

生理多样性及其生态学内涵

Physiological Diversity
and its Ecological Implications

[英]约翰·斯派塞 [英]凯文·加斯顿 著
王燕燕 盛连喜 译

世界图书出版公司

生理多样性及其生态学内涵

Physiological Diversity and its Ecological Implications

[英] 约翰·斯派塞 著
[英] 凯文·加斯顿

王燕燕 盛连喜 译

世界图书出版公司

上海·西安·北京·广州

图书在版编目(CIP)数据

生理多样性及其生态学内涵/(英)约翰·斯派塞,(英)凯文·加斯頓著;王燕燕
盛连喜译. —上海:上海世界图书出版公司,2007. 3

ISBN 978-7-5062-8525-4

I. 生... II. ①约...②凯...③王... III. ①生理—多样性—研究②生态学:生理
学 IV. Q4

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 103990 号

This edition is published by arrangement with Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
Translated by Shanghai World Publishing Corporation from the original English language version.
Responsibility of the accuracy of the translation rests solely with the Shanghai Publishing
Corporation and is not the responsibility of Blackwell Publishing Ltd.

生理多样性及其生态学内涵

[英]约翰·斯派塞 [英]凯文·加斯頓 著
王燕燕 盛连喜 译

上海世界图书出版公司 出版发行

上海市尚文路 185 号 B 楼

(公司电话:021-63783016 转发行科)

邮政编码 200010

上海市印刷七厂印刷

如有印刷装订质量问题,请与印刷厂联系

(质检科电话:021-69113060)

各地新华书店经销

开本:787×1092 1/16 印张:13.75 字数:150 000

2007 年 3 月第 1 版 2007 年 3 月第 1 次印刷

ISBN 978-7-5062-8525-4/Q·04

(图字:09-2006-589 号)

定价:48.00 元

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

译者的话

2004 年底,我访问加拿大期间到书店购书时发现了这本书,当时就被书中所阐述的研究领域所吸引。作为一位生态学工作者,我知道国内对此书的需求。回国后,我将此书推荐给我的研究生王燕燕并建议由我们将其翻译成中文版,介绍给国内同行。十分高兴的是,她顺利地与本书作者的授权人取得了联系,办理了版权的购买,并为此书的翻译和出版付出了艰辛的努力。在此,我要特别地感谢她,同时,对作者及其委托人同意将此书在中国出版也表示谢意。

生理生态学的研究领域十分宽广,但遗憾的是,我国在此领域的景况不尽如人意,尤其对生理多样的研究重视不够。然而,这又是一个必须攻关的领域。依靠我国学者的努力进行创新固然是重要的,但是,当代学术研究的重要特征是与国内外学者的相互交流与借鉴。我相信,本书能在一定程度上起到加快我国在这个领域研究的作用,形成我国学者自主创新的研究专著。倘若如此,将是译者的最大欣慰——达到了翻译此书的初衷和目的。

我和王燕燕同学主要从事生态学领域的研究,近些年来,开展了污染毒理学的一些研究工作。从专业的角度讲,此书涉及的领域比较宽泛,包含了生理学、生物分类学、生态学以及生物化学等领域的知识,可以想像到翻译工作的难度。因此,译文很难十分准确地表达著者的原文水平,若有不妥之处,还望作者和读者予以谅解。

在此书的翻译过程中,得到了东北师范大学生命科学学院周义发教授、王德利教授以及周道玮教授的大力支持和热情鼓励。周义发教授认真地校对了本书的第三、第四章,王德利教授校对了第五和第六章。此外,当翻译工作遇到困难时,周道玮教授给予了积极的鼓励,他

II 译者的话

始终认为,这是一本好书,值得付出劳动。当此书即将出版之际,我们十分感谢他们对本书出版所付出的劳动和给予的鞭策。还要感谢王隽媛和马丽同学为此书出版的付出。最后,我还要特别感谢郝景江先生,郑林贤先生以及出版社的编辑,他们为此书的出版做了许多具体而又繁杂的工作。

仅以此书的出版献给东北师范大学国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室的全体同仁。

东北师范大学国家环境保护
湿地生态与植被恢复重点实验室

盛连喜

2006年7月 于长春

序

从写这本书的地方到苏格兰海岸西部 Cumbrae 岛 Millport 湾的码头是一段很短的距离。7 月的一个下午在这个码头发生的事情也许能反映本书所写的内容。透过水面上一层厚厚的油层,我们可以看到前些天原油的溢出给动物带来的影响。一些非常小的海葵活得还很健康,大一些的海葵许多都出现了萎蔫,有的和曾经与它们在木料堆表面分享空间的海胆一样,死在了周围的沙滩上。尽管这种毒性仍然很显著,大量的海星还是到此加入原来有的海星队伍中,布满海底,饱餐着这些耐受性比他们差的动物。蟹和矮龙虾也千里迢迢从周围的海域赶来,融入这一片我们确认不健康的水体。

简而言之,几分钟的观察为了解动物呈现的生理多样性提供了一个窗口。大部分大的海葵和所有海胆的死亡表明,能支持它们活到成年的生理机能都被打垮了。小的海葵的存活显示,极端环境事件发生的时机可能对存活至关重要,而部分大的海葵的存活说明个体之间在生理耐受性或能力上存在差异,或者个体环境间有小尺度的变异。海胆的死亡和少量海葵的幸存,以及海星、蟹和矮龙虾的入侵显示了物种间生理耐受性和能力的巨大差异性。

我们研究的兴趣在一个水平上也许是不相关的(我们两位作者一位是生理学家,一位是生态学家),但我们都发现研究动物在环境中能力的多样性非常有意义。不管是生活在母亲育儿袋里的有袋类的多样性,还是鸟类数量的纬度差异,很多基本问题都是一样的:生理多样性有什么样的水平?随时空如何变化?为何存在?内涵是什么?

本书即是针对上述一些问题而产生的。目前,还没有找到一本详细描述动物生理多样性及其类型,以及类型的机制和生态学内涵的著作。我们想改变这种局面。这项任务的艰巨意味着我们仅是一个开始。更为广泛的研究很可能使我们及时地得出一些结论,或者随着某些特定领域更细致的研究证明我们已有的结论是错误的。鉴于我们的思考范围

II 序

有限,这是不可避免的,我们期待对此内容已非常熟悉的人能够谅解。

这是一本新书,从某种意义上说也是一本老书。在写书的过程中不断发现,我们是“站在巨人的肩膀上”,很多都是以生态生理学史上的伟人以及很多无名英雄和先行者的工作为依据的。工作中我们翻遍了生态生理学的文献,受益良多。了解到已做工作的数量,大部分质量都是很高的。一些重要的研究贡献未被引用,有些被遗忘,而有些则成为该领域的经典。当然,他人的工作为我们的研究提供了基础,但这并不表示他们的观点和我们想说的完全一致。事实上,我们对一些研究结果的解释和原作者的方式完全不一样。

本书不仅仅停留在以前研究的工作。很少有书能离开同事和朋友而写成,本书也不例外。我们要特别感谢在百忙之中阅读本书原稿并提出建议的 Steven Chown, Susanne Eriksson, Sian Gaston, Dave Morritt, Alan Taylor 和 Phil Warren,以及评阅第 3 章和第 4 章的 Lorraine Maltby。他们不总是同意所有的观点,我们也不完全接受他们的观点。最终由我们来决定谁是对的,我们对此负责! Stuart Anderson, Susanne Baden-Pihl, Tim Blackburn, Warren Burggren, Andy Hill, John Lawton, Brian McMahon, Phil Rainbow, Tobias Wang, Steve Warburton 和 Roy Weber 虽然没有直接的介入本书的编写,但在脑力劳动和其他方面也作出了重要的贡献。同时也要感谢 Noeleen 和 Dave Morritt, Tom 和 Margaret Lochhead 分别在 Cumbrae 岛和 Solway 湾海岸的 Mouswald 为我们提供极好的工作环境,还有“*Rising Sun*”的全体职员(在那里两品脱的价格变化比一品脱和一份桔汁小得多)。Blackwell Science 的 Ian Sherman 给予了极大的鼓舞。感谢家人,尤其是在我们为完成书稿履行其他义务时给予的大力支持。

J. I. S. 和 K. J. G.

Sheffield, 1999 年 2 月

目 录

译者的话	I
序	I
第 1 章 绪论	1
1.1 生理多样性	1
1.2 生理多样性研究发展史	2
1.3 生理学和生态学的关系	3
1.4 关于本书	5
第 2 章 生长、发育和衰老	7
2.1 简介	7
2.1.1 个体发育学研究概况	7
2.1.2 复制个体	8
2.2 个体内变异的原因	9
2.3 由遗传决定的个体内变异类型	9
2.3.1 解剖上的复杂性	9
2.3.2 生理耐受性的变化	19
2.3.3 小个体是大个体的缩影吗	23
2.3.4 形态发育必然伴随生理变异的产生吗	27
2.4 生理路径的环境限制	29
2.4.1 环境适应和驯化	29
2.4.2 生理特征的诱导	34
2.4.3 临界状态	35
2.4.4 生理异时性	37
2.4.5 疾病和衰老	40
2.5 行为重要性	42
2.6 与适合度的关系	45
2.7 个体独特性	46

第3章 种群内比较	48
3.1 限度变异和非限度变异	50
3.2 个体间差异频率分布	51
3.2.1 限度变异	52
3.2.2 非限度变异	55
3.3 实验室条件下对个体间变异的改变	58
3.4 野外个体间变异的变化	61
3.4.1 死亡差异和极端事件	62
3.4.2 种群持续性	68
3.4.3 正常环境变化、死亡率差异与生理调节	69
3.5 个体间变异起因	70
3.5.1 实验变异和发育噪声	70
3.5.2 个体境况	72
3.5.3 遗传差异	79
3.6 与适合度的关联	81
3.7 讨论和小结	86
 第4章 种群生理变异	 88
4.1 简介	88
4.2 种群分异的起因	89
4.2.1 生物并非总是表里如一	89
4.2.2 驯化与可逆的非遗传性分异	90
4.2.3 不可逆的非遗传性分异	93
4.2.4 遗传性分异	93
4.2.5 数量统计差异	98
4.3 种群相似性类型	99
4.3.1 环境条件的相似性与地域适应能力的缺失	99
4.3.2 基因流动	100
4.4 种群间变异的空间类型	100
4.4.1 纬度	100
4.4.2 海拔高度	107
4.4.3 深度	108
4.5 地理范围	109
4.5.1 气候和事件	109

4.5.2	物种为什么不占有更大的地理区域	114
4.5.3	物种逃避气候对分布区域的限制吗	115
4.6	与适合度的关系	116
4.7	讨论和小结	117
第 5 章	物种比较	119
5.1	简介	119
5.2	物种间变异起因	120
5.2.1	测定和统计	120
5.2.2	系统发育相关性	121
5.2.3	物种生存环境	123
5.2.4	遗传分化	123
5.2.5	小结	132
5.3	异速生长	133
5.4	种间变异空间类型	135
5.4.1	纬度	135
5.4.2	海拔高度	147
5.4.3	深度	150
5.5	稀有种和常见种	154
5.6	物种分布和生理变异	156
5.7	小结	157
第 6 章	总结	159
6.1	普遍性	159
6.2	等级性	162
6.3	起因	163
6.4	类型	164
6.5	机制	166
6.6	关键问题	166
6.7	其他相关问题	167
6.8	结束语	168
参考文献		169

第1章 绪论

‘... every physiologist knows what he [or she!] is doing. He may even be convinced that he knows why he does what he does. But does he really recognize the broad implications of his research?’ [Florey, 1987]

“……每一位生理学家都知道他(她)正在做什么,也许更知道为什么这么做,但他是否真正认识到他所研究内容的广泛内涵呢?”[Florey, 1987]

多样性(diversity)或变异(variation)是动物生命的一个基本特征。最权威的估计认为,现存动物物种约一千万,也可能更多(Hawksorth 和 Kalin-Arroyo 1995)。它们在进化史、遗传、形态、生理和生态等方面存在着巨大的差异。平均每个物种都有至少数千个个体在几百平方公里的陆地、海洋或其他不为外界所知的环境中分布。多数情况下这些个体具有相同的基因组成,甚至在形态学、生理学和生态学等细微方面都具有独一无二的特征。在它们的生命周期中会遇到一系列环境状况(生命的和非生命的),这些状况可能与它们的同种遇到的不同,有的只是很小的差别,也可能差别很大。它们就会以不同的方式做出反应,其生活史必然不会完全一致。

生物学研究的是生物多样性。这种多样性在有些方面已经研究得很详尽了,有的却还很肤浅。至于生理多样性,一方面,动物对环境的适应是很多研究者关注的焦点,他们已经就动物对环境的适应方式的变化给出了明确的观点,并有大量的著作;另一方面,生理多样性更广泛的类型及其产生的机制和重要意义,还很少有详细阐述。本书向解决这种状况迈进了一步。更确切地说,本书试图对生理多样性及其生态学内涵进行总体的概述。

1.1 生理多样性

生理多样性(physiological diversity 或 physiological variation)是动

物(或植物和其他生命体)生理特征的变化。生理特征是控制、执行和耐受的调节器和工具,包括耐热性、有氧代谢率、渗透调节能力、血红蛋白-氧亲和力、静息膜电位等。生理多样性和其他的生物学多样性一样,是遗传或后天环境影响的结果(或两者的共同作用)。

生理多样性可以看作是一种等级式的结构。在这个结构中,各个层次的组织按一定顺序排列其中,并促进更高层次的整合。这样的结构是生命的一种基本现象,是生物学调查研究的普遍特征(Feibleman 1955; Rowe 1961; Allen, Starr 1982; Eldredge 1985; May 1989)。以现在的观点看,这些水平中最重要的是个体、种群、物种和集群(assemblage)(在这里,集群被习惯于用来鉴别种间比较,各个物种之间是近源还是远源的,而不考虑种群的数量)。

1.2 生理多样性研究发展史

在第一版的《动物比较生理学》(这是动物比较生理学教材中最好、最有价值的版本之一)中,Prosser(1950)并未明确提出生理变异或生理多样性,但在整个引言中却渗透着这个概念。五年后,Prosser(1955)在一篇题为《动物生理多样性》的重要的综述文章中明确指出,种和亚种生理特征的多样性至今还没有进行系统地研究。他把注意力投向了生理学中这个被忽视的领域,虽然他并没有完全纠正存在于早期著作中关于此问题的失衡状况[如 Barcroft(1934, p.2),但他承认动物类群之间生理过程存在一定程度的差异,而且有与变异相联系的恒定值,此外并没有进一步的深入]。Huxley(1942)写了题为《生理和生殖差异》的文章,但是也没有触及 Prosser 阐述的观点)。在那段时间和接下来的三十多年里,重要的文献和教科书(如 Prosser 1950, 1955, 1957a, b, 1958, 1960, 1964a, b, 1965, 1973, 1975, 1986, 1991; Prosser, Brown 1961)中,Prosser 继续向生理学家们强调生理多样性本身的重要性,尤其是用于解决关于生态和进化的问题,医学生理学家们早已认识到了生理多样性对正确诊断的意义(如 Harvey 1962 p.127; Landois 1885, p. 437; Evans 1945, p. 588; Bell 等 1980, p. 409; Case 1985; Malik and Camm 1995)。同时他还强调了解各个等级水平间这种多样性分布状况的重要意义。

Prosser 强调的应用等级的方法来开展生理多样性的研究,并没有被完全忽视,但至今在不同水平上的具体研究仍然很少。未能引起关注

的原因,可能是因为大多数生理学家的工作领域只在一个或两个等级水平上,或者是他们没有意识到生理多样性本身的重要性。这种多样性经常被看作是引起试验差异的原因而被最小化处理,或者简单化为生物体调节功能所要解决的问题。将此描述为失败或许过于严重了,但许多生理学家遇到试验差异都没有提出疑问。他们认为(现在可能仍这么认为),各种问题需要试验条件的变动最小,这样才能使生理学机制的解释得以根本的发展。很多生理学家主要是侧重于生态学和进化内涵研究的,也许都跟着 Prosser 观点,在不同的时期认定在不同等级水平上研究生理多样性应优先考虑(如 Bartholemew 1958, 1987; Vernberg 1962; Mangum 1963; Barnes 1968; Bennett 1987a; Feder 1987a; Aldrich 1989, 1990; Bennett 和 Huey 1990; Garland 和 Adolph 1991)。

1.3 生理学和生态学的关系

当生态学作为一门独立的学科出现时,从某种意义上说,就很难把它和目前被认定是生态生理学的比较研究手段区分开来。Pearse(1939, p.100)认为“生理学是生态学的基础”,生理多样性对于理解生态过程和类型至关重要(Liebig 1840; Davenport 1897; Shelford 1911, 1930; Adams 1913; Allee 1923; Pearse 1923, 1939; Allee 等 1949; Hesse 等 1951; Andrewartha 和 Birch 1954)。此阶段的生态生理学认为,遗传、变异和进化的一系列现象在本质上都是生理学的,只有站在这个角度上才能得到解释(如 Rogers 1938)。事实上,一些生理多样性的观点常以定律的形式反映出来。例如,Liebig(1840)“最小因子定律”,即动物能耐受最小变异的因子通常限制它的生存(100年后仍是一个非常有用的结论;Pearse 1939, p.563; Bartholemew 1958)。

原美国生态学会会长 W.P.Taylor(1936)在就职演说时做了题为《什么是生态学以及它的作用》的报告,其中值得关注(引起抱怨)的是:一些生理学家把生态学定义为广义生理学的一部分,而有些则认为两者是同一概念。然而,在很大程度上动物生态学和生态生理学是不同的,前者侧重于用生物关系(竞争、捕食等)来解释动物分布,后者则注重研究维持动物内部环境稳定的生理学机制(即使生态生理学的研究也利用了不同类型环境中的动物)。

生态学从字面上说是指生物的不同适合度、分布和丰富度,生态生理学的主要目的之一曾经是,而且以后一直会是为生态学阐明生理多样

性或没有生理性的内涵(Bartholemew 1958; Vernberg 1962; Vernberg 1968; Huey 和 Stevenson 1979; Conrad 1983; Kingsolver 和 Watt 1983; Kingsolver 1985, 1989, 1995a, b; Feder 等 1987; Calow 1988; Pugh 1989; Spotila 1989; Huey 和 Bennett 1996; Bennett 1997; Somero 1997; Wood 和 McDonald 1997; Mangum 和 Hochachka 1998)。达到这样的目的,需要生理多样性的证据及其类型解释不只是一个或两个等级水平上的,而是多个水平上的。成功实现这个目标的程度还是有争议的。事实上,当一些生理学家认为从生理多样性和生态生理学角度是合理解释的时候,并不是所有的生态学家都对此表示乐观(如 Root 1988a, b; Gaston 1990; Lawton 1991; Brown 等 1996; Chown 和 Gaston 1999)。

从生态生理学家的角度看,对生理多样性的理解无疑会存在一些实实在在的障碍。对此,有两点是值得特别注意的。第一点,正如上面提到的,生理多样性从个体到种群发生在多个等级水平上,这就意味着在鉴定多样性起因和其决定因素上要更加谨慎。多样性的程度和类型也许仅在某一个特定水平上研究,但这并不一定表示仅在这个水平上就能得到很好的答案。例如,在两个或多个物种间发现的生理多样性,引起的原因可能是相比较个体在地理起源上的差异,或是在个体数量上的差异,或是在个体发育和环境过程的差异。总之,它们都会反映出物种间在生理学上的一些基本差异。

第二点,历史上对生理多样性的重点研究主要在种群和物种两个等级水平上,其他水平上的多样性研究甚少(参见 Feder 1987a)。尽管如此,即使在多样性研究较为广泛的这两个水平上,当今的理解也存在很大的分歧。动物生态生理学的内容虽然在物种水平上很详细,但却是建立在较少的物种研究基础上(Prosser 1964a; Florey 1987; Feder 1992)。可以实施的试验方法需要的实验材料必须丰富,比较容易保存或处理,而且能为研究者论证其感兴趣的特别极端的现象[Krogh 原则(Krebs 1975),每个问题都有一种动物最便于研究]。这对我们了解生理学的理论和应用都有很大好处。动物功能中有些共性的东西,正是基于这一点假设,允许我们用“典型”动物进行研究。但是这些物种到底有多典型(见 Feder 的“典型两栖动物的神话”中的讨论 1992)? 为建立基于生态过程和类型的生理学的假设,我们能从这些“典型”动物的研究中获得多大程度可靠的数据呢? 简而言之,样品的选择可能是一个决定性问题。

生理多样性理解上存在的两个障碍表明,以前对基本类型和它们之间相互关系进行总结的有价值的著作很少,更不要说对这些类型进行理

解了[见 Calow 1988; 参见 Lawton(1996), 他认为生态学缺少完整的分类方式, 他甚至叹惜道: “无处找寻能形成我们课题经验框架的感觉。”]。在比较动物生理学和环境/生态生理学方面已有大量的比较好的材料, 都认识到了生态学的重要性(如 Scheer 1948; Prosser 1973, 1991; Hill 1976; Hainsworth 1981; Hoar 1983; Withers 1992; Randall 等 1997; Schmidt-Nielsen 1997)。然而, 几乎所有的作者引用例子时, 他们所选的物种或进行物种间比较, 都有一定的偏向。

当前, 缺乏全面的总结的情况已引起了特别关注。生态学的一些关键问题, 涉及到宏观生态学的大尺度格局(群落结构中地理尺度格局的机制?)、全球环境变化(这些格局如何应对环境变化?)和保护生物学(集群如何在环境变化中最好地保持稳定?)等多个领域。对这些领域感兴趣的生态学家经常提出关于所研究动物(或植物)生理的特殊观点(Kareiva 等 1993; Primack 1993; Edwards 等 1994; Gaston 1994; Brown 1995; Heywood 1995; Rosenzweig 1995; Hunter 1996; Moore 等 1996; Gaston 和 Spicer 1998a)。虽然联系不是很明确, 但是一般来讲, 这些研究已经证实, 生理多样性即便不是研究的中心, 对于理解生态学中宏观的或地理的格局也是十分重要的。

1.4 关于本书

本书的目的包括三个方面。第一, 对生理多样性的类型进行概述, 在生理多样性的等级结构框架和造成这些类型的机制框架里进行说明。通过列举具体的生理特征来解释变化的方式和原因。不同的环境下生理适应有一定的特征(如呼吸、氮排泄、渗透机制、极限温度反应; Prosser 1950), Prosser 认为, 这些可为研究动物的生态分布提供一些依据。虽然我们已尽了最大的努力来举证各种相关的生理功能和调节的例子, 涉及到分类学中尽可能多的不同类群的动物(范围广泛到从刺胞动物到哺乳动物), 但是我们的文献不可避免地要严重偏向于我们的业务专长。

第二个目的是探讨生理多样性类型的生态学内涵。书中采纳了一些非传统性观点, 主要用于但不仅仅用于渐变群的变异和纬度、海拔高度、深度的关系。在相关的地方, 突出了生理多样性对生态毒理学、保护生物学和气候变化的意义等应用问题。

第三个目的是强调当今生理多样性研究的不足, 对未来可能获得成果的研究途径提出建议。

遗传多样性和生理多样性的联系在通篇中都很显著,所以我们尽可能采用生物学的研究方法(遗传和环境胁迫的关系已经有人研究过,如 Pantelouris 1967; Johnson 1979; Powers 1987; Hoffmann, Parsons 1991, 1997; Hoffmann, Blows 1993; Parsons 1996a, b)。虽然遗传的相关性在我们论述它们之处有所提及,但我们并不对其进行详细阐述,我们毕竟不是遗传学方面的专家,而且生理学和遗传学的联系对本书来说也没有更多探讨的必要。

相关的有些人希望讨论一下生理多样性中“胁迫”(stress)和“受胁迫环境”(stressful environment)这两个概念,它们在生物学众多学科中应用非常广泛。通常有一种默认的观点认为大家都知道它们的含义是什么,但到底是什么构成胁迫或受胁迫环境,这很难说清楚;事实上,这些概念也许并非真实存在。正像有人说的,每个人都在使用同样的直觉定义。许多试图阐述这个论点的努力都证实,这些名词经常被误导或以人为中心来构想。这从根本上降低了它们的可用性和操作价值。因此,我们的重点放在了动物对所遭遇环境的反应,而不是环境本身(如沙漠、极地等)。

受到关注的生理多样性都是定量的。在第二章中,我们根据个体在不同时间的表达方式,试图确定其存在的生理多样性的主要类型,并对它们的起因进行探讨。这一章中所涉及的问题对很多生态学家来说都是陌生的。但读者不必担心,与生态学关系更明显、更重要的背景资料将在后面的章节中提出。

在任意时刻,同一位置,许多非常类似的个体的生理学特征可能都存在一个表征值。但是,此值对每个个体而言也许并不相同,这就说明特定种群中/内存在着明显差异。第三章将讨论这种变化有多大,这种差异的频率分布采取什么形态,以及改变环境能够影响生理多样性表达的程度。

第四、五章提出了和第三章类似的问题,只是每个章节都变换了等级水平,先考虑种群间的差异,再考虑物种间的差异。每一章都涉及到在特定水平或不同水平之间研究和评价生理多样性的生态学重要性及意义。最后一章即第六章试着对生理多样性及其内涵做出总结,在此基础上对未来发展方向提出了建议。

第2章 生长、发育和衰老

'... the Camel you will be thinking of is an adult, while Camelus ferus bactrians includes the young ones as well as the old senile ones and the embryos. We physiologists are a notorious sloppy lot indeed!' [Florey, 1987]

“……你可能认为骆驼是成体，而双峰驼除了年轻个体外还包括年老个体和胚胎。我们生理学家其实是很草率的！”[Florey, 1987]

2.1 简介

从生态学的角度讲，生理多样性有意义的最低级水平是个体生命，这里主要指动物个体。这种个体间的差异是极其普遍的。个体的生理状况随着生长、发育和衰老进程而时时刻刻都在发生变化。所有个体的生长发育都是在一个或多个不同环境中进行的。很少有稳定或静态的环境，而这种不稳定性本身导致生理多样性。一个个体不可能同时存在于两个地方，但它可以在不同时间分别到达两个地方，而世界上没有任何两个地方是完全一样的。

这一章将阐述在生理调节和功能发育过程中的主要类型，以及个体在生长、发育和衰老过程中表现出的生理多样性的主要类型。从简要介绍生物学尤其是生态生理学中个体发育研究的重要性开始，然后是产生生理多样性的遗传和环境因素以及它们之间的相互关系，从而确定个体内变异的主要类型，并且尝试描述主要类型的特征。

2.1.1 个体发育学研究概况

哺乳动物由于其医学上的相关性，鸟类（主要是鸡）因其容易获得和重要的经济价值，使人们对其生理发育的特点了解较多，但生理调节和机制的研究普遍只处于起始阶段，还没有引起应有的重视。不仅仅生理机制需要清晰详细的阐述，而且生态生理学家处于一个尴尬境地，19世纪和20