

全国普通高等院校
生命科学类“十二五”规划教材



生态学

梁士楚 李铭红 主编

Ecology



华中科技大学出版社

<http://www.hustp.com>

内 容 简 介

本书主要阐述了生态学的基础理论知识及其应用。全书分为5章,其中第一至四章主要介绍生态学的基础理论知识,包含个体、种群、群落和生态系统4个生物层次及其与环境之间的相互关系,第五章主要介绍生态学的应用,突出反映现代生态研究的热点问题。

本书可供高等院校生态学、生物科学、环境科学、林学等专业作为教材使用,也可作为社会各界了解生态学知识的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

生态学/梁士楚,李铭红主编. —武汉:华中科技大学出版社,2014.5
ISBN 978-7-5609-9715-5

I. ①生… II. ①梁… ②李… 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(2014)第 101478 号

生态学

梁士楚 李铭红 主编

策划编辑:罗 伟

责任编辑:罗 伟

封面设计:刘 卉

责任校对:邹 东

责任监印:周治超

出版发行:华中科技大学出版社(中国·武汉)

武昌喻家山 邮编:430074 电话:(027)81321915

录 排:华中科技大学惠友文印中心

印 刷:武汉鑫昶文化有限公司

开 本:787mm×1092mm 1/16

印 张:18.25

字 数:476千字

版 次:2015年2月第1版第1次印刷

定 价:42.00元



本书若有印装质量问题,请向出版社营销中心调换
全国免费服务热线:400-6679-118 竭诚为您服务
版权所有 侵权必究

前言

生态学是研究生物与环境之间相互关系的科学。生态学自诞生以来,经历了不同的发展阶段,并各有所侧重。早期的生态学研究主要是在中观尺度上以自然生态系统作为研究对象,探讨生物与环境之间的关系及作用规律。到 20 世纪 60 年代以后,随着全球性的人口、资源、环境问题的不断出现,生态学在研究层次、时空尺度、内容和技术方法等方面发生了较大的变化。现代生态学的研究对象向宏观和微观两个尺度扩展,并由自然生态系统扩展到自然-经济-社会复合生态系统。如何协调人与自然的关系以及改善人类的生存环境成为了现代生态学研究的重要任务,从而使生态学成为一门与人类生存密切相关的学科。随着农学、林学、环境科学、数学、化学和其他相关学科的交叉、渗透以及新技术和方法的应用,生态学产生了许多分支学科,由此亦促使了生态学成为高等院校许多专业开设的课程。

本书重视理论生态和应用生态相结合,以生态学基础理论和方法为重点,同时注重与人类生存、环境保护和可持续发展密切相关的问题。第一至四章主要介绍生态学的基本原理和基础知识,按照个体、种群、群落和生态系统 4 个生物层次来编写;第五章主要介绍生态学的应用,重点讨论环境污染、土壤退化、全球气候变化、外来物种入侵、生物多样性、人口增长、城市化等热点问题,并提出了生态学的解决对策。在内容编写上,力求知识性、系统性、适用性和创新性紧密结合,始终贯穿理论与方法相结合、基础与前沿并重,并适应现代生态学的发展变化,反映现代生态学的最新研究进展和学科发展动态。为了便于学生掌握知识,每个章节均按照“提要、正文、思考题、扩充读物”的顺序进行编写,其中:“提要”的目的是引导学生抓住重点、难点;“思考题”的目的是帮助学生加深对知识的理解和巩固;“扩充读物”的目的是帮助学生扩大视野,培养学生的学习兴趣、思维能力,使学生形成完整的知识体系。

本书的绪论由梁士楚编写;第一章的第一节和第六节由张立影编写,第二至四节由李景蕪编写,第五节由唐政编写;第二章的第一至二节、第六至八节由李铭红编写,第三至五节由张忠华、胡刚和梁士楚编写;第三章的第一节由王文强编写,第二至三节由张梅编写,第四节由梁士楚和张梅编写,第五节由梁士楚和方强编写,第六节由赵满兴编写,第七节由王文强编写;第四章的第一至二节由韩秀锋编写,第三至六节由梁士楚编写,第七节由饶本强和梁士楚编写,第八节由马姜明编写;第五章的第一节、第四至六节由聂呈荣编写、第二节由宋金柱编写,第三节和第七节由梁林编写。全书由梁士楚负责统稿。

由于编写水平有限,难免有错漏之处,恳请同行专家和广大读者批评指正。

编者

目 录

绪论 /1

- 第一节 生态学的定义及研究对象 /1
- 第二节 生态学的形成与发展 /2
- 第三节 生态学的研究内容与分支学科 /9
- 第四节 生态学研究的主要方法 /11

第一章 个体生态学 /14

- 第一节 生物种与个体生态学 /14
- 第二节 环境及其类型 /15
- 第三节 生态因子及其类型 /17
- 第四节 生态因子作用分析 /19
- 第五节 生态因子的生态作用与生物适应 /23
- 第六节 生物对环境的作用 /45

第二章 种群生态学 /48

- 第一节 种群与种群生态学 /48
- 第二节 种群的基本特征 /49
- 第三节 种群的动态 /58
- 第四节 种群的调节 /73
- 第五节 种内关系 /76
- 第六节 种间关系 /83
- 第七节 生态位 /90
- 第八节 繁殖对策和生活史对策 /92

第三章 群落生态学 /97

- 第一节 群落与群落生态学 /97
- 第二节 群落的性质及其基本特征 /99
- 第三节 群落的种类组成及其数量特征 /103
- 第四节 群落的外貌 /118
- 第五节 群落的结构 /124
- 第六节 群落的动态 /136
- 第七节 群落的类型及分布 /145

第四章 生态系统生态学 /168

- 第一节 生态系统与生态系统生态学 /168
- 第二节 生态系统的组成 /170
- 第三节 生态系统的基本结构 /172
- 第四节 生态系统主要类型及特点 /174
- 第五节 生态系统的生物生产 /177
- 第六节 生态系统的分解作用 /185
- 第七节 生态系统功能 /189
- 第八节 生态系统服务 /201

第五章 应用生态学 /216

- 第一节 应用生态学概述 /216
- 第二节 环境污染与污染物处理生态工程 /219
- 第三节 土壤退化与土壤生态修复 /227
- 第四节 全球气候变化与生态对策 /237
- 第五节 外来物种入侵与有害生物的防治 /252
- 第六节 生物多样性的丧失和保护 /260
- 第七节 人口增长与城市化 /267

参考文献 /276



绪 论

【提要】 生态学的定义、研究对象和研究内容；生态学的发展历程及其主要特点和代表性著作；生态学的分支学科及其划分依据；生态学的主要研究方法；现代生态学的特点及发展趋势。

20 世纪 60 年代以来,日趋凸显的环境问题把生态学推向了学科前沿,“生态”成为了家喻户晓的名词。全球变化、生物多样性保护、可持续发展等重大问题的出现,开启了生态学研究的新时代。因此,认识生态的本质,维护生态系统健康和可持续发展,具有十分重要的意义。

第一节 生态学的定义及研究对象

一、生态学的定义

(一) “生态学”一词的提出

“生态学”一词最早是由德国博物学家海克尔(Haeckel)于 1866 年提出来的,用德语写成“oecologie”,翻译成英语后最初写成“oecology”,直到 1893 年才被简化成“ecology”。而“oecologie”源于希腊语“οικος”(oikos:意为房屋或家务)和“λογος”(logos:意为语言或学科),后来这个词曾经作为“Ökologie”出现过。因此,人们普遍认为“ecology”一词是来源于希腊文,由词根“oikos”和“logos”演化而来的。

(二) 国外的生态学定义

生态学定义是海克尔(Haeckel)于 1866 年在其著作《普通生物形态学》(*Generelle Morphologie der Organismen*)中首先提出来的,他认为生态学是关于生物与其周围环境相互关系的科学,其中环境包括有机环境和无机环境。由于这个定义的范畴比较广泛,所以引起了许多学者的争论,随后一些相对狭义的生态学定义相继出现,而且在不同的时期其侧重点有所不同。有侧重于个体生态学研究的,例如英国生态学家埃尔顿(Elton,1927)认为生态学是研究科学的自然历史,苏联生态学家卡什卡洛夫(Кашкаров,1945)认为生态学研究应包括生物的形态、生理和行为的适应性;有侧重于种群生态学研究的,例如澳大利亚生态学家安德烈沃斯(Andrewartha,1954)认为生态学是研究有机体的分布与多度的科学,加拿大学者克雷布斯(Krebs,1972)认为生态学是研究决定有机体的分布与多度的相互作用的科学;有侧重于生态系统生态学研究的,例如美国生态学家奥德姆(Odum,1958)认为生态学是研究生态系统的结

构和功能的科学。

（三）国内的生态学定义

我国著名生态学家马世骏(1980)提出生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学,强调必须把生物看成是有一定结构和调节功能的生命系统,把环境看成是诸要素相互作用组成的一个环境系统。其他学者,例如周道玮等(1990)认为,生态学是研究自然界客观存在的科学,其中自然界是指地球表面生物及其组合与环境的统一体,客观存在是指二者协调合理的历史过程和现状;而方萍等(2008)认为,生态学是关于生物生存态势研究的科学,即生态学不能仅仅是生物与生物、生物与环境之间相互关系的研究,而且应该是重视生物的生存现状及其发展趋势的研究,也就是说,生态学是一门研究一定环境条件下生物的生存现状及发展趋势的科学。

总之,古今中外一直有不同学者从各种不同角度定义和使用生态学的概念。虽然不少学者曾对生态学给出了不同的定义,但实质上并未脱离经典的生态学涵义。长期以来,生态学学者普遍采用的还是海克尔在 1866 年首次提出的生态学定义,即生态学是研究生物与环境之间的相互关系的科学。

二、生态学的研究对象

生态特性是物种适应周围环境的基本性能,这种特性因物种及其个体数量,以及与其他物种的关系而复杂化,因而生态学包含着不同的研究对象和研究重点。生态学的研究对象复杂多样、范围广,例如根据生物类群划分包括植物、动物和微生物,而根据生物层次划分包括分子、基因、细胞、个体、种群、群落、生态系统、景观和生物圈等。通常将以研究一般生物及其环境为主体的生态学称为经典生态学,而将超出一般生物学范围,以研究人及其环境为主体的生态学称为现代生态学。经典生态学主要研究各类生物(植物、动物和微生物)的生存条件,以及它们与生存环境之间的相互关系及其规律性,其研究对象主要是个体、种群、群落和生态系统。而现代生态学已经超越经典生态学的研究范畴,朝着更为宏观和更为微观的方向发展,其研究对象在宏观方向上扩展到景观和生物圈,在微观方向上扩展到分子水平;同时,也更加重视生态学应用领域,而且众多的应用生态学领域已成为研究前沿领域。

第二节 生态学的形成与发展

生态学的形成及其发展大致可以划分为三个阶段:生态学萌芽时期(公元前 2 世纪至 17 世纪)、生态学建立和形成时期(17 世纪至 20 世纪 60 年代)和现代生态学时期(20 世纪 60 年代至今)。

一、生态学萌芽时期

公元前 2 世纪至 17 世纪是生态学思想的萌芽时期。自从生物在地球上出现,其就与周围环境产生了密切的关系。人类最初主要依靠采集野果和狩猎来维持生计,直到出现农作物栽种和畜牧养殖,才逐渐摆脱完全依赖于自然的状况。因此,古代人类必须熟悉有关动植物的生长习性及其生态特征,从而逐渐形成了朴素的生态学思想,这些思想陆续地被记载在一些古籍

中。例如,在我国战国末期的《尔雅》列有释虫、释鱼、释鸟、释兽、释畜、释草、释木等类,包含动物专名 340 多个、木本植物 170 多种、草本植物 50 多种,并对它们的形态特征及环境特点进行了描述。公元前 11 世纪至公元前 6 世纪的《诗经》记载的动植物有 250 多种,同时描述了它们的自然生态特征,例如“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。”反映了斯螽、莎鸡、蟋蟀等动物在不同季节中的生活特征。“维鹊有巢,维鸠居之”,说明了鸟类的寄生现象。战国时期的《尚书·禹贡》描述了“鸟鼠同穴”的共栖现象。汉代的《管子·地员篇》记述了水泉深度、土壤肥力、土壤水分、土壤盐分、光照条件与植物生长的关系以及植物的适应性,指出了植物沿水分梯度呈现带状分布的现象。公元前 100 年左右,我国的农历二十四节气,反映了作物、昆虫等生物现象与气候之间的关系。《禽经》总结了宋代以前的鸟类知识,包括命名、形态、种类、生活习性等。明代李时珍的《本草纲目》则描述了中草药的生境特点和药用动物的生活习性。此外,我国其他重要的有关古籍还有《农政全书》《齐民要术》等。在国外,早在公元前 450 年,古希腊的恩培多克勒(Empedocles)就已注意到植物营养与环境之间的关系。亚里士多德(Aristotle)不仅描述了动物不同类型的栖息地,还将动物按栖息地分为水栖动物和陆栖动物,按食性分为食肉动物、食草动物、杂食动物和特殊食性动物。公元前 300 年,古希腊哲学家泰奥弗拉斯托斯(Theophrastus)在其著作中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是对环境的适应,因而被后人认为是最早的一位生态学家。

这一时期的主要特点是古人在长期的农牧渔猎生产和生活过程中对自然生态现象有了朴素认识,并在一些著作中对其有所记载,但还没有提出生态学的概念。

二、生态学建立和形成时期

17 世纪至 20 世纪 60 年代是生态学的建立和形成时期,它包含两个主要的过程,一是生态学的建立,二是生态学理论体系的基本形成。

(一) 生态学的建立

到 17 世纪之后,随着社会经济发展,生态学作为一门学科逐渐成长。例如,1670 年英国化学家波义耳(Boyle)以小白鼠、猫、鸟、蛙、蛇和无脊椎动物作为实验材料,研究了低气压对动物的影响,标志着动物生理生态学的开端。1735 年,法国昆虫学家雷奥米尔(Reaumur)在其《昆虫自然史》著作中,记述了许多昆虫生态学资料,并成为研究积温与昆虫发育生理的先驱。法国博物学家布丰(Buffon,1707—1788)则指出了生物物种的可变性以及生物的数量动态概念。1798 年,英国经济学家马尔萨斯(Malthus)在《人口论》中,论述了生物繁殖与食物资源的关系,并特别探讨了人口增长与食物生产之间的关系。1792 年,德国植物学家韦尔登诺(Willdenow)在《草学基础》中讨论了气候、水分和高山低谷对植物分布的影响。1807 年,德国科学家洪堡德(Humboldt)在《植物地理学知识》中,描述了植物的分布和形态变化与地理环境之间的关系,并指出“等温线”对植物分布的意义,提出了“群丛”(association)和“外貌”(physiognomy)的概念。1840 年,德国农业化学家李比希(Liebig)提出了限制植物生长的最小因子定律。1855 年,瑞士植物学家卡多勒(Cadolle)将积温的概念应用于植物生态研究。1859 年,英国生物学家达尔文(Darwin)在《物种起源》一书中创立了自然选择学说,促进了生物与环境关系的研究。1866 年,海克尔(Haeckel)提出了“生态学”一词并给出了定义,由此标志着生态学作为一门生物学分支学科开始建立。

(二) 生态学理论体系的基本形成

在植物生态学方面,1895年,丹麦植物学家瓦尔明(Warming)出版了《以植物生态地理为基础的植物分布学》,1898年,德国生态学家辛柏尔(Schimper)出版了《以生理为基础的植物地理学》。这两部著作全面总结了19世纪末叶以前植物生态学的研究成就,被公认为生态学的经典著作,标志着植物生态学作为一门生态学独立分支学科的成长和成熟,也有人把这一时期称为“Warming-Schimper时代”。1903年,瑞士植物学家施罗特(Schröter)提出,生态学可以分为两大部分,植物个体与环境相互关系的研究称个体生态学(autoecology),而植物群落与环境相互关系的研究称群体生态学(synecology)。此后,植物生态学得到了更大的发展,具有代表性的著作相继出现,例如美国克列门茨(Clements)的《植被的结构与发展》(1904)和《植物的演替》(1916)、英国坦斯利(Tansley)的《英国的植被类型》(1911)和《实用植物生态学》(1923)、瑞典杜瑞兹(Du Rietz)的《近代植物社会学方法论基础》(1921)、法国布朗-布兰奎特(Braun-Blanquet)的《植物社会学》(1928)、克列门茨(Clements)与韦弗(Weaver)著的《植物生态学》(1929)、苏联苏卡切夫(Сукачёв)的《植物群落学》(1908)和《生物地理群落学与植物群落学》(1945)等。1975年,奥地利拉舍尔(Larcher)编著的《植物生理生态学》的出版,宣告了这一门学科的正式形成。

各地的自然环境条件、植物区系、植被性质等的差异,使得各植物生态学学派在研究对象、研究方法、研究重点等方面有所不同,形成了著名的植物生态学四大学派。

(1) 英美学派。代表人物是美国的克列门茨(Clements)和英国的坦斯利(Tansley),他们是以研究植物群落的演替和创建顶极学说而著名的;有影响的著作是克列门茨(Clements)的《植物的演替》(1916)、克列门茨(Clements)和韦弗(Weaver)的《植物生态学》(1929)、坦斯利(Tansley)的《实用植物生态学》(1923)等。

(2) 法瑞学派。代表人物是法国的布朗-布兰奎特(Braun-Blanquet)和瑞士的鲁贝尔(Rübel)。这个学派的特点是重视群落研究的方法,以特征种和区别种划分群落类型,称为群丛,并建立了比较严格的植被等级分类系统。主要著作有布朗-布兰奎特(Braun-Blanquet)的《植物社会学》(1928)和鲁贝尔(Rübel)的《地植物学研究方法》(1922)等。

(3) 北欧学派。代表人物是瑞典的杜瑞兹(Du Rietz),该学派以注重植物群落分析为特点;重要著作有杜瑞兹(Du Rietz)的《近代植物社会学方法论基础》(1921)。

(4) 苏联学派。代表人物是苏联的苏卡切夫(Сукачёв),该学派注重建群种和优势种,并重视植被地理和植被制图工作。代表著作有苏卡切夫(Сукачёв)的《植物群落学》(1908)和《生物地理群落学与植物群落学》(1945)等。

在动物生态学方面,1877年,德国生物学家摩比乌斯(Möbius)在研究海底牡蛎种群时,注意到它与其他动物生长在一起,形成了比较稳定的有机整体,而将其称为“生物群落”(biocoenosis)。1878年,福布斯(Forbes)开始对鱼类的食物和湖泊中的食物供应感兴趣,其《湖泊是一个微宇宙》一文被公认为是湖泊学和生态学的经典之作。进入20世纪,动物生态学逐步得到了较大发展,首先表现在动物行为学、动物发育生理学、动物耐性生理学、动物群落生态演替等方面取得的进展。例如,1905年,美国帕卡德(Packard)研究指出低氧张力对某些海洋鱼类和海洋无脊椎动物的生存会产生的影响,以示有机体暴露在外界因素的各种不同程度的耐性极限。1907年,德国巴赫梅捷夫(Bachmetjew)研究了光和温度对昆虫发育时期的作用。1909年,美国亚当斯(Adams)研究了鸟类的生态演替。1913年,美国谢尔

福特(Shelford)的《温带美洲的动物群落》论述了群落生态方面的内容。1915年,约丹(Jordan)和凯洛(Kellogg)的《动物的生活与进化》阐述了动物的生态演替。1913年,亚当斯(Adams)的《生物生态学的研究指南》被认为是第一本动物生态学教科书。美国伯斯(Pearse)和英国埃尔顿(Elton)分别于1926年和1927年著述的《动物生态学》是当时一般大学生态学学者采用的两本教科书。1931年,美国的查普曼(Chapman)以昆虫为重点,编著了《动物生态学》。1937年,费鸿年编写的《动物生态学纲要》被认为是我国第一部动物生态学著作。1945年,苏联卡什卡洛夫(Кашкаров)出版了《动物生态学基础》。1949年,阿利(Allee)、爱默生(Emerson)等著的《动物生态学原理》,被公认为当时内容最丰富、最完整的动物生态学教材,标志着动物生态学进入了成熟期。

除此之外,生态学其他的一些分支学科也在这一时期孕育和成长起来。例如,数学生态学孕育于20世纪20至40年代,在这一时期,数学方法及模型开始应用于生态学,其中最著名的数学模型有比利时学者沃赫斯特(Verhulst, 1838)和珀尔(Pearl, 1927)的logistic模型、洛特卡(Lotka, 1925)和沃尔泰勒(Volterra, 1926)的种间竞争模型和捕食模型、汤普森(Thompson)的昆虫拟寄生模型(1924)、Kermack-Mckendrick的传染病模型(1927)等。分子生态学是以分子遗传为标志解决生态学和进化问题的,其启蒙性研究工作始于20世纪50年代(Cain等, 1954),重点研究野生种群对环境的适应和调节,即遗传物质在引起种群差异和进化优势中的作用(Ford等, 1964)以及氨基酸多样性的遗传变异(Berry等, 1955; Gartier等, 1955)。1992年,《分子生态学》(*Molecular Ecology*)杂志的创刊才标志着这门分支学科的建立。诺贝尔奖获得者德国的罗伦兹(Lorenz)和丁伯根(Tinbergen)发展了行为生态学,使动物行为生态学研究提高到了一个新的阶段。

这一时期的主要特点是生态学的建立及其理论体系的基本形成,标志着生态学由定性描述向实验研究和定量分析发展。最为突出的变化,一是生态系统(ecosystem)概念的提出,即1935年英国生态学家坦斯利(Tansley)提出的生态系统概念,不仅把生态学推向新的研究高度,而且也为生态学的研究对象提供了不同层次的平台,并为认识 and 解决日益突出的环境问题进行了理论准备。二是营养动力学的产生和研究方法的定量化,即1942年美国生态学家林德曼(Linderman)以实验为基础,通过对不同营养级的能量分析,创造性地提出了著名的“百分之十定律”,从而为能量生态学的研究提供了定量化的途径和手段。

三、现代生态学时期

现代生态学发展始于20世纪60年代。随着世界人口的急剧增长,人类对自然资源及环境的不合理开发和利用,对自然生态系统造成了持续的干扰或者破坏,使得全球生态环境发生了较大的变化,出现了全球变暖、海平面上升、环境污染、生物入侵、生物多样性急剧减少、荒漠化加剧、生态系统退化、水资源短缺等一系列关系到人类自身生存的重大问题。对于这些问题的解决,迫切需要生态学,同时学科之间的相互渗透、高新技术的应用以及国际间的广泛合作与交流,促使生态学产生了新的发展,并呈现出新的特点和发展趋势。

(一) 现代生态学研究进展

在个体生态学研究方面,在20世纪60年代的国际生物学计划(International Biological Program, IBP)、70年代的人与生物圈计划(Man and Biological Programme, MAB)等的带动下,与生物量研究和产量生态学有关的光合生理生态研究、生物能量学研究成为典型,突破了

以个体生态学为主的范围,向群体生理生态学发展。同时,分子生物学、生物技术的兴起,促使生理生态学向着细胞、分子水平发展,利用数学模型对生物形态特征和生理特征进行模拟也成为生理生态学研究的重要途径。近年来,植物生理生态学的研究层次从细胞到生态系统各个组织层次放大的同时,又重新将重点集中到个体水平;研究对象从过去的以作物和常见种为主转向生物多样性和全球变化的关键种类。代表性的著作有美国罗森伯格(Rosenberg)的《小气候——生物环境》(1974)、德国拉舍尔(Larcher)的《植物生理生态学》(1975)、奥地利特兰奎利尼(Tranguillini)的《高山林线生理生态》、日本村田吉男的《作物的光合作用与生态》(1981)、汤森德(Townsend)等的《生理生态学:对资源利用的进化研究》(1981)以及我国赵福庚等编著的《植物逆境生理生态学》(2004)、蒋高明的《植物生理生态学》(2004)等。

在种群生态学方面,其发展迅速,并成为生态学研究热门。其中,动物种群生态学大致经历了以生命表方法、关键因子分析、种群系统模型、控制作用的信息处理等发展过程;植物种群生态学则经历了种群统计学、图解模型、矩阵模型研究、生活史研究,以及植物间相互影响、植物-动物间相互作用研究的发展过程,同时注重遗传分化、基因流的种群统计学意义、种群与植物群落结构的关系等。代表性的著作有登博尔(Den Boer)和格拉德韦尔(Gradwell)的《种群动态》(1971)、瓦利(Varley)等的《昆虫种群生态学分析方法》(1981)、哈珀(Harper)的《植物种群生物学》(1977)、索尔布林(Solbrig)的《植物种群生命统计与进化》(1980)、贝冈(Begon)和莫蒂默(Mortimer)的《种群生态学——动物和植物的统一研究》(1981)、克雷布斯(Krebs)的《生态学——分布和多度的实验分析》(1983)、西尔维唐(Silvertown)和查尔斯沃斯(Charlesworth)的《简明植物种群生态学》(1987)、王伯荪等的《植物种群学》(1987)等。其中,哈珀(Harper)的《植物种群生物学》突破了研究植物种群的难点,发展了植物种群生态学,并使动、植物种群生态学融为一体。西尔维唐(Silvertown)和查尔斯沃斯(Charlesworth)的《简明植物种群生态学》将植物种群生态学、遗传学和进化生物学有机地结合起来,进一步拓宽了植物种群生态学的研究领域。

在群落生态学方面,进入了新阶段,由描述群落结构,发展到数量生态学,包括群落数量分类和排序,并进而探讨群落结构形成的机理。代表性的著作有美国生态学家道本麦尔(Daubenmire)的《植物群落——植物群落生态学教程》(1968)、美国米勒-唐布依斯(Müller-Dombois)和埃伦伯格(Ellenberg)著的《植被生态学的目的和方法》(1974)、德国科纳普(Knapp)的《植被动态》(1974)、英国蒙蒂思(Monteith)的《陆地植物群落的物质生产》(1975)、美国利特(Lieth)等的《生物圈的第一性生产力》(1975)、日本佐藤大七郎的《陆地植物群落的物质生产》(1977)、美国怀特克(Whittaker)编著的《植物群落分类》和《植物群落排序》(1978)、加拿大皮洛(Pielou)的《生态学数据的解释》(1984)以及肯尼思(Kenneth)和约翰(John)著的《定量与动态植物生态学》(1964, 1973, 1985)等。

在生态系统生态学方面,占据了现代生态学的突出地位。奥德姆(Odum)的《生态学基础》(1953, 1959, 1971, 1983)对生态系统的研究产生了重大影响。1974年,德国斯特恩(Stern)和罗丁(Rodin)著的《森林生态系统遗传学》,把生态遗传学的研究引入生态系统,阐述了森林生态系统的遗传、进化以及对环境的适应对策等。而史密斯(Smith)的《生态学模型》(1975)、奥德姆(Odum)的《系统生态学引论》(1983)等著作的问世,标志着系统生态学的形成和发展。美国舒加特(Shugart)和尼尔(Neill)的《系统生态学》(1979),以及杰弗斯(Jeffers)的《系统分析及其在生态学上的应用》(1978),应用系统分析方法研究生态学问题,使生态学研究方法有了新的突破。一些新概念的出现,例如关键种(keystone species)、功能团(functional

group)、体现能(embodied energy)、能质(energy quality)等,也有力地推动了现代生态学的发展。此外,生态学原理在解决人口、资源、环境等重大问题中的应用,促进了应用生态学迅速发展。研究层次更为宏观的景观生态学、区域生态学和全球生态学也成为了现代生态学的重要发展方向。

(二) 现代生态学的特点和发展趋势

生态学自诞生以来,在不同的发展时期,其研究侧重点有所差异。前期的生态学研究较多地突出自然属性,以动植物生态和生态系统的结构和功能为主。现代生态学突破了经典或传统生态学的自然科学界限,在研究层次、时空尺度、内容和技术方法上均有较大的转变,出现了一些新的特色和研究趋势。

1. 研究对象及时空尺度扩展

生态学在建立和形成时期,其研究对象主要是个体、种群、群落和生态系统,它们被视为生态学研究的中观尺度。现代生态学的研究对象不仅仅局限在这些层次上,而是在此基础上进行了扩展,主要表现在两个方面。一是生态学研究对象向宏观和微观两个尺度扩展:在宏观尺度上,生态学的研究对象扩展到景观、区域、生物圈,由此产生了景观生态学、区域生态学和生物圈生态学或全球生态学;在微观尺度上,生态学的研究对象扩展到了分子水平,由此产生了分子生态学。二是生态学的研究对象由自然生态系统扩展到自然-经济-社会复合生态系统:经典生态学一般是将自然生态系统作为其研究对象,以揭示自然状态下生物与环境之间的相互关系;然而,自 20 世纪 60 年代以来,生态学内涵产生了进一步深化,它不仅包括生物与生物、生物与非生物环境之间的关系,而且开始涉及人与人、人与环境之间的关系,如何协调人与自然的关系以及改善人类的生存环境成为了生态学研究的重要任务之一。在时间尺度上,现代生态学研究由短期调查向长期定位研究、更长时段的地质历史回溯和以更长时段的长期预测扩展。例如,全球生态学在时间尺度上与气象学、古生物学、古地质学、冰川学等学科相结合,在更大的时间尺度上研究生物与环境之间的相互作用以及对其演化的历史进行回溯,同时对未来环境的变化进行预测。

2. 研究方法和手段更新

高新技术的应用以及数学、物理、计算机等学科的渗透,促进了生态学研究方法和手段的更新,主要表现在如下几个方面:①“3S”技术的应用。“3S”技术是 RS(remote sensing,遥感)技术、GIS(geographic information system,地理信息系统)技术和 GPS(global positioning system,全球定位系统)技术的总称,其已被广泛应用于生态学的各个领域。例如,“3S”技术可以提供及时的可视化、图像化的植被现状,因此被用于植被的动态监测和分析。②同位素示踪法(isotopic tracer method)的应用。同位素示踪法就是利用放射性核素作为示踪剂对研究对象进行标记的微量分析方法。例如,利用放射性同位素对古生物的去保存时间进行绝对的测定,使地质时期的古气候及其生物群落得以重建,比较现存群落和化石群落成为可能。③精密仪器设备的使用。例如,LI-6400 光合仪具有不离体测定植物的光合、呼吸、蒸腾等功能,还可以同时获得光照、温度、CO₂ 浓度等环境参数。④现代分子生物学技术和方法的应用。例如,PCR-DGGE 技术是诊断和评价复杂微生物群落的种群结构、动态及群落结构的重要技术手段。⑤生态定位观测站及自动监测设备的使用。例如,我国已经建成 42 个生态站,共同组成中国生态系统研究网络(CERN),涵盖了农田、森林、草原、荒漠、湖泊、海湾、沼泽、喀斯特和城市 9 种类型生态系统。⑥数量分析和数学模型的应用。例如,群落的数量分类和排序、应

用系统分析的方法来模拟生态系统的行为以及各种管理措施等。把系统分析的方法应用于生态学称为系统生态学,它的形成和发展是现代生态学在方法论上的突破,被认为是“生态学领域的革命”。

3. 新的分支学科不断产生

生态学不仅与生理学、遗传学、行为学、进化论等生物学其他学科相交叉,而且与数学、地理学、化学、物理学等自然科学相交叉,同时还超越了自然科学界限,与经济学、社会学、城市学等社会科学相交叉,从而产生了许多新的分支学科。例如,生态学与生物学的其他学科相结合,形成了生理生态学、行为生态学、遗传生态学、进化生态学、古生态学等分支学科;与数学、化学、物理、地理、经济等基础学科交叉,形成了数学生态学、化学生态学、物理生态学、地理生态学、经济生态学等分支学科。生态学在解决人类所面临的人口、资源、环境等问题的过程中,也形成了一系列的应用性分支学科,例如资源生态学、农业生态学、产业生态学、渔业生态学、城市生态学、恢复生态学、生态工程学、环境生态学等。

4. 研究重点转移

现代生态学的研究重点主要表现在两个方面,一是生态学机理、过程与功能的研究,二是应用生态学的研究。对生态现象从描述、解释走向机理的研究是现代生态学的重要标志之一,现代生态学以生态系统为中心,探讨生态系统关键的物理、化学与生物过程,生态系统适应与进化,生态系统服务等。现代生态学的另一个重要特色就是应用生态学的迅速发展。随着人口的激增以及工农业生产的迅猛发展,人类对环境的干扰持续加大,必须应用生态学的原理和方法来协调人类与环境之间的关系,生态学已经成为指导人们生活和生产实践的重要理论基础。生态学越来越紧密结合社会和生产中的实际问题,向解决社会当前面临的社会问题发展,并在实现社会的可持续发展中起着越来越重要的作用。目前,生态学已经应用到农、林、牧、副、渔以及工业生产和环境保护各个领域。例如,农业生产中的生态种植、工业生产中的工业生态链、环境保护中的废水处理与利用生态工程等。

5. 研究向网络化和全球化发展

由于研究对象、任务和时空尺度的变化,现代生态学研究已从局部的、孤立的研究向区域化和全球化研究发展,一些以生态学研究为核心的全球性合作研究计划相继被提出。例如,由联合国教科文组织(UNESCO)提出、1964年开始实施的“国际生物学计划(IBP)”,包括陆地生产力、淡水生产力、海洋生产力和资源利用管理等7个领域,其中心是全球主要生态系统的结构、功能和生物生产力研究;由联合国教科文组织(UNESCO)于1971年发起的“人与生物圈计划(MAB)”,主要任务是研究在人类活动的影响下,地球上不同区域各类生态系统的结构、功能及其发展趋势,预报生物圈及其资源的变化和这些变化对人类本身的影响;由国际科学联盟委员会(ICSU)于1986年提出的“国际地圈生物圈计划(IGBP)”,主要目标是描述和了解控制地球系统及其演化的相互作用的物理、化学和生物过程,以及人类活动在其中所起的作用;由国际生物科学联盟(IUBS)、环境问题科学委员会(SCOPE)和联合国教科文组织(UNESCO)于1991年共同发起的“生物多样性计划(DIVERSITAS)”,旨在发现生物多样性并预测其变化趋势,评估生物多样性变化对生态系统功能和服务的影响以及发展生物多样性保护与可持续利用;2001年由联合国秘书长安南宣布启动的“千年生态系统评估(MA)”,主要任务是评估生态系统现状,预测生态系统的未来变化,提出改善生态系统服务的策略和途径,并在一些典型地区启动了若干个区域性生态系统评估计划。在国家、区域和全球尺度上进行观测及监测的网络研究已经成为国际生态学的一种发展趋势和关键研究平台。例如,在国家

尺度上,有美国国家生态观测网络(NEON)、美国长期生态网络(LTER)、英国环境变化监测网络(ECN)、加拿大生态监测分析网络(EMAN)、德国陆地生态学研究网络(TERN)、中国生态研究网络(CERN)等;在区域尺度上,有西欧、环北极和地中海沿岸建立的生态监测和研究网络;在全球尺度上,有国际长期生态观测研究网络(ILTER)、全球陆地观测系统(GTOS)、全球气候观测系统(GCOS)、全球海洋观测系统(GOOS)等。这些生态系统观测研究网络在促进生态学发展方面发挥了重要作用。

总之,由于全球性环境问题以及人类生存和发展的需要,生态学在研究方向、内容、尺度、方法上都有较大的转变,分子生态学、生态系统生态学、景观生态学、全球生态学以及应用生态学的形成和发展是现代生态学的重要标志,全球变化、可持续发展、生物多样性、景观生态、退化生态、生态恢复与重建、湿地生态、生态工程等成为了现代生态学研究热点问题。

第三节 生态学的研究内容与分支学科

一、生态学的研究内容

生态学的研究内容始终围绕着生物与环境两大要素,探讨它们之间的相互关系及作用规律。对于生态学的一般规律或者基本原理,美国著名环境学者、生态学家米勒(Muller)总结出了三大定律:①生态学第一定律,或者称生态偏移原理,指在生态系统中人们所做的每件事都可能产生难以预测的后果;②生态学第二定律,或者称生态学关联原理,指自然界的每一个事物都与其他事物相联系,人类全部活动亦居于这种联系之中;③生态学第三定律,或者称化学上不干扰原则,指人类产生的任何化学物质都不应干扰地球上的自然生物地球化学循环,否则地球上的生命维持系统将不可避免地退化。我国著名生态学家马世骏总结出5条规律:①相互制约和相互依赖的互生、共生规律;②物质循环转化的再生规律;③物质输入、输出的动态平衡规律;④相互适应与补偿的协同进化规律;⑤环境资源的有效极限规律。

根据生态学的定义,生态学的主要研究内容包括以下几个方面。

(一) 对生态因子的研究

研究光、温度、水分、土壤、生物等各种生态因子对生物的生态作用,探讨它们对生物的生理、生化、形态、行为等方面的影响。

(二) 对不同生物层次的生态研究

生态学的研究对象包括分子到生物圈的不同生物层次,主要研究内容包括:①生物与环境相互作用及其适应与进化的分子机制;②生物的生存和发展对各种生态因子的反应和适应,以及生物对环境的改造作用;③种群结构与动态、种内种间关系及其调节过程,以及种群对特定环境的适应对策;④生物群落的组成、结构、功能和动态,以及生物群落的分布规律;⑤生态系统的组成、结构和功能,以及生态系统的发展和演化与人类的关系;⑥景观的结构、功能、生态过程及动态变化;⑦全球范围或整个生物圈的生态问题,例如全球气候变化、人口增长、生物多样性丧失、生物入侵等。

（三）应用生态研究

研究人工生态系统或半自然生态系统的组成、结构和功能及其健康发展,以及生物多样性可持续利用的生态技术和方法。

二、生态学的分支学科

生态学是一门内容广泛、综合性强的学科,根据其研究对象的生物层次、分类学类群、生境类型、研究性质、交叉的学科以及研究尺度范围,可以划分出一系列的分支学科。

（一）根据研究对象的生物层次划分

生态学的研究对象从分子、个体、种群、群落、生态系统、景观到生物圈,与此相对应,可以划分为分子生态学(molecular ecology)、个体生态学(autoecology)或生理生态学(physiological ecology)、种群生态学(population ecology)、群落生态学(community ecology)、生态系统生态学(ecosystem ecology)、景观生态学(landscape ecology)、生物圈生态学(biosphere ecology)等分支学科。生物圈生态学又称全球生态学(global ecology)。

（二）根据研究对象的分类学类群划分

生态学的研究对象包括生物各个分类学类群,由此生态学可以划分为植物生态学(plant ecology)、动物生态学(animal ecology)、微生物生态学(microbial ecology)、昆虫生态学(insect ecology)、鱼类生态学(fish ecology)、鸟类生态学(avian ecology)等分支学科。

（三）据研究对象的生境类型划分

根据研究对象的生境类别,生态学可以划分为淡水生态学(fresh-water ecology)、海洋生态学(marine ecology)、河口生态学(estuary ecology)、岛屿生态学(island ecology)、湖沼生态学(lake ecology)、流域生态学(watershed ecology)、湿地生态学(wetland ecology)、草地生态学(grassland ecology)、荒漠生态学(desert ecology)、冻原生态学(tundra ecology)等分支学科。

（四）根据研究性质划分

根据研究性质,生态学可以划分为理论生态学(theoretical ecology)与应用生态学(applied ecology)。对于理论生态学,有两种不同的理解:一是与应用生态学相对应的理论生态学,这种理解实际上是指生态学基础理论,其是对自然界中的生态现象给予的分析、解释和预测;二是与定性描述的生态学相对应,即把生态学从定性描述提高到定量分析,并进行数量模拟和预测。应用生态学可以划分为农业生态学(agriculture ecology)、工业生态学(industrial ecology)、渔业生态学(fishery ecology)、家畜生态学(domestic animal ecology)、城市生态学(urban ecology)、生态工程学(engineering ecology)、污染生态学(pollution ecology)、放射生态学(radiation ecology)、资源生态学(resource ecology)等分支学科。

（五）根据交叉的学科划分

生态学与其他学科之间的相互渗透,产生了许多分支学科,例如数学生态学(mathematical ecology)、化学生态学(chemical ecology)、物理生态学(physical ecology)、经济生态学(economic ecology)、地理生态学(geographic ecology)、进化生态学(evolutionary

ecology)、行为生态学(behavioral ecology)、遗传生态学(genetic ecology)等。

(六) 根据研究尺度范围划分

由于研究对象在时间尺度或空间尺度上的差异,出现了诸如古生态学(palaeoecology)、微观生态学(microscopic ecology)、宏观生态学(macroscopic ecology)等分支学科。

第四节 生态学研究的主要方法

生态学研究首先需要对自然界或实验中的研究对象进行观察和测量,然后对数据资料进行综合分析,找出生态学规律。通常认为,生态学的研究方法可以分为原地观测、受控实验和理论分析三大类。

一、原地观测

原地观测是指在自然界原生境条件下对生物与环境之间的关系进行观测,包括野外考察、定位观测、原地实验等不同方法。

(一) 野外考察

野外考察是指从生态学的角度对生物个体或群体进行考察。进行野外考察时,首先要确定研究对象的生存空间范围,然后从中进行取样调查和观测。例如,进行植物种群野外考察时,不仅要考虑其定居的植株分布,还应考虑其种子向外扩散的范围。动物种群活动范围要着重考虑其取食的空间范围,有迁徙或洄游行为的动物种群的活动空间范围更大。至于野外取样方法,动物种群调查有样方法、标志重捕法、去除取样法等,植物种群和群落调查有样方法、无样方取样法等。样方的大小、数量和空间配置视调查的物种及要求而异,但必须符合统计学原理以及能够反映总体的特征。

(二) 定位观测

定位观测是指在典型地域设置固定观测站点,对生物要素和环境要素进行长期的、连续的、系统的观测和研究,分为人工观测和自动观测两大类。定位观测时限,取决于研究对象和目的。例如,植物群落演替动态的定位观测,需要几年、十几年、几十年甚至上百年或更长的时间。受人力、财力、定位观测站数量等方面的限制,对生态系统进行的相对短期的、不连续的观测和研究,则称为半定位观测。

(三) 原地实验

原地实验是指在自然或田间条件下,通过采取某些措施,获得有关因子的变化对生物及其他因子影响的实验。例如,在草场上进行围栏实验,可掌握放牧活动对草场植物种群或群落的影响;在植物群落中人为去除或引进某个种群,可辨识该种群对群落及生境的影响。原地实验是野外考察和定位观测的一个重要补充,不仅有助于阐明某些因素的作用和机制,还可为受控实验或生态模拟提供参考依据。

二、受控实验

受控实验是指通过对单项或多项因子的模拟或控制,研究这些因子的变化对生物及环境的影响。例如,“微宇宙”是人为设计建造的具有生态系统水平的生态学实验研究单元,在光照、温度、土壤、营养元素等都可完全控制的条件下,通过改变其中某一因子,或同时改变几个因子,来研究实验生物的个体、种群,以及小型生物群落或生态系统的结构功能、生活史动态过程及其变化的动因和机理。

三、理论分析

理论分析是指在统计分析的基础上,借助概念、判断、推理等思维形式,对调查资料的内在联系进行系统分析,从而获得调查对象的本质认识,由此上升到理性认识的过程,包括对生态数据进行数量统计、数量分类和排序、生态建模等。

总之,原地观测是认识生态现象的基础,并且是第一性的。受控实验是分析生态学现象因果关系的重要补充手段,其优点是实验条件可控制,结果比较可靠,重复性强,然而受控实验不可能完全再现自然现实,其结果和结论需要回到自然界中验证。而理论分析主要是应用数学手段对生态数据进行分析 and 模拟,建立生态模型;同样,生态模型也必须要经过现实检验,可以通过参数修正等方法实现更高精度的拟合。

思考题

一、名词解释

生态学 经典生态学 现代生态学 理论生态学 应用生态学 古生态学 微观生态学 宏观生态学

二、简答题

1. 简述生态学的定义、研究对象和范围。
2. 简述生态学的发展史。
3. 简述生态学的分支学科及其划分依据。
4. 简述经典生态学的四大学派及其特点。
5. 简述现代生态学的特点和发展趋势。
6. 简述生态学的主要研究方法。

三、论述题

1. 论述生态学概念的形成及其发展。
2. 试分析为什么人类活动已经成为现代生态学研究热点。

扩充读物

[1] 白哈斯. 基础生态学发展趋势[J]. 内蒙古民族大学学报:自然科学版,2001,16(1): 101-103.

[2] 方萍,曹凑贵. “生态学”定义新解[J]. 江西农业大学学报:社会科学版,2008,7(1):