

普通生态学

——原理、方法和应用

● 郑师章 吴千红 王海波 陶 芸 编著

复旦大学出版社

普通生态学

——原理、方法和应用

郑师章 吴千红 编著
王海波 陶 芸

复旦大学出版社

内 容 提 要

全书分三篇 24 章。第一篇生态学基本原理,包括环境分析和生物的适应、种群生态学、群落生态学和生态系统。第二篇生态学研究方法,包括生态学方法论、取样技术、种群空间格局的测定方法、生命表技术、群落数量分类方法、生态学模型和系统分析。第三篇应用生态学,包括人类生态学、自然资源生态学、污染生态学、生态农业等。

本书由作者总结多年来生态学教学和科研的经验并收集国内外生态学发展的资料编写而成,适于作生命科学各专业普通生态学教材,也可作为环境科学专业、环境工程专业、农林相关专业的生态学基础教材,还可供生态学、环境保护、公共卫生、及农林牧副渔有关专业工作者参考。

责任编辑 蔡武城

责任校对 马金宝

普通生态学

——原理、方法和应用

郑师章 吴千红 编著
王海波 陶 芸

复旦大学出版社出版

(上海国权路 579 号)

新华书店上海发行所发行 复旦大学印刷厂印刷

开本 787×1092 1/16 印张 28 字数 682,000

1994 年 11 月第 1 版 1994 年 11 月第 1 次印刷

印数 1—3000

ISBN7-309-01275-5/Q·43

定价:25.00 元

代 序

在文人学者还不及港台歌星那般引起社会轰动,学术著作还不及商业指南那样在市场上热门畅销的时候,郑师章、吴千红等撰写的《普通生态学》一书即将由复旦大学出版社出版发行。作者们对教育事业的执著,出版社对文化投资的胆略,都令我由衷钦敬,乐于代他们向广大读者讲几句话。

人类社会正面临严峻的生态危机,经济技术的高速发展正在使生存环境不断恶化,自然资源日趋耗竭。1984年联合国第38届大会为迎接关系到人类未来存亡的挑战,委托以挪威首相布伦特兰夫人为首的世界最优秀环境、发展等方面的专家所组成“世界环境与发展委员会”对全球进行为期三年实地考察,在1987年发表了经第42届大会通过的“我们共同的未来”总报告。这份报告反映了当前世界环境与发展的基本矛盾、关键问题,指出了未来的希望在于经济发展必须立足于使环境资源库得以持续和发展。布伦特兰夫人在序言中特别强调,这份报告主要是向全世界人民对话,号召各阶层人士,特别是青年人,对生态危机的严峻局势取得共同认识,对谋求实现经济与环境协同持续发展承担共同的责任,还寄希望于全世界的教师能在将这份报告传送给年青人的过程中,发挥关键性的作用。我认为这本即将面世的《普通生态学》就是响应“我们共同的未来”呼吁的一次积极行动。

现时在大学接受教育的青年,都将是新世纪的创业者和决策者。他们学习的专业虽然不同,将来在各个行业中都得承担起实现社会持续发展的重任。应当在大学里向所有大学生传授有关人类发展与自然环境资源相互依存的理念、理论和具体知识。这样才能在新世纪各阶层人士的思想中牢固地树立社会持续发展的共同认识。复旦大学所以在全校为文、理各专业开设《普通生态学》选修课,作者们所以将其教学实践加以总结编写这本新教材,其宗旨也就在此。

观念和理论可以使人们认清方向,明确目标。但要实现目标,从此岸到达彼岸,必须运用有效的方法,现时关于一般生态学的教科书往往缺乏有助于发现和分析社会发展与生态矛盾的思维方法、技术方法的知识内容。社会发展与环境资源的矛盾必定会随价值观念、科学技术、生活方式的发展不断演变,旧矛盾会被新矛盾替代,老问题会导致新问题产生。教师的责任不仅使学生掌握既有知识,更要让他们学到发展知识的技术能力。本书的作者们在这一方面也做了有益的探索,提供了生态学基本方法的内容,生态学在各行业中实际应用的信息。

虽然这本《普通生态学》是为一般大学生们撰写的,但相信它对社会上具备了高中水平的广大青年生态学知识的普及,也是很适合的。希望在它发行以后,不仅能够被所有在校大学生们喜爱,还能被社会上有志于为人类发展献身的广大青年们接受。

周纪纶

1993年8月31日于复旦大学

前 言

为了普及和提高生态学知识和理论,复旦大学除了在环境与资源生物学系开设有动物生态学、植物生态学、昆虫生态学外,并在生命科学学院许多专业开设有普通生态学。多年来,在全校范围内为文、理科学生开设普通生态学选修课。本书就是在长期使用的讲义的基础上修改、充实编写而成的。

任何一门科学都直接、间接造福于人类,尤其是生态学是一门实践性很强的科学,应该很好地服务于经济建设。近年来、生态学飞速发展的事实证明,它的发展既有社会需求的推动,又有相邻学科发展的渗透,更有生态学本身价值取向自我完善。普及和提高生态学理论知识,不仅包括有基本原理,也包括有应用,还要相应介绍研究和应用的基本方法。集原理、应用和方法于一册是本书的特色。全书第1、2、10、13、14、21、22、23、24章由郑师章编写,第11、12、15、16、17、18章及19章大部分由吴千红编写,第3、4、5、6、7、8、9章由王海波编写,第19章第四节二由孔令毅编写,第20章由陶芸、郑师章编写。

本书从构思到具体编写过程都得到周纪纶教授的关心和指导,在此表示感谢。

编 者

1993年8月

目 录

第一章 绪论	1
第一节 生态学的过去、现在和未来	1
一、个体与群体生态学研究时期(18 世纪到 20 世纪 50 年代)	1
二、生态系统时期(20 世纪 60—70 年代)	2
三、人与生物圈时期(20 世纪 70 年代至今)	3
第二节 生态学的内容	4
第三节 研究生态学的目的	5
思考题	6

第一篇 生态学基本原理

第二章 环境分析及生物适应	8
第一节 生境与生态因子分类	9
第二节 生物的能量环境	10
一、光因子在地球表面的变动规律	10
二、温度的变化规律	12
第三节 生物的物质环境	15
一、岩石圈	15
二、水圈	19
三、气圈	22
第四节 生态因子作用的一般特征	23
一、生态因子与生物之间的相互作用	24
二、生态因子的综合作用	24
三、生态因子的限制作用	25
第五节 生物圈和生物地球化学循环	26
一、生物圈	26
二、生物地球化学循环	27
三、Gaia 假说	27
第六节 光因子的生态作用及生物适应	28
一、光强的生态作用与生物适应	28
二、光质的生态作用与生物适应	29
三、生物对光周期的适应	30
第七节 温度因子的生态作用及生物适应	30
一、温度因子的生态作用	30
二、生物对环境温度的适应	32

第八节 水因子的生态作用及生物的适应	36
一、水因子的生态作用及生物体内的水平衡	36
二、生物对水因子的适应	36
第九节 生物的趋同和趋异	39
一、生物的趋同适应(生活型)	39
二、生物的趋异适应(生态型)	40
思考题	41
第三章 种群的基本特征	42
第一节 种群概论	42
一、种群生态学的分类地位、研究内容和意义	42
二、种群的概念	42
三、个体的差异	43
第二节 种群的统计特征	43
一、密度和相对丰度	43
二、出生率和死亡率	44
三、迁入和迁出	45
四、年龄结构和性比	45
五、种群的空间分布	46
第三节 种群过程描述	47
一、图示法	48
二、生命表	48
三、种群内禀增长率	52
思考题	53
第四章 物种内竞争	54
第一节 物种内竞争的特征	54
一、物种内竞争的多样化	54
二、物种内竞争的特征	55
第二节 物种内竞争的类型	56
一、争夺竞争	56
二、分滩竞争	57
三、负竞争	58
第三节 物种内竞争的实例	59
一、植物的物种内竞争	59
二、动物的物种内竞争	63
思考题	64
第五章 单种种群动态模型	65
第一节 单种种群模型	65
一、世代隔离的种群动态模型	65
二、世代重叠的种群模型	69
第二节 种群模型的应用	71
一、种群波动的原因	71

二、对自然和实验种群动态的描述	72
第三节 其他种群模型	74
一、考虑年龄结构的种群模型	74
二、种群增长的随机模型	76
第四节 自然种群动态	77
一、自然种群的 Logistic 增长	77
二、周期性变动	77
三、数量变动的相对稳定性	78
思考题	78
第六章 种间竞争	79
第一节 种间关系概论	79
第二节 种间竞争实例	80
一、动物的种间竞争	80
二、植物的种间竞争	82
第三节 生态位和竞争排斥原理	85
一、生态位概念	86
二、竞争排斥原理	87
三、自然种群的竞争排斥	88
第四节 种群竞争的模型	89
一、动物种群竞争的 Logistic 模型	89
二、植物竞争模型	91
第五节 生态位重叠和协同进化	93
思考题	94
第七章 捕食	95
第一节 捕食概念	95
一、捕食概念	95
二、捕食者和被捕食者的数量动态特征	95
第二节 捕食者和被捕食者的协同进化	97
一、捕食者的食性特化	97
二、捕食的意义	98
三、进化与共存	99
第三节 影响捕食的因素	99
一、被捕食者的密度对捕食效率的影响	99
二、捕食效应与被捕食者的分布	102
三、捕食者之间的相互干扰	104
第四节 捕食和寄生的数学模型	104
一、捕食模型	104
二、拟寄生模型	105
思考题	111
第八章 生活史策略	112
第一节 能量分配	112

第二节 生活史策略	113
一、生殖对策	113
二、体型的效应	115
三、休眠和迁移的作用	116
第三节 生态对策	116
一、栖息地的划分:生物的观点	116
二、r-对策和k-对策	118
思考题	121
第九章 种群调节	122
第一节 种群调节概论	122
第二节 外源性调节理论	123
一、非密度制约的气候学说	123
二、密度制约的生物学派	125
第三节 内源性的自动调节理论	128
一、内源性自动调节理论特征	128
二、内源性调节学说	128
第四节 空间动态	131
思考题	132
第十章 种群的遗传与进化	133
第一节 种群的遗传结构	134
一、基因和基因型	134
二、基因表达与环境的关系	135
三、基因型频率和基因频率	136
第二节 种群的遗传平衡	137
一、哈代-魏伯格定律	137
二、影响基因频率变化的因素	138
第三节 种群内的变异	140
一、种群内的变异	140
二、遗传物质的变异	141
第四节 选择	142
一、适应值和选择系数	143
二、选择的不同类型	143
三、选择和突变的相互作用	144
第五节 生态型分化	144
一、生态型概念	144
二、生态型分化	145
第六节 生态型不同水平的表现型	146
一、分子水平的表现型	146
二、代谢水平的表现型	146
三、细胞水平的表现型	146
四、个体水平的表现型	146

第七节 生殖隔离与新种形成	146
一、地理隔离	147
二、生育隔离	147
思考题	147
第十一章 群落结构	148
第一节 群落的基本概念与特征	148
一、群落的基本概念与命名	148
二、群落特征	148
第二节 群落的物理结构	151
一、群落外貌与生活型	151
二、垂直成层结构	153
三、水平格局分化	154
四、时间格局	156
第三节 群落的生物结构	157
一、物种重要性	157
二、物种多样性	160
三、群落的稳定性	165
思考题	166
第十二章 群落演替	167
第一节 群落的形成与发育	167
一、群落的形成	167
二、群落的发育	169
第二节 演替系列	169
一、演替系列的基本类型	170
二、群落演替的特征	173
三、顶级群落理论	174
思考题	175
第十三章 生态系统的概念和特征	176
第一节 系统论与生态学系统	176
一、一般系统论	176
二、生态学系统	177
三、生态系统概念	177
第二节 生态系统的结构	178
一、生态系统的基本成分	179
二、生态系统的网络结构、营养级位、食物链和食物网	179
三、生态系统中的生产和分解过程	181
思考题	185
第十四章 生态系统的功能及其稳定性	186
第一节 生态系统中的能量流动	186
一、能量流动与热力学定律	186
二、生产力的概念	187

第二节 生态系统中的物质流动	192
一、物质流动的一般特征	192
二、几种主要物质的循环	194
三、循环速率与循环指数	197
第三节 生态系统中的信息联系	198
一、营养信息	198
二、化学信息	199
三、物理信息	199
四、行为信息	199
第四节 生态系统的发育观	199
第五节 生态系统的反馈调节	202
第六节 生态系统的稳定性	203
一、生态系统的稳定性与复杂性	203
二、生态系统稳定性阈值	204
第七节 复合生态系统和景观生态学	204
一、景观生态学	205
二、景观生态的属性	205
三、景观生态学的一般原理	206
思考题	207

第二篇 生态学研究方法

第十五章 生态学方法论	210
第一节 基础概念	210
第二节 研究方法	211
思考题	214
第十六章 取样技术	215
第一节 样地制图	215
一、陆地生境制图	216
二、水塘与河流制图	218
第二节 简单随机取样	221
一、取样误差	221
二、样本平均数的量信区间	222
三、理论取样数的确定	222
四、样本抽取方法	225
第三节 分层取样	227
一、分层取样的样本平均数与样本方差	227
二、分层取样理论取样数的确定	228
第四节 标记重捕技术	230
一、标记技术	230
二、Lincoln 指数法	233

三、Jolly-Sober 随机法	234
第五节 种群相对数量的估计	237
一、估计方法	237
二、影响相对数量估计的因素	240
第六节 去除取样法	241
一、回归分析法	241
二、三点法	242
三、极大似然法	243
第七节 群落数量特征的调查方法	244
一、样方法与种-面积曲线	244
二、样条法	247
三、点样法	248
四、无法地法	249
思考题	249
第十七章 种群空间格局的测定方法	251
第一节 概率分布理论模型的拟合	251
一、随机变量	252
二、正二项分布	252
三、Poisson 分布	253
四、Neyman 分布	254
五、负二项分布	259
第二节 种群分布型指数	263
一、扩散系数 C	263
二、扩散型指数 I_0	264
三、Taylor 指数 b	265
四、 C_A 指数	265
五、平均拥挤度 m	266
第三节 最近邻体法	267
思考题	268
第十八章 生命表技术	269
第一节 实验种群生命表	269
一、生命表的组建	269
二、资料整理与参数统计	271
三、生态因子对种群参数影响的分析	274
第二节 自然种群生命表	278
一、静态生命表	278
二、动态生命表	282
第三节 植物种群生命表	288
一、植物种群的数量统计	289
二、图解生命表	289
三、传统生命表	291

第四节 Leslie 矩阵	294
思考题	298
第十九章 群落数量分类方法	299
第一节 群落相似性系数	299
一、关联系数	300
二、距离系数	302
三、内积系数	303
四、信息系数	306
五、其他系数	307
第二节 等级聚合分类法	308
一、信息聚合法	308
二、组平均聚合法	311
第三节 等级分划分类法	314
一、关联分析法	315
二、组分析法	318
第四节 群落排序技术	321
一、极点排序法(PO)	322
二、主分量分析(PCA)	325
思考题	332
第二十章 数学生态模型	333
第一节 生态学模型	333
一、生态学模型的概念	333
二、建立生态学模型的一般步骤	334
三、生态模型的一般成分	336
四、生态模型的类型	336
五、建立模型的一般方法	338
第二节 种群与种间关系模型	338
一、单种群模型	338
二、双种群模型	340
三、 k -种群作用模型($k \geq 3$)	345
四、矩阵模型	347
第三节 随机模型	351
一、简单生死过程(Malthus 模型)	351
二、密度制约的种群增长(Logistic 方程)	354
第四节 系统分析	357
一、分室模型:方法和实例	357
二、湖泊富营养化模型	360
思考题	367

第三篇 应用生态学

第二十一章 人类生态学	369
第一节 人口的种群动态	369
一、人口的种群结构	369
二、世界人口增长动态	372
三、环境的人口容量	373
四、人口发展趋势	375
第二节 人类生态系统	379
一、人类生态系统的结构	379
二、人类生态系统的功能	380
第三节 人类生态系统的持续发展	383
一、人类生态系统的发展过程	383
二、为了共同的未来	384
思考题	385
第二十二章 自然资源生态学	386
第一节 自然资源在人类社会发展的意义	386
一、不可枯竭的自然资源	386
二、可枯竭的自然资源	387
第二节 人类与矿产资源及能源	388
一、人类与矿产资源	388
二、人类与能源	389
第三节 人类与土地资源	391
一、土地资源在人类生态系统中的地位和作用	391
二、土地的现状	392
三、人口增长对土地资源的压力	393
四、加强土地资源的保护和管理	395
第四节 人类与淡水资源	396
一、淡水资源在人类生态系统中的作用	396
二、世界淡水资源的现状	396
三、我国淡水资源的特点和问题	398
四、加强水资源的保护和管理	399
第五节 人类与森林资源	400
一、森林资源在人类生态系统中的作用和意义	400
二、人口对森林的压力	403
思考题	405
第二十三章 污染生态学	406
第一节 环境污染	407
一、大气污染	407
二、水体污染	410

第二节 生物监测与指示生物.....	414
一、大气生物监测	415
二、水体的生物监测	415
第三节 废弃物的生物处理.....	417
一、废水的生物处理	417
二、加强城市绿化	421
三、大力发展沼气工程	422
思考题.....	423
第二十四章 生态农业	424
第一节 生态家业的由来和发展.....	424
第二节 生态农业设计.....	427
一、生态农业设计的概念	427
二、生态农业设计的原则和内容	427
三、生态农业设计的几种类型	427
第三节 农业生态系统的能流和物流分析.....	429
一、农业生态系统和自然生态系统在能流和物流方面的区别	429
二、能流和物流分析的基本方法	429
思考题.....	432
主要参考书和文献	433

第一章 绪 论

第一节 生态学的过去、现在和未来

联合国科教文组织要求把生态学知识普及到每一个人, 尽管目前生态学这个名词已经在国内外的报刊、杂志、演说、报告中经常出现, 但还不能说生态学知识已经十分普及。什么是生态学? 人们并不都很清楚。生态学英文名称是“Ecology”, 该词出自希腊文, “Oikos”是居住地、隐蔽所、家庭的意思, “Logos”则是研究、学科的意思。1866年德国动物学家赫克尔(E. Haeckel)初次给生态学创立定义: “生态学是研究动物与有机及无机环境相互关系的科学。”从此, 生态学即被公认为生物学的一个分支学科, 一门研究生物与环境相互关系的科学。环境是复杂多变的, 而生物则具有适应能力, 正因为这样, 生态学研究是十分困难的, 但也因此更引人入胜。

恩格斯说: “科学的发生和发展一开始就是由生产所决定的。”(《自然辩证法》, 1971年版, 第162页。)人类的生产活动不断地发展和提高, 决定了生态学的研究对象不断地发展变化。这也就谱写了一部生态学发展史。生态学从萌芽、建立发展到今天, 究竟可以划分成几个时期或阶段, 不同学者分法各异, 这里将它分成三个大的时期。

一、个体与群体生态学研究时期(18世纪到20世纪50年代)

(一) 在生态学这个名词出现之前, 就已经出现有生物与环境相互关系的研究和著作, 有学者称之为“萌芽阶段”。从生态学名词提出到19世纪末称之为建立阶段。在这个阶段, 生态学发展的特点是科学家分别从个体和群体两个方面研究生物与环境的相互关系。

1735年法国昆虫学家雷米尔(Reaumur)发现, 就一个物种而言, 日平均气温总和对任何一个物候期都是一个常数, 这被认为是研究温度与昆虫发育生理的先驱。1855年, Alde Candolle将积温概念引入植物生态学, 为现代积温理论打下基础。

进入19世纪, 生态学得到更多的发展。1840年利比希(Liebig)提出了“植物最低因子定律”。在种群生态学方面, P. F. Verhust(1938年)发表著名的Logistic方程。1859年达尔文《物种起源》的问世, 对生态学发展也是个巨大的推动。1895年丹麦植物学家瓦尔明(E. Warming)发表了具有划时代意义的巨著《植物分布学》(直译是《以植物生态地理学为基础的植物分布学》); 1909年发表的英文版*The Ecology of Plant*是由他的学生改写的, 但由他本人亲自参加改写并作序。另一本重要的著作是德国波恩大学教授A. F. W. Schimper的《植物地理学》(直译是《以生理学为基础的植物地理学》)。

(二) 到了20世纪10—30年代, 有的学者称这个阶段是生态学巩固阶段, 表现在一些研究中心的出现, 并且成立英国生态学会(1913年)和美国生态学会(1916年), 创办了一些生态学刊物, 如*Journal of Ecology* (1913)和*Ecology* (1920)。

动物生态学将统计学引入种群动态研究, 1925年A. J. Lotke提出了种群增长的模型。C. Elton(1927)在《动物生态学》一书中提出了食物链、数量金字塔、生态位等非常有意义的概念。

植物生态学着重在植物群落生态学方面有了很大的发展,由于各地自然条件不同,植物区系和植被性质差别甚远,在认识上和工作方法上也各有千秋,形成了几个中心,也称学派。

1. 英美学派 它的代表人物分别是美国的克列门茨 (F. D. Clements) 和英国的坦斯雷 (A. G. Tansly)。他们的特点是重视群落的动态,从植物群落演替观点提出演替系列、演替阶段群落分类方法,并提出了演替顶极的概念 (Climax),他们俩分别是单元顶极学说和多元顶极学说的代表人物。

2. 法-瑞学派 这个学派以瑞士的苏利士 (Zurich) 大学和法国的蒙伯利埃 (Montpellier) 大学为中心。代表人物是: 瑞士的卢贝尔 (Rübel), 著有《地植物学的研究方法》(1922); 法国的布朗-勃兰奎 (Braun-Blanquet), 著有《植物社会学》(1928)。这学派的特点是重视群落研究的方法,用特征种和区别种划分群落的类型,建立了严密的植被等级分类系统。

3. 北欧学派 这个学派以瑞典 Uppsala 大学为中心,代表人物德日滋 (Du Rietz)。他们重视群落分析、森林群落与土壤 pH 值关系,1935 年以后,与法-瑞学派合流,合称西欧学派,或叫大陆学派,不过仍保留把植物群落分得很细的特点。

4. 前苏联学派 这个学派以苏卡切夫 (V. N. Sukachev) 院士为代表。他们以建群种定名群丛,建立了一个等级分类系统,并且很重视制图工作,完成了全苏植被图。在这个时期内,动、植物生态学分别在两个方面有较大的发展。美国两位著名的人物 Clements 和 Shelfield (1939 年) 曾经合写了一本《生物生态学》(Bioecology),外表上好像是统一的,但实际上还是各写各的,所以有的学者称这阶段为动、植物生态学并行发展的阶段。直到生态系统概念的提出,才发生根本性的变化。

二、生态系统时期 (20 世纪 60—70 年代)

1935 年美国生态学家 Tansly 首创生态系统 (Ecosystem) 这个名词,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。1942 年前苏联苏卡切夫院士提出类似的名词: 生物地理群落 (Geobiocenose)。随后,美国年轻的生态学家林德曼 (Lindeman) (1942) 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 (1927) 营养级之间能量流动形成能量金字塔以及 Peatsall (1935) 进行的生物量、现存量的研究等重要概念都得到新的发展。经过 E. P. Odum 和 H. T. Odum 兄弟的加工、宣传,生态系统的理论更加完整、充实,在 50 年代后期,尤其进入 60 年代以后,为广大生态学家所接受,生态学研究发生了质的飞跃,开创了新的时期。

生态系统中的生命成分包括生产者 (绿色植物、光能和化能自养微生物)、消费者 (主要是动物) 以及分解者 (真菌和细菌等微生物),三者之间以及与外界环境之间,不断地进行物质、能量和信息的交换,形成了一个功能单位,它本身具有十分综合的性质和独特的功能。用单纯分别研究动物和植物的生态学研究生态系统,已远远不够了。多学科的交叉渗透,使生态系统的研究得到迅速的发展,电子计算机的普遍应用、自动记录仪器在野外工作中的应用、系统分析以及现代化计算方法,为生态系统的研究创造了条件。生态系统研究成为这个时期的生态学发展的主流。

1964—1974 年世界科协提出了 IBP 计划,这是生物学发展史上空前浩大的计划,重点