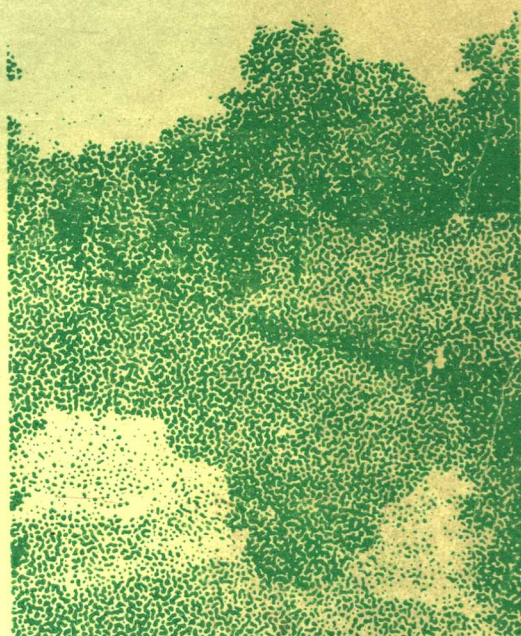
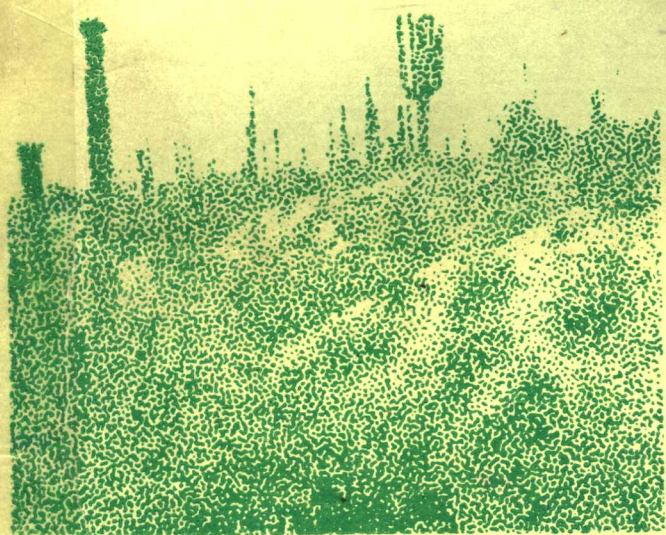


生态学原理和 野外生物学

(美) R. L. 史密斯 著



科学出版社

生态学原理和野外生物学

〔美〕R. L. 史密斯 著

李建东等 译

孙儒泳 郑慧莹 校

科学出版社

1988

内 容 简 介

本书是生态学理论联系实际较全面、系统的一部著作。全书共分四部分二十三章。第一部分是绪论。作者在书中简要地介绍了生态学和生态系统以及进化生态学等。同时引出了贯穿全书的进化主题。第二部分作者从能流和生物地球化学循环来看待生态系统,包括人类对它们的干涉,以及对环境、群落结构和生态系统进化的影响。第三部分论述了种群。着重于种群的出生率、死亡率、年龄结构、种群生长以及种群个体成员之间的关系等。第四部分着重在系统结构和系统功能上。作者对淡水生态系统、海洋生态系统、陆地生态系统以及生态系统分布等都作了论述。

本书可供生态学、环境科学、动植物学、农林牧业工作者以及大专院校有关专业师生参考。

Robert Leo Smith

ELEMENTS OF ECOLOGY AND FIELD BIOLOGY

Harper & Row, Publishers, New York, 1977

生态学原理和野外生物学

[美] R. L. 史密斯 著

李建东等 译

孙儒泳 郑慧莹 校

责任编辑 于 拔

科学出版社出版

北京朝阳门内大街127号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1988年1月第一版 开本: 787×1092 1/16

1988年1月第一次印刷 印张: 28

印数: 0001—2,200 字数: 655,000

ISBN 7-03-000506-6/Q·95

定价: 8.60 元

前 言

尽管有各种各样可供使用的生态学教科书，并且其中大部分是给人以深刻印象的大部头的教科书〔其中包括我自己的《生态学和野外生物学》(*Ecology and Field Biology*) 第二版〕；但是那些阐述生态学的概念，并提供一个有关该学科内容的一般印象的较简短的综述性课本还是需要的，这类课本通常是比较容易理解的，而且能够在—个学期的短时间内讲授完毕。

然而其中还存在这样一个问题，这就是生态学是一门范畴如此宽广的学科，以致于要将其压缩到一简短的课本之中，作者要么不得不删掉大量课题，要么对每一课题浅尝辄止。如果你只是肤浅地将你所要讲述的内容一笔带过，如果你要删掉某些论题，就会被指责为没有全面地论述该学科。但要全面充分地论述以满足不同读者的需要，你还必须在课本中包括生态学所有方面的内容。这就是何以生态学课本近来变得过厚的缘故。

但是本书则不同。它是描述性的，只有几处涉及到数学。我希望本书对于那些想要学一点生态学知识的人是一本基础教材，不过他们应该具有生物学的最基本知识。与此同时，我还一直尽力使对该学科的表述足够严谨，从而能消除这样一类的任何想法，这就是（用学生们的行话来表述）生态学是一门“杂烩”学科。我压缩了某些论题，并省略了我确信本书的一些使用者会认为本应包括的另外一些材料。我删掉了附录，略去了参考读物，明确地砍去了有关生理生态学以及行为生态学的材料，并将有关这些题目的要点放入其它适当的章节中。我还去掉了关于环境影响的大量材料，取消了某些有关种群生态学的论题，并去掉了有关资源管理、能流及人类的论述。对于以上最后两个论题，请读者查阅《生态学和野外生物学》（第二版）和《人类生态学，生态系统探讨》[*The Ecology of Man, An Ecosystem Approach* (第二版)] 这两本书。

至此，你可能会得到这样一个结论，即本书是《生态学和野外生物学》一书的不折不扣的翻版。由于本书大部分是引自《生态学和野外生物学》一书的第二版，因而你的这个结论在部分上是正确的。但是在部分上你又是错误的，因为从许多方面来说，本书却是一本新书。资料是最新的，加入了新的图表，植物在本书中已得到更大的重视，尤其是在植物统计学上更是如此。我感到，在此书中，植物已经得到与动物同等程度的重视。生态系统仍是将本书融为一体的一个基本主题，但是，有关进化生态学的材料已被移到书的前面，从而使贯穿本书的进化生态学受到更大的重视。我已设法使理论生态学与实用生态学进行比较。虽然实用生态学看来有更多的读者，但是实用生态学必须要以理论生态学为其基础的。现在，在理论生态学中有如此多的令人振奋的新观点，以致任何读者都不应忽视它们。因而，当你在读到有关演替、生态位，或 r 选择和 K 选择，以及其深奥题目的内容时，请将它们牢记。

虽然本书是一本导论性的教科书，但是我还是没有象许多简短的教科书那样简略，也没有取消引证的文献和科学名称。虽然这样做可能会不利于本书的通畅描述，但我却持一些充分的理由而甘愿冒此风险。一个理由是属个人性质的：有些教科书告诉我一些使我极感兴趣的事情而又不告诉我其来源，使我不能从中学到更多的东西，我对此深感

失望。第二个理由是，引证能提供一条寻找文献的途径。或许并非所有的读者都会使用它，但一定会有相当多的读者受到激励而使用它。现在我仍然认为引证的文献应置于全书的结尾。尽管这需要作者做出更多的工作，但可使文献索引的使用效率更高。

《生态学原理和野外生物学》一书分为四个部分。第一部分是导论性的。第一章对本书将要出现的内容提供了介绍或摘要，非常简要地介绍了系统分析及系统自动平衡。第二章是进化生态学的介绍，同时引出了贯穿全书的从属性进化的主题。

第二部分是关于能流和生物地球化学循环来看待生态系统，包括人类对它们的干涉，对环境、群落结构和生态系统进化的影响。虽然这一部分的编排与《生态学和野外生物学》一书第二版相同，但后一本的读者会发现本书有一些重大的改变。

第三部分论述种群。第九章论及种群的出生率、死亡率、年龄结构、种群生长以及种群个体成员之间的关系。第十章讨论捕食、竞争以及不同种的种群中成员间的相互作用。这类资料大部分取自《生态学和野外生物学》一书第二版，并加有新的材料和新的说明。

第四部分重新又对在《生态学和野外生物学》一书第一版中所强调过的生态系统进行论述。但资料已经进行了重组和扩充，着重于系统结构和系统功能上。第十一、十二和十三章着重淡水生态系统的叙述。第十四、十五和十七章论述海洋生态系统。第十八章讨论陆地生态系统，提供了对生态系统分布的一般看法。以后各章则论述草原、灌丛以及荒漠、冻原和森林生态系统。

由于没有一个教师教生态学课程是与另一位教师完全相同的，因而教师如何使用本书完全依其自己而定。本书虽然篇幅相对地较短，却还是能灵活使用的，足以满足各种导论性课程的需要。为有助于本书在课堂的使用，我已准备了教师指南附于本书。

和其他教科书一样，我撰写此书也有赖于许多人的帮助。从其一开始，本书作者就有赖于几百位提供给本书所需的原始材料的研究者。在引证的文献中对他们均已注明。我非常感谢向我建议什么样的资料应该公布以及改进描述的方式的三位审查者。对于新的照片，我想要感谢伍兹霍尔海洋研究所（Woods Hole Oceanographic Institute）和美国森林署（U.S. Forest Service）。我还要感谢美国生态学会（Ecological Society of America）、野生动物学会（The Wildlife Society）、美国科学促进协会（The American Association for the Advancement of Science）以及那些允许我改写或采用他们出版物中的图表的出版者和作者。对他们均已记入题注中。

书中的插图是由国内闻名的野生动物插图画家Ned Smith和自学成材的自然和野生动物插图家Robert Leo Smith, Jr.画的。某些插图则是引自《生态学和野外生物学》第一、二版和《生态学与人：生态系统探讨》二书的。本书的新图表是由R.L. Smith, Jr.画的。

Susan Campbell, Pauline Smith和Maureen Smith打印了手稿和题注的修订部分，校对和复核了参考材料。Joe Ingram促进了本书的准备，哈珀-罗（Harper & Row）的Jeff Smith和Brenda Goldberg关注了本书的完成。

Robert Leo Smith

于西弗吉尼亚州摩根城

1976.8.31

〔季英译 郑慧莹校〕

目 录

前言.....	(iii)
---------	---------

第一篇 绪 论

第一章 生态学和生态系统.....	(2)
第二章 自然选择和物种形成.....	(14)

第二篇 生 态 系 统

第三章 生态系统中的能量流动.....	(44)
第四章 生物地球化学循环.....	(68)
第五章 人类与生物地球化学循环.....	(87)
第六章 环境的影响.....	(104)
第七章 生态系统.....	(144)
第八章 生态系统的发展.....	(164)

第三篇 种 群

第九章 种群的特征、增长和调节.....	(188)
第十章 种群间的关系.....	(232)

第四篇 生态系统的多样性

水生生态系统——淡水生态系统

第十一章 湖泊和池塘.....	(258)
第十二章 沼泽湿地、沼泽和酸沼.....	(273)
第十三章 流动的水体.....	(281)

水生生态系统——海洋生态系统

第十四章 海洋环境的一些特征.....	(297)
第十五章 河口湾、潮沼和沼泽.....	(305)
第十六章 海岸.....	(318)
第十七章 开阔海洋.....	(333)

陆地生态系统

第十八章 陆地群落的分布.....	(341)
第十九章 土壤中的生命.....	(349)
第二十章 草 地.....	(358)
第二十一章 灌木地和荒漠.....	(371)
第二十二章 冻 原.....	(385)
第二十三章 森 林.....	(396)
参考文献.....	(420)

第一篇 绪 论

第一章 生态学和生态系统

生态学——范围和意义

几乎每一个人都听说过生态学。近年来，它已经成为一个家喻户晓的词——一个出现在报纸、杂志以及无数书籍的名称中的词汇，一个经常在收音机和电视机中听到并用于政治讲演中的词汇。在大家心目中，生态学不过等同于对废纸、玻璃和罐头盒的再利用，收集枯枝落叶，避免水被污染，以及森林被砍伐。没有多少人认为生态学是涉及到自然与生物系统内部之间关系的一门自然科学。

生态学(ecology)这个词是德国动物学家Ernst Haeckel创造的，他将“动物与其有机和无机环境的关系”称为生态学(öekologie)。生态学(ecology)这个词来自希腊语Oikos，它的意思是“家庭”或“家”或“生活的地方”。因而生态学涉及到生物体及其生活的地方，这基本上就是生物体的环境；所以生态学又可以被恰当地称之为环境生物学。环境(environment)这个词和罪恶(sin)这个词一样，包括了大量的内容。首先，环境包括动物的周围事物，这个周围事物又能被动物自身(或植物自身)所改变。对于单个的生物体，环境还包括那些与该生物体同种的个体以及其它种类的生物体。在一个种群内部个体之间，以及不同种群的个体之间都存在着彼此关系。动物以一种社会方式活动，包括各式各样的行为。并且由于所有的生物体都已经适应于环境，又总是在调整对于改变着的环境的适应，自然选择和进化也就成为生态学的一个组成部分。

生态学在一个字典上的定义说，它是研究生活有机体及其环境间内在联系的科学。一个更严密的定义说生态学是“研究有机体及作用于它们而又被它们所影响的全部生物的和物理的因素之间关系的科学(Pianka, 1973)。这样的定义将生态学置于生物学的一个分支学科的位置上。然而尤其在过去的十年中，尽管生态学在很大程度上是在生物学范围内的，但它已经通过吸收其它的自然科学和社会科学的知识而变得范围更加宽广了。当我们意识到人类并非孤立地生存，而是生活于生态系统之中，以及意识到人(Homo sapiens)是大地上的优势种，他们不仅改变着其它生物的环境，而且也改变着自己的环境，此时，这种变化就已经出现了。

因为生态学范围如此广泛并涉及如此众多的领域，就象你将对其所下的定义一样，生态学通常被认为相当广义的而不是狭义的。确实，有一位生态学家A. Macfadyan，在他的著作《动物生态学：目的和方法》(1957)中就已经写到：

“生态学家在某种意义上说是一个得到特许的浪子。他任意在植物学家和动物学家、植物分类学家、生理学家、行为学家、气象学家、地质学家、物理学家、化学家甚至社会学家的合法领域中游逛，他从所有这些学科以及其它已建立的和受重视的学科中偷猎。生态学家如何在自己所感兴趣的问题中划定一

个界限以免离题，这确实是一个大问题。”

这篇陈述恰到好处地指出了生态学是一门多学科科学，并且它必然要涉及到今天的环境问题。

生态学沿着植物和动物这两条途径发展。植物生态学家将其注意力集中于植物与植物以及与其环境之间关系上，而对动物对植物群落的影响则了解不多。动物生态学家则着重于研究种群动态、行为以及动物及其环境的关系。由于动物是依靠植物为其食物和其庇护地的消费者，因而动物生态学家倾向于考虑动物和植物的关系。这尤其在生态学的某些领域，如牧场管理、野生动物管理以及林学的某些范围中是如此。

植物生态学和动物生态学都被人为地分为两部分，即群体生态学和个体生态学。

〔在植物生态学中的这种划分就是一个好的例子，见R.F.Daubenmire的《植物与环境》(Plants and Environment)，《植物个体生态学教课书》(A Textbook of Plant Autecology) 1959，和《植物群落，植物群体生态学教课书》(Plant Communities, A Textbook of Plant Synecology)，1968〕。个体生态学着重于研究单个生物体与环境之间的关系，而群体生态学则着重于研究生物体的群体或群落。虽然对于了解个性、种群，或生态系统，二者的知识都是必不可少的，但二者还是已经各自独立地发展起来了。个体生态学是实验性的和归纳性的，而群体生态学则是富于哲理性的和演绎性的。由于个体生态学涉及到单个生物体与一个或多个可变因素，如光或含盐量之间的关系，所以它容易确定以及易于在不论是实验室还是野外，进行实验设计。它已经从物理学和化学中找到了实验技术。群体生态学则是大量描述而不易于进行实验设计。然而随着电子计算机和放射性物质示踪这类手段的发展，群体生态学也已经进入了一个强有力的实验阶段。

系统生态研究是最近的一种研究方法，它着重于通过利用应用数学、现代统计技术，数学模型以及计算机来分析和了解生态系统的结构和功能。在系统生态学中包括用于实验目的的、能表示真实系统的模型的建造。为了有效，模型必须模仿真实的系统，至少要在某种严格的范围之下，包括重要的可变因素以及利用数学来表示。为了提供一个系统的简化图解或预言其变化，都可以建造一个模型。

在生态学中最常使用的一种模型就是其中被分为表示各个亚过程的小格的图格模型。图格模型至少由三部分组成：(1)从包含许多可变因素中选出的状态变量(state variables)，(2)开动系统的外力，(3)连接各个小图格的通道。图1-1即是一个例子，它是一个高度简化了的表示放射性物质通过食物链到达人的模型。可变因素是植被、土壤、草食动物和人。来源，或称开动力，是放射性散落物。当然，也包含用于光合作用能源的日光；然而，若以其为开动力就在模型中不存在放射性物质的吸收了。放射性散落物落于土壤和植被上，植被通过叶子和根系从土壤中吸收污染物。这些存在于植被中的物质又进入到植物的消费者草食动物体内，在这些动物体中，这些放射性物质又逐渐结合到肉和奶中而传送到人。有些放射性物质随人和动物的粪便排出体外。

由于生态学家是与生活的系统打交道，因而可变因素不计其数，而且通常十分复杂。生态学家不能轻而易举的就使用物理学家使用的工具和技术，生态学的实验结果也不能象化学、物理学和数学上取得的结果那样精确。物理和化学上的测定是用于确定环境的可变参数。这些将包括从对各种元素的简单的化学测定到使用象近红外分析仪、自记

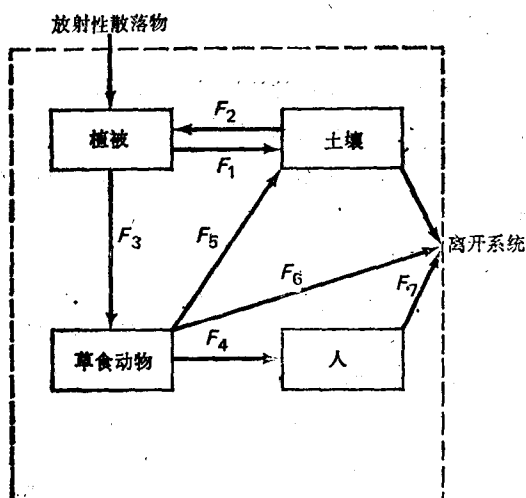


图 1-1 放射性物质通常最终为人的食物链的流动过程。小格表示组成成分或变量；散落物为输入来源，或开动力。箭头表示流动的方向或向量

荧光分光光度计、微弹热量计 (micro-bomb calorimeter) 这样复杂的仪器。矩阵、多元分析以及微积分的应用和计算机科学的应用以至模拟野外条件建立数学模型，提供了对种群内部活动和生态系统功能的新的见解。

由于新工具的发展，使生态学家能够涉足于新领域，并已经激发了研究工作的进行。生态学家利用电子仪器和生物遥感技术，就能够对植物和动物种群进行观测和取样，而不用去伤害它们。放射性同位素使得观测人员能够追踪营养物质在生态系统之中的通行途径，以及测定它们传送的时间和范围。实验室微环境——拟自自然生态系统的水生和土壤微生态系统的模式——对于测定营养物质循环速率以及生态系统功能的其它

参数是有作用的。如此现代化的工具正在促进对于地球上的生物的延续是必需的生态学的新发展。因而，长时间被评论为纯描述性科学的生态学，正在取得定量的资料和概念上的说服力，并迅速地成为一门最重要的科学，且在现代科学中占据重要的位置。

生 态 系 统

现代生态学将重点放在生态系统上。生态系统 (ecosystem) 这个词是 A. G. Tansley 在 1935 年发表在《生态学》(Ecology) 杂志上的一篇文章中首先提出来的：

“更加重要的概念是……整个系统(从物理学的概念上说) 不仅包括生物复合体,而且还包括构成我们称之为环境的各种自然因素的复合体。……我们不能将它们(指生物体) 与它们的特定环境分开, 生物与环境形成一个自然体系。……正是如此形成的这样一个系统, 它……(包括了) 地球表面自然界的基本单位。……这些生态系统(我们可以如此称呼它们) 有着极多种多样的种类和规模”。

因而生态系统 (ecosystem) 这个词的 eco 部分表示环境, 而 system 部分则表示同等单位的复合体。

系 统

系统是指构成整体的各相互依存部分或事件的集合 (collection)。例如, 一架收音机是由一些不同的晶体管、电容器 (transducers)、电线、一个喇叭以及几个控制旋钮和其它一些东西组成。每一个零件都有其专门的功能, 然而其作用的表达则依赖所

有其它部分功能的协调。但是整个系统还是不能行使其功能，除非有某种来自外界的输入物使该系统活动以生产出某种输出物。对于收音机，这种外界输入物就是电能，有了它收音机才能开动以获取到某种无线电波，然后这些无线电波被转换成输出物——声音。因而，收音机及其所有部分行使功能形成一个完整的系统。生态系统也以一种相似的方式行使其功能。来自太阳的能量，即输入物，被植物固定并转入动物体中。营养元素则被从基质中提取出来，存储于植物和动物的组织之中；从一个摄食群(feeding group)转到另一个；然后又通过分解释放回到土壤、水以及空气之中；以后又重新循环。沙漠、森林、草原以及海洋并不是彼此间相互独立的。一个中的能量和营养物质可以通过一定的途径进入到另一个之中，因而最终地球上的所有部分都是相互联系着的，每一成分都是保持整个生物圈运行的完整系统的一部分。

有两种类型的具有生态学意义的系统——开放系统和控制系统。开放系统依赖于提供输入物和接受输出物的外界环境。收音机就是这类系统的一个例子。它从外界接受电能形式的输入物，赖其而活动，并传发出声波到外界。生态系统也就是这样一个开放系统，因为它从一个外界能源——太阳，吸收能量，固定并利用它，并且最终释放热量到空间。如果电源被切断，收音机就不再工作。如果没有日光能，生态系统（以及地球上的生命）也就停止其功能。一个开放系统能够由许许多多的成分或部分成分，它们称为亚系统；每一个亚系统又由许许多多的元素所组成。图1-1就是一个开放系统的例子。

控制系统，它们也可以是一个开放系统，具有某种反馈体系从而使系统自动调节（见图1-2）。它通过某种类型的反馈信号进入系统而使自身得到维持。以这种方式行使功能，就使得控制系统具有一种使之运行的完好状态或固定点(set point)。在纯机械系统中，这个固定点能够被明确地固定下来。例如一个除湿器可以把湿度固定在百分之五十。当室内的空气湿度超过百分之五十时，除湿器的开关便启动风扇使空气通过冷却线圈凝聚成水汽，再由水管将凝聚下来的水排出。当过多的水分被从空气中除去，除湿器便停止工作。这种湿度信号导致除湿器的关闭及启动的反馈称之为负反馈(negative feedback)，因为它在离开了固定点时才停止或开始一种运动。

生命系统具有能够在不同水平上，从细胞到群落，行使功能的控制系统，但它必然是通过生物体来运行的——在生命系统中控制系统的不同点在于固定点不是固定的。然而，生物体具有一定的忍耐范围，称为稳态台阶区(homeostatic plateaus)，在此区间内的环境条件是必须维持的。如果环境条件超出了系统的运行极限，系统就会失去控制。在这里支配系统运行的就不是负反馈，而是正反馈(positive feedback)。正反馈是一种在超出系统固定点或稳态台阶的条件下仍能运行的持续运动，然而在此条件下最终将使整个系统破坏。

生命系统中一个控制的例子就是恒温动物（例如人）的温度调节。人类的正常温度是98.6华氏度。如果环境的温度上升了，感觉器官感觉到，然后输送信号到大脑，大脑对该信号作出反应（非主动地）并将该信号转送到效应器官，从而增加皮肤部位的血流量导致出汗。从皮肤分泌的汗液蒸发了，使身体冷却下来。如果环境温度降至某一点以下，系统内相似的活动就又开始了，这一次则是减少血液流动和引起发抖，通过这种非自主的肌肉运动来产生更多的热量。如果环境温度趋于极端，控制系统就破坏了。如果温度太热，身体就不能够及时地散发足够的热量以保持正常温度。这时机体新陈代谢加

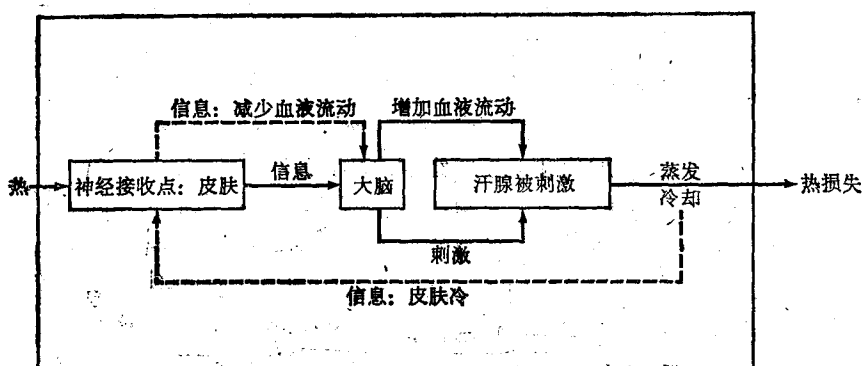


图 1-2 控制系统一例：人类的热调节。皮肤感觉点感觉到热，并将此信号传送到大脑。大脑非主动性地增加皮肤的血液流量以释放体内热量到体表，因而增加了皮肤的蒸发量，于是身体冷却。当皮肤凉了，该信息又被回到“射出”血流到皮肤并且出汗的接收系统。在冷的时候，神经接收点将此信号传给大脑，大脑发出刺激通过发抖增加肌肉活动。这就增加了新陈代谢热的产生。由于身体温暖，神经点转达此信息到大脑，发抖便停止。

速，这又增加了身体的温度并且最终导致热昏迷 (hotstooke) 和死亡。如果环境温度降得太低，新陈代谢过程也就缓慢下来，这进一步减低了身体的温度并且最终导致冻毙。

控制系统产生稳定的系统。一个稳定的系统是一个能对发展力量的刺激作出反应，从而使之恢复其原有状态的系统。在自然的生态系统中这种稳定性意味着系统能够经历许多变化而仍然维持一种相似的结构。或者说，稳定性含有持久性之意，即系统极力维持其固有的活动方式。

生态系统

设有二生态系统：森林生态系统和池塘生态系统（见图1-3）。太阳照耀在开阔的池塘水面上，温暖了浅水并为微小植物的光合活动提供了能量来源。这些微小的植物反过来又供养了大量的多种多样的微小的动物。这些微小植物和微小动物又为小翻车鱼、蝌蚪以及水生昆虫提供了食物来源。这些昆虫又为成熟的翻车鱼、青蛙和鸟类所食。翻车鱼和青蛙又成为鲈鱼和苍鹭的食物。香蒲、芦苇和睡莲生长在池塘岸边，为麝香鼠提供食物和掩蔽场所，为野鸭和红翅黑鹂 (redwinged blackbird) 提供筑巢地，并供养着水生昆虫、泥螺以及扁虫等。如果池塘中的水被排干，所有池塘中的生命就都会灭亡。如果香蒲和芦苇由于池塘被填平而消失，乌鸦、麝鼠以及许多水生昆虫就会不见了。如果昆虫被消灭，青蛙和翻车鱼的食物供应也就不存在了，并且紧跟着又影响到鲈鱼和苍鹭。而若移走了鲈鱼，则致使翻车鱼种群变得如此之大以致于其生长会受到阻碍。因此，池塘中所有生物体不仅依赖于清澈的池水，而且直接或间接地彼此互相依赖，以维持它们的良好生活和存在。

山坡上的森林的情况与池塘大不相同，但也有许多相似之处。林木和其它植物获得日光能并将其传送给森林的其它成员。鹿以树叶和嫩枝为食；蚯蚓和其它土壤生物则消

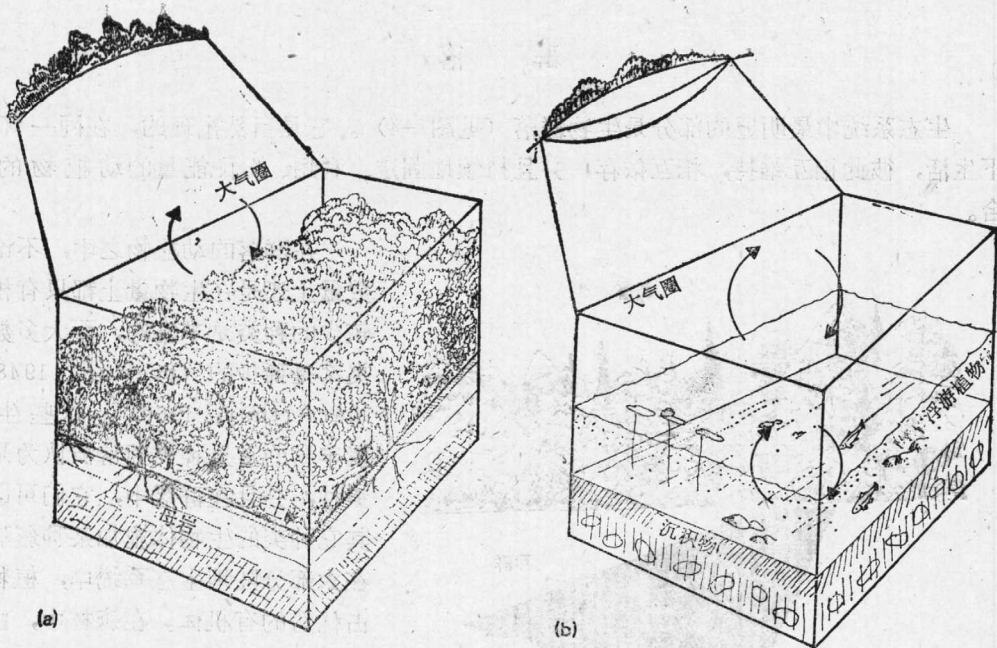


图 1-8 两种类型的生态系统构成生物圈，陆地生态系统 (a) 和水生生态系统 (b) 二者在此以三维空间表示。它们均以光合作用层为特征，在此层中能量被固定，并且还都有一个分解层（林地以及水底淤泥底），在那里物质通过植物而反复循环。二生态系统在大气圈与生产表面之间还有一界面 (interface)，在分解层和生产层之间也有界面，如箭头所示

耗落叶。昆虫以树叶和树汁为生。森林中的鼠类则吃种子和昆虫，它们反过来又成为鼬和老鹰的食物。森林为许多种动物提供庇护场所，并且改变风和温度的状况。森林植被依赖于那些分解有机物质，并将矿物元素归还到土壤之中的生物。当林木被采伐或被焚毁，森林生境就消失了并且为其它生物所取代。如果鹿变得太多，它们就会过度啃食森林，破坏更新幼树并危及其它动物的食物来源及庇护场所。与池塘一样，所有的森林生物都直接或间接地彼此依赖以维护它们的生存。

所有的生态系统，不论是陆生的还是水生的，都具有四个基本组成部分——即非生物的环境、生产者、消费者和分解者。生产者，即大量的绿色植物，由自养成分所组成，它们固定日光能并利用简单的无机物质制造食物。消费者和分解者由异养成分所组成，它们利用自养生物贮存的食物，重组它，并且最终将复杂的物质分解为简单的无机化合物。这两类基本元素在生态系统之中排列成层。自养生物新陈代谢在上层最为旺盛，在那里太阳光最为有效。在森林中，这一层就是林冠层；而在池塘中则是充满阳光的表层水，那里聚集着微小的植物。异养生物的活动在有机物质聚集积累的地方最为活跃。在陆地生态系统中，这出现在地表层；而在水生生态系统中则在沉积层。

生态系统中的生产者和消费者能被排列成为许多摄食群，每一个都称之为一个营养水平（见第三章）。每一个营养水平在任一时间内都包含一定量的由许多种生物组成的生活物质。这叫做现存量 (standing crop)，通常是用单位面积生物体数量或单位面积生物量来表示。现存量由各种及大量的动植物组成，它们共同组成生态系统的种类组成。

群 落

生态系统中最明显的部分是生物群落（见图1-4）。它是自然出现的，在同一环境下生活，彼此相互维持，相互依存，并且持续地固定、利用、分配能量的动植物的集合。

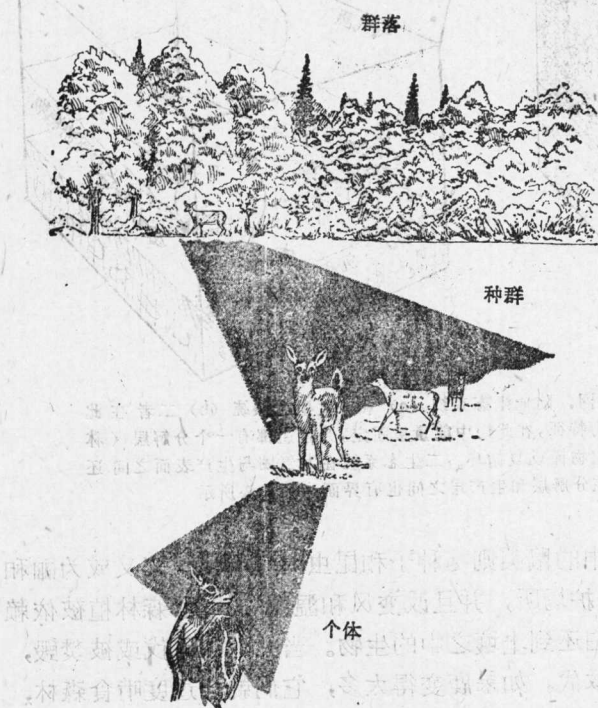


图1-4 生态系统的有生命部分是群落，它由占据同一生境的相互作用的植物与动物所组成。另外，群落还包括植物和动物的种群，每一个生物种的种群均由个体构成。生态学除了调查生态系统的结构与功能以外，还包括研究生物体与环境的相互作用（生理生态学），研究种群的种间与种内关系（种群生态学），以及研究植物、动物和它们的环境三者之间的相互作用（群落生态学）。

在群落的动植物之中，不论在数量上还是在生物量上都只有相对较少的种类是丰富的，而大多数种类都是稀少的（preston, 1948; MacArthur, 1960）。这些生物量丰富的常见种类通常被认为是优势种，并且在群落中，它们可以对其它种类的生物体施加某种影响。在大部分陆地生态系统中，植物是占优势的有机体。在森林中，由于林木支撑着群落顶部的树叶，或林冠，因而影响着到达地表的光量及水分，并且决定提供给其它动植物庇护的类型。优势种还影响土壤结构及其化学组成，反之，这些生物体又生存于森林土壤之中。

偶尔也会有一个动物种构成群落的优势群。在热带和亚热带地区清澈、温暖水域中的珊瑚礁就是一个例子。珊瑚礁是由一些小的与海母和海葵有联系的生物系统所构成。这些动物分泌出坚硬、紧密、多刺的骨骼或壳，它们就生活在其中，每一代都将其新的壳建筑在老

一代的旧壳之上。在珊瑚暗礁的裂口和裂缝处生活着原生动物、海绵、蛤、海星、章鱼、五彩斑斓的鱼以及无数其它类型的水生动物。

很少有两个或更多的种共同占优势的情形，尤其是在动物和植物之间。比如草原犬鼠在混合普列利群落中却能引起并保持住一种矮草状态，特别是在它们得到牲畜和牛群啃食的额外帮助的情况下更是如此（Koford, 1958）。

物理性质也可以直接地控制群落。例如河沿岸的淤泥滩，山腰上露出土面的岩石，或水体和海底，那里风和水是控制因子。

在一个群落中从常见种到稀有种的种类排列称之为多样性（见第七章）。一个群落中的种类多样性部分地反映了环境的多样性。环境的变化愈大，种类就愈多，因为这样

的环境提供了更多的微生境。具有大量不同种类的群落通常具有复杂的营养结构。

在任何一个群落之中,小生物的多样性是最大的.昆虫的种类要多于鸟类,鸟类的种类多于哺乳动物,小哺乳动物的种类又多于大哺乳动物,而不论它们在食物链上处于什么位置都是如此。正是由于它们小,这些小生物才能够适应于群落之中小且多样化的微环境形成的生活条件。每一个种都以一种相对不适应于其它种的方式来利用环境。然而所有种类合在一起的个体总数则是基本上恒定的。

在一个群落内不同种类的相对多度部分地取决于这些种类自己。有些种类当条件高度适宜时就迅速乘机生长且生长非常多,而当条件不适时则生长很少 (MacArthur, 1960)。种群内不建立什么平衡,这类例子包括硅藻在污染的水中迅速繁衍,以及旧撂荒地上许多杂草和无脊椎动物繁育的情形。群落结构由那些建立了某种种群平衡的种类最佳地反映出来。在这些种类中,相对多度是重要的。有些种类非常常见,有些则十分稀少,两者之间有一系列处于中间位置的种类。而这些有中等多度的种类在种类数目上要多于极端多度的种类 (Preston, 1948)。

种 群

构成群落的许多群不同的生物体由植物和动物种群组成 (图 1-4)。种群 (population) 这个词,像许多其它词一样,已经变成有多种意义了。从生态学角度考虑,一个种群就是一群占据某一特殊地域的相同种类的杂种繁殖生物体 (interbreeding organisms)。每一个种群都是一个生态系统中的结构成分,通过其进行能量和养分流动。种群是一个自我调节的系统。其存在是由于新的物质不断地补充那些从种群中不可避免要丧失的部分。在一个生态系统之中,稳定性部分地与种群的调节有关。

一个种群能以多种不同的方式来看待。例如,它是一个种群统计 (demographic) 单位。它通过密度,即单位空间有机体的数目,来表达其特点。它拥有某种年龄结构,即某一年龄级与另一年龄级的比例。它还有出生率和死亡率。它经历新个体进入种群的运动——移入 (immigration) 和其它个体迁出 (emigration) 造成的丧失。由于出生和移入加入到种群之中的与由于死亡和迁移从种群之中丧失的,联系起来就确定了种群的生长速率。一个种群可以在不同的时间有相当大的波动,但是如果将长时间的种群个体数进行平均,其数量就会在某一点或长期中间值上下波动。因此种群就以某种趋向于在环境的限制下保持其一定规模的调节机制为其特征。这种调节机制可能存在于种群之中,并且与密度有关 (密度决定);而种群的波动可能是环境诱发的 (非密度决定);或者种群波动是由密度和环境二者的相互作用所引起。

由于种群是由可杂交的生物体组成,因而它也可以被认为是一个遗传单位,一个基因库或基因集合,而不是一群个体。每一个个体都携带某一组基因组合,或遗传信息。为一个杂交种群的所有个体所携带的全部遗传信息的总合就是基因库。在有性繁殖中,个体所有的基因在减数分裂和配子形成时联合、交换并重组。当一个种群中的成员相互杂交时,配子结合从而形成新的基因组合。每一代基因库都随机地重新建立。地方的或半隔离的 (local or semi-isolated) 遗传种群称之为同类群 (deme)。通过移入和迁移,基因在同类群之间流动。

种群还是一个进化单位。进化包括基因库的改变和遗传组成的自然表达。这些变化是由环境施加于种群个体之上的选择压力而导致的。如果种群拥有足够的变异性使基因库在需要的时候改变,那么种群将表现为变得更好以适应于环境。选择(能够在种群中产生一种系统的、可遗传的变化的力量)起着一种控制系统的作用。环境的信息被传入基因库,而基因库则报之以变化。

进化的变化包括适应性,或称之为个体在一个特定环境中生存并繁殖的能力。在一个种群中,某些个体在某一范围的环境条件下能够比另外一些个体生存得更好。换句话说,就是它们具有更好的适应性。因而一般说来具有较强适应性的个体会比那些不能这么好地适应,并可能不会生存到繁殖年龄的个体具有更多的后代。随之基因库中的某些变化就会增加,而其它一些变化则减弱,并且导致种群内适应性的加强。由于环境总是不断地变化着,种群也就通过其某些个体的存活而不断地改变其适应特点。种群对环境变化反应的速率决定着该种群生存的能力。

这些不同的特点可以将一个种群与其它种群分开,并可以认为是相对独特形态类型和生理类型而归入不同的类群和种中。在这里,种(species)是指共同生存于一相同环境并与其它类群具有繁殖隔离的可杂交的个体群。个体在它们有可能交配时才能证实为同种。它们与其它种类生存于同一环境中,并相互作用,但不与之交配。它们是一个遗传单位,在其中每一个个体在一段短时间内都是一个内部交流的基因库内容的一部分。

一个种群通过物种形成的过程变得遗传上与其它种群隔离或独立于其它种群。在大部分生物体中这是通过遗传变异、自然选择和空间隔离的相互作用而完成的。一旦一个种形成了,它就通过隔离机理而保持自己与其它种类的区别,这些机理使得其它种类不能与之成功地杂交。它们是形态特性、行为特性、生境选择性以及遗传不相容性。

种群并非一个独立个体的简单集合。个体之间相互作用,以某种方式互相交流、交配,并且在交配、地域以及食物上产生竞争。这些个体之间的关系被表达为“社会行为”。它包括侵略性和驯服性的表达,种群个体成员中优势和亚优势的表达。它导致影响一个个体得到配偶和取得食物能力的社会等级的形成。它通过护土行为导致生活资源的划分。由于社会行为包括种群内成员之间的竞争关系,因而竞争对于个体成功地生存和繁殖具有很大的重要性。以此方式,社会行为受到自然选择的影响并且影响着自然选择。社会行为还易于使一个种类独立于其它种类而存在,因为某些行为方式仅是一个种类所特有的。与此同时,社会行为还导致种间为生活资源而产生的竞争。

在群落内,种群各自占据着特殊的地带。一个种群生活的地方以及其周围环境,无论是生物的还是非生物的,都是该种群的生境。黄褐森鸫(Woodthrush)生活于落叶阔叶林中,酢浆草(wood sorrel)生长于冷且茂密林中的酸性富含腐殖质的土壤中。甚至在一个特定的群落内,某些生物体的分布也可能是十分局限的,这是由于水分、光以及其它条件的微小差异所致。这些局部的地区称之为微生境(microhabitat)。

除了占据空间以外,群落内各个种的种群还行使某种功能。生物机体的所作所为,或者说有些与人类相似,它在群落中的职能(occupation)是它的生态位(niche)。有些种类占据着非常广的生态位。它们可吃许多种食物,植物和动物;如果它是草食动物,则吃许多种植物。另外一些种类则占据着具有高度限制性的生态位。例如,丘鹑具有一个

敏感的、有弹性的嘴以适于在松软的土壤中搜索蚯蚓，后者是其主要的食物。通过长时间的进化，生物都已经有了各自的生态位。因为在一个群落之中没有两个种类占据相同的生态位，所以每一个种都或多或少地去补足另外的种所未充分占据的生态位。在非洲的草食动物中这种互补达到一种高度精确的程度。由于每一种动物都以最好的饲料植物为食，因而它们利用了从短命的一年生植物和禾草到合欢树所有的植被类型(Darling, 1960; Talbot和Talbot, 1963b)。长颈鹿主要以乔木为食，犀牛以灌木为食，角马食草。甚至在那些生活于同一食物级上的动物中，食物也是互补的。红燕草麦(Red oat-grass)是角马、羚羊(topis)和斑马的主要饲草种。角马主要食用这种草的短小、新鲜的叶子，当其较为成熟叶子超过四片时，斑马吃它。但当它干枯时，斑马和角马就都不动它了。然而这时羚羊(topis)最喜欢吃。

正像生态系统具有一些基本成分一样，它们也包含基本的和重复(repetitive)的生态位。通过自然选择，不同的动物(尽管有些可以是同属一属)在相隔很远的不同的生态系统却占据着相同的生态位，并行使相似的功能。例如，北美山地的狮子以鹿为食，而非洲的狮子则以平原上的羚羊和角马为食。动物在不同的生态系统中具有相同的职能被称之为生态等值(ecological equivalents)。

有机个体

虽然种群综合起来构成群落，但是人们最为注意的还是单个的生物体(见图1-4)，它反映了种的形态及生理特性。人们确定了种和种群，因而就通过代表这些种和种群的个体来确定群落的组成。在种群中，单个生物体表现出各种遗传变异。它是自然选择作用的单位。它对环境刺激作出反应，并且所有个体反应的集合形成种群对环境的反应。

个体反应了种群或种对于其所生存的环境的适应性。植物和动物生活于荒漠地区的能力，导致它们对热和有限的水分供应的适应性。生存在北极地区的能力，导致了植物最大限度地利用短暂生长季节的适应性和脊椎动物保持体内热量的适应性。植物种群和动物种群日活动和季节活动的时间变化是通过个体对光周期的反应而调节的。

动物对环境的反应比起植物来更为可见，由于动物通过行为来对突然的变化做出反应。行为对于动物生态学来说是固有的(intrinsic)的。它涉及到动物成功地照料自己，为自己寻找合适的庇护场所，得到食物，躲避敌人，求偶和交配，以及照料幼仔。行为是部分地导致动物间竞争和控制种群密度的一种机制。

动物的行为，就如同它的结构一样，是自然选择的结果。恐怕更加经常的是结构与行为共同进化，结构影响行为，反过来，行为又影响结构的发展。为了对自然的和社会的环境变化作出反应，动物必须首先通过其感觉系统——视觉、味觉、嗅觉、触觉、听觉，来接受来自环境的刺激。这些刺激被传输到运动器官，然后又传到肌肉系统，最后由运动器官对刺激作出反应。动物感觉器官的种类，其中枢神经系统的复杂程度和组织的如何，以及运动器官的类型和发达程度决定着动物能够对环境作出反应的方式。因而一个动物如何理解这个世界并对之作出反应，是限于其眼睛所见到的，其耳朵所听到的，以及其味觉、听觉和嗅觉器官能够反应出来的环境。正因为如此，这个世界展现在