

# 生態學(Ecology)

## 第一章、緒論(Introduction)

Ecology is the study of the interactions between organisms and their environment. (王瑞香, p.25)

There are four identifiable subdivisions of scale which ecologists investigate: (王瑞香, p.30)

-considering the response of individuals to their environments;

-examining the response of population of a single species to the environment, and considering processes such as abundance and fluctuations; (王瑞香, p.63)

-the composition and structure of communities (the populations occurring in a defined area); (王瑞香, p.56)

-the processes occurring within ecosystems (the combination of a community and the abiotic components of the environment), such as energy flow, food webs and the cycling of nutrients. (王瑞香, p.45)

environment -- The place in which an organism lives, and the circumstances under which it lives. Environment includes measures like moisture and temperature, as much as it refers to the actual physical place where an organism is found.

ecosystem -- All the organisms in a particular region and the environment in which they live. The elements of an ecosystem interact with each other in some way, and so depend on each other either directly or indirectly.

habitat -- The place and conditions in which an organism lives. (王瑞香, p.55)

niche -- The portion of the environment which a species occupies. A niche is defined in terms of the conditions under which an organism can survive, and may be affected by the presence of other competing organisms. (王瑞香, p.55)

food chain / food web -- All the interactions of predator and prey, included along with the exchange of nutrients into and out of the soil. These interactions connect the various members of an ecosystem, and describe how energy passes from one organism to another.

Ecotones -- The boundaries of individual species, communities and biomes are not distinct and abrupt, but blurred and gradual. (王瑞香, p.54)

Biomes merge into one another along ecotones. (王瑞香, p.248)

羅勃特·麥克阿瑟(Robert MacArthur)用雙筒望遠鏡觀察共同生活在北美洲北部雲杉林之五種林鶯，栗頰林鶯(*Dendroica tigrina*)、橙胸林鶯(*D. fusca*)、黑喉綠林鶯(*D. virens*)、栗胸林鶯(*D. castanea*)、黃腰白喉林鶯(*D. coronata*)，都是大小和外型相近、以昆蟲為食的鳥。但其取食區依序由上而下排列。

根據高斯原理(Gause's principle, 1932)，指近緣(或在其他方面相似)物種的生態分離(ecological separation)。理論上，凡生態需求相同的物種，必然會相互競爭，如何能共同生存在相同的森林之中？

道格拉斯·莫斯(Douglass Morse, 1980, 1989)之林鶯生態學，當林中黑喉綠林鶯(*D. virens*)不存在時，黃腰白喉林鶯(*D. coronata*)的覓食區便會向上遷移。莫斯認為雲杉林之五種林鶯各有其取食區域，是靠物種間的「侵犯互動(aggressive interaction)」來維持。

邊德·海恩瑞希(Bernd Heinrich, 1979, 1993)之土蜂(bumblebee)生態研究，土蜂分布於寒冷區域，在寒冷環境裡如何保持胸甲(thorax，即內有飛翔肌肉的身體部分，是翅和腳著生部位)的暖和，其估量覓食土蜂的能量收支。也在實驗室內測得環境溫度與土蜂胸甲體溫上昇速率的關係。

納里尼·納德卡爾尼(Nalini Nadkarni, 1981, 1984)探索熱帶雨林的樹冠層(canopy)。雨林樹冠層的營養儲蓄與其上的附生植物(epiphyte)有關。近年來提供了接近森林樹冠層的工具(吊車、露天箱)。

京恩·萊肯斯(Gene Likens)&赫伯特·波爾門(Herbert Bormann, 1994, 1995)經由砍伐集水區森林，探討森林對營養收支的影響。

植群變遷：得自花粉紀錄與模式製作的資訊。

馬格麗特·大衛斯(Margaret Davis)是一古生態學家，從湖泊中取出沉泥樣品，其內的花粉可以協助找到過去數千年來生長在湖泊近處植物變遷之證據。12000年前湖泥內是雲杉類(*Picea* spp.)，8000年前湖泥內是水青岡(*Fagus grandifolia*)，2000年前湖泥內才出現栗樹(chestnut)，1920年栗樹感染枝枯病(blight)死亡。質疑阿帕拉契山脈是北美洲落葉林的多樣性中心之說法。

問題：

1. 地景設計領域學者對於環境的分類方式？(王瑞香, p.10)
2. 簡述生物圈二號(biosphere-2)的實驗。(王瑞香, p.15)
3. 維生環境(life-support environment)與維生系統(life-support system)的區別。(王瑞香, p.14)
4. 何謂點源污染(point-source pollution)與非點源污染(nonpoint-source pollution)。(王瑞香, p.24)
5. 說明生態學的級系(ecological hierarchy)。(王瑞香, p.30)
6. 說明與生態學相關的界面學科(interface fields of ecology)。(王瑞香, p.33)

#### Chapter 1 What is Ecology? (Molles, 2002)

麥克阿瑟與莫斯的研究顯示了野外研究如何能闡明生態的重要問題？

一九九五年，麥克阿瑟研究共同生活在北美洲兩處北部雲杉的五種林鶯：栗頰林鶯、黃腰白喉林鶯、黑喉綠林鶯、橙胸林鶯及栗胸林鶯。這些林鶯主要取食樹幹與樹葉上的昆蟲。結果從他的定量觀察中顯示，那五種林鶯會分別取食雲杉林的不同區域：栗頰林鶯的取食區主要是樹頂的新生針葉與嫩芽區域，橙胸林鶯的取食區與栗頰林鶯有相當大的重疊，但是後者的範圍延伸到樹林更靠近地面的區域。黑喉綠林鶯的取食集中在樹林的內部區域。最後，黃腰白喉林鶯的取食大部分在樹的地面內側及樹的低處。他的觀察指明，這些林鶯雖然共同生存在相同的森林中，但是他們取食的區域卻是森林的不同區位，他的結論是，在不同區位的取食行為可能會降低雲杉林內林鶯之競爭。

另外一位道格拉斯·莫斯的研究也大大的推進了林鶯生態學。他的研究是在比較出現或未出現其他林鶯物種時，林鶯取食區域的可能性。他比較緬因州內陸的雲杉及該州外小島的林鶯取食區域。這小島上的兩種林鶯(黑喉綠林鶯及黃腰白喉林鶯)也棲息在麥克阿瑟的試驗區內。莫斯發現黑喉綠林鶯不論在內陸或小島上都能維持相似的取食區域；相反的，小島上的黃腰白喉林鶯，在缺乏黑喉綠林鶯的條件上，其取食區域會向上方移動。黃腰白喉林鶯為何在有黑喉綠林鶯存在時不會向樹的上方遷移呢？莫斯他發現雲杉的林鶯類各有其取食區域是靠物種間的「侵犯互動」來維持的。

他們的研究拍出科學研究的重要性不但可直接教導我們關於自然之事，而且還能激起我們行其他的研究,進而提升我們的了解。

何謂生態(過渡)交會區(ecotones)與邊緣效應(edge effect)？

布魯士·米爾恩(Bruce Milne)及同事(1996)理論分析植群的時空變遷，最近研究集中在生態(過渡)交會區，小塊區破碎地景，變成樹冠層連續地景的關鍵密度，此可做為鑑定一類植群轉變為另一類植群的關鍵環境條件。

問題：

2.簡述生物圈二號(biosphere-2)的實驗。(王瑞香, p.15)

生物圈實驗失敗

自給自足生態系、混凝土壤事、25種小動物滅絕19種

科學家的分析報告說，耗資兩億美元在美國亞利桑州進行的「生物圈二號」實驗計畫終告失敗，係因其混凝土吸收二氧化碳，破壞氧氣來源，使裡面人員沒有足夠的氧可呼吸。

「生物圈二號」實驗旨在創造一個封閉但自給自足的生態系，原先的構想是一個以玻璃圍起來、運作自如的原始地球的翻版，後來卻變成一個二氧化碳充斥而藤蔓叢生到不可收拾的地方；蟑螂、螞蟻及美洲大蟲斯滋生。

明尼蘇達大學科學家提爾曼和洛克斐勒大學、哥倫比亞大學另一位科學家科恩在今天出版的「科學」雜誌上發表這篇分析報告。

「生物圈二號」，是由德州石油業鉅子貝斯出資在美國亞利桑那州奧瑞科構築。依照設計，其中有土壤、水、空氣與動植物；原本希望它是個自給自足的生態系統，不假外求便足以維持八名研究人員的生存。

在佔地約三英畝的設施內，有若干迷你森林、湖泊、河流和一個迷你海洋，率皆模擬維持地球生存的自然體系。一九九一年，八名人員被送進「生物圈二號」從事研究，本來預期他們將與外界隔絕兩年，自行生產糧食，呼吸與同棲期間的植物所釋出的氧氣，並飲用經由自然程序潔淨的水。

提爾曼指出，但不到十八個月後，事情已經很明顯、該體系極端失衡。氧氣的濃度從百分之廿一降至百分之十四，與海拔一萬七千五百呎處的情形差不多，不足以讓該八名人員維持體能，只好打開「生物圈二號」，打進氧氣，以便完成兩年的實驗。結果，廿五種小動物中，仍有十九種滅絕；為植物傳播花粉的昆蟲也死光光，那些植物也因而無法繁殖。

3.維生環境(life-support environment)與維生系統(life-support system)的區別。(王瑞香, p.14)

維生環境:維持生命的周遭環境,地球上所有生命都依賴其周遭環境而生活。此供應一地區人類生活所需之環境,可稱之為維持生命的環境,簡稱「維生環境」,或是「維生體系」,亦可稱作「生態環境」

維生系統:生物體內可自行維持延續生命的系統

4.何謂點源污染(point-source pollution)與非點源污染(nonpoint-source pollution)。(王瑞香, p.24)

點源污染:如家庭、社區製造出來的垃圾污染等較不會擴大,較易控制。

非點源污染:如釣魚、農業、露營製造出來的垃圾污染會隨著河流擴散而污染到整個河川生態者,甚至會藉由空氣污染全球。

## 生物與環境(Organisms and Environments)

environment -- The place in which an organism lives, and the circumstances under which it lives. Environment includes measures like moisture and temperature, as much as it refers to the actual physical place where an organism is found. (指生物體外部的全部環境要素)

Ecological factors (環境因子中對生物起作用的因子)

Climate(王瑞香, p.247)

Water(王瑞香, p.122, 271)

Temperature(王瑞香, p.92, 138, 275)

Radiation(王瑞香, p.83, 92, 875)

Nutrients(王瑞香, p.52, 262)

Soil(王瑞香, p.149)

Fire(王瑞香, p.148)

Pollutants(屬於人為因子, 王瑞香, p.158、p.279)

Liebig's law of the minimum (Justus Liebig, 1840, 王瑞香, p.144)

Law of tolerance (V. E. Shelford, 1913, 補充資料, 王瑞香, p.144)

Concept of limiting factors (王瑞香, p.144)

Homeostatic mechanisms (王瑞香, p.35)

問題：

1. 1. 舉例說明人為因子對自然界和生物的影響。(王瑞香, p.133, 138, 158)
2. 2. 何謂限制因子概念?(王瑞香, p.144)
3. 3. 何謂生物體的內環境穩定(homeostasis)機制?生態的維持流動(homeorhesis)機制?(王瑞香, p.35, 71, 72)
4. 4. 舉例說明生態指標(ecological indicators)。(王瑞香, p.145)
5. 5. 舉例說明生物體的生物時鐘(biological clock)現象。(王瑞香, pp.147-148)
6. 6. 簡述台灣的土壤類型,舉例說明之。(王瑞香, pp.152-153)

## Chapter 2 Life on Land (Molles, 2002)

2-1. Daniel Janzen(1981a, 1981b)提出象耳樹的種子曾經靠距今 10,000 年前的洪積世(Pleistocene)而現已滅絕的數種大型動物來散播。過去應該有其他植物物種與大型食植性動物一直維持類似的關係。你認為從洪積世哺乳類動物滅絕到其他大型食草動物(如馬)引進這段期間,此類植物物種的分布是如何持續變遷的?五百年前馬引進當地後,是如何影響該植物物種的分布?你如何驗證你的看法?

從洪積世哺乳類動物滅絕後至其他大型食草動物引進前的這段期間,假設皆無其他可能的散播動物存在當地環境中,則象耳樹的物種分布應當是呈區塊狀的分布,依象耳樹的樹勢大小而可能會向外逐漸擴展出去,但此種擴展是非常緩慢的。而在五百年前,馬引進當地後,則象耳樹便被加速向外延伸存在的範圍,打破先前存在的區塊狀分布範圍。

驗證:因象耳樹的樹型是呈蕈狀,樹枝向外延伸很長,而此有助於其將種子散落到較遠的區域,但因為僅散落到枝條延伸之處,且受土壤營養被吸收而會逐漸缺乏的情形,故只有當老樹已無法生長下去,新苗才能取代原有老樹而繼續繁衍下去。若老樹仍在,則落下的種子因無法與之競爭而不能長成一株大樹。因為先前的區塊分布,加上五百年前馬才引進,故象耳樹才會呈現目前零星分布狀況。

2-2. 試繪一個典型的土壤剖面,並標示其主要土層.試述各土層的特性

經由各種成土作用，土壤會逐漸形成幾個層次，若從土壤表層由上而下做垂直切面，稱為土壤剖面。從土壤剖面可清楚地看到顏色、質地及結構都不同的數個層次，除顯示各種成土作用的強弱、成土時間的長短等，也是土壤分類的重要依據之一。

土層從上到下依序為 O、A、B、C 四層，它們的特性如下：

O 層：其最表面一層是由墜落不久的有機物構成，而下面的部份是由相當破碎及部份分解的有機物構成。又可稱作有機層。

A 層：由礦物和來自 O 層有機物混合而成。A 層和 O 層是生物活動的強烈區域。A 層含有豐富的無機營養物質，其內的黏粒、鐵、鋁、矽酸鹽、腐植質，常因為淋溶作用下，往下沉澱在 B 層。

B 層：含有自 A 層淋溶而來的物質，這些物質沉澱在 B 層使其呈現特有的顏色和明顯的帶狀分布類型。

C 層：為土壤剖面的最底層，由已風化的母質構成，因為 C 層的分解作用不如 A 層和 B 層完全，所以可能含有許多碎石，而未風化的母質(R 層)通稱為基岩。

2-3. 試敘述全球大氣加熱作用與大氣環流現象，在熱帶產生大雨的機制為何？在溫帶緯度區域產生高降水量得機制為何？再熱帶產生低降水量的機制又為何？

地球上溫度的差異多源自地表的不均勻太陽加熱作用，此不均勻加熱作用是由於地球的圓球形狀及地球主軸繞太陽得軌道角度所致，地表加熱作用與大氣驅動了大氣環流並影響降雨的類型。

太陽在赤道加熱空氣，使空氣膨脹而上升，此暖濕氣團上升後會變冷，由於冷空氣比暖空氣含較少的水氣，上升氣團內的水便凝結成雲，在熱帶環境處便降下大雨；而後，此赤道氣團停止上升，並分散到南北兩半球，因為該氣團所含的水氣已很少故變的很乾燥，又因向南北散布，所以變冷，密度就增加，最後下沉回約 30 度南北緯的位置，此氣團經過陸地時會抽取水氣，這個過程的流動成了沙漠地區，南北緯 30 度的空氣分別向赤道移動變完成了大氣環流

自南方上升的暖濕空氣與自北方上升的冷空氣相遇，並上升到低緯度的沙漠地區水氣變會冷凝成雲，使得溫帶地區有豐沛的降水，自溫帶地區上升的空氣向高緯度的南北上空散布，完成大氣環流的中、高緯度氣圈。

2-4. 試就太陽的方位對地球造成大氣環流與季節變化，來解釋熱帶旱林(tropical dry forest)與熱帶疏樹大草原(tropical savanna)生物群落區系上明顯的季節雨。(提示：此兩生物群落區系的雨季為何在較暖月份發生？)

答：在熱帶旱林(tropical dry forest)因為它的緯度位在於 10 到 25 度，所以在這熱帶的對流就很旺盛了，所以容易形成大量的季節雨。

在熱帶疏樹大草原(tropical savanna)也因為它是位在緯度 10 到 20 度，除了因為蒸發旺盛外，還有因為雨量集中再夏季而且會有強烈的閃電照成的不定時火，燃燒了地表的植被照成大量的灰，而到了大氣層就變成了介質使得水氣凝結照成大量的雨量。

2-5. 本書集中討論生物群落區係在緯度的分佈。緯度溫度及降水量三者相當能預測彼此的關係，提供了緯度與諸生物群落之間的連結。其它地理位置差異可能影響溫度與降水量的分佈，進而影響生物群落區係的分佈，試說明之。

答：因為地球受太陽照光不均的關係，同一時間各地不管在降雨量、溫度、氣候上都不盡相同。而各種動物也因身體構造不同，連帶造城能夠適應的環境也跟著不同。於是再各個區域所分布的動物都各有差異，牠們所形成的群集也就都不一樣，不同的地方，生物群落區係也就不同。

2-5. 本書集中討論生物群落區係在緯度的分佈。緯度溫度及降水量三者相當能預測彼此的關係，提供了緯度與諸生物群落之間的連結。其它地理位置差異可能影響溫度與降水量的分佈，

進而影響生物群落區系的分佈，試說明之。

答：地球上溫度的差異多源自地表的不均勻太陽加熱作用。此不均勻加熱作用是由於地球的圓球形狀，及地球主軸繞太陽的軌道角度所致。太陽直射的緯度因季節而改變，此季節改變是由於環繞旋轉地球主軸並非正對著太陽的軌道面，反而是偏離垂直面有 23.5 度的傾斜緣故。由於地球對太陽的環繞旋轉的傾斜角度維持不變，所以南北半球接受的太陽能有季節上的差異。太陽直射在緯度上的季節變化造成季節的嬗遞。地表加熱作用與大氣驅動了大氣的環流，並影響降水的類型。太陽在赤道加熱空氣，使空氣膨脹而上升，此暖濕氣團上升後會變冷，由於冷氣團較暖氣團涵較少之水氣，上昇氣團內的水氣便會凝結成雲，在熱帶環境處便會下雨。最後此赤道氣團停止上升，並分散到南北兩半球。因為該氣團所含的水氣早已成為熱帶雨，故高空的氣團變得乾燥，又當此氣團向南北半球散佈並變冷密度就會增加。最後下沉回到約在地球 30 度的南北緯地面散佈。此氣團經過陸地時會抽取水氣，這個過程的流動造成了沙漠地區。

2-6. 你可能因為緯度對氣候的重要影響而建議上題之答案為緯度所致。若干植群的地理分布的早期研究，認為緯度與海拔高度在氣候變異上有直接的對應關係，而本章的討論強調緯度與海拔高度的氣候變化間有相似性。試問，在中緯度地區的高海拔處與高緯度處的高海拔之間，有哪些主要的氣候差異？

答：中緯度的高海拔處氣候溫度較低而雨量較多；高緯度的高海拔降雨量較少。

2-6. 你可能因為緯度對氣候的重要影響而建議上題之答案為緯度所致。若干植群的地理分布的早期研究，認為緯度與海拔高度在氣候變異上有直接的對應關係，而本章的討論強調緯度與海拔高度的氣候變化間有相似性。試問，在中緯度地區的高海拔處與高緯度處的高海拔之間，有哪些主要的氣候差異？

答：山脈的氣候從低處往高處遞變，但是特定的變化因緯度而異。中緯度的山脈，其較高海拔之氣候較冷而多雨；相反的，極圈的山脈及若干熱帶山脈，高海拔的降水較少。在其他溫帶地區，降水量隨海拔遞升到中海拔。

2-7. 試問，中緯度的山岳物理環境與熱帶高冷區的物理環境有何相似之處？而其間差異何在？相似之處：兩者的溫度都低，且可發現相似的植物。植物和動物的種類都會隨著山峰高度的遞增而改變、隔離。

差異之處：中緯度的山岳較熱帶高冷區冷而多雨，在一些熱帶地區降雨量隨海拔遞升至中海拔，然後再往上遞減。而且熱帶山脈的日溫範圍也較中緯度大。

2-8. 英國與其他歐洲語言將一年分為春、夏、秋、冬四季。此類表達方式充分說明溫帶中緯度的年氣候變化。(1) 試問此四季之分類法適用於全球其他地區的年氣候變化嗎？請再度參考本章的「氣候圖」，建議此類每個環境應可分為幾個季節，並命名之。

答：

(1) 否，因為每個地區所處的地理環境及緯度不同，接收太陽照射的時間跟角度也不同，氣候變化自然有差異，就算都在同一範圍的緯度，同為溫帶氣候，但依其所在位置不同，如：沿海或內陸，其氣候上也有不同之處。故此四季之分類法，並非適用於其他類型之氣候。另赤道南北相對應同一緯度的春、夏、秋、冬四季，起始月份不同，如圖 2.13(熱帶旱林)、圖 2.16(熱帶疏樹大草原)，北半球由一(Jan)至十二(Dec)月，南半球由七(July)至六(June)月。

(2)

氣候類別	位置	氣候	季節之分類
熱帶雨林 (大部分在緯度 南北緯 10 度內)	橫跨赤道兩側，由三大 地理區組成：東南亞 洲、西非洲與中、南美	圖 2.10 年平均溫度 25~27 °C；	夏季(溼熱)

	洲。 例外：(超過南北緯十度之內)中美洲與墨西哥、巴西的東南部，馬達加斯加的東部，印度南部和澳洲東北部。	年降雨量 1760~2685 mm 終年潮濕炎熱	
熱帶旱林	約分布於 10 度~25 度緯度之間。	圖 2.13 年平均溫度 26.7~29.4°C 年降雨量 1473~1808 mm 有明顯的乾季跟雨季	乾季(乾熱) 雨季(溼熱)
熱帶疏樹大草原	大部分分布在熱帶旱林的南北方赤道 10 度~20 度之間。	圖 2.16 年平均溫度 23.3~28.6°C 年降雨量 386~1534 mm 具比熱帶旱林更長的乾季，更短的雨季	乾季(乾熱)。 雨季(溼熱)，約 1~2 個月，依土壤性質不同，最長可至 5~6 月。
沙漠	分別分佈在南北緯 30 度左右。	圖 2.19 年平均溫度 3.6~28.6°C 年降雨量 15~124 mm	各個沙漠環境條件差異極大。無法大概分類之。
溫帶林地與灌叢地	分佈於緯度約 30~40 之間。大部分位於北半球亞熱帶沙漠的北方與南半球亞熱帶沙漠的南方	圖 2.22 年平均溫度 16.4~17.2°C 年降雨量 259~538 mm 秋、冬和春季氣溫低且潮濕，夏則多乾濕	夏乾冬雨 (地中海氣候)
溫帶草原	北美洲(北起加拿大西部，南止墨西哥灣，自落磯山脈到東部落葉林); 歐亞大陸：自歐洲東部迄中國大陸東部; 南半球：阿根廷、烏拉圭、南巴西和紐西蘭。	圖 2.25 年平均溫度 2.2~13.1°C 年降雨量 300~1000 mm 冬季多寒冷; 夏季炎熱。	冬(寒冷且乾燥) 夏(炎熱且多雨)
溫帶林	分佈於 30 度~55 度緯度之間，但這類生物群落位於 40 度~50 度之間。	圖 2.28 年平均溫度 8.5~12.5°C 年降雨量 650~3000 mm	春、夏、秋、冬
北寒林	分佈於北半球：從斯堪地納維亞起，往歐俄，	圖 2.30 年平均溫度	冬(長而寒，可到-70°C)

	越西伯利亞，迄阿拉斯加中部，橫越加拿大中部全境北緯 50 度與 65 度之間。	-15.8~2.2°C 年降雨量 200~600 mm 氣候多變化，低溫、 長冬，夏季短。	夏（短而熱，可到 30°C）
凍原	分佈於斯堪地納維亞的最北端，橫越歐俄、穿過西伯利亞之北，橫跨阿拉斯加與加拿大的北方。	圖 2.34 年平均溫度 -8.3~1.1°C 降雨量差異大，低於 200 mm 或超過 600 mm 者皆有。 典型的冷跟乾 溫度接受到近海調節，故不比北韓林低溫。	春（冬不嚴寒） 秋（夏不太暖）

2-9. 生物學已觀察到北寒林(boreal forest)與歐亞及北美凍原帶的物種組成相似度，大於熱帶雨林或溫帶林區的物種組成相似度。試問你是否根據圖 2.10, 2.22, 2.34 中此類生物群落區系的全球分布，說明這種對比。

熱帶雨林：全年溫暖多雨，氣候變化不大，年均溫大約在 25-27 度，降雨量 2000-4000 mm (雨量多，造成土壤貧瘠)，所以造成在動物方面在土壤上有一些能自行生活的真菌細菌和土壤動物(例如跳鼠蟲)，迅速地攝食物掉落物及動物廢物，而熱帶雨林的營養層在”樹冠”，動物則有屬於樹棲性動物和昆蟲(例如蛇、蛙、猴)所棲息的地方，植物方面則有附生植物(例如蘭、蕨...)。溫帶林地和灌木地：緯度 27-40 度，有霜害，但影響不大。春、冬、秋溫度低但是潮濕。植物方面因為夏天乾旱，所以容易發生火災，所以演化有厚實樹皮的喬木，但也有很容易引起火災的灌木。而動物方面，因為全年溫度溫和，所以後鳥和遷移性昆蟲會在此地渡冬，也有無脊椎動物和脊椎動物在此地區生活。

凍原：特色是冷、乾。但不像北寒林一樣太冷和太乾燥，雨量在在各地也差異大，有些超過 600 mm，有些也有低於 200 mm，年均溫低，所以降雨量大於蒸雨量。植物方面有蘚苔、地衣和矮柳，這些植物屬草本性植物。而動物方面，因為短夏潮濕，所以池塘和溪流有豐沛的生物(例如蚊蚋、墨蚊)。陸地上只有少部分的哺乳類動物(例如熊、狼、黃鼠類)。

2-10. 迄至今日，哪些生物群落區系受到人類的影響最深？哪些影響最淺？你如何評量人類造成的衝擊？而未來世紀的此類變遷形態的走勢如何？(你可能要用到第九章人口增長的應用與工具章節之敘述)

答：被人類影響最大的是熱帶旱林(tropical dry forest)，而在接下來的幾個世紀中，樹林面積會持續下降，因為人類無止盡的砍伐，而造成土地沙漠化。被人類影響最小的是凍原(tundra)，而接下來的幾個世紀中，會為人類慢慢的開發和利用，地底下的資源將慢慢的被人類發現，如石油或礦產等等。

太陽對地球表面的不均勻加熱作用及地軸的傾斜現象如何預測各緯度有氣候的差異？

地球上溫度的差異多源自地表的不均勻太陽加熱作用。此種不均勻的加熱作用是由於地球的圓球形狀，及地球主軸繞太陽的軌道角度所導致。因為地球為一球體，而太陽光最集中之處則為太陽當頭直射之處。但是，太陽直射的緯度卻因季節而有所改變，此季節性的改變是由於環繞旋轉的地球主軸並非正對著太陽的軌道面，反而是偏離垂直而有 23.5° 傾斜的緣故。再加上由於地球對太陽環繞旋轉的傾斜角維持不變，所以南、北半球接受的太陽能便有了季

節上的差異。在北半球的夏季，因北半球傾向太陽，故會比南半球接受較多的太陽能。北半球的夏至約在六月二十一日，那時太陽直射北回歸線(23.5°)上，而北半球的冬至則約在十二月二十一日，太陽直射在南回歸線上。在北半球的冬季，北半球因偏離太陽而傾斜，故南半球則接受較多的太陽能。春分與秋分分別約在三月二十一與九月二十三日，太陽則直射赤道，此時兩段南、北半球約接受等量的太陽輻射。

太陽直射在緯度上的季節變化因而造成季節的嬗遞。在南、北半球的高緯度地區，太陽能入射量的季節嬗遞，形成了低均溫度與短晝的冬季，及高均溫與長晝的夏季。

太陽對地球表面的不均勻加熱作用及地軸的傾斜現象，兩者綜合結果便可預測到各緯度有氣候的差異。

1. 北半球的赤道面向太陽時，產生春分。南半球則有秋分。
2. 北半球向太陽傾射時，夏季來臨。南半球斜離太陽時便有冬季。
3. 赤道面向太陽時，北半球為秋分。南半球為春分(軌道面固定傾斜 23.5°)。
4. 地球斜離太陽之北半球有冬季，斜向太陽的南半球有夏季。

問題：

#### 2. 何謂限制因子概念？(王瑞香, p.144)

限制因子(limiting factors)：生物的生存和繁殖依賴於各種生態因子的綜合作用，但是其中必有一種和少數幾種因子是限制生物生存和繁殖的關鍵性因子，這些關鍵性因子就是所謂的限制因子。任何一種生態因子祇要接近或超過生物的耐受範圍，它就會成為這種生物的限制因子。

如果一種生物對某一生態因子的耐受範圍很廣，而且這種因子又非常穩定，那麼這種因子就不太可能成為限制因子；相反，如果一種生物對某一生態因子的耐受範圍很窄，而且這種因子又易於變化，那麼這種因子就特別值得詳細研究，因為它很可能就是限制因子。例如，氧氣對陸生動物來說，數量多、含量穩定而且容易得到，因此一般不會成為限制因子(寄生生物、土壤生物和高山生物除外)，但是氧氣在水體中的含量是有限的，而且經常發生波動，因此常常成為水生生物的限制因子，這就是為什麼水生生物學家經常要攜帶測氧儀的原因。

限制因子概念的主要價值是使生態學家掌握了一把研究生物與環境複雜關係的鑰匙，因為各種生態因子對生物來說並非同等重要，生態學家一旦找到了限制因子，意味著找到了影響生物生存和發展的關鍵性因子，並可集中力量研究它。

#### 4. 舉例說明生態指標(ecological indicators)。(王瑞香, p.145)

生態指標就是一些生態變數(ecological variables)，用以描述症狀之正常或異常變化情形。一般而言，生態變數可涵括昆蟲或病原菌族群之過度成長及其相關之環境條件、樹種族群之組成情形、區塊演變動態以及干擾效應等。

生態指標環境因子即可控制生物之出現或成活，故某一生物之存在對物理環境即具有指示作用，此等生物可稱為生態指標。

- (1) 耐性範圍小者，比範圍大者，更具指標作用。此種狹幅種在生物社會中常居少數，但當環境有微小之變化時，反應特別靈敏。
- (2) 大型種比小型種更具有指示能力，因為在一定能量流動之下，大型生物之生物量較為固定。
- (3) 一族群有生態品種存在，此種指標不宜採用。
- (4) 生物社會比單一生物更具有可靠之指標，因為物理環境因子及生物因子之交互作用及補償現象，可由整體社會之組成及數量表現出來。植物社會之組成，常可顯示土地之潛在生產力。

#### 5. 舉例說明生物體的生物時鐘(biological clock)現象。(王瑞香, pp.147-148)

地球自轉一圈耗時 24 小時，因而產生了白晝黑夜。為了適應此一週期性的環境變化，生物個體都會呈現出某種週期大約為 24 小時的生理變化，例如，恆溫動物(如哺乳動物)之體溫並非整天保持不變，而是表現微秒的日週期變動，蠶蛾的羽化都集中在早上固定的時間帶等。

我們把生物體這種大約24小時週期的規律性稱作”日週期節律”(circadian rhythm, 在拉丁語中 circa 表示大約, dies 則為一日的意思)。由此可見, 生物體為了適應外在環境的週期性變化, 體內似乎有一時鐘在計時, 什麼時候作什麼事都維持一定的規律, 體內存在的這種生物節律現象又可稱為”生物時鐘(或稱生理時鐘)”。生物時鐘為一十分普遍的生物現象, 從動物植物到微生物, 體內都有生物時鐘。

…動物的活動與生物時鐘之關係…

1.黎明雞叫, 這是古代農民起床耕耘的〔時鳴鐘〕; 2. 鴛鴦、啄木鳥、企鵝、野鴨等都屬於日間活動、夜間休息的鳥類; 3. 夜間活動的鳥類有貓頭鷹、夜鷺、鷓鴣等; 4. 蝙蝠的活動都集中在晚上; 5. 蛾的羽化都集中在早上; 6. 蝴蝶的活動大多數集中在白天。

…生物時鐘為生物體內之內在計時器…

小鼠為夜間活動, 白天休息的動物。但是我們如果把小鼠與外界環境完全隔絕, 保持黑暗、常溫、食物正常供應的狀態, 此一小鼠之夜間活動狀態與一般小鼠一樣。

…哺乳動物的生理時鐘位於視束交叉上核 …

哺乳動物的中樞神經中, 有二群神經細胞被認為負責控生理時鐘的運作, 我們將之命名為視束交叉上核。如果將小鼠此一區域人為地破壞, 小鼠之生理時鐘立刻天下大亂。但此時將其他動物的視束交叉上核移植至體內, 又可恢復正常的生理時鐘。

…黑色素細胞抑制素傳遞時間信息 …

哺乳動物的視束交叉上核神經細胞發出的活動信息, 將傳遞至腦部的”松果體”, 使其合成稱為”黑色素細胞抑制素(melatonin)”的荷爾蒙。黑色素細胞抑制素也可稱為時鐘荷爾蒙, 它在夜間大量合成, 之後隨著血流運送到全身, 具有此一荷爾蒙感應器(受體)的細胞, 通過此一感應器即可間接瞭解時間。

3-1. 複習水文循環的大水體之間水的分布。淡水主要來源為何？據估計，淡水的未來有效性(即可使用量)可能會限制人口量與人類活動，試解釋之。

生物圈的水有 97% 分布在海洋，而極地冰帽與冰川佔 2%，其餘的不到 1% 為淡水。淡水的主要來源：江河，溪流及湖泊。所有水域環境的潛在威脅包括人口過度膨脹與廢棄物傾倒。淡水環境尤其容易受污染，所以未來可使用的淡水，會越來越少，人們可居住的地方也會因淡水的減少關係而遭局限，甚至人們可能會為了水的取得而發動戰爭，造成社會動盪不安。淡水的最大來源就是降雨了。水在人類體內佔了一大部分重量，而從古時候人類就是依著水而居的，有句古話說：「Water, water, everywhere, nor any drop to drink.」

3-2. 海洋面積約有  $3.6 \text{ 億 km}^2$ ，平均深度約 4000m。此系統內約有多少比例可接受足夠的光作為光合作用之用？放膽假設優氧區的深度可達 200m。

答：照射在海洋上的日輻射約有 80% 在海面 10m 被吸收，所以此處應該是光合作用最有可能大量發生的地方。故大約有  $2.5\% * 3.6 \text{ 億 km}^2$ 。

3-3. 海洋約 600 到 1000m 深度沒有光，但是許多魚類與無脊椎動物卻有眼睛。相反的，洞穴內的魚類卻是盲瞎的。試回答哪些選擇力可維持深海魚類的眼睛功能?(提示:有許多深海魚類族群是生物性發光動物)

答：照射至海上的日輻射能大約有 80% 在海面 10m 內被吸收了，而紅外光與紫外線大部分在數公尺內被吸收了，光穿透至 600m 約相當於無雲夜晚的星光亮度，有一部份的深海魚是腐食性的，一部份則是肉食性的，所以需要眼睛去捕食。而深海中很多生物是共生性的，共生發出光，用來引誘獵物，藉此特性而捕食，而洞穴中的生物則較少此種特性。

3-4. 達爾文(Darwin, 1842)是第一位提議群礁、堡礁與環礁依次是珊瑚礁發育的各階段，即自群礁、堡礁而後環礁。試簡述此發育過程是如何形成的？及如何驗證你的看法？

最初由珊瑚環繞在一座島嶼周圍生長，形成了裙礁，後來島嶼因為某些原因往下沉，而珊瑚朝外海繼續向上及向外生長，堡礁就這樣形成了，若島嶼不斷下沉到滅頂，珊瑚會依著原來島嶼的邊緣在其最頂部形成環礁。

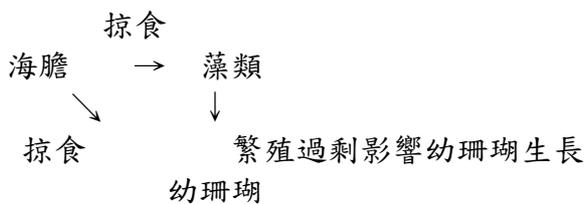
由於珊瑚必須在近海面的區域生長，故要在一定範圍深度裡找到生長地基，但像堡礁、環礁卻往往形成在離海岸甚遠的汪洋中，它們難道是靠浮力浮上來的嗎？當然不是。而且從一些環礁上能找到巨大的裂隙，明顯地證明此區的海底曾發生劇烈的變動。若要在汪洋中為珊瑚提供夠高的生長地基，就只能靠因為陸地下沉來解釋了。

珊瑚於一島或一角岸的近陸地海岸區生長，長至一定程度，便成了群礁；後來島嶼、陸地逐漸下沉，珊瑚礁仍逐漸向上向外生長，形成了堡礁；島嶼、陸地完全沉沒後，只留有珊瑚礁，此時便成了環礁的形態。

驗證：根據海洋大學海洋生物研究所教授黃將修說，造礁珊瑚須生長在清澈無污染、水深三十公尺以內的淺海，這樣供應珊瑚營養物質的共生藻，才能吸收陽光行光合作用。因此，珊瑚礁不太可能會在較深的海底處逐漸形成，而變成了環礁或堡礁的形態，其必須要經歷一段在淺海域生長的階段，此階段便可由群礁來加以銜接。

3-5. 試說明海膽取食幼小的珊瑚，卻能讓幼珊瑚可以成長？試用圖解簡述海膽、珊瑚和藻類之間的交互作用，輔助你的說明。

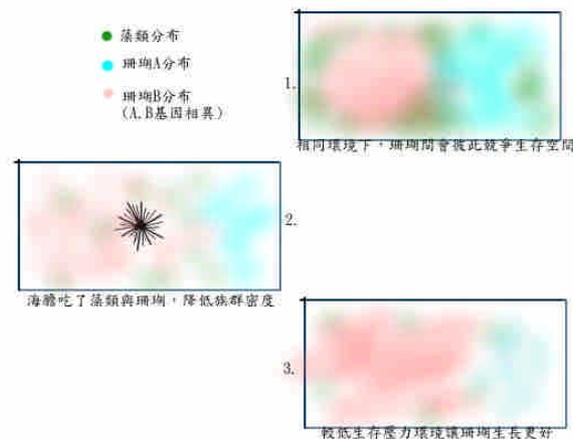
答：若是沒有海膽取食海藻，則海藻的生物量大為增殖，覆蓋了幼珊瑚成長所需的無覆蓋物之大片光區；而海藻族群若無掠食動物的控制，就會與幼珊瑚競爭空間。長期下來，若降低海膽的族群，可能也降低了珊瑚的繁殖率。故若海膽的族群維持一定，雖可能吃掉一些幼珊瑚，但相對的也會吃掉一些海藻，使的部分的幼珊瑚仍有空間可成長。



海膽不只取食幼珊瑚，同時也取食藻類。若海膽數量減少，藻類大量增殖，覆蓋了幼珊瑚成長所需的無覆蓋物之大片光區，長期下去，可能降低了珊瑚的繁殖率。

3-5. 試說明海膽取食幼小的珊瑚，卻能讓幼珊瑚可以成長？試用圖解簡述海膽、珊瑚和藻類之間的交互作用，輔助你的說明。

答：



海膽取食幼小珊瑚(如圖 2)能降低族群密度，使得珊瑚族群較沒有生存空間的壓力。圖 3 若沒有海膽抑制族群密度的話，則容易演變成圖 1 的情況。在平衡狀態下，應該是圖 2 與圖 3 間的循環。

3-6. 試比較說明與廣大環境變異接觸的歷史，會影響潮間物理的生理耐受度，與再次潮間與海洋環境的親緣物種的生理耐受度。潮間帶內的生物對不同鹽度的承受性是如何不同？

答：潮間帶位於全球的海岸線，依深度可分為數個區域：頂朝原、高潮間帶、中潮間帶與下潮間帶。潮的大小與時辰取決於日與月的地心引力，及海岸線與盆地的地理位置。潮水的升降使得潮間帶內的物理、化學環境產生急遽的變化。在潮間帶暴露與海浪、底部類型、高度及生物間的交互作用，決定了潮間帶中大部分的生物分布。

鹽沼、紅樹林與河口分佈在淡水與海水環境的過渡區，也介於海陸環境之間。沿岸的優勢為草本植群，主要分佈於溫帶極高緯度區。

3-6. 試說明與廣大環境變異接觸的歷史，會影響潮間物理的生理耐受度，與在次潮間與海油環境的親緣物種的生理耐受度。潮間帶內的生物對不同鹽度的承受性是如何不同？

答：潮間帶的鹽度差異遠大於大海的鹽度，尤以低潮期的潮塘為然。低潮期的快速蒸發作用提高沙漠帶海岸內的潮塘海水的鹽度，在高緯度的多雨海岸和熱帶的濕季，潮塘生物適應的鹽度低很多。所以潮塘內的生物和海水流過的水道中的生物也大大不同。

3-6. 試比較說明與廣大環境變異接觸的歷史，會影響潮間物理的生理耐受度，再次潮間與海洋環境的親緣物種的生理耐受度。潮間帶內的生物對不同鹽度的承受性是如何不同？

答：

「潮間帶」(intertidal zone) 是海洋與陸地的交界，也是淡水與海水的交會水域。這個區域每十二小時會因漲潮而被海水覆蓋，然後也會因退潮而乾枯。它雖然帶有極大的變動性，

卻也是許多定棲生物的住所。這個因非生物的條件而決定的區域特色，孕育了繁衍而茂盛的生物種類。「潮間帶藝術偵測站」便是試圖並置多類別與多學科，產生有如潮間帶般多樣的交互場域，來刺激並孕育藝術新的可能性與多樣性。潮間帶地區的主要無脊椎動物為紫藤斧蛤(*Donax semigranosus*)、彩虹瑁螺(*Umbonium vestiarum*)及糠蝦(Mysidacea)。潮間帶各採樣站中,以曾文溪出海口南端站,動物相最為貧瘠。

潮間帶位於全球的海岸線，依深度可分為數個區域：頂潮緣、高潮間帶、中潮間帶與下潮間帶。

下潮間帶 (lower intertidal zone) 的沙只會於低潮時才乾涸，而且只限於表面。

上潮間帶 (upper intertidal zone) 較長時間曝露於空氣中，所以泥沙乾涸的時間較長，而且亦比較深。因此，生活於上潮間帶的生物會更能適應於水份短缺的環境。

潮間帶的鹽度差異遠大於大海的鹽度，尤以低潮期的潮塘。低潮期的快速蒸發作用提高沙漠帶海岸內的潮塘海水的鹽度。在高緯度的多雨海岸以及熱帶的濕季，潮塘生物適應的鹽度低很多。

3-7.潮間帶水的含氧濃度與沙粒大小及淤泥之間的關係為何？試比較有屏障海灣內的潮塘含氧濃度與突出海岬的海岸之含氧濃度。

A.

1.潮間帶水的含氧濃度與沙粒大小及淤泥之間的關係:沙粒越大則衝向海岸的浪混入的空氣越多，海水中的含氧量越高。淤泥內的空隙水由於循環慢，與空氣混合的機會少，因此含氧量低。

2.突出海岬的海岸，含氧濃度較高；有屏障海灣內的潮塘，含氧濃度較低。

B.

因為沙粒本身得體積小有空隙，比起淤泥之間的無空隙含氧量相對較高。

由於有屏障海灣之水不易與外界水交流，比起突出海峽海岸之水之含氧量相對較低。

潮間帶在每一次低潮期皆可以接觸到空氣；一方面當衝向海邊的浪已經充分混合過，因此含氧量高。但像是顆粒較小較細的沙岸泥岸含氧量就變少了。塘潮內灣的含氧量多，因為水流平緩空氣流通，容易優氧化，可以使更多的氧存在。

3-8.根據河流連續模式，棲息在溫帶林水源區溪流的生物主要是依靠四周森林提供給溪流的有機物，根據該模式，溪流內重要的光合作用只存在河系的下游地區，試解釋之。你如何驗證河流連續模式的預測？

答：因為河流中、上游區水流快，水勢猛，植物不易在此處停留。而下游則水流較緩，大型水中植物較易在此紮根；浮游藻類也不易被水沖刷殆盡，所以光合作用主要都是在河流的下游進行。而要驗證河流連續模式的預測，最簡單實在的方法就是到實地走走觀察。

3-8.根據河流連續模式，棲息在溫帶林水源區溪流的生物主要是依靠四周森林提供給溪流的有機物，根據該模式，溪流內重要的光合作用只存在河系的下游地區，試解釋之。你如何驗證河流連續模式的預測？

答：

	上游	中游	下游
流速	湍急	中等	緩慢
水溫	低	中	高
含氧量	高	中	低
營養鹽	少	中	多
生物種類和數量	少	多	少
pH 值	偏鹼	偏酸	偏酸

- (1).河水含氧量與水溫呈負相關。供氧量一般在水溫低、河水充分混合的上游水源最高，在下游溫暖的河水則較低。
- (2).在開放的海洋區通常養分的含量低，原因是光合浮游植物、浮游動物及其他生物都沉入透光區下方的黑暗底棲層中。
- (3).雖然氣溫會隨緯度及深度的變化，不過浮游區的水溫通常仍較為寒冷。
- (4).而地球生態系中最主要的生產者以行光合浮游植物為主，它可以抗溫室效應，終止全球暖化的現象。
- (5).由於各個生物在生態系中，都極具扮演著重要的角色，可以從其棲息的生活與環境，來探討出適應於各種需求的生物種類，於是就有了『河流連續的概念』，最好驗證的方法，就是要多了解生態系的運行，並且多去觀察生命的現象，然後多提出假設，多做實驗，反覆的來進行。

3-9.湖泊的初級生產量與湖泊內棲息的生物組成會強烈影響湖泊的營養有效度，設想驗證此一概述。假如你有用不盡的資源及你可以有幾個作試驗的湖泊。

答：

- (1).觀察湖泊，假設湖泊的初級生產量與湖泊內棲息的生物組成會強烈影響湖泊的營養有效度
- (2).選取 2 個湖泊作實驗：1 個為寡養湖；1 個為優養湖。
- (3).發現：

【a】寡養湖：

充分混合低生物低生產力的湖泊，幾乎都是通氣良好的，大部分棲息著低溫及高養濃度的魚類；低營養有效度（尤其是磷、氮）只能孕育低密度的浮游植物與微管束水生植物。

【b】優養湖：

高生物高生產力的湖泊，下方分解中之有機物且耗養時會嚴重缺氧，大部分棲息著耐高溫及低養濃度的魚類；高營養有效度（尤其是磷、氮）可以孕育高密度的浮游植物與微管束水生植物。

- (4).證明假設成立：湖泊的初級生產量與湖泊內棲息的生物組成會強烈影響湖泊的營養有效度。

3-9.湖泊的初級生產量與湖泊內棲息的生物組成會強烈影響湖泊的營養有效度，設想驗證此一概述。假如你有用不盡的資源及你可以有幾個作試驗的湖泊。

答：

- (1) 用 3 個湖泊，1 個種滿浮游植物，1 種重 1/2 浮游植物，另一種全部種任何植物；且均養殖同種魚類，幾天後測湖泊的營養有效度。
- (2) 用 3 個湖泊，種植等量水生植物，1 個養殖需養量高的魚類，1 個養殖需養量低的魚類，另一則不養任何魚類，幾天後測湖泊營養有效度。

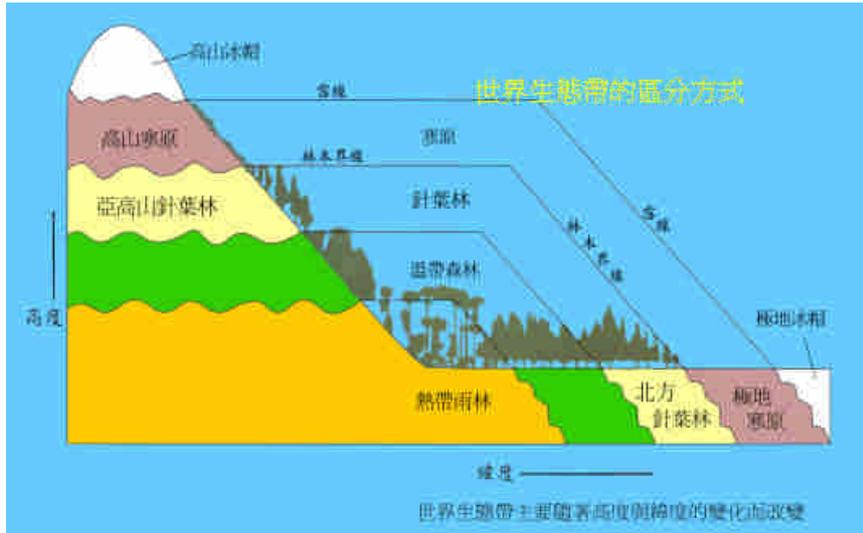
3-10.生物的交感作用會影響湖泊的生態系.五大湖區的近代史是如何認為湖泊內的物種會影響湖泊環境的本質及生物群的組成,試說明之

開鑿運河時,引進了八目鰻與灰西鯡兩種魚種,嚴重影響到該湖的生態系,由於此兩種為掠食性,會造成某些魚群的大量減少,及這兩種的大量增殖,嚴重破壞此生態系的平衡.引進的斑貽貝之幼蟲也會靠浮海面的方式迅速擴散,稠密的族群嚴重影響到了原生斑貽貝  
此外也弄髒了都市供水設備的進水結構物.外來物將會嚴重影響原生物種.

## Chapter 4 Temperature Relations (Molles, 2002)

4-1. 許多分佈於北寒林的植物與動物種類亦可發現遠在其南方山區。利用你已學習過的微氣候，預測方位及海拔高會如何影響它們在這些南方山區的分佈。

答：北寒林的氣候多變，年平均溫度約 $-15.8^{\circ}\text{C}\sim 2.2^{\circ}\text{C}$ ，年溫差可達 $100^{\circ}\text{C}$ ；降雨量中等，約 $200\sim 600\text{ mm}$ 之間。北寒林的植物為常綠的針葉林（如：雲杉、冷杉與落葉松...等）。因為這些常綠的針葉林需生長於一定溫度範圍，故越往南方（緯度越低），會生長於海拔越高的地方。如：北方針葉林位於北緯 $50\sim 70$ 度之間，北方 $40$ 度如要看到北方針葉林，必須至海拔 $1000\sim 2000$ 公尺，日本的慄山則需 $2000\sim 3000$ 公尺、而台灣則需要 $3000\sim 4000$ 公尺之高山，如合歡山。依方位應位於山岳向陽、背風處。



4-1. 許多分佈於北寒林的植物與動物種類亦可發現遠在其南方山區。利用你已學過有關微氣候，預測方位及海拔高會如何影響它們在這些南方山區的分佈。

答：方位及海拔高主要影響溫度（主要影響植物與動物種類分布之因素）。

(1) 植物：在南方山區的分佈，【1】北半球：植物應會偏向生長於永遠背著赤道的丘陵、山岳及谷地的北面【2】南半球：植物應會偏向生長於永遠背著赤道的丘陵、山岳及谷地的南面。如此一來，會較接近原生地的溫度，但仍有做生理調節適應新環境。

(2) 動物：可能使用不同的乙醯膽鹼酯，使的酵素在此溫度仍然具有對乙醯膽鹼酯的親合力，如此一來便可存活。

p.s. 乙醯膽鹼酯：與神經元間突觸上的酵素作用，可影響神經傳送。

4-2. 想想當一隻沙漠的甲蟲體溫超過 $35$ 度時，他如何利用行為以調節體溫。這隻甲蟲如何利用灌叢、洞穴及隨著季節改變的空地所創造出的微氣候？

1. 甲蟲為維持體溫，他們穿梭在陽光和陰影下和面對太陽時會轉動身軀與陽光平行，甲蟲亦會增加對流冷卻的速率以降低熱度，他們利用踩高蹺的方式達到。

2. 甲蟲會因為體溫維持的需要，待在不同的地點，而如灌叢、洞穴及隨著季節改變的空地，因為不同地點在不同的光照下而有不同的溫度，甲蟲會藉以找到適合的溫度去待去活動。

4-3. 莫舍爾及其同仁(1974)發現硫球菌族群生活於不同溫度下對硫的氧化有不同的適溫，利用天擇解釋這些情形。假設你可以創造人工春天及調節你所希望的溫度，請設計一試驗以驗證你的解釋。

答：課本 92 頁的例子談到，黃石公園內硫球菌族群生活的最適溫，介於 $63^{\circ}\text{C}$ 到 $80^{\circ}\text{C}$ 之間，且與細菌來自其原生溫泉的適溫有關；而且這群硫球菌氧化的最高速率在與適溫溫差 $10^{\circ}\text{C}$ 的範圍內，超出這個溫度，硫的氧化效率即明顯下降。也就表示從不同溫度所拿到的硫球菌，

所擁有氧化效率的最適溫也因溫度而異。

天擇造成這樣的現象，因為外界微氣候的變化，一旦外界溫差超過最適溫溫差 10°C 的範圍，硫的氧化效率明顯下降。細菌為了能生存適應環境，因此演化出不同的適應溫度。

假設我們取生長在 60°C 的硫球菌當作實驗樣品，將其分成四組，分別培養在 50°C, 60°C, 70°C, 75°C，經過數代培養後，再依不同組別測量其生活適溫與氧化效率最高的溫度。會發現雖然剛開始選自同一溫度生長的硫球菌，分別經過不同溫度環境的培養後，他們的最適溫度範圍也因其生長環境的溫度而有明顯差異。以此說明天擇對硫球菌生長溫度的影響。

4-4.圖 4-8 顯示溫度如何影響虹鱒乙醯基膽鹼酯(acetylcholinesterase)的活性。假設虹鱒之其他酵素對溫度也顯現相同的反應，當環境溫度增高到 20°C 以上時，鱒魚的游泳速度會如改變？課本第 90 頁的圖 4-8 顯示：鱒魚第一種形式的乙醯基膽鹼酯酵素在 2°C 時，與 2°C 之基質有最大的親和性。當溫度超過 10°C，則親和力隨著溫度的增高而明顯降低。另一種形式的乙醯基膽鹼酯酵素，則是在 17°C 時，與 17°C 之基質有最大親和性。當溫度低於 17°C，則親和性隨溫度降低而降低；高於 17°C，則親和性隨溫度升高而降低。因此，若溫度增高到 20°C 以上，且虹鱒之其他酵素對溫度也顯現相同的反應，則鱒魚體內的酵素活性非常低，幾乎無法進行正常的生理代謝，所以鱒魚游泳的速度會變得非常慢。

4-5.在應用與工具那一節回顧布魯洛·鮑爾與安妮特·鮑爾如何研究以驗證陸生蝸牛 *Arianta arbustorum* 的區域性滅種，牠們的研究也指出可能是在較高溫下降低了卵的孵化率而導致滅種。這種結果可確定顯示出高溫對孵化的直接影響，是 *A. arbustorum* 在區域性滅絕的原因嗎？試提議及驗證另類假說，但必須考慮兩位鮑爾的所有觀察在內。

答：不盡然能夠。因為城市的附近不只溫度較高，空氣也較差，且會有許多人到郊外走走，人跡也較多。除非設計兩環境，在各種狀況都相同，唯獨溫度差別下，也發生高溫孵化不出的影響，才可確定。

4-5.在應用與工具那一節回顧布魯洛·鮑爾與安妮特·鮑爾如何研究以驗證陸生蝸牛 *Arianta arbustorum* 的區域性滅種，牠們的研究也指出可能是在較高溫下降低了卵的孵化率而導致滅種。這種結果可確定顯示出高溫對孵化的直接影響，是 *A. arbustorum* 在區域性滅絕的原因嗎？試提議及驗證另類假說，但必須考慮兩位鮑爾的所有觀察在內。

答：在不合適生長的都市化環境消失，不過在適合生長附有植被的環境卻也消失了，因此能證明不是都市化的影響才導致滅絕，不過卻有可能是因為其他因素導致滅絕，而不完全是溫度的影響，比方說天敵數量忽然增加，或產生特定物種的傳染病，亦或是生存競爭而導致滅絕。

4-6.蝴蝶是外溫性及白天活動的生物，由熱帶雨林到北極皆可能發現，牠們可以藉曬太陽提高體溫。隨飛行緯度的變化，蝴蝶如何改變花在曬太陽的時間百分比？蝴蝶每天花在曬太陽的時間必須隨溫度改變嗎？

答：隨著飛行緯度的變化，假設是從熱帶雨林飛至北極，則蝴蝶在熱帶雨林時白天需要有很長的時間躲在樹蔭下飛翔或吸取花蜜；而在亞熱帶至溫帶，則蝴蝶可能飛在雲蔭下或者是偶爾停留在屋簷下，以避免曬到太多的陽光；在寒帶地區，蝴蝶可能會盡量飛在陽光底下，往有陽光的方向飛去，在有陽光的地方採食花蜜；在北極，蝴蝶可能會飛得較高，盡量往高空飛，若剛好北極正值黑暗季，則蝴蝶可能不會往北極飛去了。

其實，蝴蝶每天花在曬太陽的時間不一定要完全隨溫度的改變而改變的。從 Bernd Heinrich(1993)研究土蜂吸取花蜜及加熱胸甲的關係，與 Phillip Adams & James Heath(1964)研究蛾的調溫關係，可推測知：一方面，蝴蝶吸取花蜜便可攝取有部分的能量以供維持體溫；另一方面，蝴蝶在飛翔的時候，亦會產生熱量，加上身體的循環系統的調溫作用而可維持身體的溫度。所以只要外界的溫度變異不大，蝴蝶可藉由攝取花蜜及改變飛翔時間來維持一定

的體溫，而不需完全靠曬太陽來維持恆定。

4-6. 蝴蝶是外溫性及白天活動的生物，由熱帶雨林到北極皆可能發現。牠們可以藉曬太陽來提高體溫。隨飛行緯度變化，蝴蝶如何改變花在曬太陽的時間百分比？蝴蝶每天花在曬太陽的時間必須隨溫度改變嗎？

答：

1. 蝴蝶對於溫度的調節在於改變牠們對幅射熱的容量，在低溫下，蝴蝶會降低溫度增加經由幅射熱所獲得的熱來調整體溫，而相反的，在高溫下，牠們體內的溫度反而比外界體溫還高，那是因為牠們會經由幅射熱所獲得的熱來調整體溫。
2. 牠們會經由代謝熱來緩和其飛行肌(這些是由掙動翅膀內的胸甲中的飛行肌來增加其溫度。
3. 牠們會由環境溫度下降增加曬太陽的時間，當環境溫度增加而減少曬太陽的時間。

4-7. 我們回顧一些生物如何利用遲育、冬眠及夏蟄以避開極端溫度時，我們討論了節省能量的觀念，然而生物並非總是利用一種方法節省能量。例如當食物豐盛時，蜂鳥並不會在夜晚時進入遲育狀態。這現象暗示著在遲育狀態下可能會有些害處。試說明可能會有哪些潛在的害處呢？

答：

**潛在害處**—當食物豐盛時，蜂鳥並不會在夜晚時進入遲育狀態，可能是牠們遇到環境溫度低的時候，其基礎代謝率會稍微的降低，不過身體的熱量會持續不斷的散失，使得內溫動物仍然必須花費非常多的能量來維持體溫。

**解決方法**—動物為了解決這個問題，牠們一方面可以減少能量的散失，例如厚厚的毛皮及皮下脂肪，或是躲到比較溫暖地方；另一方面則可以增加能量的來源，例如吃更多的東西，或是在冬天來之前先儲存很的多能量(脂肪)。然而當外界環境溫度很低的時候，有些內溫動物也會採取休眠的方式，使牠們降低自己的基礎代謝率到很低的狀態，以度過惡劣的環境。

4-8. 在避開極端溫度的章節中, 主要集中於動物，植物是否有些什麼對策以避開極端溫度呢？你的討論要帶入冷與熱的環境。

答：

冷的環境：1. 植物常綠儘量收集陽光。2. 長在陽光照得到的地方。3. 密實且半圓形的生長型態降低植物與風接觸的表面。4. 一群聚在一起防冷風。5. 高吸熱葉可降低反射及藉輻射增加熱的獲得。6. 低對流熱喪失於風中。7. 北極與高山植物也藉轉動葉與陽光垂直增加輻射熱的獲得。8. 緊貼地表的生長型態可由陽光加熱的四周，經輻射熱及傳導熱獲得能量

熱的環境：1. 高反射的葉可降低輻射熱的獲得。2. 高傳導熱喪失於風。3. 從地表的低對流熱的獲得。4. 散開的生長型態及小葉可提高植物與風的接觸表面。5. 沙漠植物也可藉轉動葉方向平行於陽光而減少輻射熱的獲得。6. 氣孔在葉面底下，葉片多為針狀以減少水的蒸散。7. 根很淺，以便下及時雨時可以馬上吸收水分。8. 短時期的生殖作用(開花結果)也是充分利用水避免其蒸散。

4-8 在避開極端溫度的章節中, 主要集中於動物，植物是否有些什麼對策以避開極端溫度呢？你的討論要帶入冷與熱的環境。

答：

光週期對植物的地理分佈影響較大。可以說，光週期現象是決定植物的南北分佈，特別是高緯度地區栽培極限的重要因素。通常，短日照植物大多數原產地是熱帶、亞熱帶地區，該地區的日照時間短；長日照植物大多數原產地是溫帶和寒帶，在生長發育旺盛的夏季，一晝夜中光照時間長。如果，把長日照植物栽培到熱帶，就會由於光照時數的不足，而不會開花。同樣，短日照植物栽培在溫帶和寒帶也會因光照時數過長而不開花。由此可見，植物生長的地區與光週期是密切相關的。

在北半球，短日照植物一般生長在南方。在南方秋季氣溫仍然較高，能進行營養生長。所以，短日照植物能在光照時間很短的晚秋開花，也不會因溫度低而發育受阻。在北方就不同了，到了短日照季節，就常常會受到低溫的危害。可以說，短日照植物向北移栽與其說是受光照的限制，倒不如說是溫度的限制。所以，短日照植物需栽培在南方。相反，長日照植物要栽培在北方。在北方夏季白天特別長，長日照植物開花時間早。這樣，植物可以趕在低寒的威脅來臨之前完成其開花和結實。

植物種類不同，所需要和忍受溫度的極限也不同。北方的許多冬小麥在沒有積雪覆蓋情況下，能夠在-15 - -20°C的低溫下存活；熱帶沙漠裏的肉質植物，在氣溫高達50-60°C的直射陽光下也不會受傷害。

植物體的溫度直接或間接地來自太陽的輻射。植物的種子只有在一定溫度下，才能發芽。溫度促進酶的活動，加速種子的生理生化活動。穀類種子的澱粉就是在澱粉酶的作用下轉變成糖，使種子萌發、生長，當溫度超過種子萌發所需要的最低溫度並繼續上升時，種子萌發速度與溫度增加值成正相關，直到萌發生長最適溫度時為止。此後，如溫度再增加，便引起萌發速度下降，當達到最高有效溫度時萌發停止。如水稻種子發芽的最低溫度是10-12°C，最適溫度是25-35°C，最高溫度是38-42°C。

通常，熱帶植物種子的最大萌發率約出現在15-30°C；溫帶植物在8-25°C，而高山植物則在5-30°C。從北半球來看，起源於北方的種多在春末夏初萌發，起源於南方的種，如在冬季溫暖的地區，也會萌發。在低溫下，前者的萌發要比後者慢，但當溫度超過10°C時，則前者的萌發會大大加快。

許多種子的萌發還需兩種或兩種以上的溫度週期性變動，或者在這種溫度變化的作用下種子萌發率會提高。這種現象在禾本科及許多草本、木本及野生植物中都相當的普遍。

溫度對生物物質生產的影響是多方面的。它既可直接影響到光合作用和呼吸作用，同時，又通過影響一些與物質生產有關的條件而發揮作用。溫度對植物葉面積的影響因種類而異。凡是偏離最適溫度範圍的，都有擴大葉面積的趨勢，而且，這種影響常與種群的發育狀態有關，越是在生育前期，所受的影響越大。通過對葉面積的影響，溫度進一步影響到植物的株高、葉片的厚度、排列等。

4-8.在避開極端溫度的章節中，主要集中於動物，植物是否有些什麼對策以避開極端溫度呢？你的討論要帶入冷與熱的環境。

答：

熱環境：植物為避免體內溫度過高，可行樹皮保護層的絕緣、葉片反射輻射熱、蒸散作用冷卻葉片的能量等機制。其中輻射能反射隨品種而有異，且與其原生地有明顯的相關。如原生於沙漠的品種反射最多可見光，而陰生植物反射量最少。波長較長的輻射(紅外線)被葉片反射的情況也與可見光相似。蒸散作用可將由輻射引起的熱能輸入減少20%以上。

冷環境：油脂的飽和性與抗寒性具有密切相關。低溫可增加未飽和脂肪酸量，同時會增加phospholipid的含量。胞膜油脂所未飽和脂肪酸中之亞麻酸多寡可能對抗凍性有決定性影響。細胞膜相改變的阻抗能力也是抗寒機制之一。容忍凍害性強的植物，可防止膜上蛋白質S-S鍵的形成(蛋白質受凍害而水解時SH氧化後而成S-S鍵結合而凝結)。

4-9.某些植物及蝗蟲在熱的環境下具有反射的體表，能在不得已的情況下降低輻射熱( $H_r$ )的獲取，假如你要設計一隻能在黑色沙灘上克服熱浪的虎甲蟲(見圖4.5)，應該要用何種顏色？在紐西蘭黑色沙灘上之虎甲蟲是黑色，白色沙灘上之虎甲蟲是白色。虎甲蟲顏色與沙灘顏色的配合，告訴了我們有關決定虎甲蟲顏色在溫度調節與捕食壓力所扮演的是什麼功能？這個天擇的能力已使生物的特性達到完善的例子，有何含義？

答：

(1) 應用白色虎甲蟲以在黑色沙灘上克服熱浪。

(2) 由於捕食壓力，虎甲蟲演化成具有能依環境溫度而改變體表顏色的能（具有保護色），有利於逃避捕食者之獵食，因此得以生存。

4-10. 在本章所討論的大部份例子，看到生物的特性與環境間緊密的配合，然而天擇並不會永遠產生最完美，甚至是好的生物以適應其環境；你只需要從許多原本生存的生物現已滅絕的事實，即可證實這個問題。有什麼原因會使生物與環境間無法配合呢？利用環境、生物特性及天擇的本質去發展你的闡述。

答：

(例一): 生活在深海中的章魚和烏賊。生活環境中一片漆黑，這裡大部份的魚類也都盲目，卻生活得很自如；但是章魚和烏賊的眼部構造，與人類的眼睛構造雷同，值得懷疑的是，在漆黑的環境裡，擁有一雙亮眼有什麼作用？

(例二): 寄生在羊肝中的肝吸蟲，母蟲每次產 1500 萬個卵左右，卵會隨著糞便排出，這時必須有一種蝸牛爬過，卵附著上蝸牛，經由蝸牛移生於植物上，再由羊隻吃下植物，回到羊肝中繁殖。在此過程中，1500 萬個卵大約有十多個卵能存活，這種繁殖過程簡直太荒謬，早該在物競天擇中被淘汰，但是肝吸蟲幾百萬年來，都是用相同的方法繁殖。

(例三): 生活在澳洲樹上的樹獼，行動非常緩慢，排泄時必須爬到地上來，這個舉動非常可笑，雖然它在土地上的排泄有助於增加樹木的養份，但是由於它行動緩慢，地面上的捕食者很容易得逞。為了排泄，冒生命危險，也太不合理了。

由上述的例子中可知有很多動、植物的繁殖、生存過程，很類似這樣不合理的情況，按照物競天擇的說法，早就滅跡了，但是它們比人類在世間的時間還久遠，而且許多動、植物的結構在百萬年間都沒有重大改變。可見為了順應環境所強調的「適者生存」理論，並不一定成立。

當環境的溫度改變、食物來源不在充足、生態環境的改變等等因素，以致於生物體無法在生存，而淘汰。

廖英鈞

4-10. 在本章所討論的大部份例子，看到了生物的特性與環境間緊密的配合，然而天擇並不會永遠產生最完美、甚至是好的生物以適應其環境，你只需從許多原本生存的生物現以滅絕的事實，即可證實這個問題，有什麼原因會使生物與環境間無法配合呢？利用環境、生物特性及天擇的本質去發展你的闡釋。

答：

一切自然物種及其群落都與所在地域的環境條件相適應，只要條件不變，就能長期生存，即使發生擴散或縮減，其歷程也是緩慢和漸變的。人類活動的加劇，卻打破了這千古不變的平衡，導致物種滅絕：

1) 生境喪失、退化與破碎 人類能在短期內把山頭削平、令河流改道，百年內使全球森林減少 50%，這種毀滅性的干預導致的環境突變，導致許多物種失去相依為命、賴以為生的家——生境，淪落到滅絕的境地，而且這種事態仍在持續著。在瀕臨滅絕的脊椎動物中，有 67% 的物種遭受生境喪失、退化與破碎的威脅。

世界上 61 個熱帶國家中，已有 49 個國家的半壁江山失去野生環境，森林被砍伐、濕地被排乾、草原被翻墾、珊瑚遭毀壞……亞洲尤為嚴重。孟加拉的 94%、香港的 97%、斯里蘭卡的 83%、印度的 80% 的野生生境已不復存在。俗話說：樹倒猢猻散，如果森林沒有了，林棲的猴子與許多動物當然無「家」可歸，「生態」一詞原本就是來源於希臘文 ECO 即「家」、「住所」之意。

滅絕物種中，遷徙能力差的兩棲爬行類及無處遷徙的島嶼種類更為明顯，馬達加斯加上的物種有 85% 為特有種，狐猴類就有 60 多種，1500 年前原始森林消失，狐猴類動物僅剩下 28 種(包括神密的、體大如描的指猴)。大陸生境的片斷化、島嶼化是近百年來日趨嚴重的事

件，這不僅限制了動物的擴散、採食、繁殖，還增加了對生存的威脅，當某動物從甲地向乙地遷移時，被發現、被消滅的可能性就大大增加了。目前我國計劃為大熊貓建的綠色走廊，就是為了解決這個矛盾。

2)過度開發 在瀕臨滅絕的脊椎動物中，有37%的物種是受到過度開發的威脅，許多野生動物因被做為「皮可穿、毛可用、肉可食、器官可入藥」的開發利用對象而遭滅頂之災。象的牙、犀的角、虎的皮、熊的膽、鳥的羽、海龜的蛋、海豹的油、藏羚羊的絨……更多更多的是野生動物的肉，無不成為人類待價而沽的商品，大肆捕殺地球上最大的動物：鯨，就是為了食用鯨油和生產寵物食品；慘忍地捕鯊，這種已進化4億年之久的軟骨魚類被割鰭後拋棄，只是為品嚐魚翅這道所謂的美食。人類正在為了滿足自己的邊際利益(時尚、炫耀、取樂、口腹之慾)，而去剝奪野生動物的生命。對野生物種的商業性獲取，往往結果是「商業性滅絕」。目前，全球每年的野生動物黑市交易額都在100億美元以上，與軍火、毒品並駕齊驅，消蝕著人類的良心，加重著世界的罪孽。北美旅鴿曾有幾十億只，是隨處可見的鳥類，大群飛來時多得遮雲蔽日，殖民者開發美洲100多年，就將這種鳥捕盡殺絕了。當1914年9月最後一隻旅鴿死去，許多美國人感到震驚，眼睜著這種曾多得不可勝教的動物竟在人類的開發利用下滅絕，他們為旅鴿樹起紀念碑，碑文充滿自責與懺悔：「旅鴿，做為一個物種因人類的貪婪和自私，滅絕了。」

3)盲目引種 人類盲目引種對瀕危、稀有脊椎動物的威脅程度達19%，對島嶼物種則是致命的。公元400年，波利尼西亞人進入夏威夷，並引入鼠、犬、豬，使該地半數的鳥類(44種)滅絕了。1778年，歐洲人又帶來了貓、馬、牛、山羊，新種類的鼠及鳥病，加上砍伐森林、開墾土地，又使17種本地特有鳥滅絕了。人們引進貓鼬是為了對付以前錯誤引入的鼠類，不料，卻將島上不會飛的秧雞吃絕了。15世紀歐洲人相繼來到毛里求斯，1507年葡萄牙人，1598年荷蘭人把這裡做為航海的中轉站，同時隨意引入了猴和豬，使8種爬行動物，19種本地鳥先後滅絕了，特別是渡渡鳥。在新西蘭斯蒂芬島，有一種該島特有的異鸚，由於燈塔看守人帶來1隻貓，這位捕食者竟將島上的全部異鸚消滅了，1894年，斯蒂芬異鸚滅絕，是1只動物滅絕了1個物種。

4)環境污染 1962年，美國的雷切爾·卡遜著的《寂靜的春天》引起了全球對農藥危害性的關注；人類為了經濟目的，急功近利地向自然界施放有毒物質的行為不勝枚舉：化工產品、汽車尾氣、工業廢水、有毒金屬、原油瀉漏、固體垃圾、去污劑、製冷劑、防腐劑、水體污染、酸雨、溫室效應……甚至海洋中軍事及船舶的噪音污染都在干擾著鯨類的通訊行為和取食能力。

科學家發現，對環境質量高度敏感的兩棲爬行動物正大範圍的消逝。溫度的增高、紫外光的強化，棲息地的分割、化學物質橫溢，已使蟬噪蛙鳴成為兒時的記憶。與其它因素不同，污染對物種的影響是微妙的、積累的、慢性的致生物於死地的「軟刀子」，危害程度與生境喪失不相上下。

5-1.回到第四章檢視圖 4.6，注意看等足動物海蟑螂(*Ligia oceanica*)的體溫在石頭下是 30°C，而在石頭上方暴露在陽光下時卻是 26°C。Edney(1953)認為因為在開闊的地方，這些等足動物可以利用蒸發冷卻降低體溫。請解釋為何在開闊地蒸發冷卻比較有效，而在石頭下方則幾乎無法進行？

答：需考慮微氣候。海岸等足類動物海蟑螂(*Ligia oceanica*)（見圖 4.6）所處的微氣候，除了溫度外，相對溼度差異也很大。在石頭下的裂縫中的相對溼度通常接近 100%，而在空地（石頭上、開闊地）卻低至 70%。這樣的相對溼度差異可以顯著影響陸域生物的失水速率。

當周圍水蒸氣的含量增加，生物對其周遭的水濃度梯度便縮小，生物散失水到空氣中的速率就會減緩。這也就是為什麼靠蒸發的空氣冷卻機，在空氣含水量高的潮濕環境下難以發揮功效的原因。

蒸發作用有助於體內散熱，所以等足動物海蟑螂(*Ligia oceanica*)的體溫在石頭下，因為相對溼度高，對水濃度梯度小，蒸發作用弱，故為 30°C；與在石頭上方暴露在陽光下時（相對溼度低，對水的濃度梯度大，故蒸發作用強）的體溫（26°C）相較之下高的原因。

5-2.試分析蒸氣壓不足度、滲透壓以及水勢能之不同，為何三者都可用相同的單位「帕」來表示？

A.

我們可以用水蒸氣壓來表示空氣中含水的相對飽和程度，用來計算空氣中的實際水蒸氣壓與在該溫度下的飽和水蒸氣壓的差，此差異稱為水蒸氣壓不足度；國際上慣用帕來表示水蒸氣壓，故水蒸氣壓不足度亦以帕為單位。

在水域環境中，水沿其濃度梯度向低處移動而產生滲透壓，滲透壓可視為抵消水壓的的值所以其單位跟氣壓一樣以帕表示。

水勢能可以定義為水作工的能力，水沿濃度梯度由低滲透壓往高滲透壓移動，當水向低濃度處移動時所產生的滲透壓，顯示了水因為滲透壓梯度產生流動具有作工的能力，所以水勢能可以以帕為單位。

B.

1.蒸氣壓不足度：某溫度下，空氣中實際水蒸氣壓，與該溫度下飽和水蒸氣壓的差值。（蒸氣壓不足度 = 飽和水蒸氣壓 - 實際水蒸氣壓）

滲透壓：半透膜兩側水的分壓不同（水及鹽類或其他溶質濃度不同），則會產生滲透壓，水的濃度差越大則產生的滲透壓越大。

水勢能：水作工的能力。水作工的能力取決於水的自由能（free energy content）。水由自由能高的地方朝向自由能低的地方移動，且水有沿著濃度梯度高（低滲透）的地方往濃度梯度低（高滲透）的地方移動的現，表示水因滲透壓梯度產生的流動具有作工的能力。定純水的水勢能為零則海水等其他溶液的水勢能為負值。習慣上以  $\Psi$  符號表示

2.「帕」是用來表示壓力的單位，以上三者都和水的分壓有關，因此，以上三者都可以用帕為單位。

5-3.葉的水勢能通常在日出前達到最高，然後逐漸下降直到中午。午間葉較低的水勢能使水由土壤向植物移動的速率加快或減慢？如果早上和中午的水勢能相同，植物的需水量在早晨或中午比較高？

答：因為水勢能是由高往低處運移，而只要不是太乾燥的土壤，一般來說土壤會含有稍高的水勢能，而空氣大多水勢能是蠻低的。因為葉的水勢能是在日出前最高，而逐漸下降直至中午，故葉子水勢能降低的結果是造成土壤中的水勢能相對地提高，造成了水由土壤向植物移動的速率加快。

若早上和中午的水勢能是相同的話，則表示植物本身的需水量是早上較中午高的。因為一般來說  $\Psi_{\text{植物}} = \Psi_{\text{溶質}} + \Psi_{\text{基底}} + \Psi_{\text{壓力}}$ ，加上中午的所造成植物的蒸發量會高於早上，故  $\Psi_{\text{壓力}}$  變小， $\Psi_{\text{溶質}} + \Psi_{\text{基底}}$  便會變大，才有可能造成  $\Psi_{\text{植物}}$  於早上和中午是相同的，因此可推斷出植物本身的需水量會是早上較中午高的。

5-4. 試比較圖 5.10 和 5.11 的擬步行蟲 *Onymacris* 和更格盧鼠 *Dipodomys* 的水分收支。這兩種生物何者的大部分水是來自代謝水？何者以凝結水為主要水源？依你看何者從尿液喪失的水較多？

答：有些沙漠動物有很特別的獲得水的方法；擬步行蟲是以腹部朝上頭部朝下的方法來收集濕氣，水凝結在此甲蟲的身體並流向口部。有些獲得水的方法則是代謝的過程中，自食物的碳水化合物、蛋白質、脂肪中轉化釋放出來；這種在呼吸作用中釋放出來的水就稱做代謝水。由圖 5.10 及 5.11 可看出沙漠甲蟲(擬步行蟲)水獲得的部分有很大的比例是霧凝結水，而更格盧鼠的水獲得則是有很大比例的代謝水，而其由尿液喪失的水亦較多。

5-5. 在本章討論了納米布沙漠擬步行蟲 *Onymacris* 的水關係。然而該科的昆蟲也出現在潮濕的環境下。你認為擬步行蟲的不同物種在不同環境下水喪失的速率會有差異嗎？你根據什麼假說作出推論呢？又要如何驗證你的預測呢？

答：會有差異。所以在沙漠地區的生物，必有牠一套特殊的得水方式。將不同物種的兩隻擬步行蟲放置在同環境下，觀察並紀錄牠們的失水速率即可得知。

5-6. 索諾蘭沙漠的蟬是已知該處生物中唯一能利用蒸發降溫的生物，試解釋為何蟬可以利用蒸發來降溫，而數百種同樣在該環境的其他昆蟲卻不能。

答：

(1) 加州榆蟬（索諾蘭沙漠的蟬）的失水率是陸域昆蟲中最高者之一，發現是因背部表面的大洞加快蒸發冷卻的速度。

(2) 加州榆蟬的取水範圍可深入土中 30 公尺，用其高的取水速率來平衡高的蒸散速率。因此能有別於數百種同樣在該環境的其他昆蟲，能在沙漠最熱的時刻仍能鳴叫。

5-6. 索諾蘭 (Sonoran) 沙漠的蟬是已知該處生物中唯一能利用蒸發降溫的生物，試解釋為何蟬可以利用蒸發來降溫，而數百種同樣在該環境的其他昆蟲卻不能？

答：在索諾蘭沙漠中的蟬之所以能夠利用蒸發來降溫，因為這些蟬的背上有著和其他生物在相同環境下的昆蟲所沒有的「洞孔」。在加州榆蟬的背部表面有許多個洞孔，可以當作水份蒸發的出口，所以它可以藉由吸食柔黃花牧豆樹木質部的汁液，從背部洞孔中蒸發來帶走熱，以降低本身溫度。故可以維持在高溫的環境之下生存。

5-6. 索諾蘭 (Sonoran) 沙漠的蟬是已知該處生物中唯一能利用蒸發降溫的生物，試解釋為何蟬可以利用蒸發來降溫，而數百種同樣在該環境的其他昆蟲卻不能？

生活在美國加州和亞利桑那州境內索諾蘭 (Sonoran) 沙漠裡，牧豆樹和豆科樹上的蟬 (*Diceroprocta apache*)，在過熱的狀況下，會將血液中的水分送至排汗管道，再經體表汗孔排出，這和人類排汗散熱的機制很相似。可見排汗並非人類及少數哺乳動物才具有的調節體方式。

此類蟬的排汗和體表的排汗管道數目有關。在沙漠生活的蟬，如 *D. apache* 蟬體表背面就有許多排汗管道，經由排汗可使體溫比外界氣溫低 3°C。在潮濕地區生的蟬，體表只有很少的排汗構造，因沒有太大的散熱效果。而在澳洲的塔斯梅尼亞州森林中夜行性的蟬，則完全沒有這種排汗的構造。

*D. apache* 蟬在氣溫 43-46°C 之環境下一小時，因排汗而散失之水分可高達其體內水分之 20-35%。由於牠們以植物之木質部組織液為食，因此牠們能獲取豐富的水分，以補充因蒸發

**作用散失之水分。**雖然利用排汗來調節體溫的效果很好，這樣的機制卻鮮少在其他生物上發現。可能是因為大部分小型生物食物中含水量較低，無法及時補充因蒸發作用所散失的水分。

5-7.許多沙漠的物種都相當的防水，然而演化卻不能免除蒸發的水喪失，為何不？（提示：試想生物在其環境中必須維持何種交換。）

答：因為在沙漠中，生物體所蒸發的水蒸氣是為了「散熱」，所以演化過程中，蒸發的水蒸氣是必要的並不能免除蒸發水蒸氣散失，但是生物體會演化低蒸發（散）率，來減少水的散失，已克服沙漠的乾燥氣候。

大多數的生物都是得要靠呼吸作用維生，也就是進行氣體的交換，氣體由外界進入微濕潤的肺部，氣體排出時會伴隨著一些水氣蒸發；這也就是許多沙漠物種在防水的演化方面，仍不能免除水分蒸發散失的原因。

5-8.雖然本章集中在討論水和鹽的調節，但是大部分的海洋無脊椎動物在其環境是等滲透的。等滲透對生物有何潛在的好處呢？

答：當生物體體液內的水濃度高於（即鹽分低於）外部環境中的水濃度時，即為生物處於低滲透的，則生物會失去水分至環境中；相反的，如果生物體體液內的水濃度低於（即鹽分高於）外部環境中的水濃度時，即為生物處於高滲透的，則水會自環境中湧入生物體內；若為等滲透則內外水濃度相等，生物不必有特殊的一直排水或一直引水入體內的現象，對於生物體是較好的，可以消耗較少能量在其上。

因為生物體內的體液必須維持在一定濃度範圍，以保持其恆定性，所以不論外界環境對生物而言是低滲透還是高滲透，都必須固定在範圍內。而為了維持體內恆定就必須耗能把多餘的物質排出，但等滲透生物不用耗能以保持其恆定，這對於生物是一種減少能量消耗生存方式。

5-9.回顧一下淡水及海洋硬骨魚的水與鹽的調節，兩者之中，何者對其環境是低滲透的，何者是高滲透的？有些鯊魚生活在淡水中，試問但淡水和海洋性鯊魚的腎各該如何運作其功能呢？

1.與大部分的海洋無脊椎及鯊魚相反，海洋硬骨魚的體液相對於周圍基質是非常低滲透的，因此水大多會經由他們的鰓喪失到海水中；淡水硬骨魚面臨與海洋硬骨魚類相反的環境挑戰。淡水魚是高滲透的，他們的體液比週遭的生長媒介含有較多的鹽及較少的水

2.海洋性的鯊魚是：擴散入鯊魚體內的水主要流經鰓然後被腎以尿液的形式排出體外；淡水的則是：經鰓的外部，水會流入而鹽分排出，以大量的稀尿液將水排出

5-10.雷那德·尼爾森(Ronald Neilson)和他的同儕(1992, 1995)所建立了模式，是利用不同植物生長型的生理需求，來預測植群對氣候變化的反應。在第一章我們簡要討論了瑪格麗特·戴維斯(Margaret Davis)存在湖底的花粉建構北美植群遷移的研究。這種古生態學的研究可以如何用來改善尼爾森的模式呢？（當植物有歷史性變遷時，假設你也可以相當合理的重建氣候。）

答：植群變遷：得自花粉紀錄與模式製作的資訊。地景系內環境漸變的這些地區，我們可以預見生物學對環境變遷的反應，而大衛斯就是從湖泊中取出沉泥樣品，得知沉泥內的花粉可以協助找到過去數千年來生長在湖泊近處植物變遷之證據，這是最佳的見證，另外，雷那德·尼爾森(Ronald Neilson)則是利用不同植物生長型的生理需求，來預測植群對氣候變化的反應，其分布決定條件在於水的有效性，不過這些降水最後的命運不是蒸發散就是成為逕流，且不同的季節也會影響不同植物降水有效性，但目前急迫需要關切的問題卻是在於全球快速暖化，所以說受限於各種情形下，仍然以瑪格麗特·戴維斯(Margaret Davis)深入了解長期與大規模的生態過程為最佳的模式，即從歷史演變中，來探討植群變遷的現象。

試描述紅樹林具有何特性使其可生活於高鹽度沼澤中。

紅樹林發展出一特殊形態來適應該種環境。

- 1.胎生現象：胎生現象是紅樹科植物顯著特徵，因為胎生苗可直接自母株吸收養分，待成熟後再掉落，且狀幼苗有利播至軟泥中，若不能順利固定亦可隨波逐流到較合適生育地再落地生根，此為紅樹林傳播方式。
- 2.根部特性：由於生育地均為鬆軟之泥灘地，長期處於缺氧狀態，因此紅樹林根系分布廣而淺，氣根內部具有通氣道，有助於在鬆軟土壤固著生長。
- 3.葉部特徵：一般鹽生植物葉片特徵具有緊密且有多數之柵狀組織，葉片角皮層厚、氣孔下陷且數量少，經解剖台灣產之紅樹林植物葉片發現其具有厚角質層、環胞氣孔型下陷、富含單寧及貯水組織等特性。這些特徵有助於紅樹林植物忍受高鹽之環境。

## Chapter 6 Energy and nutrient Relations (Molles, 2002)

6-1.植物為何不利用高能量的紫外光作為光合作用的光源？利用紫外光是否不可能演化出光合作用系統？昆蟲能看見紫外光的事實是否改變你的想法？又否能利用紅外光進行光合作用呢？(光合細菌利用部份近紅外光)

高能量的紫外光具有能破壞有機分子鍵結的能力，因此植物不用具破壞力的紫外光為光合作用的光源。當然，生物的演化具有非常多的可能性，因此演化出以紫外光作為光源進行光合作用的植物也不是完全不可能的事。又因紅外光所具有的能量太低，在現階段的植物不用此光源進行光合作用，但是，也許環境改變，促使生物演化而產生這類植物，這也是有可能的。

6-2.在什麼樣的環境，你會預期發現以 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 或 CAM 為光合作用路徑之植物最為優勢？你如何解釋二種甚至三種上述類型的植物存在於同一地區(cooccurrence)？

答：

	C <sub>3</sub> plant	C <sub>4</sub> plant	CAM plant
代表例	一般綠色植物 (ex:稻米、小麥、豌豆)	一般熱帶植物 (ex:甘蔗、玉米、高粱)	沙漠旱生植物 (ex:鳳梨、仙人掌)
生活環境	水分充足	水分缺少	極端缺水
葉片構造	1.有柵狀組織和海綿組織之分 2.維管束鞘細胞不具葉綠體	1.沒有柵狀組織和海綿組織之分 2.維管束鞘細胞明顯且葉綠體特多	1.沒有柵狀組織和海綿組織之分，但有大型液泡 2.葉綠體均勻分布在細胞質中
合成路徑	C <sub>3</sub> pathway	C <sub>3</sub> & C <sub>4</sub> pathway	C <sub>3</sub> & C <sub>4</sub> pathway
CO <sub>2</sub> 的固定	C <sub>3</sub> pathway →葉肉細胞	C <sub>3</sub> pathway →維管束鞘細胞 C <sub>4</sub> pathway →葉肉細胞	C <sub>3</sub> pathway →葉肉細胞 C <sub>4</sub> pathway →葉肉細胞

(1).早期光呼吸進行 C<sub>3</sub> pathway，後來演化成 C<sub>4</sub> plant (受光合作用影響較小)，所以未來是 C<sub>4</sub> plant 的世界，是因地球受到溫室效應的影響，使得每年地球溫度逐年漸增，讓耐乾熱的 C<sub>4</sub> plant 得以獲得較佳的光合作用之效率(優勢)。

(2). CAM(crassulacean acid metabolism)plant 又稱 xeric plant，是因為這代謝過程最早在景天科(crassulaceae)這種多肉植物中發現的，然後具有 C<sub>3</sub> & C<sub>4</sub> pathway，所以也屬於一種 C<sub>4</sub> plant，因此，可以從兩者之間相異之處來區分出來：

- ①C<sub>4</sub> plant 固碳作用是以構造來和 Calvin cycle 隔離(暗反應位置：葉肉細胞和維管束鞘細胞)
- ② CAM plant 是以時間來隔離(暗反應位置：葉肉細胞)
- ③ C<sub>4</sub> pathway 在晚上；C<sub>3</sub> pathway 在白天

6-3.在本章我們強調 C<sub>4</sub> 光合作用如何節省水，但某些研究者建議，當 CO<sub>2</sub> 濃度低時，C<sub>4</sub> 作物所得到的好處遠超過 C<sub>3</sub> 作物。當 CO<sub>2</sub> 濃度低時，C<sub>4</sub> 路徑的好處是什麼？第二十三章我們會看到 CO<sub>2</sub> 的大氣濃度曾在上個世紀上升，如此趨勢繼續，且 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物間的交互作用受 CO<sub>2</sub> 的大氣濃度影響，那麼 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物的地理分布將如何改變？

A.

C<sub>4</sub> 植物在葉肉細胞固定二氧化碳，再以 PEP 結合二氧化碳製造酸(malic acid)，因為 PEP 對二氧化碳的親和性甚高，故植物中的二氧化碳濃度極低，如此一來可增加和大氣中二氧化碳的濃度梯度差，增加 CO<sub>2</sub> 進入葉片中的比率，比 C<sub>3</sub> 植物佔優勢。

如果 CO<sub>2</sub> 的濃度上升，將使得 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物吸收 CO<sub>2</sub> 能力的差異性減少，如此一來，除了先

天上因溫度、耐旱性等因素外， $C_3$ 和 $C_4$ 植物在地理上重疊的部份將增加不少。

B.

首先，我們必須了解到： $C_3$ 植物的固碳方式是透過 RuBP 羧化酶將  $CO_2$  固定成三碳的羧酸，即 PGA，但是 RuBP 羧化酶與  $CO_2$  的親和性低；而  $C_4$  植物的固碳方式是透過 PEP 羧化酶將  $CO_2$  固定成四碳的羧酸，而此四碳酸會擴散至特化細胞(外圍有維管束鞘)，四碳酸在此特化細胞深層內部會分解成三碳酸與  $CO_2$ ，在此特化細胞中，RuBP 羧化酶再固定  $CO_2$  而產生 PGA，在此過程中 PEP 羧化酶與  $CO_2$  的親和性高。因此，當  $CO_2$  濃度低時， $C_4$  植物仍可以讓葉子以較大的  $CO_2$  濃度梯度來增加空氣中的  $CO_2$  擴散至葉內，而能維持產生的 PGA 在一定的範圍內，進而製造所需的糖、澱粉等養分。故， $CO_2$  濃度低時，則  $C_4$  路徑所得到的好處是固碳量可維持在一定範圍內。

若單就  $CO_2$  濃度層面來探討  $C_3$  和  $C_4$  植物的地理分布變化，則  $CO_2$  濃度的增加會較有利於  $C_3$  植物的生長、繁衍分布。而  $C_4$  植物雖固碳量亦會增高，但其他養分的生合成若無法相對量地增加，則整體養分的生成及消耗會產生障礙，進而縮小其地理分布。但事實上，空氣中  $CO_2$  濃度的上升會導致溫室效應，提高空氣溫度。而空氣溫度的增高會加促蒸散作用的進行，此效應反而會使  $C_3$  植物的生長、繁衍發生障礙。綜合上述，吾人可進一步推測：當空氣的  $CO_2$  濃度上升，則  $C_3$  和  $C_4$  均可能會縮小其地理分布。

6-4. 植食性、腐食性或肉食性生物的相對優勢與弱勢為何？那些生物不屬於植食性、腐食性或肉食性任何一類？寄生生物應屬那一型？人類又是那一型？

植食性生物—必須克服植物的物理及化學防禦。

腐食性生物—已死植物為主的腐食性生物，腐食性消耗的食物富含碳及能量但缺乏氮。

肉食性生物—善於偽裝，但不能走出其環境，自由選擇獵物。

某些細菌是利用分解或合成無機分子而生存的，這類細菌均不屬植食性、腐食性或肉食性。

寄生生物應屬「肉食性生物」，因為它是吸收寄主的養分，所以取食方式與肉食性取食方式較相似。(不能走出其環境，自由選擇獵物)。

人類也是屬於「肉食性生物」，雖然人類會攝食植物，但是人類體內卻沒有可分解纖維素的酵素，故不屬植食性生物的特徵(必須克服植物的物理及化學防禦)，所以應歸納在肉食性生物。就含氮量而言，肉食性生物的獵食對象含氮量最高，可是他們的獵物也最具活動力還有防禦能力，所以捕食起來也就比較困難。能行自營的生物，像是植物、化學性細菌，他們以無機分子作為能量來源，就不屬於植食性、腐食性或肉食性的任何一類。一般寄生生物的能量來源是來自於寄主，而人類則是雜食性生物，既食植也食肉。

6-5. (1) 警戒色對有毒獵物的優點為何？ (2) 數種穆勒氏擬態 (Mullerian mimics) 生物之不可食顏色的趨同 (convergence)，對每物種之「個體」適應性貢獻如何？ (3) 在貝慈氏擬態 (Batesian mimicry)，對模仿者 (mimics) 與被模仿者 (model) 的花費與利益為何？

答：

(1) 帶給掠食動物威脅感，警告掠食動物「吃了我會有害或傷害你的健康」，因而達到降低被捕食的目的。

(2) 穆勒氏擬態：

用來描述均不可食的不同種具有類似形態的現象。如果發生在同一地區的兩種不可食昆蟲具有相同的標誌或警戒色，那麼對兩者都有利。很明顯只要捕食者誤食其中任何一種，即可記住其特有的警戒色而避食這兩種昆蟲。在一特定地區，在當地所有的捕食種類都記住昆蟲的警戒色之前，必然有一些昆蟲要成為犧牲品。如果是兩種昆蟲具有相同的花紋，則每一種失去的個體數大致相等。由捕食選擇產生的進化壓力將有利于趨同進化，直到它們變得非常相似。當然這個過程將持續很長一個時期。在某些情況下，擬態型開始可能是由於隨機變異而產生的，它們能存活下來是因為它們很幸運地類似于其他不可食的種類。

理解產生模擬花紋的選擇過程可以通過仔細觀察捕食者如何識別警戒色及花紋中那些特

征是關鍵的這一方法來實現。

(3) 貝慈氏擬態：

貝氏擬態：在昆蟲的某些科中，有大量不可食的種類充作貝氏擬態的模型（不可口的被當作“模型”，而可口的種類則被稱為“模擬型”）。

模型與模擬者必須共存於同一地區，具有相同的棲息地。而且，模型總是應該比模擬者更豐富。這是因為捕食者必須有厭惡的實際經驗後才能識別警戒色。換句話說，只有一些難以下嚥的昆蟲被捕食以後，其餘部分的昆蟲才能倖免。如果昆蟲種群含有高比例的可食性模擬者，捕食者就有很大的機會捕食它們，因而就不能很快地識別警戒色，也就失去了應有的保護價值。

且此物種要先付出因色彩鮮明，易被察覺而被獵捕至滅絕的風險。

6-6.設計一個完全以化合作用為基礎的星際生態系統，你可以選擇一個遙遠未被發現的星球，也可以選擇太陽系的星球；可以是現在、久遠的過去或未來。

答：在一遙遠的星系，一個行星形成不久；遠離恆星的星球冷卻速度較快，火山噴發的蒸氣與火山灰覆蓋地表，滾燙的海洋才剛形成，被水淹沒的火山依然不斷的釋放不穩定的力量，大量的無機離子就這樣漂蕩在沒有生命的溫床中。

幾千萬年過去，懸浮在空氣中的火山灰早已沉澱；海水中累積的物質也漸漸產生改變：許許多多簡單的有機物質慢慢在閃電的刺激下形成。但是，沒有陽光的能量，使得賴陽光維生的生命遲遲無法出現。此時，因火山仍持續發威而溫暖依舊的海底，另一種型態的生命正悄悄孕育著。

寒冷帶氧的海水混合攜帶硫化氫的暖水，使的制熱的火山口形成了溫水出水口；成就了硫氧化生物的發展。它們以  $\text{CO}_2$  當作碳源，由氧化硫，硫化氫及硫代亞硫酸鹽取得能量。慢慢地，依賴硫氧化細菌的群落漸漸蓬勃發展；大管蠕蟲靠著生活在其組織內的硫氧化細菌，組成了其生物量的 60%，其他各種生物也在這靜謐海底的火山口，緩緩的進行的它們的生活。

6-7.哪類的動物可能具有一、二或三類的功能反應？天擇對獵物的更加防禦如何影響反應曲線高度？天擇對更有效率的掠食動物是如何影響曲線的高度？天擇對獵物及掠食動物之曲線高度淨效應如何？

答：

(1).動物可能具有一類的功能反應：取食小型獵物的某些濾食性水生動物；動物可能具有二類的功能反應：駝鹿旅鼠場撥鼠；動物可能具有三類的功能反應：貂類捕食麝香鼠、鶯捕食杉木芽蟲。

(2).天擇對獵物的更加防禦如何影響反應曲線高度？獵物密度不變但攝食量下降導致曲線下降。

(3).對更有效率的掠食動物是如何影響取線的高度？獵物密度不變但攝食量上升導致曲線上升。

(4).對獵物及掠食動物之曲線高度淨效應如何？對獵物的更加防禦如何影響反應曲線高度？獵物密度不變但攝食量下降導致曲線下降。對更有效率的掠食動物是如何影響取線的高度獵物密度不變但攝食量上升，導致曲線上升。

6-8.葡萄牙中部河流曾被外型似淡水龍蝦、長約 12~14 cm 的美國路斯安那龍蝦(*Procambarus clarki*)入侵並大量繁殖族群。格拉薩(Graca)與費洪·德·阿美迪亞 (Ferrand de Almedia 1983)所研究的水獺，能輕易並壓制這些龍蝦。利用以下之獵物模式： $E/T = \sum N_{ei}E_i - C_s/1 + \sum N_{ei}H_i$

解釋為何葡萄牙中部的的水獺食譜會由多樣化包括魚、蛙、水蛇、鳥及昆蟲，變成以龍蝦為主的食譜。對龍蝦而言，假設前提是操作處理時間短、遭遇率高及能量高。

答：因為水獺對於獵食龍蝦的有操作處理時間短、遭遇率高及能量高等優點，與其它獵物比較起來，水獺其於省事，量多，又可得到較多的能量，久而久之就把龍蝦當為主要食譜。

6-9.伊理雅特(Iriate, 1990)及其同事的數據建議，美洲獅的獵物大小的偏好，可能有一特定體型(如圖 6.16)。然而，這個體型變異也與緯度密切相關；較大型美洲獅生活在高緯度，因此這種體型變異被解釋為有效的溫度調節的天擇。恆溫動物在高緯度通常體型較大，一種形式稱為布格曼定律(Bergmann's rule)。相對於生物量，大型動物具有較小的表面積，理論上對其保溫有利；小型動物相對具有較大的表面積，對其保持涼爽有利。因此，是什麼因子決定掠食動物體型的大小？是否由氣候、掠食動物與獵物之交互作用或兩者皆然？設計一個環境影響恆溫掠食動物體型大小的研究。

答：

因為高緯度氣溫低，且因動物的保暖性要強。因此，在高緯度的恆溫動物體型較大，以達到保溫。以同種的恆溫動物作為研究對象，將其分別飼養，在僅有溫度差異的環境，其餘一切條件均相同，觀察在不同氣候下動物的體型變化。

6-10.植物體根莖比再植物調節溫度與水分上如何相似？(我們曾再第四、五張討論此一主題)。請在體內平衡的大標題下討論這些過程。(體內平衡是內在與外在環境介面的變異維持相對的穩定)。

答：溫度的調節可平衡熱量的獲得與熱量的散失，植物利用型態和行為以調節與環境間熱交換的速率。植物靠水分的得與失調節體內的水，在乾旱的地區植物的根多且深有助於水分的吸收，在較潮濕的地區或氣候下根的生物量較低而在地上部的生物量較高。植物由地上部從陽光獲取能量養分且從土壤獲取養分水分，植物同時由兩個方向獲得食物，但和動物一樣面臨能量及養分供給的限制，將能量分配到葉和莖會降低供給根部生長的有效能量，增加分配到根生長也就是減少供給葉和莖的有效能量，在營養缺乏之土壤其根/莖比相較於高營養土壤之根/莖比值高。

6-10.植物體根莖比再植物調節溫度與水分上如何相似？(我們曾再第四、五張討論此一主題)。請在體內平衡的大標題下討論這些過程。(體內平衡是內在與外在環境介面的變異維持相對的穩定)。

答：溫度高低影響地上部的生長，而水量的多寡影響根部的生長，在溫度高的地方，為了減少水分蒸發，除了改變葉子的形狀，也會減少地上部的比例，而水量少的地方則根系必須多、寬、深，因此會增加地下部的比例。

紫外線對陸上動物的影響,分別從其利與弊試述之。

(一)紫外線對動物的傷害：

紫外線對於動物身體影響大多僅於上表皮細胞部分而無法穿透太深的生物組織。一般而言，細胞在照射紫外線後，正常狀況下細胞均有修復的能力，所以不用擔心，但是照射過量的紫外線時，細胞中的DNA修復能力會受到破壞，造成細胞老化，癌化或死亡。大氣中另存在有些化學物質如多環芳香烴化物，這些毒性物質在與紫外線產生光化學反應後造成所謂光毒現象，動物長期曝露在此光毒的環境中，亦會導致動物病變或死亡。因此紫外線對動物不止有直接影響亦有間接的傷害。

(二)紫外線對動物的益處：

紫外線雖然會對動物產生傷害，但是並非完全有害。如動物受傷時，傷口易受細菌感染，紫外線可以殺死傷口上的細菌減少感染；有些昆蟲眼睛對於光波的感受範圍較廣，因此，紫外光對牠們而言仍是可見光，有助於牠們尋找獵物，而人類也利用紫外光此種特性，製作紫外光燈來誘捕昆蟲。

7-1. 試指出雌雄魚類究竟是依據什麼條件來選擇其配偶?

安妮·霍德(Anne Houde, 1997)總結了無數的研究結果後發現, 雄性的數種性狀與交配有關。證據的分量都支持雄性色彩對其能成功交配都大有幫助。而有助雄性交配的顏色包括「亮麗度」, 即紅斑數、藍斑數、彩虹面積、有色總體積、胡蘿蔔或橙色面積。這些結果呈現恩德勒所觀察的結果, 是在沒有掠食或低掠食壓力下, 雄魚色彩的原因, 亦即沒有大掠食情況下, 雌魚較會選擇更亮麗的雄魚。其結果為在低或無掠食的環境。研究的族群中色彩豔麗的雄魚會增加。雄性的行為與提高雄性交配的成功有關。

柯德里奇--布朗(Astrid Kodric-Brown, 1993)從魚群中選取差別明顯的雄魚和雌魚。把一條雌魚放在驗證箱中央的容器內。而把二條雄魚放在中央容器的外側。先以 10 分鐘為適應期。她便把帷幕拿開。帷幕一旦拿走後, 雄魚則會透過玻璃板對雌魚進行求偶行為, 而雌魚則會透過玻璃板去觀察雄魚。她記錄展示箱內雌雄魚的利為約 10 分鐘, 她透過記錄發現雌魚會特別喜歡花最長時間求偶的雄魚。而當她把玻璃板移走後, 讓雌雄魚發生接觸關係。雌雄魚透過競賽的互動關係, 包括追逐與輕啄。其試驗結果因而得知魚類的成功繁殖與否乃由雄性的吸引力與其優勢地位兩者來確定的。

7-2. 第七章論述的基本前提之一是繁殖的形式顯著的影響物種內之社會間的相互作用。試問無性繁殖之族群與有性繁殖之族群間之相互作用有何不同? 試問在一族群內, 雌雄異體之個體與雌雄同體之個體如何影響其社會相互作用之類型? 某族群中有同性別的數種形式(如有大型與小型雄性), 試問如何影響其行為的交互作用多樣性?

答:

繁殖的目的: 無論無性繁殖抑或是有性繁殖, 均須有良好的親代, 且親代要有良好的性狀, 才能產生優良的子代。

#### **無性繁殖 VS. 有性繁殖**

**無性繁殖**---生物體不產生雌雄配子, 而由一個體細胞或部分體細胞, 經細胞分裂、分化而發育成為一個新的生物體; 這種產生下一代新個體的方法稱為"無性生殖"。無性生殖為低等生物繁殖子代的主要方式, 經由這種方法產生的子代, 一般都具有與親代相同的遺傳特性。所以說, 無性繁殖只能增加與母株相同的個體, 並不能改變其品質;

**有性繁殖**---有性生殖通常必須藉由來自親代雙方的雌、雄配子之結合方能達成, 也是生物界最普遍的一種生殖方式。但是有些行有性生殖的動物有時也不用此法生殖, 例如蚜蟲的卵可未經受精而直接發育成新個體, 蜜蜂的未受精卵可發育為雄蜂, 皆為孤雌生殖

(Parthenogenesis)。此種生殖方式雖無須雌、雄配子之結合, 但已有雌、雄兩性之分化, 故與無性生殖不同。因此, 有性生殖可藉由交配, 改進其子代的品質或是與異屬間雜交, 創造出新的種屬, 讓使子代有較佳的適應能力, 因而成為最普遍的一種生殖方式。

#### **雌雄同體 VS. 雌雄異體**

**雌雄同體**---雌雄異體其物種之同一個個體兼具雌性與雄性的功能, 最常見的是植物的雌雄同株, 在一朵花上同時具有雌和雄的器官; 動物中的魚類則有許多雌雄同體的有趣例子, 例如小型鰭魚科的物種中, 就有許多是雌雄同體的, 當該物種交配時, 配對的一方行雄性交配行為, 另一方則產卵, 在產卵時, 該配對的前者使之受精, 後來, 該配對可能互換性角色, 後者個體的行為為雄性而前者產卵。

**雌雄異體**---大多數的動物為雌雄異體, 其生物行體外受精(external fertilization)(以水生生物為主), 或體內受精(internal fertilization)(以陸生動物為主)。精子需要液體作為媒介, 才能行鞭毛運動接近卵細胞。水生生物因而能以體外受精的方式達到受精的目的。陸地沒有充分的液體提供媒介, 所以陸生動物只能行體內受精。體內受精作用是藉雄性的交接器和雌性的生殖道結合, 然後由交接器把精子射入雌性個體的生殖道, 以利精子在潮溼的生殖道運動, 並進行

受精作用。

7-3.恩德勒 (Endler 1980) 指出，雖然野外的觀察與掠食者對孔雀魚體色有天擇作用的假說一致，還有其他環境因子會影響孔雀魚族群間雄性的體色。試問是何因子（尤其是物理和化學因子）會影響雄魚體色的產生？並說明各因子如何發生影響？

答：某地方族群之雄孔雀魚體色，由掠食者與雌魚擇偶的天擇之間的動態交互作用來決定。若在高掠食者的環境下，雄魚的體色（色斑）會漸漸地減少或變的不明顯；若在沒有掠食壓力或低掠食壓力下，雌魚會選擇體色亮麗的雄魚，且繁殖成功率高。

7-4. Endler 設置了兩組試驗：一在溫室、一在野外。試問溫室試驗的優點為何？其缺點為何？Endler 沿 Aripo River 也設置了試驗，試問野外試驗的優缺點為何？

在溫室試驗中要控制的變因少，會影響試驗的因素也較少，而且試驗者可依其需要改變試驗的環境，這是溫室試驗的優點。而其缺點為試驗的結果可能不符合自然的環境狀況。而野外試驗的優缺點則和溫室試驗相反，野外試驗較符合自然環境狀況，但其變因太多造成了試驗上的困難。

7-5.試參考圖 7-8，大部分成功交配的雄孔雀魚為優勢者，也有具吸引力且為許多稚魚父系之雄魚為次優勢者，我們可如何詮釋此具吸引力但次優勢雄魚之繁殖成功？此結果可能指出雌性選擇對雄孔雀魚中交配成功的可能影響的若干意義？

答：安妮·霍德 (Anne Houde 1997) 總結了無數的研究結果，發現雄性的數種性狀與交配的成功率有關，包括紅斑數、藍斑數、彩虹面積、有色總面積等在沒有掠食環境下，雌魚較會選擇亮麗的雄魚，其結果為在低或無掠食環境下，色彩艷麗的雄魚會增加。

經過科德里奇-布朗 (Astrid Kodric-Brown 1993) 的實驗發現，有吸引力的雄魚繁殖成功率約為 67%，而無吸引力的雄魚佔 33%，但優勢地位顯示出有助於雄性繁殖的成功，無吸引力的雄性之間有 87.5% 是優勢者，優勢度低又無吸引力之雄性的繁殖成功率只佔 4%，此結果顯示這些雄性的繁殖機會大收影響，而有吸引力的雄於往往是優勢者，有較多和較亮的彩斑，但是無論吸引力的大小，優勢的雄於總是比次優勢的雄於繁殖較多的子代。

7-6.試採用柯德里奇-布朗與桑恩希爾的研究，比較孔雀魚 (guppy) 與蝎蛉 (scorpionfly) 的交配系統，並特別重視每物種的同性間選擇與異性間選擇的可能角色。試問兩物種間的類似性及若干明顯的差異為何？

	孔雀魚	蝎蛉
相同	<ul style="list-style-type: none"> <li>● ● 異性間選擇：</li> <li>(1) (1) 繁殖成功：綜合雄性吸引力與優勢地位（孔雀魚以亮麗度、蝎蛉以體型大小）</li> <li>● ● 同性間：</li> <li>皆為競爭關係</li> </ul>	
相異	<ul style="list-style-type: none"> <li>● ● 異性間選擇：</li> <li>(1) (1) 以亮麗度分為是否有優勢地位後，又再分是否有吸引力。</li> <li>● ● 同性間：</li> <li>(1) (1) 無吸引力的雄魚之間有繁殖力的有 87.5% 是優勢者。</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>● ● 異性間選擇：</li> <li>(1) (1) 以是否有提供禮物來選擇配偶，通常體型大佔優勢。</li> <li>(2) (2) 如果無禮物也無唾液團，同性仍可強行交配。</li> <li>(3) (3) 收到的禮物越大，雌蝎蛉產的卵越多。</li> <li>● ● 同性間：</li> <li>(1) (1) 求偶時的競爭，是具高危</li> </ul>

		險性會致命的。
--	--	---------

7-7.無數的研究結果指出，至少在某些情況下，植物間有非逢機受精。此結果引起關於有此類非逢機受精的生物學機制的數個疑問。母源植物如何可能去控制或至少影響母源植物之父系？花粉間之競爭如何可能決定所觀察到的非逢機樣式？

A.

母源植物若要控制或至少影響母源植物之父系來達到非逢機受精的目的，則其策略可能為：增加對某些基因產物的親和性，而對某些基因產物產生抑制反應。而此控制作用可能發生在單一花粉上，或可能發生在花粉混合後產生的交互作用上。因此母系就可以對特定的父系產生親和，但對其他的父系(群)產生不親和的現象。

而花粉間的競爭，如 Marshall *et al.*(1996)對野蘿蔔所作的實驗，則可能因為母系植物對混合兩父系花粉所產生的交互作用才產生抗拒，因此導致混合花粉的萌發率降低。而相鄰花粉的萌發試驗則因為其基因產物之間並未產生交互作用，因此不會有抗拒的現象發生。這種情形可能是導致 Marshall *et al.*(1990)對野蘿蔔所作的實驗，會出現有非逢機交配的結果。

B.

馬歇爾是依據哪些方式來評定花粉提供者的表現？她的依據是：

- 1.在混合交配下，可明確父子關係的種子數。
- 2.可明確父子關係之種子在果莢上生長的位置。
- 3.可明確父子關係種子的重量。

7-8.試驗設計的細節關乎室內及野外試驗的成敗，其研究結果當根據若干微細部分而獲得。例如，珍妮弗·揚維斯(Jennifer Jarvis)為何在設置其裸隱鼠室內聚落一年後，才正式著手量化其室內族群的行為？試問若在設置後不久後即開始該聚落之行為量化工作，可能會獲得什麼樣的結局？

答：因為，一開始將裸隱鼠放到新的聚落，裸隱鼠一定要花時間建立秩序，分派工作，成立出一個新的聚落，一年的時間可以讓裸隱鼠完成這些事情，一年後觀察到的裸隱鼠社會行為才是真在自然中的裸隱鼠社會行為，觀察到的數據才有是我們要的。如果一開始就進行該聚落行為量化工作，則得到的數值能是裸隱鼠還在建立他們的新聚落的過度時期之行為，得到的數值並沒法解釋裸隱鼠社會行為，這樣得到的數值我們就沒法運用，倒不如一年後再去觀察，得到的才是我們要的數值。

7-9.行為生態學者宣稱裸隱鼠為真社會性動物。試問真社會性主要特徵為何？此特徵中哪些存在於裸隱鼠？

A.

真社會性有三大特徵：(1)至少有一世代以上的個體共同生活一起(2)合作撫育幼小(3)成員劃分為不孕(無繁殖的)與能繁殖的個體。而裸隱鼠具有第一項和第二項特徵。

B.

某族群內個體間關係之基本改變，發生在個體開始群棲於群體(蟻群，狼群，魚群...中)，且個體與其他個體開始合作。合作一般包括個體間交換資源或各種不同形式的協助，例如為所屬群體抵禦掠食者。群體生活及合作是社會性或社群性(sociality)的開始。在社會性物種中的社會性程度，可由簡單的相互理毛(mutual grooming)或共同保護年幼個體到極為複雜、有階級的社會，如螞蟻或白蟻群。這類叫複雜的社會行為層級，稱為真社會性(eusociality)，真社會性常包括三個主要特性：

- (1)共同生活的個體超過一個世代。
- (2)共同照顧幼小的個體。
- (3)一社群中的個體常被分為不孕(無繁殖力)與繁殖力的社會階級(caste)。

而裸隱鼠包含有這三樣特性，其共同生活的個體超過一個世代，另外其所組成的成員亦分成幾個階級，分別進行極為不同的活動，階級是指聚落中身體構造截然不同的成員，從事特化的行為，以共同照顧幼小的個體，並且一個裸隱鼠的聚落只靠一隻母鼠及數隻雄鼠來繁殖，這群繁殖成員的功能，基本上是繁殖用的鼠后及其配偶，其他成員均無法繁殖，行為生態學家發現一個裸隱鼠聚落的生命重心，是這隻鼠后及其後代，他的行為是維繫此群聚的重心。

7-10. 試就社會關係的生態學中找出一個問題，並提出一個假說，在設計一個研究驗證此假說，採用兩種研究法，其中一個研究為採用野外與室內試驗去驗證你的想法，第二個設計的研究採用比較判斷法，族群中雄孔雀魚體色，是否由掠食者和雌魚擇偶的天擇之間的動態交互作用來決定？

答：恩德勒(Endler 1980)曾做過兩項試驗，一為室溫中的人工池，10個池子中，其中4個放入梭形長麗魚(高掠食)，另外4水池各放入6條哈氏溪鱒(低掠食)，剩下2個作為沒有放入掠食時魚類的對照組(無掠食)。他在各試驗池中放入18處不同族群的孔雀魚，為的是確保該試驗族群有很多的顏色變化。第二個試驗為野外的阿里波河水系中進行，於主流，有多樣的掠食者共棲，因為高掠食棲地，支流中匯入主流前的一個瀑布作為低掠食棲地，另一個在更遠上游的小支流，其中有孔雀魚和哈氏溪鱒共棲，為對照棲地。

由溫室和野外試驗可得相同印證，如課本圖 7.6 所示，溫室掠食者和哈氏溪鱒之水池內，雄孔雀魚身上的色斑增加了，而有高掠食性的梭形長麗魚的水池，則孔雀魚色斑減少了。依課本圖 7.7 野外試驗結果摘要，即比較高掠食棲地及低掠食溪流環境與其後代從高掠食環境引進到低掠食環境，雄魚體斑的改變，其中須注意到引進的族群和低掠食對照棲地的雄魚，其體色逐漸接近，換而言之，孔雀魚沒有掠食者，則身上體斑數會大為增加，此結果加上溫室試驗的結果，都支持掠食減少孔雀魚族群中雄性體斑炫耀的假說。

以比較判斷法來說，雌孔雀魚依據什麼選擇配偶？安妮·霍德(Anne Houde 1997)總結無數研究結果，發現雄性的數種性狀和交配成功有關，其證據都支持雄性色彩大有裨益期交配成功，有助於雄性交配的好處的顏色包括亮麗度。這些結果是在沒有掠食或低掠食壓力情況下，雄魚色彩的原因，即沒有大掠食情況下，雌魚較會選擇亮麗的雄魚，因為其雄性的行為方面(尤其是雄性的求偶展示率)與提高雄性配對成功有關。阿斯特麗德·科德里奇-布朗(Astrid Kodric-Brown 1993)從研究雄性間的競爭互動是否影像交配成功，其實驗證實，雄性間的競爭和雌性的選擇繁殖成功，又因無吸引力與非優勢雌性的低繁殖成功而強化，那些優勢度低又無吸引力的雄性繁殖群只佔 4%，此結果顯示這些雄性的繁殖機會大受限制。

A population is a group of organisms of the same species which occupies a given area.

族群生態學研究族群的數量、分佈及族群與其棲息環境中的非生物因素和其他生物族群(例如捕食者與獵物、寄生物與宿主等)的相互作用。其內容包括族群動態、族群的遺傳與演化、種內和種間關係。

Coevolution: when we say that two species have coevolution, we mean that they have evolved in a tight knit, reciprocal fashion, each evolutionary change in one occurring as a response to a change or changes in the other.

問題：

1. 說明族群生態學關注的焦點。(王瑞香, p.169)
2. 如何描述族群的屬性?(王瑞香, p.170)
3. 舉例說明族群內個體的空間分佈方式。(王瑞香, p.170)
4. 何謂族群成長率?族群成長形式如何表示?(王瑞香, p.170)
5. 說明族群成長率與其密度之關係的三種模式。(王瑞香, p.173)
6. 舉例說明阿利成長形式(Allee growth form)之族群成長率與其密度關係。(王瑞香, p.173)
7. 舉例說明族群大繁殖(population irruption)或大發生(population outbreak)的成因。(王瑞香, p.174)
8. 何謂 *r*-策略者(*r*-strategist)與 *K*-策略者(*K*-strategist)?(王瑞香, p.176)
9. 何謂生物體承載量(carrying capacity)的最大密度與最佳密度?(王瑞香, p.177)
10. 舉例說明生物個體或族群在能量使用的最佳化。(王瑞香, p.179-180)
11. 舉例說明食物豐度與動物覓食行為。(王瑞香, p.180)
12. 何謂中介族群(metapopulation)概念?為何在保育生態學引起重視?(王瑞香, p.183)
13. 舉例說明物種內競爭(intraspecific competition)對於族群結構的影響。(王瑞香, p.187)
14. 說明兩物種間的交互作用。(王瑞香, p.187)
15. 舉例說明共同演化(coevolution)。(王瑞香, p.241)
16. 何謂高斯原理(Gause's principle)?(王瑞香, p.189)
17. 說明物種間如何在競爭性互斥(competitive exclusion)中達到共存。(王瑞香, p.190)
18. 簡述生物圈的演化。(王瑞香, p.230)

-----  
Chapter 8 Population Genetics and Natural Selection (Molles, 2002) 第八章 族群遺傳和天擇

8-1. 比對達爾文和孟德爾對族群研究的方法。達爾文的主要發現是什麼? 孟德爾的主要發現是什麼? 達爾文和孟德爾的研究如何為本章稍後的研究作鋪陳工作?

A 試述達爾文的天擇理論為何?

答:達爾文的天擇理論重點如下:

1. 生物體產生相似的生物體(子代之外表,行為,功能待方面皆與其親代相似)。
2. 同一物種的個體間會產生隨機變異.有些變異(親代間的差異)是可遺傳的(即可傳給子代)。
3. 每一代都產生了超過環境可以支持的子代數。
4. 有些個體,因為其體型或行為性狀(trait), 在其族群中的存活及繁殖機會高於其他個體。

B

達爾文主要研究的是個體間差異的存活及繁殖,使其種群隨時間而產生改變。他在加拉巴哥群島上所看到的種群演化,用觀察及閱讀論文時,假設那些會產生優勢的特徵將被保留,而那些具劣勢的特徵將被銷毀。在這樣被環境選擇的過程下,族群將隨著時間而變化。這演化機制,就是他那天擇理論的研究方法。

孟德爾是研究個體遺傳而對種族的演變，他正好解釋了達爾文的天擇理論，優勢的保留及劣勢的銷毀，他最具影響的是豌豆的研究，它利用豌豆不同外表型，分成個別基因控管，因為得出了孟德爾遺傳定律。

達爾文主要發現的是天擇理論，其論點為：

生物體產生相似的生物體，就是說子代之表，行為，功能等方面皆與其親代相似。同一物種的個體間會產生逢機變異。有些變異是雙親間的差異，可遺傳到子代的。每一代都生產了超過環境可以支持的子代數。

有些個體，因為其體型或行為性狀，在其族群中的存活及繁殖機會高於其他個體。其天擇的舉例為下：

(1).產生變異：個體間的性狀常有許多差異，這些變異可以遺傳。

長頸鹿的祖先有長頸的和短頸的。

(2).過度繁殖：各種生物經生殖作用產生的後代，其數目常較親代大很多。

長頸的和短頸繁殖的愈來愈多。

(3).生存競爭：食物和空間的有限，引起生存競爭。

當樹較底下的葉子吃完後，長頸鹿可以吃到較高的樹葉，而短頸鹿則吃不到樹葉。

(4).適者生存：生存競爭的結果，使得性狀適合的個體生存下來。

短頸鹿因為吃不到樹葉而遭到淘汰死亡。

孟德爾發現了遺傳定律，其定律為：

分離律：細胞中有成對的基本遺傳單位，在雜種的生殖細胞中，成對的遺傳單位一個來自雄性親體，一個來自雌性親體，形成配子時這些遺傳單位彼此分離。

獨立分配律：在後代中不同對的對立性狀隨機組合。性狀決定於遺傳單位，遺傳單位的出現符合簡單的統計學律。這個研結果是將遺傳學建立在數學的基礎上。

他們都是研究生物，但達爾文的是大體，即環境對生物的選擇性，而孟德爾的是細觀，他補充了達爾文的缺失，就是沒有清楚的提到那些優勢是怎樣傳到下一代，而劣勢又是怎樣被銷毀的。因此達爾文是提出了天擇來將優劣勢分別，而孟德爾則是以遺傳定律來解釋，顯性的被表現，而隱性的卻被抑制。

8-2.回顧利用植物遷移試驗的歷史性研究族群間基因上及外型上變異。博尼耶、科爾納和蒂勒松的研究，增加了哪些新的認知和技術呢？而克勞森、凱克和希斯的研究又如何和這些早期的研究結合呢？

答：博尼耶：利用一株植物的營養系，分栽與生長於不同海拔高的地區，藉由採自同株的營養系，可以控制基因型對植物外型的效應，亦可觀察受到氣候的效應。

博尼耶的結果說明了單靠環境本身，再沒有遺傳差異下，就可以對植物族群引發相當程度的外表改變。

科爾納：證明與博尼耶所觀察到的生長型差異是植物對環境改變的型態調適而非遺傳性的改變。

蒂勒松：對每一種試驗植物，仔細的篩選能代表不同環境條件特有的生長型的植株，稱之為生態型。

克勞森、凱克和希斯：利用種植生長在低地、中海拔及高山之不同生態型營養系，發現到生態型的差異。支持了蒂勒松的假說即生態型間的基因差異是源於當地環境所促成的天擇。

8-3.在對變色蜥族群的研究中，凱斯(1976)認為哪一項環境變數能對蜥蜴身體大小作最佳估計？凱斯的變色蜥研究說明了族群間基因差異嗎？較勁特雷熙的研究增加了我們對變色蜥族群變異新的了解嗎？

答：凱斯探討了分布在 12 個地點的變色蜥族群間體型大小的差異。各個棲地的環境差異很大，故不同地區的環境選擇會利於此物種有不同的特徵。

凱斯發現在變色蜥所居住的海拔範圍 4m 到 1166m 間的氣候有相當大的差異，海拔高與冬天氣候間尤其有相當高的關連性。冬季雨季對變色蜥喜歡吃的一年生草本植物的生長有非常大的影響，雨量的多寡決定了此植物的生長量。高海拔較多的平均降雨量表示變色蜥有較多的食物，但除了平均雨量較多外，高海拔的雨量年度差異也較小。雨量的變異可視為有效食物的變異。

在食物較豐富的高海拔環境中生長的變色蜥，比在低海拔的變色蜥長約 25%。在所有試驗地，由許多環境變數中，凱斯找出變色蜥體長的最佳預測值是平均冬季雨量。

在凱斯的研究中並沒有證明變色蜥體長與族群間基因差異有一定關聯性，但是他已發現這可能是由有效食物量或者基因的差異所造成。

特雷西將各種變色蜥飼養在相同環境下，並供給充足的食物、熱源及石頭(庇護所)。在這樣的條件下，他發現在野外發現的體型變異，有一部分是族群間基因差異而來。天擇在不同海拔有利於不同體型的個體。

8-3. 在對變色蜥族群的研究中，凱斯(1976)認為哪一項環境變數能對蜥身體大小作最佳估計？凱斯的變色蜥研究有說明了族群間的基因差異嗎？較特雷西(1999)的研究增加了我們對變色蜥族群變異新的了解嗎？

答：

- (1) 有效食物量之差異：變色蜥身體大小依其分佈的環境不同，皆有所差異。環境不同，例如：沙漠或高山，平均氣溫或降雨量的多寡，使其地區所生長的植物種類、數量不同，故變色蜥所依賴的食物也不同，造成彼此族群間體型或是功能上的差異。
- (2) 雖然在凱斯的變色蜥研究中，並無明白指出變色蜥身體大小與族群間的基因差異，但他已可以明顯發現變色蜥族群間體型的差異非常大，所處的環境差別也很大，故可能是「族群間的基因差異」造成體型的不同。
- (3) 特雷西的室內飼育實驗結論：在野外觀察到的體型變異至少有一部分是族群間的基因變異而來。

8-4. 何謂哈迪-溫伯格定理？何謂哈迪-溫伯格平衡？哈迪-溫伯格平衡需要那些條件？

A.

哈迪-溫伯格定理：當一族群在一個無演化力量干預下隨機交配，其等位基因頻率會維持不變。

哈迪-溫伯格平衡：維持一個族群的等位基因頻率固定的條件。

哈迪-溫伯格平衡須符合五個條件：(1) 隨機交配，(2) 無突變，(3) 大族群量，(4) 無移入，(5) 所有基因型都具有相同適合度，適合度是指生存和繁殖的機率。

B.

- ◇ ◇ 哈迪-溫伯格定理：當一個族群在無演化力量干預下隨機交配，其等位基因頻率會維持不變。
- ◇ ◇ 哈迪-溫伯格平衡：即一個族群的等位基因頻率維持固定。
- ◇ ◇ 哈迪-溫伯格平衡所需條件：
  - ➤ 隨機交配(random mating)：因非隨機交配或偏好性交配，會致使配對的等位基因之機率較高或較低於所預期的，如此將會改變基因型的頻率，故欲達到哈迪-溫伯格平衡，則須要有隨機交配。
  - ➤ 無突變(no mutation)：因為無論是將新的等位基因加入族群中，或是將等位基因由一種型式改變成另一種型式，都可能改變族群的等位基因的頻率，進而干擾哈迪-溫伯格平衡。故欲達到哈迪-溫伯格平衡，則必須無突變。
  - ➤ 大族群量(large population size)：因小族群單靠一項機會因素就會使當代等位基因頻率與下一代不同的機會大為提高。故欲達到哈迪-溫伯格平衡，則須有大的族群量，以使基因漂變(因機會或隨機事件引起的等位基因頻率的改變，謂之)可以增加某些等位基因之頻率、同時降低其他等位基因之頻率甚至消滅它們，長期之後就可

降低族群基因之變異。

- ➤ 無移入(no immigration)：因移入而引進新的等位基因到族群裏，或因移入者之間等位基因頻率不同而改變現有等位基因之頻率，此二種情形皆會干擾哈迪-溫伯格平衡。故欲達到哈迪-溫伯格平衡，則必須無移入。
- ➤ 所有基因型具相同適合度(fitness，此指生存和繁殖的機率)：因若各基因型有不同的存活率及繁殖率，則族群中的基因與基因型的頻率將會改變。故欲達到哈迪-溫伯格平衡，則所有基因型必須具相同適合度。

8-5.回顧 Hardy-Weinberg 平衡公式。公式中哪一部分表示基因頻率？哪些項目代表基因型和外表型的頻率？基因型和外表型的頻率都一直維持不變嗎？試利用一個假設族群來陳述妳的確定等位基因及頻率。

答：Hardy-Weinberg equilibrium 中，說明了族群基因庫內的基因型和對偶基因頻率，在除了生殖過程中的互換外，若沒有其他外力的影響下，世代皆保持不變，趨於穩定狀態，也就是說，有性生殖時減數分裂會使對偶基因分離及隨機交配對族群整體的遺傳結構沒有影響，讓族群的遺傳結構處在一種平衡狀態，稱為 Hardy-Weinberg equilibrium。

◎ Hardy-Weinberg equation—

$$\ast p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

→ p: 一基因座的一對偶基因(ex: A)的頻率

→ q: 同一基因座的另一對偶基因(ex: a)的頻率

→  $p + q = 1$

→  $p^2$ : AA 的頻率

→  $2pq$ : Aa 的頻率

→  $q^2$ : aa 的頻率

☆ 故族群是演化的最小單位，若演化不發生，則哈溫定律才會成立：

(1).非常小的族群：在小族群內，遺傳漂變(genetic drift)一基因庫內對偶基因的意外變動，會改變對偶基因的頻率。

(2).和其他族群隔離(封閉系統)：基因流動(gene flow)，因為個體或配子的移動而使對偶基因在族群間傳遞，會改變基因庫。

(3).無突變：突變藉由取代一基因成為另一基因，而改變基因庫。

(4).隨機交配：若個體選擇配偶時會考慮到可遺傳的特徵，達成哈溫平衡所需的配子隨機混合的條件就無法達成。

(5).天擇不存在：差異性存活率及生殖成功率，藉由傳遞某基因優於另一基因而使基因庫改變。

§ e.g. 某地之果蠅族群數目為 2000 隻，其基因庫中，若某個基因組合的比例是 AA:Aa:aa = 3:10:7，則這批果蠅在沒有其他因子干擾基因庫的情況下，經過單獨培養五代之後，其各基因在族群中所占的百分比為何？

答：根據哈溫定律：在無外在干擾基因庫的情況下，一個族群中的生物任意交配，則其對偶基因(A 及 a)，及不同基因型的頻率將達到一種平衡狀態，並世代維持穩定。

$$\text{公式：} p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

p: 對偶基因 A 的頻率

q: 對偶基因 a 的頻率

$$p + q = 1$$

$$\text{AA: } 2000 \times \frac{3}{20} = 300 \text{ 隻}$$

$$\text{Aa: } 2000 \times \frac{10}{20} = 1000 \text{ 隻}$$

$$\text{aa: } 2000 \times \frac{7}{20} = 700 \text{ 隻}$$

所以，各基因型 AA、Aa、aa 在族群中分別佔了 15%、50%、35%。

8-6.何謂基因漂變？何種情形下會發生基因漂變？何種情形下基因漂變顯然不具重要性？基

因漂變是否會增減族群的基因變異？

答：

- (1.) 由機會或逢機事件引起的等位基因頻率之改變稱為基因漂變 (genetic drift)。基因漂變可透過在小族群的基因庫中偶然的波動,而導致演化。
- (2.) 基因漂變是在小族群中被觀察到的一種對偶基因頻率的改變。而這些小族群的形成主要是取樣的誤差或某些偶發事件造成的。當族群中大部份的個體被災禍消滅 (the bottleneck effect), 或當小部分的族群移到新居處 (the founder effect), 這個新的小族群的基因頻率並無法像舊族群的。此時基因漂變會一直基因漂變藉著族群間基因的交流,而導致演化。基因漂流 (genetic flow) 是因為遷移而導致兩族群的對偶。現今已知兩種狀況會使族群小到足以使基因漂變發生：1. 瓶頸效應：天災會使族群數量劇烈降低, 非選擇性的殺死受害者, 這樣的結果, 會使存活下來的個體無法代表原來的基因組成。2. 創造者效應：少數個體遷移到新棲地定居, 定居個體越少其基因組成就越不能代表原來的族群, 如、加拉巴戈的雀鳥。
- (3.) 藉由小族群基因庫的機率變動造成族群演化。現在理想中族群要無限大才能使基因漂變不成為族群演化的因素。雖然這不可能, 但許多族群已經大到足以忽略基因漂變的影響。
- (4.) 是種族群體的大小為定, 若是族群不夠大的話, 則基因漂變會影響族群的增減。

8-6. 何謂基因漂變？何種情形下會發生基因漂變？何種情形下基因漂變顯然不具重要性？基因漂變是否會增減族群的基因變異？

A.

基因漂變指的是由機會或逢機事件引起的等位基因頻率之改變；基因漂變會增加某些等位基因之頻率, 同時降低其他等位基因之頻率甚至消滅它們。基因漂變對於小族群的等位基因頻率改變最有效率, 所以我們可說基因漂變之於大族群就比較不具重要性。長期下來, 基因漂變將會降低族群的基因變異。

B.

- (1.) 由機會或逢機事件引起的等位基因頻率之改變稱為基因漂變 (genetic drift)。基因漂變可透過在小族群的基因庫中偶然的波動,而導致演化。
- (2.) 基因漂變是在小族群中被觀察到的一種對偶基因頻率的改變。而這些小族群的形成主要是取樣的誤差或某些偶發事件造成的。當族群中大部份的個體被災禍消滅 (the bottleneck effect), 或當小部分的族群移到新居處 (the founder effect), 這個新的小族群的基因頻率並無法像舊族群的。此時基因漂變會一直基因漂變藉著族群間基因的交流,而導致演化。基因漂流 (genetic flow) 是因為遷移而導致兩族群的對偶。現今已知兩種狀況會使族群小到足以使基因漂變發生：1. 瓶頸效應：天災會使族群數量劇烈降低, 非選擇性的殺死受害者, 這樣的結果, 會使存活下來的個體無法代表原來的基因組成。2. 創造者效應：少數個體遷移到新棲地定居, 定居個體越少其基因組成就越不能代表原來的族群, 如、加拉巴戈的雀鳥。
- (3.) 藉由小族群基因庫的機率變動造成族群演化。現在理想中族群要無限大才能使基因漂變不成為族群演化的因素。雖然這不可能, 但許多族群已經大到足以忽略基因漂變的影響。
- (4.) 是種族群體的大小為定, 若是族群不夠大的話, 則基因漂變會影響族群的增減。

8-7. 假如你是一項培育動物的稀有動物之計畫的主持人, 比如全球有多處動物園有西伯利亞虎, 但在野外卻越來越稀少了。試設計一項減少培育族群產生基因漂變的可能性的繁殖計畫。  
答：基因漂變是在小族群中被觀察到的一種對偶基因頻率的改變。長期下來, 基因漂變將會降低族群的基因變異。因此要避免以上情形發生：

- (1.) 集中各種可用資源, 運用保育技術, 有計畫地繁殖被選定的動物, 其目標是使該物種的遺傳歧異度仍保有 90%, 以期放回野外後能適應野外多變化的環境, 透過各動物園的整合性及計畫性的繁殖工作, 以期老虎的族群能長期在圈養中保有健康的物種。
- (2.) 保存老虎基因及族群以提供必要時野外老虎族群的復育或重注生機之用, 及以整合野外老虎研究與圈養老虎之研究, 以問題導向的研究提供野外及圈養老虎管理的參考, 以及提供經

費及技術支援做野外認養老虎棲地之計畫。

(3).研究以人工授精、冷凍胚胎等可能，降低近親交配的可能性。

8-8.天擇對於生物有何影響？

答:天擇改變族群的基因型與外表型頻率可導致對環境的適應。天擇理論最普遍性的主張是說，環境決定生物在解剖上、生理上和行為上的演化。在天擇方面的研究中最清楚的示範族群也正是有關加拉巴哥群島上雀鳥的研究。洛索斯(Losos)、沃厄特(Warhelt)和舍納(Schoener)利用重覆的野外實驗來研究天擇對安東蜥(*Anolis*)族群的形態改變。他們的結果顯示拓殖中的族群可以很快的適應新環境條件。卡羅爾(Carroll)和其他幾位同事的研究則顯示，棲息在原生宿主及引進宿主的無患子甲蟲族群，已經藉由天擇選出有利於牠們在宿主植物上生存及生育的性狀。自從達爾文發表他的理論後的一個半世紀以來，數百個天擇的例子。演化生態學仍是一門生氣蓬勃的領域，它充滿了爭論，自我批評，而更重要的工作則仍有待完成。

8-9. Carroll 及其同僚的研究如何證實對引進的無患子植物的快速演化適應？研究者在研究天擇時，利用某類生物(如無患子甲蟲)比利用較大型的生物(如奇瓦瓦雲杉和變色蜥)，其優點何在？

答：Carroll & Boyd (1992)的研究顯示，棲息在原生宿主及引進宿主的無患子甲蟲族群，已經藉由天擇選出有利於它們在宿主植物上生存及生育的性狀。Carroll & Boyd 觀察無患子甲蟲口器長度與宿主植物果實半徑間的關係。結論是，在野外觀察餵以各種原生和引進的宿主植物的昆蟲其口器長，在非宿主上發育者仍然照舊。Carroll 覺得口器嘴長的差異，極可能是增或減口器長的天擇的結果。

Carroll & Boyd 又對無患子甲蟲作更多研究，證實了以無患子科的原生和引進植物為宿主的無患子甲蟲族群間有大遺傳差異。從天擇的觀點來看，這些無患子甲蟲族群間的顯著差異，大到使被強迫餵以相反宿主的無患子甲蟲，其生育能力及存活力都降低了。換句話說，當將原本棲息在原生宿主的無患子甲蟲改食引進的植物，其繁殖力及存活率皆降低。很多證據說明了這些棲息在不同宿主植物的昆蟲族群，已經藉天擇選出有利於它們在宿主植物上生存及生育的特點。利用某類生物比利用較大型的生物的優點是，觀察較大型生物通常費工耗時，且只能應用於有限的生物體上。

8-10. 古典的研究(如共同試驗園區)與現代的分子技術(如 DNA 定序法)兩者如何互補？各有何優缺點？

答：古典的研究的優點：可以分辨物種得改變是外界環境造成的，還是物種自己的基因發生突變。缺點：不知是那些基因造成的。

現代分子技術的優點：可清楚知道物種的基因排列順序，也可知道發生突變的是那些基因。

缺點：不可以分辨物種得改變是外界環境造成的，還是物種自己的基因發生突變。

8-10.古典的研究(如共同試驗園區)與現代的分子技術(如 DNA 定序法)兩者如何互補？各有何優缺點？

答：利用古典的研究優點是操作簡易且技術投資非常少，缺點是做起來非常地費工耗時，且只有應用在有限的生物體上；而現代分子技術優點是只要少量就能夠精確地觀察出所要的物質(如 PCR)，且較古典的研究來的準確少誤差，也能省下大多的時間，但缺點是花費的錢非常昂貴且需要有專業的知識及才能操作，否則易出錯。至於要如何互補呢？端看你自己的情況而定，若你必須在短時間做出來且有一點錢的話，那你可選擇採用現代分子技術；若你有閒但是有金錢壓力的話，你可以考慮古典的研究會比較好。

9-1. 扁果菊 (*Encelia farinosa*) 侷限分布在哈維沙漠的高地山坡而不常見於有水可用的沙漠沖積地，試述其理由。是什麼讓 *E. frutescens* 可以沿著沙漠沖積地生存而 *E. farinosa* 不能？*E. farinosa* 和 *E. frutescens* 生存於更炎熱的內陸。這兩物種的地理分布有一大部分是重疊的。並排地生長在世界上最酷熱的沙漠中。由於軟毛稀疏，*E. frutescens* 的葉片較 *E. farinosa* 的葉片吸收了更大的輻射能。但是，在相似的條件下，兩物種的葉片溫度卻幾盡相同。*E. frutescens* 是如何避免過熱呢？事實上，這是因為他們以高速蒸散而獲得蒸發降溫的效果。蒸發降溫解決的一個生態難題，卻也製造了另一個問題：這兩種灌木生長在世界上最熱、最乾的沙漠，那麼，*E. frutescens* 從哪裡取得足夠他葉片發發降溫的水？就地理尺度來說，*E. frutescens* 和 *E. farinosa* 的分布有相當大的程度的重疊，但是兩者佔有的微環境 (microenvironment) 卻有著明顯的不同，*E. farinosa* 主要生長在山地山坡，而 *E. frutescens* 則大多侷限於間歇性河流的河床或沙漠堆積灘 (desert washes)，沿著沖積灘，逕流 (runoff) 伴隨著深厚的土壤，增加了土壤水的有效性，這個例子提醒了我們一個思考法則：生活在同一大氣候下的生物，可能會因地方分布的些微差異，而有十分不同的微氣候。

9-2. 雲杉分布於北寒林及較南方的山區，例如，雲杉生長於北寒林核心地帶的南方，直到美國南部和墨西哥沙漠地帶的落磯山脈，你認為他們在南方沙漠的山區是如何分佈的？特別是高海拔和方位如何影響他們在南界的分佈？雲杉族群其分佈在南界或北界，是否會分成兩小地方的族群？理由何在？

答：我認為他們在南方沙漠的山區的分佈情況是在較高海拔的地方，因為雲杉通常分布於海拔 2000-3000 m 的地方，下界與長綠闊葉林相接，上界向冷杉林過度。而方位方面，地形的地貌會產生平坦地景所無的微氣候，山岳及山腰藉由土地的陰影部分產生微氣候，在北半球陰影區域通常在背著赤道，山岳及谷地的北面；所以，這將會影響雲杉在南界的分布與北方不大相同。雲杉族群其分佈在南界或北界，會分成兩小地方的族群，因為物種在不同環境生長，為了適應當地的環境差異，即使是些小的差異，也會造成生長在不同地區的族群間會出現一些相應的改變，以適應環境的不同。

9-3 動物族群內的哪類交互作用會導致叢聚分布？何種交互作用會助長規律分布？在隨機分布的動物族群中你預期會發現何種交互作用呢？

A.

族群中的個體可能會吸引、排斥或忽視彼此。個體與個體間有相互吸引力或有共同資源吸引著個體導致叢聚分布；個體與個體間或局部資源耗損有著互不相容的交互作用力助長規律分布；而個體與個體間、個體和局部環境間的交互作用中性會造成隨機分布。

相互的吸引產生了叢聚分布。規律分布則是當個體避開彼此或要求獨享一塊地景系統時所產生的，個體與個體間或局部的資源耗損有著互不相容的交互作用力。隨機分布則是個體與個體間、個體和局部環境間的交互作用呈現中性。

B.

**叢聚分布**的形成是個體生活在局部高豐量的區域，而這些地區是被低豐量區域所隔開的。因此個體與個體間有相互吸引或有共同資源吸引著個體。

**規律分布**是個體在整個環境內被均勻空間配置。因為助長此分布，則是動物的個體與個體間或局部的資源耗損有著互不相容的交互作用力。

**隨機分布**是每個個體在區域內任何一地出現的概率相等。因為預測動物的個體與個體間，個體和局部環境間的交互作用中性。

9-4. 環境的結構(例如不同的土壤型態與土壤水的分布)如何影響植物族群的分佈樣式？植物間的交互作用是如何影響其分布？

答：

### 一、植物分佈：

一方面，影響植物分佈最重要的條件是氣候，因為氣候條件決定了植物所得到的熱量、光照和水分的數量。

1. 熱量：決定植物分佈的重要因素。由於從赤道到兩極和高山地區山麓到山頂的熱量分佈不均，為地球上的水平植物帶和垂直植物帶的分佈奠定了基礎
2. 光照：是綠色植物生活的必要條件。只有在太陽光照下，綠色植物才能進行光合作用，把無機物製造成有機物。但植物對陽光的需求不同。如馬尾松喜光，冷杉喜陰，熱帶雨林的成層現象和藤本植物盡量向上生長，爭取陽光，都是植物爭取生活空間的一種表現。
3. 水分：對植物的生長有很大作用。水分是植物新陳代謝和吸取營養物質的必需條件，是決定植物生命活動的最重要因素。例如由於植物對水分需求不同，有濕生植物和旱生植物之分；植物的個體形態，也隨水分供應情況而呈現很大的差異。如沼澤地上的植物，葉子碩大，柔嫩，鮮綠，而根部卻不發達；沙漠地區的植物，葉很小，有的葉面覆蓋薄薄的蠟層，有的葉子變成細刺，而植物根系卻非常發達，如駱駝刺，根長可達 15 米。

另一方面，植物對其生長的環境往往又有明顯的指示作用。如鐵芒其的生長反映了紅壤等酸性土壤環境，而蘆葦的生長反映了鹽性的土壤環境，蘆葦的生長反映水濕環境。還有許多自然帶的名稱用植物分佈類型的名稱來表示，如熱帶雨林帶、熱帶草原帶等。

### 二、動物的分佈和環境：

植物的分佈、溫度、光照、水等因素影響著動物的分佈。與植物不同的是，動物可以自己本能地克服在遷移過程中的障礙，去尋找適合自己生存的環境，動物還可以經過長期進化，使自己的形態結構和生活習性與周圍環境相適應。

三、植物和動物的分佈，除受自然環境各因素影響外，在很大程度上還受人類活動的影響。

舉例說明：

#### 雜草之競爭性危害

##### (一) 雜草之競爭力與適應性

##### 1. 作物特性的改良與雜草間之競爭力關係：

遠在人類從事農耕時代之前，各種目前所被栽培的作物都與雜草相似，皆具高度的競爭能力，但在長期的人為選種之壓力下，其外形成或內容物發生某種程度的逐漸改變。一般在作物的外形上，被人類所利用的部位，體積增大，非利用部位則變小，至於作物的內容物亦因人類之需求目的而逐漸經由選種而發生消長的改變，即人類所需之內容物含量會增多，非需要之內容物則變少，雖然大為提高作物的產量與品質，但亦削弱了栽培作物之競爭力與適應力，使得栽培作物在失去人類農耕作業之保護時，即無法在自然界與雜草競爭生存。

##### 2. 植物光合作用方式之競爭力：

植物依光合作用方式之不同，可分為 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 與 CAM 型植物，C<sub>4</sub> 型植物有 800 種，此型植物之光合作用效率與水分利用等各方面均較 C<sub>3</sub> 型植物經濟而有效。世界十大作物中，僅玉米一種為 C<sub>4</sub> 型植物，而十大強害雜草則有 8 種為 C<sub>4</sub> 型植物。

十大作物與十大強害雜草之光合作用型分類

作物	光合作用型	雜草	光合作用型
小麥	C <sub>3</sub>	香附子	C <sub>4</sub>
稻	C <sub>3</sub>	狗牙根	C <sub>4</sub>
玉蜀黍	C <sub>4</sub>	野稗	C <sub>4</sub>
馬鈴薯	C <sub>3</sub>	芒稷	C <sub>4</sub>
大麥	C <sub>3</sub>	牛筋草	C <sub>4</sub>
甘藷	C <sub>3</sub>	強生草	C <sub>4</sub>

木薯	C <sub>3</sub>	布袋蓮	C <sub>3</sub>
葡萄	C <sub>3</sub>	白茅	C <sub>4</sub>
大豆	C <sub>3</sub>	馬纓丹	C <sub>3</sub>
燕麥	C <sub>3</sub>	天竺草	C <sub>4</sub>

#### 雜草競爭對作物之為害

1. 雜草對空間之競爭：雜草在株高之伸長與葉面積之擴展即整株植體之生長上超過作物之生長終而排擠之，使無法獲得充分日光(遮蔭)增加生長，是謂對空間之競爭。於雜草之萌前或早期萌後使用選擇性殺草劑壓制雜草之萌發及生長，使作物幼苗得以充分發育，或以作物撒播(如大豆)代替條播，均可藉以減傾雜草對空間之競爭。
2. 雜草對營養分之競爭：在耕地及草地上，與栽培作物共同生長之雜草佔總乾物產量 30%~50%，實由於雜草對作物競爭土壤養分、水分與日光使然。土壤營養中尤以氮素與鉀素之競爭最為顯著，某些雜草常能在其植體中吸收累積此兩種要素而使作物減產甚劇。雜草在與作物之生長競爭中常使後者遭受嚴重損失，據 Robbin 研究，雜草生長中約需三倍於粟的需水量。一株黃野芥雜草比一株充份生長的燕麥相比，約需二倍氮素，二倍磷素，四倍鉀素，及四倍水分。野莧(*Amaranthus spp.*)以善於吸收及貯藏硝酸性氮素而著名；此種雜草與作物遭遇，常使作物陷於缺氮的苦境。此類特性皆足抑制作物生長並減低其產量。
3. 雜草對作物之競爭模式：雜草與作物間的競爭現象為一極複雜的問題，受到作物、雜草及所處環境之影響，Bleasdale (1960)提出一競爭作用模式如下，以說明各種變值間的互相關係。在此一模式中，任何變值之改變，都會影響其他變值產生變化，最後導致整個競爭現象發生某種程度的改變。
4. 雜草對作物產量之損失：雜草競爭導致作物減產率，雖因作物種類不同而有差異，一般減產率可高達 17-54%，平均為 35%，但是若以適當的方法防除雜草後，則可提高作物之產量達 19%。茲將一些作物之產量損失錄示如下表：

雜草競爭導致作物產量之損失(Furtick, W. R., 1970)

作物種類	損失範圍(%)	損失平均(%)	殺草劑除草增產率(%)
水稻	30—70	54	21
棉花	0—39	31	13
玉米	10—84	46	21
小麥	0—90	29	17
大麥	0—63	19	16
馬鈴薯	0—53	17	20
平均		35	19

在與雜草之生長競爭中作物產量的損失，以甘蔗論，植蔗後三週不除草，即減產 4.4%，六週不除草減產 11.0%，九週不除草減產 20.4%，十二週不除草減產 55.4%，全不除草則減產 78.9%。糧食作物對雜草生長競爭減產之調查，高粱僅減產 19.8%，玉蜀黍減產 41.9%，大豆減產 28.6%，而落花生則減產達 70.5%；而對飼用作物之調查，巴拉草僅減產 5.9%，南非鴿草及天竺草各減產 22.6%及 22.8%，而狼尾草則達 82.7%，至於盤固拉草則達 100.0%，即毫無收穫。作物在與雜草生長競爭中減產程度與作物植株之高低、生長之快慢及生長習性上之不同有關。

雜草之非競爭性危害

### (一)、分泌剋他化學物 ( Allelochemicals )

- 1.相剋作用：在了解植物的相剋作用定義前應該先討論植物的交互作用；在植物生態學上，植物與植物間的交互作用是導致植物種的生存，適應及演化上的重要機制。植物要吸收自然界中的空氣、水、有機及無機養料，如果有兩種共具同等能力的有機體生長在一起，由於對環境因子的需求不同，導致其中之一能強而有力的獲取所需營養而取代了另一種有機體，便有植物消長的現象，這種消長就是由競爭所致。可是植物之交互作用並不只競爭一端，還有毒害作用，有些植物可分泌有毒物質會抑制自己或其它的植物生長。植物分泌有毒物質 (Phytotoxin) 抑制自己生長的作用叫自毒作用 (Autotoxication)，抑制其它植物生長則稱毒他作用 (Allelopathy)。此植物「相剋作用」包括植物間的「毒他作用」及植物本身的「自毒作用」。
- 2.相剋化合物之釋出途徑：一般植物之相剋化合物，皆為二次代謝產物。依據相剋化合物的化學性質和其生合途徑之差異，將其歸為 14 類。農業生態系中常見的相剋化合物可概 為松烯類 (terpenoid)、類脂醇 (steroid)、相豆素 (coumarins)、類黃素 (flavonoids)、單寧 (tannins)、植物鹼 (alkaloids)、氰醇類 (cyanohydrins)、酚類 (phenolics) 及其衍生物等八種。相剋化合物在細胞內產生後，於細胞間隙、液泡或組織中，植物可以下列四種途徑，將這些化合物釋出體外：
- (1).揮發作用 (volatilization)：氣候較乾旱地區，植物可由揮發及蒸散作用將松烯類 (terpenoids) 之相剋化合物釋出體外。
  - (2).淋溶作用 (leaching)：植物體內水溶性的酚酸化合物，氮機酸及呈配糖體的類黃素植物鹼，可經由植物葉片或其殘質淋洗出來。
  - (3).植物殘質的分解作用 (decomposition of plant residues)：植物殘質經土壤中微生物的作用，於腐爛初期會產生許多酚類化合物或它有機化合物。
  - (4).根部的泌瀘作用 (root exudation)：根部泌瀘作用的代謝物質多屬酚酸類化合物。

9-5.假設有一種植物幾乎完全靠種子繁殖，而其種子傳播憑藉的是風；而另一種植物則採無性繁殖，只要是藉走莖的芽。這兩種不同的繁殖方式將如何影響這兩種族群內的分布樣式？

A.

靠風的傳撥種子的植物族群大都是以隨機分布的樣式，因風的傳播無法統一確定方向跟位向分布；藉走莖的芽採無性繁殖的植物族群大都是以叢聚分布的樣式，因他的走莖是離母植株的距離沒有很遠，所以大都以叢聚的方式分布。

B.

首先要瞭解的是：並非所有環境皆適合同一種生物的生存，而是同一種生物族群會有其適合的生存環境；另外，環境會隨著生物的變化而有所改變，而生物又隨著環境之改變而改變。

基於上述的原因可以探討出：

風媒種子植物的分布樣式會隨機→叢聚→規律。此影響因子是因為風的吹動而使起始族群的種子隨機分布，只要在適合的環境下便會生存繁衍下來，但因環境及風向的限制，而使得族群分布逐漸顯現出叢聚的現象，逐漸繁衍的結果反會因環境的生存限度(如空間限制、養分獲取限制)，而使得風媒種子植物在生命消長之下而呈現出規律性。

走莖繁衍的無性生殖植物的分布樣式會叢聚→隨機→規律，其分布樣式符合 Donald Phillips & James MacMahon(1981)所發現沙漠灌叢的分布樣式。因為走莖繁衍限制了此無性生殖植物的繁衍擴散程度，故此類植物起初會呈現叢聚狀，但走莖仍具隨機生長的特性，而在當生命消長時，會使得此類植物隨機分布開來，可是生存環境的限制及生命的消長下，殘存植物間的競爭使得近鄰的植株有較高的死亡率，進一步地疏散了成群的灌叢，最終使得灌叢形成了規律的分布。

9-6.假設在不久的將來，北美的魚鴉(*Corvus ossifragus*, fish crow)族群因棲境的破壞而減少，現在你回顧了魚鴉大尺度的分佈與豐量，並將設計一個保育計畫為這物種設立保護區，你會將保護區設在何處？你會建議設立幾個保護區？

依大尺度來說，族群內的個體是叢聚分布的，其肇因於資源的分佈型式—植物可能因土壤狀況或其他適合萌芽及生長的環境而產生叢聚；動物則會朝其所喜愛或滿足其需求的環境移動，如以特定種類植物為食的草食動物則在其食草集中的地方有豐盛的數量—若物種受到環境限制而影響其地理分布時，更應積極地保育其物種，像魚鴉其保護區應設立的高度族群密度區中，分別是密西西比三角洲、佛羅里達州塔拉赫細塞米諾爾湖西邊以及佛羅里達南部的大林澤地。

9-6. 假設在不久的將來，北美的魚鴉(fish crow)族群因棲境的破壞而減少。現在你回顧了魚鴉大尺度的分佈與豐量(見圖 9.15b)，並將設計一個保護計畫為這物種設立保護區。你會將保護區設在何處？你會建議設立幾個保護區？

答：魚鴉侷限在墨西哥灣海岸附近和美國大西洋沿岸南半部的開放水域。然而在這有限的分布範圍內魚鴉仍有少數的熱點：(1)密西西比三角洲 (2) 佛羅里達州塔拉赫細塞米諾爾湖西邊 (3) 佛羅里達南部的大林澤地。魚鴉的豐量自這些高密度中心向外銳減。不久將來則熱點的半徑會越來越小。我將會在 3 個熱點設置 3 個保護區。

魚鴉族群特性：(1)侷限的地理分布，(2)狹窄的棲境容忍度，(3)地方族群大。

9-7. 根據達穆斯(Damuth, 1981, 見圖 9.19)與彼得斯(Peters)和瓦森博格(Wassenberg, 1983, 見圖 9.20)的觀察有關大小和族群密度的經驗式關係，試回答下列問題：就體型大小而言，鳥類或哺乳類中，哪一種通常會有較高的族群密度？平均來說，陸棲無脊椎或水棲無脊椎動物中，何者的族群密度較低？體型比其他種動物大了兩倍的植時性哺乳類動物的族群密度，平均而言是較小物種的一半嗎？還是比一半少？比一半多？

哺乳類與相同大小的鳥類相較，哺乳類會有較高的族群密度。然而就相同體型的陸棲無脊椎或水棲無脊椎動物而言，陸棲無脊椎動物的族群密度較低。體型比其他種動物大了兩倍的植時性哺乳類動物的族群密度，平均而言是較小物種的一半還要少。

9-8. 概述 Rabinowitz(1981)依地理分布範圍的大小、棲息容忍度的寬窄度及族群大小所做的稀有度分類法。在她的分類表中，哪一種組合的物種最不會遭受滅絕的危險？哪一種組合最容易遭受滅絕的危險？

A.

戴德拉·羅賓諾維茲設計了物種的「普遍度」與「罕見度」的分類法，根據以下三個因子：(1)該物種的地理範圍分為「廣泛的」或「侷限的」；(2)環境容忍度為「寬廣的」或「狹窄的」；(3)地方族群的大小為「大量的」或「少量的」。最不亦遭受滅絕的物種為具有廣泛的地理分布、寬廣的棲境容忍度，和至少在其分布範圍內的部分地區有很大的地方族群。而最亦遭受滅絕的物種為其具有侷限的地理分布、狹窄的環境容忍度，及在其分部範圍具有少量地方族群的物種。

B.

1. 若物種的地理分布廣泛、有寬廣的棲息容忍度、且地方族群大則此物種最不會遭受滅絕的危險。

2. 而最容易遭受滅絕的物種其地理分布受侷限、狹窄的棲息容忍度、且地方族群小。

9-9. 以達穆斯(Damuth 1981)及彼得斯(Peters)和瓦森博格(Wassenberg 1983)的觀察結果加上羅賓諾維茲(Rabinowitz 1981)的分析，你可以預測動物體型的大小與其相對稀有度嗎？羅賓諾維茲定義的稀有屬性中，有哪二個未包含在達穆斯、彼得斯和瓦森博格的分析中？

答：

(1)可預測。達穆斯證明生物體型大小與族群密度相關。而羅賓諾維茲則提出：稀有度受物種地理分佈的範圍、棲境容忍度和族群的大小有關。只要我們知道其物種的族群密度，其生活環境條件為何？即可預測。

(2)物種地理分佈的範圍及棲境容忍度。

9-9.根據達穆斯(Damuth 1981)及彼得斯(Peters)和瓦森博格(Wassenberg 1983)的觀察結果加上羅賓諾維茨(Rabinowitz 1981)的分析,你可以預測動物體型的大小與其相對稀有度嗎?羅賓諾維茨定義的稀有屬性中,有哪兩個位包含在達穆斯、彼得斯和瓦森博格的分析中?

A:

1.根據達穆斯、彼得斯和瓦森博格的研究,體型大的動物族群密度相對的比較小,在羅賓諾維茨的分析中,相對稀有度除了族群大小外還包括了物種的分佈範圍及物種棲境容忍度,所以無法就此判斷物種相對稀有度,但族群的密度小,再加上只要另外兩個因素有物種的分佈範圍侷限的及物種棲境容忍度狹窄的,就更容易造成物種的滅絕,所以體型大的動物相對的稀有度也大。

2.物種的分佈範圍及物種棲境容忍度。

9-10.假設在夏威夷的歐胡島附近的一次巡邏中,你拍照辨識了 30 隻座頭鯨。二週後,你回到原地並拍下所有看到的座頭鯨。在第二次的旅程中,你共拍攝了 50 隻鯨,其中有十隻先前已被拍攝過。試利用貝利修正過(N. Bailey corrected formula, 1952)的林肯-彼得森指數(Lincoln-Peterson index),估算在你研究期間歐胡島周圍的座頭鯨族群數目。

$$N = M(n+1)/m+1 = 30(50+1)/10+1 = 139 \quad \text{約有 139 隻座頭鯨}$$

N = the actual size of the study population

M = the number of individuals marked and released

n = the total number of individuals in the sample

m = the number of marked individuals in a sample of the population

9-10.假設在夏威夷的歐胡島附近的一次巡邏中,你拍照辨識了 30 隻座頭鯨。二週後,你回到原地並拍下所有看到的座頭鯨。在第二次的旅程中,你共拍攝了 50 隻鯨,其中有十隻先前已被拍攝過。試利用貝利修正過(N. Bailey corrected formula, 1952)的林肯-彼得森指數(Lincoln-Peterson index),估算在你研究期間歐胡島周圍的座頭鯨族群數目。

貝利修正過的林肯-彼得森指數:

$$N = M(n+1)/m+1, \text{ 代入:}$$

M = 釋放的標示個體數

N = 研究族群的實際族群量

m = 採樣族群中有標示的個體數

n = 採樣族群的總個體數

$$\text{求 } N, N = 30(50+1)/10+1 = 139 \quad \text{約 139 隻座頭鯨}$$

10-1.比較同齡生命表和靜態生命表。兩種生命表的主要假設為何？在什麼狀況之下(或是哪些種類的生物)應該應用哪一種生命表？

A.

**同齡生命表：**紀錄大約在同一時間出生的個體，然後從出生到死亡追蹤記錄他們，所得的數據而成同齡生命表，再同一時間出生的那群個體稱之為同齡。在此的「同齡」很難應用於有大量數目的族群，例如一株一年生植物數以千計的小種子或比較長壽的物種，如世界爺，或是會移動的生物如鯨或梟。而可以適用於在某一特定年份出生，加入大角羊族的羔羊這種較可控制的範圍內。

**靜態生命表：**這是將大量個體死亡時的年齡紀錄下來，但其個體出生的時間不一，此方法可做出靜態生命表。之所以稱為「靜態」是因為它是在很短一段時間裡，某族群存活數的驚鴻一瞥罷了。要做出靜態生命表通常要估計個體死亡的年齡，當個體出生時將之上標，然後在個體死亡後回收標籤，紀錄死亡年齡，就可估算個體死亡的年齡了；另醫方法是大致估算個體死亡的年齡，如計算大角羊角上的生長輪，烏龜的背甲、樹幹、軟珊瑚和硬珊瑚的莖也都可找到生長輪，以估算出他們的年齡。

B.

**同齡生命表：**一方法，識別大量約在同一時間出生的個體，然後從出生到死亡一路記錄它們。在同一時間出生的那群個體稱為同齡。收集此數據所得的生命表，則為同齡生命表。

**靜態生命表：**靜態生命表需要估算個體死亡的年齡，當個體出生時將之上標，然後在個體死亡之後回收標籤，記錄死亡年齡，就可以估算個體死亡的年齡了。有兩方法可以做出靜態生命表，一) 將大量個體死亡時的年齡紀錄下來。二) 透過計算後續齡級中個體數目在比例上的差異可以用齡期分布來估算存活數，這也可以作出一個靜態生命表。

兩個生命表不同的地方就是，靜態生命表個體出生的時間不一。

**兩生命表主要的假設：**

同齡生命表的假設該年齡死亡的個體在所有個體中所佔的比例，就代表了在該年齡之內，通常會死亡的個體所佔的比例。

靜態生命表的假設是某個齡級和下一個齡級中個體數目的差異是由死亡率造成的。

同齡生命表可適用於，一群同時發芽的苗木，或某一特定年份出生，加入大角羊族群羔羊。

靜態生命表不能用於增長族群，或衰減族群，族群不得從外界獲得新成員，也不得因個體遷移而失去成員。它可適用於能估算其死亡年齡的生物，如大角羊角上的生長輪，烏龜的背甲，樹幹，軟珊瑚和珊瑚等。

C.

(1).同齡生命表是最可靠的方法，就是識別大量約在同一時間出生的個體，然後從出生至死亡一路紀錄它們。它雖然容易解釋，但要建構一個同齡生命表的資訊卻不易。靜態生命表是將大量個體死亡時的年齡紀錄下來，這個方法與前者不同在於此方法個體出生時間不一。

(2).同齡生命表不是很容易取得，不適合用於長壽的生物上面。靜態生命表較為容易收集，例如有生長輪的生物像是烏龜、樹幹、珊瑚。

10-2 三種存活曲線中，存活型III的實驗數據最少，其原因為何？這種存活類型難以研究的理由何在？

存活曲線總結了一個族群中的存活樣式。我們既可以由追蹤齡期相訪的同齡個體，製作一個同齡生命表，從而確定存活樣式；也可以由確定大量個體死亡的齡期分布，來製作一個靜態生命表，從而確定存活樣式。生命表可以用來繪製存活曲線，它一般可分為三型：(1) 第一型存活曲線：幼齡個體死亡率低，而老齡個體死亡率高；(2) 第二型存活曲線：死亡的機率終生維持相當的恆定的狀態；(3) 第三型存活曲線：幼齡個體死亡率高，而老齡個體死亡率低。其中因為第三型存活曲線：幼齡個體死亡率高，而老齡個體死亡率低，所以難以取樣做

研究所以實驗數據少。

10-3.雖然一些具有極高繁殖率的物種族群(每一雌體有時能生產數百萬子代的族群)之存活數據非常少,族群生態學家卻一向假設這些物種具有第 III 型的存活曲線。這為什麼是一個合理的假設?一般而言,繁殖率和存活類型間應該有什麼樣的關係?

答:存活曲線總結了一個族群中的存活類型,反映族群的繁殖率、存活率及死亡率。

第 I 型的存活曲線:幼體的存活率高,到老齡死亡率高。故此種生物的繁殖率低,例如:人(大約 1 次 1 胎)。

第 II 型的存活曲線:終生的存活率維持常數。例如:鯊、鳥類(約 1 次十幾個蛋吧)。

第 III 型的存活曲線:幼體的存活率低。故此種生物需要大量繁殖以確保有足夠的後代存活下來,故繁殖率高。例如:烏龜(數百個蛋)。

10-3.雖然一些具有極高繁殖率的物種族群(每一雌體有時能生產數百萬子代的族群)之存活數據非常少,族群生態學家卻一向假設這些物種具有 Type III 的存活曲線。這為什麼是一個合理的假設?一般而言,繁殖率和存活類型間應該有什麼樣的關係?

答:

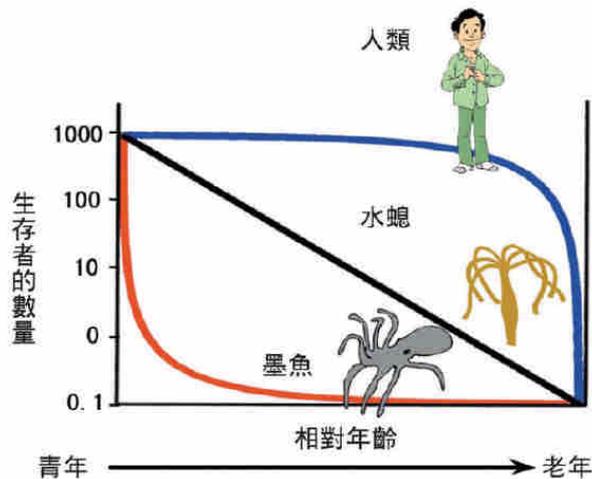
◎ 存活曲線 = 生存曲線。

◎ 生存曲線就是以圖示法來表示生命表中某些資訊的方式,即是以族群在各年齡時存活的個體數而做成的圖形。

◎ Type III 的存活曲線:幼年死亡率很高,但過了年幼階段後,則幾乎每個個體都可存活到老死(ex:牡蠣、魚類、海洋無脊椎動物),因此可以從族群存活力來分析。

◎ 族群存活力分析(population viability analysis):(1).預測一物種在某一地區存活下來的評估方式;(2).分析該物種之某些條件,來預測之;(3).利用電腦來模擬可能的情形。

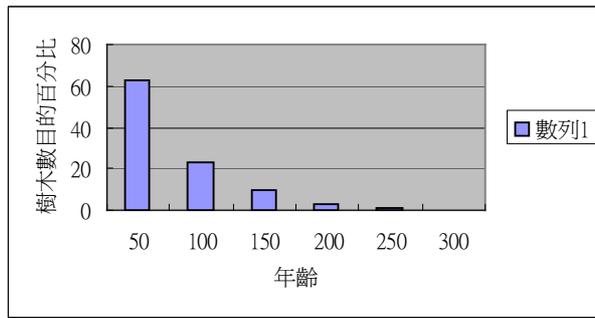
◎ 繁殖率可以反應存活曲線,不過也要考慮到有效的族群大小即是族群中成功生育的個體數目,否則就無法全盤客觀地來了解族群的變化。



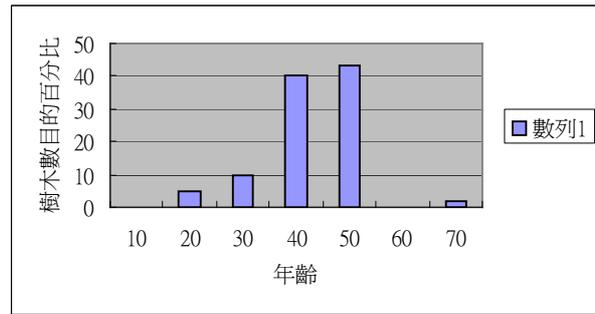
10-4.就增長的族群、衰減的族群和穩定的族群,各畫一個年齡結構。試說明一個繁殖期極短促的族群之齡期結構,何以會被曲解為該族群正在衰退之中?族群生態學家如何避免這樣的曲解?

皆假設為數木

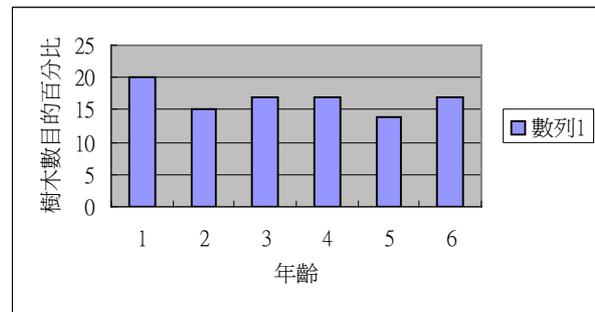
(1).增長的族群:



(2).衰減的族群：



(3).穩定的族群：



(一)、繁殖期極短促的族群，因能繁衍後代的年齡範圍較窄，產出的後代數目感覺較少（其他物種3到9歲的可生殖後代1000，但它可能只有4到5歲可生產子代數目只有400），容易誤以為該族群正在衰退之中。

(二)、估算存活類型：

(1).製作同齡生命表：

識別大量約在同一時間出生之個體，從出生到死亡一路紀錄它們。

(2).將大量個體死亡時的年齡紀錄下來。

(3).從齡期分布來確認存活類型。

10-5.本章第三個概念提到，我們可以利用生命表和繁殖時程來估算一些族群的特性 ( $R_0$ ,  $T$ ,  $r$ )。為什麼這個概念用的是估算 (estimate)，而非計算 (calculate)？在整理你的答案時，先想想萊弗里奇與李文 (Leverich and Levin) 研究的小天藍繡球族群。我們把  $l_x m_x$  這一欄總加起來，計算出這個族群的  $R_0$ ，計算的結果是  $R_0 = 2.4177$ 。假如萊弗里奇與李文正確地算出種子和存活的植物，2.4177 是不是他們研究的 996 株小天藍繡球平均繁殖率的估算？對，2.4177 不是估算值，而是平均種子數。那麼所謂的估算是怎麼回事呢？如果萊弗里奇與李文又研究了第二組 (或第三組、第四組等等) 996 株個體的話，你想他們會不會得到一個和 2.4177 完全相同的  $R_0$  值呢？

答：由於小天藍繡球是一種世代不重疊的一年生草本植物，其  $R_0 = 2.4177$  是完全精確的，但世代重疊的生物由於變數太多，所以其真正的數量，跟從  $R_0$  值轉換的估計數量會有差異，所以叫做“估算”。再做第二組甚至第三第四組其  $R_0$  都會等於 2.4177，但如果一直做下去那麼結

果就不一定是如此了！

10-6. 什麼樣的  $R_0$  值可以表明一個增長、穩定、或是衰減的族群？什麼樣的  $r$  可以表明一個增長、穩定或是衰減的族群？

答：

(1). 淨增值率，net reproduction rate,  $R_0$  可以解釋為該族每一雌性個體在她一生中所產的平均雌性子代數。

$R_0 > 1.0$ ，則為增長的族群。

$R_0 = 1.0$ ，則為穩定的族群。

$R_0 < 1.0$ ，則為衰減的族群。

(2). 個體增加率，per capita rate of increase,  $r$  可以解釋為出生率減死亡率。

$r$  為正值，表出生率  $>$  死亡率，則此為增長的族群。

$r$  為零時，表出生率  $=$  死亡率，則此為穩定的族群。

$r$  為負值，表出生率  $<$  死亡率，則此為衰弱的族群。

10-7 從一生命表和繁殖時程表，你何以估算幾何增加率  $\lambda$ ，平均增加率  $R$ ，世代時間  $T$ ，個體增加率  $r$ 。對一族群來說，這些資訊已經很多了。要建構一個生命表和繁殖時程，你至少需要哪些資訊？

答：在同一種物種內都有相當大的變異：

(1) 物種生產數以萬計的幼體，隨後卻有高比例的個體死亡。

(2) 個體生產的幼體不多，但大幅投資在幼體的照顧上，使幼體的存活率很高。

(3) 繁殖率、親帶照顧和幼體存活的類型介於上述兩者之間。

族群生物學家針對洞察存活類型，發明了「生命表」，條列出族群中的存活率或死亡率。

生命表是按照種群生長的時間，或按種群年齡（發育階段）的程式編制的一種生命資訊系統表。它系統地記述了種群的死亡或生存率、生殖率以及死亡原因。生命表最早應用於人壽保險行業，現在廣泛地應用於農林害蟲的測報以及生態與防治研究中。生命表技術是昆蟲生態和害蟲預測預報的一個很有用的研究方法。目前，生命表已成為研究種群數量變動規律，預測預報森林害蟲種群的消長趨勢，評價各種害蟲防治措施，制定數量預測模型和實施害蟲科學管理的一種重要方法。

生命表的主要優點是：

(1) 系統性。它系統地記述了一個世代從開始到結束的整個過程的生存或生殖情況，不僅可以反映一個世代的整個發育過程中的種群變動特點，而且可以連續反映世代間的演替規律。

(2) 階段性。它分階段地記述了在一個世代內各個階段的生存或生殖情況。

(3) 綜合性。它綜合地記述了影響種群數量消長的各因素的作用情況。

(4) 關鍵性。它通過關鍵因素的系統分析，找出影響種群演變的關鍵階段和關鍵因素。

以人的族群為例，要建構一個生命表，通常需要：年齡組(如 1-10 歲；10-20 歲...)。死亡率。存活率。死亡人數。生存人數。各年齡組生存人數的累計。平均壽命..等資料。

一個族群裡不同齡期的雌體的出生率表格稱為「繁殖時程表」。族群生物學家需要知道每個齡級裡每一雌體的平均出生數，和每一齡期裡的雌體數。

如果把繁殖時程表的資訊和生命表的資訊結合起來，我們就能估算族群的特徵了。對族群生態學家而言，最重要的事之一是，知道一族群是在增加，還是在減少中。

10-8. 霍林(C. S. Holling 1959)觀察到捕食者的數量對獵物密度改變所產生的功能反應。他認為捕食者增值率的改變才會造成這個數量上的反應。試依繁殖時程和生命表的改變，討論一個捕食者族群增值率數量反應的假設例子。在討論中要包括  $R_0$ 、 $T$  和  $r$ 。

答：存活曲線總結了一個族群中的存活樣式，而且存活曲線是由生命表的資料繪製而成，一個族群的齡期分部反映了牠的存活歷史、繁殖歷史以及未來成長的潛力。一個結合了繁殖時

程的生命表可以用來估算淨增值率( $R_0$ )、世代時間( $T$ )及個體增加率( $r$ )。捕食者的增值率與獵物應是息息相關，當捕食者與獵物持平時， $R_0$ 就會在 0 左右，表示淨增值率沒有太大變化，且  $r$  也不會有很大起伏，所以兩者呈現先後成長先後降低的現象，依存性很高，獵物的密度也同時也左右了捕食者的密度，牠們的  $T$  可以說是一同起伏的。然而如果有了不自然的因素介入，例如外來種的引進或除草劑或天災劇變，可能引發捕食者與獵物之間的穩定平衡，也許獵物一夕之間猝死大半，這樣更會加速殘存的其他獵物的被捕食率，導致整個系統的平衡被破壞，因為獵物加速死亡的後果，捕食者也會因為食物的缺乏，造成自相殘殺或是食物短缺而餓死，這種現象會在過了幾年之後，雙方互有消長的情況下漸漸回到穩定，回到最初的狀況。之前有學過澳洲土狼跟當地兔子的相關對比，兩者會呈平衡發展：兔子數量減少時，土狼數量也會跟著減少；而當土狼數量減少下來後，兔子又會到生殖期而開始成長，而此時土狼也會開始增加，進而去獵補兔子，達到平衡。

10-9. 概要說明穆勒的拓殖循環。如果你正在研究游螺，你會用什麼方法跟蹤逆流而上的拓殖潮？你如何確認有一些個體從在地族群加入拓殖潮，同時又有一些個體從拓殖潮加入在地族群？

答：卡爾·穆勒的假說：如果生物無法主動的逆流移動、補償漂移的話，漂移終究會把溪流族群全部沖出溪流。他認為要透過一個他稱之為拓殖循環的逆流播遷和順流播遷動態互動，溪流族群才得以維繫。

拓殖循環是一個動態溪流族群的觀點，在這個觀點下，順流播遷、逆流播遷跟繁殖一樣都對溪流族群產生重大影響。

游螺生活在清澈的海域，用目測法即可。將河流分為上中下段，然後分別在游螺的殼上做 3 種記號記號，等過一段時間之後在分別從河流上中下段捕捉游螺，統計每種記號在各河段分布的數量情況，即可能之游螺的拓殖循環情形。

10-10. 在我們討論貝爾德·蘇亞雷斯及其同僚之研究(Baird, Barber & Calow, 1990; Soares, Baird & Calow, 1992)時，我們把焦點放在一種有機殺蟲劑二氯苯氫(DCA)的殘毒對水蚤(*Daphnia magna*)個體增加率  $r$  所產生的效應上。這些研究人員還發現 *D. magna* 的  $r$  對一些無機污染物也有顯著的反應。如果把  $r$  當作一個潛在污染物對生態效應的指標，這些結果代表什麼？

答：總而言之，環境比研究人員可以想到的其他任何因子都更能解釋  $r$  的變異。這些結果提出了一個生物學基礎，支持利用個體增加率  $r$  作為一個潛在污染物效應指標。

11-1.幾何型成長模式適用於說明怎樣的生物族群？指數型成長模式又適用於說明哪些生物族群？在何種狀況下族群會以指數速率成長？又在何種狀況下族群不會呈現指數型的成長？

A.

幾何型成長模式適用於說明世代不交疊的族群，也就像是一年生植物或是每年只繁殖一代的昆蟲，其族群成長會呈現不連續的年間波動。指數型模式則是用來描繪世代交疊而且連續成長之族群數量變化。當環境良好、資源豐富且族群密度低的情況下，族群便能以指數速率成長一段時間；反之，當環境遽變、資源減少且族群已達一定數量時，這時族群便不會呈現指數型的成長。

B.

幾何型成長模式： $N_t = N_0 \lambda^t$

世代不交疊的族群，就可以用幾何族群生長模式來描述其族群的成長形，這些族群每代的數量係以等比級數遞增。

指數型成長模式： $dN / dt = rN$

世代交疊的生物族群，因為它將族群成長視為一連續性的過程，此模式中， $r$  為定值， $N$  為變數。當族群量增加時，族群成長率亦隨之增大，此則為族群成長率會隨時間而逐漸加速。

族群可以指數速率成長的狀況：在資源充足的環境中，世代交疊而連續成長之族群數量的變化。

族群不可以指數速率成長的狀況：隨著資源的損耗，族群不能無限的呈指數成長，而終將受到環境的限制，環境對族群成長的影響反映在族群成長曲線上。當族群量增加時，成長率會逐漸緩，並終告停止，使族群量持平，這樣的成長模式形成一個 S 形的族群成長曲線。

11-2.目前世界上的灰鯨及藍鯨族群正快速成長，然而在數十年的全面保育下，北大西洋露脊鯨的數量仍是相當稀少，假設鯨類族群的成長率事受其生活史特徵的影響，而非受到污染等外在因子的控制，你需要什麼資訊來解釋露脊鯨較緩慢的成長率？（提示：雌性灰鯨即藍鯨每兩年生一胎，而雌性露脊鯨需 4-7 年才生一胎）

答：因為多年才能生一胎，所以出生率不容易超越死亡率，因此成長率緩慢，所以如果能出生率及死亡率的比較，則能清楚的看出原因。

11-2.目前世界上的灰鯨及藍鯨族群正快速成長，然而在數十年的全面保育下，北大西洋露脊鯨的數量仍是相當稀少，假設鯨類族群的成長率事受其生活史特徵的影響，而非受到污染等外在因子的控制，你需要什麼資訊來解釋露脊鯨較緩慢的成長率？（提示：雌性灰鯨即藍鯨每兩年生一胎，而雌性露脊鯨需 4-7 年才生一胎）

答：(1).雌性露脊鯨需 4-7 年才生一胎，出生率低，因此有較緩慢的成長率。(2).灰鯨的雌鯨通常都和一隻以上的雄鯨交配，但雄鯨之間的交互作用並不是非常具有侵略性，這可能是一種精子競爭 (sperm competition)，也就是雄性會在雌性體內稀釋其他雄性的精子。可能因此受精率較高，生長率也就較高。

11-3.如何由指數模式建構邏輯型的族群成長模式？族群成長的推理方程式中哪一部分會讓族群的生長趨線呈 S 型？

答：

指數族群生長	邏輯族群生長
J 型曲線	S 型曲線
$dN/dt=r_{max}N$	$dN/dt=r_{max}N[(K-N)/K]$
無限制因子	受到密度依賴因子限制

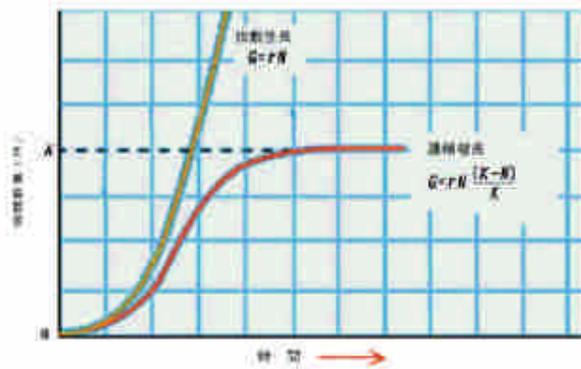


圖 1. 在環境限制作用下族群的邏輯成長模式。

11-3.如何由指數模式建構邏輯型的族群成長模式？族群成長的推理方程式中哪一部分會使族群的成長曲線呈 S 型？

答：

A. 群落的生長模式族群生長模式=所謂的族群(population)意指同種類的生物聚集在同一區域生活。族群在取得豐富的資源之後，會漸漸增加個體數目，使族群擴大，最後到達一個穩定的狀態，而後可能會因為資源不足而使族群漸漸衰退。族群數量成長的模式有指數型(exponential)的生長，例如當一個新的物種被引至一個無天敵且資源豐富的環境時，族群數量會不斷向上增長。然而大部分情形是天然資源有限，族群數量生長到一定量後即停止增加，稱邏輯型(logistic)的生長。

B. 邏輯型族群生長：當資源耗盡時，族群成長率會減緩，最後停止。很明顯的，族群不能無限的呈指數成長，而終將受到環境的限制。環境對族群成長的影響反映在族群成長曲線上，當族群量增加時，成長率會逐漸減緩並終告停止而使族群量持平，這樣的成長模式形成一個 S 型的族群成長曲線。

C. 當生物族群開始耗盡環境中的資源時，族群生態家將指數型成長模式( $dN/dt=rN$ )稍加修正，得到了形成 S 型族群成長曲線的推理型成長模式。最簡單的方法就是將容納量(K)加到  $dN/dt=rN$  中，讓族群成長率在族群量趨近容納量 K 時會減緩下來  $dN/dt=r_{max}N(K-N)/N$   
 $r_{max}$ ：是族群在理想環境中所能達到個體增長率的最大值或稱內在增長率。 $N/K$  這項比值可視為族群成長時所受到的環境阻力。當族群量 N 逐漸接近容納量 K 時，環境因子對族群成長阻力也逐漸增強。

D. Life History 生物在環境中該以何種生存方式才能得到最大的利益？分析如下：

(1). Length of body and generation time

生物體積越大，世代越長。大腸桿菌只能存活 20 分鐘，大象則能生存數十年。

(2). Adult mortality and annual fecundity 動物的死亡率與生產數量成正比，死亡率越高的動物，生產後代的數目越多。

(3). Longevity and eggs/female

動物壽命越短，產卵數量越多；壽命越長，產卵數目越少。

(4). Clutch size next year vs. brood size manipulation

動物產蛋之後，人為操縱減少或增加窩蛋數目，隔年的產蛋量會隨之改變。人為減少窩蛋數目，隔年產蛋數會增加；若增加窩蛋數，隔年產蛋量則會相對減少。

(5). Seasonal variation in life history

以一種浮游生物為例，當季節不同時，其體型形態會隨之改變。春天時，體型為產卵而作準備，夏天時，體型為防禦而改變，體內卵的數目隨即減少。生物最重要的目的在於生殖與維持生存，生物體若著重於繁殖上，則維持生存的相對能力變弱；若生物體著重於生存時，則生殖能力變差，這是屬於一個形式上的能量交換。

(6). Life history and life span

生物有一定的壽命，生物的生存形態決定其壽命的長短。

(7). Aging: evolution selection or culture artifact

在自然環境中，老化的生物並非是演化選擇的結果，而是人為的產物。只有在人為的環境當中，生物才有可能終老一生。

11-4. 自然界中怎樣的環境會讓生物族群產生 S 型的成長曲線？任選一種生活在你所熟悉之環境中的真實物種，並列出可能限制其族群成長的因子。

答：當族群量增加時，成長率會逐漸減緩，並終告停止，而使族群量持平，這樣的成長模式形成一個 S 形的族群成長曲線。族群停止成長時的族群量稱為容納量，這個數值表示環境對某一族群所能容納的最大量當量。

例如：河川環境因子與魚之間的關係

混濁度(Turbidity)

溪流會因懸浮物質或浮游生物之出現，導致溪水透光度減低，而形成混濁狀。如此會改變溪流之化學成分，以及懸浮粒子的磨擦或阻塞作用，而造成對水生生物之物理性傷害，亦可能影響魚類族群之行為與增加染病率。

酸鹼值(pH)

溪流之酸鹼值可能因河床流經之地質特性之不同，或因人為土地開發利用之程度，及傾倒或排放之廢棄物而有所改變。

溶氧(Dissolved oxygen)

溶氧對於溪流魚種分佈也有極大之影響，例如暑高溶氧之固魚類、短吻鱘柄魚及平鰭鰍科魚類等，便無法在低溶氧的水庫及下游地區生存。

流速(Current velocity)

溪流之流速並非平均的分佈在水體中，各類型棲地流速也有很大差異，如潭區、急瀨以及不瀨等。

水溫(Water temperature)

溪流水溫對於棲息於其中的水生生物之生存、族群生長與分佈都有甚大的影響，因此了解研究水溫之變化，有勵於推知某些水生生物的生存溫度容忍之範圍。

11-5. 個體增加率  $r$  與內在增長率  $r_m$  間的關係為何？在第八章中我們利用 2 種物種的生命表及各齡群的生殖力來估計  $r$  值，那麼該如何估計  $r_m$  值？

答： $dN/dt = r_m N(1 - N/K)$ ， $r_m$  為內在增長率 (intrinsic rate of increase, maximum)，可以這個公式 ( $[r_m] = 1 = \sum e^{-r_m} \times l_x m_x$ ) 由迭代法 (iteration method) 演算直到公式的雙方等於 1，估計  $r_m$  值。

一般而言，體型小的生物有較高的個體增長率  $r$ ，而其族群的變動較大；體型大的生物有較低的個體增長率，而其族群的變動較小。內在增長率是每一物種族群增長率的最大值，這個數值可見於不會限制族群成長的環境中，而族群中實際的  $r$  值通常會小於  $r_m$ 。估計  $r_m$  值最好的指標之一為體型大小。一般來說，生物的體型越大， $r_m$  越小，病毒和大型脊椎動物的  $r_m$  可相差 100,000 倍。

11-6. 生物及非生物因子兩者皆會影響族群的出生率與死亡率，試列出對於天然族群之調控具有重要性的生物及非生物因子。

生物性及非生物性因子皆會對族群量及族群成長造成影響。

(1). 生物性因子: 作用常受族群密度影響, 因此被稱為密度制約因子, 包括食物, 疾病及掠食者等。

(2). 非生物性因子: 作用少受密度影響, 因此被稱為非密度制約因子, 包括雨量, 洪水及溫度等。

11-7. 族群生物學家認為，如溫、溼度等非生物因子對族群成長的作用與族群密度無關，因此稱之為非密度制約因子；而如疾病及競爭等生物因子對族群生長的作用，會受到族群密度的

影響，因此稱之為密度制約因子。請解釋為何非生物因子的作用不受族群密度的影響？為何生物因子的作用常受族群密度的影響？並請說明非生物因子的作用是否可能如密度制約因子般，會受到族群密度的影響？

答：

(1). 密度制約因子(density-dependent factor)：生物因子的作用常受到族群密度的影響。舉“疾病”這個生物因子來當例子，如果一個鳥族群密度很高，每個個體生活的地方都很靠近，一旦有鳥隻感染疾病，那每個個體也跟著感染疾病的機會將比族群密度低的鳥高出許多；換言之，族群密度高的鳥群受疾病因子的影響大於族群密度低的鳥群。

(2). 非密度制約因子(density-independent factor)：非生物因子的作用不受族群密度的影響。比如說，一場暴風雨或者是洪水可以輕易摧毀一個大的植物族群，如同摧毀一個植物個體一樣；或者是，在一條溪流中放入有毒的污染物，會讓魚類致死的原因取決於這種有毒物質的濃度，而非族群的密度。簡單來說，可以殺死一條魚的濃度的有毒污染物同樣也能殺死一群的魚。

11-8 內在增長率與生物的體型大小有何關係？在第七章學到生物體型大小與族群密度的關係為何？族群的內在增長率及族群密度會因生物體型的不同而有所差異，這與物種是否容易滅絕有何關係？

答：

(1) 一般而言，體型小的生物有較高的個體增長率  $r$ ，而其族群的變動較大；反之，體型大的生物有較低的個體增長率  $r$ ，而其族群的變動較小。

(2) 通常生物體型越大，其族群密度也會隨之下降。

(3) 有關係。體型較大的生物，其族群密度較低，也就是說它的數量很少，又體型大的生物有較低的個體增長率  $r$ ，所以其族群的變動較小。可能無法適應環境太大的變化，故易滅絕。

11-9. 全球人口密度最高級最低的區域為何？全球無人居住的地方為何？人口成長最快的地方為何？人口穩定的地方為何？

答：根據統計，目前全世界共有 56 億 7 百萬人，而各大洲中以亞洲人口共 33 億 9 千 2 百萬人為最多，其次為美洲有人口 12 億 3 千萬人，歐洲 7 億 2 千 8 百萬人，非洲 7 億人，最少的是大洋洲只有 2 千 8 百萬人。

以千萬以上人口之國家人口密度來排名，第 1 位是孟加拉，每平方公里人數是 827.79 人，我國居第 2 位，人口密度 591.66 人；其他依序是韓國 453.46 人，荷蘭、比利時、日本人口密度也都在 300 人以上，印度、斯里蘭卡、英國、德國其人口密度則在 300 人以下。

人口密度最低及無人居住的區域則為極圈（南北極），成長最快則為開發中的國家，如：亞洲、中南美洲及非洲。而人口穩定的區域則為高度開發國家，如美國、法國等。

全球人口密度最高是在亞洲的中國與印度高達 1000 人/km<sup>2</sup>，全球人口密度最低是在阿拉斯加或某些島嶼少於 1 人/km<sup>2</sup>，全球無人居住的地方是南極大陸或某些無人島嶼，人口成長最快的地方是大部分未開發或已開發國家如非洲及亞洲的一些國家，如盧安達，人口仍快速成長中，人口穩定的地方則是一些已開發國家，如立陶宛。

(1). 以課本的資料顯示人口密度最高為孟加拉，最低為蒙古。以千禧年來看的話，中國澳門為密度最高的地方，西薩哈拉維最低密度。

(2). 無人居住的地方為南極洲。

(3). 撒哈拉沙漠以南的非洲國家仍舊是世界上人口成長最快速的主要地區之一。

(4). 人口穩定的地方為立陶宛。

11-10. 什麼因素會影響人類在地球上的容納量？試解釋為何地球長期(千年以上)的人口容納量會少於預期中 2050 年的人口量？又在怎樣的情況下，世界人口能長期維持在預期中 2050 年數量？

答：

容納量表示對特定物種而言，某一環境就只能容納此一數量的個體。會影響人類在地球上的容納量因素則包括了如食物、庇護所、天氣變化、食物、自然災害、人為因素等生物或非生物因子。

因為近年來科技的發達，醫藥方面的進步，讓人類對大自然抵抗力增加，也老化了人類的年齡層，使得人口大增，這也表示了人口的容納量增加。

現在全球的人口成長率已逐漸減緩，但大部分開發國家的人口仍持續成長以致全球人口仍然持續增加，若想要維持在固定數量人口數，只能控制每個家庭的出生人數，如大陸曾經實施的一胎化政策。

12-1.有關種子大小與種子數的討論主要著重於與大型種子相關的好處。但韋斯特比、利生曼與羅德的研究顯示，來自於相隔甚遠之地理區域的植物所生產的種子，其大小變異極大。如果這個變異繼續持續的話，那麼生產小型種子的好處有哪些？

韋斯特比及其同事的分析顯示，植物的生長型與播遷模式皆與植物間種子大小上的差異有關聯。而相隔甚遠的幾個地理區，種子大小和生長型與播遷樣式二者的關係是一樣的。不過什麼是維繫種子大小變異的因素呢？其中大種子有較多有利的生長條件；而製造小種子的植物能生產較多的種子，這種植物在以下兩種地方有利：擾動率高的地方，及有拓殖新空間能力之植物看來會茂生的地方。

12-2.在什麼情況下，天擇會有利於生產許多小型子女(相當於生產少數供養充裕的子女)？

答：常見於生長在多變的或不可預測環境的物種，為了繁衍後代，迅速拓展物種領域，生長許多小型的子女，發育快、繁殖早、體型小用以提高族群固有的增加率( $r_m$ )。

12-2.在什麼狀況下，天擇會有利於生產許多小型子女(相對於生產少數供養充裕的子女)？

答：根據分配原理，如果生物體用能量於一種機能(如生長)上，那麼他便會減少用在其他機能(如繁殖)上的能量。這種對資源之競爭需求間的緊張關係，無可避免地導致在兩種機能間做取捨。其中之一是子女數目與子女體型大小的取捨關係。由於能量有限，生產許多子女的個體受限於生產較小的子女(種子、卵或幼活體)；從相反觀點看，生產大而妥善照料之子女的生物體受限於生產較少數的子女。

12-2.在什麼情況下，天擇會有利於生產許多小型子女(相當於生產少數供養充裕的子女)？

答：生長在多變的或不可預測環境的物種，為了繁衍後代，迅速拓展物種領域，生長許多小型的子女，發育快、繁殖早、體型小用以提高族群固有的增加率( $r_m$ )。大量產卵是為增加存活後代的數量、盡可能廣泛地散佈母系基因。

由於能量有限，生產許多子女的個體受限於生產較小的子女(種子、卵或幼活體)；從相反觀點看，生產大而妥善照料之子女的生物體受限於生產較少數的子女。

根據進化論，生物要盡可能廣泛地散佈自己的基因。對產卵能力較強的生物來說，卵的尺寸若較大，數量就會太少，即使後代存活率高，也不太合算。若卵的尺寸過小，即使數量非常多，後代存活率極低，最終存活的後代也不多，仍然不合算。因此，它們必須在卵的尺寸與數量間有一個權衡，使卵具有"最優"尺寸，保證後代數量最多。

12-2.在什麼狀況下，天擇會有利於生產許多小型子女(相對於生產少數供應充裕的子女)？

答：因為所有生物體能利用的能源和其他資源有限，子女的數目與體型大小之間有取捨(trade-off)的關係，子女體型較大者會受到生產較少數子女的限制，子女體型較小者會受到生產較多數的子女。

取捨(trade-off)是繁殖力、存活及繁殖成熟年齡之間的調和。懷恩米勒和羅斯利用魚類生活史的變異為模式，主張生活史應該是一個呈半三角形的面，其上之三個端點為投機性、平衡性，及週期性生活史。投機性策略結合低的幼體存活，低的子女數即早的繁殖成熟。雖然投機性物種的絕對繁殖輸出可能很低但分配給繁殖的能量預算卻很高。平衡性策略結合高的幼體存活，低的子女數目及晚的繁殖成熟。週期性生物往往體型大且生產無數體型小的子女，藉著在很長的預期壽命生產大量的子女，週期性物種能利用情勢掌握有利於繁殖的罕見期。

12-3.植物學家利用試驗研究驗證，從較大種子長出的幼苗有較好的機會應付環境挑戰而存活下來；這些挑戰包括深濃的樹蔭、乾旱、植物體的傷害，及來自其他植物的競爭。試解釋：從較大長出的幼苗面臨環境挑戰之際，具有哪些有利條件？

答：優勢的外來植物大都是生長於荒廢地或破壞地的次生陽性植物，荒廢地或破壞地都具備日照充足的條件，並能進行大量的光合作用，以應付快速生長與生產大量散播體（種子）的需要。此外，優勢的外來植物除了具備對溫度、濕度與地土的寬廣適應力外，還要靠人類活動幫助由外境引入、境內散播與創造優良的生存環境。

種子活力之基本模式決定於其遺傳基礎，植物體形成種子，經由雄配子與雌配子交配結合後，經過非常細密而複雜的歷程，大小形狀的變化，各種成分物質的輸入與累積，有如巧匠彫塑之藝術品。而種子在適當之水分、陽光、養分、溫度及氣體成分等萌發條件下，經由有效修復機能之作用及再活化系統之啟動，種子細胞內之生理生化之變化，活化了細胞器，透過大分子、酵素系統將胚藏物轉化轉移，在生長部合成新蛋白質及細胞成分，基本物質之吸收能力增強及能之供給增加，促成了新植株之出生，肇始另一植物個體之新生命，而較大的種子幼苗較高，是因其需儲備較多的能量，來促進幼苗初期的生長，亦與其有較高的新添量的比率有關。

12-4.夏因與恰爾諾夫 及甘德森的研究大量仰賴先前研究者的資料是什麼限制他們這樣做。何種研究最適宜統合先前的大量資料？

答：他們的研究主要是個體存活與繁殖分配的研究，也就是說要了解生物在繁殖和存活間的關係，而這不是針對一樣物種或是特定生物的研究，不只是物種廣，時間也長。因為，各種生物的生活習性和出生到死亡所需時間不一。而出生到死亡間，要觀察他的繁殖，需要長時間紀錄。所以，需要統合大量其他研究者的資料，而無法一一自己觀察。此種研究方法，適合於統合的分析出一種概括性的趨向，而對象牽涉廣泛行為發生在一段長時間內的研究。

12-5.我們有關生活史變異的討論，有許多涉及廣義的”魚類”、”植物類”或”爬行類”之內的物種間變異。柏奇(Bertschy)與福克斯(Fox)的研究成果顯示物種內之生活史的重大變異。一般而言，物種之內，相較於許多物種之間，應有什麼樣的相對變異量？利用會受天擇影響的基因變異之相對量發展你自己的論點。你可複習第八章討論基因變異對演化的重要性部份。

答：一物種之內，因其生活史相近，相較於許多物種之間，其基因變異應該比較大。例如當成體太陽魚存活率較低時，太陽魚便分配較大的能量或生物量作為繁殖之用，使得使其變異量大增；但是當成體存活率高時，個體會延遲繁殖到較晚年齡，並分配較小部分的資源到繁殖上。可知物種內的變異比較於許多物種間的變異，物種內的變異可大可小，相對於許多物種間較穩定的變異有著不同，因此物種內的變異程度較大。

12-6.格蘭(Grime, 1979)根據四種環境所導致之擾動與逆壓的強度所提出的環境分類，其中有三種可以為植物所棲息，一種則否。第四種環境顯示高度的擾動與高逆壓。生物必須具有何種生活史，才能生活在這樣一種環境裡？你能想到哪些真實生物可生存甚或茂生於這樣的環境裡？

答：能在相當短期之內，迅速生長並繁殖下一代，還要將其大比率的生物量投資於繁殖上，生產大量的下一代，並在體內可以儲存固定的水及養分。蟑螂、老鼠、甲蟲等可以生存在這樣的環境中。

12-7.大峽谷的楊樹一旦建立，可活到 100 歲不止。然而，他們的種子面臨十分高的死亡率，種子只能在時空十分難料的情況下發芽。雌株楊樹每年大約生產 2 千 5 百萬粒種子，終其一生可生產 25 億粒種子。在我們所討論的生活史分類當中，大峽谷楊樹的生活史最吻合哪一個類型？

答：大峽谷楊樹的生活史較吻合雜生者(ruderals)生活史。雜生者生活史的特徵之一是其能在連續擾動之間的相當短期內，迅速生長並將其大比率的生物量投資於繁殖上，生產大量的種子，使他們能傳播到受擾動而變成可利用的新棲地上。

12-8.運用你所知道的種子數與種子大小之間的取捨關係，以及植物之間的變異樣式，預測各種不同植物生長型與播遷策略，所生產的相對種子數

答：植物之種子數量愈多，質量愈小；數量愈少則質量愈大。數量多質量少的種子在擾動率高的地方及有拓殖新空間之植物上較常發生，數量少質量多的種子所產生的幼苗在危險環境下有較高的競爭力。助力愈高的植物種子，往往較大。因此我們可以預測，禾本科類(種子小)，在無助力的環境下應該要產生較多的種子；攀緣植物(種子大)在有助力的環境下會產生較少的種子。

12-9.將懷恩米勒與羅斯的模式應用到植物上，如果你要利用懷恩米勒與羅斯的方式建立一個植物生活史的精確定量分類，你的分析裡將需要包括有關植物的什麼資訊？你需要多少植物物種才會知道他們生活史？試圖調和格蘭姆的植物分類以及懷恩米勒與羅斯所提出的系統，他們的相似處為何？相異處又何在？

答：

一、需要包括了 1.存活數(尤其是幼體)，2.繁殖力或所生產子女的數目，3.世代時間或成熟年齡。

二、每個階段都需要一定的物種，因為是取捨的概念；所取捨的是繁殖力、存活及繁殖成熟年齡之間的調和。

三、有若干特徵在抗逆壓與競爭性物種相同，格蘭姆選取對植物有擇汰壓力的 2 個特徵：(1)擾動強度，(2)逆壓強度。懷恩米勒主張生活史是一個半三角形的面，稱呼其所提出的面上的 3 個端點為投機性、平衡性及周期性。

12-10.設想你是河川管理者，而你必須使河川上之水壩的運作方式能助長濱岸林的生長；但是，假設你所經營的河流沿岸的優勢樹木不是楊樹。為了要應用馬奧尼與羅得的『新添方塊模式』，有關你的河流及你計畫管理的濱岸林樹種，你需要知道什麼資訊？

答：楊樹需要洪氾預備濕潤露裸的土壤，供作種子床，讓楊樹種子發芽，幼苗建立。除了預備種子床之外，洪氾還有一個關鍵的重要性，即使土壤保持潮濕的夠久，好讓楊樹幼樹的根部深入濱岸帶附近。

楊樹的物候學 (phenology)：物候學是有關氣候與生態事件之發生時辰（如候鳥抵達其渡冬地的日期，或春季浮游生物大繁殖的時辰）間關係的研究。『新添方塊模式』的目標在於建立一個楊樹發芽與幼苗建立之時辰的預測模式，生長繼內最重要的物後學事件便是母株楊樹釋放種子的時辰。河川水流助長楊樹發芽的時間必須和楊樹釋放其種子的時間相符。

決定河川水位必須要多高才能淹沒可能的種子床，好長出新的楊樹。從水壩流放的水若未能淹沒這些地區，將無法自然增加幼楊樹。這些第一部奏的結果產生了『新添方塊』。

由於在半乾燥地景的楊樹幼苗是從淺地下水吸收關鍵性的水分，所減低的流速必須夠慢，好讓幼楊樹根部的生長趕得上。如果洪氾退的水退的快，幼楊樹的根部將無法往下長到地下水層裡，因而死亡。

## 群落生態學(Community Ecology)

Habitat: habitat refers to a particular place or to a specific collection of organisms.

Ecological niche: refer to the functional relationship of an organism to its physical and biological environment.

Three important sets of parameters of a full description “niche”

1. physical factors: temperature, humidity, pH.
2. biological factors: predators, parasites.
3. the organism behavior.

生物群落(community): 特定空間或特定棲境(habitat)下, 生物族群有規律的組合, 它們之間以及它們與環境之間彼此影響, 相互作用, 具有一定的形態構造與營養構造, 執行一定的功能。

影響生物群落構造的因素:

1. 生物因素: 競爭(王瑞香, p.189)、捕食(王瑞香, p.193)。
2. 干擾(disturbance) (王瑞香, p.63), non-equilibrium theory (intermediate disturbance hypothesis, Sousa, 非平衡說)
3. 空間異質性(王瑞香, p.60)
4. 島嶼與群落構造(王瑞香, p.239), equilibrium theory(MacArthur, 平衡說)。

問題:

1. 區別棲境(habitat)與生態區位(ecological niche)。(王瑞香, p.55)
2. 何謂生態交會區(ecotones)與邊緣效應(edge effect)?。(王瑞香, p.54)
3. 在一個塊區式的地景系統裡, 碎塊現象對野生動物有何影響? 有何應對之道?(王瑞香, p.60-62)
4. 舉例說明生物群落中的關鍵物種(keystone species)?(王瑞香, p.57)
5. 說明用於測定物種多樣性(diversity)的指數(index)?(王瑞香, p.62)
6. 說明用於比較物種多樣性的優勢性-多樣性曲線?(王瑞香, p.63)
7. 說明生物多樣性(biodiversity)的三種意涵(species, genetic, and ecosystem diversity)。(王瑞香, p.64-65)
8. 說明中等干擾假說(intermediate disturbance hypothesis)對形成生物群落構造的意義。(王瑞香, p.63)

### Chapter 13 Competition (Molles, 2002)

13-1. 設計一項溫室試驗, 藉此驗證採本植物族群的種內競爭。試指明植物物種、土壤容積(或盆子體積)及是土來源, 你著重的潛在限制資源(例如 Tilman and Cowan 研究對氮的競爭)及操控方法, 以及你將測定哪些植物生長參數

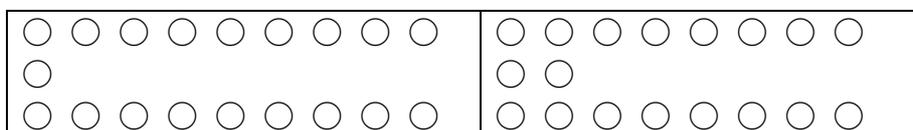
(1.) 利用 1.5mX3m 的水泥槽兩個 種植玉米

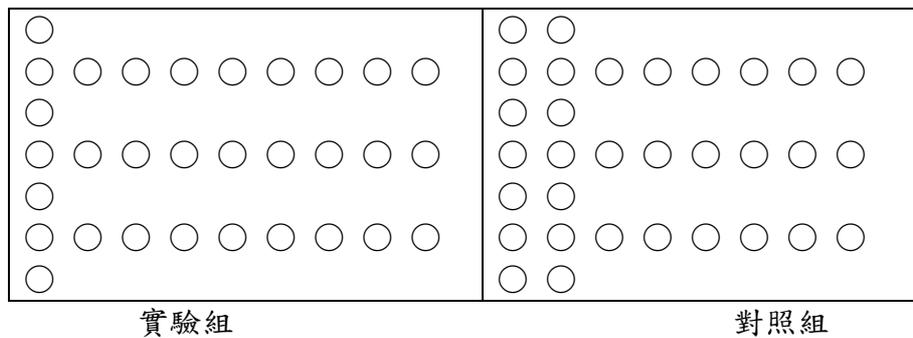
(2.) 泥土來源: 利用一般農田中的土壤 充分混和均勻

(3.) 限制資源 水分

(4.) 在兩個水泥槽中 各別種植同品種同來源的玉米種子 株距為 30cm 行距也為 30cm 右邊的水泥槽 每天澆水一次 致湛水為止 左邊的水泥槽 每天澆水一次 只讓表面的土潤濕即停止 置收成時 各別採收玉米 100 條 測其水分含量即甜度

圖示





○ 玉米植株

13-2. 上述溫室試驗的競爭結果，如何能幫助我們了解自然界族群間競爭的重要性？一個研究者如何加強溫室試驗結果與野外情形之間的符合性？

自然界族群競爭有其重要性。種內競爭的研究提供了資源限制的證據。草本植物的試驗顯示，土壤養分會限制植物的生長率與重量，對養分的競爭則隨植物族群密度遞增。植物從自疏現象的過程反映出對資源(包括水、光及養分)的競爭。光蟬間的資源競爭也因族群密度而異，在高族群密度下可由減低存活率、減小體型及延緩發育所需的時間來反應競爭。陸生等足類動物的試驗顯示，甚至在食物不缺的情況下，干擾作用明顯的出現種際競爭。棲位反映了物種的環境需求，因為有競爭排斥原理，種際競爭研究也就佔有顯著的地位。競爭對物種的棲位有顯著的生態上和演化上的影響。

要加強溫室試驗結果與野外情形之間的符合性，要靠幾項設計要領，包括 1. 一個可驗證的假說，2. 起始條件的知識，3. 有控制，及 4. 重複。

13-3. 解釋在野外植物族群的自疏現象，可用於支持「種內競爭是自然植物族群間的普遍現象」的假說。

在野外植物族群由幼苗階段生長為成熟個體的過程，表示著對有限資源的競爭。當樹木在林地茁壯時，越來越多的生物量是由越來越少的單株林木所組成，這個過程稱為自疏現象。

而自疏現象起因於對有限資源的種內競爭，植物密度隨族群總生物量增加遞降。在資源競爭中，單株植物攝取越來越大量的養分、水及空間，有些會較成功而失敗的植株會死去，族群密度會跟著下降或疏開了，因此族群會由較少但較大的個體所組成。自然植物族群間自疏現象會發生，且是因種內競爭有限資源所造成的現象，因此種內競爭是自然植物族群間的普遍現象。

13-3. 解釋在野外植物族群的自疏現象，可用於支持「種內競爭是自然植物族群間的普遍現象」的假說。

一群植物由小苗階段發育為成熟個體的過程，意味著對有限資源的競爭。當時序推進，植株茁壯後，族群密度卻遞減。一片森林的成長也有相同情況。當樹木在森林茁壯時，越來越多的生物量 (biomass) 是由越來越少的單株林木所組成，這個過程稱為自疏現象。自疏現象肇因於對有限資源的種內競爭。某地的植物族群在發育時，單株植物攝取越來越大量的養分、空間及水，最後有幾個植株會競爭得較成功。在資源競爭中，失敗的植株會死去，族群密度也會跟著下降。長久下去，這個族群會由較少但較大的個體所組成。

自疏現象，若以樹木來說，即當樹木在林地茁壯時，越來越多的生物量是由越來越少的單株林木所組成，而自疏現象肇因於對有限資源的種內競爭。林木生長時需要各種養分，但在一片有限的土地中，並不能源源無盡的供給，因此就產生了所謂的種內競爭，例如根的生長與範圍，樹幹的茁壯與枝葉的茂密都是為了對有限資源的競爭，較無競爭能力的樹木因為爭取不到足夠的養分便會逐漸失去其生命力甚至死去，本來族群密度很大的林木，經過這些自然的競爭淘汰，林木密度減低，產生所謂的「自疏現象」，這也足以解釋種內競爭為植物族

群間的普遍現象。

13-4. 研究人員已用鳥喙形確認加拉帕哥雀的棲位，而用潮間帶位置確認大米草的棲位。你如何確認北美同域性犬屬物種的棲位？或者貓科的虎貓、美洲獅及美洲虎的棲位？什麼環境特徵或特性有助於代表沙漠植物、溫帶林或溫帶草原植物的棲位？

利用體型的大小可分辨出其所獵的獵物大小，藉以分別出其棲位。

沙漠植物—乾熱的氣候；溫帶林—溫濕多雨的氣候；溫帶草原—溫雨量中等的氣候。

13-4. 研究人員已用鳥喙形狀(此與食物有相關)確認加拉帕哥雀鳥的棲位，而用潮間帶位置來確認大米草的棲位。你如何確認北美同域性的犬屬(*Canid*)物種(諸如赤狐、郊狼及狼)的棲位？或者貓科的虎貓、美洲獅及美洲虎的棲位？你認為什麼特性或環境特徵有助於代表沙漠植物、溫帶林或溫帶草原植物的棲位？

a. 我認為是用身上毛的多寡，越多的就越靠近北方

b. 可以用他們的適應範圍來決定，虎貓最廣、美洲獅，美洲虎

c. 可以用雨量來表示他們的棲位

13-5. 解釋為何基礎棲位重疊度很大的許多物種，會有很大的競爭機率。試解釋為何現實棲位重疊度很大且棲息再同一地的多物種，可能無顯著的競爭？

如同鹽澤植物般，北岸巨藤壺及小藤壺兩種藤壺只侷限在潮間帶可預測的帶區。約瑟夫·康奈爾的觀察指出北岸巨藤壺之所以限制在潮間帶中央及下方，是因為牠不能忍受潮間帶上方較長時間的曝露在空氣中。康奈爾注意到小藤壺的幼體在潮間帶定居之處比成體的棲息處更下方，但這些群聚個體在相當短的期間就會死掉。野外試驗時，他發現在種際競爭下，北岸巨藤壺主要決定了小藤壺在潮間帶的下限分布。

康奈爾可以監測這兩物種的交互作用，以及個別藤壺的命運。結果顯示在潮間帶中央若無巨藤壺，小藤壺會以較高的速率生存。巨藤壺在潮間帶中央密度可高達 $\text{cm}^2$  49 個個體，並很快的生長，在過程中將第二種藤壺排擠出去。於潮間帶上方，將移走的巨藤壺之生存不受第二種藤壺的影響，因為巨藤壺的族群密度太低，以至於沒有什麼競爭。康奈爾的實驗結果直接證明了巨藤壺不能生存在潮間帶中央，是受到與小藤壺的種際競爭所致。在沒有巨藤壺時，小藤壺的棲息範圍可擴及潮間帶上方到中央區。我們可以稱這個寬廣範圍的物理環境為小藤壺的基礎棲位。然而，競爭大大限制了小藤壺僅能棲息在潮間帶上方，這個較受限制的物理條件構成了牠的現實棲位。

在潮間帶下方的最底區，即使沒有巨藤壺存在，小藤壺的死亡率也很高，實驗顯示此生物可忍受將進 2 年的淹水，所以牠似乎不是因物理因子而遭排除。事實上，在潮間帶下方出現的捕食者使這個現象複雜化。

13-5. 試解釋為何基礎棲位重疊度很大的許多物種，會有很大的競爭機率。試解釋為何現實棲位重疊度很大且棲息在同一地的許多物種，可能無顯著的競爭。

基礎棲位：允許某特定生物生存及繁殖的  $n$  個環境因子的價值稱為基礎棲位，定義在此物種未和其他物種交互作用下所生活的物理環境

現實棲位：經由物種間競爭等交互作用，所限制了某物種可能生活的環境，而將此較受限制的環境稱作現實棲位。

由以上定義我們可以知道，兩個基礎棲位重疊度大的物種，表示兩物種所需的生存環境、條件因子相似性大，但基礎棲位定義在此兩物種未交互作用的環境下，所以當兩物種位在同一地區時，會因現實所需條件的相同而產生競爭，而留下較優勢的一方，所以基礎棲位重疊度大的物種會有很大的競爭機率。棲息在同一地的許多物種，是經由多種競爭等交互作用後所得到的結果，若這些物種現實棲位的重疊度大，則表示這些物種可能受到同樣的環境限制，而不是競爭環境所需的條件，所以無顯著的競爭。

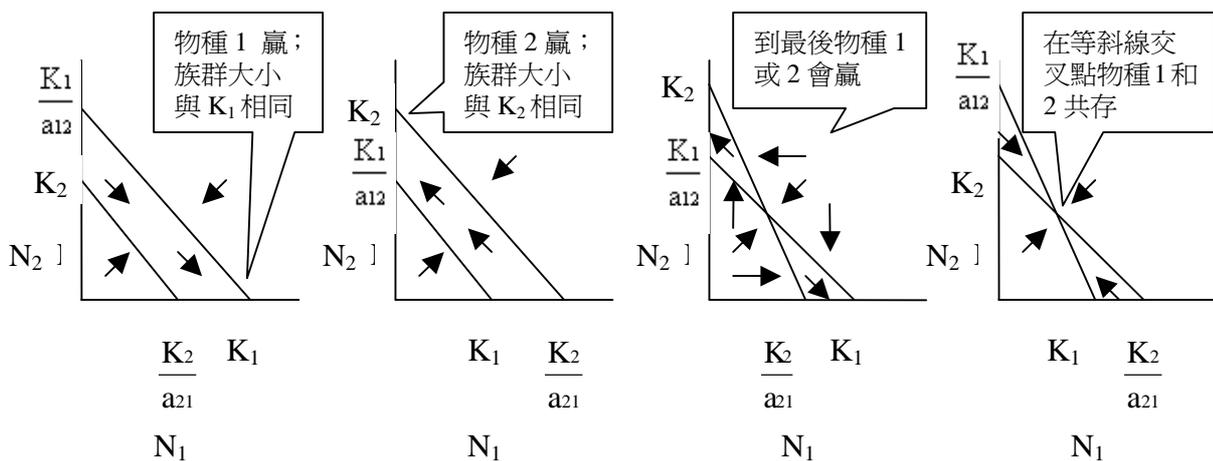
13-5. 試解釋為何基礎棲位重疊度很大的許多物種，會有很大的競爭機率。試解釋為何現實棲位重疊度很大且棲息在同一地的許多物種，可能無顯著的競爭？

棲位的定義為-影響某物種生長、生存及繁殖的所有環境因子，換句話說即某物種大約在何處、何時以及如何維持它的生活。

基礎棲位 (fundamental niche)，定義了某物種在未與其他物種交互作用下所生活的物理環境。由上述兩點定義可知，不論動物或植物，基礎棲位重疊度大的物種，便會爭食相同環境內有限的資源，因此競爭機率也相對的增加了。

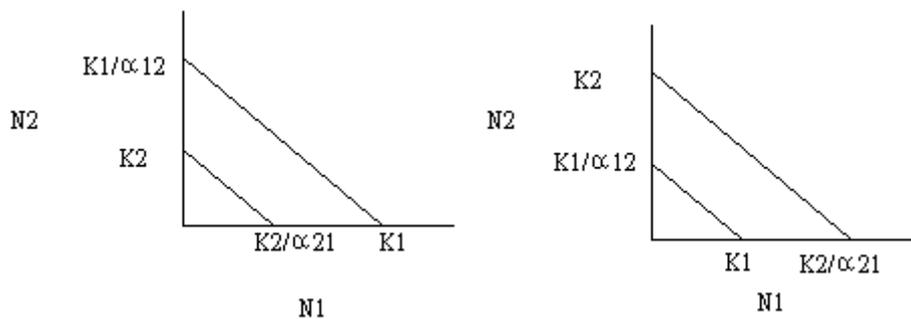
就現實棲位 (realized niche) 的定義來說，因競爭的交互作用而限制了某物種可能生活的環境，此種環境就稱為現實棲位。這些交互作用來自於不同物種間相互捕食、疾病或寄生蟲感染等，我猜想或許與各物種的生活習性也有關連。從食物網或食物鏈的角度來看，處於相同環境中的各物種捕食與被捕食間有著一定的平衡，因此雖在同一現實棲位，但競爭卻不明顯。

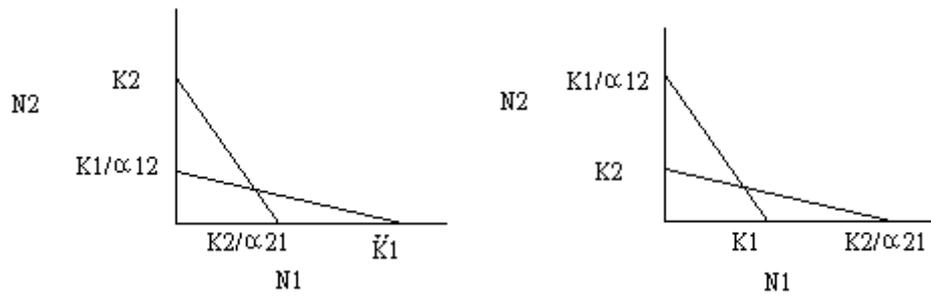
13-6. 試繪出羅特卡 (Lotka, 1932) 之增長的等斜線彼此有四種可能方向。標明橫縱軸及等斜線在各軸的交點，試解釋圖中的各種情況會造成哪一物種被競爭排除，或者是穩定或不穩定的共存。



$N_1$ ：物種 1 的數目； $N_2$ ：物種 2 的數目； $K_1$ ：物種 1 的承載量； $K_2$ ：物種 2 的承載量

13-6. 試繪出羅特卡之零增長的等斜線彼此有四種可能方向。標明橫縱軸及等斜線在各軸的交點，試解釋圖中的各情況會造成哪一物種被競爭排除，或者是穩定或不穩定的共存。





- (1) (1) 在族群零增長的等斜線之上，族群生長會降低；反之，在等斜線之下，族群則會增加
- (2) (2) 兩個等斜線沒有交叉時，一個物種會排除另一物種。 $N_1 = K_1$ ，環境完全被物種 1 佔滿，而無任何物種 2 存在； $N_2 = K_2$ ，則相反。
- (3) (3)  $K_1 > K_2/\alpha_{21}$ 、 $K_2 > K_1/\alpha_{12}$  表示“共存情況並不穩定”，可能共存，但大部分的族群生長軌跡線，導致  $N_1=K_1$  且  $N_2=0$  的交點或導致  $N_2=K_2$  及  $N_1=0$  的交點。物種 1 及 2 的族群可到達兩線交叉點，然而任何環境上的變動致使族群偏離此點，終將使一物種被另一物種排除。
- (4) (4)  $K_1 < K_2/\alpha_{21}$ 、 $K_2 < K_1/\alpha_{12}$ ，“可穩定共存的唯一情況”，所有族群生長軌跡線會引到族群零增長等斜線的交叉點。

13-7.高斯(Gause,1934)做草履蟲種際競爭試驗時，提供的食物和承載量有何關係？在高斯的競爭試驗中，當食物的供應量減半時，雙核草履蟲(*Paramecium autelia*)排除尾草履蟲(*P. caudatum*)的速度比食物供應量加倍時還要快，試解釋之。

在高斯諸多有名的實驗之一，就是研究尾草履蟲(*P. caudatum*) 和雙核草履蟲(*P. autelia*)兩種草履蟲之間的競爭力作用。

- (1) (1) 高斯觀察到無論在全量或半量的食物供應濃度下，呈 S 型增長曲線，且有清楚的環境承載量。當雙核草履蟲生長在全量濃度的食物供應時，其承載量是 195。當食物有效性減半時，承載量降至 105。尾草履蟲對食物濃度的反應也類似。在全量或半量的食物濃度下，尾草履蟲的承載量分別為 137 及 64。這兩種草履蟲的食物量與承載量近乎呈 1 比 1 的一貫反應。
- (2) (2) 當兩種草履蟲飼養在一起後，雙核草履蟲存活下來，而尾草履蟲的族群很快降低。二種食物濃度不同的試驗結果，支持了「競爭排斥是因競爭食物的所致」的結論。在全量的食物濃度時，尾草履蟲族群降低並在第 16 天時將近絕滅，但並非全部；相反的，在半量的食物供應情況下，尾草履蟲在第 16 天完全滅絕。比較滅絕所需的時間，意味著---減少食物供應量會提高競爭能力。

13-7.高斯(Gause, 1934)作草履蟲種間競爭試驗時，提供的食物量和承載量有何關係？當食物的供應量減半時，雙核草履蟲(*Paramecium autelia*)排除尾草履蟲(*P. caudatum*)的速度比食物供應量加倍時還要快，試解釋之。

一、他們分別飼養時，其承載量決定於對食物量的種內競爭。

二、競爭排斥是因競爭食物所致，故在半量的食物提供情況下，尾草履蟲在第 16 天完全滅絕，也就是說減少食物供應量會提高競爭強度。

13-8.Thomas Park (1954)做雜擬穀盜(*Tribolium confusum*)和赤擬穀盜(*T. castaneum*)間的競爭試驗時，發現其中一種會排除另一種，但哪一種被排除要看物理條件而定。在何種情況下雜擬穀盜佔有競爭優勢？在何種情況下赤擬穀盜佔有優勢？派克能完全確定推估這些實驗的結果嗎？就上述情況試指出自然界的競爭是怎樣？

在冷濕(24°C、70%RH)條件下，兩種擬穀盜皆可健康的生存，若再此環境下混合飼養的話，赤泥穀盜會把雜泥穀盜吃掉，較具生存優勢。而在乾冷(24°C、30%RH)的條件下，因赤泥穀盜無法長時間的生存在此環境下，會漸漸的消失，因此雜泥穀盜便會成為較具優勢的族群。從上述結果來看，根據溫度和溼度等各種組合來看，生物都會有某一個適合生存的環境，並沒有一定的優勢族群。所以派克仍然無法很果決的下定論，因為飼養的環境所限制的條件較自然界少，所顯並無法用此一結果就看出兩物種在自然環境下的競爭優勢。

13-8.Thomas Park (1954)做雜擬穀盜(*Tribolium confusum*)和赤擬穀盜(*T. castaneum*)間的競爭試驗時，發現其中一種會排除另一種，但哪一種被排除要看物理條件而定。在何種情況下雜擬穀盜佔有競爭優勢？在何種情況下赤擬穀盜佔有優勢？派克能完全確定推估這些實驗的結果嗎？就上述情況試指出自然界的競爭是怎樣？

在冷濕(24°C、70%RH)條件下，兩種擬穀盜皆可健康的族群，在此種環境下將二者混合飼養，則赤擬穀盜會消滅雜擬穀盜。而在乾冷(24°C、30%RH)的條件下，雜擬穀盜具有生存優勢，而赤擬穀盜在此環境下不能夠長久生存，二者混合飼養，則赤擬穀盜族群會很快的消失。概略來說赤擬穀盜在暖濕條件下較具有競爭優勢；而雜擬穀盜在乾熱、乾暖、濕冷的條件下較具有優勢，某種溫度與溼度組合下，會對其中一種較有優勢，但並非絕對的。即使在此一結果下，派克仍然無法很果決的下定論，因為二者的基礎棲位並非完全相同，將二者飼養在一起可看到種際競爭將兩物種的現實棲位限制在較少的環境條件。在自然界當中種際競爭並不會完全限制生物的現實棲位。

13.9 討論數學理論，實驗室的模式，及野外試驗三者，如何有助於我們了解競爭的生態學，列出上述三類探討方式的優點和缺點。

(1)數學理論：最為簡單的模式，將許多會影響實際情況的變因都假設不存在，單純的探討所要研究的幾個因素之間的關係，這種方式能表現出大致會產生的結果，而且人可以假設許多事物來簡化研究的內容，但是會和現實上實際情況大為不同，可以使研究者將自然狀況最為簡化再去研究，以便於研究。

(2)實驗室模式：在實驗室中作實驗，是在數學理論和野外試驗的中間選項，實驗室內，人可以控制實驗室中的環境，讓變因實際的變少，比自然環境的情況簡化了許多，雖然比野外試驗仍然有點差距，但比起數學理論更有實際的證明。我認為是最適合用來研究的模式。數學理論可以從實驗室去正時是否為實。

(3)野外試驗：野外試驗最能直接了解自然界的相關性，這樣的試驗包含了與其它生物的交互作用，以及在非生物環境中的自然變動，但是研究人員無法控制野外的變因，所有都自然去變動，研究人員只能控制或處理要探究的那項因子。

13-9.討論數學的理論、實驗室的模式及野外試驗三者，如何有助於我們了解競爭的生態學，列出上述三類探討方式的優點及缺點。

答：數學理論是以羅德卡—沃爾泰拉模式，利用此邏輯方程式可表示相競物種間的競爭效應，也可預測當種內競爭比種際競爭強烈時，兩物種可以共存。實驗室的模式是在試驗物種的現實棲位限制較少的環境條件，由限制的環境條件中，可以很明顯比較出種內競爭或種際競爭的結果。野外試驗，是在自然環境內作試驗，而不像實驗室是人為，可以控制一些因子，所以野外試驗的因子是無法掌控的，然而，在這樣的環境內作試驗所得的結果會較前二者精準。野外試驗首先要有以下項設計要領 1、一個可驗證的假說，2、起始條件的知識，3、有控制，及 4、重複。

數學及實驗室的模式為概念性或步驟性的工具較為簡化，缺乏準確度。而野外試驗是可支配、有力的步驟性工具，但影響因子太多使實驗複雜多了。

13-10.經過數十年對種際競爭的研究，下述的結論似乎是正確的：「競爭雖是自然界普遍且強大的運作力，但是總有例外，也非普遍存在」。試列出你認為自然界最可能發生種內競爭及種際競爭的環境狀況。你認為在怎樣的環境條件下最不可能發生競爭？

最可能有種內及種際競爭的情況，可能事食物缺乏，生長條件不利生長的情況；而較不可能發生競爭則是當環境很好不需要爭奪的時候，例如：有充足的食物來源、寬廣的空間、等。

14-1. 補食是某生物利用其他生物的過程，其他的利用方式還包括植食、寄生及疾病，這些不同種的利用方式(包括捕食行為)期間的區別是什麼？我們能將這些不同的過程統稱為利用(exploitation)，因為每一過程都是某生物為了自己的生存而以其他生物為代價，你會以何種「貨幣」來衡量這花費(例如 能量 適應度)？

以下為「利用」的最普遍方式，其區別分述如下---

捕食者(predators)：殺死並消耗其他生物，典型的捕食是以其他動物為食物。

植食者(herbivores)：消耗活植物體，但多半不至殺死植物。

寄生生物(parasites)：以宿主的組織為生，通常會削弱宿主的適應度，但多半不會殺死宿主(動、植物)

擬寄生生物(parasitoids)：消耗宿主的昆蟲幼蟲，在過程中殺死宿主

疾病(disease)：病原生物(pathogens)引發疾病，使宿主衰落。

(1).(1.) 生物

a. 植食者(herbivores): 主要是以草或是植物維生的任何動物皆為植食者。

b. 捕食 種群之間除了競爭空間和食物等資源以外，還有直接的捕食現象，即一種生物以另一種生物為食。捕食的結果可以是殺死被食者，也可以不殺死。捕食是構成複雜的食物網的必需條件，是生態系統中物質和能量流動的重要途徑，這是物種之間最基本的相互關係之一。

補食者(predators)主要是以攻擊其他動物維生的任何動物皆為補食者。

c. 寄生 兩種物種之間的一種關係：一個物種靠損害另一個物種而受益。

寄生生物(parasite)一種動物或是植物住在寄主(可以是動物或植物)上 藉以從寄主身上獲得養分但是不傷害或是導致寄主死亡。

(2.) 能量

因為綠色植物生活過程只吸收一些簡單的無機物質，且可吸收太陽光能，而將簡單的無機物質合成為有機物質。而這些有機物質除了供植物體本身需要外，也是地球上絕大多數生物的能量和物質的最終來源 而在植物體內大都以 ATP 為細胞內共通的「能量貨幣」。

14-2. 棘頭蟲如何操作以改變宿主的行為？與柄銹菌改變宿主植物的生長，兩者有何不同？這兩種寄生生物與宿主的交互作用，在細節上與非洲疏樹大草原獅捕食的行為不同之處甚多。試說明棘頭蟲、柄銹菌與獅的活動有何相似之處。

棘頭蟲的囊棘期正是感染脊椎動物的時期，改變宿主異腳類的行為（負趨光性 → 正趨光性），使其易被第二宿主—鴨、河狸、麝香鼠等類的脊椎動物捕食。而銹菌類它侵犯南芥的圓座葉，操控其發育，使宿主產生一種有利於自己繁殖的生長型，且往往殺死宿主。所以棘頭蟲（寄生生物）以宿主的組織為生，通常會削弱宿主的適應度，但多半不會殺死宿主；銹菌類（病原生物）則是引發疾病，使宿主衰弱。另外，非洲大草原獅是殺死並消耗其他的生物。但它們這些交互作用的共通點：利用（即某生物體以犧牲其他生物體為生）。

14-3. 一種擬穀盜對另一種擬穀盜的捕食行為是一種很好的強制介入競爭的手段。但是有原生動物寄生發生時，這種捕食策略卻總是失敗。試解釋者這種捕食策略為何在一種環境會成功，在另一種環境下卻失敗。

赤擬穀盜蟲與雜擬穀盜蟲間之競爭結果是依溫度和溼度而定。當期處於高溫潮濕時因兩種生物整個試驗期間都有健康族群。當混合生長時赤擬穀盜蟲會消滅雜擬穀盜蟲所以此捕食策略會成功。處於低溫乾燥時雜擬穀盜蟲較適合生存，混合飼養時赤擬穀盜蟲因環境因素導致數量減少而雜擬穀盜蟲卻可以合適的生存在此環境所以雜擬穀盜蟲就不會易被赤擬穀盜蟲捕食，此種捕食策略則失敗。

14-3. 一種擬穀盜對另一種擬穀盜的捕食行為是一種很好的強制介入競爭的手段。但有原生動

物寄生發生時，這種捕食策略卻總是失敗。試解釋這種補食策略為何在一種環境下會成功，在另一種環境下卻失敗。

在實驗過程當中發現有高達 84% 的競爭實驗結果都是赤擬穀盜消滅雜擬穀盜，但是在有真球蟲 (*Adelina tribolii*) 寄生下，二者並存的空間當中，雜擬穀盜在 15 次競爭當中有 11 次獲得優勢。造成此一現象的原因是，真球蟲會使赤擬穀盜個體生病甚至死亡，而對雜擬穀盜則影響甚微。故在真球蟲寄生的狀況下，雜擬穀盜反而是優勢。

14-4. 我們看到一種植食性溪流昆蟲如何控制其索取食生物的族群密度；在一種螟類幼蟲及病原菌的共同作用下，如何控制一種入侵澳洲的仙人掌族群；及赤狐的族群減少如何導致赤狐獵物族群量的增加。但我們不知這些族群是受那些環境因子的控制。為何要有這些因子？若沒有這些控制其它族群的控制因子，那麼缺少控制因子的族群就會不斷生長及繁殖，而造成環境空間減少、食物減少。被捕食的獵物減少或植物減少、與其競爭的生物會被取代，到時食物鏈趨於簡單，生態就無法平衡，造成整個生態系被破壞。

14-5. 早期有關利用的研究大多集中在捕食者與獵物的關係，但本章中用了許多生物與病原生物的個案為例子。你認為這是作者的個人偏好，或是寄生生物及病原生物對自然族群原本就有很強的控制力？

物種間利用的明顯形式，是一個生物體耗用另一生物體的部份或全部。然而，物種間的利用可能比這種形式更微妙。某些物種會改變其所利用之生物行為。

1. 寄生生物改變宿主行為：

某些寄生生物改變宿主的行為有利於傳染與繁殖。棘頭蟲改變宿主異腳類的行為，使其更易被第二宿主—鴨、河狸等類的脊椎動物捕食。未被棘頭蟲感染的異腳類動物會避光，亦即具有負趨光性，因此牠們大多時間活在池塘或湖泊的底部，遠離光線充足、棘頭蟲的脊椎動物宿主經常覓食的水面區；相反的，受感染異腳類會避光，亦即具有正趨光性，使牠們靠近鴨、河狸捕食的水面區。棘頭蟲只會在牠達到囊棘期的時候，才會改變異腳類的行為。囊棘期正是棘頭蟲能感染脊椎動物的時期。若在囊棘期以前就改變異腳類的行為，此時期的棘頭蟲進入脊椎動物體內無法生存，也就不能完成其生活史。

2. 一種病原生物模擬植物的花朵

每年南部落磯山的山坡上點綴著色彩繽紛的野花。然而，其中有些花並不是一般的野花。一種鮮黃、有甜味的「花」，實際上是由病原生物改變其寄主植物生長後產生的。這種病原生物是真菌中的銹菌類，因為它們通常使感染的宿主褪色。

然而，柄銹菌卻完全改變南芥的生活史。它侵犯南芥的圓座葉，操控其發育，使宿主產生一種有利於自己繁殖的生長型，且往往殺死宿主。柄銹菌在夏末感染圓座葉，在接下來的冬季，它侵犯南芥的分生組織，使其迅速成長。當柄銹菌侵犯分生組織後，它會操控圓座葉期未來的發育。翌年春，感染的圓座葉植物迅速伸長，於整條長莖上長滿密集的葉，並在頂端長出鮮黃的葉簇。簇黃葉酷似毛茛類植物的花。羅伊的研究證實柄銹菌縮短南芥的生活史，並在過程中往往造成宿主的死亡。受柄銹菌感染仍存活的南芥可能會開花，但不能結種。因此，柄銹菌的破壞為全面性的。

14-5. 早期有關利用的研究大多集中在捕食者與獵食者的關係。但本章中用了許多寄生生物與病原生物的個案為例子。你認為這是作者的個人偏好，或是寄生生物及病原生物對自然族群原本就有很強的控制力？試提出你的答案之根據。

寄生生物及病原生物對自然族群有很大的影響力。多種的寄生生物或病原生物寄生於寄主身上時，常會改變寄主的行為，行為的改變通常會造成易被捕食的結果，或是使得物種間的競爭產生改變，捕食者變成被捕食者、優勢種族變成弱勢種族、生長所需環境的變化、物種食物的改變等等，多種的改變可能會造成食物網的改變，進而使得整個生態系起更大的變化，所以寄生生物及病原生物對自然有很大的影響力。

14-6. 研究者提議捕食者會增加受病原寄生生物嚴重感染的獵物族群密度(Hudson, Dobson, and Newborn 1992)。試解釋捕食者如何使獵物族群增加。  
當受病原寄生生物嚴重感染的獵物死亡後，捕食者因為獵物死亡而食物減少，導致捕食者缺乏獵物而死亡，獵物則因補食者的減少而再度增加。

14-6. 研究者提議補食者會增加受病原寄生生物嚴重感染的獵物族群密度(Hudson, Dobson, and Newborn 1992)。試解釋捕食者如何使獵物族群增加？  
當受病原寄生生物嚴重感染的獵物死亡後，捕食者因為獵物死亡而食物減少，導致捕食者缺乏獵物而死亡，獵物則因補食者的減少而再度增加。赤狐與雪兔長期以來，一直週期豐量的平衡。雪兔的數量在 30,000 到 60,000 上下波動。當赤狐受到一種病原生物(引起獸疥癬的 蟎)所感染，使赤狐的數量下降，雪兔數量大為增加，其數量增加了 2~4 倍。

14-7. 試解釋食物及捕食者在白靴兔族群循環所扮演的角色。許多以白靴兔為食的捕食者族群也有明顯的循環，試解釋這些捕食者族群的循環。  
白靴兔在北美的寒帶林中生存，在漫長的冬天，牠們靠矮灌木叢例如薔薇類或柳類的小枝或嫩芽為食。而在積雪深的時候，牠們則改為啃食雲杉或白楊等樹種的小苗。在白靴兔採食的過程中會浪費掉許多潛在的食物，每支白靴兔每天需要 300 克的小枝，但是卻會破壞掉 1500 克的小枝。在白靴兔密度高的冬季，便容易產生食物短缺。而在被白靴兔啃食過的植物，松烯以及酚類松脂的濃度也會提高，以驅退白靴兔。於是白靴兔可以利用的食物變更少了。而白靴兔的數量則影響了以白靴兔為食的北美猯、蒼鷹、貂、長尾鼬、赤狐及郊狼等等動物的數量。其中，以白靴兔為主食的郊狼以及北美猯更受影響。白靴兔在冬季開始大量繁衍，然後大量的白靴兔促成的大量的捕食者族群產生，但白靴兔很快的侵襲了當地的森林以及植被，在食物短缺以及捕食者大量增加的狀況下，白靴兔族群減少了。一但少了食物來源，捕食者的數量也跟著減少，直到下一次的白靴兔大量繁殖。

14-7. 試解釋食物及捕食者在白靴兔族群循環所扮演的角色。許多以白靴兔為食的捕食者族群也有明顯的循環。試解釋這些捕食者族群的循環。

答：(1) 食物：在北寒林中，白靴兔與茂密的林下灌叢息息相關，灌叢是白靴兔的掩蔽處及冬季最關鍵的食物來源。白靴兔有減少其所食之食物供量與質的潛力。其繁殖力與野兔類及兔類齊名。在某一族群循環期的成長期，估計其幾何增值率約平均高達 2，換言之，白靴兔的族群經過一個世代後，族群量會倍增。而目前多位生態學家都已證實：白靴兔密度高的冬季，會有食物短缺的現象。白靴兔也會影響其食物供應的品質。白靴兔的取食會使植物產生化學防禦，如植物受到大量取食後，嫩芽提高其松烯及酚類松脂的濃度，以驅退飢餓的白靴兔。被白靴兔取食後的植物，體內高濃度的防禦性化學物質可維持達 2 年，這種化學防禦效應，在植物族群下降的時期，使可用的食物量變少。

捕食者：事實上，白靴兔有許多其他的主要捕食者，如蒼鷹、貂、長尾鼬、赤狐及郊狼。這些捕食動物族群也有循環現象，且與白靴兔的族群循環期同步。雖然認為北美猯是捕食白靴兔的專性動物，但是普性捕食者如郊狼，其主要食物亦可能為白靴兔。此種現象，在白靴兔族群密度高峰期特別明顯。生態學家估計，當白靴兔密度達高峰期，有 60% 到 90% 的死亡率是遭捕食所致。總之，經過數十年研究所提供的證據顯示：被捕食行為及覓食，對白靴兔族群循環都相當重要。

(2) 食物有效性及捕食假說並非互相排斥，而是互補作用。當白靴兔族群增加時，會減少食物量及降低品質，其食物不足導致白靴兔餓死或體重減輕，因而族群量可能下降。當此潛在的族群下降發生時，會因補食行為加速死亡率。當白靴兔族群下降，補食者族群也隨之下降，植物族群因此恢復，為下一次白靴兔族群增加鋪路。

14-7. 試解釋食物及捕食者在白靴兔族群循環所扮演的角色。許多以白靴兔為食的捕食者族群也有明顯的循環。試解釋這些捕食者族群的循環。

一、白靴兔有減少其所食之食物供量與質的潛力，白靴兔也會影響其食物供應的品質，白靴兔的取食會使植物產生化學防禦，以驅退飢餓的白靴兔。

二、白靴兔有許多其他的主要捕食者，其族群也有循環現象，且與白靴兔的族群循環同步。主要食物為白靴兔的郊狼在白靴兔族群密度達高峰期時特別明顯。

三、當白靴兔族群增加時，會減少食物量及降低品質，其食物不足導致白靴兔餓死或體重減輕，因而族群量可能下降。加上捕食行為加速死亡率。當白靴兔族群下降，捕食者族群也隨之下降，植物族群因此恢復。以此種方式不斷的重複著。

14-8. 實驗室及數學模式對我們了解捕食者與獵物族群循環有何貢獻？這些模式的缺點為何？優點為何？

數學模式是用最少的假設所做的簡單模式，優點是只利用本身的交互作用，而不須考慮外來因素即可提供學者一族群循環現象。缺點是此種認為族群的波動會恆久在一定的軌跡上的假設並不正確，且宿主也有一定的寄生負載量。

實驗模式則可以得到比較真實的狀況，且可以得到數學模式沒有預測或假設到的情況。缺點是實驗的時間通常無法很長的進行，通常在一段時間後，捕食者或獵物滅亡後實驗就結束了，故無法模擬長時間的變化。

14-8. 實驗室及數學模式對我們了解捕食者與獵物族群循環有何貢獻？這些模式的缺點為何？優點為何？

答：數學模式顯示用最少的假設所做的簡模式，可以產生與生物學家在自然族群所觀察到宿主與寄生生物、捕食者與獵物有互動循環相類似的現象。優點，在理論上，利用交互作用本身，不需要受任何外來的影響，就可產生族群的循環現象。缺點，此種認為族群會恆久在一定軌跡上波動的預測並不實際。此外，宿主及利用者均不受乘載量限制的假設也不合理。

實驗模式的結果可顯示出數學模式未能預測到的行為。然而儘管有這些差異，兩者的模式顯示環境內無顯著的時間變異時，擬寄生生物與宿主的族群有相反的族群波動。缺點，大部分想以實驗室的族群產生羅特卡—弗爾特拉式的波動現象，都遭致失敗。大數實驗在很短的期間內，捕食者或是獵物的族群就滅絕了。

14-9. 我們以空間的庇護所，捕食者飽食效應集體型為例，討論庇護所對被利用族群的維持所扮演的角色。試問時間如何能成為一種庇護所？解釋天擇如何導致時間性「庇護所」的演化。

庇護所是提供宿主或獵物躲避的地方，因此其族群得以延續不被寄生生物或捕食者耗盡。時間成為庇護所，個人推測是因為環境會隨著時間而改變，而使某些物種具有更佔優勢的生存環境，又或許是因為經過長期的演化及透過天擇的影響，使得生物更能夠適應環境的變化，這段適應期便是庇護所形成的時機。而天擇導致庇護所演化，我想應該是達爾文所提出的「適者生存」，時間更新了每一代的大環境，環境的改變就是一種庇護所，我想到一個例子，在一處森林同時具有兩種顏色不同的蛾類，其中深色的蛾類因為體色明顯，故常為鳥類捕食的對象，族群數量與密度遠較淺色蛾類少。但這塊地開發後，因工廠排放的氣體使得深色蛾類得到一種庇護，反而淺色蛾類開始減少。這個例子可能不是很好，有人為因素要考慮，但若說環境因時間變化，導致深色蛾類的庇護所增加，使其族群密度也隨之增加，應該也可以解釋吧！

14-9. 我們以空間的庇護所，捕食者飽食效應集體型為例，討論庇護所對被利用族群的維持所扮演的角色。試問時間如何能成為一種庇護所？解釋天擇如何導致時間性庇護所的演化。解釋課本上的現象。

(1)捕食者不可能一天到晚到在搜尋獵物，每一種生物都有它自己的生理時鐘，有睡眠，交配，捕食，以及許多事，因此只要獵物的作息時間和捕食者獵食的時間不重疊的話，則雖然捕食者會獵食這種獵物，但是因為作息時間不同，則獵物被捕食到的機會就會降低，也就是所謂的時間庇護所。

(2)若是有一種捕食者，兩種獵物，不去探討其他的因素，捕食者獵食的時間為白天，晚上休息，而另外兩種獵物一個為夜行性動物，一種為日行性動物，經過一段時間後，日行性的獵物數量會降低，因為它在白天遇到捕食者的機會大增，所以久而久之數量會變少，甚至滅絕，而另一種夜行性的獵物，因為它在活動時候，捕食者在睡眠，因此他被獵食的機會就相當的低，這就是天擇如何導致時間性庇護所的演化。

(3)因為魚會選擇獵物的體型，而且主要是在白天捕食，因此在白天找尋食物的大型浮游幼蟲很容易被捕食，而經過天擇數量變少，只剩下在晚上找尋食物的大型浮游幼蟲會存活下來，因此最後大型浮游幼蟲都在晚上找尋食物，而小型浮游幼蟲因為體型小，所以不容易被於捕食，所以在白天晚上都可以找尋食物。

14-10.當運用生態概念來解決現實問題時，所做的經營決策常在成本與利益間做取捨。試回顧在肯亞的克氏原螯蝦(*Procambarus clarkia*)控制血吸蟲病的成本與收益。

熱帶及亞熱帶地區國家，受寄生性疾病影響極深。如血吸蟲病(Schistosomiasis)，約感染兩億人，因其範圍及程度十分嚴重，迫使必須進行防治工作，但寄生防治本質上是生態問題，因此主要防治是血吸蟲生活史之宿主蝸牛。東非國家中的肯亞計畫之一就是以補食者控制中間宿主蝸牛的數量，其中一種能有效防治蝸牛的為原產於北美的克氏原螯蝦。

克氏原螯蝦是一種極具侵略性的物種，可能會危害肯亞的族群並破壞生態系，也可能會威脅稻作。但其是宿主蝸牛有效的補食者也是其競爭者，故不致對野外動物產生威脅又要達到防治血吸蟲病的功效，就是不致於危害環境的地方為肯亞郊區數千個人工湖泊。這些池塘是用來儲存家庭及牲畜用水也是血吸蟲病主要的感染來源，結果顯示克氏原螯蝦在被引進人工池塘後，能移除宿主蝸牛，由此可知其具有減少人類嚴重病原生物影響的潛力，並且不會產生嚴重的環境破壞。

15-1. 試列出並描述一些對生物圈的生態完整性有貢獻的互利共生關係。

蜂鳥在自然界中，在植物體上吸取花蜜，並且將花粉帶到下一個植株，協助花朵完成授粉。蜂鳥為花朵傳粉，而花朵提供蜂鳥食物。在提供蜂鳥食物的植物根部通常跟一些真菌緊密相連，真菌的菌絲從植物根部外伸，增加植物吸收環境中養分的能力，而植物提供真菌醣類以及其他光合作用產物。而鹿也來在這個植物附近吃草，一些細菌以及原生生物開始分泌酵素來分解纖維素，並且從中獲得能量，鹿提供了微生物一個穩定而溫暖的環境，微生物提供鹿分解纖維素的酵素。鹿的排遺則成了土壤中的養分。這些生物體互利共生，也為此小小的生物圈的完整有很大的貢獻。

15-1. 試列出並描述一些對生物圈的生態完整性有貢獻的互利共生關係。

寄居蟹在底棲生態上的角色：任何兩種生物住在一起的情況稱為共生（Symbiosis），就寄居蟹殼上的附著共生物來說，刺胞動物——特別是海葵和水螅蟲，為當中體型較大同時也是研究較為詳盡的。

大多數寄居蟹與刺胞動物的共生關係並非是絕對的，亦非一對一；多數是互利共生，海葵的刺絲胞能提供寄居蟹某些程度的保護，而海葵則可在殼上獲得棲息的硬基質。水螅蟲也能提供寄居蟹某些程度的保護，並避免其他大型有害的附生物在殼上形成聚落；當寄居蟹覓食時水螅蟲除了可獲得碎屑當作食物，也能藉以避免被底質淹沒，甚至當寄居蟹聚集時也能促進水螅的有性生殖。

15-1. 試列出一些對生物圈的完整性有貢獻的互利共生關係？

答：蜂鳥對一些非風媒的植物有傳粉的作用，但植物提供了他食物的來源。同時植物提供給菌根真菌光合產物，而真菌也提供養分吸收能力給植物。現在假使把蜂鳥滅絕掉了，非風媒的一些植物將會滅絕，當植物滅絕時它的共生真菌也會消失，這時候土壤會變貧瘠，風媒植物等只好生長在土壤較肥沃的地方了。縱使風媒植物也有其共生真菌，但是少了一些種類的植物，植食動物將會少了食物來源，種類就會減少，相對的以植食動物維生的肉食動物也隨之減少。從這一個陸域生態圈就可以看出來對生態圈有完整貢獻的共生關係的重要。

15-1. 試列出並描述一些對生物圈的生態完整性有貢獻的互利共生關係

(1.) **共生**: 許多生物的一生或其生命的一部分，是與其他物種成員在密切的伙伴關係中度過的，但是，在許多其他伙伴關係中，其中一物種的受益程度可能比另一物種多得多。我們可將共生的關係分成兩種形式**片利共生**與**互利共生**。

a. **片利共生**: 所謂片利共生，是一個物種受益而另一物種既不受益也不受害的共生關係。一般而言這種片利共生的伙伴關係，在自然界中很難確定，因為很難去證明宿主(為寄生物提供食物的生物)是否真的既不受益也不受害。

b. **互利共生**: 所謂互利共生，是指兩伙伴皆受益的共生關係，生物界中充滿了藉由共同生活而受益的物種，有時這種伙伴關係是無拘束的，一旦牠們必須分開，雙方還是都能生存。但是，就大多數互利共生的物種而言，這種伙伴關係通常是專性的，也就是說，其中一物種若沒有另一物種就不能存活。

(2.) 舉例 **地衣**

地衣是一種光合性生物和一種真菌共生而成。光合生物常可是綠藻或藍綠藻，而真菌則常是子囊菌，在熱帶地方一些地衣的真菌也可是擔子菌。這兩種不同的生物，形成一種分佈最廣的結構，地衣(lichens)。它們不僅形成堅硬的外皮和捲曲的外殼，有時還會長成像灌木狀的小枝。這種關係之親密，幾乎每一對都有自己的名字。自然界存在有近一萬三千種的地衣。

a. **地衣的互利共生**

藻類進行光合作用，產生養分供菌類所需，而真菌吸收水分、礦物質和提供保護免於乾燥，但若是沒有水氣，整個結構會變的乾枯而易碎。藻類在自然界中也可以自行生存，但共生的真菌就無法脫離藻類而獨自活下去。

#### b.地衣的特性及分布

地衣是一種非常成功的生物，它能耐熱、耐旱及耐乾耐溼，可以在最艱困的環境下生長，除了工業污染地區之外，凡是有生物的地方必有它。而且是嘗試最先攀附到岩石上的植物，其菌絲蔓布深入岩石，助長岩石風化崩解，有助於土壤的行成。地衣大小相差甚巨，小至完全看不到，大至如馴鹿苔(reindeer mosses)般可覆地數里而且深入地表。但地衣的生長速度還是相當的緩慢。儘管在最好的生長環境中，一年大概只長一公釐，一些成熟的地衣可能都已數千歲。此地衣由空氣和雨水中吸收礦物質，有些也可直接由其所附的基質上吸收而得，它對所吸收到的東西沒有任何分泌出來的機制及能力，可能因此他們對毒物非常敏感，尤其是二氧化硫，會傷害他們的葉綠素而令其死亡，所以它是一種很好的污染指標。

15-2.菌根真菌對植物夥伴的貢獻為何？植物又對菌根真菌的服務如何回饋？哈迪(Hardie 1986)如何證明菌根改善了紅苜蓿的水平衡？菌根如何改善植物吸收環境之水的能力？

百分之九十的陸生植物會和菌根真菌形成互利共生。菌根大部分是囊泡-叢狀菌根或外生菌根，而它們在增加對水、氮、磷及其他營養鹽等吸收作用上非常重要。菌根真菌的菌絲從植物根部外伸，增加植物吸收環境中養分的能力。

植物則提供真菌夥伴醣類及其他光合作用的產物作為交換，真菌獲得植物根部能量豐富分泌物。

植物若能接觸更多的磷，就能發展出更有效吸收及輸水的根部，而菌根不一定直接幫助植物吸收土壤水。凱伊·哈迪為了直接驗證此假說，設計了一個簡單的方法解決複雜生物生長形態及菌根的實驗。她先培育有菌根及沒有菌根的紅苜蓿，長在養分充足的環境。這些條件下產生的植物有相似的葉面積及根莖比。在這些謹慎的控制條件下，有菌根的紅苜蓿蒸散率比沒有菌根的高。

哈迪進一步從有菌根的紅苜蓿中，取一半移去菌根真菌的菌絲。她同時用追蹤染料來檢查根部的損壞情形，同時移植所有的植物，以便控制其中可能產生的副作用。結果顯示去菌絲的植株顯著降低了紅苜蓿蒸散率，驗證了菌根真菌直接參與植物的水調節。哈迪認為是菌根真菌擴大了根域接觸水的面積，也提供了更多的吸收面積，因而改善了植物的水調節。

菌根中的真菌顯示改善許多植物吸收土壤水的能力。艾迪·亞倫與麥克·亞倫研究菌根如何影響史氏冰草的水調節，他們在有及無菌根的情形下，比較植物葉片的水勢能。顯示出有菌根時冰草的水勢能較高，意指生長在相似的土壤水時，菌根的存在有助於這種草維持較高的水勢能。這些較高的水勢能可能因菌根提供了更多的吸收磷的途徑，以致植物根部有較好的生長，因而間接造成水勢能較高。

15-2.菌根真菌對植物夥伴的貢獻為何？植物又對菌根真菌的服務如何回饋？哈迪如何證明菌根改善了紅目蓿的水平衡？菌根如何改善植物吸收環境之水的能力？

答：菌根真菌的菌絲從植物根部外伸，增加植物吸收環境中養分的能力，植物則提供真菌夥伴醣類及其他光合作用產物作為交換。哈迪的實驗方法是培育有菌根及沒有菌根的紅目蓿，長在養分充足的環境，在此條件下產生的植物有相似的葉面積及根莖比在謹慎的控制條件下，有菌根的紅目蓿蒸散率比沒有菌根的高。而為了更加一步證實假設的成立，它從有菌根的紅目蓿中，取一半移去菌根真菌的菌絲，並用追蹤染料來檢查根部的損壞情形，同時移植所有的植物(包括控制組的植株).以便控制可能發生的副作用。結果顯示去菌絲的植株顯著降低了紅目蓿蒸散率，驗證了菌根真菌直接參與植物的水調節。而菌根真菌擴大了根域接觸水的面積，也提供了更多的吸收面積，因而改善了植物的水調節。

15-3.寫出詹森(Johnson 1993)實驗的概要，其中它設計驗證人工肥料會不會有利於較低程度的互利共生菌根真菌。詹森提出什麼證據來支持他的假說？

詹森他選取大藍莖草作為試驗植物。先用去離子水及 25  $\mu$ m 網目的網，篩過施肥與未施肥料的混合土作為實驗土壤，在每一盆 30g 的土壤中，詹森加入了三種不同的菌根菌種 (1) 施肥菌種，由 15g 施肥的實驗區土壤，混合 15g 無菌處理的未施肥區土壤 (2) 未施肥菌種，包括 15g 由未施肥區的土壤，混合 15g 無菌處理的施肥區土壤 (3) 無菌種的土壤，包含 30g 施肥與未施肥實驗區取得，無菌處理的土壤。試驗證明人工肥料會利於低程度互利共生菌根真菌。詹森對他實驗提出兩個證據：1. 施肥土壤中的大藍莖草比在未施肥中有較少莖的產量，2. 大藍莖在未施肥感染菌土壤中，產生比施肥感染菌根土更多的花，這些結果顯示植物會由未施肥的菌根真菌共生獲得更多養分。

15-4. 菌根真菌是如何可能從根部寄生生物的祖先演化而來。詹森的結果是否顯示現在的菌根真菌仍能表現如同寄生生物？

當某些遺傳變異的根部寄生生物寄生在根部時，增加了植物的根部吸收表面積，使得植物更容易生存，相對地寄生在上面的根部寄生物也更有競爭力，也較容易生存下來，經過天擇，慢慢地演化成今天的真菌菌根。

詹森的結果顯示現在的菌根真菌仍能表現如同寄生生物，因為當植物在含有高度營養鹽的土壤裡，比較不需要大量的根部面積，也就較不需要真菌菌根來增加其吸收表面積，就會造成菌根真菌沒有助於植物，而只是單純的寄生。

15-5. 詹深鼓勵生態學家用更多實驗的方法來驗證互利共生關係。試列出詹深自己對探討刺槐與螞蟻之間互利共生關係的細節。

答：因為刺槐的刺可以提供給螞蟻生存的空間及資源是可以知道的，螞蟻是需要刺槐的刺是肯定的，但刺槐是否需要螞蟻？是它的實驗重點。它藉著剪掉螞蟻居住的刺，砍下螞蟻居住的嫩枝，來除掉螞蟻。接著就在有與沒有螞蟻 2 組的刺槐上測量以下的指標：生長速率、葉子生長量、死亡率以及昆蟲族群的密度。結果驗實了螞蟻顯著的改善了植物生長：生長速率方面，有螞蟻組的生長速度約 7 倍高於無螞蟻居住組，而幼苗存活率有螞蟻組的高了 25% 相對於沒螞蟻居住組，而莖上植食昆蟲量有螞蟻組低了 35% 對照沒有螞蟻居住組。從此可以看出有螞蟻組的刺槐對其他植物的競爭力增加，而沒有螞蟻居住的刺槐也面臨了較多的昆蟲侵害，因此可以看出刺槐需要螞蟻，而螞蟻也需要刺槐的一種互利共生。

15-5. 詹琛(Jazen 1985)鼓勵生態學家用更多實驗的方法來驗證互利共生關係。是列出詹琛自己探討刺槐與螞蟻之間互利共生關係的細節。

刺槐與螞蟻隻互利共生關係：交配後的蟻后会找尋空的刺槐的莖或幼株，在內產下第一批卵，並以刺槐葉的蜜腺、貝氏體找到蜜及油脂餵食幼蟻，等到工蟻到達一定數量則接管蟻巢中大部分工作，蟻后則專司生育，因此族群密度不斷增加。

刺槐提供了螞蟻住所及食物，螞蟻則為了保護食物來源及住所而保護刺槐不受其他植食性動物攻擊，螞蟻攻擊所有棲息在樹上的昆蟲、想要吃刺槐的大型動物甚至是在附近生長的植物，這會使得刺槐對陽光及土中養分的利用增加，增加了刺槐對其他植物的競爭力。

詹深實驗證據：

	有螞蟻	沒有螞蟻
生長速率	增加為 7 倍	1 倍
葉子生長量	2~3 倍	1 倍
枝條存活率	2 倍	1 倍
幼苗存活率	近 2 倍	1 倍
昆蟲族群密度	1 倍	4 倍

因此我們可以知道，刺槐需要螞蟻的保護以長的更好；螞蟻需要刺槐提供食物及住所，以增加族群密度。

15-5.詹琛鼓勵生態學家用更多實驗的方法來驗證互利共生關係。試列出詹琛自己對探討刺槐與螞蟻之間互利共生關係的細節。

詹琛的工作不拘限在自然史的描述，他更進一步用實驗來檢驗螞蟻對牛角刺槐的重要性。螞蟻需要刺槐的刺，這一點是相當清楚的。但是，刺槐需要螞蟻嗎？詹琛的實驗著重在螞蟻對刺槐的影響，但他也檢驗螞蟻是否能有效的排除刺槐上的植食者。詹琛藉著剪掉螞蟻居住的刺，或砍下有螞蟻的嫩枝，來除掉螞蟻。緊接著他就在有及沒有螞蟻兩組刺槐上測量以下指標：生長速度、葉子生長量、死亡率以及昆蟲族群的密度。

詹琛的實驗證實，螞蟻顯著的改善植物生長。這些不同的植物生長應該是由以下的結果而來：有螞蟻的刺槐對其他植物的競爭力增加，以及沒有螞蟻的刺槐面臨較多的昆蟲侵害。在刺槐樹樁長出的枝條上，有螞蟻的生長速度是沒有的七倍，重量則為其十三倍，有時也有兩倍的葉子及幾乎三倍數量的刺，同時這些枝條存活率在有螞蟻的刺槐也是沒有的兩倍。

詹琛發現沒有螞蟻的刺槐確有更多的植食性昆蟲。詹琛的實驗提供了強有力的證據；牛角刺槐像螞蟻需要刺槐一樣，它也需要螞蟻，這似乎是相當可靠的互利共生，而且對雙方來說這是必要的互利共生。

15-5.詹深(Daniel Jazen, 1985)鼓勵生態學家用更多實驗的方法來驗證互利共生關係。試列出詹深自己對探討刺槐與螞蟻之間互利共生的細節。

詹深用實驗來探討螞蟻對牛角刺槐的重要性。其實實驗著重在螞蟻對刺槐的影響，也檢驗螞蟻是否能有效地排除刺槐上的植食者。詹深剪掉螞蟻居住的刺或砍下有螞蟻的嫩枝，來除去螞蟻。接著就在有及沒有螞蟻兩組刺槐上測量以下指標：生長速率、葉子生長量、死亡率以及昆蟲族群的密度。

實驗證實有螞蟻居住的生長速度是沒有的七倍，重量則為其十三倍，有時也有兩倍的葉子及幾乎三倍數量的刺，同時這些枝條存活率在有螞蟻的刺槐也是沒有的兩倍。螞蟻明顯改善刺槐對其他植物的競爭力，沒有螞蟻的照顧面臨更多植食性昆蟲，實驗提供證據牛角刺槐像螞蟻需要刺槐一樣也需要螞蟻，可說是必要的互利共生。

15-6.大衛·井上(David Inouye)及奧利·泰勒(Orley Talyer)研究螞蟻與白楊向日葵的關係時，提供了一個合理的溫帶螞蟻—植物的保護互利共生的代表。試比較此互利共生與熱帶刺槐與螞蟻的互利共生。

	螞蟻—白楊向日葵的互利共生	牛角刺槐—螞蟻的互利共生
分布區域	溫帶地區	熱帶地區
植物提供螞蟻	蜜	1.刺：提供生活空間 2.蜜腺：提供糖及水 3.小葉尖端(貝氏體)：提供油脂及蛋白質
螞蟻提供植物	保護其種子免受掠食者侵害	保護刺槐免受植食動物的捕食及其他植物的競爭
差異	1.螞蟻並非全靠向日葵蜜維生 2.白楊向日葵與螞蟻之間的依賴性不大	1.螞蟻幾乎完全生活在刺槐上 2.刺槐與螞蟻之間的依賴性大
互利共生形式	非必要的互利共生	必要的互利共生

15-6.大衛井上及奧利泰勒研究螞蟻與白楊向日葵的關係時，提供了一個合理的溫帶螞蟻—植物的保護互利共生的代表。試比較此互利共生與熱帶刺槐與螞蟻的互利共生。

刺槐提供給偽蟻居住的「刺」，此外還有蜜腺和貝氏體提供給螞蟻持物的來源，而螞蟻則保護刺槐免於其他食植物昆蟲的侵害，二者間的互利共生在熱帶環境當中是相當必要的。白楊向日葵並未提供給螞蟻住所，僅在開花前形成外花蜜腺來吸引螞蟻進駐，這些螞蟻並未在向日葵的花上面採蜜維生，而是靠著附近的花朵或是放牧蚜蟲來獲得食物。螞蟻可以保護向日葵的種子免於被果蠅、潛蠅、蛾等等種子掠食者的捕食。但這二者的互利共生關係並非必要的，因為在頭狀花序遭到霜凍的時候，這些掠食者就沒有了產卵的地方，也就不需要螞蟻來保護種子。

15-7.以珊瑚為中心的互利共生是如何地與本章中植物為中心的互利共生相似？相異？在此兩系統中互利共生的伙伴都和能量、營養鹽及保護有關。這只是個案歷史中討論的特例，還是生物生存的關鍵因子？

答：所謂互利共生，是指兩伙伴皆受益的共生關係，生物界中充滿了藉由共同生活而受益的物種，有時這種伙伴關係是無拘束的，一旦牠們必須分開，雙方還是都能生存。但是，就大多數互利共生的物種而言，這種伙伴關係通常是專性的，也就是說，其中一物種若沒有另一物種就不能存活。例如，無花果(*Ficus carica*)依靠特定的黃蜂來傳播它的花粉，黃蜂則以無花果做為食物。

珊瑚礁海域的海水是清澈，水中的能見度有數十公尺，甚至超過一百公尺，這表示海水中的營養物質(又稱為營養鹽)很少。如果水中有很多營養鹽，海水中的小型浮游植物就會大量生長，以浮游植物為食物的浮游動物也會跟著增加。海水中如果有許多這些浮游性小型動物及植物，海水就不會這麼清澈，能見度就會很低。北美、加拿大或英國等溫帶海域，水中營養鹽多，小型浮游生物多，海水就沒那麼清澈了。

珊瑚礁的主角是石珊瑚(又稱為造礁珊瑚)，幾乎百分之九十的石珊瑚細胞內都有非常多的小型共生藻。珊瑚體內的共生藻不停地把海水中的營養鹽吸收進來，但珊瑚卻很少把代謝的廢物釋放回海中，因為還沒來得及釋放時，就被身上的共生藻吸收，製成養料再度利用。所以珊瑚不停地吸收營養鹽，卻不釋放，除非珊瑚死亡，組織分解，營養鹽才會釋放回海中。偏偏珊瑚又是個長壽的動物，可以活上數百年，營養鹽釋放的機會更加減少。不僅珊瑚如此，生活在珊瑚礁的許多其他生物也具有同樣的特質，身體內都有共生藻存在，都是可以行光合作用的動物，例如：海綿、海葵、陣碟貝等。所以說珊瑚礁海域是貧營養鹽海域！

其實貧營養鹽海域是形成珊瑚礁的首要條件，因為只有貧營養鹽乾淨的海水，才能有充足的陽光，而珊瑚才能正常生長。

既然是貧營養鹽，那又為什麼會有高生產力呢？因為有那麼多生物身體內有共生藻存在，不斷地吸收太陽光進行光合作用，再加上其他大型的附著性藻類，就好像陸地的一個大花園一般，生產力當然高囉！這些珊瑚礁生物透過捕食與被捕食，形成一個複雜的生態系，在這個生態系裡，生物種類非常多。這就是為什麼海洋生物學家形容珊瑚礁海域就像陸地上的熱帶雨林一般。所以此應為生物生存的關鍵因子。

15-7.以珊瑚為中心的互利共生是如何的與本章中植物為中心的互利共生相似？相異？在此兩系統中互利共生的伙伴都和能量、營養鹽及保護有關。這只是各案理始中討論的特例，還是生物生存的關鍵因子？

一、相似點：跟植物和菌根真菌的關係一樣，蟲黃藻由其動物伙伴獲取營養。另一方面，珊瑚接受蟲黃藻在光合作用中合成的有機物。相異點：蟲黃藻釋放有機物的行為是由珊瑚所控制。珊瑚藉由一個「信號」化合物的釋放，改變蟲黃藻細胞膜的滲透度(permeability)，因而誘使蟲黃藻釋放有機物。

二、理論預測當互利共生的利益大於成本時，互利共生就會演化，故可能存在的關係中，其

相對利益及成本是互利共生演化的關鍵。而利益的「大小」可能是促使互利共生演化的必要因素。

15-8. 試列出凱勒(Keeler 1981)有關螞蟻-植物的非必要互利共生的成本利益模式中的成本與收益。凱勒的模式以誰(動物或植物)的觀點來看此一互利共生? 如果此模式建立自其他夥伴的觀點, 則成本與利益又該如何?

凱樂的模式, 以宿主植物的現點來看, 成本:  $I_A = n[m+d(a+c+h)]$ ; 潛在利益:  $p[H(1-D)A]$

(1) 成本: 植物花費在產生花蜜以吸引螞蟻前來的能量; 收益: 對螞蟻的吸引力、螞蟻對植物的保護性

(2) 以植物為觀點

(3) 成本: 植物距離蟻巢的遠近、螞蟻對植物的保護能力; 收益: 植物所能提供的花蜜量

15-9. 你如何將第十三章中的羅特卡-弗爾特拉(Lotka-Volterra)競爭模式變為互利共生模式? 得出的模式是成本利益模式, 還是族群動態學模式?

某族群要是成為互利共生性, 成功的互利共生者的適合度要大於失敗共生及非互利共生者的適合度。此外, 成功和失敗的互利共生者合起來的適合度, 一定要大於非互利共生者的適合度。得出的模式是族群動態學模式。

15-10. 說明導蜜鳥-人類的互利共生, 如何由早先對導蜜鳥和蜜獾的互利共生演化而來。在非洲的許多地區, 人們已經放棄傳統的採蜜, 而由飼養的家蜂代替, 也在市場購買精製糖取代野蜂蜜。解釋這種情況下, 天擇如何淘汰大導蜜鳥的族群導引行為。

(1) 剛開始導蜜鳥並不會引導人類到蜂窩去, 但人類也會採集蜂窩, 每一次採集完後的蜂窩就會有導蜜鳥去覓食, 久而久之導蜜鳥就懂得引導人類去蜂窩附近會讓人類和自己都有食物吃, 所以長期演化結果, 導蜜鳥也會引導人去蜂窩附近, 而人類觀察到蜜獾和導蜜鳥之間的互利共生行為, 也了解到有導蜜鳥可以引導至蜂窩去, 就會模仿蜜獾的叫聲, 進而找到蜂窩。

(2) 當人們不再對野蜂蜜有興趣的時候, 雖然導蜜鳥仍然會導引人類去蜜蜂窩, 但是人類不會跟隨導蜜鳥到蜂窩去, 蜂窩也就不會被撕開, 而導蜜鳥也就沒有食物來源, 最後引導人類至蜂窩附近的導蜜鳥就慢慢的不在引導人類, 因為引導人類也沒有任何的食物, 而這種導引行為就慢慢的消失。

15-10. 說明導蜜鳥-人類的互利共生, 如何由早先對導蜜鳥與蜜獾的互利共生模式而來。在非洲許多地區, 人們以放棄傳統的採蜜, 而由飼養的家蜂代替, 也在市場購買精製糖取代野蜂蜜。解釋在這種情形下, 天擇如何淘汰大導蜜鳥的族群的導引行為。(在一些沒採蜜的地區, 大導蜜鳥以不再導引人到蜂巢)

答: 因為大導蜜鳥會食用蜂蠟以及蜜蜂和其卵、蛹和幼蟲, 而他又沒能力搗毀蜂巢, 於是他引導著蜜獾, 一種有強力的爪和肌肉的猛獸, 來到蜂巢, 讓獾來破蜂巢讓它先食用蜂蜜, 然後導蜜鳥再從剩餘的蜜蠟及死蜜蜂中捕食。蜜獾的行蹤隱密, 可是他卻因為導蜜鳥的叫聲被人們發現, 人們對蜂蜜有需求時, 就會模仿獾的叫聲, 來吸引導蜜鳥, 藉此來尋獲蜂巢的位置來取得蜂蜜。因為大導蜜鳥和人類並不是非必要互利共生的模式, 它可以自己獨立生活, 當人們對蜂蜜的需求不仰賴野蜜, 天擇的取向, 大導蜜鳥將會食用其他的昆蟲, 對蜂蠟的需求將減少甚至說不食用蜂蜜。同時這個導引行為將會消失, 因為它的食性已經改變了。

16-1. 「群落」和「族群」的差別？族群的辨識性質有哪些？同功群是什麼？試舉例說明之。植物的生命形式為何？試舉例說明之。

個體構成族群，族群構成群落。群落（community）是指生活在某一特定地區內，相互作用的生物之群集，如山坡上的植物群落或是珊瑚礁中的魚群聚。族群（population）定義為棲息在一。特定地區內單一物種的一群個體，為群落其中的某物種的一群個體。族群的辨識性質有兩項，第一特定的界線區域可從一個腐壞蘋果中到幾百萬平方公里的海洋。第二單一物種可小至細菌大到遷移性鯨族群

同功群：guild 是指相似生活方式的各種生物之群體，多為動物生態學家使用。例如沙漠某區內各種食種子動物群、熱帶雨林中食果鳥類、或是溪流中濾食性的無脊椎動物。

植物的生命形式：life form 與同功群的觀念相似，同時包含了其構造和發育動態學。可分為樹、藤、一年生植物、革質葉植物、禾葉與闊葉草。

16-1.群落和族群的差別？群落的辨識性質有哪些？同功群是什麼？試舉例說明之。植物的生命形式為何？試舉例說明之。

ANS:

1.群落和族群的差別

a.群落(community):生態系內生命的組合，即各種族群聚集生活於某一特定區域或棲所內。族群(population):指在某一特定時間內居住在同一地區的生物群體，演化的最小單位。

b.群落的辨識性質有:

(1.)(1.) 生物群落的大小 可分成大型 小型及微小型

(2.)(2.) 生物群落的數目 群落之數目隨群落大小而定 當生態系中包含足夠的生產者與消費者時 則該區生物之分不佔有較大的密度

(3.)(3.) 生物群落的組成份子 一個生物群落內生物的種類很多 基於食物鏈的關係 可分成數種 彼此佔有其特有的生態地位(ecological niche) 並且相互協調才能保持生物群落的平衡 其所包含有 生產者 消費者 分解者

2.同功群(guild) 是指相似生活方式的各種生物群體

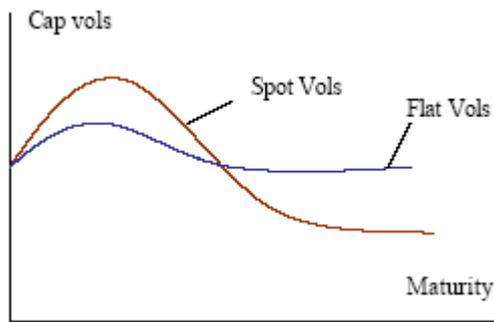
3.植物的生命形式

以森林群落來說 一般可分為(由最上層到最下層)喬木層、灌木層、草本層、地面層、地下層，由於植物的分層分布，使生態環境也存在垂直梯度變化，其主導因素是光照、溫度、溼度均會有變化。喬木層對林下各層來說，具有光照、代謝和生產量的優勢，在層次完整的針、闊混交林中，林冠表層承受全光照，喬木層樹冠吸收 79% 並反射 10%，灌木層吸收約 7%，僅 4% 透入草本層。喬木層代謝活動最旺盛，進行有機物質的合成，儲藏和轉化，在成熟林中，喬木層的生物生產量可佔整個群落植物生產量的 99.8%。

16-2.試繪圖表明典型的對數常態分佈，並正確標明橫軸和縱軸。你可用本章的對數常數分佈為範例。

(1) 有關利率

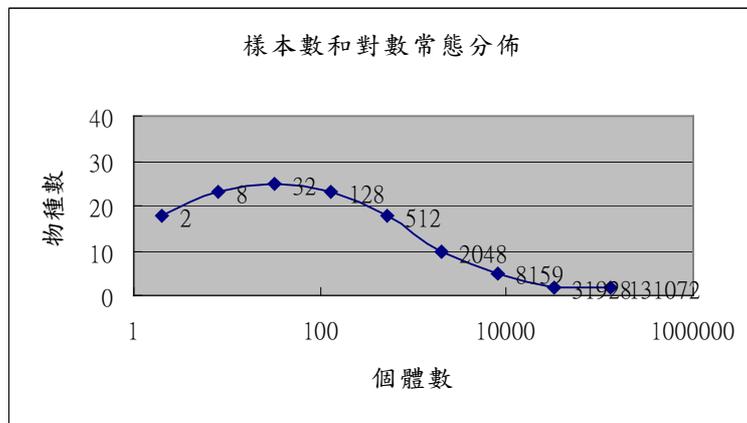
於一個利率上限或下限契約中存在數個 Caplet 或 Floorlet，在評價時需要使用上列公式個別單獨計算每個 Caplet 或 Floorlet 的價值，其中，每個 Caplet 或 Floorlet 的波動率決定的方法有二理論上應該使用遠期利率的當期波動率（Spot volatility）計算，但一般市場上的報價卻是假設每個 Caplet 的波動率為相同（Flat volatility）下計算而得。實證上兩個波動率間之關係如下圖



因此若使用相同的波動率計算利率上限契約期間的所有 Caplet 價值時，在不同的結算利差期間下會有高估及低估真實價值的可能。

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma x}} e^{-(\log x - \mu)^2 / (2\sigma^2)}, x > 0,$$

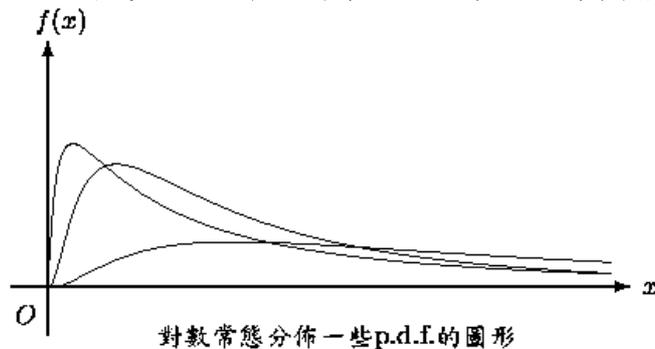
(2) 樣本數和對數常態分佈



16-3. 假設你是任職於一個國際保育團體的生物學家，專門研究與保存生物多樣性。其中一個職責事派你去勘探數個地區的生物相。你的部分工作是採集大量的北大西洋橈足類動物、新幾內亞中部的蝴蝶及西南非的地棲甲蟲。試利用對數常態分布，預測這些生物群之物種相對豐量的樣式。

大多數物種的豐量不多不少，只有少數物種的豐量極多或極為稀少，因此在這些地區的生物相對數常態分布，應該為一開口向下的拋物線圖樣；而取樣數的多寡也會影響到圖的樣式，若採集物種數越多，則圖的曲線會更趨向一常態。

假設北大西洋橈足類動物、新幾內亞中部的蝴蝶及西南非的地棲甲蟲對數常態分布為：



則發現取量越多越有完整之曲線曲線更趨於常態。

16-4. 解釋物種豐度及物種勻度。物種多樣性的每一項對香農－威那指數的 H' 值有何改變？物種勻度與物種豐度如何影響等級－豐量曲線的形狀？

物種豐度—群落中物種數；物種勻度—物種相對豐量。

香農—威那指數的 H' 值隨物種多樣性增加而遞增。

勻度愈高其所畫出來的線，斜率愈低。豐度愈高其線離軸愈高。

16-5 比較麥克阿瑟和提爾門描述的林鶯和矽藻的「營養的」棲位。為何生物學家研究環境複雜性與物種多樣性之關係前，要熟知所研究的生物之棲位？

(一) 麥克阿瑟的林鶯棲位研究，和環境複雜性與物種多樣性的關係有何關聯？麥克阿瑟發現到，林鶯多樣性隨植群高度遞增

；這些結果成為後來研究枝葉高度的多樣性如何影響鳥類多樣性的基礎。他用香農—威納指數定量物種多樣性和環境複雜性

，他測定環境複雜性表示枝葉層高度的多樣性。枝葉高度的多樣性隨枝葉層數遞增，也隨三個垂直層的枝葉生物量的勻度增加而遞增。麥克阿瑟所用的枝葉層高度多樣性和物種多樣性依樣，均隨豐度和勻度的增加遞增。枝葉層高度多樣性較高的植群均有較多樣的鳥類群落。麥克阿瑟和其同儕更研究由北美洲到澳洲不同的環境條件，其枝葉層高度多樣性與鳥類多樣性的關係，他們也都發現兩者之間呈現正相關。由北美洲、中美洲、澳洲各地得到的相同結果，更加顯示出這個關係不是偶然的，而是反映出鳥類棲息在這些環境更小空間的若干實情。

藻類的棲位可以由其營養需求來定義。大衛·提爾門證實營養需求對浮游生物職位的重要性。然而，提爾門除了顯示競爭排擠外，另外也顯示矽藻物種能共存的某些環境條件。排擠或共存仍取決於矽酸根和磷酸根的比例。提爾門將美麗星桿藻及梅尼小環藻等兩種矽藻單獨分別培養時，有時是前者排擠後者，有時兩者能共存。星桿藻吸收磷的速率比小環藻快很多。提爾門認為，當水中矽磷比高時，星桿藻能夠將環境中的磷完全取盡，因而除去小環藻，但當比例降低時，矽酸抑制了星桿藻的生長速度，而使其無法用盡所有的磷。因此，在低比例時，星桿藻無法排擠掉小環藻。在此低比例時，矽酸限制了星桿藻的生長速度，而磷酸限制了小環藻的生長速度。所以，在矽與磷比例低時，兩種矽藻能共存。

在麥克阿瑟於林鶯類覓食棲位的研究中，他可以用林鶯類觀點的枝葉層高度之多樣性來量化環境複雜性。枝葉層高度多樣性較高的森林，能提供給覓食鳥類更多的環境特質。我們可以依據藻類和植物對營養的需求，及對限制性之物理或化學環境（如濕度、pH 等），定義他們的棲位。因此，從藻類或植物的觀點來看，限制性之養分（如矽酸和磷酸）有效性的變異，或是物理和化學環境（如溫度、濕度、pH 等）的變異，都是環境的複雜性。

(二) 一般來說，當環境的複雜性或異質性增加時，物種多樣性亦隨之增加，然而，對某生物群很重要的環境因子，另一生物群未必有明確的影響。因此，我們必須對物種的生態需求有所了解，才可預測環境結構如何影響其多樣性，換句話說，也就是要知道物種的棲位。

16-5. 比較麥克阿瑟(MacArthur, 1958)和提爾門(Tilman, 1977)描述的林鶯和矽藻類的「營養的」棲位。為何生態學家研究環境複雜性與物種多樣性之關係前，要熟知所研究的生物棲位？

	麥克阿瑟	提爾門
物種	5 種林鶯	美麗星桿藻、梅尼小環藻
關係	鳥類多樣性與枝葉層高度多樣性關係	藻類與矽酸和磷比例之關係
結論	林鶯多樣性隨植群高度遞增	兩種矽藻之間的競爭取決於矽酸和磷的比例
推論	枝葉層高度較高的森林可提供鳥類更多環境特質	藻類對營養的需求可限制其生長

利用物種對環境的需求，及物理或化學環境限制，可以定義出物種的棲位，若我們能夠熟知物種的棲位，則能夠推測出環境複雜性(如溫度、溼度、pH、矽酸、磷酸等)對物種的影響力；或是利用生物棲位的限制推測與物種多樣性的關係，了解所研究的生物棲位，能夠使實驗設

計更加準確。

16-6.不同地區的群落可能有不同方式的組織。例如：拉爾夫發現在阿根廷的巴塔哥尼亞地區，當枝葉層高度多樣性增加時，鳥種的多樣性減少。這個結果完全與麥克阿瑟及其它研究者的結果相反。試設計一個實驗，去決定拉爾夫研究地中鳥種多樣性變異的環境因素。

在麥克阿瑟於林鶯類覓食棲位的研究中，他可以用林鶯類觀點的枝葉層高度之多樣性來量化環境複雜性。枝葉層高度多樣性較高的森林，能提供給覓食鳥類更多的環境特質。我們可以依據藻類和植物對營養的需求，及對限制性之物理或化學環境（如濕度、pH等），定義他們的棲位。利用物種對環境的需求，及物理或化學環境限制，可以定義出物種的棲位，若我們能夠熟知物種的棲位，則能夠推測出環境複雜性(如溫度、溼度、pH、矽酸、磷酸等)對物種的影響力；或是利用生物棲位的限制推測與物種多樣性的關係，了解所研究的生物棲位，能夠使實驗設計更加準確。因此，我們可以找出比枝葉層高度多樣性更加影響地中鳥種多樣變異的環境因素來加以探討。

16-7.根據中度擾動假說，高度或低度的擾動均會減低物種多樣性，試解釋產生此關係的數個可能機制，並試在討論中包括競爭力和播散力之協調。

約瑟夫·康奈爾(Joseph Connell, 1975;1978)提出擾動是自然普遍存在的特性，對群落多樣性深具影響。他並預言中等程度的擾動有助於高的多樣性。也他也認為高度或低度的擾動均會減少多樣性，其理由是：倘若擾動不頻繁且劇烈，群落會由能再頻繁擾動之間棲息及完成其生活史的少數物種構成。他還預言倘若擾動不頻繁與不劇烈，多樣性亦會減少。缺乏顯著的擾動，群落終究侷限於最有效的利用有限資源，或能在侵犯性競爭下最有效。

擾動族群的因素很多可分為非生物力(ex:火、颶風、大洪氾)與生物因子(ex:疾病、人類擾動)。倘若其擾動頻繁且劇烈，群落會由能在頻繁擾動之間棲息完成其生活史的少數物種構成。但如果缺乏顯著的擾動，群落終究侷限於最有效的利用有限資源，或能在侵犯性競爭(interference competition)下最有效。中度擾動下，擾動之間格夠久(具足夠散播力)，足以讓許多物種生存下來，但其又不會太長，造成競爭排擠(具適當的競爭力)。

16-7.根據中度擾動假說，高度或低度的擾動均會減低物種多樣性，試解釋產生此關係的數個可能機制，並是在討論中包括競爭力和播散力之協調。

約瑟夫·康奈爾(Joseph Connell, 1975, 1978)提出擾動是自然普遍存在的特性，對群落多樣性深具影響。他並預言中等程度的擾動有助於高的多樣性。也他也認為高度或低度的擾動均會減少多樣性，其理由是：倘若擾動不頻繁且劇烈，群落會由能再頻繁擾動之間棲息及完成其生活史的少數物種構成。他還預言倘若擾動不頻繁與不劇烈，多樣性亦會減少。缺乏顯著的擾動，群落終究侷限於最有效的利用有限資源，或能在侵犯性競爭下最有效。

16-7.根據中度擾動假說，高度或低度的擾動均會減低物種多樣性，試解釋產生此關係的數個可能機制，並試在討論中包括競爭力和散播力之協調。

一、擾動族群的因素很多可分為非生物力(ex:火、颶風、大洪氾)與生物因子(ex:疾病、人類擾動)。倘若其擾動頻繁且劇烈，群落會由能在頻繁擾動之間棲息完成其生活史的少數物種構成。但如果缺乏顯著的擾動，群落終究侷限於最有效的利用有限資源，或能在侵犯性競爭(interference competition)下最有效。

二、中度擾動下，擾動之間格夠久(具足夠散播力)，足以讓許多物種生存下來，但其又不會太長，造成競爭排擠(具適當的競爭力)。

16-8.建在許多河流的壩，乾涸期壩下方的水流量會增加，大雨時期又可減少下游氾濫，故壩往往可穩定河川水流量。試說明如此穩定水流，為何卻可稱為擾動？試用中度擾動假說，預測此種穩定水量的方式如何影響壩下方河中生物的多樣性。

(1)因為此項穩定水流的功能並非來自自然發生的，而是由人為所產生的有頻率性的發生，會影響該地區原來應有的生態，也許乾早期正好是某些物種的發展巔峰期，使下游水量增多也許會正好會影響這種物種，使這些物種未適應環境而有所改變，所以可稱為擾動。

(2)例如若有某一物種正好是利用乾早期的低水位在河流中進行繁衍，但為了適應這種擾動，某一些部分可能演化出新的身體構造，而另一部分可能會選擇新的棲地，這樣就會分成兩個部分，造成新的物種產生，使物種產生多樣性。

16-8.建在許多河流的壩，乾早期壩下方的水流量會增加，大雨時期又可減少下游氾濫。故壩往往可穩定河川水流量。是說明如此穩定水流，為何卻可稱之為擾動？試用中度擾動假說，預測此種穩定水量的方式，如何影響壩下方河中生物的多樣性。

對於原來在河流中生存的物種，已經適應不穩定的水量，也對此有一套特殊的因應方法。對這些生物而言，以水壩穩定河川中水流量，反而造成環境的變異，形成對原生種的擾動。若河川穩定的水流量維持時間長久的話，反而會使原來生物的多樣性被破壞。根據中度擾動假說，缺乏顯著的擾動，群落會侷限於最有效的競爭者構成的物種。

16-9.人類在新世界熱帶雨林中至少已經生活了一萬一千年，這段期間人類擾動，成為已熱帶雨林的一部分。試利用中度擾動假說，說明為何現代擾動會威脅森林的生物多樣性，但早期的擾動卻似乎不會。

早期人類的擾動可能開墾一部分的森林，採集果實，以及狩獵一些動物而已，對環境的影響並沒有那麼的頻繁，所以算是中級擾動，並不會完全改變森林的生態，只是部分的影響，因此能夠讓許多物種生存下來，促進高的多樣性，而現代人類的科技發達，擁有完全改變環境的能力，因此可能將森林完全砍伐，建造都市，使用農藥等等...，這些都會對環境產生重大的影響，使得一些生物不在適合生活在這個新的環境，因此現代人類對環境的影響往往是高度的擾動，因此會降低森林的生物多樣性。

16-10.為何引進的掠食動物會威脅一個群落(如維多利亞湖)的物種多樣性，而原生物種的掠食動物卻不會？是以演化的時間尺度來思考並回答此問題。

因為原生物種的掠食者經過了長時間的演化後會使得一個生態系會趨於平衡，而平衡系統的穩定性是靠相反的力量來維持，當然這是假設在其整個生態系的環境不變的狀況下。假設有一個森林生態系，而蛇就是原生物種的掠食動物，牠的食物是老鼠與蜥蜴，如果此時引進掠食動物山貓，而山貓會與蛇爭食老鼠，於是老鼠數量便會大減，而相對蛇的生存會受到影響，進而整個生態系都受到影響，必須再經過一段長時間的振盪後，才會再次趨於平衡。

何謂「生物完整性」？

生物完整性的定義是「一個平衡、完整和有適應力的生物群聚,在物種組成、多隸性及功能上的結構相當於該區域的其他自然棲境。」一個棲息在相同區域而未受干擾的類似群聚，那個群聚應是「平衡的」與「完整的」。必須要根據該棲境的豐富知識及對該處棲息處的生物(亦即自然史)的知識。將一般定義與廣義目標定義在一旁，卡爾發展了一個生物完整性拍標，並應用到魚群聚上。

## 生態系(Ecosystems)

ecosystem -- All the organisms in a particular region and the environment in which they live. The elements of an ecosystem interact with each other in some way, and so depend on each other either directly or indirectly.

food chain / food web -- All the interactions of predator and prey, included along with the exchange of nutrients into and out of the soil. These interactions connect the various members of an ecosystem, and describe how energy passes from one organism to another. (王瑞香, p.89-p.45, 103)

Gaia hypothesis: The physical and chemical condition of the earth's surface, of the atmosphere and of the ocean and is actively made fit and comfortable by the presence of life itself.

生物群落演替(succession)就是指某一個時段上，一種生物群落被另一種生物群落所取代的過程。

控制群落演替的因素：

- 1.植物繁殖體的遷移、散佈和動物活動性。
- 2.群落內部環境的變化。
- 3.種內與種間關係的改變。
- 4.外界環境條件的變化。
- 5.人類的活動。

群落演替的基本類型：

- 1.按照演替發生的時間進程：(1).世紀演替(以地質年代計)，(2).長期演替(以數十至數百年計)，(3).快速演替(以數年至數十年計)。
- 2.按照演替發生的起始條件：(1).原生演替(primary succession)，(2).次生演替(secondary succession)。(王瑞香, p.215)
- 3.按照基質的性質：(1).水生演替(hydrorarch succession)，(2).旱生演替(xerarch succession)。
- 4.按照控制演替發生的主要因素：(1).內生性演替，(2).外生性演替。
- 5.按照群落的代謝特徵：(1).自營生物演替(autotrophic succession)，(2).異營生物演替(heterotrophic succession)。(王瑞香, p.215)

演替極峰(climax)的學說：(王瑞香, p.212)

- 1.單一演替極盛相(單極峰, monoclimax)論。F. E. Clements (1916)
- 2.多元演替極盛相(多元極峰, monoclimax)論。A. G. Tansley (1954)
- 3.極峰-格局假說(climax-pattern hypothesis)。Whittaker (1953), 各類型群落不是截然離散狀態，而是一個極峰群落連續變化的格局。

兩種不同的演替觀念：(王瑞香, p.212-214)

- 1.經典的演替觀：每一演替階段的群落明顯不同於下一階段的群落。前一階段群落中物種的活動促進了下一階段群落物種的建立。
- 2.個體論演替觀：起始物種組成是決定群落演替後來優勢種的假說。

現今普遍接受的演替觀念：生態演替是一有兩階段的過程，隨機的(stochastic, 早期拓殖物種的階段傾向任意的)、決定的(deterministic, 後期階段傾向有自我組織的)。(王瑞香, p.212-214)

問題：

1. 1. 說明生物體、生態系發育及生物演化的時間單位。(王瑞香, p.211)
2. 2. 說明能量流(energy flow)與物質循環(material cycles)在生態系運作上的功能。(王瑞香, p.51)
3. 3. 說明模型(model)如何應用於建立生態系模式?(王瑞香, p.39)
4. 4. 生態系的三種分類法。(王瑞香, p.66-67)
5. 5. 何謂蓋雅假說(Gaia hypothesis)?(王瑞香, p.68)
6. 6. 說明人類對於生物圈控制系統的憂慮。(王瑞香, p.71)
7. 7. 舉例說明自營生物生態系(autotrophic ecosystem)?(王瑞香, p.46、p.48)
8. 8. 舉例說明異營生物生態系(heterotrophic ecosystem)?(王瑞香, p.46、p.50)
9. 9. 說明生物圈中的主要生態系類型及生物群落區。(王瑞香, p.248)
10. 10. 說明生態演替(ecological succession)的型態。(王瑞香, p.215)
11. 11. 說明自發、自營型態之生態演替的表格式模型?(王瑞香, p.220)

## Chapter 17 Food Webs (Molles, 2002)

17-1.所謂熊島的食物網，事實上包含了好幾個不同的群聚，每一個群聚都有各自的食物網。薩默海斯與艾爾頓所研究的食物網中有哪些不同的群聚，不過，由於熊島的食物網包含了許多生態學者所認為不同群聚間大量能量和養分的流動，這個食物網對於我們了解不同群聚的特性有何幫助？

(1.)(1.) 熊島的食物網包含了下列群聚 北極狐、賊鷗、北極熊、海鳥、鵝(橘鳥)、雪鴉、松雞、蜘蛛、昆蟲、海豹、水生無脊椎動物

(2.)(2.)

### a.食物鏈——將物種聯繫起來的食物路徑

食物鏈是一種食物路徑，它聯繫著群落中的不同物種。食物鏈中的能量和營養素在不同生物間傳遞著。食物鏈很少包括六個以上的物種，因為傳遞的能量每經過一階段或食性層次就會減少一些。

### b.完整的食物網反應生態系的複雜程度

### c.重要的交互作用與食物網結構

少數幾種物種的取食活動會對整個群聚結構有重大的影響，這種具有影響力的取食關係稱為重要的交互作用(strong interaction) 而其條件不一定取決於能量流動的量，而是影響族群結構的程度。重要的交互作用使我們能決定哪些種類對群聚結構有最顯著的影響，我們稱這些有顯著影響的物種為關鍵種(keystone species)。

17-2.瓦恩米勒(Winemiller 1990)在描述委內瑞拉淡水魚群聚時去除了食物往中較不重要的營養關聯，他區分不重要營養關聯的條件為何？在更早期，佩因(Paine 1980)指出生態學家可藉由專注在群聚中較重要的關聯來瞭解群聚。佩因和瓦恩米勒決定重要關聯的條件有何異同？

瓦恩米勒以幾種不同的方式描述這些研究地點的食物網，有些他只納入較常見的魚種，也就是累積數量達到他所採集的魚個體數95%的魚種，這種常見魚種食物網不包括許多稀少的種類。他還劃出頂階捕食者掠食食物網，也就是群聚中頂階捕食者的所有捕食對象，以及這些被捕食者的所有取食對象等等，一直到食物網最底層所構成的食物網。第三種食物網則是排除連結最弱的取食關係，也就是取食量不到總取食量1%的取食關係。

而羅伯·佩因(Paine 1980)指出，有許多案例顯示，少數幾種物種的取食活動會對整個群聚結構有重大影響。他將這些深具影響力的取食關係稱為重要的交互作用。佩因還指出，定義重要交互作用的條件，不一定取決於能量流動的量，而是看影響族群結構的程度。找出重要的交互作用能簡化我們對食物網的描述。佩因區分食物網中重要或無關緊要交互作用的方

式，至少曾被用來模擬一個陸域食物網內的交互作用。

17-2. 瓦恩米勒(Winemiller, 1990)在描述委內瑞拉淡水魚群聚時去除食物網中較不重要的營養關聯，他區分不重要營養關聯的條件為何？在更早期，佩因指出生態學家可藉由專注在群聚中較重要的關聯來了解群聚。配因和瓦恩米勒決定重要關聯的條件有何異同？

瓦恩米勒只納入較常見的魚種，也就是累積數量達到他所採集的魚個體數 95% 的魚種，這種「常見魚種食物網」不包括許多稀少的種類，排除連結最弱的取食關係，也就是取食量不到總取食量 1% 的取食關係。另外，佩因定義重要交互作用的條件，不一定取決於能量流動的量，而是看影響族群結構的程度。

17-3. 何謂關鍵種？佩因(Paine 1966, 1969)在北美西海岸和紐西蘭兩地的潮間帶群聚中已兩種關鍵種海星做實驗。請描述這兩地的潮間帶群聚有何相似之處？有何相異之處？以及佩因在兩地之實驗設計差異？

關鍵種就是能夠決定群聚結構最有顯著影響者，此種顯著影響的物種就稱為關鍵種。

相同處：這兩地之頂階捕食者皆是魚海星，也都有無脊椎動物包括藤壺、石鱉、笠貝。

相異處：兩個潮間帶相異的地方主要為紐西蘭潮間帶群聚有大型迪維爾褐藻會和菜殼蛤競爭空間，北美洲潮間帶的加州貽貝則不會有此競爭挑戰。

此兩區實驗之差異主要在於紐西蘭潮間帶事同時移除海星和迪維爾褐藻隔了 15 個月發現菜殼蛤佔有絕對優勢，北美洲潮間帶則只移除海星造成巨藤壺被貽貝和額頸藤壺所排擠殆盡，五年之後主要兩種優勢種為貽貝和額頸藤壺。此兩種實驗都能顯示出關鍵種能減低競爭排斥的現象。

17-4. 解釋呂貝薛克的實驗如何顯示各種獵物的取食偏好、族群密度、獵物種間競爭等如何影響關鍵消費者對群聚結構的影響？

例如：蝸牛偏好的藻類為澱苔，較不喜好角義菜。當蝸牛密度高時，其澱苔相對減少，角義菜佔優勢；而蝸牛密度低時，其澱苔相對增加，而影響到角義菜的生存空間，使得澱苔佔優勢。結果：蝸牛喜歡吃澱苔，而澱苔會競爭排除潮池中的角義菜。所以如果沒有蝸牛，角義菜就會完全被澱苔取代。蝸牛低密度時，澱苔將其他藻類排擠掉；中密度時，蝸牛集中取食優勢的藻類，使其無法排除其它藻類，增加藻類多樣性；高密度時，蝸牛不僅吃澱苔，也吃角義菜，降低多樣性。

如果蝸牛喜歡吃的是競爭力較差的藻類，會使多樣性降低。

17-5. 當鮑爾(Power, 1990)移除河流中的捕食性魚種之後，植食性昆蟲的幼蟲密度下降，請利用鮑爾所描述的食物網解釋這種現象。

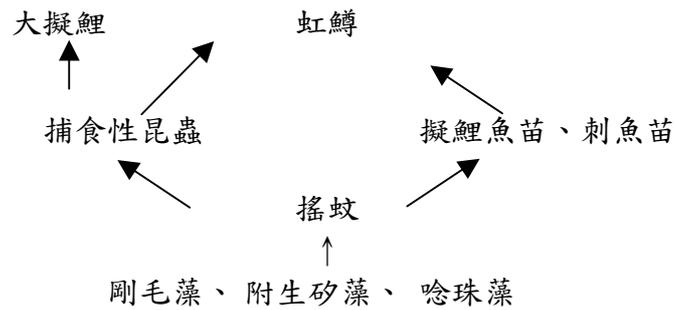
鮑爾想知道鰻河食物網中兩種頂階捕食者是否會顯著影響該食物網的結構。在河床上利用網目為 3 mm 的箱網圍住 12 個 6 平方公尺的區域，來測試魚對食物網結構的影響。這種網目大小可以防止大魚通過，但水棲昆蟲、刺魚和昏白魚魚苗卻可自由進出箱網。鮑爾移除 6 個箱網中的大魚，但是在另外 6 個箱網中放入 20 條年輕的虹鱒和 40 條大昏白魚，這樣的魚密度是在開闊河段中大石塊周圍的魚密度範圍之內。

結果移除魚和關住魚的效果立現。剛開始時藻類的密度相似，但後來，關住魚的區域河床上的藻類生物量明顯降低。此外，魚箱網內的剛毛藻和開闊河段上的剛毛藻，同樣成索狀、伏倒的生長形式。捕食性魚大量取食捕食性昆蟲、魚苗，降低牠們的族群數量，而使搖蚊的數量增加，繼而增加這些植食動物對藻類的啃食壓力。這個解釋可由鮑爾有魚的箱網中捕食性昆蟲和魚苗密度較低，搖蚊密度較高的估算結果獲得支持。鮑爾藉由在鰻河的河段上以箱網關住魚或移除魚的實驗，驗證了魚在鰻河食物網中扮演關鍵種的角色。

17-5. 當鮑爾(Power, 1990)移除河流中的捕食性魚種之後，植食性昆蟲的幼蟲密度下降。請利

用鮑爾所描述的食物網解釋這種現象。

鮑爾的食物網：



由圖表可以知道，若移去捕食性魚種(大擬鯉、紅鱒)，則捕食性昆蟲、擬鯉魚苗、刺魚苗數量會因無物種捕食而大增，進而造成植食性昆蟲數量因為被大量捕食而族群密度下降，藻類則相反的會大量增生。

17-6.請利用圖 17.5，洽恩特克(Tscharntke, 1992)的食物網預測，當移除食物網最高層的青山雀(*Parus caeruleus*)，且假設此鳥是這個群聚中的關鍵種時，哪一個種類被影響的程度最大？哪一個種類被影響的程度最小？

由圖 17.5 的食物網中，可藉由取食關係的強弱看出，青山雀主要影響左側物種的多寡，因此，若移除青山雀，對大型龜蟲癭的影響程度較大。而對住在莖中的鍬額夜蛾影響程度較小。

17-6.請利用圖 17.5，恰恩特克的食物網預測，當移除物網最高層的青山雀，且假設此鳥是這個族群中的關鍵種時，哪一個種類被影響的程度最大？哪一個種類被影響的程度最小？

關鍵種(keystone species)是指那些雖然生物量低，卻對她們所屬的群聚結構有重大影響者。

圖中，被影響最大的是左側的物種- 擬寄生蜂(*Aprostocetus calamarius* and *Torymus arundinis*)，主要是因為他們彼此間掠食的時期，部位接近，因此交互作用大。被影響最小的是擬寄生蜂(*Aprostocetus gratus* and *Platygaster cf. quadrifarius*)，因為他們彼此間掠食的時期不同，部位也不用，交互作用小。

17-7.阿特格靈(Atlegrm1989)、馬奎斯&惠蘭(Marquis & Whelan1994)顯示高海拔溫帶森林中的鳥會降低昆蟲族群數量。這個結果似乎推測鳥在某些群聚中可能是關鍵種。然而我們還需要知道哪些和這些鳥、這些群聚有關的事物，才能確定這些鳥真正是關鍵種？

所謂關鍵種是指對群聚的影響和其生物量不成正比的物種。而阿特格靈的實驗指出，鳥類似乎在瑞典北方森林中藉由影響植食性昆蟲的族群數量扮演著關鍵種的角色。

阿特格靈研究與瑞典北部北方森林地表灌叢中的優勢質種---覆盆子有關的食物網。一些會食用覆盆子的昆蟲之幼蟲可以達到很高的密度，牠們會對覆盆子造成很大的影響。阿特格靈於研究地區找了 5 塊 70-120 年久的森林並在每塊中選 10 塊 4m<sup>2</sup> 小區，以木框支撐 40mm<sup>2</sup> 的尼龍網圍住其中 5 塊小區防止鳥進入。而在缺乏鳥類的捕食時，較高密度的植食性昆蟲可能會吸引較多其它的捕食者，也就是會造成當地捕食者的數量效應。阿特格靈同時監測圍網區和其他沒有圍網的對照區的光照強度。如果圍網有顯著遮因效果，單是這項物理因子的改變就可能影響植食性昆蟲的分佈。最後阿特格靈還測量了覆盆子幼芽的密度，以確認圍網區和對照區內幼芽密度相似。結果圍網使幼蟲密度平均增加了 63%，證明鳥類可以見低啃食覆盆子的昆蟲幼蟲密度。植食性昆蟲密度越高，覆盆子幼芽受傷的程度也越高。

食蟲性鳥類也會減少北美區中海拔森林的昆蟲族群和昆蟲對植物的危害。而馬奎斯&惠蘭所做的實驗結果和阿特格靈稍早的實驗結果一致。其結果顯示食蟲性鳥類可增加溫帶森林中樹林的生長率。

17-7.阿特格靈(Atlegrim, 1989)、馬奎斯與惠蘭(Marquis and Whelan, 1994)顯示高海拔溫帶森林中的鳥會降低昆蟲族群數量，這個結果似乎推測鳥在某些族群中可能是關鍵種。然而我們還需要知道哪些和這些鳥、這些群聚有關的事物，才能確定這些鳥真正是關鍵種？

一、關鍵種(keystone species)是指那些雖然生物量低，卻對她們所屬的群聚結構有重大影響者。  
二、我們還需要知道(1)鳥類可以降低植物中昆蟲幼蟲密度嗎？(2)鳥類對於在暴露處啃食的幼蟲和躲起來進食的幼蟲是否有不同的影響？(3)鳥類捕食是否會降低昆蟲幼蟲對植物幼芽的危害？我們也可圍網隔離一部分作對照組，以確定其差異是否由鳥類捕食所造成。

17-8.在馬奎斯與惠蘭(Marquis and Whelan)的研究中，沒有被圍網圍住的白樺 (*Quercus albs*) 和噴灑藥物的白樺生物量一樣多，換句話說，噴灑藥物也和鳥一樣可以保護白樺樹苗。如果噴灑藥物可以控制森林中的植食昆蟲，為什麼還要靠鳥來改善樹木生長呢？鳥的補食較噴灑藥物有何優點？

- (1) 維持食物網的平衡，樹上的昆蟲為鳥之食物來源。
- (2) 避免昆蟲產生抗藥性，藥效就失去了。
- (3) 減少藥物對環境的破壞，可能影響其他生物。
- (4) 噴灑藥劑未增加幼苗生長，隔離鳥卻會降低生長。

17-8.在馬奎斯與惠蘭(Marquis and Whelan)的研究中，沒有被圍網圍住的白樺 (*Quercus albs*) 和噴灑藥物的白樺生物量一樣多，換句話說，噴灑藥物也和鳥一樣可以保護白樺樹苗。如果噴灑藥物可以控制森林中的植食昆蟲，為什麼還要靠鳥來改善樹木生長呢？鳥的補食較噴灑藥物有何優點？根據馬奎斯與惠蘭的研究結果顯示，噴灑藥劑和沒有被圍網圍住的樹苗生物量比被圍住的樹苗少，但有噴藥的樹苗幼苗生長率並沒有提高。其原因可能在於，噴灑藥劑可能在短期間可以大量消除樹苗上生物量，但也很可能把樹苗生長所需的生物也一併消滅。且依靠鳥類改善樹木生長也可維持生物多樣性的存在。在天擇說中，噴灑藥劑最後的結果可能是使植食性昆蟲產生抗藥性，最後的結果是藥劑沒有殺死目標，反而是對樹木生長有益的物種被消滅了。

17-9.有些古生物專家提出過度狩捕是導致一萬一千年前至一萬年前更新世北美地區許多大型獸類滅絕主因的假說，他們指稱的獵捕者是當時新移入的人類，請提出支持與反對此一假說的意見。

支持：人類獵殺的對象往往集中於少數幾種大型鳥獸類，人類移入北美地區後，會使用工具狩獵大型動物來增加食物的來源，因此大型鳥獸類在人類移入北美洲之後，數量就會快受下降，而最後滅絕。

反對：當時的人類並沒有像現在一樣的現代化的工具，因此想要狩獵大型的動物是一件相當不容易的事情，反而還有可能被大型動物所傷害，此外，那時人類並沒有像現在一樣的活躍，因此對環境生物的影響力並沒有那麼大，因此不大可能是讓大型獸類滅絕的主因。

17-10.本章討論的所有關鍵種研究都是探討關鍵種動物對群聚的影響，其他類的生物也可能成為關鍵種嗎？寄生蟲和病菌是否可能成為關鍵種？

其他類的生物若是指寄生蟲和病菌，我想也可能成為關鍵種，就目前所學，有數種寄生蟲能改變宿主的行為，進而影響該族群密度；就人體而言，腸內許多的細菌（非病菌）亦有數種為極其關鍵的種類，所以除了動物之外，寄生蟲或病菌亦有可能成為關鍵種。

18-1. 族群、群落及生態系生態學家研究結構與過程，但是，他們注重不同的自然特徵。試以族群、群落及生態系生態學家的觀點來比較一個森林裡重要的結構與過程。

族群生態學家：分成植物、植食性、屑食性、肉食性的動物來組成森林的結構。由植物自行生成能量，動物以植物或其他動物為食。

群落生態學家：可分為生產者、初級消費者、次級消費者、分解者來組成森林的結構。由生產者自行生成能量，然後再依消費者的等級掠食，次級消費者掠食初級消費者，初級消費者掠食生產者，但最後都會被分解者分解。

生態系生態學家：可分為第一營養階、第二營養階、第三營養階、第四營養階來組成森林的結構；生產者為第一營養階，植食者或屑食者為第二營養階，掠食植食者或屑食者之肉食者為第三營養階，掠食肉食者為第四營養階，生態系統便以簡單的營養階來透視。

18-2. 赫斯頓(M. Huston 1994b)指出，從兩極向赤道詳實紀錄了年初級生產率增加的類型，是強烈的受到低緯度地區較長生長季的影響。以下的數據來自於赫斯頓論文表的 14.10。最初的數據來源是 Whittaker and Likens(1975)。

森林類型	年淨初級生產率 (噸/公頃/年)	生長季 (月)	月淨初級生產率 (噸/公頃/月)
北寒林	8	3	2.7
溫帶林	13	6	x
熱帶林	20	12	y

試填妥此三類森林的「月」淨初級生產率。試說明這種在高、中、低緯度初級生產率短期預期和全年的預期有什麼差異？短期的預期如何影響我們對熱帶與高緯度森林之間差異的看法？

森林類型	年淨初級生產率 (噸/公頃/年)	生長季 (月)	月初級生產率 (噸/公頃/月)
北寒林	8	3	2.7
溫帶林	13	6	13/6=2.17
熱帶林	20	12	20/12=1.67

以全年預期的生產率而言由高至低分別為：熱帶林>溫帶林>北寒林，但若以短期預期而言生產率則為：北寒林>溫帶林>熱帶林。故若以短期預期可能會錯認北寒林的產量比熱帶林多，但觀察其生長季過短，所以全年產量事實上並不多，雖然熱帶林短期產量並不多，但生長季長，以長期來看產量較多；故若要判斷各種緯度的森林產量因以長期的預期為準。

18-3. 許多候鳥有半年是棲息在暖和的溫帶林繁殖，另半年是棲息在熱帶林中。根據你上一題的分析，是以候鳥的觀點，究竟那個生態系生產率較高？

以候鳥的觀點，溫帶林生態系生產率較高。

候鳥有半年棲息在暖和的溫帶林，而溫帶林生態系年淨初級生產率為 13 (噸/公頃/年)，生長季為 6 個月，故月淨初級生產率 2.17 比熱帶林生態系年淨初級生產率為 20(噸/公頃/年)，生長季為 12 個月，月淨初級生產率 1.67 高。因此對候鳥來說溫帶林生態系生產率較高

18-3. 許多候鳥有半年是棲息在暖和的溫帶林繁殖，另半年是棲息在熱帶林中。根據你上一題的分析，是以候鳥的觀點，究竟那個生態系生產率較高？

很多鳥類具有沿緯度季節遷移的特性，夏天的時候這些鳥在緯度較高的溫帶地區繁殖，冬天的時候則在緯度較低的熱帶地區過冬。夏末秋初的時候這些鳥類由繁殖地往南遷移到渡冬地，而在春天的時候由渡冬地北返回到繁殖地。這些隨著季節變化而南北遷移的鳥類稱之為「候鳥」。

鳥類在溫帶地區繁殖的好處是溫帶地區夏季晝長夜短，有更長的白天可以覓食、哺育幼雛、避免在物種繁多的熱帶地區繁殖所須面臨的巢位與食物競爭，並且溫帶地區夏季的昆蟲量也比熱帶地區豐富，同時溫帶地區天敵較少，天敵的捕食壓力相對較低。但是溫帶地區冬季氣候嚴寒，經常面臨食物缺乏的問題。在熱帶地區則相反，繁殖季面臨巢位與食物資源的強烈競爭，同時天敵的捕食壓力也比較大，但是冬季的氣候溫和，且冬季食物資源也比溫帶地區豐富很多。候鳥則因為夏天在溫帶地區繁殖，冬天在熱帶地區過冬，而兼取兩地的好處。

整體而言，我們可以依據鳥類在溫帶及熱帶所面對的繁殖及生存特性，歸納出下面這個簡表。在溫帶地區的繁殖成功率較高，但是面臨冬季嚴苛的氣候，因此成鳥與亞成鳥的存活率低。熱帶地區的競爭較大，繁殖成功率低，但是成鳥與亞成鳥的存活率則高。候鳥因為面對遷移過程所必須付出的代價，所以成鳥與亞成鳥的存活率中等，同時因為回到北方溫帶繁殖時，時間上會比當地留鳥晚，而且好的巢位也會被留鳥先佔據，所以繁殖成功率也是中等的(Gill 1990)。

	溫帶留鳥	候鳥	熱帶留鳥
繁殖成功率	高	中等	低
成鳥存活率	低	中等	高
亞成鳥存活率	低	中等	中等到 高

所以說以候鳥的觀點來看，溫帶林生態系生產率較高。

18-4. 野外試驗顯示土壤肥力的變異會影響陸域的初級生產率。然而，我們卻不能說土壤養分是最主要的控制因素，而主要作用仍舊是溫度及溼度。為什麼生態學家仍舊認為溫度及溼度是最主要的控制因素？可考慮北極凍原及熱帶雨林在初級生產率的差異(圖 18.2)，以及營養添加改變凍原初級生產量的幅度的結果。

答：米歇爾·羅森荊魏希(Michael Rosenzweig 1968)用年淨初級生產量和年實際蒸發散量的圖形關係，估計溫度與溼度對初級生產量的影響。年實際蒸發散量是一個地景系內，每年蒸發和散發的水量，以每年厘米數表示。初級生產量高的生態系都分布在溫暖與降水多的地區；相反的，蒸發散較低的生態系不是因為降水太少或酷寒，就是兩者兼具的之處，例如熱沙漠和凍原都共有低的蒸發散。圖 18.2 淨初級生產量和年實際蒸發散量的正相關的圖示，顯示出熱帶林淨初級生產量與蒸散量都居最高，而另一極端的熱乾沙漠和凍原帶則是兩者均為最低。光比較他們的初級淨生產率就差距約為 64 倍。而威廉·鮑門他在凍原地區所做的添加肥料試驗，結果發現對初級生產量的效應大約是為未施肥地區的 2 倍左右。有這種客觀的實驗數據來看，顯示出溫度、溼度仍舊是影響淨初級生產率的最大因素。

但是陸域初級生產量的顯著變異可用土壤肥力的差異來解釋。生態學家已經由許多試驗示範初營養對陸域初級生產量有顯著的影響。潮濕草原最初的氮磷濃度都較高，施肥提高了乾燥草原的氮磷濃度，但施肥只提高潮濕草原的含氮濃度，非磷濃度。施肥作業提高乾燥草原的初級生產量多於高潮濕草原的初級生產量。在乾燥草原施氮使其初級生產量增加了 63%，施氮與磷則增加 178%。相較之下，施氮與磷對潮濕草原初級生產量的反應較小，但統

計上仍是顯著。鮑門和他的同儕認為，這個結果指出氮為限制乾燥草原淨初級生產量最主要的營養，而氮及磷合起來限制潮濕草原淨初級生產量。他們同時也認為光可能限制潮濕草原淨初級生產量。換言之，比較高生物量的潮濕草原，以產生足夠的陰影妨礙某些物種對營養增加產生的反應。類似這類的試驗都指出，除了主要影響陸域初級生產量的溫度及濕度之外，亦可測之營養的有效性具有影響力。

18-4. 野外試驗顯示土壤肥力的變異會影響陸域的初級生產率。然而，我們卻不能說土壤養分是最主要的控制因素，而主要作用仍舊是溫度及濕度。為什麼生態學家仍舊認為溫度和濕度是最主要的控制因素？可考慮北極凍原及熱帶雨林在初級生產率的差異（圖 18.2），以及營養添加改變凍原初級生產量的幅度的結果（Shaver and Chapin 1988）。

熱帶雨林生長在終年濕熱的赤道附近。那裏終年幾乎沒有季節上的差別。白天溫度恆定在約攝氏三十度，幾乎每天下午都下雨，年中降雨量至少兩米，多時可達八米。熱帶雨林是個生機勃勃的生境。分佈於非洲中部、東南亞和澳洲等地。

依據雨林的環境條件是指：年雨量 2,000 至 4,000 公釐，月平均雨量不低於 100 公釐，年溫差 24°C 左右，冷均溫 18°C 以上的常綠濕潤森林，也是地球上最複雜多樣植物群系，種類約有 900,000 種高等植物。

此外，就我所查閱的資料，多雨與少雨的地區通常有以下的特性：

潮濕多雨地區，鹽分淋失，泥土呈酸性。土壤養分下移，肥力下降。

乾燥地區，蒸發大於降水，土壤中水分上升，令鹽分在地表積聚，形成硬盤 (hard pan)。

降水多的地區(降雨量>600 毫米)，形成淋餘土或鐵鋁土。(pedalfer soil)

雨量少的地區(降雨量<500 毫米)，形成鈣層土。(pedocal soil)

直接影響風化作用速度，決定土層厚薄。

影響有機物的合成和分解、生物化學作用。

溫度每上升 10 C，化學作用增加一倍。

寒帶地區，溫度低，風化作用、生物化學作用微弱，土壤發育緩慢，處於原始階段。土壤多受物理崩解形成碎屑物質，顆粒粗大。

熱帶地區，高溫多雨，礦物除石英外多被分解，顆粒較小。植物生長迅速，有機物質積聚快，但分解亦快，形成 O 層薄，腐殖質少。

溫度影響土壤中水分移動方向。在溫度高，蒸發率高地區，水分在泥土中向上移動，令鹽分積聚。

由以上幾點說明可知雨林的初級生產率較高。

而又提到施肥能夠增加土壤肥度，根據課本上的圖表，的確外加肥料後能夠有效增加生產率，但仍以降雨量較多的地區（濕草原，非雨林，參考課本圖 18.4、18.5）成長明顯，原因就在於降雨能夠深入土壤，使肥料有效的融入，因此生產量較大。

18-5. 謝弗與查賓指出，雖然他們研究的凍原生態系因施肥而增加其初級生產率，但是，各物種及生態類型的反應有更多差異。若干物種及生長類型無反應，更有些施肥後生產率降低。這種反應差異何以用來說明各種物種的反應，來預測生態系的層次反應？相反地，是否可以用生態系層級的反應預測各物種或生長類型的反應？

答：加營養的試驗地都增加了淨初級生產量，大部分試驗地的施肥反應顯著明確。在庫帕魯克山初次施肥，淨初生產量為為施肥試區的兩倍，則可明顯預測生態層次反應。相反的當初級生產階層高的話，也可以反應出各物種的生長類型。

18-5. 謝弗與查賓(Shaver and Chapin 1988) 指出，雖然他們研究的凍原生態系因施肥而增加其初級生產率，但是，各物種及生產類型的反應有更多的差異。若干物種及生長類型無反應，更有些施肥後生產率降低。這種反應差異何以用來說明各種物種的反應，來預測生態系的層級反應？相反地，是否可以用生態系層級的反應預測各物種或生長類型的反應？

若施肥後初級生產率增加，則顯示營養影響初級生產率；若無反應，則兩者無顯著關聯，若降低則有抑制的效果。至於生態系層級的反應可否預測各物種或生長類型的反應，應該是可的，由「營養瀑布假說」可知消費者會影響初級生產率。

18-5.謝佛與查賓(Shaver and Chapin 1988)指出，雖然他們研究的凍原生態系因施肥而增加其初級生產率，但是，各物種及生長類型的反應有更多的差異。若干物種及生長類型無反應，更有些施肥後生產率降低。這種反應差異何以用來說明各物種反應，來預測生態系的層級反應？相反地，是否可以用生態系層級的反應預測各物種或生長類型的反應？

答：謝佛與查賓所研究的凍原生態系因施肥而使得初級生產率增加，換句話說，也就是增加了食物網中的初級生產者的量，依照著食物網的不同層級，初級生產者增加的影響也就依照層級不同而有差異。根據卡本特與基契爾於 1988 年所提出的營養瀑布學說，我們知道，食物網頂端消費者數量對食物網的影響，會經由食物網向不同生物層級造成不同程度的影響；例如：魚食者的增加造成浮游植物食者(食浮游植物動物)減少，浮游植物食者(食浮游植物動物)減少則造成植食者增加，進而使浮游植物減少。

以湖泊食物網為例，根據此學說我們可以利用不同生物所產生的不同反應，推論此物種所在的食物網層級；反之，當我們得知某一物種的層級，就可以預測出他可能所產生的反應。

18-6.試比較第十七章及本章討論食物鏈得到的營養結構圖。每個觀點有何優點？及各有何限制處？

#### 1.限制因素

(1)陸域初級生產量通常受到溫度和溼度的限制。

(2)水域初級生產量通常受到營養有效性的限制。

→ 水域生態系中的營養有效性與初級生產量呈正相關。

(3)消費者會影響陸域或水域生態系裡的初級生產率。

(4)能量喪失限制了生態系中營養階的數目。

→ 營養階：營養階是食物網中的等級，由初級生產者的能量轉換到該階的次數來決定。

2.熊島的食物網包含了下列群聚 北極狐、賊鷗、北極熊、海鳥、鵝(橘鳥)、雪鴉、松雞、蜘蛛、昆蟲、海豹、水生無脊椎動物

(1)陸域初級生產者：植物

(2)水域初級生產者：水生無脊椎動物

(3)消費者：北極狐、賊鷗、北極熊、海鳥、鵝(橘鳥)、雪鴉、松雞、蜘蛛、昆蟲、海豹

#### 3.

(1)浮游動物大小和初級生產量之間呈負相關的現象。

(2)營養瀑布(trophic cascades):食物網頂端的消費者造成的效應會往底部傳遞。

(3)“營養瀑布是否都屬於有水之環境?”史川認為營養瀑布最容易發生在物種多樣性低與空間及時間複雜度低的生態系，這是許多水域生態系的特性。

(4)消費者在某些陸域生態系也對初級生產速率有顯著的影響。

18-6.試比較第十七章及本章討論食物鏈得到的營養結構圖。每個觀點有何優點？及各有何限制處？

少數幾種物種的取食活動會對群聚結構有特別大的影響，這些物種稱為「關鍵種」。如果關鍵種能夠減低競爭排斥的效應，則牠們的取食活動可以增加群聚內共存的物種數。因此，有些捕食者會增加物種多樣性。另外，捕食者對群聚結構的影響與牠們的取食偏好、族群密度、及獵物的競爭能力有關。

生態學加把生態系的營養結構簡化成以生物物種的營養來源為基礎，形成各類營養階(trophic level)；營養階是食物網中的等級，由初級生產者的能量轉換該階的次數來決定。能量喪失限制了生態系中營養階的數目。當能量一階移轉到另一階時，能量受到有極限的同化

作用、消費者的呼吸作用及熱的產生而喪失。熱量喪失的結果，即生態系內的能量依逐次的營養階遞減，營養階間的能量於是呈現了一個金字塔型的分布，這個營養金字塔稱為「艾爾頓金字塔」(Eltonian pyramids)。每營養階的能量喪失與營養階之間的能量轉遞的能量喪失，階會產生一個生產量的金字塔形分布。生態學家將生物歸到各營養階，並決定(1)各營養階的生物量；(2)各營養階的能量或食物攝取率；(3)同化作用的能量速率；(4)呼吸作用率；(5)喪失在捕食者、寄生生物等的能量速率。再將各個營養階的資訊組合，建構一個類似艾爾頓金字塔的營養金字塔。營養階間的喪失量累積到最後，其能量不足以支持較高營養階的族群。食物網頂端的消費者造成的效應會往底部傳遞，他們稱這種對生態系本質產生的效應為「營養瀑布」( trophic cascades)。營養瀑布假說與關鍵種假說非常相似，然而，營養瀑布的模式是將焦點放在消費者對生態系過程的影響，如初級生產量而非物種多樣性。而營養瀑布最易發生在物種多樣性低與空間及時間複雜度低的生態系，這是許多水域生態系的特性。

18-7.假設你在研究河畔的森林與半乾燥草原的二個小型哺乳類動物的群聚，你所想要瞭解的一個問題是，發現此森林及草地對此兩群聚的小型哺乳類動物的營養貢獻度。試設計的一個試驗來解答此問題。(提示：草原的主要 C<sub>4</sub> 植物，森林則為 C<sub>3</sub> 植物)

可以利用同位素的方法來了解此兩種小型哺乳類動物的營養貢獻。許多化學元素都有幾個穩定的同位素，其在不同的環境或在不同的生物有其不同的濃度。例如碳的穩定同位素包括碳十三與碳十二，氮的穩定同位素包括氮十五與氮十四，硫的穩定同位素有硫三十四及硫三十二。這些穩定同位素的相對濃度就可以用來研究物質及能量流過生態系，因為生態系不同的部分往往含有這些元素的輕及重同位素的不同濃度。

不同的生物體內的輕重同位素的比率不同，是由於它們利用的這些元素有不同的來源，像 C<sub>4</sub> 植物中，<sup>13</sup>C 的比率就較高，利用此點，就可判別此兩哺乳類動物的營養來源，其草原的主要植物為 C<sub>4</sub> 植物，所以其生態中的哺乳類動物，其所含的 <sup>13</sup>C 的比率就較高。

18-8.大部分通過森林生態系的能量都會通過碎屑食物鏈，碎屑主要由死植物體組成，相較之下，海洋表層的或淡水的生態系，其能量是透過捕食食物鏈，主要的生產者為浮游植物。生態學者已經了解，一卡或焦耳的能量在一天就能通過海洋表層的生態系，而通過森林生態系則需要二十五年之久，試解釋之。

因為海洋生態系的初級生產者為浮游植物，屬於單細胞或小型多細胞生物，吸收太陽能合成能量後被一級消費者吃掉，一級消費者再被二級的消費者吃掉，一直以掠食的方式把能量往下一個掠食者傳，很快的就可以傳遍所有的生物。而森林生態系雖同樣也是由太陽光經植物來製造養分，但因為森林生態系的動物種類較繁多，本身要傳遍所有的物種就要耗較多的時間，而且不管是植物的落葉或動物的屍體都要再經過真菌類或細菌在適合的環境下把這些有機物分解，這些真菌再被其他動物吃掉，然後再經過各種掠食者的傳遞，才把一卡的能量完全傳過森林生態系，所以要耗比海洋生態系還要多的時間才能完成。

18-9.第十四章審視關鍵種對群聚結構之影響。本章審視營養瀑布。試討論這兩種觀念間的異同點。比較生態學家以關鍵種來研究營養瀑布的數值及其研究方法。

1.營養瀑布的模式是將焦點放在消費者對生態系過程的影響，如初級生產量而非物種多樣性；關鍵種是認為捕食者可會把獵物的族群量壓低到其生物負載量之下，且可增加物種多樣性；而它們的共同點是不論是捕食者、消費者或初級生產，只要在同一個食物網上，彼此就會環環相扣，互相影響。

2.首先找出關鍵種，以二個試驗環境，一個移除關鍵種為實驗組；另一個有關鍵種存在為對照組，最後觀察關鍵種對此生態系的影響。而在這個實驗的生態系中的營養階通常有五或六層，因能量限制了生態系內營養階的數目。

18-10.有關於水域初級生產率的營養限制研究，幾乎都是溫帶地區的湖泊。假設你是一位對營

養是否在熱帶湖泊，也扮演同樣角色研究有興趣的生態學家，試設計一個研究找出控制熱帶湖泊初級生產的營養有效性。試利用你手邊所能找到的所有資料。(包括研究論文、自然變異的調查，及大範圍或小範圍的試驗)。

湖沼學家及海洋學家已測量了許多湖泊、海岸及海洋區研究地的初級生產量率及營養濃度。這些研究得到生物圈中資料完整的類型：水域生態系中的營養有效性與粗及生產量呈正相關。最初描述植物必須營養(磷)及浮游植物生產量之間的定量關係。研究這個關係的生物學家發現，總磷量和浮游植物生物量之間的關係密切。

此後，狄龍與里杰勒(Dillon and Rigler 1974)也描述了整個北半球湖泊生態系的磷與浮游植物生物量間有類似的正相關。許多數據支持營養(特別是磷)控制湖泊生態系浮游植物生物量的假說。

水域初級生產量通常受到營養有效性的限制。生物圈中紀錄最詳實的樣式之一為水域生態系的初級生產率和營養有效性的正相關性。磷濃度通常為淡水生態系初級生產率的限制因素。總而言之，磷濃度與初級生產率的關係及全湖泊家營養試驗之關係，都驗證了營養有效性控制淡水生態系初級生產量的一般觀察。

19-1. 生物圈中天然存在的元素很多,為何生態學著情有獨鍾研究碳,氮,磷循環?

磷為活生命系統的能量學,遺傳學與結構上所必須。例如:磷為 ATP, DNA, RNA 及磷酯分子類組成的一部分。雖然磷對生物非常重要,然而生物圈中臨的總量並不豐富。因此,生態學家重視磷的循環。

氮對生物體的結構及功能上非常重要。他是重要生物分子,如葉綠素,氨基酸,血紅素的組成成分。此外,氮的供應會限制陸域及海洋環境的初級生產率。所以氮的稀有性及重要性受到生態學家極大的重視。

碳為全部有機分子的必要成分,亦是大氣組成之一。碳化合物如  $\text{CO}_2$  及  $\text{CH}_4$ ,可明顯影響全球氣候。大氣中碳與氮的關聯,亦引起生態學家的重視。

19-2. 帕門特(Parmenter)跟拉馬拉(Lamarra)曾研究淡水沼澤中魚與水禽屍體的分解作用。在研究期間,他們發現魚與水禽的柔軟組織分解比最易分解的植物組織還快。試解釋此類動物屍體的快速分解作用。

生物死亡後,其組織的氮可由細菌與真菌的分解作用中釋放出來。真菌與細菌釋放的氮為銨態( $\text{NH}_4$ )的氮,可被其他細菌轉換成硝酸態( $\text{NO}_3^-$ )的氮。銨態氮( $\text{NH}_4^+\text{H}$ )與硝酸態氮( $\text{NO}_3^-\text{N}$ )皆可為細菌與真菌或植物直接利用。死亡有機物質中的氮亦可直接被菌根真菌利用;菌根真菌吸收的氮則可傳遞給植物。細菌、真菌與植物的生物量中的氮可傳遞到動物消費者的族群,或回到死亡有機物質存庫中繼續循環。

19-2. 帕門特(Parmenter)跟拉馬拉(Lamarra)曾研究淡水沼澤中魚與水禽屍體的分解作用。在研究期間,他們發現魚與水禽的柔軟組織分解比最易分解的植物組織還快。試解釋此類動物屍體的快速分解作用。

因植物可能含高量的木質素,木質素含量較高會抑制真菌在葉部的繁殖,而真菌正是負責分解作用得主要生物,所以魚與水禽相對分解較快。分解作用速率受到落葉的化學組成及環境的溫度溼度之影響。分解率影響養分對初級生產者的有效性。陸地生態系中分解速率隨氮量增加而遞減,卻隨著落枝葉木質素量增加而遞減。落枝葉化學組成與養分有效性亦會影響水域生態戲中的分解率。

19-3. 請回顧圖 15.2,羅森茨魏希(Rosenzweig 1968)繪製的實際蒸發散作用與淨初級相同生態系整體的分解率力之間的關係圖。你認為跨越將如何變化是運用本章所學設計一個試驗驗證你的假說。

跨越相同生態系整體的分解率隨氮量之增加而遞增。

A 取不同物種氣乾之葉片 2 克

B 分別放入尼龍網袋(網目 1mm)

C 將網袋放置兩不同濕度地方

D 每隔固定時間取回網袋

E 測定剩葉組織的質量

F 利用方程式計算含氮量及分解率之關係

$$\text{質量} = 545(\text{韌度}/\text{N})^{-0.38}$$

韌度是靠業在 1.2mm 半徑棒子穿透時所需之歷來估計

G 將得到數據畫為關係圖

19-4. 梅里歐(Mellio)艾伯(Aber)與穆拉托雷(Muratore 1982)指出,土壤肥力可能影響陸域生態系的分解率。試設計一個試驗驗證此假說,如果你驗證土壤肥力的效應,你如何控制來自溫度、

溼度與落枝葉化學的影響。

答：他們在新罕普什爾州，用葉袋研究溫帶林葉之分解作用。研究一些樹種的分解作用，並在北卡羅來納州也做類似的研究。然後再分解一年後，用兩州森林葉的殘存量與其單寧與氮比值之間有負相關存在。換言之也較高比例的葉子，期喪失量較少。而他們發現北卡森林有比較快的分解率，而提議為北卡森林土壤氮有效性較高，為可能導致分解率較高的原因。但是他們忽略了北卡的較高溫度也有可能促進較高的分解率。所以說這個提議並不是十分正確，因為沒考慮到其他因素。

如果依我的試驗的話，會選擇在同一個地區中，這樣子才能把溫度、溼度的因素降低，最好是準備一個溫室，有恆溫裝置和溼度控制器。並且準備栽種的植物也準備相同的物種，我們得知不同的植物他們的化學組成也會影響到分解率的產生。而把剩下的變因只有土壤的營養成分的不同而已。可以設計在那一個溫室中，劃分成多個區域，一個是未加任何肥料成分的土壤，另外的可以選擇添加不同肥料成分，例如說是氮肥、磷肥、或是氮加磷肥.....等，探討是否改變了土壤營養成分會對分解率有所影響，甚至可以記錄出，加了哪些肥料，他們的影響率又是為何，做出一個比較表。來驗證他們的土壤肥力假說是否正確。

19-4.梅里歐(Mellio)艾伯(Aber)與穆拉托雷(Muratore 1982)指出，土壤肥力可能影響陸域生態系的分解率。試設計一個試驗驗證此假說，如果你驗證土壤肥力的效應，你如何控制來自溫度、溼度與落枝葉化學的影響。

加利亞多與梅里諾分別採取化學成分明顯不同的9種原生種喬木與灌木之葉，探討其落枝葉化學成分對分解率的影響。葉的化學成分差異包括單寧、木質素、氮及磷含量的差異。研究人員分別就各樹種6到10重覆處理的落枝葉袋，測定剩葉組織的質量，拉紹塞達山的狹葉白蠟樹之葉喪失量較多。比較高的分解率可能反映此地點雨量較多。加利亞多與梅里諾發現，對唐拿納試驗地之葉喪失量之最佳推估，為韌度/氮量比，且質量喪失量為此一比值得次方：即 質量 = 545 (韌度/N)<sup>-0.38</sup>，顯示含氮量較低且較韌的葉，其分解率較低。葉質量喪失量較多，顯示溼度對分解率的正面影響，而各物種的葉之間分解率的差異，顯示化學成分對分解率的影響。

杰里·梅里諾，約翰·艾伯與約翰·穆拉托雷曾在美國新罕普什爾州，用葉袋研究溫帶林業之分解作用。他們發現，分解一年後，兩州的森林葉殘存量與其單寧與氮比值之間有負相關存在。換言之，含有較高單寧/氮比例的葉，其喪失量較少。梅里歐等人提議，北卡森林土壤氮有效性較高，為可能導致觀察到較高的分解率之原因。然而，北卡森林的較高溫度亦可能促進較快的分解率。溫帶及地中海區域的研究皆顯示分解率與溫度、溼度皆呈正相關。生態學者研究氣象對陸域初級生產力影響時，將溫度與降水合併成單一量測稱為實際蒸發散量(AEP)。明特邁爾曾分析實際蒸發散量與分解作用的相關性時，發現兩者有顯著的正相關。可能推測熱帶生態系之分解作用一般較快。熱帶林平均年葉喪失量為120%，為溫帶林平均分解率的3倍。比較快之分解率可能反映自較高AET的效應，並顯示一年內葉可完全被分解。總而言之，陸域生態系之分解率受到溫度、溼度及落枝葉化學組成同樣影響水域生態系中的分解率。

19-4.梅里歐(Mellio)、艾伯(Aber)與穆拉托雷(Muratore 1982)指出，土壤肥力可能影響陸域生態系的分解率。試設計一個試驗驗證此假說，如果你驗證土壤肥力的效應，你如何控制來自溫度、溼度與落枝葉化學的影響？

根據前人研究，含氮量較多的土壤有較高的分解率，而高溫度也可能是產生高分解率的原因之一，歸納起來，陸域生態系之分解率會受到溫度、溼度及落枝葉化學組成（尤其是氮與木質素含量）的影響，由熱帶林的年葉質喪失量較溫帶林三倍可得知。

為驗證土壤效力，有以下想法：

首先，先用各種不同的土壤試驗，例如砂、砂土、田土或其他各種土壤，在溫度，溼度相同

的條件下檢測其分解速度。

然後改變溫度，在濕度相同的條件下檢測其分解速度。

可以各種不同的落葉作此實驗。

落葉枯枝部分可參考前人研究的方式作處理。

為控制溫度等影響，在實驗室內可藉著控制恆溫恆濕的儀器進行，若在室外，可劃分試驗地，定時處理其地上的外來因子，或是選定季節，依季節的不同記錄其影響。

19-5.世界上許多河流為改善航行條件已被截彎取直與疏濬加深過。此類改變的副作用包括增加平均流速，降低河水流入較淺河邊環境（如迴流區與邊緣濕地）。這可能如何影響養分漩渦長度？試採用紐博爾德等人的模式在你的討論中。

答：紐博爾德等人以  $S$  代表漩渦長度， $S=VT$ ， $V$  = 某養分原子向下游流動得速度， $T$  = 該養分原子完成一個循環平均所需的時間。

當 (1) 平均流速  $V$  增加  $\rightarrow S$  也會增加

(2) 降低河水流入較淺河邊環境  $T \rightarrow S$  也會增加

19-5.世界上許多河流為改善航行條件已被截彎取直與疏濬加深過。此類改變的副作用包括增加平均流速，降低河水流入較淺河邊環境(如迴流區與邊緣濕地)。這可能如何影響養分渦旋長度？試採用紐博爾德(Newbold)等人(1983)的模式在你的討論中。

由  $S=VT$  可知，平均速度增加的話，渦旋長度增加，低留存度，養份留不住，無法利用，而且降低河水流入迴流區溼地等有機屑較多的地方，使得養分來源更少，造成養分喪失降低。

19-5.世界上許多河流為改善航行條件已被截彎取直與疏濬加深過。此類改變的副作用包括增加平均流速，降低河水流入較淺河邊環境(如迴流區與邊緣溼地)。這可能如何影響養分渦旋長度？試採用紐博爾德(Newbold)等人(1983)的模式在你的討論中。

養分渦旋(nutrient spiraling)在於描述溪流中的養分動態學，由杰克·伯斯特於 1975 年提出，指出流水帶動養分向下游移動形成動態的循環，而只有少數養分可以定點循環。紐博爾德(Newbold)於 1983 年提出，當溪流中某一養分的一個原子完成一個循環時，它所需要經過的溪流長度即稱為渦旋長度。渦旋長度( $S$ )與養分循環速率及養分向下游移動的平均速度( $V$ )相關：

$S=VT$   $S$  = 渦旋長度  $V$  = 養分向下游移動的平均速度  $T$  = 完成一個循環平均所需時間

因此當河流截彎取直後使得增加平均流速，會導致渦流長度增加；降低河水流入河邊環境也會使渦流長度增加。渦流長度的增加，使得養分經過一的循環的時間增加，所以養分流入溪流之前所被利用的次數會較渦流長度短的次數少，造成養分的流存度低，不易被生物利用。

19-6.萊肯恩與波爾曼發現在北方闊葉林生態系小集水區中，植群顯著的影響養分喪失率。試問此類森林的植群生物量與初級生產速率如何影響其對養分喪失的調節？在沙漠生態系中，植群又如何影響其養分移動？

1.生物量累積模式

(1.)10 年至 20 年的”重組期”(reorganization phase):此時儘管活生物量有累積作用，森林仍然喪失生物量和營養。

(2.)累積期(aggradation phase):約要一世紀，此時生態系累積量生物量，最後臻至頂峰。

(3.)過渡期(transition phase):此時期生物量比聚積期略為減少。

(4.)穩定期(steady state phase):此時生物量在平均量上下波動。

2.擾動會增加生態系的養分喪失

(1.)森林砍伐作業後養分的喪失率急劇增加。

(2.)毀林作業後，硝酸鹽喪失非常顯著的增加。

(3.) 氮喪失量通常高於其他養分喪失量。

3. 在沙漠生態系中，植群又如何影響其養分移動

(1.) 仙人掌的莖呈現肉質，根短但分佈廣，當下雨時，根可快速的吸收大量的水分儲藏在莖中，莖則因吸收大量水分而膨脹；此外仙人掌葉退化成針狀，一方面減少水分的散失，另一方面讓其他動物不敢吃它。

沙漠的草本植物為一年生型，它們的體積小，種子堅韌的外殼能度過乾旱的季節。一旦沙漠短暫的雨季一到，這些植物的種子能在短短的時間吸收大量的水分，發芽、生長、開花、結果，完成短暫的生命史，再以種子的行態度過漫長的乾季。

(2.) 沙漠植物可以區分為下列四種類型：

A. 一年生植物: 此類沙漠植物僅在水分充足的期間生長，而可免受乾旱之苦。

B. 沙漠灌木: 生長於沙漠中的灌木可自其短小的基幹產生許多分枝，其小且厚的葉片可於乾旱期間脫落。此類植物是利用其在尚未凋萎之前便已開始休眠的能力而得以存在於沙漠之中。

C. 肉莖植物: 例如美洲的仙人掌類可將水分儲存於體內組織之中，以在乾燥環境中生存。

D. 微小植物: 此類植物如苔類、地衣及藍綠藻，雖是在土壤中處於休眠狀態，卻能在天涼或潮濕期間迅速生長與發展。

(3) 猜測沙漠受到植群擾動，而影響到養分的移動

在沙漠中的大雷雨過後，當雨水被枯死的植物組織之不同部份，以不同程度吸收之後，就會造成植物組織的緊張，造成一些部份捲曲，而以爆裂方式釋放出種子。而種子也會吸收水份，致使裹在種子外面的茸毛也開始脹大、結實，幫助種子發出的第一個小根直接長入地下。隨著萌芽的種子，會以驚人的速度長大並盛開花朵。此時沙漠中充滿了亮麗的色彩，藍色、黃色、粉紅色、白色的花朵，全都在大片短暫出現的草地上怒放，形成眩目的花海。而後它們吸盡了水份，散落了種子，於是就乾枯、死亡，再度將地方讓給了沙漠。

19-6. 萊肯思(Likens)與波爾曼(Bormann 1995)發現在北方闊葉林生態系小集水區中，植群顯著的影響養分喪失率。試問此類森林的植群生物量與初級生產速率如何影響其對養分喪失的調節？在沙漠生態系中，植群又如何影響其養分移動？

森林砍伐作業後養分的喪失率急速增加。北方闊葉林生態系的植群顯著影響該生態系的養分喪失率。當萊肯思與波爾曼砍伐森林時，他們去除此生物性控制。

仙人掌的莖呈現肉質，根短但分佈廣，當下雨時，根可快速的吸收大量的水分儲藏在莖中，莖則因吸收大量水分而膨脹；此外仙人掌葉退化成針狀，一方面減少水分的散失，另一方面讓其他動物不敢吃它。沙漠的草本植物為一年生型，它們的體積小，種子堅韌的外殼能度過乾旱的季節。一旦沙漠短暫的雨季一到，這些植物的種子能在短短的時間吸收大量的水分，發芽、生長、開花、結果，完成短暫的生命史，再以種子的行態度過漫長的乾季。

19-7. 麥克諾頓、魯埃斯與西格爾指出，西非疏林生態系中大型哺乳類動物的食草行為，提高了養分循環速率。試解釋經由大型哺乳類動如何提高植物生物量的分解率。在第十八章中，我們也見到大型食草性哺乳類動物如何可能增加疏林生態系的初級生產率。試問此類西非的大型哺乳類動物的消失，會如何影響疏林生態系中各種生態過程？

食草活動增加許多禾草物種的生長率，這種反應稱為「補償性生長」。補償性生長背後的機制包括了低生物量造成低呼吸率、降低自行遮陽效應及因為葉面積減少而改善水平衡。麥克諾頓所觀察到的補償性生長，其在中等強度的食草活動中最高，其西非的大型哺乳類動物對於疏林生態系有補償性生長效應，所以大型哺乳類的消失，會對此生態系的能量的損失。

19-8. 南非的芬柏斯灌木林向來以極高的生物多樣性著稱，韋陀科斯基指出入侵的相思樹政增加芬柏斯灌木林土壤氮量，試問增加氮量如何影響此生態系植物的多樣性？什麼機制將導致你所預測的改變？

因為相思樹為豆科植物，所以有極強的固氮作用，再他的落葉中也含有十分豐富的氮，

成為提高此地區的氮源的重要因素之一，因為氮源為植物生長的重要元素，特別是豆科植物，因為土壤中氮的增加，可能使的原先不屬於此地的植物或原本不適合生長在此地的植物開始大量的繁殖，但原先生於此地的植物也可能發展出另一適合這種氮源豐富的土壤的機制，漸漸的就可能產生不同分支的植物，這種養分的擾動就是如此產生生物的多樣性，也可以適者生存的觀點來看，欲生存下去就得改變自己的機制，來適應變化的環境。

19-8.南非的芬柏斯灌木林向來以極高的生物多樣性著稱，韋陀科斯基指出入侵的相思樹政增加芬柏斯灌木林土壤氮量，試問增加氮量如何影響此生態系植物的多樣性？什麼機制將導致你所預測的改變？

養分不斷增加，最後當養分都足夠時，光便成為唯一的限制因素，在這樣的情況下，對光最有優勢的植物會成為優勢物種，生物多樣性便降低。擾動機制。

19-9.考夫曼與其同事曾估計焚燒其研究的熱帶林，可造成約 21kg/ha/yr 之磷喪失量，此量約為全磷存庫量的 11%~17%。若主要經由降水與「乾沉降」而來的每年磷輸入量約為 0.2kg/ha/yr，試問需時多久才能彌補如考夫曼等人所做的農業焚燒造成的喪失。假設喪失率固定，欲完全燒毀現有供應，將需幾次焚燒？

答：設焚燒次數為 X

1.  $21X=0.2X-21/0.17$        $X=5.94$  約 6 次；2.  $21X=0.2X-21/0.11$        $X=9.18$  約 9 次；故欲完全燒毀現有供應的磷，要 9 次焚燒。

19-10.假設養分有效性高的生態系中分解率較高，試問養分增量將如何影響分解率。由於其對真菌多樣性的影響，生態系的養分增量對長、短期的分解率影響將有何不同的影響？

分解作用速率受到落枝葉的化學組成及環境的溫度與溼度之影響。分解率影響養分(如氮、磷)等對初級生產者的有效性(availability)。陸域生態系中分解率隨氮量增加而遞增，卻隨落枝葉木質素量增加而遞減。落枝葉化學組成與養分有效性亦會影響水域生態系中的分解率。

養分增量最明顯而負面的一項結果是生物群落的貧化。陸域與水域生態系的養分增量通常會有多樣性較低的初級生產者，當養分逐漸變豐時，光可成為唯一的限制因子。缺乏擾動時，養分增量的生物群落最終以最佳競爭光物種為主。此假說可由英國羅森史泰德的長期施肥研究結果證實。

生態系養分增量(尤其是氮增量)亦可能引起當地真菌類大量的滅絕。約翰·賈尼克(John Jaenike 1991)列舉德國、奧地利、荷蘭與捷克等國之蕈菇類多樣性減少了 40%~80%。研究顯示，施肥的確能改變植物與菌根菌間的共生關係。菌根菌種的消失則可能威脅整個森林生態系的長期生存。

20-1.圖 20.5 的 Johnston 與 Odum 記錄,從禾草類與闊葉草類優勢的植物群集的早期到成熟樂-山核桃林之演化排序中,鳥種豐富的顯著改變。試採用 MacArthur 研究中的枝葉層高多樣性與鳥多樣性,解釋 Johnston 與 Odum 觀察多樣性類型之增加。

依據競爭排擠原理,便可預期共棲物種有顯著不同的棲位。而環境的複雜性表示枝葉層高度的多樣性,枝葉高度多樣性隨著枝葉層數遞增,也隨著三個垂直層(0~0.6m,0.6~7.6m,>7.6m)的枝葉生物量的勻度增加而遞增。枝葉層高度多樣性和物種多樣性一樣,均隨著豐度(枝葉層數)和勻度的增加而遞增。

20-2.你預期圖 20.7 所示,物種會無限期的保持在那數量嗎?首薩(Sousa)所研究的穩定大漂岩上的優勢種空間為杉藻,並有 2.3 到 3.5 物種,而非圖 20.7 的 5 物種,試解釋之。(提示:首薩追蹤其研究的大漂岩有多久時間?)

推測物種應該不會一直維持在圖 20.7 的狀態,因圖中觀察期只有 19 個月,等長時間過後應該會被其他優勢種取代。

首薩所研究的穩定大漂岩上的優勢種”杉藻”為演替晚期的物種,而圖 20.7 研究時間只有 19 個月應該不至於演替到晚期,像冰河灣的初級森林演替需 1500 年、匹得蒙山麓森林初級演替為 150 年;演替的早期物種抵較容易死亡,故物種數到晚期下降為 2.3~3.5 種是正常的。

20-2.你預期圖 20.7 所示,物種會無限期的保持在那數量嗎?首薩(Sousa)所研究的穩定大漂岩上的優勢種空間為杉藻,並有 2.3 到 3.5 物種,而非圖 20.7 的 5 物種,試解釋之。(提示:首薩追蹤其研究的大漂岩有多久時間?)

1. 不會
2. 因為他研究小漂岩的時間只有 1.5 年,而大漂岩則有 2-3 年或更長,所以變成只有 2.3-3.5 物種。

20-3.在錫卡莫爾溪流演替研究,其產生的生物多樣性的變異類型,顯著地不同於與冰河灣的初級演替(見圖 20.2)、匹得蒙山麓舊費耕地的演替(見圖 20.4)或潮間帶的藻類與藤壺類的演替(見圖 20.7)生物多樣性,其主要的差異在於費雪(Fisher)及其同儕(1982)觀察到物種多樣性先增加,隨後減少。相對的,森林與潮間帶演替研究,多樣性增加後,並未明顯的減少。試問這種結果的差異原因為何?物種壽命上的差異,可能如何影響到研究者觀察到的不同類型?(提示:考慮若在其他生物群集中,研究的時間較長會觀察到什麼。)

1. 森林與潮間帶演替,多樣性增加後,並未明顯的減少與費雪及其同儕觀察結果差異原可能是由於缺乏擾動,或受到擾動時,生物群集本身具有抗性或復原力。
2. 演替中生物集群的改變,無論物種多樣性的增減或物種組成的改變,會因生態系而異所需的時間不同。因此物種壽命長短會影響研究者觀察到不同演替穩定時間。

20-4.在森林演替的大多數研究,例如雷諾斯(Reiners)及其同儕(1971)和歐斯汀(Oosting 1942)的研究,研究者採用比較不同年齡之研究區來研究演替,此研究法稱為「以空間換取時間」。試問此法的主要假設為何?以冰河灣生態系驗證期中若干假設能有什麼貢獻?這種方法為何常必須靠類似錫卡莫爾溪的研究演替,有何好處?

答:雷諾斯(Reiners)及其同儕他們主要是依靠在冰河灣研究演替過程中和植物物種的多樣性的變化關係。研究區都在海拔 100 公尺以下的冰漬,是未經分層與篩選過的冰河堆積物,其坡度平緩。在利用地質學的概念,利用冰河消退的時間算起,分為 10 歲到 1500 歲不等的年齡區,並觀察其分布的植物物種。來做個比較,做出自然植物生態演替表來。歐斯汀則是利用冰河灣的演替現象原理來做匹得蒙山麓的次級演替現象的紀錄。共同的假設是利用冰河灣

的演替來做研究。這樣就不用花費許久時間長期觀察一個地區他的植物物種的生長情形來定出演替表。

至於為何要用冰河灣的演替呢？則是取決於冰河灣的演替是發生於一片新形成的地質物基質上，未明顯受到生物的改變，所以生態學家稱之為初級演替。在隨著時間流逝，他植物群集從原先的木賊這類的先驅植物群集，30年後慢慢的變成仙女木這類矮冠叢植物為主，柳、楊、楷木散生，40年後，變成楷木為主的冠叢，50年至70年則楊木以及雲杉有50%的覆蓋率，75年至100年後，雲杉為優勢種，最後則被鐵杉林取代之。降低了生物干擾，照著一定的時間演化出優勢種來。所以變成大家一個標準化研究的取材。

而錫卡莫爾溪的研究演替蠻類似冰河期的演替現象。因為此溪強大的大水氾濫作用，類似於初級演替的啟動機制。不過他的演替週期比較短，藉由研究藻類，和無脊椎動物群集的優勢物種大概只要63天就可以歸納出物種豐度的變化與時間的關係。為快速版的冰河期演替重現一般，可以讓生態學家肯定演替作用的正確性。我們必須知道了解生態演替，我們就可以預期生物群集的改變，同時預期生態系結構與功能的變化。

20-4.在森林演替的大多數研究，例如雷諾斯(Reiners)及其同儕(1971)和歐斯汀(Oosting 1942)的研究，研究者採用比較不同年齡之研究區來研究演替，此研究法稱為「以空間換取時間」。試問此法的主要假設為何？以冰河灣生態系驗證期中若干假設能有什麼貢獻？這種方法為何常必須靠類似錫卡莫爾溪的研究演替，有何好處？

史都亞特·查賓與其同儕記錄冰河灣演替中生態系結構的顯著改變，他們的研究集中在各約2 km<sup>2</sup>的四個樣區。查賓研究群在這四個樣區測定了數個生態系特性，其中最基本的特性就是土壤量。從先驅生物群集到雲杉期，土壤總深度和所有主要土層的深度，均有明顯的增加。冰河灣內土壤的數個重要性質也隨演替變化。土壤的有機物質、土壤水和氮濃度都有顯著增加，不過土壤的容積密度、pH和磷濃度皆下降。這些改變顯示演替所造成的改變，不僅只有物種組成和多樣性的改變而已。陸域演替會改變生態系的關鍵性質，而土壤性質的改變是重要的，因為土壤是陸域生態系建構的基礎。生物作用於礦物質有助於土壤的形成，讓冰河灣附近的雲杉林得以成長。同時，土壤強烈地影響該處的生物類型。

類似「生物量累積模式」提出的類型，亦由在亞歷桑納州的費雪氏研究群，錫卡墨爾溪63天洪泛後的演替中到佐證。在錫卡墨爾溪生態系的大部份留存，是藻類和無脊椎動物的吸收作用，因為氮的留存量和藻類及無脊椎動物組織的累積氮量一致。第二點，是什麼原因使得研究河段最後輸出氮？格里姆認為是洪水後的90天，研究河段區可能停止累積生物量，甚至可能開始喪失生物量。演替晚期喪失生物量與波爾曼和萊肯思的生物量累積模式的預測一致。重點是演替會改變物種組成和物種多樣性，也會改變生態系從森林到溪流之結構和功能。

20-4.在森林演替的大多數研究，如雷諾斯(Reniers)及其同儕(1971)和歐斯汀(Oosting 1942)的研究，研究者採用比較不同年齡之研究區來研究演替，此研究法稱為「以空間換取時間」。請問此法的主要假設為何？以冰河灣生態系驗證其中若干假設能有什麼貢獻？這種方法為何常必須靠類似錫卡莫爾溪的研究演替，有何好處？

此法的主要假設是在一新形成的地質上(如冰河灣)，最初其上並沒有任何生物。但是經時後，冰河消退露出岩地，先驅植物聚集，接者經過種種因素和交替而產生適合該地區生長的植物或動物。若以冰河灣為例，在冰河消退時間不等之處會長出適合該地的物種，離冰河消退越短的地區，生於其上物種必是單調且稀少，相對的，離冰河消退越長的地區因演替與其他種種交互作用而有較豐富的物種。

因冰河消退的歷史可回溯到1794年以前，且冰河灣的演替是發生於一片新形成的地質物基質上，未明顯受到生物改變，這片未受到生物擾動的過程稱為初級演替；在擾動破壞群集，但未破壞土壤的區域所產生的演替稱為次級演替。由此研究顯示，在八個研究樣區的植物物種，隨樣區年齡的增加而遞減，如冰河灣的物種豐度在演替早期快速增加，在演替晚期則增加速

度放緩，接近物種豐度的穩定期（如課本圖 20.2 所示）。此研究可證明群集和生態系並非處於靜態，而是在擾動、環境變遷和自身內部的動態下持續變動。

席卡莫爾溪集水區的蒸發量約等於降水量，因此河水流量低，時常有乾涸河段，河段亦常氾濫完全摧毀生物群集並啟動演替，因此早有快速演替的紀錄。而靠這種方式研究的好處在演替時間短，有利於觀察並預期生物群集的改變。

20-5.錫卡莫爾溪生態系的快速演替令人難忘。天擇如何可能影響錫卡莫爾溪生態系生物的生活週期？設想每世紀約有兩次洪氾的發生。你預期該處在罕見發生的洪氾後，生物群集與生態系會多快恢復？試嘗試以洪水的天擇對生物生活週期的影響來詮釋。

答：洪水的天擇影響到氮的動態學也導致溪流生態系演替中生物量的改變，藻類生物量在擾動後前 13 天快速增加，無脊椎動物其動物量在洪水後的前 22 天內快速增加，隨後生態系在 63 天後開始穩定下來。

20-5.錫卡墨爾溪生態系的快速演替令人難忘。天擇如何可能影響錫卡墨爾溪生態系生物的生活週期(life cycle)？設想每世紀約有兩次洪氾的發生。你預期開處在罕見發生的洪氾後，生物群集與生態系會多快恢復？試嘗試以洪水的天擇對生物生活週期的影響來詮釋。

河水氾濫的洪水摧毀生物並啟動演替，洪水第二天，溪床大多為塊狀分布的矽藻。第五天覆半滿。第十三天全部覆滿。第三十五天出現其他藻類。第六十三天呈現多樣性的藻類。至於無脊椎動物在八月洪水來之前，已變成可飛翔的成蟲，躲過洪水的衝擊。在罕見發生的洪氾後約要半世紀生物群集與生態系才可能完全恢復。

20-5.錫卡莫爾溪生態系的快速演替令人難忘。天擇如何可能影響錫卡墨爾溪生態系生物的生活週期(life cycle)？設想每世紀約有兩次洪氾的發生，你預期該處在罕見發生的洪氾後，生物群集與生態系會多快恢復？試嘗試以洪水的天擇對生物生活週期的影響來詮釋。

根據史都亞特·費雪對錫卡莫爾溪演替的研究，藻類生物量在洪氾後前 13 天內快速增加，13 至 63 天緩慢增加，63 天後呈現穩定生物量；而溪中主要生物無脊椎動物其動物量在洪水後的前 22 天內快速增加，在 63 天後隨生態系開始穩定下來，所以，在洪氾後生態系應於 63 天左右能恢復。

根據南西·格里姆於 1981~1983 年對錫卡莫爾溪氮動態學的研究，發現與費雪研究結果相似。氮的營養留存在洪氾後的前 28 天快速增加，而至洪氾後的 28~90 天氮流存量逐漸下降，與生態恢復呈現正相關。洪水對溪中生物天擇影響，可能在長期重複性洪氾的擾動下，留在洪氾後較易恢復生物族群的物種。

20-6.在演替機制的研究中，生態學者發現有許多證據支持促進與抑制作用，但是在忍受模式的證據卻很少，試解釋缺乏支持忍受模式的原因？

1. 1. 忍受模式與促進模式的差異

(1)(1) 拓殖初期不只限於數個先驅物種。極盛相物種的幼小個體亦在演替的早期出現。

(2)(2) 拓殖於演替早期的物種，並不會對演替後期的物種提供促進作用，它們不會改變其環境，以較適合演替晚期的物種。

2. 2. 個人猜想原因可能是：我們不能明確的知道物種的最大、最小忍受的程度，我們在實驗中只能進行猜測，但也許猜測錯誤，使得物種提前死亡，實驗就宣告失敗。

20-6.在演替機制的研究中，生態學者發現有許多證據支持促進與抑制作用，但是在忍受模式的證據卻很少。試解釋缺乏支持忍受模式的原因。

因為當第一物種建立後改變環境，其忍受模式為環境較不適合早期物種，但也較不適合後期演替的物種。而到達極盛相後，最後棲息物種是能忍受早期物種所改變的環境之物種。

20-7.圖 20.5 的 Johnston 與 Odum 記錄,從禾草類與闊葉草類優勢的植物群集的早期到成熟樂-山核桃林之演化排序中,鳥種豐富的顯著改變。試採用 MacArthur 研究中的枝葉層高多樣性與鳥多樣性,解釋 Johnston 與 Odum 觀察多樣性類型之增加。

依據競爭排擠原理,便可預期共棲物種有顯著不同的棲位。而環境的複雜性表示枝葉層高度的多樣性,枝葉高度多樣性隨著枝葉層數遞增,也隨著三個垂直層(0~0.6m, 0.6~7.6m, >7.6m)的枝葉生物量的勻度增加而遞增。枝葉層高度多樣性和物種多樣性一樣,均隨著豐度(枝葉層數)和勻度的增加而遞增。

20-8.生態演替常被比擬成生物的發育,即盛相生物群集常被比擬成一種超級生物,一般認為克里門茲是此種觀念最早的提倡者,格里森為最早反對這種事生物群集為一種超級生物的觀念之學者。格里森提議物種是相互獨立分布的,分布上的大部份重疊是巧合的結果,相互間無依賴關係,大部分現代生態學者的看法是類似格里森。課本兩圖的物種依某種環境梯度分布,哪一個圖比較支持超級生物的生物群集看法?另一個圖又是如何支持格里森的生物獨立觀?

圖一比較支持克里門茲的說法,因為在特別的環境梯度下都會有某一下數量或繁衍力較強的生物,這種生物在此地通常會是適應最好的,幾乎沒有任何生物能消滅他們,為一超級生物。而圖二則比較支持格里森的說法,在圖二中 a、b、c、d 四種生物均有自己適合的環境梯度,彼此並沒有互相影響,彼此的增加減少並不會影響到其他的數量和密度,且彼此的分布也都是隨機分佈,並沒有某一些因為其他物種影響而使棲地的範圍變小或變大,為彼此互相獨立的。

20-9.在地球史中,物種因應氣候的變遷誕生與滅絕,過去大滅絕事件造成超過 90%物種的消失。這種生物變遷如何提示極盛相生物群集組成上長期的穩定?

極盛相群集是指在新擾動發生之前,演替往往趨向導致維持著穩定生物群集的族群。而大滅絕事件就是一個新擾動,所在一個新擾動發生前,這個地區一定有著長期的穩定狀況。

20-10.演替似乎會朝向可預期生物群集與生態系的結構之變遷。試預期一個經常遭受擾動的生物群集/生態系,與一個大體上未受擾動的生物群集/生態系的特性。試問你(妳)對增加中的人口造成生物圈的任意擾動有何預期?試問中度擾動假說如何協助你(妳)的答案?

一個生物群集或生態系因為有許多理由而可以穩定,其中之一就是沒有擾動。譬如,出現於深海的底棲生物群集在恆定環境下,一段長久的時間可能處於穩定。不過,缺乏擾動則較不會有所改變。一個地區受到擾動或產生新基質後,植物群集和動物群集所經歷漸進的改變,其實就是復原受擾動而中斷的演替。演替中生物群集的改變,幫擴物種多樣性的增加和物種組成的改變。

自然界的變遷與生命受到各種擾動是常態的現象。研究者在任何時間與空間所做的觀察,皆為該生命在其延續演化期中的一個點。生命在變遷與擾動中適應與存活。規畫者要了解長期地景變遷(地殼上升,氣候變動、自然沖蝕率,土壤發育)及短期地景變遷(人類土地利用樣式,各種人為擾動之結果)的過程與造成的影響。短期地景變遷也受到自然力(如草原或森林之火)等生態過程的影響,而可能大幅度改變植群演替的現象,規畫者要保育自然更新過程及定期監測其變遷。國家公園經營者要了解園內的群落與地景層級的變遷,但是自然群落的植群類型各有其變遷的速率,而此動態變遷又影響地景空間的配置樣式,這些差異會影響保育計畫之成敗。例如皆伐地與火災跡地的保育計畫應有區隔,視其他生態條件來釐訂保育其生物多樣性。

自然擾動(擾動非干擾,干擾有負面的主觀認定,而擾動為自然現象,為較中性名詞)的種類繁多,如地震、火、洪氾、暴風、豪雨、乾旱、土石流、火山爆發等等物理現象外,尚有其他如動物及其他生命造成的擾動,如昆蟲大發生,疾病蔓延等。任何生物多樣性保育措施

必得先了解擾動的生態意義，而不能只看到擾動造成人為觀點考量下的人命喪亡與財產喪失，及可經濟利用資源之減損。

人類擾動造成的全球環境變遷（如酸雨），對生物多樣性保育之成效則有待評估，而此屬於生物多樣性之層級（生態系或地景系多樣性）之較長期之保育問題，應以長時間概念來思維。

## 第六章、應用生態學

問題：

7. 1. 舉例說明台灣的廢棄物管理系統。(王瑞香, pp.20-24)
8. 2. 說明台灣水文循環及水資源的問題。(王瑞香, p.123)
9. 3. 舉例說明資源再循環的問題。(王瑞香, pp.141-144)
10. 4. 以補助-壓迫模型說明人類干擾對自然環境的衝擊。(王瑞香, pp.161-164)
11. 5. 舉例說明遺傳工程對生態的影響。(王瑞香, pp.237-239)

-----  
Chapter 21 Landscape Ecology (Molles, 2002)

### 第二十一章 地景生態學

將地景 (landscape) 與生態 (ecology) 兩個概念予以結合成「地景生態學(Landscape Ecology)」的是一位德國生物地理學家 C. Troll 於 1939 年提出的。雖然地景生態學的研究出現已有數十年，但一直到 80 年代，才逐漸發展成國際學術上公認的一門新興生態學科，其主要特徵是以較大的時間、空間尺度來研究生態學及真實世界上的土地問題，包括研究地景格局 (landscape patterns)、生態區塊 (patch) 間的互動、空間異質 (spatial heterogeneity) 研究與人類活動影響生態過程的管理，目前並已廣泛應用到環境教育與保護、土地利用規劃、森林經營管理及旅遊規劃等。

地景生態學的研究，是需要學科間科際整合的，它包含植物學、動物學、動物行為學、地理學、地景建築、環境規劃等學科。其學科統整的主要操作做法，是將空間（人類干預之下的土地利用狀況）及時間（生態環境的變遷過程）的概念相結合，來合理解釋「社經－生態」的微妙機制。

21-1.地景生態學與生態系及群集生態學有何不同？生態系生態學家對森林會提出什麼問題？若群集生態學家面對同一個森林會提出什麼問題？現在，地景生態學家又會對一個森林地景提出什麼問題？

**地景生態學**被生態學家定義為研究地景結構與演變過程的科學。地景生態學所注重的組織尺度，是位居群集生態學和生態系生態學家所揭櫫之尺度之上。對一個地景生態學家而言，地景是由數個生態系所組成的異質區。某地景生態系中往往形成視覺上明顯可識別的許多區塊。這些區塊都被稱為地景要素。地景生態學家研究地景結構，過程和變遷；**生態系生態學家**所研究的是生物與環境間相互作用的關係；**群集生態學**所研究的是生活在某一特定地區內，生物群集的相互作用。面對同樣的一片森林，各方所提出的問題如下：

**地景生態學家**：森林的面積，形狀，組成，涵蓋的面積將會對森林的地景過程造成什麼樣的影響呢？

**生態系生態學家**：森林裡所居住的生物和整個森林有著什麼樣的相互作用呢？

**群集生態學家**：這些生活在森林裡面的各種生物所存在的互動關係又是什麼呢？

21-2.農業地景內之森林區塊的「面積」會如何影響棲息於森林邊緣之群集鳥物種的比例？而區塊面積又會如何影響森林內部之鳥類的存在？

棲境區塊的面積影響族群量和密度兩者。一個棲境內的總族群量隨棲境的面積而遞增。但是，族群密度隨區塊面積的增加而遞降。因此，雖然大棲境區塊比小棲境區塊能供給較多的個體數，但大區塊內的族群密度反而較低。在課本中則以蝴蝶作為實驗例子作測試，證明

了地景結構影響了局部族群的存續。

21-3.下圖中綠色區域代表環繞著農村的破碎森林區塊。地景 1 和 2 之森林總面積相同。試問哪一個地景的森林內會有較多的物種？並申述其理由。

地景 1 會有較多的物種。

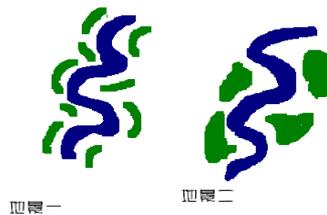
因為地景 2 是以比地景 1 小的區塊所組成的破碎地景，而生活在地景 2 的動物必須移動更遠的距離，才能找到交配的對象、食物與保護，使得生活在其中的動物產生下一代的機率變低了。

21-4.地景內森林區塊的形狀如何影響林緣棲境內鳥種的比例？同樣的，又如何影響森林內部鳥類的存在？

(1) 棲境的破碎化影響族群的移動，越破碎移動率越低，移動距離越長；而越不破碎的棲境則相反。因此較破碎的棲境所含鳥種比例較低，而較不破碎所含鳥種比例較高。

(2) 棲境區塊的面積影響族群量合密度兩者。一個棲境內的族群總量隨棲境面積的增加而遞降。因此，大棲境內比小棲境能供給較多的個體，而相對大區塊之族群密度較低。所以區塊較大者，鳥類總族群量較高，而相對族群密度較低；小區塊則相反。

21-5.解釋下列保護濱岸森林區塊的方式，下列兩個地景面積的森林總面積相同，但形狀不同，試問哪一地景較有優勢的林緣物種？



地景一

因為它具有較多的區塊(在同面積時)，所以區塊間的分隔奇異度就會相對的提高，在不同的區塊間有不同的地形景觀與其性質，所以生存於地景一的物種，他的相對歧異度也會較高，在此環境下歧異度較高的物種再相互繁殖可再繁演出更為優勢的物種。

21-6.試問本書第三篇所討論的族群與關聯族群的觀點有何差別？（提示：試考慮此兩個族群對空間關係的觀點）

族群：棲息在**一特定地區內**，單一物種的一個群體

關聯族群：眾多物種的族群分布**空間孤離的區塊內**，在這些區塊中的個體有相當量的進出，在這些區塊間的各個次族群便組成一個關聯族群。舉例來說，在美國西南部和北墨西哥的孤離山脈中的沙漠大角羊群，他們在山嶺間的往來移動相當頻繁，這樣一個沙漠大角羊的次族群，分布在南加州這樣的沙漠區，即構成了一個關聯族群，個體在這些次族群間的移動速率明顯的影響地景內一個物種的延續。

21-6.試問本書第三篇所討論的族群與關聯族群的觀點有何差別？（提示：試考慮此兩個族群對空間關係的觀點）

1. 生態學家為了探索生態系中某種生物和環境之間如何互相影響，常從調查該種生物數量的多寡和變動（即從調查該生物族群大小）著手。
2. 族群是由同一時間裡，生活在「同一環境」的同種個體所組成。

3. 3. 族群中個體的數目會由於出生而增加、死亡而減少，也可能由於遷入、遷出而改變；所以出生、死亡和遷移是影響族群大小的因素。生、死和遷移在生物界是很普遍的現象，因此，群中個體的數目經常在改變。有時，族群的大小可以日復一日、年復一年的保持不變，這是由於出生、死亡、遷入或遷出的個體數，恰好互相平衡。在一定區域內，族群不可能漫無止境的增大，因為這一地區能供應生物所需的食物有限。任何地區能供養生物族群的個體數目，就是該地區的負荷量。

關聯族群：

棲境區塊的面積、數量及孤離度，影響生物個體於潛在適宜棲境間的移動。眾多物種的族群分布於空間孤離的區塊內，其區間之個體有相當量的進出。分布在這些區塊間的各次族群(subpopulation)便組成一個關聯族群(metapopulation)，故個體在這些次族群間的移動速率明顯地影響地景內一個物種的存續。

21-7.地景內區塊位置如何影響生物個體在棲息區塊之間及在該關聯族群的部分之間的移動？然後，在以問題5中假設的地景，哪一個較能促進森林區塊間生物個體的移動率？你能想到何種狀況下，可以減少生物個體在整個地景內的移動嗎？(提示：考慮族群內之個體受主要接觸感染病原菌傳播之可能威脅)。

地景的結構，如：棲境區塊的面積、數量及孤離度，影響生物個體於潛在適宜棲境間的移動。眾多物種的族群分布於空間孤離的區塊內，其區間之個體有相當量的進出。分布在這些區塊間的各次族群(subpopulation)便組成一個關聯族群(metapopulation)，故個體在這些次族群間的移動速率明顯地影響地景內一個物種的存續。

地景二較能促進森林區塊間生物個體的移動率，因為個體移動比例隨區塊的面積加大而增加，雖然其平均移動距離隨區塊的面積加大而減少。當在一地景中，若某一地區並未受到病原菌侵害時，則生物為求生存會減少移動避免其威脅。

21-8.利用碎形幾何學和生態棲位的概念詮釋為何森林的數冠層容納的掠食性昆蟲種數多於以昆蟲為食的鳥類種數。假設掠食性昆蟲種數和以昆蟲為食的鳥類種數受到限制。

利用碎形幾何學和生態棲位的概念可知，由於物種皆受限制，而由昆蟲為食的鳥類種數做粗淺估計後，可得知在一個區域內，其昆蟲數會多逾期鳥類數種。

21-9.如米爾恩(Milne)對白頭海鷗及藤壺的比較分析，說明了體型不同的生物與環境的相互作用有非常相異的空間尺度。以此想法考慮迪芬多佛(Diffendorfer)和他的同事(1995)所作的棲境破碎化對小型哺乳類，移動樣式的影響研究。試思考他們的試區面積(參照 18.10)。若企圖改變此面積，會可能影響草原內鳥類的移動？而他們的面積變更如何地影響土棲性甲蟲的移動？

他們的試區範圍由大至小分別是 50m x 100m、12m x 24m、4m x 8m、這樣的大小，對小型哺乳類動物而言，因為牠們的天生的移動能力並不強，所以移動範圍並沒有很大，即使是最小的試區範圍，牠們也要花費許多時間來移動，所以棲息地越破碎，牠們的越難找到配偶，食物，還有保護，因為牠們在短時間內沒辦法橫越棲息地與棲息地之間的障礙，因此牠們要花更多時間來移動，移動距離也因此越長，可是對鳥類來說，這樣的試區大小，並不會讓牠們難以通過棲息地與棲息地之間的障礙，因為一隻鳥的飛行範圍很大，牠們在短時間內就可以飛躍棲息地與棲息地之間的時間，因此對鳥類移動影響應該不會太大，仍然是移動範圍相當大，在各個棲息地中生活，若要影響鳥類移動，則需要更大的範圍才能影響，若是遠超過鳥類短時間所能移動的距離，比如說幾十公里，則才會有和小型哺乳類動物一樣的影響出現。而甲蟲類移動速度很緩慢，在移動橫越棲息地與棲息地之間的障礙時，很可能就在移動的過程中死亡，移動的速度一慢，就有可能將自己暴露在危險之中，因此移出棲息地的甲蟲，生存

率並不高，所以在小試區內的甲蟲可能都會留在原處，而因為試區很小，所以牠們的活動範圍變的很小，但是如果能夠移出小小的試區棲息地的甲蟲，牠的移動距離會大大超過其他的甲蟲。

21-10.動物的活動如何影響地景的異質性？你可以用河狸或是人類的活動來當作你的模型。你覺得動物活動對地景異質性的影響與中度擾動假說有何相似點？哪一個考慮到擾動對物種多樣性的影響？

- 1.以人類為例：人類為了求取更多之農地，會砍伐或是將森林燒掉，如此地景將由眾多之天然景觀趨向單一之農田景觀。
- 2.兩個學說都講求「均勢」，中度擾動學說說明的是量的擾動將有助於生物多樣性的發展，而過量或過少之擾動將不利生物多樣性。而過多或過少之動物活動同樣會對地景異質性造成不利的影響。
- 3.中度擾動學說。

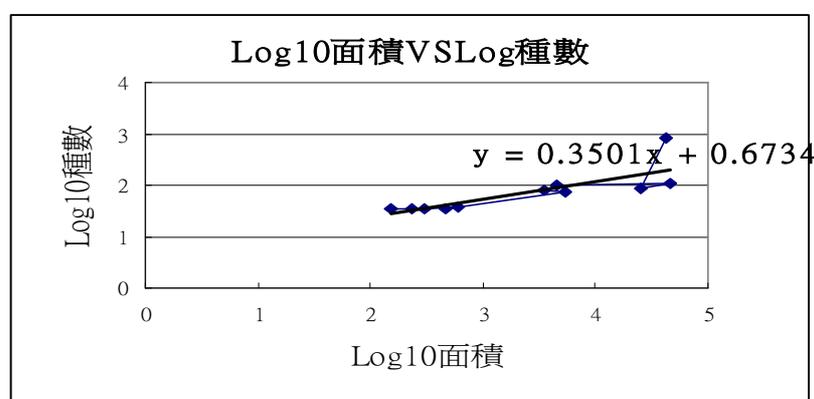
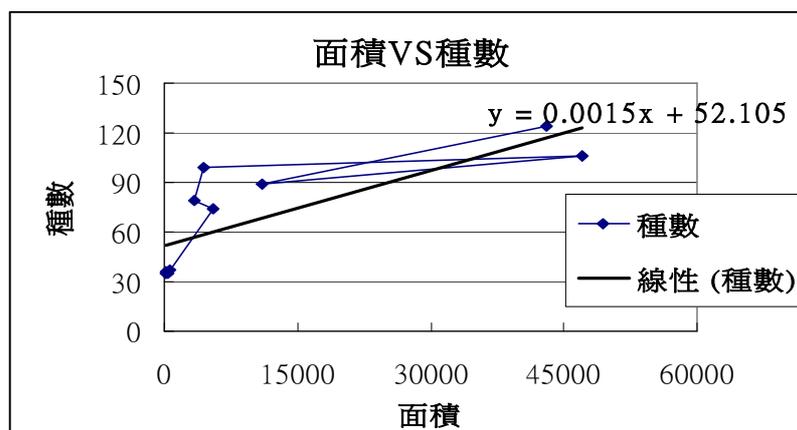
21-10.動物的活動如何影響地景的異質性？你可以用河狸或是人類的活動來當作你的模型。你覺得動物活動對地景異質性的影響與中度擾動假說有何相似點？哪一個考慮到擾動對物種多樣性的影響？

河狸是藉著咬斷樹木，在河道興建水壩和淹沒周圍環境的方式改動了地景。河狸築的水壩能增加地景中溼地的範圍、改變集水區的水文控制情境、及網羅留住水中的沉積物、有機質和養分等多種功能。他們選擇性的切斷樹木，增加了植物群集的區塊性，並減少其可供糧食之樹種的數量。這個作用增加了地景內數個新的生態系。動物活動對地景異質性的影響與中度擾動假說，兩者間最大的相似，就在於動物活動確實改變了地景，而擾動也可以對環境造成極大的改變，二者都可能在地景內建立起新的生態族群。兩種模式當中，環境都不斷的在改變，包括了動物（如河狸）和非動物性（火、颶風、冰暴等）的擾動。中度擾動假說考慮了包含了非生物性在內的因素，故對於物種多樣性的評估比起前者要來的周詳，考慮到擾動對於生物多樣性的影響。

22-1. 下表是東印度群島的面積和鳥種數資料 (Preston 1962a) :

島嶼	面積	Log <sub>10</sub> (面積)	種數	Log <sub>10</sub> (種數)
古巴(Cuba)	43000	4.633	124	2.903
松林島(Isle of Pines)	11000	4.401	89	1.949
伊斯帕尼奧拉(Hispanuola)	47000	4.672	106	2.025
牙買加(Jamaica)	4470	3.650	99	1.996
波多黎哥(Puerto Rico)	3435	3.536	79	1.898
巴哈馬(Bahamas)	5450	3.736	74	1.869
維爾京群島(Virgin Islands)	465	2.667	35	1.544
瓜德羅普(Guadalupe)	600	2.778	37	1.568
多明尼加(Dominica)	304	2.483	36	1.556
聖露西亞(St. Lucia)	233	2.367	35	1.544
聖文生(St. Vincent)	150	2.176	35	1.544
格瑞那達(Grenada)	120	2.079	29	1.462

上表之數據用兩種方法表示：直接之面積與物種數，及經過對數轉換的轉換值。試以上表之資料作物質與面積的關係圖。以面積為橫軸，物種數為縱軸。先以直接測值作圖，再以對數值作圖。試問哪一種關係比較好？



由以上兩種表示法顯示，對數表示法的圖形更能夠表現出種數和面積的關係。而且在經過對數轉換後的各點的分布更佳的符合其所代表的直線方程式。相對的，未經過對數轉換的數據較為分散。雖然也可以畫出一條直線並取得其線性方程式，但誤差值較大，數據所標示出來的結果較無說服力。

22-2. 參考圖 22.5 麥克阿瑟與威爾森 (MacArthur and Wilson 1963) 用來表示孤離度對島嶼物種豐度的影響。利用詳細的太平洋海圖，找到新幾內亞。然後，在地圖上儘可能標出新幾內亞四周近、中、遠島嶼的位置。這樣你有距離的概念。試請問近、中、遠距離的島嶼的物種數如何支持島嶼的孤離度會減少物種豐度的假說？

一座島嶼的孤離度與其物種數常呈現負相關。麥克阿瑟與威爾森 (MacArthur and Wilson 1963) 發現孤離性會影響太平洋群島上的鳥多樣性。圖 22.5 中，利用詳細的太平洋海圖，找到新幾內亞。然後，在地圖上儘可能標出新幾內亞四周近、中、遠島嶼的位置。我們可以知道若島嶼面積相同，距離新幾內亞越近的島嶼有越多的物種數。而我們如何以近、中、遠距離的島嶼的物種數支持島嶼的孤離度會減少物種豐度的假說？島嶼上的物種豐度可視為移入和滅絕之間的動態平衡。島嶼生物地理學的平衡模式認為，移入率和滅絕率間的差異決定島嶼上的物種豐度。島嶼生物地理學的平衡模式假設，抵達島嶼的物種移入率主要是自移入來源的距離所決定。該模式假設，島嶼上滅絕率是由島嶼面積所決定。島嶼生物地理學平衡模式的預測，已由佛羅里達紅樹林島嶼及瑞典耶爾馬倫中新生島嶼上物種變動的觀察與拓殖的研究所支持。

22-2. 參考圖 22.5 麥克阿瑟與威爾森 (MacArthur and Wilson 1963) 用來表示孤離度對島嶼物種豐度的影響。利用詳細的太平洋海圖，找到新幾內亞。然後，在地圖上儘可能標出新幾內亞四周近、中、遠島嶼的位置。這樣你有距離的概念。試請問近、中、遠距離的島嶼的物種數如何支持島嶼的孤離度會減少物種豐度的假說？

圖 22.5 中距離新幾內亞不到 800km 的群島是以金黃色點表示，距離超過 3200km 的群島以紅點表示，距離介於此兩者之間的群島則以藍點表示；由圖上我們可以明顯的發現接近新幾內亞的諸島比中等或遠離的諸島，其物種數較多。由此可知一座島嶼的孤離度與其物種數常呈現負相關。

22-3. 我們討論了戴蒙德 (Diamond 1969) 如何透過對比 50 年前的調查島嶼之鳥類資料和他自己的鳥類資料，確定加州的海峽群島的物種移入和滅絕。除去資料不全的聖米格爾島 (San Miguel) 和聖羅莎島 (Santa Rosa) 外，戴蒙德的資料顯示，從 1917 年到 1968 年間，加州海峽群島平均有 6 種鳥滅絕，5 種鳥新移入。戴蒙德認為他的物種移入和滅絕種可能低估了實際的速率。試解釋他的比較研究數據是否會造成低估？

移入率和滅絕率會隨著島嶼的孤離度與面積來決定，而物種種數大約沒變的原因是移入和滅絕數大約相等，因為一個島嶼的移入和滅絕會形成一高度的動態平衡，會時常的變動，而以一靜態時的數據去相比，會造成了低估了變動的速率。

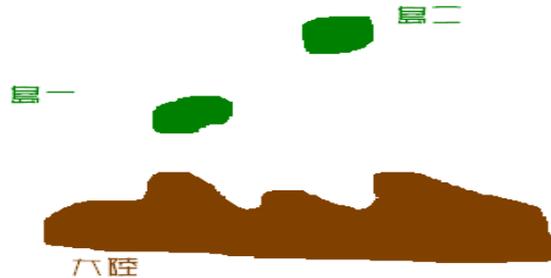
22-4. 戴蒙得的估計物種移入數等於滅絕數(為 6:5)。這滅絕數與移入數幾乎相等的結果是否與島嶼生物地理學平衡模式一致？試解釋。

島嶼生物地理學平衡模式所定義之「移入率」新種抵達某島速率，「滅絕率」物種在該島上滅絕的速率。因此當移入率與滅絕率兩條線相交處是該島嶼動態平衡的物種數。所以戴蒙得所估計物種移入數等於滅絕數符合島嶼生物地理學平衡模式。

22-4. 戴蒙德(1969)的估計物種移入數約等於滅絕數(為 6:5)。這滅絕數與移入數幾乎相等的結果是否與島嶼生物地理學平衡模式一致呢？試解釋。

是的。不同種類的生物，因為其生物能力(「移殖力」[3]和「持續力」[4])的差異，對「島嶼效應」[5]的影響各有不同。移殖力較高的物種，諸如鳥類和植物類，距離大陸的遠近的影響就顯得薄弱。持續力高的生物，諸如蜥蜴類和植物類，維持生活的需求較低，就比較不會受到島嶼面積的大小所影響。

22-5. 假設你將研究諸島的鳥類群集，該兩座島的面積相同但是離大陸洲的遠近相異，根據島嶼生物地理學平衡模式哪一座島嶼較有較高的物種移入率，島嶼生物地理學平衡模式對於兩座島的相對滅絕率又是如何？



島一它距離大陸較近，應該有較大的物種遷移率，島二它距離大陸較遠，所以移入率不如島一，當兩島於繁衍一陣時期後，島一島二與大陸間的物種互相移換，其中島一位於島二與大陸之間它的相對複雜度將高於島二，更證明出移入率是島二較為高，而其滅絕率，與物種複雜度有關，由上推論島一的複雜度高於島二，所以滅絕率島二將會比較高

22-6. 現在假設你將研究右圖中諸島的鳥類群集。這兩座島距離大陸洲等遠，但是其面積不同，根據島嶼生物學地理平衡模式，此兩座島的相對移入率如何？哪一座島嶼的滅絕率較低？試解釋。

根據圖 22.9 可以預測(1)島嶼較小者有較高的滅絕率(2)離拓殖者較近的島嶼有較高的移入率(3)小又孤立的島嶼上具有低物種數(4)大又近的島嶼上具有高的物種數(5)小島的近島移入率大於大島的近島移入率。所以根據以上的資料，我們可以推測相對移入率是島 2 > 島 1，滅絕率較小的是島 1。

22-6. 現在假設你將研究右圖中諸島的鳥類群集。這兩座島距離大陸洲等遠，但是其面積不同，根據島嶼生物學地理平衡模式，此兩座島的相對移入率如何？哪一座島嶼的滅絕率較低？試解釋。

在島嶼上和大陸洲上破碎不連續的棲境內，物種豐富度隨面積遞增與隨孤離度遞減。面積大的海洋島嶼比小島嶼可容納大多數生物群的更多物種。

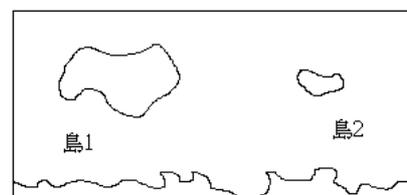
抵達島嶼的物種移入率主要是自移入來源的距離所決定。這兩座島距離大陸洲等遠，其物種移入率相當。

島嶼上的滅絕率是由島嶼面積所決定，大島能容納的物種比小島嶼多，物種間的競爭性與同數物種的小島比較來得低，因此滅絕率較低。

22-7. 請複習解釋熱帶地區物種豐富度比溫帶與高緯度地區的物種豐富度較多的主要數個假說。其中每一個假說是如何闡明熱帶地區、溫帶與高緯度地區的種化作用和滅絕關係？

(1)「擾動後時間假說」(time since perturbation hypothesis) - 熱帶物種較多是因為熱帶較古老，且擾動頻率較低。且其有較長時間進行種化(speciation)，較低的擾動頻率減低滅絕率。

(2)「生產力假說」(productivity hypothesis) - 熱帶是地球上最多樣的環境，其生產力也高，故造成物種豐富度。生物能分配的能量多，專化的消費者會又較大的族群，相對的其滅絕機會較小族群為低。



(3)「環境異質性假說」(environmental heterogeneity hypothesis)－熱帶有較多物種是因為他的環境異質性遠高於溫帶與高緯度地區，其中某些物種會受到更多物種存在而限制其棲境之利用。

(4)「合適性假說」(favorableness hypothesis)－高緯度環境的溫度差異遠大於熱帶環境，而許多生物並不能適應之，故物理上極端的環境限制生物多樣性。

(5)生態區域寬廣度(niche breadth)與物種間的交互作用(interspecific interactions)－熱帶物種受制於生物因素甚於環境因素。

熱帶物種受到物種間的交互作用之影響甚於物種內的交互作用之影響。熱帶物種的生態職位的重疊比較高緯度地區的物種之生態區位重疊多，故熱帶物種間的競爭較為劇烈。熱帶物種專化度較高，即其生態職位較窄，因此其間的競爭低於高緯度的物種。熱帶物種較會受到掠食者、寄生生物和病原體的控制。和溫帶物種相較，熱帶物種有較多的共生交互作用。總結：熱帶物種豐度較高是因為處於較高的種化率及或滅絕率。

22-8.解釋種化率和滅絕率如何受到大陸面積的影響。你的解釋有何證據支持？為何面積對種化率和滅絕率的影響，會和熱帶物種豐度筆溫帶及高溫地區豐度較高關？

(a) 大面積的大陸，必有更多庇護所可供逃避環境擾動而存活下來，大活動範圍有較大族群量因而降低滅絕率，而地理因素，大面積大陸提升種化率。

(b) 卡爾、佛萊薩的檢驗可支持之。

(c) 通常越往熱帶緯度越低之處，其大陸的面積也越大，因此提升種化率降低滅絕率。

22-9.里克萊夫斯(Ricklefs 1987)指出，物種豐度與物種組成的許多大規模比較，無法解釋局部性的過程(例如競爭或掠食)。里克萊夫斯認為歷史性和地理性的差異，在區域性生物區系留下獨有的特徵。澳洲的哺乳類動物群(更格盧鼠、無尾熊、鴨嘴獸)，應該是最好的獨特特徵之例子。除了局部地區的過程外，歷史性和地理區如何綜合，造成了這一個獨特的哺乳類動物群？

直至一億年前，地球上的哺乳類種類漸漸增多，與現代的單孔類、有袋類、胎盤類哺乳類動物相約。地球不停在變動，從一塊大陸地開始分裂開始，分裂出來的許多塊陸就能讓更多的動物棲居在陸地上。陸地第一次分裂，是將南北分隔，北美洲和歐亞大陸首先脫離於其他地區如南美洲、非洲、澳洲、南極洲；然後，非洲又從南半球陸地脫離出來，印度又與此同時脫離開來。依據〈化石〉記錄，有袋類先於胎生類，在七仟至一億年前。有袋類遍佈地球之各地，往後幾百萬年內，兇殘的胎生類出現，將有袋類吃食殆盡。而且七仟萬年以來，各洲漂移，只有澳洲不再與其他大陸相連。因此，在 1770 年庫克船長登陸澳洲，發現哺乳類皆有袋類，袋鼠也因此成為澳洲的代表。也就是因為大陸飄移，所以在其他的大陸上的有袋哺乳類都被其他物種競爭給淘汰掉了，但是澳洲得天獨厚的與其他大陸遠遠相望，其他的物種不會與澳洲本土的來競爭，因此澳洲得以保有自己的特有的哺乳類動物群。

22-10.本章所舉區域性與緯度變異的物種豐度大的部分例子，都是陸域的。是考慮海洋生物區域的區域性之變異。就像陸域的鳥類一樣，魚類是研究最多的海洋生物之一。莫伊耳與切赫摘錄的下列的魚種豐富種類(見表)，你可以看到，兩邊海岸的魚種豐度皆向北遞減。然而，太平洋岸的魚種豐度一般較多，這對比釋需要靠歷史性與地理性層次來解釋的另一種情形。試用海洋生物學、海洋地理學、魚類學領域的資訊，解釋這物種豐度的比較。

隨著緯度越高，陽光之照耀也隨之減弱，而能量之減少，也讓整個生態系趨向單純化；另一方面，在接近極高緯度之地，並沒有大陸棚之存在(北極是浮冰，南極是南極洲，上覆萬年冰層)，而海洋中之物種，大多數皆位於大陸棚(大陸棚提供了良好的食物來源與棲地)，在這兩個前提之下，緯度越高則魚種越少。

而太平洋岸的魚種豐度較高，則可能有以下原因：太平洋之總面積較大，而且在中央有不少島群之存在，隨著島群之存在，大陸棚也在此出現，因為大陸棚較多，所以魚種在太平洋較多。海洋中生態系之生產者為浮游植物，太平洋擁有較多位於熱帶之大陸棚，較有助於浮游植物之生長，另一方面，這些熱帶之大陸棚也提供了形形色色之熱帶魚生存之空間(熱帶魚多色彩鮮豔，體型不利於行動，為在珊瑚礁中生活之演化結果)

23-1. 生態學家現在面臨著研究全球生態學的挑戰。人類在改變全球環境的明顯角色，使得我們有必要去認知地球運作的有如一個全球系統，但這方面的研究方式與傳統的生態學研究顯然不同。全球生態學研究與諸如種間競爭或森林演替的研究間之主要差異是什麼？這些差異如何影響全球尺度研究的設計？

全球生態學所研究的尺度是所有生態學裡面最大的。全球生態學的研究是把整個地球視為一個生態系統並對這個生態系統進行研究的工作。他們所研究的還包括了地球的氣候，能量等對地球的生態的影響。

種間競爭或森林演替的研究並不包括氣候及能量等無形物質。他們只對生物進行研究。研究生物體檢的交互作用及對整個生態系的影響。

這些差異讓全球生態學學家們在設計實驗和研究方向時，必須對氣候，能量的傳導等的因素加以考量。在現實的生態系裡，許多因素如能量的傳導等等很多其實是沒有所謂的影響因子的。因此在研究的設計上其困難度大大的增加了。例如聖嬰現象等。造成此現象發生的原因並不是生物體本身。所以以目前科技的技術是沒有辦法對此現象加以控制的。可是此現象對環境的影響十分的大。因此全球生態學學家只能對他加以研究以期盼能儘量減少其對環境及人文社會的破壞。

23-2. 地質學家、大氣科學家與海洋學家已在進行全球尺度之研究有些時日了。這些領域的資訊在全球生態學研究擔任什麼角色？為何地球生態研究一般是以跨領域團隊進行？生態學家如何在全球研究擔當有用的角色？

合作研究網有助於全球生態學。目前急速的氣象變遷可能性，例如：聖嬰現象、固氮量與溫室效應…等，皆對科學界具有莫大的挑戰，而這些並非個人所能完成，或非單一科學領域所能解析的。全球變遷的複雜性與大尺度，需要的科學研究要靠多領域、國家性與國際層次間的團隊。目前從事全球生態問題研究的科學界國際網路，所強調的是資訊共享與團隊合作。

以地質學家、大氣科學家與海洋學家為例。地質學家的任務是進行有關污染而造成地質的改變、沙塵暴的影響、全球地形的改變、地震、地層下陷…等有關議題。大氣科學家的任務則是研究大氣組成的變遷、氣象與氣候、溫室效應、聖嬰現象…等大氣科學相關議題。海洋學家則必須研究大氣與海洋的關係、珊瑚白化現象、水污染及石油外洩、海洋生物之物種變遷與人危害…等課題。

而對於研究全球尺度的生態學家而言，不只需要科學家發展與利用新工具與方法，例如破碎幾何學、遙測衛星等。更需利用已知之知識去研究全球生態發展以助於了解並尋求改進，來適應這部斷變遷的地球。

十年前，超過 178 個國家代表齊聚理約熱內盧，壁畫如何保護地球資源。而今，另一次地球高峰會議「Rio+10」在南非約翰尼斯堡舉行。七個不同領域的科學家評估了地球的情況。

科學家	任務
E.O. 威爾遜	社會生物學家
珍·魯伯臣柯	海洋生態學家
薛利·羅林	大氣化學家
衛斯·傑克遜	作物基因學家
里察·巴伯	海洋學家
西奧·科爾本	動物學家
海爾穆尼	環境生物學家



嬰與女嬰如何影響北美洲、南美洲與澳洲的降水量？

當聖嬰發生時，東熱帶太平洋的海面遠較平均溫度暖，東太平洋的氣壓低於平均氣壓，綜合暖海面溫度與低海面氣壓促成東太平洋形成暴雨，增加了北美洲與南美洲大部分地區的降水量。而西太平洋海面較平均氣溫低，氣壓高於平均氣壓，此條件為西太平洋的大部分地區（含澳洲）帶來乾旱。而東熱帶太平洋在海面溫度與平均氣壓高的時期被稱為女嬰，女嬰會為南美洲與北美洲帶來乾旱，而為西太平洋帶來比平均量高的降水量。

23-4.回顧聖嬰南方震盪顯著影響全球族群之證據。考量在第 17、18 章所討論的對陸域初級生長與分解速率之物理控制，聖嬰南方震盪可能如何影響澳洲或西南美洲這些生態過程？如何驗證你的想法？

在海域方面，聖嬰南方震盪造成西南美洲附近海域海水溫度升高，使得湧升流停止，而湧升流所供給的養分也停止，降低浮游生物的初級生產減少了對海域食物網中消耗者之食物的供應，使掠食的族群下降。聖嬰期間（1982-1983）秘魯海岸三種海鳥由 601 萬隻下降至 33 萬隻。

在陸域方面，聖嬰南方震盪造成澳洲降雨量減少，使得初及生產量下降，使食物網能量供應受影響，造成物種死亡。聖嬰期間（1982-1983）引發的乾旱造成大赤袋鼠的高死亡率。

23-4.回顧聖嬰南方震盪顯著影響全球族群之證據，我們在本章的討論大都集中在聖嬰南方震盪對族群的影響，考量再第十七章與第十八章所討論的對陸域初級生長與分解速率之物理控制，聖嬰南方震盪可能如何影響澳洲或西南美洲之這些生態過程？你如何驗證你的想法？

1.許多植物不長建立新的幼苗群，在乾旱與半乾旱地區，短暫的植物建立尤其普遍。2.可由大赤袋鼠幾乎分布在整個澳洲的乾旱和半乾旱內陸得知，大赤袋鼠的分布範圍，是偶有潮濕期之間有大乾旱的地區，大赤袋鼠的繁殖生物學與一年間內的季節無關，但對環境條件特別是增加降雨量及族群生產量的改變反應迅速。3.聖嬰對澳洲和南美洲的氣候影響是一樣的。聖嬰帶來了乾旱，由於聖嬰南方震盪，澳洲大多數地區是乾溼期交替，此環境深深地影響動物與植物族群。

23-5.在本章，我們概述了人類如何加倍生物圈的固氮循環，在 15 章我們探討了南西·詹森的研究，探討施肥對菌根與禾草間共生關係之影響，生物圈固氮循環增加，特別是由雨水沉降部分，類似一項全球規模的施肥試驗，由詹森的研究結果推論，增加固氮供應，如何影響菌根菌與植物間的關係？如何驗證你的想法？

詹森的研究結果，大藍莖草在未施肥感染菌根中產生較多的花，施肥的土壤中有較少的莖產量，結論就是植物會在未施肥的感染菌根中獲的較多的利益

固氮菌可以幫助植物吸收氮肥，人類所施加的氮肥亦可為植物所吸收，探討增加固氮供應，如何影響菌根菌與植物間的關係可以做以下的測試

A 組 無菌土+固氮菌+共生植物(花生)

B 組無菌土+共生植物(花生)

由 AB 試驗並對照詹森的研究結果..可知 A 組植物生長應較為旺盛

C 組 無菌土+氮肥 +共生植物(花生)

D 組 無菌土+共生植物(花生)

由 CD 試驗並對照詹森的研究結果..可知 C 組植物生長應較為旺盛

A 組 無菌土+固氮菌+共生植物(花生)

C 組 無菌土+氮肥 +共生植物(花生)

由 AC 試驗並對照詹森的研究結果..可知 A 組植物生長應較為旺盛

所以固氮的作用分為化肥與固氮菌固氮作用，其中固氮菌作用的較為對植物有利。

23-6.就如我們再第十八章與第十九章所見，氮的有效性似乎控制數項生態系過程之速率。氮

添加如何影響陸域、水域與海洋環境之初級生產與分解速率？你如何能驗證你的想法？地理區之比較在你的研究可能擔當什麼角色？

氮對生物的結構及功能上皆極為重要，是重要的生物分子，例如胺基酸、核酸、葉綠素和血紅素的組成，且在第十八章當中，藉著格拉內利所做的海洋初級生產率的營養限制的試驗，我們可以知道其限制性的營養是氮，且整個研究當中都有氮的限制性，生態環境中循環的所有氮，都是經由生物固氮作用或閃電作用進入這些循環的，因此氮對環境的影響可藉由固氮作用、脫氮作用的大小來評估。固氮作用發生於陸域與水域環境的好氧條件下，固氮物種氧化糖類以取的所需的能量，固氮作用也可經由閃電所產生的高壓與高能量的物理過程而發生。氮亦可經由脫氮作用離開生態系的有機物存庫，脫硝作用是一個量生成的過程，在厭氧環境下發生，將硝酸態氮轉換成分子態氮。在氮循環中，人類活動為大氣中氮的重要來源，大量的氮是以大氣粉塵、海洋飛沫及污染物在生物圈中移動，藉著固氮生物及細菌真菌的作用，以維持整個生物圈氮的平衡及利用。因為整個生態系息息相關，一個元素或是物種的變化便會影響到整個大環境，氮對海洋的影響也因此延伸到陸域上，所以我們可以知道氮的供應可能會限制陸域及海洋環境中的初級生產率。

23-6.就如我們再第十八章與第十九章所見，氮的有效性似乎控制數項生態系過程之速率。氮添加如何影響陸域、水域與海洋環境之初級生產與分解速率？你如何能驗證你的想法？地理區之比較在你的研究可能擔當什麼角色？

人類活動已大量增加生物圈固氮循環的量。數百萬年以來，能夠固氮的生物只有固氮細菌與某些放射真菌，這些歷史性來源的固氮量每年約為 130 Tg 的 N，現今人類活動造成的固氮量每年約為 135~145 Tg 的 N，已多於非人類來源的總和。大尺度的氮添加創造的環境有利於某些物種，但犧牲了其他物種，此可能威脅到物種的多樣性。

野外試驗顯示土壤肥力的變異會影響陸域的初級生產率。然而，我們卻不能說土壤養分是最主要的控制因素，而主要作用仍舊是溫度及溼度。

但是陸域初級生產量的顯著變異可用土壤肥力的差異來解釋。生態學家已經由許多試驗示範初級營養對陸域初級生產量有顯著的影響。潮濕草原最初的氮磷濃度都較高，施肥提高了乾燥草原的氮磷濃度，但施肥只提高潮濕草原的含氮濃度，非磷濃度。施肥作業提高乾燥草原的初級生產量多於高潮濕草原的初級生產量。在乾燥草原施氮使其初級生產量增加了 63%，施氮與磷則增加 178%。相較之下，施氮與磷對潮濕草原初級生產量的反應較小，但統計上仍是顯著。鮑門和他的同儕認為，這個結果指出氮為限制乾燥草原淨初級生產量最主要的營養，而氮及磷合起來限制潮濕草原淨初級生產量。他們同時也認為光可能限制潮濕草原淨初級生產量。換言之，比較高生物量的潮濕草原，以產生足夠的陰影妨礙某些物種對營養增加產生的反應。類似這類的試驗都指出，除了主要影響陸域初級生產量的溫度及濕度之外，亦可測之營養的有效性具有影響力。

水域初級生產量通常受到營養有效性的限制。水域生態系中的營養有效性與初級生產量呈正相關。生物圈中紀錄最詳實的樣式之一為水域物態系的初級生產率和營養有效性的正相關性。磷濃度通常為淡水生態系初級生產率的限制因素，而氮濃度則為海水生態系初級生產率的限制因素。利用單一藻種的驗證中，格拉內利用在一系列採樣點所取得的過濾海水中加入營養。結果發現海水跟淡水、湖不同的是，其限制性的營養是氮而非磷。

然而，在某一個實驗結果發現，顯示初級生產的氮限制可藉由改變氮磷比而變成磷限制，因此，減少磷的加入量及增加氮的加入量都會促使磷限制。

由上述說明得知，我們可以知道，氮的因素對於初級生產量的影響甚鉅，然而，消費者對生態系的影響稱為由上而下的控制。

一旦，生態系中，易受氮影響的初級生產量改變，其相關的消費者、競爭族群、甚至於環境，都會跟著受到改變，對於物種間的平衡、生態的平衡所造成的影響都是不容小看的。

23-7.生態學家預期全球多樣性受到土地利用改變、棲地面積的縮減與區塊化所威脅。維陶謝克(Vitousek 1994)指出土地利用改變可能是生物多樣性最大的近代威脅(見圖 23.3)。島嶼多樣性及大陸洲的物種-面積關係之研究(見第二十二章)在這些預測上擔當什麼角色?

在島嶼上和大陸洲上破碎不連續的棲境內，物種豐富度隨面積遞增與隨孤離度遞減。且島嶼上物種豐富度可視為移入和滅絕之間的動態平衡。這些關係之研究幫助我們警覺到全球生態的危機為何，且讓我們知道我們是影響尺度遍及全球環境的唯一物種。

23-8.司科爾與塔克匯整了巴西亞馬遜流域近代之毀林範圍和速率。這是土地覆蓋可能改變威脅生物多樣性的一個重要例子。但，如十六章，布希、派帕塔與柯林瓦克斯指出新世界熱帶林之農業活動在 6000 年前已開始。是什麼造成近代亞馬遜流域森林砍除與歷史活動之不同？亞馬遜流域的長期農業歷史建議出哪些可以使農業與生物多樣性共存的淺力。

(a) 人類的活動(主要是農業與都市化)是造成毀林的主因，熱帶毀林造成生態物種受到嚴重威脅。

(b) 由於終年雨水充足，會將好不容易形成的腐植土沖洗得一乾二淨，植物的根無法固著於土中。所以當地的植物大部分為水生的紅樹林或是藤蔓植物。此時即需經由世代居於山林中的原住民與古民族所擁有的豐富經驗與智慧，幫助科學家們從中快速篩選出對農業或工業有巨大價值的新品種，或是有用的化學物質，以增加未來糧食的供應，提供新藥與更環保的工業材料，及作為基因工程等生物技術有用性狀的來源。

23-9.研究冰蕊所包埋之空氣所得的大氣 CO<sub>2</sub> 長期紀錄，石化燃料燃燒造成近代大氣 CO<sub>2</sub> 濃度增加的證據是什麼？

藉由研究冰蕊所包埋的空氣所得之大氣長期紀錄可以了解，當大氣中的 CO<sub>2</sub> 濃度上升時，剛好是全球溫度較高的時候，而 CO<sub>2</sub> 濃度較低時，則是全球溫度較低時，冰河期，因此可以知道 CO<sub>2</sub> 濃度和溫度有正相關的關係，而再觀察近千年內的 CO<sub>2</sub> 濃度，可以發現 CO<sub>2</sub> 濃度在人類工業發展蓬勃的時代，CO<sub>2</sub> 濃度大大的提高，而正常 CO<sub>2</sub> 濃度循環週期，在近千年來應該不會有這麼高的 CO<sub>2</sub> 濃度，但是自從人類工業革命之後，大氣中的 CO<sub>2</sub> 濃度則是成指數性成長，而人類石化燃料燃燒的低潮期，第一次世界大戰，大蕭條期，第二次世界大戰，則大氣的 CO<sub>2</sub> 濃度下降，過了這三個時期，則 CO<sub>2</sub> 濃度又上升，因此可以判定石化燃料燃燒和大氣中 CO<sub>2</sub> 濃度上升有直接的關係。

23-9.研究冰蕊所包埋之空氣所得的大氣 CO<sub>2</sub> 長期紀錄，石化燃料燃燒造成近代大氣 CO<sub>2</sub> 濃度增加的證據是什麼？

冰層中所含的氣泡保存了古代大氣的紀錄，科學家把冰蕊打破，釋放古代的空氣，取樣測定其 CO<sub>2</sub> 濃度。研究後發現冰蕊內所測得 CO<sub>2</sub> 變動與溫度的變異是一致的。也就是說，低 CO<sub>2</sub> 期符合冰期之低溫，高 CO<sub>2</sub> 期符合較溫暖的間冰期。石化燃料燃燒造成大氣中 CO<sub>2</sub> 濃度的增加，可由課本的圖中看出，在冒納羅拉、塞普爾、南極站之冰蕊觀測點所測得的資料，顯示了自 1800 年代中期大氣 CO<sub>2</sub> 濃度呈指數增加。大氣之 CO<sub>2</sub> 的年增加量約為 3500 Tg (1 Tg = 10<sup>12</sup> g)，而燃燒石化燃料的 CO<sub>2</sub> 排放量每年約 5600 Tg，單單燃燒石化燃料的 CO<sub>2</sub> 排放量就已高於大氣 CO<sub>2</sub> 的最近增加量。而分析大氣中各種碳同位素的濃度亦指出當今大氣 CO<sub>2</sub> 濃度主要來自於人類的活動；人類實在應該好好省思！

23-10.大氣 CO<sub>2</sub> 濃度變異與全球溫度變異間之關聯有何證據？近年來，全球大多數國家的政府一直努力於擬定控制 CO<sub>2</sub> 排放量的國際協定，為何這些政府關心此事？全球溫度快速變化如何會影響許多物種的絕滅？全球溫度改變如何影響到全球的農業？

1.分析包埋在冰中的空氣，顯示過去 160000 年間大氣中 CO<sub>2</sub> 濃度有大幅之變化，而且變化之傾向與氣溫變異之傾向一致。

2.因為會對農業與人民生存帶來威脅。

3.生物生存之環境穩定將受到氣溫之影響，溫度快速地變化將讓環境之穩定不佳，不利於種族之生存。

4.溫度之劇烈改變(相對於數十萬年之幅度)，將會對氣候造成不穩定之影響，連帶使天候難以預測，容易讓農業蒙受損失。如果更嚴重，可能會讓氣候改變至完全不同之地步，讓當地農業陷入完全毀滅的狀態(因為原有之作物將不在能耕種)。

23-10.大氣 CO<sub>2</sub> 濃度變異與全球溫度變異間之關聯有何證據？近年來，全球大多數國家的政府一直努力於擬定控制 CO<sub>2</sub> 排放量的國際協定，為何這些政府關心此事？全球溫度快速變化如何會影響許多物種的絕滅？全球溫度改變如何影響到全球的農業？

近年來由於人類經濟活動的快速成長，所製造之化學品及產生之空氣污染，正以空前未有之速度，改變大氣結構。其中特別是化石燃料燃燒後所產生之 CO<sub>2</sub> 氣體，大量排放進入大氣後，吸收地表之長波輻射，造成之人為溫室效應使地表溫度逐漸增加。

1.北半球冬季將縮短，並更冷更濕，而夏季則變長且更乾更熱，亞熱帶地區則將更乾，而熱帶地區則更濕。

2.由於氣溫增高水汽蒸發加速。全球雨量每年將減少，各地區降水型態將會改變。

3.改變植物、農作物之分佈及生長力，並加快生長速度，造成土壤貧瘠，作物生長終將受限制，且間接破壞生態環境，改變生態平衡。

4.海洋變暖、海平面將於 2100 年上升 15—95 公分，導致低窪地區海水倒灌，全世界三分之一居住於海岸邊緣的人口將遭受威脅。

5.改變地區資源分佈，導致糧食、水源、漁獲量等的供應不平衡，引發國際間之經濟、社會問題。