

# 生态学基础

〔美〕 E. P. 奥德姆

孙儒泳 钱国桢 林浩然 译  
朱 靖 李祖荫 陆厚基

人民教育出版社

# 生态学基础

〔美〕E. P. 奥德姆

孙儒泳 钱国桢 林浩然 译  
朱 靖 李祖荫 陆厚基

人民教育出版社

## 生态学基础

[美] E. P. 奥德姆 著  
孙儒泳 钱国桢 林浩然 译  
朱 瞻 李祖荫 陆厚基

\*

人民教育出版社出版  
新华书店北京发行所发行  
人民教育出版社印刷厂印装

\*

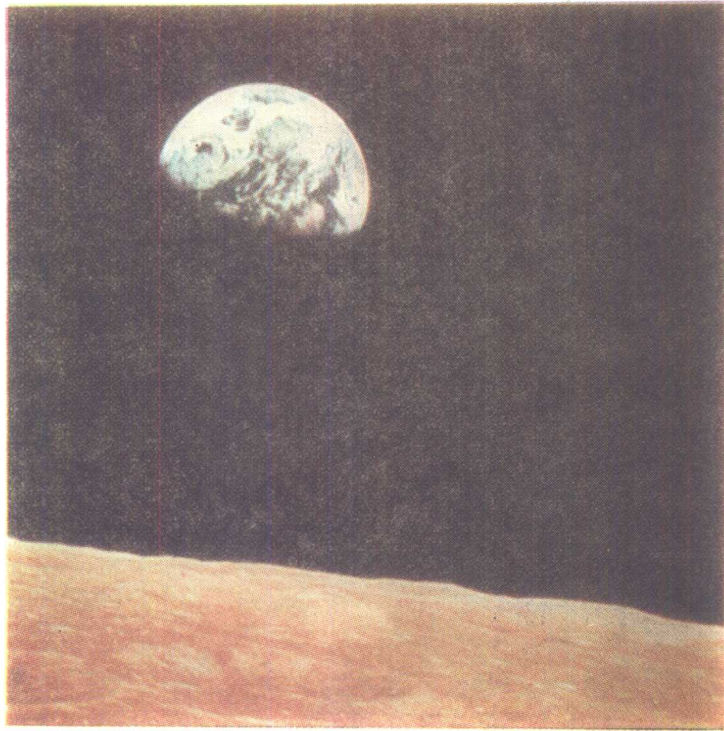
开本787×1092 1/16 印张38.5 插页2 字数860,000

1981年7月第1版 1982年11月第1次印刷

印数00,001—9,000

书号13012·0637

定价4.15元



生物圈及某些生态系统的远近概观。这些照片说明远距离照相如何能用来研究生物与环境之间关系。为生物圈层次——由绕月球轨道的航天密闭舱拍摄地球（前沿为月球表面）。

2.20  
1120



为生态系统层次——阿波罗9号拍摄乔治亚海岸的宇宙航行照片。在这张红  
外线照片中海岸所面向的大西洋闪烁着白色，转到绿色森林则为红色所遮蔽。在  
岛屿与大陆盐沼之间是海洋生物的繁殖场。许多岛屿是荒岛。



群落层次——在秘鲁Tocache试验站的发展及资源运输公司的红外照相。照片表示季节性热带雨林的演替期（注意林中有二块小空地及一条公路）。在旱季中失去树叶的树显出灰斑。



种群层次——沙漠接着肥沃的海，海供给海狮食物(海岸上的黑点为海狮)，照片取自加州海岸。肥沃与不肥沃一目了然。(四幅照片为国家航行及宇航局提供，华盛顿 Washington, D. C.)。

## 第三版序言

在生态学中，实践已经赶上理论。本书前二版曾强调过的整体方法和生态系统理论，如今已成举世关心的问题，一般人们已接受生态学“ecology”这一词的基本意义，它是涉及我们生活于其中的整个环境世界。因此，很多人理解生态学是为着研究“人和环境的整体性”的科学。第三版虽然保留了前二版中教师及学生认为有用的部分，但有了很大的扩充，并增订了有关人类事务的重要课题。对第二版中每章都进行过修正，第一部分增加了三个新章，而第三部分是完全重写的。插图资料和参考文献增加一倍，图及表格有三分之二是在第三版中新添的。

修订教科书常使人感到有“尾大不掉”的困难。有时一些教科书的续订版变得如此之大，以至丧失其在前几版中很成功的简短扼要性。为避免这种意外，第三版我把三本书用三合一方法组合起来，每一部分各有不同目的。

第一号书，这部分包括宏观(macroscopic)生态学而又涉及人类事务；第1—4章，再加9、15、16及21章。这八章谈及有关城市居民、社会科学的学生、人文科学，或专门职业(法律、医药、工程等等)，科学专家、政府或工业等有关的生态学的总结。这几章也提供“人与环境”或“人类生态学”等非专业性的课程及基础文献。

第二号书。提供给大专肄业生生态学课程。第一部分(第1—10章)，及第15、16及21章(共13章)，第二部分及第三部分另外几章做为给特定的野外或实验室工作的参考。

第三号书，全书21章是对原则、环境及生态学技术学的广泛文献著作。对毕业班也是一本教科书。

在所有各章中不少交叉的文献，这就便于读者在本书中任何一处开始，或可任意选用所需要的章节。

在前二版已讲明，这一版很多也是靠我兄弟霍华德·奥德姆(Howard T. Odum)。他对第二版的贡献，尤其是第3章(生态系统中有关能量的概念及原理)，已经保留并加以扩充。他的高度独创的系统生态学的方法已结合到另外一书中(见H. T. Odum, 1971)，在本版中分散引用于各章中。也感谢我儿子威廉·奥德姆(William E. Odum)的意见及其未发表的资料。如果没有我妻子玛莎·安(Martha Ann)的理解和鼓励，绘图和编索引，我必然不可能面对这样迅速扩展的范畴进行修订的任务。我也特别感激在所有三版中都给我鼓励的泰勒·伯亨诺(Tyler Buchenau)，他最近退休到W. B. 桑德尔(Saunders)公司任学院部主编。虽然我有许多缺点、延误、手稿及校样多次变动，桑德尔公司的编辑部及出版部仍然成功地使本版付印。我还要感谢佐治亚大学的Gail McCord, Ann Young和Joseph Mahoney等在手稿及校对工作上的帮助。

这本书不少是佐治亚大学25年来与生态研究所有协作的大学生及一些同事们研究得概念的产物。除了得到称颂的特别章节外，研究所人员及以前的大学生的的工作分散在各章里，他们发表的科研组成了书后的给人印象深刻的文献目录。我很愉快能把这第三版奉献给以下各位同仁(过去与现在的)以及以前的大学生:(人名从略——译者)。

尤金·奥德姆(Eugene P. Odum)

佐治亚，阿森斯



# 目 录

## 第一部分 生态学的基本原理和概念

<b>第1章 引言：生态学的研究范围</b> .....	3	2. 谢尔福德(Shelford)氏耐性定律 .....	104
1. 生态学——和其他科学的关系及对 人类文明的意义 .....	3	3. 限制因子的综合概念 .....	107
2. 生态学的分支 .....	6	4. 作为调节因子的生存条件 .....	112
3. 模型 .....	7	5. 理化因子作为重要限制因子的 简评 .....	114
<b>第2章 关于生态系统的原理和概念</b> .....	8	6. 生态指示生物 .....	135
1. 生态系统的概念 .....	8	<b>第6章 关于群落层次结构的原则和概念</b> .....	136
2. 化学环境的生物控制 .....	22	1. 生物群落概念 .....	136
3. 自然界中的生产和分解作用 .....	25	2. 群落内的分类和生态优势度的概念 .....	139
4. 生态系统的稳态 .....	33	3. 群落分析 .....	141
<b>第3章 生态系统中关于能量的原理和     概念</b> .....	37	4. 群落内物种多样性 .....	144
1. 与能量有关的基本概念的回顾 .....	37	5. 群落中的格局型 .....	149
2. 能量环境 .....	39	6. 群落交错区和边缘效应(作用)的概念 .....	153
3. 生产力的概念 .....	42	7. 古生态学：古代群落的结构 .....	155
4. 食物链、食物网和营养水平 .....	61	<b>第7章 关于种群层次的原则和概念</b> .....	158
5. 代谢与个体的大小 .....	74	1. 种群的群体特征 .....	158
6. 营养结构与生态锥体(金字塔) .....	76	2. 种群密度和相对丰度指标 .....	158
7. 总结：生态系统能量学 .....	81	3. 有关率的基本概念 .....	162
<b>第4章 关于生物地化循环的原则与概念</b> .....	83	4. 出生率 .....	164
1. 生物地化循环的模式与基本类型 .....	83	5. 死亡率 .....	166
2. 生物地化循环的定量研究 .....	89	6. 种群的年龄分布 .....	170
3. 沉积的循环 .....	95	7. 内禀自然增长率 .....	173
4. 非必要元素的循环 .....	97	8. 种群增长型和容纳量 .....	178
5. 有机营养物的循环 .....	98	9. 种群变动(或起伏)和所谓的“周期性”波 动 .....	183
6. 热带的营养物循环 .....	99	10. 种群调节及其密度制约与非密度制约 作用 .....	190
7. 再循环途径 .....	100	11. 种群的散布 .....	195
<b>第5章 关于限制因子的原理</b> .....	103	12. 种群的能流和生物能量学 .....	197
1. 利比希(Liebig)氏最小因子定律 .....	103		

13. 种群结构: 内分布型或分散	199
14. 种群结构: 群聚和阿利氏规律	202
15. 种群结构: 隔离和领域性	204
16. 两种间相互作用的类型	205
17. 负相互作用: 种间竞争	208
18. 负相互作用: 捕食、寄生和抗生作用	215
19. 正相互作用: 偏利作用、合作和互利共生	223
<b>第8章 生态系统中的种和个体</b>	<b>228</b>
1. 栖息地和生态位的概念	228
2. 生态等值	232
3. 性状替换: 同域性和异域性	233
4. 自然选择: 异域性的和同域性的物种形成	235
5. 人工选择: 驯化	236
6. 生物钟	239
7. 基本的行为型式	240
8. 调节的和补偿的行为	243

9. 社会性行为	243
<b>第9章 生态系统的发展与进化</b>	<b>245</b>
1. 生态系统的发展对策	245
2. 顶极群落的概念	258
3. 生态系统发展的理论与人类生态学的关系	261
4. 生态系统的进化	264
5. 共同进化	265
6. 群体选择	268
<b>第10章 系统生态学: 生态学中的系统分析方法和数学模型</b>	<b>270</b>

引言	270
1. 数学模型的实质	270
2. 建立模型的目的	272
3. 数学模型的结构	273
4. 模型建立的基本数学工具	275
5. 模型特征的分析	278
6. 建立模型的方法	281

## 第二部分 按栖息地划分的生态学分支

<b>第11章 淡水生态学</b>	<b>292</b>
引言	291
1. 淡水环境: 类型和限制因子	292
2. 淡水生物的生态分类	296
3. 淡水生物群(植物区系和动物区系)	298
4. 静水生物群落	298
5. 湖泊	306
6. 池塘	311
7. 流水生物群落	312
8. 河流的纵向成带现象	317
9. 泉流	318
<b>第12章 海洋生态学</b>	<b>320</b>
1. 海洋环境	320
2. 海洋生物群	325
3. 海洋的成带现象	326

4. 浮游生物的定量研究	327
5. 海洋环境的生物群落	329
<b>第13章 河口湾生态学</b>	<b>347</b>
1. 定义和类型	347
2. 生物群和生产力	351
3. 潜在食物生产量	355
4. 总结	356
<b>第14章 陆生生态学</b>	<b>358</b>
1. 陆生环境	358
2. 陆生生物群和生物地理区域	358
3. 陆生群落的一般结构	350
4. 土壤亚系统	364
5. 植被亚系统	369
6. 陆生环境的游荡者	372
7. 主要陆生生物群落的分布	375

### 第三部分 应用与技术

引言 .....	403
<b>第15章 资源</b> .....	406
1. 自然资源保护的概述 .....	406
2. 矿物资源 .....	408
3. 农业和森林业 .....	410
4. 野生生物经营管理 .....	412
5. 水产养殖业 .....	414
6. 草场经营管理 .....	416
7. 脱盐(排碱)和天气的改变 .....	417
8. 土地利用 .....	418
<b>第16章 污染和环境卫生</b> .....	430
1. 污染的代价 .....	431
2. 污染的种类 .....	432
3. 废弃物处理阶段 .....	433
4. 废弃物经营管理和控制的策略 .....	435
5. 污染的监测 .....	439
6. 环境法律 .....	439
7. 若干有问题的领域 .....	441
<b>第17章 辐射生态学</b> .....	448
1. 综述具有生态学意义的核的概念和术语 .....	448
2. 比较放射敏感度 .....	452
3. 生态系统水平的辐射效应 .....	454
4. 环境中放射核素的归宿 .....	456
5. 放射性尘埃问题 .....	458
6. 废弃物处理 .....	460
7. 未来的辐射生态学研究 .....	463
<b>第18章 遥感 生态系统研究和管理的工具</b> .....	464
1. 遥感的物理学基础 .....	465
2. 提取信息的过程 .....	467
3. 遥感在生态学研究中的作用 .....	474
<b>第19章 微生物生态学的前景</b> .....	480
1. 简史 .....	480
2. 数量的问题 .....	481
3. 识别问题 .....	485
4. 性能测定问题 .....	486
5. 机能效率的问题 .....	487
6. 小结 .....	493
<b>第20章 空间航行的生态学</b> .....	494
1. 生命维持系统的类型 .....	494
2. 外空生物学 .....	503
3. 小结 .....	504
<b>第21章 应用人类生态学的前景</b> .....	506
1. 历史的综述 .....	507
2. 人类的种群生态学 .....	510
3. 应用人类生态学的组成成分 .....	512
<b>生态学词汇汉英对照</b> .....	514
<b>生态学词汇英汉对照</b> .....	539
<b>文献目录</b> .....	567
<b>译后记</b> .....	606

# 第一部分

## 生态学的基本原理和概念



# 第1章 引言：生态学的研究范围

## 1. 生态学——和其他科学的关系及对人类文明的意义

在人类历史的早期，人们就已经为了某些实际目的而与生态学有关系。在原始社会，每个人为了生存，需要具有环境的一些知识，即自然的力量和人周围的动物和植物的知识。实际上，文明是在人类学会使用火和其他工具以改变环境的时候开始的。如果我们丰富多采的文明世界要继续保存下去，那么，从整个人类的利益来考虑，就更加需要有关环境的理性知识，因为基本的“自然规律”并没有失去作用，而是随着世界人口的增长和人改变环境能力的增强，它们的性质和数量关系发生了变化。

和各种科学一样，生态学在有历史记载以来，是一个逐渐的，虽然是间歇的发展过程。希波克拉特斯(Hippocrates)，亚里士多德(Aristotle)和古希腊时代其他哲学家的著作，实际上都包含明确的生态学内容。但是，这些希腊人的著作中字义上并没有写上生态学。“生态学”这个词是近代的创造，1869年由德国生物学家赫克尔(Ernst Haeckel)首先提出。在此以前，十八世纪和十九世纪生物学复兴时，许多伟人曾经致力于这学科，虽然他们没有使用“生态学”这个词。例如列文霍克(Anton van Leeuwenhoek)，是十七世纪早期著名的使用显微镜的先驱者，曾开创“食物链”和“种群调节”这两个现代生态学重要领域的研究工作(见埃杰顿Egerton, 1968)。约从1900年开始，生态学被公认为生物学的一个独立的领域，而仅在过去的十年，“生态学”才成为一个普通的词汇。今天，每个人都深刻认识到环境的科学对于创造和保持高超的人类文明是必不可少的工具。因此，生态学迅速发展成为和男女老少每天生活有着最密切联系的一门科学分支。

生态学一词是由希腊文oikos衍生而来，oikos的意思是“住所”或“生活所在地”。从字义看，生态学是研究“在家中”的生物。通常，生态学的定义是研究生物或者生物群体及其环境的关系，或者是生活着的生物及其环境之间相互联系的科学。因为生态学特别注意到生物群体的生物学以及在陆地，海洋和淡水中的功能过程，这就更应和现代的特点相称，而把生态学定义为研究自然界的构造和功能的科学，这里需要指出人类是自然界的一部份。韦伯斯特字典的一个定义，即“生物与其环境之间关系的型式或总体”，似乎特别适合于廿世纪末十年。从长远来看，对这个内容广泛的学科领域，最好的定义可能是最短的和最不专业化的，例如“环境的生物学。”

有关定义，就讨论到此。要了解生态学的范围和意义，就应把它看作和生物学其他分支及和一般的“ologies”(科学)有密切关系。在经过人类努力而使科学高度分化的现阶段，不同学科领域之间的必然联系，常常为学科领域内大量知识所掩盖(有时亦为陈旧的大学课程所掩盖，而这是允许的)。另一个极端是几乎任何一个科学领域都可以提出广泛的定义以容纳范围广阔的

学科资料。所以，辨认“领域”必需先辨认“界线”，即使这些界线有时是任意的，而学科范围也经常变动。就生态学来说，随着公众对它的认识加深，研究范围的变化就特别值得重视。许多人现在都把生态学看成是“人和环境的总体”。但是，我们首先要考察生态学在科学体系中传统的学术位置。

现在，我们考察生物学，即“生命的科学”的划分。如图：1-1所示，我们按照惯例，把生物学这块“多层蛋糕”用两种不同的方法分割成许多小块。我们可以从水平方向把它分割成通常称为“基本的”分支，因它们涉及到对所有生物都是共同的基础，或者至少是无限定于特定的生物。形态学、生理学、遗传学、生态学、进化论、分子生物学和发育生物学是这些分支的例子。我们亦可以按垂直方向把它分割成通常称为“分类学”的分支，他们论述特定生物种类的形态学、生理学、生态学等等。动物学、植物学和细菌学是这个类型的大的分支，而藻类学、原生动物学、真菌学、昆虫学、鸟类学等，是论述比较局限的生物类群的分支。因此生态学是生物学的一个基本分支，故也是所有任何一个分类学分支的重要部份。

两个研究途径都有必要。把研究工作限制在一定的分类学类群中常常是很有成效的，因为不同种的生物需要不同的研究方法（不能够用研究鹰的同一方法去研究细菌），而且，有些生物比别的生物在经济上或其他方面对人类较为重要或利害关系较大。但是，我们最后还是把学科领域看作是“基本的”，这就必需划定和验证统一的原理。本书第一部份略述生态学概况的目的就在这里。

划分现代生态学最好的方法可能是如图 1-2 所示，把它用组织层次(levels of organization)的概念来表示，并且形象化为一种“生物学谱”(biological spectrum)。表示在图 1-2 中由大到小按照等级排列的群落、种群、有机体、器官、细胞和基因是在几个主要的生物层次(biotic level)广泛使用的名词。每个层次和自然环境的相互关系(能量和物质)产生了具有不同特征的功能系统。一个系统的意义就如同韦伯斯特大学字典所下的定义：“各种成份有规则地互相作用和互相依赖而形成统一的整体”。系统包括有生命成份〔生物学的系统或者生物系统(biosystem)〕可以容纳在按照图 1-2 表示的等级的任何一个层次中，或者在任何一个便于分析和联系实际的中间位置。例如，我们不仅可以称基因系统、器官系统等，也可以把寄生生物系统看作是种群和群落之间的中间层次。

生态学主要是涉及到谱的右侧部份，即在有机体以上的系统层次。在生态学中，原先用来表示一群人的种群(population)这个词是广泛地表示任何一种生物的个体群的。同样，群落(community)〔有时称为“生物群落”(biotic community)〕在生态学中的意思是包括占据一定区

基本的划分“层”

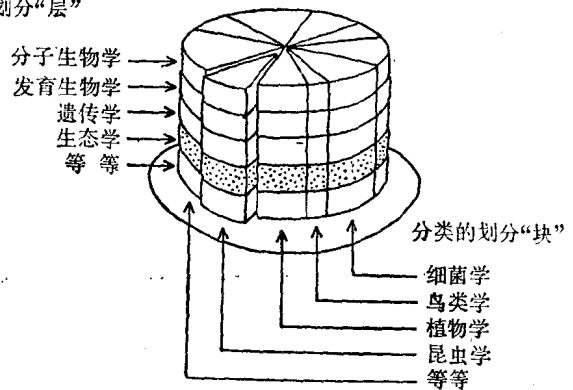


图1-1 生物学“多层蛋糕”，说明“基本的”(水平的)和“分类学的”(垂直的)划分。

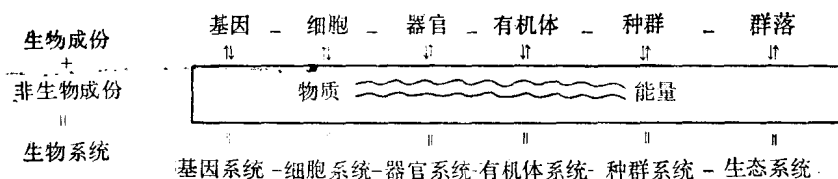


图1-2 组织层次的谱。生态学集中在谱的右侧部分，即由有机体到生态系统的组织水平。

域的所有种群。群落和非生命的环境功能在一起称为生态学系统 (ecological system) 或者生态系统 (ecosystem)。在欧洲和苏联著作中经常使用的生物群落 (biocoenosis)和生物地理群落 (biogeocoenosis) 两个词，大致分别相当于群落和生态系统。我们所知道的最大和最接近于自我满足的生物系统 (biological system) 通常称为生物圈 (biosphere) 或者生态圈 (ecosphere)，它包括地球上一切和自然环境相互作用的有生命的生物而成为一个整体，它是在太阳的高能量输入与空间的散热器之间的能流当中保持一个稳定状态的系统。

值得注意的是上面表示的“谱”<sup>\*</sup>中没有分明的线或者断裂，甚至在生物个体和种群之间也没有。因为论述人和高等动物时，我们都习惯把个体看作是最后的单元，所以连续谱 (continuous spectrum) 的概念初看起来似乎是不可思议的。然而，从互相依存，互相作用和生存的观点看，沿着这条线的任何地方都不可能有明显的断裂。例如单个的生物不能够没有它的种群而长期生存，就如同器官不能够没有它的有机体而作为一个自持单元 (self perpetuating unit) 长期生存一样。同样，生物群落不能够离开生态系统中的物质循环和能流而存在。

用水平方向代替垂直方向列出组织层次的理由之一是要强调：从长远看，没有任何一个层次比其他层次更为重要或者更值得研究。显然，当我们由“谱”的左侧向右侧进展时，有些性质变得更加复杂而不稳定；但是经常被忽视的事实是，当我们由小单元向大单元进展时，其他一些性质就会变得不那么复杂和易于变化了。因为稳态 (homeostatic) 的机理，即控制和平衡，作力和反作用力，始终影响着这条线；而当较小的单元在较大的单元内发挥功能作用，就产生的整合作用 (integration)。例如，一个森林群落的光合作用速率要比群落内个别树木或者叶子光合作用速率的变化小，因为当一个部份缓慢下降时，另一部份能以补偿作用而加快光合作用速度。当我们考虑到每个层次都形成自己的特征时，就没有理由认为对某个层次进行定量研究更困难或更容易些。例如，使用科学技术和各种数量级的计算单位，可以有效地在细胞水平或生态系统水平研究生长和代谢。再者，在任何一个层次的发现都会有助于对另一个层次的研究，但从未能完全解释在那个层次发生的现象。这点很重要，因为有些人曾主张，在较小的单位未充份了解前，不要徒劳无益地试图研究复杂的种群和群落。如果这种观点发展成为逻辑的推断，那么，所有的生物学家都将集中注意一个层次，例如细胞层次，直到它们解决这个问题，然后他们再研究组织和器官的问题。实际这个哲学观点确曾流传很广，直到生物学家们发现每个层次都有自己的特点，而下一个较低层次的知识只能部份地说明上一个层次的

\* “层次”谱确实像一个辐射光谱或者一个对数标度，理论上是可以朝两个方向无限地伸展。



特点。换句话说，如果我们只知道较低层次的性质，就不能预测较高层次的所有特性。正如我们只知道氢和氧的性质就不能推测水的性质一样。所以，不能从各个分离的种群知识来推测生态系统的特性。我们既要研究森林(即整体)，又要研究树木(即部份)。菲布莱曼(Feibleman, 1954)把这个重要法则称为“整合层次的理论”(theory of integrative levels)。

总的说来，功能的整合原则，它包括随结构复杂化而附加新的性质，对生态学家是特别重要的。近十年来科学技术的进展，已经可以从定量方面研究大的复杂系统，例如生态系统的问题。示踪研究法、质量化学(光谱测定法、比色法、色层分析法等)、遥感、自动监测、数学模型和计算机技术提供了工具。当然，科学技术有两面性，利用它可以了解整个人类和自然，也可以毁灭它。

## 2. 生态学的分支

说到分支，生态学有时可以分为个体生态学(autecology)和群体生态学(synecology)。个体生态学进行单个生物或者单个种的研究。生活史和行为作为对环境适应的手段而经常受重视。群体生态学对联系成一个单元的生物群体进行研究。这样，如果研究一棵白橡树(一般是白橡树森林)或者一只树画眉(一般是一群树画眉)和环境的关系，这实际上是个体生态学的工作。如果研究工作涉及到橡树或者树画眉生活的森林，这就是群体生态学的研究方法。前一个例子注意力主要集中于一个特定的生物，目的是观察它怎样适合于总的生态环境，就和人们集中注意一幅油画中某一个目标一样。后一个例子把生态环境看作一个整体，就像人们研究一幅油画的构图。

根据这本教科书的目的把生态学的课题分为三个方面。

在第一部份，各章按照前面讨论的组织层次概念而排列。我们将从生态系统开始，因为这是主要论述的层次，然后依次讨论群落、种群、种和有机体个体。然后我们再回到生态系统层次以便讨论发展、进化和自然模型。

在第二部份，按照环境或者栖息地(habitat)的种类分为淡水生态学、海洋生态学和陆地生态学。虽然，它们的基本原理相同，但不同环境中，生物的种类、和人类的相互关系以及研究方法都有很大差别。按照栖息地划分，也便于做好野外调查准备工作和整理所收集的不同生物群的资料。

第三部份是按“自然资源”、“污染”、“宇宙航行”和“应用人类生态学”等分支叙述应用问题，以便把基本原理和实际问题联系起来。

和通常对生物学的划分那样，生态学也可以按照分类学系统再细分，例如，植物生态学、昆虫生态学、微生物生态学和脊椎动物生态学。倾向在一个有限的分类学群体中进行工作是有好处的，因为可以集中注意该群体生态学的特点以及详细方法的运用发展。一般说来，只属于某个特定类群的问题是超出本书范围的，因此最好是在概述基本原理之后才讨论它们。

生态学的划分和别的学科一样，是必要的，因为这便于讨论和了解，并在研究的领域内提出合适的途径以进行专门研究。从本节简短的讨论中，我们认为必需着重研究过程、水平、环