



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# General Ecology

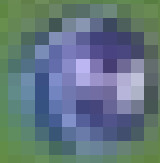
# 普通生态学

第三版

尚玉昌 编著



北京大学出版社  
PEKING UNIVERSITY PRESS



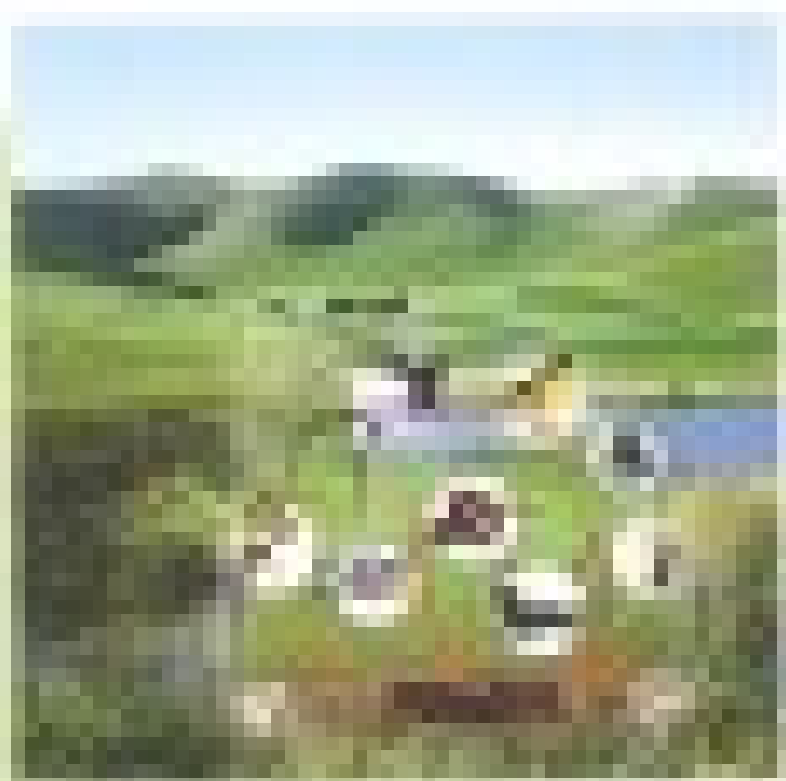
普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# General Ecology

## 普通生态学

第三版

周明全 主编



科学出版社



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 普通生态学

(第三版)

尚玉昌 编著



北京大学出版社  
PEKING UNIVERSITY PRESS

## 图书在版编目(CIP)数据

普通生态学/尚玉昌编著. —3版. —北京: 北京大学出版社, 2010. 8  
ISBN 978-7-301-17555-2

I. 普… II. 尚… III. 生态学-高等学校-教材 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 140522 号

书 名: 普通生态学(第三版)

著作责任者: 尚玉昌 编著

责任编辑: 黄 炜

封面设计: 张 虹

标准书号: ISBN 978-7-301-17555-2/Q · 0123

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区成府路 205 号 100871

网 址: <http://www.pup.cn> 电子信箱: [zpup@pup.pku.edu.cn](mailto:zpup@pup.pku.edu.cn)

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672 编辑部 62752038 出版部 62754962

印 刷 者: 世界知识印刷厂

经 销 者: 新华书店

787 毫米×1092 毫米 16 开本 34.25 印张 860 千字

1992 年 6 月第 1 版 2002 年 1 月第 2 版

2010 年 8 月第 3 版 2010 年 8 月第 1 次印刷

定 价: 55.00 元

---

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容

版权所有,侵权必究

举报电话: (010)62752024 电子信箱: [fd@pup.pku.edu.cn](mailto:fd@pup.pku.edu.cn)

## 内 容 简 介

本书是作者数十年教学和科研工作的总结,全书 80 余万字,插图 267 帧,包括理论生态学和应用生态学两部分,共分成 6 篇:绪论;个体生态学;种群生态学;群落生态学;生态系统;全球生态学。本书是在此书前两版的基础上增补修订而成,除后两篇是新增补外,其他增补内容还有:生物与气候;植物对紫外线辐射的防护;植物如何应付洪涝;土壤生物的多样性;生物与营养物;生物活动周期与环境的关系;生物之间的关系;集合种群及其模型;种群遗传学及物种形成;应用种群生态学;群落的周期变化和岛屿群落等章节。书中有些内容是目前国内教材或专著尚未涉及的。

作为普通生态学教材,本书适用于综合性大学、师范院校和农林等院校相关专业师生及科技工作人员。

## 第三版说明

《普通生态学》第二版自 2002 年出版至今已过去 8 年了,在此期间本书曾多次重印,很多高等院校都选用此书作为生态学的基本教材。8 年时间,生态学作为一门重要的生物学学科不论在国外还是国内都有了很大的发展,生态学的教学内容也要与时俱进,依学科的进展情况不断补充新的理论和新的资料,这也是写作第三版的主要原因和动力。

北京大学出版社及本书责编黄炜将《普通生态学》第三版上报国家教委,申报“普通高等教育‘十一五’国家级规划教材”并获得批准,使本书的出版纳入了国家的出版规划。

第三版新增补的内容包括 5 章 30 节。这 5 章分别是:生物与辐射和火;种群的生活史对策和生殖对策;干扰与群落的稳定性;生物多样性与保护生物学;全球气候变化。新增补的节主要包括:温度与细菌的代谢活动;种群增长实例;什么是生活史;身体大小对生活史的影响;生活史中的变态现象;生活史中的滞育和休眠期;生活史中的衰老和死亡;种群的生殖对策;干扰的特征;干扰的来源;干扰对营养物循环的影响;干扰对动物的影响;群落的稳定性;种群和物种的灭绝;初级生产量的能量分配;森林生态系统有机碎屑的分解;沉积型循环;资源的可持续性;农业的可持续性;林业的可持续发展;渔业的可持续发展;生境与物种灭绝;物种多样性与物种保护;生境保护的重要性;温室气体与地球的热平衡;大气 CO<sub>2</sub> 增加对植物的影响;气候变化对生态系统的影响;全球气候变化对农业生产的影响;全球气候变化对人类健康的影响;气候变化与全球尺度生态学等。除此之外,第三版还提供了 200 多篇近期参考文献,供读者进一步学习时利用。

第三版因增补内容较多,为不使全书篇幅增加太多,只好将第二版第六篇“全球生态系统的类型及其功能”完全删除,请读者谅解。本书虽然在第二版的基础上尽力做了很多改进,但因水平和时间限制,不足之处一定还有很多,望读者多多指正并提出宝贵意见,以供再版时改进。

北京大学生命科学学院

尚玉昌

2010 年 3 月

## 第二版说明

1992年北京大学出版社出版了我和蔡晓明合著的《普通生态学》，1993年高等教育出版社出版了我和孙儒泳、李博和诸葛阳合著的《普通生态学》。这两本书出版后曾被很多高等院校选为生态学教材，至今虽已重印多次，但仍供不应求。在第一本书中，我分工撰写绪论、种群生态学和群落生态学三部分，在第二本书中我分工撰写个体生态学(生物与环境)和生态系统生态学两部分，这五部分合在一起刚好是一部完整的普通生态学教材。从1992年至今，我在北京大学生命科学学院一直担任主干基础课“普通生态学”的主讲教师，在此期间，讲授此课所依据的主要资料就是这两本书中我分工撰写的这五个部分。但经过多年的教学实践和近年来生态科学的发展，已使实际的教学内容增加了很多新东西，无论从理论上还是从具体资料上都在原教材的基础上作了大量增补。可以说原来的教材已经越来越不适应现在的教学需要了。巧的是，正值此时，北京大学出版社希望我能在现有教材的基础上编写一本更能适应时代特点且能满足目前综合性大学、师范院校和农林院校对生态学教学需要的教材，这与我的想法不谋而合。

接受这一任务后，我便开始根据历年来我讲课的手稿和此前所出版的国内外教材、专著和文章拟定新教材大纲。新编教材无论是个体生态、种群生态、群落生态和生态系统，都在原教材的基础上作了很多增补。例如仅个体生态学的增补内容就包括生物与气候；植物对紫外线辐射的防护；植物如何应付洪水泛滥和水淹；土壤的形成因素和土壤生物的多样性；土壤的侵蚀和破坏；生物与营养；生物活动周期与环境的关系等章节。种群生态学部分增加了集合种群及其模型；种群遗传学和物种形成；应用种群生态学3章。群落生态学则增加了群落的周期变化和岛屿群落等。在大的框架方面则增加了第六篇全球生态系统的类型及其功能和第七篇全球生态学。有些内容是目前国内生态学教材或专著从未涉及的。新编教材的篇幅虽然有所增加，但学生不一定都读，目的是为教师提供更多的素材和更广泛的选择余地，也为因材施教提供了可能性。各个院校也可根据各自具体的教学大纲和学时选择其中的部分内容进行讲授。

对新版《普通生态学》作者虽下了很大工夫竭尽全力加以改进，但不尽如人意之处一定还有很多，望广大读者加以指正，如有机会再版一定会作进一步改进。

北京大学生命科学学院

尚玉昌

2001年3月

# 目 录

## 第一篇 绪论

## 第二篇 个体生态学(生物与环境)

第 1 章 环境与生态因子 .....	(11)
第一节 什么是环境 .....	(11)
第二节 什么是生态因子 .....	(13)
第 2 章 生物与环境关系的基本原理 .....	(15)
第一节 利比希法则和耐受性法则 .....	(15)
第二节 生物对各生态因子耐受性之间的相互关系 .....	(17)
第三节 生物对生态因子耐受限度的调整 .....	(19)
第四节 内稳态生物和非内稳态生物 .....	(22)
第五节 生物保持内稳态的行为机制 .....	(24)
第六节 生物适应性 .....	(25)
第 3 章 生物与气候 .....	(27)
第一节 地球与太阳辐射 .....	(27)
第二节 气温和气团的全球循环 .....	(28)
第三节 洋流及全球降雨格局 .....	(29)
第四节 小气候对生物的影响 .....	(30)
第 4 章 生物与光 .....	(32)
第一节 光是电磁波 .....	(32)
第二节 光质的变化及其对生物的影响 .....	(32)
第三节 光照强度及其对生物的影响 .....	(33)
第四节 日照长度与光周期现象 .....	(36)
第五节 植物对紫外线辐射的防护 .....	(38)
第 5 章 生物与温度 .....	(40)
第一节 温度的生态意义 .....	(40)
第二节 极端温度对生物的影响 .....	(41)
第三节 生物对极端温度的适应 .....	(42)
第四节 植物与温度间的复杂相互关系 .....	(44)
第五节 温度与细菌的代谢活动 .....	(45)
第六节 有效积温法则 .....	(46)
第七节 温度与生物的分布 .....	(48)



<b>第 6 章 生物与水</b> .....	(50)
第一节 水的生态意义 .....	(50)
第二节 植物与水的关系 .....	(50)
第三节 植物如何应付洪涝 .....	(52)
第四节 动物与水的关系 .....	(53)
第五节 水的物理性质对水生生物的影响 .....	(57)
第六节 水生生物的呼吸 .....	(58)
<b>第 7 章 生物与土壤</b> .....	(59)
第一节 土壤的生态意义 .....	(59)
第二节 影响土壤形成的 5 种因素 .....	(59)
第三节 土壤质地和结构对生物的影响 .....	(60)
第四节 土壤的化学性质及其对生物的影响 .....	(62)
第五节 土壤生物的多样性 .....	(63)
第六节 土壤的侵蚀和破坏 .....	(65)
<b>第 8 章 生物与营养物</b> .....	(67)
第一节 营养物的类别与功能 .....	(67)
第二节 微生物与营养物循环 .....	(68)
第三节 营养物质的可利用性 .....	(70)
第四节 植物质量与动物营养 .....	(71)
第五节 矿物营养与动物的生长和生殖 .....	(72)
<b>第 9 章 生物与辐射和火</b> .....	(73)
第一节 电离辐射 .....	(73)
第二节 火 .....	(73)
<b>第 10 章 生物活动周期与环境的关系</b> .....	(75)
第一节 生物的固有活动节律 .....	(75)
第二节 昼夜节律与生物钟 .....	(76)
第三节 临界日照长度与生物的季节反应 .....	(77)
第四节 潮间带生物的活动节律与潮汐周期 .....	(78)
第五节 物候学 .....	(79)
<b>第 11 章 生物与生物之间的关系</b> .....	(81)
第一节 互惠共生 .....	(81)
第二节 共栖(偏利) .....	(84)
第三节 植食现象(动物吃植物) .....	(84)
第四节 捕食现象(动物吃动物) .....	(85)
第五节 寄生 .....	(86)
第六节 类寄生 .....	(88)
第七节 种间竞争 .....	(89)
第八节 抗生、互抗和中性现象 .....	(90)

## 第三篇 种群生态学

第 12 章 种群生态学概论	(93)
第一节 种群的基本概念	(93)
第二节 什么是种群生态学	(94)
第三节 种群的基本特征	(95)
第 13 章 种群生命表及其分析	(114)
第一节 生命表的基本概念	(114)
第二节 生命表的一般构成	(115)
第三节 特定时间(静态)生命表	(115)
第四节 特定年龄(动态)生命表	(117)
第五节 动态混合生命表	(118)
第六节 图解式生命表	(119)
第七节 植物生命表	(122)
第八节 生命表的编制方法	(125)
第九节 生命表分析	(126)
第 14 章 种群的增长	(143)
第一节 种群增长的一个简单模型	(143)
第二节 种群的几何级数增长	(144)
第三节 种群的指数增长	(147)
第四节 种群的逻辑斯谛增长	(148)
第五节 对种群增长模型的修正	(154)
第六节 种群增长实例	(159)
第 15 章 集合种群及其模型	(162)
第一节 什么是集合种群	(162)
第二节 集合种群的灭绝风险模型	(162)
第三节 集合种群的动态模型	(164)
第四节 集合种群模型的假定条件	(165)
第五节 集合种群模型的 4 个修正模型	(165)
第六节 集合种群研究的几个实例	(168)
第七节 集合种群的习题及题解	(171)
第 16 章 种群间的相互关系	(173)
第一节 种群相互关系的类型	(173)
第二节 竞争	(174)
第三节 捕食	(185)
第四节 寄生物与寄主之间的相互关系	(193)
第五节 协同进化	(196)
第 17 章 种群遗传学和物种形成	(203)
第一节 遗传变异和自然选择	(203)

第二节	稳定化选择、定向选择和分裂选择	(205)
第三节	近交使遗传变异性减弱	(207)
第四节	小种群的遗传漂变和最小可生存种群	(208)
第五节	物种的概念和地理变异	(209)
第六节	物种隔离和物种形成	(211)
第七节	物种形成和适应辐射	(213)
第八节	新种进化是一个缓慢的过程	(215)
<b>第 18 章</b>	<b>种群的生活史对策和生殖对策</b>	(216)
第一节	什么是生活史	(216)
第二节	身体大小对生活史的影响	(217)
第三节	生活史中的变态现象	(220)
第四节	生活史中的滞育和休眠期	(221)
第五节	生活史中的衰老和死亡	(223)
第六节	种群的生殖对策	(225)
<b>第 19 章</b>	<b>种群的数量波动和调节机制</b>	(233)
第一节	种群数量调节问题的研究简史	(233)
第二节	种群数量调节模型	(236)
第三节	密度制约和非密度制约因素	(237)
第四节	种群数量的周期波动	(238)
第五节	种群数量调节的外源性因素	(242)
第六节	种群内的自我调节机制	(246)
第七节	种群的自然调节与进化	(248)
第八节	植物种群的自然调节	(251)
第九节	种群和物种的灭绝	(253)
<b>第 20 章</b>	<b>应用种群生态学</b>	(255)
第一节	种群的最大持续产量	(255)
第二节	野生生物种群及其栖息地的保护和恢复	(258)
第三节	栖息地的种群再引入	(260)
第四节	有害生物的科学管理	(261)
第五节	种群和栖息地的破碎	(265)
第六节	商业捕鲸与鲸种群的保护	(268)
<b>第四篇 群落生态学</b>		
<b>第 21 章</b>	<b>群落生态学概论</b>	(273)
第一节	什么是群落	(273)
第二节	群落的基本特征	(274)
第三节	有关群落的两个不同观点	(274)
第四节	生态梯度分析与群落的开放性	(276)
第五节	群落成分沿环境梯度发生变化的 3 种假说	(277)

第六节	个体间的进化适应对群落功能和稳定性的影响 .....	(279)
第七节	进化史对群落结构和功能的影响 .....	(280)
第八节	群落的主要属性 .....	(280)
第九节	群落的分类和群落类型 .....	(281)
<b>第 22 章</b>	<b>群落的结构</b> .....	(288)
第一节	植物的生长型 .....	(288)
第二节	植物的生活型 .....	(292)
第三节	群落的垂直结构 .....	(294)
第四节	群落的季节性 .....	(299)
第五节	群落中的关键种、优势种和物种多样性 .....	(301)
第六节	群落中物种的相对多度 .....	(309)
<b>第 23 章</b>	<b>干扰与群落的稳定性</b> .....	(313)
第一节	干扰的特征 .....	(313)
第二节	干扰的来源 .....	(316)
第三节	干扰对营养物循环的影响 .....	(321)
第四节	干扰对动物的影响 .....	(322)
第五节	群落的稳定性 .....	(323)
<b>第 24 章</b>	<b>生物在群落中的生态位</b> .....	(326)
第一节	生态位的定义和研究简史 .....	(326)
第二节	生态位的超体积模型 .....	(327)
第三节	生态位的重叠与竞争 .....	(328)
第四节	生态位分离 .....	(330)
第五节	生态位宽度 .....	(331)
第六节	生态位压缩、生态释放和生态位移动 .....	(332)
第七节	生态位动态 .....	(334)
第八节	生态位的维数 .....	(334)
第九节	生态位的计算公式 .....	(336)
<b>第 25 章</b>	<b>群落的演替和群落的周期变化</b> .....	(338)
第一节	演替的基本概念和演替理论 .....	(338)
第二节	演替的主要类型 .....	(339)
第三节	演替的时间进程 .....	(340)
第四节	演替的 6 个实例 .....	(341)
第五节	顶极群落 .....	(350)
第六节	演替的开始——生物定居 .....	(353)
第七节	群落演替中的物种取代机制 .....	(356)
第八节	群落演替和物种多样性 .....	(359)
第九节	群落的周期变化 .....	(360)
<b>第 26 章</b>	<b>岛屿群落</b> .....	(363)
第一节	岛屿群落的建成过程 .....	(363)
第二节	去除岛上动物区系的试验 .....	(364)

第三节	岛屿群落的特点 .....	(365)
第四节	研究实例——喀拉喀托火山岛 .....	(366)

## 第五篇 生态系统

<b>第 27 章</b>	<b>生态系统概论 .....</b>	<b>(371)</b>
第一节	什么是生态系统 .....	(371)
第二节	生态系统的组成成分 .....	(372)
第三节	食物链和食物网 .....	(374)
第四节	营养级和生态金字塔 .....	(382)
第五节	生态效率 .....	(385)
第六节	生态系统的反馈调节与生态平衡 .....	(388)
第七节	地球上最大的生态系统——生物圈 .....	(390)
<b>第 28 章</b>	<b>生态系统中的初级生产量 .....</b>	<b>(392)</b>
第一节	初级生产量和生物量的基本概念 .....	(392)
第二节	初级生产量的生产效率 .....	(395)
第三节	初级生产量的限制因素 .....	(401)
第四节	初级生产量的测定方法 .....	(406)
第五节	初级生产量的能量分配 .....	(409)
<b>第 29 章</b>	<b>生态系统中的次级生产量 .....</b>	<b>(412)</b>
第一节	次级生产量的生产过程 .....	(412)
第二节	次级生产量的测定 .....	(413)
第三节	陆地和海洋中动物的次级生产量 .....	(417)
<b>第 30 章</b>	<b>生态系统中有有机物质的分解 .....</b>	<b>(420)</b>
第一节	分解过程的性质 .....	(420)
第二节	作为分解者的生物类群 .....	(422)
第三节	分解物性质对分解的影响 .....	(424)
第四节	环境条件对分解的影响 .....	(425)
第五节	森林生态系统有机碎屑的分解 .....	(427)
第六节	草原生态系统有机碎屑的分解 .....	(428)
第七节	荒漠和浓密常绿阔叶灌丛有机碎屑的分解 .....	(429)
第八节	水生生态系统中的分解和有机碎屑的能流 .....	(429)
<b>第 31 章</b>	<b>生态系统中的能量流动 .....</b>	<b>(431)</b>
第一节	研究能量传递规律的热力学定律 .....	(431)
第二节	食物链层次上的能量流动 .....	(432)
第三节	实验种群层次上的能量流动 .....	(433)
第四节	营养级层次上的能量流动 .....	(434)
第五节	异养生态系统中的能量流动 .....	(438)
第六节	生态系统能量流动的普适模型 .....	(439)
<b>第 32 章</b>	<b>生态系统中的物质循环 .....</b>	<b>(441)</b>
第一节	生命与元素 .....	(441)

第二节	生物地化循环的特点 .....	(441)
第三节	生物地化循环的类型 .....	(443)
第四节	水的全球循环 .....	(444)
第五节	气体型循环 .....	(446)
第六节	沉积型循环 .....	(453)

## 第六篇 全球生态学

<b>第 33 章</b>	<b>生物圈与人口动态 .....</b>	<b>(460)</b>
第一节	生物圈 .....	(460)
第二节	全球人口动态 .....	(462)
<b>第 34 章</b>	<b>人类与自然资源 .....</b>	<b>(465)</b>
第一节	对待自然资源的两种不同观点 .....	(465)
第二节	自然资源的分类和特性 .....	(466)
第三节	最大持续产量与资源保护 .....	(467)
第四节	非更新自然资源的合理利用 .....	(469)
第五节	资源的可持续性 .....	(472)
第六节	农业的可持续性 .....	(474)
第七节	林业的可持续发展 .....	(478)
第八节	渔业的可持续发展 .....	(480)
第九节	能源的转变 .....	(482)
第十节	核能利用 .....	(486)
第十一节	陆地也是一种有限的资源 .....	(488)
第十二节	水资源制约经济发展 .....	(491)
第十三节	从现有经济体系走向未来经济体系 .....	(493)
<b>第 35 章</b>	<b>生物多样性与保护生物学 .....</b>	<b>(498)</b>
第一节	生境与物种灭绝 .....	(498)
第二节	物种多样性与物种保护 .....	(504)
第三节	生境保护的重要性 .....	(508)
<b>第 36 章</b>	<b>全球气候变化 .....</b>	<b>(512)</b>
第一节	温室气体与地球的热平衡 .....	(512)
第二节	主要的温室气体——CO <sub>2</sub> .....	(513)
第三节	大气 CO <sub>2</sub> 增加对植物的影响 .....	(515)
第四节	气候变化对生态系统的影响 .....	(516)
第五节	全球变暖使海平面上升 .....	(516)
第六节	全球气候变化对农业生产的影响 .....	(517)
第七节	全球气候变化对人类健康的影响 .....	(518)
第八节	气候变化与全球尺度生态学 .....	(518)
<b>参考文献</b> .....	<b>(520)</b>	

# 第一篇

绪

论

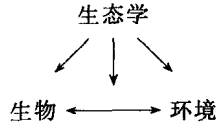
---





## 一、生态学的定义

生态学 ecology 一词源于希腊文“oikos”(原意为房子、住处或家务)和“logos”(原意为学科或讨论),原意为研究生物住处的科学。1866年,德国动物学家 Haeckel 首次为生态学下定义——生态学是研究生物与其环境相互关系的科学。他所指的环境包括非生物环境和生物环境两类。后来, Taylor (1936)、Allee(1949)、Buchsbaum(1957)、Woodbury(1954)和 Knight(1965)等人提出的定义都未超出 Haeckel 的范围。1967年,Clarke 曾用图解说明了生态学的定义:



1966年,Smith 认为“ECO”代表生活之地,因此,生态学是研究有机体与生活之地相互关系的科学,所以又可以把生态学称为环境生物学(environmental biology)。

著名生态学家 Odum(1971)在《生态学基础》(Fundamentals of Ecology)一书中,认为生态学是研究生态系统的结构和功能的科学,具体内容应包括:①一定地区内生物的种类、数量、生物量、生活史及空间分布;②该地区营养物质和水等非生命物质的质量和分布;③各种环境因素(如湿度、温度、光、土壤等)对生物的影响;④生态系统中的能量流动和物质循环;⑤环境对生物的调节,如光周期现象(photoperiodism),以及生物对环境的调节(如微生物的固氮作用)。生态学的基本原理既可应用于生物,也可应用于人类所从事的各项生产活动。事实上,现代生态学的发展已越来越把人放在了中心的位置。当代人口猛增所引起的环境、资源问题,使生态学的研究日益从以生物为研究主体发展到以人类为研究主体,从自然生态系统的研究发展到人类生态系统的研究。因此,在生态学的定义中应当反映这种变化,把研究人与环境的相互关系包括在内。总之,我们可以这样定义:生态学是研究生物和人与环境之间的相互关系,研究自然生态系统和人类生态系统的结构和功能的一门科学。

在一个功能完整的自然生态系统中,包括非生物成分和生物成分,如森林的非生物成分由大气、气候、土壤和水构成,而生物成分则包括栖息在森林中的所有生物,如各种植物、动物和微生物。这两种成分间的关系非常复杂,因为每一种生物不仅要对非生物环境作出反应,而且也改变着环境,同时它也是环境的一部分。森林冠层的树木在截留阳光用于自身光合作用的同时,也改变了下层植物的生存环境,如减弱光照、降低温度等。食虫鸟类在森林底层枯枝落叶中搜寻昆虫的活动不仅减少了昆虫的数量,改变了同样以昆虫为食的其他动物的生存环境,而且由于这些昆虫种群数量的减少,间接影响着生活在森林底层的各种昆虫物种间的相互关系。生态学的重要任务之一就是研究生物与非生物环境之间这种复杂的相互关系。

## 二、生态学的研究层次

生态学研究可分为4个层次,它们由低到高的排列顺序为个体(individual)、种群(population)、群落(community)和生态系统(ecosystem)。个体是生态学研究的基本单位,对环境 and 环境变化作出直接感应和反应的只能是个体,种群的动态变化也是因个体的出生和死亡过程引起的,而不同物种的个体彼此相互作用又深刻影响着群落的结构和动态。最重要的是个体通过繁殖把遗传物质传给后继个体,而这些个体则是未来种群、群落和生态系统的构成