

动物生态学

DONGWU SHENGTAIXUE

冯江 高玮 盛连喜 主编



科学出版社

www.sciencep.com

21 世纪环境科学

动物生态学

冯 江 高 玮 盛连喜 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

全书共 11 章。绪论介绍动物生态学的产生、发展、与相关学科的关系以及当前的研究热点和动向。第一章介绍生态因子对动物的作用与动物的适应;第二至第四章介绍动物种群动态、相互关系及其遗传与进化;第五章介绍动物行为生态学;第六和第七章介绍动物群落生态学及其在生态系统中的作用;第八章介绍动物地理区划;第九和第十章介绍动物保护与生态安全;第十一章介绍动物生态学野外研究方法和分子生态学方法。为便于学习,各章后附有复习思考题和推荐阅读书目,并提供与动物生态学相关的主要中外文期刊名录和网站。

本书可作为高等院校(农、林、师范、综合性)生物学、动物科学、自然保护、生态学、环境科学、野生动物保护与资源管理等专业的本专科教材和教学参考书,以及相关专业的研究生参考用书,也适合从事环境保护、自然保护和野生动物保护的管理者参考。

图书在版编目(CIP)数据

动物生态学 / 冯江等主编. —北京: 科学出版社, 2005

(21 世纪环境科学)

ISBN 7-03-015771-0

I. 动... II. 冯... III. 动物生态学 IV. Q958.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 067388 号

责任编辑: 谭宏宇 李 瑾 / 责任校对: 连秉亮

责任印制: 刘 学 / 封面设计: 木 子

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

南京展望文化发展有限公司排版

江苏省句容市排印厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005 年 7 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2005 年 7 月第一次印刷 印张: 35

印数: 1—3 200

字数: 688 000

定价: 52.00 元

《动物生态学》编辑委员会

主 编 冯 江 高 玮 盛连喜

编 委 (以姓氏笔画为序)

王志平	冯 江	左 斌	孙克萍
刘 颖	张曼胤	金龙如	姜云垒
高 玮	高 晶	唐占辉	盛连喜

前 言

20 世纪 80 年代我国第一本动物生态学教材是钱国桢等主编出版的《动物生态学》。近 20 年,国内主要使用孙儒泳先生编著出版的《动物生态学原理》,此书内容丰富、科学性和系统性强,先后经过三次修订,可谓动物生态学教材的经典之作,无论从内容还是体系上都对我国的生态学发展和生态学人才的培养产生了重大影响。

80 年代以后,由于资源、环境、人口、能源等重大社会问题的日益加重,已经威胁到人类的持续生存和发展,这个大背景有力地促进了生态学、环境科学和相关学科的发展。同时,生态学和环境科学的交叉、渗透以及新技术和方法的应用,使生态学和环境科学的研究内容和方法为之一新,生态学和环境科学在人类社会生活中的作用和地位也上升到新的高度。生态学和环境科学的快速发展促进了现代动物生态学的发展。作为生态学分支学科,动物生态学不仅与生理学、形态学、遗传学、行为学等密切联系,而且还和地学、农学、林学、环境科学、经济学、空间科学等相互交叉,并越来越受到社会的关注,成为高等学校许多专业,特别是在环境科学、生态学和野生动物保护与管理等专业广泛开设的课程。因此,编写一部能体现 21 世纪动物生态学发展趋势,并适用于相关学科教学的简明教材是非常必要的。

本书在编写过程中力求简明扼要,提纲挈领,适应现代生态学和环境科学的发展变化,反映现代动物生态学的最新研究进展和学科发展动态。教材以现代动物生态学的研究重点为重点,以进化生态学为主线,把动物生态学基础理论和现代生态学研究重点相结合,注重与人类生存、环境保护和可持续发展密切相关的问题,如生物多样性、生态旅游、生态安全、野生动物保护与管理等。科学分析和阐述动物生态学的研究实例和新的研究方法手段,增加教材内容的广泛性和知识的实用性,提高读者分析问题与解决问题的能力,这也是本书力求实现的一个特点。将新的知识和内容纳入教材中,其系统性和难度需要很好的把握,本教材在这方面也做了积极的尝试。

本书绪论和第一章由冯江教授和孙克萍博士编写,第二至第四章由盛连喜教授、王志平、高艳和唐占辉博士编写,第五章由刘颖博士和王琪编写,第六至第八章由高玮教授、左斌、高晶和姜云垒博士编写,第九和第十章由冯江教授、金龙如和伦小文编写,第十一章由盛连喜教授、高玮教授和张曼胤博士编写。

本书的主要编者多年来一直从事生态学研究与教学工作,具有较丰富的生态学理论知识和生态学研究经验,教材中始终贯穿理论与方法结合、基础与前沿并重

的指导思想。但由于我们的水平和能力有限,未必能达到预期的效果,存在错漏之处,恳请各位同行专家和读者批评指正。

书中引用了国内外许多学者已发表的研究成果或图表等资料,教材的编写得到了科学出版社的大力支持和帮助,谭宏宇编辑对本书的出版给予了多方面的支持和鼓励,在此表示诚挚谢意。

作者于东北师范大学,长春

2004 年 12 月 20 日

目 录

前 言

绪 论	1
一、动物生态学定义及研究内容	1
二、动物生态学的分支学科及与其他学科之间的关系	4
三、动物生态学的发展简史和研究现状	5
四、当前动物生态学的研究热点和动向	9
五、动物生态学刊物和网站	13
第一章 生态因子作用分析	14
第一节 生态因子	14
一、生态因子的类型	14
二、生态因子作用的一般特征	16
三、生态因子作用的基本原理	18
第二节 温度对动物的生态作用	24
一、温度的生态意义	24
二、温度对动物生理活动的影响	25
三、温度对动物地理分布及数量变动的影响	31
第三节 光、辐射对动物的生态作用	32
一、辐射的生态学意义	33
二、光与动物的季节节律	34
三、光与动物的昼夜节律	36
第四节 水对动物的生态作用	39
一、水的生态意义	39
二、水对动物的影响	39
第五节 其他因子对动物的生态作用	43
一、大气对动物的生态作用	43
二、土壤对动物的生态作用	44
三、气候对动物的生态作用	46
四、火对动物的生态作用	48
五、雪对动物的生态作用	49
六、风对动物的生态作用	51

第六节 食物与生境对动物的生态作用	52
一、食物对动物的生态作用	52
二、生境对动物的生态作用	57
第二章 动物种群动态及其调节	60
第一节 动物种群	60
一、种群及动物种群生态学	60
二、动物种群的基本特征	62
第二节 动物种群动态	69
一、自然种群数量变动	70
二、种群动态的影响因子分析	75
第三节 种群动态的研究方法及描述	80
一、种群动态的研究方法	80
二、动物种群动态的描述	83
第四节 种群调节机制	99
一、外源性调节	100
二、内源性调节	103
第三章 动物种群间的相互关系	108
第一节 动物种群间相互关系类型	108
第二节 竞争关系	109
一、竞争类型及特征	109
二、竞争关系模型	110
三、实验种群的竞争	115
四、自然种群的竞争	117
五、竞争与进化	119
六、Tilman 模型	120
第三节 捕食关系	122
一、捕食者与猎物的相互适应	123
二、捕食策略和功能反应	124
三、捕食者与猎物种群动态模型	125
四、食草动物与植物的相互适应	128
第四节 寄生关系	131
一、寄生物类型	131
二、寄生物和宿主的相互适应	132
三、寄生物和宿主种群数量的相互动态	134
第五节 互利共生	134

一、动物行为上的互利共生	135
二、传粉动物、种子传播动物与植物的互利共生	136
三、森林昆虫与真菌的互利共生	138
四、动物与其消化道中的微生物的互利共生	139
五、生活于动物组织或细胞内的共生体	140
第六节 协同进化	141
一、宿主与寄生物的协同进化	141
二、昆虫与植物的协同进化	143
三、食草动物与植物的协同进化	145
四、协同适应系统(co-adapted system)	146
第七节 种群关系理论的应用	147
一、收获种群(harvesting populations)	148
二、害虫控制(pest control)	151
第四章 种群的遗传与进化	155
第一节 种群的遗传与进化关系	155
一、基因库和基因频率	155
二、变异、遗传漂变与种群进化	157
三、自然选择与种群进化	164
第二节 影响自然选择的生态因素	170
一、引起选择压力变化的空间因素	170
二、引起选择压力变化的时间因素	172
三、密度制约性与自然选择	173
第三节 种群的生态适应与生态对策	175
一、生活型	175
二、生态型	176
三、种群的生态对策	177
第四节 性生态学	182
一、性现象以及性的起源	182
二、性分化及其进化	183
三、性分配与性比率	187
四、性选择	188
五、动物的婚配与亲代抚育行为	191
第五章 动物行为生态学	197
第一节 行为生态学	197
一、行为生态学的概念	197

二、行为生态学的研究内容和观点	197
三、行为生态学研究现状与发展趋势	201
第二节 觅食行为生态学	202
一、最优化觅食	203
二、最适搜寻路线和觅食的能量投资	208
三、动物的觅食技巧	212
第三节 领域行为生态学	214
一、领域行为	214
二、领域与配偶竞争	216
三、领域行为与种群密度调节	217
四、领域共占	219
第四节 社群生活及利他行为	222
一、社群组织和集群生活	222
二、社群生活的好处	223
三、社群大小与最优社群	227
四、营社群生活的主要动物类群	229
五、利他行为	232
第五节 动物的信号与通讯	236
一、信号及通讯方式	237
二、通讯的功能	240
三、动物求偶行为中的通讯程序	242
四、通讯行为的进化	245
第六章 群落生态学	247
第一节 生物群落的概念	247
一、生物群落和动物群落生态学	247
二、群落的基本特征	248
三、群落的物种组成	250
四、影响群落丰富度的因素	258
五、群落的种-面积及种-多度的关系	263
第二节 群落的组织结构	272
一、群落的外貌	272
二、群落的分布格局	273
三、群落的集团结构	279
四、形成群落组织结构的因素	297
五、群落的动态和稳定性	304

第七章 动物群落在生态系统中的作用	325
第一节 动物群落与生态系统的组成	325
一、生态系统的概念.....	325
二、生态系统的组成.....	326
第二节 动物群落与生态系统的基本结构	330
一、形态结构.....	330
二、营养结构.....	331
第三节 动物群落与生态系统的功能	335
一、生物生产力.....	335
二、能量流动的分析.....	345
三、物质循环.....	348
四、生态系统中的信息传递.....	352
五、动物群落与生态系统的稳定性.....	358
六、生态系统的扩展.....	361
第四节 世界主要生物群落类型	363
一、陆地生物群落.....	363
二、湿地生物群落.....	366
三、海洋生物群落.....	368
第八章 动物地理区划	371
第一节 我国动物分布概述	371
一、科的分布特征.....	371
二、种的分布特征.....	373
三、特有种的分布特征.....	374
四、局部、间断和偶然分布.....	375
第二节 生态地理动物群	376
一、三大自然区与动物分布.....	376
二、温度、雨量与动物地理分布.....	379
三、我国生态地理动物群.....	380
第三节 我国的动物地理区划	389
一、古北界.....	391
二、东洋界.....	402
第四节 世界动物地理区划	409
一、古北界.....	410
二、新北界.....	411
三、埃塞俄比亚界.....	412

四、东洋界	414
五、新热带界	415
六、澳大利亚界	417
第九章 动物保护生态学	420
第一节 动物保护概述	420
一、动物保护的内涵及意义	420
二、动物保护类别	422
三、我国野生动物保护现状	424
第二节 动物多样性保护的理论基础	428
一、岛屿生物地理学理论	428
二、复合种群(metapopulation)理论	429
三、物种保护理论的范式变迁	431
第三节 动物的迁地保护	433
一、迁地保护的意义和原则	434
二、迁地保护中的小种群问题	435
三、动物迁地保护的形式	437
四、迁地保护的实例	440
第四节 动物的就地保护——自然保护区	443
一、自然保护区的设计原则	443
二、自然保护区网与生境走廊	447
三、生态旅游的规划和管理	449
四、我国自然保护区面临的问题及对策	451
第五节 动物保护立法	454
一、动物保护的国际法	454
二、中国有关动物的保护法	458
三、国内外的动物保护组织	460
第十章 生态安全	463
第一节 生态安全与生物入侵	463
一、生态安全	463
二、外来种与生物入侵	465
三、生物入侵的途径	470
四、新栖息地群落对生物入侵的抵抗性	472
第二节 生物入侵对生态安全的影响	474
一、生物入侵对遗传的影响	475
二、生物入侵对物种多样性的影响	476

三、生物入侵对种群动态的影响	477
四、生物入侵对群落的影响	477
五、生物入侵对生态系统的影响	478
六、生物入侵对社会经济的影响	480
七、生物入侵对人类的影响	481
八、防止生物入侵的途径	482
第三节 生物技术与生态安全	486
一、生物技术	486
二、生物技术与生物多样性	487
三、生物技术对生态环境的潜在威胁和风险	488
四、生物技术与人类生存	489
第十一章 动物生态学的研究方法	492
第一节 动物生态学一般研究方法	492
一、动物野外调查的准备工作	492
二、动物野外调查的基本方法	496
三、动物数量、年龄和性别的调查	500
四、动物种群生命表的编制	506
五、动物生物多样性分析	507
六、动物行为的研究	508
第二节 动物生态学研究中的分子生物学方法	510
一、分子标记(molecular marker)	512
二、序列测定与分析技术	526
参考文献	532
附录	542

绪 论

一、动物生态学定义及研究内容

(一) 定 义

动物生态学(Animal Ecology)是动物学的分支,也是生态学的分支,是由动物学和生态学交叉形成的学科。动物学和生态学一方面各自独立地发展,一方面又相互渗透,形成动物生态学这一新的研究领域。因此,动物生态学定义及研究内容与动物学和生态学的定义和研究内容密切相关,随其变化和发展而变化。

动物学(Zoology)是一门内容十分广博的基础学科,研究动物的形态结构、分类、生命活动与环境的关系以及发生发展的规律,是揭示动物生存和发展规律的生物学分支学科。生态学(Ecology)这个名词出现于 19 世纪下半叶,来源于希腊语“Oikos”,表示住所和栖息地。生态学这个词中的“eco-”与经济学(Economic)的“eco-”是同一词根,经济学最初是研究“家庭管理”的,生态学与经济学有着密切的关系,因此可以把生态学理解成有关生物的管理的科学或创造一个美好家园的意思。1869 年,德国动物学家 Haeckel 首次对生态学下了定义:生态学是研究有机体与其环境相互关系(interactions)的科学。这个定义十分广泛,引起许多生态学家的争议。英国生态学家埃尔顿(C. Elton, 1927)在他最早的《动物生态学》一书中定义生态学为“科学的自然的历史”(scientific natural history)。1945 年,原苏联生态学家克什卡洛夫(Кашкаров)扩展了上述定义,认为生态学研究应包括生物的形态、生理和行为的适应性,即达尔文的生存斗争学说中所指的各种适应性。澳大利亚生态学家安德列沃斯(Andrewartha, 1954)定义生态学为“研究有机体的分布和多度的科学”。这个定义较前一个明确,然而,这个定义是静态的,没有考虑到相互关系的重要性。1985 年,加拿大学者克雷布斯(Krebs)定义生态学为一门研究决定有机体的分布和多度的相互关系的科学。20 世纪 60 年代至 70 年代,著名的美国生态学家 E. P. Odum(1956)提出的定义是:生态学是研究生态系统机构和功能的科学。他的著名教材《生态学基础》(1971)以生态系统为中心,对生态学教学和研究有很大影响,荣获了美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖(1977)。我国著名的生态学家马世骏先生也认为生态学是研究生态系统和环境系统相互关

系的科学。诸多学者提出的生态学定义很不相同,归纳起来大致可分为三大类:第一类的研究重点是自然历史;第二类是种群生态学;第三类是生态系统生态学。这三个类型也代表了生态学发展的三个阶段。

纳乌莫夫(Наумов, 1955; 1963)定义动物生态学为研究动物的生活方式与生存条件的联系,以及动物生存条件对于繁殖、存活、数量及分布的意义。生态学词典中定义动物生态学为研究动物的生活方式,动物与动物间及动物与生活环境间相互关系的学科,如阐述外界环境条件对动物的习性、活动、行为、繁殖、生存、数量消失和分布的影响,或动物对环境条件的适应和影响及作用等。随着动物生态学研究内容的日益广泛,有关它的定义也在不断扩展。

(二) 研究 内 容

1. 对生态因子的研究

动物生态学研究的生态因子包括生物因子(biotic factors)和非生物因子(abiotic factors)。生物因子包括同种生物的其他有机体和异种生物的有机体。非生物因子包括温度、光、水、大气、土壤、气候和火等。生态因子的性质不同(如温度、光照和水的不同),对动物生活的影响就会不同,即便对同一因子而言,量的差异(如温度的高低、光照时间的长短)也会对动物的生活或某一生命活动过程的影响产生差异。对此,德国的利比希提出了“最小因子定律”(Liebi's Law of Minimum);谢尔福德提出了“耐受性定律”(Shelford's Law of Tolerance);霍普金斯提出了“生物气候定律”(Hopkins's Bioclimatic Law)。长期以来,人们对于温度、光、水等生态因子的研究很多,而对火的研究却很少,由于火灾的破坏性极强,使得人们一直忽视火生态的重要作用,并排斥火。经过几十年的研究,人们发现火在生态系统中具有双重性:一方面,火对生态系统具有破坏性;另一方面,它还能够促进生物更新,增加生物多样性。生境(habitat)在结构上的不同对动物有很大的直接和间接影响。动物对生境的选择与生态环境中的食物丰盛度、隐蔽条件、植被演替状况以及动物自身的生理状况和行为直接相关。近年来,随着人类活动范围的不断扩大,动物赖以生存的自然环境日趋破碎化,最适生境的面积逐渐减少,这样就严重影响了动物的生存和繁衍。因此生境的研究对于动物的保护显得尤为重要,对生态因子的研究可为动物生态学的进一步研究提供基础。

2. 对不同层次动物的研究

动物生态学对动物的研究在个体、种群、群落和生态系统不同层次。首先是鉴定动物的种类,在野外条件下可以根据动物的外形、体色、活动、声音、行为和栖息

地等进行种类鉴定。其次是研究动物的种群和群落以及动物与周围环境所形成的生态系统。动物种群生态学是动物生态学的基础,也是动物生态学研究的重点,因为种群除了个体所具有的特征以外,又出现了种群水平才有的群体特征(group attributes)。例如,个体有生有死,而种群还有出生率、死亡率和种群增长率。种内还具有社群结构(social structure),如灵长类中有首领制和等级制,一些个体要服从另一些个体。到目前为止,动物种群生态学的研究积累了极其丰富的文献资料,形成了许多学说和理论,如 Wynne-Edwards 的行为调节学说、Christian 的内分泌调节学说、Chitty 的遗传调节学说、Richards Levins 提出的复合种群(metapopulation)理论等,对生态学的发展做出了很大的贡献。所以动物种群生态学是动物生态学最有魅力的内容之一。对动物的研究可以直接观察动物的生态习性和行为,采用不同的方法进行种群数量统计,包括现时数量和长期数量两种。现时数量只能了解当时的生物密度,长期数量调查的目的则是研究该生物的数量动态,分析其变化规律。研究动物种群的出生率、死亡率、迁移扩散、食性、昼夜节律、生活史和行为等各种生态特征,从而进一步研究动物种群间的竞争关系、捕食与被捕食的关系、寄生关系、互利共生关系和协同进化等。对动物进行研究可以采用不同的方法,如广泛应用实验研究方法等,进而为研究动物群落在生态系统中的作用提供依据。

动物生态学对生态系统的研究主要是对生产力的研究和对物流的研究。动物的生产力属于次级生产力范畴,对其进行研究,一方面需要测定动物的消化率、同化率、摄食量、代谢率等生理参数及食物、粪尿和身体的热值,另一方面还要取得种群的数量或生物量、出生率、死亡率、增长率等生态学参数。对物流进行研究,主要采用同位素标志追踪和数学模型研究的方法。

3. 实验方法和数学模型的研究

动物生态学的研究方法有野外观察、实验研究及建立数学模型等。从生态学的发展史来看,野外观察是最先产生的,并且是第一性的。实验研究是分析因果关系的一种有效的补充手段,其优点是条件控制严格、结果分析可靠、重复性强,缺点是实验研究的条件往往与野外自然状况下的条件有区别。如动物在实验条件下可能出现与自然状态下不同的,甚至是异常的行为。关于野外研究和实验研究的早期代表著作有谢尔福德(1929)的《实验室与野外生态学》(*Laboratory and field Ecology*)。一个优秀的生态学工作者,在进行生态研究的过程中应该选择适当的方法,取长补短,同时兼用野外研究和实验研究,更好地开展自己的工作。近几十年来,生态学家还开展了在自然条件下进行实验研究的方法。对种群的数学模型研究是利用数学手段,描述种群的状态或动态机制(如种群离散增长、种群连续增长的数学模型等),并进行模拟试验预测种群的行为和数量动态。其优点是具有高

度的抽象性,从而可以进行“真实种群所不能对付的研究”。例如模拟一次疾病在种群中大流行的后果,或者模拟一种有毒污染物在生态系统中的影响后果,这在真实系统中进行实验是不可能的。实验种群研究和数学模型研究都给生态学带来了重大进展,在今后的动物生态学发展中,还将日益受到重视。但这种进展是以野外的、在自然情况下的生态学研究结果为基础的。设计实验种群研究和数学模型研究思想和概念结构,都必须来源于对客观实际系统的深入研究;而实验和模型研究的结果,也必须再回到实际系统去检验,用实践证明其准确性,并修改模型和发展模型。

随着电子计算机和近代数学方法的应用,种群动态和模拟研究已经取得了重大进展,尤其是用系统分析方法进行动态分析和最优控制,已经成为这个领域十分重视的课题。近年来,“3S”技术在生态学方面已广为应用,它是以遥感(RS)、地理信息系统(GIS)、全球定位系统(GPS)为基础,与其他高新技术(如网络技术、通讯技术等)有机地整合而形成的一项新的综合技术。它集信息获取、处理、应用于一身,突出地表现在信息获取与信息处理的高速、实时和信息应用的高精度和可量化方面。RS在生态学上的直接应用包括收集数据信息、生态调查和动态监测,间接应用包括预测预报和灾害危险等级确定等。如RS可应用于湖泊与海洋生态环境污染、生物多样性保护、城市生态变化、全球变化、生态环境灾害预测、生态恢复等领域。GIS在生态学上能够分析生态实体与其他生物体或环境的相关空间定位对它自身功能的影响,可以分析多种空间尺度下的数据。如应用GIS进行生物群落生存地调查,不同生物群落间的相关性,不同环境因素影响下生物群落的分布,生物群落未来分布的演化规律等。GPS在生态学上则主要应用于生态调查、定位,一般与RS、GIS结合起来使用。

随着科技的进步,对于动物生态学的研究方法将得到不断的进步,动物生态学不仅与生理学、形态学、遗传学、行为学等密切联系,而且还和数学、地学、环境科学、空间科学等相互交叉,同时需要采用遥测技术、数学模拟及大规模应用等先进的实验室手段,是一门极富生命力的综合学科。我们要结合经典的研究方法和先进的实验室手段,为更好地开展动物生态学的研究奠定一个良好的基础。

二、动物生态学的分支学科及与其他学科之间的关系

动物生态学是在生态学后产生的,是生态学的一个分支,所以可按照生态学的划分方式,根据研究对象的组织水平、类别和栖息地的不同,对动物生态学进行学科划分。