比竞争者希望的为夺取领域而进行的战斗更顽强。在植物中,最先在某地点生长的种类会击败后来者,即使前者在短兵相接的竞争中是较弱的竞争者。所以,在不可预测的环境中反复地殖民有利于共存。

#### 7.2.2 捕食作用

**捕食**(predation)可定义为一种生物摄取其他种生物个体的全部或部分为食,前者称为**捕食者**(predator),后者称为**猎物或被食者**(prey)。这一广泛的定义包括①“**典型的捕食**”,它们在袭击猎物后迅速杀死而食之;②**食草**,它们逐渐杀死对象生物(或不杀死),且只消费对象个体的一部分;③**寄生**,它们与单一对象个体(寄主)有密切关系,通常生活在寄主的组织中。捕食者也可分为以植物组织为食的**食草动物**(herbivores)、以动物组织为食的**食肉动物**(carnivores)以及以动植物两者为食的**杂食动物**(omnivores)。同时两种类型的被捕食者都有保护自己的身体结构设置(如椰子或乌龟的厚壳)和对策,植物主要利用**化学防御**(chemical defence),而动物则形成了一系列**行为对策**(behavioral strategy)。一方面,不同的

捕食对策需要在不动的、但是化学防御性的被捕食者,与能动而行为复杂的、但是美味被捕食者之间进行权衡,从而在肉食者与草食者之间形成了进化趋异。上述现象特别在内温性哺乳动物中很突出,其12个主要目中有1目(食肉目)包含了所有以其他哺乳动物为食的肉食者(猫类、犬类、熊类、鬣狗类等)。在其他目中,有3目是专性昆虫捕食者(蝙蝠、鼯鼠、食蚁兽),6目几乎全是草食者(象、海牛、马、反刍动物、兔、啮齿动物)。另外,捕食者的食物变化很大,一些捕食者是食物选择性非常强的**特化种**(specialist),仅摄取一种类型的猎物,而另一些是**泛化种**(generalist),可吃几种类型的猎物。草食性动物一般比肉食性动物更加特化(或是吃一种类型食物的**单食者**(monophagous),或是以少数几种食物为食的**寡食者**(oligophagous),它们集中摄食具有相似防御性化学物质的很少几种植物。而草食性动物中的泛化种(或**广食者**, polyphagous)可通过避免取食毒性更大的部分或个体,而以一定范围的植物种类为食。动植物**寄生者**(parasite)都是特化种。例如,大多数蚜虫(植物寄生者)的食物种类高度集中,约550种英国蚜虫的80%取食同一属寄主植物。与此类似,有蛲虫(*Enterobius* sp.)寄生的13种灵长目寄主(包括人)都被一种特化了的蛲虫所感染。相反,个体较大的肉食者和食草者一般食谱较广,因此大部分草食性哺乳动物相对而言是广食者。以上规律也有例外,既有单食性的哺乳动物(专性吃竹的大熊猫,专性以桉树为食的树袋熊),也有广食性的寄生者(如桃-土豆蚜虫,可寄生在500多种植物上)。下面首先介绍典型的捕食。

### 7.2.2.1 捕食者与猎物

#### 1. 捕食者与猎物的协同进化

捕食者与猎物的相互关系是经过长期的协同进化逐步形成的。捕食者进化了一整套适应性特征如锐齿、利爪、尖喙、毒牙等工具,诱饵追击、集体围猎等方式,以更有力地捕食猎物。另一方面,猎物也形成了一系列行为对策,如保护色、警戒色、拟态、假死、快跑、集体抵御等以逃避被捕食。自然选择对于捕食者在于提高发现、捕获和取食猎物的效率,而对于猎物在于提高逃避、防止被捕食的效率,显然这两种选择是对立的。在捕食者-猎物关系的进化过程中,常会见到一种重要倾向,即“负作用”倾向于减弱。在自然界中,捕食者将猎物种群捕食殆尽的事例很少,精明的捕食者大都不捕食正当繁殖年龄的猎物个体,因为这会降低猎物种群的生产力。被食者往往是猎物种群中老年或体弱患病、遗传特性较差的个体,捕食作用为猎物种群淘汰了劣质,从而防止了疾病的传播及不利的遗传因素的延续。人类利用生物资源,从某种意义上讲也要做“精明的捕食者”,不要过分消灭猎物,不然会导致许多生物资源灭绝。

#### 2. Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型

Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型是一个简单然而有价值的模型。该模型做了以下简化假设:① 相互关系中仅有一种捕食者与一种猎物;② 如果捕食者数量下降到某一阈值以下,猎物种数量就上升,而捕食者数量如果增多,猎物种数量就下降,反之,如果猎物数量上升到某一阈值,捕食者数量就增多,而猎物种数量如果很少,捕食者数量就下降;③ 猎物种群在没有捕食者存在的情况下按指数增长,捕食者种群在没有猎物的条件下按指数减少。即: $dN/dt = r_1 N$ ,  $dP/dt = -r_2 P$ , 其中  $N$  和  $P$  分别为猎物和捕食者密度,  $r_1$  为猎物种群增长率,  $-r_2$  为捕食者的死亡率,  $t$  为时间。

当二者共存于一个有限空间内,猎物种群增长因捕食而降低,其降低程度决定于:①  $N$

和  $P$  密度,因二者决定捕食者与猎物的相遇频度;② 捕食者发现和进攻猎物的效率  $\epsilon$ ,即平均每一捕食者捕杀猎物的常数。因此猎物方程为,

$$dN/dt = r_1N - \epsilon PN \tag{1}$$

同样,捕食者种群将依赖于猎物而增长,设  $\theta$  为捕食者利用猎物而转变为更多捕食者的捕食常数,则捕食者方程为:

$$dP/dt = -r_2P + \theta PN \tag{2}$$

方程①和②即为 Lotka-Volterra 的捕食者-猎物模型。图 7-17(a)表示猎物种群的零生长等斜线,捕食者的临界密度。猎物的零增长,即  $dN/dt = 0$  时,  $r_1N = \epsilon PN$  或  $P = r_1/\epsilon$ 。因为  $r_1$  和  $\epsilon$  均是常数,所以猎物零增长线是一条直线。当捕食者种群超过该密度,则猎

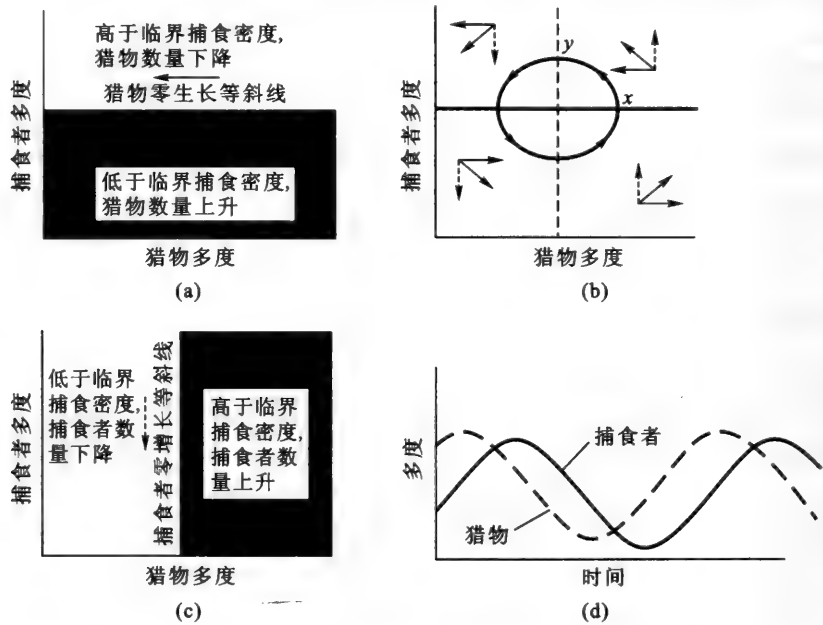


图 7-17 Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型(仿 Mackenzie 等, 1998)

(a) 猎物零生长等斜线; (b) 捕食者零生长等斜线; (c) 结合两等斜线得出捕食者与猎物的共同瞬时变化(实线箭头, 猎物数量变化; 虚线箭头, 捕食者数量变化)。最大猎物数量发生在  $x$  而最大捕食者数量发生在  $y$ ; (c)、(d) 示捕食者与猎物数量对时间(为横轴)作图的双循环

物种群由被捕食导致的死亡率超过出生率,  $N$  减少, 反之  $N$  增加。同样, 图 7-17(b)表示捕食者种群的零生长等斜线, 这时  $N = r_2/\theta$ , 是临界猎物密度。当猎物种群低于该密度, 捕食者种群会因为饥饿而数量下降, 反之, 数量上升。

将以上两条等斜线与猎物和捕食者的数量变化结合起来, 就得到猎物和捕食者共同的瞬时数量变化[图 7-17(c)和(d)]。几乎不管捕食者和猎物的起始数量如何(只要两者数量大于零), 就会出现一个循环模式: 猎物数量上升, 紧跟着捕食者数量也上升, 而后者数量的上升会减少前者数量, 最后导致后者数量也下降。

这样猎物数量又开始上升, 循环再次开始。注意 图 7-17 所示的循环模式代表单一结果, 不同的起始数量会导致不同量级的循环; 另外, 模型预言的周期性振荡对外界干扰很敏



感,外界环境改变会导致循环量级的改变。

### 3. 自然界中捕食者对猎物种群大小的影响

捕食者是否真能够调节其猎物种群的大小呢?目前有两种主要观点:①任一捕食者的作用,只占猎物种群总死亡率的很小一部分,因此去除捕食者对猎物种群仅有微弱影响。如许多捕食者捕食田鼠,蛇仅是捕食者之一,所以去除蛇对田鼠种群数量影响不大。②捕食者只是利用了对象种群中超出环境所能支持的部分个体,所以对最终猎物种群大小没有影响。这可由英国 Wytham Wood 在禁止使用杀虫剂后雀鹰 (*Accipiter misus*) 对大山雀 (*Parus major*) 的捕食增加来证明。由雀鹰捕食导致的死亡率从 1% 以下上升到了 30% 多,但大山雀数量却没有减少,可能因为巢穴不足才是限制大山雀种群大小的关键因子。猎取斑尾林鸽 (*Columba palumbus*) 的人为例子也可以证明上述观点:猎取活动降低了越冬死亡率(可能因为减少了食物短缺时的竞争),但对鸽子净数量没有影响。

但是,也存在表明捕食者对猎物数量有明显影响的大量证据。最有代表性的是向热带岛屿上引入捕食者后所导致的多次种群灭绝。例如,太平洋关岛上引入林蛇后,有 10 种土著鸟消失或数量大大下降。在这些例子中猎物种群劣势很大,因为其没有被捕食的进化历史,也就没有发展相应的反捕食对策。然而,当猎物种群长期处于捕食者的捕获之下时,捕食的影响力也会很大(表 7-3)。当限制捕食者种群的主要因素不是猎物数量,而是其他因素,如巢址或领域的可获性时,捕食者对猎物数量的调节似乎影响不大。

表 7-3 捕食对猎物数量影响的一些例子

| 实验                        | 结果  |
|---------------------------|---|
| 将鸭捕食者(狐狸、浣熊、獾和条纹鼬)从营巢区域除去 | 鸭营巢密度增加 300%,筑巢成功率增加 50%                    |
| 一些区域去除狐狸,另一些区域去除小型食肉动物    | 北美野兔数量在去除狐狸的情况下增加 300%,但在去除小型食肉动物的情况下数量没有变化 |
| 澳洲野犬的控制和排除                | 10 多种中型哺乳动物数量增加,野猪数量大增                      |

仿 Mackenzie 等, 1998

#### 7.2.2.2 食草作用

食草是广义捕食的一种类型。其特点是植物不能逃避被食,而动物对植物的危害只是使部分机体受损害,留下的部分能够再生。

##### 1. 食草对植物的危害及植物的补偿作用

植物被“捕食”而受损害的程度随损害部位、植物发育阶段的不同而异。如吃叶、采花和果实、破坏根系等,其后果各不相同。在生长季早期栎叶被损害会大大减少木材量,而在生长季较晚时叶子受损害对木材产量可能影响不大。另外,植物并不是完全被动地受损害,而是发展了各种补偿机制。如植物的一些枝叶受损害后其自然落叶会减少,整株的光合率可能加强。如果在繁殖期受害,比如大豆,能以增加种子粒重来补偿豆荚的损失。另外,动物啃食也可能刺激单位叶面积光合率的提高。

##### 2. 植物的防卫反应

植物主要以两种方式来保护自己免遭捕食:①毒性与差的味道;②防御结构。在植物中已发现成千上万种有毒次生性化合物,如马利筋中的强心苷,白车轴草中的氰化物、烟草

中的尼古丁、卷心菜中的芥末油。一些次生性化合物无毒,但会降低植物的食物价值。如多种木本植物的成熟叶子中所含的单宁,与蛋白质结合,使其难以被捕食者肠道吸收。同样,番茄植物产生蛋白酶抑制因子,可抑制草食者肠道中的蛋白酶。被食草动物脱过叶子的植物,其次生化合物水平会提高。这种防御诱导表明资源分配的最优化——当利益超过花费时,资源仅用在防御上。这样,橡树(*Quercus robur*)树冠 25% 的脱叶使剩余叶上的采叶蛾幼虫死亡率大大增加。防御结构在各种水平上都存在,从叶表面可陷住昆虫及其他无脊椎动物的微小绒毛(经常带钩或具有粘性分泌液),到大型钩、倒钩和刺,如荨麻(*Urtica dioica*)、犬蔷薇(*Rosa canina*)、冬青树(*Ilex aquifolium*)和金合欢属(*Acacia*)植物,这些主要阻止哺乳类草食动物。上述防御结构的体积大小和流行,也可在脱叶的植物中被诱导出来。

### 3. 植物与食草动物种群的相互动态

植物-食草动物系统也称为**放牧系统**(grazing system)。在放牧系统中,食草者与植物之间具有复杂的相互关系,简单认为食草动物的牧食会降低草场生产力是错误的。如在乌克兰草原上,曾保存 500 hm<sup>2</sup> 原始的针茅草原,禁止人们放牧。若干年后,那里长满杂草,变成不能放牧的地方。其原因是针茅的繁茂生长阻碍了其嫩枝发芽并大量死亡,使草原演变成了杂草草地。放牧活动能调节植物的种间关系,使牧场植被保持一定的稳定性。但是,过度放牧也会破坏草原群落。McNaughton 曾提出一个模型,用以说明有蹄类放牧与植被生产力之间的关系(图 7-18)。

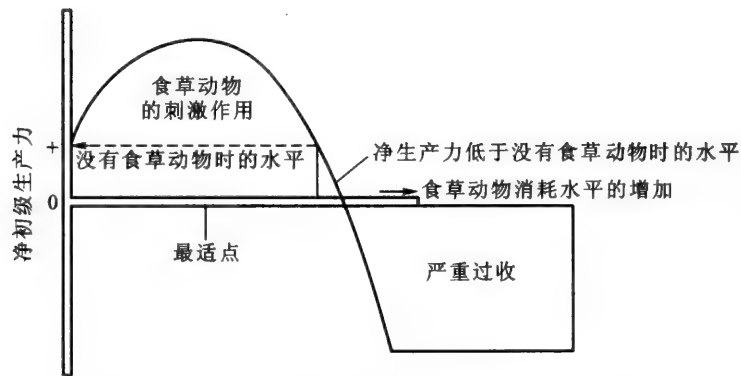


图 7-18 食草动物的食草作用对植物净生产量影响的模型(仿孙儒泳等,1993)

图 7-18 表明,在放牧系统中,食草动物的采食活动在一定范围内能刺激植物净生产力的提高,超过此范围净生产力开始降低,然后,随着放牧强度的增加,就会逐渐出现严重过度放牧的情形。该模型对牧场管理者具有重要意义。

Caughley(1976)曾提出一个植物-食草动物相互作用放牧系统的种群相互动态模型,其基本思想与 Lotka-Volterra 的捕食者-猎物模型相同,但后者是以指数增长描述猎物增长的,而 Caughley 是以逻辑斯谛方程描述植物种群增长的。图 7-19 是图形所模拟出的植物和食草动物两个种群的相互动态过程。

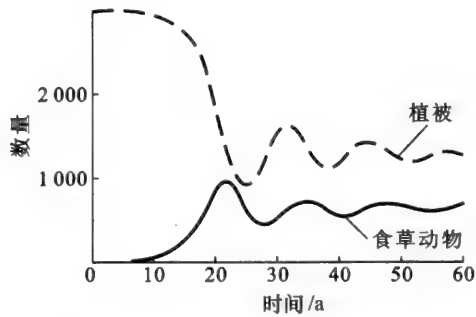


图 7-19 植物-食草动物种群相互动态模型(仿 Krebs, 1985)

## 7.2.3 寄生与共生

### 7.2.3.1 寄生

寄生是指一个种(寄生物)寄居于另一个种(寄主)的体内或体表、靠寄主体液、组织或已消化物质获取营养而生存。寄生物可以分为两大类:① **微寄生物**(microparasite), 在寄主体内或表面繁殖;② **大寄生物**(macroparasite), 在寄主体内或表面生长, 但不繁殖。主要的微寄生物有病毒、细菌、真菌和原生动物。动植物的大寄生物主要是无脊椎动物。在动物中, **寄生蠕虫**(helminth worm)特别重要, 而**昆虫**(insect)是植物的主要大寄生物(特别是蝴蝶和蛾的幼虫以及甲虫), 尽管其他植物(如槲寄生)也可能是重要大寄生物。应注意寄生物的身体大小并不总是决定它们是微寄生物还是大寄生物的决定因素。比如, 蚜虫是植物的微寄生物(在植物表面繁殖), 而真菌可能是昆虫和植物的大寄生物, 它们在寄主死去前不繁殖。**拟寄生物**(parasitoid)(也称做重寄生物), 包括一大类昆虫大寄生物(主要是寄生蜂和蝇), 它们在昆虫寄主身上或体内产卵, 通常导致寄主死亡。大多数寄生物是**食生物者**(biotroph), 仅在活组织上生活, 但一些寄生物在其寄主死后仍能继续存活在寄主上, 如丝光绿蝇(*Lucilia cuprina*)和引起植物幼苗腐烂的植物真菌 *Pythium*, 这些称做**食尸动物**(necrotrophs)。

#### 1. 寄生物与寄主的相互适应与协同进化

由于宿主组织环境多数稳定少变, 所以许多寄生动物的神经系统和感官系统都退化。但使物种保持持续的关键是转换宿主个体, 只有强大的繁殖力和相应发达的生殖器官才能保证对宿主的入侵和感染, 加上寄生生活的营养条件一般较自由生活个体好, 充分保证了寄生物繁殖力的提高。蛔虫等产大量卵就是例证。寄生物一般有复杂的生活史, 许多种寄生物在其生活史中不得不转换二甚至三种寄主。通常, 与不同的寄主相关, 有一套不同的形态。在大多数情况下, 性仅产生在初级寄主, 如果繁殖发生在其他寄主身上, 则是无性繁殖。

另一方面, 寄主被寄生物感染后会发生强烈的反应。如脊椎动物被微寄生物感染后会产生产强烈的免疫反应, 这种反应有两种明显成分:① **细胞免疫反应**, 吞噬细胞(如白血细胞——T淋巴细胞)攻击并吞没病原体细胞, ② **B-细胞免疫反应**, 以特定蛋白(或**抗体**)的产生为基础, 由B淋巴细胞结合到病原体表面。如果再次遭遇同样病原体(或**抗原**), 免疫记忆会快速产生特异抗体, 提高免疫力。行为对策对降低寄生水平也很重要。许多脊椎动物具备**整理**(preening)毛或羽的行为, 有效地去除了外寄生物。将鸡喙剥下, 使其不能整理, 则

虱子的感染率从每只鸡少于 50 个变为每只鸡 1 600 个。北美产驯鹿通过在夏季迁移到更高处来躲避大量蚊子的进攻。植物和低等动物在受到寄生感染后也能提高免疫力,但没有脊椎动物那样复杂的特异性。例如,烟草植物的一片叶子被烟草花叶病毒感染,会提高整个植物体的防御性化学物质水平,从而增加对多种病原体的抵抗力。植物对病原体还有另一种反应——局部细胞死亡。烟草叶子被烟草花叶病毒感染后,植物会杀死感染部细胞,这样夺走寄生物的食物资源。同样,寄生有蚜虫瘿的黑杨 (*Populus nigra*) 叶子,其脱落比未感染叶提前很长时间。

寄生物与宿主的协同进化,常常使有害的“负作用”减弱,甚至演变为互利共生的关系。如引进澳大利亚的穴兔造成农牧业的巨大危害后,后引入黏液瘤病毒才将危害防止住。图 7-20 是病毒毒力在 1951~1958 年的变化,表示了由高毒力逐渐降为中等毒力,并相当持久地保持比较稳定的状态。病原体毒力降低与寄主抗性的增加是平行发展的。

2. 寄生物与寄主种群相互动态

寄生物与寄主种群相互动态在某种程度上与捕食者和猎物的相互作用相似。寄主密度的增加加剧了寄生物与寄主的接触,为寄生物广泛扩散和传播创造了有利条件,使寄主种群发生流行病并大量死亡。脊椎动物寄主中许多微寄生物疾病会提高免疫力,使易感种群的大小减少,疾病的传染力降低。然而,随着新的易感寄主加入种群(如新个体出生),传染病的感染力会再次增加。因此,这种传染病有循环的趋势,新的易感个体增加时传染病的感染力上升,免疫水平上升时传染病的感染力下降(图 7-21)。

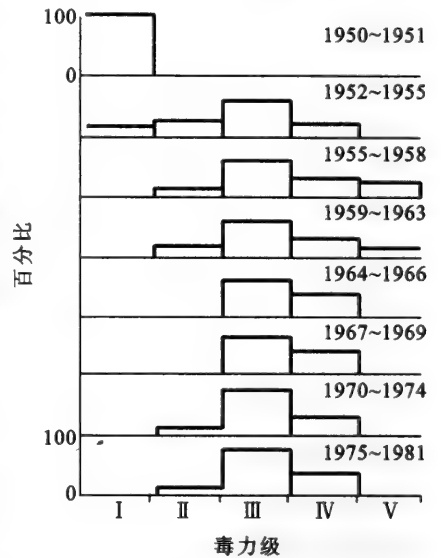


图 7-20 黏液瘤病毒毒力等级的变化 (仿 Begon, 1996)

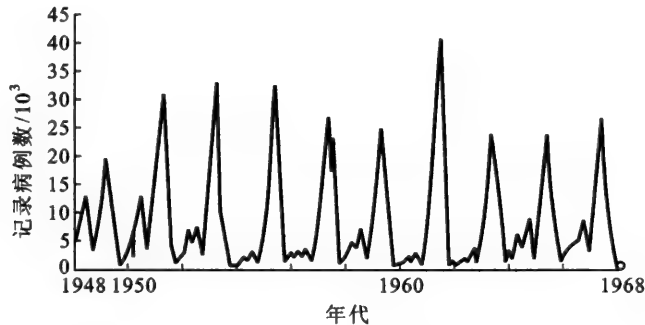


图 7-21 20 年间英格兰和威尔士麻疹传染力循环 (仿 Mackenzie 等, 1998)

与典型捕食者类似,寄生物可能会使寄主种群产生循环。如实验室菜豆象

(*Callosobruchus chinensis*)种群被拟寄生蜂(*Heterospilus prodopidus*)感染时就会发生循环。被线虫寄生的苏格兰雷鸟(*Lagopus lagopus*)种群可观察到循环,但未被线虫寄生的种群则没有循环(图7-22)。

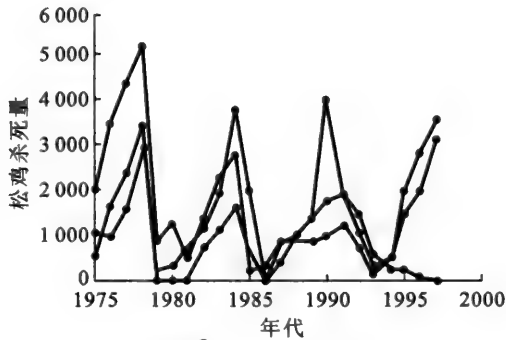


图7-22 西南苏格兰被细小毛圆线虫(*Trichostrongylus tenuis*)寄生的3个红松鸡(*Lagopus lagopus*)种群的循环(仿 Mackenzie 等,1998)(未被寄生种群不显示循环)

### 3. 社会性寄生物

社会性寄生物不像真寄生物那样摄取寄主组织,而是通过强迫其寄主动物为其提供食物或其他利益而获利,如鸟类的**窝寄生**(brood parasitism)。**种内窝寄生**(intraspecific brood parasitism)可发现于一些种类,特别在鸭中很普遍。寄生雌体在其他个体巢中产下一些卵后,寄主雌体的典型反应是减少自身随后的产卵数量。**种间窝寄生**(interspecific brood parasitism)包括欧洲的大杜鹃(*Cuculus canorus*)和北美的褐头牛鹂(*Molothrus ater*),它们将蛋下在其他种鸟的巢中。杜鹃鸟在寄主巢中下一个蛋,并将寄主巢中原来的一个蛋仍掉,从而保持窝中卵数量。社会性寄生在蚂蚁和寄生蜂中也很普遍。一些种类,如蚂蚁(*Lasius regina*),具有工蚁,可以饲养其幼体,但它们可能强迫其他种来担当这一工作。另一些专性寄生物,没有工蚁,完全依赖其他种来饲养其幼体。在这两种实例中,通常都是寄生物蚁王侵袭其他蚁巢并杀死或控制土著蚁王而发生殖民霸占。土著工蚁继续为其窝中幼体提供食物和服务,而寄生物蚁王向窝中加入了其自己的卵。

#### 7.2.3.2 偏利共生

两个不同物种的个体间发生一种对一方有利的关系,称为偏利共生。如附生植物与被附生植物之间的关系就是一种典型的偏利共生。附生植物如地衣、苔藓等借助于被附生植物支撑自己,可获取更多的光照和空间资源。几种高度特化的鮡属(*Echeneis*)鱼类,头顶的前背鳍转化为由横叶叠成的卵形吸盘,借以牢固地吸附在鲨鱼和其他大型鱼类身上,借以移动并获取食物,也是偏利共生的典型例子。

#### 7.2.3.3 互利共生

互利共生是不同种两个体间一种互惠关系,可增加双方的适合度。**共生性**(symbiotic)互利共生发生在以一种紧密的物理关系生活在一起的生物体之间。如**菌根**(mycorrhizae),是真菌菌丝与许多种高等植物根的共生体。真菌帮助植物吸收营养(特别是磷),并从植物获得营养。菌根联合在贫瘠的土壤中特别重要,在实践中现已普遍在灌木和树木上嫁接菌

根以帮助其确立。非共生性互利共生包含不生活在一起的种类。如清洁鱼(cleaner fish)和清洁虾与“顾客”鱼(“costomer” fish)之间的关系。清洁鱼不与“顾客”鱼生活在一起,但可从“顾客”鱼身上移走寄生物和死亡的皮肤并以此为食。在巴哈马群岛一暗礁处移走清洁鱼,引起一些鱼类迅速的皮肤病发作和死亡率的增加。

### 1. 专性互利共生和兼性互利共生

**专性**(obligate)互利共生指永久性成对组合的生物,其中一方或双方不可能独立生活。如**地衣**(lichen)是真菌-藻类共生体,由菌丝垫和包在其中的一薄层光合成藻类或蓝色细菌的细胞组成。真菌保护藻类免遭干旱和阳光辐射,而藻类提供菌丝光合成产物。这样地衣可在真菌和藻类都不能存活的、暴露的极端环境中茁壮成长。珊瑚由珊瑚虫和光合成双鞭甲藻的共生性互利共生体组成,后者为前者提供糖。珊瑚虫是肉食性滤食动物,但浮游动物仅提供其日能量需要的10%,大部分能量由其藻类共生者提供。大多数**共生体**是专性互利共生,还有一些非共生性的互利共生也是专性的,如蘑菇-耕作蚁之间的互利共生,蘑菇和耕作蚁都不能离开对方而生存。

互利共生现象的多数属于**兼性**互利共生,共生者可能不互相依赖着共存,仅是机会性互利共生。通常,这种关系不包括两种间紧密的**成对**关系,而是**散开**的,包含有不同的物种间混合在内。例如,蜜蜂会访问当季许多种正在开花的植物,而这些植物中有许多会受到多种昆虫授粉者的访问。植物与固氮菌之间的关系,如豆类(豌豆)和根瘤菌(*Rhizobium*)之间所发生的关系是**兼性**的。在贫氮土壤中,豆类从在其根部形成结节的细菌的固氮活动中获得很大收益。但是,当土壤中氮水平较高时,植物在没有该菌的情况下也能很好生长。

### 2. 传粉和种子散布

自然界中普遍存在的一种植物与动物之间的互利共生存在于有花植物与传粉动物之间。为了与种群中其他个体交换基因,**异型杂交**(outcrossing)植物需要将其花粉转移到另一同种植物的柱头上,并接受同种植物个体的花粉。对生长在地域广阔,植物种类稀少且均一的场所的植物种类来说,可以进行风授粉,就像在草地和松林所发生的那样。但是,大多数开花的双子叶植物,依靠**传粉者**(pollinator),可能是昆虫、鸟、蝙蝠或小型哺乳动物在植物间传递花粉。通常,传粉者通过接受花蜜(一种富含氨基酸的糖汁)、油或花粉自身为食来获益。一些植物-传粉者关系包含紧密的配对相互作用,两种互相依赖,如丝兰仙人掌与丝兰蛾以及无花果树与无花果寄生蜂之间所发生的关系。雄性长舌花蜂是兰花传粉者,其传粉时不接受食物,而接受雄性可转化成性信息素的复杂的化合物。但是,大多数植物-传粉者的关系比上述的更松散,每一传粉者用来收获花蜜和花粉的植物都有一个范围,该范围在整个季节中随可获得的花的种类变化而改变。另一类动物-植物之间的互利共生见于种子传布。气流可非常有效地传布很小的种子,但大型种子仅能靠水流传布(如椰树种子的传布)或靠动物散布。**啮齿动物、蝙蝠、鸟类和蚂蚁**都是重要的种子传播者。一些特化的种子传播者是种子采食者,它们摄食种子,但通过掉落或贮存和丢失种子可帮助种子散布。尽管这种种子丢失可能是偶然性的,这种关系对双方还是相互有益的。另一些种子传布者包括**食水果动物**,它们摄食新鲜水果,但排除或去除种子。热带森林中75%的树种生产新鲜水果,其种子由动物散布。植物进化了这些富含能量的水果作为“报酬”来吸引食水果动物的注意。食水果动物-植物的关系通常是松散的,一些不同动物种类可取食同种植物的水果。应该注意,某些动物散布种子(如埋在哺乳动物毛中的刺果)对动物没有利益,不是互利共生。

### 3. 防御性互利共生

有一些互利共生为其中一方提供对捕食者或竞争者的防御。一些种类的草,包括普通的多年生黑麦草(*Lolium perenne*),与麦角真菌(*Clavicipitaceae fungi*)之间有互利共生关系,真菌或者生长在植物组织内或生长在叶子表面,生产具有很强毒性的**植物碱**,保护草免受食草者和食种子者的危害。**蚂蚁-植物**互利共生很普遍。许多种植物在树干或叶子上有叫做花外蜜腺的特化腺体为蚂蚁提供食物源,该腺体分泌富含蛋白和糖的液体。在许多种金合欢树中,蚂蚁也通过住在树的空刺中得到物理保护。蚂蚁为其宿主提供对抗草食者的很强的防御,有力地进攻任何入侵者,在某些情况下还可以通过去除周围植物来限制竞争。实验中把蚂蚁从金合欢树和 *Tachygali* 树上移走,这些树受到食草动物的取食水平大大提高,证明了蚂蚁的保护效果。在与蚂蚁具有兼性互利共生关系的金合欢种类中,没有蚂蚁的植物个体含有高水平的防御性次生化合物,而那些住有蚂蚁的植物对这些化合物的投入水平却很低,这进一步表明了蚂蚁作为威慑食草者的价值。

### 4. 动物组织或细胞内的共生性互利共生

住在其动物伙伴的肠内或细胞内的共生者普遍存在。反刍动物(鹿和牛)拥有多室胃,在其中发生细菌和原生动物的发酵作用。在一些以木为食的白蚁中,必需的分解酶——纤维素酶,由生活在特化了的肠构造内的细菌共生体提供。白蚁通过摄食自身粪便——食粪(refecation)使其从食物中获取能量的效率最大。一些白蚁还拥有可固定空气中氮的细菌(如豆类和其他植物那样),因为木中氮含量很低,这是有价值的。细胞内细菌共生体发生在一些昆虫类群,如蚜虫和蟑螂,这些细菌可通过合成必需氨基酸帮助氮代谢。这些细菌共生体已和其宿主紧密地协同进化了。

### 5. 互利共生和进化

互利共生的进化可能发生在不同情况下,或来自寄生物-寄主或捕食者-猎物之间的关系,或发生在没有协作或相互利益的紧密共栖者之间。例如,昆虫传粉可能起始于昆虫从风传布花上偷花粉,然后双方的进化变化(协同进化)使双方从这种关系中获益。这样,在植物-传粉者关系中,增强的传粉成功的优势产生出吸引昆虫的花(鲜艳的颜色、香味、花蜜)。但是,互利共生也可能“恶化”为一方对另一方利益非平衡的剥削——寄生。例如,许多兰花不为其传粉者提供任何奖励,而是通过气味、形状和色彩模式来模仿昆虫雌体以诱使昆虫落到花上(特别是蜜蜂和黄蜂)。这是互利共生关系进化变为寄生关系的一个例子。

现已普遍接受**真核细胞的来源**包括原核共生体的思想。**线粒体**(mitochondria)(所有高等生物细胞的“动力室”,在这里发生有氧呼吸,产生 ATP)和**叶绿体**(chloroplast)(所有植物光合作用单位)都来自自由生活的原核生物,含有环状 DNA 基因组和其他细菌的特征。

## 小 结

种内竞争在固着生长的生物如植物中表现为密度效应,因其不能通过运动逃避竞争。植物的密度效应有两个基本规律,即最后产量恒值法则和  $-3/2$  自疏法则。

性别生态学是种内关系研究的重要内容。植物在进化过程中形成了多样、易变的性别系统。动物则在进化过程中形成了各种类型的婚配制度。决定动物婚配制度的主要生态因素是资源的量及其分布。

社会等级和领域性是动物的两类重要的社会性行为,与种群调节有密切联系。植物的他感作用对群落的形成和演替等都有重要的生态学意义。

种间相互作用包括竞争、捕食、寄生和偏利共生、互利共生。

种间竞争的竞争排斥原理表明,在一个稳定的环境内,两个以上受资源限制的、但具有相同资源利用方式的种,不能长期共存在一起,也即完全的竞争者不能共存。两个种群之间的竞争可由 Lotka-Volterra 种间竞争模型描述。生态位主要指在自然生态系统中一个种群在时间、空间上的位置及其与相关种群之间的功能关系。定义有机体生态位的每一个条件和资源,对有机体能出现的空间提供一个维度。一起考虑所有维度,全面确定的有机体生态位,称作多维生态位空间。竞争有多种形式,多数竞争结果是不对称的。自然界种间竞争存在竞争释放和性状替换现象。

捕食可定义为摄取其他个体的全部或部分为食。广义的捕食者包括典型的捕食者、草食者和寄生者。捕食者与猎物种群之间经过长期的协同进化形成了一系列适应性特征,二者的相互作用可用 Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型进行描述。这一模型做了一个有趣的预测:捕食者和猎物种群会发生循环。在自然界中,由于捕食者、猎物之间的多种干扰因素、领域性,捕食者与猎物间并非一对一的关系等原因,使捕食者与猎物间的相互影响较模型预期的要复杂得多。

植物主要通过化学防御来对抗食草者,但食草动物并非简单的割草者,植物-食草动物在协同进化过程中形成了一个相互作用的整体系统,如在放牧系统中,适当放牧可促进草场生产力的提高。

寄生者分为微寄生者和大寄生者。寄生者与寄主间复杂的协同进化趋向于使寄生的毒性减弱。寄生者-寄主种群相互动态有循环的趋势。

自然界存在多种形式的互利共生现象,如地衣、菌根、有花植物与传粉动物等等。现已普遍认为真核细胞的来源包括原核共生体。

## 思考题

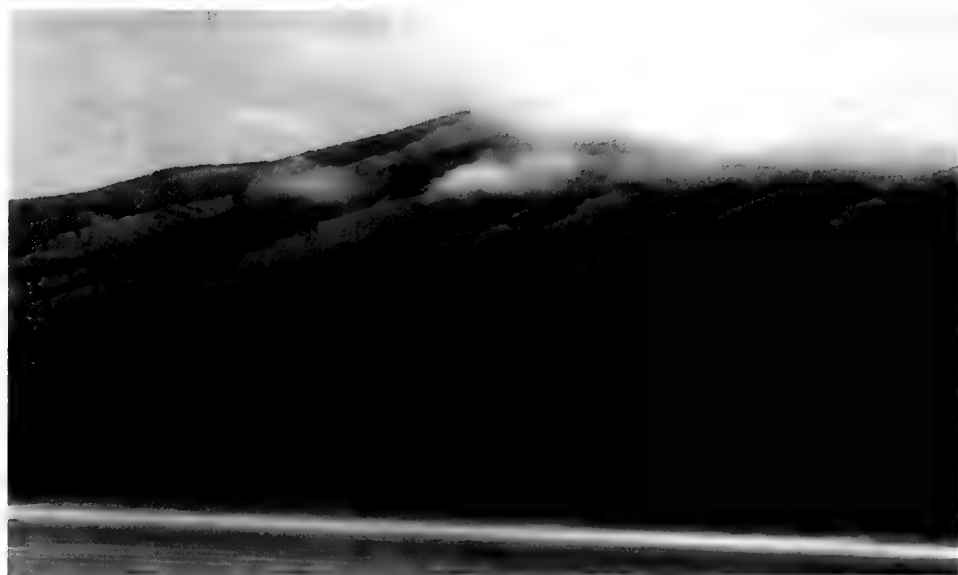
1. 种内与种间关系有哪些基本类型?
2. 密度效应有哪些普遍规律?
3. 何为红皇后效应?生物进行有性繁殖有什么好处?
4. 领域行为和社会等级有何适应意义?
5. 什么是他感作用,有何生态学意义?
6. 什么是竞争排斥原理?举例说明两物种共存或排斥的条件。
7. 什么是竞争释放和性状替换?
8. 什么是生态位?画图比较说明两物种种内、种间竞争的强弱与生态位分化的关系。
9. 谈谈捕食者对猎物种群数量的影响。
10. 怎样管理好草原?
11. 谈谈寄生者与寄主的协同进化。
12. 共生有哪些类型?



## 推荐阅读文献

1. 李博主编. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000
2. 孙儒泳. 动物生态学. 第3版. 北京: 北京师范大学出版社, 2001
3. Stiling P D. Introductory Ecology. Prentice Hall, 1992
4. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. Instant Notes in Ecology. BIOS Scientific Publishers, 1998

## 第三部分 群落生态学



生物群落是在相同时间聚集在同一地段上的各物种种群的集合。正是生物群落在地貌类型繁多的地球表面上有规律地分布，才导致地球生机盎然，花鸟鱼虫各享欢乐。

# 8

## 群落的组成与结构

---

### 8.1 生物群落的概念

#### 8.1.1 生物群落的概念

**群落**(community)这一概念最初来自于植物生态学的研究。由于不同生态学家研究的对象与采用的研究方法不同,导致对群落概念的认识也有所不同。近代植物地理学创始人 Alexander Humboldt 在周游考察了世界许多地方之后,于 1807 年在《植物地理知识》一书中,揭示了植物分布与气候条件之间相互关系的规律,并指出每个群落都有其特定的外貌,它是群落对生境因素的综合反应。1890 年,植物生态学的创始人 E. Warming(丹麦人)在他的经典著作《植物生态学》一书中,将群落定义为“一定的种所组成的天然群聚即群落”。1908 年以生态学家 B. H. Сукачев 为代表的俄国学派对群落的定义为:植物群落是“不同植物有机体的特定结合,在这种结合下,存在植物之间以及植物与环境之间的相互影响”。一些动物学家也注意到了不同动物种群的群聚现象。1911 年, V. E. Shelford 对生物群落下的定义为“具一致的种类组成且外貌一致的生物聚集体”。后来美国著名生态学家 E. P. Odum 于 1957 年在他的《生态学基础》一书中,对这一定义做了补充,他认为除种类组成与外貌一致外,还“具有一定的营养结构和代谢格局”,“它是一个结构单元”,“是生态系统中具有生命的部分”。

综上所述,目前生物群落可定义为:在相同时间聚集在同一地段上的各物种种群的集合。

应当注意的是,在这个定义中,首先强调了时间的概念,其次是相同的地段。因为在相同的地段上,随着时间的继续,群落从组成到结构都会发生变化,所以生物群落一定是指在某一时间段内的群落。还应当注意,物种在群落中的分布不是杂乱无章的,而是有序的,这是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互作用、相互制约而形成的。

1902 年,瑞士学者 C. Schroter 首次提出了**群落生态学**(synecology)的概念,他认为,群

落生态学是研究群落与环境相互关系的科学。1910年,在比利时布鲁塞尔召开的第三届国际植物学会议上正式决定采纳了群落生态学这个科学名称。

对于群落生态学的研究是以植物群落研究得最多,也最深入。群落学的许多原理大都来自植物群落学的研究。**植物群落学**(phytocoenology)也叫**地植物学**(geobotany)或**植被生态学**(ecology of vegetation),主要研究植物群落的结构、功能、形成、发展以及与所处环境的相互关系。目前对植物群落的研究已经形成比较完整的理论体系。由于动物生活的移动性特征,使得动物群落的研究比植物群落困难,所以动物群落学研究晚于植物群落学。但是如果没有后来动物群落生态学家的参加,有关生态锥体、营养级间能量传递效率等原理的发现是不可能的;同时,如捕食、食草、竞争、寄生等许多重要生态学原理,多数也由动物生态学研究开始;对近代群落生态学作出重要贡献的一些原理,如中度干扰说对形成群落结构的意义、竞争压力对物种多样性的影响等都与动物群落学的发展分不开。因此,最有成效的群落生态学研究,应该是对动物、植物以及微生物群落研究的有机结合。近代的食物网理论、生态系统的能流与物流等规律,都是这种整体研究的结果。

### 8.1.2 群落的基本特征

生物群落作为种群与生态系统之间的一个生物集合体,具有自己独有的许多特征,这是它有别于种群和生态系统的根本所在。其基本特征如下:

1. 具有一定的种类组成 任何一个生物群落都是由一定的动物、植物和微生物种群组成。不同的种类组成构成不同的群落类型,如热带雨林的种类组成与温带夏绿阔叶林的种类组成就完全不同。因此,种类组成是区别不同群落的首要特征。而一个群落中种类成分以及每个种个体数量的多少,则是度量群落多样性的基础。

2. 群落中各物种之间是相互联系的 生物群落并非种群的简单集合。哪些种群能够组合在一起构成群落,主要取决于两个条件:其一是必须共同适应它们所处的无机环境;其二是它们内部的相互关系必须取得协调与平衡。而且物种之间的相互关系还随着群落的不断发展而不断发展和完善。例如假定在一块新近形成的裸地上,一个生物群落开始了从无到有的发展过程。绿色植物的繁殖体在传播因子的作用下传播到了该裸地上,只要繁殖体能够适应裸地的环境条件,它便开始了在裸地上的定居过程,成为首批定居成功的先锋植物。随着定居成功植物的增多以及先锋植物的繁殖,裸地上植物密度逐渐增大,空间变小,同种与不同种植物之间开始发生相互关系。这种关系主要表现在对生存空间的争夺、阳光的获取、营养物质的利用、排泄物或分泌物的彼此影响。在种间竞争中获胜的植物成为最早的群落成员,竞争失败者便被淘汰出群落。随着植物群落的形成与发展,各种动物种群也随之形成与发展,它们不但需要以适当的植物作为食物来源(直接的或间接的),而且需要植物群落为它们提供栖息、活动、繁殖与避敌的场所。微生物参与到群落中来也经历着近似的历程,不同生物群落中微生物的种类组成及数量关系不同便是证明。

3. 群落具有自己的内部环境 群落与其环境是不可分割的。任何一个群落在形成过程中,生物不仅对环境具有适应作用,而且同时生物对环境也具有巨大的改造作用。随着群落发育到成熟阶段,群落的内部环境也发育成熟。群落内的环境,如温度、湿度、光照等都不同于群落外部。不同的群落,其群落环境存在明显的差异。

4. 具有一定的结构 每一个生物群落都具有自己的结构,其结构表现在空间上的成层

性(包括地上和地下)、物种之间的营养结构、生态结构以及时间上的季相变化等。群落类型不同,其结构也不同。热带雨林群落的结构最复杂,而北极冻原群落的结构最简单。

5. 具有一定的动态特征 任何一个生物群落都有它的发生、发展、成熟(即顶极阶段)和衰败与灭亡阶段。因此,生物群落就像一个生物个体一样,在它的一生中都处于不断地发展变化之中,表现出动态的特征。例如一个刚封山育林的山体,目前的群落状况,与 50 年后的群落状况,在许多方面必然存在着明显的差异。

6. 具有一定的分布范围 每一生物群落都分布在特定的地段或特定的生境上,不同群落的生境和分布范围不同。无论从全球范围还是从区域角度讲,不同生物群落都是按着一定的规律分布。

7. 具有边界特征 在自然条件下,如果环境梯度变化较陡,或者环境梯度突然中断(如地势变化较陡的山地的垂直带,陆地环境与水生环境的交界处,像池塘、湖泊、岛屿等),那么分布在这样环境条件下的群落就具有明显的边界,可以清楚地加以区分;而处于环境梯度连续缓慢变化(如草甸草原和典型草原之间的过渡带、典型草原与荒漠草原之间的过渡带等)地段上的群落,则不具有明显的边界。但在多数情况下,不同群落之间都存在过渡带,被称为**群落交错区(ecotone)**,并导致明显的边缘效应。

8. 群落中各物种不具有同等的群落学重要性 在一个群落中,有些物种对群落的结构、功能以及稳定性具有重大的贡献,而有些物种却处于次要的和附属的地位。因此,根据它们在群落中的地位和作用,物种可以被分为优势种、建群种、亚优势种、伴生种以及偶见种或罕见种等。

### 8.1.3 对群落性质的两种对立观点

在生态学界,对于群落的性质问题,一直存在着两派绝然对立的观点,通常被称为机体论学派和个体论学派。

#### 1. 机体论学派

机体论学派(organismic school)的代表人物是美国生态学家 Clements(1916, 1928),他将植物群落比拟为一个生物有机体,看成是一个自然单位。他认为任何一个植物群落都要经历一个从先锋阶段(pioneer stage)到相对稳定的顶级阶段(climax stage)的演替过程。如果时间充足的话,森林区的一片沼泽最终会演替为森林植被。这个演替过程类似于一个有机体的生活史。因此,群落像一个有机体一样,有诞生、生长、成熟和死亡的不同发育阶段,而这些不同的发育阶段,可以解释成一个有机体的不同发育时期。他指出这种比拟是真实的,因为每一个顶级群落被破坏后,都能够重复通过基本上同样是同样形式的发展阶段而再达到顶级群落阶段。

此外, Braun-Blanquet(1928, 1932)和 Nichols(1917)以及 Warming(1909)将植物群落比拟为一个种,把植物群落的分类看作和有机体的分类相似。因此,植物群落是植被分类的基本单位,正像物种是有机体分类的基本单位一样。而 Tansley(1920)认为:和一个有机体的严密结构相比,在植物群落中,有些种群是独立的,它们在别的群落中也能很好地生长发育,相反有些种群却具有强烈的依附性,即只能在某一群落中而不能在其他的群落中存在。因此,他强调,植物群落在许多方面表现为整体性,应作为整体来研究。这种见解以后就发展成他的生态系统概念。另外,动物生态学家 Elton 与 Möbius 也支持机体论的观点。

## 2. 个体论学派

个体论学派(individualistic school)的代表人物之一是 H. A. Gleason。他(1926)认为将群落与有机体相比拟是欠妥的。因为群落的存在依赖于特定的生境与不同物种的组合,但是环境条件在空间与时间上都是不断变化的,故每一个群落都不具有明显的边界。环境的连续变化使人们无法划分出一个个独立的群落实体,群落只是科学家为了研究方便而抽象出来的一个概念。前苏联的 R. G. Ramensky 和美国的 R. H. Whittaker 均持类似观点。他们用梯度分析与排序等定量方法研究植被,证明群落并不是一个个分离的有明显边界的实体,多数情况下是在空间和时间上连续的一个系列。

个体论学派反对将群落比拟为有机体的依据是:如果将植物群落看成是一个有机体,那么它与生物有机体之间存在着很大的差异。首先,生物有机体的死亡必然引起器官死亡,而组成群落的种群不会因植物群落的衰亡而消失;第二,植物群落的发育过程不像有机体发生在同一体内,它表现在物种的更替与种群数量的消长方面;第三,与生物有机体不同,植物群落不可能在不同生境条件下繁殖并保持其一致性;最后,相同物种的个体之间在遗传上密切相关,但是在同一群落类型之间却无遗传上的任何联系。上述这些方面都是将群落比拟为生物有机体所固有的缺陷。

以上两派观点的争论并未结束,因研究区域与对象不同而各持己见。还有一些学者认为,两派学者都未能包括全部真理,并提出目前已经到了停止争论的时刻了。这些学者认为,现实的自然群落,可能处于自个体论所认为的到机体论所认为的连续谱中的任何一点,或称 Gleason-Clements 轴中的任何一点。

## 8.2 群落的种类组成

### 8.2.1 种类组成的性质分析

种类组成是决定群落性质最重要的因素,也是鉴别不同群落类型的基本特征。群落学研究一般从分析种类组成开始。为了得到一份完整的生物种类名单(如高等植物名录或动物名录),通常采用最小面积的方法来统计一个群落或一个地区的生物种类名录,现以植物群落为例来具体阐述。

所谓最小面积,是指基本上能够表现出某群落类型植物种类的最小面积。如果抽样面积太大,会花费很大的财力、人力与时间等;如果抽样面积太小,则不可能完全反映组成群落的物种情况。通常以绘制种-面积曲线来确定最小面积的大小。具体做法是:逐渐扩大样方面积,随着样方面积的增大,样方内植物的种数也在增加,但当物种增加到一定程度时,曲线则有明显变缓的趋势,通常把曲线陡度开始变缓处所对应的面积,称为最小面积(图 8-1)。

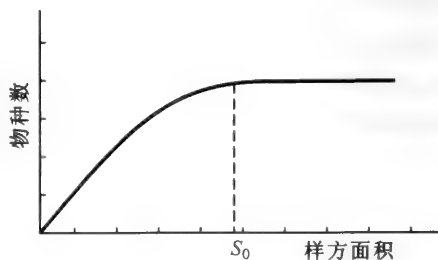


图 8-1 种-面积曲线示意图

通常,组成群落的种类越丰富,其最小面积越大。最小面积如我国云南西双版纳的热带

雨林为 2 500 m<sup>2</sup>, 北方针叶林为 400 m<sup>2</sup>, 落叶阔叶林为 100 m<sup>2</sup>, 草原灌丛为 25~100 m<sup>2</sup>, 草原为 1~4 m<sup>2</sup>。

植物种类不同, 群落的类型和结构不相同, 种群在群落中的地位和作用也不相同。因此, 可以根据各个种在群落中的作用而划分群落成员型。植物群落研究中, 常用的群落成员型有以下几类:

1. 优势种和建群种 对群落结构和群落环境的形成有明显控制作用的植物种称为**优势种**(dominant species), 它们通常是那些个体数量多、投影盖度大、生物量高、体积较大、生活能力较强的植物种类。群落的不同层次可以有各自的优势种, 如森林群落中, 乔木层、灌木层、草本层和地被层分别存在各自的优势种, 其中乔木层的优势种, 即优势层的优势种常称为**建群种**(constructive species)。如果群落中的建群种只有一个, 则称为“单建群种群落”或“单优种群落”; 如果具有两个或两个以上同等重要的建群种, 则称为“共建种群落”或“共优种群落”。热带森林几乎全是共建种群落, 北方森林和草原则多为单优种群落, 但有时也存在共优种群落。

2. 亚优势种 **亚优势种**(subdominant species)指个体数量与作用都次于优势种, 但在决定群落性质和控制群落环境方面仍起着一定作用的植物种。在复层群落中, 它通常居于下层, 如大针茅草原中的小半灌木冷蒿就是亚优势种。

3. 伴生种 **伴生种**(companion species)为群落的常见种类, 它与优势种相伴存在, 但不起主要作用。

4. 偶见种或罕见种 **偶见种**(rare species)可能偶然地由人们带入或随着某种条件的改变而侵入群落中, 也可能是衰退中的残遗种。它们在群落中出现频率很低, 个体数量也十分稀少。但是有些偶见种的出现具有生态指示意义, 有的还可作为地方性特征种来看待。

由此可见, 在一个植物群落中, 不同植物种的地位和作用以及对群落的贡献是不相同的。如果把群落中的优势种去除, 必然导致群落性质和环境的变化; 但若将非优势种去除, 只会发生较小的或不明显的变化。

### 8.2.2 种类组成的数量特征

为了更深入地研究植物群落, 在查清了它的种类组成之后, 还需要对种类组成进行定量分析, 种类组成的数量特征是近代群落分析技术的基础。数量特征包括以下几种指标:

1. 多度与密度 **多度**(abundance)是对植物群落中物种个体数目多少的一种估测指标, 多用于植物群落的野外调查中。目前国内外尚无统一的标准, 我国多采用 Drude 的七级制多度, 即:

|                   |                       |
|-------------------|-----------------------|
| Soc. (Sociales)   | 极多, 植物地上部分郁闭          |
| Cop. (Copiosae)   | Cop <sup>3</sup> 很多   |
|                   | Cop <sup>2</sup> 多    |
|                   | Cop <sup>1</sup> 尚多   |
| Sp. (Sparsae)     | 少, 数量不多而分散            |
| Sol. (Solitariae) | 稀少, 数量很少而稀疏           |
| Un. (Unicum)      | 个别(样方内某种植物只有 1 或 2 株) |

**密度**(density)是单位面积或单位空间上的一个实测数据。**相对密度**(relative density)是指样地内某一植物的个体数占全部植物种个体数的百分比。某一物种的密度占群落中密度最高的物种密度的百分比被称为**密度比**(density ratio)。

2. **盖度** **盖度**(coverage)是指植物体地上部分的垂直投影面积占样地面积的百分比,又称投影盖度。盖度是群落结构的一个重要指标,因为它不仅反映了植物所占有的水平空间的大小,而且还反映了植物之间的相互关系。通常以百分比来表示盖度,而林业上常用郁闭度表示林木层的盖度。

盖度可以分为种盖度(分盖度)、层盖度(种组盖度)、总盖度(群落盖度)。通常,分盖度或层盖度之和大于总盖度,这是由于植物枝叶互相重叠而造成的。群落中某一物种的分盖度占有所有分盖度之和的百分比,即为该物种的相对盖度。某一物种的盖度占盖度最大物种的盖度的百分比称为**盖度比**(cover ratio)。基盖度是指植物基部的覆盖面积。对于草原群落,常以离地面1英寸(2.54 cm)高度的断面积计算;而对森林群落,则以树木胸高(1.3 m处)断面积计算。基盖度也称真盖度。乔木的基盖度特称为**显著度**(dominant)。

3. **频度** **频度**(frequency)是指群落中某种植物出现的样方数占整个样方数的百分比。频度这个概念,早在1825年就有人提出,后来Raunkiaer的工作对此影响最大。Raunkiaer在研究欧洲草地群落中,用 $1/10\text{ m}^2$ 的小样圈任意投掷,将小样圈内的所有植物种类加以记录,然后计算每种植物出现的次数与样圈总数之比,得到各个种的频度。Raunkiaer根据8000多种植物的频度统计,于1934年编制了一个标准频度图解(frequency diagram)(图8-2),提出了著名的**Raunkiaer频度定律**(Law of Frequency)。

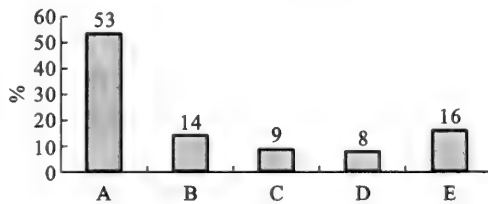


图8-2 Raunkiaer的标准频度图解

图8-2中,凡频度在1%~20%的植物种归入A级,21%~40%者为B级,41%~60%者为C级,61%~80%者为D级,80%~100%者为E级。从图8-2中可看出:频度属于A级的植物种类占53%,属于B级者有14%,C级有9%,D级有8%,E级有16%,这样按其所占比例的大小,五个频度级的关系是:A>B>C>D<E。这就是Raunkiaer频度定律。这个定律说明:在一个种类分布比较均匀一致的群落中,属于A级频度的种类占大多数,B、C和D级频度的种类较少,E级频度的植物是群落中的优势种和建群种,其数目也较多,所以占有的比例也较高。这个规律符合群落中低频度种的数目较高频度种的数目多的事实。事实证明,Raunkiaer频度定律基本上适合于任何稳定性较高而种类分布比较均匀的群落。群落的均匀性与A级和E级的大小成正比。E级愈高,群落的均匀性愈大;如若B、C、D级的比例增高时,说明群落中种的分布不均匀,一般情况下,暗示着植被分化和演替的趋势。

4. **重要值** **重要值**(important value)是J. T. Curtis和R. P. McIntosh(1951)在研究森林群落时首次提出的,它是某个种在群落中的地位和作用的综合数量指标。因为它简单、明



确,所以近年来得到普遍采用。计算公式如下:

重要值(I.V.) = 相对密度 + 相对频度 + 相对优势度(相对基盖度)

上式用于草原群落时,相对优势度可用相对盖度代替:

重要值 = 相对密度 + 相对频度 + 相对盖度

### 8.2.3 种的多样性

**生物多样性(biodiversity)**是指生物中的多样化和变异性以及物种生境的生态复杂性,它包括植物、动物和微生物的所有种及其组成的群落和生态系统。生物多样性可以分为遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性 3 个层次。遗传多样性指地球上生物个体中所包含的遗传信息之总和;物种多样性是指地球上生物有机体的多样化;生态系统多样性涉及的是生物圈中生物群落、生境与生态过程的多样化。

物种多样性具有两种涵义:其一是种的数目或**丰富度(species richness)**,它是指一个群落或生境中物种数目的多寡;其二是种的**均匀度(species evenness 或 equitability)**,它是指一个群落或生境中全部物种个体数目的分配状况,它反映的是各物种个体数目分配的均匀程度。

多样性指数正是反映丰富度和均匀度的综合指标。测定多样性的公式很多,这里仅介绍其中 2 种有代表性的作一说明。

1. 辛普森多样性指数 **辛普森多样性指数(Simpson's diversity index)**是基于在一个无限大小的群落中,随机抽取两个个体,它们属于同一物种的概率是多少这样的假设而推导出来的。用公式表示为:

辛普森多样性指数 = 随机取样的两个个体属于不同种的概率  
= 1 - 随机取样的两个个体属于同种的概率

假设种  $i$  的个体数占群落中总个体的比例为  $P_i$ ,那么,随机取种  $i$  两个个体的联合概率就为  $P_i^2$ 。如果我们将群落中全部种的概率合起来,就可得到辛普森指数  $D$ ,即

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中  $S$  为物种数目。

由于取样的总体是一个无限总体,  $P_i$  的真值是未知的,所以它的最大必然估计量是:

$$P_i = N_i/N$$

即

$$1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 = 1 - \sum_{i=1}^S (N_i/N)^2$$

于是辛普森指数为:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 = 1 - \sum_{i=1}^S (N_i/N)^2$$

式中  $N_i$  为种  $i$  的个体数,  $N$  为群落中全部物种的个体数。

例如,甲群落中有 A、B 两个物种, A、B 两个种的个体数分别为 99 和 1,而乙群落中也只有 A、B 两个物种, A、B 两个种的个体数均为 50,按辛普森多样性指数计算,甲、乙两群落种的多样性指数分别为:

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^2 (N_i/N)^2 = 1 - \{(99/100)^2 + (1/100)^2\} = 0.0198$$

$$D_2 = 1 - \sum_{i=1}^2 (N_i/N)^2 = 1 - \{(50/100)^2 + (50/100)^2\} = 0.5000$$

从计算结果可以看出,乙群落的多样性高于甲群落。造成这两个群落多样性差异的主要原因是甲群落中两个物种分布不均匀。从丰富度来看,两个群落是一样的,但均匀度不同。

2. 香农-威纳指数 **香农-威纳指数**(Shannon-Weiner index)是用来描述种的个体出现的紊乱和不确定性。不确定性越高,多样性也就越高。其计算公式为:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

式中  $S$  为物种数目,  $P_i$  为属于种  $i$  的个体在全部个体中的比例,  $H$  为物种的多样性指数。公式中对数的底可取 2,  $e$  和 10, 但单位不同, 分别为 nit, bit 和 dit。若仍以上述甲、乙两群落为例计算, 则

$$H_1 = - \sum_{i=1}^2 P_i \log_2 P_i = - (0.99 \times \log_2 0.99 + 0.01 \times \log_2 0.01) = 0.081 \text{ nit}$$

$$H_2 = - \sum_{i=1}^2 P_i \log_2 P_i = - (0.50 \times \log_2 0.50 + 0.50 \times \log_2 0.50) = 1.00 \text{ nit}$$

由此可见,乙群落的多样性更高一些,这与用辛普森多样性指数计算的结果是一致的。

香农-威纳指数包含两个因素:其一是种类数目;其二是种类中个体分配上的均匀性(evenness)。种类数目越多,多样性越大;同样,种类之间个体分配的均匀性增加,也会使多样性提高。

当群落中有  $S$  个物种,每一物种恰好只有一个个体时,  $H$  达到最大,即

$$H_{\max} = - S \{1/S \times \log_2(1/S)\} = \log_2 S$$

当全部个体为一个物种时,多样性最小,即

$$H_{\min} = - S/S \times \log_2(S/S) = 0$$

因此我们可以定义下面两个公式:

均匀度:  $E = H/H_{\max}$ , 其中  $H$  为实际观察的种类多样性,  $H_{\max}$  为最大的种类多样性。

不均匀性:  $R = (H_{\max} - H)/(H_{\max} - H_{\min})$ ,  $R$  取值为 0~1。

在不同空间尺度范围内,区分清楚不同的多样性测度指标是十分有用的。通常多样性测度可以分为 3 个范畴:  $\alpha$ -多样性、 $\beta$ -多样性和  $\gamma$ -多样性。

**$\alpha$ -多样性**是在栖息地或群落中的物种多样性,其计算方法正如上面所叙述的一样。

**$\beta$ -多样性**是度量在地区尺度上物种组成沿着某个梯度方向从一个群落到另一个群落的变化率。它可以定义为沿着某一环境梯度物种替代的程度或速率、物种周转率、生物变化速度等。 $\beta$ -多样性还反映了不同群落间物种组成的差异,不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少, $\beta$ -多样性越大。测度群落  $\beta$ -多样性的重要意义在于:① 它可以反映生境变化的程度或指示生境被物种分割的程度;②  $\beta$ -多样性的高低可以用来比较不同地点的生境多样性;③  $\beta$ -多样性与  $\alpha$ -多样性一起构成了群落或生态系统总体多样性或一定地段的生物异质性。 $\beta$ -多样性的计算方法也有很多。

**$\gamma$ -多样性**反映的是最广阔的地理尺度,指一个地区或许多地区内穿过一系列的群落的物种多样性。

### 8.2.4 物种多样性在空间上的变化规律

1. 多样性随纬度的变化 物种多样性有随纬度增高而逐渐降低的趋势。此规律无论在陆地、海洋和淡水环境,都有类似趋势,有充分的数据可以证明这一点。但是也有例外,如企鹅和海豹在极地种类最多,而针叶树和姬蜂在温带物种最丰富。

2. 多样性随海拔的变化 无论是低纬度的山地还是高纬度的山地,也无论海洋气候下的山地还是大陆性气候下的山地,物种多样性随海拔升高而逐渐降低。

3. 在海洋或淡水水体,物种多样性有随深度增加而降低的趋势 这是因为阳光在进入水体后,被大量吸收与散射,水的深度越深,光线越弱,绿色植物无法进行光合作用,因此多样性降低。在大型湖泊中,温度低、含氧量少、黑暗的深水层,其水生生物种类明显低于浅水区。同样,海洋中植物分布也仅限于光线能透过的光亮区,一般很少超过 30 m。

### 8.2.5 解释物种多样性空间变化规律的各种学说

为什么物种多样性随纬度增高而逐渐降低,随海拔升高也逐渐降低呢?对此有不同的学说给予了解释。

1. 进化时间学说 许多事实证明:热带群落由于比较古老、进化时间长,而且在地质年代中环境条件稳定,很少遭受灾害性气候变化(如冰期),群落有足够的时间发展到高多样化的程度,所以多样性较高。相反,温带和极地群落从地质年代上讲比较年轻,遭受灾难性气候变化较多,所以多样性较低。

2. 生态时间学说 由于物种分布区的扩大需要一定的时间。因此物种从多样性高的热带扩展到多样性低的温带需要足够的时间,而且还需要畅通的道路,但是有的物种在传播途中可能被某些障碍(如高山、江河等)所阻挡,因此温带地区的群落与热带的相比,其物种是未充分饱和的。例如牛背鹭就是从非洲经南美而扩展到北美的。

3. 空间异质性学说 事实证明,从高纬度的寒带到低纬度的热带,环境的复杂性增加,即空间异质性程度增加。而空间异质性程度越高,提供的生境类型越多,导致动植物群落的复杂性也高,从而物种多样性也越大。支持这种学说的证据如群落的垂直结构越复杂,那里的鸟类、昆虫、植物等的种类就越丰富。

4. 气候稳定学说 在生物进化的地质年代中,地球上唯有热带的气候是最稳定的,所以,通过自然选择,那里出现了大量狭生态位和特化的种类,故物种多样性高。而在高纬度地区,由于气候不稳定,自然选择有利于具广适应性的生物,所以物种多样性小于低纬度地区。

5. 竞争学说 在物理环境严酷的地区,例如极地和温带,自然选择主要受物理因素控制,但在气候温和而稳定的热带地区,生物之间的竞争则成为进化和生态位分化的主要动力。由于生态位分化,热带动植物要求的生境往往很狭隘,其食性也较特化,物种之间的生态位重叠也比较多。因此,热带动植物较温带的常有更精细的适应性。

6. 捕食学说 由于捕食者的存在,将被食者的种群数量压到较低水平,从而减轻了被食者的种间竞争。竞争的减弱允许有更多的被食者种的共存。较丰富的种群又支持了更多的捕食者种类,因此捕食者的存在可以促进物种多样性的提高。Paine 在具岩石底的潮间带去除了顶级捕食动物(海星),使物种由 15 种降为 8 种,实验证实了捕食者在维持群落多样

性的作用。

7. 生产力学说 如果其他条件相等,群落的生产力越高,生产的食物越多,通过食物网的能量越大,物种多样性就越高。这个学说从理论上讲是合理的,但现有实际资料有的不支持此学说。例如对丹麦和印度湖泊的枝角类种数与初级生产关系调查结果说明了相反的关系:初级生产力越高,枝角类多样性越低。

上述7种学说,实际上包括6个因素,即时间、空间、气候、竞争、捕食和生产力。这些因素可能同时影响着群落的物种多样性,并且彼此之间相互作用。各学说之间往往难以截然分开,更可能的是在不同生物群落类型中,各因素及其组合在决定物种多样性中具不同程度的作用。

### 8.2.6 种间关联

在一个群落中,如果两个种一块出现的次数高于期望值,它们就具有正关联。正关联可能是因一个种依赖于另一个种而存在,或两者受生物的和非生物的环境因子影响而生长在一起;如果两个种共同出现的次数低于期望值,则它们具负关联。负关联则是由于空间排挤、竞争、他感作用,或不同的环境要求而引起。

种间是否关联,常采用**关联系数**(association coefficient)来表示。计算前要先列出 $2 \times 2$ 列联表,它的一般形式为:

|     |   | 种 B          |              |              |
|-----|---|--------------|--------------|--------------|
|     |   | +            | -            |              |
| 种 A | + | <i>a</i>     | <i>b</i>     | <i>a + b</i> |
|     | - | <i>c</i>     | <i>d</i>     | <i>c + d</i> |
|     |   | <i>a + c</i> | <i>b + d</i> | <i>n</i>     |

表中 *a* 是两个种均出现的样方数, *b* 和 *c* 是仅出现一个种的样方数, *d* 是两个种均不出现的样方数。如果两物种是正关联的,那么绝大多数样方为 *a* 和 *d* 型;如果属负关联,则为 *b* 和 *c* 型;如果是没有关联的,则 *a*, *b*, *c*, *d* 各型出现几率相等,即完全是随机的。

关联系数常用下列公式计算:

$$V = \frac{(ad - bc)}{\sqrt{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}}$$

其数值变化范围是从 -1 到 1。然后按统计学的  $\lambda^2$  - 检验法检验所求得关联系数的显著性。

在群落中,随着种数的增加,种对的数目会按  $s(s-1)/2$  方程迅速增加,式中 *s* 是种数。为了说明各种对之间是否关联以及它们之间的关联程度,常利用各种相关系数、距离系数或信息指数来叙述一个种的数量指标对另一个种或某一环境因子的定量关系,计算结果可用半矩阵或星系图(constellation diagram)表示。

在自然界中,绝对的正关联可能只出现在某些寄生物与单一宿主之间以及完全取食于一种植物的单食性昆虫之间。但是大多数物种的生存只是部分地依存于另一物种,像昆虫取食若干种植物,捕食者取食若干种猎物。因此部分依存关系是自然群落中最常见的,并且

其出现频率仅次于无相互作用的。同样竞争排斥也是群落中少数物种间的关联类型。

Whittaker 认为:群落中全部物种间的相互作用,其类型的分布将是正态曲线,即大部分物种间关系都处于中点附近,没有相互作用,而少数物种间关系处于曲线两端(必然的正关联和必然的排斥)。如果真实的情况确是这样,那么种间相互作用还不足以把全部物种有机地结合成一个“客观实体”(群落)。这就是说,从关联分析来看,群落的性质更接近于一个连续分布的系列,即个体论学派所主张的观点。

## 8.3 群落的结构

### 8.3.1 群落的结构单元

群落空间结构取决于两个要素,即群落中各物种的生活型及相同生活型的物种所组成的层片,它们可看作群落的结构单元。

1. 生活型 **生活型**(life form)是生物对外界环境适应的外部表现形式,同一生活型的生物,不但体态相似,而且在适应特点上也是相似的。植物生活型的研究工作较多。对植物而言,其生活型是植物对综合环境条件的长期适应,而在外貌上反映出来的植物类型。它的形成是植物对相同环境条件趋同适应的结果。

在同一类生活型中,常常包括了在分类系统上地位不同的许多种,因为不论各种植物在系统分类上的位置如何,只要它们对某一类环境具有相同(或相似)的适应方式和途径,并在外貌上具有相似的特征,它们就都属于同一类生活型。例如,生活于非洲、北美、澳洲和亚洲的许多荒漠植物,虽然它们可能属于不同的科,却都发展了叶子细小的特征。细叶是一种减少热负荷和蒸腾失水量的适应。Shimper 在 1903 年发现了这一植物地理规律,即在世界不同地区的相似环境区域重复地出现相似的生长型植物。

自从 19 世纪 A. von Humboldt(1806)根据植物外貌特征进行植物生活型的分类以来,其后又有一些学者建立了各种植物生活型分类系统,其中应用最广的是丹麦植物学家 C. Raunkiaer 的生活型分类系统。该系统以简单、易于掌握和应用为其特点。以温度、湿度、水分(以雨量表示)作为揭示生活型的基本因素,以植物体在度过生活不利时期(冬季严寒、夏季干旱时)对恶劣条件的适应方式作为分类的基础。具体的是以休眠或复苏芽所处位置的高低和保护的方式为依据,把高等植物划分为五大生活型类群(图 8-3)。在各类群之下,再按照植物体的高度、芽有无芽鳞保护、落叶或常绿、茎的特点以及旱生形态与肉质性等特征,细分为较小的类群。

(1) 高位芽植物 **高位芽植物**(phanerophytes)的芽或顶端嫩枝是位于离地面 25 cm 以上的较高处的枝条上。如乔木、灌木和一些生长在热带潮湿气候条件下的草本等。

(2) 地上芽植物 **地上芽植物**(chamaephytes)的芽或顶端嫩枝位于地表或很接近地表处,一般都不高出土表 20~30 cm,因而它们受土表的残落物保护,在冬季地表积雪地区也受积雪的保护。

(3) 地面芽植物 **地面芽植物**(hemicryptophytes)在不利季节,植物体地上部分死亡,只是被土壤和残落物保护的地下部分仍然活着,并在地面处有芽。

(4) 地下芽植物 **地下芽植物**(geophytes),又称**隐芽植物**(cryptophytes),度过恶劣环境

的芽埋在土表以下,或位于水体中。

(5) 一年生植物 一年生植物(therophytes)是只能在良好季节中生长的植物,它们以种子的形式度过不良季节。

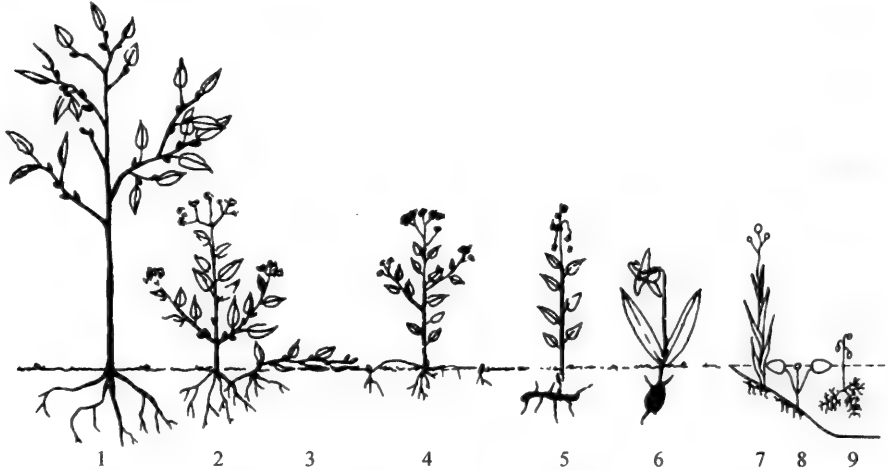


图 8-3 Raunkiaer 生活型图解

1. 高位芽植物; 2~3. 地上芽植物; 4. 地面芽植物; 5~9. 地下芽植物。图中黑色部分为多年生, 非黑色部分当年枯死(引自孙儒泳、李博等, 1993)

统计某个地区或某个植物群落内各类生活型的数量对比关系称为生活型谱。通过生活型谱可以分析一定地区或某一植物群落中植物与生境(特别是气候)的关系。

制定生活型谱的方法, 首先是弄清整个地区(或群落)的全部植物种类, 列出植物名录, 确定每种植物的生活型, 然后把同一生活型的种类归到一起。按下列公式求算:

$$\text{某一生活型的百分率} = \frac{\text{该地区该生活型的植物种数}}{\text{该地区全部植物的种数}} \times 100\%$$

从各个不同地区或各个不同群落的生活型谱的比较, 可以看出各个地区或群落的环境特点, 特别是对于植物有重要作用的气候特点(表 8-1)。

表 8-1 各个不同气候区的生活型谱

| 生活型谱             | 每一类在植物区系一般组成中的百分率/% |       |       |       |       |
|------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|
|                  | 高位芽植物               | 地上芽植物 | 地面芽植物 | 地下芽植物 | 一年生植物 |
| 热带地区<br>(赛谢尔群岛)  | 61                  | 6     | 12    | 5     | 16    |
| 北极地区<br>(斯匹次卑尔根) | 1                   | 22    | 60    | 15    | 2     |
| 沙漠地区<br>(利比亚沙漠)  | 12                  | 21    | 20    | 5     | 42    |
| 温带地区<br>(丹麦)     | 7                   | 3     | 50    | 22    | 18    |
| 地中海地区<br>(意大利)   | 12                  | 6     | 29    | 11    | 42    |

引自曲仲湘、吴玉树、王焕侨等, 1983

从表 8-1 可看出,在不同的气候区域,生活型的类别组成不同。在潮湿的热带地区,植物的主要生活型是高位芽植物,以乔木和灌木占绝大多数;在干燥炎热的沙漠地区和草原地区,以一年生植物最多;在温带和北极地区,以地面芽植物占多数。

2. 层片 层片(synusia)也是群落结构的基本单位之一,这一术语最初由瑞典植物学家 H. Gams (1918) 提出。层片是指由相同生活型或相似生态要求的种组成的机能群落(functional community)。群落的不同层片是由属于不同生活型的不同种的个体组成。例如,针阔叶混交林主要由五类基本的层片所构成:第一类是常绿针叶乔木层片,组成成分主要是松属(*Pinus*)、云杉属(*Picea*)、冷杉属(*Abies*)等植物;第二类层片是夏绿阔叶乔木层片,主要组成成分有槭属(*Acer*)、椴属(*Tilia*)、桦属(*Betula*)、杨属(*Populus*)、榆属(*Ulmus*)等;第三类是夏绿灌木层片;第四类是多年生草本植物层片;第五类是苔藓地衣层片。

### 8.3.2 群落的垂直结构

群落的垂直结构最直观的就是它的成层性。成层性是植物群落结构的基本特征之一,也是野外调查植被时首先观察到的特征。成层现象不仅表现在地面上而且也表现在地下。通常热带雨林群落的结构最为复杂,仅其乔木层和灌木层就可各分为 2~3 个层次。而相比之下寒带针叶林群落的结构就比较简单,只有一个乔木层,一个灌木层,一个草本层。草本植物群落的结构就更为简单了。一般说来,温带阔叶林地上成层现象最明显,寒带针叶林地上成层结构简单。

乔木的地上成层结构在林业上称为林相。从林相来看,森林可分为单层林和复层林。复层林又可分为双层林和多层林。树干、树枝和枝叶上的苔藓、地衣等附生植物、藤本植物以及攀援植物,由于很难将它们划分到某一层次中,因此通常将其称为层间植物或层外植物。

对群落地下分层的研究,一般多在草本植物间进行。主要是研究植物根系分布的深度和幅度。地下成层性通常分为浅层、中层和深层,研究草原时重视根系的研究。一般说来草原根系的特点是:地下部分较密集,根系多分布在 5~10 cm 处;气候干旱,根系也随着加深;丛生禾草根系的总长度较长,而杂草类的根较重,并有耐牧性。

成层现象是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互竞争和相互选择的结果。它不仅缓解了植物之间争夺阳光、空间、水分和矿质营养(地下成层)的矛盾,而且由于植物在空间上的成层排列,扩大了植物利用环境的范围,提高了同化功能的强度和效率。成层现象愈复杂,即群落结构愈复杂,植物对环境利用愈充分,提供的有机物质也就愈多。各层之间在利用和改造环境中,具有层的互补作用。群落成层性的复杂程度,也是对生态环境的一种良好的指示。一般在良好的生态条件下,成层构造复杂,而在极端的生态条件下,成层构造简单,如极地的苔原群落就十分简单。因此,依据群落成层性的复杂程度,可以对生境条件作出诊断。

生物群落中动物的分层现象也很普遍。动物之所以有分层现象,主要与食物有关,其次还与不同层次的微气候有关。如在欧亚大陆北方针叶林区,在地被层和草本层中,栖息着两栖类、爬行类、鸟类和兽类;在森林的灌木层和幼树层中,栖息着莺、苇莺和花鼠等;在森林的中层栖息着山雀、啄木鸟、松鼠和貂等;而在树冠层则栖息着柳莺、交嘴和戴菊等。但是应该

指出,许多动物可同时利用几个层次,但总有一个最喜好的层次。

水域中,某些水生动物也有分层现象。比如湖泊和海洋的浮游动物即表现出明显的垂直分层现象。影响浮游动物垂直分布的原因主要是阳光、温度、食物和含氧量等。多数浮游动物一般是趋向弱光的,因此,它们白天多分布在较深的水层,而在夜间则上升到表层活动。此外,在不同季节也会因光照条件的不同而引起垂直分布的变化。

### 8.3.3 群落的水平结构

植物群落的结构特征,不仅表现在垂直方向上,而且也表现在水平方向上。植物群落水平结构的主要特征就是它的**镶嵌性**(mosaic)。镶嵌性是植物个体在水平方向上的分布不均匀造成的,从而形成了许多**小群落**(microcoense)。小群落的形成是由于生态因子的不均匀性,如小地形和微地形的变化,土壤湿度和盐渍化程度的差异,群落内部环境的不一致,动物活动以及人类的影响等等。

分布的不均匀性也受到植物种的生物学特性、种间的相互关系以及群落环境的差异等因素制约。如一个种在某个群落成单茎生长,但在另一个群落中又可能成丛或成堆、成斑块生长。林冠下光照的不均匀性,对林下植物的分布就有密切影响。在光照强的地方,生长着较多的阳性植物,如郁闭林冠中的林窗处;而在光照强度弱的地方,只生长着少量的耐阴植物,如郁闭的热带雨林下的草本植物。总之,群落环境的异质性越高,群落的水平结构就越复杂。群落的水平结构就如同在一个绿色的地毯上镶嵌了许多五颜六色的宝石一样。绿色的地毯就是某一植物群落类型,而五颜六色的宝石就是由不同生态因子引起而形成的不同小群落,正是它们构成了植物群落的水平结构。

地形和土壤条件的不均匀性引起植物在同一群落中镶嵌分布的现象更为普遍,有时这两个因素相互影响,共同对层片的水平配置起作用。有时在地形条件不发生变化的情况下,仅仅由于土壤基质的差异,以及由此而引起的土壤紧实度、土壤湿度、土层的厚度、砾石的含量等因素的不同,同样会导致层片不均匀分布。

### 8.3.4 群落的时间结构

如果说植物种类组成在空间上的配置构成了群落的垂直结构和水平结构的话,那么不同植物种类的生命活动在时间上的差异,就导致了结构部分在时间上的相互更替,形成了群落的时间结构。在某一时期,某些植物种类在群落生命活动中起主要作用;而在另一时期,则是另一些植物种类在群落生命活动中起主要作用。如在早春开花的植物,在早春来临时开始萌发、开花、结实,到了夏季其生活周期已经结束,而另一些植物种类则达到生命活动的高峰。所以在一个复杂的群落中,植物生长、发育的异时性会很明显地反映在群落结构的变化上。因此,周期性就是植物群落不同季节和不同年份内其外貌按一定顺序变化的过程,它是植物群落特征的另一种表现。植物群落的外貌在不同季节是不同的,故把群落季节性的外貌称之为季相。如北方的落叶阔叶林,在春季开始抽出新叶,夏季形成茂密的绿色林冠,秋季树叶一片枯黄,到了冬季则树叶全部落地,呈现出明显的四个季相。植物生长期的长短,复杂的物候现象是植物在自然选择过程中适应周期性变化着的生态环境的结果,它是生态-生物学特性的具体体现。

时间的成层性在不同的群落类型有不同的表现。温带阔叶林的时间层片表现最为明



显,群落结构的周期性特点也最为突出。以落叶阔叶林中的草本植物为例,在这里存在着两个在时间上明显特化的结构:春季的类短命植物层片和夏季长营养期植物层片。前者多由福寿草(*Adonis*)、顶冰花(*Gagea*)、银莲花(*Anemone*)和紫堇(*Corydalis*)等属的一些植物组成。当它们的生命活动处于高峰,大量开花的时候,大多数夏季草本植物则刚刚开始营养生长,灌木仅仅开始萌动,而乔木依然处在冬眠状态。但当森林披满绿叶的时候,早春植物顿时消失,营养期结束,地上部分死亡,以根茎和鳞茎的方式休眠,等待翌年春季的再生。随着早春植物的消失,夏季长营养期草本植物层片开始大量生长,并占据了早春植物的空间。这个变化,就称为季相变化。

这种以时间因素为转移的层片更新现象,同样是草甸、草原和荒漠等植物群落的普遍现象。因而,群落中时间性层片的形成,应该看做是植物群落的结构部分。在生境的利用方面起着互相补充的作用,达到了对时间因素的充分利用。

草原群落中动物的季节性变化也十分明显。如大多数典型的草原鸟类,在冬季都向南方迁移;高鼻羚羊等有蹄类在这时也向南方迁移,到雪被较少、食物比较充足的地区去;旱獭、黄鼠、大跳鼠、仓鼠等典型的草原啮齿类到冬季则进入冬眠,而有些种类在炎热的夏季进入夏眠。此外,动物贮藏食物的现象也很普遍,如生活在蒙古草原上的达乌尔鼠兔,冬季在洞口附近积藏着成堆的干草。所有这一切,都是草原动物季节性活动的显著特征,也是它们对环境的良好适应。

### 8.3.5 群落交错区与边缘效应

**群落交错区(ecotone)**又称生态交错区或生态过渡带,是两个或多个群落之间(或生态地带之间)的过渡区域。如森林和草原之间有一森林草原地带,软海底与硬海底的两个海洋群落之间也存在过渡带,两个不同森林类型之间或两个草本群落之间也都存在交错区。此外,像城乡交接带、干湿交替带、水陆交接带、农牧交错带、沙漠边缘带等也都属于生态过渡带。群落交错区的形状与大小各不相同。过渡带有的宽,有的窄;有的是逐渐过渡的,有的变化突然。群落的边缘有的是持久性的,有的在不断变化。

群落交错区是一个交叉地带或种群竞争的紧张地带。在这里,群落中种的数目及一些种群密度比相邻群落大。群落交错区种的数目及一些种的密度增大的趋势被称为**边缘效应(edge effect)**。如我国大兴安岭森林边缘,具有呈狭带状分布的林缘草甸,每平方米的植物种数达30种以上,明显高于其内侧的森林群落与外侧的草原群落。美国伊利诺斯州森林内部的鸟仅有14种,但在林缘地带达22种。一块草甸在耕作前,100英亩面积上有48对鸟,而在草甸中进行条带状耕作后增加到93对(Good等,1943)。

目前,人类活动正在大范围地改变着自然环境,形成许多交错带,如城市的发展、工矿的建设、土地的开发均使原有景观的界面发生变化。交错带可以控制不同系统之间能量、物质与信息的流通。因此,有人提出要重点研究生态系统边界对生物多样性、能流、物质流及信息流的影响,生态交错带对全球性气候、土地利用、污染物的反应及敏感性,以及在变化的环境中怎样对生态交错带加以管理。联合国环境问题科学委员会(SCOPE)甚至制定了一项专门研究生态交错带的研究计划。

随着对生态过渡带研究的不断深入,人们对生态过渡带的认识也有所不同。但是国际上对生态过渡带仍有一个大致统一的认识。即生态过渡带是指在生态系统中,处于两种或

两种以上的物质体系、能量体系、结构体系、功能体系之间所形成的界面,以及围绕该界面向外延伸的过渡带。生态过渡带具有三个主要的特征:首先,它是多种要素的联合作用和转换区,各要素相互作用强烈,常是非线性现象显示区和突变发生区,也常是生物多样性较高的区域;其次,这里的生态环境抗干扰能力弱,对外力的阻抗相对较低,界面区生态环境一旦遭到破坏,恢复原状的可能性很小;最后,这里的生态环境的变化速度快,空间迁移能力强,因而也造成生态环境恢复的困难。

## 8.4 群落组织——影响群落结构的因素

### 8.4.1 生物因素

生物群落结构总体上是对环境条件的生态适应,但在其形成过程中,生物因素起着重要作用,其中作用最大的是竞争与捕食。

#### 8.4.1.1 竞争对生物群落结构的影响

由于竞争导致生态位的分化,因此,竞争在生物群落结构的形成中起着重要作用。例如 MacArthur 在研究北美针叶林中 5 种林莺的分布时,发现它们在树的不同部位取食,这是一种资源分隔现象,可以解释为因竞争而产生的共存。Pyke(1982)研究了美国科罗拉多州熊蜂的吻长(是对被采蜜花大小的适应性特征),发现每一被调查地点,熊蜂群落的优势种包括一个长吻种、一个短吻种和一个中长吻种。他还进一步进行了去除试验,当移去某一种,其余种很快扩大资源利用范围,在原来不“喜好”的但由于去除种放空的花上采蜜。由此可见,物种之间的竞争,对群落的物种组成与分布有很大影响,进而影响群落的结构。

群落中的种间竞争出现在生态位比较接近的种类之间。通常将群落中以同一方式利用共同资源的物种集团,称为同资源种团(guild)。同资源种团内的种间竞争十分激烈,它们占有同一功能地位,是等价种。如果一个种由于某种原因从群落中消失,别的种就可能取而代之,这对竞争和群落结构进行实验研究是有利的。另一方面,同资源种团作为群落的亚结构单位,比只从营养级划分更为深入,所以一些学者认为同资源种团的研究是群落生态学研究中的一个吸引人而有希望的研究方向。

**关键种**(keystone species)对群落具有重要的和不相称的影响。关键种就像是一个拱形门的中央处,移去它就会导致结构的坍塌。在这种情况下,会引起其他物种的灭绝和多度的大变化。关键种不一定是食物链最顶端的物种。传粉的昆虫在维持群落结构中扮演着关键性的作用,因而传粉昆虫可以被认为是关键种。只要关键种从群落中消逝,就能对群落结构造成重大影响。

目前,生态学家们不会怀疑竞争在影响群落结构形成中的作用,也不会认为群落中所有物种都是由种间竞争而联结起来的。但是在影响群落结构特点的因素中,竞争起多大作用呢?在什么条件下其作用大?在什么条件下其作用小?对这些问题最直接的回答,可能是在自然群落中进行引种和去除试验,观察其他种的反应。例如,在 Arizona 荒漠中有一种更格卢鼠和 3 种囊鼠共存,这些鼠类在栖息的小生境和食性上彼此有区别。当去除一种,另 3 种中每种的小生境就明显扩大。Schöener 曾和 Connell 等分别总结过文献中报导的这类试验(分别达 164 例和 72 例),平均有 90% 例证证明有种间竞争,表明自然群落中种间竞争是

相当普遍的。分析结果还表明,海洋生物间有种间竞争的例数较陆地生物多,大型生物间较小型生物多;而植食性昆虫之间的种间竞争比例甚少(41%),其原因是绿色植物到处都较为丰富。

高等植物的竞争与生态位分化和共存的研究有相当难度,因为植物是自养生物,都需要光、 $\text{CO}_2$ 、水和营养物质。Tilman 的研究是一重要进展,他以两种植物竞争两种资源的结局的分布范围(对 ZNGI 线的位置),确定其胜败或共存。图 8-4(a)表明了 A+B 两物种的共存区范围(以两种资源供应率为坐标轴的图上)。当 5 种植物竞争两种资源时,其结局就多样了,除有 A+B, B+C, C+D……共存的范围外,还有一个区 5 种可以同时共存[图 8-4(b)中虚线圈内],这表明仅对两种资源的竞争,5 种植物(甚至更多种)都是能共存的。由此可见,许多种植物在竞争少数相同资源中能够共存是有根据的。Tilman 的研究结果是一种解释,另一种解释是在一个生境中各种生态因素并不是均匀分布的,空间的异质性是物种共存的另一根据。

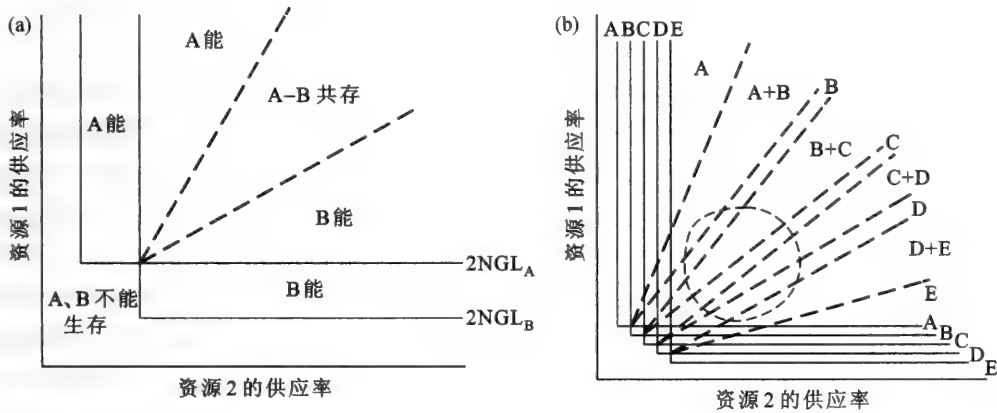


图 8-4 (a) 两种植物竞争两种资源的 Tilman 模型的各种结局;(b) 5 种植物竞争两种资源的 Tilman 模型的各种结局(虚线圈内 5 种植物能共存)(引自孙儒泳、李博等, 1993)

#### 8.4.1.2 捕食对生物群落结构的影响

捕食对形成生物群落结构的作用,视捕食者是泛化种还是特化种而异。

具选择性的捕食者对群落结构的影响与泛化捕食者不同。如果被选择的喜食种属于优势种,则捕食能提高多样性。例如,潮间带常见的滨螺(*Littorina littorea*)是捕食者,吃很多藻类,尤其喜食小型绿藻如浒苔。图 8-5 表示随着滨螺捕食压力的增加,藻类种数也增加,捕食作用提高了物种多样性,其原因是藻类把竞争力强的浒苔的生物量大大压低了。这就是说,如果没有滨螺,浒苔占了优势,藻类多样性就会降低。但是,如果捕食者喜食的是竞争上占劣势的种类,则结果相反,捕食降低了多样性。

Paine(1966)在岩底潮间带群落中去除海星的试验,是顶级食肉动物对群落影响的首次实验研究。图 8-6 表示该群落中一些重要的种类及其食物联系,海星以藤壶、贻贝、石鳖等为食。Paine 在一 8 m 长、2 m 宽的试验样地中连续数年把所有海星都去除掉,结果在几个月后,样地中藤壶成了优势种,以后藤壶又被贻贝所排挤,贻贝成为优势种,变成了“单种养殖”地。这个试验证明了顶级食肉动物成为取决群落结构的关键种。

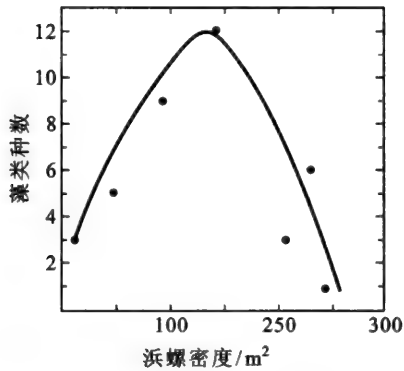


图 8-5 藻类种数与滨螺密度的关系  
(引自孙儒泳、李博等, 1993)

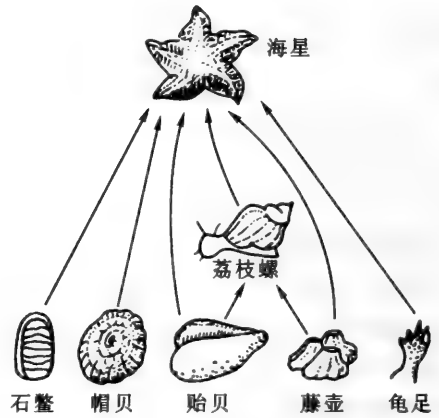


图 8-6 Paine 的岩石海岸群落  
(引自孙儒泳、李博等, 1993)

实验研究证明,随着泛化捕食者(兔)食草压力的加强,草地上的植物种数有所增加,因兔把有竞争力的植物种吃掉,可以使竞争力弱的种生存,所以多样性提高。但是吃食压力过高时,植物种数又随之降低,因为兔不得不吃适口性低的植物。因此,植物多样性与兔捕食强度的关系呈单峰曲线。另一方面,即使是完全泛化的捕食者,像割草机一样,对不同种植物也有不同影响,这决定于被食植物本身恢复的能力。

至于特化的捕食者,尤其是单食性的(多见于食草昆虫或吸血寄生物),它们多少与群落的其他部分在食物联系上是隔离的,所以很易控制被食物种,因此它们是进行生物防治的可供选择的理想对象。当其被食种成为群落中的优势种时,引进这种特化捕食者能获得非常有效的生物防治效果。例如仙人掌(*Opuntia*)被引入澳大利亚后成为一大危害,大量有用土地被仙人掌所覆盖,在 1925 年引入其特化的捕食蛾(*Cactoblastic cactorum*)后才使危害得到控制。

寄生物和疾病对于群落结构的影响通常在它们大发生或猖獗时可以显示出来。例如,由于疟疾、禽痘等对鸟类致病的病原体被偶然带入夏威夷群岛,使当地接近一半的鸟类区系灭亡。北美的驼鹿(*Alces alces*)近期分布区的变化是与寄生性线虫(*Pneumostromgylus tenuis*)有关。

#### 8.4.2 干扰对群落结构的影响

干扰(disturbance)是自然界的普遍现象,就其字面含义而言,是指平静的中断,对正常过程的打扰或妨碍。

生物群落不断经受着各种随机变化的事件,正如 Clement 指出的:“即使是最稳定的群丛也不完全处于平衡状态,凡是发生次生演替的地方都受到干扰的影响。”他们当时把干扰视为扰乱了顶级群落的稳定性,使演替离开了正常轨道。近代多数生态学家认为干扰是一种有意义的生态现象,它引起群落的非平衡特性,强调了干扰在形成群落结构和动态中的作用。同时,自然界到处都存在人类活动,诸如农业、林业、狩猎、施肥、污染等,这些活动对于自然群落的结构发生重大影响。

1. 干扰与群落的断层 干扰造成连续群落中的断层(gaps)是非常普遍的现象。森林中的断层可能由大风、雷电、砍伐、火烧等原因引起,从而形成斑块大小不一的林窗;草地群落的干扰包括放牧、动物挖掘、践踏等。

干扰造成群落的断层以后,有的在继续干扰的条件下会逐渐地恢复,但断层也可能被周围群落的任何一个种侵入和占有,并发展为优势者,哪一种是优胜者完全取决于随机因素,这可称为对断层的抽彩式竞争。

2. 断层的抽彩式竞争 **抽彩式竞争**(competitive lottery)出现在这样的条件下:①群落中具有许多入侵断层能力相等和耐受断层中物理环境能力相等的物种;②这些物种中任何一种在其生活史过程中能阻止后入侵的其他物种的再入侵。在这两个条件下,对断层的种间竞争结果完全取决于随机因素,即先入侵的种取胜,至少在其一生之中为胜利者。当断层的占领者死亡时,断层再次成为空白,哪一种占有和入侵又是随机的。当群落由于各种原因不断地形成新的断层,时而这一种“中彩”,时而那一种“中彩”,那么群落整体就有更多的物种可以共存,群落的多样性将明显提高。

例如澳大利亚的大堡礁,其珊瑚礁中鱼类就特别丰富,大堡礁的南部有 900 种,北部达 1500 种,而礁中每一直径 3 m 左右的礁块中,可生活 50 种鱼以上。对如此高的鱼类多样性,只以食物资源分隔是难以解释得通的,实际上许多鱼的食性是很接近的。在这样的群落中,具有空的生活空间成为关键因素。据一个观察所得,有三种热带鱼(*Eupomacentrus apicalis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* 和 *Pomacentrus wardi*)个体所占据的 120 个小空间(珊瑚礁中的空隙地)里,在原有领主死亡后再被取代的领主种完全是随机的,没有具规律性的领主演替。由此可见,在此群落中高多样性的维持主要取决于生存空间的供给,并且占有的领主是不可预测的,任何一种都可能在某时和某一空间中取胜。高多样性决定于对断层的抽彩式竞争。

再如 Crubb(1977)曾对英国白垩土草地(chalk grassland)进行研究,发现每一小断层一出现,很快便被一籽苗所占,哪一种成功是随机的,因为大部分植物种的种子需要相同的发芽条件。

3. 断层与小演替 有些群落所形成的断层,其物种的更替是可预测的,有规律性的。新打开的断层常常被扩散能力强的一个或几个先锋种所入侵。由于它们的活动,改变了环境条件,促进了演替中期种入侵,最后为顶级种所替代。在这种情况下,多样性开始较低,演替中期增加,但到顶级期往往稍有降低。与抽彩式竞争不同的另一点是,参加小演替各阶段的一般都有许多种,而抽彩式竞争只有一个建群种。

4. 断层形成的频率 断层形成的频率影响物种多样性,据此 Connell 等提出了**中度干扰假说**(intermediate disturbance hypothesis),即中等程度的干扰能维持高多样性。其理由是:①在一次干扰后少数先锋种入侵断层,如果干扰频繁,则先锋种不能发展到演替中期,使多样性较低;②如果干扰间隔期很长,使演替过程能发展到顶级期,多样性也不很高;③只有中等干扰程度使多样性维持最高水平,它允许更多的物种入侵和定居。

图 8-4 曾介绍了藻类种数与浜螺密度的关系,表明了中等的浜螺密度下,藻类的多样性最高,这里捕食对藻类群落的影响与干扰是相似的,实际上中度干扰假说也是在研究潮间带群落时首次提出的。

Sousa 曾利用在底质为砾石的潮间带进行实验研究,对中度干扰假说加以证明。潮间

带经常受波浪干扰,较小的砾石受到的波浪干扰而移动的频率明显地比较大的砾石频繁,因此砾石的大小可以作为受干扰频率的指标。Sousa 通过刮掉砾石表面的生物,为海藻的再殖提供了空的基底。结果发现,较小的砾石只能支持群落演替早期出现的绿藻(*Ulva*)和藤壶,平均每块砾石 1.7 种;大砾石的优势种是演替后期的红藻(*Gigartina canaliculata*)(平均 2.5 种);中等大小的砾石则支持最多样的藻类群落,包括几种红藻(平均 3.7 种);结果证明中度干扰下多样性最高。Sousa 进一步把砾石以水泥粘合,从而波浪不能推动它们,结果表明藻类多样性不是砾石大小的函数,而纯粹取决于波浪干扰下砾石移动的频率。

草地在经受动物挖掘活动后也出现断层,对其干扰频率与断层演替关系的研究,同样证明了中度干扰假说的预测。

上述例子充分表明干扰对于群落结构形成过程的重大影响。

5. 干扰理论与生态管理 干扰理论对应用领域有重要价值。如要保护自然界生物的多样性,就不要简单地排除干扰,因为中度干扰能增加多样性。实际上,干扰可能是产生多样性的最有力手段之一。冰河期的反复多次“干扰”,大陆的多次断开和岛屿的形成,看来都是物种形成和多样性增加的重要动力。同样,群落中不断出现断层,新的演替,斑块状的镶嵌等等,都可能是产生和维持生态多样性的有力手段。这样的思想应在自然保育、农业、林业和野生动物管理等方面起重要作用。例如,斑块状的森林砍伐可能增加物种多样性,但斑块的最佳大小要进一步研究决定;农业实践本身就包括人类的反复干扰。各种除草剂的应用对控制杂草多样性起何种作用?不同强度和频率的森林火灾对森林的生物多样性保育起什么作用?它与森林中引进鹿类有何异同?用什么方法来测度各类干扰的“创造力”?看来人类已进入全面了解多数群落都存在的偶然事件和“危险”事件作用的时候了。

### 8.4.3 空间异质性与群落结构

群落的环境不是均匀一致的,空间异质性(spacial heterogeneity)的程度越高,意味着有更加多样的小生境,能允许更多的物种共存。

1. 非生物环境的空间异质性 Harman 研究了淡水软体动物与空间异质性的相关性,他以水体底质的类型数作为空间异质性的指标,得到了正的相关关系:底质类型越多,淡水软体动物种数越多。植物群落研究中大量资料说明,在土壤和地形变化频繁的地段,群落含有更多的植物种,而平坦同质土壤的群落多样性低。

2. 植物空间异质性 MacArthur 等曾研究鸟类多样性与植物物种多样性和取食高度多样性之间的关系。取食高度多样性是对植物垂直分布中分层和均匀性的测度。层次多,各层次具更茂密的枝叶表示取食高度多样性高。结果发现,鸟类多样性与植物种数的相关,不如与取食高度多样性相关紧密。因此,根据森林层次和各层枝叶茂盛度来预测鸟类多样性是有可能的,对于鸟类生活,植被的分层结构比物种组成更为重要。

在草地和灌丛群落中,垂直结构对鸟类多样性就不如森林群落重要,而水平结构,即镶嵌性或斑块性(patchiness)就可能起决定作用。

### 8.4.4 岛屿与群落结构

岛屿由于与大陆隔离,生物学家常把岛屿作为研究进化论和生态学问题的天然实验室或微宇宙,例如达尔文对 Galapagos 群岛的研究及 MacArthur 对岛屿生态学的研究等。

1. 海岛的物种数-面积关系 岛屿上(或一个地区中)物种数目会随着岛屿面积的增加而增加,最初增加十分迅速,当物种接近该生境所能承受的最大数量时,增加将逐渐停止。物种数目的对数与面积对数的坐标图显示的是一个线性关系(图 8-7)。对于海洋岛屿和生境岛屿来说,这些双对数坐标图直线的斜率,大多在 0.24~0.34 之间。对于连续生境内的亚区域,斜率接近 0.1。随着面积增加,物种多样性增加的效果在岛屿上要比连续生境内明显。

海岛的物种数-面积关系,可用下述方程描述:

$$S = CA^Z$$

或取对数

$$\lg S = \lg C + Z(\lg A)$$

其中: $S$  为种数, $A$  为面积, $Z$  和  $C$  为两个常数, $Z$  表示物种数-面积关系中回归的斜率, $C$  是表示单位面积物种数的常数。图 8-7 所示 Galapagos 群岛的关系式为:

$$S = 28.6A^{0.32}$$

广义而言,湖泊受陆地包围,也就是陆“海”中的岛,热带地区山的顶部是低纬度的岛,成片岩石、一类植被或土壤中的另一类土壤和植被斑块、封闭林冠中由于倒木形成的“断层”,都可视为“岛”。根据研究,这类“岛”中的种数-面积关系同样可以用上述方程进行描述。岛屿面积越大种数越多,称为岛屿效应,因为岛屿处于隔离状态,其迁入和迁出的强度低于周围连续的大陆。Lack 还认为,大岛具有较多物种数是含有较多生境的简单反映,即生境多样性导致物种多样性。

岛屿效应说明岛屿对形成群落结构过程的重要影响。

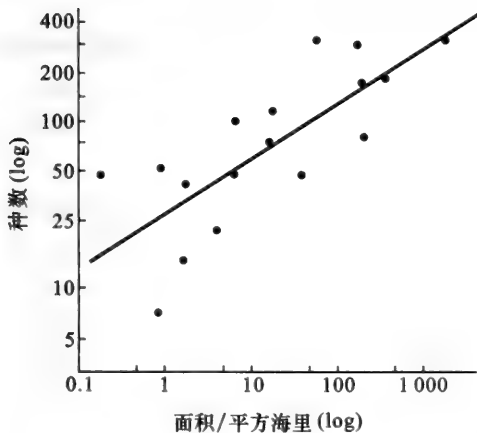


图 8-7 Galapagos 群岛的陆地植物种数与岛面积的关系(引自孙儒泳、李博等,1993)

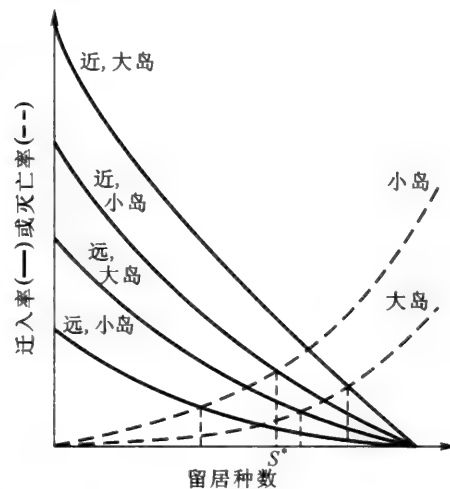


图 8-8 MacArthur 的岛屿生物地理平衡说:大小和远近岛上的物种迁入率和死亡率( $S^*$  示平衡的种数)(引自孙儒泳、李博等,1993)

2. MacArthur 的平衡说 岛屿上的物种数取决于物种迁入和灭亡的平衡;并且这是一种动态平衡,不断地有物种灭亡,也不断地由同种或别种的迁入而替代补偿灭亡的物种。平衡说可用图 8-8 说明,以迁入率曲线为例,当岛上无留居种时,任何迁入个体都是新的,因而迁入率高。随着留居种数加大,种的迁入率就下降。当种源库(即大陆上的种)所有种在

岛上都有时,迁入率为零。灭亡率则相反,留居种数越多,灭亡率也越高。当迁入物种的数目增加时,到达岛屿的迁入来的物种的数目会随着时间的推移而减少。相反,当物种之间的竞争变强时,灭绝的速率会增加。当灭绝和迁入的速率达到相等时,物种的数目就处于平衡稳定状态。迁入率多大还取决于岛的远近和大小,近而大的岛,其迁入率高,远而小的岛,迁入率低。同样,灭亡率也受岛的大小的影响。

将迁入率曲线和灭亡率曲线叠在一起,其交叉点上的种数( $S^*$ ),即为该岛上预测的物种数。从图 8-8 中可以看出:岛屿面积越大且距离大陆越近的岛屿,其留居物种的数目最多;而岛屿面积越小且距离大陆越远的岛屿,其留居物种的数目最少。因此,根据平衡说,可预测下列 4 点:① 岛屿上的物种数不随时间而变化;② 这是一种动态平衡,即灭亡种不断地被新迁入的种所替代;③ 大岛比小岛能“供养”更多的种;④ 随岛距大陆的距离由近到远,平衡点的物种数不断降低。

3. 岛屿和集合种群 由于人类活动的影响,自然生境正日益片断化。**集合种群**(metapopulation)理论现在被普遍用来解释片断化生境的种群动态。一个集合种群是由含有通过迁入和迁出交换个体的许多种群组成。这种研究途径要比完全隔离的岛屿模型更为现实,因为种群的维持依靠的是个体在斑块之间的移动,而不是来自于一个大的单一的种子库源的移殖。与岛屿不同,生境斑块是镶嵌在景观板块之中的。周围的景观能够影响斑块的特性和阻止生物个体在斑块之间的移动。当斑块之间的景观变得日益不友好和片断化增加时,**边缘物种**(edge species)的数目将以牺牲**内部物种**(interior species)群为代价而增加。如果有一个大的迁入者源且它又接近数量丰富的该种群的话,内部物种在片断中可以生存下去,或者如果景观具有**廊道**(corridor)或**绿色通道**(greenways)的话,集合种群之间的物种移动将会很便利。

4. 岛屿群落的进化 岛屿与大陆是隔离的,根据物种形成学说,隔离是形成新物种的重要机制之一。因此,如 Williamson 所言,岛屿的物种进化较迁入快,而在大陆,迁入较进化快。不过有一点需要说明,生物的迁移和扩散能力是不相同的,所以对于某一分类群是岛屿,而对另一类群,相当于大陆,实际上,大陆也是四面围海的“岛”。

其次,离大陆遥远的岛屿上,特有种(即只见于该地的种)可能比较多,尤其是扩散能力弱的分类单元更有可能。

第三,岛屿群落有可能是物种未饱和的,其原因可能是进化的历史较短,不足以发展到群落饱和的阶段。

以上各点都说明岛屿对于群落结构形成过程的重大影响。

5. 岛屿生态与自然保护 自然保护区在某种意义上讲,是受其周围生境“海洋”所包围的岛屿,因此岛屿生态理论对自然保护区的设计具有指导意义。

一般说来,保护区面积越大,越能支持和“供养”更多的物种数;面积小,支持的种数也少。但有两点需要说明:① 建立保护区意味着出现了边缘生境(如森林开发为农田后建立的森林保护区),适应边缘生境的种类受到额外的支持;② 对于某些种类而言,在小保护区比大保护区可能生活得更好。

在同样面积下,一个大保护区好还是若干小保护区好,这取决于:① 若每一小保护区支持的都是相同的一些种,那么大保护区能支持更多种;② 从传播流行病而言,隔离的小保护区有更好的防止传播作用;③ 如果在一个相当异质的区域中建立保护区,多个小保护区能



提高空间异质性,有利于保护物种多样性;④对密度低、增长率慢的大型动物,为了保护其遗传特性,较大的保护区是必需的。保护区过小,种群数量过低,可能由于近交使遗传特征退化,也易于因遗传漂变而丢失优良特征。

在各个小保护区之间的“通道”或走廊,对于保护是很有帮助的,因为它能减少被保护物种灭亡的风险,而且细长的保护区,有利于物种的迁入。但在设计和建立保护区时,最重要的是要深入掌握被保护物种的生态学特性。

### 8.4.5 一个物种丰富度的简单模型

物种丰富度的模型可以帮助我们理解影响群落结构形成的因素,图8-9为物种丰富度的简单模型。

图8-9中,设 $R$ 代表一维资源连续体,其长度代表群落的有效资源范围,群落中每一物种只能利用 $R$ 的一部分。 $n$ 表示某个种的生态位宽度, $\bar{n}$ 表示群落中物种的平均生态位宽度, $\bar{\sigma}$ 表示平均生态位重叠。模型的目的是阐明群落所含物种数多少的原因。

1. 设 $\bar{n}$ 和 $\bar{\sigma}$ 是一定值,那么 $R$ 值越大(代表资源范围大),群落将含有更多的种数[比较图8-9(a)的两个 $R$ 连续体]。如前所述,当群落中竞争占重要作用和因出现资源分隔而共存时,这个结论是正确的。竞争在群落中不起重要作用的场合,也可以认为该结论是合理的,即可供物种生存的有效资源范围越广,可共存的种数也越多,无论种间有无相互作用都是正确的。

2. 设 $R$ 是一定值,那么 $\bar{n}$ 越小(表示种在利用资源上越分化,生态位越狭),群落中将有更高的物种丰富度[图8-9(b)]。

3. 设 $R$ 是一定值,那么 $\bar{\sigma}$ 越大(表示物种间利用资源中重叠利用多),群落将含有更多的种数[图8-9(c)]。

4. 设 $R$ 是一定值,群落的饱和度越高,就越能含有更多的物种数;相反,群落中有一部分资源未被利用,所含种数也就越少。

有这个模型作为基础,我们可以再讨论前述影响形成群落结构的诸因素。

如果某一群落属于种间竞争起重要作用的群落,那么其资源就可能被利用得更加完全。在此情况下,物种丰富度将取决于有效资源范围的大小[图8-9(a)]、种特化程度的高低[图8-9(b)]及允许生态位重叠的程度[图8-9(c)]。

捕食对于群落结构具有各种影响:首先捕食者可能消灭某些猎物种,群落因而出现未充分利用的资源,使饱和度小,种数少[图8-9(d)];其次捕食使一些种的数量长久低于环境容纳量,降低了种间竞争强度,允许更多生态位重叠,就有更多物种共存[图8-9(c)]。

岛屿代表一种“发育不全”的群落,其原因是:①面积小,资源范围减少[图8-9(a)];

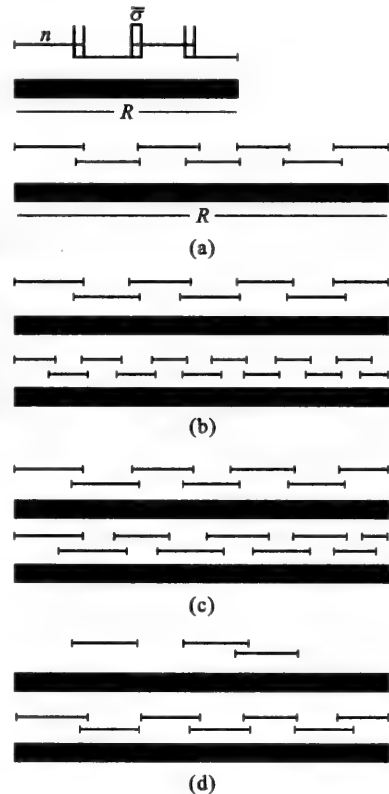


图8-9 物种丰富度的简单模型  
(引自孙儒泳、李博等,1993)

② 面积小,物种被消灭的风险大,反映在群落饱和度低上[图 8-9(d)];③ 能在岛上生活的物种有可能尚未迁入岛中。

这个简单模型,形象地说明了捕食、竞争和岛屿三方面对于群落结构形成过程的重要影响。

### 8.4.6 平衡说和非平衡说

对群落结构形成的看法,有两种对立的观点,即**平衡说**(equilibrium theory)和**非平衡说**(non-equilibrium theory)。

平衡说认为,共同生活在同一群落中的物种处于一种稳定状态。其中思想是:共同生活的种群通过竞争、捕食和互利共生等种间相互作用而形成相互牵制的整体,导致生物群落具有全局稳定性特点;在稳定状态下群落的物种组成和各种群数量都变化不大;群落实际上出现的变化是由环境的变化,即所谓的干扰所引起的。总之,平衡说把生物群落视为存在于不断变化着的物理环境中的稳定实体。

平衡说提出较早,可追溯到 Elton(1927),他认为群落中种群的数量不断变化,但其原因是环境的变动,如严冬和旋风;并可由一种种群传给另一种种群,如被食者的种群变动导致捕食者的种群变动。如果环境停止变动,群落将停在稳定状态。MacArthur 在研究岛屿生物地理学中提出的平衡说认为,群落的物种数是一常数,这是迁入和灭绝之间的平衡所取得的。因此构成群落的物种是在不断变化之中,而种数则保持稳定,是动态平衡。

非平衡说认为,组成群落的物种始终处在不断变化之中,自然界中的群落不存在全局稳定性,有的只是群落的抵抗性(群落抵抗外界干扰的能力)和恢复性(群落在受干扰后恢复到原来状态的能力)。非平衡说的重要依据就是中度干扰理论。

Huston(1979)的干扰对竞争结局的研究可以说明非平衡说。Lotka-Volterra 的竞争排斥律可以被证明,但必须在稳定而均匀环境中,并且有足够时间,才能使一物种挤掉另一物种,或通过生态位分化而共存。但在现实中环境是不断变化的,种间竞争强度和条件有利于哪一种都在变化之中,这可能就是自然群落中竞争排斥直接证据有限的原因。

图 8-10 说明:① 如果环境条件稳定,其持续时间足以使一物种排斥另一物种;② 如果环

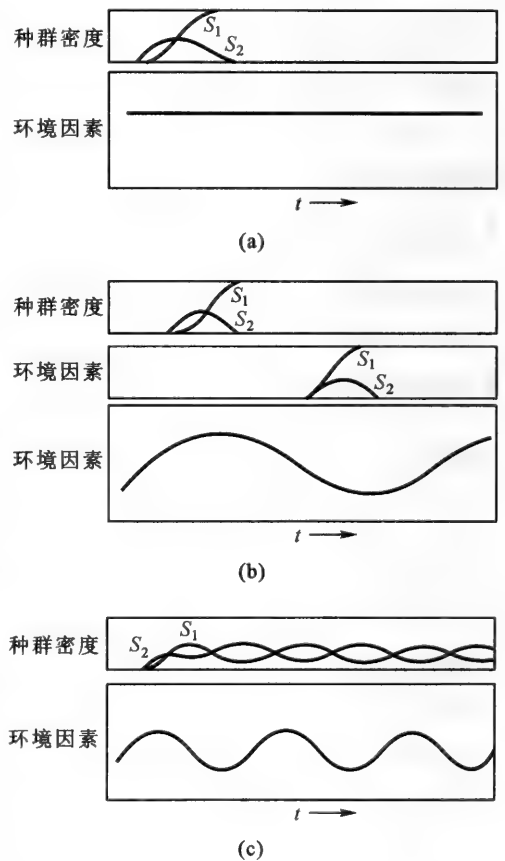


图 8-10 两种种间竞争结局与环境变化的关系(引自孙儒泳、李博等, 1993)

(a) 环境稳定并有利于  $S_1$ ; (b) 环境变化相隔时间长, 有时有利于  $S_1$ , 有时有利于  $S_2$ ; (c) 环境变化较频繁

境条件有改变,并且相隔时间较长,在有利于  $S_1$  时(第一种情况),  $S_2$  被排除;反之,  $S_1$  被排除(第二种情况);③ 如果环境变化比较频繁,一种不足以排斥另一种,则可以出现交替升降而得到在动态中共存的局面。例如在海洋和湖泊中通常有很丰富的浮游植物种类,只用资源分隔和捕食影响来说明这种高多样性是难以使人信服的,但这些水体的光、温、营养物质等物理环境变化很快,可以天计,甚至时计,因此在竞争排斥过程中出现多次中断,从而达到共存。

Huston 还以数学模型研究了干扰频率对于由 6 个种组成的群落的竞争影响。他分高频、中频和没有干扰三级。其结果是:① 在没有干扰时,较短时间就出现竞争排斥的结局;② 在中频干扰时,竞争排斥过程变得很慢,多样性最高,并且持续时间较长;③ 在高频干扰下,多样性较中频时降低,其原因是种群在受到干扰而密度下降后,在下一干扰前还不足以恢复。这项研究支持了 Connell 的中度干扰说。

平衡说和非平衡说除对干扰的作用强调不同外,一个根本区别是:平衡说的注意焦点是系统处于平衡点时的性质,而对于时间和变异性注意不足;而非平衡说则把注意焦点放在离开平衡点时系统的行为变化过程,特别强调时间和变异性。当然,认为现实自然群落有一个精确调节的平衡点这种看法是幼稚的,这也不是平衡说学派所认为的。平衡说学派认为,群落系统有向平衡点发展的趋势,但有或大或小的波动。因此,平衡说与非平衡说的区别在于干扰对群落重要作用认识上的区别。

另一重要区别是把群落视为封闭系统还是开放系统。Lotka-Volterra 的竞争模型把两物种竞争视为封闭系统,结局是一种使另一种灭绝。开放系统的模型包括一组小室(模拟群落中的斑块性,斑块间可以有迁移存在),相互竞争中可能有一种灭绝,也可能由一小室迁入另一小室。模型研究证明:当系统被分为小室以后,哪怕是少数简单的小室,由于小室间高水平的**连通性**(connectedness),使达到平衡的时间大为延长。

Caswell(1978)以 3 个物种系统进行模型研究,系统中有一种捕食者和两种猎物,猎物间存在种间竞争。他把“群落”分成 50 个小室,室间可以迁移。模拟结果是,在这样的开放系统中,3 种共存 1 000 世代,直到模拟试验结束。模拟重复 10 次,其结果相同。但如果没有捕食者,竞争力弱的那一种在平均 64 代(10 次,从 53 代到 80 代)时被强者所竞争排斥而灭亡。Caswell 模型表明,开放的、非平衡系统使竞争排斥的结局大大地推迟,几乎到竞争物种无限共存的局面。模型的结构在生物学上是相当现实的,它与前述 Paine 所进行的以海星为优势的群落很相似。海星的捕食为竞争力低的藻类打开了可供迁入的“小室”。在自然群落中,不仅是捕食者有此作用,各种物理干扰所造成的断层也有类似的效应。重视干扰和空间异质性的重大作用,是当代群落生态学的特点。

通过以上介绍可以看到,早期的群落结构研究是描述性的,而近代的群落生态学焦点在研究形成群落结构的机制,研究方法上强调了实验和模型研究,正如 Schöener 所指出的,是群落生态学的机理性研究途径(mechanistic approach of community ecology)。群落生态学中最令人感兴趣的问题是群落中为什么有这么多种,为什么它们像现在这样分布着,以及它们是怎样发生相互作用的。整体论者强调群落整体性,平衡性;个体论强调群落性质取决于个体,非平衡性,这是多年来的争论。较有说服力的观点是把现实群落看做连续体中中间相互作用和紧密结合程度不同的各种可能阶段。

## 小 结

生物群落是指在相同时间聚集在同一地段上的各物种种群的集合。在这个定义中,首先强调了时间的概念,其次是相同的地段。因为在相同的地段上,随着时间的继续,群落从组成到结构都会发生变化。所以生物群落一定是指在某一时间段内的群落。生物群落作为种群与生态系统之间的一个生物集合体,具有它自己独有的许多特征,比如具有一定的种类组成、群落中各物种之间是相互联系的、群落具有自己的内部环境、具有一定的结构、具有一定的动态特征、具有一定的分布范围、具有边界特征等等,这是它有别于种群和生态系统的根本所在。在生态学界,对于群落的性质问题,一直存在着两派绝然对立的观点,通常被称为机体论学派和个体论学派。机体论学派认为:群落像一个有机体一样,有诞生、生长、成熟和死亡的不同发育阶段,而这些不同的发育阶段,可以解释成一个有机体的不同发育时期。个体论学派则认为:将群落与有机体相比拟是欠妥的。因为,群落的存在依赖于特定的生境与不同物种的组合,但是环境条件在空间与时间上都是不断变化的,因此每一个群落都不具有明显的边界。环境的连续变化使人们无法划分出一个个独立的群落实体。群落只是科学家为了研究方便而抽象出来的一个概念。

植物种类不同,群落的类型和结构也不相同,种群在群落中的地位和作用也不相同。因此,可以根据各个种在群落中的作用而划分群落成员型,如优势种、建群种、亚优势种、伴生种、偶见种等。群落种类组成的数量特征是近代群落分析技术的基础。数量特征包括多度、盖度、频度、重要值等等指标。生物多样性是指生物中的多样化和变异性以及物种生境的生态复杂性,它包括植物、动物和微生物的所有种及其组成的群落和生态系统。生物多样性可以分为遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个层次。遗传多样性指地球上生物个体中所包含的遗传信息之总合;物种多样性是指地球上生物有机体的多样化;生态系统多样性涉及的是生物圈中生物群落、生境与生态过程的多样化。其中物种多样性具有两种涵义:其一是种的数目或丰富度,它是指一个群落或生境中物种数目的多寡;其二是种的均匀度,它是指一个群落或生境中全部物种个体数目的分配状况,它反映的是各物种个体数目分配的均匀程度。多样性指数正是反映丰富度和均匀性的综合指标。测定多样性的公式很多,常用的有辛普森多样性指数和香农-威纳指数。物种多样性在空间上的变化具有一定的规律,通常物种多样性随纬度增高与海拔的增高而有逐渐降低的趋势。

在一个群落中,如果两个种一块出现的次数高于期望值,它们就具有正关联。如果两个种共同出现的次数少于期望值,则它们具负关联。群落空间结构取决于两个要素,即群落中各物种的生活型及相同生活型的物种所组成的层片,它们可看做群落的结构单元。植物群落的结构特征,不仅表现在垂直方向上的分层现象,而且也表现在水平方向上和不同植物种类的生命活动在时间上的差异。群落交错区是两个或多个群落之间的过渡区域,群落交错区种的数目及一些种的密度增大的趋势被称为边缘效应。生物群落结构总体上是对环境条件的生态适应,但在其形成过程中,生物因素起着重要作用,其中作用最大的是竞争与捕食。群落中以同一方式利用共同资源的物种集团,称为同资源种团。Connell等人提出了中度干扰假说,即中等程度的干扰能维持高物种多样性。群落的环境不是均匀一致的,空间异质性的程度越高,意味着有更加多样的小生境,所以能允许更多的物种共存。MacArthur的平衡

说认为,岛屿上的物种数取决于物种迁入和灭亡的平衡。

## 思考题

1. 什么是生物群落?它有哪些主要特征?
2. 什么是群落交错区?它的主要特征有哪些?
3. 何谓生活型?如何编制一地区的生活型谱?
4. 影响群落结构的因素有哪些?
5. Raunkiaer 频度定律说明了什么问题?
6. 层次与层片有何异同?
7. 群落结构的时空格局及其生态意义是什么?
8. 现代群落学与经典群落学的强调点有哪些区别?
9. 重要的群落多样性指数有哪些,如何估计?
10. 多样性随哪些条件而变化?为什么热带地区生物群落的多样性高于温带和极地?

## 推荐阅读文献

1. 孙儒泳,李博,诸葛阳,等.普通生态学.北京:高等教育出版社,1993
2. 祝廷成,钟章程,李建东合编.植物生态学.北京:高等教育出版社,1988
3. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学精要速览.孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等译.北京:科学出版社,2000
4. Putman R J. Community Ecology. London: Capman & Hall, 1995

生物群落的动态(dynamics)包括3方面的内容,即群落的内部动态(包括季节变化与年际间变化)、群落的演替和地球上生物群落的进化。本章着重谈前两个问题。

## 9.1 生物群落的内部动态

生物群落的内部动态主要包括季节变化与年际间变化。由于群落的季节变化在第八章群落的时间结构一节中进行了详细的论述,这里就不再赘述了。下面主要介绍生物群落的年变化。

生物群落的年变化是指在不同年度之间,生物群落常有的明显变动。但是这种变动只限于群落内部的变化,不产生群落的更替现象,通常将这种变动称为波动(fluctuation)。群落的波动多数是由群落所在地区气候条件的不规则变动引起的,其特点是群落区系成分的相对稳定性、群落数量特征变化的不定性以及变化的可逆性。在波动中,群落在生产量、各成分的数量比例、优势种的重要值以及物质和能量的平衡方面,也会发生相应的变化。

根据群落变化的形式,可将波动划分为以下3种类型:

(1) 不明显波动 其特点是群落各成员的数量关系变化很小,群落外貌和结构基本保持不变。这种波动可能出现在不同年份的气象、水文状况差不多一致的情况下。

(2) 摆动性波动 其特点是群落成分在个体数量和生产量方面的短期波动(1~5年),它与群落优势种的逐年交替有关。例如在乌克兰草原上,遇干旱年份,旱生植物(针茅、落草及羊茅等)占优势,草原旅鼠(*Lagurus lagurus*)和社田鼠(*Microtus socialis*)也繁盛起来;而在气温较高且降水较丰富的年份,群落以中生植物占优势,同时喜湿性动物如普通田鼠与林姬鼠增多。

(3) 偏途性波动 这是气候和水分条件的长期偏离而引起一个或几个优势种明显变更的结果。通过群落的自我调节作用,群落还可恢复到接近原来的状态。这种波动的时期可能较长(5~10年)。例如草原看麦娘占优势的群落可能在缺水时转变为芨枝毛茛占优势的群落,以后又会恢复到草原看麦娘占优势的状态。

不同的生物群落具有不同的波动性特点。一般说来,木本植物占优势的群落较草本植物占优势的稳定一些;常绿木本群落要比夏绿木本群落稳定一些。在一个群落内部,许多定性特征(如种类组成、种间关系、分层现象等)较定量特征(如密度、盖度、生物量等)稳定一些;成熟的群落较发育中的群落稳定。

不同的气候带内,群落的波动性不同,环境条件越是严酷,群落的波动性越大。如我国北方较湿润的草甸草原地上产量的年度波动为 20%,典型草原达 40%,干旱的荒漠草原则达 50%。不但产量存在年际波动,而且种类组成也存在年际变化。

这里需要指出的是,虽然群落波动具有可逆性,但这种可逆是不完全的。一个生物群落经过波动之后的复原,通常不是完全恢复到原来的状态,而只是向平衡状态靠近。群落中各种生物生命活动的产物总是有一个积累过程,土壤就是这些产物的一个主要积累场所。这种量上的积累到一定程度就会发生质的变化,从而引起群落的演替,即群落基本性质的改变。

## 9.2 生物群落的演替

### 9.2.1 演替的概念

任何一个植物群落都不会静止不变,而是随着时间的进程,处于不断变化和发展之中。植物群落的**演替**(*succession*)是指在植物群落发展变化过程中,由低级到高级、由简单到复杂、一个阶段接着一个阶段,一个群落代替另一个群落的自然演变现象。

植物群落的形成,可以从裸露的地面上开始,也可以从已有的另一个群落中开始。但是任何一个群落在其形成过程中,至少要有植物的传播、植物的定居和植物之间的“竞争”这 3 个方面的条件和作用。

裸地的存在是群落形成的最初条件和场所之一。没有植物生长的地段即为裸地(或称荒原)。通常裸地可以分为两类:**原生裸地**(*primary bare area*)和**次生裸地**(*secondary bare area*)。原生裸地是指从来没有植物覆盖的地面,或者是原来存在过植被,但被彻底消灭了(包括原有植被下的土壤)的地段,如冰川的移动等造成的裸地。次生裸地是指原有植被虽已不存在,但原有植被下的土壤条件基本保留,甚至还有曾经生长在此的种子或其他繁殖体的地段,这类情况如森林砍伐、火烧等等造成的裸地。一般将发生在原生裸地上的演替称为原生演替,发生在次生裸地上的演替称为次生演替。

植物的繁殖体主要指孢子、种子、鳞茎、根状茎以及能够繁殖的植物体的任何部分(如某些种类的叶)。繁殖体的传播过程被称为植物的**迁移**(*migration*)或**入侵**(*invasion*)。它是群落形成的首要条件,也是植物群落变化和演替的主要基础。植物繁殖体的传播首先取决于繁殖体的可动性(*activity*),也就是繁殖体对迁移的适应性。这种适应性取决于繁殖体自身重量的大小,体积,有无特殊的构造,如翅、冠毛、刺钩等。具有可动性的植物繁殖体在传播动力如风、动物、水和自身等的作用下,能够传播到远方,例如杨树的种子可以借助风而传播。

**定居**(*ecesis*)就是植物繁殖体到达新地点后,开始发芽、生长和繁殖的过程。我们经常观察到这样的情况:植物繁殖体到达新的地点后,有的不能发芽;有的能够发芽但不能生长;

或是生长了但不能繁殖。只有当一个种的个体在新的地点上能够繁殖时,才能算是定居的过程完成了。

随着裸地上首批先锋植物定居的成功,以及后来定居种类和个体数量的增加,裸地上植物个体之间以及种与种之间,便开始了对光、水、营养和空气等空间与营养物质的竞争(competition)。一部分植物生长良好,可能发展成为优势种,而另外一些植物则退为伴生种,甚至逐渐消失。最终各物种之间形成了相互制约的关系,从而形成了稳定的群落。

生物群落演替的例子在自然界中随处可见。例如美国东南部农田弃耕后恢复演替,就是一种次生演替。演替开始于一块次生裸地,土壤中还残留着农作物及农田杂草的种子和其他繁殖体。弃耕后的第一年内,首先出现的是飞蓬占优势的先锋群落;第二年,飞蓬的优势让位于紫菀,并且群落中出现了相当多的须芒草个体;第三年,须芒草即取代了紫菀而在群落中占据优势地位。此后,随着时间的推移,出现了牧草和灌木共占优势的群落,并维持到大约弃耕后 20 年的时间。接着是针叶林侵入到群落中并逐步占据优势,形成松林群落,这一阶段将延续到弃耕后的 100 年左右。后来是栎-山核桃群落取代松林群落,这便是当地成熟、稳定的群落类型。

在这个演替过程中,繁殖鸟类的变化和优势植物的取代顺序相平行。鸟类种群数量最急剧的变化发生在优势植物的生活型改变的时候(从草本、灌木、针叶树到阔叶树)。没有哪一种植物或动物能在演替开始到末尾始终存在于群落中;各个物种的繁盛期都不相同。虽然植物是引起变化的最重要的生物,但是群落中的鸟类也不是完全被动的。灌木和阔叶树阶段的主要优势植物,借助于鸟类和其他动物将种子传播到新的地区。

美国密执安湖(Lake Michigan)沙丘上群落的演替,是一种典型的原生演替。沙丘是湖水退却后逐渐暴露出来的。因此,沙丘上的基质条件是原生裸地性质的,从未被任何生物群落占据过。湖水退却过程中,不同时期形成的陆生群落沿湖边向外围的方向上形成一个演替系列。著名的植物群落学家 H. C. Cowles(1899)进行了最早的植物演替研究,动物群落学家 Shelford(1913)进行了动物演替研究。以后,Olson(1958)重新研究了沙丘演替系列,并提供了有关演替过程和速度的有用数据。

沙丘上的先锋群落由一些先锋植物(包括 *Ammophila*, *Agropyron*, 沙柳等)和无脊椎动物(如虎甲、穴蛛和蝗虫等)构成。随着沙丘暴露时间的加长,它上面的先锋群落依次为桧柏松林、黑栎林、栎-山核桃林所取代,最后发展为稳定的山毛榉-槭树林群落。群落演替开始于极端干燥的沙丘之上,最后形成次冷湿的群落环境,形成富有深厚腐殖质的土壤,土壤中出现了蜗牛和蚯蚓。在此发展过程中,不同演替阶段上群落中的动物种群是不一样的。少数动物可以跨越两个或 3 个演替阶段,更多的则是只存留一个阶段便消失了。

整个演替过程进行得十分缓慢。据 Olson(1958)估计,从裸露的沙丘到稳定的森林群落(山毛榉-槭树林),大约经历了 1 000 年的历史。

对植物群落演替的理解有两种观点:一种是广义的理解,它包括植物群落的一些变化,如植物群落的形成、季节性变化、年变化以及植物群落的演替等,这种理解称为动态;另一种理解是狭义的,指的是地点相同时间不同,植物群落的出现与消失,最后形成顶极群落的过程,多数学者对演替的理解是狭义的。由于演替是从动态的方面研究植物群落,因此,“植物群落学中或许没有其他一个部分,像演替学说的内容一样,真实与想像是如此难以分割地交织在一起,幻想得到广阔的舞台,以至通常很难区别事实与假说”(Braun-Blanquet)。



## 9.2.2 演替的类型

生物群落的演替类型,不同学者所依据的原则不同。因此,划分的演替类型也不同,主要有以下几类。

1. 按照演替发生的时间进程可以分为3种(L. G. Ramensky, 1938)

(1)快速演替 即在时间不长的几年内发生的演替。如地鼠类的洞穴、草原撂荒地上的演替,在这种情况下很快可以恢复成原有的植被。但是要以撂荒地面积不大和种子传播来源就近为条件,否则草原撂荒地的恢复过程就可能延续达几十年。

(2)长期演替 延续的时间较长,几十年或有时几百年。云杉林被采伐后的恢复演替可作为长期演替的实例。

(3)世纪演替 延续时间相当长久,一般以地质年代计算。常伴随气候的历史变迁或地貌的大规模改造而发生。

2. 按照引起演替的主导因素划分的演替类型(B. H. Сукачев, 1942, 1950, 1954)

(1)群落发生演替(群落发生) 这种演替在原生裸地上或次生裸地上容易见到。首先由先锋植物开始侵入,以后先锋植物又被其他植物所取代。因此,植物群落发生乃是“植物长满土地的过程,植物之间为空间、为获得生活资料而斗争的过程以及各种植物共居的过程,各种植物之间相互关系形成的过程”。

(2)内因生态演替或内因动态演替 这种演替是环境变化所决定的,而这种环境的变化是植物群落种类成分(主要是建群种)生命活动的结果,植物群落改变了生态环境。因而,植物群落本身也发生变化。也就是说,内因生态演替的产生,取决于植物群落所特有的、又决定群落发展的那些内部矛盾。在这种情况下,往往是植物所创造的群落环境对自己的生长发育不良,而为其他植物的更新创造了有利的生态环境。

(3)外因生态演替或外因动态演替 这种演替也是由于环境条件的变化所造成的,但不是指植物群落种类成分的生命活动造成的,而是指外界环境因素。如火成演替、气候性的演替、土壤性的演替、动物性的演替、人为演替(森林砍伐、割草、放牧、开荒等直接影响植被而引起的演替)等。

3. 按照基质的性质划分的演替类型

美国学者 W. B. McDougall(1935, 1949)按照基质划分的植物群落演替类型为:

(1)水生基质演替系列(hydroachsere)

a. 粘土生演替系列(geosere)

b. 砂生演替系列(psammosere)

c. 石生演替系列(lithosere)

d. 水生演替系列(hydrosere)

(2)旱生基质演替系列(xerarchsere)

a. 粘土生演替系列(geosere)

b. 砂生演替系列(psammosere)

c. 石生演替系列(lithosere)

4. 按群落代谢特征来划分有自养性演替和异养性演替

自养性演替中,光合作用所固定的生物量积累越来越多,例如由裸岩→地衣→苔藓→草

本→灌木→乔木的演替过程。异养性演替如出现在有机污染的水体,由于细菌和真菌分解特别强,有机物质是随演替而减少的。图9-1的对角线代表群落生产(P)与群落呼吸(R)相等;对角线左侧是 $P > R$ ,属自养性演替;右侧 $P < R$ ,属异养性演替。因此, $P/R$ 比率是表示群落演替方向的良好指示,也是表示污染程度的指标。

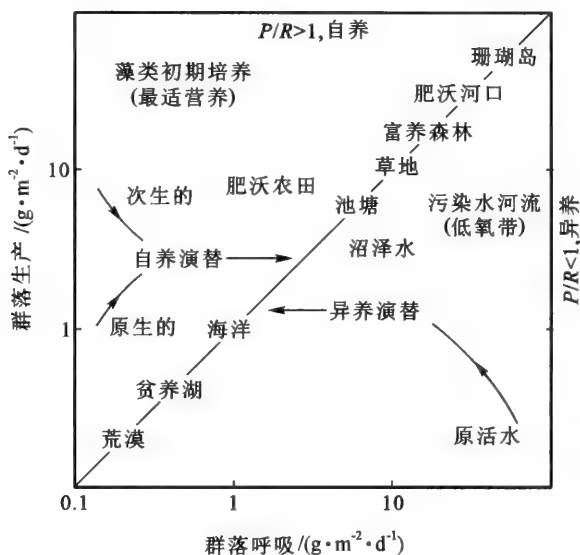


图9-1 按群落代谢特征分类,对角线左侧为自养性演替,右侧为异养性演替(仿 Odum, 1971)

多数群落的演替具有一定的方向性,但也有一些群落有周期性的变化,即由一个类型转变为另一个类型,然后又回到原有类型,称为周期性演替。例如石楠群落,其优势植物是石楠,在逐渐老化以后为石蕊(一种地衣)所入侵,石蕊死亡后出现裸露的土壤,于是熊果入侵,以后石楠又重新取而代之,如此循环往复。

5. 我国植物生态学家刘慎谔教授(1959)把演替划分为时间演替、空间演替和植被类型发生演替

(1) 时间演替 是“地点相同,而时间不同”发生的演替,或称群落发生系列。这种理解是大多数学者所理解的演替。一般的演替都是指时间演替。

(2) 空间演替 是“时间相同,地点不同”的演替。这种理解是大多数学者所理解的植被类型的分布或生态系列。同时刘慎谔认为演替是一个顺序,空间演替是植物群落在空间上的分布,也是一个顺序。因此,不叫分布,而称为演替或称生态序列。

(3) 植被类型发生演替 其实质也是时间演替,但不是现在的植被的演替,而是从古时(指地质时期的第三纪后期到第四纪)到现在的植被的演替,这是历史植被演替。

20世纪20~30年代,我国一批在海外留学的植物学家的归国,对我国植物学的发展起到了巨大的推动作用。尽管那时工作环境十分艰辛,缺少经费,装备简陋,而且在兵匪横行和治安混乱的情况下,进行科学研究不仅需要坚强的毅力,而且还要有不怕死的精神,但是他们仍为祖国的植物学事业做出了巨大的贡献。比如,1929年,自法国留学回国的刘慎谔先生,在北平创建了北平研究院植物研究所,并任所长。该所汇集了一批杰出的植物学家,主要从事植物分类学与植物地理学研究。为了了解西北植物区系,1931~1932年刘慎谔先生只身一人在新疆和西藏采集植物标本,其行程之艰险令人难以想像。刘慎谔先生首先从内蒙古到达甘肃省的酒泉,然后一路西行至新疆的哈密,穿越吐鲁番盆地到达乌鲁木齐,后又进入天山山脉深处考察,翻越高耸的天山进入南疆,经过托克逊、焉耆后,又向北再次进入天山山脉,在-40℃的气候下度过了除夕之夜。随后,沿天山南麓西进至南疆的库车、拜城、喀什,由库车雅山口到喀喇昆仑山,至青藏高原的西北端,后又折向东走了2个多月,又北折出昆仑山,再次进入新疆,达到尼雅,返叶城,再次进入昆仑山,最后翻越了喜马拉雅山,经过印度返回中国。整整两年的时间,刘慎谔先生行走于荒无人烟的高山峡谷之间,与其家人和单位都无法联系,他所经历的艰辛与险恶情况是常人所无法想像的。但可惜的是,刘慎谔先生历尽千辛万苦采集的珍贵标本,在由西藏经印度回国的途中大部分都损失了。

像刘慎谔先生这样忘我地为国家的植物学事业而奋斗的植物学家有许多许多,正是他们托起了祖国整个植物学大发展的旭日。

### 9.2.3 演替系列

生物群落的演替过程,从植物的定居开始,到形成稳定的植物群落为止,这个过程叫做演替系列。而我们将演替系列中的每一个明显的步骤,称为演替阶段或演替时期。

通常对原生演替系列的描述都是采用从岩石表面开始的旱生演替和从湖底开始的水生演替。这是因为岩石表面和湖底代表了两类极端类型:一个极干,一个多水。在这样的生境上开始的群落演替,在其早期阶段的群落中,植物生活型的组成几乎到处都是一样的。因此,可以把它看作为一个模式来加以描叙。

#### 1. 水生演替系列

在一般的淡水湖泊中,只有在水深5~7m以内的湖底,才有较大型的水生植物生长,而在水深超过5~7m时,便是水底的原生裸地了。因此可以根据淡水湖泊中湖底的深浅变化,其水生演替系列(hydrosere)将有以下的演替阶段。

(1) 自由漂浮植物阶段 此阶段中,植物是漂浮生长的,其死亡残体将增加湖底有机质的聚积,同时湖岸雨水冲刷而带来的矿物质微粒的沉积也逐渐提高了湖底。这类漂浮的植物有:浮萍、满江红以及一些藻类植物等。

(2) 沉水植物阶段 在水深5~7m处,湖底裸地上最先出现的先锋植物是轮藻属(*Chana*)的植物。轮藻属植物的生物量相对较大,使湖底有机质积累较快,自然也就使湖底的抬升作用加快。当水深至2~4m时,金鱼藻(*Cerotophyllum*)、眼子菜(*Potamogeton*)、黑藻(*Hydrilla*)、茨藻(*Najas*)等高等水生植物开始大量出现,这些植物生长繁殖能力更强,垫高湖底的作用也就更强了。

(3) 浮叶根生植物阶段 随着湖底的日益变浅,浮叶根生植物开始出现,如莲(*Nelumbo*)、睡莲等。这些植物一方面由于其自身生物量较大,残体对进一步抬升湖底有很

大的作用,另一方面由于这些植物叶片漂浮在水面,当它们密集时,就使得水下光照条件很差,不利于水下沉水植物的生长,迫使沉水植物向较深的湖底转移,这样又起到了抬升湖底的作用。

(4) 直立水生阶段 浮叶根生植物使湖底大大变浅,为直立水生植物的出现创造了良好的条件。最终直立水生植物,如芦苇、香蒲、泽泻等取代了浮叶根生植物。这些植物的根茎极为茂密,常纠缠交织在一起,使湖底迅速抬高,而且有的地方甚至可以形成一些浮岛。原来被水淹没的土地开始露出水面与大气接触,生境开始具有陆生植物生境的特点。

(5) 湿生草本植物阶段 新从湖中抬升出来的地面,不仅含有丰富的有机质而且还含有近于饱和的土壤水分。喜湿生的沼泽植物开始定居在这种生境上,如莎草科和禾本科中的一些湿生性种类。若此地带气候干旱,则这个阶段不会持续太长,很快旱生草类将随着生境中水分的大量丧失而取代湿生草类。若该地区适于森林的发展,则该群落将会继续向森林方向进行演替。

(6) 木本植物阶段 在湿生草本植物群落中,最先出现的木本植物是灌木。而后随着树木的侵入,便逐渐形成了森林,其湿生生境也最终改变成中生生境。

由此看来,水生演替系列就是湖泊填平的过程。这个过程是从湖泊的周围向湖泊中央顺序发生的。因此,比较容易观察到,在从湖岸到湖心的不同距离处,分布着演替系列中不同阶段的群落环带。每一带都为次一带的“进攻”准备了土壤条件。

## 2. 旱生演替系列

旱生演替系列(xerosere)是从环境条件极端恶劣的岩石表面或砂地上开始的,其系列包括以下几个演替阶段。

(1) 地衣植物群落阶段 岩石表面无土壤,光照强,温度变化大,贫瘠而干燥。在这样的环境条件下,最先出现的是地衣,而且是壳状地衣。地衣分泌的有机酸腐蚀了坚硬的岩石表面,再加之物理和化学风化作用,坚硬的岩石表面出现了一些小颗粒,在地衣残体的作用下,该细小颗粒有了有机的成分。其后,叶状地衣和枝状地衣继续作用岩石表层,使岩石表层更加松软,岩石碎粒中有机质也逐渐增多。此时,地衣植物群落创造的较好的环境,反而不适合它自身的生存了,但却为较高等的植物类群创造了生存条件。

(2) 苔藓植物群落阶段 在地衣群落发展的后期,开始出现了苔藓植物。苔藓植物与地衣相似,能够忍受极端干旱的环境。苔藓植物的残体比地衣大得多,苔藓的生长可以积累更多的腐殖质,同时对岩石表面的改造作用更加强烈。岩石颗粒变得更细小,松软层更厚,为土壤的发育和形成创造了更好的条件。

(3) 草本植物群落阶段 群落演替继续向前发展,一些耐旱的植物种类开始侵入,如禾本科、菊科、蔷薇科等中的一些植物。种子植物对环境的改造作用更加强烈,小气候和土壤条件更有利于植物的生长。若气候允许,该演替系列可以向木本群落方向演替。

(4) 灌木群落阶段 草本群落发展到一定程度时,一些喜阳的灌木开始出现。它们常与高草混生,形成“高草灌木群落”。其后灌木数量大量增加,成为以灌木为优势的群落。

(5) 乔木群落阶段 灌木群落发展到一定时期,为乔木的生存提供了良好的环境,喜阳的树木开始增多。随着时间的推移,逐渐就形成了森林。最后形成与当地大气候相适应的乔木群落,形成了地带性植被即顶极群落。

应该指出的是,在旱生演替系列中,地衣和苔藓植物阶段所需时间最长,草本植物群落

到灌木阶段所需时间较短,而到了森林阶段,其演替的速度又开始放慢。

由此可以看出,旱生演替系列就是植物长满裸地的过程,是群落中各种群之间相互关系的形成过程,也是群落环境的形成过程,只有在各种矛盾都达到统一时,才能从一个裸地上形成一个稳定的群落,到达与该地区环境相适应的顶极群落。

在植物群落的形成过程中,土壤的发育和形成与植物的进化是协同发展的,不能说先有土壤,后有植物的进化,或先有植物的进化才有土壤的形成,二者是协同发展,土壤由岩石到土壤母岩,最后发育为土壤,植物则从低等类群进化到高等类群。

#### 9.2.4 控制演替的几种主要因素

为什么会发生演替呢?生物群落的演替是群落内部关系(包括种内和种间关系)与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。到目前为止,人们对于演替的机制了解得还不够。要搞清演替过程中每一步发生的原因以及有效地预测演替的方向和速度,还有大量的工作要做。归结起来,控制演替的几种主要因素如下:

(1) 环境不断变化 这种变化包括外界因子的变化以及群落本身对环境作用而引起的环境的变化。这些变化给某些植物的繁殖提供有利条件,而对另一些植物种则可能产生不利的条件。对于动物来说,植物群落成为它们取食、营巢、繁殖的场所。不同的动物对这种场所的需求是不同的。当植物群落环境变得不适宜它们生存的时候,它们便迁移出去另找新的合适生境;与此同时,又会有一些动物从别的群落迁来找新的栖居地。因此,每当植物群落的性质发生变化的时候,居住在其中的动物区系实际上也在作适当的调整,使得整个生物群落内部的动物和植物又以新的联系方式统一起来。

(2) 植物繁殖体的散布即植物本身不断进行繁殖和迁移。

(3) 植物之间直接或间接的相互作用,使它们之间不断相互影响,种间关系不断发生变化。

(4) 在群落的种类组成中,新的植物分类单位(如种、亚种、生态型)不断发生。

(5) 人类活动的影响,在目前起着巨大的作用,如森林的采伐,人为的火烧,家畜的过度放牧,割草,开荒,修建水库,工厂,由于环境的污染甚至导致某些生物种的灭绝等等。

因此,群落与环境之间以及植物与植物之间经常处于相互矛盾的状态中,这些矛盾导致适于这个环境的植物生存下来,不适应的被淘汰出去,因而使群落不断地进行演替。

#### 9.2.5 演替方向

生物群落的演替,若按其演替方向,可分为**进展演替**(progressive succession)和**逆行演替**(regressive 或 retrogressive succession)。

进展演替是指随着演替的进行,生物群落的结构和种类成分由简单到复杂;群落对环境的利用由不充分到充分;群落生产力由低到逐步增高;群落逐渐发展为中生化;生物群落对外界环境的改造逐渐强烈。

而逆行演替的进程则与进展演替相反,它导致生物群落结构简单化;不能充分利用环境;生产力逐渐下降;不能充分利用地面;群落旱生化;对外界环境的改造轻微。

例如某个区域植物群落的演替,若从稀疏的植被逐渐演变为森林群落,则为进展演替。而当条件发生改变时,森林群落演变为稀疏的植被,则为逆行演替。封山育林往往导致进展

演替,而过度放牧与滥砍滥伐森林常会导致逆行演替。通常逆行演替在人类的影响下是短暂的,而在气候的影响下,则是在巨大的范围内进行。

### 9.2.6 演替过程的理论模型

在群落演替研究过程中,存在两种不同的观点。一是经典的演替观,二是个体论演替观。

经典的演替观有两个基本点:① 每一演替阶段的群落明显不同于下一阶段的群落;② 前一阶段群落中物种的活动促进了下一阶段物种的建立。但是在一些对自然群落演替研究中并未证实这两个基本点。例如在 Hubbard Brook 生态研究站森林砍伐后的演替研究表明:全部演替阶段中的繁殖体(包括种子、幼苗和活根等),在演替开始时都已经存在于该地,而演替过程仅仅是这些初始植物组成的展开(生活史)。演替过程中,各阶段的优势种虽有变化,各物种相对重要性也在改变,但绝大多数参加演替过程的物种都在未砍伐的森林中是存在着的,或者是活动状态,或者是休眠状态。大量埋在土中的种子,许多可存活百年以上。导致对经典演替观批评的另一原因是许多演替早期物种抑制后来物种的发展。例如弃耕田的早期植物改变了土壤的化学环境,抑制后来物种的生长发育,一些森林中去掉先锋树种促进了演替后期树种的出现和生长。同样,认为杂草的生长毁灭了其自身繁荣而使演替向前推进的看法是明显错误的。每一物种所表现的生存特征是自然选择的结果,指向于保留更多的后裔。

个体论演替观的提倡者 Egler 在 1952 年就提出过初始物种组成是决定群落演替后来优势种的假说。20 世纪 70 年代以来,由于很多实验和观察证据,才使个体论演替观再度兴旺起来。当代的演替观强调个体生活史特征,物种对策,以种群为中心和各种干扰对演替的作用。究竟演替的途径是单向性的,还是多途径的? 初始物种组成对后来物种的作用如何? 演替的机制如何? 这些是当代演替观的活跃领域。

Connell 和 Slatyer 在 1977 年总结演替理论中,认为机会种对开始建立群落有重要作用,并提出了 3 种可能的和可检验的模型,即促进模型、抑制模型和忍耐模型(图 9-2)。

(1) 促进模型 相当于 Clements 的经典演替观,物种替代是由于先来物种改变了环境条件,使它不利于自身生存,而促进了后来其他物种的繁荣,因此物种替代有顺序性、可预测性和具方向性。

(2) 抑制模型 该学说是 Egler (1954)提出来的,他认为演替具有很强的异源性,因为任何一个地点的演替都

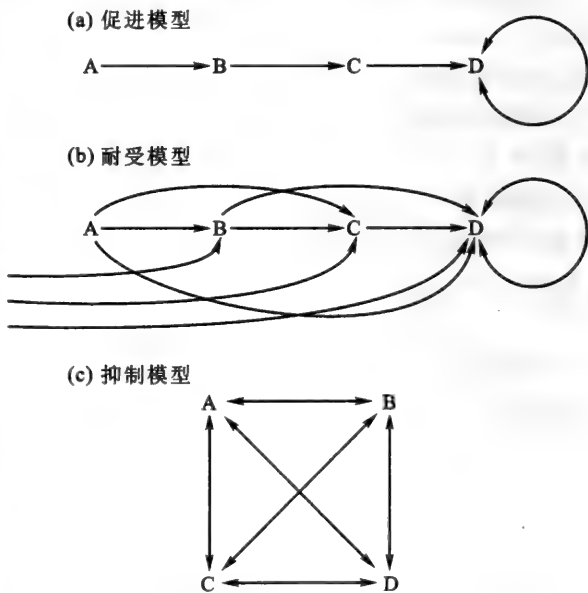


图 9-2 3 类演替模型(A、B、C、D 代表 4 个物种,箭头表示被替代)(仿 Krebs, 1985)

取决于哪些植物种首先到达那里。植物种的取代不一定是有序的,每一个种都试图排挤和压制任何新来的定居者,使演替带有较强的个体性。演替并不一定总是朝着顶极群落的方向发展,所以演替的详细途径是难以预测的。该学说认为演替通常是由个体较小、生长较快、寿命较短的种发展为个体较大、生长较慢、寿命较长的种。显然,这种替代过程是种间的,而不是群落间的,因而演替系列是连续的而不是离散的。这一学说也被称作初始植物区系学说(initial floristic theory)。

(3) 耐受模型 该模型是由 Connell 和 Slatyer 于 1977 年提出来的。介于促进模型和抑制模型之间。忍耐理论认为,早期演替物种先锋种的存在并不重要,任何种都可以开始演替。植物替代伴随着环境资源的递减,较能忍受有限资源的物种将会取代其他种。演替就是靠这些种的侵入和原来定居物种的逐渐减少而进行的,主要取决于初始条件。

上述 3 类模型的共同点是,演替中的先锋物种最先出现,它们具有生长快、种子产量大、有较高的扩散能力等特点。这类易扩散和移植的物种一般对相互遮荫和根间竞争的环境是不易适应的,所以在 3 种模型中,早期进入物种都是比较易于被挤掉的。

上述 3 种模型的区别表明,重要的是演替的机制,即物种替代的机制,是促进或抑制,还是现存物种对替代影响不大,而演替机制取决于物种间的竞争能力。

除上述 3 种模型外,还有以下几种演替理论:

(1) 适应对策演替理论(adapting strategy theory) 该理论是 Grime(1989)提出来的,他通过对植物适应对策的详细研究,在传统  $r$ -和  $K$ -对策基础上,提出了植物的 3 种基本对策:R-对策种,适应于临时性资源丰富的环境;C-对策种,生存于资源一直处于丰富状态下的生境中,竞争力强,称为竞争种;S-对策种,适应于资源贫瘠的生境,忍耐恶劣环境的能力强,叫做耐胁迫种(stress tolerant species)。Grime(1988)提出,R-C-S 对策模型反映了某一地点某一时刻存在的植被是胁迫强度、干扰和竞争之间平衡的结果。该学说认为,次生演替过程中的物种对策格局是有规律的,是可以预测的。一般情况下,先锋种为 R-对策,演替中期的多为 C-对策,而顶级群落中的种则多为 S-对策种。该学说对从物种的生活史、适应对策方面理解演替过程做出了新的贡献。该理论提出来的时间不长,但到目前为止,已表现出强大的生命力,许多学者试图从实验研究中论证这一学说。

(2) 资源比率理论(resource ratio hypothesis) 该理论是 Tilman(1985)基于植物资源竞争理论而提出来的。该理论认为,一个种在限制性资源比率为某一值时表现为强竞争者,而当限制性资源比率改变时,因为种的竞争能力不同,组成群落的植物种也随之改变。因此演替是通过资源的变化而引起竞争关系变化而实现的。该理论与促进作用学说有很大相似之处。

(3) 等级演替理论(hierarchical succession theory) 该理论是 Piclett 等(1987)提出来的,他们以此理论为基础,提出一个关于演替原因和机制的等级概念框架,称之为原因等级系统(causal hierarchy)。该理论包含有三个层次:第一是演替的一般性原因,即裸地的可利用性,物种对裸地利用能力的差异,物种对不同裸地的适应能力;第二是将以上的基本原因分解为不同的生态过程,比如裸地可利用性取决于干扰的频率和程度,种对裸地的利用能力取决于种的繁殖体生产力、传播能力、萌发和生长能力等;第三个层次是最详细的机制水平,包括立地-种的因素和行为及其相互作用,这些相互作用是演替的本质。这一理论较详细地分析了演替的原因,并考虑了大部分因素,它有利于演替分析结果的解释。

### 9.2.7 演替顶级学说

演替的**顶级学说**(climax theory)是英美学派提出来的。**演替顶极**(climax)是指每一个演替系列都是由先锋阶段开始,经过不同的演替阶段,到达中生状态的最终演替阶段。近几十年来,演替的顶级学说得到不断的修正、补充和发展。有关演替顶级理论主要有3种,即单元顶极论、多元顶极论和顶极-格局假说。

(1) 单元顶极论 **单元顶极论**(monoclimax hypothesis)在20世纪初就已经基本形成。这个学说的首创人是 H. C. Cowles 和 F. E. Clements(1916)。

Clements 认为,在任何一个地区内,一般的演替系列的终点取决于该地区的气候性质,主要表现在顶极群落的优势种,能够很好地适应于地区的气候条件,这样的群落称之为气候顶极群落。只要气候不急剧变化,只要没有人类活动和动物的显著影响,或其他侵移方式的发生,它们便一直存在,而且不可能出现任何新的优势植物。一个气候区只有一个潜在的气候顶极群落,这一区域之内的任何一种生境,如果给予充分长的时间,最终都能发展到该地区的顶极群落。也就是说,在同一气候区内,无论演替初期的条件多么不同,植被总是趋向于减轻极端情况而朝向顶极方向发展,从而使得生境适合于更多的植物生长。于是,旱生的生境逐渐变得中生一些,而水生的生境逐渐变得干燥一些。演替可以从千差万别的生境上开始,先锋群落可能极不相同,但在演替过程中植物群落间的差异会逐渐缩小,逐渐趋向一致。因而,无论水生型的生境,还是旱生型的生境,最终都趋向于中生型的生境,并均会发展成为一个相对稳定的**气候顶极**(climatic climax)。

关于演替的方向,Clements 认为:在自然状态下,演替总是向前发展的,即进展演替,而不可能是后退的逆行演替。

单元顶极论提出以来,在世界各国特别是英美等国引起了强烈反响,得到了不少学者的支持。但也有人提出了批评意见,甚至持否定态度。他们认为,只有在排水良好、地形平缓、人为影响较小的地带性生境上才能出现气候顶极。另外,从地质年代来看,气候也并非永远不变的,有时极端性的气候影响很大,例如1930年美国大平原大旱,引起群落的变更,直到现在还未完全恢复原来真正草原植被的面目。此外,植物群落的变化往往落后于气候的变化,残遗群落的存在即可说明这一事实,例如内蒙古毛乌素沙区的黑格兰(*Rhamnus erythroxylon*)灌丛就是由晚更新世早期的森林植被残遗下来的。

(2) 多元顶极论 **多元顶极论**(polyclimax theory)由英国的 A. G. Tansley 于1954年提出。该学说认为:如果一个群落在某种生境中基本稳定,能自行繁殖并结束它的演替过程,就可看作顶极群落。在一个气候区域内,群落演替的最终结果,不一定都汇集于一个共同的气候顶极终点。除了气候顶极之外,还可能有**土壤顶极**(edaphic climax)、**地形顶极**(topographic climax)、**火烧顶极**(fire climax)、**动物顶极**(zootic climax);同时还可能存在一些复合型的顶极,如**地形-土壤顶极**(topoedaphic climax)和**火烧-动物顶极**(fire-zootic climax)等等。一般在地带性生境上是气候顶极,在别的生境上可能是其他类型的顶极。这样一来,一个植物群落只要在某一种或几种环境因子的作用下在较长时间内保持稳定状态,都可认为是顶极群落,它和环境之间达到了较好的协调。

由此可见,不论是单元顶极论还是多元顶极论,都承认顶极群落是经过单向变化而达到稳定状态的群落;而顶极群落在时间上的变化和空间上的分布,都是和生境相适应的。两者



的不同点在于:①单元顶极论认为,只有气候才是演替的决定因素,其他因素都是第二位的,但可以阻止群落向气候顶极发展;多元顶极论则认为,除气候以外的其他因素,也可以决定顶极的形成。②单元顶极论认为,在一个气候区域内,所有群落都有趋同性的发展,最终形成气候顶极;而多元顶极论不认为所有群落最后都会趋于一个顶极。

(3) 顶极-格局假说 **顶极-格局假说**(climax-pattern hypothesis)由 Whittaker 于 1953 年提出,实际是多元顶极的一个变型,也称种群格局顶极理论(population pattern climax theory)。该假说认为,在任何一个区域内,环境因子都是连续不断地变化的。随着环境梯度的变化,各种类型的顶极群落,如气候顶极、土壤顶极、地形顶极、火烧顶极等,不是截然呈离散状态,而是连续变化的,因而形成连续的**顶极类型**(continuous climax type),构成一个顶极群落连续变化的格局。在这个格局中,分布最广泛且通常位于格局中心的顶极群落,叫做**优势顶极**(prevailing climax),它是最能反映该地区气候特征的顶极群落,相当于单元顶极论的气候顶极。

## 小 结

生物群落的动态包括 3 方面的内容,即群落的内部动态、群落的演替和地球上生物群落的进化。生物群落的内部动态主要包括季节变化与年际间变化。生物群落的年变化是指在不同年度之间,生物群落常有的明显变动,但是这种变动只限于群落内部的变化,不产生群落的更替现象。

植物群落的演替是指在植物群落发展变化过程中,由低级到高级、由简单到复杂、一个阶段接着一个阶段,一个群落代替另一个群落的自然演变现象。裸地的存在是群落形成的最初条件和场所之一。没有植物生长的地段即为裸地(或称荒原)。通常裸地可以分为 2 类,即原生裸地和次生裸地。原生裸地是指从来没有植物覆盖的地面,或者是原来存在过植被,但被彻底消灭了(包括原有植被下的土壤)的地段,如冰川的移动等造成的裸地。次生裸地是指原有植被虽已不存在,但原有植被下的土壤条件基本保留,甚至还有曾经生长在此的种子或其他繁殖体的地段,如森林砍伐、火烧等等造成的裸地。一般将发生在原生裸地上的演替称为原生演替,发生在次生裸地上的演替称为次生演替。定居就是植物繁殖体到达新地点后,开始发芽、生长和繁殖的过程。生物群落的演替过程,从植物的定居开始,到形成稳定的植物群落为止,这个过程叫做演替系列。演替系列中的每一个明显的步骤称为演替阶段或演替时期。生物群落的演替,若按其演替方向,可分为进展演替和逆行演替。进展演替是指随着演替的进行,生物群落的结构和种类成分由简单到复杂;群落对环境的利用由不充分到充分;群落生产力由低到逐步增高;群落逐渐发展为中生型;生物群落对外界环境的改造逐渐强烈。而逆行演替的进程则与进展演替相反,它导致生物群落结构简单化;不能充分利用环境;生产力逐渐下降;不能充分利用地面;群落旱生化;对外界环境的改造轻微。演替顶极是指每一个演替系列都是由先锋阶段开始,经过不同的演替阶段,到达中生型的最终演替阶段。有关演替顶极理论主要有单元顶极论、多元顶极论和顶极-格局假说。单元顶极论认为:在同一气候区内,无论演替初期的条件多么不同,植被总是趋向于减轻极端情况而朝向顶极方向发展,从而使得生境适合更多的植物生长,最终都趋向于中生型的生境,并均会发展成为一个相对稳定的气候顶极。而多元顶极论认为:如果一个群落在某种生境中

基本稳定,能自行繁殖并结束它的演替过程,就可看作顶极群落;在一个气候区域内,群落演替的最终结果,不一定都汇集于一个共同的气候顶极终点;除了气候顶极之外,还可有土壤顶极、地形顶极、火烧顶极、动物顶极,同时还可能存在一些复合型的顶极。顶极-格局假说则认为:随着环境梯度的变化,各种类型的顶极群落,如气候顶极、土壤顶极、地形顶极、火烧顶极等,不是截然呈离散状态,而是连续变化的,因而形成连续的顶极类型,构成一个顶极群落连续变化的格局。在这个格局中,分布最广泛且通常位于格局中心的顶极群落,被称为优势顶极。

## 思考题

1. 原生裸地与次生裸地有什么不同?
2. 什么是定居?
3. 简述研究群落波动的意义。
4. 说明水生演替系列和旱生演替系列的过程。
5. 比较个体论演替观与经典的演替观。
6. 什么是演替顶极? 单元演替顶极理论与多元演替顶极理论有什么异同点?
7. 你认为应该怎样研究演替?

## 推荐阅读文献

1. Knapp R. 植被动态. 宋永昌译. 北京:科学出版社,1986
2. 孙儒泳,李博,诸葛阳,等. 普通生态学. 北京:高等教育出版社,1993
3. 祝廷成,钟章程,李建东合编. 植物生态学. 北京:高等教育出版社,1988
4. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学精要速览. 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等译. 北京:科学出版社,2000
5. 中国植物学会编. 中国植物学史. 北京:科学出版社,1994

## 10.1 群落分类

所谓分类,就是对实体(或属性)集合按其属性(或实体)数据所反映的相似关系把它们分成组,使同组内的成员尽量相似,而不同组的成员尽量相异。不同的分类方法只是进行此项工作的不同实现过程。

对生物群落的认识及其分类方法,存在两条途径。早期的一批植物生态学家,如俄国的 В.Н.Сукачев(1910)、法国的 Braun - Blanquet 和美国的 F.E.Clements(1916, 1920)认为群落类型是自然单位,它们和有机体一样具有明确的边界,而且与其他群落是间断的、可分的,因此可以像物种那样进行分类。这一途径被称为群丛单位理论(association unit theory)或机体论。

另外一种观点被称为个体论,认为群落是连续的,没有明确的边界,它不过是不同种群的组合,而种群是独立的。早在 20 世纪初,Л.Г.Раменский 就提出这样的观点。1926 年, H. A. Gleason 发表了《植物群丛的个体概念》,这一观点的影响迅速扩大,并受到 Whittaker (1956, 1960)与 McIntosh(1967)等人的支持。他们认为早期的群落分类都是选择了有代表性的典型样地,如果不是取样典型,将会发现大多数群落之间(边界)是模糊不清和有过渡的。不连续的极端情况也有,它们是发生在不连续的生境上,如地形、母质、土壤条件的突然改变,或人为的砍伐、火烧等的影响;在通常情况下,生境与群落都是连续的。因此他们认为应采取生境梯度分析的方法,即排序(ordination)来研究连续群落变化,而不采取分类的方法。

实践证明,生物群落的存在既有连续性的一面,又有间断性的一面。虽然排序适于揭示群落的连续性,分类适于揭示群落的间断性,但是如果排序的结果构成若干点集的话,也可达到分类的目的,同时如果分类允许重叠的话,也可以反映群落的连续性。因此二种方法都同样能反映群落的连续性或间断性,只不过是各自有所侧重,如果能将二者结合使用,也许效果更好。

生物群落分类是生态学研究领域中争论最多的问题之一。由于不同国家或不同地区的研究对象、研究方法和对群落实体的看法不同,其分类原则和分类系统有很大差别,甚至成为不同学派的重要特色。由于陆地植物群落的分类研究最丰富,以下着重介绍陆地植物群落的分类。

植物群落的分类工作早已开始,一般可区分为人为的和自然的分类。人为分类是依据一种或几种事物的特性而进行的,或依据事物对人类的实用价值进行分类。这种方法在科学上普遍应用,特别是应用科学,如将森林划分为用材林、防护林、水土保持林等,将草原划分为割草场和放牧场等。自然分类是依据亲缘关系,反映事物内部关系的分类。但是,完整反映群落内在关系的自然分类,直到目前还没有诞生,这主要由于植物群落学中的许多问题还没有弄清,分类的原则、方法和系统还没有统一。但是,生态学研究追求的是自然分类。在已问世的各家自然分类系统中,有的以植物区系组成为其分类的基础,有的以生态外貌为基础,还有的以动态特征为基础。因为有时它们是交织在一起的,所以不易把它们截然分开。但不管哪种分类,都承认要以植物群落本身的特征作为分类依据,并十分注意群落的生态关系,因为按研究对象本身特征的分类要比任何其他分类更自然。

### 10.1.1 植物群落分类的单位

植物群落分类的基本单位是**群丛**(association),这一概念最初由洪堡德于1806年提出。此外,**群系**(formation)和**植被型**(vegetation type)也是植物群落分类的单位。但是,由于到目前为止还没有一个完整的令人满意的植物群落分类系统,各学派都拥有自己的系统,它们在原则上是显然不同的。因此导致各派在植物群落分类单位的理解和侧重点上有所差异。英美学派的分类原则是采用优势种原则,把群系作为分类的最大单位。法瑞学派的分类系统原则是建立在群落植物区系的亲缘关系基础上,并考虑到植物群落其他方面的特征。北欧学派的分类系统是以基群丛作为基本单位,基群丛是指“至少每层中具有恒有的优势种(恒有种)真正一致的种类组成的稳定的植物群落”。前苏联学派的分类系统是以群丛、群系、植被型为主要单位,并在各单位之间采用了一些辅助单位,如群丛组、群丛纲、群系组、群系纲等。中国植被分类系统受前苏联学派的影响较大,以植被型、群系、群丛为基本分类单位。在各基本分类单位之上,各设一辅助单位,在其下也各设立一亚级辅助单位。下面着重介绍中国植被的分类原则、系统和单位。

我国地域辽阔,植被复杂,从森林、草原到荒漠,从热带雨林到寒温带针叶林和山地苔原,以及青藏高原这样世界独一无二的大面积的高寒植被。因此除赤道雨林外,地球上绝大多数的植被类型在我国均可以找到,这是任何其他国家所不能比拟的。所以从这一点上说,完成如此复杂的中国植被的分类工作本身,就是对世界植被研究的重要贡献。

我国生态学家在《中国植被》(1980)一书中,参照国外一些植物学派的分类原则和方法,采用了“群落生态”原则,即以群落本身的综合特征作为分类依据,群落的种类组成、外貌和结构、地理分布、动态演替等特征及其生态环境在不同的等级中均作了相应的反映。

主要分类单位分3级:植被型(高级单位)、群系(中级单位)和群丛(基本单位)。每一等级之上和之下又各设一个辅助单位和补充单位。高级单位的分类依据侧重于外貌、结构和生态地理特征,中级和中级以下的单位则侧重于种类组成。其系统如下:

### 植被型组(vegetation type group)

#### 植被型(vegetation type)

#### 植被亚型(vegetation subtype)

#### 群系组(formation group)

#### 群系(formation)

#### 亚群系(subformation)

#### 群丛组(association group)

#### 群丛(association)

#### 亚群丛(subassociation)

**植被型组** 凡建群种生活型相近而且群落外貌相似的植物群落联合为植被型组。这里的生活型是指较高级的生活型,如针叶林、阔叶林、草地、荒漠等。

**植被型** 在植被型组内,把建群种生活型(一级或二级)相同或相似,同时对水热条件的生态关系一致的植物群落联合为植被型,如寒温性针叶林、夏绿阔叶林、温带草原、热带荒漠等。

**植被亚型** 是植被型的辅助单位。在植被型内根据优势层片或指示层片的差异来划分亚型。这种层片结构的差异一般是由于气候亚带的差异或一定的地貌、机制条件的差异而引起的。例如温带草原可分为3个亚型:草甸草原(半湿润)、典型草原(半干旱)和荒漠草原(干旱)。

**群系组** 是在植被型或亚型范围内,根据建群种亲缘关系近似(同属或相近属)、生活型(三级和四级)近似或生境相近而划分的。如草甸草原亚型可分为丛生禾草草甸草原、根茎禾草草甸草原和杂类草草甸草原。

**群系** 凡是建群种或共建种相同的植物群落联合为群系。例如,凡是以大针茅为建群种的任何群落都可归为大针茅群系,与此类似的还有兴安落叶松(*Larix gmelini*)群系、羊草群系、红沙(*Reaumuria soongorica*)荒漠群系等等。如果群落具共建种,则称共建种群系,如落叶松、白桦(*Betula platyphylla*)混交林。

**亚群系** 在生态幅度比较广的群系内,根据次优势层片及其反映的生境条件的差异而划分亚群系。如羊草草原群系可划出:羊草+中生杂类草草原(也叫羊草草甸草原),生长于森林草原带的显域生境或典型草原带的沟谷,黑钙土和暗栗钙土;羊草+旱生丛生禾草草原(也叫羊草典型草原),生于典型草原带的显域生境,栗钙土;羊草+盐中生杂类草草原(也叫羊草盐湿草原),生于轻度盐渍化湿地,碱化栗钙土、碱化草甸土、柱状碱土。

对于大多数群系来讲,不需要划分亚群系。

**群丛组** 凡是层片结构相似,而且优势层片与次优势层片的优势种或共优种相同的植物群落联合为群丛组。如在羊草+丛生禾草亚群系中,羊草+大针茅草原和羊草+丛生小禾草就是两个不同的群丛组。

**群丛** 是植物群落分类的基本单位,相当于植物分类中的种。凡是层片结构相同,各层片的优势种或共优种相同的植物群落联合为群丛。如羊草+大针茅这一群丛组内,羊草+大针茅+黄囊苔(*Carex korshinskyi*)草原和羊草+大针茅+柴胡(*Bupleurum scorzoniferolium*)草原都是不同的群丛。

**亚群丛** 在群丛范围内,由于生态条件的某些差异,或因发育年龄上的差异,往往不可

避免地在区系成分、层片配置、动态变化等方面出现若干细微的变化。亚群丛就是用来反映这种群丛内部的分化和差异的,是群丛内部的生态-动态变型。根据上述系统,中国生态学家于1980年完成了《中国植被》一书和中国植被图的制作。中国植被分为10个植被型组、29个植被型、560多个群系,群丛则不计其数。10个植被型组为:针叶林、阔叶林、灌草和灌草丛、草原和稀树干草原、荒漠(包括肉质刺灌丛)、冻原、高山稀疏植被、草甸、沼泽、水生植被。29个植被型为:寒温性针叶林、温性针叶林、温性针阔叶混交林、暖温性针叶林、落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、常绿阔叶林、硬叶常绿阔叶林、季雨林、雨林、珊瑚岛常绿林、红树林、竹林、常绿针叶灌丛、常绿草叶灌丛、落叶阔叶灌丛、常绿阔叶灌丛、灌草丛、草原、稀树干草原、荒漠、肉质刺灌丛、高山冻原、高山垫状植被、高山流石滩稀疏植被、草甸、沼泽、水生植被。

《中国植被》一书系统地总结了我国长期积累的植被资料,它是我国植物群落学工作者辛勤劳动的集体成果,凝结着老一辈生态学家的智慧与汗水。

### 10.1.2 植物群落的命名

植物群落的命名,就是给表征每个群落分类单位的群落定以名称。精确的名称是非常重要的。

群丛的命名方法:凡是已确定的群丛应正式命名,我国习惯于采用联名法,即将各个层中的建群种或优势种和生态指示种的学名按顺序排列。在前面冠以 Ass. (association 的缩写),不同层之间的优势种以“-”相连。如 Ass. *Larix gmelini-Rhododendron dahurica-Phyrola incarnata* (即兴安落叶松-杜鹃-红花鹿蹄草群丛)。从该名称可知,该群丛乔木层、灌木层和草本层的优势种分别是兴安落叶松、杜鹃和红花鹿蹄草。

如果某一层具共优种,这时用“+”相连。如 Ass. *Larix gmelini-Rhododendron dahurica-Phyrola incarnata + Carex sp.*

单优势种的群落,就直接用优势种命名,如以马尾松为单优势种的群丛为马尾松群丛,即 Ass. *Pinus massoniana* 或写成 *Pinus massoniana Association*。

当最上层的植物不是群落的建群种,而是伴生种或景观植物,这时用“<”来表示层间关系(或用“||”或“( )”)。如 Ass. *Caragana microphlla < (或 ||) Stipa grandis-Cleistogenes squarrasa-Artemisia frigida* 或 Ass. (*Caragana microphlla*) *Stipa grandis-Cleistogenes squarrasa*。

在对草本植物群落命名时,我们习惯上用“+”来连接各亚层的优势种,而不用“-”。如 Ass. *Caragana microphlla < Stipa grandis + Cleistogenes squarrasa + Artemisia frigida*。

群丛组的命名方式与群丛相似,只是将同一群丛组中各个群丛间差异性最大的一层除去,例如具有相同灌木层(胡枝子),不同草本层的蒙古栎林所组成的群丛组。可命名为蒙古栎-胡枝子群丛组,即 Gr. Ass. *Quercus mongolica-Lespedeza bicolor* 或写成 *Quercus mongolica-Lespedeza bicolor Group Association*。

群系的命名依据是只取建群种的名称,如东北草原以羊草为建群种组成的群系,称为羊草群系,即 Form. *Aneurolepidium chinense*。如果该群系的优势种是两个以上,那么优势种中间用“+”号连接,如两广地区常见的华栲+厚壳桂群系,即 Form. *Castanopsis chinensis + Cryptocary chinensis*。

英美学派在群落命名时,常常只列举优势种的属名,并在同一层两个以上优势种中间用“-”号连接,而不是用“+”号连接,这意味着同一层中的两个或两个以上的优势种在群落中的优势度大致相同。

群系以上高级单位不是以优势种来命名,一般均以群落外貌-生态学的方法,如针叶乔木群落群系组,针叶木本群落群系纲,木本植被型等。

### 10.1.3 法瑞学派和英美学派的群落分类简介

法瑞学派的代表人物是 Braun-Blanquet, 他于 1928 年提出了一个植物区系-结构分类系统(floristic-structural classification), 被称为群落分类中的归并法(agglomerative method)。这是一个影响比较大而且在西欧等许多国家被广泛承认和采用的系统。该系统的特点是以植物区系为基础,从基本分类单位到最高级单位,都是以群落的种类组成为依据。

该学派的分类过程是通过排列群丛表(association table)来实现的。首先在野外做大量的样方,样方数据一般只取多度-盖度级和群集度。然后通过排表,找出特征种、区别种,从而达到分类的目的。

英美学派是根据群落动态发生演替原则的概念来进行群落分类的,其代表人物是 Clements 和 Tansley。有人将该系统称为动态分类系统(dynamic classification)。他们对演替的顶级群落和未达到顶级的演替系列群落,在分类时处理的方法是不同的,因此他们建立了两个平行的分类系统(顶级群落和演替系列群落),因而称该系统为双轨制分类系统。限于篇幅,这里不再详细说明。

### 10.1.4 群落的数量分类

20 世纪自然科学中的许多学科(如数学、物理、化学等)都向生物学渗透,各种边缘学科相继兴起,脱颖而出。由于 20 世纪 40 年代电子计算机的产生,用数学的方法解决生态学中复杂的分类问题成为可能。生态学数量分类的研究是从 20 世纪 50 年代开始的,由于计算工作量大,等到 20 世纪 60 年代电子计算机普遍应用之后,它才迅速地发展起来,许多具有不同观点的传统学派,如法瑞学派、英美学派等,都进行数量分类的研究,并用它去验证原来传统分类的结果。目前,在国外生态学研究已广泛采用数量分析的方法,每年都发表大量的文章,出了不少专著,并不断涌现新的方法,近年来国内也开展了这方面的研究,并取得了一定的成绩。数量分类的方法在很多书上均有介绍,一般过程是首先将生物概念数量化,包括分类运算单位的确定,属性的编码(code),原始数据的标准化等;然后以数学方法实现分类运算,如相似系数计算(包括距离系数、信息系数)、聚类分析、信息分类、模糊分类等,其共同点是把相似的单位归在一起,而把性质不同的群落分开。

## 10.2 群落排序

### 10.2.1 排序的概念

排序一词最早由 Ramansky 于 1930 年提出,他当时用的德文 ordnung 一词。后经澳大利亚学者 Goodall(1954)把它译为英文 ordination。所谓排序,就是把一个地区内所调查的

群落样地,按照相似度(similarity)来排定各样地的位序,从而分析各样地之间及其与生境之间的相互关系。

排序基本上是一个几何问题,即把实体作为点在以属性为坐标轴的  $P$  维空间中( $P$  个属性)按其相似关系把它们排列出来。简单地说,要按属性去排序实体,这叫**正分析**(normal analysis)或**Q 分析**(Q analysis)。排序也可有**逆分析**(inverse analysis)或叫**R 分析**(R analysis),即按实体去排序属性。

为了简化数据,排序时首先要降低空间的维数,即减少坐标轴的数目。如果可以用一个轴(即一维)的坐标来描述实体,则实体点就排在一条直线上;用两个轴(二维)的坐标描述实体,点就排在平面上,都是很直观的。如果用三个轴(三维)的坐标,也可勉强表现在平面的图形上,一旦超过三维就无法表示成直观的图形。因此,排序总是力图用二、三维的图形去表示实体,以便于直观地了解实体点的排列。但是,排序的方法应该使得由降维引起的信息损失尽量少,即发生最小的畸变。

通过排序可以显示出实体在属性空间中位置的相对关系和变化的趋势。如果它们构成分离的若干点集,也可达到分类的目的;结合其他生态学知识,还可以用来研究演替过程,找出演替的客观数量指标。如果我们既用物种组成的数据,又用环境因素的数据去排序同一实体集合,从两者的变化趋势,容易揭示出植物种与环境因素的关系,从而提出生态解释的假设。特别是,可以同时用这两类不同性质的属性(种类组成及环境)一起去排序实体,更能找出两者的关系。

## 10.2.2 排序的类型

排序方法可分为两类。利用环境因素的排序称为**直接排序**(direct ordination),又称为**直接梯度分析**(direct gradient analysis)或者**梯度分析**(gradient analysis),即以群落生境或其中某一生态因子的变化排定样地生境的位序;另一类排序是群落排序,是用植物群落本身属性(如种的出现与否,种的频度、盖度等等)排定群落样地的位序,称为**间接排序**(indirect ordination),又称**间接梯度分析**(indirect gradient analysis)或者**组成分析**(compositional analysis)。

### 10.2.2.1 间接梯度分析

植物群落学的理论与方法在近 20 多年间由于间接梯度分析技术的出现而得到较大促进。其特点为通过分析植物种及其群落自身特征对环境的反应而客观地求得其在一定环境梯度上的排序与分类。这一分析技术由于各种复杂的多元分析方法,尤其是计算机软硬件的飞跃发展而成为可能并日臻完善。在 20 世纪 70 年代后期至 80 年代初期,一系列先进的多元分析方法及其对应的计算机程序等的纷纷问世,使这一方法达到鼎盛时期。自 20 世纪 80 年代中期以后,植物群落学的分析开始了一个新的阶段,即群落排序与分类的“环境解释”(environmental interpretation)。这是一个与梯度分析和分类相继承和深化的分析步骤。环境解释过程客观和定量地把植物群落的分布格局与环境资料进行比较和联系起来。它不仅给出植物群落类型及其梯度的物理原因,并且赋予它们以数量指标,不仅可据此建立群落及其梯度的空间分布模型,并可为植被的经营管理和开发利用提供数据。

间接梯度分析最早使用的是极点排序法。其后,**主分量(或主成分)分析**(principal components analysis)(简称 PCA 法)问世,它具有严格的数学基础,是所有近代排序方法中



用得最多的一种。目前所用的排序方法大约有 20 多种,由于篇幅限制,不能详细介绍。**极点排序法**(polar ordination)是 20 世纪 50 年代中期由美国 Wisconsin 学派创立的,以其作者姓氏而称为 Bray-Curtis 方法(也简称 BC 法)。这一方法在 20 世纪 50 年代后期曾得到广泛的应用,到了 20 世纪 60 年代,在数学上较严格的主分量分析等排序方法建立后,它被现代化的方法所代替。但一些研究结果认为,它人为的选择坐标轴更能适合非线性数据的情况,加之计算简单,所以不少人仍在用这种方法。具体方法可参考阳含熙等著《植物群落的数量分类》。

而主分量(或主成分)分析就是将一个综合考虑许多性状(例如  $P$  个)的问题( $P$  各属性就是  $P$  维空间),在尽量少损失原有信息的前提下,找出 1~3 个主分量,然后将各个实体在一个 2~3 维的空间中表示出来,从而达到直观明了地排序实体的目的。例如阳含熙(1981)曾对内蒙古呼盟羊草草原 40 个样方、32 个植物种的调查数据进行了 PCA 排序,其结果的二维排序图形如图 10-1 所示。从图 10-1 中可见,样方大致分为 3 个集团。按照常规的定性方法,这 40 个样方可分为 3 个群丛组,第 1~10 号样方是半湿润草甸草原群丛组;第 16~25 号样方是半干旱典型草原群丛组,第 31~40 号样方是盐湿草原群丛组,其余 10 个样方是这三者的过渡类型。该排序图中 3 个样方集团除个别样方外与原分析完全一致,而集团外的零散样方正是它们之间的过渡类型。

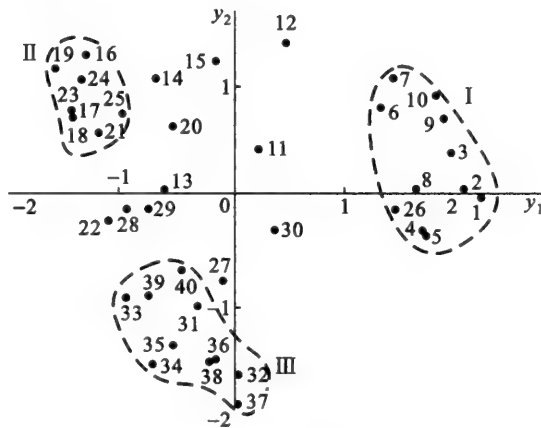


图 10-1 内蒙古呼盟羊草草原 40 个样方的二维排序(占总信息的 44.3%)(引自阳含熙、卢泽愚,1983)

将这 32 个种中前个主分量负荷量较大的 13 个种的负荷量列出,如表 10-1。这 3 个主分量占了总信息量的 50.7%。

从图 10-1 可以看出:半湿润草甸草原群丛组 I 全在第一主分量  $y_1$  的右边,而半干旱草原群丛组 II 几乎全在左边,说明它们的分划主要是第一主分量  $y_1$  的作用。从表 10-1 可知,对  $y_1$  作用最大的是日阴蒿(负荷量为 2.60)。半干旱草原群丛组与耐盐植物群丛组,分列在第二主分量的上半部和下半部分,说明它们的划分主要是以依据第二主分量。由此,对第二主分量正相关最大的是柴胡(负荷量为 1.9),负相关最大的是碱蒿(负荷量为 -1.81),这两个种通常不同时出现,柴胡只在半干旱生境中出现,碱蒿只在盐化生境中出现。

从上面的例子可以看出:由于找到的主分量是各性状的综合效应,往往不能直接给出生态

学意义的解释,还要从所研究问题的专业知识范围内去探索,PCA 方法本身并不能说明它。

表 10-1 13 种主要植物对前 3 个主分量的负荷量表

| 种                | 第一主分量 | 第二主分量 | 第三主分量 | $h^2$  |
|------------------|-------|-------|-------|--------|
| 贝加尔针茅            | 2.17  | 1.36  | 0.01  | 6.56   |
| 羊草               | -1.66 | 0.93  | -0.89 | 4.41   |
| 糙隐子草             | -1.92 | 1.43  | 1.12  | 6.99   |
| 日阴蒿              | 2.60  | 0.80  | -0.09 | 7.40   |
| 袭叶蒿              | 2.31  | 0.42  | -0.30 | 5.60   |
| 山野豌豆             | 1.89  | 0.66  | -0.08 | 4.01   |
| 细叶白头翁            | 2.24  | 0.84  | 0.04  | 5.72   |
| 展枝唐松草            | 2.27  | -0.39 | -0.05 | 5.31   |
| 冷蒿               | -1.65 | 0.90  | 0.74  | 4.08   |
| 阿尔泰狗娃花           | -1.69 | 1.52  | -0.77 | 5.76   |
| 柴胡               | 0.33  | 1.90  | 0.50  | 3.97   |
| 碱蒿               | -0.42 | -1.81 | 0.80  | 4.09   |
| ∴                | ∴     | ∴     | ∴     | ∴      |
| 特征值( $\lambda$ ) | 61.85 | 34.35 | 14.10 | 110.30 |
| 总信息百分比/%         | 28.4  | 15.9  | 6.4   | 50.7   |

大量的应用证明 PCA 法是一种非常有效的排序方法,它既适用于数量数据,也可用于二元数据,在许多应用中,往往只取前二、三个主分量就可以反映原数据离差的 40% ~ 90%。但是,它也存在以下两方面的不足。

第一,PCA 只适用于原数据构成线性点集的情况。对于分离的点集,PCA 的结果还有助于形象地分类样方点。但对非线性的点集,诸如马蹄形的,PCA 却无能为力。此时可以先缩小数据范围,使数据在小范围内大致是线性的,或者进行平方根变换或其他变换使数据转换成线性的。很多人发现 PCA 对非线性数据的适应力是很弱的。

第二,如果原始数据对各性状的方差大致相等,而且性状的相关又很小,就找不到明显的主分量,此时取少量主分量所占的信息比例较低。

目前,在植被的生态间接梯度分析中,常采用 DCA(detrended correspondence analysis)即无倾向(消拱)对应分析的排序方法,该方法有效地克服了普通对应分析、主分量分析(PCA)中的“拱形”(或马蹄形)现象,有利于从群落数据中提取由真实环境因子变化而引起的群落结构变化。在群落分类上,TWINSpan(两维指示种分类)方法得到了广泛地应用,该方法是将群落数据作排序,提取分辨种(differential species)和指示种,然后进行二分切割似的分类。例如,娄安如运用 DCA 排序和 TWINSpan 等级制分类及其典范对应分析(CCA)阐明了新疆天山山脉中段植物群落的分布格局(见图 10-2)。进一步对天山山脉中段南、北坡植物群落进行 DCA 分析,研究发现,从大的宏观尺度上看,其类型与分布主要由降水量和温度所决定,而在中小尺度范围上,植物群落的分布与类型却与土壤湿度和土壤养分密切相关。该结果较好地解释了天山山脉中段内部,在地形地貌基本一致的情况下,植物群落类型分异很大的原因。

如图 10-2 所示,天山中段山地植物群落在 DCA 排序下,沿着湿度梯度和热量梯度两

个方向,清晰地显示出了一个中心两个极点的分布模式。即以天山山脉中段内部湿润区植被类型(各类山地草甸和雪岭云杉林)为中心,向天山北坡经山地草原植被到山地蒿属荒漠和假木贼荒漠过渡的干冷极点分布模式和向天山南坡经山地灌丛草原到山地砾质盐爪爪荒漠发展的干热极点分布模式。这一点正好与天山中段的地形及其与之对应的气候分布相吻合。

目前已有的生态数量分析软件大致可以分为两大类:其一为静态的生物群落与环境因子的空间分布及其相关分析;其二为生态系统的动态建模。静态群落分析著名的程序有 CEP(Cornell Ecological Programs), DISCRIM, CANOCO 和 MULVA-4 等。CEP 中包括著名的 DECORANA 和 TWINSpan, DECORANA 即为 DCA 消拱对应分析。CANOCO 是一种典范排序分析,它包括了典范对应分析(cannonical correspondence analysis)、主分量分析和对应分析三种基本的排序分析,并能在每一种分析中加入消拱(detrending)选择,是当前排序分析中功能较全的程序。MULVA-4 是一套较为完善的多元分析程序包,其中包括了 PCA 分析、CA 分析、常规聚类和辨识等分析。

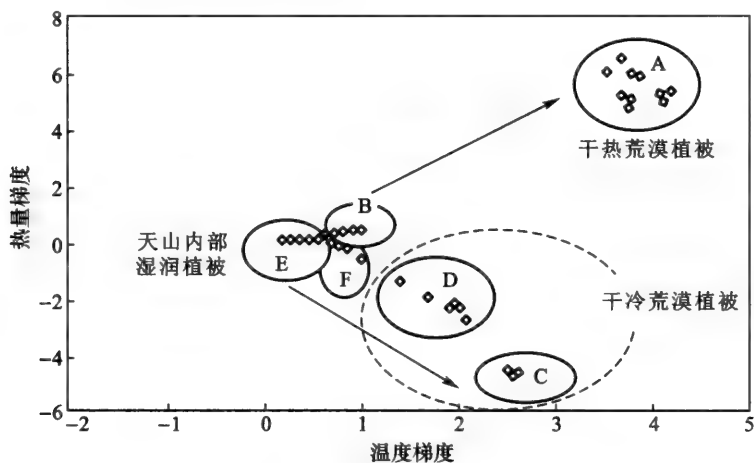


图 10-2 天山中段植物群落的 DCA 二维散布图

### 10.2.2.2 直接梯度分析

直接梯度分析也有许多方法。这里首先介绍的是 Whittaker 于 1956 年创造的一种较简单的排序方法,它适用于植被变化明显取决于生境因素的情况。

Whittaker 沿坡向垂直方向设置一系列的  $50\text{ m} \times 20\text{ m}$  的样带作为研究样地,将坡向从深谷到南坡分为 5 级,称为湿度梯度,实际上这是一个综合指标,不仅土壤水分不同,其他生境因素也有变化。然后他将每一样带中的树种按对土壤湿度的适应性分为 4 等,对每一等级依次指定一个数字,它们是中生 0、亚中生 1、亚旱生 2 和旱生 3。例如糖槭为中生,铁杉为亚中生,红栎为亚旱生,松为旱生等等。假若在某一林带内有 10 株糖槭、15 株铁杉、20 株红栎,55 株松树,则此林带的一个土壤湿度的数量指标,是各数字等级的加权平均数,为  $(10 \times 0 + 15 \times 1 + 20 \times 2 + 55 \times 3) / 100 = 2.2$ 。

他用这种湿度指标为横坐标,再用样带的海拔高度为纵坐标,将各个样带排序在一个二

维图形中(图 10-3)。

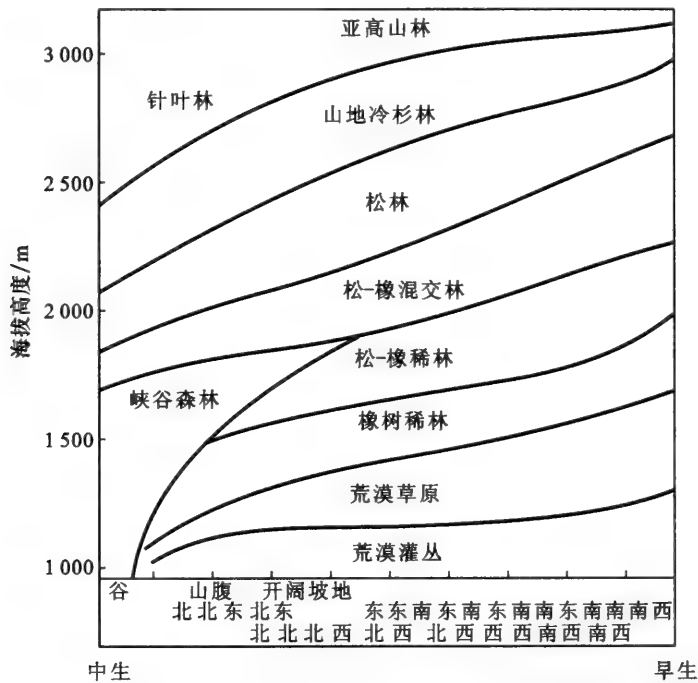


图 10-3 美国圣卡塔利娜山脉植被分布图(引自孙儒泳、李博等,1993)

20 世纪 50 年代,生态学家对分类与排序的优劣问题,曾进行过激烈的争论。当时有一种看法:排序(当时主要是极点排序)以差异最大的林分为坐标轴的端点,夸大了植被的连续性;而分类则引向群落的明显间断。因此认为对间断群落宜用分类,而对连续群落宜用排序。经过近 20 多年来的发展,现在普遍认为,排序不仅可以反映植被的连续性,也能分划成明显间断的单位;同时分类如允许重叠的话,也一样可以反映植被的连续性;可以说二者都同样能反映数据本身所固有的连续或间断的性质,只不过各有侧重而已。在排序的基础上再行分类也许效果会更好。

最后还应指出一点:所有数量方法都是启发性的,它们只能告诉我们如何分类或排序,并不能证明应该如何分类。换言之,它们只能提出假设,而不能检验和证实假说。因而对于数量分类的结果不能认定它的结论一定是正确的,而还需用其他证据来验证。最重要的是用生态学专业知识去进行解释和判断。因此我们不能认为数量分类将完全取代传统分类。有人指出数量分类与传统分类结合研究,效果最佳,两者是互相补充互相促进的。传统分类积累了丰富的经验,数量分类方法借助电子计算机,以数学方法处理大量数据是有很大优越性的,有利于揭示其中的规律,并由此提出一些解释性的假说。因此,数量分类与传统分类很好地结合,在完成生态学的目标过程中,能够起到更好的作用。

近年来,数学模型在生态学研究得到了广泛应用,极大地推动了生态学的发展。如利用灰色系统模型预测生态系统的变化,以各组分的微分方程为核心的系统动力学模型,以偏微分方程为核心的流动与扩散模拟和以矩阵为基础的种群模型,用马尔科夫转移矩阵研究群落发展;用主成分分析进行的聚类和因子分析,用线性规划研究生态经济系统的优化配置和可持续发展,利用蒙特卡罗法设计取样方法等。此外,一些新方法也开始引入生态学研究,如人工智能、人工神经网络、基因算法、有限元分析方法等。例如通过建立人工智能或人工神经网络系统后,可从计算机输入的实际样本中总结出规律,并获得预警、预报、预测能力,这一方法已经用于湖泊受多种因素影响下的藻类变动和黄土高原生态破坏程度的预报。基因算法初步应用于在一定环境条件下的动物行为模式。还有一些对模型本身进行纯数学分析,如对 Logistic 模型、植物生长模型、种群竞争模型分析。目前一批比较成熟的通用计算机软件已在不同的生态学研究领域中被应用,如地理信息系统(GIS)、用于土壤有机质平衡的 SOMN、用于植物生态适应性评价的 CLIMEX、用于生态系统养分循环的 CENTURY、用于作物生产的 CERES 和利用火进行森林管理的 FIRETOOL 等。

通常用系统分析的方法研究生态学问题的时候,数学模型的建立可以采用以下6个步骤:

#### 步骤 1:说明系统的定义和目标

建立模型之前,首先要明确需要解决的是什么问题?模型需要的资料应该详细到什么程度?进行系统分析的目的是什么?

确定系统的边界。如果边界定得不完全合适,可通过以下步骤中数据利用情况或灵敏度分析对它进行修改,也可能要反复修订几次。

#### 步骤 2:数据分析

确定了系统的定义、目标和边界后,就可以开始建立框图,把所掌握的数据写在上面。

模型设计在很大程度上取决于现有的数据,资料收集得愈丰富,对问题的各个方面的相互关系了解得愈透彻,模型结构就愈合理。如果数据有限,也许不得不放弃理想的模型结构。因此,模型的结构和数据密切相关,二者都会影响模型的有效性。

#### 步骤 3:建立模型

在建立模型之前,应该考虑是否有必要通过建立模型来探讨这一问题,是否还有可能找到其他更简单的方法。如果有必要,而且我们掌握的资料和知识具有达到这个目标的可能性,那就可以着手建立模型。这是一个多步骤的过程,通常是先绘制一个简图,来表示系统各组分之间的相互关系,然后进一步扩展来表示系统的动态,最后形成一个可以用来翻译成计算机程序的细节图。最终的符号模型将表达成一系列方程式和计算机语言。

#### 步骤 4:检验模型的有效性

模型建立好以后,必须检验它是否很好地模拟了真实系统,并能解决问题,达到了建立模型的目的。当我们确信模型的性能令人满意时,检验过程即告结束,以后再在使用过程中不断对模型进行评价和修改。如果所构造的模型与实际有很大出入,或不能解决问题,这时就必须回到系统分析开始的地方重新考虑。

#### 步骤 5:灵敏度分析

系统模型中的各个参数对系统影响的程度是不相同的,有的参数只要有轻微变化就会导致系统的变动,而另外一些参数即使变化较大也不会对系统产生多大的影响。因此,把前者称为敏感参数,后者称为不敏感参数。所谓灵敏度分析就是判断系统模型中各个参数的重要性。这样便可确定研究工作的重点,对那些不大重要的参数不必作过于精确的测定,而把主要注意力放在那些敏感参数上。另外,灵敏度分析也给出了把某些参数变化到何种程度时,就会使生态系统失去平衡这样的信息。这里需要特别指出的是,灵敏度分析必须在确信模型有足够的准确性之后才进行,建造模型初期无需进行这样的分析。

### 步骤 6: 模型的应用

模型的应用可以概括为相互密切联系的两个方面,一是指导进一步的系统分析,二是管理真实系统。某些系统同后一种应用没有直接的关联,从事生物学研究的人们则同这些应用有关。这时,建立模型的主要目标,就是帮助人们更深入地了解系统,并且运用灵敏度分析指导研究或生产计划。

## 小 结

群落分类就是对实体(或属性)集合按其属性(或实体)数据所反映的相似关系把它们分成组,使同组内的成员尽量相似,而不同组的成员尽量相异。中国植被主要分类单位分 3 级,即植被型(高级单位)、群系(中级单位)和群丛(基本单位)。植被型指把建群种生活型(一级或二级)相同或相似,同时对水热条件的生态关系一致的植物群落联合。群系是指凡是建群种或共建种相同的植物群落联合。群丛是指凡是层片结构相同,各层片的优势种或共优种相同的植物群落联合。在这个系统下,中国植被被分为 10 个植被型组、29 个植被型、560 多个群系,而群丛则不计其数。

群丛的命名方法是将各个层中的建群种或优势种和生态指示种的学名按顺序排列出来。单优势种的群落,就直接用优势种命名。各层之间用“-”连接,多个优势种之间用“+”连接。群系的命名依据是只取建群种的名称,如东北草原以羊草为建群种组成的群系,称为羊草群系,即 Form. *Aneurolepidium chinense*。群系以上的高级单位不是以优势种来命名,一般均以群落外貌—生态学的方法命名,如针叶乔木群落群系组,针叶木本群落群系纲,木本植被型等。

排序方法可分为两类。其一是直接排序,即以群落生境或其中某一生态因子的变化排定样地生境的位序;由于是利用环境因素的排序,所以又称为直接梯度分析或者梯度分析。另一类排序是群落排序,是用植物群落本身属性(如种的出现与否,种的频度、盖度等等),排定群落样地的位序,称为间接排序,又称间接梯度分析。

## 思 考 题

1. 试述中国群落分类的原则、单位与系统。
2. 什么是植被型和群系?《中国植被》中将中国植被分为哪几个植被型组与哪几个植被型?
3. 植被型、群系和群丛是如何命名的?
4. 什么是排序?排序方法可分为哪两类,各有什么特点?

## 推荐阅读文献

1. 阳含熙,卢泽愚. 植物生态学的数量分类方法. 北京:科学出版社,1983
2. Whittaker R H. 植物群落排序. 王伯荪译. 北京:科学出版社,1986
3. Whittaker R H. 植物群落分类. 周纪纶译. 北京:科学出版社,1985
4. 姜安如. 天山中段山地植被的生态梯度分析及环境解释. 植物生态学报,1998,22(4)

# 第四部分 生态系统生态学



人类赖以生存的自然生态系统是复杂的、自适应的、具有负反馈机制的自调节系统，其研究对于人类持续生存有重大意义。

### 11.1 生态系统的基本概念

**生态系统(ecosystem)**就是在一定空间中共同栖居着的所有生物(即生物群落)与其环境之间由于不断地进行物质循环和能量流动过程而形成的统一整体。地球上的森林、草原、荒漠、湿地、海洋、湖泊、河流等,不仅它们的外貌有区别,生物组成也各有其特点,并且其中生物和非生物构成了一个相互作用、物质不断地循环、能量不停地流动的生态系统。

**系统(system)**是指彼此间相互作用、相互依赖的事物有规律地联合的集合体,是有序的整体。一般认为,构成系统至少要有3个条件:①系统是由许多成分组成的;②各成分间不是孤立的,而是彼此互相联系、互相作用的;③系统具有独立的、特定的功能。动物园中的各种动物相互之间并没有必然的内在联系,因此不是一个系统。生态系统这个概念,最初是由英国生态学家坦斯利(Tansley, 1936)提出,他说:“更基本的概念是……完整的系统(物理学上所谓的系统),它不仅包括生物复合体,而且还包括人们称为环境的全部物理因素的复合体。……我们不能把生物从其特定的、形成物理系统的环境中分隔开来。……这种系统是地球表面上自然界的基本单位。……这些生态系统有各种各样的大小和种类。”因此,生态系统这个术语的产生,主要在于强调一定地域中各种生物相互之间、它们与环境之间功能上的统一性。生态系统主要是功能上的单位,而不是生物学中分类学的单位。前苏联生态学家苏卡切夫(1944)所说的**生物地理群落(biogeocoenosis)**的基本含义与生态系统的概念相同。生态系统思想的产生不是偶然的,而是有其一定的历史背景。

学者在应用生态系统概念时,对其范围和大小并没有严格的限制,小至动物有机体内消化道中的微生态系统,大至各大洲的森林、荒漠等生物群落型,甚至整个地球上的生物圈或生态圈,其范围和边界是随研究问题的特征而定。例如,池塘的能流、核降尘、杀虫剂残留、酸雨、全球气候变化对生态系统的影响等,其空间尺度的变化很大,相差若干数量级。同样研究的时间尺度也很不一致。

生态系统是当代生态学中最重要的概念之一。纵观生态学的发展史说明,这门科学的研



究重心,由自然历史转到动物的种群生态学和植物的群落生态学,然后转到生态系统的研究。

生态系统包括生物群落及其无机环境,它强调的是系统中各个成员的相互作用,所以几乎是无所不包的生态网络。事物普遍联系法则本是辩证唯物主义哲学的第一个基本原理,从这个意义上讲,生态学又是一种哲学。近年来,无论是国内还是国外,又把自然生态系统进一步扩展为包括经济系统和社会系统的复合生态系统。

近几十年来生态系统研究成为生态学主流,它与人类社会的持续发展有密切关系。因为人类赖以生存的地球环境、人口、生物资源已经受到严重威胁,温室效应、臭氧层破坏、酸雨、全球性气候变化等当前人类社会最为关心的问题已经影响了地球这个生命维持系统的持续存在。地球上大部分自然生态系统本来就有维持稳定、持久,物种间协调共存等特点,这是长期进化的结果。向自然生态系统寻找这些建立持续性生态系统性的机理,以给人类科学地管理好地球以启示,是研究生态系统规律的主要目的。另一方面,生态系统的概念和原理,已经为许多学科和许多实践领域所接受,诸如生态学与经济学的密切结合和生态经济学的形成与发展、生态系统服务和生态系统管理的提出、农业上的农业生态系统、环保中的生态评价、生态管理和风险性估计、濒危物种和生物多样性保护、大工程建设和自然改造大规模的生态预评……并对生态学家提出进一步要求,发展有关生态系统的理论。20世纪60年代开始的IBP(国际生物学计划)和以后的MAB(人与生物圈)、SCOPE、IGBP、全球变化及陆地生态系统研究(GCTE)等国际合作研究规划相继出现,所有这些使生态学从生物学中一个分支学科上升到举世瞩目的地位,并发展成一门独立的生态科学;而生态学的主流也由种群生态学和群落生态学转移到生态系统生态学。

## 11.2 生态系统的组成与结构

生态系统包括下列4种主要组成成分,我们以池塘和草地作为实例来说明(图11-1)。

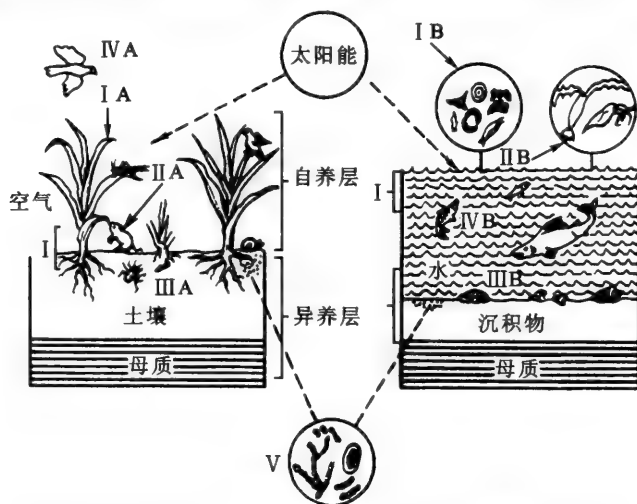


图 11-1 陆地生态系统(草地)和水生生态系统(池塘)营养结构的比较(仿 Odum, 1983)

I. 自养生物: IA. 草本植物, IB. 浮游植物; II. 食草动物: IIA. 食草性昆虫和哺乳动物, IIB. 浮游动物; III. 食碎屑动物: IIIA. 陆地土壤无脊椎动物, IIIB. 水中底栖无脊椎动物; IV. 食肉动物: IVA. 陆地鸟类和其他, IVB. 水中鱼类; V. 腐食性生物、细菌和真菌

### 11.2.1 非生物环境

**非生物环境**(abiotic environment)包括参加物质循环的无机元素和化合物(如 C, N, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, Ca, P, K),联系生物和非生物成分的有机物质(如蛋白质、糖类、脂类和腐殖质等)和气候或其他物理条件(如温度、压力)。

### 11.2.2 生产者

**生产者**(producer)是能以简单的无机物制造食物的**自养生物**(autotroph)。对于淡水池塘来说,主要分为两类。

(1) 有根的植物或漂浮植物 通常只生活于浅水中。

(2) 体形小的浮游植物 主要是藻类,分布在光线能够透入的水层中。一般用肉眼看不到。但对水池来讲,比有根植物更重要,是有机物质的主要制造者。因此,池塘中几乎一切生命都依赖它们。对草地来说,则是有根的绿色植物。

### 11.2.3 消费者

所谓**消费者**(consumer)是针对生产者而言,即它们不能从无机物质制造有机物质,而是直接或间接地依赖于生产者所制造的有机物质,因此属于**异养生物**(heterotroph)。

消费者按其营养方式上的不同又可分为 3 类。

(1) **食草动物**(herbivores) 是直接以植物体为营养的动物。在池塘中有两大类,即浮游动物和某些底栖动物,后者如环节动物,它们直接依赖生产者而生存。草地上的食草动物,如一些食草性昆虫和食草性哺乳动物。食草动物可以统称为**一级消费者**(primary consumer)。

(2) **食肉动物**(carnivores) 即以食草动物为食者。如,池塘中某些以浮游动物为食鱼类,在草地上也有以食草动物为食的捕食性鸟兽。以草食性动物为食的食肉动物,可以统称为**二级消费者**(secondary consumer)。

(3) 大型食肉动物或**顶级食肉动物**(top carnivores) 即以食肉动物为食者,如池塘中的黑鱼或鳊鱼,草地上的鹰隼等猛禽。它们可统称为**三级消费者**(tertiary consumer)。

### 11.2.4 分解者

**分解者**(decomposer)是异养生物,其作用是把动植物体的复杂有机物分解为生产者能重新利用的简单的化合物,并释放出能量,其作用正与生产者相反。分解者在生态系统中的作用是极为重要的,如果没有它们,动植物尸体将会堆积成灾,物质不能循环,生态系统将毁灭。分解作用不是一类生物所能完成的,往往有一系列复杂的过程,各个阶段由不同的生物去完成。池塘中的分解者有两类:一类是细菌和真菌;另一类是蟹、软体动物和蠕虫等无脊椎动物。草地中也有生活在枯枝落叶和土壤上层的细菌和真菌,还有蚯蚓、螨等无脊椎动物,它们也在进行着分解作用。

从一个陆地生态系统(草地)和一个水生生态系统(池塘)的比较中,我们可以看到,尽管它们的外貌和物种的组成很不相同,但就营养方式来说,同样可以划分为生产者、消费者和分解者,这三者是生态系统中的**生物成分**(biotic component),加上非生物成分,就是组成生

态系统的四大基本成分。有的学者把非生物成分再分为三类,即参加物质循环的无机物质,联系生物和非生物的有机物质和气候状况,如此,组成生态系统的就有六大基本成分了。

地球上生态系统虽然有很多类型,但通过上面对池塘和草地生态系统的比较,可以看到生态系统的一般特征。图 11-2 可以代表生态系统结构的一般性模型,模型包括三个亚系统,即生产者亚系统、消费者亚系统和分解者亚系统。图中还表示了系统组成成分间的主要相互作用。生产者通过光合作用合成复杂的有机物质,使生产者植物的生物量(包括个体生长和数量)增加,所以称为生产过程。消费者摄食植物已经制造好的有机物质(包括直接取食植物和间接取食植食动物和食肉动物),通过消化、吸收并再合成为自身所需的有机物质,增加动物的生产量,所以也是一种生产过程,所不同的是生产者是自养的,消费者是异养的。一般把自养生物的生产过程称为**初级生产(primary production, 或第一性生产)**,其提供的生产力称为**初级生产力(primary productivity)**,而把异养生物再生产过程称为**次级生产(secondary production, 或第二性生产)**,提供的生产力称**次级生产力(secondary productivity)**。分解者的主要功能与光合作用相反,把复杂的有机物质分解为简单的无机物,可称为分解过程。生产者、消费者和分解者三个亚系统,加上无机环境系统(图中简化为无机营养物和  $\text{CO}_2$ ),都是生态系统维持其生命活动所必不可少的成分。由生产者、消费者和分解者这三个亚系统的生物成员与非生物环境成分间通过能流和物流而形成的高层次的生物学系统,是一个物种间、生物与环境间协调共生,能维持持续生存和相对稳定的系统。它是地球上生物与环境、生物与生物长期共同进化的结果。向自然生态系统寻找这些协调共生、持续生存和相对稳定的机理,能给人类科学地管理好地球——这个人类生存的支持系统以启示,达到持续发展的目的。

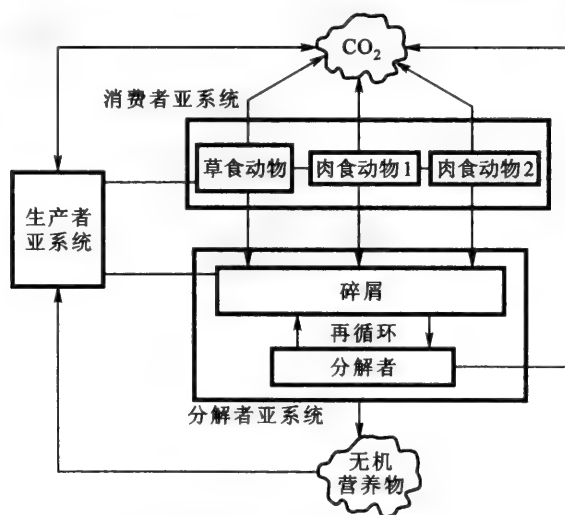


图 11-2 生态系统结构的一般性模型(仿 Anderson, 1981)  
粗线包围的 3 个大方块表示 3 个亚系统,连线和箭头表示系统成分间物质传递的主要途径。有机物质库以方块表示,无机物质库以不规则块表示

### 11.3 食物链和食物网

生产者所固定的能量和物质,通过一系列取食和被食的关系而在生态系统中传递,各种生物按其取食和被食的关系而排列的链状顺序称为**食物链**(food chain)。水体生态系统中的食物链如:浮游植物→浮游动物→食草性鱼类→食肉性鱼类。比较长的食物链如:植物→蝴蝶→蜻蜓→蛙→蛇→鹰。生态系统中的食物链彼此交错连接,形成一个网状结构,这就是**食物网**(food web)。图 11-3 是一个陆地生态系统的部分食物网。DDT 等杀虫剂通过食物链的逐步浓缩,能充分说明生态系统食物网和物流研究的理论和实践意义。有一个报告中,DDT 在海水中浓度为  $5.0 \times 10^{-11}$  g,浮游植物含  $4.0 \times 10^{-8}$  g,蛤中  $4.2 \times 10^{-7}$  g,到银鸥达  $75.5 \times 10^{-6}$  g,扩大了百万倍,这个作用称为**生物扩大作用**(biological magnification)。营养级越高,积累剂量越大。

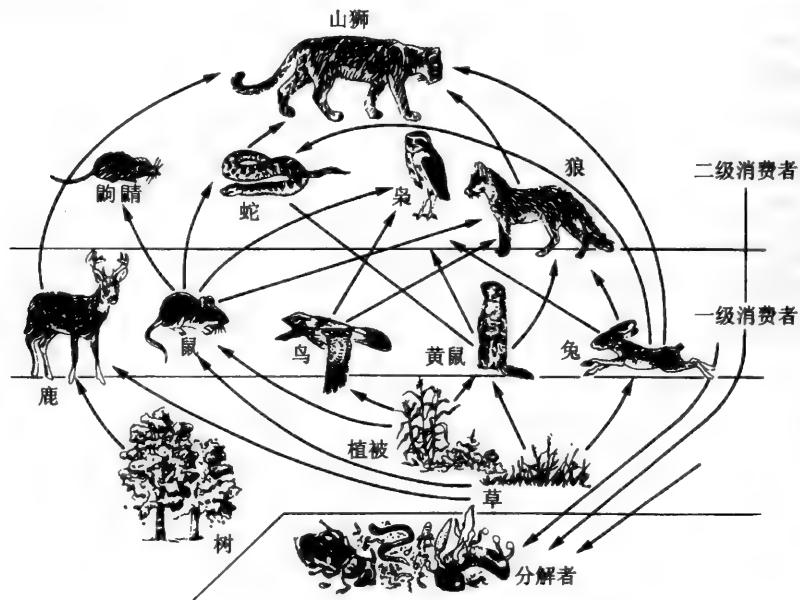


图 11-3 一个陆地生态系统的部分食物网

生态系统中的食物链不是固定不变的,它不仅在进化历史上有改变,在短时间内也有改变。动物在个体发育的不同阶段里,食物的改变(如蛙)就会引起食物链的改变。动物食性的季节性特点,多食性动物,或在不同年份中,由于自然界食物条件改变而引起主要食物组成变化等,都能使食物网的结构有所变化。因此,食物链往往具有暂时的性质,只有在生物群落组成中成为核心的、数量上占优势的种类,食物联系才是比较稳定的。

一般地说,具有复杂食物网的生态系统,一种生物消失不致引起整个生态系统的失调,但食物网简单的系统,尤其是在生态系统功能上起关键作用的种,一旦消失或受严重破坏,就可能引起这个系统的剧烈波动。例如,如果构成苔原生态系统的食物链基础的地衣,因大气中二氧化硫含量的超标,就会导致生产力毁灭性破坏,整个系统遭灾。

生态系统中,一般均有两类食物链,即**捕食食物链**(grazing food chain)和**碎屑食物链**(detrital food chain),前者以植食动物吃植物的活体开始,后者从分解动植物尸体或粪便中的有机物质颗粒开始。生态系统中的寄生物和食腐动物形成辅助食物链。许多寄生物有复杂生活史,与生态系统中其他生物的食物关系尤其复杂,有的寄生物还有超寄生,组成寄生食物链。

## 11.4 营养级和生态金字塔

食物链和食物网是物种和物种之间的营养关系,这种关系错综复杂,无法用图解的方法完全表示,为了便于进行定量的能流和物质循环研究,生态学家提出了**营养级**(trophic level)的概念。一个营养级是指处于食物链某一环节上的所有生物种的总和。例如,作为生产者的绿色植物和所有自养生物都位于食物链的起点,共同构成第一营养级。所有以生产者(主要是绿色植物)为食的动物都属于第二营养级,即植食动物营养级。第三营养级包括所有以植食动物为食的肉食动物。以此类推,还可以有第四营养级(即二级肉食动物营养级)和第五营养级。

生态系统中的能流是单向的,通过各个营养级的能量是逐级减少的,减少的原因是:①各营养级消费者不可能百分之百地利用前一营养级的生物量,总有一部分会自然死亡和被分解者所利用;②各营养级的同化率也不是百分之百的,总有一部分变成排泄物而留于环境中,为分解者生物所利用;③各营养级生物要维持自身的生命活动,总要消耗一部分能量,这部分能量变成热能而耗散掉,这一点很重要。生物群落及在其中的各种生物之所以能维持有序的状态,就得依赖于这些能量的消耗。这就是说,生态系统要维持正常的功能,就必须有永恒不断的太阳能的输入,用以平衡各营养级生物维持生命活动的消耗,只要这个输入中断,生态系统便会丧失其功能。

由于能流在通过各营养级时会急剧地减少,所以食物链就不可能太长,生态系统中的营养级一般只有四、五级,很少有超过六级的。

能量通过营养级逐级减少,如果把通过各营养级的能流量,由低到高画成图,就成为一个金字塔形,称为**能量锥体或金字塔**(pyramid of energy)[图 11-4(c)]。同样如果以生物量或个体数目来表示,就能得到**生物量锥体**(pyramid of biomass)[图 11-4(a), (b)]和**数量锥体**(pyramid of numbers)[图 11-4(d)]。3类锥体合称为**生态锥体**(ecological pyramid)。

一般说来,能量锥体最能保持金字塔形,而生物量锥体有时有倒置的情况。例如,海洋生态系统中,生产者(浮游植物)的个体很小,生活史很短,根据某一时刻调查的生物量,常低于浮游动物的生物量。这样,按上法绘制的生物量锥体就倒置过来。当然,这并不是说在生产者环节流过的能量要比在消费者环节流过的少,而是由于浮游植物个体小,代谢快,生命短,某一时刻的现存量反而要比浮游动物少,但一年中的总能流量还是较浮游动物多。数量锥体倒置的情况就更多一些,如果消费者个体小而生产者个体大,如昆虫和树木,昆虫的个体数量就多于树木。同样,对于寄生者来说,寄生者的数量也往往多于宿主,这样就会使锥体的这些环节倒置过来。但能量锥体则不可能出现倒置的情形。

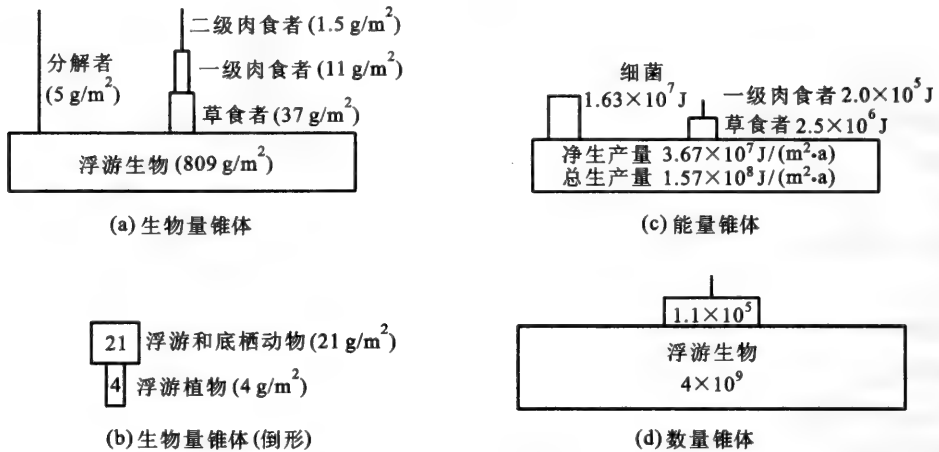


图 11-4 生态锥体

### 11.5 生态效率

在生产生态学研究中,估计各个环节的能量传递效率是很有用的。能流过程中各个不同点上能量之比值,可以称为**传递效率**(transfer efficiency)。Odum 曾称之为生态效率,但一般把林德曼效率称为生态效率。由于对生态效率曾经给过不少定义,而且名词比较混乱,Kozlovsky (1969)曾加以评述,提出最重要的几个,并说明其相互关系。

为了便于比较,首先要对能流参数加以明确。其次要指出的是,生态效率是无维的,在不同营养级间各个能量参数应该以相同的单位来表示。

**摄食量(I)**:表示一个生物所摄取的能量。对于植物来说,它代表光合作用所吸收的日光能;对于动物来说,它代表动物吃进的食物能量。

**同化量(A)**:对于动物来说,它是消化后吸收的能量,对分解者是指对细胞外的吸收能量;对于植物来说,它指在光合作用中所固定的能量,常常以总初级生产量表示。

**呼吸量(R)**:指生物在呼吸等新陈代谢和各种活动中消耗的全部能量。

**生产量(P)**:指生物在呼吸消耗后净剩的同化能量值,它以有机物质的形式累积在生物体内或生态系统中。对于植物来说,它是净初级生产量。对于动物来说,它是同化量扣除呼吸量以后的净剩的能量值,即  $P = A - R$ 。

用以上这些参数就可以计算生态系统能流的各种生态效率。最重要的是下面 3 个:

1. 同化效率 **同化效率**(assimilation efficiency)指植物吸收的日光能中被光合作用所固定的能量比例,或被动物摄食的能量中被同化了的能量比例。

$$\begin{aligned} \text{同化效率} &= \text{被植物固定的能量} / \text{植物吸收的日光能} \\ \text{或} &= \text{被动物消化吸收的能量} / \text{动物摄食的能量} \\ \text{即} &A_e = A_n / I_n \end{aligned}$$

其中  $n$  为营养级数。

2. 生产效率 **生产效率**(production efficiency)指形成新生物量的生产能量占同化能量

的百分比。

生产效率 =  $n$  营养级的净生产量 /  $n$  营养级的同化能量

即

$$P_e = P_n / A_n$$

有时人们还分别使用组织生长效率(即前面所指的生长效率)和生态生长效率,则

生态生长效率 =  $n$  营养级的净生产量 /  $n$  营养级的摄入能量

3. 消费效率 消费效率(consumption efficiency)指  $n + 1$  营养级消费(即摄食)的能量占  $n$  营养级净生产能量的比例。

消费效率 =  $n + 1$  营养级的消费能量 /  $n$  营养级的净生产量

$$\text{即 } C_e = I_{n+1} / P_n;$$

所谓林德曼效率(Lindemans efficiency),是指  $n + 1$  营养级所获得的能量占  $n$  营养级获得能量之比,这是 Lindemans 的经典能流研究所提出的,它相当于同化效率、生产效率和消费效率的乘积,即

林德曼效率 = ( $n + 1$ ) 营养级摄取的食物 /  $n$  营养级摄取的食物

$$L_e = \frac{I_{n+1}}{I_n} = \frac{A_n}{I_n} \times \frac{P_n}{A_n} \times \frac{I_{n+1}}{P_n}$$

也有学者把营养级间的同化能量比值,即  $A_{n+1} / A_n$  视为标准效率(Krebs, 1985)

## 11.6 生态系统的反馈调节和生态平衡

自然生态系统几乎都属于开放系统,只有人工建立的完全封闭的宇宙舱生态系统才可归属于封闭系统。开放系统[图 11-5(a)]必须依赖于外界环境的输入,如果输入一旦停止,系统也就失去了功能。开放系统如果具有调节其功能的反馈机制(feedback mechanism),该系统就成为控制论系统[cybernetic system, 图 11-5(b)]。所谓反馈,就是系统的输出变成了决定系统未来功能的输入;一个系统,如果其状态能够决定输入,就说明它有反馈机制的存在。图 11-5 的(b)就是(a)加进了反馈环以后变成了控制论系统。要使反馈系统能起控制作用,系统应具有某个理想的状态或置位点,系统就能围绕置位点而进行调节。图 11-5(c)表示具有一个置位点的控制论系统。

反馈分为正反馈和负反馈。负反馈控制可使系统保持稳定,正反馈使系统偏离加剧。例如,在生物生长过程中个体越来越大,在种群持续增长过程中,种群数量不断上升,这都属于正反馈。正反馈也是有机体生长和存活所必需的。但是,正反馈不能维持稳态,要使系统维持稳态,只有通过负反馈控制。因为地球和生物圈是一个有限的系统,其空间、资源都是有限的,所以应该考虑用负反馈来管理生物圈及其资源,使其成为能持久地为人类谋福利的系统。

由于生态系统具有负反馈的自我调节机制,所以在通常情况下,生态系统会保持自身的生态平衡。生态平衡是指生态系统通过发育和调节所达到的一种稳定状况,它包括结构上的稳定、功能上的稳定和能量输入、输出上的稳定。生态平衡是一种动态平衡,因为能量流动和物质循环总在不间断地进行,生物个体也在不断地进行更新。在自然条件下,生态系统总是朝着种类多样化、结构复杂化和功能完善化的方向发展,直到使生态系统达到成熟的最稳定状态为止。

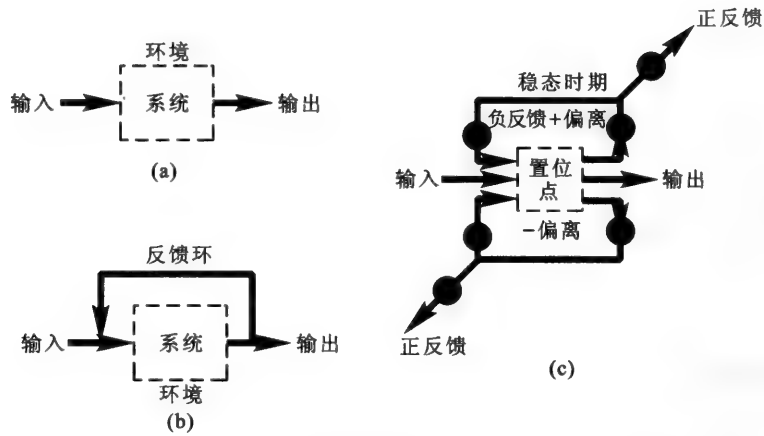


图 11-5 (a) 开放系统,表示系统的输入和输出;(b) 具有一个反馈环的系统,使系统成为控制论系统;(c) 具有一个位置点的控制论系统(仿 Smith, 1980)

当生态系统达到动态平衡的最稳定状态时,它能够自我调节和维持自己的正常功能,并能在很大程度上克服和消除外来的干扰,保持自身的稳定性。有人把生态系统比喻为弹簧,它能忍受一定的外来压力,压力一旦解除就又恢复原初的稳定状态,这实质上就是生态系统的反馈调节。但是,生态系统的这种自我调节功能是有-定限度的,当外来干扰因素,如火山爆发、地震、泥石流、雷击火烧、人类修建大型工程、排放有毒物质、喷洒大量农药、人为引入或消灭某些生物等超过-定限度的时候,生态系统自我调节功能本身就会受到损害,从而引起生态失调,甚至导致发生生态危机。生态危机是指由于人类盲目活动而导致局部地区甚至整个生物圈结构和功能的失衡,从而威胁到人类的生存。生态平衡失调的初期往往不容易被人类所觉察,如果一旦发展到出现生态危机,就很难在短期内恢复平衡。为了正确处理人和自然的关系,我们必须认识到整个人类赖以生存的自然界和生物圈是一个高度复杂的具有自我调节功能的生态系统,保持这个生态系统结构和功能的稳定是人类生存和发展的基础。因此,人类的活动除了要讲究经济效益和社会效益外,还必须特别注意生态效益和生态后果,以便在改造自然的同时能基本保持生物圈的稳定和平衡。

## 小 结

生态系统就是生物群落+环境,它是由于不断进行着的物质循环和能量流动过程而形成的统一整体。生态系统包括生产者、消费者、分解者和非生物环境四大基本成分。组成生物群落的物种,按其营养方式分为植物、食草动物、食肉动物、顶级食肉动物和分解者生物,构成捕食和碎屑两类基本食物链。能流通过各个营养级逐步减少,从而形成能量锥体。生物量锥体和数量锥体有时出现倒置。能流中各个不同点上的能量比值称为能量传递效率,包括同化效率、生长效率和消费效率。自然生态系统属于开放系统,并且具有负反馈调节机制。



## 思考题

1. 生态系统有哪些主要组成成分,它们如何构成为生态系统?
2. 什么是食物链、食物网和营养级?生态锥体是如何形成的?
3. 说明同化效率、生长效率、消费效率和林德曼效率的关系?
4. 什么是负反馈调节?它对维护生态平衡有什么指导意义?

## 推荐阅读文献

1. Whittaker R H. 群落与生态系统. 姚壁君译. 北京:科学出版社,1970
2. Odum E P. 生态学基础. 孙儒泳,钱国桢,林浩然,等译. 北京:人民教育出版社,1981

## 12.1 生态系统中的初级生产

### 12.1.1 初级生产的基本概念

生态系统中的能量流动开始于绿色植物的光合作用对于太阳能的固定。因为这是生态系统中第一次能量固定,所以植物所固定的太阳能或所制造的有机物质称为**初级生产量**或**第一性生产量**(primary production)。

在初级生产过程中,植物固定的能量有一部分被植物自己的呼吸消耗掉,剩下的可用于植物生长和生殖,这部分生产量称为**净初级生产量**(net primary production)。而包括呼吸消耗在内的全部生产量,称为**总初级生产量**(gross primary production)。总初级生产量( $GP$ )、呼吸所消耗的能量( $R$ )和净初级生产量( $NP$ )三者之间的关系是:

$$GP = NP + R$$

$$NP = GP - R$$

净初级生产量是可提供生态系统中其他生物(主要是各种动物和人)利用的能量。生产量通常用每年每  $m^2$  所生产的有机物质干重 [ $g/(m^2 \cdot a)$ ] 或每年每  $m^2$  所固定的能量值 [ $J/(m^2 \cdot a)$ ] 表示。所以初级生产量也可称为初级生产力,它们的计算单位是完全一样的,但在强调率的概念时,应当使用生产力。生产量和**生物量**(biomass)是两个不同的概念,生产量含有速率的概念,是指单位时间单位面积上的有机物质生产量,而生物量是指在某一定时刻调查时单位面积上积存的有机物质,单位是干重  $g/m^2$  或  $J/m^2$ 。

对生态系统中某一营养级来说,总生物量不仅因生物呼吸而消耗,也由于受更高营养级动物的取食和生物的死亡而减少,所以

$$dB/dt = NP - R - H - D$$

其中的  $dB/dt$  代表某一时期内生物量的变化,  $H$  代表被较高营养级动物所取食的生物量,  $D$  代表因死亡而损失的生物量。

### 12.1.2 地球上初级生产力的分布

按 Whittaker(1975)估计,全球陆地净初级生产总量为年产  $115 \times 10^9$  t 干物质,海洋的为  $55 \times 10^9$  t 干物质。海洋约占地球表面的 2/3,但净初级生产量只占 1/3。在海洋中,珊瑚礁和海藻床是高生产量的,年产干物质超过  $2\ 000\text{ g/m}^2$ ;河口湾由于有河流的辅助能量输入,上涌流区域也能从海底带来额外营养物质,它们的净生产量比较高,但是所占面积不大。占海洋面积最大的大洋区,其净生产量相当低,年平均仅  $125\text{ g/m}^2$ ,被称为海洋荒漠,这是海洋净初级生产总量只占全球的 1/3 左右的原因。在海洋中,由河口湾向大陆架到大洋区,单位面积净初级生产量和生物量有趋于降低的明显趋势。在陆地上,湿地(沼泽和盐沼)生产量是最高的,年平均可超过  $2\ 500\text{ g/m}^2$ ;热带雨林生产量也是很高的,平均  $2\ 200\text{ g/(m}^2 \cdot \text{a)}$ 。由热带雨林向温带常绿林、落叶林、北方针叶林、稀树草原、温带草原、寒漠和荒漠依次减少(图 12-1)。

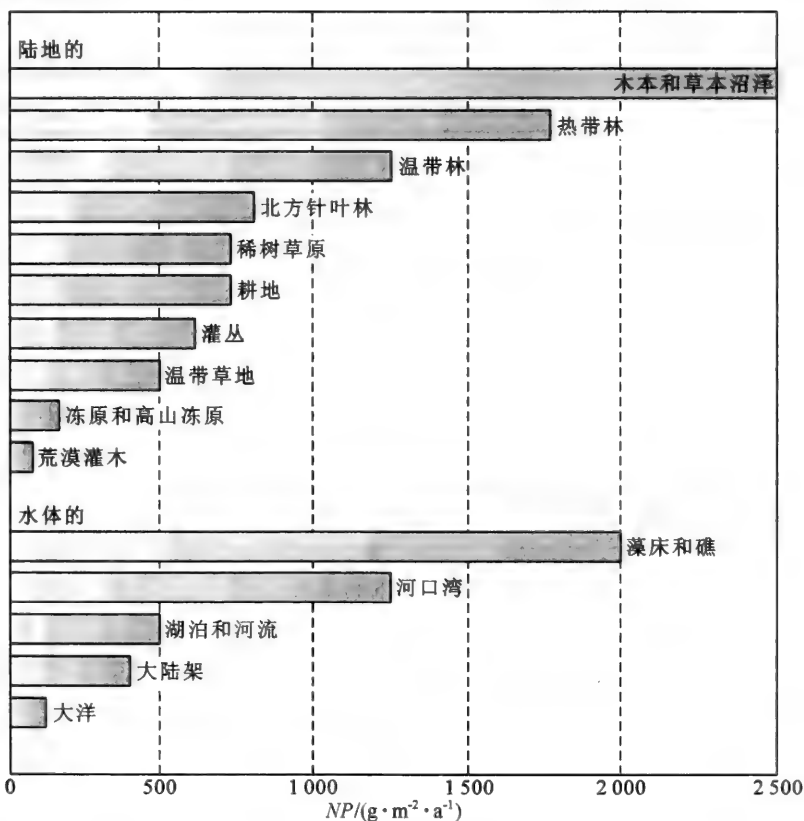


图 12-1 地球上各种生态系统净初级生产力(仿 Ricklefs, 2001)

Field 等(1998)以卫星遥感资料为基础,估计了全球净初级生产力。其估计公式是:

$$NP = APAR \times \epsilon$$

APAR 为光合吸收活性辐射(absorbed photosynthetically active solar radiation),  $\epsilon$  为平均光利用效率。他们的估计值是  $104.9 \times 10^{15}\text{ g}$ , 其中,海洋净初级生产力占 46.2% ( $48.5 \times 10^{15}\text{ g}$ ),陆地的占 53.8% ( $56.4 \times 10^{15}\text{ g}$ )(表 12-1)。

两个估计结果相差很大,Field认为,以往的估计是根据分别测定陆地、海洋各种生态系统的生物量和呼吸量,然后乘以各自的面积再总和起来的,而他们采用的是遥感资料,以日光辐射吸收指数为基础,综合估算海洋和陆地的净初级生产力。尽管如此,除了日光以外,水也是决定初级生产力的重要因素;并且遥感资料一般要用地面测定作验证。

全球净初级生产力在沿地球纬度分布上有三个高峰。第一高峰接近赤道,第二高峰出现在北半球的中温带,而第三高峰出现在南半球的中温带。

海洋净初级生产力的季节变动是中等程度的,而陆地生产力的季节波动则很大,夏季比冬季净初级生产力平均高60%。

根据遥感信息和地面气候资料的模型初步估计,全球年总净初级生产力约为 $2.645 \times 10^9$  t 碳(孙睿和朱启疆,2000)。

综合研究和估计全球海洋和陆地初级生产力,对于了解地球的功能是十分重要的,因为它是碳和营养物动态的中心问题,与生物地球化学循环有密切关系,并且与当前人类关心的全球气候变化也有联系。

表 12-1 生物圈主要生态系统的年和季节净初级生产力(单位: $10^{15}$  g)

|        | 海洋   |       | 陆地   |
|--------|------|-------|------|
| 季节的    |      |       |      |
| 4~6月   | 11.9 |       | 15.7 |
| 7~9月   | 13.0 |       | 18.0 |
| 10~12月 | 12.3 |       | 11.5 |
| 1~3月   | 11.3 |       | 11.2 |
| 生物地理的  |      |       |      |
| 贫营养    | 11.0 | 热带雨林  | 17.8 |
| 中营养    | 27.4 | 落叶阔叶林 | 1.5  |
| 富营养    | 9.1  | 针阔混交林 | 3.1  |
| 大型水生植物 | 1.0  | 常绿针叶林 | 3.1  |
|        |      | 落叶针叶林 | 1.4  |
|        |      | 稀树草原  | 16.8 |
|        |      | 多年生草地 | 2.4  |
|        |      | 阔叶灌木  | 1.0  |
|        |      | 苔原    | 0.8  |
|        |      | 荒漠    | 0.5  |
|        |      | 栽培田   | 8.0  |
| 总计     | 48.5 |       | 56.4 |

引自 Field, 1998

生态系统的初级生产量,还随群落的演替而变化。早期由于植物生物量很低,初级生产量不高;随时间推移,生物量渐渐增加,生产量也提高;一般森林在叶面积指数达到4时,净初级生产量最高;但当生态系统发育成熟或演替达到顶极时,虽然生物量接近最大,系统由于保持在一动态平衡中,净生产量反而最小。由此可见,从经济效率考虑,利用再生资源的生产量,让生态系统保持在“青壮年期”是最有利可图的,不过从持续发展和保护生态着眼,

人类还需从多目标间做合理的权衡。

水体和陆地生态系统的生产量都有垂直变化,例如森林,一般乔木层最高,灌木层次之,草被层更低,而地下部分反映了同样情况。水体也有类似的规律,不过水面由于阳光直射,生产量不是最高,最高的是深数米左右,并随水的清晰度而变化。

### 12.1.3 初级生产的生产效率

对初级生产的生产效率的估计,可从一个最适条件下的光合效率为例(表 12-2),如在热带一个无云的白天,或温带仲夏的一天,太阳辐射的最大输入量可达  $2.9 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。扣除 55% 属紫外和红外辐射的能量,再减去一部分被反射的能量,真正能为光合作用所利用的就只占辐射能的 40.5%,再除去非活性吸收(不足以引起光合作用机理中电子的传递)和不稳定的中间产物,能形成糖的约为  $2.7 \times 10^6 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,相当于  $120 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$  的有机物质,这是最大光合效率的估计值,约占总辐射能的 9%。但实际测定的最大光合效率的值只有  $54 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,接近理论值的 1/2,大多数生态系统的净初级生产量的实测值都远远较此为低。由此可见,净初级生产力不是受光合作用固有的转化光能的能力所限制,而是受其他生态因素所限制。

表 12-2 最适条件下初级生产的效率估计

|        | 能量/ $(\text{J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})$ |         | 百分率/%          |              |
|--------|--|---------|----------------|--------------|
|        | 输入   | 损失      | 输入             | 损失           |
| 日光能    | $2.9 \times 10^7$  |         | 100            |              |
| 可见光    | $1.3 \times 10^7$  | 可见光以外   | 45             | 55           |
| 被吸收    | $9.9 \times 10^6$  | 反射      | 40.5           | 45           |
| 光化中间产物 | $8.0 \times 10^6$  | 非活性吸收   | 28.4           | 12.1         |
| 碳水化合物  | $2.7 \times 10^6$  | 不稳定中间产物 | 9.1 (= $P_g$ ) | 19.3         |
| 净生产量   | $2.0 \times 10^6$  | 呼吸消耗    | 6.8 (= $P_n$ ) | 2.3 (= $R$ ) |
| 约为     | $120 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$              |         | (实测最大值为 3%)    |              |

引自 McNaughton & Wolf, 1979

表 12-3 为两个陆地生态系统和两个水域生态系统的初级生产效率的研究实例。人工栽培的玉米田的日光能利用效率为 1.6%,呼吸消耗约占总初级生产量的 23.4%;荒地的日光能利用效率(1.2%)比玉米田低,但其呼吸消耗(15.1%)也低。虽然荒地的总初级生产率比人类经营的玉米田低,但是它把总初级生产量转化为净初级生产的比例却比较高。

表 12-3 4 个生态系统的初级生产效率的比较

|               | 玉米田<br>(Transeau,<br>1926) | 荒地<br>(Golley,<br>1960) | Meadota 湖<br>(Lindeman,<br>1942) | Ceder Bog 湖<br>(Lindeman,<br>1942) |
|---------------|----------------------------|-------------------------|----------------------------------|------------------------------------|
| 总初级生产量/总入射日光能 | 1.6%                       | 1.2%                    | 0.40%                            | 0.10%                              |
| 呼吸消耗/总初级生产量   | 23.4%                      | 15.1%                   | 22.3%                            | 21%                                |
| 净初级生产量/总初级生产量 | 76.6%                      | 84.9%                   | 77.7%                            | 79%                                |

两个湖泊生态系统的总初级生产效率(分别为 0.10% 和 0.40%)要比上述两个陆地生态系统的(分别为 1.2% 和 1.6%)低得多,这种差别主要是因为入射日光能是按到达湖面的入射量计算的,当日光穿过水层到达实际进行光合作用地点的时候,已经损失了相当大的一部分能量。因此,两个湖泊生态系统的实际总初级生产效率应当比 Lindeman 所计算的高,大约应当是 1%~3%。另一方面,两个湖泊中植物的呼吸消耗(分别占总初级生产量的 21.0% 和 22.3%)和玉米田(23.4%)大致相等,但却明显高于荒地(15.1%)。

从 20 世纪 40 年代以来,对各生态系统的初级生产效率所作的大量研究表明,在自然条件下,总初级生产效率很难超过 3%,虽然人类精心管理的农业生态系统中曾经有过 6%~8% 的记录;一般说来,在富饶肥沃的地区总初级生产效率可以达到 1%~2%;而在贫瘠荒凉的地区大约只有 0.1%。就全球平均来说,大概是 0.2%~0.5%。

### 12.1.4 初级生产量的限制因素

#### 1. 陆地生态系统

光、 $\text{CO}_2$ 、水和营养物质是初级生产量的基本资源,温度是影响光合效率的主要因素,而食草动物的捕食会减少光合作用生物量(图 12-2)。

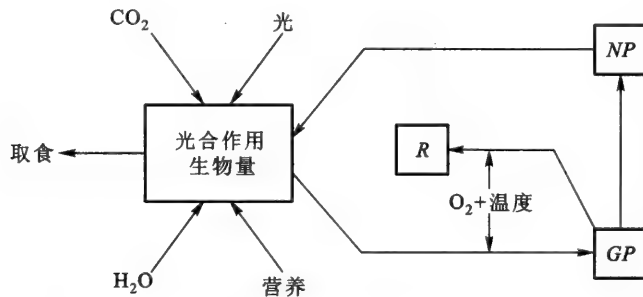


图 12-2 初级生产量的限制因素图解(仿 McNaughton, 1973)

一般情况下植物有充分的可利用的光辐射,但并不是说不会成为限制因素,例如冠层下的叶子接受光辐射可能不足,白天中有时光辐射低于最适光合强度,对  $\text{C}_4$  植物可能达不到光辐射的饱和强度。水最易成为限制因子,各地区降水量与初级生产量有最密切的关系。在干旱地区,植物的净初级生产量几乎与降水量有线性关系。温度与初级生产量的关系比较复杂:温度上升,总光合速率升高,但超过最适温度则又转为下降;而呼吸率随温度上升而呈指数上升;其结果是净生产量与温度呈驼背状曲线。

**潜蒸发蒸腾**(potential evapotranspiration, PET)指数是反映在特定辐射、温度、湿度和风速条件下蒸发到大气中水量的一个指标,而 PEP-PPT(mm/a)(PPT 为年降水量)值则可反映缺水程度,因而能表示温度和降水等条件的联合作用。遥感是测定生态系统初级生产量的一种新技术,可同时测定很大陆地区域,在近代生态学研究中得到推广应用。根据遥感测得近红外和可见光光谱数据而计算出来的 **NDVI 指数**(normalized difference vegetation index, 标准化植被差异指数)提供了植物光合作用吸收有效辐射的一个定量指标,与文献报道的各种陆地生态系统地面净初级生产量是符合的。营养物质是植物生产力的基本资源,最重要的是 N, P, K。对各种生态系统施加氮肥都能增加初级生产量。近年研究还发现一普遍规律,即地面净初级生产量与植物光合作用中氮的最高积聚量呈密切的正相关。

## 2. 水域生态系统

光是影响水体初级生产力的最重要的因子。莱塞尔(Ryther, 1956)提出预测海洋初级生产力的公式:

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3.7$$

其中: $P$ 为浮游植物的净初级生产力; $R$ 为相对光合率; $k$ 为光强度随水深度而减弱的衰变系数; $C$ 为水中的叶绿素含量。

这个公式表明,海洋浮游植物的净初级生产力,取决于太阳的日总辐射量、水中的叶绿素含量和光强度随水深度而减弱的衰变系数。实践证明这个公式的应用范围是比较广的。水中的叶绿素含量是一个重要因子,营养物质的多寡是限制浮游植物生物量(其中包括叶绿素)的原因。在营养物质中,最重要的是 $N$ 和 $P$ ,有时还包括 $Fe$ ,这可以通过施肥试验获得直接证明。马尾藻海位于大西洋的亚热带部分,是世界海洋中水质最清晰透明的海区,其上层水所含的营养物质极低。但施肥试验证明施加 $Fe$ 能明显地刺激马尾藻海水中的初级生产量大幅度提高,但为期却甚短。

决定淡水生态系统初级生产量的限制因素,主要是营养物质、光和食草动物的捕食。营养物质中,最重要的是 $N$ 和 $P$ 。IBP研究提供的数据表明,世界湖泊的初级生产量与 $P$ 的含量相关最密切。小型池塘与陆地生态系统接触之边际相对较大,外来的有机物质输入也高;浅水又能生长有根高等植物,因此以浮游植物生产的有机物相对较低。大而深的湖泊则相反,主要以浮游植物生产的有机物为主。营养物质对淡水生态系统初级生产量的决定意义,还通过施肥试验得到证明。

### 12.1.5 初级生产量的测定方法

#### 1. 收获量测定法

用于陆地生态系统。定期收割植被,干燥到重量不变,然后以每年每平方米的干物质重量来表示。取样测定干物质的热当量,并将生物量换算为 $J/(m^2 \cdot a)$ 。为了使结果更精确,要在整个生长季中多次取样,并测定各个物种所占的比重。在应用时,有时只测定植物的地上部分,有时还测地下根的部分。

#### 2. 氧气测定法

多用于水生生态系统,即黑白瓶法。用三个玻璃瓶,其中一个用黑胶布包上,再包以铅箔。从待测的水体深度取水,保留一瓶(初始瓶 $IB$ )以测定水中原来溶氧量。将另一对黑白瓶沉入取水样深度,经过24h或其他适宜时间,取出进行溶氧测定。根据初始瓶( $IB$ )、黑瓶( $DB$ )、白瓶( $LB$ )溶氧量,即可求得

$$\text{净初级生产量} = LB - IB$$

$$\text{呼吸量} = IB - DB$$

$$\text{总初级生产量} = LB - DB$$

昼夜氧曲线法是黑白瓶方法的变型。每隔2~3h测定一次水体的溶氧量和水温,作成昼夜氧曲线。白天由于水中自养生物的光合作用,溶氧量逐渐上升;夜间由于全部好氧生物的呼吸而溶氧量逐渐减少。这样,就能根据溶氧的昼夜变化,来分析水体群落的代谢情况。因为水中溶氧量还随温度而改变,因此必须对实际观察的昼夜氧曲线进行校正。

### 3. CO<sub>2</sub> 测定法

用塑料帐将群落的一部分罩住,测定进入和抽出的空气中 CO<sub>2</sub> 含量。如黑白瓶方法比较水中溶 O<sub>2</sub> 量那样,本方法也要用暗罩和透明罩,也可用夜间无光条件下的 CO<sub>2</sub> 增加量来估计呼吸量。测定空气中 CO<sub>2</sub> 含量的仪器是红外气体分析仪,或用经典的 KOH 吸收法。

### 4. 放射性标记物测定法

把放射性<sup>14</sup>C以碳酸盐(<sup>14</sup>CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>)的形式,放入含有自然水体浮游植物的样瓶中,沉入水中经过短时间培养,滤出浮游植物,干燥后在计数器中测定放射活性,然后通过计算,确定光合作用固定的碳量。因为浮游植物在暗中也吸收<sup>14</sup>C,因此还要用“暗呼吸”作校正。

### 5. 叶绿素测定法

通过薄膜将自然水进行过滤,然后用丙酮提取,将丙酮提出物在分光光度计中测量光吸收,再通过计算,化为每平方米含叶绿素多少克。叶绿素测定法最初应用于海洋和其他水体,较用<sup>14</sup>C和氧测定方法简便,花的时间也较少。

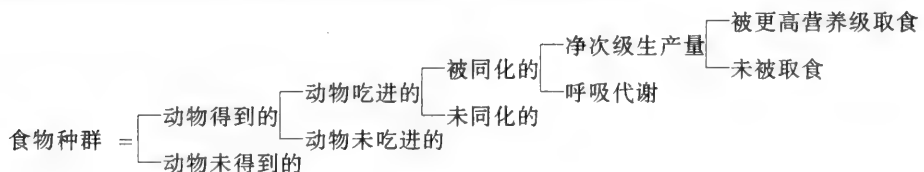
有很多新的测定技术正在发展,其中最著名的包括海岸区彩色扫描仪、先进的分辨率很高的辐射计、美国专题制图仪或欧洲斯波特卫星(SPOT)等遥感器的应用。我国已开始用彩色红外影像分析值来识别早期小麦长势(李天顺,1987)。

## 12.2 生态系统中的次级生产

### 12.2.1 次级生产过程

净初级生产量是生产者以上各营养级所需能量的唯一来源。从理论上讲,净初级生产量可以全部被异养生物所利用,转化为次级生产量(如动物的肉、蛋、奶、毛皮、骨骼、血液、蹄、角以及各种内脏器官等);但实际上,任何一个生态系统中的净初级生产量都可能流失到这个生态系统以外的地方去。还有很多植物生长在动物所达不到的地方,因此也无法被利用。总之,对动物来说,初级生产量或因得不到、或因不可食、或因动物种群密度低等原因,总有相当一部分未被利用。即使是被动物吃进体内的植物,也有一部分通过动物的消化道排出体外。例如,蝗虫只能消化它们吃进食物的 30%,其余 70%将以粪便形式排出体外,供腐食动物和分解者利用。食物被消化吸收的程度依动物的种类而大不相同。尿是排泄过程的产物,但由于测定技术上困难,常与粪便合并,称为尿粪量而排出体外。在被同化的能量中,有一部分用于动物的呼吸代谢和生命的维持。这一部分能最终将以热的形式消散掉,剩下的那部分才能用于动物各器官组织的生长和繁殖新的个体,这就是我们所说的次级生产量。当一个种群的出生率最高和个体生长速度最快的时候,也就是这个种群次级生产量最高的时候,这时往往也是自然界初级生产量最高的时候。但这种重合并不是碰巧发生的,而是自然选择长期起作用的结果,因为次级生产量是靠消耗初级生产量而得到的。

次级生产量的一般生产过程可以概括于下面的图解中:





上述图解是一个普适模型。它可应用于任何一种动物,包括植食动物和肉食动物。对植食动物来说,食物种群是指植物(净初级生产量),对肉食动物来说,食物种群是指动物(净次级生产量)。肉食动物捕到猎物后往往不是全部吃下去,而是剩下毛皮、骨头和内脏等。所以能量从一个营养级传递到下一个营养级时往往损失很大。对一个动物种群来说,其能量收支情况可以用下列公式表示:

$$C = A + FU$$

其中: $C$ 代表动物从外界摄食的能量, $A$ 代表被同化能量, $FU$ 代表粪、尿能量。 $A$ 项又可分解如下:

$$A = P + R$$

其中: $P$ 代表净生产量, $R$ 代表呼吸能量。综合上述两式可以得到:

$$P = C - FU - R$$

### 12.2.2 次级生产量的测定

1. 按同化量和呼吸量估计生产量,即  $P = A - R$ ;按摄食量扣除粪尿量估计同化量,即  $A = C - FU$ 。

测定动物摄食量可在实验室内或野外进行,按 24 h 的饲养投放食物量减去剩余量求得。摄食食物的热量用热量计测定。在测定摄食量的试验中,同时可测定粪尿量。用呼吸仪测定耗  $O_2$  量或  $CO_2$  排出量,转为热量,即呼吸能量。上述的测定通常是在个体的水平上进行,因此,要与种群数量、性比、年龄结构等特征结合起来,才能估计出动物种群的净生产量。

2. 测定次级生产力的另一途径

$$P = P_g + P_r$$

式中: $P_r$ 代表生殖后代的生产量, $P_g$ 是个体增重的部分。

图 12-3 说明了利用种群个体生长和出生的资料来计算动物的净生产量。在这个假想的种群中,净生产量等于种群中个体的生长和出生之和:

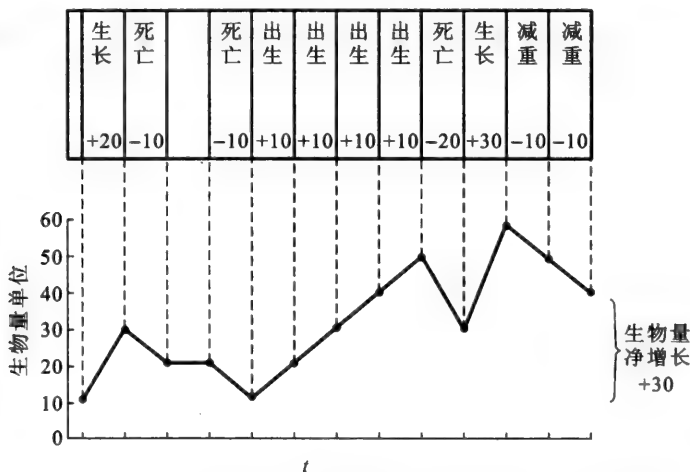


图 12-3 在一个特定时间内生物量的净变化是生长、生殖(增加)和死亡、迁出(减少)的结果(据 Krebs, 1985 改绘)

净生产量 = 生长 + 出生 =  $20 + 10 + 10 + 10 + 10 + 30 - 10 - 10 = 70$ (生物量单位)

此外,我们也可以用另一种方式来计算净生产量,即:净生产量 = 生物量变化 + 死亡损失 =  $30 + 40 = 70$ (生物量单位)。因为死亡和迁出是净生产量的一部分,所以不应该将其忽略不计。

### 12.2.3 次级生产的生态效率

如前章所指出,Lindeman 效率是消费效率、同化效率与生产效率的乘积,这是营养级间的能量传递效率。

#### 1. 消费效率

各种生态系统中的食草动物利用或消费植物净初级生产量效率是不相同的,具有一定的适应意义,在生态系统物种间协同进化上具有其合理性(表 12-4)。

表 12-4 几种生态系统中食草动物利用植物净生产量的比例

| 生态系统类型  | 主要植物及其特征                 | 被捕食百分比/% |
|---------|--------------------------|----------|
| 成熟落叶林   | 乔木,大量非光合生物量,世代时间长,种群增长率低 | 1.2~2.5  |
| 1~7年弃耕田 | 一年生草本,种群增长率中等            | 12       |
| 非洲草原    | 多年生草本,少量非光合生物量,种群增长率高    | 28~60    |
| 人工管理牧场  | 多年生草本,少量非光合生物量,种群增长率高    | 30~45    |
| 海洋      | 浮游植物,种群增长率高,世代短          | 60~99    |

引自 Krebs, 1978

从这些资料可以说明:① 植物种群增长率高、世代短、更新快、其消费效率就较高;② 草本植物的支持组织比木本植物的少,能提供更多的净初级生产量为食草动物所利用;③ 小型的浮游植物的消费者(浮游动物)密度很大,利用净初级生产量比例最高。

如果生态系统中的食草动物将植物生产量全部吃光,那么,它们就必将全部饿死,原因是再没有植物来进行光合作用了。同样道理,植物种群的增长率越高,种群更新得越快,食草动物就能更多地利用植物的初级生产量。由此可见,上述结果是植物-食草动物的系统协同进化而形成的,它具有重要的适应意义。同理,人类在利用草地作为放牧牛羊的牧场时,不能片面地追求牛羊的生产量而忽视牧场中草本植物的状况。草场中草本植物质量的降低,就预示着未来牛羊生产量的降低。

对于食肉动物利用其猎物的消费效率,现有资料尚少。脊椎动物捕食者可能消费其脊椎动物猎物的 50%~100% 的净生产量,但对无脊椎动物仅有 5% 上下;无脊椎动物捕食者可消费无脊椎动物猎物 25% 的净生产量。但这些都是较粗略的估计。

#### 2. 同化效率

在食草动物和碎食动物较低,而食肉动物较高。在食草动物所吃的植物中,含有一些难消化的物质,因此,通过消化道排遗出去的食物是很多的。食肉动物吃的是动物的组织,其营养价值较高,但食肉动物在捕食时往往要消耗许多能量。因此,就净生长效率而言,食肉

动物反而比食草动物低。这就是说,食肉动物的呼吸或维持消耗量较大。此外,在人工饲养条件(或在动物园中),由于动物的活动减少,净生长效率也往往高于野生动物。北京鸭的特殊饲养方法,即采用填鸭式的喂食和限制活动,是促进快速生长和提高净生长效率的有效措施。

### 3. 生产效率

生产效率随动物类群而异,一般说来,无脊椎动物有高的生产效率,约 30%~40% (呼吸丢失能量较少,因而能将更多的同化能量转变为生长能量),外温性脊椎动物居中,约 10%,而内温性脊椎动物很低,仅 1%~2%,它们为维持恒定体温而消耗很多已同化能量。因此,动物的生产效率与呼吸消耗呈明显的负相关。表 12-5 是 7 类动物的平均生产效率。个体最小的内温性脊椎动物(如鼯鼯),其生产效率是动物中最低的,而原生动物等个体小、寿命短、种群周转快,具有最高的生产效率。

表 12-5 各类群动物和生产效率

| 类 群         | 生产效率( $P_n/A_n$ ) |
|-------------|-------------------|
| 食虫兽         | 0.86              |
| 鸟           | 1.29              |
| 小哺乳类        | 1.51              |
| 其他兽类        | 3.14              |
| 鱼和社会性昆虫     | 9.77              |
| 无脊椎动物(昆虫除外) | 25.0              |
| 非社会昆虫       | 40.7              |

仿 Begon, 1996

Lindeman 最初研究的结果大约是 10%,后人曾经称为十分之一法则。但是在生物界不可能有如此精确的能量传递效率。近来,Pauly & Christensen (1995)根据 40 个水生群落的能量传递研究,总结出营养级间能量传递效率的变化范围是 2%~24%,平均 10.13% (图 12-4)。而十分之一法则说明,每通过一个营养级,其有效能量大约为前一营养级的 1/10。这就是说,食物链越长,消耗于营养级的能量就越多。从这个意义上讲,人如果直接以植物

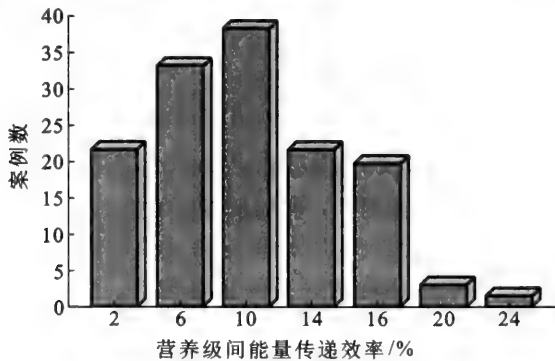


图 12-4 水生生态系统营养级间能量传递效率(Pauly & Christensen, 1995; 转引自 Townsend *et al.*, 2000)

为食品, 就比以吃植物的动物(如牛肉)为食品, 可以供养多 10 倍的人口。世界粮农组织统计, 富国人均直接谷物消耗低于穷国, 但以肉乳蛋品为食品的粮食间接消耗量高于穷国数倍, 缩短食物链的例子在自然界也有所见, 如巨大的须鲸以最小的甲壳类为食。

### 12.3 生态系统中的分解

#### 12.3.1 分解过程的性质

生态系统的分解(decomposition)是死有机物质的逐步降解过程。分解时, 无机元素从有机物质中释放出来, 称为矿化, 它与光合作用时无机营养元素的固定正好是相反的过程。从能量而言, 分解与光合也是相反的过程, 前者是放能, 后者是贮能。

从名字上讲, 分解作用很简单, 实际上是一个很复杂的过程, 它包括碎裂、异化和淋溶 3 个过程的综合。由于物理的和生物的作用, 把尸体分解为颗粒状的碎屑称为碎裂; 有机物质在酶的作用下分解, 从聚合体变成单体, 例如由纤维素变成葡萄糖, 进而成为矿物成分, 称为异化; 淋溶则是可溶性物质被水所淋洗出, 是一种纯物理过程。在尸体分解中, 这 3 个过程是交叉进行、相互影响的。所以分解者亚系统实际上是一个很复杂的食物网, 包括食肉动物、食草动物、寄生生物和少数生产者。图 12-5 就是森林枯枝落叶层中的一部分食物网, 包括千足虫、甲形螨、蟋蟀、弹尾目等食草动物, 它们又供养食肉动物。

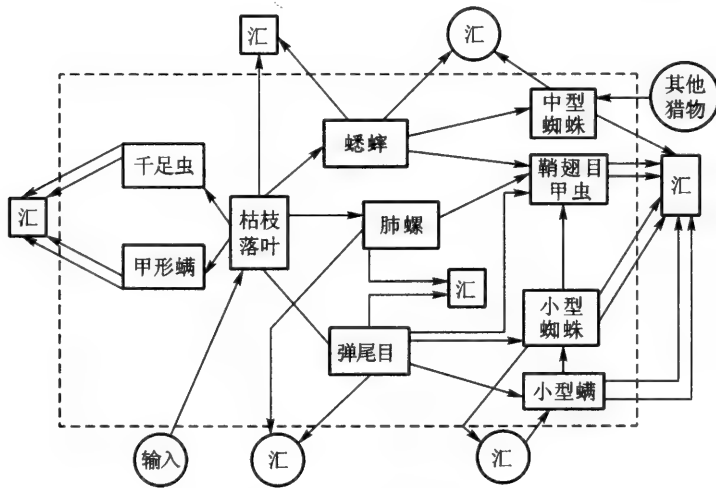


图 12-5 森林落叶层中的部分食物网(仿 Smith, 1980)

当植物叶还在生长时, 微生物已经开始分解作用: 活植物体产生各种分泌物、渗出物, 还有雨水的淋溶, 提供植物叶、根表面微生物区系的丰富营养。枯枝落叶一旦落到地面, 就为细菌、放线菌、真菌等微生物所进攻。活的动物机体在其生活中也有各种分泌物、脱落物(如蜕皮、掉毛等)和排出的粪便, 它们又受各种分解者所进攻。分解过程还因许多无脊椎动物的摄食而加速, 它们吞食角质, 破坏软组织、穿成孔, 使微生物更易侵入。食碎屑的也包括千足虫(马陆、蜈蚣等)、蚯蚓、弹尾、目昆虫等, 它们的活动使叶等有机残物暴露面积增加十余

倍。因为这些食碎屑动物的同化效率很低,大量的未经消化吸收的有机物通过消化道而排出,很易为微生物分解者所利用。从这个意义上讲,大部分动物既是消费者,又是分解者。

分解过程是由一系列阶段所组成的,从开始分解后,物理的和生物的复杂性一般随时间进展而增加,分解者生物的多样性也相应增加。这些生物中有些具特异性,只分解某一类物质,另一些无特异性,对整个分解过程起作用。随分解过程的进展,分解速率逐渐降低,待分解的有机物质的多样性也降低,直到最后只有矿物元素存在。最不易分解的是腐殖质(humus),它主要来源于木质。腐殖质是一种无构造、暗色、化学结构复杂的物质,其基本成分是胡敏素(humin)。在灰壤中腐殖质保留时间平均达  $250 \pm 60$  年,而在黑钙土中保留  $870 \pm 50$  年。在没有受过翻乱的有机土壤中,这种顺时序的阶段性的可以从土壤剖面的层次上反映出来(表 12-6)。植物的残落物落到土表,从土壤表层的枯枝落叶到下面的矿质层,随着土壤层次的加深,死有机物质不断地为新的分解生物群落所分解着,各层次的理化条件有不同,有机物质的结构和复杂性也有顺序的改变。微生物呼吸率随深度的逐渐降低,反映了被分解资源的相应变化。但水体系统底泥中分解过程的这种时序变化一般不易观察到。

表 12-6 松林土壤各层次的耗氧率变化

| 层 次    | 特 点  | 有机质含量/% | 耗氧量/ $(\mu\text{L}\cdot\text{h}^{-1})$ |        |
|--------|------|---------|--|--------|
|        |      |         | 每千克土                                   | 每克有机物  |
| O0(L)  | 枯枝落叶 | 98.5    | 473.20                                 | 481.20 |
| O1(F1) | 发酵层  | 98.1    | 280.00                                 | 285.60 |
| O2(F2) | 发酵层  | 89.3    | 49.04                                  | 54.92  |
| O3(H)  | 腐殖质  | 54.6    | 16.18                                  | 29.66  |
| A1     | 淋溶层  | 17.2    | 2.66                                   | 15.54  |
| A2     | 淋溶层  | 0.9     | 0.90                                   | 47.76  |
| B1     | 淀积层  | 10.6    | 1.96                                   | 18.38  |
| B2     | 淀积层  | 5.2     | 0.58                                   | 11.32  |
| C      | 矿物层  | 1.4     | 0.28                                   | 19.26  |

引自 Anderson, 1981

虽然分解者亚系统的能流(和物质)的基本原理与消费者亚系统是相同的,但其营养动态面貌则很不一样。进入分解者亚系统的有机物质也通过营养级而传递,但未利用物质、排出物和一些次级产物,又可成为营养级的输入而再次被利用,称为再循环。这样,有机物质每通过一种分解者生物,其复杂的能量、碳和可溶性矿质营养再释放一部分,如此一步步释放,直到最后完全矿化为止。例如,假定每一级的呼吸消耗为 57%,而 43% 以死有机物形式再循环,按此估计,要经 6 次再循环,才能使再循环的净生产量降低到 1% 以下,即  $43\% \rightarrow 18.5\% \rightarrow 8.0\% \rightarrow 3.4\% \rightarrow 1.5\% \rightarrow 0.43\%$ 。

### 12.3.2 分解者生物

分解过程的特点和速率,取决于待分解资源的质量、分解者生物的种类和分解时的理化环境条件三方面。三方面的组合决定分解过程每一阶段的速率。下面分别介绍这三者,从分解者生物开始。

### 12.3.2.1 细菌和真菌

动植物尸体的分解过程,一般从细菌和真菌的入侵开始,它们利用其可溶性物质,主要是氨基酸和糖类,但它们通常缺少分解纤维素、木质素、几丁质等结构物质的酶类。例如青霉属、毛霉属和根霉属的种类多能在分解早期迅速增殖,与许多种细菌在一起,能在新的有机残物上暴发性增长。

细菌和真菌成为有效的分解者,主要依赖于生长型和营养方式两类适应。

#### 1. 生长型

微生物主要有群体生长和丝状生长两类生长型。前者如酵母和细菌,后者如真菌和放线菌。丝状生长能穿透和入侵有机质深部,例如许多真菌能形成穿孔的菌丝,机械地穿入难以处理的待分解资源,甚至只用酶作用难以分解的纤维素,真菌菌丝体也能分开其弱的氢键。丝状生长的另一适应意义是使营养物质在被菌丝体打成众多微小空隙的土壤中移动方便,从而使最易限制真菌代谢的营养物质得到良好供应。营养物质的位移一般在数微米间,但有些分解木质素的真菌,如担子菌,它所形成的根状菌束,可传送数米之远。

丝状生长有利于穿入,但所需时间较长,单细胞微生物的群体生长则适应于在短时间内迅速地利用表面微生境。此外,细菌细胞的体积小,有利于侵入微小的孔隙和腔,因此适于利用颗粒状有机质。

虽然微生物的扩散能力有限(除孢子以外),但其营养增殖的适应范围很广。利用极端环境增殖、休眠、扩散等许多生态特征,都是适应于分解的有利特征,各种微生物类群还发展了不同对策。

#### 2. 营养方式

微生物通过分泌细胞外酶,把底物分解为简单的分子状态,然后再吸收。这种营养方式与消费者动物有很大不同:动物要摄食,消耗很多能量,其利用效率很低。因此,微生物的分解过程是很节能的营养方式。大多数真菌具分解木质素和纤维素的酶,它们能分解植物性死有机物质;而细菌中只有少数具有此种能力。但在缺氧和一些极端环境中只有细菌能起分解作用。所以细菌和真菌在一起,就能利用自然界中绝大多数有机物质和许多人工合成的有机物。

### 12.3.2.2 动物

通常根据身体大小把陆地生态系统的分解者分为4个类群(图12-6):①小型土壤动物(microfauna),体长在100  $\mu\text{m}$ 以下,包括原生动物、线虫、轮虫、最小的弹尾目昆虫和蜚螨,它们都不能碎裂枯枝落叶,属粘附类型。②中型土壤动物(mesofauna),体长100  $\mu\text{m}$ ~2 mm,包括弹尾目昆虫、蜚螨、线蚓、双翅目幼虫和小型甲虫,大部分都能进攻新落下的枯叶,但对碎裂的贡献不大,对分解的作用主要是调节微生物种群的大小和对大型动物粪便进行处理和加工。只有白蚁,由于其消化道中的共生微生物,能直接影响系统的能流和物流。③大型(macrofauna, 2~20 mm)和巨型(megafauna, >20 mm)土壤动物,包括食枯枝落叶的节肢动物,如千足虫、等足目和端足目动物、蛞蝓、蜗牛、较大的蚯蚓,是碎裂植物残叶和翻动土壤的主力。因而对分解和土壤结构有明显影响。

一般通过埋放装有残落物的网袋以观察土壤动物的分解作用。网袋具有不同孔径,允许不同大小的土壤动物出入,从而可估计小型、中型和大型土壤动物对分解的相对作用,并



者,其口器适应于在石砾表面刮取藻类和死有机物,如扁蜉蝣幼虫;④ 以藻类为食的食草性动物;⑤ 捕食动物,以其他无脊椎动物为食,如蚂蟥、蜻蜓幼虫和泥蛉幼虫等。水生生态系统与陆地生态系统的分解过程,其基本特点是相同的,陆地土壤中蚯蚓是重要的碎裂者生物,而在水体底物中有各种甲壳纲生物起同样作用。当然,水体中生活的滤食生物则是陆地生态系统所缺少的。

### 12.3.3 资源质量

待分解资源在分解者生物的作用下进行分解,因此资源的物理和化学性质影响着分解的速率。资源的物理性质包括表面特性和机械结构,资源的化学性质则随其化学组成而不同。图 12-7 可大致地表示植物死有机物质中各种化学成分的分解速率的相对关系:单糖分解很快,一年后失重达 99%;半纤维素其次,一年失重达 90%;然后依次为纤维素、木质素、酚。大多数营腐养生活的微生物都能分解单糖、淀粉和半纤维素,但纤维素和木质素则较难分解。纤维素是葡萄糖的聚合物,对酶解的抗性因晶体状结构而大为增加,其分解包括打开网络结构和解聚,需几种酶的复合作用,它们在动物和微生物中分布不广。木质素是一复杂而多变的聚合体,其构造尚未完全清楚,抗解聚能力不仅由于有酚环,而且还由于它的疏水性。

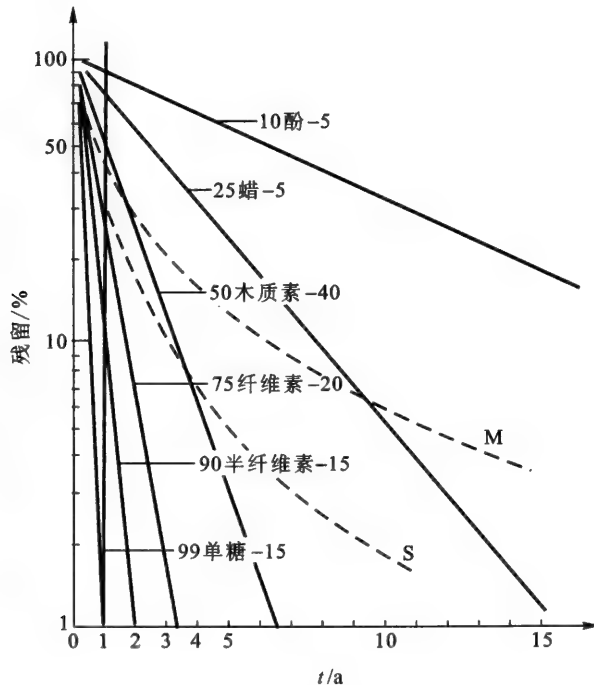


图 12-7 植物枯枝落叶中各种化学成分的分解曲线

(仿 Anderson, 1981)

各成分前的数字表示每年质量减少率,后面的数字表示各成分质量占枯枝落叶原质量的质量分数



因为腐养微生物的分解活动,尤其是合成其自身生物量需要有营养物质的供应,所以营养物质的含量常成为分解过程的限制因素。分解者微生物身体组织中含 N 量高,其 C:N 约为 10:1,即微生物生物量每增加 10 g 就需要有 1 g 氮。但大多数待分解的植物组织其含 N 量比此值低得多,C:N 为(40~80):1。因此,N 的供应量就经常成为限制因素,分解速率在很大程度上取决于 N 的供应。而待分解资源的 C:N 比,常可作为生物降解性能的测度指标。最适 C:N 比大约是(25~30):1。当然其他营养成分的缺少也会影响分解速率。农业实践中早已高度评价了 C:N 的重要意义。

### 12.3.4 理化环境对分解的影响

一般说来,温度高、湿度大的地带,其土壤中的分解速率高,而低温和干燥的地带,其分解速率低,因而土壤中易积累有机物质。图 12-8 说明由湿热的热带森林经温带森林到寒冷的冻原,其有机物分解率随纬度增高而降低,而有有机物的积累过程则随纬度升高而增高的一般趋势。图中也说明由湿热热带森林到干热的热带荒漠,分解率的迅速降低。除温度和湿度条件以外,各类分解生物的相对作用对分解率地带性变化也有重要影响。热带土壤中,除微生物分解外,无脊椎动物也是分解者亚系统的重要成员,其对分解活动的贡献明显地高于温带和寒带,并且起主要作用的是大型土壤动物。相反,在寒带和冻原土壤中多小型土壤动物,它们对分解过程的贡献甚小,土壤有机物的积累主要取决于低温等理化环境因素。

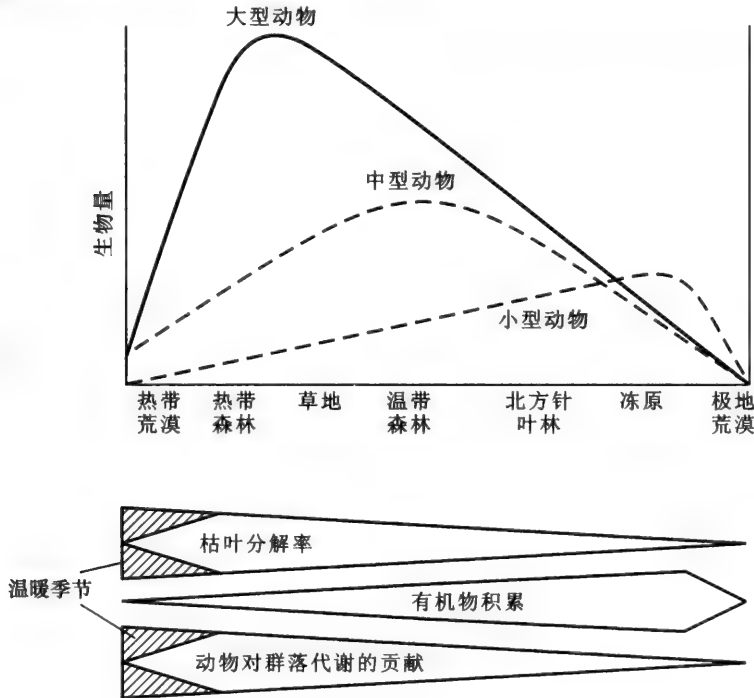


图 12-8 分解速率和土壤有机物积累率随纬度而变化的规律以及大、中、小型土壤动物区系的相对作用(仿 Swift, 1979)

在同一气候带内局部地方也有区别,它可能取决于该地的土壤类型和待分解资源的特

点。例如受水浸泡的沼泽土壤,由于水泡和缺氧,抑制微生物活动,分解速率极低,有机物质积累量很大,这是沼泽土可供开发有机肥料和生物能源的原因。

一个表示生态系统分解特征的有用指标是:

$$K = I/X$$

其中: $K$  为分解指数, $I$  为死有机物输入年总量, $X$  为系统中死有机物总量(现存量)。因为要分开土壤中活根和死根很不容易,所以可以用地面残落物输入量( $I_L$ )与地面枯枝落叶现存量( $X_L$ )之比来计算  $K$  值。例如,湿热的热带雨林, $K$  值往往大于 1,这是因为年分解量高于输入量。温带草地的  $K$  值高于温带落叶林,甚至与热带雨林接近,这是因为禾本草类的枯枝落叶量也高,其木质素含量和酚的含量都较落叶林的低,所以分解率高。

Whittaker(1975)曾对 6 类生态系统的分解过程进行比较(表 12-7),大致能反映上述地带性规律。每年输入的枯枝落叶量要达到 95%(相当于  $3/K$  值)的分解,在冻原需要 100 年,北方针叶林为 14 年,温带落叶林 4 年,温带草地需 2 年,而热带雨林仅需 1/2 年。热带雨林虽然年枯枝落叶量高达  $30 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ ,但由于分解快,其现存量有限;相反,冻原的枯枝落叶年产量仅为  $1.5 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ ,但其现存量高达  $44 \text{ t}/\text{hm}^2$ 。

表 12-7 各生态系统类型的分解特点比较

|  | 冻原   | 北方针叶林 | 温带落叶林 | 温带草地 | 稀树草原 | 热带雨林 |
|--|------|-------|-------|------|------|------|
| 净初级生产/ $(\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1})$ | 1.5  | 7.5   | 11.5  | 7.5  | 9.5  | 50   |
| 生物量/ $(\text{t} \cdot \text{hm}^{-2})$                       | 10   | 200   | 350   | 18   | 45   | 300  |
| 枯叶输入/ $(\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1})$  | 1.5  | 7.5   | 11.5  | 7.5  | 9.5  | 50   |
| 枯叶现存量/ $(\text{t} \cdot \text{hm}^{-2})$                     | 44   | 35    | 15    | 5    | 3    | 5    |
| $K_L/\text{a}^{-1}$  | 0.03 | 0.21  | 0.77  | 1.5  | 3.2  | 6.0  |
| $3/K_L/\text{a}^{-1}$  | 100  | 14    | 4     | 2    | 1    | 0.5  |

仿 Swift, 1979

青藏高原的高寒草甸生态系统相当于高山冻原,近年研究表明其分解率很低:①微生物分解者种群高峰出现在 6 月中至 9 月,10 月后就迅速减少;②反映分解速率的  $\text{CO}_2$  释放量或土壤呼吸率,5 月中旬甚低, $\text{CO}_2$  释放为  $0.04 \sim 0.11 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ , 高峰期为 7 月到 8 月末,为  $0.19 \sim 0.31 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ ;8 月后就明显降低。

## 12.4 生态系统中的能量流动

### 12.4.1 研究能量传递规律的热力学定律

能量是生态系统的动力,是一切生命活动的基础。一切生命活动都伴随能量的变化,没有能量的转化,也就没有生命和生态系统。生态系统的重要功能之一就是能量流动,而热力学就是研究能量传递规律和能量形式转换规律的科学。

能量在生态系统内的传递和转化规律服从热力学的两个定律。热力学第一定律可以表述如下:“在自然界发生的所有现象中,能量既不能消失也不能凭空产生,它只能以严格的当

量比例由一种形式转变为另一种形式。”因此热力学第一定律又称为能量守恒定律。依据这个定律可知,一个体系的能量发生变化,环境的能量也必定发生相应的变化,如果体系的能量增加,环境的能量就要减少,反之亦然。对生态系统来说也是如此,例如,光合作用生成物所持有的能量多于光合作用反应物所持有的能量,生态系统通过光合作用所增加的能量等于环境中太阳辐射所减少的能量,但总能量不变,所不同的是太阳能转化为潜能输入了生态系统,表现为生态系统对太阳能的固定。

热力学第二定律是对能量传递和转化的一个重要概括,通俗地说就是:在封闭系统中,一切过程都伴随着能量的改变,在能量的传递和转化过程中,除了一部分可以继续传递和作功的能量(自由能)外,总有一部分不能继续传递和作功,而以热的形式消散,这部分能量使系统的熵和无序性增加。对生态系统来说,当能量以食物的形式在生物之间传递时,食物中相当一部分能量被降解为热而消散掉(使熵增加),其余则用于合成新的组织作为潜能贮存下来。所以动物在利用食物中的潜能时常把大部分转化成了热,只把一小部分转化为新的潜能。因此能量在生物之间每传递一次,一大部分的能量就被降解为热而损失掉,这也就是为什么食物链的环节和营养级数一般不会多于5~6个以及能量金字塔必定呈尖塔形的热力学解释。

开放系统(同外界有物质和能量交换的系统)与封闭系统的性质不同,它倾向于保持较高的自由能而使熵较小,只要不断有物质和能量输入和不断排出熵,开放系统便可维持一种稳定的平衡状态。生命、生态系统和生物圈都是维持在一种稳定状态的开放系统。低熵的维持是借助于不断地把高效能量降解为低效能量来实现的。在生态系统中,由复杂的生物量结构所规定的“有序”是靠不断“排掉无序”的总群落呼吸来维持的。热力学定律与生态学的关系是明显的,各种各样的生命表现都伴随着能量的传递和转化,像生长、自我复制和有机物质的合成这些生命的基本过程都离不开能量的传递和转化,否则就不会有生命和生态系统,总之,生态系统与其能源太阳的关系,生态系统内生产者与消费者之间、捕食者与猎物之间的关系都受热力学基本规律的制约和控制,正如这些规律控制着非生物系统一样。热力学定律决定着生态系统利用能量的限度。事实上,生态系统利用能量的效率很低,虽然对能量在生态系统中的传递效率说法不一,但最大的观测值是30%。一般说来,从供体和受体的一次能量传递只能有5%~20%的可利用能量被利用,这就使能量的传递次数受到限制,同时这种限制也必然反应在复杂生态系统的结构上(如食物链的环节数和营养级的级数等)。

#### 12.4.2 食物链层次上的能流分析

对生态系统中的能量流动进行研究可以在种群、食物链和生态系统三个层次上进行,所获资料可以互相补充,有助于了解生态系统的功能。

在食物链层次上进行能流分析是把每一个物种都作为能量从生产者到顶位消费者移动过程中的一个环节,当能量沿着一个食物链在几个物种间流动时,测定食物链每一个环节上的能量值,就可提供生态系统内一系列特定点上能流的详细和准确资料。1960年, F.B. Golley 在密执安荒地对一个由植物、田鼠和鼬三个环节组成的食物链进行了能流分析(图12-9)。从图中可以看到,食物链每个环节的净生产量只有很少一部分被利用。例如99.7%的植物没有被田鼠利用,其中包括未被取食的(99.6%)和取食后未消化的(0.1%),

而田鼠本身又有 62.8% (包括从外地迁入的个体) 没有被食肉动物鼬所利用, 其中包括捕食后未消化的 1.3%。能流过程中能量损失的另一个重要方面是生物的呼吸消耗 ( $R$ ), 植物的呼吸消耗比较少, 只占总初级生产量的 15%, 但田鼠和鼬的呼吸消耗相当高, 分别占总同化能量的 97% 和 98%, 这就是说, 被同化能量的绝大部分都以热的形式消散掉了, 而只有很小一部分被转化成了净次级生产量。由于能量在沿着食物链从一种生物到另一种生物流动过程中, 未被利用的能量和通过呼吸以热的形式消散的能量损失极大, 致使鼬的数量不可能很多, 因此鼬的潜在捕食者 (如猫头鹰) 即使能够存在的话, 也要在该地区以外的大范围内捕食才能维持其种群的延续。

最后应当指出的是, Golley 所研究的食物链中的能量损失, 有相当一部分是被该食物链以外的其他生物取食了, 据估计, 仅昆虫就吃掉了该荒地植物生产量的 24%。另外, 在这样的生态系统中, 能量的输入和输出是经常发生的, 当动物种群密度太大时, 一些个体就会离开荒地去寻找其他的食物, 这也是一种能量损失。另一方面, 能量输入也是经常发生的, 据估算, 每年从外地迁入该荒地的鼬为  $5.7 \times 10^4 \text{ J}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ 。

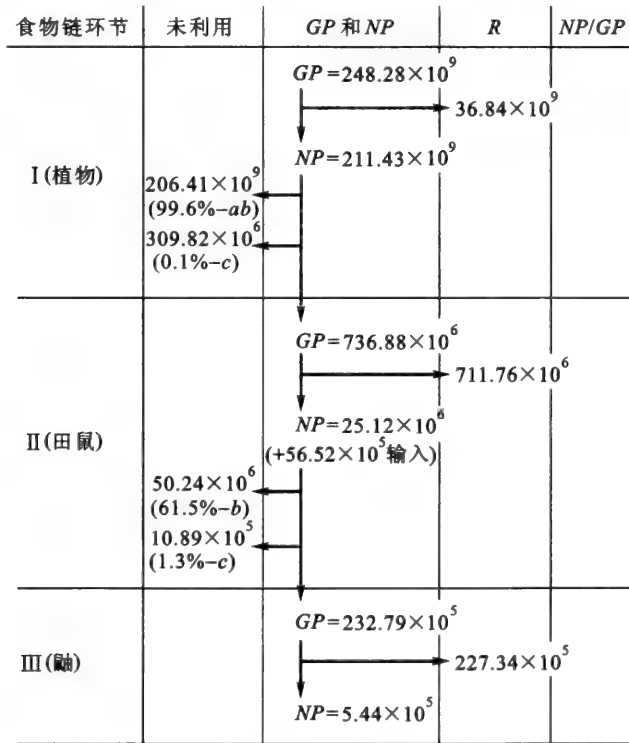


图 12-9 食物链层次上的能流分析(引自 Golley, 1960)

$a$  为前一环节 NP 的百分数;  $b$  为未吃;  $c$  为吃后未同化[单位:  $\text{J}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ ]

### 12.4.3 生态系统层次上的能流分析

在生态系统层次上分析能量流动, 是把每个物种都归属于一个特定的营养级中(依据该

物种主要食性),然后精确地测定每一个营养级能量的输入值和输出值,这种分析目前多见于水生生态系统,因为水生生态系统边界明确,便于计算能量和物质的输入量和输出量,整个系统封闭性较强,与周围环境的物质和能量交换量小,内环境比较稳定,生态因子变化幅度小。由于上述种种原因,水生生态系统(湖泊、河流、溪流、泉等)常被生态学家作为研究生态系统能流的对象。下面我们举几个生态系统能流研究的实例。

### 1. 银泉的能流分析

1957年, H. T. Odum 对美国佛罗里达州的银泉(Silver Spring)进行了能流分析,图 12-10 是银泉的能流分析图,从图中可以看出:当能量从一个营养级流向另一个营养级,其数量急剧减少,原因是生物呼吸的能量消耗和有相当数量的净初级生产量(57%)没有被消费者利用,而是通向分解者被分解了。由于能量在流动过程中的急剧减少,以致到第四个营养级的能量已经很少了,该营养级只有少数的鱼和龟,它们的数量已经不足以再维持第五个营养级的存在了。Odum 对银泉能流的研究要比 Lindeman 1942 年对 Cedar Bog 湖的研究要深入细致得多。他首先是依据植物的光合作用效率来确定植物吸收了多少太阳辐射能,并以此作为研究初级生产量的基础,而不像通常那样是依据总入射日光能;其次,他计算了来自各条支流和陆地的有机物质补给,并把它作为一种能量输入加以处理;更重要的是他把分解者呼吸代谢所消耗的能量也包括在能流模式中,他虽然没有分别计算每一个营养级通向分解者的能量多少,但他估算了通向分解者的总能量是  $2.12 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

| 营养级 | GP 和 NP  | R                    | NP/GP |
|-----|--|----------------------|-------|
| I   | GP = $871.27 \times 10^5$<br>NP = $369.69 \times 10^5$ | $501.58 \times 10^5$ | 0.424 |
| II  | GP = $141.10 \times 10^5$<br>NP = $62.07 \times 10^5$  | $79.13 \times 10^5$  | 0.440 |
| III | GP = $15.91 \times 10^5$<br>NP = $2.81 \times 10^5$    | $13.23 \times 10^5$  | 0.176 |
| IV  | GP = $0.88 \times 10^5$<br>NP = $0.34 \times 10^5$     | $0.54 \times 10^5$   | 0.381 |
| 分解者 | GP = $369.69 \times 10^5$<br>NP = $19.26 \times 10^5$  | $192.59 \times 10^5$ |       |

图 12-10 银泉的能流分析(引自 H. T. Odum, 1957)[单位:  $\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ]

### 2. Cedar Bog 湖的能流分析

从图 12-11 中可以看出,这个湖的总初级生产量是  $464 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$ ,能量的固定效率大约是  $0.1\%$  ( $464/497\ 228$ )。在生产者所固定的能量中有  $21\%$  [ $96 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$ ]是被生产者自己的呼吸代谢消耗掉了,被植食动物吃掉的只有  $63 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (约占净初级生产量的  $17\%$ ),被分解者分解的只有  $13 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (占净初级生产量的  $3.4\%$ )。其余没有被利用的净初级生产量竟多达  $293 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (占净初级生产量的  $79.5\%$ )。这些未被利用的生产量终都沉到湖底形成了植物有机质沉积物。显然, Cedar Bog 湖中没有被动物利用的净初级生产量要比被利用的多。

在被动动物利用的  $63 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  的能量中,大约有  $18.8 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (占植食动物次级生产量的  $30\%$ )用在植食动物自身的呼吸代谢(比植物呼吸代谢所消耗的能量百分比要高,植物为  $21\%$ ),其余的  $43.9 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (占  $70\%$ )从理论上讲都是可以被肉食动物所利用,但是实际上肉食动物只利用了  $12.6 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$  (占可利用量的  $28.6\%$ )。这个利用率虽然比净初级生产量的利用率要高,但还是相当低的。在肉食动物的总次级生产量中,呼吸代谢活动大约要消耗掉  $60\%$  [ $7.5 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$ ],这种消耗比同一生态系统中的植食动物( $30\%$ )和植物( $21\%$ )的同类消耗要高得多。其余的  $40\%$  [ $5.0 \text{ J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$ ]大都没有被更高营养级的肉食动物所利用,而每年被分解者分解掉的又微乎其微,所以大部分都作为动物有机残体沉积到了湖底。

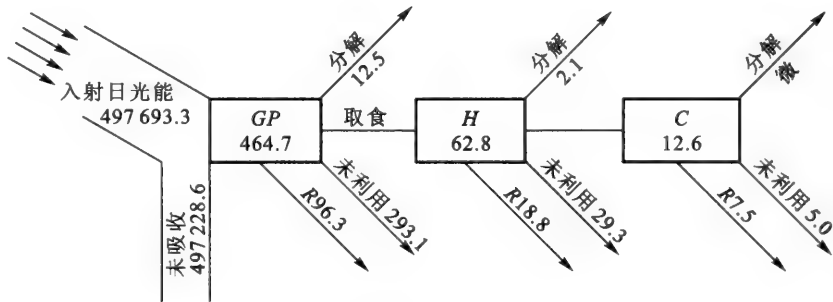


图 12-11 Cedar Box 湖能量流动的定量分析(引自 Lindeman, 1942)  
GP 为总初级生产量;H 为植食动物;C 为肉食动物;R 为呼吸[单位: $\text{J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{a})$ ]

如果把 Cedar Bog 湖和银泉的能流情况加以比较(前者是沼泽水湖,后者是清泉水),它们能流的规模、速率和效率都很不相同。就生产者固定太阳能的效率来说,银泉至少要比 Cedar Bog 湖高 10 倍,但是 Cedar Bog 湖,净生产量每年大约 1/3 被分解者分解,其余部分则沉积到湖底,逐年累积形成了北方泥炭沼泽湖所特有的沉积物——泥炭。与此相反,在银泉中,大部分没有被利用的净生产量都被水流带到了下游地区,水底的沉积物很少。

### 3. 森林生态系统的能流分析

1962 年,英国学者 J.D.Ovington 研究了个人工松林(树种是苏格兰松)从栽培后的第 17~35 年这 18 年间的能流情况(图 12-12)。这个森林所固定的能量有相当大的部分是沿着碎屑食物链流动的,表现为枯枝落叶和倒木被分解者所分解(占净初级生产量的  $38\%$ );还有一部分是经人类砍伐后以木材的形式移出了松林(占净初级生产量的  $24\%$ );而

沿着捕食食物链流动的能量微乎其微。可见,动物在森林生态系统能流过程中所起的作用是很小的。木材占砍伐的净初级生产量的 70%,另占净初级生产量的 30%的树根实际上没有被利用,而是又还给了森林。

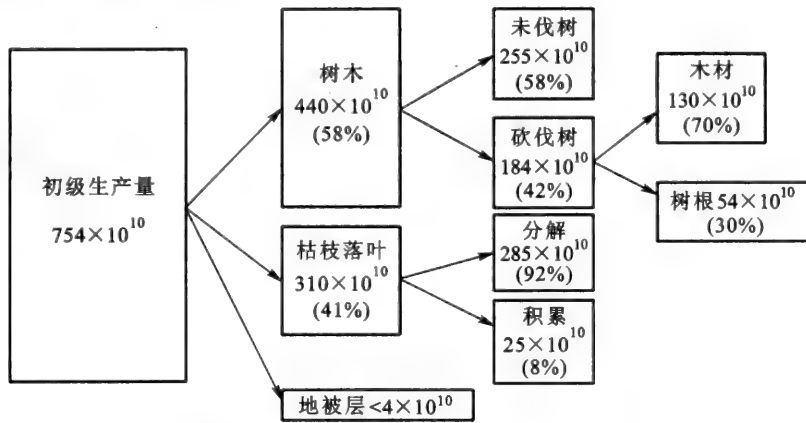


图 12-12 一个栽培松林 18 年间的能流分析(引自 Ovington, 1962)(单位:  $\text{J}/\text{hm}^2$ )

同样,在新罕布尔州的 Hubbard Brook 森林实验站,康乃尔大学的 G. Likens 和耶鲁大学的 F. Herbert 及其同事研究过一个以槭树、山毛榉和桦树为主要树种的森林,初级生产量是  $1.96 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ,其中有 75% 沿碎屑食物链和捕食食物链流走,其中沿碎屑食物链流动的能量占绝大多数(约占净初级生产量的 74%),而沿捕食食物链流动的能量则非常少(约占净初级生产量的 1%)。因此,这些有机残屑就一年一年地堆积在森林的底层,形成了很厚的枯枝落叶层。

#### 12.4.4 异养生态系统的能流分析

上面介绍的几个生态系统都是直接依靠太阳能的输入来维持其功能的,这种自然生态系统的特点是靠绿色植物固定太阳能,称为自养生态系统。另一种类型的生态系统,可以不依靠或基本上不依靠太阳能的输入而主要依靠其他生态系统所生产的有机物输入来维持自身的生存,称为异养生态系统。根泉(Root Spring)是一个小的浅水泉,直径 2 m。水深 10~20 cm, John Teal 曾研究过这个小生态系统的能量流动。经过计算他发现:在平均  $1.28 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$  的能量总输入中,靠光合作用固定的只有  $2.96 \times 10^6 \text{ J}$ ,其余的  $9.83 \times 10^6 \text{ J}$  都是从陆地输入的植物残屑(即各种陆生植物残体)。在总计  $1.28 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$  的能量输入中,以残屑为食的植食动物大约要吃掉  $9.62 \times 10^6 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (占能量总输入的 75%),其余的则沉积在根泉泉底。我国茂密的热带原始森林中的各种泉水也大都属于异养生态系统类型。

1968 年, Lawrence Tilly 还研究过另外一个异养生态系统——锥泉(Cone Spring)。他发现:输入锥泉的植物残屑大都属于三种开花植物。在锥泉中只能找到吃植物残屑的植食动物,而没有吃活植物的动物。锥泉的能量总收入是  $3.98 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ,其中有  $9.97 \times 10^6 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (占 25%)被吃残屑的动物吃掉;另有  $1.42 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (占 36%)被分解者分解;剩下的  $1.56 \times 10^7 \text{ J}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (占 39%)则输出到锥泉周围的沼泽中去,并在那里积存起

来。在锥泉生态系统中,以植物残屑为食的动物只不过是能流链条中的一个中间环节,它们本身又是肉食动物的食物,因此还供养着一个肉食动物种群。

### 12.5 分解者和消费者在能流中的相对作用

Odum 于 1959 年曾提出一个生态系统能量流动的一般性模型(图 12-13)。从这个模型中我们可以看出外部能量的输入情况以及能量在生态系统中的流动路线及其归宿。图中的方框表示各个营养级和贮存库,并用粗细不等的能流通道把这些隔室按能流的路线连接

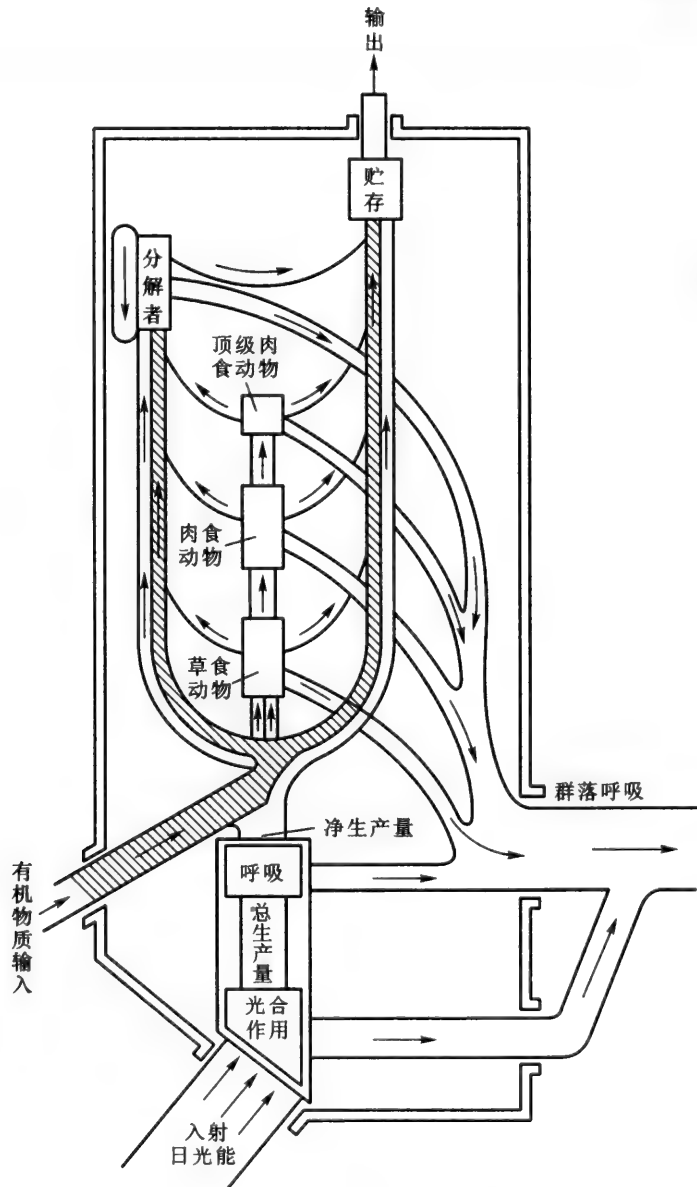


图 12-13 一个生态系统能流的一般性模型(引自 E. P. Odum, 1959)



起来。通道粗细代表能流量的多少,而箭头表示能流的方向。最外面的大方框表示生态系统的边界。自外向内有两个输入通道,即日光能输入和现成有机物质输入通道。这两个能量输入通道的粗细将依具体的生态系统而有所不同,如果日光能的输入量大于有机物质的输入量则大体属于自养生态系统;反之,如果现成有机物质的输入构成该生态系统能量来源的主流,则被认为异养生态系统。大方框自内向外有3个能量输出通道,即在光合作用中没有被固定的日光能、生态系统中生物的呼吸以及现成有机物质的流失。根据这个能流模型的一般图式,生态学家在研究生态系统时就可以根据建模的需要着手收集资料,最后建立一个适于这个生态系统的能流模型。

Heal 和 MacLean(1975)在比较陆地生态系统次级生产力研究中提出一个更具代表的生态系统能流模型(图 12-14)。模型左右两半分别代表消费者和分解者两个亚系统,前者以消费活的生物体为主,属于牧食食物链;并且分为无脊椎动物和脊椎动物两条。后者以分解死有机物质为主,属于碎食食物链,也分为食碎屑者(detritivore)和食微生物者(microbivore)两条。此外,进入分解者亚系统的能量,不仅通过呼吸而消耗,而且还有再成为死有机物质而再循环的途径。正因为这样,分解者亚系统的能流比消费者能流的保守性更强(更为节约)。加上许多生态系统的净初级生产量大部分进入分解者亚系统,所以分解者亚系统食物链常常比消费者亚系统的更长、更复杂、有更多的现存生物量。

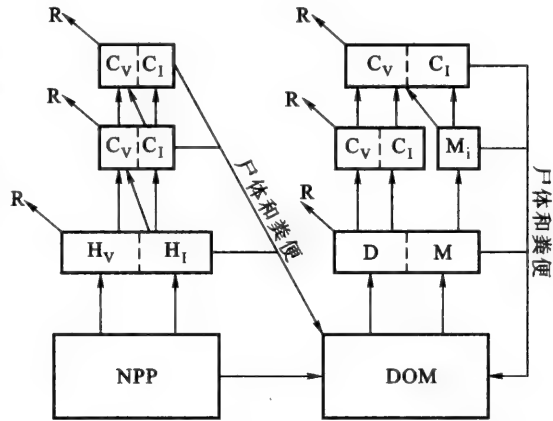


图 12-14 陆地生态系统营养结构和能流的一般性模型(仿 Townsend *et al.*, 2000)

H. 食草动物; C. 食肉动物; V. 脊椎动物; I. 无脊椎动物;  
D. 食碎屑者; M. 微生物; Mi. 食微生物者; NPP. 净初级生产量; DOM. 死有机物质; R. 呼吸作用

测定生态系统全部分室的、完整的生态系统能流研究并不多,而且已有的研究对于分解者亚系统又常常被忽视,所以许多早期的教科书对于生态系统能流特点的叙述常有缺点。虽然目前要进行比较和总结还有困难,但是提出一些最一般的特点还是有可能的。图 12-15 比较了 4 类生态系统的能流特点:① 几乎每一类生态系统,由初级生产者所固定的能量,其主要流经的途径是分解者亚系统,这包括由呼吸失热也是分解者亚系统明显高于消费者亚系统;② 只有以浮游生物为优势的水生群落食活食的消费者亚系统在能流过程中有重要作用,其同化效率也比较高;即使如此,由于异养性的细菌密度很高,它们依赖与浮游植物细胞分泌的溶解状态有机物,所以消费死有机物的比例也在 50% 以上;③ 对于河流和小池塘,由于大部分能量来源于从陆地生态系统输入的死有机物,所以通过消费者亚系统的能量是很少的;在这方面,深海底栖群落因为无光合作用,能量主要来源于上层水体的“碎屑雨”也有类似情形。

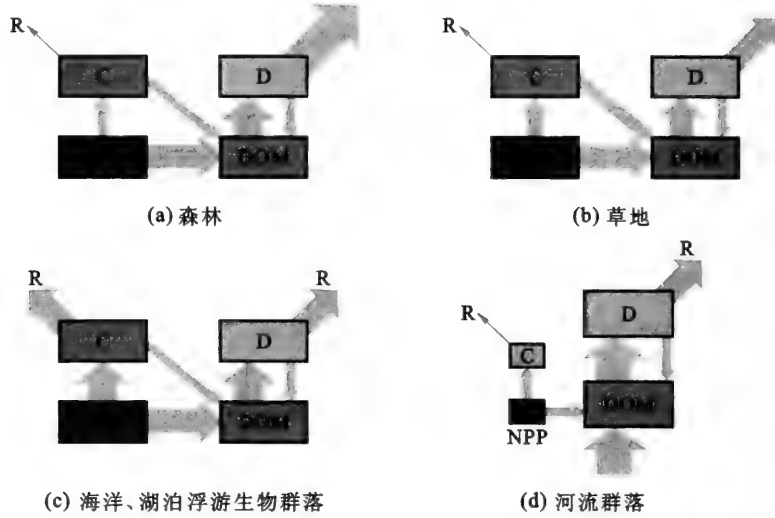


图 12-15 森林(a)、草地(b)、海洋、湖泊浮游生物群落(c)和河流、小池塘群落(d)的能流特征比较(仿 Townsend *et al.*, 2000)

NPP. 净初级生产量; DOM. 死有机物质; C. 消费者亚系统; D. 分解者亚系统; R. 呼吸作用

## 小 结

初级生产过程是绿色植物通过光合作用固定日光能和形成新生物量的过程。净初级生产量等于总初级生产量减去呼吸消耗。全球净初级生产量, Whittaker(1975)以测定各种生态系统的生产量分别乘以各自的面积然后总和而估计, Field(1998)按遥感资料从日光辐射吸收指数而估计。限制陆地生态系统初级生产力的主要因素有水、温度和营养元素, 限制水体生态系统的主要有营养物质、光和捕食。绿色植物固定的能量有3个流向, 即①食草动物, 通过牧食食物链; ②分解为碎屑, 通过碎食食物链; ③被各营养级生物利用作为呼吸消耗而耗散。被消费者吃入而进入牧食链的能量, 有的用于生长和生殖以扩大种群生物量, 有的被更高营养级的动物所吃掉, 有的形成粪尿并与死体一起进入碎食链, 还有的用于作功或维持体温。分解过程是动植物和微生物死体的有机物质逐步降解过程。分解的速率和特点取决于分解者生物种类、待分解资源质量和环境理化条件。分解者生物主要是细菌和真菌, 它们依赖于生长型和营养方式两类适应。分解还有各类动物参加, 土壤和水体都具有不同的生态类群动物进行分解活动。就资源质量而言, 单糖分解最快, 然后依次是半纤维素、纤维素、木质素和酚, 氮的供应也是决定分解速率的重要因素。就环境特点而言, 高温、高湿是简单土壤中分解速率的重要条件, 但是水浸泡的沼泽土壤由于缺乏氧, 分解速率很低。分解过程的地带性十分明显。生态系统的能流服从于热力学定律。生态系统中, 营养级间能量传递效率主要取决于消费效率、同化效率和生产效率的乘积。浮游植物个体小、种群增长率高、世代短, 所以食草动物利用初级生产的效率, 即消费效率高; 相反, 成熟森林的个体大、增长率低, 有大量的非光合生物量, 所以消费效率很低。就同化效率而言, 食肉动物吃动物组织, 其营养价值高, 所以同化效率明显的高; 而食草动物所吃的植物含有难于消化的物质, 其

同化效率低。就生长效率而言,内温性的脊椎动物由于维持稳定体温要消耗大量能量,生长效率最低;而无脊椎动物生长效率很高,外温性脊椎动物居中。对生态系统能流的全面研究不多,一般分析食物链或简单的泉(包括自养的和异养的)和湖泊。比较各种生态系统的能流说明:大多数生态系统初级生产者固定的能量,其主要流径是分解者亚系统,这也包括由呼吸的失热;只有以浮游生物为优势的水生群落,其食活食的消费者亚系统在能流过程中有重要作用;即使如此,由于异养性的细菌密度很高,消费死有机物的比例也在50%以上。

## 思考题

1. 在生态系统发育的各阶段中,生物量、总初级生产量、呼吸量和净初级生产量是如何变化的?
2. 地球上各种生态系统的总初级生产量占总入射日光能的比率都不高,那么初级生产量的限制因素有哪些?试比较水域和陆地两大类生态系统。
3. 测定初级生产量的方法有哪些?
4. 概括生态系统次级生产过程的一般模式。
5. 怎样估计次级生产量?
6. 分解过程的特点和速率取决于哪些因素?
7. 自养生态系统和异养生态系统的区别有哪些?
8. 试说明吃活食的牧食链与吃碎食的碎食食物链的特点。

## 推荐阅读文献

1. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学精要速览. 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等译. 北京: 科学出版社, 2000
2. 方精云主编. 全球生态学. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 2000
3. 蔡晓明. 生态系统生态学. 北京: 科学出版社, 2000

### 13.1 物质循环的一般特征

能量流动和物质循环是生态系统的两大基本功能。生态系统的能量来源于太阳,而生命必需物质(各种元素)的最初来源是岩石或地壳。物质循环具有下面几个特点。

物质循环和能量流动总是肩并肩地相伴而发生的。例如光合作用在把二氧化碳和水合成为葡萄糖时,同时也就固定了能量,即把日光能转化为葡萄糖内贮存的化学能;呼吸作用在把葡萄糖分解为二氧化碳和水时,同时也就释放出其中的化学能。但是,能量流动与物质循环也有一个重要区别,即生物固定的日光能量流过生态系统通常只有一次,并且逐渐地以热的形式耗散,而物质在生态系统的生物成员中能被反复地利用。换言之,当同化过程把以无机形式存在的营养元素合成为具有高能含量的有机化学物或异化过程在分解这些高能含量的有机化学物时释放出能量的时候,被初级生产过程固定的能量在通过生态系统各种生物成员时逐渐地减少和以热能的形式耗散,而生命元素则可以被生态系统的生物成员反复多次地利用。图 13-1 描述了物质循环与能量流动的这种相互关系。

能量一旦转化为热,它就不能再被有机体用于作功或作为合成生物量的燃料了。热耗散到大气中以后就不能再循环。地球上生命所以能够持续地存在,正是由于太阳辐射每天都提供着新鲜的可用能量。营养物则与太阳辐射的能量不同,其供应则不是不改变的。营养元素在进入活生物体后,就会降低对于生态系统其余成分的供应。如果固定在植物及其消费者机体内的营养元素没有被最后分解掉,那么为生命所必需的营养物,其供应将会耗尽,地球上各种生态系统将会充满尸体,生命也将终止。因此,分解者系统在营养物循环中是起主要作用的。图 13-1 是简化的图解。

人们在研究生态系统物质循环过程及其规律中,经常要用由一组分室所组成的模型进行模拟。每一次生物化学转变都有一个或多个元素从一种状态转变为另一种状态,我们可以把生态系统中元素的各种状态,看做为不同的分室,而元素的进出分室,就好比物理和生物过程改变了元素的状态。例如光合作用把碳从无机碳分室转移到有机碳分室,呼吸作用

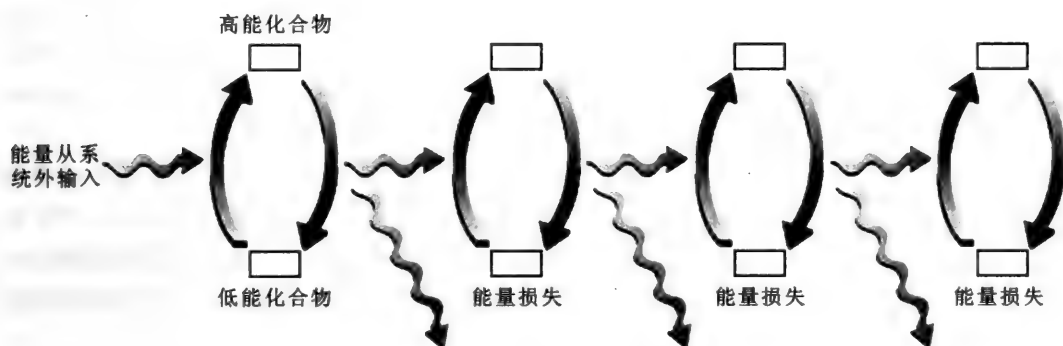


图 13-1 生态系统中能量流动与物质循环的相互关系(仿 Ricklefs & Miller, 1997)

使其回到无机分室。这样的生态系统分室模型还可以有层次结构,即分室中有亚分室。例如无机碳分室可以包括大气中二氧化碳、水中溶解碳和沉积物中碳酸钙和碳酸氢钙等亚分室;有机碳分室可以有自养生物、动物、微生物和碎屑等亚分室。当一种生物吃另一种时,它们使碳元素在分室之间转移。

元素在分室之间的移动速率很不相同,在某些分室间元素流动的速度很快,另一些分室则很慢,有时还进入不易离开分室,如含有大量有机碳的煤和石油,长久地离开了生态系统的元素,只有像火山活动、地壳上升和人类开采后才能再次回到快速循环的状态。

对生物元素循环研究通常从两个尺度上进行,即全球循环和局域循环。全球循环,即**全球生物地球化学循环**(global biogeochemical cycle),代表了各种生态系统局域事件的总和。为了更好地了解全球循环,首先介绍某个局域生态系统的元素循环是有用的,它也有利于了解分室模型的作用。图 13-2 是一个具有三个分室的湖泊生态系统磷循环的示意图。其中  $x_1, x_2, x_3$  分别代表植物、植食动物和水分室(或称库 pool)中的磷含量,以 mg 为单位; $y$  代表分室之间磷的流动,其单位是 mg/d,称为流通率(flux rate,或通量率)。例如  $y_{12}$  表示由  $x_1$  向  $x_2$  的流通率,而  $y_{21}$  表示由  $x_2$  向  $x_1$  的流通率。 $a$  和  $z$  分别代表向系统的输入和系统向外的输出。(b)图所表示的是当磷输入率稳定在 100 mg/d 的平衡点时,各库的含量和库间的流通率。

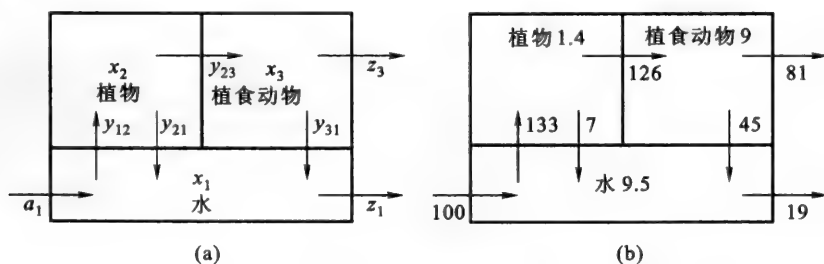


图 13-2 一个具有植物、植食动物和水三个分室的湖泊生态系统磷循环的示意图(仿 Krebs, 2001)

从这个例子说明,生态系统物质循环分室模型的两个基本概念就是库和流通率,至于分

室的多少,可以随研究者的目的而设置。各种局域生态系统在物质循环上也不是完全封闭的,营养物可以通过气候的、地质的和生物的种种过程而彼此联系。全球生物地球化学循环是从全球尺度对物质循环的大尺度研究,它对于深入分析人类活动对全球气候变化的影响有十分重要的意义,特别是全球碳循环尤为如此。

全球生物地球化学循环分为三大类型,即水循环、气体型循环和沉积型循环。在气体循环中,大气和海洋是主要贮存库,有气体形式的分子参与循环过程,如氧、二氧化碳、氮等循环。而参与沉积型循环的物质,其分子和化合物没有气体形态,并主要通过岩石风化和沉积物分解成为生态系统可利用的营养物质,如磷、钙、钠、镁等。气体型循环和沉积型循环都受太阳能所驱动,并都依托于水循环。

## 13.2 全球水循环

水是生态系统中生命必需元素得以不断运动的介质,没有水循环也就没有生物地化循环。水也是地质侵蚀的动因,一个地方侵蚀,另一个地方沉积,都要通过水循环。因此,了解水循环是理解生态系统物质循环的基础。

海洋是水的主要来源,太阳辐射使水蒸发并进入大气,风推动大气中水蒸气的移动和分布,并以降水形式落到海洋和大陆。大陆上的水可能暂时地贮存于土壤、湖泊、河流和冰川中,或者通过蒸发、蒸腾进入大气,或以液态经过河流和地下水最后返回海洋。

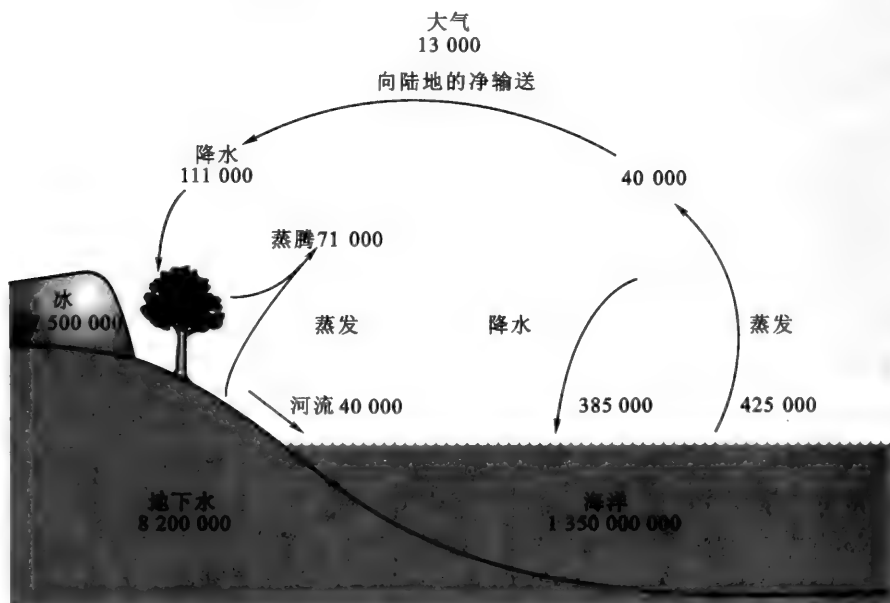


图 13-3 全球水循环

库含量以 km<sup>3</sup> 为单位, 流通率单位是 km<sup>3</sup>/a。图中不包括岩石圈中的含水量(仿 Ricklefs & Miller, 1999)

图 13-3 表示全球水循环(global water cycle)中主要库含量和流通率。地球表面的总水量大约为  $1.4 \times 10^9$  km<sup>3</sup>, 其中大约有 97% 包含在海洋库中。其余的库含量如下:

|       |                        |
|-------|------------------------|
| 两极冰盖  | 29 000 km <sup>3</sup> |
| 地下水   | 8 000 km <sup>3</sup>  |
| 湖泊河流  | 100 km <sup>3</sup>    |
| 土壤水分  | 100 km <sup>3</sup>    |
| 大气中水  | 13 km <sup>3</sup>     |
| 生物体中水 | 1 km <sup>3</sup>      |

从流通率而言,陆地的降水量为 111 000 km<sup>3</sup>/a,超过了蒸发-蒸腾量(71 000 km<sup>3</sup>/a),超过量达到 40 000 km<sup>3</sup>/a。相反,海洋的蒸发量(425 000 km<sup>3</sup>/a)却超过了降水量(385 000 km<sup>3</sup>/a),达到 40 000 km<sup>3</sup>/a。那就是说,许多海洋蒸发的水分被风带到大陆上空,以降水落到地面,并最后流回到海洋,这就是说,从海洋到陆地的大气水分(40 000 km<sup>3</sup>/a)通过到海洋的径流而得到平衡。

根据估计,大气中水蒸气含量(即库大小)相当于平均有 2.5 cm 水均匀地覆盖在地球表面上,而每年进入大气或从大气输出的水流通率相当于每年 65 cm 的覆盖厚度。从这两个数字,我们就可以估计出水在大气中的平均滞留时间大约为 0.04 年(2.5/65),即大约是两周。

从陆地(包括土壤、湖泊和河流的水)到达海洋的水与大气库水含量是相等的,但是它们所含有的总水量是大气的万倍,因此,水在地球表面的滞留时间同样是大气万倍,即大约是 2 800 年。

人类活动可能影响全球水循环,从而改变局域的水源。森林砍伐、农业活动、湿地开发、河流改道、建坝,以及影响局域蒸发、蒸腾和降水的种种活动,都可能改变全球的和局域的水循环。

### 13.3 碳循环

碳循环研究的重要意义在于:① 碳是构成生物有机体的最重要元素,因此,生态系统碳循环研究成了系统能量流动的核心问题;② 人类活动通过化石燃料的大规模使用,从而造成对于碳循环的重大影响,可能是当代气候变化的重要原因。

碳循环包括的主要过程是:① 生物的同化过程和异化过程,主要是光合作用和呼吸作用;② 大气和海洋之间的二氧化碳交换;③ 碳酸盐的沉淀作用。

图 13-4 表示了全球碳循环(global carbon cycle)。碳库主要包括大气中的二氧化碳、海洋中的无机碳和生物机体中的有机碳。根据 Schlesinger(1997)估计,最大的碳库是海洋(38 000 × 10<sup>15</sup> g C),它大约是大气(750 × 10<sup>15</sup> g C)中的 56 倍,而陆地植物的含碳量略低于大气(560 × 10<sup>15</sup> g C)。最重要的碳流通率是大气与海洋之间的碳交换(90 × 10<sup>15</sup> g/a 和 92 × 10<sup>15</sup> gC/a)和大气与陆地植物之间的交换(120 × 10<sup>15</sup> g/a 和 60 × 10<sup>15</sup> gC/a)。碳在大气中的平均滞留时间大约是 5 年。

大气中的二氧化碳含量是有变化的。根据南极冰芯中气泡分析的结果,在最后一次冰河期(20 000~50 000 年前)的大气二氧化碳的体积分数为 180 × 10<sup>-6</sup>~200 × 10<sup>-6</sup>,而公元 900—1750 年间的平均值是 270 × 10<sup>-6</sup>~280 × 10<sup>-6</sup>,但是从 1750 年工业革命开始以后,大气二氧化碳体积分数连续而迅速地上升(图 13-5),这显然是与工业革命后人类使用化石

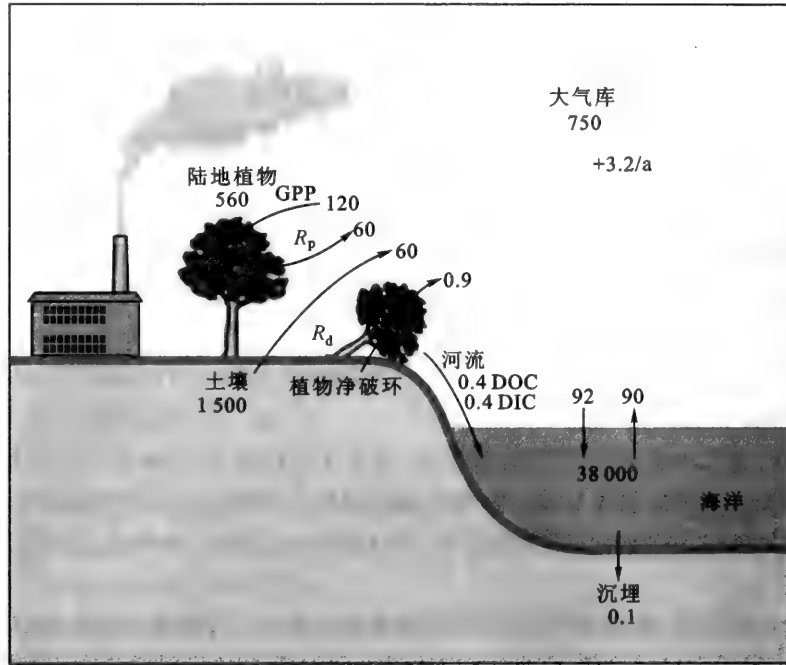


图 13-4 全球碳循环(Schlesinger, 1997; 转引自 Krebs, 2001)

库含量以  $10^{15}$  g C 为单位, 流通率以  $\times 10^{15}$  gC/a 为单位; GPP 为总初级生产率,  $R_p$  为生产者的呼吸量,  $R_d$  为植被破坏中的呼吸率; DOC 为溶解的有机碳, DIC 为溶解的无机碳

燃料的急骤增加有关。大气二氧化碳含量除了有长期上升趋势以外, 还显示有规律的季节变化: 夏季下降, 冬季上升。其原因可能是人类的化石燃料使用量的季节差异和植物光合作用二氧化碳利用量的季节差异。

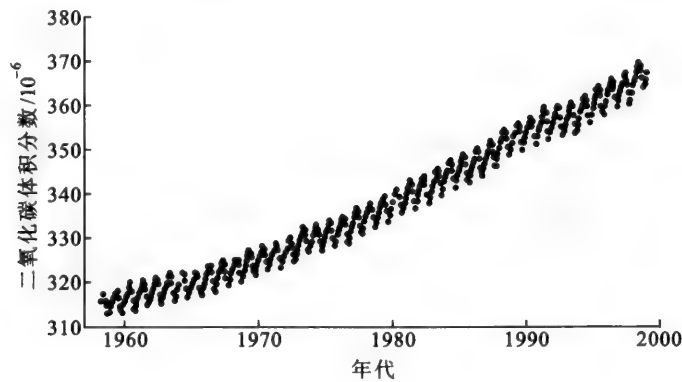


图 13-5 大气二氧化碳含量的变化(Keeling & Whorf, 1999; 转引自 Krebs, 2001)

在元素循环研究中, 例如碳循环, 我们把释放二氧化碳的库称为源(source), 吸收二氧化碳的库称为汇(sink)。Schlesinger(1997)提供的当今全球碳循环收支(global carbon budget)如下:



| 净排放量 |          | 碳循环的净变化   |        |        |
|------|----------|-----------|--------|--------|
| 化石燃料 | + 陆地植被破坏 | = 大气中含量上升 | + 海洋吸收 | + 未知的汇 |
| 6.0  | 0.9      | 3.2       | 2.0    | 1.7    |

这就是说,人类活动向大气净释放碳大约为  $6.9 \times 10^{15}$  gC/a,其中使用化石燃料释放  $6.0 \times 10^{15}$  gC/a,陆地植被破坏释放  $0.9 \times 10^{15}$  gC/a。由于人类活动释放的二氧化碳中,导致大气二氧化碳含量上升的为  $3.2 \times 10^{15}$  gC/a,被海洋吸收的为  $2.0 \times 10^{15}$  gC/a,未知去处的汇达到  $1.7 \times 10^{15}$  gC/a。这样,人类活动释放的二氧化碳有大约 25% 的全球碳流的汇是科学尚未研究清楚的,这就是著名的**失汇**(missing sink)现象,它已经成为当今生态系统生态学研究中最令人感兴趣的热点问题之一。

我们应该清楚,为了维持当今全球碳平衡,其焦点不是各个库的碳贮存总量,而是每年碳的去处和动态问题。海洋是最大的碳库,但是它与大气的碳交换主要发生在海洋表面,而海洋表层与深层水之间的碳交换是很缓慢的。荒漠土壤的碳酸盐的含碳量比全部陆地植物还要高,但是荒漠土壤与大气之间也几乎没有碳的交换。最近有学者注意到陆地植被作为二氧化碳汇的意义。如果说大气二氧化碳增高像“肥料”一样能够提高陆地植物的生产量,并且其速度足够快,也许全球碳循环的失汇现象可能从这里找到答案。这促进了人们开展植物群落对于大气二氧化碳上升响应的研究。有许多科学家投入了研究,以确定全球碳循环各种流通率的极限,确定作为二氧化碳的源和汇的各种局域生态系统的碳流。

值得一提的是方精云等(2000)在《全球生态学》一书中阐述的对于中国陆地生态系统碳循环的研究。在碳循环各个构成元素分析的基础上,他们提出了中国陆地生态系统碳循环模式(图 13-6)。

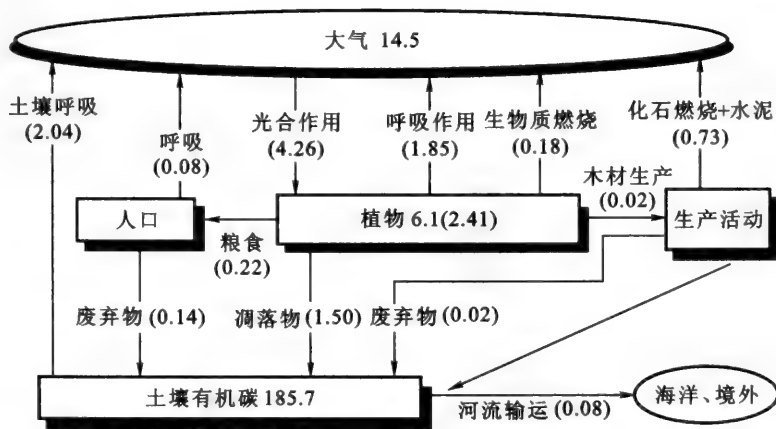


图 13-6 中国陆地生态系统的碳循环(以 1991 年为基础)(仿方精云等,2000)  
加括号者为年变化量( $10^9$  tC/a),未加括号者为库存量( $10^9$  tC)

他们把生态系统的碳收入和碳支出的差值定义为生态系统的净生产量(net ecosystem production, NEP),那么 NEP 若为正值,则表明生态系统是  $\text{CO}_2$  的汇,相反,则表明生态系统是一个  $\text{CO}_2$  的源。

(1) 不考虑人类活动的作用,仅考虑与生物圈有关的自然因素……中国植被是一个

CO<sub>2</sub> 汇,它每年吸收  $0.37 \times 10^9$  tC 的碳量,相当于  $1.36 \times 10^9$  tC/a 的 CO<sub>2</sub>。

(2) 考虑化石燃料的燃烧和生产以及生物质燃烧等人为因素……每年向大气排放的碳量为  $0.62 \times 10^9$  tC,相当于  $2.27 \times 10^9$  tC/a 的 CO<sub>2</sub>。

这就是说,在仅考虑中国植被生态系统的 CO<sub>2</sub> 收支平衡时,中国陆地生态系统起着一个大 CO<sub>2</sub> 汇的作用……如果考虑人为影响等因素,中国陆地生态系统则起着 CO<sub>2</sub> 源的作用。……作为源,中国大陆每年向大气层中释放的 CO<sub>2</sub> 占全球总释放量的 6.4%。如果从国土面积考虑,该值约是全球平均的 1~2 倍,但若从人口总数考虑,中国所释放的 CO<sub>2</sub> 比全球平均要小得多。

### 13.4 氮循环

氮是蛋白质的基本组成成分,一切生物结构的原料。虽然大气中有 79% 的氮,但一般生物不能直接利用,必须通过固氮作用将氮与氧结合成为硝酸盐和亚硝酸盐,或者与氢结合形成氨以后,植物才能利用。

图 13-7 是全球氮循环(global nitrogen cycle)。大气是最大的氮库( $3.9 \times 10^{21}$  gN),土壤和陆地植被的氮库比较小( $3.5 \times 10^{15}$  和  $95 \times 10^{15} \sim 140 \times 10^{15}$  gN)。天然固氮包括生物固氮和闪电等高能固氮,生物固氮大约为  $140 \times 10^{12}$  gN/a,而闪电固氮接近与  $3 \times 10^{12}$  gN/a。当代人工固氮率已经接近或超过了天然固氮。人工固氮包括氮肥生产(大约  $80 \times 10^{12}$  gN/a)和使用化石燃料释放( $20 \times 10^{12}$  gN/a)。每年这些固定的氮通过河流运输进入海洋的大约  $36 \times 10^{12}$  gN,陆地植被吸收利用  $1200 \times 10^{12}$  gN/a,还有陆地生态系统的反硝化

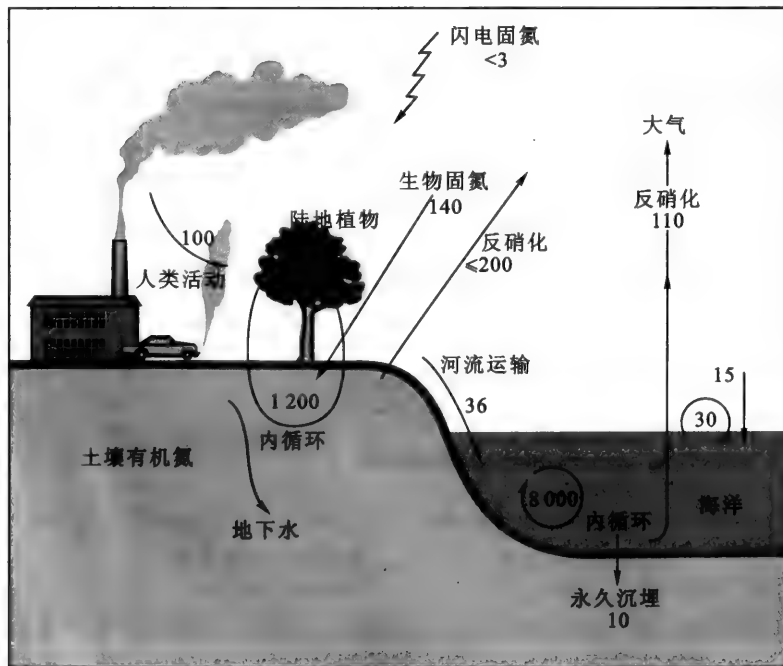


图 13-7 全球氮循环(Schlesinger, 1997; 转引自方精云等,2000)(单位: $10^{12}$  gN/a)

作用估计在  $12 \times 10^{12} \sim 233 \times 10^{12}$  gN/a, 特别是湿地, 可能占其中一半以上。生物物质的燃烧可以释放  $N_2$  到大气高达  $50 \times 10^{12}$  gN/a。海洋除接受陆地输入的氮以外, 通过降水接受  $30 \times 10^{12}$  gN/a, 生物固氮  $15 \times 10^{12}$  gN/a。通过海洋反硝化返回大气的大约  $110 \times 10^{12}$  gN/a, 沉埋于海底达  $10 \times 10^{12}$  gN/a。海洋是个巨大的无机氮库, 可以达到  $570 \times 10^{15}$  gN, 但是它沉埋于海底, 长久离开了生物循环。

氮循环是一个复杂的过程, 包括有许多种类的微生物参加。

**固氮作用(nitrogen fixation)** 参加的包括营自由生活的自生固氮菌(*Azotobacter*), 共生在豆科植物根瘤和其他一些植物的根瘤菌(*Rhizobium*), 蓝细菌(*Cyanobacteria*)。固氮是一个需要能量的过程, 自生固氮菌通过氧化有机碎屑获得能量, 根瘤菌通过共生的植物提供能量, 而蓝细菌利用光合作用固定的能量。固氮作用的重要意义在于: ① 在全球尺度上平衡反硝化作用; ② 在像熔岩流过和冰河退出后的缺氮环境里, 最初的入侵者就属于固氮生物, 所以固氮作用在局域尺度上也是很重要的; ③ 大气中的氮只有通过固氮作用才能进入生物循环。

**氨化作用(ammonification)** 是蛋白质通过水解降解为氨基酸, 然后氨基酸中的碳(不是氮)被氧化而释放出氨( $NH_3$ )的过程。植物通过同化无机氮进入蛋白质, 只有蛋白质才能通过各个营养级。

**硝化作用(nitrification)** 是氨的氧化过程。其第一步是通过土壤中的亚硝化毛杆菌(*Nitrosomonas*)或海洋中的亚硝化球菌(*Nitrosococcus*), 把氨转化为亚硝酸盐( $NO_2^-$ ); 然后进一步由土壤中的硝化杆菌(*Nitrobacter*)或海洋中的硝化球菌(*Nitrococcus*)进一步氧化为硝酸盐( $NO_3^-$ )。

**反硝化作用(denitrification)** 第一步是把硝酸盐还原为亚硝酸盐, 释放  $NO$ 。这出现在陆地上有渍水和缺氧的土壤中, 或水体生态系统底部的沉积物中, 它由异养类细菌, 例如假单孢杆菌(*Pseudomonas*)所完成; 然后亚硝酸盐进一步还原产生  $N_2O$  和分子氮( $N_2$ ), 两者都是气体。

人工固氮对于养活世界上不断增加的人口做了重大贡献, 同时, 它也通过全球氮循环带来了不少不良后果, 其中有些是威胁人类在地球上持续生存的生态问题。大量有活性的含氮化合物进入土壤和各种水体以后对于环境产生的影响, 其范围可能从局域卫生到全球变化, 深至地下水, 高达同温层。

水体硝酸盐( $NO_3^-$ )含量对于生物是危险的, 例如, 它可以引起“蓝婴病”(blue baby disease)。硝酸盐在消化道中可以转化为亚硝酸盐, 后者是有毒的, 它与血红蛋白相结合形成正铁血红朊(methemoglobine), 导致红细胞运输氧功能的损失, 婴儿皮肤因缺氧而呈蓝色, 尤其是在眼和口部, “蓝婴病”即由此而得名。这种病还可能与皮肤病和一些癌有联系。硝酸盐是高溶解性的, 容易从土壤淋洗出来, 污染地下水和地表水, 在使用化肥过多的农田区是一个严重问题, 至少已经有了 30 余年历史。

流入池塘、湖泊、河流、海湾的化肥氮造成水体富营养化, 藻类和蓝细菌种群大暴发, 其死体分解过程中大量掠夺其他生物所必需的氧, 造成鱼类、贝类大规模死亡。海洋和海湾的富营养化称为赤潮, 某些赤潮藻类还形成毒素, 引起如记忆丧失、肾脏和肝脏的疾病。造成水体富营养化和赤潮的原因, 除过多的氮以外, 还有磷, 两者经常是共同起作用的。

可溶性硝酸盐能够流到相当远的距离以外, 加上含氮化合物能保持很久, 因此很容易造

成可耕土壤的酸化(含硫化合物也是酸化的原因)。土壤酸化会提高微量元素流失,并增加作为重要饮水来源的地下水的重金属含量。

一般说来,氮污染使土壤和水体的生物多样性下降。

过多地使用化肥不仅污染土壤和水体,并能把一氧化二氮(又称笑气)送入大气。一氧化二氮是由于细菌作用于土壤中硝酸盐而生成的,它在大气中含量虽然不高,但有两个过程值得重视:① 它在同温层中与氧反应,破坏臭氧,从而增加大气中的紫外辐射;② 它在对流层作为温室气体,促进气候变暖。一氧化二氮在大气中的寿命可以超过一世纪,每个分子吸收地球反射能量的能力要比二氧化碳分子高大约 200 倍。此外,大气中的含氮化合物在日光作用下,对于光化烟雾的形成起促进作用;含氮化合物还与二氧化硫在一起形成酸雨,酸雨增多使水体酸化加速,引起长期的渔获量下降;而陆地土壤的酸化使陆地和水体生态系统中的植物和动物多样性减少。

人类从合成氮肥中获得巨大好处,但人类没有能预见其对于环境的不良后果;即使到现在,人类对于这些不良后果注意得仍然不足,远不如对大气二氧化碳含量上升的关注。进一步重视其不良后果,并加强科学研究是当前全球生态学的重要任务。

### 13.5 磷循环

虽然生物有机体的磷含量仅占体重 1% 左右,但是磷是构成核酸、细胞膜、能量传递系统和骨骼的重要成分。因为磷在水体中通常下沉,所以它也是限制水体生态系统生产力的重要因素。磷在土壤内也只有在 pH 6~7 时才可以被生物所利用。

图 13-8 表示全球磷循环(global phosphorus cycle)。因为磷在生态系统中缺乏氧化-还原反应,所以一般情况下磷不以气体成分参与循环。虽然土壤和海洋库的磷总量相当大,但是能为生物所利用的量却很有限。生物与土壤之间的磷流通率约为  $200 \times 10^{12}$  gP/a,生物与海水间的磷流通率为  $50 \times 10^{12} \sim 120 \times 10^{12}$  gP/a。全球磷循环的最主要途径是磷从陆地土壤库通过河流运输到海洋,达到  $21 \times 10^{12}$  gP/a。磷从海洋再返回陆地是十分困难的,海洋中的磷大部分以钙盐的形式而沉淀,因此长期地离开循环而沉积起来。一般的水体上

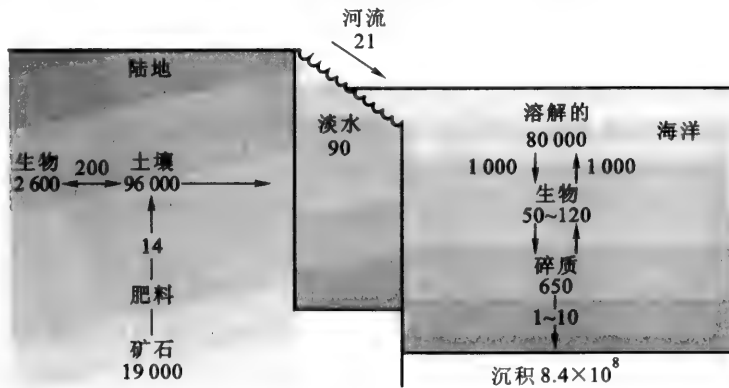


图 13-8 全球磷循环(仿 Ricklefs & Miller, 1999)

库含量以  $10^{12}$  gP 为单位,流通率以  $10^{12}$  gP/a 为单位

层往往缺乏磷,而深层为磷所饱和。

由此可见,磷循环是不完全的循环,有很多磷在海洋沉积起来。人类开采磷矿和鸟粪(秘鲁海岸有数量惊人的鸟粪)以补其不足。另一方面,磷与氮一起,成为水体富营养化的重要原因。

磷化氢能否产生于自然环境中是一个有争论的问题,庄亚辉等在北京地区研究了大气中磷化氢释放源和季节变化,其结果对于世界范围内该气体的释放具有一定的参考价值(方精云等,2000)。

## 13.6 硫循环

硫是蛋白质和氨基酸的基本成分,对于大多数生物的生命至关重要。人类使用化石燃料大大改变了硫循环,其影响远大于对碳和氮,最明显的就是酸雨。硫在自然界中有8种状态,从-2到+6价。其中最重要的有3种,即元素硫、+4价的亚硫酸盐和+6价的硫酸盐。

硫循环是一个复杂的元素循环,既属沉积型,也属气体型。它包括长期的沉积相,即束缚在有机和无机沉积中的硫,通过风化和分解而释放,以盐溶液的形式进入陆地和水体生态系统。还有的硫以气态参加循环。

图13-9表示全球硫循环(global sulphur cycle)。硫从陆地进入大气有4条途径:火山爆发释放硫,平均达到 $5 \times 10^{12}$  gS/a;由沙尘带入大气的硫约为 $8 \times 10^{12}$  gS/a;化石燃料释放 $50 \sim 100 \times 10^{12}$  gS/a,平均 $90 \times 10^{12}$  gS/a;森林火灾和湿地等陆地生态系统释放 $4 \times 10^{12}$  gS/a。大气中的硫大部分以干沉降和降水形式返回陆地,约 $90 \times 10^{12}$  gS/a,剩下的约 $20 \times 10^{12}$  gS/a被风传输到海洋。另外也有 $4 \times 10^{12}$  gS/a的硫经大气传输到陆地。

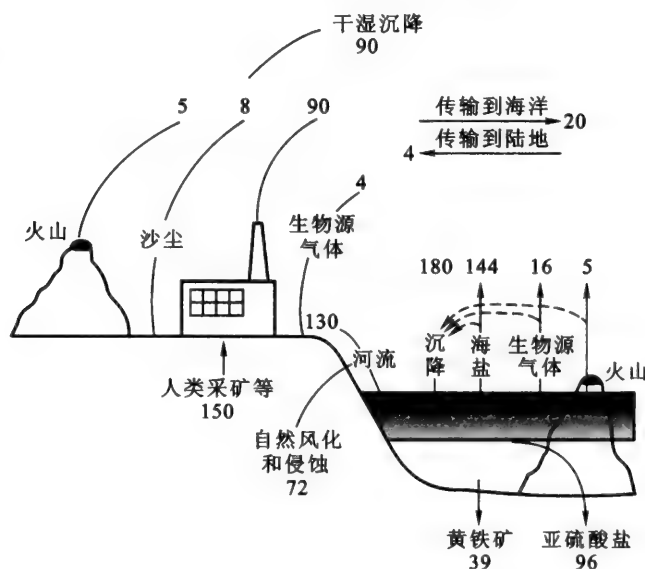


图 13-9 全球硫循环(Schlesinger, 1997; 转引自方精云, 2000)

库含量以  $10^{12}$  gS 为单位, 流通率以  $10^{12}$  gS/a 为单位

人类活动深刻影响着河流中硫的运输,当代从河流输到海洋的硫通量可达  $130 \times 10^{12}$  gS/a,是工业革命前的 2 倍。

硫从海洋进入大气的,包括以海盐形式进入的为  $144 \times 10^{12}$  gS/a;生物产生的  $16 \times 10^{12}$  gS/a;海底火山产生的  $5 \times 10^{12}$  gS/a。海洋吸收的硫通量  $180 \times 10^{12}$  gS/a。

全球硫循环的定量还有较大的不确定性,一些参数有待于进一步修正。

生命必需元素的生物地球化学循环的基本思路同样适用于重金属、有毒化学物和放射性核素在生态系统中的迁移和转化。这里仅以镉循环为例。

镉中毒的典型病症是肾功能破坏,引发尿蛋白症、糖尿病;进入肺呼吸道引起肺炎、肺气肿;还有贫血、骨骼软化。大气、土壤、河湖中都有一定量镉污染物输入。图 13-10 表示镉的全球循环。由废物处理和施用肥料输入到陆地的镉可以达到  $1.4 \times 10^9$  g/a,大多数是通过人类活动得到的。镉每年由陆地生物引起的迁移和转化的量并不大,通过人体的镉流量一般并不高,但是在局部地方的陆地生态系统中,例如冶炼厂的周围,大气中的镉有时会超过  $500 \text{ ng/m}^3$ ,表土也可超过  $500 \mu\text{g/g}$ ,附近的动植物体内含镉量也有增高现象。

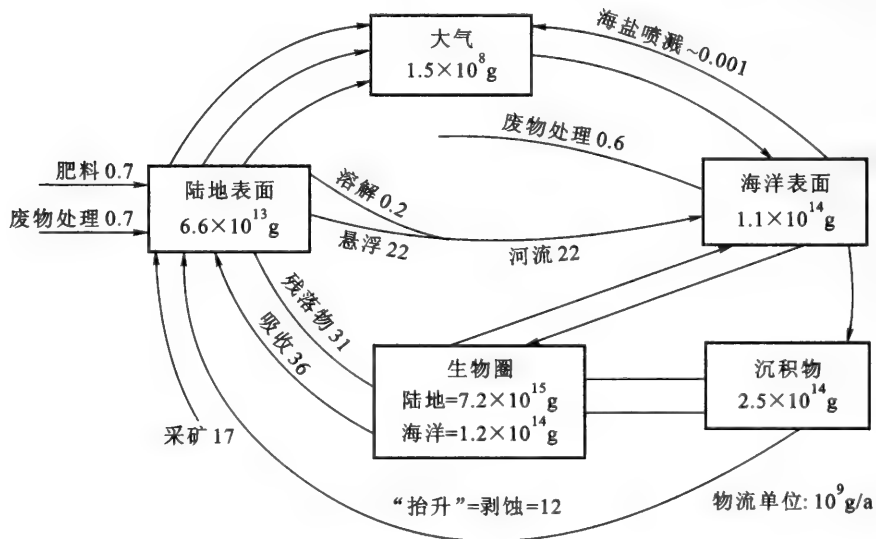


图 13-10 镉的全球循环(仿许嘉琳、杨居荣,1995)

**元素循环的相互作用(element cycles interaction)** 虽然我们分别介绍了碳、氮、磷、硫等元素的循环,但这并不意味着它们是彼此独立的,实际上,自然界中的元素循环是密切关联和相互作用着的,而且表现在不同的层次上。例如在光合作用和呼吸作用中,碳和氧循环是互相联结的。海洋生态系统的初级生产的速率受到浮游植物的氮/磷比影响,从而使碳循环与氮和磷循环联结起来。淡水生态系统中磷的有效性也受到底部沉积物中的硝酸盐和氧多少的间接影响。正由于这些联结,人类对于碳、氮和磷循环的干预,将会使这些元素的生物地化循环变得很复杂,并且,其后果又常常是难以预测的。又如,由于大气二氧化碳含量的增加,可能使光合作用速率上升,全球气候变暖,并伴随着出现光强度的减弱和土壤湿度的降低。植物在生理上对于二氧化碳含量的反应,又与对温度的反应强烈相关,同时还受到氮的有效性所约束……等等。由此可见,要了解人类活动导致全球营养元素循环的后果,我们

就必须充分了解这些元素循环的彼此相互作用;而正是这方面,我们的知识还十分有限,人类必须进一步加强其生态学研究,特别是在进入 21 世纪后。

## 小 结

物质循环与能量流动是生态系统中两个肩并肩的功能过程,但是物质可以被生物反复地利用,而能量只通过生态系统一次。分室模型是研究元素循环的重要方法,库和流通率是其两个基本概念。从全球尺度研究物质循环称为生物地球化学循环,它分为气体型和沉积型,日光能和水循环是其主要驱动力。碳循环与能流紧密联系着。碳以二氧化碳形式进入有机化合物,通过食物链,最后在呼吸过程中返回大气。大气中二氧化碳含量有日夜和季节变化。生物的同化/异化过程、大气和海洋的二氧化碳交换和碳酸盐的沉积是全球碳循环的主要过程。大气二氧化碳含量在工业革命以后迅速而持续上升。当前人类活动通过化石燃料和植被破坏每年大约向大气释放二氧化碳  $6.9 \times 10^{15}$  gC,除了被海洋吸收和使大气二氧化碳分数上升以外,尚还有 25% 不知其汇在何处,即所谓著名的失汇现象,这是当前生态学的热点课题。氮是蛋白质成分,全球氮循环是一复杂过程,有许多种类微生物参加。当前人工固氮量已接近或超过天然固氮。人工固氮在养活世界人口上有重要贡献,同时带来了严重不良后果,主要是污染水陆环境。磷循环是不完全的循环。大量磷从陆地土壤库通过河流输入海洋,并沉积下来,每年达  $21 \times 10^{12}$  gP,磷与氮一起造成污染。全球硫循环是另一个复杂过程,与氮一起形成酸雨。生命必需元素的生物地球化学的基本思路同样适用于重金属、有毒化学物和放射性核素在生态系统中的迁移和转化。充分了解元素循环之间的相互作用,进一步加强其生态学研究在当前很重要。

## 思考题

1. 如何以分室模型的方法研究元素循环?
2. 比较气体型和沉积型两类循环的特点。
3. 全球碳循环包括哪些重要生物的和非生物的过程?
4. 全球碳循环与全球气候变化有什么重要联系?
5. 氮循环的复杂性在哪里? 对人工固氮的正反两方面后果做一个评价。
6. 试讨论元素循环之间的相互作用,说明其研究意义。

## 推荐阅读文献

1. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学精要速览. 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等译. 北京:科学出版社,2002
2. Whittaker R H. 群落与生态系统. 姚壁君译. 北京:科学出版社,1970
3. 方精云主编. 全球生态学. 北京:高等教育出版社,施普林格出版社,2000

# 14

## 地球上生态系统的主要类型及其分布

---

因受地理位置、气候、地形、土壤等因素的影响,地球上的生态系统是多种多样的。首先可分出水生生态系统(海洋生态系统与淡水生态系统)和陆地生态系统。由于植物群落是地球上生态系统中的主要类型,而且其在陆地生态系统中的分布又遵循一定的规律,所以本章重点介绍陆地生态系统。

### 14.1 陆地生态系统分布的基本规律

前苏联学者道库恰耶夫在研究土壤的基础上,首先阐明了自然地带性是一种世界现象,并表现为水平分布和垂直分布,比如气候带、土壤带和植被带。同时,他还指出地带性是自然界各种现象相互作用的结果,其中气候条件起着支配作用,而气候又因地球本身自转和绕太阳转动发生变化。

覆盖一个地区的植物群落的总体叫做这个地区的植被(vegetation)。地球表面的任何地区总生长着许多植物(个别地区除外),它们形成各种群落,如森林、草原、荒漠、冻原、草甸、沼泽群落等等。它们总起来就称作该地区的植被。覆盖整个地球表面的植物群落,则称为地球植被。一个地区出现什么植被,主要取决于该地区的气候和土壤条件。但从全球看,气候条件的影响更为重要。地球植被分布的模式,基本上是由气候,特别是水热组合状况决定的。每种气候下都有它特有的植被类型。这一点将在本章第四节的世界陆地主要生态系统的类型及其分布中做详细介绍。

#### 14.1.1 陆地生态系统水平分布的基本规律

地球表面的水热条件等环境要素,沿纬度或经度方向发生递变,从而引起植被也沿纬度或经度方向呈水平更替的现象,称为植被分布的水平地带性。植被分布的水平地带性是地球表面植被分布的基本规律之一。



### 1. 植被分布的纬向地带性与经向地带性

沿纬度方向有规律地更替的植被分布,称为植被分布的纬向地带性。植被在陆地上的分布,主要取决于气候条件,特别是其中的热量和水分条件,以及二者状况。由于太阳辐射提供给地球的热量有从南到北的规律性差异,因而形成不同的气候带,如热带、亚热带、温带、寒带等。与此相应,植被也形成带状分布,在北半球从低纬度到高纬度依次出现热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带夏绿阔叶林、寒温带针叶林、寒带冻原和极地荒漠。

以水分条件为主导因素,引起植被分布由沿海向内陆发生更替,这种分布格式,称为经向地带性。它和纬向地带性统称为水平地带性。由于海陆分布、大气环流和大地形等综合作用的结果,从沿海到内陆降水量逐步减少,因此,在同一热量带,各地水分条件不同,植被分布也发生明显的变化。例如,我国温带地区,在沿海空气湿润,降水量大,分布夏绿阔叶林;离海较远的地区,降水减少,旱季加长,分布着草原植被;到了内陆,降水量更少,气候极端干旱,分布着荒漠植被。

每一地区既具有地带性植被,也具有非地带性植被。所谓地带性植被就是指分布在“显域地境”上的植被类型。而显域地境系指具有壤质土或粘质土的(非沙土)、非盐渍化的、排水良好的(不积水)平地或坡地。显域地境上的植被能最充分地反映一个地区的气候特点,所以它是地带性植被。比如我国夏绿阔叶林就是温带海洋性气候下的地带性植被,常绿阔叶林是亚热带气候下的地带性植被,热带雨林是热带高温高湿气候下的地带性植被。

非地带性植被或隐域植被的分布不是固定在某一植被带,而是出现在二个以上的植被带。如盐生植物既出现在草原带和荒漠带,也出现在其他带的沿海地区;沼泽植被几乎出现在所有的植被带;水生植被普遍分布在世界各地的湖泊、池塘、河流等淡水水域。它们不是某种气候的指示者,它们的分布常常受制于某一生态因素,如水分、基质等的作用,呈斑点状或条带状嵌入在地带性植被类型之中。

世界植被水平分布的一般规律性,很早就受到植物地理学家的关注和研究。Brookman-Jerosch 和 Rubel(1933)根据欧洲和非洲西海岸植被分布状况,编制了理想大陆植被分布模式(图 14-1)。他们假定:大陆表面是均匀一致的,海洋又位于大陆的西侧,气候的大陆性也由西向东增加。他们虽然力求反映温度和湿度变化所引起的植被的有规律的空间变化,但和实际情况有很大出入。因为任何一个大陆,海洋总是位于大陆东西两侧的海滨地区,降水多,湿度大;而大陆中心则气候干旱、大陆性强。大陆上植被分布模式受东西两侧海洋的影响,并不只受西侧海洋的影响。后来, H. Walter(1964, 1968)根据 C. Troll 的工作加以修改。他在一张植被图上把所有的大陆合在一起,而不改变它们的纬度,于是得到一张“平均大陆”的植被模式图。从图上可以看出如下的趋势:在南半球没有和北半球相对应的北方针叶林及苔原带,生物群落带大致与纬线平行,说明纬度地带性的存在;在北纬 40°和南纬 40°之间由于信风的影响,使得西侧为干旱区域,东侧为湿润的森林区域;在亚热带,荒漠伸展到海岸,而在南半球,它们只限于沿海地区。

植被分布主要取决于气候和土壤,它是气候和土壤的综合反映,所以地球上气候带、土壤带和植被带是相互平行,彼此对应的,这种情况在东欧平原表现最为清楚。那里由于地形的均一和母岩在很大程度上的一致,气候从西北到东南平稳地发生改变;夏季温度和可能蒸发量向东南增高,而降雨量减少,干旱性变的越来越明显。森林带和森林草原带之间的界限相当于湿润区和干旱区之间的界限。这意味着此线以北年降水量可能超过蒸发量;此线以

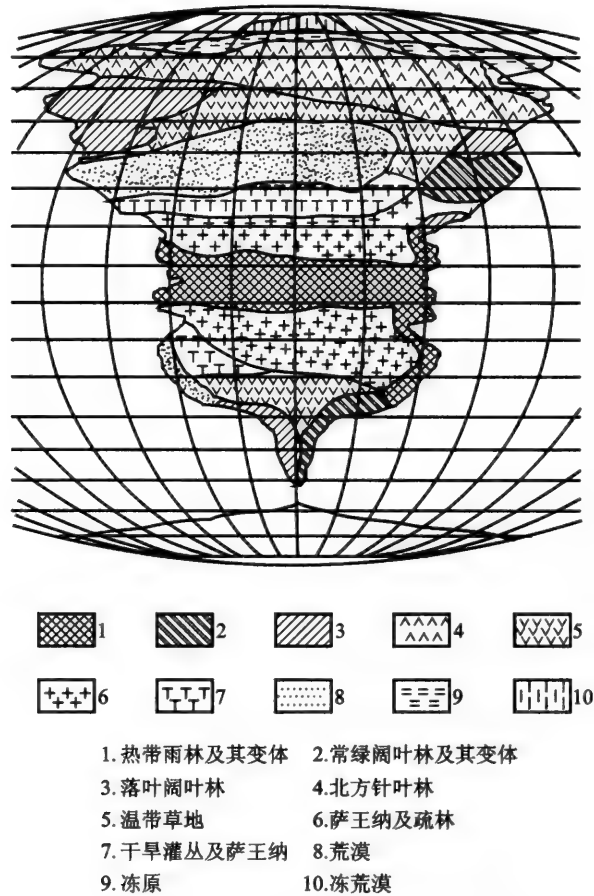


图 14-1 理想大陆植被分布模式(南北两半球非对称)  
(引自孙儒泳、李博等, 1993)

南,可能蒸发量高于年降水量,植被自西北至东南,依次为:冻原→森林冻原→泰加林→针阔叶混交林→落叶阔叶林→森林草原→草原→荒漠。

在北美洲植被的经向变化也表现得非常明显。这是由于北美大陆东临大西洋,西濒太平洋,东西两岸降水多、湿度大、温度高,发育着各类森林植被,又由于南北走向的落基山脉,阻挡了太平洋湿气向东运行,使中西部形成干旱气候。因此,从东向西,植被依次更替为森林→草原→荒漠→森林。

### 2. 中国植被分布的水平地带性规律

我国植被分布具有明显的纬向地带性和经向地带性。由于我国位于世界上最广阔的欧亚大陆东南部的太平洋西岸,西北部深入大陆腹地。冬季盛行着大陆来的极地气团或北冰洋气团,常形成寒潮由北向南运行。夏季盛行着由海洋来的热带气团和赤道气团,主要是太平洋东南季风和印度洋西南季风带着湿气吹向大陆。又由于我国地形十分复杂,高山众多。东西走向的山脉对寒潮向南流动起着不同程度的阻挡作用,成为温度带的分界线。东北至西南走向的山脉对太平洋东南季风深入内陆起着明显的屏障作用,与划分东南湿润气候区

和西北干燥气候区的分界上有着密切的关系。西藏高原南部东西走向的山脉和南北走向的横断山脉,对印度洋西南季风的入境起着严重的阻碍作用。另外,来自北赤道的暖洋流在接近我国台湾东岸时,顺着琉球群岛转向日本本州东岸方向向东流去,因此这支暖洋流对我国大陆,特别是对北方气候未能发生直接增温加湿的作用,所以我国温带具有明显的大陆性气候。总之,在上述所有自然地理条件的综合影响下,我国从东南沿海到西北内陆受海洋季风和湿气流的影响程度逐渐减弱,依次有湿润、半湿润、半干旱、干旱和极端干旱的气候。相应的植被变化也由东南沿海到西北内陆依次出现了三大植被区域,即东部湿润森林区、中部半干旱草原区、西部内陆干旱荒漠区,这充分反映了中国植被的经度地带性分布(图 14-2)。



图 14-2 中国植被水平分布示意图

而中国植被水平分布的纬向变化,由于地形的复杂可分为东西两部分。首先在东部湿润森林区,由于温度随着纬度的增加而逐渐降低,在气候上自北向南依次出现寒温带、温带、暖温带、亚热带和热带气候,因此受气候影响,植被自北向南依次分布着针叶落叶林→温带针叶落叶阔叶林→暖温带落叶阔叶林→北亚热带含常绿成分的落叶阔叶林→中亚热带常绿阔叶林→南亚带常绿阔叶林→热带季雨林、雨林。其次西部由于位于亚洲内陆腹地,在强烈的大陆性气候笼罩下,再加上从北向南出现了一系列东西走向的巨大山系,如阿尔泰山、天山、祁连山、昆仑山等,打破了纬度的影响,这样,西部从北到南的植被水平分布的纬向变化如下:温带半荒漠、荒漠带→暖温带荒漠带→高寒荒漠带→高寒草原带→高原山地灌丛草原带。

### 14.1.2 植被分布的垂直地带性

地球上植被分布的带状排列,不仅表现为在平地从南到北的变化,而且也表现在山地从下到上的变化。从山麓到山顶,随着海拔的升高,年平均气温逐渐降低,生长季节逐渐缩短。通常海拔高度每升高 100 m,气温下降 0.5~0.6℃。在一定范围内,随着海拔的升高,降水量也逐渐增加(降水最初随高度的增加而增加,达到一定界限后,降水量又开始降低。),风速增大,太阳辐射增强,土壤条件也发生变化,在这些因素的综合作用下,植被也随海拔升高而发生改变。通常表现为依次成条带状更替。例如长白山植被垂直带结构自下而上依次为:

落叶阔叶林→针阔叶混交林→寒温性常绿针叶林→矮曲林→高山冻原。

植被带大致与山坡等高线平行,并且具有一定的垂直厚(宽)度,称之为植被垂直带性。每一个植被垂直带都具有反映该带特征的显域植被类型。

山地植被垂直带的组合排列和更迭顺序形成一定的体系,称为植被垂直带谱,或称植被垂直带结构。

同一气候带内,由于距离海洋远近不同,而引起干旱程度不同,因此植被垂直带谱也不相同。因而可以把植被垂直带分为海洋型植被垂直带谱和大陆型植被垂直带谱两类。一般来说,大陆型的垂直带谱,每一个带所处的海拔高度,比海洋型同一植被带的高度要高些,而且垂直带的厚度变小。在不同气候带,垂直带谱差异更大。一般来说,从低纬度的山地到高纬度的山地,构成垂直带谱的带的数量逐渐减少,同一个垂直带的海拔高度逐渐降低,到冻原带,山地植被和平地植被同属于一个类型。其实,植被垂直带谱大致反映了不同植物群落类型沿纬度方向交替分布的规律,相当于将纬向地带性给垂直竖立起来了。植被垂直带性与水平带性的关系如图 14-3 所示。

应该注意的是,植被的水平地带性决定着垂直带性的分布,这已为植被地理学家与自然地理学界所公认。

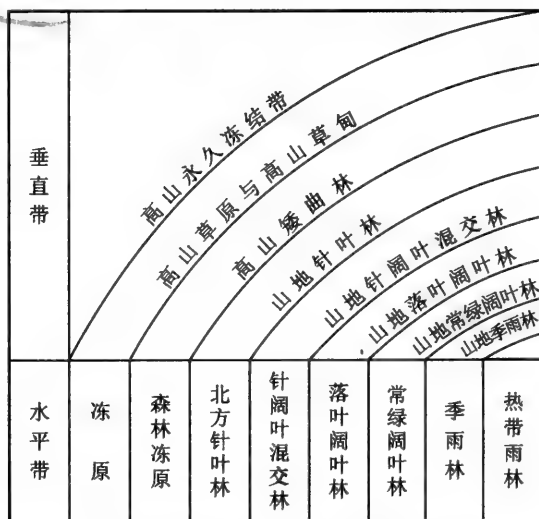


图 14-3 植被垂直带性与水平带性的关系示意图

(引自孙儒泳、李博等, 1993)

### 14.1.3 局部地形对植被的影响

在局部地区,由于中、小地形或坡向的影响,也能观察到植被分布遵循一定的格局。首先,坡度和坡向对植被的分布具有很大的意义。在山地的北坡和南坡之间可以观察到植被有显著的差异;南向坡的植被通常比所在平地的植被具有更南方的特征(更阳性、更喜热);而北向坡的植被,有比平地具有更北方的特征(更喜阴、更喜冷)。这是由于南向坡太阳照射的角度较大,比较湿热;而北向坡恰好相反,太阳光照射的角度较小,照射的时间也短,因而

比较寒冷的缘故。

根据南坡或北坡的植被可以预测更南或更北地区平地植物种或平地植物群落,这叫做植物地理预测法则。但是在应用这一法则时,必须把干扰这一法则的各种因素考虑在内,这样预测的结果才比较准确。

## 14.2 淡水生态系统的类型及其分布

淡水生物群落包括湖泊、池塘、河流等群落,通常是互相隔离的。淡水群落一般分为流水和静水两大群落类型。流水群落又可分为急流和缓流两类。急流群落中的含氧量高,水底没有污泥,栖息在那里的生物多附着在岩石表面或隐藏于石下,以防止被水冲走。通常有根植物难以生长,但有些鱼类(如大马哈鱼)能逆流而上,在此保证充分的溶氧供鱼苗发育。缓流群落的水底多污泥,底层易缺氧,游泳动物很多,底栖种类则多埋于底质之中。虽然有浮游植物和有根植物,但它们所制造的有机物大多被水流带走,或沉积在河流周围。

静水群落,如湖泊,分为若干带(图 14-4)。在沿岸带(littoral zone)阳光能穿透到底,常有有根植物生长,包括沉水植物、浮水植物、挺水植物等亚带,并逐渐过渡为陆生群落。离岸到远处的水体可分为上面的湖沼带(limnetic zone)和下层的深底带(profundal zone)。湖沼带有阳光透入,能有效地进行光合作用,有丰富的浮游植物,主要是硅藻、绿藻和蓝藻。深底带由于没有光线,自养生物不能生存,消费者生物的食物依赖于沿岸带和湖沼带的有根植物和湖沼带的浮游植物。温带的湖泊分为富养的和贫养的两类。富养湖一般水浅,贫养湖则深。大陆中的水体还有一些特殊的群落类型,如温泉和盐湖等。

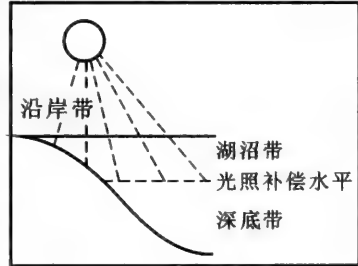


图 14-4 湖泊的 3 个主要带  
(引自孙儒泳、李博等,1993)

组成我国淡水(湖泊、河流)植被的高等植物总数在 50 种以上。南方和北方有许多种类是共同的,但总的说来,南方的种类较多,区系比较丰富。北京附近的湖、塘、河溪中,代表性沉水植物有多种眼子菜,像蓖叶眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)、线叶眼子菜(*P. pusilus*)、水竹叶(*P. aristatus*)、眼子菜(*P. distinctus*)、穿叶眼子菜(*P. perfoliatus*),其次还有苦草(*Vallisneria asiatica*)、细叶水毛茛(*Batrachium trichophyllum*)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*);附水植物有浮萍(*Lemna trisulca*)、紫萍(*Spirodela polyrrhiza*)等。而在南方,除了上述北京地区所见到的种类外,还有尖叶眼子菜(*Potamogeton polygonifolius*)、水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)、水车前(*Ottelia alismodes*)、满江红(*Azolla imbricata*)、菱(*Trapa incisa* var. *quadricaudata*)等等。

## 14.3 海洋生态系统的类型及其分布

由于海水中生活条件的特殊,海洋中生物种类的成分与陆地成分迥然不同。就植物而言,陆地植物以种子植物占绝对优势,而海洋植物中却以孢子植物占优势。海洋中的孢子植物主要是各种藻类。由于水生环境的均一性,海洋植物的生态类型比较单纯,群落结构也比

较简单。多数海洋植物是浮游的或漂浮的。但有一些固着于水底,或是附生的。

海洋植物区系的地理分布也服从地带性规律。与陆地植物区系不同的是寒冷的海域区系成分较为丰富,热带海洋中种属反而比较贫乏,这一点与陆地植物区系恰好相反。

海洋生物群落也像湖泊群落一样分为若干带:

1. **潮间带**(intertidal)或**沿岸带**(littoral zone) 即与陆地相接的地区。虽然该带内的生物几乎都是海洋生物,但那里实际上是海陆之间的群落交错区,其特点是有周期性的潮汐。生活在潮间带的生物除要防止海浪冲击外,还要经受温度和水淹与暴露的急剧变化,发展出许多有趣的形态和生理适应。潮间带的底栖生物又因底质为沙质、岩石和淤泥分化为不同类型。

2. **浅海带或亚沿岸带**(neritic 或 sublittoral zone) 包括从几 m 深到 200 m 左右的大陆架范围,世界主要经济渔场几乎都位于大陆架和大陆架附近,这里具有丰富多样的鱼类。

3. 浅海带以下沿大陆坡之上为**半深海带**(bathyl zone),而海洋底部的大部分地区为**深海带**(abyssal zone) 深海带的环境条件稳定,无光,温度在 0~4℃ 左右,海水的化学组成也比较稳定,底土是软的和粘泥的,压力很大(水深每增 10 m,压力即增加 101.325 kPa)。食物条件苛刻,全靠上层的食物颗粒下沉,因为深海中没有进行光合作用的植物。由于无光,深海动物视觉器官多退化,或者具发光的器官,也有的眼极大,位于长柄末端,对微弱的光有感觉能力。适应高压的特征如薄而透孔的皮肤,没有坚固骨骼和有力肌肉。

4. **大洋带**(pelagic zone) 从沿岸带往开阔大洋,深至日光能透入的最深界限。大洋区面积很大,但水环境相当一致,惟有水温变化,尤其是暖流与寒流的分布。大洋缺乏动物隐蔽所,但动物保护色明显。

红树林、珊瑚礁、马尾藻海都属于海洋中特殊的生物群落类型。河口湾是大陆水系进入海洋的特殊生态系统,由于许多河口湾是人类海陆交通要地,受人类活动干扰甚深,也易于出现赤潮,河口湾生态学是一个重要研究领域。

近来,一些学者在考察深海生物时,发现了一些极为特殊的生物群落,它位于 Galapagos 群岛附近深海中央海嵴的火山口周围,火山口附近的水流温度高于周围 200℃,栖居着生物学界前所未知的异乎寻常的生物,如 1/3 m 长的蛤和 3 m 长的蠕虫。这些生物的食物来源是共生的化学合成细菌,它通过氧化硫化物和还原 CO<sub>2</sub> 而制造有机物,生产 ATP。难以置信的是,这些细菌竟能在 200℃ 高温下生存。

## 14.4 世界陆地主要生态系统的类型及其分布

### 14.4.1 热带雨林

什么是**热带雨林**(tropical rain forest)? 一般认为热带雨林是指耐阴、喜雨、喜高温、结构层次不明显、层外植物丰富的乔木植物群落。

热带雨林主要分布于赤道南北纬 5~10° 以内的热带气候地区。这里全年高温多雨,无明显的季节区别,年平均温度 25~30℃,最冷月的平均温度也在 18℃ 以上,极端最高温度多数在 36℃ 以下。年降水量通常超过 2 000 mm,有的竟达 6 000 mm,全年雨量分配均匀,常年湿润,空气相对湿度 90% 以上。

### 1. 热带雨林的特点

热带雨林在外貌结构上具有很多独特的特点:

(1) 种类组成特别丰富, 大部分都是高大乔木。如菲律宾一个雨林地区, 每 1 000 m<sup>2</sup> 面积约有 800 株高达 3 m 以上的树木, 分属于 120 种。热带雨林中植物生长十分密集, 在巴西, 曾记录到每 m<sup>2</sup> 至少有一株树木, 所以雨林也有“热带密林”之称。

(2) 群落结构复杂, 树冠不齐, 分层不明显。

(3) 藤本植物及附生植物极丰富, 在阴暗的林下地表草本层并不茂密。在明亮地带草本较茂盛。

(4) 树干高大挺直, 分枝小, 树皮光滑, 常具板状根(图 14-5, 彩色插图)和支柱根。



图 14-5 我国西双版纳热带雨林中乔木的板状根(廖万金摄)

(5) 茎花现象(即花生在无叶木质茎上)很常见(图 14-6, 彩色插图)。关于茎花现象的产生有两种说法, 其一认为这是一种原始的性状, 说明了热带雨林乔木植物的古老性; 其二认为这是对昆虫授粉的一种适应, 因为乔木太高, 虫蝶飞不到几十米甚至上百米的高空中去授粉, 所以花开在较低的茎上。

(6) 寄生植物很普遍(图 14-7, 彩色插图), 高等有花的寄生植物常发育于乔木的根茎上, 如苏门答腊雨林中有一种高等寄生植物叫大花草(*Rafflesia arnoldi*), 就寄生在青紫葛属(*Cissus*)的根上, 它无茎、无根、无叶, 只有直径达 1 m 的大花, 具臭味, 是世界上最大最奇特的一种花。

(7) 热带雨林的植物终年生长发育。由于它们没有共同的休眠期, 所以一年到头都有植物开花结果。森林常绿不是因为叶子永不脱落, 而是因为不同植物种落叶时间不同, 即使同一植物落叶时间也可能不同, 因此, 一年四季都有植物在长叶与落叶, 开花与结果, 景观呈现出常绿色。



图 14-6 我国西双版纳雨林中老茎生花现象(廖万金摄)



图 14-7 我国西双版纳雨林中树上的附生植物(廖万金摄)

上述的植被特点给生活在雨林中的动物提供了常年丰富的食物和多种多样的栖息场所,因此热带雨林是地球上动物种类最丰富的地区。据报道,巴拿马附近的一个小岛上,面积不到  $0.5 \text{ km}^2$ ,就有哺乳动物 58 种,但每种的数量少。这是长期进化过程中,生态位分化的结果,大多数热带雨林动物均为窄生态幅种类。热带雨林的生境对昆虫、两栖类、爬行类等变温动物特别适宜,它们在这里广泛发展,而且躯体庞大,某些昆虫的翅膀可长达  $17\sim 20 \text{ cm}$ ,一种巨蛇身长达  $9 \text{ m}$ 。

## 2. 世界热带雨林的分布

热带雨林在地球上,除欧洲外,其他各洲均有分布(图 14-8),而且在外貌结构上也都颇相似,但在种类组成上却不尽相同。P. W. Richards(1952)将世界上的热带雨林分成三大群系类型,即印度马来雨林群系、非洲雨林群系和美洲雨林群系。

(1) 印度马来雨林群系 此群系包括亚洲和大洋洲所有的热带雨林。由于大洋洲的雨林面积较小,而东南亚却有大面积的雨林,因此,印度马来雨林群系又可称为亚洲的雨林群系。亚洲雨林主要分布在菲律宾群岛、马来半岛、中南半岛的东西两岸,恒河和布拉马普特拉河下游,斯里兰卡南部以及我国的南部等地。其特点是以龙脑香科为优势,缺乏具有美丽大型花的植物和特别高大的棕榈科植物,但具有高大的木本真蕨八字沙椴属(*Alsophila*)以及著名的白藤属(*Calamus*)和兰科附生植物。

(2) 非洲雨林群系 非洲雨林群系的面积不大,约为  $6 \times 10^5 \text{ km}^2$ ,主要分布在刚果盆地。在赤道以南分布到马达加斯加岛的东岸及其他岛屿。非洲雨林的种类较贫乏,但有大量的特有种。其中棕榈科植物尤其引人注目,如棕榈、油椰子等,咖啡属种类很多(全世界具有 35 种,非洲占 20 种)。然而在西非却以楝科为优势,豆科植物也占有一定的优势。



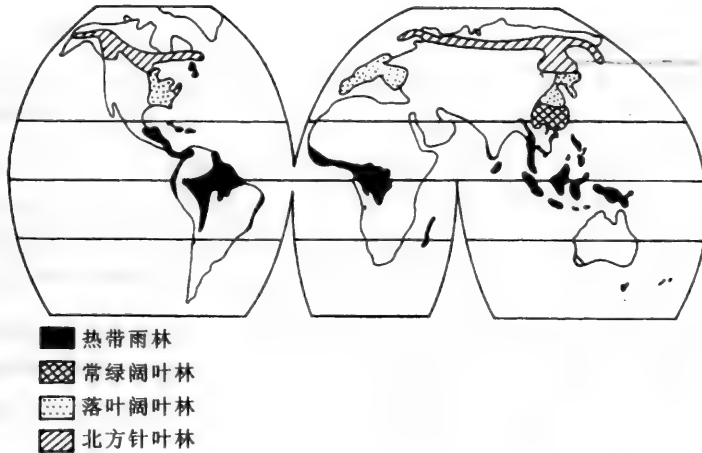


图 14-8 主要森林类型的世界分布(引自 Emberlin, 1983)

(3) 美洲雨林群系 该群系面积最大,在  $3 \times 10^6 \text{ km}^2$  以上,以亚马逊河河流为中心,向西扩展到安达斯山的低麓,向东止于圭亚那,向南达玻利维亚和巴拉圭,向北则到墨西哥南部及安的列斯群岛。这里豆科植物是优势科,藤本植物和附生植物特别多,凤梨科、仙人掌科、天南星科和棕榈科植物也十分丰富。经济作物三叶橡胶(*Hevea brasiliensis*)、可可树、椰子属植物等均原产于这里。同时这里还生长特有的王莲(*Victoria regia*),其叶子直径可达 1.5 m。

### 3. 我国的热带雨林

我国的热带雨林主要分布在台湾省南部、海南岛、云南南部河口和西双版纳地区。此外,在西藏自治区墨脱县境内也有热带雨林的分布,这是世界热带雨林分布的最北边界,位于北纬  $29^\circ$  附近。但以云南省西双版纳和海南岛的热带雨林最为典型。我国热带雨林中占优势的乔木树种是:桑科的见血封喉(*Antiaris toxicaria*)、大青树(*Ficus altissima*)、马槲果(*Ficus glomerata*)、菠萝蜜(*Artocarpus* spp.),无患子科的番龙眼以及番茄枝科、肉豆蔻科、橄榄科和棕榈科的一些植物等。

但是由于我国雨林是世界雨林分布的最北边缘,因此,林中附生植物较少,龙脑香科的种类和个体数量不如东南亚典型雨林多,小型叶的比例较大,一年中有一个短暂而集中的换叶期,表现出一定程度上的季节变化,这是由于纬度偏高所致。

热带雨林蕴藏着丰富的生物资源,但世界上热带雨林却遭到了前所未有的破坏,热带地区高温多雨,有机质分解快,生物循环强烈,植被一旦被破坏后,极易引起水土流失,导致环境退化。因此,保护热带雨林是当前全世界最为关心的问题。

## 14.4.2 亚热带常绿阔叶林

亚热带常绿阔叶林(subtropical evergreen broad-leaved forest)发育在湿润的亚热带气候地带。常绿阔叶林主要由樟科、壳斗科、山茶科、金缕梅科等科的常绿阔叶树组成。其建群种和优势种的叶子相当大,呈椭圆形且革质、表面有厚蜡质层,具光泽,没有茸毛,叶面向着太阳,能反射光线,所以这类森林又称为“照叶林”。林内最上层的乔木树种,枝端形成

的冬芽有芽鳞保护,而林下的植物,由于气候条件较湿润,所以形成的芽无芽鳞保护。其林相比较整齐,树冠呈微波起伏状。外貌呈暗绿色。群落的季相变化远不如落叶阔叶林明显。林内几乎没有板状根植物和茎花现象,藤本植物不多,种类亦少,附生植物亦大为减少。

常绿阔叶林在地球上分布于亚热带地区的大陆东岸,南北美洲、非洲、大洋洲均有分布,但分布的面积都不大;在亚洲除朝鲜、日本有少量分布外,以我国分布的面积最大。

美洲,常绿阔叶林主要分布于北美的佛罗里达和南美的智利和巴塔哥尼亚等地。北美的主要树种为各种栎类(*Quercus*)、美洲山毛榉(*Fagus americana*)、大花木兰(*Magnolia randiflora*)等。南美的主要乔木有蔷薇科的假毛山榉等。

非洲,常绿阔叶林见于西岸大西洋中的加那列群岛和马德拉群岛。加那列群岛上的常绿阔叶林是这种森林的典型例子,主要乔木树种有加那列月桂树(*Laurus acnariensis*)和印度鳄梨(*Persea indica*),林下灌木中有很多具革质叶的常绿灌木,真蕨类和苔藓非常繁盛。

大洋洲,澳大利亚的常绿阔叶林分布于大陆东岸的昆士兰、新南威尔士、维多利亚直到塔斯马尼亚。主要成分各种桉树(*Eucalyptus*)、假毛山榉(*Nothofagus cunninghami*)和树蕨类等。林下木本的菊科植物很丰富,也有金合欢属等。草本层以蕨类植物最普遍。

我国的亚热带常绿阔叶林(图 14-9,彩色插图)是世界上分布面积最大的。从秦岭、淮河以南一直分布到广东、广西中部,东至黄海和东海海岸,西达青藏高原东缘。本区东部和中部的部分地区受太平洋季风的影响,西南部的部分地区又受到印度洋季风的影响,加之纬度偏南,所以气候温暖湿润。



图 14-9 我国南方常绿阔叶林群落(娄安如摄)

我国的常绿阔叶林主要由壳斗科的栲(*Castanopsis*)、青冈(*Cyclobalanopsis*),樟科的樟、润楠(*Machilus*),山茶科的木荷(*Schima*)等属的常绿乔木组成,还有木兰科、金缕梅科的一些种类。

由于我国亚热带常绿阔叶林区域面积广大,从北纬 23°跨越到北纬 34°,南北气候差异明显。因此各地群落的组成和结构有一定差异。北部常绿阔叶林的乔木层中常含有较多的落叶成分,仅林下层以常绿灌木占优势;而偏南地区的常绿阔叶林往往又具有一些热带季雨林和雨林的特征。

目前我国原始的常绿阔叶林保存很少,常绿林大多已被砍伐,而为人工或半天然的针叶林所替代。此外,竹林也是我国亚热带气候区的一种十分重要的植被类型。

### 14.4.3 夏绿阔叶林

由夏季长叶冬季落叶的乔木组成的森林称为夏绿阔叶林(summer green broad-leaved forest)或落叶阔叶林。它是在温带海洋性气候条件下形成的地带性植被。夏绿阔叶林主要分布在西欧,并向东延伸到前苏联欧洲部分的东部。在我国主要分布在东北和华北地区。此外,日本北部、朝鲜、北美洲的东部和南美洲的一些地区也有分布。

夏绿阔叶林分布区的气候是四季分明,夏季炎热多雨,冬季寒冷。年降水量为 500~1 000 mm,而且降水多集中在夏季。

夏绿阔叶林主要由杨柳科、桦木科、壳斗科等科的乔木植物组成。其叶无革质硬叶现象,一般也无茸毛,呈鲜绿色。冬季完全落叶,春季抽出新叶,夏季形成郁闭林冠,秋季叶片枯黄,因此,夏绿阔叶林的季相变化十分显著。树干常有很厚的皮层保护,芽有坚实的芽鳞保护。群落结构较为清晰,通常可以分为乔木层、灌木层和草本层 3 个层次。乔木层一般只有一层或二层,由一种或几种树木组成。林冠形成一个绿色的波状起伏的曲面。草本层的季节变化十分明显,这是因为不同的草本植物的生长期和开花期不同所致。夏绿阔叶林的乔木大多是风媒花植物,花色不美观,只有少数植物进行虫媒传粉。林中藤本植物不发达,几乎不存在有花的附生植物,其附生植物基本上都属于苔藓和地衣。

夏绿阔叶林中的哺乳动物有鹿、獾、棕熊、野猪、狐狸、松鼠等,鸟类有雉、莺等,还有各种各样的昆虫。

我国的夏绿阔叶林主要分布在华北(图 14-10,彩色插图)和东北南部一带。由于长期经济活动的影响,已基本上无原始林的分布。根据现有次生林情况看,各地夏绿林以柞属落叶树种为主,如辽东柞、蒙古柞、栓皮柞等以及还有其他落叶树种如椴属、槭属、桦属、杨属等植物。



图 14-10 华北地区的硕桦林群落(娄安如摄)

夏绿林的植物资源非常丰富。各种温带水果品质很好,如梨、苹果、桃、李、胡桃、柿、栗、

枣等。

#### 14.4.4 北方针叶林

针叶林是指以针叶树为建群种所组成的各种森林群落的总称。它包括各种针叶纯林、针叶树种的混交林以及以针叶树为主的针阔叶混交林。而**北方针叶林**(boreal forest)就是指寒温带针叶林,它是寒温带的地带性植被。寒温带针叶林主要分布在欧洲大陆北部和北美洲,在地球上构成一条巍巍壮观的针叶林带。此带的北方界线就是整个森林带的最北界线,也就是说,跨越此带再往北,则再无森林的分布了。寒温带针叶林区的气候特点是比夏绿阔叶林区更具有大陆性,即夏季温凉、冬季严寒。七月平均气温为 $10\sim 19^{\circ}\text{C}$ ,一月平均气温为 $-20\sim -50^{\circ}\text{C}$ ,年降雨量约 $300\sim 600\text{ mm}$ ,其中降水多集中在夏季。

北方针叶林又称泰加林(taiga),最明显的特征之一就是外貌十分独特,易与其他森林相区别。通常由云杉属(*Picea*)和冷杉属(*Abies*)树种组成的针叶林,其树冠为圆锥形和尖塔形;而由松属(*Pinus*)组成的针叶林,其树冠为近圆形,落叶松属(*Larix*)形成的森林,它的树冠为塔形且稀疏。云杉和冷杉是较耐阴的树种,因其形成的森林郁闭度高,林下阴暗,因此又称它们为阴暗针叶林。松林和落叶松较喜阳,林冠郁闭度低,林下较明亮,所以又把由落叶松属和松属植物组成的针叶林称为明亮针叶林。

北方针叶林另一个特征就是其群落结构十分简单,可分为乔木层、灌木层、草本层和苔藓层四个层次。乔木层常由单一或二个树种构成,林下常有一个灌木层,一个草本层和一个苔藓层。

北方针叶林的动物有驼鹿、马鹿、驯鹿、黑貂、猞猁、雪兔、松鼠、鼯鼠、松鸡、榛鸡等,以及大量的土壤动物(以小型节肢动物为主)和昆虫。昆虫常对针叶林造成很大的危害。这些动物活动的季节性明显,有的种类冬季南迁,多数冬季休眠或休眠与贮食相结合。年际之间波动性很大,这与食物的多样性低而年际变动较大有关。

在我国温带、暖温带、亚热带和热带地区,寒温性针叶林则分布到高海拔山地(图14-11,彩色插图),构成垂直分布的山地寒温性针叶林带,分布的海拔高度,由北向南逐渐上升,如在东北的长白山,分布在 $1\ 100\sim 1\ 800\text{ m}$ 之间,向南至河北小五台山为 $1\ 600\sim 2\ 500\text{ m}$



图14-11 我国高海拔处的秦岭冷杉原始林(娄安如摄)

之间;至秦岭则为 2 800~3 300 m 之间、再向南至藏南山地则上升到 3 000~4 300 m 之间。然而北方针叶林在我国主要分布于东北地区 and 西南高山峡谷地区,西北地区也有分布。如大小兴安岭、长白山、横断山脉、祁连山、天山和阿尔泰山等。大兴安岭主要由兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 形成了浩瀚的林海。小兴安岭以冷杉、云杉和红松组成。而阿尔泰山山脉主要由西伯利亚落叶松 (*Larix sibirica*) 构成,此外还有少量的云杉属和冷杉属的树种。

这些针叶林是我国优良的用材林,也是我国森林覆盖面积最大、资源蕴藏最丰富的森林,但是由于长期采伐,目前原始的针叶林区已所剩无几了。

#### 14.4.5 草原

草原(steppe)是由耐寒的旱生多年生草本植物为主(有时为旱生小半灌木)组成的植物群落。它是温带地区的一种地带性植被类型。组成美丽草原的植物都是适应半干旱和半湿润气候条件下的低温旱生多年生草本植物。

草原在地球上占据着一定的区域(图 14-12)。在欧亚大陆,草原从欧洲多瑙河下游起向东呈连续带状延伸,经过罗马尼亚、前苏联和蒙古,进入我国内蒙古自治区等地,形成了世界上最为广阔的草原带。在北美洲,草原从北面的南萨斯喀彻河开始,沿着纬度方向,一直到达得克萨斯,形成南北走向的草原带。此外草原在南美洲、大洋州和非洲也都有分布。

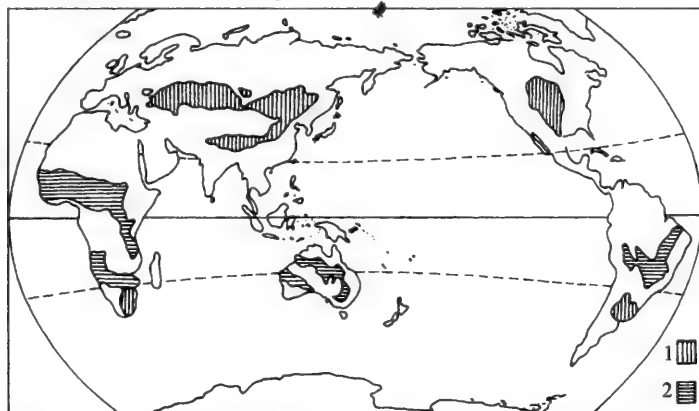


图 14-12 世界草原的分布(图中 1 代表温带草原;2 代表热带稀树草原)(引自孙儒泳、李博等 1993)

世界草原总面积约  $2.4 \times 10^7 \text{ km}^2$ , 是陆地总面积的 1/6, 大部分地段作为天然放牧场。因此,草原不但是世界陆地生态系统的主要类型,而且是人类重要的放牧畜牧业基地。

根据草原的组成和地理,可分为温带草原与热带草原两类。温带草原分布在南北半球的中纬度地带,如欧亚大陆草原(steppe)、北美大陆草原(prairie)、南美草原(pampas)等。这里夏季温和,冬季寒冷,春季或晚夏有一明显的干旱期。由于低温少雨,草群较低,其地上部分高度多不超过 1 m,以耐寒的旱生禾草为主,土壤中以钙化过程与生草化过程占优势。热带草原分布在热带、亚热带,其特点是在高大禾草(常达 2~3 m)的背景上常散生一些不高的乔木,故被称为稀树草原或萨王纳(savanna)。总的看来,草原因受水分条件的限制,其动植物区系的丰富程度及生物量均较森林为低,但显著比荒漠高。值得指出的是,如与森林

和荒漠比较,草原动植物的个体数目以及较小单位面积内种的饱和度是相对丰富的。

纵观世界草原,虽然从温带分布到热带,但它们在气候坐标轴上却占据固定的位置,并与其他生物群落类型保持特定的联系。在寒温带,年降雨量 150~200 mm 地区已有大面积草原分布,而在热带,这样的雨量下只有荒漠分布。水分与热量的组合状况是影响草原分布的决定因素,低温少雨与高温多雨的配合有着相似的生物学效果。也就是说,草原处于湿润的森林区与干旱的荒漠区之间。靠近森林一侧,气候半湿润,草群繁茂,种类丰富,并常出现岛状森林和灌丛,如北美的高草草原(tall grass prairie),南美的潘帕斯(pampas)、欧亚大陆的草甸草原(meadow steppe)以及非洲的高稀树草原(tall savanna)。靠近荒漠一侧,雨量减少,气候变干,草群低矮稀疏,种类组成简单,并常混生一些旱生小灌木或肉质植物,如北美的矮草草原,我国的荒漠草原以及俄罗斯的半荒漠等。在上述两者之间为辽阔的典型草原。

草原的植物种类,既有一年生的草本植物,又有多数生的草本植物。在多年生草本植物中,尤以禾本科植物占优势,禾草类的种类和数量之多,可以占到草原面积的 25%~50%,在草原特别茂盛的地方可以占到 60%~90% 以上。它们主要是针茅属、羊茅属、隐子草属、洽草属、冰草属和早熟禾属等中的许多种类。除禾本科植物外,莎草科、豆科、菊科、藜科等植物占有相当大的比重。它们共同构造了草原景观,形成了草原群落环境。草原上除草本植物外,还生长着许多灌木植物,如木地肤、百里香、锦鸡儿、冷蒿、女蒿、驴驴蒿等。它们有的成丛生长,有的相连成片,其中许多种类都是马牛羊所喜欢吃的食物,而且营养价值很高。

由于草原植物生长在半干旱和半湿润的地区,因此生态环境比较严酷,所以才形成了以地面芽为主的生活型。在这种气候条件下,草原植物的旱生结构比较明显,如叶面积缩小、叶片内卷、气孔下陷、机械组织和保护组织发达,植物的地下部分强烈发育,地下根系的郁闭程度远超过地上部分的郁闭程度。这是对干旱环境条件的适应方式。多数草原植物的根系分布较浅,根系层集中在 0~30 cm 的土层中,细根主要部分位于地下 5~10 cm 的范围内,雨后可以迅速地吸收水分。

草原群落的季相变化非常明显,它们的生长发育受雨水的影响很大。草原上主要的建群植物,都是在 6~7 月份雨季开始时,它们的生长发育才达到旺盛时期。还有一些植物的生长发育随降水情况的不同有很大的差异。在干旱的年份,直到 6 月份,草原上由于无雨而还是一片枯黄,到第一次降雨后才迅速长出嫩绿的叶丛。而在春雨较多的年份,草原则较早地呈现出绿色景观。有的植物种类在干旱年份仅长出微弱的营养苗,不进行有性繁殖过程,而在多雨的年份,它们的叶丛发育,生长高大,而且还大量地结果,繁殖后代。

草原动物区系很丰富,有大型哺乳类动物,如稀树草原上的长颈鹿,欧亚大陆草原上的野驴、黄羊,北美草原上的野牛等,还有众多的啮齿类和鸟类,以及丰富的土壤动物与微生物。

我国的草原是欧亚草原区的一部分。从东北松辽平原,经内蒙古高原,直达黄土高原,形成了东北至西南方向的连续带状分布。另外,在青藏高原和新疆阿尔泰山的山前地带(图 14-13,彩色插图)以及荒漠区的山地也有草原的分布。我国的草原与欧亚草原相似,不同地区植物种类成分差异很大。但是针茅属(*Stipa*)植物却是比较普遍存在的。因此针茅属对于草原植被来说具有重要意义。在某种程度上可以作为草原,尤其是欧亚草原的指示种。

我国草原可以分为 4 个类型:即草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草原。草甸草原主要分布在松辽平原和内蒙古高原的东部边缘。草甸草原以贝加尔针茅、羊草和线叶菊为建群种,并含有大量的中生杂类草。种类组成十分丰富,覆盖度也较大。典型草原分布在内

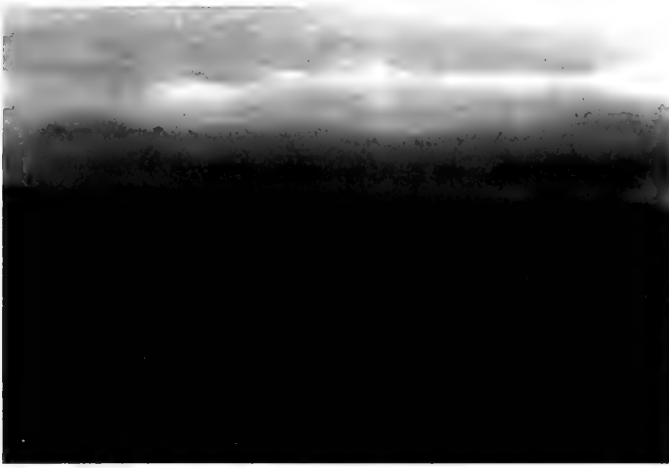


图 14-13 新疆阿尔泰山前山地草原(娄安如摄)

蒙古、东北西南部、黄土高原中西部和阿尔泰山、天山以及祁连山的某一海拔范围内,以大针茅、克氏针茅、本氏针茅、针茅、冷蒿、百里香等植物为建群种。与草甸草原相比,典型草原的种类组成较贫乏,盖度也小,草群以早生丛生禾草占有绝对优势。荒漠草原主要分布在内蒙古中部、黄土高原北部以及祁连山和天山的低山带,以沙生针茅、戈壁针茅、东方针茅、多根葱、驴驴蒿等种类为建群种,但群落中还有大量的超早生小半灌木等。荒漠草原的种类组成更加贫乏,草层高度、群落盖度和生产力等方面都比典型草原明显降低。高寒草原是指在高海拔、气候干冷的地区所特有的一种草原类型,主要分布在高耸的青藏高原、帕米尔高原及祁连山和天山的高海拔处。它是以寒早生的多年生草本、根茎苔草和小半灌木为建群种,并有垫状植物的出现。主要建群植物有紫花针茅、座花针茅、羽状针茅、银惠针茅、拟锦针茅、青藏苔草和西藏蒿等。种类组成不仅稀少,而且草群稀疏、结构简单、草层低矮和生产力低下。

#### 14.4.6 荒漠

荒漠(desert)植被是指超早生半乔木、半灌木、小半灌木和灌木占优势的稀疏植被。荒漠植被主要分布在亚热带和温带的干旱地区。从非洲北部的大西洋岸起,向东经撒哈拉沙漠、阿拉伯半岛的大小内夫得沙漠,鲁卜哈利沙漠、伊朗的卡维尔沙漠和卢特沙漠、阿富汗的赫尔曼德沙漠、印度和巴基斯坦的塔尔沙漠、中亚荒漠和我国西北及蒙古的大戈壁,形成世界上最为壮观而广阔的荒漠区,即亚非荒漠区(图 14-14)。此外,在南北美洲和澳大利亚也有较大面积的沙漠。

荒漠的生态条件极为严酷。夏季炎热干燥,7月平均气温可达 $40^{\circ}\text{C}$ 。日温差大,有时可达 $80^{\circ}\text{C}$ 。年降水量少于 $250\text{ mm}$ 。在我国新疆的若羌年降水量仅有 $19\text{ mm}$ 。多大风和尘暴,物理风化强烈,土壤贫瘠。

荒漠的显著特征是植被十分稀疏,而且植物种类非常贫乏,有时 $100\text{ m}^2$ 中仅有 $1\sim 2$ 种植物。但是植物的生态——生物型或生活型却是多种多样的,如超早生小半灌木、半灌木、灌木和半乔木等等。正因为如此,它们才能适应严酷的生态环境。有的荒漠植物的叶片极

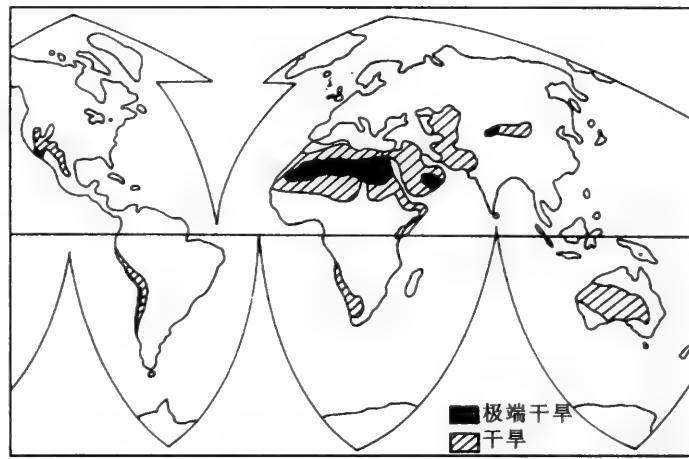


图 14-14 世界干旱区域的分布(引自 Emberlin, 1983)

度缩小或退化为完全无叶,植物体被白色茸毛等,以减少水分的丧失和抵抗日光的灼热。这类植物属于少浆液植物,它们在丧失 50% 的水分时仍不死亡,其根系既深又广,极为发达,如刺叶石竹(*Acanthophyllum pungens*)的叶片极度退化成针刺状,麻黄叶片退化成不明显的小鳞片状,由绿色茎代行光合作用。有的植物体内有贮水组织,在环境异常恶劣时,靠体内的水分维持生存,这类植物称为多浆液植物。它们的根系极为发达,以便从广而深的土层范围内吸收水分。这类植物的根、茎、叶的薄壁组织逐渐转变为贮水组织,贮水能力越强,贮水量越多,越能在极端干旱环境中生活。如北美洲沙漠的仙人掌树,高达 15~20 m,可贮水 2 t 以上。南美洲中部的瓶子树,树干粗达 5 m,能贮存大量水分。西非猴猕面包树树干最粗可达 4 人合围,可贮水 4 t 之多。属于多浆液植物的有仙人掌科、石蒜科、百合科、番杏科、大戟科等。还有一些植物是在春雨或夏秋降雨期间,迅速生长发育,在旱季或冬季到来之前,完成自己的生活周期,以种子或根茎、块茎、鳞茎度过不利的植物生长季节(称为类短命植物)。因此,水在荒漠中是极为珍贵的,荒漠植物的一切适应性都是为了保持植物体内的水分收支平衡。

我国荒漠植被的建群植物是以超早生的小半灌木与灌木的种类最多,如猪毛菜属(*Salsola*)、假木贼属(*Anabasis*)、碱蓬属(*Suaeda*)、驼绒藜属(*Ceratoides*)、盐爪爪(*Kalidium*)、合头草、戈壁藜、小蓬、盐节木、木霸木、泡泡刺、麻黄等种类。

荒漠生物群落的消费者主要是爬行类、啮齿类、鸟类以及蝗虫等。它们同植物一样,也是以各种不同的方法适应水分的缺乏。大部分哺乳动物由于排尿损失大量水分而不能适应荒漠缺水的生态条件,但个别种类却具非凡的适应能力。许多欧亚大陆的沙土鼠和北美的 *Heteromyidae* 科的啮齿类动物,能以干种子为生而不需要饮水,也不需要水调节体温。白天在洞穴内排出很浓的尿以形成一个局部具有较大湿度的小环境。据 Schmidt-Nielsen (1949) 研究,洞穴内的相对湿度为 30%~50%,而夜间荒漠地面上的相对湿度为 0~15%。这些动物夜间从洞穴里爬出来活动,白天则在洞穴内渡。因此这些动物对荒漠的适应既是行为上的,也是生理上的。

荒漠生物群落的初级生产力非常低,低于  $0.5 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。生产力与降雨量之间呈线形



函数关系。由于初级生产力低下,所以能量流动受到限制并且生态系统结构简单。通常荒漠动物不是特化的捕食者,因为它们不能单依靠一种类型的食物,必须寻觅可能利用的各种能量来源。

荒漠生物群落中营养物质缺乏,因此物质循环的规模小。即使在最肥沃的地方,可利用的营养物质也只限于土壤表面 10 cm。由于许多植物生长缓慢,动物也多半具较长的生活史,所以物质循环的速率很低。

我国的荒漠主要分布于西北各省区(图 14-15,彩色插图)。如新疆的塔克拉玛干大沙漠(世界第二大沙漠)、古尔班通古特沙漠,青海的柴达木盆地,内蒙古与宁夏的阿拉善高原,内蒙古的鄂尔多斯台地等。在气候上属于温带气候地带。降水分布不均匀,我国荒漠的东部由于受东南季风的影响,降水集中于夏季。西部主要受西来气流的影响,冬春雨雪逐渐增多。



图 14-15 新疆天山北麓冲洪积山上的梭梭荒漠(娄安如摄)

我国荒漠植被按其植物的生活型划分,可以分为 3 个荒漠植被亚型,即小乔木荒漠、灌木荒漠和半灌木、小半灌木荒漠。其中以半灌木荒漠分布最为广泛,它们生长低矮、叶狭而稀少,最能适应和忍耐荒漠严酷的生长环境。

但是,我国荒漠与中亚荒漠相比,春雨型短命植物不发达,这主要是由于我国冬春降水缺乏造成的。然而,我国灌木荒漠则相对比中亚发达。

#### 14.4.7 冻原

冻原(tundra)又译为苔原,是寒带植被的代表,主要分布在欧亚大陆北部和北美洲北部,形成一个大致连续的地带。

##### 1. 冻原植被的特点

冻原植被的生态条件十分严峻。冬季漫长而寒冷,最低温度可达  $-70^{\circ}\text{C}$ ,有 6 个月见不到太阳;夏季短促而凉爽,最热月平均气温为  $0\sim 10^{\circ}\text{C}$ ,植物生长仅 2~3 个月。年平均温度在  $0^{\circ}\text{C}$  以下,年降水量不多,在亚洲东北部为 100 mm,阿拉斯加为 124.4 mm。降水次数多,水分蒸发差,空气湿度大,风大,云多。

冻原土壤的永冻层是冻原生态系统中最为独特的一个现象。所谓永冻层是指土层下面永久处于冻结状态的岩土层,深度从几米至数百米,甚至达 1 000 m。永冻层的存在阻碍了地表水的渗透,易引起土壤的沼泽化。冻土层上部是冬冻夏融的活动层,其厚度在粘质土为 0.7~1.2 m,砂质土为 1.2~1.6 m。活动层对生物的活动和土壤的形成具有重要的意义。植物的根系得到伸展,吸取营养物质;动物在此挖掘洞穴,有机物得到积累和分解。

因此,冻原的植被表现出以下特点:

(1) 植被种类组成简单,植物种类的数目通常为 100~200 种。冻原植被没有特殊的科,其具代表性的科为石南科、杨柳科、莎草科、禾本科、毛茛科、十字花科和蔷薇科等。多是灌木和草本,无乔木。苔藓和地衣很发达,在某些地区可成为优质种,故冻原又译为苔原。

(2) 植物群落结构简单,可分为一至二层,最多为三层,即小灌木和矮灌木层、草本层、藓类地衣层。藓类和地衣枝体具有保护灌木和草本植物越冬芽的作用。

(3) 许多植物在严寒中营养器官不受损伤,有的植物在雪下生长和开花。北极辣根菜 (*Cochlearia arctica*) 的花和果实冬季可被冻结,但春天气温上升,一解冻又继续发育。在低温下,植物生长极慢,如极柳 (*Salix polaris*) 在一年中枝条增长仅 1~5 mm。

(4) 冻原中通常全为多年生植物,没有一年生植物,并且多数种类为常绿植物,如矮桧 (*Juniperus nana*)、牙疔疽 (*Vaccinium vitisidaea*)、酸果蔓 (*Oxycoccus palustris*)、喇叭茶 (*Ledum palustre*)、岩高兰 (*Empetrum nigrum*) 等。这些常绿植物在春季可以很快地进行光合作用,而不必花很多时间来形成新叶。为适应大风,许多种植物矮生,紧贴地面匍匐生长,如极柳、网状柳 (*S. reticulata*)。有些是垫状类型,如高山葶苈 (*Draba alpina*)。这些特点都是为适应强风而防止被风吹走以及保持土壤表层的温度使其有利于生长的缘故。

北极冻原生态系统中动物的种类也很少,北极地区的动物绝大部分是环极地分布的。主要有:驯鹿 (*Rangifer arcticus*)、麝牛 (*Ovibos moschatus*),夏天它们以谷地和平原上的禾草、苔属和矮柳为食;北极兔 (*Lepus arcticus*) 以矮柳为食,冬季分散在各地;旅鼠 (*Lemmus trimucronatus*)、北极熊。植食性鸟类比较少,主要是雷鸟和迁移性的雁类;几乎没有爬行类和两栖类动物;昆虫种类虽少,但数量很多。

## 2. 冻原的类型

冻原主要分布在欧亚大陆和北美大陆。在欧亚大陆的冻原区内,随着从南到北气候条件的差异,冻原又分为四个亚带:

(1) 森林冻原亚带 这里的树木大多数是落叶松属 (*Larix*)、西伯利亚云杉 (*Picea obovata*)、弯桦 (*Betula tortusa*)。灌木层中有矮桦和桧树。地被层中占优势的是真藓和地衣。沼泽占有一半以上的面积。

(2) 灌木冻原亚带 灌木以矮桦 (*Betula nana*) 为代表,还有圆叶柳 (*Salix rotundifolia*)、极柳等。

(3) 藓类地衣亚带 这里藓类地衣占优势,是最典型的冻原地带。

(4) 北极冻原亚带 分布在北冰洋沿岸,植被稀疏,完全没有小灌木群落。北美大陆北部的冻原与欧亚大陆冻原有很多相似之处。地衣冻原在北美有着比较广泛的发育。

我国的冻原仅分布在长白山海拔 2 100 m 以上,和阿尔泰山 3 000 m 以上的高山地带。长白山的山地冻原的主要植物有仙女木、牙疔疽、牛皮杜鹃、圆叶柳,并混生有大量的草本植物。阿尔泰山的冻原植物种类较少,属于干旱型的地带冻原,以镰刀藓 (*Drepanocladus*)、真

藓(*Bryum*)、冰岛衣属(*Cetraria*)等藓类和地衣植物为主。

#### 14.4.8 青藏高原的高寒植被

素有“地球第三极”的青藏高原,地处亚热带和温带,四周为迥然不同的自然环境所围绕,其平均海拔高度在4 500 m以上。从东南往西北地势逐渐升高,相对高差达1 500~2 000 m或更高。青藏高原面积辽阔,跨有约12个纬度和24个经度。由于其高度约占对流层的一半,因此,青藏高原上的氧分压仅为平原的50%~60%,其热量显著比同纬度海拔1 000 m以下的平原或低山为少。青藏高原的大气环流、降水状况与水热关系也由于高原的巨大隆起而发生了很大变化。从而导致青藏高原的植被主要由适应高寒气候的高山植被、山地植被或部分高纬度的种类所构成,而与毗邻的平原植被有显著差异(图14-16,彩色插图)。青藏高原植被在生态和植被外貌方面与一般的山地植被相比有以下特点:

##### 1. 热量丰富,植被分布界限高

由于青藏高原强烈的加热作用,夏季整个对流层温度都是高原比其四周高,再加上太阳辐射强烈,较干旱,所以高原上的有效热量较同纬度与同高度的山地丰富,植被的高度界限也比同纬度孤立的或较小的山地为高。

##### 2. 大陆性强,植被的旱生性显著

由于“青藏高压”的存在和南部喜马拉雅山系的雨影作用以及高原上空大气中水汽含量较少的原因,青藏高原的降水大为减少,因此,青藏高原的植被是以干旱性的草原植被占较大优势,而广泛分布的高寒草甸也以具有寒旱生外貌的小嵩草草甸为主,并广泛分布耐寒旱的垫状植被,在藏西北甚至形成了极端贫乏的荒漠植被。由此可以看出,青藏高原上的这些大陆性高寒植被类型为同纬度的亚热带山地所未见。



图14-16 青藏高原高寒草原上的藏野驴(娄安如摄)

##### 3. 植被带宽广

由于青藏高原地形平缓,所以其植被带在水平方向上分布幅度很大,有的可达数百公里,而且植被带内部具有较大的连续性和一致性,过渡十分缓慢。这一特点决定了青藏高原植被具有与水平地带植被的相似性,但却又与山地垂直带植被截然不同。

#### 4. 高原上的山地植被垂直带明显

在高原的各个植被地带内,隆起的山地上又形成各自独特的山地植被垂直带谱,而以高原的地带性植被为基础。

目前已查明:青藏高原上的植被不是均一的,本身有明显的地带性分化。其植被分布大致由东南向西北,随着地势逐渐升高,依次分布着山地森林(常绿阔叶林、寒温带针叶林)带→高寒灌丛、高寒草甸带→高寒草原带(海拔较低的谷地为温性草原)→高寒荒漠带(海拔较低的干旱宽谷和谷坡为温性山地荒漠)。

值得注意的是,青藏高原植被的水平地带性分布因高耸、辽阔的高原和连绵巨大的山脉的存在而变得模糊难辨,人们看到的是不同地区不同海拔高度的具体的垂直带性分布但这种垂直带性分布又不同于一般山地。青藏高原上的这种植被带状更迭规律是水平地带性与垂直带性相结合的结果,是具有平面形式的植被垂直带,这样的植被带被称为高原地带性。

景观生态学是生态学中新兴的分支,它是介于地理学和生态学之间的边缘学科,以整个景观为研究对象,着重研究景观中各自然组分的异质性,它们之间的相互作用与生物活动尤其是人类活动之间的相互影响。20世纪70年代以来,在国际上获得迅速的发展,近几年来,在我国也已逐渐引起人们的注意。

景观(landscape)的概念多种多样,例如它指一幅表示内陆自然景色(像草原、林地、山脉等)的画面;或某一地区的地形组合;或在视线内的一片土地或广阔的自然景色。正是由于词义的繁多,使得不能有效地综合。而景观生态学家认为景观是由一组以相类似方式重复出现的,相互作用的生态系统所组成的异质性陆地区域(Forman和Godron,1990)。景观大小不等,甚至可小到方圆几公里范围内。由此可见,景观是指一个空间异质性(heterogeneity)的区域,由相互作用的拼块(patch)或生态系统组成,以相似的形式重复出现。景观是高于生态系统的自然系统,是生态系统的载体。生态系统是相对同质的系统,而景观是异质性的。因此,景观是一个清晰的和可度量的单位,有明显的边界,范围可大可小,它具有可辨别性和空间上的可重复性,其边界由相互作用的生态系统、地貌和干扰状况(disturbance regime)所决定。

1986年,美国生态学家R. Forman和法国生态学家M. Godron认为:组成景观的结构单元不外有3种,即拼块(patch)、廊道(corridor)和基质(matrix)。拼块泛指与周围环境在外貌或性质上不同,但又具有一定内部均质性的空间部分。这种所谓的内部均质性,是相对于其周围环境而言的。具体来说,拼块是指植物群落、湖泊、草原、农田、居民区等,因而其大小、类型、形状、边界以及内部均质程度都会显现出很大的不同。廊道是指景观中与相邻两边环境不同的线形或带状结构,如农田防护林带、河流、道路、峡谷和输电线路等。由于廊道类型的多样性,导致了其结构和功能的多样性,其主要的结构特征有宽度、组成内容、内部环境、形状、连续性以及与周围拼块或基质的作用关系。通常,廊道相互交叉形成网络,使廊道与拼块和基质的相互作用复杂化。基质是指景观中分布最广、连续性也最大的背景结构,如森林基质、草原基质、农田基质、城市用地基质等等。

景观生态学起源于中欧,1939年德国地植物学家Carl Troll在《航空像片制图和生态学的土地研究》一文中首次提出景观生态的概念,试图通过对航空像片的判读,把景观学的区域差异对比研究与生态学的结构、功能研究结合起来。Troll将景观生态学定义为研究某一景观中生物群落与主要生物群落之间错综复杂的因果反馈关系的学科。为此,Troll特别强调景观生态学是将航空摄影测量学、地理学和植被生态学结合在一起的综合性研究。

景观生态学概念的提出是地理学与生物(生态)学相结合的产物,它的核心思想由综合整体思想(holistic)和生态学思想两方面所构成。但当时并未引起充分的重视。进入20世纪70年代,由于遥感 and 计算机技术的飞速发展以及生态学 with 景观学研究的不断深化,特别是生态学中的动态思想和系统思想,使景观生态学在进行区域景观规划、评价 and 变化预测等研究中具有独特的作用。还由于全球性生态、环境、人口 and 资源等一系列问题的日益严重,使得景观学、生态学与人文学科形成相互渗透交叉互补的局面。于是,景观生态学便发展成为把生物圈与技术圈,把人类与其环境统一起来进行综合研究的一门新型交叉学科。

景观生态学着重研究景观的三个特征:

结构:具体生态系统或存在“元素”的空间关系,主要指与生态系统的大小、形状、数量、类型及构形相关的能量、物质 and 物种的分布。

功能:指空间元素之间的相互作用,即物质、能量、物种在生态系统间的流动。

变化:生态镶嵌体的结构与功能随时间的变化。

## 小结

覆盖一个地区的植物群落的总体叫做这个地区的植被。一个地区出现什么植被,主要取决于该地区的气候 and 土壤条件。但从全球看,气候条件的影响更为重要。地球植被分布的模式,基本上是由气候,特别是水热组合状况决定的。每种气候下都有它特有的植被类型。沿纬度方向有规律地更替的植被分布,称为植被分布的纬向地带性。如在北半球从低纬度到高纬度依次出现热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带夏绿阔叶林、寒温带针叶林、寒带冻原 and 极地荒漠植被等。以水分条件为主导因素,引起植被分布由沿海向内陆发生更替,这种分布格式,称为经向地带性。如我国从东南沿海向西北内陆植被依次出现了三大植被区域:东部为湿润森林区,中部为半干旱草原区,西部为内陆干旱荒漠区。这充分反映了中国植被的经向地带性分布。经向地带性和纬向地带性统称为水平地带性。

每一地区既具有地带性植被,也具有非地带性植被。所谓地带性植被就是指分布在“显域地境”上的植被类型。而显域地境系指具有壤质土 or 粘质土的(非沙土)、非盐渍化的、排水良好的(不积水)平地 or 坡地。显域地境上的植被能最充分地反映一个地区的气候特点。非地带性植被 or 称为隐域植被不是固定在某一植被带,而是出现在二个以上的植被带。它们不是某种气候的指示者,它们的分布常常受制于某一生态因素,如水分、基质等的作用,呈斑点状 or 条带状嵌入在地带性植被类型之中。

植被带大致与山坡等高线平行,并且具有一定的垂直厚(宽)度,称之为植被垂直地带性。每一个植被垂直带都具有反映该带特征的显域植被类型。

山地植被垂直带的组合排列 and 更迭顺序形成一定的体系,称为植被垂直带谱, or 称植被垂直带结构。同一气候带内,由于距离海洋远近不同,而引起干旱程度不同,植被垂直带谱也不相同,因而可以把植被垂直带分为海洋型植被垂直带谱 and 大陆型植被垂直带谱两类。

淡水群落包括湖泊、池塘、河流等群落,通常是互相隔离的。淡水群落一般分为流水 and 静水两大群落类型。流水群落又可分为急流 and 缓流两类。海洋生态系统中生物种类的成分与陆地成分迥然不同。就植物而言,陆地植物以种子植物占绝对优势,而海洋植物中以孢子植物占优势。海洋中的孢子植物主要是各种藻类。由于水生环境的均一性,海洋植物的

生态类型比较单纯,群落结构也比较简单。多数海洋植物是浮游的或漂浮的,但有一些固着于水底,或是附生的。海洋植物区系的地理分布也服从地带性规律。与陆地植物区系不同的是寒冷的海域区系成分较为丰富,热带海洋中种属反而比较贫乏。这一点与陆地植物区系恰好相反。海洋生物群落也像湖泊群落一样分为若干带:潮间带、浅海带、半深海带和深海带、大洋带。

热带雨林是指耐阴、喜雨、喜高温、结构层次不明显,层外植物丰富的乔木植物群落。热带雨林主要分布于赤道南北纬 $5\sim 10^\circ$ 以内的热带气候地区。热带雨林在地球上的分布,除欧洲外,其他各洲均有分布。常绿阔叶林发育在湿润的亚热带气候地带,主要由樟科、壳斗科、山茶科、金缕梅科等科的常绿阔叶树组成。常绿阔叶林内几乎没有板状根植物和茎花现象,藤本植物不多,种类亦少,附生植物亦大为减少。夏绿阔叶林是由夏季长叶冬季落叶的乔木组成的森林,它是在温带海洋性气候条件下形成的地带性植被,主要由杨柳科、桦木科、壳斗科等科的乔木植物组成,群落结构清晰。北方针叶林是寒温带的地带性植被,主要分布在欧洲大陆北部和北美洲,在我国主要分布于东北地区和西南高山峡谷地区,其最明显的特征之一就是外貌十分独特,群落结构也十分简单。草原是由耐寒的旱生多年生草本植物为主(有时为旱生小半灌木)组成的植物群落,它是温带地区的一种地带性植被类型。根据草原的组成和地理,可分为温带草原与热带草原两类,我国的草原是欧亚草原区的一部分。荒漠植被是指超旱生半乔木、半灌木、小半灌木和灌木占优势的稀疏植被。荒漠植被主要分布在亚热带和温带的干旱地区。荒漠的生态条件极为严酷,植被十分稀疏,而且植物种类非常贫乏。我国荒漠植被的建群植物是以超旱生的小半灌木与灌木的种类最多。冻原是寒带植被的代表,主要分布在欧亚大陆北部和北美洲北部。冻原植被植物种类组成简单,没有自己特殊的科,群落结构简单,没有一年生植物,并且多数种类为常绿植物。

## 思考题

1. 什么是地带性植被?中国陆地生态系统类型的水平分布格局遵循什么规律?
2. 什么是垂直地带性?举例说明山地植被垂直带的分布与气候之间的相互关系?
3. 什么是热带雨林?它的主要群落特征有哪些?
4. 常绿阔叶林群落有什么特征?
5. 我国的夏绿阔叶林与西欧的相比有什么特点?
6. 北方针叶林群落具有什么特点?
7. 我国青藏高原植被的分布有什么规律?

## 推荐阅读文献

1. 孙儒泳,李博,诸葛阳,等.普通生态学.北京:高等教育出版社,1993
2. 祝廷成,钟章程,李建东.植物生态学.北京:高等教育出版社,1998
3. 中国植被编辑委员会编著.中国植被.北京:科学出版社,1980
4. 植被生态学研究编辑委员会编辑.植被生态学研究.北京:科学出版社,1994

# 第五部分 应用生态学



20世纪末,世界人口突破了60亿大关。庞大的人口从环境中获取各种资源,并将大量废物排到环境中。人类对生物圈产生的巨大冲击有目共睹。全球变暖,臭氧层缺损,环境污染,土地沙漠化以及生物多样性快速丧失,许多生物种群数量急剧减少,这些问题都源于人类对环境的影响,已引起全人类的普遍关注。如何保护、管理好各类生态系统及生物圈,使人类社会能够作为生物圈的一分子与环境协调发展,是生态学家乃至整个人类社会面临的重要课题。在这一部分,我们将讨论人类活动对环境造成的影响,并介绍应用生态学的一些重要分支。

### 人类活动对地球生态系统的影响

人类活动对生态系统的影响是巨大的。1998年 SCIENCE 刊登的 J. Lubchenco《进入环境世纪》的文章,介绍了 Vitousek 等提出的人类活动对地球影响的6个结论:

1. 有  $1/3 \sim 1/2$  的陆地面积已经被人类活动所改变;
2. 从工业革命以来,大气的二氧化碳体积分数提高了 30%;
3. 人工固氮的总量已经超过了天然固氮总量;
4. 被人类利用的地表淡水,已经超过可用总量的  $1/2$ ;
5. 近 2 000 年来,地球上大概有  $1/4$  的现有鸟类物种已经灭绝;
6. 接近  $2/3$  的海洋渔业资源已经过捕或耗尽。

此外,人类还生产了大量不易分解的新化合物如 DDT、PCBs 等,并释放到大自然中,但这些新化合物的生物学后果,尤其是它们之间的协同作用,大部分还是未知的;特别是那些与激素系统和生长发育有密切关系的化学物品,可能与人类本身的健康休戚相关。

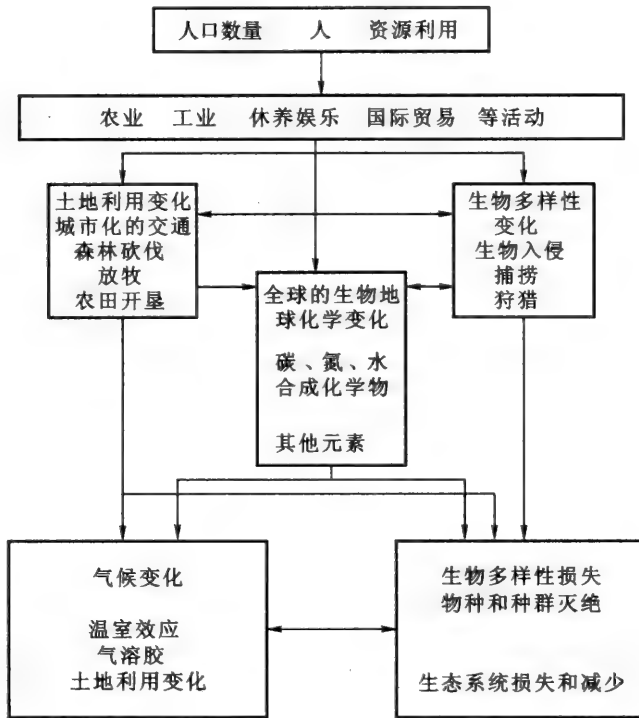
这些化学的、物理的和生物的变化,正在改变着地球系统的功能,最引人注目的有:① 全球气候的变化;② 臭氧层的破坏;③ 生物多样性的丧失;④ 地球上各种生态系统的结构和功能的改变。当前对人类最具挑战性的问题是:自然保育、生态系统恢复、地球资源的科学管理。

SCIENCE 编辑部在 1997-7-25 出版的第 277(5 325)期组织了一批(包括 6 篇文章和 3 个新闻)文章,总标题为“人类统治的生态系统”,其目的是鸟瞰“人类对地球影响”的研究进展。文章涉及农业集约化与生态系统特征、生物防治与生态系统功能、渔业管理与海洋生态系统、作为人类统治的森林生态系统、恢复生态学和保护生物学、地球生态系统的人类统治。在 SCIENCE 上,所以花这样多的篇幅,按编者所言是基于下面两个考虑:

1. 生态学家传统地研究原始的生态系统,但现在地球上人类的种种影响已经达到各个角落,地球上几乎已难找到一个不受人类影响的地方;
2. 现在科学家相信,地球上所有生态系统最后都要受人类不同程度的管理,管理者必然需要合理的科学建议。

人类对地球生态系统的直接和间接影响可以大致用下图表示:





人类对地球生态系统的直接和间接影响的概念模型

**应用生态学**(applied ecology)研究如何利用生态学的理论和原理来解释、指导、解决社会实践中所存在的问题。生态学是关于生物与环境——包括非生物与生物环境之间相互关系的学问,而人类是地球上生物环境中重要的一分子,自然环境是人类赖以生存的基础。因此,生态学的产生和发展,一直都是与社会实践密切相关的。例如,通过生态学原理可了解一个生物种群为什么增长或衰退,在特定环境条件下生物群落是怎样组成的及受干扰后该群落会发生什么变化?人类对主要生态系统,如农业生态系统、河流湖泊生态系统等的管理都必须建立在了解这些系统中所发生的生态过程的基础上。作为连结生态学与各门类生物生产领域和人类生活环境与生活质量领域的桥梁和纽带的应用生态学,一直受到人们的重视,与基础生态学平行地发展着。

应用生态学的发展可追溯到 19 世纪末叶,主要属于与生物资源的开发、利用和管理有关的个体生态学、种群生态学水平的发展,如美国的草原治理和放牧生态、前苏联与草原管理有关的草地学、草原学都有长足的发展。栽培学、养殖学、病虫害防治学的发展都得益于研究物种繁殖、生长发育与环境条件关系的生态学研究成果。近 20 年来,应用生态学的发展有两个趋势:一个是经典的农、林、牧、渔等各行业的应用生态学由个体和种群的水平向群落和生态系统水平的深度发展,如对所经营管理的生物集群注重其种间结构配置,物流、能流的合理流通与转化,并研究人工群落和人工生态系统的设计、建造和优化管理等等;另一个趋势是由于全球变化(如环境污染加剧、全球气候变暖和臭氧空洞出现、大片土地沙漠化、大量生物多样性丧失及生态平衡失调,以及由以上原因导致的自然灾害频繁,癌症死亡增加等

问题)和人对自然界的控制管理的宏观发展(如人类所面临的人口、食物保障、物种和生态系统多样性、能源、工业和城市问题 6 个方面的挑战),应用生态学研究的重点已集中在全球可持续发展的战略、战术方面。可持续发展的总目标触发了一些新的应用生态学分支的诞生与发展,如污染生态学、生态工程学、人类生态学、经济生态学等。如何运用生态学的原理和方法,有效地管理生态系统,谋求人类及其周围环境的协调关系,以获得人类社会的持续发展及最大的社会、经济和生态效益将是新世纪的热点问题之一,《可持续的生物圈建议书》(SBI)是这一思想的代表。SBI 反映应用生态学面临的重大问题有:应付全球环境变化的挑战;系统变化的生态模型、模拟及趋势预测;自然科学与社会科学结合,以解决自然-社会-经济复合系统的协调发展;以及自然保护与开发的结合等等。本部分将介绍现代社会中存在的一些主要生态问题及如何运用生态学的原理来讨论、分析这些问题,并谋求解决途径。

## 15.1 全球变暖与环境污染

近年来,人们会发现在各类新闻报道中,一些名词如“全球气候变暖”、“臭氧空洞”、“厄尔尼诺现象”以及“水旱灾害与沙漠化”等出现的频率越来越高。究其原因,所有上述现象都与人类活动向环境中排放有害、有毒物质,或人为引起自然生态环境的破坏如砍伐森林、开发湿地、破坏草原造成水土流失有关。由工农业生产、交通运输、城市化等导致的大气及水体污染、沙漠化乃至气候变化从局域扩展到了全球范围。这些由于人类活动直接或间接造成的全球生态环境的恶性变化倍受当今科学界、各国政府及公众关注,简称全球变化(global change)。

迄今为止的全球变化研究是以气候变化为核心展开的。人类活动导致全球气候变化是生态学中最有争议的话题之一。全球变暖(global warming)最早引起人们对气候变化的广泛关注。1992 年联合国政府间拟订了《联合国气候变化框架公约》,是第一个全面控制导致全球变暖的二氧化碳等温室气体的排放,以便应对全球气候变暖给人类经济和社会带来不利影响的国际公约。可惜 2000 年 11 月在荷兰召开的第六次联合国气候大会,由于某些国家为了自身利益而背弃“全球合作保护地球的承诺”而没有成功。可见如何提高全人类的生态意识,有效保护我们的生存环境还是一个艰巨的任务,因为我们毕竟只有一个地球。

### 15.1.1 全球变暖与温室效应

全球变暖是指地球表层大气、土壤、水体及植被温度年际间缓慢上升的现象。英国科学家用一种最新的气候模型对 20 世纪全球变暖的研究表明,20 世纪有两个明显的变暖时期:一个是在 1910 年到 1945 年间,另一个则是从 1976 年至今。与 1860 年的相比,地球表面温度上升了  $0.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 。Stott 等(2000)和同事们在不同的模型中把温室气体的排放、臭氧和硫化物浓度、太阳辐射的变更以及火山灰的数据综合到一起,发现在 20 世纪的第一个变暖阶段中自然原因如太阳辐射的变更、火山活动等更加重要些,而人为因素则在当前的变暖阶段处于主导地位。要解释贯穿整个 20 世纪的变暖趋势必须把自然和人为因素结合起来考虑。人为因素主要是指人类活动如化石燃料的燃烧、植被破坏和农田扩展使大气中温室气体特别是二氧化碳的体积分数增加。

按照地球和太阳的距离计算,全球温度应比现在低  $33^{\circ}\text{C}$ ,也就是平均  $-18^{\circ}\text{C}$ 。但是,从

行星融合之时起,地球就一直在辐射能量。环绕着地球的大气防止了热量的全部散失。大气允许大部分辐射到达地面。这些光能中很大一部分转化为热能,白天热能被地面保存,晚上又被辐射出来。大部分热能被大气中的气体吸收,尤其是水蒸气、二氧化碳、甲烷和氧化氮。由大气层的气体引起的全球变暖就定义为**温室效应**(greenhouse effect)。温室气体是指水蒸气、二氧化碳等对长波辐射有强烈吸收作用的气体。温室气体的隔热性质将大气平均温度从 $-18^{\circ}\text{C}$ 提升到 $15^{\circ}\text{C}$ 。在所有温室气体中,二氧化碳起着最重要的作用,约占总作用的50%以上。因此,全球变暖与大气中温室气体特别是二氧化碳的体积分数增加有密切联系。

### 15.1.1.1 温室气体含量的增加与全球气温升高

二氧化碳是大气、海洋和生物区系中碳循环的主要载体。历史上,岩石圈在碳循环中只起了很小的作用。化石燃料(煤、石油和天然气)直到最近几个世纪才被挖掘出来。在第13章碳循环一节中,我们已知工业革命后大气中二氧化碳体积分数连续而迅速地增长,主要原因是化石燃料的燃烧。另外,雨林的采伐也是导致二氧化碳排放的一个重要原因。清除树林后紧接着燃烧,很快把一些植物变成二氧化碳,而剩余植物的分解将在很长一段时间内释放二氧化碳。如果森林被改造成永久的农田,那么土壤的碳含量会由于土壤中有有机物质的分解和侵蚀作用而减少。据估计,因热带土地使用方式的变化而释放的碳每年有大约 $1 \times 10^9 \text{ t}$ 。大气中二氧化碳的增加量达每年 $3.2 \times 10^9 \text{ t}$ 。除二氧化碳外,其他温室气体的体积分数也有明显增加,如大气中甲烷和氧化氮的体积分数与工业革命前相比,分别增加了约145%和15%。

对全球变暖和空气中二氧化碳体积分数的长期观测数据来自对南极冰芯中气泡的观测结果。通过观测直到160 000年前的包在冰中的气泡中的气体,可以了解当时的二氧化碳体积分数和气温。如图15-1所示,二氧化碳体积分数的变化与气温变化呈完全相同的变化趋势。在1958~1990年,大气中二氧化碳体积分数为 $315 \times 10^{-6} \sim 350 \times 10^{-6}$ 。这段时间里,二氧化碳水平增加,同时全球温度也上升了 $0.4 \sim 0.7^{\circ}\text{C}$ 。这种紧密联系支持了下面论点,即工业排放物,尤其是化石燃料燃烧时排放的气体,会导致气候的进一步变暖。跨政府气候变化委员会(Inter-Governmental Panel on Climate Change, 或IPCC)预测,全球变暖的趋势今后将持续并加剧。从1990~2100年全球陆面平均气温将增加 $2^{\circ}\text{C}$ (IPCC, 1996)。

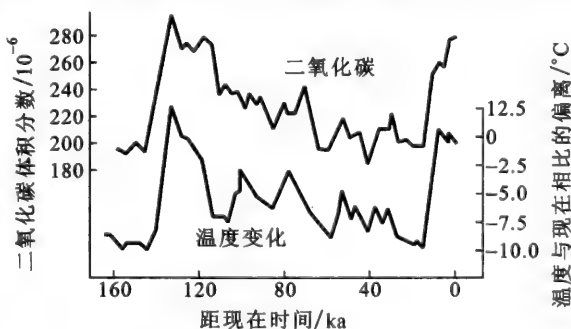


图15-1 通过Vostok冰芯观测数据估测的过去160 000年间二氧化碳和温度的变化(仿 Krebs, 2001)

### 15.1.1.2 全球变暖的影响

普遍认为,温室效应引起的影响将是深远的,如极地的冰会融化,海洋会因热而膨胀,海平面上升,最终导致全球气候的大规模变化。人们近几年所关注的厄尔尼诺(El Nino)与拉尼娜现象就是由于海水温度变化导致的气候变化。厄尔尼诺现象是指东太平洋洋面在赤道处的海水偶尔变暖的现象,它与北太平洋和北美洲的天气特点密切相关。当发生的厄尔尼

诺现象较强烈时,附近就会产生很明显的气候变化——风力风向异常,降雨量多于平常年,导致台风和洪水灾害。在包括北太平洋、北美大陆和大西洋的广大地区甚至在全球范围内,都能观察到厄尔尼诺现象所带来的显著影响。拉尼娜现象是指东太平洋洋面在赤道附近的海水偶尔变冷的现象。同样,拉尼娜现象也会显著影响全球气候。此外,全球气温升高可能会导致气候带北移,使湿润区与干旱区重新配置。如我国亚热带北界可能移到黄河以北,垂直气候带将上升 200~400 m,结果将使我国总降水量大大减少,有可能在我国东部形成较强的近南北向分布的少雨带,尤其是长江中下游和江淮海平原,天气变得干热,水源紧缺,农林牧业生产将受到严重影响。另一方面,气候变暖导致的海平面上升将影响到地势较低的沿海城市,部分城市可能要内迁,同时大部分沿海平原将发生盐碱化或沼泽化,不适于生产。

全球变暖对生物圈中动植物分布的模式及生物多样性也将产生明显的影响,如 11 000 年前发生的冰川期后气候变暖,随着气温渐暖、冰川融化,较高纬度地区的地貌发生了显著变化。苔原变成了森林,而以前的冰川变成了苔原。当然,相应地动物种类也发生了显著变化。对某些动物种群来说,栖息地温度的少许变化就可能导致种群灭绝。Baur (1993)注意到生活在苏格兰 Basel 地区的陆生蜗牛 (*Arianta arbustorum*) 的 29 个种群中,有 16 个种群绝灭了。原因是郊区城市化的发展升高了当地的温度,使蜗牛卵的孵化成功率持续下降。另外,气候变暖可能会影响到一些脊椎动物的繁殖能力,还会影响到爬行动物的性比,因为很多爬行动物的性别是由卵孵化过程中的巢温决定的。对昆虫来说,温暖的气候会使其发生更多的世代,更多的农业害虫使农业减产。再者,全球变暖会引起生物的迁移,这种迁移或者是为寻求适宜的温度,或者是为适应变化的环境,或者是面临灭绝的反应。生物的这种迁移会引发热带病,生境由热带气候变成温带气候就有可能导致这类病(如疟疾)。

#### 15.1.1.3 减少温室气体排放的途径

温室效应和全球变暖已引起世界各国的关注。减缓全球变暖的关键在于控制温室气体的排放和大气中颗粒物的增加。联合国在 1992 年制定了国际气候变化公约,旨在使多国合作,共同控制温室气体的排放等。减少温室气体的排放主要有两条途径:一是改进能源结构,另一条是提高能源效率。化石能源燃烧是温室气体特别是二氧化碳和大气颗粒物的主要来源。我国近年来在一些大城市禁止烧煤过冬取暖,并控制汽车尾气的排放量,大大提高了城市空气的质量和透明度。改进能源结构就是要大力开发非化石能源,如水能、核能、太阳能和地热等。如我国水能资源丰富,可采储量为 3.78 亿千瓦,居世界第一,但目前仅开发利用了 8.6%。核能资源开发前景也很广阔。非化石能源的利用一方面减少了温室气体的排放和颗粒物的生成,另一方面也可减少其他方面的环境影响。减少化石能源燃烧的另一方面是提高能源效率,通过各种节能措施提高能效。现有的技术条件可使能效提高 5~6 成,但采用新技术往往意味着增加投资和管理费用,所以实际应用时会有一定阻力。我国节能潜力巨大,据初步推算,采用有效节能措施,我国在 1988~2000 年间少排放二氧化碳 2.82 亿 t。

此外,应该提倡植树种草,保护和发展森林资源,提高森林覆盖面积,以增加生态系统对二氧化碳的吸收能力,同时也能明显地改善生态环境。

### 15.1.2 臭氧层的破坏

臭氧(O<sub>3</sub>)是含 3 个氧原子的分子,这 3 个原子由于电子吸引结合在构型中。这种电价

键比氧气(O<sub>2</sub>)中的共价键弱得多,所以臭氧中的一个氧原子很容易被“寻氧”分子捕获。化学物质的活性很大程度上取决于原子间键的强弱。臭氧分子中的弱化学键使得它比氧气更具活性。在地面空气中的臭氧是一种污染物,通常水平较低。当阳光作用于化石燃料污染物如氧化氮(NO<sub>x</sub>),形成光化学烟雾后,可生成臭氧。因为臭氧活性很大,所以会引起活体生物的细胞损伤,因此,臭氧是一种有毒物质。雨量少、风速小的大城市如墨西哥城,光化学烟雾严重,在这些地方,臭氧污染会对健康造成威胁。

然而,位于大气层上部,距地球 25~40 km 的大气平流层中的臭氧却是地球的保护层。使得生物离开海洋变为陆生的不是氧气的存在,而是平流层中臭氧的存在。许多生物离开氧气也能生存,所以形成富氧大气层对生物的重要性不在氧气本身,而在于下一级化学反应需要氧气的参与。高空中的氧气在紫外光的作用下从普通的氧气构型转变成了臭氧。高空平流层中的氧分子吸收波长为 180~240 nm 的紫外光后解离:O<sub>2</sub> + 紫外光 = >O + O;自由氧原子加入一分子氧气形成臭氧:O + O<sub>2</sub> = >O<sub>3</sub>。

因为大气中氧气体积分数保持恒定(21%),似乎臭氧必须自然降解以维持臭氧和氧的平衡。少量臭氧在低空对流层分解,但更多的臭氧在波长为 200~320 nm 的紫外辐射下进行光化学反应,解离为氧气:O<sub>3</sub> + 紫外光 = >O<sub>2</sub> + O;单个氧原子结合臭氧分子的一个氧原子,从而形成了二分子氧气:O + O<sub>3</sub> = >O<sub>2</sub> + O<sub>2</sub>。

臭氧的上述反应需吸收紫外辐射。到达大气层的紫外光可根据波长分为 3 类。UV - A 波长最长,而 UV - C 波长最短,臭氧能吸收 99% 以上 UV - C、大约一半的能量较低的 UV - B 和很少量的相对无害的 UV - A。如果吸收紫外辐射的这些反应的平衡遭到破坏,那么到达地球表面的紫外辐射也会变化。臭氧层形成之前,生物能在水中生活,因为水能反射紫外光,然而,陆地生物则不可能出现,因为 DNA 吸收紫外光,尤其是波长在 280~320 nm 之间。紫外辐射中断 DNA 复制,致使繁殖失败和死亡。因此,臭氧层是陆生生物存在的先决条件。紫外辐射的相对少量增加会使 DNA 复制过程中发生突变,从而导致癌变细胞的产生。因为最大程度暴露于紫外辐射的细胞是皮肤细胞,所以紫外辐射常与皮肤癌和白内障有关。类似于人类,其他哺乳动物、鸟和蜥蜴也会受到影响。然而更值得注意的是紫外光对光合作用系统的极大破坏,因为这会减少初级生产力,从而影响整个生态系统。近 20 年的研究表明,地球大气平流层中的臭氧体积分数正在减少。图 15-2 所示为南极臭氧屏严重缺损的情况。国际臭氧趋势观察小组提供的 1978~1987 年高空飞行观测数据揭示,南纬 39~60° 臭氧减少 5%~10%,北纬 40~64° 减少 1.2%~1.4%,我国境内华南地区减少了 3.1%,华东、华北地区减少 1.7%,东北地区减少 3.0%。多年研究表明,平流层中臭氧减少 1%,到达地球表面的紫外线辐射量将增加 2%。据现行臭氧层破坏速度推算,到 2075 年,臭氧将比 1985 年减少 40%,全球皮肤癌患者将达 1.5 亿,农作物产量将减少 7.5%,水产品将损失 25%,人体免疫功能也将减退。臭氧层的缺损及其将带来的严重后果也已引起国际社会的极大关注。

臭氧层缺损来源于人类活动。含氯氟烃(CFCs)作为超制冷剂(即氟利昂)、烟雾剂、杀虫剂而被广泛应用。研究表明含氯氟烃能上升到平流层,降解臭氧。南极是地球上受到辐射最少的地方,冬天南极上空平流层中的水以冰晶形式存在。CFCs 和臭氧分子都吸附在冰晶表面。随着南极春天(9 月和 10 月)的来临,云中的冰又形成水蒸气,CFCs 和臭氧分子被释放,这时 CFCs 会很快地降解臭氧。虽然 CFCs 最初具有稳定的结构,但是在紫外光照射

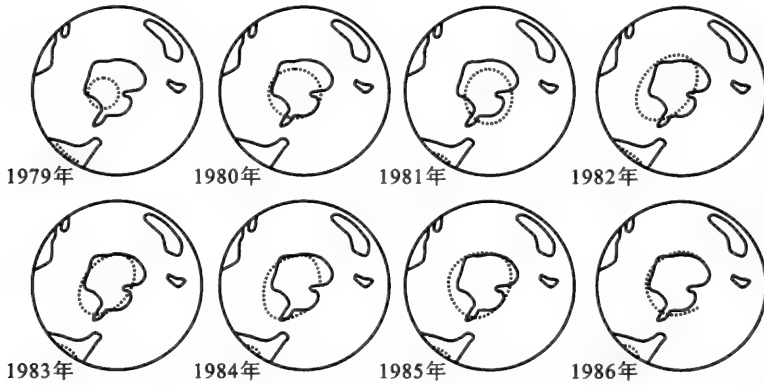
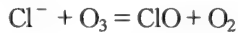


图 15-2 南极上空的“臭氧洞”(仿李振基等,2000)

下,分子键结合改变,使得一个氯原子只是很松地连接在分子上。这种活化的 CFCs 遇到一个臭氧分子,一个氯原子能脱离下来,从臭氧分子中夺取一个氧原子。



形成的氧化氯活性仍然很大,当它遇到另一个臭氧分子时,它会夺取臭氧分子中的一个氧原子: $\text{ClO} + \text{O}_3 = \text{ClO}_2 + \text{O}_2$

二氧化氯在紫外光作用下裂解成一个自由氯原子和一个氧分子。



据统计,按这种方式,一个氯原子能裂解 100 000 个臭氧分子。1993 年 10 月,南极臭氧层减少了正常量的 70%。南极臭氧分数降为 96 Dobson 单位(DU),而中纬度地区臭氧分数约为 400 DU,然而,南极臭氧空洞是短时间存在的,到夏天会消失。极地风模式的变化会引起空洞破碎。此外,1994 年 4 月,发现北极臭氧层略微变薄,臭氧减少 10%~20%,水平下降到 240 DU。

为保护好臭氧层,必须制止氯氟烃类物质的生产量和消耗量,研制氯氟烃类物质的替代品。近年来国际上针对臭氧层的破坏问题,开展了一系列保护活动。1977 年通过了《保护臭氧层行动世界计划》,1985 年通过了《保护臭氧层维也纳公约》,明确了保护臭氧层的原则。1987 年 9 月,23 个国家又协议通过了要求各国积极参加的《关于消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》,对 5 种 CFC 和 3 种哈龙的生产和消费作了限制规定。1996 年 1 月,《关于消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》开始执行,发达国家停止了氟氯碳工业化学品的生产,发展中国家要逐步淘汰,10 年后停止生产。

### 15.1.3 污染问题

人类社会的生产、生活等活动所产生的各种废物,除造成全球变暖、臭氧层缺损等突出的全球性环境问题,其所造成的其他各类环境污染——如各种废气造成的空气污染、施肥和杀虫剂的使用造成的水和土壤污染、核废料造成的核污染等,也严重影响着地球的生态环境。

### 15.1.3.1 空气污染

**空气污染**(air pollution)是由人类活动直接或间接引起的天然与合成的有害物质向大气的排放。空气污染是一个复杂的问题,因为污染物可以是以气体、液体(气溶胶)或固体形式存在的一些化学物质中的任意一种。而且,污染物可直接排放到大气中(初级污染物),或在太阳电磁辐射的影响下,在空气中由其他污染物制造出来(次级污染物)。主要的空气污染物是那些被大量制造并且对健康和环境有影响的物质。表 15-1 中给出了某些最主要的空气污染物的化学组成和性质。虽然所有这些污染物在效应、来源和控制策略方面有共同之处,但是每种污染物化学性质不同。

表 15-1 主要空气污染物的分子组成和特性

| 污染物   | 组成               | 特性                    |
|-------|------------------|-----------------------|
| 二氧化硫  | SO <sub>2</sub>  | 无色,具有刺激性气味的高度水溶性气体    |
| 固体颗粒  | 可变               | 固体颗粒或液滴,包括烟尘、烟、灰尘和气溶胶 |
| 二氧化氮  | NO <sub>2</sub>  | 红褐色气体,微溶于水            |
| 碳氢化合物 | 可变               | 碳和氢组成的许多化合物           |
| 一氧化碳  | CO               | 无色无味的有毒气体,微溶于水        |
| 臭氧    | O <sub>3</sub>   | 蓝灰色气体,可溶于水,不稳定,略带甜味   |
| 硫化氢   | H <sub>2</sub> S | 无色气体,具令人不快的“臭蛋”味,微溶于水 |
| 氟化物   | 可变               | 具有刺激性气味、无色、可溶于水的气体    |
| 一氧化氮  | NO               | 无色气体,微溶于水             |
| 铅     | Pb               | 金属的,能存在于各种具有不同特性的化合物中 |
| 汞     | Hg               | 金属的,能存在于各种具有不同特性的化合物中 |

空气污染物对人类和自然界的其他部分有许多不同的影响。空气污染物能造成心理影响;它们使环境不舒适,腐蚀雕塑,破坏公共财物。空气污染还会妨碍人类和其他生物的健康,同时改变气候以及土壤、湖泊和河流的化学性质。

#### 1. 烟尘与光化学烟雾

1952 年发生在伦敦的烟雾事件造成 8 000 人死亡,其凶手就是在雾大无风的天气下经久不散的黑色烟尘。这种烟尘属于硫酸型烟尘污染,是燃料(主要是烟煤)燃烧产生的二氧化硫、一氧化碳等与烟尘不断蓄积,加之三氧化二铁粉尘的作用,生成了相当量的硫酸,吸附在烟尘颗粒上或凝聚在雾气中形成的。烟尘是由固体颗粒和液滴所组成的,粒径为 0.01~1 μm。钢铁、有色金属冶炼、火力发电、水泥和石油化工生产、车辆排气以及垃圾燃烧,采暖锅炉和家庭炉灶排除的烟气等,都是烟尘污染的主要来源,其中以燃料燃烧排出的数量最大。全世界每年约有 1 亿 t 烟尘排到空气中,大致每燃烧 1 t 煤就有 3~11 kg 烟尘飘到空气中。

烟尘除本身会刺激和毒害人体外,还能吸附有害气体和经高温冶炼排出的各种金属粉尘,尤其是致癌物质,使人患上癌症。烟尘微粒还可作为某些化学反应的催化剂,产生比原污染物毒性更强的物质,如吸附二氧化硫后生成硫酸,造成弥漫性肺气肿。烟尘还有吸湿性,促进云雾和降水的形成,烟尘越多雾就越大,影响地面的光照度特别是紫外线辐射强度,杀菌作用减弱,使某些疾病传染和流行。为了控制烟尘污染,我国近年已制定政策,禁止在

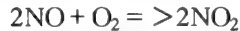
一些主要大城市冬季燃煤取暖。提倡发展城市煤气,提高气化率。

光化学烟雾是以汽油做动力燃烧后出现的一种空气污染现象。其表现特征为出现白色、紫色或黄褐色雾状物,大气能见度低,具有特殊气味,刺激眼睛和喉咙,令人常有流泪、喉痛、呼吸困难、甚至呕吐等症状。烟雾具有氧化性(含臭氧),能使橡胶开裂,植物叶片受害后枯黄。光化学烟雾一般发生在大气相对湿度较低,气温为 24~32℃ 的夏秋季晴天,污染高峰出现在中午或交通繁忙时刻,白天生成,傍晚消失。这主要是汽车尾气排放的氮氧化物和碳氢化合物在强烈阳光下,会产生一系列复杂的光化学反应,生成臭氧、醛类、二氧化氮和过氧乙酰基硝酸酯等,总称为光化学氧化剂。这些物质同水蒸汽一起,在适当条件下形成带刺激性的浅蓝色烟雾。由于在反应过程中光提供了能量,故称光化学烟雾。早在 20 世纪 40 年代,美国洛杉矶就出现过此类空气污染,50~60 年代其他城市也出现过光化学烟雾的危害。

光化学烟雾对人体健康危害很大,可使人眼、鼻、气管、肺粘膜受到反复性刺激,出现流眼泪、红眼病、气喘、咳嗽等。长期慢性伤害可引起肺功能异常、支气管发炎、肺癌等。预防光化学烟雾必须采取一系列综合措施,包括制定法规,特别在污染严重的大中城市,制定严格的大气质量标准和各类汽车尾气排放标准,引导、鼓励发展天然气汽车和电动汽车,推广无铅化汽油。此外,炼油厂、加油站和焚烧炉等都是重要的污染源,需进行重点控制和治理。

## 2. 酸雨

20 世纪 70 年代早期,人们注意到加拿大、美国和北欧斯堪的纳维亚没有任何已知酸源(比如矿渗流)的湖泊,变得越来越酸化,湖泊中的鱼群也逐渐减少。来自空气中的酸是唯一的解释,实际上,检测表明这些地区降雨的酸度远远大于降雨的正常酸度,这就是酸雨。事实上,这种现象称为“酸降”更为恰当,因为形成酸的物质不仅会以降雨的形式,也会以雪、雨夹雪和雾的形式从空气中沉降下来。出现酸雨主要原因是大气的二氧化硫污染。一个多世纪以来,我们燃烧了大量石油、煤和炼矿。煤和石油都含硫,石油含硫量较少。在氧气的存在和高燃烧温度下,含硫化合物被氧化成氧化硫类物质( $\text{SO}_x$ )。二氧化硫本身是一种有毒物质,同时它与大气中的臭氧、过氧化氢和水蒸气反应形成硫酸( $\text{H}_2\text{SO}_4$ )。发电厂和冶炼厂的高温燃烧也会产生氮的氧化物,主要是空气中的氮气与氧气结合形成的。虽然一氧化氮( $\text{NO}$ )不易溶解因而毒性不大,但一氧化氮能与氧气结合形成二氧化氮:



二氧化氮与二氧化硫相似。通过与大气中物质的各种反应,二氧化氮被转化为硝酸( $\text{HNO}_3$ )。

酸降对降雨量较大的地区、易感的水体和土壤中的植物和动物造成明显的损害。20 世纪 50 年代到 70 年代美国酸雨问题的严重化是显而易见的。据调查,美国东部纽约等 5 个州,由酸雨引起玉米及饲料作物减产,农业经济损失每年为 6 400 万美元,减产率为 8.2%。在东加拿大,酸雨已经使得成百个湖泊没有鱼生长。农作物和其他植物也受到影响。据报道,瑞典有大约 3 000 个死湖,这些湖里没有鱼和青蛙,藻类是唯一可见的生命形式。所有生物都有一个最佳 pH 和耐受范围。偏离最佳 pH 意味着最适度以下的繁殖、生长和生存。酸雨改变了土壤和湖泊的 pH,同时酸化会导致有毒金属(比如铝和汞)从土壤和沉积物中释放出来,进入动植物体内,并逐步积累,最后通过食物链进入人体,对人体产生不利影响。另



外,80年代在北欧,酸雨对森林的破坏性影响非常明显。图15-3所示为被酸雨毁坏的树木。

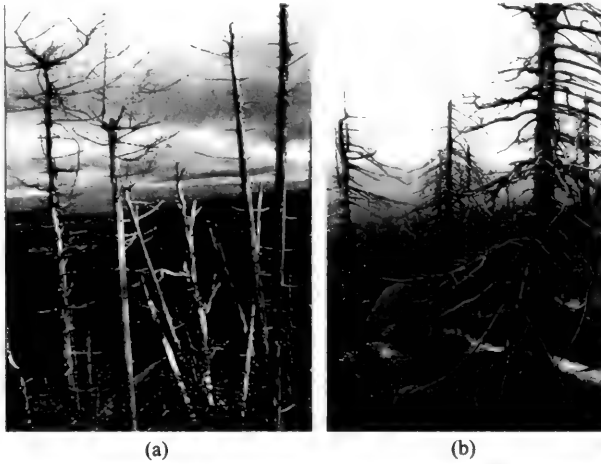


图15-3 德国被酸雨损害的树林,这些树更易遭受干旱、疾病和昆虫的危害(引自 Cecie Starr, 1996)

我国降水酸度由北向南逐渐加重,华东、西南地区已普遍发生酸雨,形成了世界第三大酸雨区。1982年我国重庆地区入夏后连降酸雨,使2万亩水稻的叶子突然枯黄,状如火烤,几天后枯死。另外,酸雨因腐蚀性很强,会大大加速建筑物、金属、纺织品、皮革、纸张、油漆、橡胶等物质的腐蚀速度。它还可成为摧残文物古迹的原凶。

酸雨可随大气转移到1000 km以外甚至更远的地区,是一种超越国境的污染物。科学家在人们认为最洁净的北极圈内冰雪层中,也检测出含量相当高的酸雨物质。目前,各国采取的防治对策主要有:调整能源战略,一方面节约能源,减少煤炭、石油的消耗量,另一方面开发无污染的新能源如太阳能、水能等;再就是以法律形式规定各国二氧化硫排放量标准,共同协作解决二氧化硫污染大气的问题。

### 15.1.3.2 水污染

**水污染**可定义为任何妨碍水资源利用的人类行为。所有水体污染物可分为4类:生化试剂、可溶的化学物质、不溶的化学物质和热。

水生生态系统的**富营养化**(eutrophication)是由于供藻类生长的无机营养物过剩导致藻类的大量繁殖,从而减少了到达其他植物的光,降低了溶氧水平,而且对鱼类和其他脊椎动物可能有毒害作用。导致富营养化的主要营养物是磷酸盐和硝酸盐。这些物质可间接地以含磷或含氮有机物的形式进入水生生态系统,或者直接以污染物形式进入。许多去垢剂含三聚磷酸盐,同时农业施用的含磷及含氮化肥中有25%进入水体,导致富营养化。磷污染是一个特别重要的问题,因为含磷物质通常是水生生物群落植物生长的限制性营养物。磷的增加引起植物生长的增加。随后这些有机物的分解又带来溶氧不足的问题。有机物的增加给分解者提供能量和营养物,分解者氧化有机物时将耗尽氧气。**生化需氧量**(BOD)是这种溶氧消耗效应的量化指标,它表达了微生物氧化有机物时需要多少氧气。有机物同时也经历化学氧化,因此也存在**化学需氧量**(COD)。极端情况下,大量的有机物会导致氧气的完

全缺失。这将使得任何需氧生物都不可能生存。鱼类和浮游动物会死亡。最终存活下来的唯一物种将是能在缺氧条件下生存的细菌,即**厌氧菌**。

许多进入水体的其他化学物质是有毒物质。在水中发现的无机有毒物质有砷(来源于杀虫剂)、镉(来源于电镀)、氰化物和汞等。这些金属干扰人和其他生物体中许多重要的酶的生理活性,如汞和铅与中枢神经系统的某些酶类有很强烈的结合趋势,易引起神经错乱、昏迷甚至死亡。而且,这些重金属原子与蛋白质结合后,不能被排泄掉,会引起生物积累,通过食物链由低剂量积累到高浓度,从而造成危害。典型的例子是发生在 20 世纪 50 年代日本的水俣病。由于一家工厂将含汞的废水排入水俣湾,汞进入鱼虾体内,猫、鸟等动物和人因吃鱼虾导致甲基汞慢性中毒而发病。病人手脚麻木、运动失调,直至死亡,人称水俣病。据估计,人类每年向环境中排放大约数千至上万吨汞,大部分进入海洋。

金属中毒问题经常由于水生态系统中生物金属化合物的生物放大作用而复杂化。有机水污染物中非常重要的一族是**多氯联苯(PCBs)**,已经引起了相当多的讨论。这类稳定的含氯化合物用于各种工业过程。虽然这类化合物并不影响生物需氧量,但它们有剧毒。被人食用的鱼中 PCB 含量最高只能为  $2 \times 10^{-6}$ 。

影响水的物理性质的是不溶性固体。这些物质阻塞水道,使水变浑浊,从而降低了水的质量。这些固体同时也会给鳃呼吸动物(如鱼类)带来物理性的问题。另外,通过吸附作用,悬浮的固体颗粒会浓缩金属和有毒物质。另外,由于水的比热高,许多工业过程坐落在河流上,在那儿水能除去余热。热能通过多种途径影响水中的生物。首先,每种生物都有一个温度耐受范围,在每种生物的生命周期中,某些阶段温度敏感性最高(如孵化的卵)。例如,鳟鱼卵在冷水( $10^{\circ}\text{C}$ )中需 165 天才能孵化,而在  $12^{\circ}\text{C}$  水中则只需一个月。如果温度到达  $15^{\circ}\text{C}$ ,它们就根本孵化不出来了,所以水温的变化会引起物种组成的变化。热同样会破坏和改变非生物环境的化学性质。热增加了某些化学物质的溶解度,同时通常也会减少气体的溶解度。因此在较高温度下溶氧水平降低,而且在较高温度下,代谢活动增强。这会加快分解作用,也就加速了氧气的消耗。

下面按受污染的水源,看看海洋、湖泊、江河及饮用水的污染状况。

### 1. 海洋污染

1990 年,海洋污染科学问题联合专家组得出如下结论:在海洋中,到处都有人类的“指纹”,从极地到热带,从海滨到海洋深渊,都能观察到化学污染和垃圾。海洋污染已成为全球重大环境问题之一。海洋污染主要来自陆源性污染物排入、海上活动和直接向海洋倾倒废物。主要海洋污染物包括生物性污染物,如传染性病菌和病毒,有毒污染物,如金属和烃类,放射性污染物,塑料以及其他固体废物。据估计,由于人类活动每年流入海洋的石油为 1 000 万 t。另外,人类每年还向海洋排入 2.5 万 t 多氯联苯、25 万 t 铜、390 万 t 锌、30 多万 t 铅,留在海洋中的放射性物质约 2 000 万居里。全世界每年生产的汞中约有 5 000 吨最终排入海洋,排入海洋的有机营养盐数量更大。由于海洋的“公有性”,许多国家每年都向海洋倾倒大量废物。据估计,全球每年向海洋倾废量包括工业废料和生活废物在内多达 200 亿 t,其中含有许多有害物质。

海洋污染的严重后果之一是赤潮。赤潮是由于海洋中某些微小的浮游藻类、原生动物和细菌,在一定条件下爆发性繁殖或聚集而引起水体变色的一种有害的生态环境异常现象。近年来,赤潮范围逐渐扩大,频率不断加大,在全世界很多海域都不断有赤潮发生,造成的经

济损失十分严重,这主要是人类活动造成海水富营养化的结果。

海洋污染使海洋生物死亡、生物多样性减少,使水产品体内残留毒物增加,最直接的后果是减少了人类赖以生存的动物蛋白质的重要来源,并危害人类健康。要有效保护海洋环境,国际间的协调、控制与合作尤为重要。目前,全球性防止海洋污染的国际条约已有近 20 个。

## 2. 江河污染

景色秀美的英国泰晤士河曾经由于污染而变成了一条臭水沟,英国政府为了恢复其本来面目,耗费 500 亿英镑,历经 30 年才达到目标。我国的淮河由于其上游地区污染企业,特别是小造纸厂、小化工厂等的发展,大量未经处理的污水排入河中,致使河流严重污染。1994 年高温干旱,上游污水大量下泄,形成长达 70 km 的污水带,所到之处河水无法饮用,工厂停产,水中生物大量死亡,造成直接经济损失 2 亿多元,持续 2 个月。国家为了治理淮河,下令关闭了沿河几百家小造纸厂,明令禁止污染企业的发展。我们的母亲河长江,同样遭受到严重污染,其两岸林立的工矿企业,每天向江中排放近亿吨污水。如果人们乘船经过沿江城市,几乎都可以看见连绵数千米甚至几十千米的黑色污染带。长江的污染使生活在其中的许多生物受到严重影响,有些种类如中华鲟等已濒临灭绝。为防止江河污染,建立污水处理厂,从根本上消除生活污水、工业污水对水体的危害也许是根本出路。污水处理的流程一般为:污水经沉沙池,除去较重的沙粒杂质,然后进入沉淀池,除去悬浮性污染物,再经曝气池进行生物处理,分解其中有机物,经二次沉淀池分离活性污泥后,最后消毒、排放。

## 3. 湖泊污染

湖泊污染的突出表现为湖泊的富营养化,我国湖泊环境调查表明,大部分湖泊已达富营养化状态,特别是一些靠近城市的湖泊,达到极富营养状态,水变黑、发臭。我国著名的湖泊如西湖、太湖等已由于富营养化逐渐失去其已往的秀丽姿色。如不及时治理富营养化,大量死亡的生物遗体逐年堆积湖底,会使湖泊淤积变浅,逐渐演化成沼泽而进一步消失。控制湖泊富营养化需多方努力,如控制流入湖泊的氮、磷总量,在湖泊周围地区禁止使用含磷的合成洗涤剂,加强农业生产中化肥、牲畜粪便的管理及生活污水的处理等。

## 4. 地下水污染

人们偶尔会感觉喝到的矿泉水有异味,这是由于地下水受到了污染。有害的工业废水、生活污水的排放、农业灌溉等,都可能通过地面渗透到地下造成地下水污染。特别近年来由于水源不足,人们大量开采地下水,导致地下水动力条件发生变化,干净水与污染水串通而被污染。滨海地区地下水的超量开发还会引起海水倒灌,导致水质恶化。人类的许多疾病可通过饮用水的污染而传播,如历史上在世界范围内流行的霍乱和伤寒。可导致传染病的饮水污染主要来自人类废水的病原生物(病原体)对饮水的污染。我国饮用水污染也非常严重,据统计,我国人口中约 60% 的人饮用水不合卫生标准,有两亿人饮用水中大肠杆菌超标。保护地下水资源最有效的方法就是切断工业、生活污水和海水等进入地下水系的途径,改善水源区周围环境,保护植被,建设合理的下水道,防止地面污水向下渗透。

### 15.1.3.3 土壤污染

有一系列物质可以污染土壤。一碳物质包括一氧化碳、氰化物和卤化甲烷,土壤中大量微生物使用这些化合物。原油和燃料中的脂族烃是土壤中主要的环境污染物。短链、饱和、不分支的化合物非常容易分解,而长链、多分支的物质降解速度慢。卤素是土壤环境污染物中最大的一类化学物质,它们最初被用做溶剂和杀虫剂,如二溴乙烯、七氯和林丹。含氮污

染物包括偶氮和苯胺染料、苯胺除草剂(敌稗)以及炸药(TNT)。这些物质以及表面活性剂和除垢剂中的含硫物质,一般认为可以被生物降解。污染土壤的最复杂的化合物包括多聚物如尼龙、塑料和橡胶。重金属污染也是土壤的主要污染之一。

随着工业化和城市化的迅速发展,我国土壤环境污染问题日趋严重。工业“三废”、污灌、污泥、城市垃圾、劣质化肥等都可导致土壤污染。我国大多数城市近郊土壤都已受到不同程度的污染,农田中镉、铬、砷、铅、锌等重金属含量严重超标。目前我国受污染的耕地面积近  $2\,000 \times 10^4 \text{ hm}^2$ , 约占耕地总面积的  $1/5$ , 其中工业“三废”污染耕地  $1\,000 \times 10^4 \text{ hm}^2$ , 农田污灌面积达  $130 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 。每年因土壤污染而减产粮食  $10.4 \times 10^4 \text{ t}$ , 被重金属污染的粮食多达  $1\,200 \times 10^4 \text{ t}$ , 两者合计直接经济损失约 200 亿元。

相对于空气和水污染,人们对土壤污染问题注意较少。要控制土壤污染,除综合治理工业三废、控制劣质农药、化肥等的使用外,应用微生物分解土壤中有有机物质污染也是好办法。土壤微生物很久以来一直是地球垃圾的控制剂。运用微生物去除污染物的方法称为**生物除污**(bioremediation)。

#### 15.1.3.4 垃圾等固体废物污染

在自然生态系统中,一种有机体的废物可作为其他种的资源,生产的副产物通过系统得以循环。但在人类社会特别是富有国家中,人们习惯于丢弃掉旧的东西再买新的。这些人类社会生产的各种固体废物,如城市居民的生活垃圾(食品垃圾、日用品垃圾)、建筑垃圾(泥土、石块等)、清扫垃圾与危险垃圾(废旧电池、灯管等各种化学、生物危险品,含放射性废物)等,已成为现实生活中非同小可的社会问题。如被称为“白色污染”的一次性快餐盒、塑料袋等废弃物,其降解周期要上百年,影响环境整洁,埋在土中会妨碍作物生长,被动物误吃会危害动物,焚烧则会产生大量有毒气体。全世界每年约生产垃圾 450 亿 t,而且增长速度很快。

目前主要的垃圾处理方法有卫生填埋、垃圾焚化和综合利用。其中垃圾的回收利用日益受到重视。如在美国,每周要消耗掉 50 万颗树用于制造报纸。如果每位读者能将其中  $1/10$  的报纸回收利用,每年就可少毁坏 2 500 万颗树木。而且,纸的回收利用可大大减少造纸过程中产生的污染物,并且比制造新纸节约  $30\% \sim 50\%$  的能量。因此,对于我们关心地球环境的每一个人来说,应该积极参与少制造垃圾及废物的回收利用,如拒绝购买一次性的、过度包装的商品,把垃圾分类后将能再利用的东西交到废品回收站等。

另有一类固体废物是工业固体废物,主要是工业生产和加工过程中排入环境的各种废渣、污泥、粉尘等,其中以废渣为主,如燃料废渣、化学废渣。其数量大,种类多,成分复杂,处理困难。工业固体废物可通过各种途径污染大气、水体、土壤和生物环境,如其中的有毒物质可在降水的淋溶、渗透作用下进入土壤,破坏土壤内的生态平衡,污染地下水。其所含有机物受日晒、风吹等作用,会分解产生毒气,造成大气污染。如硫氧含量较高的煤石堆放在地上,一定条件下会自燃,散发大量二氧化硫气体。

工业固体废物已成为世界公认的突出环境问题之一。要有效防止其造成的环境污染,最根本的方法是通过回收、加工、循环使用等方式,对这些废物进行综合利用。随着环境问题的日益尖锐,资源日益短缺,工业固体废物的综合利用越来越受到人们的重视。

#### 15.1.3.5 有毒物质与核污染

有毒物质污染指对自然生态系统和人类健康有毒害作用的物质,排放到环境当中引起

危害,如上面提到的工业废物、水体的重金属污染等。

人类为防治病虫害和消灭杂草,在农业生产上广泛应用杀虫剂和除草剂,同时又大量使用化肥,这在一定条件下达到了增产的目的,但同时也带来了严重的污染问题。如1999年受到世界极大关注的比利时“污染鸡事件”,其污染源是一种叫二噁英的物质。该物质是一类多氯代三环芳香化合物,其209种异构体中有17种对人类健康有巨大危害。已有临床实验证实长期接触二噁英可导致肝病、癌症等各类疾病。二噁英是一种除草剂中常见物质,含有二噁英的农药,在我国、欧洲及其他国家普遍使用。二噁英在环境中通常含量很低,人们往往由于摄入被二噁英污染的食物,特别是肉、奶制品和鱼类脂肪引起中毒。1976年6月,意大利的一家工厂发生二噁英泄漏事故,急性中毒者达450人。发生在比利时的二噁英污染事件,主要是由于鸡饲料中二噁英大大超标所致。再如曾经作为杀虫剂发挥巨大作用的DDT,现已因为其对环境造成的危害而被许多国家禁用。有关杀虫剂及其出现的问题,我们将在生物防治一节详细介绍。

随着核武器试验和原子能的利用而产生放射性元素的污染,在各地屡有发生。这些放射性物质在环境中可能产生积累和浓缩,危害生物和人类。如1954年3月美国爆炸一枚氢弹,严重污染海水,放射性物质通过浮游生物在鱼体内逐渐积累,并随生物移动而扩散。当年12月日本渔船捕获的鱼类,体内放射性物质浓度超过危害人体健康指标的30倍,从而不得不大量销毁。

#### 15.1.3.6 噪声污染

从广义上讲,一切人们所不需要的声音统称为噪声。一般声音超过60dB,人就感觉喧闹了。噪声最明显的影响是妨碍人们的睡眠和休息。另外,噪声还能引发噪声病,使人出现头晕、头痛、失眠、嗜睡、易疲劳、烦躁、记忆力减退等现象,并伴有耳鸣、听力减退。许多证据表明,噪声还是造成心脏病和高血压的重要原因。

随着经济发展和城市化,交通噪声、工业噪声、生活噪声等越来越困扰着人们的生活。如高速公路上车流产生的噪声接近100dB,钢铁厂、纺织厂车间的噪声都在100dB左右,建筑工地的噪声高达110dB。这种单调、昼夜不停的轰响,给周围居民、行人的生活、工作造成极大影响。噪声的控制,除了采取行政管理措施,对城市和厂区进行合理规划外,最基本的方法是采用隔声、消声、吸声技术,控制噪声扩散。同时,尽量将噪声化害为利,利用噪声为人类服务。

## 15.2 人口与资源问题

我们上面所提到的大部分环境问题,归根结底是由飞速增长的人口造成的。而且,增加更多的人意味着需要更多的资源,不论是石油、矿物等非更新资源还是鱼类、森林这样的可更新资源都会遭遇更大压力,并需要农业生产更多的食物。人口与资源问题已成为近年来深受世界各国关注的问题。

### 15.2.1 人口问题

#### 15.2.1.1 世界人口动态、问题与对策

图15-4所示为2000年来世界人口的数量变化。在17世纪前的漫长时期内,人口增

长缓慢。以后,随着工农业迅速发展,医学水平的显著提高,人口增长开始加快速度,呈现指数增长趋势。1800年,世界人口达到10亿,1900年增长到16亿,1987年世界人口突破50亿,到2000年世界人口据估计已达61亿。在16世纪,地球上人口年平均增长率为5%,目前,世界人口正以每年约1.3%的增长率增长。17世纪前人口加倍经历了大约1000年的时间,但在最近43年内,世界人口总数就增加了一倍。世界人口基数在急剧地呈指数增长,这就是所谓的世界人口“爆炸”。

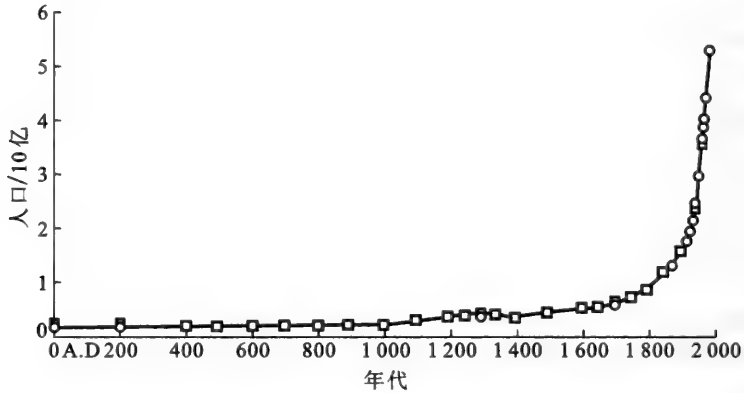


图 15-4 2000 年来全球人口数量变化(仿 Townsend 等, 2000)

另外,世界各地区人口的发展极不平衡。图 15-5 显示了世界发达国家和发展中国家 1960~1990 年间人口的增加状况。发达国家的人口似乎稳定在 10 亿左右,但发展中国家人口数量仍在上升。总体来说,虽然世界人口数量仍在增加,但全球人口出生率近年来出现了下降趋势,如图 15-6 所示。

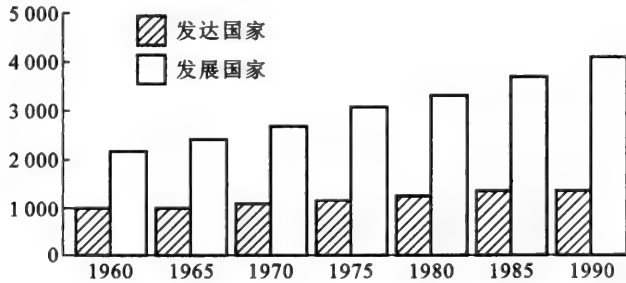


图 15-5 1960~1990 年世界发达国家和发展中国家人口变化 (仿 Peter Stiling, 1996)

人口急剧增长给生物圈带来了极大的冲击和压力。人类生存的空间越来越拥挤。目前,世界人口的平均密度为 30 人/km<sup>2</sup>,可如果按现在的速度发展下去,到 2600 年,把地球上所有陆地计算在内,每人平均将不到 1 m<sup>2</sup>。从现实出发,人类必须考虑地球容纳量的问题。有关地球到底能负载多少人口,近 300 年来人们做出了许多预测,结果众说纷纭。当然地球容纳量会随着人们生活水平的标准而改变。1972 年联合国人类环境公议公布的背景材料认为,稳定在 110 亿或略多一些,能使全世界人民吃得较好,并维持合理健康而不算奢

侈生活的人口限度。另外,每一个国家生态系统的负载能力也是各国政府和有关学者关注的问题。如美国 1967 年就提出 2 亿人口对美国来说已构成生活质量的极大威胁。估算生态系统容纳量不仅要考虑食物问题,还要考虑人们生活质量及其对可更新与枯竭资源的需求问题。过多的人口对生态系统造成的负担包括导致其他生物物种衰退或消失(如对经济动物的过量捕杀)、生态环境的破坏(如毁坏森林、草地用于农业)与环境污染等。荷兰科学家认为荷兰生态系统所能负担的限度,应该是 500 万左右的人口,而现在是在 1 380 万。我国一些学者以生态系统稳定的支付能力为基础,推算我国百年后理想的适度人口数量应当是在 6.5 亿~7 亿之间。

最近 20 年来,越来越多的国家开展了由政府支持的计划生育政策。1976 年仅有 97 个国家政府直接支持计划生育,到 1988 年增加到了 125 个。尽管非洲人口增长率很高,但仅有 6 亿 5 千万人口,而亚洲有 30 亿人口。因此,亚洲人口增长率的轻微降低也能在绝对人数上减少全球人口的增加。但目前在某些国家如加拿大、新西兰,特别是欧洲一些国家出现了人口增长率很低甚至负值的现象,这种人口负增长有可能影响到国家的政治、经济体制,所以这些国家采取奖励生育的政策。

### 15.2.1.2 我国人口增长状况及其问题与对策

我国人口在 1849 年,达到 4.13 亿,此后经过 100 年到新中国成立的 1949 年底,达到 5.42 亿。解放后,随着科学、教育、卫生、体育等事业的发展,国民健康水平的提高,使人口死亡率迅速下降,数量激增,在 1949~1986 年的 37 年内,人口几乎翻了一翻。目前我国人口总数已达约 12 亿。解放后人口增加最多的一年是 1970~1971 年,人口在一年内增加 2 257 万,平均每天增加 61 836 人,每小时增加 2 577 人,每分钟增加 43 人。20 世纪 60 年代是我国人口自然增长率最高的年代,从 1962~1970 年人口平均自然增长率为 27.49%。70 年代后我国人口自然增长率开始明显下降,到 1980 年 10 年间平均为 15.98%。但由于我国人口基数很大,虽然增长率下降,我国人口每年还要增加约相当于一个上海市的人口。新中国成立以来我国人口变化的基本特点是:增长速度快,规模大(50 年间增加了约 7 亿人口),人口平均寿命大大延长(由解放前的 40 岁左右延长到 68 岁),人口中青年比重大。目前我国 21 岁以下青少年的比例约占全国总人口的一半,这些青少年将陆续进入生育年龄,表明我国人口在今后相当长的一段时间里,仍属“增长型”。2000 年 11 月我国进行了第五次全国人口普查,据 2001 年 3 月国家统计局公布的该次人口普查主要数据显示,我国人口过快增长的势头已得到有效控制。这次人口普查,全国总人口为 129 533 万人。祖国大陆人口与 1990 年人口普查相比,10 年零 4 个月增加了 13 215 万人,年平均增长率为 10.7%,比 80 年代末下降了 4 个千分点。

人口的过快增长和规模过大给我国社会和经济带来了一系列的问题。首先,人口总量和增长速度同生活资料的增加不相适应。虽然我国工农业生产发展较快,但我国每年

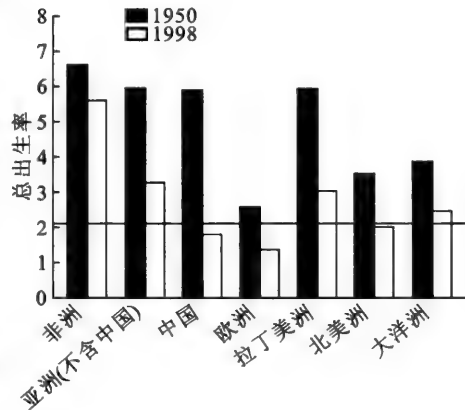


图 15-6 世界上 7 个地区 1950 年与 1998 年出生率的变化,示出生率的降低(仿 Krebs, 2001)

创造的财富主要是用于新增加人口的各种需要,人均国民收入很低,限制了人民生活水平的提高。再者,先进的生产力使劳动生产率大大提高,减少了所需劳动人员,而大量增长的人口要求更多的就业机会,加剧了提高劳动生产率和安排就业之间的矛盾。另外,增长的人口需要更多的土地资源以耕种粮食,修建住房、学校、公路等,而我国土地资源有限。据报道从我国土地生产粮食及利用的综合出发,在人均 500 kg 的消费水平下,我国人口承载量的最大限度为 16.6 亿人。同时,人口增长需要相应的教育、卫生、交通等公共事业的发展。人口增长过快与这些事业的发展不相适应,如教学经费、设备和师资力量不足,就难以提高教育质量和水平,不利于人口素质和人民生活水平的提高。

人口的数量和质量,对社会发展有重大影响。必须严格控制人口增长。我国政府根据国情和人口增长现状,制定了逐渐降低人口增长率的人口发展政策。提倡晚婚晚育,一对夫妻只生一个孩子等,以使我国人口自然增长率逐步降低为零。第五次人口普查结果表明,我国计划生育政策取得了明显成效,不仅平稳度过了建国以来第三次生育高峰期,有效地控制了人口过快增长的势头,而且开始进入低生育水平的发展阶段。

### 15.2.1.3 人口老龄化问题

人口老龄化是一个世界性问题。一般 60 岁以上人口占总人口比例达 10% 或 65 岁及以上人口占总人口比例达 7% 即为老年型人口。1950 年,全世界只有 15 个国家属于老年型人口,到 1982 年老年型人口国家超过 50 个。欧洲人口老龄化现象最为严重,发展中国家年龄结构虽较年轻,但老年人增长速度在加快。随着社会进步,经济发展,人口平均寿命的延长,人口出生率及死亡率的下降,必然会导致年龄结构的改变,出现人口老龄化问题。

我国人口老龄化问题正逐渐严重起来。2000 年第五次人口普查结果表明我国老龄化进程加快。我国人口年龄结构在近十年内发生了较大变化。0~14 岁人口占总人口的比重为 22.89%,比 1990 年人口普查下降了 4.8 个百分点;65 岁及以上人口占总人口的比重为 6.96%,比 1990 年人口普查上升 1.39 个百分点。我国正迅速步入老年型人口国家。

人口老龄化对一个国家的经济、社会发展会产生深刻的影响。首先劳动力结构老化使劳动力质量降低,劳动生产率难以提高。再者,因老年人的特殊需要,需要赡养的人口增加,国家必须对社会的福利、救济、保障、医疗服务等方面建立各种设施和制度,以保护老年人的利益。这必然要增加国家的财政开支,妨碍经济的进一步发展,而且增加了纳税人的负担,加大青壮年劳动者的压力。1982 年联合国老龄问题世界会议在维也纳召开,主要讨论解决世界人口老龄化以后会出现的一系列涉及保健、就业和社会福利等问题。当然,人口老龄化作为人类社会进步的象征,必然有其积极的内涵因素。如老龄化有利于延长智力产出期,有利于提高整个人口群的知识水平。而且,随着人类寿命的延长,人们体力、精力及青春的保持期也大大延长。

我国老年人在经济、生活上的抚养和保障城市与农村有所不同。城市面临上亿老年人实现社会保险养老的问题,而农村绝大多数老人仍需家庭赡养,将来也应该逐步建立农民养老保险制度。我国人口老龄化问题对策,除通过各种政策及设施保障老年人权益外,还需要在适当时候,提高妇女平均生育率,避免或减轻人口老化带来的困难,以调整人口结构实现长治久安。



## 15.2.2 资源问题

人类社会对资源的需求与自然资源因过度利用而短缺的矛盾是另一重大的全球性问题。资源是一定时间、一定空间条件下能产生经济价值以提高人类当前及将来福利的自然环境的因素和条件。自然界中凡是能提供人类生活和生产需要的任何形式的物质,均可称为自然资源,它是人类生存的基础。自然资源中供给稳定、数量丰富,几乎不受人类活动影响的资源为**非枯竭资源**(inexhaustible resource),如太阳能、风能、潮汐能、大气等。自然资源中数量有限,受人类活动影响可能会枯竭的资源为**可枯竭资源**(exhaustible resource),如石油、煤炭等化石燃料。这类资源又可根据其是否能够自我更新而分为可更新与非更新自然资源。**可更新自然资源**主要包括土地资源、地区性水资源和生物资源等,其特点是可借助于自然循环和生物自身的生长繁殖而不断更新,保持一定的储量。如果对这些资源进行科学管理和合理利用,就能够做到取之不尽、用之不竭。但如果使用不当,破坏了其更新循环过程,则会造成资源枯竭。**非更新自然资源**基本上没有更新能力,这些资源是经历了亿万年的生物地化循环过程而缓慢形成的,更新能力极弱。部分资源可借助于再循环而回收利用,如金属矿物和多数非金属矿物。另外一些非更新资源是一次消耗性的,如煤、石油等化石燃料和一些非金属矿物如石英、石膏和盐类。

### 15.2.2.1 能源

人类生存依赖于能源供应。目前世界上 80% 以上的电力来自烧煤或烧油的火力发电厂。化石燃料储量虽然可观,但属于非更新资源,在世界人口急剧增长的情况下,化石燃料有可能枯竭,即所谓出现“能源危机”。石油开采仅一百多年历史,人们已明显感到“石油枯竭”的威胁。另一方面,能源的利用还带来了上面所述的种种环境问题,如温室效应、酸雨、核放射性污染等等,开发利用优质、高效、清洁且不易枯竭的新型能源将是新世纪人类社会的主要努力方向之一。目前,国际上普遍认为,新能源的主要领域为:太阳能、风能、海洋能、生物质能、地热能和氢能。

我国能源状况存在的较突出的问题是能源消费品种结构中煤炭占大部分比例,且煤炭转换效率较低。针对现状,我国能源发展对策首先应该重视节约能源,提高能源效率;其次应该调整能源结构,如提高煤炭用于发电的比例,增加终端用电比例,发展煤气、液燃料和煤化工,发展核电站、水电站等。

### 15.2.2.2 土地资源

土壤是地球表面具有一定肥力且能生长植物的疏松层,是经过漫长的演化过程,在岩石的风化作用和生物分解等成土作用的综合作用下形成的。人类社会的生存和发展离不开土地。耕地是土地资源的精华。迄今人类食品消费的大部分和 95% 以上的蛋白质取自土地。土地资源属于可更新资源,在土壤中生存的各种生物可以不断地生长、死亡和繁殖,土壤中的水分和养分也在不断地消耗和补充而经常处于动态平衡之中。然而,土地也是容易出现管理不善的资源,如由人类活动导致的土地污染;过度砍伐树木、过多放牧和土地的使用不当,都会给土地资源造成极大破坏。地球陆地面积仅占 1/4,且其中的一半不能供人类利用。地球上迅速增长的人口和城市化给土地资源造成了很大压力。虽然农业机械化 and 大量能量投入及科学技术的进步能促进粮食增产,但土地生产率的提高是有限的。如超出土地

的生产能力而继续加重其负荷,就会造成土地的过度使用和破坏。

我国虽然国土面积很大,但大部分为山地,人均耕地低于世界平均水平。人口过多和耕地资源不足,始终是我国农业生产力发展的矛盾焦点。目前我国人口增长和耕地减少的矛盾非常突出。造成耕地减少的主要原因有:非农业建设占用耕地增多;农业内部结构调整如将耕地改种果树、养鱼、退耕还草;以及严重的耕地自然毁损等。此外,由于多种原因造成我国土地质量下降严重,如水土流失加剧,土壤沙化和侵蚀不断发展,土地次生盐渍化扩大以及土地污染等。要合理利用、保护土地资源,必须制定有效、合理的政策控制土地的不合理利用,采取措施防止土壤侵蚀、沙漠化和土地污染,重视土地资源的改造与治理,提高土地的质量,并控制人口增长。

### 15.2.2.3 水资源

水是决定生物和人类生存的重要自然资源,也是世界上分布最广,数量最大的资源。从全球范围讲,水是连接所有生态系统的纽带,自然生态系统既能控制水的流动又能不断促使水的净化和反复循环。在前边我们已介绍过水的重要生态作用。不仅所有生命离不开水,对人类社会而言,作为其重大经济支柱的工业、农业等也都离不开水。水是世界上开发利用最多的资源,全世界用水量每年达3万亿t。

随着全球人口增长,人类对水的耗用成倍增长。同时由于水域污染、地下水污染以及淡水地区分布的不平衡等问题,使得淡水资源日益短缺,世界上干旱和半干旱国家将不得不面对水危机带来的问题。据预测,到2025年,生活在水源紧张和经常缺水国家的人口,将从1990年的3亿增加到30亿。我国水资源虽然总量居世界第六位,但人均占有水资源量仅有世界人均水平的1/4,属水资源“贫穷国家”。而且,我国水资源在时间分配和空间分布上很不均匀,造成部分地区水资源供需的严重矛盾。近年来,我国由于过分开采地下水及用水方式落后,加上水资源惊人的浪费和水体污染加重,更加深了水资源危机。我国农业受旱面积达2000万hm<sup>2</sup>,8000万农村人口饮水困难,缺水城市有300多个。

要对水资源进行保护与合理利用,首先应建立节水型经济,提高用水效率。如工业上发展用水少、排污少的产业;农业上发展用水少的作物,改进灌溉模式;普及先进的生活节水设备;加强水的多次重复利用,发展污水资源化等。另外,开发和利用天空水资源也是解决水资源紧缺的一个有效途径。天空水资源包括天空水汽、云和雨雪等。在合适的云层条件下,用正确的催化方法,人工增加降水一般平均可达10%~30%。

### 15.2.2.4 生物资源

生物资源是自然环境的有机组成部分,能够根据自身的遗传特点不断繁殖后代,属于可更新资源。但是,任何生物的繁衍都必须满足一定的必要条件,人类如果不注意保护生物及其再生条件,而是采取掠夺式的过度索取,生物资源就会被破坏,甚至难以恢复。有关生物多样性及其保育,我们将在“生物多样性与保育”一节详细介绍。

## 15.3 农业生态学

食物是人类赖以生存的基本条件。从人类社会出现,人们开始有意识地种植作物和饲养动物以获取食物开始到现在,农业经历了漫长的发展过程,一直是各国治国安邦、经济发

展的支柱产业。农田基本上是一个单种栽培的人工生态系统,人们耕耘的目的是提高作物产量,所以趋向于使田中植物成分减少到一种产量最高,最符合人类需要的植物。由于农作物群落种类单一,生活周期一致,对水分、光、营养成分等各种环境条件需求相同,所以种内竞争最大化,生态系统稳定性差,自我调节能力低,对不良环境、病虫害等敏感。因此,农田另生态系统一方面可为人类提供大量的食物,另一方面需要人类精心管理,投入大量能量和物质,如浇水、施肥、施用农药和除草剂等,从而加速了能量流动和物质循环,破坏了自然生态系统中原有的协调性。农业生态系统是一个自然、生物与人类社会生产活动交织在一起的大系统。人类从事农业生产,就是促进初级生产力的提高,将太阳能转化为化学能,无机物转化为有机物,再通过动物饲养,以提高营养价值,使农业生态系统为社会提供尽可能多地农产品。同时,人类运用经济杠杆和科学技术来提高和保护自然生产力,提高经济效益。因此,发展农业,必须处理好人、生物和环境之间的关系,建立一个合理、高效、稳定的人工生态系统。

### 15.3.1 农业的发展及其对生态系统的影响

农业的发展经历了早期和传统农业阶段,发展到现代农业阶段。在前两个发展阶段,基本上是依靠农田生态系统内部的能量流动和物质循环,取之于土地、用之于土地,如施用将作物秸秆发酵后做成的有机肥,以豆科植物为基础进行轮作以增加土壤中氮含量等等。这样对农业生态环境造成的影响较小,但生产力水平低。当粮食和农副产品不能满足人口增长的需要,就出现掠夺式经营,人们破坏森林、草原以获得更多的农田,土地营养贫瘠,其他动植物资源被过度利用。

工业革命使农业发展进入现代农业或称石油农业阶段。农业要满足社会对农产品的需要,就必须从外部向农业生态系统中输入大量能量和物质,以高投入换取高产量。这时的农业生态系统结构简单,生物种类单一,种内竞争强度大,食物链短,系统内平衡机制被破坏,自我调节能力差,抵御灾害能力很差。只有在人工大量投入、精心管理下,才能保持稳定高产。输入生态系统的能量,除太阳的辐射能外,还要附加大量的化石能源,如施用化肥、农药、灌溉,以及各种农业机械的使用。现代化农业生产技术特别是大量石油能源的投入确实提高了农业生产力,如据推算每吨化肥可增产粮食 2~3 t,农药挽回的粮食占粮食总产的 15%,这对缓解急剧增长的人口对农产品的需求,提高人们生活水平起了重要作用。但另一方面,石油农业也存在着许多难以克服的问题。首先,石油是一种可枯竭自然资源,大量的能源消耗加重了能源危机,而且不断投入能量使农田生态系统的投入产出比越来越小。如美国每年每公顷玉米消耗能源为 124 773 kJ,收获物能量为 333 982 kJ,投入产出比为 1:2.6;而墨西哥在每公顷玉米地的能量投入为 4 012 kJ,收获物能量为 122 892 kJ,投入产出比 1:30.6。尽管美国玉米产量高,但能源消费太大,相比之下,墨西哥的玉米产量收益要高于美国 12 倍。再者,大量燃烧石油和无节制地施用化肥和农药带来了严重的环境和生态问题。概括起来主要有以下几个方面:

- (1) 石油燃烧和农药、化肥造成的空气、土壤与水污染问题。
- (2) 农药的施用破坏了天敌与有害生物之间的平衡,而且由于广谱杀虫剂的普遍使用,使许多生物类群受到毒害,生物多样性降低。
- (3) 土壤结构破坏,农产品质量下降。大多数农业系统建立在短期经济效益的基础上。

大量使用化肥改变了土壤的理化性质,使其肥力下降,土层变薄;消除植被开垦农田和对土壤无保护的耕作会造成土壤侵蚀;某些农业活动如持续耕作和放牧会降低土壤肥力,因为植物腐质回归土壤的正常循环遭到了破坏;重型机械的使用造成土壤硬结,抑制水的渗透,进一步加剧土壤侵蚀;化肥、促生长剂、农药的施用虽然可缩短作物生长期,提高产量,但也使其丧失了原有的风味,营养价值下降,甚至会积聚对人体有害的物质。

(4) 农业生产活动对自然生态系统的物质循环过程产生重要影响。每年有多于 1 300 万 t 的磷以肥料的形式撒向农地,大部分通过农业径流进入水系统,另有 200 万 t 以洗涤剂的形式进入生活污水,从而导致江河、港湾特别是湖泊的富营养化。大规模砍伐森林垦荒开田导致了溪流中氮流量的大大增加。农业、林业对植物的收割会带走土壤中矿物质,农民为了高产而施肥,由于硝酸根离子在土壤水中可自由移动,氮会从农田渗漏出去进入水系统而导致水域富营养化。另外,过度放牧通过反硝化、渗漏、挥发和地表径流会导致广泛的氮损失,造成氮循环的低效性。农业生产用水也会导致严重的生态后果。灌溉导致许多河流、湖泊水体减少,地下水被过度利用,对湿地和淡水生境造成威胁;蒸发率高的干旱地区的灌溉可导致土壤表面盐化。过度放牧消耗植被也易造成土壤荒漠化。

### 15.3.2 土壤侵蚀和沙漠化

土壤侵蚀是指在风或水的作用下,土壤物质被破坏、带走的作用过程。以风为动力使土粒飞散,造成的土壤侵蚀叫风蚀。在地表缺乏植被覆盖,土质松软干燥的情况下,4~5 m/s 的风就会造成风沙。由于水的作用把土壤冲刷到别处的现象叫做水蚀,即通常所说的水土流失。如我国的黄土高原,表面覆盖着 70~100 多 m 厚的黄土层,70% 以上属于坡地。黄土成分主要为粉沙,黏结力弱,疏松多孔,易溶于水,一遇暴雨,大量表层土被水冲走。黄河就是因为流经黄土高原过程中水中带入大量泥沙而变黄的。据估计,我国每年注入海域的泥沙量为 20 亿 t 左右,占世界总量的 13.3%,其中黄河占 60%,居世界河流之首。

纯粹由自然因素导致的地表侵蚀过程速度非常缓慢,常与土壤形成过程处于相对平衡状态。肥沃的土壤长出茂盛的植物,为动物提供食物和栖息地,并保护土壤不易被侵蚀,保持水分和肥力。造成土壤侵蚀的主要原因是适当的农业生产。在树篱被除去的田地,土壤侵蚀可达 30~100 t/hm<sup>2</sup>。植被覆盖率低的地方,土壤侵蚀最严重。良好的植被能保持水土已是人们的共识。但到目前为止,人类活动如为获取木材而过度砍伐森林、开垦土地用于农业生产以及过度放牧等原因,仍在对植被进行着严重的破坏。目前全世界平均每分钟有 20 hm<sup>2</sup> 森林被破坏,10 hm<sup>2</sup> 土地沙化,4.7 万 t 土壤被侵蚀。据估计,1 cm 的土壤要花 500 年甚至更长时间才能形成,却会在 1 年之内流失。土壤侵蚀使土壤肥力和保水性下降,从而降低土壤的生物生产力及其保持生产力的能力;还会使江河、湖泊的泥沙淤积,河床抬高,湖泊变浅、面积缩小,影响交通运输和经济发展;并可能造成大范围洪涝灾害和沙尘暴,给社会造成重大经济损失,并恶化生态环境。

土壤侵蚀已成为全世界一大公害。美国农业部资料表明,因侵蚀而造成的土壤损失威胁着美国 1/3 农田的生产力。图 15-7 比较了美国新罕布什尔州两个河谷的土壤侵蚀率:一片未受干扰的和一片森林砍伐后的土地。侵蚀不仅影响土壤厚度,还会减少土壤中的有机质和养分,降低土壤保水能力,限制扎根深度,从而影响生产力。每年因风蚀和水蚀而损失的表土有 40 亿 t,这相当于每年美国农田损失 820 万 t 氮磷和 200 万 t 钾。这些养分的损

失差不多相当于 150 亿美元。在过去 50 年中,世界 30% 的农田因土壤侵蚀而损失。

水土流失也是我国土地资源破坏的重要原因。我国表土流失量每年约 50 亿 t,是世界上水土流失最严重的国家之一,年流失氮、磷、钾肥约 4 000 万 t。40 多年来,我国水土流失减少耕地达  $207 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 。在水土流失较为严重的长江流域,1975 年到 1986 年,水土流失面积由 36.4 万  $\text{km}^2$  上升到 73.9 万  $\text{km}^2$ ,年土壤侵蚀总量增加了一倍。流域内河床淤积严重,天然水源面积如洞庭湖、鄱阳湖等大型湖泊面积日益缩小,严重减弱了湖泊的蓄洪排涝功能,许多中小型水库已近报废,更加大了灾害发生的可能性。1998 年,长江流域发生特大洪涝灾害,给全流域大部分省、区造成了重大损失。之后,政府总结该次洪涝灾害发生的原因,提出退田还湖、退耕还林、退耕还草等措施,决心重点解决长江地区的水土保持问题。

另外,由森林破坏、滥垦草原引发的土壤风蚀、沙尘污染问题也给人类社会带来很多危害。如 20 世纪初美国开发中西部,大规模开垦草原、砍伐森林,结果是土地裸露,水分丧失,风蚀加剧。1934 年 5 月,马里兰、北卡罗来纳等州刮起巨大黑风暴,纽约市一片昏暗,大气含尘量达每立方千米 40 t。这场风暴从破坏最严重的西部干旱区刮起,越过美国 2/3 的大陆,刮走有机质和无机质 3 亿多 t,毁掉耕地 4 500 多万亩。风暴过后,西部平原水井、溪流干枯,作物枯萎,牛羊渴死,人们被迫背井离乡。近年来,我国北京沙尘暴问题日益严重,据调查其根源与内蒙等地区过度放牧以及其他原因造成的土地风蚀有关。

减少土壤侵蚀的根本办法是修梯田,筑拦沙坝、种草种树,增加植被覆盖。在埃塞俄比亚,用岩石和泥土在山侧修筑围墙以截获流失的土壤,这样自然形成的台地可以减少进一步的侵蚀。在澳大利亚,大范围的建筑树篱作为物理屏障来阻止田地的风蚀。此外,以适当的角度来耕种坡田,顺着等高线而不是顺着斜坡挖水渠。使用这种等高耕作的方法可以减少水土流失。同时,在裸露的土地上种植作物有助于减少土壤侵蚀。如果用豆科植物做覆盖植物,可以固定氮,使土壤的氮含量增加。免耕农业是一种种植系统,只需要挖出一些窄的裂沟,而不需要对土壤进行操作,通过减少对土壤的干扰,就可以减少土壤侵蚀。这些系统配合作物轮作,都可以用来减少土壤损失和肥力下降。尽管这些技术已经众所周知,但是这些措施实施的进展非常慢。另外,免耕农业经常使用除草剂,这又会带来其他问题。

沙漠化是导致土地资源丧失的另一世界性重大环境问题。据联合国环境规划署的资料,全球沙漠化土地有 4 560 万  $\text{km}^2$ ,几乎等于俄罗斯、加拿大、美国和中国面积的总和。其中 60% 在亚洲和非洲。现在世界上平均每分钟就有 10  $\text{hm}^2$  的土地变成沙漠,每年因土地沙化要损失 600 万  $\text{hm}^2$  的农田和牧场,由沙漠化带来的直接损失约 260 亿美元。

我国也是受沙漠化危害较深的国家之一。有关研究资料表明,我国沙漠化土地面积共有 332.7 万  $\text{km}^2$ ,占国土面积的 34%,相当于 20 个广东省的面积。有近 4 亿人口受到沙漠化的危害,每年损失达 540 亿元,1995 年高达 2 070 亿元。我国沙漠化土地在 20 世纪 70 年代为每年 1 560  $\text{km}^2$ ,90 年代初增加到每年 2 100  $\text{km}^2$ ,现在则扩展到每年 2 460  $\text{km}^2$ 。沙漠

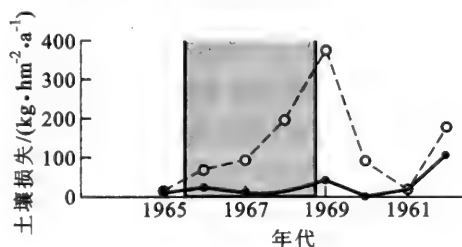


图 15-7 美国新罕布什尔州 Hubbard Brook 森林两个河谷土壤侵蚀的比较 (Mackenzie 等, 1999)

●代表未被干扰的森林,○代表 1965 年被砍伐的森林

化最严重的是我国北方地区,特别是东起科尔沁草原,经坝上、鄂尔多斯到宁夏以南的农牧交错地带,占沙漠化土地面积的73%。

1994年10月,112个国家在巴黎签署了《联合国关于在发生严重干旱和/或沙漠化的国家防治沙漠化的公约》。我国将全国治沙工作规划列入了《中国21世纪议程》,表明了政府对制沙工作的重视。

治理沙漠化,应该以生态学和经济学原理为指导进行综合治理,在体制上把治理沙漠化与加强国土整治和保护自然环境统一起来,采取治理与预防相结合,以预防为主的方针。我国采取了沙障和植物固沙相结合,乔、灌、草防沙林与农田相结合,人工造林与丰育相结合,调整土地利用结构和合理放牧相结合等等一系列措施,使大约10%的地区的沙漠化得到控制,12%的沙漠化土地恶化情况得到改善。

### 15.3.3 生态农业

随着传统农业生产力的限制和石油农业暴露出的弊端越来越严重,世界各国都在寻找新的农业出路。实践证明,生态学理论是指导农业生产的重要基础。一个农业生产系统是否合理、高效,关键在于其生物生产组织是否因地制宜,是否符合生物与环境协调统一、持续稳定发展的规律。任何地区都存在着与其相适应的生物群落。人工生态系统必须适合自然环境,宜林则林,宜农则农,宜牧则牧,过分盲目强调改造自然就会受到自然的惩罚。如何建立一个持续、稳定、高效的生态农业系统已受到各国的高度重视。生态农业系统以生态学、系统工程理论及定量优化方法为指导,因地制宜,实现农、林、牧、渔、加工等生产行业的有机结合,变单纯从自然界索取为保护、改善、增值和合理利用自然资源,使高效的农业生产同优良的生态环境建设同步发展,以取得良好的经济效益、生态效益和社会效益。

#### 15.3.3.1 生态农业的特点与理论基础

生态农业是遵循生态学、生态经济学原理进行集约经营管理的综合农业生产体系。其目的在于提高太阳能的利用率,生物能的转化率和农副业废弃物的再生循环利用,因地制宜地充分利用自然资源,提高农业生产力,以获得更多的农产品,满足人类社会的需要,达到持续发展。生态农业应该具备以下几方面的基本特点:

(1) 整体性与可调控性:生态农业重视系统整体功能,必须维护和提高整个系统的微观和宏观的生态平衡,将农、林、牧、副、渔各业组成综合经营体系,并对农业生态系统和生产经济系统内部各要素及其结构,按生态和经济规律的要求进行调控。通过资源的充分利用,工程措施和生物措施的应用,把不利因素转变为有利因素,使生物与环境之间、生物物种之间、区域内各子系统之间以及经济、技术与生物之间达到相互有机配合,保证整个农业经济体系协调发展。

(2) 稳定、高效与持久性:生态农业系统应结构、多样性组成合理,功能协调,具较强抵抗外界干扰的能力,保持一定的稳定性。同时,具有较高的太阳能转换率并合理利用其他自然资源,具较高的生产率和较好的社会、经济、生态效益。另外,该系统能够很好地保护和合理利用自然资源,具良好的可持续发展的功能。

(3) 地域性:地域性决定了系统的空间异质性和生物多样性。因此生态农业必须因地制宜,具有明显的地域性。

生态农业要达到系统功能结构最优化,保持稳定、高效和可持续发展的潜力,就必须以

生态学、生态经济学原理为理论基础来建设生态农业系统。其主要理论依据如下:

(1) 生物与环境的相互作用与协同进化:生物与环境之间存在着复杂的物质与能量的交换关系,紧密联系,相互作用。一方面,生物生存必须从环境中获取物质与能量,如空气、光、水及营养物质等;另一方面,生物在生命活动过程中也不断通过排泄、释放及枯枝落叶和尸体归还环境,使环境得到改善。如地面草木的生长改变了土壤成分及地表微环境,而改变了的土壤及地表微环境又反过来会影响草木的生长状况,二者处于不断相互作用,协同进化状态。遵循这一原理,就要注意利用生物与环境之间这种相互作用,如发展有机农业,重视作物多样性和土壤保护,合理轮作倒茬,种养结合等。

(2) 食物链与食物网理论:生态系统中生物之间通过营养关系相互依存、相互制约。我们已知食物链有捕食食物链、碎屑食物链等,通常多条食物链相互连接构成复杂的食物网。生物之间这种食物链关系包含着严格的量比关系,处于两个相邻链节的生物,无论个体数目、生物量或能量均有一定的比例。生态农业应遵循该原理,在生产活动中充分考虑食物链关系,不要任意打乱食物链关系及其链节,破坏生态平衡。如药物杀灭有害生物时要充分考虑该过程对其相邻链节上其他生物的影响。再就是要依具体情况注意不同营养级生物的合理生产与消费,提高能量与资源的利用效率。如 5 kg 适于人类食用的谷物蛋白,喂牲畜后,只能变成 1 kg 人类食用的动物蛋白。世界大量高质量的鱼蛋白用于制作鱼粉来喂牲畜,造成资源的高度浪费和低效使用。

(3) 能量多级利用与物质循环再生:生态系统中的食物链,既是一条能量转换、物质传递链,从经济上看还是一条价值增值链。尽管能量物质在逐级转换传递过程中存在 10:1 的关系,食物链越短,净生产量越高,但人类对产品的期望不同,产品价值也不同。在人类调控的生态农业系统中,为提高生产效率,可巧设食物链,使用于生物食物选择消费和排泄而未能参与有效转化的部分能得到利用和转化,从而大大提高能量转化效率。如对秸秆的利用,如不经处理直接返回土壤,要经长期发酵分解才能变为有用肥料。但如经过糖化或氨化过程使之成为家畜喜食的饲料,则可增加家畜产量,再用家畜排泄物培养食用菌,生产食用菌后的残菌床又用于繁殖蚯蚓,最后将蚯蚓利用后的残余物返回农田做肥料。这样秸秆的能量物质转化效率就大大提高了。

(4) 结构稳定与功能协调:生态农业系统是人类按照生产目的调节和控制的系统,要使生物有一个良好的再生产条件与生活环境,应仿照自然生态系统保持结构稳定、功能协调的原理,建立一个稳定的生态系统结构。具体应充分利用生物种之间及其与环境之间的相互关系。如发挥生物共生优势,利用蜜蜂与花之间的互利共生关系,把果树栽培与养蜂相结合;再如稻田养鱼,鱼稻共生;利用豆科植物的根瘤菌固氮、养地和改良土壤结构等。另外,可根据生物所占据的生态位的差异合理安排,使资源得到充分利用。如生态立体养鱼系统的建设,巧妙地将上层浮游生物食性、下层底栖生物食性以及杂食性、少量草食性的鱼类进行混养,或再加上养殖莲藕等水生植物,通过数量的合理搭配,既稳定了系统,提高了生产力,又使各种资源得到充分利用,真正达到了稳定、高效。

此外,生态农业所依据的生态学理论基础还有边缘效应、生态位、限制因子作用等原理。

生态农业是在适应可持续发展战略与持续农业基础上发展起来的,它是农业资源的合理利用、农业生态环境的有效保护为目标的高效、低耗、低污染的农业发展模式。实践证明,生态农业具有明显的因地制宜性,很难形成一个全球普遍适应的发展模式。下面,我们

重点介绍一下我国的生态农业。

### 15.3.3.2 我国生态农业的主要特点与类型

我国生态农业的发展是以中国传统农业的精华与现代化企业的先进技术相结合,同时借鉴发达国家生态农业发展模式的成功之处,依据我国制度特色、社会经济发展及资源禀赋状况,形成具有中国特色的可持续发展的现代化农业。中国的国情决定我国的农业是资源约束型农业,既不能牺牲环境换取经济发展,也不能只注重环境保护而限制经济发展,而必须依据中国的实际情况,走经济和环境协调发展之路。我国生态农业主要特点体现在充分利用资源;一业为主,多业结合;利用共生相养关系,实行立体种植,混合喂养;循环利用“废”物;充分利用现代科学技术,全面规划,兼顾社会、经济和生态三大效益。我国生态农业典型类型如下:

#### 1. 立体种养殖类型

该系统将处于不同生态位的生物类群进行合理搭配,使系统能充分利用太阳能、水分和矿质营养元素,建立一个空间上多层次、时间上多序列的产业结构,从而获得较高的经济效益和生态效益。这方面实践类型模式很多,如立体种植类型中,农作物的间作、套作、轮作模式,将不同农作物如粮、油菜或粮、豆类按植株高矮和生长期不同进行间作、套作、轮作,使光、土地、营养物等资源得到充分利用。类似的模式还有:林粮、林药立体种植模式,将经济林木与粮食作物、药用植物等进行间作;庭院立体种植模式,在庭院和屋顶种植蔬菜、花卉等;以及林菌或粮菌间作模式,粮肥间作模式等。另外还有立体养殖类型,指在一定空间内的养殖动物的层次配置或一定时间内的生产有机配合。该方面实例除我们上面提到过的水体立体养殖系统模式外,还有陆地立体圈养模式,如蜂桶(上层)-鸡舍(中层)-猪圈(下层)-蚯蚓池(底层);时间立体养殖模式,如江苏南部地区经常利用春天将空的养蚕室来养小鸡,到养蚕季节将小鸡放养到桑园中,冬天蚕室再用来养鸡。再就是将立体种养结合起来的模式,如稻-萍-鱼模式、稻-鸭-鱼模式、林-畜-蚯蚓模式、苇-禽-鱼模式等。该系统中主要利用的生态农业技术有立体生产技术、有机物多层次利用技术等。

#### 2. 物质循环利用类型

该种生态系统是按照生态系统内能量流动和物质循环规律而设计的。在系统中,一个生产环节的产出(如废弃物的排出)是另一个生产环节的投入,使得系统中的各种废弃物在生产过程中得到再次、多次和循环利用,从而获得更高的资源利用率,并有效地防止了废弃物对农村环境的污染。具体实例如作物-食用菌循环模式、林木-食用菌循环模式,用作物、林木树干或碎屑为原料培养食用菌,而菌渣和菌床废弃物作为促进作物或林木生长的肥料;猪-蛆-鸡、猪-蚯蚓-鸡循环模式,用猪粪培养蝇蛆或蚯蚓,再将蛆或蚯蚓喂鸡,鸡粪又作为猪饲料。另外还有种养业结合的禽-鱼-作物、禽-畜-鱼-林(果、菜、饲料作物等)的循环模式;种-养-加工三业结合、种-养-沼气三结合以及种-养-加工-沼气四结合的物质循环利用模式等等。该系统中利用的主要是农林牧副渔一体化,种植、养殖、加工相结合的配套生态工程技术。

#### 3. 生物相克避害类型

该类型利用生态系统内物种之间相互竞争、相互制约以及食物链关系,人为调节生物种群,在生态系统中增加有害生物的天敌种群,以降低害虫、害鸟、杂草、病菌的危害,从而减少农作物的经济损失。我国是世界上最早利用天敌防治有害生物的国家,在实践中发展了许



多具体模式,如以虫治虫—利用七星瓢虫捕食棉蚜虫、赤眼蜂捕食玉米螟等;以禽鸟治虫—棉田养鸡、稻田养鸭捕食害虫等;以草治草、治虫—利用某些植物的密植来抑制杂草、创造害虫天敌繁衍的适宜条件以防治害虫;以菌治虫—利用有益细菌制剂杀灭害虫等等。该类型生态系统主要利用的是有害生物综合防治技术。

#### 4. 生态环境综合整治类型

该类型在发生土地贫瘠化、盐碱化、沙漠化,水土流失严重的地区对造成上述现象的主要生态因子进行调控,如因制宜地开展植树造林、改良土壤、兴修水利、农田基本建设等以改善恶化了的生态环境。具体实例如种草植树控制沙漠化;采用综合农田建设措施如等高耕作,反坡梯田,修建小型水库、防洪堤坝,改进排灌系统以及退耕还林、退耕还草等方式整治水土流失;利用豆科植物或有机肥改良土壤,增加土壤肥力等。该类型生态农业需要水土流失治理技术、控制沙漠化技术、盐渍化土壤改良技术、维持土壤肥力的植物养分综合管理技术等。

#### 5. 资源开发利用类型

该类型主要分布在山区及沿海滩涂和平原水网地区的荡滩,这些地区农业发展潜力较大,有大量的自然资源未得到充分开发或很好地利用。通过因地制宜、全面规划、综合开发,改造荒山、荒坡、荒滩等,将资源开发与环境治理结合起来,来促进环境、生产和经济建设。

#### 6. 区域整体规划类型

该类系统是在一定区域内,运用生态规律将山、水、林、田、路等进行全面规划,协调生产用地与庭院、房舍、草地、道路、林地等的比例和空间配置,把工农商连成一体,以取得较高的经济效益和生态效益。具体模式如,以农田为中心,水、土、林、田综合治理模式;以畜牧饲养为中心,农、林、工、商、运各业并举,互相促进模式;以林为主,农、林、牧结合模式等。

我国生态农业自1980年以来在各级政府部门的重视下发展很快。目前全国不同类型、不同级别的生态农业建设试点已达2000多个,有多个生态农业试点,如北京市大兴县留民营村、安徽省颖上县小张庄村、浙江省萧山市山一村、鄞县上李家村等被联合国环境规划署授予环境保护“全球500佳”荣誉称号。对部分生态农业试点的调查结果表明:开展生态农业建设后,粮食总产增长幅度一般在15%以上,人均收入均高于当地环境水平12%,取得良好经济效益。在生态效益方面,通过综合治理生态环境,普遍提高了森林覆盖率,有效控制了水土流失。29个试点县统计资料表明,与1990年相比,水土流失面积减少49%、土壤沙化面积减少21%、秸秆还田率增加13%,省柴节煤灶普及率达74%;废气、废水处理率及固体废弃物利用率分别提高了24%、45%和34%,生态环境明显改善,提高了农业抗灾能力和可持续发展的后劲。

### 15.3.3.3 生态工程技术

生态农业的设计规划与发展过程离不开生态工程技术。生态工程这一名词由美国生态学家H. T. Odum首先提出,并定义为“为了控制生态系统,人类应用来自自然的能源作为辅助能对环境的控制。”我国生态学家马世骏(1984)为生态工程下的定义是:“生态工程是应用生态系统中物种共生与物质循环再生原理,结构与功能协调原则,结合系统分析的最优化方法,设计的促进分层多级利用物质的生产工艺系统。其目标是在促进自然界良性循环的前提下,充分发挥资源的生产潜力,防治环境污染,达到经济效益与生态效益同步发展。它可以是纵向的层次结构,也可以发展为几个纵向工艺链索横向联系而成的网状工程系统。”

生态工程技术所依据的核心原理可概括为整体、协调、自生以及循环再生原理。其所依据的生态学原理主要包括物种共生、生态位、食物链、物种多样性、物种耐性、景观生态、限制因子及其综合性等；同时，作为“工程”技术，其所依据的工程学原理主要有结构的有序性、系统的整体性以及功能的综合性原理。

### 1. 生态工程设计

生态工程要按照整体、协调、自生、循环、因地制宜的原理，以生态系统自组织、自我调节功能为基础，在少量人类辅助能的帮助下，充分利用自然生态系统功能，紧紧围绕当地的自然、社会和经济条件进行生态工程的设计、组装和运行管理。如我国南方曾以凤眼莲为主的生态工程来处理和利用污水，再将凤眼莲用于养鱼，取得显著效益。但我国北方地区因年均水温低，冬季日照短，不利于凤眼莲的生长，就必须另选植物如黑麦草等来代替凤眼莲转化污水中的营养盐和有机质。再如我国利用湿地中芦苇作为过渡带，转化地表径流入湖的污水，再收割芦苇造纸，使水中营养盐经芦苇转化再输出，既维持了水中营养盐平衡，又通过收割芦苇提高了经济效益。但在欧美一些国家，虽然也用芦苇净化入湖地表径流，但因他们不用芦苇造纸，不收割芦苇，任其自生自灭，就有可能造成二次污染，所以难以应用我国经验。另外，因为生物种群是生态系统的核心与基础，生态工程设计应充分考虑生物的机能节律与环境的时间节律，遵循生物多样性原理并依据再生循环与商品生产的原则，选择适当的生物种群及其匹配种群。适当输入辅助能，人工压缩演替周期。如自然界从裸地开始的旱生演替到达顶极的森林群落一般要很长时间，生态工程可通过人工投入大大缩短演替过程，但必须因地制宜，适当投入，才能取得理想效果。如过去在我国西部干旱、水土流失严重地区植树造林，一律建造高密度乔木为主的林分，投入大量人力、物力，但由于当地环境资源不良（缺水），并未取得良好效果。或者树木难以成活，或者长成生长处于停滞状态的“少老树”。如一开始用旱生的柠条、胡枝子、沙棘等豆科植物进入一期工程，不仅投入少，而且这些植物可抗风沙、改良土壤肥力，改善环境，在此基础上再引入乔木树种形成疏林结构，形成一个乔、灌、草结合，用养护补的高效工程是完全可能的。

### 2. 加环

在生态工程技术中，一种重要的技术手段是加环，即在生态系统食物链网或生产流通中增加一些环节，以更充分地利用原先尚未利用的那部分物质和能量。根据加环的性质和功能，大致可归为5类：① 生产环——所加入的环可使非经济产品或废物直接生产出为人利用的经济产品。如利用秸秆、木屑培养食用菌，利用无毒有机废水水培蔬菜或花卉等。② 增益环——所加环虽不能直接生产商品，但能提高生产环的效益。如用凤眼莲、细绿萍等处理污水，处理的水及生产的青饲料虽不是商品，但可再用于生产，提高生产效益。③ 减耗环——食物链网中有些环节损耗上一营养级的资源，如农田害虫、害鼠等，为“损耗环”；在损耗环上加一新环节使之抑制或减弱损耗环的作用，该种加环即减耗环。许多人为培养的害虫天敌加入田间，均为减耗环。④ 复合环——所加之环，起到上述各环的多种功能。如在农、林生态系统中加入蜜蜂，蜜蜂的产品如蜂蜜等可直接作为商品，起到生产环的作用，而且由于蜜蜂传媒授粉，可使许多作物增产，起到增益效果。⑤ 加工环——加环对产品进行深加工，虽不属于食物链网范畴，但对经济效益、生态环境、社会效益影响很大。如玉米芯本用作燃料或作为肥料，但增加了用玉米芯生产木糖醇的环节后，每10 t玉米芯可生产1 t木糖醇，玉米芯产值约140元/t，而木糖醇约为5万元/t，产值提高35倍，而且可通过这一加

工环联结培养食用菌、生产有机肥等生产、增益环,增加经济效益,改善生态环境,增加就业机会。

### 3. 我国农林牧副渔一体化生态工程

我国农林牧副渔一体化生态工程具体的技术路线着重调控系统内部结构和功能,进行优化组合,提高系统本身的迁移、转化、再生物质和能量的能力,充分发挥物质生产潜力,尽量充分利用原料、产品、副产品、废物及时间、空间和营养生态位,提高整体的综合效益。如人为联结生态系统中的食物链,将原本不相联结的种连在一起形成互利共生网络,提高效率。典型例子如稻田养鱼,桑基鱼塘等。向稻田中加入原本不生活在其中的草食性(草鱼)、滤食性(鲢鱼)、杂食性(鲤鱼)和底栖动物食性(青鱼)的一定数量的鱼苗,构成稻鱼共生网络。一些资料表明,未养鱼稻田中杂草可达每亩 30~400 kg 之多,水稻减产 10%~30%,而放养了草鱼的稻田中杂草得到有效控制,水稻增产。另外,其他食性的鱼类将稻田中原本无经济价值的浮游生物、底栖生物等变成了鱼产力,鱼在稻田中排出的大量粪便富含氮磷,增加了稻田肥力,从而使稻田单位面积收益大大提高。图 15-8 所示为该生态工程体系模式图。该类型生态工程是指在一定区域内,人为地把多年生木本植物(如乔木、竹类)与其他栽培植物(农作物、药用植物等)和动物,在空间上或按一定的时序安排在一起而进行管理的土地利用和经营系统的综合。在该系统中,不同的组分间具有生态学和经济上的联系。

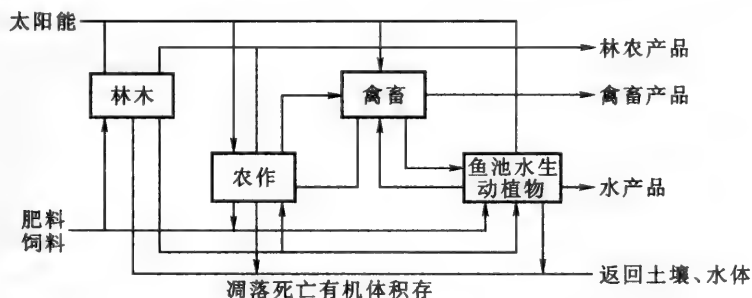


图 15-8 农林牧副渔一体化生态工程(仿李振基等,2000)

## 15.4 生物多样性与保育

**生物多样性(biodiversity)**的概念,当今已经广泛使用于普通媒体和科学刊物,但还没有一个严格、统一的定义。一般地说,它指地球上生命的所有变异。生物多样性是生物进化的结果,是人类赖以持续生存的基础。一般认为生物多样性包括:物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性。

生物多样性保育问题成为当前世界热点的最重要事实有:① 1992 年巴西里约热内卢召开的地球最高级会议上通过了国际生物多样性公约;② 最高级会议的另一个产物是 21 世纪议程;③ 联合国教科文组织(UNESCO)等 6 个国际组织于 1990 年发起和组织了国际生物多样性项目 DIVERSITAS, 1996 年其实施计划已经正式面世。

### 15.4.1 生物多样性价值

生物多样性价值包括直接使用价值、间接使用价值和伦理价值。直接使用价值为人类提供了食物、纤维、药物、燃料和建材等,其使用价值是人们普遍认识的。间接使用价值是对环境和生命维持系统的调节功能,例如 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 平衡、水土保持、土壤形成、净化环境等。这部分在以往被人们认为是可以“免费”使用的、公共的自然恩施。因此,它们又被称为生态系统服务,对此我们将在下节讨论。生物多样性的潜在价值——能为后代人提供选择机会的价值,例如抗性基因等,也可以列入间接使用价值的范畴。哲学家把价值分为工具主义价值和内在价值两类,伦理价值(ethical value)即属于内在价值之列。所谓的“深生态学家(deep ecologists)”认为,每种生物都有自己的生存权利,但这在伦理价值观上还是有争议的。

### 15.4.2 生物多样性的丧失

数百年来,物种、种群(包括作物、家畜和家禽品种)以及自然生境的丧失过程都有明显加速。

#### 15.4.2.1 物种损失

生物物种的灭绝是自然过程,但是灭绝的速度和方式,由于人类活动对地球的影响而大大加速。有学者估计,自 1600 年以来,人类已经导致 75% 的物种灭绝。众所周知的,渡渡鸟(*Raphus cucullatus*)、毛象(*Mammuthus primigenius*)、塔斯马尼亚狼(*Thylacinus cynocephalus*)和恐鸟(*Diornid maximus*)都是由于人类捕猎而灭亡的。有些物种是因商业利用而处于灭绝边缘的。如在肯尼亚和乌干达,有 85%~89% 的象被偷猎掉。许多鲸类由于过度捕捞而濒危,而像海豚那样非捕捞对象,则由于偶然闯入捕捞网造成大量死亡而濒危。有大量的物种因生境破坏而丧失,有一个估计每天达 100 种以上。人类通过改变管理(如放牧)而使生境发生变化(如气候变化),则有可能对特定的物种产生更加深刻的影响。

Reidh 和 Miller(1989)估计,鸟、兽两类,在 1600~1700 年的百年间灭绝率分别为 2.1% 和 1.3%,即大约每 10 年灭绝一种;而在 1850~1950 年期间,灭绝率上升到每两年灭绝一种。从 1600 年以来的灭绝,古生物学家称为地质史上的第六次大灭绝,它大约是已往地质年代“自然”灭绝的 100~1 000 倍。

农作物和家畜的物种多样性,也由于使用现代农业技术而剧烈地下降了。例如,菲律宾 1970 年前种植水稻 3 500 个品种,现在仅有 5 个占优势的品种,损失达 99% 以上。欧洲小麦品种丧失达 90%,美国玉米品种丧失超过 85%。而作物缺乏遗传多样性也使它更易受病原体和害虫的攻击。因为作物系统属于人工生态系统,所以作物生物多样性下降的一个重要原因是在集约化过程中由混种变为单种植,特别是大面积、大范围的单种植。

#### 15.4.2.2 生态系统或生境破坏

地球上许多生态系统的生物多样性的丧失,表现在生境面积剧烈地减少,被改变或者被破坏。例如湿地,它不仅是生命(特别是水禽)的摇篮,而且也是陆地的天然蓄水库,被人们称为“自然之肾”。湿地在蓄洪防旱、调节气候、控制土壤侵蚀、降解环境污染等方面起着极其重要的作用;同时它又是人类开发最剧烈的系统之一。新西兰有 90% 的湿地从欧洲殖民以来已经损失。至于森林生态系统,它历来被认为在自然环境保护中起着关键作用,它在调

节气候、涵养水源、保持水土、净化空气、消除污染等方面的重大作用早已广为人知。森林面积减少和破坏的情况也是最早引起人们注意的。例如,欧洲的温带森林大部分已经被破坏。利用人造卫星可以监测全球森林的损失,估计从1981年到1990年每年丧失170 000 km<sup>2</sup>。北美从1492年以来,几乎100%的自然草地已经损失。

从生态系统多样性丧失对人类社会的影晌而言,以我国1998年长江洪水危害之根源为例,长江上中游森林破坏造成的水土流失,下游湖泊、湿地的围垦和开发导致调节洪水能力的减弱,无疑是其中的两大重要原因,它们都与生态系统多样性功能的丧失有密切的关系。这个例子也说明,要深入了解生物多样性丧失的危害性,其关键是科学地理解生物多样性的各种生态系统功能及其变化机理。

中国是个生物多样性丰富的国家,在世界上占第八位。同时,中国生物多样性受威胁的程度十分严重。例如,长江特有鲸类白鳍豚已经成为我国最稀少的濒危动物之一。根据《中国生物多样性国情报告》,我国受威胁的物种数高于全球5%~7%,森林面积急剧减少,覆盖率仅为13.92%,为全球平均数的1/2;草地有50%退化,25%严重退化;水体污染达80%以上,淡水生态系统濒于瓦解;农家品种和野生近缘种的遗传多样性都丧失很快。《中国生物多样性国情报告》对此作了很好的介绍,此处就不详谈了。

#### 15.4.2.3 生物多样性丧失的原因

一般区分3类灭绝类型,即背景灭绝(background extinction)、大量灭绝(mass extinction)和人为灭绝(anthropogenic extinction)。

随着生态系统的变化,某些物种消失了,另一些替代了它们,这种物种的周转,其速度比较低,称为背景灭绝。达尔文的生存竞争学说和进化论告诉我们,随着地球环境的变化,地球上不断有新物种产生,不适应的物种淘汰,所以灭绝是自然的过程。

大量灭绝是指由于自然灾害而发生的大规模物种死亡。火山、飓风、流星的影响偶尔有发生。有些是局域的,另一些影响全球。人为灭绝是指由人类引起的灭绝。人为灭绝的影响可以扩张到全球范围,这一点是与源于自然灾害的大量灭绝相同的,但是,人类灭绝的引起原因在理论上是可以受人类控制的,所以人类是有能力改变生物多样性迅速丧失的局面。

近代物种多样性丧失加剧的原因有:① 过度利用、过度采伐和乱捕乱猎;② 生境丧失和片断化;③ 环境污染;④ 外来物种的引入导致当地物种的灭绝;⑤ 农业、牧业和林业品种的单一化。

显然,所有这几方面都与人口数量的迅速增加、人类活动,如自然资源的高速消耗、环境的污染等对地球的影响加剧有密切的关系,由此可见,人类不合理的活动是当前物种灭绝的最主要根源。

#### 15.4.3 生物多样性研究

生物多样性并不是完全新的研究课题,生态学和后起的保护生物学都有许多概念和原理与生物多样性的保育有密切的关系。

(1) 保护需要对物种进行划分优先等级。一般按个体数量、分布面积划分为:绝灭(EX)、野外绝灭(EW)、极危(CR)、濒危(EN)、易危(VU)、低危(LR),还有数据缺乏(DD)和未与评估(NE)(由IUCN于1994年制定)。

(2) 种群生存力分析(PVA)和最小可存活种群(MVP):小种群灭绝风险大,其原因是遗传漂移和环境的随机变化。种群数量下降过低的不利后果是使遗传多样性损失,从而减少对环境变化适应能力和新病原体品种抵抗的潜在能力;还有可能遭受杂交衰退,增加有害基因的表达,降低后代的适合度。因此,为了物种的长期生存,保证遗传变异性的维持,需要有最小可存活种群(MVP)。通过种群生存力分析(PVA)可以估计出濒危物种的最小可存活种群,为种群减少灭绝风险提供科学依据。许多濒危物种种群已经低于个体数 250~500 个 MVP。精确测定 MVP 要求长期研究,如对美国西南部大角羊的 50 年研究,确立了其 MVP 为 100 头。这种方法也允许估计维持可存活种群的最小保护面积。

(3) 灭绝率大小与生境片断化的关系:生境片断化往往出现在大面积生境被农业或其他发展而碎裂的地方。片断化的不利后果是有效生境面积减少、留下的斑块相互之间的距离增加。生境质量在小斑块中恶化了、边缘对斑块的面积增加了、没有受干扰的“内部”生境减少了。**集合种群**(metapopulation)在片断化的生境中形成。集合种群生态学的研究表明:斑块中的局域种群(local population)的迁入率越高,其灭绝的风险就越低,即迁入的个体补偿了局域种群的个体灭绝。但是,如果片断间的隔开距离过大,为迁移个体所难以越过,那么集合种群的持续时间就降低,即其灭绝的概率有所增高。亚马逊河的森林生态学研究证明,随着生境的片断化,最敏感的猛禽、食大果实和花蜜的鸟类首先消失。

(4) 岛屿生物地理学理论:在群落的物种多样性变化的研究上,MacArthur 和 Wilson 所建立的岛屿生物地理学理论给予很大的启示。岛屿中生物种类的丰富程度取决于两个互相矛盾的过程,即新物种的迁入和岛上原有物种的灭绝。随岛上物种数目的增加,迁入率下降,而灭绝率上升。其原因是:岛屿的生态空间有限,定居在岛上的物种越多,新迁入并能定居的物种必然减少,而已经定居的物种,其灭绝率也会增大。此外,随着岛屿距大陆(迁入者来源)的距离增加,迁入者迁移过程中要经历的距离加大,新迁入并能定居下来的物种数目也就下降。大片平原中的山,大片草地中的林,都可以看做“岛屿”,因此,岛屿生物地理学理论对生物多样性变化的规律研究,具有很重要的指导意义。

#### (5) 自然保护区设计中,保护区大小和形状的重要性

一般说来,保护区越大,区内物种数就越多,这是因为生境面积大,就能支持更大的种群,所以灭绝率就较低,而迁入率较高。但是,许多小保护区可能比一个同样面积大保护区有更多的物种。设立一个大保护区还是几个小保护区之争,叫做“SLOSS”之争。最好的协调可能是一组彼此相连的小保护区,它允许区间有扩散和遗传交换。保护值最大的另一种方法是在保护区周围设置一个同样生境的缓冲区。保有可存活种群所需要的最小面积可以用计算机模型进行估计。

按 1995 年(Heywood)的《全球生物多样性评估》中提出的人类对生物多样性的管理应解决的四个问题是:① 不同文化的社会对生物多样性价值估计有何不同? ② 人类活动如何影响生物多样性? ③ 生物多样性如何持续利用? ④ 人类如何公正、公平地共享生物多样性的利益?

对生物多样性内涵的方面和等级的现代认识:生物多样性可以包括生态多样性、有机体(分类)多样性、遗传多样性和文化多样性 4 个方面;各方面又有若干水平如图 15-9 所示。国际生物多样性科学研究规划(DIVERSITAS),第一次提出生物多样性科学,它由 6 个国际单位(国际科联 ICSU,国际生物科学联盟 IUBS,国际微生物科学联盟 IUMS,环境问题科

学委员会 SCOPE, 国际地圈 - 生物圈研究计划的全球变化与陆地生态系统 IGBP - GCTE, 联合国教科文组织 UNESCO) 于 1996 年 7 月提出 (赵士洞, 1997)。其 1995 年的版本是首次提出生物多样性科学这个概念的, 并且在 1996 年的版本中对生物多样性科学的边界、内涵和基本问题做出了至今为止的最好的表达 (图 15-9)。

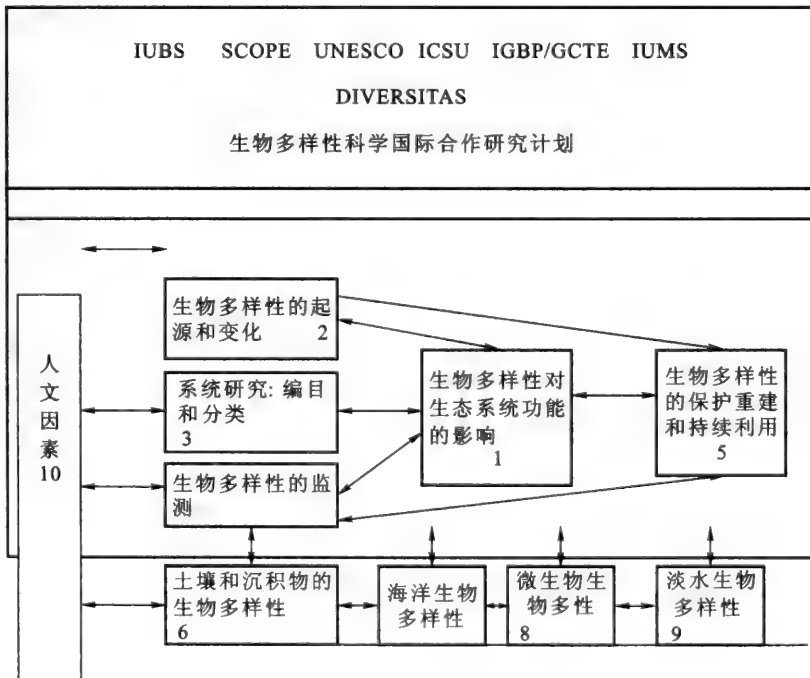


图 15-9 生物多样性科学的各个组分和相互间的关系 (仿赵士洞, 1997)

该计划提出了5个核心研究计划和5个特殊研究领域。其核心研究计划是:①生物多样性对生态系统功能的影响;②生物多样性的起源、维持和变化;③系统学研究;生物多样性编目和分类;④生物多样性的监察;⑤生物多样性保护、恢复和可持续利用。其特殊研究领域是:①土壤和沉积物中的生物多样性;②海洋生物多样性;③微生物生物多样性;④淡水的生物多样性;⑤与生物多样性有关的人文因素。

对于“生物多样性科学”是否是一门独立的学科,或者说,是否将发展成为独立学科,学者之间看法很不一致,我们姑且不论。更有意义的是其内容,即5项核心研究和5项特殊领域。从DIVERSITAS提供的框图来看,生物多样性对生态系统功能的影响是5个核心研究中的核心,而前4个特殊领域,基本上可以认为是与当今的生态学研究的薄弱点相一致的,即海洋生态学、淡水生态学、微生物生态学生态系统的分解过程研究。

#### 15.4.4 生物多样性的保育对策

上面我们用较多的篇幅比较详细地说明了生物多样性的价值、对人类生存的威胁状况及其挑战性,那么我们应该怎样去解决呢?

当前世界公众和各国领导重视的生物多样性问题,其焦点主要是生物多样性的保育,目的指向保护人类生存的地球或我们共同的未来。已经提出了各种设想的补救途径,我们首先谈一谈重要的原理。

(1)一定要协调好人与自然的相互关系,当前主要是降低改变地球及其生态系统的速度:这包括控制人口增长、有效地利用自然资源(有限度)、污染物质的资源化(重复利用)等。

这里值得一提1996年11月15日SCIENCE vol 274(5290)刊登的“生物圈2号”实验失败的教训。为了试验人类能否离开地球而生存,从1984年起,美国花2亿美元在Arizona建造了几乎密封的“生物圈2号”(我们生活着的地球是“生物圈1号”),年运行费达数百万,内有土、气、水和多样化的动植物和微生物,设想供8名研究人员生活2年。失败的主要原因是:由于肥沃的土壤中微生物分解作用导致大气氧含量下降到14%,二氧化碳量猛增。二氧化氮体积分数增到 $79 \times 10^{-6}$ , $V_{I_2}$ 合成受影响,损害人的大脑。……证明在目前人类还无法模拟供人类持久生存的地球,地球这个生物圈1号,必须有生物多样性来支持。生物圈2号的失败说明一个重要的教训:现代人类对于地球及其生态系统内各种组成成分之间的相互作用机理的了解还相当贫乏,以致人类还不能创造出一个生物圈的模型。

(2)一定要坚持持续发展的原则:持续发展已经是我国国策之一,涉及面很大,我们仅就与生物多样性保育关系比较密切的谈一点看法,如生物资源的持续利用和持续生态系统研究(资源持续利用可能是针对单一物种种群,相互作用的物种集合、生态系统等不同尺度,后者也就是持续生态系统研究)。持续利用不破坏资源,并要求保证生境、物种、种群能够为子孙后代的利用而保护好。现在世界上也有一些持续生态系统的研究实例。例如,秘鲁可持续热带雨林(主要用条带-采伐技术来模拟林窗-相动态)、坦桑尼亚国家公园(结合狩猎和养殖业)等。为木材而得到管理的森林,常常被持续地收获着,那就是,减少的乔木被新树苗所顶替,采伐的生物量为新加的生物量所补偿和平衡,这与“青山常在”的思想是一致的。当然,长期保持原模原样的生态系统也是不可能的。持续的森林,虽然不破坏森林生态系统,并保证木材资源得以维持,但是也受到明显改变,生物多样性和保护价值几乎总是有所降低。受到管理的森林,通常年龄比较均匀、乔木种多样性比天然森林较低,地面植物区系



也比较贫乏。英国苏格兰的石楠湿地(有松鸡生活的酸沼)以周期性火烧得以持续地保持着,捕食者被控制着,以尽量使可供狩猎用的松鸡种群保持最大。狩猎收入保证了这个重要生境和它所支持的许多别的种得以长期维持。狩猎量是受到控制的,所以以后年代的种群不会受到负影响。

(3) 要做好生态系统管理:管理好地球及其各种生态系统,这是多部门、多学科、群众与领导相结合才能搞好的。要依靠广大公众、国家和各级决策者、及科技人员的共同努力,即我们日常所说的系统工程。对于生态系统管理,我们还将在下节更详细地介绍。

(4) 要深入开展生物多样性及其保育研究:生态系统各种成分之间,地球上各种生态系统之间,乃至全球的各种生态过程都是很复杂的,对此我们了解得还很不够。至少生物学、地球科学、海洋科学和大气科学必须联合,进行更深入的多学科的综合研究,进行系统的监测,采取科学的措施。

下面介绍更加具体的生物多样性保育对策:

(1) 保育对策应该包括全球的、国家的、地区的和地方的等一系列不同层次。

国际级对策对于保育全球受威胁的生态系统是基本的,由国际自然保护同盟(IUCN),现称世界保护同盟牵头,提供非政府活动组织、政府机构和主权国之间的联系。这是国际的独立组织。《濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)》已经成功地制止了许多濒危物种和动物产物的非法进出口,并在解救象(elephant)等动物免受灭绝上面赢得了声誉。《南极条约》是对该地区有领土要求的国家签字的,条约置所有主权国于不顾,禁止一切军事活动和核废物处理,但给科学研究以完全的自由。

国家级的保护对策反映国家的职责,提供政府组织行动的框架。建立地方和国家的自然保护区和国家公园,安排农家由于减少生产的补偿和生境的管理,都是执行保护对策的各种手段。

(2) 建立自然保护区与国家公园。就地保护和迁地保护是物种保护的两种形式。自然保护区和国家公园是生物多样性就地保护的场所。保护区工作已有相当长的历史,从保护区的选址、设计和建立,到管理和评价,已有很丰富的经验。虽然保护区的功能主要是保护濒危物种和典型生态系统,但教育、科研和适度的生态旅游也是不可忽视的功能,后者还能作为保护区管理费用的来源之一。在保护区中划分核心区、缓冲区和实验区是兼顾这些功能的一种方法,是传统的封闭式保护区概念上的突破。而通过在保护区之间或与其他隔离生境相连接的生境走廊,是对付生境片断化所带来不利影响的重要手段。

(3) 迁地保护是将野生生物迁移到人工环境中或易地实施保护。动物园、植物园、濒危物种保护中心是通过人工繁育防止物种直接灭绝的手段。加州兀鹰、黑足鼬都是在它们数量很低的时候,用这种方式拯救出来的。原产我国的麋鹿自英国再引入后,在北京、盐城等三地已经获得成功,建立起半野生的种群。迁地人工繁育的最后目的是再引入到野外。为了完全地利用已有的基因库,尽量增加遗传变异,常常把全世界动物园饲养的一个物种全部个体,作为一个种群来管理。理想的是,饲养的数量应该达到最小可存活种群,性比保持1:1,避免与本地的进行近交。至于回放野外的成效,它取决于生境质量、面积和保护免受人类干扰等因素。对于回放的动物,可能还要教会它们怎样有效地获取食物、逃避捕食者。人工繁育动物的再引入有很多困难,费用高,人们更倾向于作为就地方法已经失败以后的最后手段。

(4) 种子库和基因资源库。除上述方法以外,还可对物种的遗传资源,如植物种子、动物精液、胚胎和真菌菌株等,进行长期保存。当然,这种保存涉及到采集、保存启用等一系列环节。如伦敦 Kew 植物园的种子库以贮存半干旱热带和亚热带的种子为主,美国的种子库针对湿热带,而印度的种子库以粮食作物,如水稻、香蕉、豆、薯蓣等原始野生品系为主。基因资源库为物种保存提供了新手段,例如保存在液氮中的优秀家畜的精液、卵子和胚胎,在解冻以后可用于人工受精、卵移植和胚胎移植。中国科学院已经在上海细胞生物研究所和昆明动物研究所建立了细胞库,收集了 170 余种野生动物的细胞。

(5) 退化生态系统的恢复。**恢复**(restoration)是一概括的术语,包括改造、修复、再植和重建;即通过各种方法改良和重建已经退化和破坏了的生态系统。例如,中国科学院华南植物研究所对热带亚热带退化森林的恢复生态学的几十年研究,在几乎是寸草不长的裸红壤地上,通过种植速生、耐旱、耐瘠的桉树、松树和相思树等先锋树种,人工启动演替,然后配置多层多种阔叶混交林,逐步恢复了植被,并正向着持续森林生态系统研究的方向发展。橡胶林北移在我国西双版纳成功后,也进行着向多树种、多层次的森林系统发展的研究。

(6) 生物多样性的监测。

(7) 环境和野生动植物保护法律。除前面已经提到的,我国已有的这类法有《中华人民共和国野生动物保护法》、《渔业法》、《进出境动植物检疫法》、《野生药材资源保护管理条例》等。

## 15.5 生态系统服务

### 15.5.1 生态系统服务的概念和意义

**生态系统服务**(ecosystem services)是指对人类生存和生活质量有贡献的生态系统产品(goods)和服务(services)。产品是指在市场上用货币表现的商品,服务是不能在市场上买卖,但具有重要价值的生态系统的性能,如净化环境、保持水土、减轻灾害等。离开了生态系统对于生命支持系统的服务,人类的生存就要受到威胁;全球经济的运行也将会停滞。有些人把 ecosystem service 译为生态系统服务功能或功益,初看起来比较好理解,但是生态系统功能一般是指能流、物流等生态过程,它与生态系统结构互相对应,同时在经济学领域中,服务性行业也是很普遍的术语,所以我们认为直接译为生态系统服务更好。

自 Holdren 和 Ehrlich(1974)提出生态系统服务概念以来,生态学界就给予很大重视,尤其是美国马里兰大学生态经济学研究所所长 Costanza 等(1997)在 Nature 杂志发表关于《世界生态系统服务和自然资本的价值》文章和出版《生态系统服务:人类社会对自然生态系统的依赖性》一书以后,一个研究生态系统服务的热潮正在兴起,各国领导、科学家和公众对保护生物多样性的重要性认识和支持积极性都明显地提高。

不管人们是否认识它,生态系统服务都是客观存在的。生态系统服务是与生态过程紧密地结合在一起的,它们都是自然生态系统的属性。生态系统,包括其中各种生物种群,在自然界的运转中,充满了各种生态过程,同时也就产生了对人类的种种服务。由于生态系统服务在时间上是从不间断的、所以从某种意义上说,其总价值是无限大的。全人类的生存和社会的持续发展,都要依赖于生态系统服务。

## 15.5.2 生态系统服务的价值

Costanza 根据已出版的研究报告和少数原始数据进行最低估计, 获得全球生态系统提供的服务总价值为: 每年平均 33 万亿 (16~54 万亿) 美元, 与之相比, 全球 GNP 的年总量为 18 万亿美元, 即全球生态系统服务总价值大约为全球 GNP 的 1.8 倍。表 15-2 是 Roush 简化后的数据。

表 15-2 全球生态系统服务的价值

| 生态系统              | 面积<br>/(百万 $\text{hm}^2$ ) | 价值<br>/(美元 $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) | 全球价值<br>/(万亿美元 $\cdot\text{a}^{-1}$ ) |
|-------------------|----------------------------|--|---------------------------------------|
| 海洋                | 33 200                     | 252  | 8.4                                   |
| 近海水域              | 3 102                      | 4 052  | 12.6                                  |
| 热带森林              | 1 900                      | 2 007  | 3.8                                   |
| 其他森林              | 2 955                      | 302  | 0.9                                   |
| 草地                | 3 898                      | 232  | 0.9                                   |
| 湿地                | 330                        | 14 785   | 4.9                                   |
| 湖泊河流              | 200                        | 8 498  | 1.7                                   |
| 农田                | 1 400                      | 92   | 0.1                                   |
| 全球总价值 = 33.3 万亿美元 |                            |  |                                       |

引自 Roush, Science, 276:1029, 1997

Costanza 等 13 位生态学家采用的方法是: 首先估计出各种生态系统的单位面积服务价值, 然后用各种系统在地球上的面积与单位面积价值相乘, 获得各种生态系统价值, 彼此相加得到全球生态系统服务总价值。

继 Costanza 之后, BioScience[47(11):747] 又报道了《美国生物多样性经济价值初步估计》的文章, 认为生物多样性的恢复和保育对每个国家都很重要, 它提供经济和环境效益。估计美国每年从生物多样性, 如有机废物处理、土壤形成和生物固氮等, 可以获得 3 千亿美元。

根据 1998 年出版的由国家环境保护局主编的《中国生物多样性国情研究报告》(环境科学出版社) 发表的我国生物多样性价值初步统计, 直接使用价值达 2 000 亿美元/a, 间接使用价值达 4 万亿美元/a。

## 15.5.3 生态系统服务项目内容

Costanza 等在估计生态系统服务价值时划分出 17 种项目 (表 15-3), 大致分为以下几类:

表 15-3 生态系统服务项目一览表

| 生态系统服务       | 内容                           | 举例   |
|--------------|------------------------------|--|
| 1 气体调节       | 大气化学成分调节                     | CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub> 平衡, O <sub>3</sub> 防紫外线、SO <sub>2</sub> 水平 |
| 2 气候调节       | 全球温度、降水及其他由生物媒介的全球及地区性气候调节   | 温室气体调节, 影响云形成的 DMS 产物  |
| 3 干扰调节       | 生态系统对环境波动的容量、衰减和综合反应         | 风暴防止、洪水控制、干旱恢复等生境对主要受植被结构控制的环境变化的反应  |
| 4 水调节        | 水文流动调节                       | 为农业、工业和运输提供用水  |
| 5 水供应        | 水的贮存和保持                      | 向集水区、水库和含水岩层供水   |
| 6 控制侵蚀和保持沉积物 | 生态系统内的土壤保持                   | 防止土壤被风、水侵蚀, 把淤泥保存在湖泊和湿地中   |
| 7 土壤形成       | 土壤形成过程                       | 岩石风化和有机质积累   |
| 8 养分循环       | 养分的贮存、内循环和获取                 | 固氮, N、P 和其他元素及养分循环   |
| 9 废物处理       | 易流失养分的再获取, 过多或外来养分、化合物的去除或降解 | 废物处理, 污染控制, 解除毒性   |
| 10 传粉        | 有花植物配子的运动                    | 提供传粉者以便植物种群繁殖  |
| 11 生物防治      | 生物种群的营养动力学控制                 | 关键捕食者控制被食者种群, 顶位捕食者使食草动物减少   |
| 12 避难所       | 为常居和迁徙种群提供生境                 | 育雏地、迁徙动物栖息地、当地收获物种栖息地或越冬场所   |
| 13 食物生产      | 总初级生产中可用为食物的部分               | 通过渔、猎、采集和农耕收获的鱼、鸟兽、作物、坚果、水果等   |
| 14 原材料       | 总初级生产中可用为原材料的部分              | 木材、燃料和饲料产品   |
| 15 基因资源      | 独一无二的生物材料和产品的来源              | 医药、材料科学产品, 用于农作物抗病和抗虫基因, 家养物种(宠物和植物栽培品种)                                   |
| 16 休闲娱乐      | 提供休闲旅游活动机会                   | 生态旅游、钓鱼运动及其他户外游乐活动   |
| 17 文化        | 提供非商业性用途的机会                  | 生态系统的美学、艺术、教育、精神及科学价值  |

### 15.5.3.1 产品

自然生态系统及其生物种群作为生物资源而被利用已经有很长历史了。它们给人类提供了食物、纤维、木材、燃料和药物(如各种中药、维生素、鱼油等)等的使用价值, 这些是人们普遍认识的, 我们在此没有必要再加列举。

值得一提的是医学价值, 世界上有 25%~50% 的药物来源于天然动植物产品。像美国这样发达的国家, 有 40% 以上的药物来源于动植物。发展中国家有 80% 的人靠传统的中草药治疗疾病。我国人参、天麻、三七、杜仲、柴胡、鹿茸、麝香、羚羊角和五灵脂等都是重要的中药材, 甚至原来不受注意或不知其名的物种也被发现作为药用。例如, 玫瑰长春花是 20 世纪 40 年代发现的、用于治疗白细胞过多症的著名医用植物。这种植物产生的长春花生物碱, 现在已经可以在实验室合成。近来, 由于西药多有副作用, 许多发达国家的医药界和大

药物公司对新的植物产物、海洋生物产物发生更大的兴趣。例如在拉美的哥斯达黎加的国家生物多样性研究所,与药物公司和别的企业协作,进行热带森林生态系统持续利用的研究,公司的投资成了生物资源保育和长期维持研究的基金。

农作物及其相关植物物种的生物多样性价值同样值得强调,因为它们的遗传多样性给植物育种工作者提供了创造新品种的潜在机会。像增加产量一样,植物育种工作者可以利用这些变异去创造有更好抗病虫害性能、更高水利用和营养物利用效率的或其他所期望特征的新品种。

### 15.5.3.2 水供应、土壤肥力形成和水土保持

土壤是农业的基础。土壤的形成和维持更新,除了母岩的自然风化,就依赖于自然生态系统长期不断的生态过程。水是生命的最重要条件之一,淡水的供应是当前人类社会最具挑战性的问题。水循环是生态系统生物地化循环中最重要循环,水的源源不断的供应,如向河流、湖泊、天然和人工集水区和含水岩层供水,全都通过这种循环。而水土保持,几乎与一切天然和人工生态系统的生态过程切切相关。

### 15.5.3.3 抗干扰和调节

污染对于生态系统也是一种干扰。森林的保持水土、调节气候、抗洪涝、抗干旱等的重大作用已经是人人皆知的。湿地是初级生产力最高的生态系统,近来更被誉为“自然之肾”,其对抗洪和抗旱的贡献不亚于森林。生活在其中的水生植物,如风眼莲等有巨大的净化污染的能力,包括生化需氧量、氮、磷和酚。湖泊较浅的部分、近海的潮间带和水田都属于湿地生态系统。

### 15.5.3.4 传粉、传播种子和生物防治

植物靠动物传粉和传播种子是互惠共生的一种形式。在已知繁殖方式的 24 万种植物中,大约有 22 万种植物,包括农作物,需要动物帮助。动物主要是野生动物,参与授粉的有 10 万种以上,从蜂、蝇、蝶、蛾、甲虫、其他昆虫,到蝙蝠和鸟类。不仅传粉,有些植物种类亦需要动物帮助传播扩散种子。另一方面,生物防治利用的生物,本来就是野生的天敌。利用天敌或某些生物的代谢物去防治有害生物,称为生物防治。天敌多种多样,有瓢虫、步行虫、蜘蛛和鸟类等捕食者,有寄生蜂、寄生蝇和线虫等寄生物,有真菌、细菌和病毒等致病菌。这些天敌在自然生态系统中发挥着控制有害生物,限制潜在有害生物的数量作用。

### 15.5.3.5 休闲、娱乐和文化

生态系统服务价值还体现在生态旅游、鱼钓等户外游乐活动,以及教育和科研的基地和场所。人类的持续发展不仅要有物质文明,精神文明同样是不可少的,自然生态系统在这方面的作用是不可轻视的。据估计,生物多样性的美学价值,如通过生态旅游(这对于保证人的身心健康是很重要的)创造的收入,全球的年产值可达 120 亿美元。生态旅游在近几十年来发展迅速,在我国改革开放以后也是这样,并成为重要的创收产业。但是事物总有两面性,生态旅游也不是没有问题的。例如,由于不慎开发了以前的原始区域,这些地方的生态系统可能出现退化(像在南极出现的);或者管理不好,片面追求经济收入,过多的服务性设施和行业,忽视造成新污染的危险等。创收也并不始终都有利于国家公园或地方公众,而可能被别的部门吸收而“外漏”。生态旅游的过度扩大化是一种现实的威胁。1970 年厄瓜多尔政府允许 12 000 人访问加拉帕戈斯群岛;1996 年达到 80 000 人。其原因是很清楚的,对

于缺少其他收入来源的国家, 每个旅游者支付了\$40 也是可观的创收。

此外, Holmhand 等(1999)把生态系统服务划分为基本的和需求推动的两类。前者指维持生态系统功能和稳定性所必须的, 它们都是人类生存的基本前提, 通常没有与市场的经济价值发生直接的联系; 后者如食品、水产养殖和药用植物种植的产品等, 它们由人类需求和直接经济价值所驱动, 并依赖于自然生态系统。

### 15.5.4 各类生态系统服务的价值比较

8 种生态系统的比较(图 15-10), 说明, 单位面积价值最高的是湿地(\$14 785), 其次是湖泊河流(\$8 494), 然后是近海水域(\$4 052), 热带森林(\$2 007), 其他森林(\$302), 海洋(\$252), 草地(\$232), 而农田最低(\$92)。

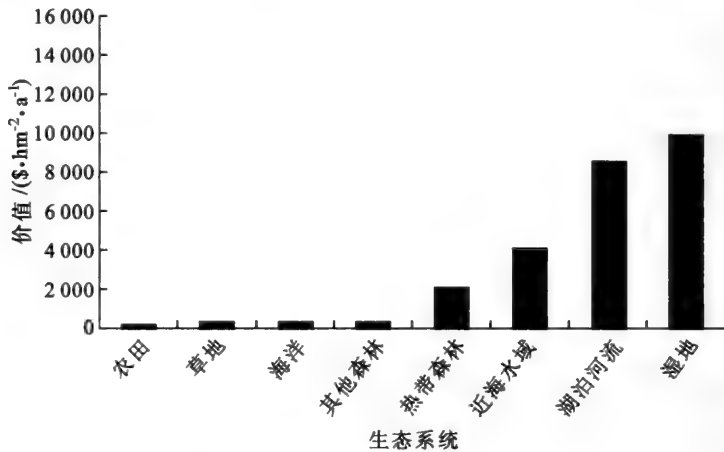


图 15-10 8 种生态系统生物多样性单位面积价值的比较

从生态系统类型看(图 15-11), 全球总价值中大约 63% (30.0 万亿美元) 来自海洋, 其中大多来自近海(或海岸)生态系统(\$12.6 万亿)和海洋(\$8.4 万亿), 有 37% 来自陆地生态系统, 主要来自湿地生态系统(\$4.9 万亿)、热带森林(\$3.8 万亿), 然后是湖泊河流(\$1.7 万亿), 其他森林和草地(各\$0.9 万亿), 而农田(\$0.1 万亿)比较少。

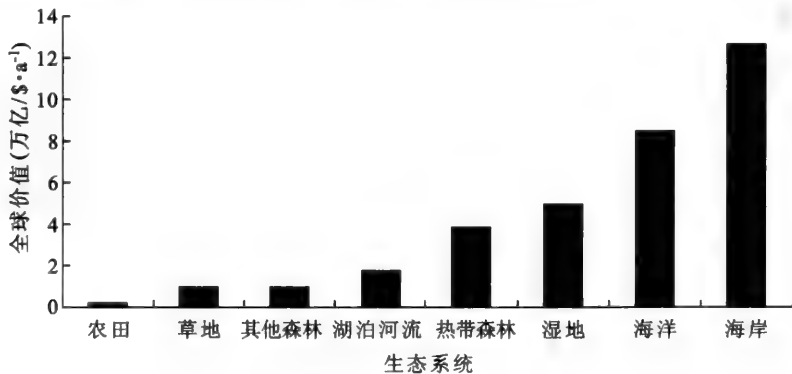


图 15-11 8 种生态系统生物多样性全球价值的比较

从生态系统 17 种服务项目的每公顷平均价值来看(图 15-12),生态系统服务的主要部分目前并没有进入市场。如价值最高的养分循环为 17 万亿美元和文化(3 万亿美元)、废弃物处理(2.3 万亿美元)、干扰调节(1.8 万亿美元)、气体调节(1.3 万亿美元)等服务项目,目前都是非买卖性的。

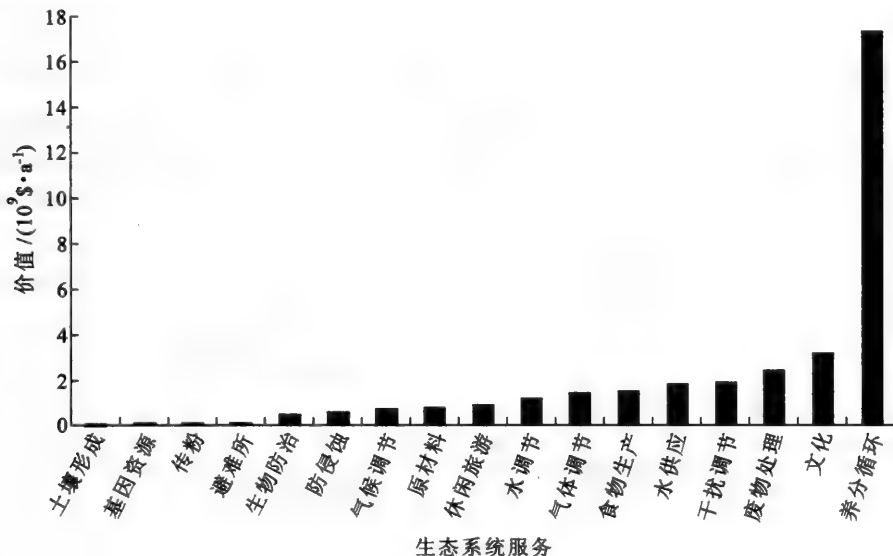


图 15-12 各种生态系统服务项目的价值比较

由此可见,最重要的生态系统服务价值多数是没有进入市场的间接价值,对环境和生命维持系统的许多重大调节功能,例如  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_2$  平衡,水土保持、土壤形成、净化环境等。这部分价值在以往被人们认为是可以“免费”使用的、公共的自然恩施,社会对此并没有任何控制,并且其价值明显地大于可以作为买卖的直接价值。从历史上看,人们在实践中往往事前没有意识到它们,例如养分和水的循环、空气和水体的生物净化、陆地森林和草地的水土保持等作用,直到 20 世纪 50 年代环境问题提出才被认识到,开始采取保护措施。因此,要使公众和政府认识生物多样性保育的重大意义,其主要困难就在于人们如何把有价值的自然生态过程的种种机理都能认识和掌握,并加以定量,把非财政利益翻译为财政利益。但是,传统的经济学并没有估计这类生态系统服务的间接价值,因此,很多学者认为,发展生态经济学是当前重要的任务。

此外,对于人类而言,获取产品和维持稳定生存条件的基本生态系统服务之间常常有一个权衡(trade-off)问题。例如,过多的种植和养殖系统必然会影响到自然生态系统对人类提供的基本服务。对此如何进行协调,不仅要有站得高、看得远,正确的定量的评估两类生态系统服务的价值也是正确做出决策的基础。

表 15-4 提供了各种生态系统服务项目在各类生态系统中的相对重要性,尽管 Costanza 的数据是初步的,但是对于我们了解各类生态系统在哪些服务方面最为要紧是有参考意义的。例如:

- ① 湿地在养分循环、抗干扰和调节、废物处理上具有特别重要意义;
- ② 湖泊河流对水

调节和水供应、休闲旅游具有重要作用；③ 热带森林的提供项目较多，从养分循环、原材料提供到防侵蚀、气候调节和休闲旅游、基因资源等；④ 近海水域对于养分循环、食品生产和抗干扰调节也具有不少贡献。把这些点与我们以前所学的生态学知识相联系起来，不但很容易理解，而且证明我们所学生态学原理的应用价值，并说明生态学工作者应对各级领导能提出有价值的建议。

表 15-4 全球 8 种生态系统各种服务项目价值

| 生态系统  | 海洋     | 近海水域  | 热带雨林  | 其他森林  | 草地    | 湿地     | 湖泊河流  | 农田    | 总计     |
|-------|--------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|
| 百万公顷  | 33 200 | 3 102 | 1 900 | 2 955 | 3 898 | 330    | 200   | 1 400 |        |
| 气体调节  | 38     |       |       |       | 7     | 133    |       |       | 1.341  |
| 气候调节  |        |       | 223   | 88    | 0     | 4      |       |       | 0.684  |
| 干扰调节  |        | 88    | 5     |       |       |        |       |       | 1.779  |
| 水调节   |        |       | 6     | 0     | 3     | 15     | 5 445 |       | 1.115  |
| 水供应   |        |       | 8     |       |       |        | 2 117 |       | 1.692  |
| 防侵蚀   |        |       | 243   |       | 29    |        |       |       | 0.576  |
| 土壤形成  |        |       | 10    | 10    | 1     |        |       |       | 0.053  |
| 养分循环  | 118    | 3 677 | 921   |       |       |        |       |       | 17.075 |
| 废物处理  |        |       | 87    | 87    | 87    |        | 665   |       | 2.277  |
| 传粉    |        |       |       |       | 25    |        |       | 14    | 0.117  |
| 生物防治  | 5      | 38    |       | 4     | 23    |        |       | 24    | 0.417  |
| 避难所   |        | 8     |       |       |       | 304    |       |       | 0.124  |
| 食物生产  | 15     | 93    | 32    | 50    | 67    | 256    | 41    | 54    | 1.386  |
| 原材料   |        | 4     | 113   | 25    |       | 106    |       |       | 0.721  |
| 基因资源  |        |       | 41    |       | 0     |        |       |       | 0.079  |
| 休闲旅游  |        | 82    | 172   | 36    | 2     | 574    | 230   |       | 0.815  |
| 文化    | 76     | 62    | 2     | 2     |       | 881    |       |       | 3.015  |
| 每公顷价值 | 252    | 4 062 | 2 007 | 302   | 232   | 14 785 | 8 498 | 92    |        |
| 年总价值  | 8.4    | 12.6  | 3.8   | 0.9   | 0.9   | 4.9    | 1.7   | 0.1   | 33.268 |

引自 Costanza 等, 1997

### 15.5.5 生态系统服务价值估计的重要意义

虽然 Costanza 等对全球生态系统服务价值的估计是人类历史中第一次，同时，它是一个初步的、十分粗放的估计。发表后，有的学者认为估计太低，或者生态系统的价值可能超过其各个功能之和，或者没有包括生态系统的内在价值等，但毕竟是一个很有用的定量数据。其重要意义表现在以下 3 点：① 生态系统服务估价较好地反映了自然资本(natural capital)的价值，它在提高公众对生物多样性重要性意识和国家领导人作出保护生物多样性和生态系统决策的决心。过去的实践表明这是非常重要的，因为人们通常容易把发展经济与保护自然环境对立起来。② 它从理论上说明，生态系统的许多服务项目，是人类几乎无法用其他方式替代的。据估计，要想通过人类自己来解决这些服务，每年人均至少要花 900 万美元。③ 各种生态系统服务项目在各类生态系统上的相对价值，有助于说明其对于人类社会



持续发展的相对重要性,从而为各级政府有关部门在制定具体方案和采取措施中提供了背景值,也有助于解释生物多样性为什么正在损失。

Costanza 还提出,据此项研究可以得到一个重要结论:社会应彻底检查和修改其环境和经济政策,例如对湿地丧失收取税收。当然,也有学者认为,每个生态系统是不同的,通用的环境税可能会导致某一些地区的过保护,另一些地区的低保护。不过,后者显然是可以通过试行和在实践中的修正而得到解决的。

毕竟这项研究还是初步的,也存在不少问题。例如,在地球上的生态系统中,人们对荒漠、冻原等生态系统还没有充分研究资料;即使已经有很多资料的生态系统,也会有人们忽视或没有认识的重要服务项目;在不同洲和不同区域的同一类生态系统,其生态过程也可能有重要的区别,它们也必然会影响到其服务的价值。因为生态系统生态学的理论本身还处于尚未充分发展的阶段,所以,全球生态系统服务价值的研究只能说是一种探索性的研究,不可避免地有其局限性。

但是,最重要的是,这项研究刺激了生态系统服务的进一步研究,包括生态系统模型的构建、自然生态与社会经济的结合、全球生态系统更深层次的研究。只要打开近期生态学期刊,尤其是《生态经济学》(Ecological Economics),人们就会发现,以生态系统服务、评估和持续发展为标题的文章很多,并且纷纷深入到一个地区、一个具体生态系统进行研究。例如,该刊 1999 年 28 卷 2 期就是专门讨论“生态系统服务生态学”(ecology of ecosystem services)论文的专刊。由此可见,一个研究生态系统生态学的热点已经形成,它是生态学与经济学相结合,理论与实际相结合的研究领域。

## 15.6 收获理论

除从事农业生产外,人类还直接从自然界获取多种生物,如鱼类、鹿、蘑菇、草药等用作食物或其他用途。我们已知生物资源不同于煤或石油,属于可更新资源。生物种群能够再补充自身,使自身不因被收获而绝灭。对生物资源的良好管理应该既能使人类持续利用生物资源,获得最大利益,又不会因收获使一个种群接近灭绝,因为这样需要一个很长的恢复期才能再次收获。收获理论的中心问题就是要了解收获后应保留多大种群和什么个体,以使种群的长期持续产量最大。

### 15.6.1 最大持续产量

一种理论上预测最大持续产量的简单方法叫**最大持续产量**—— $MSY$  (maximum sustainable yield)法。我们知道当种群密度增加时,最初出生率超过死亡率,但是当种群密度接近环境容纳量  $K$  时,出生率下降,死亡率增加(图 15-13),在环境容纳量水平上,出生率、死亡率相等,种群稳定(参阅第 4 章第 2 节,种群的逻辑斯谛增长模型)。出生率、死亡率之差为种群的净增加量。因此最大净增加量发生在中等密度、种群中存在许多繁殖个体、而种内竞争又相对较低的情况下[图 15-13(a), (b)]。这一最大净增加量发生在种群密度  $N_m$ [图 15-12(b)],代表人们可长期从种群中收获的最大数量—— $MSY$ 。

最大持续产量原理有以下限制:① 假设一个恒定不变的环境和一条不变的补充量曲线;② 忽略种群的年龄结构,不考虑存活率和繁殖力随年龄的变化;③ 用于估测补充量曲

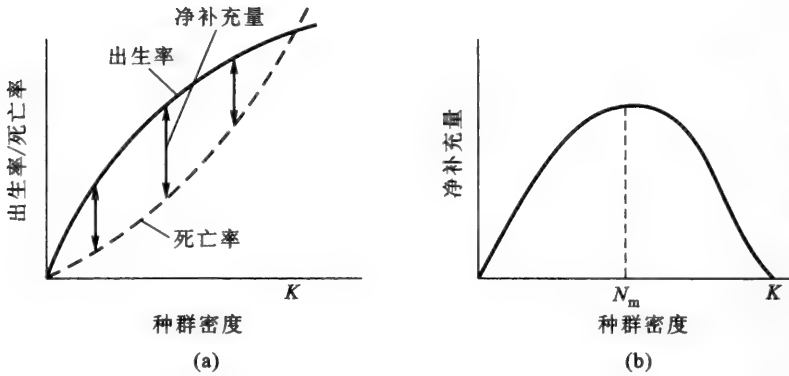


图 15-13 (a) 与种群密度相关的出生率和死亡率的变化,显示净补充量(出生率超过死亡率的部分)在中等种群密度条件下最大。(b) 净补充量随密度的变化——补充量曲线。最大补充发生在密度  $N_m$ (仿 Mackenzie 等, 1998)

线的种群数据通常不理想,在生产实践中,很难做出可靠的 MSY 估测。尽管有这些明显不足之处,MSY 一直是捕捞渔业、捕鲸业、野生植物和森林业的优势模型。

### 15.6.1.1 MSY 的计算

传统上根据 Graham(1935)提出的 S 型曲线理论估测 MSY。根据逻辑斯谛方程,种群的增加量为: $dN/dt = rN(1 - N/K)$ 。在中等种群密度下,种群增加量最大,这是 S 曲线的拐点,相当于  $N = K/2$  的水平,即  $N_m = K/2$ ,这时种群的增加量  $dN/dt$  最大。将  $N = K/2$  代入逻辑斯谛方程式,得  $d(K/2)/dt = rK/2(1 - K/2K) = rK/4$ 。

因此,估测最大持续产量 MSY 的公式为:  $MSY = rK/4$

由上式可知,我们只要了解某一种群的环境容纳量  $K$  和瞬时增长率  $r$  两个参数的值,就能求出理论上的最大持续产量 MSY 和提供保持该产量的种群水平  $N_m$ 。

### 15.6.1.2 配额限制与努力限制

收获 MSY 一般有两种简单的方式,配额(quota)限制和努力(effort)限制。配额限制即控制在一定时期内收获对象个体的数量或生物量,允许收获者在每一季节或每年收获一定数量的猎物种。这种方式较受欢迎,因为这样收获者可估测其收入。MSY 配额是正好平衡净补充的部分[图 15-13(a)]。如果收获保持在这个水平,种群的补充量会正好被收获平衡,从而使种群稳定在密度  $N_m$ 。但是,配额限制实际上很冒险,因为平衡点是不稳定的。如果种群受到干扰使  $N_m$  降低,而收获仍保持在 MSY 水平,收获所取走的个体数量将超过种群的更新能力而导致种群灭绝[图 15-14(a)]。只要 MSY 配额稍微过大,就能直接导致种群灭绝。只有当配额充分低于 MSY 配额时,才能产生稳定平衡的结果。配额限制已在海洋渔业中得到广泛运用,但成功例子不多。

调节收获努力可以减少配额限制带来的潜在危险,该方法即努力限制,具有明显的直观优点。因为一般来说,猎物种群数量减少后,收获者势必要增加收获努力来获取正在降低中的数量。图 15-14(b)显示对同一猎物种群的四种不同收获努力的影响。在一定的收获努力条件下,收获量随种群大小而改变,因此可表示为一条通过原点,随努力强度而变化的直

线。 $MSY$  努力正好平衡种群的净补充量。但是,如果种群密度下降到低于  $N_m$ , 收获继续保持在  $MSY$  努力水平, 则收获量将降低, 不会导致种群灭绝。同样, 如果收获努力略高, 种群密度会在较低水平建立稳定平衡。这是对资源的浪费性收获, 因为在较低的收获努力水平下可获得更高的持续收获量。对降低的种群密度减少收获努力意味着在低于  $MSY$  收获努力的下面有一最适经济努力, 在这一最适经济努力下获得的收获量称做**最大经济产量**—— $MEY$  (maximum economic yield)。

努力限制一般用于渔业或野生动植物的捕获和采伐。如对哺乳动物的娱乐性狩猎可通过限制发放猎枪执照, 鲑鳟渔业限制发放钓鱼许可证, 欧洲海洋渔业限制渔船数目来达到控制收获努力的目的。然而, 上述方法并不完善, 因为收获者自身的收获能力就有很大差异, 这种影响在国际立法水平上也很明显。例如, 欧洲渔船队为了限制收获努力让旧船退役的同时, 欧联盟却在支持建造新的大型效率更高的渔船。控制收获努力的有效性会受到收获者效率变化的限制。

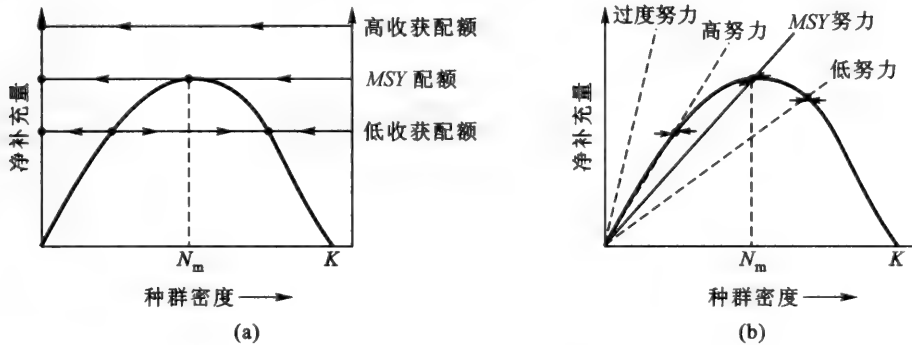


图 15-14 (a)不同收获配额水平对种群的影响。箭头表示一定收获制度和密度条件下的种群轨迹。黑点表示平衡点。仅有的稳定平衡出现在下列情况下:①种群灭绝,②收获配额低而种群密度高。(b)不同收获努力水平对种群的影响。黑点表示平衡点。不管原来种群密度怎样,除过度努力导致种群灭绝外,所有平衡都是稳定的(仿 Mackenzie 等,2000)

## 15.6.2 环境波动与种群结构

毫无疑问收获会对猎物种群产生很大压力。但有时猎物种群在某年份数量的急剧降低可能并不是因为过捕, 而是由于不良环境变化所致。从可能给全球生物种群带来灾难性影响的大范围的长期气候变化, 到仅可能使某些种群濒临险境的更加局域性的环境变化, 环境波动在各种尺度上都可能发生。收获模型大都不能预测环境波动的影响, 极少能为减少环境波动对收获对象种群的冲击留出一个安全区。反映环境波动对猎物种群影响的一个经典例子是秘鲁鳀鱼 (*Engraulis ringens*)。太平洋流在南美海岸形成冷水上升流, 使该水域具有很高的生产力和包括鳀鱼在内的大量鱼类。然而, 阶段性的厄尔尼诺现象发生时, 太平洋流会反弹, 阻断上升流, 使渔业生产力大幅下降。20 世纪 60 年代后期, 秘鲁鳀渔业是世界最大渔业, 占全球总渔获量的 15%。1972~1973 年间发生了严重的厄尔尼诺现象, 之后渔获量减少到高峰期的 1/6。另一次厄尔尼诺现象发生在 1982 年, 由于 10 年间继续对种群进行了非持续产量型捕捞, 这次几乎使鳀渔业停产。1997 年再次发生厄尔尼诺现象, 渔获

量比 1996 年降低 70%，为此秘鲁相关机构规定鳀渔业禁渔 7 个月以保护这一过捕的种类。

上述 MSY 模型的一系列缺点是由于该模型没有考虑种群的结构,如个体的大小,年龄等。这是很大的失误。因为首先多数收获行为都只对种群的一部分感兴趣,如树木要长到足够大,人们才会采伐。其次,种群的补充量实际上是一个受多种因素影响的因子,成体的存活率、繁殖力、幼体的存活率、生长率等都可影响到种群的补充量,从而影响种群密度和收获政策。**动态库模型**(dynamic pool model)通过考虑不同年龄组的出生率、生长率和死亡率来改善模型性能。捕获业通常可控制的一个方面是猎物大小,如拖网渔业网眼的大小。使用网眼较大的网可使鱼群有更多个体逃脱,得到生长、繁殖的机会。运用动态库模型可理论上检测捕获不同大小猎物对猎物种群的影响。图 15-15 所示为应用动态库模型评价不同网眼大小和捕捞强度对大西洋鳕鱼种群影响的结果。

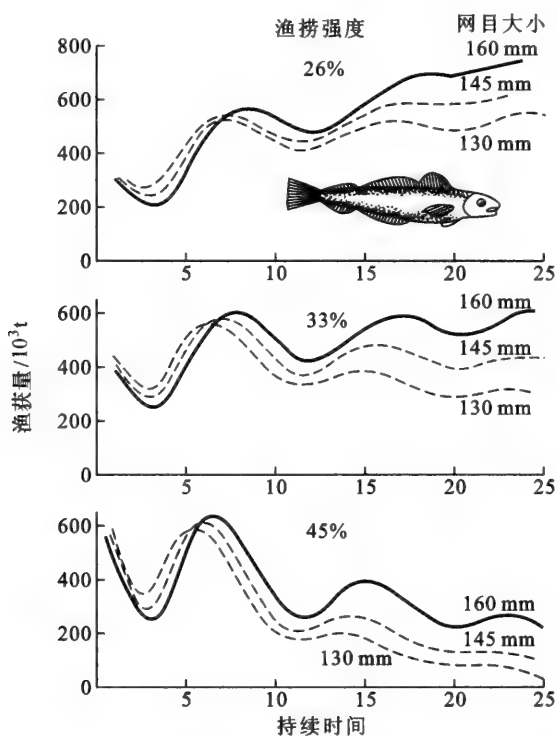


图 15-15 利用动态库模型预测不同网眼大小和捕捞强度对大西洋鳕鱼种群的影响(仿 Townsend 等, 2000)

## 15.7 有害生物防治

有害生物是和人类竞争食物或遮蔽所、传播病原体、以各种方式威胁人类健康、舒适或安宁的生物类群。显然该定义包含有人的主观意识。当野草代表一种植物,和其他作为食物、木材或福利等有价值的植物竞争时,可能也被包括在这个定义内。有害生物类群广泛,生活史变化很大。某些有害生物可出现爆发性种群增长,迅速达到引起巨大损失的种群水

平(如鼠、蝗虫);但也有些有害生物种虽可引起极大损失,但种群增长率相对不大,如苹果小卷蛾(*Cydia pomonella*),每年产卵仅40~50枚,却是最重要的苹果害虫。有害生物的一个重要特征是其种群数量通常受天敌调节。那些导致危害的物种一般可能是由于其迁入到一个新地区,而该地区没有其天敌,或者其天敌已被人类除去。

## 15.7.1 有害生物防治的目标与技术类型

### 15.7.1.1 防治目标

尽管在某些情况下,有害生物防治的目标是彻底消灭有害生物种,但一般来说,有害生物防治的目标是降低有害生物到某个水平,在该水平上进一步降低有害生物种群是无利可图的,这就是已知的有害生物**经济损害水平**(economic injury level, EIL),如果考虑到社会和环境的舒适利益,或许也可称为**美学损害水平**(aesthetic injury level, AIL)。就疾病而言,彻底消灭作为疾病源的有害生物较有道理,这是基于救活一个人远超过任何的经济价值。如果有有害生物种群数量低于EIL水平,那么对有害生物进行防治意义不大,因为防治费用已超过了所获得的利益。只有当有害生物种的数量大于其EIL水平,其才成为有害生物。图15-16用图揭示了EIL的概念。作物产品的价值随着所显示的有害生物的密度而改变。有害生物密度低时,作物受到微不足道的影响。然而,在有害生物阈密度以上,作物以加速度速率丢失,直到完全没有价值。再看一下对应于任何特定的有害生物密度的花费曲线。防治有害生物的密度越来越低时,所需花费以加速度增加,直到有害生物的密度为零(完全消灭),这时的花费极高。EIL是两条曲线间差距最大时有害生物的密度,代表着最佳有害生物防治对策。

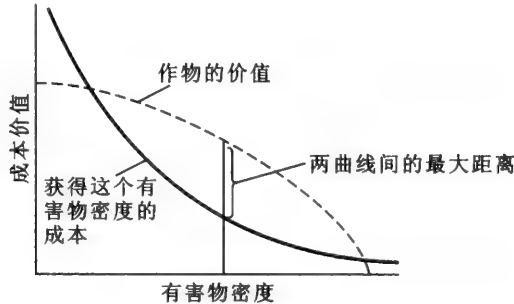


图 15-16 经济损伤水平(EIL)的定义是作物价值最大地超过花费时的有害生物密度(仿 Mackenzie 等,1998)

不过,图15-16对有害生物密度与作物价值相互关系的描述过于简单化。例如,EIL会随有害生物及作物生命周期的变化而变化。该模式的另一不足之处是防治测量得到的是即刻效应,而从采取防治措施到产生效应是需要时间的。因而,在实际的有害生物防治中,EIL不像经济阈值或**防治活动阈值**(control action threshold, CAT)那样重要,在经济阈值这个有害生物密度上,其作用可理解为是为了阻止即将来临的有害生物的爆发。

### 15.7.1.2 有害生物防治技术类型

对有害生物的防治,一般采取综合防治技术,即根据病、虫、草等的危害情况,综合地运

用物理、化学、生物、农业等技术防除病、虫、草害。具体防治技术措施主要包括以下 5 方面:

① 农业防治:即以农业技术防治农业病、虫、杂草和鼠害。如田间混合种植不同物种的作物,优化撒种或收获次数,以及避开相同作物在同一地点上的重复种植,进行抗病、抗虫育种等等。

② 生物防治:主要利用有害生物天敌来调节、控制有害生物种群。如利用有益昆虫、微生物来致死害虫和杂草。

③ 化学防治:使用自然的或合成的化学药剂控制有害生物。特点是见效快,效率高、受区域限制较小。特别对大面积,突发性病虫害可短期迅速控制。但也会产生一系列负的作用,我们将在下面详细讨论。

④ 物理防治:采用物理措施防治有害生物。如机械铲除杂草,对害虫进行灯光诱杀等等。

⑤ 遗传防治:现代先进的生物技术使得遗传防治也成了生物防治的重要手段之一。遗传防治主要是通过遗传操纵释放不育性雄性以毁灭有害生物自身,或筛选有抗性的植物品种来对抗害虫。

## 15.7.2 化学杀虫剂、除莠剂及其问题

19 世纪至 20 世纪早期,在有害生物防治中普遍利用盐的、或者是铜、硫、砷或铅的金属化合物。由于这些化合物仅在被吸收时才有效,而且有毒金属残余物具有持久性,所以大多数作为有害生物防治的手段已被放弃。天然产生的杀虫植物产品,如来自烟草的尼古丁和来自菊花的红花除虫菊,由于暴露到光和空气中时的不稳定性,大部分也已被取代。表 15-5 列出了普遍应用的杀虫剂。

表 15-5 当前广泛使用的杀虫剂系列

| 杀虫剂     | 举例         | 描述   |
|---------|------------|--|
| 合成除虫菊酯  | 捕灭司林       | 这些人工化合物取代了其他的有机杀虫剂,是由于它们对有害生物有选择性  |
| 氯化烃     | 滴滴涕        | 接触杀虫剂,它影响了神经冲动的传递。这些化合物已在 20 世纪 70 年代暂停使用,但在极少数国家仍在使用                          |
| 有机磷酸酯   | 马拉硫磷       | 起源于磷酸,这些神经毒剂比含氯化烃毒性更大,但在环境中保留时间较短  |
| 氨基甲酸酯   | 氨基甲萘       | 来自氨基甲酸,作用方式上相似于有机磷酸酯。对蜜蜂和黄鼠蜂毒性最大   |
| 昆虫生长调节剂 | Methoprene | 这些化合物模拟了自然的昆虫激素和酶,因而干扰昆虫的生长和发育。它们对植物和动物是无害的                                    |
| 半化学制剂   | 信息素        | 这些化合物引起有害生物行为上的变化,但不具毒性,是由天然物质合成的。信息素作用于同物种的成员;他感化学制剂作用于另一个物种的成员。性引诱剂可能被用来干扰交配 |

无机化合物是除莠剂的传统试剂,但由于具有持久性和非特异性问题,所以像硼酸盐、含砷制剂、硫酸铵和氯化钠等化合物一般很少用,除非是半永久性不育的需要。表 15-6 列

出了广泛应用的系列除莠剂。

表 15-6 除莠剂应用的例子

| 除草剂           | 举例         | 描述  |
|---------------|------------|---|
| 有机砷制剂         | DMSA       | 用于局部处理,没有选择性,通过进入磷酸盐位置上的反应扰乱植物生长                      |
| 苯氧基           | 2,4-D      | 具有选择性,刺激植物生长到不可支撑的水平而引起植物死亡                           |
| 替代氯化物         | 苯基苯酰胺      | 具有多种生物学特性,作用于杂草                                       |
| 氨基甲酸酯         | 抑莠灵        | 除莠剂和杀虫剂。主要通过阻止细胞分裂和植物组织的生长杀死植物                        |
| 硝基苯胺          | 氟乐灵        | 这些是一类流传甚广的早出现的除莠剂,抑制根和芽的生长                            |
| 替代尿素          | 灭草隆        | 这些是一类无选择性的早出现的除莠剂,抑制光合作用                              |
| 硫脲            | EPTC       | 这是一类与土壤结合的早出现的除莠剂,选择性抑制从麦种中现出的根和芽                     |
| 三嗪三氮杂萘        | Metribuzin | 代表了杂环型氮的除莠剂的最重要类型,可很强烈地抑制光合作用。适用于选择性或非选择性目的           |
| 酚衍生物          | DNOC       | 这一类包括了硝基酚,是具有广谱毒的接触化学制剂,对植物、昆虫和哺乳动物均有毒,通过非偶联氧化磷酸化发生作用 |
| Bipyridyliums | 杀草快        | 这些是强有力的非选择性接触化学制剂,破坏细胞膜                               |
| Glyphosphate  |            | 一种非选择性的应用于叶子的化学制剂,作用于植物生长的任何阶段                        |

伴随化学杀虫剂出现的问题,是其流传甚广的毒性以及其有可能升高有害生物对生态和进化的响应。使用杀虫剂首先需要预测的问题,是其对如昆虫、鱼类和包括人在内的哺乳动物等的不利影响。例如,大多数广谱杀虫剂对蜜蜂是高毒的,据估计加利福尼亚州蜜蜂群丢失的大部分,是由杀虫剂引起的。此外,农药中毒导致人类死亡的事件也时有发生。随喷洒、漂流,杀虫剂还经常会渗透到目标区域以外而导致牛、羊中毒,鸟和野生哺乳动物被杀,引起人类生病。杀虫剂也可能对植物有害,抑制植物生长,这就暗中破坏了提高作物产量的目标。如捕灭司林抑制莠苣幼苗的光合作用可到 80%。

现在一般没有考虑除莠剂对动物的潜在毒性,因为它们特定的植物生物化学指标不出现在动物中。然而,像杀草快和百草枯这样的除莠剂对哺乳动物有高毒性,但还未知其解毒剂。如 2,4,5-T 和 2,4-D 等药物于 1960 年到 1970 年间,在南越联合使用以使沼泽地和森林落叶。结果表明低剂量的 2,4,5-T 会引起哺乳动物出生缺陷,进一步研究表明 2,4-D 是致癌的。

使用杀虫剂出现的另一个重要问题是它们对生物放大作用(biomagnification)的灵敏性,特别是在有氯化烃存在的情况下。由于这些毒素在身体组织中累积,不能变性或不能代谢,这就导致杀虫剂在食物链中每向上传递一级,浓度就会增加,直到顶级捕食者忍受了最高的剂量。生物放大作用的一个典型例子是于 1949 年,在环绕加利福尼亚的清湖,用二二

氯二苯二氯乙烷(DDD) $0.02 \times 10^{-6}$ 的浓度,以防治清湖莹蚊(*Chaoborus astictopus*)(图 15-17)。在获得初次成功之后,定期地重复喷洒直到 1954 年,这时大量的潜水鸟——鸕鹚体内出现了药物,它们身体的脂肪含有  $1600 \times 10^{-6}$  DDD。另一个生物放大的例子是 DDT 对英国雀鹰(*Accipiter nisus*)的影响,在 20 世纪 60 年代,雀鹰遭受了显著的毁灭,部分原因是由于 DDT 使母鸟产下卵的卵壳太薄,这些卵在孵出之前易破碎。生物放大作用也可能威胁着人类食物链,尤其是在鱼类受到影响时。

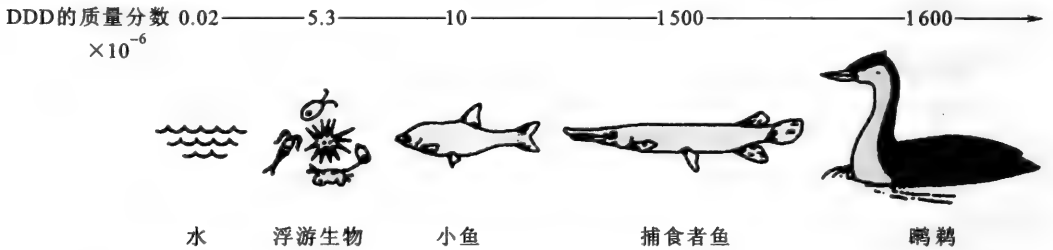


图 15-17 加利福尼亚清湖中 DDD 的生物放大作用(仿 Mackenzie 等, 2000)

使用杀虫剂还必须考虑杀虫剂对害虫天敌的影响。如果杀虫剂也同样毒杀害虫天敌,那么应用杀虫剂可能开始引起害虫生物数量下降,但一段时间之后,害虫生物数量会迅速增加。这是由于大量害虫和它们的天敌被杀后,任何有机会存活下来的害虫都会有丰富的食物供应,为害虫种群再次爆发创造了条件。而且,毁灭天敌的后果不仅仅是使目标害虫可能复活,还可能并发许多潜在的害虫物种。这是由于杀虫剂处理掉了主要的**有害生物**(primary pest),而且毁灭了广范围的天敌,使其他有害生物种有可能摆脱竞争和捕食压力,产生**次发性病虫害**(secondary pest)。如 1950 年,中美洲有两种主要的棉花害虫:墨西哥棉铃象(*Anthonomous grandis*)和棉叶夜蛾(*Alabama argillacea*)。通过一年 5 次使用有机杀虫剂,开始取得很好的成绩,作物有了大的增产。可是到 1955 年,次发性病虫害出现了,即谷实夜蛾(*Heliothis zea*)、棉蚜(*Aphis gossypii*)和棉蚜三纹夜蛾(*Sacadodes pyralis*)。使用杀虫剂的频率升高到每年 10 次,到 20 世纪 60 年代,8 种害虫发生,并达到每年使用杀虫剂 28 次。

使用杀虫剂所产生的问题中,最严重的可能是进化的抗性。图 15-18 显示了已报道过的至少对一种杀虫剂有抵抗力的昆虫物种数的增长,在遭受过杀虫剂的一个大种群内,少量的基因型可能有特殊的抗性。因此具有抗性的个体将很迅速地扩展,特别是当种群的大部分已死亡和杀虫剂定期重复使用时。这部分有抗性的个体有最好的存活和繁衍的机会,如果重复使用农药,则每个世代都将包含大比例的抗性个体。随后而来的突变可能会进一步增加抗性。这个过程导致抗杀虫剂的昆虫物种呈指数增长,现在总数已超过 500 种。而且,可发生交叉抗性,对一种杀虫剂有抵抗性的物种,对另一种杀虫剂

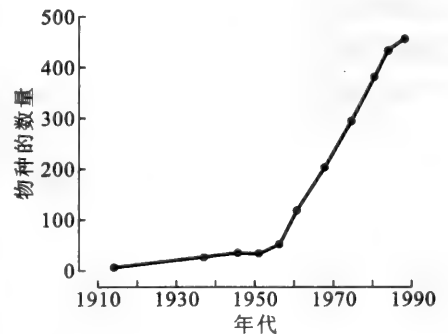


图 15-18 已报道过的至少可抵抗一种杀虫剂的昆虫物种数的增长(仿 Mackenzie 等, 1998)



也可具有抗性,因为对两种杀虫剂的作用方式是共同的。这可进一步扩展到多种抗性,使有害生物得以不同作用方式抵抗许多的杀虫剂。例如,家蝇(*Musca domestica*)已发展到抵抗几乎对它使用的每种化学制剂。除莠剂的抗性进化较缓慢,但在20世纪70年代早期,出现了抵抗三嗪三氮杂萘的大量报道。近来,已经有了大量的杂草抗性报道。已发现卡内里草芦(*Phalaris paradoxa*)能抵抗甲基苯噻唑、三嗪三氮杂萘等。一种解决杀虫剂抗性问题的办法是发展抗性处理对策。具体途径如下:①降低特殊杀虫剂使用的频率和种群范围,从而减弱选择性强度;②所用杀虫剂的浓度,要高到足以杀死仅携带着抗性基因一个拷贝的杂合子个体。

人们对有害生物抗性的普遍反应,是采用更多的农药,结果导致生物进一步的抵抗和周期性的延续。尽管有害生物有抗性,然而杀虫剂的生产与销售仍在继续发展,因为使用杀虫剂产生的收益与成本的比率往往有利于杀虫剂的使用。如每花费1美元可得到2.4~5.0美元的回报。但这些计算疏忽了对环境的花费,农民对此不支付钱。要保护环境和人类健康,显然需要更好的害虫防治方法来代替化学杀虫剂的使用。

### 15.7.3 生物防治、遗传防治及有害生物的综合管理

**生物防治**(biological control)指利用有害生物的天敌来防治有害生物。有害生物防治主要有4种类型。①从另一个地理区域引入天敌,这区域常常是有害生物的起源地,其有害生物数量低于EIL。该类型通常称为经典的生物防治或输入。②与输入类似,但需要阶段性释放防治生物,因其不能持续地贯穿一年。一般仅能防治几代有害生物,称为接种。③释放土著天敌以增补现存种群,需要多次进行,通常与快速的有害生物种群生长时期一致。④一次大量释放天敌以杀害当时存在的有害生物,但不期望提供长期的防治。这些通常被称为生物杀虫剂。

直到现在,昆虫一直是生物防治有害生物和杂草的主要因子,出现在所有4个类型的生物防治中。吹棉蚧(*Icerya purchasi*),是加利福尼亚州柑橘果园的一种害虫,到1890年被从澳大利亚引入的瓢虫(*Rodolia cardinalis*)和双翅目的拟寄生隐毛蝇(*Cryptochaetum* sp.)控制。接种作为生物防治的方法被广泛应用,以防治温室中的节肢动物害虫。在生长季节的末期,温室中的作物与它们的害虫和天敌一道被拿走。用得最广的两种天敌是智利小钝绥螨(*Phytoseiullus persimilis*)和丽蚜小蜂(*Encarsia formosa*)。前者是捕食红蜘蛛的一种螨,红蜘蛛是黄瓜和其他蔬菜的害虫;后者是白粉虱科的拟寄生黄蜂,白粉虱是西红柿和黄瓜的害虫。最近,防治害虫的注意力更多地集中在运用昆虫的病原体,主要作为微生物杀虫剂。苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)是唯一的已成为世界性商品的微生物害虫防治剂。当微生物形成孢子时,孢子和大量的蛋白质结晶产生,释放出强毒素。这些毒素被昆虫幼虫吸收后30 min到3天之内,幼虫死亡。重要的是苏云金芽孢杆菌有一系列品种,包括了那些抗鳞翅目、双翅目和甲虫的特异性品种。它们的优点是有选择性毒性,对人或对有害生物的天敌是无毒的。有些病毒也已经被分离出来,用来使昆虫和螨类患病。如杆状病毒是一种高剧毒的病毒,它的宿主为鳞翅目和膜翅目。使用病毒的缺点是,如果需要防治几个不相关的害虫,那么必须释放许多病毒,这引起可行性问题。可使昆虫致病的真菌大约有100个种。通常用于有害生物防治的主要有3种真菌:*Beauveria bassiana*,对抗科罗拉多甲虫;*Metarhizium anisopliae*,对抗生长在甜甘蔗上的沫蝉;*Verticillium lecanii*,对抗温室中的蚜

虫和白粉虱。这些真菌趋向于有更宽范围的宿主,一般不依赖于被吸收。然而,其感染剂量依赖于芽孢的萌芽,该萌芽只发生在高湿度下(相对湿度大于 92%),这限制了真菌能够有效使用的地域范围。线虫纲动物也可包括在有害生物的微生物防治因子中。如线虫纲动物 *Heterorhabditis* 和 *Steinernema* 与昆虫病原体 *Xenorhabdus* 的联合。在该联合中,线虫首先感染昆虫宿主,然后细菌从线虫中逃出、繁殖、并杀死宿主,最后线虫以细菌和分解中的肉体为食。线虫能够存活几个月,代表了土壤中有活性的唯一的生物产品。真菌病原体也已经被用于杂草防治中。例如,为了控治粉苞苣属草(*Chondrilla juncea*),将锈真菌(*Puccinia chondrillena*)引入澳大利亚后,该草的密度降低了 100 倍。目前对 100 种以上的杂草设立了生物防治程序,大多牵涉到草食性昆虫。生物防治有许多成功例子,但也有许多失败的。然而,生物防治的花费比化学农药的成本更低,每投资 1 美元,返回的资金约 30 美元。为了成功地进行生物防治,需要详细的生态学和分类学知识,但可得到高回报效益。

有些防治技术是通过遗传操作来杀死有害生物的,称为基因防治。自我毁灭防治(*autocidal control*)是用有害生物自身去增加其种群死亡率。这通常牵涉到不育症雄性的释放,导致死亡率降低。这些被辐射的雄性和雌性交配产生不生育的卵。该方法昂贵,但是可成功,条件是雌性必须很少交配,而雄性必须和正常雄性竞争;除此之外,昆虫必须是习惯于大规模饲养在实验室中的群体,以便于它们在数量上远胜过自然界的雄性;最后,目标区域应该被隔离,以便来自该区域之外的自然雄性不能暗中破坏这个计划。该技术最显著的成功实例来自接近灭绝的旋丽蝇(*Cochlimyia hominivorax*)。旋丽蝇把卵产在野生动物和家畜的新鲜伤口里。如果不处理,受害者就会死亡。因为家畜的价值很高,所以该项防治的 EIL 是很低的,而且还没有其他方式能防治这种有害生物。遗传操作的另一种类型,是选择能抗有害生物的植物品种(和除莠剂)。如 1950 年三叶草彩斑蚜(*Therioaphis trifolii*)破坏了加利福尼亚的紫花苜蓿作物后,已发现一种有抗性的品种并广泛应用。现在很多研究从事抗性品种的选育,这可能是一个长期的过程,占用几年时间,甚至在这个过程的末期,害虫自身可能进化出对新品种有毒的第二种类型。因此,更理想但也更困难的是选育抗性由一个以上基因所决定的植物品种,以使有害生物作迅速的进化反应更为困难。

目前,植物的遗传操作更为复杂。如 1987 年第一次报道了成功地把一个基因插入到作物中,赋予作物对抗有害生物的能力,即将苏云金芽孢杆菌的  $\delta$ -毒素基因插入烟草,使其对抗鳞翅目害虫。以后,在植物中开展了大量其他类似的遗传操作,如我国抗虫棉新品种的培育及推广应用。显然,这些转基因植物的发展和利用,其潜在利益是无限的,并降低了应用成本。然而,存在着公众的感觉及与该技术有关的合法问题。同样,杀虫剂的连续使用,即使在植物中,似乎无疑会导致有害生物的抗性。并且,已有报道有害生物种对  $\delta$  毒素已经具有进化抗性。

**有害生物的综合管理**(*integrated pest management, IPM*)是一种结合了物理、农业、生物、化学防治,以及运用抗性品种的综合防治对策。其以生态学为基础,依赖于死亡因子,包括天敌和气候,期望防治有害生物的目标在 EIL 以下,建立在在对有害生物和天敌丰富度进行监测的基础上。以加利福尼亚州防治棉花害虫的 IPM 计划为例,棉花已经受到危害,由于目标害虫再起和次发性病虫害爆发,并伴随抗性进化,在增加农药使用的频率中所有抗性已达到顶峰。主要害虫是豆荚草盲蝽(*Lygus hesperus*),它以结果的棉蓓蕾为食,减少产量。除此之外,谷实夜蛾(*Heliothis zea*)是次发性害虫。IPM 计划必须降低杀虫剂的使用,以阻

止次发性病虫害的爆发。随后的研究显示,只有在蓓蕾季节(6~7月)豆荚草盲蝽能遭受严重损伤,因此杀虫剂仅在这时使用。农业防治是通过在棉花田里插入种植细长条的紫花苜蓿,其能从棉花里引诱出草盲蝽。获得成功的IPM计划的关键是有好的田间监测系统。在这种情况下,田里的取样从蓓蕾开始(5月中旬)到8月底每周两次。植物的发育、有害生物和天敌的资料全部要收集,才能导向成功的有害生物防治。在IPM计划的实例中,农田产量普遍比高农药处理的农田有轻微降低,但其经济效益更高。

## 小 结

全球变暖指地球表层大气、土壤、水体及植被温度年际间缓慢上升的现象。水蒸气、二氧化碳等气体对长波辐射有强烈的吸收作用,称为温室气体,而由大气层的气体引起的全球变暖称为温室效应。二氧化碳是最重要的温室气体。工业革命后,由于化石燃料的燃烧、森林的破坏等原因,大气中二氧化碳水平增加,而全球温度也有所上升,呈现全球变暖的趋势。全球变暖对整个地球的气候、生态系统、人类社会的生产、生活都将产生深刻影响。

大气平流层中的臭氧能吸收短波紫外光,保护地球上的生物免受紫外辐射的危害。由于人类生产的氟氯烃类物质会降解臭氧,地球上空臭氧层严重缺损,发展下去将对地球生物圈产生严重危害。

除全球变暖、臭氧层缺损等突出性环境问题外,人类活动造成的各种污染也严重影响着地球环境。这些污染包括空气污染(如酸雨、光化学烟雾)、水污染(有毒物质污染、富营养化等)、土壤污染、固体废物污染、核污染等。

最近200年内,世界人口呈指数迅速增长,且各地区人口发展不平衡,发达国家人口在近几十年内较稳定,而发展中国家仍保持较高人口增长率。人口增加给地球生物圈造成很大影响,使人们开始关注地球容纳量问题。

新中国成立后我国经历了人口迅速增长期,随着计划生育政策的实施,人口自然增长率现已明显下降,我国人口开始进入低生育水平发展阶段。另一方面,人口老龄化问题正逐渐严重起来。

人口的迅速增加造成资源短缺,特别是石油、煤炭等可枯竭的非更新资源。水、土地资源的短缺与破坏问题也很严重。必须制定有效利用能源的各种政策,开发优质新能源。

增加的人口需要食物和更多农副产品。现代农业技术通过向农田系统中输入大量物质和能量来获得高产出。但另一方面,能源大量消耗,化肥和农药带来严重的生态、环境问题。破坏森林、草原加剧了土壤侵蚀和沙漠化。新的农业出路是发展生态农业。生态农业是遵循生态学、生态经济学原理进行集约化经营管理的综合农业生产体系。

我国生态农业发展历史悠久,主要特色是充分、合理利用资源,一业为主,多业结合。典型类型有:立体种养殖、物质循环利用、生物相克避害、生态环境综合整治、资源开发利用、区域整体规划等。生态农业的规划设计与生态工程技术密切相关。

生物多样性指地球上生命的所有变异,是人类赖以持续生存的基础。由于人类活动的影响,生物多样性灭绝的速度大大加快。近代物种多样性灭绝的原因有过度利用、生境丧失和片断化、环境污染、引种、农林牧业品种的单一化等。如何保护生物多样性,受到世界各国的重视。

生物多样性包括生态多样性、物种多样性、遗传多样性和文化多样性等四个方面。有关生物多样性的研究从生态学、保护生物学等方面,都已开展很多。生物多样性研究的发展可分为编目阶段、濒危物种保育生物学阶段与生物多样性科学阶段。生物多样性保育是公众关心的焦点,其依据的主要原理有:人与自然关系的协调性、可持续发展原则、生态系统的有效管理等。一些重要的具体保育措施如下:全球性、国家级、地区级等一系列不同层次保育政策的制定和实施;自然保护区与国家公园的建立;迁地保护;种子库和基因资源库的建立;退化生态系统的恢复;生物多样性监测以及制定环境和野生动物保护法。

生态系统服务指对人类生存和生活质量有贡献的生态系统产品和服务。生态系统在气体与气候调节、干扰调节、水供应与调节、土壤侵蚀的控制与土壤形成、废物处理、生物防治、食物生产、提供原材料、基因资源和文化、休闲娱乐活动等方面为人类社会提供重要服务,这些服务的价值约相当于全球 GNP 的 1.8 倍。不同类型的生态系统所提供的服务价值不同,其中湿地生态系统单位面积服务价值最高。

收获理论所关心的焦点是怎样既能使人类充分利用生物资源,获得最大利益,又可使生物种群持续发展,不会绝灭。最大持续产量原理依据种群的逻辑斯谛增长方程,收获种群的最大净补充量  $MSY = rK/4$ 。收获  $MSY$  一般有配额限制和努力限制两种方式。动态库模型通过考虑种群的年龄结构、出生率、死亡率等因素改善了  $MSY$  模型的一些缺点。

有害生物是以各种方式威胁人类健康、舒适或安宁的生物类群。生物防治的目标根据防治目的的不同而不同。一般来说,防治目标是将有害生物控制在其经济损害水平以下。有害生物防治的技术类型包括农业防治、生物防治、化学防治、物理防治和遗传防治等。利用杀虫剂、除莠剂等防治有害生物会对其他生物造成一系列严重影响,如毒杀目标外野生动植物、生物放大作用、破坏天敌种群等。使用杀虫剂所产生的另一重要问题是会导致有害生物的抗性进化。采用生物防治、基因防治以及进行有害生物的综合管理是较理想的防治方法。

## 思考题

1. 何谓温室效应? 全球变暖会对地球上的生物产生哪些影响?
2. 阐述臭氧层缺损的原因及其危害。
3. 从人类活动造成的各种环境污染谈该如何保护环境?
4. 什么是生态农业? 我国生态农业的几种典型模式各包含哪些生态学原理?
5. 如何有效利用生物资源?
6. 有害生物防治有哪些途径? 使用杀虫剂所产生的问题有哪些?

## 推荐阅读文献

1. Kormondy E J. Concepts of Ecology. 4th ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, Inc, 1996
2. 李振基, 陈小麟, 郑海雷, 等. 生态学. 北京: 科学出版社, 2000
3. Mackenzie A, Ball A S, Virdee S R. 生态学. 北京: 科学出版社, 1999
4. Lubchenco J. Entering the Century of the Environment. Science, 1998, 279(5350): 491~497

## 绪 论

生物复杂性:一门新的生存科学

[http://www.the-scientist.com/yr2000/oct/emmett\\_p1\\_001002.html](http://www.the-scientist.com/yr2000/oct/emmett_p1_001002.html)

为什么生态学落后于生物学

[http://www.the-scientist.com/yr2000/oct/opin\\_001016.html](http://www.the-scientist.com/yr2000/oct/opin_001016.html)

## 第一和第二章 生物与环境、能量环境

气候变化与动物迁移和休眠

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/97/4/1630>

极地生态学与北极动植物的生活

<http://www.amap.no/assess/soaer4.htm>

深海极端高温下的化学合成细菌(Extreme 2000)

<http://www.ocean.udel.edu/deepsea/level-2/chemistry/chemo.html>

荒漠刺鼠季节性热驯化

<http://www.journals.uchicago.edu/PBZ/journal/issues/v73n1/980117/980117.html>

鸢的最大日摄入能量

<http://www.journals.uchicago.edu/PBZ/journal/issues/v73n1/990014/990014.web.pdf>

能量摄入水平影响沙鼠的动情周期

<http://www.journals.uchicago.edu/PBZ/journal/issues/v73n3/990053/990053.html>

1966~1996 北美繁殖鸟研究结果与分析

<http://www.mbr.nbs.gov/bbs/bbs.html>

丁香物候学网页

<http://www.uwm.edu/~mds/enanet.html>

## 第三章 物质环境

丁香物候学网页

<http://www.uwm.edu/~mds/enanet.html>

兽类昼夜行为节律的调节

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/284/5413>

甲壳类上皮细胞离子运输过程

<http://www.journals.uchicago.edu/PBZ/journal/issues/v72n1/980001/980001.html>

Dr. Nagy 的荒漠脊椎动物水利用网页

<http://www.lifesci.ucla.edu/bio/Faculty/Nagy/research.html>

干旱诱导森林的群落交错区的迅速变化

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/95/25/14839>

The Nevada Desert FACE Facility

[http://www.unlv.edu/Climate\\_Change\\_Research/index.html](http://www.unlv.edu/Climate_Change_Research/index.html)

国际火信息网(The International Fire Information Network)

<http://www.csu.edu.au/firenet/firenet.html>

#### 第四章 种群及其基本特征

分布与多度的自相似性

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/284/5412>

种群密度与身体大小

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/289/5484>

去除寄生虫以终止种群周期性

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/282/5397>

The Wild Wings 网页——snow geese 的种群生态学

<http://north.audubon.org>

同域疾病集合种群的同步性的两种相反模式

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/286/5441>

集合种群增长相互作用指南

<http://www.powerup.com.au/~rosandneil/y2k/popgrow/Patches.htm>

瑞士隆德大学分子种群生物学实验室

[http://fisher.teorekol.lu.se/ekol\\_inst/mol\\_ekol/lizards\\_adders.htm](http://fisher.teorekol.lu.se/ekol_inst/mol_ekol/lizards_adders.htm)

卫星追踪海龟迁移教育网页

<http://www.ccturtle.org/sat1.htm>

种群和生态系统生态学的数学和计算机科学的挑战

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/275/5298>

通过空间尺度的物种多度的外推

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/281/5382>

猓周期性的相与密度制约

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/95/26/15430>

3 个气候区域的猓种群动态结构

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5430>

气候如何改变野生动物种群数量

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/287/5454>

微生态系统中集合种群动态的实验研究

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/281/5385>

### 鳕周期动态趋势

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/96/9/5066>

### 动物黄藻种群动态的长期研究

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/283/5403/843>

### 白蚁入侵加州(Invading Ants Press United Front in California)

<http://www.nytimes.com/library/national/science/080100sci-animal-ant.html>

### 猞猁与雪兔周期性动态

<http://www.nwtwildlife.rwed.gov.nt.ca/NWTwildlife/lynx/wildlifesketch/lynxrabbitcycle.htm>

## 第五章 生物种及其变异与进化

### 网上达尔文著作阅读

<http://books.mirror.org/gb.darwin.html>

### mtDNA 揭示的达尔文雀的系统发生

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/96/9/5101>

### 大肠杆菌对温度适应的遗传结构

<http://www.pnas.org/content/vol98/issue2>

### 自然选择与物种形成

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/97/23/12398>

### 迅速进化的病原体毒力决定体的传递瓶颈

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/96/9/5095>

### 性进化需要理论检验

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/281/5385>

### 人工生态系统的选择作用

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/97/16/9110>

### 生态系统水平的遗传性

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/97/17/9365>

### 作为生物指示者的地衣与食地衣蛾

[http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers\\_1996/simonson.html](http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers_1996/simonson.html)

### Hardy-Weinberg 定律

[http://www.ultranet.com/~jkimball/BiologyPages/H/Hardy\\_Weinberg.html](http://www.ultranet.com/~jkimball/BiologyPages/H/Hardy_Weinberg.html)

## 第六章 生活史对策

### Giant Octopus 的生活史

<http://www.pwssc.org/octopus/nathist.html>

### 性选择与婚配系统

<http://www.jyu.fi/~alatalo/SexualSelection.html>

### Leopard Lizards 的性二型现象

<http://www.mcnair.berkeley.edu/97Journal/Swinney.html>

### Malawi 湖丽鱼 Cichlids 的婚配系统

<http://tilapia.unh.edu/WWWPages/malawi/Mating.html>

真社会性

<http://www.lifesciences.napier.ac.uk/courses/modules/BI22201/L17.HTM>

Dungfly 的生活史

<http://www.unizh.ch/zoolumus/Dungflies.html>

黑猩猩以视觉认识照片中兄弟之脸

<http://www.sciencedaily.com/releases/1999/06/990621043845.htm>

## 第七章 种内与种间关系

猞猁与兔的周期

<http://www.nwtwildlife.rwed.gov.nt.ca/NWTwildlife/lynx/wildlifesketch/lynxrabbitcycle.htm>

作为生物指示者的地衣与食地衣蛾

[http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers\\_1996/simonson.html](http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers_1996/simonson.html)

狼与驯鹿 (Denali National Park, Alaska)

<http://biology.usgs.gov/s+t/noframe/s037.htm>

竞争与资源稀少

<http://www.sprl.umich.edu/GCL/Notes-1999-Fall/competition.html>

McGill 大学的寄生世界网页

<http://martin.parasitology.mcgill.ca/JIMSPAGE/WORLDOF.HTM>

海葵与鱼的共生共栖

<http://www.seacave.com/sym.html>

植物与疾病抑制菌之间相互作用的遗传基础

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/96/9/4786>

## 第八章 群落的组成与结构

植物群落生产量的死亡模式

<http://www.journals.uchicago.edu/AN/journal/issues/v154n4/980204/980204.html>

复杂陆生群落中的营养级联

<http://www.pnas.org/cgi/content/full/96/9/5072>

生态交错区在产生雨林生物多样性中的作用

<http://www.sciencemag.org/cgi>

岛屿生物地理学

<http://www.nearctica.com/ecology/habitats/island.htm>

英国 Kew 皇家植物园附生植物网页

<http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/epiphytes.html>

北方草原野生动物研究中心

<http://www.npwrc.org>

EPA 的流域指示物

<http://www.epa.gov/surf/iwi>

## 第九章 群落的动态

矮草草地长期生态研究站

<http://sgs.cnr.colostate.edu/default.htm>



H. J. Andrews 实验林长期生态研究站

<http://www.fsl.orst.edu/lter>

从熔岩流到森林——原生演替

[http://www.hvo.wr.usgs.gov/volcanowatch/1999/99\\_01\\_21.html](http://www.hvo.wr.usgs.gov/volcanowatch/1999/99_01_21.html)

St. Helens 火山爆发与生态系统的恢复

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/288/5471>

Bonanza Creek 实验森林长期生态研究站

<http://www.lter.alaska.edu>

温带湖泊长期生态研究

<http://limnosun.limnology.wisc.edu>

Hubbard Brook 生态系统长期生态研究站

<http://www.hbrook.sr.unh.edu>

北极长期生态学研究站

<http://ecosystems.mbl.edu/ARC>

美国西南部荒漠生命

<http://www.desertusa.com/life.html>

## 第十章和第十一章 群落的分类与排序、生态系统的一般特征

生态系统整体性的各个方面

<http://www.consecol.org/Journal/vol1/iss1/art3/index.html>

狼、驼鹿与冷杉——营养级相互作用研究案例

<http://ublib.buffalo.edu/libraries/projects/cases/Isle.html>

大叶草及其食物链(The Port Townsend Marine Science Center)

<http://www.olympus.net/ptmsc/eelgrass.html>

大堡礁(The Great Barrier Reef)

<http://www.acn.net.au/articles/1999/02/gbr.htm>

生态系统评估新的四年规划

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/289/5485>

## 第十二章 生态系统中的能量流动

生物圈的初级生产——综合陆地和海洋成分

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/281/5374>

上行生态过程对清洁水体更有利

[http://www.pubcomm.ucdavis.edu/newsreleases/01\\_97/news\\_bottomup.html](http://www.pubcomm.ucdavis.edu/newsreleases/01_97/news_bottomup.html)

狼、驼鹿和冷杉——营养级相互作用研究案例

<http://ublib.buffalo.edu/libraries/projects/cases/Isle.html>

World Watch Magazine 关于渔业影响食物链的报道

<http://www.worldwatch.org/mag/1998/98-3b.html>

海岛生态系统长期研究站——生物生产力变化

<http://ecosystems.mbl.edu/PIE>

全球环境与畜牧业 EPA 网页

<http://www.epa.gov/outreach/rlep/sustain.htm>

### 第十三章 生态系统中的物质循环

Mauna Loa. 站的大气二氧化碳记录

<http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/co2/sio-mlo.htm>

Nevada 荒漠世界大气二氧化碳含量记录

[http://www.unlv.edu/Climate\\_Change\\_Research/index.html](http://www.unlv.edu/Climate_Change_Research/index.html)

生物对于生态系统功能的调节

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5325/500>

生态系统“工程师”改变了别种生物的生境

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/280/5367>

生物地球化学过程对海洋初级生产的调控与反馈

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/281/5374>

营养物动态与生物地球化学循环

<http://www.nwrc.gov/about/web/nutrient.html>

海洋生态系统富营养化

<http://www.clis.com/Amcbride>

### 第十四章 地球上生态系统的主要类型及其分布

Biome introduction

<http://www.nearctica.com/ecology/habitats/biointro.htm>

Biome

<http://redbaron.bishops.ntc.nf.ca/wells/biomes/index.htm>

生物群系(biomes)介绍

<http://www.runet.edu/~swoodwar/CLASSES/GEOG235/biomes/intro.html>

### 第十五章 应用生态学

EPA 全球气候变暖网页

<http://www.epa.gov/globalwarming/climate/index.html>

El Nino 事件动画片

[http://www.cdc.noaa.gov/~map/maproom/text/climate\\_pages](http://www.cdc.noaa.gov/~map/maproom/text/climate_pages)

乔木年轮网页

<http://tree.ltrr.arizona.edu/~grissino/henri.htm>

EPA 紫外线监测计划网页

<http://www.epa.gov/uvnet>

BAS 每日臭氧

<http://www.nbs.ac.uk/public/icd/jds/ozone/bulls.htm>

ABC 报道:2000 年科学——关于全球变暖与一些病毒

<http://abcnews.go.com/ABC2000/abc2000science/globalwarming991108.html>

MSNBC 报道:全球变暖与非洲某些传染病

<http://www.msnbc.com/news/329978.asp>

环境新闻网(ENN)报道全球变暖与人类健康

[http://enn.com/enn-news-archive/1998/11/111398/climatehealth\\_184.asp](http://enn.com/enn-news-archive/1998/11/111398/climatehealth_184.asp)

NOAA 的厄尔尼诺网页

<http://www.elnino.noaa.gov>

保护生物学

<http://www.conservationscience.com>

兀鹫引进计划(Ventana Wilderness Society)

<http://www.bigsurcalifornia.org/condors.html>

人类统治的地球的生态系统

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5325/494>

集约农业与生态系统的性质

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5325/504>

海洋生态系统与渔业管理

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5325/509>

森林作为人类统治的生态系统

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/277/5325/522>

简单生态系统模型中的生态和社会动态

<http://www.consecol.org/Journal/vol3/iss2/art4/index.html>

可持续发展中心(Center of Excellence for Sustainable Development)

<http://www.sustainable.doe.gov>

Alaska 国家海洋水产服务研究网页

<http://www.afsc.noaa.gov/research.htm>

进入环境世纪:对科学新的社会需求

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/279/5350>

自然的价值及其性质

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/289/5478>

管理地球的生命支撑系统的科学基础

<http://www.consecol.org/Journal/vol3/iss2/art14>

一致性与保护——廊道的作用

<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/290/5495>

适应性管理的评估

<http://www.consecol.org/Journal/vol3/iss2/art3/index.html>

关于可持续未来的理论

<http://www.consecol.org/Journal/vol4/iss2/art7/index.html>

农业中 GMO 的政策对话

<http://www.consecol.org/Journal/vol4/iss1/art14/index.html>

生命与环境中心(Center for Respect of Life and Environment)

<http://www.crle.org>

## 重要生态学有关单位地位

中国生态系统研究站台网

<http://www.cern.ac.cn>

中国科学院动物研究所

<http://panda.ioz.ac.cn/ioz>

World Wildlife Fund

<http://www.panda.org>

环境保护机构(EPA)

<http://www.epa.gov>

美国生态学会(ESA)

<http://esa.sdsc.edu>

NASA 的地球观察

<http://earthobservatory.nasa.gov>

国家海洋大气局(NOAA)

<http://www.noaa.gov>

World Watch Institute

<http://www.worldwatch.org>

The U. S. Department of Agriculture

<http://www.usda.gov>

The National Park Service

<http://www.nps.gov>

Earthvision, a network of environmental organizations

<http://www.earthvision.net>

The Environmental Protection Agency's Web site for the Ultraviolet Monitoring Program

<http://www.epa.gov/uvnet>

Extreme 2000 深海研究组织网页

<http://www.ocean.udel.edu/deepsea/level-2/chemistry/chemo.html>

加拿大宇航 RADARSAT

<http://www.space.gc.ca/radarsat-1/default.asp>

科罗拉多大学宇宙飞行研究

<http://www.colorado.edu/geography/gcraft/contents.html>

## 生态学期刊

The American Naturalist

<http://www.journals.uchicago.edu/AN>

Bulletin of Ecological Society of America

[http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology\\_main.htm](http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology_main.htm)

Behavioural Ecology

<http://beheco.oupjournals.org/contents-by-date.0.shtml>

Behavioral Ecology and Sociobiology

<http://link.springer.de/link/service/journals/00265/index.htm>

Chemical Sense

<http://chemse.oupjournals.org/content>

Conservation Ecology

<http://www.consecol.org/Journal>

## Ecology

[http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology\\_main.htm](http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology_main.htm)

## Ecological Monography

[http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology\\_main.htm](http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology_main.htm)

## Ecological Application

[http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology\\_main.htm](http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology_main.htm)

## Ecological Archives

[http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology\\_main.htm](http://esa.sdsc.edu/esapubs/Ecology_main.htm)

## Ecosystem Restoration

[http://www.calfed.water.ca.gov/ecosystem\\_rest.html](http://www.calfed.water.ca.gov/ecosystem_rest.html)

## Ecological Management and Restoration

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Ecological Research

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Ecosystem

<http://link.springer.de/link/service/journals/10021/index.htm>

<http://link.springer.de/link/service/journals/00442/index.htm>

## Ecosystem Health

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Ethology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Functional Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Freshwater Biology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Global Ecology &amp; Biogeography

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Hydrobiologia

<http://www.wkap.nl/journalhome.htm/0018-8158>

## Journal of Animal Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Applied Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Applied Entomology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Applied Ichthyology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Evolutionary Biology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

## Journal of Thermal Biology

<http://www.elsevier.com/inca/publications/store/3/8/3>

Landscape Ecology

<http://www.wkap.nl/kapis/CGI-BIN/WORLD>

Marine Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

Molecular Ecology

<http://www.blacksci.co.uk/~cgilib>

Nature

<http://www.nature.com/nature>

<http://www.natureasia.com>

Physiological and Biochemical Zoology, Elec

<http://www.journals.uchicago.edu/PBZ/journal>

Population Ecology

<http://link.springer.de/link/service/journals/10144/index.htm>

Proceedings of the National Academy of Sciences

<http://www.pnas.org>

<http://intl.PNAS.org>

Proceedings Biological Sciences

[http://www.pubs.royalsoc.ac.uk/publish/pro\\_bs/index.htm](http://www.pubs.royalsoc.ac.uk/publish/pro_bs/index.htm)

Restoration Ecology

<http://www.blackwell-synergy.com/member/institutions>

Science

<http://www.sciencemag.org/content/current>

Scientific American

<http://www.sciam.com>

Trends in Ecology & Evolution

<http://www.elsevier.com/inca/publications/store/3/0/3/3/9>

## 重要生态学教科书

Robert E. Ricklefs. The Economy of Nature . 5th ed. 2001

<http://www.whfreeman.com/college>

Robert E. Ricklefs, Gary Miller Ecology. 4th ed. 1997

<http://www.whfreeman.com/college>

M. Begon, J. Harper, C. Townsend. Ecology, Individuals, Populations and Communities. 3rd ed. 1996

<http://www.blackwell-science.com/~cgilib>

C R Townsend, John L Harper, Michael Begon. Essentials of Ecology, 2000

<http://www.blackwell-science.com/~cgilib>

R. Smith. Ecology and Field Biology. 6th ed.

<http://www.awl.com/product/0,2627,0321042905,00.html>

Robert L. Smith, Thomas M. Smith. Elements of Ecology Update, 4th ed. 2000

<http://www.awl.com/product/0,2627,0321042964,00.html>

Charles Krebs. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Package, 5th ed. 2001

<http://www.awl.com/product/0.2627.0321042891.00.html>

A Mackenzie, A Ball and S. Instant Notes in Ecology.

<http://www.bios.co.uk/book.asp? isbn = 1859961614>

Instant Notes in Animal Biology

<http://www.bios.co.uk>

Charles Krebs. Ecological Methology. 2nd ed. 1999

<http://www.awl.com/bc/productList/0,1991,MB0615~MB,00.html>

M. Molles. Ecology, Concepts and Applications. McGill-Hill, 1999

<http://www.mhhe.com/biosci/pae/molles>

James E. Brower, Jerrold H. Zar, Carl von Ende, Field and Laboratory Methods For Generl Ecology, 4th ed. 1997

<http://www.mhhe.com>

<http://shopping.yahoo.com>

George W. Cox. Laboratory Manual of General Ecology, 7th ed.

<http://www.mhhe.com/biosci/pae/catalogs>

<http://shopping.yahoo.com>

Eric R. Pianka. Evolutionary Ecology. 6th ed. University of Texas at Austin, 2000

<http://www.awl.com/product/0,2627,0321042883,00.html>

## 郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

**反盗版举报电话：**(010) 58581897/58581698/58581879/58581877

**传 真：**(010) 82086060

**E - mail：**dd@hep.com.cn 或 chenrong@hep.com.cn

**通信地址：**北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社法律事务部

**邮 编：**100011

购书请拨打电话：(010)64014089 64054601 64054588





|      |           |
|------|-----------|
| 收到期  | 2004.5.17 |
| 来源   | 中关村图书大厦   |
| 书价   | 28.06元    |
| 单据号  | 0665253   |
| 开票日期 | 2004.5.13 |

中科院植物所图书馆



S0003514



000027836

58.181054  
217

2002

基础生态学

| 借者单位 | 借者姓名 | 借出日期    | 还书日期 |
|------|------|---------|------|
|      | 郑景川  | 04.5.31 |      |
|      | 王银莉  | 04.6.24 |      |
|      | 同利华  | 04.11.8 |      |
|      | 董国芳  |         |      |

58.181054  
217

000027836

# Basic Ecology

---

- 《基础生态学》由我国著名生态学家、北京师范大学生命科学学院孙儒泳院士领衔编写，分基础和应用两大部分。
  - 基础部分按有机体、种群、群落和生态系统等组织层次编写；应用部分包括全球变暖与环境污染、人口与资源、农业生态、生物多样性与保育、生态系统服务、收获理论与生物防治等内容。
  - 本书内容力求反映当代生态学发展水平，如有机体层次中把生态因子按能量环境和物理环境分别探讨；种群层次加进集合种群和空间异质性、行为生态学；群落层次增加了我国学者的研究成果等。
  - 本书各个层次的内容、理论与应用力求保持平衡，各章都有小结和思考题以方便学生复习，并提供相关参考文献和网址，以扩大学生的知识面，培养学生的科学素质和学习能力。
- 

ISBN 7-04-011027-X



9 787040 110272 >

定价 29.50 元