

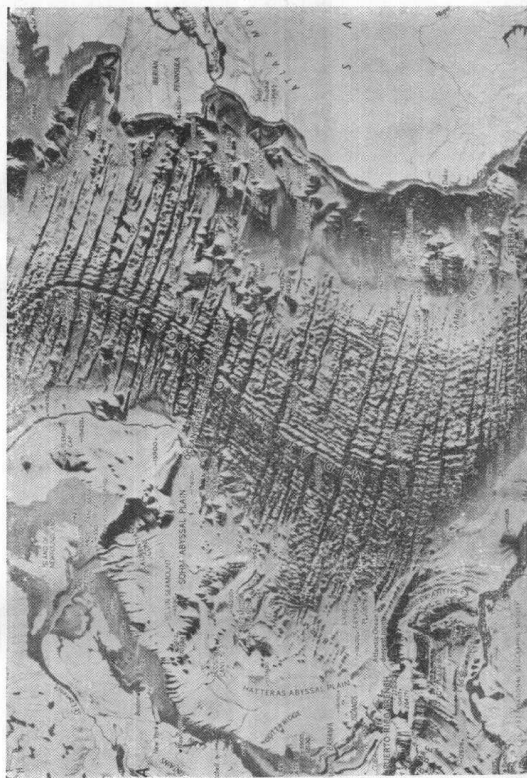


图 21.3 大西洋底部模型地图的一部分，显示被裂谷 (Rift Valley) 所纵分的大西洋中央海脊 (Mid-Atlantic Ridge)。

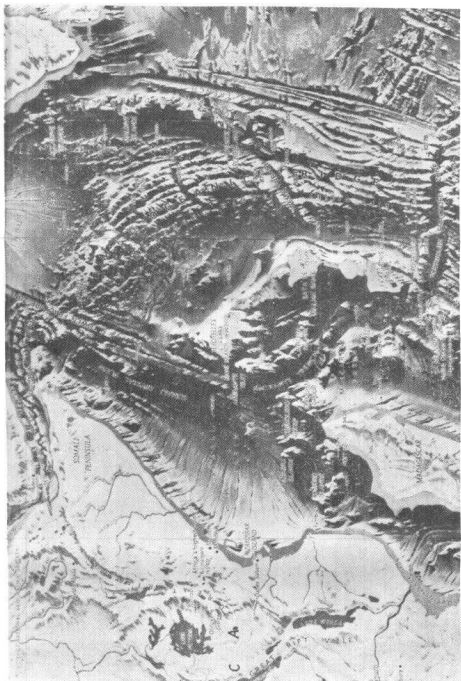


图 21.4 印度洋底部的部分模型地图，显示大洋中央海脊(Mid-Oceanic Ridge)与纵行的裂谷。引自国家地理学会 1967 年 10 月。

目 录

第一章	导言：基本概念	1
-----	---------	---

第一部分 营养关系

第二章	群落的营养结构	12
第三章	植物和植食动物的协同进化	30
第四章	捕食者和被食者的协同进化	56
第五章	捕食者及被食者的种群动态	81
第六章	能流	108

第二部分 种 群

第七章	生命统计：种群增长与生命表	133
第八章	繁殖的对策	162
第九章	种群动态	184
第十章	生态遗传学	216
第十一章	在杀虫剂压力下的种群	236
第十二章	生物防治	248

第三部分 共存和竞争

第十三章	生态位概念和资源的分配	270
第十四章	种内与种间斗争	293
第十五章	物种的集聚	322
第十六章	社会系统和行为	344

第四部分 群落和分布

第十七章	自然群落和植物、昆虫的演替	362
第十八章	群落的发展、结构和组织	378
第十九章	多样性与稳定性	400
第二十章	授粉生态学	418
第二十一章	古生态学与生物地理学	437
文献目录		461
名词索引		529

第一章 导言：基本概念

生态学定义
个体
种群
物种
群落
生态系统
生物带
生物圈
生命体系的成分
自然选择
反馈和内稳定性
能流
化学循环
生物学科的综合
比较生态学
生态学中的整体性的概念
昆虫学家对生态学的贡献

给生态学下一个定义是有困难的。譬如说,“有机体及其与环境的相互关系的科学”这样定义,实际上指的是包括活体在内的几乎所有一切事物的研究;这也并不能帮助明确它的范围。也许, Haeckel 的较古老的定义(被 Shelford 1907 所引用)和 Shelford (1907)本人所给予的定义更有用些。Haeckel 把生态学定义为活有机体的生活的内务。Shelford 的定义,“有机体的生活要求和家务的习性,”这些都反映他们对这门学科的类型态度。有人建议给生态学另一种处理,即“博物学的理论”,这样定义强调了我们在寻找自然现象的解释。Haeckel 显然同意这种观点。

Hutchinson 在 1965 写了一部题名为“生态剧院和进化节目”的书,他总结了令人入胜的生态学一些方面。换句话说,生态的布景可作为进化过程的舞台。Simpson (1964 a) 把生态学放在更确切的位置,“在一定的现有种群结构和生态状况,以及随着时间而变动的一定种群的遗传变异下,自然选择的作用似乎是十分确定的”。因此,本书采取了把生态学作为“研究环境为了了解进化过程”来处理的。这样定义将注意力集中在一定环境中的动态、有机体之间的功能关系和对在生态系统中的调节机制的分析。动态,功能关系和调节机制是进化生态学中三个关键字眼。描述性的生态学仅仅允许提问是“什么”?而分析性的生态学根据这些字眼允许进一步提出大量更有意义的问题,“怎样?”和“为什么?”可以更保险地假定在一个生态系统中每一件事都随时在变化,而不是把它看做是静止的单位。描述性的生态学是干燥无味的课题,除非把它同产生所描述的情况和机制的了解联系在一起。

由于生态学是比较年轻的科学,有些基本原理尚未经过考验。生态学实际上是可辩论的学科。因而有必要知道谁是辩论家、答

辩者和评论家,他们所用的资料,他们所研究的有机体以及如何研究它们。本书企图协助读者去编纂一部“生态学名人录”,其中即包含这些人物的和他们所研究的有机体。

生态学必须从若干组织水平去研究。个体是研究的基本单位,虽然我们为了了解个体如何适应它的环境,必须从个体的不同部分去观察它。Hamilton(1967)着重指出繁殖的个体是自然选择的原始单位。

个体的集合称为种群,种群可以从二个方面给予定义。第一,种群一词仅仅指的是某一地区的全部个体。Mayr(1963)曾给种群一个更明确的定义,他说地区的种群或居群(deme)是某一地区具有潜在杂交能力的个体的集群。因此,一个地区种群的全部成员共享同一的基因库(gene pool),像这样的种群可以定义为“一群个体是如此安排的,使得它们之间的任何两个个体都有同等机会彼此相互交配并产生后代,”这样定义是在假定异性已经性成熟而且对于性选择是等价的前提下提出的(Mayr 1963)。

能实际地或潜在地彼此能杂交的种群的集体构成一个物种。这些物种概念,称为种的多维概念(参阅 Mayr 1963),使生态学家把个体作为一个种群或物种唯一的成员,正如我们处理人口一样。人们企图把个体想象为一个类型中的一个,它可以通过一个或几个标本来描述。目前进化论者或分类学家都发现这种类型思想的错误,生态学家必须尽力把种群作为个体的集合来考虑,每个个体对种群提供独特的性格,因而值得人们去研究。物种是进化的单位,而物种的形成就是“进化前进的方法”(Hamilton 1967)。

组织的更高一级水平包括群落和生态系统,前者包括共生的,相互依赖的种群,而后者就是群落及其物理环境。地区的生态系统,例如草原、荒漠和落叶林又被称为生物带(biomes)。生物圈(biosphere)是包括地球上全部活的有机体同它的物理环境交互作用的生物体系(Odum 1971)。

另一个横贯这些等级分类有用的生态单元就是 Clark 等人 (1967) 第一次阐述的所谓生命系统 (life system)。它被定义为决定某一特殊种群的存在、数量和进化的生态系统的那个部分。生命系统由主体种群和它的有效环境所组成，即影响种群的外界因素的全部。对于种群每个成员来说，它的环境应包括同种其他成员 (Clark 等人 1967)。按照生命系统的概念，生态系统可以再定义为许多相互关联的生命系统的综合。

在生命系统中 (图 1.1) 个体的表现型，是通过他们的遗传的组成 (基因型) 和环境的相互作用来模造的。因为个体构成种群的基因型，环境也同样影响种群以及种群的基因库。因此在种群内遗传物质的总和对于种群的表现具有巨大的影响，例如它的大小、变化速度、持久性、进化和灭绝。这些表演也将极大地被环境因素所左右。当雌雄两性配子溶合时个体的基因型就永久地被固定下来。但是，基因型的表达是通过它所遭遇的环境条件所模造。这种环境的影响经常地在变化，在温带也许比热带更快些，同样地在暴露的地点比保护的地点更快些。

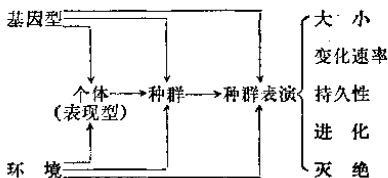


图 1.1 影响种群现象的生命系统中的相互作用的因素。
仿 Clark, Geier, Hughes 和 Morris 1967.

环境的变化很少在所有时间内都对一种基因型有利，因此种群的存活依赖于基因型的多样性的存在。种群中的基因型的多样性是通过两个因素来维持的。第一是突变或新基因的产生；第二是基因的重组或再排列。这些也就是种群的基因库内或多或少的

随机因素的变化。

种群的表现型是被两种经常变化而又相互作用过程——基因型和环境所影响。基因型代表来自基因库的基因随机的混合体，虽然基因库本身又含有通过自然选择所模造的历史因素，而自然选择往往倾向于减少这种随机化现象。那些表现有活力的表现型的基因型在不能养活全部所产生的个体的环境中得到支持。这种选择对于种群的基因库的变化提供一种方向性的因素。因此，种群是被变化的遗传因素和环境因素所模造。

这种通过自然选择的方法来模造种群是生态学中的基本概念之一。下面我们将提出导致形成这种概念的一些因素并加以简短的评述。从1760——1820年英皇 George III 统治英国 60 年。他在工业革命的初期坐在王位上。当时的工业革命也须要一个土地革命来养活大量流入城市的群众。George 的朝代已经看到英国人口从七百五十万增加到一千四百万，在 60 年内几乎翻一翻，而以前达到七百五十万人口却用了 3000 年。马尔萨斯 (Malthus) 在 1798 年写出他的经典论文，他是第一位认识到人口爆炸现象的，那时正是爆发后 40 年。马尔萨斯指出不受限制的人口以几何级数增长；环境是不可能维持所产生的种群，因而在“植物和动物中其效果是种子的浪费、疾病和过早夭折”。马尔萨斯写的论文提供给达尔文回答他本人难以解答的解释物种的“泛突变” (transmutation) 问题。达尔文 (1859 a, b) 已经意识到在有机体大量的潜在的物种中，仅仅适者才能生存。因为人们没有办法来测定合适性，只有通过存活率。达尔文通过自然选择和适应所达到的“适者生存”的概念，导致到连环辩论；因此适应往往被描述为个体、种群或物种的特征，使能增加留下有活力的后代的机会。适合可以被定义为一个个体或种群比其他个体或种群具有更大的留下有活力后代的能力。因此通过突变和重组所产生在种群中的基因型的变种的数量是被减少了，这种减少是通过环境因素引起的非适应型的

死亡来实现的。这也就是为什么 Mayr(1963)称自然选择为“基因型有差别的连续”(the differential perpetuation of genotypes)。

考虑到反馈和内稳定性的另一些基本概念，人们就可以进一步了解自然选择的过程。没有一个物种能够生存下来，如果它的数量如此之多，超出它的食物供应范围。绝灭是不可避免的，自然选择也就把这些物种消灭掉。一般在环境中都具有一些反馈圈和控制机制，导致发生一个普遍的内稳定现象——也就是“自然平衡”现象。Pimental (1968)对种群数量变动总结出一条简要的评论，指出“稳定性和恒定性是自然种群的特征。”这似乎同我们前面所指出的在大部分时间中生态系统是在不断变化的说法是不一致的。Pimental 的说法并不否定变化的可能性；但是他强调指出自然种群并不象我们所期望的那样变化。他的遗传反馈概念使我们能了解这种平衡现象(图 1.2)。它可能是正反馈或负反馈，其结果适应性得到改善而有害的特征受到压抑。

在一个群落里，这种反馈导致的稳定性很可能仅是短期的调节。例如，当一种特殊捕获物种变得很稀少时，捕食者就会变换方式去寻找并取食其他捕获物。这种调节将会减缓对前者的取食压力，使它再度增加密度，而捕食者所转换的新种将因为更多被取食

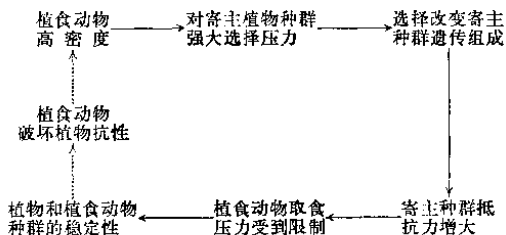


图 1.2 实例说明遗传反馈机制对减低植食动物的密度起负作用。虚线表示反馈圈中第二阶段的开始，其中一个基因突变使得一个个体克服了寄主植物的抗性。对这个个体的后代的自然选择又导致植食动物的密度的提高。

而降低其密度。捕获物种群得到平衡而捕食者变动较少。

种群的长期的、或进化的调节可能通过反馈机制形成,其中的选择因素足够严厉地或顽强地把种群永远地改变过来。例如,在欧洲兔子的粘液病毒(myxomatosis)是由跳蚤传布的。在疾病未传入之前,兔子经常在地窖或养兔场繁殖。这种习性使兔子经常同兔巢中产生传染病的媒介物(即跳蚤)接触,其结果对那些在地面上作巢和繁殖的兔子强烈地选择下来。在地面上跳蚤很少有机会同新寄主接触,这也就使疾病-媒介物-寄主的环节被有效地打破。当然,在兔子粘液病毒的流行病学方面还牵涉到其他因素,这不过代表了在被侵染的兔子种群进化变化中许多反馈圈中的一个。

从这里我们可以看出,病原体和昆虫媒介改变了兔子的生态学,同时通过自然选择——遗传反馈——病原体和昆虫的数量都被减少,这种结果是通过兔子种群的习性改变和增加对病原体的抗性而达到的。这些调节机制牵涉到两方面因素,量的因素(种群大小)和质的因素(习性改变)。这一例证的背后实际隐存着这样一个问题即“如果我们没有看到自然选择对这种习性发生之前,我们能否确定兔子在地面上繁殖的理由呢?”在第三章(第55页)中又举了另外一个例子,它仍然是一个没有解决的问题。

生态学的另一个基本概念乃是生态系统中的能流,这可以同系统中的化学循环相对比。热力学第一定律指出能量既不能创造又不能消灭。第二定律指出能量每转换一次潜能就减少一次,因为在这个过程中热能从系统中消失了。因此,当食物从一个个体换到另一个个体时,含在食物内的潜能逐步被减少直到系统中的全部能量都变成热而消失了(图1.3)。因此,可以说,在系统中有一个单方向的能流,而没有任何能量重新循环的可能性。

相反地,化学物质并不从生态系统中消失而是无限地维持下来(图1.4)除非在系统中出现侵蚀。侵蚀包括系统在水中、地面

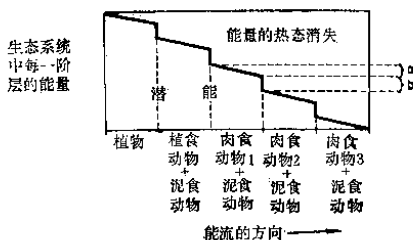


图 1.3 能量流过生态系统中的消耗。它假定一切潜能不论当有机体存活时或死亡时都被消耗,也就是说它一点都不被储存,在每一个营养阶层维持能都是以热态(a)而消失的。从每一个阶层转换到另一个营养阶层能量以热态(b)消失,最终全部能量在一个系统中以热态消失。因此系统必须从外界获得能量才能维持。

上、空中的自然流失,也包括人类诱发的活动。除侵蚀外化学物质在系统中不断循环或回流。

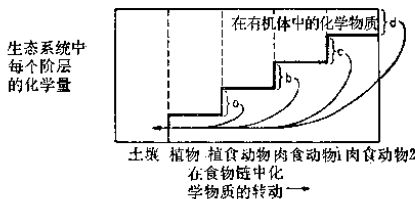


图 1.4 假定在无侵蚀条件下,在生态系统中化学物质的循环。不被高一级营养阶层有机体所消耗的化学物质(a到d)通过腐化释放出来逐步回到土壤中去。

生态学作为课题具有许多有兴趣的特点。第一,它要求一个有许多生物学科的综合。生态学形成一个由进化理论、种群生物学和遗传学、习性和行为学的统一体。这些课题又由分类学科例如动物学、植物学和昆虫学增加了相互关系的内容。人们意识到在生态学中允许人们逃避以分类为目的的训练。这种发现是一桩

快慰的事。例如在昆虫生态学中，人们必须把植物作为昆虫的食物和蔽护所来研究，同时对鸟类和哺乳类取食昆虫也必须进行了解。在我們有兴趣的田间旅行中所观察到的东西，可以从各个方面使我們对于昆虫生活方式得到许多了解。

第二点，比较生态学的研究方法可以使人们对狮子和体蠹作合理的比较，譬如比较它们在获得食物或留下活的后代的对策上。同样，在形态与功能上，或物种间的活动上，为解释观察到的现象要比在一个时间内对一个物种进行的观察提供更有力的工具。在生态学背景中观察一种有机体，可以使人们对物种的自然历史进行一次极为透澈的分析。

最后，从生态学来思考问题会帮助人们得出有机体在生态系统中的全面概念。它使人们洞察到在自然布局上加在有机体身上的力量。人们对动、植物种在所处的压力下以及它们必须如何适应和进化就会得出正确的判断。因此，不要忘记在千百年来植物和昆虫协同进化，其中有许多历史因素导致今天可看到的相互关系。我们仅是自然界中永恒运动的瞬时观众而已。

昆虫学家有许多方面都值得自豪，因为昆虫的研究在生态学思想的发展上有很大的贡献。昆虫种群动态的研究一直受到重视。新近对于昆虫种群能量学的研究已经对于能流概念的发展起了重大的作用。由于昆虫学家的贡献对于捕食者-捕获物以及竞争关系有了更好的理解。应用昆虫对植物或害虫进行生物防治的研究已经在这些领域中成为主要的刺激。植物和植食动物间的协同进化的生态学和化学生态学的领域都从昆虫的研究中得到一定的刺激。此外我们还可加添其他许多生态学领域。

在进一步发展生态学思想方面昆虫学家可贡献的地方还很多。由于昆虫物种极为丰富同时每种数量又多，取样就相对地容易些。生活史短，体形小都构成饲养技术上的方便。收集标本不会严重危及地方种群。因此使用昆虫进行的研究用在脊椎动物上

是几乎不可能的。同时许多生态学领域中应用昆虫会得很大好处。在植物和植食动物的协同进化,化学生态学、传粉生态学。群落生态学和生殖对策等都是些活跃领域,在这些方面昆虫学家将做出重大贡献。岛屿生物地理的理论研究最初是用昆虫和节肢动物做试验的,这种理论应用在对大陆情况的研究时,为昆虫学家提供几乎无穷的广阔天地。等待昆虫学家对生态学科做出贡献的机会是巨大的。

(林昌善译)

第一部分 营养关系

既然所有的有机体都需要食物，所以取食关系已成为生态学家关心的一个焦点，而且也是贯穿着这门科学的一个主题。观察自然界的格局的生态学家认为食物对群落具有组织结构的影响。他们看到，食物和取食的类型使他们能够预测在各营养阶层之间、有机体的相对数量，觅食对策(第二章)，协同进化(第三、四章)和能流(第六章)之间的关系。在许多群落中，昆虫作为植食动物和捕食者起着重要的作用(第五章)而它本身又是其它有机体的重要能源。因此，昆虫及饲料食物之间(第三章)，昆虫和捕食者之间(第四、五章)的相互关系将极大地影响一个营养阶层进入另一个营养阶层能量的数量(第六章)。

食物是自始至终贯穿着本书的、反复讨论的课题。食物可能限制种群的增长；它影响种群的扩散以及种群扩散的时间和范围。以人类害虫为食的昆虫使它自己成了人类的朋友(第二部份)。当食物受到限制时，竞争就要加剧。如果它们不是分享这种资源而获得共存，那么，物种间的共同生存将受到威胁(第三部份)。所以食物及为食物的竞争影响着种群的分布和数量，从而影响着群落的结构(第四部份)。

第二章 群落的营养结构

食物链

昆虫在食物链中的地位

能量来源

营养水平概念

杂食者的地位

营养谱

食物网

数量金字塔（消耗阶层）

生物量金字塔

能量金字塔

研究营养结构的方法

在营养水平中有机体性征的趋势

标准

我们可以预料食物是生态学中一个重要的甚至是中心的问题,因为,在食物这一基本因素影响之前,如没有其他因素阻碍种群增长,那么食物的缺乏就将限制种群的增长。所以,为了了解自然界中简单的格式布局,首先把注意力集中在食物的生产和消耗上是自然的。也就是说:生物有机体吃什么,以及什么东西吃这些有机体,这就是营养关系。通过分析一个群落里的这些关系,就可以得到那个群落的营养结构图。往往营养关系是非常复杂;但这种格式仍然可见的。

Elton(1927)首创了“食物链”(food-chain)这个专用术语以表示食物从植物转入到植食动物,又从植食动物转入到肉食动物,也许还有更高等的肉食动物之间的取食关系。这个概念可用Elton的一个例子来说明:

松树→蚜虫→蜘蛛→小雀→鹰。

这个例子也说明了昆虫和其他节肢动物普遍处于这个食物链中的情况,以及它们在这个群落的能流中起着怎样的重要联系。不像林区那样,以玉米为基础的食物链可以表示如下:

玉米→棉铃虫→寄生昆虫、姬蜂→啮鸟→鹰
或玉米种子→玉米种子甲虫(植食性步行虫)→步行虫(取食植食性甲虫的卵和幼虫)→野鼠→猫头鹰。

昆虫往往处于这个食物链的第二、三级。当然也有些例外情况。但大多数是适合这种情况的。因此昆虫对于任何一个陆生群落和许多水生的群落都是重要的。

是什么东西提供了在这个群落里穿流的能量来源呢?根据热力学的第一定律,能量不能够产生,所以必定有一个巨大的能量库可供生物圈利用。这个库就是太阳。包含在绿色植物体中的叶

绿体利用太阳的辐射能进行光合作用，把氧气和二氧化碳转变成碳水化合物。所以，太阳在任何食物链中都应占有显要的地位。

太阳→玉米→食玉米种子甲虫→捕食性步行虫→野鼠→猫头鹰。

营养水平概念把食物链中这些关系按下列等级水平划分：

生产者(producer)；植物生产食物(某些细菌也能生产食物)。

消费者(consumer)；所有的其他有机体都消费食物。

初级消费者：植食动物

次级消费者：肉食动物

三级消费者：肉食动物

如果植食动物是一种植物，例如是一种寄生性的真菌，那么次级消费者也是一个植食动物，但这种情况是很少的。虽然这种结构为考虑取食关系提供了一个有用的基础，但要想得到一个完全适合于这个结构系统的实际例子是有困难的。

1. 杂食动物适合于哪种等级？它们至少在二个营养阶层上取食，并且大部份动物在它生活期间是杂食性的。列举下面三个例子，a. 在格林兰以东的北冰洋边缘斯匹斯卑尔根群岛上的狐狸，冬天是腐食性的，取食海豹的遗物及熊的粪便，而在夏天，它们则以鸟、昆虫和植物材料为食。更加混乱的是，夏天它们是陆生食物链的一部份，而冬天，当它们被迫在冰上寻找食物时，就成了海生食物链的一部份。b. Darling(1937)在他的“一群红鹿”一书里描述了鹿是怎样在鹿茸生长期(在发情季节前生长了鹿角)不仅以普通的杂草和草本植物为食，而且还以青蛙、昆虫和其他动物蛋白作为补充营养。c. 昆虫也许是杂食性的最好的例子。许多全变态昆虫(具有幼虫期的昆虫，其外形和成虫完全不同)，幼虫取食于一个营养阶层，而成虫则取食于另一个营养阶层。三个例子在15页中介绍。第一个例子，成虫取食的营养阶层较低，第二、三个例子里，成虫取食的营养阶层较高。由于食物经常是供应不足，所以全