

21  
世纪

高等专科 学校园林专业适用教材  
高等职业



# 园林生态学

唐文跃 李 晔◎编著

YUANLIN  
SHENGTAI XUE



中国科学技术出版社  
CHINA SCIENCE AND TECHNOLOGY PRESS

21 世纪 高等 专科 学校 园林 专业 适用 教材

# 园 林 生 态 学

唐文跃 李 晔 编著

中国科学技术出版社

CHINA SCIENCE AND TECHNOLOGY PRESS

· 北 京 ·

BEIJING

## 图书在版编目 (CIP) 数据

园林生态学/唐文跃, 李晔编著. —北京:  
中国科学技术出版社, 2006

21 世纪高等专科学校园林专业适用教材

ISBN 7-5046-4031-X

I. 园... II. ①唐...②李... III. 园林植物 -  
植物生态学 - 高等学校 - 教材 IV. S688.01

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 037827 号

自 2006 年 4 月起本社图书封面均贴有防伪标志, 未贴防伪标志的为盗版图书。

### 中国科学技术出版社出版

北京市海淀区中关村南大街 16 号 邮政编码: 100081

电话: 010-62103210 传真: 010-62183872

<http://www.kjpbooks.com.cn>

科学普及出版社发行部发行

北京迪鑫印刷厂印刷

\*

开本: 787 毫米 × 1092 毫米 1/16 印张: 14 字数: 260 千字

2006 年 1 月第 1 版 2006 年 9 月第 2 次印刷

印数: 3501 - 6500 册 定价: 24.60 元

(凡购买本社的图书, 如有缺页、倒页、

脱页者, 本社发行部负责调换)

# 编委会

主 编 唐文跃 李 晔

编 委 (按姓氏笔画排序)

艾育红 占 佳 伍艳玮 李 晔

辛洪芹 陈 英 胡尚平 唐文跃

郭 露 蔡军火 魏绪英

责任编辑 孙卫华

责任印制 安利平

责任校对 林 华

封面设计 泰美出版物视觉策划中心

# 内 容 提 要

全书共十章，系统阐述了生态学基本原理与基本规律，园林植物与光、温度、水分、大气、土壤、生物等生态因子之间的生态关系，生态系统与生态平衡、生态学原理在园林中的应用、园林生态设计思想的发展等内容。注重生态学基础理论的介绍和理论知识的实际应用是本书一大特色。在阐述生态学基础知识和基本原理时，书中大多以园林植物为例，并与园林规划建设实践相结合，以帮助读者更深入地理解和掌握生态学理论知识在园林规划建设中的实际应用。本书可作为高职和高等专科学校园林专业教材和其他相关专业选修课教材，也可作为园林行业职业技术培训教材及广大园林爱好者自学用书。

# 前 言

大地园林化与城市园林化是改善人居环境的重要举措。生态环境的治理与保护是园林规划建设的基本目标之一。新时期的园林工作对从业人员提出了更高的要求：既要掌握生态学理论知识，又要懂得理论知识的实际运用；既要了解园林与城市生态中存在的问题，又要掌握解决问题的生态学方法；既要贯彻以人为本的园林规划设计先进理念，又要了解中国的国情。本书的教学有助于学生全面掌握生态学基础知识，了解生态环境的现状以及改善生态环境的园林规划建设方法，对学生理论水平、培养学生运用知识解决实际问题的能力有较大的帮助。

本书对生态学基础知识进行了系统介绍，同时突出园林植物、园林生态、城市生态及园林生态规划设计等内容，以增强其针对性与应用性。内容体系的安排在满足高职和高专学生掌握基础知识的同时，恰当地增加和加深了相关知识点，以拓展学生的知识面，满足不同层次的教学要求。

本书江西财经大学、江西农业大学和南昌理工学院的相关专业人员共同完成。第一章（李晔），第二章（魏绪英、辛洪芹），第三章（李晔），第四章（艾育红、蔡军火），第五章（艾育红、占佳），第六章（郭露、胡尚平），第七章（陈英），第八章（伍艳玮），第九章（唐文跃、占佳），第十章（郭露、唐文跃）。全书由唐文跃统稿，辛洪芹、唐文跃审定。

本书的适用范围及教学内容可参考下表：

章节	一	二	三	四	五	六	七	八	九	十
五年制	全部	全部	全部	全部	全部	全部	全部	全部	全部	全部
三年制	全部	全部	全部	1、2、 4节	1、2、 4节	1、2 节	1、2 节	全部	全部	全部

各位专家学者的研究成果是编写本书的前提与基础。本书在编写过程中参考了大量生态学的相关教材，还参考了国内外有关著作、论文，汲取了一些最新研究成果，未能一一注明，敬请谅解，谨向有关专家、学者及研究机构深表谢意！

编者  
2005年3月

# 目 录

<b>第一章 生态学概述</b> .....	( 1 )
第一节 生态学发展简史 .....	( 1 )
第二节 生态因子及其作用 .....	( 5 )
第三节 生态学科分支与研究方法 .....	( 9 )
<b>第二章 光因子的生态作用</b> .....	( 14 )
第一节 光的性质及其变化 .....	( 14 )
第二节 光对植物的生态作用 .....	( 18 )
<b>第三章 温度因子的生态作用</b> .....	( 29 )
第一节 温度及其变化规律 .....	( 29 )
第二节 温度对植物的生态作用 .....	( 32 )
第三节 极端温度对植物的生态作用 .....	( 39 )
第四节 温度对植物分布的影响 .....	( 44 )
第五节 温度与植物景观 .....	( 48 )
<b>第四章 水分因子的生态作用</b> .....	( 53 )
第一节 水及其变化规律 .....	( 53 )
第二节 水对植物的生态作用 .....	( 58 )
第三节 旱涝对植物的危害及植物的抗性 .....	( 68 )
第四节 水分与植物景观 .....	( 74 )
<b>第五章 大气因子的生态作用</b> .....	( 78 )
第一节 空气成分及其生态作用 .....	( 78 )
第二节 大气污染对植物的危害 .....	( 81 )
第三节 植物对大气的净化作用 .....	( 91 )
第四节 风的生态作用与防风林 .....	( 97 )



---

---

<b>第六章 土壤因子的生态作用</b> .....	(104)
第一节 土壤性质 .....	(104)
第二节 土壤的类型 .....	(113)
第三节 土壤污染与植物 .....	(116)
<b>第七章 生物多样性与生物入侵</b> .....	(121)
第一节 种群与群落 .....	(121)
第二节 生物多样性 .....	(132)
第三节 生物入侵 .....	(136)
<b>第八章 生态系统与生态平衡</b> .....	(144)
第一节 生态系统的概念与组成 .....	(144)
第二节 生态系统的结构与功能 .....	(149)
第三节 生态系统的演化 .....	(167)
第四节 生态平衡 .....	(172)
<b>第九章 生态学原理在园林中的应用</b> .....	(180)
第一节 园林植物的生态配置 .....	(180)
第二节 生态园林 .....	(185)
第三节 城市生态园林建设 .....	(190)
<b>第十章 园林生态设计思想的发展</b> .....	(199)
第一节 古代园林生态设计思想 .....	(199)
第二节 近代园林生态设计思想 .....	(205)
第三节 现代园林生态设计思想 .....	(207)
<b>习题参考答案</b> .....	(213)
<b>参考文献</b> .....	(215)

# 第一章 生态学概述

## 第一节 生态学发展简史

### 一、生态学的定义

生态学 (Ecology) 是研究生物及环境间相互关系的科学。作为一个学科名词, 是由德国生物学家 Ernst Haeckel 1866 年在其所著的《普通生物形态学》(Generelle Morphologieder Organismen) 一书中创立的。经过 140 多年的曲折发展历程, 生态学从生物学的一个分支学科发展成为一门综合性科学。

生态学 (Ecology) 一词源于希腊文, 由词根“oikos”和“logos”演化而来, 其意为“住所”或“栖息地”, “logos”表示“科学”, 从字面上讲, 生态学是关于居住环境的科学。此外, 生态学与经济学 (Economics) 为同一词源, 所以有人把生态学也称做自然经济学。美国 R. E. Richlefs 写过一本《自然经济》(The Economy of Nature, 1976), 副标题是“基础生态学教本”。H. Haeckel 在 1870 年详细解释了 1866 年提出的这一术语: “我们把生态学理解为与自然界经济有关的知识, 即研究动物和植物与它们的无机和有机环境之间的全部关系的科学, 是对 Darwin 所称的生存竞争条件的那种复杂的相互关系的研究。”

一些著名生态学家曾对生态学下过定义, 如: 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); 澳大利亚生态学家 Andrewartha (1945) 认为, 生态学是“研究有机体的分布和多度的科学”; 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结构和功能的科学; 我国著名生态学家马世骏认为, 生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。

生态学的概念及内涵是随着人与自然和社会的发展而不断发展的, 在不同的发展阶段所强调的重点和领域会有所不同。在人类历史早期, 朴素简单的生态学思想就已经产生了。Aristotle、管子等中外科学家的早期文献中, 都包含了大量生态学思想。第二次世界大战后, 生态学的内涵和外延又有了很大的变化, 特别是随着科学技术的进步和人类活动强度的激增, 人与自然的协调发展遭到了严重的破坏, 人类的生存面临着严峻的挑战。为了解决这些问题, 生态学正向生物学、经济学、社会学、环境科学等学科不断的渗透, 成为这些学科的宏观科学理

念。因此,结合当今生态学的发展动态,生态学可以定义为:研究生物和人与环境之间的相互关系,研究自然生态系统和人类生态系统的结构、功能及过程的一门多学科交叉的综合性学科。

## 二、生态学的研究对象

生态学的研究对象并不是一成不变的,它是随着生态学的发展不断演变的。它所研究的往往是当时人类所面临亟待解决的与生存相关的环境问题。传统的经典生态学是以个体、种群、群落等不同的生命体系为研究对象。近代生态学存在着向微观和宏观两个相反方向发展的趋势:一方面是从群体、个体、细胞水平向细胞器、亚细胞器、分子的水平发展;另一方面是从群体发展到生态系统。现代生态学的研究重点在于生态系统中各个组成成分的相互联系。而近年来,随着研究水平的深入,分子生态学、微生态学获得了蓬勃的发展,标志着生态学已进入分子、基因等个体以下层次的研究水平;另外,随着生态学在实践中的广泛应用,它已经扩展到社会经济的诸多领域,从而产生了人类生态学、全球生态学、生态经济学、生态伦理学等分支学科。当前,生态学发展的主流是研究不同类型生态系统的组成、属性、结构、功能、生态学过程及调控,更加突出了人类活动和经济活动在生态学研究中的地位。生态学已从原本生物学的一个分支学科,发展成为环境科学研究的焦点,并逐渐变为受人瞩目、多学科交叉的综合性学科。

## 三、生态学的发展简史

生态学的发展大致可以分成四个阶段。

### 1. 生态学的萌芽时期(公元前5世纪~公元16世纪)

在人类文明的早期,为了生存的需要,人们不得不对其赖以生存的动物、植物的生活习性以及自然环境进行观察和思考。在与自然界的长期交往及生产实践过程中,人类逐渐积累起了丰富的生态学知识。大约从公元前5世纪开始一直到公元16世纪欧洲文艺复兴这段漫长的时期,被称为生态学的萌芽时期。在古希腊和我国古代的一些著作中已经体现出朦胧的生态学思想。在我国古代,《诗经》(公元前5世纪)中就记载了动物之间的相互关系,如“维鵲有巢,维鸠居之”描述的就是鸠巢的寄生现象;《尔雅》(公元前3世纪)一书中就有草、木两章,记载了176种木本植物和50多种草本植物的形态与生态环境;《管子·地员篇》(公元前200年)专门论及水土和植物,记述了植物沿水分梯度的带状分布以及土地的合理利用;而公元前100年前后的秦汉时期,我国农历就已经确定了二十四节气,它反映了农作物、昆虫与环境的关系。而在古希腊,Aristotle(公元前384年~公元前322年)在《自然史》一书中描述了不同动植物的生态

类型,如动物可分为水栖和陆栖,肉食、草食、杂食等,以及植物生长与气候和地理环境的关系;Theophrastus(公元前370~公元前285)在《植物的群落》一书中,阐述了陆地及水域中植物群落及植物类型与环境的关系,不但注意到气候、土壤与植被生长和病害的关系,同时注意到了不同地区植物群落的差异。正是这些朴素的思想,为生态学的诞生及发展奠定了良好的基础。

## 2. 生态学的诞生及发展时期(公元16世纪~19世纪末)

公元16世纪至19世纪末是生态学的诞生及发展时期。在这段时期,生态学开始作为一门学科出现,其研究主要侧重于从个体和群体两个方面研究生物与环境的关系。曾被誉为第一个现代化学家的R. Boyle,他以小白鼠、猫、鸟、蛙、蛇和无脊椎动物为研究对象,在1670年发表了大气压对动物的影响效应,标志着动物生理生态学研究的开端。法国昆虫学家Reaumur于1735年在其《昆虫自然史》中,记述了许多昆虫生态学资料,因而成为研究昆虫积温现象的先驱。Buffon在1749~1769年期间描述了生物与环境的关系,认为动物的习性与对环境的适应有关。1798年,T. Malthus在《人口论》中论述了生物与食物的关系。德国著名学者A. Humboldt在收集了大量的植物标本和资料后,于1807年在其《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,从而奠定了植物地理学的基础。1840年,B. J. Liebig提出了植物营养的最小因子定律。1844年,植物学家Gasparin确定了植物发育的起点温度。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。1859年,C. Darwin在《物种起源》中提出生物进化论,对生物与环境的关系做了深入探讨。直至1866年,H. Haeckel才首次提出了生态学定义,标志着生态学的诞生。1877年,德国学者Möbius创立了“生物群落”概念。1890年Merriam首次提出“生命带”假说。1895年丹麦哥本哈根大学的E. Warming的《以植物生态地理学为基础的植物分布学》(1909年出英文版,改名为《植物生态学》)和1898年德国波恩大学A. F. W. Schimper的《植物地理学》这两部具有划时代意义的巨著,全面总结了19世纪末以前植物生态学的研究成果,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。通过诸多科学家的共同努力研究,到19世纪末,生态学已正式成为一门独立的学科。

## 3. 生态学的巩固时期(公元20世纪初~20世纪60年代)

20世纪初至20世纪60年代是生态学的巩固时期。在这一时期,植物和动物生态学得到了长足的发展,有关生态学的学术著作数量激增,生态学发展达到一个高峰。在植物生态学方面,1901年,芝加哥大学的Cowles对植物群落做了大量研究,成为美国生态学知识的启蒙者;1903年,G. Klebs出版了《随人意的植物发育的改变》;1904年,F. E. Clements出版了《植物的结构与发展》;1908

年 B. H. Sukachev 的《植物群落学》；1911 年 A. G. Tansley 的《英国的植被类型》；1921 年 Du Rietz 的《近代植物社会学方法论基础》；1928 年 Braun-Blanquet 的《植物社会学》；1929 年 J. E. Weaver 的《植物生态学》等。在动物生态学方面，V. E. Shelford 在 1907 ~ 1951 年间对动物群落做了大量研究，并于 1929 年和 1931 年相继出版了《实验室及野外生态学》和《温带美洲的动物群落》；1913 年 Adams 出版了《动物生态学的研究指南》；C. Elton 在 1917 年和 1933 年先后出版了两本《动物生态学》；1925 年 A. J. Lotka 将统计学引入生态学，提出了有关种群增长的数学模型；此外还有 1931 年 R. N. Chapman 的《动物生态学》；1937 年费鸿年的《动物生态学纲要》；1945 年 Kawkapob 的《动物生态学基础》等等；特别是 1949 年 W. C. Allee 等合著的《动物生态学原理》被认为是动物生态学进入了成熟时期的标志。

这一时期，还出现了多个研究重点不同的学派：以群落分析为特征的北欧学派、以植物区系为中心的法瑞学派、以植物演替为中心的英美学派、以植物群落和植被为中心的前苏联学派。这些学派的产生有其自然条件和社会条件的原因，同时也表明这一时期生态学发展的速度之快、范围之广。

#### 4. 现代生态学发展时期（公元 20 世纪 60 年代至今）

20 世纪 60 年代以来，生态学进入现代发展时期。这一方面是因为生态学自身的学科积累已经到了了一定的程度，形成了自己独特的理论体系和方法论；另一方面是分析测试技术、电子计算机技术、遥感技术和地理信息系统技术的发展，为现代生态学的发展提供了物质基础和技术条件。此外，人类对生物圈的影响和干扰也在不断加强，人类与自然环境之间的矛盾日益突出，全世界面临着能源短缺、资源枯竭、粮食危机、环境退化、生态失衡六大全球性问题的挑战，迫切需要解决自然生态系统的自我调节、社会的持续发展及人类生存等重大问题，这也促进了生态学的发展。这一阶段，生态学的理论研究和实践应用也达到了新的高度，为解决人类面临的实际问题做了许多有益的尝试。例如，1964 ~ 1974 年世界科协发动的“国际生物学研究计划”（International Biological Program, IBP），主要研究自然生态系统结构、功能和生产力等；1972 年联合国教科文组织主持成立了“人与生物圈计划”（Man and the Biosphere Program, MAB），主要研究人类各种活动对生物圈各类生态系统的影响；1986 年的“国际地圈——生物圈计划”（International Geosphere-Biosphere Program, IGBP），目的在于了解控制整个地球生态系统的物理、化学和生物学作用过程以及人类活动对上述基本过程、变化的影响等。目前，生态学不再局限于生物学的范畴，已经渗透到社会的各个领域，成为当今最重要的学科之一。

## 第二节 生态因子及其作用

### 一、生态因子的概念

生态因子 (ecological factors) 是指环境中对生物生长、发育、生殖、行为和分布有直接或间接影响的环境要素。例如, 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, 有时又称为为生物的生存条件。所有生态因子构成生物的生态环境 (ecological environment)。具体的生物个体和群体生活地段上的生态环境称为生境 (habitat), 其中包括生物本身对环境的影响。

### 二、生态因子的类型

生态因子存在于任何一种生物的生存环境之中, 它们在性质、特征和强度等方面各不相同。不同的生态学家对生态因子也有不同的分类方法。史密斯 (Smith, 1935) 根据环境因子作用大小与生物数量的相互关系, 将生态因子分为密度制约因子 (density dependent factor) 和非密度制约因子 (density independent factor)。前苏联学者蒙恰斯基 (1958) 根据生态因子的稳定性程度, 把生态因子分为: 稳定因子 (包括地心引力、地磁、太阳辐射常数等终年恒定因子, 其作用主要是决定生物的分布) 和变动因子 (包括周期变动因子和非周期变动因子)。按照传统的做法, 可以把生态因子分成两类、六个基本类型 (表 1-1)。

表 1-1 生态因子分类

基 本 类 型	
非生物因子 (abiotic factors)	气候因子: 光、温度、降水、风等 土壤因子: 土壤的物理性质、化学性质等 地形因子: 海拔高度、坡度、坡向等
生物因子 (biotic factors)	植物因子: 植物共生、寄生、附生等关系 动物因子: 摄食、传粉、践踏等 人为因子: 垦殖、放牧、采伐等

(改编自柳劲松等编, 《环境生态学基础》, 2003)

对生态因子进行分类只是为了研究方便。实际上, 各种生态因子之间并不是孤立的, 它们发挥作用时都不是单独的, 而是相互联系、共同对生物产生影响。

因此,在进行生态因子分析时,不能只片面地注意某一生态因子,而忽略了其他因子。此外,还应当注意生物和环境之间是相互影响的。一方面,生态因子能够影响生物体的生存和生活,另一方面,生物体的生活也能改变生态因子的状况。例如,一块土地生长了树木,改变了水、热条件,而动植物残体分解后加入了土壤,从而使环境条件发生了很大变化。

### 三、生态因子作用的基本特征

#### 1. 综合作用

任何环境中的各种生态因子都不是孤立存在的,而是彼此联系、互相促进、相互制约。任何一个单因子的变化,必将引起其他因子不同程度的变化及其反作用。例如,光和温度的关系密不可分,温度的高低不仅影响空气的温度和湿度,同时也会影响土壤的温度、湿度的变化。生物对某一个极限因子的耐受度,会因其他因子的改变而变化,所以生态因子对生物的作用不是单一的而是综合的,如温度是一两年生植物春化阶段中起决定作用的因子,但是也只能在适度的湿度和良好的通气条件下才能发挥作用。如果空气不足、湿度不适,萌发的种子仍不能通过春化阶段。

#### 2. 主导因子作用

组成生态环境的所有生态因子,都是植物生活所必需的,但在一定条件下,其中必有一个生态因子起决定性作用,该因子即为主导因子。主导因子发生变化会引起其他因子也发生变化。例如,以土壤为主导因子,可将植物分成多种生态类型,有喜钙植物、嫌钙植物、盐生植物、沙生植物;以生物为主导因子,表现在动物食性方面可分为草食动物、肉食动物、腐食动物、杂食动物等。又如,光合作用时,光强是主导因子,温度和二氧化碳为次要因子;春化作用时,温度为主导因子,湿度和通气条件是次要因子。

#### 3. 不可代替性和补偿作用

环境中各种生态因子对生物的作用虽然不尽相同,但都各具有重要性,尤其是作为主导作用的因子,如果缺少,便会影响生物的正常生长发育,甚至造成其生病或死亡。所以,从总体上说生态因子是不可代替的,但是局部是能补偿的。例如,同样的光合强度既可以发生于强光照与稀二氧化碳的配合条件下,又出现于弱光照与浓二氧化碳的配合条件下。虽然所有必需的生存条件皆不可缺失和不可全部代替,但此处却表现出它们之间存在着部分补偿作用,即光和二氧化碳一方的强化补偿了另一方的不足。又如,山东半岛的山地引种杉木,那里的温度与南方杉木产区相差虽很大,但由于降水量和湿度条件较好,起到补偿作用,使得引种杉木成功。生态因子的补偿作用只能在一定范围内作部分补偿,而不能以一

个因子代替另一个因子，且因子之间的补偿作用也不是经常存在的。

#### 4. 直接作用和间接作用

生态因子对植物的作用，有的是直接的，有的是间接的。区分生态因子的直接作用和间接作用对认识生物的生长、发育、繁殖及分布都很重要。环境中的地形因子，其起伏程度、坡向、坡度、海拔高度及经纬度等对生物的作用不是直接的，但它们能影响光照、温度、雨水等因子的分布，因而对生物产生间接作用，这些地方的光照、温度、水分状况则对生物类型、生长和分布起直接的作用。

#### 5. 阶段性作用

由于生物生长发育不同阶段对环境因子的需求不同，因此因子对生物的作用也具有阶段性。一般植物种子的忍耐力较强，而大多数植物的花对寒冷最为敏感。例如，欧洲槭树幼苗的根系在冬天遇到低于 $-8^{\circ}\text{C}$ 的土壤温度便受害，但地上的顶芽受害的气温为 $-26^{\circ}\text{C}$ ，侧芽为 $-31^{\circ}\text{C}$ ，根茎位于地表附近，受害温度为 $-16^{\circ}\text{C}$ 。而有些鱼类也不是终生都定居在某一环境中，根据其生活史的各个不同阶段，对生存条件有不同的要求。例如，鱼类的洄游，大马哈鱼生活在海洋中，生殖季节就成群结队洄游到淡水河流中产卵，而鳗鲡则在淡水中生活，洄游到海洋中去生殖。

## 四、生态因子的限制性作用

### 1. 利比希最小因子定律

1840年，德国农业化学家利比希（J. Liebig）在研究各种生态因子对作物生长的作用时发现作物的产量往往不是受其大量需要的营养物质所制约（如二氧化碳和水，因为这些营养物质在周围环境中的贮存量是很丰富的），而是取决于那些在土壤中较为稀少，而且又是植物所需要的营养物质，如硼、镁、铁、磷等。因此，利比希得出一个结论，即“植物的生长取决于环境中那些处于最小量状态的营养物质”。进一步的研究表明，利比希所提出的理论也同样适用于其他生物种类或生态因子，因此利比希的理论被称为最小因子定律（law of minimum）。该定律的基本内容是：任何特定因子的存在量低于某种生物的最小需要量，是决定该物种生存或分布的根本因素。E. P. Odum认为，利比希定律只有在环境条件处于严格稳定的状态下，即在物质和能量的输入和输出处于平衡状态时才能应用，如果稳定状态受到破坏，各种营养物质的存在量或需要量都在不断的变化，这时就没有最小成分可言；另外，还应注意因子之间的相互作用，当一个特定因子处于最小量时，其他处于高浓度或过量状态的物质可能起着补偿作用。

### 2. 谢尔福德耐性定律

1913年，美国生态学家谢尔福德（V. E. Shelford）在研究后指出，生物的存在



在与繁殖，要依赖于某种综合环境因子的存在，只要其中一项因子的量（或质）不足或过多，超过了某种生物的耐性限度，则使该物种不能生存，甚至灭绝。这一概念被称为 Shelford 耐性定律（Shelford's law of tolerance）（图 1-1）。例如，玉米生长发育所需的温度最低不能低于 9.4℃，最高不能超过 46.1℃，耐受限度为 9.4~46.1℃。这说明，生物的耐性会因发育时期、季节、环境条件的不同而变化，当一种生长旺盛时，会提高对一些因子的耐性限度；相反，当遇到不利因子影响它的生长发育时，也会降低对其他因子的耐性限度。

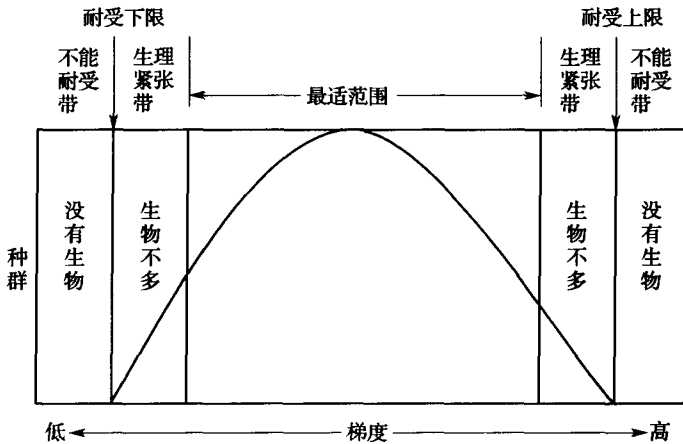


图 1-1 Shelford 耐性定律

### 3. 限制因子

通常把利比希最小因子定律和谢尔福德耐性定律结合起来应用，更具有现实意义。这两个法则的结合便产生了“限制因子”（limiting factory）的概念，这个概念的含义是：生物的生存和繁殖依赖于各种生态因子的综合作用，但是其中必有一种和少数几种因子是限制生物生存和繁殖的关键性因子，这些关键性因子就是所谓的限制因子。任何一种生态因子只要接近或超过生物的耐受范围，它就会成为这种生物的限制因子。

如果一种生物对某一生态因子的耐受范围很广，而且这种因子又非常稳定，那么这种因子就不太可能成为限制因子；相反，如果一种生物对某一生态因子的耐受范围很窄，而且这种因子又易于变化，那么这种因子就特别值得详细研究，因为它很可能就是一种限制因子。例如，氧气对陆生动物来说，数量多，含量稳定而且容易得到，因此一般不会成为限制因子（寄生生物，土壤生物和高山生物除外），但是氧气在水体中的含量是有限的，而且经常发生波动，因此常常成为水生生物的限制因子。