

3

生态系统中的生物与环境

本章提要

生态学是研究生物与环境相互关系的科学。本章主要从生物个体水平层次上介绍生物与环境的关系,阐述生物的环境、环境因子、生态因子的特性及作用规律,栖息地环境因子对生物的生态作用及生物对栖息地的适应和生物的生态反作用,生物生态适应的形态、生理及生化机制。使学生了解生物与环境的统一性,生物与环境相互依存、协同进化,树立进化的观点。

天有时,地有气,材有美,工有巧,合此四者,然后可以为良。材美工巧,然而不良,则不时,不得地气也。

——《周礼·冬官·考工记》

3 1 生物与环境关系的基本概念

3 1 1 生物种与个体生态学

一般情况下,生物以个体的形式存在,如一头牛、一只鸟、一棵树等,自然界的生物个体几乎是无穷的。有些生物个体之间很相似,而有些个体之间则性状迥异,为了便于识别,分类学家常把自然界中同形的生物个体归为同一生物种。生物学中,物种的概念是指一类生物个体的集合,其中的个体之间在自然条件下能相互交配产生具有生殖能力的正常后代个体。不同物种之间存在明显的形态上的不连续性及不同形式的生殖隔离。众所周知,猫、狗、狮、虎、水稻和小麦分别是不同种的生物。不同种的生物之间的形态特征和遗传组成各不相同。因此,物种是由内在因素(生殖、遗传、生理、生态及行为)联系起来的个体的集合,是自然界中的一个基本进化单位和功能单位。

不同的物种之间存在明显差异,但不管差异多大,无论是动物、植物还是微生物,它们都在一定环境中生存,一方面生物种要从环境中获取其生活必需的物质资源以构建自身有机体,同时还要获得能量资源进行各种生命活动,其生存与活动时刻会受到自然环境的制约与影响;另一方面,生物又时刻对所处的环境产生各种反应,并影响环境。物种间差异及生殖隔离的产生,性状迥异的生物的形成正是生物对千变万化的环境适应的结果。由于环境的变动和一个种的分布区内环境的异质性,常常会引起物种性状的改变或分化。所以物种是在生物界的漫长历史中进化产生的,是生物对环境异质性的适应的产物,它不能脱离其生存环境,每一物种多在自己的进化过程中形成了和环境一一对应的关系。个体生态学(*autecology*)就在个体水平层次上研究这种一一对应的关系。

个体生态学是以生物个体及栖息地为研究对象,研究栖息地环境因子对生物的影响及生物对栖息地的适应和生态适应的形态、生理及生化机制。由于个体生态学涉及生物个体的生活及生物种的生存和进化,所以可定义个体生态学是研究生物个体发育(*individual development*)、系统发育(*systematic development*)及其与环境关系的生态学分支。

生物的个体发育是指生物个体从出生到死亡的生长发育过程,在个体发育过程中受到环境因子的作用,生物个体也对特异的环境产生适应,在不同的环境因子(量或质的差异)作用下,生物个体会有不同的表现性状。可见,一个生物种内的所有个体,并非是完全同质的,而是存在着各种各样的变异。

生物种的性状差异来源基因型与表型两个方面。前者是生物种的遗传本质,即生物性状表现所必须具备的内在因素;后者是与环境结合后实际表现出的可见性状。一个物种的性状随环境条件而改变的程度称做该种的可塑性。植株的高低、叶子的大小、分支的多少等,属于非遗传性变异。另一类变异来自基因型的改变,主要是通过基因突变与基因的重组实现。这类变异是可以遗传的,如果特定的环境因子作用下,变异幅度朝一个方向继续变化,则导致种的分化,这个过程即为系统发育。它是在环境作用下由个体发育一代接一代为适应环境而发生变异,并在选择作用下的物种进化过程(图 3-1)。

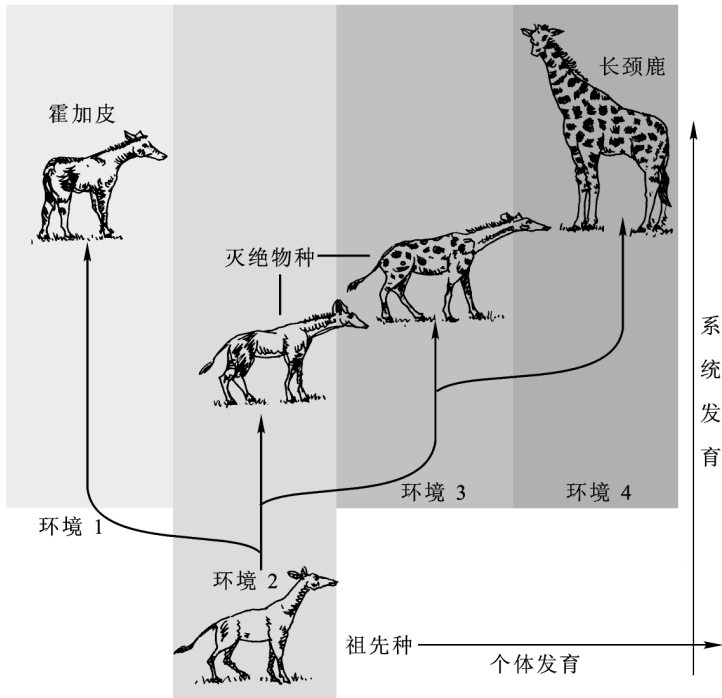


图 3-1 生物种在不同环境条件下的个体发育和系统发育(JL Hopson, 1989)

3 1 2 环境与生态因子

3 1 2 1 环境的概念与类型

广义的环境(environment)概念是指某一主体周围一切事物的总和。在生态学中,生物是环境的主体,环境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。环境有大小之分,如对生物主体而言,生物环境可大到整个宇宙,小至细胞环境。对太阳系中的地球生命而言,整个太阳系就是地球生物生存和运动的环境;对栖息于地球表面的动植物而言,整个地球表面就是它们生存和发展的环境;对于某个具体生物群落而言,环境是指所在地段上影响该群落发生发展的全部无机因素和有机因素的总和。环境这个概念既是相对的,又是具体的,即相对每个具体主体及研究对象而言,环境都有其特定的内涵,环境内涵的认识及界定,是生态系统边界划分的重要内容。

关于环境的分类,至今尚未形成统一的分类系统。一般可按环境的主体、环境的性质、环境影响的范围等进行分类。

按环境的主体分类可分为以人为主体的人类环境,其他生命物质和非生命物质均被视为构成人类环境的要素;另一种是以生物为主体的生物环境,即生物体以外的所有要素构成的环境。

按环境性质分为自然环境、半自然环境(经人类干涉后的自然环境)和人工环境。

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

按环境范围大小可分为宇宙环境(或称星际环境)、地球环境、区域环境、微环境和内环境。

宇宙环境(space environment)指大气层以外的宇宙空间。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。太阳辐射是地球的主要光源和热源,是地球上一切生命活动和非生命活动的能量源泉。太阳辐射能的变化影响着地球环境。例如,太阳黑子出现与地球上的降雨量有明显的相关关系。月球和太阳对地球的引力作用产生潮汐现象,并可引起风暴、海啸等自然灾害。

地球环境(global environment)由大气圈内的对流层、水圈、土壤圈及岩石圈组成,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。其中生物圈中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。

区域环境(regional environment)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。

微环境(micro environment)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。

内环境(inner environment)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。

3 1 2 2 生态因子的概念与类型

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则称生态因子(ecological factor)。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)。所有的生态因子综合作用构成生物的生态环境(ecological environment)。具体的生物个体或群体生活区域的生态环境与生物影响下的次生环境统称为生境(habitat)。环境因子、生态因子、生存因子是既有联系,又有区别的概念。

各种生态因子在其性质、特性、作用强度和作用方式等方面各不相同,但各种因子之间相互结合、相互制约、相互影响,构成了丰富多彩的环境条件,为生物创造了不同的生活环境类型。根据生态因子的性质,通常可将生态因子归纳为5类:

- ① 气候因子,如光、温、湿度、降水量和大气运动等因子。
- ② 土壤因子,主要指土壤物理、化学性质、营养状况等,如土壤的深度、质地、母质、容重、孔隙度、pH、盐碱度及肥力等。
- ③ 地形因子,指地表特征,如地形起伏、海拔、山脉、坡度、坡向及高度等地貌特征。
- ④ 生物因子,指同种或异种生物之间的相互关系,如种群结构、密度、竞争、捕食、共生及寄生等。
- ⑤ 人为因子,指人类活动对生物和环境的影响。

Dajoz(1972)根据有机体对生态因子的反应和适应性特点,将周期变动生态因子又分为第一性周期因素、次生性周期因素和非周期性因素。

第一性周期因素,是指由地球自转或公转及月相变化形成的光、温、潮汐的日、月、季节及年的周期性变化,由此进一步形成不同气候带,对生物种群分布起决定作用。生物的光温反应及对湿度的不同要求则是生物对这类因素的适应性反应。

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

水量周期性变化。这类因素对一定区域内的生物种群数量增减有较大影响。

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、火山喷发、地震及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。最近的研究表明自6亿年前出现动物以来,曾发生了6次重大的生物灭绝事件,其中最大的一次是2.5亿年前,有一半海洋生物种类、1/3陆生生物种类消亡。

3 1 3 生物与环境的基本关系

生物与外部环境的关系包括其与非生物环境和生物环境的关系。生物与环境关系的本质是既协同又斗争,主要表现为受环境制约、对环境的适应和对环境的反作用三种形式。其中,环境对生命系统的影响称为生态作用(ecological action),生命系统改变其自身的结构与过程以便与其生存环境相协调的过程称为生态适应(ecological adaptation),而生物反过来对环境的影响和改变称为生态反作用。

从较短的生态时间尺度看,生物与环境的关系以生态作用和适应为主,反作用为辅;但从较长的进化尺度看,生物与环境的关系则以反作用为主,例如生物对大气成分的调控。生态因子对生物的作用与生物的反作用之间的平衡使全球理化性状稳定在一定的状态,这一状态进一步决定生物的生存和发展。

3 1 3 1 生态作用

生态作用是指由于生态因子对生物发生作用(也称影响),使生命系统的结构、过程和功能发生相应的变化。在生态学尺度上,生态因子对生物的作用包括对生物的结构、过程、行为、功能、寿命和分布等的影响。非生物生态因子对生物的作用形式体现在因子的质、量和持续时间三个方面:

1 因子的质

指因子的状态是否对生物有意义,如光对于人类和其他哺乳动物的视觉,只有波长在380~760 nm时才有意义;而对大部分昆虫来说,波长则要比上述范围短些才有意义。可以说,因子的“质”相当于“开关变量”,对生物来说是“有”和“无”的关系。

2 因子的量

在因子的“质”对生物有意义的前提下,因子对生物的作用程度随其“量”的变化而变化。因子的量(数量或强度)决定其对生物作用及生物响应的程度,属于连续变量,对生物来说是“多”与“少”的关系。

3 因子的持续时间

在质和量的基础上,环境因子对生物的作用必须有一定的持续时间才能对生物起作用,使生物做出响应。这是因为:①生物的生长和发育需要时间,这段时间里环境因子需要不断地保持作用。②某些因子在量的方面具有累加的生态作用。③由于生物对某一因子的长期适应,以至于生物将某一因子的持续时间作为某些发育阶段(主要是生殖)的启动信息。

3 1 3 2 生态适应

生态适应是生物处于特定环境条件(特别是极端环境)之下时发生的结构、过程和功能的改变,这种改变有利于生物在新的环境下生存和发展。适应有短期适应和长期适应两类,短期适应是生物个体适应环境发生在个体当代的改变,其结果是个体结构、过程和功能上出现偏离原来的

状态。生物个体如果长期适应特定的环境压力,就可以引起基因型的相应改变,使新结构被一代代保留下来,形成长期适应,在系统发育中完成进化。例如长期生长在极端干旱条件下的植物,形成了各种节水或贮水的结构,如仙人掌、瓶子树;而长期生长在热带的植物则形成了适应终年高湿的结构,如带有长期滴水叶尖的菩提树。

3 1 3 3 生态反作用与 Gaia 假说

生命系统在其生命活动中对环境也起着改造作用,如植物的生长使岩石碎屑形成土壤,生命活动使池塘变浅直至填平,植物的光合作用使地球大气从缺氧变成富氧状态等。

英国科学家 J Lavelock 于 1965 年探讨火星是否有生命存在,对地球及其附近的火星、金星大气的气体构成进行比较,发现有生命的地球同火星、金星的大气气体构成有明显不同。火星和金星大气中二氧化碳占绝对优势,而氧气、甲烷及氮气的含量很低。如果将地球上的所有生命排除,然后用物理化学的方法计算地球大气中各种气体达到平衡状态时的浓度,那么大气中各种气体的浓度同火星、金星非常相似。于是他认为地球表面的温度和化学组成是受地球表面的生命总体(生物圈)主动调节的,从而提出了 Gaia 假说。

假说认为,地球大气的化学成分、温度和氧化状态受天文的、生物的或其他的干扰而发生变化,产生偏离,生物通过改变其生长和代谢,如光合作用吸收二氧化碳释放氧气,呼吸作用吸收氧气释放二氧化碳,还有排泄、分解废物等,对偏离做出反应,缓和地球表面的这些变化。

Gaia 假说具有十分重要的现实生态学意义,正受到越来越多的关注。人类自工业化革命以来,各种环境、资源问题日益突出,温室效应、酸雨、水土流失、森林锐减等严重威胁着人类的可持续发展。森林,尤其是热带雨林,有“地球的肺”之美誉,对于调节气候、维持空气中氧气和二氧化碳的平衡、保持水土有着不可替代的作用。森林的减少,意味着调节能力的减弱。目前大气二氧化碳浓度的升高,一方面与大量燃烧化石燃料有关,另一方面森林面积的急剧减小也是一个重要因素。

3 2 生态作用的基本规律

3 2 1 限制因子定律

3 2 1 1 最小因子定律

1840 年德国化学家李比西(Baron Justus Liebig)在他所著的《有机化学及其在农业和生理学中的应用》一书中,分析了土壤表层与植物生长的关系,他认为植物生长环境中的水和二氧化碳数量较多,容易满足植物的需要,作物的产量往往取决于最小量矿质营养元素的供应状况;作物的增产与减产是与作物从土壤中所获得的矿物营养的多少成正相关的;每一种植物都需要一定种类和一定数量的营养物质,如果其中有一种营养物质完全缺乏,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。

Liebig 之后,不少学者对此定律进行了补充。如郝尔里格尔的水分实验、Митчелих 的氮肥实验都证明,当最小因子增加时,开始增产的效果很大,继续增加最小因子,其效果逐渐减小,甚至造成减产。这些研究工作表明,最小因子定律所揭示的原理只能在严格的“稳定状态”下,即物

质、能量的输入和输出处于平衡状况下才适用。一旦某种环境因子改变，“稳定状态”被打破，限制因子也随之变换。同时，环境中各因子之间是相互作用的，因子之间具有互补作用。因此，运用最小因子定律要有动态的概念，即不同时间、不同条件，限制因子的概念也不同。

3 2 1 2 限制因子

经过多年的研究，人们发现 Liebig 提出的最小因子法则对于温度和光等多种生态因子都适用。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，该因子即为限制因子。

限制因子是相对的，即相对于该因子对生物的影响结果而言，当该因子的量过小，不能满足生物的需要量成为限制因子；该因子的量过大，难以同其他因子配合，对生物产生不良影响，也成为限制因子；而该因子的量比较适合时，原来相对不缺乏的其他因子则上升为“限制因子”。如图 3-2 所示，假设共同参与影响生物的各因子组成一个桶状结构，每一因子的作用相当于这个“桶”的一部分，缺一不可，而这个“桶”的容量却取决于其中的最小因子，它对生物的不良影响结果，也会限制其他因子作用的发挥。

限制因子往往是局部性和暂时性的，如果一种生物对某一生态因子的耐受范围很广，而且这种因子又非常稳定，那么这种因子就不大可能成为限制因子；相反，若某生物对某一生态因子的耐受范围很窄，而且这种因子又易于变化，该因子很可能成为一种限制因子。因此，限制因子并不等同于主要作用因子。例如，氧气在动物生存中起非常重要的作用，是主要生态因子，而对陆生动物来说，大气中氧气数量多，含量稳定而且容易得到，一般不会成为限制因子；但氧气在水体中的含量是有限的，而且经常发生波动，因此常常成为水生生物的限制因子。

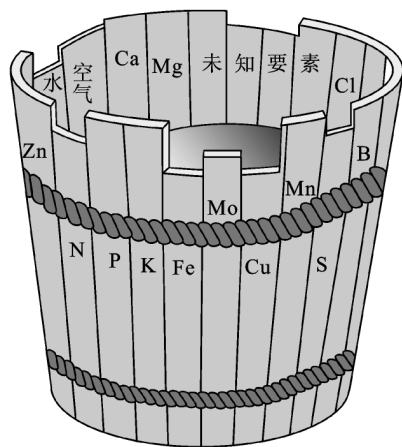


图 3-2 限制因子与“桶”的概念

3 2 2 生态因子综合作用定律

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作用。生态因子的综合作用主要包括生态因子间彼此联系、互相作用，生态因子的不可替代性，作用的主次关系和直接与间接作用关系以及它们的作用地位在一定条件的互相转化等主要内容。

3 2 2 1 生态因子的综合作用

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。因此在进行生态因子分析时，不能只片面地注意某一个生态因子而忽略其他因子。例如，一个地区湿润程度，不只决定于降水量一个因素，而是诸气象因素相互作用的综合效应。湿润程度既决定于水分收入（降水），又决定于水分支出（蒸发、蒸腾、径流和渗漏等）。可以认为，蒸散是太阳辐射、温度、大气相对湿度、风速以及地表覆盖等诸因素综合作用的结果。由于蒸散不便于取得可靠的观测资料，而温度

与蒸散的关系极为密切,所以许多气象学家、生态学家常用干燥度来表示一个地区气候的湿润程度。

$$K = \frac{0.16 \sum t}{r}$$

式中, K 为干燥度, t 为活动积温, r 为降水。

3.2.2.2 生态因子的交互作用

自然环境中的各生态因子并不是孤立存在的,而是相互联系、相互促进与制约的。一个因子的变化,都能不同程度地引起其他因子发生相应的变化。生态因子对生物的作用也不是单一的,而是多个相互联系的因子相互影响、交互、综合作用于生物。当生物受到一个以上生态因子作用时,其综合作用效果并不是各单因子作用效果的简单累加,综合作用效果往往明显大于或小于各单因子作用之和。这是由于各因子相互作用,其效应相互叠加、互相抵消或互不相干,称为交互作用。如对作物施 N P K 三种肥料的综合增产效果大于单施三种肥增产效果之和。**Wollny** 在光照强度、水分和肥料三因素的不同水平下获得春黑麦的产量,结果表明最高产量的获得是三因子综合作用的结果,单因子的改变对产量的影响小于双因子和三因子同时改变产生的影响(图 3-3)。

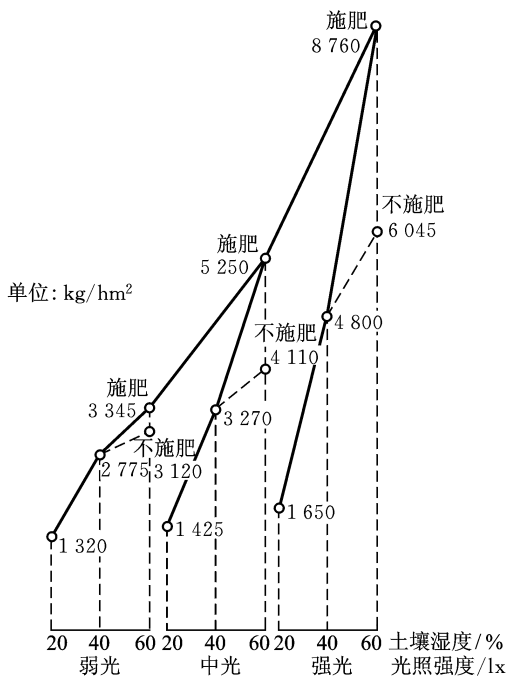


图 3-3 在光照、土壤湿度和肥料同时影响下春黑麦的产量变化(Wollny 试验)(沈学年,1984)

3.2.2.3 生态因子作用的主次

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,其他因子则为次要因子。如光合作用时,光强是主导因子,温度和二氧化碳浓度为次要因子;春化作用时,温度为主导因子,光长、湿度和通气条件是次要因子。又如,以土壤为主导因子,可将植物分成多种生态类型,有喜钙植物、嫌钙植物、盐生植物及沙生植物;以生物为主导因子,表现在动物食性方面可分为草食动物、肉食动物、腐食动物及杂食动物等。

生态因子的主次在一定条件下可以发生转化,处于不同生长时期和条件下的生物对生态因子的要求和反应不同,某特定条件下的主导生态因子在另一条件下会降为次要因子。

3.2.2.4 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。环境中的地形因子的起伏程度、坡向、坡度、海拔高度及经纬度等对生物的作用不是直接的,但它们能影响光照、温度、雨水等因子的分布

(图 3-4),因而对生物产生间接作用,而光照、温度、水分状况则对生物类型、生长和分布起直接作用。

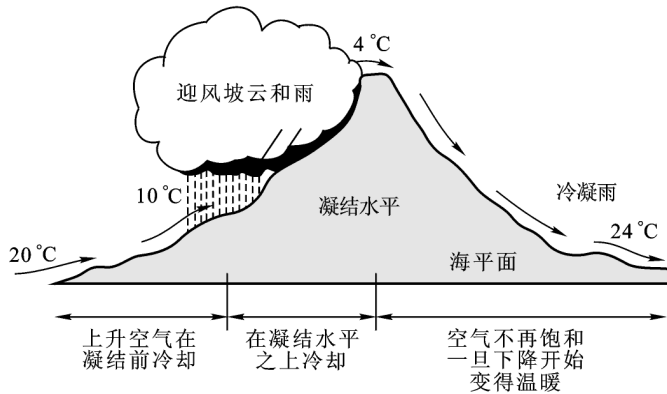


图 3-4 地形对气候因子重新分布的影响示意图(A Mackenzie 等,1999)

3 2 2 5 生态因子的阶段性作用

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。某因子在某阶段为限制因子,而在另外阶段是非限制因子;在某阶段的主导因子,在另外阶段则是辅助因子;在某阶段有利因子,在另外阶段可能成为有害因子。因此,生态因子对生物的作用也具有阶段性,这种阶段性是由生态环境的规律性变化所造成的。如光照长短,在植物的春化阶段并不起作用,但在光周期阶段则是十分重要的。表 3-1 说明玉米不同生长发育阶段对水分和温度有不同要求。

表 3-1 玉米不同生长阶段对水分和温度的要求

发育阶段	适宜土壤持水量/%	适宜温度/℃
播种至出苗	60~ 70	28~ 35
苗期	60~ 70	15~ 20
拔节至抽雄	70~ 80	22~ 24
花期	80	26~ 27
灌浆至成熟	70	22~ 24

(张旭等,1998)

3 2 2 6 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。如在植物光合作用中,光因子的作用是提供光能,二氧化碳的作用是提供碳源,它们同等重要不可替代。因此,环境中各种生态因子对生物的作用虽然不尽相同,但都重要。尤其是起主导作用的因子如果缺少,便会影响生物的正常生长发育,甚至导致其生病或死亡。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。如植物进行光合作用中光和二氧化碳同等重要不可替代,但在一定范围内可以通过增加二氧化碳的浓度来补偿光照不足(图 3-5)。

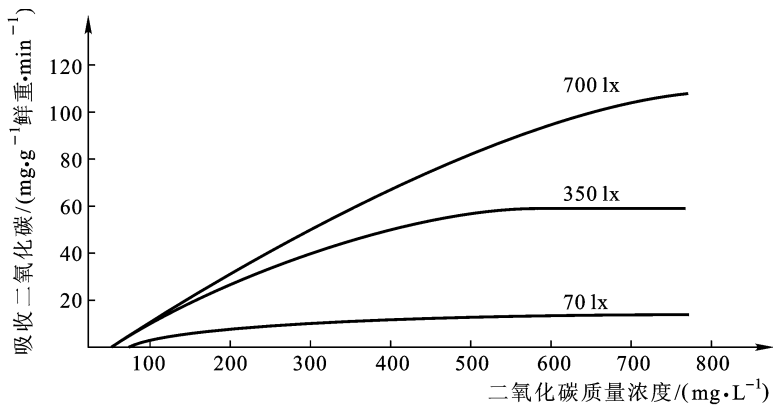


图 3-5 植物光合作用中光照强度与二氧化碳的相互补偿作用

3 2 3 生态因子的时空变化规律

自然环境中的生态因子始终处于有规律的变化之中,主要表现为各因子在空间上的递变与时间上的周期性变化。空间递变(environmental gradient)导致生态因子组合表现为带状分布,时间递变表现为周期性的变化。在这些呈现时空规律性变化的生态因子中起主导作用的是气候生态因子,在其规律性变化作用下,土壤、水体及生物生态因子也发生相应的规律性变化,这些变化深刻地影响生物的生存与分布。

3 2 3 1 生态因子的纬向递变性

气象研究表明,我国平原地区的平均太阳辐射总量、平均气温,明显呈现由南向北的递减性(表 3-2、表 3-3),而年度内的变幅由南向北呈递增性;北半球的日照长度由低纬向高纬表现精确的递增规律,且年度内变幅逐渐增大(表 3-4);降水量分布也有明显的由南向北递减趋势。

表 3-2 我国不同纬度太阳辐射年总值

纬度	50°	45°	40°	35°	30°	25°	20°
太阳辐射年总和 ($\text{kcal}\cdot\text{cm}^{-2}$)	168.1	183.3	195.7	194.0	194.7	211.0	205.1

(骆世明等,1987)

注:1 cal=4.19 J。

表 3-3 我国不同纬度地区年平均温度值

纬度	地点	年平均温度/ $^{\circ}\text{C}$	月均温变幅范围/ $^{\circ}\text{C}$
50°15'	黑河	-0.4	-25.8~19.8
43°53'	长春	4.8	-16.9~22.9
39°57'	北京	11.8	-4.7~26.1
32°04'	南京	15.7	2.2~28.0
23°08'	广州	21.9	13.7~28.3

(骆世明等,1987)

表 3-4 不同纬度地区的日照最长日与最短日时间

单位 h

纬度	0	10	20	30	40	50	60	65	66.5
最长日	12 00	12 58	13 22	13 93	14 85	16 15	18 50	21 15	24 00
最短日	12 00	11 42	10 78	10 07	9 15	7 85	5 50	2 85	0 00

(骆世明等, 1987)

我国国家气象局以气温变化递变规律为标准将我国的气候带划分为:南热带、中热带、北热带、南亚热带、中亚热带、北亚热带、南温带、中温带及北温带。

在气候、生物等对土壤形成有关因子影响下,土壤分布也表现明显的地带性特征。欧亚大陆内陆自北向南的土壤分布顺序大致为:冰沼土、灰化土、生草灰化土、灰色森林土、黑土、栗钙土和荒漠土;我国东部和东南沿海由于季风气候的影响,自北向南土壤分布为:灰棕壤、棕壤、褐土、黄棕壤、黄褐土、黄壤、红壤和砖红壤。自然森林与植被是生物与气候长期适应中形成的,也表现出明显的地带性特点,我国东半部自南向北依次分布的森林特征为:热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带落叶林及寒温带针叶林。动物的种群分布也存在明显地带性。表 3-5 是我国东部自东北到华南植被水平分布的纬向变化及其与气温、大气降水、土壤的关系。

表 3-5 我国东部自东北到华南生态因子及植被水平分布的纬向变化

纬度	53 ~ 50	50 ~ 45	45 ~ 40	40 ~ 35	35 ~ 30	30 ~ 25	25 ~ 20	20 ~ 0
代表地区及分界线	大兴安岭	张广才岭	长白山脉	华北平原 山西高原	秦岭、大 巴山脉	江南丘陵、 南岭	雷州半岛	海南岛
年降水量/mm	500	600~ 900	600~ 900	600~ 900	900~ 1000	1000~ 1200	1400~ 2000	1000~ 2000
≥10℃年 积温/℃	1100~ 1700	1700~ 3200	3200~ 4500	4000~ 4500	4500~ 5000	5000~ 6500	6500~ 8000	8000~ 9000
年平均 气温/℃	-3~ -1	2~ 6	6~ 8	8~ 14	14~ 15	15~ 21	21~ 23	23~ 26
最冷月均 温/℃	-38~ -28	-25~ -12	-12~ 0	-12~ 0	0~ 2	2~ 12	12~ 16	16~ 20
无霜期/d	70~ 110	100~ 180	100~ 200	100~ 200	240~ 260	230~ 300	340~ 350	365
热量带	寒温带	温带	暖温带		亚热带		热带	
植被	落叶针 叶林	针叶落叶 阔叶混 交林	落叶阔 叶林	落叶阔 叶林	过渡性亚 热带含针 叶树的落 叶阔叶林	常绿阔 叶林	过渡性热 带雨林型 常绿阔叶 林	雨林、 季雨林
土壤	漂灰土	暗棕壤	棕壤、褐土	潮土	黄棕壤	黄壤、红壤	赤红壤	砖红壤

(《中国自然地理图集》, 1998)

3 2 3 2 生态因子的垂直递变性

在相同或相近的经、纬度地区,因海拔高度的垂直性变化而引起气候、生态因子的垂直性递变。随海拔升高,气温递降,空气湿度和降水量递增,这种规律以夏季表现得更为明显。即在同一纬向气候带内又可出现一定范围内的垂直气候带。气候的垂直地带性,在各个不同纬度气候

带内都可以看到,而且,由下而上的山体气候带垂直分布,与气候带自南向北的纬向分布有类似的趋势。垂直气候带的变化梯度远比纬向地带性急剧,高度相差几百米即可出现垂直分带,而纬度地带性则往往以百公里计。例如,喜马拉雅山属热带山地,1 000 m 以下是热带气候,1 000~2 000 m 具亚热带气候特征,2 250~5 000 m 具温带气候特征,5 000 m 以上类似于寒带气候。秦岭山地 1 500 m 以下为暖温带气候,1 500~2 800 m 为温带气候,2 800~3 000 m 为寒温带气候,3 600 m 以上为寒带气候。在气候等成土因素垂直变化的制约下,山地土壤也出现垂直带状分布(图 3-6)。

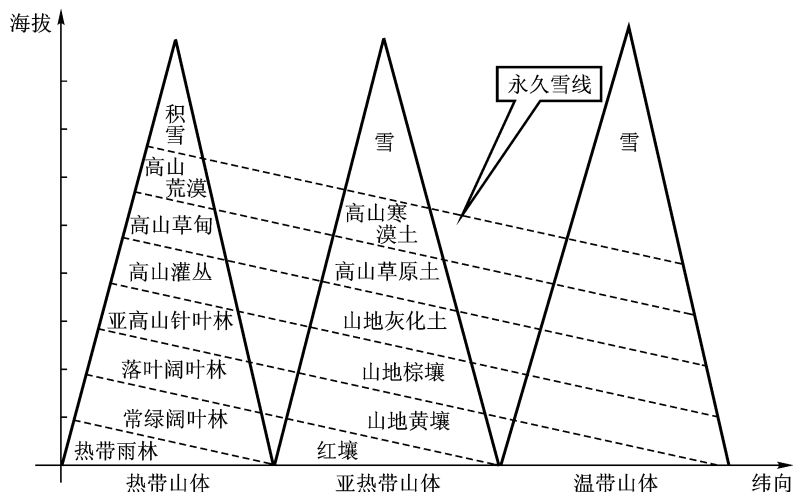


图 3-6 山体气候垂直带与植被、土壤分布(曹湊贵,1999)

3.2.3.3 生态因子的经向递变性

我国自东向西,随东经度数增加,海洋性气候向大陆性气候递变,生态因子的大陆性逐渐增强,年降水量递减,气温日较差递增。气候的经向地带性变化主要是因海陆分布和大气环流与地形相互作用影响形成的。在局部地区因地形等因素的干扰,这种规律有时不明显。我国秦岭和淮河以北地域的气候经向地带性表现较为明显,由东向西,出现湿润、半湿润、半干旱、干旱气候,依次形成了森林植被、草原植被和荒漠植被的分布,表 3-6 是我国温带、暖温带(北纬 40~45°)植被水平分布的经向变化及其与降水、土壤的关系。

表 3-6 我国温带、暖温带植被、降水、土壤的经向分布

经度(东经)	80~90	90~100	100~110	110~120	120~125	125~130
代表地区及分界线	准噶尔盆地	马鬃山	阿拉善高原	内蒙古高原	东北平原	长白山脉
年降水量/mm	100~120	50~80	100~120	250~350	400~500	600~1000
区域	干旱区	极端干旱区	干旱区	干旱区	半湿润区	湿润区
植被	半荒漠、荒漠	荒漠、裸露荒漠	半荒漠、荒漠	草原	森林草原	森林
土壤	灰棕漠土	棕漠土	灰棕漠土、灰漠土	栗钙土、淡栗钙土	黑钙土、暗栗钙土	暗棕壤

3 2 3 4 生态因子的时间递变和周期性

地球的自转和公转以及月球绕地球的运转表现为日周期性、月周期性、年周期性乃至多年周期性等周期性。这种周期性决定了地球表面太阳辐射、气温、光照长度、海洋潮汐等主要气象因子的周期性变化。太阳辐射强度和光照时数存在明显且基本准确的年周期性变化,形成年内的不同季节和不同季节的温度、降水量、风等气候特征(图 3-7)。这些因子在赤道地带的变幅较小,随纬度升高周期性变化幅度增大。

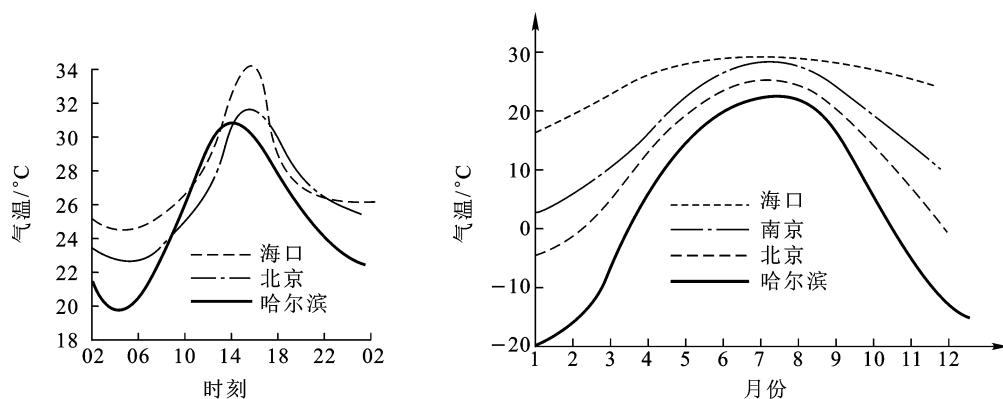


图 3-7 不同纬度气温日变化和年变化曲线(骆世明等,1984)

与生物直接相关的地表气温、土温、水温及湿度等生态因子也发生周期性递变,从而导致生命活动的周期性变化。特别是光周期和温度的季节性变化,导致植物形成了严格的、适应不同光周期条件的感光类型和生活周期的严格季节性特性。许多动物也同样形成了一定的生命活动节律性。生物的生命活动随生态因子周期性变化而表现出严格的节律性,称为生物钟现象。常见的生物节律现象如植物开花光周期、候鸟迁徙、鱼类洄游、昆虫繁殖及动物冬眠等。这些节律性是生物对周期性变化的外部生态因子信息的适应性反应,也是生物在宇宙自然节律下长期进化的结果。对生态因子与生物节律性关系的认识具有重要的应用价值,人们可以通过在一定范围内改变生态条件从而调节生物节律,使生物行为更有利于人们的需求,如利用人工光周期调节植物的开花期、作物品种的异地或不同季节种植调节生育期,调节室内光照长度、光强或光质促进动物多产卵、分泌乳汁或提早发情增加繁殖能力。

3 2 3 5 生态因子非地带性变化

上述生态因子的变化规律性在总体上具有普遍性,是通常所说的“大气候”,但由于存在许多非恒定因素的影响,使具体的生态因子在特定条件下并不能全部表现典型的地带性和周期性。如沙漠地带的绿洲,高山阻隔形成的局部气候特征等,即“小气候”。

受地形、地质构造、土壤矿质、土壤温度和水分等非地带性因素的影响,会产生非地带性生态因子的特定组合,使该地生态特性不符合大地带性变化规律特征,形成各地带内部局部区域的差异性,山区生态环境的复杂性就是这样形成的。图 3-8 表示由于冷空气下沉山谷、暖空气带抬升产生的逆温现象。

在气候或土壤地带性递变中,不同地带之间也无明显的、固定界限,而是以渐变形式进行的,

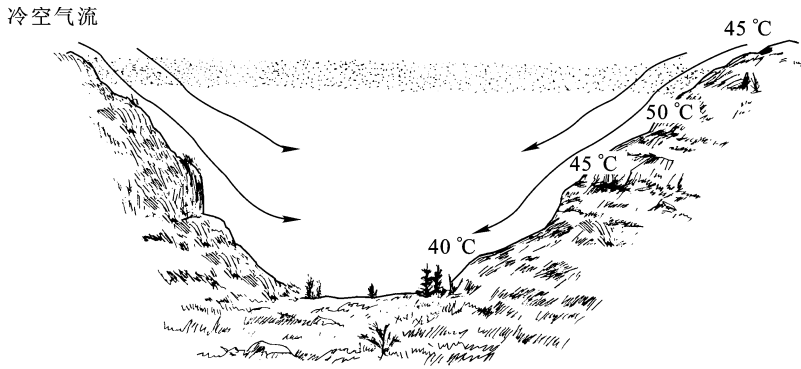


图 3-8 冷空气下沉山谷 暖空气带抬升产生的逆温现象(R L Smith ,1992)

两个不同地带性之间存在过渡型地带性。过渡带的范围也不是固定的,随年份间气候因子的波动,其范围会发生较大的摆移。过渡性地带内生物分布也兼备两个不同地带性的特征,为农作物种植区划带来一定困难,由于该地域气候因子的不确定性,容易造成某种作物的减产。因此在作物品种安排、种植期的确定、气候波动规律的预测等方面需作细致的工作。对于非地带性生态因子组合下的特殊性区域,可充分利用其“小气候”特点,形成与本地自然条件高度协调的生态生产体系。如属温带的滇西滇中的亚热带坝区可生产热带水果和冬季反季节蔬菜。

3 2 3 6 生态因子的群落内变化

“小气候”在每一具体生物群落的空间中表现尤为突出,例如,在稻田群体中,光照强度随植株高度降低而下降;田间近作物层大气中二氧化碳含量也呈现一定程度的日变化,中午最低,黎明最高;在落叶阔叶林中,冬季由于落叶,群落内光照较强,如栎树林和山毛榉林内,有 50%~70%的光能到达地面,到了夏季,枝叶茂密,到达地面的光可能少于 10%;在水体中,温度、含氧量及光照强度等生态因子,均随水层加深而下降。图 3-9 是从播种到收获 6 个阶段玉米群体内不同垂直高度中午时刻的温度梯度变化。

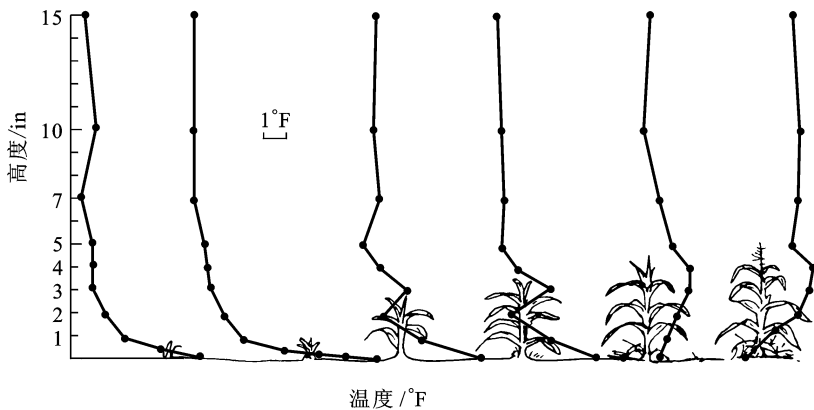


图 3-9 不同玉米群体内不同垂直高度中午时刻的温度梯度变化(R L Smith ,1992)

注 :1 in=2.54 cm , 为华氏度

3 3 生态适应的基本规律

3 3 1 生物的耐受性

3 3 1 1 耐性定律

耐性定律也称谢尔福德耐性定律(Shelford's law of tolerance)。1913年美国生态学家 V E Shelford 经大量调查后指出,生物对其生存环境的适应有一个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性范围。生物对环境的适应存在耐性限度的法则称耐性定律。耐性定律说明,任何一个因子数量上不足或过剩,均会影响生物的生长发育和生存(图 3-10)。

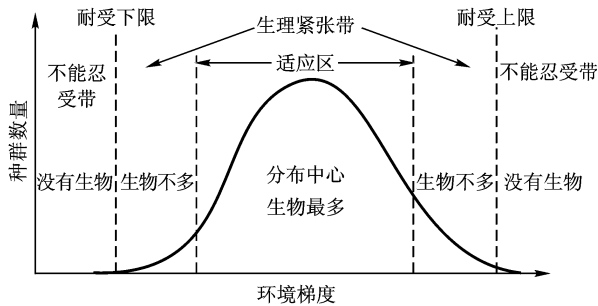


图 3-10 耐性定律图示(李振基等 2000)

3 3 1 2 耐性的变化

生物对某一生态因子的耐性是生态适应和长期进化的结果,随着环境条件的变化,生物的耐性也不断变化。一种生物对不同的生态因子的耐性限度不同,不同生物对同一生态因子的耐性限度也不相同。生物可能对一个生态因子有较广的耐受范围,而对另一生态因子的耐性范围则很窄。如作物对磷、钾肥的耐性范围比对氮肥的耐性范围宽得多,鲤鱼对水体含氧量的耐性范围比草鱼宽。

同种生物在不同发育阶段对多种生态因子的耐性范围不同,繁殖期通常是一个临界期,对生态条件的要求最严格,耐性范围最窄,生长期的耐性范围宽于繁殖期,而生存的耐性范围更宽。例如,对光周期要求很严格的作物品种,只在光周期敏感期内对光周期要求很严格,在其他发育阶段则没有严格要求;温度敏感型雄性不育水稻的雄性育性对温度最敏感的发育时期是花粉母细胞减数分裂期,其他时期温度变化对育性影响较小。

由于生态因子的相互作用,当一个生态因子处在不适应状态时,生物对另一个或一些因子的耐性能力会下降。同样,当一个或几个生态因子处于较适应状态时,会增加生物对某些其他不利因子的耐受能力。如美国生态学家 E P Pianka(1979)指出,一种生物在什么湿度下适合度最大要取决于温度,同样在温度梯度上的最适点则取决于湿度(图 3-11)。

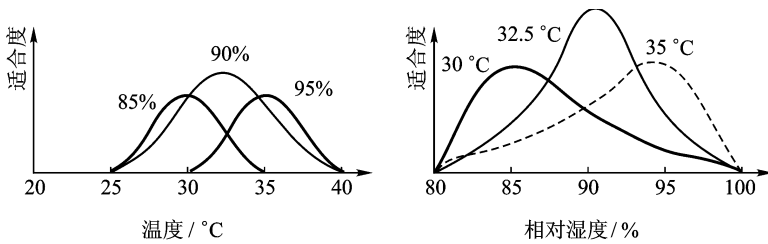


图 3-11 两个因子相互作用对生物耐性范围的影响(Pianka ,1978)

3 3 1 3 生态幅

Shelford 最初就试图用耐性定律来解释生物的自然分布现象。因为,生物对某因子的耐性范围往往对应于该因子覆盖的一定地理范围,但生物的最终分布区域决定于该生物对多种因子的耐性范围。对主要生态因子耐性范围都较广的生物,其适应性较广,分布也广;仅对个别生态因子耐性范围广的生物,可能受其他因子制约,其分布不一定广。如温泉中的一些嗜温细菌和蓝绿藻只能在高温下生存,而一般的陆生维管植物可以在很宽的温度范围内生长。有时,一个生物种对某一生态因子的适应范围较宽,而对另一因子的适应范围很窄,在这种情况下,生存范围常常为后一生态因子所限制。生物的分布范围是生物长期进化中对多种环境因子综合适应的结果。

每一个物种对环境因子适应范围的大小即生态幅(ecological amplitude)。生态学中常常使用一系列名词以表示生态幅的相对宽度。例如,窄食性、窄温性、窄水性、窄盐性、窄栖性、广食性、广温性、广水性、广盐性及广栖性。图 3-12 是广温性和窄温性生物生态幅的比较,窄温种的温度三基点紧靠在一起。对广温性生物影响很小的温度变化,对窄温种常常是临界的。窄温性生物可以是耐低温的(冷窄温的, oligothermal),也可以是耐高温的(暖窄温的, polythermal)或处于二者之间的。广适性生物属广生态幅物种,窄适性生物属窄生态幅物种。

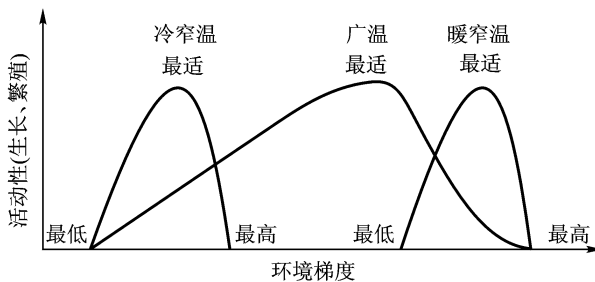


图 3-12 窄温性与广温性生物的生态幅(李博等 2000)

3 3 2 胁迫与生态适应

3 3 2 1 胁迫

自然界中的生物并非都在环境因子的最适范围内生存,在适宜区之外到最低点或最高点之间的区域称为耐受区,此时生命活动要遭受一定程度的限制,即胁迫(stress)。自然环境中的胁迫是由于太少或太多的能量输入,过快或过慢的物质循环,或不适宜和异常的外部影响而产生

的。在非生物环境胁迫因子中,气候因子占大多数。如过强或过弱的辐射,过高或过低的温度,霜、冰冻或雪和水的覆盖,干旱,强风等。在土壤中,高盐浓度或矿质元素缺乏,过酸或过碱,不稳定流沙和径流,过于紧密土壤及一些池塘与湖泊的底部氧缺乏等,都对生物造成胁迫。

3 3 2 2 环境胁迫与生物体响应过程

随着环境胁迫的加强,或持续时间的延长,处于胁迫下的有机体将经历4个演变阶段:

(1) 预警阶段。进行生命活动的结构(如蛋白、生物膜)及其功能(生化过程、能量代谢)先不稳定,紧接着发生失调。在细胞防御机制起作用前,过快和过强的胁迫引起细胞整体性的迅速破坏。预警阶段从分解代谢超过合成代谢时开始,如果刺激强度不变,则蛋白质或保护性物质开始重新合成,从而迅速启动恢复机制。

(2) 抗性阶段。在连续胁迫下,生物抗性增加(锻炼)。一段时间后尽管胁迫仍在继续,但因修复而使生物稳定性改善,生命活动正常化(适应)。在胁迫中止后,抗性增高仍能保持一段时间。

(3) 耗尽阶段。如果胁迫状态持续太长,或胁迫因子强度继续增加,生物体就会达到耗尽状态的最后阶段。这时生物防御系统损伤,易受寄生菌侵染,并导致永久性破坏。然而,如果损伤仅是暂时的,则生物功能状态会恢复到原来的水平。

(4) 再生阶段。如果有可能,还会有再生阶段。在适合的情况下,胁迫引发的损伤可以修复。

整个胁迫-生物体响应过程可以被概括为:压力增加导致原有功能不稳定,紧接着是功能正常化并增加抗性。如果压力继续增加,超过耐性极限或超过适应能力负荷,则造成永久性损伤,直至死亡。胁迫造成的伤害程度通常随胁迫的持续时间而加重。

不同的生物对特定胁迫因子的反应有所不同。即便是同种生物,个体对特定胁迫因子反应的特性和强度因年龄、适应程度、季节甚至每日活动而有很大变化。生物对胁迫的反应也依昼夜光节律和季节变化等背景条件而定。自然环境下生物的胁迫反应在变化的气候条件下比实验室控制条件下更强烈(如受寒冷胁迫的植物中脯氨酸积累)。生物对气候和许多其他类型胁迫的反应途径也基本上随季节节律而改变。

多种胁迫因子或一系列胁迫过程的结合可以增加、减弱、阻碍甚至逆转生物对单个胁迫因子效应的反应,如化学胁迫(污染、高盐、强碱)对其他胁迫效应有增强的趋势。胁迫下修复和抗性机制的激发依赖于特定的情况,可能诱发协同效应或抵抗效应。

3 3 2 3 胁迫下个体的存活

生物体如果能够防止胁迫,或者其最易受伤害和不可缺少的器官的胁迫抗性足够强,或有恢复能力足以修复损伤,那么该个体在胁迫生境下存活是可能的。在胁迫生境下的存活主要有逃避胁迫、抗性和恢复三个途径。对空间的胁迫,生物体可以通过改变位置来逃避;对时间上的胁迫可以通过利用适宜生长季(如短期雨季)来逃避。胁迫抗性包括避免胁迫和忍耐胁迫两种。损伤恢复可通过胁迫后尚存活器官(如芽和再生组织)的生长来完成。在频繁的胁迫下,损伤恢复主要靠营养繁殖进行。

从另一个角度看,中度胁迫有利于生物体健康功能的发展。生物体不受胁迫则不具备适当的防卫能力,足够强度的胁迫会诱导生物产生最大限度的耐力(防卫能力)。作为一种限制和一种刺激,胁迫除了影响个体外,还促进更具适应能力的基因型的发展。

3 3 2 4 克服胁迫的代价与对策

胁迫在分子、细胞和个体水平上干扰正常结构和生理生态过程。生物体的再稳定和修复、再调整和适应,以及抗性的保持都需额外的能量和物质。因此,在胁迫占优势的生境中,生物要以提高基础代谢为代价来满足生存的需要。这时,生物生存策略不是直接针对最大生产,而是产量和生存间的平衡。例如,适应在营养贫乏、土层浅薄并具有干旱倾向的地区生活的个体生长缓慢且植株矮小。这种生长方式使植物保持体内矿质营养的适当浓度和足够高的水势。生长在干旱区的某些局部木质化植物,如仙人掌类、猴面包,木质化组织数量降低,支持组织的周边排列改变,以降低支持结构的能量消耗。因此,生物体抗性的增加通常以降低生物量、生长和生殖生长效率为代价。

生物在胁迫条件下,耐性限度的改变往往遵循用进废退原则,因为不利因素的影响提高了对基础代谢率的要求,为了降低对基础代谢率的要求,往往靠牺牲对其他次要因子的适应。例如,高山上的雪莲对低温、温泉中的细菌对高温等的适应,这种适应性是以减弱对其他环境因子的适应能力为代价的。一些分布范围窄的生物,对极端环境条件具有极强的适应能力,却丧失了在其他环境下生存的能力。

3 3 2 5 生物体对环境胁迫适应能力的调节

任何一种生物对生态因子的耐受限度都不是固定不变的。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,可能扩大,也可能移动位置。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。如果一个生物体长期生活在偏于它的最适生存范围一侧的环境条件下,其生态幅的位置就可能偏移,产生一个新的最适生存范围和适宜范围的上下限,即发生了驯化。驯化过程涉及生理和结构的变化,特别是酶系统的改变。因为酶只能在环境条件的一定范围内最有效地发挥作用,正是这一点决定着生物原来的耐受限度,所以驯化也可以部分地理解为生物体内决定代谢速率的酶系统的适应性改变。

驯化过程可以在很短的时间内完成,对很多小动物来说,最短只需 24 h 便可完成整个过程。这里所说的驯化一词是指在实验条件下诱发的生理补偿机制,称为实验驯化,一般只需较短的时间,所以也称短期驯化。而对应的长期驯化,也称气候驯化,是指在自然环境条件下诱发的生理补偿变化,这种变化通常需要较长的时间。

(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机能降低具有补偿作用。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变化,甚至调节能力本身也可显示出季节变化,因此生物在一个时期可以比其他时期具有更强的驯化能力,或者具有更大的补偿调节能力。例如,跳虫(弹尾目)等许多昆虫的耐过冷能力就是依季节而变化的。补偿能力的这种周期性变化,很大程度反映了环境的周期性变化,如温带地区温度的周期变化和热带地区干湿季节的周期变化等。很多海岸带生物的耐受能力常以潮汐周期和月周期为基础发生变化。

(3) 休眠。休眠(dormancy)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。环境条件如果超出了生物的适宜范围(但不能超出致死限度),虽然生物也能维持生活,但却常常以休眠状态适应这种环境,这是一种强制适应方式。

因为动植物一旦进入休眠期,它们的生态幅就会比正常活动时宽得多。即使是在不太严酷的条件下,季节性休眠也是生物持续占有一个生境的重要方式。很多昆虫在不利的氣候条件下往往进入滞育(diapause)状态,此时的代谢率可下降到非滞育时的1/10,而且常表现出极强的抗寒能力。恒温动物虽然可以靠调节自己的体温而减少对外界条件的依赖性,但当环境温度接近其低温耐受限度时,它们也会进入休眠状态。对很多变温动物来说,低温可直接减少其活动性并能诱发滞育形式的休眠。

(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(homeostasis)。内稳态是生物对多变的外部环境的主动适应。单细胞生物也需要保持内稳态,例如,细菌能调节体内离子的集中。但单细胞生物以及多细胞生物的单个细胞应付外环境变化的能力远远低于多细胞生物。体积大的生物,由于体表面积与体积之比较小,能够把自己与外界环境隔得更开。这些大型生物常常比那些简单的原核生物具有复杂得多的内稳态机制,所以它们可以在一个范围很宽的外界环境中维持内稳态。例如,人的身体能够适应冬夏气温较大的变化,但身体内的细胞却只能在37℃上下很窄的幅度内生活。

然而,不同生物对于特定理化因子的调节能力有较大差别。依据生物对某个非生物因子的反应,或者说依据外部条件变化对生物体内部状态的影响,可以把生物区分为内稳态生物和非内稳态生物。内稳态是针对特定因子而言的,最常见的是温度内稳态,此外还有水内稳态、盐内稳态等。内稳态与非内稳态两类生物之间的基本差异是决定其耐受限度的因素不同。例如,对非温度内稳态生物来说,其耐受限度只简单地决定于其特定酶系统能在什么温度范围内起作用;而对温度内稳态生物来说,其内稳态机制能够发挥作用的温度范围就是它的生态幅。

3 3 3 生态适应方式与机制

生物保持内稳态,增强对胁迫的耐受性而适应环境的手段多种多样,概括起来主要有形态适应、行为适应和生理生化适应三种方式。

3 3 3 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坐状是对低温的适应,沙漠植物叶片呈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。不同植物种类的体材质地往往也不一样,适应于干旱环境下生长的植物叶片往往是革质或蜡质的。

3 3 3 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、领域性行为及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。许多鸟类、鱼类、某些哺乳动物及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。如许多蚜虫营兼性孤雌生殖,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 3 3 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或紊乱,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、色素及无机盐离子等浓度,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,如热击蛋白、冷击蛋白、脯氨酸等以提高生物的耐热性、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。

3 3 3 4 生态适应的分子机制

自20世纪90年代初分子生态学诞生以来,其理论和技术方法为研究生物进化、生物对环境适应及其他生态学问题开辟了另一个新视野。分子生态学是应用分子生物学的原理和方法来研究生命系统与环境系统相互作用的机制及其分子机制的科学。长期以来,生态学似乎形成了这样一个观点,生物适应环境、自然选择生物,作为其基础的分子变异也应该与适应和选择有关。但越来越多的分子生态学领域的研究表明,大部分的基因突变是中性的,很难发现与适应相关的DNA序列变异。中性学说对自然选择理论提出了严峻的挑战,但是Kimura(1983)认为,中性学说同达尔文选择指导形状和功能的观点并不对立,这个学说说明分子水平上的变异,起主要作用的是突变压力和随机漂变。中性学说并没有否定自然选择,只是对自然选择在自然群体改变和保持基因频率中所起作用的正确理解。自然选择并不直接作用于基因型,而是首先作用于表型,其次通过对表型的效应作用于基因型。许多分子水平上的种内遗传变异性是选择中性或近中性的,并由突变输入、随机灭绝或等位基因固定之间的平衡而保持在物种中。分子变异在时间和空间上的分布不只受环境的影响,繁育系统、生活习性也会影响分子变异的时空分布。所以环境和繁育系统共同决定了分子变异在时空上的分布,生境对繁育系统和生活习性等也有不同程度的影响。

3 3 3 5 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为形态适应,或生理生化适应,或行为适应一种机制,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。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 450 kg 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 50 L,只有 1 L 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质壁分离的损害,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。

3 3 4 生态适应与生物进化

3 3 4 1 适应、选择与进化

生态适应是生物进化的基础,生物进化是生态适应的结果。达尔文生物进化论认为各种生物都有共同的祖先,都是由原始生物不断适应变化的环境演变而来的,这种演变发展过程称为生物的进化(evolution)过程。进化过程使简单的原始生物变为复杂的现代生物种类,表现出多样性的增加,而且进化过程没有终止。生物所生存的环境决定了生物进化的方式,制约着生物进化的方向。而每一种生物进化的方式称为生态适应,整个生物进化的过程可看作是一系列生态适应的过程。这个过程也是环境对生物的一个自然选择(natural selection)的过程。

自然选择是生物进化适应的主要动力机制。在自然选择过程中,种群中具有高适合度(fitness)的个体(存活能力强和繁殖最有效的个体),将会对未来世代有更大贡献,比适合度低个体要产生数量更多的后代。如果适合度的差别含有遗传成分,则后代的遗传组成将会改变,高适合的个体所携带的基因将越来越普遍,而低适合的个体所携带的基因将越来越少,这就是自然选择中的适者生存。

在自然选择的压力下,生物时刻对所处的环境产生各种反应,并影响环境。生物间差异及生殖隔离的产生、性状迥异的生物的形成正是生物对千变万化的环境适应的结果。由于环境的变动和一个种的分布区内环境的异质性,常常会引起物种性状的改变或分化。所以生物种是在生物界的漫长历史中进化产生的,是生物对环境异质性的适应的产物,它不能脱离其生存环境,每

一物种都在自己的进化过程中形成了和环境一一对应的关系。

3.3.4.2 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)。生活型主要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)海星花(萝藦科)等植物有相似的外部特征(图3-13),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、海狮及海豹均属哺乳动物,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(图3-14)。

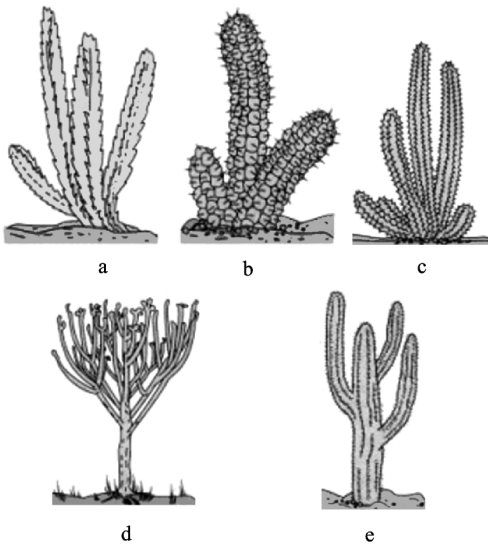


图3-13 不同科种植物在高温干旱条件下的趋同(Mark B Bush, 1997)

a~c 非洲沙漠浆草(萝藦科) d 霸王花(大戟科)
e 仙人掌(仙人掌科)

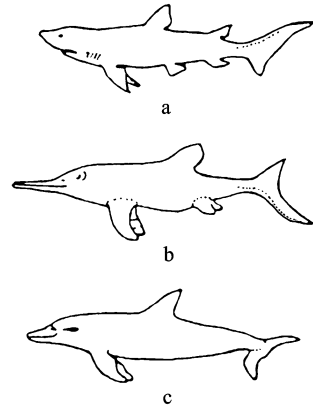


图3-14 动物的趋同(郑师章等, 1994)

a 鲨鱼 b 鱼龙(中生代爬行类) c 海豚(哺乳类)

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、藤本、多年生草本、一年生草本及垫状植物等。丹麦植物学家饶基耶尔(Raunkier)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3-15)。

(1) 高位芽植物。这类植物的芽和顶端嫩枝位于离地面较高处的枝条上,如乔木、灌木和一些生长在热带潮湿气候条件下的草本等。它们中根据体型的高矮又可分为大型(30 m 以上)、中

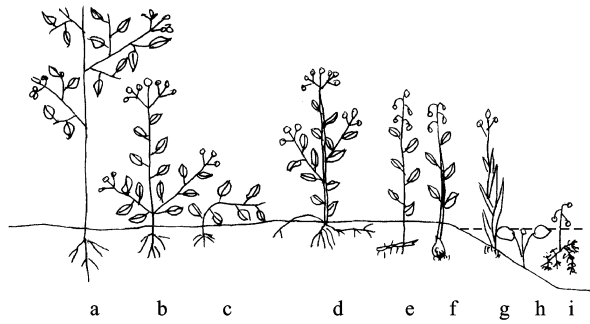


图 3-15 饶基耶尔的生活型图解(Raunkier, 1934)

a 高位芽植物 b c 地上芽植物 d 地面芽植物 e~i 地下芽植物

型(3~ 8 m)、小型(2~ 8 m)以及矮小型(0.25~ 2 m)4类。然后根据植物是常绿还是落叶,以及是否具有芽鳞这两类特征,可进一步划分为 15 个亚类。

(2) 地上芽植物。这类植物的芽或顶端嫩枝位于地表或接近地面处,一般都不高出地面 20~ 30 m,因此它们受土表的残落物所保护,在地面积雪地区也受积雪的保护。

(3) 地面芽植物。这类植物在不利季节,植物体地上部分死亡,只有被土壤和残落物保护的地下部分仍然活着,并在地面处有芽。

(4) 地下芽植物。这类植物度过恶劣环境的芽埋在地面以下,或位于水体中。

(5) 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-布朗喀(Braun-Blanguet)把生活型系统扩大到所有植物,将植物生活型分为 10 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、陆生地下动物及飞行动物等生活型。

3 3 4 3 趋异适应与生态型

1 生态型的概念

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,并经自然选择或人工选择而分化形成生态、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,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:① 绝大多数广布的生物种在形态学和生理学的特性上表现出空间的差异。② 这些种内变异与特定的环境条件相联系。③ 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的反应不同,有时反应在形态上,但也可以不表现在形态上。另外,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。

2 生态型类型

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。

(1) 气候生态型。植物受不同的光周期、气温和降水量等气候因子影响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,则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。

(2) 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。

(3) 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,病原菌在不同类型寄主上生存也分化出不同生理小种。

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、江海、华南、西南和高原6个主要种型。

3.3.4.4 生物进化与物种形成

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,只有当它们之间形成了生育隔离,才是产生了新的物种。隔离可分为地理隔离和生育隔离两种,地理隔离常常是生育隔离的条件。根据地理物种形成说,物种形成过程大致分为三个步骤:

(1) 地理隔离。通常是由于地理屏障引起的,将两个种群彼此隔离开,阻碍了种群间个体交换,从而使基因交流受阻。

(2) 独立进化。两个地理上和生殖上隔离的种群各自独立地进化,适应于各自的特殊环境。

(3) 生殖隔离机制的建立。假如地理隔离屏障消失,两个种群的个体可以再次相遇和接触,但由于建立了生殖隔离机制,基因交流已成为不可能,因而成为两个种,物种形成过程完成。

形成生殖隔离的因素很多,大致可划分为:合子前隔离和合子后隔离两类。

(1) 合子前隔离。发生在合子形成之前,阻碍受精和形成合子。合子前隔离包括:① 栖息地隔离,两个种群虽分布于同一地理区域,但各有自己的栖息地。② 时间隔离,两个种群虽有共同的分布区,但性成熟时间不同,如成熟于不同季节。③ 行为隔离,交配前的行为不同,使彼此不能相容和交配。④ 生殖器官隔离,动物的生殖器官不同,植物的花不同,可阻止两个种群间的

交叉受精。

(2) 合子后隔离。发生在合子形成以后,虽然两性配子可以受精并形成合子,但合子没有生活能力,或只能发育为不育的杂种。合子后隔离包括:①杂种的生活能力极弱,或完全不能生活。②发育过程中的杂种不育,如性腺发育异常,减数分裂中断或破坏。③ F_2 代受损, F_1 代虽然能正常生活和生育,但 F_2 代具有很多生活能力弱和不育的个体。

3 3 4 5 生境与生态位

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:生物完成其正常生活周期所表现的对特定生态因子的综合适应位置。用某一生物体的每个生态因子为一维(X_i),以生物对所有生态因子的综合适应性(Y)为指标构成的超几何空间表示了该生物的生态位。

在生态位理论形成发展过程中,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,发展了的生态位概念,提出 n 维生态位。他以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。

假如我们考察一个单一的环境因子(如温度)时,一个种将只有一个明确的适合度,亦即这个种只有在一定温度范围内才能生存和繁殖,这个范围就是这个种在一维上的生态位(图 3-16a);假如我们同时考虑这个种在温度和湿度上的适合范围时,生态位就成了两维的,并可以用面积表示(图 3-16b);假如加上第三个环境因子(如土壤 pH),该生态位就成了三维的(图 3-16c)。实际上在生态系统中,物种的适合度受许多生物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 n 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

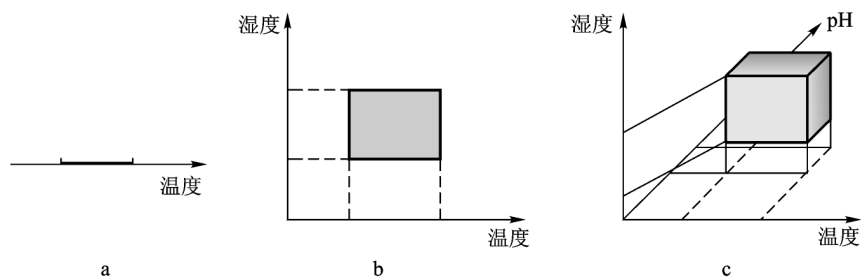


图 3-16 Hutchinson 的生态位模式图(Begon, 1981)

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,二者会有综合作用。第二,当存在其他物种的竞争时,必然使参与竞争的物种只能占据基础生态位的一部分。实际占领的生态位,称之为现实生态位或实际生态位(realized niche)。

我国生态学家马世骏认为,在一定的时间和空间中存在的生态位,有些被植物利用着,有些却没有被利用,还有些生态位可能存在于其他时间和空间内。这些存在但没有被利用的生态位,是生态位的潜在形式,不存在于一定时空的生态位,有可能存在于别的时空内,继而被利用或被占据。在以前的生态位定义中,这两类性质的生态位均没有得以反映。他们认为生态位的定义应为在生态因子变化范围内,能够被生态元实际和潜在占据、利用或适应的部分,称为生态元的生态位。其余部分,即不能被生态元实际和潜在占据、利用或适应部分,称为生态元的非生态位。

生态位宽度是物种利用资源多样性的一个指标。生态位宽度也就是有机体单位所利用的各种各样不同资源的总和。在现有资源谱中,仅能利用一小部分资源的生物,称为狭生态位的,而能利用其很大部分资源的生物则称为广生态位的。测定生态位的方法很多,现只介绍一种常用的。为减少计算,可把资源分为若干等级,并调查记录各个物种利用资源等级的数值。

生态位宽度以香农-威纳多样性指数为基础生态位指数,计算公式如下:

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - (1/\sum N_{ij})(\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r}$$

式中, B_i 为*i*种的生态位宽度, N_{ij} 为*i*种利用*j*资源等级的数值, r 为生态位资源的等级数。生态位宽度的变动范围从0到1,0表示没有利用,1表示对所有的等级同样地利用。

3 4 生态因子对生物的影响及生物的适应

3 4 1 光的生态作用

光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。太阳光本身是一个十分复杂的生态因子,太阳的辐射强度、光谱成分、光照时间及其周期性变化对生物的生长发育和地理分布都产生着深刻的影响,生物本身也对这些多样变化的光因子有着极其多样的反应和适应。

3 4 1 1 光照强度的生态作用

光照强度是指单位面积上的光通量大小。光强对植物光合作用速率产生直接影响,单位叶面积上叶绿素接受光子的量与光通量呈正相关。光子接受多则获得的光能大,光化学反应快。光照强度对植物的生长发育,植物细胞的生长和分化,体积的增大,干物质积累和重量的增加均有直接影响。在一定范围内,光合作用的效率与光强成正比,但到达一定强度若继续增加光强,会发生光氧化作用使与光合反应有关的酶活性降低,光合作用的效率开始下降,这时的光照强度

称为光饱和点。另外,植物在进行光合作用的同时也进行呼吸作用。当影响植物光合作用和呼吸作用的其他生态因子都保持恒定时,光合积累和呼吸消耗这两个过程之间的平衡就主要决定于光照强度。光补偿点的光照强度是植物开始生长和进行净光合生产所需要的最小光照强度(图 3-17)。为了在不同环境中生存,植物在光照、二氧化碳和水等生态因子的作用下,形成了不同的适应特性,以保证光合作用的进行(表 3-7)。

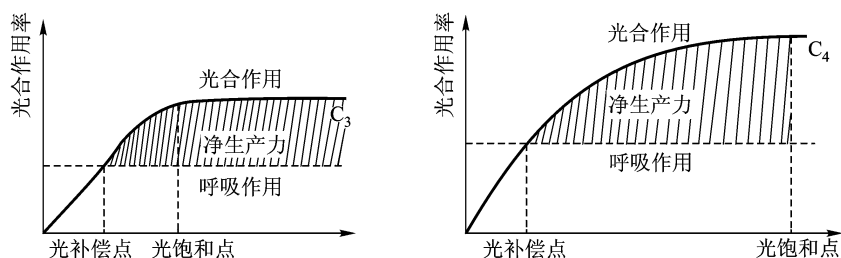


图 3-17 植物光合作用的光补偿点、光饱和点示意图(Emberlin, 1983)

表 3-7 不同类型植物的光合特征和生理特征比较

特征	C ₃ 植物	C ₄ 植物	CAM 植物
1 类型	典型温带植物	典型热带、亚热带植物	典型干旱植物
2 生物产量/(t 干重·hm ⁻²)	22± 0.3	39± 17	较低
3 叶结构	无 Kranz 型结构, 一种叶绿体	有 Kranz 型结构, 常具两种叶绿体	无 Kranz 型结构, 一种叶绿体
4 叶绿素 a/b	2.8± 0.4	3.9± 0.6	2.5~ 3.0
5 CO ₂ 固定途径	卡尔文循环(C ₃)	分别进行 C ₄ 和 C ₃ 循环	分别进行 CAM 和 C ₃ 循环
6 光合速率/(mgCO ₂ ·dm ⁻² ·h ⁻¹)	15~ 35	40~ 80	1~ 4
7 CO ₂ 补偿点/(mg·L ⁻¹)	30~ 70	0~ 10	0~ 5(暗中)
8 光饱和点	全日照 1/5	无	无
9 光合最适温度	15~ 25℃	30~ 47℃	35℃
10 蒸腾系数/(g 水·g ⁻¹ 干重)	450~ 950	250~ 350	18~ 125
11 气孔张开	白天	白天	晚上

光照强度对植物形态建成有重要作用,光促进组织和器官的分化,制约着器官的生长发育速度,使植物各器官和组织保持发育上的正常比例。植物叶肉细胞中的叶绿体必须在一定的光强条件下才能形成与成熟。弱光下植物色素不能形成,细胞纵向伸长,糖类含量低,植株为黄色软弱状,发生黄化现象。光强有利于果实的成熟,影响果实颜色的花青素的含量与光照强度密切相关。强光照通常有利于提高农业生产的产量和品质,如使粮食作物营养物质充分积累,提高籽粒充实度,使水果糖分含量增加,色素等外观品质充分形成等。

动物生长发育、繁殖和形态分化也对光强有一定反应。光虽不作为动物能量的直接来源,但作用于动物的时空定向,诱导视觉和神经系统,调节激素和内分泌水平。如蛙卵及有些鱼卵在有光情况下孵化快,发育也快;在连续有光或无光条件下,蚜虫产生的多为无翅个体,在光暗交替条件下,则产生较多的有翅个体。动物早晨开始鸣叫与光强有关,如麻雀在光强为 $0.1 \sim 45 \text{ lx}$ 开始鸣叫;一种蚱蝉在夏季气温高于 14°C 时,当光强为 $0.8 \sim 6 \text{ lx}$ 时开始鸣叫。人类及哺乳动物的身体健康也需要一定强度光照,皮肤在光照下才能产生维生素 D,光照不足则因缺乏维生素 D 影响钙的吸收而患佝偻病。强可见光下可消除因紫外线辐射引起的细胞内损伤。

光强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光强生态类型:

(1) 阳性植物(heliophyte),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。阳性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。生长在旷野、路边、森林中的上层乔木,草原及荒漠中的旱生、超旱生植物,高山植物及多数大田作物等均属此类型,如蒲公英、蓟、槐、松、杉和栓皮砾等。阳性植物叶子排列稀疏,角质层较发达,在单位面积上气孔增多,叶脉密,机械组织发达。叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值(a/b 值)较大,叶绿素 a 在红光部分内的最大吸收光谱较宽,能在直射光下强烈地利用红光。这类植物的光补偿点较高,光合作用的速率和代谢速率都比较高。

(2) 阴性植物(skiophyte),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。这类植物多生长在潮湿背阴处或密林的下部,生长季节的生境往往较湿润,常见种类有苔藓类、部分蕨类、连钱草、观音座莲、铁杉、紫果云杉、红豆杉、热带相思树下的咖啡及亚热带地区山林中的茶树等,很多药用植物如人参、三七、半夏和细辛等也属此类型。阴性植物枝叶茂盛,没有角质层或很薄,气孔与叶绿体比较少,叶绿素 a/b 值小。这类植物的光补偿点较低,其光合速率和呼吸速率都比较低。

(3) 耐阴植物(shade plant),指介于上两类之间的植物,它们既可以在强光下良好生长,又能忍受不同程度的荫蔽,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。常见的许多叶菜类、一些豆科植物即属此类。

当然,这种划分并不是绝对的,有些植物随着北移或海拔的升高,即随温度降低,其需光性增强,耐阴性降低,在肥沃的土壤上,植物往往表现出较高的耐阴性,植物在幼年阶段通常较成年时期耐阴。

3.4.1.2 光质的生态作用

太阳可见光是由一系列不同波长的单色光组成的,这些单色光组成可见光谱,其波长范围是 $380 \sim 760 \text{ nm}$,光合作用的光谱范围在可见光区内。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是不同的(表 3-8)。其中,红橙光主要被叶绿素吸收,对叶绿素的形成有促进作用;蓝紫光也能被叶绿素和类胡萝卜素吸收,因此,把这部分光辐射称为生理有效辐射。绿光很少被吸收利用,被称为生理无效辐射。实验证明,红光有利于糖的合成,蓝光有利于蛋白质的合成;蓝紫光与青光对植物伸长有抑制作用,使植物矮化。青光诱导植物的向光性。红光与远红光是引起植物光周期反应的敏感光质。昆虫对紫外光产生趋光性,强紫外光还具有杀菌作用。动物对不同光质也产生不同视觉、生理反应。光质可影响其生殖、体色、迁徙及羽毛更换等生长发育过程。

表 3-8 光的波段对植物的重要生理生态效应

光的波段	光色	吸收特性	生理生态效应
>1 000 nm	红外	能被组织中的水吸收	热效应
720~ 1 000 nm	远红光	植物稍有吸收	促进种子萌发,刺激植物延伸
610~ 720 nm	红光	被叶绿素强烈吸收	对植物的光合作用和光周期有强烈的影响
510~ 610 nm	黄橙	叶绿素吸收稍有下降	对植物的光合作用和形态建成的影响稍有下降
400~ 510 nm	蓝光	被叶绿素与胡萝卜素强烈吸收	能强烈影响光合作用,并抑制植物的生长,使之形成矮粗形体
315~ 400 nm	绿蓝光	被叶绿素与原生质吸收	对光合作用稍有影响,对植物没有特殊效应
280~ 315 nm	紫光	被原生质吸收	强烈影响植物形态建成,影响生理过程,刺激某些生物合成
<280 nm	紫外光	被原生质吸收	大的剂量能使植物致死

(蔡晓明等,1995)

弄清光质的不同生态功能,有助于在生产实践中加以应用。在大棚和塑薄膜栽培中,选用不同滤光性薄膜可获得不同的光质生态环境,以形成特定作物品质或特定生长阶段对光质的要求。室内或圈养畜、禽场地用特定光质人工光源照射可提高繁殖能力,增加产奶量,加快生长。这些技术正在试验或部分应用中。紫外线用于害虫诱杀,消毒灭菌,红外线用于医疗等技术已较普遍。

3 4 1 3 光照时间的生态作用与光周期现象

光照长度指理论日照加上曙、暮光的有效光照时间,每天光照与黑夜交替称为一个光周期(photoperiod)。日照长度的变化对动植物都具有重要的生态作用,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。

1 植物的光周期

根据对日照长度的反应类型可把植物分为长日照植物和短日照植物。长日照植物在日照时间超过一定数值才能进行生殖诱导并开花,否则只进行营养生长,不能进行生殖生长转化。较常见的长日照植物有牛蒡、紫菀、凤仙花和除虫菊等,作物中有冬小麦、大麦、油菜、菠菜、甜菜、甘蓝和萝卜等。人为延长光照时间可促使这些植物提前开花。

短日照植物通常在日照时间短于一定数值才开花,在长日照下只进行营养生长,这类植物通常是在早春或深秋开花。常见种类有牵牛、苍耳和菊类,作物中有水稻、玉米、大豆、烟草及棉等。还有一类植物只要其他条件合适,在任意日长条件下都能开花,如黄瓜、番薯、四季豆和蒲公英等,这类植物可称日中性植物。

植物光周期特性与植物起源和原产地密切相关,一般认为短日照植物起源于低纬地区,长日照植物起源于高纬度地区。了解植物的光周期现象对植物的引种驯化工作非常重要,引种前必须特别注意植物开花对光周期的要求。短日照植物在北方可获得加长的营养生长期,北方品种在南方种植可提前进入生殖生长。园艺工作者常利用光周期现象人为控制开花时间,以便满足观赏需要。

2 动物的光周期

在脊椎动物中,鸟类的光周期现象最为明显,很多鸟类的迁徙都是由日照长短的变化所引起,由于日照长短的变化是地球上最严格和最稳定的周期变化,所以是生物节律最可靠的信号系

统,候鸟在不同年份迁离某地和到达某地的时间相差无几。如此严格的迁飞节律是任何其他因素(如温度的变化、食物的缺乏等)都不能解释的,因为这些因素各年相差很大。同样,各种鸟类每年开始生殖的时间也是由日照长度的变化决定的。在鸟类生殖期间人为改变光周期可以控制鸟类的产卵量,人类采取在夜晚给予人工光照提高母鸡产蛋量。

日照长度的变化对哺乳动物的换毛和生殖也具有十分明显的影响。很多野生哺乳动物(特别是生活在高纬度地区的种类)都是随着春天日照长度的逐渐增加而开始生殖,如雪貂、野兔和刺猬等,这些种类可称为长日照兽类。还有一些哺乳动物总是随着秋天短日照的到来而进入生殖期,如绵羊、山羊和鹿,这些种类属于短日照兽类,它们的幼仔在春天条件最有利时出生。

3 4 2 温度的生态作用

任何生物都在一定温度环境中生存,受温度的高低、极端温度、积温、变温(温差)及温度节律变化等影响。地球表面的温度总是不断变化的,在空间上它随纬度、海拔高度、生态系统的垂直高度和各种小生境而变化;在时间上它有一年的四季变化和一天的昼夜变化。温度的这些变化给生物带来多方面的影响,生物也在一定的温度环境下,在长期进化中形成相应的温度特性。

3 4 2 1 温度对生物的影响

1 三基点温度

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。一般说来,生物体内的生理生化反应会随着温度的升高而加快,从而加快生长发育速度;生化反应也会随着温度的下降而变缓,从而减慢生长发育的速度。在一定的温度范围内,生物的生长速率与温度成正比,生物学常用温度系数(temperature coefficient, Q_{10})表示温度对生物生长或生化反应速度的影响程度,即温度每升高 10°C 生长或反应速度增加的倍数,一些生物的 Q_{10} 常达 20 以上(图 3-18)。但 Q_{10} 不适应较宽的温度范围。当环境温度高于或低于生物所能忍受的温度范围时,生物的生长发育会受阻,甚至造成死亡。因为生命活动是由一系列生理生化反应过程构成的,而每一生化反应都有酶系统的参与。酶的活性高低与温度存在密切的关系,在一定起点温度以上酶才开始表现活性,并在一定温度范围内酶的活性与温度呈正相关,当到达某一温度时活性达到最高,此温度称最适温度,温度再升高酶活性则下降,达到一最高温度时酶活性便丧失。最低温度、最适

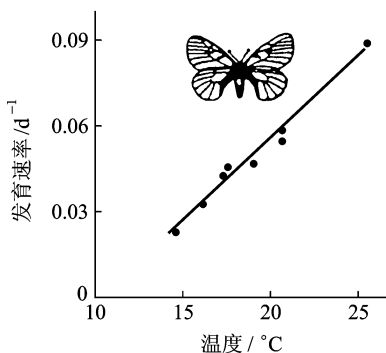


图 3-18 菜粉蝶从卵孵化成蛹的发育速率
(A Mackenzie, 1999)

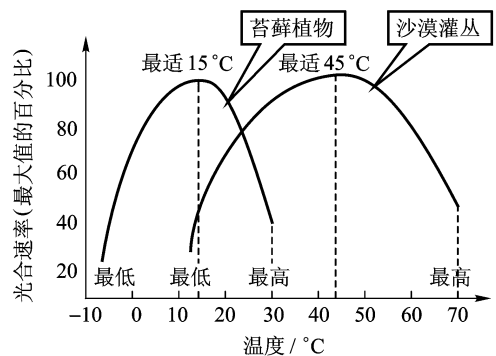


图 3-19 温度对光合速率的影响(示三基点温度)

温度和最高温度称为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(图 3-19)。

不同生物的三基点温度不一样,如水稻种子发芽的最适温度是 25~35℃,最低温度是 8℃,45℃ 终止活动,46℃ 濒于死亡;而雪球藻和雪衣藻只能在冰点温度范围内生长发育,生长在温泉中的生物可以耐受 100℃ 的高温。一般地说,生长在低纬度的生物高温阈值偏高,而生长在高纬度的生物低温阈值偏低。同一生物的不同发育阶段所能忍受的温度范围也有很大不同。生物对温度的适应范围是它们长期在一定温度下生活所形成的生理适应。

2 温度对生物作用的一般模式

温度对生物的影响可以概括如图 3-20 所示的模式。但这只是一般模式,温度影响的范围是相对的,常因生物的种类、发育阶段、生理状况、时间和地点而异。

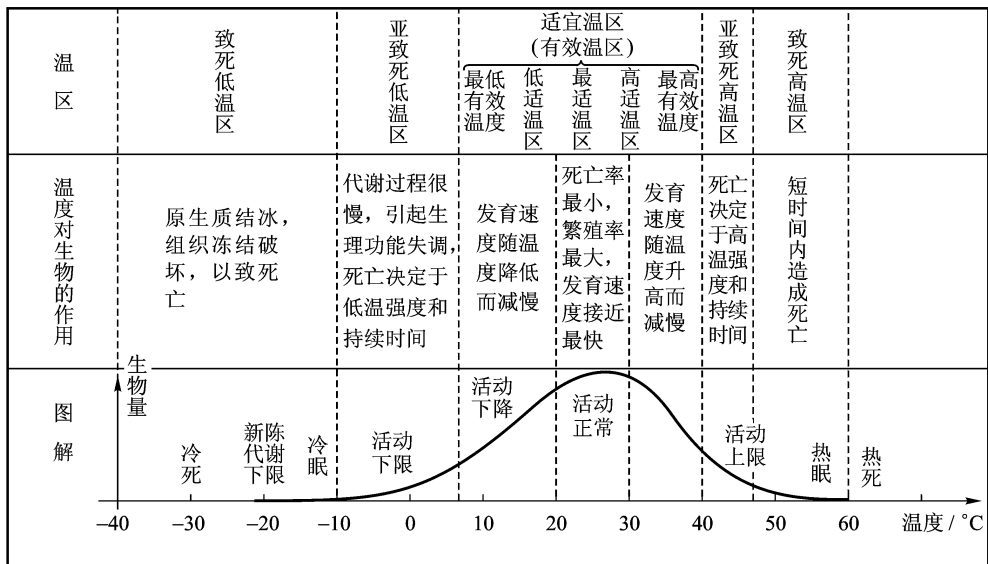


图 3-20 温度对温带地区生物作用的一般模式(蔡晓明, 尚玉昌, 1995)

生物在致死高温区短时间即可死亡,即使将生物再移入适温区内,也不能恢复。

生物在亚致死高温区,体内代谢失去平衡,长期驻留会造成生物热昏迷或萎蔫,短期内温度恢复到其适宜范围,生物有可能恢复正常生活状态。生物死亡的出现决定于高温的强度及持续时间。

适宜温区也称有效温度范围,其中经常用到最高有效温度和最低有效温度两个概念。最高有效温度指适宜温区的上限。在最高有效温度时,生物有机体虽不一定死亡,但发育速率迟缓,繁殖力下降,寿命缩短。最低有效温度指适宜温区的下限,在此温度时,生物发育停滞,体内代谢亦降到最低水平,当高于此温度时,生物有机体才开始发育。因此,该温度常称为发育起点温度。适宜温区可再划出一个最适温区,在最适温区内,能量消耗适中,发育速率最适,寿命最长,繁殖力最大。

生物在亚致死低温区,有机体新陈代谢作用剧烈下降,处于极低的代谢水平,在短时间内,温度又上升到适宜温区内,生物有机体仍可恢复到正常的状态。低温持续时间过长,则有致死作用。生物在致死低温区会立即被冻死,生物一旦死亡就不能复活。

3 气温与生物分布

地球上生物往往分布于其最适温度附近地区。由于多数生物的最适温度为 20~ 30℃,因而温暖地区分布的生物种类多,低温地区生物种类少。我国有 3 万多种植物,其中广东、广西、福建及云南等省分布最多,而东北、西北地区则分布较少;巴西年均温高于我国,有 4 万多种植物;而低温地区的俄罗斯只有 1.6 万多种。动物种类分布也有相似的趋势,高温地区分布着大量热带生物,但在高温缺水的沙漠地只有少量生物种类。决定生物分布的因子绝不仅仅是温度因子,在温度因子中也不仅仅是平均气温,而是平均气温、节律变温、温差、积温及极端温度的综合作用。如苹果和某些品种的梨不能在热带地区栽培,是由于高温的限制;相反,橡胶、椰子、可可等只能在热带分布,是受低温的限制。

3.4.2.2 极端温度对生物的影响

1 低温伤害及适应

低温对生物的致害分为冷害和冻害。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、吸收及蒸腾等)机能的降低和生理平衡状态的破坏。如热带橡胶树林在 10℃ 左右时便不能生长,香蕉低于 15℃ 时不能结果,水稻低于 18℃ 时花粉育性和结实率大幅降低等。冻害指冰点以下低温造成生物体内结冰,细胞原生质膜破裂和酶蛋白失活与变性。不同的动物和植物之间的冻害发生温度均存在较大差异,这与其细胞内原生质体结构和物质组成有关。少数动物有特异的避免低温伤害的适应机制,能耐受一定程度的身体冻结,如摇蚊在 -25℃ 下经多次冻结仍能保存生命,一些动物在 -30℃ 下数小时后,身体内 90% 的水都结了冰,但冰晶只出现在细胞外面,原生质体和膜系统未受破坏,冰晶溶化后又能恢复正常。

长期生活在低温环境中的生物通过自然选择,在形态、生理和行为方面表现出很多明显的适应。在形态方面,北极和高山植物的芽和叶片常受到油脂类物质的保护,芽具鳞片,植物体表面生有蜡粉和密毛,植物矮小并常成匍匐状、垫状或莲座状等,这种形态有利于保持体温(图 3-21),

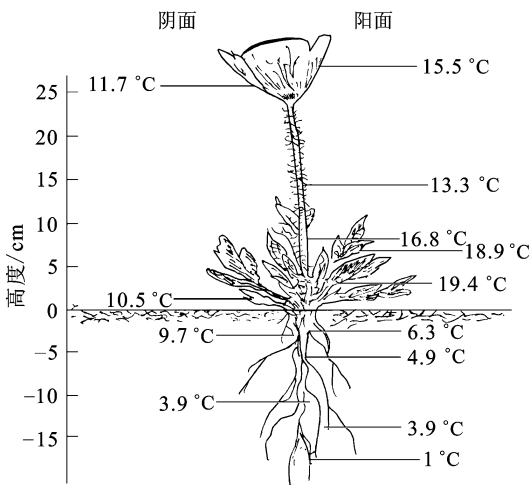


图 3-21 植物蜡粉、密毛、莲座状增温效应
(R L Smith, 1992)
气温 11.7℃

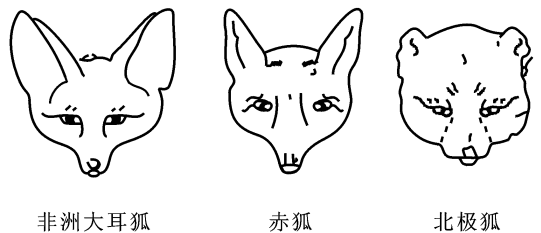


图 3-22 不同温度带狐狸耳朵大小比较
(P Dreux, 1974)

减轻严寒的影响。恒温动物为了适应寒冷地区和寒冷季节,增加毛和改善羽毛的数量和质量或增加皮下脂肪的厚度,从而提高身体的隔热性能。生活在高纬度地区的恒温动物,其身体往往比生活在低纬地区的同类个体大,因为个体大的动物,其单位体重散热量相对较少,这就是 Bergmann 规律。恒温动物身体的突出部分如四肢、尾巴、外耳等在低温环境中有变小变短的趋势,这也是减少散热的一种形态适应,这一适应常被称为 Allen 规律(图 3-22)。

在生理方面,生活在低温环境中的植物常通过减少细胞中的水分和增加细胞中的糖类、脂肪和色素等物质来降低植物的冰点,增加抗寒能力。如鹿蹄草就是通过叶细胞中大量贮存五碳糖、黏液等物质来降低冰点的,这可使其结冰温度下降到 -31°C 。此外,极地和高山植物在可见光谱中的吸收带较宽,并能吸收更多的红外线,一些植物的叶片在冬季由于叶绿素破坏和其他色素增加而变为红色,有利于吸收更多的热量。动物则靠增加体内产热来增强御寒能力和保持恒定的体温,寒带动物利用隔热性能良好的毛皮,往往能使其在少增加甚至不增加代谢产热的情况下就能保持恒定的体温。

生物体内的防冻剂——糖蛋白

糖蛋白,是含有一个或多个糖类的一类蛋白质,能用来降低结冰温度。南极区域的鱼依靠这些防冻剂能在很冷的海水中存活,这里水温要比生活在温带或热带海洋中鱼的血液正常冰点低。如南极鳕鱼体内积累了高浓度的糖蛋白,体液的冰点降低到海水最低温(-1.8°C)以下,阻止了冰晶体的形成,从而避免了血液和组织结冰。超冷是应付冰冻的另一种物理学方法。在某种环境下,通过阻止冰晶(冰核)的形成,液体能在冰点以下而不结冰。已记录到爬行动物超冷状态的温度是 -8°C ,无脊椎动物是 -18°C 。这些冷适应动物血液中的糖蛋白通过包被冰晶而阻止冰的形成,否则这些冰晶会成为冰核。

(摘译自 Robert E Ricklefs *The Economy of Nature* W H Freeman & Company 2001)

行为上的适应主要表现在休眠和迁移两个方面,前者有利于增加抗寒能力,后者可躲过低温环境。

2 高温致害及适应

高温致害机制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,植物光合能力下降而呼吸作用加强。高温引起水稻、小麦等作物结实率降低,加快成熟从而降低品质,严重者导致绝收。高温对动物的影响主要是破坏酶的活性,使蛋白质凝固变性,造成缺氧,排泄失调,神经系统麻痹,调节受阻等。

适应高温环境的植物有些生有密茸毛和鳞片,能过滤一部分阳光;有些植物体呈白色、银白色,叶片革质发亮,能反射一大部分阳光,使植物体免受热伤害;有些植物叶片垂直排列使叶缘向光或在高温条件下叶片折叠,减少光的吸收面积;还有些植物的树干和根茎生有很厚的木栓层,具有绝热和保护作用。植物对高温的生理适应主要是降低细胞含水量,增加糖或盐的浓度,这有利于减缓代谢速率和增加原生质的抗凝结力。其次是靠旺盛的蒸腾作用避免植物体因过热受害。还有一些植物具有反射红外线的 ability,夏季反射的红外线比冬季多,这也是植物体避免受到高温伤害的适应。

动物对高温环境的一个重要适应就是适当放松恒温性,使体温有较大的变幅,这样在高温炎

热的时刻身体就能暂时吸收和贮存大量的热量使体温升高,而后在环境条件改善时或躲到阴凉处时再把体内的热量释放出去,体温也会随之下降。沙漠中的啮齿动物对高温环境常常采取行为上的适应对策,即夏眠、穴居和白天躲入洞内夜晚出来活动。有些黄鼠不仅在冬季冬眠,还在炎热干旱的夏季进行夏眠。昼伏夜出是躲避高温的一种行为适应,因为夜晚和地下巢穴中湿度大温度低,可大大减少蒸发散热失水。这就是所谓夜出加穴居的适应对策。

3.4.2.3 积温对生物的影响

温度对生物的影响不仅是平均气温高低,还应考虑温度持续的时间,温度越高,持续时间越长,对生物的影响越大。早在1735年,Reaumur就概括出有效积温法则,其主要含意是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数,这个总热量可用有效积温表示。

植物在一定温度下,便可开始生长,但生长期内的温度低于一定临界值时,植物生长停止,这时的温度是无效的,这个最低的临界温度称为生物学零度,即发育起点温度。在一定生育期内,高于生物学零度的温度称活动温度,有效温度是活动温度减去生物学零度,即只有生物学零度以上的温度,在发育上才能起积极的效应。有效积温是一定生育期内有效温度的总和,即:

$$K = \sum_{i=1}^n (T_i - T_0)$$

式中, K 为某生物全生育期(或某生物的某一发育阶段)所需的有效积温,它是一个常数; T_i 为某生物生育期或发育阶段的日平均温度值; T_0 为某生物生长活动的起点温度(生物学零度); n 为某生物生育期或发育阶段历经的天数。

一般而言,高纬度地区栽培的植物,其整个生育期所需有效积温较少,反之则较多。例如,小麦、早熟的马铃薯需要 10°C 以上的有效积温为 $1000\sim 1600^{\circ}\text{C}$,春播谷类作物、番茄等需有效积温为 $1500\sim 2100^{\circ}\text{C}$,玉米、棉花等为 $2000\sim 4000^{\circ}\text{C}$,而南方的柑橘和椰子为 $4000\sim 5000^{\circ}\text{C}$ 。

除植物外,昆虫和其他一些变温动物的发育,在某一温度范围内,亦随温度的升高而加快,也符合有效积温法则。如通过有效积温计算可以预测一个地区某种害虫可能发生的时期和世代数,可以预测某种害虫的分布区。

3.4.2.4 温度节律对生物的影响

1 温周期现象

由于地表太阳辐射的周期性变化产生温度有规律的昼夜变化,使许多生物适应了变温环境,多数生物在变温下比恒温下生长得更好。例如,蝗虫在变温下的平均发育速度比恒温下快38.6%。波斯菊生长在变温条件下(白天 26.4°C ,夜间 19°C)比生长在恒温条件下(昼夜均为 26.4°C 或 19°C)重量增加1倍。这种生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。多数植物变温下发芽良好,幼芽常能适应春季十几度的昼夜温差。植物生长也要求一定的温差配合,白天温度高,光合作用强,夜间温度低,可降低呼吸消耗速率,故昼夜温差有利于植物有机物的积累。多数植物,昼夜温差越大,干物质积累越多,产量越高,而且品质也更好,表现在蛋白质、糖分含量提高等。

2 春化作用

生物的生活周期包括个体的营养生长和生殖生长两个重要发育阶段。温度高低也调节生物

由营养生长向生殖生长转化,某些植物如冬小麦、油菜等一定要经过一个低温阶段,才能诱导进入生殖期,进行花芽分化,这个低温阶段称为“春化”过程。与光周期诱导一样,这类植物的温度诱导也具有严格性,不通过这个特殊阶段就不能完成其生活史。

3 物候

生物的物候节律形成也是生物对温度等因子适应的结果。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。多数植物在春夏随温度升高时开始发芽或种子萌发现蕾、开花及结实,秋末气温降低时转入落叶、生长停滞或休眠,年复一年地完成其生活周期。动物也对不同季节的温度、水分、气体参数和食物结构的变化形成适应性,导致生活方式与行为的节律性变化,如定居与迁移、繁殖期与性静止期、分居与群聚及活动与休眠等。物候规律是在分析大量细致的观察资料基础上获得的,长期以来人们已形成许多常识性知识或谚语,利用物候节律作为播种、施肥、防病虫和收获的标示,有效指导了日常生活和生产活动。

4 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。进入休眠状态的动植物可以忍耐比其生态幅宽得多的环境条件。大多数冬眠、夏眠是生物对极端温度的适应。

草原上的啮齿类动物,许多具有冬眠或蛰伏习性。甲壳纲丰年虫的卵可以休眠很多年,很多昆虫在不利气候条件下常进入滞育状态。变温动物在冬季滞育时,体内水分大大减少以防止结冰,而新陈代谢几乎下降到零;在夏季滞育时,耐干旱的昆虫可使身体干透以忍受干旱,或者在体表分泌一层不透水的外膜以防止身体变干。休眠能使动物最大限度的减少能量消耗,动物的休眠伴随很多生理变化。哺乳动物在冬眠开始之前体内先要贮备特殊的低熔点脂肪,冬眠时心跳速率大大减缓,血流速度变慢,为防止血凝块的产生,血液化学也会发生相应变化。

植物中的休眠现象更为普遍,许多植物种子成熟后不能立即萌发的现象即是休眠形式的一种。休眠种子可长期保持存活能力,直到出现适于种子萌发的条件才萌发。有些植物种子的萌发能力仅保持1~3年,但许多植物种子的萌发能力可保持30~40年。植物种子的休眠现象和后熟作用是植物对不利环境条件的一种适应。这对寒带、温带等季节变化明显地区的植物有巨大意义。可以设想,如果所有植物的种子成熟后都能立即萌发,则它们的幼苗绝大多数将在严寒的冬季被冻死。温带木本植物的冬眠是更加常见的一种植物休眠现象,休眠中的树木可以顺利度过冬季的低温。研究证明,木本植物的休眠与光周期有关,短日照可促进休眠,长日照可促进营养生长。树木进入冬眠状态受制于日照长度而不是温度,这在很大程度上使植物免受初冬温度波动的危害。

3 4 3 水的生态作用

3 4 3 1 水的生态作用

生命起源于水环境,生物进化90%的时间都是在海洋中进行的。生物登陆后,在进化中形成了减少水分蒸发、保持体内水分平衡的多种适应机制。至今,生物适应和广泛分布于不同水因子特性的各种环境。

水是任何生物体都不可缺少的重要组成成分,植物体一般含水量达60%~80%,而动物体

含水量比植物高。如水母含水量高达 95% ,软体动物达 80%~ 92% ,鱼类达 80%~ 85% ,鸟类和兽类达 70%~ 75% 。只有足够的水才能使原生质保持溶胶状态 ,以保证旺盛代谢的正常进行。如果含水量减少 ,原生质由溶胶趋于凝胶状态 ,生命活动也随之减弱 ,失水严重时 ,可引起原生质正常结构破坏。

水是生物代谢过程中的重要原料。光合作用 ,呼吸作用 ,有机物合成与分解过程中都有水分子参与。没有水 ,这些体内重要的生理过程便不能进行。

生物的新陈代谢是以水为介质进行的 ,水是很好的溶剂 ,对许多化合物有水解和电离作用 ,许多化学元素都是在水溶液的状态下被生物吸收和运转 ,生命活动的营养物质运输 ,代谢物运送 ,废物排出 ,激素传递都与水密切相关。水分不足会导致生理上的不协调 ,正常生理被破坏 ,甚至引起死亡。

水分能保持植物的固有姿态。水分使细胞保持紧张度(即膨胀) ,这与水的不可压缩性有关。水分维持了植物细胞及组织的紧张状态 ,使植物枝叶挺立 ,便于充分接受阳光和进行气体交换 ,同时也使花朵张开 ,利于传粉。如果含水量不足 ,便会造成植物萎蔫 ,一切生理活动也随之下落甚至停止。

水的热容量很大 ,其吸热和放热比较缓慢 ,使水体温度不像大气温度那样变化剧烈 ,也较少受气温波动的影响 ,为生物创造了一个相对稳定的温度环境。水分还可保持植物体内正常的温度 ,在强光高温环境中 ,植物可通过蒸腾散失水分 ,调节体温 ,使植物体免受伤害 ;而在寒冷的情况下 ,水由于具有较高的比热 ,可保持体温不致骤然下降。

水量对植物的生长也有最高、最适和最低 3 个基点。低于最低点 ,植物萎蔫、生长停止 ;高于最高点 ,根系缺氧、窒息、烂根 ;只有处于最适范围内 ,才能维持植物的水分平衡 ,以保证植物有最优的生长条件。种子萌发时 ,需要较多的水分 ,因水能软化种皮 ,增强透性 ,使呼吸加强 ,同时水能使种子内凝胶状态的原生质转变为溶胶状态 ,使生理活性增强 ,促使种子萌发。

水对动物也有较重要的影响。水分不足时 ,可以引起动物的滞育或休眠。例如 ,降雨季节在草原上形成一些暂时性水潭 ,其中生活着一些水生昆虫 ,其密度往往很高 ,但雨季一过 ,它们就进入滞育期。此外 ,许多动物的周期性繁殖与降水季节密切相关。例如 ,澳洲鹤鹅遇到干旱年份就停止繁殖 ;羚羊幼兽的出生时间 ,正好是降水和植被茂盛的时期。

水还通过湿度、降水等影响生物的生态环境 ,如调节土壤温度、影响肥料的分解和利用 ,形成微环境、小气候等 ,间接地对生物产生影响。

3 4 3 2 动物对水分的生态适应

动物必须保持体内的水分平衡。对水生动物来说 ,保持体内水分得失平衡主要是依赖水的渗透作用。渗透压调节可以限制体表对盐类和水的通透性 ,通过逆浓度梯度主动地吸收或排出盐类和水分 ,改变所排出的尿和粪便的浓度与体积。如淡水动物体液的浓度对环境是高渗性的 ,体内的部分盐类既能通过体表组织弥散 ,又能随粪便、尿液排出体外。当体内盐类有降低的危险时 ,它们会使排出体外的盐分降低到最低限度 ,并通过食物和鳃 ,从水中主动吸收盐类。海洋生活的大多数生物体内的盐量和海水是等渗的(如无脊椎动物和盲鳗) ,有些比海水低渗(如七鳃鳗和真骨鱼类) ,低渗使动物易于脱水 ,于是在喝水的同时又将盐吸入 ,它们排出所吸入的多余的盐类的办法是将其尿液量减少到最低限度 ,同时鱼的鳃可以逆浓度梯度向外分泌盐类。

陆生动物体内的含水量一般比环境要高,因此常常因蒸发而失水,另外在排泄过程中也会损失一些水。失去的这些水必须从食物、饮水和代谢水那里得到补充,以便保持体内水分的平衡,所以陆生动物主要是从获取更多的水分、减少水的消耗、贮存水等方面,在形态、生理和行为上变化来适应旱生环境。

(1) 形态适应。不论是低等的无脊椎动物还是高等的脊椎动物,它们各自以不同的形态结构来适应环境湿度,保持生物体的水分平衡。昆虫具有几丁质的体壁,防止水分的过量蒸发;生活在高山干旱环境中的烟管螺可以产生膜以封闭壳口来适应低湿条件;两栖类动物体表分泌黏液以保持湿润;爬行动物具有很厚的角质层;鸟类具有羽毛和尾脂腺;哺乳动物有皮脂腺和毛,都能防止体内水分过分蒸发,以保持体内水分平衡。

(2) 生理适应。许多动物在干旱的情况下具有生理上的适应特点。例如,“沙漠之舟”骆驼可以 17 d 不喝水,身体脱水达体重的 27%,仍然照常行走。它不仅具有贮水的胃,驼峰中还贮藏有丰富的脂肪,在消耗过程中产生大量水分,血液中具有特殊的脂肪和蛋白质,不易脱水。

(3) 行为适应。沙漠地区夏季昼夜地表温度相差很大,因此,地面和地下的相对湿度和蒸发力相差也很大。一般沙漠动物(如昆虫、爬行类、啮齿类等),白天躲在洞内,夜里出来活动,更格卢鼠能将洞口封住,表现了动物的行为适应。另外,一些动物白天躲藏在潮湿的地方或水中,以避免干燥的空气,而在夜间出来活动。干旱地区的许多鸟类和兽类在水分缺乏、食物不足的时候,迁移到别处去,以避免不良的环境条件。

3 4 3 3 植物对水分的生态适应

在生物圈中水的分布是十分不均匀的,分布于不同地方的植物,由于长期适应不同水因子的环境,形成了对水因子不同适应的植物类型。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。这两类植物都适应特定的水分环境,对水的耐性范围和相应的形态生理特点各不相同(表 3-9)。

表 3-9 对水因子不同适应的植物类型的形态生理特点

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、黏性高及温度变化平缓,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,以保证身体各部对氧气的需要。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			
	浮叶植物	不扎根 浮萍、凤眼莲等			水较深,流动,温度变化平缓,根系缺氧
		扎根 荷花、睡莲、王莲等			

续表

类型		举例	生境特点	类型特征	
水生植物	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,茎叶下部浸于水中,上部露于空气中,通气组织发达	
	湿生植物	阳性湿生	水稻、泽泻、灯芯草等	沼泽环境,根系缺氧	根、茎、叶有通气组织连接,有较发达输导组织,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	
旱生植物	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、叶特化形成的贮水组织,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

3 4 4 土壤的生态作用

土壤是许多生物的生存场所,生存基质和营养库,是绝大多数植物生长的基础。大量种类的微生物,栖居土壤的多种动物如蚯蚓、线虫、节肢动物及大量昆虫均强烈依赖土壤而生存。土壤是一种处于水体与地表之间的介质,内含充足水分和空气,许多种类的生物依靠土壤作为过渡而实现了从水生向陆生的进化过程。土壤还是生物代谢产物、生物有机体、生物或工业污染物转化的重要基质,对消化有机物、净化有毒物质、保持环境平衡有重要生态作用。

3 4 4 1 土壤物理特性的生态作用

土壤的物理特性主要指土壤温度、水分含量、空气含量及土壤质地和结构等。土温是太阳辐射和地理活动的共同结果。不同类型土壤有不同的热容量和导热率,因而表现出相对太阳辐射变化的不同滞后现象。这种土温对地面气温的滞后现象对生物有利,影响植物种子萌发与出苗,制约土壤盐分的溶解、气体交换与水分蒸发、有机物分解与转化。较高的土温有利于土壤微生物活动,促进土壤营养分解和植物生长,动物利用土温避开不利环境,进行冬眠等。

土壤水分直接影响各种盐类溶解、物质转化、有机物分解。土壤水分不足不能满足植物代谢需要,产生旱灾,同时使好气性微生物氧化作用加强,有机质无效消耗加剧。水分过多使营养物质流失,还引起嫌气性微生物缺氧分解,产生大量还原物和有机酸,抑制植物根系生长。

土壤中空气含量和成分也影响土壤生物的生长状况,土壤结构决定其通气度,其中二氧化碳含量与土壤有机物含量直接相关,土壤二氧化碳直接参与植物地上部分的光合作用。

土壤的质地和结构与土壤中的水分、空气和温度状况有密切关系,并直接或间接地影响着植物和土壤动物的生活。沙土类土壤黏性小,孔隙多,通气透水性强,蓄水和保肥能力差,土壤温度变化剧烈,黏土类土壤质地黏重,结构紧密,保水保肥能力强,但孔隙小,通气透水性差,湿时黏干时硬,壤土类土壤的质地比较均匀,土壤既不太松也不太黏,通气透水性良好且有一定的保

水保肥能力。图 3-23 是植物根系在沙土、壤土、黏土中的生长状况。团粒结构是土壤肥力的基础,无结构或结构不良的土壤,主体坚实、通气透水性差,植物根系发育不良,土壤微生物和土壤动物的活动亦受到限制。

3 4 4 2 土壤化学特性的生态作用

土壤化学特性主要指土壤化学组成、有机质的合成和分解、矿质元素的转化和释放、土壤酸碱度等。矿质营养是生命活动的重要物质基础,生物对大量或微量矿质营养元素都有一定的量的要求。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。这些植物对有害物质的耐性和积累,已在环境保护中得到广泛应用。

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。土壤有机质也是植物所需各种矿物营养的重要来源,并能与各种微量元素形成络合物,增加微量元素的有效性。一般说来,土壤有机质的含量越多,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,并呈碱性的荒漠地区,土壤动物非常贫乏。

土壤酸碱度是土壤最重要的化学性质,它是土壤各种化学性质的综合反应,对土壤肥力、土壤微生物的活动、土壤有机质的合成和分解、各种营养元素的转化和释放、微量元素的有效性以及动物在土壤中的分布都有着重要影响。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。如金针虫在 pH 为 4.0~5.2 的土壤中数量最多,在 pH 为 2.7 的强酸性土壤中也能生存;麦红吸浆虫通常分布在 pH 为 7.0~11.0 的碱性土壤中,当 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中,它们的数量通常在 pH 为 8.0 时最为丰富。

土壤的酸碱度间接影响生物对矿质营养的利用,它通过影响微生物的活动和矿质养分的溶解度进而影响养分的有效性。对一般植物而言,土壤 pH 6~7 时养分有效性最高,最适宜植物生长。在强碱性土壤中容易发生铁、硼、铜、锰、锌等的不足;在酸性土壤则易发生磷、钾、钙、镁的不足。

3 4 4 3 生物对土壤因子的适应

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。如根据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(pH < 6.5)、中性植物(pH 6.5~7.0)和碱性土植物(pH > 7.5);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;根据植物对土壤中矿质盐类(如钙盐)的反应,可将其划分为钙质土植物和嫌钙植物;根据植物对土壤含盐量的反应,可划分出盐土和碱土植物;根据植物对风沙基质的关系,可将沙生植物划分为抗风蚀沙埋、耐沙割、抗日灼、耐干旱及耐贫瘠等一系列生态类型。

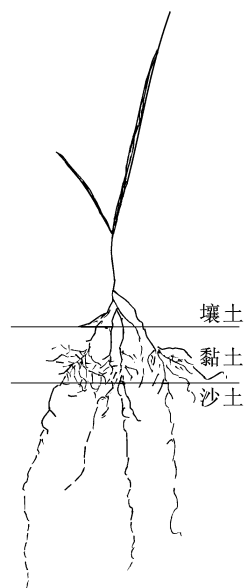


图 3-23 土质对小麦根系生长的影响

表 3-10 是以土壤为主导因子的植物生态类型特征及适应的生境比较。

表 3-10 以土壤为主导因子的植物生态类型及特征

生态类型		举例	适应机制及特征		土壤特性
盐碱土植物	聚盐性植物	碱蓬、滨藜、盐角草等	可吸收土壤可溶性盐聚集于体内,不受伤害	植物体干而硬,叶子不发达,蒸腾表面强烈缩小,气孔下陷;表皮具有厚的外壁,常具灰白色绒毛。在内部结构上,细胞间隙强烈缩小,栅栏组织发达。有一些盐土植物枝叶具有肉质性,叶肉中有特殊的贮水细胞。似旱生植物特征	盐土:NaCl、Na ₂ SO ₄ 等可溶性盐含量大于干土重的1% 碱土:富含Na ₂ CO ₃ 、NaHCO ₃ 、K ₂ SO ₄ 、钙、镁盐类 盐碱度高毒害植物根系,土壤结构破坏,引起植物生理干旱,代谢失调。一般植物不能正常生长
	泌盐性植物	红树、大米草、柽柳等	吸收土壤可溶性盐,通过茎、叶表面盐腺分泌排出		
	不透盐性植物	蒿属、盐地凤毛菊、田菁等	不吸收或很少吸收土壤盐类		
酸性土植物		茶、杜鹃、马尾松等	生长慢,叶小而厚,直根深扎。不能在钙土中生长		土壤酸性或强酸性,缺钙,多铁、铝。土壤质坚实,通气差,缺水,土温低
钙土植物		南天竹、刺柏、黄连木、野花椒及西伯利亚落叶松等	喜钙		富含CaCO ₃ 的石灰性土壤,碱性较强
沙生植物		骆驼刺、柠条、花棒等	具旱生植物特征,根系特别发达,无性繁殖力强。抗旱、耐热、耐冷和细胞渗透压高		沙丘性土质,流动性强,干旱、缺营养及温度变化大

3 4 5 大气的生态作用

3 4 5 1 大气组成对生物的影响

干洁空气的主要成分是氮和氧(氮占 78.09%,氧占 20.95%),大气中二氧化碳一般仅占空气体积的 0.033%。二氧化碳和氧对生物具有十分重要的作用。

二氧化碳是光合作用的主要原料,二氧化碳浓度的高低是影响植物初级生产力的重要因素。高二氧化碳浓度有利于光合产物合成,提高作物生长量和干物质积累。农业生产中增加土壤有机肥是提高土壤和地表二氧化碳浓度的有效方法,在大棚生产中,可人工施放二氧化碳。

氧是所有生物生命活动所必需的。根据生物对大气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。微生物中有严格厌气菌,有氧则不能生长,如甲烷细菌;也有绝对好气菌,无氧则不能生长,如固氮菌属;还有微嗜氧微生物,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。兼气性细菌,在好气条件下进行有氧呼吸,在厌气条件下进行无氧发酵,如链球菌属,棒状杆菌属,对氧的耐性范围较宽。

大气组成相对稳定,但地表空气中各种成分含量会因地理、生态环境不同而异。特别是工业革命后,人类活动对大气组成的影响,使局部大气质量发生改变,并造成大气污染。植物对大气污染物反映很敏感,当大气中有害气体达一定浓度时,可迅速表现出不良反应。如萝卜暴露在含

二氧化硫浓度较高的空气中,叶片迅速失绿、萎蔫。

3 4 5 2 风对生物的影响

空气的流动形成风,是生态系统中重要的生态因子,风间接或直接地影响生物生存。

1 风的输送作用

小尺度内空气的流动带动热量、水气、二氧化碳及氧等的输送,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,风能增加土壤和植物水分蒸发、蒸腾,调节温度和湿度,促进叶片周围二氧化碳供应。风能促进动物体表散热,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、温度及湿度等有调节作用。

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”。这些植物进化中形成了依靠风媒传播花粉和种子的形态特征,这类植物花的数量很多,一般色泽并不鲜艳,花粉小,数量很大。如每株玉米平均花粉数约有 6 000 万个之多。虽大多数果树具有虫媒花,但也能借助风力进行授粉。有些植物借助风力传播种子和果实,它们的种子或果实很轻,如兰科、列当等植物的种子质量大约只有 2×10^{-6} g;有的具有冠毛、翅翼或特殊的风滚型传播体,借助风力扩散到很远的地方,如一年蓬、蒲公英等种子能随风进行长距离扩散(图 3-24)。

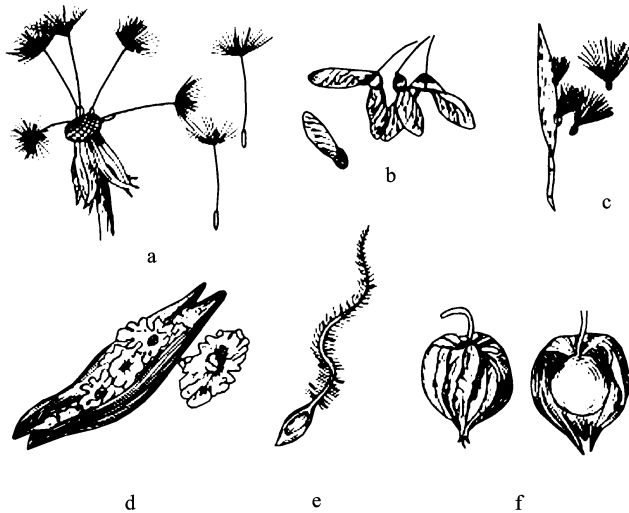


图 3-24 借助风力传播的果实和种子

- a 蒲公英的果实(顶端具冠毛) b 槭的果实(具翅) c 马利筋的种子(顶端有种毛) d 紫薇的种子(四周具翅)
e 铁线莲的果实(花柱残留呈羽状) f 酸浆的果实(外包花萼所成的气囊)

3 风影响动物的行为活动

动物的取食、迁移、分布等行为常受风的影响。如大风天气伴随低温时可抑制昆虫起飞,弱风则有刺激昆虫起飞的作用。如果蝗群在迁飞中遇上大风,也会作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,这些害虫又逐代随风向南回迁。

4 风的破坏作用

风力大小不同具有不同的生态意义,当风大到一定程度,风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。在多风的生境中,植株变矮,强风能降低植物的生长高度。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”(图3-25)。这是因为树木向风面生长的叶芽受到风的袭击、摧残或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比正常树少得多,光合作用也随之下降。植物在强风的影响下,又常形成树皮厚、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枝干,以增强植物的抗风力。

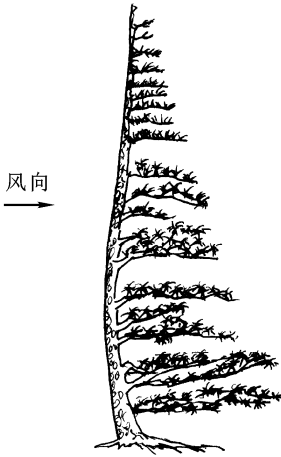


图3-25 畸形树(旗形树)
(秦天才, 1996)

台风、干热风、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。风还是使土壤干旱、沙化、表土损失的主要原因之一。此外,风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。为了防止风的危害,可采取营造防风林、设置风障等措施。

3.5 生物的生态反作用

生物与环境之间的作用是相互的,生物在时刻受环境的作用同时也对其生存环境产生多方面的影响。生物对环境的改造作用可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。

3.5.1 森林植被的生态效应

森林是生物圈内数量最大的植物群落,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几方面:

(1) 涵养水源,保持水土。林冠可以截留10%~30%的降水,枯枝落叶层及植被物可使50%~80%的降水渗入林地土层,形成地下水,减少了地表径流和表土冲刷。每公顷森林植被含水总量可达200~400 t,每公顷森林地比无林地每年至少可多蓄水300 m³。降水通过林冠截留和林地的渗透贮存,实际流出林地的水量极少。

(2) 调节气候,增加雨量。大片森林有强大的蒸腾作用,观察表明,有林地区一般比无林地区降水量要多 17~4%。我国雷州半岛过去林少,荒凉易旱;后森林覆盖率增大到 36%,年降雨量因之增加 32%。森林上空空气的相对湿度比无林区上空高 12%~25%,高温季节林区气温较低,寒冷季节气温则较高。森林对周边地区的气候特征有明显调节作用,对区域气候也有重要影响。

(3) 防风固沙,保护农田。森林的枝叶可以挡风,根系可以固土固沙,防止农田被风蚀沙压和防止或减轻作物倒伏。国内外农田基本建设,江河堤坝及交通沿线都注重防风林网、防沙林带和防浪林带的设置。据各地观测,当主风方向和农田防护林带垂直时,背风面相当于树高 15~20 倍距离以内及迎风面 1~3 倍距离的风速降低 30%~50%;10 hm² 防风林,可保护农田 100 hm²;防护林可使高温期温度降低 0.2~1.8℃,低温期温度升高 0.3~0.6℃,相对湿度提高 2%~4%。这些生态因子的改善有利于作物产量的提高和稳产性加强。

(4) 保护环境,净化空气。1 hm² 阔叶林在正常生长季节进行光合作用每天约吸收 1 000 kg 二氧化碳,同时释放 730 kg 氧。森林每累积 1 000 kg 干物质,能产生 1 393~1 428 kg 氧。森林对烟尘和粉尘有明显过滤和阻滞作用,枝叶能降低风速,且叶片表面不平,多绒毛,分泌黏性物质等特性可使粉尘沉降并吸附。每年每公顷树冠可吸尘 30~70 t。森林内多种植物能分别吸收空气中的二氧化硫、氟化氢、氯和臭氧等有毒气体。许多树种,如柞树、柏树、梧桐及冷杉等能分泌植物杀菌素,杀死空气中的白喉、肺结核、伤寒及痢疾等疾病的病原菌。植物根部能吸收或分泌次生代谢物质,分解地面有毒污染物质,分解有机物,使地面土壤和水源净化。

(5) 减低噪音,美化景观。噪音在 60 dB(分贝)以上就干扰工作,95~100 dB 就影响听力,森林和树木可显著减低噪音。各种林木形状、色彩丰富多样,森林使水源充足,气候宜人,空气清新,形成了大地的自然景观,森林地区通常是理想的旅游区。

(6) 提供产品和燃料,增加肥源。森林有助于发展畜牧业,增加有机肥,培肥土壤,同时还有助于从根本上解决我国农村中能源缺乏问题,进而解决生态平衡失调问题。

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。据日本学者计算,日本森林在涵养水源、防止泥沙流失、防止土壤崩塌、保健旅游、保护野生动物和供给氧气与净化大气等方面带来的间接经济效益,相当于全国财政支出总额。据芬兰学者计算,芬兰森林每年生长木材的经济效益是 17 亿马克,而它的环保价值是 53 亿马克。由于森林对环境的良好影响,许多国家都十分重视森林的保护和建造。

3 5 2 海洋生物的生态效应

海洋面积占地球表面积的 70% 以上。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多种密切联系。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,进行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。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。

(1) 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。

(2) 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。

(3) 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 5 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物质和有机物,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,实质上是指繁殖浮游生物。浮游生物生产力的大小,预示着池塘鱼类产量的高低。浮游植物是鲢、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、鳙提供饵料。鲢、鳙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。各种水生生物之间以及水生生物与环境之间连接成一个合理的、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有机质含量,洱海为 2.69%、滇池为 6.34%、草海最高可达 27%,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(如凤眼莲)处理污水,也是水生生物净化、改造水域环境的实例之一。

3 5 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有上千种,很多为节肢

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,每公顷土壤所含蚯蚓可达 200~ 1 000 kg。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,并通过孔道的形成、粪粒的产生,使土壤更疏松多孔。经蚯蚓加工过的土壤数量很大,据 A C Evans(1948)报道,在英国每年每英亩土地形成的蚯蚓粪有 1~ 5 t。

土壤动物中很多是节肢动物,重要的有螨类、蜈蚣、马陆、跳虫、白蚁、甲虫及蚂蚁等。以螨类和弹尾目昆虫的种类最多,分布最广。螨类在土壤中粉碎和分解有机物,并把有机物运到较深的土层中,起到维持土壤通气性、改善土壤的作用。弹尾目昆虫俗名跳虫,它们多取食正在分解中的植物。蚂蚁也是土壤中比较活跃的动物之一,虽然它们的食物在地表,对枯枝落叶的分解作用很小,但它们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。在有些地区,蚂蚁用于建筑蚁窝而搬动的土壤估计每英亩达 3 400 t(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:

(1) 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。

(2) 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。

(3) 提高了土壤质量。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。

(4) 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。

3 5 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。如每年每公顷草木樨能固氮 127.5 kg,苜蓿能固氮 330 kg。草原植被每年产生的大量有机物残体经微生物分解后增加了土壤有机质和腐殖质积累。

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 1 000 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。

知识概要

1 个体生态学是以生物个体及栖息地为研究对象,研究生物个体发育和系统发育过程中,栖息地环境因子对生物的影响及生物对栖息地的适应和生态适应的形态、生理及生化机制。

2 环境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。按环境范围大小可分为宇宙环境(或称星际环境)、地球环境、区域环境、微环境和内环境。生态学更注重生物的微环境和生境。

3 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生态因子。根据生态因子的性质,将生态因子分为气候因子、土壤因子、地形因子、生物因子及人为因子5类。生态因子在地球表面呈地带性和非地带性变化特点。

4 生物与环境的基本关系主要表现为环境因子对生物的生态作用、生物对环境的适应和生物对环境的生态反作用三种形式。从较短的生态时间尺度看,生物与环境的关系以生态作用和适应为主,反作用为辅;从较长的进化尺度看,生物与环境的关系则以反作用为主。

5 Gaia 假说认为,地球大气的化学成分、温度和氧化状态受天文的、生物的或其他的干扰而发生变化,产生偏离,生物通过改变其生长和代谢,对偏离做出反应,缓和地球表面的这些变化。它强调生物的生态反作用的重要性,生物在维持生态系统稳定性方面的重要意义。

6 生物所在环境中的某种生态因子不足或过量都会影响生物的生存和发展,该因子就是限制因子。

7 生物对各个生态因子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性范围。生物对环境的适应存在耐性限度的法则称耐性定律。每一个物种对环境因子适应范围的大小即生态幅。

8 不同生物对同一种生态因子的耐性限度存在着差异,同一种生物对不同的生态因子的耐性限度不同,同种生物在不同发育阶段对多种生态因子的耐性范围不同,生物的耐性在一定范围内可人为改变。

9 在环境中,各个生态因子相互联系,综合对生物产生影响,各生态因子作用同等重要,不可替代。但生态因子作用有主次之分,生态因子之间有交互作用和一定的补偿性。

10 在胁迫占优势的生境中,生物要以提高基础代谢为代价来满足生存的需要,在产量和生存之间作出平衡。生物体抗性的增加通常以降低生物量、生长和生殖生长效率,牺牲对其他因子的适应,即改变耐性限度为代价。

11 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称为生态适应。不同种类的生物,生存在相同或相似的环境条件下,常形成相同或相似的适应方式和途径,称为趋同适应。一群亲缘关系相近的生物有机体,由于分布地区的间隔,长期生活在不同环境条件下,因而形成了不同的适应方式和途径,称为趋异适应。

12 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。生物保持内稳态,增强对胁迫的耐受性而适应环境的方式包括形态适应、行为适应和生理生化适应。然而生物对环境的适应通常并不仅仅表现为形态适应,或生理生化适应,或行为适应一种机制,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。

13 生态适应是生物进化的基础,生物进化是生态适应的结果。自然选择是生物进化适应的主要动力机制。在自然选择过程中,种群中具有最高适合度的个体在遗传上逐渐占据优势而分化形成新的种。生物在多样的环境压力下,经个体发育和系统进化而逐渐形成了多样的物种。

14 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,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。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。

15 生态位指生物完成其正常生活周期所表现的对特定生态因子的综合适应位置。包括空间生态位、营养生态位、多维生态位三类。按其实现程度分为基础生态位和实际生态位。

16 光照度影响植物的光合作用和形态建成,相应地植物对光照强度形成了阳性植物、阴性植物和耐阴植物等适应类型,对光周期形成了长日照植物、短日照植物和日中性植物三个适应类型。

17 任何生物都在一定的温变环境中生存,受最高、最低温度的限制,在最适温度附近生物分布最多,即生物生存和生长要求的三基点温度。能在较宽温度范围内生活的生物称为广温性生物,对温度的适应范围比较窄的称为窄温性生物。生物的温度生态幅决定了生物的分布范围。而有效温度的持续时间,即有效积温决定着生物的生长发育。

18 有些环境中,生物常受极端高温和低温的影响,经自然选择,生物在形态、生理和行为上形成了对极端温度的适应。生活在高纬度地区的恒温动物,其身体往往比生活在低纬地区的同类个体大,以减少单位体重散热量,称为 Bergman 规律。恒温动物身体的突出部分如四肢、尾巴、外耳等在低温环境中有变小变短的趋势,是减少散热的一种形态适应,称为 Allen 规律。

19 地球表面不同区域的温度表现出周期性的昼夜变化,使许多生物适应了变温环境,多数生物在变温下比恒温下生长得更好。这种生物对温度有节奏的昼夜变化的反应称为温周期现象。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 水影响生物的分布和生长发育,生物对水分的需要包括生理需水和生态需水两个方面。

21 水生动物保持体内水分得失平衡主要是依赖渗透压调节。陆生动物主要是从获取更多的水分、减少水的消耗、贮存水等方面,在形态、生理和行为上变化来适应旱生环境。

22 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旱生植物。水生植物包括沉水植物、浮叶植物和挺水植物等适应类型。旱生植物包括湿生植物、中生植物和旱生植物等类型。

23 土壤是许多生物的生存场所、生存基质和营养库。土壤的物理特性主要指土壤温度、水分含量、空气含量及土壤质地和结构等。土壤化学特性主要指土壤化学组成、有机质的合成和分解、矿质元素的转化和释放、土壤酸碱度等。二者都影响着生物,生物也形成了对土壤理化性状的适应。

24 根据植物对土壤酸碱度的反应和要求不同,把植物分为酸性土植物($\text{pH} < 6.5$)、中性植物($\text{pH} 6.5 \sim 7.0$)和碱性土植物($\text{pH} > 7.5$);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;根据植物对土壤中矿质盐类的反应,可将其划分为钙质土植物和嫌钙植物;根据植物对土壤含盐量的反应,可划分出盐土和碱土植物。

25 风间接或直接地影响生物生存。风的输送作用调节着生物生存的小气候条件,风为植物传粉和传播种子,影响着动物的取食、迁移、分布等行为。但当风大到一定程度,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。

26 森林植被具有涵养水源,保持水土;调节气候,增加雨量;防风固沙,保护农田;保护环境,净化空气;降低噪音,美化景观;提供产品和燃料等生态效应。

专业术语

个体生态学 (autecology) 系统发育 (systematic development) 环境 (environment) 微环境 (micro environment) 生态因子 (ecological factor) 生境 (habitat) 生态作用 (ecological action) 生态适应 (ecological adaptation) 空间递变 (environmental gradient) 生态幅 (ecological amplitude) 胁迫 (stress) 休眠 (dormancy) 滞育 (diapause) 内稳态 (homeostasis) 摄食行为 (feed behavior) 进化 (evolution) 自然选择 (natural

selection) 适合度(fitness) 生活型(life form) 生态型(ecotype) 生态位(niche) 基础生态位(fundamental niche) 实际生态位(realized niche) 阳性植物(heliophyte) 阴性植物(skiophyte) 耐阴植物(shade plant) 光周期(photoperiod)

————— 思考题 —————

- 1 环境与生态因子的区别与联系？
- 2 主要生态因子 限制因子 最小因子的区别？
- 3 简述纬向变化的生态因子及变化规律对农作物分布的影响。
- 4 简述光的生态作用及生物适应性。
- 5 三基点温度与积温的生态学意义？
- 6 适应对生物生存与进化的意义？
- 7 森林的主要生态作用？
- 8 简述以土壤为主导的生态型。
- 9 简述生物种 属 生态型 生活型的概念及关系。
- 10 讨论 改良环境的意义与对策。
- 11 简述生境与生态位的概念。
- 12 以沙漠植物为例 ,论述生物对环境的适应机制。

————— 主要参考文献 —————

- 戈峰 2002 现代生态学 北京 科学出版社 .
- 李博等 2000 生态学 北京 高等教育出版社 .
- 李振基等 2000 生态学 北京 科学出版社 .
- 李泽炳 .1995 光敏感核不育水稻育性转换机理与应用研究 武汉 湖北科学技术出版社 .
- 梁光商 .1983 水稻生态学 北京 农业出版社 .
- 骆世明 陈聿华 严斧 .1987 农业生态学 长沙 湖南科学技术出版社 .
- 潘瑞炽 董愚得 .1995 植物生理学 北京 高等教育出版社 .
- 彭奕欣 黄诗笈 .1997 进化生物学 武汉 武汉大学出版社 .
- 苏智先等 .1993 生态学概论 北京 高等教育出版社 .
- 张旭等 .1998 作物生态育种学 北京 中国农业出版社 .
- Cecie Starr ,Ralph Taggrat .Biology(sixth edition) .1992 Wadsworth Publishing Company ,Inc .
http://www.brim.ac.cn/journals2/book/book220_381.pdf
- Kingsley R Stern .Introductory plant biology .1997 :Times Mirror Higher Education Group ,Inc
- P Duvigneaud .1987 生态学概论 李耶波译 北京 科学出版社 .