

时间舞台上的物种

生态学前沿

进化生态学

陈蓉霞 著

上海科学技术出版社

进化。这个词自达尔文以来已经被争论了一百多

年。不从进化的角度去解读生态学，就无异于割裂它在

时间舞台上，各类物种是怎样繁衍生息的本真面目。

大部分，第一部分着重从历史的角度来理解。考察生态

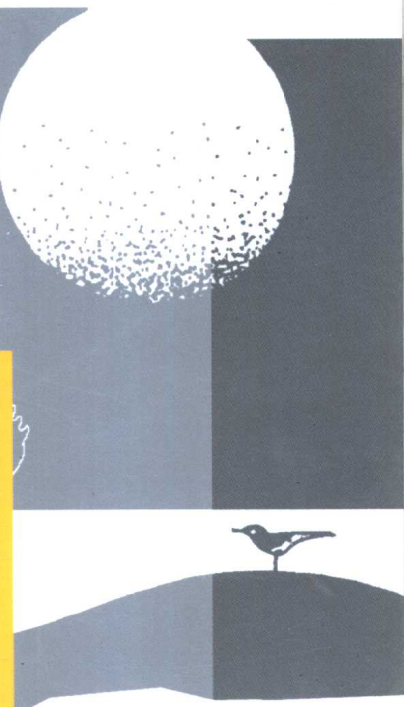
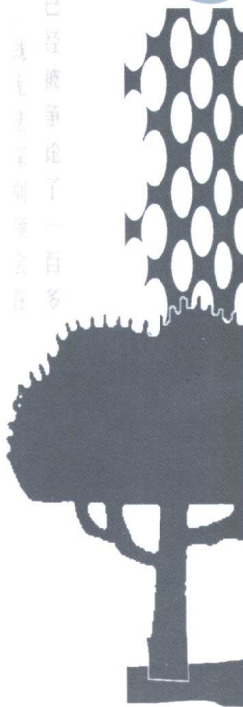
系统的演化及平衡的维持。第二部分则深入探讨自然选

择的作用过程及其与物种起源的关系。全书通过探索进

化对于生物界当前存在模式的影响，从历史和进化的角

度来考察生物与环境的关系，从而使读者对生命的意义

有更深刻更直接和更深刻的感受。



生 态 学 前 沿

时间舞台上的物种

进化生态学

陈蓉霞 著

上海科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

时间舞台上的物种：进化生态学 / 陈蓉霞著.

—上海：上海科学技术出版社，2002.8

(生态学前沿 ABC)

ISBN 7-5323-6614-6

I. 时... II. 陈... III. 进化学说：生态学 IV. Q149

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 054737 号

上海科学技术出版社出版、发行

(上海瑞金二路 450 号 邮政编码 200020)

常熟市兴达印刷有限公司印刷

新华书店上海发行所经销

开本 787×1092 1/32 印张 4.625 字数 65 千字

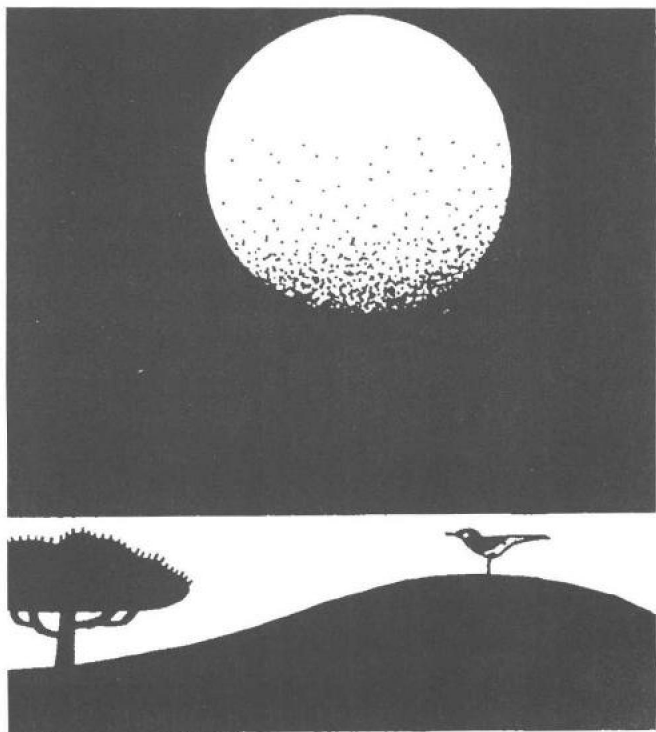
2002 年 8 月第 1 版 2002 年 8 月第 1 次印刷

印数：1-3 000 定价：10.50 元

本书如有缺页、错装或损坏等严重质量问题，
请向本社出版科联系调换

人是万物之灵，也是自然之子。海明威说得好：“人可以被毁灭，但不会被打败。”但我们还要谨记的是，自然可以被践踏，但不会被征服。

自然孕育了人，就必然有某种规律约束着他，本套丛书试图寻找的，就是那些暗示这种规律的蛛丝马迹。



当我开始动手写作眼下这本薄薄的小书之际，正逢初夏这一宜人的季节，一个雨后凉爽的下午。窗外清脆的鸟鸣声此起彼伏，树丛中不时闪过小鸟那轻盈的声影。置身于这一片唧唧喳喳的、充满活力的欢闹声中，不由得令人倍感生命世界的美妙与亲切。小鸟栖息于树丛中，花朵在阳光下绽放。安详平和似乎是生命界的主旋律。然而，我们可曾知道，一棵小草的种子要苦苦等待多久，才能获得萌发的机会？一头机敏可爱的小鹿若是没有它的天敌——狼，等待它的命运将会如何？一棵大树若是没有蚕食它的昆虫，它会长得更好还是更糟？为什么生物都有雌雄，而且雌雄的比例相近？为什么衰老是所有生物挥之不去的阴影？为什么医学上抗生素的品种在不断地更新换代？为什么要去保护一头大熊猫？难道仅仅因为它的憨态可掬？秋天的人行道边满是梧桐树的落叶，而松柏为何一年四季都是郁郁葱葱？

我们可以提出许多个这样的为什么。你或许还没来得及仔细去想这些问题，或许以为这些现象如同天上的繁星、地上的小河一样常见，以至令人熟视无睹。然而事实上，在上述每一个这样问题的背后，都能引发出深刻的思考以及严谨的理论，本书即围绕这些问题展开讨论，力图使你对生命的魅力有更多直接和深刻的感受。

环顾我们的四周，鹰击长空，鱼翔浅底，万类霜

天竞自由。这是一个生气勃勃的大自然，其中的每一种生物都栖居于它独特的环境之中。难以想象虎落平原、北极熊来到赤道将会面临怎样的境地。研究生物与环境之间的关系就是生态学。这里的环境不仅是指物理环境，如温度、水分、风速、土壤的性质等，而且还包括周围所有生物体的影响。例如，一株小草就得想方设法比它周围的其他植物长得更高，以便捕捉到更多的阳光；一只软弱无助的小鸡就得随时提防黄鼠狼的偷袭等等。对于这一特定的小草或是小鸡来说，其他植物或是黄鼠狼的存在，就组成了它所处环境的重要部分。有机体之间这种竞争、捕食或是寄生和 cooperative 的关系，正是生态学研究的重要内容。

生态学的最早研究可追溯至进化论的创立者、英国生物学家达尔文。他在《物种起源》中，曾举了一个例子来说明生物与生物之间这一错综复杂的关系。达尔文通过观察证实，三色堇和红三叶草的受精必须要有熊蜂作为媒介。一个地方熊蜂的数目与田鼠的数目很有关系。因为田鼠常会破坏蜂窝。而田鼠的数目又与猫的数目密切相关，这当然由于猫是鼠的天敌。于是，一个区域内猫的数目竟然可以决定该处花（三色堇和红三叶草）的茂盛程度！

达尔文说：“我们常常从光明、愉快的方面去看自然界的外貌，我们常看到了极丰富的食物，而没有注意到在我们四周闲散歌唱的鸟类，大都取食昆虫或植物种子，因而不断地毁灭了生命；我们忘记了这些鸟类和它们的卵或雏鸟，亦常常被鸢鸟或猛兽所残

噬；并且也没有注意到食物在目前虽丰富，但并不是在每年的一切季节都是如此。”^①这就是说，在自然界表面的莺歌燕舞现象背后，其实存在着严酷的生存斗争。一株植物年产1 000颗种子，而平均仅有1颗种子可以长成，能在这场竞赛中获胜的个体，就得具备比别的个体更多的、哪怕是稍微多一点的优势。这种优势的积累就是生物界中触目皆是的适应性状的出现。比如，蒲公英的种子具有美丽的茸毛，正是因为借助于这种茸毛，它才能传播到更远的、未经占据的地面上去，从而增加了生存率；非洲人有着卷曲的头发，那是因为在烈日当头的赤道地区，卷曲蓬松的头发更有利于隔热；植物的叶子在茎上呈镶嵌式排列，犹如电影院里座位的排列，就是为了最大限度地捕捉光线。这些都是特定的适应性状。生物体能在剧烈的生存竞争中繁衍至今，离不开适应性状的存在。

生物界中的适应现象俯拾皆是，以致17世纪英国有一位博物学家兼神学家约翰·雷如此说道：哪怕在一只虱子身上也凝聚着上帝的智慧。这句话精辟至极。如果我们仔细观察一只头虱的话，就会发现在它的足上长有许多细小的钩子，恰好能牢牢地抓住人的头发。在达尔文之前，西方的神学家一直以为这种适应性状是设计的产物，试想，若不是出自于上帝的智慧，自然界又何以能产生这些奇妙的构造？反过来说，也正是自然界中存在的这些奇迹才无可辩驳地证

① C. 达尔文：《物种起源》，科学出版社，1972年，第43页。

明了上帝的全能。于是，博物学家的观察与神学的说教就此得到了统一，这就是在 19 世纪的英国曾经繁荣一时的自然神学。

然而，在达尔文看来，如果博物学将所有现象背后的原因都归之于上帝的设计，那它就等于什么也没说。一种科学的理论应当阐明造成千差万别的适应性状背后的机制是什么。在对生物界的情况作了仔细考察之后，达尔文得出结论，相对于自然界所能提供的资源而言，所有生物的繁殖都是过度的。以一年生植物为例，它只要生产两颗种子（实际上从没有这样低产量的植物），每棵长成幼苗，于次年再生两颗，如此类推，在 20 年内，即可得到 100 万株植物。这是理论上的计算，实际上自然界中从未发生过这样的事例，那是因为可供植物种子萌发的资源（包括能量、土壤等）都是有限的。一颗种子要能脱颖而出，战胜其他对手得以生存下来，它就必须具备比其他个体更多的有利性状。同时，达尔文还观察到另一个重要现象，这就是变异。每一种生物所产生的子代，它们相互之间以及与亲代之间，或多或少总有某些差异，这是生活中一个普遍可见的现象。

达尔文正确地提出，首先，这种差异必须是可遗传的；其次，差异的出现相对于特定的功能来说是不定的、随机的。比如说，当雏鸟在蛋壳中破壳而出时，必须具备坚硬的喙尖。新生个体的喙尖也许有强有弱，但弱的个体更容易死于壳中。这时，得以生存的只能是具有坚硬喙尖的雏鸟；或者另一方面，也有可

能是卵壳较脆易破的个体。再以长颈鹿为例，婷婷玉立的长颈鹿实在是动物园中的一大奇观。长颈鹿的身材很高，颈部、前足、头和舌都很长，它的整个骨架完全适合于吃较高树木上的叶子。在灾荒的年代，哪怕是略微高的身材，就有利于它能吃到其他有蹄类或是较矮的个体无法得到的食物。于是，长颈鹿就脱颖而出。

达尔文把生存斗争中保存有利性状、淘汰不利性状的过程称为自然选择。这个概念是进化理论的核心，因为它阐明了进化中适应性状产生的机制；同时，它也是生态学中的核心思想，因为它概括了生物体与环境关系的实质。严酷的选择带来了适应，正是借助于形形色色的适应性状，生物体得以适应各自不同的环境。这才有水中游动的鱼群、空中飞翔的鸟儿、地上行走的兽类等。这一切与神的设计无关，它们背后有一双看不见的手在操纵，这就是自然选择。当神的意志或智慧被自然选择过程所替代以后，生态学乃至进化论才得以破壳而出，它啄破的正是自然神学这一曾为它提供养料但如今只能带来束缚的旧壳。

20世纪杰出的生物学家杜布然斯基曾如此评价：“不从进化上来看，生物学中的一切都毫无意义。”生命界与非生命界的一个重大区别即在于前者贯穿于历史之中，它有一个发生、演变的过程，有一个祖先可以追寻。这就是进化。面对大自然中的一草一木，一虫一鸟，我们都可以追问它的结构、功能的来历，它何以会成为今天这样的模式；同样，生物与环境的关系

系也是长期演变的产物，是经受自然选择千锤百炼后的结果。所以，达尔文在考察自然选择何以可能时，常常从生物与环境关系的角度出发加以论证，这就是生态学研究的萌芽。由此可见，若是追根溯源的话，进化论与生态学本来就是相伴而生的姐妹学科。于是，我们就有了生态学中一门重要的分支学科——进化生态学的诞生。

所谓进化生态学，就是探索进化对于生物界当前存在模式影响的一门学科。换句话说，进化生态学着重于从历史和进化的角度来考察生物与环境的关系。要知道，生物进化有着漫长的历史，地球上最早出现的生命体是在大约 35 亿年前左右。今日多姿多彩的生命界就是这种长期演化的结果。所以，在每一物种、每一群落乃至每一生态系统的背后都有一段扣人心弦的历史过程可以追寻。这正是进化生态学的魅力。

本书的介绍将分成两大部分。第一部分着重从历史的角度来理解、考察生态系统的演化及平衡的维持；第二部分则深入探讨自然选择的作用过程及其与物种起源的关系。也可以说，前者更偏重于宏观现象；后者更瞩目于微观机制。它们的核心则在于阐明进化是如何影响生态模式的形成的。

前言

1

第 1 章

林子大了，什么鸟都有

——生态系统中物种多样性的由来

1

第 2 章

丧钟为谁而鸣

——物种绝灭与人类

13

第 3 章

天地不仁，以万物为刍狗

——捕食与多样性关系

27

第 4 章

复杂的是美好的

——生态系统的抗性与弹性

51

第 5 章 如何使抽彩的中奖率最大化

——有性生殖的意义 57

第 6 章 自私的基因

——选择的作用对象 73

第 7 章 进化等于进步

——选择的目的是 89

第 8 章 进化中的遗憾

——选择远非完善 105

第 9 章 看得见的进化

——选择与物种起源 119



第1章

林子大了
什么鸟都有

——
生态系统中物种多样性的由来

我永远在沙
岸上行走，在沙土
和泡沫的中间。高
潮会抹去我的脚
印，风也会把泡沫
吹走。但是海洋和
沙岸，却将永远存
在。

纪伯伦

有一位诗人曾如此感慨：自然界中没有两片相同的树叶。一语道出生命界中最为引人注目的现象：多样性。无论是在显微镜下观察一滴池水中的微小生物，还是欣赏森林中的鸟语花香，首先令我们叹为观止的就是物种的多样性。现在已被科学家记载的物种总数超过150万种。可以确认的是，至少有两倍于此的物种尚未被记载，它们主要分布在热带。由此可以估算，世界上物种约有500万种。^①其中昆虫的种类最多，目前被描述的种类已超过100万种。

为什么地球上的物种具有如此惊人的多样性？当然，它们都是历经上亿年进化的结果。根据达尔文的进化理论，所有的生物均来自于一个共同的祖先，多样性的起源也就是物种形成的过程。它背后的动力正是来自于自然选择，关于这一点，我们将放在第二部分来展开讨论。就生态学的角度出发，进化就意味着对于某一特定环境的适应。在此意义上，多样性的由来与生物体所处的环境多样性有关。在漫长的进化过程中，各种生

① Richard B. Primack, 《保护生物学概论》，湖南科学技术出版社，1996年，第36页。

般包括许多个生态位并支持不同物种的生存。比如，温带阔叶林就为许多鸟类（山雀、丘鹑等）、哺乳类（鼠、狐狸等）、昆虫（蝴蝶、蛾、甲虫、蚜虫等）以及植物（风铃草、苔藓、地衣、银莲花等）提供了大量不同的生境。

传统上，生命的多样性仅仅指物种的多样性。现在，多样性的含义在宏观和微观层次上都有所拓展。在微观上，它意味着同一物种内个体在遗传上存在的多样性。正是个体间的遗传差异为物种走向分化创造了前提条件。我们将在本书的第二部分着重论及这一问题；在宏观层次上，多样性还涉及到群落、生境、生态系统的千差万别。这是生态学意义上的多样性。

生态多样性从何而来？这正是本节论述的重点。

站在进化生态学的立场上来看，一个生态系统，正如同一个物种，都不是一朝一夕所能形成的，它们均是在漫长演化过程中的产物。生态学告诉我们，一个生态系统内物种的丰富性与演替有关。演替是指物种的组成及群落的结构和功能随着时间而发生变化的过程。这种改变具有连续的、不可逆的、有序的特点。演替这个词最初是用来描述北美

我曾暗自诧异，展现在我眼前的大千世界是如此的纯朴。

泰戈尔

东部一块废弃不用的农田上所发生的植物依次生长的顺序。在遭到废弃之后，这块田地上先是杂草丛生，继之长出灌木，如漆树和山楂，最后演变成为一片树林，其中有枫树、栎树、樱桃树及松树等。

在演替过程中，每一个阶段的出现都是自发连续的，但各个阶段却有其鲜明的特色。有时某些阶段也许会完全被跳过。有些阶段也许会长达数年甚至数10年，这取决于环境条件及特定阶段的类型。当群落与环境取得一个稳定的平衡时，演替过程完成。最后出现的这一个阶段被称之为演替顶极群落。演替顶级群落的性质，因这个地区占优势的非生物环境的不同而异。在炎热的干旱地区，顶级群落是荒漠生态系统；在炎热的潮湿地区，顶级群落是热带雨林。理论上，处于这一阶段的群落是稳定的。在其极端形式上，演替顶极概念预示着在一个地理区域内仅有一个最终的群落，所有的演替都将朝这个单一的演替顶极趋近。

根据经典理论模型，一个生态系统在结构上的复杂性和组织程度将会随着演替在时间上的展开而逐渐复杂化并走向成熟。在演替的早期阶段出现的物种被称之为先驱性物种，它们大多是喜阳植物和喜阳蝴蝶等。此

林子大了 什么鸟都有

——生态系统中物种多样性的由来