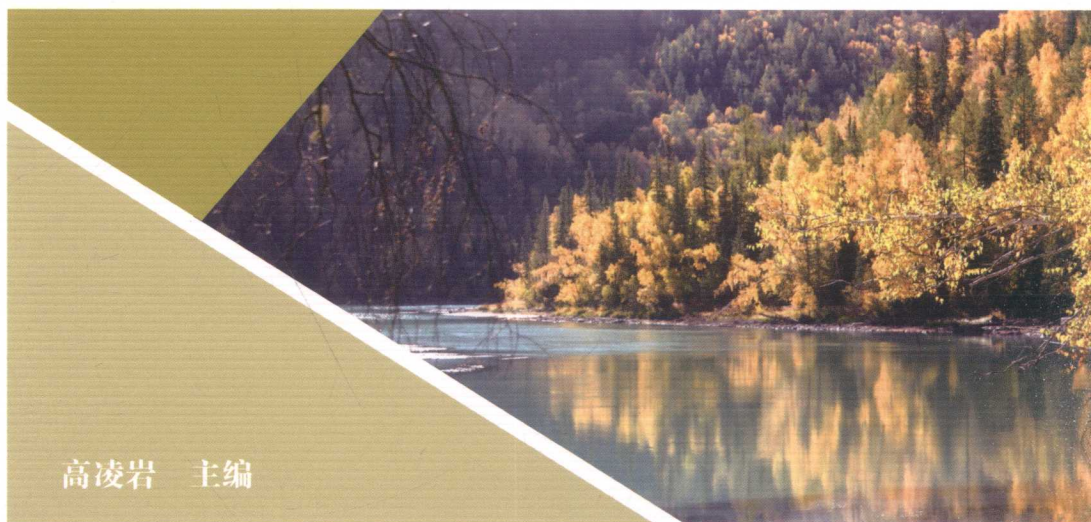


普通生态学



高凌岩 主编

PUTONG SHENGTAIXUE

中国环境出版社

普通高等教育“十三五”规划教材

普通生态学

高凌岩 主编

中国环境出版社·北京

图书在版编目 (CIP) 数据

普通生态学/高凌岩主编. —北京: 中国环境出版社,
2016.9
普通高等教育“十三五”规划教材
ISBN 978-7-5111-2913-0

I. ①普… II. ①高… III. ①生态学—高等学校—教材
IV. ①Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 229639 号

出版人 王新程
责任编辑 宾银平
责任校对 尹芳
封面设计 彭杉

出版发行 中国环境出版社
(100062 北京市东城区广渠门内大街 16 号)
网 址: <http://www.cesp.com.cn>
电子邮箱: bjgl@cesp.com.cn
联系电话: 010-67112765 (编辑管理部)
010-67113412 (教材图书出版中心)
发行热线: 010-67125803, 010-67113405 (传真)

印 刷 北京中科印刷有限公司
经 销 各地新华书店
版 次 2016 年 9 月第 1 版
印 次 2016 年 9 月第 1 次印刷
开 本 787×1092 1/16
印 张 15.75
字 数 390 千字
定 价 39.00 元

【版权所有。未经许可, 请勿翻印、转载, 违者必究。】
如有缺页、破损、倒装等印装质量问题, 请寄回本社更换

前 言

人类曾一度自诩为万物之灵，无所不能。但是，随着人口膨胀、环境污染、粮食短缺、能源危机、资源枯竭、生态环境恶化等威胁人类生存发展问题的日益严重，人类不得不重新审视自身与自然之间的关系，检讨人类自身原有的思维方式、发展模式、生产及消费方式、意识形态、道德观、发展观等。从 20 世纪 60 年代以来，生态学已经从科学家的书斋走向了新闻工作者、政治家，走向了每一个普通百姓。到目前为止，还很少有自然或社会科学的分支学科像生态学一样，在如此广泛的时空尺度上与人类的生存发展和日常生活有如此密切的关系。生态学发展到今天，已不仅仅是揭示生物与环境相互关系的一门自然科学的分支学科，生态学已经成为指导人类行为准则的哲学。

生态学从 1895 年的学科建立到今天，经历了一百多年的历史变迁，其内涵到外延都发生了巨大的变化，而使现代生态学派生出很多的分支学科。本教材是经典生态学，宗旨为在 40~60 个学时内完成经典生态学的个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学的理论内容，同时将应用生态学的内容融入每个章节以保证未来的政治家、科学家和普通的建设者在最短的时间内掌握生态学的基本知识和基本原理，从而指导其行为。景观生态学是生态学新的增长点，事实上景观生态学是研究生态学的宏观方法而并非原理，本书在绪论中介绍了其核心的研究方法：本底、斑块和廊，并且应用于群落的水平结构的层次上。

由于作者知识水平所限，难免有许多不足之处，但是全书由单人完成，故此连贯性和统一性较好。敬请有关专家和广大读者把本书的优点告诉大家，把本书的缺点告诉作者。谢谢！

作者

2016 年 8 月于呼和浩特

目 录

第一章 绪 论.....	1
第一节 生态学的定义.....	1
第二节 生态学的发展简史.....	2
第三节 生态学的分支学科及其与其他学科的关系.....	7
第四节 生态学的研究方法.....	9
第五节 现代生态学的延展.....	10
思考题.....	12
主要参考文献.....	12
第二章 个体生态学.....	14
第一节 生物环境与生态因子.....	14
第二节 生物与光因子的生态关系.....	19
第三节 生物与温度因子的生态关系.....	28
第四节 生物与水因子的生态关系.....	37
第五节 生物与大气因子的生态关系.....	46
第六节 生物与土壤因子的生态关系.....	57
第七节 生物的生态适应.....	71
第八节 生物与环境关系的基本原理.....	78
思考题.....	88
主要参考文献.....	89
第三章 种群生态学.....	91
第一节 种群及其一般特征.....	91
第二节 种群增长模型.....	102
第三节 种群的进化与选择.....	111
第四节 种内关系和联种群.....	115
第五节 种间关系.....	120
思考题.....	134

主要参考文献	135
第四章 生物群落学	136
第一节 生物群落的特征	137
第二节 群落的外貌和结构及其影响因素	149
第三节 群落的演替	167
第四节 生物群落的分类与排序	179
第五节 植被分布的地带性规律	187
第六节 我国植被分区	195
思考题	207
主要参考文献	208
第五章 生态系统生态学	209
第一节 生态系统的基本特征	209
第二节 生态系统中的能量流动	219
第三节 生态系统中的物质循环	226
第四节 生态系统的发展与进化	238
思考题	245
主要参考文献	245

第一章 绪 论

本章介绍了生态学的基本概念、现代生态学的外延和经典生态学的内涵，生态学的发展经历和发展趋势，生态学的分支学科和生态学的研究方法，生态学研究的区域特点和文化、历史及其他各个方面对生态学各个发展时期的影响。通过学习，重点掌握生态学研究的基本内容、生态学研究的主要思想体系、现代生态学的技术概况。

第一节 生态学的定义

生态学 (Ecology) 一词源于希腊文，由词根“oikos”和“logos”演化而来，“oikos”是希腊文“家”的词根，生态学意为生物与其周围住地环境的关系，“logos”是学说的词根，生态学意为研究生物与其周围住地环境的关系。1866年，德国著名动物学家 Ernst Haeckel (郝克尔) 在他的一部名为《普通生物形态学：基于达尔文进化论的器官形成科学的共同特征》(*Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundlege der Organischen Formen Wissenschaft Begrundet durch die von Darwin Reformirte Descendenz Theorie*) 的著作中首次使用了生态学这一名词，并认为生态学是生理学的一部分。1870年，Haeckel 进一步对生态学进行了详细的定义。在他对生态学的定义中，突出强调了生态学是研究生物在生活过程中与其环境的关系，尤指动物与其他动、植物之间的互惠或敌对关系。即生态学是研究生物与其周围环境的关系以及生物与生物(生物有机体)之间的关系的学科，后来被人们简化为“生态学是研究生物及其与环境相互关系的科学”。

在 Haeckel 创立生态学这一名词之后的一个半世纪的时间里，随着生态学的发展壮大，生态学的研究范围和研究领域不断扩展，涌现出了大量的新概念、新名词、新术语。与此相应地，也出现了一些不同的生态学定义：

(1) 1909年，植物生态学的奠基人瓦尔明 (E. Warming) 提出，植物生态学是研究“影响植物生活的外在因子及其对植物结构、生命延续时间、分布和其他生物关系之影响”的科学。

(2) 英国生态学家 Elton (1927) 在最早的一本动物生态学著作中，将生态学定义为“科学的自然历史”。

(3) 俄罗斯 Haymob (1955) 的生态学定义是“研究动物的生活方式与生存条件的联

系，以及生存条件对动物的繁殖、生活、数量及分布的意义”。

(4) 史密斯 (Smith, 1966) 认为“eco”代表生活之地，生态学则是研究有机体与生活之地之间相互关系的科学，所以又可把生态学称为环境生物学 (Environmental Biology)。

(5) 美国生态学家奥杜姆 (E. P. Odum) 在其名著《生态学基础》(*Fundamentals of Ecology*, 1956 年版) 中提出的定义是：生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。此后，在 1997 年版的《基础生态学》一书中又提出：生态学是综合研究有机体、物理环境与人类社会的科学，并以“科学与社会的桥梁”作为该书的副标题，强调人类在生态学中的作用。

(6) 我国著名生态学家马世骏院士 (1980) 认为，生态学是研究生命系统和环境系统相互关系的科学。

上述有关生态学的不同定义实际上代表了生态学的不同发展阶段，强调了不同的生态学分支和领域。生态学发展至今，其内涵和外延都有了变化，特别是随着人类活动强度的激增和活动范围的日益扩大，人与自然的协调关系出现了问题。怎样使人与自然、人类在发展经济与保护自身生存环境之间得到协调和持续发展？这一问题使生态学的研究内容和任务扩展到人类社会、渗透到人类的经济活动中。因此，生态学的定义不再只是局限于当初的经典含义，对此学者们曾有过不少不同的表述。但是，归纳各方观点，结合生态学的发展动态，我们今天所使用的依然是 Haeckel 最初提出的定义，即生态学是研究生物生存条件、生物及其群体与环境相互作用的过程和规律的科学。正如 E. P. Odum 在其 1972 年版的《生态学》中所说的：最好的定义可能是简明的和最不专业化的。

第二节 生态学的发展简史

在生态学这一名词出现之前，生物与环境间的生态关系早已存在。人类在漫长的社会生产实践中，逐渐地认识了生物及其与环境相互关系的规律性。随着相关知识的积累，最终形成了生态学的基本理论和方法。生态学成为一门独立的学科，从知识积累到学科建立，再到发展壮大，这一漫长的发展过程大致可以分为 4 个时期，即生态学的萌芽时期、生态学的建立时期、生态学的巩固时期、现代生态学时期。

1. 生态学的萌芽时期 (公元17世纪以前)

公元 17 世纪以前，虽然还没有生态学这一名词术语，但生态学思想及生态知识的应用早已存在。

在人类文明的早期，人类的生活多依附于自然环境条件。为了生存，人类必须不断地观察与认识赖以饱腹的动、植物的习性以及与人类生存直接或间接相关的各种自然现象，并在此过程中对自己的观察对象有了更加深刻的认识，积累了丰富的狩猎、驯养动物和利用植物的经验。当人类制造了工具并开始经营农、牧业时，就更注意观察某些动、植物的生活习性及其与生存环境之间的关系，并在此基础上逐步改善了动物的驯养技术和植物的栽培驯化技术。

人类在与大自然长期的交往及生产实践过程中所积累的大量有关动植物驯化、植物栽培与动物饲养方面的经验，其中包括很多朴素的生态学知识。在一些古代的中外著作中，就常常可以见到一些朦胧的生态学思想。我国是一个具有 5 000 多年历史的文明古国，拥有浩如烟海的古籍，其中不乏朴素的生态学思想和知识。例如，成书于 3 200 多年前（公元前 1 200 年）的我国古籍《尔雅》中就列有草、木两章，共记载了 176 种木本植物和 50 多种草本植物，进行了形态与生态环境的描述。成书于战国时期的古籍《管子·地员篇》（约公元前 200 年）曾详细记载了江淮平原沼泽植物沿水分梯度的带状分布状况及其与水文土质环境的生态关系（图 1-1）。公元前 100 年前后的战国时期，我国农历已确立了二十四节气，它反映了作物、昆虫等物候现象与气候之间的关系，对农业生产具有巨大的指导意义。直到今天，二十四节气在调节农时、指导生产上仍然发挥着重要作用，二十四节气歌^①仍在广泛流传。这一时期还出现了记述鸟类生态的《禽经》（传为春秋时代师旷撰），记述了数十种鸟类身体构造对环境因子适应的观察结果，具有一定的科学意义。1 400 多年前，后魏贾思勰所著的《齐民要术》（成书于公元 533—544 年）有树木阴、阳面的记载：“凡栽一切树木，欲记其阴阳，时令转易，阴阳易位则难生”。南北朝陶弘景（公元 456—536 年）在《名医别录》中记载了细腰蜂在螟蛉幼虫体内的卵寄生现象。明代李时珍（公元 1518—1593 年）在历经 27 年著成的《本草纲目》中，描述了药用动、植物的生态习性及其与生态环境的关系。在欧洲，古希腊哲学家提奥弗拉斯特（Theophrastus，公元前 370—前 285 年）在其著作《植物群落》中，不但注意到了气候、土壤与植物生长和病害的关系，同时也注意到了不同地区植物群落的差异。古罗马的普林尼（Pliny，公元 23—79 年）在其成书于公元 77 年的《博物志》中，按照陆栖、水生和飞翔三大类群对动物进行了描述。人类在社会生产实践中不断累积起来的这些生态学知识为生态学的诞生奠定了坚实的基础。

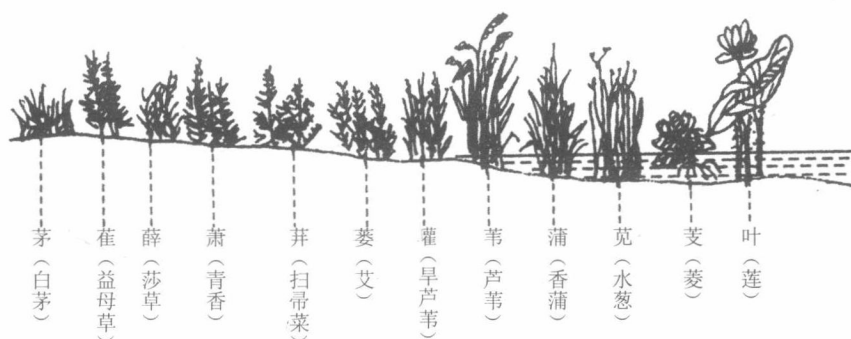


图 1-1 《管子·地员篇》中所描述的江淮平原沼泽植物沿水分梯度的带状分布

（夏纬英：《管子·地员篇校译》，1958 年版）

^① 春雨惊春清谷天，夏满忙夏暑相连，秋处露秋寒霜降，冬雪雪冬小大寒。每月两节日期定，至多相差一两两天，上半年逢六、廿一，下半年逢八、廿三。

2. 生态学的建立时期（公元17世纪至19世纪末）

进入 17 世纪之后，随着人类社会经济的发展，有关生态学的知识积累更加迅速。在这个阶段，许多动物、植物学家分别从个体和群体两个方面研究生物与环境之间的相互关系。例如，著名化学家 R. Boyle（1627—1691 年）在 1670 年发表了低气压对动物效应的试验结果，论述了低气压对小白鼠、猫、鸟、蛙和无脊椎动物等动物个体的影响。1735 年，法国昆虫学家雷米尔（Reaumur, 1683—1757 年）发现，就一个物种而言，日平均气温的总和对任何一个物候期都是一个常数。这一发现被认为是研究积温与昆虫发育生理的先驱。1855 年，Al. de Cadolle 将积温的概念引入植物生态学，为现代积温理论打下了基础。德国植物学家 C. L. Willdenow 于 1792 年出版的《草学基础》一书，详细讨论了气候、水分与高山深谷对植物分布的影响。他的学生 A. Humbolt（1764—1859 年）发扬了他的思想，在 1807 年出版的《植物地理学知识》一书中，提出了“植物群落”“外貌”等概念，揭示了植物分布与气候条件的相关关系，并指出“等温线”对植物分布的意义，分析了环境条件与植物形态的关系，创立了植物地理学（Plant Geography）。

进入 19 世纪后，生态学知识的积累越来越多。在生理生态方面，确定了植物发育的起点温度（Gasparin, 1844），德国土壤化学家李比希（Justus Liebig）提出了“最小因子定律”（Liebig, 1840）。在种群生态学方面，P. F. Verhulst 在 1838 年发表了著名的逻辑斯谛（Logistic）方程。马尔萨斯（T. R. Malthus, 1766—1834 年）于 1803 年发表了《人口论》，其中不仅研究了生物繁殖与食物的关系，而且特别研究了人口增长与粮食生产间的关系。马尔萨斯的思想对达尔文产生了巨大影响，1859 年达尔文（Darwin, 1809—1882 年）的《物种起源》问世，这本书不仅提出了“适者生存”的进化论思想，而且对生态学的发展也具有巨大的推动作用，极大地激发了人们开展环境诱导生物变异试验的热情，促进了人类对生物与环境之间的生态关系的认识。此时，生态学的诞生已经水到渠成。1866 年，德国著名动物学家 Ernst Haeckel 提出了生态学这一名词，但他并未给出任何实质性的内容。1885 年，Hans Reiter 发表《群落景象的整合：一种植物生态学的研究》（原名为 *Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Oekologie der Gewachse*），第一次在书名中使用了生态学（ecology）一词。1893 年，L. H. Pammel 出版了《花的生态学》（*Flower Ecology*）一书，这是第一部以生态学为名的著作。同年，在 Madison 植物学大会上，根据生理学术语问题委员会的推荐，确立了生态学（ecology）一词。1895 年丹麦哥本哈根大学教授、植物学家瓦尔明（E. Warming）出版了具有划时代意义的巨著《植物分布学》。1909 年，经瓦尔明本人修订后，易名为《植物生态学》。该书影响极大，除丹麦文版（1895 年）外，还先后出版了德文版（1896 年）、波兰文版（1900 年）、俄文版（1901 年）、英文版（1903 年）。1898 年德国波恩大学的辛伯尔教授（A. F. W. Schimper）出版了《以生理为基础的植物地理学》。这是一部具有划时代意义的生态学著作，书中全面总结了 19 世纪末之前生态学的研究成果，标志着生态学作为一门生物学科的独立分支科学的诞生。

3. 生态学的巩固时期（20世纪初至50年代）

20 世纪上半叶是生态学继续发展巩固与分化的时代，也是植物生态学和动物生态学分别在自己的领域内并行发展的时期。在瓦尔明和辛伯尔的影响下，欧美都出现了一大批致力于生态学研究的植物学家和动物学家，提出了一些新的生态学理论和概念。例如，瑞士的施罗德（Schröter）教授将植物生态学分成了个体生态学（autoecology，主要研究植物个体与环境的相互关系）和群体生态学（synecology，主要研究植物群落与环境的相互关系）两部分，而在苏联则把这两部分合称为地植物学（geobotany）。继瓦尔明、辛伯尔之后，生态学著作大量涌现，如《随人意的植物发育的改变》（Klebs, 1903）、《植被的结构与发展》（Clements, 1904）、《无脊椎动物的行为》（Jennings, 1906）、《生态学及生理学》（Clements, 1907）、《英国的植被类型》（Tansley, 1911）、《温带美洲的动物群落》（Shelford, 1913）、《动物生态学的研究指南》（Adams, 1913）等。

20 世纪 20 年代后，在动物生态学方面开始了种群研究，并引入了统计学方法，如 A. J. Lotka 的种群增长数学模型（1925 年）、C. Elton 在《动物生态学》中提出了动物数量金字塔、生态位等概念。1949 年，由 Alle、Emerson 等人合著的《动物生态学原理》的出版，被认为是动物生态学走向成熟的重要标志之一。

在植物生态学方面，由于研究方法和观点的不同，研究的对象地区性很强，各地区文化水平和经济发展情况各不相同，生产上有待解决的主要问题也各不相同，因而植物生态学的发展从开始起即以地区性特点为背景，形成了不同的学派。其中最主要的有四大学派（英美学派、法瑞学派、北欧学派和俄国学派）及若干小学派，下面对四大学派作简要介绍。

① 英美学派（Anglo-american School）：以美国的 F. E. Clements 与英国的 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。代表性著作有《植物的演替》（Clements, 1916）、《植物生态学》（Clements & Weaver, 1929）、《实用植物生态学》（Tansley, 1923）等。

② 法瑞学派（Zurich-montpellier School）：以法国的 J. Braun-Blanquet 和瑞士的 E. Rübel 为代表。在群落分析上强调区系成分，以区别种、特征种作为群落分类的依据。代表性著作有《植物社会学》（Braun-Blanquet, 1928）和《地植物学研究方法》（Rübel, 1922）。

③ 北欧学派（Uppsala School）：以瑞典 Uppsala 大学的 Du Rietz 为代表，主要研究对象是森林，注重群落分析，方法细致。1935 年与法瑞学派合流后，称为大陆学派。代表性著作是《近代社会学方法论基础》（Du Rietz, 1921）。

④ 俄国学派（Russian School）：以 B. H. 苏卡乔夫（Сукачёв）为代表，主要研究欧亚大陆寒温带的草原、森林、土壤，着重于草原的开发、沼泽的利用和北极的资源评价等。在群落分类中特别注重建群种与优势种，建立了植被等级分类系统。代表性著作主要有《植物群落学》（Сукачёв, 1908）、《生物地理群落学与植物群落学》（Сукачёв, 1945）。

在动物生态学方面，由于对种群调节机制的认识和观点不同，动物生态学主要分为两大学派，即生物学派和气候学派。生物学派的代表人物是澳大利亚的 Nicholson 和英国的

Lack 等, 他们认为生物因素是种群调节的主要因素; 气候学派的代表人物是澳大利亚的 Andrewartha 和 Birch, 他们则认为是气候因素在调节种群的数量。

到 20 世纪 50—60 年代, 生态学的研究由概念的争论、资料的积累走向了应用。主要是全球性问题的出现对生态学提出了新的任务, 生态学的发展进入现代生态学时期。

4. 现代生态学时期 (20 世纪 60 年代以后)

由于工业的高度发展和人口的增长, 许多全球性的问题到 20 世纪 60 年代显得特别突出。这样, 生态学的问题已不只限于生物学界, 而是渗透到地学、经济学、农、林、牧、渔以及医药卫生、环境保护、建筑等各部门, 成为举世瞩目的生物学分支学科。另外, 由于数学、物理、化学和工程技术科学向生态学的渗透, 特别是计算机芯片的快速发展, 使生态学研究从定性走向了定量, 从部门走向了综合与交叉。生态系统研究使生态学进入一个新时期, 标志着现代生态学的诞生。与此同时, 也出现了一批综合性强, 并反映生态学普遍规律和基本原理的教科书, 其中最杰出的代表应该是 E. P. Odum 的《生态学基础》(*Fundamental of Ecology*)。现代生态学的主要特点表现在:

(1) 广泛应用系统理论

在现代生态学中, 生态系统整体已成为重要的研究对象, 由于生态系统结构与功能的复杂性, 一般研究方法 (如直观描述、调查分析、数理统计、单项实验等) 已不能满足需要。计算机的广泛应用, 使人们认识到系统理论是研究生态系统的有效工具, 于是产生了系统生态学。

(2) 生态学与社会科学尤其是经济学紧密结合

生态学在解决一些当代重大社会问题 (全球问题) 中具有重要作用, 因此受到社会的普遍重视。研究大型项目可能出现的生态学问题, 成为生态学与经济学的结合点 (生态经济学)。

(3) 应用生态学迅速发展

20 世纪 80 年代以来, 相继出现了生态工程、生态技术、生态建设、生态管理等概念, 并已部分实施。生态工程在我国的实施, 实现了能量与物质的多级利用和优化方案, 使工农业生产经济效益与生态效益大幅度提高, 并使环境得到进一步改善。

(4) 派生学科大量出现

生态学与自然科学、社会科学的结合, 出现了数不胜数的生态学分支学科。例如污染生态学、恢复生态学、生态毒理学、生物监察等, 此外, 还有农业生态学、城市生态学、渔业生态学、放射生态学、森林生态学等。

(5) 生态学研究的量化

如聚类分析、排序等技术在植被研究中的应用, 种的分布格局和种的多样性研究, 植物种群的研究以及信息生态学的兴起等, 使生态学从传统的定性研究走向定量研究。

(6) 向更加微观和宏观的方向发展

在微观方向上, 生态学已沿着个体、器官、组织、细胞一直走到了分子水平, 尤其是进入 21 世纪以来基因技术的普及使得人们对有机体和群落性质认识达到了高度一致, 即

基因的可导性（转基因技术的成熟）可以和群落中的物种可导性相媲美；而在宏观方向上，则从个体水平走向生物圈及全球生态学的研究。人们越来越认识到，自然界没有绝对隔离的生态系统，能量和物质的流动是超越国界的。

第三节 生态学的分支学科及其与其他学科的关系

生态学在其形成后的 120 年以来，随着社会的发展与科技水平的提高，其研究领域和研究范围都获得了极大的扩展，并与其他学科交叉产生了新的生态学分支学科。这些不同分支学科汇集而成为现代生态学。因此，要想查明到底有多少生态学的分支学科，是一个非常困难的任务。通常，生态学分支学科可按照下列 6 种不同的划分依据进行划分。

1. 以研究对象的层次水平划分

如图 1-2 所示，生物学有机体及其住地环境之间的关系研究的层次是以个体为中心，微观上从器官、组织、细胞、细胞器、分子方面发展，其相应的生态学分支学科有生理生态学、进化生态学、分子生态学等；宏观上从个体、种群、群体（落）、生态系统、景观、区域、生物圈，从而有个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学、区域生态学、全球生态学等。

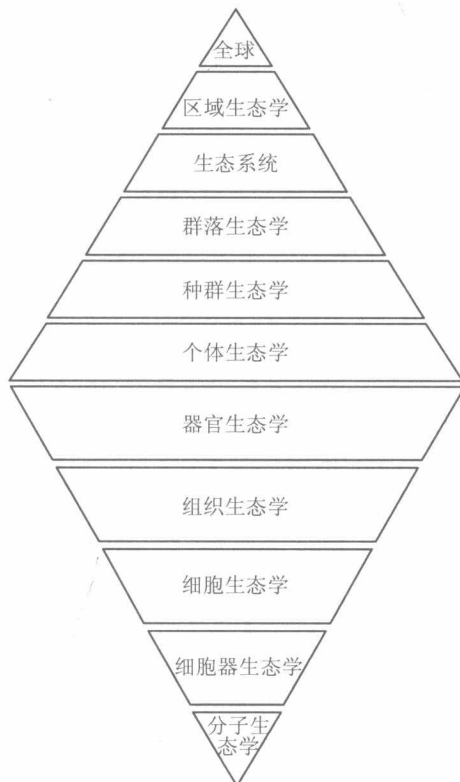


图 1-2 按生态学研究的层次划分

2. 以生物栖息场所划分

可分为陆地生态学（包括森林生态学、草原生态学、沙漠生态学等）、水域生态学（包括海洋生态学、淡水生态学等）。更具体的划分有：热带生态学、湿地生态学、山地生态学等。

3. 以应用领域划分

可分为农田生态学、农业生态学、家畜生态学、渔业生态学、森林生态学、草地生态学、污染生态学、自然资源生态学、城市生态学、生态经济学、恢复生态学、生态工程学、景观生态学、人类生态学、生态伦理学等。

4. 以研究方法划分

可分为野外生态学、实验生态学和理论生态学或自然生态学和人工生态系统生态学等。

5. 以生态学与其他科学的交叉划分

可分为生理生态学、进化生态学、分子生态学、数学生态学、化学生态学、能量生态学、地理生态学、生态遗传学、经济生态学等。

6. 以研究对象的分类学类群和基础学科交叉划分

如图 1-3 所示，生物学有机体及其住地环境之间的关系研究按照生物的分类学与各个学科的结合层次划分，纵向分为动物、植物、微生物；因此，生态学也相应地划分为动物生态学、植物生态学、微生物生态学。动物、植物等又可以划分为不同的类群，则相应地也可以把动物生态学、植物生态学进一步划分为不同动植物类群的生态学，如昆虫生态学、鱼类生态学等。横向的层次从最基础的社会学开始到基础数、理、化，向上才是理论生态学，再上一次是遗传生态学、生理生态学，最高端的表现形态学，它是所有动物、植物、微生物的最终生态表现。



图 1-3 按类群与学科交叉层次划分

目前较为成熟的学科从底层到顶层有：经济生态学、生态经济学、人类生态学、社会-经济-生态复合体、数量生态学、污染生态学、理论生态学、应用生态学、生态学应用、遗传生态学、生理生态学等。由此可以看出生态学是一门综合性很强的学科。

第四节 生态学的研究方法

1. 生态学的研究方法

生态学学科体系还包括其完整、系统的研究方法。由于生态学研究内容的范围非常广泛，近代生态学的发展主要是与其他学科相互渗透，走边缘学科发展的道路，使得生态学研究方法也变得十分复杂。其主要研究途径可归纳为以下几个方面：

(1) 野外与现场调查

在调查中除了要应用生物学、化学、物理学、地学、气象学等方面的知识和手段外，常常还需要现代化的调查工具，如调查船、飞机甚至人造卫星等，采用先进技术和仪器，如示踪元素、无线电追踪、遥感、遥测和地理定位技术即 3S (RS、GPS、GIS)。

(2) 实验室分析

除一般生物学、生理学、毒理学研究方法外，还要结合化学、物理学方法，尤其是分析化学、仪器分析、放射性同位素测定等方法。

(3) 模拟实验

这是近代生态学研究的主要手段，包括实验室模拟和野外模拟自然系统。实验室模拟包括各种微型模拟生态系统，如各种水生生物的微型试验系统（微宇宙）、土壤试验的土壤系统、人工气候箱等。较大型的人工气候室、温室也可以包括在实验室模拟系统中。室外自然系统的模拟实验，虽然十分困难，但是近年来也有很大发展。例如，将庞大的塑料套（或桶）沉入海（湖）底，形成一个自海（湖）面到海（湖）底的隔水装置（柱），成为自然环境中的受控系统。还有人工模拟草地、森林系统，甚至模拟生物圈的巨型试验场。

(4) 数学模型与计算机模拟

已广泛应用于生态学各个领域，它们对生态学理论教学、科研及生态预测、预报起着十分重要的作用。

(5) 生态网络及综合分析

对于区域生态系统的研究，涉及多点实验数据的收集处理及管理系统，如地理信息系统（GIS）的应用、中国生态信息网（CERN）等。

2. 经典生态学

经典生态学的研究是从生物能够承载实体——个体、种群和群落 3 个层次开始的。虽然每一生命层次都有各自的结构和功能特征，但高级层次的结构和功能是由构成它的低级层次发展而来的。因此，研究高级层次的宏观现象须了解低级层次的结构功能及运动规律，从低级层次的结构功能动态中可以得到对高级层次宏观现象及其规律的深入理解。对低层

次的运动来讲，其生物学意义也只有以较高的层次为背景，才能看得更清楚。

虽然经典生态学的研究是从生物的不同层次开始的，但是在研究过程中是从整体特性纵观，用一个系统方法探讨的。生态系统生态学的内容进入中国的生态学课本 30 多年了，是 20 世纪 70 年代生态学发展的方向，在生态系统研究中充分体现了该学科的综合性和交叉性。

适者生存的理论贯穿了整个生态学研究过程，在经典的个体、种群和群落生态学中渗透了进化观。生物的个体、种群和群落在不同水平对其所处的生境有其适应的对策才能够存活下来，只有能够生存才能够发展，才能够被我们发现和研究，反之亦然。经典的生态系统在不同层次上都有其能量流动和物质循环的法则，只有符合生态法则的生态系统才能存留下来，否则会崩溃。

3. 中国生态学教科书与美国生态学教科书的特点

中国生态学教科书如同中国的其他教科书的特点一样，有着高度总结知识和规律的特点。作为教科书，虽然美国生态学教科书也有总结知识和规律的特征，但是因为课本一般都比中国的篇幅大，所以能够容纳较多的例证。

文人讲：世界上没有一片完全相同的叶子。能够被人脑记住的动物、植物和微生物的种类就是生物学家也是有限的。幸好有纸和笔，现代电脑可以记录人类所发现的所有生物。所以鉴于人脑的容量和授课时数的限制，聪明的中国人将生物与其住地环境的关系高度概括是应对现代信息爆炸的一个较高明的策略。而美国教科书例证多是因为美国的本科教育比中国有更大的灵活性，课本的大部分内容是要求学生浏览的。本书作者在对全校开始公开课时，很多工科学院的学生选修，问及选修的原因时他们的回答很简单，生态学很简单，希望能够参与作者的科研课题，并且希望有发明创造。作者非常感谢选课的学生，但是如果只通过 40 个学时的生态学知识的积累就能够在生态学界有发明创造是幼稚的，当然工科学院的学生在科学研究的工具或仪器上有所创新，对生态学理论的推动将是巨大的；而学过生态学的学生再次选生态学的公开课，其原因是为了应付更高层次的考试，这部分学生的选择应该是对的。本教材是对中国从 1977 年开始的所有经典的生态学（如曲仲湘、孙儒泳等十几个前辈的生态学）教科书的综合和精练，更准确地讲是作者 30 年生态学教学的讲稿。

第五节 现代生态学的延展

在现代科学与技术的推动下产生了各种各样的生态学，令人眼花缭乱，被写入课本的有景观生态学和全球生态学。全球生态学在经典生态学的生态系统生态学部分囊括了，而景观生态学的发展主要是遥感技术的发展，让人类的视点放到航空和航天的高度研究在视野范围内的有意义的生态系统。狭义的景观生态学就是研究几平方公里到数百平方公里范围的景观内的生态系统的规律。

景观生态学是一门与生态学、地理学和其他学科高度综合的交叉学科，其主要特征是

研究格局、过程、尺度和等级相互之间的关系。景观生态学的应用很广，应用最成功的是生境的破碎化对生物多样性的影响，自然资源管理与生态保育，城市与区域规划。

1. 景观生态学研究的内容

景观的定义有多种表述，一般而言，是指内陆地形、地貌和景色的图像，如草原、森林、山脉和湖泊等；或是某一地区的地理综合特征；或是人们所看到的自然景色。景观生态学是研究景观单元的类型组成、空间格局及其之间与生态学过程相互关系的综合学科。包括：①景观结构，即景观组成单元的类型、多样性及其空间关系。②景观功能，即景观结构与生态学过程中的相互作用，或景观单元之间的相互作用。③景观动态，即景观在结构和功能方面随时间的发展而发生的变化。

2. 景观生态学中的一般理论和概念

(1) 尺度及其概念

尺度一般是指某一研究对象在空间和时间上的度量，分空间尺度和时间尺度。此外，还有组织尺度，即在生态学的层次（个体、种群、群落、生态系统和景观）。

(2) 斑块、廊道和基底（本底）模式

斑块是指与周围环境在外貌或性质不同，但是具有一定内部均一性的空间部分。廊道是指景观中与两个相邻环境不同的线性或带性结构。基底（本底）是指景观中分布最广、连续性也最大的背景结构。

(3) 等级理论

等级理论是20世纪60年代以来发展的关于系统的结构、功能和动态的系统理论。根据等级理论，复杂系统具有离散型等级层次。一般而言，处于等级系统中高层次的行为或动态具有大尺度、低频率和慢速度的特征，而低层次的行为或过程或动态则具有小尺度、高频率和快速度的特征。不同等级层次之间具有相互作用的关系，高层次对低层次有制约的作用，而低层次则为高层次提供机制和功能。

(4) 格局与过程

景观生态学中的格局是指空间格局，即斑块和其他组成单元的类型、数目以及空间分布与配置等。

(5) 空间异质性、斑块性和生物地理岛屿理论

空间异质性是指生态学过程中和格局在空间分布上的不均匀性及复杂性，包括空间斑块和梯度的总和。斑块性是指斑块的种类组成特征及其空间分布与配置关系。空间格局、异质性和斑块性在概念和实际应用上是相互联系，但是又有区别的一组概念。

生物地理岛屿理论是指将斑块看成大小不同、距离远近的岛屿，但斑块中的保留种数与动态平衡。该基本理论由普通生态学引入景观生态学而成为其重要的规划应用的基础。

(6) 景观连接度、渗透理论和中性模型

景观连接度是对景观空间结果单元之间连续性的度量。它包括结构连接度和功能连接度。前者是景观在空间上直接表现出的连续性，可以通过卫片、航片或视觉器官来确定。