

生态学重点学科丛书

北京市生态学重点学科建设项目资助



基础生态学

孙振钧 王冲 主编



化学工业出版社

近年来,随着科技的发展,生态环境问题日益受到重视,因此对基础生态学知识的普及显得尤为重要。作者结合本人的科研及实践经验编写了本书。本书共分7章,分别阐述了生态学的形成与发展、环境与生物、种群生态学、种内和种间的关系、群落生态学、生态系统生态学、陆地生态系统、水域生态系统及生态学新学科介绍等内容。

本书适合各大、中专院校相关专业师生作教材或参考之用,也可作为生态学研究人员参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

基础生态学/孙振钧,王冲主编. —北京:化学工业出版社,2007

(生态学重点学科丛书)

ISBN 978-7-122-00753-7

I. 基… II. ①孙…②王… III. 生态学 IV. Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2007)第098916号

责任编辑:刘兴春

文字编辑:陈雨 朱恺

责任校对:顾淑云

装帧设计:关飞

出版发行:化学工业出版社(北京市东城区青年湖南街13号 邮政编码100011)

印刷:北京永鑫印刷有限责任公司

装订:三河市延风装订厂

720mm×1000mm 1/16 印张21¼ 字数445千字 2007年9月北京第1版第1次印刷

购书咨询:010-64518888(传真:010-64519686) 售后服务:010-64518899

网址:<http://www.cip.com.cn>

凡购买本书,如有缺损质量问题,本社销售中心负责调换。

定价:39.80元

版权所有 违者必究

《生态学重点学科丛书》编写委员会

主 任：吴文良

副 主 任：李 季 孙振钧

编委会成员(按姓氏汉语拼音排序)：

曹福存 曹志平 李 季 刘云慧 刘正恩 马祥爱

乔玉辉 尚 杰 孙振钧 王 冲 王宏燕 吴文良

许 艇 杨喜田 于法稳 宇振荣 张洪军 赵桂慎

序

生态学是一门研究生物与环境之间关系的科学，其发生和发展的整个历程都与农业有着密切的联系。半个世纪以来，在世界范围内面临重大生态环境危机的情形下，生态学以其固有的非线性思维和整体性的思想，以自身长期的科学积累为基础，积极面对挑战，在诸多的学科中脱颖而出，在世界探索可持续发展道路上，正在发挥着越来越重要的作用。在参与解决社会面临问题的过程中，生态学学科自身也得到了发展，由一门默默无闻，甚至颇受争议的学科发展至今以崭新的面目出现在当代科学的舞台，并引起了科学界和社会各界的广泛关注。

国际生态学研究在半个世纪以来发生了一系列重大的变化，生态学改变了长期以来的纯自然主义的倾向，明确提出人类是生物圈固有的组成部分，并对生态系统产生举足轻重的影响。生态学正越来越紧密地与全球及地区的社会经济发展相结合，并服务于生产实践。许多全球性以及国家的重大建设项目和热点问题均离不开生态学的参与，有关生态系统服务、生态系统分析以及生态工程设计等在区域经济发展中正发挥着越来越重要的作用。据 Elsevier 出版社的《Ecological Abstracta》统计，20 世纪 90 年代初生态学论文中有 73.2% 属基础性研究，26.8% 属于应用生态学研究，而到目前为止，生态科学研究中属于应用生态学的研究已占到 40%。

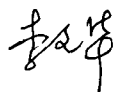
中国是一个生态脆弱、资源相对短缺、环境压力突出的国家。从 20 世纪 80 年代以来学术界和各国政府普遍关注的“人口、资源、能源、环境和粮食”等重大问题实质上在中国并未得到根本缓解。全国范围内，城市及公路的绿化和大范围的区域生态建设得到了大幅度的发展，然而更多的生态问题则隐藏到了后面。中国的生态学肩负着太多的任务，一方面它仍要继续高举火炬，揭示那些尚未被人们认识的问题和潜在风险，以照亮未来的前进方向；另一方面它还要紧握利剑，不断创新与探索，并提出解决这些问题的方法和技术。

中国农业在过去 30 余年的现代化过程中成功实现了满足人口迅速增长的食物需求，并根本性地改变了中国人口的食物消费结构，为国家的现代化和人民物质生活水平的提高奠定了坚实的基础。然而客观上说这些成就的取得是以牺牲资源环境为代价的。在未来中国农业的发展历程中，一味地移植西方高投入、高能耗、高排放、低效率的生产方式对中国来说既不可取也不可能。如何走出一条可持续发展的

道路成为世界关注所在，而生态学特别是中国传统的智慧和知识必将为此做出积极的贡献。

中国农业大学生态学科是一个具有光荣历史的年轻的学科，其生态学研究 and 教学始于 20 世纪 70 年代末，以已故辛德惠院士为代表的老一辈生态学工作者在生态学理论指导下针对黄淮海平原水盐运动调控和盐碱地改良的研究与实践取得了杰出成就，并创造性地提出了工程生态设计方法、泛生态学理论等一系列理论和方法。近年来，在几代人的努力下，该校已建立了本科-硕士-博士为一体的教学及科研体系，广泛开展了多个领域的生态学研究，并在不同领域做出了突出的成就，逐步形成了“立足华北、理实兼备、应用为主”的发展模式，为国内生态学在农业领域的应用奠定了良好的学科发展基础。

本丛书是在北京市教委及其他国家科研项目和国际合作项目共同支持下，由中国农业大学生态科学与工程系及相关院校教师共同参与编写完成的，是在长期教学研究基础上总结凝练形成的，基本代表了目前国内外的一些主要研究方向和学科进展，其中有些学科如土壤生态学、生态工程等属于生态学的新兴领域。相信该丛书的出版能成为高等院校生态学专业学生学习的重要参考资料，并为农林科研院所的生态学特别是应用生态学研究奠定良好的发展基础。



2007 年 5 月于北京

《基础生态学》是生态学专业骨干课程之一，既是一门重要的专业基础课，又与农业生态、恢复生态等专业课紧密联系。目前大多数学校选用的教材是孙儒泳院士主编的《基础生态学》。随着生态学学科本身的快速发展和生态学原理向各应用学科的渗透，特别是农业院校生态学专业对该课程要求，需要一本结合农业院校的特点，深入浅出地介绍生态学基本原理的基础生态学教材，以适应当前教学和科研新的要求。

中国农业大学生态学课程的建设要追溯到 20 世纪 80 年代初辛德惠院士开设和教授的“农田生态学”，当时主要为研究生课程；1984 年，成为老土化系本科生必修课，自编有教材《农田生态学》，为我国农业院校第一本（农业）生态学教材。1989 年，在土资系农业生态教研室基础上成立生态系，后改为生态环境系，为了适应生态学学科教学和科研的需求，把原课程中基础生态的内容单列出来，开设了“生态学基础”课程。1992 年资源环境学院成立以来，“生态学基础”课程一直是土资系和生态环境系环境工程专业本科生的必修课及人文学院的选修课，该课程先后由李维炯教授和倪永珍副教授讲授。2002 年资源环境学院再次成立生态科学与工程系，生态学本科生教学计划中确定了“基础生态学”、“农业生态工程”和“生态管理工程”三大骨干课程，其中“基础生态学”由生态科学与工程系系主任、生态学博士孙振钧教授担任主讲。基础生态学在原来“生态学基础”课内容的基础上进行了充实，编写有生态学讲义（自编教材）以适应现代生态和应用生态发展的需求。自 1998 年以来，为生态学专业研究生开设“现代生态学实验技术”课程并有自编教材，这样就构成了具有特色的基础生态学完整的教学与实验体系。2004 年《基础生态学》被列为校级精品课程。我们对《基础生态学》的教学内容、教学方法与教学手段及实践教学进行系列改革。主要体现在下列方面。

在教学内容方面。①突出生态学的整体观。以生态系统作为主导内容，这不仅将传统的植物生态、动物生态统一在生态系统之下，而且把数学、物理、计算机、经济学等相关学科的一些概念和方法引入到生态学中。这在体现生态学自然属性的同时，体现了目前生态学在社会科学及经济可持续发展中新的理论生长点和应用空间。②突出生态学的协调观。生态学作为一门“研究关系的科学”，传统生态学中仅仅对“关系”的描述已经不能适应新形势的发展，本课程把生态系统的自组织和协调性贯穿于整个体系，把生物与生物间、生物与环境间的关系延伸到系统层面，突出“关系”的形成与调控过程。③突出生物的生态进化观。根据生态学发展中“两级分化”——微观生态学和宏观生态学。现代生物技术，尤其是基因工程技术的发展，为解决分子水平上的生态学问题提供了可能。个体性状的表现型是它的基因型和生长期间的环境刺激的联合产物，生态进化是从基因与环境长期相互作用生物对环境的适应及进化过程。

在教学方法与教学手段方面。将原来单一的课堂教学，改革为广视野、多手段的教学：课堂教学、实验教学、视频影像欣赏、野外调查、生态案例剖析有机结合。面授部

分采用多媒体课件讲授，同时配合录像等多种形式进行。要求学生掌握生态学的基本理论和规律，主要生态系统的结构特点与功能。通过对生态案例的剖析和分析，了解目前我国和世界上的主要环境问题与生态问题。实验课教学，通过对个体生理生态和种群、群落和生态系统在不同空间尺度上的生态特征观察和参数测定等实验方法与手段的学习，着重掌握实验生态学的定量测定和系统分析方法。通过野外调查活动，不仅让学生学会野外生态调查的方法，提高野外工作能力，而且要了解生物对不同环境的生态适应、分布和环境对生物的影响。

本书由孙振钧、王冲主编，是在原中国农业大学教学用书《生态学基础》（李维炯，倪永珍·中国农业大学出版社，1996）和“生态学讲义”（孙振钧，2002）的基础上编写的。本书的出版得到北京市生态学重点学科建设项目（XK10019440）的资助。中国农业大学教务处处长吴文良教授亲自挂帅组织了本系列丛书的编委会。生态系的李季教授积极筹划和化学工业出版社的鼎力支持，在他们的努力和推动下本书才得以顺利编写和出版。在本书的编写和统稿过程中，中国农业大学生态专业的姚金城、张璇、卢绮妍、王一帆、张宁、阎纯浩、廖燕、李帅章等同志做了大量工作，生态系曹志平教授审阅了书稿，在此一一表示感谢！

尽管本书的编者一直从事生态学教学与研究，但对于我们来说要编写这样一本既反映生态科学基本原理和新进展又适用于高等院校实际的教材尚属首次。时间短，任务重，在编写和统稿过程中难免存在疏漏，敬请使用本书的教师、学生和科学工作者提出宝贵的修改建议。

编者

2007年5月

目 录

第 1 章 绪论	1
1.1 生态学的定义.....	1
1.2 生态学形成及发展.....	2
1.2.1 生态学萌芽期.....	2
1.2.2 生态学的形成期.....	3
1.2.3 现代生态学的发展期.....	5
1.2.4 现代生态学的发展趋势.....	9
1.3 生态学的研究对象和分支学科.....	10
1.3.1 生态学研究对象.....	11
1.3.2 生态学研究重点.....	12
1.3.3 生态学的分支学科.....	13
1.4 生态学的方法论.....	14
1.4.1 树立生态学的基本观念.....	14
1.4.2 掌握基本的研究方法.....	15
1.4.3 学会理论联系实际.....	16
思考题.....	16
参考文献.....	16
第 2 章 生物与环境	18
2.1 环境与生态因子.....	18
2.1.1 环境.....	18
2.1.2 生态因子.....	19
2.2 生态因子与生物体的相互作用.....	30
2.2.1 水的生态作用与生物适应.....	30
2.2.2 光的生态作用与生物适应.....	38
2.2.3 温度的生态作用与生物适应.....	45
2.2.4 土壤因素及其生态效应.....	50
2.2.5 生物在土壤形成中的作用.....	53
思考题.....	54
参考文献.....	54
第 3 章 种群生态学	55
3.1 种群及其基本特征.....	55
3.1.1 种群的概念.....	55
3.1.2 种群的特征.....	57

3.2 种群的动态	57
3.2.1 种群密度和分布	57
3.2.2 种群的统计学	58
3.2.3 种群数量动态的基本参数及其意义	61
3.2.4 生命表	65
3.3 种群的增长	68
3.3.1 种群内禀增长率	68
3.3.2 种群在无限环境中的指数式增长	69
3.3.3 种群在有限环境中的逻辑斯谛增长	71
3.3.4 实验种群和野外种群的证据	73
3.3.5 种群的数量变动	74
3.4 种群调节	78
3.4.1 种群调节与调节因素	78
3.4.2 内源性种群调节理论	79
3.4.3 外源性种群调节理论	81
3.5 种群行为	83
3.5.1 生殖行为	83
3.5.2 空间行为	84
3.5.3 社会行为	87
3.5.4 通讯行为	87
3.5.5 利他行为	89
3.6 种间关系	89
3.6.1 种间竞争	90
3.6.2 捕食作用	95
3.6.3 寄生作用	99
3.6.4 共生作用	101
3.7 种群的遗传进化与生存对策	101
3.7.1 种群的遗传进化	102
3.7.2 适合度	102
3.7.3 两种进化动力的比较	103
3.7.4 影响自然选择的生态因素	104
3.7.5 种群的适应对策	106
3.7.6 物种形成	109
思考题	111
参考文献	112
第4章 群落生态学	113
4.1 群落生态学概述	113
4.1.1 生物群落和群落生态学的概念	113

4.1.2	生物群落的基本特征	115
4.1.3	群落的命名	116
4.1.4	生物群落的性质	117
4.1.5	群落分布规律	118
4.2	群落的组成与结构	121
4.2.1	群落的组成	121
4.2.2	群落的结构	133
4.3	群落的动态	151
4.3.1	生物群落的内部动态	152
4.3.2	生物群落的演替	153
4.4	群落的分类与排序	166
4.4.1	群落的分类	166
4.4.2	群落排序	171
	思考题	176
	参考文献	176
第5章	生态系统生态学	177
5.1	生态系统概述	177
5.1.1	生态系统的基本概念与特征	177
5.1.2	生态系统的组成	180
5.1.3	生态系统的结构	182
5.1.4	生态系统的食物链 (food chain) 和食物网 (food web)	184
5.1.5	营养级与生态金字塔	186
5.1.6	生态效率	188
5.1.7	生态系统的反馈调节与生态平衡	189
5.2	生态系统的能量流动	191
5.2.1	生态系统中能量存在的形式	192
5.2.2	能量在生态系统中流动的特点	192
5.2.3	初级生产量和生物量的基本概念	193
5.2.4	生态系统中的次级生产	199
5.2.5	生态系统中的物质分解	202
5.2.6	生态系统的能流分析	208
5.3	生态系统物质循环	214
5.3.1	物质循环的几个基本概念	214
5.3.2	物质循环的一般特征	215
5.3.3	全球水循环	217
5.3.4	碳循环	220
5.3.5	氮循环	222
5.3.6	磷循环	226

5.3.7 硫循环	227
5.3.8 有毒物质的循环	229
5.3.9 放射性核素的循环	230
5.3.10 元素循环的相互作用	230
5.4 生态系统的信息传递	230
5.4.1 生态系统中信息的种类	230
5.4.2 生态系统中信息的特点	231
5.4.3 生态系统中的信息传递	232
5.4.4 生态系统信息传递在农业生态系统中的应用	234
5.5 地球上生态系统的主要类型及其分布	235
5.5.1 世界陆地生态系统的主要类型及其分布	235
5.5.2 湿地生态系统	247
5.5.3 水域生态系统	252
思考题	255
参考文献	256
第6章 景观生态学	257
6.1 景观生态学概述	257
6.1.1 景观和景观生态学	257
6.1.2 景观生态学的常用概念	259
6.1.3 景观生态学的理论基础及一般原理	261
6.2 景观的结构和功能	268
6.2.1 景观的结构	268
6.2.2 景观的功能	275
6.3 景观生态学的研究方法	278
6.3.1 景观指数	279
6.3.2 3S技术	280
6.3.3 景观格局分析	281
6.3.4 景观模型	283
6.3.5 古生态信息的获取	285
6.3.6 定位观测试验的网络研究	285
6.4 景观生态学的应用	286
6.4.1 景观生态设计	286
6.4.2 景观生态管理	287
6.4.3 景观生态学的重要应用领域	288
思考题	291
参考文献	291
第7章 全球生态学	292
7.1 全球生态学的概念	293

7.2 全球生态学的研究内容	296
7.2.1 全球气候变化	296
7.2.2 臭氧层破坏和损耗	301
7.2.3 土地利用和土地覆盖的变化	305
7.2.4 水资源研究	306
7.2.5 森林植被破坏	309
7.2.6 生物多样性减少	311
7.2.7 土地荒漠化	315
7.2.8 酸雨污染	317
7.3 我国的全球变化研究	321
7.3.1 我国在宏观范畴的气候——植被格局的演变上的研究进展	321
7.3.2 我国 LUCC 研究的现状与趋势	322
7.3.3 我国在全球变化对荒漠化进程影响研究上的进展	323
思考题	324
参考文献	324

第 1 章 绪 论

自 1866 年赫克尔 (Haeckel) 首次提出生态学这一概念以来, 生态学作为一门学科得到了前所未有的发展。生态学是研究生物有机体与其环境之间的相互关系的科学。生态学的研究对象很广, 从个体的分子一直到生物圈, 但生态学家特别感兴趣的是个体、种群、群落和生态系统四个层次。现代生态学的研究对象更进一步向微观与宏观两个方面发展, 如分子生态学、景观生态学和全球生态学。近几十年来, 生态学迅速发展的另一个非常重要的特征是应用生态学的发展。随着人们对人口、环境、资源等问题的普遍关注, 生态学的发展已经受到了世界各国人士的重视。生态学已经成为国内外大学许多相关专业的必修课程。

1.1 生态学的定义

生态学 (ecology) 这个名词出现在 19 世纪下半叶, 索瑞 (Henry Thoreau, 1858) 在书信中使用此词, 但未对其下具体定义。1866 年, 赫克尔 (Ernst Haeckel) 首先对生态学作了如下定义: 生态学是研究动物对有机环境和无机环境的全部关系的科学。这个定义强调的是相互关系, 或叫相互作用 (interaction), 即有机体与非生物环境 (光、温、水、土、营养物等理化因素) 相互作用, 和有机体之间的相互作用。有机体之间的相互作用又可分为同种生物之间和异种生物之间的相互作用, 或叫种内相互作用 (如种内竞争、领域行为等) 和种间相互作用 (如种间竞争、捕食、寄生和互利共生等)。

“ecology” 一词源于希腊文, 由词根 “oiko” 和 “logos” 演化而来, “oikos” 表示住所, “logos” 表示学问。因此, 从原意上讲, 生态学是研究生物 “住所” 的科学。此外, 值得一提的是 “ecology” 中的 “eco” 与经济学 (economy) 具有同一词根。经济学起初研究的是 “家庭管理”, 由此可以把生态学理解为有关生物的经济管理的科学, 《The Economy of Nature》(《自然的经济学》, Robert Ricklefs, 共 5 版, 第 5 版 2001 年出版) 就是一本很好的基础生态学教材。由此可见生态学的定义很广泛, 但不同学者对生态学有不同的定义。

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 “科学的自然史”; 认为生态学是研究生物 (包括动物和植物) 怎样生活和它们为什么按照自己的生活方式生活的科学。前苏联生态学家 Кашкаров (1945) 认为, 生态学研究的是 “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所指的各种适应性。这两个定义虽然指出了一些重要的生态学研究领域, 但与生物

猎知识的专著,如古罗马公元1世纪老普林尼的《博物志》、6世纪中国农学家贾思勰的《齐民要术》等均记述了素朴的生态学观点。迄今为止,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,依然是生态学研究的重要来源。

作为有文字记载的生态学思想萌芽,在我国和希腊的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。公元前200年《管子》“地员篇”已经认识到土壤的性质、地下水的质量和埋藏深度等条件,都会影响植物的生长,并记述了植物沿水分梯度的带状分布以及土地的合理利用。公元前100年前后,我国农历已确立了24节气,它反映了作物、昆虫等生物现象与气候之间的关系。这一时期还出现了记述鸟类生态的《禽经》,记述了不少动物行为。

在欧洲,早在公元前450年,古希腊的安比杜列斯(Empedocles)就注意到植物营养与环境的关系,亚里士多德(Aristotle, 384~322, B. C.)在他的《自然史》中,曾粗略描述动物的不同类型的栖居地,还按动物活动的环境类型将其分为陆栖和水栖两类,按其食性分为肉食、草食、杂食和特殊食性等类。亚里士多德的学生,古希腊著名学者获奥弗拉斯图斯(Theophrastus, 370~285, B. C.)在其著作《植物群落》中曾经根据植物与环境的关系来区分不同树木类型,并注意到动物色泽变化是对环境的适应。但上述古籍中没有生态学这一名词,那时也不可能使生态学发展成为独立的科学。

1.2.2 生态学的形成期

公元16世纪到20世纪50年代是生态学的形成期。曾被推举为第一个现代化学家的Boyle,在1670年以蛙、猫、蛇和无脊椎动物为试验材料,研究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以其《昆虫自然史》著述,收集了许多昆虫生态学资料,探讨了有关积温与昆虫发育生理的关系,成为昆虫生态学的先驱。瑞典博物学家林奈(C. Linnaeus, 1707~1778)将生物划分为植物界和动物界,并首先把物候学、生态学和地理学观点结合起来,综合描述外界环境条件对动物和植物的影响。法国博物学家布丰(Buffon, 1708~1788)在其44卷《生命律》中强调生物变异基于环境的影响,对近代动物生态学的发展具有重要影响。另一方面,马尔萨斯于1798年发表的《人口论》一书造成了广泛的影响。费尔许尔斯特1833年以其著名的逻辑斯谛曲线描述人口增长速度与人口密度的关系,把数学分析方法引入生态学。19世纪后期开展的对植物群落的定量描述也已经以统计学原理为基础。1859年达尔文在《物种起源》一书中提出自然选择学说,强调生物进化是生物与环境交互作用的产物,引起了人们对生物与环境的相互关系的重视,更促进了生态学的发展。

1807年德国植物学家洪堡(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,并结合气候因子和地理因子描述了物种的分布规律,其研究成就是他成为植物地理学和植物群落学的创始人。1877年德国的

Mobius 创立生物群落 (biocoenose) 概念。1890 年 Merriam 首创生命带 (life zone) 假说。1896 年 Schroter 始创个体生态学 (autoecology) 和群体生态学 (synecology) 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》, 1925 年美国学者洛卡特 (Lotka) 提出种群增长数学模型。Elton (1927) 在其著作《动物生态学》中提出了食物链、数量金字塔、生态位等生态学的经典概念。美国谢尔福德 (Schelford) 发表的《实验室和野外生态学》(1929) 和《生物生态学》(1939), Chapman (1931) 发表了以昆虫为重点的《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做出了重要贡献。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 1949 年美国的 Allee、Emerson 等合写的《动物生态学原理》面世, 才标志着动物生态学进入成熟期。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。

动物生态学在 20 世纪 50 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。20 世纪 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 Andre-wartha 和 Birch; 此外, 也有折中的, 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 20 世纪 50 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。

如果说从个体生态的观察研究转向群体生态的研究是生态学发展的第一步, 那么生态学第二步的重大发展就是生态系统研究的开展。生态统一一词首先由 Tansley 在 1935 年提出的, 其强调了生物和环境是不可分割的整体; 强调了生态系统内生物成分和非生物成分在功能上的统一, 把生物成分和非生物成分当作一个统一的自然实体, 这个自然实体——生态系统就是生态学的功能单位。Elton (1927) 强调了食物链的问题, 德国的 Thienemann (1939) 指出了生产者、消费者和分解者的关系; 20 世纪 40 年代, 美国的 Birge 和 Juday 通过对湖泊能量收支的研究, 发展了初级生产的概念, 开创了生态学营养动态研究的先河; 1942 年美国学者林德曼 (Lindemann) 发表的《生态学的营养动态》一文, 强调了生态系统的能量流动等。之后, 热力学和经济学的概念渗透到生态学理论体系中, 信息论、控制论、系