

高等学校试用教材

# 动物生态学

上 册

华东师范大学 北京师范大学 合编  
复旦大学 中山大学

高等 教育 出 版 社

高等學校試用教材

# 动物生态学

上册

华东师范大学 北京师范大学 合编  
复旦大学 中山大学

高等教育出版社

## 内 容 提 要

本书从个体、种群、群落和生态系统四个水平介绍了近代生态学的基本原理。全书共四篇十一章，分上下两册出版。本书由钱国桢担任主编，其中绪论和第一章由黄文几编写；第二章由黄文几、林浩然编写；第三章由林浩然、黄文几编写；第四章由钱国桢、孙儒泳编写；第五章由孙儒泳编写；第六章由钱国桢编写；第七章、第八章由孙儒泳编写。下册包括：第三篇群落生态学和生态系统、第四篇应用生态学，其中第九章由钱国桢编写；第十章、第十一章及附：系统生态学简介，由孙儒泳编写。

本书是我国动物生态学工作者自编的第一本教材，取材广泛，内容较新，除作为高等学校生物系教材外，还可供生态学研究人员、大专院校有关专业教师、农业、渔业、环境保护、野生动物管理、人口统计和卫生保健等方面工作人员参考。

本书原由人民教育出版社出版。1983年3月9日，  
上级同意恢复“高等教育出版社”；本书今后改用高等  
教育出版社名义继续印行。

高等学校试用教材  
**动 物 生 态 学**  
上 册  
华东师范大学 北京师范大学 合编  
复 旦 大 学 中 山 大 学

\*  
高 等 教 育 出 版 社 出 版  
新华书店北京发行所发行  
北京市水利局印刷厂印装

\*  
开本 787×1092 1/32 印张 14.75 字数 337,000  
1981年12月第1版 1985年2月第3次印刷  
印数 20,461—26,460  
书号 13010·0683 定价 2.20 元

# 序

“生态学”这个名词的提出，已有百余年的历史，但发展成为一门具有明确的理论基础和特殊方法论的成熟科学，则是在本世纪的 50 年代。进入 70 年代后期，它不仅已成为当代最活跃的前沿学科之一，而且它的观点正在深入到许多自然科学和社会科学领域。生态学的迅速发展，一方面与当代国际上出现的几个重大社会问题，如粮食、人口、能源和环境保护等有直接联系，生态学理论被认为是解决此类综合性社会问题的重要依据；同时，也得助于新系统论及近代计算技术和超微量物质分析方法等的渗透与应用，使过去难以阐明的自然界许多组成成分之间的复杂关系，有可能阐明，并给以确切量的概念。

动物生态学是生态学的一个重要分支，上述这些特点在动物生态学工作中表现都比较突出。例如，在阐明动物种群动态中，已广泛使用数理模式，并实际应用到狩猎、捕捞和有害动物预测预报。动物的种间关系包括竞争、捕食与寄生理论，也被应用于淡水养殖及对害虫生物防治等实践中。动物集团的代谢功能及其生产力，作为生态系统物质流与能流的中间环节，在放牧地生态系统和经济动物管理方面，也取得了不少有价值的科研成果。此外，动物突出的特征之一是运动，因而行为生态学在动物生态学中占有它的特殊位置。

我国的现代动物学历史，已有半个多世纪，但大量工作的开展，则在 50 年代，即中华人民共和国建立之后。例如，对蝗虫、粘虫等重要经济昆虫的种群动态和迁移；重要水产资源的测报；哺乳动物数量的消长和测报，以及生理生态、行为生态等方面，都取得一定成绩。这些工作所取得的大部分结果，虽然已先后发表在“动物学报”、“昆虫学报”等刊物上，但远未加以系统整理，写成专书问世。因之，多年来大专院校生物系一直缺少一本可供教师和学生参考的中文动物生态学教科书。本书的问世填补了这方面的空白。另一方面，大家都知道，总结是进一步提高的前奏，这本书是在教学和科研方面都有多年经验的同志们的集体写作，搜集国内外资料，涉及现代生态学的各个领域，内容丰富，对于从事动物生态学工作的同志定可从中获得启发，并可看出我国哪些工作已在进行和取得成果，哪些工作还须加快步伐赶上去，以适应我国现代化建设的需要，并促进我国动物生态学的发展，这也是我对本书和生态学工作同志们所寄予的衷心期望。

马世骏

1980 年 2 月于北京

# 目 录

绪 论 .....	1
一、生态学的定义、研究对象和目的 .....	1
二、生态学发展简史 .....	2
三、生态学的分科 .....	5
四、生态学与其他学科的关系 .....	6
五、生态学的研究方法 .....	6

## 第一篇 个体生态学(环境分析)

第一章 生态因子的分类及其作用的一般特征 .....	7
一、非生物因子 .....	7
二、生物因子 .....	9
三、阈与率, 耐受性定律, 限制因子, 生态因子中的最低定律, 因子的综合作用 .....	10
第二章 主要自然因子的生态作用 .....	14
第一节 环境温度对动物的影响 .....	14
一、环境温度的意义 .....	14
二、动物对高温和低温的忍受极限 .....	15
三、温度对动物的繁殖、发育、生长、形态、死亡和行为的影响 .....	18
四、动物的热能代谢及调节 .....	22
五、动物的休眠 .....	27
第二节 光辐射的作用 .....	29
一、光辐射的意义 .....	29
二、可见光、紫外线和生物光 .....	30
第三节 水在动物生活中的作用 .....	35
一、水对动物有机体的一般意义 .....	35
二、水生动物的水盐代谢和渗透压调节 .....	36
第四节 降水量和雪及冰的覆盖在动物生活中的作用 .....	40
一、降水的作用 .....	40
二、雪覆盖的作用 .....	42
三、冰覆盖的作用 .....	43
第五节 湿度在动物生活中的作用 .....	44
一、湿度对动物的影响 .....	45
二、动物对环境湿度的适应 .....	46

第六节 无机盐在动物生活中的作用 .....	48
第七节 气体代谢和大气在动物生活中的作用 .....	49
一、气体代谢的特征和大气的作用 .....	49
二、水生动物的气体代谢以及水流的作用 .....	53
三、陆地动物的气体代谢以及风的作用 .....	63
第八节 动物的栖息基底 .....	67
一、生物栖息基底的作用 .....	67
二、水体的基底 .....	68
三、陆地基底——岩石、沙地和土壤 .....	71
第九节 气候及其在动物生活中的作用 .....	75
一、气候在动物生活中的一般作用 .....	75
二、气候变化的周期性和生物周期 .....	76
三、小气候在动物生活中的作用 .....	88
第十节 火的生态作用 .....	92
第十一节 环境因子的综合作用 .....	93
<b>第三章 动物与生物环境的关系 .....</b>	<b>98</b>
一、食物在动物生活中的作用 .....	98
二、动物和生物环境相互作用的其他型式 .....	112

## 第二篇 种群生态学

<b>第四章 种群的结构 .....</b>	<b>115</b>
一、种群的基本概念 .....	115
二、种群的数量统计 .....	117
三、种群中个体的空间分布类型 .....	122
四、种群的性比及年龄分布 .....	123
<b>第五章 种群的数量及其动态 .....</b>	<b>127</b>
第一节 出生率、死亡率、生命表和存活曲线 .....	127
一、出生率和死亡率 .....	127
二、生命表 .....	128
三、存活曲线的类型 .....	135
第二节 种群的内禀增长能力 .....	136
第三节 种群增长 .....	140
一、种群在无限环境中的指数式增长 .....	141
二、种群在有限环境中的逻辑斯谛增长 .....	145
三、实验种群和野外种群的证据 .....	148
四、影响种群增长和动态的其他几个方面 .....	153
第四节 自然种群数量的周期性变动 .....	159

第五节 种群的数量变动与相对稳定性 .....	163
<b>第六章 种群行为生态学 .....</b>	<b>168</b>
第一节 种群行为生态学研究概述 .....	168
一、紧张不安的行为 .....	168
二、姑息、绥靖的表示 .....	169
三、声音和气味的显示 .....	170
四、进攻行为的表示 .....	171
五、自我保护本能，对环境的反应 .....	173
六、取食行为 .....	173
第二节 迁移、洄游、分散、群聚、阿利氏规律 .....	174
一、迁移和洄游 .....	174
二、分散 .....	177
三、群聚及阿利氏规律 .....	179
第三节 社群行为和种群 .....	181
第四节 种群中个体的隔离及领域性 .....	187
<b>第七章 种间关系 .....</b>	<b>190</b>
第一节 种间竞争 .....	190
一、洛特卡-沃尔泰勒(Lotka-Volterra)模型 .....	191
二、实验种群的竞争 .....	195
三、自然种群的竞争 .....	197
四、竞争与进化 .....	199
第二节 捕食者和被食者 .....	201
一、捕食者与被食者的数学模型 .....	202
二、实验种群研究 .....	204
三、野外研究 .....	205
第三节 寄生者与宿主 .....	209
第四节 捕食和寄生系统的共同进化 .....	214
<b>第八章 种群调节 .....</b>	<b>216</b>
第一节 密度制约的和非密度制约的因素 .....	216
第二节 气候因素 .....	218
第三节 种间因素 .....	220
第四节 食物因素 .....	222
第五节 种内调节 .....	224
一、行为调节——温·爱德华(Wyne-Edwards)学说 .....	225
二、内分泌调节——克里斯琴(Christion)学说 .....	226
三、遗传调节——奇蒂(Chitty)学说 .....	228

# 绪 论

生态学是生物科学的基础学科之一。它是研究生物与其环境之间相互关系的科学。这门科学历史比较短，但发展却很迅速。近几年来，由于科学技术突飞猛进，工业飞跃发展，世界各国、特别是工业较为发达的国家，环境污染严重；许多国家由于经常施用化肥、农药，毒化了土壤和水域；不少国家森林遭受任意砍伐；陆上、海洋和湖泊的动物资源，由于滥捕乱杀而受到严重破坏，许多种野生动物已面临灭绝的厄运。所有这一切，不仅影响生产，破坏自然生态平衡，而且严重危害人类生活和健康。因此，引起了人们对公害、环境和资源保护的关注。近年来，生态学在一些国家已成为家喻户晓的名词。

## 一、生态学的定义、研究对象和目的

### (一) 生态学的定义

生态学(ecology)<sup>①</sup>这个名词最早是由德国赫克尔(Haeckel, 1869)首先提出的，并下了如下定义，即：“生态学是动物与有机和无机环境的全部关系”。后来其他生态学家又作了各种不同的解释，如“科学的自然史”、“生物群落的研究”、“自然界的结构与功能的研究”、“决定生物的分布和多度的相互作用的科学的研究”等。

最为全面和为一般所采用的定义是：“研究生物与其环境之间的相互关系的科学”。环境分非生物环境(abiotic environment 或 physical environment)和生物环境(biotic environment)。前者包括非生命物质，如土壤、岩石、水、空气、温度、湿度、光等；后者包括生物种内或种间关系。故生态学也可称为研究生物之间以及生物与非生物环境之间的相互关系的科学，甚至可以简称为环境生物学(environmental biology)。

### (二) 生态学的研究对象和目的

科学，包括生命科学在内是向两个相反的方向发展的：一是微观，另一是宏观。生态学同其他生物科学一样，都是要搞清楚生命的真谛。它最早是从“自然历史”发展起来的。过去生态学的焦点是集中在有机体的种类上，而现在正如分子生物学向微观方面发展，要在细胞分子水平上探索生命系统的奥秘那样，生态学则是朝向宏观方面发展，要在有机体(organism)、种群(population)、群落(community)、生态系统(ecosystem)的水平上探索生命系统的奥秘。所以生态学是以生物个体、种群、群落、生态系统甚至是生物圈(biosphere)做为它的研究对象。种群是由同种的个体组成的，它是在一定空间中同种个体的集合。在种群内的各个个体是通过种内关系组成一个有机的统一体。群落是在一定区域，或一定生境里，各个生物种群相互松散结合的一种结构单位。生态系统是生物群落与其环境之间由于不断地进行物质循环和能量流转过程而形成的统一整体。生物圈系指地球表面有生命的部分，包括三个组成部分，即

<sup>①</sup> ecology 这个字源自希腊文。由 oikos 和 logos 两个词根组成，前者意为住屋或居住地方，后者系论述之意。

大气、水域和陆地。

生态学的主要目的是要研究下列几个方面的问题：

1. 有机体的局部分布、地理分布及其多度(包括栖息地、生态位、群落、生物地理);
2. 有机体有出现的时间、多度和活动的变化(包括季节、每年、演替和地质的);
3. 有机体在种群和群落中的相互关系，包括种内和种间关系(种群生态学和群落生态学);
4. 有机体在构造上对非生物环境的适应和机能调节(生理生态学);
5. 有机体在自然条件下的行为(行为生态学);
6. 所有一系列相互关系的进化发展(进化生态学);
7. 自然界生物的生产力以及如何使这种生产力最好地为人类服务(生态系统生态学);
8. 数学模型的发展以阐明参数(parameters)的相互作用和预示效应(系统分析)。

## 二、生态学发展简史

生态学成为系统的科学，历史较短。它是在本世纪初形成的一门科学。就生物分类而言，动物生态学比植物生态学形成较晚。从广义上来说，生态学的发展是逐渐的。人类在和自然斗争中早就注意到生物和季节、气候以及生物和生物之间的关系。我国早在公元四、五百年前的《诗经》上就记载着动物之间的关系，如“鹊巢”的“维鹊有巢，维鸠居之”，说明鸠巢的“寄生”现象。又如“小宛”的“螟蛉有子，蜾蠃负之”，虽然古人把蜾蠃捕捉螟蛉喂其幼虫，错认为蜾蠃养螟蛉为子，但却是人类对动物的生态学现象观察的最早记载。《礼记》中月令篇(战国时代)，曾有五月浮游(即蜉蝣)出现，十二月蚂蚁进窝，将动物的生息与季节、月令联系起来的记载。相传孔子所编的《尚书》(禹贡)中记载有“鸟鼠同穴”的共栖现象。在公元前一、二百年秦汉间所确立的二十四节，如惊蛰、谷雨等，科学地反映了农作物及昆虫与气候之间的密切关系。南北朝梁人陶宏景(456—536年)著《名医别录》，对“螟蛉有子，蜾蠃负之”的现象曾经实际观察，发现细腰蜂的窝里有它自己的卵，孵化之后就用背来的毛虫当作食料，后来长成细腰蜂而飞出，推翻了汉代杨雄的错误解释。唐代陈藏器著《本草拾遗》，书中有“水母目虾”的记述。他认为水母无目，游动没有方向，但有虾为其耳目。按现在生态学来说，水母与虾确有共生现象，乃系常识，但远在唐代已有文字记载。明朝李时珍在其所著的《本草纲目》中记述许多种动物，不仅对其形态作了描述，而且也注意到有些动物的生活方式、食性等生态特点，如描记啄木鸟谓“此鸟断裂树木，取蠹食”；形容鼹是“偃行地中，壅土成忿”等。

在西方公元前约450年，希腊埃姆比多格尔斯(Empedocles)说，植物通过它的茎和叶上小孔而获得营养，显然是对植物与其环境之间的关系的理解。又公元前300年，希腊哲学家提奥弗拉斯图斯(Theophrastus)也注意到植物与自然环境的关系，其中包括气候及植物生长在不同位置，对植物生长的重要意义。天气条件给植物所造成的损伤和病害以及气候、土壤和肥料对植物的生长和营养的作用。因此，被认为是第一个生态学家。罗马的柏里尼(Pliny，公元23—79)将动物分为陆栖、水生和飞翔三大生态类群。在希腊和罗马人之后，西方科学停滞了一千年左右。

到了十六世纪文艺复兴之后，自然科学才逐渐发展起来。1735年法国雷素穆尔(Resumur)发现在阴处的每日气温总和平均数，对任何一个物候时期是一个常数。他的研究为现代关于气温总和理论打下基础。法国布丰(Buffon, 1749年)提出“生命律”(bionomics)。他是第一个想把有关动物和它的环境的关系的知识系统化起来的博物学家。十九世纪初马尔萨斯(Malthus, 1803年)发表了《人口论》，阐明人口的增长与食物的关系。他的学说对后来达尔文(Darwin)的进化论有重要的影响。1807年霍姆波尔特(Humbolt)在周游世界各地后记述动植物的地理分布与气候的关系。关于植物和动物出现在紧密联系的群落中的现代概念，始于德国植物学家格里斯巴赫(Grisebach, 1838年)的研究。1859年法国圣希莱尔(Saint-Hilaire)首创“ethology”，以表示有机体及其环境之间的关系。以后，一般将此字作为动物行为的名词。德国赫克尔(Haeckel)1866年提出生态学“oikologie”这个名词，以表达生物同有机和无机环境之间的关系。1877年德国的摩比乌斯(Mobius)采用“biocoenose”这一概念，把一群生物作为一个生态学单位。1890年麦利安姆(Merriam)首创“生物带”(life-zone)概念。1891年丹麦植物学家华明(Warming)著有《植物生态学》。1896年德国斯洛德(Schröter)始创个体生态学(autecology)和群体生态学(synecology)这两个生态学概念。

到了二十世纪初，生态学是已经建立起来的一门年青的科学。在头十年当中生态学的发展主要在下列几方面：(1)动物行为，如英国詹宁斯(Jennings, 1903)的《无脊椎动物的行为》。美国伯尔(Pearl)的《涡虫的行为》(1903)，《蚂蚁的社会性行为》(1910)。(2)发育和耐受生理学，如德国的巴赫米夫(Bachmetjev, 1901, 1901a, 1907)对光和温度在昆虫各发育时期及地理分布的作用的研究；美国白葛德(Packard, 1905)发表低氧张力对某些海洋鱼类和海洋无脊椎动物的生存关系，以示有机体暴露在外界因素的各种不同程度的耐受极限。(3)水生生物，如德国福勒尔(Forel, 1901)发表普通湖泊生物学，他被认为是这门学科的奠基者；英国约翰斯敦(Johnston, 1908)的《海洋的生活条件》。(4)生态演替，如美国亚当斯(Adams, 1909)的鸟类生态演替；美国谢尔福德(Shelford, 1907)的虎斑蝶虫(Cicindela)生态演替报告以及他在1911—1912年其他许多生态演替的研究。(5)一般群落生态学，如美国达文波特(Davenport, 1903)的动物群落生态学；福比斯(Forbes, 1909)的玉蜀黍及其虫害的生态学等。此外，伯莱克门(Blackman, 1905)分析环境因子，提出最适度和限制因子的见解。

在二十世纪的第二个十年中，有关生态学文献资料所涉及的范围和内容更加广泛。同时，在这段时间内，物理、化学、生理、气象学及统计学等领域的科学技术发展，促进了生态学的研究方法和测定的改进。在这一时期有不少生态学方面的著作，如亚当斯(Adams, 1913)的《动物生态的研究指南》(可以说是第一本动物生态学教科书)；谢尔福德(Shelford, 1913)的温带美洲的动物群落；尼得汉姆(Needham, 1916)的《内陆水域的生物》；华尔得(Ward)和威柏尔(Whipple)的《淡水生物学》(1918)；约丹(Jordan)和凯洛(Kellogg)的《动物生活的进化》(1915)等。此外还有不少生态演替和群落生态方面的研究文章。

在二十世纪二十年代，生态学继续发展和成熟起来。生态学者在这一时期仍在进行诸如反应生理、食物关系、种群或演替等研究工作，但已不象过去那样只停留在对这些现象的描述，而是着重于解释这些现象，与此同时对种群动力学的兴趣正在发展。例如，伯尔(Pearl, 1925)

利用数学分析种群生长的特点；洛特卡(Lotka, 1925)发展了理论数学方程，以表示不同种的种群之间相互作用的方式。在此时期内有关生态学的著作主要有：美国伯斯(Pearse, 1926)以及英国埃尔敦(Elton, 1927)分别著述的《动物生态学》，是当时一般大学生态学者所用的两本教科书；谢尔福德 1929 年发表的《实验室及野外生态学》；德国赫赛(Hesse, 1924)所著的以生态学为基础的《动物地理学》，此书是当时的重要著作之一；德国田尼曼(Thienemann, 1926)发表了《湖沼学》等。田尼曼在此之前曾以生产者和消费者的名称提出了营养水平的概念。

至三十年代生态学已较成熟，出现了大量的生态学研究工作和著作。在一般生态学方面，主要有美国查普曼(Chapman, 1931)以昆虫为重点的《动物生态学》；威尔希(Welch, 1935)的《湖沼生物学》；英国比尤斯(Bews, 1935)的《人类生态学》；博登海默(Bodenheimer)的《动物生态学问题》；我国费鸿年的《动物生态学纲要》(1937)；美国克利门斯(Clements)和谢尔福德的《生物生态学》(1938)等。在种群方面主要有：阿利(Allee, 1931)的《动物集群》；罗利麦(Lorimer, 1934)的《种群动态》等。此外，英国坦斯利(Tansley, 1935)首倡生态系统(ecosystem)概念。

在四十年代，美国的湖沼生物学者，伯奇(Birge)和朱岱(Juday)通过对湖泊能量收支的测定，发展了初级生产(primary production)的观念。从他们的研究而产生了生态学的营养——动态(trophic-dynamic)概念，这是生态系统的能学。1942 年林德曼(Lindemann)介绍了这种概念，从而标志着现代生态学的开端。1945 年苏联卡斯卡洛夫(Кашкаров)著有《动物生态学基础》。在此期间，美国阿利(Allee)及伊麦生(Emerson)等人写出一部内容较为广泛的《动物生态学原理》。

五十年代生态学发展很快。生态学者继续对种群生态和群落生态进行研究，如英国拉克(Lack, 1954)发表了《动物数量的自然调节》；美国安得烈沃斯(Andrewartha, 1954)著有《动物的分布及其多度》。另外，德国罗伦兹(Lorenz)和丁伯根(Tinbergen)于四十年代和五十年代发展了行为生态学。苏联纳乌莫夫(Наймов, 1955)也著有内容较为丰富和有价值的《动物生态学》(1963, 修改再版)。与此同时，生态学家开始把注意力集中在生态系统上。这是从五十年代到目前现代生态学的一个重要特点。系统地发展生态系统概念大部分是由 E. P. 奥德姆(Odum, E. P. 1953)开始的。伊凡司(Evans, 1956)提出生态系统做为生态学的一个基本单位。H. T. 奥德姆(Odum, H. T. 1957)、哈奇森(Hutchinson, 1959)分别从林德曼的营养动态概念进一步开拓能流和能量收支的研究。给茨(Gates, 1962, 1968)先后发表“生物圈的能量交换”及“能量交换与生态学”。蒙克(Monk, 1970)阐述了能量学的生态学意义。英国奥维英顿(Ovington, 1957)以及苏联的罗丁(Rodin)和瓦西列维克(Bazilevic, 1967)相继研究营养物质的循环。E. P. 奥德姆(1962)和马格列夫(Margalef, 1963)进一步研究生态系统中结构和功能之间的调节和相互作用。荷兰得里夫特(Drift, 1971)发表了“森林生态系统的生产力”。美国维克曼(Vickerman, 1974)联系农业生产研究谷类生态系统。以上仅系荦荦大端，但也可以看出现代生态学的发展趋向。

生态学长期以来被认为是一门描述性学科。只有个体生态学对有机体与非生物环境因子的关系容易进行室内和野外的定量实验，而群体生态学大部分是描述性的，难以用实验方法进

行研究。但最近二十年来，随着科学技术的飞跃发展，使生态学者能够开辟新的研究领域，对群体生态学也可以进行科学实验，利用电子仪器和生物遥测技术，在不破坏动植物种群的情况下，对它们取样和测量；使用放射性同位素可以追踪生态系统中营养移转途径，并判断其移转时间和范围；利用先进统计学技术、数学模型和电子计算机等应用数学，分析和了解生态系统的结构和功能，建立模拟实际生态系统的模型进行实验，对系统作简化描述和预示其变化。这说明，生态学已从过去主要为描述性时期进入到一个崭新的实验时期。这是现代生态学另一重要特点。这门生物科学已成为一门新的科学，并且正在成为现代科学最重要和最危急的领域之一。尤其自七十年代以来，人们深感环境问题的严重性，正在寻求解决污染、人口过剩以及环境退化、森林、动植物资源遭受破坏等问题，因而更加重视这门科学。生态学不仅在理论方面不断地向前发展，而且在实践上也正在起着越来越大的作用，其前景是无可限量的。

### 三、生态学的分科

生态学按基本问题和不同的生物组织水平可分为下列主要学科：

(1) 个体生态学 (autecology)：研究一个生物种的单一个体或许多个体与环境因子之间的关系。(2) 群体生态学 (synecology)：研究一定栖息地内同种或异种生物群体与环境之间的相互关系。群体生态学又分为种群生态学 (population ecology) 和群落生态学 (community ecology)。前者是研究同种的个体或亲缘较为密切的少数几种个体与环境之间的相互关系。后者是研究群落与环境之间的相互关系。也有人将“synecology”一词解释为群落生态学。(3) 生态系统生态学 (ecosystem ecology)：研究生物及其环境间通过能流和物质循环的相互作用。(4) 生理生态学 (physiological ecology)：也称环境生理学 (environmental physiology)，是研究环境因子对生物的影响，在生理上如何产生反应和调节。(5) 进化生态学 (evolutionary ecology)：研究生物种的生态位 (niches) 的分离以及新种的形成过程。(6) 地理生态学 (geographic ecology)：研究生物的分布规律、古代生态学和较大的地理景观的生物群落。(7) 行为生态学：又称行为学 (ethology)，比较研究动物的行为。(8) 系统生态学 (system ecology)：又称数学生态学 (mathematical ecology) 或系统分析 (systems analysis)，是研究将生态学概念译成为数学模型的可能性，把研究重点由实验转到理论。

依生物分类可分为动物生态学 (animal ecology)、植物生态学 (plant ecology)。动物生态学又可分为昆虫生态学、寄生虫生态学、鱼类生态学、鸟类生态学、哺乳动物生态学、人类生态学等。

按栖息环境的不同，有淡水生态学、海洋生态学、草原生态学、森林生态学、沙漠生态学、太空生态学等。

此外，在联系生产、医学、太空旅行等方面，称为应用生态学，如林学、野生动物管理学、动物饲养、自然资源保育学、虫害防治、污染生物学、流行病学、环境卫生学、放射生态学、太空旅行生态学等。

#### 四、生态学与其他学科的关系

生态学是生物学的一个分科。它和形态学、生理学、遗传学、分类学、进化论、生物发生学、分子生物学等学科都是生物学的基础分科。这些学科所研究的都是所有生物共同的基本生命

现象。所以它们之间相互有联系。如果把生物学当一块蛋糕作水平和垂直切法，切成的水平小片，可以代表上述生物科学各基础学科。而垂直切法则按系统分类，可将生物科学分成为动物学、植物学、细菌学、真菌学、无脊椎动物学、脊椎动物学、昆虫学、鱼类学、鸟类学、兽类学等分类学科（图绪-1）。可见生态学不仅是生物学的基础学科之一，而且也是每一门分类学科的一个主要组成部分。在所有基础分科当中，生态学与生理学、形态学、遗传学、进化论及分类学关系较为密切，特别是生理学和形态学。如要充分理解一个器官的构造，就必须知道这种构造的生理机能，而生理机能状况又明显地与环境条件有密切关系。反之，要研究生态学，也必须有生理学知识，才能较为正确和完整地理解环境因子对生物的各种影响。适应的进化和物种

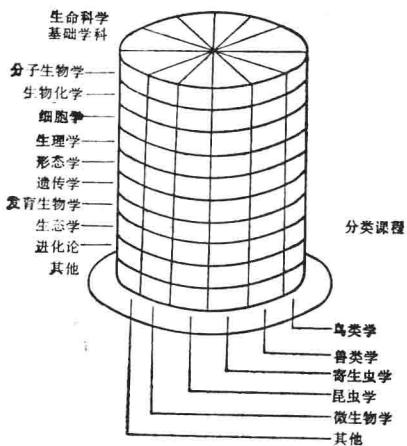
图绪-1 生命科学的“多层次蛋糕”表示基本学科（水平切法）和分类学科（垂直切法）的分法（仿奥德姆，1971）

的进化对生态学家和遗传学家都是共同有关的问题。群落或生态系统的研究必须借助系统分类学才能确定其所包含的种类的名称及亲缘关系。系统分析将生态学与数学联系在一起。还有，生态学在研究生物的自然环境因子时，还须依靠其他自然科学知识，如物理、化学、地质学、古生物学、气象学、气候学、海洋学、湖沼学和土壤学等。

#### 五、生态学的研究方法

生态学研究生物与环境的关系。做为一门科学，它凭借三个研究方法：（1）鉴定动物和植物名称的分类技术；（2）野外观察；（3）野外和室内实验。

运用精确的定量技术，这是所有科学的特点，生态学也是如此。在个体生态的野外或室内实验方面，容易利用物理和化学技术对有机体及其自然环境因子的关系进行量的研究。在群体生态学方面，对在自然条件下的种群、群落和生态系统也可以应用先进科学技术进行定量的实验，如利用电子仪器和遥测技术，对动植物种群进行取样和测量；使用同位素研究生态系统中的营养转移问题；利用统计学技术、数学模型和电子计算机科学研究生态系统的结构和功能；此外，还可以为各种有关系统创立数学模型或电子计算机模拟程序，以预测一种因子或几种综合因子作用的变化。



# 第一篇 个体生态学(环境分析)

## 第一章 生态因子的分类及其作用的一般特征

有机体与外界环境息息相关，二者之间的关系错综复杂，它们是相互联系，相互影响的。环境是影响有机体反应的外界条件的总和。环境中影响一种或几种有机体的生命的任何部分或条件称为生态因子。生态因子通常分为非生物因子 (abiotic factors) 和生物因子 (biotic factors)。非生物因子又称自然因子，或物理、化学因子，包括温度、光、大气、水、盐分、湿度、土壤等；生物因子包括环境中的植物、动物和微生物。

### 一、非生物因子

**温度** 温度是一个重要的生态因子，它表示物体冷热程度的物理量。热是从太阳而来的一种辐射能的形态，在动物的生活中起着重要的作用。温度在不同程度上直接影响动物的新陈代谢，从而对动物的活动、生殖、生长、发育、遗传、生存、行为和分布等产生作用。除直接影响外，温度对动物也有间接作用，它往往影响气候，后者通过对食物的影响而对动物起作用。另外，温度的高低与氧在水中的溶解量有密切关系，而对于水生动物的生活具有重要的意义。

**光** 光也是从太阳辐射到地球上的一种辐射能的形态。光是生命的一个极为重要的环境因子，是一切生命的最终能源。绿色植物依靠光才能进行光合作用，制造食物，而动物是直接或间接以植物为生的。故如无阳光，地球上就不可能有生命。光对动物的繁殖、生长、发育、行为、分布和生存都有直接影响。光和暗的昼夜节律控制着动物的行动。每日光照时间长短的季节变化对动物的繁殖周期、迁徙、毛和羽的变换等也都有影响。光谱中可见光的不同部分和紫外线及红外线对动物具有不同作用。光与温度往往分不开。在自然条件下阳光照度越强，温度就越高，而一个地区的气候往往和气温有密切关系，其中包括降水量、风、湿度、土壤的状态、气压、水中含氧量和水温等，而这些因子的相互关系，相互影响所产生的变化又必然影响到整个地区的生物群落，间接地影响食物来对动物起作用，同时又能直接影响动物的发育速度、繁殖力、寿命长短以及行为和分布等。

**大气** 大气是生物圈之一，它是陆生生物的气体环境。大气主要包含有机体所需要的  $O_2$ ，和绿色植物光合作用所需要的原料—— $CO_2$  及固氮菌所利用的占大气最大比例的  $N_2$  以及微量的氩(Argon)、氖(Neon)和氦(Helium)等。所有这些气体一般并不成为陆上的限制因子。但在土壤中，高山上以及大动物体内， $O_2$  的供应量可能较少，因此可成为一定的限制因子。

大气的流动成为风，风对陆生动物的活动和分布具有一定影响和作用。台风使飞翔动物的正常活动受到限制。但又往往把动物和植物吹送到很远的地方，从而可能改变飞落地点的群落成分。风通过传送气味可以帮助许多动物寻找食物或配偶和注意到敌害的存在。海面

上气流和风有助于海鸟的翱翔和觅食。风力对海流起很大作用，后者与许多海洋生物的生活和分布等有密切关系。

**水** 水域是生物圈的组成部分之一。生命起源于水中。水是原生质的组成部分，新陈代谢必须在有水的条件下才能进行；因此一切生物不能无水。一般生物缺乏水分，活动就降低，甚至完全停止。动物体内的渗透压以及细胞和细胞间的营养物质及代谢产物的扩散和输送，都是在水溶液状态中进行和运转。由代谢所产生的多余热量和废物由水吸收和输送排泄或蒸发出去，故必需不断地有水的代谢。水又是一切水生生物的生活环境。由于各种水源所含盐分、O<sub>2</sub>、温度、水的流动性以及深度及光照度等各不尽同，因此，各种水生生物对水中的这些不同的环境条件也就产生了各种不同的适应。某些动物生命周期中的某一时期，或者在觅食活动时，水域是不可缺少的。食物中若含水量不足就会影响繁殖。水有浮力，比热大，温度较为稳定，几乎是普遍性的溶剂，能溶解各种无机盐。大气中的气体也能溶解在水中，但水中所含的O<sub>2</sub>不如大气中的多。

**盐分** 各种生物都需要无机盐。无机盐也是原生质的组成部分，是生物生长发育所不可缺少的。同时，生物在不同程度上又受环境(水域或土壤)含盐量的制约，特别是水生动物更为明显。不同种动物对环境水中含盐分的要求和适应各不相同。有的能忍受含盐量的剧烈变化，有的则经不起含盐量的轻微差异，前者称为广盐性动物，后者称为狭盐性动物。

**湿度** 空气中湿度对陆栖动物有一定的影响，特别是狭湿性动物，如蠕虫、蜗牛、两栖类等尤为明显。这些动物要求湿度较高的环境。湿度对有的昆虫的性腺发育有促进作用；另外，对爬行类和鸟类的卵、胚胎发育也有很大的影响。湿度与动物的色素也有一定的关系，较高的湿度有利于酶的活动和色素的产生。

**降水量和雪及冰的覆盖** 降水量多寡使空气湿度有所变化，从而影响动物的一系列生命活动。充足的降水量有利于某些动物的繁殖，但过多的雨水直接对许多动物有害，它往往造成小型鸟兽和许多无脊椎动物的死亡。羽毛潮湿可破坏热能代谢，导致有机体过冷。

冬季雪和冰的覆盖对动物的影响也是利害并兼。积雪对小型兽类和一些鸟类有保温作用。但积雪太厚又会影响许多动物的觅食活动，因而往往造成大批死亡。海洋、河流和湖泊冬天结冰，可为许多陆生动物提供活动的场所(做为陆地)。冰是透明的，阳光可以部分地透过冰层照射到水中，使水得到一些热量，同时又可使水中的绿色植物进行一点光合作用。但如冻结时间很长，水中所溶解的O<sub>2</sub>就会减少，CO<sub>2</sub>反而会增加。

**海流** 海流对海洋动物具有间接的重要意义。首先是，海流可以使水中成分保持相对均匀。波涛浪花有助于空气中的氧气溶解于海水中。此外，海流对海洋动物的分布有密切的关系。从低纬度到高纬度，有一半的热量是由海流带去的，因此有些地区由于受海洋暖流的影响，气候与其他同纬度的地区有所不同，从而生物群落也有差异。

**压力** 对陆生动物来说，大气压力的变化不是一个重要的环境因子。对水生动物，水每10米深即增加一个大气压，但即使如此，近海面的鱼类如果鳔中无气体，可以忍受100大气压而不受损伤。如鳔内充满气体，即气体在压力高的情况下将进入和溶解在血液中。当压力突然消失时，气体就出现在血液中并造成死亡。无鳔的深海鱼类在800大气压甚至在1000大

压下，可以正常生活。但在那样深的海洋高压下生活的一般动物，其行动是比较缓慢的。

**土壤** 陆地是生物圈的三个组成部分之一。土壤是陆地表面薄薄的一层，它是由矿物层和其中的生物相互作用而形成的。土壤是陆地上动物栖息和活动基底，也是植物生长的基础，同时又通过植被对动物产生影响。各种土壤的化学和物理性质及盐分、矿物质、酸碱度、土壤结构、通气性、持水性及湿度、热容量和热状况等各不相同。这些不同的化学性质和物理性质对动物都有不同的影响。例如，酸性一般对土壤中的动物是有害的；石灰质土壤有利于软体动物和鹿类的生活；疏松的土壤适合于营掘土生活的动物。土壤中一些微量元素，如硼、钴、钒等，对某些生物类群的生活具有重要意义。

除土壤外，陆地上的其他基底如岩石、砂地也是许多动物的栖息活动环境，这种基底对动物的生活和形态构造等也各有其不同的作用。水体下面，如岩石、砂、淤泥等即系许多水生动物的栖息基底，它们对这些水生动物的活动、生长、发育和分布都有重要的影响。水的表面膜和水的表面下侧，系某些昆虫和软体动物活动的基底。此外，寄生虫的宿主的体表或内部器官，也可视为前者的栖息基底。植物的各部分、器官和木材也是某些动物的生活场所。

**气候** 气候是某一地区多年的天气特征，由太阳辐射、大气环流、地面性质等因素相互作用所决定。气候的要素包括温度、气压、空气湿度、降水、风等彼此联系而对动植物产生影响。气候的变化带来动物的生活、数量、分布以及一个地区的动物区系组成的变化。动物在历史上所形成的形态——生理和行为等适应，如羽、毛的脱换、迁徙、洄游、繁殖、冬眠、夏蛰等，同气候的作用有密切的关系。

**火** 火与温度、光、水、湿度等环境因子一样，也是自然环境的一部分。它是一种重要生态力。火对温带地区的森林、草原以及热带区域，在干旱季节中具有重要作用。它能决定植被的类型和分布以及影响动物的种类和种群数量。发生火的因素主要是闪电和人。在自然界中闪电是发生火灾的主要原因。它把一个生态系统中的干燥有机物还原为可溶解的灰烬，而释放出许多化学元素，供迅速的再循环和刺激新的生长。不同的植被具有不同的动物群落。因此，当植被受到火的焚烧破坏时，与它密切相联系的动物群落同时也直接间接地受到影响。火对植被有调节作用。它的间隔出现可以延迟森林对草原以及落叶林对针叶林的侵入，使原有的动物群落得以保持和发展。

## 二、生物因子

任何一种生物的周围环境中都有其他种生物存在着。它们之间关系错综复杂。生活在各种不同区域或生活场所的生物，其种类及每种生物的种群数量（即同一区域或生活场所内任何生物种的个体总和）都不一样。一定区域（陆地或水域）或生活场所中的各种动植物和微生物的总体称为该区域或该生活场所的生物群落。在生物群落中各种生物互为环境中的生物因子。它们之间的关系主要是营养关系，也就是物质和能量的转移问题。营养是一切生物最需要的生存条件之一。一般植物和若干具有叶绿素的原生动物均属自养生物，能直接利用太阳光的辐射能制造所需要的食物。有些微生物以矿物质为营养，并利用氧化过程所产生的能量来制造所需的有机物质。所有动物，除具有叶绿素能进行光合作用的原生动物外，都是异养生物，即自己

不能制造食物，而是以其他有机体为营养以获得能量。这种关系也就是消耗与被消耗的关系。这是生物界中的种间的基本关系。

动物的营养方式多种多样：有的以植物为食，称为植食性动物；有的以其他动物为食，称为肉食性动物；有的动物是腐生的，它们以腐烂的动植物的物质或动物粪便为食；还有的营寄生生活，即寄生在其他种动物体内或体表上，依赖宿主供给营养和寄居环境，为害宿主。在生物群落中，各种动植物由于摄食关系而形成食物链，即食物能量从植物的来源通过一系列有机体的吃和被吃的反复而转移的关系。由于各种生物之间的营养关系，互相吞食情况甚为复杂，因此不同的食物链之间往往相互连接而形成错综复杂的食物网。

除以上营养关系之外，种间关系还表现在空间和其他形式上，如动物往往以植物为栖息、活动、觅食、隐藏和繁殖场所，而植物则有依靠动物传粉和传播种子以扩大分布区的现象。另外，有的生物且有互利和共栖等共生关系。各种生物之间的相互关系还表现在：动物呼吸和绿色植物光合作用时，由于气体交换的结果而对两方面的生活相互作用，相互影响。动物呼吸时所排出的  $\text{CO}_2$  是植物光合作用的重要原料，而光合作用所产生的  $\text{O}_2$  又是动物呼吸所不能缺少的条件。

至于种内关系，它反映在种的个体间的相互联系和相互影响方面。这种关系是种所固有的，并在其历史发展的过程中所形成的特征。这种相互影响决定一个种的种群结构、地盘及其资源利用的方法以及种的生活方式和繁殖等。但有时种内关系和不同种的关系也没有区别，例如同类相残是动物界中相当普遍的现象。此外，个体之间为食物、隐蔽处与地盘（巢区）和其他生活条件而竞争也是常见的。

### 三、阈与率，耐受性定律，限制因子，生态因子中的最低定律，因子的综合作用

#### （一）阈与率

每一种生物个体，对一种环境因子都有一个适应范围的下限和上限。在上下限之间的范围内，它能够很好地生活。不同的生物对任何一种因子都能在其适应范围内的不同点上找到它们最适宜的生存条件，因此乃有不同的栖息地。

阈是任何一种环境因子对生物产生可见作用的最低量。它可以是一个动物尚能活动的环境最低温度，也可以是土壤中使一种植物能够生长的最低湿度，也可以是光感受器所能感受的最弱的光度。在阈之上如果热量、湿度、光照度或其他环境因子增大时，生物功能的速率就或多或少地加快，直至最大的速率。超过最大的适应范围，通常速率就会降低下来，不是由于产生了一些有害作用，就是由于其他因子的干扰，或者是由于竭尽的缘故。速率降低的曲线在温度高的情况下，通常比在低温条件下加速的曲线更陡（图 1-1）。

#### （二）耐受性定律

一种环境因子对每一种生物都有一个范围，在此范围内，它在最适点或接近最适点发生作用（图 1-2）。范围有两端，一端是最大限度，一端是最小限度。一种生物的机能趋向这两端时就减弱，然后被抑制。生物能够耐受的上限和下限是一个因子的强度水平，在此水平上只有半数的生物能够存活（ $\text{LD}_{50}$ ）。这样的界限有时是难以确定的。例如，在低温条件下，有机体能