

速覽系列  
要精  
**Instant Notes**  
先·鋒·版

# 生态学 (中译本)

(第二版)

# Ecology

A. 麦肯齐

[英] A.S. 鲍尔 著 孙儒泳 等 译  
S.R. 弗迪



精要速览系列——先锋版

# 生 态 学

(第二版)

[英]A.麦肯齐 A.S.鲍尔 S.R.弗迪 著

孙儒泳 李庆芬 牛翠娟 娄安如 译

科学出版社

北京

图字：01-2003-6823

## 内 容 简 介

本书是目前国外畅销的优秀教材 *Instant Notes in Ecology* 最新版的翻译版本，由北京师范大学生命科学院孙儒泳院士主持翻译。原书由英国著名大学的具有丰富教学经验的一流教授编写。全书分 24 个部分，以简洁的形式提供核心的生态学知识，既全面、重点地概括了基本理论，又突出了学科发展的前沿动态。

本书编写与国内大多数教科书不同，它风格独特、取材新颖；文字通俗易懂、简明扼要；插图简练、便于记忆；每个部分列出要点和阅读书目，重点和主线明确。本书为生物学及有关生命科学的大学生设计，对初学的学生和高年级的学生都非常有用，是指导学生快速掌握生态学基础知识的优秀教材；同时因为本书的简明扼要和提纲挈领，所以对讲课的教师制定教学计划和备课也大有益处，可以使教师在课堂有充分发挥的余地。

A. Mackenzie, A. S. Ball and S. R. Virdee

*Instant Notes in Ecology (Second Edition)*

Authorised translation from English language edition published by BIOS,  
a member of the Taylor & Francis Group.

© BIOS Scientific Publishers Limited, 2001

### 图书在版编目 (CIP) 数据

生态学/ (英) A. 麦肯齐 (Mackenzie, A.) 等著, 孙儒泳等译. —2 版  
—北京: 科学出版社, 2004.9

精要速览先锋版

ISBN 7-03-014278-0

I . 生… II . ①麦… ②孙… III . 生态学 IV . Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 080719 号

责任编辑: 周 辉/责任校对: 曾 茗

责任印制: 安春生/封面设计: 陈 敏

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\* 2000 年 8 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2004 年 9 月第 二 版 印张: 23 3/4

2004 年 9 月第五次印刷 字数: 450 000

印数: 9 501—12 500

定价: 39.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换 (新欣))

## 译者序

生态学是一门年轻的、内容迅速扩展的学科。国际上使用最广的生态学教科书，多数是本子甚厚、内容广泛的课本，不适合于初学的大学生入门之用。A. 麦肯齐、A. 鲍尔、S. 弗迪的《生态学》，内容全面而扼要，结构系统而简明，论述精辟，反映新理论新成就，是一本难得的现代大学生入门教科书。

该书编排精心，重点突出，各节都有要点领先，叙述中按问题作提示于正文之侧，附表和附图清晰明了，便于学习和复习。

本书由北京师范大学生命科学院四名老师翻译，其分工如下：

孙儒泳：前言，A，B，N，P，V 和索引；

李庆芬：C，D，E，F，G，U；

牛翠娟：H，I，J，K，L，M，O，T，W，X；

娄安如：Q，R，S。

各章在翻译完以后，都经过主译孙儒泳仔细审阅和修改，以保证体系的完整和术语的一致。在完成本书翻译过程中，周显青协助计算机输入和编排中文索引，董云伟和杜丽对许多章节的词汇翻译与输入提供了大量帮助。科学出版社丁海珈、冯广平协助修改加工译稿。译者在此一并表示感谢。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

1999年10月于北京师范大学

## 前　　言

---

近 40 年目击了生态学兴趣和知识的巨大膨胀，公众对生态相互作用的意识扩大了，尤其是在杀虫剂对于食物链的影响、栖息地破坏导致全球多样性损失等方面的关注。与之相平行的是，一些其他领域的进展，刺激了生态学知识的进步，特别值得注意的是分子生态学。

知识的巨大膨胀给学习生态学的大学生带来了一个问题：最重要教科书的内容大为增加，变得更加复杂，以便容纳新的理论和新的资料。不仅如此，目前生态学课程已经成为许多生物学学位课程的一个综合成分。本书的目的是提取生态学关键领域的精华，以帮助全日制生态学专业大学生和以生态学为辅助课程的大学生学习生态学。

《生态学》的设计，使大学生能迅速、容易地掌握生态学关键知识，其编排形式便于学习和复习。全书内容分为 62 个主题，覆盖了优秀一、二年级大学生所期望水平的知识。在阐明每一个主题内容之前，先以“要点”开始。“要点”提供了复习和核对用的清单。为学生进一步阅读的各章参考文献列于本书之末，有兴趣的学生可以按照感兴趣的领域，做更为深入的钻研。

A 提供了生态学研究领域的简明纲要、生态学的 10 条规律。这些规律是根据长期教学经验发现的、大学生最易犯的种种错误和最易掉入的陷阱而提出来的。B 至 G 覆盖了影响有机体的非生物环境（气候、水、温度、辐射、营养物）的关键方面和有机体如何适应环境。H 至 O 覆盖了种群和种间相互作用，包括种群生态学、竞争、捕食、寄生、互利共生、生活史、行为生态学和种群遗传学。P 至 S 讨论了生态系统、生物群系和群落格局与过程。T 至 X 讨论了应用生态学的一些问题，包括收获理论（以渔捞为焦点）、保育、污染、全球变化和农业。

作为一个大学生应该怎样使用本书？几乎可以肯定，读者学习的课程的结构安排与本书的设计是有区别的。然而，本书将内容划分为小的、便于操作的主题，通过交叉参考，读者将很容易地找到想寻找的信息。

A. 麦肯齐, A. S. 鲍尔, S. R. 弗迪

感谢 Ishbel, Eilidh, Sara, Simon 和 Katrina。

## 缩 写



ADH	alcohol dehydrogenase	乙醇脱氢酶
AE	assimilation efficiency	同化效率
AIL	aesthetic injury level	美学损害水平
BOD	biochemical oxygen demand	生化需氧量
CAM	crassulacean acid metabolism	景天酸代谢
CAT	control action threshold	防治行动阈
CE	consumption efficiency	消费效率
DBH	diameter at breast height	胸径
DDD	2, 2-bis( <i>p</i> -chlorophenyl)-1, 1-dichloroethane	滴滴滴(双对氯苯基二氯乙烷)
DDT	dichlorodiphenyltrichloroethane	滴滴涕(二氯二苯三氯乙烷)
EIL	economic injury level	经济损害水平
GPP	gross primary productivity	总初级生产率
ICTZ	intertropical convergence zone	热带辐合区
IPM	integrated pest management	害虫综合治理
MEY	maximum economic yield	最大经济产量
MSY	maximum sustainable yield	最大持续产量
MVP	minimum viable population	最小可存活种群
NPP	net primary productivity	净初级生产率
NVC	National Vegetation Classification	国家植被分类
PAR	photosynthetically active radiation	光合活性辐射
PCB	polychlorinated biphenyls	多氯化联苯
PE	production efficiency	生产效率
PVA	population viability analysis	种群存活力分析
RDZ	resource depletion zone	资源减损区
SMRS	specific mate recognition system	特异性配偶识别系统
SOM	soil organic matter	土壤有机物质

# 目 录

---

译者序	
前 言	
缩 写	
<b>A 引 言</b>	(1)
A1 什么是生态学	(1)
A2 生态学的 10 个规律	(3)
<b>B 对环境的适应</b>	(11)
B1 适 应	(11)
B2 应付环境变异	(14)
B3 生 态 位	(18)
<b>C 气 候</b>	(23)
C1 太阳辐射与气候	(23)
C2 微 气 候	(30)
<b>D 水</b>	(35)
D1 水的特性	(35)
D2 植物与水	(38)
D3 动物与水	(43)
<b>E 温 度</b>	(47)
E1 温度与代谢	(47)
E2 对温度的响应	(52)
E3 温度与物种分布	(55)
<b>F 辐 射</b>	(59)
F1 太阳辐射与植物	(59)
<b>G 营 养 物</b>	(67)
G1 资源与循环	(67)
G2 植物与消费者	(74)
G3 土壤形成、特性和分类	(77)
<b>H 种群生态学</b>	(83)
H1 种群和种群结构	(83)

H2	出生率、死亡率和种群增长	(88)
H3	密度和密度制约	(96)
H4	种群动态——波动、周期和混沌	(102)
<b>I 竞争</b>		(109)
I1	竞争的性质	(109)
I2	种内竞争	(118)
I3	资源分配	(121)
<b>J 捕食</b>		(127)
J1	捕食的性质	(127)
J2	捕食行为和猎物反应	(132)
<b>K 寄生</b>		(139)
K1	寄生的性质	(139)
K2	寄生的动态	(145)
<b>L 互利共生</b>		(153)
L1	互利共生	(153)
<b>M 生活史型</b>		(159)
M1	生活史	(159)
<b>N 行为生态学</b>		(169)
N1	社群、合作和利他行为	(169)
N2	生态学中的性	(173)
<b>O 种群遗传学</b>		(181)
O1	遗传变异	(181)
O2	物种形成	(187)
<b>P 生态系统过程</b>		(193)
P1	组成成员和过程	(193)
P2	初级和次级生产力	(198)
P3	食物链	(203)
<b>Q 群落</b>		(207)
Q1	群落、结构和稳定性	(207)
Q2	岛屿群落与移植	(214)
Q3	群落格局、竞争和捕食	(220)
<b>R 群落动态</b>		(227)
R1	演替	(227)
R2	群落对干扰的反应	(235)
<b>S 生物群系</b>		(241)

---

S1 生态系统格局 .....	(241)
S2 草 地 .....	(247)
S3 冻 原 .....	(252)
S4 森 林 .....	(256)
S5 荒漠、半荒漠和灌丛 .....	(264)
S6 盐水生物群系 .....	(269)
S7 淡水生物群系 .....	(276)
<b>T 收 获 .....</b>	<b>(283)</b>
T1 收获理论 .....	(283)
T2 渔业与捕鲸业 .....	(288)
<b>U 有害生物防治 .....</b>	<b>(295)</b>
U1 有害生物问题及其防治对策 .....	(295)
U2 杀虫剂和问题 .....	(299)
U3 生物防治和害虫综合治理 .....	(305)
<b>V 保 育 .....</b>	<b>(311)</b>
V1 稀有物种、生境损失和灭绝 .....	(311)
V2 保育对策 .....	(318)
V3 生物资源和基因库 .....	(325)
<b>W 污染和全球变暖 .....</b>	<b>(333)</b>
W1 空气、水和土壤污染物 .....	(333)
W2 温室气体和全球变暖 .....	(339)
W3 臭 氧 .....	(343)
<b>X 农业生态学 .....</b>	<b>(347)</b>
X1 土壤侵蚀和农业 .....	(347)
X2 养分、水和能量利用 .....	(352)
<b>进一步阅读文献 .....</b>	<b>(359)</b>

## A1 什么是生态学

### 要 点

#### 生态学的定义

生态学是研究有机体与其环境相互作用的科学。“环境”是物理环境(温度、可利用水等)和生物环境(对有机体的、来自其他有机体的任何影响)的结合体。

#### 个体、种群、群落和生态系统

生态学所研究的有 4 个可辨别尺度的亚部分:(i)探讨个体对其环境的反应;(ii)研究单个物种的种群对于环境的反应,探讨诸如多度(abundance)及其波动等的过程;(iii)群落(出现在确定面积中的种群集合)的组成和结构;(iv)生态系统(群落与环境的非生物成分的结合)内的各种过程,例如能流、食物网和营养物的循环等。

#### 生态学的定 义

生态学是研究有机体与其环境相互作用的科学。环境有两个明显区别的部分:物理环境(包括温度、可利用水、风速、土壤酸度等)和生物环境,后者构成其他有机体对于有机体施加的任何影响,包括竞争、捕食、寄生和合作。

生态学有不少的研究领域,或瞄准感兴趣的特殊领域,或用特殊方法去探讨生态学问题。例如,行为生态学(behavioral ecology)关心动物行为模式的解释。生理生态学(physiological ecology)探讨个体的生理及其对于功能和行为的后果。特别强调进化对于现有模式的影响是进化生态学(evolutionary ecology)的焦点。利用分子生物学方法研究生态学问题产生了一个新的分支——分子生态学(molecular ecology)。种群生态学(population ecology)和群落生态学(community ecology)领域即将在下面描述。

生态学研究并不局限于“自然”系统——了解人类对自然影响和人工生态系统(例如农田)的生态学也都是研究的重要领域。

#### 个体、种群、 群落和生态 系统

生态学在很广的尺度上讨论问题,从个体的分子到整个全球生态系统。但对于 4 个明显可辨别的、不同尺度的亚部分有特殊的兴趣,(i)个体(individuals),(ii)种群(populations),(iii)群落(communities)

和(iv)生态系统(ecosystems)。

在每个尺度上,生态学家感兴趣的对象是有变化的。在个体水平上,个体对环境(生物的和非生物的)的反应是关键项目,而在单种种群水平上,多度和种群波动的决定因素是主要的。群落是给定领域内不同种种群的混合体,生态学家的兴趣在于决定其组成和结构的过程。生态系统包括生物群落和与之关联的、描述物理环境的各种理化因子连成的复合体。在这个水平上有兴趣的项目包括能流、食物网和营养物循环。

应该指出,“种群”、“群落”和“生态系统”常常是没有很好定义的术语。人们经常不可能清晰地划出种群结束和开始的界线,群落和生态系统也有同样的问题。这些术语在某种程度上只是简单地代表一种方便的简化,通过它我们可以对自然界划分范畴。

## A2 生态学的 10 个规律

### 要 点

这些规律  
是什么？

生态学的授课实践使得本书作者能够觉察到大学生学习生态学时常常陷入的某些一般性错误。本目录是为克服这些错误而设计的，既不全面，也不互相排斥，但是我们希望它将作为有用的指南。

规律 1：生态学  
是科学

生态学是一门纯科学学科，目标是了解有机体与其广阔环境的相互关系。分清楚科学观点与生态学知识的政治和社会影响这一件事是十分重要的。

规律 2：生态学  
只有按照进化  
论才可理解

有机体巨大的多样性，以及其形态学、生理学和行为的变异的丰富性，全都是亿万年进化的结果。这个进化历史对于每一个个体都留下了不能去除的影响。我们今天发现的种种模式，只有按照进化论的观点才可能有意义。

规律 3：“对物  
种有利”现象  
并不存在

对于那些看起来对个体是花费的有机体行为模式，认为其出现是由于“对物种有利”的这种想法是一个非常普遍的误解。这是绝对和完全错误的。自然选择将会有利于那些传给大多数后裔的基因，即使这些基因有可能导致物种群大小的下降。

规律 4：基因和  
环境都很重要

有机体自己所处的环境，对于它在开放的各种选择中决定取舍上，具有重要的作用。决定有机体构造的基因，同样具有根本的重要性。这两方面因素的基本性质及其相互作用，对于理解生态学都是很重要的。

规律 5：理解复  
杂性要求模型

生态学是一复杂的对象，几乎每一个尺度都有大量变异——亿万个种，每种有大量基因变异，在复杂和动态的环境中有着变化着的数量和随时间而改变的行为。为了理解它，必需清楚地认明特异问题，然后形成可以检验的假设。以数学的思想方法构造假说常常是很有用的，可以躲开在语言模型中不能避免的含糊不清和混淆。数学模型在生态学里被广泛地应用。

**规律 6：“讲故事”是危险的**

在打算解释生态学种种模式或相互关系的时候，人们很容易滑到虚假世界之中，每一个观察都很容易的被某特设的断言(所谓的“讲故事”)所解释了。无论如何，总想去推进假设实际上是应该避免的。

**规律 7：要有分层次的解释**

对于任何观察，常常可以识别出一个直接的原因，但这种因果解释往往是资料不足的，我们需要进一步探索，以达到更完全的抓住情况。即使是现象已经被“解释了”，更进一步和更深入地解释也是很好的，它允许我们看见更完全的情景。

**规律 8：有机体具有很多限制**

有机体表现出来的形态、功能和环境适应力的总多样性是令人惊叹的，每个个体(和每一个种，但较少程度)则在相对较小的约束范围中运转。约束基本上有两类：(i)物理的，(ii)进化的。由于这些约束，进化从来就没有达到“完善”过，有机体基本上是许多妥协的杂烩。

**规律 9：机会是重要的**

随机事件在生态学中起关键性的作用。林冠中出现林窗或沙丘在风暴后裂口，对于当地动植物区系将有重要的影响，但是，林窗和裂口出现的时间和地点都是不可预测的。机会的作用也与有机体过去进化综合在一起。生态学中机会事件的重要性并不意味着生态学中的模式是完全不可预测的，但是它必然是位于预言细节的潜在水平之边缘。

**规律 10：在生态学家心目中生态学边界**

生态学是一门广泛的科学，覆盖着生物和物理环境，从而作为潜在相关的，很少有被排除在外的了。数学、化学和物理学都是理解生态学的基本工具。

**这些规律是** 作者们讲授生态学的经验和其同事们转达的意见，使他们深入了解什么？ 生态学大学生们常常陷入的某些一般性错误。这组规律是为了对付这些陷阱和使大学生们有正确的方向而设计的，本目录既不全面，也不互相排斥，但是我们希望它将作为有用的指南。

**规律 1：生态学是科学** 生态学是一门纯科学学科，目标是了解有机体与其广阔环境的相互关系。像任何科学一样，生态学研究的成果并不指挥伦理的或政治

的行动。这个区分是很重要的,因为环境运动已经赋予了“生态学”这个词有政治含义。生态学应该把信息告知政治是正确的,但是作为学习生态学的大学生,从严格的科学观点去讨论生态学研究是绝对必须的。

**规律 2: 生态学只有按照进化论才可理解** 有机体巨大的多样性,以及其形态学、生理学和行为的变异丰富性,全都是亿万年进化的结果。进化历史对每一个个体都已留下了不能去除的影响。我们今天发现的种种模式,只有按照进化论才可能有意义。

例如,我们要了解为什么鸵鸟、鸸鹋、几维和美洲鸵都是无翼的(这在鸟类中是很不寻常的),关键的是要知道所有这些鸟都有一个无翼的共同祖先,和上述几种鸟由于冈瓦纳古大陆(*ancient continent Gondwanaland*)分裂而分开到不同大陆上的。因此,寻查每一种鸟无翼的独立适应的理由将是有缺陷的。

从更广的水平而言,进化的趋势是使有机体适合度最优(也见规律 8),这给生态学家在对有机体结构和行为构想假说时提供了有用的工具。据此可以设想,雄孔雀的巨大尾部有更高水平的适合度,数据确实支持了这个假设。

某些作者提出,环境是对于有机体基本的约束,生态学多少可以忽视进化和遗传。这是一个明显的错误,现在有丰富的证据证明了短期进化变异影响到生态模式。一些报道最好的实例是:作物害虫对杀虫剂抗性和细菌对抗菌素抗性的进化,同样的模式也在自然系统中观察到了。此外,基因控制有机体的各个方面,包括有机体对环境反应的方式,因此,它们必定是主要的成分。生态学家在讨论动物行为时应该了解,动物行为也像消化道内的酶一样,同样是被基因所控制的。目前有许多证明基因控制行为特征的实例。

**规律 3: “对物种有利”现象并不存在** 认为有机体行为模式看起来对个体是花费的(例如,雌章鱼在生产后就即刻死去、或某些兵蚁在防御性攻击后的自取灭亡),但是“对物种有利”的这种想法是一种普遍的误解。这种论点是绝对和完全错误的,只有为那些没有掌握规律 2 重要性的人所提倡。自然选择将有利于那些传给大多数后裔的基因。假如蚂蚁的自取灭亡行为或章鱼的早死会对种有好处,但是对于携带基因的个体是坏的,那么进化将有利于以别的基因取代它。由于同样的理由,认为种群大小通过出生率降低而受限制是“为了对种有好处”这样的论点,同样是不可靠

的。无论是利他行为和种群调节,用进化作用于个体的观点,都是很容易理解的。

**规律 4: 基因和环境都很重要** 有机体自己所处的环境,对于它在开放的各种选择中决定取舍上,具有重要的作用。环境条件将限定一个种的出生率、生长率和死亡率水平。然而,决定有机体结构的基因同样具有基本的重要性。表型是遗传编码和影响发育的环境刺激的联合产物:

$$\text{环境} + \text{基因型} \Rightarrow \text{表型}$$

正确评价这两方面因素的基本性质及其相互作用,对于理解生态学确是很重要的。

**规律 5: 理解复杂性要求模型** 生态学从表面上看起来是很难懂的——亿万个种,每一种都有变化着的数量和随时改变的行为,处于复杂和动态的环境内,显然,我们是不可能在一次中全部理解的。其解决有两步过程,首先要确定小的特定问题,例如“雄性乌鸫为什么形成领域”,然后要检验特定的假设,例如“有领域的乌鸫能得到更多的交配机会”。我们在此所做的构建语言模型,然后去进行检验。

我们要检验的模型有时候是比较复杂的,如“在为窝中雏鸟采集食物时,棕鸟需要估量两件事,即离开窝有多远,和采到一嘴蠕虫有多大困难”。随棕鸟的嘴越来越满,它捕虫的速度就渐渐变慢,但是,如果离开窝的距离很长,花更多的时间捕虫还是合算的。当我们遇到这样复杂模型的时候,最好以简单的数学构建模型,不然就很易出现模糊和混淆。图 A2.1 表明棕鸟觅食行为的数学模型的预测和一些实际数据。此模型看来对棕鸟行为提供了很好的描述,定量了随着去觅食地距离的增加而棕鸟猎物负荷上升的程度。目前生态学广泛的使用简单(或更复杂)的数学模型。即使复杂模型,通常也有一个简单的语言解释。本书使用了最低水平的数学,但要记住,这样的模型是与生态学综合在一起的。

**规律 6: “讲故事”是危险的** 在打算解释生态学种种模式或相互关系的时候,人们很容易滑到虚假世界之中,每一个观察在此都很容易的被某个特设的断言(所谓的“讲故事”)所解释了。例如,一个经典的大错误“北极熊所以是白色的,是因为它们隐蔽在雪地里避免被捕食”(显然,其问题是那里并没有北极熊的天敌)。这种错误不仅限于大学生,也在自然历史的科普书籍和影片中常常出现。在形成假设的层次上应该鼓励科学家的创

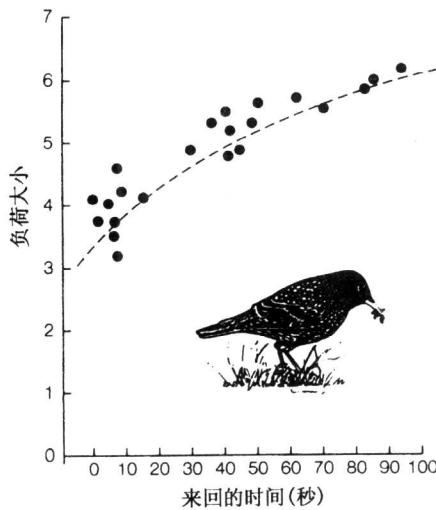


图 A2.1 数学模型在生态学中的应用。虚线代表从窝到觅食地的来回距离与携带猎物数量的关系的预测，散点代表观察值。

造性。富于想像和探索的才智确实是基本的。然而，总想去推进这样的假设实际上是应该避免的。

### 规律 7：要有分层次的解释

对于任何观察，常常有一个直接的原因可以被识别出来。这种因果解释往往是资料不足的，我们需要进一步探索，以达到更完全地抓住情况。例如无线电标记发现鼴鼠已停留了三天，近似的解释是简单的，即它死了。进一步研究发现有大量的消化道寄生物，这可能是其死亡原因。还有可能更进一步的研究，鼴鼠是否遗传上易于感染寄生虫病，或环境条件是否有利于寄生虫的存活等，或某些进一步的解释。要求解释的水平取决于所提出的问题。例如，我们问：为什么许多种雄鸭有鲜艳而对比度很高的繁殖羽衣？直接的因果解释是春天的睾酮水平上升导致的变化。这个解释对于生态学家是不够的，而更全面的解释是根据这样的事实：羽衣暗淡的雄鸭通常交配成效底。显然还有超过这些的进一步解释（为什么暗色雄鸭失败？为什么雄鸭有这种季节性羽衣变化，而许多鸟类没有？）。问题是，即使现象已经被解释了，用另一种眼光去进一步解释将会更好，但不管怎样，没有原始的解释是错误的。

**规律 8: 有机体具有很多限制** 有机体表现出的形态、功能和环境适应力的总多样性是令人惊叹的, 每个个体(和每一个种, 但较少)则在相对较小的约束范围内运转。约束基本上有两类: (i)由物理规律施加的物理约束(physical constraints)和 (ii)由进化史奇怪行为和遗传可塑性限制所引起的进化约束(evolutionary constraints)。物理规律支配有机体什么是可能得到和什么是不可能得到的。象不可能有羚羊一样的四肢比例, 因为象的体长大约是羚羊的 4 倍, 而体重是羚羊的 64 倍(因而需要强壮 64 倍的四肢), 还因为体积(因而体重)以立方增加, 而体长增加是线性的(4 的立方等于 64)。所以, 在敏捷与大小之间有一个权衡(trade-off)。同样, 单细胞生物的个儿大小也有一个上限, 如细菌, 它依赖体外表的扩散获得同化物质。随有机体大小的增加, 体积增加得比体表面积更快。大个儿细菌将不能把同化物质运到其中心。物理限制就这样地施加于普遍存在的权衡上。

进化约束同样普遍, 但更不易预测得到。例如, 脊椎动物的眼出现盲斑, 这是因为基本设计上有缺陷, 即感光细胞的神经连接位于视网膜内缘(光打中的一侧), 神经纤维汇合而形成视神经, 并一起出视网膜。在这个点上测不到光线, 出现一个无视觉区, 即盲斑。这种排列并没有必然性, 实际上章鱼(一种软体动物, 独立于脊椎动物, 进化出了更进步的眼)的神经连接位于外侧(图 A2.2), 视网膜细胞的安排方式合理。神经纤维汇合形成视神经的地方, 已处于网膜的外缘, 因此没有盲斑。另一个例子是喉神经, 鱼的喉神经直接从脑到第六对鳃弧的后侧。在进化中, 鳃弧变化了, 哺乳动物的第六对鳃弧现在成为心脏附近的血管, 结果是哺乳动物的喉神经绕道而行, 从脑到心脏再返回到喉部。在具长颈的哺乳动物, 如长颈鹿, 其绕道是相当大的。如果是直接从脑到喉部连接, 其设计将是好得多, 但是进化没有提供这样的机会。

由于这些约束, 进化从来就没有达到“完善”; 尽管有很多令人惊叹的好设计的例子, 但有机体基本上还是许多妥协的杂烩。

**规律 9: 机会是重要的** 随机事件在生态学中起关键性的作用。风暴雨林冠中出现林窗对于林地的动植物区系的生态学将有重要影响, 但出现时间和地点都是不可预测的。同样, 沙丘的动态以及岩海岸的生物种是被沙丘随机破坏和新、裸的可移植表面的产生所统治的。旅鸽(*Ectopistes migratorius*)在 18 世纪的北美是很多的, 鸽群在头上飞过时甚至于遮挡太阳达数分钟, 由于捕打过度和在低密度种群下的繁殖成效下降