

高等学校试用教材

动物生态学

下 册

华东师范大学 北京师范大学 合编
复旦大学 中山大学

人民教育出版社

高等学校试用教材

动物生态学

下 册

华东师范大学 北京师范大学 合编
复旦大学 中山大学

人民教育出版社

内 容 提 要

本书分个体、种群、群落和生态系统四个水平介绍了近代生态学的基本原理。全书共四篇十一章,分成上、下两册出版。下册包括:第三篇群落生态学和生态系统;第四篇应用生态学。本书由钱国桢担任主编,其中第九章由钱国桢编写;第十章、第十一章及附:系统生态学由孙儒泳编写。

本书是我国动物生态学工作者自编的第一本教材,取材广泛,内容较新,除作为高等学校生物系教材外,还可供生态学研究人员、大专院校有关专业教师、农业、渔业、环境保护、野生动物管理、人口统计和卫生保健等方面工作人员参考。

高等学校试用教材

动 物 生 态 学

下 册

华东师范大学 北京师范大学 合编
复 旦 大 学 中 山 大 学

*

人民教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

浙江新华印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 7.25 字数 164,000

1982年1月第1版 1982年5月第1次印刷

印数 00,001—11,500

书号 13012·0689 定价 0.61 元

目 录

第三篇 群落生态学和生态系统

第九章 群落生态学	231
第一节 群落生态学的意义	231
一、生物群落简介	231
二、群落的分类及生态学上的优势概念	232
三、生态演替	234
四、有关群落演替的顶极	235
五、动物群落学简介	237
第二节 群落的特征和种间协调	239
一、群落的基本特征	239
二、种间协调(interspecific association)的测定方法	240
第三节 群落中物种的多样性	243
一、物种多样性的测量	243
二、一些多样性等级的例子	249
三、多样性等级形成的因素	250
第四节 动物群落的分层现象	251
第五节 人类与生物群落	252
一、人类作为生物群落形成过程的启动者	252
二、人是动物群落组成的引入者	254
三、人类是群落生境的创造者(改变者或破坏者)	254
四、关于排灌水及地下水位下降等问题	255
第十章 生态系统	257
第一节 生态系统的基本概念和特征	257
一、什么是生态系统	257
二、生态系统的基本结构	259
三、生态系统的生产、呼吸和分解过程	263
第二节 生态系统中的能流	266
一、食物链、食物网、营养级和生态锥体	266
二、生态系统的能流过程	268
三、生态效率	273
第三节 生态系统的生物生产力	274

一、生产力的基本概念·····	274
二、初级生产力·····	277
三、初级生产力的测定方法·····	281
四、次级生产力·····	285
第四节 生态系统中的物质循环(生物地化循环)·····	286
一、水循环·····	287
二、气体型循环·····	289
三、沉积型循环·····	295
四、营养物质收支·····	299
五、再循环途径·····	301

第四篇 应用生态学

第十一章 应用生态学的几个重要方面·····	303
第一节 生物资源的保护与科学管理·····	303
一、逻辑斯谛模型·····	305
二、动态库模型·····	306
三、实验研究·····	310
第二节 有害动物的防治·····	312
第三节 生态学与环境污染问题·····	317
第四节 生态学与人口问题·····	322
一、世界人口的增长·····	322
二、我国人口的增长·····	325
三、人口增长与粮食、土地、污染等问题的关系·····	326
附：系统生态学简介·····	329
一、什么是数学模型·····	330
二、实例——三分室的碘循环模型·····	330
三、生态系统中物质循环的更一般模型·····	334
四、建立模型的目的及常用的数学方法·····	335
五、建立模型的方法·····	337
编后记·····	342

第三篇 群落生态学和生态系统

第九章 群落生态学

第一节 群落生态学的意义

一、生物群落简介

生物群落 (biotic community) 就是在一定区域, 或一定生境里各个生物种群相互松散结合的一种结构单元。这种单元虽然结合松散, 但却由于其组成的种类及一些个体的特点而显现出一些特性。广义地说在整个生态系统中有生命的那一部分的组合就是生物群落。生物群落是一种泛指的名词, 可以用来指明各种不同大小及自然特性的有生命物体的集合, 从一块土壤中有机体的组合, 一根树干上的生物区系, 一片草地到广大的森林。但也有主要群落及次要群落之分。所谓主要群落 (major communities) 是指那些具有充分的大小范围, 其结构有一定的完善性, 能相对独立区分于邻近的群落, 只要有日光给以能量就能茂盛地存在。次要群落 (minor communities) 也只能说是相对概念, 是一些多少要依赖于邻近集团的生物群体。

关于群落概念在生态理论中所以重要, 是因为现在已经了解到, 在自然界里共居一起的式样繁多的有机体, 它们的生存是有一定顺序状态, 而不是偶然散布于地面的一些孤立的东西。生物群落经常改变其外貌 (在温带的森林, 一年四季特别明显), 然而却具有可以描述及研究的结构及机理。这些结构及机理在群落中是有可以统一的属性的。所以, 谢尔福德 (Shelford) 曾把生物生态群落定义为“分类系统上的级合单元, 并且有相对统一的外观”。群落的分布区, 常有一些不同群落能明确地表现出各自的差别, 可以彼此划分开。但另一方面, 常常是群落间彼此混合在一起, 以至不存在明显的界线。虽然如此, 不同的群落仍然能划分开。生物群落要经常变动, 其中的有机体也因之随着变动, 而群落中的有机体如果起了变化, 这也会使群落起一定变动。所以, 如果想控制群落中的某种有机体种类, 不管是增加其数目还是想排除它, 最好的方法是控制群落。例如, 保持松鸡所居住的生物群落的良好状况, 比用放养或管制一系列限制因子更为有利。也可以用最简单而价廉的方法, 如改变整个水生群落 (例如, 水平的升降, 暂时的排干等) 以控制某些蚊, 比用杀虫剂毒杀更为有利。

奥德姆 (Odum) 选用犹他州西部的沙漠灌丛地区作为具体的群落例子。这区生物较简单, 人烟稀少而又有非垦植地, 生物种间关系比较单纯。研究这些较简单的地方是为研究更复杂的地区打基础, 现在搞清群落的关系确实是生态学中一个十分重要的而又未十分成熟的问题和学科。要了解群落的划定区域特点, 既要简单又要有足够特点和代表性, 并且便于定量统计, 把各选出的区联成一整体, 从中找到统一的基础和根据, 包括数据等。例如, 植物的密度及

出现率；脊椎动物的数量或种类(鸟类、哺乳类、爬行类)；无脊椎动物的种群，应仔细地用样方来测定。微生物一般不作。定量测定要用一个周年，注意生长季节的动态变化，而测定年变化则须要进行三年。这样就可以有定量根据来研究群落的结构，指明其季节变化及较长年代的周期动态。这样可以了解到生物群落，定居下来的原因及其物理生存环境，其中大量数据是气候、土壤、水份等。在这个研究中了解在犹他州西部沙荒地区有两个主要群落。即鼠尾草群落和花楸群落。每一群落都以有显著优势的有机体命名。即以其中某一种数量最大，出现率最高的植物命名。温度在两种群落中是一致的，但起到限制作用的不是温度而是水份含量的变动幅度，鼠尾草垫地区雨量较多(多于二倍)，土壤深，更具有通透性，含盐量相当少。花楸群落(shad-scale community)则并非如此，所占地区较干旱，土壤常浸透盐份。因此，由于土壤的湿度不同，而发展出一些次要群落。所有的主要及次要群落都有相当的明显界线。动物方面大型者在各群落间走来走去，尤其捕食者，在整个主要群落里都有发现。小型动物与一些植物的分布相适应，在一定的主要群落或次要群落中生存。鸟、啮齿类、蜥蜴、蚂蚁、蜘蛛等，则似乎特别适应于干燥条件，由于趋向干燥，结果把种群拥挤得十分密集。其中啮齿类对群落总体来说是很重要的，因为植物及捕食者之间的关系是由它们来联系，成为主要食物链，并由于其对植物的破坏作用，而控制植物的生长，有些鼠类挖掘力特强，常对土壤起生态学上的反作用。

二、群落的分类及生态学上的优势概念

根据什么给群落定名，这是群落分类命名的问题，也是说明该群落的主要特性的问题。组成群落的各种生物种类在群落中所起的作用并不一样。在群落中生存的千百种有机体，只有少数种或种的集群，由于它们的数目、大小或活动性，起着主要控制影响作用。在群落中虽然分类学名词是重要的，但并不由分类关系来判定，因为主要控制“规律”，起着重要作用的生物体，常常属于完全不同的分类群，系统关系相差极远。群落间的分类关系及其集团关系，决非分类学系统上的区系名称(如 fauna 及 flora)，而是估价对群落真正重要的有机体。因此，最合理的分类水平是基于营养水平，或基于主要生态位(major niche)。群落的组合应具有生产者(producer)、消费者(consumers)和分解者(decomposers)。在这些集群里，种或种的某些个体的集群，有很大可能，控制环境中的某些物理因素和一些生态环境，有时直接控制群落，这才可以认为是生态学上的优势者。

生物群落内的分类问题，可采用奥德姆氏提出的一个极简单有效的例子加以说明。他认为，如在一草地上漫步，并记录我们观察到的重要有机体。假若得到这样一个名录：

兰草	肉牛群	火鸡
白花苜蓿	奶牛群	绵羊
栎树	家鸡	马群

由于这样记录不具定量关系，不能描述草地的真实自然景况。因此，必须加以定量的估价，即得如下概念：

兰草 48 公顷	肉牛 2 头	火鸡 2 只
白花苜蓿 2 公顷	奶牛 48 头	绵羊 1 头

橡树 2 株

家鸡 6 只

马 1 匹

这样一来就可以清楚了解到, 兰草在生产中是优势种类, 而吃草的奶牛是优势的消费者。这个群落就可以算做奶牛兰草地群落。

但实际上, 草地上还有其他有机体在起作用, 不过从影响控制的观点, 兰草及奶牛是更为重要的成份。当然, 在自然群落中, 有机体的种类肯定会比这要复杂得多。但是, 必定会有一些种, 经常控制着群落, 这也就是优势种。生态学上的优势种, 是具有主要控制影响群落的有机体。如把群落中的优势种去除, 必然导致群落发生重要的变化, 但把非优势种去除, 只会发生较小的变化。还有一特点, 就是优势种常常也是个体数量十分多的种。

在陆地上植物常是主要的优势种类, 因其绿色部分接受阳光。转换了能量, 是所谓的生产者, 而且给许多消费者以隐蔽所, 并能从各方面改变物理因素。植物学家常用优势种, 是说某种植物有过多的储量 (overstore)。对于群落起控制作用的不仅是植物, 动物 (消费者) 也常常能控制群落。草原上的有害啮齿类就能用各种方法改变草原群落, 过渡放牧也会损害群落的结构及外貌。克利门次 (Clements) 及谢尔福德对生态学的优势种的特点归纳如下: (1) 优势种接受全部气候的压力, 即它们不需要其他有机体的保护和影响; (2) 它们应该是一些调节气候及生态环境的种类, 是有规律性的, 从其密度方面或重量方面来说是最大量的; (3) 对气候起直接反作用, 改变陆上的水分及光线或海中气体或盐分。

对还原者来说, 还未用优势种的名词概念来形容, 在生态学中尚未判定微生物群落中的优势种问题, 但毫无疑问在微生物的群落中有某些微生物, 在群落中是起着优势作用的。例如, 在上海污水静化过程中, 有一段时间, 球衣菌显然起着控制性的优势作用。

北方的群落与南方群落相比, 仅有较少种类可划入优势等级, 或者说其优势并不那么具有比较性。例如, 北方的森林, 可能只有一到二种树即可组成树林的 90% 以上; 而在热带森林, 常有不少种类, 从同一水平相比都是优势种。可以说, 凡是自然条件中物理因素极端的地区, 优势种的种类就少, 因为生物有机体的种类本身就要少一些。因此, 在生态学上, 类群中的优势种, 以及种间的关系等生态学问题, 在沙漠、苔原或其他极端的环境中, 是十分简单明了的, 以其作为典型示范研究比较容易。从另一方面说, 在极端环境中的群落, 其控制性影响只由很少的种类所分担。

现在对生物群落的研究渐多, 在总的群落命名中也是各式各样的, 然而象对植物或动物那样定出学名系统, 至今还没有合适的统一方法。但应向这一方向迈进, 使人一见命名即可一目了然, 并容易同其他不同的群划分开。现在的根据可按照: (1) 依其主要优势种或种的某些个体的集群; (2) 优势种的主要生活形式; (3) 为群落所占有的栖息地的环境, 具有极明确的栖息条件的特点。

由于群落是由一些有机体所组成, 许多生态学者认为, 须按其最重要的有机体, 也就是最优势者来命名。这种方法对于一些种类较少, 并在任何时期都表现为明显的优势种的群落, 是比较简单明了的。但如果完全按群落里面的种的优势来命名, 则有些群落的名字就会变得十分冗长。这样, 用生态系 (ecosystem) 比用群落 (community) 更容易显出真实的统一体。例如, 山区乔木、灌丛、矮草生态系, 沙丘耐旱矮灌木、草丛生态系, 丘陵生态系, 岩石生态系等。群

落命名应当尽可能短,在理论及实践上才有实际意义。最好挑选出某些显著而又稳定的生物或非生物的东西,用来命名。在陆地上一般以主要植物(major plants)作为命名的基础。如鼠尾草群落(sagebush community)即是较好的命名,因鼠尾草的分布既广泛又稳定,无其他植物能超过它,是主要优势(major dominaut)。此外,如山毛榉-枫树(槭树)群落(beech-maple)指明,有两种优势种,也是很合宜的命名。然而在我国东南部、华南或西南,以及南亚及非洲的浓密的复杂树林,其优势种类太多,如用来命名必然很冗长而导致混乱。这样,可用一群优势种类及优势种所处的共同生态条件或其生命相似的类型(pattern)命名较为合适,容易使人有总的概念。例如,混合沼地森林群落(mixed mesophytic forest)、热带雨林群落(tropic rain forest);在我国华南沿海有红树林群落;丛生草地群落(bunchgrass grassland communities)等,使生态学家立刻就能了解这些群落的状态。在水生群落中由于缺少特大的植物,所以一般都不用它定群落的名字,通常都用自然环境的物理条件加以命名。例如,急流群落(stream rapids community)、泥沼群落(mudblot community)、潮间带群落(pelagic community)等;如果某些水域的动物明显而又高度特化,也可用来命名。例如,在海水条件下的底栖动物群落(sessile bottom community)等。至于高等动物,生态学家奥德姆氏认为,可以不包括到群落命名中去,因高等动物的活动性太大,一、二种动物不可能长期成为优势。这一点,如我国天目山区鸟类,其优势种也常常随季节而有更动。但是谢尔福德赞成把高级动物包括在群落里,用来命名,这样可以强调动物应同植物一样是群落的组合成员。

三、生态演替

所谓群落的生态演替(ecological succession),即群落经过一定的发展历史时期及物理环境条件的改变,而从一群落类型转变成另一类型的顺序过程(orderly process of community change),或者说在一定区域内群落的彼此替代。

演替在生态学中非常重要,因为群落的组合动态是必然的,而其静止不动则是相对的。研究演替不仅可以判明群落动态的机理及有关理论,而且与人类社会的经济生活具有十分密切的关系。在我国西北或有沙漠的地区,由于沙丘的移动,常影响植物群落的演替。建国以来治沙的措施,实际上是用人造的新的植物群落把沙丘向远处推。在自然界里,不经人工干预,群落由于一定原因而有顺序的变动,由一个自然组合转为另一组合,正说明了自然界的动态平衡(dynamic balance of nature)。

生态演替是有定向性的,随着条件的变化,群落也必随着演变,某些种类的出现而代替了别的种类。在这一过程中,具有一种序列和交替过程,由此即可推断其未来的变化。在某些陆地条件下,整个演替只在几年之内完成,而在某些水域条件,这种演替过程可能极为缓慢。由于群落栖息地生态环境常常全部改变,因而群落中的种在演替中也常常是全部被替换,至少是大部分被替换,这些演替原则具有普遍意义,可用于微生物系统或动物群落。

另外,有关演替的概念还应注意两种情况:一种是演替在从未被占据过的区域。例如印尼附近某海岛的火山突然爆发,毁灭了岛上所有的动植物,几年之后,又有新的绿色植物侵入这无人之地;在我国长江口附近,由于积沙而露出水面的沙丘,不久也被植物所占领,这种演替

过程称为初级演替(primary succession)。一种情况是群落演替发生在曾被占领过的,但已被移走的区域。这种区域在我国特别多,森林被乱砍乱伐成光山,象云南西双版纳的某些森林部分等,或被火烧过的林区,立刻又有其他种侵入并占据。这种演替速度很快,称为次级演替(secondary succession)。其所以快,是因为在其附近至少已有一些有机体,而且已被占领过的土地,比生疏地更容易发展群落。现在所说的演替,是指近代的地理年代,在比较短的相对稳定的物理环境条件下发生的。史前演替,原则上也相似。群落经一种类型演变成另一种,这一过程称为演替阶段(sere 或 seral stage),而发展到最高阶段,相对稳定(至少在一段相当长的时期),则称为顶极群落(climax),这些都常常顺序发生,并已形成一些常被引用的名词。

演替的原因,虽说是因环境条件的变动,然而常常是多因素的,很难对每一个演替都肯定是同一因素所导致。一般说气候导致演变,因为最终的结局是随不同气候而变动的,然而单是气候并不能完全解释清楚,因为在演变过程中,气候常是年复一年地保持相似,并无多大变动。其他物理因素当然也有作用,例如水的浸蚀或沉淀积累,也能改变土壤特性,从而给新群落的发展提供条件。但演替在很大程度上是群落本身所具有的一种特性。群落在其栖息地最初是很适宜的,但逐渐趋向于对本群落中的某些种或大多数种不太适宜,而这时的条件,对另外的种类则成为最适宜的条件,这就导致演替的开始,于是开始逐渐变动,一直到平衡,再继续变动,以至达到顶极状态。例如,在一块光裸的土地上,或一块翻耕的土地上,或一塘新积起的水体中,各自的物理条件都达到了极端,火热的太阳照射,地上的温度及湿度条件变动极大,食物很少。换言之,这块栖息地尚未因生物活动而成熟,或者说尚未软化(moderated)。因此,只有少数要耐受这种特别极端条件的有机体能够存活,以后新的空间很快会被占领。这些有机体的群体虽然发展有限,但是却很繁荣,因为这里很少有种间竞争。不久,这些最初来的有机体开始改变栖息地的环境,以更适于本种;这样一来,对其他有机体也很适合,于是又有新的有机体侵入,不久便排斥这些最初的种类。最后,这块栖息地被一些有机体改变得更复杂,而使群落趋于稳定。可见,物理条件过于严酷,有机体就不能生存适应,其变动虽极端,但却有生物能够耐受,当这些有机体一旦站稳后,就能改变环境,使群落稳定,但其他有机体也能侵入而生存。

有关对演替的论述,最后可归结为一点,即令人感到奇怪的,是我们最希望能在群落中持久地保留下去的那些种类,却不是最近的演替物,也不是顶极的较晚演替系列中出现的,反而是最早演替系列的那些种。这样从资源保护,从自然保护及经济实践的角度来看,许多狩猎鸟兽、淡水鱼类和最有价值的材林,在群落中的地位如何能保持?看起来在群落暂时还茂盛的时候,就要及早注意其条件。因为一个特殊的有机体,如不能维持它在群落中最基本的地位及所需要的条件,那么这个种虽然对人很有益,也是很难保持下去的。这个问题就在于如何理解,以及设法保护延缓群落替代,保持所需要的群落演替序列,使其中某些种能持久存留,至少能维持在这个群落里。

四、有关群落演替的顶极

演替阶段到最后趋于稳定,即简称为达到顶极群落(climax community);这种群落本身

维持其稳定的持久性,与其所处环境的物理条件维持平衡。虽然说平衡,但并不那么绝对,在一有限的区域内,人们仍可看出:(1)单一的气候性顶极(single climatic climax)与平常一般气候诸因素起平衡作用(在水域则为水面气候——hydroclimate 或 hydrographic climate);(2)有一些改变的土壤顶极群落,其起因是由于基层的局部条件的改变。第一种是理论性的群落,在一已知的区域内,所有演替的发展,都趋向于这种顶极状态。这常常是地面的物理条件并没有激烈地改变原来地区的气候的情况下,气候顶极群落就能实现。第二种是在土壤顶极群落形成中,地形(topography)、土壤或水分等使气候顶极不能发展到顶极状态。

演替最终产生一个稳定的群落,这一问题有两种解释:按单向顶极(mono-climax)学说的看法,任何地区所有群落只会向这一种顶极发展,虽则其速度很缓慢;如按多向顶极(poly-climax)学说的看法,则所有种类的群落,虽然在并非同一个既定的气候区域内,最后却都会都归于一致的最终顶极,这似乎是不现实的假设,因为物理生境的各种条件因子决不是统一的。对演替过程的发展如果只是通过分析和精确的观察,则一个人或一、二代人,决不可能测量出所有自然生境中的群落,如何一个个地经过一段时间而塑造出一个统一的水平,或称为统一的顶极水平。所以,既非单向顶极,也非多向顶极能说明演替转变为顶极群落。只是可以折衷地说明,需要承认有一个单一的理论性的气候顶极,这种顶极依赖于群落所处的地域的基底的变化,并由此产生出一些可变动的土壤顶极。

关于群落的顶极形成问题,奥德姆氏用安大略省(Ontario)南部地区的森林演替,以阐明气候顶极中与土壤顶极有关的变动。在安大略省南部的生物群落的稳定,是与当地气候中的各物理因素相联系的(图 9-1)。

在平坦或微有起伏的区域,土壤排水性良好,而且也够湿润。这种地区槭树及山毛榉群落在演替中属于终末阶段(terminal stage)(其中槭树及山毛榉是优势种),证明这种群落是常态,并且是该地区不改变的顶极。但气候顶极群落仍然要分化,在南坡气温高些的地方,分化就大些,而在北坡或深谷,气温就低些,就会向另一方面发展。上述这种情况,越往南或往北的地区,气候顶极群落的分化趋势越相似。在图中可以看出,虽然地区性的气候及土壤很正常,然而气候顶极群落,以及各种不同的土壤顶极群落都与不同的气候及土壤排水性的不同相联系。

例如,从理论上说,栎树-胡桃群落(oak-hickory community)在干燥土壤上,如允许其长时间生长,就一定能逐渐增加土壤有机物的含量,并增加其含水的能力。这样,最终就会让位给槭树-山毛榉群落。从理论上来说,这是必然要发生的事,可是在一个较长的时期内,这种演替是否真会发生,人们最多只能看到微小的变动,而且要在没有人干扰的地区里才会发生,但在数代的时间里,这类地区很少不受到人的干扰。不过,在漫长的时间里,如果有一些严格的物理条件,如陡坡、深谷或其他群落,成为不能克服的障碍,这种气候顶极的演替就要受阻,这就是土质的土壤顶极在起作用。因而从气候与土壤顶极问题,又必须回复到群落演替中的另一基本观点上去,就是所谓生态演替的变迁顺序。其原因除了外部的,还在于有机体本身的相互作用,这种作用为一群新有机体提供了合宜条件,直到形成最后的、最终的阶段。底层的物理条件越严酷,环境变得更加困难,群落的发展可能更易于终止(或至少减慢到难于察觉的

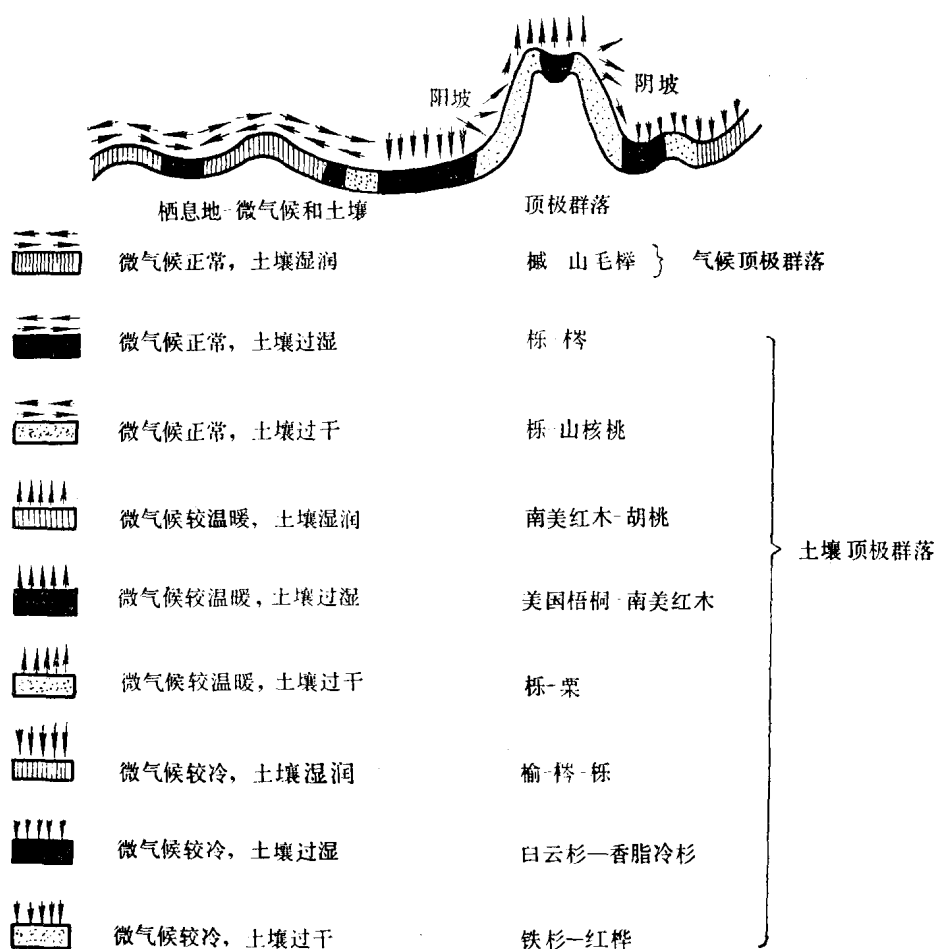


图 9-1 安大略省南部的气候顶极群落和土壤顶极群落

程度),而不能与局部区域气候完成平衡状态。必须注意到,人类对演替的进程及顶极群落的形成,具有非常大的关系,许多是对生态系的破坏,但也有符合计划的积极的一面。

五、动物群落学简介

科学界对动物群落 (animal community) 的研究很不够。不少论述动物种类组合的名词或组合的情况,常常是属于动物区系或地理类型,归于分类学及动物地理学研究范畴。真正的动物群落问题不能脱离生态系,尤其不能脱离同绿色植物的关系。在生物群落中所具有的原则,生产者、消费者、还原者三个方面的相关性,在动物群落里也一定有意义。没有固定太阳能量的绿色有机体,动物就不能生存。因此,在群落学中单纯讲动物群落是有困难的,但有必要阐明动物种间组合的关系及其动态,包括群落中某些种的适应性、生态行为等。但单独命名动物群落,在定义上与前述的生物群落 (biotic community) 并无多大差别。只论述多种动物种

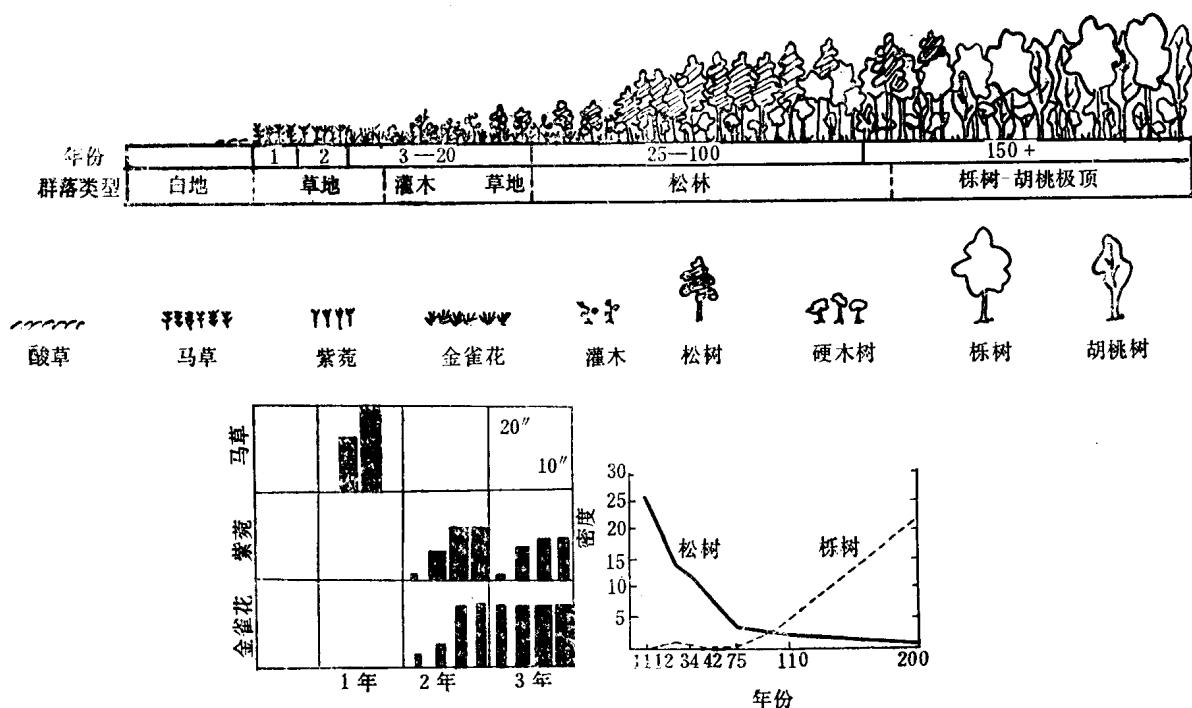


图 9-2 美国东南部山麓地区的次级演替。在被遗弃的农作物(棉花、玉米等)的土地上,主要占优势植物的演替系列如上图所示;下方的图表是数量资料。左面,表明演替年份中达到优势的三种先驱植物(马草、紫菀草及金雀花属植物)的大小;柱状体高度表示小生境中植物的平均高度;柱状体的宽度代表茎的直径。右面的图表明,从松树占优势到栎树占优势的逐渐改变,密度数字是每 100 平方米的数量

类的群与其外界环境(包括动物)的相互关系的科学,即可称为动物群落学。所以,生态学家斯卡孟尼-帕萨捷 (Scamoni-Passarge)1963 年就认为, 动物群落学实际上就是植物群落学的摹本,其命名也只在字冠上加以区别,如 phytocoenology 及 zoocoenology 等。在生物群落命名中虽然注意到以优势植物来命名,但也一定包括由其所供养、隐蔽和保护的动物类群。

特点:动物群落在规律上和种类组合的多样性上,以及其中生命的各种形式,实际上与前述生物群落中的以植物群落为主的命名法及评价是一致的。譬如水生环境首先由某些水生植物所占领,但是继续分化,并进行其他替代性的演替。依这些水生植物为生而发展起来的动物,应该与这些植物类型相适应;然而,这些动物的发展,更多地与其所处的非生物条件相适应,如首先赖以生存的是其水介质,这样势必在形态、行为及生理上,要与水域条件相符合而一致起来。如果水变浅而由挺水植物群落所代替,则其中的动物也必定要有所变化、演替,一方面符合植物群落的发展,一方面则由于水域物理条件的改变——变浅,变干,迫使动物类型随之起相应的改变。

动物群落的特点,就在于它需要有一定范畴的植物的作用与之相适应,并因此产生地区性的变异,也就是说,这是动物群落中大多数种类对外界环境的刺激产生的一种反应结果。由于动物群落对环境刺激的反应快,所以环境的变动对动物群落的组织结构及形状、动态都有决定性的影响。

在一个群落中,植物彼此间在空间或者在广义的营养方面有竞争,这样就决定某种植物是

占主要地位还是受抑制的。在动物群落中, 这些关系象植物的竞争一样, 但其形式更为复杂, 变成动态的干扰(interference)及反抗(opponent), 其相互的结构, 有时成为捕食者与被食者, 寄生者与寄主。

但是有的动物在整个生命过程中, 并不需要随时移动、转换地位, 或者如寄生物, 它们一生的每个阶段都是寄生者。譬如鳞翅目的卵期及蛹期很可能完全不要移动, 但却可能是自由生活者、寄生者, 或被寄生。动物的变动性较植物要大得多, 因此与其周围环境的关系也就不同, 在其整个生命过程中, 与植物相比需要更多的变化生境。如鳗鲡的一生是从河流到大海, 然后再回到海边; 大马哈鱼由淡水的江河, 到咸水的海洋, 再回到淡水的河流; 有些两栖类的卵期在植物叶上, 蝌蚪在水里, 成体爬上陆, 冬季则进入腐叶层下或泥土里。它们在不同时期参与不同生境的群落类型里去。

如果群落学可以从生态学中划分出一部分, 称为生物群落学 (biocoenology 就等于 biological community ecology); 则动物群落学就可能是从生物群落学中划出的一个分支。

动物群落学的范畴, 有各种不同的动物或各种种群(集体)的集合, 可以称为动物的异型集团(heterotypic animal collection)。动物群落学常根据这些不同种群间的不同集合, 定出动物群落的特点、特性, 包括其“定名”。这些集合于一定空间的异型集团的群落, 至少在一段时间内是协调一致的。因此可以说, 种群学(population)就是群落学的基础, 而个体生态学又应是种群生态学的基础。

在动物群落中不管有多么复杂的食性, 然而植物总是其最初的食物。所以群落中的一些非动物性组合, 与在生物群落中相似, 具有另外一种意义, 一方面这些非动物性组合是有生命的组合系统, 属于动物组合中有生命结构的一部分, 即有感觉的那一部分, 其本身在群落中也有变更能力; 另一方面, 有些也并不具生命组合性, 仅是有机物质, 在群落生活中是必然要产生的而且是有需要的, 但却并不具有主动的变更能力。总之, 根据施维特非格的论述, 在阐明动物群落与动物生态学的关系时, 可以这样划分, 然而动物群落是不能脱离植物群落的(包括施氏本人也这样认为)在谈到生态系及其能流的关系时, 这种概念更会使人明了这种关系。

第二节 群落的特征和种间协调

一、群落的基本特征

象种群那样, 群落也有一系列的属性, 这种属性不是由组成它的各物种所能包括的, 也就是说, 它只是在群落总体水平上才有的一些特性。现在已知群落的特征有五类:

1. 群落中物种的多样性(species diversity): 某一个群落中究竟有多少种动植物, 是第一个应该了解的问题。这个问题也涉及到这些物种的名录的多样性及其丰盛度问题。

2. 生长形式及其结构问题(growth form and structure): 群落有其主要类型的生长形式, 如: 树林、灌丛、草地及沼泽等。进而又可把类型划分为阔叶林、针叶林。这些不同的生长形式, 决定群落的分层或垂直分层。

3. 优势(dominance): 在群落中, 并非所有种类对群落的特性都起相等的决定性作用。在上百种物种的群落中, 只有少数几种以其体大、数多或活动性强而控制着群落。优势种就是那些具有成功的生态学条件, 并对在此条件下的其他有联系的种类具有控制能力。

4. 相对丰盛度(relative abundance): 即群落中不同物种的相对比例。

5. 营养结构 (trophic structure): 主要是谈能量转化, 谁以谁为食。即能量由自养者转到异养者的过程, 即物质从植物转到植食者, 再转到食肉者的过程。

二、种间协调 (interspecific association)的测定方法

1. 2×2 列联表:

上述各属性可以在群落平衡时或在其变动时加以研究。我们虽然能清楚地感觉到群落的特性, 但要具体地、定量地测量却并不容易。

群落学中最主要的工作是测出各物种间的联系, 以避免对各物种间关系的主观判断。比如, 到底哪些物种能生在一起, 成为群落, 或者群落的界限到底在哪里? 关于这些问题最好能形成一种对群落组织客观的定量的基本概念, 也就是使物种在群落中的组合并不是偶然的; 另一方面, 也可以找到恢复各物种的联合的理想。用两个种间的协调来研究是一种最简单的方法。可用 2×2 列联表:

物种 y	物种 x	
	有	无
有	a 型	b 型
无	c 型	d 型

在观察中有四种可能性: 如在二物种间有正的联系, 则样方处于 a 型及 d 型中; 如为负的相互关系, 即为 b 及 c 型。这是简单的统计测验, 从这种表格中可判断物种是否协调。

现举例以阐明这种方法。两种草: 短叶结结草 (*Ammophila breviligulata*) 及细梗甘草 (*Andropogon scoparius*) 在一平方米样方内记录所采的草本出现率, 其结果如下:

细 梗 甘 草	结 结 草		总 计
	有	无	
有	8	47	55
无	75	20	95
总计	83	67	150

每平方米样方细梗甘草的或然率为 $55/150$ 或 0.367 , 而结结草则为 0.553 。这样, 两种间并无协调(各自独立), 它们二者在每平方米样区内联合的或然率为 $(0.367)(0.553) = 0.203$ 。则在 150 样方中可得到 30.45 联合的机会。但实际上我们只能得到 8 个, 因此可能得出: 这两个种是负的协调关系。

用个简单的 2×2 列联表(contingency table) 可用以测试物种间不协调的假说。表可简化为:

种 y	种 x	
	+	-
+	a	b
-	c	d

这种统计是用卡方值来计算

($n = \text{总样方} = a + b + c + d$):

$$\chi^2 = \frac{n(ad - bc)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

这样得出的值涉及到卡方 (chi-squared) 表的一度自由度 [one degree of freedom (Simpson et al, 1960)]。这种简单的判断规则可归结如下: 如果 χ^2 的值大于 3.84, 则 χ^2 的最大值所得的或然率小于 5%, 本物种是独立的; 如果所观察的 χ^2 大于 6.64, 则或然率小于 1%。

应用上述数据试测, 则得到:

$$\chi^2 = \frac{150[(8)(20) - (47)(75)]^2}{(55)(95)(83)(67)} = 58.45$$

因此在两种草之间, 似乎有很厉害的负协调 (negative association)。

两个物种之间的协调力量在列联表中可用协调系数 (coefficient of association), 用下式表示:

$$V = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

在上述例子中, 系数可从 -1 到 0 到 +1 中变动, 在 0 时为无协调关系。

如 $V = \frac{160 - 3525}{\sqrt{29056225}} = -0.62$, 则表示很强的负协调关系, 但非完全负协调。

此法虽然又简单又方便, 但因某些统计上的原因, 有一系列的问题需要解释, 主要是: 由样方块所得的数据来分析协调的结果, 是依赖于所采用样方的大小。这种困难可用一假设的植物分布图来说明 (图9-3)。

在这幅图中, 显然群落里 A 及 B 是正协调 (positive association), 而物种 (A 及 C)、(B 及 C) 为负协调。如果在这块地面上采方形样方, 则有几种可能: 假如选样用 “1” 块大小的样方, 则几乎等于每株个体的样方, 大多样方只包含或 A 或 B 或 C 的个体, 或一个也没有。这样, χ^2 测

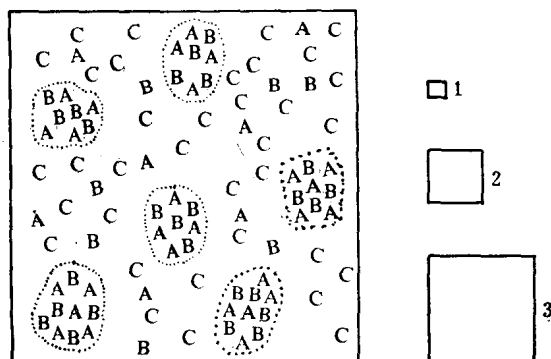


图 9-3 样方块大小之间的关系及三个种 ABC 联系的趋势

试必然表现为各物种之间的负协调关系。如采用“2”为样方，则物种A及B 必定会在一起而C 则孤立，用 χ^2 测试也必定明显表示出来。如用“3”来取样，则几乎每一种都包括在内。这样，就可以得到每个种都与其他种有很强的正的协调关系。

我们这样测试协调，就可以既测知种的效应(species effect)，又可测知样方效应(quadrat effect)。种的效应是我们最感兴趣的。但样方的效应，应从方块范围及方块大小的变化来加以分析 (Pielou, 1969)。关于协调关系测试的重要性，在于决定效应的大小是由于生物现象所形成，而并非由于采样所致。

2. 无样方法:

是否有其他技术可以避免样方效应? 方法之一,就是可以用不划区的取样法,即只测量个体间的距离。用这种方法可以研究两个种彼此相关的分布型式。用这种方法可以观察最靠近的邻居(nearest neighbors)并寻找物种 x 的个体: 最靠近的邻居是物种 x 还是物种 y ? 物种 x 是否相当地集聚(图 9-4)? 似乎物种 x 个体是最靠近的邻居, 这两个种是分散的(即负协调性)。

此法与上述所讨论的方法相似。我们得到种群中每一个体的最近的邻居的种, 并得到了下列结果:

基础植物种	最靠近的邻居种	
	x	y
x	a	b
y	c	d

我们可用上述的 χ^2 测验, 以检验这种假说的数据, 即物种是随机混合。前面讨论过的两种沙草的例子, 可以阐明这种理想:

基础植物种	最靠近的邻居种		
	结结草	细梗甘草	总 计
结结草	85	8	93
细梗甘草	21	54	75
总 计	106	62	168

$$\begin{aligned}\chi^2 &= \frac{n(ad-bc)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \\ &= \frac{168(4590-168)^2}{(93)(75)(106)(62)} = 71.66\end{aligned}$$

可以得出结论, 这两种草的随机混合的假说是十分不相同的, 这两个物种在海滩上是分离性的。

这种协调的测量是定性的, 包括存在一不存在(有一无)状态。我们也可以用定量来估计协调。最简单的技术是包括方块样方, 以测量两个种的密度及被盖度, 而将这两个种各自区分开。图 9-5 为一英国草地两种草 (*Agrostio tennis* 及 *Festuca rubra*) 之间的负协调关系。