



教育部高等教育司推荐  
国外优秀生命科学教学用书

# Ecology: Concepts & Applications

# 生态学

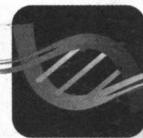
第4版 影印版

Manuel C. Molles Jr.

Mc  
Graw  
Hill  
Education



高等教育出版社  
Higher Education Press



教育部高等教育司推荐  
国外优秀生命科学教学用书

# Ecology: Concepts & Applications

# 生态学

第4版 影印版

Manuel C. Molles Jr.

江苏工业学院图书馆  
藏书章



高等教育出版社  
Higher Education Press

图字：01-2007-3700

Manuel C. Molles Jr.  
Ecology: Concepts & Applications, 4e  
ISBN: 0-07-305082-2  
Copyright © 2008 by the McGraw-Hill Companies, Inc.

Original language published by The McGraw-Hill Companies, Inc. All Rights reserved. No part of this publication may be reproduced or distributed by any means, or stored in a database or retrieval system, without the prior written permission of the publisher.

Authorized English-Chinese bilingual adapted edition jointly published by McGraw-Hill Education (Asia) Co. and Higher Education Press. This edition is authorized for sale in the People's Republic of China only, excluding Hong Kong, Macao SAR and Taiwan. Unauthorized export of this edition is a violation of the Copyright Act. Violation of this Law is subject to Civil and Criminal Penalties.

本书影印版由高等教育出版社和美国麦格劳·希尔教育出版(亚洲)公司合作出版。此版本仅限在中华人民共和国境内（但不允许在中国香港、澳门特别行政区和中国台湾地区）销售。未经许可之出口，视为违反著作权法，将受法律之制裁。

未经出版者预先书面许可，不得以任何方式复制或抄袭本书的任何部分。

本书封面贴有 McGraw-Hill 公司防伪标签，无标签者不得销售。

#### 图书在版编目 (CIP) 数据

生态学 = Ecology: Concepts and Applications: 第4版: 英文 / (美) 莫里斯 (Molles, M.C.) 著. —2版 (影印本). —北京: 高等教育出版社, 2007.9

ISBN 978-7-04-022087-2

I. 生… II. 莫… III. 生态学 - 高等学校 - 教材 -  
英文 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 134144 号

策划编辑 王 莉 责任编辑 王 莉 封面设计 张 楠 责任印制 尤 静

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 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 北京铭成印刷有限公司

开 本 889×1194 1/16  
印 张 39  
字 数 1 000 000

购书热线 010-58581118  
免费咨询 800-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landraco.com>  
<http://www.landraco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2002年 12月第 1 版  
2007年 8月第 2 版  
印 次 2007年 9月第 1 次印刷  
定 价 52.00元(含光盘)

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。

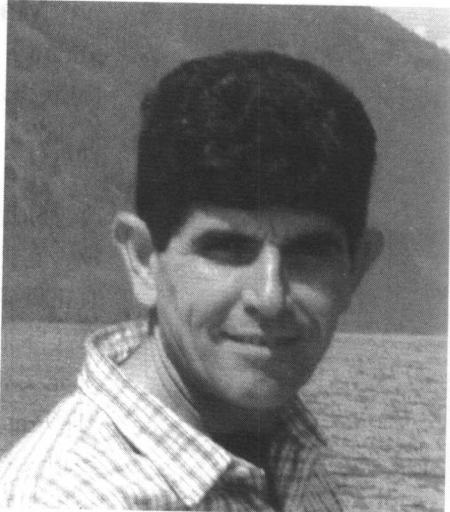
版权所有 侵权必究

物料号 22087-00

# 作者简介

**Manuel C. Molles Jr.** 是新墨西哥 (New Mexico) 大学生物学荣誉退休教授，1975年起他一直在这所大学从事生态学教学和研究生培养工作，并担任西南生物学博物馆 (Museum of Southwestern Biology) 馆长。他从洪堡特 (Humboldt) 州立大学获得理学学士，在亚利桑那 (Arizona) 大学生态学与进化生物学系获得博士学位。为了拓宽他的地学知识视野，他曾到拉丁美洲、加勒比海 (Caribbean) 和欧洲从事生态学教学和研究工作。他曾获得富布赖特 (Fulbright) 研究基金前往葡萄牙进行河流生态学研究，分别在葡萄牙 Coimbra 大学动物学系、西班牙马德里 (Madrid) 理工大学水文学实验室、Montanna 大学 Flathead 湖生物学工作站担任访问教授。

作为一名海洋生态学家和渔业生物学家，Manuel C. Molles Jr. 在新墨西哥大学主要从事河流及湖滨生态学研究。他的研究范围覆盖生态学多个层次，包括行为生态学、种群生物学、群落生态学、生态系统生态学、溪流昆虫生物地理学，以及大尺度气候系统 (厄尔尼诺) 对西南河流和湖滨生态系统的影响。他当前的研究关注于气候变化和气候易变性对于西南部山区种群和群落随温湿度梯度急剧变化而变动的影响。纵观Molles博士的科研生涯，他尝试把研究、教学和学生培养有机结合，吸引研究生和本科生加入到他正在进行的科研项目上来。在新墨西哥大学，他教学内容广泛，包括初级部、高级部和研究生课程中的生物学原理、进化和生态学、溪流生态学、湖沼生物学、海洋地理学、海洋生物学和群落与生态系统生态学；在葡萄牙Coimbra大学讲授过全球变化和河流生态学课程；在Flathead 湖生物学工作站讲授过普通生态学、地下水和湖滨生态学。Molles博士是1995—1996 年度新墨西哥大学名师，2000 年植物生态学 Potter Chair ( 讲座教授 )。



# 序

**Manuel C. Molles Jr.** 编著的《Ecology: Concepts and Applications》(2nd edition) 影印版出版已有4年。由于内容简明、结构合理，能够反映当时最新进展等特点，该书在我国高等学校被使用广泛。现在高等教育出版社决定出版其最近发行的第4版，我十分高兴为其作序。

第4版最重要的特色是其教学方法、手段及其效果，与第2版相比较有极明显的改善和提高。书中运用这些先进的理念和技术，可以明显提高大学生学习生态学的兴趣，它把读课本、听讲课与独立地深入思考生态学主要问题紧密联系起来，使大学生真正做到活学活用。具体地说，如书名副标题“概念与应用”所示，该教科书的每一章（除第一章引言外）都围绕少数关键概念组织内容，在讨论中尽量用已报导的研究来充实和支持概念，时而结合研究方法和科学创新人介绍，运用大量起强调作用的“探究证据”、“评论证据”和插图中文字框等手段，加上章末的小结和新增加的240多道复习思考题等，以达到加强学生对生态学重要原理和方法的理解、掌握和记忆的目的。最后，“在线学习中心”（Online Learning Center）（网址：[www.mhhe.com/molles4e](http://www.mhhe.com/molles4e)）提供了大量的参考材料和测验考试材料。这些教学上的特色在本书前言中都有比较清楚的说明和实例。这些特色与我国高等学校现行“精品课程”所要求达到的教学水平的途径是相符的，特别值得推荐。

第4版在内容上与第2版相比较，23章中每章都有修订，包括更新必要的素材，补充缺少的发展远景，纠正错误，修改后的部分得到简化、焕然一新。具体的修改点，请读者阅读作者前言中的“主要变化”部分。

孙儒泳

2007年3月

# 前 言

科学发现速度的加快使得像生态学这样处在不断发展中的学科的教学面临非常大的挑战，给生态学教师和学生带来更大挑战的是与生态学有关的紧迫的环境问题威胁着生态系统的每一个层次。当我们努力教学生去理解那些问题并设计解决方案时，我们发现生态学的每一个方面都与之有关。所以，要对生态学进行完美地介绍，就应当包括生态学所有主要分支学科的基础。要覆盖这样的广度，并且还要向足够的深度发展是不容易的。然而，运用强调概念的教学方法和精心的组织安排可能轻松地完成这项任务。

## 一、读者介绍

我写这本书是为了那些初次上大学生态学课程的学生们，我还假设上这门课程的学生们已具备了化学和数学的一些基础知识，并且他们还上过普通生物学——一门介绍生理学、生物多样性和进化内容的课程。

“授课过程中或课程结束后，我收到了我的学生对本书的积极评价，一些主修其它专业的学生表示有兴趣转向主修生态学，我认为这本书起了作用。”

—— Carolyn Meyer  
Wyoming 大学

## 二、特别途径

在 1991 年德克萨斯州 (Texas) 圣安东尼奥(San Antonio)召开的美国生态学会会议上，著名的生态学家 Paul Risser 鼓励生态学教师要把他们的注意力集中到这个领域的重要概念上来。如果我们将一个大的不断发展的学科，例如生态学，进行过度细分，那么我们就不能用一两个学术术语来概括它。然而，Risser 建议我们聚焦于主要概念上，这样就可以让学生牢固掌握学科框架，具备扎实的学科基础。本书试图按 Risser 的建议而写，每个章节围绕 2~5 个主要概念进行组织，让学生易于掌握和记忆。我发现，虽然初涉生态学的学生能很好地理解少数重要的生态学概念，但在许多细节上往往有疏漏。每一个概念由讨论支持，讨论为概念提供依据，能把学生吸引到生态学不同研究领域使用的研究方法上来。无论在哪里，只要有可能，书中就会出现原创性研究和进行原创性研究的科学家。让创立这个研究领域的科学家从幕后走出来，带领学生充满活力地进入科学学习，并帮助学生巩固知识。

“最初是什么诱发我选择生态学：概念和应用是作者在每个章节里对一些关键性生态学概念进行强调的方法，然后用相关的研究证明科学家是怎样‘发现’这些概念的。我发现强调概念和支持概念的科学研究使本教科书给人耳目一新的变化，这与其它教科书倾向认为生态学研究是相当枯燥的事实堆积完全不同。我感到读过这本教科书的学生不仅会带着对生态学的更好理解毕业，而且还能更好地懂得进行科学的研究的方法。”

—— Tim Maret  
Shippensburg 大学

## 三、本版新点

根据大多数审阅者的建议，对本书所有 23 章都进行了修订。努力回应审阅者关心的问题，更新必要的素材，

补充缺少的发展远景，纠正错误，使需要修改的部分得到简化、焕然一新。对每个章节的建议阅读内容进行了减少和更新，主要来自第三版出版后发表的文献。

为了帮助学生适应每章节的信息流，我们对表述形式进行了重新安排。现在，各章节开头列出的概念，以及进行讨论的那个段落开头出现的概念，都进行了数字编号。讨论概念的段落以概念复习思考题结束，并且概念编号在这里重复出现。这样，所有概念的开始和结束都为学生清晰地标明了。每一个“探究证据”（Investigating the Evidence）的文字框式讨论，在其出现的章节里也进行了编号，同样为学生做出了定位标识。

为了帮助学生复习主要的概念，全书增加了240多道学习思考题。每个概念讨论部分以“概念复习”思考题结束，这样安排有助于学生对书中内容进行认真思考，激励他们反思研究项目的设计和研究者的思想。“探究证据”部分包括叫做“评论证据”（Critiquing the Evidence）的思考题，旨在探索一些统计学上的细节和研究给定的设计主题。

新增加的两个附录为240多道“概念复习”和“评论证据”思考题提供了答案。

各个章节末列出的关键术语能提醒学生注意新出现的词汇。

## 四、围绕关键概念进行组织

进化的观点是全书的基础，它为主要概念的理解提供了必要的帮助。本书从生态学科的性质和历史的简要介绍开始，接着是第一部分，包含自然历史两个章节——陆上生命和水中生命；第二到第六部分将层级思想贯穿于传统的生态学分支学科：第二部分关注于个体生态学；第三部分聚焦于种群生态学；第四部分介绍生态学中的各种相互作用；第五部分概述群落与生态系统生态学；最后，第六部分讨论大尺度生态学，包括的章节有景观生态学、地理生态学和全球生态学，这些论题最初出现在第一部分自然历史的内容中。总之，本书从全球的自然历史开始，中间章节考虑到了学科的所有部分，以对整个星球的另一种透视结束。

### 主要变化

在第三章，更新了斑马贝知识，校订了生物群系的描述，使之更加简明扼要。

在第六章，增加了关于进化、多样性和C<sub>4</sub>植物意义的素材以及第18章（利比希定律 Liebig's law）、第19章（养分循环）和第23章（大气CO<sub>2</sub>增加）的交叉引用的素材。

在第七章，引入了哈密尔顿规律（Hamilton's rule），把以前的应用这一节换成了真社会性（eusociality）进化的概念，并进行了压缩以保持一致，同时增加了一个新的应用，即行为生态学在自然保护中的应用。

在第九章，把种群分布的论述分为两个概念，一个聚焦于小尺度模式，另一个聚焦于大尺度模式。集合种群（metapopulation）的讨论已从第3版第九章移到本版的第十章。

在第十一章，美洲鸣鹤种群增长资料以及全球人口统计数据已被更新。

在第十三章，更加详尽地解释了关于根竞争的描述，为更好地反映素材和更加简明扼要，重写了两个概念，并且修订压缩了拟谷盗竞争实验讨论。

在第二十三章，更新了臭氧空洞的知识，把关于“未来”的部分替换为强调当前影响重大和快速的全球变化，尤其是现存的和可预测的环境和生态对全球变暖的响应。更新了美国长期生态研究网络（US Long Term Ecological Research Network 或 US LTER Network）和国际LTER网络的信息，包括美国LTER网络图的更新。

**Concepts**

14.1 Exploitative interactions weave populations into a web of relationships that defy easy generalization.

14.2 Predators, parasites, and pathogens influence the distribution, abundance, and structure of prey and host populations.

14.3 Predator-prey, host-parasite, and host-pathogen relationships are dynamic.

14.4 To persist in the face of exploitation, hosts and prey need refuges.

Let's consider some of the most common forms of exploitation. Herbivores consume live plant material but do not usually kill them. **Predators** kill and consume other organisms. Typical predators are animals that feed on other animals—wolves that eat mice, snakes that eat mice, etc. **Parasites** live on the tissues of their host, often reducing the fitness of the host, but not generally killing it. A **parasitoid** is an insect whose larva consumes its host until it is in the process of inducing pupation, a debilitating condition, in their host.

As clear as these definitions may seem, they are fraught with semantic problems. Once again, we are faced with capturing the full richness of nature with a few restrictive definitions. For instance, not all predators are animals, a few plants, some are fungi, and many are protists. When a herbivore kills the plant upon which it feeds, should we call it a predator? If an herbivore does not kill its food plants, parasite that lives on it? Is it then a predator or perhaps a pathogen? The point of these questions is not to argue for a more terminology but to argue for fewer, less restrictive terms. As is often the case, we are faced with a continuum of interesting and sometimes bewildering interactions involving millions of organisms. Let's recognize the diversity and induce classes, a debilitating condition, in their host.

Exploitative interactions weave populations into a web of relationships that defy easy generalization. By conservatively estimate the number of species in the biosphere is on the order of a million. As huge as this number may seem, the number of exploitative interactions between these species is far greater. Why? Because every one of those million species is food for a number of other species and is host to a variety of parasites and pathogens. In addition, most feed on other species. Exploitative interactions weave species into a tangled web of relationships. For instance, K. E. Haven (1994) estimated that the approximately 500 known species occupying Lake Okeechobee, Florida, are linked by about

### 14.1 Complex Interactions

Exploitative interactions weave populations into a web of relationships that defy easy generalization. By conservatively estimate the number of species in the biosphere is on the order of a million. As huge as this number may seem, the number of exploitative interactions between these species is far greater. Why? Because every one of those million species is food for a number of other species and is host to a variety of parasites and pathogens. In addition, most feed on other species. Exploitative interactions weave species into a tangled web of relationships. For instance, K. E. Haven (1994) estimated that the approximately 500 known species occupying Lake Okeechobee, Florida, are linked by about

## 五、以学生的理解力设计的特点

本教科书具有独特的特征，为加强学生对生态学的综合理解能力，进行了仔细策划。除了第一章引言外，所有的章节都建立在与众不同的学习系统之上，主要有以下几个方面特色：

**导言：**每章节导言向学生介绍了本章的主题内容和重要背景知识，有些导言含有与主题内容有关的历史事件，有的列举了生态过程的实例，所有导言都设法吸引学生加入到以下内容的讨论中来。

**概念：**本书的主要目的是围绕主要概念来构建生态学基础知识，这些关键概念列在各章节导言之后，以提醒学生注意随后讨论的主题，同时也列出了各章节的知识要点的位置。讨论概念的段落里，用聚焦在已报道的研究来充实完善概念。这种案例研究方法用证据支持概念，把研究方法和生态学学科创始人介绍给学生。

**插图：**我们将大量精力投入到插图中，包括照片和线条艺术，目的是通过精巧的设计和色彩的使用，制作效果更好的教学工具，重新安排传统的以图形和文字说明进行的信息表达。大量解释性的素材被放在插图上，为学生提供最需要的关键信息。

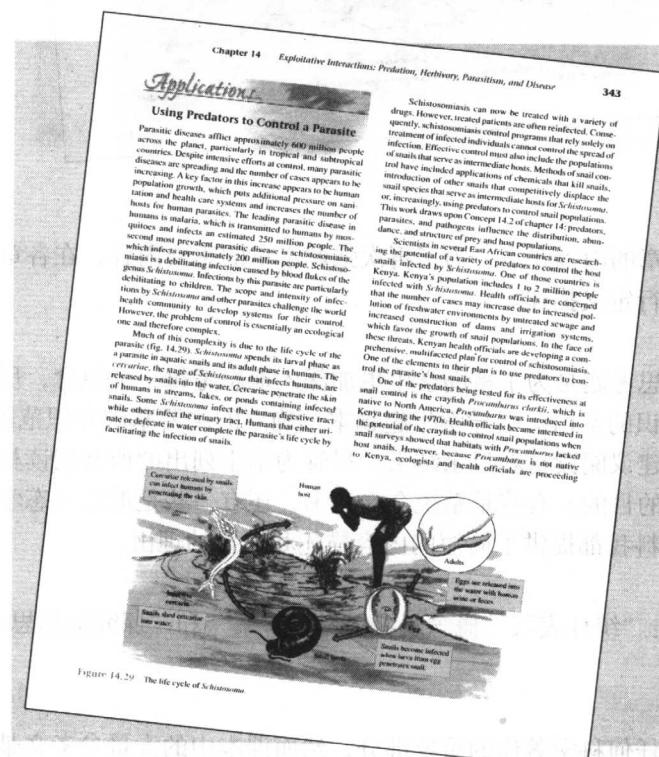
“我喜欢插图中的文字框！我认为它们方便学生阅读和理解，这种图表的形式是最有帮助的。”

—— Tatiana Roth  
Coppin 州立学院

**应用：**很多本科生想知道怎样才能把抽象的生态学思想和一般关系应用到我们面对的生态学问题上。他们关心生态学实践，想知道更多关于科学工具的知识。每个章节中的若干应用能够激发学生更好地学习基本生态学原理。另外，似乎当今如此众多的紧迫的环境问题已使普通生态学和应用生态学之间的区别（曾经是容易的）变得模糊。

“本书章节里‘应用’部分的理念好极了。”

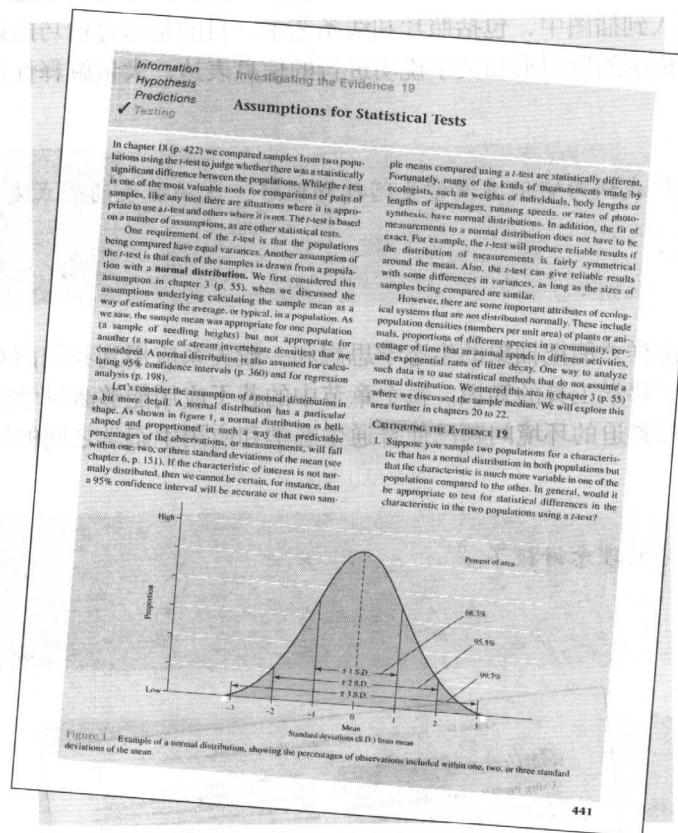
—— Frank S. Gilliam  
Marshall 大学



**“探究证据”文字框：**这些重要的阅读材料为我们提供了科学方法的“小小课堂”，它们强调统计学和研究设计，意欲介绍一般科学过程的概况，同时还逐步进行说明。“探究证据”系列文字框从第一章开始，概述了科学方法论，为后21个章节里那些更加具体的素材提供了概念脉络，最后一章则专注于讨论一系列电子文献检索问题。

“我真的喜欢分散在各个章节里的‘探究证据’（文字框），这绝对是一个推进量化思考的好方法，特别是在缺乏相应的实验课的情况下。”

——Peter E. Busher  
Boston 大学



### 章末材料：

- 小结 章小结回顾了本章的内容要点，为了再次强调本章的主要内容，在各章小结里对组成本章的概念文字用粗体字表示，并再一次进行定义描述。

- 关键术语

- 复习思考题 设计复习思考题是为了帮助学生更加深入地思考每一个概念，反思不同的观点。复习思考题还为学生提供机会填补已有知识的空白，引导学生超越本章确立的主要基础知识范围。

- 建议阅读材料 每章以建议阅读材料目录结束，尽管为学生列出的所有阅读材料超越了本章的内容范围，但是选择它们是为了满足不同的目的。有些是系统全面的书，还有一些是追踪生态学领域特别主题或特别争论进展的研究论文，对每一阅读材料我都提供了简短的内容描述和选择的理由。

### 书末材料：

- 附录 书后有3个附录：“统计表”，“概念复习思考题答案”和“探究证据思考题答案”，可供学生参考，给学生学习提供帮助。

- 术语表

- 参考文献 参考文献是任何科学著作的重要部分，然而课本中的大量参考文献使许多大学生们困惑。普通

生态学课程的目标之一应当是引导这些大学生们熟悉主要参考文献，而不是把他们埋藏在引文上。本书参考文献的引用数量已减少到具体研究方案详细讨论所必需的程度。

- 索引

“这本书整合得特别好，最成功的是反复强调科学方法和过程如何用在每一个案例研究使用的方法里。”

—— Thomas Pliske

Florida 国际大学

## 六、学生学习补充

本教材的在线学习中心（网址：[www.mhhe.com/molles4e](http://www.mhhe.com/molles4e)）提供了多种学生学习资源，让学生有更多机会掌握生态学核心概念。该中心为学生提供了更多的特色鲜明的学习：

- 测验练习
- 章节标题超链接
- 专业、教育和政府机构链接
- 动画
- 电子搜索指南
- 区域透视图（案例研究）
- 实验室操作
- 生态学 / 环境科学问题世界地图
- 周期表
- 关键术语抽认卡
- 职业生涯资料

## 七、致谢

帮助我完成第4版修订计划的全部人员的名单将是无法想像地长，然而，在第4版开发过程中，Eric Charnov, Scott Collins, John Craig, Cliff Crawford, Cliff Dahm, Tim Lowrey, Randy Thornhill, Eric Toolson 和 Robert Waide 等多位同事毫无保留地贡献了他们的思想和意见，审阅了新增加的段落，给予了鼓励，使得第4版修订计划得以继续进行下去。我要特别感谢邬建国教授，他付出了时间和耐心帮助我完善景观生态学这一章节的历史和概念框架。另外，我要感谢早期版的许多学生读者，通过接触，他们提出的问题和改进建议对我帮助很大。

我也要感谢在第4版修订期间 McGraw-Hill 的许多专业人员在整个出版过程中给予的熟练的业务指导，这些专业人员是 Marge Kemp, Brian Loehr, Joan Weber, Tami Petsche, Dan Wallace, Laurie Janssen, Melissa Leick, Judi David, Gloria Schiesl, Carrie Burger 和 Laura Fuller。

最后我要感谢我的家庭，特别是 Mary Ann Esparza, Dan Esparza, Hani Molles, Anders Molles, Mary Anne Nelson 和 Misha 在第4版修订过程中给予的支持。

我万分感激众多审阅者，他们结束了前几版本的课程之后，奉献出他们的时间和意见帮助这本教科书发展成为现在的第4版。他们知识渊博，经验丰富，既是研究人员又是教师，让人谦卑，令人敬仰。坦诚地说，如果没有他们的帮助，我是不可能完成第4版修订任务的。

### 第4版审阅者：

John M. Andries *Arizona State University*  
Eric M. Anderson *University of Wisconsin-Stevens Point*  
David M. Armstrong *University of Colorado-Boulder*  
Tom Arsuffi *Texas State University*  
Michelle A. Baker *Utah State University*  
Lawrence S. Barden *University of North Carolina-Charlotte*

Mark C. Belk *Brigham Young University*  
Brian D. Bovard *Florida International University*  
Leslie S. Bowker *California Polytechnic State University—San Luis Obispo*  
Steven W. Brewer *University of North Carolina—Wilmington*  
Arthur L. Buikema, Jr. *Virginia Tech*  
David Byres *Florida Community College—Jacksonville*  
Erica A. Corbett *Southeastern Oklahoma State University*  
Christopher Cronan *University of Maine*  
Richard J. Deslippe *Texas Tech University*  
Stephanie A. Elliott *University of Texas—San Antonio*  
Lloyd Fitzpatrick *University of North Texas*  
Irwin Forseth *University of Maryland*  
Douglas C. Gayou *University of Missouri—Columbia*  
Frank S. Gilliam *Marshall University*  
Colleen Hatfield *Rutgers University*  
Thomas W. Jurik *Iowa State University*  
Kimberley J. Kolb *California State University—Bakersfield*  
Angelo Lattuca *Mohawk Valley Community College*  
David A. Lipson *San Diego State University*  
Jay Mager *Ohio Northern University*  
Chris Migliaccio *Miami Dade College*  
L. Maynard Moe *California State University—Bakersfield*  
Don Moll *Southwest Missouri State University*  
Timothy A. Mousseau *University of South Carolina*  
Jean Pan *University of Akron*  
Craig Plante *College of Charleston*  
Thomas Pliske *Florida International University*  
Kenneth A. Schmidt *Texas Tech University*  
John Skillman *California State University—San Bernardino*  
John F. Weishampel *University of Central Florida*  
Jake F. Weltzin *University of Tennessee*  
Rodney Will *University of Georgia*  
Craig E. Williamson *Miami University of Ohio*  
Jianguo (Jingle) Wu *Arizona State University*  
Douglas Zook *Boston University*

Manuel C. Molles Jr.

# 简明目录

## 1 引言：什么是生态学？ 1

### 第 I 部分 自然历史 11

2 陆上生命 12

3 水中生命 47

### 第 II 部分 个体 81

4 温度关系 82

5 水关系 108

6 能量和营养关系 133

7 社会性关系 157

### 第 III 部分 种群生态学 183

8 种群遗传学与自然选择 184

9 种群分布与多度 210

10 种群动态 231

11 种群增长 254

12 生活史 272

### 第 IV 部分 相互作用 297

13 竞争 298

14 资源利用的相互作用：捕食、食草、寄生和疾病 320

15 互利共生 347

### 第 V 部分 群落和生态系统 369

16 物种多度和多样性 370

17 种间作用和群落结构 391

18 初级生产和能流 411

19 养分循环和保持 432

20 演替和稳定性 454

### 第 VI 部分 大尺度生态学 480

21 景观生态学 481

22 地理生态学 506

23 全球生态学 530

# Contents

Preface v

## Chapter 1 Introduction: What Is Ecology? 1

- Overview of Ecology 2
- The Ecology of Forest Birds: Using Field Studies to Test Theory 3
- Forest Nutrient Budgets: Inventories and Large-Scale Experiments 5
- Vegetation Change: Information from Pollen Records and Modeling 7
- The Nature and Scope of Ecology 8
- Investigating the Evidence 1:** The Scientific Method—Questions and Hypotheses 9

## Section I

### NATURAL HISTORY

## Chapter 2 Life on Land 12

- Terrestrial Biomes 14
- Concepts 14

### 2.1 Large-Scale Patterns of Climatic Variation 14

- Temperature, Atmospheric Circulation, and Precipitation 15
- Climate Diagrams 16
- Concept 2.1 Review* 19

**Investigating the Evidence 2:** Determining the Sample Mean 19

### 2.2 Soil: The Foundation of Terrestrial Biomes 20

*Concept 2.2 Review* 21

### 2.3 Natural History and Geography of Biomes 21

- Tropical Rain Forest 21
- Tropical Dry Forest 23
- Tropical Savanna 25
- Desert 27
- Mediterranean Woodland and Shrubland 30
- Temperate Grassland 32
- Temperate Forest 33
- Boreal Forest 36
- Tundra 37
- Mountains: Islands in the Sky 40
- Concept 2.3 Review* 43

**Applications:** Climatic Variation and the Palmer Drought Severity Index 43

## Chapter 3 Life in Water 47

### Concepts 48

- 3.1 The Hydrologic Cycle** 48
  - Concept 3.1 Review* 49
- 3.2 The Natural History of Aquatic Environments** 49
  - The Oceans 49
  - Life in Shallow Marine Waters: Kelp Forests and Coral Gardens 54
- Investigating the Evidence 3:** Determining the Sample Median 55
  - Marine Shores: Life Between High and Low Tides 59
  - Estuaries, Salt Marshes, and Mangrove Forests 62
  - Rivers and Streams: Life Blood and Pulse of the Land 67
  - Lakes: Small Seas 71
- Concept 3.2 Review* 77

**Applications:** Biological Integrity—Assessing the Health of Aquatic Systems 77

- Number of Species and Species Composition 77
- Trophic Composition 77
- Fish Abundance and Condition 77
- A Test 77

## Section II

### INDIVIDUALS

## Chapter 4 Temperature Relations 82

### Concepts 83

- 4.1 Microclimates** 83
  - Altitude 83
  - Aspect 84
  - Vegetation 84
  - Color of the Ground 85
  - Presence of Boulders and Burrows 85
  - Aquatic Temperatures 85
  - Concept 4.1 Review* 86

### 4.2 Temperature and Performance of Organisms 87

- Temperature and Animal Performance 87
- Investigating the Evidence 4:** Laboratory Experiments 88
  - Extreme Temperatures and Photosynthesis 89
  - Temperature and Microbial Activity 90
  - Concept 4.2 Review* 91

**4.3 Regulating Body Temperature** 91  
 Balancing Heat Gain Against Heat Loss 91  
 Temperature Regulation by Plants 92  
 Temperature Regulation by Ectothermic Animals 94  
 Temperature Regulation by Endothermic Animals 96  
 Temperature Regulation by Thermogenic Plants 99  
*Concept 4.3 Review* 101

**4.4 Surviving Extreme Temperatures** 101  
 Inactivity 101  
 Reducing Metabolic Rate 101  
 Hibernation by a Tropical Species 103  
*Concept 4.4 Review* 103

**Applications:** Climatic Warming and the Local Extinction of a Land Snail 103

## Chapter 5 Water Relations 108

Concepts 110

**5.1 Water Availability** 110  
 Water Content of Air 110  
 Water Movement in Aquatic Environments 111  
 Water Movement Between Soils and Plants 112  
*Concept 5.1 Review* 114

**5.2 Water Regulation on Land** 114  
 Water Acquisition by Animals 115  
 Water Acquisition by Plants 116  
 Water Conservation by Plants and Animals 118  
**Investigating the Evidence 5: Sample Size** 119  
 Dissimilar Organisms with Similar Approaches to Desert Life 122  
 Two Arthropods with Opposite Approaches to Desert Life 122  
*Concept 5.2 Review* 124

**5.3 Water and Salt Balance in Aquatic Environments** 126

Marine Fish and Invertebrates 126  
 Freshwater Fish and Invertebrates 126  
*Concept 5.3 Review* 128

**Applications:** Using Stable Isotopes to Study Water Uptake by Plants 129  
 Stable Isotope Analysis 129  
 Using Stable Isotopes to Identify Plant Water Sources 129

## Chapter 6 Energy and Nutrient Relations 133

Concepts 134

**6.1 Energy Sources** 134  
 Photosynthesis 135  
 Heterotrophs 139  
 Chemosynthesis 144  
*Concept 6.1 Review* 145

**6.2 Energy Limitation** 146  
 Photon Flux and Photosynthetic Response Curves 146  
 Food Density and Animal Functional Response 146  
*Concept 6.2 Review* 148

**6.3 Optimal Foraging Theory** 148  
 Testing Optimal Foraging Theory 148  
 Optimal Foraging by Plants 150  
**Investigating the Evidence 6: Variation in Data** 151  
*Concept 6.3 Review* 152

**Applications:** Bioremediation—Using the Trophic Diversity of Bacteria to Solve Environmental Problems 152  
 Leaking Underground Storage Tanks 153  
 Cyanide and Nitrates in Mine Spoils 153

## Chapter 7 Social Relations 157

Concepts 159

**7.1 Mate Choice** 160  
 Mate Choice and Sexual Selection in Guppies 160  
 Mate Choice Among Scorpionflies 164  
 Nonrandom Mating Among Wild Radish 167  
*Concept 7.1 Review* 169

**7.2 Sociality** 169  
 Cooperative Breeders 170  
**Investigating the Evidence 7: Scatter Plots and the Relationship Between Variables** 172  
*Concept 7.2 Review* 175

**7.3 Eusociality** 175  
 Eusocial Species 175  
 Evolution of Eusociality 177  
*Concept 7.3 Review* 179

**Applications:** Behavioral Ecology and Conservation 179

Tinbergen's Framework 179  
 Environmental Enrichment and Development of Behavior 179

## Section III

### POPULATION ECOLOGY

## Chapter 8 Population Genetics and Natural Selection 184

Concepts 186

**8.1 Variation Within Populations** 187  
 Variation in Plant Populations 187  
 Variation in Animal Populations 190  
*Concept 8.1 Review* 192

**8.2 Hardy-Weinberg** 193  
 Calculating Gene Frequencies 193  
*Concept 8.2 Review* 195

<b>8.3 The Process of Natural Selection</b>	<b>195</b>
Stabilizing Selection	195
Directional Selection	196
Disruptive Selection	197
<i>Concept 8.3 Review</i>	197
<b>8.4 Evolution by Natural Selection</b>	<b>197</b>
Evolution by Natural Selection and Genetic Variation	197
<b>Investigating the Evidence 8:</b> Estimating Heritability Using Regression Analysis	198
Adaptive Change in Colonizing Lizards	198
Rapid Adaptation by Soapberry Bugs to New Host Plants	200
<i>Concept 8.4 Review</i>	202
<b>8.5 Change Due to Chance</b>	<b>202</b>
Evidence of Genetic Drift in Chihuahua Spruce	202
Genetic Variation in Island Populations	203
Genetic Diversity and Butterfly Extinctions	204
<i>Concept 8.5 Review</i>	205
<b>Applications:</b> Estimating Genetic Variation in Populations	205
Molecular Approaches to Genetic Variation	205
<b>Chapter 9 Population Distribution and Abundance</b>	<b>210</b>
<b>Concepts</b>	<b>212</b>
<b>9.1 Distribution Limits</b>	<b>212</b>
Kangaroo Distributions and Climate	212
A Tiger Beetle of Cold Climates	213
Distributions of Plants Along a Moisture-Temperature Gradient	214
Distributions of Barnacles Along an Intertidal Exposure Gradient	215
<i>Concept 9.1 Review</i>	216
<b>9.2 Patterns on Small Scales</b>	<b>216</b>
Scale, Distributions, and Mechanisms	217
Distributions of Tropical Bee Colonies	217
Distributions of Desert Shrubs	218
<i>Concept 9.2 Review</i>	220
<b>9.3 Patterns on Large Scales</b>	<b>220</b>
Bird Populations Across North America	220
<b>Investigating the Evidence 9:</b> Clumped, Random, and Regular Distributions	221
Plant Distributions Along Moisture Gradients	223
<i>Concept 9.3 Review</i>	224
<b>9.4 Organism Size and Population Density</b>	<b>224</b>
Animal Size and Population Density	224
Plant Size and Population Density	225
<i>Concept 9.4 Review</i>	226
<b>Applications:</b> Rarity and Vulnerability to Extinction	226
Seven Forms of Rarity and One of Abundance	226

<b>Chapter 10 Population Dynamics</b>	<b>231</b>
<b>Concepts</b>	<b>233</b>
<b>10.1 Dispersal</b>	<b>233</b>
Dispersal of Expanding Populations	233
Range Changes in Response to Climate Change	234
Dispersal in Response to Changing Food Supply	235
Dispersal in Rivers and Streams	236
<i>Concept 10.1 Review</i>	237
<b>10.2 Metapopulations</b>	<b>237</b>
A Metapopulation of an Alpine Butterfly	237
Dispersal Within a Metapopulation of Lesser Kestrels	239
<i>Concept 10.2 Review</i>	239
<b>10.3 Patterns of Survival</b>	<b>239</b>
Estimating Patterns of Survival	240
High Survival Among the Young	240
Constant Rates of Survival	241
High Mortality Among the Young	241
Three Types of Survivorship Curves	243
<i>Concept 10.3 Review</i>	243
<b>10.4 Age Distribution</b>	<b>243</b>
Stable and Declining Tree Populations	244
A Dynamic Population in a Variable Climate	244
<i>Concept 10.4 Review</i>	245
<b>10.5 Rates of Population Change</b>	<b>245</b>
Estimating Rates for an Annual Plant	246
Estimating Rates When Generations Overlap	247
<i>Concept 10.5 Review</i>	249
<b>Investigating the Evidence 10:</b> Hypotheses and Statistical Significance	249
<b>Applications:</b> Using Population Dynamics to Assess the Impact of Pollutants	250
<b>Chapter 11 Population Growth</b>	<b>254</b>
<b>Concepts</b>	<b>255</b>
<b>11.1 Geometric and Exponential Population Growth</b>	<b>255</b>
Geometric Growth	256
Exponential Growth	257
Exponential Growth in Nature	257
<i>Concept 11.1 Review</i>	259
<b>11.2 Logistic Population Growth</b>	<b>259</b>
<i>Concept 11.2 Review</i>	261
<b>11.3 Limits to Population Growth</b>	<b>261</b>
<b>Investigating the Evidence 11:</b> Frequency of Alternative Phenotypes in a Population	262
Environment and Birth and Death Among Galápagos Finches	262
<i>Concept 11.3 Review</i>	266
<b>Applications:</b> The Human Population	<b>266</b>
Distribution and Abundance	266
Population Dynamics	267
Population Growth	268

## Chapter 12 Life Histories 272

Concepts 273

### 12.1 Offspring Number Versus Size 274

Egg Size and Number in Fish 274

Seed Size and Number in Plants 276

*Concept 12.1 Review* 280

### 12.2 Adult Survival and Reproductive Allocation 280

Life History Variation Among Species 280

Life History Variation Within Species 281

*Concept 12.2 Review* 284

### 12.3 Life History Classification 284

*r* and *K* Selection 284

Plant Life Histories 285

#### Investigating the Evidence 12: A Statistical Test for Distribution Pattern 286

Opportunistic, Equilibrium, and Periodic Life Histories 288

Reproductive Effort, Offspring Size, and Benefit-Cost Ratios 290

*Concept 12.3 Review* 291

#### Applications: Using Life History Information to Restore Riparian Forests 291

## Section

## INTERACTIONS

## Chapter 13 Competition 298

Concepts 300

### 13.1 Intraspecific Competition 300

Intraspecific Competition Among Plants 300

Intraspecific Competition Among Planthoppers 301

Interference Competition Among Terrestrial Isopods 302

*Concept 13.1 Review* 302

### 13.2 Niches 302

The Feeding Niches of Galápagos Finches 303

The Habitat Niche of a Salt Marsh Grass 304

*Concept 13.2 Review* 305

### 13.3 Mathematical and Laboratory Models 305

Modeling Interspecific Competition 305

Laboratory Models of Competition 307

*Concept 13.3 Review* 309

### 13.4 Competition and Niches 309

Niches and Competition Among Plants 309

Niche Overlap and Competition Between Barnacles 310

Competition and the Habitat of a Salt Marsh Grass 311

Competition and the Niches of Small Rodents 311

Character Displacement 312

#### Investigating the Evidence 13: Field Experiments 315

Evidence for Competition in Nature 316

*Concept 13.4 Review* 316

## Applications: Competition Between Native and Invasive Species 316

## Chapter 14 Exploitative Interactions: Predation, Herbivory, Parasitism, and Disease 320

Concepts 321

### 14.1 Complex Interactions 321

Parasites and Pathogens That Manipulate Host Behavior 322

The Entangling of Exploitation with Competition 324

*Concept 14.1 Review* 325

### 14.2 Exploitation and Abundance 325

A Herbivorous Stream Insect and Its Algal Food 325

An Introduced Cactus and a Herbivorous Moth 327

A Pathogenic Parasite, a Predator, and Its Prey 328

#### Investigating the Evidence 14: Standard Error of the Mean 330

*Concept 14.2 Review* 330

### 14.3 Dynamics 330

Cycles of Abundance in Snowshoe Hares and Their Predators 331

Experimental Test of Food and Predation Impacts 333

Population Cycles in Mathematical and Laboratory Models 334

*Concept 14.3 Review* 336

### 14.4 Refuges 337

Refuges and Host Persistence in Laboratory and Mathematical Models 337

Exploited Organisms and Their Wide Variety of “Refuges” 338

*Concept 14.4 Review* 342

#### Applications: Using Predators to Control a Parasite 343

## Chapter 15 Mutualism 347

Concepts 349

### 15.1 Plant Mutualisms 349

Plant Performance and Mycorrhizal Fungi 349

Ants and Swollen Thorn Acacias 352

A Temperate Plant Protection Mutualism 355

*Concept 15.1 Review* 356

### 15.2 Coral Mutualisms 357

Zooxanthellae and Corals 357

A Coral Protection Mutualism 358

*Concept 15.2 Review* 359

### 15.3 Evolution of Mutualism 359

Investigating the Evidence 15: Confidence Intervals 360

Facultative Ant-Plant Protection Mutualisms 362

*Concept 15.3 Review* 363

#### Applications: Mutualism and Humans 363

The Honeyguide 363

Guiding Behavior 364

## Section V COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS

### Chapter 16 Species Abundance and Diversity 370

Concepts 372

#### 16.1 Species Abundance 372

The Lognormal Distribution 372

*Concept 16.1 Review* 373

#### 16.2 Species Diversity 373

A Quantitative Index of Species Diversity 374

Rank-Abundance Curves 374

**Investigating the Evidence 16:** Estimating the Number of Species in Communities 376

*Concept 16.2 Review* 377

#### 16.3 Environmental Complexity 377

Forest Complexity and Bird Species Diversity 377

Niches, Heterogeneity, and the Diversity of Algae and Plants 378

The Niches of Algae and Terrestrial Plants 378

Complexity in Plant Environments 379

Soil and Topographic Heterogeneity and the Diversity of Tropical Forest Trees 379

Algal and Plant Species Diversity and Increased Nutrient Availability 380

Nitrogen Enrichment and Ectomycorrhizal Fungus Diversity 380

*Concept 16.3 Review* 382

#### 16.4 Disturbance and Diversity 382

The Nature of Equilibrium 382

The Nature and Sources of Disturbance 382

The Intermediate Disturbance Hypothesis 383

Disturbance and Diversity in the Intertidal Zone 383

Disturbance and Diversity in Temperate Grasslands 384

*Concept 16.4 Review* 385

**Applications:** Disturbance by Humans 385

Human Disturbance: An Ancient Feature of the Biosphere 386

Disturbance by Humans and the Diversity of Chalk Grasslands 387

### Chapter 17 Species Interactions and Community Structure 391

Concepts 392

#### 17.1 Community Webs 392

Detailed Food Webs Reveal Great Complexity 392

Strong Interactions and Food Web Structure 394

*Concept 17.1 Review* 394

#### 17.2 Keystone Species 394

Food Web Structure and Species Diversity 395

Experimental Removal of Sea Stars 396

Snail Effects on Algal Diversity 397

Fish as Keystone Species in River Food Webs 400

**Investigating the Evidence 17:** Using Confidence Intervals to Compare Populations 401

*Concept 17.2 Review* 403

#### 17.3 Exotic Predators 403

Introduced Fish: Predators That Simplify Aquatic Food Webs 403

*Concept 17.3 Review* 405

#### 17.4 Mutualistic Keystones 405

A Cleaner Fish as a Keystone Species 405

Seed Dispersal Mutualists as Keystone Species 405

*Concept 17.4 Review* 406

**Applications:** Humans as Keystone Species 406

The Empty Forest: Hunters and Tropical Rain Forest Animal Communities 406

Ants and Agriculture: Keystone Predators for Pest Control 407

### Chapter 18 Primary Production and Energy Flow 411

Concepts 413

#### 18.1 Patterns of Terrestrial Primary Production 413

Actual Evapotranspiration and Terrestrial Primary Production 413

Soil Fertility and Terrestrial Primary Production 414

*Concept 18.1 Review* 415

#### 18.2 Patterns of Aquatic Primary Production 415

Patterns and Models 416

Whole Lake Experiments on Primary Production 416

Global Patterns of Marine Primary Production 417

*Concept 18.2 Review* 418

#### 18.3 Consumer Influences 418

Piscivores, Planktivores, and Lake Primary Production 419

Grazing by Large Mammals and Primary Production on the Serengeti 421

**Investigating the Evidence 18:** Comparing Two Populations with the *t*-Test 422

*Concept 18.3 Review* 423

#### 18.4 Trophic Levels 424

A Trophic Dynamic View of Ecosystems 424

Energy Flow in a Temperate Deciduous Forest 424

*Concept 18.4 Review* 426

**Applications:** Using Stable Isotope Analysis to Trace Energy Flow Through Ecosystems 426

Trophic Levels of Tropical River Fish 426

Using Stable Isotopes to Identify Sources of Energy in a Salt Marsh 427

Food Habits of Prehistoric Human Populations 428