

环境科学与技术应用系列丛书

环境与生物进化

万冬梅 主编

王秋雨 金崑 副主编



化学工业出版社
环境科学与工程出版中心

· 北京 ·

(京)新登字 039 号

图书在版编目 (CIP) 数据

环境与生物进化/万冬梅主编. —北京: 化学工业出版社, 2005. 10

(环境科学与技术应用系列丛书)

ISBN 7-5025-7756-4

I. 环... II. 万... III. 环境生物学-进化学说-研究
IV. X17

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 123442 号

环境科学与技术应用系列丛书

环境与生物进化

万冬梅 主编

王秋雨 金崑 副主编

责任编辑: 董琳 徐娟

文字编辑: 刘莉珺

责任校对: 郑捷

封面设计: 关飞

*

化学工业出版社 出版发行

环境科学与工程出版中心

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

购书咨询: (010) 64982530

(010) 64918013

购书传真: (010) 64982630

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销

大厂聚鑫印刷有限责任公司印刷

三河市海波装订厂装订

开本 720mm × 1000mm 1/16 印张 20 $\frac{1}{4}$ 字数 368 千字

2006 年 1 月第 1 版 2006 年 1 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-7756-4

定 价: 49.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

前 言

环境是地球上的生物赖以生存、繁衍和发展的基本条件。在人类的生产活动对环境影响甚小的远古时代，地球环境处于一个相对平稳的状态。地球上的生物尤其是植物和微生物，利用太阳能进行代谢活动，吸收和排放二氧化碳，影响和控制着水循环，保持地球最近亿万年来生物地球化学圈的稳定，使气候等地球环境的自然变化保持在一定范围内。但近代工业革命的出现却打破了这种稳定，使地球环境发生了巨大的变化。近几个世纪以来，随着世界人口的激增和科学技术的巨大进步，人类正以前所未有的速度和规模改变着地球环境。目前备受人类关注的全球环境问题主要包括全球变暖、臭氧层破坏、大气污染造成酸雨现象、淡水危机、水体污染、土地荒漠化、土壤污染、森林面积减少、生物多样性丧失加剧等。本书对此都一一做了详细的阐述。

生物的生存时时刻刻都受到环境的制约和影响，在人类活动所致环境改变过程中，有的物种灭绝了，有的物种数量在逐年减少，而有的物种却逐渐适应了变化的环境，并在适应中达到物种发展与进化的目的。另一方面，环境也会因为生物的存在而发生或大或小的变化，在环境变化与生物适应进化的交互发展中，生命得以延续。在生物多样性保护受到广泛关注的今天，环境与生物进化及生物应对环境变化而采取的生态适应机制已经越来越引起生态学家们的注意，并在这方面开展了一些研究工作。但迄今为止，还未有一本书对此进行全面、系统的阐述，本书的出版将为有兴趣进入生物进化生态学领域的读者提供一个最新的入门读物，也有利于进化生态学的研究在我国迅速兴起。

本书的特点是首次从环境与生物进化的关系这一新视角，从宏观到微观，综合近年来国内外的一些研究成果，全面、系统地对生物进化生态学进行阐述，内容包括环境与全球环境问题、环境因子与生物、物种形成与进化、人类活动与生物进化、生物在分子和微观水平上的进化，最后论述了自然保护区与生物的生存发展。

本书由万冬梅主编，王秋雨、金崑任副主编。具体分工为：第1章由万冬梅、曲健君、肖长青编写；第2章由韩阳、万冬梅编写；第3章由万冬梅、罗义编写；第4章由万冬梅、李昊焯、周正编写；第5章由王秋雨、金莉莉编写；第6章由金崑编写。最后由万冬梅负责统稿，并对有关章节进行了补充和修改。

作为主编，我要特别感谢辽宁大学生命科学系的刘明玉教授对本书做出的贡

献，是他运用已有的丰富知识，帮助拟订了编写提纲，并提出了一些观点供借鉴，这对本书的编写起到了至关重要的作用。另外还要感谢我的两个研究生金春日和王爽同学，他们在一些章节的编写过程中帮助查阅了大量文献。

由于编写时间仓促，再加上本书内容涉及领域广泛，书中难免有不当和疏漏之处，敬请读者提出宝贵意见，以便进一步修订和完善。

万冬梅
于辽宁大学
2005年5月

目 录

1	环境与全球环境问题	1
1.1	概述	1
1.1.1	环境	1
1.1.2	全球环境问题	4
1.2	大气环境问题	6
1.2.1	全球气候变暖	6
1.2.2	臭氧层破坏	13
1.2.3	大气污染与酸雨	16
1.3	水环境问题	27
1.3.1	淡水危机	27
1.3.2	水体污染	34
1.4	土地环境问题	52
1.4.1	土地荒漠化	52
1.4.2	土壤污染	61
1.5	生态环境问题	75
1.5.1	森林面积减少	75
1.5.2	生物多样性丧失加剧	78
2	环境因子与生物	86
2.1	环境因子与生物概述	86
2.1.1	环境因子	86
2.1.2	环境因子作用的特点	87
2.1.3	生物与环境相互作用的基本原理	88
2.2	光与生物	90
2.2.1	光照强度与生物适应	91
2.2.2	光质与生物适应	95
2.2.3	光照周期与生物适应	96
2.3	温度与生物	99
2.3.1	温度的生态作用	99
2.3.2	温度节律对生物的影响	102

2.3.3	极端温度对生物的影响与生物适应	104
2.4	水与生物	108
2.4.1	水的生态作用	108
2.4.2	植物对水的适应	110
2.4.3	动物对水的适应	112
2.5	土壤与生物	114
2.5.1	土壤的概念	114
2.5.2	土壤的生态意义	115
2.5.3	土壤物理性质对生物的影响	116
2.5.4	土壤化学性质对生物的影响	120
2.5.5	土壤生物对生物的影响	122
2.6	大气与生物	124
2.6.1	空气主要组成成分的生态作用	124
2.6.2	风对生物的影响	127
2.7	地形与生物	131
2.7.1	坡向对生物的影响	131
2.7.2	坡度对生物的影响	132
2.7.3	坡位对生物的影响	132
2.7.4	海拔高度对生物的影响	133
2.8	生物与生物间的关系	133
2.8.1	种内关系	134
2.8.2	种间关系	139
3	物种形成与进化	151
3.1	生物进化理论	151
3.1.1	拉马克的生物进化理论	152
3.1.2	达尔文生物进化理论	152
3.1.3	现代达尔文主义	153
3.1.4	分子进化中性学说	154
3.1.5	非线性进化生物学	155
3.1.6	进化理论的未来发展	156
3.2	物种形成	157
3.2.1	物种概念	157
3.2.2	物种形成	158
3.3	协同进化	163

3.3.1	协同进化的概念	164
3.3.2	捕食者与被食者的协同进化	165
3.3.3	植物与植食性动物的协同进化	167
3.3.4	传粉的协同进化	170
3.3.5	寄生物与寄主的协同进化	172
3.4	动物行为生态与进化	173
3.4.1	动物进化规律	174
3.4.2	动物的储食行为与进化	177
3.4.3	动物的利他行为与进化	178
3.4.4	动物的生殖合作行为与进化	184
3.4.5	动物的通讯行为与进化	186
3.5	植物繁殖生态与进化	191
3.5.1	植物繁殖类型	192
3.5.2	植物繁殖节律与适应进化	194
3.5.3	种子扩散和休眠的进化意义	195
4	人类活动与生物进化	200
4.1	生物对栖息生境变化的进化适应对策	201
4.1.1	生境减少和破碎化对生物的影响与生物适应	202
4.1.2	生境退化和污染对生物的影响与生物适应	208
4.2	外来入侵种与生物进化	215
4.2.1	外来种入侵的途径和机理	216
4.2.2	生物入侵与适应性进化	221
4.3	遗传保护与生物进化	223
4.3.1	遗传保护的涵义	224
4.3.2	遗传保护的途径及存在问题	225
4.3.3	濒危物种的遗传保护	225
5	生物在分子和微观水平上的进化	227
5.1	进化的分子基础	227
5.1.1	生命的分子系统进化树	227
5.1.2	生命的进化机制	228
5.1.3	基因的结构与功能	229
5.1.4	DNA 序列的突变	233
5.1.5	密码子使用频率	235
5.2	生物大分子进化和分子系统学	239

5.2.1	生物大分子进化的概念	239
5.2.2	生物大分子进化的特点	240
5.2.3	生物大分子进化的中性理论	243
5.2.4	分子系统学和分子系统树	246
5.2.5	分子钟假说	249
5.3	生物在微观水平上的进化	251
5.3.1	微观进化的概念	251
5.3.2	生物微观进化的单位——无性繁殖系和种群	251
5.3.3	种群的遗传结构	252
5.3.4	影响基因频率的因素	258
5.3.5	现代综合进化论与自然选择	263
5.3.6	微观进化在生物进化中的意义	268
6	自然保护区与生物的生存发展	269
6.1	自然保护区概述	269
6.1.1	自然保护区的定义及分类	269
6.1.2	世界自然保护区事业发展现状	270
6.1.3	我国自然保护区事业的发展	271
6.1.4	我国自然保护区现状	284
6.2	自然保护区是生物赖以生存和发展的重要基地	288
6.3	自然保护区是保存生物基因的基因库	290
6.4	自然保护区是濒危物种再繁殖的基地	299
	参考文献	305

环境与全球环境问题

1.1 概述

1.1.1 环境

环境是指某一特定主体周围直接或间接影响该主体的一切事物的总和。环境总是针对主体或中心而言，离开了这个主体或中心也就无所谓环境，因此，环境是具体的、相对的。不同的研究对象对环境有不同的概念。环境科学中所指的环境是以人类为主体的，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存和发展的各种因素的总体。生物科学中所指的环境，一般以生物为主体，在这里，环境是指围绕着生物有机体周围的一切。由此可见，环境科学中所指的环境与生物学中所指的环境，无论从其范围还是从包括的因素来看，都是有区别的，所以在使用环境这一概念时，一定要明确主体或中心。主体不同，环境所包含的范围和要素就不同。如一条鲤鱼在水库中游动，若以鲤鱼为主体，那么，环境就包括这一个体周围的一切生物和非生物因素，生物因素包括异种的生物和同种的其他个体，也就是说，水库中的虾、浮游生物、其他鱼类、鸟类和其他鲤鱼都是它的环境组成元素，非生物因素包括气候（如温度、湿度、光、降水、风等）、土壤、地形等；但如果要研究的是包括水库中所有物种在内的生物群落时，即主体为水库生物群落时，它的环境就只包括气候、土壤、地形等非生物因素了。

环境科学中所指的以人类为中心的环境是一个庞大而复杂的多级大系统，它包括自然环境和社会环境两大部分。自然环境是指人类赖以生存、生活、生产所必需的自然条件和自然资源的总称，是一切非人类创造的自然物质，包括阳光、空气、水、岩石、土壤、动植物、微生物等构成的地理空间，这些自然物质与一定的地理条件结合，形成具有一定特性的自然环境。自然环境是人类生存和发展的基础，是人类生活和进行生产活动的生物圈部分。社会环境是指人类的社会制度等上层建筑条件，包括社会的经济基础、城乡结构以及同各种社会制度相适应的政治、经济、法律、宗教、艺术、哲学的观念与机构等，它是在自然环境的基础上，通过人类长期有意识的社会劳动，加工改造自然物质所创造的物质生产体系，以及所积累的物质文化的总和。社会环境是人类活动

的必然产物，它一方面可以对人类社会进一步发展起到促进作用，另一方面又可能成为社会发展的束缚因素。社会环境是人类精神文明和物质文明的一种标志，并随着人类社会不断发展地发展和演变。社会环境的发展与变化可以直接影响到自然环境，人类的社会意识形态、社会政治制度、对环境的认识程度、保护环境的措施等都会对自然环境质量的变化产生重大影响。如位于辽宁省康平县境内的大型天然内陆湖——卧龙湖的消失，给康平县及其周边地区的气候、降水等带来很大影响，而消失的原因与人类对环境认识程度的不足、不当的利用环境有着很大的关系。

环境是一个相对的概念，主体不同，环境内涵就不同，即使是同一主体，由于研究目的及研究尺度不同，环境的分辨率也不同，所以，环境有大、小之分，大到整个宇宙，小到细胞环境，周围因素的影响也由弱到强，关系由疏到密。例如，对于某一生物群落，它的环境从周围空间来说，近的是土壤、水分、地形、温度、光照以及与之直接相关的动植物、微生物及人类等，远的则至整个地球表面的水文、地质、气候等，甚至太阳系、宇宙等都会对其产生影响。

生物生存的大环境是指区域环境、地球环境、宇宙环境。大环境会直接影响小环境。小环境是指对生物有着直接影响的邻接环境，如接近植物个体表面的大气环境、土壤环境和动物洞穴中的小气候、林下环境、鸟巢四周环境等。大环境和局部的小环境并不总是一致的，小环境中的小气候，由于受局部的地形、植被、土壤等影响，可能会与大环境中的气候差别很大。

大环境和小环境由于距研究主体的距离不同，所以它们对生物的影响强度是不同的。生物生存受到大环境的影响，土壤类型、地质、气候等大环境决定着生物的分布和生物群落带，如香蕉树只能生长在热带和亚热带地区，北极狐只能分布在北极地区，生物群落带有温带森林生物群落带、戈壁沙漠生物群落带、草原生物群落带、热带雨林生物群落带、湿地生物群落带等。比起大环境来说，生物周围的小环境对生物的影响更大，因为生物切身感受到的是小气候，是局部地形、植被和土壤类型。与此同时，生物也在不断地影响、改变其周围的环境，对附近的气候等条件起着调节作用。如森林与相临的开阔地上的小环境就有明显不同，森林吸收大量的太阳辐射、保持水分、降低风速，使得林中温度、湿度变化幅度较小，林中生态结构丰富，生物种类比开阔地要多得多。动物在建立小环境方面也起着创建、改造乃至调控作用，例如，穴居动物挖掘洞穴，为自己也为其他相关生物建立了特殊的小环境；草食动物的各种取食活动可改变和影响植被结构，也可创造出小环境；甚至动物排出的粪便也能影响局部的土壤条件，粪便本身也为食粪动物创造了一个新的小

环境。

按照范围的大小，环境可分为宇宙环境、地球环境、区域环境、小环境、内环境等。

宇宙环境（space environment）指地球大气层以外的空间环境。是在人类活动进入大气层以外的空间和地球临近天体的过程中提出来的新概念。宇宙环境由广阔的空间和存在其中的各种天体及弥散物质组成，它对地球环境能产生深刻影响。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，太阳黑子的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，并可引起风和海啸等自然灾害。

地球环境（global environment）指地球大气圈（主要是对流层）、水圈、岩石土壤圈和生物圈。它直接影响人类及其他地球生物的生存和发展，其中生物圈中的生物将地球各个圈层的关系有机地联系到一起，并推动着生态系统的物质循环和能量转换。这一环境已经不是单纯的自然因素，它还包括被人类改造、污染、破坏的自然环境部分以及人类自己构筑的社会环境，因此从性质上说，目前的地球环境是由自然环境、人为环境、社会环境组成的整体。所谓人为环境是指人类运用自己的力量、智慧改造自然环境，通过人类活动形成的环境，包括农业种植环境、植树种草形成的人工林、草坪环境、实施了保护措施的自然保护区以及风景旅游区、城市环境等。人为环境对人类及其他生物的影响有有利的一面，也有不利的一面，例如植树造林对生态系统十分有利，城市扩展对生态环境非常不利，而有的人为环境则很难定论其利与弊，如大型水库，其对区域生态环境的影响是多方面的、复杂的。

区域环境（regional environment）指一定地域空间的自然环境。不同地域具有不同的区域环境特点，分布着不同的生物群落，全球范围内的群落都是按照一定规律分布的。例如，在北纬 45° ~ 57° 之间，分布着北方针叶林群落；北纬 60° 以北环绕北冰洋的狭长地带，分布着苔原群落；年降雨量不足250mm的地方，主要分布着沙漠群落；水域中分布着水生生物群落，等等。

小环境（micro-environment）指区域环境中，某一生物个体或群落附近直接接触的小范围的特定的栖息环境。

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、繁育具有直接的影响，如植物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。内环境对生物有直接影响，且不能为外环境所代替。

1.1.2 全球环境问题

地球环境包括大气圈下层的对流层、水圈、岩石土壤圈、生物圈，这几个圈层相互关联、相互作用。大气维持地面温度、传输水分及维护生物圈中的生物；水圈充斥在各个圈层，滋养生物；地壳是地球万物的立足基础，土壤养育了大量的动植物和微生物；生物圈中的生物把各个圈层联系在一起，推动着各种物质循环和能量转换。各圈层的活动、变化影响着生物的生活，而人类活动也会对各圈层产生巨大影响。

在人类的生产活动对环境影响甚小的远古时代，地球环境处于一个相对平稳的状态。地球上的生物，尤其是植物和微生物，它们利用太阳能进行代谢活动，吸收和排放 CO_2 ，影响和控制着水循环，保持地球最近亿万年来的生物地球化学圈的稳定，使气候等地球环境的自然变化保持在一定范围内。对南极冰芯气泡中封闭的古大气的分析表明， CO_2 、甲烷 (CH_4)、一氧化二氮 (N_2O) 等温室气体的含量，除了最近 200 年，此前的数千年来几乎保持不变，从而保证了地球处于大致稳定的自然温室状态，于是平均地面温度、气候等也就稳定在一定范围内。 CH_4 、 N_2O 、 CH_3Cl 等微量气体的寿命较长，都在数年以上，其含量在大气中也基本稳定，从而保证了平流层光化学反应的稳定性，使得平流层中臭氧 (O_3) 含量保持稳定。 O_3 的重要作用在于减少紫外线辐射，保护地球上生物免受其害。如此一来，能量、物质和信息在各圈层内部及其之间的流通和交换赋予整个环境系统某些反馈和调节的特征，并维持着系统的平衡和稳定。

但近代工业革命的出现却打破了这种稳定，使地球环境发生了巨大的变化。近几个世纪以来，随着世界人口的激增和科学技术的巨大进步，人类正以前所未有的速度和规模改变着地球环境。南极冰芯气泡的研究数据表明，工业革命以来，大气中 CO_2 、 CH_4 、 N_2O 等微量气体含量迅速上升，从近年来大气测定数据来看，上述三种气体大致分别以 0.4%、0.9% 和 0.25% 的年增长率在迅速增长，另外来自人类工业活动的氯氟烃类 (CFCs) 有机化合物及大气中二次生成物如 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 、 CO 、对流层中的 O_3 等也都明显增加。这些大气微量成分增加的原因，主要是人口增长迅速，能源消耗加快，工业排放增加，也就是说，主要应归咎于人类不适当的活动。人是地球生物的一种，本来的作用应该使地球系统更加和谐、稳定，但最近几个世纪以来，人类活动的影响已经远远超过了大自然的自我恢复能力，导致地球环境的稳态被破坏，出现了全球变暖、臭氧层破坏、酸雨现象、土地荒漠化、环境污染、森林面积减少、生物多样性丧失加剧等种种现象。这种由于人类活动直接或间接造成的，出现在全球范围内的异乎寻常的地球环境变化，称为全球环境变化，简称全球变化 (global change)。这些变化是在

题，包括淡水危机、水体污染等；第三，土地环境问题，主要是土地荒漠化、土壤污染；第四，生态环境问题，最突出的是森林面积减少、生物多样性丧失加剧等。

1.2 大气环境问题

由于人类活动的加剧而导致的大气环境问题，目前来看，比较明显的有全球气候变暖、臭氧层破坏和大气污染问题，这些变化对地球生态系统的影响将是巨大的，下面将逐一论述。

1.2.1 全球气候变暖

全球气候变暖是全球环境问题中最引人注目的问题，也是目前全球环境学家的研究热点。因为它直接涉及人类经济发展方式及能源利用的结构和数量，所以对人类的可持续发展影响最为深远。

首次把全球变暖作为一个全球环境问题提出来的是在 20 世纪 70 ~ 80 年代，随着人类活动和全球气候变化关系认识的深化，随着几百年来最热天气的出现，这一问题开始受到国际社会的高度关注，成为国际政治和外交议题。1992 年，在联合国环境发展大会上，通过并签署了《气候变化框架公约》，并先后于 1995 年 3 ~ 4 月在柏林、1996 年 7 月在日内瓦、1997 年 12 月在东京召开了 3 次缔约国大会，商讨减缓全球气候变暖的国际措施。

全球变暖 (global warming) 是指地球表层大气、土壤、水体及植被温度年际间缓慢上升。根据物理学原理，自然界的任何物体都在向外辐射能量，这叫做热辐射。一般物体热辐射的波长有一定的范围，由该物体的绝对温度决定。温度越高，热辐射的强度越大，短波所占的比例越大；温度越低，热辐射的强度越低，长波所占的比例越大。太阳表面温度约为绝对温度 6000K，热辐射的最强波段为可见光部分；地球表面的温度约为 288K，地表热辐射的最强波段位于红外区。太阳辐射透过大气层到达地球表面后，被岩石土壤等吸收，地球表面温度上升；与此同时，地球表面物质向大气发射出红外辐射。大气层对红外辐射具有强烈的吸收作用，这就造成地球表面从太阳辐射获得的热量相对多，而散失到大气层以外的热量相对少，使得地球表面的温度得以维持，这就是大气的“温室效应”。最终，地球接受到的太阳辐射的能量和它散失的红外辐射的能量达到平衡，形成地球表面现有的平均气温。由此看来，地球的温度是由太阳辐射照到地球表面的速率和吸热后的地球将红外辐射线散发到空间的速率决定的。从长期来看，地球从太阳吸收的能量必须同地球及大气层向外散发的辐射能相平衡。

地球大气是多种气体的混合物，其中 N_2 和 O_2 占了总量的 99%，但是起到温室效应的却主要是一些微量气体，如 CO_2 、 CH_4 、 O_3 、氟里昂、水蒸气等，这些气体对太阳辐射的主体部分——短波和可见光吸收很弱，几乎可以使太阳的短波辐射不衰减地通过，但对地面发出的长波辐射却吸收强烈。因此，这类气体有类似温室的效应，被称为“温室气体”。当它们在大气中的含量增加时，大气的温室效应就会加剧，引起地球表面和大气层下部的温度升高。大气中能产生温室效应的气体已经发现近 30 种，有的是大气中固有的或自然排放生成的，如 CO_2 、 CH_4 、 N_2O 、 O_3 等；有的是人类活动排放的，如 CO_2 、 CH_4 、 N_2O 和氯氟烃（CFCs，主要有 CFC-11、CFC-12）等。近百年来，气候变暖被认为是 CO_2 等温室气体在大气中的含量大幅度上升的结果，其中 CO_2 起重要的作用，约占全部温室气体作用的 55% 左右， CH_4 、氟里昂也起相当重要的作用（见表 1-1）。

表 1-1 主要温室气体及其特征

气体	大气中含量 / $\times 10^{-6}$	年增长 /%	生长期 /年	温室效应 ($CO_2 = 1$)	现有贡献率 /%	主要来源
CO_2	355	0.4	50 ~ 200	1	55	煤、石油、天然气、森林砍伐
CFC	0.00085	2.2	50 ~ 102	3400 ~ 15000	24	发泡剂、气溶胶、制冷剂、清洗剂
甲烷	1.714	0.8	12 ~ 17	11	15	湿地、稻田、化石、燃料、牲畜
NO_x	0.31	0.25	120	270	6	化石燃料、化肥、森林砍伐

注：引自全球环境基金（GEF）：Valuing the Global Environment，1998。

大气中 CO_2 含量近几十年的年增长率约为 0.4%。前苏联和法国科学家联合对南极大冰川的冰芯气泡进行了研究，获取了近 16 万年的大气组成重建记录。这个在南极高原 Vostok 研究所获得的冰芯厚达 3700m，分析结果表明：在 16 万年间，大气 CO_2 含量曾出现了两次大起落（图 1-2），大约在 16 万年以前，大气 CO_2 含量低于 2×10^{-4} ，它相当于冰河期，然后大约在 14 万年前，大气 CO_2 含量开始激烈上升，它相当于间冰期，并且持续保持高含量，直到 12 万年以前。在此之后，大气 CO_2 含量开始下降，而且保持相当低的含量，直到 1.3 万年前，之后又一次激烈上升。图 1-2 还表示了

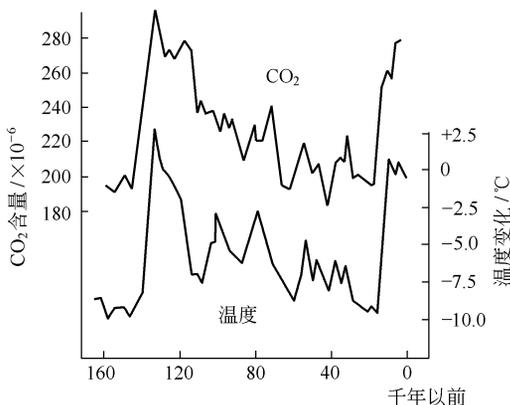


图 1-2 16 万年的大气 CO_2 含量和温度变化（仿 Krebs，2001）

同一时期地球温度的变化，从长期气候数据的比较来看，温度与大气 CO_2 含量之间存在显著的相关关系。

从 Vostok 站提供的近 1000 年大气 CO_2 含量的变化图（图 1-3）可以看到，直到 18 世纪中期（1744 年）以前，大气 CO_2 含量基本上保持在 2.77×10^{-4} 左右。1744 年以后，大气 CO_2 含量开始呈现指数增长，每年大约增长 0.4%，目前已经达到 3.5×10^{-4} 左右。

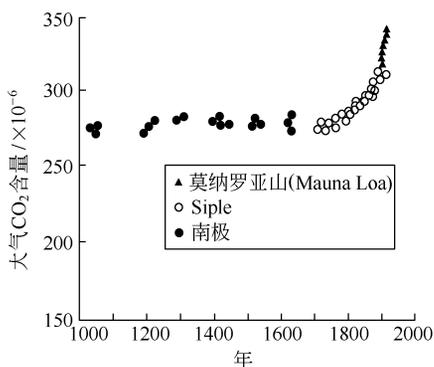


图 1-3 近 1000 年大气 CO_2 含量的变化 (Molles, 1999)

按照政府间气候变化小组 (IPCC) 的评估，在过去一个世纪里，全球表面平均温度已经上升了 $0.3 \sim 0.6$ ，全球海平面上升了 $10 \sim 25\text{cm}$ 。许多学者的预测表明，到 21 世纪中叶，世界能源消费的格局若不发生根本性变化，大气中 CO_2 的含量将达到 560×10^{-6} ，全球平均温度可能上升 $1.5 \sim 4$ 。

在地球的长期演化过程中，大气中温室气体的变化是很缓慢的，处于一种循环过程。自然界本身排放着各种温室气体，也在吸收或分解它们。碳循环就

是一个非常重要的化学元素的自然循环过程，大气和陆生植被、大气和海洋表层植物及浮游生物每年都发生大量的碳交换。从天然森林来看， CO_2 的吸收和排放基本是平衡的。人类活动极大地改变了土地利用形态，特别是工业革命后，大量森林植被被迅速砍伐一空，化石燃料使用量也以惊人的速度增长，人为的温室气体排放量相应不断增加，导致 CO_2 的吸收和排放严重失衡，致使大气中 CO_2 含量剧增。森林吸收 CO_2 是地球碳循环中的重要一环。森林大量被砍伐，不但减少了森林对大气中 CO_2 的吸收，而且由于被毁森林的燃烧和腐烂，更增加了 CO_2 向大气的排放量。迄今为止，发达国家消耗了全世界所生产的大部分化石燃料，其 CO_2 累积排放量达到了惊人的水平，如到 20 世纪 90 年代初，美国累积排放量达到近 $1700 \times 10^8\text{t}$ ，欧盟达到近 $1200 \times 10^8\text{t}$ ，前苏联达到近 $1100 \times 10^8\text{t}$ 。目前，发达国家仍然是 CO_2 等温室气体的主要排放国，美国是世界上头号排放大国，包括我国在内的一些发展中国家的排放总量也在迅速增长，前苏联解体后，我国的排放量位居世界第二，成为发达国家关注的一个国家。但从人均排放量和累计排放量而言，发展中国家还远远低于发达国家（见表 1-2）。

表 1-2 排放 CO₂ 最多的 15 个国家

排序	国家	CO ₂ 排放量 /10 ⁶ t	人均排 放量/t	排序	国家	CO ₂ 排放量 /10 ⁶ t	人均排 放量/t
1	美国	4881	19.13	9	加拿大	410	14.99
2	中国	2668	2.27	10	意大利	408	7.03
3	俄罗斯	2103	14.11	11	法国	362	6.34
4	日本	1093	8.79	12	波兰	342	8.21
5	德国	878	10.96	13	墨西哥	333	3.77
6	印度	769	0.88	14	哈萨克斯坦	298	17.48
7	乌克兰	611	11.72	15	南非	290	7.29
8	英国	566	9.78				

国际著名能源机构——国际能源局、美国能源部和世界能源理事会，根据经济增长和能源需求的不同情景，提出了人为 CO₂ 排放的各种可能趋势。从这些情景和趋势来看，在经济增长平缓，对化石燃料使用没有采取强有力的限制措施的情况下，到 2010 年化石燃料仍将占世界商品能源的 3/4 左右，其消费量可能超过目前水平的 35%，同能源使用相关的 CO₂ 排放量可能增长 30% ~ 40%。发展中国家的能源消费和 CO₂ 排放量增长相对较快，到 2010 年，可能要从 20 世纪 90 年代初的不足世界 CO₂ 排放量的 1/3 增加到近 1/2，其中我国和印度要占发展中国家排放量的一半左右。即便如此，发展中国家人均排放量和累积排放量仍低于发达国家。到 21 世纪中叶，发达国家仍将是大气中累积排放的 CO₂ 的主要责任者。

大气中的甲烷主要来自于稻田、家畜排泄物、燃煤和自然源的沼泽、物质燃烧。从距今 200 年到 11 万年前，大气中甲烷含量一直稳定在 $(0.7 \sim 0.8) \times 10^{-6}$ ，近年来增长明显加快，1990 年已增加到 1.72×10^{-6} 。亚洲的 8 个国家，印度、中国、孟加拉、印尼、泰国、越南、缅甸、日本，水稻田面积占全世界总量的 87%，因此，这些国家是稻田甲烷的主要排放源。

氟氯烃 (CFCs) 广泛应用于制冷、塑料等工业，常用做冷冻剂、发泡剂、分散剂等，其中应用最多的是 CFC-11、CFC-12。它完全是一种人工合成物质，即散入大气中的 CFCs 全部是人为源，且主要来自于工业发达国家。工业革命前，大气中根本没有 CFCs，向大气中散发 CFCs 始于 20 世纪中期。据估计，20 世纪 70 年代中期，每年约 100 万吨的 CFCs 进入大气。从全球的温室效应来看，全部 CFCs 综合起来对温室效应的贡献率仅次于 CO₂，达到 24%。CFCs 中的多数种类，都有极强的温室作用。另外，更为严重的是它还会破坏大气平流层中的臭氧，使南极上空形成臭氧层空洞，后面会详细论述这一问题。目前人类正在努力寻找替代物质，但许多替代物虽不破坏臭氧层，但却具有很强的温室效应，所

以寻找一种环保替代物的工作仍任重而道远。

大气中 N_2O 的含量在 1900 年之前，几乎处于不变状态，1900 年之后开始缓慢上升。最新的南极冰芯研究表明， N_2O 含量的显著上升始于 19 世纪末。工业化以前，大气中 N_2O 含量约为 0.288×10^{-6} ，1990 年增加到 0.31×10^{-6} 。原本大气中的 N_2O 主要来自于生物过程，但是农业生产中大量使用化肥却可增加生物脱硝过程中 N_2O 的排放。随着人口的增加和农业化肥用量的增加，大气中 N_2O 含量将可能进一步增加。另外， N_2O 也有破坏臭氧层的作用。

全球气候变化给人类生态系统带来的影响应该是多方面的，科学家预测，有可能出现的影响和危害有以下几个方面。

第一，在能量供求方面，多数能量需求都在温带地区的发达国家，这些国家大部分能量都用于取暖和降温，所以，气温的变化影响着能量的需求。能量需求最大的地区一般是在年均 $2 \sim 18$ 之间的等温线上，取暖的最大用量在年均 10 的等温线附近。全球变暖会使这些等温线逐渐向极地移动，进而导致大气运动发生相应的变化，全球降水也将随之发生变化。一般地，低纬度地区现有雨带的降水量会增加，高纬度地区冬季降雪量也会增多，而中纬度地区夏季降水量将会减少。对于大多数干旱、半干旱地区，降水量增多是有利的。而对于降水减少的地区，如北美洲中部、我国西北内陆地区，则会因为夏季雨量的减少变得更加干旱，水源更加紧张。

第二，全球变暖首先会使占地球总水量 2% 的两极冰盖开始融化，特别是不太稳定的南极洲南部的冰盖更容易融化。据澳大利亚南极科学家德拉马雷研究，从 20 世纪 50 年代初到 70 年代初的 20 年内，南极海冰可能已经融化了 25%，因为南极夏季的海冰边缘从 10 月份到次年 4 月份平均向南移动了 2.8° ，这就意味着有海冰覆盖的地区减少了 25%。科学家利用欧洲遥感卫星自 1991 ~ 2001 年收集的数据对派恩岛、恩韦茨和史密斯三条冰川进行了研究，发现过去的 10 年内这些冰川在阿蒙森海附近变薄了 45m。这三条冰川占西南极洲冰盖总量的 $1/3$ ，如果它们全部融化，将在全球范围产生很大的影响。北极冰川也在逐年融化，格陵兰岛是仅次于南极洲的第二大冰盖，据《自然》杂志报道，地球物理学家斯坦·帕特森比较了过去和现在的数据后认为，格陵兰岛西北部的冰盖在过去 40 年中厚度每年减少 $10 \sim 15\text{cm}$ 。我国北极科考队在对北极进行实地考察时，在北极一号冰川的冰喷垅上科学家们不仅找到有冰川擦痕的羊角石，并且还发现了反映出冰川退化方向的冰喷石。冰喷垅是冰川退化的象征，它是冰川在退化过程中留下的沉积物组成的，专家由此估计，这 10 年来一号冰川在以每年 10cm 的速度退化着。中国科学院院士陈俊勇带领的课题组在对珠穆朗玛峰的雪峰线进行数十年的观测后宣布：全球气候变暖的温室效应，使世界之巅——珠穆朗玛峰的雪

面高程 33 年持续下降了约 1.3m。

极冰融化带来的显著效果是海平面上升。全世界大约有 1/3 的人口生活在沿海岸线 60km 的范围内，该区域经济发达，城市密集。在过去的 100 年间，全球海平面升高了 10~25cm，预计如果 CO₂ 含量增加一倍，全球将变暖 4℃，海平面将继续升高大约 50cm。如果海平面升高 50cm，那些人口稠密、经济发达的河口和沿海低地将会变成一片汪洋，即使没被淹没，也将遭受到海水倒灌、海滩和海岸被侵蚀、土地恶化、港口受损、沿海养殖业崩溃等损失，届时将使 500 万~1 亿人口的生存受到威胁。

第三，影响农业和自然生态系统。CO₂ 含量的增加对植物的影响是多方面的，有有利的一面也有不利的一面。有利的一面，比如说，可增加植物的光合速率，缩短生育期，易于作物干物质积累，提高作物产量。试验表明，CO₂ 倍增还能提高小麦的耐盐能力，减轻盐胁迫的毒害效应。不利的一面，如 CO₂ 含量升高对主要农作物的品质不利，能增加水稻籽粒直链淀粉含量（决定蒸煮品质的一个主要因素），但会导致对人体营养很重要的 Fe、Zn 及蛋白质、氨基酸等含量下降；另外，高温会使水稻无效分蘖增加，超过 35℃ 有可能引起花粉不育等。

生物群落的分布主要取决于气候，尤其是温度和降水。如果 CO₂ 导致气候持续几十年变暖，一种生物群落会通过改变顶级结构来适应新的气候条件，从而达到新的平衡，如果气候显著变化持续 100 年以上，就会演替成一种新的生物群落。气候的长期变化会对热带和北极冻土产生极大影响；在半干旱地区，树木对降雨量减少很敏感；在潮湿的森林里，树木易遭受虫害，虫害的侵袭会受温度和降雨的影响。全球气温和降雨形态的迅速变化，也可能使世界许多地区的农业和自然生态系统无法适应或不能很快适应这种变化，而遭受到很大的破坏性影响，造成大范围的森林植被破坏和农业灾害。

第四，加重洪涝、干旱和其他气象灾害。气候变暖导致的气象灾害增多可能是一个更为突出的问题，全球平均气温略有上升，就可能带来频繁的气候灾害——过多的降雨、大范围的干旱和持续的高温，造成大规模的灾害损失。1993 年，美国一场飓风造成 40 亿美元的损失；20 世纪 80 年代，保险业中与气候有关的索赔是 140 亿美元，1990~1995 年间就几乎达 500 亿美元。科学家根据气候变化的历史数据推测，气候变暖可能破坏海洋环流，引发新的冰河期，给高纬度地区造成可怕的气候灾难。

第五，影响人类健康。气候变暖可能造成某些疾病的发病率的提高，加大疾病危险和死亡率，增加传染病。高温会给人类的循环系统增加负担，热浪会引起死亡率的增加，如 1995 年，芝加哥的热浪引起 500 多人死亡。由昆虫传播的疟疾及其他传染病与温度有很大的关系，随着温度升高，可能使许多国家患疟疾、

血吸虫病、黑热病、登革热、脑炎的人数增加。在高纬度地区，这些疾病传播的危险性可能更大。气候变暖带来的暖冬现象，使细菌、病毒的活动更加猖獗，造成流感人数大量增加，由此引发的各种疾病也随之增加。当然，由于自然病史复杂，疾病还受到诸如水质、饮食条件、食物卫生、废物处理及经济发展和教育水平的影响。

第六，导致秘鲁等国家捕鱼量的下降。由于沿岸和表层水温升高，造成海洋上升流减少，相应产生表层水体营养不足，可能会造成秘鲁、美国、纳米比亚、索马里、毛里塔尼亚沿海捕鱼量的急剧下降，使这些国家作为支柱产业的捕捞业遭受沉重打击。

第七，对我国的影响。从中外专家的研究结果来看，总体上我国的变暖趋势冬季将强于夏季；在北方和西部的温暖地区以及沿海地区降雨量将会增加，长江、黄河等流域的洪水暴发频率会更高；东南沿海地区台风和暴雨也将更为频繁；春季和初夏许多地区干旱加剧，干热风频繁，土壤蒸发量上升。农业是受影响最严重的部门，温度升高将延长作物生长期，减少霜冻，CO₂的“肥料效应”会增强光合作用，对农业产生有利影响；但土壤蒸发量上升、洪涝灾害增多和海水侵蚀等也将造成农业减产。对草原畜牧业和渔业的影响总体上是不利的。海平面上升最严重的影响是增加了风暴潮和台风发生的频率和强度，海水入侵和沿海侵蚀也将引起经济和社会的巨大损失。

全球气候系统非常复杂，影响气候变化因素非常多，涉及太阳辐射、大气构成、海洋、陆地和人类活动等诸多方面，对气候变化趋势，在科学认识上还存在不确定性，特别是对不同区域气候的变化趋势及其具体影响和危害，还无法做出比较准确的判断。但从风险评价角度而言，大多数科学家断言气候变化是人类面临的一种巨大环境风险。

从当前温室气体产生的原因和人类掌握的科学技术手段来看，控制气候变化及其影响的主要途径是制定适当的能源发展战略，逐步稳定和削减排放量，增加吸收量，并采取必要的适应气候变化的措施。控制温室气体排放的途径主要是改变能源结构，控制化石燃料使用量，增加核能和可再生能源使用比例；提高发电和其他能源转换部门的效率；提高工业生产部门的能源使用效率，降低单位产品能耗；提高建筑采暖等民用能源效率；提高交通部门的能源效率；减少森林植被的破坏，控制水田和垃圾填埋场排放甲烷等，由此来控制 and 减少 CO₂ 等温室气体的排放量。增加温室气体吸收的途径主要有植树造林和采用固碳技术，其中固碳技术指把燃烧气体中的 CO₂ 分离、回收，然后深海弃置和地下弃置，或者通过化学、物理以及生物方法固定。固碳技术的技术原理是清楚的，但能否成为实用技术还是未知数。适应气候变化的措施主要是培养新的农作物品种，调整农业

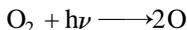
生产结构，规划和建设防止海岸侵蚀的工程等。

从各国政府可能采取的政策手段来看，一是实行直接控制，包括限制化石燃料的使用和温室气体的排放，限制砍伐森林；二是应用经济手段，包括征收污染税费，实施排污权交易（包括各国之间的联合履约），提供补助资金和开发援助；三是鼓励公众参与，包括向公众提供信息，进行教育、培训等。从今后可供选择的技术来看，主要有节能技术、生物能技术、CO₂ 固定技术等。

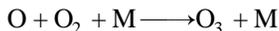
1.2.2 臭氧层破坏

臭氧是大气中一种微量气体，主要分布在距地球表面 15 ~ 20km 的平流层（大气圈的上层），它可以有选择地吸收紫外线和其他短波太阳辐射能，从而能使穿透大气层到达地球表面的太阳辐射能仅限于波长为 300nm 以上的长波辐射，而那些对人体和地球生物有致癌和杀伤作用的短波紫外线、X 射线和 γ 射线被有效地阻挡住，使它们无法到达地球表面。紫外线辐射之所以有如此大的杀伤力，主要是因为它能被生物体的蛋白质或核酸所吸收，破坏其化学键，导致机体死亡或发生突变。因此，实际上可以说，地球直到臭氧层形成之后，生命才有可能生存、延续和发展，臭氧层也就有了地球生物的“天然保护伞”的称誉。

臭氧（O₃）是氧（O₂）的同素异形体，O₂ 的光解是 O₃ 的产生来源。O₂ 吸收紫外辐射后发生光解反应，产生氧原子（O）。



氧原子与氧结合，形成 O₃。



式中，M 是氮或氧分子，作为第三体，维持反应过程中的动量、能量守恒。

1974 年，美国加州大学的罗兰德（F. S. Rowland）提出了一份科学报告，认为地球大气圈的臭氧正在减少，从而对人类的生存造成了潜在的威胁。这份报告立刻震动了整个世界，引起了科学家对这一问题的极大关注。仅在 30 多年前，平流层中臭氧的含量还保持着一种稳定的平衡状态，即臭氧的生成和分解速率大体相等，使臭氧的总含量保持稳定。然而最近 30 年有证据表明，人类的活动正在干扰和破坏着大气圈上层臭氧的自然平衡，使臭氧的分解过程大于生成过程，正在造成潜在的全球性的生态危机。1985 年，科学家首次在南极洲上空发现了臭氧层空洞，极地上空臭氧层的中心地带，臭氧层变得极其稀薄，与周围相比较像是形成了一个“洞”，直径上千千米，因而叫“臭氧空洞”。臭氧空洞被定义为臭氧含量较臭氧空洞发生前减少超过 30% 的区域。1987 年 10 月，南极上空的臭氧含量降低到了 1957 ~ 1978 年间的一半，臭氧空洞的面积则扩大到足以覆盖整个欧洲大陆。1989 年 9 ~ 10 月，南极中心地区上空臭氧含量比正常量减少了

65%，大部分地区减少了30%~40%。1994年10月，观测到臭氧空洞一度扩展到南美洲南端。1995年，联合国气候机构证实，南极上空的臭氧洞还在扩大，臭氧损耗范围已延伸至南美洲南端、新西兰及澳大利亚。1985年观测到臭氧空洞发生期是77天；1996年，延长到80天；1997年臭氧空洞发生时间提前，初冬即开始；1998年臭氧空洞持续时间超过100天，其面积相当于3个澳大利亚。2000年，美国宇航局（NASA）发表报告称，在南极洲上空观测到一个规模巨大的臭氧空洞，面积达到 $2830 \times 10^4 \text{ km}^2$ ，相当于美国领土面积的3倍。这是迄今观测到的最大的臭氧空洞。美国宇航局公布的图片显示，这个臭氧空洞貌似一个蓝色的球，完全覆盖了南极洲并延伸到南美洲南端。

臭氧层损耗不仅发生在南极地区，地球其他地区上空也不同程度地发生了臭氧含量降低，北极地区上空臭氧损耗了正常量的10%，横跨美国、加拿大、中国、前苏联、西欧的广阔地带上空，臭氧损耗了5%~8%。

臭氧空洞形成的主要原因是人工合成的含氯和含溴的物质，如氟里昂（Freon）和哈龙（Halons），它们在强烈紫外线照射下，解离释放的高活性原子态氯和溴通过催化化学反应过程破坏臭氧。含氯的人工合成物质被认为主要是氯氟烃（CFCs），1930年由美国的杜邦公司投入生产，在第二次世界大战尤其是20世纪60年代以后，开始大量使用，主要用于各种喷雾器（工业用、农业用和家用）的雾化剂、除臭剂和冷冻系统的制冷剂。这些化合物很稳定，不活泼也不易分解，因此不会和喷雾器的内容物发生任何化学反应，也不会在对流层中被消解，但随着对流扩散到平流层以后，氯氟烃到达臭氧顶层，在强烈紫外线的照射下就会发生光化学反应，分解出高活性的氯原子自由基，随后开始发生连锁反应。氯原子（Cl）与臭氧分子（ O_3 ）反应，生成氧分子（ O_2 ），并产生氯氧化物（ClO），氯氧化物又与氧原子（O）反应生成氯原子。



氯原子继续反应，如此重复循环，臭氧被大量转化。这样，少量的氯原子就可以大量消耗臭氧，但这种破坏反应也不是无限制地进行下去，在实际大气中，氯原子还会和其他物质发生反应，据估计，1个氯原子可破坏 $10^4 \sim 10^5$ 个臭氧分子。

使臭氧层遭到破坏的气体除了氯氟烃和哈龙外，甲烷、 N_2O 、CO、 CO_2 含量的增加，也可能间接造成臭氧层的破坏。

NO_x 主要来自农业化肥、植物分解、地面上化石燃料燃烧以及飞机燃油等，它对臭氧层的作用形式是多样的。一方面，1个NO分子会损耗1个 O_3 分子，造成臭氧损耗，但它不会像氯原子那样反复作用，所以它对臭氧的损耗作用要比氯

弱得多，此外 NO 还能使氯还原，发生如下反应。



另一方面，NO₂ 在太阳光照射下容易光解，又会产生氧原子，遏制臭氧损耗。

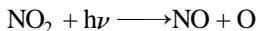


表 1-3 列出了对大气臭氧层破坏的几种氯化物概况。

表 1-3 对大气臭氧层破坏的几种氯化物概况 (Noel de Nevers, 2000)

名称	分子式	在全球大气中的	估计大气中寿命	排放物到达平流层	平流层中对臭氧层的
		含量 / $\times 10^{-9}$	/年	的份额 / %	年破坏量 / (10^7 kg/年)
氯甲烷	CH ₃ Cl	0.62	2~3	≤3	6.1
CFC-12	CF ₂ Cl ₂	0.48	>80	100	3.9
CFC-11	CFCl ₃	0.28	≈83	100	2.7
四氯甲烷	CCl ₄	0.12	50	≤100	1.2
三氯乙烷	CH ₃ CCl ₃	0.12	≈9	9	3.8

资料来源：Air Pollution Control Engineering.

甲烷对臭氧层的破坏主要是通过携带氯进行的，它会结合大量的氯并将其带入大气平流层，从而破坏臭氧。

臭氧层的破坏，将会给人类健康和生态环境带来严重的危害。

(1) 对人类健康的影响 据研究，平流层的臭氧每减少 1%，到达地球表面的紫外线辐射强度就会增加 2%。适量的紫外辐射是维持人体健康必不可少的条件，它能增加交感肾上腺机能，提高免疫反应，促进磷钙代谢，增强机体对环境污染物的抵抗力，所以人要经常晒太阳。但过量的太阳辐射却会对人体造成很大的危害。这些危害包括增加皮肤癌的患病率；损伤眼角膜和晶体，引起白内障、眼球晶体变形；另外还会诱发黑瘤（癌）、基细胞癌和扁平细胞癌等；强烈的紫外辐射还会促使皮肤老化。现在仅美国一国皮肤癌患者每年就多达 20 万~60 万人，如果失去了臭氧层保护，可以想见后果是多么的可怕。

(2) 对植物和生态系统的影响 当植物长期接受较强的紫外辐射时，可能会造成植物形态的改变、植物各部位生物质的分配改变等。近十几年来，人们对 200 多个品种的植物进行了增加紫外照射的试验，其中 2/3 的植物显示出敏感性。一般说来，紫外辐射增加使植物的叶片变小，因而减少俘获阳光的有效面积，对光合作用产生影响，对大豆的初步研究结果表明，紫外辐射会使其更易受杂草和病虫害的损害；另外某些作物如土豆、番茄、甜菜等的质量会下降。紫外辐射增强对自然生态系统会带来什么影响，迄今为止，人类知道的还很少。近十多年来，人们才刚刚开始注意这方面的研究，并分别在森林生态系统、草原生态系统、湿地生态系统和构成海洋生产力基础的表层浮游生物方面开展紫外线生态

效应的研究。

(3) 对材料的影响 臭氧层破坏会加速建筑、喷涂、包装及电线电缆等所用材料，尤其是高分子材料的降解和老化变质。特别是在高温和阳光充足的热带地区，这种破坏更为严重。由于这一破坏作用造成的损失估计全球每年达到数十亿美元。

(4) 对空气质量和全球变暖的影响 臭氧减少的最直接结果是到达地球的紫外线增加了，由于紫外线的高能量，将会导致对流层的大气化学更加活跃。促进对流层臭氧和其他相关的氧化剂，如过氧化氢的生成，提高对流层中控制大气化学反应活性的微量气体的光解速率。在污染地区，过氧化氢含量的变化可能会对酸雨沉降的地理分布带来影响；氧化能力较强的 OH 自由基的增加会使甲烷等的含量成比例下降，从而对温室效应产生影响。

针对臭氧层中臭氧含量日趋下降的严酷现实，国际上开展了一系列的活动并采取了許多对应措施。1977 年通过了《保护臭氧层行动世界计划》，并成立了国际臭氧层协调委员会；1985 年通过的《保护臭氧层维也纳公约》明确了保护臭氧的原则；1987 年 9 月，23 个国家又协议通过了要求各国积极参加的《消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》，该议定书对 5 种 CFC 和 3 种哈龙的生产和消费做了限制性规定。

虽然自 1987 年开始，国际社会已禁止使用氯氟烃等能引起臭氧含量变化的一类化合物，但它们在环境中的普遍存在已不可逆转，而且因为其半衰期很长，据推测，CFC-11 和 CFC-12 的存在寿命分别为 75 年和 150 年，所以它们对臭氧层的破坏将是长期的。在 2000 年第二十四届拉美化学大会上，诺贝尔化学奖得主马里奥·莫利纳表示，臭氧空洞的修复过程将会持续几十年，而且在 21 世纪上半叶很难有突破性进展。尽管如此，通过世界各国的共同努力，一定会解决好这一关系到全球生物命运和人类生存发展的大问题，而且人类正在付诸行动，如现在使用 CFCs 的主要国家已逐步停止使用，我国也计划于 2005 年在电冰箱生产中全部停止使用 CFCs。

1.2.3 大气污染与酸雨

人类在地球上大约生息了 300 万年，在工业发展之前，人类活动对环境的干扰、破坏程度还未超过环境本身的自净能力，所以，那时候地球上的水仍是清洁的，空气仍是新鲜的。但随着近代工业和科学技术的发展，人类活动带给环境的污染越来越多，强度越来越大，已经远远超过了环境的临界负荷，重大污染事件频频发生，给人类造成了很多无法挽回的损失。大气污染是众多生态环境污染的一个很重要的方面，历史上著名的“八大公害事件”中，就有五大公害是与大

气污染有关的。

大气污染是指由于人类活动和自然过程形成的有毒、有害气体和悬浮物质介入大气，其含量超过了大气环境的容许量，致使大气质量恶化，对人类及动、植物产生直接或间接危害的现象。所谓自然过程，包括火山活动、山林火灾、海啸、土壤和岩石的风化及大气圈中空气运动等。一般说来，由于自然环境具有自净作用，会使自然过程造成的大气污染经过一定时间后自动消除。所以说，大气污染主要是由于人类活动造成的。

1.2.3.1 造成大气污染的原因

由人类活动造成的大气污染主要有以下几个方面。

(1) 燃料燃烧 煤是主要的工业和民用燃料，它的主要成分是碳，并含有氢、氧、氮、硫及金属化合物，煤燃烧产生的主要大气污染物是烟气、灰尘、硫氧化物、碳氧化物、氮氧化物等，是我国主要的大气污染源。图 1-4 是煤燃烧过程生成物示意。

(2) 工业生产过程排放 工业生产过程中排放到大气中的污染物种类多、数量大，是城市或工业区大气的重要污染源。工业过程中排放废气的工厂很多，排放的污染物的组成与工业企业的性质密切相关。例如：石油化工企业排放 SO_2 、 H_2S 、 CO_2 、 NO_x ；有色金属冶炼工业排出 SO_2 、 NO_x 以及含重金属元素的烟尘；磷肥厂排出氟化物；酸碱盐化工工业排出 SO_2 、 NO_x 、 HCl 及各种酸性气体；钢铁工业在炼铁、炼钢、炼焦过程中排出粉尘、硫化物、氟化物、 CO 、 H_2S 、酚、苯类、炔类等。

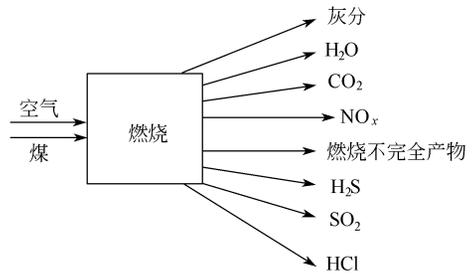


图 1-4 煤燃烧过程的生成物（钱易等，2001）

(3) 汽车尾气 随着汽车业的快速发展，汽车尾气排放已成为大气污染的主要污染源。1950 年，机动车全球拥有量为 7000 万辆，1996 年就增加到 7.1 亿辆。如果使用含铅汽油，则汽油车排放的主要污染物为 CO 、 NO_x 、碳氢化合物和 Pb ；柴油车排放的污染物主要有 NO_x 、细微颗粒物、碳氧化物、碳氢化合物和 SO_2 。

同发达国家相比，我国机动车污染物的排放量是惊人的。以日本东京为例，1990 年东京拥有机动车 400 万辆， CO 和 NO_x 的排放量为 10 万吨和 5 万吨，而北京市 1995 年机动车仅为 100 万辆， CO 和 NO_x 的排放量却高达 97.2 万吨和 9.8 万吨。

(4) 事故性泄漏 由于生产过程中的事故性泄漏或人为排出有毒气体,可造成局部区域的大气污染。主要污染物有易挥发的有机物、Cl₂、H₂S、Hg 及其他金属蒸气等。例如:1976 年,意大利米兰附近的一个农药化工厂发生爆炸,产生了大量含二噁英的云,尽管二噁英的含量很小,但其毒性却很大,造成约 7 万头动物死亡;1984 年 12 月 3 日,印度博帕尔(Bhopal)一家美国联合碳化物跨国公司的农药厂发生毒气泄漏事件,装有 45t 液态剧毒的甲基异氰酸甲酯的储气罐阀门损坏,毒气大量外泄,1h 后浓厚的毒雾就密布了整个城市的上空,仅在几天内,就造成了 2500 人中毒死亡,3000 多人重度中毒,整个事件中约有 12.5 万人受害,有 10 万人左右患双目失明和反应迟钝等终身残疾。

现在已知的大气污染物约有 1500 种以上,其中排放量大、对人类环境影响较大的有:烟尘和粉尘等颗粒物、SO₂、CO、NO_x、挥发性有机物、碳氢化合物、铅蒸气等近 200 种。目前受到人们普遍重视的大气污染物如表 1-4 所示。

表 1-4 大气中主要污染物(引自陈英旭,2001)

类 别	一次污染物	二次污染物
含硫化合物	SO ₂ ,H ₂ S	SO ₃ ,H ₂ SO ₄ ,MSO ₄
含氮化合物	NO ,NH ₃	NO ₂ ,HNO ₃ ,MNO ₃
碳氧化物	CO ,CO ₂	无
碳氢化合物	C ₁ ~ C ₅ H _n 化合物	醛 酮 过氧乙酰基硝酸酯
含卤素化合物	HF ,HCl	无
颗粒物	重金属元素 ,多环芳烃	H ₂ SO ₄ ,SO ₄ ²⁻ ,NO ₃ ⁻

表 1-4 中含硫化合物、含氮化合物、碳氧化物、碳氢化合物、含卤素化合物为气态污染物。所谓气态污染物是以分子状态存在的污染物,有一次污染物和二次污染物之分。一次污染物是指直接从污染源排放的污染物质,如 SO₂、CO、NO、颗粒物等,它们又可分为反应物和非反应物,前者不稳定,在大气环境中常与其他物质发生化学反应,或者作为催化剂促进其他污染物之间的反应,后者则不发生反应或反应速度缓慢。二次污染物是指由一次污染物在大气中相互作用经化学反应或光化学反应形成的与一次污染物的物理、化学性质完全不同的新的大气污染物,其毒性比一次污染物还强。最常见的二次污染物如硫酸及硫酸盐气溶胶、硝酸及硝酸盐气溶胶、臭氧、光化学氧化剂(O_x),以及许多不同寿命的活性中间物(又称自由基),如 HO₂、HO 等。

1.2.3.2 主要大气污染物的性质、来源及其危害性

(1) 颗粒物 总悬浮颗粒物是目前大气质量评价中的一个通用的重要污染指标,指颗粒直径大小在 100μm 以下的颗粒物,根据粒径大小又分为降尘和飘尘。降尘是指颗粒物直径大于 10μm 的粒子,由于其自身的重力作用会很快沉降下来,故而称为降尘;飘尘是指粒径大小小于 10μm 的微粒,由于它能在大气中

长期飘浮，故称飘尘。因为飘尘的粒径小，有的飘尘直径甚至小于 $0.75\mu\text{m}$ ，比细菌还小，可以几十年都飘浮在大气中，不断随呼吸进入人体，而且进入人体的飘尘约有一半可附着在肺壁上，故而可引起多种呼吸道疾病和导致肺癌；另外，因为它飘在空中，易将污染物带到很远的地方，可以导致污染范围的扩大；同时它还可以为化学反应提供载体，所以飘尘是大气颗粒物污染中备受关注的研究对象。

烧煤是颗粒物污染的主要来源之一。全世界每年要烧煤几十亿吨，我国工业、家庭生活和冬季取暖主要靠煤炭，每年约消耗煤炭 10 多亿吨。据计算，每烧 1t 煤就要排放 9 ~ 11kg 的颗粒物，所以我国城市降尘污染十分严重。降尘量平均每天 $16.2\text{t}/\text{km}^2$ ，冬季悬浮颗粒物污染超过国家二级标准 ($200\mu\text{g}/\text{m}^3$) 的城市数量达 95% 以上。据报道，嘉峪关、鞍山的日均浓度分别高达 $3730\mu\text{g}/\text{m}^3$ 和 $3110\mu\text{g}/\text{m}^3$ ；华北 12 个城市大气的颗粒物平均浓度达 $860\mu\text{g}/\text{m}^3$ ，为纽约的 20 倍、伦敦的 40 倍、世界卫生组织允许浓度的 9.6 倍；污染程度属中等的沈阳，在冬季粉尘浓度高时，日均值达 $11035\mu\text{g}/\text{m}^3$ 。事实上，几乎我国所有城市的悬浮颗粒物污染都超过世界卫生组织的标准 $90\mu\text{g}/\text{m}^3$ ，全国城市平均值为 $309\mu\text{g}/\text{m}^3$ ，相当于世界卫生组织标准的 3 倍、纽约的 7 倍、伦敦的 14 倍。我国的一级标准为 $150\mu\text{g}/\text{m}^3$ 以下，能达到该标准的仅有厦门、北海、海口、珠海等极少数沿海城市。不过，随着国家对环保的重视，我国城市的颗粒物污染程度近几年已得到显著改善，达标城市也越来越多。

(2) 硫化物 硫通常以 SO_2 和 H_2S 的形式进入大气，也有一部分以亚硫酸及硫酸盐微粒的形式进入。大气中的硫约 $2/3$ 来自天然源，其中以细菌活动产生的 H_2S 最为重要。人为排入大气中的硫主要是 SO_2 。

SO_2 是一种无色、具有刺激性气味的不可燃气体，在大气中极不稳定，在相对湿度大及有催化剂存在的情况下，可发生氧化反应，生成 SO_3 ，进而生成硫酸或硫酸盐，而硫酸和硫酸盐可形成硫酸烟雾和酸雨。 SO_2 之所以危害较大，原因就在于此。

SO_2 主要来源于人为活动排放的含硫燃料的燃烧过程，以及硫化物矿石的焙烧、冶炼过程。火力发电厂、有色金属冶炼厂、硫酸厂、炼油厂和所有烧煤或油的工业锅炉、炉灶等都排放 SO_2 烟气。在过去的 20 年中，发达国家通过改变燃料结构，采用脱硫技术使得 SO_2 排放量总体上明显减少，但一些发展中国家 SO_2 的排放量却是增加的。1995 年，美国 SO_2 的排放量为 2100 万吨，我国的排放量却达 2341 万吨，成为世界最大的 SO_2 排放国。全国城市 SO_2 年均浓度为 $79\mu\text{g}/\text{m}^3$ ，半数以上城市超过国家二级标准 ($60\mu\text{g}/\text{m}^3$)，冬季采暖期更加严重。

由天然源排入大气中的 H_2S ，可以被氧化成 SO_2 ，这是大气中 SO_2 的另一

来源。

(3) 氮氧化物 氮氧化物 (NO_x) 的种类很多, 包括 NO 、 NO_2 、 N_2O 、 NO_3 、 N_2O_4 、 N_2O_5 , 造成大气污染的 NO_x 主要是指 NO 和 NO_2 。

大气中 NO_x 的主要来源有五种: ①通过燃烧煤炭、石油等化石燃料生成; ②生物质燃烧生成; ③土壤中微生物活动产生; ④雷电生成; ⑤机动车辆尾气排放。

人类燃烧化石燃料排放 NO_x 的氮量, 约占地球上氮排放总量的一半。燃烧过程直接产生的是 NO , 从燃烧装置排出过程中, 随温度变低, 部分 NO 氧化成 NO_2 , 所以排向大气的 NO_x 是 NO 和 NO_2 的混合物。雷电生成的 NO_x , 约有一半是云和云之间放电产生, 另一半是云和地面之间放电生成。由于我国近几年机动车的数量剧增, 尾气排放标准过低, NO_x 污染急剧上升, 全国 NO_x 的平均浓度为 $46\mu\text{g}/\text{m}^3$, 60% 以上北方城市和 50% 以上南方城市, NO_x 指数已超过 SO_2 , 开始从煤烟型污染转向尾气型污染。

NO 的毒性不太大, 但进入大气后可被缓慢地氧化成 NO_2 , 在催化剂或臭氧等强氧化剂的作用下, 氧化速度会加快。 NO_2 的毒性约是 NO 的 5 倍。 NO_x 对环境的损害作用极大, 它既是形成酸雨的主要物质之一, 也是形成大气中光化学烟雾的重要物质和消耗臭氧的一个重要因子。

(4) 碳氧化物 碳氧化物有 CO 和 CO_2 两种, 其中 CO_2 被认为温室气体, 因此这里要谈的碳氧化物主要指 CO 。 CO 是大气中存在最多且分布最广的污染物, 由碳不完全燃烧产生, 人为产生的 CO 约有 70% 来自机动车的尾气排放。 CO 虽能在一定条件下转化为 CO_2 , 但转化率很低, 因此可在空气中滞留 2~3 年。空气中含有的 CO 达到 10×10^{-6} , 人就会中毒, 当达到 1% 时, 人会在 2min 内死亡。目前, 它占世界总毒气排放量的 1/3, 有的国家已占 1/2, 成为城市大气中数量最多、累积性极强的毒气。我国虽未见有关 CO 排放总量的报道, 但据有关单位的测试报告, 在城市运输繁忙的地方, CO 的含量通常达 50×10^{-6} , 也发现瞬间含量高达 150×10^{-6} 。但需指出, 虽然 CO 的排放量很大, 但全球的含量并未发现增加, 可能与自然界中的碳循环有关。

(5) 碳氢化合物 碳氢化合物包括脂肪族烃、脂环烃、芳香烃。脂肪族烷、烯、炔烃, 在常温下, 随碳原子多少而呈气态、液态和固态。

碳氢化合物是形成光化学烟雾的主要成分。在活泼的氧化物如原子氧、臭氧、氢氧基等自由基的作用下, 碳氢化合物将发生一系列的链式反应, 生成一系列的化合物, 如醛、酮、烷、烯以及重要的中间产物——自由基。自由基进一步促进 NO 向 NO_2 转化, 造成光化学烟雾的重要二次污染物——臭氧、醛、过氧乙酰硝酸酯 (PAN) 的形成。

多环芳烃中有不少物质被认为是致癌物质，经研究和动物试验表明，这些物质中的苯并芘是强致癌物质。

目前，污染大气的碳氢化合物主要是由于广泛应用石油和天然气作燃料和工业原料造成的。因此，炼油厂、石油化工厂、以油或气为燃料的电厂或工业锅炉、汽油机车、柴油机车等是碳氢化合物的重要污染源。

(6) 含卤素化合物 大气中的含卤素化合物大致有两类：一类是卤代烃类有机化合物；一类是 Cl_2 、 HF 等无机化合物。

大气中的卤代烃包括卤代脂肪烃和卤代芳烃。其中一些高级的卤代烃如有机氯农药 DDT、六六六，以及多氯联苯 (PCD) 等以气溶胶的形式存在，2 个碳原子或 2 个碳原子以下的卤代烃呈气态。卤代烃的主要人为源如三氯甲烷 (CHCl_3)、二氯乙烷 (CH_3CHCl_2)、四氯化碳 (CCl_4)、氯乙烯 ($\text{C}_2\text{H}_3\text{Cl}$)、氟氯甲烷 (CFM) 等是重要的化学溶剂，也是有机合成工业的重要原料和中间体，在生产和使用过程中因挥发而进入大气。海洋也排放相当数量的三氯甲烷。

大气中含氯的无机物主要有氯气 (Cl_2) 和氯化氢 (HCl)。 Cl_2 主要由化工厂、塑料厂、自来水净化厂等产生，火山活动也排放一定量的 Cl_2 。 HCl 主要来自盐酸制造等。 HCl 在空气中可形成盐酸雾。除了硫酸和硝酸外，盐酸也是构成酸雨的成分。

除此之外，一些冶炼工业、钢铁工业以及磷肥和氟塑料等生产企业还会排出含氟化氢 (HF) 和四氟化硅 (SiF_4) 等的废气。 HF 是无色有强烈刺激性和腐蚀性的有毒气体，相对密度为 0.921，极易溶于水，还能溶于醇和醚； SiF_4 是无色的窒息性气体，相对密度为 3.57，遇水分解为硅酸和氟硅酸。1978 年，在我国的重要工业城市包头市就曾发生氟污染对农作物的伤害事件。那是在 7 月底到 8 月初的几场大雨后，包头市郊区的高粱、玉米叶上出现黄斑并提早脱落，茄子和番茄的表皮发皱卷曲，甚至葡萄叶和杨树也斑斑点点呈病态，造成农作物产量的大幅度下降。 HF 对人的呼吸器官和眼角膜有强烈的刺激性，长期吸入低浓度的 HF 会引起慢性中毒。目前在氟污染地区氟除了通过地下水就是通过植物为中介质对人体健康造成危害，植物会吸入大气中的氟并在体内积累，然后通过食物链进入人体产生危害。最典型的氟污染危害是引起牙齿酸蚀的“斑釉齿症”和导致骨骼代谢紊乱的“氟沉着症”。

1.2.3.3 大气污染物的危害

大气污染物的存在给大气环境带来的严重危害主要有硫酸烟雾、光化学烟雾和酸雨现象。

(1) 硫酸烟雾 硫酸烟雾最早发生在英国伦敦，又称伦敦烟雾。主要指大气中的 SO_2 等硫化物在有水雾、含有重金属的飘尘或 NO_x 存在时，发生一

系列化学或光化学反应生成硫酸烟雾或硫酸盐气溶胶。这种污染多发生在冬季，气温较低、湿度较高和日光较弱的气象条件下。如 1952 年 12 月在伦敦发生的硫酸烟雾型污染事件，当时伦敦上空受冷高压控制，高空中的云阻挡了来自太阳的光，地面温度迅速降低，相对湿度高达 80%，于是就形成了雾。由于地面温度低，上空又形成了一逆温层，家庭和工厂的烟囱排出的大量的烟积聚在低层大气中，难以扩散，这样在低层大气中就形成了很浓的黄色烟雾（图 1-5）。

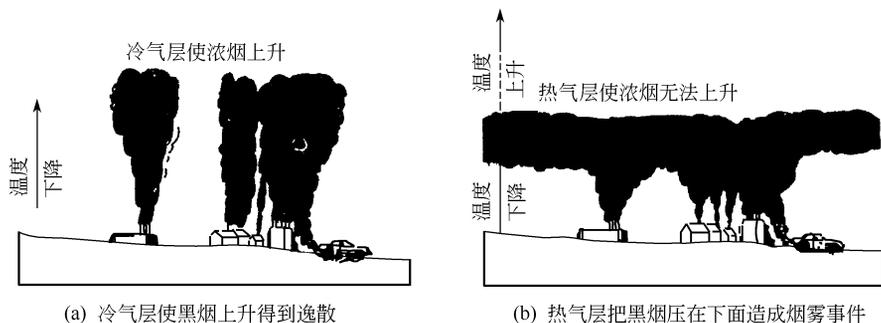


图 1-5 工厂喷吐黑烟造成对大气的污染

在硫酸型烟雾的形成过程中， SO_2 转变为 SO_3 的氧化反应主要是靠雾滴中的锰、铁及氨的催化作用加速完成的。当然 SO_2 的氧化速度还会受到其他污染物、温度以及光强等因素的影响。

(2) 光化学烟雾 光化学烟雾是以汽油作动力燃料以后出现的一种新型空气污染现象。早在 20 世纪 40 年代，美国洛杉矶城就发生过光化学污染，表现为空气中出现白色、紫色和黄褐色雾状物，大气能见度低，空气具有特殊气味，而且对眼睛和喉咙有刺激作用，常伴有流泪、喉痛、呼吸困难和呕吐等症状。以后，又陆续在世界其他地区出现同样情况，一般多发生在中纬度（亚热带）车辆高速机动化的城市，如蒙特利尔、渥太华、波黑、悉尼、东京等。

光化学烟雾的形成非常复杂，简单说来是在强太阳光的照射下，空气中的碳氢化合物和 NO_x （主要来自汽车尾气）之间发生化学反应而形成的。其中的有害物质并不是汽车尾气中所含有的污染物，而是由这些污染物之间发生光化学反应所生成的二次污染物，如臭氧、醛类、 NO_2 和过氧乙酰基硝酸酯等，总称为光化学氧化剂。它的污染区域可达下风向几百到上千千米，是一种区域性的污染。它一般出现在相对湿度较低的夏季晴天，最易发生在中午或下午，夜间消失。其中刺激眼睛和造成呼吸困难的是甲醛、丙烯醛和聚丙烯腈；造成大气能见度低的是光化学烟雾中的气溶胶；此外，臭氧还能使橡胶老化开裂、染料褪色和使植物

叶片变得枯黄。

硫酸烟雾从化学成分上看属于还原性混合物，所以又称还原烟雾；光化学烟雾是高浓度氧化剂的混合物，因此又称氧化烟雾。这两种烟雾在许多方面具有相反的化学行为，而且发生的根源也不同，硫酸烟雾主要是由燃煤引起的，光化学烟雾主要是由汽车尾气排放引起的。表 1-5 给出了两种类型烟雾的比较。这两种类型的烟雾污染可交替发生，例如，广州夏季是以光化学烟雾为主，冬季则以硫酸烟雾为主。

表 1-5 硫酸烟雾和光化学烟雾的比较

项 目	硫酸烟雾	光化学烟雾
污染物	颗粒物、SO ₂ 、硫酸雾等	碳氢化合物、NO _x 、臭氧、PAN、醛类
燃料	煤	汽油、煤气、石油
气象条件		
季节	冬季	夏、秋季
气温	低(4 以下)	高(24 以上)
湿度	高	低
日光	弱	强
臭氧含量	低	高
出现时间	白天夜间连续	白天
毒性	对呼吸道有刺激作用，严重时导致死亡	对眼和呼吸道有强刺激作用，臭氧等强氧化剂有强氧化破坏作用，严重时可导致死亡

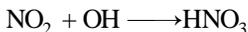
(3) 酸雨现象 酸雨问题最早是在 20 世纪 50 年代由英国的 R. A. Smith 提出来的，但当时并未引起人类的广泛关注，直到 1972 年在斯德哥尔摩举行的第一次人类环境会议上，瑞典的 Bertbolin 等提交了“跨国境的空气污染，大气和降水中的硫对环境的影响”的报告之后，酸雨才开始受到重视，1982 年 6 月在斯德哥尔摩还专门召开了有 33 个国家代表参加的酸雨问题国际会议。目前酸雨已经成为最严重的环境问题之一。

一直以来，人类把大气圈作为排污场加以利用，认为浩瀚无垠的大气圈和水圈具有无限的净化、吸收和解毒能力，但事实证明人们的想法是错误的。现在人类已开始尝到这一做法所导致的严重后果，被排放到大气中的废气正在变为酸雨降落在很多国家，使全球的水域和土壤不断酸化。酸雨最初是发生在北欧斯堪的纳维亚各国，后来在从欧洲到日本，从亚洲到北美洲的北半球广大地区内也开始经常下酸雨，美国和加拿大东部曾是下酸雨最多的地区，有些地区从天而降的不是水，简直就是稀硫酸和硝酸溶液。

酸雨是指 pH 值低于 5.6 的大气降水，包括雨、雪、雾、露、霜、冰雹等。在未被污染的大气中，可溶于水且含量较大的酸性气体是 CO₂，如果只把 CO₂

作为影响天然降水 pH 值的因素，而 CO_2 饱和溶液的 pH 值为 5.6，所以，国际上一直把 pH 值为 5.6 作为判断酸雨的界限。

大气形成不正常的酸性降水的主要物质是含硫化合物、含氮化合物、盐酸及其他氯化物等，所以酸雨中含有多种有机酸和无机酸，但主要以硫酸和硝酸为主。硫酸和硝酸由人为排放的 SO_2 和 NO_x 转化而来。



化石燃料燃烧是大气中硫含量高的主要原因，它约占人为硫排放量的 85%，矿石冶炼和石油精炼分别占另外的 11% 和 4%。 NO_x 的人为排放源集中在北半球各人口聚居区，美洲、欧洲交通运输的排放量在很大程度上取决于机动车的尾气排放量，如欧盟机动车的 NO_x 排放量约占人为总排放量的 50%，发电厂占 25% ~ 33%，而对于瑞典等大量使用硝酸基化肥的国家，30% ~ 40% 的 NO_x 人为排放来自于农业生产。

煤和石油中大约含有 1% 的硫，燃煤时生成的 SO_2 约有一半形成硫酸，所以煤、石油、天然气烧得越多，酸雨就下得越多，雨水中酸的浓度就越大。具有讽刺意味的是，造成酸雨的原因之一，恰恰是人类为了减少本地区环境污染所做的努力。起初，人们为把工业区的烟雾减少到最低限度而开始修筑高烟囱，有的竟高达 360m。这些烟囱虽然减少了对当地空气的污染，但烟雾却被强风送到了数千公里以外的地方，这些高烟囱就像化学武器一样作用于北半球。来自中国的酸雨降落在日本；而来自日本的酸雨又降落在美国；从美国飘往加拿大的含酸空气估计每年有 1900 万吨，一度还因此引起美、加双边关系紧张，加拿大称其酸沉降物有 50% 来自美国的发电厂；云集在瑞典和挪威上空的 SO_2 气体，有 2/3 是来自英国和德国的工业区；我国每年排放的 1500 万吨 SO_2 虽然有些也飘出了国界，但同时我国也受到来自别国的有毒气体之害。

近一个世纪以来，人类社会 SO_2 的排放量一直在上升，尤其是第二次世界大战后上升得更快，从 1950 ~ 1990 年全球 SO_2 排放量增加了约 1 倍，目前已超过 1.5 亿吨/年。全球 NO_x 的排放量也接近 1 亿吨/年。在各国中，美国的 SO_2 年排放量和 NO_x 年排放量都是最多的，我国在 SO_2 排放量上次之。近年来，世界的 SO_2 排放量增加趋缓，原因是各国大气污染防治法的严格，促使各国越来越多地采用大气污染控制技术，如热电厂的烟气脱硫技术和除尘装置。

我国酸雨研究工作始于 20 世纪 70 年代末期，在北京、上海、南京、重庆和

贵阳等城市开展了局部研究，发现这些地区不同程度上存在着酸雨污染，以西南地区最为严重。1982 ~ 1984 年在国家环保局领导下开展了酸雨调查，其后的 1985 ~ 1986 年又在全国范围内布设了 189 个监测站，523 个降水采样点。监测结果表明，全国有 20 多个省、市、自治区出现过程度不同的酸雨，占普查数的 87%，降水年平均 pH 值小于 5.6 的地区主要分布在秦岭—淮河以南，秦岭—淮河以北仅有个别地区；降水年平均 pH 值小于 5.0 的地区主要分布在西南、华南以及东南沿海一带，苏州、广州的降雨 pH 值曾达 3.8，南昌曾达 3.7，贵州的都匀曾达 3.1。到 20 世纪 90 年代中期，酸雨已发展到青藏高原以东及四川盆地的广大地区，以长沙、赣州、南昌、怀化为代表的华中酸雨区，已经成为全国酸雨污染最严重的地区，酸雨频率高于 90%，几乎到了逢雨必酸的程度。我国酸雨的主要致酸物是硫化物，降水中 SO_4^{2-} 浓度普遍都很高。原因主要是我国是燃煤大国，煤炭在能源消耗中占了 70%，我国生产的煤炭平均含硫分为 1.1%，由于一直未加以严格控制，致使我国在工业化水平还不算高的现在就形成了严重的大气污染状况。目前我国 SO_2 的排放量已达 1800 万吨， SO_2 排放引起的酸雨污染也在不断扩大，已有向乡村和北方发展的趋势。

日本的酸雨最初发现于 20 世纪 70 年代初，下小雨时行人感到眼睛疼痛，几年间多次发生类似事件。1975 年日本环境厅调查了事件时的气象条件和降雨成分。1983 年、1988 年分别进行了两次全国规模的酸雨对策调查。1989 年环境厅发表了第一次调查结果，29 个监测点 2 年的降水平均 pH 值在 4.5 ~ 5.2 之间，总平均值为 4.7，其中 1987 年鹿儿岛市监测到降水 pH 值为 2.45。1992 年发表第二次调查结果，全国 3 个点的平均 pH 值为 4.3 ~ 5.3。

酸雨给自然环境和人类带来的损失是难以估量的，人们将其称为“空中死神”。

① 破坏农作物和森林。受到酸雨侵蚀的农作物叶子叶绿素含量降低，光合作用受阻，引起叶子萎缩和畸形，使农作物产量下降。调查结果表明，我国每年仅广东、广西、四川、贵州四省区由酸雨造成的直接和间接经济损失就达 160 亿元；美国东部 5 个州，由于酸雨而引起的玉米及饲料作物减产每年约损失 6400 万美元，减产率为 8.2%。酸雨还会破坏森林，使树木生长缓慢并易感病害，甚至死亡。德国巴登符腾堡已有 64000hm^2 森林因酸雨死亡；巴伐利亚有 54000hm^2 森林危在旦夕；日本关东平原周围的杉树也因为酸雨加快了衰退的速度；在瑞典，森林受害面积达 50%，瑞典南部云杉早枯被认为是酸雨危害的结果。

② 对湖泊的危害尤为严重。由于降落地表的酸雨在径流过程中得不到地表物质的中和，湖水的酸度增加很快。60 多年前，美国纽约州的阿迪龙达克山脉只有 4% 的湖泊没有鱼，到 1975 年，没有鱼的湖泊已占了一半，这些湖泊简直

成了水的沙漠。30多年前，布鲁克特劳特湖还盛产鲑、鲈和狗鱼，垂钓者来到这里都会满载而归，但是现在所有的鱼都死光了，原因是湖水中含有大量的酸。不仅酸雨会使湖水变酸，而且大量的酸雪在春天融化时也会把酸度很高的雪水送进湖泊里，几天之内就会使湖水的酸度增加10倍以上。酸性湖水降低了水中含钙量，致鱼畸形；酸性水会使水底沉积物释放出有毒物质，如铅、镉等，铅会使鱼窒息，降低产卵率，杀死鱼苗。当水的 $\text{pH} < 5.5$ 时，大部分鱼类难以生存；当 $\text{pH} < 4.5$ 时，各种鱼类、两栖类、大部分水生昆虫消失，水草死亡。在加拿大，酸雨毁灭了1.4万多个湖泊，另有4000多个湖泊也濒临“死亡”；欧洲数千个美丽的湖泊毫无生气；酸雨给美国北部许多湖泊、河流和池塘带来了一种奇怪的晶体，这种可怕的晶体杀死了所有的鱼类和其他微小生物，它使水质酸化而影响水生生物群落；在瑞典的斯堪的纳维亚——世界受酸雨影响最严重的地区之一，9万个湖泊中有2万个受酸雨危害，其中4000个据说已经完全无鱼。挪威的情况更糟，80%的湖泊和河流被酸雨危害，13000 km^2 的湖群中鱼类已经绝迹。据美国和加拿大估计，由于酸雨危害，这两个国家将有5万个湖泊在15年内成为“死湖”，没有鱼类生存。

③ 酸雨具有很强的腐蚀性。它会加速建筑物、金属、纺织品、皮革、纸张、油漆、橡胶等物质的腐蚀速度。它还是摧残文物古迹的元凶，使人类几千年的艺术瑰宝黯然失色。酸雨已经损伤了美国东部约35000个历史性建筑和10000座纪念碑。有人估计，美国每年花费在修葺这些文化古迹上的费用就已达50亿美元。

④ 对人体健康产生一定危害。作为水源的湖泊和地下水酸化以后，由于金属的溶解，对饮用者会产生危害。很多国家由于酸雨的影响，地下水中的铅、铜、锌、镉的浓度已上升到正常值的10~100倍。含酸的空气使多种呼吸道疾病增加，1980年，美国和加拿大有5万多人因受酸雨影响而死亡。酸雨特别是在形成酸雾的情况下，其微粒侵入人体肺部，可引起肺气肿和肺硬化等疾病而导致死亡。另外，酸雨中含有的少量的汞、镉等有毒重金属还会通过动植物的富集作用，借助于食物链进入人体，对人体健康构成威胁。

从1872年第一次发现酸雨到现在，人类为自己制造的酸雨已经付出了巨大的代价，从以上的分析中不难看出，控制酸雨的根本措施就是减少 SO_2 和 NO_x 的人为排放量，或者从燃料中把这些物质去掉。已有经验证明，变高硫煤为低硫煤，将会减少酸雨的形成；对已经酸化的水体，瑞典等国通过投撒石灰的方式来降低酸度，这一做法已获得较理想的效果；在酸雨暂时无法得到遏制的情况下，希望能通过遗传育种的手段培育出更耐酸的鱼类。同时，我们还必须看到，酸雨危害是一个全球性的问题，具有跨国界的特点，受害最重的北欧等国其实不是酸雨的主要制造国，因此，解决酸雨需要全球人的协同配合，要有全球战略眼光，

才能将人类从这一危境中解救出来。

1.3 水环境问题

1.3.1 淡水危机

水是人类环境的主要组成部分，是生命的基本要素。过去人们认为水是大自然赋予人类的取之不尽、用之不竭的资源，因此不加爱惜，恣意浪费。但近年来频频发生的水荒使人类警觉到，原来水资源并不像人们想像得那么丰富，在一些地方，水甚至限制了当地的经济的发展，影响了人类生活。1997年6月，在纽约召开的联合国第二次全球环境首脑会议上，首次提出了水资源的问题，并发出警告：“地区性水危机可能预示着全球危机的到来”。1998年，在巴黎的84国部长级代表团和非政府组织举行会议，探讨了水资源和可持续发展的关系，指出：不断增加的水资源消耗量已经与可利用水资源量不相符合。世界水资源研究所认为，全世界有26个国家的2.32亿人口已经面临缺水的威胁，另有4亿人用水的速度超过了水资源更新的速度，世界上约有1/5的人口得不到符合卫生标准的淡水。世界银行认为，占世界40%的80多个国家在供应清洁水方面有困难。其他研究单位的报告也不能令人乐观，他们预计，在20~30年内，淡水拥有量不足的人口将达到15亿。另外的估计是，占全世界陆地面积60%以上的地区淡水不足，水资源短缺已成为急迫的全球性环境问题。

地球上水的总量并不少，但可供利用的水量却不多。地球上水资源的分布如表1-6所示。

表 1-6 地球上水资源的分布（引自尚玉昌，2002）

存在方式	地点	水量 / $\times 10^{14} \text{ m}^3$	占地球总水量 / %
地表水	淡水湖泊	1.3	0.006
	咸水湖和内海	1.0	0.008
	河流和溪流	0.013	0.0001
地下水	浅层水(通气层)	0.67	0.005
	中层水(800m以上)	42	0.31
	深层水(8000m以下)	42	0.31
其他	大陆冰盖和冰川	290	2.15
	大气层	0.13	0.001
	海洋	13000	97.2
总计		14000	100

从表1-6中可看出，全球总储水量约为 $1.4 \times 10^{18} \text{ m}^3$ ，仅海洋就占地球总水量的97.2%，海洋虽然在维护全球的生态平衡中发挥着极其重要的作用，但由

于其含盐量太高（约为 3.5%），所以它不能直接为人类所用。除海水之外，其余大部分水都被冻结在两极的冰盖和高山冰川之中，冰盖和冰川覆盖着地球表面的 10%，这部分淡水的体积约为 $2.9 \times 10^{16} \text{m}^3$ ，约占地球总水量的 2.15% 和淡水总量的 70% 左右，可见，冰川和冰盖是地球上最大的淡水储存库，其中南极冰盖占总体积的 85%，北极格陵兰冰盖占 11%，其余 4% 是高山冰川，这些淡水也不能直接为人类所用。只有湖泊、河流、地下水、大气水、生物水等不足全球水量 1% 的淡水，才是人类可以利用的淡水资源，而地下水约有 2/3 是深埋在地下深处，不易被取用，所以，与人类生活和生产活动关系密切又比较容易开发利用的实际可用淡水量仅占全球总水量的 0.3%，这些淡水要用来满足工业、农业以及家庭用水的全部需求。由此可见，地球上可供人类直接利用的淡水资源是十分有限的。

水资源的短缺不仅制约了经济的发展，影响着人们赖以生存的粮食的产量，还直接损害着人们的身体健康，更值得一提的是，在某些地方水资源之争甚至还会引发国际冲突。如中东地区虽然石油矿藏丰富，但淡水资源却奇缺，水资源匮乏是导致这些地区国家关系紧张的重要根源。从河流、湖泊的分布看，沙特、也门、阿曼、阿联酋、科威特、约旦、以色列等国家基本上没有大流量的河流；从地下水资源来看，这些国家的地下水均属不可再生型；从降雨分布看，中东阿拉伯国家的年降雨量不足 160mm，其中 2/3 地区的年降雨量不足 100mm，而且很多国家的水资源受制于他国，所以因为水而引发的国际冲突时有发生。非洲是地球上另一个严重缺水的地区。在世界上缺水的 26 个国家中，有 11 个都位于非洲。近 30 年来，非洲的人口增长率为 3%，而粮食增长率却只有 2%，水资源不足是粮食生产不能满足需要的主要原因之一。

我国的淡水危机主要表现在农业缺水和城市缺水。由于我国是农业大国，农业用水占全国用水总量的绝大部分。目前全国有效灌溉面积约为 $0.481 \times 10^8 \text{hm}^2$ ，约占全国耕地面积的 51.2%，近一半的耕地得不到灌溉，其中位于北方的无灌溉耕地约占 72%。河北、山东、河南的缺水情况非常严重，西北地区缺水更为严重。城市缺水表现得也很尖锐，据统计，全国 600 多个城市中，缺水城市已达 300 多个，其中严重缺水的城市就达 114 个，随着我国城市人口比重的扩大，城市缺水将成为头号缺水问题，即使那些雨量充沛、水资源相对丰富的地区，由于污染严重，也造成了环境型缺水。

1.3.1.1 世界水资源利用现状

人类对淡水资源的利用无非是农业用水、工业用水和生活用水。在人类的早期，对水资源的开发利用主要是在农业灌溉方面，用于工业和生活的水量很少，直到 20 世纪初，工业和城市用水仍只占总用水量的 12% 左右。后来随着世界人

口的迅速增长以及工农业生产的发展和城市群的形成，水资源的消耗量越来越大，1985 年的全球用水量为 1950 年的 3.5 倍。而地球上的淡水资源并不随之增加，反倒由于人为污染的原因，导致可利用的水量下降，于是水资源的缺乏变得越来越突出。近 40 年来，全世界农业用水量仅增加了 2 倍，工业用水增加了 7 倍，而生活用水增加得更多。

农业用水的耗水量主要是灌溉用水，并且农业用水的损失比工业用水要高得多，因此农业用水对水资源的消耗最大。自 1950 年以来，世界灌溉农业增加了近 3 倍，达到 $2.7 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ，占世界总用水量的 73%，而灌溉水的渗漏量和蒸发量一般都在 60% 左右。所以农业用水的浪费现象是十分严重的。

在工业用水中，主要是能源部门的冷却用水量。在热电厂，每生产 $1000 \text{ kW} \cdot \text{h}$ 的电，需用水 $200 \sim 500 \text{ m}^3$ ，而原子能电站的需水量将多 1 倍。世界能源年产量为 $4 \times 10^{12} \text{ kW} \cdot \text{h}$ 电，耗水量约为 $1.2 \times 10^{10} \text{ m}^3$ 。按照目前的趋势，电力生产每 10 年翻一番，随之电力工业需水量也将大大增加。在保持现代工业发展进度的情况下，冷却水用量占全球需水量的 30%，工业发达国家则可能达到 60%。其次，冶金工业和化学工业的耗水量也很大。

在人类消耗的淡水资源中，生活用水量只占总用水量的一小部分，全世界的生活用水量只占河川径流量的 7%，但随着人们生活水平的不断提高，生活用水量将会不断增长。

我国是一个水资源十分短缺的国家，人均水资源量仅占世界平均水平的 1/4。而且地区分布十分不均，有八成分布在南方，而南方耕地只占全国耕地面积的 1/3 左右。我国地域广阔，南北跨度极大，远距离调水的难度可想而知。因此，总的水资源可利用量并不是很大。据有关部门研究，1997 年，仅华北地区各城市，因缺水造成的工业和农业损失达 2000 亿元，相当于当地当年 GDP 的 3%。从 1980 ~ 1999 年我国社会经济总用水量增加了约 1/4，从 $4437 \times 10^8 \text{ m}^3$ 增加到 $5591 \times 10^8 \text{ m}^3$ 。但是，不同的行业用水增长趋势不同。农业用水由占总用水的八成下降到七成，而实际灌溉面积却增加了 $800 \times 10^4 \text{ hm}^2$ ，农业节水成果显著；而同期工业用水比例由一成上升到两成，生活用水比例由 6.3% 上升到 10.1%。这说明我国用水的结构在发生深刻的变化。

1.3.1.2 淡水危机的产生原因

(1) 自然条件的影响 地球上的淡水资源在时间和空间上的分布是极不均匀的，有些地方急需水却得不到水，另一些地方又洪水泛滥，造成水资源的极大浪费。由于受气候和地理条件的影响，北非和中东很多国家（如埃及、沙特等）降雨量少，蒸发量大，人均淡水占有量极少；相反，冰岛、厄瓜多尔、印尼等国，单位面积的径流量比贫水国高出 1000 倍以上。我国的水资源虽然总量很丰

富，但人均水资源量却只相当于世界平均水平的 1/4，居世界第 11 位。水资源分配也是东南多西北少，相差十分悬殊。南方长江流域、珠江流域、浙闽台诸河片和西南诸河四个流域片的耕地面积只占全国耕地面积的 36.59%，但水资源占有量却占全国总量的 81%；北方的辽河、滦河、黄河、淮河四个流域片耕地很多，约占全国耕地总面积的 60%，而水资源占有量仅为全国的 19%。在北非的撒哈拉沙漠地区没有大的河流，淡水的来源主要靠降水，而降水的变率又大，有些年份有偶然性阵雨，有些年份全年无雨，甚至几年无雨等，从而造成全球区域性的供水危机。

(2) 工业发展和城市化 工业生产用水量很大，工业的迅速发展使淡水消耗量增加。据粗略估计，工业用水约占世界总用水量的 21%，发达国家的工业用水高峰已经过去，随着产业结构的改变，节水意识和技术的提高，工业用水在不断下降，但发展中国家还在不断地发展经济、扩大工业，加上很多国家尚缺乏节水和循环用水的技术，所以，从世界总的用水量来看，工业用水量还在持续增加。

200 多年来，世界人口趋向于集中在占地球较小部分的城镇和城市，20 世纪中期以来，这种城市化的进程明显加快。目前城市居民约占世界人口的 42%，而城市占地面积仅占地球总面积的 0.3%，在城市和城市周围又建设了大量的工业区，因此，集中用水量远远超过了本地水资源的供水能力。例如，日本大约有 73% 的工业集中在太平洋沿岸，东京、大阪、名古屋三大城市周围集中居住了全国总人口的 32%，导致这些城市的用水紧张。

(3) 用水浪费 人类在用水过程中的浪费也是造成水危机的重要因素，城市用水和工农业用水都存在着极大的浪费。工厂从水源的取水量远远超过其有效耗水量。例如，美国 1970 年的统计表明，占全国工业用水量 78% 的热电站用水，其有效耗水量仅是其取水量的 1%。我国工业万元产值取水量是发达国家的 5~10 倍。

农业用水浪费极大。全世界用水的 70% 为农业灌溉用水，由于采用大水漫灌而且渠道渗漏很大，所以其中只有约 37% 用于作物生长，其余 63% 都浪费掉了。渠道渗漏是世界各国在发展灌溉事业时遇到的共同问题。据国际灌溉排水委员会的统计，灌溉水渗漏损失量一般为 15%~30%，高的甚至达到 50%~60%。我国渗漏损失一般为 40%~50%，高的甚至达到 70%~80%。由于大部分灌区的渠道没有防渗措施，我国南方长江、珠江、东南沿海等地渠道水利用系数平均为 0.6，其他各片为 0.5，估计全国渠道渗漏损失的水量可达到 1700 多亿立方米。

生活用水量跟生活水平有关，美国等发达国家正常家庭用水平均为 200L/

(人·d)，实际上，每人每天大约 50L 就可满足基本需要。其实城市生活用水中浪费最多的是管网和卫生设备的漏水，据估计，美国城市管网漏水量占全部用水量的 10% ~ 15%；我国城市输配水管网和用水器具的漏水损失高达 20% 以上，北京市的漏水量占用水量的 10% ~ 40%。另外，城市新兴的洗车业和洗浴业等也发展迅速，有限的淡水资源用于这些费水行业的比例也在逐年增加。

(4) 水体污染 水体污染是破坏水资源，造成可利用水资源缺乏的重要原因之一。仅拿我国来说，我国主要城市约有一半是以地下水作为供水水源，约有 1/3 人口饮用地下水，而在曾调查的 44 个城市中已有 41 个城市的地下水受到了污染，江、河、湖、库也已受到不同程度的污染，使原本就紧张的淡水资源变得更加紧张。工业废水量大、污染物复杂，是水体最重要的污染源。废水中高浓度的有机物、有毒物、重金属等由于处理不利，大量排入水体，毒害人类和其他生物，特别是水生生物。工业活动排放的硫化物、氮氧化物、粉尘等污染物进入大气后，又随降雨回落地面，造成水体污染。农田施用的农药、化肥、农村污水等通过灌溉水渗透、雨水径流等进入河流、水库、地下水和海洋，造成水系中磷和硝酸盐的浓度增加，水体富营养化。生活污水造成水体污染的情况，在发展中国家较为突出，如印度，全国 3119 座城市大部分没有水处理设备。

(5) 盲目开发地下水 由于地表径流的减少，地表水供应不足，人们开始利用地下水。除了饮用之外，人们越来越多地用地下水进行灌溉，如美国用地下水灌溉的比例超过 50%，以色列为 75%，沙特为 100%。当地下水的取用速率超过其自然补给率时，就会出现地下水位下降、地面下沉等一系列严重后果。如印度泰米尔纳德邦 10 年中地下水位下降了 25 ~ 30m；以色列、美国由于从沿海带蓄水层中过量抽取地下水造成海水入侵，饮用水受到盐污染的威胁；墨西哥城地下水的抽取已引起蓄水层变小及地面下沉，已经危害到建筑物、街道和管道等。我国北方地下水年开采量超过了 $370 \times 10^8 \text{m}^3$ 。河北沧州 1973 年地下水位降落漏斗为 16km^2 ，中心水位埋深 33m，到 1980 年已达到 2700km^2 ，中心水位达 68m，这种现象在北方较普遍。北京地区年抽水量超过维持供给量的 25%。由于地下水的透支，上海、天津都发生了严重的地面下沉，一些沿海城市出现了海水入侵，使地下水含盐量过高，失去饮用价值；我国西南部分碳酸盐地区出现岩溶塌陷现象。

1.3.1.3 解决淡水危机的途径

面对淡水危机的全球状况，在可供淡水有限的情况下，人类应积极采取有效措施保护这一宝贵的资源，以实现人类生产、生活的可持续发展。解决水资源的紧缺，无非是“开源”和“节流”。“节流”即从工业、农业和生活用水方面下

手，减少用水量，提高水的重复利用率；“开源”的方式有很多种，如跨流域调水、海水淡化、地下蓄水、恢复河、湖水质等。

(1) 降低工业用水量，提高水的重复利用率 降低工业用水量的主要途径是改进生产工艺，降低用水量，提高水的重复利用率。如炼钢厂用氧气转炉代替老式平炉，不但提高了钢的质量，而且还降低了 86% ~ 90% 的用水量。现在世界上许多发达国家都把提高工业重复用水率作为解决城市用水困难的主要手段。有的国家还专门铺设了供工业循环用水的管道，使重复用水率达到 70% ~ 80% 以上。同国外经济发达、工业先进的国家相比，我国大部分工厂水的浪费现象仍然十分严重。例如，钢铁行业，国外先进水平的吨钢耗水量一般为 3 ~ 5m³，而我国的平均水平为 70 ~ 100m³；石油炼制行业，国外先进水平仅为 0.2m³/t，而我国一般为 5 ~ 6m³/t，有的甚至高达 20m³/t 以上。所以我国在工业行业节约用水的潜力是很大的。在我国一些水源特别紧张的城市，重复用水率也达到了较高的水平，如大连为 79.5%，青岛为 77.3%，太原为 83.8%，但整体水平还比较低，平均工业用水重复率仅为 20% ~ 30%。如果把全国工业用水的平均重复率从目前的 20% 提高到 40%，每天就可节水 1300 万吨，相应地节省供水工程投资 26 亿元，其效益是相当可观的。

提高工业用水的重复率，不仅合理地利用了水资源，而且也减少了工业废水的排放量，使水体受污染的机会和污染量也相应地减少了。

(2) 减少农业用水和城市用水的浪费 灌溉方式的改进是农业节水的重要途径。20 世纪 60 年代在以色列发展起来的滴灌系统，可将水直接送到植物的根部，极大地减少了由于蒸发和渗透而损失的水量。当前，国外灌溉节水技术的发展趋向是采用完整的灌溉排水管道系统，它具有能源消耗少、输水快、配水均匀、水量损失小及不影响机耕等优点。此外，一些国家还研究了新的灌溉技术，如涌流灌溉、水平畦田灌溉、采用自动升降竖管、自动控制灌溉技术等。严格按照作物生长需要，视土壤湿度、生长期、蒸腾等情况调节灌水。我国最新的研究表明，覆盖滴灌对水的利用率更高，是适合干旱、半干旱地区的新型灌溉技术。

城市废水净化回收，中水回用，是提高城市水使用率，使城市废水资源化的一个有效方法。世界上不少缺水国家把城市废水资源化作为解决水资源短缺的重要对策之一。将城市废水收集后去除污染物再加以回用，不仅可以消除废水对水环境的污染，而且可以减少新鲜水的使用，节约了水资源。经过净化后的城市废水是城市的再生水资源，数量巨大，可以有多种回用途径，如可以用做工业冷却水、工艺用水、锅炉补给水、农业灌溉用水、市政及建设用水、城市绿化用水、城市生活杂用水、环境用水、地面冲洗水、回灌地下水等。在日本，“中水道”

系统是其污水回用的典型代表，办公楼、学校是大户，中水道再生水主要用于冲洗厕所、马路、浇灌城市绿地、冷却水、冲洗汽车、消防等；以色列属半干旱国家，再生水已成为该国的重要水资源之一，100%的生活污水和72%的城市废水已经回用，废水处理后备存于废水库中，其中42%用于灌溉，29%回灌地下，29%排入海水中；我国已经在天津、太原、大连等城市建设了污水回用工程，如大连春柳废水处理厂的二级生物处理出水经深度处理后用于冷却水，回用水量 $300\text{m}^3/\text{d}$ 。

(3) 保护水源，控制污染 这是目前缓解水资源供需局面的关键措施。因此，要加强水生态环境保护，在江河上游建设水源涵养林和水土保持防护林。工厂实施总量控制和排污许可制度，制定污染物排放时限标准和生产工艺标准，根据谁污染谁治理的原则，限期治理；对新建项目要严格把关，把污染问题解决在建厂过程中，不能再走先污染后治理的老路。农业生产中要尽量控制农药、化肥的投入量，提倡施用有机肥并开展生态农业，研究和应用高效、低毒、低残留的农药，开展以虫治虫、以菌治虫等生物防治病虫害技术，从而减轻农药和化肥对水质的污染。

(4) 建造水库和跨流域调水 建造水库，可以调节水资源的时间不均衡性。将丰水期多余的水量储存在库内，以补充枯水期的流量不足。但建造水库对流域生态影响显著，现在，发达国家的水库发展已明显减慢，发展中国家的水库建设仍处于兴盛时期。

跨流域调水是通过人工措施来改变水资源的数量和质量在时间和空间上的不均匀分布，以满足水资源不足地区的供水需要。已完成的跨流域调水有巴基斯坦的西水东调工程，澳大利亚的雪山河调水工程，我国近年来相继完成的引黄济青、引滦入津及正在进行的南水北调工程等。跨流域调水曾经给缺水地区带来了很大的收益，但由于其耗资巨大，对环境破坏严重，所以现在许多国家已不再进行大规模的调水。

(5) 海水淡化 海水淡化可解决海滨城市的淡水紧缺问题。海水淡化就是将含盐量高达 3.5×10^{-2} 的海水，经过去盐作用转化为含盐量低于 5×10^{-4} 的饮用水或低于 7×10^{-4} 的灌溉水。在20世纪70年代中期，海水淡化的投资要比通常方法获取淡水的投资高4倍，因此在人类找到更廉价的能源以前，海水淡化技术还不会被普遍采用。目前，世界海水淡化的总能力为 $2.7\text{km}^3/\text{年}$ ，不到全球用水量的10%。沙特、伊朗等国家海水淡化能力占世界的60%，在沙特还建造了世界上最大的淡化海水管道引水工程。应当看到，随着人类科学技术的进步，海水淡化的前景将是无限广阔的。

(6) 合理储蓄和利用地下水 地下水是极重要的水资源之一，其储量仅次

于极地冰川，比河水、湖水、大气水的总量还多。但由于其补给速度慢，过量开采将引起很多问题，所以现在很多国家都在积极筹划人工补给地下水。鉴于地下水过量开采造成的严重危害，美国加利福尼亚的地方水利机构每年将 $25 \times 10^8 \text{ m}^3$ 左右的水储存到地下，而且 1984 年秋美国国会通过立法，批准西部 17 个州兴建蓄水层回灌示范工程；荷兰自从实现人工补给地下水后，解决了枯水期的供水问题，每年增加含水层储量 $(200 \sim 300) \times 10^4 \text{ m}^3$ 。但在采取人工补给方法时，必须注意防止地下水的污染。

(7) 恢复受污染的河、湖水质 采用综合防治水污染的方法恢复河、湖水质，即采用系统分析的方法，研究水体自净、污水处理规模、污水处理效率与水质目标及其费用之间的相互关系，应用水质模拟预测及评价技术，寻求优化治理方案，制定水污染控制规划。采用这种方法治理的河流，如美国的特拉华河、英国的泰晤士河、加拿大的圣约翰河水质都得到了恢复，增加了淡水供应。

1.3.2 水体污染

水体包括海洋水体和陆地水体，陆地水体又分为地表水体（如江、河、湖、库等）和地下水体。正常的水体具有一定的自净能力，即具有接纳一定量的污染物的能力。一定水体所能容纳污染物的最大负荷，称为水环境容量。当各种途径进入水体的污染物浓度尚未超过水环境容量时，一般会通过稀释、扩散、沉淀、分解、吸附、凝聚、吸收、降解等物理、化学、生物作用，使污染物的浓度和毒性经过一段时间后自然降低，使水体恢复到受污染前的状态。但水体的自净能力是有限的，当大量的污染物进入水体超过水环境容量后，水体再也无法通过自净作用恢复原有状态，从而危及到水的使用和水生生态系统，造成水体污染。

所谓水体污染是指水体因某种物质的介入而导致其物理、化学、生物或者放射性等方面特性的改变，从而影响水的有效利用，危害人体健康或破坏生态环境，造成水质恶化的现象。

1.3.2.1 水体污染现状

水体污染主要是由人类活动造成的，是目前人类所面临的一个世界性的普遍环境问题。海洋水、地下水、地表水均受到程度不同的污染，有的污染甚至是触目惊心的。

(1) 海洋污染现状 海运因海洋的存在而发展，海洋却因海运的发展而饱受污染。海洋污染现在已成为世界瞩目的问题，日益增多的海运事故及石油从钻井、港口、油轮泄漏进入大海，是导致海洋污染的主要原因。另外，船舶产生的“三水”（机舱舱底油污水、油船货油舱作为压载舱时产生的压舱油污水、油柜或油舱清洗时所产生的洗舱污水）也造成了海洋污染，它们每时每刻都在不停

地流入大海，每年因“三水”而进入海洋的油量就高达 200 多万吨。

原油泄漏事件时有发生。1985 年 12 月 21 日“ARCOANCHORAGE”号油轮在 Angeles 港港湾触礁，大约 5690 桶原油从油轮船体的两个裂口泄漏出来，约有 2000 只海鸟身上粘上了原油，80% 因此而死亡。1983 年、1984 年我国海域发生的“东方大使”号和“加翠”号油轮重大溢油事故，共溢出原油 4100t，使胶州湾 200 多千米海岸及 10 余万亩^①滩涂受到石油污染。美国阿拉斯加的威廉王子湾是一个风景秀丽的海湾，海岸上有著名的国家森林公园，厄运在 1989 年 3 月 24 日降临到这个美丽的海湾，美国埃克森公司的瓦尔迪兹（Exxon Valdez）号超级油轮不幸在此触礁搁浅，船上 42000m³ 的原油发生泄漏，污染了 3200km 的海岸带，在以后的 4 个月里，陆续有 90 多种、3 万多只鸟类死亡，成为美国最大的污染事件之一。在大西洋长岛以南大约 19km 的海面上，有一个直径约 32km 的垃圾倾倒区，除了哈得森河把大量未经处理的污水和工业废物排到这里外，人们还不断从驳船和挖泥船上把大量污泥、工业废酸等倾倒在这里。如果从直升机上往下俯瞰，这个海区就像是蓝色大海中的一个黑色泥岛，它的中心区域再也找不到任何生物。

1991 年 1~2 月，在海湾战争期间，科威特油田遭到破坏，约有 50 万吨以上的原油流入波斯湾，在西北风和海流的作用下，部分原油沿着西海岸形成一条长约 70km 的带状油膜，南下速度达到 9km/d，迅速在整个波斯湾蔓延开来，2~3 个月后油污已波及到 200km 以外，并波及到霍尔姆兹海峡，殃及伊朗沿岸，造成目前为止世界上最大的原油污染海洋事件。这次石油污染对该区域海洋生态系统造成严重灾难，致使到波斯湾越冬或迁徙路过此地的鸟类死亡 100 万~200 万只；由于栖息地一片油污，海洋鱼类、贝类、水生动物大批死亡，该地海龟已濒临灭绝。

据不完全统计，每年因人类活动进入海洋的石油大约有 1000 万吨，它们对海洋生物和海洋生态系统带来的灾难是难以估量的。

黑海是亚欧大陆的一个内海，流入黑海的重要河流有多瑙河和第聂伯河。近年来，由于多瑙河的污染和黑海海面的石油泄漏，对黑海环境造成了很大的威胁。由多瑙河排入黑海的污水每年达几十亿吨，黑海 89% 的海水已经遭到污染，从海面至 150m 深的海水中，氧气的含量微乎其微。每年有 5 万多艘海轮在黑海航行，因事故在海上泄漏的石油达到 11 万吨，一些海域甚至四处漂浮着成片的油污，并形成薄薄的一层油膜。生态环境的严重恶化已直接威胁到了黑海海洋生物的生存和繁衍，黑海的水生资源损失惨重，鱼类品种不断减少。目前，黑海海

① 1 亩 ≈ 666.7m²，下同。

域鱼类仅剩 3000 余种，不及地中海鱼类品种的一半。1986 年，黑海的捕鱼量为 90 万吨，而 2000 年则不到 10 万吨，在捕捉到的鱼中，有 50% 都患有各种“环境病”。此外，黑海的污染还使居住在这里的海豹和海豚等海洋哺乳动物濒临灭绝。原产于黑海地区的特产——体长仅 1.8m 的“侏儒”海豚，也被迫随着其他鱼群迁移，现在在黑海反而难以见到这种稀有海豚的芳踪了。

我国海域受污染情况也很严重，渤海的情况尤为让人担忧。渤海原本气候适宜，饵料丰富，盛产对虾、蟹和黄花鱼等海珍品，计有数十种类在此繁衍生息，尔后游向外海，所以渤海又称为“母海”，但现在它已成为我国海域和内陆河流污染程度最严重的区域之一，“母海”已名存实亡。沿岸 217 个排污口，伴随着大量生活污水沿地表、河口一起涌进渤海，年容留污水 28 亿吨，年接纳污染物 70 万吨。仅渤海湾北部面积不足 100km² 的锦州湾，就聚集着众多的大型化工、冶金、石油和造船行业，每年把 3000 多万吨污水直接排入海湾，另有十几万吨的矿物废渣堆在沿岸海滩上，年复一年的污物倾倒使锦州湾的海滩被一层 30~50cm 厚的黑色油泥覆盖，排污口附近至少 5km² 的海域已经没有任何生物，昔日的渔场早已不见，鱼虾踪影全无，那些无法外逃的底栖生物体内重金属积累含量已大大超过我国食品卫生标准，已失去了食用价值。据 2002 年《中国海洋环境质量公报》显示，渤海水体中一种和多种污染物超过一类水质标准的面积占总面积的一半还多，一些海域的海底泥中，重金属竟超过国家标准 2000 倍。水产资源也濒临枯竭。曾经给沿海居民带来巨大财富的渤海，如今却是渔船帆影片片，船船空仓而归。目前在渤海湾除了海蜇、毛虾之外，其他海产品都难以形成鱼汛，海洋底层的水产资源也只有 20 世纪 50 年代的 1/10，我国独有的高经济品种渤海的特产中国对虾，近 20 年产量已锐减了九成，原盛产于渤海的一些珍贵的铁钳蟹、比目鱼、黄花鱼、鲈鱼、鱿鱼、蛤蜊等特色水产品，相继出现了断档和灭绝。专家警告，如果再不采取果断措施有效遏制污染，十年后，渤海湾将变成第二个“死海”。好在我国已经意识到问题的严重性，2001 年开始实施的《渤海碧海行动计划》总投资 555 亿元，陆续实施项目 427 个，争取到 2015 年从根本上扭转渤海污染日益严重、生态环境不断恶化的状况，还国人一个碧波荡漾的渤海。

(2) 河流、湖泊污染现状 我国河流、湖泊的污染情况也不容乐观。

早在 18 世纪，英国由于只注重工业发展，而忽视了水资源保护，大量的工业废水废渣倾入江河，造成泰晤士河污染，已基本丧失了利用价值，从而制约了经济的发展，同时也影响到人们的健康、生存。之后经过百余年治理，投资 5 亿多英镑，直到 20 世纪 70 年代，泰晤士河水质才得到改善。

19 世纪初，德国莱茵河也发生严重污染，德国政府为此运用严格的法律和

投入大量资金致力于水资源保护，经过数十年不懈努力，在莱茵河流经的国家及欧盟共同合作治理下，才使莱茵河碧水畅流，达到饮用水标准。

我国河流的天然水质是比较好的。1980年，有关部门进行了全国水质评价，评价河长超过 8×10^4 km，污染河长为7500km，占评价河长的比例不到10%。随着未经处理的污废水大量排放，我国水资源质量不断下降。1993年的水质调查，评价河长 9×10^4 km，污染河长为45800km，约占评价河长的1/2。全国有监测的1200多条河流中，至少已有850多条受到污染，有些主要江河形成了岸边污染带，不少支流小河变成了排水沟。

全国七大水系和47000km以上的河段均受到不同程度的污染，其中有2800km的河段鱼类基本绝迹，25000km的河流水质劣于渔业水质标准。长江是我国第一大河，作为航运的黄金水道和工业相对发达的经济带，长江的水问题一直以来都受到国人的关注。2001年全国人大常委会执法检查组关于检查水污染防治法实施情况的报告显示，长江流域水质总体特征为干流及较大支流水质尚可，但支流劣于干流，岸边劣于中泓，城市江段劣于非城市江段，干流近岸水域存在明显岸边污染带，流域内湖泊富营养化突出，水污染事故频发，污染有向下游转移的趋势。报告还称长江流域水污染已对饮用水水质安全构成严重危害。长江水污染的主要来源有面源、点源、流动源和固体废物等。面源主要是水土流失、农田排水等；点源主要是沿江工业、生活排污口；流动源主要是长江中船舶污水和垃圾；固体废物主要是沿江堆积的工业废物和生活垃圾。一袋袋的工业废物、废水、废弃包装等一股脑儿抛入江中，船舶上的厕所、洗漱间、医务室等生活用水未经任何处理，直接排入江中，机舱水、废柴油、废机油、尾轴润滑油等倒入或渗漏到江中，致使长江水体危机四伏。长江流域工业、城镇生活用水量约600亿吨，主要取自岸边，但城市岸边已难以找到符合《饮用水卫生标准》的水源地，现在长江干流沿岸共有取水口近500个，都已不同程度地受到岸边污染带的影响，上海、重庆等城市已出现水质型缺水危机，不少城市被迫采用江心取水办法以改善饮用水质量。但江心取水的造价要高得多。2004年，全国政协与中国发展研究院联合组成的“保护长江万里行”考察团在对长江进行历时12天的考察后指出：长江污染已远远超过了人们的想像，从湖北到江西、安徽、江苏……，大型钢铁、造船、拆船等重污染企业沿江密布，而长江沿岸的污水处理场很大一部分只是一个摆设，大量的生活污水和工业污水直排入江中，在岸边形成许多污染带。目前三峡库区生活垃圾堆存总量已达到380万吨，工业固体废物堆存已超过3000万吨，每到汛期，大量垃圾随洪水沿江而下，严重污染了江水。专家指出，若再不治污，10年之后长江生态将全面恶化。

黄河被誉为中华民族的母亲河，从20世纪70年代起，就面临着污染和断

流的双重压力。按照国际通行标准，河流的开发利用率不应超过 40%，但在我国，有的年份黄河水资源利用率竟接近 70%。无节制的索取大量挤占了黄河自身的生态用水，导致黄河断流加剧、河道不断萎缩。70 年代黄河断流的年份最长历时 21 天，1996 年为 133 天，1997 年长达 226 天。80 年代初，每年排入黄河的污水为 22 亿吨，90 年代猛增到 36 亿吨，2000 年污水量更是增到 60 亿吨。2004 年，黄河干流一度 40% 河段的水质为劣五类，基本丧失水体功能。

大量的有机污染使淮河的溶氧量显著减少，有的地方甚至降到零。根据 1993 年对淮河 280 个断面的水质监测，淮河水质已经不能满足饮用水的 II、III 类水质标准，其中约 45% 的断面甚至达不到农业灌溉用水的 V 类水质标准。1994 年，由于淮河上游暴雨泄洪，导致下游居民因饮用了未能达标的自来水，出现恶心、腹泻、呕吐等症状，沿河各地自来水厂被迫停止供水达 54 天之久。由于水域严重污染，百万淮河民众饮水告急，不少地方花高代价远途取水饮用，有些地方出现居民抢购矿泉水的场面，这就是震惊中外的“淮河水污染事件”。这次事件使淮河干流约 40% 河段的水质严重恶化，严重影响了当地人民的生产和生活。由此我国开始了长达 10 年的淮河治污行动计划。治污计划实施后淮河干流水质有所好转，尤其是往年高污染河段的状况改善明显。干流水质以 III、IV 类为主，支流污染仍然严重，一级支流有 52% 的河段为超 V 类水质，二、三级支流有 71% 的河段为超 V 类水质。2004 年甚至出现污染反弹现象，主要水质污染指标竟达到或超过历史最高水平。说明水污染治理不是一朝一夕的工夫，需要多方配合，共同努力，才能有所成效。

大辽河水系总体水质较差，污染严重。监测的 50% 的河段为超 V 类水质。主要污染指标为氨氮、总汞、挥发酚、生化需氧量和高锰酸盐指数。

湖泊污染主要来自于酸雨，前面已有详述。另外，大量的生活污水、化肥、农药等通过地表径流注入湖泊，造成水体浑浊、溶解氧降低，原有的清洁的自然生态环境不见了。近几年来，湖泊污染趋于严重。尤其是靠近大城市的湖泊，几乎都受到不同程度的污染。湖泊污染的突出特点是富营养化。这是因为湖泊水体不像河水那样迅速流动，氮、磷等营养物质大量排入湖内，不断聚集，使藻类繁殖，造成富营养化。据 20 世纪 90 年代初统计，我国主要湖泊中，约有 26% 的湖泊发生富营养化。我国每年消费的洗衣粉达 300 多万吨，有 15% 的磷物质随废水排入江湖，造成严重的富营养化。太湖、巢湖、滇池等湖泊，水体富营养化现象尤为严重，每到盛夏季节，满湖绿藻，腥臭扑鼻。富营养化使水体透明度下降，溶解氧缺乏，鱼虾死亡，饮用水恶化。1997 年我国主要大淡水湖泊的污染程度依次为：滇池、巢湖（西半湖）、南四湖、洪泽湖、太湖、洞庭湖、镜泊

湖、博斯腾湖、兴凯湖和洱海。云南滇池是我国著名的高原湖泊，原来是昆明市的饮用水源，但同时也是城市污水的接纳体。自 20 世纪 90 年代以来，滇池水质日趋恶化，湖面盖满了水葫芦，蓝藻大量滋生，原来的清波袅袅、旖旎秀丽的风光被一片污秽所取代，水质只能达到灌溉水的要求。

(3) 地下水污染现状 地下水污染往往是看不见，也不易察觉的，但它的影响范围却很广，时间也很久远。由于地下水流动缓慢，地表污染一般不易波及到地下水，尤其是封闭在地层中的深层地下水，而且污染也不易在地下水层中扩散；但相对地，一旦地下水层已经遭到污染，要清除也是非常难的，因为污染了地下水，就等于污染了土壤及地层，不是清洁水质就可以解决的事情。近地表的自由地下水层由于距离地面污染源较近，因此最容易受到污染。早期自来水尚未普及时，许多家庭及学校就近自行抽用这种浅层地下水，又因本身的污染如厕所污水就近渗漏，因此水中的细菌数增加，不时发生因饮水而导致腹泻的事件。深层地下水本应不易受到污染，一般的细菌污染在地下含氧量趋近于零时很难扩散开来，但是一些重金属或有机化合物的污染却能随着深层地下水的流动而逐渐蔓延开来。这样的蔓延是非常缓慢的，但这也是最可怕之处。在我国台湾就曾发生这样一个案例，位于桃园市与八德市交界处的著名 RCA 电子工厂歇业关门后，发现原工厂员工和附近住户癌症的发病率明显高于其他地区。经调查，这都是因为当年工厂外溢的大量废有机溶剂渗入地下，造成附近居民饮用水污染的结果。这正说明了地下水污染的长期性和隐秘性。另外，深井的大量开发，加上建井的隔离水壁未按规定施工，使得表层地下水层与深层地下水层之间已不是完全相隔，近地表的污染物会以这些深井为管道，侵入深层地下水层，加速了深层地下水的水质恶化，使深井水质也越来越不可靠了。

地下水污染大致是由以下几方面的原因造成的：工业或农业废水、污水的渗入；过量开采造成的海水、苦咸水超越原有咸淡水界面而入侵到地下水层；垃圾渗滤液入渗等。生活中常见到的有机溶剂都可能是地下水的杀手之一，例如机动车的废机油、汽油、油漆等。据估计，只要 1L 的油漆渗入地面，就足以污染 250m^3 的地下水；1L 的石油可污染 770m^3 地下水；而 1L 的机油竟可污染地下水达 1000m^3 。

我国约有 $2/3$ 的城市以地下水为主要供水水源。城市地下水水质普遍趋于恶化。据统计，全国大约有 64% 的城市地下水受到严重污染，33% 的城市地下水受到轻度污染。北方一些城市的地下水污染更为严重。海河流域受到污染的地下水量，已占到地下水总资源量的 60% 以上。地下水污染物质有酚、氰、砷、硝酸盐、铬、硫、汞等。北方很多城市地下水总硬度超标十分严重。部分城市地下水中氯离子浓度也在升高。作为饮用水的地下水的污染严重地危害了人们的身体

健康。如我国淮河最大支流沙颍河由于承接了上游郑州、开封、漯河、周口等地大量的工业废水和生活污水，自 20 世纪 90 年代以来，沙颍河水开始变黑变臭，致使沙颍河沿岸的河南省沈丘县全县 21 个乡镇的地下水全都被污染，有的村民压井已经打了十多米深，水还是咸、涩，闻着一股臭味，喝着一股苦味。特别是靠近沙颍河两岸，还有主干渠附近的地方，50m 以上的浅层地下水都不符合饮用标准。由于饮用了被污染的井水，沈丘县出现了多个“癌症高发村”。一个村 14 年间癌症死亡人数 114 人。

水污染加剧了水资源短缺，直接威胁着饮用水的安全和人民的健康，影响到工农业生产和农作物安全，造成的经济损失约为国民生产总值的 1.5% ~ 3%。受污染的水通过多种方式作用于人体和环境，其影响范围大、历时长，但其表现却相对较缓，使人失去警觉，因此才会出现今天这种严重局面。

1.3.2.2 主要的水体污染物及来源

水污染有两类。一类是自然因素造成的，例如，地下水流动把地层中某些矿物溶解，使某些地区水中盐分、某些元素浓度偏高或因动植物腐烂中产生的毒物而影响了当地的水质等。另一类是人为因素造成的，主要是工业排放的废水，还包括生活污水、农田排水、降雨淋洗大气中的污染物以及堆积在大地上的垃圾经降雨淋洗流入水体的污染物。水体污染物来源有点污染源和面污染源之分。点污染源是指污染物由管道收集后集中排除，如工业废水和生活污水；面污染源又称非点污染源，主要指大面积的农田地表径流或雨水径流及农村中无组织排放的废水等。

水体污染物种类繁多，主要有以下几种类型。

(1) 悬浮物 悬浮物主要指水中呈固体状的不溶解物质，它是水体污染基本指标之一。如水中的矿物微粒、泥沙及有机的腐殖质、蛋白质等。水力冲灰、洗煤、冶金、屠宰、化肥、化工、建筑等工业废水和生活污水中都含有悬浮状的污染物，排入水体后除了使水变得浑浊、影响水生植物光合作用外，还能吸附有机毒物、重金属、农药等，形成危害更大的复合污染物沉入水底，日久后形成淤泥，妨碍水上交通和减少水库容量。

(2) 耗氧有机物 耗氧有机物的污染是我国当前最普遍的一种水体污染。生活污水、牲畜污水、食品加工、造纸、制革、印染等工业废水中会含有碳水化合物、蛋白质、油脂、木质素等有机物质，这些物质以悬浮状态或溶解状态存在于水中。它们在微生物的作用下会分解为简单的无机物，在分解过程中要消耗氧气，因而被称为耗氧有机污染物。生活污水是耗氧有机污染物的最主要来源。这类污染物造成水中溶解氧减少，当水中溶解氧浓度降到 4mg/L 以下时，将严重影响水中鱼类和其他水生生物的生长；当水中溶解氧耗尽后，有机物将

进行厌氧分解，产生 H_2S 、 NH_3 和一些有难闻气味的有机物，使水质进一步恶化。在实际工作中，常用生化需氧量（BOD）、化学需氧量（COD）、总有机碳（TOC）和总需氧量（TOD）等指标来表示水中耗氧有机物的含量。

① 生化需氧量（bio-chemical oxygen demand）简称 BOD，表示水中有机物经微生物分解时所需的氧量，用单位体积的污水所需的氧量（ mg/L ）表示。BOD 越高，表示水中需氧有机物越多。因为微生物的活动与温度有关，一般以 20 为测定的标准温度，通常采用 20 条件下培养 5 天，作为测定生化需氧量的标准时间，简称 5 日生化需氧量，用 BOD_5 表示。清洁水体中 BOD_5 浓度应低于 3mg/L ， BOD_5 超过 10mg/L 则表明水体已经受到严重污染。

② 化学需氧量（chemical oxygen demand）简称 COD，指用化学氧化剂氧化水中有机污染物时所需的氧量，以每升水消耗氧的毫克数表示。COD 值越高，表示水中有机污染物污染越重。目前常用的氧化剂主要是高锰酸钾和重铬酸钾。高锰酸钾法（简记 COD_{Mn} ）适用于测定海水等地表水；重铬酸钾法（简记 COD_{Cr} ）适用于分析污染较重的水样。目前国际标准化组织规定的化学需氧量是指 COD_{Cr} ，称 COD_{Mn} 为高锰酸钾指数。当水体中存在有毒有机物时，一般采用测定 COD 值，因为此时 BOD 值不能准确反映废水中有机物的浓度。

③ 总有机碳（total organic carbon）简称 TOC，指水中所有有机污染物中的碳浓度。高温燃烧将有机碳氧化成 CO_2 ，测所产生的 CO_2 的量，就可算出污水中有机碳的浓度。它是间接表示水中有机物浓度的一个综合性指标。在实际操作中可用仪器快速测出，几分钟就可完成。

④ 总需氧量（total oxygen demand）简称 TOD，指水体中的还原性物质（主要指有机物）燃烧变成稳定的氧化物所需的氧量。也可用仪器快速测出。

在实际应用中，由于 BOD 和 COD 两个指标反映不出难以分解的有机物的浓度，加上测定 BOD 和 COD 都比较费时间，所以国内外正在提倡用 TOC 和 TOD 作为衡量水体有机物污染的指标，在水质状况基本相同的情况下， BOD_5 和 TOC、TOD 之间存在一定的关系，只要测定出 TOC 或 TOD，就可快速推算出 BOD_5 等有机物污染指标。

(3) 植物性营养物 生活污水和某些工业废水中，经常含有一定量的氮和磷等植物营养物质；施用磷肥、氮肥的农田水中，也含有磷和氮；含洗涤剂的污水中也有不少磷。这些污水进入水体，特别是流动较缓慢的湖泊、海湾、水库等水体中时，容易引起水中藻类及其他浮游生物的大量繁殖，它们的繁殖、生长、腐败引起水中氧气大量减少，导致鱼虾等水生生物死亡，使水质恶化。这种由于水体中植物营养物质过多蓄积而引起的污染，叫做水体的“富营养化”。这种现象在海湾出现叫做“赤潮”。这种污染物还会使自来水处理厂运行困难，导致饮

用水异味。

(4) 重金属 污染水体的重金属有汞、镉、铅、铬、钒、钴、钡等。其中汞的毒性最大，镉、铅、铬也有较大危害，砷由于毒性与重金属相似，经常与重金属列在一起。重金属在自然界中分布非常广泛，在自然环境的各部分均存在着本底浓度。在正常的天然水中浓度均很低，如汞的浓度介于 0.001 ~ 0.1mg/L 之间，铬浓度小于 0.01mg/L，在河流和淡水湖中，铜的浓度平均为 0.02mg/L，钴为 0.0043mg/L，镍为 0.001mg/L。但当水体中这些重金属的浓度超标时，对生物体则具有显著的毒性，它们被生物体吸收后通过食物链浓缩千万倍，最终进入人体，造成慢性中毒或严重疾病。如著名的日本水俣病就是由于甲基汞破坏了人的神经系统而引起的；骨痛病则是镉中毒造成骨骼中钙减少的后果，这两种疾病最终都会导致人的死亡。水体汞污染主要来自于生产汞的厂矿、有色金属冶炼以及使用汞的生产部门排出的工业废水，其中化工生产中汞的排放是主要污染源。水体镉污染主要来自于工业含镉废水的排放；水体铅污染主要来自于矿山开采、金属冶炼、汽车废气、燃煤、油漆、涂料等。

(5) 酸碱污染物 水体中酸、碱、盐等无机物的污染，主要来自冶金、化学纤维、造纸、印染、炼油、农药等工业废水及酸雨。酸碱污染物排入水体会使水体 pH 值发生变化，破坏水中自然缓冲作用。当水体的 pH 值小于 6.5 或大于 8.5 时，水中微生物的生长受到限制，致使水体自净能力减弱，并影响水生生物，严重时会造成鱼虾绝迹。另外它还会腐蚀船只、桥梁及其他水上建筑。用酸化或碱化的水浇灌农田，会破坏土壤的理化性质，使土地盐碱化，影响农作物的生长。因酸碱与水体中的矿物相互作用会产生某些盐类，使水体含盐量增高，提高水的硬度，进而影响工农业及生活用水的水质。

(6) 石油类污染物 主要来自石油的开采、储运、炼制及使用过程中。含有石油类产品的废水进入水体后，会漂浮在水面并迅速扩散，形成一层油膜，阻止大气中的氧进入水中，妨碍水生植物的光合作用。石油在微生物的作用下的降解也需要消耗水中的氧，造成水体缺氧，还会使鱼类因呼吸困难而死亡。石油污染还会破坏海滨风景区和海滨浴场，造成环境的污浊。

(7) 人工合成的难降解有机物 随着石油化学工业的发展，很多自然界没有的、难分解和有毒的有机化合物被生产出来。其中污染水体的主要是有机氯农药、多环有机化合物、酚类化合物、有机重金属化合物、合成洗涤剂等。它们的特点是能在水中长期稳定地存留，并通过食物链富集，最后进入人体。它们中的一部分具有致癌、致畸和致突变作用，对人类的健康构成极大威胁。

DDT 是一种有机氯农药，1942 年开始在世界范围内广泛应用，在发展农业、林业和预防昆虫传播的虫媒传染疾病尤其是在控制疟疾和伤寒等疾病方面都做出

过重大贡献。DDT 的发明人——瑞士化学家米勒并因此而获得了 1948 年诺贝尔生理医学奖。但由于 DDT 的持效性强，它在土壤中持久性可达 4 年之久，因而也就意味着它相当稳定，故能在自然界及生物体内较长时间停留，并通过食物链富集，在动物体内特别是动物体内的脂肪组织内积累，还可通过胚胎传给胎儿，或通过母乳毒害婴儿，形成典型的累积性残留，对人体健康和生态环境都有不利影响。随着 DDT 更为广泛的应用，它对环境的污染也日益凸显出来。早在 1960 年，美国加利福尼亚州的图利湖发生食鱼性鸟类大量死亡事件，检查发现小鸕鹚体内脂肪中 DDT 的含量比湖水中高 77 万倍。20 世纪 70 年代，人们发现美国有 80% 的雕类失去生育能力，鸟蛋蛋皮软化，在上述鸟体中检测出高浓度的杀虫剂。1980 年，人们将大量化学结构与 DDT 相似的杀虫剂倒入佛罗里达州的 Apopka 湖，直至 1985 年才发现该湖 90% 的短吻鳄消失，余下的雄鳄阴茎长度只为正常的 75%，体内睾丸酮含量显著下降，雌鳄的子宫和卵泡异常，在其蛋黄中检测出 DDT 和 DDE。通过现代检测仪器，在大量使用过 DDT 的区域，在生物体、自然环境及没有直接接触过农药的野生动物身上，都能检测到 DDT 的残留。甚至在远离人类的南极企鹅体内竟然也发现了 DDT，也就是说，DDT 已经把整个地球给污染了，大量动植物以及人类本身因此而死亡。有人做过试验，DDT 可以在人体内保留至少 50 年以上。所以在 20 世纪 60 年代末 70 年代初，美国及西欧许多发达国家开始宣布限制和禁止使用 DDT，我国台湾于 1972 年 7 月 1 日宣布禁止使用，我国大陆也于 1983 年宣布停止生产和使用。但 DDT 的危害不是马上就会消除的。

合成洗涤剂由表面活性剂、增净剂等组成。表面活性剂在工业上和生活中的用途极为广泛，诸如家用各种洗涤剂、汽车冲洗行业中大量使用的清洗剂等，它们在环境中存留时间较长，消耗水体中的溶解氧，对水生生物有毒性，能造成鱼类畸形。增净剂为磷酸盐，可使水体富营养化。洗涤剂污水有大量泡沫，给污水处理厂运转带来困难。

(8) 放射性物质 主要来自核工业和使用放射性物质的工业和民用部门。放射性物质能从中或土壤中转移到生物体内，并发生浓缩和富集。放射性物质释放的射线会使人的健康受损，引发血癌等疾病。

(9) 病原体 生活污水、医院污水和屠宰、制革、洗毛、生物制品等工业废水，常含有病原体，会传播霍乱、伤寒、胃炎、肠炎、痢疾和寄生虫病等。通常以大肠杆菌和细菌数为衡量指标。

(10) 热污染 废水排放引起水体的温度升高，被称为热污染。热污染虽然没有肉眼可见的污染物，但它的危害却不可小觑。热污染会影响水生生物的生存及水资源的利用价值。水温升高还会使水中溶解氧浓度减少，同时加速微生物的

代谢速率，使溶解氧浓度的下降更快，最后导致水体的自净能力降低。另外热污染还会改变水体群落的物种组成，降低物种多样性，还可能使水生动物的行为发生改变，影响鱼类的迁移和产卵等。热电厂、金属冶炼厂、石油化工厂等常排放高温的废水。

1.3.2.3 水体污染的危害

(1) 危害人体健康 水体污染后，通过饮水或食物链，污染物进入人体。污染水对人体的危害一般有两种：一种是污水中的致病微生物、病毒、寄生虫等引起传染性疾病和寄生虫病；另一种是污水中含有的有毒物质（如重金属）和致癌物质（如砷、铬、钡类、苯并[a]芘等）导致人急性、慢性中毒或致死。

世界上80%的疾病与水有关。伤寒、霍乱、胃肠炎、痢疾、传染性肝病是人类五大疾病，均由水的不洁引起。世界著名医学博士、日本的林秀光先生在其权威著作《因水而死》中大声疾呼：人类每年饮用不干净的水是疾病的主要原因，如果不改变水的质量，人类将因水而死亡。致癌物质可以通过食用受污染的食物（粮食、蔬菜、鱼肉等）进入人体，也可以通过饮水进入人体。据调查，饮用受污染水的人，患肝癌和胃癌等癌症的发病率，要比饮用清洁水高出61.5%左右。当含有汞、镉等元素的污水排入河流和湖泊时，水生植物会把汞、镉等元素吸收和富集起来，通过水生植物→水生小动物→小鱼→大鱼→人体这样一条食物链，在人体内富集，人成了汞、镉等有毒元素的最终“落脚点”。

1950年发生在日本九州水俣镇震惊中外的“水俣病”，就是居民长期食用被甲基化汞和汞废水污染的海产品造成的。最初是发现有些猫出现疯癫麻痹状态，最后跳海而死；后来开始出现口齿不清、面部发呆、手脚发抖、精神失常，严重时呈疯癫状态直至悲惨死去的病人。这个镇共有4万居民，几年中先后有1万人不同程度地患有此种病状，因此病而死亡的人数近千人，其后附近其他地方也发现此类症状。经数年调查研究，直到1956年才找到病因。原来水俣镇有一个合成乙酸工厂，在生产中采用氯化汞和硫酸汞两种化学物质作催化剂，全部生产废水最后都排入临近的水俣湾内，并大部分沉淀在湾底的泥里。氯化汞和硫酸汞本身虽然也有毒，但毒性不太强，然而当它们进入海底泥里通过细菌作用后，就会变成毒性十分强烈的甲基汞，甲基汞每年能以1%速率释放出来，对上层海水形成二次污染，长期生活在这里的鱼、虾、贝类最易被甲基汞所污染。据测定，水俣湾里的海产品含有汞的量已超过可食用量的50倍，居民长期食用此种含汞的海产品，自然就成为甲基汞的受害者。甲基汞一旦进入人体，就会迅速溶解在人的脂肪里，并且大部分聚集在人的脑部，黏在神经细胞上，使细胞中的核糖酸减少，引起细胞分裂死亡。水俣病的遗传性也很强，孕妇吃了被甲基汞污染的海产品后，可能引起婴儿患先天性水俣病，就连一些健康者（可能是受害轻微，无

明显病症)的后代也难逃厄运。许多先天性水俣病患者,都存在运动和语言方面的障碍,其病状酷似小儿麻痹症。

水俣病是直接由汞对海洋环境污染造成的公害,迄今已在很多地方发现类似的污染中毒事件,同时还发现其他一些重金属,如镉、钴、铜、铅、铬以及非金属砷等都对人体有一定的毒害。饮用了镉污染的水会造成肾、骨骼病变,导致“骨痛病”,摄入硫酸镉 20mg,就会造成死亡;铅造成的中毒,会导致贫血和神经错乱;饮用含砷的水,会使体内许多酶受到抑制或失去活性,造成机体代谢障碍,皮肤角质化,引发皮肤癌等。由此,环境科学家认为沉积物中的重金属污染是环境中的一颗“定时炸弹”,当外界条件适应时,就可能爆炸。

近年来,很多人开始关注环境激素对人体的危害。环境激素是指由于人类活动而释放到环境中的能影响和扰乱生物体内分泌系统的一类有害化学物质,如二噁英、有机氯农药、合成洗涤剂,由于它们的化学性质稳定,几乎不能进行生物降解,因而具有很强的环境滞留性。有机氯农药会在脂肪中蓄积,对人和动物的内分泌、免疫功能、生殖机能均造成危害。据研究,男性精子数的下降,患睾丸癌人数的上升,鸟类中的蛋壳变薄现象等,都是环境激素惹的祸。还有人指出,水体污染还会造成自然流产和先天残疾。

据世界银行调查资料,与其他收入水平相当的亚洲国家相比,我国水供应与卫生条件是好的,尽管在城市和农村地区之间存在一些差异。1990年,我国只有 1.5% 的总死亡率和 3% 的总疾病负担源于与供水及卫生条件有关的普通疾病(如腹泻、肝炎、沙眼、线虫病等)。相比之下,与空气污染有关的慢性障碍性呼吸道疾病占总死亡率的 16% 和总疾病负担的 8.5%。目前,我国的城市卫生系统正处于过渡时期——由于化肥的广泛使用以及农村收入的提高,用于农业的粪便收集系统已基本消失了,城市污水总量随城市人口的增长而上升,但现代化的污水收集和处理系统尚未形成。这种情况可能会导致全国范围,尤其是北方地区的肠道疾病发病率的增加。水污染对于饮用水源的威胁,也必然带来对人体健康的威胁。

(2) 降低农作物的产量和质量 用污染水灌溉农田将会降低农作物的产量。有些污染物会引起农作物变种,如只开花不结果,或者只长秆不结籽等。如果灌溉水中的污染物质浓度过高则会导致作物枯萎死亡。1986年,黄河水系蟒河水严重污染,造成了用污染水灌溉的上千亩农田减产和绝收。即使污灌区的作物获得丰收,农作物的品质也必然会受到影响。研究表明,在一些污水灌溉区生长的蔬菜或粮食作物,可以检出痕量有机物,这些积聚在农作物中的有害成分会危及到人类的健康。在提倡食用绿色食品、关注人类健康的今天,这样的蔬菜和粮食将是不受欢迎的。另外,污染物质滞留在土壤中还会恶化土壤。

(3) 影响渔业生产的产量和质量 渔业生产的产量和质量与水质密切相关。湖泊、水库由于水污染而造成鱼类大量死亡的事件已经不是个别事件。酸雨造成的水质恶化,使很多湖泊中的珍稀鱼类数量减少甚至灭绝。水污染除了造成鱼类死亡影响渔业产量外,还会使鱼类和水生生物发生变异及有害污染物的富集,使它们的食用价值大大降低。如位于我国辽宁省境内的参窝水库,长期接纳本溪市的工业废水和生活污水,水域污染严重,1988~1989年经现场测定,鱼体内检测出酚、砷、汞、镉、铅、锌等多种有毒物质。其中,酚超标率为33.3%,砷超标率为16.7%,锌超标率为25.0%。大多数鱼类均有异味,无法食用,高龄鱼体内残毒含量尤高。

(4) 加剧城市和农村的缺水问题 水体污染实际上减少了可利用的水资源量,使我国乃至全球面临的缺水问题更为严峻。在城市地区,这一问题尤为突出,因为城市地区一般水污染严重,而它们对水的需求量却很大。目前,我国缺水城市有300多个,日缺水量达 $1600 \times 10^4 \text{m}^3$ 。南方城市中,因水污染导致的缺水量占这些城市总缺水量的60%~70%,北方和沿海城市缺水则更为严重。显然,如果对水污染趋势不加以控制,今后的缺水状况将更加严重。

(5) 制约工业的发展 由于很多工业需要利用水作为原料、洗涤产品或直接参加产品的加工过程,所以水质恶化将直接影响到产品的质量。工业冷却水的用量很大,水质恶化也会造成冷却水循环系统的堵塞、腐蚀和结垢问题,水硬度的增高还会影响锅炉的寿命和安全。

(6) 损害海洋生态系统 导致海洋生态系统受损的主要是石油污染。近年来,每年排入海洋的石油及其制品高达1000万吨左右,极大地干扰了海洋生态系统的平衡,已成为世界性的严重问题。

石油进入水体后会漂浮在水面并迅速扩散,形成一层油膜,阻止了大气中的氧气向海水中扩散,还会因自然降解而消耗水中大量的氧气,若石油进入溶解氧为 8mg/L (海水温度 15°C ,盐度350时海水中的饱和值)的海水,完全氧化 1kg 石油需消耗 410m^3 海水中的氧,相当于截面 1m^2 、深为 410m 水柱中的氧量。所以被石油污染的水域将会处于局部缺氧状态,海洋藻类等的光合作用效率急剧降低,水生动物会因缺氧而死亡。

原油在海水中扩散、乳化,破坏鱼鳃,并进入鱼类的循环系统,轻则使鱼类失去食用价值,重则导致鱼类死亡。此外,油污粘到鸟和海兽的身上使其失去游泳和飞行的能力,导致觅食困难而致死。黏度大的石油堵塞水生动物的呼吸和进水系统,使之窒息死亡。

石油除了能导致海洋生物的死亡外,还会干扰水生生物的化学信息。许多水生生物的觅食、交配、迁徙等都要靠某些烃类传递信息。试验证明,微量的煤油

可使龙虾离开天然觅食场所，游向石油泄漏区，这些错误的信息干扰了海洋生物的正常生存。

石油及其产品都有一定的毒性，鱼类在极微的浓度下，就会成为油臭鱼。特别是对幼鱼和鱼卵的影响更大，在受石油污染的水域里孵出的鱼苗，多数为畸形，生命力弱，极易死亡。试验表明，在含油量为 0.1mg/L 的海水中，孵出的鱼苗全有缺陷；当含油量降到 0.01mg/L 时，鱼苗中的畸形率仍高达 23% ~ 40%，而正常情况下，鱼的畸形率一般不会超过 7% ~ 10%。

(7) 导致水体富营养化和海洋赤潮发生 当含有大量氮、磷等植物营养物的废水排入水体后，会引起水体富营养化和海洋赤潮的发生。在正常情况下，氧在水中有一定溶解度。溶解氧不仅是水生生物得以生存的条件，而且氧参加水中的各种氧化还原反应，促进污染物转化降解，是天然水体具有自净能力的重要原因。当富有营养的污水排入湖泊和海洋后，会促进水中藻类暴发性增殖，使水体通气不良，溶解氧下降，甚至出现无氧层，随后水生植物大量死亡腐烂，水面发黑，水体发臭，湖泊逐渐衰亡，这种现象称为水体富营养化。富营养化的水臭味大、颜色深、细菌多，不能直接利用，水中鱼类大量死亡。

赤潮是在特定的环境条件下，海水中某些浮游植物、原生动物或细菌暴发性增殖或高度聚集而引起水体变色的一种有害生态异常现象。海洋浮游藻类是引发赤潮的主要生物，在全世界 4000 多种海洋浮游藻类中有 260 多种能形成赤潮，其中，最常见的有夜光藻、腰鞭毛藻、裸甲藻等 10 个种类。这些藻类呈红色或砖红色，大量聚集在海面，随着海水的波浪起伏，犹如红色浪潮，故称赤潮。但赤潮并不一定都是红色的，由于形成赤潮的主要浮游生物种类、数量不同，赤潮的颜色也不同。如鞭毛藻可引起绿潮，某些硅藻产生红褐色潮，还有黄潮、蓝潮、白潮等。值得指出的是，某些赤潮生物（如膝沟藻、裸甲藻、梨甲藻等）引起赤潮时，海水并不呈现任何特别的颜色。因此，赤潮只是一个历史沿用名，它泛指这一类海洋藻菌灾害。

赤潮的发生原因比较复杂。关于赤潮发生的机理虽然至今尚无定论，但是赤潮发生的首要条件是赤潮生物要增殖达到一定的密度，否则，即使其他因子都适宜，也不会发生赤潮。在正常的理化环境条件下，赤潮生物在浮游生物中所占的比重并不大，但如果环境发生异常变化，就会使某些赤潮生物过量繁殖而引发赤潮。大多数学者认为，赤潮的发生与下列环境因素密切相关。

① 海水富营养化是赤潮发生的物质基础和首要条件。随着现代化工农业生产的迅猛发展，沿海地区人口的增多，大量工农业废水和生活污水如化肥和洗涤废水等未经处理就直接排入海洋，使氮、磷、有机质等营养物质在海水中富集，导致近海、港湾水体富营养化。此时，水域中氮、磷等营养盐类，铁、锰等微量

元素以及一些特殊有机物的浓度严重超标，为赤潮生物的快速大量繁殖创造了有利的营养条件，甚至可使某些浮游生物独霸一方，出现赤潮现象。研究表明，工业废水中含有的某些金属可以刺激赤潮生物的增殖。在海水中加入小于 3mg/L 的铁螯合剂和小于 2mg/L 的锰螯合剂，可使赤潮生物卵甲藻和真甲藻达到最高增殖率；相反，在没有铁、锰元素的海水中，即使在最适合的温度、盐度、pH 值和基本的营养条件下也不会增加种群的密度。其次，一些有机物质也会促使赤潮生物急剧增殖，如用无机营养盐培养裸甲藻，生长不明显，但加入酵母提取液时，则生长显著，加入土壤浸出液和维生素 B₁₂ 时，光亮裸甲藻生长特别好。赤潮多发生在春夏温暖季节的雨过天晴、风和日丽、海流缓慢、水温较高的时段内。此时河流可把陆地的大量营养物质（碳、氮、磷、硅等）冲入海里，充足的阳光可加速浮游植物的光合作用，使其大量繁殖且不易消散，故而形成赤潮。

② 水文气象和海水理化因子的变化是赤潮发生的重要原因。海区的地理位置、地形特征、水文、气象、海流、海况等，是形成赤潮的自然因子。在海水流速缓慢或停滞的内湾，较封闭海湾的交汇面及排污口附近沿岸，海水出现上层温跃层，中间有逆温层或有上升流的海域，或因季风影响，出现无氧缺氧水团，强台风、大暴雨之后的盐度下降等，均可成为赤潮形成的条件。

海水的温度是赤潮发生的重要环境因子，20~30 是赤潮发生的适宜温度范围。科学家发现一周内水温突然升高 2 以上是赤潮发生的先兆。海水的化学因子如盐度下降也是促使赤潮生物大量繁殖的原因之一。由于径流、涌升流、水团或海流的交汇作用，使海底层营养盐上升到水上层，造成沿海水域高度富营养化。营养盐类浓度急剧上升，引起硅藻的大量繁殖。这些硅藻过盛，特别是骨条硅藻的密集常常引起赤潮。这些硅藻类又为夜光藻提供了丰富的饵料，促使夜光藻急剧增殖，从而又形成粉红色的夜光藻赤潮。据监测资料表明，在赤潮发生时，水域多为干旱少雨，天气闷热，水温偏高，风力较弱，或者潮流缓慢等水域环境。

③ 海水养殖的自身污染亦是诱发赤潮的因素之一。随着沿海养殖业的发展，尤其是对虾养殖业的蓬勃发展，使海洋出现了严重的自身污染问题。在对虾养殖中，由于人工投喂的配合饲料和鲜活饵料的量偏大，池内残存饵料增多，而虾池每天都需要换排水，所以带有大量残饵、粪便的虾池水每天都排入海中，这些水中含有的氨、氮、尿素、尿酸及其他形式的含氮化合物加快了海水的富营养化，为赤潮生物提供了适宜的生物环境，使其增殖加快。由此可见，海水养殖业的自身污染也促使了赤潮的发生。

赤潮已被世界公认为海洋中的三大灾害之一，它不但大面积污染海洋环境，还使得海洋生物全军覆没，给海洋经济带来巨大损失，被海洋专家称为“海上

赤魔”。赤潮的危害主要有以下几个方面。

① 破坏海洋生态系统的平衡。海洋是一种生物与环境、生物与生物之间相互依存、相互制约的复杂生态系统。系统中的物质循环、能量流动都是处于相对稳定、动态平衡的。当赤潮发生时这种平衡遭到干扰和破坏，致使一些海洋生物不能正常生长、发育、繁殖，导致一些生物逃避甚至死亡，破坏了原有的生态平衡。赤潮对水生生物最大的威胁是引起水中缺氧。由于赤潮生物大量繁殖，覆盖整个海面，而且死亡了的赤潮生物极易为微生物分解，从而消耗了水中溶解氧，使海水缺氧甚至无氧，导致海洋生物的大量死亡。因海水缺氧而产生的 H_2S 和 CH_4 对海洋生物也有致死的作用。有些海洋生物，如许多鞭毛藻能分泌大量的黏性物质，能黏附在贝类和鱼类的鳃上，使其窒息死亡。一些微细的浮游生物大量繁殖，也会黏住海洋动物的鳃，使其呼吸困难直至死亡。另外，有的赤潮生物会产生一种很强的毒素，该毒素排入水中后会对海洋生物产生毒害作用。赤潮生物的死亡，还会促使细菌繁殖。有些种类的细菌或由这些细菌产生的有毒物质能将鱼、虾、贝毒死。

② 给海洋渔业生产带来巨大的经济损失。当某一海域发生赤潮，对水产业的危害是显而易见的。赤潮会导致大量鱼、虾、贝的死亡，另外，若是有毒赤潮，赤潮藻中的“藻毒素”还会在贝类和鱼类的身体里累积，导致海产品的质量下降。据统计，1965 ~ 1973 年间，日本全国因赤潮造成的渔业经济损失达 2417 亿日元，每年平均几百亿日元。仅 1989 年一年，我国沿海就有六个地区遭受赤潮的袭击，直接经济损失 2 亿元以上，其中 8 ~ 10 月份，河北省黄骅市附近海域发生的大面积赤潮，对虾养殖遭受了灭顶之灾，直接经济损失达 2 亿多元。唐山市和沧州市则分别因此损失 8000 多万元和 3000 多万元。1990 年在我国海南岛西北部海域也因赤潮造成 2800 多万元的渔业损失。1991 ~ 1998 年，渤海监测到的赤潮就发生了 30 多起，影响面积达数千平方千米，造成的经济损失总计达数十亿元。

③ 对人体健康造成危害。有毒赤潮引发的赤潮毒素统称“贝毒”，贝毒是目前已知的最毒的有机化合物，其毒素比眼镜蛇毒素还高 80 倍，比一般的麻醉剂，如普鲁卡因、可卡因还强 10 万多倍。包括麻痹性贝毒、腹泻性贝毒、健忘性贝毒、神经性贝毒等。人若误食了含有麻痹性毒素的贝类，轻则出现唇舌麻木，重则会发展到手臂、腿、颈部，并伴有头晕、恶心、胸闷、站立不稳、腹痛、呕吐等症状，最严重的会导致呼吸麻痹，使人死亡。腹泻性毒素的症状则类似于食物中毒，该类毒素对人体的肝细胞具有破坏作用。健忘性毒素和神经性毒素能使人暂时失去某些记忆，但目前我国还没有发现后两类贝毒。赤潮毒素引起人体中毒事件在世界沿海地区时有发生。据统计，全世界发生赤潮毒素的贝类中毒事件约

300 多起，死亡 300 多人。自 20 世纪 60 年代以来，我国已经有 600 多人因误食有毒的贝类而中毒，其中死亡 29 人。1986 年我国福建东山县居民因吃了赤潮发生区的“菲律宾蛤仔”，造成 136 人中毒（绿甲藻中毒），1 人死亡。2002 年，福建宁德、青田、罗源等地先后发生 50 多人因食用锥螺而中毒，死亡 3 人。

目前，赤潮已成为一种世界性的公害，除我国外，美国、日本、加拿大、法国、瑞典、挪威、菲律宾、印度、印度尼西亚、马来西亚、韩国、香港等 30 多个国家和地区赤潮发生都很频繁。美国和日本曾是世界上两个赤潮最为严重的国家。20 世纪 50 年代到 60 年代中期，美国佛罗里达州沿岸几乎每年都有赤潮发生，造成了鱼、虾、贝类的大量死亡，就连以这些生物为食的海龟、海豚也不能幸免于难。日本沿海海域更是赤潮多发区域，从 1970 年以来，赤潮已成为日本一种不可避免的海洋灾害，其中东京湾、伊势湾、濑户内海更是赤潮频繁，几乎每年都有赤潮发生，夏季尤其严重。以濑户内海为例，在 1967 ~ 1987 年的 20 年间，共发生赤潮 3841 次，其中造成严重灾害的有 387 次；1975 年和 1976 年两年，每年都在 300 次以上。韩国 20 世纪 70 年代发生赤潮 104 次。

我国在 20 世纪 80 年代后期，赤潮呈逐年增多的趋势，近年来赤潮更是频频发生，发生海域也越来越广。据不完全统计，1980 ~ 1992 年，在我国海域共发生赤潮近 300 起，是 70 年代的 15 倍，赤潮发生的范围涉及南海、东海、黄海和渤海，其中珠江口、湛江港、舟山群岛、长江口、胶州湾、大连湾、辽东湾和渤海湾是赤潮的多发区。1989 年 8 月下旬，渤海第一次发生最大赤潮，面积达 200km^2 ，造成的渔业损失近 3 亿美元；1998 年 9 月下旬，渤海再次发生大面积赤潮，面积达 3000km^2 ；1999 年 5 月份以来，渤海莱州湾、渤海湾和辽东湾、长江口及广东近岸海域连续发生大面积赤潮，特别是 7 月 13 日在辽东湾海域发生的赤潮，面积达 6300km^2 ，是有历史记载以来范围最大的一次赤潮；2000 年在我国海域监测区域共发生赤潮事件 29 起，其中渤海 8 起（赤潮发生面积 2461km^2 ）、黄海 4 起（面积 850km^2 ）、东海 13 起（面积 12446km^2 ）和南海 4 起（面积 60km^2 ）。发生在舟山群岛附近的赤潮，是 2000 年以来发生在我国海域面积最大的一次，赤潮区域连绵长约 80km，宽约 57km，呈褐色，形状为条状和片状，面积约为 4560km^2 。另据浙江省海洋监测预报中心公布的资料显示，2003 年仅浙江海域记录到的赤潮就有 49 次，赤潮生物主要为新月菱形藻和锯齿原甲藻，虽存在有毒赤潮生物种类，但均未检出赤潮毒素，未造成人员中毒和大量养殖水产品死亡。2004 年 6 月在渤海海域再次发现大面积有毒赤潮，9 月在广东深圳海域出现较大面积原甲藻赤潮。此次赤潮始发于 2004 年 9 月 1 日，在短短的 6 天里，面积从 5km^2 逐日增大到 40km^2 ，每升海水中含原甲藻细胞数从 8.6×10^6 个上升到 2.7×10^7 个，颜色由淡褐色转为暗褐色。经有关部门采样鉴定后发现，此次赤潮为无毒赤潮，不会对所在海域的海

洋生物产生致命性的影响。

我国香港自 20 世纪 70 年代起，随着市区扩大，经济发展，赤潮的发生频率也是逐年增加。1998 年 4 ~ 6 月间发生在香港海中的赤潮造成的损失约 7000 万港币。

(8) 水污染造成的经济损失 水污染对人体健康和农业、渔业、工业生产及生态环境的负面影响都会表现为经济损失。如疾病多发意味着需要支付更多的医药费；对生态环境的破坏意味着治理污染和修复环境的费用大幅度增加。

我国水污染造成的经济损失目前尚无确切统计数据，但估计每年经济损失至少在百亿元人民币以上。据欧盟的统计，因污染造成的经济损失通常占国民经济总产值的 3% ~ 5%。与国外相比，我国生产管理和技术水平相对落后，单位产值排污量大，处理效率低，估计污染造成的经济损失会比他们还要高。

1.3.2.4 水体污染的防治对策

由于水污染造成了极严重的后果，许多国家已采取措施对江河湖泊和海洋进行保护和治理。水污染的来源主要有工业废水、农业污水和城市生活污水，所以要防治水体污染也必须从这三方面下手。

在我国总污水排放量中，工业废水排放量约占 60%，所以工业水污染的防治是水污染防治的首要任务。在产业规划和工业发展中，贯穿“可持续发展”的指导思想，按照“物耗少、能源少、占地少、污染少、运量少、技术密集程度高及附加值高”的原则，限制发展那些能耗大、用水多、污染大的工业，积极发展第三产业，以降低单位工业产品或产值的污染物排放负荷。积极推行清洁生产，将污染物尽可能消灭在生产过程中，使废水排放量减少到最少，目前许多国家已开始使用无水造纸法、无水印染法，这些生产工艺根本就不排放废水。此外，工业用水封闭化也正在各个领域普遍推广，加拿大一纸浆厂各个工序组成一个封闭系统，废水和化学品可在封闭系统中循环利用。

建立污水处理厂是减少水体污染的有力措施，瑞典已建成污水处理厂近 2000 座，而英国、美国、法国和德国，平均每 1 万人就有 1 座污水处理厂。我国的城市基础设施落后，城市污水的集中处理率还不足 10%，许多城市至今还没有污水处理厂，工业废水处理率据报告为 87%，实际情况远远低于此数，许多处理设施没有正常运行，甚至基本不运行，达标排放很多流于形式。因此有计划、有步骤地建设城市污水处理厂，并真正让它们运行起来，是解决城市水污染的重要手段。污水处理方法大致有物理法、化学法和生物法三大类。物理法主要用于去除废水中不溶性的悬浮污染物，主要工艺有筛滤截留、重力分离、离心分离等；化学法是利用化学反应来分离、回收废水中的无机或有机的溶解物质或胶体物质，将其转化为无害物质，主要工艺有中和、混凝、化学沉淀、氧化还原、吸附、萃取等；生物法就是

利用微生物分解氧化有机物的功能，采用一定的人工措施，营造有利于微生物生长、繁殖的环境，使微生物大量增殖，以提高其氧化分解有机物的能力，从而使废水中的有机污染物得以净化的方法。生物法又分为好氧生物处理和厌氧生物处理两大类。好氧生物处理是利用好氧微生物，在有氧条件下，将废水中的有机物分解成 CO_2 和水，是废水生物处理中的主要方法，工艺包括活性污泥法、生物滤池、生物转盘、生物接触氧化等；厌氧生物处理是利用兼性厌氧菌和专性厌氧菌在无氧条件下降解有机污染物的处理技术，最终产物为 CH_4 和 CO_2 ，多用于有机污泥、高浓度有机工业废水和低浓度城市污水的处理。

人工湿地是 20 世纪 80 年代蓬勃兴起的一种废水处理新技术，对污染物中的氮、磷、有机物、金属离子等具有去除作用。人工湿地净化污水的过程是通过湿地生态环境中的植物、基质、微生物所发生的物理、化学、生物作用的协同效应来实现，这些效应包括沉淀、吸附、过滤、分解、离子交换、络合、硝化和反硝化、营养元素摄取、生命代谢活动等。人工湿地中的基材可由砾石、砂、叶岩、炭、泥板岩、轻质聚合物材料、煤渣等组成，可用于湿地且净化效果较好的植物有芦苇、香蒲、凤眼莲、水生花、菖蒲、茭草、灯心草、池杉、菱、美人蕉等。

最常见的农村水污染是各类面污染源，如农田中使用的化肥、农药，会随雨水径流进入地表水体或渗入地下水体；畜禽养殖粪尿及乡镇居民生活污水等，也往往以无组织的方式排入水体，其污染面广而分散，污染负荷也很大。要解决农村水污染，合理地利用农药和化肥是头等大事，采用高效、复合、缓效新化肥品种，大力推广生物肥料的使用，开发应用生物防治病虫害技术，减少有机农药的使用量，发展低毒、高效、低残留新农药；加强畜禽粪尿的综合利用，改进粪尿清除方式。对一些污染严重、不能达标的乡镇企业（如造纸、电镀、印染等企业）坚决实行关、停、并、转，以免对环境造成污染和危害。

由于世界各国都采取了一些治理水污染的措施，所以就全球来讲，部分地区的水质已经恢复，一度绝迹的生物又开始出现了，有的地区甚至已经变成风景宜人的旅游区。这说明只要认真治理，水污染问题是完全可以解决的，虽然目前距离这一目标还十分遥远。

1.4 土地环境问题

1.4.1 土地荒漠化

1.4.1.1 荒漠化概念

荒漠化最早是在 1949 年由法国人奥布雷维莱（A. Aubreville）提出的，但一直以来，人们只是把它当做一种自然现象而听之任之，直到 20 世纪 60 年代末

70年代初，非洲撒哈拉周边地区发生了连续干旱和随之而来的饥荒，荒漠化才作为一个代表全球性环境恶化的严重问题引起各国政府和科学界的密切关注。1977年联合国举行了荒漠化会议，制定了防治荒漠化的行动纲领，但没有形成明确的定义。如有许多科学家认为干旱区的农业生产是人类额外的收获，荒漠才是本质属性。在这种认识下，在干旱区，特别是在非洲，防治荒漠化的行动没有很好地得到实施。1986年世界气象日将“气候变化、干旱和荒漠化”作为宣传主题，使荒漠化问题进一步受到公众的关注。1992年6月，包括我国在内的100多个国家元首和政府首脑与会，170多个国家派代表参加了巴西里约的环境与发展大会，大会将荒漠化列为国际社会优先采取行动的领域。1994年10月全球112个国家在法国巴黎签署了《联合国防治荒漠化公约》，并将每年的6月17日定为“世界防治荒漠化和干旱日”，说明了荒漠化问题已引起国际社会的广泛重视。1996年12月，《联合国防治荒漠化公约》正式生效，为世界各国和各地区制定防治荒漠化纲要提供了依据，迄今为止，已有包括我国在内的185个国家签署并批准了这一公约。

荒漠化是包括气候变异和人类活动在内的种种因素造成的干旱、半干旱和亚湿润干旱区的土地退化。这个概念包括三层含义。一是造成荒漠化的原因是包括气候变异和人类活动在内的种种因素。二是荒漠化主要发生在干旱、半干旱和亚湿润干旱区，即年降水量与潜在蒸发量之比在0.05~0.65之间的地区。实际上，荒漠化不限于沙质荒漠的边缘，东南亚、我国南方、赤道非洲以南、巴西东北部的土地荒漠化，都分布在具有干旱季节的湿润、半湿润地区。三是表现形式为土地退化。这不是一般的土壤退化，是指由于使用土地因一种因子或数种因子结合致使干旱、半干旱和亚湿润干旱地区的雨浇地、水浇地或草原、牧场、森林和林地的生物或经济生产力和复杂性下降或丧失。具体地说，包括土地生物生产量的减少、土地生产潜力的衰退、土地资源的丧失、生物多样性的减少以及地表出现不利于发展生产的地貌形态（如沙丘、侵蚀沟等）。荒漠化是通过多种营力过程形成的，包括流沙移动、风蚀、水蚀、盐渍化、水渍化等。其中流沙移动和风蚀作用占全球退化土地面积的41.7%；水蚀作用占45.1%；盐渍化等占9.7%；水渍化占3.5%。风蚀是指地表细颗粒物被风吹起，随风飞走，造成对地表的侵蚀作用。水蚀有两种方式：机械侵蚀和化学溶蚀。机械侵蚀是降雨或流水以其动能产生作用力，使土壤物质脱离地面，并被流水带走；化学溶蚀是流水将可溶性物质溶解、带走。通常所说的水蚀主要指机械侵蚀。

所谓荒漠是指气候干旱、降水量小、蒸发量大、植被稀少、岩石裸露或沙砾覆盖地面的地理景观。这些地区地面温度变化大，物理风化强烈，风力作用活跃，地表缺水，植被生长条件差，仅有少量植株低矮、小叶或无叶、耐旱耐盐、

生长期短暂的植物，土壤多为盐碱土。荒漠按地貌特征及地面组成物质来分的话，可分为岩漠（石质荒漠）、砾漠（沙砾质荒漠）、沙漠（沙质荒漠）和泥漠（泥质荒漠）四类。岩漠主要分布在干旱区的低山、丘陵及山麓地区，主要为基岩裸露的山丘及山脊剥蚀面，由于物理风化强烈，加上重力及暴雨作用，山坡上不断地形成大量的风化碎屑物。砾漠多发育在山前地区，地貌上是由洪积-坡积物组成的倾斜平原，地面覆盖着大小不同的砾石和泥沙。在风力作用下，细粒沙土被搬走，留下粗大砾石。砾漠蒙古语称为戈壁，我国习惯上把岩漠也归入其中，将其称为石质戈壁。砾漠的分布很广，如我国的内蒙古大戈壁、河西走廊等。沙漠主要发育在山地丘陵外围的平原或盆地中，地表覆盖着大片沙丘或沙地。沙子主要是四周山地河流带来的冲积物及湖积物，部分为借助风力搬运而来的当地风化残积物和细粒碎屑。沙漠是荒漠中分布最广的一种类型，全世界沙漠面积大约为 $700 \times 10^4 \text{ km}^2$ ，占陆地面积的 4.7%，主要分布在北非、中亚、西南澳大利亚等地，我国最大的沙漠是位于新疆的塔克拉玛干大沙漠，面积为 $33.76 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。泥漠是由黏土组成的荒漠，主要分布在干旱区的低洼地带或封闭盆地中，黏土物质由山地河流或暴雨搬运而来，堆积后干涸形成。地面平坦、龟裂，常有盐渍化现象。当大量盐粉（如氯化物、硫酸盐、碳酸盐等）被地下水带到地面，水分蒸发，盐分析出，此时的泥漠就称为盐漠。

荒漠化的英译为 desertification，我国习惯上翻译为沙漠化，实际上，沙漠化只是荒漠化的一种类型，即沙质荒漠化。是指在非沙漠地区，由于人为活动的诱发，导致沙质地表出现了以风沙活动为标志的类似沙漠景观的土地退化过程。

1.4.1.2 荒漠化现状

荒漠化是当今世界上最严重的环境与社会经济问题。联合国环境规划署曾三次系统评估了全球荒漠化状况。从 1991 年底的评估结果来看，全球荒漠化面积已从 1984 年的 $34.75 \times 10^9 \text{ hm}^2$ 增加到 1991 年的 $35.92 \times 10^9 \text{ hm}^2$ ，约占全球陆地面积的 1/4，已影响到了全世界 1/6 的人口（约 9 亿人），100 多个国家和地区。最新资料显示，目前全球荒漠化土地面积几乎等于俄罗斯、加拿大、美国和我国国土面积的总和，而且正以每年 $(5.0 \sim 7.0) \times 10^4 \text{ km}^2$ 的速度扩展，相当于每年吞掉一个比利时和丹麦。因为荒漠化的进逼，全世界 10 亿以上人口的生计面临威胁，8 亿以上的人没有起码维持生命的粮食，1.35 亿人背井离乡。据联合国环境规划署估计，荒漠化正在使全世界每年蒙受 420 亿美元的损失，有 110 个国家的旱地面临潜在的危险。1995 年 10 月 30 日出版的美国《时代》周刊，发出了一严肃的提问：土地荒漠化的趋势，将会把人类带向何方？荒漠化对整个地球的威胁是咄咄逼人的。在全球出现荒漠化土地的六大洲中，非洲排名居首，世界荒漠化土地的半数以上在非洲，其次为亚洲和澳大利亚，而欧洲的荒漠化过程相对而

言是最微弱的。

非洲大陆有世界上最大的旱地，发生在 20 世纪 70 年代撒哈拉沙漠南缘的严重干旱使这一地区的大片农田和牧场在短短几年内沦为不毛之地，引起了震惊世界的饥荒。目前非洲 36 个国家均受到干旱和荒漠化不同程度的影响，估计有将近 $5000 \times 10^4 \text{hm}^2$ 土地半退化或严重退化，占全大陆农业耕地和永久草原的 1/3。在澳大利亚西部、南美阿塔卡马沙漠附近、北美西南部的土地荒漠化也比较明显，20 世纪 30 年代，严重的干旱使北美中部成为了著名的“尘暴区”。亚洲的荒漠化程度也比较惊人，共有 35% 的生产用地受到荒漠化影响。中亚地区由于前苏联时期的过度开发，生态恶化已经影响到 $400 \times 10^4 \text{km}^2$ 的广大地区，目前咸海水面正在逐渐缩小。遭受荒漠化影响最严重的国家依次是中国、阿富汗、蒙古、巴基斯坦和印度。从受荒漠化影响的人口的分布情况来看，亚洲是世界上受荒漠化影响的人口分布最集中的地区。

地球上的荒漠化地区，大都是人类最贫困的地区。由于环境恶劣，并且缺乏资金和其他资源，贫困地区的人口被迫加剧开发原已超负荷的土地，如无限制放牧、砍伐森林、过度开垦等来维系生存，从而不断加大土地的负载，社会生产进入了“越穷越垦、越垦越流失、越流失越穷”的恶性循环。全球每年有上百万的人，被迫因为荒漠化而走上命运难卜的迁徙之路而成为“生态难民”。荒漠化造成的贫困和社会动荡，已不再仅仅是一个环境问题，已成为严重的经济和社会问题。

我国是世界上受荒漠化危害最为严重的国家之一。20 世纪 50 年代，我国土地沙漠化的年扩展面积为 1560km^2 ，到了 90 年代，年扩展面积达到 2460km^2 。据最新监测结果，近年扩展速度还在加快，内蒙古阿拉善地区、新疆塔里木河下游、青海柴达木盆地东南部和河北坝上等地区，土地沙漠化扩展速率年均达 4% 以上。现在全国荒漠化土地面积已达 $333 \times 10^4 \text{km}^2$ ，占国土面积的 1/3。我国每年因土地荒漠化造成经济损失达 540 亿元人民币，近 4 亿人口受到荒漠化的威胁，其中有 100 多个贫困县集中在荒漠化地区。荒漠化主要集中在我国的新疆、甘肃、青海、宁夏、内蒙古、陕西、山西、河北、辽宁、吉林、黑龙江、山东、河南、四川、云南、海南等省区。东起黄淮海平原风沙化土地和辽河流域沙地，西至新疆塔克拉玛干沙漠，遍及内蒙古高原、黄土高原、宁夏河东、甘肃河西走廊、青海柴达木盆地、新疆准噶尔盆地和塔里木盆地的广大区域的年降水量不足 400mm，属于典型的干旱、半干旱气候区，生态环境非常脆弱，一朝开发不当，极易沦为荒漠化地区。对黑龙江、内蒙古、甘肃、新疆 4 省区的调查表明，在 1986 ~ 1996 年 10 年间，新开垦的耕地面积为 $1.61 \times 10^4 \text{km}^2$ ，现今却已有 49.2% 废弃撂荒，即 8000km^2 的耕地沦为荒漠化土地；在农牧交错区，更是大面积地

扩大耕地面积，结果导致荒漠化土地面积由 70 年代中期的 $11 \times 10^4 \text{ km}^2$ 发展到 80 年代中期的 $12.7 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。所以，在生态环境非常脆弱的条件下强行进行粮食生产，没有生态环境作保障，其结果只能是适得其反，它是导致我国北方地区土地荒漠化的主要原因之一。

荒漠化及其引发的土地沙化被称为“地球溃疡症”，在我国荒漠化危害严重地区，许多农田因风沙毁种，粮食产量长期低而不稳，群众形象地称为“种一坡，拉一车，打一箩，蒸一锅”。在内蒙古自治区鄂托克旗，30 年间流沙压埋房屋 2200 多间，近 700 户村民被迫迁移他乡。内蒙古草原退化已经到了惊人的程度。6359 万多公顷可利用草地面积中，目前退化草地面积已达 3867 万公顷，占可利用草原的 60%。素以水草丰美著称的全国重点牧区呼伦贝尔草原和锡林郭勒草原，退化面积分别达 23% 和 41%，鄂尔多斯草原的退化最为严重，面积达 68% 以上。以往沙尘暴基本上是从阿拉善盟和巴彦淖尔盟的沙漠地带发起，后来却东移到乌兰察布盟和锡林郭勒盟，说明美丽的锡林郭勒草原也已严重沙化。内蒙古乃至世界上最为典型的草甸草原东乌珠穆沁旗，草场退化面积已占全旗可利用草场的 66% 以上。以荒漠草原为代表的阿拉善盟和伊克昭盟（现为鄂尔多斯市），草原退化、沙化之势更为严峻，与 20 世纪 50 年代相比，阿拉善左旗的草地覆盖度降低了 30% ~ 50%。1995 年强沙尘暴袭击了阿拉善盟，历时 12.5h，席卷了大半个中国，沙尘落至周边省区及京津地区，造成这些地区严重的空气污染，阿盟受害土地达 $27 \times 10^4 \text{ km}^2$ ，约 $10 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 农田受害，2300 眼水井被沙埋，21 万只羊丢失，1070km 的路面被毁，全国波及范围总计损失 10 多亿元。这次巨大的沙尘暴不能说与草原沙化毫无关系。

1.4.1.3 荒漠化的成因

荒漠化的产生和发展主要受自然因素和人为因素的影响。但到底是自然因素占的比重大还是人为因素占的比重大，决定于荒漠化地区所处的位置。根据调查，大部分荒漠化地区是自然加人为压力而产生的。一般而言，降雨量和温度条件好的地区发生荒漠化，人为因素是主要的；在极度干旱、生态脆弱的地区，干旱等气候异常往往是荒漠化的主要起因；在大多数情况下，是人为和自然两种因素的叠加作用导致荒漠化。

(1) 自然因素 自然因素是由于异常气候条件，如干旱、大风、暴雨、气温异常等使自然生态系统的抵抗力下降，降低了原本脆弱的生态系统的功能，使荒漠化成为可能。尤其是干旱，会使脆弱的生态系统遭受致命打击，导致作物歉收，草地放牧能力下降，贫瘠的土壤随干旱进一步恶化，随后发生风蚀；农田因蒸发加快而加速了盐类的蓄积。干旱、半干旱及亚湿润干旱地区深居大陆腹地，是全球同纬度地区降水量最少、蒸发量最大、最为干旱脆弱的环境地带。400mm

等雨量线是反映荒漠化最为敏感的指示器之一，当年降雨量小于400mm时，土地向荒漠化发展，当大于400mm时，土地向反荒漠化发展。如在15~19世纪小冰期时，原先在长城一线的400mm等雨量线向东南退缩了400~500km，使得长城一线的降水量持续偏少，土地向荒漠化发展，农业遭到毁灭性打击。而在西汉初期，400mm等雨量线较现在向北、向西扩展到达了大青山一带，甚至处于干旱区的古丝绸之路也非常兴旺，这是因为多雨而使荒漠化发生了逆转的缘故。其次，暴雨也是荒漠化发展的原因之一，在植被贫瘠和土壤脆弱的干旱地区，由于对降雨冲刷的抵抗力弱，容易发生突然侵蚀。地形的作用也是一个非常重要的原因，如青藏高原的隆起，阻挡了水汽的通道，同时加上“雨影”效应，使我国的干旱区相应北移了约10个纬度。

(2) 人为因素 联合国曾经对荒漠化地区的45个点进行了调查，结果表明：由于自然变化引起的荒漠化占13%，人为因素引起的占87%。中国科学院对我国北方地区沙漠化过程的成因进行过详细调查，结果表明94.5%的荒漠化是人为因素所致。其主要原因是人口激增及自然资源利用不合理，破坏了生态系统的平衡，导致土地荒漠化。自然地理条件和气候变异形成荒漠化的过程是缓慢的，人类活动则激发和加速了荒漠化的进程，成为荒漠化的主要原因。人为因素主要指过度放牧、乱砍滥伐、开垦草地并进行连续耕作等，由此造成植被破坏，地表裸露，加快风蚀或水蚀。就全世界而言，过度放牧和不适当的旱作农业是干旱和半干旱地区发生荒漠化的主要原因。从亚太地区人类活动对土地退化的影响构成来看，植被破坏占37%，过度放牧占33%，不可持续农业耕种占25%，基础设施建设过度开发占5%。非洲的情况与亚洲类似，过度放牧、过度耕作和大量砍伐薪材是土地荒漠化的主要原因。

① 土地资源的过度利用 土地作为人类生息的场所，形成于一定的自然条件，具有一定的特性和性质，同时也只有根据自然条件和土壤本身的特性，采取一定的利用方式，才能最大限度地发挥土地的生产潜力。由于草原牲畜数量多，草场产草量有限，集中过牧，特别是早春牧，对草场破坏极大。过度放牧即牧畜消费的植物量超过植物的生长量，引起植被覆盖稀疏，呈现出斑点状分布的裸露沙面，成为风力侵蚀作用的突破口，导致荒漠化的发展。

② 植被破坏 植被具有保护地面、减少水土流失的作用。植物的枝叶可以截留降雨，避免雨滴对地面的直接打击；枯枝落叶、根茎和草被都可阻碍地表径流的发生和发展，减少对地面的冲刷；植被的腐殖质可改良土壤的结构，增加雨水的入渗能力，减少地表径流和增加土地胶结力，加强抗冲性和抗蚀性；削弱风速，防止风蚀作用。而毁林开荒、毁草种田以及过度樵采，正是破坏了植被的这些作用，使复杂的生态结构遭到破坏，导致生态环境的恶化。最突出的例子是南

美洲亚马孙流域将热带雨林砍伐掉以用做牧场或农地。其错误在于，广大的热带雨林赖以生长的土壤是贫瘠的，养分都在地表植物上，而不在表层土壤里，因而这里的土壤根本不适合做牧场和耕地。再者，树木被伐，薄薄的一层土壤易受侵蚀，几场大雨就把它冲刷掉，最后的结局只能是既没有了森林，也没有了牧场和农田，只剩下被烤干的砖红土壤覆盖的不毛之地。

毁草种田也是一样道理。以我国的内蒙古草原为例，从1949年建国到现在，内蒙古草原进行了5次大规模的垦荒运动，而草原开垦后一般只能种2~3年的粮食，然后不得不撂荒。据估算，开垦 1hm^2 草地将导致 3hm^2 草地的沙化，结果是一年开荒，二年打粮，三年五年变沙梁。形成了开垦—沙化—贫困—再开垦—再沙化—更贫困的恶性循环。

20世纪30年代，美国由于盲目开垦西部地区，使草原植被遭到严重破坏，连续发生了三次“黑色风暴”。其中最严重的一次是1934年5月，黑色风暴以 100km/h 的速度从美国的西海岸一直刮到东海岸，卷走了3亿多吨土壤，毁灭了数千万公顷良田，人们不得不在脸上蒙上纱巾，以防沙尘从口鼻进入体内。50年代在前苏联也发生了类似的事情，为了增加粮食产量，1954~1960年在哈萨克斯坦北部、西伯利亚西部和前苏联东部盲目开垦了 $4000 \times 10^4\text{hm}^2$ 的荒地，相当于英国国土面积的3倍，虽然在最初几年使粮食产量有所增长，但到1963年，干旱使 $400 \times 10^4\text{hm}^2$ 农田颗粒无收并先后出现过几次黑色风暴，使 $2000 \times 10^4\text{hm}^2$ 农田受害，把宝贵的土壤表层土席卷而去。

樵采活动破坏植被也是造成荒漠化发展的一个重要因素。如我国宁夏盐池农民在草原上挖掘甘草，导致草原牧场以每年 73.3km^2 的速度变为沙漠化土地。薪柴的需求也不可忽视，据估计，每千户居民每年薪柴所需的数量相当于破坏 93km^2 面积的灌木林。

③ 水资源的不合理利用 水在干旱、半干旱地区有着特殊的地位，当干旱地区生态系统严重缺水而出现临界状态时，就会导致生态系统的退化。我国的西北地区，由于绝大部分河流为内陆河流，若用水不当，往往导致这个流域环境条件的恶化。比如，上游地区过量灌溉会使大片土地盐渍化，下游地区会由于上游的过量提水而导致河水流量减少甚至断流，使农田不能及时灌溉而致风蚀沙化。过量灌溉之所以会使土地盐渍化，是因为过量灌溉会引起地下水位的上升，地下水借助毛细作用上升至地表，水分被蒸发后盐分留在了地表，导致表层土壤盐分聚集而致盐渍化，盐渍化恶化了土壤的理化性质，使土地生产力下降。

④ 不可持续的农业耕作及粗放管理 在干旱、半干旱沙质土壤地区，特别是在沙区边缘地区不顾自然条件对农业生产的限制，片面强调以粮为纲，从事大规模的农牧业生产活动，而且土地利用方式极其粗放，农田基本建设差，无防护

林、无灌溉设施，也极少施肥，耕作采取不留茬收割等，是促使荒漠化发展的又一重要人为因素。无论是旱作农业还是灌溉农业，在缺少防护林保护的情况下，沙质土壤极易遭受风蚀，大量的有机质及细粒土在粗放管理情况下随风流失，土壤肥力逐年下降，作物产量逐年降低，终因经济效益极差而弃耕。弃耕地因植被恢复困难，继续遭受风蚀逐渐演变成流沙地，反而加剧了荒漠化的进程。我国海南地区于20世纪60年代初盲目发展油棕，70年代“甘蔗上坡”运动，大搞“秋治坡”，人造小平原，18年的菠萝大种植，大片荒山灌丛地被“剃光头”，以及少数民族地区的“刀耕火种”等对土地资源的利用都是得不偿失的。追求急功近利，重用轻养的结果，就是使大片被“剃光头”的甘蔗地、菠萝地缺乏有效的水土保持措施而丢荒。土地丢荒后，加速了土壤养分的淋溶，肥力丧尽，引起土地退化。在坡地开荒尤其是在坡度大于 25° 的山坡上开荒，也必将加快水土流失的步伐，导致土壤侵蚀加剧，形成荒漠化。

⑤ 其他人类活动 在干旱、半干旱地区从事矿产资源的开发、石油勘探、新建工厂、修筑道路等，如果不采取相应的防护和保护措施，也会在局部地区造成土壤沙漠化。

1.4.1.4 荒漠化的危害

(1) 土壤肥力降低，土地退化 由于强烈风蚀和水蚀，耕地表层肥沃土壤流失，带走土壤养分，破坏土壤结构，使土壤肥力丧失，而土壤肥力的自然恢复需要数十年、数百年，甚至数千年时间。如果用人为措施恢复土壤的肥力，需要的投入量更是难以计算。与土壤的侵蚀率相比，土壤的再生率是相当低的，在一般情况下，土壤要靠母岩的风化才能得到补充，大约每过200~1000年土壤才能加厚1cm，若靠自然风化使土壤增厚33cm，可能得花费1万年的时间。据估计，土壤表层每流失2.5cm，玉米和小麦的产量就会减产6%。仅以荒漠化正在发展的我国内蒙草原旱农地为例，由荒漠化造成的土地生产量及肥力的损失，每年约为4.5亿元左右。估计全国的各类荒漠化土地年损失营养成分可达13.39亿吨，相当于各种肥料共46.7亿吨。土地荒漠化正在急剧缩减着可以有效利用的土地。

(2) 农业生产不稳定 一方面，荒漠化地区强烈的风蚀会毁掉种子和幼苗。每年4~5月是春播季节，也正是大风季节，种子和肥料常被吹走，土壤水分散失，幼苗被连根拔出或被风沙掩埋，每年都需补种3~4次，往往错过最佳播种季节。另一方面，严重的荒漠化使农民丧失了对土地投入和精耕细作的信心，更加剧了粗放经营，由于广种薄收，粮食作物播种面积单产水平极低。农业产值长期徘徊，农民收入长期处于极低水平。

(3) 草场退化，牧业发展受阻 由于梁地草场风蚀，滩地草场沙压，加上

滥垦，草场可利用面积减少，又没有持续采取封育轮牧等有效措施，使草场破坏严重，适于牲畜食用的优势草种逐渐减少，甚至完全丧失，牧草变得低矮、稀疏，产草量明显降低，草场载畜量降低，而且质量大幅下降。

荒漠化给牧业带来的损失，在世界大多数草原特别是在发展中国家的干旱草原地区非常严重。全世界受荒漠化影响的牧业用地达 $30 \times 10^8 \text{hm}^2$ 之多，阿尔及利亚 $1200 \times 10^4 \text{hm}^2$ 的干草原上，大约已有 $200 \times 10^4 \text{hm}^2$ 被毁坏；毛里塔尼亚近些年来受酷旱影响，畜群死亡 $1/3$ 以上。我国北方牧区可利用的草原有 $2.24 \times 10^8 \text{hm}^2$ ，其中 $0.13 \times 10^8 \text{hm}^2$ 的草原已退化为沙漠，草地生产力较 20 世纪 50 年代普遍下降了 $30\% \sim 50\%$ ，鼠害、虫害严重，毒草、不可食牧草比例增大。由于荒漠化的危害，牧业发展长期受阻，不少地区已出现下降趋势。

(4) 对环境造成污染和破坏 裸露的地表土粒细、松散而干燥，翻耕之后极易受到风的侵蚀。每年冬春两季从沙区吹来的风沙尘暴，不仅造成当地的沙尘暴，使二、三米内视线不清，而且还飘逸千里之外，造成大范围内空气污浊，形成扬沙、浮尘天气，妨碍人类生产活动；而且这些由石英、微量元素、盐分等组成的沙尘物质还严重污染空气、饮水、食物，对人、畜、机器、仪表产生直接危害。近年来大气含尘污染已上升为北京空气污染的首要因素。春季多风是北方气候固有的特点，但多沙且频率增多，则与沙漠化加剧有着密切的关系。

(5) 影响人类生存和发展 风沙危害不仅破坏了人类赖以生存的生态环境，相应还带来巨大的经济损失和一系列社会恶果，在极为严重的情况下，甚至会造成大量生态难民。沙漠化造成河流、水库、水渠堵塞。黄河年均输沙 16 亿吨，其中就有 12 亿吨来自沙漠化地区；全国每年大约有 5 万多千米的灌渠常年受风沙侵袭。沙漠化在一些地区造成铁路路基、桥梁、涵洞损坏，使公路路基、路面积沙，迫使公路交通中断，甚至使公路废弃。沙漠化导致的沙尘天气，影响飞机正常起飞和降落。风沙活动还会破坏通讯、输电线路和设施，由此产生的灾害直接威胁居民安全。据统计，我国每年因风沙危害而造成的经济损失高达 45 亿元。

沙漠化加深了贫困程度，扩大了地区差距。据调查，我国绝大部分贫困县都集中在风沙地区，有些荒漠化严重的地区甚至连温饱问题都未解决，有的地方甚至喊出“要生存就要治沙”的口号。

1.4.1.5 防治土地荒漠化的对策

荒漠化的治理是一项错综复杂的工程，它要求把一个地区引发荒漠化的自然和人为因素以及社会和经济的各个方面作为一个整体去分析，寻找出导致荒漠化的关键因子，以便采取适当的措施。

首先我们应该认识到荒漠化在很大程度上还是一种自然过程，气候是其决定

因素，它是不依人的意志而转移的客观存在。因此，在治理时不可持有“毕其功于一役”的思想，要建立可持续发展的战略思想。针对干旱、半干旱区发展农业易导致荒漠化的规律，退耕还林或退耕还草，改变过度放牧和过度垦殖的状况，限制载畜量，以改善退化的土地。

其次，人类的活动加剧了荒漠化的发展，而其根本原因还在于经济的落后和人口的增加。草原农垦、过度放牧、樵采活动都与经济的落后及人口压力有关，荒漠化问题严重的地区基本上都在发展中国家，而发达国家却很轻微，就说明了这个道理。因此，一方面我们要杜绝如草原农垦、过度放牧、樵采活动等破坏植被的不良行为，保护好生态环境；另一方面从世界各国的经验来看，成功防治荒漠化的关键是把各项防治措施同农牧民摆脱贫困有效地结合起来，规划好土地和水资源的利用。只有这样，才可以最大限度地避免人类对自然的破坏，遏制荒漠化的发展。

1.4.2 土壤污染

1.4.2.1 土壤污染现状

土壤是生物赖以生存的主要自然资源之一，也是环境的重要组成部分。随着工业、城市污染的加剧和农用化学物质种类和数量的增加，土壤污染日益严重。据报道，目前我国受镉、砷、铬、铅等重金属污染的耕地面积近 $2000 \times 10^4 \text{hm}^2$ ，约占总耕地面积的 $1/5$ ；受到农药污染的耕地面积至少有 $(1300 \sim 1600) \times 10^4 \text{hm}^2$ 。每年因土壤污染而造成的粮食减产约 1000 多万吨，因土壤污染而造成的各种农业经济损失合计约 200 亿元。土壤是各种污染物最终的“宿营地”，世界上 90% 的污染物最终滞留在土壤内。不断恶化的土壤污染形势已经成为影响我国农业可持续发展的重大障碍。

秦淮河两岸的平原土壤曾是我国有名的水稻土。但是专家们近期的调查却发现，大气污染物、水污染物、汽车尾气、工业污染物、土壤污染物等一系列的污染物循环已让城区的秦淮河两岸土壤里重金属、氮氧化物等明显超标，已经不适宜进行农业种植。此次调查还显示，江苏 600 万亩蔬菜地，硝酸盐的超标率为 20%，最高的超过了最高限值的 9.3 倍，有机磷和氨基甲酸及脂类农残超标超过 12.2%，土壤中重金属污染以铅、汞等最为严重，有 $1/4$ 的蔬菜地已不宜种植蔬菜。

沈阳张士灌区用污水灌溉 20 多年后，造成了严重的镉污染，污染耕地 2500 多公顷，稻田含镉 $5 \sim 7 \text{mg/kg}$ ；广州近郊因施用含污染物的底泥造成 1333hm^2 的土壤被污染；20 世纪 80 年代中期对北京某灌区进行的抽样调查表明，大约 60% 的土壤和 36% 的糙米存在污染问题。1992 ~ 1993 年，发生在黑龙江省鸡西市的有毒化工废渣造成的重大土壤污染案件，就是由于辽宁沈阳冶炼厂非法转移

的含有三氧化二砷（俗称砒霜）等十多种有毒物质的废渣造成的。这些有毒物质使穆棱河下游约 20km^2 范围内的土壤和植被遭到严重污染和破坏，废渣堆放地及周围土壤的砷、铜、铅等重金属污染平均超标 75 倍，其中砷的超标指数最高，为 103 倍，废渣倾倒地现场寸草不长，26 棵直径为 20cm 的树木全部枯死，地表裸露面积达 500m^2 ，大约 7hm^2 地表植物受到较严重污染。经预测，在自然状况下，要想将土壤恢复到原有水平，大概需要几百年，甚至几千年的时间。

中国科学院公布的最新研究报告指出，素有“鱼米之乡”的长江三角洲地区土壤污染严重，除了农药、重金属污染，一些罕见的毒性很强的致癌有机物如多氯联苯和多环芳烃也已在“米粮仓”的土壤中出现，一些点的土壤标本中检验出的多氯联苯竟多达 100 多种，多环芳烃也有 20 种左右。多氯联苯和多环芳烃等物质属于半挥发性物质，在土壤中存留时间很长，某些种类和二噁英的成分非常相似，而且其多环结构的稳定性近似“龟壳”，非常稳定，一旦形成就很难降解，挥发作用将会持续很长时间，最后通过食物链逐渐积累在人体脂肪中，破坏内分泌系统，导致癌症、畸形等疾病。

此外，不合格的畜禽粪便肥料也成了造成土壤污染的罪魁祸首。由于畜禽饲料中添加铜、铅等微量元素和抗生素、动物生长激素，使得许多未被畜禽吸收的微量元素和有机污染物随粪便排出体外，污染土壤环境。

除耕地污染之外，我国的工矿区、城市也存在着土壤污染。有关部门研究发现，我国香港市区公路边的尘埃中，镉含量超过标准 5 倍多。一项针对北京市公园土壤进行的调查表明，因为环境优美而成为人们主要休闲场所的公园，土壤含铅量的平均值竟超标 1 倍，而且建立时间越长的公园，铅超标的程度越严重。更令人忧虑的是，导致铅污染的原因尚不完全清楚。

1.4.2.2 土壤污染特点

(1) 隐蔽性和滞后性 大气污染、水污染等一般都比较直观，通过感官就能发现，而土壤污染则不同，它往往要通过对土壤样品进行分析化验和农作物的残留检测，甚至通过研究对人、畜健康状况的影响才能确定。因此，土壤污染从产生污染到出现问题通常会滞后较长的时间。如日本“镉米”引起的“骨痛病”经过了 10~20 年之后才被人们所认识。

(2) 累积性 污染物质在大气和水体中，一般都比在土壤中更容易迁移。这使得污染物质在土壤中不像在大气和水体中那样容易扩散和稀释，故而易在土壤中不断积累而超标，同时也使土壤污染具有很强的地域性。

(3) 不可逆转性 重金属对土壤的污染基本上是一个不可逆转的过程，许多有机化学物质的污染也需要较长的时间才能降解。譬如，被某些重金属污染的土壤可能要 100~200 年时间才能够恢复。

(4) 治理艰难性 如果大气和水体受到污染,切断污染源之后通过稀释作用和自净化作用就有可能使污染问题逆转,但是积累在污染土壤中的难降解污染物则很难靠稀释作用和自净化作用来消除。土壤污染一旦发生,仅仅依靠切断污染源的方法往往很难奏效,有时要靠换土、淋洗土壤等方法才能解决问题,其他治理技术见效也都较慢。因此,治理污染土壤通常成本高、治理周期长。

正因为土壤污染难治理,且其产生又具有明显的隐蔽性和滞后性等特点,所以土壤污染问题很容易被人们忽视,即便被人关注也仅仅停留在农药残留的层面上,其实与农药残留相比,土壤的重金属污染、持久性的有机污染物污染的隐患可能更为严重。另外,土壤中的污染物质会向水体中迁移或流失;附着在土壤上的重金属能够随风尘进入大气,并通过大气环流在全球范围内进行传播。所以土壤污染不仅仅是自身的问题,还会波及到大气和水体,造成它们的污染。

1.4.2.3 土壤污染定义

土壤污染是指人类活动所产生的污染物质,通过各种途径进入土壤,其数量和速度超过了土壤容纳的能力和土壤净化的速度,因而使土壤的性质、组成及性状等发生变化,使污染物质的积累过程逐渐占据优势,破坏了土壤的自然动态平衡,从而导致土壤自然功能失调,土壤质量恶化,影响作物的生长发育,以致造成产量和质量的下降,并可通过食物链引起对其他动植物的危害,甚至形成对生物的超地方性危害。

从上述定义可以看出,土壤污染不但要看含量的增加,还要看后果,即加入土壤的物质给生态系统造成了危害,才能称为污染。因此度量土壤污染时,不仅要考虑土壤的背景值,更要考虑植物中有害物质的含量、生物反应和对人体健康的影响。有时污染物虽然超过背景值,但并未影响土壤的正常功能和植物的正常生长,也未在植物体内积累,土壤生产成果中污染物的含量也未明显损害食用者;有时土壤污染物虽然没有超过背景值,但由于某种植物对某些污染的富集吸收能力特别强,反而使植物体中的污染物达到了污染程度。因此,土壤污染不能像大气和水体污染那样给出物质浓度标准。尽管如此,以土壤背景值作为土壤起始值的指标或土壤开始发生污染的信号,仍然不失为一种简单易行、有效的度量指标。

所谓土壤背景值是指土壤不受任何污染源明显影响的土壤化学物质的检出量。从本质上讲,“不受污染源明显影响”只是一个相对的概念,因为已证实当今的工业污染已充满了世界的每一个角落,即使是农用化学物质的污染也是在世界范围内扩散的。因此土壤背景值只是一个相对的值,“零污染”的土壤是不存在的。同时还应看到,由于土壤母质成因、质地、生物小循环的影响和有机物含量的影响等原因,不仅不同类型土壤之间不同,即使是同一类型土壤之间,背景

值也会有一个较大的变化幅度，所以土壤背景值只是一个范围值，而不是一个确定值。

1.4.2.4 土壤自净

当各种污染物进入土壤时，会污染土壤，但同时，土壤中会发生物理、化学、生物等过程来分解、转移污染物，使污染物的浓度降低或消失，这就是土壤的自净过程。

进入土壤的污染物，通过稀释和扩散可以降低其浓度，或者转化为不溶性化合物而沉淀，或者被胶体牢固地吸附，从而暂时脱离生物小循环及食物链；或者通过生物和化学的降解作用转化为无毒或毒性小的物质，甚至成为营养物质；或经挥发和淋溶作用从土壤中迁移至大气和水体，所有这些现象都可以理解为土壤的净化过程，如果污染物进入量不超过土壤的自净容量，即土壤环境容量，就不会造成土壤污染。

土壤环境容量是指一定环境单元、一定时限内遵循环境质量标准，即保证农产品质量和生物学质量，同时也不使环境污染时，土壤所能容纳污染物的最大负荷量。不同土壤其环境容量是不同的，同一土壤对不同污染物的容量也是不同的。

土壤的自净功能主要是通过以下几个方面起作用：①土壤中种类繁多，数量巨大的微生物以及土壤动物可以对进入土壤的污染物进行降解、转化和生物固定；②土壤-植物系统中，主要是绿色植物的根系，可以对污染物进行吸收、降解、生物合成，使其转化、转移；③土壤中的胶体可以通过吸附、解吸、离子交换过程，使进入土壤中的污染物质发生形态改变；④土壤和植物的机械阻滞作用和土壤气体的扩散作用等，使污染物质在土壤中挥发、稀释和扩散。

土壤自净能力主要受三方面因素的影响：土壤的性质、污染物的性质和环境条件。土壤本身的组成和性质是自净能力强弱的最重要因素，主要包括土壤胶体性质、土壤酸碱性、土壤的氧化还原性等。污染物不同，土壤对其净化的机理和能力也不同。如对可降解的有机污染物，微生物可以进行降解转化，植物根系也可将其吸收转化；对于无机盐类和重金属等污染物，主要是生物作用和离子交换作用在起作用；对于易挥发或可转化为气体的污染物，主要靠土壤气体的扩散迁移进行净化。在土壤、污染物给定的情况下，环境条件便成为决定因素。如气候条件（温度、风速、降雨、光照等）和地理条件等都会影响土壤的自净功能。

正常情况下，土壤的积累和净化是同时进行的，而且两者基本处于相对平衡状态。如果进入土壤的污染物数量和速度超过了土壤的净化速度，就会打破积累和净化的自然平衡，使积累过程占据优势，当污染积累达到一定数量时，就会导致土壤正常功能失调，土壤质量下降，开始影响植物的生长发育，并通过植物吸

收，再通过食物链影响食用者。我们说，这时的土壤已经受到污染了。

土壤由于自身的特性，或接纳一定的污染，具有缓和和减少污染的自净能力。但土壤不易流动，所以土壤自净能力还是十分有限的，所以很易遭到污染。

1.4.2.5 土壤污染源

土壤是一个开放体系，土壤与其他环境要素间不断地进行着物质和能量的交换，因而造成环境污染的物质来源是十分广泛的，有人为污染源，也有天然污染源。天然污染源是指自然界自行向环境排放有害物质造成的土壤污染，如火山喷发或在含有重金属、放射性元素的矿床附近，由于大自然的风化分解作用，使周围土壤受到污染等；人为污染源是指由于人类活动所形成的污染源。这里要谈的主要是后者。根据污染物进入土壤的途径不同，将土壤污染源划分为以下几种类型。

(1) 农业污染 现代化农业大量施用农药和化肥。目前，世界各国生产和应用的农药品种达 500 多种，其中 100 多种已经大量生产，全世界的年产量为 150 万~200 万吨，我国农药年产量约为 35 万吨，其中 72% 为杀虫剂。化肥的使用量也是逐年递增，仅以我国为例，1994 年氮肥的使用量为 1978 年的 3.75 倍；1995 年氮肥的单位平均施用量是世界平均量的 3.8 倍。虽然氮肥和农药的施用量很大，但其有效利用率却并不高，氮肥的有效利用率一般为 30%，70% 都进入土壤和水中；而农药附着在植物体上的只有 18%~20%，落到地面的高达 40%~60%，飘浮在大气中的占 5%~30%，严重影响了土壤环境。进入土壤中的农药虽然在生物、光解和化学作用下，可有一部分降解，但对于长效农药来说，如有机氯杀虫剂 DDT、六六六等在土壤中的降解速度非常缓慢，在土壤中长期残留，并在生物体内富集。氮、磷等化肥，凡未被植物吸收利用和未被根层土壤吸附固定的部分，都会积累在根层以下，或转入地下水中，成为潜在的环境污染物。这些残留在土壤中的农药和氮、磷化合物，在发生地面径流或土壤风蚀时，就会向其他地方转移，将土壤污染范围扩大。另外，磷肥中的重金属镉的含量也是不容忽视的问题。世界各地磷矿含镉范围一般为 1~110mg/kg，但也有个别磷矿高达 980 mg/kg，我国磷矿的含镉范围为 0.1~571mg/kg，估计我国每年随磷肥带入土壤的总镉量约为 37t，所以含镉磷肥也是一种潜在的土壤污染源。

“白色污染”一词最早来自对残留在农田土壤中的地膜对农田和生态环境造成的影响的比喻。我国是世界上地膜产量和覆盖量最大的国家，地膜的广泛应用曾经一度成为农业增产的重要资材，被喻为“白色革命”。但由于塑料地膜用后不易回收利用又较难降解，日久残留积累在农田土壤中造成土壤板结，影响作物扎根、通气、通水，甚至造成作物的减产，所以经过一段时间的使用后就不再提倡了，但地膜对土壤的危害已经形成，也不是在短期内就能够消除的。

(2) 水污染 城乡工矿企业废水和生活污水, 未经处理, 不实行清浊分流, 就直接排放, 使水系和农田土壤遭到污染。特别是在水源不足地区实行的污水灌溉, 常使土壤受到重金属、无机盐、有机物和病原体的污染。污灌是指利用城市污水、工业废水或混合污水进行农田灌溉。我国从 20 世纪 50 年代开始, 在部分地区推广污水灌溉, 污灌一度曾缓解了农业用水的不足, 使农作物获得了生长所需的水分和部分营养物质, 但同时也使大量的污染物进入土壤, 影响了作物成果的质量, 甚至造成农作物的急性伤害, 其中的重金属一旦进入土壤就很难被移走, 由此可能造成长期性的环境污染。据我国农业部进行的全国污灌区调查, 在约 $140 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的污水灌区中, 遭受重金属污染的土地面积占污水灌区面积的 64.8%, 其中轻度污染的占 46.7%, 中度污染的占 9.7%, 严重污染的占 8.4%。1955 年发生在日本的“镉米”事件, 其原因就是富山县的农民长期用神通川上游铅锌冶炼厂的废水灌溉稻田, 致使土壤和稻米中含镉量增加。人们食用这种稻米, 镉在体内积累, 引起全身性神经痛、关节痛、骨折等, 甚至死亡, 残留在土壤中的镉至今还难以清除。1974 年春季, 我国天津地区蓟运河畔的农田, 因引灌被三氯乙烯污染的河水, 三氯乙烯在土壤中分解产生三氯乙酸, 致使大面积的小麦受害。污灌土壤的污灌物质一般集中在土壤表层, 但随着污灌时间的延长, 污染物质也可由表层向深层扩散和迁移, 甚至达到地下水的深度。

(3) 大气沉降 大气中的 SO_2 、 NO_x 和颗粒物等, 通过大气沉降和降水而落到地面。近 20 年来, 北欧的南部、北美的东北部等地区, 雨水酸度增大, 引起土壤酸化, 破坏土壤的结构、肥力和生态系统的平衡。大气层核试验的散落物可造成土壤的放射性污染。放射性散落物中, ^{90}Sr 、 ^{137}Cs 的半衰期较长, 易被土壤吸附, 在土壤中的滞留时间也较长。大气沉降造成的土壤污染, 其污染物主要集中在土壤表层, 污染面积、程度和扩散的距离取决于污染物的种类、性质、排放量、排放形式及风力大小等。

(4) 固体废物污染 固体废物包括工矿企业的尾矿废渣、污泥、城市垃圾及农用地膜等。由于污泥中含有一定的养分, 因而可用来作为肥料使用, 但若混入工业废水的生活污泥, 其成分则要复杂得多, 特别是重金属的含量会很高, 这样的污泥如果在农田中施用不当, 势必造成土壤污染。

工业废物的堆放场, 往往是土壤的又一污染源。这些有害固体废物长期堆存, 经过雨雪淋溶, 可溶成分随水从地表向下渗透, 向土壤迁移转化, 富集有害物质, 使堆场附近土质酸化、碱化、硬化, 甚至发生重金属污染。例如, 一般的有色金属冶炼厂附近的土壤里, 铅含量为正常土壤中含量的 10~40 倍, 铜含量为 5~200 倍, 锌含量为 5~50 倍。这些有毒物质一方面通过土壤进入水体, 另一方面在土壤中发生积累而被植物吸收, 毒害农作物。1977 年美国调查了 50 个

废物堆放场，其中 43 个堆放场的重金属和有机毒物污染了附近的土壤和地下水。

我国 95% 以上的城市垃圾未经无害化处理就直接运往郊区自然堆放或填坑填沟，通过降水淋洗等过程，污染了周围土壤。

(5) 牲畜排泄物和生物残体 禽畜饲养场的厩肥和屠宰场的废物中含有寄生虫、病原菌和病毒等，如果不对这些废物进行物理和生化处理就直接用做肥料时，极易造成土壤和水域污染，并通过水和农作物危害人体健康。

1.4.2.6 土壤主要污染物及危害

土壤污染物的种类繁多，按污染物的性质一般分为有机污染物、重金属污染物、放射性污染物和病原微生物四大类。

(1) 有机污染物 农药是土壤的主要有机污染物，目前有杀虫效果的农药种类超过 6 万种，其中大量使用的农药约有 50 种。农药进入土壤的途径主要有三种：①将农药直接施入土壤或以拌种、浸种和毒谷等形式进入土壤；②喷洒于农作物上的农药，约 40% ~ 60% 直接降落在地面，进入土壤；其余的散布在农作物和大气中的药剂经雨水淋溶，最后也归于土壤；③随死亡动植物残体或污灌将农药带入土壤。

农药进入土壤以后，可以通过物理吸附、化学吸附、氢键结合以及配价键结合等形式，吸附在土壤颗粒表面，农药被土壤吸附后，移动性和生理毒性会随之改变，所以从某种意义上来说，土壤对农药的吸附作用是对农药的净化；与此同时，农药还会通过光化学降解、化学降解和微生物降解等方式以及挥发、淋溶等过程，在土壤中迁移、转化、分散和消失。土壤对农药的吸附能力与土壤黏粒及有机质的种类、数量密切相关，质地黏重的土壤对农药的吸附能力强，沙土对农药的吸附能力弱。水分增加时，土壤对农药的吸附减弱，蒸发加强，随着土壤水分的蒸发，农药从土壤中逸出。土壤有机质含量高、微生物种类多时，会加速土壤中农药的降解，减少农药的残留量。

农药一旦进入土壤，残留是不可避免的，但不同性质的农药，其残留期是不同的，有机氯农药残留期最长，一般都有数年之久；其次是均三氮苯类，取代脲类和苯氧乙酸类除草剂，残留期一般在数月至一年左右；有机磷和氨基甲酸酯类杀虫剂以及一般杀菌剂的残留时间一般为几天或几周，土壤中很少有积累，但也有少数的有机磷农药在土壤中的残留期较长，如二嗪农的残留期可达半月之久。尽管残留时间有长有短，但残留并不等于残毒，只有当土壤中的农药残留积累到一定程度，与土壤的自净效应发生脱节、失调并危及到环境和环境生物时，才称其具有残留积累毒害。由于农药在土壤中的移动性差，所以残留在土壤中的农药主要集中在土壤表层 30cm 的耕作层中，对地下水的影响不大。

农药的危害主要表现在以下几个方面。

① 对土壤生物的影响 农药残存在土壤中，对土壤中的微生物、原生动、节肢动物以及环节动物和软体动物等均会产生不同程度的影响。杀虫剂乐果施用 10 天以后，能显著降低土壤微生物的呼吸作用（Flemming E, 1994）。王振中等（1996）在研究有机磷农药污水灌溉对土壤动物群落的影响时发现：在农药污染严重的土壤中，动物种类和数量都明显减少，有一些种类甚至完全消失。另外，农药污染对土壤动物的新陈代谢以及繁殖能力也有一定影响。

② 对植物生长发育的影响 有试验证明，被三氯乙醛污染的土壤对小麦种子萌发有明显的抑制作用，当浓度为 2mg/L 时，发芽抑制率达 30%；也有试验指出，农药进入植物体后，可能引起植物生理学变化，导致植物对寄主或捕食者的攻击更加敏感，如使用除草剂已经发现增加了玉米上的病虫害等。

③ 对动物体的影响 农药对动物体的影响主要是通过食物链的生物富集作用实现的，举例如下。

土壤→陆生植物→食草动物

土壤→土壤中无脊椎动物→脊椎动物→食肉动物

土壤→水系（浮游生物）→水生生物和鱼→食鱼动物

低营养级生物直接从土壤中摄取农药，在体内组织中富集，其富集量可比周围土壤高若干倍，以这些生物为食的动物又将其体内的农药继续累积，以致达到致死或影响其正常活动的含量，所以，农药对食物链中的高营养级生物的影响比较明显。有人曾对不同鸟类胸部肌肉的农药 DDT、狄氏剂和其他有机氯杀虫剂进行研究，发现以鱼为食的苍鹭体内的残留物比以陆栖动物为主食的鹰类体内的残留物多得多，而鹰类体内的残留又比食草鸟类多很多。

进入动物体内的农药，可以在动物的肝脏等内脏器官中分解排泄，但像 DDT 和狄氏剂等脂溶性农药，因能溶于体内脂肪而长期存留动物体内，危害健康，而且它还会转移至蛋和奶中，由此造成各种畜禽产品的污染。

④ 对人体健康的影响 农药在自然界中的转移途径如图 1-6 所示。从图中可看出，农药通常是通过呼吸、饮食、接触三个途径进入人体的，其中饮食是主要途径。生长在被农药污染土壤上的生物，吸收、积累和富集农药后，通过食物链作为食品进入人体，从而造成对人的影响和危害。在日本曾对 216 种食品进行了检验，发现 84 种食品有 DDT 残留，37 种有六六六残留，45 种有狄氏剂残留。尽管 DDT、六六六等高残留农药早已停止使用，但在肉、蛋、奶、植物油中的残留污染仍很严重，有机磷与呋喃丹杀虫剂的残留污染则日趋严重，残留比较突出的是瓜果和蔬菜。农药会引起人体的急性中毒、亚急性中毒或慢性中毒，而且还会引起人体的致癌、致畸、致突变等问题。土壤农药污染还可以通过雨水淋溶、地表径流等作用，从土壤传入地表水，造成水质的污染和恶化，影响人类的

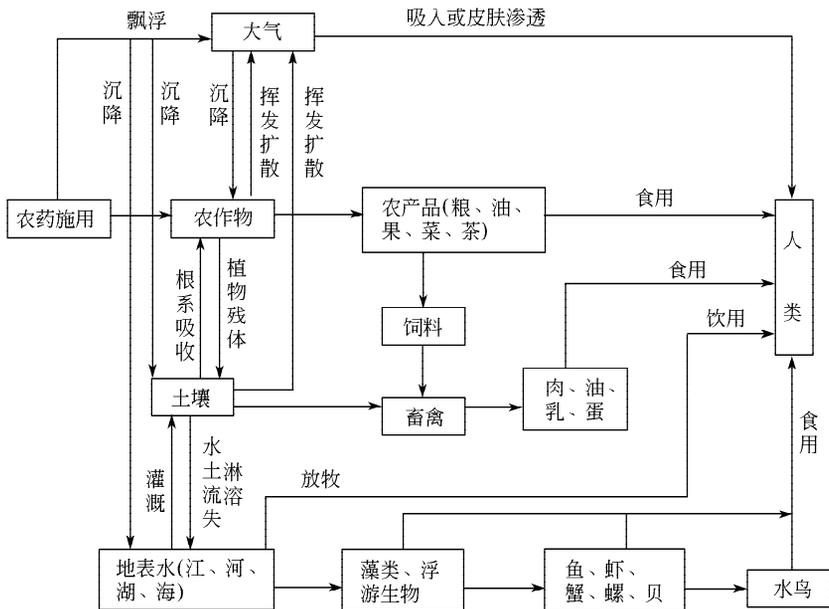


图 1-6 农药在自然界中的转移 (引自骆世明, 2001)

石油、多环芳烃、多氯联苯、三氯乙醛、甲烷等，也是土壤中常见的有机污染物。其危害前面已有叙述。

(2) 重金属污染物 土壤本身含有一定量的重金属元素，其中一些还是作物生长发育所必需的微量营养元素，如铁、锰、铜、锌等。但是，当这些元素和一些植物生长不需要的元素（如汞、镉、铅等）的含量过高，超过了植物需要和可忍受的程度，使植物出现受毒害症状，或者虽然植物生长尚未受害，但其产品中重金属的含量明显超标，使人畜受害，这时的重金属就成为了土壤的污染物。

土壤的重金属污染物主要包括汞、镉、铅、铜、铬、砷等生物毒性显著的元素和镍、铁、锰、锌等具有一定毒性的元素，砷虽不属于重金属，但因其行为、来源以及危害都与重金属相似，故通常列入重金属类进行讨论。它们主要来自大气沉降、污水、工矿业的固体废物、农药化肥等农用物资等。同种金属，由于它们在土壤中存在形态不同，其迁移转化特点和污染性质也不同，因此在关注土壤中重金属的危害时，不仅要注意它们的总含量，还必须注意其各种形态的含量。

① 汞 土壤的汞污染主要来自于含汞废水的污灌、化石燃料燃烧、汞冶炼厂和汞制剂厂的排放沉降。土壤中汞的存在形态有无机态与有机态，并在一定的

条件下互相转化。无机汞溶解度低，在土壤中迁移转化能力很弱，但在土壤微生物作用下，汞可向甲基化方向转化。微生物合成甲基汞在好氧或厌氧条件下都可以进行。在好氧条件下主要形成脂溶性的甲基汞，可被微生物吸收、积累，而转入食物链造成对人体的危害；在厌氧条件下主要形成二甲基汞，在微酸性环境下，二甲基汞可转化为甲基汞。

汞对植物的危害因作物的种类和生育而异。汞在一定浓度下使作物减产，在较高浓度下甚至使作物死亡。不同植物对汞的吸收能力是：针叶植物 > 落叶植物，水稻 > 玉米 > 高粱 > 小麦，叶菜类 > 根菜类 > 果菜类。

② 镉 镉主要来源于镉矿、镉冶炼厂。因镉与锌同族，常与锌共生，所以冶炼锌的排放物中必有 ZnO 、 CdO ，它们挥发性强，以污染源为中心可波及数千米远。镉工业废水灌溉农田和含镉化肥的施用也是土壤镉污染的重要来源。土壤中镉的存在形态也很多，大致可分为水溶性镉和非水溶性镉两大类。离子态和络合态的水溶性镉能被作物吸收，对生物危害大，而非水溶性镉则不易迁移，不易被作物吸收，但随环境条件的改变二者可互相转化。如土壤偏酸性时，镉溶解度增高，在土壤中易于迁移；土壤处于氧化条件下（稻田排水期及旱田）镉也易变成可溶性，被植物吸收也多。镉的吸附迁移还受相伴离子如 Zn^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Ca^{2+} 等的影响，如锌的存在可抑制植物对镉的吸收。

镉对农业生产最大的威胁是在作物可食部位蓄积，产生“镉米”、“镉菜”等。当它们被长期食用，会在人体内蓄积，使人患“骨痛病”。另外，镉会损伤肾小管，出现糖尿病；镉还会引起血压升高，出现心血管病；甚至还有致癌、致畸的报道。

③ 铅 铅是土壤污染较普遍的元素。污染源主要来自汽车尾气沉降，另外，铅字印刷厂、铅冶炼厂、铅采矿场等也是重要的污染源，随着我国乡镇企业的发展，“三废”中含有的铅已大量进入农田。进入土壤的铅易与有机物结合，极不易溶解，土壤铅大多发现在表土层，表土中的铅几乎不向下移动。

铅对植物的危害主要表现为叶绿素下降，阻碍植物的呼吸及光合作用。谷类作物吸铅量较大，但多数集中在根部，茎秆次之，籽实中较少。因此，铅污染的土壤所生产的禾谷类茎秆不宜作饲料。铅对动物的危害则是累积中毒。人体中的铅能与多种酶结合从而干扰有机体多方面的生理活动，导致对全身器官产生危害。

④ 铬 铬的污染源主要是电镀、制革废水、铬渣等。铬在土壤中主要有两种价态： Cr^{6+} 和 Cr^{3+} 。两种价态的铬行为极为不同，前者活性低而毒性高，后者恰恰相反。 Cr^{3+} 主要存在于土壤与沉积物中， Cr^{6+} 主要存在于水中，但易被 Fe^{2+} 和有机物等还原。

植物吸收的铬中约有 95% 留在根部。据研究，低浓度的 Cr^{6+} 能提高植物体内酶活性与葡萄糖含量，高浓度时则阻碍水分和营养向上部输送，并破坏代谢作用。铬对人体与动物也是有利有弊。人体中含铬过低会产生食欲减退症状。但饮水中超标 400 倍时，会发生口角糜烂、腹泻、消化紊乱等症状。

⑤ 砷 土壤砷污染主要来自大气降尘与含砷农药（如杀虫剂、杀菌剂、杀鼠剂和除草剂等），燃煤是大气中砷的主要污染源。土壤中的砷大部分为胶体吸收或与有机物络合形成难溶化合物，或与铁、铝等的氢氧化物发生共沉淀。

砷对植物危害的最初症状是叶片卷曲枯萎，进一步是根系发育受阻，最后是植物根、茎、叶全部枯死。砷对人体危害很大，它能使红血球溶解，破坏正常生理功能，甚至致癌等。

土壤重金属污染物在土壤中移动性差、滞留时间长、不能被微生物降解，具有隐蔽性、长期性和不可逆性的特点。土壤一旦遭受重金属污染，就很难彻底消除，当土壤中有害重金属积累到一定程度时，不仅会导致土壤退化，农作物产量和品质下降，而且还可以通过径流、淋失作用污染地表水和地下水，恶化水文环境，并可能直接毒害植物或在植物体内富集，并通过食物链途径最终危害人体健康。

(3) 放射性污染物 放射性污染物是指各种放射性核素，它们可以通过多种途径污染土壤。放射性废水排放到地面，放射性固体废物埋在地下，核企业发生放射性排放事故等，都会造成局部地区土壤的放射性污染；大气中的放射性沉降，施用含有铀、镭等放射性核素的磷肥和用受到放射性污染的河水灌溉农田等也会造成土壤的放射性污染，这种污染虽然程度较轻，但污染的范围一般较大。

土壤一旦被放射性物质污染就难以自行消除，只能靠其自然衰变为稳定元素，在衰变过程中会产生 α 、 β 、 γ 射线，这些射线能穿透人体组织，损害细胞或造成外照射损伤。放射性物质还会通过食物链或呼吸道进入人体（图 1-7），造成内照射损伤，使人头昏、疲乏无力、脱发、白细胞减少或增多，发生癌变

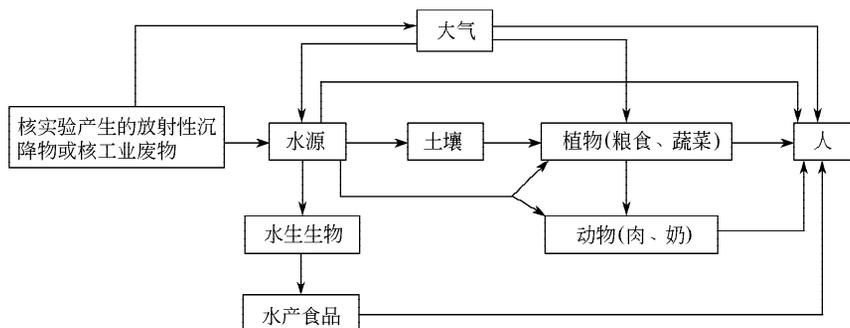


图 1-7 放射性物质进入人体的途径（引自《中国大百科全书·环境科学卷》，1983）

等。当然，该过程会受到很多因素的影响，如放射性核素的理化性质、气象与土壤条件等环境因子、动植物体内的代谢情况及人们的饮食习惯等。这些过程将一直持续到放射性核素蜕变成稳定性核素或全部被排出体外为止。

(4) 病原微生物 土壤中的病原微生物主要包括病原菌和病毒等，主要来源于未经处理的人畜粪便、垃圾、城市生活污水、饲养场和屠宰场的污物等，其中危险性最大的是传染病医院未经处理的污水和污物。这些污水、污物中所含的病原微生物通过流动、堆积、污灌及施肥等形式侵入土壤，大量繁衍，破坏了土壤原有的动态平衡，对生态系统和人体产生不良影响。

① 对植物的危害 某些植物致病细菌污染土壤后能引起番茄、茄子、辣椒、马铃薯、烟草等百余种茄科植物的青枯病和果树的细菌性溃疡；某些致病真菌污染土壤后能引起大白菜、油菜、芥菜、萝卜等十字花科蔬菜的根肿病，棉花、黄瓜、西瓜等的枯萎病，小麦、大麦、燕麦、高粱、玉米、谷子等粮食作物的黑穗病等；此外，甘薯茎线虫、大豆包囊线虫、马铃薯线虫等能经土壤侵入植物根部引起线虫病等，从而造成农业减产。

② 对人体健康的影响 土壤中肠道致病性原虫和蠕虫主要通过两个途径危害人体健康。一是通过食物链经消化道进入人体。如人蛔虫、毛首鞭虫等一些线虫的虫卵，在土壤中发育几周后开始具有感染性，经不卫生饮食进入人体。二是穿透皮肤侵入人体。如十二指肠钩虫、粪类原线虫等虫卵在温暖潮湿土壤中经过几天孵育变为可移动的安装幼虫，通过皮肤接触进入人体。

到目前为止，已发现的土壤致病病毒有 100 多种，如脊髓灰质炎病毒、人肠细胞病变孤儿病毒、柯萨奇病毒等；致病细菌有沙门菌属、芽孢杆菌属、梭菌属、假单胞杆菌属、链球菌属、分枝菌属等；另外，随患病动物的排泄物、分泌物及其尸体进入土壤而传染至人体的还有破伤风、恶性水肿、丹毒等疾病的病原菌。

1.4.2.7 防止土壤污染的措施及污染土壤的生物修复

(1) 防止土壤污染的措施 ①加强对于工业废气、废水、废渣等的治理和综合利用，防止向土壤任意排放含各种污染物质的废物；②合理施用农药和化肥，积极发展高效、低毒、低残留的农药，将农药对环境和人体健康的影响限制在最低程度；③对粪便、垃圾和生活污水进行无害化处理；④慎重推广污水灌溉，对灌溉农田的污水要严格进行监测和控制，最好使用处理后的污水灌田。

(2) 污染土壤的生物修复 已经污染的土壤可通过不同方式达到改良的目的。如采取改变耕作形式；施加改良剂；在污染土壤上繁育非食用的种子、种经济作物或种树，从而减少污染物进入食物链的途径等农业生态工程措施。传统的工程治理方法是利用物理（机械）、物理化学原理，主要采用客土、换土、去表

土及隔离法、清洗法、热处理、电化法等治理污染土壤，是一种最为彻底、稳定、治本的措施，但投资大，只适于小面积的重度污染区，而且具有导致土壤结构破坏、生物活性下降和土壤肥力退化的缺点。

生物修复是利用生物的吸收、富集、代谢等作用将土壤污染物转化或降解为无害物质甚至有用物质，从而达到去除或消除土壤污染的一种新兴生物技术方法。由于该方法具有良好的社会、生态综合效益，易于操作，日益受到人们的重视，成为污染土壤修复研究的热点。

生物修复过程通常是自发的或受控进行的，其修复方式主要有原位修复（in situ）、异位修复（ex situ）和原位-异位联合修复三种技术。与物理、化学方法相比，生物修复技术具有以下特点：污染物在原地或异地被降解消除；修复时间短；就地处理操作方便；对周围环境干扰较少；修复成本较低；不产生二次污染，遗留问题少等。所谓原位修复是指在不破坏土壤基本结构的情况下的生物就地修复技术。方法有：投菌法（bioaugmentation）；生物培养法（bioculture）；生物通气法（bioventing）；生物注射法（bioseparating）；生物冲淋法（bioflooding）；土地耕作法（land farming）；原位微生物-植物联合修复等，主要用于被有机物污染的土壤修复。异位修复主要是通过两种途径实现的：一是先将污染土壤挖出暂时堆埋在某地方，待原地工程化后再将其运回处理；二是将污染土壤挖掘起来后运到处理现场，与水混合后，投入接种微生物的反应器内处理，经处理的土壤脱水后再运回原地，类似于污水的生物处理。原位-异位联合修复技术主要分为水洗-生物反应器法（washing-bioreactor）和土壤通气-堆肥法（bioventing-composting）。

目前用于污染土壤修复的生物主要是微生物和植物。蓝细菌和藻类能够降解碳氢化合物，而且它们在修复被重金属污染的土壤方面具有独特的作用。其主要作用原理是：微生物可以降低土壤中重金属的毒性；可以吸附、积累重金属；可以改变根际微环境，从而提高植物对重金属的吸收、挥发或固定效率。如动胶菌、蓝细菌、硫酸还原菌及某些藻类，能够产生胞外聚合物与重金属离子形成络合物；有些微生物能把剧毒的甲基汞降解为毒性小、可挥发的单质汞；菌根可以吸收和固定重金属铁、锰、锌、铜等。

利用植物来有效地消除土壤污染具有其所在区域、污染物种类和时间方面的特异性，其修复类型和修复原理如表 1-7 所示。

超积累植物是指那些能超量地累积某些化学元素的自然生长或遗传培育植物。将这类植物种植于污染土壤上，它们从土壤中吸取金属污染物，随后收割地上部分并进行集中处理，连续种植该植物，达到降低或去除土壤重金属污染的目的。目前已发现的超积累植物已达 700 多种，积累铬、钴、镍、铜、铅的量一般

表 1-7 植物修复类型和修复原理

类 型	去除污染物的原理
植物提取	超积累植物将土壤中的重金属或有机物富集于植物可收获部分
植物降解	植物或植物与微生物共同作用降解有机污染物
植物挥发	将土壤污染物转化为气态而挥发到大气中
植物固定	降低污染物的生物有效性
根际过滤	植物根系吸附和吸收水中或废水中污染物
植物激活	植物分泌物激活微生物的降解作用

在 0.1% 以上，锰、锌可达到 1% 以上，所积累的金属量是普通植物的 50 ~ 100 倍。以镉超积累型最多，某些超积累植物还可同时积累多种重金属元素。遏蓝菜属 (*Thaspi*) 是一种已被鉴定的锌和镉超积累植物，当土壤含锌 444mg/kg 时，遏蓝菜地上部分锌的含量可达到土壤的 16 倍。柳属的某些物种能大量富集镉；印度芥菜对镉、镍、锌、铜富集可分别达到 58 倍、52 倍、31 倍、17 倍和 7 倍；芥子草等对硒、铅、铬、镉、镍、锌、铜具有较强的累积能力。我国已报道的超积累植物主要有：铜超积累植物——海州香蒲 (*Elsholtzia splendens*) 和砷超积累植物——蜈蚣草 (*Pteris vittata*)。

植物的根和茎都有相当的代谢活性，不少的微生物群落分布在植物的根际及根组织中，这些微生物在分解土壤有机污染物的过程中起着主要作用。另外，植物本身可从土壤中吸收污染物，并将其代谢为无毒物质，或把这些污染物结合到稳定的细胞组分中去，从而起到降解作用。

目前对植物挥发研究较多的是汞和硒。湿地上的某些植物可清除土壤中的硒，其中单质占 75%，挥发态占 20% ~ 25%。挥发态的硒主要是通过植物体内的 ATP 硫化酶的作用，还原为可挥发的 CH_3SeCH_3 和 $\text{CH}_3\text{SeSeCH}_3$ ；将细菌体中的汞还原酶基因导入芥子科植物，获得耐汞转基因植物，该植物能从土壤中吸收汞并将其还原为挥发性单质汞。

植物固定主要是通过植物根部的积累、沉淀或根表吸收来加强土壤中污染物的固化。比如，植物根系分泌物能改变土壤根际环境，可使铬、汞、砷的价态和形态发生改变，影响其毒性效应。植物的根毛可直接从土壤交换吸附重金属增加根表固定等。

植物根际是一个能发生降解的生物代谢活跃区，包括植物根分泌物的组分，诱导微生物代谢途径的特殊化合物的分泌作用，使那些不是微生物底物的污染物，能够通过共代谢作用而被微生物降解。

污染土壤的修复是一个系统工程，单一的修复技术很难达到预期效果，生物修复综合技术将是今后污染土壤修复技术的主要研究方向。必须以植物修复为主，辅以化学、微生物及农业生态措施，增加污染物的生物有效性，提高植物修

复的综合效率。另外，筛选、培育吸收能力强，同时能吸收多种重金属元素，且生物量大的植物也是未来生物修复的一项重要任务。

1.5 生态环境问题

生态系统是很多野生动物和野生植物的栖息地，但是生态系统的破坏也是惊人的。人类对森林的砍伐破坏，引起森林生态的变化，导致局部地区的气候变化，直接引起一些物种的灭绝。地球上的物种正在以惊人的速度减少。2004年19日，印度尼西亚安塔拉通讯社报道，印尼苏门答腊犀牛因人类的非法盗猎目前正濒临灭绝。苏门答腊犀牛在14年间减少了90%。而世界自然保护同盟2004年11月17日公布的《濒危物种红色名录》表明，现在物种灭绝速度和恐龙大量灭绝时代的速度相近。人类活动引起环境污染。1962年，美国的雷切尔·卡逊著的《寂静的春天》引起了全球对农药危害性的关注；人类为了经济目的，急功近利地向自然界施放有毒物质的行为不胜枚举：化工产品、汽车尾气、工业废水、有毒金属、原油泄漏、固体垃圾、去污剂、制冷剂、防腐剂、水体污染、酸雨、温室效应等，甚至海洋中军事及船舶的噪声污染都在干扰着鲸类的通讯行为和取食能力。

1.5.1 森林面积减少

1.5.1.1 现状

森林是陆地生态系统的中心，对地球生物圈的物质循环和能量流动有着巨大影响。全球的森林面积由于测量统计困难，难以得到准确数据。但据专家推测，地球上森林面积最多时约为 $72 \times 10^8 \text{hm}^2$ ，占陆地面积的 $2/3$ ，覆盖率为60%；但到19世纪初，全球森林面积已减少到 $55 \times 10^8 \text{hm}^2$ ；至1990年，据联合国粮农组织（FAO）的调查，全球森林面积已减少到 $43 \times 10^8 \text{hm}^2$ ，占陆地面积的29%，其中约有一半是热带雨林和热带季雨林；进入2000年，全球森林面积仅剩 $40 \times 10^8 \text{hm}^2$ ，其中 $2/3$ 是密林， $1/3$ 是由阔叶林和草地组成的疏林。

由于森林的砍伐速度大大超过其生长速度，世界上的几个文明古国大都变为林木稀少之地，甚至已经沦为荒漠和半荒漠地区。亚洲北部、美洲西北部、美国东部和欧洲的大部分地区的天然林已经基本消失，现有森林大都属于树种单一的次生林或人工林。只有俄罗斯得天独厚，其远东地区由于地广人稀和难以通行，保存了世界针叶林的一半，其中 $2/3$ 为原始林。因为难以通行，热带森林原本应保存较好，但由于人口压力和经济刺激，近几十年来热带森林的砍伐速度也大大增加了，使热带雨林成为森林毁坏最为严重的地区。据FAO的估计，1981~

1990 年的 10 年间,世界热带雨林的年减少率约为 $17 \times 10^6 \text{hm}^2/\text{年}$,最保守的估计也有 $11 \times 10^6 \text{hm}^2/\text{年}$,如果按目前的毁坏速度,热带雨林将在 177 年后全部被毁。

发展中国家的森林面积减少是导致全球森林面积大幅度减少的主要根源,因为发达国家和地区的森林面积几乎是不变的。据 FAO 估计,世界热带稀疏林砍伐量中,非洲占 62%,而森林损失的一半以上(55%)发生在西非象牙海岸及尼日利亚、利比里亚、几内亚和加纳等国,他们的森林损失速度为世界平均速度的 7 倍;亚洲森林砍伐最快的是尼泊尔和泰国,20 世纪 50 年代,泰国森林面积约占国土面积的 68%,其后几十年,森林覆盖率急剧减少,到 1982 年,森林覆盖率已减至 30.52%;在拉丁美洲,巴西每年对密林的砍伐占拉丁美洲砍伐量的 35%,20 世纪 70 年代,巴西曾在亚马孙流域热带雨林实施“草原化”计划,建筑了一条特莱—亚马孙高速公路,从巴西东北边远地区穿越亚马孙流域,其目的是鼓励东北部干旱区农民迁移到亚马孙雨林区。随着农民的迁入,大片的雨林被砍伐,被用做牧场或农地。这一计划有两方面的错误。一是繁茂的雨林赖以生长的土壤其实并不肥沃,是一种贫瘠的砖红土壤,其养分都在地面的植物上,而不在表土层中,森林一旦被伐,薄薄的土壤层极易被侵蚀,很快就不适合做牧场或耕地,最终的结果只能是既没有雨林,也没有草原,变成一片不毛之地。二是亚马孙雨林在地球植物的光合作用中起着相当大的作用,“森林草原化”不仅对巴西,甚至对地球的大气圈都将产生难以估量的影响。

我国森林的破坏现象也很严重。全国很多重要林区,由于长期重采轻造,导致森林面积锐减。例如,云南省是我国森林面积较大的省份,20 世纪 50 年代时全省的天然林覆盖率为 50%,但到 1980 年,全省的天然林覆盖率已下降到 24.9%;长白山林区 1949 年天然林覆盖率为 82.5%,20 世纪末已下降到 14.2%。据林业部门统计,1949 年建国初期,我国森林面积为 $1.87 \times 10^8 \text{hm}^2$,森林覆盖率为 13%;1970 年减少到 $1.8 \times 10^8 \text{hm}^2$,森林覆盖率为 12.7%;进入 90 年代以来,由于我国政府采取了一些有效措施,严格控制林木砍伐,封山育林,退耕还林,使得我国森林覆盖率又有所回升,为 13.92%,但仅是世界森林平均覆盖率的一半。而且还需指出的是,导致我国森林覆盖率回升的主要贡献者是人工林,而作为生物多样性资源宝库的天然林却仍在减少。如云南西双版纳的天然林面积,从 1952 年的 $105 \times 10^4 \text{hm}^2$ 减少到 1994 年的 $30 \times 10^4 \text{hm}^2$,而同时的森林覆盖率却从 55% 上升到 60%,说明森林的总面积增加了,增加的主要是人工林。

1.5.1.2 森林面积减少的主要原因

(1) 木材砍伐 许多国家和地区的林木被乱砍滥伐,重采轻造,生产量远

远小于消耗量，致使森林面积缩减严重。特别是热带雨林木材，由于发达国家对热带木材消耗量的增长，加快了发展中国家对热带雨林的砍伐速度。20 世纪后期的 30 年，发达国家的热带木材进口量增长了几十倍，而这一时期正好是世界热带雨林急剧减少的时期。

(2) 毁林开荒 随着人口增长，为了满足粮食需求，大片森林被垦作耕地或牧场，热带森林破坏约一半是烧荒种田。亚马孙流域的巴西人为了生产牛肉赚取外汇，毁掉了大片的热带雨林，将其变为大规模的放牧区。开垦森林得到的农田常常是间歇耕作，新开垦的土地，肥力不能持久，随着农作物种植，土壤中养分迅速减少；然后转移到其他地方开垦新的土地，等到原来的土地肥力恢复后，再返回去种植。由于近年来热带地区人口年年增长，不得不连续开垦热带林，加快了热带林的减少。这种毁林开荒，刀耕火种在我国云南等地也十分严重，不仅使森林资源面临枯竭，更使生态环境遭受严重破坏。

(3) 过度樵采 据估计，全世界近一半人口以薪材为主要燃料。每年有 10^8 m^3 的林木从热带林运出做燃料。特别是发展中国家，薪材消耗量随人口增长而增长，使热带林采伐压力越来越大。我国林区每年烧掉的木材约 $6500 \times 10^4 \text{ m}^3$ 。

(4) 森林火灾及病虫害 火灾是森林的大敌，1987 年发生在黑龙江大兴安岭的特大森林火灾，受害林木总蓄积量 $3960 \times 10^4 \text{ m}^3$ ，使该地区森林后备资源至少 7~10 年才能恢复。森林病虫害也是影响林业发展的重要环节，我国每年因病虫害损失的森林生长量至少达 10^7 m^3 。

(5) 战争 战争造成森林和生物多样性资源的大量消亡。1840~1949 年持续不断的战争，使我国近 80% 的原始森林被破坏和消失，尤其是抗日战争时期，我国的森林资源遭到严重破坏，仅东北森林就损失了 $642 \times 10^8 \text{ m}^3$ ，占全国森林蓄积量的 10% 以上。

(6) 空气污染 在欧美等国，空气污染对森林退化产生了显著影响。据 1994 年欧洲委员会对 32 个国家的调查，由于空气污染等原因，欧洲大陆有 26.4% 的森林有中等或严重的落叶。

1.5.1.3 森林面积减少的危害

(1) 导致生态平衡失调，环境质量恶化 森林在生态系统中起着重要作用，森林面积的锐减，使复杂的生态结构遭到破坏，原有的功能消失或减弱，地表截蓄径流能力减弱，土地沙漠化和土壤侵蚀现象日趋严重，水土流失面积进一步扩大，给生态系统的良性循环造成重大伤害。

(2) 引起气候变化，增加自然灾害的发生率 众所周知，森林具有调节气候的功能，森林面积的减少使这种功能大为减弱，致使某些地区降雨量减少，自然灾害发生频繁。如我国四川的森林覆盖率从 25% 降到 13% 以后，有 46 个县

年降雨量减少了 15% ~ 20%，原来三年一遇的春旱、伏旱，现在变为三年两遇，甚至连年出现，自古雨量充沛的“天府之国”，现在却出现了缺雨少水现象。素有“天无三日晴”的贵州，随着森林覆盖率的下降，现在也变成三年两旱。综观历史上自然灾害的发生频率，发现其与森林减少的趋势非常一致。

(3) 导致生物多样性减少 森林生态系统是物种最为丰富的地区之一，生活着大量的动物、植物和微生物。随着森林被砍伐，生活于其中的生物失去了适宜的生存环境或栖息环境严重恶化，导致大量物种灭绝或处于灭绝边缘，使全球生物多样性锐减。

(4) 增加二氧化碳排放 森林对调节大气中 CO_2 含量有重要作用。科学家认为，世界森林总体上每年净吸收大约 15 亿吨的 CO_2 ，相当于化石燃料燃烧释放的 CO_2 量的 1/4。森林砍伐减少了森林吸收 CO_2 的能力，把原本储藏在生物体及周围土壤里的碳释放了出来。在全球气候变暖中发挥着不可忽视的作用。

1.5.2 生物多样性丧失加剧

作为地球上绝对优势种群的人类对自然事物的蛮横干涉，在生境破坏、过度开发、盲目引种、环境污染等因素的综合作用下，野生物种大量走向灭绝，1600 年以来共计 720 种动物丧失了。而未被记录的灭绝物种，特别是无脊椎动物，则要多得多。更多的物种尚未被我们认知，便默默逝去了。自然界的芸芸众生历经千万年的演变、进化，各得其所、各司其职，在生物圈的能量流动、物质循环、信息传递过程中都发挥着不同作用，扮演着自己的角色，任何一个物种的非正常灭绝，对人类来说都是无可挽回的损失。一个物种的消失，至少意味着一座复杂的、独特的基因库的毁灭，相当于人类的子孙又少了一种可供选用的种子。一个物种的存亡，同时还影响着与之相关的多个物种的消长。据研究，每消灭 1 种植物，就会有 10 ~ 30 种依附于它的其他植物、昆虫及高等动物随后覆灭。17 世纪毛里求斯渡渡鸟被杀绝后，不出数年，该岛的大栎榄树也渐渐消失了，因为这种乔木的种子必须经渡渡鸟的消化道才能发芽、萌生。

生命的织锦，环环相扣，丝丝相连，无论是捕食与被捕食者，生产者与消费者乃至分解者，都是互惠互利、相互制约，从而达到动态平衡，相对稳定。正如哥德所言：“万物相形以生，众生互惠而成。”当一个物种（特别是作为关键捕食者或重要共生者时）的局部灭绝大大改变和影响其他物种的种群大小时，就会连锁性、累加性、潜在性地导致其他物种接二连三地灭绝。

1.5.2.1 现状

生物多样性的减少主要是以两种形式发生的：一是物种水平上的生物多样性减少；二是生态系统多样性的减少。

(1) 物种多样性的减少 物种灭绝原本是一种自然现象，是一种客观规律。自从大约 38 亿年前地球上出现生命以来，就不断地有物种的产生和灭绝，古生物学研究发现，物种的平均寿命为 500 万年，其中鸟类种的平均寿命为 200 万年，哺乳类种的平均寿命为 600 万年。但是，近些年来物种减少种类和数量之多、速度之快，却是前所未有的，不能不引起人类的关注。

物种灭绝有自然灭绝和人为灭绝两种过程。

生物的自然灭绝是一个按地质年代计算的缓慢过程，可以根据标准化石（指示化石）的出现和消失来确定。其灭绝原因可能有两种：一种是由于生物之间的竞争、疾病、捕食等的长期作用而引起的物种灭绝，这个过程是缓慢的、渐变的；另一种是随机的灾难性环境事件引起的，如陨石撞击地球、火山爆发、气候变冷或变暖、海平面上升或下降等，均会导致全球范围内的物种在相对短暂的地质时期内数量突然下降，发生生物物种的大灭绝。在地球经历的 46 亿年的发展过程中，从寒武纪后期（距今 6.5 亿年）到早第三纪始新世后期（距今 0.36 亿年），已经认定的灾难性物种大灭绝事件就有 9 次，其中灭绝率最大的一次是在白垩纪末，很多大型爬行类动物如盛极一时的恐龙等灭绝了，生物灭绝率达 66.3%；其次是二叠纪末，灭绝率为 52.5%，主要是海洋动物，估计当时海洋中 83% 的属和 96% 的物种都灭绝了。

物种的人为灭绝主要是由于人类的大量捕杀而导致的，自古有之。大约在更新世后期，世界许多地方发生了大型动物灭绝事件，这些大规模的物种灭绝多数与大规模的殖民化相关联。通过对发现于南加利福尼亚化石的研究，发现在北美被殖民化后不长时间里，发生了包含 57 种大型哺乳动物和几种大型鸟类的灭绝。原先这里的土地是无人居住的，野生动物自由地在此生活，殖民化后，随着人口数量的迅速增加，动物们的栖息生境被人类逐渐蚕食，再加上人类过度地捕猎和射杀，超过了野生动物的繁殖速率，很多野生动物尤其是一些大型的狩猎动物经不起这样的突变，种群数量迅速减少直至灭绝。灭绝物种中包括 10 种野马、2 种野牛、4 种象以及美洲虎、美洲狮、食腐肉的大型猛禽等，如今这些大型动物尚存的唯一代表是严重濒危的加利福尼亚神鹰。正是由于人类的不可持续利用，原本可更新的生物资源变成了不可更新资源，结果以物种资源的灭绝而告终。随着时代的推进，技术力量的发达，人类对自然开发规模和强度的增强，人类对野生动物的捕杀及对野生动物生境的破坏也愈加严重，物种的人为灭绝速率和受威胁的物种数量大大增加。

据估计，在 1600 ~ 1700 年的百年间，鸟类的灭绝率为 2.1%，哺乳类的灭绝率为 1.3%，即大约每百年灭绝一种；而在 1850 ~ 1950 年的百年间，灭绝率上升到每 10 年灭绝 1 种。由图 1-8 可看出，近 300 年来，物种的灭绝速度与人类

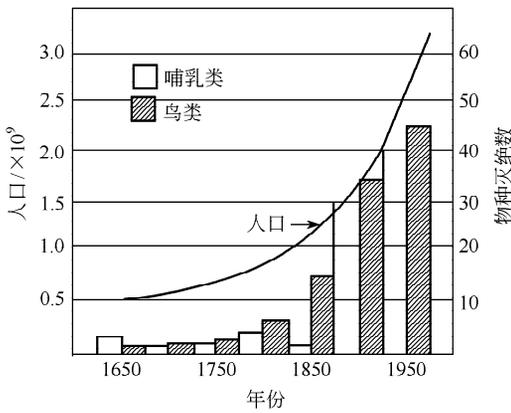


图 1-8 近 300 年世界物种灭绝的趋势 (引自黄润华等, 1997)

1990 年达到 1 万种, 其中大部分是植物和昆虫。

据资料统计, 在我国, 犀牛 (*Rhinoceros* sp.)、麋鹿 (*Elaphurus davidianus*)、高鼻羚羊 (*Saiga tataric*)、白臀叶猴 (*Pyhathrix nemaeus*) 等动物和崖柏 (*Thuja sitchuanensis*)、雁荡润楠 (*Machilus minutiliba*)、喜雨草 (*Ombrocharis dulcis*) 等植物已经消失几十年甚至几个世纪了, 但高鼻羚羊是在 20 世纪 50 年代以后消失的。我国动物的遗传资源受威胁的现状也十分严重, 如我国优良的九斤黄鸡、定县猪已经灭绝。此外, 还有相当数量的植物种类和动物种类正面临着即将到来的灭绝, 其数量之大是令人悲伤和遗憾的。我国国家重点保护野生动植物名录中受保护的濒危野生动物已经有 400 多种, 濒危植物高达 1019 种。实际上, 还有很多保护名录之外的生物物种很可能在未被人类认识之前就已经灭绝了。物种的减少给生物圈和人类造成了无法弥补的损失。要知道, 目前人类还不能做或做得很艰难的事情, 可能在远古就被某个生物用效率更高的方式做到了, 而我们将可能失去许多向生物学习或利用生物资源的机会。物种的灭绝过程可以用图 1-9 来表示。

农作物的物种多样性也由于使用现代农业技术而剧烈地下降了。例如, 菲律宾 1970 年前种植水稻 3500 个品种, 现在仅

类的增长速度显著相关。因此, 有理由说, 人类加速了物种的灭绝。

另据估计, 近 2000 年来, 哺乳类灭绝了 110 种, 鸟类灭绝了 139 种, 其中 1/3 是前段的 1800 年灭绝的, 1/3 是 19 世纪的 100 年间灭绝的, 1/3 是近 50 年灭绝的, 灭绝速度明显加快, 尤其是 20 世纪最后的 25 年, 物种灭绝速度更是飞速发展。统计资料表明, 1975 年前后, 每年灭绝的物种数有几百种, 1985 年增加到几千种,

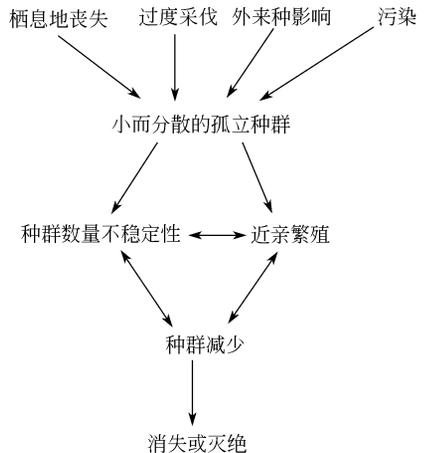


图 1-9 物种灭绝过程示意

有5个占优势的品种，损失达99%以上。欧洲小麦品种损失达90%以上，美国玉米品种丧失超过85%。而作物缺乏遗传多样性也使它更易受病原体和害虫的攻击。因为作物系统属于人工生态系统，所以作物生物多样性下降的一个重要原因是在集约化过程中由混种变为单种植，特别是大面积、大范围的单种植。

物种人为灭绝的典型实例如下。

① 旅鸽 旅鸽一度是地球上数量最多的一种鸟类，19世纪初叶，其数量曾经多达50亿只，当它们大群迁飞时，密度之大足以遮天蔽日，长达数小时。由于旅鸽肉味鲜美，喜好群居，所以极易于狩猎，成为商业猎手的捕杀对象。人类对旅鸽的大规模捕杀始于19世纪40年代，那时有数以千计的人专靠射杀旅鸽为生，甚至用电报来传递关于鸟群的情况，如出现地点、夜宿地点和鸟群动态等。据统计，仅美国密执根一地一年就要射杀1亿只以上。就这样，在人类无节制的射杀下，1894年，观察到最后筑巢的旅鸽，1900年，野生旅鸽完全绝迹，最后1只名叫玛莎的旅鸽在活了29年以后于1914年9月1日死于辛辛那提动物园。就这样，一个具有高度经济价值、世界上数量最大的鸟类只在短短几十年内就灭绝了。

② 大海雀 大海雀一度在北大西洋分布很广，纽芬兰东部的Funk岛曾是大海雀鸟最大的繁殖栖息地。因这种大型海鸟长得极像企鹅，所以当地人都叫它企鹅，它不会飞翔，却极善游泳。数百年来，大海雀被纽芬兰岛上的土著居民和欧洲渔民当做鲜肉、蛋、油的来源。18世纪中期，当人们发现大海雀的羽毛可以用来填充床垫而变成一种价值很高的商品时，便开始了系统而无情的射杀。人们几乎整个夏天都在岛上进行捕杀和加工处理，持续狩猎达300年之久，最后终于在1844年将大海雀全部杀光，最后的两只大海雀是在冰岛被采集标本的人射杀，现在只留下了70只大海雀标本。

③ 渡渡鸟 渡渡鸟是第一个有记载的，由于人类的过度捕杀而导致动物灭绝的实例。它原产于印度洋马达加斯加东部的毛里求斯岛上，形似火鸡，性迟钝，不会飞。当人类还未发现这个小岛时，渡渡鸟在小岛上生活得自由自在、无忧无虑。自从1507年葡萄牙人首先发现了这个小岛之后，渡渡鸟的厄运就开始了。当地殖民者把捕猎渡渡鸟当做一种游戏，并拣拾鸟蛋、破坏它们的栖息地，结果造成渡渡鸟数量的迅速减少。1681年，渡渡鸟灭绝，甚至连一具完整的骨骼都没留下，牛津大学保存的唯一一个标本也在1755年的火灾中焚毁，灰烬中只保留了头和脚。

④ 美洲野牛 19世纪末，在北美大草原上生活着6000万头美洲野牛，人们为了猎取牛皮，仅1877年一年就射杀了850万头，约占野牛最高种群数量的1/7。如此大规模射杀的结果是，到1889年，美洲野牛只剩下150头，1894年

最后一头野牛在科罗拉多遭到射杀。尽管在此3年前已经制定了野牛保护法，但已为时过晚，最终还是未能阻止这一大型哺乳动物从自然界里消失掉。

⑤ 蓝鲸 蓝鲸是世界上最大的动物，一直以来都是捕鲸船队追捕的对象。20世纪30年代，全世界有蓝鲸约4万头。仅从南极海域近几十年来人类捕杀蓝鲸的记录来看，1940年捕杀蓝鲸11500头，1950年捕杀7500头，1955年捕杀2000头，1960年捕杀1500头，1965年捕杀1000头，1974年捕到7头，其后就几乎捕不到蓝鲸了。据估计，蓝鲸的现存数量已经不足1000头了，即使现在开始采取保护措施，恐怕也已经来不及了，因为它的种群数量下降太快，可能已经降到起始密度以下，很难重新恢复，恐怕保护措施只能延缓它的灭绝时间，很难使其逃脱最终灭绝的命运。

(2) 生态系统多样性减少 生态系统多样性减少主要是各类生态系统数量减少、面积缩小和生态状况恶化。

① 野生生物生境改变和丢失 这一过程与人类社会的发展密切相关，随着人类活动范围的拓展和强度的增加，野生生物生境缩小和丢失现象越来越严重。目前，热带森林、温带森林、大平原和沿海湿地正在大规模地转变为农业用地、住宅、厂矿和城市。

生境的改变和丢失意味着生态系统多样性、物种多样性和遗传多样性同时丢失。如热带雨林生活着上百万种尚未记录的热带无脊椎动物物种，这些物种具有很强的地方性，随着热带雨林的砍伐和转化为农业用地，很多物种可能随之灭绝。又如，大熊猫从中更新世到更新世的长达70万年的时间内，曾广泛分布在我国的珠江、华中长江、华北黄河流域，由于森林砍伐、农业开垦及捕猎等活动的增强，原本连续的大熊猫栖息地被严重地割裂、分离开，形成一个个分散、孤立的区域，致使大熊猫被分割成24个亚种群，群体间交流困难，造成近亲繁殖，导致遗传多样性减少，直接威胁到种群生存和种群未来的发展。

② 森林生态系统破坏 在各种生态系统类型中，森林面积减少和破坏情况是最早引起人类关注的。森林过度砍伐和开垦，使森林生态系统遭到严重破坏。一方面减少了森林的群落类型，另一方面引起森林动植物的消失和被迫迁移。绝大多数的珍稀濒危动植物尤其是濒危植物都属于森林野生种，随着森林的破坏，它们的分布区在萎缩，种群数量在下降。森林生态系统遭到破坏的另一表现是人工林的增加和天然林的减少。人工林产业的发展是以蕴藏着丰富生物多样性资源的天然林为代价，大规模品种单一的人工林的营造，使森林病虫害的发生越来越频繁，导致生态失衡。

③ 荒漠生态系统破坏 在广大的荒漠地带，生活着许多特有的动植物物种。荒漠地广人稀，在一般人的心目中，应该是受人类干扰较少的地区，但事实不

然，随着人类脚步的逼近，那里的生态系统也在遭受破坏和蹂躏，原本就不很丰富的生物多样性更趋于减少。比如，在我国西北的荒漠和草原地带，由于破坏性地挖掘甘草、麻黄、锁阳等名贵中药材，使得一些珍贵植物的野生资源量急剧减少；原产于我国新疆准噶尔盆地的高鼻羚羊，随着人类的过度捕猎和生境变化，从20世纪50年代起就再也看不见踪迹。一度分布在塔里木河下游罗布泊的新疆虎，也由于同样的原因在20世纪初就灭绝了。

④ 湿地生态系统破坏 湿地是陆地的天然蓄水池，有“地球之肾”的美誉，它集土地资源、水资源、生物资源、矿产资源和旅游资源于一身。在长期的人类活动影响下，湿地被不断的围垦、污染和淤积，面积日益缩小，物种减少已是必然。农业围垦和城市开发是我国湿地破坏的主要原因。珠江三角洲、长江中、下游平原的湿地，自古以来就被开垦种植水稻。据初步统计，近40余年，我国沿海地区累积围垦滩涂面积达 $100 \times 10^4 \text{hm}^2$ ，围海造地工程使我国沿海湿地每年以 $2 \times 10^4 \text{hm}^2$ 的速度在减少。另据统计，1950~1980年的30年间，我国天然湖泊数量由2800个减少到2350个，湖泊总面积减少了11%。号称“千湖之首”的湖北，目前湖泊也只剩下326个，湖面由1250万亩减至355万亩，不仅缩小了湿地和水生物种生境，还带来了洪水调节能力下降的问题，同时也堵塞了某些重要经济鱼类的洄游通道。有的城市周围湖泊由于严重的污染和富营养化，实际上已经丧失了湿地生态系统的正常功能。

1.5.2.2 生物多样性丧失原因

达尔文的生存竞争学说和进化论告诉我们，随着地球环境的变化，地球上不断有新物种产生，不适应的物种淘汰，物种灭绝是自然的过程，变化的只是物种灭绝的方式和速度。近代物种多样性丧失加剧的原因主要有以下几个方面。①大面积森林受到采伐、火烧和农垦，草地遭受过度放牧和垦殖，导致了生境的大量丧失，保留下来的生境也支离破碎，呈现片段化，对野生物种造成了毁灭性影响。②对生物物种的强度捕猎和采集等过度利用活动，使野生物种难以正常繁衍。③工业化和城市化的发展，占用了大面积土地，破坏了大量天然植被，并造成大面积污染。④外来物种的大量引入或侵入，大大改变了原有的生态系统，使原生的当地物种受到严重威胁，甚至灭绝。⑤无控制和无管理的旅游，使一些尚未受到人类影响的自然生态系统遭到破坏。⑥土壤、水和空气污染，危害了森林，特别是对相对封闭的水生生态系统将会带来毁灭性影响。⑦全球变暖，导致气候形态在比较短的时间内发生较大变化，使自然生态系统无法适应，可能改变生物群落的边界，导致物种数量的减少或灭绝。⑧农业、牧业、林业品种的单一化，也将导致生物多样性的减少。

尤其严重的是，各种破坏和干扰会累加起来，对生物物种造成更为严重的

影响。

显然，以上所有的原因都与人口数量的增加、人类活动对环境的破坏和污染及对自然资源的高速消耗有关，所以可以说，人类的不合理活动是当前生物多样性丧失的最主要根源。

1.5.2.3 生物多样性保护对策

保护生物多样性就是采取措施保护基因、物种、生境和生态系统，为了实现这一目标，需要各国政府在制定土地开发和农业、林业、牧业、渔业等发展政策时，综合考虑保护生物多样性的要求，特别是应当严格限制开发现已所剩不多的自然生境，防止自然生境的进一步缩小和破坏。

从保护的具体途径来划分，主要有就地保护、迁地保护和离体保护。

(1) 就地保护 就地保护主要是就地建立自然保护区和国家公园，保护濒危物种和典型生态系统。保护物种的最佳途径是保持它们的生境，通过设置不同类型的保护区，可以形成生物多样性保护区网络，并通过在保护区之间或与其他隔离生境相连接的生境走廊，将生境片段化给生物带来的不利影响降低到最小。

(2) 迁地保护 迁地保护是将野生动物迁移到人工环境或异地实施保护。植物园、动物园、水族馆、濒危物种保护中心等是迁地保护很好的场所。加州兀鹰、黑足鼬、朱鹮等都是它们在数量很低的时候，用这种方法拯救过来的。原产于我国的麋鹿自英国再引入后，在北京、盐城等地已建立起半野生的种群。迁地保护的最终目的还是要将人工种群再放归到野外，所以在迁地保护的过程中，一定要注意增加遗传变异，避免近亲交配，保持种群的生存力。对于回放的动物，可能还要教会它们怎样有效地获取食物、逃避捕食者。总之，迁地保护的费用要比就地保护高得多，所以，迁地保护往往是对那些就地保护失败的物种进行的最后挽救手段。

(3) 离体保护 离体保护主要是建立种质库和基因库，对野生生物物种和遗传基因进行保护，如植物种子、动物精液、胚胎、真菌菌株等。如伦敦 Kew 植物园的种子库以储存半干旱热带和亚热带的种子为主；美国的种子库针对的是湿热带；印度的主要以粮食作物如水稻、香蕉、豆、薯蓣等原始野生品系为主。基因资源库为保存物种提供了新手段，例如保存在液氮中的优秀家畜的精液、卵子和胚胎，在解冻后可用于人工授精、卵移植和胚胎移植。中国科学院上海细胞生物研究所和昆明动物研究所也已先后建立了细胞库。

(4) 退化生态系统的恢复 通过各种方法改造、修复和重建已经退化和破坏了的生态系统，也是恢复生物多样性的一种方法。如中国科学院华南植物研究所几十年来一直致力于热带亚热带退化森林的恢复生态学的研究，在几乎寸草不生的裸红壤地上通过种植速生、耐旱、耐瘠的桉树、松树和相思树等先锋树种，

人工启动演替，然后配置多层多种阔叶混交林，逐步恢复了植被，并正在向森林生态系统发展。

如今的全球环境问题不是单独哪个国家可以独自解决的，而且任何国家不能以任何途径单独地逃脱全球性灾难的惩罚。发达国家利用其先发展的历史优势，大量消耗自然资源并导致了环境问题的大量产生，直至今天，他们仍是资源的主要消费者和污染的主要排放者，他们还常常以对外投资的名义把各种对局部生态环境造成严重破坏与威胁的工业项目，如石化、冶金、印染等行业，转移到急需投资的发展中国家，将备受贫穷之苦的人民推到生态灾难的前线，从而取得本国投资得不到的超额利润，同时他们每年还要向境外输出超过几百万吨的危险废物。所以无论从历史上还是从现实看，在阶级利益和国家利益的狭隘观念下，发达国家都对全球环境问题负有不可推卸的主要责任。时至今日，他们开始强调环境是人类共同遗产，各国不能仅按照本国的利益需要对自然进行开发，要求大力加强环境保护，有的却不愿意承担调整生产与消费方式的代价，也不愿意承担自己的全球责任。但是在与自然争斗中遭到报复的人类已无退路而言，继续那种各自为战，极尽攫取之能事的利己主义，只能导致人类种族的灭绝，只有建立全球性的联盟，共同协调人类与大自然的矛盾，才能将人类从目前的困境中解脱出来，也才能实现人类的可持续发展。

环境因子与生物

2.1 环境因子与生物概述

2.1.1 环境因子

构成环境的各要素称为环境因子，又称生态因子 (ecological factors)，它们对生物的生长、发育、生殖、行为和分布都有着直接或间接的影响。在生态因子中，生物生存不可缺少的因子（如食物、热、氧对于动物， CO_2 和水对于植物）称为生物的生存因子。所有的生态因子的综合作用构成生物的生态环境 (ecological environment)，具体的生物个体、群体生活地区的生态环境称为生境 (habitat)。

生态因子的数量很多，依其性质不同，大致可归纳为五大类

① 气候因子 (climatic factors)，包括各种主要的气候参数，如光、温度、空气、水分、大气运动、雷电等；② 土壤因子 (edaphic factors)，主要指土壤的各种特性，如土壤结构、有机物和无机物的营养状态、酸碱度等；③ 地形因子 (topographic factors)，包括各种地面特征，如坡度、坡向、海拔高度等；④ 生物因子 (biotic factors)，包括同种或异种生物间的相互关系，如种群内部的社会结构、领域、社会等级等行为以及竞争、捕食、共生、寄生等；⑤ 人为因子 (anthropogenic factors)，指人类活动对生物和环境的影响，随着人类改造自然的能力的提高，人类活动对各种生物的影响和对环境的改变作用越来越大。

生态因子也可以简单地分为两类，即生物因子和非生物因子。生物因子包括上述的第四类和第五类，非生物因子包括气候因子、土壤因子和地形因子。

生态因子的划分是人为的，只是为了方便研究起见。实际上，在环境中各种生态因子的作用并不是单独的，而是互相联系、共同对生物产生影响，因此，在进行生态因子分析时，不能只片面地注意到某一生态因子，而忽略了其他因子。另一方面，生态因子能够影响生物体的生存和生活；同时，生物体的生活也能改变生态因子的状况。例如，一块土地生长了树木，也改变了水、热条件，而动植物残体分解后加入了土壤，从而使环境条件发生了很大的变化。

2.1.2 环境因子作用的特点

生物与环境之间的关系是相互的和辩证的，概括起来，环境因子作用有以下

五大特点。

(1) 综合性 每一个生态因子并不是单独地、孤立地对生物产生作用，而是相互交错综合在一起，并在与其他因子的相互影响、相互制约中起作用的，任何一个因子的变化都会在不同程度上引起其他因子的变化。例如，光辐射强度的变化必然会引起大气和土壤温度和湿度的改变。通常所说的环境对生物的作用也是指环境因子的综合作用而言的。

(2) 非等价性 组成环境的各种生态因子，都是生物直接或间接必需的，但是，对生物起作用的诸多因子并非是等价的，其中必有 1~2 个是起主要作用的主导因子。主导因子的改变常会引起其他生态因子发生明显变化或使生物的生长发育发生明显变化。例如，池塘水中的溶氧量对鱼来说就是主导因子，溶氧量的不足会导致鱼的大量死亡。植物光周期现象中的日照长度和春化阶段的低温因子就是主导因子。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) 不可替代性和互补性 生态因子虽非等价，但都不可缺少，一个因子的缺失不能由另一个因子来替代。如植物的生长发育过程中，光、热、水、空气、无机盐等生态因子对植物的作用虽非等价，但都是同等重要，缺一不可的，如果随便缺少其中哪一个因子，尤其是主导因子，便会引起植物正常生活失调，生长受到阻碍，甚至死亡。但是另一方面，在一定情况下，某一因子在量上的不足，可以由其他因子的增加或加强得到调剂和补偿，并且有可能获得相似或相等的生态效益。如在植物的光合作用中，光和 CO_2 同等重要，不可替代，但在一定范围内增加 CO_2 含量，可以补偿由于光照不足而引起的光合强度降低的效应，镧大量存在时，可减少钙不足对动物造成的有害影响。但是生态因子之间的补偿作用，也并非经常的和普遍的。

(4) 限定性 生物在生长发育的不同阶段往往需要不同的生态因子或不同强度的生态因子。因此，某一生态因子的有益作用常常只限于生物生长发育的某一阶段。例如，低温在某些作物春化阶段是主导因子，但在其他生长阶段则是有害的。另外，同一生态因子，在生物某一发育阶段可能不起作用，而在另一发育阶段则是必需的，如光照长短在植物春化阶段并不起作用，但在光周期阶段则是必需的。又如，很多昆虫的幼虫和成虫生活在完全不同的环境中，对这样的昆虫而言，在生活史的不同阶段，对生态因子的要求是不同的，而且差异极大。

(5) 直接和间接作用性 不同的生态因子对生物的分布、行为、生长发育的影响可以是直接的也可以是间接的，有时甚至还要通过几个中间因子。因子的间

接作用并不一定不如直接作用重要。如生活在干旱地区的动物，雨量虽然对动物的直接作用很小，但雨量会直接影响到植物生长的好坏，而植被情况对于这些动物的生活和数量影响却是极为重要的。再比如地形因子，其起伏程度、坡向、坡度、海拔高度及经纬度等不会直接对植物生长构成影响，但它可以通过影响光照、温度、雨量、风速、土壤质地等因子间接影响植物生长，这些地方的光照、温度、水分状况对生物类型、生长和分布起直接的作用。

2.1.3 生物与环境相互作用的基本原理

2.1.3.1 利比希法则

又称最小因子定律。该法则是 19 世纪由德国的农业化学家利比希 (Liebig) 提出的。他在研究各种生态因子对植物的生长影响中发现，谷物的产量常常不是受大量需要的营养物质所限制（如 CO_2 和水在环境中的储量很丰富），而是取决于那些在土壤中极为稀少，而又是植物所必需的元素，如硼、铁、镁等。据此提出“植物的生长取决于那些处于最少量状态的营养成分”的论点，后人将此称为利比希的“最小因子定律”。也就是说，每种植物都需要一定种类和一定量的营养物质，如果环境中缺乏其中的一种，植物就会死亡，如果这种物质处于最少量状态，植物的生长就最少。定律的基本内容是：任何特定因子的存在量低于某种生物的最小需求量，是决定该物种生存或分布的根本因素。

奥德姆 (Odum, 1983) 认为，在利比希以后的许多工作表明，这个定律如果用于指导实践的话，必须加上以下两个补充原理。一是这一定律只有在严格的稳定状态下，即物质和能量的输入和输出处于平衡状态下才适用。二是因子的替代作用。即当一特定因子处于最少量状态时，其他处于高浓度或过量状态下的物质可能会具有替代作用，尤其是化学性质上与其接近的元素，可能会替代这一最小量特定因子的不足。例如，钙可能是软体动物壳生长的最小因子，即主要限制因子，但如果环境中存在很多锶时，它能部分地替代钙的不足。

2.1.3.2 耐受性法则

耐受性法则是 1913 年由美国的生态学家谢尔福德 (Shelford) 在最小因子定律的基础上提出的，并试图用这一法则来解释生物的自然分布想像。所谓耐受性法则是指生物对每一种生态因子都有其耐受的上限和下限，上下限之间就是生物对这种生态因子的耐受范围 (图 2-1)。这一法则不仅考虑了因子量的过少，也考虑了因子量的过多，而且估计了生物本身的耐受性问题。

同种生物在不同发育阶段对多种生态因子的耐受范围是不同的，一般地说，

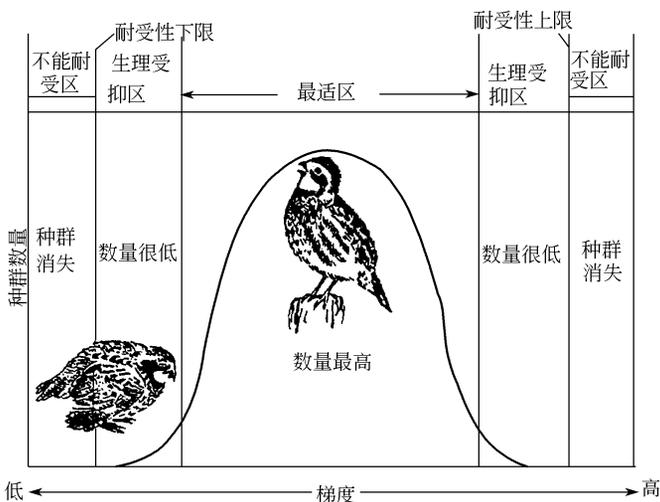


图 2-1 生物种的耐受性限度图解（仿 Smith, 1980）

繁殖期对生态条件的要求是最严格的，耐受范围最窄；生长期的耐受范围稍宽；而生存的耐受范围最宽。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。

对同一生态因子，不同种类的生物其耐受范围也是很不相同的。以温度为例如，鲑鱼的耐受温度范围是 $0 \sim 12$ ，最适温度是 4 ；豹蛙的耐受温度范围是 $0 \sim 30$ ，最适温度是 20 ；南极鳕所能耐受的宽度最窄，只有 $-2 \sim +2$ 。所以人们常常根据生物对生态因子耐受范围的宽窄，将生物区分为广温性和狭温性、广水性和狭水性、广盐性和狭盐性、广食性和狭食性、广光性和狭光性、广湿性和狭湿性、广晒性和狭晒性等。一般来说，如果一种生物对所有生态因子的耐受范围都是广的，那么，其在自然界中的分布也是广的，反之亦然。

生物对某一生态因子的耐受范围也不是固定不变的，会受到其他生态因子的影响，因此，如果完全孤立地去研究生物对任一特定生态因子的反应往往会得到片面的结论。例如，很多陆生生物对温度的耐受性往往同它们对湿度的耐受性是密切相关。一般来说，湿度很低或很高时，该种生物所能耐受的湿度范围较窄，同样，在低温或高温条件下（两个极端温度），该种生物所能耐受的湿度范围也较窄，在最适温度下所能耐受的湿度范围比较宽。可见，生物生存的最适温度取决于湿度状况，而生物生存的最适湿度又依赖于温度状况。所以，固定不变的最适概念只有在单一生态因子起作用时才成立，当同时有几个

生态因子作用于一种生物时，这种生物的适合度将随这几个因子的不同组合而发生变化。

长期生活在一个地区的动物、植物和微生物，它们的遗传结构和特性，必然要受到这个地区生态因子的影响，并产生很好的适应性。当环境条件改变，或迁居到另一个地区栖息时，它们的遗传结构和特性会受到新的环境因子的影响，如果能忍受环境条件的变化，生物就会产生定向的诱导变异，由不习惯到习惯，并逐渐在新环境里顺利生存下来；如果无法忍受变化，就会死亡。

生物的耐受范围还可通过人为驯化的方法来改变，如果一个种长期生活在最适生存范围的一侧，将逐渐导致该种耐受限度的改变，适宜生存范围的上下限会发生移动，并形成一个新的最适点。例如，南方果树的北移，北方作物的南移，都将使迁移物种的耐受防卫发生改变。另外，还可通过生物技术手段改变生物的遗传信息，从而达到改变生物耐受范围的目的。如抗病育种可扩大作物对病虫害的耐受范围。

2.1.3.3 限制因子

在环境因素中，任何一个因素，只要接近或超过某生物的耐受极限，就可以成为一个限制性的因子。例如，在高密度流水养鱼的水池中，靠水泵不断地使水流动更新，靠人工投放饵料，鱼的产量可达到很高。在这样的水池中，溶氧量往往成为限制因子。只要水泵一停，水的更新一停止，往往只要几十分钟甚至几分钟（视鱼的密度高低而不同），鱼儿就纷纷浮头，如不采取紧急措施，就会造成大量死亡。因此，限制因子的定义是：在众多的环境因素中，任何接近或超过某种生物的耐受性极限而阻止其生存、生长、繁殖或扩散的因素，叫限制因子（limiting factor）。

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，那么这种因子就不太可能成为限制因子；相反，如果一种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，那么这种因子就特别值得详细研究，因为它很可能就是一种限制因子。限制因子概念的主要价值是使生态学家掌握了一把研究生物与环境复杂关系的钥匙，一旦找到了限制因子，就意味着找到了影响生物生存和发展的关键因子，并可集中力量研究它。

2.2 光与生物

光是一个复杂的生态因子，它有多方面的生态作用。自然界的光源包括太阳光、月光、星光和生物发出的光等，其中，以太阳光最为重要。其实生物生活所必需的能量全部直接或间接地来源于太阳光。植物利用太阳光进行光合作用，制

造有机物，动物则直接或间接地从植物中获取营养，因此可以说，离开了太阳的辐射能，地球上就没有生命。光是由波长范围很广的电磁波组成的。主要波长范围是 150 ~ 4000nm，其中波长大约在 380 ~ 760nm 之间的光是可见光。可见光谱中根据波长的不同又可分为红、橙、黄、绿、青、蓝、紫七种颜色的光。波长小于 380nm 的是紫外光，波长大于 760nm 的是红外光，红外光和紫外光都是不可见光。由于波长越长，增热效应越大，所以红外光可以产生大量的热，地表热量基本上就是由红外光能所产生的。紫外光对生物和人有杀伤和致癌作用，但它在穿过大气层时，波长短于 290nm 的部分会被臭氧层中的臭氧吸收，只有波长在 290 ~ 380nm 之间的紫外光才能到达地面。在高山和高原地区，紫外光的作用比较强烈。可见光具有最大的生态学意义，因为只有可见光才能在光合作用中被植物所利用并转化为化学能。生物长期生活在一定的光照环境中，形成了不同的适应特征，表现为不同的生态类型。

2.2.1 光照强度与生物适应

2.2.1.1 光照强度

据气象学研究，地球外层垂直于太阳光的平面上，收到的太阳能量称为太阳常数，为 $8.12\text{J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{min})$ 。实际上由于大气层对太阳辐射的吸收、反射和散射作用，辐射强度已大大减弱，到达地表平均只有 47% 左右。

光照强度在赤道地区最大，随纬度的增加而逐渐减弱。例如在低纬度的热带荒漠地区，年光照强度为 $8.38 \times 10^5\text{J}/\text{cm}^2$ 以上；而在高纬度的北极地区，年光照度不会超过 $2.93 \times 10^5\text{J}/\text{cm}^2$ ；位于中纬地区的我国华南地区，年光照度大约是 $5.02 \times 10^5\text{J}/\text{cm}^2$ 。光照强度还随海拔高度的增加而增强，例如海拔 1000m 可获全部入射日光能的 70%，而在海拔为零的海平面却只能获得 50%。此外，山的坡向和坡度对光照度也有很大影响。在北半球的温带地区，山的南坡所接受的光照比平地多，而平地所接受的光照又比北坡多。随着纬度的增加，在南坡上获得最大年光照量的坡度也随之增大。较高纬度的南坡可比较低纬度的北坡得到更多的日光能，因此南方的喜热作物可以移栽到北方的南坡上生长。

在一年中，夏季光照度最大，冬季最小。在一天中，中午的光照强度最大，早晚的光照强度最小。分布在不同地区的生物长期生活在具有一定光照条件的环境中，久而久之就会形成各自独特的生态学特性和发育特点，并对光照条件产生特定的要求。

光照强度在一个生态系统内部也有变化。一般来说，光照强度在生态系统内将会自上而下逐渐减弱，由于冠层吸收了大量日光能，使下层植物对日

光能的利用受到了限制，所以一个生态系统的垂直分层现象既决定于群落本身，也决定于所接受的日光能总量。在水生生态系统中，光照强度将随水深度的增加迅速递减。水对光的吸收和反射是很有效的，在清澈静止的水体中，照射到水体表面的光大约只有 50% 能够到达 15m 深处，如果水是流动和浑浊的，能够到达这一深度的光量就要少得多，这对水中植物的光合作用是一种很大的限制。

2.2.1.2 光照强度对生物生长发育和形态建成的影响

光是影响植物生长发育的重要因子之一。适宜的光照能促进细胞的增大和分化，影响细胞的分裂和伸长，促进组织和器官的分化，制约着器官的生长和发育速度。光对植物的影响包括直接作用和间接作用两个方面：其间接作用就是通过光合作用制造有机物，为植物生长发育提供物质和能量基础；其直接作用是指光对植物形态建成的作用，如光促进叶的展开、抑制茎的伸长等。黄化现象就是光照因子对植物生长及形态建成发生明显影响的例子，黄化是植物对光照不足的黑暗环境的特殊适应，在种子植物、蕨类植物和苔藓植物中均可发生。光照强度对植物繁殖影响很大，植物花芽分化形成时，若光照不足，会导致芽数减少或发育不良，甚至早期死亡。在开花期和幼果期，如果光照减弱，也会引起结实不足或果实发育停止。光因子还影响果实的品质，如苹果、梨、桃等在强光下能增加果实的含糖量和耐贮性，且果实外表着色良好。另外，通过光敏色素，光对种子的萌发、冬季植物生长的减缓、叶绿体的发育等生理过程都有影响。

光照强度对动物的生长和发育的影响是复杂的。光照对许多昆虫的发育有加速作用，但过强的光照会有会使昆虫发育迟缓甚至停止。正常生活在有光条件下的动物，在无光的条件下发育缓慢。如蛙卵、鲑鱼卵在有光的情况下孵化快，发育也快；而贻贝和生活在海洋深处的浮游生物则在黑暗条件下长得最快。蚜虫在连续有光或连续无光的条件下，产生的多为无翅个体；但在光暗交替条件下，则产生较多的有翅个体。光照对动物的形态建成也具有重要影响。如动物的视觉器官的结构和视觉特征就是动物长期生活在某一光照条件下的反应，终生营地下掘土生活的哺乳动物由于长期生活在黑暗中，眼睛退化，有的眼表面为皮肤所覆盖，如鼹鼠 (*Talpa*)、鼯鼠 (*Myospalax*) 等。许多夜出活动的动物由于长期生活在弱光的环境中，眼睛都比较大，如猫头鹰等。有些夜出活动的啮齿类动物如褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 眼球突出于眼眶外，可从各个方面感受微弱的光线，而且在视网膜上的任何一部分都能成像。海洋中动物也是一样，生活在深水弱光带的动物，通常具有特别发达的眼睛，晶状体相对较大，形成外突的鼓眼，如深海大眼鲷 (*Priacanthus soleatus*)；而生活在深海完全无光带的动物，眼睛多退化甚至

完全消失。

2.2.1.3 植物对光照强度的适应

根据植物对光照强度的适应特性，可以把植物分为阳地植物、阴地植物和耐阴植物三大生态类型。阳地植物是在强光下才能生长健壮，在隐蔽和弱光条件下生长发育不良的植物，多生长在旷野、路边，典型的草原和沙漠植物以及先花后叶植物，还有一般的农作物等大都是阳地植物。阴地植物是在较弱的光照条件下生长良好的植物，多见于潮湿、背阴的地方或林下，如玉竹（*Polygonatum odoratum*）、天南星（*Arisaema amurense*）、红豆杉（*Taxus chinensis*）、三七（*Sedum aizoon*）等。耐阴植物则介于两者之间，它们在全日照下生长最好，但也能忍耐适度的荫蔽，或是在生育期间需要较轻度的荫蔽，如云杉（*Picea asperata*）、侧柏（*Platycladus orientalis*）、沙参（*Adenophora*）、金鸡纳树（*Cinchona ledgeriana*）等。阳地和阴地植物在植株的生长状态及茎、叶等形态结构上有明显区别。

光强在地球表面的分布是很不均匀的。不同的植物对光强的反应也是不一样的。在一定范围内，光合作用的效率与光强度成正比，但到达一定限度时，即使继续增加光强，光合作用也不再增加，这时的光照强度称为光饱和点。同样在一定范围内降低光照强度时，光合能力也随之下降，当光照强度降到植物的光合强度和呼吸强度相等时，这时的光照强度就称为光补偿点。光饱和点和光补偿点分别代表植物对强光和弱光的利用能力，可作为植物需光特性的指标。

（1）光照强度与水生植物 光的穿透性限制着植物在水体中的分布，只有在水体表层的透光带内，植物的光合作用量才能大于呼吸量。在透光带的下部，植物的光合作用量刚好与植物的呼吸消耗相平衡之处，就是所谓的补偿点。如果海洋中的浮游藻类沉降到补偿点以下或者被洋流携带到补偿点以下而又不能很快回升表层时，这些藻类便会死亡。在一些特别清澈的海水和湖水中（特别是在热带海洋），补偿点可以深达几百米；在浮游植物密度很大的水体或含有大量泥沙颗粒的水体中，透光带可能只限于水下 1m 处；而在一些受到污染的河流中，水面下几厘米处就很难有光线透入了。

由于植物需要阳光，所以，扎根海底的巨型藻类通常只能出现在大陆沿岸附近，这里的海水深度一般不会超过 100m。生活在开阔大洋和沿岸透光带中的植物主要是单细胞的浮游植物。

（2）光照强度与陆生植物 阳地植物和阴地植物之所以适应不同的光照，与它们的生理特性和形态特征的不同有关。以饱和光强来说，阳地植物的饱和光强比阴地植物高。阴地植物由于叶片的输导组织比阳地植物的稀疏，当光照强度很大时，它的光合速率便不再增加。以叶绿体来说，阴地植物与阳地植物相比，

前者有较大的基粒，基粒片层数目较多，叶绿素含量又较高，这样，阴地植物就能在较低的光强下充分地吸收光线。此外，阴地植物还适应于遮阴处波长的光。一般来说，阳地植物的光补偿点为 $9 \sim 18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ，而阴地植物的则小于 $9 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

光补偿点高的植物其光饱和点往也高，例如，草本植物的光补偿点与光饱和点通常高于木本植物；阳地植物的光补偿点和光饱和点都高于阴地植物。

植物在光补偿点时，有机物的形成和消耗相等，不能积累物质，而晚间还要消耗干物质，因此从全天来看，植物所需的最低光照强度必须高于光补偿点，才能使植物正常生长。

一般来说，植物个体对光能的利用效率远不如群体高，夏季当太阳光最强时，单株植物很难充分利用这些光能，但在植物群体中，对反射、散射和透射光的利用要充分得多，这是因为在群体中当上部的叶片已经达到光饱和状态，下部叶片有时甚至还在光补偿点以下，所以植物群体的光合作用是随着光照的不断增强而提高的，尽管有些叶片可能已经超过了光饱和点。例如水稻单叶的光饱和点比晴天时的最强光照射低得多，但水稻群体的光合作用却随着光照强度而增加。

光是光合作用的能源，所以光是光合作用必需的。然而，光能超过光合系统所能利用的数量时，光合功能下降。这种现象就称为光合作用的光抑制。在自然条件下，晴天中午上层叶片常常发生抑制，当强光和其他环境胁迫因素（如低温、高温和干旱等）同时存在时，光抑制加剧，有时即使在中、低光强下也会发生。植物本身对光抑制有一定程度的保护性反应。例如，叶子运动，调节角度去回避强光；叶绿体运动，以适应光照强弱。

2.2.1.4 动物对光照强度的适应

光是影响动物行为的重要生态因子，很多动物的活动都与光照强度有密切的关系。依据动物对光的不同反应，可把动物分为昼行性动物（喜光动物）、夜行性动物（喜暗动物）、晨昏性动物和全昼夜性动物四种类型。

昼行性动物适应较高光照度的生活方式，它们白天活动，夜间休息，如大多数鸟类，灵长类、有蹄类、松鼠等哺乳类，蝶类、蝗虫、蝇类、虻类等昆虫。

夜行性动物适应较弱光照度的生活方式，夜间活动，白天休息。如夜猴、褐家鼠等兽类、夜莺、夜鹭、猫头鹰等鸟类，蟋蟀、夜蛾等昆虫。但这类动物对光照强度的要求也不是越弱越好，光照过弱会影响该类动物的正常生活。

晨昏性动物指喜欢在夜幕降临或破晓之前朦胧光状态下进行活动的动物，如某些蝙蝠、刺猬等。

全昼夜性动物则一天 24h 都能活动，既能适应弱光又能适应强光，如田鼠、

紫貂、柞蚕等。

夜行性和晨昏性动物因适应较为狭小的光照范围，故又称狭光性种类；昼行性和全昼夜活动的动物，能经受较广范围光照强度的变化，故又称广光性种类。有些动物追求阴影，如蚂蟥、疟蚊；有的避开它，如寄居蟹。土壤中的无脊椎动物几乎都是避光的。光对它们是不良环境条件的信号（干旱、温度升高等）。蝗虫在迁徙时如果太阳被云遮住，就立即停止飞行。幼鳗白天溯流而上，夜间停止洄游，并隐藏起来。

自然条件下动物每天开始活动的时间常常由光照强度决定。当光照强度上升到一定水平（昼行性动物）或者下降到一定水平（夜行性动物）时，它们才开始一天的活动，因此这些动物一天活动的开始随着日出日落时间的变化而改变。

2.2.2 光质与生物适应

生物的生长发育是在日光的全光谱照射下进行的，但是，不同波长的光对生物的代谢、生长、发育的影响是不同的。光对植物的影响主要有两个方面：①光合作用所必需；②调节植物整个生长发育，以便更好地适应外界环境。这种依赖光控制细胞的分化、结构和功能的改变，最终汇集成组织和器官的建成，称为光形态建成。目前已知光形态建成至少存在三种光受体：①光敏色素，感受红光和远红光区域（660 ~ 730nm）的光；②隐花色素，感受蓝光和近紫外光区域（320 ~ 500nm）的光；③UV-B 受体，感受紫外光 B 区域（280 ~ 320nm）的光。

2.2.2.1 生理辐射

植物在光合作用中只能同化太阳光谱中可见光区（波长 380 ~ 760nm）的能量，其中叶绿素主要吸收红、橙光部分，类胡萝卜素主要吸收蓝紫光部分，藻类中含有的藻胆素主要吸收绿黄光、橙红光。能被植物光合作用所利用的这部分太阳辐射称为生理辐射。试验表明，红光有利于糖的合成，蓝光有利于蛋白质的合成。

可见光对动物生殖、体色变化、迁徙、毛羽更换、生长、发育等都有影响。将一种蛱蝶分别养在光照和黑暗的环境下，生长在光照环境中的蛱蝶体色变淡；而生长在黑暗环境中的，身体呈暗色。其幼虫和蛹在光照与黑暗的环境中，体色也有与成虫类似的变化。

2.2.2.2 红外光和紫外光

红外线的主要影响是它的热效应，红外线使生物及其周围环境的温度升高，间接地影响生物的代谢活动。此外，红外线能促进植物茎的伸长，促进种子和孢子的萌发。

紫外线对动植物生长发育的影响较大。紫外光对植物生长有明显的抑制作

用，所以高山上植物长得特别矮小。紫外线辐射有致死作用，波长越短，杀菌作用越强。在 340 ~ 400nm 的辐射条件下，可以使细菌、真菌、线虫的卵和病毒停止活动。在 200 ~ 300nm 的范围内，杀菌力最强，能消灭空气中、水面和各种物体表面的微生物。紫外线对高等动物的细胞组织也有伤害作用。生活在高山上的动物体色较暗，一般认为，这是避免紫外线伤害的一种保护性适应，因为高山上紫外线辐射较平地上强烈。紫外线辐射与维生素 D 的产生有直接关系，后者是从某些固醇经紫外线照射而形成的。一般认为，紫外线这种辐射是昆虫代谢所必需的。

有些无脊椎动物，如昆虫，能看到偏于短光波部分如紫外光等，对紫外线有趋光反应；而原生动物，如草履虫则表现为避光反应。

光质对于动物的分布和器官功能的影响目前还不十分清楚，但色觉在不同动物类群的分布却很有趣。在节肢动物、鱼类、鸟类和哺乳动物中，有些种类色觉很发达，有些种类则完全没有色觉。在哺乳动物中，只有灵长类动物才具有发达的色觉。

2.2.3 光照周期与生物的适应

2.2.3.1 昼夜节律和光周期现象

生物体处在不同的光暗交替的昼夜循环中，与昼夜变化相适应，动植物常常表现出节奏行为，这些节奏行为中知道得最早的大概要算叶子的昼夜运动。菜豆叶子在白天成水平方向伸展，而在夜间下垂趋于合拢。除了叶片的昼夜运动以外，以后又发现了植物的气孔开关、蒸腾作用、伤流液的流量，甚至光合作用能力和呼吸作用速率等都有昼夜变化的节奏。由于这个节奏大体上是 24h 的周期，又称为近似昼夜节律。

当生物体处于稳定条件下，如连续光照或连续黑暗中，生物体呈现出一种自身固有的振荡节奏，称之为自由运转节奏。由于这种自由运转节奏是在不受外界环境下自由运转的，因此不需要每一次循环重新启动，它的周期也不是正好 24h，一般保持在 22 ~ 28h 的平均周期。自由运转节奏在恒定条件下，持续一段时间后便逐渐消失，持续时间的长短视物种和所给条件而定。当自由运转节奏逐渐消失之后，可被重新拨动。光是有效的拨动因子，可通过在连续黑暗中给以短暂照光或连续光照中用一段暗期中断，从连续光照转入连续黑暗或是相反等方法来重新拨动时钟，恢复自由运转节奏。光不仅可使停了的时钟重新振荡，还可拨准时钟。例如当植物转入连续黑暗后不久，给以一个短暂的光照，可改变内生节奏的相位，使它的高峰在一天内的另一时间出现，而其周期长度不变。自然界地球自转周期为 24h，这个 24h 的昼夜交替正好对内生节奏进行重拨和约束，每天

拨一次，约束一次，使原来自由运转的不刚好是 24h 的时钟，拨准到 24h，从而与自然界的步调相一致。

生物体在对一年四季日长不断变化的长期适应过程中，产生了对日长度的适应反应，通过测量日长或夜长以及日长或夜长的变化速率来感受季节的变化，而在一年中的特定时间里，完成其生长发育的特定反应。在一天 24h 的循环中，白天和黑夜总是随着季节不同而发生有规律的交替变化。一天之中白天和黑夜的相对长度称为光周期。生物对白天和黑夜相对长度的反应，称为光周期现象。

光周期现象广泛存在于自然界中。20 世纪初人们就已经知道候鸟的迁徙是光周期控制的，以后又知道了许多动物对光周期也有反应，例如昆虫的一些发育变化，哺乳动物毛皮的变化以及昆虫、爬行动物、鸟类和哺乳动物繁殖受光周期促进等。植物生长发育的几乎每个方面也都受到光周期的影响，如种子发芽、茎叶的生长、根和贮藏器官的形成、成花诱导与开花形状、休眠和衰老等。

2.2.3.2 植物的光周期现象

根据植物开花对光周期的反应不同，一般将植物分为三种类型：短日植物、长日植物和日中性植物。

(1) 短日植物 短日植物 (SDP) 是指在昼夜周期中日照时间短于某一临界值时才能开花的植物。如果适当地缩短光照，或延长黑暗可提早开花；相反，如果延长光照，则延迟开花或者只进行营养生长而不开花。这类植物通常是在早春或深秋开花。常见种类有大豆、菊花、苍耳、晚稻、高粱、紫苏、黄麻、大麻、日本牵牛、美洲烟草等。

(2) 长日植物 长日植物 (LDP) 是指在昼夜周期中日照长度大于某一临界值时才能开花的植物。延长日照长度可以促进开花；而延长黑暗，则推迟开花或不能开花。这类植物有小麦、大麦、黑麦、燕麦、油菜、菠菜、甜菜、天仙子、胡萝卜、芹菜、洋葱、金光菊等。

(3) 日中性植物 日中性植物 (DNP) 是指在任何日照长度条件下都能开花的植物。这类植物的开花对日照长度要求的范围很广，一年四季均能开花。番茄、黄瓜、茄子、辣椒、四季豆、棉花、蒲公英、四季花卉以及玉米、水稻的一些品种等属于此类。

除了上述三种典型的光周期反应类型外，还有一些植物的花诱导和花形成两个过程很明显地分开，且要求不同的日照长度，这类植物称为双重日长类型。如大叶落地生根、芦荟等，其花诱导过程需要长日照，但花器官的形成则需要短日照条件，故这类植物又称为长-短日植物 (LSDP)。而风铃草、白三叶草、鸭茅等，其花诱导需要短日照，而花器官形成则需要长日照条件，这类植物称为短-长日植物 (SLDP)。还有一类植物，只有在一定长度的日照条件下才能开花，延

长或缩短日照长度均抑制其开花，这类植物称为中日性植物（IDP）。如甘蔗开花要求 11.5 ~ 12.5h 的日照长度，缩短或延长日照长度，对其开花均有抑制作用。

试验表明，长日植物开花所需的日照长度并不一定长于短日植物所需要的日照长度，而主要取决于在超过或短于临界日长时的反应。所谓临界日长是指昼夜周期中诱导短日植物开花所需的最长日照或诱导长日植物开花所需的最短日照。对于长日植物来说，当日长大于其临界日长时，即可诱导开花，且日照越长，开花越早，在连续光照下开花最早。而对短日植物而言，日长必须小于其临界日长时才能开花，但日长过短也不能使短日植物开花，可能是因为光照时间不足，植物缺乏营养物质的缘故。

应该指出的是，同一植物的不同品种，对日照长度的要求也有所不同，如烟草的有些品种为短日植物（美洲烟草），有些品种则是长日植物，还有些品种是日中性植物。同时，临界日长也会随植物的品种、年龄以及环境条件的改变而发生较大变化。

植物在发育上要求不同的日照长度，主要是与原产地生长季节中的自然日照的长短密切相关，一般地说，短日照植物起源于南方，长日照植物起源于北方。了解植物的光周期现象对植物的引种驯化非常重要，引种之前必须特别注意植物开花对光周期的要求，在园艺工作中也常利用光周期现象控制开花时间，以满足观赏需要。

2.2.3.3 动物的光周期现象

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的。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，所以是生物节律可靠的信号系统，鸟类在不同年份迁离某地和到达某地的时间都不会相差几日，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，因为这些因素在各年中相差很大。一般来说，候鸟在它们的生殖腺受到长日照激发后即向北飞；而当生殖腺显现出秋天短日照的萎缩状态时即向南迁徙。许多海洋和湖泊的浮游动物有周期性垂直迁移现象，即夜间移至水面，白天移至深处。显然，光对这种迁移现象是一个控制因素。

鸟类每年开始繁殖的时间也是由日照长度的变化决定的。温带鸟类的生殖腺一般在冬季最小，处于非繁殖状态，随着春季的到来，生殖腺开始发育，随着日照长度的增加，生殖腺越来越大，到产卵时生殖腺达到最大。繁殖期过后，生殖腺开始萎缩，直到来年春季再次发育。这种生殖腺的年周期发育与日照长度的周期变化完全吻合。所以，可以通过人为改变鸟类繁殖期间的光周期来控制其产卵量。

光周期对兽类的繁殖也具有明显影响。很多兽类（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增加而开始进入繁殖季节的，如貂类、野兔、刺猬等。还有一些兽类与此相反，总是随着秋天短日照的到来而进入繁殖期，如绵羊、山羊和鹿类，它们在秋季交配，刚好能使它们的幼仔在春暖花开食物逐渐丰盛的时候降生。也有些动物，如棘鱼、珍珠鸡、黄鼠等，性的活动很少或者完全不受光照时间长短的影响。

光周期影响动物的换毛、换羽。在温带和寒带地区，大部分哺乳动物一年中换毛两次，即春季和秋季。许多鸟类每年换羽一次，少数种类换两次或三次。试验证明，哺乳类的换毛和鸟类的换羽与光周期变化有密切关系。例如，美洲兔的夏毛为褐色，冬天为白色。如果秋天每日暴露于光照下 18h，不管温度如何，它的毛也不会变为白色；但若在一月份将每日光照延长至 18h，就可使其脱掉白色冬装换为褐色夏装。如果野兔暴露在每天 18h 的光照下，则褐色的夏装可以全年不换；光照如减少为每天 9h，即使温度仍为 21℃ 也会使褐毛脱换为白毛。有趣的是在长时间无雪的秋天，雪兔会过早换为白毛，在深色背景下，白色的兔子更易被天敌发现，所以就会大大增加其死亡率。对鼬类来说，夏天不管是否在高温条件下，用减少光照时间或光照强度的办法，也可使其产生冬毛。温度在这种反应中仅为一次要因素。

目前已证明，昆虫滞育主要与光周期变化有关。例如玉米螟（老熟幼虫）和梨剑纹夜蛾（蛹）的滞育率随每日光照的时数而变化。通常把引起种群 50% 的个体进入滞育的光周期称为临界光周期。玉米螟的临界光周期是 13.5h。

2.3 温度与生物

2.3.1 温度的生态作用

外界环境温度是生物的重要生态因子，在生物生活中起重要作用，它直接或间接地影响生物的生长、发育、形态、数量和分布。温度在不同地理位置、不同纬度、不同季节、一天中的不同时间都有所差异。各种生物的生长发育都是在一定温度范围内进行的。不同生物对温度的生态适应性各不相同，但都有一定的适应幅度，生物能够生存的最低、最高临界温度分别称为最低点、最高点。在最低点和最高点之间，最适于生物生长发育的温度称为最适点。最低点、最高点和最适点在生态学上称为温度的三基点。一般情况下，在最低点和最适点之间，生化反应随着温度的升高而加快，从而加快生长发育速度；生化反应也会随温度的降低而减缓，从而减慢生长发育速度。超过最适点，由于酶

的钝化等原因，生化反应随着温度的升高而减慢，机体的生长就会受阻。当环境温度高于或者低于生物所能忍受的范围时，生物的生命活动将受到严重阻碍，甚至造成死亡（图 2-2）。

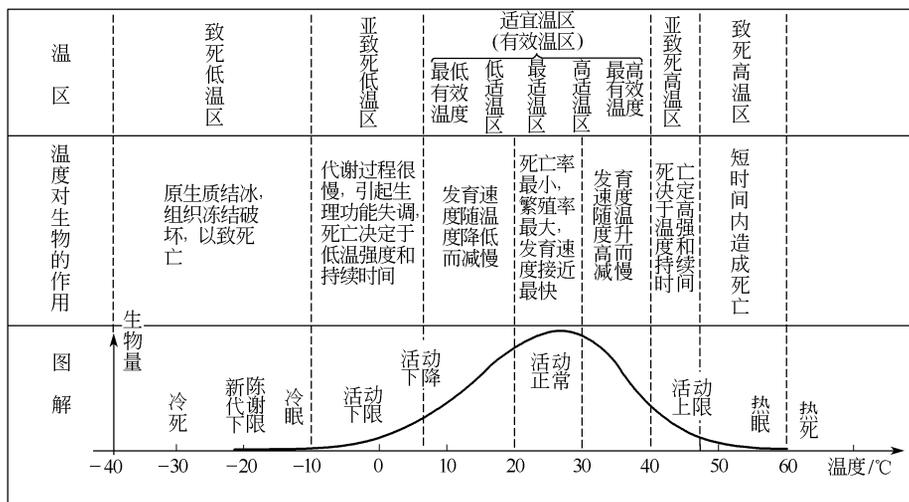


图 2-2 温度对温带地区生物作用的一般模式（引自蔡晓明和尚玉昌，1995）

生物对温度高低的忍受范围以及最适温度因种类而有所差异，甚至同一生物在不同发育阶段也有所不同。例如，水稻种子发芽的最适温度是 25 ~ 35 °C，最低温度是 8 °C，45 °C 终止活动，46.5 °C 就要死亡。总的来说，外界温度对植物、变温动物、微生物的影响要大于对恒温动物的影响，这是因为温度对植物、变温动物、微生物体内的生化反应有直接影响，而恒温动物则可以靠有机物的能量通过加快代谢来保持体温的恒定。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。

温度是生物发育的重要条件。冬小麦春播只长茎、叶，不能抽穗结实，只有秋播后经历一个冬天，受到低温的锻炼，才能在第二年正常开花结实。这是因为冬小麦的发育必须得经过一个低温的春化阶段，才能促进植物的开花。其他的冬性作物和某些二年生植物也像冬小麦一样要求有春化阶段。不同种（包括不同类型）的植物春化阶段要求的温度和时间不同。种子植物在通过春化阶段以后的发育中，仍然和温度有密切关系。一般来说，温度高发育快，果实成熟早；温度低则相反。在果实成熟期，如果温度较高，则果实含糖量高，味甜，着色好；如果温度较低，则含糖量低，酸度高，品质下降。广东的柑橘含酸量比湖南、湖北等地的柑橘低，就是因为广东的气候比较温暖，有足够的温度促进果实的呼吸作用，使果实内有机酸分解加快，因而降低了酸的含量。

动物的发育一般也随温度的增高而加速。在适于动物生长发育的温度范围内，外界温度与发育速度成正比，与完成发育期所需时间成反比。温度对动物寿命的长短也有关系。对于一些变温动物来说，一般在较低的环境温度下，寿命比较长，而在温度较高的情况下，寿命有缩短的趋势。这是因为在较高温度下，生长发育加快，促进它加快完成各阶段的生活史。对于恒温动物来说，在最适温度条件下寿命最长，温度过低或过高都有缩短寿命的趋势。

温度与生物发育的最普遍规律是有效积温法则。有效积温法则是指生物的生长发育过程中，必须从环境中摄取一定的热量才能完成某一阶段的发育。而且各个阶段所需要的总热量是一个常数，可以用下式表示。

$$K = N(T - T_0)$$

式中，K为该生物发育所需要有效积温，它是一个常数；T为当地该时期的平均气温； T_0 为该生物生长发育所需的最低临界温度（发育起点温度或生物学零度）；N为生长发育所经历的时间。

如地中海果蝇在 26℃，20d 内完成生长发育；而在 19.5℃ 则需要 41.7d。可以计算出 $K = 250d \cdot ^\circ C$ 。棉花的生物学零度是 10.6℃，有效积温是 $66 d \cdot ^\circ C$ 。有效积温法则在农业生产上有很重要的意义，全年的农作物茬口必须根据当地的平均气温和每一作物的有效积温来安排。另外，还可以用有效积温来预测害虫发生的世代数和来年发生程度等。

温度还将影响动植物在地球上的分布。温度对植物的分布是起决定性作用的。北方的苹果、梨、桃，如果栽种到广东、广西、云南南部等地区，就不能开花结实；南方的柑橘也不能在北国安家。在长江流域和福建山丘地带，黄山松（*Pinus taiwanensis*）受温度的限制，只能分布在海拔 1000 ~ 1200m 以上的高度。在同一地区内因为在不同的高度上温度有变化，植物的垂直分布也不同。喜马拉雅山巅白雪皑皑，生物稀少，而下面低地的密林却是郁郁葱葱，万木峥嵘。有些植物可以在较宽温度范围内生活，如松、桦、栎等能生活在 -5 ~ 55℃ 范围内，分布区域很广，这类植物叫做广温植物；还有一些植物只能在很窄温度范围内生活，叫做窄温植物，如生活在低温环境中的雪球藻和雪衣藻，只能在冰点温度范围内发育繁殖。另一类窄温植物只能生活在高温环境中，如在高温温泉中生活的菊科植物和某些蓝绿藻，只能生活在 70℃ 以上的温泉中。

温度对变温动物的分布，有时可能起直接的限制作用。例如，在年气温 15℃ 以上少于 70d 的地区，玉米螟不能生存。但温度作为动物分布的限制因子，一般不是该地的平均气温，更重要的是极端温度。就北半球而言，分布北限通常受最低温度的限制；而分布南限往往受最高温度的限制。菜粉蝶不向炎热的平原推进，因为高温会使它的幼虫致死。大西洋和太平洋的 12℃ 等温线阻止冷水性

鱼南下和温水性鱼北上。喜热的珊瑚只分布在热带海域，水温低于 20℃ 则不能生存。对于常温动物，温度的直接限制是比较少见的，但温度对分布往往有间接影响。例如，许多蝙蝠分布的北缘与一年中霜冻期日数等值线相吻合，但其因果联系可能是与蝙蝠食虫有关，由于温度影响昆虫的分布，从而间接地影响蝙蝠的分布。温度不仅影响动物的水平分布，也影响它们的垂直分布。例如，生活在高纬度地区的动物往往在热带地区的高山上出现。

2.3.2 温度节律对生物的影响

2.3.2.1 温周期现象

在自然界，温度受太阳辐射的制约，存在昼夜和季节之间的周期性变化。自然界中这种温度有规律性的变化，叫做节律性变温。各种生物长期适应这种节律性变温而能协调地生活着。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%。植物生长与昼夜温度变化的关系非常密切，植物这种适应于温度昼夜变化的现象称为温周期现象。植物的温周期现象主要表现如下。

(1) 种子萌发期 大多数植物在变温下发芽较好，例如毒芹、草地早熟禾。但也有些植物的种子，在恒温下与变温下发芽同样良好。

(2) 生长期 昼夜变温对植物生长有明显促进作用。但是昼夜温差只有在夜间温度不降低到一定度数以下时，才有好的作用。如果夜温过低，反而抑制植物生长，甚至造成寒害。例如番茄，以白天温度 26.5℃ 和夜间温度 17℃ 最适，如夜温过低，则植物生长便迅速下降。

(3) 开花期 甘薯的开花数与变温有关，温差大开花数多，特别是在开始孕蕾期更需要变温。水稻在昼夜温差大的地区栽种，不仅稻株健壮，而且籽粒充实，米质也好。

(4) 变温与干物质的积累 变温对于植物体内物质的转移和积累具有良好的作用。例如，银胶草在 26.5℃ 或 7℃ 的恒温下，均不形成橡胶，而在昼温 26.5℃、夜温 7℃ 时则产生大量橡胶。大豆和小麦在变温条件下比恒温条件下生长率及可溶性氮的含量均高。

温周期对植物的有利作用是因为白天适当高温有利于光合作用，夜间适当低温使呼吸作用减弱，光合产物消耗减少。

(5) 变温也能影响植物的分布 在大陆性气候地区，树线分布高，这是因为白天温度高，晚上温度低，昼夜变温大的缘故。

植物的温周期特性和原产地日温节律有关。大陆性气候地区，温度日变幅大，植物在日变幅 10~15℃ 时，生长发育最好；海洋性气候地区，温度日变幅

较小，植物在日变幅5~10时，生长发育最好；某些热带栽培的作物如甘蔗，在日变幅很小的情况下，仍能茂盛生长。

昼夜温度的变化同样影响动物的生活。每一种动物都有其特定的昼夜活动规律。决定各种动物活动节律的主导因子可能不同，但温度却是其中一个重要因素。大部分动物在白天觅食，夜里在栖所休息。而在气候极端干热的沙漠，个体很小的啮齿动物常选择在夜间活动，例如跳鼠、沙蜥等荒漠动物。温度高低变化也有利于许多动物的发育。在鸟卵孵化时，经常不变的温度会增多“死胎”的数量，而起伏的温度却能提高孵化率。

2.3.2.2 物候节律

温度的季节性变化使生物形成了与此相适应的发育节律，称为物候。

大多数植物在春天大地温度回升时，开始发芽、生长，继之出现花蕾；夏秋气温较高时，植物开花、结实；秋末转入低温，植物落叶，进入休眠。这种发芽、现蕾、开花、结实、落叶、休眠等生长发育阶段，称为物候阶段，即物候期。

动物则随着暖季转变为冬季表现为代谢水平的变化，由活动状态进入静止或休眠，由繁殖期转入性腺静止期，由定居生活转为游荡、迁移、洄游等，形成每一种动物特有的季节性生物周期现象。

动植物的周期性节律变化及其准确性说明，生物体内存在巧妙的测时机制——生物钟。有关生物钟的生理机制至今尚未完全研究清楚，主要有“内源性学说”和“外源性学说”两种观点。尽管如此，它的生态意义却是肯定的，它对生物的生理过程起着重要的作用。

2.3.2.3 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受比其生态幅宽得多的环境条件。例如，许多草原上的啮齿动物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，其代谢率下降到非滞育时的1/10。休眠使动物最大限度地减少能量消耗，即使短时间休眠或蛰伏，也能使动物节省不少能量。动物的休眠伴随许多生理变化。哺乳动物在冬眠开始之前体内先要储备特殊的低熔点脂肪；冬眠时心跳速率大大减缓（如黄鼠冬眠期间的心跳速率是7~10次/min，而在正常活动时是200~400次/min）；血流速度变慢，为防止血液凝固，血液化学成分会发生相应的变化。变温动物在冬季滞育时，体内水分大量减少以防止结冰，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。

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

是休眠的一种形式。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，一个极端的例子是埃及的睡莲种子经过 1000 年的休眠后，仍有 80% 的莲子保持发芽能力。

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立即萌发，则它们的幼苗绝大多数将在严寒的冬天被冻死。很多植物种子在干燥储藏期间会经过后熟作用，这一期间从几天到几个月，依种类而不同。以谷类作物而言，冬性品种后熟期较长，春性晚熟品种次之，春性早熟品种最短。

温带木本植物的冬眠是更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。

综上所述，生物的休眠在使其持续占有一个生境方面起重要作用，是对不利环境适应的极为有效的方式。

2.3.3 极端温度对生物的影响与生物适应

2.3.3.1 低温伤害及适应

温度低于一定的数值，生物便会因低温而受害，这个数值就称为临界温度。在临界温度以下，温度越低生物受害越重。

(1) 低温对植物的伤害及植物对低温的适应 低温对植物的伤害可分为冷害和冻害两种。①冷害又称寒害，是 0 以上低温对喜温植物的伤害。冷害会引起植物光合作用减弱、呼吸代谢失调、细胞膜系统受损、根系吸收能力下降、物质代谢失调等。较长时间的冷害也能造成植物死亡。冷害对植物的伤害大致分为两个步骤：第一步是膜相改变，第二步是由膜损坏而引起代谢紊乱，严重时导致死亡。如热带的金鸡纳树，当其环境温度从 25 降至 5 时，体内过氧化氢酶的活性降低 28 倍，氧化酶的活性降低 14 倍，两者的关系被破坏，引起过氧化氢过度积累导致植物中毒死亡。②冻害是指 0 以下低温对植物的伤害。冻害对植物的危害主要是由于组织或细胞结冰而引起的。由于温度下降的程度和速度不同，又可分为细胞间隙结冰伤害和细胞内结冰伤害。细胞结冰伤害的原因主要是受细胞过度脱水胁迫、结冰和化冻时引起的膜和细胞质破损的机械胁迫与 K^+ 和糖类等大量外渗的渗透胁迫。这三种胁迫使膜蛋白变性，导致 K^+ 泵失活，氧化磷酸化解偶联，叶绿体和线粒体功能受阻，最后细胞死亡。

植物受低温的伤害程度除了与极端温度值有关外，还决定于降温的速度，受害后温度回升的速度，以及低温持续时间等。土壤低温对植物具有更大的危害。特别是气温比土温高时，植物很难补偿由于茎叶蒸腾而失去的水分。因为土温低，根系的活性和吸水能力也相应减弱，同时土温低导致土壤水溶液的黏滞度增加，因此，即使土壤水分相当充足，也会出现生理干旱现象。

同一植物的不同发育阶段，不同组织器官，抗低温的能力不同。一般来说，休眠期抗性最强，营养生长期居中，生殖阶段抗性最弱。植物为了抵抗冬季低温，在生长习性、形态特征和生理生化方面有各种特殊的适应方式。例如，一年生植物主要以种子形式越冬；大多数多年生草本植物越冬时地上部死亡，而以埋藏在土壤中的地下茎、根等度过冬天；落叶木本植物则以休眠芽越冬。

植物长期受低温影响后，在形态、生理和行为等方面会表现出很多明显的适应。在形态方面，如芽及叶片常有油脂类物质保护，芽具有鳞片，器官表面有蜡粉和密毛，树皮有较发达的木栓组织，植株矮小，常成匍匐、垫状或莲座状等。在生理方面，植物常通过减少细胞内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。例如鹿蹄草就是通过在野细胞中大量储存五碳糖、黏液等物质来降低冰点，这可使其结冰温度下降到 -31°C 。在行为的适应上，主要表现在休眠上。另外，植物在冬季来临之前，随着温度的逐渐降低，体内会发生一系列适应低温的生理生化变化，抗寒力逐渐增强，这种提高抗寒能力的过程称为抗寒锻炼。在抗寒锻炼过程中，植物体内会发生含水量下降；呼吸减弱；脱落酸含量增高；保护物质积累；产生低温诱导蛋白等的生理变化。

(2) 低温对动物的伤害及动物对低温的适应 动物对低温的耐受极限变化很大，某些动物能忍受一定程度的机体冻结，大部分动物却无此能力。某些动物能在 -196°C 的液态氮中存活，而另一些动物对低温却异常敏感，离结冰温度甚远就可能被冻死。动物在超过温度下限条件下致死的原因主要有：①冰结晶使原生质破坏，损坏了细胞内和细胞间的细微结构；②当溶剂水结冰时，电解质浓度改变，引起渗透势的变化，造成蛋白质变性；③脱水使蛋白质沉淀；④代谢失调，乃至停止。

动物对冷的适应，最直接的方式是降低体壁热传导，第二种适应是增加产热，这两种都是生理性的调节。第三种方式是主动避开低温环境。第四种方式是局部异温性，即允许局部或整体的低体温。

①降低体壁的热传导 随着动物个体的增大，相对体表面积就逐渐变小，因而单位体重上的相对散热量也变小。这就是说，个体大的动物，在低温环境下

对于保持恒定的体温是有利的。也就是说，恒温动物在冷的气候地区，身体趋向于大；在温和的气候条件下，身体趋向于小，这就是贝格曼（Bergmam）规律；

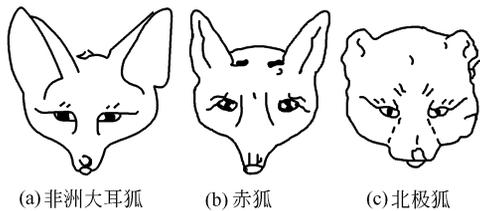


图 2-3 不同温度带狐狸耳廓大小比较（引自 P. Dreux, 1974）

恒温动物身体的突出部分，如四肢、尾巴、外耳等在气候寒冷的地区有变短变小的趋向，这与寒冷条件下减少散热的适应有关，这一适应常被称为艾伦（Allen）规律（图 2-3）。增加羽或毛的量或增加皮下脂肪的厚度也能提高动物的隔热性能。

② 增加产热 大多数恒温动物要在低温下保持恒定的体温，在很大程度上要依赖于增加代谢产热。

③ 主动避开低温环境 某些动物通过长途迁移、休眠、筑巢等方式来逃避低温环境。

④ 局部异温性 恒温动物能维持稳定的体温，这并不是说身体的所有部分都能保持稳定的温度。显然兽类的四肢、尾巴、外耳、眼等部位，鸟类的后肢、翅、嘴、眼等部位都不可能像胸部、背部那样生长着隔热性能良好的毛或羽，倘若要使这些部位不至于成为大量散失体热的地方，唯一的办法就是使这些局部结构的温度下降。

少数动物有特异的避免低温伤害的适应机制，能耐受一定的身体冻结，如摇蚊在 - 25 下经过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，冰晶融化后又能恢复正常。生活在冰冷南极海洋中的鱼类体液不结冰的原因，经研究是因为其血液中含有一种糖蛋白，它是一种防冻物质，能使体液处于超冷状态。

2.3.3.2 高温伤害及适应

(1) 高温对植物的伤害及植物的适应 高于植物正常生理耐受范围的温度对植物的伤害称为热害。植物对高温胁迫的适应和抵抗能力称为抗热性。高温对植物的伤害包括直接、间接两个方面。

① 直接伤害 植物体受到短期高温后，细胞结构会受到影响，植株上迅速出现热害症状，并从受害部位向非受害部位扩散。直接伤害的机制如下。a. 蛋白质变性。高温破坏蛋白质的空间构型，使蛋白质失去生理活性。b. 膜脂液化。在高温条件下，构成生物膜的蛋白质与脂类之间的键断裂，破坏了膜的结构，导致膜丧失选择透性与主动吸收的特性。

② 间接伤害 由于高温引起细胞大量失水，并进而引起代谢异常，使植物

逐渐受害。该过程是缓慢的，高温持续时间越长，或温度越高伤害越严重。间接伤害的机制如下。a. 代谢性饥饿。植物光合作用的最适温度一般都低于呼吸的最适温度。植物处于较高的温度下，呼吸大于光合，储存的营养物质消耗加快，造成饥饿。如高温持续时间较长则会导致植物死亡。b. 有害物质积累。高温使植物组织内 O_2 分压降低，使无氧呼吸加强，积累乙醛、乙醇等有害物质；同时，高温下蛋白质分解大于合成，形成大量游离氨毒害细胞。c. 蛋白质减少。高温下，蛋白质降解加快，合成减少，细胞正常代谢活动受阻。d. 生理活性物质缺乏。高温使某些生化反应受阻，使得植物生长所必需的活性物质如维生素、核苷酸、激素等物质不足，导致生长不良或引起伤害。

植物对高温的生态适应与该植物的原产地有很大关系。如有的蓝绿藻能生活在 70 以上的高温泉水中，但高等植物却不能生活在这种环境中。在高等植物中，热带旱生植物要比中生植物抗高温。同一植物的不同发育阶段抗高温的能力也不同。一般来说，植物休眠期最抗高温；生长期抗性较弱；开花期对高温最敏感；种子果实成熟期抗高温的能力又增强。

植物抗高温的能力主要来自于植物的生态适应，即从形态和生理两方面对高温的适应。

① 形态适应 有些植物体具有密生的绒毛、鳞片，有些植物体呈白色、银白色，叶片革质发亮等。这些绒毛和鳞片能过滤一部分阳光，白色或银白色的植物体和发亮的叶片能反射大部分光线，使植物体温不会增加得太高太快。有些植物叶片垂直排列，叶缘向光；有些植物叶片折叠，以减少光的吸收面积。有些植物树干、根茎附近具有很厚的木栓层，它起到了隔绝高温、保护植物体的作用。

② 生理适应

a. 在细胞内增加糖或盐的浓度，同时降低含水量，使细胞原生质浓度增加，增强了原生质抗凝结的能力；细胞内水分减少，使植物代谢减慢，同样增强了抗高温的能力。b. 生长在高温强光下的植物大多具有旺盛的蒸腾作用，由于蒸腾而使体温比气温低，避免高温对植物的伤害。但是当气温升到 40 以上时，气孔关闭，则植物失去蒸腾散热能力，这时最易受害。c. 某些植物具有反射红外线的的能力，夏季反射的红外线比冬季多。

(2) 高温对动物的伤害及动物的适应 大多数动物能够耐受的高温是不高的。多数昆虫在 45 ~ 50 就死亡；爬行动物能耐受 45 左右；鸟类的体温较高，可耐受 46 ~ 48 ；哺乳类一般在 42 以上就死亡。虽然生活在温泉中的斑鳍 (Cyprinodon macularius) 能忍受 52 或更高的水温，但目前除海涂火山口群落的动物外，还没有发现一种动物能在 50 以上的环境中完成其整个生活史的。某

些处在休眠期的动物有可能耐受很高的温度。水生动物对高温的耐受性一般比陆生动物高。低纬度地区的动物对高温的耐受性比高纬度的高。沙漠中的动物往往能忍受较高的温度，在较高温度下的试验驯化可以提高动物耐受高温的能力。

高温下动物致死的原因可能是：①蛋白质凝固变性；②酶活性在高温下破坏；③氧供应不足，排泄器官功能失调；④神经系统麻痹等。

动物对高温的适应性特征大致可分为以下三类。

① 在高温环境中将恒温机制控制的温度范围适当放宽放松，使体温有较大的变幅，执行不严格的恒温。这样在高温炎热的时候身体暂时吸收和储存大量的热量使体温升高，尔后在环境条件改善时或躲在阴凉处时再把体内的热量释放出去，体温也会随之下降，从而能暂时地忍耐高温。

② 避开不利的温度条件，这就得依赖于行为适应。如沙漠中的啮齿动物常常采取夏眠、穴居和昼伏夜出的策略来躲避高温。

③ 有机体发育一些特殊的结构或形成生理上的适应。如通过出汗、喘息等来散热。

对于鸟兽等恒温动物来说，在高温下维持恒定体温要比在低温下困难得多。即使如此，荒漠和干旱草原环境中还是生活着不少动物，而且有的种类数量还相当大。如大型食草性兽类有羚羊、黄羊、骆驼；小型食草性兽类有啮齿类的沙鼠科、跳鼠科的种类；还有不少食种子的鸟类；当然也有捕食性的鸟兽；还有爬行类，甚至喜湿的两栖动物。

微生物对极端温度的适应能力一般较强，尤其是细菌。细菌在极端温度下的适应能力是任何其他生物所望尘莫及的，尤其对于低温的抵抗力更是出乎想像。当环境过于寒冷或干燥时，其原生质收缩，外层形成一层厚膜，成为休眠孢子。休眠孢子对不良环境的抵抗能力，超过任何其他生物在各种状态下的抵抗力，如炭疽杆菌所形成的孢子在液体空气中（-190℃）数日还不致死亡。而高温由于破坏了微生物的原生质胶体，破坏酶的活性，所以一般会使微生物死亡。但也有特例，如美国黄石公园中的温泉里，虽然水温可达88℃，但水中仍有细菌生活。在东太平洋北纬21°的海底山脉附近，水深2650m，水压是250atm（1atm=10⁵Pa），温度是350℃处，仍然发现有细菌存活。

2.4 水与生物

2.4.1 水的生态作用

水是一切生物体都不可缺少的重要组成成分，一般植物含水量占自身体重的60%~80%，有些蔬菜含水量高达90%以上，动物体也都含有大量水分，例如

昆虫含水 46% ~ 92% , 鱼含水 70% , 蝌蚪含水高达 93% , 从这个意义上说, 没有水就没有生命。其次, 水是有机体生命活动的基础, 生物的一切代谢活动都必须以水为介质, 生物体内营养的运输、废物的排除、激素的传递以及各种生化过程都必须在水溶液中才能进行, 而所有的物质也都必须以溶解状态才能出入细胞。水是新陈代谢的直接参与者, 是光合作用的原料, 并作为反应物质参与生物体内许多化学反应。另外, 水作为外部介质, 是水生生物获得资源和栖息地的场所。陆地上的水量和湿度, 影响陆生生物的生活和分布。水还能维持细胞和组织的紧张度, 使生物保持一定的状态, 维持正常的生活。生物与环境之间时刻都在进行着水分交换, 生命起源于水, 在生物的进化过程之中绝大多数时间都是在海洋中进行的。生物登陆以后所面临的主要问题是减少水分蒸发和保持体内的水分平衡。现在大多数动植物都已适应了陆生生活, 而且在水的获取、消耗和储存等方面都具有特殊的适应性。

水对生物的生长发育具有明显的影响。例如干旱会使植物茎叶萎蔫, 生育受阻; 在动物体中, 当水分含量低于一定限度时, 动物就会陷入昏迷状态, 失水给动物带来的威胁甚至比饥饿还严重。但是, 当环境中水分过多时, 也会间接地抑制生物的生命活动, 如陆生植物根系在水淹情况下, 根系因缺氧不能进行正常的矿质及水分的吸收, 同时根系进行无氧呼吸, 积累有害物质, 最终造成整株植物的死亡。动物体内水分含量过高时, 也会因为盐水平衡被破坏而危及生命。

水对生物的繁殖具有十分重要的意义。某些植物如眼子菜属、苦草属等植物的花粉是靠水搬运的; 靠水授粉是水生植物的主要特点; 很多低等陆生植物仍然保持着在水中授粉的特性。有些植物依靠水来传播繁殖体, 这种传播方式称为水播。许多动物和微生物的繁殖也离不开水环境, 如绝大多数的水生生物依靠水完成体外受精过程, 某些昆虫在水中产卵, 微生物依靠水传播孢子等。

水对动物的影响更多地体现在湿度的作用上, 如湿度影响动物的形态、体色、生长发育、繁殖、代谢及分布。

水对生物的分布是一个限制因子。一年中的总降水量和雨水的季节分布、湿度的大小及地面水的供应情况, 对生物的分布有重要的影响。降水是地球上一切生物所需水分直接和间接的来源。因此, 降水量的多少与温度成为生物分布的主要限制因子, 也是进行农业区划分的主要依据。如森林分布区的年降雨量至少要在 400mm 以上; 草原分布区的降雨量要在 200mm 以上, 年降雨量在 200mm 以下则分布着荒漠草原。在没有灌溉或灌溉不足的情况下, 栽培作物的分布在很大程度上也受降雨量的制约。降水量因地理纬度、海陆位置、海拔高度的变化而不同。我国从东南至西北, 可以分为三个等雨量区, 因而植被类型也可分为三个区, 即湿润森林区、干旱草原区和荒漠区。降水量除直接影响动物的分布外, 还

会因影响植被的生长与分布而间接影响以植物为食物和栖所的动物的分布。如温带牧区的森林草原区，马和牛分布较多；而西部干旱荒漠草原，则多分布着骆驼和山羊。

2.4.2 植物对水的适应

根据环境中水的多少和植物对水分的依赖程度，可以把植物分成水生植物和陆生植物。

能长期在水中生活的植物叫做水生植物，如藻类、莲、菱等。根据生长的水层深浅的不同，水生植物又可分为以下几种。

(1) 漂浮植物 植物的叶全部漂浮在水面，根悬垂在水中，不与土壤接触，如凤眼莲、浮萍等。

(2) 浮叶植物 植物的叶漂浮在水面，但是根扎在水下的土壤中，如睡莲、眼子菜等。

(3) 沉水植物 除了花序伸出水面外，全部植物体都沉没于水中，营固定直立生活，如金鱼藻、黑藻等。

(4) 挺水植物 根部固定生长在水底土壤中，茎叶下部浸于水中，上部暴露于空气中，如芦苇、香蒲等。

由于水体和陆地环境有着很大的区别，水体的主要特点是弱光、缺氧、密度大、黏性高，温度变化平缓，水中溶解着各种无机盐等，因此，水生植物和陆生植物在形态结构及生理上有很大的不同。水生植物长期在水里生活，没有陆生植物那样抗旱和具有减少蒸腾作用的适应结构，大多数水生植物没有角质层、蜡质层，没有气孔和绒毛，光合、呼吸和吸收作用都在植物体表面的细胞里进行，根系和输导组织都不发达，叶肉由相似薄壁细胞构成，没有栅栏组织和海绵组织的分化，机械组织也不发达。适应水中缺氧的环境，水生植物的根、茎、叶逐渐形成了一整套相互联结的通气组织系统，以保证地下各器官、组织对氧气的需要。植物体内存在的大量通气组织还可以减轻体重，增加叶片的漂浮能力。其茎、叶多成透明状，各部分都含有大颗粒的叶绿体，并且叶子细而薄，这是对水中弱光条件的适应。水生植物的叶片由于长期适应水中弱光、缺氧的条件，致使水下的叶片呈现线状、带状，以增加对光、无机盐和 CO_2 的吸收面积。

陆生植物包括湿生、旱生、中生三种类型。

(1) 湿生植物 生长在十分湿润的空气或潮湿土壤环境中的植物叫做湿生植物。它们是抗旱能力最小的陆生植物，不能忍受较长时间的水分不足。这类植物根浅，无根毛，体内通气组织发达，但维管束、内皮层和机械组织也发达。因此，它是介于水生植物和中生植物之间的一个生态类型。湿生植物抗涝性很强，

依靠茎、叶吸收氧气，并通过通气组织供应根的需要。湿生植物没有抗旱的结构和功能，因此抗旱性极弱，但也并不是喜欢终身都泡在水分饱和的土壤中，在发育的某些阶段还需要较干的土壤。

根据环境特点，湿生植物又可分为阴性湿生植物（在弱光、大气湿润环境里生长）和阳性湿生植物（在强光、土壤潮湿环境里生长）两类。阴性湿生植物是典型的湿生植物，主要分布在潮湿的森林下层，例如热带雨林中的各种附生蕨类植物和附生兰科植物，还有各种秋海棠等。阳性湿生植物主要生长在阳光充沛、土壤水分经常饱和的环境中，如水稻、灯心草、毛茛以及泽泻等。这类植物虽生长在经常潮湿的土壤里，但由于土壤也经常发生短期缺水，特别是大气湿度较低，因此这类植物的湿生形态结构不明显，在叶片上有角质层等防蒸腾的适应结构，输导组织也较发达。但由于适应潮湿土壤的结果，根系不发达，没有根毛，根部有通气组织与茎叶的通气组织相连，以获取氧气。

(2) 旱生植物 能忍受长期或较严重干旱的植物叫做旱生植物。它们有很强的抗旱适应性，能在沙漠、干旱的草原、干旱炎热的山坡等缺水的地方顽强地生活着。但其耐旱能力也有一定限度，超过了它能忍受的限度，则同样生长不良，甚至死亡。它们的叶片较小，植物体上角质层较厚，茎叶肥厚，有储水组织。有的植物有比较发达的根，能吸收土壤深处的水分。

根据旱生植物的形态特征和生理特性，又可区分为少浆液植物和多浆液植物。

少浆液植物含水极少，当它丧失 50% 水分时，仍不会死亡（中、湿生植物丧失 1% ~ 20% 的水分则枯萎）。它们有很多适应干旱的特点，如叶退化变小，呈针刺状或鳞片状，以减少水分蒸腾，但幼茎表面呈绿色，可以进行光合作用，如獐子松、马尾松、侧柏、草麻黄等；生长在山坡上的毛蕊花（*Verbascum songaricum*）等植物，叶上被覆很厚的毛茸，这些毛茸往往比叶片本身厚若干倍，它们会分泌一种挥发性油，从而降低蒸腾强度。根系生长速度快、扩展范围广而深，根系发达，吸水量大，如生长于沙漠地区的骆驼刺，它的地上部分只有几厘米高，而地下部分却可深达 15m，扩展范围达 623m²。北美蜿蜒牧豆的根系可深达 53m，直达地下水层，利用其他植物所不能利用的水源。生长在荒漠草原等高温干旱地区的少浆液植物，其多年根的外面还有一层很厚的木栓层外壳保护。

还有的旱生植物在干旱时期能很快脱水，以干化状态度过干旱期，但在有适当水供应的情况下，就会迅速复活，这类植物又叫变水植物。在非维管植物中，“变水”是非常普遍的耐旱形式。一些苔藓植物能很快地被干燥而保持其复苏能力，如赤藓（*Tortula nuralis*）在干燥环境中 2h，质量就能降到原来的 20%，能经受长时间（10 个月）的干化，一旦有水，几分钟就恢复了代谢能力。被子植

物虽然在耐旱上不及苔藓植物，但也有能变水的种类，如广泛分布于我国的卷柏（*Selaginella tamariscina*）就是有名的变水植物，在干旱时叶完全卷起，几乎变干，一旦有水会很快复苏，所以又有还阳草之称。

多浆液植物为了适应极端干旱环境，根、茎、叶薄壁组织逐渐发展为储水组织，内储大量水分。由于多浆植物本身能储水，再加上环境中充沛的光照和温度条件，因此在非常干旱的沙漠地区也能长成高大的乔木。多浆液植物的主要特点是它的面积跟体积的比例很小，可以减少蒸腾表面积。这类植物中多数种类失去叶片，由含有叶绿体的茎代行光合作用。它们的代谢方式也比较特殊，气孔在白天关闭，夜晚打开，夜间吸进 CO_2 ，固定在有机酸中；而在白天光照条件下，有机酸分解放出 CO_2 ，作为光合作用的原料，所以这类植物一般生长缓慢，生产量很低。

(3) 中生植物 中生植物是指那些不能忍受严重干旱或长期水涝，只能生长在水分供应条件比较适中的土壤上的一些植物。它们的形态结构和生理特性介于水生植物和旱生植物之间，一般的栽培作物和田间、草地、森林中的草类以及多数的阔叶树等都是中生植物。

中生植物除要求适度的潮湿条件外，还要求有适度的营养、通气和温度条件，才能生长良好。中生植物的根系和输导系统比湿生植物发达，叶表面有一层角质层，栅栏组织也比较整齐，它的细胞的渗透势为 $-2 \sim -1\text{MPa}$ ，介于湿生和旱生植物之间。中生植物是种类最多、分布最广、数量最大的陆生植物类，其生产率高，增产潜力大，在良好的营养条件下，可以获得高产。

2.4.3 动物对水的适应

动物同植物一样，也必须保持体内的水分平衡，才能维持生存。对水生动物来说，它们直接生活在水环境中，其体表通常是可渗透性的，它们与体外水环境的水分动态平衡是通过渗透势调节和体液（如血液）中盐分含量调节来维持的。对陆生动物而言，它们常因蒸发与排泄而失水，失去的这些水则必须靠饮食和代谢水等途径得到补充，以此来维持体内的水平衡。

2.4.3.1 水生动物对水的适应

根据动物体液和体外水介质的渗透势差别大小和调节渗透势的机制，可以把水生动物分为两大类：变渗动物和恒渗动物。

变渗动物调节渗透浓度的作用不完善，当体内渗透势与周围水环境渗透势不同时，周围水环境的渗透势会对其产生影响。当水环境中含盐量升高时，它们的体重由于失水而减少；而含盐量降低时，其体重由于水分渗入而增加。大多数海洋无脊椎动物，都是变渗性动物。其中棘皮动物、环节动物和腔肠动物和海水是

接近等渗的，而甲壳动物、腹足类和头足类等与海水相比是稍为高渗性的，其他的海洋无脊椎动物是稍微低渗性的。

恒渗动物则具有比较完善的调节机制，不受体外水介质渗透势的影响。包括淡水和半咸水的无脊椎动物、全体水生脊椎动物以及在高盐度水体中生活的动物。由于淡水动物体液的渗透势低于周围水环境的渗透势，因此，通过可渗透性的鳃、口腔黏膜、体表等，外界的水大量渗入体内。体内过多的水分则能随时通过发达的排泄器官排出体外。例如，原生生物有构造复杂的伸缩泡，淡水鱼类有肾小球发达的肾脏。此外，有一些在淡水中生活的动物有几丁质或角质的外皮（如昆虫的卵和幼虫、甲壳类以及一些脊椎动物）或黏液（如某些软体动物、鱼类和两栖类），使体表没有渗透性，把体内和体外水环境较完善地隔离开。由于淡水动物体内的部分盐类，能通过体表组织弥散消失，还能随粪便和尿液排出体外，所以时刻面临着体内盐类降低的威胁，它们保持盐分代谢平衡的途径是：一方面是盐分的排出降低到最低限度，如淡水鱼类的肾小管把原尿中的盐类重新吸收，排出很稀的尿液；另一方面是通过食物或依靠鳃的细胞，从周围的水中吸收盐类离子而补充盐分。海洋软骨鱼类血液中含有 2% ~ 2.5% 尿素（由肾小管重新吸收），因此，血液浓度比海水浓度略高，这样，部分海水能通过鳃和口腔表面渗入体内，而体内过多的水分由肾脏排出体外。

海洋硬骨鱼类的血液尿素含量甚微，因此，经常通过鳃和其他身体表面不断失水。它们维持体内水分代谢平衡的途径是：一方面不断吞食海水以及从食物摄取水分；另一方面肾脏的肾小球数量少，肾小管重新吸收水分的能力强，使排放量减少到最低限度。同时，经常通过鳃部特殊的泌盐细胞，把过多的盐分排出体外，以免因吞食海水而使盐类在体内大量积累。

洄游性鱼类在生活史的不同阶段，能在海水或淡水中生活。其体表对水分和盐类的渗透性很低，有利于在浓度不同的海水和淡水中生活。当它们由淡水转入海水时，虽然在短时间内体重因失水而减轻，但一般都能在 48h 内进行渗透调节，使体重和体液浓度恢复正常。同样，当它们由海水进入淡水时，也会出现短时间的体内水分增多而盐分减少，然后通过提高排尿量来保持盐分以维持代谢平衡。

根据水生动物对水环境盐分含量的耐性以及代谢调节的能力，还可以把它们分为以下两大类。

① 狭盐性种类 不能忍受水中盐含量的很小变化，通常都生活在含盐量比较稳定的水环境中，如大多数淡水和海洋水生动物。

② 广盐性种类 能生活在含盐量变化较大的水环境中，或者能由淡水移入海水或相反。种类较少，包括洄游性鱼类和生活在盐量多变化水体中的水生无脊

椎动物。

2.4.3.2 陆生动物对水的适应

陆生动物必须保持体内的水分平衡才能在陆地环境中生存。陆生动物吸收水分主要有三种方法。第一种为直接饮水，大部分动物靠这种方法获取水分；第二种为皮肤吸水，两栖类动物如青蛙、蟾蜍等可在潮湿的环境中用皮肤直接吸收水分；第三种为从代谢中获得水分，昆虫可从分解食物的代谢过程中获取水分。研究表明，每 100g 脂肪可以产生 110g 的代谢水，而 100g 糖可产生 55g 代谢水。

陆生动物失水的主要途径也有三种。第一种为体表蒸发失水，第二种为呼吸失水，第三种为排泄失水。陆生动物的水分平衡适应包括形态适应、生理适应、生态适应等方面。

(1) 形态适应 不论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，保持体内的水分平衡。昆虫具有几丁质的外骨骼，体表有蜡质层，可防止体内水分的蒸发；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；两栖类动物可通过体表分泌黏液来保持湿润；爬行动物具有很厚的角质层；鸟类具有羽毛和尾脂腺；哺乳类有皮脂腺和毛，这些结构都能防止体内水分的过度蒸发。

(2) 生理适应 骆驼是哺乳动物中较能耐受缺水的物种之一，骆驼在 17 天不饮水的情况下仍能继续活动，而此时其身体脱水的程度可达体重的 27%。骆驼有这么强的耐受力原因是：①骆驼的胃内有水囊，可以用来储存水分，因此可以长时间不饮水而存活；②骆驼的血液里有一种特别的蛋白，可以维持血液里所含水分；③骆驼有多毛的外皮可以隔绝外界温度，在日照下骆驼背部皮毛表面温度可高达 70~80℃，但是其皮毛下的皮肤温度只有 40℃；④生活在沙漠中的骆驼、羚羊等哺乳动物及啮齿类动物都具有很厚的肾髓和很长的亨利环，这样的结构对尿液浓缩有很大的好处。

(3) 生态适应 钻洞的习性、昼夜周期性活动的习性、季节周期性活动的习性、休眠以及减少身体表面积的特性等都是动物为了减少水分丢失而形成的，是对干燥陆生的生态适应。

2.5 土壤与生物

2.5.1 土壤的概念

土壤是岩石圈表面能够生长植物的疏松表层，是陆生植物生长的基地和营养与水分的来源，也是陆生动物的栖息地、活动基地和背景。土壤是由固体（无机物和有机物）、液体（土壤水分）和气体（土壤空气）组成的三相系统。每个

组成成分有它自己的理化性质。固体中的无机部分是由一系列大小不同的无机颗粒——矿质土粒、二氧化硅、硅质黏土、金属氧化物和其他无机成分等——所组成的；有机部分主要是有机质。土壤的这三种组成成分的质和量都是不同的。各种组成成分不是简单地、机械地混合在一起，而是互相联系、互相制约，构成一个统一体。

地球上所有的土壤都是由岩石衍变而来的，其中有的土壤是就地形成的，如山区的土壤，有的是经过水流或风力的搬运再堆积而成的。土壤的形成有两个过程：①岩石经过风化作用变成母质；②母质经过生物作用而形成土壤。从上到下土壤大致分为三层。①表土层。由来源于动植物躯体的细小有机物颗粒组成。对成熟的土壤，这一层通常再分为表现腐殖化作用不同阶段的枯枝落叶层、腐殖层、淋溶层。②矿物质土壤层。由矿物质土壤组成，其中的有机化合物已由还原者在矿化过程中转变为无机物质，并且和细小的母质完全混合在一起。③已风化的母质层。这些母质可能是在原地分解的原有矿质成分，或者通过压力、水、冰川或风运到此。

在气候、生物等对土壤形成有关因子的影响下，土壤分布也表现出明显的地带性特征。即土壤在陆地表面上大体是呈带状分布的，对于一定的生物、气候带，就有相应的土壤带。土壤带可分为水平土壤带和垂直土壤带，前者存在于丘陵、平原地区，基本上平行于纬度；后者出现于山地，基本上平行于海拔高度。我国土壤水平分布由三个地带谱构成：东部沿海为湿润海洋性地带谱，西部干旱为内陆性地带谱，两者之间为过渡性地带谱。东部的湿润海洋性地带谱，自北向南依次由寒温带的漂灰土、温带的暗棕壤、暖温带的棕壤、北亚热带的黄棕壤、中亚热带的黄壤与红壤、南亚热带的赤红壤以及热带的砖红壤带构成。西部的干旱内陆性地带谱，在温带由东向西依次由栗钙土、棕钙土与灰钙土、灰漠土以及灰棕漠土带构成。两者之间是大兴安岭西麓向西南至黄土高原的过渡性地带谱，自东而西依次由温带的灰黑土、黑土、黑钙土带和暖温带的褐土、黑垆土、灰褐土带构成。土壤类型也随着海拔高度而相应改变，呈现垂直地带性。各地土壤垂直地带谱，因基带生物气候不同而呈现有规律的变化。例如，热带海南岛五指山自下而上的土壤类型为：砖红壤—山地砖红壤—山地黄壤—山地黄棕壤—山地灌丛草甸土。暖温带太行山的土壤类型是：褐土—山地淋溶褐土—山地棕壤。

2.5.2 土壤的生态意义

土壤无论对植物还是对土壤动物来说都是重要的生态因子。对植物而言，植物的根系与土壤之间具有极大的接触面，它们之间有着频繁的物质交流，彼此有

着强烈的影响。对于动物而言，土壤是比大气环境更为稳定的生活环境。土壤内温度、湿度变化幅度都较小，而且可以逃避高温、干燥、太阳直射等不利因素，所以它能够成为一些狭适应性动物良好的生存场所。生态系统中的许多基本功能过程（如分解过程、固氮过程）都是在土壤中进行的。生物遗体只有通过分解过程才能转化为腐殖质和矿化为可被植物再吸收利用的营养物质，而固氮过程则是土壤氮肥的主要来源，这两个过程都是生物圈物质循环所不可缺少的。

土壤的物理性质和化学性质直接或间接对生物的生长、分布和数量变化产生影响，而生物在土壤的形成过程中也起到举足轻重的作用。每种土壤都有其特定的生物区系，如细菌、真菌、放线菌等土壤微生物，以及藻类、原生动物、轮虫、线虫、软体动物和节肢动物等动植物，这些生物有机体的集合，对土壤中有机的分解和转化，以及元素的生物循环具有重要的作用，并能影响、改变土壤的化学性质和物理结构。比如，植物从土壤中吸收水分和矿物营养，其代谢产物及其残体则给土壤增添了有机质；土壤动物通过在土壤中移动以及粉碎并分解植物残体，不但疏松了土壤，提高了土壤的通气性和吸水能力，而且混合搅拌了土壤中的有机物和无机物，从而大大改变了土壤的质地结构；土壤微生物的作用主要是化学性的，微生物是有机物的主要分解者，在氮和硫元素的循环中起关键作用，其分解代谢产生的碳酸和有机酸还有助于分解土壤矿物质。

土壤中的各种组成成分以及它们之间的相互关系，影响着土壤的性质和肥力，从而影响植物的生长。植物的生长发育需要土壤经常不断地供给一定数量的水分、养料、温度和空气。土壤及时满足植物对水、肥、气、热要求的能力，称为土壤肥力。肥沃的土壤同时能满足植物对水、肥、气、热的要求，是植物生长发育的基础。

2.5.3 土壤物理性质对生物的影响

土壤的物理性质是指土壤质地、结构、容量、孔隙度等。土壤的质地、结构性质以及由此引起的土壤水分、温度和土壤空气的变化规律，都能对生物的生长、生活产生明显的影响。

岩石风化的结果，首先是生成各种大小不等的矿物质颗粒，称为土粒。根据土粒直径的大小，可以把土粒分为粗沙（2.0 ~ 0.2mm），细沙（0.2 ~ 0.02mm），粉沙（0.02 ~ 0.002mm）和黏粒（0.002mm以下）。各种土粒的性质是不相同的。沙粒：质疏松，无黏着性，通气性良好，水分容易流通，持水力较低，毛管吸附力较弱，对养分的吸收能力较差。粉粒：质轻而小，呈粉末状，黏性稍大，透水性不大，通气及排水性均较差，保水力较大，毛管吸附力较强，对养分的吸收能力良好。黏粒：粒微小而质较重，黏结性及团聚力都很强，遇水膨

胀，含水量很大，失水收缩，通气及排水性极差，保水力很大，毛管吸附力很强，对养分的吸收性很强且稳定。

2.5.3.1 土壤质地对生物的影响

组成土壤的各种大小不等的矿物质颗粒，称为土壤的机械成分，机械成分的组合百分比称为土壤质地。根据土壤中各种粒级的质量分数组成，把土壤质地划分为若干类别。①沙土。土壤颗粒组成较粗，含沙粒多，黏粒少。土壤疏松，黏结性小，大孔隙多，通气透水性能强，但蓄水性能差，易干旱。且因有机质分解快，养料易流失，保肥性能也差。②壤土。土壤质地较均匀，是沙粒、黏粒和粉粒大致等量的混合物，物理性质良好（既不太松，也不太黏），通气透水，有一定的保水保肥能力，是较好的土壤质地，宜于农业耕种。③黏土。土壤的颗粒组成以黏粒和粉粒较多，沙粒少。质地黏重，结构致密，湿时黏，干时硬。因含黏粒多，保水保肥能力较强，但因土粒小，孔隙细微，通气透水性能差。

由于土壤质地对水分的渗入和移动速度、持水量、通气性、土壤温度、土壤吸收能力、土壤微生物活动等各种物理、化学和生物性质都有很大影响，因而直接影响植物的生长和分布。例如，沙质土壤中水分向下移动到浅根系所不能达到的范围以下，因此，沙质土壤中的多年生植物几乎都是深根系植物。沙质土通气好、持水量低，春天的时候，它比黏土的温度高，对植物生长有利，因此，喜温的阔叶林分布的北界，总见于沙质土上。沙质土的持水量比壤质土低，因此在旱季内，生长在壤质土上的作物比生长在沙质土上的要耐旱一些，在同样水分条件下，如果玉米在壤质土上 20 天以后发生萎蔫，在沙质土上则 12 天就发生萎蔫。此外，土壤质地越粗，保肥能力越差。因而沙质土肥力很低，沙土植物多系贫养植物。不同作物对土壤质地的要求也不同，如甘薯宜沙土和沙壤土，花生喜沙质疏松的土壤，小麦适应于较黏的土壤等。生活在风沙区沙土中的植物具有一系列适应风沙环境的特征。

不同质地土壤中土壤动物的种类和数量明显不同。多数蚯蚓喜栖壤质土中，沙质土和黏质土中很少；沟金针虫（*Pleonomus canaliculatus*）是沙壤土中典型的栖居者；一种细胸金针虫（*Agriotes sputator*）在粗沙中较多，另外两种细胸金针虫（*A. obscurus* 和 *A. lineatus*）在细粒黏壤土中较多。

2.5.3.2 土壤结构对生物的影响

土壤结构是指土壤固相颗粒的排列形式、孔隙度以及团聚体的大小、多少及其稳定度。这些都能影响土壤中固、液、气三相的比例，从而影响土壤供应水分、养分的能力，影响土壤通气和热量状况以及根系在土壤中的穿透情况。土壤中水、肥、气、热的协调主要决定于土壤结构。

土壤结构通常分为微团粒结构（直径 $< 0.25\text{mm}$ ）、团粒结构（直径 $0.25 \sim$

10mm)、块状结构、核状结构、柱状结构、片状结构等。具有团粒结构的土壤是良好的土壤。所谓团粒结构是指土壤中腐殖质把矿质土粒互相黏结成直径为0.25~10mm的小团块,具有泡水不散的水稳定特点。由这种大大小小的团粒组成的土壤能协调土壤中水、气、养分之间的矛盾,改善土壤的理化性质,是土壤肥力的基础,团粒结构的土壤还能统一保肥和供肥的矛盾。由于团粒内部经常充满水分,缺乏空气,是嫌气性微生物活动的场所。嫌气分解慢,所以有机质的分解进行缓慢,有利于有机质的积累。而团粒之间经常充满空气,有机质在这里经好气性微生物的分解,很快转化成能被植物吸收的有效养分。这两个对立统一的过程,相互消长,自动调节,这样既能不断地满足植物生长发育对养分的需要,又不会因一时分解过多而造成养料的损耗。此外,由于团粒结构的土壤水分状况比较稳定,水的比热容大,土温也相对稳定。因此,团粒结构的土壤为植物的生长提供了良好的生活条件,有利于根系的活动及水分的吸收。无结构或结构不良的土壤,土体紧实,通气透气性差,土壤中微生物活动受抑制,土壤肥力差,不利于植物根系生长。

土壤的结构对以土壤为基底的土壤动物的生活有一定的影响。有的土壤动物可以利用土壤团粒之间的空隙进行活动,如蠕虫类、多足类环节动物和一些昆虫的幼体,它们具有较坚固的角质表皮,身体能伸缩,可以直接利用土壤中已有的小孔洞,适宜于在结构疏松的土壤中穿行活动。有些则具有强大的上颌和发达的门齿,会主动地挖掘孔道,如许多肉食性土壤动物。大多数土壤动物都可采用几种不同的挖掘方式,它们往往随土壤的不同性质而改变挖掘的方式,严格地只用一种方式,只适应于在一种土壤中挖掘的种类是不多见的。

2.5.3.3 土壤水分对生物的影响

土壤水分的主要来源是降雨、降雪和灌溉水。在地下水位接近地面时,地下水也是上层土壤水分的重要来源。此外,空气中的水蒸气遇冷也会凝结而变为土壤水。土壤水分的适量增加有利于各种营养物质的溶解移动,有利于土壤中有有机物的分解和合成。这些都能改善植物的营养状况。此外,土壤水分还能调节土壤的温度。但水分太多或太少都会对植物、土壤动物和土壤微生物的生活不利。

土壤水分能被植物根系所吸收利用。土壤水分过少时,植物会受到干旱的威胁;土壤水分过多,或者是在渍水土壤中,由于土壤中空气流通不畅, CO_2 含量增高,根系呼吸受阻,对水分和养分的吸收减少,造成植物营养的缺乏。植物长期处于土壤水分过多的条件下,也会因有害物质的积累而受害。土壤中空气流通不畅还会引起有机物的嫌气分解,从而产生 H_2S 等还原物质和各种有机酸,对植物造成毒害。

对生活在土壤中的动物来说,土壤水同样具有重要的生态意义。各种土壤动

物对湿度有一定的要求，当土壤湿度和水分变化时，它们就在土壤内进行垂直迁移，以获得适宜的湿度条件。因为土壤动物一般是通过体表从土壤中吸收水分，如果土壤干旱，所储存的水分低于土粒吸附作用所能保持的水分时，就会对土壤动物带来危险。但是，如果所有的或大部分土壤空隙都充满水分，对土壤动物的生存同样不利，因为水分挤掉空气，动物容易因缺氧而死，而且土壤水分过多，还会促进真菌病的传播。因此，长期过多降雨和泛滥淹没会使土壤动物大批死亡。

土壤含水量对土壤昆虫的发育和繁殖有直接影响。如大蚊和金龟子等喜欢在含水量较高的土壤中产卵，有些种类则喜欢在含水量较低的土壤中产卵，如东亚飞蝗在土壤含水量 8% ~ 22% 时产卵量最大，而卵的最适孵化湿度是土壤含水量 3% ~ 16%，含水量超过 30%，大部分东亚飞蝗卵不能正常发育，所以降水和土壤含水量可能是东亚飞蝗分布的重要限制因子。

土壤生物对土壤水分条件有其巧妙的适应。有些动物体表有厚角质膜或外壳覆盖，有的会使身体卷成球或形成包囊，这是对土壤干旱的适应。有些动物身体密生长毛或突起物，其间能保存气泡以供呼吸，体现了对水浸的适应。

2.5.3.4 土壤空气对生物的影响

土壤空气基本上来自大气，还有一部分是由土壤中的生化过程产生的。土壤空气是由 80% 的 N_2 、20% 的 O_2 和 CO_2 组成的。由于土壤中生物（包括微生物、动物和植物根系）的呼吸作用和有机物的分解，不断消耗 O_2 ，释放 CO_2 ，所以土壤空气的成分与大气有所不同。如土壤空气中的 O_2 含量一般只有 10% ~ 12%，但 CO_2 含量则在 0.1% 以上。土壤空气中各种成分不如大气稳定，经常随季节、昼夜和深度而变化。在土壤板结或积水、通气不良的情况下，土壤中 O_2 含量可低到 10% 以下， CO_2 含量也可能达到 10% ~ 15%。此时，植物根系的呼吸将受到抑制，进而影响整个植物的生理机能，甚至导致植物窒息死亡。土壤动物则能主动迁移以选择适宜的呼吸条件，当水分过多或通气性不良时，它们能爬到空气较多的土壤表层来；而当土壤表层因水分蒸发或流失而变得干旱时，它们又转入土壤深层，空气可沿着动物挖掘或钻行而形成的“虫道”和植物根系向土壤深层扩散。

土壤通气性影响微生物的种类、数量和活动情况。在土壤通气不良的情况下，好气性微生物的活动受抑制，这就减慢了有机物分解和养分释放速度，供应植物的养分就会减少。如果土壤过分通气，则好气性细菌和真菌活跃，有机质迅速分解并可完全矿化，这样虽然能为植物提供更多的养分，但却使土壤中的腐殖质数量减少，不利于养分的长期供应。

土壤水分和土壤空气同处于土壤孔隙之中，所以土壤空气和土壤水分是互为消长的。

2.5.3.5 土壤温度对生物的影响

土壤的主要热源是太阳。太阳通过辐射将热量传到地面，土壤得到热量后，相当一部分散失到大气中或传向底土，消耗于土壤水分的蒸发；另一部分则为土壤所吸收而提高土壤本身的温度。但是，如果散失比吸收的热量多，土壤温度就会下降。所以，白天土壤温度增高，夜间土壤温度下降。土壤表面和上层的温度受到气温的明显影响，土壤深层的温度比较稳定。

土壤温度直接影响种子的萌发及根系的生长，并通过根系的代谢影响整株植物的生长发育。大多数作物在 10 ~ 35 的范围内随着土壤温度增高，生长也加快，这是因为随着土壤温度的增加，根系吸收作用和呼吸作用加强，同时物质运输加快，细胞分裂和生长速度也随之而加快。土壤温度太高和太低均能减弱根系的呼吸能力，并不利于其生长。例如，向日葵的呼吸作用在土壤温度低于 10 和高于 25 时都会明显减弱。土壤温度除直接影响植物的生长外，还通过影响土壤中各种盐类的溶解速度、土壤气体交换和水分蒸发、土壤中各种微生物的活动以及土壤有机物质分解的速度和养分的转化等，间接地影响植物的生长。

许多土壤无脊椎动物进行明显的季节性垂直迁移，以选择合适的温度条件。在秋季和冬季，它们为了寻找较温暖的环境而向土壤深处移动；在次年春天又转而向比较温暖的土壤上层移动。一些狭温性的土壤动物，为了保证比较稳定的热能代谢条件，不仅在不同的季节，而且在不同的时间内进行垂直迁移，如危害葡萄的鳃角金龟子幼虫，在春季和秋季都随着各土层的温度变化而进行有规律的迁移。不同类型土壤动物对土壤温度的耐受力是不同的。跳虫、土壤蜱螨、轮虫、熊虫等对低温的耐受力较强，因而能够分布到高纬度和高山地带；而小型涡虫、白蚁、蜚蠊、尾蝎等对低温的耐受力弱，它们在 - 1.2 ~ 2 短时间暴露即可死亡。土壤动物对高温的耐受力较弱，尤其当土壤干燥时高温有致命的危险。

2.5.4 土壤化学性质对生物的影响

土壤的化学性质决定于母岩的化学成分和不同地理带上土壤形成过程的特点。例如，当母岩中富有钙质时，土壤就呈碱性，森林地带的灰化土和苔原地带的沼泽土多呈酸性，较干旱草原地带的黑钙土呈弱碱性。一般来说，湿润的地方，其土壤趋于酸性，而在干旱地方则趋于碱性。

2.5.4.1 土壤酸碱度对生物的影响

土壤酸碱度对植物的影响主要表现在以下几方面。

① 直接影响根系的生长。大多数植物的根系在微酸性 (pH 值 5.5 ~ 6.5) 的环境中生长良好;也有些植物的根系适于在较为碱性的环境中生长。② 通过影响土壤微生物的生长而间接影响根系对矿物质的吸收。③ 影响土壤中矿物质的可利用性。这方面的影响往往比前两点的影响更大。

土壤酸碱度可引起土壤溶液中矿物质溶解性的改变。土壤 pH 值较低时,有利于岩石的风化和 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 Mn^{2+} 等的释放,也有利于碳酸盐、磷酸盐、硫酸盐等的溶解,从而有利于植物对这些物质的吸收。但是 pH 值较低也有不利的一面,如降雨时矿物质来不及被植物吸收就可能被雨水冲走。另外,在酸性环境中,铝、铁、锰等的溶解度增大,植物过度吸收这些矿物质会造成毒害。相反,当土壤 pH 值增高时,铁、磷、钙、镁、铜、锌逐渐形成不溶物,植物能够利用的量就会减少。

土壤酸碱度对土栖动物区系及其分布有明显影响。中性和弱碱性的土壤最适于动物生存;而在森林灰化土等酸性土壤中,土栖动物区系很贫乏;草原地带的黑钙土由于有丰富的腐殖质而且又呈弱碱性,所以其中的土壤动物种类非常丰富,数量也多。依据各种土壤动物对土壤酸碱度的适应范围可分为嗜酸性种类和嗜碱性种类。嗜酸性种类,如叩头虫幼虫,可以忍受 pH 值 2.7,而在 pH 值 4.0 ~ 5.2 时最多。嗜碱性种类,如麦红吸浆虫,喜在 pH 值 7 ~ 11 的土壤中活动,在 pH 值 3 ~ 6 时不能生存。

土壤酸碱度也影响微生物的分布。一般在酸性土壤中霉菌较多,碱性土壤和有机质较多的土壤放线菌较多,从盐碱土中可分离到嗜盐微生物。

2.5.4.2 土壤有机质对生物的影响

土壤有机质是土壤的重要组成成分,土壤的许多属性都直接或间接地与有机质的存在有关。土壤有机质可以粗略地分为非腐殖质和腐殖质两大类。非腐殖质是动植物残体和部分分解的组织,主要是碳水化合物和含氮化合物。腐殖质是土壤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,约占土壤有机质总量的 85% ~ 90%。土壤腐殖质对植物的营养有重要作用,是植物营养的重要碳源和氮源,土壤中的氮素 99% 以上以腐殖质的形态存在,相当一部分磷也以有机磷的形式存在。这些有机态氮、有机态磷在一定条件下经微生物的作用,可以转化成无机态供植物吸收利用。有机质还可以吸附一定量的钾,使其免于流失。腐殖质对提供其他矿质营养也十分重要,它是植物所需各种矿物养料的重要来源。腐殖质分解后放出的 CO_2 能提高大气中 CO_2 含量,促进植物的光合作用。胡敏酸本身是一种植物激素,可促进种子发芽、根系生长,还可促进植物对矿质养料的吸收和增强植物的代谢活动。总之,土壤有机质能改善土壤的物理和化学性质,对于土壤团粒结构的形成,保水、供水、通

气、稳温有重要作用。

土壤有机质含量是土壤肥力的重要指标。一般土壤表层的有机质含量只有3%~5%。森林土壤和草原土壤有机质的含量比较高，但是这类土壤一经开垦并连续耕作之后，有机质就逐渐被分解消耗，又得不到足够量的补充，于是养分循环中断而失去平衡，致使有机质含量迅速降低。熟化农田的有机质含量一般都在3.5%以下，施加有机肥料是恢复和提高土壤肥力的一项重要措施。

土壤腐殖质是异养微生物的重要养料和能源，所以能活化土壤微生物，而土壤微生物的旺盛活动对植物的营养是十分重要的。一般来说，土壤有机质含量越高，土壤动物的种类和数量也越多。

2.5.4.3 土壤中无机元素对生物的影响

植物在生长发育中必须不断地从周围环境中吸取无机营养物质。在无机营养物质中，除了水、CO₂，还有矿质元素。植物所需要的矿质元素基本上是从土壤中吸收的。植物从土壤中吸收的必需元素包括七种大量元素（氮、磷、钾、钙、镁、硫、铁）和六种微量元素（锰、铜、锌、钼、氯、硼）。还有一些元素仅为某些植物所必需，如豆科植物必需钼；藜科植物必需钠；蕨类植物必需铝等。必需元素在植物的生命活动中有三个方面的生理作用：①是细胞结构物质的组成成分；②是植物生命活动的调节者，参与酶的活动；③起电化学作用，参与渗透调节、胶体的稳定和电荷的中和等。土壤中必须含有植物必需的各种元素，且比例适宜才能使植物生长发育良好。因此，可通过合理施肥改善土壤的营养状况，达到使植物增产的目的。

土壤的化学成分与许多动物的生长和分布有密切关系。如蜗牛和鹿科哺乳动物往往在含钙丰富的土壤上数量最多，因为这种土壤有利于蜗牛的壳和哺乳动物骨骼和角的发育。土壤内Co²⁺低于2~3mg/mol时，反刍动物就可能得病。含氯化钠丰富的土壤和地区往往能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。土壤中某些元素含量过高也会对动物造成不利影响，如含氟过多会使动物牙齿变脆且具斑点。

2.5.5 土壤生物对生物的影响

2.5.5.1 土壤微生物对生物的影响

土壤中种群最大的生物是微生物。据统计，在1g土壤中的微生物甚至有几千到几十亿个，其中有各种细菌、放线菌、真菌等。微生物是生态系统中的分解者或者还原者，它们使有机物分解，释放出养分，促成养分的循环。

土壤微生物和高等植物的营养状况有密切关系。它们种类多，数量大，生活力强，对土壤中营养物质的转化起着重要作用。土壤微生物有如下几方面的作

用。①使土壤有机物中的营养元素还原成简单的、能被植物重新利用的状态，这个过程主要是微生物来完成的。有机物的分解是一系列复杂的过程，每个阶段需要不同微生物的参与。②微生物直接或者间接地促进土壤团粒结构的形成。腐殖质在形成土壤结构中具有关键性作用，而腐殖质本身是微生物活动的产物。不仅如此，许多土壤微生物直接参与土壤结构的形成，如真菌和放线菌的菌丝体能将土粒包结形成团粒。③某些微生物与根系形成共生结构——菌根，菌根能增加根系对水分和养分的吸收。④微生物固氮，增加土壤中可利用氮的含量。⑤某些特殊微生物能使土壤环境得到改善，促进植物生长。如分解硅酸盐，释放出钾；产生生长素等物质；使土壤中的有害物质 H_2S 等氧化，变成无害物质。

土壤微生物也有其不利的一面。许多植物病害是由土壤病原菌引起的；此外，有些微生物的分泌物和它们在分解有机物时产生的中间产物在土壤中大量积累时，会对植物造成毒害作用。某些土壤微生物也是动物的致病菌，造成动物的病害。

2.5.5.2 土壤动物对生物的影响

土壤不仅是植物生长的基地，也是许多动物的巢穴和生活场所。土壤动物的数量和种类相当多，在 1hm^2 土地中动物的种类可达几十种，甚至上百种，而它们的个体数量也是数以千计的。土壤动物对植物的生活有着很大的影响，这些影响可分为有利和有害两个方面。

对植物生活有益的动物大部分是无脊椎动物，如涡虫、线虫、蚯蚓、昆虫的幼体等。它们弄碎土壤，改变土壤的结构和通气性，把深层土翻到表面，把表层土及其中的有机物带到下层，从而促进了土壤微生物的滋生繁殖；同时也加速有机物的分解，有利于土壤改良。特别是蚯蚓在土壤中活动十分活跃，不仅能疏松土壤，改善土壤结构，有利于植物根系的生长发育，还能分泌出一种特殊的酶，可以把难溶的有机物分解成易溶的无机物，被植物吸收利用。它以土壤里腐烂的有机物为食，通过消化，排出的粪便含有丰富的养分，使土壤肥力增加。

对植物生长有害的方面主要是指某些土壤动物的排泄物或分泌物对其他生物类群的生长、发育产生抑制、阻碍作用的现象，即生物的相生相克现象。

2.5.5.3 土壤根系对生物的影响

高等植物的根系广泛蔓延于土壤之中，紧邻根系四周的土壤区域称为根际。根际内的微生物称为根际微生物。根际微生物数量要比根际外多得多，一般可得到几倍至几十倍。

根际内存在大量微生物是植物与微生物间相互作用的结果。植物在生长过程中，不断地有新组织产生和旧组织脱落，在脱落的旧组织中，包括根毛、根冠及死亡的表皮细胞。同时，根系还不断地向周围环境中分泌各种有机和无机物质。

这些都是微生物的良好营养。此外，由于根系的发展，改善了土壤结构，适当地调节了水分和空气条件。因而根系附近的条件与根系以外的条件显著不同，形成了一个微生物特殊的生态环境——根际。在植物根际内各类微生物都有，但其中数量最多的是细菌，这之中又以无芽孢杆菌和分枝杆菌最多。根际微生物的种类会由于植物的不同而有差异。例如，在连续栽培苜蓿的根际内，固氮菌的比例要比连续栽培棉花的根际大。此外，即使是同一植株，因不同的生长发育阶段，其根系分泌物和脱落物的质和量也不尽相同，这对根际微生物的数量和微生物种类间的比例也有影响。在植物生长发育旺盛期，根系分泌物量大，微生物生长繁殖快，根际微生物的数量大。

生物对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。主要有喜钙植物、酸土植物、盐生植物及沙生植物等。表 2-1 是以土壤为主导因子的植物生态类型及适应特性。

表 2-1 以土壤为主导因子的植物生态类型及适应特性

生态类型	举 例	适 应 特 性
喜钙植物	蜈蚣草、铁线蕨、南天竺、柏木等	喜钙
酸土植物	水藓、石松、茶、杜鹃等	生长慢，叶小而厚，直根深扎。不能在钙土中生长
沙生植物	沙鞭、骆驼刺、黄柳、黑沙蒿、沙柳、短寿菊等	具旱生植物特征，根系特别发达，无性繁殖能力强。有的具有在被沙埋没的茎干上长出不定芽和不定根的能力；有的根外部具有根套以避免灼伤和机械损伤；还有的能利用极短暂的雨季快速完成整个生活史
盐生植物	盐角草、碱蓬、大米草、红树、怪柳、蒿等	可吸收土壤中可溶性盐聚集于体内，不受伤害，或通过茎、叶表面盐腺分泌排出；有的不吸收或很少吸收土壤盐类

2.6 大气与生物

2.6.1 空气主要组成成分的生态作用

空气主要由三种成分构成：干洁空气、水汽、尘埃和其他杂质。

干洁空气的主要成分是 N_2 和 O_2 ，它们的体积约占干洁空气体积的 99%， CO_2 仅占干洁空气体积的 0.036%。干洁空气的成分和含量相对比较稳定，既不随纬度而改变，也不随高度而变化（在大气层下层中）。大气中的水汽含量则常随时间和空间变化，其含量约占空气总体积的 0~4%。大气中还漂浮着大量的尘埃、烟粒及其他杂质，当它们含量高时，可使空气混浊。其中有些小质点能促进

使水汽凝结和升华，有些则在吸热、放热时对空气的增温和降温有显著影响。

2.6.1.1 氧气的生态作用

从容积上说，大气含氧量占空气的 20.95%。虽然生物的呼吸作用不断吸收大气中 O_2 ，植物的光合作用不断释放 O_2 ，但是，由于大气层巨大的容积和空气的流动性，大气中 O_2 含量并不因为生物的生命活动而发生明显变化。所以，绝大多数的陆地环境都有均匀而丰富的 O_2 供应。陆地环境只有在高山地区和土壤表面下层有可能缺氧。在海拔高的地区， O_2 减少是由于所有气体都变得稀薄。在 5500m 的高度， O_2 含量大约只是海平面的一半。土壤中 O_2 则由表层到深层逐渐减少。

呼吸作用是生命最基本的生理活动，是有机体一切代谢的中心，它提供了大部分生命活动的能量，同时它的中间产物又是合成多种重要有机物的原料，而 O_2 是这种生理过程的底物，因此， O_2 在几乎所有生物（部分微生物除外）的生命活动中占据极其重要的地位。可以说，没有 O_2 就没有生命。高等植物的呼吸类型主要是有氧呼吸，但仍保留着无氧呼吸的能力。在缺氧的情况下，高等植物可进行短期的无氧呼吸，以适应不利条件。

氧含量的变化对呼吸速率、呼吸代谢途径都有影响，当氧含量下降到 20% 以下时，植物呼吸速率便开始下降；当氧含量低于 10% 时，无氧呼吸出现并逐步增强，有氧呼吸迅速下降。从有氧呼吸来看，在氧含量较低的情况下，呼吸速率与氧含量成正比，即呼吸作用随氧含量的增大而增强，但氧含量增至一定程度，对呼吸作用就没有促进作用了，这一氧含量称为氧饱和点。氧饱和点与温度密切相关，一般是温度升高，氧饱和点也提高。氧含量过高，对植物有毒害，这可能与活性氧代谢形成自由基有关。相反，过低的氧含量会导致无氧呼吸增强，产生酒精中毒；根系缺氧会抑制细胞分裂，影响根系内物质的运输，对植物生长发育造成严重危害。

动物在缺氧的环境中气体代谢受到破坏，它们的代谢水平下降，生长发育和繁殖能力受到抑制，活动能力降低，中枢神经系统的机能受到破坏，并容易进入休眠状态。不同种类的动物对氧含量变化的敏感性不同，通常，在几千米的高山上，由于缺乏 O_2 ，动物的种类稀少。陆生动物按照对氧含量的要求和适应能力，可区分为狭氧性动物和广氧性动物。陆地动物对环境中氧含量降低的适应方式，通常是呼吸频度和血液循环加快，以便从大气中吸取较多 O_2 。但是，这种适应方式只是有机体最初的、暂时的反应，而且需要付出较多的能量消耗。对缺氧比较稳定的适应方式是血液中血红蛋白含量和血红细胞数量的增加。

溶解在水中的 O_2 与水生动物关系密切。一般说来，小河流里的氧溶量比较

高，而水体平静的大河则比较低。海水中到处都有氧，所以在海洋深处也有生物。当细菌作用使水体中氧溶量减少时，往往同时伴随着 CO_2 溶量的增加，在有些水体中则伴随着 H_2S 或 CH_4 的增加，这些变化对水生动物是不利的。

某些微生物适宜在无氧条件下生活，这些微生物称嫌气微生物，它们体内缺乏氧化酶类，不能有效利用 O_2 ， O_2 对它们反而有害。另一类微生物称好气性微生物，其体内含有完善的有氧呼吸酶系统。好气性微生物的出现代表生物代谢类型上的一个显著进化。

2.6.1.2 CO_2 的生态作用

CO_2 是光合作用的原料，对光合速率影响很大。当光合作用吸收的 CO_2 的量等于呼吸放出的 CO_2 的量时，外界的 CO_2 含量就叫做 CO_2 补偿点。水稻单叶的 CO_2 补偿点是 55mol/L ，其变化范围随光照而异。光弱，光合作用降低比呼吸显著，所以要求较高的 CO_2 水平，才能维持光合与呼吸相等， CO_2 补偿点高；光强，光合作用显著大于呼吸作用， CO_2 补偿点就低。作物高产栽培的密度大，肥水充足，植株繁茂，吸收更多的 CO_2 ，特别在中午前后， CO_2 就成为增产的限制因子之一。植物对 CO_2 的利用与光照度有关，在弱光情况下，只能利用较低含量的 CO_2 ，光合作用慢，随着光照度的加强，植物就能吸收利用较高含量的 CO_2 ，光合作用加快。

动物同植物一样，呼吸时吸收 O_2 ，放出 CO_2 。 CO_2 对于脊椎动物和昆虫的呼吸具有调节作用。空气中 CO_2 含量增加，会使这些动物的呼吸缓慢；对正进入休眠的动物则促进它们昏迷。如许多昆虫和啮齿动物，在吸入高含量 CO_2 气体后，很容易进入休眠状态。 CO_2 的含量过高，对人的健康影响也很大。当 CO_2 增加到 0.1% ，就超过了人体所允许的含量；增加到 4% 时，人就会感到头痛、耳鸣、呕吐；超过 10% ，人就会死亡。

植物是环境中 CO_2 和 O_2 的主要调节者，它能恢复和维持大气中 CO_2 和 O_2 的正常平衡。

2.6.1.3 N_2 的生态作用

氮是构成有机体的元素之一，其生理作用表现在：①氮是组成蛋白质的主要成分，可占蛋白质含量的 $16\% \sim 18\%$ 。细胞膜、细胞质、细胞核、细胞壁中都含有蛋白质，各种酶也是以蛋白质为主体的；②核酸、核苷酸、辅酶、磷脂、叶绿素和维生素中也都含有氮。由此可见，氮在生命活动中占有重要地位。

N_2 在空气中所占比例最大，大气中的氮含量约占大气总体积的 78% ；土壤中只含有 0.03% 的氮；海水中氮的含量只有百万分之几。但是，除了少数微生

物能直接利用大气中的 N_2 外, N_2 对绝大多数生物的直接意义却很小。分子态氮 (N_2) 是一种惰性气体, 由于分子内的键能相当高, 不易活化, 故绝大多数高等植物无法直接利用它, 只有将这种分子态氮固定后转变成氨态氮、硝态氮, 植物才能吸收利用。植物利用的是结合态氮, 它们主要来自于土壤中的无机或有机含氮化合物。这些含氮化合物由动植物和微生物遗体分解产生, 其中小部分形成氨基酸、酰胺、尿素, 被植物直接吸收, 大部分通过氨化作用转变为氨, 氨可与土壤中其他物质形成铵盐, 或通过硝化作用氧化成硝酸盐、亚硝酸盐。上述过程由土壤微生物完成。

固定大气中 N_2 的途径有三种。①生物固氮。主要靠一些含有固氮酶的特殊微生物类群来完成, 如固氮菌、蓝绿藻、根瘤菌等。生物固氮占全部固氮量的 85%。②自然固氮。通过闪电、宇宙射线、火山作用等造成的高温 and 光化学作用, 也能将 N_2 以氨的形式固定下来, 并随降水进入土壤。自然固氮占固氮总量的 10% 左右。③工业固氮。在高温高压条件下, 分子态 N_2 转化为氨。

生物圈中氮的循环, 首先是土壤中的硝酸盐、铵盐被植物吸收, 在植物体内合成含氮化合物, 进而进入食物链参加循环。动植物死亡后, 尸体受腐生细菌作用, 分解为氨、 CO_2 和水。这些氨排到土壤中去, 土壤中的氨经硝化作用形成硝酸盐, 又为植物所利用, 如此循环往复。硝酸盐也可在反硝化细菌的作用下, 分解成游离的氨, 进入大气中。

2.6.2 风对生物的影响

2.6.2.1 风的形成和类型

风是最普通的一种大气运动形式。它的形成主要是由于大气压力分布不均匀造成的。由于地理纬度和地表结构、植被的不同, 有些地区的地面增热较多, 而另一些地区的地面增热较少, 这就产生了温度差异, 这种温度差异引起了气压差异, 当两地存在气压梯度时, 气压梯度就会把两地间的空气由气压高的地区推向气压低的地区, 于是空气就流动起来, 风也就随之产生。两地间气压的差别愈大, 空气流动就愈快, 风力也就愈大。

风的类型大致有七种: 水陆风、季风、山谷风、焚风、寒露风、台风、干燥风。

(1) 水陆风 海岸与湖岸上的风称水陆风。这种风每昼夜变向两次: 白天, 陆地增温比海面快, 陆地上热空气上升, 风就由海洋吹向陆地, 称为海风; 夜间, 陆地的冷却比海洋剧烈, 风由陆地吹向海洋, 称为陆风。

(2) 季风 这种风一年有两次变向, 夏季从大洋吹向陆地, 冬季则从陆地

吹向海洋。季风的成因是大陆和海洋在一年中增温与冷却的差异，夏季时大陆较洋面增热强烈，冬季则大陆较洋面冷却强烈，洋陆之间的温度差异造成了气压分布的差异，大陆夏季为低压区，冬季为高压区；但洋面则相反，夏季为高压区，冬季为低压区。因此，夏季气流从洋面流向大陆，成为海洋季风；冬季则从大陆流向洋面，成为大陆季风。冬季风来自干燥寒冷的极地和副极地大陆气团，在该气团控制下，天气晴朗而干燥；夏季风来自湿润温暖的热带或赤道海洋气团，在该气团控制的地方则多阴雨天气。夏季季风的强弱及来去的迟早，对一个地区的雨量多少、雨季长短影响很大。在夏季季风强盛的年份，我国华北多雨，华中、华南多旱；反之夏季季风较弱的年份，则华北主旱，华中、华南主涝。我国东南部地区有明显的季风。

(3) 山谷风 在天气晴朗时，山中往往有风的正常交替现象。日间，风从谷中吹出；夜间，风则从山上吹入谷中。风向变化是因为：日间，山坡使空气增热较快，空气顺着山坡上升而形成谷风；到了夜间，空气由于冷却而变得稠密，于是就顺山坡流入谷地中，这就是山风。

(4) 焚风 焚风是由一种山上吹下来的干热风。产生焚风是由于两面山坡上出现了不同的气压。例如，在山脊这一面的谷地上有低压，另一面则有高压。在这种情况下就产生了气流，这气流从山脊吹向有低压区的谷地。温暖季节中的焚风能加速谷物及果实的成熟，强烈的焚风则能使植物枯干而死亡。

(5) 寒露风 指我国南部地区在寒露节令前后，晚稻扬花期间，北方冷空气南侵带来短时期的风力较大和低温、干燥或者是低温阴雨天气的偏北风。寒露风可使平均气温下降 $4\sim 8$ ，这种风对晚稻或其他作物是一种灾害性天气，对农作物影响很大。

(6) 台风 气旋不仅发生在温带，也发生在热带，发生在热带的气旋称为热带气旋。热带气旋面积小，压力梯度大，所以风速很高，能达到 40m/s 以上。热带气旋通常有极凶猛的狂风、暴雨、巨浪和暴潮，产生在一定的热带海洋区域内，在移向大陆时很快地消失，在中国南海形成的热带气旋称为台风。热带气旋在沿海地区有很大的破坏作用，摧毁庄稼，拔树倒屋，引起山洪暴发，海水倒灌，是农业上灾害性天气之一。特别是6月、7月早稻抽穗成熟期和9月、10月晚稻抽穗开花期，台风影响更大，减产严重。但台风也是当地主要降水来源之一，它对全年降雨量和减轻夏秋干旱有明显的作。

(7) 干燥风 在温暖季节里有一种风带来热而干燥的空气，这种空气能够在短时间内使植物受害。植物受到这种风的影响后，它蒸发所损失的水分超过它根系所吸收的水分，因而破坏了植物体内的水分平衡，这种风称为干燥风。植物受干燥风危害的表现是迅速凋萎，叶子发黄和枯干，以及由于提早干燥而使种子

变得瘦瘪。

2.6.2.2 风对生物的影响

风是一种气候因子，同时又是气候的创造者。风对区域环境的影响表现为：

①风改变空气的温度和湿度。②改善区域环境中 CO_2 含量，使地球上分布不均匀的 CO_2 循环流动；③空气的流动也能将盐分和大气污染物带来，从而对生物造成损害。

(1) 风对植物的影响

①影响植物的生长，使植物矮化。风使植物矮化的原因之一是风能减小大气湿度，破坏正常的水分平衡，使成熟的细胞不能扩大到正常的大小，因而使所有器官组织都小型化、矮化和旱生化（叶小革质、多毛茸、气孔下陷等）；矮化的另一重要原因是根据力学定律，凡是一段固定的受力很均匀的物体所受弯曲力（原力）越大，则从自由一端到固定一端的直径增大的趋势也越大。因此，风力越大，树木就越矮小，基部越粗，顶端尖削度也越大。在自然界，树木受风影响而矮化的规律非常明显。在接近海岸、极地高山树线或草原接壤的森林边缘，树木的高度逐渐变矮。有时风向和风速还会通过影响其他生态因子而影响植物的生长和分布。如广西防城地区和龙州地区，由于山脉相隔，风向、风速不同，植物分布就大不相同。防城常为东南风，平均风速为 $2 \sim 5\text{m/s}$ ，龙州常为西南风，平均风速为 $1 \sim 2\text{m/s}$ ，所以防城为合浦植物区系种类，而龙州则接近越南植物区系种类。

②强风能形成畸形树冠。在一个强风方向盛行的地方，植物常常都长成畸形，乔木树干向背风方向弯曲，树冠向背风面倾斜，形成所谓“旗形树”（图 2-4）。这是因为树木向风面的芽，由于受风袭击遭到机械摧残和因过度蒸腾而死亡；而被风面的芽因受风力较小成活较多，枝条生长较好，因此，向风面不长枝条或长出的枝条受风的压力而弯向背风面。同时旗形树的枝条数量一般比正常树的枝条少得多，光合作用的总面积大大降低，这些都能严重影响树木的生产量和木材的质量。

③帮助植物传粉受精。凡是借助于风力进行授粉的植物，称为风媒植物。这些植物在进化过程中形成了依靠风媒传播花粉和种子的形态特征，如花色不艳丽，花数目很多，花粉小，但数量很多（如每株玉米平均所产的花粉数有 6000 万个之多），具圆滑的外膜，无黏性，在某些裸子植物中花粉粒附有一对气囊，使花粉增大浮力。风媒花的雌蕊柱头特别发达，伸出花被之外，有羽毛状突起，增加柱头接受花粉的表面积，使花粉容易附着。有些风媒花植物如榛、柳等，先花后叶，有利于借助风力进行授粉。

④有些植物借助风传播种子和果实。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。这些种子和果实或者很轻（如兰科），或者具有冠毛（如菊科、杨柳科），或者具有翅翼（如榆属、槭属）。这些冠毛或者翅翼能借助风力迁移到很远的地方。“风滚型”是风播的一种适应类型，在沙漠、草原地区，风滚型传播体常随风滚动，传播种子。

⑤ 风的破坏力。强风对植物有机械破坏作用，如折断枝干，拔根等，其破坏程度，主要决定于风速、风的阵发性、环境的其他特点和植物种的特性。

⑥ 风的间接作用。植物生活中和分布上许多现象都间接地与风相关。例如，风影响植物的水分平衡，在很大程度上调节叶面的蒸腾。小尺度内空气的流动带来动热量、水汽、 O_2 、 CO_2 等的输送，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。

(2) 风对动物的影响 风作为生态因子，有多方面的作用。但是在一般情况下，风对动物的生长发育和繁殖没有直接的作用，只是通过加速体内水分蒸发和热量散失间接影响动物的水分代谢和热量代谢。

风对动物的形态建成有一定的影响。由于风加速了水分的蒸发和从体表散热的速率，因此，栖居在开阔而多风地区的鸟兽常有较致密的外皮保护，它们的羽毛或毛较短，紧贴体表，能抵挡风的侵入，如荒漠中的沙鸡（*Pterocles*）、苔原中的雷鸟（*Lagopus lagopus*）等；相反，栖居在森林中的鸟类的羽毛却是疏松的，如榛鸡（*Tetrastes*）、莺（*Sylvia*）等。

风对动物的直接作用主要是影响其行为活动，如取食、迁移、分布等。昆虫在风大而低温的天气，往往停止取食活动；风带来的气味则是许多哺乳动物寻找食物和回避敌害时定位的重要因素；风还可促进飞翔动物的迁移；风也会影响动物的地理分布。在高山风大的地方，只能存在不飞翔或飞翔能力特别强的动物种类；在多风的海岛上存在着大量的无翅昆虫。许多昆虫专门选择晴朗而无风的天气，在空中交尾。外出活动的蚊虫的数量随风速的增加而显著减少。用诱虫灯诱捕昆虫的结果表明：无风的夜间比有风的夜间捕获量大，风级越大，捕获量越少。

对于许多小型动物来说，风也是重要的传播工具。许多淡水水池在干涸时，多种无脊椎动物就进入休眠，一阵大风吹来，它们就随着池中的沉积物被风带到

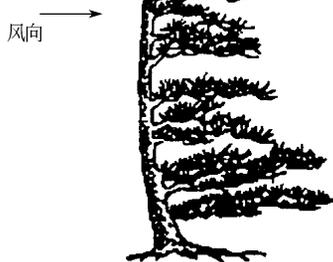


图 2-4 旗形树（引自秦天才，1996）

别的地方去。正是由于这种原因，许多淡水无脊椎动物的分布范围非常广，有的甚至遍布于全世界。个体较大的水生动物，甚至脊椎动物有时也会被强风带走。强大的旋风甚至能把大型的河蚌、蛙、鱼等卷入空中，把它们带到几万米以外的地方去。在陆生动物中，小型的有翅昆虫及其幼虫常被风带走。多种蜘蛛可以借助蛛丝，利用风力进行迁移，有时候，强风可以把它们带到很远的地方去。夏威夷群岛与美洲大陆相隔 3700km，许多学者认为这里的蜘蛛区系就是由这样的“飞行种类”组成的。某些地方的恒风常可成为害虫向一定地区传播的媒介。

由于风对动物的生活经常表现为不利的生态因子，许多动物的行为、活动都和回避风的作用有关。

2.6.2.3 生物对风的适应

植物适应强风的形态结构，常和适应干旱的形态结构相似。这是因为在强风影响下，植物蒸腾加快，导致水分亏缺。因此，常形成树皮厚、叶小而坚硬等减少水分蒸腾的旱生结构。

此外，在强风区生长的树木，一般都有强大的根系，特别是在背风处能形成强大的根系支架般地起着支撑作用，增强植物的抗风力。

2.7 地形与生物

地形因子是间接生态因子，其本身对于生物没有直接的影响，它对生物的作用是通过光照、气候、湿度以及土壤的影响而间接发生的。

2.7.1 坡向对生物的影响

坡向一般划分为四个方向，即阴坡（北坡）、阳坡（南坡）、半阴坡（东坡、西北坡和东北坡）、半阳坡（西坡、西南坡和东南坡）。因太阳辐射强度和日照时数的不同，不同坡向的水热状况和土壤的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。在一定坡度范围内，南坡所接受的光照比平地多，而平地所接受的光照又比北坡多。南坡所获得的总热量为北坡的 1.6~2.3 倍。就广大中纬度地区来说，南坡温度高、湿度小、蒸发量大、土壤风化强，土壤有机质少，也较干燥和瘠薄，是喜光、旱生植物的适宜环境；北坡则多耐寒、耐阴、喜温的植物。但是，在低纬度地区，南北坡生境的差异随着纬度的降低而减少，甚至消失。

南北坡综合环境条件的差异，还使植物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，而在同一海拔高度，南坡的植物成分中常有较南（喜暖）的植物成分，北坡的植物中则常有较北（耐寒）的树种

断减少，水分和养分则逐渐增多，整个生境向阴湿的方向发展，土壤逐渐由剥蚀过渡为堆积，土层厚度、有机质含量、含水量以及各种养分的含量，都随着相对高度的降低而增加。因此，在天然植被很少受干扰的坡面上，可以看到从上坡到山谷分布着对水肥条件要求不同的一系列树种。喜肥沃湿润的树种分布于坡的下部，耐瘠薄干旱的树种分布于坡的上部，这种情况在陡坡尤为突出，在其上部往往只能生长杂草和灌木。

2.7.4 海拔高度对生物的影响

海拔高度是山地地形变化最明显的标志之一。随着海拔高度的递升，温度呈递减。一般情况下，海拔高度每升高 100m，气温下降 0.6℃ 左右。在一定范围内，空气湿度和降水量随海拔高度的增加而增加，但到一定界线后，降水量又开始降低。这常引起生态系统有规律地更替，称为垂直地带性。例如，在长白山，由于海拔高度及其他自然要素的垂直变化，使山地形成三个垂直带，即山地针阔混交林带、山地针叶林带和山地苔原带。相应的也分布着特有的动物类型。

不同的地势高度对植物的形态结构也发生很大的影响。由于海拔不同改变了气候条件，即使同一种植物分别种植在山麓和山顶上，它们在外貌上也会产生强烈的差异。在高原地区，由于具有光照较强且富于紫外线；温度很低，盛夏也可能降雪；昼夜温差很大；风特别强等高原气候特征，植物的生长发育和分布均受到影响。高原植株一般比较低矮，节间缩短，植被高度一般只有几厘米，有旱生植物的形态。如叶狭窄而卷，多有蜡质或茸，或为肉质或莲座丛及垫伏状，植物密铺地面。优势植物主要是多年生灌木、苔草、禾苔藓和地衣。随着海拔高度的增加，植物种呈递减趋势。高原的典型动物有驯鹿、旅鼠、雷鸟等。

2.8 生物与生物间的关系

在自然界中，任何一个物种都不是孤立存在的，总要与同种或异种的生物发生这样或那样的关系，肉食动物要吃植食动物，植食动物要吃植物，营自由生活的动植物体内体外还寄生着很多寄生生物，它们彼此之间的相互关系对于整个生物界的生存和发展极为重要，不仅影响每一个物种的生存，而且还把各个物种连接为复杂的生命之网，使生命世界能够年复一年地保持相当的稳定性。

植物与动物间的关系，是维护自然界生态平衡的根本。植物不仅是动物的食物来源，而且也是动物呼吸所需氧气的供应者，为动物创造了生存的可能性。此外，植物在动物的生活中还起着其他作用：如为动物提供栖息、活动、觅食、繁殖等生境；在各群落层中为各种动物制造特殊适宜的小气候；给动物提供隐蔽条

件，以免遭受敌害的侵袭；对于猛兽起着阻碍作用，或相反地便于它们的捕食活动。许多水栖和陆栖动物利用植物作为产卵场所和胚胎发育期的附着物（如软体动物、许多种昆虫、鱼类等）。湖泊中生长在水面的植物，如果过于繁盛，就会影响水中含氧量，从而影响许多水生动物，特别是鱼类的生活。有些植物如茅膏菜、猪笼草等以动物为营养。而动物对植物的影响却很复杂。一方面，有些昆虫、鸟类和啮齿动物以植物的种子为食，消耗大量的种子，甚至影响森林更新。许多鸟类喜欢食植物的芽、嫩叶、幼枝，对植物体造成严重的破坏。较大的动物通过啮食、践踏、做穴等活动对植物造成危害。另一方面，动物会帮助植物传播花粉，散布种子。如稠李、悬钩子等植物种子都有厚壳，可通过鸟类的采食而散布等。

动物在与植物的营养关系中，其形态结构、生理特征、生活方式等是在进化过程中对一定植物种类的食物长期适应的结果。而植物的进化和现代生存，包括它们在形态和结构上的特征也与动物有密切关系。这些特征起到保护和种族延续的作用。

2.8.1 种内关系

在种内关系方面，动物种群和植物种群的表现有很大区别，动物种群的种内关系主要表现为等级性、领域性、集群和分散等行为上；而植物种群则不同，除了有集群生长的特征外，更主要的是个体之间的密度效应。

2.8.1.1 植物的密度效应

植物的密度效应反映在产量和死亡率上。在一定时间内，当种群的个体数目增加时，就必定会出现与邻接个体之间的相互影响，称为密度效应或邻接效应。种群的密度效应是由矛盾着的两种相互作用决定的，即出生和死亡、迁入和迁出。凡影响出生率、死亡率和迁移的理化因子、生物因子都起着调节作用，种群的密度效应实际上是种群适应这些因素综合作用的表现。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共存状态有密切关系。如在植物稀疏和环境条件良好情形下，枝叶茂密，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，其最后产量差不多总是一样的。对车轴草，按不同播种密度种植，在同等肥力的地方，并不断观察其产量，发现 62 天后产量和密度呈正相关，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。

可用模型描述为

$$Y = Wd = C$$

式中， Y 为总产量； W 为平均每株重； d 为密度； C 为常数。

最后产量平衡现象的生物学意义是：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、水和营养等的竞争激烈，个体生长率降低，个体变小，从而更合理地利用资源。

(2) - 2/3 自疏法则 随着播种密度的提高，种内对资源的竞争不仅影响到植株生长发育的速度，也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，其关系可表述为

$$C = dW^a$$

式中， W 为平均每株重； d 为密度； C 、 a 分别为常数。两边取对数，表示为密度与单株平均重的关系

$$\ln d = \ln C - a \ln W$$

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. 8. 1. 2 性别生态

性别生态包括种群内部性别关系、动态及其决定的环境因素。因为在营有性繁殖的种群中，异性个体构成了最大量、最重要的同种其他成员，故种内相互作用首先表现在两性个体之间。

性的主要功能是繁殖，通过繁殖保证生命的延续，繁殖可分为无性繁殖和有性繁殖两类。营无性繁殖的植物较多，尤其是杂草，它们很容易入侵新栖息地，往往从一个个体开始，通过迅速增殖，暂时地占领一片空间。无性繁殖在进化选择上的一个重要优越性是能迅速增殖，是对开拓暂时性新栖息地的一种适应方式。有些植物在没有适宜传粉昆虫存在的局部地方可以形成无性繁殖种群，这种种群是由有性繁殖演化而来的，是对缺乏传粉昆虫的一种反应。无性繁殖的另一个重要的优越性在于有性繁殖中雌雄配子各带其亲本的一半基因，而无性繁殖中母体所产的每个无性卵都带有母体的整个基因组。因此，无性繁殖能给后代复制的基因组是有性繁殖的两倍。

某些学者把有性繁殖必须进行减数分裂所偿付的代价称为减数分裂价。实际上，有性繁殖比无性繁殖所偿付的代价还包括基因重组价和交配价，从这个意义上讲，只有当有性繁殖所获得的好处超过上述三种所偿付的代价时，有性繁殖在

进行选择上才是有利的。有性繁殖看来是不太经济而又复杂的过程，它是如何进化来的呢？概括的解释是：有性繁殖是对生存在多变和易遭不测环境下的一种适应。无性繁殖在任何时候所能选择的只有一种突变体或一个个体的后代，因适应性很低，进化速度也非常缓慢。原核生物和少数低等动物都采取无性繁殖这种方式，单细胞真核生物尤其是脊椎动物为主体的有性繁殖过程，能将双亲的各种突变结合在同一个体中，而且两个亲体的基因在减数分裂和受精结合中重新组合，会使后代中出现多种多样的遗传性状，从而在不良环境下至少能保证有少数个体型生存下来，并获得繁殖后代的机会，所以有性繁殖大大增加了生物对环境的适应能力和进化速度。例如，许多蚜虫营兼性孤雌生殖，在春夏季它们营无性繁殖，连续数带产生的全是雌虫，卵为2倍体，后代完全是母本的翻版，这是回避减数分裂损失的对策。在孤雌生殖过程中也可能产生某些突变，但作为变异来源，其概率是很低的。当秋季不良气候来临时，蚜虫产生有性世代，通过两性个体的交配、产卵，度过冬季的不良气候。这种复杂生活史在进化选择上的优越性在于动物能通过迅速增殖，占领新的栖息地。当蚜虫落到一片生长中的农田时，新栖息地中种群密度较低，食物丰盛、竞争压力较小，正是种群增殖扩充的良机，简单的无性繁殖是一种良好的对策，它能使生殖力加倍，迅速占领新的栖息地。当秋季来临，农作物枯干时，蚜虫产生有性世代，产卵交配和越冬，等待下一个作物生长的季节。不过，下一世代迁入的栖息地，其生态条件可能不同，所以和无性繁殖相比，有性繁殖能提供后代更多的变异性，其后代对环境的适应也更加有利。

(1) 植物的性别系统 大多数植物个体具有雌雄两性花，所以是雌雄同花的。另一些植物的个体具有雌雄两类花，雄花产生花粉，雌花产生胚珠，所以是雌雄同株而异花的(如玉米)。至于雌雄异株的植物，其雌花和雄花分别长在不同的植株上，只有这类植物的雌性植株和雄性植株与动物中的雌体和雄体相当。此外，多年生草本三叶南星(*Arisaema triphylum*)在个体尚小时不开花，随着个体长大，先有雄花，长到更大时才有雌花。

在植物界中，雌雄异株相当稀少，大约只占有花植物的5%左右(如银杏等)。多数生物学家认为，雌雄异株能减少同系交配的概率，具有异性杂交的优越性。此外，雌雄异株实际上是回避两性间竞争的对策，增加了两性利用不同资源的能力，也减少了食种子动物的压力。另一个环境压力是由脊椎动物传粉造成的。例如，藤露兜树(*Freycinetia reineckeii*)的植株多数是雌雄异株的，只有含单性花的穗状花序，但偶尔也出现雌雄同株的植株，具含雌雄两性花的花序。其传粉动物是沙蒙狐蝠(*Pteropus samoensis*)，它在采食有甜味的肉质苞片时，对雄花和两性花的危害比雌花大(雌花和雄花结构不同)，雄花序、两性花序和雌花序

受破坏的百分数分别为 96%、69% 和 6%。当狐蝠在雌雄异体植株上采食时，雄花序虽然被破坏了，但花粉黏附在狐蝠面部，再转到雌花序采食就使后者授粉，同时对雌花序危害又不大。相反，当狐蝠在雌雄同株的两性花序上采食时，使其遭到较大的破坏，所以，雌雄同株个体在进化选择上处于劣势，而雌雄异株个体将成为适者而生存下来，藤露兜树沿雌雄异株方向进化。

藤露兜树的例子说明了植物性别系统的进化选择中环境因素影响的复杂性和研究的困难性。与高等动物相比，植物性别的特点是其多样性和易变性。从种、属到科、目，往往同一分类单元中，可有一系列的类型。同一属或科的植物种中，有的自花授粉，有的异型杂交，而进化中已形成的、防止自花授粉的方式也很多。

(2) 动物的婚配制度 婚配制度是指种群内婚配的各种类型。婚配包括异性间相互识别、配偶的数目、配偶持续时间以及对后代的抚育等。因为雌配子大，雄配子小，所以每次婚配中，雌性的投资大于雄性。雄性又可与雌性多次交配，所以雌性比雄性更关心交配的成功率。在高等动物的婚配关系中，一般雌性是限制者，雄性常常不易接近雌性，是被限制者。由于这些原因，雄性常常因竞争雌性而发生格斗或建立吸引雌性的领域等。动物的婚配制度从单配到多配，中间还有许多过渡类型。甚至同种动物在不同年份、不同季节、不同地理位置，其婚配制度可能会有变化。因此，一个物种的婚配制度是以一个个体在一个繁殖季节里和其交配的配偶数来定义的。按配偶数划分，婚配制度有单配偶制和多配偶制。

动物界内单配偶制是比较少见的，只有鸟类中一雄一雌制较普遍，例如鸳鸯、天鹅、丹顶鹤和许多鸣禽等。对于晚成鸟来说，刚孵化的幼雏发育很不完善，需要双亲的共同抚育，所以多数晚成鸟是单配偶制，而早成鸟以多配偶制居多。哺乳类中单配偶制是个例外，如狐、鼬、河狸等。单配偶制是雌雄两性个体彼此独占，这种独占或是直接的，或是通过控制资源而实现的。单配偶制主要出现在那些只有雌雄双亲共同养育幼体，才能使繁殖变得有成效的种类。倘若配偶中有一方把能量消耗在与其它个体的婚配上的话，就会使幼体失去生存的机会。单配偶制也出现在资源分布均匀，每一个个体很少有可能独占资源的情况下，这时候，只有双亲共同担负育幼的职责，才能在进化上获得最佳效果。

多配偶制是指一个个体拥有两个或多个配偶，而这些配偶中没有与其他个体再成配偶的。多配偶制又可分为一雄多雌制、一雌多雄制和混交制。一雄多雌制是指一个雄的占有多个雌性，是最常见的婚配制度。它又可分为四类：保卫资源型一雄多雌制(如蜂鸟、黄腹旱獭)、保卫雌性型一雄多雌制(如海豹、野马、马鹿)、雄性优势型一雄多雌制(如草原榛鸡、黑琴鸡)、高速多窝型一雄多雌制(雄

鸟参与孵化和育雏的类型，如一些鹬类和鸡类)。一雌多雄制是指一个雌性占有多个雄性。其前提是雄性能担负孵化和育雏的职责，使雌性能多产几窝。另一个条件是雌性有进行多次交配的能力，并能对额外增加的幼体负起抚育之责。一雌多雄制也有两种类型：一类为保卫资源型一雌多雄制，如距翅水雉，其雌鸟常与多只雄鸟交配，在不同地方产卵，因此可见到其领域内同时有多只雄鸟伏窝的现象，雌鸟对卵和雏鸟则很少照料。另一类为雌性控制型一雌多雄制，如红颈瓣蹼鹬，其雌鸟体色比雄鸟鲜艳，这在鸟类中是罕见的。其雌鸟之间会为雄鸟而进行竞争。混交制是指无论雌雄都可以与一个或更多的异性交配，而不形成相对固定的婚配关系，如野牛。

决定动物婚配制度的主要生态因素可能是资源的分布，主要是食物和营巢地在空间和时间上的分布情况。食物、巢址和配偶均匀分布的条件下，一般形成一夫一妻的单配制，而斑块型的资源分布则多形成多配制。举例来说，如果有一种食虫鸟，占据一片具有高质食物资源并分布均匀的栖息地，雄鸟在栖息地中各有其良好领域，那么雌鸟寻找没有配偶的雄鸟结成伴侣显然比找已有配偶的雄鸟有利，选择有利于形成一雄一雌制。不仅如此，如果雄鸟也参加抚育雏鸟，单配偶制将比一雄多雌制有利。因为在一雄多雌制中，雄性要抚育多个雌鸟所产的雏鸟，几乎是不可能的。再者，在一个领域中巢数越少，个体密度越低，给雏鸟提供的食物越多。由此可见高质而分布均匀的资源有利于产生一雌一雄的单配偶制。相反，若高质资源是呈斑块状分布的，社群等级中处于高地位的雄鸟将选择并保卫资源最丰富的地方作为领域。在这种情况下，一旦占有资源丰富领域的雄鸟有了配偶以后，未有配偶的孤雌鸟选择配偶的困难将会增加。此时就会产生多配制。

从高质领域到低质领域可视为一个连续的变化，在由高质到低质的变化过程中，单配偶制和多配偶制的相对利弊关系也随之相应变化。当达到从单配偶制转变到多配偶制的利弊相平衡点时，称为多配偶阈值。超过此值，多配偶制将比单配偶制更加有利。如长嘴沼泽鹬(*Cistothorus palustris*)在资源好的栖息环境中是一雌一雄的单配制，而在资源较差时，即使还有“单身汉”存在，雌鸟也与已有配偶的雄鸟配对，并且每只雄鸟的配偶数，随雄鸟领域中的资源质量增高而增加。总之，婚配制度具有很大的可塑性，甚至在同一物种中也会显示出这几种基本交配制度中的一种或几种。

(3) 动物的领域性和社会等级 领域是指由个体、家庭或其他社群单位所占据的，并积极保卫不让同种其他成员侵入的空间。领域的大小因功能、动物身体大小、食性及种群密度的不同而异，其规律如下。①领域面积往往随生活史，尤其是繁殖节律而变化，例如，鸟类一般在营巢期，领域行为表现最为强烈，领

域面积也大。②领域面积随领域占有者的体重而扩大，因为领域大小必须以能够保证提供充足的食物资源为前提，动物越大，需要的资源越多，领域的面积也就越大。③食物品质的影响。食肉动物的领域面积较同样体重的食草动物大，并且体重越大，这种差别也越大。④当种群密度大时，领域会变得较小。

保卫领域的方式很多，有通过视觉来传递领域被占有的信息，如体形、颜色、威胁的姿态等；有通过听觉的，借助发出的声音表示它是这块领域的占有者，像蛙鸣、鸟鸣、猛兽的咆哮等；也有通过嗅觉传递信息，一些嗅觉灵敏的动物通过具特殊气味的分泌物来标志其领域的边界，如犬科、猫科和啮齿类动物会把含有特殊气味或外激素的粪尿或身体的其他分泌物撒在树干、草丛、石头等比较暴露的地方；还有的是威胁或直接进攻驱赶入侵者。上述的各种保卫领域的行为，可称为领域行为。领域行为是动物的一种空间行为，也是一种生活行为，因为它主要指向种群内其他个体。

社会等级是指动物群体中各个动物的地位具有一定顺序的等级现象。群居性动物中，个体的差异决定了对食物和配偶的优先权，通过竞争(包括攻击行为)，某些个体成为群体中的优势者，其他称为从属者，从而形成社会等级。社会等级形成的基础是支配行为，或称支配-从属关系。由于封闭型社群组织中每个成员彼此认识，所以社会等级的形成会减少每次相遇时的竞争，这样既能减少不必要的能量消耗，又能消除影响社群稳定的因素，增强社群内部的凝聚力。社群等级的优越性还包括优势个体在食物、栖息地、配偶选择中均有优先权，这样保证了群体内强者首先获得交配和生产后代的机会，所以从物种种群的角度出发，有利于种群的保存和延续。

具备和不具备社会等级是社会性动物面临的两种策略。一群相互从未见过的母鸡养在一起，通常会引起争斗，一段时间后争斗越来越少，最后形成稳定的单式社会等级，并且因争斗少，鸡的产蛋量增高。相比之下，如果群体成员不断更换，会带来频繁的争斗，鸡的产蛋量就低。鸡群中鸡的最终目的是更多地繁衍后代，即多产蛋，所以形成稳定的社会等级，减少群体内的竞争，对社群是有利的。

社会等级制在动物界相当普遍，包括许多鱼类、爬行类、鸟类和兽类。一般来说，从外表上看，高地位的优势个体比低地位的从属个体身体强壮、体重大、性成熟程度高；从行为上看，优势个体攻击性强，富有打斗经验；从生理学基础上看，优势个体的血液中有较高浓度的雄性激素(睾丸酮)。

2.8.2 种间关系

种间的相互关系，有的很不密切，一个种群对另一个种群只产生很小的、间

接的影响；有的很密切，如一个种群直接作用于另一个。寄生物和宿主、捕食者和被食者之间的相互作用都是很直接的。种间关系有的是对抗性的，一个种的个体直接杀死另一个种的个体；有的是互助关系，两个种的个体互为依赖而生存。在这两类极端之间，还有各种形式。我们可以用一个加号(+)表示有利影响，用一个减号(-)表示有害影响，用一个零号(0)表示无关紧要、无利也无害的影响。用这种方式就可以很方便地把种群之间的各种相互关系表达出来。例如如果两个种群互不影响，就可以表达为(0, 0)；互相有利可以表达为(+, +)；互相有害可以表达为(-, -)；对一方有利而对另一方有害可以表达为(+, -)；其他的相互关系还有(-, 0)和(+, 0)等。种间相互作用的类型如表 2-2 所示。

表 2-2 种间相互作用的类型

物 种	
A	B

— 般 特

-	-	彼此互相抑制
+	-	种群 A 杀死或吃掉种群 B 中的一些个体
+	-	种群 A 寄生于种群 B 并有害于后者
+	+	彼此互相有利,专性
0	0	彼此互不影响
+	+	彼此互相有利,兼性
+	0	对种群 A 有利,对 B 无利也无害
-	0	对种群 A 有害,对 B 无利也无害

如果两个种群彼此发生有害影响，这种关系就是竞争(-, -)，竞争关系通常发生在两个种群共同利用同一短缺资源的情况下，此时每个种群的存在都会抑制另一种群的发展。捕食(+, -)是指一种群以另一种群为食，从而对被食者种群有害而对自己有利。寄生(+, -)实质上很像捕食，所不同的是宿主通常不会被杀死，而是被缓慢地取食。中性关系(0, 0)是指两个种群彼此互不影响、毫不相干，这种关系在自然界中可能极少或根本不存在，因为在任何一个特定的生态系统中，所有的种群都可能存在着间接的相互关系。若对两个种群都有利的相互关系是专性的(即缺少一方,另一方也不能生存)，就叫共生(+, +)。如果这种关系是兼性的(即解除关系后双方都能生存)，就叫互惠或原始合作(+, +)。当对一个种群有利而对另一个种群无利也无害时，这种关系就叫偏利(+, 0)。如果对一个种群有害而对另一个种群无利也无害时，这种关系就叫偏害(-, 0)。

2.8.2.1 竞争

竞争是指两种或更多种生物共同利用同一资源而产生的相互妨害作用。竞争的对象可能是食物、空间、光、矿质营养等。有时，竞争表现得非常明显，如一个物种直接排挤另一个物种使其得不到资源；有时，竞争表现得比较微妙和隐

蔽，如植物之间借助于它们的根系和分泌异株克生物质而互相竞争水分，又如食物相同的动物往往在不同的时间外出觅食，有的白天取食，有的夜晚取食。竞争的结果可能是：两个种群形成协调的平衡状态；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赶到别的空间中去，从而改变原生态系统的生物种群结构。一般可把竞争区分为干扰竞争和利用竞争两种类型。

干扰竞争指一种生物借助行为排斥另一种生物，使其得不到资源。干扰竞争的例子很多，如动物的斗殴。再如生活在美国西北部沼泽地中的两种鸟——红翅鹑和黄头鹑。每年的繁殖季节，红翅鹑雄鸟都在黄头鹑到来之前大约1个月，就在沼泽地外围较浅地带建立自己的领域，但当体形较大的黄头鹑到来以后，黄头鹑便开始在水较深和植物较少的沼泽中央地区建立领域。由于黄头鹑的排挤，红翅鹑已建立的十几个领域就不得不进一步向沼泽外围退缩。

利用竞争指一种生物所利用的资源对另一种生物来说非常重要，亦即两种生物同时竞争利用同一种资源。例如在很多生境中，蚂蚁和啮齿类动物都以植物种子为食。经过分别去除试验，当试验区中的蚂蚁全被去除，啮齿动物数量增加；当试验区中的啮齿动物全被去除，蚂蚁群数量将增加。说明啮齿动物的存在减少了蚂蚁群的数量，而蚂蚁的存在也降低了啮齿动物的密度。

不同生物种群之间的竞争强度因亲缘关系的远近、生长型习性的不同而有差别。植物中同一生活型之间竞争激烈；动物中食性相同的竞争激烈；生态位部分相重叠的生物种群之间竞争激烈。前苏联生态学家 G. F. Gause(1934)用试验方法观察两个物种之间的竞争现象。他选择在分类和生态习性上很接近的两种草履虫——双小核草履虫(*Paramecium aurelia*)和大草履虫(*P. caudatum*)进行试验。取两个种数目相等的个体，用一种杆菌为饲料放在基本恒定的环境中培养，开始时，两个种都有增长，随后大草履虫趋于灭亡。这两种草履虫之间没有分泌有害物质，主要是由于其中一种增长快，而另一种增长慢，因竞争食物，增长快的物种排挤了增长慢的物种。

从上述例子可见，当两个物种开始竞争时，一个物种最终会将另一个物种完全排挤掉，并使整个系统趋于饱和，这一现象在生态学上称为竞争排除。在此基础上，有人提出了竞争排除原理，又称为高斯原理。其主要内容是：生态学上(更确切地说，生态位上)相同的两个物种，不可能在同一地区内长期共存，其中一个物种最终必将另一物种排挤掉。如果生活在同一地区内，由于激烈竞争，它们之间必然出现栖息地、食性、活动时间或其他特征上的生态位分化(又称为生态隔离)。

生态隔离存在的一个有效证明就是性状替换现象。所谓性状替换，就是指两个亲缘关系密切的种类若是异域性分布，它们的特征往往很相似，甚至难以区

别，但在同域性分布中，它们之间的区别就明显，彼此之间必然出现明显的生态分离(如食性分离、活动时间分离等)，这样，就会表现出一个或几个特征的互相“替换”现象。这种性状替换现象正好表明两个近缘种之间的激烈竞争而形成的结果。对这种性状替换研究最清楚的例子，可能是对两种鸱的嘴长的研究。西岩鸱(*Sitta neumayer*)分布于希腊、土耳其和巴基斯坦；东岩鸱(*S. tephronota*)的分布区在巴基斯坦与西岩鸱重叠，但其分布区继续由那里向东伸延得很远。在上述两种鸱的异域性分布区中，它们的嘴长有很大重叠，但在同域分布区内，两种之间的嘴长却有明显的差别。

竞争排斥原理以及生态位分离等概念说明，在同一环境中能够共存的物种，不可能是生态要求完全相似的，它们的相似性必定是极有限的。这个观点在生产实践上也是很有用的。如在进行引种工作时，引入的物种与原有的物种如果生态上完全相似，必然发生激烈的竞争，通常新引入物种因数量可能处于劣势，因此往往被排挤掉。为了使移植成功，要求一次引入大量个体或者引入相当于当地“空生态位”的种类。

2.8.2.2 捕食

捕食是指一个物种的成员以另一物种成员为食，而被食者又常常会被杀死(虽然并不总是如此)。捕食有广义和狭义之说，广义的捕食概念是指所有的高一营养级的生物取食和伤害低一营养级的生物的种间关系。它包括：①传统捕食，指食肉动物吃食草动物或其他食肉动物；②植食，指动物取食绿色植物营养体、种子和果实；③拟寄生，是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。狭义的捕食概念只是指第一种情况，即动物吃动物。

捕食者的食物有很广的变化，一些捕食者是食物选择性非常强的特化种，仅摄取一种类型的猎物，而另一些是泛化种，可吃几种类型的猎物。草食性动物一般比肉食性动物更加特化，或是吃一种类型食物的单食者，或是以少数几种食物为食的寡食者，它们集中摄食具有相似防御性化学物质的很少几种植物。而草食性动物中的泛化种可通过避免取食毒性更大的部分或个体，而以一定范围内的植物为食。动植物寄生者都是特化种，例如，大多数蚜虫(植物寄生者)的食物种类高度集中。一般来说，大部分草食性哺乳动物食谱较广，但也有例外的，如专性吃竹的大熊猫和专性以桉树为食的考拉熊；也有广食性的寄生者，如桃-土豆蚜虫可寄生在500多种植物上。

捕食是一个重要的生态学现象，因为：①捕食可限制种群的分布和抑制种群的数量，如果受抑制的种群是有害的话，那么捕食现象就可用于防治目的；②捕

食现象同竞争一样，是影响群落结构的主要生态过程；③捕食是一个主要的选择压力，生物的很多适应都可以用捕食者和猎物之间的协同进化加以说明。

从理论上说，捕食者和被捕食者的种群数量变动是相关的。对于肉食性动物来说，当捕食者密度增大时，被捕食者的种群数量将被压低；而当被捕食者的数量降低到一定水平后，必然又会影响到捕食者的数量，随着捕食者的密度下降，捕食压力的减少，被捕食者种群又会再次增加，这样就形成了一个双波动的种间数量动态。植食动物的数量对植物的数量有显著影响，而植物的数量反过来又限制着动物的数量。在长期进化和自然选择过程中，这种相互关系已经形成了一种微妙的平衡，植物的生产量是足够养活所有动物的，而被动物吃掉的往往只是植物生产量中“过剩”的那一部分。所以在一个自然群落中，虽然动物要吃掉大量植物，但却不会影响群落成分和结构的稳定性。另外，作为动物食物的植物对动物的分布和数量也有直接影响。单食性昆虫只有在有食料植物生长的地方才能生存，它们的分布区通常要小于食料植物的分布区，如我国的三化螟。食性极为特化的交嘴雀和蜡嘴雀，它们的分布常常与松柏森林的分布非常吻合，因为它们只以松柏树籽为食。在松柏树籽丰收的年份，它们甚至在冬天也能繁殖，但在松柏树籽歉收的年份，就不繁殖，并且主要过着游牧式的生活。对多食性动物来讲，它们受食料植物的影响很小，因为当一种食料植物歉收时，它们可以转而取食其他植物。

在一个生态系统中，捕食者和被食者一般保持着平衡，否则生态系统就不能存在。如果捕食者和寄生者对猎物和寄主的有害影响过分，则会导致一个和两个种群灭绝。因此 Slobodkin 提出了所谓的“精明的捕食者”观点，这一观点认为：捕食者在进化过程中能够形成自我约束能力，对猎物不造成过捕。它只捕食被食种群中将要死亡的年老个体和生产力小的幼年个体以及由于疾病等原因比较衰弱的个体，而不大可能捕食正当繁殖年龄的青壮年个体，因为这些个体的死亡率将会减少被食者种群的生产力，不利于捕食种群自身的后续发展。人类利用生物资源，从某种意义上讲与捕食者利用被食者是相似的。但人类在利用许多生物资源时，往往利用过度，使许多生物资源面临灭绝和破坏。因此，向精明的捕食者学习对人类自身的生存是很有必要的。

那么是不是没有捕食者和寄生者，被食者和宿主种群将发展得更好呢？从长远的观点看，是否被食者和宿主种群也能从捕食者和寄生者种群取得好处呢？1905 年以前，美国亚利桑那州 Kaibab 草原的黑尾鹿种群保持在 4000 头左右，这可能是由于美洲狮和狼的捕食作用造成的平衡。冬季的食物条件不成为限制因素。为了发展鹿群，从 1907 年开始捕打美洲狮和狼等捕食者，鹿种群开始上升。到 1918 年约为 40000 头，开始出现草场过度损耗的迹象。最高数量是在 1925

年，迅速地达到了 10 万头左右，但由于草场连续 7 年的极度损耗，种群数量猛烈下降，经过了两个冬季减少了 60%，以后降低到 10000 头左右。这个例子说明，捕食者对于被食者种群的调节作用。挪威为了保护有重要狩猎意义的雷鸟，于 19 世纪末采用奖励的办法捕打食雷鸟的猛禽和兽类。原来是为了减少捕食者以提高雷鸟的种群资源，但结果竟成为球虫病和其他疾病在雷鸟中广泛传播的原因，使 20 世纪初期引起雷鸟一次又一次的大量死亡。原来捕食者捕食的主要是较弱的有病的雷鸟。这些事实说明，捕食者和被食者的相互关系是在生态系统的长期进化中形成的复杂的关系，往往由一方面的依赖关系发展为双方的依赖性，甚至形成彼此难以分离的相对稳定的系统，作为天敌的捕食者变成了被食者不可缺少的生存条件。

2.8.2.3 共生

广义的共生包括三种形式：原始合作(互惠)、互利共生和偏利共生。

(1) 原始合作 指两个生物种群生活在一起，彼此都有所得，但二者之间不存在相互依赖的关系，如果解除这种关系，双方都能正常生存。海葵和寄居蟹是互惠的著名例子，海葵固着在寄居蟹的螺壳上，被寄居蟹带来带去，使它能更有效地捕捉食物，而海葵用有毒的刺细胞为寄居蟹提供保护，使其不易遭到天敌的攻击。蚜虫和蚂蚁的互惠关系也到处可见。蚂蚁喜吃蚜虫分泌的蜜露，并把蜜露带回巢内喂养幼蚁。当蚂蚁用触角抚摸蚜虫时，蚜虫就把蜜露直接分泌到蚂蚁口中。同时，蚂蚁精心保卫蚜虫，驱赶和杀死蚜虫的天敌，有时还把蚜虫衔入巢内加以保护。

在海洋里，有些小鱼专门取食其他鱼体表面的寄生物和污物，还帮助清除受伤的组织 and 死组织。由于这种互惠关系，甚至是凶猛的鱼类也从不伤害它们，而是乖乖地让它们工作。这些小鱼有时聚集在固定的地点，而其他鱼类则主动前来就医，所以这些地点常被称为“卫生站”。

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等条件，相得益彰。如玉米与大豆或花生间作；冬小麦与豌豆间作；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等，利用它们之间的种间互补作用，以控制有害生物，改善环境条件等。

(2) 互利共生 指两个生物种群生活在一起，相互依赖，互相得益彰。互利共生的结果使得两个种群都发展得更好，常出现在生活需要极不相同的生物之间。双方的互利达到非常密切的程度，以至于若失去一方，另一方也不能生存。生物界的互利共生具有各种各样的表现。

地球上最顽强的生物地衣，就是单细胞藻类和真菌的共生体，真菌的菌丝已深深长入单细胞藻的原生质内，使两者密切结合为一体，以致生物学家已无法把

它们区分为藻类或真菌，而只能把它们看成是一种奇妙的生物。组成地衣的真菌和藻类彼此交换营养，共同维持水分和无机盐的平衡，共同抵抗干燥和极端的温度条件，这种密切的合作使地衣比任何单一的生物更能应付恶劣的环境，因而能够占领其他生物所不能占有的生境。

菌根是真菌与高等植物根系的共生，有内生菌根和外生菌根两类。内生菌根是真菌菌丝穿入到高等植物的根部细胞里进行共生；外生菌根是真菌菌丝不深入根部细胞里，而只是紧紧地包围在根外进行共生。外生菌根能增加根系的吸收面积，大多数乔、灌木树种如松树、云杉、橡树、山杨等都具有外生菌根。真菌从高等植物根中吸取碳水化合物和其他有机物，而又供给高等植物氮素和矿物质，二者互利共生。很多菌根植物在没有根菌时就不能正常生长或发芽，如松树在没有与它共生的真菌的土壤里，吸收养分很少，生长缓慢以致死亡。同样，某些真菌如果不与一定种类的高等植物根系共生，也将不能存活。

昆虫和真菌共生。切叶蚁培养真菌是人所共知的，它们先在地下洞穴中修建面积达几平方米的菌圃，然后出去采集新鲜树叶，并把树叶嚼碎，当做肥料施在菌圃中，但真菌成熟结出硕大的球茎时，收获下来的球茎就作为全巢蚂蚁的食物。这种真菌早已被蚂蚁驯化，所以离开了蚂蚁，真菌就不能生长，因为它们竞争不过野生野长的真菌。蚂蚁菌圃中的杂菌则完全靠工蚁去清除。

植物和昆虫共生。在美国加利福尼亚州的沙漠中，生长着一种叫丝兰的植物，丝兰蛾是唯一为它传粉的昆虫。丝兰蛾凭着它的本能总能找到丝兰的花朵，在采集花粉的同时便为丝兰授了粉。如果没有丝兰蛾的来访，丝兰就不能结实，所以丝兰的传宗接代绝对离不开丝兰蛾的帮助。另一方面，丝兰蛾的繁殖也同样离不开丝兰，因为雌蛾只把卵产在丝兰的子房里（一个子房内产卵一粒），而且从卵中孵出的幼虫，必须在丝兰的子房里才能完成发育。

昆虫和体内的微生物共生。白蚁自身没有消化纤维素的能力，它之所以能靠吃木材为生，完全靠体内多鞭毛虫的帮助。多鞭毛虫分泌的纤维素酶，能把最难水解的木材消化为营养品，供白蚁利用。人工去除白蚁肠道中的鞭毛虫，白蚁虽然仍能取食大量木材，但还是死于饥饿，多鞭毛虫一旦离开白蚁的消化道，也会很快死去。有趣的是白蚁每次蜕皮时，肠内的多鞭毛虫都随着肠上皮一道被丢弃，蜕了皮的幼虫则靠取食未蜕皮幼虫的粪便重新把共生物吃进肠内。

(3) 偏利共生 指共生的双方一方得利，对另一方无利也无害的种间关系。受益的一方可能在营养、栖息地、防卫和散布等方面得到好处，但这种单方面的好处决不会给共栖对象带来损害。如某些植物以大树为附着物，借以得到适宜的阳光和其他生活条件，但并不从附着的大树上吸取营养。比如，一些藤本植物的茎软弱，长而细，不能独自直立，必须依附在其他植物体上才能上升。被藤本植

物所攀缘的植物虽然在生育上受到一定程度的影响，但这两种植物之间并不存在直接的营养关系。这类植物通常有卷须、吸盘、缠绕茎等变态器官。

麻雀、棕鸟和其他小鸟常把巢安置在鹰或鱼鹰等猛禽巢的旁边或附近，从而得到有效的保护，而这些猛禽从不伤害它们。因为鹰喜欢猎食较大的鸟和啮齿类，而鱼鹰则以鱼为食。产于非洲的织巢鸟则把鸟巢安置在社会性生活的胡蜂巢的上方，织巢鸟从不啄食胡蜂，而胡蜂也不攻击织巢鸟。

在海洋里，几乎所有的底栖动物的洞穴里都有其他动物与之共栖，这些共栖生物可以获得隐蔽所和废弃食物。如海参泄殖腔的呼吸树里常有小鱼栖息，这些小鱼还不时外出寻找小虾为食。更有趣的是，在一种深海硅质海绵的中央腔里，常可发现一对小侏虾，它们终生都生活在那里，所以人们就把这种海绵叫做“偕老同穴”。双锯鱼常常在海葵触手之间游来游去，这样不仅能得到海葵触手刺细胞的保护，而且还可以分享海葵吐出的过剩食物。

在热带雨林和浅海带，争夺居住空间是种间竞争的一个重要方面。很多不活动的或较小的生物常常找不到立足之地，于是便附着在其他较大动物的身体上，并被带来带去。藻类和藤壶常附着在龟鳖、甲壳动物、软体动物和鲸体上，它们既不从栖主获取食物，也不伤害栖主，但却被栖主带到各处受益。在森林中巨大乔木树的树干上，也常附着苔藓、地衣、蕨类和草本植物等。

2.8.2.4 寄生

生活在一起的两种生物，如果一方获利并对另一方造成损害就称为寄生。寄居在别种生物身上并获利的一方叫寄生物，被寄居并受害的一方叫寄主。寄生物通常以寄主的体液、组织或已消化好的食物为食，并经常或暂时地利用寄主的身体作为居住处。寄生物常常阻碍寄主的生长、降低寄主的生殖力和生活力，但一般不引起寄主的死亡。

寄生现象在动植物中均有。营寄生的有花植物可明显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，它们仅保留花，身体的所有其他器官都转变为丝状的细胞囊，这种丝状体贯穿到寄主细胞的间隙中，吸取寄主植物的营养，如大花草。半寄生植物保留含叶绿素的器官，能进行光合作用，但根系发育不良或完全没有根，水和无机盐类均从寄主植物体中获取，在没有宿主时停止生长，如小米草。除了组织简化之外，几乎所有的寄生植物都出现专性固定器官，借这些固定器官使寄生者能侵入并固定在寄主植物体内或体表。

很多寄生植物还具有非常大的繁殖力和很强的生命力，在没有碰到寄主时，能长期保持活力不死，一旦有机会碰到，又能立即恢复生长，营寄生生活。如寄生在很多禾本科植物根上的玄参科独脚金属植物，一株可产生 50 万种子，可保持生命力 20 年不发芽，当一旦碰到寄主植物时，其种子就开始发芽生长，并侵

入和寄生在寄主根上。

在动物体内的寄生可分为兼性寄生和专性寄生。兼性寄生是一种偶然的寄生现象，寄生物不依赖寄主也能生存，如小杆线虫有时会偶然潜入人体，并在人肠中找到有利的生存环境，但它正常的居住地是土壤。专性寄生是寄生物必须经常或暂时居住在寄主体上并从寄主获得营养。寄生在寄主体表的叫体外寄生，如蚊、虱子、跳蚤和蛭等；寄生在寄主体内的叫体内寄生，如疟原虫、吸虫、绦虫等。

寄生物对寄主的寄生程度有较大差异，有些寄生物只在吃食时才接触寄主，它们大部分时间都是自由生活的，如蚊、虻和白蛉子，它们在寄主体上停留的时间只限于吸血的短暂时刻。另一些寄生物则经常寄居在寄主体上，但有些种类在生活史的一定阶段会周期性地离开寄主营独立生活，如钩虫、吸虫等，有些种类则终生都和寄主发生关系，如旋毛虫、锥虫等。

寄生物常常有两个或更多的寄主，寄生物在其中进行有性生殖的寄主叫终寄主，在其中进行无性繁殖的寄主叫中间寄主。如日本血吸虫的终寄主是人，中间寄主是钉螺。华肝蛭的终寄主是人，第一中间寄主是淡水螺，第二中间寄主是鲤科鱼类。转换寄主有利于寄生物分布到更多的寄主体内去，以减轻对每个寄主的损害，使寄主不会因寄生物生殖过多而死亡。但转换寄主会使寄生物大量死亡，所以在长期进化过程中，寄生物发展了强大的生殖力，如人蛔虫一昼夜可产卵25万个，一年所产的卵，其重可超过产卵雌虫体重的1700倍。

在寄生现象中还有一类特殊的寄生类型，就是拟寄生。寄生的特点是寄生物一般不把寄主杀死，而拟寄生则总是导致寄主死亡，这一点又使拟寄生与捕食现象相接近。拟寄生现象在昆虫中极为普遍，几乎所有昆虫都被某种其他昆虫所寄生，这种昆虫对昆虫的寄生一般都属于拟寄生，如寄生蝇和寄生蜂等。寄生昆虫的成虫大都是自由生活的，这有利于它们寻找寄主和广泛分布。雌虫一般把卵产在寄主的体表或体内，从卵中孵出的幼虫则取食寄主的体液或组织，幼虫成长后便在寄主体内或体表化蛹，并伴随着寄主的死亡。有的寄生昆虫把卵产在寄主的食物上，卵随食物进入寄主体内。在一个寄主体内可以有几个寄生昆虫同时发育或只能有一个寄生昆虫发育，这主要取决于寄生昆虫的种类。有些寄生蜂能够进行多胚生殖，即产在寄主体内的一个卵可以发育成成百上千个幼虫，这是增强生殖力的一种极特殊的适应，如小茧蜂等。寄生昆虫本身有时又被其他寄生昆虫所寄生，这种现象叫重寄生。如果寄主是有害的，那么寄生昆虫就是有益的，而重寄生昆虫就是有害的了。但是重寄生昆虫还可以再次被别的昆虫寄生。这说明寄生昆虫之间有着极其错综复杂的相互关系。寄生昆虫的生活史总是与寄主的生活史非常合拍，两者一年的世代数往往相同。如果寄主在土中过冬，寄生昆虫也在

土中过冬，而且当寄主春天从土中羽化出来不久，它们也随之羽化出土，这种生活史的高度吻合对寄生昆虫的世代延续是极端重要的。由于被寄生的昆虫总是不免一死，所以寄主对寄生昆虫一般都没有免疫力。寄生昆虫是害虫生物防治的重要利用对象。

另外，在鸟类中还有一种社会性寄生现象。所谓“社会性寄生”是指寄生物不像真寄生物那样摄取寄主组织，而是通过强迫其寄主动物为其提供食物或其他利益而获利。如鸟类中的窝寄生。有种内窝寄生和种间窝寄生之分。种内窝寄生在鸭中很普遍，如鸕鹚，在繁殖季节，有的雌鸭会在其他个体的巢中产下一些卵，而寄主个体的典型反应是减少自己随后的产卵数量。种间窝寄生的典型代表是大杜鹃，雌杜鹃自己从来不孵卵，它们总是将卵产在别种鸟的巢中，并随即搬走寄主的一个卵或多个，从而保证窝中卵数量。由于其孵化时间比寄主卵的孵化时间稍短，所以杜鹃幼鸟通常先孵化出来，并把寄主的卵推出巢外，独自享有寄主双亲的喂饲。

2. 8. 2. 5 他感作用

他感作用是德国学者 H. Molisch 于 1937 年提出的，又称为异株克生现象。是指植物通过向体外分泌代谢过程中的化学物质，对其他植物(包括同种个体或异种个体)的生长发育产生抑制、拮抗作用或某些有益的作用。植物体的各个组织如叶、花、果实、茎、根、种子，甚至枯枝烂叶，都能向环境中释放相当数量的克生化合物，并能够持续影响邻近的或后继的植物。克生化合物能通过挥发、根的溢出、雨露淋洗以及植物残体的降解等方式释出克生化合物。后来随着研究的深入，科学家发现他感作用已不仅仅限于高等植物之间，也可以发生在高等植物与微生物之间、微生物与微生物之间及浮游动物之间，他感作用的物质包括乙烯、香精油、酚及其衍生物、不饱和内脂、生物碱、配糖体等。

如有一种叫三芒草的草本植物，当它侵入一个新群落后，便分泌酚酸，抑制土壤中的固氮菌和蓝绿藻的发育，使土壤中可利用的氮素减少，从而防止其他需要硝酸盐的具竞争力的植物侵入。生长于美国加州南部半荒漠地区的多年生灌木——*Encelia farniosa* (一种菊科植物)，其叶分泌的苯甲醛物质对相邻的番茄、胡椒和玉米的生长有强烈的抑制作用，但对大麦、燕麦和向日葵的影响却很微弱。常绿阔叶灌木普遍分泌一种毒素，这种毒素被雨水淋入土中可抑制阔叶草本种子的萌发和生长，造成灌丛下无草的现象。红三叶草是繁殖力很强的牧草植物，它常形成较纯的群落，排挤其他的杂草植物，这是因为红三叶草含有多种异黄酮类物质，这些物质及其在土壤中被微生物分解而成的衍生物对其他植物的发芽起抑制作用。生活在海水中的红腰鞭毛虫能排出剧毒的代谢产物，使鱼类和其他动物死亡，而自身则大量繁殖形成“赤潮”。还有些植物能分泌气态物质影响

相邻植物种的生长，如风信子、稠李、洋槐和丁香花的芳香物质，能抑制相邻植物的伸长生长。生长在欧洲和美洲的一种黑胡桃树(*Juglans nigra*)林下几乎是光裸的，而另外一些落叶林荫下则杂草丛生。后来试验证明，在黑胡桃树的枝叶、果实和根中虽然存在无毒的羟基胡桃苷，但这些化合物一旦进入土壤，经水解和氧化作用，就会转变为有毒的胡桃醌，胡桃醌的克生效应是有选择的，对有些植物如杜鹃科的一些小灌木和一些宽叶杂草等有较大的毒性，而对黑悬钩子(*Rubus*)和早熟禾(*Poa pratensis*)的毒性相对较小。又如红松(*Pinus densiflora*)林下的草本植物很稀少，而其他树林下的植物则很茂盛，推测可能是红松的异株克生造成的。相反，某些种植物的分泌物，对另一种植物是有益的，如黑接骨木对云杉根的分布有利；黑果红端木与白蜡槭一起生长时，互相都有显著的促进作用，还有不少树种如红松和椴树，紫穗槐和杨树等，也都有相互促生作用。

他感作用在生态学上具有很重要的意义。在农业上，有些农作物必须与其他作物轮作，不宜连作，连作则影响作物长势，降低产量，这种现象被称为歇地现象。例如，早稻就是不宜连作的农作物，其根系分泌的对-羟基肉桂酸，对早稻的幼苗起强烈的抑制作用。另外，还要注意某些树种不能和另一些树种混种，也不能和某些农作物混种。如胡桃不能和苹果种在一起，因为胡桃叶能分泌大量的胡桃醌对苹果起毒害作用，胡桃树周围也不能种番茄、马铃薯，苹果树旁也不要种玉米，因为玉米对苹果根的分布会产生不利作用。

他感作用会影响植物的群落组成。比如，黑核桃树下几乎没有草本植物，其原因是该树种的树皮和果实含有氢化核桃酮，当它被雨水冲洗到地面，即被氧化成核桃酮，可抑制其他植物的生长。银胶菊原产于墨西哥，是一种产橡胶的草本植物，它群生时，不但本身不好，而且对周围植物产生很大影响，这是因为银胶菊植物根系分泌出反肉桂酸，抑制自身及其他植物的生长。刺松可以分泌一种苦马酸类物质，这类物质对苋菜、狗尾草、牛膝、东风菜等植物的生长具有明显的抑制作用，而对荻、华鸡矢藤、桔梗等植物则没有抑制作用，所以在刺松周围的植物中，荻、结缕草、华鸡矢藤、桔梗和苍术等出现的频率高，生活力强；而苋菜、狗尾草、牛膝和东风菜等植物出现的频率低且生活力弱。

他感作用还是植物群落演替的重要内因之一。北美加利福尼亚的草原原来是由针茅和早熟禾等构成，由于放牧和烧荒，逐渐变成了由野燕麦和毛雀麦构成的一年生草本植物群落，后来又由于生长在这种群落周围的芳香性鼠尾草灌木和蒿的叶子分泌有樟脑和桉树脑等萜烯类物质，抑制了其他草本植物的生长，进而逐渐取代了一年生草本植物群落。因此，在这些灌木的周围形成了 $1 \sim 2\text{m}^2$ 的草本植物不能生长的裸地。

Booth(1941)把北美草原地区弃荒地的植被演替划分为四个阶段：①野向日

葵和蒿类构成的杂草阶段，持续 2 ~ 3 年；②三芒草占优势的一年生禾草阶段，持续 9 ~ 13 年；③须芒草占优势的多年生丛生禾草阶段，持续时间很长；④恢复到顶级群落——普列利草原。他推测第一阶段的杂草产生了抑制物质，抑制其他植物及自身的生长，从而被第二阶段的一年生禾草所替代。对这些植物分泌物的研究表明，野向日葵的根分泌出绿原酸和异绿原酸，而叶子则分泌出茛菪萜和 α -萘酸，抑制了其他植物和自身的生长。因此杂草阶段持续时间不长，很快为那些不受野向日葵分泌物影响的一年生禾草所代替，形成一年生禾草阶段。同时第一阶段和第二阶段某些植物分泌出的酚类物质，抑制了土壤中的硝化细菌和固氮菌的发育，使土壤中氮素的积累非常缓慢。因此，对土壤中氮素要求高的第三阶段丛生禾草须芒草不易侵入，结果一年生禾草阶段持续了很长时间才进入第三阶段。

3

物种形成与进化

现在地球上的各种生物是怎样来的？对于这个问题，自古以来就存在着争论。特创论者认为，现在地球上的各种生物都是由神创造出来的。按照特创论的说法，最初创造出多少种生物，现在就只有多少种生物，而且这些生物都是一次创造出来的，各种生物之间并没有亲缘关系。进化论者则认为，现在地球上的各种生物不是神创造的，而是由共同祖先经过漫长的时间逐渐演变而来的，因此各种生物之间有着或远或近的亲缘关系。由于进化论者在论证生物进化的时候，列举了大量事实，因此，曾经盛行一时的特创论者越来越不被人们所相信，而进化论则被越来越多的人所承认了。

生物生存的环境具有时间的变化性和空间的异质性，环境随时间的变化导致生物的适应进化，环境在空间上的异质性导致生物的性状分歧，进而形成物种。也可以说，物种形成是生物对不同生存环境适应的结果，不同的物种适应不同的局部环境，不能设想有能够适应各种不同环境的一种生物。各种生物在进化中不断分化、歧异产生更多的物种，意味着生物能够占领更多的生存环境。

生物进化属于自然演化的一部分，而生物进化所显示的生机勃勃和绚丽多彩，是整个地球甚至整个宇宙中最具魅力的部分。它首先是由生命本身的特性决定的，即生命具有在一定环境下，产生巨大的变异和复杂化的特性（能力），这是生物演化生机盎然的最根本原因。现代生物进化理论认为，进化可区分为大进化（宏观进化）和小进化（微观进化）。小进化是指种内的个体和种群层次上的进化改变，大进化是指种和种以上分类群的进化。也就是说，以现生的生物种群和个体为对象，研究其短时间内的进化改变，是为小进化；生物学家和古生物学家以现代生物和古生物资料为依据，研究物种和物种以上的高级分类群在长时间（地质时间）内的进化现象，是为大进化。大、小进化之区分只是观察的尺度、层次不同，只有将两者结合起来研究，才能对生物进化有更为全面和准确的认识。

3.1 生物进化理论

生物进化是指生物在与其生存环境相互作用过程中，其遗传系统随时间而

发生一系列不可逆的改变，并导致相应的表型改变，在大多数情况下这种改变导致生物总体对其生存环境的相对适应。生物进化论则是研究生物界进化发展的规律，以及如何运用这些规律的科学。它的主要研究对象是生物界的系统发展，当然也包括某一物种或某一完整的生物类群的发展。其重点是研究生物如何由简单向复杂，由低等向高等的发展过程。其任务是解释生命从地球诞生至今的历史发展，并论证这一历史发展的科学原则。1859年英国博物学家达尔文的不朽名著《物种起源》为进化论的产生奠定了科学基础，因此也把生物进化论称为达尔文进化论或达尔文主义。经典进化理论认为进化是有序的、单向的，由简单到复杂，由低等到高等的漫长演变的过程。只有表型水平产生明显性状差异的特征，才称之为进化。突变对生物而言或者有利或者有害，自然选择是进化的核心。现代进化理论认为生物进化是一个渐变和突变、偶然和必然互为镶嵌的多元化的过程。生物大分子内部的各种随机变化均可视为进化，而分子内部的变化并非自然选择的直接作用，大量的中性突变和遗传漂变对演化起重要作用。

3.1.1 拉马克的生物进化理论

1809年，法国植物学家、动物学家、生物进化论者拉马克（Lamarck）发表了《动物哲学》一书，详细阐述了他的生物进化思想，是历史上第一个提出比较完整的进化学说。他认为，自然界的各种生物都具有变异的特性，主张生物由进化而来，生物的进化是一个连续而缓慢的过程，其观点大体包括以下三部分。①环境对生物具有影响作用。环境的改变能引起生物的变异，环境的多样性是生物多样性的主要原因。②用进废退和获得性遗传。经常使用的器官会变得越来越发达，不经常使用的器官就会退化或消失。这种性状的变化是可以遗传的，这种可遗传的变异积累到一定程度就会引起生物性状较大的改变。③生物按等级向上发展。进化有一定的方向，由简单到复杂、由低等到高等逐渐发展。这一学说的提出，使得进化思想得以系统化，唤起了人们对生物界乃至整个自然的重新认识。但是由于当时科学发展的局限性，使得其学说中的许多内容仅限于假说和推理，同时他的学说错误地估计了动物的意志和欲望在进化中的作用。

3.1.2 达尔文生物进化理论

19世纪中期，英国博物学家达尔文（Darwin）发表了科学巨著《物种起源》一书，提出以自然选择为基础的进化学说。它的发表宣布了科学的生物进化理论的形成，成为现代生物进化研究的主要理论源泉。该学说指出生物进化的主导力

量是自然选择，生物进化是遗传、变异和选择三者综合作用的结果。其主要观点如下：①生物是进化的，地球上现今生存的物种，都是曾经生存的物种的后代，渊源于共同的祖先；②生物进化是一个连续的过程，即种系发生是一个线性的渐变过程；③生物进化的动力源于“生存斗争和自然选择”，即适者生存，不适者被淘汰。在生存竞争中，具有有利变异的个体能有机会保存自己和繁殖后代，具有不利变异的个体在生存竞争中就会被淘汰。

达尔文对生物进化做出了很具说服力的科学论证。但由于当时科学发展水平的局限，其学说也有某些错误观点或缺陷：如过分强调生存斗争，并认为它是繁殖过剩引起的；其强调的许多表型变异是不能遗传的；其探讨的生物进化仅限于个体水平等。值得一提的是，与达尔文几乎同时提出类似观点的还有著名的地质学家赖尔（Lyell）和自然科学家华莱士（Wallace）。虽然华莱士一生的大部分时间都坚持不断地从事进化问题，特别是生物地理学的研究，但是他既没有像达尔文在《物种起源》中那样展示出广泛的综合，也没有像达尔文在其后来的大量著作中那样探讨过生物进化的细节。

当时，达尔文学说似一颗重磅炸弹，引起了宗教界的恐慌，反对和咒骂之声不绝于耳，但也有不少学者坚决维护他，博物学家赫胥黎（Huxley）就是其中之一。1860年6月30日，在英国牛津的科学促进会上，赫胥黎以雄辩的事实，坚持真理，机智沉着应战，驳倒了英国主教威尔伯福斯（S. Welberforce）的神创论，这就是著名的牛津大论战。自此，赫胥黎赢得了“达尔文斗士”的称号。经过艰难曲折的道路，达尔文的进化论终于在生物学领域取得了胜利，并开始广泛传播。

3.1.3 现代达尔文主义

在达尔文的《物种起源》发表之前，学术界争论的中心是生物是不是进化的？当进化论在生物学领域取得胜利后，学术界争论的中心变为生物是怎样进化的？围绕进化的动力、适应的起源、物种的形成方式等问题，由于各学者的世界观不同、研究材料和研究方法各异，所以出现了不同的学派。

现代达尔文主义又称现代综合进化论。其代表人物是美籍前苏联学者杜布赞斯基（Dobzhansky）。1937年，他的《遗传学和物种起源》一书的出版，标志现代达尔文主义的产生。它承袭了达尔文的选择论，并将其与新达尔文主义的“基因论”加以结合，以自然选择学说、群体遗传学以及生物学的其他学科的新成就来论证生物的进化和发展。该学说认为居群（种群）是生物进化的基本单位，进化机制的研究属群体遗传学的范畴；基因突变和染色体畸变是生物进化的原始材料；在物种形成和生物进化过程中，突变、选择和隔离是三个最基本的环

节。该学说科学地总结了自然选择学说和基因说多方面的成就，并且引入了群体遗传学的原理，弥补了基因论的不足。同时由该理论的进一步发展而形成的在分子水平上的新综合论，对生物进化的选择机制做了进一步的研究，巩固和发展了“自然选择在生物进化中仍处主导地位”的论点，使得达尔文主义在新时代又焕发出勃勃生机。然而，现代达尔文主义的研究还基本上限于种内进化等微进化领域，其理论实质并未超脱达尔文的理论体系多远，只是在细节上做了一些修改和补充，其核心并没改变；虽然它发现了许多新的事实，但还是不能突破达尔文的公式：偶发不定变异 + 选择 = 生物进化，仍然否认环境条件在生物进化中的作用。此外，它对于生物一些复杂结构的起源等问题也不能做出有说服力的解释。现代达尔文主义的代表人物还有赫胥黎、迈尔（Mayr）和辛普森（Simpson）、霍尔丹（Haldane）、费希尔（Fisher）等。

3.1.4 分子进化中性学说

20世纪60年代末至70年代初，现代综合进化论遭到两方面挑战。微观上，1968~1971年间，日本学者木村资生（Kimura）与美国学者雅克金（King）和朱克斯（Jukes）等几乎同时提出了一种新观点，即“中性突变漂变假说”，简称“分子进化的中性学说”（Kimura, 1968; Kingetal, 1969）。后来也被称为“非达尔文主义进化”学说。该学说的主要观点如下：①基因突变是无所谓“好”与“坏”的“中性突变”；②这种突变不受自然选择的作用，只是通过在群体中的“遗传漂变”被固定和积累，使群体的基因频率发生改变，从而导致种群分化，直至形成新的物种；③分子进化的速率取决于蛋白质或核酸大分子的种类，不同种类的大分子，其氨基酸或核苷酸的替换速率不同，但相同种类的大分子，其替换速率则相同。

显然，该学说在分子水平上否定了“自然选择”的筛选作用。此外，“中性论”者所持的“生物进化速率恒定”的观点似乎也有悖于达尔文主义者“生物进化速率受环境等因素影响与控制”的传统观点。中性学说与现代达尔文学说在进化机制方面的主要不同点如下。

①对于突变的理解，经典的进化论将突变都确定为“有利”或“有害”的意义变化，并且这种突变经过直接的环境作用与时间的积累产生适应或淘汰的进化结果。而中性学说在对生物大分子的量化分析后认为，基因或蛋白质随时会产生大量的中性（无明显意义）的分子内部突变，中性突变再通过随机漂变在群体中消失或固定下来，再经过时间积累而形成分子的进化。

②对进化一词含义的理解，经典的进化论认为只有在表型水平（宏观）产生明显性状差异的特征才称之为进化（这里称为狭义进化）。而中性学说认为生

物大分子内部的各种随机变化均可视为进化，包括无意义或有意义的分子变化（这里称为广义的进化）。

③ 对自然选择的理解，经典进化论认为自然选择是进化的核心机制，是确定生物进化方向的外部因素。而中性学说认为分子内部的变化并非自然选择的直接作用，而大量的中性突变和遗传漂变对演化起着重要的角色。虽然中性学说与经典进化理论对进化的机制看法不同，但从整体上分析，达尔文注意到了变异的有害性和有利性，而中性学说注意到的是既无利又无害的所谓中性突变，应该说是从不同角度、不同层次看问题的结果，并不存在相互完全否定的逻辑关系。因此，近年来多数学者认为中性学说是现代达尔文学说的补充和发展，而不是对它的否定。

3.1.5 非线性进化生物学

3.1.5.1 新灾变论

灾变论是1817年法国著名生物学家居维叶首先提出的。20世纪50年代，德国学者兴德沃夫鉴于古生物学研究中发现的生物进化过程中出现灾变的大量事实，完全摒弃了居维叶的特创论，重提灾变说，被称之为“新灾变论”。将天（体）、地（球）、生（物）三者联系以解释生物大进化的动力。认为在生物演化史中，出现一系列如“奥陶大绝灭”、“泥盆大绝灭”、“二叠大绝灭”等灾变事件，具有突发性、短暂性等特点，这些现象产生的动力以地球外各种宇宙因素为主。生命的进化伴随着宇宙和地球演化，因而灾变事件普遍存在于生物进化的整个过程，是生物进化的基本现象，对大规模新旧物种更替起重要作用。

新灾变论认为，大绝灭并非消灭一切生物，而呈现出强的自然选择，由绝灭生物的尸体及腾出了的空间为幸存生物大量繁殖提供了食物和场所，因而恐龙绝灭后幸存的哺乳动物爆炸式辐射。“新灾变论”成功地解释了生物进化史上一些大绝灭与大爆发事件。

3.1.5.2 间断平衡论

1972年，美国的古生物学家埃尔德雷奇（Eldredge）和戈尔德（Gould）综合了古生物学新的研究成果后提出了间断平衡学说，该学说认为：进化不是渐变的，而是渐变与骤变更替出现的；在短期骤变后，又在长期内发生相对稳定的渐变。他们认为不是化石记录缺少中间环节，而是中间环节根本不存在。其主要观点为化石记录中，重要的演化变化与物种形成事件同时发生，而不是通过种系的完全转变，即前进演化而完成的。关于演化速度，它强调用合适的地质尺度来衡量物种形成作用，分支物种形成事件便成为地史中的瞬间事件。在物种形成事件发生后，在持续数百万年的停滞期间，通常绝大多数物种的形态仅发生轻微的变化。

化。“间断平衡论”的提出说明了在大时空尺度的宏观演化过程中，生物演化并非仅有“渐变”这一唯一方式，而是“渐变”和“骤变”交替出现，是一种非线性的过程。

此观点得到不少学者的支持，但得到综合理论的反对。故此学说目前仍处在争论中。

3.1.5.3 协同论

20世纪60年代生态学研究成果告诉人们，在生态系统中生物之间的关系极为复杂，生物种类间既相互竞争、制约，又相互协同、受益。在生态系统中一物种与其他物种及其环境存在着相互依存的关系，这种关系是协同进化，协同进化的结果导致某一具体环境的生态系统内，生物和种群以最佳或较佳的方式组合，生物与其环境相对稳定。

1976年德国学者哈肯创立“协同论”并指出这种协同行为是系统进化的必要条件。处于同一生态系统的物种通过协同共同发展，节约资源求得相互之间生存平衡与持续发展。

生命世界是丰富多彩的，生物的进化形式也是多种多样的，生物进化机制是一个多方面因素的综合，应全面、整体地认识和理解生物进化现象。进化理论是生物学的最大统一，进化问题也是生命科学的最大课题之一。随着科学的发展，进化理论仍会以自然选择学说为核心，综合分子中性学说和非线性进化生物学的研究成果，走向新的大综合。

3.1.6 进化理论的未来发展

我国著名学者陈世骧于1978年提出进化观点，其要点是：物种有变异的一面，又有不变异的一面，生物就是在变与不变的矛盾运动中进发的；生物基本是沿着三条路线进化的：植物抓光、菌类抓面、运动抓食；生物进化既是渐变的又是飞跃的，是两者的辩证统一。其证据是：从无机到有机——生命的起源；从非细胞到细胞——细胞的起源；以异养到自养——菌藻生态系形成；从厌氧到耗氧——能量代谢效率提高；从原核到真核——细胞结构复杂化；从无性到有性——基因重组的出现，提高了突变的范围；从两级生态系统到三级生态系统——动、植、菌生态系的形成；从单细胞到多细胞——生物机体的复杂化；从水生到陆生——生物占领陆地；从猿到人——生物日益在人的控制下发展。

进化论是不断完善的。限于科学水平和认识水平，存在着多种学派，应辩证地看待每一种学说，贯彻“百花齐放，百家争鸣”，具有积极意义。在生物学研究中，引起生物进化改变的过程表现在基因、有机体、种群和物种四个层次。目

前的研究主要集中在除了有有机体以外的三个层次上，其中综合进化理论是 20 世纪的遗传学研究和种群生态学研究综合的产物，主要涉及的是种群水平上生物进化问题；中性突变说主要是集中在分子水平，即基因水平；间断平衡论主要是依据化石记录而集中在大尺度上的生物进化。而对于有机体水平生物进化研究的缺乏，导致基因水平的突变信息达到表现型水平的过程的不了解，大大制约了进化生物学的发展。进化理论的未来发展有待于微观和宏观相结合，其中微观进化方面有待于古生物学所强调的分子发育生物学的发展。宏观进化方面有待于数学、物理学、化学、地质学、生物学等多学科交叉综合，利用整体思维进行探讨。其中物理学和化学可以把握方向和本质，数学可以把握方法和模式，地质学可以考证过程。另外，进化理论的未来发展还有待于理论与实践相结合。首先，具体的进化问题需要具体对待，不能用抽象的理论（包括自然选择和多样性增长）来大而化之。抽象的理论可以有效指导具体的实践，反过来具体的实践工作又可以用来检验抽象的理论。

3.2 物种形成

3.2.1 物种概念

物种与宇宙万物一样，都是在又变又不变的矛盾中发展演化的，变是绝对的，不变是相对的，变与不变相互依存，互为条件。

物种的概念在生命科学发展的各个时期都有争论，生物学史上存在两种具有代表性的相反观点。林奈的物种概念是不变的观念，他的物种定义是静态的形态学定义。林奈认为“同种个体永远保持同一类型”，这个定义就是物种不变论。林奈是特创论的信徒，他相信，上帝创造的物种不仅形体不变，数量也是不变的，“当初创造了多少物种，就有多少物种”。达尔文的物种概念是可变的，进化的，可产生，可绝灭，并以亲缘纽带相互联系的。

物种概念的具体定义，还有以“物种是繁殖单元、物种是进化单元和物种是分类的基本单元”这三项指标来进行表达的。

物种是繁殖单元，人们在 17 世纪就已知晓。生物进化是通过繁殖而体现的，当然这里是指有性生殖的物种。同一物种的个体可以互配生育，产生有繁殖力的后代，不同物种生殖隔离，即杂交不育，纵使以人工方法使其杂交，也不能产生杂种，即使个别物种能产生杂种，杂种也没有繁殖能力。物种是进化单位，是指任何一个物种在作为祖种进行系统发展中，总是沿着纵横两条道路而展开的。纵是时间过程，横是空间过程。纵向发展演化是从简单到复杂，从低级到高级，称为阶段发展。横向发展演化是从少量到多量，称为分支发展。在纵向的阶段发展

中，物种总是渐变中发生量变，当量变积累到一定程度时，便发生质的飞跃，这就是质变。质变时物种出现生殖隔离，导致互配不育，从而产生了新种，如此也就完成了一个阶段发展。产生的新种又作为下一个祖种，纵向进行下一个阶段发展，横向进行下一个分支发展，如此周而复始无穷地进行下去。横向分支发展是向空间展开进行适应辐射，由于地理条件和生态条件的限制，在渐变中积累量变，导致产生不同的地理亚种或生态亚种。亚种能互配生育，此仍为量变，但量变积累到质变时，亚种间产生生殖隔离，这时新种产生，如此就完成了一个分支发展。物种是分类的基本单元系指物种是具有一定形态特征和生理特征以及占有一定的自然分布区的生物类群。

迄今为止，人们对物种的认识还很不足，要给物种下一个在理论上严格、在实际应用上又方便的定义是很困难的。目前具有代表性的、能被大多数人接受的物种定义是：物种是生物界发展的连续性与间断性统一的基本间断形式；在有性生物，物种呈现为统一的繁殖群体，由占有一定空间，具有实际或潜在繁殖能力的种群所组成，而且与其他这样的群体在生殖上是隔离的。

3.2.2 物种形成

自1859年达尔文的《物种起源》出版以来，物种的形成一直是进化理论研究的基本问题，也是自然界关注的中心问题。美国遗传学家杜布赞斯基1941年的《遗传学与物种起源》，集中了分类学、遗传学和生态学的研究成就，提出了阐明物种形成和进化的综合理论。1970年杜布赞斯基发表了《进化过程的遗传学》，进一步奠定了综合理论在生物学中的地位。综合理论认为：群体是生物进化的基本单位，一个最大的群体就是一个物种，突变、选择、隔离是物种形成和生物进化的三个基本环节。这个理论对半个多世纪以来的生物学理论和实践产生了重大影响，使创造新类型生物的技术与方法上产生突破，促进了生物学各领域划时代的进展。

同其他自然物一样，物种也有它的发生发展的历史过程。物种既有恒定性，不是动乱不定，又持续在进化。在任何历史时期都有一些物种在消失，一些物种在形成。适应良好的物种可以变为不适应，甚至灭绝，同时有些物种在扩展、分化，形成新物种，这是生物界运动的总规律。

物种起源是生物学的一个中心问题，目前最广为学者们所接受的是地理物种形成学说，根据此学说，物种形成过程大致可分为以下三个步骤。①地理隔离：通常是由于地理屏障引起的，将两个种群彼此隔开，阻碍了种群间个体交流，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。

隔离对新物种的形成起着重要作用，且是必不可少的，没有隔离，种群间基因库相交流，物种独立的基因组就不能建立。尤其是生殖隔离，它是完成物种形成的最终隔离。形成生殖隔离的因素很多，大体可划分为两大类：合子前隔离和合子后隔离。

(1) 合子前隔离 发生在合子形成之前，阻碍受精和形成合子，又分为四类。①栖息地隔离：两个种群虽然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，如成熟于不同季节或在不同的季节开花。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，都可阻止两个种间的交叉受精。

(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。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子一代虽然能正常生活和生育，但子二代受损，具有很多生活能力弱或不育的个体。

关于物种形成的方式，由于看问题的角度不同，对其分类也不同。根据物种形成所需的时间和中间阶段的有无，可区分为渐变式物种形成和量子式物种形成；根据物种形成的地理特性，可分为异域性物种形成、邻域性物种形成和同域性物种形成；如果从系统学角度来研究物种形成，又可分为继承式物种形成和分化式物种形成。这些不同区分方式之间有的是相互涵盖的，如继承式、分化式和异域性物种形成方式多为渐变式物种形成方式；量子式物种形成方式与地理隔离因素无关，所以可在同域形成，也可在异域或邻域形成。

渐变式物种形成方式是通过群体变异实现的。在物种分布区内，先由外界物理因素，如地形、地貌等，起着阻止种群间基因交流的作用，从而促进种群间遗传差异逐渐的、缓慢的增长，通过若干中间阶段（一般经过亚种阶段），最后达到种群间完全的生殖隔离和新种形成。一般来说，渐变式物种形成方式是极其缓慢的，同时具备较完备的中间环节。达尔文认为，这是物种形成的主要形式。量子式物种形成是指种群中一少部分个体，因遗传机制或随机因素（如显著的突变、遗传漂变等）相对快速地获得生殖隔离，并形成新种，这个过程可以在很短的时间内完成。它是通过个体变异实现的。两种物种形成方式的区别见图 3-1。

渐变式物种形成方式一般包含以下几种不同的演化途径。

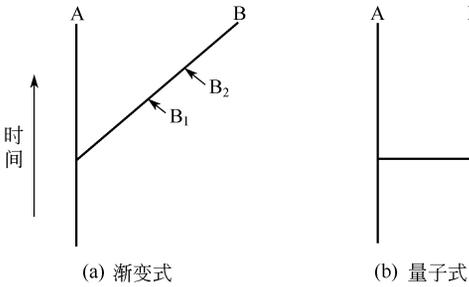


图 3-1 两种物种形成方式的区别

- (a) 中线系分支是渐进的，新种 B 的形成是通过亚种 B_1 、 B_2 等中间阶段，达到与老种 A 的生殖隔离；
- (b) 中线系分支是突发的，新种 B 快速达到与老种 A 的生殖隔离，而不通过任何中间途径

(1) 异域物种形成 即地理物种形成，也是最常见的物种形成方式。它往往又可分为两类。①由于大范围的地理分割（如山脉隆起、陆地沉降等），使一个种群发生分离，分开的两个种群各自演化，形成生殖隔离机制。②通过种群中少数个体从原种群分离出去，到达他地并经地理隔离和独立演化而成新种。与母种群隔离的种群通常规模不大，是处于孤立状态的边缘小群。

地理隔离使本来能自由交配的两个种群的个体间不能交配，中断了基因交流。长期的地理隔离，不同的种群在不同的环境中会出现不同的突变和基因重组，并且一个种群的突变和重组对另一种群的基因频率没有影响。地理环境不同，自然选择对不同种群基因频率改变的作用不同，不同种群频率的改变方向也不同。久而久之，不同种群的基因库由于遗传分化和自然选择产生很大的差异，最终出现生殖隔离，生殖隔离一旦形成，种群之间就没有基因交流了，原来同属一个物种的两个种群就成了两个物种。

(2) 邻域性物种形成 出现在地理分布区相邻的两个种群间的物种形成。在一个分布区很广的物种，由于边缘栖息地环境上的区别，使种群内的次群分化、独立，虽然没有出现地理隔离屏障，也能成为基因流动的障碍，在自然选择的作用下，逐渐形成生殖隔离机制而成为新种。邻域形成多见于活动性少的生物，如植物、无翅昆虫等，不如异域形成普遍。

(3) 同域性物种形成 在母种群分布区内部，由于生态位的分离，逐渐建立起若干子种群，子种群由于逐步建立的生殖隔离，形成基因库的分离而形成新种，在自然界中同域性物种形成的可能性很少。一般认为寄生生物中最有可能出现同域性物种形成。因为寄生物常具有宿主特异性，又多在宿主体内交配，所以比较容易形成与母种群的隔离。在植物中，同域物种形成在兰花中表现得最为明显，兰花具有特化的授粉系统，兰花的一个单个突变就能引起为其传粉的昆虫的改变。

在正常情况下，新种形成是个漫长的过程，发生以数千年计，至少逾数百年，历经许多代，新科、新属的演化过程更慢，可能历经几十万年甚至几百万年。然而新种出现的机理仅在一代，特别是植物。植物的物种形成具有自己的特

点。动物由于行为发达，所以行为隔离在物种形成过程中起重要作用。植物是营固着生活的，其构件数多少的变化很大，并且营养体繁殖很普遍，所以单性可以不经交配而长久繁殖。植物还比动物易于形成多倍体，并且新种能通过多倍体而自发地产生。植物物种形成的另一个重要特点是比动物易于产生杂种后代，即杂交能育性高。例如，原来由生态或地理隔离产生的亚种或种，当屏障打开后，由杂交而产生杂种后代，此时常出现一大批各式表现型的杂种个体，可称为杂种群。

量子式物种形成方式主要见于植物界，也就是远缘杂交通过染色体加倍后形成异源多倍体新物种。不同种、属的两个物种之间由于存在生殖隔离，杂交后代是高度不育的。因为亲缘关系较远的物种之间，杂交后代体细胞中的染色体组来自不同物种，细胞中没有同源染色体，在减数分裂中没有同源染色体的联会和分离，不能产生正常生殖细胞。但如果杂交后代个体染色体数目自然加倍，体细胞中同源染色体恢复成对，在减数分裂中，同源染色体能正常的联会和分离，能产生正常的生殖细胞，就成为可育的异源多倍体。这种多倍体生物一旦形成，就与原来的物种形成生殖隔离，基因不能自由交流，因此是一个新物种。由此可见，在自然条件下这种物种形成过程必须连续经过两步：第一步要实现种间杂交或属间杂交；第二步，杂交后代染色体自然加倍。这两步要连续发生，缺一不可。由于这只需经过一二代的很短时间就能产生新物种，故又称快速物种形成或爆发式物种形成，是形成新物种的重要途径。异源多倍体形成新物种的例子很多，现在栽培的普通小麦就是这样形成的。普通小麦的祖先是“一粒小麦”，它是具有(AA, $2N=14$)染色体组的二倍体植物。大约在10000年以前，一粒小麦与具有(BB, $2N=14$)染色体组的二倍体山羊草属的山羊草天然杂交，但杂交后代(AB, $7+7$)的杂种是不育的，由于未知原因，杂种(AB)的染色体自然加倍，形成具有(AABB, $14+14$)染色体组可育的四倍体二粒小麦($4N=28$)。大约在3000年以前，四倍体(AABB, $4N=28$)的二粒小麦又与山羊草属的另一个种——具有(DD, $2N=14$)染色体组的二倍体植物节节草天然杂交，但具有(ABD)3个染色体组($7+7+7$)的杂种后代是不育的。由于未知的原因，杂种的染色体又自然加倍，就形成具有(AABBDD, $14+14+14$)6个染色体组的可育六倍体小麦($6N=42$)，因为染色体组来源于不同的属，所以叫异源六倍体，即目前生产上广泛栽培的普通小麦。我国农业科学家鲍文奎等培育的异源八倍体小黑麦就是自然界原来没有的新物种，其培育过程是利用普通小麦(AABBDD, $6N=42$)与黑麦(RR, $2N=14$)杂交，由于杂种后代具有(ABDR, $7+7+7+7$)4个染色体组，在减数分裂时染色体不能配对，故杂种不育，但是用秋水仙素处理，使其染色体数目加倍，就形成具有繁殖能力的异源八倍体

小黑麦 (AABBDDRR, $8N=56$) 新物种。需要指出的是, 遗传育种的方法很多, 如杂交育种、诱变育种、单倍体育种、基因工程育种等, 培育出的不是新物种, 而是新品种, 虽有基因突变、基因重组、染色体变异、外源基因的加入, 但只是基因频率的改变, 并没有产生生殖隔离, 与原来的亲本能自由交配, 进行正常的基因交流, 产生可育的后代。同源多倍体育种、异源多倍体育种、体细胞杂交育种培育出的是新物种, 一旦培育成功与原来的亲本就不能自由交配, 产生了生殖隔离。

由一个原生祖先经过趋异进化而形成很多物种的现象叫适应辐射。在与大陆隔离的岛屿上最易出现这种现象。适应辐射最著名的例子是生活在夏威夷群岛上的 14 种夏威夷蜜鸟, 这是一群特化的鸟种, 鸟嘴的形状、大小由于分别适应不同的食物类型而各有差异: 长嘴食蜜腺, 短厚嘴啄开种子, 短尖嘴取食昆虫。这样一些种类不同的蜜鸟被认为是起源于数万年前因偶然机会飞来岛上的一对鸟, 由于在新的环境中没有竞争对手和天敌, 它们繁殖很快并迅速扩散到周围各岛, 因为在每个岛上都面临着多少有些不同的选择压力, 所以这些被海洋隔离着的种群便渐渐地向不同方向演化, 通过生殖隔离形成独立的物种。

物种的形成方式有多种多样, 但它们的共性特点是最终都促使生殖隔离的形成。因此, 物种的形成机制等同于产生生殖隔离的机制。强分异选择 (strong divergent selection)、随机漂变 (sampling drift) 和性选择 (sexual antagonistic selection) 是形成新物种的主要动力。

生殖隔离的目的是在于保护物种的基因型, 避免不同物种之间的互相配育而导致基因型的混乱, 其进化意义是使得每一个物种都停留在适应峰上。生殖隔离是物种形成的主要原因, 然而在物种形成之后, 这一特性又成了物种维持自身稳定的重要因素。不同的生态位, 不同的生理结构产生了特异性的繁育周期。动物可以在自己的种群内发现合适的性伙伴, 而在该物种之外则不能进行成功的交配。营集群生活的种类如灵长类, 生殖隔离的现象尤为显著, 李保国的研究表明, 金丝猴的领域核心区是其活动、繁育的主要场所, 一个社群内的金丝猴会强烈地保护核心区域, 抵制和驱逐异群同类的进入, 导致在不同的社群之间出现生殖隔离。不同的动物种群, 不同的个体, 甚至在同种动物的不同性别之间, 都存在着信号识别现象。其中又以动物间的嗅觉通讯尤为敏感。啮齿类 *Clethrionomys* 属动物能根据气味区别出本亚种和其他亚种, 长爪沙鼠能从 4 种小型啮齿类的外激素中分辨出同种的气味。不仅如此, 在个体的性别、母体对幼体的亲缘识别中嗅觉也起着重要的作用。所有这些识别机制无疑是作为有效的系列隔离而产生作用的。就物种的受精过程而言, 精卵细胞表面的凝聚素受体糖基互补和匹配是构成同种精卵细胞特异性结合的分子基础, 物种在受

精后的胚胎发育中，母体卵原性 RNA 表达和精卵合子新基因的 DNA 表达之间有明显的相继性。如爪蟾受精卵在开始发育时是由母体卵细胞质的 RNA 控制，直到囊胚中期才开始由合子新形成的 DNA 来控制，据此，李振刚提出，个体发育是不同的基因群程序活动的结果，不同的程序可以保证基因水平上的物种结构稳定。

但生殖隔离有时也有其不定性，有些物种在较大范围内重叠分布，在有些地区，二者相安无事，而在另一地区，这两个重叠分布的物种却可以杂交。此外，生殖隔离也是一点点积累形成的，很多雏形种的生殖隔离并不是完全和彻底的。居群的大小也是影响物种形成极为重要的因素，通过染色体畸变，快速形成新物种很容易在小的居群中实现。现代的物种形成理论，一般都是传统的地理隔离理论与先进的分子生物学理论综合的产物。物种的形成机制，永远只是理论上的，因为它们都是间接推断的。尽管有人试图用试验的方法来产生果蝇新种，但并没有成功。

一个物种一旦形成，就会有固定的行为模式，一旦物种的行为特征定型之后，便能在种群中持续留存下去。如动物的洄游、迁徙、发光发电、超声波定位等。尽管有些行为可以通过“习得”途径为动物所掌握，但物种所具有的“本能”是物种稳定性在个体水平上的表现。Montgomery 认为，动物在繁殖期间的聚会、鸣叫、舞姿、争斗以及产后的营巢、孵卵、育雏等行为无一不在世代延续中稳定地留存，并与种群识别一起维护着本种群的稳定性。此外，动物的行为定型也显示出对于环境变化具有一定的抗性。如经人工饲养繁殖 10~20 代的拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 虽然没有任何自然环境的体验，但一经散放，并不削弱它们对于开阔田野的优先选择，相反，把野生动物引入人工控制中，它们仍能顽强地表现出原有时间上的节律性。Aschoff 认为，这是动物自身体内具有定时机制 (IBC)，这种机制决定着动物的行为变化，并且这种节律具有种间特异性。

3.3 协同进化

协同进化是近年提出的有关生物进化的新模式，该模式认为一个物种群落，是在一个较短的时期内作为一个整体一起进化的。协同进化模式提出，物种群落是作为一个整体，在一个被漫长的、物种演化速度较慢的稳定时期隔开的较短时期中发生冲刺式的快速演化的。生物演化和生态变化集中发生的较短时期的长度要小于稳定时期的 10%。在演化剧烈的较短时期内，会有 70% 的物种从一个地区消失，并从原有的物种中进化出新的物种，同时一些从其他地区迁徙来的物种

也被固定了下来。“协同进化”理论实质上是把 N. 埃尔德列奇和 S. J. 古尔德提出的关于个别物种的“点断平衡”理论推广应用到了生物的群落上。“点断平衡”理论的主要观点是物种进化是由突变和渐变相结合进行的。

3.3.1 协同进化的概念

协同进化一词是 Ehrlich 和 Raven (1964) 在研究蝶类与植物之间的作用关系时提出的。1980 年, Janzen 给协同进化下了一个严格的定义: 一个物种的个体行为受另一个物种的个体行为影响而产生的两个物种在进化过程中发生的变化。它包括三个特性, 即: 特殊性, 一个物种各方面特征的进化是由另一个物种引起的; 相互性, 两个物种的特征必须都是进化的; 同时性, 两个物种的特征必须同时进化。这种定义也称为一对一协同进化 (pairwise coevolution)。它与 1979 年 Rough Garden 的定义: “相互影响的物种间的同时进化”, 含义基本相同。由于这种定义极为严格, 自然界存在一对一协同进化的物种间的关系比较少见, 只发生于某些特殊的共生、寄生、共栖、竞争等物种之间, 如蝶类的拟态、虫媒花植物与传粉昆虫等, 因此, 许多学者更倾向于研究范围较广的被称为扩散的协同进化 (diffuse coevolution)。

扩散的协同进化定义为: 某一个或多个物种的特征受到多个物种特征的影响而产生的相互进化现象。这包括植物受到多种昆虫的取食而产生的物理和化学的防御机制及昆虫所获得的能降解多种植物的有毒物质能力等许多方面。这种定义有一突出特点, 即它包括相互影响物种之间的长期适应行为。目前许多学者所研究的协同进化, 多倾向于这种定义。

但由于对某一生物特征的长期适应行为与无机环境所引起的物种某些特征的进化, 其本质并没有什么不同, 因而有的学者认为广义的协同进化 (broad coevolution) 就等于进化。然而由于进化涉及的范围太广, 为了研究方便, 人们更加倾向于较为狭义的协同进化的定义, 即研究进化中的一小部分, 它排除了一些进化的物种是来自最初开始产生协同进化的祖先, 因而它不包括类似下述情形, 如植物进化后对甲虫类产生防御能力, 而这种防御能力后来被某些未发生变化的甲虫种类所克服或这些甲虫种类灭绝了。

协同进化是指自然生境中两个或多个物种, 由于生态上的密切联系, 其进化历程相互依赖, 当一个物种进化时, 物种间的选择压力发生改变, 其他物种将发生与之相适应的进化事件, 结果形成物种间高度适应的现象。

协同进化是生态系统内物种进化的一种类型, 包括生态系统内生命活动过程中关系密切的物种相互间的互惠和选择作用, 即一个物种的个体行为受另一个物种的个体行为影响而产生的两个物种在进化过程中发生的相互作用、相互影响的

变化。进化改变不但作用于个体对其特定生态位的适应，而且也会影响着整个系统的动态结构和功能。尽管选择只是作用于个体或种群的适应度，而不直接影响系统，但是由于系统当中物种的相互适应，必将导致整个系统也出现某些进化改变。

物种间的协同进化，可产生在捕食者与被食者、寄生者与寄主、竞争物种之间、植物与植食性动物及传粉动物之间等。协同进化的生物之间，选择压力不断地起作用，在这种适应与反适应的发展过程中，双方可能产生一种相互有利的稳定状态。

3.3.2 捕食者与被食者的协同进化

在自然界中，捕食（predation）是一种常见的种间关系，是指一种生物攻击、损伤或杀死另一种生物，并以其为食。前者称为捕食者（predator），后者称为被食者或猎物（prey）。生态学中对捕食的理解有两种，一种是狭义的捕食，专指食肉动物对食草动物或其他食肉动物的捕食，这也是传统意义上的典型的捕食；另一种是广义的捕食，是指除了狭义的捕食外，还包括食草动物取食植物、拟寄生、同类相食等。这里谈的捕食，是指狭义的捕食。

捕食者与被食者的关系非常复杂，这种关系不是一朝一夕形成的，而是长期协同进化的结果。捕食对于捕食者和猎物来说，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，而猎物为了生存则获得了逃避捕食的能力。在长期的进化过程中，捕食者和被食者均发展了一些有效的捕食对策和反捕食对策。

捕食对策就是动物为了获得最大的觅食效率采用的方法和措施。其中有形态学上的对策，如捕食者发展了锐齿、利爪、尖喙、毒牙等工具；也有行为上的对策，如运用诱饵、追击、集体围猎等方式，以提高捕食效率等。

在捕食者发展捕食对策的同时，为了有效抵御捕食者的捕食，被食者也相应地发展了反捕食对策。事实上，捕食动物的捕食对策和被食者的反捕食对策总是协同进化的。被食者的防御手段归纳起来大致有以下三类：隐蔽、逃避和防卫。

隐蔽就是动物利用保护色或地形、植被等手段来隐藏自己，从而避开捕食者，是一种最常见的反捕食对策，也是最可取的。与逃避和自卫对策比较，其能量消耗最少，而且多数情况下可有效地保存自身。保护色是动物为适应栖息环境而产生的与环境相适应的色彩，有可变的保护色，如变色龙；但更多的是不变的保护色。不变的保护色又分为两类：一为隐蔽色，它需要动物在姿势和行动上的配合，如许多鱼类背部颜色深，腹部颜色浅，以迷惑水上及水下的捕食者；二为分割色，其体色在周围环境的配合下，能使动物的轮廓变得模糊不清。拟态也是

保护色的一种，不过利用的是身体构造或行为方式去模仿那些被捕食者视为不可食的东西。但必须依靠一些行为上的配合，如保持长时间的静止不动等，来躲避捕食者的目光，避免被食。自然界中拟态的例子很多，例如蠹斯模仿树叶、尺蠖模拟枯树枝、热带小蛙模拟鸟粪（图 3-2）等；在南美亚马孙河流域有一种鲈鱼，形如败叶，与水中枯败落叶相混，能漂浮数小时而完全不动；南美热带地区还有一些颜色黄褐的蝴蝶，飞行的姿态就像枯叶随风飘落一般；而在蚱蜢中的拟态就更多了，有的像青草，有的像枯草，有的甚至像火烧草地后的残草。



(a)



(b)

图 3-2 拟态实例

(a) 一只热带小蛙静伏在一片树叶上，作为保护色的背上斑点如鸟粪般；(b) 尺蠖从树上支出躯体，保持僵直不动，和枝桠完全一样。如碰它，就会硬邦邦直跌地上，仍像一截枯枝

逃避是动物常采用的另一类反捕食对策，在逃避的过程中，被食者提高了感官的敏锐性，发展了奔跑的速度和耐力，它们依靠比捕食者更快更持久的奔跑或飞行能力，同时采用曲折路线，随时改变方向等方式逃避捕食者。比如瞪羚为了不成为猎豹的牺牲品就会跑得越来越快，但瞪羚提高了奔跑速度反过来又成了作用于猎豹的一种选择压力，促使猎豹也增加奔跑速度。捕食者和猎物的每一点进步都会作为一种选择压力促使对方发生变化，这就是协同进化。

自卫通常是发生隐蔽和逃避都来不及的情况下，猎物所采取的反捕食对策。如利用身体的利齿、蹄、爪、角、刺等器官作为武器进行自卫；有些则利用化学武器进行防卫，如臭鼬从肛门腺喷出的臭液，红蝶螭由皮肤腺分泌的河豚毒等。

还有一种反捕食对策是通过集群生活方式实现的。动物集群可以及时发现捕食者，群中通常有一些个体专门担当警卫任务，其他个体就可以放心地进行取食，一旦警报响起，迅速撤离。在鸟类和兽类中，这种现象比较普遍。另外，集群生活还有个好处是可以集中御敌，往往幼仔被保护在中间，成体围成一圈抵挡捕食者的进攻。

在捕食者和猎物的系统中，真正的一对一的协同进化关系是很少见的，通常

所看到的都是一个包括很多物种的猎物群体与一个捕食者群体的协同进化，这种形式的协同进化又被称为“扩展的协同进化”。在扩展协同进化框架内，常见到具有特化防御手段的猎物，而较少见到具有特化反防御手段的捕食者，两者在数量上是不平衡的，在进化速度上也是不对称的。

Vermeij (1987) 曾列举过很多特化防御和特化反防御的实例，但真正算得上的一对一协同进化的例子只有一个，就是加纳圆蛛 (*Araneus cereolus*)，它的织网行为在织网蛛中是极独特的。它在黄昏时将网建成，黎明时又将网拆毁，据说这是一种特殊的防卫行为，专门用来对付猎蛛蜂 (*Sceliphron*) 白天对它的捕食。但猎蛛蜂也有专门对付加纳圆蛛的反防御措施，就是渐渐改在傍晚时出来猎食。

深入分析一下猎物防御的进化速度与捕食者反防御的进化速度不对称的原因，可能有以下几个方面。①很多捕食者都是以很多种猎物为食，因此很难对一种猎物形成专门的捕杀工具，可以想像，如果对一种猎物形成捕食特化，必然会削弱对其他猎物的控制力，当专性猎物缺乏时，对捕食者种群的影响将是灾难性的。②由于一次捕食失败使捕食者失去的只是一顿饭，而猎物失去的是生命，所以猎物防御的选择压力要比捕食者反防御的选择压力大得多。③在很多捕食者和猎物系统中，捕食者每发生一代，猎物物种会发生好几代，这将会使猎物的进化速度比捕食者更快。④由于捕食者更多的是倾向于攻击较为常见的猎物类型，这种避稀选择 (apostatic selection) 使得捕食者难以形成捕食特化，当一种猎物的数量少到一定程度时，捕食者就会转而捕食其他更为常见的猎物，这就大大降低了对双方朝特化方向进化的选择压力。

3.3.3 植物与植食性动物的协同进化

植物在生存和发展过程中，面临着生长和防御两个问题，一方面要生长发育繁衍后代，另一方面除了要和自然环境斗争外，还要和各种取食者进行斗争。植物虽然没有逃避植食性动物的能力，但并没有全部成为植食动物的腹中美食，其中非常重要的因素是植物对植食动物的防御能力和植物和植食性动物之间协同进化造成的。植食性动物在进化过程中发展了自我调节机制，有节制有选择地取食；同时，植物在进化过程中也发展了防卫机制。Ehrlich 和 Raven (1964) 是这样论述植物和植食性昆虫间的协同进化的：昆虫的发展和植物在陆地上的发展是分不开的。最早的裸蕨植物是在志留纪登陆的，昆虫的祖先可能是在这稍后时期起源的，在白垩纪和第三纪，种子植物迅速发展起来，随之昆虫也达到了繁盛。在进化中，有些植物由于基因突变和重组，在体内产生了一系列次生物质，它们有些是有毒的；有些虽然无毒但可能降低或破坏植物的适口性，因而，这些植物摆脱了原有的取食者，得到更好的生存和发展，并在新的适应带上继续辐射进

化，可能逐渐形成一整科植物或亲缘关系相近的几个科植物，而且都含有最早突变体具有的特殊次生物质。而植食性昆虫也可以通过基因的突变或重组，出现一些新的能克服这类植物防御屏障的个体，于是，选择将这些个体带到一个新的适应层次，通过适应辐射，逐渐形成许多种或属。所以，可以说是植物的多样化导致了植食性动物的多样化；植食性动物的多样化也促进了植物的多样化。

植食性动物可对植物造成严重损害，这无疑对植物是一种强大的选择压力，在这种压力下，植物会采取一些有效的防卫手段。对于在演替早期阶段定居的一年生植物来说，主要依靠体小、分散分布和缩短生长周期来逃避取食；对长命植物来说，由于更容易受到动物的攻击，它们必须发展其他的防卫方法。主要有物理防御、生理防御和化学防御。

所谓物理防御，就是植物通过外形、颜色上的变化，或一定的物理结构或运动来避免微生物和动物的接触、啃食和破坏现象。如植物的植株外表具有角质层、蜡质及厚实的树皮，能有效阻挡病菌及小型昆虫的伤害；具有不同来源的刺等防卫器官；有些植物的叶子边缘还会长出一些又硬又尖的棘刺或钩，阻止动物的取食；让动物垂涎三尺的幼叶、嫩芽等幼嫩部位常有茸毛和香毛簇，可缓冲压力，阻碍毛虫蠕动。还有一些植物发展出拟态现象，如稗草（*Echinochloa phyllopogon*）与水稻外形几乎一样，只是叶基部无叶舌；非洲干旱地区的一种番杏科植物圆石草（*Lithops turbiniformia*，又名石生花），其肥厚肉质的叶片呈圆石状，往往还有斑点，跟周围环境中的石块极难辨认。

生理防御就是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食草动物的啃食。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，并有叶鞘保护，这样食草动物的啃食就不会影响它们的生长。而且被取食损害过的植物常会变得生长延续、变硬、纤维素含量增加、适口性降低等。

植物体内的化学防御物质有毒素、刺激性物质和干扰性激素三大类物质，除少数蛋白质外，绝大多数都属于次生代谢物质。已有研究证明，植物次生代谢产物对昆虫的觅食、生长、繁殖及存活均有显著的抑制作用。这些次生代谢产物包括生物碱、生氰糖苷、非蛋白质氨基酸等，是植物在进化过程中发展的一类专门对付植食性动物的特殊化学物质，是植物主动产生的。它们可以存在于植物的营养器官中，也可以存在于植物的繁殖器官中。如胶冷杉（*Abies balsamea*）等一些松柏科植物含有保幼激素，可干扰昆虫的正常发育，使之无法发生变态反应而失去生殖能力；茄科植物曼陀罗（*Datura stramonium*）的花含有莨菪碱、东莨菪碱和少量阿托品等，有麻醉、松弛肌肉、抑制汗腺分泌的作用，自古被用来制作“蒙汗药”，所以能抵抗大多数动物的啃食；羊角拗（*Strophanthus divaricatus*）的

羊角形状的果实中含有剧毒，能有效地防止植食动物的取食。另外，几乎所有的植物都在尚未成熟的果实中布置了毒素或不适口的物质，以避免被动物过早采食。植物防御化学物质的释放还具有不同程度的系统性和群体性，系统性是当植物某一部位受到动物刺激时，整株植物都会系统性地释放化学物质；群体性是当某一植株受到动物刺激时，其他植株也会释放化学物质。

许多植物在正常生长条件下几乎没有任何防御，但在受到伤害后，会产生抵抗能力，如尖刺开始生长，有毒化学物质开始合成，或在受伤后发生特异性生理反应及基因表达，产生特异蛋白，使植物变得不可食，或虽可食但会影响动物的发育，这类抵抗方式，叫“诱导抵抗”。这种亡羊补牢式的防御方式初看上去似乎只是降低进一步的损失，不如一直拥有化学或物理武器能够防患于未然，但它的防御代价却最小。防御是有很大代价的，如减少了植物生长、功能的投入，一些化学防御物质妨碍了互利共生生物的活动等，所以在有可能逃脱动物攻击的生境中，诱导防御是有利的。

植物对动物的任何防御毕竟是处于被动地位，而且都要付出一定的代价，而与害虫的天敌建立一种互利共生的关系，则是一种有效又经济的抵抗植食动物的对策。如高大的羊茅植株在草原上非常醒目，极易被植食动物发现，而在它的根部共生一种霉菌，能制造剧毒毒素，羊茅只要把根部的毒素输送到叶片就可以阻止植食动物的侵犯；金合欢树和蚂蚁的共生，有效地阻止了一些甲虫、毛虫等植食昆虫对金合欢树的啃食。

在植物形成一系列的防卫机制的同时，植食性动物也进化形成相应的适应对策。比如，为了采食大量植物，马、牛、羊等大型食草动物具有较高的齿冠，为了获取植物体液等营养物，昆虫逐渐特化出口器与触角等特征；当植物由于动物采食作用而产生毒素时，动物的生理代谢方式也发生适应性改变，或者迅速地排泄掉，如烟草天蛾幼虫取食烟草叶后，能迅速将食入的烟碱排泄掉，排泄物中的烟碱仍是有毒的；或者在体内产生特殊酶系统——混合功能氧化酶（mixed-function oxidase, MFO），它可以对进入体内的毒素和次生代谢物进行氧化、羧化或水解，最后与体内某些物质形成共轭物，从而达到解毒的目的，如巴西豆象（*Caryedes brasiliensis*）能通过体内高活性的精氨酸酶和脲酶将食入的刀豆氨酸水解，产生的尿素能以氨的形式被利用，这样既能解除刀豆氨酸的毒害作用又增加了氮源。少数适应的种类还会将毒素储存在自己体内，用做自身保护剂，这类动物一般都具有鲜艳色斑的警戒色，用以警告天敌它们的不可食性。一些大型草食动物还会通过调整草食时间以避免植物的有毒化合物。

植物与植食性动物协同进化的实例很多。如西番莲属（*Passiflora*）和纯蛱蝶（*Heliconius*）的协同进化；马利筋属（*Asclepias*）和金斑蝶（*Danaus*）的协同

进化等。

西番莲科的西番莲属是纯蛱蝶幼虫唯一的寄主植物。西番莲含有的生氰糖苷和生物碱，驱拒了除纯蛱蝶以外几乎所有的取食者。在进化中，纯蛱蝶适应了西番莲的苦涩味和毒素，专门在西番莲植物上取食，对纯蛱蝶的好处是食物稳定，没有竞争者。面对这种取食损害，西番莲也进化出各种对策来对抗纯蛱蝶，比如进化出多种多样的叶形，给雌蝶产卵带来麻烦，有时会将卵产错；还有一些西番莲会在叶柄或托叶等处长有大量花外蜜腺，吸引蚂蚁、胡蜂、寄生蜂等纯蛱蝶的天敌前来；更有甚者，有的西番莲的托叶形态拟态了纯蛱蝶的卵，因为纯蛱蝶的幼虫有相互残食的习性，所以雌蝶一般会避开已有卵和幼虫的地方产卵，更为有趣的是模拟卵的颜色是金黄色的，与即将孵化的卵和小幼虫的颜色相同，而不同于新产的黄色卵。有的西番莲还生有钩状微毛，能刺死幼龄小幼虫。

马利筋属植物由于含有强心苷，许多动物和昆虫都会远远避开，但黑脉金斑蝶 (*Danaus plexippus*) 雌蝶却专门在马利筋植物上产卵，幼虫就取食这种植物，很少有天敌捕食它。黑脉金斑蝶是著名的远距离迁飞昆虫，秋季，成千上万只斑蝶从北美出发，越过北美大陆到墨西哥近海的几个岛屿的植物上越冬，次年春季，再集体返回加拿大一带的马利筋植物上繁殖。在长距离的往返迁飞中，食虫鸟类也很少捕食它们。从现象上看，马利筋合成的强心苷并没有使自己受到保护，相反，获益者是几种昆虫，但这种强心苷却能很好地使植物避开大型草食动物的取食，因为马利筋会使牛、羊等家畜中毒死亡。

再比如，伞形科植物普遍含有线形呋喃香豆素，对许多昆虫都有驱拒作用，但黑凤蝶已适应了这种毒素专门取食伞形科植物。由于黑凤蝶的取食压力，有些种不仅有线形呋喃香豆素，还新增加了角形呋喃香豆素，它对黑凤蝶也是有毒的，因而避免了黑凤蝶的取食。这是植物和昆虫在取食方面协同进化较明显的例子。

3.3.4 传粉的协同进化

从广义上说，植物与传粉者在进化上无疑是相互影响的。大致从白垩纪开始，由于昆虫对花的访问，使得植物获得了比风媒更佳的异花传粉方式，促进了植物的更快发展。中生代和新生代被子植物的辐射进化，同样也使访花动物得以趋异进化。今天，在被子植物与传粉动物之间已经有着广泛互惠的依存关系。昆虫授粉作用可能只是从昆虫采集花粉和花蜜的单方获利开始，而后昆虫与其采花粉的植物之间的协同进化改变使得双方从这种关系中共同获利，因此，在植物—传粉者的关系中授粉成功率提高的利益使植物产生具有吸引昆虫的花。

动物依采集花种类的多少分为广集性、寡集性和单集性。广集性是指传粉者

可不加区别地采集许多种花，它们在形态和行为上和被采集的花没有特殊关系，如蝇类和甲虫等；寡集性的传粉者常常喜欢采集一类或几类花，并且当这类花消失或出现更有利的花时，也有能力转而采集另一类花，如许多蜂类和蜂鸟；单集性的传粉者一般只访问一种或几种花，如某种地蜂只访问某种眉兰，榕小蜂只访问无花果等。

广集性的传粉者不大可能对单个植物种的进化产生影响。传粉的协同进化只能在个体稀少而又零散分布的植物种和寡集性及单集性的传粉者之间产生。对于这样一些植物种而言，如果花被许多传粉者采集，则花蜜和花粉会大大浪费，而且柱头还可能被其他植物的花粉所挤满。在这里，“最有效的传粉者原则”在起作用，即自然选择总是倾向于使花保持能够吸引最佳传粉者的性状。由此看来，植物对传粉者专化的选择要甚于传粉者对植物专化的选择，当然一种植物也不需要专化到只依赖一种传粉者，很多植物常常有形态类似、行为和营养需要相似的一组传粉者为其传粉。下面是迄今为止研究的比较深入的几个协同进化的例子。

3.3.4.1 长距武夷兰和长吻天蛾

生长在马达加斯加的长距武夷兰（*Angraecum sesquipedale*）是蛾媒花植物，它的花为白色六放状，唇瓣下有一个绿色鞭状的蜜腺距，长度可达11英寸^①半，但只有下面的1英寸半充满了花蜜。这种兰花的蕊喙叶状，盖在柱头和蜜腺距口的上面。在白天完全无气味，一到夜晚就散发出强烈的气味以吸引传粉者，直至次日凌晨。为这种兰花传粉的蛾子叫非洲长吻天蛾（*Xanthopan margani predicta*），它有着和身体一样长的吻。当它被兰花气味吸引来取食蜜腺距深处的花蜜时，其吻基部必会下压蕊喙，于是就将吻基部的花粉团传给柱头，也能将此花的花粉团带出，当取食另一株兰花花蜜时，帮助兰花完成受精作用。

3.3.4.2 眉兰和地蜂

眉兰（*Ophrys*）分布在欧洲、地中海和非洲，种类很多，形态和色泽多样，但都是虫媒花。它们并不分泌花蜜，而是依靠气味和花形，通过“欺骗”的手段，一代又一代地吸引雄蜂坚贞地为其传粉。眉兰在进化过程中，为了吸引雄蜂的造访，其花不仅模拟了雌蜂的形态和色泽，也模拟了雌蜂所释放的性信息素如杜松烯等成分，气味令雄蜂如醉如痴，又加形态和色泽的相似，并且还具有刺毛等逼真结构，立刻使雄蜂兴奋起来并产生交尾企图，在这个假交尾的过程中，就给眉兰传递了花粉块。如果只有形态的相似，而无性信息素的吸引，雄蜂是不会光顾的。目前已发现在15种眉兰中有这种假交尾现象，雄蜂有地蜂、分舌蜂和一些泥蜂等。

① 1英寸=0.0254m，下同。

3.3.4.3 榕小蜂和无花果

榕属 (*Ficus*) 有 500 多种, 都是隐头花序, 因其“不花而实”, 故叫无花果。隐头花序内有单性的雄花和雌花, 专有榕小蜂为其传粉。薛荔 (*Ficus pumila*) 是我国南方的一种榕属植物, 它有一种特殊现象, 就是同一花序中的雄花花粉要给次年的另一花序中的雌花受精, 这么复杂的受精过程, 如果没有榕小蜂的参与, 恐怕是无法实现的。薛荔有两种隐头花序, 一种可结实, 一种是不结实的瘦花, 瘦花只供榕小蜂产卵繁殖。每年 5 月瘦花长成, 榕小蜂由顶孔进入产卵, 此时并不见雄花。次年 5 月榕小蜂羽化, 雌蜂正常, 雄蜂退化无翅, 此时花药成熟, 雌蜂交尾后带着花粉从孔中爬出飞入另一个隐头花序中。若是进入结实的隐头花序, 则正好给开花的柱头完成了传粉, 雌蜂死去; 若是进入瘦花, 则雌蜂又开始产卵繁殖。

在这种协同进化过程中, 虽然薛荔牺牲了一些子房即瘦花供小蜂寄生, 但保证了传粉的有效性, 也防止了花被其他昆虫伤害, 这对该种属的繁衍和发展是有利的。榕小蜂虽也牺牲了一些个体 (如进入结实花序中的雌蜂), 但却使种族获得了稳定的食物供应和安全的栖身之所。

从以上的例子不难看出, 这些植物与传粉者在形态和功能上有着十分紧密和精巧的相互适应、彼此依赖、互惠共生的关系, 甚至发展成一对一的相互关系, 这是在漫长的进化历程中, 它们相互选择相互适应共同发展的结果。

3.3.5 寄生物与寄主的协同进化

寄生物利用寄主种群的对策与捕食者利用猎物的对策是不同的。猎物的死亡是捕食者捕食的必然结果, 但寄主的死亡却常常导致寄生物的死亡。因此, 捕食者的进化适应是使它们的捕获能力达到最大, 但对寄生物来说, 却存在着一种巨大的选择压力, 迫使它们把自己的食物消耗保持在寄主能够忍受的水平上, 尽量减少对对方的干扰和损害, 从而最大限度地减少对方的反适应。生物之间的适应和反适应过程是一个持续的螺旋式发展过程, 选择压力不断地在起作用, 最终将使寄生物与寄主共同进化达到一种平衡状态: 寄生物朝减少寄主致病性的方向进化; 而寄主则通过增强自身免疫力和抗性朝减弱寄生物危害方向进化。当寄生物偶然传播到一个新种寄主时 (常常是人、家畜或作物), 寄生物和寄主之间的这种平衡就被打破, 就可能会引起一场广泛传播的流行病。

在寄生关系中, 一种适应很差的寄生物常遭寄主的排除或致寄主于死地, 这两种情况下都会导致寄生物的死亡; 相反, 一种适应性很强的寄生物只带给寄主很小的损害, 使寄主不仅可以忍受而且能很好地生存下去, 这样寄生物本身的延续也就有了保障。寄生物和寄主之间这种协同进化肯定将导致一种彼此干扰最小

的平衡状态，这种关系甚至会逐渐发展成一种互惠关系。如绿水螅（*Hydra viridis*）体内的绿藻虫（*Zoochlorella*）使绿水螅呈现绿色并能在缺乏食物时进行光合作用，显然，绿藻虫一度曾是一种兼性寄生的原生动物。地衣也是从菌类和藻类间的寄生关系中发展起来的一种极为成功生命形式。另外，有蹄动物瘤胃中的共生菌能使有蹄动物消化植物纤维素并对动物的消化生理产生极大影响，这些共生菌原初完全是寄生菌。

但在拟寄生种类中，寄生物可以杀死它们的寄主，因此它们对寄主种群的影响同捕食者对猎物的影响似乎没有多大区别，但仔细体会，还是有区别的。如寄生物需要较长时间才能杀死寄主，而且它们对寄主的消耗很少，大部分是留给了腐食者和分解者。在大多数情况下，寄生物虽然不杀死寄主，但却可以降低寄主对外来压力的抵抗力，寄生物也可能造成寄主的不育。如一种蛤（*Transenella*）的寄生线虫可将寄主的卵巢吃光，这虽然不能马上影响寄主的种群数量，但却大大抑制了寄主的生殖。

总之，寄生物与寄主协同进化的结果，常常是有害的负作用减弱，甚至演变成互利共生关系。

3.4 动物行为生态与进化

动物是自然界各种不同地理环境中最为活跃的要素，它们能够非常敏感地反映出作为其生存空间的质量优劣及其变化状况。森林、草原、沙漠、农田、水域等各类生态系统内的物质转化和能量流动过程中，都有动物的参与。自然界中的野生动物都有选择适宜生存环境的能力，并繁衍它们的后代，而不适宜的环境，就常常成为限制某些动物生存和分布的条件。尽管自然界中的各种环境要素对于动物的发展具有种种限制，但是动物总会不断地通过适应环境以求得生存。这种适应通常表现在动物的形态结构、生理机能和行为生态方面的种种特征上。动物对生存环境的适应性是经历了无数代长期的自然选择而形成的。能够存活而延续至今的物种，应该说都是在生存竞争中的胜利者，也就是经受了自然淘汰和动物种间斗争严峻考验后的“适者生存”者。由此可见，环境限制动物，动物适应环境，两者之间是一种对立统一的关系。任何一种动物时刻都要受自然界各种环境因素的影响，并进行着改变，然而，动物也在这种影响和改变过程中，做出相应的适应反馈，作用于外界环境。也就是说，动物不断地从自然界里汲取或获得一定的物质、营养来建造其自身，同时又把生命活动过程中产生的物质排入到自然界里去，并且影响改变着环境。

动物行为是指动物对环境条件（包括内、外环境）刺激所表现出的有利于

自身生存和繁殖的可见动作或反应。动物的行为特性与动物的形态特性和生理特性一样，不仅同时受到遗传和环境两方面的影响，而且也是在长期进化过程中通过自然选择形成的，因而同样具有种的特异性。有时，两个在形态上难以区分的物种，却可以通过行为加以辨识，在自然界，行为型也常常是近缘种的种间隔离标识。动物行为生态是动物行为与生态的交叉，主要研究生态学中的行为机制与动物行为的存活值、适合度和进化过程。

3.4.1 动物进化规律

动物的进化是循着一定的规律由简单到复杂，由低级到高级的途径演变着或走向灭绝，其演变途径亦遵循着一定的进化形式，如线系进化、趋同进化、平行进化、停滞进化、趋异进化和适应辐射（图 3-3）。

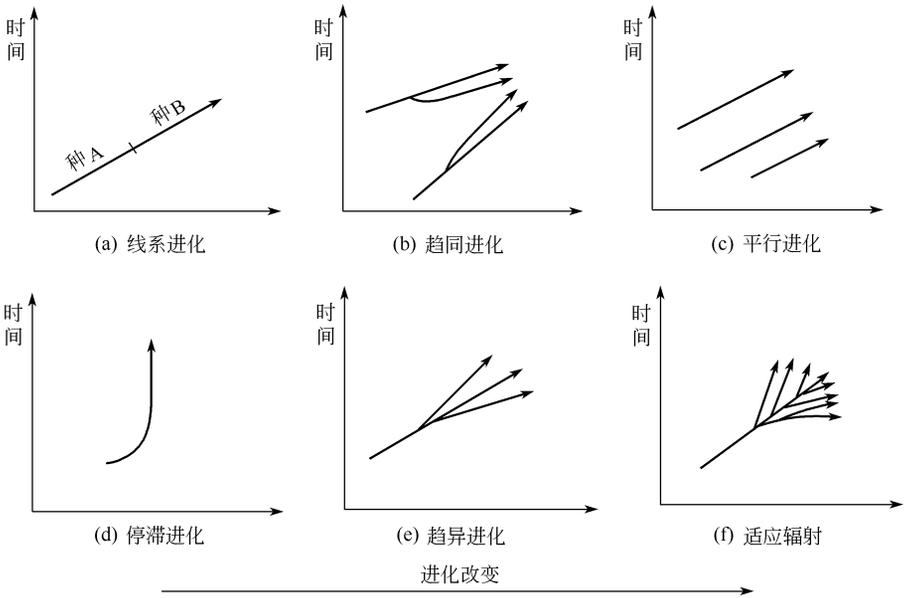


图 3-3 不同的进化类型

3.4.1.1 线系进化 (phyletic evolution)

也称前进进化，指一个物种沿着一条线系在地质时间中发生的进化。前后出现的种由于在时间上的分隔而不得交配，所以这样的种又称时间种。

3.4.1.2 趋同进化 (convergent evolution)

不同类群、亲缘较近的动物，由于生活在极为相似的环境下，不对等的器官，就会出现相似的性状，这种进化现象，就叫趋同进化。这些器官的形态和功

能相似，但起源和结构不同，因此属于同功器官。如适应飞翔生活的昆虫和鸟类都有翅的结构，但昆虫的翅是由背板和侧板的一部分扩张形成，而鸟类的翅膀则是由前肢变成的。

3.4.1.3 平行进化 (parallel evolution)

不同类群、亲缘较近的动物，由于生活在极为相似的环境下，对等的器官，就会出现相似的性状，这种进化现象，就叫平行进化。例如灵长目的长臂猿和贫齿目的树懒都营树栖生活，都发展了悬挂的器官——长臂和钩爪。再比如，有袋目的袋鼠和啮齿目的跳鼠都过着地面跳跃生活，所以它们都具有较长的后肢，尾都具平衡和支持身体作用。通常，平行进化和趋同进化不易区分，一般说来，如果后裔的相似程度大于祖先的则为趋同，如相似程度差不多，则为平行进化。

3.4.1.4 停滞进化 (stasigenic evolution)

代表一个物种的线系在很长时间里没有前进进化也没有分支进化，称停滞进化。如一些物种在几百万年或相当长的时间中基本保持相同，可称为“活化石”。比如肢口纲的鲎、头足纲的鹦鹉螺、总鳍鱼类的腔棘鱼等，这些物种在几百万年中只有非常轻微的改变。

3.4.1.5 趋异进化 (divergent evolution) 和适应辐射 (adaptive radiation)

趋异进化也叫分支进化，是指由同一祖先线系分支出2个或多个线系的进化形式。而适应辐射是指在相对较短的地质时间内，由一祖先线系经辐射分支而形成多分支密集的线系丛，一个线系丛往往代表一个种以上的分类单元。每一个新形成的物种都对应着一个不同的生态位，或开拓一个新环境或选择一种新的食物资源，它们各自通过特化的结构适应特殊的生活方式，从而减少了相互之间的资源竞争，有利于物种的存活和发展。适应辐射是趋异进化的一个特例。

适应辐射在一些远离大陆的群岛上表现得比较明显。夏威夷蜜鸟的适应辐射是一个极好的实例(图3-4)。蜜鸟的祖先是食蜜食虫的鸟类，当这些最初的迁入者到达夏威夷群岛后，迫于环境的选择压力，为了减少彼此在食性上的竞争，快速适应辐射出不同形状的喙，很快就填满了大量的空缺生态位。以果实和种子为食的鸟喙是粗短形；以昆虫和花蜜为食的鸟喙是细长形。同是食虫鸟，其鸟喙形状也有差别，如 *Hemignathus obscurus* 的上下喙几乎等长，呈弧形向下弯曲，当它沿着树干跳来跳去时可用镊子状的喙把昆虫从裂缝中夹出来；*H. lucidus* 的喙也是上下弯曲的，但下喙比上喙短粗，当它在树干上寻觅昆虫时常用下喙剥撬疏松的树皮；*H. wilsoni* 的喙改变更大，下喙直且粗重，可用它像啄木鸟一样猛烈敲击树木探取昆虫，为了不使纤细的上喙成为障碍而保持张开状。

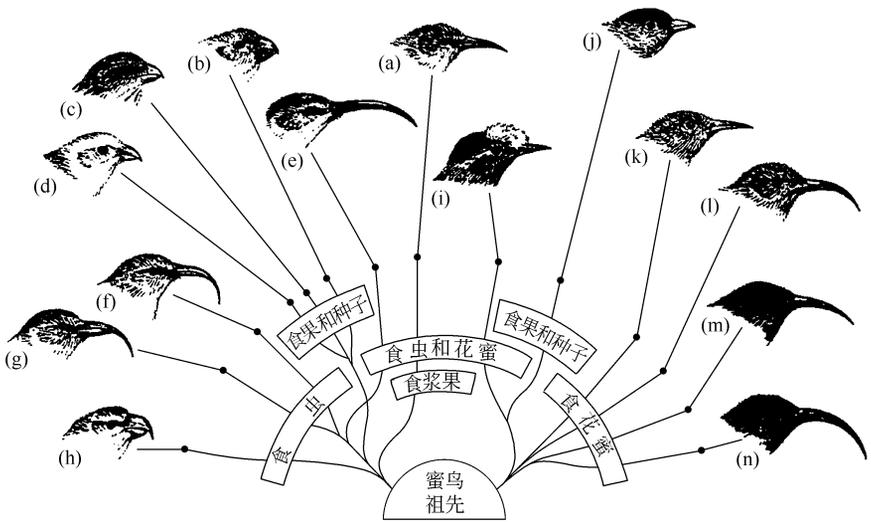


图 3-4 夏威夷蜜鸟的适应辐射

- (a) *Loxops virens* 从树皮缝中探食昆虫，也吃花蜜和浆果；(b) *Psittirostra kona* 吃种子，已灭绝；
 (c) *P. cantans* 吃各种果实和种子；(d) *P. psittacea* 吃种子；(e) *Hemignathus obscurus* 吃昆虫和花蜜；
 (f) *H. lucidus* 吃昆虫；(g) *H. wilsoni* 吃昆虫；(h) *Pseudonestor xanthophryx* 吃天牛的幼虫、蛹和成虫；
 (i) *Palmeria dolei* 吃昆虫和花蜜；(j) *Ciridops anna* 吃果实和种子，已灭绝；
 (k) *Himantion sanguinea* 吃花蜜；(l) *Vestiaria coccinea* 吃花蜜；
 (m) *Drepanis funerea* 吃花蜜，已灭绝；(n) *D. pacifica* 吃花蜜，已灭绝

3. 4. 1. 6 进化的不可逆性

动物在进化过程中所丧失的某些器官及其功能，即使后代重新回到祖先原来生活的环境，也不会重新恢复。这种规律，称为进化的不可逆律 (irreversibility rule)。该规律由古生物学家多洛提出，也称多洛定律 (Dollo's law)。例如，陆生脊椎动物是用肺呼吸的，它们是从鳃呼吸的水生脊椎动物进化而来，虽然鳖、鲸、海豚等又回到水中生活，它们的呼吸器官也只能是肺，不可能再回到鳃的结构。动物的痕迹器官，一般也不会重新发达起来。鸟类的祖先原是有牙齿的，但牙齿一旦退化就永不再恢复。

进化是不可逆的，现存的生物仍在不断地进化之中，虽然至今仍有大量的单细胞生物和其他低等生物，但与远古时代的单细胞相比，它们无论在结构与功能上都有区别。另外虽然“返祖现象”与进化的不可逆性不相一致，但这种现象是少量的、局部的，同时也说明进化的不可逆理论是相对的。正因如此，所以生物一旦灭绝就不可能再生，我们更应维护好物种的多样性。

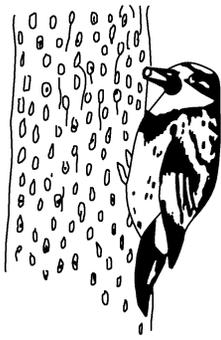
3.4.2 动物的储食行为与进化

由于气候具有周期性变化的特点，作为动物食物的植物资源也会随之出现周期性变化，这对于以植物种子或果实为食的动物来说显得尤为重要，为了安全地度过严寒的冬季、酷热的夏季和干旱等食物短缺季节，很多动物在正常的觅食行为之外，还进化出了储食行为，以备食物不足时之需。

储食行为在啮齿动物得到了最高度的发展，因为在它们的一生中常常会遇到食物歉收年，因此，在食物丰盛的时候，它们就会储存大量的果实和种子作为储备。这种储食行为的启动，往往是由多种诱因引起的，而且这些诱因同动物周围的环境条件密切相关，如生活在北方的啮齿动物的储食活动常随着温度的下降、光周期的缩短而加强；但一些荒漠栖居者却在高温条件下储食活动最为强烈，因为荒漠地区的食物短缺常常是跟高温相联系的。

具有储食行为的鸟类很多。山雀属（*Parus*）鸟类就是其中之一，它们的储食倾向随着海拔高度的增加而增加，可能是因为高海拔地区的寒冷时间较长，而在寒冷季节食物贫乏或难以找到食物的缘故。据研究，山雀属的小型种类比大型种类表现出更强烈的储食行为，这是因为两者的表面积与体积的比值不同，小型种类散热更快，相应地需要的食物就更多。生活在高海拔地区的大山雀和青山雀未发现储食行为，但冬季在山上没什么食物时，它们会游荡到居民点觅食。生活在高纬度和高海拔地区的鸦科鸟类的储食行为也屡见不鲜，如松鸦（*Perisoreus canagensis*）会用黏稠的唾液将食物聚成一个个食物团加以储存；肉食性的渡鸦（*Corvus corax*）在掠食后常常先把瘦肉吃掉，把脂肪储存起来，因为脂肪不易腐烂。营集体生殖的橡树啄木鸟（*Melanerpes formicivorus*）的储食行为更是有趣。它们通常是由两对生殖鸟和许多只非生殖帮手鸟组成一个繁殖单元，通常占有一个永久性的领域，并在领域内建造橡实和松子的储藏所。领域内只有一个鸟巢，两只生殖雌鸟共同产卵，大家一起来帮助孵卵、育雏和保卫。这些食物储藏所是由橡树和松树树干上成千上万个洞组成（见图 3-5），这些小洞是橡树啄木鸟经几代的努力啄出来的，有的树干上有多达 3 万个小洞。一到秋天，全体成员都很努力地收集坚果种子，并把它们小心地存放在树干的小洞中，以备冬季和来年春季（生殖季节）食用。

捕食动物的储食行为就更多了，但这种储食行为与啮齿类动物那种刻意的储食行为不同，它常是在捕到较大或较多的猎物而又一次吃不完时，才将一部分猎物储存起来。一般来说，它们并不过多捕杀猎物，常是够吃就行或稍有剩余。但偶尔也会猎杀大大超过它们食量的猎物，有人曾报道过在自然环境中狐狸（*Vulpes vulpes*）大量捕杀巢群中的红嘴鸥（*Larus ridibundus*）的事实，但狐狸并没有有效



(a) 橡树啄木鸟的储藏所



(b) 橡树啄木鸟的 2 只雄鸟和 1 只雌鸟
(右下, 头部黑带较宽者)

图 3-5 橡树啄木鸟的食物储藏所

地利用这些猎物。有时它们也会将猎物储藏起来,但以后却很少把它们挖出来吃掉。Krunck 认为,只有在猎物异乎寻常地多而又易受到攻击的情况下,才会发生这种过捕现象,自然界中这种机会是很罕见的,以至于动物不能或者没有机会形成防止过量猎杀的反馈机制,而猎物应对这种局面的反捕食策略也无法形成。

有储食行为的昆虫中,蚂蚁是比较突出的代表。比如以植物种子为食的“收获蚁”,春天,它们会在巢穴附近播种,当秋天果实成熟时,工蚁倾巢出动,采集种子并搬运回巢,然后将种子去皮、咬碎、嚼烂后制成一个个小块,当天气晴朗时,再将这些小块干粮搬到巢外暴晒,晒干后储藏在专门的地下库房中,以备冬天无粮时食用。还有一种生活在北美沙漠中的“储蜜蚁”,巢中的部分特殊工蚁会把自己的腹部当做储蜜罐储存蜜汁,以备群体在沙漠缺食之需。蜜罐中的蜜汁来自外出采食的工蚁,它们将采回来的蜜露、花蜜和沙漠植物的水分等回吐给“储蜜蚁”,当“储蜜蚁”感到自己肚皮再也装不下蜜汁时,就爬上地下蚁穴中“储藏室”房间的顶部,将自己挂在房间中。以这种活储蜜罐方式储藏食物可保鲜至几个月,足以应付沙漠中不稳定的食物供给。

以上种种实例说明,储食行为是动物在漫长的发展过程中,面对变幻莫测的生活环境和不稳定的食物供给而进化出来的一种适应行为,这种行为对物种本身的生存繁衍意义重大。有些动物即使是在非饥荒年份也本能地储存食物,这不能不说是一种高度的适应性,因为在食物丰收之后,接着到来的往往是歉收和饥荒。

3.4.3 动物的利他行为与进化

在生物进化过程中,自然选择使得个体的行为具有自私的性质,为了自身更

长久地生存和更多地繁衍后代，不顾及物种或群体的利益，最终是使个体的生殖成功率达到最大，这种生存竞争的例子自然界中处处可见。比如南极洲帝企鹅在下水之前为了确定水中是否有海豹，往往相互往水中推拥，让同伴做替死鬼，这就是典型的利己行为。但动物的行为并不是所有时候都是自私的，个体间的相互合作也是处处都能见到的：如几只狮子或几只狼经常进行联合狩猎；许多鸟和哺乳动物在天敌来临时，会发出警报或做出将天敌引开的举动，以暴露或牺牲自己的方式来拯救同类动物等。这些都是明显的利他行为表现。

利他行为 (altruistic behavior) 是指一个个体以牺牲自己的生存和生殖机会为代价去帮助其他个体繁殖更多的后代。利他行为在动物界是普遍存在的。在社会性昆虫中，不育雌虫 (如工蜂、工蚁、兵蚁) 从不进行生殖，但却把自己的一生都献给了整个群体的繁育、保卫工作。蜜蜂的工蜂生有螫刺，用以攻击接近蜂巢的捕食者，而当它们实施攻击之后，螫针就会留在捕食者体内，并导致工蜂的死亡；白蚁的蚁冢如果被敌人打开，兵蚁就会前赴后继向外移动，以围堵缺口，表现出“勇敢”的保卫群体的行为。在非社会性昆虫中，如雌蜘蛛和雌螳螂仅仅为了获得一顿美餐，在“新婚之夜”就残忍地将自己的“夫君”吃掉，而雄蜘蛛和雄螳螂明知道等待自己的是极端悲惨的命运，却依然“义无反顾”，或许这是它们期待已久的一次机会，因为它们遇到雌性的概率很小，错过了也许就终生不能交配，因此为了“新婚夫人”有更好的营养将自己的后代培养长大，这样的牺牲在它们看来也是值得的。在哺乳动物中，利他行为也随处可见。例如，斑马在非洲沙漠地带觅食时，如果遇到凶猛的狮子，强壮的公马便掩护着老、幼奔逃。这些公马不时地并排扬蹄踢踢，以阻止狮子的追赶，有的公马会骤然放慢脚步，向着飞奔而过的同伴发出一声长鸣，然后横躺在地上，以自己的生命换取了同伴的安全。

但也并不是所有的利他行为都需要付出如此巨大的生命代价，有些动物的利他行为所付出的代价比较小。如吸血蝠 (*Desmodus rotundus*) 的共享血液。吸血蝠靠吸食其他动物的血液为生，如果一只吸血蝠两天都吸不到血的话，就有可能饥饿而死。在吸血蝠种群中有相当一部分个体夜晚觅食时吸不到血，于是它们便会在白天的栖息场所向其他个体乞食一些血液，那些在前一天晚上吸饱了血的蝙蝠常常会反吐一些食物给饥饿的伙伴。供血蝙蝠把本来用于自己生存或自己后代生存的食物无偿地让给了受血的蝙蝠，使它增加了生存的机会。毫无疑问，这种食物分享是利他主义的。

达尔文进化论中所论述的自然选择作用的最终目的是使动物的行为和生活史对策达到最适状态，最终是使个体的生殖成功率达到最大。但为什么会进化出这些以牺牲自身利益，而去帮助其他个体获得最大的存活和生殖机会的利他主义者

呢？这些利他行为到底是如何进化而来呢？

关于利他行为的进化原因有四种假说：亲缘选择、互惠、蒙混和回报假说。其中亲缘选择和回报是表现型水平上的利他行为，而在基因型上则是自私的；互惠并不含有任何利他行为的成分，只是某种形式的合作行为；蒙混则是彻底利他的，不论在表现型还是在基因型上都是利他的，被蒙混者从利他行为中没有得到任何好处。一般来说，亲缘选择和回报主要发生在物种内，而互惠和蒙混既可发生在物种内，也可发生在物种间。

3.4.3.1 亲缘选择

亲缘选择假说最初是由汉密尔顿（William Hamilton）提出的，并建立了相应的数学模型，后来道金斯（Richard Dawkins）对其基本思想做了进一步阐述。其思想核心是借助于对亲属提供帮助而增加自己对未来世代的遗传贡献，因为个体间的亲缘关系越近，体内共占同一基因的概率就越高。亲缘选择所增进的有时不是个体的直接适合度，而是个体的广义适合度。适合度是衡量一个个体存活和生殖成功机会的一种尺度，适合度越大，个体存活的机会和生殖成功的可能性越大；直接适合度是指通过自身繁殖而得到的适合度；而广义适合度则不以个体的存活和生殖为尺度，而是指一个个体在后代中传布自身基因或与自身基因相同基因的能力有多大，能够最大限度地把自身基因传递给后代的个体（不一定是通过自身繁殖的方式），则具有最大的广义适合度。实际上，亲缘选择就是选择广义适合度最大的个体，而不管这个个体的行为是不是对自身的存活和生殖有利。所以这种利他行为在表面上看是利他的，而在本质上仍是自私的。

这一假说有助于阐明自然界中广泛存在的一系列利他行为。如蜜蜂、蚂蚁等群居昆虫，具有一种被称为单倍-二倍体性的性别决定系统。这类昆虫的雄性由未受精的卵发育而成，并且只有一组来自母亲的染色体，属于单倍体，而雌性则是由受精卵发育而成的，有两组染色体，一组来自二倍体的母亲，一组来自单倍体的父亲，属于二倍体。所以同群的工蜂（雌性）之间来自父亲的那一半基因是完全相同的，另一半基因来自母亲两组基因中的一组，所以这一半基因可能是相同的也可能是不同的，若按概率计算，来自母亲的一半基因在同群工蜂间相同的概率是25%，所以，姐妹间平均共享的相同基因概率总和为75%，和自己亲自生殖后代相比（母女之间只有50%的基因是相同的），不如帮助母亲（蜂后）喂养自己的同胞姐妹的广义适合度大。所以，虽然工蜂没直接参加繁殖，但通过保护其父母和整个群体的繁衍，其确保自己的基因生存这一繁殖目的依然得以实现。与此同时，雄蜂仅继承了母亲的一半基因，没有父亲基因，与其姐妹共享基因概率仅为25%。因此就其亲缘关系而论，工蜂与姐妹间的关系比兄弟更亲，所以，当由于某种原因导致蜂群内部自相残杀时，被杀的首先是雄蜂。可见，基

因的传递不一定非得通过自己繁殖的形式实现，如果帮助母亲的利他行为能使母亲额外多繁殖的后代数超过自己独立繁殖时所能繁殖的后代数，这种利他行为就会受到自然选择的青睐而进化。

亲缘选择是动物利他行为进化的最重要机制，根据汉密尔顿模型的预测，自然界所看到的大部分利他行为都是发生在彼此有密切亲缘关系的个体之间。但这一理论却不能解释非近亲有机体之间存在的利他行为。

3.4.3.2 互惠合作

互惠假说的主要论点是动物通过彼此之间的相互合作，双方均获得生存和繁殖的净收益。这种互惠会发生在同物种之间，如彼此没有亲缘关系的雄狮形成小的狮群，通过互惠联盟，最终都得到了繁殖的成功；也可以发生在不同物种之间（在第2章种间关系中已有论述，此不赘述）。

3.4.3.3 蒙混

蒙混是指施与者被接受者所欺骗而表现出的利他行为。这是真正的利他，施与者从这种利他行为中一无所得，但起因却是被骗。最明显的例子是杜鹃鸟的巢寄生行为（图3-6）。蒙混也可以发生在同一物种内，如某些雌鸟会将自己的卵产在同类的巢中，这样它就不必自己孵卵和育雏，从而减少了自己的生殖投资。

众所周知，杜鹃鸟有向其他鸟类巢中产卵的巢寄生行为，它倒是获得了寄主的利他行为，但提供利他行为的寄主却损失了自身的生殖投资，如丢掉自己的卵，浪费了自己的时间，养育杜鹃后代所浪费的能量等，从收益角度来说，由于寄主所做的贡献并未得到繁殖的回报，因此自然选择应该是有助于寄主获得不利于杜鹃而有益于自己繁殖的行为性状。的确，面对杜鹃鸟的寄生给自己带来的损害，在漫长的进化历程中，寄主也相应地



图 3-6 栗斑腹鹊巢中寄生了一枚大杜鹃卵（高玮摄）

进化出一些行为对策，主要表现在对寄主卵的鉴别上。寄主的卵鉴别能力常与杜鹃巢寄生的进化历程有关，而与寄主鸟类的分类归属无关。在杜鹃鸟的分布区，既存在着杜鹃喜欢的寄主，它们容易接受外来的卵；也存在着适宜做寄主，但因能鉴别异卵而很少被寄生的种类。前者被寄生的进化历史可能较短，还没有在整个种群中进化出排斥异卵的行为，所以它们基本可以接受任何奇特的卵；而后者被寄生的进化历史可能较长，已经能使整个寄主种群对异卵进行鉴别并做出行为

反应（如丢弃）。所以，我们有理由这样预测：不适合做寄主的鸟一般不排斥异样卵，因为它们没有与杜鹃相互作用的历史；而适合做寄主的鸟则排斥异样卵。这一结论在多种鸟试验中已得到证实。如在小洞中筑巢的鸟类和以种子喂幼雏的鸟类（如蓝山雀、金翅、朱顶雀等）均不适合做寄主，它们都不表现排斥异卵的行为，对巢附近的杜鹃鸟也很少有攻击行为；而在一些敞口巢和以无脊椎动物喂幼雏的鸟类（如芦莺、苍头燕雀等）中，则表现出强烈的排斥异卵行为。

寄主对杜鹃卵的排斥程度取决于它们彼此之间进化时间的长短。完全缺乏卵鉴别力的岩鹳或许提供了杜鹃与寄主共同进化的早期情形。寄生于岩鹳的杜鹃产下的暗淡并带有斑点的卵，与寄主的纯正蓝色的卵明显不同。从历史资料得知，岩鹳作为受害者至少有 600 年了，但目前英国被寄生的岩鹳巢仅有 2%，可能需要经历数千代，岩鹳对卵的鉴别才会遍及整个种群。

在漫长的自然选择中，寄主的卵鉴别能力与杜鹃卵形态是协同进化的，杜鹃为了寄生成功，尽量产出与寄主卵相似的“拟态卵”，如英国大杜鹃（*Cuculus canorus*）在分布于荒地的草地鹳（*Anthus pratensis*）的巢中产下类似于草地鹳的褐色卵、在生活于沼泽地带的芦莺（*Acrocephalus scirpaceus*）的巢中产下与寄主相仿的绿色卵、在生活于乡村旷野的鹌鹑巢中产下与寄主相似的暗淡灰白的卵。某地的杜鹃主要向哪些种鸟类的巢中产卵，是相对稳定的。而寄主为了自身繁殖成功必须选择出更加锐利的鉴别力。总之，杜鹃和寄主之间的协同进化会导致更为错综复杂的适应和反适应。

从生物进化和适应的角度来说，杜鹃要想寄生成功，必须具备以下条件：①选择的寄主的食性基本与己相同；②寄主巢易发现，且是当地数量多、分布广的优势种；③产卵时不能被寄主亲鸟发现，必须快速而隐蔽；④寄主的卵孵化期、育雏期与杜鹃一致。这样寄主才能以其固有的本能行为，将杜鹃雏鸟顺利养大。杜鹃为了寄生成功，可以说是煞费苦心。

3.4.3.4 回报

回报假说的中心意思是说，如果一个利他行为给受益者带来的好处总是大于利他者因利他行为所付出的代价，并且这个帮助在将来的某个时候能够得到相应的回报，那么双方都会有所收益。比如，今天 A 帮助 B，明天 B 帮助 A。回报在动物群体中的进化存在着欺骗的可能性，因为与互惠不同，回报使得两个动物得到好处时在时间上有个延迟，后者可能接受前者的好处，但拒绝在以后报答。

所以，回报这一利他行为进化的前提条件是个体间能相互识别，并具有识别欺骗行为的能力；而且互相回报的双方要有足够多的重复相遇次数，以便使双方在提供帮助和接受帮助的相互关系中能够互换位置，最终使所有提供帮助者都得到好处；还有就是受益个体得到的好处必须大于利他个体所付出的代价。如此才

会得到自然选择的优待而存在下去。

吸血蝠的共享血液就是回报式利他行为，它们的共享行为只发生在彼此有密切亲缘关系的个体之间和虽无亲缘关系但经常同栖一处的群体之间。图 3-7 是吸血蝠的受益个体得到的好处和利他个体付出的代价的比较。吸血蝠吸血后的体重是随时间而呈负指数下降的。因此，一只吸饱了血的蝙蝠（体重为 D ）为其他个体提供少量的血（5% 体重），只能使它沿着横坐标向右移动很小的距离（图中的 c ），但这少量的血却能使一只饥饿的蝙蝠（体重为 R ）得到巨大的好处，能使它在横坐标的位置大大向左移动，这意味着远离了死亡。这就是说，为饥饿者提供血液对利他者来说代价很小，但对受益者来说收益很大，大多数情况下，这一点点血液就能拯救一个饥饿者的生命，使它能够生存到下一个夜晚再次外出觅食。但世事难料，今天的利他者可能在明天就成为饥饿者，今天的饥饿者明天可能就会吸饱了血，这时它们的角色就会发生互换，帮助反向进行。就在这种互相帮助中，种群的存活率得到了延长。

所以，尽管人们普遍认为亲缘选择是一种强大而普遍的进化动力，但在某些条件下，如动物过着小群生活又很可能经常进行相互帮助，而且能够探查出骗子并将其清除时，回报就很可能比亲缘选择有利。

黑纹石斑鱼（*Hypoplectrus nigricans*）是一种雌雄同体动物，其在生殖期间的产卵方式也算是一种“一还一报”的利他行为。黑纹石斑鱼的产卵分多次进行，每条鱼总是交替地充当雄鱼和雌鱼，A 鱼先排放一部分卵由 B 鱼受精，然后，B 鱼再排放一部分卵由 A 鱼受精，如此反复多次，而不是 A 鱼一次性地将卵全部产出由 B 鱼受精，然后 B 鱼再把全部的卵产出由 A 鱼受精。为什么它们要保持这种费时又低效的生殖方式呢？原来是为了防止任何一方出现欺骗行为。因为生产卵比生产精子要消耗更多的能量，在第一轮中，A 鱼贡献的是卵子，是实际的利他者，B 鱼贡献的是精子，是实际的受益者；但在第二轮中，双方调换了位置，通过这种互相回报式的利他行为，使双方的投资和收益大体持平。在生殖期间，它们可以每天都排放精子，却并不是每天都能排放成熟的卵子，所以欺骗行为免不了就会发生。如果一条鱼只排精不排卵，那么排卵的那条鱼的投资和收益

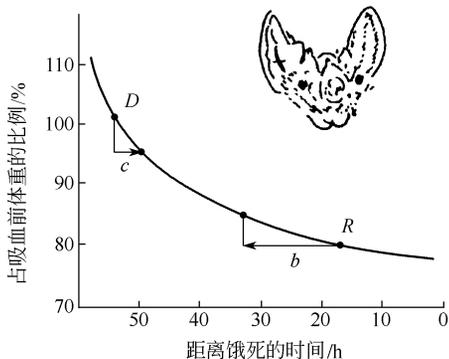


图 3-7 吸血蝠的体重与死亡曲线
(仿 Wilkson, 1984)

注：吸血蝠的饥饿死亡发生在体重下降到吸血蝠吸血前体重的 75% 时的黄昏时刻。

就会失衡，所以一次只排放少量的卵，就很容易识别对方是否是欺骗者，从而能最小限度地减少损失。事实上，在自然界已经发现了一些配对的鱼，若其中一条鱼不能给予产卵的回报，另一条鱼就会拒绝再次产卵，并会很快与对方分手。所以这种回报式的利他行为也是自然选择和进化的产物。

3.4.4 动物的生殖合作行为与进化

在一些鸟类、哺乳类和鱼类中，常会看到这样的现象：有些成熟个体自己不生殖却去帮助其他个体喂养后代，这种行为称之为生殖合作行为，这样的成年个体被称为帮手。生殖合作的类型大致有两种：一种是动物个体发育成熟后，自己不生殖却留在巢穴中充当父母的帮手，帮助父母建巢、喂养幼雏、保卫巢穴和领域、看护和保卫幼仔等；还有一种是在集体生殖的动物群中，社群中受到抚育的幼小动物往往不止有一个父亲或一个母亲，也就是说，有一个以上的雄性成年动物或一个以上雌性成年动物与这群幼小动物有直接亲缘关系，这就构成了集体抚育行为的遗传基础。如在哺乳动物中，常会看到有几只雌兽共同抚育一群幼崽；鸟类中也有集体孵卵现象。动物的生殖合作行为从本质上说也是一种利他行为。

3.4.4.1 亲缘个体间的生殖合作

亲缘个体间的生殖合作是动物生殖合作中最常见的。比如灌丛鸦 (*Aphelocoma coerulescens*)、犀鹑 (*Crotophaga sulcirostris*)、绿林戴胜 (*Phoeniculus purpureus*)、白额蜂虎 (*Merops bullockoides*)、缟獾 (*Mungos mungo*) 等鸟兽的生殖合作都是限于亲缘关系较近的个体间。

灌丛鸦栖息在栎树灌丛地带，适合它们生活的生境是呈斑块状分布的，而且数量不足，所以生殖鸟是在一片片彼此隔离的生殖区进行繁殖的，中间隔着大片不适合生存和生殖的地区。它们成对生活，全年占有领域，但一半以上的家庭都有帮手，平均每个家庭约有 1.8 个帮手。帮手鸟都是这对生殖鸟的儿女，它们的工作主要是帮助父母喂养幼鸟和保护巢区。帮手鸟所提供的食物有时可达到雏鸟所需全部食物的 30%，大大减轻了父母的负担，使其更有可能活到下一个生殖季节。

缟獾是集体生殖合作类型，这种分布在东非的灵猫科小兽通常 4~40 只结成一群生活，在废弃的白蚁冢中掘穴而居，在 1km^2 的范围内可挖掘许多洞穴，并在洞穴中繁殖。在一个群体中可以有几只雌兽同时繁殖，而且其生殖进程是同步的，因此幼崽的年龄是相同的，它们可以吸食任何一个母獾的奶，而不管这只母獾是不是自己的亲生母亲。保卫洞穴和幼崽的任务大部分是由雄性担任，而喂奶的母獾从不参加这种工作，以保证有足够的时间外出觅食，从而保证奶水充足。

帮助亲属繁殖是促进自身对下一代遗传表达的一种方式，虽然不如自己独立

生殖获得的遗传收益大，但是在一定的生态压力下，在无法保证或根本不能保证独立生殖成功的情况下（比如难于找到配偶、领域资源有限没有空缺生态位等），充当亲属的帮手也不失为一个好的选择，而且也是弥补遗传损失的唯一可行的办法。因为它们帮助亲属生殖的同时也增加了自身基因复制与传递的机会（亲属同自己含有一定比例的共同基因），同样可获得一定的遗传利益；同时还可获得其他方面的好处，比如有利于继承一个生殖领域、获得生殖经验等。

3.4.4.2 非亲缘个体间的生殖合作

一般来说，帮手和接受帮助者之间都具有较密切的亲缘关系，但也并非没有例外，有些帮手与它们所帮助的个体之间就没有任何亲缘关系。

如倭獾 (*Helogale parvula*) 它是一种小型的昼行性食肉兽，一般由 10 只个体组成一个小群，其中只有一对生殖兽，其余的都是帮手。这些帮手中有生殖兽自己的儿女，也有毫无血缘关系的迁入者。与亲缘帮手相比，非亲缘帮手显然得不到任何遗传上的好处，它们得到的好处之一是可积累生殖经验，增加自己未来繁殖的成功率，另外，雌性帮手在双亲之一发生死亡时，有可能接替母兽成为生殖者，所以充当帮手就成了获得生殖机会的一种对策，对别人提供帮助也是对自己未来取得生殖成功的一种长期投资。

3.4.4.3 生殖合作的生物学意义

对于每一个“初出茅庐”的非生殖成员来说，一般总要面临两种选择：要么留在自己的出生群中充当帮手，要么离开自己的出生群去独立生活和生殖。影响这种选择至少有 4 个生态因素：①离群的风险；②建立一个适宜领域的可能性；③获得配偶的概率；④一旦独立生活后能否成功地进行生殖。其中任何一种因素都可能作为一种生态压力在动物面临选择时发挥作用（表 3-1）。如根本得不到配偶或没有空缺领域可占，动物就不可能做出独立生殖的选择，此时独立生殖个体的适合度不管比群体成员的平均适合度高多少，也是无法实现的，于是就只好留在出生群中作帮手了。

表 3-1 影响动物行为选择的 4 种生态因素

离群风险	获得领域的可能性	获得配偶的可能性	离群后生殖成功的可能性
大	大	大	离群独立生活
小	小	小	留在出生群中当帮手

大	大	大	离群独立生活
小	小	小	留在出生群中当帮手

在生殖合作的鸟类中，领域不足是最常见的生态压力。因为它们都是属于永久占有领域的物种，而且居住环境通常是稳定的或只发生规律性的变化，往往对生态条件有特殊要求，因此，适宜的生境常常供不应求。在一般情况下，所有高质量的生境都会被占用而处于饱和状态，而未被占用的领域则极为稀少，领域使用的周转率也很低。在这种情况下，非生殖个体就只好等待一个生殖机会，直到

它的年龄长大，积累了经验和它的社会地位足以使它有能力和保卫一个独立的领域为止。这种等待最好是在自己的出生地，并与亲属生活在一起。对鸛鹑 (*Malurus cyaneus*)、橡树啄木鸟、绿林戴胜、普通知更鸟 (*Turdoides caudatus*) 和灌丛鸫来说，生殖空间的短缺一直是导致帮手行为发生的最主要因素。

归纳一下，生殖合作行为给生殖者带来的主要好处是：①减轻了护幼压力，尤其在严酷的环境和干旱的年份里；②当双亲之一意外死亡时，帮手的存在可提高后代的存活率；③帮手可以帮助生殖者有效地保护高质量的领域或营巢地。但帮手也会给生殖者带来一定的风险：如在食物资源有限的情况下，会加速食物资源的枯竭；没有经验的帮手可能会在育幼中帮倒忙；帮手是潜在的生殖竞争者；非亲缘帮手有时会破坏生殖者的生殖等。

生殖合作行为给帮手带来的好处主要有：①可获得繁殖经验；②获得领域内的食物资源和安全；③通过帮助养育与自己有亲缘关系的后代提高了自己的广义适合度；④有利于未来继承一个生殖领域或得到配偶。不利一面就是不能通过自身生殖而提高自己的直接适合度。权衡利弊，对某些鸟类在某些情况下由于利大于弊，所以生殖合作行为得以进化。

3.4.5 动物的通讯行为与进化

任何生物都不是孤立地生活在自然界中，它们总是组成一个小的生活群体，尽管有一些喜欢独来独往，但至少它们在繁殖季节需要与异性接触。在接触过程中，它们的鸣叫，彼此间互相的触摸，甚至一些化学物质的释放，使得它们声息相通，行动一致，无论是在捕食活动中，还是在配偶的争夺上都井然有序。这些都与动物之间存在的通讯行为分不开，也可以说，这种行为在动物的生活中是必不可少的。

通讯是指一个个体释放出一种或几种刺激信号，并引起信号接受者产生行为反应。所谓信号，是指能引起动物发生行为反应的任何符号、姿态和标志等。在生物学中，一个信号就是一种刺激，信号发送者往往只需用很少的能量或物质就能引起信息接受者行为的明显改变。信号本身并无意义，但它能被快速识别，更重要的是它代表着一系列复杂的生物属性，如性别、年龄、大小、敌对性或友好性等。如雄蟋蟀用鸣叫把雌蟋蟀吸引到自己的洞穴中，雄歌鸲会用叫声把其他雄歌鸲排斥在领域之外，有不少鸟在察觉到捕食飞禽出现时，会发出警叫声让同伴逃避，瞪羚在发现捕食者时，会通过跳跃向同伴发出信息等。一般来说，一种动物的信号只能被同种个体所接受。接受信号的个体所做出的反应，大多是出自本能，昆虫等无脊椎动物和低等脊椎动物对信号的反应大多是定型的，而且对每一种信号只产生一种或很少几种反应。许多高等脊椎动物经过学习，能够改善和提

高接受信号的能力。

通讯的功能主要有以下几个方面：①彼此间相互识别，包括性别、种内、种间、亲属等；②减少动物间的激烈争斗，往往一个恐吓动作就可以结束战斗；③促成个体行为的同步化，尤其是在繁殖季节，往往是成功繁殖的前提；④报警通讯常常可以避免种群或家族损失；⑤动物种内相互协调和组织的需要，如传达食物信号、聚集信息等，尤其是社会性动物。

3.4.5.1 通讯行为类型

动物进行通讯的方式很多，归纳起来，主要有以下几种类型：视觉通讯、听觉通讯、触觉通讯和化学通讯。动物采用何种通讯方式常与动物的感觉、运动能力、栖息条件有关。昆虫以触觉和化学通讯为主；鸟类主要采用视觉和听觉通讯；哺乳类的通讯方式则包括以上所有通讯类型。一般来说，生活在开阔地带的动物主要以视觉通讯为主；而生活在景观郁闭地带的动物则以化学和听觉通讯为主。

(1) 视觉通讯 由于视觉是绝大多数动物接受信息的最重要手段，所以，视觉通讯是动物通讯中应用最多也是最常见的一种通讯方式。大多数昼行性动物最主要的通讯方式是视觉，信息接受者通过视觉可接受信息发送者利用展示、体姿和应用某些形态结构所发送的信息。例如萤火虫 (*Photinus pyralis*) 以光信号进行通讯，依靠发光频率来识别种内个体，并与配偶取得联系；园丁鸟 (*Chlamydera nuchalis*) 则常常需要建造一个精致、醒目和鲜艳的建筑物来吸引异性 (图 3-8)；而雄性沙蟹 (*Ocypode saratan*) 会在自己的螺旋形洞道附近建一个金字塔形的沙丘来标记领域等。在视觉通讯中，蜜蜂的舞蹈是很有代表性的。侦察蜂回巢后会通过不同类型的舞蹈来传递食物信息，如果蜜源较近，就跳“圆圈舞”，如果蜜源较远，就跳“8字舞”，而蜜源所在地的方位是通过“8字舞”中间直线的方向来指示的。



图 3-8 雌性园丁鸟为了吸引雄鸟而构筑的精致、醒目和鲜艳的建筑物

(2) 听觉通讯 听觉通讯不同于视觉通讯，它可以绕过障碍进行传播，而且不受昼夜影响，特别适合森林和穴居动物。动物种类不同，对声波的感受频率也不同，如蝙蝠可以发出和接受超声波信号；鸟虽然都有婉转的鸣叫，但不同物种间的叫声绝不会相同，尤其是在繁殖季节，具有吸引异性和保卫领域的作用，也可避免种间杂交。有趣的是，很多鸟类的报警鸣声却趋于相似，如乌鸦、大山

雀、蓝山雀、燕雀等的报警叫声都局限在一个很窄的频率带内，使捕食者很难判断出发声者所在的位置（图 3-9），这样每一种鸟都会从报警声中受益。

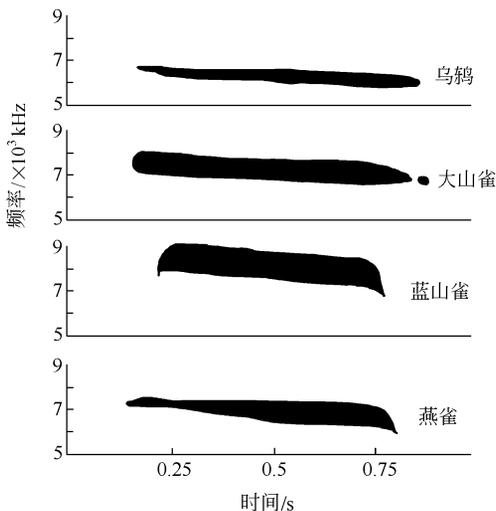


图 3-9 几种鸣禽报警鸣叫的声谱图

注：这些声谱图显示出一种发声上的趋同进化。

(3) 触觉通讯 触觉通讯是靠身体接触而进行的通讯。如工蚁相遇时常用触角相互碰触来传达信息；鸟类常常相互整理羽毛来增强个体间的社会联系和信任感；灵长类动物用于触觉通讯的形式很多，最常见的是梳理行为，另外还有挤靠、舌舔、吻、拥抱、轻轻拍打等（图 3-10）。

(4) 化学通讯 化学通讯在动物界非常普遍，从原生动动物到哺乳动物都能分



(a)



(b)

图 3-10 动物间的触觉通讯

(a) 两个蚂蚁在树干上相遇，双方用触角碰触对方，相互打招呼，交流信息；(b) 两只鹦鹉头颈相交，情谊绵绵

泌一些化学信号物质，用以传递信息。动物的性吸引、聚集、跟踪、防卫等行为常常与释放的化学信息有关。动物通过外分泌腺体向外分泌某些化学物质，携带着特定的信息，借气流或水流使其他个体嗅到或触到，产生某些行为反应或某些生理变化，这种化学物质叫信息素。可分为性信息素、报警信息素、聚集信息素和跟踪信息素等。信息素虽然释放量不大，但可以绕过障碍物传播到很远的距离，如雌性舞毒蛾（*Porthetria dispar*）分泌的性信息素可把远在 400m 以外的雄蛾吸引到自己身边来。但信息素容易受到风向和风速的影响，所以动物常常会根据天气情况决定是否释放信息素及释放量的多少。哺乳动物具有很多由皮脂腺衍生而来的专门分泌信息素的腺体，在生活中，它们会用各种姿势和方法将分泌的信息素留在环境中，其粪便和尿液也常带有很多信息，这些化学信号对哺乳动物的生存和繁衍都是极其重要的。如公猪尿液中含有的雄甾烯醇和雄甾烯酮两种信息素具有麝香味，能引起 81% 的发情母猪出现交配意向。表 3-2 是不同通讯方式的比较。

表 3-2 不同通讯方式的比较（引自 Alcock, 1989）

信号传递能力				通讯方式		
				视觉	听觉	触觉
中等	大	小	大			
快	快	快	慢			
不能	可以	不能	可以			
不能	可以	不能	可以			
快	快	快	慢			
容易	尚可	容易	困难			
低到中	高	低	低			

除了上述四种主要通讯方式之外，还有一种特殊的通讯方式，即电鱼、美洲鳗等动物所采用的电通讯。电通讯不受障碍的阻挡，具有高度的方向性，作用距离短。电鱼的电信号同其他动物的视觉、听觉和化学信号一样具有明确的社会涵义。

3.4.5.2 通讯行为的起源和进化

行为学家劳伦兹（K. Lorenz）和廷伯根（N. Tinbergen）认为，动物的很多信号都是起源于某些偶然的机和反应，其伴随条件是一些偶然的动作和反应碰巧对其他动物起了传递信息的作用。动物的一个轻微动作如果是一个重要活动的先兆，那么其他动物若能对这一轻微动作做出反应，从而能预知对方下一步会怎样行动，那么对这些动物将会十分有利，自然选择在这一过程中就发挥作用。如一只虎在发动进攻之前总是龇牙裂口，其他动物见到它龇牙就会逃开，这一行为反应就会因对反应者有利而在自然选择中得以保留；反过来，如果其他动物一见

虎龇牙就跑开，自然选择又会有利于把龇牙作为威吓手段的虎。这样，龇牙这一行为形式就会渐渐发展成一种表示威吓的信号。

虽然信号起源于偶然的动作或反应，但在其进化的过程中会通过自然选择的作用而加以改进，从而更加有利于提高信号的传递效率。动物信号的仪式化便是自然选择的结果。某些作为信号的动作或结构通过进化而得以改造，改造的结果是，动作变得非常刻板守旧、夸张和重复进行，有些动作则由于身体上色彩的变化而被加强，更加提高了信号的功能。如鸭科鸟类的某些求偶行为就是由最初的梳理羽毛的动作演变而来的，它们不是梳理身上任何部分的羽毛，只梳理翼上特定的一点，而这一点通常是色彩鲜明的，或者和翼上其他羽毛形成强烈对照的。麻鸭 (*Tadorna tadorna*) 求偶炫耀时会用力梳理翅上的羽干；绿头鸭 (*Anas platyrhynchos*) 则与正常梳理羽毛的动作很相像，其喙沿着部分抬起的翅下侧做梳理羽毛状，但同时，它会把醒目鲜艳的蓝色翼斑展示出来；白眉鸭 (*Anas querquedula*) 只是对翅上的蓝色部位略做梳理状；鸳鸯 (*Aix galericulata*) 求偶时的动作更是夸张，因为鸳鸯翅上的鲜艳羽毛已经进一步演化成一个垂直的橙色“帆”，每当雄鸳鸯求偶时就会把这个明亮醒目的“帆”立起来，然后象征性地用喙梳理一下翅膀上的漂亮饰羽，已经看不出是在理羽了，它唯一的功能就是求偶 (图 3-11)。

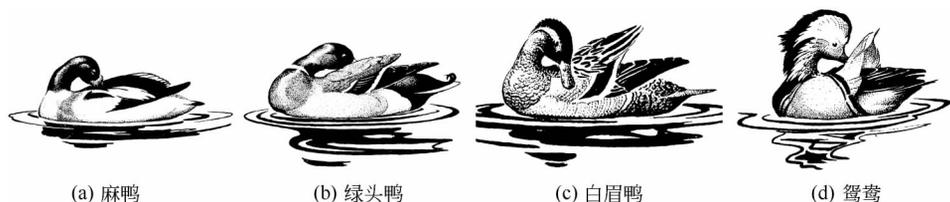


图 3-11 四种鸭科鸟类的梳理求偶

注：看起来是梳理翅羽的动作，但其实际意义是求偶炫耀，每种鸭都会将喙指向鲜艳醒目的翅羽。

再比如，雉科鸟类在求偶期间最原始的吸引异性的动作是啄食地面上的食物。这一原始特征在原鸡 (*Gallus*) 身上最明显；在起源于原鸡的家鸡中，公鸡是靠用爪扒土和啄食沙砾的动作向母鸡求偶的，其仪式化是程度还很微弱；野生的环颈雉 (*Phasianus colchicus*) 也差不多是用类似的行为吸引异性，所不同的是它有一条强化这一动作的长尾。其他雉科鸟类的求偶行为都已不同程度地仪式化了，如虹雉 (*Lophophorus pejanus*) 和孔雀雉 (*Polyplectron bicalcaratum*) 已演变为有节奏地上下摆头或摆尾，孔雀 (*Pavo*) 的上述原始动作几乎看不到了，巨大尾羽的进化大大加强了求偶效果，雄孔雀在求偶时会将尾羽完全展开，同时把喙指向地面 (图 3-12)。

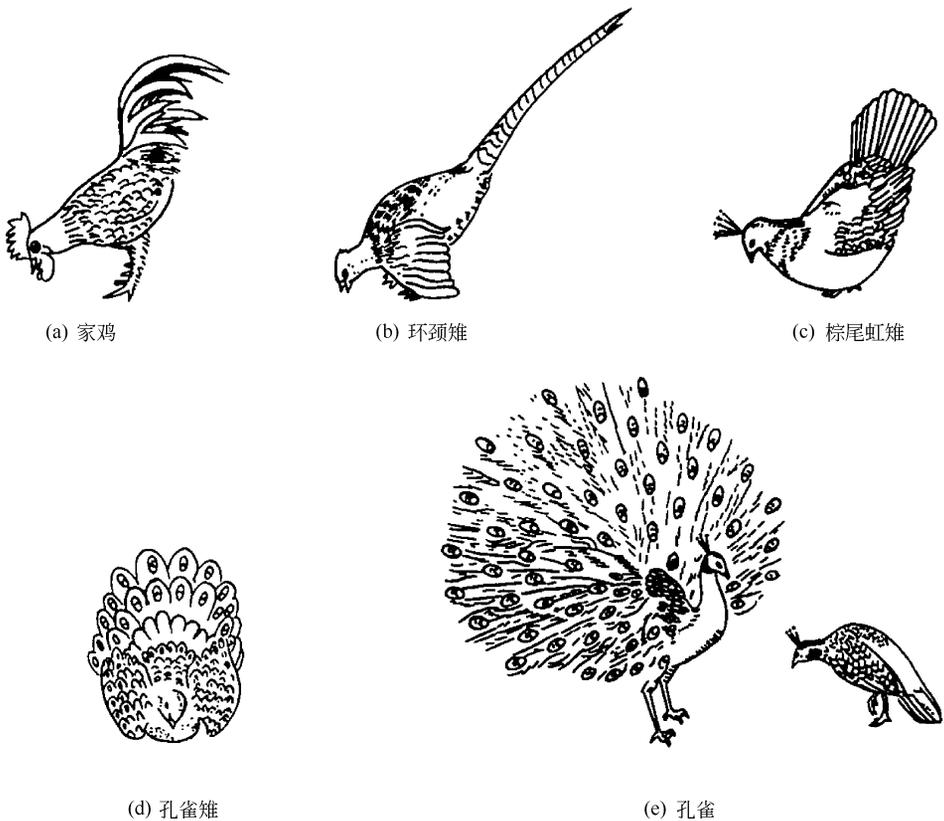


图 3-12 求偶行为的进化 (引自 Cullen, 1972)

从个体经济学角度考虑，任何信号都是需要消耗能量的，同时也能得到一定的收益，根据自然选择，当信号带来的收益大于付出时，动物才会使用信号。可以这样说，一个动物是在利用信号操纵另一个动物的行为，以便使自己获得某种好处。信号发出者和信号接受者之间协同进化的结果就是信号的仪式化。

3.5 植物繁殖生态与进化

植物与动物一样，在繁殖问题上，不同类型的植物会采取不同的繁殖对策。有些植物把较多的能量用于营养生长，而分配给花和种子的能量较少，因此这些植物的竞争力较强，但生殖能力较弱，多年生木本植物就属于这一类；有些植物则把大部分能量用于生殖，产生大量的种子，如一年生草本植物。植物对生殖能量的再分配也有不同的对策，有些植物的种子小，如兰科植物的种子仅重

0.00002g,但数量多;有些植物的种子大,如椰子棕榈的一粒种子可重达2700g,但数量少。对植物来说,种子的大小应最有利于种子的传播、定居和减少动物取食,而且种子的大小与植物的生存环境密切相关。如果生境分散且贫瘠,植物间的竞争一般不会很激烈,植物便常常产生小型种子,以量取胜,靠牺牲大量的种子来保证少量种子的存活;如果生境稳定且肥沃,植物间竞争就会很激烈,于是就产生少量种子,以质取胜,靠降低种子的传播能力来增强种子和实生苗的竞争和定居能力。

3.5.1 植物繁殖类型

高等植物固着生长的特性使它们不能主动地去寻找配偶,而必须依靠“中间媒介”来传递花粉、实现两性配子的融合。这些“中间媒介”可以是无生命的,如风或水;也可以是有生命的,如昆虫、鸟类等。这种依赖性使植物产生了许多依赖“中间媒介”进行有性繁殖(如用花蜜吸引传粉者)和不依赖“中间媒介”进行无性繁殖的不同的适应机制。

3.5.1.1 有性繁殖

有性繁殖是指通过两性细胞核的结合形成新个体的繁殖方式。有性繁殖最重要的特征是通过配子体的有性融合、染色体分离、等位基因重组等产生遗传变异,而且允许基因迁移,从而使成功的突变能在世代之间、种群之间和种群内部运动和扩散。这种繁殖方式,可减少有害突变的累计,增强植物的抗性,在环境条件发生改变时,有性繁殖的植物能很快适应新环境。有性繁殖是高等植物的主要繁殖类型。

3.5.1.2 无融合繁殖

植物通过种子进行的无性繁殖,称为无融合繁殖。无融合繁殖的主要特征是,花的形成与正常受精的有性繁殖是一样的,只是它的花中某些与母本基因型相同的二倍体细胞能够形成胚囊,这些胚囊无需受精就可直接发育成胚。所以,无融合繁殖的种子与母本基因型完全相同。其缺点是,无融合生殖细胞系形成了一个巨大的亲缘连锁,无法摆脱越积越多的有害基因,不能重组新的有利突变,因此当环境发生改变时,不能很好地适应新环境,这也许是专性无融合繁殖非常罕见的原因。

在无融合繁殖的植物中,除了有专性无融合繁殖,还有一些是兼性无融合繁殖的植株,它们的一部分种子后代是无融合繁殖的,而另一些种子的后代则是正常有性繁殖产生的。

无融合繁殖在裸子植物中是不存在的,在被子植物中也只局限于少数类型,大约75%是出现在高纬度地区的菊科(Compositae)、禾本科(Gramineae)和薔

薇科 (Rosaceae) 中。据初步估计, 大约在 1000 种被子植物中有一种是无融合繁殖的。

上述两种繁殖类型的植物都是依靠种子来传播后代的, 种子的形态多种多样, 有光裸的种子也有包在果实中的种子。果实包在种子外面, 是为了保护种子的生长。有的果实里面只有一粒种子, 我们常常把这粒种子叫硬核, 如芒果、桃子等; 还有一些果实中有很多种子, 这些种子混在多汁的果肉中, 如石榴、猕猴桃等。

3.5.1.3 孢子繁殖

孢子繁殖是指生殖细胞 (即孢子) 不经过有性过程而直接发育成新个体的繁殖方式。属于无性繁殖。采用这类繁殖方式的主要有藻类植物、菌类植物、地衣、苔藓和蕨类植物。它们繁殖后代不用种子, 而是靠很微小的孢子。如圆圆大大的马勃 (*Calvatia gigantea*), 会放出像灰尘一样的孢子。

3.5.1.4 营养繁殖

又称为克隆繁殖。是指在自然条件下, 由一个植株营养体的一部分通过无性方式产生具有潜在独立生存新个体的繁殖方式。进行营养繁殖的植物一般都是通过种子扩散到某个生境, 然后再通过根、茎或匍匐茎而迅速扩张。在高等植物中, 几乎所有的苔藓植物、绝大部分蕨类植物和许多被子植物都可进行营养繁殖。在木本植物中, 矮小或蔓生灌木、攀缘植物和藤本植物进行克隆繁殖的普遍性要高于乔木, 而克隆繁殖在风媒传粉的单子叶植物、多年生禾草、莎草中是极为显著的。

营养繁殖的主要特征是后代个体的产生不通过减数分裂和遗传物质的有性重组, 因此, 如果不考虑自然条件下发生频率极低的体细胞遗传突变, 那么后代之间、后代与亲代之间在遗传结构上是一致的。这种繁殖方式赋予了克隆植物许多特有的性质, 如活动性、持久性、跨时空的扩展与增殖能力、同一基株内分株间的生理整合与风险分摊, 以及迅速吸收有限的资源并储存供将来使用等。

根据克隆器官起源不同, 可将植物分为三类: 根源性、枝源性、根枝兼有性克隆植物。

根源性克隆植物的克隆器官是由根或根的衍生物形成的, 种类相对较少。分为: ①根出条型, 如小叶杨 (*Populus simonii*); ②根劈裂型, 如油蒿 (*Artemisia ordosica*); ③块根型, 如毛茛科植物 *Ranunculus ficaria*。

枝源性克隆植物的克隆器官是由茎、叶或其衍生物形成的, 种类较多。可分为: ①匍匐茎型, 如海滩草莓 (*Fragaria chiloensis*), 它的茎能四处延伸, 伸到哪儿, 就生根长成一株草莓; ②根状茎型, 如羊草 (*Leymus chinensis*)、芦苇 (*Phragmites communis*); ③珠芽型, 如落地生根 (*Bryophyllum pinnatum*); ④分

蕈型，如黑麦草（*Lolium perenne*）；⑤块茎型，如马铃薯（*Solanum tuberosum*）；⑥球茎型，如荸荠（*Eleocharis pauciflora*）；⑦鳞茎型，如大蒜（*Allium sativum*）；⑧压条型，如黄牛奶树（*Symplocos lauriana*）。

根枝兼有性克隆植物的克隆器官可以是根也可以是茎，如七瓣莲（*Trientalis europaea*）既有根茎又有块茎。

还有一些植物更有趣，把它的一片叶子放入土壤，也长出植株，这种叫切叶繁殖，也属营养繁殖的一种。

3.5.2 植物繁殖节律与适应进化

植物的繁殖节律有单次繁殖和多次繁殖之分。在生活史中，只繁殖一次就死亡的，为单次繁殖，而一生中能够繁殖多次的，为多次繁殖。单次繁殖无论生活史长短，在个体发育中，每个阶段只循环出现一次，没有重复过程。所有的一年生和二年生植物以及多年生植物中的竹类、某些具有顶生花序的棕榈科植物都属于单次繁殖类型。多次繁殖生物在性成熟之前的各个阶段只出现一次，但在繁殖阶段却多次重复繁殖过程，个体发育的各个阶段，特别是衰老阶段也都很长。绝大多数的多年生草本植物、全部乔木和灌木树种都属多次繁殖类型。

繁殖节律是自然选择的结果，不同生境条件下常拥有不同繁殖格局类型的植物。在生存条件恶劣、土壤贫瘠的条件下，植物不能年年达到较高的繁殖水平，所以多以一次结实的草本植物占优势；在生存条件有利、土地肥沃的情况下，植物可以每年都开花并进行有效地异交传粉，所以多次结实的草本植物或木本植物会占优势。

单次繁殖植物中最著名的例子是竹子，它们一般繁殖前期的时间很长，经常在20年以上，皱竹（*Phyllostachys bambusoides*）要等120年才开花、结实，然后死去。而且这种开花结实常常是高度同步的，甚至在数百千米范围内都会惊人地一致。竹子为什么要浪费每年的繁殖机会，而要等到几十年甚至上百年才繁殖一次呢？从自然选择的角度来说，植物预期的进化适应一般应该是朝着减少种子产量年际变异、多次繁殖的方向发展。换个角度说，植物必须从单次繁殖的大量结实中获得足够大的补偿，以抵消这种一次性大量结实的不利后果（如种子间会为有限的资源空间展开竞争，导致密度依赖的幼苗死亡等）时，才会选择这样一种繁殖对策。就是说，这是植物的一种适应性的繁殖对策。那么它们到底是为了适应什么呢？对于这种繁殖对策的合理解释是捕食者饱食假说。

捕食者饱食假说的基本思路是：所有植物都共同遵守的一个规律就是它们的种子一定会受到动物的捕食，在种子产量较低的年份，捕食者消耗了大部分的种子；但在大量结实的年份，捕食者无法把植物生产的大量种子完全利用，总有一

部分种子会逃脱动物的捕食，因而当整个种群种子产量较高时，种子逃脱捕食的概率也是较大的。

根据这一假说，很多动物包括长寿的脊椎动物都爱吃竹子的种子，如果竹子的种子产量很低，那么动物有可能把所有种子毁灭；但如果种群内所有个体都同时产生大量的种子，捕食者饱食效应可能就会出现，使得部分竹子种子得以逃脱被捕食的命运。种子生产的同步性不仅在种群内是必需的，而且在一个区域内的不同种群之间也是必需的，因为只有这样才能有效地控制捕食者种群的个体数量，减少捕食者种群从一个开花种群转移到另一个开花种群的危险。

而生长在北美西部荒漠和丛林地区的荒漠龙舌兰 (*Agave. deserti*) 的单次繁殖则是为了适应传粉昆虫的访花行为而采取的对策，因为这些昆虫对较大的花序有格外的偏好。荒漠龙舌兰许多年才繁殖一次，在繁殖前它一直在其莲座型叶丛中储存水分和碳水化合物。当它终于开花时，一个直径仅 60cm 的莲座可以产生一个高达 4m 的巨大花序，较大的花序具有很高的坐果率。

单次繁殖代表着最大可能的繁殖力，即把所有的资源都用于繁殖目的，此时，个体繁殖后的立即死亡只是最大繁殖输出的一个副产品。

植物中还存在着一种间歇大量结实的现象，即在某些年份每个个体都能产生大量的种子，称为结实丰年，但在两次丰年之间却只生产极少量的种子或者干脆不结实，称为种子歉年。由于种子是动物的最重要的食物来源，所以当植物通过大量结实对策来使捕食者饱和时，捕食者也常常利用这种规律来调整自己的繁殖（如动物可以选择在食物丰裕的年份产生大量的后代），从而使捕食者种群数量随之发生耦合波动，在这种波动中，动植物各自寻找自己的平衡点，最终达到协同进化。

3.5.3 种子扩散和休眠的进化意义

3.5.3.1 种子扩散形式

种子的扩散一般有两种方式：一种是被动扩散；另一种是主动扩散。被动扩散又分为很多种，其扩散形式主要取决于种子的形态和大小。一般来说，靠风力传播的种子小而轻，或具有刺、毛等构造，如蒲公英的种子具有冠毛的结构，借助风的帮助，可以吹到很远的地方。借水传播的种子多具有可使之漂浮的气囊、气室，随水流而传播。借助于动物和人的活动而传播的种子和果实，一类为表面具黏液或者具有钩、刺、芒等，靠附着在动物和人体上传播，另一类是具有坚硬种皮的种子或浆果，经过动物的消化道仍具有活力，靠动物吞食后携带到别的地方，其传播距离因动物活动范围而异。如有些植物的果实又甜又好看，小鸟吃了后，外面的果肉被消化了，里面的种子仍保持原样，最后随鸟粪排泄出来，这

样，小鸟飞到哪儿，种子就被传播到哪儿。还有的种子借助于那些有储食行为的动物进行传播，如松鼠爱吃橡子，常常把采来的橡子藏在地下，后来忘记了，地下的橡子就会长成小橡树。主动扩散又叫自力传播，是靠果实成熟后自动炸开而把种子弹射出去的。

大部分种子到达地表后就进入种子库，随后处于活性或休眠状态。具有生理活性的种子可能立即萌发，或保持非休眠状态直至出现适宜的环境条件，或者进入休眠状态。种子库中的种子始终处于动态变化中，如受到动物、风或其他物理作用而移动；因动物取食或病原体侵染而被破坏，失去萌发能力；种子生理状态的变化；因衰老而丧失发芽能力。有些种子最终成功地建成幼苗，成为能够独立进行光合作用的新的植物个体，完成了植物更新的过程。

3.5.3.2 种子扩散的生态学意义

当环境条件存在时空变异时，种子扩散可以从四个方面增加母体的适合度：①可变环境中的风险分摊；②逃脱高密度引起的负效应，比如竞争和天敌伤害等；③降低同类间的竞争；④等待适宜的萌发机会或使后代到达适宜萌发的地点。种子扩散既有空间上的扩散，又有时间上的扩散。空间上的扩散主要是借助于外力，将种子扩散到离母株尽量远的地方，虽然扩散出去的种子大部分都会消亡，没有机会生长为成熟的植株，但自然选择仍然会导致植物产生很高的扩散率以增加母体的适合度。时间上的扩散是指种子的休眠。所谓种子休眠一般指一个植物生产的种子不在一个生长季内都萌发，而是分散在若干生长季，又称为萌发异型。萌发异型是一个可遗传的性状，并且在不同地点的种群之间往往存在着遗传分化。随机环境中生物适应性进化的一个基本原则就是风险分摊，如果种子的空间扩散范围十分有限，那么落在母株周围的同胞个体之间有可能产生相互竞争，并因而降低了母株的适合度，在这种情形下，自然选择就会让一部分种子进入休眠状态，以便防止同胞种子间发生激烈竞争。实验证明，扩散能力较差的种子休眠比例比较高，而扩散能力较强的种子休眠比例比较低。所以种子休眠可能是植物避免同胞竞争的一个适应对策。

有关种子扩散的生态学意义有以下三个假说。

(1) 逃逸假说 该假说认为扩散的意义在于避免与母树的竞争、幼苗之间的竞争以及母树附近的密度制约性死亡率。母树附近种子密度高。母树附近的种子或幼苗的密度制约性死亡率可能是因为昆虫或鼠类的捕食、病原体的侵袭、幼苗竞争或者种子捕食者受距离制约仅在母树附近寻找食物，而忽视了几米以外的种子和幼苗。所以，远离母树的种子与母树附近的种子相比，出苗成功率较高。

(2) 移居假说 该假说认为扩散的意义在于使种子到达空间和时间上随机的、新的适宜生境。生境随时间变化，母树的“目的”是广泛地散布种子，使

得一些种子能够有机会遇到合适的条件，或者在土壤和下层林木等处等待，直到树木倒下、山崩、火灾或其他干扰活动允许幼苗建成和生长。无论从向顶级群落演替还是森林内物种丰度和分布的连续性流动的角度看，移居假说都适用于演替中的群落。

(3) 定向假说 该假说认为扩散的意义在于使种子到达非随机的、特定的适于幼苗建成和生长的生境。例如，被蚂蚁运至蚁穴的种子比随机放在地表或单个放在土层下的种子有更高的发芽率，鸟类将坚果埋藏在适于种子萌发的几厘米深的土层中。

这三个假说互不排斥，无法割裂。母树下密度制约性的幼苗死亡率支持逃逸假说，但同时幼苗离开母树移居至光亮处才得以满足生长所需的光的条件，也支持移居假说。同样，种子被定向扩散至蚁穴的同时，也逃脱了母树附近的捕食。因此，没有必要强调三者各自的优势，而应侧重了解在不同系统中各种优势的相对重要性。

3.5.3.3 动物与植物种子扩散的关系

许多动物喜食植物种子的习性对植物种子库有着不利的影响，但动物在取食过程中将种子储存在洞穴中或埋藏在地下的习性又有利于植物种子的萌发，在保存和散布木本植物种子、促进种群分化和种群基因库的相对稳定上又有着非常积极的作用。此外，有些植物的种子较重，没有动物协助扩散，会导致近亲繁殖及无法开拓新的生存环境。昆虫可以传播真菌和苔藓植物的孢子，蚯蚓能传播兰花种子，脊椎动物中的鱼、爬行类、鸟类、哺乳类又是木本植物种子的主要传播者。动物的储食行为是一种特化的采食行为，许多鸟类和哺乳动物有储存植物种子的习性，但过后有些种子会被储食者遗忘，从而无意中帮助植物完成了移植生长。植食动物储藏植物种子，一方面提高了储食动物在食物缺乏期的生存概率，另一方面也促进了植物的扩散，因此植物与储食动物之间是一种协同进化的关系。而且有些植物种子的散布和植物更新还必须依赖动物才能完成，没有动物的取食，往往使它们散布和更新不利，最具代表性的例子就是栎树 (*Quercus*) 和红松 (*Pinus koraiensis*)。

栎树的坚果较大，内含丰富的营养，是许多鸟类和哺乳动物的良好食物资源。一般情况下，栎树的坚果成熟落地后立即开始发芽，坚果里种子的胚根长出后，由于地表枯落物的阻碍作用或地表土壤干燥，得不到足够的水分和营养而枯死。这种情况由于脊椎动物对坚果的埋藏得到了解决。所以，脊椎动物对坚果的作用，既有取食消耗的不利一面，又有将其扩散到适于发芽和建成幼苗的安全地点的有利一面，二者处于一种利弊权衡状态。

红松种子在球果内被果鳞包着，球果成熟后果鳞并不裂开，即使在风和球果

落地的重力作用下也不会散落开，因此种子不易散布。根据陶大立等的试验，球果在地表枯落物中埋藏2年后，仅球果两侧的种子可以萌发出芽，但胚根均受鳞片的阻挡，不能与土层接触，发芽后形成的幼苗均为残缺或畸形苗，未能成活。因此，红松种子是不能靠其自身或借助自然物理作用从球果中脱离出来进行传播的。动物是红松种子的主要取食者，松鼠（*Sciurus vulgaris*）、灰鼠（*Sciurus vulgaris*）、花鼠（*Eutamias sibiricus*）与其他一些小型啮齿类动物喜食红松种子，还有一些食谷和杂食性鸟类，如星鸦（*Nucifraga caryocatactes*）、松鸦（*Garrulus glandarius*）、普通鸦（*Sitta europaea*）、黑头鸦（*Sitta villosa*）、交嘴雀（*Loxia*）等也啄食松子。这些动物在消耗种子的过程中，也常会遗失一些种子于地被物中，有时它们还会把红松球果带至离母树较远的地方去取食，这种取食行为起到扩散红松种子的作用。此外，松鼠、星鸦和松鸦等几种动物具有分散埋藏和储存食物的习性，可能把一些埋藏的松子遗留在地被物中，使它们获得萌发的机会。如星鸦嘴的底部具舌下囊，大约能储存125枚松树种子，它能把松树种子分别储存在远离母树几公里的苔藓下6~12个地窖里，每个地窖通常容纳1~5枚种子，窖深2~3cm。据计算，星鸦在每公顷林地能储存4000~34000枚种子，吃掉的仅占一半。松鼠主要以红松种子为食，它们是红松种子的主要传播者。松鼠一般很少离开树到地面生活，只是在觅食和储食时才来到地面，松鼠把一部分种子埋藏在地下，2~4粒一穴，这些种子被称为“潜在种群”。松鼠储存在地下的种子90%以上被消耗掉，而10%会萌发成幼树。在黑龙江小兴安岭红松林的更新中，动物特别是松鼠起着十分重要的作用。

在亚热带地区，蝙蝠也是木本植物种子的传播者，果蝠能吸取果实的液汁，可以传播种子达200m远。在温带，由鸟类吞食果实而排出没有损伤而具有发芽能力的种子的植物主要有松属（*Pinus*）、葡萄属（*Vitis*）、黄菠萝（*Phellodendron amurense*）等，在亚热带，依靠脊椎动物传播种子的树种主要有胡桃属（*Juglans*）、刺柏属（*Juniperus*）、栎属（*Quercus*）和李属（*Prunus*）等。

3.5.3.4 散布对植物进化的影响

散布对植物的进化过程，如地理分布格局、物种形成等具有重要的影响。

散布（dispersal）既是一个过程，也是一种结果，是指植物以各种散布器官离开母体达到一个安全（适宜于萌发、生长和繁殖）生境的过程。如果散布体离开母体后落到一个不能再生的环境时，则被称之为无效散布（ineffective dispersal）；在散布体达到一个虽能再生，但不能繁殖的环境时，则被视为迁移（migration）。散布在植物物种形成、系统发育及进化过程中具有重要的作用。新种无论以何种方式起源，在其首次出现时，一定是仅占有一个极为有限的面积，甚至在通过量子式物种形成的新种中，可能是单一一个个体所占据的空间；此

时，新形成的类群即使与其近亲在形态上有差异，在生殖上有隔离，依然还不是一个真正意义上的新种，新类群只有在不断扩大分布面积并达到一定规模时才成为新种。在渐变式物种形成过程中，一个物种只有在占据着较大的异质环境，并且不同种群受到的自然选择过程不同时，才会发生分化，继而产生新种。新种的起源是一个伴随着分布区形成和扩大的过程。

植物的基本特性之一是在生长过程中不能移动，不能像动物一样从一个地区移向另一个地区，因此，当环境不适于植物生活时，要么死亡，要么就改变其分布区的形状。既然植物分布区的形成只能由个体移动（散布）产生，假若没有散布就不可能形成分布区。虽然有许多生物因子（植物性的或动物性的）或非生物因子（如气候及土壤条件等）影响植物的分布状况，但在所有的因子中，散布是最为重要的一个。对分布区的形成来说，散布体移动潜力是最为重要的。

在高等植物中，绝大多数类群都是以有性散布体来执行散布功能。但也有许多植物，如被子植物中的一些种类在以果实和种子为主要散布体的同时，也能利用无性散布体进行散布和繁殖，甚至有的在整个生活史中仅有无性散布体。因此，在高等植物中，有性散布体的主要功能除了繁殖和散布之外，其最为重要的作用是为植物在进化过程中提供必要的变异。在高等植物的进化过程中，重组是变异的主要来源和最直接来源，而重组必须通过有性生殖才能进行。高等植物究竟采取何种散布体并不是随机的，植物要在进化上成功，就必须在进化灵活度和当前适合度之间达到一种平衡，不同植物所采取的平衡方式不同。对于生活周期、寿命很长的木本植物，长寿命为其提供了必要的当前适合度。因此，在进化上对其最为重要的是必须有足够的进化灵活度，这类植物常通过有性散布体来进行繁殖和散布，如在木本植物占绝对优势的裸子植物中就几乎全部靠有性散布体来进行散布。在被子植物木本类群中，情况也大体相似，仅有为数不多的类群具无性散布体。此外木本植物也常为异花授粉并具有较高的染色体基数。在草本植物中，情况极为复杂。对一年生或其他短寿命草本植物来说，当前适合度比进化灵活度具有更高的选择价值，因此它们常具有生活周期短、结籽率高、繁殖速度快、常为自花授粉、染色体基数少的特点，它们通常只有一种散布体（有少数异花授粉种类有时也会有两种散布体，如马铃薯），要么全部通过营养器官或由无融合生殖产生的种子来进行繁殖和散布，要么就只通过有性生殖产生的种子来繁殖和散布；在多年生草本植物中各种情况都有。

人类活动与生物进化

一切生物都是自然的产物，并是自然界的组成部分。生物不断顺应地球各地自然条件的差异和变化，逐渐形成了有当地特点的生物种群。生物的生存和繁殖需要向自然索取营养，植物把土壤和空气中的无机物转化为有机物，早期的动物以植物为食，继而出现了以动物为食的动物，死亡的生物腐烂分解，又成为有机的养分供给植物生长，这样组成了适应不同自然条件下的各类食物链。食物链中，每种生物体都占有一定位置并起着一定的生态作用，生物链某一个环节上的某一种生物体被破坏就会给整个食物链带来麻烦。环境的变化是生物进化的重要外因之一。

遗传学知识告诉我们，生物前后代的遗传是紧密联系的，是有其遗传物质基础的。对于细胞生物来讲，遗传物质主要是染色体里的 DNA，并以遗传单位（即基因）起作用。基因是遗传信息单位，基因指导着生物体的遗传变异，会导致生物体表现性状不同和最终导致新物种的产生。现代最新科学技术的发明和使用仅有几十年，就使人类的社会生活和地球的表层发生了深刻的变化，就造成了严重的生存危机，大量的人工合成化合物进入自然环境，其中许多人工合成物质的结构是原来环境中所没有的，难以被天然微生物迅速降解转化的。这些污染物排放到自然界中被生物吸纳在生物体内累积甚至使生物产生变异。

当今人类社会的活动正在对生物的进化起着越来越强烈的干涉作用。自人类社会诞生后，在属于人的世界里，生物进化的中介，实质上并不是一个纯生物学的问题，而同时是一个社会问题。只要有人类存在，自然史和人类史就互相制约。与只生产自身的动物不同，人类再生产整个自然界。人类通过其改造自然的对象性活动，在生物进化中展现自己的实践能力，是社会主体对生物进化的对象性活动。从社会主体与生物界关系相统一的视角看，这种生物进化的社会选择经历着这样一个发展历程。首先，当人类社会刚刚从动物界独立出来之时，社会主体对生物领域提供的可能性空间还缺乏真正的认识，对生物进化的选择的自觉意识还没有真正形成，在这一阶段上，人类社会对生物进化的社会选择，从与生物域的关系上来看，表现为一种依附和顺从的特征，而从社会主体的状态层面来看，则以自发为基本特征。其次，随着人类实践能力的提高，逐渐认识到自身可以根据需要去改造生物和选择生物，而不依赖于生物界的恩赐，不一味对生物界依附和顺从，这样，社会主体就利用自然来对付自然界本身，将自己摆在了孕育

和产生自己的生物界的对立面，并力图在生物进化中注入强烈的人类社会本性。第三，在生物进化领域实践中的不断发展，必然使自身转向对立面。这种转向的力量，是自然界对人类社会的“报复”行为和社会主体的反思意识的提升。过去，由于人类社会选择意识和活动的无限扩张，使生物界的价值有限性不断被破坏，从而毁坏了人类社会赖以生存的生态基础。

环境扰动贯穿于物种的任何时期，在物种的形成过程中，环境改变作为自然选择的压力，是物种产生的一个必要因子。在物种形成之后的相对稳定状态，环境扰动又是物种发生变异的重要因素，甚至也是物种产生进化、适应和灭绝的关键因素。

物种进化是在一个充满环境噪声的过程中进行的，而且是一个非连续性的、非因果关系的过程。其进化的方向、时程、决定因素都是无法分辨和预测的。自然选择学说强调了物种进化过程中是由自然选择控制着过程的一切，物种仅作为一个承受者而被选择。但是，作为活的生命形式，动物个体在任何时期都有维持自身稳定的特性，它除了对自然的选择压力消极承受之外，还有不断地改变自身去适应环境的能力，灭绝的发生仅仅是物种的自身改变幅度赶不上环境扰动的急剧程度，最终造成本身终结的结果。

4.1 生物对栖息生境变化的进化适应对策

栖息地（或称生境）（habitat）一词首先由美国的 Grinnel 于 1917 年提出，指的是生物的居住场所，即生物个体、种群或群落能在其中完成生命过程的空间。自然界的生物都有其特定的生活环境，都有各自要求的适宜的环境条件，栖息地作为生物生存的空间，决定着资源、庇护所、筑巢位置和交配的有效性；决定种内和种间竞争的强度；决定捕食、寄生、疾病的代价；决定生物的繁衍。一个进化上精明的个体会评价利弊之间的关系，选择那些能使繁殖成功达到最大的生境。这一生境必然具有能维持生命及能有效地留下后代的食物资源和生存条件，动物由于具有可移动特性，在与自然环境相互协调过程中，趋向于选择能使自己的适合度达到最大的生境。动物的这种栖息地选择行为是动物在长期的进化适应过程中与自然环境相互作用的产物，已成为动物的重要生态学特性之一。动物一旦选择了某种类型的生境，往往将自身的活动和分布范围限制在这种生境中，通过自然选择，野生动物在形态、生理、行为上产生了适应周围环境的变化。越是濒危物种，这种特点越是明显，其结果造成明显的生态位隔离，这种隔离因种间竞争而得到进一步加强。

生物适应（adaptation）是指生物受到内部和外部环境的刺激而导致生态结

构和生理机能与其赖以生存的一定环境条件相适应的现象。适应是生物界普遍存在的现象，也是生命特有的现象。植物对环境的适应主要是通过改善各种器官的机能；动物对环境的适应可以有保护色和一些行为适应；微生物的适应最明显的体现是细菌的抗药性。但适应只是一种相对意义上的适应，而不是绝对的，一个物种不能永远适应变化着的环境，一旦适应落后于环境变化，当二者差距太大时，旧种就会灭绝，这时新的环境也会有新的物种去占领。如生活于顶级群落中的野生动物，多为特化种，在相对稳定的环境中种间竞争激烈，自然选择使动物向着适应范围狭窄进化，形成 K-选择策略的物种。而在不稳定的环境中机会主义者 R-对策者，则更适应于变化的环境。一种动物的适应性，使其在一个特定的生境或在一个有限的生境范围内生存和繁殖，而在其他环境中其适应性就会降低，有些野生动物种类特化程度高，对食物和隐蔽条件有特殊的要求，对环境变化十分敏感，由于高度特化，它们已无法调节自己以适应生境的改变。因此大多数稀有的、濒危的或灭绝了的野生动物种类都是特化种，难以适应由于人类干扰造成的生境退化。

随着人口的增加，人类对自然生态系统的干扰日趋加剧，人类活动给生境带来的直接破坏表现在两个方面：一是生境的丧失和破碎化；二是生境退化和污染。

4. 1. 1 生境减少和破碎化对生物的影响与生物适应

4. 1. 1. 1 生境减少和破碎化与生物灭绝

生境减少和破碎化是生物多样性受到威胁和大规模丧失的主要原因。生境破碎化是指在人为活动和自然干扰下，大块连续分布的自然生境，被其他非适宜生境分隔成许多面积较小的生境斑块的过程，又叫做生境岛屿化或生境片断化。其造成因素是多方面的，如森林大量砍伐、森林或农田城市化、修建公路、机场、围海造田、过度放牧等。我国的生物栖息环境破碎化在 1978 年以前，主要来自农业垦殖和森林采伐，1978 年以后，由于经济的快速发展，特别是在沿海的发达地区，城市化程度已经从改革开放前的 20% 发展到 70%。迅猛的城市化过程使大块的自然生境被城市化隔离，大规模的公路和铁路工程逐渐延伸到生物多样性比较丰富的山区和无人区，随之而来的是路旁大规模的森林采伐，使原本连续的原始森林被切割成一个个大大小小的斑块，原始的生态系统逐渐暴露在人类活动的影响下，造成生态系统的退化。

栖息地的破碎化或丧失会使某些物种的种群下降或灭绝，但并不是每个物种都如此，种群的稳定性随着种群增大而增大。栖息地丧失后，迁徙种群会转向适应新的生存环境，这种能力对种群的生存能力非常关键，这取决于种群的自然历

史或其生物学特性。很多迁徙行为受后天学习的影响，但是很多证据证明是由遗传决定的，遗传变异可发生在种间和种内，因此迁徙策略也会对选择做出反应。

在连续的生境中，种群内的个体通过扩散和迁移，寻找和开拓新的生境和资源，降低亲缘个体间的资源竞争，避免近亲繁殖，降低遗传漂变，增加不同种群间的遗传基因交流，从而会扩大物种的分布范围，增加个体和种群的存活机会。而在破碎的生境中，由于适宜的生境斑块周围分布着不适宜的生境，种群中的个体受到隔离效应的影响，正常迁移和建群受到隔离和限制，所以被分隔在生境斑块中的种群很可能会走向灭绝，除非有外来个体来这里再定居。生境破碎化是许多物种濒危和绝灭的重要原因。据估计，在现在已经确认灭绝原因的 64 种哺乳动物和 53 种鸟类中，由于生境丧失和破碎引起的分别为 19 种和 20 种，分别占 30% 和 38%。因生境丧失和破碎而受到灭绝威胁的哺乳动物总种数的 48%，在鸟类中占 49%，在两栖动物中占的比例更高，达 64%。

生境的破碎化不仅导致适宜生境的丢失，而且能引起适宜生境空间格局的变化，从而在不同空间尺度上影响物种的扩散、迁移和建群，甚至影响到生态系统的生态过程。其直接影响是使生物的栖息地面积减少，直接影响种群的数量大小和灭绝率，而且残留面积的再分配会影响物种的扩散和迁出率，但其间接的和后继的影响却更不容忽视，它对不同分类群的丰富度和种的组成产生影响，使种群密度、种内和种间的相互作用程度、寄生和被捕食的概率、食物资源发生变化，遗传变异丧失；它使栖息地的群落结构改变，进而影响当地的小气候，并对大气因子造成影响；它还会产生各种负效应，如边缘效应、捕食和食肉动物增加、种群动态丧失等。

事实上，虽然环境的变化是不可避免的，但很难预测物种对此做何反应。栖息地破碎化的结果非常复杂，单纯从某些方面分析是不够的，因为环境的变化则会通过改变气候和景观利用来对种群和群落产生影响，种群和群落的栖息地类型也受密度、物种分布的区域、生物地理动态、种群大小和生境多样性等诸多因素的高度制约。

有人对造成生态系统退化和生物多样性减少的人类活动进行了排序。过度开发（含直接破坏和环境污染等）占 35%，毁林占 30%，农业活动占 28%，过度收获薪材占 6%，生物工业占 1%。其中前三项人类活动占 93%，而这些破坏最直观的结果是造成了物种生境的破碎化。

灭绝（extinct）有许多种不同的含义，当全世界的任何地方都没有某种动物存在时，就可以认定该物种已经绝种，如恐龙。一种动物如仅是在人工饲养条件下存活，它就可以被认定为野外灭绝，如我国的麋鹿。这两种情况都认定该物种属于全球性灭绝。一个物种在原来生活的一些地区不再出现，而在其他地区仍

然存在，称为局部灭绝，如河北省曾有老虎分布，但现在没有了，就可以认定虎在河北省属于局部灭绝。但即使在我国东北地区，虎的数量也十分稀少，已经不能对食物链中的草食动物构成任何影响了，这种情况叫生态灭绝。随着岁月的流逝，地球上的物种早晚都要灭绝，但是由于人类的活动，今天物种的灭绝速度要比过去任何时候都要快。据估计全球约有 1400 万种物种，其中被人类所认识的才仅仅有 175 万种，许多物种尚未被人类认识就已经灭绝了。最新统计表明：目前有 180 种哺乳动物正处于濒危状态，其中 1/4 处于极度濒危；182 种鸟类也已处于濒危状态，其中 1/8 濒临灭绝。

一方面，随着城市的扩大、工业和农业的发展，大片的土地被开发利用，使生物失去栖息地；另一方面，森林乱砍滥伐、盲目开荒，草原的盲目放牧和沼泽的不合理开发以及水利工程建设等，引起生物生存环境的改变和污染，不再适合于生物栖息。栖息环境的减少和改变是生物濒危和绝灭的主要原因。我国海南岛 1956 年森林覆盖率为 25.7%，1964 年为 18.7%，到 1981 年上半年仅存 8.5%。森林郁闭度也大大减小，树种向单纯化发展，致使珍贵树种濒于绝迹，高大乔木残存无几。海南坡鹿、长臂猿、巨蜥、橙胸绿鸡等已近绝迹。20 世纪 50 年代时，黑长臂猿尚有 2000 只，分布于 10 多个县，现只留下 50~200 只。被誉为物种宝库的热带雨林正以每年 $20 \times 10^4 \text{km}^2$ 的速度锐减，天然草场以每年 $10 \times 10^4 \text{km}^2$ 的速度荒漠化。由于几千年人类活动的影响，我国天然植被几乎损失殆尽，仅在山区和交通不便的地区存留了极个别的斑块小片典型植被。在我国适宜于亚热带常绿阔叶林生长的地区，占全国面积的 1/4，但实际上常绿阔叶林只有 1.7%。东北地区在 19 世纪仍然是林海，生长着温带、暖温带针叶林和针阔叶混交林，而现在平原上基本上无自然森林植被。只在少数山区残存了小块的自然植被。黄河流域除高山深处和庙宇附近有原始森林分布外，平原山地的森林都遭到毁灭性的破坏。宜农的地区已基本上转变为农业用地。目前我国的农业用地已占到国土面积的 16.9%，大规模地开发山区矿藏修筑道路和建立城市的活动使自然植被遭到进一步破坏，野生动物生境受到极大损失。森林是野生动物的栖息地，和动物的成功生存与繁殖有重要的关系。伐林改变了生态系统，使依存于森林的野生动物失去了其生存必需的环境，结果必然是种群数量减少，增加了物种灭绝的可能。

4.1.1.2 生境破碎化对生物的影响

生境破碎是导致生物资源濒危的重要因素之一。生境破碎化导致小种群的产生。对小种群而言，环境随机性、边缘效应等使得局部灭绝的概率提高，同时小种群间的隔离使得再定居的概率降低。其次，小种群带来的阿利氏效应（当种群密度低于某一域值时，交配的成功率降低），也促使种群的灭绝。

(1) 对生物种群遗传多样性的影响 在破碎化的生境中, 适宜的生境斑块面积少, 种群规模也变小, 各种随机因素对种群的影响随之加大, 近亲繁殖和遗传漂变的可能性增加, 导致种群的遗传多样性下降, 使种群的存活和进化潜能受到影响。遗传漂变是指等位基因频率在世代间的随机变化, 虽然它是非定向进化因子, 但其最终结果是使每个位点固定在一个等位基因上, 导致种群内等位基因的丢失, 尤其是一些稀有的等位基因。在种群中, 虽然频率较低的等位基因对遗传多样性的贡献很小, 但对适应特殊环境却很重要。

尽管种群统计学和环境因素可能是绝灭危险的基本因素, 但小种群中近亲繁殖的影响也不可低估, 在植物种群中则会导致近交现象加剧, 由于繁殖个体接触到的花粉来源有限, 并且相隔较近的个体之间亲缘关系较近, 因此增加了种群的近交率。近交将增加种群内的纯合性, 降低杂合度, 种群越小, 杂合度的丧失越快, 在持续近交的种群中, 就会出现比较严重的近交衰退, 杂合度的频率最终趋于0, 种群适合度下降。近交衰退的程度主要取决于潜在有害基因、内禀杂合性、种群生存的环境条件和物种的繁殖能力等因素, 其最严重的后果是物种灭绝。一些学者的研究发现, 当种群被分割成不同大小的小种群后, 小种群和大种群的杂合度和等位基因多样性均迅速降低, 而一些局域小种群的消失也加速了整个种群的遗传变异的减少, 最终将影响物种的存活。

生境破碎化的遗传影响是极其复杂的, 是包括物种交配系统、种子散布方式、种群大小、破碎化时间、种群隔离历史等在内的多因素作用的结果。种群中遗传变异的数量和性质对于物种的生存与发展非常重要, 是物种适应环境变化的前提和遗传基础。尽管一些物种能够改变其迁徙路线, 但并不是所有的种都能通过改变迁徙策略来避免种群的灾难性减少。生境破碎化对物种的最终影响并非不可知, 其关键在于从多世代的角度跟踪观测, 研究随着时间的变化种群遗传变异如何变化, 从而有针对性地采取有效的措施进行物种保护。

(2) 对物种分布的影响 生境破碎化对物种分布的影响依据具体的物种、生境结构、景观基质、捕食者群落、寄生的影响而不同。因此, 不能对生境破碎化的影响粗略地做出统一结论。一般地说, 栖息于森林内部的面积敏感种、狭食性物种、稀有种易受破碎化生境的影响以至于消失; 而广食性物种、常见种等的分布和种群动态基本不受影响, 有些物种甚至数量上升, 稀有种比常见种更易受破碎过程的影响, 在小斑块中最先灭绝。比如栖息于北美森林内部的食虫鸣鸟 (*Helmitheros vermivorus*) 和灶鸟 (*Seiurus aurocapillus*) 是面积敏感种, 它们在连续景观中出现较多, 而在破碎化景观中密度降低; 但在森林边缘、次生林或城市化生境中筑巢的红衣风头鸟 (*Cardinalis cardinalis*) 和雀科的小鸣鸟 (*Passerina cyaaanea*) 在破碎化景观中比连续景观中密度更高。对亚马孙森林破碎化的研究

显示，物种丰富度与斑块大小呈正相关，原始森林比破碎森林拥有更多的物种，一些对面积高度敏感的物种在破碎化的森林生境中消失，但一些种类的物种丰富度却在森林斑块隔离后保持稳定甚至上升，如蛙类和蝴蝶等。

(3) 对生物繁育的影响 生境破碎化对植物繁殖成功率的影响与植物的自交亲和性、传粉和交配系统等因素有关，也与破碎化后基因流的改变有关。自交亲和物种所受的影响较小，残留小种群内个体的结实率不会发生较大变化；但在自交不亲和物种中，则会导致种群内个体结实率降低；对于风媒传粉物种的影响不大，甚至会因为风速增大而使个体结实率增加；动物传粉物种中，由于小种群所能维持的传粉者数量减少，导致个体结实率降低，特别在一些专性植物—动物传粉者中表现得尤为明显。由于植物数量少、密度低，不足以维持较多的传粉者，导致传粉者数量减少，活动强度降低或发生不利于传粉的变化，反过来影响植物的繁殖成功率。如在破碎化生境中，专性以蝴蝶传粉的石竹 (*Dianthus deltoides*) 上訪花的蝴蝶远远少于连续生境中的，所以种子的结实率很低。另外生境破碎化还会改变残留小生境的非生物因素，引起种群生存条件变劣，因而影响了种子的产量和质量。由于在热带、亚热带地区，植物与其他生物间存在的专性关系较多，因此，也有人认为，热带、亚热带植物比温带和寒带植物对生境破碎化更敏感。

生境破碎化对植物繁育的影响同样也不能一概而论，如植物 *Grevillea barklyana* 在路边斑块中的小种群个体的种子产量就明显比正常大种群的多。其原因可能是路边小生境中的水、微量元素等水肥因素比大种群中的高，而且路边缺少高大个体，光照条件比林中优越，个体间竞争较小，所以使得个体的有性繁殖和无性繁殖能力增加。

有研究表明，生境破碎化会使某些鸟类推迟产卵时间，窝卵数减少，如大山雀 (*Parus major*)。生境破碎化对动物繁殖成功率的影响，则主要表现在巢的损失率比较高。对“开放式”鸟巢的鸟类来说，破碎的栖息地增加了巢捕食和巢寄生的机会。如在美国中西部地区，森林鸟类的巢捕食率随森林覆盖率升高而降低，在破碎景观中巢捕食率上升，其原因是破碎化的景观常伴随着乌鸦 (*Corvus macrorhynchos*)、浣熊 (*Procyon lotor*)、臭鼬 (*Mephitis mephitis*) 等捕食者的密度上升。由生境破碎化导致的捕食率升高多发生在斑块边缘。在生态交错区，幼鸟可能遭到更多捕食者的捕食，使幼鸟的出飞率明显降低。

(4) 边缘效应对生物的影响 生境破碎化会引起斑块边缘的非生物环境 (如光照、温度、湿度等) 和生物环境的剧烈变化，从而导致边缘效应。所谓边缘效应是指斑块的外缘或边界区的微环境与斑块内部明显不同，由于某些生态因子或系统属性的差异和协同作用引起系统某些组分或行为的较大变化。边缘效应

可以是物理性的，如气流、光密度、湿度和土壤湿度，也可以是生物性的，如改变物种的分布和丰富度、捕食者和被捕食者之间的关系和竞争。边缘效应可分为初始生物边缘效应和次生生物边缘效应，前者指的是边缘的直接影响，比如边缘树种的高死亡率。后者指的是间接的，如由于植被的变化而使生物种类密度的提高就属于次生生物边缘效应。

不同的动物对边缘的反应存在较大差异，有些反应积极而有些反应消极，因此丰富度和分布也有所不同。有人将它们分为边缘种和中心种，前者会由于边缘的扩大增加种群数量和密度，后者则会由于中心区域的减少降低种群数量和密度，甚至完全消失。如在亚马孙破碎的森林景观中，白蚁、叶蝉、鳞翅目昆虫、蚜虫、喜蚜虫蚂蚁以及喜光蝴蝶、食果实蝙蝠、食虫的有袋动物等，由于边缘提供了适宜的生态或丰富的食物资源，种群数量上升；反应消极的动物如苍蝇、蜜蜂、黄蜂、甲壳虫及一些森林下层觅食的食虫鸟，在森林边缘数量下降。多数研究表明，边缘地带鸟类的种类和密度均有所增加。边缘效应的影响还可深入到森林内 100m，甚至更远，这进一步减少了适宜生态的面积，引起大量的外部物种入侵，导致捕食上升。

总之，生态的破碎化在减少野生动物栖息地面积的同时增加了生存于这类栖息地的动物种群的隔离，限制了种群间的个体交换，降低了物种的遗传多样性，威胁着种群的生存力。此外，生态破碎化造成的边缘生态面积的增加将严重威胁那些生存于森林内部的物种的生存。生态的破碎化改变了原来生态能够提供的食物的质和量，并通过改变温度与湿度来改变微气候。同时，也改变了隐蔽物的效能和物种间的联系。因此增加了寄生率、捕食率和种间的竞争，放大了人类的影响。

4.1.1.3 生物对破碎化生态的适应

生态破碎化会给生物带来很多的不利影响，但生物的最大特点就是它的适应性，只要环境变化是在它所能承受的范围内，一般它都会通过改变自己的生活习性、生理特点等来适应环境的这一改变。同样，面对自己生存环境的日益破碎化时，动物们不是在坐以待毙，而是积极地采取措施来应对。比如，丹顶鹤 (*Grus japonensis*) 历来喜欢在没有人烟的芦苇沼泽地中筑巢繁殖，在广阔的生态中，自然状态下丹顶鹤的巢区范围为 1 ~ 4km²。可是当它们的生态由于人类的一些开发活动而出现破碎时，它们也会“与时俱进”，适当缩小巢区范围，在 0.37km² 的斑块内也能营巢。血雉 (*Ithaginis cruentus*) 是一种生活在青藏高原的特有鸟类，一般生活在海拔较高的高寒山地的针叶林和针阔混交林中，因为是地栖性生活，所以它的迁移和扩散能力较弱。在我国的甘肃南部，血雉生态破碎化现状比较严峻，但有关学者在研究中却意外地发现，血雉在破坏较为严重的森林斑块（针

叶林砍伐率达 60% 以上，已经转变成次生的阔叶林和灌木林) 中依然能够生存。在美国野火鸡 (*Meleagris gallopavo*) 的种群恢复和重建过程中，人们意外地发现，野火鸡对于以前认为是不适宜的生境有着出乎意料的适应能力。

野外调查数据显示，在生境破碎化的最初阶段，生物可以通过改变自己来适应环境，但改变不是无限制的，这里有个阈值的问题，当超过生物所能承受的阈值时，生物种群会因为隔离效应而迅速下降，当然这会因种而异。例如，当原始森林的比例被减至 20% 以下时，斑点猫头鹰 (*Strix occidentalis*) 的种群将趋于灭绝；在森林覆盖率小于 30% 的破碎景观中，林蛙 (*Rana sylvatica*) 和斑点蝾螈 (*Ambystoma maculatum*) 会消失；而红点水螈 (*Notophthalmus v. viridescens*) 在森林覆盖率小于 50% 以下时消失。

当然，对绝大多数物种，我们目前还不能精确预测在何种破碎水平下鸟类和哺乳类的生存会受到影响，还有待于今后更深入的研究。

4.1.2 生境退化和污染对生物的影响与生物适应

4.1.2.1 生境退化和污染，使物种生存面临威胁

我国自然生态环境形势总体是严峻的，主要表现在森林覆盖率低（我国 16.5%，世界平均 26.6%），天然林遭受砍伐，森林植被退化，草场超载过牧，质量下降，退化、沙化加剧。长江、黄河等大江大河源头生物多样性丰富地区的自然生态环境呈恶化趋势。沿江重要湖泊、湿地日趋萎缩。北方地区江河断流、湖泊干涸、地下水下降现象严重。污染也是引起生物生存危机的主要原因。全国主要江河湖泊水体受到污染。由于野生物种生境的退化和破坏，加上一些地区滥捕、滥猎和滥采，导致野生动植物数量不断减少。据统计，全国共有濒危或接近濒危的高等植物 4000 ~ 5000 种，占总数的 15% ~ 20%，野生植物如苏铁、珙桐、金花茶、桫欏等已濒临灭绝。20 世纪我国已经灭绝的野生动物有普氏野马、高鼻羚羊。接近和濒临灭绝的有蒙古野驴、野骆驼和普氏原羚等。在《濒危野生动植物国际贸易公约》中列出 640 种世界濒危物种中，我国有 156 个物种，约占总数的 1/4。农药杀虫剂的大量使用造成一些物种的濒危或灭绝，尤其是位于食物链顶位的猛禽受影响最为严重。据统计，目前全世界已有 2/3 的鸟类生殖力下降，栖息地污染无疑是造成这一现象的重要原因。油污染和铅中毒对水禽也已造成越来越大的威胁，据统计，目前每年至少有 10 万只水鸟死于石油污染。著名的云南滇池，过去山清水秀，湖泊里有很多特有物种，比如海菜花，现在已经不复存在了，就是因为滇池里排放了大量的污染物，使那里的水的富氧化程度变得很高，从而杀死了海菜花。苏州河里的鱼虾，也是因为水体里接纳了大量的污染物，导致了苏州河里除了微生物以

外，几乎没有生命的物质。

随着人类的发展，环境污染也加剧。环境中各种各样的污染物，对生活于其中的生物是一种逆境胁迫因子，它们在分子、细胞、组织、个体、种群、群落以及生态系统等各个层次对生物产生多方面影响。环境污染对生物多样性的影响目前有两个基本观点：一是由于生物对突然发生的污染在适应上可能存在很大的局限性，故生物多样性会丧失；二是污染会改变生物原有的进化和适应模式，生物多样性可能会向着污染主导的条件下发展，从而偏离其自然或常规轨道。环境污染引起的物种丧失程度，并不亚于生态破坏。物种大灭绝在很大程度上与全球性的环境污染密切相关。环境污染会导致生物多样性在遗传、种群和生态系统三个层次上降低。

(1) 在遗传层次上的影响 虽然生境污染会导致生物的抵抗性适应，但最终会导致遗传多样性减少。这是因为在污染条件下，种群的敏感性个体消失，这些个体具有特质性的遗传变异因此而消失，进而导致整个种群的遗传多样性水平降低；污染引起种群的规模减小，由于随机的遗传漂变的增加，可能降低种群的遗传多样性水平；污染引起种群数量减小，以至于达到了种群的遗传学阈值，即使种群最后恢复到原来的种群大小时，遗传变异的来源也大大降低。

(2) 在种群水平上的影响 物种是以种群的形式存在的，最近研究表明，当种群以复合种群的形式存在时，由于某处的污染会导致该亚种群消失，而且由于生境的污染，该地方明显不再适合另一亚种群入侵和定居，导致生物种类的组成发生变化。此外，由于各物种种群对污染的抵抗力不同，有些种群会消失，而有些种群会存活，但最终的结果是当地物种丰富度会减少，降低了生物多样性。

(3) 在生态系统层次上的影响 污染会影响生态系统的结构、功能和动态。污染大大降低了初级生产，从而使依托强大初级生产量才能建立起来的各级消费类群没有足够的物质和能量支撑，整个生态系统的结构和功能趋于简单化。严重的污染可能具有趋同性，即将不同的生态系统类型最终变成基本没有生物的死亡区，从而生态系统多样性的丧失变成必然。如我国昆明的滇池，伴随着污染造成的湖水富营养化，一度曾经使湖滨地带的生物圈几乎丧失殆尽。不仅如此，污染常常会引起生态系统的建群种或关键物种的消亡与更替，而使原有的生态系统发生严重的逆向演替。值得指出的是，重金属或有机物污染在生态系统中经食物链作用，会有放大作用，最终对人类造成影响。

4. 1. 2. 2 生物对污染生境的适应进化

世界上所有的污染区域，包括很严重的污染地区，都发现有存活生物，有的依然能够完成生长发育，甚至完成繁衍过程。这就说明，这些生物对污染环境

具有适应性。生物对各种不良环境具有一定的适应性和抵抗性，称为生物的耐性或抗性。

在长期的污染条件下，生物的生态效应包括两个方面：一是不能适应污染的生物，种群衰退，物种消亡，引起生物多样性丧失；二是能够适应的生物，在强大的污染选择作用下，将产生快速分化并形成了旨在提高污染适应性的进化取向。这里重点讨论后一个问题。概括起来，生物主要是从两个方面对污染环境进行适应：一是对污染引起的外环境和生物自身内环境条件变化的适应；二是生物对污染物本身的适应。一般情况下，生物对污染引起的外环境也就是自然环境要素的改变以及自身的生理变化是容易适应的，而对污染物本身却是很难适应的。其原因就在于，外环境在污染条件下的改变，只是一个量的问题，即温度、光照、湿度、营养条件等生态因子还都存在，只是在量上和比例上发生了变化，生物比较容易通过自身的生理调整来适应这类变化，即使这些变化达到生物生存的极端环境条件，生物也具有一定的应对能力。因为在生物的系统发育过程中，程度不同地经历过这样或那样的类似变化，并且固化在它们群体中的遗传多样性，很容易适应这类自然环境因子的新组合。但对于污染物本身的适应则不然，尤其是这个污染物还是自然环境中不曾有过的，生物正常生理活动从不曾需要且从未经历过的物质时，生物一般没有特异性的组织器官对污染进行解毒，往往也没有什么遗传背景可以作为生理变化调节的手段，所以这类污染物对生物才是最难适应也致命的。

生物对污染的抗性机制是外部排斥和内部忍耐的综合结果。处于污染环境中的生物，一方面通过形态学机制、生理生化机制、生态学机制等将污染物阻挡于体外；另一方面，通过结合固定、代谢解毒、分室作用等过程，将污染物在体内富集、解毒。富集和解毒这两方面的综合结果形成抗性，其中生物的解毒是抗性的基础，解毒能力强的生物一般都具有较强的抗性，但解毒不是抗性的全部，抗性强的生物不一定解毒能力强。由于污染物种类不同和污染传递介质的差异，生物有多种方法阻止污染物进入体内，如限制污染物的跨膜吸收；关闭气孔阻止SO₂等气态污染物进入体内；分泌有机物质糖类、氨基酸类、维生素类、有机酸类等到达根际，通过改变根际环境来改变污染物的理化环境和形态，使污染物由游离态转变为络合态或螯合态，降低其可移动性；通过运动远离污染源；增厚植物的外表皮或在根周围形成根套等。

生物对污染生境响应的程度和结果主要取决于选择作用的强度、类型和生物本身的生物学特性，特别是种群内遗传变异的数量和种类。在一定范围内，选择强度越高，生物的选择响应就越突出；生物对污染物越敏感，选择响应就越激烈。在种群中，存在着对污染适应程度不同的个体，一般来说，抗性基因在正常

种群中的频率很小，但在强大有力的污染选择条件下，对抗性基因在种群中的传播是极其有利的。它们在种群中的比例随污染选择而发生调整，抗性个体比例必然升高。此时种群的遗传结构也会随之发生改变，这种遗传变化通过世代的不断积累，将提高种群对污染的适应水平，种群相应地就发生了针对污染的适应进化和分化。种群中敏感个体消失，种群规模变小，达到适应污染阈值最低要求的个体在种群中的比例不断扩大，通过种群内的基因重组，不断提高抗性水平，同时，外来基因的流入，提高了种群的整体遗传多样性水平。凡是能跨越对污染物最敏感阶段并能够成功完成生育繁殖的个体，就是在污染选择条件下的适应者，它将在污染选择后的种群中获得进一步发展的机会。

生物对污染环境适应的一个经典例子就是欧洲桦尺蛾（*Biston betularia*）的黑化现象，这种黑化是由工业污染引起的，所以又称为工业黑化现象。桦尺蛾体色深浅是由多基因控制的数量性状，在种群内存在着体色多态现象，即浅色型和黑色型个体以不同的比率存在。它在停息的时候并不隐蔽自己，多停息在树干或岩石上。大约在 19 世纪 50 年代前，几乎所有的桦尺蛾都是身体和翅膀上带有斑纹的浅色型，黑色个体比较少。但到了 19 世纪后半叶，随着城市工业化程度的不断深入，分布在工业区的桦尺蛾的黑色个体越来越多，浅色型反倒越来越少，而在非工业区和乡村则很少出现这类现象。分析原因，原来是与鸟类的差异性捕食有关。鸟类捕食昆虫主要是依靠视觉来发现和捕捉，当昆虫的体色与环境背景差异大时，容易被鸟类发现和捕食。在没有工业污染的地方，树干和岩石上长满了灰白色的地衣，当浅色型的蛾子落下时，由于与背景色很相似，不易被天敌发现，反而是黑色蛾子易遭到捕杀。但地衣对污染极为敏感，工业区的空气污染使树干和岩石上的灰白色地衣死亡，背景色变深，此时浅色型蛾子变得易被发现，被捕杀的比率远远高于黑色型，为了适应这种环境变化，有效地保存个体，原来以浅色型为主的种群发生了黑化现象，黑色个体的数量逐渐占据了优势。

对污染生境的抗性在生物界普遍存在。例如，为了控制农田杂草和病虫害，人类投入了大量的各种各样的化学农药，在开始使用时，基本上起到了控制作用，但连续用了几年以后，同类的农药已经不起作用了，原因是杂草和害虫已经适应了此类农药，获得了抗性。比如杀虫剂 DDT 是从 1941 年开始使用的，人类大量使用的 DDT 对昆虫是一种强选择压，于是种群中抗 DDT 的突变体的频率得以迅速增长，到 1976 年为止，35 年中已经有 200 多种昆虫进化出抗 DDT 的新特征。生物学家认为，任何昆虫在使用任何杀虫剂的情况下，经过 5~50 代就能进化出抗杀虫剂的新种。所以要想有效地控制它们，必须不断有新杀虫剂问世。

对污染生境适应力最强的生物莫过于微生物了。当环境中污染物的浓度尚

未超过容许范围时，微生物都能适应，而且可以通过自身的一系列代谢活动，如氧化反应、还原反应、水解反应、脱基反应、羟基化反应、酯化反应以及代谢等一种或多种生理、生化反应，使绝大多数有机污染物发生不同程度的转化、分解和降解，将有毒的污染物转化为无毒的无机物，一段时间后，生境就会恢复到污染前的状态，这就是环境的自净作用。自然界中能以污染物为基质的微生物种类有细菌和真菌，表 4-1 列出了一些对典型有机污染物具有生物降解作用的微生物。

表 4-1 对典型有机污染物具有生物降解作用的微生物

有机污染物	降解微生物
脂肪烃	无色杆菌属、不动杆菌属、放线菌属、气单胞菌属、产碱菌属、节杆菌属、芽孢杆菌属、贝内克菌属、短杆菌属、棒杆菌属、黄杆菌属、甲基细菌属、甲基杆菌属、甲基球菌属、甲基孢囊菌属、甲基单胞菌属、甲基弯曲菌属、小单胞菌属、分枝杆菌属、诺卡菌属、假丝酵母菌属、阴球菌属、德巴利酵母菌属、洋葱假单胞菌
芳香化合物	施氏假单胞菌、巨大脱硫线菌、儿茶酚脱硫杆菌、黄杆菌属、洋葱假单胞菌、节杆菌属、氯酚红球菌属、皮氏假单胞菌属
多环芳烃	气单胞菌属、拜叶林克菌属、黄杆菌属、诺卡菌属、假单胞菌属、霉菌小克银汉霉属、恶臭假单胞菌属、节杆菌属、泡囊假单胞菌属、分枝杆菌属
含氮芳香烃	假单胞菌属、盐杆菌属、红球菌属、红细菌属、产碱菌属、丛毛单胞菌属、节杆菌属、韦荣球菌属、埃希菌属、分枝杆菌属、脱硫弧菌属、梭菌属、甲烷八叠球菌属、产甲烷菌属、多食假单胞菌属、莫拉菌属、肠球菌属、变形菌属
农药	亚硝化单胞菌、多型亚硝化单胞菌、直肠梭菌、丁酸梭菌、巴氏梭菌、生孢梭菌、恶臭假单胞菌、大肠杆菌、弗氏柠檬酸杆菌、荧光假单胞菌、无色杆菌、产碱杆菌、黄杆菌、诺卡菌

除此之外，一些藻类、原生动物和植物对污染环境的适应力也非常强。比如在污染水体中，通过藻类的放氧，可使严重污染后缺氧的水体恢复到好氧状态，为好氧性异养细菌降解污染物提供必要的电子受体，使降解顺利进行；原生动物则通过吞噬过多的藻类和一些病原微生物，间接地对水体起净化作用。一些植物不仅可以在污染的水体和土壤中生存，而且还会通过吸收、固定、挥发等作用，使污染环境得以修复。如凤眼莲可以去除水体中的氮磷营养物；芦苇能杀死污水中的大肠杆菌，使有机物减少 60%，还可去除某些金属离子和氮磷等。十字花科植物不仅可以在被重金属污染的土壤中生存，而且可以超量积累某些化学元素，从而降低了土壤中重金属的含量，有助于土壤修复。某些超积累植物对重金属的积累浓度见表 4-2。

表 4-2 某些超积累植物对重金属的积累浓度

重金属	超积累植物	浓度/($\mu\text{g/g}$ 干物质)
-----	-------	---------------------------

铜	<i>Ipomoea alpina</i> (高山甘薯)	12300(茎)
镉	<i>Thlaspi caerulescens</i> (天蓝遏蓝菜)	1800(茎)
铅	<i>T. rotundifolium</i> (圆叶遏蓝菜)	8200(茎)
锌	<i>T. caerulescens</i> (天蓝遏蓝菜)	51600(茎)
锰	<i>Macadamia neurophylla</i> (粗脉叶澳洲坚果)	51800(茎)
钴	<i>Haumaniastrum robertii</i>	10200(茎)
铈	<i>Berkheya coddii</i> (九节属)	7880(地上部分)
铱	<i>Dicranopteris dichodoma</i>	3000(地上部分)

但必须指出的是，环境的自净能力是有限的，当大量的污染物进入环境，特别是镉、铬、铅等重金属，以及砷、汞等类金属及其化合物、有机氯农药、多氯联苯、塑料制品等，环境中的降解作用非常缓慢，形成长时间残留，破坏了生态系统中的食物链，环境就无法实现自净了。

对生物来说，适应是它们在逆境中得以生存和延续的保证，是污染环境生物多样性的基础。但从人类利益的角度出发，生物对环境的抗性有利有弊。微生物的分解和植物的富集作用等可用来净化环境，但农田杂草和害虫对农药的抗性和病原微生物对药物的抗性，使得人类不得不发明新药和新的抗生素来达到除害防病的目的。

生物在适应污染生境的同时，也在为污染适应付出代价，这种适应进化可能降低了生物在其他方面的适应性。适应代价的表现形式多种多样，有生理上的代价，有生态上的代价，也有进化上的代价。比如抗性植物通过降低代谢以减少对有害元素的吸收，同时也降低了对水肥的吸收，这是付出的生理代价。生态代价主要指对污染适应的生物，在进入正常环境中时，它的竞争力降低，同时还可能伴随着对温度、水分、病虫害等的抵抗能力下降。如 Bradshaw 等将抗性和非抗性的剪股颖 (*Agrostis myriantha*) 同时种植到没有污染的环境中，竞争的结果是以抗性种质失败而告终。进化代价反映的是对污染适应很好的植物在其他环境中进化发展的灵活度降低，以至于可能失去适应其他环境的可能性。其原因可能是长期的选择作用使与抗污染没有关系的种群遗传多样性丧失太多，对污染适应的基因频率发生固化，从而在其他环境中因缺乏应变的遗传储备而失去进化机会。比如将经历重金属污染时间较长的玉米种群栽种在正常环境下，其性状变化在很多数量特征上都不及没有污染经历的种群，在以后的进化发展中，这样的种群必然处于劣势。

4. 1. 2. 3 退化生态系统的恢复

恢复 (restoration) 是一概括的术语，包括改造、修复、再植和重建；即通过各种方法改良和重建已经退化和破坏了的生态系统。例如，中国科学院华南植物研究所对热带亚热带退化森林的恢复生态学的几十年研究，在几乎是寸草不长的

裸红壤地上，通过种植速生、耐旱、耐瘠的桉树、松树和相思树等先锋树种，人工启动演替，然后配置多层多种阔叶混交林，逐步恢复了植被，并正向着持续森林生态系统的方向发展。

生态系统退化的实质是系统结构和功能的退化，其表现形式是生物多样性的破坏和丢失，导致了环境退化。生物多样性的丧失是生态系统退化的关键和核心，因而退化生态系统恢复和重建途径应从保护和恢复生物多样性入手，引入植物和动物尤其是一些关键种，重建植被系统及其食物链。即进行人工植物群落及其植被的建设，这里人工植物群落包括农业群落、混农林业群落、森林、草地、灌丛等，形成复合的人工植被体系。因此生物措施是恢复和重建的主要措施。此外，工程措施、耕作措施和管理措施等也是必要的，在退化小流域的治理中必须有机结合，才能有较好的持续效果。生物措施又分为三类：第一类是靠自然恢复，第二类是人工生物恢复，第三类是二者的结合。对严重退化的系统必须先辅以工程措施，改善环境。生物措施与工程相结合是目前国内采用的主要措施。在岷江上游山地恢复与重建中，以植被恢复与重建为核心，生物措施为主，结合工程措施、管理措施和耕作措施进行。经过近 15 年的恢复与重建，取得了明显效果，证明该方法是行之有效的，也极为迅速。

以下四种方法对重建生物群落和生态系统是有益的。

(1) 不行动 生态系统因为重建花费很大，或因为以前重建的努力以失败而告终，或因实践表明该生态系统能自己恢复。一个典型的例子是北美东部的弃耕田，在放弃农业后的数十年时间恢复成森林。

(2) 恢复 通过重新引入的行为计划，特别是种植原有的种类，恢复原有的种类组成和结构。

(3) 重建 用植树造林更新已退化的森林，至少使一些生态系统的功能和一些原有的种类得以恢复。

(4) 替换 用另一种有生产力的生态系统替换退化的生态系统。例如用有生产力的牧场替换退化的森林。

恢复生态系统（或群落）的努力焦点是恢复已遭到人类活动严重破坏的广阔的湖泊、草原和森林。人类经过惨痛的历史教训，已经清醒地认识到恢复生态系统的重要性，以及对社会持续、稳定发展的必要性。发达国家在这方面已取得了可喜的成果，然而，我国在这一方面做得还不够理想。一些地区的生态系统被改变，致使农业无效益，牧业靠政府的津贴来维持，严重地影响国民经济的发展。因此，从生态学、社会学甚至经济学的前景出发，恢复这些地区的生态系统是社会稳定和发展的唯一出路。

4.2 外来入侵种与生物进化

地球上各种生态系统内生长着各种不同类型的生物，地理隔离使多数物种只能栖息在自己的领地里，自然地理因素的差异构成了物种迁移的障碍。本地种（indigenous species）是指分布在原生地的物种；外来种（alien species）是指在一个特定的生态系统中，不是本地发生或进化的生物，而是后来随着不同的途径从其他地区传播过来，并且能在自然状态下繁殖的生物种、亚种或更低级的分类单位，即非原生地的物种。狭义的外来种是指由于人类有意或无意的作用被带到了其自然演化区域以外的物种。广义的外来种认为只要是进入一个生态系统的新物种就是外来种，它包括自然入侵的物种、无意引进的物种、有意引进的物种以及基因工程获得的物种或变种和人工培育的杂种等。当外来种进入一个过去不曾分布的地区，能够存活、繁殖，形成野化种群，并且其种群的进一步扩散已经或即将造成明显的环境和经济后果时，这一过程被称为生物入侵（biological invasion）。导致生物入侵的物种称为外来入侵种（invasive alien species）。

在引入地，并不是所有的外来种都会变成入侵种，从外来种到入侵种的演变过程可用图 4-1 表示。

从图 4-1 可看出，外来种进入到引入地后有两种命运，一种是外来种不能适应当地的环境，或受到本地种的排挤，种群不能自我维持而很快消亡；另一种是外来种在当地建立了可自我维持的种群，称之为居留成功。居留成功的外来种如果只是停留在引入地，没有扩散到相邻地区，当地的群落外貌也没有明显改观，生态系统功能仍保持相对稳定，这时的外来种称为非入侵种；但如果居留成功的外来种种群数量急剧增加，并不断向四周地区蔓延扩散，对当地生态系统的结构和功能造成明显损害时，这时的外来种就变成了入侵种。据一项调查，

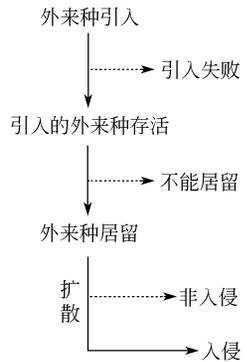


图 4-1 从外来种到入侵种的演变过程

外来种到达新领域后，其局域灭绝的可能性非常高，即使有的外来种偶尔可以存活下来，其后代维持几个世代后种群也会消亡，得以归化的外来种只是一小部分，而经过上述各种严酷筛选过程的归化种中也只有一小部分最终变成入侵种。所以，一个入侵种的形成是一个极小概率事件。另外，由外来种演变成入侵种一般都需要一个相当漫长的过程。尽管有的物种，如美洲的非洲化蜜蜂（*Adansonii latreille*）、大湖地区的条形贝（*Dreissena polymorpha*），从外来种到入侵种的时滞相当短甚至没有，但相当多的外来种在种群数量骤增和扩散之前要持续数十年，

而不引人注意。比如为了控制舞毒蛾 (*Lymantria dispar*) 而引入到美国的舞毒蛾噬虫霉 (*Entomophaga maimaiga*)，在引入后的 79 年中一直“销声匿迹”，直至 1989 年重新出现，现在在美国东北部舞毒蛾噬虫霉是舞毒蛾致死的重要因子。

外来种入侵最主要的选择压力来自环境条件的变化，所以，要想入侵成功，它们必须不断适应新环境，从结构、生理和功能上发生一些适应性的进化，这样才能充分适应和利用当地的环境条件，最终在竞争中占据主导地位而得以繁衍、扩散。

外来种入侵已成为引人关注的现象，它不仅危害入侵地区生态系统的结构和功能，同时也是生物多样性下降的主要原因之一。据分析，造成当地许多物种灭绝而导致生物多样性丧失的第一位因素是生境的破坏和破碎化，第二个最重要的因素就是生物入侵。入侵的方式，一方面与人类有目的的引种和无意的传入有关，同时也与物种入侵潜力有关。从全球范围来看，生物入侵已经造成巨大的经济和生态学后果，并作为全球变化的重要组成部分，成为人类所面临的巨大挑战。

4.2.1 外来种入侵的途径和机理

4.2.1.1 外来种入侵的途径

绝大多数的外来种入侵是由人类活动直接或间接引起的，全球一体化使生物体通过贸易、运输、旅游等从世界的一个地方到了另一个地方，人类活动降低了生物跨越空间障碍的难度，扩大了物种的传播范围。但也有少数外来种入侵与自然因素有关，与人们活动无关。外来种入侵的途径大致有以下几种。

(1) 自然扩散 外来入侵植物种子或繁殖体凭借风或动物的力量实现自然传播，也可以先在周边国家归化，然后再通过风力、水流、气流及动物等因素实现自然扩散。如紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*)、飞机草 (*Eupatorium odoratum*) 虽然主要是通过交通工具的携带而从中越、中缅边境扩散入我国的，但风和水流也是其自然扩散的原因之一。而美洲斑潜蝇 (*Liriomyza sativae*) 等动物则会依靠自身的能动性而扩展分布区域。

(2) 有意引入 是指人类有意将某个物种有目的地转移到其自然分布范围及扩散潜力之外的地方。现在农业、林业、园林、水产、畜牧、特种养殖业、各种饲养繁殖基地等几乎都在从外地或外国引种，其中大部分引种是以提高经济效益、观赏、环保等为主要目的，刚引入时，对我国的经济发展起了很大的推动作用，但后来有些逸生成野生种，进而发展成为具有负面效应的入侵种。如作为饲料引进的来自南美的凤眼莲 (*Eichhornia crassipes*)，一度曾使流经昆明市的大观河几乎完全被覆盖，严重影响了当地的农业、水上运输及环境保护等 (图4-2)；

为了保护沿海滩涂而从欧美引进了大米草 (*Spartina* spp.)，谁料到它们却在沿海地区疯狂扩散，已经到了难以控制的地步。在我国目前已知的有害入侵种中，超过 50% 的种类是人类有意引种的结果。

人类引种的目的是主要有以下几种：①作为牧草和饲料，如空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*)、凤眼莲等；②作为观赏物种，如马缨丹 (*Lantana camara*)、加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 等；③作为药用植物，如垂序商陆 (*Phytolacca americana*)、决明 (*Cassia tora*) 等；④作为改善环境之物，如互花米草 (*Spartina alterniflora*)、地毯草 (*Axonopus compressus*) 等；⑤作为食物，如番杏 (*Tetragonia tetragonioides*)、褐云玛瑙螺 (*Achatina fulica*) 等；⑥作为水产养殖品种，如虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*)、河鲈 (*Perca fulviatilis*) 等。



图 4-2 凤眼莲在苏州周庄河道中的危害情况 (万冬梅摄)

(3) 偶然带入 人员流动和物资交流可以充当外来种的引入媒介，通过飞机、轮船、火车、汽车等交通工具，以及建设开发、军队转移、快件服务、信函邮寄等方式，无意间将外来种从原产地带到遥远的别的地区。相当一部分入侵种是以这种方式引入的。近年来，国际贸易日益增多，旅游也日益发达，这给外来种的入侵带来了机会。如豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 在我国主要分布在铁路两侧，这是由于火车运输带来的结果，现广泛分布在我国大部分地区；假高粱 (*Sorghum halepense*) 是 20 世纪 70 年代从美洲国家的进口粮食中传入我国；三裂叶豚草 (*Ambrosia trifida*) 是伴随着农产品入关进入我国市场的；条形贝是混杂在远洋船的压舱水中被带入世界各地的。货物的木质包装物也常常是外来种传入的重要载体，从日本入侵到我国的光肩星天牛 (*Anoplophora glabripennis*) 就是以这种方式传入的。2002 年底在广州白云山风景区发现了微甘菊 (*Mikania micrantha*) 植物，这与旅游者将微甘菊无意带入有关。研究表明，遭受干扰和破坏的生境比没有干扰和破坏的生境，易受外来种的入侵。在这些生境中，生态系统受到严重破坏，物种的组成和群落的结构变得简单，入侵种极易迅速占据大量的生态位成为优势种。某一地区参观的人多，人类活动频繁，外来种入侵的概率也会增加。

(4) 动、植物园逃逸、人造物种的释放 主要指那些从栽培植物和种植园中逃逸出来后逸生的种类。如圆叶牵牛 (*Ipomoea purpurea*)、小叶冷水花 (*Pilea*

microphylla) 等。

外来植物入侵的途径有可能是多方面的或者是相互交叉的，有些植物可能是经过一种以上的途径侵入的，而且在时间上也可能是多次输入，最终完成入侵并得到迅猛发展。

4.2.1.2 外来种入侵机理

一个外来种进入一个新的生态系统，最后能否成为入侵种通常取决于两个因素：一是外来种的自身特性，二是被侵生态系统的特征和群落对入侵种的易感性。外来种的自身特性对入侵、生存和发展极为重要，适应性和耐性强的物种具有较大的入侵潜力。有的外来种在不利的条件下，可以维持自身的生存，一旦条件适宜，可能迅速扩张，而成为有害入侵生物；有的入侵者还可以改变环境，使之对自己有利，而对本地种不利，从而在与本地种的竞争中占据优势。被侵的环境对外来种能否成功入侵影响也较大。如果遭遇入侵的环境与外来种原生地相似，则易入侵成功；若生境差异较大，只有那些可塑性强的物种易入侵成功。缺乏天敌制约、群落的稳定性低和异常的环境扰动往往导致生物入侵。就植物而言，环境中的光、温度、水分、土壤营养、空气和金属元素以及新栖息地群落状况、全球变化等都会对外来种的入侵造成影响。

外来入侵种具有如下特点。

(1) 生态适应能力强 主要表现在遗传多样性高，抗逆性强，生态位广，可以在多种生态系统中生存，其中许多物种可以跨越热带、亚热带和温带地区，同时对环境有较强的忍耐力，如耐阴、耐贫瘠、耐污染等；种子可以休眠，以保证在特定时期萌发；能产生抑制其他植物生长的物质；具有能够刺伤动物并引起动物反感的棘刺等；能寄生在其他植物体上；植物的光合效率高。

(2) 繁殖能力强 它们通常具有较强的无性繁殖和有性繁殖能力，并能迅速产生大量的后代，为物种的入侵和扩张开拓了机会，特别是具有很强的无性繁殖能力，可以通过根、茎、芽、芽孢或孢子等大量繁殖。世代短，能在不利环境下产生后代；种子的发芽率高，幼苗生长快，幼龄期短。

(3) 传播能力强 主要表现在有适合通过媒介传播的种子或繁殖体，传播率高。靠种子繁殖的外来种，其种子可食或有附着结构，有利于借助风力和鸟类的传播；种子较小，难于清理，可随风和流水传播到很远的地方；善于与人共栖，容易通过人类活动而传播。也有的物种因为外观美丽或具有经济价值而被人类有意传播。

容易遭受外来种入侵的区域主要有：①人类活动较多的港口、铁路、公路两侧及空闲地；②人为干扰严重的森林、草场。由于过度的人为干扰使森林和草原的生态系统退化，多样性下降，给外来种的入侵创造了良好的条件；③物种多样

性较低、生境比较简单的岛屿、水域、牧场等。由于这些地区的自然抑制力低，天敌种类少，所以外来种容易生存、扩增；④受突发性自然干扰（如火灾、洪水、干旱等）的生态环境。由于生态系统在短时间内受到严重破坏，物种组成和群落结构变得简单，入侵种极易迅速占据大量的空缺生态位而成为优势种。

有关外来种入侵的生态学理论，目前主要有以下几种假说：天敌缺乏假说、强大的繁殖能力假说、土著种适应性差假说、环境发生化学变化假说、自然平衡假说、生态位空余假说、干扰产生空隙假说、生物因子失控假说等。

(1) 天敌缺乏假说 (absence of predators hypothesis) 在外来种入侵的地区，由于多年的协同进化，各物种之间形成了相对固定的食物链关系。生态系统中各物种相互制约、彼此共存。当物种入侵到新的地区后，原有的固定食物链不复存在，物种间暂未形成新的制约机制，新进的外来种没有相应的天敌，这样就造成外来种的入侵和生存空间较大，外来种生物成为优势种，而危害生态系统的健康。

(2) 强大的繁殖能力假说 (great reproductive potential hypothesis) 入侵力强的外来种有更强的繁殖能力。许多外来生物能产生大量的种子，而且有些外来生物还能以无性繁殖方式进行繁衍，如微甘菊是一种菊科多年生的草质藤本植物，它能产生大量细小的种子（千粒重 0.0892g），种子一端有一圈细小的绒毛，能借助于风力远距离传播，而且微甘菊的茎节与地面接触后可产生大量的须根，所以微甘菊能以种子和营养体进行繁殖，具有较强的入侵能力。

(3) 土著种适应性差假说 (poorly adapted species hypothesis) 由于全球气候变化、环境污染及人类活动干扰频繁，土著种不能适应变化了的环境，而外来种对不良环境有较强的忍耐力，有更强大的竞争优势，而成为该地区的优势群落，从而危及原有的生态系统，导致生物多样性下降。

(4) 环境发生化学变化假说 (chemical change hypothesis) 环境的化学性质发生变化后导致生物入侵，比如富营养化。这种假说能够较好地解释水生生物入侵，如水葫芦 (*Eichhornia crassipes*) 原是作为畜禽饲料引入我国的，并曾作为观赏和净化水体的生物推广种植，后逸为野生。近年来农民化肥的使用量在增加，农田等用水直接排放到水体，造成水体的富营养化，致使外来种空心莲子草、水葫芦等物种在水体中疯狂生长。

(5) 自然平衡假说 (balance of nature hypothesis) 群落的复杂性导致群落的稳定性，群落的结构越复杂，对外来种入侵的抵抗能力越强。由于生境破碎化、干扰导致群落的稳定性下降，这为外来种的入侵提供了契机。关于这种“平衡”假说，目前还没有相应的证据。

(6) 生态位空余假说 (empty-niche hypothesis) 在一个稳定的生态系统中，

系统中的每一个生态位都有自己物种，就像“一个萝卜一个坑”，如果每一个坑都已占满，外来种入侵就不可能发生。如果某处少了一个“萝卜”，生态位出现了空余，这就有可能给外来种的入侵创造了契机，导致外来种的入侵，影响本地生态系统结构与功能破坏。

(7) 干扰产生空隙假说 (disturbance produced gaps hypothesis) 在研究外来种入侵时，干扰通常是指生物量的移出，从广义的角度上来讲，土壤营养和水分条件等的变化也可看做干扰。人们普遍认为干扰对外来种入侵很重要，这主要是因为干扰使群落中的生物大量减少，外来种的竞争压力减小。目前研究的大多数生物外来种多出现于受到人类干扰的地方，当然在没有受到干扰的自然生态系统中也有外来种出现，但其数量却少得多。

(8) 生物因子失控假说 (biological factors uncontrolled hypothesis) 该假说认为，外来入侵种在新的区域得以生存和繁殖，不是外来种本身具有的特性所致，而是它们偶然到达了不具备天敌和其他生物限制的新环境，因此快速扩散，危及原来的生态系统。

其实多数情况下，用上述其中一种假说很难解释某种外来种的入侵成功。易遭受外来种入侵的地方多是受到人工干扰的区域，在这些地方入侵成功的外来种一般有强大的繁殖力，有的能通过化感作用等竞争方式来排斥其他物种而自身得以生存发展。这些外来种的入侵成功是生境变化和外来种自身特性协同作用的结果。

生物入侵对环境和生物多样性是一个严重的威胁，它会改变生态系的稳定性以及所有生物物种赖以生存的自然界的平衡，引发一系列全球范围内的生态和环境问题，改变着生物原有的地理分布，危及土著群落的生物多样性，影响着自然和人工生态系统的结构和功能，并已经造成了广泛的生物污染。仅美国每年因外来种入侵造成的经济损失就达 1370 亿美元。生物入侵在造成巨大经济损失的同时，也严重地威胁着生态系统和人类的可持续发展。如当原产于南美洲的薇甘菊登陆到深圳内伶仃岛时，在不到两年的时间里，该岛就有 40% ~ 60% 的面积被薇甘菊覆盖，使岛上用于猕猴食用和栖居的香蕉树、荔枝、龙眼、野山橘等植物大量死亡，致使 20 多群 600 多只国家级保护动物猕猴面临生存危机。有些科学家则认为入侵对生态系统所造成的最大影响是对干扰速率的影响。例如来自欧洲的禾草已在北美和夏威夷的许多草原占优势，通过极大提高火灾的强度与频率而在许多地区排挤或降低了本地种的丰度。入侵种也可以通过改变生境的物理特性而极大地改变生态系统功能。例如非本地草食动物（如山羊）不仅啃食山坡上的植被，而且可导致大量的侵蚀与滑坡，因而严重地影响了溪流生态系统。

值得注意的是，人类所导致的全球变化的其他方面，如全球变暖正在给社会

带来深刻的影响，也许通过全社会的努力会逆转，而生物入侵是静悄悄的是不可逆转的。本来相隔的、并具有一定独立性的生物因生物材料的迁移而正在一体化，其必然的结果将不仅是生态系统结构的破坏和功能的丧失，而且也会对地球上生命进化的轨迹产生深刻的影响。对已入侵的外来种可采用机械法、化学法、生物法加以控制，同时也要采取相应的策略防止新的外来种入侵和扩展。

4.2.2 生物入侵与适应性进化

生物进化通常被认为是一个缓慢的、漫长的过程，时间单位一般以百万年计。但自然界中也有一些快速进化的例子，以至研究者在几十年甚至几年内就可以直接观察到。常见的自然种群的快速进化常常发生在极端特殊环境条件下，如化学农药的大量施用导致昆虫、微生物或杂草的抗药性的形成；在远离大陆的隔离小岛上一些鸟类或龟类的适应辐射；环境污染引起的工业黑化等。

生物入侵常常构成快速进化事件。当一个外来物种的少量个体被引入到一个新的区域后，如果新区域的生物和非生物环境与原产地不同，在新的环境胁迫下，必然导致外来种产生形态、行为和遗传特征方面的变化，即产生快速适应进化，甚至入侵几代后便出现这种飞跃式的变化。只有这样，外来种才能在新环境中成功定居，并建立新种群，进而迅速繁殖、扩散，成为入侵种。在入侵过程中，时滞阶段是快速进化产生的重要时期。这个阶段包括对新生境的适应进化，对入侵生活史性状的进化，以及对导致近交衰退基因的清除等。

除了入侵种自身的适应性进化之外，入侵种还常常通过排斥、生态位取代、杂交、基因渗入或捕食等方式改变着土著种的进化途径。也就是说，土著种为了应答新的入侵者也产生了相应的适应进化，当然其中也有一些物种因为入侵而产生的生态位替代以及竞争等而灭绝。比如通过竞争排斥，入侵的火蚂蚁（*Solenopsis invicta*）对它们所遇到的当地节肢动物种群具有灾难性的影响，致使当地蚂蚁的生物多样性降低了70%，当地个体数减少了90%以上；非蚂蚁的节肢动物多样性减少了30%，个体数目减少了70%。

4.2.2.1 外来入侵种的适应性进化

入侵能否成功部分取决于入侵种与其入侵环境是否相匹配，所以只要新抵达的环境与其原生环境不同，入侵种的形态和行为就将出现进化上的趋异以适应新的环境。这种情况在动物（包括昆虫、鸟类、爬行类）中的研究实例比较多，植物中也有报道。而且所观察到的进化变化大都是发生在入侵以后的较短时期内，所以从这种意义上讲，进化并不缓慢。例如，Losos 等发现，蜥蜴（*Anolis sagrei*）引入加勒比海的一些与原产地植被不同的小岛上10余年之后，蜥蜴的后肢长度出现了与栖木半径相适应的进化；果蝇（*Drosophila subobscura*）从东半球

入侵北美西海岸之后 10 年时，翅大小的纬度梯度变异尚未出现；但 20 年以后，明显的适应性进化——翅大小的纬度梯度变异已形成。

入侵种在行为方面进化最著名的例子是一些社会性昆虫。如火蚂蚁从阿根廷入侵北美后，入侵种群表现出与原产地不同的行为习性。在原产地，由于种内不同巢穴个体间的争斗激烈，巢穴之间边界明确，因而只能形成小而分散的蚁群。但入侵北美后，蚁群内争斗减少，巢穴之间没有明显的界限，数个家族能相安无事地生活在同一领地，形成较大的社群，由于减少了争斗内耗，种群的生活力和繁殖力大大提高，能占领更大的领地。

还有的入侵种会通过生理性状的改变来适应新栖息地。如稗子（*Echinochloa crusgalli*）具有 C_4 光合系统，原本仅适合于生存在较温暖的地理区域内，但当它从北美南部地区入侵到较冷的加拿大魁北克（Quebec）地区以后，在生理上发生了适应进化，通过提高某些酶的催化效率以应答较低的环境温度。

4. 2. 2. 2 土著种的适应性进化

许多研究表明适应进化不仅出现在入侵种中，土著种的特征也会相对于入侵种的存在而产生适应进化。例如，Singer 等在 11 年的观察期里发现，因牧场主将欧洲的长叶车前（*Plantago lanceolata*）引入美国内华达的 Schneider，当地蝴蝶 *Euphydras editha* 的食性发生了快速的适应性进化，并偏好于外来的长叶车前；无患子甲虫（*Jadera hematoloma*）的喙长在入侵寄主进入后仅 50 年便出现了明显的变异，进化出适应新寄主的不同长度的喙，而且，通过一系列交互移植试验证明，这种适应性性状的改变是可以遗传的，每个寄主小种的甲虫已对其寄主的化学物质有一定的适应，说明在相当短的时间内，一组适应性性状已经进化出来。至于杂草的性状相对于作物进化的例子就更多了。如稗子进化出水稻的拟态，不仅形态学外表和物候学发育上与农作物相似，连种子都与农作物的种子相似，所以在收获时也无法将它们与农作物分开并剔除。

土著种也会由于入侵者的捕食或竞争而产生行为学上的反应，如改变生境的利用或活动的模式等。例如加州鳗河（Eel river）里几种鱼类的微生境选择由于食鱼的尖嘴鲤（*Ptychocheilus grandis*）的入侵而产生重大变化，试验性引进加利福尼亚翻车鱼（*Lavinia symmetricus*），会对底生性无脊椎动物和藻类的丰度产生逐级放大的效应。尖嘴鲤的入侵引起了翻车鱼的微生境使用的变化，而水生昆虫的现有分布与密度受到翻车鱼种群的控制，因而这种入侵实际上也许会引起水生昆虫对食物与空间利用的扩张。

土著种除了对入侵种的直接响应外，还有一些土著种通过与入侵种发生关系而导致基因结构的改变。入侵种对土著种的遗传影响可以说是间接的，例如改变自然选择的模式或土著种群间的基因流通；也可以直接通过杂交（hybridization）

和基因渗透 (introgression) 等削弱土著种的适合度。当入侵施加强烈的选择压力时, 预计土著种的天然种群会改变其等位基因频率。

杂交与种质渗入是入侵种与土著种之间的相互作用在进化层次上最为突出的一方面。入侵种与土著种杂交可能导致三种结果。一是产生一种新的、有入侵性的杂合体基因型。例如北美的平滑网茅 (*Spartina alterniflora*) 与欧洲的 *S. maritima* 杂交形成了一种新的多倍体物种 *S. anglica*, 这种多倍体物种在英国比原来的物种更有入侵性。二是产生不育的杂合体, 与土著种竞争资源, 这对于濒危种来说其实是浪费配子。三是产生一群杂交体和广泛的基因渗透, 通过“基因污染”而导致本地种的灭绝。目前人们对转基因作物释放的担心之一也是转基因生物与作物近缘种的杂交和种质渗入。有关这一影响的例子很多, 而且在植物中尤为突出。例如在英国的 2834 种植物中外来种有 1264 种, 由土著种与外来种所形成的杂种就有 70 种之多, 另有 21 个外来种与外来种杂交后形成的杂种。在鱼类、鸟类和哺乳动物中亦不乏其例。鱼类中的鱈鱼就是一例, 即便是小规模引种也会通过杂交与种质渗入而对土著鱼的遗传学产生很大的影响。绿头鸭 (*Anas platyrhynchos*) 被引入世界许多地区, 如引入新西兰后, 与当地的灰鸭 (*Anas superciliosa*) 杂交后导致土著鸭种群数量的减少。此外, Abernathy 报道, 约 100 年前从日本引入英国的日本鹿 (*Cervus nippon*), 已与英国的土著种红鹿 (*Cervus elephas*) 杂交, 并对土著种的遗传整体性产生了明显的影响。

入侵种与土著种的杂交不仅破坏了物种的整体性, 而且有时还可以导致新物种的起源。大米草 (*Spartina* spp.) 就是其中一个著名的例子。19 世纪早期, 分布于北美东海岸的 *S. alterniflora* 曾通过压载水带入英国的南部港市南安普敦, 其与当地的 *S. maritima* 杂交后形成了不育杂种, 不育杂种通过染色体加倍后形成了可育的多倍体新种 *S. anglica*。*S. anglica* 的入侵能力非常强, 并能占领父母本不能利用的光滩, 所以很快占领了英国大面积的海岸线, 与此同时土著种 *S. maritima* 和入侵种 *S. alterniflora* 的分布区缩小。

4.3 遗传保护与生物进化

一切自然物种及其群落都与所在地域的环境条件相适应, 只要条件不变, 就能长期生存, 即使发生扩散或缩减, 其历程也是缓慢和渐变的。人类活动的加剧, 却打破了这千古不变的平衡, 导致物种灭绝。

随着人口的快速增长, 人类经济活动的加剧, 人类生存所需要的最重要的基础——生物多样性正受到严重威胁。现在地球上物种灭绝的速度是人类出现之前自然速度的 1000 倍以上。例如, 在总共约 11500 种鸟类中已有 2000 多种在生存

了几千几百万年后由于人类活动的影响而从地球上消失了，目前全世界约 10% 的高等植物的生存受到威胁。据统计，我国的濒危野生动植物物种占全世界的 1/4 左右，还有许多濒危种、稀有种正受到较严重的威胁。生态学家已经观察到，并不是所有的物种都具有一个相等的趋于灭绝的可能性，一些特殊的物种阶层在面临灭绝时特别脆弱。这些物种的特点是：地理分布区狭窄；种群规模小；种群大小正在衰落；种群密度低；物种体型大；物种不具备有效散布手段；物种季节性迁移；特异地生活在稳定环境中；构成永久或临时群集；物种遭受人类猎杀和采集等。

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础。人们的衣、食、住、行及物质文化生活的许多方面都与生物多样性的维持密切相关。通过分析生物多样性丧失的原因及后果不难看出，保护生物多样性是摆在人类面前的紧迫任务。通过建立自然保护区，实行就地保护、迁地保护、离体保护等技术措施，开展保护生物多样性的研究，具有现实意义和历史意义。

生物多样性研究和持续发展的问题日益受到越来越多的生态学家、生物保护学家及各国政府的重视，特别是 1992 年联合国环境与发展大会上《生物多样性公约》签署以后，生物多样性保护和持续利用问题成为研究的热点。由于物种是生态系统的重要组成部分，基因是物种的组成成分，物种多样性来自于进化时间内的遗传多样性，物种进化能力的维持要靠遗传多样性的存在，因此，遗传多样性成为其他一切多样性的基础和重要成分，对物种和群落多样性有决定性作用。

4.3.1 遗传保护的涵义

1992 年《分子生态学》(Molecular Ecology) 杂志的问世，标志着分子生态学的迅猛发展，而从分子水平研究物种保护日益受到人们的关注和重视。近年来，人们对受威胁物种及濒临灭绝物种的遗传保护研究特别重视。遗传保护一词源于“conservation genetic”，其内涵是“遗传保护管理”，只是现在人们习惯于将“conservation”译为“保护”，但必须理解它的目的在于强调如何合理管理环境资源、积极保护和持续利用丰富的生物资源。Moritz 把分子遗传保护分为基因保护和分子生态学，认为前者密切关系到物种长期的生活力，与物种管理、保护、利用的长期计划密切相关；后者有助于弄清种群动态变化规律和确定物种种群保护单元 (unit of conservation)，与物种管理和保护的短期计划密切相关。基因保护就是应用种群及系统发育的数据信息，鉴别物种在进化上的位置，确定“进化上具有显著意义的单元 (evolutionary significant units, ESU)”，从进化角度评估物种的进化地位和分布区域，确定物种进化的保护价值及其分布区域保护

的优先性。基因保护包括遗传多样性的检测、保护和管理等。遗传多样性主要是指种内或种间表现在分子、细胞、个体三个水平上的遗传变异度，可用来描述种群遗传变异和维持变异的机制。确定分子遗传学在野生生物保护与管理中的作用，进化生物学家主要注重维持生物多样性的遗传组成，把鉴别种群进化上的分离放在优先研究的位置，其理论基础主要是基于进化论，特别是基于遗传多样性与适合度之间关系的预测，以及遗传多样性对自然选择的反应关系的预测。保护遗传多样性和保护进化潜力明显相关联，而且保护遗传多样性更多地与受威胁物种的长期保护计划和策略相关联。

4.3.2 遗传保护的途径及存在问题

就地保护、异地保护和离体保护是目前世界上普遍采用的遗传保护的有效途径。就地保护的主旨在于保护物种的遗传多样性和保护物种继续进化的潜力，以及保证与它们相关的生物协同进化；各类自然保护区及遗传资源保护区即是最好的就地保护场所。异地保护是把物种及其种群迁移到其原栖息生境以外的适当地方（如动物园、植物园、水族馆等），以达到保存遗传基因的目的。离体保护指保存有机体的一部分如种子、花粉、胚胎、精液或其他繁殖体等，并通过建立现代化的离体保存基因库，保护遗传基因。

目前，三种遗传保护的途径在生物多样性保护方面发挥了巨大作用，但也存在一些问题，概括起来主要有以下几点。

① 采用就地保护时，物种遗传多样性边界及区域范围难以确定；也不易确定能够满足遗传进化的异质性环境的区域范围；为有效保护遗传基因多样性及其进化潜力所需要的自然保护区最小面积也难以确定；为有效保护遗传多样性不丢失及能满足种群进化的种群最小数量也不易确定。

② 采用异地保护时，对保护物种遗传基因库的完整性存在明显缺陷。首先，由于它破坏了天然生境下的种和种群复合体而降低其基因库的价值；其次，一代代在人造环境条件下生存可能使遗传多样性丢失而趋向单一。

③ 离体保护尚未对所有物种有效。

④ 就地保护和异地保护可能引起近亲繁殖，由此可能降低物种的适合度。

4.3.3 濒危物种的遗传保护

就地保护和异地保护是保护濒危物种的有效方法，通常用植物园栽培、动物园饲养及就地划定范围保护。濒危物种的遗传结构和繁殖变得日益重要，种群越小，通过遗传漂变丢失遗传多样性的概率越大，变异的丢失减少了未来适应环境的可能性，再者，遗传变异丢失使种群内纯合子个体数量增加，这样可能降低个

体适应性。因此，维持遗传变异性是目前公认的生物保护工作的首要目标。要想避免近交，首先要检测个体特征、建立家系图谱，及时监测变异性，目前，已将DNA指纹图分析应用于各种野生动物分类和笼养动物的保护研究。在埃塞俄比亚高原的6个相互隔离地区，生存着大约500只濒危的狼（*Canis simensis*），对它们的遗传结构及进化分化进行研究，发现与家养的狗、灰狼及山效狼之间存在亲缘关系，据此建议圈养繁殖，控制与其他狼种杂交，并根据遗传结构分化的水平得出有效保护该种狼、防止其基因多样性丢失的种群大小应为几百只的结论。胡志昂等研究得出恢复中国大熊猫的遗传多样性需维持一定群体大小的结论。小种群（常常是濒危种群）的圈养（或引种栽培）管理与保护的关键问题是能否有一个新的候选种个体加入到种群中，如果新个体具有遗传变异性，而这种变异性在原种群中又不存在，那么其基因的加入增大了遗传多样性，可以增加种群的长期生存力。

研究认为，自交衰退是白鲸种群保护了20年但种群仍没有恢复的主要原因。中国大熊猫遗传多样性极低、滇金丝猴的遗传多样性极贫乏，其原因在于“瓶颈效应”及其引起的近交繁殖。因此，生物多样性保护、管理和恢复计划，应结合种群数量动态和种群遗传评估种群生存所需的资源。扩大种群数量、降低自交衰退、增加遗传多样性可能是野生生物保护管理决策的首要目标。

迁徙能力差的两栖爬行类及无处迁徙的岛屿种类容易灭绝。马达加斯加的物种有85%为特有种，狐猴类就有60多种，1500年前人类登岛后，90%的原始森林消失，狐猴类动物只剩下28种（包括神秘的、体大如猫的指猴）。大陆生境的片断化、岛屿化是近百年来日趋严重的事件，这不仅限制了动物的扩散、采食、繁殖，还增加了对生存的威胁，当某动物从甲地向乙地迁移时，被发现、被消灭的可能性就大大增加了。目前我国计划为大熊猫建的绿色走廊，就是为了解决这个矛盾。

生物在分子和微观水平上的进化

5.1 进化的分子基础

5.1.1 生命的分子系统进化树

自达尔文时代起，许多生物学家都有一个梦想，那便是重建地球上所有生命的进化历史并以系统树的形式描述这部历史。化石是研究进化论的最有效和最直接的证据，也应该是最理想的描述进化的途径证据，但是化石资料是如此的零散且不完整，致使大多数研究者转向比较形态学和比较生理学的方法。通过后两条途径，经典进化学家已得出有机体进化历史的主要框架。然而，形态和生理性状的进化如此复杂，以致不可能产生一幅进化历史的清晰图像。不同学者重建的系统树在细节上几乎总是有争议的。

系统进化树（phylogenetic evolutionary tree）是包括生命科学中的进化论、遗传学、分类学、分子生物学、生物化学、生态学及数学中的概率论、图论、计算机科学和群论交叉形成的边缘领域。以不同物种的分子数据（如 DNA）为依据构建的进化树称为分子系统进化树。通过对 DNA 序列进行分析研究生物的进化过程，从而确立物种间的进化关系具有许多优越性。DNA 仅仅是由 4 种碱基的基本结构单位组成，其序列的异同是明确无误的，因而易于分析；DNA 序列含有丰富的进化信息，且 DNA 序列相对易于获得，特别是随着近年来 PCR 技术的应用以及人类基因组计划的实施，DNA 序列正以爆炸性的速度积累起来。因此，基于 DNA 序列的分子系统进化树的构建已成为生物系统研究中最重要工具。

分子生物学的进展大大地改变了这种局面。由于所有生物的蓝图都用 DNA（在某些病毒中则用 RNA）来书写，因而人们可以通过比较 DNA 来研究它们的进化关系。分子途径较经典的形态学和生理学途径有如下优点：首先，所有生物，不论是细菌、植物和动物中的 DNA 均由这 4 种碱基组成，且 DNA 序列容易获得，因而可用它们比较所有有机体的进化关系。这在经典进化研究方法中是不可能做到的。其次，DNA 的进化演变或多或少是有规律的，因而能用数学模型来描述其变化并可比较亲缘关系较远的生物间的 DNA。而形态性状的进化演变，即使是在一段较短的进化时间内，也是极其复杂的。因此，形态的系统发育研究必然会有各种各样的假设，但这些假设往往难以令人信服。第三，所有生物的基础

因组都是由长长的核酸序列组成，比形态性状包含的系统发育信息要多得多。鉴于上述原因，分子系统学有望澄清生命系统树中多处对于经典途径来说极为棘手的问题。

5.1.2 生命的进化机制

进化的本质原因是基因突变。由核苷酸替代、插入、缺失、重组和基因转换等引发的突变基因或 DNA 序列通过群体水平的遗传漂变或自然选择进行扩散，并最终在物种中得以固定。倘若此突变基因产生新的形态或功能性状，除非基因再次突变，此性状将会传递给其所有后裔。因此，当对某一类群构建了一棵有效的系统树，就可以找到具有此突变性状的谱系。

上述信息可用于研究特定性状的进化机制。将具有该特定性状的谱系所处的环境条件与无此性状的谱系所处的环境条件进行比较，就可能弄清楚该性状是由自然选择还是随机演化所决定的。如果能鉴别出所涉及的基因并研究其进化演变，将会明了何种类型的突变产生了特定的形态或生理性状。

这类研究已经在进行，如与反刍动物和叶猴的双肠道消化系统进化有关的溶菌酶和核糖核酸酶的分析。这些动物的前肠道寄生着能发酵草料和树叶的细菌。这些细菌在后肠道被溶菌酶消化，释放出的 RNA 被核糖核酸酶降解。发酵混合物，包含被消化的细菌，为宿主提供养料。通过统计方法，现在已有可能推导出祖先物种蛋白质的氨基酸序列，然后通过定点诱变（site-directed mutagenesis）重建祖先蛋白质。据此，可以研究古蛋白质的催化活性，也就有可能研究基因功能的进化演变。

研究突变、自然选择、遗传漂变和重组等的相对重要性是群体遗传学的一个重要课题。为此，群体遗传学家现在正在对一个基因座上的不同等位基因进行测序，来了解它们的进化历史。这里讨论的问题不是物种的系统树，而是同一物种内不同等位基因的系统树。这一类研究获得的一个有趣的结果是，哺乳类主要组织相容性复合体（major histocompatibility complex, MHC）基因座上，某些等位基因谱系在群体中已持续了好几百万年。该结果与 MHC 分子的抗原识别部位受超显性选择的观点相吻合。多态等位基因的系统发育分析也指出，在基因内重组出现的频率相当高。

多态等位基因的系统发育分析也可以为研究两群体间的基因交流的程度提供重要信息。Prakash 等（1969）对北美洲和南美洲（哥伦比亚的波哥大）的果蝇（*Drosophila pseudoobscura*）群体的某些酶进行电泳分析，发现许多等位基因因为这两个群体所共有。根据这一观察，他们认为，波哥大群体是最近才形成的，可能在 1950 年左右由北美迁入。然而，Coyne 和 Felton（1977）在对上述试验数据进

行了仔细分析后，对他们的结论提出了质疑。其后，Schaeffer 和 Miller (1991) 根据南、北美洲两群体的乙醇脱氢酶多态等位基因的 DNA 序列数据构建了系统树，发现波哥大群体早在 10 万年前就可能已形成了。

上述诸例清楚表明，分子系统学已经成为研究进化机制的一个重要工具。

5.1.3 基因的结构与功能

尽管基因的分子生物学不是本书主题，但要研究进化，必须对基因的基本结构和基本功能有所了解。基因是指具有遗传效应的特定核苷酸序列的总称，呈线性排列在染色体上。每一条染色体都含有一个 DNA 分子，每个 DNA 分子又含有很多个基因。基因不仅是遗传物质在上下代之间传递的基本单位，也是功能上的独立单位。基因不仅可以通过复制把遗传物质传递给下一代，还可以使遗传信息得到表达，也就是使遗传信息以一定的方式反映到蛋白质的分子结构上，从而使其后代表现出与亲本相似的性状。

从功能来看，基因分为两个大类：蛋白质编码基因 (protein-coding gene) 和 RNA 编码基因 (RNA-coding gene)。蛋白质编码基因首先将遗传信息转录至信使 RNA (mRNA)，再由 mRNA 将遗传信息翻译成蛋白质的氨基酸序列，RNA 编码基因则产生转移 RNA (tRNA)、核糖体 RNA (rRNA)、核内小 RNA (snRNA) 等。这些非信使 RNA 是 RNA 编码基因的最终产物。核糖体 RNA 是作为蛋白质合成机器的核糖体的核心组分，而 tRNA 在将 mRNA 的遗传信息转移至蛋白质的氨基酸序列中起到至关重要的作用。snRNA 仅仅存在于核内，其中某些 snRNA 与内含子剪切或其他 RNA 加工反应有关。

真核蛋白质编码基因的基本结构见图 5-1。基因是一条由 A、T、G 和 C 四种核苷酸线性排列成的长链，由 DNA 的转录区以及 5' 和 3' 非转录侧翼区三个部分组成。侧翼区对控制转录和前信使 RNA (pre-mRNA) 的加工是不可缺少的。一个前信使 RNA 由编码区和非编码区组成。编码区含有该基因所编码的氨基酸的信息，而非编码区则含有某些调节多肽链产生的必要信息。非编码区某些片断在成熟信使 RNA 产生过程中被剪切。剪切片断称为内含子 (intron)，而保留部分称为外显子 (exon) (图 5-1)。基因的外显子数目在不同基因中是不同的。原核基因没有内含子，而某些真核基因 (如肌营养不良基因) 的内含子多达 78 个。内含子的功能尚未完全了解。通常，一个内含子以双核苷酸 GT 起始，并以 AG 终止。这两个双核苷酸提供了正确的内含子剪切信号。

一个基因的核苷酸所携带的遗传信息首先被转移到 mRNA，通过两者核苷酸间简单的 1 对 1 的转录过程实现。转移至 mRNA 的遗传信息决定了蛋白质的氨基

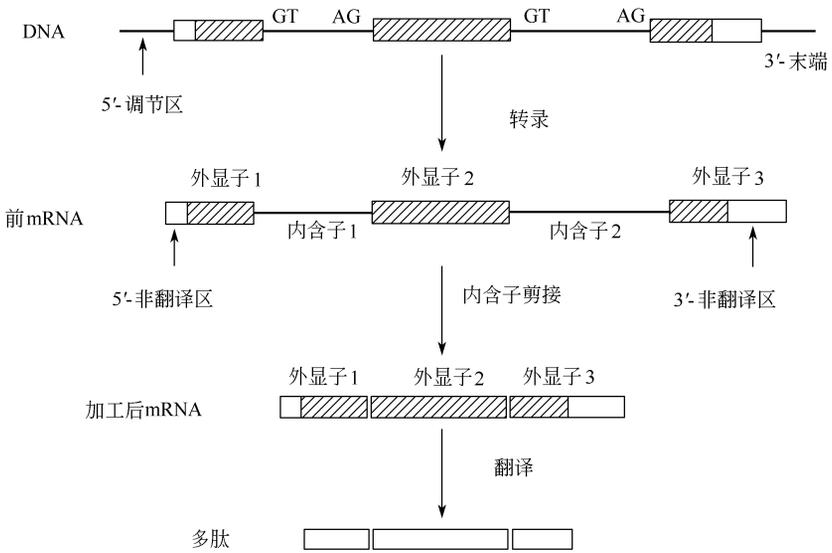


图 5-1 与转录和翻译有关的真核蛋白编码基因的基本结构 (引自 Masatoshi 等)

酸序列。mRNA 上的核苷酸，以 3 个为一体（即三联体），连续进行翻译。根据遗传密码，每一个三联体或密码子（codon）被翻译为生成的多肽链上的一个特定氨基酸。

除少数例外，原核类和真核类中核基因的遗传密码看来是通用的。这个遗传密码（通用或标准遗传密码）对叶绿体基因同样适用，但线粒体基因使用了略有不同的遗传密码。表 5-1 给出了标准遗传密码。在此表中，氨基酸以三字母符号表示（表 5-2）。对 4 个不同核苷酸 U（相当于 DNA 中的 T）、C、A 和 G 而言，共有 $4^3 = 64$ 种可能的密码子。

3 个密码子 UAA、UAG 和 UGA 为终止密码子（termination 或 stop codon），它们不编码任何氨基酸，其余 61 个密码子（有义密码子，sense codon）能编码氨基酸。然而，用来构成蛋白质的氨基酸只有 20 种（表 5-2），因此，必然有几个不同密码子编码同一种氨基酸。编码同一种氨基酸的不同密码子称为同义密码子（synonymous codon）。在遗传密码表中，AUG 编码甲硫氨酸，而它也是起始密码子（initiation codon）。被起始密码子编码的甲硫氨酸处于修饰状态，当形成多肽链后即被剪切。近来的研究已表明，在某些核基因中，CUG 和 UUG 也可作为起始密码子。研究 DNA 序列进化时，起始密码子必须排除，因为多数情况下它们处于不变化状态。同样，终止密码子也应排除。

表 5-3 显示出脊椎动物线粒体基因的遗传密码，它与标准遗传密码略有差

别。线粒体中，密码子 UGA 并非终止密码子，它编码色氨酸。AGA 和 AGC 不编码精氨酸，而变为终止密码子。在核基因中编码异亮氨酸的 AUA，却在线粒体上用来编码甲硫氨酸。脊椎动物线粒体的遗传密码不一定适用于其他生物。事实上，海鞘、棘皮动物、果蝇、酵母、植物和原生动物均有略为不同的遗传密码（详见表 5-4）。纤毛原生动物如四膜虫和草履虫的核基因的遗传密码也与标准遗传密码稍有差别。这里 UAA 和 UAG 在核基因也非终止密码子，而成了谷氨酰胺的密码子。还有，在原核类的一种支原体（*Mycoplasma capricolum*）上，通用密码中终止密码子 UGA 用来编码色氨酸。

表 5-1 标准或“通用”遗传密码（引自沈同等）

5'-磷酸末端的碱基	中间的碱基				3'-OH 基末端的碱基
	U	C	A	G	
U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	Ter	Ter	A
	Leu	Ser	Ter	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Thr	Asn	Ser	U
	Ile	Thr	Asn	Ser	C
	Ile	Thr	Lys	Arg	A
	Met	Thr	Lys	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

注：密码子的阅读方向 5'→3'，如 $UUU = {}_pU_pUA_{OH} = \text{Leu}$ 。AUG 为起始密码子。“Ter”表示终止信号。

表 5-2 单字母和三字母氨基酸密码（引自 Masatoshi 等）

名 称	密 码		pH 值为 7 时侧链的特性
	单 字 母	三 字 母	
丙氨酸	A	Ala	非极性(疏水性)
半胱氨酸	C	Cys	极性
天冬氨酸	D	Asp	极性(亲水性 酸性)

续表

名 称	密 码		pH 值为 7 时侧链的特性
	单 字 母	三 字 母	
谷氨酸	E	Glu	极性(亲水性,酸性)
苯丙氨酸	F	Phe	非极性(疏水性)
甘氨酸	G	Gly	非极性
组氨酸	H	His	极性(亲水性,碱性)
异亮氨酸	I	Ile	非极性(疏水性)
赖氨酸	K	Lys	极性(亲水性,碱性)
亮氨酸	L	Leu	非极性(疏水性)
甲硫氨酸	M	Met	非极性(疏水性)
天冬酰胺	N	Asn	极性(亲水性,中性)
脯氨酸	P	Pro	非极性
谷氨酰胺	Q	Gln	极性(亲水性,中性)
精氨酸	R	Arg	极性(亲水性,碱性)
酪氨酸	Y	Tyr	极性
色氨酸	W	Trp	非极性
缬氨酸	V	Val	非极性(亲水性)
苏氨酸	T	Thr	极性
丝氨酸	S	Ser	极性

表 5-3 脊椎动物线粒体遗传密码 (与标准遗传密码不同的用黑体表示,引自 Masatoshi 等)

密码子	密码子	密码子	密码子
UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys
UUC Phe	UCC Ser	UAC Tyr	UGC Cys
UUA Leu	UCA Ser	UAA Ter	UGA Trp
UUG Leu	UCG Ser	UAG Ter	UGG Trp
CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg
CUC Leu	CCC Pro	CAC His	CGC Arg
CUA Leu	CCA Pro	CAA Gln	CGA Arg
CUG Leu	CCG Pro	CAG Gln	CGG Arg
AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser
AUC Ile	ACC Thr	AAC Asn	AGC Ser
AUA Met	ACA Thr	AAA Lys	AGA Ter
AUG Met	ACG Thr	AAG Lys	AGG Ter
GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly
GUC Val	GCC Ala	GAC Asp	GGC Gly
GUA Val	GCA Ala	GAA Glu	GGA Gly
GUG Val	GCG Ala	GAG Glu	GGG Gly

表 5-4 和标准遗传密码不一致的其他遗传密码 (引自 Masatoshi 等)

细胞器/有机体	密 码 子						
	UGA	AUA	AAA	AGR	CUN	CGG	UAR
标准遗传密码	Ter	Ile	Lys	Arg	Leu	Arg	Ter
线粒体密码							
脊椎动物	Trp	Met	.	Ter	.	.	.
海鞘	Trp	Met	.	Gly	.	.	.
棘皮动物	Trp	.	Asn	Ser	.	.	.
果蝇	Trp	Met	.	Ser	.	.	.
酵母	Trp	Met	.	.	Thr	.	.
原生动动物	Trp
霉菌	Trp
腔肠动物	Trp
核密码							
四膜虫	Gln
支原体	Trp
Euplotid	Cys

注：·表示与标准密码一致。R代表A或G，N代表T、C、A或G。

植物线粒体基因的密码子 CGG 并不直接翻译成色氨酸，而是该密码子中 C，在 mRNA 形成后，转化为 U，此转变成的 UGG 按标准遗传密码编码色氨酸。该过程称为 RNA 编辑 (RNA edition)。然而，在不同植物的氨基酸序列比较中，人们可将 CCG 作为色氨酸密码子。事实上，RNA 编辑也在其他真核类的某些线粒体基因中出现。在进行这些基因的蛋白质翻译中应当谨慎。

5.1.4 DNA 序列的突变

既然所有形态与生理性状最终都是 DNA 携带的遗传信息所控制的，那么这些性状的突变就是 DNA 分子中的某些变化的结果。DNA 变化有四种基本类型：一个核苷酸被另一不同的核苷酸替代 (substitution)、核苷酸缺失 (deletion)、核苷酸插入 (insertion) 和核苷酸倒位 (inversion) (图 5-2)。插入、缺失和倒位的出现是以一个碱基或多个碱基为一个单元。如果插入或缺失出现在蛋白质编码区，它们有可能改变核苷酸序列的阅读框。这些插入和缺失称为移码突变 (frameshiftmutation)。核苷酸替代分为两类：转换 (transition) 和颠换 (transversion)。转换指的是一个嘌呤 (purine, 腺嘌呤或鸟嘌呤) 被另一个不同的嘌呤所替代，或一个嘧啶 (胸腺嘧啶或胞嘧啶) 被另一不同嘧啶所替代 (图 5-3)。其他的核苷酸替代皆为颠换。在大多数 DNA 片段中，转换出现的频率比颠换要高。在蛋白质编码基因中，仍为同义密码子的核苷酸替代称为同义或沉默替代 (synonymous 或 silent substitution)，而导致非同义密码子的替代，称为非同义或氨基酸更换替代 (nonsynonymous 或 amino acid replacement substitution)。此外，还有导

致形成终止密码子的突变，称为无义突变（nonsense mutation）。

(a) 替代

	TAT			
Thr	Tyr	Leu	Leu	
ACC	TAT	TTG	CTG	
	↓			
ACC	TCT	TTG	CTG	
Thr	Ser	Leu	Leu	

(c) 插入

Thr	Tyr	Leu	Leu	
ACC	TAT	TTG	CTG	
	↓			
ACC	TAC	TTT	GCT	G--
Thr	Tyr	Phe	Ala	

(b) 缺失

Thr	Tyr	Leu	Leu
ACC	TAT	TTG	CTG
		↓	
ACC	TAT	TGG	TG-
Thr	Tyr	Cys	

(d) 倒位

Thr	Tyr	Leu	Leu
ACC	TAT	TTG	CTG
		↓	
ACC	TTT	ATG	CTG
Thr	Phe	Met	Leu

图 5-2 核苷酸水平突变的四种基本类型（引自 Masatoshi 等）

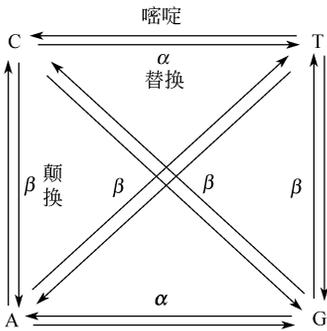


图 5-3 核苷酸的转换和颠换（引自 Masatoshi 等）

因为遗传密码的特性，大多数同义替代出现在密码子第三位（三联体的最后一个碱基，可简称密码子第三位），而只有少量出现在第一位。在第二位的所有替代不是非同义就是无义替代。假定在基因组中所有密码子以同一频率出现，且所有核苷酸的替代概率是相同的，则同义、非同义和无义替代的百分比大致为 25%、71% 和 4%。实际上，这个假设并非事实，但上述百分比粗略估算了核苷酸水平上各种不同突变的相对频率。

近来发表的数据指出，插入和缺失事件相当频繁，尤其在 DNA 的非编码区。插入和缺失的核

苷酸数可从一个至一大段 DNA。短的插入和缺失显然源于 DNA 复制差错。长的插入和缺失看来是要借助不等交换或 DNA 的转座。DNA 转座是指 DNA 片段从一条染色体位置移动到另一条染色体位置，这是在转座子（transposon）或转座因子（transposable element）的帮助下完成的。已知转座因子能引发各种各样的突变类型。基因插入的另一可能是物种间的水平基因转移（horizontal gene transfer），显然这也是由转座因子介导的。

不等交换在基因组的基因数目增加中的作用几十年前就已经被发现了。但是，仅仅在 DNA 的分子研究开始后，才认识到它在 DNA 含量增减的进化过程中发挥了重要作用。特别是在如免疫球蛋白和核糖体 RNA 基因这样的多基因家族中，不等交换对产生基因的多个拷贝发挥了重要作用。与不等交换有关的一个遗传事件是基因转换 (gene conversion)。基因转换会改变一个 DNA 片段，使其与另一片段完全相同。人们相信，该事件由异源 DNA 的错配修复引起。它具有使基因家族成员同质化的能力，但它不改变基因的拷贝数。

5.1.5 密码子使用频率

如果每个核苷酸位点上的核苷酸替代是随机发生的，则每个位点上 4 种核苷酸 A、T、C 和 G 将以等概率出现。因此，若无自然选择或无突变基因偏倚的话，则可期望编码同一氨基酸的各个同义密码子以相同频率出现。例如，缬氨酸由 4 个密码子 GUU、GUC、GUA 和 GUG 编码。这样，检验一个基因中的缬氨酸时，GUU、GUC、GUA 和 GUG 的相对频率将会接近 25%。

实际上，编码同一个氨基酸的不同同义密码子通常有不同的频率，某些密码子比另一些有更高的使用频率。图 5-4 显示出了大肠杆菌 (*E. coli*) RNA 聚合酶中的同义密码子的使用频率 (使用次数)。

对缬氨酸而言，4 个密码子几乎被等同使用，虽然 GUU 的使用频率比 GUC 多。但在精氨酸上，CGU 和 CGC 几乎达到专门使用的程度，而 CGA、CGG、AGA 和 AGG 差不多没有被使用。这种密码子使用偏倚，一般在原核和真核细胞上都能见到。

密码子使用偏倚的原因何在？有若干因素。第一个因素正如 Ikemura (1981, 1985) 所指出的，在大肠杆菌和酵母中，高表达基因的密码子使用频率与其细胞内的同功 tRNA 的丰度有关。换言之，与频繁使用密码子相配的 tRNA 比与很少使用密码子相配的 tRNA 更丰富。如在精氨酸中，CGU 和 CGC 经常使用，因为与这两个密码子相配的 tRNA 比与其他同义密码子相配的 tRNA 更为丰富。这提示，翻译机器倾向于使用更丰富的同功 tRNA 来产生蛋白。Ikemura (1985) 发现，特定 tRNA 的丰度同基因组中编码此 tRNA 的基因拷贝数相关。因此，同一有机体的所有高表达基因的密码子用法偏倚是相似的。已经发现，酵母的密码子用法偏倚不同于大肠杆菌的 (表 5-5)，但仍可用其相配的 tRNA 的相对丰度来解释。

然而，上述法则不一定适用于中度表达的基因，如大肠杆菌的苏氨酸和色氨酸合成酶基因。在这些基因中，编码同一氨基酸的所有密码子有平均使用的倾向。

表 5-5 在细菌、酵母、果蝇和人类中相对同义密码子的使用 (RSCU)

Phe	UUU	15(0.51)	Ser	UCU	32(1.86)	Tyr	UAU	18(0.64)	Cys	UGU	5(1.00)	
	UUC	44(1.49)		UCC	38(2.21)		UAC	38(1.36)		UGC	5(1.00)	
Leu	UUA	2(0.07)		UCA	2(0.12)	Ter	UAA		Ter	UGA		
	UUG	8(0.27)		UCG	5(0.29)		UAG			Trp	UGG	8(1.00)
Leu	CUU	11(0.36)	Pro	CCU	9(0.48)	His	CAU	5(0.36)	Arg	CGU	89(3.93)	
	CUC	18(0.60)		CCC	0(0.00)		CAC	23(1.64)		CGC	46(2.03)	
	CUA	1(0.03)		CCA	11(0.59)		Gln	CAA		15(0.34)	CGA	1(0.04)
	CUG	141(4.67)		CCG	55(2.93)		CAG	73(1.66)		CGG	0(0.00)	
Ile	AUU	29(0.69)	Thr	ACU	19(0.78)	Asn	AAU	4(0.11)	Ser	AGU	3(0.17)	
	AUC	98(2.31)		ACC	63(2.57)		AAC	66(1.89)		AGC	23(1.34)	
Met	AUA	0(0.00)		ACA	3(0.12)	Gln	AAA	77(1.35)	Arg	AGA	0(0.00)	
	AUG	60(1.00)		ACG	13(0.53)		AAG	37(0.65)		GGC	0(0.00)	
Val	GUU	55(1.53)	Ala	GCU	30(0.94)	Asp	GAU	60(0.83)	Gly	GGU	78(2.40)	
	GUC	21(0.58)		GCC	19(0.59)		GAC	66(1.17)		GCC	47(1.45)	
	GUA	34(0.94)		GCA	30(0.94)		Glu	GAA		147(1.52)	GGA	0(0.004)
	GUG	34(0.94)		GCG	49(1.53)		GAG	46(0.48)		GGG	5(0.15)	

图 5-4 RNA 聚合酶基因中的密码子观察频率 (引自 Ikemura, 1985)

注: 对翻译系统来说最优密码子以黑体显示。括号内数据为同义密码子的相对使用率 (RSCU)。

氨基酸	密码子	细菌(<i>E. coil</i>)		酵母 (<i>S. cerevisiae</i>)		果蝇 (<i>D. melanogaster</i>)		人类	
		高 ^①	低 ^②	高	低	高	低	G + C ^③	A + T ^④
Leu	UUA	0.06	1.24	0.49	1.49	0.03	0.62	0.05	0.99
	UUG	0.07	0.87	5.34	1.48	0.69	1.05	0.31	1.01
	CUU	0.13	0.72	0.02	0.73	0.25	0.80	0.20	1.26
	CUC	0.17	0.65	0.00	0.51	0.72	0.90	1.42	0.80
	CUA	0.04	0.31	0.15	0.95	0.06	0.60	0.15	0.57
	CUG	5.54	2.20	0.02	0.84	4.25	2.04	3.88	1.38
Val	GUU	2.41	1.09	2.07	1.13	0.56	0.74	0.09	1.32
	GUC	0.08	0.99	1.91	0.76	1.59	0.93	1.03	0.69
	GUA	1.12	1.63	0.00	1.18	0.06	0.53	0.11	0.80
	GUG	0.40	1.29	0.02	0.93	1.79	1.80	2.78	1.19

续表

氨基酸	密码子	细菌(<i>E. coli</i>)		酵母(<i>S. cerevisiae</i>)		果蝇(<i>D. melanogaster</i>)		人类	
		高 ^①	低 ^②	高	低	高	低	G+C ^③	A+T ^④
Ile	AUU	0.48	1.38	1.26	1.29	0.74	1.27	0.45	1.60
	AUC	2.51	1.12	1.74	0.66	2.26	0.95	2.43	0.76
	AUA	0.01	0.50	0.00	1.05	0.00	0.78	0.12	0.64
Phe	UUU	0.34	1.33	0.19	1.38	0.12	0.86	0.27	1.20
	UUC	1.66	0.67	1.81	0.62	1.88	1.14	1.73	0.80

①“高”表示高水平表达的基因；②“低”表示低水平表达的基因；③在人类中，“G+C”代表 GC 丰富区的基因；④在人类中，“A+T”代表 AT 丰富区的基因。

注：1. 改编自 Sharp 等 (1998)。

2. 在“高”基因中使用频率最高的密码子以及它们在“低”基因中相应的使用频率用黑体表示。

这似乎是由于翻译速度不快，因而稀有的同功 tRNA 也能被用上。以上观察指出，核苷酸突变多少是随机的，但在高表达基因中与丰富的 tRNA 不相配者，将被净化选择 (purifying selection) 所淘汰。在中度表达基因中，选择压是如此之低，以至于各种同义密码子都能应用。自然选择的这种模式，在许多单细胞生物甚至黑腹果蝇中都被观察到。但是，该法则似乎并不适用于人类基因。

尽管同功 tRNA 的相对丰度是一个重要因素，但还有一个其他因素影响密码子用法，这就是偏倚的突变压 (biased mutation pressure)。在细菌中，基因组核苷酸 G+C (即 GC 含量) 的相对频率变化范围在 25% ~ 75% 间，人们认为这种变异主要是在核苷酸水平上 GC 至 AT 的正向和回复突变压的差异造成的。在某些细菌如支原体 (*Mycoplasma capricolum*)，从 GC 至 AT 的突变压非常高，以至于密码子第 3 位几乎不是 A 便是 T；而在另一些细菌如 *Micrococcus luteus* 中，突变压的方向相反 (AT—GC)，因而在密码子第 3 位常常不是 G 便是 C。

诚然，为了维持蛋白质的功能，由突变压决定的平衡频率也会同预期的密码子第 3 位的 GC 含量不同，因为某些密码子第 3 位的替代导致氨基酸置换而受到净化选择的淘汰作用；密码子第 2 位的替代，全部是非同义的，所以该替代主要由功能制约而不是突变压所制约；密码子第 1 位中有一小部分替代是同义的，因而突变压对其作用介于第 3 位和第 2 位之间。

基因组 GC 含量变异幅度很大的 11 种不同的细菌中，基因密码子的第 1、2 和 3 位 GC 含量与其相应的基因组 GC 含量之间的关系。在第 3 位上，基因的 GC 含量几乎接近其相应的基因组 GC 含量，表明突变压的作用非常强。然而，第 2 位 GC 含量与基因组 GC 含量的线性相关斜率远低于第 3 位，表明第 2 位上的突变压作用较次要，其 GC 含量由于功能制约主要受净化选择所左右。正如推测的那样，在第 1 位上基因 GC 含量和基因组 GC 含量间的相关斜率介于第 3 位和第 2 位值之间。上述观察支持这种观点：密码子用法受突变压和净化选择两者双重

控制。

不同细菌间存在的 GC 含量的巨大差异说明，核苷酸替代模式在不同细菌中是不同的。这给上述有机体的系统发育研究带来困难。这里考察的不同种细菌，可能在 10 亿年前就已分化，因此人们可能会想对于较晚才演化出的高等生物不存在上述困难。然而，也有证据表明，即使在相当短的进化时间，核苷酸替代模式也可能发生变化。

与单细胞生物相反，当从整个基因组来考虑时，人们已了解到动物和植物的 GC 含量变化范围很窄。特别是，所有脊椎动物的 GC 含量在 40% ~ 45% 之间。然而，在高等生物的许多基因中，仍可发现密码子用法偏倚。在有些无脊椎动物（如果蝇）中，这种偏倚非常强，很明显，如同在微生物中，这也是同功 tRNA 相对丰度差异造成的。

在脊椎动物中，问题更为复杂，因为基因表达在不同组织中不一样，基因组的不同区域，GC 含量也不同。Bernardi 等（1985，1988）指出，脊椎动物基因组是富 GC 区和贫 GC 区的嵌合体，某些富 GC 区，其 GC 含量可高达 60%，而某些贫 GC 区，其 GC 含量可低至 30%。每个富 GC 区或贫 GC 区可长达 300kb，并包含许多功能基因。上述富 GC 区或贫 GC 区称为同质区（isochore）。有趣的是，在同质区内的基因密码子第 3 位 GC 含量，一般来说接近整个同质区的 GC 含量。在温血脊椎动物（如哺乳类和鸟类）中，有 4 种主要类型的同质区（2 个为富 GC 同质区，2 个为贫 GC 同质区）。而在冷血脊椎动物中少见或几乎缺乏富 GC 区。已知富 GC 和贫 GC 同质区的边界相当窄。

关于脊椎动物同质区的起源争议颇多，迄今仍未达成共识。对此有兴趣的读者，请参阅 Wolfe 等（1989）、Holmquist 和 Filipiski（1994）以及 Bernardi（1995）等文献。然而必须注意，位于不同同质区的基因可能有不同的密码子用法偏倚模式，而且，由于偏倚模式对核苷酸替代速率的影响，这些基因将以不同速率发生演变。

图 5-4 显示出了一个给定的氨基酸中各种同义密码子的出现次数。它清楚地表明了密码子用法偏倚的程度。然而，在比较不同基因或不同生物时，使用各个密码子出现的绝对次数有不便之处，因为所检验的密码子总数不一定相同。因此，密码子用法偏倚的更有用的测度是相对同义密码子使用频率（relative synonymus codon usage, RSCU）。RSCU 的定义是：以观察到的某一同义密码子的使用次数为分子，以预期的该密码子的出现次数为分母的商。其中预期使用次数为所有同义密码子平均使用时每种出现的次数。

对一个给定的氨基酸而言，RSCU 为

$$RSCU = X_i / \bar{X}$$

式中, X_i 为编码该氨基酸的第 i 个密码子的观察值; \bar{X} 为所有编码该氨基酸的密码子的平均使用次数, 即 $\bar{X} = \sum_i X_i / m$; m 为编码该氨基酸的同义密码子的数目。

举一个例子。对图 5-4 中大肠杆菌的 RNA 多聚酶基因 (rpoB 和 rpoD) 加以描述。脯氨酸由 4 个密码子编码 ($m=4$), 密码子观察值 (X_i) 在 0~55 之间, 平均频率为 $\sum_i X_i / m = 75/4 = 18.75$ 。因此, 对 CCU 来说, 其 RSCU 为 0.48, CCC 为 0, CCA 为 0.59 以及 CCG 为 2.93。用同样方法算出其他氨基酸各编码密码子的 RSCU, 如表 5-5 所示。这些值能用于不同基因密码子用法模式的比较。表 5-5 表明了细菌、酵母、果蝇和人类四种生物中 4 个氨基酸的 RSCU。对所有这些生物来说, 都有显著的密码子用法偏倚, 但偏倚模式因不同生物而有所不同。

针对一个基因的全序列或一个基因组全序列的密码子用法偏倚的程度, 许多学者提出了测度的统计方法。这些测度包括密码子适应指数 (codon adaptation index)。尺度化了 χ^2 测度 (scaled χ^2 measure) 以及有效密码子数 (effective number of codons)。上述测度各有优缺点, 但目前仍不清楚哪一种方法是最有用的。

5.2 生物大分子进化和分子系统学

生物进化是以生物大分子为基础的, 只有从分子水平上研究生物大分子的进化才能触及生物进化的本质, 同时也使人们采用更加直接的手段研究生物进化成为可能。近几十年来, 随着分子生物学成就的积累, 进化生物学在这方面取得了长足的发展。究竟什么是生物大分子进化, 什么是分子系统学、生物大分子进化的特点又是什么, 如何建立分子系统树等, 诸如此类的问题是接下来要论述的重点。

5.2.1 生物大分子进化的概念

达尔文学说的核心是选择理论, 认为自然选择决定物种的适应方向和空间地位, 是进化的动力, 但限于当时科学发展的水平, 没有对进化的机制, 特别是分子机制进行论述。20 世纪 50 年代以来, 随着对生物大分子研究的不断深入, 对生物大分子在进化过程中的作用及其变化规律有了进一步的认识, 提出了一些有关分子进化的学说。其中最具有代表性的应属日本学者木村资生的中性突变理论。它揭示了生物大分子进化的特点和规律, 已成为进化生物学的重要组成部分, 备受进化论学者的重视。

广义的生物大分子进化有两层含义，一是指原始生命出现之前的进化，即生命起源的化学演化；二是原始生命产生之后生物在进化发展的过程中，生物大分子结构变化以及这些变化和生物进化的关系等。通常所说的生物大分子进化指的是后者。

5.2.2 生物大分子进化的特点

5.2.2.1 生物大分子进化速率的恒定性

生物大分子进化速率是指核酸或蛋白质等生物大分子在进化的过程中碱基或氨基酸发生替换的频度，它是测定生物大分子进化快慢的尺度，时间以年为单位。研究方法主要是通过比较不同种生物同源蛋白质氨基酸或核苷酸序列的变化，来推断该蛋白质的进化速率，为生物进化提供一个时间表。

M. O. DaYhoff 对蛋白质的氨基酸变化进行了广泛的研究，收集了大量的数据，其中研究最详细最深入的蛋白质是脊椎动物的血红蛋白（珠蛋白）和肌红蛋白。血红蛋白在血液中运输 O_2 和 CO_2 ；肌红蛋白具有在组织中储存氧的功能。肌红蛋白由一条肽链构成，血红蛋白在绝大多数脊椎动物是由 2 个 α 链和 2 个 β 链构成的四聚体。松田（1978）对 8 种脊椎动物血红蛋白 α 链进行了详细的比较研究，其结果见图 5-5。

哺乳动物血红蛋白 α 链由 141 个氨基酸组成。由图 5-5 可以看出，所列 7 种动物和人的分歧时间的长短和氨基酸的差异量非常吻合，即分歧时间越长，氨基酸差异的数目越大，相反越小。

（1）氨基酸差异比例的计算 松田等对血红蛋白 β 链进行了分析结果显示，人与大猩猩间仅差一个氨基酸，与树鼯鼯之间相差 26 个氨基酸，这说明人与大猩猩的亲缘关系较近，与树鼯鼯的亲缘关系较远。

比较同源（同种）蛋白质之间氨基酸差异时，通常要做如下的计算。首先要知道比较的蛋白质之间氨基酸座位总数（ N_{aa} ），然后找出差异氨基酸座位数（ d_{aa} ）。计算出差异氨基酸所占的比例（ p_d ），即 $p_d = d_{aa}/N_{aa}$ 。如比较人和鲨鱼之间的血红蛋白 α 链的差异，人和鲨鱼的血红蛋白 α 链氨基酸座位总数为 139 个，其中差异氨基酸座位数为 74 个，那么 $p_d = 74/139 = 53.2\%$ 。

（2）氨基酸差异比例的校正 通过上述方法计算出的差异是根据现在的蛋白质计算出来的，反映的是现在蛋白质现存的差异，往往比实际氨基酸的替换总数要小。因为有些氨基酸实际上虽然发生了替换，但不能被统计，如两个物种的相同蛋白质分子在相同位置各发生了一个氨基酸变化，应该计为两个差异，而实际上只能计为一个差异或没有差异（如发生相同的变化即替换成了相同的氨基酸），还有恢复突变，同一座位多次发生变化等，这些都造成了计算出的差异比

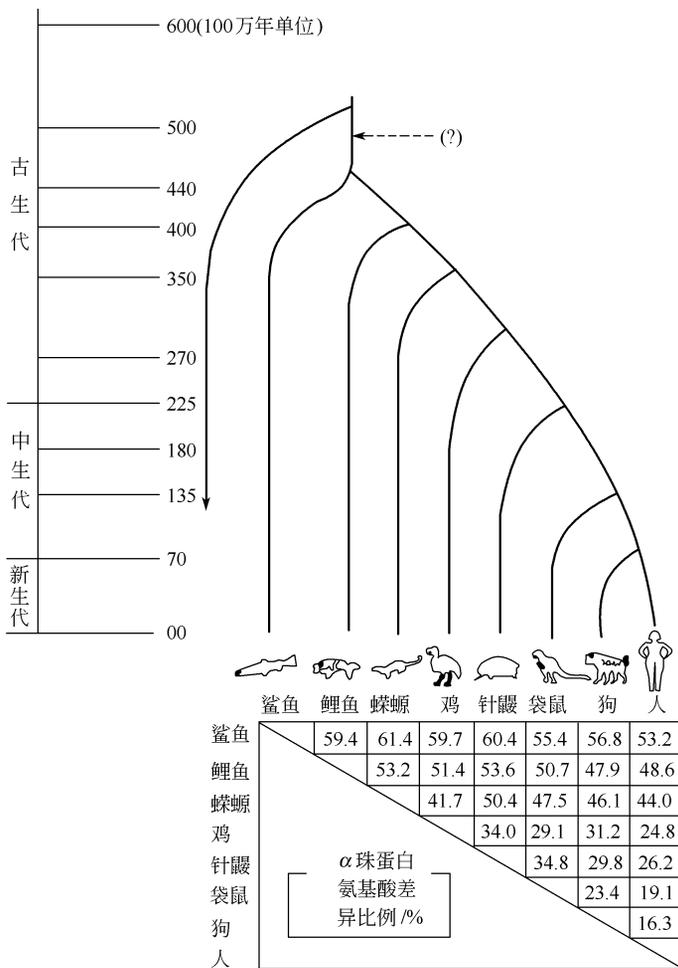


图 5-5 7 种动物和人血红蛋白 α 链氨基酸差异与分歧时间的关系 (引自沈银柱)

例小于实际差异的比例。为了减少这种误差, E. Zuckerkandl 利用统计学的方法进行了校正。用比较的两个蛋白质间每个氨基酸座位替换的平均数 K_{aa} 来表示, $K_{aa} = -2.31g(1 - p_d)$ 。如人和鲨鱼, 通过上面计算的氨基酸差异率为 53.2%。而 $K_{aa} = -2.31g(1 - 0.532) = 75.8%$, 比原来计算出的数要高 22.6%。

(3) 分子进化速率的计算及其恒定性 分子进化速率通常用每年、每个氨基酸座位的替换率来表示, 公式为

$$k_{aa} = K_{aa} / (2T)$$

式中, T 为比较的两个蛋白质之间从共同的祖先分歧开始的年数; $2T$ 为进

化时间； K_{aa} 为比较的两蛋白质之间每个氨基酸座位替换的平均数。

如果知道了用来比较的两个物种的分歧年数和蛋白质氨基酸的差异，就可以计算出该蛋白质的进化速率。如人和鲨鱼的分歧年数为 4.2×10^8 年，血红蛋白 α 链差异 K_{aa} 为 0.76， $k_{aa} = 0.76 / (2 \times 4.2) \times 10^{-8} = 0.9 \times 10^{-9}$ 。用同样的方法对人和鲤鱼的血红蛋白 α 链进行比较计算，进化速率为 0.6×10^{-9} 。有人对 5 种哺乳动物牛、马、狗、兔、鼠和人的血红蛋白 α 链和 β 链进行了同样的分析，结果血红蛋白 α 链的平均进化速率为 $(1.12 \pm 0.09) \times 10^{-9}$ ， β 链为 $(1.28 \pm 0.14) \times 10^{-9}$ ；对海豹、獾、马、牛、鲸 5 种动物及人的肌红蛋白进行比较得到的进化速率为 $(1.01 \pm 0.09) \times 10^{-9}$ 。人、鸭嘴兽、鲤鱼和鲨鱼的血红蛋白 α 链和 β 链的比较，计算出的进化速率为 0.91×10^{-9} 。研究过的部分蛋白质的进化速率见表 5-6。另外，P. J. McLaughlin 等对 21 种蛋白质进行了研究，它们进化速率的中间值为 1.3×10^{-9} 。M. O. Dayhoff (1978) 研究了 60 种蛋白质的进化速率，中间值为 0.74×10^{-9} 。J. L. King 对 7 种蛋白质的进化速率进行研究，平均进化速率为 1.6×10^{-9} 。木村资生根据自己的研究结果和前人的研究结果，提出了 10^{-9} 是分子进化的标准速率，并把每年每个氨基酸座位的 1×10^{-9} 进化速率定为分子进化速率的单位，把 1×10^{-9} 叫 1 鲍林 (Pauling)。

表 5-6 以氨基酸的替换计算出的蛋白质进化速率 (引自沈银柱)

蛋白质	$k_{aa} / \times 10^{-9}$	蛋白质	$k_{aa} / \times 10^{-9}$
血纤蛋白肽	8.3	肌红蛋白	0.89
胰 RNase	2.1	胰岛素	0.44
溶菌酶	2.0	细胞色素 c	0.3
血红蛋白 α	1.2	组蛋白 H_4	0.01

通过以上分析结果，不难看出，蛋白质是以相对恒定的速率进化的。即在分子水平上的进化速率是相对恒定的，并且进化的速率与世代的长短、生存的环境条件以及群体的大小等无关。但这种恒定性并不是说所有的蛋白质（生物大分子）以及某一蛋白质中的所有氨基酸的进化速率都完全相同，实际上不同的蛋白质在进化速率上是有差异的，甚至有的差异还很大，如组蛋白 H_4 的进化速率为 0.01×10^{-9} ，而血纤蛋白肽为 8.4×10^{-9} ，二者相差 840 倍，见表 5-6。但这并不否定分子进化速率的恒定性，只能说明分子进化速率是相对恒定的，大多数蛋白质的进化速率在 10^{-9} 的数量级。

5.2.2.2 生物大分子进化的保守性

生物大分子在进化的过程中，其保守性主要体现在以下几个方面：一是生物大分子在进化过程中结构上的变化速度较慢，氨基酸的平均变化速度为 10^{-9} 数量级；二是生物大分子内部功能区结构变化较慢，而且功能越重要的区域变化速

度越慢，如胰岛素比胰岛素原中的 C 肽慢 1/6；三是蛋白质中某些氨基酸或核苷酸的变化速度较慢，越重要的氨基酸变化越慢；四是结构和化学性质相近的氨基酸之间的替换，比结构和化学性质不同的氨基酸之间的替换更容易发生，为了说明以上的结论，下面举几个典型的例子。

第一个是血纤蛋白肽，它的进化速度较快 (8.3×10^{-9})，因为它从血纤蛋白原凝固时分离出来后没有其他任何的生理机能。G. A. Mross (1967) 通过对偶蹄类的血纤蛋白肽 A 和 B 的氨基酸序列、氨基酸替换的频度进行了研究，发现氨基酸的替换在分子内部的分布是不均衡的，变化较快的氨基酸的分布比较集中，变化较慢的氨基酸的分布比较分散。其中变化最快的是血纤蛋白肽 A 的第 2~19 位，肽 B 的第 18~21 位的氨基酸，这些部位和偶蹄类的适应进化有着密切的关系。血凝酶是由血凝蛋白原切除血纤蛋白肽后形成的，A 链的切点在 N 端第一个 Arg 处。第 4 位和第 5 位的 Gly 非常保守，不发生变化或几乎不发生变化，第 2 位的 Pro 也非常保守，而第 12~14 位变化就非常大。

第二个是组蛋白 H₄，它在核内和 DNA 结合，对遗传信息的储存具有十分重要的作用，是一种特殊化的蛋白质，在漫长的进化过程中几乎不允许它发生变化，所以它是一个非常保守的蛋白质。

第三个是血红蛋白，它的分子结构已经非常清楚，它有几个螺旋状的区域和非螺旋状的区域，分子的内部是疏水氨基酸，这些氨基酸非常保守，特别是和血红素结合的氨基酸。它们对血红蛋白的功能具有重要的作用，它的变化将使其功能发生变化甚至丧失，所以它们保守。而血红蛋白表面的氨基酸对血红蛋白机能的影响相对较小，所以容易发生变化。1973 年木村资生讨论了这一情况，见表 5-7。

表 5-7 血红蛋白不同部位氨基酸的替换率 (引自木村资生)

区 域	血红蛋白 α 链	血红蛋白 β 链
表面	1.35	2.73
血红素结合部	0.65	0.236

注：替换率指每 10 亿年每个氨基酸座位的替换率。

由以上的例子可以看出，不同的蛋白质分子其进化速度不同，即使是同一种蛋白质分子，其不同的区域或不同的氨基酸进化的速度也不同。进化特点是越重要的分子、分子中越重要的部位或氨基酸，其进化速度越慢，相反越快。

5.2.3 生物大分子进化的中性理论

生物大分子进化的中性理论首先由日本的木村资生提出，后来又有很多的证据支持了这一理论。目前普遍被人们所接受。木村资生对蛋白质的氨基酸序列以及 DNA 的碱基顺序进行了详细的研究，并在他人研究的基础上提出了该理论。

分子进化中性说 (neutral theory of molecular evolution) 的含义是：在生物分子层次上的进化改变不是由自然选择作用于有利突变而引起的，而是在连续的突变压之下由选择中性或非常接近中性的突变的随机固定造成的。

中性说的贡献是揭示了生物分子进化的一些基本规律，证实了随机漂变在进化中的作用，解释了一些自然选择说难以解释的问题。中性说认为，大多数突变是中性或近中性的（即不影响适应度的，无利也无害的），有害的突变很少，真正有利的突变就更为稀少。因此，在自然状态下，种群所承受的选择压极小（否则种群将因过大的替换负荷与选择代价而不能延续），随机漂变在进化中起主要作用（这解释了普遍存在的分子多态现象）。我们从以下几个方面讨论中性学说的理论基础和意义。

5.2.3.1 随机漂变对等位基因的作用

可以说遗传漂变是中性突变理论的基础，所谓遗传漂变是指群体中的基因频率由于在繁殖时雌雄配子的随机结合而发生变化的现象。在相当大的群体里，每个世代虽然会产生大量突变，但是其中大部分变异在以后很少的世代中由于随机的作用而丢失，这种丢失不仅限于有害突变和中性突变，也包括有利突变（有利程度极高的突变除外）。比如突变基因在选择上 1% 有利，那么在群体中被保存扩散的可能性也仅有 2%，有 98% 的可能在进化的过程中不被保留而随机消失。因此，在进化的过程中，种内发生的有利变异数和实际被保留下来的变异数之间有相当大的差异，通过增加基因频率而在种内被保留固定的突变是极其幸运的少数者。

传统的观念认为，突变基因在种内扩散必须是在选择上有利的突变，但实际上，中性突变基因由于和有利基因连锁而使它以较高的频率在种内保留。中性理论强调的是即使是在自然选择上无利的突变也能被保留下来。例如，突变基因如果和原来的等位基因在自然选择上是相同的（即有利程度），因随机作用，其频率随着时间的推移有可能增加，也有可能减少，产生这种差距一方面与原初产生的突变数少有关，另一方面也与群体的大小有关，群体越小越容易发生，即每世代仅有极少数的配子能传给后代，而这种能传给后代的配子是从众多的雌雄配子中随机抽出的，这样中性突变基因中绝大部分由于随机的作用而消失，只有极少数的突变被固定。如果中性突变在分子水平上经常发生，而且随机过程比较长，假如持续经过数千万世代，就会使群体内遗传构成发生巨大的变化，例如 1 个突变基因在群体中被保留发生的可能性是 100 万分之一，每年一个基因座位产生 10 个突变基因的话，这个基因座位在群体中每 100 万年就会发生 10 个突变基因被保留。

5.2.3.2 有效群体引起的遗传漂变

不管是哪个有性生殖的物种，群体的大小是有限的，但产生的雌雄配子数相当多，而传给后代的又是其中的极少数配子，哪个配子能传给后代是随机的，这就造成基因频率的变化，而且群体越小，这种变化就越大。由于这种作用而使某些基因被保留，某些基因被丢失，而这种保留、丢失与有利和有害无关，几乎完全取决于随机作用。

在群体中如果雄、雌的个体数分别为 N_m 和 N_f ，那么群体的有效大小 N_e 为

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

从此式可以看出，如参与繁殖的雌雄个体间的数量有差异的话，则该群体的有效大小将取决于个体数少的那一方，当雌的个体数比雄的个体数无限多的情况下，群体的有效大小 $N_e = 4N_m$ ，如果一个群体由一个雄性个体统领，而且有无限多的雌性个体，那么这个群体的有效大小就是 4。假定每世代每个配子的突变率为 v ，而且每个个体含有 2 组染色体，那么在 N 个个体构成的群体中有 $2N$ 组染色体，因此群体中每世代会出现 $2Nv$ 个新的突变体。再假定 1 个突变基因在群体最终固定的概率为 u ，那么不完全显性的突变基因被固定的概率为

$$u = \frac{S}{2N(1 - e^{-s})}$$

式中， s 为选择系数， $s = S/(4N_e)$ 。

另外，群体中每世代的突变速度（替换率）等于每世代产生的新突变基因数和它与固定概率的乘积，即 $k = 2Nvu$ ，一个基因的进化往往是以核苷酸或密码子为单位的。如编码哺乳动物血红蛋白 α 链的基因有 423 个核苷酸座位（内含子不计），每个座位可以是 4 种核苷酸中的任意一个，那么仅从碱基替换的角度考虑应该有 4^{423} 即约 10^{254} 个可能的等位基因。其中任意一个等位基因仅一个碱基改变就会有 3×423 个即 1269 个等位基因，假定每个碱基的替换概率相等，那么突变基因再由一个碱基改变而恢复到原来的基因的概率应该是 $1/1269$ 。因此，从这个推算出发，如突变不是有利就是有害的话，在 10^{254} 中应该有相当数量的有利突变，致使群体中应该存在相当数量的等位基因，而实际上现实的群体中等位基因数较少，很多情况下为 2 个（A, a）。

我们再来分析一下 $u = S/[2N(1 - e^{-s})]$ ，式中 $s \rightarrow 0$ 时，此时如果是中性突变固定的概率 $u = 1/(2N)$ ，将 $u = 1/(2N)$ 代入 $k = 2Nvu$ ，此时 $k = u$ 。由此可以看出，以每个世代突变率来表示的进化速率与群体的大小无关，等于每个配子的突变率。这种性质只有在中性突变时才是正确的。

5.2.3.3 有关中性突变进化学说的讨论

(1) 关于有利、有害及中性突变 中性突变理论提出以后, 虽然被很多人接受, 但同时也有很多人提出了质疑。木村资生认为这些质疑中有很多是误解。如中性突变学说提出时, 并不是说所有的突变都是中性的, 而有一定比例的有害突变, 同时也承认在进化的过程中会产生有利突变, 但非常稀少。有害突变所占的比例大小, 取决于突变分子的重要性, 随着突变分子功能重要性的增强, 其有害突变的可能性越大, 中性突变的可能性越小。相反, 中性突变的可能性就大。如内含子的进化速率非常快, 因为内含子本身并不编码 mRNA, 与蛋白质的氨基酸序列无关。所以它的进化速率非常快。另外, 假基因的碱基替换速率同样非常快。

中性突变理论是基于突变基因在种内的替换率等于它的突变率, 即 $k = v$, 也就是说只有中性突变才能 $k = v$ 。如果明显有利的话, 则 $k = 4N_e S_A V_A$ 。由于不同的生物 N_e 、 S_A 、 V_A 有很大的差异, 所以表现出的进化速率也是大不相同的。

(2) 分子进化的恒定性 中性突变理论认为, 每个氨基酸座位 (或核苷酸) 每年的替换率是一定的, 而有人提出不应该是每年, 应该是每个世代, 原因是不同的生物世代长短差异很大。关于这一问题, 木村资生做了详细的分析。他认为体型越大, 世代越长, 同时群体也就越小, 每个世代的进化速率 (K_g) 与群体有效大小的平方根成反比, 即 $K_g \propto 1/\sqrt{N_e}$ 。假如世代的长短 (g) 与群体的有效大小的平方根成反比, 每年的进化速率

$$K_1 = K_g / g \propto (1/\sqrt{N_e}) / (1/\sqrt{N_e}) = 1$$

从这个公式可以看出, 每个世代的替换速率是一定的话, 每年的替换速率也是一定的。为了说明这个问题, 木村资生用了大象和老鼠的例子, 大象每个世代大约 20 年, 老鼠大约半年, 二者相差近 40 倍, 按 $K_g \propto 1/\sqrt{N_e}$ 的关系计算, 老鼠群体的有效大小应该是大象的 1600 倍, 这个推测数值和实际数值应该比较接近。

(3) 中性突变理论的贡献 达尔文进化论揭示了表型、种群进化的规律, 通过自然选择淘汰不利变异, 保留有利变异, 即适者生存, 使生物发展进化。限于当时的水平, 对分子水平的进化规律所知甚少。木村资生的中性突变理论揭示了分子水平的进化规律。中性突变理论通过随机固定决定保留和淘汰。这和达尔文进化论并不矛盾, 更不对立, 只是各自的侧重点不同。一个侧重于个体、群体即宏观水平, 另一个侧重于分子即微观水平, 谁都不能替代对方, 谁都不能否定对方, 二者相互补充, 更好地解释生物进化的现象及本质。

5.2.4 分子系统学和分子系统树

分子系统学是研究生物大分子进化历史的科学, 它主要研究某一生物大分子

在生物进化的过程中突变的产生、固定以及积累的过程。分子系统学以生物大分子进化速率的恒定性为前提，通过比较现在同一同源分子在不同生物间的差异以及其他信息来推断生物大分子的进化史，以此建立生物大分子进化系统树。

生物大分子的进化速率是相当恒定的，它的变化量应该和该分子所经历的时间呈正相关，即生物大分子的改变是进化时间的函数，其数学表达式为

$$k_{aa} = K_{aa} / (2T)$$

由此式可以看出，不同生物的某一同源大分子之间的差异与所比较的生物从共同祖先分歧后的时间呈正比。由此可以确定不同生物在进化过程中的地位、分歧时间以及亲缘关系，建立该分子的系统树。

5.2.4.1 分子系统树的构建方法

建立分子系统树，首先要得到所涉及的生物中同源大分子之间的差异，对这些差异数据进行统计学的处理，根据分歧时间的先后绘出系统树。具体方法如下。

(1) 获得生物大分子的差异数据 首先确定所要构建分子系统树的生物种类和要分析的生物大分子。确定生物种类的原则是所有生物中均要存在该种同源生物大分子。对生物大分子的选择也有一定的要求，不是任意的大分子都可以用来构建分子系统树，一般来讲，建立亲缘关系比较远，分歧时间比较长的生物之间的分子系统树时，要选择进化速率相对较慢的生物大分子，相反要选择进化较快的大分子。如线粒体 DNA 的进化速率较快，适于在亲缘关系较近的物种之间建立分子系统树，像细胞色素 c、16S rRNA 以及丙糖磷酸异构酶等进化速率较慢，适合亲缘关系较远的物种之间建立分子系统树。生物大分子确定之后，对该种生物大分子进行一级结构的测定，就可以得到用于建立分子系统树的最基本的数据。

(2) 比较各物种之间同源大分子的差异 人工比较生物大分子之间的差异不是非常容易，现在一般用计算机进行比较。比较时可有三种情况：一是同源位置相同（如 DNA 的某一同源位置都是某种碱基，蛋白质都是某种氨基酸）；二是同源位置不同；三是同源位置上有一方是空缺或插入，把后二者都统计为差异。如比较的是蛋白质， N_{aa} 为氨基酸总数，二者之间差异氨基酸数为 d_{aa} ，那么差异比例 $p_d = d_{aa} / N_{aa}$ ，有了 p_d 之后可根据 $K_{aa} = -2.31g(1 - p_d)$ 计算出，根据 K_{aa} 值可以初步确定不同种之间亲缘关系的远近。由 K_{aa} 推测亲缘关系有时不是绝对的。因为分析的只是现在的两种生物间蛋白质的氨基酸差异，一个差异仅能反映一次突变，实际上差异部位和相同部位在长期进化的过程中，可能比现在估计的要复杂得多，现在的一个差异可能是多次突变的结果。另外，现在相同的部位也不能肯定它在进化的过程中没有发生过突变（产生了恢复突变，同义突变

等)。这些都不能如实地反映出来，所以根据 K_{aa} 推测亲缘关系时还要参考其他信息数据。

亲缘关系的远和近只是定性的描述，不能反映远近的程度。分子系统树仅有这种定性的描述，还远远不够，还要给出具体的分歧时间。分歧时间的计算可根据公式 $k_{aa} = K_{aa} / (2T)$ 进行，其中 k_{aa} 为分子进化速率， T 为分歧时间。有了 k_{aa} 和 T 值，加上其他信息特征和数据，就可以绘出分子系统树。

5.2.4.2 分子系统学的研究进展

分子系统学研究的初期，研究的重点为蛋白质，人们研究比较了多种蛋白质分子，得到各种蛋白质分子中氨基酸的差异，然后推测 DNA 的变化，量后在此基础上构建分子系统树。由于蛋白质的分析比较复杂，所以近年来研究的重点转移到了 RNA，如 5S rRNA、16S rRNA 以及 18S rRNA 等，对它们进行了序列比较，所得数据通过计算机分析建立分子系统树。近年来通过这种方法研究了多种生物的进化关系，取得了可喜进展。

(1) 已构建的分子系统树简介

① 丙糖磷酸异构酶系统树 W. Gilbert 等研究了包括人在内的 9 种生物的丙糖磷酸异构酶，比较了它们的差异，尤其是内含子的差异，构建了系统树（图 5-6）。

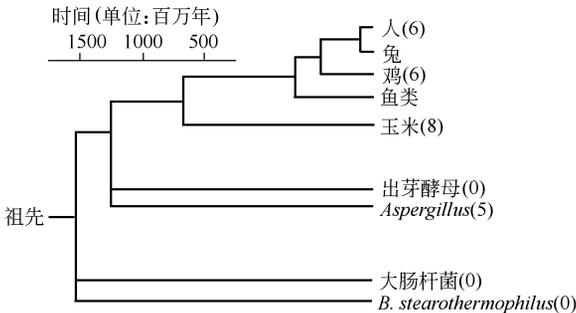


图 5-6 通过丙糖磷酸异构酶系统树（沈银柱等）

② 线粒体 DNA 系统树 R. L. Cann 等对人的线粒体 DNA 进行了比较研究，由此建立了人类的分子系统树，提出人类有共同的祖先，诞生于非洲，然后扩散到其他大陆（图 5-7）。

(2) 聚合酶链反应（polymerase chain reaction, PCR）技术在生物分子进化中的应用 20 世纪 80 年代建立的 PCR 技术已广泛应用于物种起源和生物进化的研究，并已取得了突破性的进展。PCR 技术建立之前，很难想像从古老的化石中分离出 DNA，尤其是分离出能够进行测序、比较、研究所需的大量 DNA。由

于 PCR 技术的建立，能从极微量的 DNA 扩增出大量的 DNA。目前已从多种古生物化石中分离到了 DNA，如 Golenberg 等于 1990 年首次分离到 1000 万年前的广玉兰叶绿体的磷酸核酮糖羧化酶加氧酶大亚基的基因片段。1992 年 Desalle 等对 3000 万年前的多米尼加琥珀中的白蚁 16S rDNA 和 18S rDNA 片段进行了序列分析，这些 DNA 的相关数据对研究该生物的进化具有非常重要的意义。

古 DNA 的研究时间虽然较短，但发展较快，已取得了较多的成果。最早报道的是美国学者 Hiquelhi (1984)，他们成功地从保存了 140 年的斑驴 (Quagga) 风干的皮中分离出了线粒体 DNA，并和斑马、马、牛及人的线粒体 DNA 进行了比较，结果发现和现在斑马的亲缘关系最近。后来又从很多古生物中分离到了 DNA。如 1990 年美国学者 Coleberg 从 1700 万 ~ 2000 万年前的木兰属 (Magnolia) 的叶化石中分离出了叶绿体 Rubisco 基因大亚基的 820 bp 长的片段，后来又从落雨杉树 (Taxodium) 叶化石中分离到了该基因的 1320 bp 的片段。从 2500 万 ~ 4000 万年前的琥珀中的蜂遗体中分离出了 18S rRNA 大基因片段，从 2500 万 ~ 3000 万年前的琥珀中的白蚁中分离到了线粒体 16S rDNA 片段。Cmlo 等 (1993) 从 1.2 亿 ~ 1.35 亿年前琥珀中象鼻虫的遗体中分离出了 18S rRNA 的基因片段。已分离到的主要 DNA 和古分子系统学研究的材料见表 5-8。

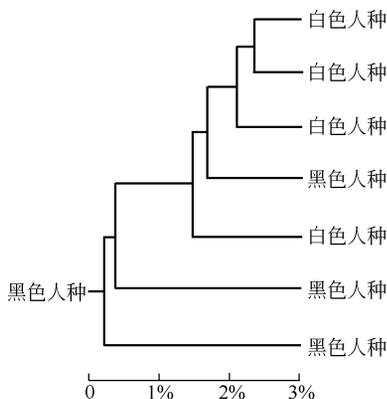


图 5-7 通过线粒体 DNA 构建的系统树 (引自沈银柱等)

表 5-8 已分离到的主要 DNA 和古分子系统学研究的材料 (引自张昀, 1998)

材 料	最大年龄/年	材 料	最大年龄/年
植物人工干制标本	约 100	自然陷阱水中保存的人脑	7000
动物人工干制标本	140	植物叶化石	$(17 \sim 20) \times 10^6$
动物自然干尸	10000	骨化石	70×10^6
人的干尸(木乃伊)	5000	琥珀中昆虫	$(120 \sim 135) \times 10^6$
冰冻的遗体(猛犸肉)	40000	恐龙蛋化石	约 70×10^6
人工浸制标本	100		

5.2.5 分子钟假说

分子钟假说的理论基础是氨基酸或核苷酸替代速率在进化过程中是近似地保持恒定的，尽管替代速率的观察值受随机误差的影响。严格地说，对长期进化而言，既无基因亦无基因产物蛋白质以恒定速率变化，因为一个基因的功能可能发

生改变，特别是在从简单有机体向复杂有机体的进化过程中，或者环境条件发生变化使基因组的基因数目增加时更是如此。此外，DNA 损伤及其修复机制也因有机体类型而异。

鉴于上述原因，试图发现具有通用分子钟的基因是徒劳的。分子钟不必具有通用性。但如果它在某个有机体类群中存在的话，对如下两种工作依然十分有用：①研究有机体的进化关系；②估计不同有机体间的分歧时间。许多进化学家对分子钟感兴趣，就是上述原因。

所谓分子钟（moleculer clock）是利用已知的分子系统学数据和古生物数据建立的表示分子进化变化量与进化时间之间关系的通用曲线。曲线确定之后可以用它推测未知生物的进化历程，尤其是不同生物之间的分歧时间。建立分子钟的理论前提是分子进化速率的恒定性，关于分子进化速率的恒定性，在中性突变理论中已论述。虽然不同的生物大分子进化速率有些差异，但还是相对恒定的，大多数的生物大分子都可用来建立分子钟。

建立分子钟首先需要选定某种合适的生物大分子，即相对稳定、进化速率合适。然后确定所要比较的物种，对物种的要求有：一是都含有上述生物大分子；二是最好含有不同分歧时间的物种，即分歧时间有较长的、有较短的和介于二者之间的。

其次是比较各物种之间该生物大分子之间的差异。这就要求出 K_{aa} 各比较组的平均值，比较组数为 $n(n-1)/2$ （见图 5-5），比较了 8 种生物（人、狗、袋

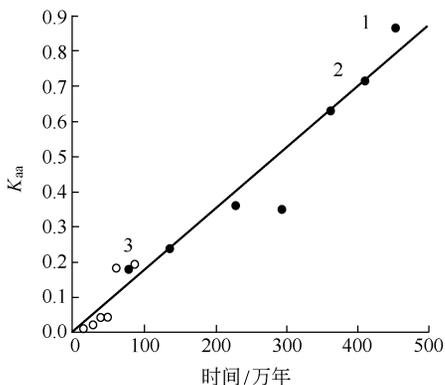


图 5-8 氨基酸差异数和分歧时间的关系（木村资生）

注：黑点 1 表示鲨鱼血红蛋白 α 链与其他 7 种动物的 α 链比较得到的 K_{aa} 的平均值；黑点 2 是鲤鱼血红蛋白 α 链与其他 6 种动物的 α 链比较得到的 K_{aa} 的平均值；其他依次类推。

鼠、针鼹、鸡、蝾螈、鲤鱼、鲨鱼) 的血红蛋白 α 链之间的差异，表中数据是差异氨基酸所占的百分数，即 p_d ($p_d = d_{aa}/N_{aa}$)，比较组数为 $8 \times (8 - 1)/2 = 28$ ，即得到 28 个数据，然后根据 $K_{aa} = -2.31 \lg(1 - p_d)$ 计算出所有 K_{aa} ，如人和鲨鱼之间的 $p_d = 53.2\%$ ， $K_{aa} = -2.31 \lg(1 - p_d) = 0.76$ ，人和鲤鱼之间的差异比例为 $p_d = 48.6\%$ ， $K_{aa} = 0.667$ ，这样会得到 28 个 K_{aa} 。然后用鲨鱼和其他 7 种动物的 K_{aa} 平均得到的平均值来代表鲨鱼和其他 7 种生物的 K_{aa} 。接下来用鲤鱼和其他 6 种生物的 K_{aa} 平均得到的平均值来代表鲤鱼和其他 6 种生物的 K_{aa} ，依次算出 7 个平均值。然后把这些

K_{aa} 标在一个横坐标为分歧时间，纵坐标为 K_{aa} 的直角坐标系中，如图 5-8 所示。由图可以看出这 7 个点基本上在一条直线上。然后通过回归求出回归方程，根据方程绘出直线，这就是所谓的分子钟。这个曲线就反映了生物大分子的差异量和分歧时间的关系。最后通过获得的曲线就可以找出未知生物的分歧时间。

5.3 生物在微观水平上的进化

20 世纪 20 年代以来，随着遗传学的发展，一些科学家用统计生物学和种群遗传学的知识重新解释达尔文的自然选择学说。他们引入了基因频率和基因型频率等概念，从量化的角度来说明自然选择是如何起作用的。这样，进化论的研究就过渡到了微观水平，即从微观的角度来探讨种群内的生物进化机理。

5.3.1 微观进化的概念

现代生物进化理论认为，进化可以区分为宏观进化（macroevolution）和微观进化（microevolution）。古生物学家辛替孙（G. G. Simpson）在其《进化的速度与方式》（Tempo and Mode in Evolution, 1944）一书中的解释是，大进化是指种和种以上分类群的进化；小进化是指种内的个体和种群层次上的进化改变。小进化以现存的生物种群和个体为对象，研究其短时间内的进化改变。小进化就是微观进化。

现代综合进化论认为：微观进化是无性繁殖系或种群在遗传组成上的微小差异导致的微小变化。微观进化是进化的基础，多种微观进化汇集的结果即表现为宏观进化。

5.3.2 生物微观进化的单位——无性繁殖系和种群

由于生物个体是生物界中最直观最具体的对象，生命现象的基本特征体现在个体的繁殖、遗传和变异等多个方面。所以许多进化论学者都认为生物个体是进化的基本单位，认为进化表现为个体遗传组成和性状上的改变，而微观进化的分析证明，进化的基本单位不是个体，是无性繁殖系或种群。这主要考虑到对于原核生物和无性繁殖的真核生物而言，同一克隆的个体之间无遗传差异（假设不发生突变），但不同的克隆之间却存在着差异；对有性生殖的生物而言，任何一个个体都不可能把自己的基因型一成不变的遗传到下一代。所以，由个体构成的种群之间也必然存在差异。因此，无论是无性繁殖或是有性生殖的生物，其个体都不是进化的基本单位。从微观进化的角度来看，无性繁殖的生物其进化的单位是无性繁殖系，有性生殖的生物其进化的单位是种群。

5.3.3 种群的遗传结构

5.3.3.1 种群遗传基础的杂合性

遗传学上定义的种群是随机互交繁殖的个体集合，又称为孟德尔种群 (Mendelian population)。种群是有性繁殖的基本单位。

对于有性生殖的真核生物而言，同种个体常因地理因素，环境因素的限制，被不同程度地分隔，形成不同程度隔离的个体集合，称之为种群 (populations)。种群内的个体之间互交繁殖的概率显著大于不同种群个体之间互交繁殖的概率。

一个种群在一定时间内，其组成成员的全部基因的总和被称为该种群的基因库 (gene pool)。种群的基因库在一定范围和一定条件下是相对恒定的。因此，在研究群体遗传时，不仅要考虑个体的遗传结构，尤其要着重考虑基因在群体的相继世代中是如何传递和分配的。群体遗传学 (population genetics) 就是研究一个群体内基因的传递情况和基因频率改变的学科。研究群体遗传学的重要目的之一就是从小观角度阐明进化的机制。

自然种群的遗传分析表明，种群内大多数基因位点上存在着一系列等位基因，它们以不同的频率存在于种群中。所以，同一种群内大多数个体在多数位点上不同等位基因的杂合体。种群一般都具有杂合性，因而是遗传上混杂的个体类群。这种杂合性在同一个体表现为等位基因的异质结合；在个体之间表现为等位基因之间的差异。

种群的杂合性十分普遍。据有关资料报道，在植物中表现杂合的基因位点占 17%；在无脊椎动物中表现杂合的基因位点占 13.4%；在脊椎动物中表现杂合的基因位点占 6.6%；在人类表现杂合的基因位点占 6.7%。杂合是种群的基本属性之一，杂合性可以保证种群的多样性。

5.3.3.2 基因频率和基因型频率

现代综合进化论认为，生物进化是种群在长时期内遗传组成上的变化，这种变化主要体现在基因频率 (gene frequency) 和基因型频率 (genotype frequency) 的改变。

基因频率是指群体中某一等位基因在该位点上可能出现的基因总数中所占的比率。基因型频率是指某种基因型的个体在群体中所占的比率。例如对人类群体的 MN 血型 (控制 MN 血型的等位基因用 L^M 和 L^N 表示) 进行调查，统计了 100 多个个体，其中 M 血型 (其基因型是 $L^M L^M$) 有 30 个，MN 血型 (其基因型是 $L^M L^N$) 有 60 个，N 血型 (其基因型是 $L^N L^N$) 有 10 个，那么根据基因型频率的定义， $L^M L^M$ 的基因型频率是 $30/100 = 0.3$ ，依次类推， $L^M L^N$ 的基因型频率是 0.6， $L^N L^N$ 的基因型频率是 0.1。调查结果同样可以用来计算某一特定位置的基因频

率。已知每个个体含有两个等位基因，其中每个 $L^M L^M$ 个体含有两个 L^M 基因，每个 $L^M L^N$ 含有一个 L^M 基因和一个 L^N 基因，每个 $L^N L^N$ 个体含有两个 L^N 基因。在上述 100 个个体的群体中就有 120 个 L^M 基因和 80 个 L^N 基因，经计算 L^M 基因的频率 0.6，即 60%，依次类推， L^N 基因的频率位 0.4，即 40%（表 5-9）。

表 5-9 基因型频率与基因频率的关系（引自沈银柱）

基因型		$L^M L^M$	$L^M L^N$	$L^N L^N$	总数	
个体数		30	60	10	100	
基因型频率		0.3	0.6	0.1	1	
基因	L^M	60	60	0	120	200
	L^N	0	60	20	80	
基因频率	L^M	0.6			1	
	L^N	0.4				

由此可以看出，基因频率和基因型频率之间存在着一定的数量关系，为了寻找这种关系的通式，可把基因频率和基因型频率用符号来表示（表 5-10）。

表 5-10 基因频率和基因型频率的符号（引自沈银柱）

遗传组成	基因		基因型		
	L^M	L^N	$L^M L^M$	$L^M L^N$	$L^N L^N$
概率符号	p	q	P	H	Q

由表 5-9 和表 5-10 可见， $p+q=1$ ， $P+H+Q=1$ 。

基因频率和基因型频率可用如下关系式表示。

$$p = (2P + H)/2 \quad p = P + H/2$$

$$q = (2Q + H)/2 \quad q = Q + H/2$$

5.3.3.3 群体遗传平衡——Hardy-Weinberg 定律

(1) 遗传平衡 遗传平衡 (genetic equilibrium)，也称基因平衡 (gene equilibrium)，指在一个大的随机交配的群体里，基因频率和基因型频率在没有迁移 (migration)、突变 (mutation) 和选择 (selection) 等条件下，世代相传，不发生变化的现象。该定律是在 1909 年分别由哈代 (Hardy) 和温伯格 (Weinberg) 几乎同时提出来的，因此称为哈代-温伯格定律 (Hardy-Weinberg law)。

(2) 一定条件下基因频率和基因型频率代代保持恒定

① 基因频率的恒定 假设在亲本产生的精子与卵子中，基因 A 与基因 a 的频率分别为 p 和 q，它们结合产生合子，合子基因型及其频率如表 5-11 所示。

表 5-11 $Aa \times Aa$ 子代的基因型及其频率（引自沈银柱）

雌性配子及其频率	A(p)	a(q)
雄性配子及其频率		

A(p)	AA(p ²)	Aa(pq)
a(q)	Aa(pq)	aa(q ²)

由表 5-11 可见，亲代配子的随机结合，将组成子代合子的基因型。不同基因型 AA、Aa 和 aa 的频率分别为 p²、2pq 和 q²。在这个群体中基因型频率的总和等于 1，即：

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

这个公式就是一对等位基因的 Hardy-Weinberg 公式。

在这个群体中，子代将向下一代提供的配子中两种基因的频率如下。

配子中 A 基因的频率为： $p^2 + 1/2 \times 2pq = p^2 + pq = p(p + q) = p$

同理，配子中 a 基因的频率为： $q^2 + 1/2 \times 2pq = q^2 + pq = q(p + q) = q$

由此可见，子代中基因 A 的频率仍然是 p，基因 a 的频率仍然是 q，而且将以这种频率在所有世代传递下去，这就是遗传平衡。假定 A 基因频率 p=0.7，a 基因频率 q=0.3，则 p + q = 0.7 + 0.3 = 1。在这个随机交配的群体中，精卵结合，其合子基因型及其频率见表 5-12。

表 5-12 亲本配子基因频率的随机结合（引自沈银柱）

卵 子	精 子	
	p(A)=0.7	q(a)=0.3
p(A)=0.7	p ² (AA)=0.49	pq(Aa)=0.21
q(a)=0.3	pq(Aa)=0.21	q ² (aa)=0.09

由表 5-12 可以看出，在随机交配的下一代群体中，AA 个体的频率是 p²，Aa 个体的频率是 2pq，aa 个体的频率是 q²。要证明下一代 p²(AA) + 2pq(Aa) + q²(aa) 中的 p 和 q 的频率仍是 0.7 和 0.3，保持代代稳定不变，从这一代群体中基因频率的变化即可看出。在这一代 A 配子的比例应为

$$p^2 + 1/2 \times 2pq = p^2 + pq = 0.49 + 0.21 = 0.7$$

同理，a 配子的比例应为

$$q^2 + 1/2 \times 2pq = q^2 + pq = 0.09 + 0.21 = 0.3$$

可见 A 和 a 的频率未产生变化。依次类推，以后各代仍然保持恒定。

在一个大的随机交配群体里，一对等位基因所决定的性状，在没有迁移、突变和选择的条件下，基因频率 p 和 q，以及基因型频率 P、H、Q 在世代相传时不发生变化。整个群体的基因频率和基因型频率的总和分别都等于 1。符合这一条件的群体叫做平衡群体。可以用下面一个直观图解看它们世代相传的平衡情况（图 5-9）。

② 基因型频率的恒定 基因频率代代相传保持恒定，而基因型频率又由基因频率决定，所以基因型频率也应该代代保持恒定。即 AA 基因型频率 P = p²，

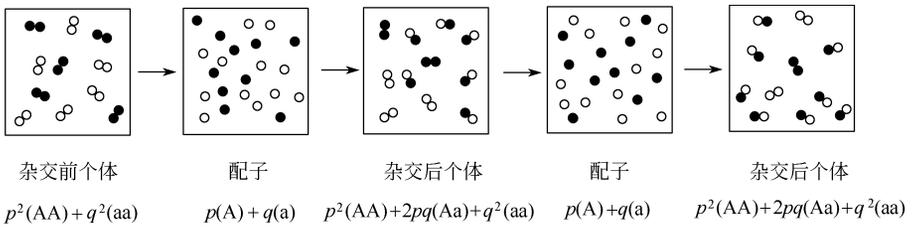


图 5-9 一个具有一对等位基因 A 和 a，其频率分别为 p 和 q 的群体配子和个体在逐代中的遗传平衡（引自沈银柱）

Aa 基因型频率 $H = 2pq$ ，aa 基因型频率 $Q = q^2$ 。上述三种基因型个体间是随机交配的，各种基因型亲本的组合出现的频率见表 5-13。

表 5-13 随机交配亲本的基因型及各种组合出现的频率（引自沈银柱）

雄亲基因型及其频率	AAP	AaH	aaQ
雌亲基因型及其频率			
AAP	p^2	PH	PQ
AaH	PH	H^2	HQ
aaQ	PQ	HQ	Q^2

不同亲本组合类型可以有六种类型，每种交配类型所产生后代的不同基因型的频率见表 5-14。其中，AA 基因型频率 $P = p^2 + PH + 1/4H^2 = (P + 1/2H)^2 = p^2$ ，aa 基因型频率 $Q = Q^2 + QH + 1/4H^2 = (Q + 1/2H)^2 = q^2$ ，Aa 基因型频率 $H = PH + 1/2H^2 + HQ + 2PQ = H(P + 1/2H) + 2Q(1/2H + P) = (P + 1/2H)(H + 2Q) = (P + 1/2H) \times 2 \times (1/2H + Q) = 2pq$ 。

表 5-14 随机交配群体中不同交配类型后代的基因型及其频率（引自沈银柱）

不同交配组合		子代不同基因型的频率		
类型	频率	AA	Aa	aa
AA × AA	p^2	p^2		
AA × Aa	2PH	PH	PH	
Aa × Aa	H^2	$1/4H^2$	$1/2H^2$	$1/4H^2$
Aa × aa	2HQ		HQ	HQ
AA × aa	2PQ		2PQ	
aa × aa	Q^2			Q^2

可见，随机交配一代后，AA 基因型频率 P 仍为 p^2 ，aa 基因型频率 Q 仍为 q^2 ，Aa 基因型频率 H 仍为 $2pq$ 。整个群体中不同基因型的频率之和，即 $P + H + Q = p^2 + 2pq + q^2$ 仍然为 1，与原平衡公式相同，保持不变。

根据平衡公式，可以绘出基因频率 q 和三种基因型频率的关系图解（图 5-10）。该图表示了在一个平衡群体中，隐性基因频率和其他三种基因型频率的关

系。例如，A 和 a 是一对等位基因，当 a 的频率 $q=0.3$ 时，即横坐标等于 0.3 时，三种基因型的频率则为以 A 基因频率为基点作垂线，与三种基因型曲线的交点对应的纵坐标上的数值，即 $q^2(aa)=0.09$ ， $2pq(Aa)=0.42$ ， $p^2(AA)=0.49$ 。

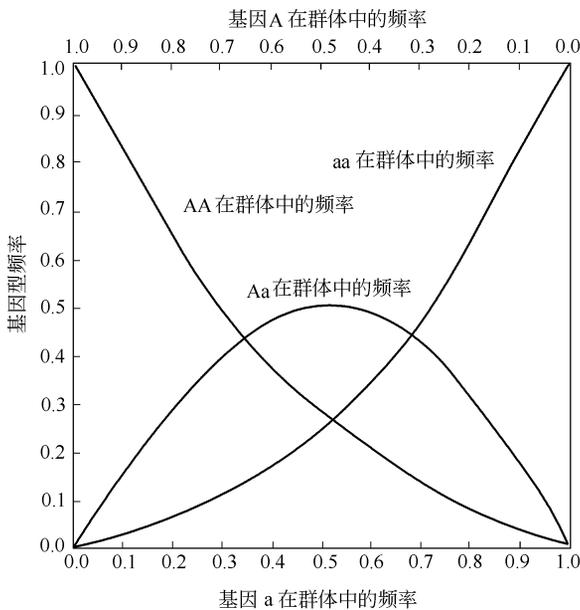


图 5-10 一个处于遗传平衡状态下的群体内两个等位基因的基因型频率与 a 基因频率的关系

由图 5-10 可知，当 a 基因的频率 q 在群体中的值逐渐增加时，AA 基因型个体会逐渐减少，aa 基因型个体逐渐增加，而 Aa 基因型个体于 $p=q=0.5$ 时在群体中所占比例最大。

③ 伴性基因的遗传平衡 位于性染色体上的基因的遗传平衡有自己的特点。下面以 XY 性别决定型为例进行讨论（果蝇和人类均属于这一类型）。该决定型中雌体为同配性别 XX，雄体为异配性别 XY。

为了便利起见，可以把雌体和雄体认为是两个相通的群体。假设基因 A 和 a 是性染色体上的一对等位基因。在雄性个体中，由于 Y 染色体上无等位基因，该个体基因型仅决定于 X 染色体上的基因。因此，雄性个体的基因频率等于其基因型频率。其基因型的平衡公式为 $p+q=1$ ；而雌性有两条 X 染色体，其基因型的平衡公式将是 $p^2+2pq+q^2=1$ ，不同性别的个体的基因型及其频率的关系见表 5-15。

表 5-15 随机交配群体中伴性基因的基因型及其频率（引自沈银柱）

雌体		雄体	
基因型	频率	基因型	频率
AA(XX)	p^2	A(X)	p
Aa(XX)	$2pq$	a(X)	q
aa(XX)	q^2		

例如，人的红绿色盲是伴 X 染色体隐性遗传病，控制这一性状的基因用 R 和 r 表示，其基因频率分别用 p 和 q 来表示。在男人中大约有 8% 患此病。这说明 r 在群体中占 8%，即 $q=0.08$ ，则 r 的等位基因的频率 $p=0.92$ 。这样， $q^2=(0.08)^2=0.0064$ ，即在女性中，红绿色盲患者约有 0.64%，而非色盲患者的女性为： $p^2+2pq=0.9936$ ，约占 99.36%。由此不难看出，女性红绿色盲患者是相当少的。这与红绿色盲患者中女性比男性少得多的实际情况相符。对于更加罕见的伴 X 隐性遗传病，其致病基因的 q 值更小，则 q^2 越小，患者中女性的比例就越小，男女患病比例的差别就越大。

那么，在随机交配（婚配）的群体里，各代隐性基因的频率 q 变化是怎样的呢？例如，黑腹果蝇的灰身性状为显性，由 B 基因控制，黄身性状为隐性，由 b 基因控制，其遗传方式为伴 X-连锁遗传。由图 5-11 可以看出，在随机交配过程中，雄性 b 基因的频率总与上代雌性个体 b 基因的频率相等，而雌性个体 b 基因的频率总是等于上代雌性与雄性 b 基因频率的平均值。在雌性与雄性个体间 b 基因频率的差值每随机交配一代，减少一半，表现为上下摆动。但是在随机交配的每一代，群体中 B 基因的总频率为 2/3，b 基因的总频率为 1/3，始终保持平衡状态（图 5-11）。反之，如果亲代雌性为 X^bX^b ，雄性 X^BY 随机交配各代的群体中 b 基因的总频率为 2/3，B 基因的总频率为 1/3，各代 b 基因频率的变化规律仍然与前述相同。

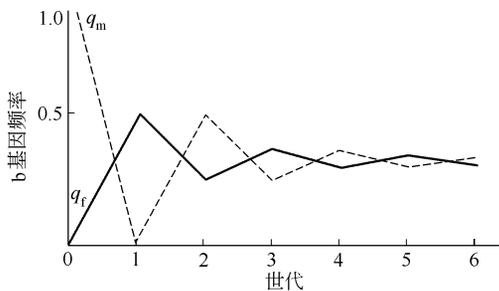


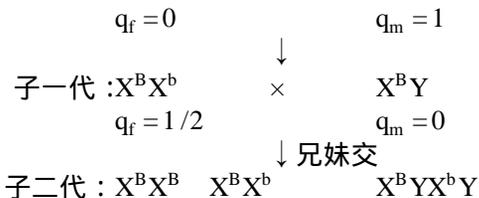
图 5-11 X 染色体上的基因 (b) 频率

在各代的变化（引自沈银柱）

q_f ——雌性个体的 b 基因的频率；

q_m ——雄性个体的 b 基因的频率

亲代： X^BX^B × X^bY



④ 遗传平衡要点 据上述，归纳遗传平衡的要点如下。

a. 在一个大的随机交配的群体里，如果没有突变、自然选择等因素的干扰，各代基因频率保持恒定不变。

b. 对于单一位点而言，如果群体中基因型频率是不平衡的，只要一代随机交配就可达到平衡。如果是多于一个位点，其平衡的速率就要减慢。

c. 一个群体在平衡状态下，基因频率与基因型频率的关系是： $P = p^2$ ； $H = 2pq$ ； $Q = q^2$ 。

遗传平衡可以在人工控制条件下，通过选择、人工诱变和杂交等手段受到破坏，从而使基因频率和基因型频率发生改变，群体内的遗传特性也会随之发生变化。因此，打破物种的遗传平衡是目前动、植物育种工作的重要手段。

5.3.4 影响基因频率的因素

遗传平衡所讲的群体是理想的群体，严格地讲，在自然界中这样的群体是不存在的，因而在考虑遗传平衡时，也必须考虑影响遗传平衡的因素。下面简要介绍突变、选择、迁移和遗传漂变对群体中基因频率的影响。

5.3.4.1 突变对基因频率的影响

突变 (mutation) 是新等位基因的主要来源，也是遗传变异的主要动力。在物种进化中的作用一方面表现为突变本身是影响基因频率的一种力量；另一方面突变为自然选择提供了原始材料，是进化材料的主要来源。

突变可分为非频发突变和频发突变，前者是指整个群体里不经常发生的单一突变；后者是指某种突变在一个大群体内频繁的发生。二者对基因频率的影响有所不同。

非频发突变对基因频率的影响不大。因为单一突变的发生是稀有事件，频率非常低，而且这类突变的基因在一个大群体里，遗传下去的机会相对较少，因此对群体的基因频率影响非常小，除非突变基因在选择上具有优势。

频发突变是导致基因频率发生变化的一个因素。如果一对等位基因，当基因 A 不断突变为基因 a 时，群体内基因 A 的频率将逐渐减少，而基因 a 的频率将逐渐增加。如果 A→a 长期连续发生，最后群体内基因 A 将完全被基因 a 代替。通常把改变群体遗传组成的基因突变频度的大小叫突变压 (mutation pressure)。在

一个群体里如果正反突变相等，就达到了平衡状态。

假设基因 A 和基因 a 的初始频率分别为 p_0 和 q_0 ，每代中基因 A 突变为基因 a 的速率是 U ，同时基因 a 回复突变为基因 A 的速率是 V 。每一代里新突变为基因 a 的频率为 Up_0 ，在下一代里由于突变 a 增多了 Up_0 ，同时由于回复突变又损失 Vq_0 。那么，一代后基因 a 频率的改变量为： $\Delta q = Up_0 - Vq_0$ 。若 $Up_0 > Vq_0$ ，则基因 A 的频率增加；若 $Up_0 < Vq_0$ ，则基因 A 的频率减小；而当 $\Delta q = 0$ 时，突变处于平衡状态，即 $Up = Vq$ 。

因为 $p = 1 - q$ ，所以 $U(1 - q) = Vq$ ，即 $U - Uq = Vq$ ， $U = Uq + Vq$ ，所以 $q = U/(U + V)$

同理： $p = V/(U + V)$

由上式可以看出，在突变平衡状态下，基因频率完全由突变率决定。举例来说，由 $A \rightarrow a$ 的突变是每代一百万配子中有一个突变，则 $U = 1 \times 10^{-6}$ ，而由 $a \rightarrow A$ 的突变率是： $V = 5 \times 10^{-7}$ ，则在突变平衡时 $p = \frac{5 \times 10^{-7}}{5 \times 10^{-7} + 1 \times 10^{-6}} = 0.33$ 。

即该群体中，某条染色体的某个特定座位上有 33% 为基因 A，67% 为基因 a，当 $\Delta q = 0$ ，即 $Up_0 = Vq_0$ 时，此群体在该位点的突变达到了平衡。此时，在一对基因的正反突变率相等的情况下，即 $U = V$ ，则 p 也必然等于 q ，即 $p = q = 0.5$ 。

若 $A \rightarrow a$ 的突变不受其他因素的影响，则这个群体最终在该位点上的基因将全部变为基因 a；同理，这个群体最终在该位点上的基因也有全部变为基因 A 的可能。不过，突变对基因频率的影响常因生物种类不同而异。如微生物，由于世代短，突变就可以成为改变基因频率的一个重要因素，而对较高等的生物来说基因突变作用相对较小。

5.3.3.2 在选择作用下基因频率的变化

(1) 自然选择与适合度和选择系数 自然选择 (natural selection) 是大群体中基因频率变化的主要力量，是进化的一个重要因素，在一定的自然环境中，对这些环境有较大的适应能力的个体会留下较多可生育的后代，这就是自然选择的作用，因此，自然选择的结果会使群体向着更加适应与环境的方向发展。

为了对自然选择进行定量研究，可以为各种基因型定出适合度。

适合度 (fitness) 也称适应值 (adaptive value)。它是指某一基因型个体与其他基因型个体相比能够存活并把它的基因传给下一代的能力。一般用 W 表示。通常把最适基因型的适合度定为最大值 $W = 1$ ，而其他基因型的适合度则小于 1，实际上是相对适合度，一般简称为适合度。适合度并非是一成不变的。Timofeeff Resovsky (1934 年) 曾对墓地果蝇 (*Drosophila funebris*) 突变型和野生型做了比较研究。在培养瓶中分别存放数目相同的某种突变型和野生型的卵，并在一定温度下培

育，待果蝇成熟后分别统计其个体数。然后以 24 ~ 25 时野生型的生存率为 100，计算各突变型的相对生存率。统计结果是小型翅为 69.0，菱形眼为 73.8，短刚毛为 85.1（表 5-16）。以适合度表示，野生型的 $W=1$ ，三种突变型在 25 时的适合度分别为 0.69、0.74、0.85。由表 5-16 还可以看出，对于同一个物种的不同突变体及同一突变体处于不同的条件下，其适合度是不同的。

表 5-16 几种果蝇突变型在不同温度下的生存率（引自沈银柱）

突变类型	15 ~ 16	24 ~ 25	28 ~ 30
小型翅(miniature)	91.3	69.0	63.7
菱形眼(lozenge)		73.8	
短刚毛(bobbed)	75.3	85.1	93.7

选择系数 (selective coefficient) 表示某一基因型在群体中不利于生存的程度，是表示相对选择强度的数值，一般以 s 表示。例如， $s = 1 \times 10^{-3}$ 是指对该基因型来说，将有 10 的个体不能繁殖后代。它与适合度的关系是： $s = 1 - W$ 。以上述墓地果蝇为例，野生型的适合度 (W) 为 1，它的选择系数 $s = 1 - W = 0$ ；小型翅的 $W = 0.69$ ，则 $s = 1 - 0.69 = 0.31$ ，也就是说，野生型留 1 个子代，小型翅留 0.69 个子代。对于致死基因或不育基因的纯合体，它们的 $W = 0$ ， $s = 1$ 。

(2) 选择对基因频率变化的影响 自然选择是种群基因频率改变的一个重要因素，由选择引起的种群遗传构成的改变，都能提高种群的平均适合度。在自然条件下，选择对隐性基因和显性基因均起作用。选择是微观进化的主要因素。

① 选择对隐性基因不利 假定等位基因 A 相对于基因 a 是显性，且显性完全，则杂合体 Aa 的表型与显性纯合体 AA 相同，并具有相同的适合度 $W_{AA} = W_{Aa} = 1$ ；隐性纯合体 aa 有一个相对较小的适合度，其选择值 $s > 0$ ，其适合度 $W_{aa} = 1 - s$ 。此时，选择对隐性基因不利。

② 选择对显性基因不利 选择也可作用于显性基因，而且较之对隐性基因的选择更加有效，这是因为具有显性基因的个体数量更多，因此在选择作用下基因频率的改变更明显。

5.3.3.3 迁移（基因流动）对基因频率的影响

迁移必然导致基因的流动，在一定条件下同样能引起基因频率的变化。这是因为，迁移群体的等位基因频率与土生群体该基因的频率往往存在一定的差异，这样就有可能改变迁入地群体该等位基因的频率。

一般讲，迁入个体数目较少，因此，在一个大群体里，迁移引起的基因频率改变往往不显著。假定有一个大的群体，每代中有一部分 (m) 是新的迁入者， m 就是迁入的个体数占迁入后群体的个体总数（土生个体数和迁入个体数）的比率，一般情况下 m 值不超过 0.5。原有个体比例则是 $1 - m$ ，设 q_m 是迁入群体

中某基因的基因频率， q_0 为原群体中该基因的基因频率，则混合群体中该基因的频率为

$$q_1 = mq_m + (1 - m)q_0 = m(q_m - q_0) + q_0$$

由迁入后引起一代的基因频率的变化 Δq 应该是从 q_0 到 q_1 的增量，即等于迁入前的基因频率与迁入后的频率的差值，因此

$$\Delta q = q_1 - q_0 = m(q_m - q_0) + q_0 - q_0 = m(q_m - q_0)$$

由上式可见，基因频率的变化取决于迁入率以及迁入群体与原群体之间基因频率的差异。当迁入个体的比率大，迁入群体某基因的频率与土生群体该基因频率之间差异也比较大时，迁移对群体的基因频率才会有比较大的影响。

5.3.3.4 遗传漂变对基因频率的影响

(1) 遗传漂变的定义 在群体遗传学中，赖特 (S. Wright, 1931) 把由于群体大小引起的基因频率随机增减甚至丢失的现象称为遗传漂变 (genetic drift)，又称赖特效应。

假设有两个群体，各含有一对等位基因 A 和 a，其频率分别为 p 和 q，二者均为 0.5。第一个群体个体数为 $N_1 = 50$ ，第二个群体个体数为 $N_2 = 5000$ 。

图 5-12 表示亲代中基因 A 的频率 $p = 0.5$ 时，在大小不同的两个群体的后代，基因频率的变化情况。由图可知在 $N_1 = 50$ 的群体中，下代频率 p 的分布将有很大变化：有近 68% 的个体分布于 0.5 ± 0.05 范围内，即在 0.45 ~ 0.55 范围内；有近 96% 的个体分布于 $0.5 \pm 2 \times 0.05$ 范围内，即在 0.4 ~ 0.6 范围内。而在 $N_2 = 5000$ 的群体中，下一代分布频率变化很小，即有 68% 的个体分布于 0.5 ± 0.005 范围内，即在 0.495 ~ 0.505 范围内；有近 96% 的个体分布于 $0.5 \pm 2 \times$

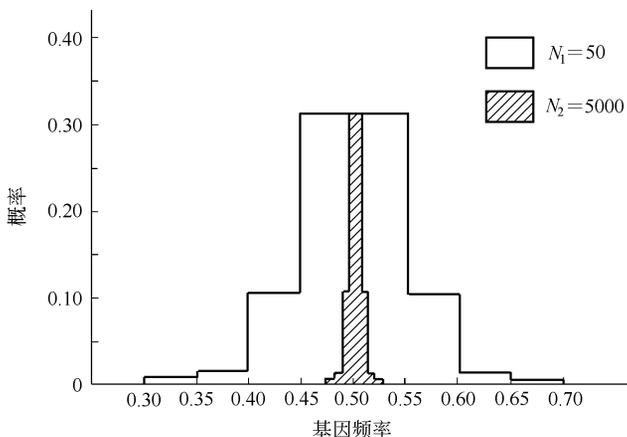


图 5-12 群体的大小与基因频率的随机变化 (引自沈银柱)

0.005 范围内，即在 0.49 ~ 0.51 范围内。可见，在大群体中基因频率的变化幅度较小，可以忽略不计。也就是在大群体中不容易出现遗传漂变。

(2) 遗传漂变的作用原理 由上例不难看出，在大群体里基因 A 和 a 的比例容易保持恒定，而在小群体内变化却大得多。遗传漂变是由于在有限的群体内取样误差而产生的基因频率的随机波动。漂变在所有群体中均能出现，不过群体越大漂变就越小，可以忽略不计，群体很小时，漂变的效应就很明显。

例如，我国南方的鸡有一种羽毛翻卷的现象，这种性状是由显性基因 F 所引起的。凡带有 F 的基因型都表现卷羽。它的等位基因 (f) 的纯合体 ff 表现为正常羽。假设有一只杂合型的卷羽鸡 (Ff)，和一只正常羽公鸡 (ff) 交配。在产生的后代中，每世代只留雌雄两个个体，而且假定留种是随机的，在子一代中留下的一雌一雄有四种可能的组合 (表 5-17)。如果留下的种鸡一只只是 Ff，另一只是 ff，那么在子二代群体中 F 和 f 的基因频率和子一代相同，即 $p = 1/2$ ， $q = 3/4$ 。如果留下的两只种鸡都是 Ff 或两只都是 ff 时，则前者的子二代中， $p = 1/2$ ， $q = 1/2$ ；而后者的子二代中，F 基因没有了，消失了，这时 $p = 0$ ， $q = 1$ 。此时 f 基因就被固定下来，f 基因一旦被固定，除非发生突变，这个品系的鸡就不会出现卷羽了。因此，从同一对祖先产生的子代群体，如果群体不大，由于随机留种的缘故，后代中的基因频率可能完全不同，而且完全可能把一些中性的或无任何适应价值的性状保留下来。同时，也由于群体过小，不能达到像大群体那样的充分随机交配，因而在群体内不能达到完全的分离和自由组合，使基因频率产生偏差。

表 5-17 小群体中随机留种造成基因频率的漂变情况 (引自沈银柱)

留种方式	子代的基因型频率			子代的基因频率	
	FF	Ff	ff	p	q
Ff × Ff	1/4	1/2	1/4	1/2	1/2
Ff × ff		1/2	1/2	1/4	3/4
ff × Ff		1/2	1/2	1/4	3/4
ff × ff			1	0	1

有学者认为，不同种族或不同物种之间的一些非适应性状的差异，大概是由于遗传漂变造成的。例如，人的血型，一般认为属于非适应的中性性状。A 血型的人并不比其他血型的人有更大的生存性，但不同种群里的血型频率 (其基础就是血型的基因频率) 是有差异的 (表 5-18)。这种差异可能就是早先发生的变异漂变的结果。

表 5-18 不同血型在几个种群中所占的百分数 % (引自沈银柱)

种 群	受试数目	O 型	A 型	B 型	AB 型
中国人(四川)	1000	44.8	28.9	23.7	2.6
埃塞俄比亚人	400	42.7	26.5	25.3	5.5
英国人	3696	43.7	44.2	8.9	3.2
纽约白种人	265	41.5	46.8	9.8	1.9
纽约黑种人	267	46.4	34.1	17.2	2.2
爱斯基摩人	569	23.9	56.2	11.2	8.7
印第安人	120	73.3	25.8	0.8	0.0

5.3.5 现代综合进化论与自然选择

5.3.5.1 自然选择的新解释

现代综合进化论或种群遗传学理论对自然选择有新的解释。在下列情况下会发生选择：①种群内存在突变和不同基因型的个体；②突变影响表型，影响个体的适合度；③不同基因型个体之间适合度有差异。按照综合论的解释，只要不同基因型个体之间适合度有差异，就会发生选择。繁殖过剩不是选择的必要条件，只是保障条件，即由于选择导致群体的个体损失后再由种群的超量繁殖来补充。种群内存在的大量变异，在不影响适合度的情况下不会发生选择。所以，选择的含义是不同基因型有差别地延续，选择就是“区分性繁殖”（differential reproduction）。

自然选择也可以理解为随机变异（突变）的非随机淘汰与保存。变异（突变）提供选择的材料，变异的随机性是选择的前提，如果变异是“定向”的，那就没有选择的余地了。选择作用于表型，如果突变不影响表型，不影响适合度，则选择不会发生。自然选择对基因频率的改变也是通过有性生殖的种群来完成的。这是因为只有能够自由交配的群体才能保持一个相对稳定的基因库。也就是说，一个个体如果产生了有利于生存的可遗传的变异，那么，决定这种变异的基因必然在群体里逐渐扩散，逐渐取代原有基因，才能形成新的生物类型。

5.3.5.2 自然选择的类型

自然选择是一个很复杂的过程，可归纳为下列几种主要的类型。

(1) 正态化选择 正态化选择（stabilizing selection），又叫稳定性选择，即把趋于极端的变异淘汰掉而保留那些中间类型的个体，使生物类型具有相对的稳定性。例如，在一次大风暴后，美国的邦帕斯（Bumpus, 1899）搜集了136只受伤的麻雀（*Passer montanus saturatus*）。他把它们饲养起来，结果活下来的有72只，死去的有64只。在这64只中，大部分是个体比较大的、较重的和变异类型比较特殊的。这表明离开常态型的变异个体容易被淘汰。

(2) 前进性选择 前进性选择（unidirectional selection），包括单向性选择

(unilateralism selection) 和分歧性选择 (diversifying selection)。

单向性选择即把趋于某一极端的变异保留下来, 淘汰掉另一极端的变异, 使生物类型朝向某一变异方向发展。发生这种选择往往是由于在一定时间内, 局部环境可能有相对稳定的变化方向, 或物理环境变化趋势明显, 或有相对稳定的生态因素。在这种情况下, 会形成相对稳定的选择压力, 造成种群遗传组成的趋向性改变, 即小进化的适应趋势。例如英国桦尺蛾的黑化就是环境定向变化导致的种群趋向性改变。

分歧性选择又称歧异化选择或分裂性选择, 是指把一个群体中的极端变异按不同方向保留下来, 而中间常态型则大为减少的选择。这种选择也是在环境发生变化的群体里进行的。在某些特殊环境下, 种群中的两种或多种极端表型的适合度大于一般的、中间表型的适合度, 那么, 自然选择作用将造成种群内表型的分异, 同时种群遗传组成向不同方向变化, 最终有可能造成种群分裂, 形成不同的亚种群。例如, 马德拉岛上的昆虫, 因为那里经常有大风的天气, 无翅的或翅特别强健的个体比那些普通的、中间型个体 (容易被大风吹到海里而丧生) 生存机会更大些。因而使其向着不同的方向发展, 才形成了现在无翅、残翅和翅特别发达的多种类型。

(3) 平衡性选择 平衡性选择 (balancing selection), 又称为保留不同等位基因的选择, 是指能使两个或几个不同质量性状在群体若干世代中的比例保持平衡的现象。这种选择常常导致群体中存在两种或两种以上不同类型的个体, 这种现象称为多态现象 (polymorphism)。如人的血型、眼和皮肤的颜色等。这类选择主要有以下两种类型。

① 对杂合体有利的选择 对杂合体有利的选择又称超显性, 即杂合体的适合度高于两个纯合体, 也即所谓的杂种优势。在果蝇翻翅 (Cy) 和杏色眼 (Pm) 的平衡致死品系中, Cy 和 Pm 这两个基因属于显性突变, 具有隐性致死效应, 就是利用杂合体保留了 Cy 和 Pm 两个不同的等位基因。这种选择保留有害基因的现象对达尔文学说是一个突破, 这种有害基因的存在导致群体适合度下降, 这种现象为遗传负荷 (genetic load) 也称遗传负担。

$$\text{遗传负荷} = \frac{\text{最适基因型的适合度} - \text{群体的平均适合度}}{\text{最适基因型适合度}}$$

当最适基因型的适合度为 1 时, 遗传负荷 = 1 - 群体的平均适合度。不过, 应当明确, 适合度是相对的, 群体保留某些有害基因, 在特定情况下可能是有利的, 如镰刀型血球贫血症的致病基因处于杂合体状态时, 在疟疾流行地区, 它的适合度高于两个纯合体的适合度, 对种群的延续似乎又是有利的。

② 依赖于频率的选择 依赖于频率的选择 (frequency-dependant selection) 同样可以导致多态现象, 例如, 马利扁豆 (*Phaseolus lunatus*) 又叫金甲豆, 有三种基因型即 SS、Ss、ss, 当杂合体在群体中只占 2% 时, 它的适合度几乎高出纯合体的 3 倍, 而当它在群体中占到 17% 时, 它的适合度便大为下降, 变得与两种纯合体相同。由此可见, 个体的适合度常随基因型频率的改变而改变。这一点无疑对保留多态性是十分有利的。

(4) 性选择

① 性选择的概念 性选择 (sexual selection) 是指造成许多雌雄异体的生物中与性别相关的体形、颜色、行为等方面差异的选择方式。

② 性选择的形式

a. 激烈的形式 在采用激烈争斗的动物中雄性常常有特别的武器, 如雄鹿的角、公鸡的距; 有的还有特别的防御工具, 如雄狮的鬃、雄蛙鱼的钩形的上颌等。激烈的争斗方式有很多。例如, 流苏鹬 (*Machetes pugnax*) 中, 两只雄性流苏鹬为争夺一只雌鸟而发生争斗, 雌鸟却在一旁不关心地看着, 之后, 则和胜利者一同离去。

b. 缓和的形式 鸟类中大部分的性选择方式是缓和的, 而且雌性比较主动。如孔雀、极乐鸟等它们常常集合成群, 雄鸟一个个地在雌鸟的面前走过, 很殷勤地用最好的姿态, 来炫耀它们艳丽的羽毛并且表现滑稽的神情, 它们是用自己的“美色”来吸引雌鸟; 雌鸟具有很强的观察力, 最后选择最有吸引力的做配偶。

③ 对性选择的认识 虽然多数学者承认性选择的存在, 但争论颇多。可归纳如下。

性选择是繁殖过剩 (overproduction) 的一种表现, 是雄性过剩或雄性生殖细胞过剩的结果。事实上, 在许多脊椎动物中, 通常一个雄性个体产生的生殖细胞的数目远远大于一个雌性个体产生的生殖细胞数目, 因而一个雄性能为一个以上的雌性受精。结果必然导致繁殖竞争——性选择。

性选择是自然选择的特殊形式。性选择是涉及繁殖过程的自然选择。在性选择过程中符合种群延续的利益高于一切, 哪怕与个体生存利益相冲突。例如, 某些有利于个体性竞争的特征却不利于个体生存: 在交配期, 雄鸟鲜艳的羽毛可以使其在性选择中获胜, 但鲜艳的色彩在完成交配后就不重要了, 并且很容易被天敌发现而丧生。

第二性征与性选择有关。有些第二性征可能是相关变异或性激素的效果, 但是这些特征往往只在交配期出现, 与性选择有非常密切的关系。例如, 虎皮鹦鹉雄鸟颈部, 由华丽的羽毛组成的毛领就与雄性激素有关, 但毛领越华丽的鸟在性选择中获胜的机会越大。说明, 尽管第二性征的出现离不开生理因素, 但是在长

期的自然选择过程中使这些特征与雄性求偶联系起来，并且成为性选择成败的关键。

性别分化可给物种带来巨大的利益，因此，性别分化可能受自然选择的作用。有性生殖造成繁殖过程复杂化，围绕繁殖过程的自然选择促使有利于种群繁殖和延续的结构、生理功能、行为的进化。例如，性激素、性诱素、性信息素，以及与繁殖相关的行为特征可能都是自然选择作用于有性繁殖的结果。性选择的现象是生物界中广泛存在的事实。性选择的意义是使适应性较强的个体得到更多的繁殖机会，有利于提高后代的遗传素质。当然，也应看到有些生物的某些特征有利于在性选择中获胜，而对进化不一定有利。如雄性巨鹿头顶角发达，虽能有效地觅得配偶，但因头顶角过于发达、行动不便而在生存斗争中失利，最终反而使种群个体逐渐减少。

5.3.5.3 自然选择的意义

(1) 自然选择是一个创造性过程 自然选择的创造性作用体现在自然选择的许多作用机制最大程度地保存生命各个层次的多样性，从而保留了大量的物种。在生物进化发展的过程中，自然选择就像筛子一样，使有利变异保存下来，不利变异被淘汰。不仅如此，在选择的过程中，通过对遗传信息的积累产生出新的异常组成，最终使生物与环境相适应。目前自然界所存在的一切适应现象，根据达尔文的自然选择理论都可以得到正确的合理的解释。例如，枯叶蝶的拟态。这种拟态就是长期的自然选择的结果。枯叶蝶最初的祖先个体之间可能有差异，有的外貌略似枯叶，有的不像枯叶。在生存斗争过程中，那些外貌略似枯叶的个体由于不易被天敌发现，容易生存下来，并且把它们的变异遗传给后代。在后代里又普遍存在着变异，其中越是像枯叶的个体，保留下来的机会就越多，否则淘汰的机会也越多。这样，经过长期淘汰和选择的作用，便形成了现在的枯叶蝶。从这个例子可以看出，自然选择具有创造性的作用，它不仅表现为单纯的选择与淘汰有利或无利的变异，而且还能加强和积累那些有利的变异，使之朝着一定的方向发展，最终形成新物种。

进化不是纯随机过程的产物，而是一种“有选择”的过程。突变是随机的，但选择是非随机的而且是有方向性的，选择使具有适应性的遗传组合在群体中保留下来，这种适应性体现在生物体的各个层次上。当这些遗传单位逐渐积累，最终导致高度复杂的、适应性更强的结构的出现。例如，脊椎动物脑的进化。文昌鱼仅具有脑腔，圆口类开始出现很小的脑，之后脑的结构按照鱼类、两栖类、爬行类、鸟类的顺序依次从结构和功能上复杂化，到哺乳类出现了最发达的大脑(图 5-13)。如果单靠突变的随机性，而没有自然选择的主导作用是得不到这样的进化结果的。

上面讲的基本上都是有关生物由简单到复杂、由低级到高级的发展。这是进步的现象。当然也有退步性进化，如寄生植物、寄生虫，它们同样是自然选择的产物，是自然选择创造性的另一个方面。

(2) 自然选择是一个决定性过程 自然选择的另一个方面是它的决定性过程。上面已经提到，自然选择是建立在随机性基础上的非随机过程。自然选择作用于生物的“不定性”、“盲目性”或随机性的可遗传变异(突变)。自然选择过程是对这些随机的变异采取非随机性的存留与淘汰。

这是自然选择说与“随机论”(stochasticsm)的不同之处。随机论认为，生物的变异和变异的存留与淘汰都是随机的，因而生物进化是纯机会性的。自然选择学说在承认变异的随机性的同时，又承认生物与环境相互作用过程中的某种非随机的后果。

自然选择是一种纯粹的自然过程，是物理、化学和生物学特性相互作用的结果。自然选择的方向决定于环境的要求。自然选择没有任何预见性，它将选择什么性状，只取决于在一定时间、地点，该种变异是否利于个体的生存和繁衍。在长期的进化过程中，自然选择通过定向积累非随机的选择结果来完成生命的延续和进化。

生物体和环境是密不可分的，并且在适应环境的同时改变环境，伴随着时间的推移，其形态、结构和功能不断发生变化，以致与其所在环境相协调，这种变化就是进化。当该种变异适应当时的环境时，就等于抓住了存留的机遇，就能被保留下来。这与“变异—选择—适应—不适应—变异……”的进化的规律是相符合的。从这个角度讲，自然选择决定了物种的存留。

自然选择的决定性还体现在其不仅能保存对物种有利的性状，同时还能保留有利于种的一切性状，甚至这个性状一生只使用一次，如果在生存上具有决定性意义，也能被保留下来。如蚕蛾具有用来咬破蚕茧的大颚。有些性状虽然会引起个体的死亡，但对整个物种和维护该种个体的后代有利，这些性状也能保留下来。如蜜蜂中的工蜂往往因螫刺而死亡。所以，达尔文说：“自然选择能使个体的构造适应整体的利益”。

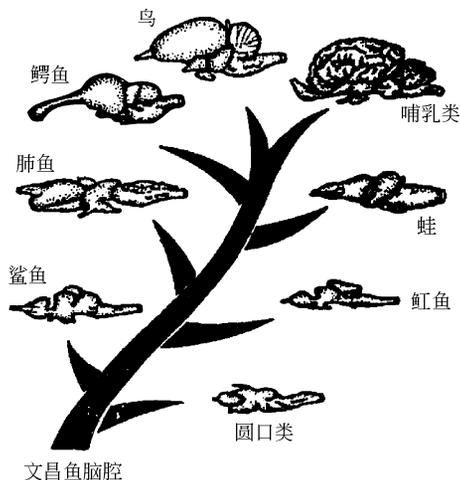


图 5-13 脊椎动物脑结构的变化 (引自沈银柱)

5.3.6 微观进化在生物进化中的意义

生物进化意味着基因频率的改变。微观进化正是通过基因频率的变化积累产生的，这种累积的结果即导致种内进化。一般认为，在基因频率变化的基础上，才有新种的形成。也就是说，基因频率变化累积的结果形成了物种的进化。在宏观进化中有渐进式进化和跳跃式进化。其中渐进式进化是在微观进化的基础上产生的，也就是说生物在长时间的变化发展中经过自然选择。将微小变异积累为显著的变异，于是形成了新的物种或亚种。

微观进化是生物体保持其连续性所必需的。就生物体面对的环境而言，是多样的，其变化是随机性的、绝对性的。生物保持其连续性的关键在于必须对这些多种多样的、随机变化的环境有积极有效的应答和适应，是微观进化的范畴。

微观进化使物种的基因库更加丰富。现存的一切生命系统，是经过连续不断的适应、经历了漫长的地球历史变迁，通过自然选择后传递下来的生命连续体。不同生命系统的集合，不同程度地蕴藏着各种现实的和潜在的适应潜能。这些潜力集中储藏在种质基因库里。值得一提的是，遗传信息也是进化信息。因此，任何生命单元的毁灭，都有可能降低了生命适应的潜能，从而也减少了进化的机会。无论它对现今的人类是多么的微不足道，但作为生命维持其未来连续性的部分，其作用是现在无法评估的。它的消失，也就降低了地球生命系统未来再发展进化的机会和可能性。这样看来，任何生命单元都是值得保护的。只有这样，生物界才会更加丰富多彩。

自然保护区与生物的生存发展

6.1 自然保护区概述

6.1.1 自然保护区的定义及分类

自然保护区是通过法律及其他有效方法管理的，专门用于保护和维持生物多样性、自然资源及有关文化资源的一块土地或海域 [国际自然及自然资源保护联盟 (IUCN), 1994]。在实际生活中，建设和管理自然保护区的目的包括物种和生态系统的保留、荒野保护、科学研究、维持环境服务、保护特殊的自然和文化特色、旅游和游憩、教育、从自然生态系统中可持续地获得资源、保持文化和传统属性等。

国际自然及自然资源保护联盟根据管理目标的不同对保护区进行了分类，共分六类：第一类是严格保护的自然保护区/荒野保护区，目的是荒野保护或科学研究；第二类是国家公园，其管理目的是保护生态系统和提供游憩场所；第三类是自然遗迹保护地，其管理目的是为了保护特别的自然特征；第四类是物种或栖息地保护区，目的主要是通过管理干预而达到保护；第五类是陆地和海洋景观保护区，其目的是保护陆地和海洋景观，为人们提供游憩场所；第六类是资源管理保护区，管理的目的是为了自然生态系统的可持续利用。

我国的自然保护区，是指对有代表性的自然生态系统、珍稀濒危野生动植物物种的天然集中分布区、有特殊意义的自然遗迹等保护对象所在的陆地、内陆水体或者海域，依法划出一定面积予以保护和管理的区域。自然保护区按其主要保护对象可分为三个类别：自然生态系统类（包括森林、草原与草甸、荒漠、内陆湿地和水域、海洋和海岸生态系统五类）；野生生物类（包括野生动物和野生植物两类）；自然遗迹类（包括地质和古生物遗迹两类），共九个类型。自然保护区可以分为核心区、缓冲区和实验区。核心区为自然保护区内保存完好的天然状态的生态系统以及珍稀、濒危动植物的集中分布地，禁止任何单位和个人进入，除非经过特定的批准外，也不允许进入从事科学研究活动。在缓冲区外围划分为实验区，可以进入从事科学实验、教学实习、参观考察、旅游以及驯化、繁殖珍稀濒危野生动植物等活动。根据现有的情况看，我国的自然保护区不包括最近成立的国家森林公园，它主要以保护各种自然资源和自然景观为主要目标。对

于自然保护区内自然资源的利用是有严格限制的。国家制定了一系列的法律法规，规定了保护区的利用方式，保证了我国自然保护区的地位。

自然保护区是维护国家生态安全、保护生物多样性的重要基地，也是一个国家开展生态建设的支点。我国的自然保护区在保护国土安全、改善生态环境、提高人民生活水平等方面，发挥了巨大的作用。我国国土辽阔，自然环境复杂多样，是全球生物多样性大国之一，这些丰富的生物多样性资源主要集中分布在各级各类自然保护区中。这些资源是社会经济可持续发展的基础，也是提高人民生活质量的重要条件。然而，随着经济的发展，人口急剧膨胀，我国的自然保护区面临着越来越严峻的挑战。面对挑战，人类无时不在寻求和探索解决问题的方法和途径。自然保护区保护、管理和发展的实践证明，建立自然保护区是保护野生动植物及其栖息地的根本措施，是保护自然资源和自然环境以及生物多样性的重要手段，也是保护生态环境最有效的手段。自然保护区不仅保护了自然资源、自然生态系统、自然遗迹，而且为探求自然资源的有效管理和可持续利用、实现人与自然的和谐统一提供了示范。今天，自然保护区占国土面积的比例已成为衡量一个国家或地区可持续发展能力、体现社会文明进步、展示国民素质的重要指标。

6.1.2 世界自然保护区事业发展现状

自然保护区的建立是在人类文明发展到一定阶段的产物，是人类对自然的认识进一步加深的结果。1872年美国国会创立了黄石国家公园，这是世界上第一个国家公园——自然保护区。1879年，英国在澳洲的殖民地新南威尔士创建了世界上第二个国家公园，称为“皇家国家公园”。1885年，加拿大在落基山脉的班夫以硫磺温泉为中心，建立了加拿大第一个国家公园。自从1872年世界上第一个自然保护区——美国的黄石国家公园建立以来，各国都建立起相应的自然保护区。自然保护区在保护自然环境和生物多样性方面起着越来越重要的作用。随着经济增长，全球的环境问题越来越严重，对自然资源和生物多样性的保护引起了更多的关注。

联合国环境规划署与国际自然及自然资源保护联盟2003年9月9日在南非德班召开的第五届世界公园大会上发表《2003年联合国保护区名单》报告，肯定了人类在保护自然遗产方面所做出的积极贡献，并指出当前的薄弱环节。“人类在保护蔚为奇观的栖息地和动植物方面正在取得决定性的进展”，这是该报告对人类保护自然活动的评价。亚马孙雨林、北极冻原和热带大草原等重要生态环境受到积极保护。与之相比，全球大湖的保护、中亚和北美等地区的温带草原的生态环境保护行动就不那么迅速。海洋生态环境保护工作更需加快速度。海洋生

态保护仍然是全球自然保护的薄弱环节，只有不足 0.5% 的海洋被列为保护区。然而，海洋对渔业和动植物栖息地具有不可忽视的重要性——海洋在向发达国家和发展中国家的数十亿人提供蛋白质并关系到他们的生计。联合国环境规划署在 2003 年 9 月 9 日还指出，人们需要采取一些重大措施，在 2012 年以前建立一个具有代表性的海洋保护区网络，这是 2002 年召开的可持续发展世界首脑会议所达成的主要协议之一。

第五届世界公园大会于 2003 年 9 月 17 日在南非海滨城市德班闭幕，来自 154 个国家和地区的 2500 名政府官员和自然保护专家就人类如何保护自然资源达成共识，通过了《德班协定》、《德班行动计划》以及《建议书》等重要文件，为人类在 21 世纪保护珍贵自然遗产制定了宏伟蓝图。

大会提供了最新统计资料，经过 100 多年的艰苦努力，人类已在珍贵自然遗产保护方面取得显著的成绩。截至目前，世界各地共建立起 10 万个自然保护区，其面积已达到地球面积的 12.65%。现有保护区中，有 90% 是在近 40 年建立的。世界上最大的国家公园是位于北美洲的格陵兰国家公园，面积为 9720 万公顷。

经过世界各国的共同努力，地球上保护区的面积在近 10 年里增加了 1 倍。越来越多的人已认识到建立保护区是贯彻执行《生物多样性公约》的关键措施。有些国家还建立了跨国界的保护区，为地区和平做出了积极贡献。

尽管世界各国在保护自然方面取得了积极进展，但环保专家认为还存在严峻问题：目前只有 15% 的淡水湖泊资源得到保护，11167 种珍稀物种濒临灭绝，一些保护区缺乏资金和管理等。

6.1.3 我国自然保护区事业的发展

我国是世界上生物多样性最为丰富的国家之一。据统计，约有脊椎动物 6266 种，其中陆栖脊椎动物约 2404 种，鱼类约 3862 种，约占世界脊椎动物种类的 10%。我国约有 3 万种植物，仅次于世界植物最丰富的马来西亚和巴西，居世界第三位。我国湿地面积约 6594 万公顷，其中天然湿地面积 2600 多万公顷（不包括河流），内陆和海岸湿地为亚洲之最。新中国成立 50 多年来，我国野生动植物保护及自然保护区建设工作取得了令世人瞩目的成绩。全国已建立了野生动植物保护管理机构，初步形成了行政管理体制和执法体系。截至 2001 年年底，全国共建立各类型自然保护区 1551 处，总面积 1.45 亿公顷，占全国国土面积的 14.4%，居世界前列。我国通过组织实施物种拯救工程，先后建立了 14 个野生动物救护繁育中心和 400 多处珍稀植物种质种源基地，促进了一些濒危物种种群的恢复和发展。我国先后颁布了《森林法》、《野生动物保护法》、《野生植物保

护条例》、《自然保护区条例》、《森林和野生动物类型自然保护区管理办法》等法律法规，为野生动植物保护及自然保护区建设提供了重要的法律保障。此外，还开展全国野生动植物、湿地资源调查和科学研究，积极开展国际交流与合作，不断扩大国际影响，提高了我国的国际地位和影响力。

1956年，我国建立了黑龙江丰林、浙江天目山、广东鼎湖山、云南西双版纳等以森林生态系统为主要保护对象的第一批自然保护区，由此启动了我国自然保护区事业建设发展的步伐，百废待兴的新中国以战略的眼光，开始了自然保护区的建设与管理。但到1978年，我国自然保护区总数只有34处。自1978年改革开放以来，我国自然保护区事业进入了一个迅速发展的新时期。我国自然保护区数量由1978年的34处，发展到2000年的1276处，年均增长速度为18.12%；同期，自然保护区面积由126.5万公顷，扩展到1.23亿公顷，年均增长速度为22.4%，远高于同期国民经济增长速度，自然保护区面积占国土面积的比例已经增加到12.44%。

我国自然保护区面积列美国之后，居世界第二位，相当于世界自然保护区总面积的1/15，超过欧洲国家自然保护区面积的总和。

表6-1和表6-2分别反映了我国自然保护区的发展情况及在世界上的地位。

表 6-1 我国自然保护区的发展情况

年 份	个 数	面积/($\times 10^4 \text{hm}^2$)	占国土面积的比例/%
1956	1	0.1	0.00
1965	19	64.9	0.07
1978	34	126.5	0.13
1982	119	408.2	0.43
1987	481	2375.0	2.47
1989	573	2476.3	2.58
1991	708	5606.7	5.54
1993	763	6618.4	6.80
1997	926	7698.0	7.64
2000	1276	12300.0	12.44

近年来，我国自然保护区事业发展很快。自然保护区在保护生物多样性、保护和拯救濒危物种资源方面发挥了重要的作用，产生了巨大的生态效益、社会效益和经济效益。

截至2000年底，全国共建立各种类型国家级自然保护区155处，其中由林业部门主管的105处，其他归海洋、环保、水利、城建、农业、地矿的50处。

我国国家级自然保护区名录（截至 2000 年底）见表 6-3。

表 6-2 世界上自然保护区面积最多的 10 个国家（引自 Michael J. B. Green 和 James Paine, 1997）

单位：km²

国家(地区)	国土面积	自然保护区面积	在世界上的位次
美国	9372614	1988444	1
中国	9597000	1230000	2
澳大利亚	7682300	1045686	3
格陵兰(丹麦)	2175600	982500	4
加拿大	9922385	953103	5
沙特阿拉伯	2400900	825620	6
委内瑞拉	912045	560404	7
巴西	8511965	526717	8
俄罗斯	17075400	516688	9
印度尼西亚	1919445	345118	10

注：中国自然保护区的数量和面积是 2000 年的数据。

表 6-3 我国国家级自然保护区名录（截至 2000 年底）

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
1	北京松山自然保护区	天然油松林森林生态系统	4660	延庆县	1986	林业
2	天津八仙山自然保护区	森林生态系统	1050	蓟县	1995	林业
3	天津古海岸与湿地自然保护区	贝壳堤、牡蛎滩古海岸遗迹、滨海湿地	99000	宁河、大港、津南三区	1984	海洋
4	天津蓟县中上元古界自然保护区	中上元古界地质剖面	900	蓟县	1984	环保
5	河北雾灵山自然保护区	野生动物猕猴及温带森林生态系统	18201	兴隆县	1988	林业
6	河北红松洼自然保护区	草原生态系统	7300	围场县	1998	环保
7	河北黄金海岸自然保护区	海滩及近海生态系统	30000	昌黎县	1990	海洋
8	山西庞泉沟自然保护区	野生动物褐马鸡及森林生态系统	10466	交城县、方山县	1986	林业
9	山西历山自然保护区	森林植被及野生动物	24800	垣区、沁水、翼城、阳城四县	1988	林业
10	山西芦芽山自然保护区	野生动物褐马鸡及森林生态系统	21453	宁武、岚县、五寨三县	1997	林业
11	山西莽河猕猴自然保护区	森林植被及猕猴等珍稀动物	5600	阳城县	1998	林业

续表

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
12	内蒙古大青沟自然保护区	珍贵阔叶林	8183	科尔沁左翼后旗	1988	林业
13	内蒙古贺兰山自然保护区	青海云杉林、油松林及野生动物	67711	阿拉善盟左旗	1992	林业
14	内蒙古汗马自然保护区	原始森林生态系统	107348	根河市	1996	林业
15	内蒙古达赉湖自然保护区	湖泊、湿地、草原、珍禽	740000	新巴尔虎右旗	1992	环保
16	内蒙古锡林郭勒草原自然保护区	草甸、典型草原、沙地疏林	1078600	锡林浩特市	1997	环保
17	内蒙古达里诺尔自然保护区	珍稀鸟类、候鸟	119413	克什克腾旗	1997	环保
18	内蒙古西鄂尔多斯自然保护区	四合木、半日花等珍稀植物	555849	鄂托克旗、乌海市	1997	环保
19	内蒙古白音熬包自然保护区	沙地云杉	6737	克什克腾旗	2000	林业
20	内蒙古赛罕乌拉自然保护区	森林生态系统及野生动物	1004000	巴林右旗	2000	环保
21	内蒙古科尔沁自然保护区	湿地珍禽、灌丛、疏林草原	126987	科尔沁右翼中旗	1995	环保
22	辽宁白石砬子自然保护区	长白华北植物区交汇带珍稀动植物	7470	宽甸县	1988	林业
23	辽宁医巫闾山自然保护区	油松林针阔叶混交林及候鸟栖息地	11459	北镇县、义县	1986	林业
24	辽宁仙人洞自然保护区	残留原生赤松林及栎林	3574	庄河市	1992	林业
25	辽宁双台河口自然保护区	丹顶鹤、白鹤、天鹅等珍禽	80000	盘锦市	1988	林业
26	辽宁老秃顶子自然保护区	长白植物区系原生型森林植被	19183	桓仁县、新宾县	1998	林业
27	辽宁大连斑海豹自然保护区	斑海豹及其生境	909000	大连市	1997	农业
28	辽宁丹东鸭绿江口湿地自然保护区	沿海滩涂湿地生态环境及水禽候鸟	108100	东港市	1997	环保
29	辽宁北票鸟化石自然保护区	鸟类等化石群	4630	北票市	1998	地矿
30	辽宁蛇岛—老铁山自然保护区	候鸟、蛇岛蝮蛇及其生境	17073	大连市旅顺口区	1980	环保
31	吉林长白山自然保护区	温带森林生态系统	196465	安图、长白、抚松三县	1986	林业

续表

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
32	吉林向海自然保护区	湿地及丹顶鹤等珍贵水禽	105467	通榆县	1986	林业
33	吉林莫莫格自然保护区	丹顶鹤等珍禽	144000	镇赉县	1997	林业
34	吉林伊通火山群自然保护区	火山遗迹	765	伊通自治县	1992	环保
35	黑龙江丰林自然保护区	寒温带针叶林、豹、熊、驼鹿	18400	伊春市五营区	1988	林业
36	黑龙江扎龙自然保护区	丹顶鹤等珍禽及湿地	210000	齐齐哈尔市	1979	林业
37	黑龙江呼中自然保护区	寒温带针叶林	194000	加格达旗	1988	林业
38	黑龙江牡丹峰自然保护区	原始森林	19468	牡丹江市	1994	林业
39	黑龙江兴凯湖自然保护区	丹顶鹤等珍禽及湿地生态系统	175900	密山市	1994	林业
40	黑龙江凉水自然保护区	原始红松林、阔叶林	12133	伊春市带岭区	1997	林业
41	黑龙江三江自然保护区	内陆湿地生态系统	147000	抚远县	2000	林业
42	黑龙江洪河自然保护区	沼泽、水禽	21835	同江市	1996	环保
43	黑龙江东北黑蜂自然保护区	黑蜂及其生境	270000	饶河县	1997	农业
44	黑龙江宝清七星河自然保护区	芦苇湿地及水禽	20000	宝清县	2000	其他
45	黑龙江五大连池火山自然保护区	火山地貌	100800	五大连池市	1996	地矿
46	江苏大丰麋鹿自然保护区	麋鹿及其生境	3000	大丰县	1997	林业
47	江苏盐城自然保护区	丹顶鹤等珍禽及海涂湿地生态系统	453000	盐城市沿海	1992	环保
48	浙江天目山自然保护区	银杏、连香树、金钱松等珍稀植物	4284	临安县	1986	林业
49	浙江凤阳山—百山祖自然保护区	中亚热带常绿阔叶林森林生态系统	26051	龙泉县、庆元县	1992	林业
50	浙江乌岩岭自然保护区	黄腹角雉、猕猴等珍稀动植物	18862	泰顺县	1994	林业
51	浙江清凉峰自然保护区	珍稀植物落叶阔叶林	10800	临安市昌化	1998	林业

续表

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
52	浙江南麂列岛自然保护区	海洋贝藻类及其生境	20160	平阳县	1990	海洋
53	安徽牯牛降自然保护区	中亚热带常绿阔叶林森林生态系统	14817	祁门县、石台县	1988	林业
54	安徽扬子鳄自然保护区	野生动物扬子鳄及湿地生态系统	43333	宣城地区、南陵县	1986	林业
55	安徽升金湖自然保护区	水禽及生境	33400	东至县、贵池市	1997	林业
56	安徽金寨天马自然保护区	森林生态系统	28914	金寨县	1998	林业
57	安徽鹞落坪自然保护区	水源涵养林、珍稀动植物	12300	岳西县	1994	环保
58	福建武夷山自然保护区	森林生态系统	56528	建阳市、崇安市、光泽市、邵武市	1979	林业
59	福建梅花山自然保护区	森林生态系统	22169	上杭县连城县龙岩县	1988	林业
60	福建龙栖山自然保护区	森林生态系统	6375	将乐县	1998	林业
61	福建深沪湾海底古森林遗迹自然保护区	海底古森林和牡蛎礁遗迹	2700	晋江县	1992	海洋
62	福建厦门珍稀海洋物种自然保护区	中华白海豚及其生境	33088	厦门市	2000	海洋
63	江西鄱阳湖自然保护区	湿地生态系统	22400	永修县	1988	林业
64	江西井冈山自然保护区	亚热带常绿阔叶林森林生态系统	15873	井冈山市营坪镇	2000	林业
65	山东长岛自然保护区	鹰、隼等猛禽及候鸟栖息地	5250	长岛县	1988	林业
66	山东黄河三角洲自然保护区	原生性湿地生态系统及珍禽	153000	东营市	1992	林业
67	山东马山自然保护区	马山石柱林、硅化石	354	即墨市	1994	环保
68	山东山旺古生物化石自然保护区	古生物化石	120	临朐县	1980	地矿
69	河南鸡公山自然保护区	森林生态系统、野生动物	3000	信阳县	1988	林业
70	河南内乡宝天曼自然保护区	过渡带森林生态系统、珍稀动植物	5413	内乡县	1988	林业
71	河南太行山猕猴自然保护区	猕猴及其生境	56600	济源市	1998	林业

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
72	河南伏牛山自然保护区	过渡带森林生态系统	56000	西峡县、内乡县	1997	林业
73	河南豫北黄河故道湿地鸟类自然保护区	天鹅、鹤类等珍禽及湿地生态系统	24780	新乡市	1996	环保
74	湖北神农架自然保护区	森林生态系统及金丝猴等	70467	神农架林区	1986	林业
75	湖北后河自然保护区	珍稀树种珙桐、香果树等	10340	五峰土家族自治县	2000	林业
76	湖北长江天鹅洲白暨豚自然保护区	白暨豚及其生境	2000	石首市	1992	农业
77	湖北石首麋鹿自然保护区	麋鹿及其生境	1567	石首市	1998	环保
78	湖北长江新螺段白暨豚自然保护区	白暨豚及其生境	20300	洪湖、蒲圻、嘉鱼交界	1992	农业
79	湖南莽山自然保护区	南亚热带常绿阔叶林及水鹿、红面猴	20000	宜章县	1994	林业
80	湖南壶瓶山自然保护区	天然次森林、黑麂、红腹角雉	66570	石门县	1994	林业
81	湖南八大公山自然保护区	亚热带森林、珍稀动植物	20000	桑植县	1986	林业
82	湖南东洞庭湖自然保护区	珍稀水禽、白暨豚及其栖息生境	190300	岳阳市	1994	林业
83	湖南都庞岭自然保护区	珍稀植物及景观	30320	道县、江永县	2000	林业
84	湖南张家界大鲵自然保护区	大鲵及其栖息生境	14285	张家界市武陵源区	1996	农业
85	广东内伶仃—福田自然保护区	猕猴、鸟类、红树林	864	深圳市	1988	林业
86	广东车八岭自然保护区	中亚热带常绿阔叶林及珍稀动植物	7545	始兴县	1988	林业
87	广东南岭自然保护区	亚热带森林及珍稀动植物	57747	清远市	1994	林业
88	广东湛江红树林自然保护区	红树林生态系统	20000	廉江县	1997	林业
89	广东惠东港口海龟自然保护区	海龟及其产卵繁殖地	400	惠东县	1992	农业
90	广东丹霞山自然保护区	丹霞地层地貌与自然环境	28000	仁化县	1995	城建
91	广东鼎湖山自然保护区	南亚热带常绿阔叶林、珍稀动植物	1111	肇庆市	1956	其他

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
92	广西弄岗自然保护区	亚热带石灰岩季雨林	10259	龙州县、宁明县	1980	林业
93	广西花坪自然保护区	银杉及中亚热带常绿阔叶林	19400	龙胜县、临桂县	1978	林业
94	广西木论自然保护区	亚热带常绿阔叶林森林生态系统	30060	环江县	1998	林业
95	广西大瑶山自然保护区	野生动物瑶山鬃蜥及森林生态系统	24907	金秀县	2000	林业
96	广西合浦营盘港—英罗港儒艮自然保护区	儒艮及海洋生态系统	8000	合浦县	1990	海洋
97	广西防城金花茶自然保护区	金花茶及其森林生态系统	9195	防城城市防城区	1994	环保
98	广西北仑河口自然保护区	海洋及海岸生态系统	3000	防城港市	2000	海洋
99	广西山口红树林自然保护区	红树林生态系统	8000	合浦县	1990	海洋
100	海南东寨港自然保护区	红树林生态系统	3337	琼山县	1986	林业
101	海南坝王岭自然保护区	黑冠长臂猿及其生境	6626	昌江县	1988	林业
102	海南大田自然保护区	海南坡鹿及生境	1314	东方市	1986	林业
103	海南大洲岛自然保护区	金丝燕及生境、海洋生态系统	7000	万宁市	1987	海洋
104	海南珊瑚礁自然保护区	珊瑚礁及其生态系统	4000	三亚市	1990	海洋
105	重庆金佛山自然保护区	银杉、黑叶猴等珍贵稀有动植物	42850	南川市	2000	林业
106	四川攀枝花苏铁自然保护区	攀枝花苏铁	1168	攀枝花市	1996	林业
107	四川九寨沟自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	60000	南坪县	1978	林业
108	四川马边大风顶自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	30000	马边县	1978	林业
109	四川蜂桶寨自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	39039	宝兴县	1975	林业
110	四川唐家河自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	40000	青川县	1978	林业
111	四川卧龙自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	200000	汶川县	1975	林业

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
112	四川美姑大风顶自然保护区	大熊猫及其森林生态系统	15950	美姑县	1978	林业
113	四川若尔盖湿地自然保护区	湿地生态系统及黑颈鹤等珍稀水禽	166570	若尔盖县	1998	林业
114	四川龙溪—虹口自然保护区	亚热带山地森林生态系统	34000	都江堰市	1997	环保
115	四川贡嘎山自然保护区	森林生态系统及冰川	400000	南坪县	1997	城建
116	四川四姑娘山自然保护区	野生动物及高山生态系统	48500	小金县	1996	环保
117	四川长江—雷波段珍稀鱼类自然保护区	水域生态	18052	合江县、雷波县	2000	水利
118	贵州茂兰自然保护区	喀斯特森林及珍稀动植物	21100	荔波县	1988	林业
119	贵州梵净山自然保护区	野生动物金丝猴及森林生态系统	41646	江口县、印江县、松桃县	1986	林业
120	贵州草海自然保护区	高原湿地生态系统	12000	威宁自治县	1992	环保
121	贵州赤水桫欏自然保护区	桫欏群落、小黄花茶等野生植物	13300	赤水县	1992	环保
122	贵州习水自然保护区	森林及野生动植物	48666	遵义地区	1997	林业
123	云南南滚河自然保护区	亚洲象及其栖息的热带季雨林	7082	沧源县	1980	林业
124	云南西双版纳自然保护区	热带森林生态系统、珍稀野生动植物	241776	景洪市、勐腊县、勐海县	1986	林业
125	云南高黎贡山自然保护区	亚热带常绿阔叶林、高山针叶林	405200	保山市、腾冲县、泸水县	1986	林业
126	云南白马雪山自然保护区	高山针叶林、滇金丝猴	276400	德钦县	1988	林业
127	云南哀牢山自然保护区	常绿阔叶林及多种野生动物	50360	景东、镇远、新平等五县	1988	林业
128	云南无量山自然保护区	亚热带常绿阔叶林及长臂猿等	23355	景东县	2000	林业
129	云南纳板河流域自然保护区	热带雨林季雨林季风常绿阔叶林森林生态系统	26067	景洪市	1991	林业
130	云南苍山洱海自然保护区	断层湖泊、古代冰川遗迹、弓鱼	79700	大理市	1994	环保
131	西藏珠穆朗玛峰自然保护区	高山森林生态系统	916800	日喀则地区	1994	林业

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
132	西藏雅鲁藏布大峡谷自然保护区	山地垂直植被及珍贵动植物	961800	墨脱县、林芝县、波密县、米林县	1986	林业
133	西藏羌塘自然保护区	野生动物野牦牛、藏羚羊及高原草甸生态系统	29800000	尼玛、安多、改则、日土、双湖、革吉六县	1993	林业
134	陕西太白山自然保护区	自然生态系统、自然历史遗迹	56325	眉县、周至县、太白县	1986	林业
135	陕西佛坪自然保护区	野生动物大熊猫及森林生态系统	29240	佛坪县	1978	林业
136	陕西周至自然保护区	野生动物金丝猴及其栖息地	56393	周至县	1988	林业
137	陕西牛背梁自然保护区	野生动物羚牛及其森林生态系统	16418	长安县、宁陕县、柞水县	1988	林业
138	陕西长青自然保护区	野生动物大熊猫及森林生态系统	29906	洋县	1995	林业
139	甘肃祁连山自然保护区	水源涵养林及珍稀动物	2653023	武威、金昌、张掖三地市	1988	林业
140	甘肃兴隆山自然保护区	森林生态系统	33301	榆中县	1988	林业
141	甘肃尕斯库勒自然保护区	黑颈鹤等水禽及沼泽湿地	10800	碌曲县尕斯库勒乡	1998	林业
142	甘肃白水江自然保护区	大熊猫、羚牛、金丝猴等野生动物	213751	文县、武都县	1978	林业
143	甘肃安西极旱荒漠自然保护区	戈壁荒漠草场及珍稀动物	800000	安西县	1992	环保
144	宁夏贺兰山自然保护区	干旱风沙区森林生态系统及珍稀动植物	157000	平罗县、贺兰县、永宁县	1988	林业
145	宁夏六盘山自然保护区	野生动物候鸟及栖息地	67800	固原县、泾源县、隆德县	1988	林业
146	宁夏白芨滩自然保护区	珍稀植物柠条母树林及荒漠生态系统	81800	灵武县	2000	林业
147	宁夏沙坡头自然保护区	自然沙生植被及人工植被、野生动物	13722	中卫县	1994	环保
148	青海隆宝自然保护区	黑颈鹤等水禽及栖息地	10000	玉树县结隆乡	1986	林业
149	青海青海湖自然保护区	珍稀水禽及其栖息生境	495200	刚察县、海晏县、共和县	1997	林业
150	青海可可西里自然保护区	野牦牛等野生动物及高原生态系统	4500000	玉树自治州治多县	1997	林业
151	青海孟达自然保护区	森林生态系统及珍稀物种	17290	循化县	2000	林业

序号	自然保护区名称	主要保护对象	面积/hm ²	行政区域	批准时间	主管部门
152	新疆巴音布鲁克自然保护区	天鹅等珍稀水禽、沼泽	148689	和静县巴音布鲁克区	1988	林业
153	新疆哈纳斯自然保护区	寒温带针叶、阔叶混交林生态系统	220162	布尔津县	1986	林业
154	新疆西天山自然保护区	雪岭云杉林森林生态系统	31217	巩留县	1983	林业
155	新疆阿尔金山自然保护区	原始状态的高原生态系统	4500000	若羌县	1983	环保
	总面积		56827883			

截至 2001 年底，我国已建立各种类型的保护区 1551 处，总面积 1.45 亿公顷，占国土总面积的 14.4%，达到了发达国家的先进水平。其中 80% 的自然保护区面积、1156 处自然保护区是由林业部门建立和保护。可以说，我国的自然保护区是生态系统的精华、生态价值最高的地方，我国的自然保护区是野生动植物尤其是濒危物种生存栖息和繁衍最优的地方。朱鹮从最初发现的 7 只发展到现在的 203 只；扬子鳄从 20 世纪 90 年代的 200 只增加到现在的 1 万只，亚洲象从 10 年前的 130 头发展到现在的 270 头就是最生动的例证。我国的自然保护区还是我国生态类型和生物物种最丰富、生态和物种保护最有效的地方。林业部门管理的众多自然保护区，有效地保护了我国 85% 的野生动物种群和 65% 的高等植物群落，同时还使国家重点保护的 300 余种珍稀濒危野生动物、130 多种珍贵树木的主要栖息地和分布地得到了较好的保护。我国的自然保护区是生态建设的典范、野生动植物的家园、生物物种的宝库。我国自然保护区在国际上影响日益扩大，已有 21 处自然保护区加入“世界人与生物圈保护区网络”，21 处自然保护区被列入《国际重要湿地名录》，3 处自然保护区被列为世界自然遗产地。由于有一批保护良好的自然保护区作基础，我国作为一个人均自然量相对贫瘠的重要国家，加入了《濒危物种国际贸易公约》、《湿地公约》，并与美国、日本、俄罗斯、澳大利亚、印度等国家签订了候鸟保护协定、虎保护协定、自然保护交流与合作等有关濒危物种保护和自然双边协定，还与有关国家合作开展大熊猫繁殖研究等，为物种保护和履行国际义务树立了良好的国家形象。

2001 年 12 月 20 日，国家林业局六大林业重点工程之一的中国野生动植物保护和自然保护区建设工程全面启动。这意味着，我国自然保护区的建设在新世纪开始全面提速，使抢救性保护大江大河源头、重点森林和湿地地区、重点野生动植物的分布区、生物多样性丰富地区和生态系统典型地区的行动进入了一个快马加鞭的新阶段。工程规划要求：到 2010 年，我国的自然保护区数量达到 1800

个，总面积 1.55 亿公顷，占国土面积的 16% 左右，使 90% 的国家重点保护野生动植物种群和 90% 的典型生态系统得到有效保护；对 322 个保护大熊猫等国家重点保护野生动植物种群类型的保护区，612 个森林、湿地和荒漠等典型生态系统类型的保护区进行重点建设。鼓舞人心的不仅是建设速度，更重要的是，我国自然保护区的建设将由此实现从量到质的飞跃。

至 2002 年 11 月，吉林长白山、四川卧龙、贵州梵净山等 21 处自然保护区加入了世界人与动物圈网；黑龙江扎龙、吉林向海、湖南洞庭湖、江西鄱阳湖等 21 处湿地保护区被湿地公约列入国际重要湿地名录；九寨沟、武夷山、张家界、庐山 4 个自然保护区被联合国教科文组织列为世界遗产或自然与文化遗产。在生物多样性较为丰富、生态环境相对脆弱的西部地区，我国已抢救性地建立起一批各种类型的自然保护区，使西部地区的自然保护区的数量占到全国的四分之三，其中西藏、新疆、内蒙古 3 个自治区的自然保护区面积居全国前三位。随着我国面积最大的自然保护区——三江源省级自然保护区的建立，青海省已有一半以上的国土纳入自然保护区范围。云南省自然保护区数量居全国第一位，这个省自然保护区总数达 146 个。

2003 年 3 月，内蒙古自治区额济纳胡杨林、青海省三江源等 9 处自然保护区，经国务院批准晋升为国家级自然保护区，其中 7 处为林业系统管理的国家级自然保护区。9 处新晋升国家级自然保护区面积 1574 万公顷，其中 7 处在西部地区。至此，我国国家级自然保护区已达 197 处，林业系统国家级自然保护区已达 141 处。9 处新晋升国家级自然保护区分别是：内蒙古自治区额济纳胡杨林国家级自然保护区、内蒙古自治区红花草基樟子松林国家级自然保护区、吉林省鸭绿江上游国家级自然保护区、广西壮族自治区猫儿山国家级自然保护区、海南省铜鼓岭国家级自然保护区、云南省大山包黑颈鹤国家级自然保护区、西藏自治区芒康滇金丝猴国家级自然保护区、新疆维吾尔自治区托木尔峰国家级自然保护区、青海省三江源国家级自然保护区。其中，湿地生态系统保护区 1 处，森林生态系统保护区 4 处，野生动物类型保护区 2 处，高山冰川类型保护区 1 处，冷水性鱼类自然保护区 1 处。青海省三江源国家级自然保护区是我国面积最大的湿地类型国家级自然保护区。2000 年 7 月 22 日，江泽民主席为该保护区题写了区名。三江源国家级自然保护区以高原湿地生态系统、高寒草甸及野生动植物等为主要保护对象，跨青海省玉树、果洛、海南、黄南 4 个藏族自治州和海西蒙古族自治州的 17 个县（市），该地区是长江、黄河和澜沧江三大河流的发源地，海拔 3335 ~ 6564m，总面积 1523 万公顷。4 处森林生态系统自然保护区中，内蒙古额济纳胡杨林自然保护区总面积 2.63 万公顷，是我国为数不多的以胡杨林生态系统为主要保护对象的国家级自然保护区之一。额济纳胡杨林国家级自然保护

区地处阿拉善盟额济纳旗，胡杨林是保护区内面积最大的森林群落，是世界上三大胡杨林区之一和内蒙古西部干旱条件下唯一的乔木林。红花尔基樟子松林国家级自然保护区位于内蒙古呼伦贝尔市鄂温克旗，总面积2万余公顷，沙地樟子松林面积达1.4万公顷。广西猫儿山国家级自然保护区地处广西壮族自治区兴安、资源、龙胜三县交界处，总面积1.7万公顷。猫儿山森林覆盖率达96.48%，主峰海拔2141.5m，为华南第一高峰，是广西中部主要的水源林区之一。海南铜鼓岭国家级自然保护区地处海南省文昌市，以森林生态系统、浅海珊瑚礁及海蚀地貌为主要保护对象，总面积4400公顷。2处野生动物类型自然保护区中，云南大山包黑颈鹤国家级自然保护区位于云南省昭通市，海拔在3000~3200m，总面积1.92万公顷，以国家一级保护动物黑颈鹤及其生境为主要保护对象。西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区总面积18.53万公顷，是我国滇金丝猴最重要的分布地之一，现有滇金丝猴种群数量约500只。新疆托木尔峰国家级自然保护区地处天山山脉南坡，总面积23.76万公顷，在海拔3000m以上分布着规模巨大的现代冰川，是我国现代冰川作用区之一，也是我国古代冰川遗迹保存最完整的地方。吉林省鸭绿江上游国家级自然保护区总面积2.03万公顷，以冷水性鱼类为主要保护对象，有黑鹳、黑熊、棕熊、马鹿等国家重点保护动物24种。

2003年6月，经国务院审定，我国河北衡水湖、吉林龙湾、福建天宝岩、新疆罗布泊野骆驼自然保护区等29处保护区晋升为国家级自然保护区，其中由林业部门管理的有23处。至此，我国国家级自然保护区已达226处，由林业部门管理的国家级自然保护区增加到165处。新晋升的29处国家级自然保护区分别是：河北省衡水湖国家级自然保护区、大海坨国家级自然保护区，内蒙古自治区黑里河国家级自然保护区，吉林省龙湾国家级自然保护区，黑龙江省南瓮河国家级自然保护区、八岔岛国家级自然保护区，浙江省九龙山国家级自然保护区，福建省梁野山国家级自然保护区、天宝岩国家级自然保护区、漳江口红树林国家级自然保护区，江西省九连山国家级自然保护区，河南省南阳恐龙蛋化石群国家级自然保护区、黄河湿地国家级自然保护区，湖北省星斗山国家级自然保护区，广东省珠江口中华白海豚国家级自然保护区，广西壮族自治区十万大山国家级自然保护区，海南省五指山国家级自然保护区，重庆市大巴山国家级自然保护区，四川省察青松多白唇鹿国家级自然保护区、长宁竹海国家级自然保护区、画稿溪国家级自然保护区，贵州省麻阳河国家级自然保护区，云南省黄连山国家级自然保护区、文山国家级自然保护区，西藏自治区色林错国家级自然保护区、雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区，甘肃省莲花山国家级自然保护区、敦煌西湖国家级自然保护区，新疆维吾尔自治区罗布泊野骆驼国家级自然保护区。

6.1.4 我国自然保护区现状

概括地看，与国外保护区相比较，我国自然保护区具有以下特点。

(1) 保护对象的类型比较齐全，覆盖了各种自然生态系统、珍稀濒危物种及其栖息地和各类自然、地址、文化遗迹。这与我国地域广阔、跨越多个气候带、悠久的文明史有着密切的关系。

(2) 保护区的分类主要是按照建立时的行政级别划分的，这与国际上多数国家按照 IUCN 的标准并依据保护对象的自然属性和管理特点进行分类是有区别的。

(3) 从保护管理上看，我国的自然保护区归属不同的行业部门管理。

(4) 从保护的严格程度上看，我国的自然保护区都执行单一的严格保护管理，对区内外的各种资源利用、生产生活及其他人为活动严格限制。国际上除少数严格的保护区以外，多数保护区是以各种国家公园的形式出现的，着重发展非资源消耗型的旅游观光、休闲游憩、度假等服务业，并在税收等方面给予优惠，从而提高保护区自身的活力。

我国的保护区发展政策也有新的变化，国家正在建立森林生态补偿基金，将保护区的经费纳入其中，并且通过支持保护区发展生态旅游等政策，调整加强对保护区建设的投资。目前在联合国教科文组织和世界银行等国际组织的帮助下，发展了一些保护区与周边社区关系的项目，作为生物多样性保护的一种创新性的尝试。采取多种形式扶持保护区及其周边社区社会经济的发展，探索可持续的资源利用的方式，使社区从生物多样性保护中获得更多的直接经济效益，以提高他们的保护意识，吸引他们主动参与保护工作。在经历了 20 世纪 80 年代至今自然保护区建设的快速增长时期，以及林业“十五”规划中重点在我国西部生物多样性较为丰富、生态环境比较脆弱的地区建立一批自然保护区之后，我国自然保护区建设的重点将转移到加强现有保护区的建设上来。国家打算继续增加保护区的数量，但发展的速度要降下来，重点是加强现有保护区的建设。根据国家保护区发展纲要，我国到 2010 年，全国保护区的总数将达到 1800 个左右（其中国家级 220 个左右），自然保护区占国土面积比例 16.14%，90% 的自然保护区有健全的管理机构和工作人员，70% 以上的自然保护区具有较完善的保护和管理设施，形成完整的自然保护区法规体系。

目前，我国自然保护区建设正处在快速发展阶段。但由于多年来实行的是以抢救性保护为主的方针和政策，自然保护区建设数量增长较快，随之而来的“重数量轻质量、重建立轻管护”的问题也较为突出，今后要把自然保护区建设的重点放在质量和管理水平的提高上。国家级自然保护区在保护自然资源、自然

遗迹、自然生态系统及其功能、维护生物多样性方面发挥着极其重要的作用。建设和管理好国家级自然保护区对于强化生物多样性、提高全国自然保护区水平具有特殊重要的意义。我国“国家级自然保护区评审委员会”是根据国务院批准的国家级自然保护区申报审批程序建立的跨部门、跨学科的专业审查机构，主要任务是国务院建立和调整国家级自然保护区提出审查意见。为完善“国家级自然保护区评审委员会”评审制度、建立动态管理机制、提高管理水平、促进全国自然保护区发展，有关专家指出今后还要做好五项工作。一是要实行动态管理，定期或不定期开展国家级自然保护区的评估、考核。国家级自然保护区如出现批而不建、管理不善、没有正确处理开发和保护关系而导致保护区内自然资源、生物多样性和生态环境得不到有效保护甚至受到破坏的，要黄牌警告，限期整改，失去继续作为国家级自然保护区保护价值的，应予撤销。二是要抓紧开展自然保护区空间格局研究，优化国家级自然保护区的布局，在原有《全国自然保护区发展规划纲要》的基础上，编制《全国自然保护区发展规划》，并以此为基础，指导和推进自然保护区的发展，科学合理地建立国家级自然保护区网络。三是要进一步规范评审工作的程序和要求，明确评审委员的任务和责任，提高评审工作的质量和诚信度，进一步提高初审质量，完善主审制度，切实做好实地考察和主审评议工作。四是要准确把握国家级自然保护区的内涵，充分发挥评审委员的作用；五是要严格评审纪律，树立客观、公正、严谨的评委会形象。

2004年12月16~19日，2004年度国家级自然保护区评审委员会第二次评审会议在北京召开。会议对各地和有关部委申报的38个准备晋升国家级自然保护区的省级自然保护区和1个功能区调整的国家级自然保护区进行了评审。山西五鹿山自然保护区等35个具有较高的典型性、稀有性、自然性和科学性，并具备了基本管护条件的省级自然保护区的晋升和云南西双版纳纳板河流域国家级自然保护区的功能区调整通过了专家评审。

国家级自然保护区评审委员会委员们指出，应当继续推进自然保护区建设特别是国家级自然保护区建设，在加强生物多样性丰富地区和重要生态系统保护的同时，对一些特有性、典型性、濒危性的物种及重要生态系统和地质遗迹等，必须进一步加大力度，要坚持标准，严紧适度，重在质量，积极推进国家级自然保护区的发展和建设。

当前，我国自然保护区建设进入了一个新的重要发展时期。总体看，近年来我国自然保护区建设力度加大，发展势头良好。但是，在快速发展的新形势下，由于投入不足，管护能力不强，技术支撑滞后，国家级自然保护区的建设与发展中还存在不少不容忽视的问题，应当引起各地和各有关部门的高度重视。针对我国国家级自然保护区建设和管理现状，今后要稳中求进，既积极又稳妥地推进国

家级自然保护区的发展。当前，一味追求数量的增加、面积的扩张是不可取的，也无必要。必须看到，我国自然保护区网络现在尚未完善。

据中国环境与发展国际合作委员会三届三次会议生物多样性保护课题组研究报告，至今全国尚有 40 多个濒危动植物物种未进入自然保护区网络，100 多个濒危珍稀物种未能进入国家级自然保护区网络；国家级自然保护区的个数、面积仅占现有自然保护区总数和面积的 11.31% 和 61.61%，其中一大批极具保护价值的保护区必须进一步提高保护级别，加大保护力度；同时，重要的地质遗迹、海洋类、湖泊湿地类、滩涂类的保护仍是薄弱环节，必须继续加强。

今后要科学规划，总体推进自然保护区建设。总体上看，我国现有自然保护区的空间布局不尽合理，大部分保护区集中在中西部，特别是西部少人或无人地区。据统计，西部 12 个省、自治区、直辖市自然保护区面积占到全国自然保护区总面积的 84.5%，而其中西藏羌塘、青海可可西里、三江源和新疆阿尔金山 4 个国家级自然保护区总面积达 54 万平方千米，占国家级自然保护区总面积的 60% 以上。东部地区自然保护区的数量和面积远低于全国平均水平。在当前经济快速发展的情况下，中东部地区不少重要物种和生态系统的保护已迫在眉睫。同时，当前我国自然保护区以森林生态类型、珍稀濒危动物类型和荒漠化类型偏多，海洋类、湿地类、地质遗迹类等偏少。要统筹规划，总体布局，充分兼顾各区域类别、典型、濒危状况，兼顾自然保护区、生态功能区、风景名胜区、森林公园、地质公园等，合理布局。要加强部门合作，上下联动，在科学考察、充分论证的基础上，合理布局不同区域、地区、类型自然保护区的建设，在条件较好的地区继续抢建一些自然保护区，特别是国家级自然保护区，为民族的伟大复兴留下空间和物质保障。

有关专家指出，要批建并举、建管并重，不断提高国家级自然保护区管护水平。根据评审办公室调查，目前国家级自然保护区批建失调、建管失衡的问题比较普遍，投入不足是主要原因。但也有不少自然保护区存在机构不健全、人员编制不到位、队伍综合素质不高、管护不力等问题。应抬升晋升门槛，严把国家级自然保护区的准入关；要完善监管制度，开展区际间考评，建立警告、降级制度，实行动态管理；要强化人员培训，加强保护区之间的信息交流，不断提高管护人员的素质和水平；要重视保护区建设、技术标准、等级的研究，开展不同学科的基础理论研究和实用技术的研究，努力提高国家级自然保护区的建设、管理水平。

作为我国林业六大重点工程之一的野生动植物保护及自然保护区建设工程，主要是要解决物种保护、自然保护、湿地保护等问题。工程实施范围包括：具有典型性代表性的自然生态系统、珍稀濒危野生动植物的天然分布区、生态脆弱地

区和湿地地区等。

2004年12月22日，国家林业局召开全国林业自然保护区建设管理工作会议。会议提出，按照实施以生态建设为主的林业发展战略要求，加快我国林业自然保护区建设。到2010年，自然保护区数量要达到1800个，自然保护区面积占国土面积16%左右，使90%的国家重点保护野生动植物物种和典型生态系统类型得到保护；到2030年，自然保护区数量达到2000个，自然保护区面积占国土面积16.8%左右，使95%的国家重点保护野生动植物物种和95%的典型生态系统类型得到有效保护，60%的国家重点保护物种资源得到恢复和增加；到2050年，自然保护区数量达到2500个，自然保护区面积占国土面积18%左右，建成具有中国特色的自然保护区保护、管理、建设体系，使所有的国家重点保护物种和典型生态系统类型得到有效保护，85%的国家重点保护物种资源得到恢复和增加。

目前，我国林业系统已建立多种类型的自然保护区1672处，总面积1.19亿公顷，分别占全国自然保护区的84%和85%，占国土面积的12.4%。此外，还因地制宜建立了5万多处自然保护小区，与自然保护区互为补充，形成了有机的保护体系和布局较为合理、类型较为齐全、功能较为完备的自然保护区网络，有效地保护了我国85%的陆地生态系统类型、87%的野生动物种群和65%的高等植物群落、20%面积的天然林、50%的沼泽湿地，以及国家重点保护的300多种珍稀濒危野生动物的主要栖息地和130多种珍贵树木的主要分布地。使典型生态系统和自然资源得到保护，维护了国家的生态安全，保护了国家丰富的物种资源，保障了国家经济社会发展的需要，推进了人与自然和谐和生态文明社会发展，树立了我国重视生态保护的良好形象，促进了生物多样性保护的国际合作与交流。但是，自然保护区建设还存在着一些地区侵占破坏自然保护区资源和对自然保护区的投入不足等问题。

建立自然保护区是保护自然资源和生态系统、维护国土生态安全和人与自然和谐共存、促进经济社会可持续发展的最有效措施之一。更好更快地推进自然保护区事业的发展，是全面实施以生态建设为主的林业发展战略的重要内容。当前我国生态状况处于从“整体恶化、局部好转”向“破坏和治理相持”过渡的十分关键而又敏感的时刻，加快生态建设，必须充分认识生态保护在生态建设中的基础地位，坚持一手抓生态资源发展，一手抓生态资源保护。建立自然保护区是高效益的就地保护模式，要确立自然保护区建设在生态保护事业中的关键地位。保护区建设要坚持加快发展和强化管理并重，走“规模扩展”和“内涵发展”并重之路。必须统筹兼顾生态保护与社区经济社会的协调发展，坚持以人为本，统筹兼顾当地群众的利益，科学合理地处理保护与利用的关系，引导和帮助群众走生态经济型的发展之路。

当前自然保护区建设要集中力量做好的七项重点工作：一是抓住有利时机加快自然保护区发展，完善和优化自然保护区网络；二是按照“严管林”的要求，依法保护自然保护区资源；三是大力强化管理，全面提高自然保护区管理水平；四是研究科学合理利用自然保护区资源，促进社区经济的协调发展；五是加快湿地类型自然保护区的发展，进一步扩大湿地保护面积；六是重视人才工作，把“人才强区”作为自然保护区事业发展的战略任务来抓；七是加强对自然保护区工作的领导，解决好自然保护区存在的突出问题。

6.2 自然保护区是生物赖以生存和发展的重要基地

自然保护区是保护生物多样性的最重要手段之一。从国际自然保护事业发展的形势来看，保护自然、保护生物多样性已成为国际社会的一致行动，保护区建设规模越来越大。截至 2003 年，全球保护区面积相当于陆地面积的 12.65%；我国陆地自然保护区面积占国土面积的 14.37%。专家认为，自然保护区在生态保护事业中占有关键地位：最完整的森林、湿地、荒漠等生态系统在自然保护区，最珍贵、最精华的天然林在自然保护区，野生动植物的最佳栖息地在自然保护区，珍稀濒危物种的最好庇护所在自然保护区。保护区已成为我国疆域中生态环境最好的区域，相当一大部分的典型生态系统、野生动物种群和野生植物群落都在自然保护区中得到保护。建立自然保护区，对森林、野生动植物和湿地等自然资源和生态系统实行科学、有效的保护方式，是高效益的就地保护模式，是生态保护的最好选择。从另一方面看，我国在经济快速增长的同时，也对资源和环境造成了越来越大的压力。如果现在不抓紧把重点生态系统类型、重要野生动植物的栖息地、重要湿地等纳入自然保护区实行严格而有效的保护，不久的将来就会发现，保护的目標和对象不复存在，生态、物种、基因的损失已无法挽回。

据国家环保总局的统计，截至 2002 年底，我国 70% 的陆地生态系统种类、80% 的野生动物和 60% 的高等植物，特别是国家重点保护的珍稀濒危动植物绝大多数都在自然保护区里得到较好的保护。此外，我国与蒙古、俄罗斯等国交界地区分别建立了国际自然保护区，加强与周边国家在保护共同生态区域和迁徙物种方面的交流与合作。

据环保专家介绍，自然保护区一般建在具有代表性的自然生态区域或珍稀濒危野生动植物物种天然集中分布区域，对保护自然生态环境和生物多样性具有重要意义，已成为国家文明和社会进步的衡量标准之一。1956 年，我国建立了第一个自然保护区——广东鼎湖山自然保护区，此后 20 多年间发展一直比较缓慢。20 世纪 80 年代以来，随着社会各界环保意识的增强和环保法规体系的日益完

善，我国自然保护区事业才步入依法发展的“快车道”。

2001年6月，原国家计委批准《全国野生动植物保护和自然保护区建设工程总体规划》。工程建设的目标是拯救一批国家重点保护的野生动植物，扩大、完善和新建一批国家级自然保护区、禁猎区和种源基地及珍稀植物培育基地，恢复和发展珍稀物种资源，形成一个以自然保护区、重要湿地为主体，布局合理、类型齐全、设施先进、管理高效、具有国际重要影响的自然保护网络。工程建设分三个阶段：近期为2001~2010年，自然保护区面积将达到1.55亿公顷，约占国土面积的16.14%；中期为2011~2030年，自然保护区面积约占国土面积的16.8%；远期为2031~2050年，自然保护区面积约占国土面积的18%。保护自然资源和建设好生态环境，是我国实施可持续发展的一项重要战略任务。野生动植物及其栖息地的保护、建设和发展，是生态环境保护和建设中的一个重要组成部分。加强野生动植物的保护和管理，建立具有全球重要意义的自然保护区、湿地保护示范区，是我国实施生物多样性保护的一个重要方面。野生动植物拯救工程的对象是我国特有的极度濒危的、种群数量急剧减少的物种。主要有大熊猫、朱鹮、虎、金丝猴、藏羚羊、扬子鳄、亚洲象、长臂猿、麝、普氏原羚、鹿类、鹤类、雉类、兰科植物、苏铁等。通过开展15个物种的拯救工程，进一步恢复野生动植物栖息地，维持并扩大濒危物种的种群数量，大力开展人工繁育，进行野外放归自然试验，开展野生动植物种质基因保存和研究，最终使这些物种摆脱濒危。

近年来，我国海洋自然保护区进一步发展，保护区类型和面积进一步扩大，典型海洋生态系统、珍稀濒危生物和珍奇海洋自然遗迹得以有效保护，保护区环境质量良好，生物多样性有所提高。2005年2月，海南省三亚珊瑚礁国家级海洋自然保护区和大洲岛海洋生态自然保护区发展规划获国家有关部门批准。在正式启动南海沿海地区生物多样性保护项目中，三亚珊瑚礁保护区被定为示范区。南海沿海地区生物多样性保护项目执行时间确定为8年，项目总经费为1274.9万美元，其中我国政府提供配套资金877.4万美元，全球环境基金提供351.5万美元，美国国家海洋大气局资助46万美元。2004年辽宁、山东、广东等地新建地方级海洋自然保护区10余个。有关专家提醒，保护区附近的海洋资源开发活动、人为破坏等干扰因素对海洋保护区产生的巨大压力仍然存在。

山东省有鸟类406种或亚种，占全国的37.4%，尤其是候鸟和珍稀濒危鸟类众多。境内有候鸟357种，占全国候鸟种类数的87.9%，《中日候鸟保护协定》中规定保护的227种候鸟，山东达196种。省内国家重点保护的珍稀濒危鸟类58种，尤以鹤类最为珍贵，全世界尚存鹤类15种，其中我国有9种，分布在山东的就有5种。胶东半岛丘陵区生物种类最丰富，高等植物有1800~2000

种，陆栖脊椎动物 340 ~ 350 种，珍稀濒危生物大多数分布在本区，因而成为全省的生物多样性中心。鲁中南山地丘陵区高等植物有 1200 ~ 1600 种，陆栖脊椎动物 320 ~ 330 种，珍稀濒危植物也较多。由于长期盲目无节制的开垦和掠夺式利用，山东省野生动植物资源遭到了严重破坏，全省现有近 200 种陆栖脊椎动物、120 多种野生植物处于濒危状态。通过加强自然保护区建设和湿地恢复，野生动植物栖息生存环境明显改善。目前，全省共建立森林和野生动物类型自然保护区 58 处，总面积 93 万公顷，约占全省国土面积的 6%。此外，在威海建立了大天鹅管理站；在青岛、烟台长岛建立了鸟类保护环志站。山东省的自然保护区为保护野生动植物资源，拯救濒危物种，改善生态环境发挥了重要作用。

甘肃地域狭长，气候类型复杂多样，野生动植物种类繁多，在全国占有重要地位。全省境内有野生陆生脊椎动物 822 种，占全国陆生野生动物种类的 30.08%。其中属于国家重点保护的野生动物有 105 种，有 79 种被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》。特别是大熊猫、金丝猴、扭角羚、雪豹、野骆驼、白唇鹿、黑颈鹤等珍稀濒危物种在甘肃均有分布。甘肃自 1963 年建立第一个自然保护区以来，已建立各类自然保护区 41 个，总面积达 859 万公顷，占全省国土总面积的 19.1%，居全国前列。特别是 1998 年以来，全省晋升国家级自然保护区 4 个，新建省级自然保护区 8 个，新增面积 87.6 万公顷。其中，在武威东沙窝建立起了目前国内最大的濒危野生动物繁殖基地和荒漠野生动物园。兴隆山保护区的马麝仍然保持全国分布密度最大种群。白水江国家级自然保护区被联合国教科文组织认定为“世界生物圈保护区”。由于野生动物栖息环境得以改善，野生动物种群数量增加。大熊猫种群稳定发展，野骆驼从 20 年前 100 多峰发展到现在的 4000 多峰，白唇鹿由 20 世纪 80 年代的 300 多只发展到现在的 2500 多只，金丝猴增加到 3000 余只，盘羊种群发展到 1 万余只。甘肃省将每年 4 月定为保护野生动物宣传月，4 月的最后一周定为爱鸟周，把美丽的红腹锦鸡定为甘肃省省鸟。由于野生动物栖息环境得到改善，在白水江、迭部林区多次发现大熊猫的踪迹和实体。近年来，甘肃湿地保护取得显著进展。全省共有各类自然湿地 121.8 万公顷，还有约 5 万公顷的人工湿地。甘肃先后建立湿地类型自然保护区 9 个，保护面积 86 万公顷，占全省湿地面积的 70.6%。

6.3 自然保护区是保存生物基因的基因库

福建中璜自然保护区地处闽西长汀县南部、武夷山脉南段西伸支脉，距县城仅 30km。这里原为一个山林采育场，总面积达 19000 多亩，森林覆盖率为 90%，以亚热带常绿阔叶林为主，树种丰富，珍稀特有树种多。走进中璜，就如同走进

一个珍稀特有树种的“基因库”。据查，这里仅木本植物就有 93 科、190 属、303 种、14 变种 4 变型，而黑桫（黑桫）、闽西青冈、悦色含笑以及伞花木、沉水樟堪称这个“基因库”中的特种“基因”。

鸭绿江口湿地国家级自然保护区东起鸭绿江文安滩岛，西至庄河，北起哈大公路，南临黄海，沿 93km 长的海岸线呈带状分布，总面积为 10 万多公顷，是一个不可多得的生物多样性基地和一座永久性的生物基因库，1997 年经国务院批准为国家级自然保护区。1999 年 7 月 25 日被湿地国际亚太理事管理委员会正式列入东亚—澳大利亚涉禽网络（目前全国还有 5 处列入该网络，它们是：辽宁盘锦双台河口、江苏盐城、上海崇明东滩、香港米埔、山东黄河三角洲）。丹东鸭绿江湿地保护区已成为一个庞大的生物基因库。据不完全统计，在这里栖息的鸟类有 200 多种上百万只。鸭绿江口湿地鸟类资源十分丰富，每年在此越冬、迁徙、栖息的鸟类上百万只，其中有国家一级保护鸟类丹顶鹤、白枕鹤、白鹤等 8 种，国家二级保护鸟类 29 种，还有世界濒危鸟类黑嘴鸥和斑背大苇莺。据保护区管委会有关人员介绍，2001 年 3 月以来大量的迁徙鸟在此中转，是近几年最多的一年，观察人员 5 月初在 12 个观察点进行全面观察时发现，仅迁徙鸟就有 36 种 23 万之众，候鸟大约两万只，其中黑嘴鸥达 2000 多只，占世界的 10%。据当地渔民介绍，这些鸟有的不太怕人，经常停在渔船上嬉戏，深得渔民的喜爱，视为太平的象征。澳大利亚、新西兰鸟类专家在 1999 年、2000 年两次前来考察，对丹东鸭绿江口湿地鸟类保护给予了高度的评价。目前保护区共发现植物 344 种，鸟类 240 种，鱼类 88 种，两栖类 3 种，哺乳类 6 种，底栖动物 74 种，浮游生物 54 种，保护区成了一个庞大的生物基因库。

羌塘国家级自然保护区位于西藏自治区北部，昆仑山、可可西里山以南，冈底斯山和念青唐古拉山脉以北，总面积 2980 万公顷。羌塘自然保护区于 1993 年经西藏自治区人民政府批准成立，2000 年 4 月 4 日经国务院批准晋升为国家级自然保护区。羌塘在藏语中意思是“北方高地”，特指藏北高原，平均海拔 5000m 以上，是我国地势最高的一级台阶，被称为“世界屋脊的屋脊”。由于受交通以及特殊自然环境所限制，羌塘长期以来被人们称为“生命的禁区”。中外科学工作者近年的研究结果表明，这里是目前世界上所剩无几的一块未被开发的处女地之一。羌塘国家级自然保护区是全球具有独特生态系统的地理单元，其生物多样性具有无可比拟的特色。保护区中大中型野生动物储量较多，多数是青藏高原特有种。最具有代表特色的几种动物是：野牦牛、藏羚、西藏野驴、盘羊、藏原羚、藏狐、西藏棕熊、高原兔、黑颈鹤、斑头雁、棕头鸥、高山兀鹫、藏雪鸡、西藏毛腿沙鸡、雪雀等。

雅鲁藏布大峡谷自然保护区前身为墨脱自然保护区。2000 年 4 月，国务院

批准将墨脱国家级自然保护区扩界和更名为雅鲁藏布大峡谷国家级自然保护区，总面积 96.2 万公顷。雅鲁藏布大峡谷是举世闻名的世界第一大峡谷，原称“雅鲁藏布大拐弯”，是雅鲁藏布江在东喜马拉雅山最高峰南迦巴瓦峰脚下突然形成的一个奇特的马蹄形大拐弯。一条向南的通道将雅鲁藏布江水沿东喜马拉雅东南坡面急泻而下注入印度洋，成为青藏高原最主要的水汽通道。受这个水汽大通道北上的印度洋暖湿气流的强烈影响，大峡谷地区发育着我国仅有的以热带为基带，经山地亚热带、山地温带直到高山寒带的特殊山地立体气候带类型和植被分布类型。在水平距离几万米内，可以看到类似从我国海南岛到北极的全部自然景观。目前，保护区特有动物种类有：长尾叶猴、孟加拉虎、羚牛、赤斑羚、大眼镜王蛇、犀鸟、太阳鸟、虹雉类以及活化石昆虫墨脱缺翅虫等。特有珍贵植物有树蕨、墨脱兰、墨脱楠、油瓜、粗榧、喜马拉雅红豆杉、穗花杉、罗汉松、墨脱冷杉、墨脱红景天、野牡丹、西藏牡竹、苹果榕、棕榈、杜英、使君子、野枇杷、墨脱杜鹃等。雅鲁藏布大峡谷是世界上山地生物多样性最丰富的地区，被誉为“植被类型的天然博物馆”和“生物资源的基因库”。

经过多年努力，贵州省野生动植物及其栖息生长地保护网络基本形成，为生物多样性保护提供了可靠保障。截至 2004 年 6 月，全省已建立自然保护区 128 个，面积达 94.64 万公顷，约占全省国土面积的 5.38%。贵州省主要以建立自然保护区方式进行野生动植物就地保护。在各类自然保护区中，属森林生态系统类型、野生动物类型、野生植物类型的保护区有 118 个，内陆湿地类型保护区 8 个，古生物遗迹类型保护区 1 个，地质地貌类型保护区 1 个。其中，梵净山、荔波茂兰、威宁草海、赤水桫欏、习水中亚热带常绿阔叶林、雷公山和麻阳河为国家级自然保护区。在这些保护区中，梵净山保护区主要以黔金丝猴、珙桐、梵净山冷杉等珍稀濒危动植物及其赖以生存的典型亚热带原始森林生态系统为主要保护对象。草海保护区以黑颈鹤、白冠长尾雉等珍稀动物及其生存环境为主要保护对象。茂兰保护区则以典型的喀斯特森林植被及珍贵动植物为主要保护对象。其中，梵净山和茂兰两个自然保护区还先后被联合国教科文组织接纳为“国际人与生物圈”自然保护区网络成员。此外，贵州省还建立了各种以特有珍稀植物和古老子遗植物为主要保护对象的自然保护区，如青岩油杉保护区、望漠苏铁保护区和银杉保护区、赤水桫欏保护区等。

重庆金佛山国家级自然保护区生物资源进一步调查工作于 2002 年 6 月全面完成，查出的生物资源种类和数量比原已知资源均有所增加，其中大型真菌增加 35 科 131 属 470 种（亚种）；动物增加 253 科 1281 种；植物增加 6 科 129 属 790 种。保护植物上升为 298 种（变种），新增加 233 种（变种）。共发现植物新种 32 种。金佛山位于重庆市南川市内，1979 年被批准建立省级自然保护区，2000

年4月建成国家级自然保护区。为了加强保护区的管理工作，查清资源，实施重庆金佛山国家级自然保护区的总体规划，制定并确定保护区的发展计划，金佛山国家级自然保护区管理部门组织有关人员保护区内的生物资源进行了一次较全面的调查。此次生物资源调查结果填补了本区动物、植物、微生物三大生物界中的微生物界和动物界中的无脊椎动物两大资源数据的空白，并通过对兰科植物、杜鹃花科植物、模式标本植物、金佛山特有植物和金佛山珍稀濒危动物、植物、微生物等项的专项调查和研究，使该区生物资源的研究取得了突破性进展，获得了大批真实可靠的数据。第一次较为彻底地查清了本区兰科和杜鹃花科植物资源，其中兰科植物有53属150种，比原调查的数据增加18属58种，杜鹃花科植物有8属69种（其中杜鹃属植物44种），比原调查的数据增加16种。第一次较准确得知从1890年以来，采自金佛山的模式标本植物有471种（包括亚种），其中有129种为金佛山特有植物，15种为金佛山特有动物。到目前为止，重庆金佛山国家级自然保护区已知生物中有微生物（包括大型真菌）资源61科185属584种（包括亚种）；动物资源324科1762种，其中无脊椎动物221科1285种（包括亚种），脊椎动物（其中鱼类18科91种、两栖类8科32种、爬行类10科41种、鸟类42科221种、哺乳类25科92种）共103科477种（亚种）；植物资源302科1607属5655种，其中地衣植物8科9属26种、苔类植物15科19属29种、藓类植物41科154属311种、蕨类植物47科112属624种、裸子植物10科40属63种、被子植物181科1273属4602种（包括亚种和变种）。通过这次资源调查，进一步确定了重庆金佛山国家级自然保护区内生物资源的重要地位，素有“生物基因库”之称的金佛山是我国中亚热带常绿阔叶林森林生态系统保存最完好的地区之一，也是银杉、白颊黑叶猴等珍稀濒危动植物富集的地区，具有古生物、古气候、古地理、古地质的历史研究价值和综合保护价值，在国际国内学术界中极有影响力。

位于新疆东南部与青海、西藏交界处的阿尔金山国家级自然保护区，是中国最大的高原荒漠生态系统保护区，面积4.5万平方千米，平均海拔4500m，被称为“不可多得的高原物种基因库”。接近原始状态的保护区有蹄类动物30种、鸟类79种，昆虫250种。其中藏羚羊、藏野驴、野牦牛三个物种的数量达6万余头，有12种动物被列为国家一类保护动物。目前，这里已成为高原野生动物的乐园。

福建龙岩市上杭县的梅花山保护区位于闽西山区，是华南虎典型的栖息地之一。该区是武夷山脉南段与博平岭之间的玳瑁山系的主体部分，以中山地貌为主，仅有少部分丘陵和平地。海拔375~1800m，平均海拔近千米。千米以上山地大都为高山草坡，极少成林。为汀江、闽江、九龙江水系上游的发源地。该区

地处亚热带的边缘，气候具有从南亚热带向中亚热带过渡的特点，离海洋较近（仅 200km）。年平均气温 13 ~ 18 。年均降水量 1700 ~ 2200mm。该区有针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、毛竹林、灌丛和草地等植物群落类型。动物区系具有从东洋界向古北界过渡的性质。全区动物种类中，以东洋界区系种类成分为主，建有部分古北界区系种类成分。兽类主要有华南虎、豹、云豹、黑熊、野猪、獐、小鹿、黄麂、水鹿、毛冠鹿、苏门羚、猕猴、穿山甲等 66 种。鸟类有红嘴蓝鹊、绿头鸭、白骨顶、苍鹰等 198 种。

位于湖南省石门县的壶瓶山国家自然保护区在 2005 年初通过区内自然资源补充考察，发现了长果安息香、湖南花楸、石门鹅耳枥、石门葡萄、湖南菝葜、石门小檗、石门杜鹃 7 种植物和颈槽蛇、红翅绿鸠、短嘴金丝燕、栗背短脚鹎、煤山雀 5 种动物。这 12 个物种都是该保护区新记录物种。壶瓶山国家自然保护区被国内外专家学者誉为“华中地区弥足珍贵的物种基因库”。2003 年 7 月 ~ 2004 年 8 月，保护区组织专家对保护区内的动植物和大型真菌资源进行了再次补充调查，现已记录维管束植物 2836 种，其中国家一、二级保护植物分别有 6 种和 26 种；陆生脊椎动物 315 种，其中国家一、二级保护动物分别有 5 种和 49 种。

江西省官山自然保护区自然资源丰富，植被保存完好，生物种类及珍稀特有种繁多，是一个宝贵的生物资源基因库，具有很高的自然保护和科学研究价值。浙江大学生命科学院的监测结果表明，官山保护区有国家一级重点保护鸟类白颈长尾雉约 1000 只，是我国目前已知最大的白颈长尾雉种群分布地区，被《亚洲鸟类红皮书》列为重要的分布区之一。

凤凰山自然保护区位于黑龙江省鸡东县南部，是一个以温带针阔混交林及珍稀濒危动物物种为主要保护对象的森林生态系统类型的自然保护区，重点保护的對象是珍稀濒危的兴凯松林、东北红豆杉等野生植物以及野生动物资源。茂密的森林，类型多样的环境，特别是位于中俄边境，有 45km 的边境线，两侧人为干扰小，加上保护区有丰富的食物和良好的隐蔽条件，使丰富的野生动物资源得以很好的保护。保护区内动植物资源十分丰富，其中有许多为珍稀濒危物种，如东北虎、豹、猞猁、马鹿等国家重点保护的野生动物共 33 种，占黑龙江省国家重点保护野生动物总数的 46.3%。东北红豆杉、红松、兴凯松、钻天柳等国家重点保护的野生植物 14 种，占黑龙江省国家重点保护野生植物总数的 83%。凤凰山自然保护区位于长白山余脉的北部，它保护了一个完整的自然生态系统，与俄罗斯东北虎的分布区毗邻，中、美、俄合作调查表明，与凤凰山保护区毗邻的俄罗斯境内有 3 ~ 4 只的东北虎小种群活动。

呼玛河国家级自然保护区位于黑龙江省大兴安岭地区中部，区内囊括了呼玛

河干流及倭勒根河、古龙干河、塔河、卡马兰河等 200 条大小支流。河流总长度 18580km，其中呼玛河干流长 480km，最大支流塔河干流长 110km，其他支流总长 17990km，水域、滩涂总面积 52050hm²。呼玛河自然保护区是以珍稀、濒危冷水性鱼类为主要保护对象的省级水生野生动物自然保护区。上游地势险峻，下游平缓，自西向东密布于呼玛河干流两侧的 200 条大小支流呈树枝状排列。水域中珍稀濒危野生动物种类繁多，有国家级保护种类施氏鲟、达氏鳇、细鳞鱼、水獭 4 种；有珍稀濒危的冷水性鱼类哲罗鱼、大麻哈鱼、黑龙江茴鱼、乌苏里白鲑、日本七鳃鳗、雷氏七鳃鳗、江鳕 7 种。其中被列入《濒危野生动植物国际贸易公约》附录 I 的有水獭 1 种、附录 II 的有施氏鲟和达氏鳇 2 种；列入《中国濒危动物鱼类红皮书》的有施氏鲟、达氏鳇、细鳞鱼、哲罗鱼、黑龙江茴鱼、乌苏里白鲑、雷氏七鳃鳗和日本七鳃鳗 8 种；列入《中国名贵珍稀水生动物》的有大麻哈鱼、乌苏里白鲑、日本七鳃鳗、江鳕 4 种。其中的大麻哈鱼是世界名贵的珍稀冷水性鱼类；施氏鲟、达氏鳇、黑龙江茴鱼、乌苏里白鲑和雷氏七鳃鳗是黑龙江水系的特有种。

我国的三江源地区地处有地球“第三极”之称的青藏高原腹地，整个三江源区域面积 30 余万平方千米，海拔高，气候高寒，生态系统独特。三江源地区是长江、黄河、澜沧江的发源地，也是我国江河支流最多的区域，被学者们誉为“江河源”、“中华水塔”。青海省人民政府于 2000 年 5 月 23 日批准成立三江源自然保护区。国家林业局对建设“三江源自然保护区”的工作也非常重视，三江源自然保护区项目被国家林业局列为 2001 年 1 号生态工程。江泽民同志亲笔题写了“青海三江源自然保护区”碑名。三江源自然保护区神秘而美丽，它拥有世界上海拔最高的森林，还有高寒灌丛、高寒草甸、高寒草原和星罗棋布的沼泽、湖泊。三江源自然保护区具有独特的物种资源，有藏羚羊、雪豹等多种国家一级保护动物，更有 1000 多种青藏高原的珍稀特有植物。有幸到过三江源自然保护区的人，一定会为保护区内雄伟壮丽的自然景观而惊叹，也一定会为保护区内奇异瑰丽的花儿所陶醉，为在雪中绽放的雪莲而感动。三江源自然保护区高寒、低压、缺氧，辐射强，常刮强风，却造就了 100 余种本区的特有植物种，如高山丝瓣芹、杂多点地梅、杂多雪灵芝、通天锦鸡儿、玉树锦鸡儿、杂多紫堇、美叶翠雀花、唐古特翠雀花、唐古特龙胆、唐古特角盘兰、束伞女蒿、华福花等，这些特有种的存在凸现了生命的顽强和坚韧。三江源自然保护区内主要观赏植物有一百余种，其中的山丹、金露梅、银露梅、陇蜀杜鹃、烈香杜鹃、头花杜鹃、天山花楸、甘青铁线莲、红花忍冬、绿紫忍冬等漫布于山水之间，在保护区内常能见到。洁白的水母雪莲（图 6-1）、紫色的重冠紫菀（图 6-2）、红色的红景天、粉色的毛杓兰、黄色的全缘绿绒蒿、蓝色的露蕊乌头则如珍珠一般散见于

高山之上。三江源自然保护区内拥有珍贵的药用植物资源。名贵的植物药材有冬虫夏草、贝母、大黄、黄芪、雪莲、藏茵陈、党参、羌活、柴胡、车前等。著名的藏药有短管兔耳草、匙叶翼首花、唐古特红景天、绢毛菊、螃蟹甲等。冬虫夏草尤为珍贵，最高年产量曾达到 19t，一般年份都在几吨以上。三江源自然保护区也可以说是地球“第三极”上的生态宝库、物种宝库、植物宝库，令人神往，也更令我们加倍珍惜。“三江源”海拔 4200m，是我国面积最大、海拔最高的天然湿地和生态系统最敏感脆弱的地区。为了加强三江源自然保护区的生态建设和保护工作，2005 年 3 月，《青海省三江源自然保护区生态保护和建设总体规划》经国务院批准实施，三江源地区开始新一轮生态治理。2005 ~ 2010 年，我国将投资约 75 亿元用于该保护区的保护和建设。根据《青海省三江源自然保护区生态保护和建设总体规划》，到 2010 年，工程区内退耕还林还草 9.18 万亩，退牧还草 9658.29 万亩，封山育林、沙漠化防治、湿地保护和黑土滩治理 1200.89 万亩，鼠害治理 3100 多万亩，水土流失治理面积 500km²，生态移民 55773 人，13.16 万人的饮水问题将得到解决。同时，建设草地保护配套工程与森林草原防火、保护区管理设施，加强小城镇基础设施建设，提高人工增雨、科技支撑与生态监测能力。三江源自然保护区建立以来，保护区管理机构和森林公安机关多次开展“三江源行动”等专项打击行动，严厉打击破坏森林和野生动物资源的违法犯罪活动，有效保护了三江源地区自然资源和自然环境。《青海省三江源自然保护区生态保护和建设总体规划》的实施，将有效保障“中华水塔”的安全，使区域的生态得到改善，为各种野生动植物提供良好的栖息生长环境。



图 6-1 水母雪莲

(照片来源：李迪强、李建文主编，
《三江源生物多样性》)



图 6-2 重冠紫菀

(照片来源：李迪强、李建文主编，
《三江源生物多样性》)

山东省滨州贝壳堤岛与湿地系统自然保护区是目前该市唯一的国家级自然保

保护区。该保护区位于山东省无棣县境内沿海区域，总面积 8 万余公顷。其古贝壳堤位于县城北 60km 处，与河北省的古贝壳堤相连，组成了国内独有、全球罕见的贝壳堤滩脊海岸，与美国路易斯安那州古贝壳堤、南美苏里南古贝壳堤并称世界三大古贝壳堤，距今已有 2000 多年的历史。该保护区属海洋自然遗迹类型，处于暖温带季风气候区，气候温和，四季分明，分布着大面积的滩涂、沼泽，形成了独特的泥质海岸湿地生态，是东北亚内陆和环太平洋鸟类迁徙的重要“中转站”、越冬栖息地和繁殖地。国家一、二级保护动物黑颈鹤、大鸨、大天鹅、小天鹅、白头鹤、鸳鸯、灰鹤等以及中日保护候鸟及其栖息环境协定中所列的长耳鸮、短耳鸮、家燕等鸟类在保护区内都有分布。另外，保护区内丰富的生物资源、湿地资源、景观资源是研究海岸线变化、黄河变化、贝壳堤岛形成演化、湿地类型的重要基地，具有重大的科研价值、生态意义和广阔的开发价值。

2005 年开春以来，黄河三角洲国家级自然保护区的黄河故道内，出现了上万只白天鹅聚集在一起栖息的罕见奇观。黄河三角洲国家级自然保护区内的湿地是世界上暖温带保存最完整、最年轻的湿地生态系统。近几年，保护区筹资 1170 余万元用于湿地生态的恢复工程，修筑围堤补充淡水、蓄积雨水，并加强对胜利油田石油勘探开发的管理，尽可能减小对生态环境的破坏。截至 2004 年底，已有 4730hm² 湿地全部恢复了原貌，芦苇面积增加到 5.2 万公顷，保护区内野生植物达 407 种，鸟类数量增加到 291 种。日益优越的生态条件和充足的食物来源，使该地区成为东南亚内陆和环太平洋鸟类迁徙的重要“中转站”、越冬栖息地和繁殖地，每年都有近百万只鸟到这里越冬。

秦岭是中国南北自然地理环境的天然分界，是巨大的天然“生物基因库”。在珍稀野生动物资源丰富的陕西省秦岭地区，人类为动物让出了更多空间，大熊猫、朱鹮等野生动物的生活家园正在日益扩大。据陕西佛坪自然保护区管理局资料，陕西省大熊猫种群数量第一、二次调查结果分别是 237 只和 241 只，而 2003 年完成的第三次调查结果是 273 只。大熊猫分布在秦岭山脉的周至、太白、留坝、宁强、城固、洋县、佛坪、宁陕 8 个县的 20 个乡镇，其中城固、留坝、宁强 3 县是新发现的分布县。秦岭大熊猫分布区的最北界比历史记录向北延伸了 13km，大熊猫栖息地总面积由第二次调查的 113454hm² 增加至 347864hm²。被誉为“东方宝石”的世界濒危珍稀动物朱鹮，其种群也有了较大的发展。2001 年，秦岭南坡建立了陕西洋县朱鹮保护区，使这一濒危物种得到较快繁殖，目前野外种群达到 300 多只，人工饲养 300 多只。现在，洋县又建成储溪河库区、邓家庙库区、溢水河流域三大湿地，为境内的野生朱鹮提供了良好的觅食生存环境。地处秦岭中段南坡的佛坪自然保护区是以保护大熊猫及其栖息地为主的森林和野生动物类型自然保护区，辖区面积 292.4km²，区内分布有脊椎动物 338 种，

高等植物 1802 种，其中有大熊猫、羚牛、金丝猴等国家一级濒危保护动物 7 种，二级保护动物 39 种。境内分布大熊猫数量 90 多只，缓冲区和核心区三官庙、西河等地平均每 1.5km² 分布有 1 只大熊猫。1985 年棕色大熊猫“丹丹”在这里被发现，被专家认为是一大奇迹。2003 年 3 月，佛坪自然保护区管理局的科研人员首次在核心区三官庙地区拍摄到两处计 11 只大熊猫聚群的场面，当年秋季又拍摄到了两只雌性大熊猫产仔育幼的场面，这一消息引起了海内外的广泛关注，先后有美国、英国、法国、日本、荷兰与澳大利亚等 10 多个国家的专家学者前来科学考察，扩大了国际影响。佛坪自然保护区成立 25 年来，以保护为中心，



图 6-3 秦岭长青自然保护区风光——溪边柳兰（金崑摄）

图 6-4 秦岭长青自然保护区风光——红腹锦鸡林间漫步（金崑摄）

以科研为先导，以发展为目标，区内植物资源保存良好，动物资源特别是大熊猫、金丝猴、羚牛等一级保护动物数量稳中有升。1992年佛坪国家级自然保护区被全球环境基金会确定为具有全球性保护重要意义的A级自然保护区和《中国人与生物多样性保护行动》中最优先的生物多样性保护区，1993年首批加入了中国人与生物圈保护区网络，2002年该区被世界旅游组织——“绿色环球21”认定为生态旅游开发宝地。图6-3和图6-4反映了秦岭长青自然保护区风光。

6.4 自然保护区是濒危物种再繁殖的基地

扬子鳄已经在地球上生存了2.3亿年，与恐龙、翼手龙源出同祖，被誉为动物的活化石。扬子鳄和大熊猫一样，同属于国家一级保护动物。据史料记载，扬子鳄曾在长江中下游分布很广。到20世纪70年代，自然界野生扬子鳄总数已不到500条，濒临灭绝。扬子鳄是中国独有的珍稀动物，和美国密西西比河鳄是世界上仅存的两种淡水鳄。扬子鳄以鱼、虾等小动物为主要食物，性情温和，不会主动袭击人和大型动物。1979年，原林业部和安徽省政府联合投资186万元建立了扬子鳄养殖场，当时仅有野生扬子鳄140条。1981年扬子鳄野生卵人工孵化取得成功。1986年至今，扬子鳄的孵化率、成活率和保存率始终保持在90%以上。1988年，人工繁殖的一代鳄鱼性成熟开始产卵，标志着中国扬子鳄的人工饲养繁殖由鳄到蛋，又由蛋到鳄的整个生物周期全部完成，意义非常重大。经过20多年的人工繁育，我国唯一的扬子鳄保护区——安徽扬子鳄国家级自然保护区，其扬子鳄总数已超过9000条，同时具备每年繁殖1500条至2000条的能力，该自然保护区内的扬子鳄已脱离濒危状态。由于总面积433km²的安徽扬子鳄国家级自然保护区仅能容纳10000条扬子鳄，安徽省扬子鳄繁殖研究中心正逐步将人工养护的扬子鳄放回到野生状态。研究中心已在保护区附近选定了4个扬子鳄野生放养点，至2001年6月，已有80多条扬子鳄被投放到野生环境中，跟踪调查的结果显示，这些回到自然的扬子鳄大约有一半成功地生存了下来。

新疆北鲵是珍贵的有尾两栖类动物，2.5亿年前在准噶尔盆地曾有广泛分布。目前只分布于我国新疆和哈萨克斯坦共和国交界处极狭窄的范围内。因这一物种极为珍稀，已被列入世界自然和自然资源保护联盟红皮书和中国濒危动物红皮书。我国原无新疆北鲵分布的记录，20世纪90年代初，有关专家在我国新疆温泉县西部阿拉套山、别珍套山发现了新疆北鲵种群的分布。但由于偷捕和牲畜对新疆北鲵栖息地的踩踏，新疆北鲵数量已由刚发现时的10000尾急剧下降到不到2000尾。1997年12月，新疆维吾尔自治区人民政府正式批准建立“温泉新

疆北鲟自然保护区”，遏制了偷捕行为和牲畜对新疆北鲟栖息地的破坏。对新疆北鲟和新疆北鲟栖息地的有效保护，使新疆北鲟的种群数量迅速恢复到 10000 尾以上。

与恐龙同时代的大熊猫是世界上最著名的珍稀濒危物种之一，被称为活化石。目前，全世界野生大熊猫仅存 1590 只左右，主要分布在我国四川省、陕西省和甘肃省。我国非常重视大熊猫保护。通过多年的艰苦努力，现在在大熊猫保护上取得了以下主要成效。一是全面强化了大熊猫栖息地的保护，现在已经有 45% 的大熊猫栖息地和 61% 的野外大熊猫种群被纳入到 40 多个自然保护区，得到了较好的保护。另外，经过多年的科学研究，成功地解决了大熊猫发情难、交配受孕难、幼子成活难的人工饲养的难题。通过调查，至 2004 年 6 月，大熊猫野外种群数量从 1100 多只上升到 1590 多只，野外种群得到了恢复和发展。人工种群也有了很大的发展，现在种群数量达到了 161 只。我国大熊猫的保护取得了重要成效，自然保护区的作用功不可没。但是，当前大熊猫保护还存在很多问题，一方面是大熊猫自身的生物学特性决定了它繁殖艰难，食物链非常狭窄，自身的疾病非常多。另一方面，大熊猫的栖息地还比较特殊化，栖息环境还不太好。我国正在采取措施，进一步加大大熊猫栖息地的保护，争取使 90% 左右的大熊猫栖息地和种群数量都纳入到保护区，以得到较好的保护。对已经建成的大熊猫保护区之间，要建立起四通八达的走廊带，提高大熊猫基因交流的能力。我国采取多种措施加强对大熊猫栖息地的建设与保护，目前，大熊猫栖息的林地面积已达到 2 万多平方千米，比 20 年前增加了 50%。在与世界自然基金会合作基础上，于 1992 年制定并实施了《中国保护大熊猫及其栖息地工程》，力求从根本上解决大熊猫的保护和发展问题，并推动大熊猫科学研究向纵深发展。目前，大熊猫主要分布在四川、陕西和甘肃省的岷山、邛崃山、秦岭、凉山和相岭山等五大山系，形成五大种群，我国的大熊猫保护区野外监测体系已覆盖了这些山系。保护区作为生物多样性保护的主要手段，在大熊猫就地保护中发挥了重要作用。现在，我国已在四川、陕西、甘肃三个有大熊猫生活的省份设立了 40 多处大熊猫保护区，保护管理面积达到 1.62 万平方千米，相当于奥地利、瑞士和荷兰的国土面积总和。为防止公路、耕地和居民点将大熊猫栖息地割裂，各省份划定了近 20 条保护大熊猫的走廊带，通过人工林逐步将原来相互隔离的自然保护区连接成片，使以往生活在孤岛状态的大熊猫种群交流范围大幅度扩大，大熊猫在生活区内竹子开花死亡情况下，可以实施栖息地迁移，而这可以有效提高野生大熊猫的繁育质量。现在，在成都市近郊以及理县、彭州、都江堰等地都新发现有野生大熊猫在活动。根据四川省的规划，到 2015 年，该省的大熊猫保护区将增加到 59 个。为恢复西部生态的强力措施也为大熊猫创造了更好的生存条件，

我国政府 1998 年启动的天然林保护工程和 1999 年开展的退耕还林工程，在使熊猫栖息地森林覆盖率增加、水土流失明显减少的同时，也使大熊猫栖息地明显扩大。目前，我国有大熊猫栖息的林地面积已达到 2 万多平方千米，比 20 年前增加了 50%，野外大熊猫种群数量已经开始增加。据白水江国家级自然保护区第三次大熊猫资源调查，目前保护区共栖息有大熊猫 102 只，比 10 年前第二次调查时增加 6 只，占全省大熊猫总数的 87.2%，占全国大熊猫总数 1596 只的 6.4%。白水江自然保护区横跨甘肃省文县和武都区，是甘肃省最大的大熊猫自然保护区。自 20 世纪 70 年代以来，由于保护区境内箭竹大面积开花枯萎，不少大熊猫因食物短缺而病饿死亡，大熊猫种群数量由 200 多只锐减到 1992 年第二次调查时的 96 只。近 10 年来，当年开花枯死的数千公顷箭竹已全面复苏，大熊猫食源充足，加上保护区内天保工程、野生动植物保护及自然保护区建设工程的启动实施，使生态环境明显改善，为大熊猫创造了良好的生态环境。

朱鹮是深受中日人民喜爱的鸟类。20 世纪 80 年代初，由于朱鹮的环境受到破坏等原因，当时我国只剩下 7 只朱鹮，在日本也没有几只，保护朱鹮受到了我国各级政府的高度重视。一方面我国加强朱鹮栖息地的保护，通过严格的保护管理，严禁附近农业生产的水稻田施用化肥和农药，对当地群众保护朱鹮受到的损失，全部由政府给予经济补偿，另外在陕西洋县建立自然保护区，并大力加强人工饲养繁育朱鹮的研究。通过艰苦的努力，到 2004 年 6 月，我国的朱鹮野外种群已经从 7 只发展到 270 只，人工饲养的种群已经达到了 290 只。总体上看，我国朱鹮已经摆脱了濒危。在我国加强自身朱鹮保护的同时，为了促进中日两国人民的友谊，江泽民主席、朱镕基总理曾向日本赠送几只朱鹮，支持日本朱鹮的繁育研究。日本方面对繁育朱鹮也非常努力，现在日本的种群已经发展到了 39 只。现在我国和日本有一个很好的朱鹮合作计划，我国将进一步帮助日本解决朱鹮的繁育技术，以及下一步的朱鹮野外放归地点的选择问题。

藏羚羊是国家一级保护动物，是青藏高原独有的动物物种，分布范围以羌塘为中心，南至拉萨以北，北至昆仑山，东到青海西南部，西到中印边界。自 20 世纪 80 年代末期以来，受国际藏羚羊绒非法贸易和消费的驱使，藏羚羊遭受武装盗猎分子的大肆屠杀，数量急剧下降，种群濒临灭绝。为拯救藏羚羊，我国政府建立了国家级自然保护区，加大依法打击盗猎犯罪的力度，从而有效地保护了藏羚羊等野生动物的生存环境，藏羚羊种群数量开始回升。为了更好地保护藏羚羊的栖息地，保护藏羚羊，我国先后在青海的可可西里、新疆的阿尔金山、青海的三江源以及西藏的羌塘建立了大型的国家级自然保护区。在 2005 年年初的一次寻找藏羚羊繁殖地活动中，有关部门基本确定了位于新疆和田地区民丰县境内的西昆仑山区藏羚羊繁殖区的确切位置。此次发现的藏羚羊西部种群繁殖地是根

据国际野生生物保护协会（WCS）夏勒博士提供的线索，最终探明了这处藏羚羊繁殖区的确切位置。据初步估计，每年5月中旬至8月中旬，这里至少有5000只藏羚羊在此产仔。西藏境内和青海境内的藏羚羊群体大部分是迁徙至可可西里腹地无人区卓乃湖和太阳湖一带产仔。

横亘陕西省中南部的巍巍秦岭正在成为大熊猫、金丝猴、羚牛等许多世界珍稀濒危动物的乐园。长约800km、宽约200km的秦岭山脉，由于北缘太白山高大的山体，阻挡着北方南侵的寒流，使这里气候适宜、林木繁盛，为众多的珍稀动植物生存创造了条件。从20世纪70年代末至今，我国已在这里建成了一个面积为19.9万公顷的自然保护区群，它包括太白山、佛坪、周至、牛背梁、长青5个国家级自然保护区保护观察站，约占秦岭总面积的3.7%。1995年，秦岭自然保护区群被列入全球环境基金（GEF）资助中国自然保护区管理项目，通过埋桩定界，加强教育培训和执法巡护等，使保护工作逐步纳入科学化、规范化的轨道。由森工采伐运输企业转产建立的长青国家级自然保护区内近年已有近千名工人收起斧锯，走出大山。同时保护工作者新植冷杉等树木2000多公顷，使遭到破坏的生态环境得以恢复。据陕西省和北京大学的科学工作者普查统计，目前秦岭大熊猫种群稳定保持在230只左右，约占全国总数的1/4，羚牛、金丝猴、林麝等珍稀动物数量也有明显增加。

经过近30年的保护，海南大田国家级自然保护区内的国家一级保护动物海南坡鹿，数量由全国仅存的26头，发展到1600多头，成为我国为数不多的种群数量得到初步恢复的珍稀物种。但坡鹿集中在保护区内1.9万亩面积上，食物资源严重短缺，造成体况极端不良。2005年3月8日，海南省政府做出批示，同意将海南省东方市9万多亩山岭划为海南坡鹿新的迁地野放保护栖息地。此次划拨给大田国家保护区的东方市大田岭、玉龙岭、陈中岭等封山育林区，有93090亩面积。新划拨来的大田岭，与保护区最近的距离仅1km多，植被与大田保护区基本相似，对保护区是很好的补充。

野双峰驼是世界上仅存的野生骆驼，属于珍稀物种，是家驼的祖先，亚洲中部是野双峰驼在世界上的最后栖息地。目前世界上野双峰驼的数量仅存730~880头，这一数量比我国国宝大熊猫还少。在世界上的4个分布区内，我国的塔克拉玛干沙漠东部有40~60头，阿尔金山北麓有280~340头，罗布泊地区夏顺戈壁有60~80头，中蒙边境与蒙古西部外阿尔泰戈壁有350~400头。据新疆环境检测中心站和新疆环境保护科学研究所专家调查，由于对野骆驼保护的宣传力度不够，目前偷猎现象严重，加上天敌的影响，致使野骆驼数量近年来明显下降。为了加强保护野双峰驼，蒙古国西南部中蒙边境地区建成了戈壁公园，我国在新疆阿尔金山和甘肃安南坝也建立了野骆驼自然保护区。有关专家呼吁，要在

夏顺戈壁建立新的自然保护区。

历史上虎曾广泛分布在亚洲东部和南部。自 19 世纪以来，虎在亚洲的分布范围及数量已经明显减少，成为最受威胁的大型猫科动物之一。目前公认虎有 8 个亚种。其中巴厘虎于 20 世纪 30 年代末灭绝，里海虎于 70 年代末灭绝，爪哇虎于 80 年代末灭绝，其余 5 个亚种孟加拉虎、印度支那虎、东北虎、苏门答腊虎、华南虎现在的分布区已极度缩小，大部分亚种的分布区呈岛状，种群数量下降，处于濒危状态。老虎生境的丧失和非法盗猎活动是虎种群数量下降及分布区缩小的主要原因。估计 20 世纪初全世界的老虎共有十万只之多，但目前全世界野生的老虎仅有数千只。我国现有的 4 个虎亚种（东北虎、华南虎、孟加拉虎和印支虎）均被列入国家野生动植物拯救工程。虎拯救工程的近期目标是完善现有 15 处重点保护区的建设，新建 10 处保护区，恢复和改善虎栖息地；实施人工繁育虎野化和放归自然项目，促进隔离种群遗传联系。

至 2001 年，我国虎国家级自然保护区已达 15 处，详见表 6-4。

1998 年 9 月 30 日，福建省龙岩市梅花山国家级自然保护区建立了华南虎繁育研究中心，并筹建野化训练基地，准备实施华南虎拯救工程。2000 年 8 月 1 日福建梅花山自然保护区华南虎园开园。2002 年 10 月 30 日，梅花山自然保护区华南虎园 4 号虎顺利产下 3 只虎崽，这是 4 号虎自 2001 年 7 月以来第二次产崽，其他几只虎的交配情况也有明显好转。华南虎园先后从苏州动物园和广西桂林熊虎山庄引进三雌三雄 6 只虎进行野化豢养，经过努力，这些虎逐步摆脱了动物园习性，提前一年进入成熟期。2001 年 7 月，从桂林引进的 4 号、5 号虎交配成功，产下 3 只虎崽，存活下来的两只小虎在 2002 年末时体重已超过 100kg。

我国为保护国家一级保护野生动物——亚洲象野外种群及其栖息地付出了巨大努力，通过在亚洲象分布区建立起保护管理体系，对其野外种群及栖息地进行监测评估，并经常性开展巡护、设卡检查、公众教育和执法等一系列积极有效的保护管理措施，为全面改善栖息地条件、建立生态走廊、着手扩大繁育亚洲象种群及将来实施放归自然提供了保障，使亚洲象野外种群数量稳步增长，栖息范围进一步扩大，保护管理工作取得显著成效。根据最近的调查结果，目前亚洲象在我国的野外种群约有 150 ~ 250 头，仅分布于云南西双版纳、思茅市和临沧市一带。为加强对亚洲象野外种群及其栖息地的保护，国家相继成立了云南西双版纳、云南南滚河两个国家级自然保护区和云南思茅莱阳河一个省级自然保护区，管护着 312494hm² 栖息地，配备了 302 名专职管理人员和 300 多名护林员，对保护区进行巡护管理。同时，在保护区之外的亚洲象栖息、活动区域，建立了 34 处县、乡级野生动植物保护管理站，配备 127 名管理人员，进一步加强对亚洲象野外种群及其栖息地的保护。

表 6-4 我国虎国家级自然保护区的分布及概况

序号	名称	行政区域	保护对象	面积/hm ²	批准时间	主管部门
1	吉林长白山自然保护区	安图县、长白县、抚松县	东北虎	196465	1988	林业
2	黑龙江黑蜂自然保护区	饶河县	东北虎	270000	1997	林业
3	福建武夷山自然保护区	建安县、崇安县、光泽县、邵武县	华南虎	56528	1979	林业
4	福建梅花山自然保护区	上杭县、连城县	华南虎	22169	1988	林业
5	湖北神农架自然保护区	神农架林区	华南虎	70467	1986	林业
6	湖南莽山自然保护区	宜章县	华南虎	20000	1994	林业
7	湖南壶瓶山自然保护区	石门县	华南虎	66570	1994	林业
8	广东车八岭自然保护区	始兴县	华南虎	7545	1988	林业
9	贵州梵净山自然保护区	江口县、印江县、松桃县	华南虎	41646	1986	林业
10	贵州赤水桫欏自然保护区	遵义地区	华南虎	13300	1992	环保
11	贵州习水自然保护区	遵义地区	华南虎	48666	1997	林业
12	云南西双版纳自然保护区	景洪市、勐腊县、勐海县	印支虎	241776	1986	林业
13	西藏雅鲁藏布大峡谷自然保护区	墨脱县、林芝县、波密县、米林县	孟加拉虎	961800	1986	林业
14	云南南滚河自然保护区	沧源县	孟加拉虎	7082	1980	林业
15	浙江凤阳山—百山祖自然保护区	丽水地区	华南虎	26051	1992	林业

注：引自马建章、金崑等编著，《虎研究》。

参 考 文 献

- 1 蔡全英, 莫测辉, 王伯光等. 城市污泥和化肥对水稻土种植的通菜中多环芳烃 (PAHs) 的影响. 生态学报, 2002, 22 (7): 1091 ~ 1097
- 2 曹湊贵. 生态学概论. 北京: 高等教育出版社, 2002
- 3 崔德杰, 张玉龙. 土壤重金属污染现状与修复技术研究进展. 土壤通报, 2004, 35 (3): 366 ~ 370
- 4 陈桂珠. 石油污染土壤生物降解生态条件研究. 生态科学, 2000, 19 (4): 67 ~ 72
- 5 陈品健. 动物生物学. 北京: 科学出版社, 2001
- 6 陈建华. 进化需要宽容—生物进化的新中性学说. 自然杂志, 2000, 22 (1): 49 ~ 52
- 7 陈敏. 浅谈“协同进化”. 生物学通报, 2003, 38 (4): 31
- 8 陈辉. 生态遗传学与物种形成和进化. 陕西林业科技, 1999, (2): 77 ~ 81
- 9 陈玉成. 土壤污染的生物修复. 环境科学动态, 1999, (2): 7 ~ 11
- 10 陈英旭. 环境学. 北京: 中国环境科学出版社, 2001
- 11 陈兵, 康乐. 生物入侵及其与全球变化的关系. 生态学杂志, 2003, 22 (1): 31 ~ 34
- 12 陈小勇. 生境片段化对植物种群遗传结构的影响及植物遗传多样性保护. 生态学报, 2000, 20 (5): 884 ~ 892
- 13 邓文洪, 高玮, 宋晓东. 破碎化次生林斑块面积及斑块隔离度对大山雀繁殖成功的影响. 应用生态学报, 2001, 12 (4): 527 ~ 531
- 14 邓小丽. 生物和环境的相互作用是生物进化的动力. 生物学教学, 1997, (7): 3 ~ 5
- 15 邓雄, 杨期和等. 生物入侵的适应性进化及其影响. 中山大学学报, 2003, 42: 204 ~ 210
- 16 段昌群. 环境生物学. 北京: 科学出版社, 2004
- 17 Francisco J Ayala, James W Vanlentine. 现代综合进化理论. 胡楷译. 北京: 高等教育出版社, 1990
- 18 樊正球, 陈鹭真. 人为干扰对生物多样性的影响. 中国生态农业学报, 2001, 9 (2): 31 ~ 36
- 19 高增祥, 季荣, 徐汝梅. 外来种入侵的过程、机理和预测. 生态学报, 2003, 23 (3): 559 ~ 570
- 20 高智晟, 左斌. 鸟类对森林片段化的反应. 吉林农业大学学报, 2003, 25 (2): 211 ~ 214
- 21 耿宇鹏, 张文驹. 表型可塑性与外来植物的入侵能力. 生物多样性, 2004, 12 (4): 447 ~ 455
- 22 顾来, 陈明. 生物的进化. 生物学通报, 2004, 39 (2): 50 ~ 53
- 23 国家林业局野生动植物保护司编. 中国自然保护区政策研究. 北京: 中国林业出版社, 2003
- 24 国家林业局野生动植物保护司编. 中国自然保护区管理手册. 北京: 中国林业出版社, 2004
- 25 郝瑞彬. 生物入侵. 环境导报, 2002, (1): 46 ~ 47
- 26 韩贻仁. 分子细胞生物学. 北京: 科学出版社, 2001
- 27 何池全, 赵魁义. 湿地克隆植物的繁殖对策与生态适应性. 生态学杂志, 1999, 18 (6): 38 ~ 46
- 28 黄文几, 黄辛. 伏翼的季节性活动与温度及光等环境因子的关系. 兽类学报, 1982, 2 (2): 143 ~ 155
- 29 黄瑞复. 生态遗传学在生物多样性保护中的作用. 生物多样性, 2000, 8 (1): 13 ~ 16
- 30 季荣, 谢宝瑜, 杨冠煌, 李典谟. 从有意引入到外来入侵——以意大利蜂 *Apis mellifera* 为例. 生态学杂志, 2003, 22 (5): 70 ~ 73
- 31 金 崑. 三江源自然保护区的珍贵植物资源. 植物杂志, 2003, (4): 7
- 32 贾陈喜, 孙悦华, 方均. 甘南血雉栖息地片段化及生存现状. 中国鸟类学研究, 北京: 中国林业出版社, 2000. 38 ~ 43
- 33 姜汉侨, 段昌群, 杨树华等. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004

- 34 孔垂华, 胡飞. 植物化感(相生相克)作用及其应用. 北京: 中国农业出版社, 2001
- 35 李博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000
- 36 李荫堂. 地球环境概论. 北京: 气象出版社, 2003
- 37 李宏俊. 动物与植物种子更新的关系. 生物多样性, 2000, 8(4): 405~410
- 38 李典谟, 周立阳. 协同进化——昆虫与植物的关系. 昆虫知识, 1997, 34(1): 45~49
- 39 李俊年, 刘季科. 植食性哺乳动物与植物协同进化研究进展. 生态学报, 2002, 22(12): 2186~2193
- 40 李绍文. 生态生物化学. 北京: 北京大学出版社, 2001
- 41 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002
- 42 李准. 进化论教程. 北京: 高等教育出版社, 1990
- 43 李迪强, 李建文. 三江源生物多样性. 北京: 中国科学技术出版社, 2002
- 44 林育真. 生态学. 北京: 科学出版社, 2004
- 45 刘登义, 王友保, 张徐祥. 污灌对小麦幼苗生长及活性氧化代谢的影响. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1319~1322
- 46 刘国华等. 中国生态退化的主要类型. 生态学报, 2000, 20(1): 23~31
- 47 刘志瑾, 任宝平. 关于物种形成机制及物种定义的新观点. 动物分类学报, 2004, 29(4): 827~830
- 48 刘明玉, 王奉友, 万冬梅. 蚂蚁科学. 沈阳: 辽宁大学出版社, 2002
- 49 罗维祯, 王德利. 生物进化与特化. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2351~2354
- 50 Masatoshi Nei, Sudhir kumar. 分子进化与系统发育. 吕保忠等译. 北京: 高等教育出版社, 2002
- 51 马绍宾, 李德铎. 高等植物的散布与进化. 云南植物研究, 2002, 24(5): 569~582
- 52 马建章, 金崑等. 虎研究. 上海: 上海科技教育出版社, 2003
- 53 潘宝平. 生物进化理论的新进展. 生物学通报, 2002, 37(2): 8~10
- 54 裴新澍. 生物进化控制论. 北京: 科学出版社, 1998
- 55 彭奕欣, 黄诗笺. 进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1997
- 56 钱易, 唐孝炎. 环境保护与可持续发展. 北京: 高等教育出版社, 2000
- 57 曲仲湘等. 植物生态学. 第2版. 北京: 高等教育出版社, 1983
- 58 孙儒泳. 动物生态学原理. 第3版. 北京: 北京师范大学出版社, 2001
- 59 尚玉昌. 普通生态学. 第2版. 北京: 北京大学出版社, 2002
- 60 尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 1998
- 61 沈银柱. 进化生物学. 北京: 高等教育出版社, 2002
- 62 陶大立, 赵大昌, 赵士洞等. 红松天然更新对动物的依赖性——一个排除动物影响的球果发芽实验. 生物多样性, 1995, 3(3): 131~133
- 63 田胜尼, 刘登义. 植物外来种的入侵及防治对策. 安徽农学通报, 2003, 9(6): 89~92
- 64 万冬梅, 高玮, 王秋雨等. 生境破碎化对丹顶鹤巢位选择的影响. 应用生态学报, 2005, 13(5): 581~584
- 65 王峥峰, 彭少麟. 植物保护遗传学. 生态学报, 2003, 1(2): 158~172
- 66 王庆仁, 崔岩山, 董一婷. 植物修复——重金属污染土壤整治有效途径. 生态学报, 2001, 21(2): 326~331
- 67 武正军, 李义明. 生境破碎化对动物种群存活的影响. 生态学报, 2003, 23(11): 2424~2435
- 68 谢宗强, 陈志刚, 樊大勇等. 生物入侵的危害与防治对策. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1795~1798
- 69 许凯扬, 叶万辉. 群落可入侵性及环境胁迫. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(1): 75~82

- 70 徐汝梅, 叶万辉. 生物入侵理论与实践. 北京: 科学出版社, 2003
- 71 许学工, Paul F. J. Eagles, 张茵. 加拿大的自然保护区管理. 北京: 北京大学出版社, 2000
- 72 严胜荣, 张云峰. 自然选择新图景——兼谈必然性和偶然性在生物进化中的作用. 自然辩证法研究, 2000, 16 (5): 6~10
- 73 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004
- 74 张均. 生物进化. 北京: 北京大学出版社, 1998
- 75 张树义. 协同进化——竞争、捕食、拟态. 生物学通报, 1997, 32 (1): 19~21
- 76 张树义. 执子之手, 与子偕老——论动植物协同进化. 人与自然, 2002, 34 (1): 38~41
- 77 张晓爱, 赵亮, 康玲. 生态群落物种共存的进化机制. 生物多样性, 2001, 9 (1): 8~17
- 78 张秀娟. 转基因作物潜在生物入侵问题. 世界环境, 2004, (1): 47~50
- 79 曾北危. 生物入侵. 北京: 化学工业出版社, 2004
- 80 周志华. 生命起源和生物进化的偶然性与必然性. 广西社会科学, 1996, (3): 54~57
- 81 Alexander V. Konarev. Interaction of insect digestive enzymes with plant protein inhibitors and host-parasite co-evolution. Euphytica, 1996, 92 (1~2): 89~94
- 82 Alberts B, Johnson A, Lewis J, et al. Molecular Biology Of The Cell. New York: Garland Science, 2002
- 83 Bernardi G. The human genome: Organization and evolutionary history. Annu. Rev. Genet., 1995, 29: 445~476
- 84 Brian Charlesworth. Adaptive evolution: The struggle for dominance. Current Biology, 1998, 8 (14): 501~504
- 85 Comeron J M, M Aguade. An evaluation of measures of synonymous codon usage bias. J. Mol. Evol., 1998, 47: 268~274
- 86 Diana E Marco, Sergio A. Páez, Sergio A. Cannas. Species Invasiveness in Biological Invasions: A Modelling Approach. Biological Invasions, 2002, 4 (1~2): 193~205
- 87 Elzanowski A, J Ostell. The genetic codes. National Center for Biotechnology Information (NCBI), Bethesda, MD, 1996
- 88 Fitch W M. Networks and viral evolution. J. Mol. Evol., 1997, 44: S65~S75
- 89 Graig A Stockwell&Andrew P Hendry. Contemporary evolution meets conservation biology. Trends in Ecology and Evolution, 2003, 18 (2): 94~101
- 90 Galtier N, M Gouy. Inferring pattern and process: Maximum-likelihood implementation of a nonhomogeneous model of DNA sequence evolution for phylogenetic analysis. Mol. Biol. Evol., 1998, 15: 871~879
- 91 Hans-Rolf Gregorius. A single-locus model of speciation. Acta Biotheoretica, 1992, 40 (4): 313~329
- 92 Herbert Hurka, Walter Bleeker, Barbara Neuffer. Evolutionary Processes Associated with Biological Invasions in the Brassicaceae. Biological Invasions, 2003, 5 (4): 281~292
- 93 Hartl D L, A G Clark. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1997
- 94 Hughes A L, M Yeager. Natural selection and the evolutionary history of major histocompatibility complex loci. Front. Biosci., 1998, 3: 509~516
- 95 Ingo Kowarik. Human Agency in Biological Invasions: Secondary Releases Foster Naturalisation and Population Expansion of Alien Plant Species. Biological Invasions, 2003, 5 (4): 293~312
- 96 J Kniskern, M D Rausher. Two modes of host-enemy coevolution. Population Ecology, 2001, 43 (1): 3~14

- 97 J A Shapiro. A 21st Century View of Evolution. *Journal of Biological Physics* ,2002 , 28 (4) : 745 ~ 764
- 98 Jermann T M , G Opitz J. Stackhouse and S. A. Benner. Reconstructing the evolutionary history of the arto-dactyls ribonuclease superfamily. *Nature* , 1995 , 347 : 57 ~ 59
- 99 Brookfield J F Y. Evolution : What determines the rate of sequence evolution ? *Current Biology* , 2000 , 10 : 410 ~ 411
- 100 Jukka Jokela , Erkki Haukioja. Evolution of Strategies to Stay in the Game. *Biology and Philosophy* , 2000 , 15 (2) : 177 ~ 196
- 101 Keith A. Kvenvolden. Natural evidence for chemical and early biological evolution. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* , 1974 , 5 (1 ~ 2) : 71 ~ 86
- 102 Massimo Di Giulio , Mario Medugno. The Robust Statistical Bases of the Coevolution Theory of Genetic Code Origin. *Journal of Molecular Evolution* , 2000 , 50 (3) : 258 ~ 263
- 103 Mary C. Stiner. Carnivory , Coevolution , and the Geographic Spread of the Genus Homo. *Journal of Archaeological Research* , 2002 , 10 (1) : 1 ~ 63
- 104 Moriyama E N , J R Powell. Codon usage bias and Trna ABUNDANCE IN *Drosophila*. *J. Mol. Eval.* , 1997 , 45 : 514 ~ 523
- 105 Osamu Sakura. Similarities and Varieties : A Brief Sketch on the Reception of Darwinism and Sociobiology in Japan. *Biology and Philosophy* , 1998 , 13 (3) : 341 ~ 357
- 106 Osawa S. Evolution of the genetic code. Oxford : Oxford University Press , 1995
- 107 Paul Sniegowski. Evolution : The genomics of adaptation in yeast. *Current Biology* , 1999 , 9 (23) : 897 ~ 898
- 108 Peter Hammerstein. Darwinian adaptation , population genetics and the streetcar theory of evolution. *Journal of Mathematical Biology* , 1996 , 34 (5 ~ 6) : 511 ~ 532
- 109 Raphael Falk. Between beanbag genetics and natural selection. *Biology and Philosophy* , 1990 , 5 (3) : 313 ~ 325
- 110 Ron Amundson. Typology Reconsidered : Two Doctrines on the History of Evolutionary Biology. *Biology and Philosophy* , 1998 , 13 (2) : 153 ~ 177
- 111 Robert P Clark. Globalization and Biology ; The Role of Coevolution in the Process of Global Change. *Global Change & Human Health* , 2001 , 2 (2) : 120 ~ 132
- 112 Schaeffer S W , E L Miller. Nucleotide sequence analysis of Adh genes estimates the time of geographic isolation of the Bogota population of *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 1991 , 88 : 6097 ~ 6101
- 113 T I Hayashi , M Kawata. Evolution of postmating isolation : comparison of three models based on possible genetic mechanisms. *Population Ecology* , 2001 , 43 (2) : 179 ~ 188
- 114 Ulrich Kutschera , Karl J Niklas. The modern theory of biological evolution : an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* , 2004 , 91 (6) : 255 ~ 276
- 115 Wolfe K H , P M Sharp , W-H Li. Mutation rates differ among regions of the mammalian genome. *Nature* , 1989 , 337 : 283 ~ 285

内 容 提 要

生物需要生存在一定的环境中。一方面，其生存时时刻刻都在受到环境的制约和影响，面对已然改变了的环境，绝大部分生物均能做出适应性的调整，从而在适应中达到物种发展与进化的目的；另一方面，环境也会因为生物的存在而发生或大或小的变化，在环境变化与生物适应进化的交互发展中，生命得以延续。本书全面、系统地宏观到微观，多角度、深层次地探讨了全球环境变化及环境改变与生物进化的关系等问题。共分六章，包括环境与全球环境问题、环境因子与生物、物种形成与进化、人类活动与生物进化、生物在分子和微观水平上的进化，最后论述了自然保护区与生物的生存发展。

本书可作为高等院校环境科学、生态学、保护生物学、进化生物学等相关学科的教学参考书，也适合从事环境保护和生物保护工作的人员阅读。