



国外优秀生命科学教材译丛

生态学 (第5版) 中文版

The Economy of Nature (Fifth Edition)

● [美] Robert E. Ricklefs

● 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林 主译



高等教育出版社
Higher Education Press

外优秀生命科学教材译丛

生态学 (第5版) **中文版**

The Economy of Nature (Fifth Edition)

[美] Robert E. Ricklefs

主译 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林

译者 孙儒泳 尚玉昌 李庆芬 党承林

王崇云 李 鹂 李彦玲



高等教育出版社
Higher Education Press

图字: 01-2001-4448 号

Robert E. Ricklefs

The Economy of Nature(5e 2001)

ISBN 7-04-012195-6

Copyright © 2001 by Robert E. Ricklefs

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

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

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

ALL RIGHTS RESERVED

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

图书在版编目(CIP)数据

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

I. 生… II. ①里…②孙… III. 生态学-高等学校-教材 IV.Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第048599 号

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

出版发行 高等教育出版社
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 北京凌奇印刷有限责任公司

开 本 889×1194 1/16
印 张 31.75
字 数 1 200 000

版 次 2004 年 7 月第 1 版
印 次 2004 年 7 月第 1 次印刷
定 价 148.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

译者序

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

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

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

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

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

孙儒泳:前言,第1、10、11、12、25、26章,术语表

尚玉昌:第13章至第20章

李庆芬:第2、3、4、9章

党承林等:第5章至第8章、第21章至第24章。

限于译者的英语和业务水平,不当和错误之处敬希有关专家和读者批评指正。

孙儒泳

2004年2月于华南师范大学

前言

持久观点与组织结构

本教科书自始至终都对入门生态学教学的三条原则特别重视:

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

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

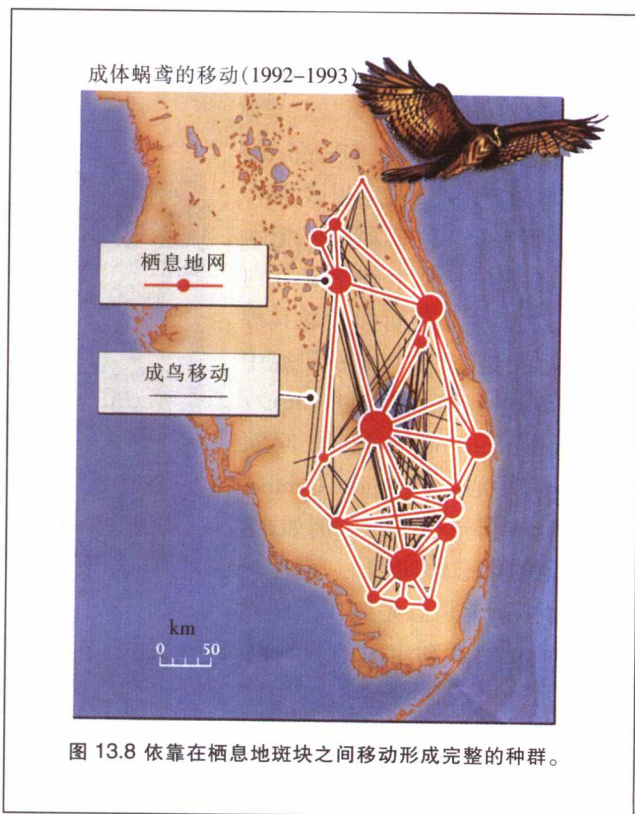
第三, 进化论思想在生态学研究中的核心地位。所有生态学系统的性质表达了其组成物种的进化适应。不了解种群的进化动态, 就不可能理解生态学系统如何发展、运作及应对干扰。

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

本版的新点

材料新

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



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

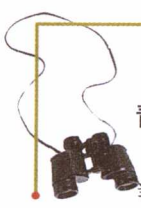
● **更多的野外生态学。**如果大学生们能够看到概念是如何提出来的和如何被应用的,那么他们就会充分领会到这些概念的价值。考虑到这一点,实践生态学的内容被突显出来,并在第五版中增加了许多内容。这种新的方式用两种途径展示:

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

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

生态学家在野外

青蛙蝌蚪对捕食者的回避与生长



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

生态学实践

检验你的知识



空间和时间的变化

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



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

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

对大学生教学的加强

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

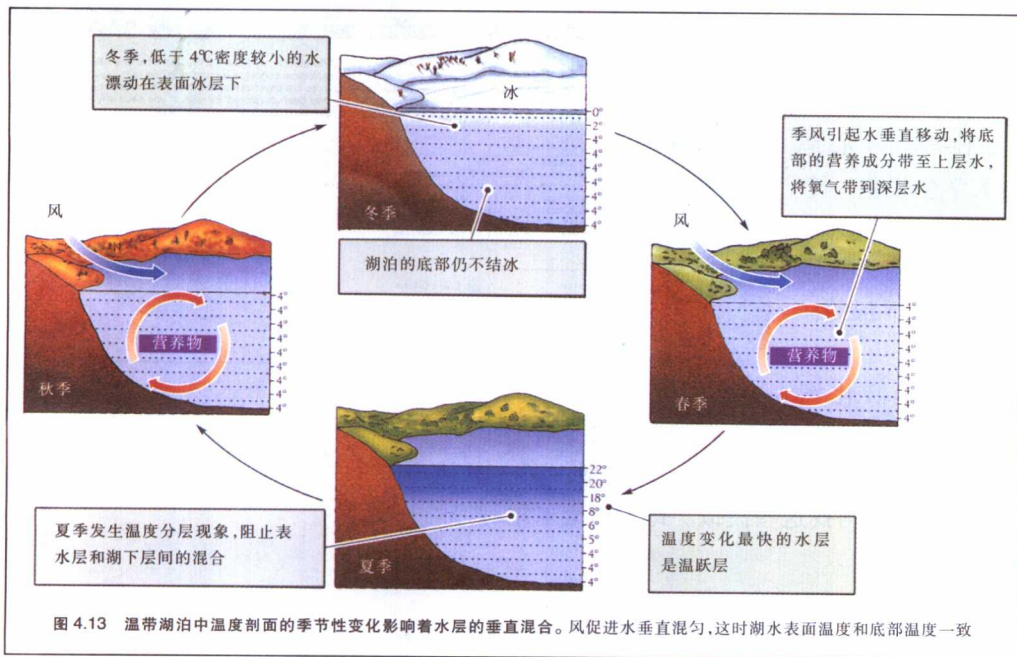
该方程可以采用如下方式表达:

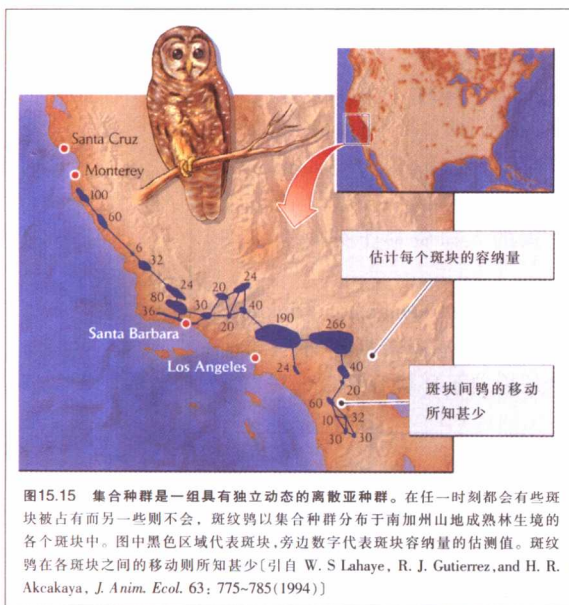
$$\left(\begin{array}{c} \text{种群} \\ \text{增长率} \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c} \text{当 } N \text{ 接近 } 0 \text{ 时} \\ \text{的内禀增长率} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{c} \text{种群} \\ \text{大小} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{c} \text{因拥挤引起} \\ \text{的增长下降} \end{array}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

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

上网
求知

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



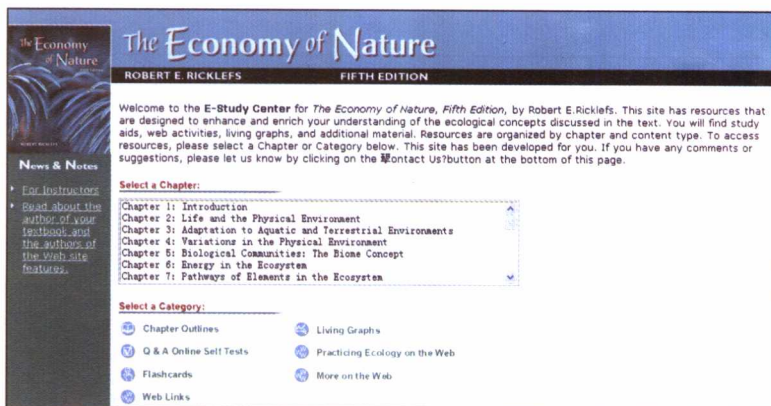
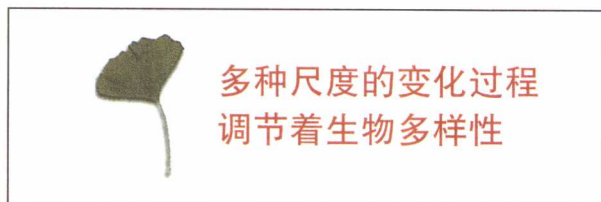


然的经济学》总是包括优良的照片,我们继续保持这个传统。

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

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

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



上网
求知

模拟 (Simulations) 活化图

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

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



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

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

给教师的补充

●演示工具

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

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

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

更多 更多的投影胶片

ISBN: 0-7167-3983-6

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

●课程管理工具

新 WebCT e-Learning

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

全部补充的内容都可以从 WebCT 的课程网站下载。

新 教师网上资源

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

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

●评估工具

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

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

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

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

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

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

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

(孙儒泳 译)

致 谢

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

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

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

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

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

(孙儒泳 译)

目 录

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

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

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

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

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

第1章 绪论



生态学系统可以小如生物个体,大如整个生物圈

生态学家从不同的透视角度研究自然

植物、动物和微生物在生态学系统中起不同的作用

栖息地定义生物在自然中的位置;生态位定义其功能地位

一切生态学系统及其过程都有特征性的时间和空间尺度

生态学系统服从物理学和生物学一般原理

生态学家通过观察和实验研究自然界

人类是生物圈中重要的组成部分

人类对于自然界的影响已上升为生态学研究的焦点



William Cronon 在其“Uncommon Groun”一书中向人们常持有的关于自然和人类与自然关系的两个普遍观念提出了挑战。第一个观念是自然本身有自我恢复平衡的趋势,即“自然平衡说”。第二个观念是,如果没有人类的干扰,自然本身处于质朴的状态。生态学研究既提供了反对“自然

平衡说”的证据,也证明了人类如何影响着生态系统。Cronon 还超出这些论点,提出关于人们如何看待人类与自然关系的文化基础。他还进一步提出,自然保护运动和生态科学断然反对不能向质朴的自然提出任何要求的想法。例如,许多人把没有受到破坏的亚马孙森林比喻为没有亚当和夏娃以前的伊甸园,它有全部的真善美,也有邪恶的诱惑。Cronon 认为,在许多人眼里,物种的灭绝使人们深深感到像丧失天堂或面临世界缺陷一样的恐怖。

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

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

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

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

因此, 生态学是研究生物(动物、植物和微生物)与自然世界相互作用的科学。

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

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

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



生态学系统可以
小如生物个体,
大如整个生物圈

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

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

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

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

△译者注: 本书作者把 ecological system 与 ecosystem 看作两个不同含义的词, 所以我们把前者译为生态学系统, 后者译为生态系统。当然, 生态学家中还有把此两个词认为是同义的, 例如, Michael Allaby (1998) 的 *Oxford Dictionary of Ecology* 就是这样。