

全国普通高等教育师范类地理系列教材

SHENGTAXUE YUANLI

生态学原理

张雪萍 主编



科学出版社

全国普通高等师范类地理系列教材

生态学原理

张雪萍 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

全书共 12 章，前 10 章是生态学基础部分，包括生物与环境关系基本原理、种群生态学、群落生态学与生态系统生态学等，通过这些不同层次的研究内容，深入浅出地讲述生态学的基本原理及其发展。第十一章涉及当前生态学的热点领域，从不同侧面揭示生态学作为极富活力和发展动力的学科所肩负的协调人地关系、实现可持续发展的重大使命，体现生态学的前瞻性及应用性。第十二章为不同性质生态系统解析，从将全球生态系统作为统一整体的角度出发，探讨各类系统的贡献与作用，揭示不同性质生态系统间的内在联系，注重生态学理论在全球生态系统管理中的应用，集中体现生态学研究的综合性、整体性、系统性与应用性。

本书可供高等院校地理科学、环境科学、农林科学等相关专业作为教材使用，也可供从事环境保护的专业人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

生态学原理/张雪萍主编. —北京：科学出版社，2011.5

全国普通高等教育师范类地理系列教材

ISBN 978-7-03-030224-3

I. ①生… II. ①张… 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(2011)第 020845 号

责任编辑：许 健 王 翊/责任校对：桂伟利

责任印制：刘 学/封面设计：殷 靓

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

江 苏 省 有 客 市 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011 年 5 月第 一 版 开本：889 × 1194 1/16

2011 年 5 月第一次印刷 印张：16 1/2

印数：1—4 200 字数：526 000

定 价：33.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

《生态学原理》编委会名单

◆ ◆ ◆ 主 编

编 委

张雪萍

(按姓氏笔画排序)

王 蕾(黑龙江科技学院)

王永洁(齐齐哈尔大学)

孙 元(黑龙江大学)

杨丽雯(山西师范大学)

张 武(佳木斯大学)

张雪萍(哈尔滨师范大学)

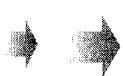
张淑花(绥化学院)

林 琳(哈尔滨师范大学)

高梅香(哈尔滨学院)

《全国普通高等师范类地理系列教材》

专家委员会



主任

曾从盛(福建师范大学)

副主任

明庆忠(云南师范大学)

任建兰(山东师范大学)

周国华(湖南师范大学)

委员

(按姓氏笔画排序):

- | | |
|--------------|--------------|
| 万鲁河(哈尔滨师范大学) | 毛德华(湖南师范大学) |
| 石培基(西北师范大学) | 全 川(福建师范大学) |
| 毕 华(海南师范大学) | 杨 新(湖南师范大学) |
| 杨玉盛(福建师范大学) | 李小娟(首都师范大学) |
| 李玉江(山东师范大学) | 李永化(辽宁师范大学) |
| 沙晋明(福建师范大学) | 张 戈(辽宁师范大学) |
| 张 果(四川师范大学) | 张永清(山西师范大学) |
| 张军海(河北师范大学) | 张述林(重庆师范大学) |
| 张祖陆(山东师范大学) | 张雪萍(哈尔滨师范大学) |
| 陆 林(安徽师范大学) | 陈晓玲(江西师范大学) |
| 陈健飞(广州大学) | 金海龙(新疆师范大学) |
| 姜世中(四川师范大学) | 宫辉力(首都师范大学) |
| 骆高远(浙江师范大学) | 秦树辉(内蒙古师范大学) |
| 袁书琪(福建师范大学) | 高 峻(上海师范大学) |
| 高传喜(天津师范大学) | 海春兴(内蒙古师范大学) |
| 康建成(上海师范大学) | 梁雨华(吉林师范大学) |
| 葛京凤(河北师范大学) | 程道平(山东师范大学) |
| 舒晓波(江西师范大学) | 温家洪(上海师范大学) |
| 管 华(徐州师范大学) | 翟有龙(西华师范大学) |



正值中国地理学会在北京人民大会堂举行百年庆典之际，欣闻科学出版社组织全国高等师范院校共同编写地理科学类系列精编教材，以适应我国高等师范院校教学改革和综合化发展的需要，我作为教育部地球科学教学指导委员会主任委员感到由衷地高兴和鼓舞。

众所周知，高等师范院校的设置和发展可以说是中国高等教育在世界上的特色之一，为我国开展基础教育、提高国民素质教育作出了杰出贡献。地理科学类专业最早于1921年在东南大学(今南京大学的前身)设立了我国大学中的第一个地理学系，随后清华大学、金陵大学、北平师范大学纷纷增设地理学或地学系，因此地理科学类专业教育迄今已有七十余年的历史，培养了一大批服务于地理、环境与社会经济的地理科学人才。现今随着日益凸显的全球性的资源环境问题与人地关系矛盾的加剧和地理信息技术的迅速兴起、发展和应用，地理科学新的快速发展与扩展，地理科学类专业由原较单一的地理教育专业发展为地理科学、地理信息系统、资源环境与城乡规划管理三个本科专业，并在综合性大学、高等师范院校、农林类高校等都有广泛开办。其中，高等师范院校较完整地设立了三个专业。在培养地理科学类的地理教学师资、地理信息系统、资源环境和城乡规划管理等人才方面发挥了主力军的作用，成为了我国培养这一类型人才的重要阵地，多被誉为“教师的摇篮”；与此同时，高等师范院校根据我国师范院校的性质和发展战略方向，以及我国高等教育改革的趋势，依托各区域的地理特点和文化沉淀，针对社会的迫切需求，办出了不同于综合性大学的立足本土与本身的基础教育师资和区域性应用人才的特色。

由高等师范院校的资源环境与地理科学类的学院联合撰编系列精品教材，可紧密结合高等师范院校地理科学类专业的特点，量体裁衣，因校制宜，形成高等师范院校不同于综合性大学的自己系列精品教材；同时，可充分发挥师范院校教师们在师范院校地理科学类专业教学经验丰富和服务基础教育及地方社会经济发展等的优势，将多年来精品课程建设、实践(实验)教学、专业建设、教学研究与教学成果等成果融入其中，形成真正的精品教材；再者，高等师范院校共同搭建系列精品教材编写平台，每本教材以1~2校为主编单位，多家院校参与、相互学习、相互交流、相互借鉴，取长补短，优势互补，共同提高，不仅利于每本教材编写水平的提升，也可促进师范院校专业建设和整体教学水平的提高，将提高本科教学质量、培养高素质人才、服务于地方基础教育和社会经济发展落到实处，推动我国高等教育的改革和发展。

Preface

我相信，科学出版社和高等师范院校精诚团结，真诚合作，各院校相互交流与协作，一定能编出适合中国国情与需要，适应我国高等教育发展，适合高等师范院校的系列精品教材。



中国科学院院士

教育部高等学校地球科学教学指导委员会主任委员

前 言

生态学是研究生物与其所处环境之间关系的科学。今天，在人类与其他生物所处的共同环境中，人类的开发活动、人对其他生物所具有的巨大优势，已经造成了人类与环境之间关系的极端恶化：人口爆炸、物种数量锐减、环境污染、资源枯竭，等等。如果这些问题得不到解决，人类自身的生存就会受到威胁。近年来，生态学获得了快速发展，表现出应用性强、理论发展活跃等优势，作为一门科学，在人类的思想宝库中的地位日益突出。

基于生态学在人类科学管理生态系统的问题上所肩负的重要使命，在本书的编写中，我们以生态学基础理论为主线，强调人在生态系统中的双重属性及对生态系统发展应承担的责任。本书包含由生物与环境关系基本原理到种群、群落、生态系统等不同研究层次的内容，并积极关注生态学的前沿动态，概述景观生态、恢复生态、环境生态、生物多样性、全球变化、生态风险评价等问题。特别值得提出的是在第十二章将全球生态系统作为研究整体，对不同性质生态系统进行解析，探讨和揭示不同性质生态系统的特征、功能、对全球生态系统的贡献以及系统间的内在联系。对于不同性质生态系统的分析，不仅是对所学生态学原理的综合应用，更是对生态系统整体性和生态学原理应用性的强化。

生态学作为迅速发展的一门科学，在一代代、一批批的生态学工作者的研究和积累中不断成熟，学科理论不断丰富，体系日臻完善。且由于该学科在解决人类面临的许多尖锐矛盾中所体现的活力、应用性及所发挥的作用等，使生态学广泛渗透于自然、社会、经济等不同领域。作为地理学科体系下的生态学，也已成为与传统地理学教学内容相生相伴，并已引起足够重视，起着重要作用的一门专业基础课程。这既是时代发展和地理学发展的客观要求，更是生态学与时俱进的学科魅力之所在。

作为编者，我非常高兴能有机会将自己多年在生态学教学中积累的经验，以及对学科内容的理解、认识，通过自己的加工整理，将它们以教科书的形式呈现给大家。本书在继承了生态学家传统研究成果的基础上，借鉴了大量参考书的内容和写法，并比较了多部教材对各类难点的处理方法的基础上，以本科生作为主体对象，突出教材的易读性和生动性，并强化学科体系的整体性和内在联系，力求将复杂问题简单化、枯燥问题生动化、繁琐问题条理化，并希望这种努力能调动学生的学习兴趣，提高其学习效率。

参与本书编写工作的有高梅香(第一章、第二章)、王永洁和张武(第三章、第四章)、张武(第五章、第六章)、杨丽雯(第六章第六节)、张雪萍(第七章、第八章、第九章)、杨丽雯和张雪萍(第十章)、张淑花(第十一章第一至三节)、孙元(第十一章第四至六节)、孙元和林琳(第十二章第一至四节)、王蕾(第十二章第五、第六节)。全书由张雪萍统稿、定稿。

Foreword

在本书编写过程中，林琳、高璐承担了插图的清绘工作，在此表示感谢！同时，在教材的校对中高璐、苏越、邵春华、张鹏、王永杰、邬天媛、史玉菲、孙雪萍、王宝健、董承旭、李佳欣、杜鹃等同学做了大量的工作，特此感谢！

由于编者水平有限，加之时间较紧，书中难免存在疏漏及不足之处，希望使用本教材的教师、学生和环境科学工作者给予批评指正。

张雪萍

2010年9月

目录

序

前言

第一章 绪论

.....	1
第一节 生态学的定义 /1		
第二节 生态学的形成和发展 /2		
第三节 研究内容与分支学科 /5		

第二章 生物与环境

.....	8
第一节 环境与生态因子 /8		
第二节 生态因子作用分析 /10		
第三节 生态因子的生态作用及生物的适应 /15		

第三章 种群及其基本特征

.....	34
第一节 生物种与种群的概念 /34		
第二节 种群基本特征 /35		
第三节 种群增长模型 /41		
第四节 种群的空间需要与扩展 /50		

第四章 种内与种间关系

.....	52
第一节 种内关系 /52		
第二节 种间关系 /55		
第三节 生态位理论 /62		
第四节 种群的调节 /64		

Contents

第五章 群落组成和结构

- 68
- 第一节 群落概念和特征 /68
 - 第二节 群落种类组成 /70
 - 第三节 群落的结构 /74
 - 第四节 影响群落结构的因素 /80

第六章 群落的动态

- 86
- 第一节 群落的变化类型 /86
 - 第二节 群落演替类型与演替系列 /88
 - 第三节 演替的顶极理论 /92
 - 第四节 群落演替与功能过程 /94
 - 第五节 控制群落演替的几个主要因素 /95
 - 第六节 群落的分类与排序 /97

第七章 生态系统的一般特征

- 101
- 第一节 生态系统的概念与特征 /101
 - 第二节 生态系统的组成与结构特征 /102
 - 第三节 食物链、营养级和生态效率 /106
 - 第四节 生态系统的发展、生态平衡及其反馈调节 /110

第八章 生态系统的能量流动

- 116
- 第一节 生态系统能流研究的理论基础 /116
 - 第二节 生态系统的初级生产 /119
 - 第三节 生态系统的次级生产 /126

目 录

- 第四节 生态系统的物质分解 /128
第五节 生态系统的能量流动分析 /134

第九章 生态系统的物质循环

- 138
- 第一节 物质循环的概念、特征与类型 /138
第二节 水循环 /142
第三节 气体型循环 /144
第四节 沉积型循环 /148
第五节 生物地化循环与人体健康 /151

第十章 生态系统中的信息传递

- 152
- 第一节 信息的概念、属性、主要特征与传递模型 /152
第二节 生态系统的信息类型及信息传递 /154
第三节 生态系统的信息研究与应用 /164

第十一章 生态学发展与热点问题

- 166
- 第一节 景观生态学 /166
第二节 环境生态学 /176
第三节 恢复生态学 /182
第四节 生物多样性及其保护 /190
第五节 全球变化 /195
第六节 生态风险评价 /199

第十二章 不同性质生态系统解析

- 204
- 第一节 森林生态系统 /205

Contents

- 第二节 农业生态系统 /209
- 第三节 城市生态系统 /214
- 第四节 基于能值的新生态经济系统 /220
- 第五节 淡水生态系统 /225
- 第六节 海洋生态系统 /234

主要参考文献

245

第一章 緒論

隨着世界人口的急劇增加和人類改變環境能力的增強，特別是近半個世紀以來，工農業生產的快速發展，人與環境之間的矛盾日益突出，全球面臨氣候變化、生物多樣性減少、環境污染、自然資源退化、荒漠化擴大等生态环境問題。人類在尋求這些問題發生原因及解決辦法的過程中，深刻認識到人在生態系統中的雙重屬性，即一方面，人和其他生物一樣是地球生態系統第一批生物的嫡親後代，並和其他生物一樣不能不服從自然規律；另一方面，人具有極大的主觀能動性，並在其他生物面前表現出巨大的優越性。這種能動性和優越性導致了人與環境間矛盾的惡化，甚至威脅了人類自身的生存，同時，人類也要憑借這一能動性發揮自我管理的優勢，積極協調人與自然之間的關係，並探索可持續發展之路。目前，以研究生物與環境關係為中心的生態學已引起社會的廣泛關注，在許多國家和地區，生態學知識已得到廣泛普及，生態學基本原理在社會科學和自然科學的各個領域都得到廣泛的應用。目前，生態學理論的發展與完善，及其實踐應用性的增強，對生態問題的解決和生态环境建設及保護具有重要的指導意義。

第一节 生態學的定義

生態學(ecology)一詞最早由德國動物學家赫克爾(E. Haeckel)於1866年提出。他認為生態學是研究動物有機體與其周圍環境相互關係的科學。Haeckel所指的環境包括非生物環境和生物環境，前者是指光、溫度、水、營養物等理化因素，後者包括同種或異種其他有機體。這個定義強調的是相互關係，或稱相互作用(interaction)，即有機體與其非生物環境的相互作用和有機體之間的相互作用。後來泰勒(Taylor, 1936)、阿利(Allee, 1949)、布克斯鮑姆(Buchsbaum, 1957)、伍德伯里(Woodbury, 1954)和奈特(Knight, 1965)等所提出的生態學定義，都未超出Haeckel定義的範圍。

生態學一詞源於希臘文“oikos”(原意為住所或棲息地)和“logos”(原意為學科或研究)，原意是研究生物棲息環境的科學。生態學這個詞中的 eco-與經濟學(economy)的 eco-是同一詞根。經濟學起初是研究“家庭管理”的，由此可以把生態學理解為有關生物經濟管理的科學。羅伯特·里克萊夫斯(Robert Ricklefs)的基礎生態學教科書《自然的經濟學》(*The Economy of Nature*)，其第五版已於2001年出版。1966年，史密斯(Smith)認為“eco”代表生活之地，因此生態學是研究有機體與生活之地相互關係的科學，所以又把生態學稱為環境生物學(environmental biology)。

Haeckel提出的生態學定義既有開創性又有廣泛性。後來，一些著名的生態學家也對生態學進行了定義。

英國生態學家埃尔頓(Elton, 1927)在他最早的《動物生態學》一書中，把生態學定義為“科學的自然史”；前蘇聯生態學家卡什卡洛夫(Кашкаров, 1945)認為，生態學研究“生物的形態、生理和行為的適應性”。埃尔頓和卡什卡洛夫的定義指出了一些重要的生態學研究問題，但其含義不易與生物學(biology)的概念進行區分。

澳大利亞生態學家安德魯瓦薩(Andrewartha, 1954)認為，生態學是研究有機體的分布(distribution)和多度(abundance)的科學。後來加拿大生態學家克雷布斯(Krebs, 1972)認為安德魯瓦薩的定義是靜態的並忽視了與環境的相互關係，將其修正為“生態學是研究有機體分布及多度與環境的相互作用的科學”。這兩位學者是動物生態學家，主要強調種群生態學。

1909年，丹麥植物生態學家瓦明(Warming)提出，植物生態學研究“影響植物生活的外在因子及其對植物……的影響；地球上所出現的植物群落……及其決定因子……”。此定義既包括個體研究，也包括群落研究。1932年布勞恩-布蘭特(Braun-Blanquet)將植物生態學稱為植物社會學，認為它是一門研究植物群落的科學。瓦明和布勞恩-布蘭特是植物生態學家，主要強調群落生態學。

20世紀60~70年代，在環境、人口、資源等世界性問題的影響下，動物生態學和植物生態學趨向

汇合，生态系统的研究日益受到重视，生态学研究中心转向生态系统，生态学的定义又得到了新的发展。美国生态学家奥德姆(Odum, 1958)提出，生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。《生态学基础》(Fundamentals of Ecology) (1953,1959,1971,1983) 是奥德姆撰写的著名教科书，此书以生态系统为中心内容，对大学生态学教学和研究产生了很大的影响，他本人因此获得美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖(1977)。1980年，我国生态学会创始人马世骏认为生态学是研究生命系统与环境系统相互关系的科学。他同时提出了社会-经济-自然复合生态系统的概念。

生态学的不同定义代表了其不同的发展阶段，强调了不同的生态学分支和领域。生态学是一门逐步发展的科学，当代人口猛增所引起的环境问题和资源问题，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，有学者认为生态学的定义不能局限于当初经典的含义，应当把研究人与环境的相互关系包括在定义之内。

必须指出，尽管 Haeckel 的定义有缺点，但是目前大多数学者还是采用他的定义。

第二节 生态学的形成和发展

一、生态学发展简史

生态学的形成和发展经历了一个漫长的历史过程，不同学者对生态学的发展简史划分方法不尽相同，本书采用四个时期的划分方法：生态学的萌芽时期；生态学的建立时期；生态学的巩固时期；现代生态学时期。

(一) 生态学的萌芽时期(公元 16 世纪以前)

在人类文明的早期，人类为了生存，从事捕鱼、狩猎和采集野生植物等活动，因此人类必须熟悉生物的活动规律及它们与环境的关系，即劳动人民在生产实践中获得的动植物生活习性方面的知识，始终是生态学知识的重要来源。在一些中外古籍中，已有不少有关生态学知识的记载。我国早在公元前 1200 年《尔雅》一书中就著有草、木两章，记载了 176 种木本植物和 50 多种草本植物的形态与生态环境。我国古籍《管子·地员篇》(约公元前 200 年)曾详细记载了江淮平原上沼泽植物沿水分梯度的带状分布与水文土质环境的生态关系。公元前 100 年前后，我国农历已确立了 24 节气，它反映了作物、昆虫等生物现象与气候之间的关系。在欧洲，希腊最早的医药学家希波克拉底(Hippocrates, 公元前 460~前 377 年)的《空气、水和草地》一书，已注意到植物与季节变化的关系；亚里士多德(Aristotle, 公元前 384~前 322 年)在他的《自然史》著作中，描述了生物与环境之间的相互关系以及生物之间的竞争，并按栖息地把动物分为陆栖、水栖两大类，还按食性分为肉食、草食、杂食及特殊食性四类；亚里士多德的学生、古希腊著名学者荻奥弗拉斯图斯(Theophrastus, 公元前 370~前 285 年)根据植物与环境的关系来区分不同树木类型，并注意到动物色泽变化对环境的适应，被后人认为是最早的一位生态学家。罗马的柏里尼(Pliny, 公元 23~79 年)把动物分为陆栖、水生和飞翔三大生态类群。但上述古籍中没有生态学这一名词，那时也不可能使生态学发展成为独立的科学。

(二) 生态学的建立时期(公元 17 世纪~19 世纪末)

中世纪文艺复兴之后，随着人类社会经济的发展，生态学在其他学科的发展带动下开始建立并得到蓬勃发展。著名化学家波义尔(R. Boyle)在 1670 年发表的低气压对动物效应的试验，研究了低气压对小白鼠、猫、鸟、蛙和无脊椎动物的影响，标志着动物生理生态学的开端。1735 年法国昆虫学家雷米尔(Reaumur)在其六卷《昆虫自然史》中，广泛涉及了昆虫生态学知识，被认为是研究积温与昆虫发育生理的先驱。1855 年 Al. de Candolle 将积温引入植物生态学，为现代积温理论打下了基础。1792 年，德国植物学家威尔德诺(C. L. Willdenow)在《草学基础》一书中详细讨论了气候、水分与高山深谷对植物分布的影响，他的学生洪堡德(A. Humboldt)于 1807 年出版了《植物地理学知识》一书，提出“植物

“群落”、“外貌”等概念，揭示了植物分布与气候条件的相关关系，并指出“等温线”对植物分布的意义。Humboldt 的研究成就使他成为近代植物地理学和植物群落学创始人。马尔萨斯(Malthus)于 1798 年出版的《人口论》研究了生物繁殖与食物的关系及人口增长与食物生产的关系，他的思想对达尔文有深刻影响。

进入 19 世纪之后，生态学得到很快发展并日趋成熟。1859 年，世界著名生物学家达尔文(Darwin)出版了《物种起源》一书，促进了生物与环境关系的研究，对生态学和进化论作出了巨大贡献。1866 年 Haeckel 提出 ecology 一词并首次提出了生态学定义。1877 年德国学者苗比乌斯(Möbius)通过研究牡蛎群落提出术语——生物群落(biocenose)。华莱士(Wallace, 1822~1913 年)通过自己著述的《生物世界》和《动物的地理分布》等著作，对生态学、生物地理学和进化论作出很大贡献。1896 年德国学者斯罗特(Schröter)首次提出个体生态学(autoecology)和群体生态学(synecology)两个重要概念。丹麦植物学家 E.Warming 于 1895 年发表了他的划时代著作《以植物生态地理为基础的植物分布学》，于 1909 年将其英文版改名为《植物生态学》(Ecology of Plants)，此书和 1898 年德国辛珀尔(Schimper)出版的《以生理为基础的植物地理学》一起被公认为是两部生态学的经典著作，全面总结了 19 世纪末叶之前生态学的研究成就，标志着生态学作为一门生物学的分支科学的诞生。

(三) 生态学的巩固时期(20 世纪初~20 世纪 50 年代)

进入 20 世纪后，有关生态学研究涉及的范围和内容更加广泛。同时，物理、化学、生理学、气象学及统计学的发展促进了生态学研究方法的进步，并出现了一些研究中心和学术团体。

在动物生态学方面，生态学者已在生理生态学、动物行为学和动物群落学等方面开展了大量的工作。芝加哥大学的考列斯(Cowles)于 1901 年以植物群落的研究成为美国生态学的启蒙者。1906 年詹宁斯(Jennings)发表了《无脊椎动物的行为》。美国生态学家谢尔福德(Shelford)，于 1913 年出版了《温带美洲的动物群落》。洛特卡(Lotka)于 1925 年提出种群增长数学模型。1931 年美国查普曼(Chapman)发表以昆虫为重点的《动物生态学》。中国费鸿年 1937 年出版《动物生态学纲要》。1938 年博登海默(Bodenheimer)发表《动物生态学问题》。1945 年卡什卡洛夫出版《动物生态学基础》。1949 年美国 Allee 和爱默生(Emerson)等人合著的《动物生态学原理》出版，被认为是动物生态学进入成熟期的重要标志之一。在植物生态学方面，继 Warming 和 Schimper 之后，在生理生态与群落生态方面获得了很大的进展。1903 年克勒布斯(Klebs)发表《随人意的植物发育的改变》。美国克莱门茨(Clements)1904 年发表《植被的结构与发展》。1911 年英国坦斯利(Tansley)发表《英国的植被类型》。1921 年瑞典的杜瑞兹(Du Rietz)发表《近代植物社会学方法论基础》。Tansley 1923 年发表《实用植物生态学》。Clements 和韦弗(Weaver)于 1929 年完成合著《植物生态学》。

可见，植物生态学和动物生态学有一段平行和相对独立发展的时期，而植物生态学的成熟早于动物生态学约半个世纪。当动物生态学研究处于以种群生态为主流的时期，植物生态学则在植物群落生态方面有了很大的发展，并逐渐形成了研究植物群落的几大学派，主要有北欧学派、法瑞学派、英美学派和原苏联学派。

北欧学派(乌普萨拉学派)由瑞典乌普萨拉大学的 R. Sernander 创建，继承人为瑞典的 Du Rietz，主要研究瑞典的森林，以注重群落分析为特点。重要著作有《近代植物社会学方法论基础》(1921)。法瑞学派以瑞士苏黎世大学和法国蒙彼利埃大学为中心，他们联合创建了“国际高山和地中海植物研究站”和“Rübel 地植物研究所”。他们把植物群落生态学称为“植物社会学”，并用特征种和区别种划分群落类型，建立了严密的植被等级分类系统，常被称为植物区系学派。以 Braun-Blanquet 和卢贝尔(Rübel)为代表。代表作为 Braun-Blanquet 的《植物社会学》(1928)和 Rübel 的《地植物学研究方法》(1922)。1935 年后，北欧学派和法瑞学派合流，被称为西欧学派或大陆学派。英美学派以美国的 Clements 和英国的 Tansley 为代表，他们以研究植物群落的演替和创建顶极学说而著名，其代表作有《植物的演替》(Clements, 1916)、《植物生态学》(Clements and Weaver, 1929)和《不列颠群岛的植被》(Tansley, 1935)等。原苏联学派以苏卡乔夫(Сукачёв)为代表，他们注重建群种和优势种，建立了一个植被等级分类系统，并重视植被生态、植被地理与植被制图工作。他们的工作以植物群落和植被为主，统称为“地

“植物学”。代表作有 Сукачёв 的《植物群落学》(1908)和《生物地理群落学》(1945)。

如果说从个体生态的观察研究转向群体生态的研究是生态学发展的第一步，那么生态学发展的第二步就是生态系统研究的发展。英国植物生态学家 Tansley 于 1935 年首次提出生态系统(ecosystem)的概念，认为生物与环境之间形成一个不可分割的相互关联和相互影响的整体，并于 1939 年在《英伦三岛及其植被》一书中提出了“生态平衡”的概念。生态系统思想的渊源至少可以上溯到达尔文，很多学者都提出过类似生态系统的概念和名词。德国的蒂内曼(Thienemann, 1939)指出生产者、消费者和分解者的关系。20 世纪 40 年代，美国的伯奇(Birge)和朱岱(Juday)通过对湖泊能量收支的研究，发展了初级生产的概念，开创了生态学营养动态研究的先河。1942 年，美国生态学家林德曼(Lindemann)在明尼苏达湖做了大量的工作，提出生态系统生物按营养水平分级的方法，对 Elton 关于营养级、能量金字塔以及 Peatsall(1935)关于生物量、现存量的研究都进行了新的发展。随后，热力学和经济学的概念渗透入生态学，信息论、控制论、系统论为生态学带来了自动调节原理和系统分析方法，使得进一步揭示生态系统中的物质、能量和信息之间的关系成为可能。20 世纪 50 年代生态学进入一个大发展时期，也使生态系统研究成了生态学研究的前沿。

(四) 现代生态学时期(20 世纪 60 年代至今)

20 世纪 60 年代以来，科学技术的飞速发展在不断提高生产力的同时，也加强了对生物圈的影响和干扰，带来了许多全球性的问题，如人口问题、环境问题、资源和能源问题等。人类居住环境的污染、自然资源的破坏与枯竭及城市化的加速和资源开发规模的不断增长，迅速改变着人类自身的生存环境，造成对人类未来生活的威胁。人们在寻求这些问题发生原因及解决办法的过程中，认识到生态学对创造和保持人类高度文明的重要作用，继而引起全社会对生态学的兴趣与广泛的关注。在解决这些重大社会问题的过程中，生态学与其他学科相互渗透、相互促进，加之科学技术的迅速发展，共同促进了现代生态学的发展。

1. 个体生态学的研究有了新的进展 1970 年布朗(Brown)的《生物钟》和 1974 年帕尔默(Palmer)的《海洋生物的生物钟》阐明了生物对周期性环境因素变化的适应规律。斯拉维克(Slavik, 1974)的《植物水分关系研究》、美国罗森伯格(Rosenberg, 1974)的《小气候——生物环境》、德国拉舍尔(Larcher, 1975)的《植物生理生态学》，以及特兰奎利尼(Tranguillini, 1979)的《高山林线生理生态》等论著，论述了生物与其生存环境因子间的相互关系及其生理生态作用特点。日本村田吉男等著的《作物的光合作用与生态》，分析了初级生产力与光合作用的关系。近年来，进展较快的研究包括环境因子的控制与测定、环境控制装置的建立、模拟生态实验室、生理生态学的研究、环境反应的生理生态效应、比较生理生态及抗性生理生态等。对个体的适应性研究，已从形态解剖方面深入到生理效应和物质转化，以及能量测定的定量研究。

2. 种群生态学得到了迅速的发展 种群生态学成为生态学研究的热门之一，其中动物种群生态学发展尤为迅速。1954 年拉克(Lack)的《动物数量的自然调节》和澳大利亚 Andrewartha 的《动物的分布与多度》、1950 年克里斯琴(Christian)的内分泌调节学说、1952 年爱德华(Edwards)的行为调节学说、1955 年奇蒂(Chitty)的遗传调节学说等，在理论上从不同角度对动物种群数量动态及其调节进行了探讨，促进了种群生态学的发展。1963 年 Schwertfeger 的《种群动态》、1964 年福特(Ford)的《生态遗传学》、1974 年梅(May)的《理论生态学》、1977 年英国哈珀(Harper)的《植物种群生物学》、1975 年日本伊藤嘉昭的《动物生态学》、1981 年贝戈翁(Begon)和莫蒂默(Mortimer)合著的《种群生态学——动物和植物的统一研究》、1987 年 Silvertown 的《植物种群生态学导论》、1983 年美国威尔森(Willson)的《植物生殖生态学》、1984 年墨西哥 Rodolfo Dirzo 的《植物种群生态学展望》，以及加拿大皮洛(Pielou)(1969, 1985)的《数学生态学》和我国陈兰荪(1988)的《数学生态学模型与研究方法》等著作，使种群生态学的研究更加系统化、理论化和数量化。加拿大 Krebs(1972, 1978, 1985)的《生态学：分布和多度的实验分析》，强调了自然种群的实验分析，发展了实验种群生态的研究。

3. 群落生态学的研究也进入了新的阶段 1956 年欧斯汀(Oosting)的《植物群落研究》、1968 年美国道本密尔(Daubenmire)的《植物群落——植物群落生态学教程》以及 1974 年米勒-唐布依斯