

第三章 群落生态

第一节 生物群落的概念

- 一、群落的定义及研究简史
- 二、大型群落和小型群落
- 三、群落的命名
- 四、群落研究的意义

第二节 群落中的种间关系

- 一、积极关系
 - 1. 互利共生
 - 2. 初级合作
 - 3. 偏利共栖
- 二、消极关系
 - 1. 竞争
 - 2. 捕食
 - 3. 寄生
 - 4. 抗生

第三节 生态位及分化

- 一、生态位的概念
- 二、生态位的分化

第四节 群落的物种多样性

- 一、物种多样性的概念和基本方法
- 二、影响多样性的因素
 - 1. 生产力
 - 2. 空间异质性
 - 3. 捕食
 - 4. 干扰

第五节 群落内的生物组合

- 一、营养结构
- 二、共位群
- 三、优势种类与从属种类
 - 1. 优势种类
 - 2. 从属种类

第六节 群落的空间格局

- 一、垂直格局
- 二、平面格局

第七节 群落的时间格局

- 一、群落的周期性
 - 1. 昼夜节律
 - 2. 季节节律
 - 3. 潮汐节律或太阴节律

二、群落的演替

第八节 淡水生物群落的主要类型

- 一、静水生物群落
 - 1. 沿岸带群落
 - 2. 敞水带群落
 - 3. 深水带群落
- 二、流水生物群落
 - 1. 急流区群落
 - 2. 滞水区群落
 - 3. 河道区群落

第九节 古群落及其环境

在上一章中，我们讨论了由一个物种的个体组成的单元即种群所具有的特点及其规律性，从本章开始，我们将进入高一级的生态学层次，即研究由多个物种的成员所构成的生态学单元。对于多个物种的研究，在过去的一些著述中，常将种类相似或习性接近的生物集合体称为群丛或社群（association），以便与那些规模大、种类多且营养层完备的生物集合体即典型的生物群落相区别。由于群丛等术语难于严格界定，故这类术语在近代生态学中已很少使用，通称生物群落。本章亦按这一原则，即不论种类多寡，规模大小，只要涉及多个种群的问题都一律纳入生物群落的范畴。

第一节 生物群落的概念

一、群落的定义及研究简史

多个物种共同生活于一定区域是自然界的普遍现象。这些种类既不是孤立存在的，也不是随便凑合的，它们的共处必须是遵循一定的生物学规律。例如在空间上有竞争和补偿，在营养上有依赖和控制，使动植物间存在不可分割的联系。这类相互依存又相互制约的现象随时间的推移而逐步调整和完善，从而形成具有一定特点的生物集合体即生物群落。所谓生物群落（biotic community）就是在一个特定的地区或生境（habitat）中由多个种群共同组成的、具有一定秩序的集合体。生物群落在德、俄等国的学术著作中常写作 biocoenosis，其含义与 community 等同。

群落的研究可追溯至上个世纪。1877 年，德国的 Möbius 发现在一定的环境条件下牡蛎种群总是与一定组成的其他动物一起生存，形成比较稳定的集合体，他称之为生物群落（biocoenosis）。丹麦植物学家 Warming (1909) 将群落定义为“一定的物种所组成的天然群聚”。稍后，Shelford (1911) 定义生物群落为“由不同分类成员构成统一的且外貌相对一致的生物集合体”。E. P. Odum (1957) 和 Duvigneaud (1974) 等对群落亦下了定义，并强调群落中的不同种群不是杂乱无章的散布，而是协调有序地生活在一起。群落的定量研究始于 Hensen (1887) 对海洋浮游生物的工作，此后一段时间关于浮游生物的研究甚多，以至 Shelford 常常告诫学生不要把生态学与浮游生物研究当作同义词。群落演替的研究则是由 Cowles (1899) 和 Shelford (1913) 等开创的，其后的学者在研究顶极时提出了三种理论，即 Clements (1916, 1936) 的单顶极学说、Tansley (1939) 的多顶极学说和 Whittaker (1953) 的顶极-格局假说。70 年代以来群落生态学有明显的发展，有较多的定量分析（如排序）和模型模拟的研究。在淡水生物方面，早期如瑞士学者 Forel (1869) 研究日内瓦湖的底栖动物群落。20 世纪以后的代表性的工作有 Birge 和 Juday (1911~1934) 及 Macan (1970) 关于湖泊的生物学研究，Hynes (1970)、Whitton (1975)、Barnes 和 Minshall (1983) 关于流水水体的生态学研究。涉及群落的湖沼学的专著有 Welch (1935, 1952)、Ruttner (1963)、Hutchinson (1957, 1967, 1975) 和 Wetzel (1975, 1983) 等的著作。我国于 1953~1956 年由中国科学院水生生物研究所组织人员对长江中下游、淮河流域众多的湖泊进行了调查，从而全面开创了我国淡水生物资源和群落研究。

群落是生态系统结构的生物组分，虽然生态系统还包括非生物组分，但研究生物与环境的关系时仍以群落为基础，因此群落生态学和生态系统生态学的内容常有交叉。为避免重复，在当前的一些生态学教材中，有的只谈到群落为止（如 Begon et al. 1986），有的则将群落的内容纳入生态系统的章节中（如 Emberlin 1983）。

二、大型群落和小型群落

生物群落是一个相当灵活的术语，用以概括任何天然生物集合体。在含义上有广义

和狭义之分。就广义而言，凡是由多种生物组成的，即使它只包括动物或植物，都可以叫做群落，以便和种群相区别；它既可以用来反映整个水体某区域（如沿岸带）以至整个水体的生物组合，也可以用来概括小至水草的一个叶片上的生物群。在狭义上，则是指包括所有营养层、规模较大的典型生物集合体，即后文所说的大型群落。群落概念在应用上可视研究内容而使用不同的尺度。就群落的规模和性质而言，群落可分为两大类：①大型群落（major community）：群落具有较大规模和复杂的结构，这类群落与相邻的群落之间有一定的独立性，它们包括各个营养层，因此，除接受太阳光能外，大体上能自给自足。如沿岸带群落。②小型群落（minor community）：规模有限，或缺乏某营养层，常常不是典型的独立单位，它们或多或少依赖相邻群落。如底栖动物群落。

三、群落的命名

对物种的命名有统一的国际法规，但对某一生物群落如何命名至今并无统一规定，大体可根据下列三个方面的特征：①主要结构特点如优势种、生活方式或指示生物，如聚草群落。②群落的生境，如沼泽群落和深水带群落。③功能属性，如依据该群落的代谢类型而命名。

这里要指出的是，群落的命名原则上必须表现群落明显的、稳定的特点，同时又以简单为宜。就水生态系统而论，目前多不采用优势种来命名群落，因为许多水生生物的生命周期甚短，优势种类经常改变。因此，水生群落的命名多采用生物的生活方式或生境特点，如浮游生物群落，沿岸带群落等。近年来，有些学者主张根据功能属性以命名某些水生生物群落，但直到现在，对水生群落代谢特性的研究尚少，只在 P/R 参数方面略有所得，故仍难以在群落的命名上有效应用。

四、群落研究的意义

NO

生物群落的概念是生态学理论和应用上最重要的概念之一，它表明生物总是与其他生物共同生活，它们之间并非各自为政、一盘散沙，而是存在一定的秩序，形成有机联系的统一体。这类统一体具有共同的结构和规律，如物种多样性、优势度、营养网络、空间格局和时间序列等，这些都不是个体或种群层次所能包括或代替的。因此，群落是生物学谱系中比种群要复杂得多的高级层次。掌握群落生态学原理，对认识客观世界的现象和规律意义重大。

群落原理的应用常常是解决实际问题的有效手段，在许多领域，人们常自觉或不自觉地应用这个原理以控制或增殖某些生物对象，即按照“群落改变，生物也随之改变”的原则，所采用的手段常常不是直接针对对象本身，而是改变群落中的某一环节。例如靠控制钉螺以消灭血吸虫，用施肥提高浮游生物多度以实现渔业增产等。

群落操纵是水体管理的关键措施。由我们的祖先发展起来的四大家鱼混养（polyculture）从而获得大幅度增产是合理利用群落的最佳范例，广泛受到世界的赞誉，其基本思路至今仍然有效。反之，对生物群落的不合理干预则可能造成消极的影响。数十年来对水生生物的过度利用已使一些湖泊群落出现明显的次生演替，带来物种多样性下

降，经济资源衰退，水体富营养化等严重后果。要实现水体的优化管理，必须加强群落意识，掌握群落变动规律，在保护群落的基础上达到其可持续利用的目的。

第二节 群落中的种间关系

群落中的种间关系错综复杂，而研究复杂关系的简单办法就是以两个种群的关系着手，因为其他关系都是从两者关系衍生出来的。就广义而言，群落中的种间关系主要是营养关系，对于营养的获得，不同种类之间直接或间接地产生“有利”和“有害”的影响。假如用“0”表示无关，“+”表示有利，而“-”表示有害，则3个符号可组合为6种形式，即00、++、+0、--、-0和+-。除00表示中性共生（neutralism）外，++和+0为有利关系，--、-0和+-为有害关系，从而导出：

一、积极关系 (positive interaction)

1. 互利共生 (mutualism)

通常指两种间关系十分密切的互利关系，一方缺少另一方将难于继续生存。某些原生动物如绿草履虫体内存在绿藻是体内共生的例子。

2. 初级合作 (protocooperation)

两生物间虽双方得利，但不如共生那样密切。如海洋中的蟹类与某些腔肠动物的关系。

3. 偏利共栖 (commensalism)

共同生活者一方得利，但另一方所得利害并不明显。例如周丛生物附着于沉水植物的茎叶上，毛腹虫一种 (*Chaetogaster limnaei*) (仙女虫科) 生活于软体动物的外套腔内等等。

二、消极关系 (negative interaction)

1. 竞争 (competition)

是指两种生物争夺某一条件的现象。在群落中，不同种类争夺食物、空间的现象比较普遍，其结果几乎总是一方胜利，而另一方被排斥。竞争在两个食性相近的物种之间最常见到。

2. 捕食 (predation)

捕食与寄生在本质上并无明显区别，都是一方破坏另一方的现象。假如破坏者明显大于被破坏者，且破坏通常在短时间完成，即通称捕食。捕食的一方叫捕食者 (predator)，另一方则称被捕食者 (prey)。肉食动物常常是捕食者，如食鱼性鱼类，而草食性鱼类则常是捕食对象。在只有一种捕食者和一种被捕食者的简单情况下，双方的种群密

度常表现出交互波动现象。

3. 寄生 (parasitism)

通常是较小型生物对相对来说较大型的生物施加有害影响的现象。有害的一方为寄生物 (parasite)，而被害的一方为寄主 (host)。寄生又可分为外寄生和内寄生，如鱼虱 (*Argulus*) 为外寄生，而绦虫 (Cestoda) 则为内寄生。

4. 抗生 (antibiosis)

抗生即一方通过释放有害化学物质来破坏另一方的现象。在淡水生物群落中，明显的例子是蓝藻常分泌出某种有毒代谢物影响其他藻类、浮游动物的生存。这类情况，在某些藻类和霉菌中容易看到。

将上述关系分为“积极”和“消极”多少是人为的。从群落的角度而言，竞争和捕食的结果降低了被捕食种群的增长率，这有利于防止该种群在群落中的过度繁殖。竞争则促进了生物的适应能力，加速了自然选择，故其作用是有利的。总之，生物之间的种种关系都是调节群落内种群密度的一种自然手段，由于这些关系，才有群落本身，并使群落内保持动态平衡。

第三节 生态位及分化

在以上各种关系中，以竞争关系最为普遍。按照竞争排斥的假说，则一个生境中难于容纳多个物种，但事实并非如此，群落中普遍存在多种生物共处的现象。主要原因是生物具有各自的生态位。

一、生态位的概念

生态位的概念最早由 Grinnell (1917) 提出，用来表示对栖息地进行划分的空间单位，即相当于空间生态位 (spatial niche)。1927 年，Elton 将生态位定义为物种在生物群落中的地位和“角色”，主要是指营养生态位 (trophic niche) 而言的。现在广泛被接纳并使用的是 Hutchinson (1957) 的定义，即某种生物的生态位 (ecological niche) 是由所有生物和非生物环境条件组成的 n 维空间中该生物得以继续生存的范围。如某种生物在一定的温度范围内生存、生长和繁殖，则这个温度范围就是该种生物的一维生态位。加上其他条件如水深、食物颗粒大小，这样就形成二维和三维生态位 (图3.1)。假如将生物要求的几个条件都考虑进去，就构成一个抽象的 n 维空间，这个超体积 (hypovolume) 当然无法直接表示，但可以列成表格或用多角图形反映出来。此外，Hutchinson (1965) 还进一步区分为基础生态位 (fundamental niche) 和实际生态位 (realized niche)，前者指生态位在理论上的最大范围，后者则是在竞争和捕食等压力下实际拥有的范围。Hutchinson 提出的生态位内容相当完整，但要了解生物所需的全部条件是件难事，因此，在操作上，不妨以 Elton 的生态位即生物的功能地位或“职业”的观点为基础，选择生物所需条件中的几个可量因素去研究生态位的问题。有关生态位宽

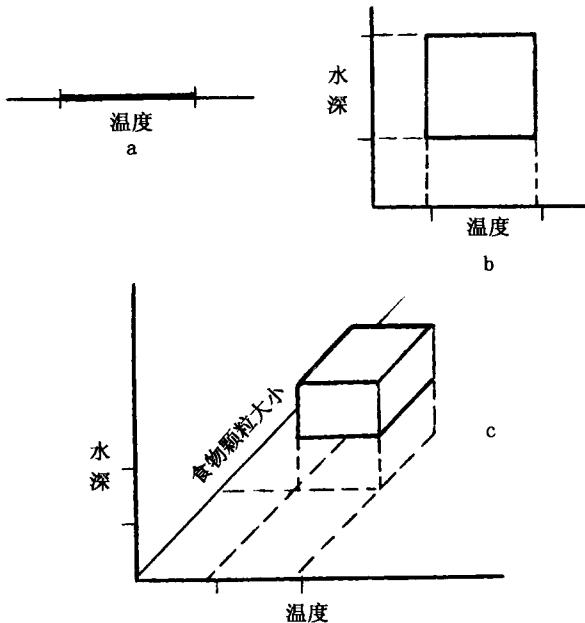


图3.1 生态位 a. 一维生态位（温度）；b. 二维生态位（温度和水深）；c. 三维生态位（温度、水深和食物颗粒大小）
(仿 Begon et al. 1986)

度和重叠度的计算方法可参考 Abrams (1980), Slobokichoff 和 Schulz (1980)。

在了解生态位的内容以后，可以进一步探讨生态位与竞争的关系。在本世纪 30 年代，Gause 用草履虫 (*Paramecium*) 的实验种群进行种间关系的经典研究，结果表明：两个物种不能同时占据相同的生态位，换句话说，即完全的竞争者不能共存。这就是竞争排斥原理 (competitive exclusion principle) 或称高斯原理 (Gause's principle)。在自然界的群落中，多数物种都有自己的生态位，从而缓和了竞争压力，实现和平共处，而且在生境资源的利用上还常常有相辅相成的作用。以湖泊的“四大家鱼”为例，虽然它们都是亲缘关系比较接近的鲤科鱼类，但它们之间的食性不同，活动的水层亦有差别，具体而言，青鱼摄食软体动物，活动于水底，草鱼牧食水草，活动水层常略高于青鱼，鲢、鳙虽然都滤食浮游生物，在营养生态位上非常接近，但亦可找到一些差别（见后文），因而它们之间达到较佳的共处。我们可从这个二维生态位的例子得到启发。

二、生态位的分化

对于同处一地而生态位有些彼此接近的物种，则出现不同程度的竞争。竞争的结局有两种可能，一是劣势种类被驱逐或消灭，一是生态位分化 (niche differentiation) 而得以共存。生态位分化大体上又可分为两类。第一类是资源分隔 (resource partitioning)，即参与竞争的种类各自利用同类资源的不同部分。第二类是参与竞争的种类虽然在利用资源的方式上并无差别，但它们的利用能力因受某些条件的影响而不同。

在淡水生态学方面，关于生态位分化的研究仍然不多，但鲢、鳙食物颗粒大小的差

异是资源分隔的明显例证。如前所述，鲢、鳙都是专性浮游生物过滤收集者（collector-filterer），因而生态位十分接近，但实验显示，它们的食物在颗粒大小方面有差别。鲢主要滤食 $15\sim50\mu\text{m}$ 浮游生物，而鳙则主要滤食 $40\sim110\mu\text{m}$ 的浮游生物，因而在食物性质上鳙获得相对较多的浮游动物，而鲢则以浮游藻类为主。

近数十年来，在分析生态位重叠和分化问题上有较多的理论研究。MacArthur 和 Levins (1967) 及 May (1973) 对生态位叠合程度的极限进行了数学模拟。他们假定由多个物种共同竞争连续分布的一项资源，且每个种对资源的利用呈正态分布曲线。设 d 为相邻两正态曲线峰值的距离， w 为曲线的标准差，则叠合极限大致为 $d/w = 1$ (图 3.2)。

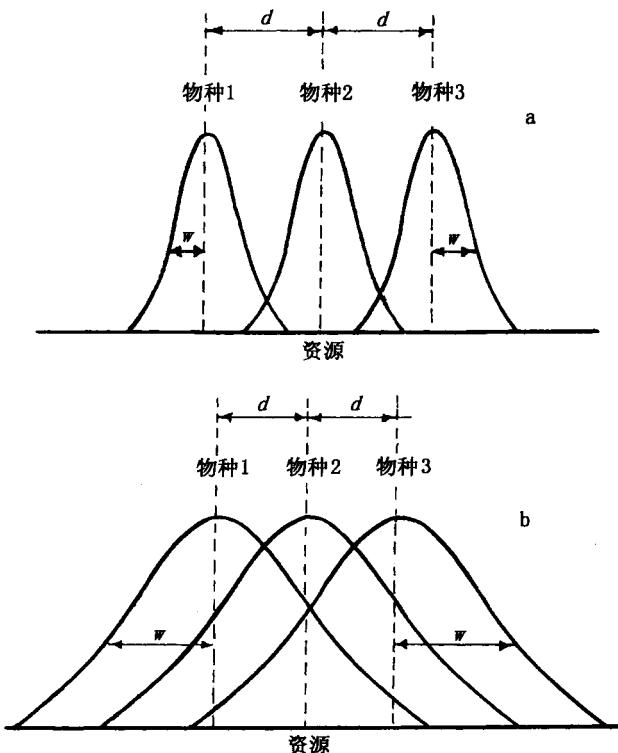


图3.2 三个共存物种对资源的利用曲线 a. 生态位窄，重叠较少，竞争较弱；b. 生态位宽，重叠较多，竞争较强
(自 Begon et al. 1986)

在回答生态位分化究竟是偶然出现的还是竞争造成的这一问题上，现在已有中性模型（neutral model）可供检验（Begon et al. 1986）。中性模型将模型群落中的一些特征进行了随机化处理后，与实际群落的情况进行比较，然后检验它们之间的差异是否达到显著水平。若显著，则认为竞争起主要作用。

关于植物的生态位分化问题由 Tilman (1982) 建立了一个模型，并用该模型检验了两种硅藻对磷和硅两种资源的竞争，结果证明模型有很强的预测能力（图3.3）。

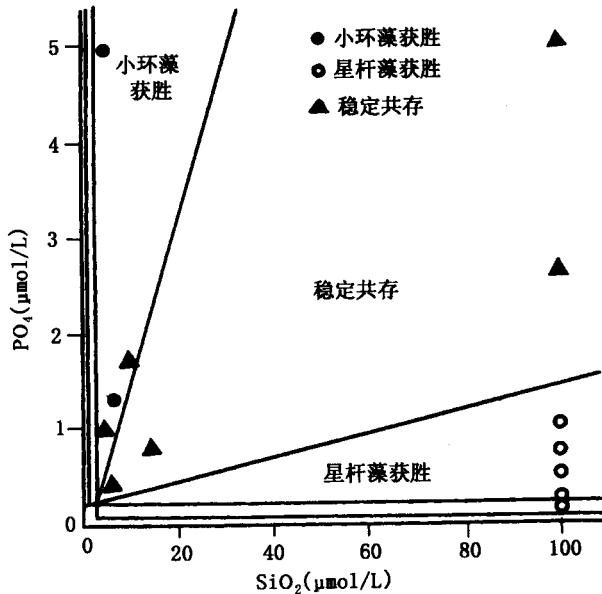


图3.3 美丽星杆藻 (*Asterionella formosa*) 和梅尼小环藻 (*Cyclotella meneghiniana*) 竞争磷和硅两种资源的模型预测与验证 (图中各点) (自 Tilman 1982)

第四节 群落的物种多样性

多个物种共存是群落的普遍性状，不了解它们的组成情况就谈不上对群落有所了解，因此，在研究群落时通常都是从物种多样性着手。

一、物种多样性的概念和基本方法

顾名思义，物种多样性是指群落中物种数目的大小。在内陆水体群落间，物种多样性常有明显差别。多样性小的极端常见于一些超盐水体和间歇水体，不但生物种类稀少，而且常出现特殊种类如丰年虫 (*Chirocephalus*)、鲎虫 (*Apus*) 等；淡水湖泊的生物多样性一般都较大，但也因水体面积和营养状况而有差别。因此，物种多样性是衡量群落规模和重要性的基础，也是比较不同群落的重要参数。反映淡水群落中物种多样性的最简单方法就是直接列出物种名录或归纳成表格（表3.1, 表3.2）（陈宜瑜等 1995）。这个方法虽然简单，但 Mason (1981) 认为它包含最大的信息量。就大多数研究而言，目前倾向于使用数学形式，即各种多样性指数，以反映物种丰富情况，主要如：

(1) Margalef 指数 (Margalef's index) $d = (S - 1) / \ln N$, 式中 S 为群落中的总种数, N 为观察到的个体总数。

(2) Simpson 多样性指数 (Simpson's diversity index) 表示从无限大的群落中随机抽取两个个体为同一种的概率，即 $D = 1 - \sum_{i=1}^S (n_i/N)^2$, 式中 n_i 为 i 种的个体数, N

为群落的总个体数, S 为总种数。 $\sum_{i=1}^S (n_i/N)^2$ (记为 C) 可作为优势度指数 (index of dominance)。有的学者以下列公式作为 Simpson 多样性指数: $D' = 1 / \sum_{i=1}^S (n_i/N)^2$ 。若每个物种的个体数均为 $1/S$, 则多样性指数最大, $D'_{\max} = 1/S [(1/S)^2] = S$ 。据此可定义均匀度指数为: $E = D' / D'_{\max} = \sum_{i=1}^S (n_i/N)^2 / S$ 。

表 3.1 洪湖 1992~1993 年不同季节原生动物和轮虫的种类数 (自余育和 1995)

季节	原生动物					轮虫
	植鞭毛虫	动鞭毛虫	肉足虫	纤毛虫	总种数	
春	31	6	27	32	96	56
夏	35	10	21	13	79	48
秋	37	12	25	45	119	54
冬	24	7	12	14	57	34

表3.2 长江中下游浅水湖泊枝角类和桡足类种类数的比较 (自张道源 1995)

湖泊	枝角类	桡足类	调查年月
武汉东湖	23	14	1962.04~1963.05
武汉东湖	26	10	1986~1987
湖北保安湖	20	7	1986~1987
江苏五里湖	32	21	1949.11~1951.10
江苏东太湖	23	13	1959.06~1959.07
湖北洪湖	36	23	1981.06~1982.05
湖北洪湖	29	15	1992.07~1993.04

(3) Shannon 多样性指数 (Shannon diversity index) 信息论中熵的公式是用来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。Shannon 多样性指数 (亦称 Shannon-Weaver 指数) 即是按此原理设计的, 其公式为: $H = - \sum_{i=1}^S (n_i/N) \log_2 (n_i/N)$, 式中符号的含义同上。公式中对数的底可用 2、 e 和 10, 对应的 H 的单位分别为 bit、nat 和 decit。 $H_{\max} = -S[(1/S)]$

表3.3 湖北省五个湖泊底栖动物 Shannon 指数和 Simpson 指数(括号)(自谢志才等 1996)

湖泊	春	夏	秋	冬	年均值
扁担塘	3.89(10.86)	5.02(4.21)	2.87(5.23)	3.64(10.65)	3.85(7.74)
桥墩湖	2.92(4.80)	2.82(8.02)	3.36(1.12)	3.56(10.62)	3.17(6.14)
南青菱湖	1.41(1.95)	3.46(7.97)	2.42(4.77)	2.78(4.75)	2.52(4.86)
大黄家湖	2.18(7.28)	2.11(3.08)	1.02(1.37)	1.89(2.46)	1.54(3.55)
北青菱湖	1.92(3.57)	1.60(2.01)	0.77(1.34)	1.88(2.61)	1.80(2.38)

$\log_2 (1/S) = \log_2 S$ ，则均匀度指数为：

$$J = H/H_{\max} = [-\sum_{i=1}^S (n_i/N) \log_2 (n_i/N)] / \log_2 S。$$

利用上述指数反映湖泊生物多样性的例子见表3.3。

二、影响多样性的因素

影响群落物种多样性的因素很多，包括水体、生产力、时间、空间、气候、竞争、捕食和干扰等。限于篇幅，这里仅简要介绍生产力、空间异质性、捕食和干扰的影响。

1. 生产力

Brown 和 Gibson (1983) 发现美国印第安纳州 14 个未受污染的湖泊中盘肠藻的种数与每年各湖的初级生产力呈正相关。当生产力从极低水平上升时，可资利用的资源增加，从而导致了物种数的增加。但当生产力达一定水平后，物种多样性往往开始下降。有越来越多的研究表明，生产力中等时物种多样性最大。马来西亚热带雨林木本植物的种数与磷、钾含量（反映土壤的肥沃度）的关系是呈钟形曲线（图3.4）亦是例证。对于这个现象目前有几种推测。一是生产力高导致种群快速增长，从而过早地完成竞争排斥过程 (Huston 1979)。二是伴随着生产力的上升，其他因素亦发生变化，从而导致物种多样性下降 (Abramsky and Rosenzweig 1983)，例如湖泊生产力的增加往往伴随着透明度、溶氧等下降，环境因而变劣。三是根据 Tilman (1982) 模型所作的解释，主要适应于植物。该模型显示，资源的相对变化幅度决定竞争中共存物种的多少。假定资源的绝对变化幅度为常数，则相对变化幅度随着资源量增加而下降。

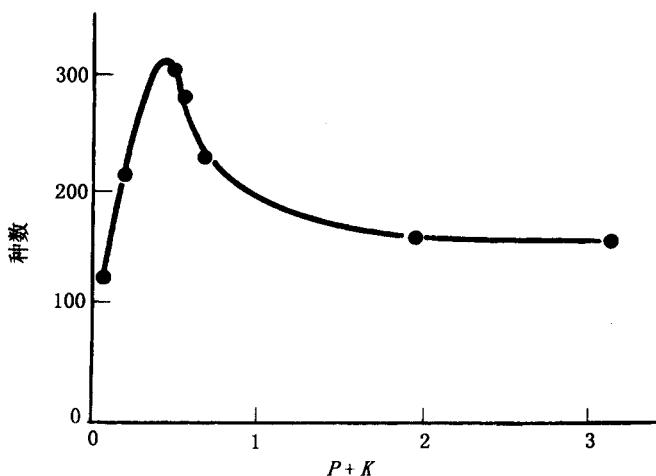


图3.4 马来西亚热带雨林木本植物种数与土壤磷钾含量的关系
(自 Tilman 1982)

2. 空间异质性

群落内的环境并非均匀一致，即具有空间异质性 (spatial heterogeneity)。一般地，

空间异质性的程度越高，物种数越多。Atkinson 和 Shorrock (1981) 用模型显示生态位相同的两个物种不能共存于均匀的环境中，但若两者具有集群行为则可在斑块环境 (patchy environment) 中共存。空间异质性越高，小生境、小气候、避难所和资源类型等就越多样化，从而能容纳更多的物种。Harman (1972) 发现淡水软体动物的种类数与底质的类型数呈正相关。在生物环境方面，有研究显示动物的物种丰富度与植物结构的多样性关系密切，例如 Tonn 和 Magnuson (1982) 发现威斯康星 18 个湖泊的鱼类种数与水生植物的空间异质性呈正相关。

3. 捕食

捕食对物种多样性可能造成正反两方面的影响。Lubchenco (1978) 发现潮间带藻类的多样性与滨螺 (*Littorina littorea*) 有密切关系 (图3.5)。滨螺喜食生命短的小型绿藻——浒苔 (*Enteromorpha*)。在潮间带水坑中，浒苔是竞争优势种类，滨螺的密度中等时对浒苔进行适当的控制，间接地助长了其他藻类的发展并达到最大多样性。但在裸露的底质上，多年生褐藻和红藻是优势种类，而生活周期短的藻类是从属种类，滨螺的捕食则导致藻类的多样性直线下降。McCauley 和 Briand (1979) 在湖泊中利用围隔发现捕食压力较大时浮游植物的种数较多。

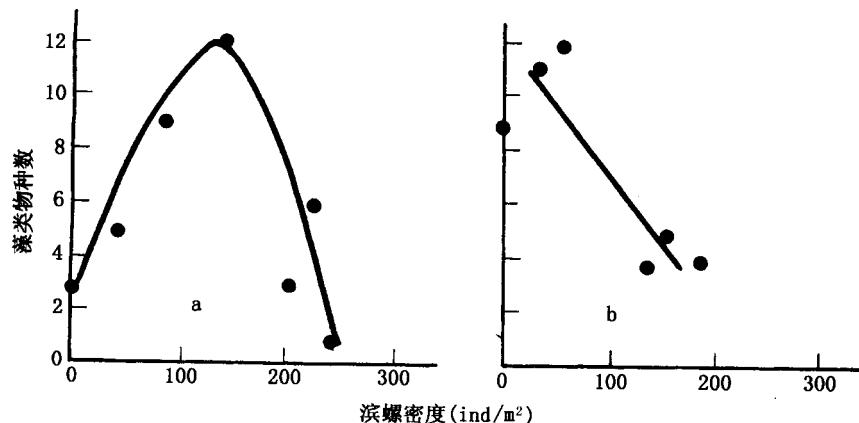


图3.5 潮间带滨螺的捕食压力与藻类多样性的关系

a. 潮间带水坑；b. 裸露的底质 (自 Lubchenco 1978)

4. 干扰

干扰 (disturbance) 是外界生物或非生物因素打乱群落原有秩序的现象。干扰常常在连续的群落中造成断隙 (gap)，如绞草造成的水生植物空白区，螺类刮食造成的着生生物断隙等。断隙的形成为许多生物提供了占据该领域的可能性，但由谁来占据则完全取决于机会。如果群落中的许多种类具有相同的人侵能力和环境忍耐力，竞争排斥就不明显，群落因此出现甚大的多样性。这种全靠机会占领断隙的方式，称为竞争抽彩 (competitive lottery)。热带珊瑚礁中鱼类的种类特别丰富是竞争抽彩常用的例子。例如澳大利亚的大堡礁南部有 900 种，北部有 1500 种，在一块直径仅 3m 的地方甚至有 50 多种。

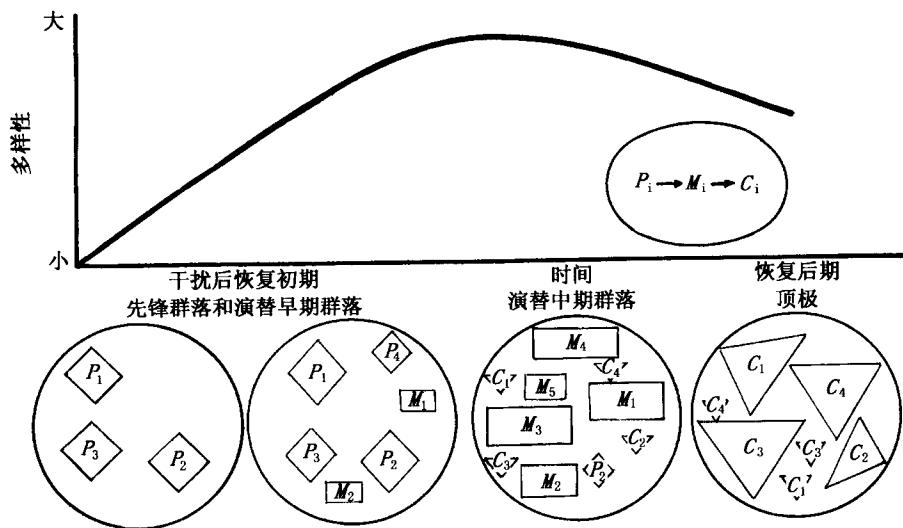


图3.6 断隙的小演替过程示意（自 Begon et al. 1986）

P. 先锋种 (r -对策者); M. 演替中期种; C. 顶极种

与竞争抽彩不同，一些例子说明干扰形成后物种的恢复及多样性变化似可预测。以图3.6所示的小演替（mini-succession）过程为例，随着演替的进行，物种数逐渐增多，但接近顶极阶段时由于竞争排斥，物种数又开始减少。

小演替的过程显示，演替早期和后期物种数较少。如果干扰过分频繁，所有的断隙均处于早期阶段，则群落总的物种多样性就会偏低。如果干扰很少，则群落的大部分常常处于顶极阶段，多样性也不高。只有干扰中等时，许多断隙处于演替的中期阶段，群落的物种多样性因而达到最大值。据此，Horn (1975) 和 Connell (1978) 提出了中度干扰假说（intermediate disturbance hypothesis），即中等频率的干扰能使群落维持最高的物种多样性。

第五节 群落内的生物组合

在群落中，生物按其自身的特点如营养方式、习性差异、作用大小等形成若干结构，并行使相关的功能，从而使群落出现其固有外貌和动态特征。因此，对群落中生物组织情况的了解是群落学研究的中心之一。

一、营养结构

根据营养位置或营养层次（trophic level），群落内的生物可分为以下三类：①生产者（producer）：包括所有的自养生物（autotrophic organism），即能借简单的无机物合成有机物的生物。②消费者（consumer）[或大型消费者（macroconsumer）]：包括除微生物以外的异养生物，主要是动物。消费者又可分为初级消费者（primary consumer），次级消费者（secondary consumer），三级消费者（tertiary consumer）等等。③分解者

(decomposer) [或微型消费者 (microconsumer)]：这类生物主要是细菌和菌类，本质上是消费者，但它们分解动植物的尸体并释放出简单的物质，故其作用有别于消费者。

上列三类生物相互作用，构成群落中的食物链。由于食物转化过程的损失，从生产者开始的食物链出现生物量（或能量）逐级递减的趋势，其图形通称生态锥或生态金字塔，这种情况在以牧食链 (grazing food-chain) 为主的静水群落中相当普遍。但在一些流水水体中，食物链常以有机碎屑为起点，即通称碎屑链 (detritus food-chain)，结果群落中的消费者常多于生产者，出现金字塔倒置的情况。

二、共位群

共位群 (guild) 是指同一群落中生态位相似的物种组合。Root (1967) 最早提出了共位群的概念，并将它定义为用相同方式谋生的一套物种。共位群是生态学中一个相当新颖的概念，可以用来指群落中任何以功能特性定义的亚单元 (Ehrlich and Roughgarden, 1987)。同一个共位群的种类可以属于同一个分类阶元，也可以属于不同的分类阶元。根据它们所涉及的资源对象，共位群还可以进一步划分，如果共同利用的资源是食物，则称为食物制约共位群 (food-limited guild)，如果资源是基质，则称为基质制约共位群 (substrate-limited guild)，等等。一般地，共位群内的种间竞争较激烈，而共位群间的竞争较弱。以共位群作为群落的功能单元在群落分析中尤有价值，它既可避免以物种为单元进行分析时的繁琐，使结果简单明了，又可比以营养层次为单元的分析精细，从而获得更多的信息。

共位群现象在淡水群落中相当普遍。草食性的草鱼、鳊、鲂是一个共位群；鲢、鳙都滤食浮游生物，属于另一个共位群；底栖动物螺科 (Hydrobiidae) 的许多种类牧食着生藻类，共同栖息于水草上，也是共位群的例子。

与共位群概念容易混淆的是生态等值者 (ecological equivalent)，虽然它们都有生态位相似的特点，但两者是不同的概念。生态等值者是指地理隔离条件下的生态位相似种。例如，多种仙人掌在其原产地美洲沙漠构成共位群，而它们与外貌相似但只分布非洲沙漠的大戟科植物则是生态等值者。

三、优势种类与从属种类

按重要性可将群落中的成员分为两大类：

1. 优势种类

优势种类 (dominant) 是指群落中往往种数并不太多的成员，它们往往通过数量、大小和活动能力对群落产生重要影响，从而决定着群落的特点。假如除掉这类生物，就会使群落发生明显的改变。一般地说，在群落中数量最多，生产力（或生物量）最大的种类就是优势种类。例如富营养湖泊中蓝藻、绿藻常是生产者中的优势种类，鲤科鱼类则消费者中的优势种类。

2. 从属种类

与优势种类相反，多数种类的存在对群落的性质并无决定性的影响，它们通常数量很少，或者出现时间及活动能力有限，这些种类即通称为从属种类（subordinate）。

表 3.4 东湖汤林湖区狐尾藻、大茨藻群落的数量特征值(自于丹,1995)

种类	相对频度(%)	相对盖度(%)	重要值
狐尾藻 (<i>Myriophyllum spicatum</i>)	35.72	52.09	0.42
大茨藻 (<i>Najas marina</i>)	30.36	31.25	0.30
金鱼藻 (<i>Ceratophyllum demersum</i>)	16.07	12.50	0.15
苦草 (<i>Vallisneria spinulosa</i>)	16.07	1.83	0.08
菱 (<i>Trapa natans</i>)	7.14	2.33	0.05
合计	100.00	100.00	0.90

估计生物优势程度的方法，在动物和小型藻类一般都是同时用密度（单位面积或体积中的个体数）和生物量（单位面积或体积中的重量）来表示，以避免使用单一指标可能出现过高或过低估计生物重要性的情况。对于水生高等植物，在使用密度和生物量的同时，还使用其他的数量特征值（表3.4）（刘建康，1995）：盖度 = 植冠遮蔽的地地面面积/样地面积；频度 = 某种植物出现的样地数/全部样地数；重要值 = （相对密度 + 相对频度 + 相对盖度）/300。

第六节 群落的空间格局

淡水生物群落也和其他类型的群落那样，在其所占据的空间中呈现一定的形态即立体布局。其形成与群落中各类群的生活方式有关，其生态意义是使空间及相应资源得到既充分又合理的利用。

一、垂直格局

垂直格局是指群落中生物的垂直分布或分层（stratification）现象。淡水水体的结构比陆地相对复杂，其垂直剖面包括大气层、水表层（水、气界面）、水下层和水底层这几个基本层面，而生物则按这些层面安排其位置。这个现象以静水沿岸的高等植物共位群表现得最为明显（表3.5）。具体而言，挺水植物冠层伸入大气层，浮叶植物和飘浮植物利用水表层，而沉水植物则占据水下层的大部分空间。

群落中的底栖动物成员也有分层现象。如蠕虫和双壳类等主要栖息于水底，甚至在底质内营穴居生活。多种小型螺类则攀爬于水生植物上，其分布可自水底直至水面。水生昆虫是群落的重要类群，其分布视生活史的不同阶段几乎可涉及各个水体层面，如摇蚊类，幼虫常栖于水底，蛹在羽化前可移至水面，成虫则生活于大气层。水的表面张力为少数生物提供了栖息条件，如水黾（*Gerris*）常活动于水的上表面，船卵溞

(*Scapholeberis*) 则常停歇于水的下表面。

表3.5 东湖水生维管束植物群落的层次结构 (仿于丹, 1995)

层(亚层)	种类			占总种数的比例(%)		
	1954年	1964年	1994年	1954年	1964年	1994年
大气层	25	43	22	44.64	51.81	46.81
(高草层)	10	18	15	17.86	21.69	31.92
(矮草层)	15	25	7	26.78	30.12	14.89
水表层	17	19	14	30.36	22.89	29.79
(直立亚层)	4	5	3	7.14	6.02	6.38
(匍匐亚层)	13	14	11	23.22	16.87	23.41
水下层	14	21	11	25.00	25.30	23.40
(水柱层)	9	12	8	16.07	14.46	17.02
(水底亚层)	5	9	3	8.93	10.84	6.38
合计	56	83	47	100.00	100.00	100.00

表3.6 湖泊浮游动物主要类群密度极大值的水深(m)

浮游动物	均值	范围
原生动物(Protozoa)	5.3	0~15
枝角类(Cladocera)	6.5	0~25
桡足类(Copepoda)	7.1	0~30
轮虫(Rotifera)	7.5	5~40
无节幼体(Nauplii)	9.9	0~35

浮游生物是湖泊敞水带群落的主要成分。虽然身体微小，但亦有垂直分层现象。Tressler (1939) 曾对纽约 36 个湖泊中的浮游动物的垂直分布作过观测，发现各大类浮游动物的栖息深度有差别 (表3.6)。

流水生物群落因受水流的影响，其分层现象通常不明显。

二、平面格局

由于水体 (静水和流水) 与陆地有较清楚的分界线，因此淡水群落的边界也常比其他类型的群落清楚一些。虽然边界清楚，但静水群落和流水群落之间，其平面分布状况却有较大差异。静水群落的生境是相对封闭、略似盘状的水体 (如湖泊)，其水深有从边缘向中央逐步增加的特点。因此，群落优势类群有从边缘逐步向中央变化的趋势。最明显的是高等植物的平面格局。虽然类群间有镶嵌现象，但从宏观上看，其平面分布规律是从水体边缘至中央依次为挺水植物、浮叶植物、沉水植物，呈同心圆排列。

流水水体是开放系统，群落生物组成出现自上游至下游逐步递变趋势。简而言之，

上游多着生（永久或暂时）的种类，而下游则多浮游或主动游泳的种类。

第七节 群落的时间格局

群落是一个动态客体，它无时不在变化发展中，对于它的运动规律，我们可以用不同的时间尺度予以研究。周期性是指群落在较短的时间（如一年）中反复出现的现象，而演替则是长时间尺度的历史过程。

一、群落的周期性

组成群落的各类生物，由于外界的（extrinsic）或内在的（intrinsic）原因，其活动或多或少带有节律性，使一个群落出现某种周期性的变化，叫群落的周期性（community periodicity）。群落的周期性主要有以下几个方面：

1. 昼夜节律 [daily (diel) rhythm]

昼夜节律指群落在一天 24 小时中的周期性活动。最突出的是淡水和海水中浮游生物群落的昼夜垂直迁移。例如枝角类和桡足类通常夜间倾向于下沉。一般认为光是引起生物昼夜迁移的主要因素，但生物本身的生理机制则尚不清楚。各种生物以及同一种生物的不同发育阶段对光的反应常不相同。迁移使保持一定的分层现象，缓解了拥挤。

2. 季节节律 (seasonal rhythm)

季节变化是群落的最普遍现象。与这种变化关系最密切的因素是一年中的温度更迭和光照的长短。另外海水群落的变化亦与盐度有关，而间歇水体群落的变化则与雨量有关。淡水群落的季节节律明显表现为植物的盛衰，动物的生殖、洄游以及种群多度(abundance) 的变化。对于陆地和淡水群落的研究，一些生态学家认为群落的变化可将一年分为六个阶段（相位）：冬季的（hibernal）、早春的（prevernal）、晚春的（vernal）、初夏的（aestival）、晚夏的（serotinal）和秋季的（autumnal）。

3. 潮汐节律 (tidal rhythm) 或太阴节律 (lunar rhythm)

与月亮引起的潮汐有关，因此只存在于海水群落。多毛类环节动物就有明显的太阴节律。如北美大西洋沿岸的沙蚕（*Nereis*），每年夏季在满月和半月就大量出现进行生殖。

群落的周期变化是群落中各种群的活动和相互作用所造成的。因此，要了解群落的周期性首先必须了解种群活动的周期性及其与环境因素的关系。生物的周期变化无疑与环境的周期变化有明显的从属性。但若取消某个有关因素后，生物常仍能在一定时间保持其周期变化。这说明生物的周期变化还带有某种内在的原因，即生物多少具有“预见性”，它有利于生物对即将到来的环境变化及早进行其生理或其他方面的调整，从而与环境的周期变化取得协调。群落的周期性具有一定的生态学意义。较明显的事实是可以使不同的种类在不同时间中利用同一空间。

二、群落的演替

生物群落总是随时间的推移而发生一系列的变化，不断由新的物种组合取代旧的物种组合，使群落的类型不断更新，这种按一定顺序出现新旧交替的现象叫群落演替（community succession）或生态演替（ecological succession）。

群落演替过程的时间很长，且变化复杂。但一般认为，其全程大致包括三个阶段，即先锋阶段（pioneer stage）、系列阶段（seral stage）和顶极（climax）。系列阶段延续的时间很长，出现或多或少的演替系列（sere），最后群落演替速度减慢，形成一个成熟的群落，其特点是变化很少，保持相对稳定的状态，这就是顶极群落。

在自然界，淡水群落的演替过程十分缓慢，很难对演替全过程进行研究。除了可以从古湖沼学的研究取得一些资料外，小水体中生物的连续变化也可提供一些演替证据。以池塘为例，在开始形成时只有一些浮游生物，构成先锋群落。以后水生高等植物逐步发展起来，高等植物的发展又为许多动物迁入提供条件，特别是昆虫、环节动物等，以后鱼类、两栖动物等也相继出现。随着时间的推移，高等植物产生大量沉积物，淤积池底，使池塘逐步变浅和缩小，变成沼泽，最后陆地植物生长，池塘消失。这是顶极的一种情况。对于大型水体而言，历史进程虽有使水面缩小趋势，但不易成为陆地。若水体群落变化很少，与周围环境形成动态平衡，这也是顶极的一种情况。50年代的东湖，湖底铺满黄丝草，各类生物种类繁多，各种群的密度保持一定水平，达到顶极状态。目前在长江中下游的一些湖泊中，仍然可以看到这种情况。

上面是群落出现于新形成地区的例子。其实演替可发生于性质不同的生境，特征也未必相同，因此，可以对演替现象进行分类。按地区性质，可分为原生演替（primary succession）和次生演替（secondary succession），前者是演替发生在从未受过生物影响的地区，而后者发生在曾经有群落存在的地区。上例即原生演替，而湖中水草被过度牧食后出现浮游生物大量孳生则为次生演替。按发生的原因，演替可分为异源演替（allo-genic succession）和自源演替（autogenic succession），前者是由于外部原因而导致的演替，后者是群落内生物的活动造成的演替。按群落的代谢特征，可分为自养演替（autotrophic succession）($P/R > 1$) 和异养演替（heterotrophic succession）($P/B < 1$)。自养演替现象在普通淡水群落原生或次生演替的早期较常见，而异养演替则在腐生生物群落中可以见到。

由于演替是群落的最重要功能之一，因而许多学者都对其进行过研究并对演替的特点和机理等提出种种不同的观点。早期的经典学派如 Cowles 和 Clements 将群落演替比拟为个体发育过程，认为演替有严格规律，可以预测；认为演替中的先到种通过改变环境从而促进了后续种的移入，同时认为顶极是演替的终点，是自我永存的群落。近代学者普遍认为经典理论过分严密，近似僵化。通过试验和观察，他们倾向于认为群落的变化主要取决于不同物种的特点如生活方式，因而存在种种偶然性；先到的物种未必总是促进后续种的移入，甚至对后来者有抑制作用；顶极也不是一成不变，而是常常出现周期性的动荡。为了节约篇幅，这里仅介绍 Connell 和 Slatyer (1977) 提出了演替机理的三种模型（图3.7）。①促进模型（facilitation model）：相当于经典的演替理论，其基本

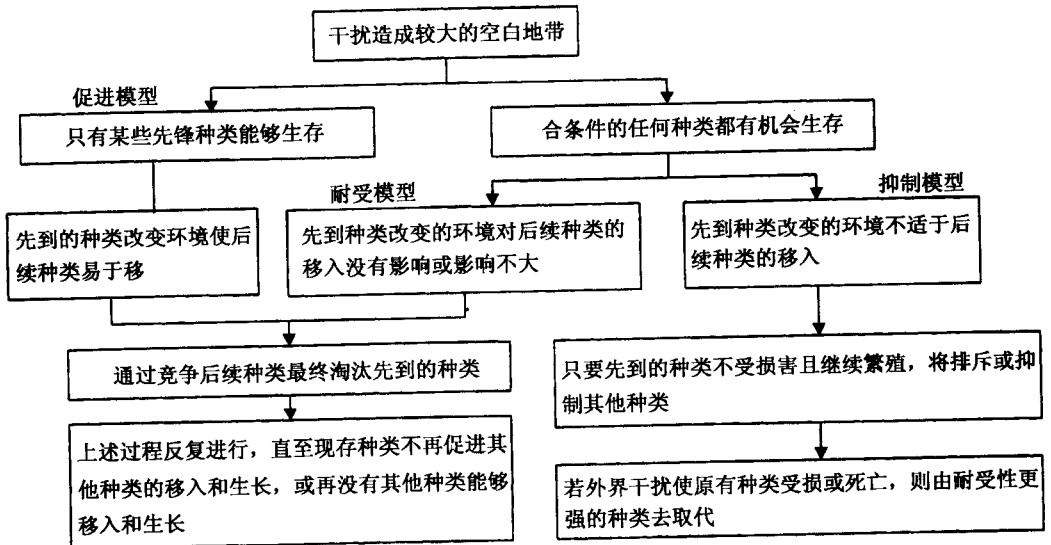


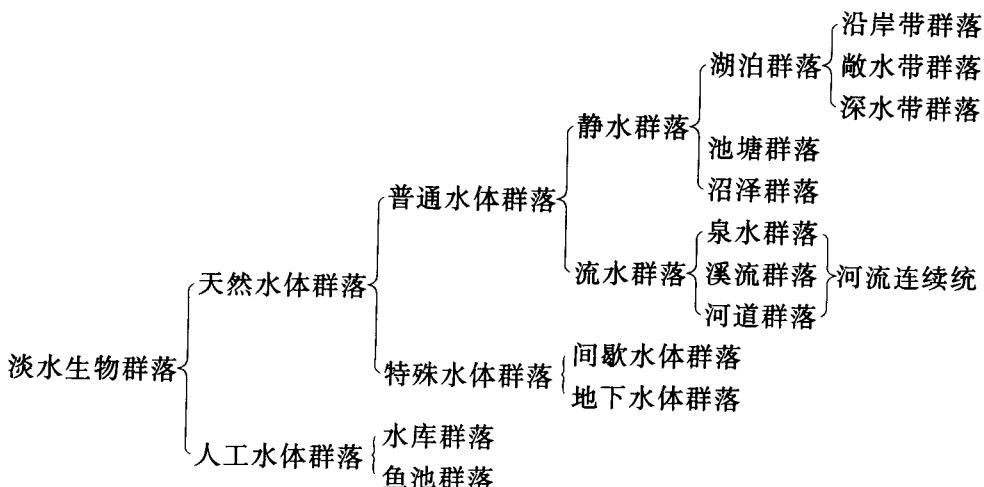
图3.7 演替机理的三种模型（仿 Connell and Slatyer 1977）

特征是群落改变了无机环境，先到种类的活动为后续种类的入侵和生长铺平了道路。这类演替多出现在环境条件严酷的原生演替中。②耐受模型（tolerance model）：后续 K 对策者能够忍耐较低的资源水平，并在先到种类存在的条件下生长发育，最终竞争排斥先占者。③抑制模型（inhibition model）：先到种类抵制后续种类的入侵，只有当先到个体死亡后，后续种类才能逐渐入侵。演替的原因是后续 K 对策者在不利环境中生存能力较强。三种模型的显著区别是先到种类的死亡方式，在促进和耐受模型中先到者在资源的竞争中被淘汰，而在抑制模型中先到者因不利环境条件或捕食等干扰而被杀死。三种演替的共同结局都是大型种最终获胜。

我们认为，各个不同的论据都反映出部分真实性，群落演替过程有顺序性，但不十分严格，尤其是演替中物种的出现和存活与概率有关。利用概率矩阵，Botkin 和 Miller (1974) 及 Horn (1975, 1981) 用数学模型预测林木演替情况，并获得一些结果。另外，我们认为群落演替是个比较宏观的现象，因而可以使用较宏观的尺度去研究。按这个尺度，淡水群落在演替过程中有如下趋势：①群落中种的多样性逐步增大，至中期最大，随后又开始下降；②由 r 对策者占优势过渡到 K 对策者占优势；③群落代谢率 (P/R) 由显著大于 1 到接近于 1；④群落的抗干扰能力不断增强。

第八节 淡水生物群落的主要类型

根据生境特点，可将淡水生物群落作如下系统分类：



在上列群落类型中，有的彼此相似，如湖泊与池塘群落；有的界限模糊，如流水群落。水库则是河流与湖泊的“杂交”类型，其群落在库尾似河流，在坝前一带似湖泊。具有明显特点的是特殊水体的群落，虽然结构简单，但常出现罕见物种。如间歇水体 (intermittent water) 常有丰年虫、鲎虫和桃花水母 (*Craspedacusta sowerbyi*)；地下水 (subterranean water) 中常出现白化或视觉退化的种类。下面以湖泊、河流为例，对常见的两个群落类型即静水生物群落 (lentic community) 和流水生物群落 (lotic community) 作进一步的阐明。

一、静水生物群落

湖泊面积大，生境复杂，是静水水体的典型代表。根据各部分理化条件的差异，湖泊常存在 3 个不同的生境，即沿岸带 (littoral zone)、敞水带 (limnetic zone) 和深水带 (profundal zone) (图3.8)，各带中相当地分布着特定的生物群落。沿岸带在湖泊近岸，

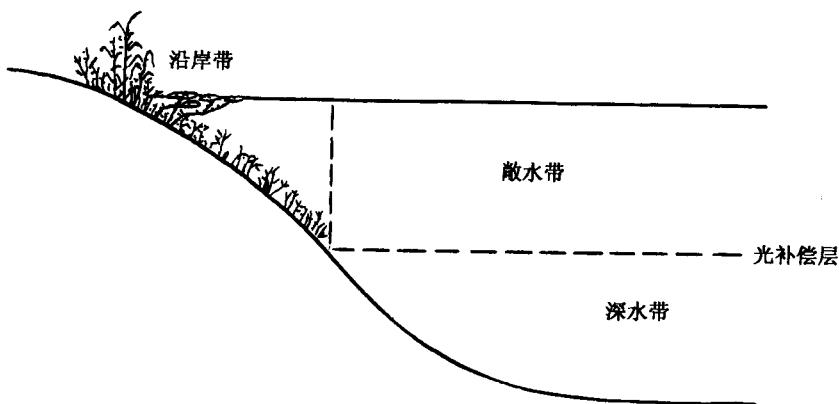


图3.8 湖泊的 3 个主要生境的划分

包括自水面以下到大型植物（主要为种子植物）的分布下限，一般水深达 3~7m。敞水带在湖中心区，自水面到补偿点深度。深水带为湖下层，自敞水带的下限至湖底。

1. 沿岸带群落

沿岸带光照、氧气、营养条件良好，故群落中生物种类和数量最为丰富，是湖泊的主要生产地带。生产者主要由大型植物和藻类组成，大型植物的生长是沿岸带的明显特征，它们自近岸向较深处分布，形成若干区域：①挺水植物带（zone of emergent vegetation）：这类植物具有较发达的木质部，茎叶常高出水面，包括芦、菰等；②浮叶植物带（zone of rooted plant with floating leave）：由菱、荇菜、睡莲等浮叶植物组成；③沉水植物带（zone of submergent vegetation）：由多种眼子菜以及聚草、金鱼藻、苦草等沉水植物组成。在藻类方面，在大型植物间常有丝状藻类如水绵分布，同时有许多小型着生藻类（硅藻、绿藻等）以植物茎叶作为基质，成为周丛生物的一部分生活于这个区域。

沿岸带的动物不论在种类或数量上都极丰富，在较大型的无脊椎动物中，以软体动物（螺类、蚌类）、昆虫、寡毛类占优势，是底栖动物的代表。各种纤毛虫、轮虫、苔藓虫以及蠕虫都作为周丛生物而存在。浮游动物在沿岸带的种类亦多，且与敞水带的种类常有不同的适应，如一些甲壳类具有较厚的外壳，且以爬行类为主。另外，游泳生物亦常以沿岸带作为觅食和繁殖的场所。因此，鱼类、两栖类等脊椎动物的代表亦较丰富。由于沿岸带生物的多样性大，故食物网复杂，消费者可包括整个营养级系列。

2. 敞水带群落

敞水带的生物群落由浮游生物和游泳动物组成，但浮游生物的群落结构要复杂的多。浮游生物由小至细菌大至某些无脊椎动物组成，包括微生物、动植物等多个门类。根据身体的大小，常将它们分为超微型浮游生物（ $<5\mu\text{m}$ ）；微型浮游生物（ $5\sim60\mu\text{m}$ ）以及网浮游生物（ $>60\mu\text{m}$ ，可用浮游生物网捞取）。

生产者包括浮游植物及一些光能合成的微生物。浮游植物由藻类的各个门类所组成，通常以甲藻、硅藻、绿藻和蓝藻占优势，富营养的水体常形成蓝藻“水华”。浮游植物是许多水体中最重要的生产者，其每年的生产量可达其现存量的数十倍至一两百倍，它们不但为浮游动物和游泳动物提供食料，也为深水带群落提供食物来源。

消费者包括所有的浮游动物，在淡水湖泊中，其优势类群为原生动物、轮虫、甲壳动物中的枝角类和桡足类。除原生动物外，其他动物的种类通常较少，但个体数可能极大，因为生殖周期短常常是浮游动物的特点。在浮游动物中许多种类为滤食性生物，但亦有些为肉食性种类[如薄皮溞（*Leptodora*）、晶囊轮虫（*Asplanchna*）]。因此，浮游动物中包括初级消费者和次级消费者等。

游泳动物主要为各种鱼类，其特点是活动范围广，内部关系常出现捕食和被捕食关系。在我国，滤食浮游生物的鱼类是敞水带的初级或次级消费者，食鱼性鱼类则为顶级消费者。

3. 深水带群落

深水带在浅水湖泊中常不存在，仅见于深水湖泊或一些水库中。深水带是湖泊的黑暗区域，缺生产者，因此深水带群落的食物必须依赖于沿岸带和敞水带，主要由这两带

提供动植物残骸和碎屑。深水带群落中的分解者包括细菌和真菌，生长于水泥交界处营养物富集的地方。在消费者方面主要为三类动物：①摇蚊幼虫及颤蚓类；②球蚬类；③幽蚊幼虫。前两类为典型底栖动物，第三类有浮游习性，晚间常上浮至敞水带。深水带生物对长期缺氧有适应能力。

二、流水生物群落

流水水体是水流有一定速度和方向的水体，其主要代表是大小河流。经典学者将河流划分为若干区和相应群落，河流的上游分为急流区（rapid zone）和滞水区（pool zone），至下游急流区和滞水区的区别消失，通称河道区（channel zone）。

1. 急流区群落

此区流速较大，底质为石底或其他坚硬物质，生物群落中生产者多为丝状附着藻类，动物则多为典型的溪流种，以各种昆虫幼虫为主。常见的如蠒科黑蝇，各种筑巢并结网滤食的石蛾幼虫，体形扁平的扁蜉幼虫以及石蝇幼虫（𫌀翅目）等等。这些动物具有对流水条件的适应，能抵御水流的冲刷。浮游生物缺乏。

2. 滞水区群落

滞水区是水较深但水流平缓的区域，底质一般较疏松。本区的生产者为丝状藻类及一些沉水植物，消费者在无脊椎动物方面主要为穴居或埋藏生物，包括某些蜉蝣幼虫（*Hexagenia*）、蜻蜓目幼虫、寡毛类等，鱼类亦常在这一带出现，或活动于急流区和滞水区接界处。

3. 河道区群落

由于流速较小，河道区的群落与湖泊有类似处。生产者方面，在河床沿岸可生长挺水植物和沉水植物，一些流速很小或支流出口附近存在浮游生物群落。消费者方面，河流种及静水种都可出现，但据研究，河床底质变化较大，故底栖生物的分布较呈团状。鱼类亦与湖泊中的种类近似。事实上鱼类由于生殖和觅食的需要，常在江、湖间洄游。

1980年，Vannote等以水生昆虫为基础对河流生物群落结构和上下游递变提出了一个新理论，即河流连续统概念（river continuum concept）。他们根据外源性物质（如植物碎屑）进入河流后的变化，即上游为粗有机质颗粒（CPOM， $>1\text{mm}$ ），至下游降解为细小或超微颗粒（FPOM， $50\mu\text{m} \sim 1\text{mm}$ ；UPOM， $0.5 \sim 50\mu\text{m}$ ）这一事实，认为群落中的优势类群因利用相应颗粒亦自上而下依次为利用CPOM的撕食者（shredder），利用着生生物的刮食者（scraper或grazer）和利用FPOM~UPOM的收集者（collector），收集者又可分利用悬浮颗粒的过滤收集者（collector-filterer）和利用沉积颗粒的直接收集者（collector-gatherer）（图3.9）。目前这个理论已为较多学者接受，或视河流情况作些修改。我国的河流群落亦有上述现象，以鱼类为例，长江上游有较多喜食粗大颗粒，功能相当于撕食者的铜鱼（*Coreius*）以及刮食者如墨头鱼（*Garra*）和爬岩鳅（*Sinogastromyzon*），中下游则有不少收集者如专营过滤收集的鲢、鳙。故我们认为，

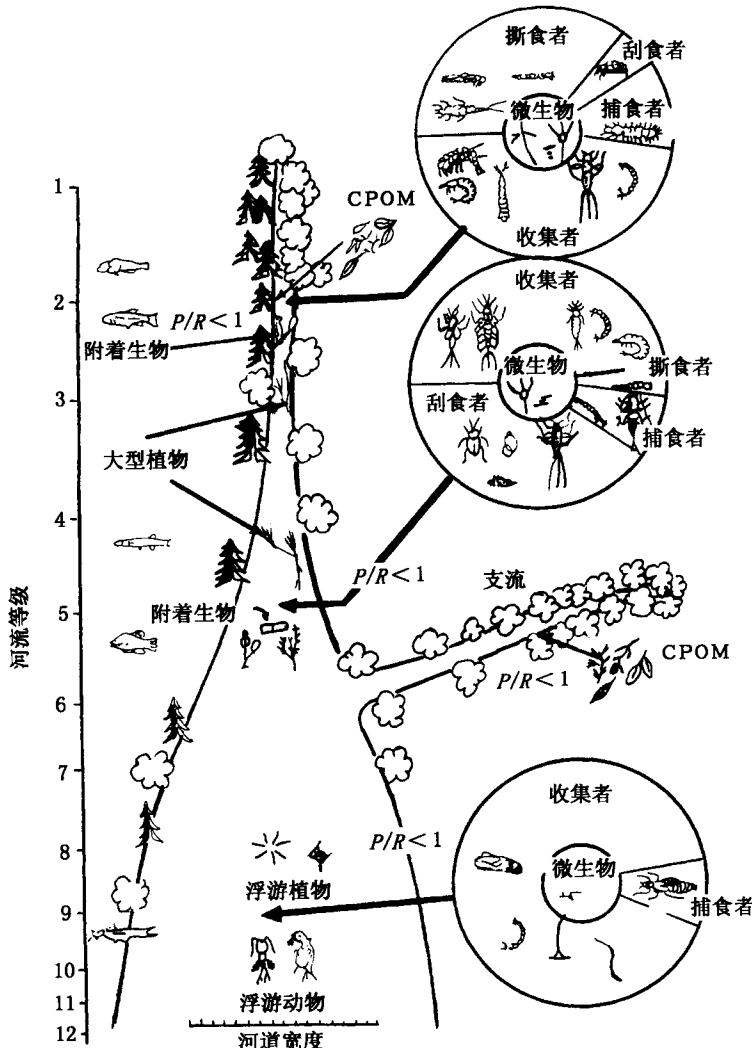


图3.9 河流连续统示意（自 Vannote et al. 1980）

这个理论比较接近河流群落的客观实际。

第九节 古群落及其环境

从古至今，环境、气候不断变化，生物不断进化，群落结构也随之改变。研究古群落及其所处的环境对于深入理解现存群落和预测未来趋势有十分重要的意义。因而，古生态学（paleoecology）应运而生。古生态学是生态学和古生物学的交叉学科，以生态学概念和方法研究古生物区系，研究过去地球、大气和生物圈的相互关系。古生态学有两个基本假设：①不论地质年代如何，生态学原理都是一致的；②化石生物的生态学可以从现存的等值种或相关种来推测。

古湖沼学（paleolimnology）是古生态学最重要的分支，因为湖泊是内陆最低的地

方，许多外源物质流入并沉积，其底质中不仅有古湖泊群落的信息，而且含有陆地群落的大量信息。通过钻取底质岩芯，分析不同层次的孢子、花粉和化石，运用同位素测定地质年代，可以推测出不同历史时期古群落的种类组成和多度，进而可以根据现存相当群落所需的环境推测当时的气候，反演古气候的变化历程，预测今后气候变化的趋势。因此，在当今热点全球变化的研究中古湖沼学有重要作用。

思 考 题

1. 试述生态位的概念并举例说明生态位理论的应用。
2. 试述中度干扰理论并解释为什么中等捕食强度时群落物种多样性最大。
3. 以湖泊为例，简述群落的空间格局及其生态学意义。
4. 谈谈你对群落演替过程及其机理的认识。
5. 简述淡水生物群落的主要类型。

主要参考文献

- [1] Abrams P. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 1980, 61: 44~49
- [2] Begon M, Harper J L and Townsend C R. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1986
- [3] Connell J H and Slatyer R O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*, 1977, 111: 1119~1144
- [4] Ehrlich P R and Roughgarden, J. *The Science of Ecology*. Macmillan Publishing Company, New York, 1987
- [5] Slobodkifchoff C N and Schulz, W C. Measures of niche overlap. *Ecology*, 1980, 61: 1051~1055
- [6] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, 1982
- [7] Vannote R L, Minshall G W, Cummins K W, Sedell J R and Cushing C E . The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, 37: 130~137
- [8] 陈宜瑜, 许蕴玕等. 洪湖水生生物及其资源开发. 北京: 科学出版社, 1995
- [9] 刘建康. 东湖生态学研究(二). 北京: 科学出版社, 1995
- [10] 谢志才, 梁彦龄, 吴天惠. 长江中游湖泊底栖动物多样性的研究. *水生生物学报*, 1996, 20 (增刊): 103~112