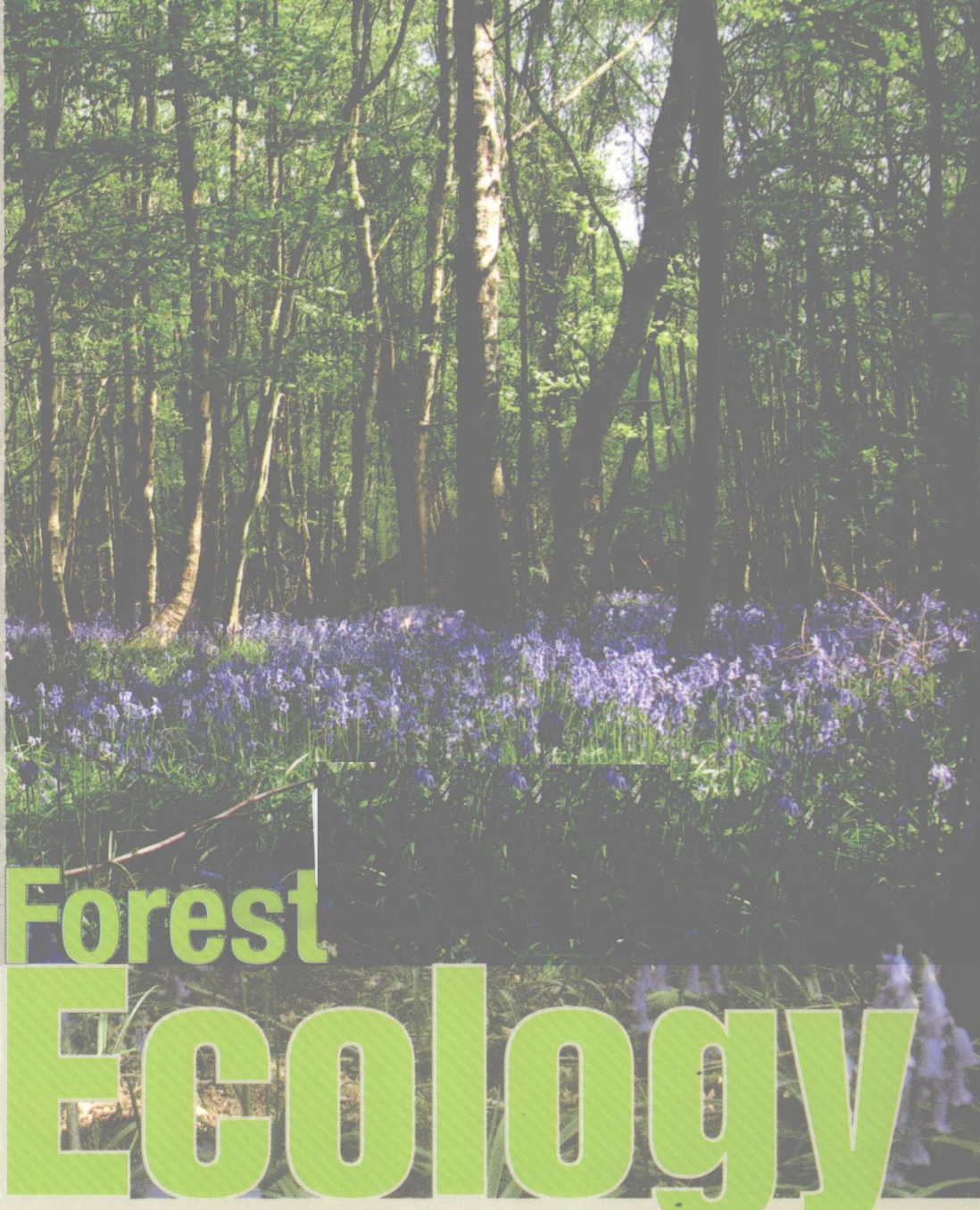




现代生态学基础



Forest Ecology

森林生态学 (第二版)

主 编 李俊清
副主编 牛树奎 刘艳红



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

现代生态学基础

森林生态学 (第二版)
Forest Ecology

内容简介

本书包括从个体到生态系统和全球变化的生态学主干内容,重点突出森林分布、演替、植被分类和分区,并把环境问题、自然保护和生态恢复等贯穿在相应的章节中。以生物圈和生态系统为主线,结合不同专业实际,突出相关研究的成果。引进先进知识,吸收美国、英国、加拿大和法国等同类书的优点,把生物与环境关系的基本规律贯穿于全书。

本书可供林学、农学、生态、环境、水土保持、园林规划、游憩等专业的教师、本科生、研究生、科研人员以及环境保护、规划和管理人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

森林生态学/李俊清主编.—2版.—北京:高等教育出版社,2010.6

ISBN 978-7-04-029111-7

I.①森… II.①李… III.①森林-植物生态学-高等学校-教材 IV.①S718.5

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第054877号

策划编辑 李冰祥 责任编辑 孟丽 封面设计 王凌波 责任绘图 尹莉
版式设计 王莹 责任校对 王超 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 北京印刷一厂

开本 787×1092 1/16
印张 25.75
字数 610 000

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.landaco.com>
<http://www.landaco.com.cn>
畅想教育 <http://www.widedu.com>

版 次 2006年9月第1版
2010年6月第2版
印 次 2010年6月第1次印刷
定 价 49.00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 29111-00

编审人员

主 编 李俊清
副主编 牛树奎 刘艳红
主 审 孙建新

各章编写人员

李俊清 第一章
牛树奎 第二、三、四、五章
郑景明 第六、七章
马钦彦 第六章第一节二（四）
李景文 第八章
刘艳红 第九章第一、二、三节
王襄平 第九章第四节一、二、三
侯继华 第九章第四节四
王襄平 罗菊春 第十章
康峰峰 第十一章第一、二、三、四节
周志勇 赵秀海 第十一章第五、六节
雷妮娅 第十二章
吕玉华 第十三章

第二版前言

本书主要包括个体生态、种群生态、群落生态、生态系统和全球变化等生态学主干内容，重点突出了森林生态学自身的特点，系统介绍了森林群落、森林演替、分布和分类等内容，这也是“森林生态学”课程的精髓所在。同时，针对现代生态学在宏观和微观两个方向上的发展趋势，重点论述与森林生态学相关分支学科的进展，把环境问题、生物多样性、自然保护和生态恢复等研究热点内容贯穿在相应的章节中。

与第一版相比，第二版对整体内容进行了更新，主要的改动有：增加了有关种群空间分布格局数学分析和森林生物遗传变异与进化的章节；扩充了生物多样性和中性理论的内容；把有关森林生态系统的所有内容整合为一章；把有关森林分类和森林分布的所有内容整合为一章；删掉了有关森林生态系统经营的章节。

本书的特色是：①以生物圈和生态系统为主线，从生态系统的基本特征和规律出发，引导学生树立整体的生态学思想和观念；②结合农林院校主要专业特色，将森林和环境密切结合，实现从森林木材生产的传统观念向保护森林环境的现代观念转变，符合农林院校各类生态环境类专业的培养目标；③突出森林生态学的特色，从森林环境、森林植物、森林生物种群、森林群落和森林生态系统多层面、系统揭示森林的生态规律；④紧紧把握国内外森林生态学的研究动态和最新发展，把环境变迁、生物进化、植被恢复和森林生态系统管理等最新科技成果和生物学普遍规律一并编入书中，充实了理论体系，开拓了学生视野；⑤在继承传统森林生态学主干框架的同时，注意吸收美国、英国、加拿大和法国等大学《森林生态学》的优点，同时结合社会和学术界对生物多样性保护和植被恢复的迫切需求，把生物与环境关系的基本规律，以及环境对生物资源的调节作用贯穿在有关章节之中。

“森林生态学”是林学及其他相关专业的专业必修课，也是环境与生物类专业的必修课或选修课。学习森林生态学对于掌握森林的培育、经营和保护的理论 with 技能是必不可少的。

本版书承蒙孙建新教授认真审阅和修改，在本书即将付印之际向孙教授表示衷心谢意。

由于时间仓促和水平有限，肯定还有很多不足和遗漏之处，欢迎同学和老师在使用过程中给我们提出宝贵意见，以便今后进一步完善这本教材，为提高“森林生态学”的教学水平和论著质量贡献我们的智慧和力量。

编者

2010年1月

第一版前言

这本《森林生态学》教材主要包括个体生态、种群生态、群落生态、生态系统和全球变化等生态学主干内容，重点突出森林生态自身的特点，系统介绍森林分布、森林演替、森林植被分区和森林群落分类等内容，这也是森林生态学课程的精髓所在。同时，针对现代生态学在宏观和微观两个方向上的发展趋势，突出与森林生态学有关分支学科进展情况，尤其是结合国家重大生态建设工程，使环境建设、自然保护和生态恢复等贯穿于相应的章节中，本教材也吸收了国内外相关学科的优点，丰富课程的内容和体系。

本教材的特色是：①以生物圈和生态系统为主线。无论是个体生态还是生物群落结构，都从生态系统的基本特征和规律考虑问题，而不是把种群或者群落孤立对待，树立学生的整体生态思想和生态学观念。②与农林院校主要专业特色相结合。把森林和环境密切起来，从森林木材资源的传统观念转向森林环境保护作用，符合农林院校生态环境类专业的培养目标。③突出森林生态的特色。从森林环境、森林植物到森林生物种群、森林群落和森林生态系统各个方面系统揭示森林的生态规律。④掌握国外的最新进展。本课程的教师队伍专业特长明显，熟悉国外森林生态学发展状况，掌握有关前沿知识，紧紧把握国内外森林生态学的动态和最新发展。⑤把环境变迁、生物进化、植被恢复、生态文明和森林生态系统管理等最新科技成果和生物学普遍规律引入课堂。

森林生态学不但是林业相关专业，也是其他环境与生物类专业的必修课，该课程对于森林培育学、森林经理学、森林病虫害防治和水土保持等专业学习都是必需的和不可缺少的，森林生态学在农林院校生态环境类专业课程体系中具有举足轻重的作用，是其他任何课程都无法替代的。本课程在继承传统生态学主干框架的情况下，注意引进国外先进知识，吸收了美国、英国、加拿大和法国等大学森林生态学课程的优点，同时结合实际和自然资源受到破坏，社会和学术界对生物多样性保护和植被恢复的迫切需求，把生物与环境关系的基本规律以及环境对生物资源的调节作用内容贯穿在有关章节之中。

本教材初稿完成后，承蒙侯继华博士和高俊峰博士的审阅，感谢他们提出的宝贵意见，同时感谢南海龙和裴伟二位研究生帮助绘制有关图表和文字校对工作。

由于时间仓促和水平有限，肯定还有很多不足和遗漏之处，欢迎同学和老师给我们提出宝贵意见，以便进一步完善这本教材，为提高“森林生态学”的教学水平和教材质量贡献我们的智慧和力量。

目 录

第一章 绪言	1	小结	54
第一节 森林生态学概述	1	一、水的生态作用	57
一、森林生态学的概念	1	二、森林对水的适应	63
二、森林生态学的产生	4	三、森林对水的影响	66
三、森林生态学的发展	7	第二节 森林土壤环境	73
第二节 森林生态学的内容和教学	9	一、土壤物理性质对森林生物的影响	74
一、森林生态学的内容	10	二、土壤化学性质对森林生物的影响	77
二、森林生态学教学	11	三、土壤生物对森林土壤的影响	80
小结	13	第三节 森林大气环境	83
思考题	14	一、二氧化碳对森林的生态作用	83
主要参考文献	14	二、氧气对森林生物的生态作用	85
第二章 森林环境	16	三、氮气对森林植物的生态作用	86
第一节 森林环境与生态因子	16	小结	88
一、环境的概念及其类型	16	思考题	89
二、生态因子的概念与分类	17	主要参考文献	89
三、生态因子的作用规律	18	第五章 森林环境中的干扰因素	91
第二节 生物与环境的关系	20	第一节 地形对森林的作用	91
一、环境对生物的限制性作用	20	一、地形的概念及其基本类型	91
二、生物对环境的适应和反作用	22	二、地形要素的生态作用	93
小结	30	三、地形因素对森林生物的影响	96
思考题	31	第二节 风与森林	98
主要参考文献	31	一、风对生物的影响	98
第三章 森林能量环境	32	二、森林生物对风的适应	100
第一节 太阳辐射的生态作用及生物适应	32	三、森林植被的防风作用	101
一、太阳辐射对森林生物的作用	32	第三节 林火的生态作用	103
二、森林植物对光的适应	39		
第二节 温度的生态作用及生物的适应	43		
一、温度对森林生物的生态作用	44		
二、森林植物对温度变化的适应	48		

一、林火的生态效应	104	一、种群遗传变异的来源与层次	188
二、林火对森林的影响	106	二、哈迪-温伯格定律	191
三、森林生物对林火的适应	109	三、繁育系统的特征	193
小结	111	四、影响种群遗传结构与分化的 因素	194
思考题	112	第二节 物种多样性进化与物种形成	203
主要参考文献	112	一、物种形成机制	203
第六章 森林种群的结构与动态	114	二、物种形成模式	205
第一节 种群的概念和基本特征	114	三、进化生态学的提出	207
一、种群的概念	114	小结	208
二、种群统计的基本参数	115	思考题	209
第二节 种群生命表及其分析	125	主要参考文献	209
一、生命表的构成及类型	126	第九章 森林群落结构	211
二、生命表分析	128	第一节 森林群落的概念与特征	211
第三节 种群的数量变化	131	一、群落的概念	211
一、种群的增长模型	131	二、森林群落的基本特征	212
二、自然种群的数量变动	139	第二节 森林群落的组成	213
第四节 种群的生活史对策	143	一、森林群落组成及其性质	214
一、植物种群的生活史	144	二、森林群落种类组成的数量 特征	217
二、生物入侵	147	第三节 森林群落的结构	219
三、种群的生活史对策	151	一、森林群落的外貌与结构单元	219
小结	154	二、森林群落的空间结构	223
思考题	155	三、森林群落交错区与森林线	229
主要参考文献	155	第四节 森林的生物多样性	231
第七章 森林种群内和种群间的关系	157	一、生物多样性的概念及测度 方法	232
第一节 种群内部的关系	157	二、物种丰富度的空间分布格局	237
一、植物种群密度效应	157	三、物种丰富度的影响因素	239
二、植物种群自然调节因素	159	四、生物多样性的中性理论	244
第二节 种群间的相互关系	160	小结	246
一、竞争作用	161	思考题	247
二、捕食作用	172	主要参考文献	247
三、寄生作用	181	第十章 森林群落演替	252
四、互利共生	182	第一节 森林群落演替的概念与类型	252
五、化感作用	185	一、森林群落演替的概念与演替 过程	252
小结	185	二、群落演替的类型	254
思考题	186	第二节 演替顶极学说与群落演替	
主要参考文献	187		
第八章 森林生物遗传变异与进化	188		
第一节 种群的遗传变异	188		

机制	259	三、森林生态系统物质循环的其他特点	326
一、群落演替的顶极学说	259	小结	328
二、群落演替的机制	261	思考题	330
第三节 森林群落演替模型与演替		主要参考文献	330
举例	265		
一、森林群落演替模型	265	第十二章 森林地理分布	333
二、森林群落演替举例	267	第一节 森林分类	333
小结	272	一、森林分类的植物群落学途径	334
思考题	272	二、森林分类的立地类型途径	337
主要参考文献	272	三、森林分类的生态系统途径	341
第十一章 森林生态系统	274	四、森林分类的景观分类途径	343
第一节 森林生态系统简介	274	五、中国森林分类	345
一、生态系统与森林生态系统	274	六、中国森林分区	349
二、生态系统理论	276	第二节 森林的分布及其影响因素	352
三、森林生态系统的基本组成	279	一、地史变迁与森林植物群落演化	352
四、森林生态系统实例	281	二、植物区系与环境条件相互作用	353
第二节 森林生态系统的结构和类型	282	三、森林地理分布规律	355
一、森林生态系统的时空结构	282	第三节 世界森林分布	360
二、森林生态系统的营养结构	283	一、热带雨林与热带季雨林	361
三、生态系统的类型	285	二、温带森林	365
第三节 森林生态系统的能量流动	286	三、北方森林	366
一、有关能量的基本概念	287	第四节 中国主要森林植被及其分布	367
二、生态系统能量流动原理	288	一、针叶林	368
三、森林生态系统中的能量流动	291	二、阔叶林	371
第四节 森林生态系统能量流动过程和生产力	293	小结	373
一、能量流动的途径	293	思考题	375
二、不同层次上的能流分析	295	主要参考文献	375
三、森林生态系统中的生态效率	299		
四、森林生态系统生产力	300	第十三章 森林与全球气候变化	377
第五节 森林生态系统物质循环	303	第一节 森林与气候	377
一、物质循环的概念、类型及特征	303	一、气候对森林分布及对森林生产力的作用	377
二、水循环	310	二、森林对气候的影响	379
三、气体型循环	312	第二节 全球气候变化	380
四、沉积型循环	316	一、制约气候形成和变化的因子	380
第六节 森林生态系统养分循环过程及特点	318	二、气候变化	383
一、养分的吸收与分配	319	三、近代气候变化的可能原因	385
二、养分的释放	320	四、全球气候变化需要研究的	

问题	388	三、森林与全球气候变化研究中存在的问题	395
第三节 全球气候变化与森林经营		四、全球气候变化背景下森林生态系统经营对策	397
对策	390	小结	398
一、全球气候变化与森林相互作用的		思考题	398
研究方法	390	主要参考文献	398
二、全球气候变化与森林的相互			
作用	392		

绪 言

本章主要介绍森林生态学的概念、产生和发展及其内容与教学等。希望通过本章的学习，掌握有关森林生态学的概念，了解森林、林业和生态学之间的密切关系，以及森林生态学在林业可持续经营中的重要作用。然而，除了课堂学习，学好生态学还要深入社会实践，这样才能真正掌握生态学的基本内涵和核心观点。

亚里士多德曾经说过“我爱我师，我尤爱真理”，达·芬奇则把画家看成是“自然的儿子”，这说明他们都重视对真理的探索和向自然学习。生态学是一门实践性很强的学科，学生在学习中更应该抱有这样执着的求知态度，充分利用理论联系实际的学习方法，运用生态学知识加深对自然的认识，从而为实现人类与自然和谐相处的目标努力。

第一节 森林生态学概述

森林生态学是生态学的重要分支学科，森林具有复杂的生物与环境相互作用关系和典型的生物地理现象。在生态学的产生和发展过程中，正是通过对森林的研究，揭示了很多有关生态学的基本规律。重要的生态学派及其奠基人学术观点的形成，都与他们长期和系统地从事森林研究密不可分。应该说森林的复杂性和典型性，给生态学这门学科提供了丰富的素材和案例，正由于此，森林生态学也才有了今天这样迅速的发展及其重要的学术地位。

一、森林生态学的概念

森林是生态学研究的一类具体对象。为了掌握森林生态学的概念，首先必须了解什么是生态学，之后再通过什么是森林和森林地理现象的介绍，进一步理解森林生态学的内涵和外延。生态学、森林和森林地理现象是学习森林生态学的基础。同时科学技术与社会的发展、自然与环境的变化也是一门学科形成的重要影响因素，尤其是像生态学这样具有明显地域性的学科更是如此。

(一) 生态学

简单地说，生态学是研究生物与环境之间相互关系的科学。这个概念是德国动物学家海克尔（Haeckel）于1866年首先提出的，英文为 ecology。很多教科书还介绍到：“ecology”源于希腊文的“oikos”和“logos”两个词，前者含义为住所或栖息地，后者含义为学问。由词汇含义考虑，古希腊早就有了关于生物住所或者栖息地的概念。事实也正是如此，早在生态学概念产生之前，吉尔伯特·怀特（Gilbert White, 1720—1793）、达尔文（Charles

Robert Darwin, 1809—1882) 以及我国传统文化蕴涵的丰富的生态理论已经在人们的思想观念和实践中得到广泛认同。

英文“ecology”表征生物与环境之间形成的某种关系或者整体状况，而不涉及具体对象。但是在汉语中，如果从语义学角度看，“生态学”是“ecology”的翻译，然而在我们日常大量使用的“生态”与西语“eco”之间却存在一定的差异。生态一词在汉语中，除具有强调事物有机整体性和相互关联性外，还可以理解为某一自然物所表现出的生命形态或样态(刘成纪, 2005)。汉语中的“生态”包含三方面含义：一是生态学，二是涉及生物(包括人)与环境的联系，三是与生物或环境相关的事物。这些说法都是对经典生态学概念的泛化，因而导致了汉语中很多诸如生态环境、生态林业和生态保护等与专业相关的概念，还有“政治生态”、“社会生态”、“原生态唱法”和“生态美学”等提法，这些超出了传统的生态学教科书的范畴，其未来的发展和对于社会经济的影响还有待事实来检验，本教材不加评论。

生态学概念中的生物是指各种形式的生命有机体，环境是指生物有机体生存空间的各种自然条件的总和。海克尔的生态学概念虽然被大多数人所接受，但其涉及的内容和范围过于宽泛，也有很多生态学家提出了不同的概念。如美国学者奥德姆(Odum, 1983)提出，生态学是研究生态系统结构和功能的科学；加拿大学者克莱布斯(Krebs, 1985)提出，生态学是研究影响有机体分布与多度的科学；等等。

这里面我们要对“环境(environment)”一词做进一步的说明，通常来说，所考虑或者所研究的中心事物周围的一切都是环境。地球上有了生物之后，生物周围的一切都成为环境；有了人类之后，人类周围的一切都是环境。从这个概念出发，还可以把一个有机体周围的其他有机体也看做是环境，因为相对于一个生物个体来说，其他生物就包括在周围的一切之中。因此生态学的概念还可以表述为：“研究生物与生物以及生物与环境之间相互关系的科学”。

生活在地球上的所有生物都与其周围环境有关系，但是，不同的生物类群与周围环境的关系可能有其不同的特征。因此，根据研究对象的特点，探讨某一类生物与环境的关系问题就形成了很多生态学的具体学科。比如，以植物为主的研究被称为植物生态学，以动物为主的研究被称为动物生态学，那么，以森林为主的研究就是我们这本书的主要内容，即森林生态学。

(二) 森林生态学

显然，森林生态学主要是把生态学关注的对象集中在森林或者森林生态系统的研究上，具有重要的实践性和经营目的。森林生态学把生态系统作为基本单位，不但考虑森林自身的运动规律问题，还要研究一个具体对象的科学经营问题，从现代森林生态学的发展来看，这就是森林生态系统的可持续经营。

1. 有关森林的概念

简单地讲，森林是以多年生高大木本植物为主的生物群落或生态系统。Barnes (1998)认为森林是一个由乔木和其他木本植物占优势，并与环境或者地球基质相互作用的动态三维生态系统。森林不仅是由以木本植物为主组成的群落，更重要的是一个有特定功能的系统。

森林中的生物成分丰富，植物、动物和微生物类群多样，同时具有一定的地域性。森林是一类生态系统，在该系统中各组成成分相互作用，密不可分。丹尼尔等（1987）指出，森林以具有一定密度的木本植物和面积较大为特点，也就是说只有当一地块上的林木达到足够的密度，而且覆盖足够面积的地表，形成了与外界有明显区别的气候和生态条件时，这样的林木群体才称做森林。森林形成之后，林内的温度、水分、光照、风、湿度、动植物种类与区系成分，乃至森林土壤的性质等，都可能发生相应的改变。

我国著名林学家梁希对“森林”的概念有如下论述：单位面积的土地上，达到一定数量林木的集群，这个集群一方面受环境的影响，另一方面又影响周围环境，使环境因它而发生显著的变化，像这样许多林木的总和才称做森林。日本《森林法》中“森林”一词指成片生长林木或竹林的地块，此外还包括为成片培育林木或竹林所提供的土地。联合国粮食与农业组织、联合国欧洲经济委员会和芬兰国际发展机构曾于1987年在芬兰联合召开“世界森林资源评价特别会议”，制定的适用于温带、亚热带和热带森林的定义和计量标准是：乔木覆盖面积一般达到20%，至少10%；择伐林的树高一般达到7 m以上。我国林业部门提出的森林定义为：面积大于或等于0.667 hm²的土地、高度可以达到2 m或以上、郁闭度等于或大于0.2，以树木为主体的生物群落；包括达到以上标准的竹林、天然林或人工幼林（未成林幼林），两行以上、行距小于或等于4 m或树冠幅度等于或大于10 m的林带以及特定的灌木林。

总之，森林是天然的或者为生产木材及其他林产品、为保护环境及游憩等而经营的木本植物群落；森林应该具有一定的面积、密度、高度和生产力，更重要的是森林中的各种成分都不是孤立存在的，各生物成分之间，生物与非生物成分之间通过各种生态关系和能量过程发生必然的联系，形成森林生态系统。可以说任何一片森林都不是简单的动植物组合或者它们的相互作用，更重要的是它们与周围环境形成一个有机的功能单位。

2. 森林生态学的概念

森林生态学（forest ecology）具体指研究以乔木和其他木本植物为主体的森林群落与环境之间关系的科学。森林不仅仅是一个林分或者一个木本植物群落，更重要的，它是一个具有结构和功能的复杂的生态系统。因而，森林生态学不但研究森林的组成、结构和功能，同时还要关注气候、地理、土壤以及其他有机体等。所以，森林生态学的研究对象为森林环境和动、植物有机体，研究内容为这些有机体的变化、结构和功能特征，及其对物理环境的响应等。

这里需要解释的是森林和生物群落（关于群落的概念在以后的章节中还要详细解释），森林生态学把森林看做一个生物群落（biological community），研究构成这个群落的各种林木、其他生物及其相互之间的关系，以及这些生物与周围环境之间的关系。森林受其周围环境的影响，同时，森林的存在也会对环境有一定的改造作用。森林群落中植物与植物之间，植物与动物之间，以及动物与动物之间存在着多种多样的相互关系。研究森林生态学就要从组成森林的具体成分着手，揭示这些成分之间的消长关系、结构特征及其与环境之间的相互作用规律。

（三）森林地理现象

苏联学者莫罗佐夫提出，森林是一种地理现象。换句话说，就是在一定的地理区域内，必然有与该地理环境相应的森林出现，一定的地理条件是森林群落形成的根据。森林如同自然实体，有本身固有的运动规律，是不以人的意志为转移的，甚至就像一个昆虫、一只鸟或一棵树那样，是真实的自然存在，有其特定的结构、功能和生产力。不过学术界也有不同看法，认为森林群落不是一个自然实体，分布也没有规律，同样属于自然实体的昆虫如果丢了足或少了翅都难以存活，但一片森林，多几棵树少几棵树没有什么影响，似乎森林群落不是自然实体，但也不是随机堆积在一起的，而是一种梯度分布的连续体。组成森林的每一种生物都以其个体的特征参与森林群落的组成和动态过程。

森林是一个结构复杂、有生命的和特定功能的系统，具有典型的代表性和地域性。尤其是那些经过长时间自然选择形成的原始林更是我们探索自然规律，研究复杂生命现象，揭示生物适应与进化本质的最理想的实验室和研究对象。森林群落是各种生物及其所在环境长时间相互作用的产物，同时在空间和时间上不断发生着变化。自然界没有两个完全相同的森林群落，但从一处到另一处，只要所存在的生境和历史条件相似，相似的森林群落就可能重复出现，也就是前面所指的森林是一种地理现象。那么，为什么会出现这种现象？出现的规律如何？不通过系统地学习和研究森林生态学理论，这些问题就难以回答。换个角度来说，生态学的研究必须以某一类生物为对象，森林生态学就是以森林为主要对象的生态学研究。

总之，无论是森林生态学，还是植物生态学或者动物生态学，它们都属于生态学的学科领域，只不过研究的对象各有侧重，但是所揭示的规律应该是一致的或相同的，至少是可以相互借鉴的。

二、森林生态学的产生

任何一门学科的产生都不是孤立的，必须建立在相关科学理论和实践的基础上。森林生态学也是如此，它的产生既有生物进化论的理论基础又有一大批科学家长期而系统的野外考察实践。

（一）田园风光与生态思想的萌芽

沃斯特（Donald Worster）（1999）在他的《自然的经济体系——生态思想史》一书中，介绍了一个阿卡迪亚式（即 Arcadia：古希腊的一个高原地区，后来人们将其喻为田园牧歌式的纯朴风尚）的地方。是 200 多年前，在距离伦敦西南不到 50 英里的地方是汉普郡乡下的田野和小山，其中有一个宁静而美丽的村庄叫塞尔伯恩（Selborne）。这个带着泥土气息、静默而秩序井然的小村子，多少年来都不被外界所瞩目，怀特是本村的牧师，他在做宗教职务的同时，利用业余时间研究植物和动物。20 多年里，他每天都在教区周围观赏植物和动物，浏览自然风光，享受大自然给他带来的一切。年复一年，他生活在同一个牧场上，漫步在同一片草地，接触同一个自然环境。因此，他能够发现新的蝴蝶，或者观察到燕子在一个邻居的烟囱上建巢筑窝，或者蹲在蕨类植物和草本植物花丛中凝视觅食的野鸭和沙雉鸟。这种生活方式给怀特带来的最后的结果是一部成就英美自然史学说的奠基之作。

怀特能感受到 10 英里以外的草原气息，能够呼吸到海岸的微风拂煦，能够望见那些多彩而丰富的动物和植物。他对很多事情感兴趣，包括记录燕子的飞来飞去，研究燕子在空中的冲刺式的取食方式，观察冬天栖息在水下或洞穴里的鸟等。怀特把塞尔波恩近郊视为一个复杂的、处在变换中的统一的生态整体。田园牧歌感染了怀特的心灵，并把这种感受和体验融入他的生活之中。在这里怀特所获得的不仅仅是欣赏植物、动物和风景，更重要的是这些田园风光已经成为他的生活方式和行为方式，也是他思想、观点、追求和享受的源泉。大自然和人的完美结合，孕育出伟大的科学和文明。这和后来达尔文提出进化论、海克尔提出生态学同样重要。

生态学研究指出，生态系统是由非生物物质的生命支持系统和不同功能特性的生物体所组成。其中绿色植物是生态系统中最主要的生产者，是它通过光合作用制造出有机物；动物和人都只是生态系统的消费者，只能直接或间接地依靠绿色植物维持生命；而微生物则是生态系统的分解者，它们将有机体的残骸分解为无机物回归到环境中去。食物链把生物与非生物、生产者与消费者以及消费者与分解者联成一个整体，驱动物质交换和能量转移的过程，体现了生态系统内部各种要素的本质联系。事实表明，人对自然界具有依存性，各种生命现象之间是相互关联的。因此，必须使人类与自然界之间和谐共生并协同发展。

上面描述的田园生活，并不仅仅限于西方社会。我国江南水乡、苏州园林的建筑设计，展现了中国人古朴的民风、小桥流水般的诗情画意，崇尚自然、尊重自然的哲学理念，堪称自然史诗和博大精深的生态思想。尤其是“天人合一”的环境观、“道法自然”的处世理念，体现了对自然的善意宽待、对生命的珍惜和与他人的和平相处的思想。这种朴素的人生观念本身就与生态学有着密切的关系。中国传统文化不是田园风光，胜似田园风光，它不再是小桥流水的美，而是自然与人之间最根本的和谐之美。虽然它不像翻卷的海浪那么壮观，也不像雨后彩虹那么绚丽，但它揭示的是人与自然规律的深层次的美，是大美，天穹地阔的生态之美。

（二）进化的理论基础

海克尔（1866）首先提出了“生态学”一词，他说生态学是研究生物与环境相互关系的科学。孙儒泳（1987）在《动物生态学原理》一书中写到，生态学是研究生物的形态、生理和行为的适应性，即达尔文的生存竞争中所指的各种适应性。适应是生态学的核心问题，生态学与达尔文的进化论有着必然的联系。进化论与生态学至少在以下 3 个方面是统一的：① 生态学研究的都是进化的结果；② 物种问题是进化论研究的核心问题，而种是由种群组成的，种群的变化和种群间的相互作用影响物种的特征，而这些特征都是生态学的基本研究内容；③ 生态学研究生物有机体出生、死亡以及适应机制，而这也正是进化论的内容，因为自然选择首先通过对于出生和死亡的选择作用达到进化的结果（王智翔，1990）。进化正是生物与环境及生物与生物之间相互作用的结果。

众所周知，达尔文进化论有两个重要的理论：生存竞争和自然选择。生存竞争是生物与生物之间的相互关系，自然选择是环境对生物的作用。可见，达尔文已经注意到生物之间以及环境对生物两方面的作用。海克尔（1866）提出了生物改造环境的第三条理论，从而构成了对生态学概念的完整表达，也阐述了生态学研究的基本内涵。达尔文的进化论与生态学

有着十分密切的关系，是生态学产生的理论基础。自然选择和物种形成是十分典型而且重要的生态过程。

我们知道，生物进化的动力，或者说进化的机制，是自然选择。所有物种、种群或个体必须对周围生存环境具有一定的适应能力，适应者继续生存，不适者自然淘汰。毫无疑问，这就是最普遍的生物与环境关系的法则，也是生态学的基本原理。即使在生态学有了巨大发展的今天，我们也毫不怀疑，生物经过自然选择而进化的理论是生态学理论。自然选择是一种生态现象，物种形成是真正的生态过程，生态学的任务是揭开适应之谜。达尔文进化论涉及更多的仍然是生物与环境关系的问题（McIntosh, 1985），即生态学问题。海克尔和许多生态学家都把生态学归功于达尔文及其自然选择理论，把达尔文描绘成生态学命名前的伟大倡导者。哈普尔（Harper, 1967）认为达尔文的自然选择理论是一个生态学理论，竞争和由自然选择引起的死亡是自然选择的基础。

（三）科学实践基础

要了解生物与环境的关系，唯一办法就是去研究它、实践它。生态学普遍采取的研究方法有3个：观察、试验和模拟，其中观察是最普遍也是最基础的研究方法。生态学的先驱无论是什么背景，来自哪个国家，一个共同的特点就是长期的、大量的森林植被考察，从达尔文到克列门茨（Clements）无一例外。没有这种长期的考察就不会出现进化论和形成森林生态学。考察地的自然景观和动植物世界丰富的多样性具有无穷的奥秘，也是揭示植被与环境相互关系的天然实验室，这些实践以及考察后撰写的大量学术著作，都是形成森林生态学的宝贵财富。

正如前述，达尔文的进化论与生态学有着十分密切的关系，尤其是对自然资源和生物多样性的探索才使得达尔文形成完整的进化思想，尤其是1931年至1936年乘贝格尔（Beagle）号长达5年的航海环球科学考察，使他能够产生进化思想，建立生存竞争和自然选择的理论。这在当时，应该说是最有影响的知识革命。自然选择导致物种进化，进化论的提出也为生态学的产生奠定了基础（McIntosh, 1992）。

其实，与达尔文、海克尔几乎同时代的，还有很多从事森林植被研究的人，他们也像达尔文一样有着对研究大自然的无穷乐趣，并努力探索自然界的真谛，是森林生态学形成的重要奠基人。布鲁士人 A. 洪堡（Alexand Humboldt, 1769—1859）是一位杰出的博物学家，大学毕业后去美洲的古巴、墨西哥等做植被考察，历时5载，然后转到法国，写出不朽之作《热带旅游》（Voyage aux régions équinoxiales）30卷，书中首次提出群丛和外貌的概念。A. 坎夺利（Alphonse de Candolle, 1806—1893）是洪堡的学生，他在老师工作的基础上继续进行植被研究，于1855年出版《植物地理学》一书，是对当时地理学和植物分布学知识的总结。瓦尔明（Warming, 1841—1924）用了3年时间到巴西调查，采集了2600多份植物标本，撰写了《以植物地理学为基础的植物分布学》，对洪堡之后的植被学知识进行了总结，进一步了完善群丛的概念。辛普尔（Schimper, 1856—1901）在热带地区做过大量的研究工作，撰写了《以生理学为基础的植物地理学》专著。进入19世纪后期，克列门茨、布朗-布朗奎特（Brun-Blanquet）和坦斯利（Tansley）关于演替、特征种以及生态系统的研究，构成了生态学完整的理论体系，是生态学从概念到形成的转折点和里程碑。

另外, 19 世纪中叶的欧洲是工业文明相对比较发达的地区。生产力的高度发展, 使得当地资源迅速枯竭, 为此必须向外扩张, 到其他地区寻找资源。那么什么地方能找到资源, 什么环境条件下能获得资源成为人们关注的重点。可见, 寻找资源, 探索资源的分布与自然环境的关系是西方人具有生态学思想的实践基础。尽管如此, 这个实践基础并不一定是普遍规律。比如, 中国具有传统的开发资源、为民造福的思想, 北宋时期的王安石就有“欲富天下则资之天地”的主张, 提倡向大自然寻找资源和财富。然而, 中国几千年来受“天人合一”传统文化影响, 始终坚持人类的一切活动必须与大自然的“天”相统一, 不是西方那种人类中心主义。中国人世世代代遵循自然规律, 其生态思想深刻而悠远。显然, 生态学的产生既有其科学基础又有实践依据, 同时还包括了自然规律的探索和社会经济的需要等综合作用。

三、森林生态学的发展

森林生态学发展迅速, 其发展过程经历了从物种分布和森林经营的基础研究到生态系统能量流动和物质循环规律研究, 从对森林生物生长发育与环境关系的探索到今天森林在环境保护、全球变化和碳循环中的作用研究等。

(一) 森林生态学的科学问题

生态学研究强调地域、环境、生物种群和群落, 探索生物种群和群落随地域和时间的变化动态和规律, 进而回答自然现象产生的“为什么”和“如何”的问题。例如, 生物为什么会适应, 如何适应? 生物为什么会进化, 如何进化? 生物之间以及生物与环境之间为什么要发生某种相互作用, 如何作用? 生态学要回答此类问题。为什么森林群落会发生演替, 如何演替? 为什么热带雨林的生物多样性那么高, 其形成机制如何? 森林生态学也要回答此类问题。当然, 有关生理学、遗传学和地理学的知识都可以作为回答上述问题的依据, 但如果为了从根本上回答“为什么”和“如何”的问题, 还应该把生物进化理论作为生态学的最重要的理论基础。包括森林在内的生物群落的复杂的生态现象, 多样的生物成分、动态过程、空间结构等特征和变化都是千百万年来进化的结果, 进化史给每一个生物个体都留下了深刻的烙印, 只有通过进化论才能够使我们揭开生物的适应之谜, 而生态学的任务就是解开这个适应之谜。

我们知道生态学和生物进化论都是 19 世纪的重要科学进步, 如果从海克尔提出生态学的概念算起, 至今已有近一个半世纪的历史。人们对生态学的理解和认识也在逐渐深入。甚至, 随着社会的发展, 不同阶段考虑的生态学问题也不一样。例如, 位于法国南方地中海沿岸的小城蒙彼利埃 (Montpellier) 是法瑞学派发源地之一, 也是法国国家科研中心唯一的生态学研究中心所在地, 该中心的名称从“植被制图中心”、“植被社会学研究中心”更名为现在的“进化与功能生态研究中心”, 体现了生态学研究经历的植被分布和描述过程、种间关系和群落分类过程以及生物进化与生态功能的一系列研究过程。

威廉 (Williamme, 2006) 在《英国 100 个咨政相关的生态学问题》中, 提出了关于生态系统的功能问题和人类活动对生物多样性的影响问题等; 关于林业, 提出了大范围林木栽培的生态效益问题, 森林的年龄结构和分布问题以及森林野生动物保护问题等。总之, 伴随