

生态学引论

害虫综合防治的理论及应用

赵志模 周新远 編著

李 隆 术 审閱

科学技术文献出版社重庆分社

生态学引论

害虫综合防治的理论及应用

科学技术文献出版社重庆分社

生态学引论

——害虫综合防治的理论及应用

赵志模 周新远 编著

李 隆 术 审阅

(中国科学院科学基金资助的课题)

科学技术文献出版社重庆分社

生态学引论

——害虫综合防治的理论及应用——

赵志模 周新远 编著

科学技术文献出版社重庆分社 出版
重庆市市中区胜利路91号

新华书店重庆发行所 发行
重庆市璧山县印刷厂 印刷

开本：787×1092毫米 1/16 印张：17 字数：42万

1984年9月第一版

1984年9月第一次印刷

科技新书目：81-231

印数：6000

书号：13176·117

定价：2.50元

前 言

写作这样一本小册子的念头，还是在七十年代末形成的。当时，在导师李隆术教授和王辅、朱文炳副教授指导下，我们阅读了一些生态学的论著。当我们翻阅着一本本洋洋洒洒的专著时，竟然几乎看不到一个中国人的名字，我们感受到莫大的耻辱和巨大的压抑。虽然由于众所周知的原因，我国的生态学事业起步较晚，但走在世界前列、值得大书的也不乏其例。在学习过程中，我们尝试着写下了一些肤浅的读书笔记。此后，又给西南农学院植保系七七、七八、七九、八〇届同学讲授过本书中部份内容。但始则穷于应付学位答辩，继则忙于教学、科研，这件事就一直令人遗憾地搁下了。

值得欣慰的是，当我们现在提起笔来着手编撰这本小册子时，已有几大本由中国人写的生态学专著放置在案头。我们主要参考了马世骏、忻介六、王战、林昌善、邹钟琳、李隆术、丁岩钦、孙儒泳、徐汝梅、庞雄飞、张孝羲等专家关于理论生态、农螨生态的有关论著。同时参阅了 T. R. E. Southwood 的《Ecological Methods (second edition)》(1978)，R. Brewer 的《Principles of Ecology》(1979)，E. C. Pielou 的《Mathematical Ecology》(1977)，C. B. Huffaker 的《New Technology of Pest Control》(1980)，R. M. May 的《Theoretical Ecology》(1976)，G. C. Varley, G. R. Gradwell, M. P. Hassell 的《Insect Population Ecology》(1974)，P. W. Price 的《Insect Ecology》(1975)，以及大量国内外发表的论文。在此深表谢意，文中不再一一注明。在博采众家之长的同时，我们也将自己的一管之见，毫不忌讳，斗胆直书，其间定不乏浅陋与幼稚之处，不免贻笑大方矣。

这本小册子的编著，自始至终是在业师李隆术教授、王辅、朱文炳、袁振邦副教授指导下进行的。李隆术教授审阅修改了全书。学院领导以及科研处和植保系领导、广大老师热情鼓励、多方支持。四川省农业厅植保站领导熊道矩、瞿宗浦、杨光超、熊尚玖及其他同志十分关心此事，对编著内容、重点、方式都提出了十分宝贵的意见。省植保站并赞助出版经费，使我们万分感激。科技文献出版社重庆分社的领导及其出版发行处的不少老师，扶持中青，奖掖后进，令人可亲可敬。重庆市璧山县印刷厂的广大工人师傅认真负责，精益求精，提前完成了本书的印刷任务。没有社会主义祖国这个大家庭各方面成员的热情支持、帮助、指导，这本小册子是不可能问世的。

本书中第二篇第二章的第一节、第三节、第四节、第六节；第四章和第三篇、第四篇全部，由赵志模编著。其余部份由周新远完成。

因水平有限，错误之处在所难免。请各位专家、读者不吝指教。

..... 编著者谨识
..... 一九八三年秋于缙云山麓

目 录

第一篇 导论：生态学的基本概念	(1)
第一节 生态学的主要概念	(1)
一、生态学的定义	(1)
二、生态学的一些基本概念	(2)
第二节 现代生态学的发展趋势	(4)
一、从描述——实验——物质定量	(4)
二、研究对象从个体迈向群体以至生态系统	(4)
三、协同进化论的发展	(6)
四、多学科相互渗透，分支学科的不断出现	(6)
第二篇 种群	(9)
第一章 种群的基本特征	(9)
第一节 种群概念的剖析	(9)
第二节 种群的结构	(13)
一、性比	(13)
二、年龄组配	(13)
三、因多型现象而产生的不同生物型	(15)
第二章 种群数量动态	(16)
第一节 种群数量在种群动态理论中的地位	(16)
第二节 表征种群数量变动常用的数学模型	(20)
一、与种群数量动态有关的几个概念	(20)
二、种群在无限环境下的数量动态模型	(21)
三、种群在有限环境下的数量动态模型	(25)
四、logistic 方程的其它形式及诸参数的计算方法	(25)
五、几个运用实例	(30)
六、表征种群数量动态的其它模型	(32)
第三节 生命表的构建	(35)
一、生命表的概念及作用	(35)
二、生命表的类型和基本形式	(36)
三、构建生命表的一般步骤和研究方法	(43)

第四节	生命表的分析	(53)
一、	种群的存活曲线	(53)
二、	种群内禀增长率	(54)
三、	种群趋势指数及组分分析	(57)
四、	关键因子分析	(62)
五、	密度依存性的确定	(65)
六、	最优数量预测式的探索与制定	(67)
七、	亚模式的联合方程	(70)
八、	Leslie 矩阵模型	(75)
第五节	种群的生态对策	(79)
第六节	种群数量变动的机制	(82)
一、	种群数量变动的原因及生态因子的分析	(82)
二、	种群的平衡与调节	(85)
第三章	种群空间动态	(93)
第一节	离散分布的理论拟合	(94)
一、	二项分布	(94)
二、	普阿松分布	(95)
三、	奈曼A型分布	(96)
四、	负二项分布	(96)
五、	Thomas 的双重普阿松分布	(100)
六、	带零的普阿松分布	(100)
七、	带零的对数分布	(101)
八、	普阿松——二项分布	(101)
九、	截尾负二项分布	(102)
第二节	聚集强度的测度	(108)
一、	丛生指标	(108)
二、	扩散指标	(109)
三、	负二项分布参数 k 及 k^{-1}	(109)
四、	Taylor 的幂法则	(110)
五、	平均拥挤	(110)
六、	聚块性指标	(111)
七、	M—M 回归分析法	(116)
八、	M—M 模型的改进型	(119)
第三节	格局纹理的分析	(120)
一、	M (或 I_0) 指标法	(120)
二、	Greig—Smith 方法	(122)

三、Krishna Iyer的黑白图法	(124)
四、四色图法	(124)
第四节 由扩散引起的格局	(126)
一、扩散的经验模型	(127)
二、扩散的随机模拟	(128)
第五节 空间格局的形成过程	(129)
第六节 种群密度的估计	(131)
一、理论抽样数的确定	(131)
二、种群密度的简易估计	(134)
第七节 0—1 抽样	(137)
一、一次抽样方案	(137)
二、两次抽样方案	(140)
三、序贯抽样	(142)
第八节 种群数量动态与空间动态的统一观	(144)
附 录 模糊集与模糊等价关系	(153)
一、模糊集的概念	(153)
二、模糊等价关系和模糊聚类分析	(154)
三、模糊聚类分析的步骤	(155)
第四章 种间关系	(155)
第一节 种间竞争	(156)
一、竞争排斥原理和生态位的概念	(156)
二、关于种间竞争的理论分析	(159)
第二节 捕食者与被捕食者的关系	(164)
一、Lotka-Volterra 经典的寄主—寄生物关系的微分方程	(165)
二、用差分方程表示的寄主—寄生物关系的数学模式	(171)
三、捕食者—猎物相互关系中数值反应的数学模式	(184)
第三节 互惠共生	(185)
第三篇 群落	(187)
第一节 群落的基本概念及组成	(187)
一、群落的基本概念及一般特性	(187)
二、群落的组成、命名及优势种	(188)
第二节 群落的结构和分化	(189)
一、物种在群落中的垂直分布结构	(189)
二、物种在群落中水平分布格局的分化	(189)

三、群落中物种在时间结构上的分化	(191)
第三节 群落的发展和演替	(191)
一、群落演替的概念和形式	(191)
二、群落演替的过程	(192)
三、群落演替的特征	(193)
第四节 群落结构论	(194)
一、种—多度关系	(194)
二、生态多样性及其测度	(201)
三、群落的丰富度及均匀度	(204)
四、研究群落多样性的意义	(204)
第五节 群落的数量分类	(206)
一、群落的相似性和相似指标	(206)
二、群落的聚类方法及结果图形	(207)
三、群落的排序技术及结果表示	(209)
第四篇 生态系统	(213)
第一节 生态系统的概念	(213)
一、生态系统的经典意义	(213)
二、生态系统的规范意义	(213)
三、生态系统和一般系统的区别	(214)
四、农业生态系统	(215)
第二节 生态系统的基本结构及功能	(216)
一、生态系统的基本组成成分	(217)
二、生态系统的结构和功能	(217)
三、生态系统的生产、呼吸和分解过程	(218)
四、生态系统的分类	(219)
第三节 食物链、营养阶层及生态金字塔	(220)
一、食物链和食物网	(220)
二、营养阶层或营养级	(221)
三、研究营养关系的几种主要方法	(222)
四、生态金字塔	(223)
第四节 生态系统中的能量流动	(224)
一、能量和热力学定律	(224)
二、生态系统的生物生产力	(225)
三、能量流动的分析	(228)
第五节 生态系统中的物质循环	(231)

第一篇 导论：生态学的基本概念

现代生物学向两个方向迅猛发展着，一是微观，一是宏观。分子生物学、细胞生物学向微观方向发展，在细胞、分子水平上探索着生命现象的秘密。生态学则向宏观方向发展，要在种群、群落、生态系统、乃至生物圈的水平上揭示生命系统的奥妙。

生态学 (ecology) 这个术语，由德国的海克尔 (Erst Haeckel) 于1866年提出。但真正作为一门独立学科，它不过半个世纪的历史。六十年代以来，食物、人口、能源、自然资源的开发利用、环境保护等世界性的五大社会问题日益突出，引起人们的严重关注。这五大社会问题无不与生态学密切相关。面对实践的挑战，国内外一大批杰出的学者，包括过去在数学、物理、化学、以及生物学其它分支学科领域有很深造诣的专家，纷纷致力于生态学的研究。一股“生态热”迅速在全球兴起。诸如“生态平衡”一类字眼，频繁见诸报端，成为人们经常议论的话题。与此同时，现代科学的三大理论支柱：控制论、信息论、系统论的日臻完善和向各门学科的渗透，为生态学提供了崭新的理论和研究手段。尤其是七十年代以来，生态学的发展充满着生机和活力，在当代自然科学的发展中，它犹如异军突起，成为最活跃的前沿科学之一。生态观和生态方法日益深入到自然科学、乃至社会科学的许多领域，使一些新兴边缘学科脱颖而出，大放异彩。

第一节 生态学的主要概念

一、生态学的定义

ecology 这个词源于希腊文，由 Oikos 和 logos 两个词根复合而成。oikos 意指居住之地，logos 则表论述之意。当年，海克尔把生态学定义为活有机体生活的内务。此后，不少学者从各自的研究领域出发，多半是描述性地作了许多不同的解释。诸如什么“有机体的生活要求和家务的习性” (Shelford 1907)， “种群和群落的生物学” [Odum, 1953 (1961)]， “决定生物分布和数量相互作用的科学研究” (Krebs 1972) 等等。

在国内已出版的教科书中，通常的定义是：“生态学是研究生物与其环境之间的相互关系的科学。”在此，环境分为非生物环境，如土壤、岩石、水、空气、温度、湿度、光等；以及生物环境，指生物种内和种间的关系。

我们认为，上述这些定义，似嫌失之偏颇。在自然科学的早年发展史中，人们常把事物当作一成不变的东西去研究，先研究事物，而后才能研究过程。也就是说，必须先知道某一事物是什么，然后才能觉察该事物所发生的变化。毫无例外，在生态学的发展史中，也是如此。若能过渡到系统地研究事物在自然界本身所发生的变化，这在学术指导思想上无疑是一个质的飞跃。恩格斯把这一认识上的飞跃，称为“一个伟大的基本思

想，即认为世界不是一成不变的事物的集合体，而是过程的集合体”。现代生态学的研究正在经历着这个质变。

1979年，中国生态学会理事长马世骏研究员从系统论的观点出发，对生态学定义如下：“生态学是一门多学科性的自然科学，它研究生命系统与环境系统之间的相互作用规律及其机理。”对此定义，我们试图略加诠释。

何谓“系统”(system)? 系统无处不在，无时不有。一个生物个体是一个系统，生物圈也是一个系统，这是生物系统。一个企业是一个系统，整个国民经济也是一个系统，这是经济系统。此外，还有工程系统，信息系统，社会系统等等。总起来说，系统是具有特定功能的、相互间具有有机联系的许多要素(element)所构成的一个整体。在这个整体中，每一个要素的性质或行为将影响到整体的性质或行为；但每一要素对于整体都不具有独立的影响，即是说，每一要素的性质或行为、以及它影响整体的途径依赖于其它一个或几个要素的性质或行为；因此，整体不能分解成独立的要素，一个系统不能分解成独立的子系统；整体具有不同于各组成要素的新的功能，整体的功能是不可分的，若将系统“拆开”，系统的功能也就随之失去。撇开具体的物质运动形态，一般说来，系统都具有整体性、相关性、目的性和环境适应性。从系统的观点出发，人们倾向于把事物看成一个大的整体的一部分，而不是把整体拆开，这是一种综合的思想方法，而不同于传统的分析方法。系统的结构与功能，乃是研究的重点。

现代生态学把生命系统分为七个水平，即细胞、器官、个体、种群、群落、生态系统、复合系统。生命系统具有一般系统的功能和特性，但生命系统的行为在空间、时间、物质、能量、信息等多方面，都比一般系统更复杂。具体地讲，生命系统在结构上由生命物质或生命物质与非生命物质相结合而成；它通常与特定的空间相联系，反映一定的地域性；它具有发育、繁殖、生长、衰亡等特性；其代谢作用是通过复杂的能量流动和物质循环而实现的，生态系统内的生物成份常分为不同的营养水平与功能水平；大自然系统、包括受人工控制的农业生态系统是开放式系统，不断从外界输入物质与能量，通过变换而输出；它具有复杂的动态平衡，其复杂性不仅存在于种内、种间、生物与环境之间的功能协调上，而且当整体出现平衡态时，在局部的某一作用过程中，也可能存在正反馈与负反馈的瞬间不平衡。

环境系统是指生物生存的空间，其间存在着不同结构和运动形态的物质。它们直接和间接地起着相生、相克和分解、组合的作用。环境中任何一个成份所表现的效应，都不同程度地带有其它成份的影响。这种影响或是相互激发而加强，或是相互抑制而减弱，或是相互诱导而互为因果。

二、生态学的一些基本概念

为了以后叙述的方便，先将生态学的一些基本概念简介如下：

种群(population)：指一群占有一定空间的同种有机体，它是一个自动调节系统，通过自动调节使其能在生态系统内维持自身的稳定性。一个种群具有一定的出生率、死亡率、密度、年龄结构、生长型、以及在特定时间和空间的数量分布。在自然界中，种群是物种存在、物种进化、种间关系的基本单位，是生物群落、生态系统的基

本组成成份，也是生物资源开发利用和有害生物综合治理的具体对象。种群生物学属于宏观生物学的范畴，同时，它又是把更为宏观的生物群落、生态系统同微观的细胞、器官、个体联结起来的一座桥梁。

群落 (community)：指占有一定空间、有着相似的自然资源需求的几个或多个种群的集合体。群落中包括植物、动物和微生物等多物种的种群，它们共同组成了生态系统中有生命的部份。各种群之间具有极其复杂的食物链锁与能量转换关系。随着时间序列的延续，群落还具有一些动态的特征，如群落的演替、群落的稳定性等等。

生态系统 (ecosystem)：此术语由英国植物群落学家 A.G. Tensley 于 1936 年提出。生态系统是指在某一特定景观的地域或水域的一定空间范围内，所有的生物与非生物的环境要素通过物质循环和能量流动，相互作用、相互依存的一个动态系统。生态系统是一个有机整体，这是生态系统最重要的特征，也是生态观的核心。生态观有一个主要观点，即所谓整体论 (holism)，也强调这一点。事实上，我们从空间结构来看，生态系统是完整的系统，它有不同的层次，由不同等级的系统组成，生物圈是地球上最大的生态系统。从时间发展来看，生态系统是地球上物质运动的产物，它有时间上的历史。生态系统在地球上产生后，经历了不同的演化阶段，现在的生态系统是历史上生态

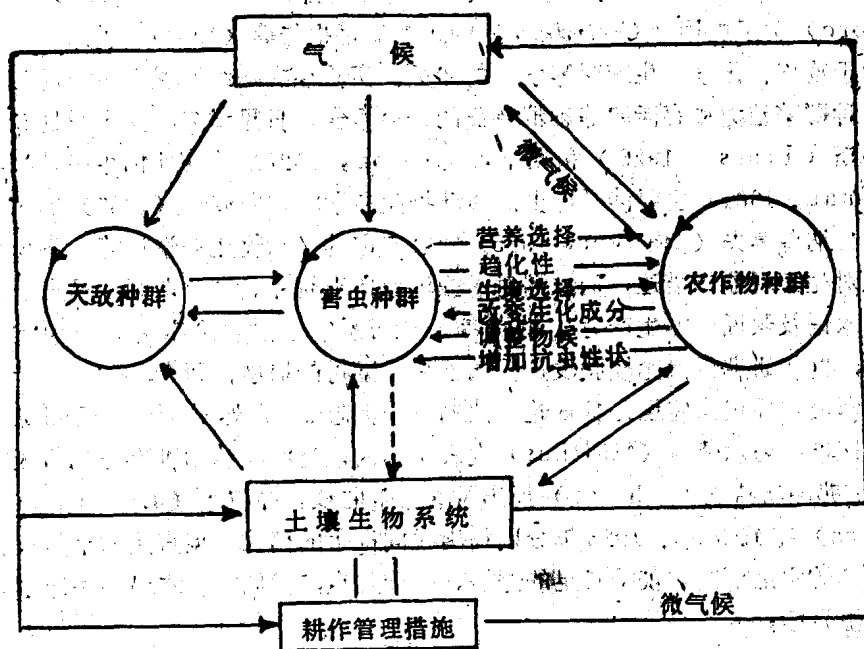


图 1. 以害虫群落为中心的农田生态系统结构示意图*
(仿马世骏, 1978)

* 土壤生物系统：指农作物及其益、害虫以外的所有生物（动物、植物、微生物）。
气候：在此指区域性气候。

系统发展演化而来的，而且还要不断发展演化下去。有的学者认为，生态系统的演化，已经经历了单级生态系统、二级生态系统、三级生态系统，或叫做原生生态系统、次生生态系统、人工生态系统。

生物圈 (biosphere)：此术语由澳大利亚地质学家 Eduard Suess 于 1875 年提出。目前采用的概念是苏联矿物学家 В. П. Вернадский 于 1929 年提出的。所谓生物圈，是指地球上生命的那部份。作为地球的一个外套，它有三个特点，即 a，具有大量液态水的区域；b，从一个外界来源——太阳获得充足的能量；c，存在气态、液态、固态的物质界面。

第二节 现代生态学的发展趋势

综观生态学的发展史，有以下几个特点。

一、从描述——实验——物质定量

生态学早期的研究工作，多半是生活史的记载和博物学的行为观察。霍姆波尔特 (Humbolt) 在周游世界后，于 1807 年发表了动植物的地理分布与气候关系的论述。此后，代表性的论著有伯尔 (Pearl) 的《涡虫的行为》(1903)、《蚂蚁的社会性行为》(1910)，詹宁斯 (Jennings) 的《无脊椎动物的行为》(1906)，谢尔福德 (Shelford) 关于虎甲 (*Cicindela*) 的生态演替报告等 (1907)。进入二十世纪二十年代，由于物理、化学、生理学等学科的渗透，实验生态陆续开展，关于反应生理、营养关系、种群繁殖力和存活率等种群特征的研究报告，日见增多，生态学的专著大量问世。如伯斯 (Pearse, 1926) 和埃尔敦 (Elton, 1927) 的《动物生态学》，查普曼 (Chapman, 1931) 主要涉及昆虫的《动物生态学》，费鸿年 (1937) 的《动物生态学纲要》，纳乌莫夫 (Наумов, 1955) 内容丰富的《动物生态学》等。不少生态学者已不满足对生态现象的描述，而试图对这些现象作出解释。在此期间，提出了大量生态学的专门术语及假说，如生产者、消费者、生态系统、营养金字塔、竞争排除原理等等。然而，这些研究仍然比较肤浅，仍属于积累素材的探索性研究。

生态学由定性走向定量是其日趋成熟的一个标志。虽然这个过程可以回溯到 1798 年。这年，马尔萨斯 (Malthus) 发表了《人口论》，认为种群呈几何级数增长。

1838 年，弗胡斯特 (Verhulst) 提出逻辑斯蒂曲线。洛特卡 (Lotka)、沃尔特拉 (Volterra) 在 1925 年、1926 年分别提出种间竞争的模式。但直到六十年代、七十年代，生态学的定量研究才获得长足的进展。关于此点，我们将在本节中生态学发展的四个特点里介绍。

二、研究对象从个体迈向群体以至生态系统

从识别、鉴定物种，认识个体的存在，到以种群为研究对象，进而发展到研究生态系统和复合系统，这不仅是研究领域的拓展，而且是学术指导思想的发展和提高。实验生态常常以个体为对象，通过室内饲养，了解某种昆虫的个体发育史等，在本世纪三十、四十年代风行一时。对此，前人作了大量的开拓性工作，为生态学的发展积累了丰富的素材，作了必要的知识积累和理论酝酿。我们认为，从个体着眼进行研究的学术思想，实

质上是受着非生命科学的影响。十七、十八世纪，数、理、化等非生命科学飞跃发展，这些学科在克服多样化的困难时，常采取两种方法。其一是突出主要特征，其二是分解，“各个击破”。但当把这研究方法移植到生命科学中，却遇到了意想不到的困难。生命现象是物质运动的高级形式，其表现千姿百态，并以互相联系、互相制约、大量重复的形式表现出来。因此，这里更需要的是综合的方法，是整体的思想。比如昆虫总是以种群为基本单元出现于生态系统。无论是在理论研究中，或是在控制害虫、利用益虫的实践中，我们实际上总是考虑其群体的特征，并不说甲个体、乙个体如何，而总是说甲种昆虫如何、乙种昆虫如何。在实际中，我们很难区分每一个个体，很难跟踪某一个体的行为，但我们很容易区分常见的不同的物种或种群。种群的特征及行为属于一个种的共性，而不是许多个体个性的简单相加，在这里， $1 + 1 \neq 2$ 。同样道理，一个大系统的特征及行为也不是几个亚系统的特征及行为的简单相加。恩格斯在《自然辩证法》中曾有一段精辟的论述：“一个有机体的官能和肢体并不能仅视作有机体的各部份，惟有在它们的统一里，它们才是那样。它们对于有机体的统一是互有影响的，并非毫不相干的。只有在解剖学者手里这些官能和肢体才是机械的部份。但解剖学者的工作乃是解剖尸体，并不在于处理一个活的身体。”生命有机本各器官与整体的关系是这样，生物个体、种群、群落、生态系、乃至生物圈之间的关系何尝又不是如此？自五十年代以来，种群生态学十分活跃，硕果累累，研究的重点又集中在种群动态、种群生产力、种间关系上。代表人物有：中国的马世骏、陈永林、丁岩钦等对东亚飞蝗（*Locusta migratoria manilensis*）、棉盲蝽（*Campylomma nicolasi*）、棉铃虫（*Heliothis zea*），林昌善、蔡晓明等对粘虫（*Leucania separata*）、七星瓢虫（*Coccinella septempunctata*），庞雄飞、张孝羲等对稻纵卷叶螟（*Cnaphalocrocis medinalis*），李隆术等对桔全爪螨（*Panonychus citri*）、东方红蜘蛛（*Eotetranychus kankitus*），黄茶蛾（*Polyphagotarsonemus latus*），杜正文、程潜年、宋绍先等对稻飞虱（*Nilaparvata lugens*），胡国文、刘芹轩等对白背飞虱（*Sogatella furcifera*），邱祥光等对三化螟（*Scirpophaga incertulas*），管致和、徐汝梅等对温室粉虱（*Trialeurodes vaporariorum*）种群生态学的研究。以及蒲蛰龙、周昌清等对稻、棉、柑桔等天敌昆虫群落结构，吴亚、金翠霞对草原昆虫群落的研究，丁岩钦、马世骏等对蝗区生态系统的研究，王战等对森林生态系统的研究。国外方面，不少国家自七十年代以来，应用系统模型与电子计算机相结合，进行害虫控制的研究。如 G. H. Conway (1971) 提出苏丹棉铃虫（*Diparopsis castanea*）的控制模式，R. E. Stinner 等 (1974, 1977)，A. W. Hartstack (1974, 1975) 分别提出的美国棉铃虫（*Heliothis zea*）种群动态模拟模型与计算机模型，R. Rabbinge 等 (1975, 1976) 对松卷叶蛾（*Zetia phera dimana*）、榆全爪螨（*Panonychus ulmi*）种群动态进行模拟，并在此基础上，为荷兰全国的商业性果园，提出了以捕食螨控制为主的对榆全爪螨综合治理方案。此外，日本对水稻二化螟（*Chilo suppressalis*）、黑尾叶蝉（*Nephotettix cincticeps*）等害虫种群，也做了大量地研究。

三、协同进化论 (co-evolutionism) 的发展

怎样看待生物有机体与环境的关系,是本世纪四十年代以来,尤其是近十年来生态学迅速发展的又一个重要领域。通过对寄主植物——植食动物、捕食者——被食者种间关系的不懈探索,走过了“生物有机体与环境对抗→自我调节→相互制约”这几个认识上的深化阶段,终于在七十年代提出了生物与环境协同进化的理论。认为在生态系统中,相近营养阶层有机体之间的进攻与反击的循环,乃是协同进化过程的本质。在植物与植食动物协同进化的研究中,重要的研究课题有:植物次级代谢产物对防御植物敌害的作用,即所谓“他感作用”(allelopathy);在植食动物的强大取食压力下,植物的化学防御、机械防御以及遗传基因的突变等;植食动物面对植物的防御对策,其寄主选择、食性、行为习性、生理乃至形态上的遗传进化等。在捕食者与被捕食者协同进化的研究中,主要的研究课题有,关于捕食作用的估价,密度效应,捕食对多态性种群的作用等。一般说来,关于植物与植食动物协同进化的研究多属于化学生态学的范畴,而关于捕食者与被捕食者协同进化的研究,常分属于数学生态学与进化生态学的范畴。Costa 与 Jones (1971) 曾提出黄瓜及其害虫协同进化的一个假说(图2)。

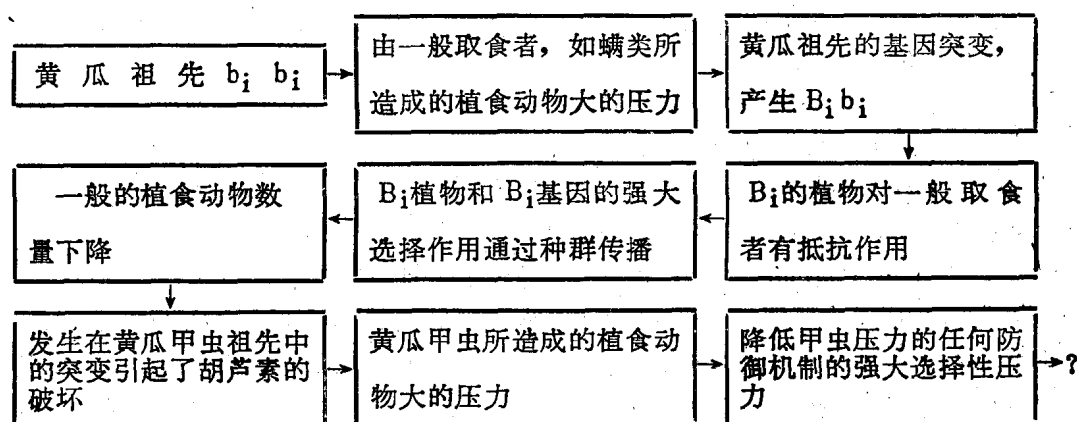


图2. 黄瓜及其害虫协同进化的一个假说 (仿 P.W.Price, 1975)

协同进化理论的兴起,已对现代生态学的研究产生了巨大的影响。有的学者甚至认为,当协同进化理论中的他感作用得到证实时,所谓竞争、反应、生物量比例、能流、矿物质循环和生态系统的体制等传统理论都有重新评价的必要。且不管此论正确与否,事实是协同进化理论已经对生产管理的指导思想施加着影响,成为国外绿色革命的理论基础之一。

四、多学科的相互渗透,分支学科的不断出现

学科之间的相互渗透是现代自然科学发展的一个共同特点。生态学原来就是以多学科为基础的,如植物、动物、微生物、土壤、气候等,现代生态学更加多学科化了,分支学科大量涌现,且大有方兴未艾之势。

按不同的生物组织水平,生态学可分为个体生态学 (autecology)、种群生态学 (population ecology)、群落生态学 (community ecology)、生态系统

生态学 (ecosystem ecology)。种群生态学和群落生态学有时也统称为群体生态学 (synecology)。

按研究对象的不同, 生态学可分为动物生态学 (animal ecology)、植物生态学 (plant ecology)。动物生态学下分昆虫生态学 (insect ecology)、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。

按生态环境分划, 则又有淡水生态学、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、农田生态学等。

我们感兴趣的还是按研究内容的划分, 主要有:

生理生态学 (physiological ecology), 也称环境生理学 (environmental physiology), 它研究在环境因子的作用下, 生物体在生理上如何作出反应与调节。

进化生态学 (evolutionary ecology) 研究生物种的生态位* 的分离与重叠, 以及新种的形成过程。

地理生态学 (geographic ecology): 研究生物的分布规律, 以及较大地理景观的生物群落。地理生态学正由定性描述走向精确定量的阶段, 向经济地理生态学方向发展。采用经验模型和数学模型表述区域性的经济地理生态学特征, 已成为自然资源利用、开发和进行经济建设规划的理论依据。

化学生态学 (chemical ecology): 研究有机体与环境之间相互作用的机制, 探索种内 (同性排斥、异性引诱) 和种间 (植物与动物、植物与植物、动物与动物等) 关系的物质基础。在有害生物的防治中, 作物的抗性、忌避剂、天敌的诱集等研究, 都属于化学生态学应用的范围。

物理生态学 (physical ecology): 包括辐射生态学和能量生态学。辐射生态学是在五十年代兴起的, 与美、苏等国的核试验直接有关。能量生态学是引入物理学中的热力学定律, 研究生态系统的功能动态。

系统生态学 (system ecology): 这是一门新兴的边缘学科。它利用系统论的理论和方法, 将一个生态系统的状态给予定量地描述, 同时组建数学模式以刻画生态系统的变化, 以期对生态系统进行预测、控制和最优化设计。

数学生态学 (mathematical ecology): 这是现代生态学十分活跃的一个领域。数学的各分支学科纷纷向生态学渗透。如随机过程理论和 Monte Carlo 方法用于模拟种群的生死过程、竞争过程、以及动物迁移活动的轨迹等; 信息论用于分析群落的多样性; 突变论用于探讨有害生物猖獗发生的原因以及治理决策; 集合论用于研究生态地理以及生态系统、生物群落的特征分类; 最优化理论用以研究有害生物的控制、预测、管

- 所谓生态位 (niche): 是指在生态系统中, 一种有机体的功能作用以及它在时间和空间的位置。一个生态系统中的生态位很多, 许多生物种可以共存。生态位不同的生物种能同时存在于一个生态系内, 具有相似生态位的生物种间则产生激烈地竞争。具有完全相同生态位的物种, 不能共存于一个生态系内。这就是所谓的高斯 (Gause) 原理, 或叫做“竞争排除原理”。

理等。其它如模糊集论、拓朴学、排队论、决策论、对策论等也渗透进了生态学，开展了以生态系统为单元的多参数的结构与功能的研究。

生态学在工农业生产中有着广泛的应用，它是一门实践性很强的科学。如植物病虫害的防治、自然资源的开发与管理、动物饲养、流行病学、污染生物学、环境卫生学、放射生态学、太空旅行生态学、都市生态学等，常统称为应用生态学。

值得昆虫学者自豪的是，昆虫生态学对现代生态学的创建与发展做出了很大的贡献。比如，种群动态的理论、种间关系、生物有机体与环境的协同进化、以及当代最新的发展——系统生态学的理论及方法，都是在昆虫生态学的研究中首先取得成果，然后运用于生态学的其它分支学科的。

马世骏在总结我国昆虫生态学三十年（1949——1979）的发展时，曾归纳为以下三点：

“（1）以重要经济昆虫为研究对象，密切结合农、林、牧业生产，水利工程设计、卫生保健和环境保护工作。因而对飞蝗、螟虫、粘虫、稻飞虱、棉虫（棉铃虫、棉蚜）、松毛虫、白蚁、蝇、蚊及紫胶虫等方面，都曾集中一定力量，进行了比较全面的生态学研究。

（2）不断向深度和广度发展，在建国初期的50年代，以一般描述性的发生规律为主，其后逐渐开展了以生理生态特性为基础的实验生态学工作。进入60年代后，进而借助电子计算机进行多因素分析，并运用生物化学及生物物理学手段，探索行为生态机理和种群动态的理论研究。七十年代更进一步向纵深发展，开始了生态系统的物质循环研究。

（3）新学科和新理论的相互渗透，加强了生态学的多学科基础。七十年代以来，随着新系统论、现代控制论和数学、化学、物理学等新成就的进一步渗透，促进了我国生态学的发展，其中的系统工程学原理及系统分析等若干新的数理分析方法，正在有助于我国的生态学迈入更精确的数量科学阶段。”

我国的生态学事业已走过艰难的初创阶段。现在是人才济济，多学科协同作战，展翅起飞的时机业已成熟。可以预期，在今后一、二十年内，我国的生态学事业将会有一个较大的发展，跻身于世界先进行列，为人类作出更大的贡献。