

成人高考 生态学基础

考前冲刺资料

第一章 绪论

1. 生态学的概念

研究生物及人类生存条件、生物及其群体与环境相互作用的过程及其规律的科学。

2. 生态学的研究对象和内容

(1) 现代生态学的研究对象是由生物与环境相互作用构成的整体——生态系统。

(2) 生态学的研究内容

①个体生态学。

②种群生态学。

③群落生态学。

④生态系统生态学。

⑤景观生态学。

⑥全球生态学。

3. 生态学的分支学科

(1) 按研究对象的生物组织水平可分为：个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学、区域生态学和全球生态学。

(2) 按生物分类类群划分有：普通生态学、动物生态学、植物生态学和微生物生态学；还有更具体的生物类群，如昆虫生态学、鱼类生态学、鸟类生态学和兽类生态学等；此外，还有独立的人类生态学。

(3) 按生物栖息场所及生境类型划分有：陆地生态学和水域生态学。陆地生态学包括森林生态学、草原生态学和沙漠生态学等；水域生态学包括海洋生态学、淡水生态学和河口生态学。更具体的划分有：热带生态学、湿地生态学和山地生态学等。

(4) 按研究方法划分有：野外生态学、实验生态学和理论生态学等。

(5) 按生态学与其他学科的交叉划分有：生理生态学、进化生态学、分子生态学、数学生态学、化学生态学、能量生态学和地理生态学等。

(6) 按应用领域划分有：农田生态学、农业生态学、家畜生态学、渔业生态学、森林生态学、草地生态学、污染生态学、自然资源生态学、城市生态学、生态经济学、恢复生态学、生态工程学、景观生态学、人类生态学和生态伦理学等。

4. 生态学的发展简史

一般地说，生态学的发展历程可划分为 4 个时期：

- (1) 生态学的萌芽时期（17 世纪以前）
- (2) 生态学的建立时期（17 世纪至 19 世纪末）
- (2) 生态学的建立时期（17 世纪至 19 世纪末）
- (3) 生态学的巩固时期（20 世纪初至 20 世纪 30 年代）
- (4) 现代生态学时期（20 世纪 30 年代至现在）

5. 现代生态学的发展趋势

20 世纪 60 年代以后的生态学也被视为现代生态学。现代生态学从以生物为研究中心发展到以人为研究中心，从注重理论研究到加强实践研究，在改造世界和造福人类方面发挥着越来越重要的作用。随着生态学的发展，现代生态学已形成了明显的特点及发展趋势。

- (1) 生态系统生态学的研究成为主流
- (2) 从描述性科学走向实验、机理和定量研究
- (3) 现代生态学向宏观和微观两极发展
- (4) 应用生态学发展迅速，实践应用性更强
- (5) 人类生态学的兴起和生态学与社会科学的交叉融合

6. 野外调查

在自然界原生境对生物与环境的关系进行考察是生态现象直观的、第一手资料的来源，野外调查是生态学研究的基本方法。

在调查中除了要应用生物学、化学、物理学和地学等方面的知识和手段外，还需要现代化的调查工具，如调查船、飞机甚至人造卫星等，采用先进技术和仪器，如示踪元素、无线电追踪、遥感、遥测等。对于区域生态系统的研究，涉及多点实验数据的收集、处理及管理，必须建立大型数据库及管理系统，如地理信息系统（GIS）的应用等。

7. 实验研究

实验研究包括控制实验和实验室分析。控制实验是模拟自然生态系统中单项或多项因子相互作用，以及其对生物影响的方法。如在昆虫种群研究中，考察环境因子对种群消长影响的实验就是最普通的控制实验；“微宇宙”模拟系统是在人工气候室或人工水族箱中建立自然生态系统的模拟系统等。

除一般生物学、生理学和毒理学研究方法外，还要结合化学、物理学，尤其是分析化学、仪器分析、物理仪器和放射性同位素测定等方法进行实验室分析。

8. 模型研究

模型研究主要通过系统分析来研究生态系统，是把研究对象视为系统的一种研究和解决问题的方法。系统分析除了继续依赖经验、实物模型等手段以外，越来越多地借助于数学和计算机作为工具。

因此，系统分析又更多地是指有步骤地收集系统信息，通过建立与系统结构、功能有关的数学模型，利用计算机对信息进行整理、加工、综合，从而能解释与研究对象有关的现象，对系统的行为和发展作出评价和预测，并对系统作出适当调控的一种方法。数学模型与计算机模拟已广泛应用于生态学各个领域，它们对生态学理论教学、科研以及生态问题的预测、预报起着十分重要的作用。

第二章 生物与环境

1. 环境的概念及其类型

广义的环境概念是指某一主体周围一切事物的总和。在生态学中，环境是指生物的栖息地，生物是环境的主体。一般地，环境是指某一特定生物体或群体以外的空间，以及直接或间接影响该生物体或生物群体生存与活动的外部条件的总和。在环境科学中，人类是主体，环境是指围绕着人群的空间以及其中可以直接或间接影响人类生活和发展的各种因素的总和。

2. 环境的分类

按环境的主体可分为以人为主体的人类环境和以生物为主体的生物环境。

按环境的性质可分为自然环境、半自然环境（经人类干涉后的自然环境）和社会环境。

按人类对环境的影响，可分为原生环境（自然环境）和次生环境（半自然环境和人工环境）。

按环境范围的大小可分为宇宙环境、地球环境、区域环境、微环境和内环境。

3. 宇宙环境（或称星际环境）

指大气层以外的宇宙空间。它是人类活动进入大气层以外的空间和地球邻近天体的过程中提出的新概念，也可称之为空间环境。宇宙环境由广阔的空间和存在其中的各种天体及弥漫物质组成，它对地球环境能产生深刻的影响。

4. 地球环境

由大气圈内的对流层、水圈、土壤圈、岩石圈、生物圈组成，又称全球环境，也称地理环境，地球环境与人类及生物的关系尤为密切。其中生物圈的生物把地球上各个圈层的关系有机地联系在一起，并推动各种物质循环和能量转换。

5. 区域环境

指占有某一特定地域空间的自然环境，它是由地球表面不同地区的 5 个自然圈层相互配合而形成的。

不同地区形成各种不同的区域环境特点，分布着不同的生物群落。

6. 微环境

指区域环境中，由于某一个（或几个）圈层的细微变化而产生的环境差异所形成的小环境。

7. 内环境

指生物体内组织或细胞间的环境，对生物体的生长和繁育具有直接的影响，如叶片内部直接和叶肉细胞接触的气腔、通气系统，都是形成内环境的场所。内环境对植物有直接的影响，且不能为外环境所代替。

8. 生态因子的概念与分类

构成环境的各要素称为环境因子。

环境因子中一切对生物的生长、发育、生殖、行为和分布有直接或间接影响的因子称为生态因子。如温度、湿度、氧气、食物以及其他生物等。

生态因子中生物生存不可缺少的因子称为生物的生存因子（或生存条件、生活条件）。如对植物而言，光、温度、水、肥、气等是其生存因子。

环境因子、生态因子、生存因子是既有联系又有区别的概念。

9. 生态因子的分类

根据生态因子的性质，通常可将生态因子归纳为五大类：

- ①气候因子
- ②土壤因子
- ③地形因子
- ④生物因子
- ⑤人为因子，指人类活动对生物和环境的影响。

根据有机体对生态因子的反应和适应性特点，将周期变动的生态因子又分类为：

①第一性周期因素。是指由地球自转或公转形成的光、温度和潮汐的日、月、季节、年的周期性变化的因素。

②次生性周期因素。取决于第一性周期因素，如太阳辐射和温度周期性变化导致大气湿度、降水量的周期性变化。

③非周期性因素。指突发性或间断性出现的因素，如暴雨、山洪、冰雹、蝗灾及火山喷发、地震、地外物体撞击等突发性灾难，生物对这类因素很难形成适应性。

10. 生态因子的作用特征

- （1）综合作用

任何一种自然生态环境都包含着许多种生态因子，各种生态因子不是孤立存在的，对生物产生作用也不是独立的，而是互相关联作为一个整体综合发挥作用。生态环境中单因子的变化，都必将引起其他因子不同程度的响应。

（2）主导因子作用

在一定条件下起综合作用的诸多生态因子中，有一个或少数几个对生物起主要的、决定性作用的因子，称为主导因子，其他的因子则为次要因子。生态因子的主次在一定条件下可以发生转化。

（3）直接作用和间接作用

依生态因子与生物的作用关系可将生态因子分为直接作用和间接作用两种类型，区分其作用方式对认识生物的生长、发育、繁殖及分布都很重要。

（4）阶段性作用

生物生长发育不同阶段对生态因子的需求不同，具有阶段性特点，这种阶段性是由生态环境的规律性变化所造成的。

（5）不可代替性和补偿作用

作用于生物体的生态因子，都具有各自的特殊作用和功能，每个生态因子对生物的影响都是同等重要和不可替代的。虽然生态因子对生物的影响同等重要不可替代，但由于生态因子的综合作用，某因子在量上的不足，可以由其他因子来部分补偿，以获得相似的生态效应。

11. 环境对生物的限制性作用及生物的耐受性

（1）最小因子定律

每一种植物都需要一定种类和一定数量的营养物，如果其中有一种营养物完全缺乏，植物就不能生存，如果这种营养物质数量极微，植物的生长就会受到不良影响，这就是最小因子定律。

（2）限制因子

生物在一定环境中生存，必须得到生存发展的多种生态因子，当某种生态因子不足或过量都会影响生物的生存和发展，这个因子就是限制因子。

限制因子是相对的，不是绝对的，即相对于该因子对生物的影响结果而言的。

限制因子往往是具有局部性和暂时性的，限制因子并不等同于主要作用因子。

（3）耐受性定律

耐受性定律也称谢尔福德耐受性定律。生物对其生存环境的适应有一个生态学最小量和最大量的界限，生物只有处于这两个限度范围之间才能生存，这个最小到最大的限度称为生物的耐受范围。生物对环境的适应存在耐受限度的法则称耐受性定律。

耐受性定律说明，生物只有在其所要求的环境条件完全具备的情况下才能正常生长发育，任何一个因子在数量上不足或过剩，均会影响生物的生长发育和生存。

12. 生物对耐受限度的调整

由于生态适应和进化，生物的耐受限度和最适生存范围都可能发生变化。即使是在较短的时间范围内，生物对生态因子的耐受性也能进行各种小的调整。

①驯化。生物借助于驯化过程可以稍稍调整它们对某个生态因子的耐受范围。驯化也可以部分地理解为是生物体内决定代谢速率的酶系统的适应性改变。

②耐受性的节律变化。生物体对于不利环境引起的结构损伤和生理活性降低具有补偿调节作用。较长时期内的补偿调节作用往往是有节律的。生物在不同的季节可以表现出不同的生理最适状态，因为驯化过程可使生物适应于环境条件的季节性变化，甚至调节能力本身也可显示出季节性变化。

③休眠。休眠是生物在不良环境条件时期的不活动状态，是生物抵御暂时不利环境条件的一种非常有效的生理机制。

④内稳态与生态适应。任何生物体在外界条件变化较大的情况下都具有维持体内理化状态相对稳定的能力，即内稳态。内稳态是生物对多变的外界环境的主动适应。

13. 光因子

光因子主要是指太阳光，它是地球上所有生物生存和繁衍最基本的能量来源，生命活动所必需的全部能量都直接或间接地来源于太阳光辐射能。绿色植物的光合作用将太阳光能转化为化学能启动了食物链

14. 太阳光对生物的生态作用：

（1）生物与光质

光合作用的光谱范围就是在可见光区内。不同的光质对植物的光合作用、色素形成、向光性、形态建成的诱导等影响不同。

（2）生物与光照强度

1) 光照强度对生物的影响

光照强度对植物光合作用产生直接影响，从而影响植物的生长发育。

2) 生物对光照强度的适应

光照强度在地球表面及群落内部的分布是不均匀的，植物长期适应一定光照强度便形成了不同的生态。适应类型：

①阳生植物。是指在强光下才能生长发育良好，而在荫蔽和弱光下生长发育不良的植物。阳生植物适应于强光照地区生活，一般在水、热条件适合的情况下，不存在光照过强的问题。

②阴生植物。是指需要在较弱的光照条件下生长，不能忍耐高强度光照的植物。

③耐阴植物。它们既可以在强光下良好生长，又能忍受不同程度的遮阴，对光照具有较广的适应能力，但最适宜的还是在完全的光照下生长。

（3）生物与日照长度

日照长度：白昼的持续时间或太阳的可照时数。

日照长度的变化对动植物的生长发育有重要的生态作用，使生物具有昼夜节律和光周期现象。

①昼夜节律

生物对昼夜交替周期性变化的适应形成了昼夜节律，即 24h 循环一次，昼夜节律又叫日节律。

②光周期现象

每天光照与黑夜交替称为一个光周期，由于分布在地球各地的动植物长期生活在各自光周期环境中，在自然选择和进化中形成了各类生物所特有的对日照长度变化的反应方式，这就是生物中普遍存在的光周期现象。根据对日照长度的反应类型可把植物分为长日照植物、短日照植物和日中性植物。

15. 温度因子的生态作用

（1）温度与生物的生长、发育

生物体内的生物化学过程必须在一定的温度范围内才能正常进行。

生命活动是由一系列生理生化反应过程构成的，而每一生化反应都几乎有酶系统的参与。最低温度、最适温度和最高温度称**酶活性的“三基点”温度**。生物生长与温度的关系也服从“三基点”温度。

（2）有效积温法则

植物在生长发育过程中，需从环境中摄取一定的热量才能完成某一阶段的发育，而且植物各个发育阶段所需要的总热量是一个常量，这个总热量可用有效积温表示。

（3）温度与生物的地理分布

当环境温度高于或低于生物的最高或最低临界温度时，生命活动就受到限制或无法生存。

温度和降水共同作用，决定着生物群落在地球分布的总格局。在温度因子中，不只是平均气温，而是平均气温、节律变温、温差、积温和极端温度的综合作用。

16. 冷害

冷害一般指零上低温对喜温生物的伤害，低温造成生物生理活动（光合、呼吸、吸收和蒸腾等）机能的降低和生理平衡状态的破坏。

17. 高温致害机制

高温致害机主要是引起酶活性降低和紊乱、水分代谢失衡、有毒物质积累、细胞膜透性增加和功能降

低，植物光合能力下降及呼吸作用加强。

18. 温周期现象

植物对温度有节奏的昼夜变化的反应称为温周期现象。变温对种子萌发、个体形态分化和协调生长有促进作用。

19. 物候节律

温度的季节变化形成相对稳定的年周期性变化。生物长期适应于这种节律性变化，形成相应的生长发育节律称为物候。

20. 休眠

休眠指生物的潜伏、蛰伏或不活动状态，是抵御不利环境的一种有效的生理机制。

21. 水因子的生态作用

(1) 水是生物生存的重要条件

(2) 水量对植物的生长有最高、最适和最低 3 个基点。

水对动物也有较重要的影响。在水分不足时，可以引起动物的滞育或休眠。许多动物的周期性繁殖与降水季节密切相关。

(3) 水对生物分布的影响

降水在地球上的分布是不均匀的，因降水量的差异各自生长着不同的植物，伴随分布着不同的动物。

水分与动植物的种类和数量存在着密切的关系。

21. 植物对水因子的适应

根据植物对水分的需求量和依赖程度，可把植物划分为水生植物和陆生植物

类型		举例	生境特点	类型特征
水生植物	沉水植物	无根 黑藻、狐尾藻等	水很深。弱光、流动、缺氧、密度大、黏性高、温度变化平缓,能溶解各种无机盐类	整株植物沉没在水下,为典型的水生植物。根退化或消失,通气系统发达,以保证植物各部分对氧气的需要。叶片常呈带状、丝状或极薄,有利于增加采光面积和对 CO_2 与无机盐的吸收,表皮细胞可直接吸收水中气体、营养物质和水分,叶绿体大而多,适应水中的弱光环境。植物体具有较强的弹性和抗扭曲能力以适应水的流动,淡水植物具有自动调节渗透压的能力,而海水植物则是等渗的。无性繁殖比有性繁殖发达
		有根 苦草等		
	浮水植物	不扎根 浮萍、凤眼莲等	水较深。流动、温度变化平缓,根系缺氧	叶片漂浮在水面上,气孔通常分布在叶的上面,维管束和机械组织不发达,输导组织弱,通气组织发达,根扎于泥土中,抗旱性差,无性繁殖快
		扎根 荷花、睡莲、王莲等		
	挺水植物		芦苇、香蒲、水葱等	水浅。根系缺氧 挺水植物根扎于泥土中,茎叶下部没于水中,上部露于空气中,通气组织发达

陆生植物	湿生植物	阳性湿生	水稻、泽泻、灯芯草等	沼生环境。根系缺氧	根、茎、叶有通气组织连接,有较发达的输导组织,叶片有角质层,根系不发达,无根毛,抗旱力较差。生长于浸水或潮湿土壤
		阴性湿生	附生蕨类、大海芋等	沼泽。根系缺氧	叶薄,气根吸收空气水分,蒸腾小,调节水分能力极差。生长于森林下部弱光、高湿环境
	中生植物		多数作物和杂草等	旱生环境。土壤通气良好	根茎叶结构,抗旱能力介于湿生植物和旱生植物之间。无通气组织,不能生长于积水或干旱土壤中
	旱生植物	少浆液	刺叶石竹、沙拐枣等	干旱环境	根系发达,叶表面积小,有各种减少蒸腾的特化结构,有亲水性强的原生质体,抗旱能力强
		多浆液	仙人掌科、百合科、景天科等	沙漠环境	有由根、茎、叶特化形成的储水组织,表面积对体积比例小,叶片小或退化,角质层厚,气孔少而深埋,有特殊的水分与光合代谢途径

22. 动物对水因子的适应

动物按栖息地划分可分为水生和陆生两大类。水生动物的媒质是水,而陆生动物的媒质是大气。

①水生动物。水生动物保持体内水分得失平衡主要是依赖水的渗透作用。

②陆生动物。陆生动物主要是从获取更多的水分、减少水的消耗、储存水,发生形态、生理和行为变化等方面来适应旱生环境。

a. 形态适应

b. 生理适应

c. 行为适应

23. 土壤的生态意义

土壤是陆地生态系统的基础，是陆生植物生活的基质和陆生动物生活的基底。

对于动物而言，土壤是比大气环境更为稳定的生活环境。

土壤对植物的生态作用主要有：营养库的作用，养分转化和循环的作用，雨水涵养作用，生物的支撑作用，稳定和缓冲环境变化的作用等。

24. 土壤的类型与分布

土壤化学性质对生物的影响

(1) 土壤酸碱度

土壤酸碱度（pH）是土壤的很多化学性质特别是岩基状况的综合反映，它对土壤的一系列肥力性质有深刻的影响。土壤中微生物的活动，有机质的合成与分解，氮、磷等营养元素的转化与释放，微量元素的有效性，土壤保持养分的能力等都与土壤酸碱度（pH）有关。在 pH 为 6-7 的微酸条件下，土壤养分有效性最好，最有利于植物生长。

在酸性土壤中（ $\text{pH} < 6.5$ ）容易引起钾、钙、镁和磷等元素的短缺，而在强碱性土壤中（ $\text{pH} > 8$ ）容易引起铁、硼、铜、锰和锌的短缺。土壤酸碱度还通过影响微生物的活动而影响植物的生长。酸性土壤一般不利于细菌活动，根瘤菌、褐色固氮菌、氨化细菌和硝化细菌等大多数生长在中性土壤，它们在酸性土壤中多不能生存。许多豆科植物的根瘤也会因土壤酸性增加而死亡。pH 为 3.5~8.5 是大多数维管束植物的生长范围，但最适生长的 pH 则远较此范围窄。

土壤中的空气成分与大气不同，其含氧量一般只有 10%-12%，二氧化碳含量却比大气高，一般含量为 0.1% 左右。土壤空气中各成分的含量不如大气稳定，常随季节、昼夜、深度、土壤水分条件等而变化。在积水和透气不良的情况下，土壤空气的含氧量可降低到 10% 以下，从而抑制植物根系的呼吸和影响植物正常的生理功能，动物则向土壤表层迁移以便选择适宜的呼吸条件。

当土壤表层变得干旱时，土壤动物因不利于其皮肤呼吸而重新转移到土壤深层，空气可沿着虫道和植物根系向土壤深层扩散。土壤空气中高浓度的二氧化碳一部分可扩散到近地面的大气中被植物在光合作用中吸收，另一部分可直接被植物根系吸收。但在通气不良的土壤中，二氧化碳浓度常可达到 10%-15%，不利于植物根系的发育和种子萌发。二氧化碳浓度的进一步增加会对植物产生毒害作用，破坏根系的呼吸功能，甚至导致植物窒息死亡。

土壤的酸碱度（pH）直接影响生物的生理代谢过程，pH 过高或过低均影响体内蛋白酶的活性水平，不同生物对 pH 的适应存在较大的差异。生物对于长期生活的土壤会产生一定的适应特性，形成了各种以土壤为主导因素的生态类型。根据植物对土壤酸碱度的反应和要求不同，可以把植物分为酸性土植物、中性土

植物和碱性土植物 3 种类型。

酸性土植物仅能在 $\text{pH} < 6.5$ 的酸性土壤中生长，并且对 Ca^{2+} 及 HCO_3^- 非常敏感，不能忍受高浓度的溶解钙，这类植物主要分布在气候冷湿的针叶林地区和酸性沼泽上，这里土壤中的钙及盐基被高度淋溶；其中，有些种类可以耐一定程度的酸碱，如作物中的荞麦、甘薯和烟草等耐酸性较强，而向日葵、甜菜、高粱和棉花等耐碱性较强。

土壤动物依其对土壤酸碱性的适应范围可分为嗜酸性种类和嗜碱性种类。金针虫在 pH 为 4.0–5.2 的土壤中数量最多，在 pH 为 2.7 的强酸性土壤也能生存。麦红吸浆虫，通常分布在 $\text{pH} 7-8$ 的碱性土壤中，当 $\text{pH} < 6.0$ 时便难以生存。蚯蚓和大多数土壤昆虫喜欢生活在微碱性土壤之中。

（2）土壤有机质

土壤有机质是土壤的重要组成部分，土壤的许多属性都间接或直接与土壤有机质有关。土壤有机质可粗略地分为两类：一是非腐殖质，二是腐殖质。前者是原来动植物组织和部分分解的组织，后者则是微生物分解有机质时重新合成的具有相对稳定性的多聚体化合物，主要是胡敏酸和富里酸，占土壤有机质的 85%~90%。腐殖质是植物营养的重要碳源和氮源，土壤中 99% 以上的氮素是以腐殖质的形式存在的。

腐殖质也是植物所需各种矿质营养的重要来源，并能与各种微量元素形成络合物，增加微量元素的有效性。

土壤有机质含量是土壤肥力的一个重要标志。但一般土壤表层内有机质含量只有 3%~5%。森林土壤和草原土壤含有机质的量比较高，因为在植被下物质循环的平衡能保持。

但这类土壤一经开垦并连续耕作之后，有机质逐渐被分解，如得不到足够量的补充，会使养分循环中断而失去平衡，致使有机质含量迅速降低。施加有机肥是恢复和提高农田土壤肥力的一项重要措施。

土壤有机质能改善土壤的物理结构和化学性质，有利于土壤团粒结构的形成，从而促进植物的生长和养分的吸收。

土壤腐殖质还是异养微生物的重要养料和能源，能活化土壤微生物，而土壤微生物的旺盛活动对于植物营养是十分重要的因素。

一般来说，土壤有机质含量越多，土壤动物的种类和数量也越多。因此，在富含腐殖质的草原黑钙土中，土壤动物的种类和数量极为丰富，而在有机质含量很少的荒漠地区，土壤动物的种类和数量则非常有限。

（3）土壤矿质元素

植物在生长发育过程中，需要不断地从土壤中吸取大量的无机元素，包括 7 种大量元素（氮、磷、钾、钙、硫、镁和铁）和 6 种微量元素（锰、锌、铜、铝、硼和氯）。植物所需的无机元素来自矿物质和有机质

的矿化分解。在土壤中将近 98% 的养分呈束缚态，存在于矿质或结合于有机碎屑、腐殖质或较难溶解的无机物中，它们构成了养分的储备源，通过分化和矿化作用慢慢地变为可用态供给植物生长需要。

土壤中含有植物必需的各种元素，且比例适合，才能使植物生长发育良好。环境中某种矿质营养元素不足或过多，或多种养分配合比例不当，都可能对生物的生命活动起限制作用。不同种类生物对矿质的种类与需求量存在较大差异，矿质在体内的积累量也有不同，如褐藻科植物对碘的选择积累，禾本科植物对硅的积累，十字花科植物对硫的积累，茶科植物对氟的积累，十字花科水生植物对若干种重金属盐的积累等。

在长期的适应和进化中，农业植物对土壤养分形成相应的适应类型：

①耐瘠型。豆科植物是典型的耐瘠型，固氮菌的共生给它们提供了耐瘠的条件；荞麦、糜和谷等作物，根冠比大，且需要的养分不是很多，故也有一定的忍受瘠薄能力；高粱、向日葵等作物，根系的吸肥力很强，也体现出耐瘠特点。

②耐肥型。玉米、甘蔗和叶菜类等，在土壤养分丰富甚至稍过量的情况下，能健壮地生长，对高水肥条件有较强的忍耐力。

③喜肥型。小麦、大麦、杂交稻、甜菜和棉花等作物，需要的养分也较多，但养分过多易造成徒长、倒伏和贪青晚熟等弊端，所以实际上它们是喜肥而不耐肥的类型。

土壤中的无机元素对动物的分布和数量有一定影响。如当土壤中铝离子质量分数在 3×10^{-6} 以下时，牛、羊等反刍动物就会生病。同一种蜗牛，生活在含钙高的土壤，其壳重占体重的 35%，而在含钙低的土壤，其壳重只占体重的 20%。由于石灰质土壤对蜗牛壳的形成很重要，所以石灰岩地区蜗牛数量往往较其他地区多。哺乳动物也喜欢在母岩为石灰岩的土壤地区活动。氯化钠丰富的土壤和地区往往能够吸引大量的草食有蹄动物，因为这些动物出于生理需要必须摄入大量的盐。

土壤含盐量对飞蝗影响甚大，含盐量低于 0.5% 的地区是飞蝗常年发生的场所，而含盐量在 0.7%–1.2% 的地区，是它们扩散和轮生的地方，在土壤含盐量达 1.2%~1.5% 的地区就不会出现飞蝗。土壤中某些元素的富余也会对动物造成不利影响，如氟含量过高的地区动物常易患“克山病”等各种地方病。另外，含氟量过大，动物的牙齿就会出现褐色斑点，还会变得易碎。

25. 土壤生物的生态作用

土壤中存在着许多生物，有细菌、真菌、放线菌、藻类、原生动物、昆虫、蚯蚓和鼠类等，它们的数量相当多。这些生物的生命活动过程对土壤的特性有着很大的影响，与植物生长之间有许多直接和间接的关系。

（1）土壤微生物

土壤生物中种群最大的是微生物。微生物是生态系统中的分解者或还原者，它们使有机物质分解，释放出养分，促成了养分的循环。

土壤微生物对植物生长起着很大的作用，这是因为有机体中的营养元素还原成简单的、能被植物重新利用的状态，主要是微生物来完成的，就是我们平常所说的腐烂过程。

有机物的腐烂是一个复杂的过程，不仅各种类型的有机物是由不同的微生物来分解的，而且某一类有机物在它们分解的各个阶段的微生物也是不同的。植物—土壤之间营养元素的循环，没有微生物的作用就不可能进行，所以，有人把土壤微生物的这种作用认为是土壤肥沃性的因素，如果没有微生物，土壤就不可能变肥沃。腐殖化作用与矿质化作用是一个对立统一的过程。

在土壤温度高，水分适当，通气良好的条件下，好气微生物活动旺盛，以矿质化过程为主；相反，如土壤湿度大，温度低，通气不良，则嫌气微生物活动旺盛，以腐殖化过程为主。

在形成土壤团粒结构方面，微生物起着直接的或间接的重要作用。腐殖质在形成土壤结构中具有关键性的作用，而腐殖质本身是微生物活动的产物。不仅如此，许多土壤微生物还直接参与土壤结构的形成。

土壤中某些真菌还能与某些高等植物的根系形成共生体，称为菌根。植物供给菌根以糖类，菌根帮助植物吸收水分和养分。有些真菌还具有固氮性能，能改善植物的氮素营养；有的菌根能分泌酶，增加植物营养物质的有效性；有的菌根能生成维生素、生长素等物质，有利于植物种子发芽和根系生长。

微生物也有其不利的一面。许多植物病害就是由土壤中的病原菌引起的，此外，有些微生物的分泌物和它们在分解有机物时所产生的中间产物在土壤中大量积累会引起植物的毒害作用。这是因为不同植物的根分泌物，无论在数量上还是在质量上都是不一样的，换句话说，它们提供给微生物的食料是不同的，因而不同植物的近根区就繁殖不同种类的微生物。

例如，在苜蓿地中固氮菌的数量明显增加，在小麦地就迅速减少，甚至消失，而烟草对固氮菌没有什么影响。对一些病原菌来说也是如此，棉花地里会累积起顶腐病轮枝抱属的病原菌，在苜蓿地则不能繁殖。

（2）土壤动物

土壤不仅是植物生长的基地，而且也是许多动物的巢穴和生活场地。土壤动物的数量和种类相当多，在 1hm² 土壤中动物的种类可达几十种，甚至几百种，而它们的个体数量是数以千计的。不难理解，土壤动物的生命活动对植物生长有着很大的影响。土壤动物对植物生长可分为有益和有害两个方面。

有益方面：对植物生长有益的土壤动物大部分是无脊椎动物，它们以植物的残体为食，在消化道中迅速分解，随后排泄到土壤中去。此外，这些动物的爬动能使土壤疏松，同时使地表植物的残体和土壤混合，加速植物残体的腐烂。例如，蚯蚓在土壤中的生活就是一个很好的例子，蚯蚓的活动使地面上的动植物残体破碎，并将它们带到蚯蚓通道里去，起到了深施有机肥的作用；

蚯蚓以有机体和土壤微粒为食料，排泄物中富含石灰和氮、磷等盐，与有机、无机的微粒结合在一起，形成团粒体，改善了土壤的结构；水和空气通过蚯蚓的爬行通道进入土壤，为土壤中的微生物活动创造了条件，蚯蚓的爬行通道也有利于根系的生长。土壤中还有许多其他种类的昆虫也进行着类似的工作，只是它们的作用与蚯蚓相比要小一些。

有害方面：主要是指某些土壤动物的排泄物或分泌物对某些生物类群的生长、发育产生抑制、阻碍作用的现象，即生物的相克作用。

（3）植物根系

土壤不仅是动物和微生物生活的重要场所，也是植物固着生活的场所。成千上万的植物根系，尤其是庞大须根系增加了土壤的空隙度和通透性，增加了土壤腐殖质，促进了良好土壤结构的形成，有利于其他植物、好氧性微生物和其他土壤小型动物的生长。

植物根系在生长代谢过程中产生的许多能量物质和生长物质，是土壤微生物生活的物质来源，因此植物根系附近生长着很多土壤微生物，即所谓的根际生物群，有的根际微生物与根系形成了典型的共生体，如根瘤和菌根。土壤微生物又有利于植物对矿质营养的吸收，促进根系的生长。另外植物根系可分泌一些活性次生代谢物质，可促进或抑制其他植物或土壤动物、微生物的生命活动。

第六节 生物与地形因子

1. 主要地形要素的生态作用

（1）坡向

不同的坡向因太阳辐射强度和日照时数有别，其水热状况和土壤理化特性有较大的差异。在北半球，北坡日照时间短，辐射强度也较小，所获得的辐射总量通常都比南坡少，尤以冬季为甚，且越往北去，南北坡的差异也越大。在一定坡度范围内，南坡所获得的辐射量平均为北坡的 1.6-2.3 倍。

南坡较北坡有温度高、湿度小、蒸发量大、土壤的物理风化和化学风化都强的特点，因而土壤有机质积累少，也较干燥和贫瘠。由于光照的差别，常把南坡称阳坡，北坡称阴坡。南坡的植被多喜暖、喜光、耐旱；北坡的植被则多耐寒、耐阴、耐湿，树木的生长也是南坡早于北坡。

在我国北方，秋季在阴坡种植油松造林的成活率比阳坡高 34%，生长量也大于阳坡。南坡是多风害的地方，北坡因免于风害，生长量较南坡为高。高纬度地区，因为北坡温度太低，生长期短，林木的生长量则较南坡为低。

在水分获得保证的湿润气候条件下，树木的生长南坡优于北坡。例如，在我国杉木的中心产区，南向、东南向和西南向的山坳，光照充足，温度高，湿度大，土壤也深厚肥沃，是毛竹和杉木很好的宜林地，两广地区的山坡南部则相反，杉木在北坡生长得较好。在水分经常缺乏的地方，南坡树木的生长也较北坡差，

因南坡的高温，加剧了干旱的不利影响。我国西北地区在干旱的情况下，南坡的水分不足以维持森林植物生活的需要时，就为草原所占据。

南北坡综合环境条件的差异，还使树种的垂直分布发生一定的变化。同一树种和森林类型的垂直分布在北坡常低于南坡。同一地点，南坡的植物群落中常有较南的（喜暖的）植物成分，北坡的植物群落中则有较北的（耐寒的）种类分布。

在树种的分布区内，北方树种在其南界可分布到山的北坡，南方树种在其北界可分布到山的南坡，南坡是南方树种的北界，北坡是北方树种的南界，这就是苏联学者阿略兴提出的植物先期适应法则。这种现象在地形起伏较小而植被破坏不大的平原孤山表现最为突出。

东坡和西坡的生态条件介于南坡和北坡之间，但东坡较接近于北坡常称为半阴坡，西坡更接近于南坡常称为半阳坡。此外，不同坡向的生态条件还因季节而变化，例如，生长在南坡上的植物因生长早易受晚霜危害，北坡上的植物则易受早霜危害，东坡最早受太阳照射，幼苗或幼嫩枝叶在霜冻后因迅速融化而易干枯死亡。

（2）坡度

按坡面的倾斜度，通常可分为下列几个等级：

平坦地 5° 以下，缓坡 $6^{\circ} \sim 15^{\circ}$ ，斜坡 $16^{\circ} \sim 25^{\circ}$ ，陡坡 $26^{\circ} \sim 35^{\circ}$ ，急坡 $36^{\circ} \sim 45^{\circ}$ ，险坡 45° 以上。

坡度不同的山坡因太阳入射角不同，所获得的太阳辐射有别，气温、土壤温度及其他生态因子也随之发生变化。例如，当坡度为 45° 时，北坡从 9 月中到次年 3 月底均无直射阳光，因而南北坡的差异就加剧。但坡度的影响主要表现为坡度越大则水分的流失越多，土壤受侵蚀的可能性也越大，结果使土壤变得浅薄而贫瘠。实验证明，水的流速与坡度、坡长成正比，即坡度越大，坡面越长，径流水的流速也越大，它所能带走的泥沙的数量也就越多。

这样，在凸形的坡面上，坡长和坡度同时增加，下坡将受强烈的侵蚀；在凹形的坡面上，因上坡陡峭而下坡较平缓，中坡受侵蚀最强烈，下坡较轻。

一般地说，平坦地土壤深厚肥沃，宜于农作和一些喜湿好肥的树种生长，如华中水域地区的水杉、池柏、落羽杉和水松等。但在高纬度地区，如低平地方地下水位高或排水不良，就易于出现沼泽化，不利于树木根系的生长。

斜坡上，一般土壤较肥厚、排水良好，为林木生长理想的地区。陡坡上土层薄，石砾多，水分供应不稳定，林木生长较差，林分生产力低。在急险坡上，常常发生塌坡和坡面滑动，基岩裸露，林木稀疏而低矮。

（3）坡位

坡位是指山坡的不同部位，通常都把一个山坡划分为上坡（包括山脊）、中坡和下坡三部分；有时还将山脊与上坡分开，下坡与山麓分开，把一个山坡划分为山脊、上坡、中坡、下坡和山麓（山谷）五部分。因此，同一山坡的不同部位，实际上包含着相对高度的差别。

山坡有凸形的、凹形的和直形的三种基本形态。凸形坡的水是外排的，土壤较干燥，也较浅薄；凹形坡则是汇水的，土壤较湿润。在一个山坡上，山脊和上坡常常是凸形的，中坡则可能是凹凸相间的复式坡面，下坡通常是平直的。

因此，坡位的变化，实际上也是阳光、水分、养分和土壤条件的生态序列，从山脊到坡脚，坡面所获得的阳光不断减少（因日照时间变短），水分和养分则逐渐增多，整个生境朝着阴暗、湿润的方向发展；土壤逐渐由剥蚀过渡为堆积，土层厚度、有机质含量、含水量和各种养分的含量，都随着相对高度的减少而增加。

（4）海拔高度

海拔高度是山地地形变化最明显的因子之一。因温度递减率的关系，气温随海拔高度增加而降低。在一定的高度范围内，空气湿度和降水量随海拔高度而增加，但超过一定范围后降水量又有所下降。高海拔地区因温度低而湿度大，土壤微生物活动受阻，有机质分解较慢而积累较多，淋溶过程和灰化过程加强，土壤酸度较高。

在我国南方亚热带地区，海拔 700m 以上的地方，赤红壤就常过渡为山地黄壤（中国科学院南京土壤研究所，1978）。山地条件由于气候、土壤条件的变化，一个树种只分布在一定的海拔高度范围内，不同的海拔高度分布着不同的森林植被，越往高处则北方的、较耐寒的成分就逐渐增加，到达一定高度后，由于温度太低，风力太大，不宜于树木生长，成为树木分布的上界，即高山树木线。

2. 以地形为主导因素的特殊环境对生物的影响

（1）山脉走向

地形是间接因子，它不直接提供物质和能量，但可以通过对光照、温度、水分和养分等的重新分配而起作用。在山地条件下，地形对生物的影响更为明显，其中大型山脉的走向对土壤、气候产生影响，从而影响生物的分布和生存。

地形因素对土壤形成的作用很明显，主要表现在影响热量和水分的重新分配，从而深刻地制约着土壤形成的方向和过程，最终影响到土壤的一系列性质，以致土壤在利用上也有很大的不同。就大的方面来说，大地形的分布特点能影响各地气候和生物带的分布。

我国的主要山脉排列是呈西南至东北走向，阻碍了海洋湿润气流的西进。生物带排列也相应地从东南的常绿阔叶林带和落叶阔叶林带，逐步过渡到西北灌木草原带。因此，我国土壤地带的水平分布，显出略

呈西南至东北方向的带状特征。此外，山地的海拔越高，山体越大，在不同高度上和山体两侧的气候、生物和土壤特征的分异也越显著。

例如，秦岭是东西走向的高大山脉，对来自南方的暖湿气流和来自北方的干冷气团都有阻滞作用，所以山地南坡和北坡的土壤有显著不同。在南坡形成酸性的黄棕壤，而北坡形成中性至微碱性的褐土。

又如，大体上呈南北走向的大兴安岭和太行山脉，同东南季风呈直角相交，在夏季，迎风雨降水量大，有利于土壤中化学分解和生物积累；背风面受气温增高、湿度小的焚风影响，土壤的淋溶和生物积累都较弱。因此，这些山地就成了不同类型土壤的分界线。例如，大兴安岭东坡为暗棕壤，而西坡为灰黑土。

至于海拔越高，土壤变化越复杂，形成的土壤类型就越多，这是因为气温随山地海拔增高而递减的缘故。在一定高度范围内，降水量随海拔高度增高而增大；植被类型也相应地更替，土壤类型也不同，表现出垂直分布的规律。

山脉的走向直接影响到焚风、山谷风、海陆风等的形成和变化，从而对生物产生影响。

（2）河流走向

由于河底的类型，如沙、砾石、黏土、下层坚石或粗石等，对于决定生物群落的性质和生物群落优势的种群密度是非常重要的，因此，河流的走向对生物产生一定的影响。一般认为河流中没有浮游生物，因为这类生物受到水流的支配。在小河流中，如果有浮游生物，那是来自湖泊、池塘或者和河流相连的死水，而有急流流过时，就把它冲走了，只在河流缓慢流动的部分或者在大河中，浮游生物能够繁殖并成为生物群落中不可缺少的部分。

尽管大部分河流的浮游生物只是暂时性的，但是，它们在一些河流中是重要的食物来源。在美国的伊利诺伊河，浮游生物经常从一系列和河流相连的富有生产能力的泛滥平原湖泊得到大量补充。在密西西比河和它的主要干流，至少有一种鱼类，即原始而独特的匙吻鳄，主要以浮游动物为食。

急流生物群落中的生物具有能在急流中保持身体位置的适应性。急流中的主要生产者植物，如附着在石头、木头等固定物体上的绿藻，有长而蔓延的丝状物，少数动物是固定生活的，如淡水海绵和毛翅目昆虫的幼体，它们的壳和石头黏合在一起。蜗牛和扁虫能以它们黏着的下表面黏附在河底表面。几乎所有的急流动物，从昆虫幼体到鱼类，都有一定的流线体形，其作用是使水流经过时产生最小的摩擦力。

（3）高原气候

高原的生态环境和气候变化复杂多样且变化剧烈，对于生物生存而言，存在着独特的胁迫环境，而且各种胁迫因子往往互相“偶联”发生作用，关系十分复杂。诸如强烈的太阳辐射、寒冷的气候条件和较大的昼夜温差及低气压，加之频繁的疾风、冰雹，这些严酷的自然生态环境对于植物的生长、繁殖十分不利。

高原地区，海拔高、空气稀薄、透明度高、太阳直接辐射强，一般占总辐射的 60%~70%。高原地区太阳

辐射的光谱成分中，波长较短的辐射要比低海拔地区高得多，尤其是蓝光和紫外光部分。紫外线对植物生理功能的影响与 UV-AB 的辐射和日总辐射的比值有关，其比值一般在 0.030-0.044，高海拔地区比值略高些。

随着海拔的升高，大气压呈下降的趋势，海拔越高大气压下降越显著。大气中 O_2 和 CO_2 分压随着大气压降低也相应降低。 O_2 和 CO_2 分压的变化直接与植物的光合作用、呼吸作用、酶促反应等生理生化过程有关。同时由于气压的降低，植物内部的解剖构造也发生一定适应性变化。大气中的水汽压（绝对湿度）受温度影响很大，随着海拔的升高而明显降低，一般情况下海拔 2000m 处的大气中水汽含量相当于海平面的 50% 左右。在高原，空气中低的水汽含量加上强辐射，使植物的蒸腾作用显著高于低海拔地区。

生长在高原的植物，由于长期受强光、低温和低压等生态因子的影响，其外部形态、内部结构和功能对这种高原环境条件具有一定的生理生态适应，形成了特殊的高原生态环境的适应方式。

在内部结构方面，其适应性主要表现在：为适应高原光辐射强、气候干旱，表皮细胞具有多层栅栏组织；细胞内叶绿体小、数量多；少数为等面叶，有利于增加光的吸收量，提高净光合速率，既增加光合面积以在同一时间内形成更多的光合产物，又能减少光在叶肉中的通透量，以避免强光对叶肉的伤害，保证光合作用的正常进行；叶肉组织具有丰富的含较多单宁或胶状物质的异细胞，以增加其抗寒、抗旱能力；为适应低压而具有发达的通气组织来储存呼吸作用放出的 CO_2 ，形成 CO_2 的储库，用以弥补大气中 CO_2 的不足。

在形态方面，其适应性主要表现在：多数具有旱生植物的特征，如多被柔毛，细胞角质膜厚等。

在生理方面，其适应性主要表现在：为适应 CO_2 分压低而表现出气孔导度增加、数目增多而利于气体交换和光合碳源的提供；类胡萝卜素含量显著增加，并有花色素苷形成以吸收高原增多的紫外辐射；叶绿素 a/b 值增大；光合作用效率降低，光合反应的适宜温度降低。高寒植物能够成功地适应高原逆境的关键，是发育和代谢系统能够在低温条件下正常运行，以及在有限的生长季节内摄取、储存和利用能量的能力。

本节小结

地形因子对生物的影响虽然不是直接的，但它能通过影响光、温度、水等因子的分配状况间接地影响生物。由于地形要素配合组成的多样性，形成了多种多样的小环境类型，从而促进了适应这些小环境的多样的生物类型的形成。本节重点掌握各地形要素的生态作用和生物对以地形为主导因素的小环境的生态适应特点。

第七节 生物与其它生态因子

1. 空气主要组成成分的生态作用

干洁空气的主要成分是氮气（ N_2 ）和氧气（ O_2 ），其中氮气约占 78.09%，氧气约占 20.95%。二氧化碳（ CO_2 ）一般仅占空气体积的 0.033%。 CO_2 和 O_2 对生物具有十分重要的作用。

（1） CO_2 的生态作用

CO_2 是光合作用的主要原料， CO_2 浓度的高低是影响植物初级生产力的重要因素。植物的光合强度与 CO_2 浓度密切相关，随着空气中 CO_2 浓度的升高，光合作用强度也随之加大，直至达到光合作用的 CO_2 饱和点。对于某些树种，如欧洲山毛榉、欧洲云杉、欧洲冷杉、欧洲赤松等，当 CO_2 浓度加大到5~8倍时光合强度达到高峰，再增加 CO_2 浓度则光合强度下降，主要是由于 CO_2 浓度过大，迫使气孔关闭，光合强度开始下降。

农业生产中增加土壤有机肥是提高土壤和地表 CO_2 浓度的有效方法，在大棚生产中，可人工施放 CO_2 。

在 CO_2 饱和点时的光合速率叫作潜在光合能力，与 CO_2 饱和点相比，大气中的 CO_2 浓度很低，一般达不到 CO_2 饱和点，所以 CO_2 缺乏是限制产量的主要因素。 C_4 植物的 CO_2 补偿点较低， C_3 植物则较高； C_3 植物的 CO_2 饱和点较高，而 C_4 植物的较低。因此，增加空气中 CO_2 浓度来提高植物对 CO_2 的固定时， C_3 植物提高的效果比 C_4 植物要强。

但 CO_2 浓度并不是越高越好，在高浓度 CO_2 环境下，作物的光合速率最初受到促进，经过一定时间后光合速率可能恢复到以前 CO_2 环境下的水平，甚至下降。长期生活在高浓度 CO_2 环境下，可导致植物光合能力下降，这种现象称为对 CO_2 的光合驯化，导致植物光合能力下降的原因可能是过多的同化产物积累所造成的，这种现象被称为光合产物的反馈抑制。

（2） O_2 的生态作用及生物适应

O_2 是所有生物生命活动所必需的，只有通过生物才能获得生命所必需的能量。但由于不同环境下氧气压和含氧量的不同，如陆生环境比水生环境含氧量高、大气中比土壤空气中含氧量高、低海拔比高海拔氧气压高，生物对这些不同的氧气环境产生了不同的适应。根据生物对环境中含氧量的适应范围，也可分为广氧性生物和窄氧性生物两类。

绝大多数陆生植物与动物，都属于窄氧性生物，而绝大多数水生动物和植物属于广氧性生物。微生物中有严格厌氧菌，有氧则不能生长，如甲烷细菌；也有绝对好氧菌，无氧则不能生长，如固氮菌属；还有微好氧微生物，仅在氧压低时生长正常。以上三类微生物对氧的耐性范围都比较窄。兼性厌氧菌，在有氧条件下进行有氧呼吸，在无氧条件下进行无氧发酵，如链球菌属、棒状杆菌属，对氧的耐性范围就较宽。

2. 风的生态作用

（1）风对生物的影响

①风的输送作用。小尺度空间内空气的流动带动热量、水汽、 CO_2 和 O_2 等的输送，从而使这些因子重新组合、分布，改变环境的小气候条件，间接影响生物的生长发育。在作物群体内，增加土壤和植物水分蒸发、蒸腾，调节温度和湿度，促进叶片周围 CO_2 的供应；促进动物体表散热，更新空气。大尺度空间中风使空气交换加强，促进地面热量交换，对降水、水分蒸发、温度和湿度等有调节作用。

②风媒。许多禾本科作物和森林树种的传粉是靠风作媒介的，这类植物称为“风媒植物”。这类植物进

化中形成了依靠风传播花粉和种子的形态特征，花的数量很多，一般色泽并不鲜艳，花粉小，数量很大。

风将植物的种子吹到一个新的地点而发芽生长的过程，称为风播。借助风力传播的植物种子和果实，有的很轻，如兰科、列当等植物种子的质量大约只有 $2 \times 10^{-6} \text{g}$ ；有的具有冠毛、翅翼或特殊的风滚型传播体，如一年蓬、蒲公英等种子能随风进行长距离飘移。

③风影响动物的行为活动。这些行为活动包括取食、迁移和分布等。昆虫的日常飞行常受风速影响，大风天气伴随低温时可抑制其起飞，弱风则有刺激其起飞的作用。如强风可抑制飞蝗、黏虫的起飞，如果蝗群在迁飞中遇上大风，也会做低空飞行或者暂时着陆；黑尾叶蝉和褐稻虱在风速较大时，均不起飞。昆虫迁飞的运行则主要靠风力，迁飞昆虫飞越边界层后主要依赖于上空水平气流的运载而迁飞到远处，其方向和速度都和当时上空的风向、风速相一致。

我国东半部春、夏季中，由于太平洋副高压的逐步向北推进，高空经常盛刮南风、西南风，黏虫、稻飞虱和稻纵卷叶螟等，都是随风向北迁飞；秋季太平洋副高压减退，大陆高压增强，高空盛行偏北风，此时，这些害虫又随风向南回迁。

④风的不良影响。风使土壤的无效蒸发加强，使干旱加重。风是促使土壤干旱、沙化、表土损失的主要原因之一，大风能够造成土壤的风蚀。风也能传播植物病原菌孢子，协助害虫长距离迁移，加速作物病虫害蔓延，造成作物病虫害。不同的风力大小具有不同的生态意义，当风大到一定程度时，将影响植物的生长和发育，产生机械伤害，如造成风折、风倒、风拔，或造成果树的落花、落果，影响产量。台风、干热风 and 寒露风等常造成作物减产甚至绝收，如长江流域夏季干热风和秋季寒露风是造成水稻空瘪粒形成的主要原因。

（2）生物对风的适应

在多风的生境中，植株变矮。植物矮化的原因，主要是风力减小了大气湿度，破坏了植物水分平衡，使细胞不能正常扩大。在高山、风口常可看到由于风力的作用，有些树木形成畸形树冠，常称为“旗形树”。这是因为树木向风面生长的叶芽受到风的袭击、摧残或叶芽过度蒸腾而引起局部伤损。背风面由于树干挡风，枝叶生长较长。这种旗形树枝条的总数都比正常树的枝条少得多，光合作用也随之下降。

植物在强风的影响下，又造成树皮厚、叶小而坚硬，以减少水分的蒸腾，更为重要的是一般都有强大的根系有力地支撑着枝干，以增强植物的抗风力。

3. 植被的防风作用

植物能减弱风力，降低风速，固定流沙。植物降低风速和固沙的程度主要决定于植物的体形大小、枝叶茂盛程度，以及植物根系的发达状况。一般来讲，乔木防风的能力比灌木强，灌木又大于草本；阔叶树比针叶树强，常绿阔叶树比落叶阔叶树强。植物由个体组成群落时，能发挥更大的防风效应。

因此，营造防风林可以减少大风对环境的破坏作用，是一项战略性措施。试验证明，当风吹向林带时，一部分气流进入林内，因受到树干和枝叶的阻截，形成了许多小涡流，这些小涡流方向不一，互相冲撞摩擦，因而使风速减弱；另一部分气流则被迫从林缘上升，越过林冠之后就下沉而与通过林带的气流汇合，又互相碰撞，也使风力大为减弱，所以防风林能够降低风速。

据观测，防风林减低风速的一般作用，在距林缘几百米处，风就开始减速。一般距其 200m 处为旷野风速的 85%，100m 处为旷野风速的 68%，5m 处只有旷野风速的 32%。当风进入林带后，风速立即减小。

在林内 30m 处，风速减少一半，90m 处只有原来风速的 20%，到 200m 处只有 3%~5%。林内经常是无风或有很弱的风，林外的风进入林内后，很快就失去了原有的风速，风过森林后，要经过 500m 有时甚至达到 1000m 时才能恢复到原来的速度。林内不同高度上的风速不同，风速在地面最小，随高度增加而加大。在沙区，植被可以起到固定流沙的作用，减少土壤的风蚀。一些地方不断发生“黑风暴”“沙尘暴”就是由于植被遭到破坏的结果。

防风林的防风效果与植物群落结构、紧密程度、个体的排列、高度、宽度等有关。防风林一般有三种不同的林带类型，即紧密林带、疏透林带和通风林带。这三种林带类型各有不同的防风特性，就有效防护距离来讲，通风林带和疏透林带效果较好。

农田防护林是针对保护农田、改善区域环境而营造的防风林，它不仅能降低风速，减少风对农作物的机械伤害，而且还能蓄水、固沙，改良土壤，保持林内湿润空气，改善防护范围内的生态环境，并促进农业生产。

第八节 生物对环境的综合适应及影响

1. 生态适应的概念和类型

生物为了适应环境的变化，从形态、生理、生化等方面作出有利于生存的改变叫生态适应 (ecological adaptation)。生物的生态适应性是生物在生存竞争中为适应环境而形成的特定性状表现，是生物与生态环境长期相互作用的结果。生物有机体或它的各部分，在环境的长期相互作用中，通过生态适应，形成了一些具有生存意义的特征。

依靠这些特征，生物能免受各种环境因素的不利影响和伤害，同时还能有效地从其生境获取所需的物质、能量，以确保个体发育的正常进行。生态系统中各种生物有机体，通过适应性的长期积累，越来越有效地利用着地球上的资源。适应现象在生物中普遍存在。

(1) 生态适应方式及机制

①形态适应。地球上生物形形色色，有肉眼看不到的单细胞细菌，有由复杂有序的组织器官构成的高大的植物和动物，有的生物外表光滑，有的生物体表革质或被覆体毛。生物的外貌和内部结构是生物长期

进化适应环境的结果，具有重要的生态学意义。特定环境下的生物都有自己特定的形态结构。

例如，生物从海洋向陆地转移进化的过程中，动物骨骼和植物维管系统的形成具有重要意义，一方面支撑动物能在陆地上自由运动，使植物直立于陆地上，并能有效地吸收和输送土壤中的水分和养分；另一方面有利于生物各器官在空间上的合理配置，扩大对空间资源和其他资源的占有能力。

动物的基本外貌是器官内卷，外表光滑，以利于整体运动，从而获取高质量、不均匀的资源，或者方便逃避敌害。植物及其他一些获得分散资源的生物的器官是外展的，它们尽量分枝以占据更多空间，获取尽可能多的资源。高山、冻原植物呈匍匐状或莲座状是对低温的适应；沙漠植物叶片退化为针状或刺状是对高温干旱环境的适应。外貌不仅指生物体的外部形状，还包括颜色、质地、图案等。

许多动物体表颜色和花纹通常是种内个体间相认或者种间关系的重要信息，特别是有相当一部分生物有保护色、警戒色及拟态等。不同植物种类的体表质地往往也不一样，适应于干旱环境下生长的植物叶片往往是革质或蜡质的。

②行为适应。生物各种行为的共同特征是具有适应性，即这些行为通常有利于生物的生存和繁殖。行为最常见于动物，是动物应付环境变化的主要手段。植物中也有一些行为，如向光性、趋肥性、落叶休眠等，是对非均匀性环境资源利用和低温、干旱等不良环境条件的适应。动物的行为相当复杂，如觅食行为、生殖行为、社会行为、防卫行为、领域性行为、迁徙行为等都有重要的生态意义。

觅食行为是动物最常见和最基本的行为。自然选择总是使动物在觅食过程中，能够以最小的能量消耗和最小的风险得到最丰盛的食物，这种行为即是最合适（optimality）的摄食行为（feed behavior）动物所采用的最佳觅食对策通常包括选择最适食谱、最有利的生态小区或最好的食物处理方式。如北极冻原的北极狐在夏季将猎获的食物（北极熊吃剩的动物残体和海鸭蛋）留存一部分，埋在冰雪下以备食物缺乏而漫长的冬季享用。

有些鸟类、鱼类、哺乳动物、昆虫等的迁移是为了躲避不良的环境条件，寻找更好的觅食地。如飞蝗、旅鼠在食物缺乏而种群密度特别高的年份，就会大规模向外迁出。动物为了延续后代，往往选择能够适应环境的生殖策略。如许多蚂蚁营兼性孤雌生殖，在春夏季，它们营无性繁殖，连续数代产生的全是雌虫，这是回避进行减数分裂消耗能量的对策；而当秋季不良气候来临时，就产生有性世代，通过两性个体的交配、产卵，以度过不良气候的冬季。动物的适应行为在自然选择进化过程中可积累遗传给后代。

③生理生化适应。环境胁迫首先会影响生物代谢过程的协调，因此生物在进化适应过程中，在组织、细胞甚至分子水平上形成了许多生理生化的适应机制。如在干旱、高温、低温环境中，有些生物通过增加细胞液中可溶性蛋白、脂肪、氨基酸、色素、无机盐离子等浓度，增强细胞的渗透势，来防止机体水分的散失，或降低细胞的冰点提高对低温的抵抗能力。

有些生物在遇到环境胁迫时会合成一些新的蛋白质或其他物质，如热激蛋白、冷激蛋白、脯氨酸等，可提高生物的耐热性、耐寒性和抗旱性。生物体内合成的保护酶系统如超氧化物歧化酶（SOD），过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）等可增强生物对不良环境的综合抗性。

④适应组合。由于生态因子之间相互作用的关联性、协同性和增效性，生物对环境的适应通常并不仅仅表现在形态适应，或生理生化适应，或行为适应一种单一的机制，往往要涉及一组（或一整套）彼此相互关联的适应性，这一整套协同的适应特性称为适应组合（adaptive suites）。生活在最极端环境条件下的生物，适应组合现象表现得最为明显。动物对沙漠生活的适应主要涉及热量调节和水分平衡，这两个问题彼此密切相关，沙漠动物对此环境的适应是靠一系列适应组合来完成的。

例如，骆驼于清晨取食含有露水的植物嫩枝叶或者靠吃多汁的植物获得必需的水分，同时靠尿的浓缩最大限度地减少水分输出。贮存在驼峰中和体腔中的脂肪在代谢时会产生代谢水，用于维持身体的水分平衡，骆驼身体在白天也可吸收大量的热使体温升高。一个体重为 450kg 的骆驼体温只要升高几度就会吸收大量的热。体温升高后会减少身体与环境之间的温差，从而减缓吸热过程。

当需要冷却时，皮下起隔热作用的脂肪会转移到驼峰中，从而加快身体的散热。不过，骆驼体温的变动范围要比长角羚和瞪羚小，它的体温不能超过 40.7℃，一旦到这一温度，骆驼就会开始出汗。出汗会增加水分的散失，造成保水的困难。对大多数哺乳动物来说，失水就意味着血液浓缩，血液变得黏稠就会增加心脏的负担，当动物因失水减重 20%时，血流速度就会减慢到难以将代谢热及时从各种组织中携带出来，就会很快导致动物热死亡。

但骆驼不会发生这种情况，它的失水主要是来自细胞间液和组织间液，细胞质不会因失水而受影响（若总失水量为 50L，只有 1L 是来自细胞原生质）。另外，即使是在血液失水的情况下，红细胞的特殊结构也可保证其不受失水的损害，同样的适应结构也能保证红细胞在血液含水量突然增加时不会发生破裂。因此，骆驼只要获得一次饮水的机会，就可以喝下极大量的水分。

（2）生态适应的类型

①趋同适应与生活型。不同种的生物，由于长期生存在相同的自然生态条件和人为培育条件下，发生趋同适应，并经自然选择和人工选择而形成的，具有类似形态、生理和生态特性的物种类群称为生活型（life form）。生活型着重从形态外貌上进行区分。生活型是种以上的分类单位，亲缘关系甚远的生物种也可能属于同一生活型，亲缘关系近的生物种也可分属于不同生活型。

如生活在沙漠干旱区的仙人掌（仙人掌科）与生活在相同条件下的霸王花（大戟科）、非洲沙漠浆草（萝藦科）、仙人笔（菊科）等植物有相似的外部特征（图 2-4），属同一生活型。蝙蝠属哺乳动物，但它和大多鸟类一样是通过飞行来捕捉空中的昆虫，它的前肢不同于一般的兽类，而形同于鸟类的翅膀。鲸、海豚、

海象、海狮、海豹均属哺乳动物，但它们却长期生活在水生环境之中，身躯呈纺锤形，它们的前肢也发育成类似鱼类的胸鳞。

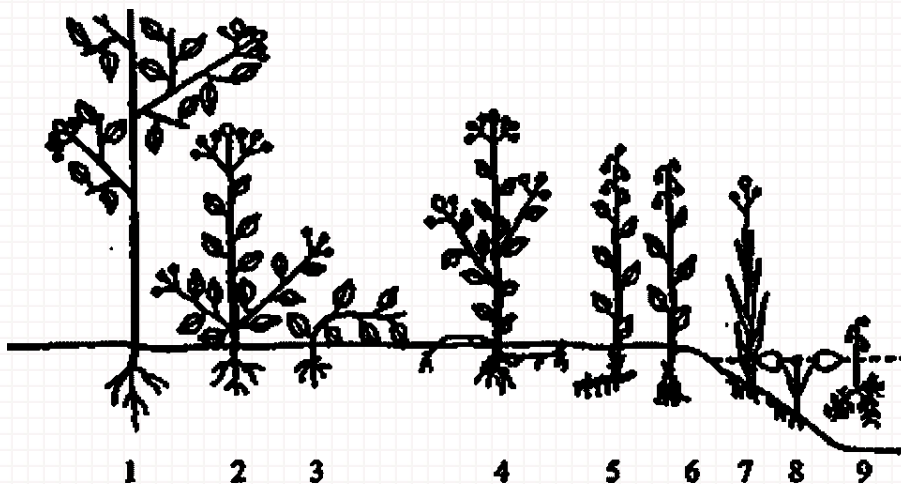
植物的生活型分类有多种不同的方法，最一般的是按植物的大小、形状、分枝以及生命周期的长短等，将植物分为乔木、灌木、半灌木、木质藤本、多年生草本、一年生草本、垫状植物等。丹麦植物学家饶基耶尔（Raunkiaer）认为地球上的各个地区，冬季和旱季是植物生活中最严酷的临界期，并以温度、湿度、水分作为指示生活型的基本要素，以植物度过生活不利时期对恶劣条件的适应方式为基础，以休眠芽或复苏芽所处的高低和保护方式为依据建立了生活型系统（图 2-6）。

地下芽植物：这类植物度过恶劣环境的芽埋在土表以下，或位于水体中。

一年生植物：一年生植物只能在良好季节中生长，在恶劣的气候条件下，它们以种子形式度过不良季节。

饶基耶尔的生活型系统只包括有花植物，后来法国的布朗-布朗咯（Braun-Blanguet）把生活型系统扩大到所有植物，将植物生活型分为十大类：浮游植物、土壤微生物、内生植物、一年生植物、水生植物、地下芽植物、地面芽植物、地上芽植物、高位芽植物及树上附生植物。

动物的生活型按其栖息活动地可分为水生动物、两栖动物、陆生地面动物、陆生地下动物、飞行动物等生活型。



②趋异适应与生态型。同种生物的不同个体或群体，长期生存在不同的自然生态条件或人为培育条件下，发生趋异适应（radiation adaptation），并经自然选择或人工选择而分化形成的生态、形态和生理特性不同的基因型类群，称为生态型（ecotype）。瑞典的遗传生态学家（Turesson, 1921）曾把不同的植物种群栽培在相同的条件下，在相当长的时间里其差异还继续存在，这说明这些差异是可以遗传的，是基因型的差别。

因此，他将生态型定义为“一个物种对某一特定生境发生基因型反应而产生的产物”，认为生态型是指

种内适应于不同生态条件或地理区域的遗传类群。现在一般认为生态型概念应该包括以下三个方面的内容：

- a. 绝大多数广布的生物种在形态学上和生理学的特性上表现出空间的差异；
- b. 这些种内变异与特定的环境条件相联系；
- c. 生态学上的相关变异是可以遗传的。

从以上的定义中可以看出生态型和分类学中的亚种是两个完全不同的概念。亚种是形态的、地理的和历史的分类学概念，多型种中的不同亚种，在分布上存在有地理隔离，每一亚种包含有一系列具有共同起源的种群和完整的地理分布，有形态学上的明显区别。

生态型是纯粹的生态适应的概念，在同一地区中，当生境存在差异时，通常可以发现不同的生态型，生态型的区别在于它对环境反应不同，有时反应在形态上，但也可以不表现在形态上。一个亚种可以包含一个生态型，也可以包含多个生态型。

生态型分化以及新生态型的产生是通过遗传变异和自然选择完成的。遗传变异的出现提供了生态型形成的基础，生态因子的作用与自然的选择是不同生态型形成的必要条件。

就植物来说，可以根据形成生态型的主导因子，将植物生态型分为三类。

气候生态型：依植物对不同的光周期、气温和降水量等气候因子而形成的各种生态型。例如，水稻品种中的不同光温生态型以及耐热性、抗寒性和抗旱性等不同的类型。对一般作物而言，春播秋收的各种作物多为喜温短日生态型，秋冬播春收的作物多为耐寒长日生态型。同为春播秋收的作物品种，南方品种对于短日的要求比北方品种严格。而春播夏收的各类作物品种，一般对光周期要求不严格。

土壤生态型：在不同土壤的水分、温度和肥力等自然和栽培条件下，形成不同的生态型。水稻和陆稻（旱稻）主要是由于土壤水分条件不同而分化形成的土壤生态型。又如，各种作物的耐肥品种或耐瘠品种，则是与一定的土壤肥力相适应的土壤生态型。

生物生态型：同种生物的不同个体群，长期生活在不同的生态条件下分化形成不同的生态型，各种作物都有对病、虫不同抗性的品种群，同样病原菌在不同类型寄主上生存也分化出不同的生理小种。

在动物中，同样有生态型的分化。例如，据郑丕留研究，我国的黄牛在不同的自然区域分别形成不同的生态型，主要有北部地区草地黄牛，中部华北农区黄牛，西南与南部亚热带及热带地区黄牛。我国猪的品种，按地理条件和生态条件，大致可分为：华北、华中、江淮、华南、西南和高原六个主亚种型。

2. 生物对环境的影响

生物与环境之间的作用是相互的。生物在时刻受到环境作用的同时，也对其生存环境产生多方面的影响，使环境条件不同程度地得到改善。生物对环境的改造作用使环境变得更有利于生物生存，也可对环境资源和环境质量造成不良影响。

（1）森林植被的生态效应

绿色植物是进行光合作用将太阳能转化成生物化学能的主要执行者，森林是生物圈内数量最大的植物群落，故是地球上的最大初级生产者。在陆地生态系统中具有强大的生态效应，对其他植物、动物和人类的生态条件形成与改善具有重要影响。其生态效应主要有如下方面。

- ①涵养水源，保持水土。
- ②调节气候，增加雨量。
- ③防风固沙，保护农田。
- ④保护环境，净化空气。
- ⑤减低噪声，美化景观。
- ⑥提供产品和燃料，增加肥源。

对森林，不但可以计算其直接经济效益和社会效益，同时也可以计算其间接生态经济效益。

（2）海洋生物的生态效应

海洋面积占地球表面积的 70%以上。海洋是原始生物的起源地，现代陆地生物多是由水生向陆地进化而来的。海洋与陆地一样，也是一个丰富多彩的生物世界。由于海洋分布广阔，海域类型多样，海洋本身的深度不同，海洋与陆地接合部各具特征，形成了海洋生物的多样性及与陆地生态系统的多种密切联系。这些海洋生物对陆地生物和整个生物圈都产生重要作用，具有较大的生态效应。

海洋生物包括海滨湿地及近海生物（如热带、亚热带河口海湾的红树林群落）、浅水海岸带的海草群落、浅海生物群落及大洋深海生物群落等。浅海区及深海区表层生活着大量水生植物和浮游生物，能进行光合作用，是海洋生物的初级生产者。

特别是在远离陆地的大洋区，海水营养贫乏，具有光合作用的自养浮游生物则是主要初级生产者，是其他海洋动物的生存基础，如蓝细菌和固氮蓝藻等。在海洋深处，是光线不能透射到达的黑暗场所，没有初级生产力，但也有大量种类的动物依赖水表转入的食物而生存，这些动物形成了特殊的适应能力，如形成发光器官、弱光区则有特别发达的视觉、捕食器官的增大、雌雄共生等。总之，海洋生物在海洋和陆地周围形成了一个完善的立体分布、能量利用体系。

海洋生物是地球上最大的环境净化者。陆地生物产生的各种有机物、代谢产物和环境释放物都要经江河或大气进入海洋，沉淀于近海底部和溶于水中，海洋生物则是这些物质的捕获者，使海底沉积层稳定，清除水体的富营养化，增加水体透明度。如果没有大量的海洋生物，海水的有机污染物就会不断积累，地球生态就不能保持平衡，陆地生物也不能生存。

海洋生物给陆地生物提供了丰富的产品。大量海洋植物和动物产品补充着陆地生物食物链，在有的地

区海洋经济是人类的主要依靠。随着人口增加，陆地资源的不足，开发海洋资源将显得愈加重要。沿海岸陆地动物依靠海洋生物生存，如红树林是鸟类的重要分布区，海洋的鱼类、贝类及爬行类动物和海草、海藻等植物是鸟类和陆地动物的食物源。

海洋生物非正常生长造成的危害。由于人类活动的加快，陆地资源的快速消耗，大量有机物和有毒污染物排入海洋，使近海动物减少，而浮游生物增多，或海草生长过多，造成海洋生物的发展不平衡，因此出现了大区域的赤潮、黄潮现象，从而影响了陆地生物的生存环境。保护海洋生态和海洋生物是 21 世纪的又一艰巨任务。

（3）淡水生物的生态效应

淡水浮游生物包括浮游植物和浮游动物，其主要生态作用是：浮游植物能吸收水中各种矿质养分和有机物，保持水体一定的清洁度，增加水体的溶氧量，对水质理化特性的变化起主导作用，同时形成水域生态系统的初级生产力。渔业生产上所讲的培养水质或肥水，实质上就是繁殖浮游生物。浮游植物生产力的大小，预示着池塘鱼类产量的高低。浮游生物是鲢、鳙和罗非鱼等鱼类的主要饵料，浮游动物是幼鱼的饵料。

多种鱼类共同对水体环境发生影响。草食性鱼类的粪便可以促进浮游生物的繁殖，为鲢、鳙鱼提供饵料。鲤、鳊鱼等滤食性鱼类取食浮游生物和细菌，使水质变清，有利于草食性鱼类的生活。鲤、鲫、罗非鱼等摄食有机碎屑，也可保护水质。这样，各种水生生物之间以及水生生物与环境之间就连接成了一个合理的、具有良性循环的生态系统，既具有较好的生产性能，又具有较强的自净能力。

湖泊中，水生植物常占重要地位，大量植物有机残体沉积湖底，积极参与湖盆的填平作用，据分析，云南省天然湖泊底泥中的有机质含量：洱海为 2.69%，滇池为 6.34%，草海最高可达 27%，这就为湖泊的沼泽化和泥炭形成提供了丰富的物质基础。其次，水生植物具有过滤泥沙、减缓水流的作用，促使湖水透明度增大。在氧化塘中利用水生植物（如风眼莲）处理污水，也是水生生物净化、改造水域环境的实例之一。

（4）土壤生物的生态效应

土壤中的生物是多种多样的，其中土壤微生物（包括细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物等）是土壤中重要的分解者，在土壤的形成和发展过程中起着重要的作用。在土壤形成的初级阶段，能利用光能的地衣类微生物参与岩石的风化，再在其他微生物的参与下，形成腐殖质使土壤性质发生变化。

土壤动物是最重要的消费者和分解者。在土壤中生存或栖居的动物种有上千种，多为节肢动物。非节肢土壤动物主要有线虫和蚯蚓。线虫是土壤中存在比较丰富的动物，主要生活在土粒周围的水膜中或植物根内。土壤中寄生性线虫寄生于许多植物根部。

蚯蚓是土壤中最常见的生物，喜欢湿润的环境和丰富的有机质，常生活在黏质、有机质含量高和酸性

不太强的土壤里，有人估计，每公顷（1公顷=10000m²）可达 200-1000kg。蚯蚓靠吞食土壤中的有机物质生活，它们使土壤与有机物紧密混合，并通过通道的形成、粪粒的产生，使得土壤更疏松多孔。

土壤动物中很多是节肢动物，最重要的有蛾类、蜈蚣、马陆、跳虫、白蚁、甲虫、蚂蚁等，而以蜎类和弹尾目昆虫的种类最多、分布最广。蟠类在土壤中粉碎和分解有机物质，并把有机物质运到较深的土层中去，起到维持土壤通气性、改善土壤的作用。弹尾目昆虫俗名叫跳虫，它们多取食正在分解中的植物。

蚂蚁也是土壤动物中比较活跃的动物之一，虽然它的食物在地表，对枯枝落叶的分解作用很小，但它是重要的土壤搅拌者。蚂蚁筑的窝丘，分布广泛，携带了大量下层土壤至地面。在一个地区，蚂蚁用于建筑蚁窝而搬动的土壤估计每英亩达 3400t（Thorpe, 1949）。

植物的根系对改良土壤有重要作用，根系表面能分泌代谢产物，促进矿物质溶解，促进根际微生物活动；根残存于土壤中增加有机质含量，增加土壤通透性；有些植物（如豆科）根部与固氮微生物共生，增加土壤氮素水平。

活动于土壤中的动物、扎根于土壤中的植物和土壤中数量众多的微生物对土壤有多方面的作用和影响，归结起来主要有：

促进成土作用：母岩风化的矿化物质并不是土壤，还要加入有机物质，经过生物的作用才能形成土壤，生物对土壤的形成起着关键作用。

改善土壤的物理性能：种植于土壤中的深根植物、挖掘土壤的动物和数量巨大的微生物的活动大大改善了土壤的结构、孔隙度和通气性。土壤动物打洞疏松了土壤，加速了土壤的风化作用，改善了土壤的水热状况。

提高土壤质量：经蚯蚓作用的土壤在有效磷、钾、钙含量等多方面都有明显增加。动植物残体经微生物分解和合成含氮的高分子腐殖质化合物，使土壤腐殖质化。

对土壤覆盖层的影响：动物的活动改变了土表的局部形态，如从土层中掘出大量土壤堆积成丘状增加土表面积，排泄物还增加了土壤腐殖质。

（5）草原植被的生态效应

草原植被主要由各种天然杂草或人工牧草及分散生长的树木组成。牧草特别是豆科牧草能改良草原土壤。豆科牧草根与固氮根瘤菌共生，能将大气中的氮合成含氮化合物，具有生物固氮功能草原植被与森林植被一样，具有涵养水分，保持水土，净化、美化环境的作用，还有一个重要作用是固定流沙。

据测定，北方牧场、农闲地与庄稼地土壤冲刷比林地和草地大 40~110 倍。在降水较多地区，牧草地的保土力为作物地的 300-800 倍，保水力为作物地的 1000 倍。我国南方亚热带草山牧场，降雨量大且多暴雨，容易发生水土流失，故牧场只能设在缓坡。近年国家推行草场实行围栏分区轮放，控制适宜的放牧强度和

轮放周期，促进牧草再生，实现持续利用，同时防止水土流失与沙漠化。

第三章 种群生态

第一节 种群的概念和基本特征

第二节 自然种群的数量变动

第三节 种内、种间关系

第四节 种群的进化与生活史对策

第一节 种群的概念和基本特征

1. 种群的概念

在自然界，没有一个生物个体能够长期单独存在，它或多或少、直接或间接地依赖别的生物而存在。生物也只有形成一个群体才能繁衍后代。生态学上把特定时间占据一定空间的同种生物的集合群称为生物种群。种群虽由个体组成，但并不等于个体的简单相加。种群除了与组成种群的个体具有共同的生物学特性外，还具有个体所不具备的某些群体特性。

当我们着眼于整个种群时，所关心的不是种群中个别生物个体的生长、发育、繁殖和活动等，而是种群如何分布在某一特定空间，这个种群是在发展还是在消亡，种群为什么会发生变化，它的变化对其他种群和周围环境会带来什么样的影响等。

种群应具有空间特性、数量特性及遗传特性等主要特性。种群的空间特性指种群有一定的分布区域和分布方式；数量特性指种群具有一定的密度、出生率、死亡率、年龄结构和性比；遗传特性指种群具有一定的遗传组成，而且随着时间进程改变其遗传特性，进行进化和适应。种群生态学就是以生物种群及其环境为研究对象，研究这些群体属性，包括种群的基本特征、种群的统计特征、数量动态及调节规律、种群内个体分布及种内、种间关系。

2. 种群的基本特征

（1）种群的密度

种群全部个体数目的多少称为种群大小。单位面积或单位容积内某种群的个体数目称为密度。例如，每公顷土地有多少株玉米，每平方千米居住的人数，每立方米水体中含有多少水蚤等。但在很多情况下，种群密度很难用个体逐一计算，而是采用相对密度来表示种群数量的丰富程度。

例如，每小时所看到的鸟数，听到的鸟声，或看到的动物粪便量等，其相对密度可用公式表示为：

$$D=n/(a*t)$$

式中：

D——种群相对密度；

n——个体数目；

a——地区面积；

t——时间。

种群密度有粗密度和生态密度之分。粗密度指单位空间内的个体数。生态密度指单位栖息空间（种群实际所占据的有用面积或空间）内的个体数。例如，鹤鹑只栖息在灌木树篱中，因此便采用每千米长灌木树篱中的个体数来表示鹤鹑的密度，而不是用面积表示。

种群密度的高低在多数情况下取决于环境中可利用的物质和能量的多少、种群对物质和能量利用效率的高低、生物种群营养级的高低及种群本身的生物学特性。当环境中拥有可利用的物质和能量最丰富、环境条件最适应时，某种群可达到该环境下的最大密度，称为“饱和点”。维持种群最佳状况的密度，称为最适密度。种群密度也有一个最低限度，种群密度过低时，会使种群的异性个体不能正常相遇和繁殖，引起种群灭亡。

（1）种群的内分布型

种内个体在其生存环境空间中的配置方式，称为种群的空间分布。由于自然环境的多样性，以及种内个体之间的竞争，每一种群在一定空间中都会呈现出特定的分布形式。通常种群分布形式有 3 种类型（图 3-1）

①随机分布。②均匀分布。③集群分布。

有些动物的集群分布是由于每个个体独自对环境条件发生反应的结果，它们可能被共同的食物、水源和隐蔽吸引到一起，如蛾类的趋光、蚯蚓的趋湿、藤壶附着在同一岩石上等。这些集群的个体之间没有社会关系，彼此没有互助行为，因此是一种低水平的集群。社会集群则反映了种群社会成员之间有一定程度的相互关系，如松鸡聚集到一起以便相互求偶；麋形成麋群并有一定的社会组织等。

检验和判断种群的空间分布型对于固着生活的生物和不活跃的生物（如植物和软体动物）是很重要的。检验空间分布的方法有分散度法和空间分布指数法。

分散度法：假设取 n 个样方， x 为各样方实际的个体数，每个样方中个体平均数为 m ，则其分散度（方差）可由下式求得：

$$S^2 = \sum (x-m)^2 / (n-1)$$

若 $S^2=0$ ，即绝大多数样方的个体数稳定接近于平均数时，种群的分布为均匀分布。

若 $S^2=m$ ，即每一个体在任何空间的分布概率是相等的，其分散度 S^2 等于平均数，种群的分布为随机分布。

若 $S^2>m$ ，即分散度大于平均数，种群的分布为集群分布。

空间分布指数：空间分布指数是由方差和平均数的关系决定的，即

（3）种群的出生率与死亡率

出生率指种群产生新个体占总个体数的比率。出生是一个广义的概念，包括分裂、出芽（低等植物、微生物）、结籽、孵化、产仔等多种方式。

出生率有绝对出生率和相对出生率两种表示方法：

绝对出生率： $B = \Delta N_n$ （新产生的个体数）/ Δt （时间增量）

相对出生率： $b = \Delta N_n$ （新产生的个体数）/ $[N$ （种群的总个体数） $\cdot \Delta t$ （时间增量）]

一般情况下人口出生率是以相对出生率来表示的，如 1983 年我国的人口出生率为 18.62‰，即人口种群中每单位时间（1 年）每 1000 人的出生数为 18.620 出生率有生理出生率和生态出生率两种。生理出生率又称为最大出生率，指种群在理想条件下所能达到的最大出生率。生态出生率又称为实际出生率，指在一定时期内，种群在特定条件下实际繁殖的个体数。

死亡率代表一个种群的个体死亡情况，也有生理死亡率（或最小死亡率）和生态死亡率（实际死亡率）两种。生理死亡率是指在最适条件下所有个体都因衰老而死亡，即每个个体都能活到该物种的生理寿命。它是种群的最低死亡率，实际上由于受环境条件、种群本身大小、年龄组成的影响以及种间的捕食、竞争等，实际死亡率远远大于生理死亡率。实际死亡率即是生态死亡率。

（4）种群的迁入率与迁出率

迁入是个体由别的种群进入领地，迁入率指进入该领地的个体数占该领地总个体数的比率；迁出是指种群内个体由于种种原因而离开种群的领地，迁出率指离开种群领地的个体数占该种群总个体数的比率。增长率指单位时间内种群数量增加的比例（增长率）和增长的个体数（增长速率）。迁入是使种群增加的因素，迁出是使种群减少的因素。

（5）种群的年龄结构

种群的年龄结构是指种群内各个体的年龄分布状况，即各个年龄或年龄组的个体数占整个种群个体总数的百分比结构。年龄结构直接关系到一个种群当前的生育力、死亡率和繁殖特点，对种群的未来发展有重要影响，若种群处于生育年龄的个体越多，这个种群的增长率会越高。种群增长率的高低，又影响这一种群的年龄结构。年龄结构越复杂，种群的适应能力越强。

一般用年龄金字塔来表示种群的年龄结构，它是从小到将各年龄级的比例用图表示。图 3-2 是几种年龄金字塔，表明虽然种群大小相同，但由于年龄结构不同，种群的繁殖力就不同。根据种群的发展趋势，种群的年龄结构可以分为 3 种类型：增长型种群、稳定型种群和衰退型种群。

①增长型。种群的年龄结构含有大量的幼年个体和较少的老年个体，幼、中年个体除了补充死亡的老

年个体外还有剩余，所以这类种群的数量呈上升趋势。

②稳定型。种群中各个年龄级的个体比例适中，在每个年龄级上，死亡数与新生个体数接近相等，所以种群的大小趋于稳定。

③衰退型。种群含有大量的老年个体，种群数量趋于减少。

(6) 种群的性比

性比是种群雌性个体数量与雄性个体数量的比例。种群的性别比例同样关系到种群当前的生育力、死亡率和繁殖特点。在高等动物中性别比多为 1:1 某些动物如社会性的昆虫雌性较多。植物中虽然多数是雌雄同株，没有性比问题，但某些雌雄异株植物，其性比可能变异较大。

3. 种群动态

(1) 概念与研究内容

种群动态是指一切种群特征的变动（广义），或种群数量在时间和空间上的变动（狭义）。影响种群数量变化的主要参数为：出生、死亡、迁入和迁出，在不同的种群，各参数对种群数量变化的作用不同。

种群动态是种群生态学的核心问题。种群动态研究种群数最在时间和空间上的变动规律，具体包括种群的数量或密度、种群的分布、种群数量变动和扩散迁移、种群调节的四个方面。掌握自然种群动态的规律，可以更好地计划渔捞量、毛皮兽猎取量，以及野生动物的经济利用等，并对农林业的害虫、害兽以及传播疾病的动物进行有效防治。

(2) 研究方法

主要有种群数量统计、实验种群研究和数学模型研究 3 种方法。

①种群数量统计。

②实验种群研究。

③数学模型研究。

设计实验种群研究和数学模型研究，必须以自然种群的动态资料及研究所得的结论为基础，也必须用自然种群的资料检验，以进一步修改和发展模型。实验种群研究，尤其是数学模型研究可协助分析自然种群的动态及其调节机制。

(3) 生命表

生命表概括了一群个体接近同时出生到存活史结束的命运。这样的一群个体称为一个同生群，对它的分析称为同生群的分析。生命表中列出不同生命阶段或不同年龄阶段存在的个体数量，计算每个年龄阶段的具体年龄存活率和具体年龄死亡率（表 3-1）。

表 3-1 中各种符号的含义及计算方法如下：

x ——年龄、年龄组或发育阶段；

n_x ——各年龄阶段开始时的存活数目；

l_x ——年龄组开始时的存活个体百分率，其值等于 n_x/n_0 ；

d_x ——从 x 阶段到 $x+1$ 阶段的死亡数目；

q_x ——死亡率，其值等于 d_x/n_x ；

L_x ——每年龄期的平均存活数目，其值等于 $(n_x + n_{x+1})/2$ ；

T_x ——种群个体期望寿命总和，其值等于生命表中的各个 L_x 的值自下而上累加而得，即：

e_x ——本年龄阶段开始时存活个体的平均生命期望，其值等于 T_x/n_x 。

第二节 自然种群的数量变动

1. 基本概念

(1) 环境容量

某种群在一个生态系统中，即一个有限的环境中所能稳定达到的最大数量（或最大密度）称为系统或环境对该种群的容量，常用 K 表示。容量的大小决定于两个方面：一是温度、光、水、养分等因子或食物、空间等资源所构成的环境；二是食性、行为、适应能力等种群的遗传特性。当种群数量超过环境容量（ K ）时，种群数量趋向于减少；当种群数量低于 K 时，则趋向于增加。

(2) 内禀增长率

增长率指单位时间内种群数量增加的比例（增长率）和增长的个体数（增长速率）。增长率的大小除去迁入、迁出的影响外，还决定于种群出生率与死亡率之差。

内禀增长率是指在环境条件（食物、领地和邻近其他有机体）没有限制性影响时，由种群内在因素决定的稳定的最大相对增长速率。在无限环境条件下，种群增长率决定于年龄组成和各年龄群的特殊增长率。对于某一种群来说，不同的年龄构成表现出不同的增长率，当建立了稳定的年龄分布时，其稳定的相对增长率称为内禀增长率（ r ），又称为生物潜能或生殖潜能。动物的内禀增长率取决于动物的生殖能力、寿命、发育程度和年龄结构等。内禀增长率是种群固定增长能力的唯一指标。

2. 种群增长型

单种种群数量随时间变化有多种形式，但基本上是由指数增长和逻辑增长两个基本增长型所构成。

(1) 指数增长

在无限环境或近似无限环境条件下，一些种群的数量按指数增长，其增长曲线像“J”型，所以也叫“J”型增长。但世代分离的种群（如一年生植物和一世代性昆虫）和世代重叠的种群（一年繁殖数代或一年繁殖一代，而寿命在一年以上的种群）的指数增长模型有所差异。

①世代分离种群的增长呈不连续状态。世代分离指种群的增长是一代一代地增长，呈离散型。一个世代只生殖一次，世代间没有重叠。假定种群的平均每个个体出生 λ 个后代，那么， λ 就是每个世代的净生殖率，因此：

②世代重叠种群的增长呈连续增长。种群是连续进行繁殖的，而且没有特定的繁殖时期，世代间有重叠，这种种群数量的连续变化可以用微分方程表示为：

当 $r>0$ 时，单种种群数量将按指数曲线的形式无限增长；当 $r<0$ 时，单种种群数量呈指数式下降；当 $r=0$ 时，单种种群数量相对稳定。这就是单种种群在无限的环境中增长的模型。在无限（食物源、环境资源不受限制）的条件下，增长率 r 为一恒值，则单种种群的数量呈指数增长。

（2）逻辑斯谛增长

种群指数增长是一种无限增长。但实际上种群增长都是有限的，因为种群的数量总会受到食物、空间和其他资源的限制（或受到其他生物的制约）。随着种群数量的增加，种群增长率就会下降，当种群大于或等于环境负荷量的时候，种群就会停止增长。

将环境容量（即 K 值）引入种群增长方程后，指数方程可以变为：

上述微分方程就是著名的 Logistic（逻辑斯谛）方程。逻辑斯谛方程和无限环境中种群的指数增长微分方程相比，增加了修正项 $(K-N)/K$ ，也称为剩余空间或增长力可实现程度。 $(K-N)/K$ 也是逻辑斯谛系数，它的生物学含义是随着种群数量的增大，最大环境容量中种群尚未利用的剩余空间，实际上也是环境压力的度量。

若 $K-N>0$ 时，种群增长；

若 $K-N<0$ 时，种群个体数目减少；

若 $K-N=0$ 时，种群大小基本处于稳定的平衡状态。

可见，逻辑斯谛系数对种群数量变化有一种制动作用，使种群数量总是趋向于环境负荷量，形成一种“S”型的增长曲线（图 3-3）。

逻辑斯谛曲线常划分为 5 个时期：

- ①开始期。也可称潜伏期，由于种群个体数很少，密度增长缓慢。
- ②加速期。随个体数增加，密度增长逐渐加快。
- ③转折期。当个体数达到饱和密度一半（即 $K/2$ 时），密度增长最快。
- ④减速期。个体数超过 $K/2$ 以后，密度增长逐渐变慢。
- ⑤饱和期。种群个体数达到 k 值而饱和。

3. 自然种群的数量变动

（1）变动类型

种群波动一般是指种群的数量随时间的变化而上下摆动的情况。种群的实际数量动态是由一系列“简单增长”组成的，一种生物进入和占领新栖息地，首先经过种群增长建立种群，以后变动的主要趋势有不规则或规则的（周期性、季节性）波动、种群大爆发、种群衰亡、种群平衡等。

①种群增长。种群增长有指数增长型（“J”型）和逻辑斯谛增长型（“S”型）。在自然种群数量变动中，“J”型和“S”型增长均可以见到，但常常还表现为两类增长型之间的中间过渡型。例如，澳大利亚昆虫学家 Andrewartha 曾对果园中 *Thrips imaginis* 种群进行过长达 14 年的研究，他发现，在环境条件较好的年份，其数量增长迅速，直到繁殖结束时增长突然停止，表现出“J”型增长；但在环境条件不好的年份则呈“S”型增长。

②季节消长。由于环境因子（如光、温等）有规律的季节性变化，引起种群数量的季节性波动。如温带湖泊的浮游植物（主要是硅藻），往往每年春秋有两个增长高峰，其原因是冬季的低温和光照，降低了水体的光合强度，营养物质随之逐渐积累；到春季水温升高，光照适宜，营养丰富，促进硅藻增长出现春季数量高峰；随着高峰的出现，不久后营养减少，夏季水温过高，硅藻数量下降；当秋季来临时营养物质又有所积累，温度适宜，硅藻增长出现秋季数量高峰。

③不规则波动。一些种群的数量波动没有周期规律，呈不规则波动，如马世骏先生探讨过大约 1000 年来东亚飞蝗危害和气象资料的关系，认为东亚飞蝗在我国的发生没有周期现象。

④周期性波动。种群的周期性波动主要是多年周期因素与种群间影响造成的。如我国伊春林区棕背鼠种群的数量变化具有 3 年的周期性，以棕背鼠为食的黄鼬也表现出类似的周期，这与该地区红松结实 3 年一次大丰收相一致。种群数量的年波动，一类主要受种群环境条件的周年差别，即外因所控制；另一类主要受种群本身，即内因所控制。

⑤种群爆发或大发生。短时间内种群数量猛增会造成种群爆发或大发生，具有不规则或周期性波动的生物都可能出现种群大发生。最闻名的大发生见于虫害和鼠害。例如蝗灾，索马里 1967 年一次蝗灾，蝗虫的总重量达 50000t。又如 1967 年我国新髓北部地区发生鼠害，小家鼠造成的粮食损失达 $1.5 \times 10^8 \text{kg}$ 。赤潮是种群爆发的典型例子。所谓赤潮是指水域中一些浮游生物（如腰鞭毛虫、裸甲藻、梭甲藻、夜光藻等）爆发性增殖所引起水色异常的现象。赤潮的主要原因是有机物污染，氮、磷等营养物过多形成富营养化。

⑥种群平衡。种群较长期地维持在几乎同一水平上称为种群平衡。大型有蹄类、肉食类、蝙蝠类动物，多数一年只产崽一个，寿命长，种群数量一般是很稳定的。在昆虫中，如一些蜻蜓成虫和具有良好种内调节机制的社会性昆虫（如红蚁、黄墩蚁），其数量也是十分稳定的。

⑦种群的衰退与灭绝。当种群长久处于不利条件下，或在人类过度捕猎或栖息地被破坏的情况下，其

种群数量会出现持久性下降，即种群衰落，甚至灭亡。个体大、出生率低、生长慢、成熟晚的生物，最早出现这种情形。例如，由于第二次世界大战捕鲸业停顿，战后捕鲸船吨位上升，鲸捕获量上升，到 20 世纪 50 年代末接近最高产量。由于大量捕获，先是蓝鲸种群衰落，并濒临灭绝。继而长须鲸日趋减少。目前就连小型的、具有相当“智慧”的白鲸、海豚和鼠海豚等也难逃厄运。

（2）生态（或生物）入侵

由于人类有意识或无意地把某种生物带入适宜于其栖息和繁衍的地区，种群不断扩大，分布区逐步稳定地扩展，这种过程称生态入侵。欧洲的穴兔于 1859 年由英国引入澳大利亚西南部，由于环境适宜和没有天敌，以每年行进 2.3km 的速度向北扩展，经过 16 年后大洋洲东岸发现有穴兔，即 16 年中向东推进了 1770km 。其种群数量同样很高，成为一大危害，与牛羊竞争牧场。人们采用许多方法，耗资巨大，都未能有效地控制。第二次世界大战后引入黏液瘤病毒，才最后将危害制止。

4. 种群调节的概念和机制

当种群数量偏离平衡水平上升或下降时，有一种使种群数量返回平衡水平的作用，称为种群调节。种群调节使种群具有一定的稳定性，能够减少波动，保持在一个稳定的数量上。任何种群的数量在变化时，既有波动，又有相对的稳定性，即种群的变换有上、下限，总是围绕或趋向于某一平衡水平，把波动减少到最小限度，种群数量的波动正是种群调节功能的体现。种群调节对于避免物种灭绝具有非常重要的意义。

在自然界中，种群密度的极端值是很少达到的，因为有一系列的机制限制着种群的增长。种群调节以种群密度为基础，但有时种群数量的变动与密度无关，而是受外界因素的影响。所以，通常把影响种群调节的各种因素分为两大类，即密度制约因素和非密度制约因素，对种群的调节作用分别为密度制约作用和非密度制约作用。

①密度制约作用。密度制约因素的作用与种群密度相关。例如，随着密度的上升，死亡率增高，或生殖力下降，或迁出率升高。密度制约因素包括生物间的各种生物相互作用，如捕食、竞争以及动物社会行为等。这种调节作用不改变环境容量，通常随密度逐渐接近上限而加强。

②非密度制约作用。非密度制约因素是指那些与种群本身密度大小无关的因素。对于陆域环境来说，这些因素包括温度、光照、风、降雨等非生物性的气候因素。对于水域环境而言，则是水的物理、化学特性的一系列因素。这种调节作用是通过环境的变动而影响环境容量，从而达到调节作用。

种群数量变动和调节机制是极为复杂的，但无论是密度制约作用，还是非密度制约作用，都是通过种群本身内在的增长态势和环境对种群增长的限制这两个反向力之间的平衡而达到的。从影响种群数量变动的因素而言，不外乎内因和外因两个方面，即内源性因子和外源性因子。内源性因子是指来自种群内部的调节因子，如种群的生理、生化、行为和遗传；外源性因子是指来自种群以外的调节因子，如种间生物作

用、气候等非生物作用。关于种群动态机制，生态学家提出了许多不同的假说。

①气候学派。

②生物学派。

③食物因素。强调食物因素的学者也可归入生物学派。强调食物因素为决定性的还有营养物恢复假说。

④自动调节学说。上述学说的研究焦点都集中于外源性因子，主张自动调节的学者则将研究焦点放在动物种群内部。其特点包括强调种内成员的异质性，异质性可能表现在行为上、生理特征上或遗传性质上，认为种群密度的变化影响了种内成员，使出生率、死亡率等种群参数变化。自动调节学说主张把种群调节看成是物种的一种适应性反应，它经自然选择，带来进化上的利益。自动调节学说又分为：

1. 行为调节；2. 内分泌调节；3. 遗传调节等。

第三节 种内、种间关系

1. 种内关系

(1) 植物的密度效应

植物的种内关系不像动物表现在领域性、等级制、集群、分散等行为上，而主要的是个体间的密度效应，反映在个体产量和死亡率上。作为构件生物，植物生长的可塑性很大，这种可塑性一方面表现在个体的生长对外部非生物环境的响应，另一方面与群体其他个体之间的共存状态有密切关系。

如在植物稀疏和环境条件良好的情形下，枝叶茂盛，构件数很多；相反，在植株密生和环境不良的情况下，可能只有少数枝叶，构件数很少。植物的这种效应，已发现有两个特殊的规律，即“最后产量恒值法则”和“-2/3 自疏法则”

①最后产量恒值法则。在一定范围内，当条件相同时，不管种群的密度如何，其最后产量几乎相等。对车轴草，按不同播种密度种植在同等肥力的地方，不断观察其产量，发现 62 天后产量与密度呈正相关，但最后的 181 天产量与密度变化无关，即在很大播种密度范围内，其最终产量是相等的。

用模型可描述为：

最后产量平衡现象的生物学意义为：在稀疏种群中的每一个个体，都很容易获得资源和空间，生长状况好，构件多，生物量大；而在密度高的种群中的个体，由于叶子相互重叠，根系在土壤交错，对光、水和营养等竞争激烈，个体生长率降低，从而更合理地利用资源。

②-2/3 自疏法则。在初始高密度播种下，随着植株的继续生长，种内对资源的竞争不仅影响到植株的生长发育，而且影响到植株的存活率。在高密度的样方中，有些植株死亡了，于是种群出现“自疏现象”。由于产量恒定，随着种群中单株的增重必然出现密度下降，其关系可描述为：

英国生态学家 J. L. Harper (1981) 等对黑麦草的研究发现，自疏斜率 a 为 -2/3，White 等 (1980) 对

80 多种植物的自疏作用进行测定，都表现出 $-2/3$ 自疏现象。

（2）动物的领域性和社会等级

种群中个体间或小群间产生隔离或保持间隔可以减少对生存需求的竞争，对种群调节有着重要作用。产生隔离的原因：一是个体之间竞争缺乏的资源，二是个体间直接对抗。某些生物种群的个体、配偶或家族群常将它们的活动局限在一定的区域内，并加以保护，这个区域就称为领域。

领域性是保持个体或群之间间隔的积极机制。高等动物的隔离机制是行为性的（或神经性的），而低等动物或植物则是化学性的，即通过抗生素或“他感作用物质”产生隔离。这种隔离减少了竞争，防止种群因过密而过度消耗食物资源（对于动物）或水和营养物质（对于植物）。

社会等级指动物种群中各个动物的地位具有一定顺序的等级现象。等级的数量和配置情况构成了种群的社会结构。社会等级形成的基础是支配行为，或称支配—从属关系。社会等级的表现是个体地位的不平等。例如，家鸡饲养者很熟悉鸡群中的彼此啄击现象，经过啄击形成等级，稳定下来后，低级的一般表示妥协和顺从，但有时也通过再次格斗而改变顺序等级。

稳定的鸡群往往生长快，产蛋也多，其原因是不稳定鸡群中个体间经常的相互格斗要消耗许多能量，这是社会等级制在进化选择中保留下来的合理性的解释。社会等级优越性还包括优势个体在食物、栖所、配偶选择中均有优先权。这样保证了种内强者首先获得交配和产后代的机会，所以从物种种群整体而言，有利于种族的保存和延续。

（3）动物的婚配制度

婚配制度是动物种群内个体为获得配偶普遍采取的一种行为策略。它包括 4 方面含义：①获得配偶的数量；②获得配偶的方式；③是否存在配偶之间的联结和联结方式；④两性在双亲投资上的形式。一般把婚配制度分为单配制、一雄多雌制、一雌多雄制和混交制 4 种，而且认为一雄一雌的单配制由原始的一雄多雌制进化而来，而一雌多雄制由单配制进化而来。

作为动物的一种进化稳定对策，婚配制度具有一定的可塑性，有时可以逆转，有时又是兼性的。动物是选择多配制还是单配制，取决于资源分布和动物利用或控制资源的能力。

①资源分布。②动物利用或控制资源的能力。

（4）动物的集群生活

动物的集群生活是指很多同种或异种的个体以一定的方式聚集在一起，这是动物利用空间的一种形式。集群的类型在不同种动物间存在着很大差异，即使同种动物，不同条件下采取的集群生活方式也不同，集群对于生存、繁衍具有重要的意义。

对于一个特定的种群而言，群聚的程度取决于生境特点、天气和其他物理条件，物种的生殖特点和分

工合作程度等。温度、降水等物理环境条件的影响常常使种群呈现非随机分布。群聚能使种群的存活力提高，如鱼群忍耐水中有毒物质的能力要比单个个体强；一箱蜂能产生并保持相当的热星，使其中的个体在低温下能够存活。动物界中的社会性集群通过分工、合作，甚至社会等级的出现（如白蚁、蚂蚁和蜂的高度发展的社会群聚），使种群寻找食物、栖所和防御其他生物进攻的能力以及影响和改善生境的能力都得到增强。

2. 种间关系

（1）竞争

竞争指两个或多个种群争夺同一对象的相互作用。竞争的对象可能是食物、空间、光、矿质营养等。一般可把竞争区分为干扰竞争和利用竞争两种类型。干扰竞争是指一种生物借助行为排斥另一种生物使其得不到资源，如动物的斗殴；利用竞争是指一种生物所利用的资源对另一种生物来说也非常重要，亦即两种生物同时竞争利用同一种资源，如与水稻一起生长的稗草对阳光、水分、养分的竞争。竞争双方力求抑制对方，竞争的结果使它们的生长和存活都受到抑制。

美国学者 Lotka（1925）和意大利学者 Volterra（1926）分别独立地提出了描述种间竞争的模型，该模型是在 Logistic 方程的基础上建立起来的，即假定有两个物种，当它们单独生长时，其增长形式符合逻辑斯谛（Logistic）模型。

如果将这两个物种放置在一起，它们发生竞争时，物种 1 和物种 2 的竞争系数表示物种 1 的环境中，每存在一个物种 2 的个体对于物种 1 的效应表示物种 2 的环境中，每存在一个物种 1 的个体对于物种 2 的效应，并假定两种竞争者之间的竞争系数保持稳定，则物种 1、物种 2 在竞争中的种群增长方程为：

高等植物种群混合栽培或培养时所表现出的竞争结果都可以用 Lotka-Volterra 竞争方程来说明。

（2）捕食

从广义的概念，捕食指所有前一营养级的生物取食和伤害后一营养级的生物的种间关系。广义的捕食包括：

①传统捕食。指肉食动物吃草食动物或其他肉食动物。

②植食。指动物取食绿色植物营养体、种子和果实。

③拟寄生。指昆虫界的寄生现象，寄生昆虫常常把卵产在其他昆虫（寄主）体内，待卵孵化为幼虫以后便以寄主的组织为食，直到寄主死亡为止。

④同种相残。这是捕食的一种特殊形式，即捕食者和猎物均属同一物种。

理论上，捕食者和被捕食者的种群数量变动是相关的。当捕食者密度增大时，被捕食者种群数量将被压低；而当被捕食者数量降低到一定水平后，必然又会影响到捕食者的数量，随着捕食者密度的下降，捕

食压力的减少，被捕食者种群又会再次增加，这样就形成了一个反馈调节。

假定捕食者和被捕食者共存于一个有限的空间内，那么被捕食者的种群增长率就会因有捕食而降低，这个降低因素还随捕食者密度而变化，因此被捕食者的种群方程可描述为：

同样，捕食者种群的增长率也将依赖于被捕食者的种群密度，捕食者种群方程可描述为：

在一个生态系统中，捕食者与被捕食者一般保持着平衡，否则生态系统就不能存在。如果捕食者对猎物的有害影响过分，则会导致一个和两个种群灭绝。如果忽视生物控制关系，滥用农药，会使某些有益的负相互作用机制严重削弱或失去，使害虫数量严重增长，给防治害虫工作带来更大的困难。

（3）寄生

一个物种从另一个物种的体液、组织或已消化的物质获取营养并造成对宿主危害，称为寄生。更严格地说，寄生物从较大的宿主组织中摄取营养物是一种弱者依附于强者的情况。捕食者通常杀死猎物，而寄生者多次地摄取宿主的营养，一般不立即或直接杀死宿主。如寄生蜂将卵产在昆虫幼虫体内，随着发育过程逐步消耗宿主的全部内脏器官，最后剩下空壳，一般称为拟寄生物（parasitoid）。拟寄生物是一种介于寄生和捕食之间的种间关系。

从种群生态学方面可将寄生物分成微型和大型两类。微型寄生物直接在宿主体内增殖，多数生活于细胞内，如疟原虫、植物病毒等；大型寄生物在宿主体内生长发育，但其增殖要通过感染期，从一个宿主体到另一个，多数在细胞间隙（植物）或体腔、消化管等生活，例如蛔虫。

营寄生的有花植物可分为全寄生和半寄生两类，前者缺乏叶绿素，无光合作用能力，因此营养全来源于宿主植物。

寄生物和宿主的种群数量动态在某种程度上与捕食者和猎物的相互作用相似，随着宿主密度的增长，宿主与寄生物的接触势必增加，造成寄生物的广泛扩散和传播，宿主种群中的流行病将不可避免。流行病的结果使宿主大量死亡，未死亡而存活下来的宿主往往形成具有免疫力的种群；密度的下降也减少了与寄生物接触的强度，于是流行病趋向于结束。

宿主因流行病造成的死亡剧减或停止，这成了宿主种群再增长的有利条件，并开始一个寄生物和宿主两个相互作用种群周期性数量变动与一种病毒感染率的相互关系，证明致病性病毒是宿主种群周期性动态的重要原因。流行病学是当今十分吸引生态学家的一個领域，医学上丰富的记录和农作物病害的流行记录，为这个领域提供了宝贵的素材，是发展生态学理论的基础。

（4）共生

广义的共生包括偏利共生、原始合作和互利共生。

①偏利共生。偏利共生指共生的两种植物，一方得利，而对另一方无害。偏利共生可以分长期性和暂

时性。如某些植物以大树作附着物，借以得到适宜的阳光和其他生活条件，但并不从附着的树上吸取营养。在一般情况下，对被附着的植物不会造成伤害，它们之间构成了长期性的偏利共生关系。

但若附生植物太多，也会妨碍被附生植物的生长，这正说明生物种间相互关系类型的划分不是绝对的。暂时性偏利共生是一种生物暂时附着在另一种生物体上以获得好处，但并不使对方受害。如林间的一些动物和鸟类，在植物上筑巢或以植物为掩蔽所等。

②原始合作。原始合作指两个生物种群生活在一起，彼此都有所得，但两者之间不存在依赖关系。例如，蟹与腔肠动物的结合，腔肠动物覆盖于蟹背上，蟹利用腔肠动物的刺细胞作为自己的武器和掩蔽的伪装，腔肠动物利用蟹为运载工具，借以到处活动得到更多的食物。在农业生产中，人们利用不同生活型植物的间作和套种，有时可以相互利用对方造成的有利环境条件等，相得益彰。

例如，玉米与大豆或花生间作，冬小麦与豌豆或黄花苜蓿的间作，棉花与甘薯或板蓝根的间作，紫云英与萝卜、油菜的间作，经济植物橡胶与茶树的间作，茶树与药材的间作，果树与农作物的间作，稻田养鱼、养萍等。利用生物种群之间的原始合作关系可以起到种间互补作用以及控制有害生物、改善环境条件等。

③互利共生。互利共生指两个生物种群生活在一起，相互依赖，互相得益，共生的结果使得两个种群都发展得更好。互利共生常出现在生活需要不相同的生物之间。如异养生物完全依赖自养生物获得食物，而自养生物又依赖异养生物得到矿质营养或生命需要的其他功能。又如豆科植物与根瘤菌共生，豆科植物提供光合作用产物供给根瘤菌以生活物质和能量，而根瘤菌可以固定空气中游离的氮素，改善豆科植物的氮素营养。

两种生物的互利共生，有些是兼性的，即一种从另一种获得好处，但并未达到离开对方不能生存的地步；另一些是专性的，专性的互利共生也可分单方专性和双方专性。生物界中的互利共生具有各种各样的表现，如裂唇鱼专吃一些鱼类口腔和鳃部的寄生物，起着清洁工的作用，而笛鲷则成为清洁站的“顾客”；有花植物和传粉动物的互利共生；动物消化管中的互利共生（如白蚁和其肠内的鞭毛虫）；高等植物与真菌的互利共生（菌根）；生活在动物组织或细胞内的共生体等。

互利共生的数学模型可用以下方程表示：

（5）他感作用

他感作用也称化感作用，是指由植物分泌的化学物质对自身或其他种群发生影响的现象。植物的这种分泌物称化感作用物质，主要是一些生物碱、酚类、萜类和醌类化合物，是植物界种间竞争的一种表现形式，植物通过挥发、根分泌、雨水淋溶和残体分解等途径释放化感作用物质，对其周围植物的生长产生抑制效应。如冬黑麦对小麦、向日葵对蓖麻、番茄对黄瓜都有抑制作用。

美国加利福尼亚州沿海的矮灌木丛林能分泌挥发性祐类化合物，使灌木丛边缘数米内形成无草带，如同微生物培养中常见的抑菌圈。

植物分泌物对种间组合的促进和抑制作用，对于作物的间、混、套作，造林树种的选择、搭配、组合等都有极其重要的实践意义。据研究，榆树与栋树、白桦与松树、松树与云杉是相互抑制、相互对抗的，所以不能种在一起。又如胡桃不能和苹果种在一起，因胡桃叶能分泌大量胡桃醌对苹果起毒害作用，胡桃树周围也不能播种番茄、马铃薯；苹果树旁边不要种玉米，因为玉米对苹果根的分布也产生不利的作用。

其他如洋葱和甜菜、芜菁和番茄、番茄和黄瓜、冬黑麦和小麦之间也有抑制作用。而洋葱和食用甜菜、马铃薯和菜豆、小麦和豌豆种在一起则有相互促进作用。此外，由于某些植物种的分泌物还具有杀菌作用，所以当这些植物种群与另一些植物种群生长在一起时有防治病虫害的功效，如柠檬、葱、蒜就有这种杀菌作用。

第四节 种群的进化与生活史对策

1. 物种的形成与灭绝

(1) 物种形成

选择进化的关键阶段是形成新物种，即物种形成。物种起源是生物学的一个中心问题，目前广为学者们所接受的是地理物种形成说。一个物种，不同的种群拥有共同的基因库，即使由于变异和选择形成了不同的生态型，仍然可以杂交，进行基因交流，属于同一物种的不同生态类型，只有它们之间形成了生育隔离，才产生新的物种。

隔离可分为地理隔离和生殖隔离两种，地理隔离常常是生殖隔离的条件。根据地理物种形成说，物种形成过程大致分为 3 个步骤：

一般都是 r 对策者，杂草中如狗尾草、马唐、飞蓬和豚草，害虫如黏虫、螟虫等。飞蝗可以视为具有两种对策交替使用的特殊类型，即群居相是 r 对策，散居相是 K 对策。蝗虫的有翅和无翅世代交替也是这样。至于选择拟寄生生物作为防治害虫天敌，同样要考虑 r - K 对策者的不同作用。

K 和 r 两类对策在进化过程中各有其优缺点。 K 对策的种群数量较稳定，一般保持在 K 值临近，但不超过它，所以在生存竞争中取得胜利。但是一旦受到危害而种群下降，由于其低 r 值而恢复困难，大熊猫、虎、豹等生物就属此类，在物种保护中尤应注意。相反， r 对策者虽然由于防御力弱、无亲代关怀等原因而死亡率甚高，但高值能使种群迅速恢复，高扩散能力又可使它们迅速离开恶化的环境，在别的地方建立起新的种群。 r 对策者的高死亡率、高运动性和连续性，可能使其成为物种形成的丰富源泉。

3. 协同进化

一个物种的进化必然会改变作用于其他生物的选择压力，引起其他生物也发生变化，这些变化反过来

又会引起相关物种的进一步变化，这种相互适应、相互作用共同进化的关系即为协同进化。

捕食和猎物之间的相互作用可能是这种协同进化的最好实例。捕食对于捕食者和猎物都是一种强有力的选择力，捕食者为了生存必须获得狩猎的成功，而猎物的生存则是获得逃避捕食者的能力。

在捕食者的压力下，猎物必须靠增加隐蔽性、提高感官的敏锐和疾跑来减少被捕食的风险。所以，瞪羚为了不成为猎豹的牺牲品就会跑得越来越快，但瞪羚提高了的奔跑速度又成为猎豹的一种选择压力，促使猎豹也增加奔跑速度。捕食者或猎物的每一点进步都会作为一种选择压力促进对方发生变化，即是协同进化。

昆虫与植物之间的相互作用同捕食者与猎物之间的相互作用是非常相似的。昆虫可给其食料植物造成严重的损害，这对植物来说可能是一个最大的选择压力。作为对这种压力做出的反应，植物会发展自身的防卫能力。对于在演替早期阶段定居的一年生植物来说，主要依靠植物体小、分散分布和短命来逃避取食；对长命植物来说，由于更容易受到昆虫攻击，所以它们必须发展其他的防卫方法。

很多植物靠物理防卫阻止具有刺吸式口器昆虫的攻击，如表皮加厚变得坚韧、多毛和生有棘刺等，还有一些植物则发展了化学防卫。

大型草食动物的啃食活动可对植物造成严重的损害，这无疑对植物也是一个强大的选择压力，在这种压力下，很多植物都采取了俯卧的生长方式或长得很高大。

几乎所有的植物都靠增强再生能力和增加对营养生殖的依赖来适应草食动物的啃食。最耐啃食的草本植物，其生长点都不在植物的顶尖而是在基部，这样草食动物的啃食就不会影响它们的生长。

寄生物与宿主的协同进化，常常使有害的“副作用”减弱，甚至演变成互利共生关系。寄生物在侵入宿主机体中形成了致病力，如果致病力过强，将宿主种群消灭，那么寄生物也将随之而灭亡。寄生物的致病力还遇到了来自宿主的自卫能力，如免疫反应。因此，寄生物与宿主的协同进化，导致有害作用逐渐减弱。例如，引进澳大利亚的穴兔造成农牧业的巨大危害，在第二次世界大战后引入黏液瘤病毒才防止危害。

第四章 群落生态

第一节 生物群落的概念与特征

第二节 生物群落的种类组成与数量特征

第三节 生物群落的结构特征

第四节 生物群落的发生与演替

第五节 生物群落的分类与分布

第一节 生物群落的概念与特征

1. 生物群落的概念

（1）生物群落的概念

自然界的各种生物不是杂乱无章的，而是有规律地聚集成为一个有机整体的。丹麦植物学家 E. Warming 在其经典著作《植物生态学》一书中指出：一定的种所组成的天然群聚，即群落。形成群落的种实现同样的生活方式，对环境有大致相同的要求，或一个种依赖于另一个种而生存，种与种之间关系密切。

1908 年俄国的植物学家 B. H. CyKaueB 将植物群落定义为“不同植物有机体的特定结合，在这种结合下，存在植物之间以及植物与环境的相互影响”。动物学家也注意到不同动物种群的群聚现象，1877 年，德国生物学家 Karl Mobius 在研究海底牡蛎种群时，注意到牡蛎只出现在一定的盐度、温度和光照等条件下，而且总与一定组成的其他动物（鱼类、甲壳类和棘皮动物）生长在一起，形成比较稳定的有机整体，Mobius 称这一有机整体为生物群落。

虽然生态学家们认识到生物都以多种形式的有机集合群存在，但对于群落单元的划分及群落的客观实体性仍有争议。生态学界存在两派决然对立的观点，一派认为群落是客观存在的实体，是一个有组织的生物系统，像有机体与种群那样，被称为机体论观点；另一派认为群落并非自然界的实体，而是生态学家为了便于研究，从一个连续变化着的植被连续体中人为确定的一组物种的集合，被称为个体论观点。

机体论的理论依据是：任何一个植物群落都要经历一个从先锋阶段（pioneer stage）到相对稳定阶段的成长过程，如果时间充足的话，森林区的一片沼泽最终会发展成为森林植被，这个成长过程类似于一个有机体的生活史。因此，群落像一个有机体一样，有诞生、生长、成熟和死亡的不同发育阶段，而这些不同的发育阶段，可以解释成一个有机体的不同发育时期。在植物群落中，有些种群具有强烈的依附性，

只能在一定的群落中而不能在别的群落中生长，群落的组成和结构有稳定的模式（图 4-1）。因而他们强调，植物群落在许多方面是表现为整体性的，认为群落是自然单位，它们和有机体一样具有明确的边界，而且与其他群落是间断的、可分的，它们独立存在，可重复出现。因此，可以像物种那样进行分类。

个体论认为群落的存在、组成及结构依赖于特定的生境与物种的选择性。但环境条件在空间与时间上都是不断变化的，由于环境变化而引起的群落的差异性连续的。所以，群落是连续的，群落之间不具有明显的边界，而且在自然界没有任何两个群落是相同或相互密切关联的，人们研究的群落单元是连续群落中的一个片段。不连续的间断情况仅仅发生在不连续的生境上，如地形、母质和土壤条件的突然改变，或人为地砍伐、火烧等的干扰。

在通常情况下，生境与群落都是连续的，因此他们认为应采取生境梯度分析的方法来研究连续群落的变化，而不采取分类的方法。他们用梯度分析与排序等定量方法研究植被，证明群落并不是一个个分离的有明显边界的实体，多数情况下是在空间和时间上连续的一个系列。

综上所述，生物群落可定义为在特定空间或特定生境下，具有一定的生物种类组成及其与环境之间彼

此影响、相互作用，具有一定的外貌结构并具有特定功能的生物集合体。

（2）群落与环境的相互影响与制约

群落在时间上和空间上的变化都与其环境紧密相关，群落中生物生活所必需的能量和物质，就是其环境的组成部分，群落不得不受到环境的影响，而群落也在变化发展的过程中不断改变其周围的环境条件。

群落环境是指在群落内部由于群落本身作用而形成的特殊环境，它是群落的一个组成部分。也就是说，群落在正常的情况下，都能形成本身所固有的环境。当然，群落离不开它所处的环境条件，群落环境总是受到当地环境条件的影响。

①群落内的光照。在植物群落内部，由于植物群落对光辐射的吸收、反射和透射作用，植物群落中的光照情况与单株植物的光照有所不同。照射在群落中的太阳光可以分为三部分：一部分被主要层的植物所吸收，一部分被主要层的植物所反射，还有一部分则穿过枝叶间隙射入群落内部。随着构成群落的植物种类的不同，群落的结构不同，以及季节的不同，群落中的这三部分光所占的比例也不相同。

经过植物群落对光的吸收和反射，到达群落内部的光的强度和成分都大大改变了，所以群落内部的光照特点是光照强度减弱，光质成分改变。由于群落内的光照特点，对光照有不同的适应特点的植物就各自生长在群落的不同部位或是出现于不同的季节。在森林群落中，上层树种多是阳性喜光的种类，或者是耐阴性程度较弱的种类，越到下层的植物，耐阴性也逐渐加强，在群落底层光照最弱的地方则生长着阴生植物。

②群落内的温度。群落内的温度与太阳辐射以及植物群落本身的特征有密切的关系。在森林群落内，白天和夏季的温度要比空旷地面低，夜间和冬季的温度比空旷地面高。林内温度变化缓和。林内外温度差别是因为在空旷地上太阳辐射直接达到地面，“作用面”是裸露的地表，而在群落中，这个“作用面”抬高到树冠层。炎热的季节，在强烈阳光照射下，群落上层的枝叶一方面能阻挡阳光向下层照射，同时林冠层吸热蒸腾，不断消耗热量，而植物体吸热散热缓慢，导热效果较差，所以使群落内部温度变化减缓。

加上植物相互遮盖，阻滞林内空气流通，使群落内部热量不易损失。群落的地面还有枯枝落叶层，它能缓和土壤表面的温度变化速度，并能影响群落内的气温变化。群落结构越复杂，林内外温度差异就越显著。森林群落的作用远比灌木、草本群落显著，大面积森林不仅林内外温度差异很大，而且还可以影响一定范围的地方气候。

③群落内的水分。群落能截留降水，储蓄水分，使降落在群落中的水分进行再分配，因而能创造群落内部特殊的空气和土壤湿度条件。群落截留水分的能力与群落类型以及主要种类的生物学特征有关。以森林群落为例，耐阴树种由于树冠枝叶茂密，截留的雨水要比阳生树种为多。如云杉林冠能截留总雨量的30%，松林为18%，桦木林仅9%。森林截留雨量也和森林的层次结构有关，群落结构越复杂，林内的层次越多，

则截留的雨量也越多。

森林所截留的水分，一部分被林冠阻留，直接蒸发返回大气，降水的大部分到达地表，这些到达地表的水分，大部分渗入土壤，被土壤保持或渗入地下形成潜流，只有一部分成为地表径流。土壤水分被植物吸收，经蒸腾和蒸发而保留在群落内。由于群落能阻挡降水，增加土壤水分的入渗，大大减少地表径流，减少对表土的冲刷。群落中植物根系交织成网，对土壤有固结作用，可提高群落内土壤抗冲刷的能力。因此，可利用群落保持水土，涵养水源，调节小气候。

④群落内的空气状况。空气的流动在群落内发生很大变化。群落本身对气流发生摩擦作用，抑制风速，甚至使其完全停止，其能力与群落的结构有关。层次结构复杂和郁闭的热带雨林，其内处在静风状态。在一个具有一定高度的森林内，近地面处往往呈无风状态，在中部变化较大，而在林冠上层变化微弱。群落内的空气成分，由于植物的生理活动过程而表现出一定的规律。CO₂ 的含量在一天内的变化颇为显著，其吸收量有几个高峰，而且在最高层处的吸收量最大；但在夜间，由于光合作用减弱，CO₂ 含量比较稳定。

⑤群落内的土壤。植物群落是土壤形成的重要因素。土壤是在一定的地形条件下，植物与母岩、气候相互作用，经过漫长的发育时期形成的。从植物群落学的观点看，群落内的土壤是不断变化着的群落的植物环境。群落中各种不同的植物对土壤中的化学元素是选择吸收的，各种植物从土壤中吸收的化学元素的数量也不同。植物所吸收的化学元素一部分聚集在体内，一部分则通过枯枝落叶分解，返回到土壤中去。群落中植物根系的巨大活动，对于土壤的影响更为强烈。根系与土壤溶液中各种离子发生作用，根系还分泌一些物质，来影响土壤成分和土壤结构。

植物群落地上和地下部分的结构状况，影响到土壤温度和湿度的变化，影响到向下渗透的水流和通过毛细管上升的水流。因此，在不同的群落作用下，土壤中溶解物质的运行都有不同的表现，并形成了土壤的各个层次中土壤成分的差异。因此，随着土壤养分、水分、结构和温度等变化，在一定的群落下，具有一定的土壤剖面特点，具有一定的土壤肥力。就总体而言，植物群落具有改良土壤、维护和提高土壤肥力的作用。

⑥群落对外界环境的改造作用。植物群落能改变群落内部的环境，形成群落特有的群落环境。同时，群落的存在对周围环境也产生一定的影响，也就是说群落对外界环境有改造作用，如防止风害，调节水分，改良土壤，保护环境，减弱水分蒸发，增加土壤湿度，增加积雪，减弱土壤的风蚀，减弱空气湿度的变化等。

2. 生物群落的基本特征

生物群落是一定地段或生境中各种生物种群所构成的集合。无论群落是一个独立单元，还是连续系列中的片段，由于群落中生物的相互作用，群落绝不是其组成物种的简单相加，而是一定地段上生物与环境

相互作用的一个整体。生物群落都具有以下特征：

（1）种类组成

每个群落都是由一定的植物、动物和微生物种类组成的。群落的物种组成是区分不同群落的首要特征。一个群落中物种的多少和每个种群的数量，是度量群落多样性的基础。群落的组成取决于两个条件：①组成的物种必须共同适应它们所处的无机环境；②它们内部的相互关系必须取得协调、平衡，不同物种之间存在相互影响。群落中的物种以有规律的形式共处，一个群落的形成和发展必须经过生物对环境的适应和生物种群的相互适应。

（2）结构特征

任何一个群落只能分布在特定的地段和生境中，不同群落的生境和分布范围不同。全球范围内的群落都是按一定的规律分布的，并形成一定的群落环境，生物群落对其居住环境产生重大影响。如森林中形成特定的群落环境，与周围的农田或裸地大不相同。这些表明群落本身具有一定的形态结构和营养结构，如生活型组成、种的分布格局、成层性、季相、捕食者和被食者的关系等。

（3）动态特征

生物群落是生态系统中有生命的部分，生命的特征就是不断运动，群落也是如此，每一个群落从时间上都有它发展变化的规律。任何群落都不会静止不变，而是随着时间的进程处于不断的变化和发展之中。其变化的基本形式包括季节变化、年际变化、演替与演化。

第二节 生物群落的种类组成与数量特征

1. 种类组成

物种组成是决定群落性质最重要的因素，也是鉴别不同群落类型的基本特征。群落学研究一般都从分析物种组成开始，对组成群落的物种进行调查并逐一登记，编制出所研究群落的生物物种名录。群落的物种组成情况在一定程度上能反映出群落的性质。

以我国亚热带常绿阔叶林为例，群落乔木层的优势种类是由壳斗科、樟科、枫香科、木兰科和山茶科植物组成，在下层则由杜鹃花科、山矾科和冬青科等的植物构成；马尾松林在大江南北都有分布，主要由松树（马尾松）、栎树（白栎）、枫树（枫香）、映山红（杜鹃）、桃金娘、岗松和芒其（芒其骨）等组成；又比如，分布在高山上的植物群落，主要由虎耳草科、石竹科、龙胆科、十字花科和景天科的某些种类构成；

村庄、农舍周围的群落多半由一些伴生植物如唇形科的益母草、荔枝草、马鞭草科的马鞭草、车前草科的车前草及大戟科、禾本科、莎草科、堇科和菊科等植物组成。可以根据各个种在群落中的作用划分群落成员型。下面是植物群落等研究中常见的群落成员型分类。

（1）优势种与建群种

组成群落的各个物种在群落中的作用是不同的。对群落的结构和群落环境的形成起主要作用的物种称为优势种，它们通常个体数量多、投影盖度大、生物量高、体积较大及生活能力较强，即优势度较高的种。

群落的不同层次可以有各自的优势种。以马尾松林为例，分布在南亚热带的一些马尾松林，其乔木层以马尾松占优势，灌木层以桃金娘占优势，草本层以芒其占优势。各层有各自的优势种，其中优势层的优势种起着构建群落的作用，即常称为建群种，马尾松即是马尾松林群落的建群种。如果群落中的建群种只有一个，则称该群落为“单建种群落”或“单优种群落”。

如果具有两个或两个以上同等重要的建群种，就称该群落为“共优种群落”或“共建种群落”。热带森林，几乎全是共建种群落。北方森林和草原，则多为单建种群落。优势种对整个群落具有控制性影响，如果把群落中的优势种去除，必然导致群落性质和环境的变化；若把非优势种去除，只会发生较小的或不显著的变化。因此不仅要保护那些珍稀濒危物种，而且也要保护那些建群物种和优势物种，它们对生态系统的稳态起着重要作用。

（2）亚优势种

亚优势种个体数量与作用都次于优势种，在决定群落性质和控制群落环境方面也起着一定作用。在复层群落中，它通常居于较低的亚层，如南亚热带雨林中的红鳞蒲桃和大针茅草原中的小半灌木冷蒿在有些情况下即成为亚优势种。

（3）伴生种

伴生种为群落的常见物种，它与优势种相伴存在，但在决定群落性质和控制群落环境方面不起主要作用。如马尾松林中的乌饭树、米饭花等。

（4）偶见种

偶见种是那些在群落中出现频率很低的物种，多半数量稀少，如常绿阔叶林或南亚热带雨林中分布的观光木，这些物种随着生境的缩小濒临灭绝，应加强保护。偶见种也可能偶然地由人们带入或随着某种条件的改变而侵入群落中，也可能是衰退中的残遗种，如某些阔叶林中的马尾松。有些偶见种的出现具有生态指示意义。

2. 生物群落组成的数量特征

有了一份较为完整的群落的生物种类名录，只能说明群落中有哪些物种，想进一步说明群落特征，还必须研究不同物种的数量变化。对物种组成进行数量分析，是近代群落分析技术的基础。

（1）丰富度

丰富度指一个群落或生境中物种数目的多寡。在统计物种的数目时，需要说明多大的面积，以便比较。

由于群落中物种的总数与样本含量有关，所以这类指数应限定为可比较的。

生态学上用过的丰富度指数很多，如 Gleason 指数（1922）和 Margalef 指数

（2）密度与多度

①密度。密度是单位面积或单位空间内的个体数。一般对乔木、灌木和丛生草本以植株或株丛计数，根茎植物以地上枝条计数。样地内某一物种的个体数占全部物种个体数之和的百分比称为相对密度或相对多度。用公式表示为：

$$d=N/S$$

在群落内分别计算各个种的密度，其实际意义不大。重要的是计算全部个体（不分种）的密度和平均面积。在此基础上，又可推算出个体间的距离：

密度的数值受到分布格局的影响，而株距反映了密度和分布格局。在规则分布的情况下，密度与株距平方成反比。

②多度。多度是表示一个群落内物种的丰富程度，所以也叫“丰富度”或“丰度”。一个种在群落中的个体数目或植物群落中植物种间的个体数量对比关系可以通过各个种的多度来确定。多度的统计法通常有两种：一是个体的直接计算法，即“记名计算法”；另一是目测估计法。一般植物个体数量多而植物体形小的群落（如灌木、草本群落），或者在概略性的观察中，常用目测估计法。而对树木种类，或者在详细的群落研究中，就常用记名计算法。

记名计算法在一定面积的样地中，直接点数各种群的个体数目，然后算出某种植物与同一生活型的全部植物个体数目的比例。

目测估计法是按预先确定的多度等级来估计单位面积上个体的多少。等级的划分和表示方法大同小异，常见的有 4 种。

无论采用哪一种方法，都应注意以下原则：

- a. 多度的估计，可以在样地范围内进行，也可以不受样地的限制，以群落为整体作全面考虑。
- b. 多度是植物个体数量多少的相对概念。
- c. 只能在属于同一生活型的植物之间进行比较，不能将不同生活型的植物进行比较。
- d. 多度的目测估计易出现误差，应进行校对。

（3）盖度与优势度

①盖度指的是植物地上部分垂直投影面积占样地面积的百分比，即投影盖度。后来又出现了“基盖度”的概念，即植物基部的覆盖面积。对于草原群落，常以离地面 2.54cm（1 英寸）高度的断面积计算；对森林群落，则以树木胸高（1.3m 处）断面积计算。盖度可分为分盖度（种盖度）、层盖度（种组盖度）和总盖

度（群落盖度）。

林业上常用郁闭度来表示林木层的盖度。通常，分盖度或层盖度之和大于总盖度。群落中某一物种的分盖度占有所有分盖度之和的百分比，即相对盖度。某一物种的盖度与盖度最大物种的盖度之比称为盖度比。

盖度和多度的关系非常密切，通常可出现 3 种情况：

- a. 植物个体数量多，则盖度大，灌林多半如此。
- b. 有些植物多度大，盖度并不大，如草本植物。
- c. 有些植物多度小，但盖度大，如乔木树种。

②优势度。优势度用以表示一个种在群落中的地位与作用，但其具体定义和计算方法各家意见不一。

J. Braun-Blanquet 主张以盖度、所占空间大小或质量来表示优势度，并指出在不同群落中应采用不同指标。

苏联学者 B. H. CyKaueB (1938) 提出，多度、体积或所占据的空间、利用和影响环境的特性、物候动态均应作为某个种的优势度指标。另一些学者认为应将盖度和密度作为优势度的度量指标。也有的认为优势度即“盖度和多度的总和”或“质量、盖度和多度的乘积”等。所以还涉及一些其他数量特征。

a. 高度。常作为测量植物体的一个指标，测量时取其自然高度或绝对高度，藤本植物则测其长度。某种植物高度与最高种的高度之比为高度比。

b. 质量。用来衡量种群生物量或现存量多少的指标。可分干重与鲜重。在生态系统的能量流动与物质循环研究中，这一指标特别重要。单位面积或容积内某一物种的质量占全部物种总质量的百分比称为相对质量。

c. 体积。是生物所占空间大小的度量。在森林植被研究中，这一指标特别重要。在森林经营中，通过体积的计算可以获得木材生产量（称为材积）。单株乔木的材积等于胸高断面积（S）、树高（h）和形数（f）三者的乘积，即 $V = S \cdot h \cdot f$ 。形数是树干体积与等高同底的圆柱体体积之比。因此在断面积乘树高而获得圆柱体体积之后，必须按不同树种乘以该树种的形数（森林调查表中查到），就获得一株乔木的体积。

草本植物或小灌木体积的测定，可用排水法进行，即将要测定的草本植物或小灌木浸没在原本装满水的容器中，溢出水的体积等于浸没物体的体积，通过计算溢出水的体积来测定物体的体积。

（4）频度

频度即某个物种在调查范围内出现的频率。常按包含该种个体的样方数占全部样方数的百分比来计算，即

$$\text{频度} = \frac{\text{某物种出现的样方数}}{\text{样方总数}} \times 100\%$$

种群的频度不仅与密度有关，而且受到分布格局、个体大小的影响，还受到样方数目和大小的影响，一般是样方数目多、面积小，所得结果比较真实地反映群落内种的个体的分布情况。

丹麦学者饶基耶尔 (C. Raunkiaer) 在欧洲草地群落中, 用 0.1m^2 的小样圆任意投掷, 将小样圆内的所有植物种类加以记载, 就得到每个小样圆的植物名录, 然后计算每种植物出现的次数与样圆总数之比, 得到各个种的频度。C. Raunkiaer 根据 8000 多种植物的频度统计 (1934) 编制了一个标准频度图解。

在这个图中, 凡频度在 $1\%\sim 20\%$ 的植物种归入 A 级, $21\%\sim 40\%$ 者为 B 级, $41\%\sim 60\%$ 者为 C 级, $61\%\sim 80\%$ 者为 D 级, $81\%\sim 100\%$ 者为 E 级。在他统计的 8000 多种植物中, 频度属 A 级的植物种类占 53% , 属于 B 级者有 14% , C 级有 9% , D 级有 8% , E 级有 16% , 这样按其所占比例的大小, 五个频度级的关系是: $A>E>B>C>D$ 此即所谓的 C. Raunkiaer 频度定律。

这个定律说明: 在一个种类分布比较均匀一致的群落中, 属于 A 级频度的种类通常是很多的, 它们多于 B、C 和 D 频度级的种类。这个规律符合群落中低频度种的数目较高频度种的数目为多的事实。E 级植物是群落中的优势种和建群种, 其数目也较大, 因此占有较高的比例, 所以 $E>B>C>D$, 实践证明, 上述定律基本上适合于任何稳定性较高而种数分布比较均匀的群落, 群落的均匀性与 A 级和 E 级的大小成正比。E 级越高, 群落的均匀性越大。若 B、C、D 级的比例增高时, 说明群落中种的分布不均匀, 暗示着植被分化和演替的趋势。

(5) 重要值

重要值也是用来表示某个种在群落中的地位和作用的综合数量指标, 因为它简单、明确, 所以近些年来得到普遍采用。重要值是美国的 J. T. Curitst 和 R. P. McIntosh (1951) 首先使用的, 他们在威斯康星州研究森林群落连续体时, 用重要值来确定乔木的优势度或显著度, 计算的公式如下:

重要值=相对密度+相对频度+相对优势度 (相对基盖度)

上式用于草原群落时, 相对优势度可用相对盖度代替:

重要值=相对密度+相对频度+相对盖度

相对密度

=该种的密度/所有种的密度和 $\times 100\%$ 相对频度

=该种的频度/所有种的频度和 $\times 100\%$ 相对盖度

=该种的盖度/所有种的盖度和 $\times 100\%$

3. 群落内的物种多样性

(1) 多样性的概念

很久以前, 生态学家就发现在自然群落中存在着很大的变异性。有的群落, 例如, 寒带岩石海岸的软体动物只有少数的几个物种。相反, 在热带地区, 可能有成百上千个物种。为了表示各种群落的这种变异性, 生态学家们提出了多样性的概念。生物多样性可定义为“生物的多样化和变异性以及生境的生态复杂

性”。

它包括数以百万计的动物、植物、微生物和它们所拥有的基因，以及它们与生存环境形成的复杂的生态系统。因此，生物多样性是一个内涵十分广泛的重要概念，包括遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性 3 个层次。遗传多样性是指各个物种所包含的遗传信息之总和，物种多样性是指地球上生物种类的多样化，生态系统多样性是指生物圈中生物群落、生境与生态过程的多样化。

（2）多样性的测定

多样性指数是丰富度和均匀性的综合指标，有人称为异质性指数或种的不齐性。应指出的是，应用多样性指数时，具低丰富度和高均匀度的群落与具高丰富度和低均匀度的群落，可能得到相同的多样性指数。下边是两个最著名的计算公式。

辛普森多样性指数：辛普森在 1949 年提出过这样的问题，在无限大小的群落中，随机取样得到同样的两个标本，它们的概率是什么呢？如在加拿大北部寒带森林中，随机采取两株树标本，属同一个种的概率就很高。相反，如在热带雨林随机取样，两株树属同一种的概率则很低，他从这个想法出发得出多样性指数为：

辛普森多样性指数

=随机取样的两个个体属于不同种的概率

=1-随机取样的两个个体属于同种的概率

设某群落包含 S 个物种，其中种 i 的个体数 (n_i) 占群落中总个体数 (N) 的比例为 P_i ，那么，随机取种 i 两个个体的联合概率应为 $P_i \times P_i$ ，或 P_i^2 。如果我们将群落中全部种的概率合起来，就可得到辛普森指数，即：

辛普森多样性指数的最低值是 0，最高值是 $(1-1/S)$ 。前一种情况出现在全部个体均属于同一个种时，后一种情况出现在每个个体分别属于不同种时。

例如，甲群落中 A、B 两个种的个体数分别为 99 和 1，而乙群落中 A、B 两个种的个体数均为 50，按辛普森多样性指数计算，则：

乙群落的多样性高于甲群落。造成这两个群落多样性差异的主要原因是种的不均匀性，从丰富度来看，两个群落是一样的，但均匀度不同。

香农-威纳指数：信息论中熵的公式原来是表示信息的紊乱和不确定程度的，我们也可以用来描述种的个体出现的紊乱和不确定性，这就是种的多样性。香农-威纳指数即按此原理设计，其计算公式为：

公式中对数的底可取 2， e 和 10，但单位不同，分别为 nit ， bit 和 dit ， H 为信息量，即物种的多样性指数。 S 为物种数目， P_i 为属于种 i 的个体在全部个体中的比例。

信息量 H 越大，未确定性也越大，因而多样性也就越高。仍以前面的例子计算，则：

可见，乙群落的多样性更高一些，这与用辛普森指数的计算结果是一致的。

在香农-威纳多样性指数中包含两个因素：a. 种类数目，即丰富度；b. 种类中个体分配上的平均性或均匀性。种类数目多，可增加多样性；同样，种类之间个体分配的均匀性增加也会使多样性提高。当 S 个物种中每一种恰好只有一个个体时， $P_i = 1/S$ ，信息量最大；当全部个体为一个物种时，则信息量最小，即多样性最小。

第三节 生物群落的结构特征

1. 空间结构（水平结构与垂直结构）

群落的水平结构是指群落在水平方向上的配置状况或水平格局，生物种群在水平上的镶嵌性，也称为群落的二维结构。

（1）镶嵌性

在任何植物群落中，环境因素在不同的地段上绝对的一致性是不存在的。在土层厚度、土壤温度、土壤养分以及小地形的影响等方面，往往存在着不同程度的差异，各种植物本身的生态学特性、繁殖方式、生长发育特点以及它们的竞争能力等方面也各不一样，这决定了群落出现的镶嵌性。镶嵌性是在二维空间中的不均匀配置，使群落在外形上表现为斑块相间，我们称之为镶嵌性，具有这种特征的植物群落叫作镶嵌群落。

每一个斑块就是一个小群落，小群落是由于环境因子在水平方向上的差异，生物种类的空间分布不相同而形成的各种不同的小型生物组合，它们彼此组合，形成了群落镶嵌性。

群落内部环境因子的不均匀性（例如，小地形和微地形的变化、土壤湿度和盐渍化程度的差异以及人与动物的影响）是群落镶嵌性的主要原因。内蒙古草原上锦鸡儿灌丛化草原是镶嵌群落的典型例子。在这些群落中往往形成 $1\sim 5\text{m}$ 呈圆形或半圆形的锦鸡儿丘埠。这些锦鸡儿小群落具有重要的生态意义和生产意义。它们可以聚积细土、枯枝落叶和雪，因而使其内部具有较好的水分和养分条件，形成一个局部优越的小环境。

小群落内的植物较周围环境中返青早，生长发育好，有时还可以遇到一系列越带分布的植物。自然界中群落的镶嵌性是绝对的，而均匀性是相对的。这是由于生态系统中土壤、水分等环境的异质性，亲代的扩散分布习性，种间相互关系的作用，以及人和动物的干扰等导致群落在水平方向上形成复杂的镶嵌性。

（2）群落交错区

群落的交错区是两个或多个群落或生态系统之间的过渡区域（图 4-4）。如沿河两岸、河口三角洲、近海区域等都是水陆交错区。群落交错区往往包含两个或多个重叠群落中所有的物种及其交错区本身所特有

的物种，这是由于交错区环境条件比较复杂，能为不同类型的植物定居，从而为更多的动物提供食物、营巢和隐蔽条件。

由于群落交错区生境条件的特殊性、异质性和不稳定性，使得毗邻群落的生物可能聚集在这一生境重叠的交错区域中，不但增大了交错区中物种的多样性和种群密度，而且增大了某些生物种的活动强度和生产力，这一现象称为边缘效应（edge effect）。例如，在森林和草原的交接处所形成的林缘条件，不但能容纳那些只适应森林或只适应草原的物种，还能容纳那些既需要森林又需要草原，或只能在过渡地带生活的物种。

我国大兴安岭的森林边缘具有呈窄带状分布的林缘草甸，草甸中每平方米的植物种数常达 30 种以上，明显高于其内侧的森林群落和外侧的草原群落。

人类也是喜欢边缘的物种。沿河两岸、河口三角洲和近海区域是人类居住最密集、活动最频繁的区域。这些边缘部位的水、肥、气、热条件往往有利于农业的结多样化和产量的提高。在人类主要经济活动中心，如城镇与农村的交接边缘，由于社会条件较好，形成经济活跃、生产水平较高的城郊型农业，也是一种边缘效应。

人类还广泛利用其他生物的边缘效应，如适当增加森林和草原的交接带，以保护和增殖野生动物；平原区造林带已被证明有良好的效益。通过加强水陆相互作用，建立起各种类型的基塘结构，常可获得较高的系统生产力；充分利用水陆交接处的边缘效应发展滩涂养殖，生产海带、紫菜、裙带菜、石花菜和各种贝类、鱼、虾、海珍等，以及利用城镇与农村交接处农业生产集约化程度较高的特点发展独具特色的城郊型农业。

边缘效应是依托非边缘区产生的，因此非边缘区的大小决定着边缘效应的强弱。边缘区过小，边缘效应下降；边缘区过大，就会失去边缘的意义，边缘效应也下降。边缘区也可能产生负效应，例如，农田中高秆与矮秆作物间作时，高秆作物的边缘效应明显，常增产；矮秆作物的边行常减产，出现负效应。因此，在高矮间作时采用“高要窄、矮要宽”的原则，以增大正效应，减少负效应。一些有害生物的边缘效应也给人类带来负效应，如东亚飞蝗利用水陆边缘、河泛区的边缘效应，在旱涝灾害频繁的年份，蝗虫危害就严重。

（3）成层现象

群落的垂直结构，主要指群落成层现象。陆地群落的分层与光的利用有关。森林群落的林冠层吸收了大部分光辐射，往下光照强度渐减，并依次发展为乔木层、灌木层、草本层和地被层等层次。群落不仅地上部分成层，地下也具有成层性，植物群落的地下成层性是由不同植物的根系在土壤中达到的深度不同而形成的，最大的根系生物量集中在表层，土层越深，根量越少。

群落层次的分化主要决定于植物的生活型，因生活型决定了该种处于地面以上不同的高度和地面以下不同的深度；换句话说，陆生群落的成层结构是不同高度的植物或不同生活型的植物在空间上垂直排列的结果，水生群落则在水面以下不同深度分层排列。

成层结构是自然选择的结果，它显著提高了植物利用环境资源的能力，如在发育成熟的森林中，上层乔木可以充分利用阳光，而林冠下为那些能有效地利用弱光的灌木所占据。穿过乔木层的光，有时仅占到达树冠的全光照的 1/10，但林下灌木层却能利用这些微弱的，并且光谱组成已被改变了的光。在灌木层下的草本层能够利用更微弱的光，草本层往下还有更耐阴的苔藓层。

生物群落中动物的分层现象也很普遍。动物之所以分层，主要是由于群落的不同层次提供不同的食物，其次也与不同层次的微气候条件有关。许多动物虽然可同时利用几个不同层次，但总有一个最喜欢的层次。如在欧亚大陆北方针叶林区，在地被层和草本层中，栖息着两栖类、爬行类、鸟类（丘鹑、模鸡）、兽类和各种鼠类及啮齿类；在森林的灌木层和幼树层中，栖息着莺、苇莺和花鼠等；在森林的中层栖息着山雀、啄木鸟、松鼠和貂等；而在树冠层则栖息着柳莺、交嘴和戴菊等。

水域中，某些水生动物也有分层现象。比如湖泊和海洋的浮游动物即表现出明显的垂直分层现象。浮游动物的垂直分布主要决定于阳光、温度、食物和含氧量等。多数浮游动物一般是趋向弱光的，因此，它们白天多分布在较深的水层，而在夜间则上升到表层活动。此外，在不同季节也会因光照条件的不同而引起垂直分布的变化。在淡水养殖中，通过放养生态位不同的鱼类，也能形成层次丰富的垂直结构，有利于充分利用饲料资源，提高鱼塘的生产力。

农田生物群落也因作物的种类、栽培条件的差异形成不同的层次结构。以稻田的昆虫群落结构为例，稻田上层光照强、通风好、叶片茂密，主要为稻苞虫、稻纵卷叶螟等食叶性害虫栖居和危害；稻田中下层，光照较弱、湿度较大，为水稻的茎秆层，主要为稻飞虱、叶蝉及螟虫栖居和危害；而地下层处于淹水条件，则主要是食根性害虫如稻叶甲幼虫、双翅目幼虫等危害的层次。

（4）生活型与层片

不同气候和土壤条件下的植物群落，它们的生活型组成不同。类似的气候和土壤条件下的植物群落，虽地域上相隔很远，却有着相似的生活型组成，并表现出相似的群落外貌。故群落的生活型组成具有环境指示作用，群落的结构特征也在很大程度上取决于群落中植物生活型的组成，群落的生活型谱也反映了群落的环境及结构特点。

生活型谱是分析一定地区或某一群落内各类生活型的数量对比关系，其计算公式为：

饶基耶尔（Raunkiaer）将不同地区植物区系的生活型谱进行比较，归纳得出四种植物气候区：①潮湿地带的高位芽植物气候区；②中纬度的地面芽植物气候区（包括针叶林、落叶林与某些草原）；③热带和亚

热带沙漠一年生植物气候区（包括地中海气候）；④寒带和高山的地上芽植物气候区。以上四类地区的植物生活型谱。

分析群落的生活型谱，在一定程度上可以反映一个地区和另一个地区在气候上的差异，以及同一气候区域内各植物群落内环境的差异。凡高位芽占优势的群落所在地的气候在植物生长季节里温热多湿，地面芽占优势的群落反映所在地具有较长的严寒季节，地下芽占优势的群落其环境比较冷湿，一年生植物占优势是气候干旱地区的群落特征。

热带、亚热带植物群落的高位芽植物比较多，而寒冷干燥地区的植物群落的地面芽、低位芽植物较多。

饶基耶尔（Raunkiaer）将地图上同一生活型的地点联合成线，称为等生活型线，他又把高山地区的不同海拔高度加以比较，发现随高度增加，地上芽植物的比例增加。

动物的生活型按其栖息活动地可分为水生动物、两栖动物、陆生地面动物、陆生地下动物和飞行动物等生活型。

层片是植物群落结构的一种基本单位，由相同生活型或相似生态要求的种组成。层片不是简单的分层，每一个层片均由同一生活型的植物所构成；而某些层可能由几个层片组成。在植物群落的垂直属次划分中，同一层植物常由若干生态要求上很不相同的种组成。例如，乔木层中有乔木和靠乔木支持的同等高度的藤本植物。因此，层片的划分在群落结构研究中常比层次划分更有价值。

2. 群落的外貌与季相

群落的外貌是认识群落的基础，也是区分不同植被类型的主要标志。群落的外貌是群落之间、群落与环境之间相互关系的反映。陆地群落常根据其外貌特征区分为森林、草原和荒漠。森林又根据外貌特征的不同区分为针叶林、落叶阔叶林、常绿阔叶林和热带雨林。水生群落一般不形成大的结构，只有海底生物群落，其外貌才有明显区分，如珊瑚礁，星状、羽状、扇状的腔肠动物，棘皮动物等。

决定群落外貌的因素有：①植物的生活型；②组成物种、优势种植物和优势种的多少对群落的外貌起决定性作用；③植物的季相；④植物的生活期，如一年生、二年生和多年生植物组成的群落外貌不同。

群落的周期性变动是一种极普遍的自然现象，这也是群落中的有机体在长期的进化过程中，其生理生态上形成了与环境节律相一致的适应性。随着气候季节性交替，群落呈现不同的外貌，这就是季相。

温带地区，四季分明，群落的季相变化十分显著。如在温带草原中，一年可有4或5个季相。早春，气温回升，植物开始发芽生长，草原一片嫩绿，即为春季季相。入夏后，炎热多雨，植物繁茂生长，色彩丰富，出现华丽的夏季季相。秋末，植物开始干枯休眠，呈红黄相间的秋季季相。冬季季相则一片枯黄。群落中动物的季节性变化也十分明显。例如，很多鸟类在冬季向南方迁移；一些啮齿动物如黄鼠、仓鼠等冬季进行休眠。

在栽培植物群落中，了解植物物候交替的规律性，以便在时间上能按季节进行合理的作物安排。掌握作物群落的季相变化和物候进程是合理安排作物品种、充分利用环境条件、提高复种指数行之有效的途径。

3. 影响群落结构的因素

生物群落的结构直接与生活型组成有关，形成了水平上镶嵌，垂直上成层及时间上的季相变化，其外貌与格局受多种因素影响。

（1）竞争

在极地和温带地区，物理环境严酷，自然选择主要受物理因素控制；但在气候温和而稳定的热带地区，生物之间的竞争则成为进化和生态位分化的主要动力。由于生态位分化，热带动、植物要求的生境条件往往很狭隘，其食性也特化，物种之间的生态位重叠也比较多。因此，热带动、植物较温带的物种常有更精细的适应性。

（2）捕食

在影响物种结构方面，捕食和竞争是互补的。当被捕食者经受的捕食压力较大时，竞争可能是维持捕食者多样性的重要因子。在物种丰富的复杂群落中，捕食作用对多样性的影响可能是主要的；而简单群落中，竞争可能起控制作用。热带地区的捕食者比其他地区多，捕食者将被捕食者的种群数量压到较低水平，从而减轻了被捕食者（猎物）的种间竞争。竞争的减弱允许有更多的被捕食者物种的共存。较丰富的物种数又支持了更多的捕食者，因而捕食作用会使捕食者和被捕食者的物种多样性增加。

捕食作用也影响到初级生产者。热带低地森林有种类繁多的乔木，每一种成熟树的密度都比较低，个体呈均匀分布。Janzen（1970）认为这同样可用捕食假设进行解释。在热带森林中，对于植物来说，类似于捕食者的植食性昆虫种类很多，大多食性特化，集中分布在专一性寄主上。当寄主乔木的种子落地，幼苗出土后，即遭受它们的“捕食”。

树苗被这些捕食者遗漏的概率，与相离母树的距离呈正比，只有较远的才有可能存活。而母树附近，由于子代被排除，反而被其他树种所包围。温带森林中的植食性昆虫一般食性很杂，对树苗的捕食压力较小，因此温带森林中同种乔木的密度较高，倾向于种子源聚集。

总体而言，捕食对群落结构的影响取决于捕食的对象（为泛化种或特化种）：①泛化种的作用。捕食提高多样性，过捕降低多样性。②特化种的作用。捕食对象若为优势种，则多样性增加；捕食对象若为劣势种，多样性降低。

（3）干扰

生物群落不断经受着各种随机变化的事件，即外界对群落的干扰，如森林群落中的大风、雷电、砍伐、火烧等，草地群落中的放牧、动物挖掘、践踏等。干扰给群落造成缺口以后，有的群落在没有继续干扰的

条件下会逐渐地恢复，但缺口也可能被周围群落的任何一个物种侵入和占有，并发展为优势者，从而导致群落格局的变化。

干扰常和竞争密不可分，由于干扰造成的入侵缺口中，先入侵的物种常阻止后入侵的其他物种再入侵。当群落由于各种原因不断地形成新的缺口时，那么群落整体上就有更多的物种可以竞争或共存，由此造成群落结构的变化。缺口形成的频率影响物种多样性，据此，T. W. Connell 等提出了中度干扰假说，即中等程度的干扰能维持较高的物种多样性水平。

（4）空间异质性

从寒带地区经温带地区到热带地区，地形趋向于复杂化，环境异质性增加，这是热带地区生物群落多样性高的因素之一。空间异质性有不同的尺度，属于宏观尺度的，有地形的变化，山区的物种多样性明显高于平原区，因为山区有更多样的生境，支持更多样的物种生存。岩石、土壤、植被垂直结构的变化是微观尺度的空间异质性，群落中因这些变化而使小生境丰富多样，物种多样性亦提高。

支持这种学说的证据很多，如群落的垂直结构越复杂，则群落中的鸟类和昆虫物种也就越丰富。因此，环境的空间异质性越高，群落多样性越高；植物群落的层次和结构越复杂，群落多样性也就越高。

（5）岛屿

岛屿由于与大陆隔离，生物种迁入和迁出的强度低于周围连续的大陆。许多研究证实，岛屿中的物种数目与岛的面积有密切关系。岛屿面积越大，岛屿上的物种数越多，岛屿面积与岛屿上物种数的关系可以用简单方程描述为：

生态学意义上的岛屿主要强调“隔离”和独立性，广义上说，湖泊受陆地包围，也就是陆“海”中的“岛”，低纬度中山的顶部成片岩石是山下部植被“海”中的“岛”。一类植被或土壤中的另一类植被和土壤斑块、封闭林冠中由于倒木形成的“林窗”（缺口），都可被视为“岛”。由于“岛”的边界明确，具有相对封闭性和独立性，许多生物学家常把岛屿作为研究进化论和生态学问题的天然实验室或微宇宙。

4. 生态位的概念

在长期生态适应和生物进化中，生物与环境形成了利用改造与供养支持的一一对应关系。从环境来看，具体生物所生存的具体环境，即该生物的生境；从生物来看，生物在环境中占据的特定位置，即生态位（niche）。所以，生态位可表述为：生物完成其正常存活周期所表现的对特定生态因子的综合适应位置。可用某一生物体的每个生态因子为一维（X）。以生物对所有生态因子的综合适应性（ α ）为指标构成的超几何空间表示该生物的生态位。

在生态位理论的形成发展过程中，对生态位的定义大致可归为三类：

①空间生态位。美国学者 J. Grinnell (1917) 最早在生态学中使用生态位表示划分环境的空间单位和一

个物种在环境中的地位。他认为生态位是一个物种所占有的微环境。实际上，他强调的是空间生态位（spatial niche）

②营养生态位。英国生态学家 C. Elton（1927）提出，“一个动物的生态位表明它在生物环境中的地位及其与食物和天敌的关系”，把生态位看作是“物种在生物群落中的地位与功能作用”。他把生态位概念的重点放在能量关系上，强调的是物种与物种之间的营养关系，故实际上指的是营养生态位（trophic niche）。

③多维生态位。英国生态学家 G. E. Hutchinson（1957）从空间、资源利用等方面考虑，发展了生态位的概念，提出多维生态位（n-dimensional niche）。他以物种在多维空间中的适合性去确定生态位边界，并借助于直角坐标系清楚地表述了生态位的概念。

实际上在生态系统中，物种的适合度受到许多生物因子和非生物因子的影响，因此，生态位的维数将大大多于 3 个，形成多维适合度明确的超体积。

物种对所有必需生态因子的适合度的超体积，即为基础生态位（fundamental niche）。事实上，很少有一个物种能够全部利用它的基础生态位。这里有两个主要原因：

第一，在通常情况下，生态因子对生物的影响不是独立的，种群中位于一个生态因子忍耐极限的个体对另一个生态因子不适部分的忍耐力也会降低。例如，在接近极端温度和极端湿度的情况下，两者会有综合作用。

第二，当存在其他物种的竞争时，这种竞争必然使参与其中的物种只能占据基础生态位的一部分。实际占领的生态位，称为现实生态位或实际生态位（realized niche）。

5. 生态位的特征

（1）生态位的宽度

生态位的宽度或广度（niche breadth）是指一个种群（或其他生物单位）在一个群落中所利用的各种不同资源的总和。在可利用资源量较少的环境中，生态位宽度一般应该增加，以使种群得到足够的资源。在可利用资源量丰富的环境中，可导致选择性利用资源（选择性采食等），使得生态位宽度变窄。

一个物种的生态位越宽，该物种的特化程度就越弱，也就是说它更倾向于是一个泛化种；相反，一个物种的生态位越窄，该物种的特化程度就越强，即它更倾向于是一个特化种。泛化种，生态位宽，具有较强的竞争能力，尤其是在可利用资源量非常有限的情况下更是如此；而特化种生态位窄，在资源竞争中处于劣势。

（2）生态位的重叠和竞争

当两个物种利用同一资源或共同占有某一资源因素（食物、营养成分、空间等）时，就会出现生态位的重叠现象。在这种情况下，就会有一部分空间为两个生态位所共占，假如两个物种具有完全一样的生态

位，就叫完全重叠。但多数情况下，生态位之间只会发生部分重叠，即一部分资源是被共同利用的，而其他部分则是被不同物种各自占据。

生态位重叠是两个物种间发生竞争的前提条件。它假设环境已充分饱和，即任何一段时间的生态位重叠都不能忍受。因此，在任何两个生态位重叠部分都必然要发生竞争排斥作用。这种生态位重叠引起的竞争常被称为资源利用性竞争。但实际上生态位重叠并不一定能导致竞争，除非共用资源供应不足。

（3）生态位分离

生活在同一群落中的多种生物所起的作用是明显不同的，每一物种的生态位都和其他物种的生态位明显分开。这种现象叫生态位分离。如在非洲草原的各种食草动物之间似乎并不发生利害冲突，就是因为它们采取觅食不同种类食物或同一种类的不同部位，或出现在不同时间（季节），或分散在不同地点等方法使生态位分离。

6. 生态位与竞争排斥

物种间的竞争强度与亲缘关系、生活型、生活习性的不同而有差别。近亲物种个体间，

同一生活型间，生态习性相近、生态位重叠的生物物种之间竞争激烈。竞争的结局可能是两个种群形成协调的平衡调节；或者一个种群取代另一个种群；或者一个种群将另一个种群驱赶到别的空间中去；或者两个种群产生生态位分离，如空间分离、食性分离、活动行为分离等，从而改变原生态系统的生物种群结构。

苏联生态学家高斯（Gause, 1934）用实验方法观察两个物种之间的竞争现象，并提出竞争排除原理（也叫高斯原理）：即在一个稳定的环境中两个生态位相同的物种不可能长久地共存在一起。竞争排除原理告诉我们，如果两个物种的生态位相似，那么在进化过程中必然会发生激烈的物种间竞争，竞争的结果从理论上可以向两个方向发展：一是一个物种完全排挤掉另一个物种；

二是使其中一个物种占有不同的空间（地理上分隔），吃不同的食物（食性上的特化），或其他生态习性上的分隔（如运动时间的分隔），通常称为生态隔离，这样也可使两个物种之间形成平衡而共存。后人根据竞争排除原理提出三条推论：①在一个稳定群落中，占据相同生态位的两个物种，其中必有一个物种终将被消灭；②在一个稳定群落中，没有任何两个物种是直接竞争者；③稳定群落是一个已实现生态位分离的系统，种群之间趋于相互补充，而不是直接的竞争。

第四节 生物群落的发生与演替

1. 生物群落的发生过程

植物群落的发生是指在一定的地段上，植物群落从无到有的变化过程。在裸地上，群落的发生过程有 4 个阶段。

①入侵或迁移阶段。是指植物的繁殖体进入裸地的过程。植物的繁殖体主要指孢子、种子、鳞茎、根状茎以及能够繁殖的植物体的任何部分。植物能借助各种方式传播它的繁殖体，使它从一个地方迁移到新的地方。植物繁殖体迁移的延续性，决定于四个方面因素：可动性、传播因子、传播距离和地形条件。入侵是群落形成的首要条件，也是群落变化和演替的主要基础。

②定居阶段。是植物繁殖体到达新的地点后，开始发芽、生长和繁殖的过程。植物繁殖体达到新地点后，能完成发芽、生长和繁殖过程才算定居下来。开始进入新环境的物种，仅有少数能幸存下来，这些适应能力较强的植物称之为先锋植物，这种初步建立起来的群落，称为先锋植物群落，对以后的环境改造，对相继侵入定居的同种或异种个体起着极其重要的奠基作用。

③群聚阶段。是植物发展成群的过程。起初由于环境条件十分恶劣，最先定居的植物并不能完全布满空间，待环境条件稍有改善，定居的植物逐渐增多，植物的分布由随机性过渡到群聚性，群落由开散阶段过渡到郁闭阶段。

④竞争阶段。随着已定居的植物不断繁殖，种类数量的不断增加，密度加大，资源利用逐渐由不充分利用到出现了物种间的激烈竞争。有的物种定居下来，并且得到了繁殖的机会，而另一些物种则被排斥。获得优势的物种得到发展，从不同角度利用和分享资源，形成群落的优势种，对群落起主要作用，使得环境发生变化，原来适宜生长的变成不适宜生长的而被淘汰，新的种类侵入，形成一个相对稳定的植物群落。

2. 生物群落的演替

（1）演替的概念与特征

随着时间的推移，生物群落内一些物种消失，另一些物种侵入，群落组成及其环境向一定方向产生有顺序的发展变化，称为群落的演替。演替是群落长期变化累积的结果，主要标志是群落在物种组成上发生质的变化，即优势种或全部物种的变化，也就是由一种类型转变为另一种类型的顺序过程，或者说在一定区域内一个群落被另一个群落所替代的过程。

群落演替包括以下几个特征：

①群落演替是有一定方向、具有一定规律的，随时间而变化的有序过程，因而它往往是能预见的或可测的。

②演替是生物和环境反复相互作用，发生在时间和空间上的不可逆变化，虽然物理环境在一定程度上决定着演替的类型、方向和速度，但演替是群落本身所控制的，正是群落的演替极大地改变着物理环境。

③演替是一个漫长的过程，但演替并不是一个无休止、永恒延续的过程，当群落演替到与环境处于平衡状态时，演替就不再进行，即以相对稳定的群落为发展顶点。

（2）演替的基本类型

生物群落的演替类型可以按照不同的原则进行划分，因而，存在各种各样的演替名称或类型。

①根据起始基质的性质不同可划分为原生演替和次生演替。原生演替是在未被生物占领过的区域，从没有种子或孢子体的状态，亦即在从来未有过生物的原生裸地或水体开始的演替，又叫初级演替。如在岩石露头、沙丘、湖底、海底和河底阶地上的演替。从岩石或裸地开始的原生演替又叫旱生原生演替，从河湾、湖底开始的原生演替又叫水生原生演替。

次生演替是指在原有生物群落被破坏后的地段上进行的演替。如先有植物生长，因植被遭受毁灭性破坏所形成的裸地（也叫次生裸地）上开始的演替。

全伐后的森林迹地、弃耕后的农田都会发生次生演替，还有火烧演替、弃耕地演替和放牧演替等都属次生演替。次生演替过程中若群落进一步破坏叫群落退化或逆行演替，若破坏后的群落在保护中不断恢复则叫群落复生。次生演替由于其起始基质过去有植物生长过，具有一定的适宜植物生长的土壤基础，并且在土壤中蕴藏着一个休眠种子和孢子的供应库，所以进展比较快，往往形成群落复生；相反，若群落破坏太大，失去土壤基础和种子库，进展则很缓慢，往往形成逆行演替，即群落复生的条件是土壤基础和种子库。

②按决定群落演替的主导因素可划分为群落发生演替、内因性演替和外因性演替 3 类。

a. 群落发生演替：常见于原生或次生裸地，也叫群落发生过程。

b. 内因性演替或称内因动态演替：这种演替发生的主要原因是群落内不同物种之间的竞争、抑制或种类成分（主要是建群种）的生命活动，改变了生态环境，改变了的群落环境条件又不利于原来的成员，而为其他植物的更新创造了有利的生态环境，如此相互作用，使演替不断向前发展。一切源于外因的演替最终都是通过内因性演替来实现的，因此可以说，内因性演替是群落演替的最基本和最普遍的形式。

c. 外因性演替：是由于外界环境因素的作用所引起的群落演替。其中包括气候发生演替（由气候的变动所致）、地貌发生演替（由地貌变化所引起）、土壤发生演替（起因于土壤的演变）、火成演替（由火的发生作为先导原因）和人为发生演替（由人类的生产及其他活动所导致，如森林砍伐、放牧、开荒等直接影响植被而引起）。

③按演替进程时间的长短，可划分为 3 类。

a. 快速演替：指在短时间内（几年或十几年）发生的演替，如草原据荒地上的演替。在这种情况下很快可恢复原有的植被，很多次生演替的群落复生属快速演替。

b. 长期演替：延续的时间较长，几十年或几百年。如木本植物群落的天然更新过程。

c. 世纪演替：这种演替占有很长的地质时期，也就是植物群落的系统发育和系统发生，原生演替属世纪演替。

④按群落的代谢特征，演替可分为自养性演替和异养性演替。群落中各种植物在生命活动中，进行着积累生物量的光合作用或同化作用过程，也进行着消耗生物量的异化作用或呼吸过程，这两个过程代表了群落能量学的特征。以 P 代表群落的总生产量，以 K 代表群落的总呼吸量，若 $P/R > 1$ ，说明群落中能量或有机物质增加。

大多数自然群落演替发展的初期和发展期，有机物质增加，此类为自养性演替；若 $P/R < 1$ ，说明群落中能量或有机物质减少，群落处于衰落期，则为异养性演替；如果 P/R 等于或接近于 1 时，说明群落中能量或有机物质收支平衡，这是处于相对稳定的顶极群落特征。

（3）影响演替的主要因素

生物群落的演替是群落内部关系（包括种内和种间关系）与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。其影响因素非常复杂，下面是影响演替的主要因素。①植物繁殖体的迁移、散布和动物的活动性是群落演替的先决条件。植物繁殖体的迁移和散布普遍而经常地发生着。因此，任何一块地段，都有可能接受这些扩散来的繁殖体。当植物繁殖体到达一个新环境时，植物的定居过程就开始了。

植物的定居包括植物的发芽、生长和繁殖三方面。植物的定居及种群的发展并不是件易事，我们经常可以观察到这样的情况：植物繁殖体虽到达了新的地点，但不能发芽；或是发芽了，但不能生长；或是生长到成熟，但不能繁殖后代。只有当一个种的个体在新的地点上能繁殖时，定居才算成功。任何一块裸地上生物群落的形成和发展，或是任何一个旧的群落为新的群落所取代，都必然包含有植物的定居过程。因此，植物繁殖体的迁移和散布是群落演替的先决条件。

对于动物来说，植物群落成为它们取食、营巢和繁殖的场所。当然，不同动物对这种场所的需求是不同的。当植物群落环境变得不适宜它们生存的时候，它们便迁移出去另找新的合适生境；与此同时，又会有一些动物从别的群落迁来找新栖居地。因此，每当植物群落的性质发生变化时，居住在其中的动物区系实际上也在作适当的调整，使得整个生物群落内部的动物和植物又以新的联系方式统一起来。

②群落内部环境的变化是演替的动力。群落内部环境的变化是由群落本身的生命活动造成的，与外界环境条件的改变没有直接的关系。有些情况下，群落内物种生命活动的结果，使微气象条件发生改变，为自己创造了不良的居住环境，从而促进其他生物的定居和加快自身的灭亡，使原来的群落解体，为另一些植物的生存提供了有利条件，引发演替。

比如，在美国俄克拉荷马州的草原弃耕地恢复的第一阶段中，向日葵的分泌物对自身的幼苗具有很强的抑制作用，但对第二阶段的优势种芒草的幼苗却不产生任何抑制作用，于是向日葵占优势的先锋群落很快为芒草群落所取代。

③种内和种间关系是演替的催化剂。组成一个群落的物种在其内部以及物种之间都存在特定的相互关

系。这种关系随着外部环境条件和群落内环境的改变而不断地进行调整，新物种迁入首先表现的大多是负相互作用，如捕食、竞争，定居后出现生态位的分化，虽然经过适应后，表现为正相互作用的增加，但很快会由于种内矛盾加剧，或改变了的环境使实际生态位缩小，或其他种的入侵，形成周而复始的更替。

事实上当种群密度增加时，不但种群内部的关系紧张化了，而且竞争能力强的种群得以充分发展，竞争能力弱的种群则逐步缩小自己的地盘，甚至被排挤到群落之外。这种情形常见于尚未发育成熟的群落。

④外界环境条件的变化是诱因。虽然决定群落演替的根本原因存在于群落内部，但群落之外的环境条件诸如气候、地貌、土壤和火等常可成为引起演替的重要条件。气候决定着群落的外貌和群落的分布，也影响到群落的结构和生产力，气候的变化，无论是长期的还是短暂的，都会成为演替的诱发因素。地表形态（地貌）的改变会使水分、热量等生态因子重新分配，反过来又影响到群落本身。大规模的地壳运动（冰川、地震、火山活动等）可使地球表面的生物部分或完全毁灭，从而使演替从头开始。

小范围的地表形态变化（如滑坡、洪水冲刷）也可以改造一个生物群落。土壤的理化特性对于置身于其中的植物、土壤动物和微生物的生活有密切的关系，土壤性质的改变势必导致群落内部物种关系的重新调整。火也是一个重要的诱发演替的因子，火烧可以造成大面积的次生裸地，演替可以从裸地上重新开始。火也是群落发育的一种刺激因素，它可使耐火的种类更旺盛地发育，而使不耐火的种类受到抑制。

⑤人类活动是重要的影响因素。人对生物群落演替的影响远远超过其他所有的自然因子，因为人类社会活动通常是有意识、有目的地进行的，可以对自然环境中的生态关系起着促进、抑制、改造和建设的作用。放火烧山、砍伐森林、开垦土地等，都可使生物群落改变面貌。人还可以经营、抚育森林，管理草原，治理沙漠，使群落演替按照不同于自然发展的道路进行。人甚至还可以建立人工群落，将演替的方向和速度置于人为控制之下。

3. 顶极群落

（1）顶极群落的概念与特征

群落演替系列最后达到稳定阶段，称为顶极，演替最终形成的稳定群落，叫作顶极群落。一般来说，当一个群落或一个演替系列，演替到同环境处于平衡状态的时候，演替就不再进行。在这个平衡点上，群落最稳定，只要不受外界干扰，它将永远保持原状。因此，通常在理论上认为，顶极群落具有以下主要特征：

- ①它是一个在系统内部和外部、生物与非生物环境之间达到平衡的稳定系统。
- ②它的结构和物种组成已相对恒定。
- ③有机物质的年生产量与群落的消耗量和输出量平衡，没有生产量的净积累。
- ④顶极群落若无外来干扰，可以自我延续地存在下去。

为了识别和鉴定顶极群落，R. H. Whittaker 还提出了识别顶极群落的方法。他认为一个顶极群落具有如下特征：

- ①群落中的种群处于稳定状态。
- ②达到演替趋向的最大值，即群落总呼吸量与总第一性生产量的比值接近于 1。
- ③与生境的协同性高，相似的顶极群落分布在相似的生境中。
- ④不同干扰形式和不同干扰时间所导致的不同演替系列都向类似的顶极群落会聚。
- ⑤在同一区域内具最大的中生性。
- ⑥占有发育最成熟的土壤。
- ⑦在一个气候区内最占优势。

（2）单元顶极学说与多元顶极学说

关于顶极群落的研究，英美学派提出了演替顶极学说，近几十年来得到不断的修正、补充和发展，主要形成了 3 种演替顶极理论：单元顶极论、多元顶极论和顶极一格局假说。

①单元顶极学说。单元顶极论认为在同一气候区内，无论演替初期的条件多么不同，植被总是趋向于减轻极端情况而朝向顶极方向发展，从而使得生境适合于更多的生物生长。于是，旱生的生境逐渐变得中生一些，而水生的生境逐渐变得干燥一些。演替可以从千差万别的生境上开始，先锋群落可能极不相同，但在演替过程中群落间的差异会逐渐缩小，逐渐趋向一致。因而，无论水生型的生境，还是旱生型的生境，最终都趋向于中生型的生境，并均会发展成为一个相对稳定的气候顶极。

在一个气候区内，除了气候顶极之外，还会出现一些由于地形、土壤或人为等因素所决定的稳定群落。为了和气候顶极相区别，F. E. Clements 将后者统称为前顶极，并在其下又划分了若干前顶极类型。

a. 亚顶极：亚顶极是达到气候顶极以前的一个相当稳定的演替阶段。例如，内蒙古高原典型草原气候顶极是大针茅草原，但松厚土壤上的羊草草原是在大针茅草原之前出现的一个比较稳定的阶段，为亚顶极。

b. 偏途顶极：偏途顶极也称为分顶极或干扰顶极，是由一种强烈而频繁的干扰因素所引起的相对稳定的群落。例如，在美国东部的气候顶极是夏绿阔叶林，但因常受火烧而长期保留在松林阶段。再如，内蒙古高原的典型草原，由于过度放牧的结果，使其长期停留在冷蒿阶段。

c. 前顶极：前顶极也称先顶极。在一个特定的气候区域内，由于局部气候比较适宜而产生的较优越气候区的顶极。例如，草原气候区域内，在较湿润的地方，出现森林群落就是一个前顶极。

d. 超顶极：超顶极也称后顶极。在一个特定气候区域内，由于局部气候条件较差（热、干燥）而产生的稳定群落。例如，草原区内出现的荒漠植被片段。

无论哪种形式的前顶极，按照 F. E. Clements 的观点，如果给予时间的话，都可能发展为气候顶极。单

元顶极论还认为，在自然状态下，演替总是向前发展的，即进展演替，而不可能是后退的逆行演替。

②多元顶极学说。多元顶极论是由英国学者坦斯利（A. G. Tansley）提出的。这个学说认为，如果一个群落在某种生境中基本稳定，能自行繁殖并结束它的演替过程，就可看作顶极群落。在一个气候区域内，群落演替的最终结果，不一定都汇集于一个共同的气候顶极终点。除了气候顶极之外，还可有土壤顶极、地形顶极、火烧顶极、动物顶极，同时还可存在一些复合型的顶极，如地形—土壤顶极和火烧—动物顶极等。

一般在地带性生境上是气候顶极，在别的生境上可能是其他类型的顶极。这样一来，一个植物群落只要在某一种或几种环境因子的作用下在较长时间内保持稳定状态，都可认为是顶极群落，它和环境之间达到了较好的协调。

由此可见，不论是单元顶极论还是多元顶极论，都承认顶极群落是经过单向变化而达到稳定状态的群落；而顶极群落在时间上的变化和空间上的分布，都是和生境相适应的。

两者的不同点在于：单元顶极论认为，只有气候才是演替的决定因素，其他因素都是第二位的，但可以阻止群落向气候顶极发展；多元顶极论则认为，除气候以外的其他因素，也可以决定顶极的形成。单元顶极论认为，在一个气候区域内，所有群落都有趋同性的发展，最终形成气候顶极；而多元顶极论不认为所有群落最后都会趋于一个顶极。

③顶极一格局假说。由 R. H. Whittaker 提出的顶极一格局假说，实际是多元顶极的一个变型，也称种群格局顶极理论。他认为，在任何一个区域内，环境因子都是连续不断地变化的。随着环境梯度的变化，各种类型的顶极群落，如气候顶极、土壤顶极、地形顶极及火烧顶极等，不是截然呈离散状态，而是连续变化的，因而形成连续的顶极类型，构成一个顶极群落连续变化的格局。在这个格局中，分布最广泛且通常位于格局中心的顶极群落，叫作优势顶极，它是最能反映该地区气候特征的顶极群落，相当于单元顶极论的气候顶极。

（3）地带性与非地带性顶极

由于地球转动及大气环流形成了地球上不同的气候带，地球上的气候具有明显地域性或地带性。按 A. G. Tansley 多元顶极理论，一个气候区域内不但有气候顶极，还有土壤顶极、地形顶极等。我们把与地带性环境因素即大气候相适应的顶极称为地带性顶极，而非地带性环境因素如特殊的土壤或地形相适应的顶极称为非地带性顶极。

我国学者刘慎谔（1963）把气候顶极称为地带性顶极或称主要顶极，把由于极端土壤或水分过湿形成的顶极称为非地带性顶极或称附属顶极，把由于人类活动或某种自然因素形成的偏途顶极认为是顶极的转化，称为转化顶极。因此，从地带性的角度来理解顶极群落，应是单元顶极的理论，而非地带性的角度

来理解顶极群落，应属于多元顶极的理论。

地带性顶极依气候的不同而不同，如赤道热带雨林气候为热带雨林群落，亚热带季风气候为常绿阔叶林群落，温带湿润气候为落叶阔叶林群落，等等。

非地带性顶极不受大气候的制约，主要受局部地区特殊生境影响，如土壤过湿的地方形成沼泽，盐碱土上形成盐碱群落，江河湖泊形成水生群落等。由于非地带性顶极的特殊成因，它可以出现在多个地带性群落之中。如轮生群落既出现在草原，又出现在荒漠，还出现在沿海地区。沼泽群落几乎出现在所有的地带性群落之中。这里需要说明的是，非地带性顶极的形成与分布虽不决定于大气候，但仍有地带性环境因素的烙印。

4. 演替实例

在特定区域内，群落演替各个阶段由一种群落类型转变成另一种群落类型的整个取代顺序，称为演替序列。虽然演替的方向和结果是可预知的，但不同演替类型的演替系列是不同的。下面是几个演替实例的演替系列介绍。

（1）旱生演替系列

从裸露岩石表面开始的旱生原生演替系列大致依次经历以下4个阶段：

①地衣群落阶段。

②苔藓植物阶段。

③草本植物阶段。

④木本植物阶段。

（2）水生演替系列

从湖泊经过一系列的演替阶段以后，演变为一个森林群落的过程大体要经历以下几个阶段：

①自由漂浮植物阶段（裸底阶段）。②沉水植物阶段。③浮叶根生植物阶段（浮水植物阶段）。④直立水生植物阶段（挺水植物阶段）。⑤湿生草本植物阶段。⑥木本植物阶段。

从一个湖泊的演替过程可以看出，水生演替系列实际上就是湖泊池塘的填平过程，这个过程是从湖泊或池塘的边缘向中央水面逐渐推进的，因此我们有时可以在离岸不同距离的地方（水的深浅不同），看到处于同一演替系列中不同阶段的几个群落，这些群落都围绕着湖中心呈环状分布，并随着时间的变化而改变其位置。

（3）次生演替

原生植被遭外力破坏即发生次生演替。引起次生演替的外力有火灾、病虫害、严寒、干旱和冰雹等自然因素和人类的经济活动。其中人类的破坏是主要的，如森林砍伐、放牧、垦荒和开矿等。大多数次生演

替是在人类的干扰作用下开始的。顺序发生的各类次生群落共同形成次生演替序列。下面以云杉被采伐后，从采伐迹地开始的次生演替为例介绍次生演替系列。

①采伐迹地阶段。

②先锋树种阶段（小叶树种阶段）。

③阴生树种定居阶段（云杉定居阶段）。

④阴生树种恢复阶段（云杉恢复阶段）。

第五节 生物群落的分类与分布

1. 中国植物群落的分类系统

我国生态学家在《中国植被》一书中，参照了国外一些植物生态学派的分类原则和方法，采用了不重叠的等级分类方法，贯穿了“群落学—生态学”原则，即主要以群落本身的综合特征作为分类的依据，群落的种类组成、外貌与结构、地理分布、动态演替等特征及其生态环境在不同的等级中均作了相应的反映。

《中国植被》采用的主要分类单位为三级：植被型（高级单位）、群系（中级单位）和群丛（基本单位）。每一等级之上和之下又各设一个辅助单位和补充单位。高级单位的分类依据侧重于外貌结构和生态地理特征，中级和中级以下的单位则侧重于种类组成。其系统如下：植被型组、植被型、植被亚型、群系组群系、亚群系、群丛组。

（1）植被型、群系、群丛的概念

植被型。凡建群种生活型（一级或二级）相同或相似，同时对水热条件的生态关系一致的植物群落联合为植被型，如寒温带针叶林、夏绿阔叶林、温带草原和热带荒漠等。建群种生活型相近而且群落外貌相似的植被型联合为植被型组，如针叶林、阔叶林、草地和荒漠等。在植被型内根据优势层片或指示层片的差异可划分植被亚型。这种层片结构的差异一般是由于气候亚带的差异或一定的地貌、基质条件的差异而引起的。

例如，温带草原可分为3个亚型：草甸草原（半湿润）、典型草原（半干旱）和荒漠草原（干旱）。

群系。凡是建群种或共建种相同的植物群落联合为群系。例如，凡是以大针茅为建群种的任何群落都可归为大针茅群系。以此类推，如兴安落叶松群系、羊草群系和红沙群系等。如果群落具共建种，则称共建种群系，如落叶松、白桦混交林。将建群种亲缘关系近似（同属或相近属）、生活型（三级和四级）近似或生境相近的群系可联合为群系组。例如，落叶栋林、丛生禾草草原和根茎禾草草原等。

在生态幅度比较宽的群系内，根据次优势层片及其反映的生境条件的差异而划分亚群系。如羊草草原群系可划出：羊草+中生杂类草草原（也叫羊草草甸草原），生长于森林草原带的显域生境或典型草原带的沟谷黑钙土和暗栗钙土；羊草+旱生丛生禾草草原（也叫羊草典型草原），生于典型草原带的显域生境栗钙

土；羊草+盐中生杂类草草原（或称羊草盐湿草原），生于轻度盐渍化湿地、碱化栗钙土、碱化草甸土和柱状碱土。对于大多数群系来讲，不需要划分亚群系。

群丛。是植物群落分类的基本单位，犹如植物分类中的种。凡是层片结构相同，各层片的优势种或共优种相同的植物群落联合为群丛。如羊草+大针茅这一群丛组内，羊草+大针茅+黄囊苔草原和羊草+大针茅+柴胡草原都是不同的群丛。凡是层片结构相似，而且优势层片与次优势层片的优势种或共优种相同的植物群丛联合为群丛组。如在羊草+丛生禾草亚群系中，羊草+大针茅草原和羊草+丛生小禾草（糙隐子草）就是两个不同的群丛组。

在群丛，范围内，由于生态条件的某些差异，或因发育年龄上的差异，往往不可避免地在区系成分、层片配置和动态变化等方面出现若干细微的变化。亚群丛就是用来反映这种群丛内部的分化和差异的，是群丛内部的生态—动态变型。

（2）群丛的命名方法

群丛的命名，我国习惯于采用联名法，即将各个层中的建群种或优势种和生态指示种的学名按顺序排列，前面冠以 Ass.，不同层之间的优势种以“—”相连。如蒙古栎—胡枝子—羊胡子苔草群丛。按学名可写成 Ass. *Quercus mongolica*-*Lespedeza bicolor*-*Carex Callitrichos*，从该名称可知，该群丛乔木层、灌木层和草本层的优势种分别是蒙古栎、胡枝子、羊胡子苔草。

如果同一层中有两个以上的优势种，则这些优势种用“+”号连接。单优势种的群落，就直接用优势种命名，如以龙须草为单优势种的群丛为龙须草群丛，即 Ass. *Eulaliopsis binata*

群丛组的命名方式与群丛相似，只是将同一群丛组中各个群丛间差异性最大的一层除去。如具有相同灌木层（胡枝子），不同草本层的蒙古栎林所组成的群丛组，可命名为蒙古栎—胡枝子群丛组。即 Gr. Ass. *Quercus mongolica*-*Lespedeza bicolor*。

群系的命名依据是只取建群种的名称，如东北草原以羊草为建群种组成的群系，称为羊草群系。即 Form *Leymus chinensis*。如果该群系的优势种是两个以上，那么优势种中间用“+”号连接。如广东、广西常见的锥+厚壳桂群系，即

Form *Castanopsis chinensis*+*Cryptocarya chinensis*

群系以上高级单位不是以优势种来命名，一般均以群落外貌—生态学的方法。如针叶乔木群落群系组，针叶木本群落群系纲，木本植被型等。

2. 生物群落的主要类型与分布

（1）主要植被类型及其特点

地球表面所分布的植物群落是极其复杂和多种多样的，如有森林、草原、荒漠、冻原、草甸和沼泽等，

它们总起来就称作该地区的植被。

①森林。2010年3月联合国粮农组织发布的当年全球森林资源评估报告显示，2010年世界森林面积为40亿hm²，约占陆地面积的31%。森林植被主要分布在湿润和半湿润气候地区。按地带性的气候特点和相适应的森林类型，可分为热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带落叶阔叶林和北方针叶林等。

a. 热带雨林：一般描述是，雨林是常绿的，具湿生特性，高逾30m的乔木，富有粗茎的藤本以及木本和草本的附生植物。还有一种狭义理解：雨林一词将限于雨量分布均匀，没有季节性变化的热带气候森林，而不适用于有显著旱季的季节性常绿林。主要分布于赤道及其两侧的湿润热带地区，是目前地球上面积最大、对维持人类生存环境起作用最大的森林生态系统。

它主要分布在3个区域：一是南美洲的亚马孙河流域，二是非洲的刚果盆地，三是东南亚一些岛屿，往北可伸入我国西双版纳和海南岛南部。分布区的气候特点是：高温、高湿、长夏无冬，年降雨量超过2000mm，且分配均匀，无明显旱季。热带雨林的优异生态环境，使之具有极为丰富的物种，层次结构也很复杂。初级生产者以高大乔木为主，并附有多种木质藤本及其他附生植物。消费者有各种大型珍贵动物，如长颈鹿、豹、象、猴和蟒等，鸟类和昆虫的种类数量都非常丰富。

b. 常绿阔叶林：常绿阔叶林指分布在亚热带湿润气候条件下并以壳斗科、樟科、山茶科和木兰科等常绿阔叶树种为主组成的森林生态系统，它是亚热带大陆东岸湿润季风气候下的产物，主要分布于欧亚大陆东岸北纬23°40′~32°之间。其中，我国常绿阔叶林是地球上面积最大、发育最好的一片。

常绿阔叶林分布区夏季炎热多雨，冬季少雨而寒冷，春秋温和，四季分明。年平均气温16~18℃，最热月平均24~27℃，最冷月平均3~8℃；冬季有霜冻，年降雨量1000~1500mm，主要分布在4—9月，冬季降水少，但无明显旱季。土壤为红壤、黄壤或黄棕壤。本区域从侏罗纪起，一直保持温暖湿润的气候，海陆分布与气候变化都很小，所以保存了第三纪已基本形成的植被类型和古老种属，著名的如银杏、水杉和鹅掌楸等。

c. 落叶阔叶林：落叶阔叶林又称夏绿阔叶林、夏绿林，分布于中纬度湿润地区。分布区的气候特点是：四季分明，夏季炎热多雨，冬季严寒，年平均气温8~14℃，年降雨量500~1000mm，且多集中在夏季，土壤为褐色土和棕色森林土，较为肥沃。这类森林主要分布于北美洲中东部、欧洲及我国温带沿海地区。落叶阔叶林夏季茂盛，冬季由于寒冷树木叶子枯死并脱落。初级生产者主要是各种以落叶方式越冬的阔叶树种，如栎、槲和桦等。林下常有一个明显的灌木层和草本层。消费者多为松鼠、鹿、狐狸、狼和鸟类等。

d. 北方针叶林：主要分布在北半球高纬度地区和高海拔地带，仅次于热带雨林。分布区的气候特点是：夏季凉爽而冬季严寒，植物生长期短，年降雨量一般为300~600mm，在季风所及范围或山区可达1000mm，土壤为棕色土，土层浅薄，由于气候严寒，土壤有永冻层，不适于耕作，所以自然面貌保存较好。

初级生产者多为云杉、冷杉和松树等，结构比较简单，林下常有耐阴的灌木层和适于冷湿生境的苔藓层。消费者包括兔、鹿、鼠和鸟类，还有名贵的皮毛兽如貉、虎和熊等。

此外，在各类森林的过渡地带，还有落叶、常绿阔叶混交林，针叶、落叶阔叶混交林等。

②草原。2002 年草原面积 $3.42 \times 10^7 \text{km}^2$ ，占陆地面积的 23%。草原又分为干草原和湿草原（草甸草原）。湿草原主要分布在森林气候地区或高山上，由于地下的高水位或雨量较少，有利于草本植物对木本植物的竞争；或高海拔的低温和大风限制了森林的生长而形成的（高山上形成的湿草原又叫高山草甸）；森林被破坏后，也可形成草甸草原。草甸草原的初级生产者主要是生长较高的多年生草本植物，消费者仍为草食动物、啮齿类、鸟类、肉食动物。

干草原主要分布在温带、大陆性气候强、雨量较少的地区（年降雨量在 250–450mm，且多集中于夏季）。典型干草原区，因雨量不足，蒸发量往往超过降水量的几倍，森林绝迹。但干草原区晴朗天气多，太阳辐射总量较大，为初级生产者提供了有利条件。构成干草原生态系统的生产者以多年生草本植物为主，如针茅、羊茅、冷蒿、隐子草和羊草等，它们大多有适应干旱气候的构造，如叶片缩小、有蜡层系 1 毛层，以减少蒸腾，防止水分过度损耗。消费者为草食性昆虫（如蝗虫）、草食动物和鸟类等。

此外，在非洲大陆的热带还分布着稀树草原，又叫萨瓦纳（为英文 savanna 的音译），是草原生态系统的一种特殊景观。这里雨量虽多，但干湿季交替明显，干季长达 4~6 个月或更长，加上高温，故限制了森林的发育。初级生产者是热带型干旱草本植物，夹以稀疏的、耐旱的矮生乔木或具有特殊旱生结构的乔木。消费者为具有热带特色的大型草食动物（如斑马、长颈鹿等）和大型肉食动物（如狮、豹等）。

③荒漠。植物生态学上的荒漠是指那些具有稀少的降水和强蒸发力而极端干旱的，强大陆性气候的地区或地段，其上植被通常十分稀疏，甚至无植被，土壤中含有可溶性盐类。热带、亚热带和温带以及寒冷干旱的山地均分布有荒漠。我国的荒漠大部分属温带荒漠，少部分属高寒冻荒漠。其自然特征是气候极端干旱，年降雨量在 250mm 以下，蒸发量大大超过降雨量，干燥度在 4 以上；夏季酷热，冬季寒冷，昼夜温差大，多大风与尘暴；土壤发育不良，缺乏有机质，富含盐分。

因此，在这种严酷的生境条件下，荒漠以十分稀疏的植被或不毛的裸地为特征。荒漠的上述特征可概括为：干旱、风沙、盐碱、粗瘠和植被稀疏。

构成荒漠的植物是一系列特别耐旱的超旱生植物和短命植物。但其生活型还是多种多样的，这是在长期以来荒漠严酷生境的自然选择进程中，植物以各种不同的生理机制和形态结构对干旱适应的演化结果叶和枝具有发达的保护组织（角质层、蜡质层、茸毛、特殊的气孔构造和开闭方式），叶和小枝肉质，根系强大等，以适应当地恶劣的生态环境。

④冻原。又称为苔原，是寒带植被的代表。冻原植被处于极不利的生态条件，冬季漫长而严寒，夏季

短促而凉爽，植物生长仅 2~3 个月。通常植被种类组成简单，植物种类的数目通常为 100-200 种。苔藓和地衣很发达，某些地区可成为优势种；植物群落结构也简单，层次少而不明显，只有小灌木和矮灌木层、草本层、藓类地衣层，藓类和地衣具有保护灌木和草本植物越冬芽的作用；冻原通常全为多年生植物，没有一年生植物，并且多数种类为常绿植物。

冻原分布在高纬度地带和高山树线以上。总的特点是气候严寒（最热月平均温度不超过 10 摄氏度），生长期短（不超过两个月），离地面不远就是永冻层，夏季土壤仅解冻到 15-20cm 深处。冻原的基本特点之一是森林绝迹，但在过渡地带，可有片断森林出现，称为森林冻原。初级生产者以苔藓和地衣为主，也分布有一些草类和矮小的木本植物。消费者有驯鹿、北极狐、北极熊、鹑鸡、鼠、迁移鸟类和昆虫等。

⑤沼泽。沼泽是一种湿生的植被类型，分布在土壤过湿、积水或有浅水层并常有泥炭的生境，由沼生植物组成，虽然以草本植物为主，但也有木本植物，均着生于泥中。这些沼生植物的特点是通气组织发达，有不定根和特殊的繁殖能力，有些植物具有食虫的习性等。沼泽分布于世界各地，从赤道到极地，到处都有。因为它的存在决定于地表条件，所以不能形成单独的植被带，而是散布于各个地带之中，但以针叶林带、森林苔原带和苔原带分布最广，其中以针叶林带内发育最典型。我国的沼泽可分为：木本沼泽、草本沼泽和苔藓沼泽。

（2）生物群落的地带性分布

覆盖一个地区的植物群落的总称叫作植被。在地球表面上，任何气候带或自然区，都分布有一定的植被类型，这些类型可呈现地带性分布，包括水平地带性分布和垂直地带性分布。

①植被分布的水平地带性。地球表面的热量随着所在纬度的位置而发生变化；而水分则随着距离海岸的远近，以及大气环流和洋流等而变化。植被主要受当地热量和水分条件以及两者的组合状况的影响，引起植被沿纬度或干湿度成水平更替，称为植被分布的水平地带性，是地球表面植被分布的基本规律之一。

世界植被水平分布的一般规律是北半球自北向南依次出现寒带的苔原、寒温带的针叶林、温带的夏绿阔叶林、亚热带的常绿阔叶林以及赤道的热带雨林，大体上是沿纬度排列的。欧亚大陆中部与北美洲中部，自北向南依次出现苔原、针叶林、夏绿林、草原和荒漠，植被的分布也是沿纬度方向排列的，比较明显。地跨赤道的非洲大陆，赤道两侧热带雨林分布很广，它的南北两侧依次大体对称地分布着热带季雨林、稀树草原、热带荒漠、半荒漠和硬叶常绿林等植被类型，纬度地带性也占着主要地位。

这种分布规律主要受热量状况的影响。因为太阳辐射是地球表面热量的主要来源，地球表面的热量随着地球纬度的高低而不同，因而从赤道向南、北形成了各种热量带。在低纬度地区（如赤道），全年地面接收太阳总的辐射量大，其季节分配亦较均匀，因而终年高温，长夏无冬。随着纬度的增高，地面受热逐渐减少，一年中季节性差异也增大。到了高纬度地区（如北极圈），地面受热量少，终年寒冷，长冬无夏。植

被也随着这种规律更替着，故称为植被的纬度地带性。

植被水平分布还与海陆分布、大气环流和大地形的影响有关。一般规律是从沿海到内陆，降雨量逐渐减少。因此，在同热量带内，各地水分条件不同，植被分布也随着发生明显规律性的变化。例如，北美洲的两侧都是海洋，其东部降水主要来自大西洋湿润气团，雨量从东向西北递减，相应地就依次出现森林、草原和荒漠。

而西部虽受太平洋湿润气团的影响，雨量充沛，但却被经向的山脉所阻，因而森林仅限于山脉以西，所以北美洲东西沿岸为森林，中部为草原和荒漠，植被从东向西依次更替为森林—草原—荒漠—森林。我国从东南到西北受海洋季风和湿气流的影响程度逐渐减弱，依次有湿润、半湿润、半干旱、干旱和极端干旱的气候。相应的变化植被依次出现了三大植被区域。东部为湿润森林区，中部为半干旱草原区，西部内陆气候极端干旱，为干旱荒漠区。

中国植被水平分布的纬向变化可分为东西两部分，在东部湿润森林区，自北向南依次分布着针叶落叶林—温带针叶落叶阔叶林—暖温带落叶阔叶林—北亚热带常绿成分的落叶阔叶林—中亚热带常绿阔叶林—南亚热带常绿阔叶林—热带季雨林、雨林。西部位于亚洲内陆腹地，在强烈的大陆性气候笼罩下，从北到南出现一系列东西走向的巨大山系，打破了纬度的影响，这样，西部从北到南的植被水平分布的纬向变化如下：温带半荒漠、荒漠带—暖温带荒漠带—高寒荒漠带—高寒草原带—高寒山地灌丛草原带。

需要强调的是，影响植被分布的因素并不是单纯地取决于水分和热量，而是取决于这两个因素的综合条件。因此，在纬度地带性和干湿度地带性之间并不存在着从属关系，它们处于相互联系的统一体系中。某一地区水平地带性植被存在决定于当地热量和水分的综合作用，而不是决定于当地纬度所联系的热量状况或干湿度所联系的水分状况。

②植被分布的垂直地带性。地球上植被分布的地带性，除了因纬度和干湿度的不同而呈现的水平地带性规律外，还表现出因高度的不同而呈现的垂直地带性规律，它是山地植被的显著特征。山地植被总是根据海拔高度的上升，更替着不同的植被带。一般说来，从山麓到山顶，通常海拔每升高100m，气温下降 $0.5-1^{\circ}\text{C}$ 。而湿度、风力和光照等其他气候因子增强，土壤条件也发生变化。在这些因素的综合作用下，导致了植被随海拔的升高依次成带状分布。这种植被大致与山体的等高线平行，并有一定的垂直厚度。

在一个具有足够高度的山地，从山麓到山顶更替着的植被带系列，大体上类似于从该山地所在的水平地带到极地的植被带系列（图4-7）。

山地植被垂直带的组合排列和更替顺序可形成一定的体系，称为植被垂直带谱。严格地说，每一个山体都有它自己特有的植被带系列（谱）。因为山地植被垂直带谱的结构和每一垂直带的群落组合，一方面受该山所在水平地带的制约，即垂直带从属于水平带的原则，另一方面也受山体的高度、山脉的走向、坡向、

坡度、山坡在山地中的位置、地形、基质和局部气候的影响。但总的说来，位于同一个水平植被地带中的山地，其垂直带性总是比较近似的。

第五章 生态系统

第一节 生态系统概述

第二节 生态系统的能量流动

第三节 生态系统的物质循环

第四节 生态系统的发展与稳定

第五节 生态系统的主要类型

第一节 生态系统概述

1. 生态系统的概念

生态系统是自然界最重要的功能单位，由英国生态学家坦斯利于 1935 年首先提出。其概念并不难理解，只要在群落概念的基础上加上非生物环境成分（如温度、湿度、土壤、各种有机或无机物质等），就构成了生态系统。若将生态系统用一个简单明了的公式概括，就是：生态系统=生物群落+环境。

其完整的定义可以表述为：生态系统是在一定时间、空间范围内，生物与生存环境，生物与生物之间密切联系、相互作用，通过能量流动、物质循环、信息传递构成的具有一定结构的功能整体。如一个鱼缸、一个池塘、一片森林及一块农田等都是生态系统。

生态系统这个术语的产生，主要在于强调一定地域中各种生物相互之间、它们与环境之间功能上的统一性。生态系统主要是功能上的单位，而不是生物学中分类学的单位。在自然界中，生物（包括植物、动物、微生物）的生存与周围环境（主要指阳光、温度、水分、空气、土壤及其他生物等）发生着密切关系。生物在其生活过程中依据环境信息，从环境中取得它生活所必需的能量和物质以建造自身，同时，也不断地排出某些物质归还环境，并对环境起改造作用。

生物与生物、生物与环境总是不可分割地相互联系、相互作用着，它们通过能量、物质、信息相互联结构成一个整体，这种特殊整体就是生态系统。1940 年苏联学者苏卡乔夫提出生物地理群落的概念，他认为生物地理群落是地球表面特定的地段，是生物群落及其稳定的地理环境成分保持一致并相互作用形成完整的相互制约的综合体，它是整个地理景观的一个组成部分，其实质与生态系统是同义词。

2. 生态系统的组成与结构

（1）生态系统的组成

生态系统都是由生物群落和非生物环境两部分组成的，其内部构成要素多种多样，但是为了分析的方便，常常把这两大部分区分为 4 个基本组成成分，即非生物环境、生产者、消费者和分解者，其中生产者、

消费者和分解者是生物群落的三大功能类群（图 5-1）。

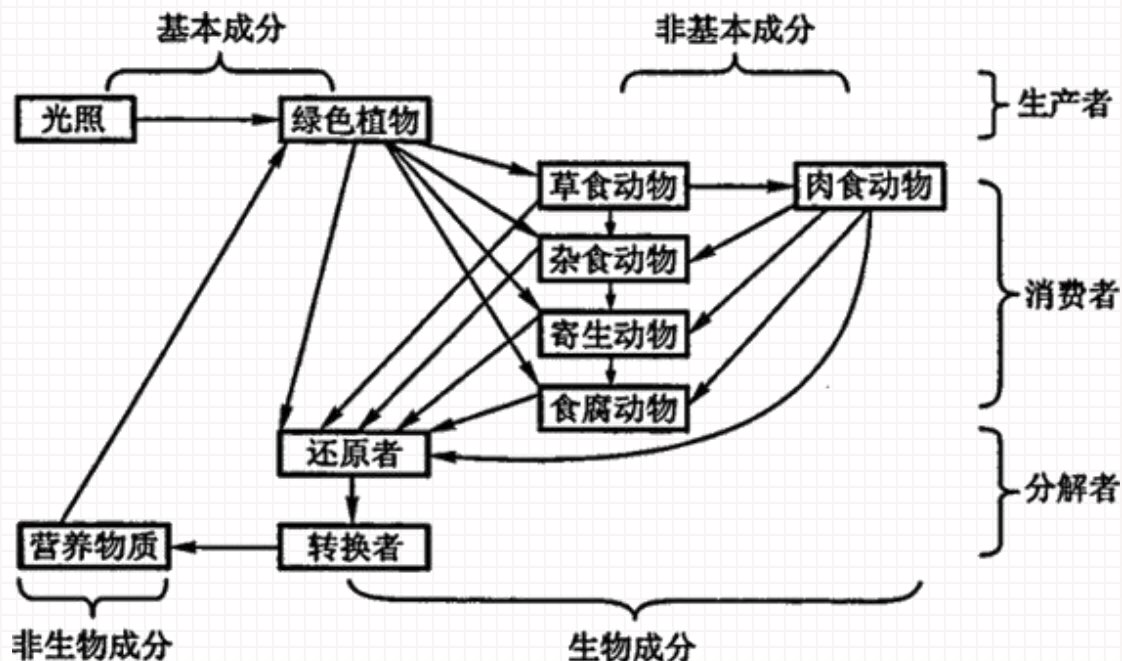


图 5-1 生态系统的组成及结构(仿 G. L. Clark, 1954)

①生产者。

②消费者。

a. 草食动物。b. 肉食动物。c. 寄生动物。

d. 腐食动物。e. 杂食动物。

③分解者。

④非生物环境

a. 原料部分。

b. 代谢过程的媒介部分。

c. 基层部分。

（2）食物链与食物网

生态系统中的能量流动，是借助于食物链和食物网来实现的。食物链和食物网便是生态系统中能流的渠道。食物链是指在生态系统中生物之间通过吃与被吃关系联结起来的链索结构。如在稻田生态系统中，常有稻飞虱吃水稻，青蛙吃稻飞虱，蛇吃青蛙，老鹰吃蛇，这就构成了“水稻 T 稻飞虱 T 青蛙 T 蛇 T 老鹰”的食物链。

根据能流发端、生物成员取食方式及食性的不同，可将生态系统中的食物链分为以下几种类型：

①捕食食物链。

- ②腐食食物链。
- ③寄生食物链。
- ④混合食物链。

在生态系统中，各种生物之间取食与被取食的关系，往往不是单一的，营养级常常是错综复杂的。如不仅家畜采食牧草，野鼠、野兔也吃牧草，即同一种植物被不同种的动物食用；同样，同一种动物也取食多种食物，如沙狐既吃野兔，又吃野鼠，还吃鸟类；此外，有些动物（如棕熊等），既吃植物，又吃动物。这样，一种消费者同时取食多种食物，而同一食物又可被多种消费者取食，于是形成生态系统内的多条食物链之间纵横交错、相互联结，从而构成网状结构，这就是所谓的“食物网”。

(3) 营养级与生态金字塔

生态学上把具有相同营养方式和食性的生物统归为同一营养层次，并把食物链中的每一个营养层次称为营养级（*trophic levels*），或者说营养级是食物链上的一个个环节。如生产者称为第一营养级，它们都是自养生物；草食动物为第二营养级，它们是异养生物，并具有以植物为食的共同食性；肉食动物为第三营养级，它们的营养方式也属于异养型，而且都以草食动物为食。

一般来说，食物链中的营养级不会多于 5 级，这是因为能量沿着食物链的营养级逐级流动时，是不断减少的。根据热力学第二定律，当能量流经 4~5 个营养级之后，所剩下的能量已经不足以维持一个营养级的生命了。

生态学金字塔是反映食物链中营养级之间生物数量、质量及能量比例关系的一个图解模型。根据生态系统营养级的顺序，以初级生产者为基础，一级消费者为第二层，二级消费者为第三层，以此类推，则各营养级的生物数量、质量与能量比例通常是基部宽、顶部尖，类似金字塔形状，所以形象地称为生态金字塔，也叫作生态锥体。

由于研究单位不同，生态金字塔有下列 3 种基本类型（图 5-2）：

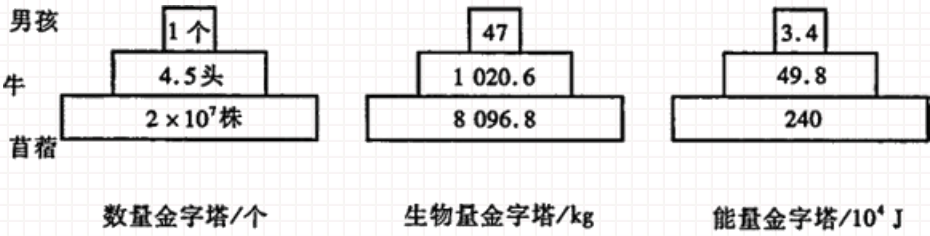


图 5-2 “苜蓿→牛→男孩”生态金字塔(引自 E. P. Odum)

①数量金字塔。描述的是

某一时刻生态系统中各营养级的个体数量，可用（个数/㎡）表示。但数量金字塔有两点不足：一是有时草食动物比生产者的数量还多。例如，森林中昆虫数虽常常大于树木数量。二是个体大小有很大差别。所以，只以个体数目的多少来说明 问题有局限性，并可能出现“倒金字塔”现象。

②生物量金字塔。描述的是某一时刻生态系统中各营养级生物的质量关系，用 kg/m^2 表示。这种描述方法克服了数量金字塔中因个体大小的差异而造成的塔形颠倒现象。但是，当下一营养级比上一营养级的生物个体小、寿命短、代谢旺盛时，则也会出现下一个营养级的生物量少于上一个营养级的生物量，生态金字塔仍会出现颠倒现象。

③能量金字塔。是指一段时间内生态系统中各营养级所同化的能量，用 $\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 或 $\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 表示。这种金字塔较直观地表明了营养级之间的依赖关系，比前两种金字塔具有更重要的意义。因为它不受个体大小、组成成分和代谢速率的影响，可以较准确地说明能量传递的效率和系统的功能特点。

研究生态学金字塔，对提高生态系统每一级的能量转化效率和改善食物链上的营养结构，获得更多的生物产品具有指导意义。塔的层次多少，同能量的消耗程度有密切关系。层次越多，储存的能量越少。塔基宽，生态系统稳定，但若塔基过宽，能量转化效率就低，能量的浪费也大。生态学金字塔直观地解释了生态系统中生物种类、数量的多少及其比例关系。

3. 生态系统的功能

生态系统的功能主要反映在生态系统的物质及能量的流动和信息的传递上。

能量转化和物质循环是生态系统的基本功能，信息传递在能量转化和物质循环中起调节作用；能量和信息依附于一定的物质形态，推动或调节物质运动，三者交织在一起，不可分割。

(1) 能量流动

生态系统能量的根本来源是太阳，太阳辐射被光合作用所固定，成为地球上一切生活有机体进行生命活动的能量来源。光合作用积累能量的过程，就是初级生产。由初级生产形成的产品是初级产品，这些初级产品被动物逐级取食，一些动、植物的废弃物则被微生物利用，大部分能量散失到系统以外，只有一小部分储存在下一级生物体中。这些能量损失可以由光合作用不断补充，以此维持生态系统的能量平衡。

(2) 物质循环

在能量的推动下，环境中的无机物质经光合作用形成生物有机体物质，并通过食物链而流动，最后被微生物还原为无机物质，归还环境，重新被吸收利用。

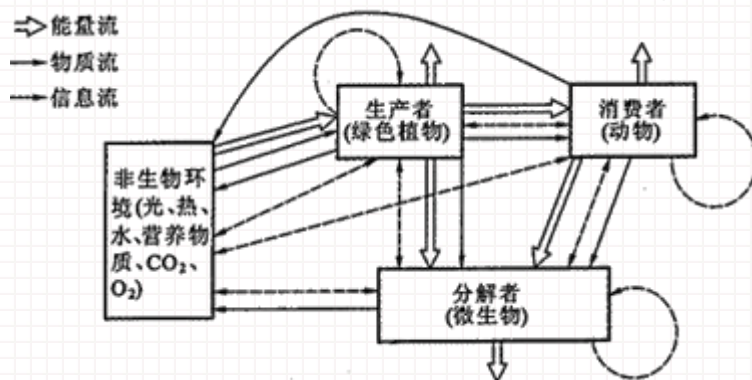
(3) 信息传递

生态系统中的信息是指引起生物行为和生理变化的“信号”。动、植物都有各自特殊的方式来感知外界的变化，以此来调节自己的行为。动物有明显的神经系统，通过感觉器官感知环境信息来调整自己的行为，如捕食、迁移、繁殖等。植物通过体内的生理生化过程来适应四季的变化，如落叶、休眠、萌发等。植物还可以利用花朵的气味、颜色来吸引昆虫，通过它们传粉来受益。

从生态系统的含义、组成及生态系统示例的阐述中，我们可以看到，凡是有生物的地方，生物与生物、

生物与环境相互作用就可构成生态系统。由于生物圈的复杂性，使地球上生态系统形形色色、多种多样，生态系统的外貌、物种组成、结构和功能都很不相同。但就营养方式来说，一个完整的生态系统都是由生产者、消费者、分解者和非生物环境这四个基本成分所组成，而且四个基本成分相互作用形成完整的体系。

模型中生产者接受太阳光能，从环境中吸收 CO_2 、 H_2O 等无机营养，进行光合作用，合成有机物；消费者以生产者为食，并经过一系列不同级别的消费者转化；分解者以生产者、消费者的残体为食，将有机物还原、分解，归还给环境，这样有条不紊地维持系统运转。



第二节 生态系统的能量流动

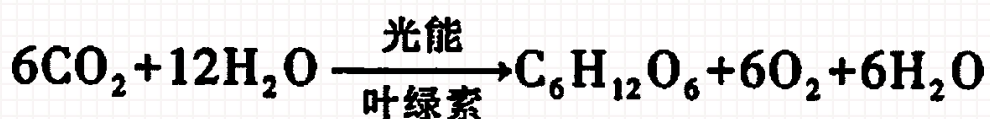
生态系统的能量流动与生物生产密不可分，能量流动强调的是“流”，主要考虑能量流动过程中的变化；生物生产强调的是物质积累的结果，主要考虑能量流动过程中的累积。生物生产也是生态系统重要的功能之一。生态系统不断运转，生物有机体在能量代谢过程中，将能量、物质重新组合，形成新的生物产品（糖类、脂质和蛋白质等）的过程，称为生态系统生物生产。生态系统生物生产可分为初级生产和次级生产。

1. 生态系统中的初级生产

(1) 初级生产的基本概念

初级生产 (primary production)，是指地球上的各种绿色植物通过光合作用将太阳辐射能以有机物质的形式储存起来的过程。因此，绿色植物是初级生产者。初级生产是地球上一切能量流动之源泉，或者说，一切生态系统的能量流动是以初级生产为前提和基础的。因而，初级生产也常常称作第一性生产或植物性生产。

①初级生产。初级生产是植物通过光合作用，吸收和固定光能，把无机物转化为有机物的生产过程。因此，森林中的树木生长，草地上草本植物的生长，农田里各种作物的生产以及各种水域浮游植物、水生植物的生长、繁殖等都是初级生产的范畴。初级生产的过程可用下列化学方程式表示：



式中： CO_2 和 H_2O 是原料；糖类 (CH_2O)₆ 是光合作用形成的主要产物，如蔗糖等。

由于植物体干物质的 90%以上是通过光合作用形成的，所以，植物的生产过程实质上是生态系统从环境中不断获得物质和能量的过程。

②生产量、生产率或生产力。生物同化环境中的物质和能量，形成有机物质的积累，这种由生物生产所积累的有机物质的数量常称为生产量（production）。这些有机物是生物生命活动的基础。生态系统中一定空间内的生物在一定时间内所生产的有机物质积累的速率称为生产率（productivity rate）或生产力（productivity）。

③生物量。生物量是泛指单位面积所有生物体的质量，即是指单位面积内动物、植物等生命活体的总质量（ kg/m^2 ），以鲜重（湿重）或干重（dry weight, DW）表示。现存量是指单位面积上当时所测的生物体的总质量，通常把现存量看成是生物量的同义词。生物量一般以干重单位表示，如 kg/hm^2 、 g/m^2 ，也可用能量单位表示，如 kJ/m^2 。生物量与生产量的概念是不同的，但常易混淆。生物量强调的是一定时间空间内动物、植物等生物的总质量（ kg/m^2 ）。

生产力强调的是单位时间、单位空间生产量的多少 [$\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$]。前者表示测定时多年积累的量，后者表示单位时间（通常一年）生产的量。

生物量随时间而逐渐积累，可表现为生物量的增长。生产力随着生态系统的发展而表现为有规律的变化。生态系统发展初期可能生产力较高，而生物量不大；生态系统发展到成熟阶段，这时生物量可达到最大值，而生产力却极低。由此可见，生物量和生产力之间存在着一定关系，生物量的大小对生产力有某种影响。当生物量很小时，如树木稀少的林地、鱼量不多的池塘，是没有充分利用空间和能量的，这时，生产力就不会高。反之，树木密、鱼太多，则限制了每个个体的发展，这种情况下，生物量很大，并不意味着生产力高。

④现存量。现存量是指绿色植物净初级生产量被植食动物取食，枯枝落叶掉落后所剩下的存活部分。现存量是单位面积（体积）内，某个时间存在着活的植物组织的总量。现存量只反映改变的最后结果，不具有速度含义，这与生产力有区别。

⑤初级生产力。即初级生产速率，就是指在单位时间、单位面积内初级生产者生产的干物质或积累的能量，其单位可表示为： $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ，或 $\text{t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ ，或 $\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。初级生产力是表达生态系统生产力的一个重要指标，也是衡量地球对人类容纳量的一个主要依据，测定初级生产力是开展生态系统研究的一项基本工作。在草场生态系统中，初级生产力的测定结果是确定载畜量和划分草地类型的基础；在森林生态系统中，初级生产力的数据可作为森林采伐和培育更新的依据。

⑥净初级生产力。指单位面积和时间内总生产力减去植物呼吸消耗量所剩下的数量。

（2）地球上初级生产力的分布

地球上初级生产力的大小是决定地球人口（及动物）承载能力的重要依据。据 R.H. Whittaker (1975) 计算（表 5-1），地球的初级生产力为 170×10^9 t、有机质，其中农田为 9.1×10^9 t，温带草原为 5.4×10^9 t，热带稀树草原为 13.5×10^9 t，海洋为 55×10^9 t，其余湖泊、河流、沼泽、荒原、高山和沙漠等合计为 7.47×10^9 t。

从单位面积的年净生产量来看，荒漠、苔原和海洋的生产力（已）不到 $200 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ，温带谷物与许多天然草地、北部森林、湖泊、河流为 $200 \sim 800 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ，杂交玉米及其他集约栽培的农作物可超过 $1000 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ，沼泽和热带作物可超过 $3000 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$

陆地各生态系统的净初级生产力在 $0 \sim 3500 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 范围内，可以划分为 4 个级别：

① $2000 \sim 3000 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。高标准的生产力，属于温湿地带，尤其是多雨地区的森林、沼泽地、河流岸边的生态系统，以及在优异条件下处于演替过程中的森林，还有农业集约栽培的水稻田和甘蔗田。这些生态系统虽外貌不同，但水分条件好，温度较高，土壤养分可得到持续供应。

② $1000 \sim 2000 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 是陆地适宜气候条件下净初级生产力的标准值，也是世界上大多数相对稳定的森林的平均值。这些森林不受土壤及地形的限制或破坏，水和温度也不成为限制因子。此级别包括一部分草地及温带地区生产力比较高的农耕地。

③ $250 \sim 1000 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 干燥的疏林灌丛或矮林以及大部分草地，还包括许多栽培农作物的陆地。

④ $0 \sim 250 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 这是最低值，常分布在极端干燥和低温的地区，也就是大面积的荒漠及两极（南极、北极）地区的冻原及高山带。

因此，地球上初级生产力的分布是不均匀的，其生产力分布有以下特点：

① 陆地比水域的初级生产力大。主要原因是占海洋面积最大的大洋区缺乏营养物质，其生产力很低，平均仅为 $125 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

② 陆地上的初级生产力有随纬度增加而逐渐降低的趋势。陆地生态系统中，以热带雨林生产力为最高。由热带雨林向温带常绿林、落叶林、北方针叶林、稀树草原、温带草原、寒漠和荒漠依次减少。初级生产力从热带到亚热带，经温带到寒带逐级降低。

③ 海洋中初级生产力有由河口湾向大陆架和大洋区逐渐降低的趋势。河口湾由于有大陆河流的辅助能输入，其净初级生产力平均为 $1500 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

④ 陆地上的初级生产力与年降水量呈正相关。在年降水量为 500mm 以下的地区，净初级生产力与年降水量呈直线关系。在温带森林气候条件下，年降水量超过 500mm ，伴随降水量增加，净初级生产力达到一定水平后，不再明显增加。

表 5-1 生物圈的净初级生物量 (据 H. Lieth 和 R. H. Whittaker, 1975)

生态系统类型	面积 /10 ⁶ km ²	单位面积 净初级生产力 /(g · m ⁻² · a ⁻¹)		总计 /(10 ⁹ t · a ⁻¹)	单位面积生物量 /(kg · m ⁻²)		总计 /10 ⁹ t
		范围	平均		范围	平均	
热带雨林	17.0	1 000~3 500	2 200	37.4	6~80	45	765
热带季雨林	7.5	1 000~2 500	1 600	12.0	6~60	35	260
亚热带常绿林	5.0	600~2 500	1 300	6.5	6~200	35	175
温带落叶阔叶林	7.0	600~2 500	2 300	8.4	6~60	30	210
北方针叶林	12.0	400~2 000	800	9.6	6~40	20	240
疏林及灌丛	8.5	250~1 200	700	6.0	2~20	6	50
热带稀树草原	15.0	200~2 000	900	13.5	0.2~15	4	60
温带禾草草原	9.0	200~1 500	600	5.4	0.2~5	1.6	14
苔原及高山植被	8.0	10~400	140	1.1	0.1~3	0.6	5
荒漠与半荒漠	18.0	10~250	90	1.6	0.1~4	0.7	13
石块地与冰雪地	24.0	0~10	3	0.0	0.02	0.02	0.5
耕地	14.0	100~4 000	650	9.1	0.4~12	1	14
沼泽与湿地	2.0	800~3 500	2 000	4.0	3~50	15	30
湖泊和河流	2.0	100~1 500	250	0.5	0~0.1	0.02	0.05
陆地总计	149	—	773	115	—	12.3	1 837
外海	332	2~400	125	41.5	0~0.05	0.003	1.0
潮汐海湖区	0.4	400~1 000	500	0.2	0.005~0.1	0.02	0.008
大陆架	26.6	200~600	360	9.6	0.01~0.04	0.001	0.27
珊瑚礁及藻类养殖场	0.6	500~4 000	2 500	1.6	0.04~4	2	1.2
河口	1.4	200~3 500	1 500	2.1	0.01~6	1	1.4
海洋总计	361	—	1 522	55.0	—	0.01	3.9
地球总计	510	—	333	170	—	3.6	1 841

(3) 初级生产的生产效率

初级生产的生产效率是指能量转化效率,即生物固定的能量与投入量之比。在研究实践中,人们往往根据研究目的和能源种类的不同,分别用光能利用率、辅助能量产投比来表示初级生产的生产效率。

①光能利用率。是指单位地面上植物光合作用积累的有机物所含能量与同期照射在同一地面上的日光能量的比率。可表示为:

$$\text{光能利用率} = (H \cdot W / \Sigma S) \times 100\%$$

式中:

H——物质燃烧热, kJ/g;

W——干物质重量，g/cm²；

ΣS——干物质增重同期，照射在同一地面上的太阳总辐射量，kJ/cm²。

地球生物圈的光能利用率（占总辐射量）平均为 0.1%，陆地平均为 0.25%，海洋为 0.05%，农田一般不到 1%，集约化栽培农田可达 2%左右。

②辅助能量产投比。是指每投入一个单位等辅助能（kJ）能产出多少能量的产品。

能量比=产出的总能量/辅助能量的投入量

我国不同地区农田能量的产投比为 1.48~2.41，全国平均为 1.81。

（4）初级生产力的限制因素

①环境条件。影响初级生产力的环境因素除了日光外，还有 3 个重要的物质因素（水、二氧化碳和营养质）和 2 个重要的环境调节因素（温度和氧气）。二氧化碳主要是水域生态系统初级生产力的重要限制因素，当其他因素最适时也可能成为陆地生态系统初级生产力的限制因素。对于水域生态系统来说，二氧化碳总是过剩的，但对陆地生态系统的初级生产力而言，二氧化碳却常常是一个重要的限制因素。

此外初级生产力的大小也受到各种营养物质（如镁和磷等）供应的影响。例如，在海洋中磷多沉入深水之中，致使大部分海洋表层因缺乏磷和其他营养物质的供应而生产力很低，尽管那里的日光十分充足。可以说初级生产力是由光、二氧化碳、水、营养物质、氧和温度 6 种因素决定的。6 种因素各种不同的组合都可能产生等值的初级生产量，但是在一定条件下，单一因素可能成为限制这个过程的最重要因素。

这个因素的变化对初级生产力的影响程度取决于该因素离最适值有多远和它同其他限制因素间的平衡关系。例如，在无机元素供应充足、高的光强度和最适宜的氧气和温度的平衡条件下，限制藻类初级生产力的将是二氧化碳从大气进入水体的扩散程度，因此借助于往水中通入二氧化碳便能很快使初级生产力提高，但当二氧化碳在这个生态系统饱和时，生产力的提高便会逐渐缓慢下来。如果全部环境因素都是适量的，初级生产力最终将会受到光合作用生物量自身数量的限制。

在全球范围内，决定陆地生态系统初级生产力的因素往往是日光、温度和降水量，但在局部地区，营养物质的供应状况往往决定着某些陆地生态系统的生产力。例如，施用氮、磷、钾肥的农作物往往能够获得高产，有关实验表明：施肥玉米的生产力可高达 1050g/（m²·a），而不施肥玉米的生产力则只有 410g/（m²·a）。

同陆地相比，海洋的生产力明显偏低，除了太阳辐射的限制外，另一重要的限制因子是缺乏营养物质。肥沃的土壤可含 5%的有机物质和多达 0.5%的氮，每平方米土壤表面可以生长 50kg 的植物（按干重计算）。但在海洋中，富饶的海水也只含有 0.00005%的氮，每平方米这样的海水只能维持不足 5g（干重）浮游植物的生存。如在大西洋的亚热带区域，马尾藻海是生产力很低的一个海域，海水清澈透明，海洋表层所含营

养物质很少。

但奇怪的是，这里冬季（11月—翌年4月）的初级生产力反而比夏季更高。原因是，冬季的风和风暴可搅动海水，把深海中的营养物质带到海洋表层，而分布在海洋表层的浮游植物主要由于营养物质短缺而生产力极低。

在这个亚热带海洋中，太阳辐射对光合作用总是足够的，但缺少的是营养物质。虽然海洋的最大初级生产力可能与陆地的最大初级生产力相同，但这种高生产力只能维持几天时间，除非是在海水上涌海域。海洋中最大海水上涌区分布在南极海，在那里，富含营养物质的深海冷水沿着南极大陆的广阔地带移动到海洋表层。

其他的海水上涌区则分布于秘鲁和美国的加利福尼亚沿岸。还有很多沿岸地带，风和海流的联合作用可把海洋的表层水带走，使得深海的冷水能够上涌到海洋表面。在这些海域渔产往往非常丰富，因为这里有足够的营养物质供浮游植物生长，初级生产力极高。

②生物群落的内在因素。外界环境因素是决定某区域初级生产力的首要因素，它决定了理论生产力的大小。而初级生产者对日光的吸收、利用能力、群落物种结构的多样性、初级生产物的消费和分配状况等对初级生产力也有重要影响，这些因素决定了理论生产力的实现程度。

a. 初级生产者：生态系统的初级生产力取决于初级生产者对太阳辐射能的利用能力。在实验条件下对模式群落的研究指出：植物能调节叶层次的数量，以使总生产量和呼吸消耗量之间存在一种平衡，并使净生产量达到最大值。群落通过叶的层次性和交错排列可以利用全部可利用的日光能。

b. 群落内物种的多样性：群落内物种数目越丰富，食物网越复杂，则生物与生物之间的物质交换越频繁，能量利用效率高且较充分，物质周转快，反过来会促进初级生产者的生产过程。

c. 初级生产量的分配状况：分配是生态系统中全部生物产品分给各个生物功能群、种群及个体的比例和形式。

d. 初级生产量的消费状况：生态系统中的消费指其组分（个体、种群和功能群）对能量和物质的使用和消耗，是这些组分生存、生产、繁衍和扩展的必需过程，是生态系统再生产的一个重要环节。

e. 群落中动物的影响：动物在生态系统中的巨大作用绝不仅仅限于能量流动和物质循环。动物在相当大的程度上决定着生态系统的组成、初级生产力的水平以及初级生产量的分配方式。

③补加能源的作用。补加能源指除太阳能之外的其他形式的辅助能，包括自然辅助能和人工辅助能。辅助能虽然不能被植物直接利用转化为化学能，但它能促进植物对太阳辐射能的利用效率，间接提高了初级生产力。

自然辅助能指在自然过程产生的一切形式的能量，如风能、潮汐能、蒸发、降水及水势能等。在自然

辅助能丰富的区域，一般初级生产力较高。如海洋生态系统的初级生产力水平较低，但在潮汐能丰富的海湾处生产力却很高。通风良好的农田的初级生产力高于郁闭的农田。

人工辅助能指人为施入生态系统的化肥、农药、机械、燃油、人畜力、有机肥等形式的能量。农业发展的历史和现实都证明辅助能是农业生产力水平提高的根本原因。

（5）初级生产力的测定方法

测定初级生产力的方法很多，主要分为直接测定和间接测定。直接测定是测定初级生产者的生物量，间接测定是通过测定初级生产者的代谢活动的情况，如测定 O_2 或 CO_2 的浓度变化等，再对初级生产力进行推（估）算。使用光合作用测定仪测定和利用遥感（卫星）技术间接测定是比较先进的方法。这里介绍几种简易的常规测定方法：

①直接收获法。定期或一次性收获植物体的全部，包括地上、地下部和枯枝落叶、落花（果）等，然后称重。

②黑白瓶法。测定水体中浮游植物的初级生产力常用此法。“白瓶”透光，能进行光合作用和呼吸作用，“黑瓶”不透光，无光合作用，而只有呼吸作用，通过计算光合作用和呼吸作用引起 CO_2 含量的变化，推算出浮游植物生产力的大小。

③二氧化碳测定法。利用二氧化碳红外气体分析仪，测定空气通过叶室后的二氧化碳浓度变化，测算光合强度，并估算生产力。

④pH 测定法。通过测定水体中 pH 的变化，计算浮游植物光合作用和呼吸作用引起 CO_2 含量的变化，推算出生产力的大小。

⑤叶绿素测定法。根据叶绿素含量或叶绿体内与光合作用强度有关的生物活性物质的含量，估算初级生产力。

⑥同位素标记法。应用同位素 ^{14}C 测定植物对 CO_2 的吸收同化能力。

⑦原料消耗测定法。利用矿质营养的消耗来测定水体特别是海洋的初级生产力。

2. 生态系统中的次级生产

（1）次级生产的过程

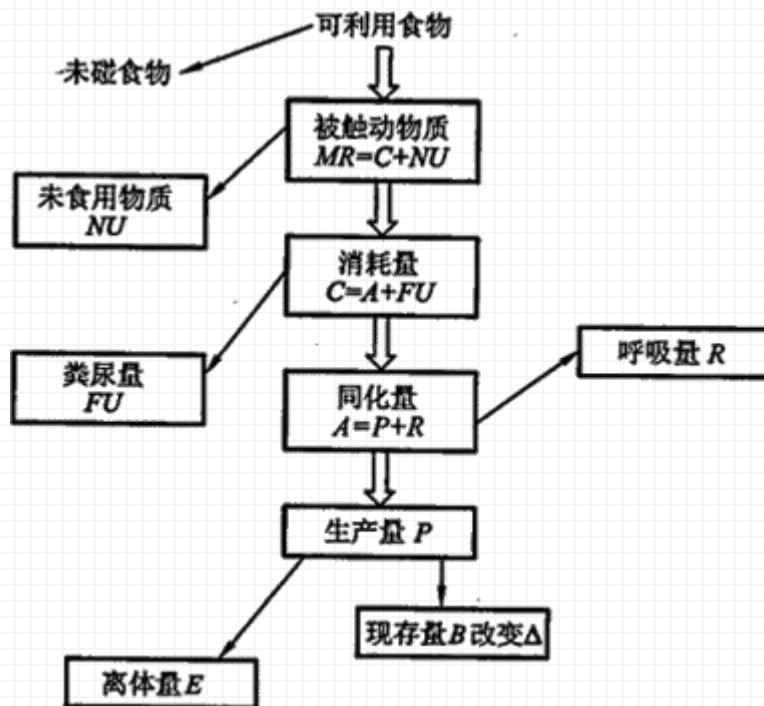
次级生产是指生态系统初级生产以外的生物有机体的生产，即消费者和分解者利用初级生产所制造的物质和储存的能量进行新陈代谢，经过同化作用转化形成自身的物质和能量的过程。

牧草被牛羊取食，同化后增加牛羊的质量，牛羊产奶、繁殖后代等过程都是次级生产。初级生产是自养生物有机体生产和制造有机物的过程，而次级生产是异养生物有机体再利用、再加工有机物的过程。

牛羊等取食牧草，为一级消费者。由于二级、三级消费者取食的都是有机物，其能量流动及其加工过

程与一级消费者基本相同，源于同一类型——动物性生产，都通称为次级生产或次级生产力。生态学中一般不再划分三级、四级生产力。

从理论上讲，绿色植物的净初级生产量都可以成为草食动物利用的初级生产量，但实际上草食动物只能利用净初级生产量中的一部分。形成这一情况的原因是多方面的：或因不可食用，或因种群密度过低而不易采食；即使已摄食的，还有一些不被消化的部分，还要再除去呼吸代谢要消耗的一大部分能量。



次级生产可以概括为下式：

$$C=A+FU$$

式中：

C——摄入的能量；

A——同化的能量；

FU——排泄物、分泌物、粪便和未同化食物中的能量。

A又可进一步分解为：

$$A=PS+R$$

式中：

PS——次级生产的能量；

R——呼吸中丢失的能量。

所以

$$C=PS+FU+R$$

那么，次级生产可表示为：

$$PS=C-FU-R$$

（2）次级生产量的测定

①按同化量和呼吸量估算生产量，即 $P=A-R$

②按摄入的能量扣除粪尿量估算同化量，即 $A=C-FU$

③按个体增量估算生产量，即 $P=P_g+P_t$

式中：

P_t ——生殖后代的生产量；

P_g ——个体增重。

3. 生态系统中的分解作用

（1）分解作用的意义

有机物质的分解过程，虽然包括非生物的和生物的，但总的来说，在分解动、植物有机体方面起决定作用的是生物。分解者分解有机物质的过程可分两大类，即有氧呼吸和厌氧呼吸。高等动物、多数原核生物进行有氧呼吸，在腐食者生物中，进行厌氧呼吸者也只是少部分，但在生态系统中的作用是重要的。

对整个生态系统来说，厌氧性腐食者能“有效地”利用能量和物质。分解有机物质的腐食者包括真菌、细菌等，它们具有各种酶系统，酶被分泌到死亡的有机物质中，使有机物质分解。其分解产物一部分为微生物吸收，一部分保留在环境中，但没有一种腐食者能将有机残体彻底地分解。生物圈中营分解作用的生物群体包括许多种类，其分解作用是逐级、渐次进行的。

特里布（Telibu）把纤维素薄片埋入土壤中观察其分解过程，发现了有趣的生物演替现象，首先是真菌侵入，以后是大量细菌。当薄片裂开后，线虫和其他土壤无脊椎动物出现，抢食碎片。腐食者尤其是小动物（原生动物、土壤蟠类、线虫类、介形类及蜗牛类等）在分解有机物质中的作用是将腐屑分裂为小碎片，给微生物作用增加有效面积，增加蛋白质和生长物质，刺激微生物生长等。

分解有机物质的 3 个阶段是：

①非生物和生物作用形成有机质颗粒腐屑。

②微生物作用形成腐殖酸和产生可溶性有机物。

③腐殖质的缓慢矿化。

有机物分解，对整个生态系统产生了一系列重要的生态效应：

①通过动、植物残体有机物质的分解，使营养物质得到再循环，微生物种群得到恢复和繁衍。

②为碎屑食物链的各级生物提供了食物和物质基础。

③产生了有调控作用的“环境激素”(environmental hormone)，可能对生态系统中其他生物的生长产生重大影响。

④改造了地球表面的惰性物质。

总之，有机物质的分解过程使营养物质得以再循环，它们在生态系统中的功能非常重要，倘若没有分解者将死亡的有机体和排泄物分解转化为生产者可以再度吸收利用的营养，那么，可供植物利用的营养元素总有一天会被用尽，而死亡的有机体和一些废弃物也会堆积如山，导致生物本身难以继续生存。

(2) 分解过程及其影响因素

有机物的分解是许多生物（包括动物和微生物）的通力合作和非生物因素的理化作用过程，并不是一种“分解者”生物的特定作用。

①环境因素。环境的光、温、水及氧气状况，环境中分解者所需元素及营养状况。

②生物因素。生物的构成及生物群落内种间的相互作用等。

第三节 生态系统的物质循环

1. 生物地球化学循环

(1) 概念

生物地球化学循环是指各种化学元素和化合物，在不同层次、不同大小的生态系统中，沿着特定的途径从环境到生物体，再从生物体到环境，不断地进行着反复循环变化的过程。

(2) 类型

根据物质循环的路径不同，从整个生物圈的观点出发，可分为气相型循环和沉积型循环两种类型。

气相型循环的储存库主要是大气圈和水圈。氧、二氧化碳、水、氮、氯、溴和氟等都属于气相循环类型。气相型循环把大气和水密切地联结起来，具有明显的全球性循环特点，因此是一种比较完善的循环类型。它们在生态系统中的分布较均衡，局部短缺现象相对较少，局部短缺发生后，也会依靠完善的循环功能而得到补充。

2. 主要物质的生物地球化学循环

(1) 水循环

没有水，生命不能维持，生态系统不能运动。水是生态系统中其他生命必需物质得以无限循环运动的介质，没有水循环也就没有生物地球化学循环。

(2) 碳循环

碳是生物体重要组成部分，它构成生物体质量（干重）的 49%，也是大气的组分之一，如 CO_2 ， CH_4 ，

与全球气候联系密切，因此引起了全球对碳循环的关注和研究。

（3）氮循环

氮循环的途径。氮是组成氨基酸、蛋白质、核酸的主要成分，是构成生物有机体的重要元素之一。氮的主要储存库是大气，大气中氮的含量约占大气总体积的 79%。而地表及底土只含有 0.03% 的氮。虽然氮和碳循环的主要储存库都是大气圈，但是氮通过生态系统的途径在若干重要方面与碳不同。

（4）磷循环

磷是生物有机体不可缺少的重要元素。首先，磷参与了光合作用过程，没有磷也就不可能形成糖类。磷是生物体内能量转化必需的元素，高能磷酸键是细胞内一切生化作用的普遍能源，如果光合作用产生的糖类不随后进行磷酸化，那么，光合作用中碳的固定将是无效的。磷也是生物体遗传物质 DNA 的重要组成部分。另外，磷还是动物骨骼和牙齿的主要成分。所以，没有磷就没有生命，也不会有生态系统中的能量流动。

（5）硫循环

硫是植物和动物生存所必需的元素。硫大量贮存于岩石圈、水圈及土壤圈中，但有少量以气态及气溶胶形态存在于大气圈，并与陆地及水体频繁交换。通常把硫循环看作是一种沉积型循环，但由于活跃的大气库的存在以及人类活动的影响，许多人更倾向于将其列为介于气相型与沉积型之间的中间类型循环。土壤中的硫主要呈硫酸盐及有机硫态，在一定的还原条件下可生成硫化氢气体，释放到大气中。

3. 有毒物质的富集

一些物质的化学性质比较稳定，特别是结构元素或物质被生物吸收后固定，并可沿食物链积累。有些有毒物质常被固定在生物有机高分子中，不易分解，一旦进入生态系统，便立即参与物质循环，在循环过程中性质稳定，不易降解或排除，在有机体内不断富集、浓缩。这种现象叫作生物富集作用。食物链的富集作用也称为生物学放大作用，是指有毒物质沿食物链各营养级传递时，在生物体内的残留浓度不断升高，越是上面的营养级，生物体内有毒物质的残留浓度越高的现象。

第四节 生态系统的发展与稳定

1. 生态系统的发展

生态系统从幼年期到成熟期的演替发育过程的主要特征是结构趋于复杂和有序，多样性增加，功能完善以及稳定性增加具体包括以下几个方面：

（1）群落结构

在演替过程中，一般认为物种多样性趋于增加，某物种或某小类群占优势的情形趋于减少，即均匀性趋于增加。但在顶极期，多样性指数可能有下降的情形。物种多样性提高和营养结构的复杂化，是生物种

间联系盘根错节、种间竞争激烈的反映，并由此导致生态位分化，物种的生活史复杂化。

（2）能量流动

幼年期的生态系统， P/R （ P 为总生产量， R 为群落呼吸量）大于 1，而成熟稳定的生态系统中， P/R 接近于 1。由此可见，对自养演替过程的生态系统来说比率是表示生态系统相对成熟状况的功能性指标。在富营养化湖泊的异养过程中，早期的 P/R 小于 1，并向 P/R 等于 1 发展，表示污水系统向贫养化或净化方向发展。

（3）营养物质循环

在生态系统的发展过程中，主要营养物质如氮、磷、钾、钙的生物地球化学循环，有向更加关闭发展的倾向。因此，成熟系统具有更大的网络和保持住营养物质的功能，使营养物质丧失量少，输入量和输出量接近平衡。有机化合物多样性的增加，在生态系统发育中可能更重要。

（4）稳定性

生态系统在与环境因素之间进行物质和能量交换的过程中，同时也会不断受到外界环境的干扰和负影响。然而，一切生态系统对于环境的干扰所带来的影响和破坏都有一种自我调节、自我修复和自我延续的能力，如森林的适当采伐、草原的合理放牧、海洋的适当捕捞，都会通过系统的自我修复能力来保持木材、饲草和鱼虾产品产量的相对稳定，我们把生态系统这种抵抗变化和保持平衡状态的倾向称为生态系统的稳定性或“稳态”。

2. 生态系统的稳定性及其调节机制

（1）生态系统稳定的条件

①系统的多样性。生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境差异、生态过程变化的多样性。此处的生境主要是指无机环境，如地貌、气候、土壤、水文等。生境的多样性是生态系统稳定的基础，生境多样性造就了生态系统的多样性，多样化的生物成分与非生物环境形成错综复杂的网络关系，从而增强生态系统的稳定性。

②干扰。干扰是自然界的普遍现象，就其字面含义而言，是指平静的中断、正常过程的打扰或妨碍。生物群落不断经受着各种随机变化的事件，正如 F. E. Clement 指出的“即使是最稳定的群丛也不完全处于平衡状态，凡是发生次生演替的地方都受到干扰的影响”。

③生态系统演化阶段。奥德姆（E. P. Odum）关于生态系统随时间而演替的过程大致可分为三个阶段或状态。

a. 正过渡状态系统：亦称增长系统（growth system），是指该系统能量的输入超出输出，总生产量（ F ）超过总呼吸量（ R ），即 $P/R > 1$ ，则多余的能量参与系统内部结构的改变，使系统增大。

b. 稳定状态系统：亦称平衡系统（balance system），即该系统输入和输出相等， $P=R$ ， $P/R=1$ 。在这种情况下，没有净生产量，生物量没有净增长，生物量对每天生产力的高比率意味着缓慢的周转。

c. 负过渡状态系统：亦称衰老系统（aging system），即系统输出的物质和能量比输入的多， $P<R$ ， $P/R<1$ ，以致库存量消耗的速率超过被补充的速率，结果使该系统变小或不活跃。

④环境影响。生物赖以生存的环境条件（气候的、地质地貌的、土壤的等），并不是一成不变的。随着环境的变迁，当地的顶极生态系统以及生态演替的模式也会发生变化，其方向是适应变化了的新环境条件。也就是说，演替的前一阶段所改造的环境，为后一演替阶段的生物群落的出现准备了环境条件。但是，从进化的意义上讲，环境的改变却处于主动地位，即环境通过选择迫使生态系统向着其改变的方向发展和进化。

（2）反馈调节

生态系统是一个具有稳态机制的自动控制系统，它的稳定性是通过系统的反馈来实现的。当生态系统中某一成分发生变化时，必然会引起其他成分出现一系列的相应变化，这些变化最终又反过来影响起初发生变化的那个成分，这个过程便称为反馈。反馈有两种类型，即负反馈和正反馈。

（3）稳态机制

①个体水平的生态适应机制。在个体水平上，主要通过生理的与遗传的变化去适应环境的变化，通过适应，形成生活型、生态型、亚种以至新种，使物种多样性和遗传基因的异质性得到加强，同时提高了对环境资源的利用效率。许多生物还具有不同程度的再生、愈合和补偿能力。一些低等动物受伤后，器官有再生能力，如蚯蚓、海星、蜗虫等都具有再生能力。

②种群水平的反馈调节机制。种群数量变动是由矛盾着的两组过程（出生和死亡，迁入和迁出）相互作用决定的。因此，所有影响出生率、死亡率和迁移的物理和生物因子都对种群的数量起着调节作用。从自然选择的意义上讲，种群的数量变动实际上是种群适应这种多因素综合作用而发展成的自我调节能力的整体表现。

③群落水平的种间关系机制。在群落水平上，生物种间通过相互作用，调节彼此间的种群数量和对比关系，同时又受到共同的最大环境容量的制约。例如，虫媒花植物和传粉昆虫可以相互促进，而虫媒植物的繁衍又有利于加强与植物有关的食物链。

群落内物种混居，必然会出现以食物、空间等资源为核心的种间关系，长期进化的结果，又使各种各样的种间关系得以发展和固定，形成有利、有害，或无利无害的相互作用。多个物种在一起相生相克，保持系统稳定。

④系统水平的自组织机制。一般系统论认为系统存在的空间总是有限的，开放系统必然存在外环境，

系统与环境之间的相互作用是经常的，环境对系统的干扰是随机的。开放系统要保持其功能的稳定性，系统必须具备对环境的适应能力和自我调节能力。

（4）生态系统的控制论特点

①无目标、非中心的自我控制。按控制论的观点看，任何一个自然过程都是一种信息转换过程。有转换性能的结构可看作是转换器，对转换性能起调节作用的部件称为调节器，控制调节器的人或物称为控制者。工业系统的控制者和调节器与转换器明显分离，独立组成一个集中化的调控部分。

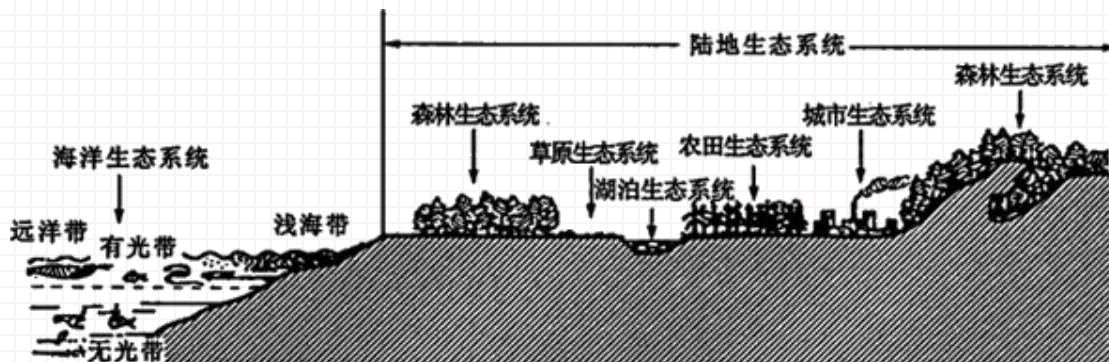
②多层次控制。自然生态系统总是由具垂直分离特性的层次构成的，大系统套小系统，小系统套更小的系统。在同一层次内，系统又由相互联系，但又彼此相对独立的组分构成，形成系统的水平分离特征。

③多元重复。多元重复是指在生态系统中，有1个以上的组分具有完全相同或相近的功能，或者说在网络中处在相同或相近生态位上的多个组成成分，在外来干扰使其中1个或2个组分被破坏的情况下，另外1个或2个组分可以在功能上给予补偿，从而相对地保持系统输出稳定不变。

第五节 生态系统的主要类型

1. 生态系统的类型划分

凡是有生物的地方，生物就与其居住环境构成生态系统。由于气候、土壤、基质、动植物区系不同，在地球表面可形成形形色色、多种多样的生态系统。



2. 典型的生态系统类型

（1）森林生态系统

森林是以木本乔木为主体的陆地生态系统，是地球初级生产力的重要贡献者。1984年，陆地生态系统生产的 $102 \times 10^9 \text{t}$ 有机物质中，森林的生产量约占56.8%，草地约占20%，农作物约占10%。在被人类大规模砍伐之前，世界林地面积约占地球陆地总面积的45.8%，目前，全世界森林面积已经下降到40亿 hm^2 ，约占陆地面积的31%，相当于人均 0.6hm^2 。

（2）草原生态系统

草原生态系统是以各种多年生草本占优势的生物群落与其环境构成的功能综合体。草原是内陆半干旱

到半湿润气候下的产物。全世界草原面积约 $3.2 \times 10^7 \text{km}^2$ ，占陆地面积 21%，是人类重要的畜牧业基地。但现在由于被开垦为农田或因过度放牧而退化，其面积在不断缩小。

(3) 海洋总面积约 $3.61 \times 10^8 \text{km}^2$ 占地球表面 70.8%，平均水深 2750m，占全球水量的 97%，是生物圈内面积最大、层次最厚的生态系统。海水是一种混合液体，含有多种溶解固体、气体和少量悬浮有机物，平均含盐量约 3.5‰ 从海岸线到远洋，从表层到深层，水的深度、温度、光照和营养物质状况不同，生物的种类、活动能力和生产水平等差异很大，从而形成了不同区域的亚系统（图 5-18）。

(4) 淡水水域生态系统

淡水生态系统包括江河、溪流、泉水与湖泊、池塘、水库等陆地水体，总面积约为 $4.5 \times 10^7 \text{km}^2$ 。水的来源主要靠降水补给，含盐度低。根据水的流速不同，可分为流水和静水两类，它们之间常有过渡类型，如水库等，有时难于把流水与静水截然分开。

(5) 湿地生态系统

湿地（wetland）是介于陆地和水生环境之间的过渡带，并兼有两种系统的某些特征，由于水陆相互作用形成了独特的生态系统类型，广泛分布于世界各地，是自然界最富生物多样性的生态景观和人类最重要的生存环境之一。1971 年湿地公约中，把湿地的基本概念认定为：“湿地系指不论其为天然或人工、长久或暂时的沼泽地、泥炭地或水域地带，带有或静止或流动，或淡水、半咸水或咸水水体者，包括低潮时水深不超过 6m 的水域。”

(6) 荒漠生态系统

荒漠生境的特点是水分稀少，年降雨量低于 250mm。依据温度状况不同，又可分为热荒漠和冷荒漠。热荒漠主要分布在高气压的亚热带和大陆性气候特别强烈的地区。初级生产者多为旱生和短命植物，主要是半灌木和草本植物。冷荒漠主要分布在极地或高山严寒地带，环境条件极为恶劣，植物种类贫乏，多呈垫状或莲座状生长，分布非常稀疏。

(7) 冻原生态系统

冻原分布在高纬度地带和高山树线以上。总的特点是气候严寒（最热月平均温度不超过 10°C ），生长期短（不超过两个月），离地面不远就是永冻层，夏季土壤仅解冻到 15-20cm 深处。冻原的基本特点之一是森林绝迹，但在过渡地带，可有片断森林出现，称为森林冻原。初级生产者以苔藓和地衣为主，也分布有一些草本类植物和矮小的木本植物。冻原生态系统的消费者有驯鹿、北极狐、北极熊、鹑鸡、鼠、迁移鸟类和昆虫等。

(8) 农田生态系统

农田生态系统是在一定时间和地区内，人类从事农田生产，利用农田生物与非生物环境之间以及与生

物种群之间的关系，在人工调节和控制下，建立起来的各种形式和不同发展水平的农田生产体系。

（9）城市生态系统

城市生态系统是城市居民及其生存环境相互作用的网络结构，也是人类对自然环境适应、加工、改造而建设起来的特殊的人工生态系统。城市生态系统的组成，除了生物与非生物要素之外，还包括人类和社会经济要素。这些要素通过人类的生产、消费，实现系统能量与物质的流通转化，从而形成一个内在联系的统一整体。

第六章 应用生态学

第一节 全球生态问题

第二节 生态系统管理、可持续发展与生态系统服务

第三节 生态农业与生态工程

第一节 全球生态问题

（一）全球生态问题

1. 全球变化

温室气体是指那些对长波辐射有强烈吸收作用的气体。最重要的温室气体除了二氧化碳外，还包括甲烷、一氧化二氮和氢氟烃、全氟炔、六氟化硫等。其中 CO₂ 的作用约占全部温室气体作用的 50%以上（IPCC，1996），大气中的水蒸气也对温室效应起着重要作用。与工业革命前相比，大气中 CO₂，CH₄，N₂O 的浓度分别增加了大约 30%、145%、15%。温室气体浓度的增加导致全球变暖与气候变化。

2. 资源问题

（1）能源问题

当代世界的能源危机，实质是指石油、天然气和煤等化石燃料的危机。随着世界人口的迅速增长和平均消费水平的提高，人类对能源的依赖性也更强。现代人的寿命是其祖先的 2 倍，但每年消耗的自然资源是祖先的 9 倍。而且，现代人一年中的消费，要比其祖先在 100 万年中的消费还多。

（1）水资源问题

随着人口增长和人类文明程度的提高，地球的耗水量不断增长。公元前每人每天消耗 12L 水，中世纪每人每天为 20~40L 水，18 世纪每人每天为 60L 水，现在增至每人每天几百升水。在急剧膨胀的世界人口中，有 1/3 的人生活在缺水地区。人类对水消耗的增长速度比人口的增长快 2 倍，到 2025 年世界 2/3 的人口将遭受到缺水的痛苦。

（2）生物资源问题

我国森林面积为 $13370 \times 10^4 \text{hm}^2$ ，覆盖率为 13.92%，森林类型众多，拥有各类针叶林、针阔叶混交林、

落叶阔叶林、常绿阔叶林和热带林，以及它们的各种次生类型。在这多种类型的森林中，栖息着丰富多样的野生动物。据统计，我国有 6347 种脊椎动物，其中哺乳类 581 种，鸟类 1244 种，两栖类 284 种，爬行类 376 种，它们大部分栖息在森林中或林缘。

（4）土地资源退化问题

土地资源退化是指由于环境因素或人为因素干扰，致使土地生态系统的结构和功能失调，表现为土地生物生产能力逐渐下降的过程。就目前而言，土地退化的形式主要有土壤侵蚀、土地沙化、土壤次生盐碱化、土壤污染，以及土壤肥力退化等。

3. 环境污染

工农业生产、交通运输、城市化所导致的大气与水体污染以及土地退化乃至气候的变化，正从区域扩展至全球范围。所谓环境污染是指人类直接、间接制造或所用物品的废弃物等排放到环境中，其数量超过了环境的自净能力，使环境的理化和生物学性状发生了有害的改变。一般按环境库的种类将环境污染分为大气污染、水域污染和土壤污染。

（1）大气污染

大气污染物主要是粉尘、二氧化硫（SO₂），一氧化碳（CO）、氮氧化物、氟化物和糖类等。燃烧化石燃料产生的 SO₂ 遇水形成硫酸雾与雨雪。酸雨被称为空中“死神”，它使土壤、河湖酸化，动、植物受害，鱼类死亡。如美国约有 3000 个湖泊酸化，其中 1200 个湖泊全部无鱼，被称为“水沙漠”。

（2）水域污染

在自然条件下水体溶解元素的含量称为自然背景值，简称本底值。如一般天然水中氟的本底值为 0.1~0.4mg/L；镉的本底值为 0.07~0.013mg/L。对水体造成较大危害的人为污水污染，包括工业废水、城市生活污水以及农村污水和农业退水（即从农田中流出的水）。农田灌溉后排出的水，或雨后农田径流水中常含有农药和化肥。

（3）土壤污染

土壤污染物的来源：一是厂矿废水废渣的直接污染；二是大气污染物的沉降和随雨水进入土壤；三是农业生产中化肥、农药等的施用，使土壤受污染。受到污染的土壤不仅变得板结、贫瘠、盐碱化，而农作物吸收土壤中的有毒物质后，使农产品具有毒性，危及人畜健康。

4. 人口问题

人口问题是生态问题的根源，它主要表现在几个方面：

（1）人口数量的急增

（2）数量增长不平衡

- (3) 人口老龄化
- (4) 性别比例失调
- (5) 人口城市化
- (6) 人口健康状况下降

第二节 生态系统管理、可持续发展与生态系统服务

1. 生态系统管理

生态系统健康是生态系统管理的理论基础和技术支撑，同时也是生态系统管理的目标。生态系统管理是保障生态系统健康存在和人类社会可持续发展的重要手段和途径。1988 年 Agee 与 Johnson 的《公园和野生地的生态系统管理》一书的出版，标志着生态系统管理学的诞生。20 世纪 90 年代以来，生态系统和自然资源管理的概念越来越受到科学界和社会公众的关注。

(1) 生态系统管理的内涵和目标

自生态系统管理（ecosystem management）的概念提出以来，其定义和理论框架尚处在争议之中。综合不同的定义来看，生态系统管理可理解为，在充分认识生态系统整体性与复杂性的前提下，以生态系统健康、维护生态系统服务功能和可持续发展为目标，运用生态学、管理学、社会学及其他学科原理，依据对关键生态过程和重要生态因子长期监测的结果，对生态系统内外环境进行调控的管理活动。

(2) 生态系统管理的理论基础

- ①生态系统的完整性和时空尺度。
- ②生态系统的整体性原理。
- ③生态系统的动态机制。
- ④干扰与生态系统稳定性。
- ⑤生态系统的复杂性与不确定性。
- ⑥生态系统多样性。

①生态系统的完整性和时空尺度。生态系统的完整性主要取决于系统内部生态学过程的完整性。生态系统管理所关心的生态学过程主要包括水文学过程、生物生产力、生物地球化学循环、有机物的分解、生物多样性维持等。这些生态学过程往往对应着不同的空间和时间尺度。在一个时空尺度上收集的信息数据，并不能确切地反映出另一个尺度上的变化。

②生态系统的整体性原理。生态系统整体的结构和功能不等于其内部各单元的结构与功能的堆积与相加，而是各单元相互联系、相互作用地产生新功能。因此，其中任何一个单元的变化必然会以不同的方式和程度影响其他单元甚至整个系统。各单元特定状态的最佳组合秩序构成了生态系统整体的最优化，才会

表现出最佳的功能状态。

③生态系统的动态机制。现实中的生态系统都是开放的系统，外界环境的变化自然会影响整个系统及其部分的行为，使生态系统的结构、功能和生态学过程以及景观表现出特定的动态特性，如生态系统的演替和进化。但是生态系统对环境变化具有一定的适应能力，在一定临界条件之内，生态系统会在动态中保持相对的平衡和稳定。生态系统管理必须承认系统的动态演替或进化是生态系统所固有的属性，管理就是企图动态地调控生态系统的演替进程和演替方向，寻找控制生态系统动态演替的关键因素，阐明生态系统对外界环境变化的反应方式。

④干扰与生态系统稳定性。在外界环境胁迫或干扰下，生态系统发生动态震荡，振荡后的生态系统的稳定状态既可能是原来生态平衡的恢复，也可能是新的平衡的建立，还可能是系统的退化或崩溃。这不仅取决于环境胁迫或干扰的类型和强度，还取决于与生态系统结构进化、复杂性相关联的生态系统稳定性。

⑤生态系统的复杂性与不确定性。自然生态系统的环境条件具有极大的地理分异性，变化具有一定的不确定性；生态系统内部的物质循环、能量转换和信息流的关系错综复杂，也经常会受到一些外界的随机扰动，并且生态系统对环境的应答和反馈多表现出多样性。此外，生态系统的社会经济环境在区域间发展极不均衡，人类对生态系统功能的要求，也因价值观和生活水准而多种多样。

⑥生态系统多样性。生态系统结构越复杂，系统的自我修复和维持能力也越强，越有利于抵抗外界干扰。生态系统多样性是生态系统结构复杂性的基础，是决定生态系统稳定性和可持续性的重要因素。生物多样性在控制各种生态学过程中起着关键性作用，能够为生态系统适应环境变化、未来的人类生存发展提供必需的基因资源储备。

（3）生态系统管理的数据基础和方法

生态系统的有效和成功管理，依赖于管理前及管理过程中数据信息的采集、处理、存储和取舍。由于生态系统的复杂性和层次性，因此在搜集数据时应注意覆盖不同层次和尺度，包括个体、种群、群落、生态系统、景观、生物圈等不同的空间尺度。

（4）生态系统管理的程序和适应性管理

生态系统管理的实践活动一般包括如下步骤和行动：①确定可持续的、明确的和可操作的管理目标；②明确被管理生态系统的空间尺度和时间尺度，尤其是确定等级系统结构，以核心层次为主，适当考虑相邻层次内容；③收集适当的数据，理解生态系统的复杂性和相互作用，提出合理的生态模型；④监测并识别生态系统内部的动态特征，确定生态学限制因子；

⑤分析和综合生态系统的生态、经济和社会信息，制定合理的生态系统管理政策、法规和法律；⑥选择和利用生态系统管理的工具和技术，⑦履行生态系统的适应性管理和责任分工，注意协调管理部门与生

态系统管理者、公众的合作关系；⑧及时地对生态系统管理的效果进行确切的评价，提出生态系统管理的修正意见，完善生态系统的适应性管理计划。

2. 可持续发展

《我们共同的未来》定义可持续发展为：“既满足当代人的需求，又不对后代人满足其自身需求的能力构成危害的发展。”这一概念在 1989 年联合国环境规划署（UNEP）第 15 届理事会通过的《关于可持续发展的声明》中得到接受和认同。它包括了两层含义：一是人类要发展，要满足人类的发展需求；

二是不能损害自然界支持当代人和后代人的生存能力，而且绝不包含侵犯国家主权的含义。联合国环境规划署理事会认为，可持续发展涉及国内合作和跨越国界的合作，意味着国家内和国际间的公平，意味着要有一种支援性的国际经济环境，从而促进各国，特别是发展中国家的持续经济增长与发展，这对于环境的良好管理也具有很重要的意义。可持续发展还意味着维护、合理使用并且加强自然资源基础，这种基础支撑着生态环境的良性循环及经济增长。

第三节 生态农业与生态工程

1. 生态农业

生态农业最早由美国密苏里大学土壤学家 W. Albreche 于 1971 年提出。此后，M. C. Merrill 和 M. K. Worthington 等发展并充实了生态农业的内涵。M. K. Worthington 认为，生态农业是生态上能自我维持的、低输入的、经济上有生命力的，目标在于环境方面或伦理方面、审美方面不产生大的、长远的及不可接受的、变化的小型农业系统。

具体地说，生态农业必须具备以下 7 个最重要的条件：①生态农业必须是自我维持（包括能量、营养元素等）的系统；②生态农业必须实行多种经营；③生态农业的规模应该小一点；④生态农业单位面积净产量必须是高的；⑤生态农业在经济上必须是可行的；⑥必须在农场就地加工农产品并直接卖到消费者手里，以避免中间商从中分享利润；⑦必须考虑有利于保护农村自然优美的景观，使人和畜禽能健康地生活。

2. 生态工程

（1）生态工程的概念

生态工程是 20 世纪 60 年代以来全球生态危机的爆发和人们寻求解决对策以及强调资源环境保护的宏观背景下应运而生的，它是应用生态学中的一门由多学科渗透形成的分支学科。我国学者马世骏早在 1954 年就提出来了“生态工程”一词，而国际公认的生态工程思想和生态工程概念（ecological engineering, ecoengineering）仅在 20 世纪 80 年代才提出。

（2）生态工程的原理

运用生态控制论原理去促进资源的综合利用、环境的综合整治及人类社会的综合发展是生态工程的核心

心。我国学者马世骏等在系统生态学理论的基础上，根据我国朴素的生态工程实践经验，把生态工程原理总结为整体、协调、自生、再生循环等基本原理。

（3）生态工程的类型与应用

①物质能量的多层分级利用系统。这类系统可以进行多类型、多途径模拟，并可在短期内获得显著的经济效益。是利用秸秆生产食用菌和蚯蚓等的生产设计。秸秆还田是保持土壤有机质的有效措施。但是，秸秆不经处理直接返回土壤，需经过长时间的发酵分解，才能发挥肥效。

①水陆交换的物质循环系统。食物链是生态系统的基本结构，通过初级生产、次级生产、加工、分解等完全代谢过程，完成物质在生态系统中的循环。桑基鱼塘是比较典型的水陆交换的物质循环系统，在我国南方水网地带通过挖低填高，低作塘，高作基，基上种桑（或种果、稻、花、草等），塘中混养多种鱼类。基上种桑就形成桑基鱼塘，桑叶养蚕，蚕沙（蚕粪及废弃物）养鱼，鱼粪肥沃塘泥，塘泥就近肥桑，形成了“桑—蚕—鱼—桑”的水陆交换的物质循环系统。

随着生产环境和条件的变化，这种系统产生了很多变形，图 6-2 是桑基鱼塘的一个改良系统。

②“废物”再生的环境调节工程系统。工厂排出的余热、燃料燃烧时释放的二氧化碳和氮氧化物以及加工工业废液中的金属，是城市和一些工业区广泛存在的环境污染源，回收和消除此类污染物质是城市建设和工矿区环境保护工作中必须考虑的重要问题。

③多功能污水自净工程系统。在发育正常的自然生态系统中，同时进行着富集与扩散、合成与分解、拮抗与加减等多种调节、控制作用过程。在通常情况下，自然生态系统内部不易出现由于某种物质的过多积累而造成系统崩溃或主要生物成分的大量死亡，这是由于系统本身就拥有自行解毒的微生物和解毒的工艺（物理的、化学的）过程。即使由于某种物质过分积累，破坏了系统原来的结构，也会出现适应新情况的生物更新。

④多功能农工联合生产系统。生态系统通过完全的代谢过程（同化和异化），使物质流在系统内循环不息，这不仅保持了生物的再生，并通过一定的生物群落与无机环境的结构调节，使各种成分互相协调，达到良性循环的稳定状态。这种结构与功能统一的原理可应用于农村工农业生产布局、城市规划和国土区域治理。