

高等学校教材

普通生态学

孙儒泳 李 博 诸葛阳 尚玉昌 编

高等教育出版社

(京)112号

高等学校教材

普通生态学

孙儒泳 李 博
诸葛阳 尚玉昌 编

*

高等教育出版社出版

新华书店总店科技发行所发行

四川省金堂新华印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 20.75 字数 470 000

1993年10月第1版 1993年10月第1次印刷

印数 0001—5 649

ISBN 7-04-004359-9/Q·211

定价 6.80 元

前 言

生态学的理论和应用,由于其与世界的环境保护,资源的合理开发、利用和保护,乃至人类本身在地球上的持续生存有着最紧密的关系,它已成为目前高等院校文、理、农、工等各专业的必修或选修课程。但目前国内还没有这样一本适用面广的普通生态学教材。

我们认为,这样的教材应该达到以下要求:(1)统一地把动物生态学和植物生态学主要成就和基础知识溶于一体;同时,由于课程时数有限,而又不能简单地将动物生态学和植物生态学相加;(2)以介绍生态学基础理论为主,但也要兼顾应用生态学的重要领域,以达到与后续各专业的专门课程相衔接;(3)要求内容简明扼要、概念准确明了,文字简洁,图文并茂,达到基础课教材的要求。

根据这些要求,本书在绪论后按生物与环境、种群生态、群落生态和生态系统四个层次介绍生态学基本原理,然后按环境、资源、农业和人口四个重要领域介绍应用生态学。其分工如下:第一章绪论和第三章种群生态学由孙儒泳编写;第二章生物与环境 and 第五章生态系统由尚玉昌编写;第四章群落生态学由李博和孙儒泳共同编写;第六章应用生态学由诸葛阳编写。1991年11月邀请山东大学卢浩泉教授、陕西师范大学黄可教授、北京大学蔡晓明教授、内蒙古大学杨持副教授、曲阜师范大学李孟扬副教授、四川师范学院苏智先副教授和高教出版社林金安编辑在曲阜师范大学生物系参加审稿会。根据审稿意见,在各章原作者修改的基础上,最后由孙儒泳统稿和校对。

本教材的编写工作虽然由我国高等院校动、植物生态学有经验的老师完成,但由于初次合作编写普通生态学基础课教材,缺点和错误在所难免,敬请有关专家和广大读者批评指正。

最后,对曲阜师范大学及生物系领导,参加审稿的各位专家和高教出版社有关同志表示衷心的感谢。

孙儒泳

1992年5月

目 录

第一章 绪论 1	二、土壤的质地和结构及其对生物的影响..... 48
一、生态学的定义..... 1	三、土壤的化学性质及其对生物的影响..... 50
二、生态学的研究对象..... 2	第三章 种群生态学 52
三、生态学发展简史..... 5	第一节 种群动态..... 53
四、生态学的分支学科..... 9	一、种群的密度和分布..... 53
第二章 生物与环境 11	二、种群统计学..... 56
第一节 环境与生态因子..... 11	三、种群增长模型..... 66
一、环境与生态因子的概念..... 11	四、自然种群的数量变动..... 74
二、生态因子的分类..... 11	第二节 种群的进化与选择..... 81
三、生态因子作用的几个特点..... 12	一、基因库和基因频率..... 81
第二节 生物与环境关系的基本原理..... 12	二、变异和遗传漂变..... 82
一、生物对生态因子的耐受限度..... 12	三、自然选择模型..... 82
二、生物对各生态因子耐受性之间的相互关系..... 15	四、两种进化动力的比较..... 85
三、大环境和小环境对生物的不同影响..... 17	五、自然选择的类型..... 86
四、生物对生态因子耐受限度的调整..... 18	六、渐变群..... 88
五、内稳态生物和非内稳态生物..... 22	七、物种形成..... 89
六、生物保持内稳态的行为机制..... 23	八、进化对策..... 91
七、适应组合..... 25	第三节 种内关系..... 92
第三节 生物与光的关系..... 26	一、植物的密度效应和生长可塑性..... 93
一、光的性质..... 26	二、性别生态学..... 94
二、光质的变化及其对生物的影响..... 26	三、动物的婚配制度..... 97
三、光照强度的变化及其对生物的影响..... 27	四、植物的性别系统..... 99
四、日照长度的变化与生物的光周期现象..... 30	五、领域性和社会等级..... 100
第四节 生物与温度的关系..... 32	六、利他行为..... 103
一、温度的生态意义..... 32	七、通讯..... 103
二、极端温度对生物的影响..... 33	第四节 种间相互作用..... 104
三、生物对极端温度的适应..... 35	一、种间竞争..... 104
四、温度与生物发育的关系——有效积温法则..... 36	二、捕食作用..... 113
五、温度与生物的分佈..... 39	三、食草作用..... 117
第五节 生物与水的关系..... 39	四、寄生..... 121
一、水的生态意义..... 39	五、偏利共生..... 124
二、植物与水的关系..... 40	六、互利共生..... 125
三、动物与水的关系..... 41	第四章 群落生态学 128
四、水的物理性质对水生生物的影响..... 46	第一节 生物群落的概念..... 128
五、水生环境与生物呼吸..... 47	一、生物群落的定义..... 128
第六节 生物与土壤的关系..... 48	二、群落的基本特征..... 129
一、土壤的生态意义..... 48	三、对群落性质的两种对立观点..... 130

第二节 群落的种类组成	131
一、种类组成的性质分析	132
二、种类组成的数量特征	133
三、种的多样性	135
四、种间关联	140
第三节 群落的结构	141
一、群落的结构单元	142
二、群落的垂直结构	146
三、群落的水平结构	147
四、群落的外貌与季相	147
五、群落交错区与边缘效应	148
第四节 影响群落结构的因素	149
一、生物因素	149
二、干扰对群落结构的影响	153
三、空间异质性与群落结构	155
四、岛屿与群落结构	156
五、一个物种丰富度的简单模型	158
六、平衡说和非平衡说	159
第五节 群落的动态	161
一、生物群落的季节动态	161
二、生物群落的年变化	162
三、生物群落的演替	163
第六节 群落的分类与排序	172
一、生物群落的分类	172
二、群落的排序	177
三、再谈群落的性质	181
第七节 地球上主要群落类型及其分布	183
一、陆地生物群落的分布格局	184
二、森林群落	187
三、草原生物群落	191
四、荒漠生物群落	193
五、淡水生物群落	194
六、海洋生物群落	195
第五章 生态系统	196
第一节 生态系统概论	196
一、生态系统的基本概念	196
二、生态系统的组成成分及三大功能类群	197
三、食物链和食物网	198
四、营养级和生态金字塔	203
五、生态效率	206
六、生态系统的反馈调节与生态平衡	209
第二节 生态系统中的初级生产	211
一、初级生产量和生物量的基本概念	211
二、初级生产量的生产效率	215
三、初级生产量的限制因素	221

四、初级生产量的测定方法	227
第三节 生态系统中的次级生产	230
一、次级生产量的生产过程	230
二、次级生产量的测定	231
三、陆地和海洋中动物的次级生产量	235
第四节 生态系统中的分解	237
一、分解过程的性质	237
二、分解者生物	239
三、资源质量	241
四、理化环境对分解的影响	242
第五节 生态系统中的能量流动	244
一、研究能量传递规律的热力学定律	244
二、食物链层次上的能流分析	246
三、实验种群层次上的能流分析	247
四、生态系统层次上的能流分析	248
五、异养生态系统的能流分析	252
六、普适的生态系统能流模型	252
第六节 生态系统中的物质循环	254
一、生命与元素	254
二、物质循环的特点	254
三、生物地化循环的类型	256
四、水的全球循环	257
五、气体型循环	259
六、沉积型循环	266
第六章 应用生态学	269
第一节 环境问题	269
一、环境问题的实质	269
二、全球性的环境问题	270
三、生态环境的变化	279
第二节 资源问题	283
一、自然资源的概念与分类	283
二、能源	284
三、土地资源	288
四、水资源	290
五、生物资源	296
第三节 农业问题	300
一、农业的地位	300
二、农业生态系统的特点	302
三、农业发展道路	302
四、生态农业	305
第四节 人口问题	308
一、人口增长趋势	308
二、人口增长与经济发展	315
三、人口老龄化问题	316
四、我国控制人口发展中的两个重要问题	318
参考书目	323

第一章 绪 论

一、生态学的定义

生态学是研究有机体与其周围环境——包括非生物环境和生物环境相互关系的科学，这是 Haeckel 最初所给的定义。非生物环境是指光、温、水、营养物等理化因素，生物环境则是同种和异种的其他有机体。显然，Haeckel 在此强调的是相互关系，或称相互作用，有机体与环境的相互作用，有机体之间的相互作用，包括同种有机体之间的种内相互作用和异种有机体之间的种间相互作用。

ecology(生态学)一词来源于希腊语，eco-表示住所或栖息地，logos 表示学问。因此，就字面而言，生态学是研究生物栖息环境的科学。值得一提的是，生态学这个词中的 eco-与经济学(economics)的 eco-是同一词根。经济学最初是研究“家庭的管理”的，生态学与经济学有密切关系，生态学可理解为有关生物的经济管理的科学。有一本基础生态学教科书，书名就称为《自然的经济学》(The Economys of Nature)。

Haeckel 所赋予生态学的定义很广泛，它引起许多学者的争议。有学者指出，如果生态学内容如此广泛，不属于生态学的学问就不多了。因此，生态学应有更明确的定义，一些著名生态学家对生态学也下过下列定义：

1. 英国生态学家 Elton(1927)在最早的一本《动物生态学》中，把生态学定义为“科学的自然历史”(Scientific Natural History)。

2. 前苏联的生态学家 Кашкаров(1945)认为，生态学研究“生物的形态、生理和行为的适应性”，即达尔文的生存斗争学说中所指的各种适应性。

虽然上述两定义指出了一些重要的生态学问题，但仍很广泛，与生物学(biology)这个概念不易区分。

3. 澳大利亚生态学家 Andrewartha(1954)认为，生态学是“研究有机体的分布和多度的科学”。他的著作“动物的分布与多度”是当时被广泛采用的动物生态学教材，他强调的是种群生态学。

4. 植物生态学家 Warming(1909)提出植物生态学研究“影响植物生活的外在因子及其对植物……的影响；地球上所出现的植物群落……及其决定因子……”。这里既包括个体，也包括群落。

法国的 Braun-Blanquet(1932)则把植物生态学称为植物社会学，认为它是一门研究植物群落的科学。

本世纪 60~70 年代，动物生态学和植物生态学趋向汇合，生态系统的研究日益受到重视，并与系统理论交叉。在环境、人口、资源等世界性问题的影响下，生态学的研究重心转向生态系

统,又有一些学者提出了新的定义。

5. 美国生态学家 E. Odum(1956)提出的定义是: 生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。他的著名教材《生态学基础》(1953, 1959, 1971)与以前的有很大区别,它以生态系统为中心,对大学生态学教学和研究有很大影响,他本人因此而荣获美国生态学的最高荣誉——泰勒生态学奖(1977)。

6. 我国著名生态学家马世骏的定义也属于这一类,他认为生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。

虽然诸学者给生态学下的定义很不相同,但归纳起来大致可分三类: 第一类的研究重点是自然历史; 第二类是动物的种群生态学和植物的群落生态学; 第三类是生态系统生态学。这三个类型代表了生态学发展的不同阶段,强调不同的基础生态学的分支领域。

二、生态学的研究对象

明确研究对象,有助于对生态学定义的了解。生态学研究的特殊性,可以从以下几方面来理解:

1. 生态学是研究生物与环境、生物与生物之间相互关系的一门生物学基础分支学科。生物学各分支学科的关系,犹如切多层蛋糕,水平切法表示把生物学按研究的生命现象各个方面加以划分,例如生理学、形态学、遗传学、进化论等各有其特殊研究对象,而生态学研究的则是活生物在自然界中与环境的相互作用和生物之间的相互作用。垂直切法则按系统分类,把生物学划分为动物学、植物学、细菌学等学科。由此可见,生态学不仅是生物学的基础分支学科之一,也是每一门分类学科的一个重要组成部分。

2. 生态学是研究以种群、群落和生态系统为中心的宏观生物学。现代生物学可按照图 1-1 所示的方式,把研究对象划分为大小不同的组织层次。生态学研究的主要是右侧的层次。从这个意义上讲,生态学属于宏观生物学的范畴。

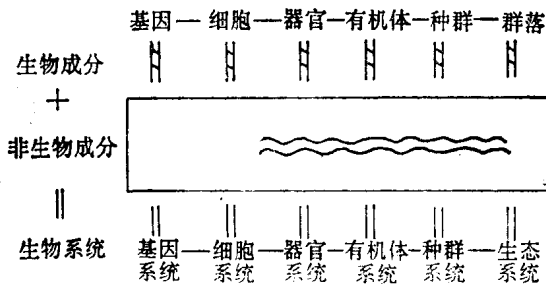


图 1-1 生物学研究对象的组织层次图

(仿Odum, 1971)

经典生态学研究的最低层次是有机体(个体),按其研究的大部分问题来看,当前的个体生态学应属于生理生态学的范畴,这是生理学与生态学交界的边缘学科。当然,近代一些生理生态学家更偏重于个体从环境中获得资源和资源分配给维持、生殖、修复、保卫……等方面的进化和适

应对策上,而生态生理学家则偏重于对各种环境条件的生理适应及其机制上。但是更多的学者把生理生态学和生态生理学视为同义的。

种群(population)是栖息在同一地域中同种个体组成的复合体。种群是由个体组成的群体,并在群体水平上形成了一系列新的群体的特征,这是个体层次上所没有的。例如种群有出生率、死亡率、增长率;有年龄结构和性比;有种内关系和空间分布格局等等。动物种群生态学在本世纪60年代以前是动物生态学的主流。

生物群落(biotic community 或 biocoenosis)是栖息在同一地域中的动物、植物和微生物的复合体。同样,当群落由种群组成为新的层次结构时,产生了一系列新的群体特征,诸如群落的结构、演替、多样性、稳定性……等。植物群落生态学是本世纪60年代以前植物生态学的主体(另一个是个体生态学)。

生态系统(ecosystem)是在同一地域中的生物群落和非生物环境的复合体,它与生物地理群落(biogeocoenosis)同义。对生态系统是否与生物群落同一组织层次,至今仍有不同看法。有的学者认为生态系统生态学就是生物群落学,另一些学者把它们划分为两个层次。本世纪60年代以后,由于世界的人口、环境、资源等威胁人类生存的挑战性问题,生态系统研究也发展为生态学研究的主流。

生物圈(biosphere)是指地球上的全部生物和一切适合于生物栖息的场所,它包括岩石圈的上层、全部水圈和大气圈的下层。岩石圈是所有陆生生物的立足点,岩石圈的土壤中还有植物的地下部分、细菌、真菌、大量的无脊椎动物和掘土的脊椎动物,但它们主要分布在土壤上层几十厘米之内。深到几十米以下,就只有少数植物的根系才能达到。在更深的地下水中(超过100多米),还可发现棘鱼等动物。岩石圈中最深的生命极限可达到2500~3000米处,在那里还有石油细菌。在大气圈中,生命主要集中于最下层,也就是与岩石圈的交界处。有的鸟类能飞到数千米的空中,昆虫和一些小动物能被气流带到更高的地方,甚至在22000米的平流层中也曾发现有细菌和真菌。但这些地方毕竟不能为生物提供长期生活的条件,所以人们称之为副生物圈(parabiosphere)。水圈中几乎到处都有生命,但主要集中在表层和底层。最深的海洋可达11000米以上,就在这样的深处也有深海生物。

随着全球性环境问题日益受到重视,如温室效应、酸雨、臭氧层破坏、全球性气候变化,全球生态学(global ecology)已应运而生,并成为人们普遍关注的领域。

3. 生态学研究的重点在于生态系统和生物圈中各组成成分之间,尤其是生物与环境、生物与生物之间的相互作用。

生态学在研究生物与自然环境的相互作用时,还必须依靠生物学以外的其他自然科学,诸如气象学、气候学、海洋学、湖沼学、土壤学等,在研究生态系统时尤其重要。值得一提的是,不仅生态学在其发展过程中提出了包括自然环境和一切生物的生态系统和生态系统生态学的概念,而且在上述这些自然科学发展中也提出了所谓海洋生态系统、农业生态系统、森林生态系统和土壤生态系统等研究方向。生态学的一些原理,已经深入到许多自然科学学科之中,并被广泛地接受。学科间的相互渗透,发展边缘科学,建立学科间的综合性研究,是现代科学发展的特点,也是

生态学发展的特点。在近代的生态系统研究中,如国际性的IBP(国际生物学计划)、SCOPE(环境问题的科学委员会)、MAB(人与生物圈计划)和IGBP(国际地圈生物圈计划),都是从事多学科综合研究的。

考察这种多学科综合研究蓬勃兴起的原因,我们不难发现这样的问题:当今世界上之所以产生环境、资源和人口等重大问题,其重要原因之一就是各门学科彼此孤立地发展,各个部门和行业各行其事,对地球、生物圈和各类生态系统没有一个统一的、彼此协调的管理。例如,为了消灭农、林、医学害虫,人们大量施用 DDT 等农药,忽略了它们对人类和其他生物的危害。为了发展水力发电业和农业灌溉而修建水坝,但却对改变水、热、生物资源状况的后果缺乏通盘考虑。为发展工业生产而大量应用化石燃料,从而造成大气污染、CO₂ 浓度增加、酸雨从天而降等严重后果。由于各门学科之间互不通气,导致各种改造自然的措施互相影响、互相冲突,甚至得不偿失。另外,在发展经济时只顾经济效益而不考虑生态后果的作法,也给人类带来严重的危害。沉痛的教训使人们清醒过来,认识到要有整体的观点和系统的观点,既要考虑经济效益,又要顾及生态效益和社会效益,要有持续和协调发展的思想。因此,各学科的汇合、协调、综合,提出统一管理各类生态系统乃至生物圈的规划就成为当务之急的大事。当然,统一、持久、协调地管理好生物圈和各类生态系统并不是生态学一家的职责,它涉及到各种自然科学和社会科学,甚至行政管理部門和全民的意识和觉悟,生态学工作者也无法包揽这样的大业。

生态学往各个方向的蓬勃发展和与其他自然和社会科学分支的交叉,使一些人们产生了如下的疑问:既然生态学研究涉及的范围如此广泛,它岂不成了包罗万象的自然科学了吗?从另一角度来说,生态学就变成了没有任何特殊研究对象的科学,或不成其为一门独立的科学了。类似的问题,在生态学的发展史上曾不止一次地出现过。前一种倾向是把生态学研究对象无限扩大,而后一种倾向则是要取消生态学。过去曾有人认为,生态学就是生物学,两个概念是等同的。后来还有人觉得生态学景观地理学分不清。目前生态学与环境科学的关系同样是一个难以取得一致见解的问题。

尽管过去和现在都有人怀疑生态学的独立性,但生态学毕竟没有被取消,而且得到了发展,并沿着自己独特的途径而前进。目前,生态学已成为一门研究内容广泛、分支学科众多、综合性很强的学科。另一方面,生态学也没有取代土壤学、气象学、海洋学、林学、农学等学科;相反地,在生态学的影响下,这些学科都得到了进一步的发展,并提出一些新的研究方向。而生态学本身也在各门学科发展的影响下同时向前发展。

那么生态学的特殊性究竟在哪里?40年代和50年代,许多动物生态学家曾把研究种群及其数量和分布作为研究的中心对象,而植物生态学家把植物群落和个体适应作为研究的中心对象。到60年代以后,不少学者把生态系统作为生态学的特殊研究对象。Jordon(1975)说过,生态学合理的定义应该能表明研究对象和单位的特殊性。他认为生态系统是生态学研究的基本单位。生态系统是一个综合体,它包括生产者、消费者和分解者这些生物和非生物环境。生态系统又是一个功能单位,其功能主要表现在物质流、能量流和信息流(稳态和调节功能)上,通过三大流,生态系统的各个成员联系成为一个具有统一功能的系统,并具有稳态和反馈调节的内部机制。近

来, Barnett(1978)提出了一个新的术语: noosystem(noo-意为智慧性, system 是系统)作为生态学基础研究单位,它包括自然的、社会的、经济的、文化等方面因素。他还认为用环境科学这个术语来给这个学科间科学作定义是合适的,因为它强调了人类对这个 noosystem 的结构和功能的影响,也强调了为人类的生存和福利而管理这个系统的问题。由此可见,这个 noosystem 与我国生态学家马世骏所倡导的自然-经济-社会复合系统是同义词。总之,当前生态学发展的主流是研究生态系统。

生态系统的研究,包括近代的全球生态学和自然-经济-社会复合系统的研究,是多学科的综合研究。考察一下在上述多学科综合研究中的生态学家的作用是必要的。生态系统的研究往往需要气候学家、水文学家、土壤学家、动物学家、植物学家和微生物学家等许多学科的科学家共同协作,但在研究过程中,生态学家(并非指动物生态学家、植物生态学家等分支学科的研究者)往往具有特殊的作用。因为其他学科一般只研究气候、土壤、……等某个方面的问题,而生态学家却要研究其间的相互作用和相互联系,研究整个系统的物质流、能量流和信息流。关心整个系统的除生态学家外,还有系统科学家,他们与生态学家一起根据客观存在的各个成分间相互联系和相互作用,建立系统模型,进行模拟研究。由此可见,现代的生态学工作者可以分为两大类型。一是专门从事如昆虫生态学、藻类生态学等单个生物类群研究的专家;另一类则是带有更宏观的目的和对象,需要有更广泛的知识,并以生态系统理论武装起来、能与系统科学家相结合的生态学家。而后者则往往是上述综合研究的设计者和组织者,这就是生态学发展的现实。强调生态系统中各个组成成分的相互联系,尤其是相互作用(即 interaction),从生态系统整体来研究能量、物质和信息的流动和转换……,这正是生态学的研究对象的特殊性。由此可见,虽然生态系统所包含的成分很广、生态科学与其他学科的交叉也很广泛,但生态学并不是分别深入地去分析研究各个组分的所有各方面(如土壤学、水文学、气候学、动物学、植物学等),或去吞并这些学科,而是研究其各个组成成分的相互联系和相互作用,并从系统整体上去研究其结构、功能和动态、甚至优化和调控。

从前述第二点也可看到,尽管近代生态学已超出个体、种群、群落和生态系统这些组织层次的框框,向宏观和微观两个方向发展,但无论小到分子层次,大到全地球层次,生态学家都没有离开生物与环境和生物与生物之间的相互作用。实际上,这是 Haeckel 最初给生态学所下的定义的范畴。生态学的研究对象的特殊性,可能就在这里。

事物普遍联系法则是辩证唯物主义哲学的最重要法则之一。从这个意义上讲,生态学又是在分析和研究生物与环境和生物与生物之间的一种哲学,即人们所所谓的生态哲学。

总之,生态学还要继续向前发展,这是人类社会发展的实践所决定的,生态学决不会因为人们对它定义和研究对象没有统一看法而停滞不前。一个统一的,为学者们所普遍承认的定义和对象必将在未来产生。

三、生态学发展简史

生态学的发展史大致可概括为三个阶段:生态学建立前期、生态学成长期和现代生态学发展

期。生态学发展史证明它是密切结合人类实践,是在实践活动基础上发展起来的。

(一) 生态学建立前期 由公元前 2 世纪到公元 16 世纪的欧洲文艺复兴,是生态学思想的萌芽时期。关于生态学的知识,最原始的人类在进行渔猎生活中,就积累着生物的习性和生态特征的有关生态学知识,只不过没有形成系统的、成文的科学而已。直到目前,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,依然是生态学知识的一个重要来源。作为有文字记载的生态学思想萌芽,在我国和希腊古代著作和歌谣中都有许多反映。我国的《诗经》中就记载着一些动物之间的相互作用,如“维鹊有巢,维鸠居之”,说的是鸠巢的寄生现象。《尔雅》一书中就有草、木两章,记载了 200 多种植物的形态和生态环境。古希腊的安比杜列斯(Empedocles)就注意到植物营养与环境的关系,而亚里士多德(Aristotle)及其学生都描述了动植物的不同生态类型,如分水栖和陆栖,肉食、食草、杂食等,气候和地理环境与植物生长的关系等。

(二) 生态学的建立和成长期 从公元 16 世纪到 20 世纪 50 年代是生态学的建立和成长期。曾被推举为第一个现代化学家的 Boyle 在 1670 年发表了低气压对动物的效应的试验,标志着动物生理生态学的开端。1735 年法国昆虫学家 Reaumur 在其昆虫学著作中,记述了许多昆虫生态学资料,他也是研究积温与昆虫发育的先驱。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。1807 年德国植物学家 A. Humboldt 在《植物地理学知识》一书中,提出植物群落、群落外貌等概念,并结合气候和地理因子描述了物种的分布规律。1859 年法国的 Saint Hilaire 首创 ethology 一词,以表示有机体及其环境之间的关系的科学,但后来一般将此词作为动物行为学的名词。直到 1869 年, Haeckel 首次提出生态学的定义。1877 年德国的 Möbius 创立生物群落(biocoenose)概念。1890 年 Merriam 首创生命带(life zone)假说。1896 年 Schröter 始创个体生态学(autoecology)和群体生态学(syncecology)两个生态学概念。此后,1895 年丹麦哥本哈根大学的 Warming 的《植物分布学》(1909 年经作者本人改写,易名为《植物生态学》),和 1898 年德国波恩大学 Schimper 的《植物地理学》两部划时代著作,全面总结了 19 世纪末叶以前植物生态学的研究成就,标志着植物生态学已作为一门生物科学的独立分支而诞生。至于在动物生态学领域,Adams(1913)的《动物生态学的研究指南》,Elton(1927)的《动物生态学》,Schelford 的《实验室和野外生态学》(1929)和《生物生态学》(1939),Chapman(1931)的以昆虫为重点的《动物生态学》,Bodenheimer(1938)的《动物生态学问题》等教科书和专著,为动物生态学的建立和发展为独立的生物学分支作出了重要贡献。我国费鸿年(1937)的《动物生态学纲要》也在此时期出版,是我国第一部动物生态学著作。前苏联的首部《动物生态学基础》也于 1945 年由 Кашкаров 完成并出版。但直到 Allee, Emerson 等合写的内容极为广泛的《动物生态学》原理于 1949 年出版时,动物生态学才被认为进入成熟期。由此可见,植物生态学的成熟大致比动物生态学要早半个世纪,并且自 19 世纪初到中叶,植物生态学和动物生态学是平行和相对独立发展的时期。植物生态学以植物群落学研究为主流,动物生态学则以种群生态学为主流。

在植物群落学研究方面,在半个多世纪中大致形成了 4 个主要学派:

1. 英美学派 以美国的 F. E. Clements 和英国的 A. G. Tansley 为代表。以研究植物群落的演替和创建顶极学说而著名,有影响的著作有 Clements(1916)的《植物的演替》,Clements 与

Weaver(1929)的《植物生态学》和 Tansley(1923)的《实用植物生态学》等。

2. 法瑞学派 以法国的 J. Braun-Blanquet 和瑞士的 E. Rübel 为代表。他们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,完成了大量的植被图,在各学派中影响最大。主要著作有 Braun-Blanquet(1928)的《植物社会学》和 Rübel(1922)的《地植物学研究方法》。

3. 北欧学派 以瑞典的 Du. Rietz 为代表,以注重群落分析为特点。1935 年与法瑞学派合流后,被称为大陆学派。重要著作有 Rietz(1921)的《近代社会学方法论基础》。

4. 前苏联学派 以 B. H. Сукачёв 为代表。他们注重建群种与优势种,建立了一个植被等级分类系统,并重视植被生态与植被地理工作。代表著作有 Сукачёв 的《植物群落学》(1908)和《生物地理群落学与植物群落学》(1945)。

动物生态学在本世纪 60 年代以前的主流是动物种群生态学,尤其是关于种群调节和种群增长的数学模型研究。50 年代在美国冷泉港会议上进行了有关种群调节的大论战。生物学派的代表人物有澳大利亚的 Nicholson 和英国的 Lack 等;而气候学派的代表是澳大利亚的 Andrewartha 和 Birch;此外,也有折衷的,如 Milne 等。种群增长模型研究,有 Pearl(1920)再度提出 Verhulst(1838)的逻辑斯谛模型,到 Lotka-Volterra(1926)的竞争和捕食模型, Gause(1934)的实验种群研究。此外,在本世纪 60 年代以前,植物的生理生态、动物的生理生态或实验生态,动物群落、动物行为、湖泊的生产力和能量收支等方面也都有重要的发展。

(三) 现代生态学发展期 从本世纪 60 年代至今,是生态学蓬勃发展的年代。二次大战以后,人类的经济和科学技术获得史无前例的飞速发展,既给人类社会带来了进步和幸福,也带来了环境、人口、资源和全球性变化等关系到人类自身生存的重大问题。这些是促进生态学大发展的时代背景和实践基础;而近代的数学、物理、化学和工程技术向生态学的渗透,尤其是电子计算机、高精度的分析测定技术、高分辨率的遥感仪器和地理信息系统等高精技术为生态学发展准备了条件。现代生态学发展的主要趋势如下:

1. 生态系统生态学研究是生态学发展的主流。国际生物学计划(IBP, 1964~1974)是有 97 个国家参加,包括陆地生产力、淡水生产力、海洋生产力、资源利用和管理等 7 个领域的生物科学中空前浩大的计划,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。IBP 先后出版 35 本手册和一套全球主要生态系统丛书。以后,为 1972 年开始的更具有实践意义的人与生物圈(MAB)计划所替代。以生态系统为中心的特点也反映在生态学教科书上。E. Odum 的《生态学基础》(1983 改名为 Basic Ecology),开创以生态系统为骨干的体系。以后,分别讨论植物生态学和动物生态学的教材就很少了。Harper(1977)的研究,打开了《植物种群生态学》的局面,也促进了动植物生态学的汇流。种群生态学成为生态系统研究的基础。

2. 系统生态学的发展是系统分析和生态学的结合,它进一步丰富了本学科的方法论,E. Odum 甚至称其为生态学发展中的革命。Patten 等(1971)的《生态学中的系统分析和模拟》、Smith(1975)的《生态学模型》、Jorgenson(1983, 1988)的《生态模型法原理》和 H. Odum(1983)的《系统生态学引论》等为这方面的主要专著。

3. 70年代以来,群落生态学有明显发展,由描述群落结构、发展到数量生态学,包括群落的排序和数量分类,并进而探讨群落结构形成的机理。如Strong等(1984)的《生态群落》、Gee等(1987)的《群落的组织》和Hastings(1988)的《群落生态学》文集。Tilman(1982, 1988)则从植物资源竞争模型研究开始探讨群落结构理论,如《资源竞争与植物群落》和《植物对策与植物群落的结构和动态》,Cohen的《食物网和生态位空间》(1978)、《群落食物网:资料 and 理论》(1990)和Pimm的《食物网》(1982)等著作,使食物网理论有明显发展,特别是提出一些统计规律和预测模型(如级联模型 cascade model)。Schoener(1986)则明确提出《群落生态学的机理性研究:一种新还原论?》。

4. 现代生态学向宏观和微观两极发展,虽然宏观的是主流,但微观的成就同样重大而不容忽视。在生理生态学方面,80年代以来的重要专著有Townsend等(1981)的《生理生态学:对资源利用的进化研究》,其再版改名为Sibly等(1987)的《生理生态学:进化研究》,其作者之一Calow创办了《功能生态学》新刊(1987年开始,英国生态学会主办)。1986年有20余名专家讨论生理生态学研究新方向,提出了发展有机体生物学的一个多学科综合研究。植物生理生态学领域的重要著作有Lacher(1975)的《植物生理生态学》。

行为生态学的发展。德国的Lorenz(1950)和Tinbergen(1951, 1953)发展了行为生态学,他们均是诺贝尔奖金获得者。Wilson(1975)的《社会生物学:新的综合》是一部名著,重点在社群行为。J. Krebs(1978, 1987)的《行为生态学引论》是该领域第一本较全面系统的专著。至于从进化角度讨论行为的专著有Alock(1975)的《动物的行为:进化研究》和Barnard(1983)的《动物的行为:生态学和进化论》。

化学生态学。种间和种内斗争,都会依赖于化学物质,它也是群落和生态系统的基础。生态学考虑信息的作用为时不长。第一本是Sondheimer(1969)的《化学生态学》,以后有Barbier(1979)的《化学生态学引论》和Harborne(1988)的《生态生物化学引论》和Bell等(1984; 1990有中译本)的《昆虫化学生态学》。

生态学、行为学和进化论相结合,形成了进化生态学,也是当前生态学发展的一个特点。最早提出进化生态学的是Orians(1972),70年代获得较显著发展,出现多本专著,如Pianka(1974)、Emlen(1973)、Shorrocks(1984)和前苏联学者Shvarts(1977)所著的专著都以《进化生态学》或类似书名出版。Futuyma(1983)则编著了《协同进化》。

5. 应用生态学的迅速发展是70年代以来的另一重要趋势,其方向之多、涉及领域和部门之广,与其他自然科学和社会科学结合点之多,真是五花八门,使人感到难以给予划定范围和界限。限于篇幅,仅介绍几个显著的。生态学与环境问题研究相结合,是70年代后期应用生态学最重要的领域。这不仅是污染生态学的发展,还促进保护生态学、生态毒理学、生物监察、生态系统的恢复和重建、生物多样性的保护等方向。主要著作如:Anderson(1981)的《环境科学用的生态学》,Park(1980)的《生态学与环境管理》,Polunin(1986)的《生态系统的理论与应用》,IUCN(1980)的《世界保护对策:生物资源保护与持续发展》等。

生态学与经济学相结合,产生了经济生态学。虽然这是尚未成熟的学科,但国内外都给以相

当重视,它研究各类生态系统、种群、群落、生物圈的过程与经济过程相互作用方式、调节机制及其经济价值的体现。适宜于生态学家读的可能是 Clark(1981)的《生物经济学》一书。

生态工程是根据生态系统中物种共生、物质循环再生等原理设计的分层多级利用的生产工艺。我国在农业生态工程应用上广为群众接受,创造了许多不同形式,已引起国际上重视,虽然其理论发展还落后于实践。Mitsch(1989)等的《生态工程》是世界上第一本生态工程专著。

人类生态学的定义、内容和范围,大约是最难准确划定的,它也是联系自然科学和社会科学的纽带。虽然70年代已有人类生态学专著出现,如 Sargent(1974)、Ehrlich(1973)和 Smith(1976),以后有 Clapham(1981)的《人类生态系统》,但尚未见公认而比较系统的专著。马世骏(1983)提出的“社会-经济-自然复合生态系统的概念与人类生态系统很接近,而前苏联的《社会生态学》(马尔科夫,1989)大致与人类生态学相一致。

此外,农业生态学、城市生态学、渔业生态学、放射生态学等都是生态学应用的重要领域。

6. 与应用领域密切相关、从研究层次又更为宏观的景观生态学和全球生态学是近一二十年发展起来的新方向。前者如 Naveh(1983)的《景观生态学:理论和应用》,Forman等(1986)的《景观生态学》。后者与全球性的环境问题和全球性变化有关,也可称为生物圈生态学,而盖阿假说(Gaia hypothesis),即地球表面的温度和化学组成是受地球这个行星的生物总体(biota)的生命活动所主动调节的,并保持着动态的平衡,这是全球生态学的主要理论,目前已受到广泛重视。主要著作有:Lovelock(1988)的《盖阿时代》,Rambler(1989)的《全球生态学:走向生物圈科学》,和 Bolin(1979)、Southwick(1985)等以“全球生态学”为书名的专著。

四、生态学的分支学科

生态学在目前已发展为庞大的学科体系,现在想要弄清已有多少分支学科,不但要费许多时间,而且很难达到一致。下面按不同标准加以简单的划分。

按照研究的生物组织水平划分:个体生态学、种群生态学、群落生态学和生态系统生态学。全球生态学则可被认为是更高层次的新兴而尚未成熟的分支学科。

按生物分类类群划分:动物生态学、昆虫生态学、植物生态学、微生物生态学。此外,还有独立的人类生态学。

按栖息环境划分:淡水生态学、海洋生态学、河口生态学和陆地生态学。而陆地生态学又可再分为森林生态学、草地生态学、荒漠生态学和冻原生态学。此外,热带生态学、湿地生态学也是常被认为是独立的分支。

按交叉学科划分:数学生态学、化学生态学、物理生态学、地理生态学、生理生态学、进化生态学、行为生态学、生态遗传学,经济生态学等。

至于按应用领域划分,我们已在介绍应用生态学时列举了许多。

此外也有人按研究方法使用野外生物学、实验生态学和理论生态学等术语。

最后,当今生态学已经冲出学术界,而被一些人带进了社会实践活动。人们对于人口、资源和环境的关注,生态学已经是人人皆知的名词。例如,已有十余个发达国家出现了关心生态问

题,并以生态党、绿色党等为名的政党。为此,现在已有少数国家用不同名词来区别从事科学和教育的生态学家,如 *ecologue*(法文)和 *ecologo* (西班牙文), 和从事社会政治活动的生态活动家,如 *ecologist*(法)和 *ecologistas*(西)了。

第二章 生物与环境

第一节 环境与生态因子

一、环境与生态因子的概念

环境是指某一特定生物体或生物群体以外的空间及直接、间接影响该生物体或生物群体生存的一切事物的总和。环境总是针对某一特定主体或中心而言的，离开了这个主体或中心也就无所谓环境，因此环境只具有相对的意义。在环境科学中，一般以人类为主体，环境是指围绕着人群的空间以及其中可以直接或间接影响人类生活和发展的各种因素的总体。在生物科学中，一般以生物为主体，环境是指围绕着生物体或者群体的一切事物的总和。所指主体的不同或不明确，往往是造成对环境分类及环境因素分类不同的一个重要原因。

生态因子是指环境中对生物的生长、发育、生殖、行为和分布有着直接或间接影响的环境要素，如温度、湿度、食物、氧气、二氧化碳和其他相关生物等。生态因子中生物生存所不可缺少的环境条件，也称生物的生存条件。生态因子也可认为是环境因子中对生物起作用的因子，而环境因子则是指生物体外部的全部环境要素。

二、生态因子的分类

在任何一种生物的生存环境中都存在着很多生态因子，这些生态因子在其性质、特性和强度方面各不相同，它们彼此之间相互制约，相互组合，构成了多种多样的生存环境，为各类极不相同生物的生存进化创造了不计其数的生境类型。生态因子的数量虽然很多，但可依其性质归纳为五类：

1. 气候因子 如温度、湿度、光、降水、风、气压和雷电等。
2. 土壤因子 土壤是在岩石风化后在生物参与下所形成的生命与非生命的复合体，土壤因子包括土壤结构、土壤有机和无机成分的理化性质及土壤生物等。
3. 地形因子 如地面的起伏，山脉的坡度和阴坡阳坡等，这些因子对植物的生长和分布有明显影响。
4. 生物因子 包括生物之间的各种相互关系，如捕食、寄生、竞争和互惠共生等。
5. 人为因子 把人为因子从生物因子中分离出来是为了强调人的作用的特殊性和重要性。人类的活动对自然界和其他生物的影响已越来越大和越来越带有全球性，分布在地球各地的生物都直接或间接受到人类活动的巨大影响。

除了上述分类法以外，Smith(1935)曾把生态因子分成密度制约因子 (density dependent

factors) 和非密度制约因子 (density independent factors) 两大类, 前者的作用强度随种群密度的变化而变化, 因此有调节种群数量, 维持种群平衡的作用, 如食物、天敌和流行病等各种生物因子; 后者的作用强度不随种群密度的变化而变化, 因此对种群密度不能起调节作用, 如温度、降水和天气变化等非生物因子。但有些学者(如 Andrewartha 和 Birch) 反对把生态因子区分为密度制约因子和非密度制约因子。

前苏联学者 Мончадский(1953) 则依据生态因子的稳定程度将其分为稳定因子和变动因子两大类。稳定因子是指终年恒定的因子, 如地磁、地心引力和太阳辐射常数等, 这些稳定生态因子的作用主要是决定生物的分布。变动因子又可分为周期变动因子和非周期变动因子, 前者如一年四季变化和潮汐涨落等; 后者如刮风、降水、捕食和寄生等, 这些生态因子主要是影响生物的数量。Мончадский 的分类法具有一定的独创性, 对了解生态因子作用的性质有很大帮助。

三、生态因子作用的几个特点

1. 综合性 每一个生态因子都是在与其他因子的相互影响、相互制约中起作用的, 任何一个因子的变化都会在不同程度上引起其他因子的变化。例如光强度的变化必然会引起大气和土壤温度和湿度的改变, 这就是生态因子的综合作用。

2. 非等价性 对生物起作用的诸多因子是非等价的, 其中必有 1~2 个是起主要作用的主导因子。主导因子的改变常会引起许多其他生态因子发生明显变化或使生物的生长发育发生明显变化, 如光周期现象中的日照长度和植物春化阶段的低温因子就是主导因子。

3. 不可替代性和互补性 生态因子虽非等价, 但都不可缺少, 一个因子的缺失不能由另一个因子来替代。但某一因子的数量不足, 有时可以靠另一因子的加强而得到调剂和补偿。例如光强减弱所引起的光合作用下降可靠 CO_2 浓度的增加得到补偿, 镉大量存在时可减少钙不足对动物造成的有害影响。

4. 限定性 生物在生长发育的不同阶段往往需要不同的生态因子或生态因子的不同强度。因此某一生态因子的有益作用常常只限于生物生长发育的某一特定阶段。例如低温对某些作物的春化阶段是必不可少的, 但在其后的生长阶段则是有害的; 很多昆虫的幼虫和成虫生活在完全不同的生境中, 因此它们对生态因子的要求差异极大。

第二节 生物与环境关系的基本原理

一、生物对生态因子的耐受限度

早在 1840 年, 德国有机化学家 Justus von Liebig 就认识到了生态因子对生物生存的限制作用。在他所著的《有机化学及其在农业和生理学中的应用》一书中, 分析了土壤表层与植物生长的关系, 并得出结论说, 作物的增产与减产是与作物从土壤中所能获得的矿物营养的多少呈正相关的。这就是说, 每一种植物都需要一定种类和一定数量的营养物, 如果其中有一种营养物完