

Fundamentals of  
**Ecology**



# 生态学精要

周长发 编著



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

普通高等教育出版社出版  
作者：[作者姓名]  
ISBN: [ISBN号]

# Fundamentals of Ecology

# 生态学精要

 高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

地址：北京市西城区德胜门内大街2号  
电话：010-62071000  
网址：[www.hep.com.cn](http://www.hep.com.cn)

## 内容提要

生态学是一门综合性很强的学科,它关注的重点是生物和人与环境之间的相互关系和相互作用规律及效应,无论是技术手段、研究范围和包含主题都非常宽泛、多样甚至更新极快。本书作者在阅读和消化大量研究实例和原始文献的基础上,结合多年教学实践和本人科研成果,博采众长、酿浆为蜜,汇成此书,对进化生态学、个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、分子生态学、景观生态学以及保护环境等生态学的主要内容进行了深入浅出、图文并茂的介绍。尤为突出的是,书中绝大部分图片均为作者自己绘制或拍摄而得,在主题选择、内容编排、写作风格上都与众不同,对生态学重要概念和内容的起源、沿革和演变等都有清楚交待,是一本极有自身特色的生态学书籍。

本书可作为高等院校生态学教材,也可作为生态学知识普及和启蒙性教材,对生态学感兴趣的读者可从中很容易地学到生态学的基本知识和研究范例。

## 图书在版编目(CIP)数据

生态学精要 / 周长发编著. — 北京: 高等教育出版社, 2010.8

ISBN 978-7-04-029137-7

I. ①生… II. ①周… III. ①生态学-高等学校-教材 IV. ①Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第126541号

策划编辑 王 莉 责任编辑 刘思涵  
书籍设计 张 楠 责任印制 陈伟光

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100120

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司  
印 刷 北京奥鑫印刷厂

开 本 787×1092 1/16  
印 张 23.25  
字 数 620 000

购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598  
网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landraco.com>  
<http://www.landraco.com.cn>  
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2010年8月第1版  
印 次 2010年8月第1次印刷  
定 价 38.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究  
物料号 29137-00

**懂得生态 活得生态**

*Only by understanding ECOLOGY will you live ecologically!*

本书的编写及出版得到国家基础科学人才培养基金J0730650、自然科学基金重点项目30630010、面上项目30570200的共同资助。

# 前言

生态学是研究生物及其周围环境相互关系的科学,与人类生活息息相关,在当今世界越来越引起人们的关注。

生态学的学科特点,要求我们将对生物的关注重点和研究焦点从生物本身转移到生物生活的环境,并将生物与环境作为一个统一的整体看待和对待。但是,环境范围可大可小,从广袤的宇宙到蜂巢内的小空间都可自成体系。因此,生态学研究的范围变化极大,情况复杂。

由于内容和范围所要求,生态学中所涉及的方法和技术也十分复杂且日新月异,从地理信息系统至卫星照相、从微型摄像机至掌上电脑,所有可能的技术在生态学上都可找到用武之地。

或许正因为生态学内容的广博、范围的宏大、方法的多样,在一定程度上,生态学所呈现出来的是杂乱无章的内容、千头万绪的主题、界限不明的领域、多种多样的论点和发展迅速的格局。这一点在生态学教材中表现得尤为突出。大多数国外的教材之间相似的内容很少,而国内的教材内容却大多大同小异、变化不大。令笔者更为忧虑的是,大多数的国内生态学教材从内容到图片大多引用国外的书籍,创新不多。有鉴于此,本人结合多年的生态学教学实践,在阅读大量生态学原始文献的基础上编写了此书。其内容涵盖了生态学的各个方面,每个章节只针对一个主题,并以浅显的语言和大多数自绘的图片进行介绍和展示,以期给大学生和对生态学感兴趣的读者带来阅读的兴趣并较容易地有所收获。

在本书的写作过程中,南京师范大学的很多老师,尤其是曹祥荣、程罗根、戴建华和扬州等教授给了我很多鼓励和支持,我将最诚挚的敬意和谢意献给他们!

同仁严洁、解文利、王秋仙等对书稿进行过直率的评论,提出过许多建设性的意见,给予过许多有益的启示,也在多方面给予了一定的帮助和支持。

本研究小组的李鹏、王士磊、谢会、陈苹、贾艳艳、王玉玉、秦加长等在照片拍摄、文字录入和校对方面给予了一定的协助。

几年教学过程中有许多同学就基础生态学和环境生态学的相关问题与我进行过讨论。他们上课时的认真态度、钻研精神和专注眼神给了我很多激励!

由于水平有限,书中不足及错漏之处在所难免,欢迎读者及同行批评指正。

周长发

南京师范大学生命科学院

zhouchangfa@njnu.edu.cn

2009年12月

# 目 录

## 第1章 绪 论 / 1

- 一、生态学的定义 / 1
- 二、生态学的发展简史 / 2
- 三、生态学在生物学中的地位和角色 / 3
- 四、生态学的研究方法 / 3

## 第一部分 进化生态学

## 第2章 生物存在的四个基本层次 / 9

- 一、物种定义 / 9
- 二、生殖隔离方式及机制 / 12
- 三、种群 / 16
- 四、个体 / 17
- 五、群落 / 17
- 六、生态系统 / 18

## 第3章 生物进化及物种形成 / 20

- 一、自然选择的基础——遗传变异 / 20
- 二、自然选择 / 23
- 三、影响进化的其他力量 / 27
- 四、物种形成 / 33

## 第4章 适应 / 40

- 一、保护色 / 41
- 二、警戒色 / 42
- 三、拟态 / 43
- 四、特化 / 43
- 五、适应的相对性 / 44
- 六、进化的方向 / 45
- 七、进化的速度 / 46

第二部分  
个体生态学

第5章 生物与环境关系的一般规律 / 51
一、大环境和小环境 / 51
二、生态因子 / 51
三、生态因子对生物的制约作用 / 52
四、生态因子的作用规律 / 54
五、生态幅的调整及生物适应 / 56
六、生物对环境反作用 / 57
第6章 光的生态作用 / 60
一、地球上光的变化 / 60
二、光的生态作用 / 62
第7章 温度与生物 / 69
一、温度变化 / 69
二、温度对生物的作用 / 71
三、生物对温度的适应 / 73
四、生物分布与温度 / 75
五、火与生物 / 76
第8章 水与生物 / 79
一、水的特性 / 79
二、陆地上水的分布 / 80
三、干旱对植物的伤害 / 80
四、生物对水分的适应 / 81
第9章 大气与生物 / 87
一、O <sub>2</sub> / 88
二、CO <sub>2</sub> / 88
三、O <sub>3</sub> / 88
第10章 土壤与生物 / 91
一、土壤的结构及其形成 / 91
二、土壤质地和结构 / 92
三、土壤水分 / 93
四、土壤生物 / 94
五、土壤酸度及对生物的影响 / 94
六、生物对土壤的适应 / 95

第三部分  
种群生态学

第11章 种群的基本特征 / 99
一、种群的空间分布特征 / 99
二、种群的数量特征 / 102
三、种群的年龄结构 / 104
四、性比 / 106
五、生命表 / 107
第12章 种群增长及数量变动 / 114
一、种群增长的数学模型 / 114
二、自然种群的数量变动 / 117

第三部分  
种群生态学

三、种群调节 / 123

第 13 章 种内关系 / 128

一、性别关系 / 128

二、竞争 / 140

三、合作和利他 / 147

四、动物的社会性 / 151

第 14 章 种间关系 / 156

一、种间竞争 / 156

二、捕食作用 / 162

三、食草作用 / 164

四、寄生 / 164

五、偏利共生 / 167

六、偏害共生 / 168

七、互利共生 / 168

八、共栖 / 169

九、中性作用 / 170

第 15 章 生态位 / 172

一、生态位的概念 / 172

二、生态位的维度 / 173

三、群落中物种丰富度与其生态位的关系模型 / 176

第 16 章 生活史对策 / 178

一、复杂而多样生活史的缘故 / 178

二、生活史对策 / 180

三、复杂的生活史 / 185

第四部分  
群落生态学

第 17 章 群落的基本特征 / 191

一、群落的概念 / 191

二、群落的基本特征 / 192

第 18 章 群落动态 / 213

一、群落的波动 / 213

二、群落的演替 / 216

第 19 章 群落分类 / 232

一、中国植被分类系统 / 232

二、中国植被型组简介 / 237

第五部分  
生态系统生态学

第 20 章 生态系统生态学 / 247

一、生态系统的概念 / 247

二、食物链和食物网 / 249

三、生态系统的组成与结构 / 251

四、营养级 / 252

五、能量传递效率 / 253

六、生态金字塔 / 255

第五部分  
生态系统生态学

- 七、生态系统的反馈调节 / 257
- 八、生态平衡 / 258
- 第 21 章 主要生态系统类型及分布 / 260**
  - 一、陆地主要自然生态系统类型 / 260
  - 二、水域自然生态系统类型 / 269
  - 三、海洋生态系统 / 276
  - 四、农业生态系统 / 277
  - 五、城市生态系统 / 279

**第 22 章 生态系统中的能量流动 / 283**

- 一、生态系统的能量及传递规律 / 283
- 二、生态系统中的初级生产 / 283
- 三、生态系统中的次级生产 / 289
- 四、生态系统中的分解 / 293
- 五、生态系统能量流动的三个经典研究实例 / 294

**第 23 章 生态系统的物质循环 / 299**

- 一、物质循环的一般特征 / 299
- 二、主要的物质循环过程 / 300

第六部分  
现代生态学

**第 24 章 分子生态学概要 / 307**

- 一、主要的分子生态学技术 / 307
- 二、分子技术在个体生态学的运用举例 / 308
- 三、分子技术在种群生态学的运用举例 / 311
- 四、分子技术在群落生态学的运用举例 / 314

**第 25 章 景观生态学简介 / 316**

- 一、景观生态学定义 / 316
- 二、景观组成要素及主要研究内容 / 318
- 三、景观生态学的应用及研究热点 / 319

**第 26 章 保护环境 / 323**

- 一、自然生态系统的功能及对人类的作用 / 323
- 二、人类活动对地球的改变 / 323
- 三、人类活动对局部生物及生态系统的影响 / 324
- 四、人类活动对全球的影响 / 327
- 五、恶化的环境对人类的影响 / 330
- 六、环境保护及重建思路 / 332
- 七、环境保护主要措施 / 332

参考文献 / 334

索引 / 350

# / 第 1 章 绪 论 /

进化论和所有科学证据都表明,地球上所有的生物都是经历了长期的进化而来的,是蓝色星球的一部分。世上本没有生命,它们是由无机物质在多种因素的作用下逐渐形成和发展的。这从组成生命的所有元素在自然界也都存在、生物 70% 左右的体重水分含量与海水的基本组成类似等就可看到端倪,也得到了科学实验的证明 (Miller, 1953)。

根据热力学第二定律,在孤立系统中进行的自发过程总是沿着熵增加的方向进行,这一过程是不可逆的,平衡态相当于熵最大值的状态。这表明在孤立封闭系统中,熵总是增加的。而如果要保持一个系统的有序状态或要使系统的熵值变小,必须不断地向其中输入能量或物质。熵可简单地看作混乱度。然而,现实是所有生物体都是高度有序的系统;生物体各部分各司其职、形态各异但协调统一,各器官结构千差万别、相互独立又相互制约协作,身体各部分如头胸腹等分工明显又互相依存。在由多个个体组成的种群内,生物又表现出组织甚至社会性的有序结构,个体在群体中有特定的分工和地位及角色;在多种生物组成的群落系统中,各组成成分也相互制约相互协作,群落的分布也表现出很强的规律性和有序性。生物体这种高度有序状态的维持是由于每时每刻都有能量和物质输入输出;每个生物个体都要不停地进食、呼吸和排泄;种群内的不同个体之间都存在竞争、协作和淘汰机制,种群个体有出生和死亡;群落中的物种之间也存在捕食、共生和灭绝过程。如果把生物体或群体之外的所有一切都看作环境的话,那么我们可以这样说,生物与环境之间存在着多种多样的复杂关系。而生态学就是研究生物与环境之间相互关系的学科。

## 一、生态学的定义

Haeckel (1866) 首先提出和使用“Ecology”一词,它由希腊词词根 *oikos* (意为“房子”) 和 *-λογία* (意为“学问”) 组合变化而成。因此,从词源上讲,生态学是研究生物“住所”的科学,即研究生物与其所处环境之间相互关系的科学。

在生态学的发展过程中,许多人从不同的角度、强调不同的研究分支和领域等方面提出过生态学的定义,如:生态学是关于生物与环境关系的综合学科 (Haeckel, 1866); 生态学是关于动物与有机和无机环境各种关系的学科 (Haeckel, 1869); 生态学研究生物的居所,它是有关生物与周围所有有机或无机环境之间存在的各种关系总和的知识 (Haeckel, 1869); 生态学是关于动植物与历史的、现实的外部环境或生物之间关系的科学 (Burdon-Sanderson, 1893); 生态学研究植物与

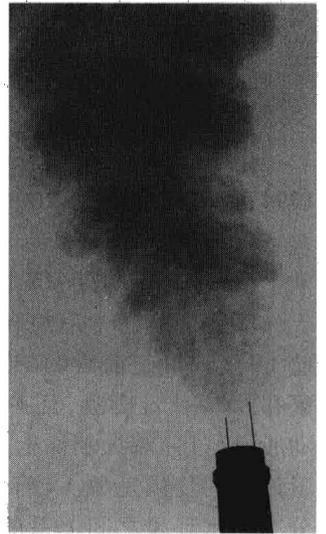


图 1-1 熵的最大化

烟囱口释放的滚滚烟尘对我们没有立即的影响,是因为他们与空气中的其他成分相互均匀混合而使得浓度变小

其周围环境和植物之间关系,这些关系随植物生境的不同而变化(Tansley,1904);生态学研究动植物与生境和习性之间的关系(Elton,1927);生态学主要关注动物在群落中的地位及能量关系而非它们的结构和适应性(Elton,1927);生态学是研究生活中的植物在与其结合的特定外界环境条件紧密相互作用中的形态、结构与化学特点(Келлер,1933);生态学是研究动物的生活方式与生存条件的联系,以及动物生存条件对繁殖、生活、数量及分布的意义(Haymob,1955);生态学是研究生态系统的结构和功能的科学(Odum,1956,1971);生态学是研究有机体的分布与多度的科学(Andrewartha,1961);生态学是研究有机体与生活地之间相互关系的科学(Ricklefs,1973);生态学是研究生命系统与环境系统之间相互作用规律及其机理的科学(马世骏,1980);生态学是综合研究有机体、物理环境与人类社会的科学(Odum,1997);生态学是研究产生目前有机体的分布和丰富度的决定因素的学科(Krebs,1972,1985)。Haeckel与马世骏的观点具有较大的包容性,在我国应用相对较广。

## 二、生态学的发展简史

生态学由来已久,从萌芽到当下,生态学经过了长期的发展过程(阳含熙,1989;吴兆录,1994;卢升高和吕军,2004)。

### (一) 萌芽时期:17世纪以前的生态学

朦胧的生态学思想和论述很早就已出现在中外古籍中。汪子春等(1992)考证,成书于公元前11至5世纪前后的《诗经》中,就包含有生态学内容,如“春日迟迟,卉木萋萋。仓庚喈喈,采芣苢”“秋日凄凄,百卉具腓”就包含有物候学的萌芽。《诗经·豳风·七月》中更有“五月斯螽动股,六月莎鸡振羽。七月在野,八月在宇,九月在户,十月蟋蟀,入我床下”。《夏小正》中记载了许多的物候现象。《管子·地员篇》中有大量生态学论述,更有山地植被垂直分布和水边植物分布与水环境之间关系的详细记载。《庄子·山木篇》中有食物链的记述等等。在欧洲,亚里士多德按栖息地划分了动物类群(水栖、陆栖),Theophrastus曾提出植物群落的定义以及动物体色是对环境的适应等。这一时期,古人的生态学观念和论述是朴素的和朦胧的。

### (二) 建立时期:17至19世纪

文艺复兴之后,各学科都有长足的进步,生态学也不例外。如Boyle(1670)发表了低压对动物的试验结果,标志着动物生理生态学的开端;1735年Reaumur记述了许多昆虫生态学知识;Malthus(1798)的《人口论》阐述了人口增长和食物的关系;Humboldt(1807)的《植物地理知识》描述了物种的分布规律;Darwin(1859)的《物种起源》更系统地深化了人类对生物与环境相互关系的认识;Haeckel(1866)对生态学予以定义;德国的Möbius(1877)创立了生物群落概念;Schroter提出了个体生态学和群体生态学两个概念。

这一时期最重要的成果是生物进化论的诞生、生态学的定义和植物生态学的长足发展。

### (三) 形成时期:1901—1953年

进入20世纪后,动物生态学迅猛发展,如种群增长Logistic方程的提出;Lotka(1925)和Volterra(1926)分别提出了描述两个种群间相互作用的Lotka-Volterra方程;Elton(1927)在《动物生态学》一书中提出了食物链、数量金字塔、生态位等非常有意义的概念;Lindeman(1942)提出了生态系统能量传递的渐减法则。

这一时期,植物生态学在植物群落研究上有了很大的发展,一些学者如 Clements、Tansley、Whittaker、Gleason、Chapman 等先后提出了诸如顶极群落、演替动态、生物群落类型 (biome)、植被连续性和排序等重要概念,对生态学理论的发展起到了重要的推动作用。同时由于各地自然条件不同,植物区系和植被性质差别甚远,在认识和工作方法上也各有千秋,形成了几个中心或学派。

1. 英美学派 (Arglo-American school) 这一学派的代表人物是美国的 Clements 和英国的 Tansley。他们的特点是重视群落的动态,从植物群落演替观点提出演替系列、演替阶段群落分类方法,并提出了演替顶极的概念。

2. 法瑞学派 (Zurich-Montpellier school) 这一派的代表人物在法国蒙伯利埃 (Montpellier) 的国际高山和地中海植物研究站和瑞士苏黎世的植物研究所。如瑞士的 Rübél 著有《地植物学的研究方法》(1922)和法国的 Braun-Blanquet 著有《植物社会学》(1928)。这一学派的特点是重视群落研究的方法,用特征种和区别种划分群落的类型,建立了严密的植被等级分类系统,在联邦德国的和法国完成了大量植被图。法瑞学派的影响最大,欧洲大陆国家包括大多数东欧国家以及日本、印度及非洲和拉丁美洲的国家都有不少人属此学派。

3. 北欧学派 这个学派以瑞典 Uppsala 大学为中心,代表人物为 du Rietz。他们重视群落分析、森林群落与土壤 pH 的关系。1935 年以后,与法瑞学派合流,合称西欧学派,或叫大陆学派,不过仍保留将植物群落分得很细的特点。

4. 前苏联学派 这个学派以 Sukachev 为代表,注重建群种与优势种,建立了一个植被等级分类系统,并重视植被生态与植被地理工作,并且很重视制图工作,完成了全苏植被图。

这一时期的标志性成果有 Emerson 和 Allee 等著的《动物生态学原理》(1949)、Odum 的《基础生态学》(1953)等,明确提出了基础生态学的四个分支学科:个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学。

#### (四) 现代生态学时期:1953 年以后

现代生态学的主要特点有:(1)新技术和新手段的应用,如遥感技术和地理信息系统的应用;(2)向微观(如分子水平)与宏观(如生物圈水平)两方面的发展;(3)环境问题得到高度重视;(4)分支学科众多。

### 三、生态学在生物学中的地位 and 角色

生态学是生物学中的综合性学科,它综合了多学科的研究手段。在如图 1-2 所示的多层蛋糕模型中,生态学是处于生物学基部的横跨所有生物门类的综合性研究分支。它与生物进化论一起,构成了生物学中综合性最强的两个学科。

### 四、生态学的研究方法

与所有自然科学一样,生态学的研究方法也包括野外实地观测、室内控制实验及其两方面的综合。随着技术的提高和精进,观测手段和设备日新月异,如遥感卫星、高空摄影摄像等,为生态学的研究提供了现代化的工具。同时,随着分子技术的发展,分子生态学的研究也取得了长足的进步(图 1-3)。

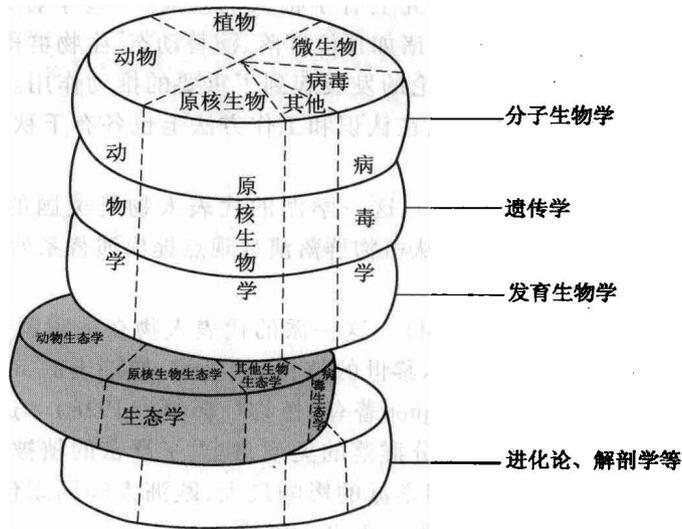


图 1-2 生物学分支学科的多层蛋糕模型

示各学科的相对地位和划分,其中生态学是综合性的基础学科

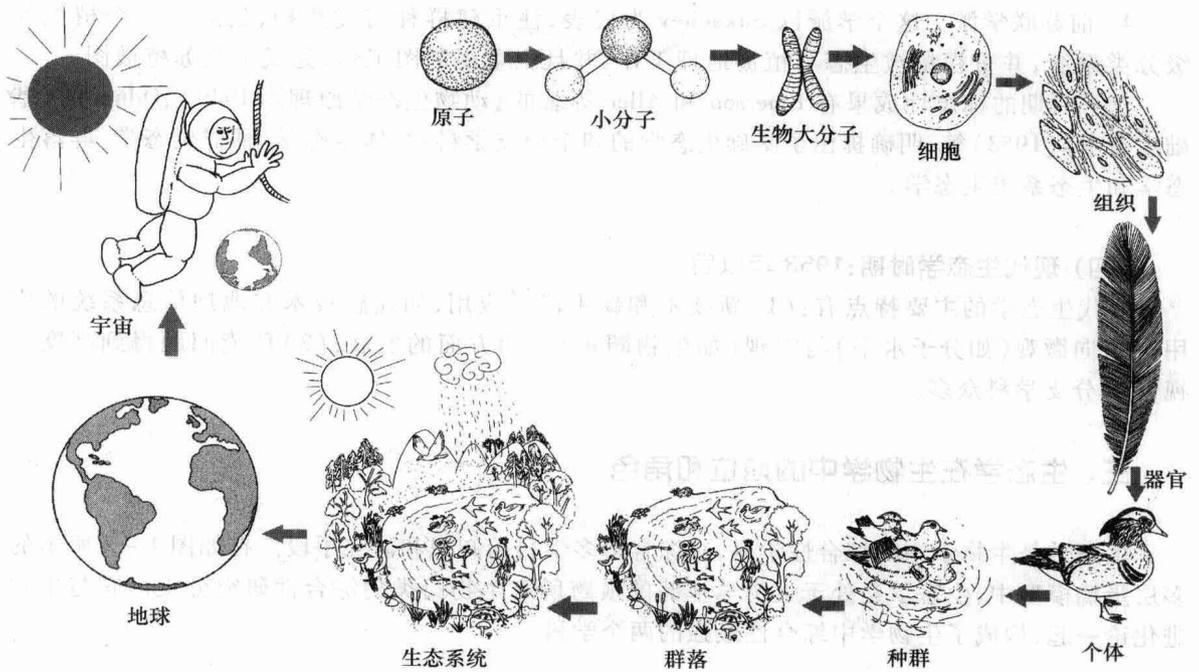


图 1-3 现代生态学研究范围日益向宏观和微观方向发展

## 本章小结

由于生物体及其群体与外界每时每刻都进行着物质和能量的交换,因而其不可避免地受到外界环境的影响。

而生态学就是研究生物(系统)与外界环境(系统)之间相互关系的学科,它将人类单纯从对生物及人类自身的认识转移到生物与外界环境的关系上,并往往将它们当作一个整体或系统进行考察和研究。由于考察主体的多变性、研究范围的多样性及研究手段的更新,生态学的内涵不断扩大,生态学本身也从对现象的朦胧描述逐渐发展到对生态规律和模型的拟合和建立,从而逐渐发展成为成熟的、综合性的生物学分支学科。

## 本章重点

Haeckel(1866)定义生态学是关于生物与环境关系的综合学科;马世骏((1980)认为生态学是研究生命系统与环境系统之间相互作用规律及其机理的科学。另有很多人对其研究的内容进行过定义和限定。

生态学研究的范围从原子、分子至宇宙,范围极大。然而就基础生态学而言,其研究主体分别是生物个体、种群、群落和生态系统,因而相应地基础生态学可以分为四个分支学科,分别为:个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学。当然生态学在形成和成熟的过程中,其分支学科极多,分类方法也多种多样。

由于生态学要研究生物及其环境,因而所有可应用于有机或无机体的研究手段和设备都可在生态学找到用武之地,研究生态学的方法和仪器极为多样。宏观上讲,有可控实验、野外观察和综合方法。随着信息技术和新科技的日新月异,相信生态学的研究方法和仪器设备将更加先进、便携、精确和有效。

## 思考题

1. 关于生态学的定义常见有几个,分别是什么?
2. 基础生态学就其研究层次可以分为哪几个分支学科?
3. 生态学的发展历史有哪几个阶段?
4. 生态学的研究方法有哪些?
5. 现代生态学的特点是什么?
6. 就生态学的特点来看,学习和研究生态学时要具备什么样的思维和观点?



# 第一部分 进化生态学

——生物的由来及存在

